

Е. Б. БАБСКИЙ, А. А. ЗУБКОВ, Г. И. КОСИЦКИЙ, Б. И. ХОДОРОВ

## ОДАМ ФИЗИОЛОГИЯСИ

УССР ФА академиги **Е. Б. БАБСКИЙ**

тахрири остида

*СССР Соғлиқни сақлаш министрлигининг  
ўқув юртлари бош бошқармаси медицина институтларининг  
студентлари учун дарслик қилиб тавсия этган*

Б. РАҲИМОВ ва Т. ҒУЛОМОВ таржимаси

**5-3-1**

1-71

Махсус редакторлар.

медицина фанлари доктори, проф. А. Ҳ. ҲОШИМОВ,

медицина фанлари кандидатн, доцент Ҳ. НАСРИДДИНОВ

5A2.2 027

Одам физиологияси. **Акад. Е. Б. Бабский тахрири остида. В. Раҳимов** ва Т. Ғуломов тарж.  
Мед. интларнинг студентлари учун. Т., «Медицина», 1972,

6376.

Сарлавҳа олдида авт.: Е. Б. Бабский, А. А. Зубков, Г. И. Косиин-кий, Б. И. Ходоров.

333333

## СЎЗ БОШИ

Сўнгги 20 йилда эски тадқиқот методларининг такомиллашуви ва янги тадқиқот методларининг татбиқ этилиши туфайли ҳайвонлар ва одам физиологияси шу қадар кўп принципиал муҳим фактлар билан бойидики, ҳар хил физиологик процессларнинг табиати ва юзага чиқиш механизми ҳақида илгари мавжуд бўлган назарий тасаввурларни тубдан қайта кўриб чиқиш зарур бўлиб қолди. Илгари нашр этилган физиология дарсликлари, шу жумладан Е. Б. Бабский, Н. К. Верещагин, А. А. Зубков ва Н. В. Тимофеев ёзган «Нормал физиология курси» эскириб қолгани табиий.

Аввалига биз илгари нашр этилган дарсликни қайта ишлаб чиқиш билан кифояланмоқчи бўлдик. Аммо эски дарслик фаннинг ҳозирги савиясига мос келмагани учун бутунлай янги дарслик ёзиш зарурлигини бизга ҳадемай аён бўлиб қолди. Китобнинг умумий планини ҳам, айрим бобларнинг тузилишини ҳам, материални баён қилиш логикасини ҳам анча ўзгартишга тўғри келди.

Замон ўтиши билан авторлар коллективи ҳам ўзгарди. Авторлардан икки киши — проф. Н. К. Верещагин билан проф. Н. В. Тимофеевнинг вафоти биз учун энг оғир мусибат бўлди. Улар «Нормал физиология курси»ни яратишда қатнашиб, кўп ижодий меҳнат қўшишган, бу меҳнат самаралари эса ушбу китобда ҳам акс этгандир. Авторлар коллективига проф. Г. И. Косицкий билан медицина фанлари доктори Б. И. Ходоров қўшилди. «Марказий нерв системасининг сенсор функциялари ва ҳаракатлар регуляцияси» бобини ишлашга медицина фанлари доктори Р. А. Дуринян жалб қилинди.

Дарслик медицина институтларининг ҳозир амалда бўлган физиология программасига мос қилиб ёзилган. Врачнинг амалий фаолиятида аҳамияти бор проблемаларга алоҳида эътибор беришга ҳаракат қилдик. Шу билан бирга асосий физиологик процессларнинг табиати ҳақидаги энг муҳим назарий концепцияларни ёритишни зарур деб ҳисобладик. Ҳақиқий врач — мутафаккир врач, тадқиқотчи врач бўлишга интиладиган ҳар бир студент шу процессларни чуқур билиб олиш зарур деб биламиз.

Китоб устидаги ишимизда «Медицина» нашриётининг редакторлари — доцент А. В. Губарь билан проф. В. Л. Губарь бебаҳо ёрдам беришди. Уларга авторлар чуқур миннатдорчилик билдирадилар.

Китобни босувга тайёрлашда кўмаклашгани учун М. И. Арундан ҳам миннатдормиз.

Китоб ҳақида танқидий мулоҳазалар билдирадиган ва унда топилган камчиликларни кўрсатиб берадиган китобхонлардан, айниқса медицина институтларининг ўқитувчиларидан миннатдор бўламиз.

*УССР ФА академиги Е. Б. БАБСКИЙ*

# 1 К И Р И Ш

## ФИЗИОЛОГИЯ ПРЕДМЕТИ ВА МЕТОДИ

**Физиология предмети.** Физиология *биологик фанларнинг* энг муҳим бўлимларидан бири бўлиб, тирик организм, ундаги органлар, тўқималар, хужайралар ва хужайра структураси элементларининг функцияларини, яъни уларнинг ҳаёт фаолияти процессларини ўрганади. Физиология функцияларни ҳар томонлама чуқур тушуниш учун уларнинг ҳамма хоссаларини, кўринишларини, ўзаро муносабатларини организмнинг турли ҳолатларида ва ташқи муҳитнинг турли шароитида аниқлашга интилади. Физиология функцияларнинг турда ва индивидда ривожланишини, уларнинг доимо ўзгарувчи ташқи муҳит шароитига мосланишини ўрганади.

Функцияларни чуқур ўрганиш ва, шу тариқа, актив таъсир қилиб, уларни хоҳлаган томонга йўналтириш физиологиянинг охирги мақсадидир.

**Физиология фанларининг классификацияси.** Ҳайвонлар физиологияси кўпинча мустақил бўлган, бироқ ўзаро жипс боғланган бир қанча фанларга бўлинади. Физиологияни аввало умумий, солиштирма ва махсус (ёки хусусий) қисмларга ажратишади.

*Умумий физиология* муҳит таъсирига тирик материя жавоб беришининг умумий қонуниятларини, ҳар бир организмга хос бўлган асосий ҳаётий процессларни ўрганади, тирик табиатни ўлик табиатдан фарқловчи сифат Жихатидан ўзига хос ҳодисаларни текширади. *Хужайра физиологияси* умумий физиологиянинг бўлимларидан биридир.

Ҳар хил турларга мансуб организмлар ва индивидуал ривожланишнинг турли босқичларида турган бир турга мансуб организмлар функциясининг ўзига хослигини *солиштирма физиология* текширади. Бизнинг давримизда *эволюцион физиологияга* айланиб бораётган солиш-тирма физиологиянинг мақсади функцияларнинг тур ва индивидда ривожланиши қонуниятларини ўрганишдир.

Барча физиологик материалларни умумлаштирувчи фанлар — умумий физиология ва эволюцион физиологиялардан ташқари, физиологиянинг махсус (ёки хусусий) бўлимлари ҳам бор. Буларга ҳайвонларнинг айрим синф ва гуруҳлари (масалан, қишлоқ хўжалик ҳайвонлари, қушлар, ҳашаротлар) физиологияси, ёки айрим турлар (масалан, қўй, сигир ва ҳ. к.) физиологияси, айрим органлар (масалан, жигар, буйрак, юрак), тўқималар (масалан, нерв ёки мускул тўқимаси) физиологияси киради. Кўпинча физиологиянинг айрим функцияларни ўрганиш билан шуғулланувчи соҳаларини ҳам ажратишади, шунинг учун қон айланиш, овқатҳазм қилиш ва б. қ. физиологиясини фаннинг махсус бўлимлари деб айтишади. Тирик мавжудотларнинг ҳар хил гуруҳлари қанча бўлса, турли орган ва тўқималар қанча бўлса, ҳуллас тирик организм фаолиятининг турлари нечта бўлса, физиологиянинг махсус (ёки хусусий) бўлимлари ўшанча. Физиологиянинг бу бўлимлари ўрганадиган процессларнинг тафовутлари текшириладиган *объектларнинг морфологик хусусиятларидан*, уларнинг турли шароитда яшашидан келиб чиқади ва кўпгина бошқа сабабларга боғлиқ бўлади.

Физиологиянинг бошқа махсус соҳаларида *одам* ва юксак ҳайвонлар *физиологияси* кўпроқ ривожланмоқда.

Меҳнат физиологияси, жисмоний машғулотлар ва спорт физиологияси, овқатланиш физиологияси, ёш физиологияси одам физиологиясининг амалий аҳамиятга эга бўлган соҳаларидир.

Махсус вазифаларига эга бўлган *патологик физиология* физиологик фанларнинг алоҳида бўлимидир. Нормал физиология соғлом организмдаги ҳаётий процессларни ўрганса, патологик физиология организмда патологик процессларнинг рўй бериши, ривожланиши ва



Ўтишининг умумий қонуниятларини, яъни касал организм ҳаёт фаолиятининг махсус белгиларини ўрганади, касал организм шу белгилари билан соғлом организмдан фарқ қилади.

**Физиологиянинг бошқа фанларга алоқаси.** Физиология ўз текшириш-ларида бошқа фанларнинг маълумотларига асосланади ва ўз навбатида бир қанча фанларнинг ривожланишига асос бўлади.

Физиология ҳамisha физика билан химия қонунларига таянади ва уларнинг текшириш методларидан кенг фойдаланади. Бунинг сабаби шуки, ҳар бир ҳаётий процессда модда ва энергия алмашинади, яъни химиявий ва физикавий процесслар рўй беради. Физиологияда физиологик тадқиқотларнинг икки йўналиши — физик ва химиявий йўналиш-лари муҳим аҳамият касб этганига сабаб шу. Бу икки йўналиш ёрда-мида жуда кўп маълумотлар тўпланди, организмда физик ва химиявий процесслар ўтишининг ўзига хос қонуниятлари аниқланди, бу процессларни ўрганиш учун махсус методлар ва техникавий усуллар ишлаб чиқилди. Ҳаётий ҳодисаларни текширишнинг физик ва химиявий йўналишлари *биологик физика* ва *биологик химия* деган мустақил фанларга айланганига сабаб шу.

Физиологиядаги биофизик йўналишнинг муҳим тармоқларидан бири — электрофизиология ҳайвонлар организмда нерв, мускул, без тўқималари қўзғалганда рўй берувчи электр ҳодисаларини ўрганади.

Биофизика ва биохимия организм ёки қисмларининг ҳаёт фаолият белгилари бўлган айрим физик ва химиявий процессларни, яъни бир бутун физиологик функциянинг айрим элементларини ўрганади. Биофизика ва биохимия ҳаётий ҳодисаларни анализ қилиш учун катта имкониятлар очиб беради. Бироқ уларнинг бирортаси ҳам ўз ҳолича функцияларни тўлиқ билиш имконини бермайди, чунки улар физиологик йўл билан ўрганиш, физикавий, химиявий, биологик маълумотларни синтезлаш асосидагина тўлиқ билиб олинади.

Физиология морфологик фанлар — анатомия, гистология, цитологияга жипс боғлиқ. Бунинг сабаби шуки, морфологик ва физиологик ҳодисалар бир-бири билан ҳамбарчас боғланган. Организм ва қисмлари-нинг шакли, структураси ва уларнинг функцияси ўзаро боғлиқ, уларнинг макроскопик, микроскопик ва субмикроскопик тузилишини ва текширилаётган функция юзига чиқаётганида бу тузилиш ўзгаришини билмай туриб организм функцияларини чуқур ўрганиб бўлмайди.

Физиология умумий биологияга, эволюцион таълимотга ва эмбриологияга ҳам таянади, чунки ҳар қандай организм фаолиятини ўрганиш учун унинг тараққиёт тарихи — филогенези ва онтогенезини билиш лозим. Шу билан бирга функциялар эволюциясини ўрганиш эволюцион таълимотнинг баъзи масалаларини аниқлашга ёрдам беради.

Машиналар, механизмлардаги ва тирик организмлардаги боғланиш еа бошқарилишнинг умумий принциплари ҳақидаги фан — *кибернетика* сўнгги йилларда физиология учун катта аҳамият касб этмоқда.

Кибернетика математик усуллардан фойдаланади, физиологик процессларнинг оддий схемаларини назарий жиҳатдан тузиш ва баъзи хоссалари билан организмда содир бўлувчи процессларга ўхшайдиган процессларни гавдадантирувчи сунъий механизмларни яшаш (яъни моделлаш) билан шуғулланади. Биологик ҳодисаларнинг сунъий моделлари -бу ҳодисаларни атайлаб соддалаштиради ва схемага солади. Аммо бу моделлар турли процесслар орасида мавжуд бўлган баъзи бир ички боғланишларни тушунишга, баъзи назарияларнинг тўғрилигини текширишга ёрдам беради, шундай текшириш йўллари кўрсатади ва кўпинча зарур бўлган янги экспериментларни олдиндан айтиб беради. Физиологик проблемаларни ўрганишга кибернетик методлар билан ёндошиш тирик организмлардек мураккаб системаларда рўй берувчи ҳодисаларни синтетик усулда кенг қамраб олиш билан таърифланади ва турли функцияларнинг ўзаро таъсири ҳамда бошқарилишининг умумий принципларини очишга ёрдам беради.

Физиология барча медицина фанларига ҳам яқиндан боғлиқ. Бунинг устига И. П. Павлов айтганидек «кенг маънода тушуниладиган физиология билан медицинани бир-биридан ажратиб бўлмайди». Физиология ютуқларидан медицина доим фойдаланади, медицинада

физиология кенг татбиқ этилади. Соғлом, нормал организмда рўй берувчи физиологик процесслар билиб олингандагина турли касалликларда организмдаги функцияларнинг бузилганини тушуниш, касалликларни даволашнинг тўғри йўллари белгилаш ва бу касалликлардан сақланиш мумкин. Медицина практикасида физиология ютуқларидан фойдаланилишини кўрсатувчи мисолларни кўплаб келтириш мумкин. Масалан, И. П. Павлов овқат ҳазм қилиш физиологиясини ишлаб чиққанлиги ҳазм йўллари касалликларини тушунишга имкон берди ва даволашнинг кучли воситаси бўлган овқат диететикасига асос бўлди; витаминлар ўрганилганлиги лавша (цинга) ва рахит сингари касалликларга қарши курашишга срдан берди; меъда ости безининг гормони — инсулин кашф этилганлиги ва уни олиш усуллари ишлаб чиқилганлиги диабет би-лан оғриган минглаб бсморларни ўлимдан сақлаб қолишга ёрдам бер-ди; қон группалари тадқиқ қилинганлиги қон қўйиш каби медицина практикаси учун муҳим тадбирга асос бўлади.

Медицина эса ўз навбатида физиологияга ғоят кўп қимматли ма-териал берди. Одамнинг турли касалликларини ўрганиш кўпчилик нор-мал физиологик процесслар механизмини тушунишга ва баъзи орган-лар функциясини аниқлашга ёрдам беради. Шу муносабат билан И. П. Павлов қуйидагиларни ёзган эди: «Патологик ҳодисалар дунёси физиологик ҳодисаларнинг ҳар хил фавқулодда, яъни ҳаёт нормал ўта-ётганда рўй бермайдиган комбинацияларининг чексиз қаторидир. Булар табиатдава ҳаётда бўладиган физиологик тажрибаларнинг гўё бир қа-тори эканлиги шубҳасиз, булар кўпинча ҳодисаларнинг шундай комби-нацияларики, замонавий, физиологларнинг ҳали ҳаёлига ҳам келмайди ва баъзан уларни физиологиянинг ҳозирги техникавий воситалари бидан атайлаб гавдалантириб бўлмайди». Клиника физиологик экспе-римент олдида янги вазифалар қўяди ва шу билан бирга янги физиологик фактларнинг бой манбаи бўла олади. Шунинг учун физиология-нинг алоҳида бўлими сифатида *клиник физиология* шаклланмоқда, у физиологиянинг назарий ва экспериментал-методик ютуқларини клиникага олиб ўтишга, одам организмда рўй берадиган физиологик иро-цессларни анализ қилиш ҳамда тушунтириш учун клиник кузатишлар-дан фойдаланишга интилади.

Физиологиянинг медицина учун ва медицинанинг физиология учун аҳамияти шу қадар каттаки, И. П. Павлов «одамзод фаолиятининг икки тури — медицина билан физиологиянинг қонуний ва самарали иттифоқи» зарурлигини жуда тўғри таъкидлаган эди, одамзод фаолиятининг бу турлари кўз ўнгимизда одам организми ҳақидаги фан биносини қурмоқ-да ва келажакда инсонга энг яхши бахт — саломатлик ва ҳаёт бахш этишни ваъда қилмоқда», деган эди И. П. Павлов.

Физиология психология билан педагогикага ҳам боғлиқ. Физиология, айниқса И. П. Павлов яратган олий нерв фаолияти ҳақидаги таълимот замонавий психология ва иедагогиканинг таъбий-илмий асосидир. Фи-зиологиянинг педагогика учун конкрет амалий аҳамияти шундан ибор-ратки, боланинг меҳнати ва турмушини тўғри ташкил этиш учун, раци-онал тарбия тадбирларини ўтказиш учун педагог бола организмда рўй берадиган физиологик процессларнинг ёшга алоқадор хусусиятларини тушуниши керак.

**Физиологик текшириш методлари.** Физиология — *экспериментал* фан. Физиолог ҳаёт ҳодисаларини кузатиб ва ўрганиб, биринчидан, уларга сифатий ва миқдорий характеристика беришга, яъни уларни аниқ тас-вир қилиш ва ўлчашга, бошқача айтганда, сон ва ўлчов билан ифода-лашга, иккинчидан, кузатиш натижаларини хужжатлашга интилади. Хужжатлаш одатда шундан иборатки, кузатувчи олган натижаларини кузатиш протоколлари ёки кинофильм ва фотографияда қайд қилади; ё бўлмаса ўрганилаётган процессни фотопленкага, қоғозга, магнит лен-тасига маълум вақт ичида автоматик равишда ёзиб олади.

Ўлчаш учун ҳам, хужжатлаш учун ҳам тскшириш вазифасига мос, кўйинча анча мураккаб махсус асбоб ва аппаратлар керак. Нега десан-гиз, кўпчилик процесслар шу қадар оз бўлиб, шунчалик тез ўтиб кета-дики, уларни кузатиш ва текшириш, айниқса ўлчаш учун махсус мос-ламалар зарур- Шунинг учун ўтган асраёқ физиология лабораторияла-рида ёзиб оладиган ва ўлчайдиган бир талай асбоблар расм бўлди. Физика, химия, электроника,

автоматика ва кибернетика ютуқларига асосланган асбоблардан **кенг** фойдаланилаётган ҳозирги вақтда физи-ологик тадқиқотларда инструментал техника айниқса катта муваффақият билан қўлланилмоқда.

Физиологлар физикавий, химиявий ва техникавий методлар ва асбоб-лардан фойдаланаётганлиги туфайли физиология лабораториялари организмда, унинг орган, тўқима ва ҳужайраларида содир бўлувчи функция ва процесслар ҳақида ҳар томонлама информация олиш им-кониятини берувчи методикалар билан қуролланди. Замонавий физи-ологнинг аниқ ва юксак даражада сезгир аппаратурадан фойдаланаётганлиги одамнинг билиш имкониятларини ғоят кенгайтиради, сезги органларининг ҳал қилувчи қобилиятини оширади ва сон-саноксиз турли физиологик процессларни кузатиш имконини беради. Бироқ ҳаётий ҳодисалар табиатини билиш учун энг нозик ва аниқ кузатиш усуллари ҳам, камлик қилади.

Физиолог кузатиш билангина қаноатланиб қола олмайди, чунки кузатиш организмда *нима рўй бераяпти* деган саволга жавоб беради, холос. Физиолог эса физиологик процессларнинг *қандай қилиб ва ни-ма учун содир бўлаётганлигини* билишга ҳам интилади. Бунинг учун экспериментатор яратадиган ва ўзгартиб турадиган шароитда *тажриба, эксперимент* ўтказилиши лозим.

Физиологлар организмдаги ҳар қандай процессни экспериментда текшираётган вақтда мазкур процессни қандай шароитда вужудга кел-тириш, кучайтириш ёки сусайтириш мумкин эканлигини аниқлашга интиладилар. Физиологлар бирор процесснинг сабабини, табиатини ва бошқариш усуллари билишга шундай йўл билан эришадилар.

Физиологик эксперимент шакллари турлича бўлиб, текшириш вази-фасига боғлиқ. Масалан, ташқи муҳит таъсири аникланаётганда ор-ганизм ҳавонинг газ таркиби ёки температураси, намлиги, ёруғлиги ўзгартирилган хонага жойланади; организм овқати ўзгартирилади, ун-га ионловчй радиация билан таъсир этилади; ультрабинафша нурлар туширилади, ультратовуш ёки бошқа факторлар билан таъсир кўрса-тилади. Бунда анализ аниқ бўлиши учун текширилаётган фақат бир факторни ўзгартиришга ҳаракат қилинади, фақат бир таъсир кўрсати-лади ва экспериментнинг текширилаётган бир шартдан бошқа ҳамма шартлари бирдай турган шароитда тадқиқот тказилади.

Организмдаги бирор органнинг функцияси ски аҳамиятини билиш учун физиологлар шу органни ёки унинг бирор қисмини олиб ташлаша-ди (*олиб ташлаш*, ёки *экстирпация методикаси*) ёки организмнинг янги жойита кўчириб ўтқазишади (*кўчириб ўтқазиш*, ёки *трансплантация методикаси*) ва бу оиерациядан кейин қандай оқибатлар қолишини ку-затишади. Бундай методикалар айниқса ички секреция бсзларини ўрга-нишда жуда қўл келди. Орган фаолияти нерв системасининг таъсирига боғлиқ эканини билиш учун шу органга борадиган нерв толалари қир-қилади (*денервация методикаси*). Органларнинг қои томирлар система-си билан алоқасини узиш учун турли қон томирлари боғлаб ташлана-ди (*лигатура солиш методикаси*) ёки бир томирнинг марказий қисми иккинчи томирнинг нериферик қисмига тикиб уланади (*томирлар ана-стомози методикаси*). Гавданинг ичкарисида жойлашган ва шунинг учун бевосита кузатиб бўлмайдиган баъзи органлар фаолиятини ўрга-ниш учун *фистула методикаси қўлланилади*. Бу методиканинг бир ва-риантида орган, масалан, меъда, ичак, қовуқ бўшлиғига пластмасса ёки металл най киритилиб, бунинг иккинчи учи терига маҳкамлаб қўйи-лади; бошқа вариантыда эса безлар йўли тери юзасига чиқариб қўйи-лади. Юрак, қон томирлари, без йўлларида ўтказиладиган кўп текши-ришларда уларга ингичка найлар — катетерлар суқилади, органлар функциясини ёзиб олиш учун бу катетерлар турли асбобларга улаиади ёки муайян моддалар шу катетерлар орқали юборилади (*катетеризация методикаси*). Органлар фаолиятини сунъий кўзғатиш учун физиолог-лар электр, механик, химиявий ёки бошқа бирор йўл билан таъсир кўр-сатишади.

Органларнинг функцияларини текшириш учун қўллаиладиган бояги методикаларнинг кўпчилиги тирик организмни ёриш ёки хирургик опе-рация қилишни талаб этади. Бу мстодикалар ўтқир ва хроник тажриба-ларда татбиқ этилади. Одатда узоқ давом этмайдиган

уткир тажриба-ларда (ёки вивисекцияларда) ҳайвонга наркоз бериб ёки уни бошқа усулда ҳаракатсиз қилиб қўйиб, органларининг функцияси ўрганилади. нервларга таъсир этиш, дори моддалар юбориш ва шунга ўхшашлар-нинг таъсири текширилади. *Хроник тажрибаларда* физиологлар ҳай-вонни ҳар хил хирургик операция қилиб, у тузалгапдан кейин тек-шира бошлашади. Операция қилинган ҳайвонни кўпинча бир неча ҳаф-та, ой ва йиллаб кузатса бўлади.

Органлар функцияси бутун организмдагина эмас, организмдан ажратилган шароитда ҳам ўрганилади. Қирқиб олинган (бошқача айтганда, организмдан *ажратиб олинган*) орган томирларидан шу мақсад-да муайян зритмалар ўтказилади, бу эритмалар таркибиби эксперимен-татор тартибга солиб туради (*перфузия методикаси*) ва тирик тўқи-малар учун зарур ташқи муҳит — муайян температура, намлик ва шу кабилар муҳайё қилинади.

Юқорида санаб ўтилган методикаларнинг ҳаммаси организмда содир бўладиган процесслар табиатини чуқур билиб олишга хизмат қилади. Улар хужайра даражасигача, ҳатто унинг бўлакларигача анализ қили-нади; микрофизиологик экспериментларда, масалан, якка мускул, нерв хужайраси ва бошқа хужайралар текширилади.

Бирор орган, тўқима ёки хужайрада рўй берадиган ҳар бир физиологик процессни организмда содир бўладиган бошқа ҳамма процесслардан алоҳида ўрганиш физиологиядаги аналитик тадқиқот вазифасидир. Бу ҳолда ёлғиз орган, тўқима, хужайранинг функцияси (ишлаши),

фақат шу процесс ҳақида ҳар томонлама тасаввур олиш мумкин. Аммо организмнинг ҳаёт фаолиятини тўғри ва тўлиқ билиб олиш учун бунини •ўай камлик қилади. И. П. Павлов «синтетик физиология» деб атаган тадқиқотлар йўналиши зарур. Бу физиологияни И. П. Павлов айрим

срган, тўқима ва хужайраларни ўрганадиган «аналитик физиология» га Қарши қўйган эди. И. П. Павлов сўзлари билан айтганда организмнинг ташқи муҳит билан ҳамма алоқаларини ва ўзаро муносабатларини ўрганиш синтетик физиологиянинг вазифасидир. Бундай текширишда физиолог организм ўрганилаётган шароитни табиий шароитга максимал даражада яқинлаштиришга интилади.

Ҳайвонлар билан одамнинг ҳамма функцияларини нерв системасига бўйсунганлигини эътироф қилиш нуқтаи назаридан ўрганиш синтетик тадқиқотнинг муҳим хусусиятидир. Бундай тадқиқот йўналиши *нервизм принципи* деб аталган. Бу принцип организмни синтетик тадқиқ қилишнинг ажралмас қисмидир, чунки нерв системаси ва унинг олий бўлими — бош мия катта яримшарлари пўстлоғи организмнинг барча қисм-ларини бирлаштирадиган ва унинг теварак-атрофдаги муҳит билан му-посабатини белгилаб берадиган системадир. Модомики шундай экан, нерв системасига эга бўлган организмни синтетик физиология ёрдамида билиб олиш учун нерв регуляциясининг ролини ҳисобга олиш шарт.

Физиологик экспериментларда турли ҳайвонлар кўпроқ текширилади. Одам оргакизида эксперимент ўтказиш имкониятлари жуда чекланган, чунки унга зарарли таъсир эта оладиган омиллар билан таъсир этиш ярамайди. Бундан ташқари. яқин вақтларгача одам организмдаги бир талай процессларни кузатиш имкониятлари ҳам, ёзиб олиш имко-ниятлари ҳам камроқ эди. Утмишда физиологик ҳайвонлар устидаги тажрибада татбиқ этган текшириш усулларида одам организмни ўр-гаишда фойдаланиб бўлмасди. Модомики шундай экан, кўп органларнинг функциялари ҳақидаги маълумотлар ҳайвонларни тажриба қилиб олинган маълумотлардангина иборат эди. Эндиликда эса аҳвол ўзгарди.

Сўнгги ўн йилларда физиологлар ва медиклар физика, радиотехни-ка, электроника ва кибернетиканинг замонавий муваффақиятларидан фойдаланмоқдалар, бу эса соғлом ва касал организм функцияларини ўрганишда катта ёрдам берди. Функцияларни тскширишнинг янги методлари ишлаб чиқилди, эски методлари такомиллаштирилди ва одам организмга қандай бўлмасин шикаст етказмасдан унинг кўп функцияларини ўрганиш мумкин бўлиб қолди. Масалан, баданга электродлар қўйиб ва электр ўлчаш аппаратларини

татбиқ этиб, оргаиларда содир бўладиган элсктр ҳодисалари ўрганилмокда ва шу маълумотларга асос-ланиб, нерв системаси, скелет мускуллари, юрак ва бошқа органларнинг ҳолати ҳамда фаолияти ҳақида тасаввур олинмокда. Электр методлари организмда воқе бўладиган механик, товуш, температура ва бошқа процессларни ўрганишга ҳам имкон беради.

Текширилаётган объект билан радпо алоқа ёрдамида боғланиб, физиологик ахборотни нарига узатиш, яъни *радиотелеметриянинг* физиологик тадқиқотларда қўлла-нилиши методикадаги энг катта муваффақиятдир. Шу мақсадда одам ёки ҳайвонга *датчик* деган асбоб тақаб қўйилади. Датчик— текшириладиган ҳодисани сезувчи қурилмадир. Текшириладиган киши ёки ҳайвонга ёки унинг яқинига жойлападиган сус радиопередатчик боя айтилган қурилмага уланади. Муайян физиологик процесс таъ-сирида датчикнинг электр параметрлари ўзгарадн, натижада радионсредатчикдан сочиладиган юксак частотали электромагиит тебранишларини частотаси ёки амплитудаси ўзгаради. Радиопередатчик сигналлари радио қабул қилувчи қурилмада қабул қилина-ди на текширилаётган киши ёки ҳайвондан нарида қайд қилинади. Масалан, меҳнат ҳаракатлари ёки спорт машқлари вақтидаги физиологик процесслар шу усулда ўрганилади. Радиотелеметрия космосда парвоз қилаётгап киши ҳолатини ўрганиш учун ҳам қўлланилади.

Одам ва ҳайвонлар бутун организмнинг функциялариини текшириш учун турли хужайра, орган, системаларда рўй берувчи кўп ва турли-туман физиологик, физикавий ва химиявий проц-еселарни бир йўла ёзиб олиш ғоятда муҳимдир. Замонавий техника бундай имкониятни муҳайё қилиб берди. Айни вақтда кўп турли процессларни кузатиш натижаларини тез анализ қилиш ва бу процессларнинг қонунии нисбатларини аниқлашдек мураккаб вазифа келиб чикди. Сўнгги йилларда физиолог-лар физиологик ахборотни анализ қилиш ва қайта ишлаш учун электрон ҳисоблаш машиналариини татбиқ эта бошлашди, бу эса ҳозирдаёқ янги муҳим натижалар берди.

## **ФИЗИОЛОГИЯНИНГ РИВОЖЛАНИШ ТАРИХИ ҲАҚИДА ҚИСҚАЧА МАЪЛУМОТ**

Одам ва ҳайвонлар организмнинг ҳаёти фаолиятини билишга цивилизация ривожлана бошлаган вақтдаёқ уриниб кўрилган. Қадимин Хитой, Ҳиндистон, Юнон. Рим философлари ва врачларининг замонимизгача етиб келган асарларида баъзи анатомикфизиологик тасаввур-лар учрайди. Уларда айрим тўғри фикрлар билан бир қаторда жуда кўп фантастик муҳокама ва янглишликлар мавжуд. Қадимги вақтда ҳайвонларда эксперимент ўтказишга уриниб кўришгаи бўлса ҳам, орга-низм илмий асосда текширилмаган. Урта асрларда ҳам организм илмий асосда текширилмаган бу даврда табиатни билишга Уриниш, жумладан одам организмнинг тузилиши ва фуикцияларини ўрганишга уриниш дин томонидан шафқатсиз таъқиб этилган.

### *XV//—XVIII асрларда экспериментал физиологиянинг майдонга келиши ва ривожланиши*

Экспериментал тадқиқот усулини татбиқ этадиган физиология фани ипглиз врачл, анатоми ва физиологи *Вильям Гарвей* ишларидап бошла-нади. Гарвей қон *айланишини кашф қилиб, Ф. Энгельс* сўзлари билан айтганда «физиологияни (одам, шунингдек ҳайвонлар физиологиясини) фанга айлантирди». Гарвей «Ҳайвонларда юрак ва қон ҳаракатини анатомик текшириш» номи билан 1628 йили нашр қилинган машхур асарида кўн кузатишларга ва тажрибаларга асосланиб қон айланишининг катта ва кичик доиралари ҳақида, юракнинг организмда қонни ҳаракатга келтирувчи орган эканлиги ҳақида тўғри тасаввур берди. Қон айланишининг кашф этилиши физиологиянинг ривожланиши учун кучли туртки бўлди. Уни ўша замон идеологиясида содир бўлган тўнтариш ва ўша замон ижтимоий ҳаётидаги ҳодисалар йириндиси тақозо қилган эди.

XVI—XVII асрлар Европада ижтимоин иқтисодий формацияларининг алмашилиш даври бўлиб, феодализм ўрнига кантализм мандонга келди. Капитализмнинг майдон-га келиши савдо алоқаларининг кенгайишига, хомашё олинадиган ва товарлар соти-ладиган янги бозорларнинг очилишига, денгиз кемачилиги ва алоқа воситаларининг ривожланишига боғлиқ эди. Булар эса астрономия, математика ва механика каби фанларнинг ривожланишига ёрдам берди. Вақт ва фазода ориентировка қилиш (йўл топа билиш) учун зарур бўлган бу фанларнинг ривожланиши идеологияда бурилиш ясади, бу эса барча фанларнинг, жумладан, физиологиянинг ривожланишида ўз ак-синн топди. Илмий тадқиқотларга янгича муносабат ўша замонининг дунёқарашида рўй берган ва замоннинг инқилобий руҳини акс эттирган революция меваси эди. Об-рўсининг зўри билан тафаккурни бўғиб ва йўқ нарсани кўришга мажбур этиб келган қадимги олимларнинг асарларига ва динга ишонишга путур етиши ва илмий тадқи-котда аниқ кузатиш билан тажрибага асосланган индуктив методнинг фанга кенг жорий қилиниши илмий тадқиқотларга янгича муносабатнинг сабаби ва айни вақтда оқибати бўлди.

Ўз идеялари билан табиётнинг ривожланишига катта таъсир кўрсатган материя-лист философ Бэкон янги йўналиш жарчиси бўлиб чиқди. Бэкон қарашларига яраша, Гарвей «ҳар бир фан қандай бўлмасин, унда синчиклаб кузатиш ва сезги билан тез-тез маслаҳатлашиб туриш лозим» ва «бошқа одамларнинг тажрибаларига суяниб қол-май, ўз тажрибаларимизни ўтказишимиз лозим, бусиз табиётнинг бирор соҳасида ҳам ҳеч ким тадқиқотчи бўла олмайди» деган эди. Шу қарашлар асосида физиологик процессларни текширишнинг экспериментал усуллари яратилди, бу усуллар эса янги илмий кашфиётларга сабаб бўлди.

Ўша замонда ҳам, кейинги даврда ҳам одам гавдасининг тузилишини ва функция-сини текшириш, анатомия ва физиологияни ўрганиш амалий медицинанинг эҳтиёжлари билан анча жадаллашди. Ўша вақтда Европада алоқа воситаларининг ривожланиши хомашё олинадиган ва товарлар сотиладиган янги бозорларни ўзлаштириш мақсадида узок саёҳатларга чиқиб, аҳолининг олис юртларга кўчиб бориши, шаҳарларнинг ўсиши оқибатида юқумли касалликлар кўпайиб кетди. Эпидемиялар ривожланишининг олди-ни олиш чораларини ишлаб чиқиш, шунингдек касалликларни даволаш усуллари-ни таппиш медицина олдида вазифа бўлиб турар эди, бу эса одам гавдасининг тузилиши ва функцияларини ўрганиш заруратини туғдирди.

Аввалига анатомия, кейинчалик эса физиология ривожлана бошла-ди, чунки организм ва органлар функциясини тушуниш учун уларнинг тузилишини билиш шарт. XVI асрда анатомия асосчиларидан Везалий, шунингдек Сервет, Коломбо, Фаллопий ва бошқа анатомлар ўтказган тадқиқотлар физиологик кашфиётларга, жумладан қон айланишининг кашф этилишига замин ҳозирлади. Кейинчалик ҳам физиологиянинг ютуқлари, айниқса, унинг фан сифатида ривожланган биринчи даври (XVII—XVIII асрлар) анатомия муваффақиятлари билан чамбарчас боғланган. Масалан, лимфа томирларининг кашф этилиши туфайли лимфа айланиш процесси аниқланди; Лсвенгук ва Мальпигий капиллярларни топганлиги қон айланиши ҳақидаги тасаввурлар тўғрилигини исботлади ва модда алмашинувида қоннинг ролини тушунишга асос бўлди; безларининг тузилишини ўрганиш туфайли уларнинг функцияси-ни текшириш мумкин бўлди.

XVII асрнинг биринчи ярмида француз философи Р. Декарт *рефлексни кашф этганлиги* физиологиянинг ривожланиши учун катта аҳамиятга эга бўлди.

Декартнинг тахминича сезги органлари таъсирланганда мияга боровчи нерв ип-лари тарангланади ва миянинг ички юзасида жойлашган тешиклар очилиб, улар ор-қали мия қоринчаларидаги «хайвон руҳлари» чиқади. Аланга зарчасига ўхшаш бу «руҳлар» нервлар орқали мускулларга келиб, уларнинг қисқаришига сабаб бўлади. Декартнинг фикрича одамнинг баъзи реакциялари. масалан, оёқни оловдан тортиб олиш Декарт тасвир этган механизмга кўра рўй беради. Декартнинг назарида, одам-нинг ихтиёрий ҳаракатлари гавдада миянинг юқорн ортиги — эпифизда руҳ борлигига боғлиқ. Таъсиротга жавобан организмнинг кўрсатадиган реакциялари табиатига Декарт-нинг қарашлари ҳозирги вақтда жуда содда бўлиб кўринса ҳам, XVIII аср олими

Декарт рефлектор актни ва рефлекс вақтида нерв импульси ўтадиган йўлни тасвир этганлигини тан олмай бўлмайди. «Рефлекс» иборасининг ўзига келсак уни XVIII аср охирида чех олими Г. Прохаска жорин қилган.

Физиология ривожланишининг бу даврида анатомик йўналиш ҳукм-рон эди. Бироқ ривожлана бошлаган физика ва химия билан боғлиқ бўлган тадқиқотлар ўша вақтда ҳам физиология учун бир қадар аҳа-мият касб этди: текширишнинг физик усуллари-пи физиологияга жорий қилишга ва организмда рўй берадиган ҳодисаларни механика, физика ва химия қонунлари билан тушунтиришга уруниб кўрилди.

XVII аср фанида иатрофизия ва иатрохимия мактаблари деб ном олган икки йўналиш майдонга келди. Иатрофизиклар механика ва фи-зика қонунлари барча ҳаётий ҳодисаларни тўла тушунтириб бера ола-ди деб ҳисоблашди. Масалан, «хайвонлар ҳақида» деган асар

ёзган Д. А. Борелли «хайвонлар ҳаракати механик ҳодисалар оқибатида, улар орқали ва шу ҳодисалар асосида содир бўлади» ва «барча ҳаётий процесслар анатомия, физика ва математикага асосланади» деб айтди.

XVII—XVIII асрларда ўтказилган ва механика, физика, химии би-лан боғланган тадқиқотлардан қуйидаги ишлар физиология учун катта аҳамиятга эга бўлди. Д. А. Борелли нафас ҳаракатларининг механизмини, диафрагманинг ролини ўрганди ва томирлардаги қон ҳаракатини ўрганишга гидравлика қоиунларини татбиқ этди; С. Гелс қон босимини аниқлади; Х. Р. Шейнер кўзга оптика нуқтаи назаридан қаради, кўз-даги муҳитларнинг нур синдириш қобилятини ўрганди ва кўриш сез-гиларининг ҳосил бўлишида кўз тўр қаватининг ролини аниқлади; Р. Реомюр ва Л. Спалланцанн овқат ҳазм бўлишининг химизми билан шуғулланди; А. Л. Лавуазье нафас процесслари ҳақидаги тасаввур-нинг илмий асосларини яратди ва организм сарфлайдиган энергия миқ-дорини П. С. Лаплас билан бирга биринчи марта ўлчади; А. Галлер кўзгалувчанлик ва сезувчанлик ҳодисаларини биринчи бўлиб мукамал текширди; Л. Гальвани биоэлектр ҳодисаларини кашф этди ва электро-физиологияга асос солди. Ўз замонининг қарашларидан анча ўзиб кет-ган буюк рус табиатшуноси М. В. Ломоносовнинг фақат кейинчалик кадр тоиган кашфиётлари физиология учун ғоят муҳим аҳамиятга эга бўлди. 1748 йили М. В. Ломоносов табиатнинг умумий қонун — модда ва ҳаракатнинг сақланиш қонунини таърифлаб берди, XIX асрда бу қонун организмда модда алмашинуви ҳамда энергиянинг ўзгаришини ўрганган энг муҳим физиологик тадқиқотларга асос бўлди. Ломоносов физиология учун физиканинг ва айниқса, химиянинг аҳамиятини комил ишонч билан исботлаган эди. У физиолог, «хайвон гавдасининг ҳаракат-ланиш сабабларини физикадан билиб олиши лозим» ва «медики химияни етарлича билмай туриб врач бўла олмайди» деб таъкидлади.

XVII—XVIII асрларда метафизик тафаккур ҳукмрон эди: ривожла-ниш (таракқиёт) фапга ёт бўлиб, табиатнинг барча ҳодисаларига дои-мий ва ўзгармас деб қараларди. Фаннинг метафизиклиги ўша вақтда ҳукмрон бўлган механистик тасаввурларда ва XVIII аср охирида гул-лаб яшнаган идеалистик, виталистик концепцияларда ўз ифодасини топди. Бу идеялар физиологик проблемаларни ўрганишда чуқур из қолдирди. Организм — машинадир деб даъво қилган Ламетри каби баъ-зи физиолог ва философларнинг асарларида механицизм яққол иомоён бўлди.

### **XIX асрда физиологиянинг ривожланиши**

XIX асрда табиётда энг катта бурилиш рўй берди. Бу асрда фн-зиология анатомия ва гистологиядан бутунлай ажрадиб чиқиб, муста-қил фанга айланди ва жуда йирик муваффақиятларга эришди. Қўшни фанлардаги бир неча ажойиб муваффақият ва кашфиётлар: органик химия ютуқлари, *энергиянинг сақланиш ва ўзгариш қонуни исбот этилганлиги, ҳужайранинг кашф этилганлиги ва органик оламнинг ривожланиш назарияси яратилганлиги* физиология учун жуда муҳим аҳамиятга эга бўлди.

Утган асрнинг 40-йилларида Р. Мейер, Ж- Жоуль ва Г. Гельмгольц. энергиянинг сақланиш қонунини аниқлади, бу қонун ўша вақтдан юз йил илгари М. В. Ломоносов томонидан таърифлаб берилган модда ва ҳаракатнинг сақланиш қонунининг янада ривож топишидан иборат эди, энергиянинг сақланиш қонуни аниқланганлиги тирик организмда энср-гиянинг ўзгаришини ўрганишга мустақкам замин бўлди. Одам ва ҳай-вон организми фаолиятида намоён бўлувчи энергия ҳақидаги масала узоқ вақт сир бўлиб келган бўлса, энди равшан бўлди. Табиатда энср-гиянинг айланиб юриши тушунарли бўлиб қолди: қуёш нурларининг эркин энергияси К- А. Тимирязев кўрсатганидек, ўсимлик организмда мураккаб органик бирикмаларнинг химиявий энергиясига айланади яшил ўсимликда фотосинтез процессида шу бирикмалар ҳосил бўлади; овқат билан олинган органик бирикмалар ҳайвон' организмда парча-ланганда уларнинг химиявий энергияси бўшаб чиқиб, энергиянинг кинетик турларига, яъни иссиқлик, механик, электр энергиясига айланади. Шундай қилиб, ўсимликлар яширин, потенциал энергияни тўплайди; йиғади; ҳайвонлар эса организмда моддаларнинг парчаланиш химия-вий реакцияларида бўшаб чиқадиган энергиядан фойдаланади ва, шу тариқа, ўсимликлар тўплаган энергияни сарфлайди.

Асосий озиқ моддалар организмдан ташқарида ёқилганида бўшаб чиқадиган иссиқликнинг миқдори, бошқача қилиб айтганда, уларнинг калорик қиймати XIX асрнинг иккинчи ярмида химикларнинг ишлари туфайли ўрганилди. Айни вақтда физиологлар организм тинч турганда ёки бирор иш бажараётганда бўшаб чиқадиган энергия миқдорини ҳисобга олиш усуллари яратдилар (воситали ва воситасиз калори-метрия усуллари — М. Рубнер, В. В. Пашутин, А. А. Лихачев, Ф. Бене-дикт ва У. Этуотер).

Организм маълум озиқ моддаларни истеъмол қилган вақтда ва шу моддалар организмдан ташқарида ёқиб кўрилганда материя ва энергиянинг сақланиш қонунига яраша бир хил миқдорда иссиқлик энергияси ҳосил бўлиши мураккаб экспериментлар асосида аниқланди. Организмдаги термодинамик ва энергетик ҳодисаларни текшириш усуллари билан бир қаторда, тирик мавжудотлар функциясини ўрганиш учун XIX асрда топилган бошқа физик усуллар ҳам физиологияда катта роль ўйнади. Электр билан таъсирлаш ҳамда органлар функциясини кимограф, миограф, сфигмограф ва бошқа махсус асбоблар ёрдамида ёзиб олиш методикаси яратилгани туфайли анчагина натижалар олинди. Бу соҳада айниқса Э. Дюбуа-Реймон, К. Людвиг, И. М. Сече-пов, Э. Марей, А. Моссо ва бошқаларнинг хизмати катта. Э. Дюбуа-Реймон ўзи таклиф этган индукцион аппаратнинг ёрдамида тирик тўқималарни таъсирлаш методикасини мукамал ишлаб чиқди; К. Людвиг қон босимини текширадиган асбоб (сузгичли манометр), қоннинг ҳаракат тезлигини ўлчайдиган асбоб (қон соати) ва кимографни ихтиро этди; И. М. Сечеиов қондан газларни ажратиб олиш методини ишлаб чиқди; Э. Марей физиологияни ҳаракатларни текшириш методикалари билан бойитди ва пневматик қайд қилиш (ёзиб олиш) асбобини ихтиро этди (Марей капсуласи); А. Моссо органларнинг қон билан тўлишини қайд қиладиган асбоб (плетизмограф), чарчашни қайд қиладиган асбоб (эргограф) ва гавдада қоннинг қайта тақсимланишини ўрганиш

учун тарози столни таклиф этди. Э. Пфлюгер қўзғалувчан тўқималарга-доимий (ўзгармас) токнинг таъсир этиш қопунларини кашф этди ва кейинчалик бу қоғозни Б. Ф. Вериге бутунлай қайта кўриб чиқди ва ривожлантирди. Янги методик усуллар нервларнинг ва нерв марказлари-нинг функцияларини, мускулларнинг ишлашини ва қисқариш ҳаракатларини, нафас, қон айланиши, чиқарув органларининг ишлаш механизминини ва нерв билан таъминланишини ўрганишга имкон берди. Организмда кузатиладиган электр ҳодисаларини текширишни Л. Гальвани ва А. Вольта бошлаб, Э. Дюбуа-Реймон, Л. Германн, Н. Е. Введенский давом эттирди. Бу тадқиқотлар физиологик процесслардан бири — қўзғалиш процессини тушунишга яқинлаштирди. И. М. Сеченов ва В. Я. Данилевский айни вақтда нерв марказларидаги электр ҳодисаларини биринчи бўлиб текширишди, бу тадқиқотлар XX асрда физиологларнинг алоҳида қизиқишини уйғотди. Қўзғалиш процесси ҳамма вақт электр потенциалининг ўзгаришига боғлиқ бўлганлигидан, нервлар, мускуллар ва марказий нерв системасидаги электр ҳодисаларини ўрганиш зарур.

Текширишнинг физикавий усуллари сезги органларини ва ташқи оламни сезиш шароитини ўрганишда жуда катта ёрдам берди. XIX асрда Г. Гельмгольц ва бошқалар бу соҳада, айниқса кўриш ва эшитиш физиологиясидан кўп фактлар тўплашди, кўз ва қулоқ рецепторларини текшириш учун сезгир асбоблар ихтиро қилинди ва бу органлар фаолиятини тушунтирувчи назариялар яратилди. Реакцияларни қайд қилиш усуллари ишлаб чиқилгани туфайли турли физиологик процессларнинг қанча давом этишини аниқ ўлчаш мумкин бўлди. Ҳаттоки қўзғалишнинг нерв бўйлаб тарқалиш тезлиги каби тез ўтувчи процесс ҳам миқдор — фазо-вақт жиҳатдан ўлчанди (Г. Гельмгольц).

XIX асрда органик химия ютуқлари фанимизнинг ривожланиши учун катта аҳамиятга эга бўлди.

Тирик организмдаги химиявий бирикмалар аорганик жисмлардан том маъноси билан фарқ қилади ва химик уларни ҳеч қачон организмдан ташқарида ярата олмайди, деган тасаввур XIX аср бошларида кенг тарқалган эди. Бундай тасаввурни биологиядаги ғайри илмий, идеалистик йўналиш — витализм тарафдорлари тарғиб қилишди; улар организмда уни



жонлантирадиган, биологик процессларга йўналтирадиган ва бошқарадиган қандайдир ғайримоддий омил («хаётий куч») бор, деб эътироф этишарди. Узининг идеалистик қарашларини физиологик маълумотлар билан асослашга уринган немис физиолог И. Мюллер шундай деб ёзди: «Анорганик материянинг айрим бўлаклари тасодифан тўпланадиган жойларда шу бўлақлардан ҳеч қачон органик материя вужудга кела олмайди. Органик жисмларни жонлантирувчи кучгина бундай синтез қилишга қодир». 1828 йили ёш химик Ф. Веллер бпринчи органик бирикма — мочевиани организмдан ташқарида, пробиркада синтезлаб, виталистик тасаввурларга қақшатғич зарба берди. Ҳа демай органик химиянинг асосчиларидан бири — К. Либих ва кейинчалик эса бошқа кўпгина олимлар ҳам анча органик бирикма-ларни синтезладилар ва организмда учрайдиган шу моддалардан кўпчилигининг тузилишини ўргандилар. Тирик организмда содир бўлувчи модда алмашиув процессларининг химиявий анализига шу билан мустаҳкам асос солинди.

XIX аср мобайнида гавданинг кимёвий таркиби, овқат ҳазм қилиш, нафас химизми, организмга кирадиган овқат моддалари ва организмдан чиқиб кетадиган ташланди моддаларнинг таркиби ва хоссалари ўрганилди.

XVII ва XVIII асрларда физиологияда анатомик йўналиш устун турган бўлса, XIX асрда тадқиқотларнинг физик-химиявий йўналиш устун турди.

XIX асрдаги табиётнинг энг муҳим белгиси шуки, илгари биологик фанлар соҳасида унча тарқалмаган ва тан олинмаган ривожланиш назарияси фанда кенг жорий этилди. Биологияда бутун бир даврни ташкил қилган икки асар: Ламаркнинг «Зоология фалсафаси» ва Ч. Дарвиннинг «Турларнинг келиб чиқиши» деган асари XIX асрда органик оламнинг ривожланиш назариясини бойитди. Ботаник Шлейден ва физиолог Шванн организмнинг ҳужайралардан тузилганлигини кашф этди, бу кашфиёт ривожланиш назариясининг биологияда жорий этилишига катта ёрдам берди.

Усимликлар билан ҳайвонларнинг ҳужайралардан тузилганлигини ва кўп ҳужайрали тирик мавжудотларнинг тухум ҳужайралардан пайдо бўлишини аниқлаш физиологиянинг янги соҳаларини яратиш ва ривожлантиришга имкон берди. Ҳужайра структураси ўрганилган туфайли нерв, мускул ва без тўқималари физиологиясининг кўпчилик масалалари аниқланди ва ҳужайра функцияси ҳақидаги фан — ҳужайра физиологияси майдонга келди. Ҳужайранинг кашф этилиши Ф. Энгельс ибораси билан айтганда «бутун физиологияда революция қилган ва солиштирма физиологияни вужудга келтирган факт» эди. Солиштирма физиология тадқиқотларига Дарвин назарияси ҳам мустаҳкам таянч бўлди.

Ҳужайранинг тузилиши ва функцияси, кўп ҳужайрали организм-ларнинг ҳужайра структурасини ўрганиш физиология олдига муҳим ва қийин проблемани қўндаланг қилиб қўйди: ҳужайра ўзича модда алмаштиришга, нафас олишга, таъсирланувчанликка, кўпайишга қодир бўлса, кўп ҳужайрали организм фаолиятида қандай қилиб сон-санок-сиз ҳужайраларнинг фаолияти бир бутун бўлиб бирлаша олади, бошқача айтганда, организм билан уни ташкил қилган ҳужайралар ўртасидаги ўзаро муносабатлар қандай? Бу проблема кўичилик йўналишларнинг кураш майдонига айланди. Биологиядаги идеализм тарафдорлари айрим ҳужайралар функциясининг бирлашуви, организмнинг бир бунлиги ва яхлитлиги гўё организмни бошқарувчи ғайри моддий факторга боғлиқ, деб даъво қилишди. Бу нуқтаи назарни XIX аср ўрталарида француз анатоми ва физиолог А. Мильн-Эдвардс ниҳоятда равшан ифодалади: «Организм қисмларининг гармонияси уларнинг бир-бирига таъсирига боғлиқ бўлмай, ягона принцип иродаси, кўзда тутилган план ва аввалдан мавжуд идея томонидан уйғунлашти-тирилади». Аслда фанга ёт бўлган бундай тасаввурларни ўтган асрнинг охириларида немис виталист биолог Г. Дриш ривожлантирди ва бизнинг асримизда ҳозирги реакцион философия йўналишларидан бири — холизм намояндалари ривожлантирмоқдалар.

Патологик анатомиянинг асосчиси Р. Вирхов ишлаб чиққан таълимот тарафдорлари бошқа нуқтаи назарда турдилар. Вирхов организмга «тирик бирликлар йиғиндиси» (яъни

хужайралар йиғиндиси), «хужайра-лар давлати» деб қарарди. Вирховнинг издошларидан Брюкке ва Фер-ворн кўп хужайрали организмдаги ҳар бир хужайрапи мустақил «элементар организм» деб ҳисобладилар. Вирхов ва унинг издошлари шундай тасаввурга асосланиб, организм функцияларини айрим хужайра-лар функциясининг арифметик йиғиндиси, деб билдилар; организм-нинг бир бутунлигини том маъноси билан инкор қилдилар. Вирхов ва шогирдларининг патология соҳасида олган кўп янги ва қимматли фактлари нотўғри изоҳланганига ҳам сабаб шу.

Вирхов тўқималардаги патологик ўзгаришлар мазкур тўқима хужайраларидаги касалликнинг маҳаллий кўрипиши деб ҳисоблади-ю, бутун организмга таъсир кўрсатмайдиган, унда патологик ўзгариш ва реакцияларни вужудга келтирмайдиган соф маҳаллий касалликлар йўқлигини зътиборга олмади. Хужайралар патологияси ҳақида Вирхов илгари сурган таълимотнинг принципиал хатоси шуки, у организмнинг бир бутунлигига етарли аҳамият бермади, организм фуикцияларини уни ташкил қилган хужайралар функциясидангина иборат деб бўлмади, чунки хужайраларининг бирлашуви ва ўзаро таъсири натижасида бир бутун организмнинг сифат жиҳатидан янги қонуниятлари келиб чиқади. XIX асрда асосан И. М. Сеченов, И. П. Павлов, С. П. Боткин, А. А. Остроумов, В. М. Бехтеревлар каби рус физиологлари ва клини-цистлари ишлаб чиққан прогрессив, материалистик таълимот — нервизм организм бутунлиги ҳақидаги виталистик ва идеалистик концепциялар-га ва Р. Вирхов назариясига қарши туради. Невризм организмнинг бир-бутун ва қисмлар бутуи организмга нерв системаси орқали бўйсунди, деган тасаввурга асосланади. Марказий нерв системасига эга бўлган одам ва ҳайвонларда бу система бутун организм функцияларини бош-қариб, уйғунлаштириб туради ва унинг ҳаёт фаолиятини яшаш шаро-итига бир бутун қилиб мослаштиради. Невризм позициясидан қараган-да, кўп хужайрали организм хужайраларининг ўзича модда алмаштириш, нафас олиш, таъсирланувчанлик, кўпайишга қодирли-гидан бу хужайралар мустақил организмлар экан, деган маъно чиқ-майди; уларнинг фаолияти бир бутун организмга бўйсунди.

Невризм деган таълимот бутуи XIX аср давомида тўпланган жуда кўп фактларга асосланган. Невр йўли билан бошқарилишни ўрганиш гўша асрнинг энг катта муваффақиятларидан бири бўлди. Кўп олимлар (Францияда Ф. Мажанди билан Кл. Бернар, Германияда К. Людвиг, О.Р.Гейдепгайн, ака-ука Э. ва Э. Веберлар, Россияда А. П. Вальтер, 5" И. Ф. Цион, В. Ф. Овсянников, Н. А. Миславский, И. П. Павлов, Англия да У. Гаскелл билан Ж. Ленгли ва бошқалар) ўз ишларида электр ва химиявий моддалар билан таъсир этиши турли нервларни қирқиш мс% тодикалари ёрдамида ички органлар функциясининг нерв йўли билан бошқарилиш механизмининг аниқлашди. Юрак ва томирлар иннервация-си аниқланганини алоҳида қайд қилиб ўтиш лозим.

Ака-ука Э. ва Э. Веберлар сайёр (адашган) иервнинг юракка тор-мозловчи таъсир этишини, И. Ф. Цион симпатик нервнинг юрак қисқа-ришларини тезлаштирувчи таъсирини, И. П. Павлов эса шу нервнинг юрак қисқаришларини кучайтирувчи таъсирини кашф этди. А. П. Валь-тер, сўнгра Кл. Бернар томирларни торайтирувчи иннервацияни топиш-ди; кейинчалик Кл. Бернар ва бошқа тадқиқотчилар томирларни кен-гайтирувчи иннервацияни кашф этдилар. К. Людвиг ва И. Ф. Цион юрак билан аортадан бошланувчи, марказга интилувчи толаларни топдилар, бу толалар юрак ишипи ҳамда томирлар тонусини рефлекс йўли билан ўзгартиради. В. Ф. Овсянников узунчоқ мияда томирлар тонусини бошқарувчи марказни очди. Н. А. Миславский эса аввал Легалуа ва Флуранс томонидан кашф этилган нафас марказини му-камал ўрганди, бу марказ ҳам узунчоқ мияда жойлашган.

XIX асрда нерв системасининг трофик функцияси, яъни оргаи, тўқима ва хужайраларнинг модда алмаштиришига ва озикланишига, бошқача гйтганда, трофикасига нерв системасининг таъсир этиш ҳақи-даги тасаввурлар баён қилинди ва экспериментал йўл билан асосланди. Бундай тасаввурларни Ф. Мажанди, Кл. Бернар ва Р. Гейденгайн баён қилишди. 1824 йилда Ф. Мажанди тўқималарга боровчи нервлар қирқиб қўйилгач шу

тўқималарда содир бўлувчи патологик ўзгаришларни тасвир этди. Кл. Бернар узунчоқ миянинг маълум қисмига нина санчилгач углевод алмашинувини ўзгаришини кузатди. Р. Гейденгайн симпатик первлар сўлак таркибига таъсир этишини кўрсатиб берди. И. П. Павлов нервларнинг юракка трофик таъсир этишини аниқлади ва ўзигача мавжуд бўлган барча материални тўплаб, нерв системасининг трофик функцияси ҳақидаги таълимотни яратди. Бу таълимот XX асрда тас- дикланди ва янада ривожланди.

XIX асрда нерв фаолиятининг рефлектор назарияси яратилди. XIX аср бошларида орқа мия рефлекслари ўрганилди ва рефлекс ёйи анализ қилинди: Ф. Мажанди билан И. Мюллер марказдан қочувчи ва



Иван Михайлович СЕЧЕНОВ  
(1829—1905).

марказга интилувчи толалар-нинг орқа мия илдизларида тарқалишини аниқлашди (Ма-жанди қонуни). XIX асрнинг 20-йилларида М. Флуранс ўз тадқиқотларида кушларнинг бош мия, катта ярим шарлари-ни олиб ташлаб, сезги ва их-тиёрий ҳаракатларнинг келиб чиқишида шу яримшарларнинг ролини экспериментда исбот-лади.

1862 йили марказий нерв системасидаги тормозланиш процессини очган, 1863 йили эса «Бош мия рефлекслари» деган гениал асарини нашр қилган И. М. Сеченовнинг иш-лари жуда катта аҳамиятга эга бўлди. И. М. Сеченов уш-бу китобида бош мияда рўй берадиган процессларнинг, шу жумладан одамнинг фикрла-ши каби мураккаб процесслар-нинг рефлектор табиати ҳақи-даги идеяни ривожлантирди. И. М. Сеченов шу билан олий нерв фаолияти физиоло-гиясига асос солди,

физиоло-гиянинг бу соҳасини кейинча-лик И. П. Павлов ривожлантирди.

XIX асрнинг иккинчи ярмида марказий нерв системаси турли қисмларининг фуикционал аҳамияти ўрганила бошлади, бунинг учун бош мия билан орқа миянинг турли қисмларини олиб ташлаш ёки уларга таъсир этиш методикалари қўлланилди (Г. Фритш ва Гитциг, Ф. Гольц, Г. Мунк, В. М. Бехтерев, Л. Лючиани тадқиқотлари).

Нисбатан нормал физиологик шароитларда турли органлар функ-циясини кузатиш имкоинини берувчи операциялар методикаси, яъни физиологик экспериментнинг хирургик методикаси XIX асрда физиоло-гиянинг ривожланиши учун муҳим аҳамиятга эга бўлди. Наркоз қўл-ланила бошлагач ва асептика билан антисептика қодалари ишлаб чиқилгач (булар операция қилинган ҳайвоннинг ийфекциядан сақла-нишини, жароҳатлари яхшироқ битишини ва ҳайвоннинг операциядап кейин омон қолишини таъминлади) физиологияда хирургик методика айниқса кенг татбиқ этила бошлади. XIX асрда турли органлар функциясини ўрганиш учун ўнлаб операциялар ишлаб чиқилди (В. А. Ба-сов, Тири, Велла, Гейденгайн, Қлеменцевич, И. П. Павлов). Ҳозирги замон овқат ҳазм қилиш физиологияси оператив хирургия методикаси-нинг ёрдамида, фистула методикасининг ёрдамида, асосан И. П. Пав-лов ва шогирдларининг ишлари туфайли яратилди.

XIX асрда, айниқса унинг иккинчи ярмида, физиологик билимлар ғоят кенгайиб, чуқурлашиб борди. Физиологиянинг ютуқлари материа-листик дунёқарашнинг илмий жихатдан асосланишига ёрдам берди. Материалистик дунёқараш бу аср табиийётига анча сингиб қолди. XIX аср бошларидаги биологларнинг дунёқарашида асосий йўналиш бўлган витализм ўз позицияларини қўлдан бой беришга мажбур бўлди. Шунга қарамай бутун аср давомида турли олимларнинг асарларида виталис-тик ва бошқа идеалистик концепцияларни кўриш мумкин. Масалан, ўша давр физиологлари орасида, айниқса Германияда, физиологик идеа-лизм, апустизм, кондиционализм ва б. идеалистик йўналишлар ёйилди. Таниқли немис физиолог И. Мюллер томонидан ривожланти-рилган физиологик идеализм (бу ном

уни танқид қилган материалист философ Л. Фейбербахдан олинган) ташқи оламни сезги органлари ёрдамида билиб бўлмайди, деган ғайри илмий тасаввурни асослашга уриниб кўрди. Сезги органлари биздан ташқарида мавжуд бўлган реал воқеликни эмас, балки шу органларга гўс хос бўлган сифатларни се-зади, деб исбот қилмоқчи бўлишди. Э. Дюбуа-Реймон тарғиб қилган агностицизм табиётнинг баъзи проблемаларини, жумладан, ҳаёт ва инсон тафаккури проблемаларини ҳеч қачон ҳал қилиб бўлмайди, улар-ни билиб бўлмайди деб тан олишдан иборат. Физиологияда М. Ферворн тарғиб қилган кондиционализм ҳодисаларнинг бирор сабаб билан рўй беришини инкор этади. Буларнинг барчаси моҳияти билаи ғирт реакци-он ва ғайри илмий йўналишлардир.

Материализм ҳали метафизик, механик материализм бўлиб тургани ва чеклангани сабабли бир қанча табиатшунослар материализмдан юз ўгирди; айрим ҳодисалар орасидаги ўтишлар ва боғланишлар етарли тушуниб олинмас эди. XIX асрда ўша вақтдаги методология асосида, механик материализм позициясида тушунтириб бўлмаган бир талай кўп илмий фактлар тўпланди. Натижада, В. И. Ленин ёзганидек, физиолог-лардан бир қисми «реакцион философияга ботиб қолдилар ва метафизик материализмдан диалектик материализмга тўғри ва бирдан кўтарила олмадилар». XIX асрнинг иккинчи ярмидаги рус физиологлари учун характерли белги шуки, улар материалистк дунёқарашни изчиллик билан ҳимоя қилишди. Бу — рус материалист философлари А. И. Гер-цеи, В. Г. Белинский, Д. И. Писарев, Н. Г. Чернышевскийлар кучли таъсир кўрсатганлигининг самарасидир.

## **XX асрда физиологиянинг ривожланиши**

XX асрда физиологиянинг ривожланишида янги давр бошланди, бу даврнинг характерли белгиси шуки, ҳаёт процессларини тор аналитик тушунишдан кенг синтетик тушунишга ўтилди. Олий нерв фаолияти ҳақида И. П. Павлов яратган таълимот физиологиянинг муҳим муваф-фақияти бўлди. И. П. Павлов рефлектор назарияни жуда кенгайтирди ва ривожлантирди, одам ва юксак ҳайвонларнинг ташқи муҳит таъси-рига мукамал ва мураккаб жавоб беришини таъминловчи нерв меха-низмини ўша назария асосида очиб берди. Шартли рефлекс шундай механизм бўлиб, олий нерв фаолиятининг органи эса бош мия ярим шарлари пўстлогидир.

И. П. Павлов, унинг кўпдан-кўп шогирдлари ва ҳамкорлари бош мия катта ярим шарлари пўстлоғида содир бўладиган асосий процесс-ларни ўрганишди, мия пўстлоғи организм билан муҳит ўртасидаги муносабатнинг энг мураккаб шакллариини ҳамда организмниг олий интеграциясини таъминлашиини (яъни унинг барча орган, тўқима, ҳу-жайралари функциясини бирлаштириб туришини) экспериментда исбот этишди.

Ҳайвоилардаги олий нерв фаолияти қонуниятларининг апиқланиши туфайли одам бош мияси фаолияти қонунларини очишга яқиндан ёнда-шиш мумкин бўлиб қолди. Шунинг натижасида икки сигнал системаси

ҳақидаги таълимот яратилди, ик-кинчи сигнал системаси фақат одамга хос бўлиб, нутқ ва абстракт тафаккур билан боғланган.



ИВАП ПЕТРОВИЧ  
ПАВЛОВ (1849—  
1936).

Жаҳон физиологиясида янги йўналишни яратган И. П. Павлов эътиқодли ва» изчил материалист бўлиб, материянинг бирламчи ва онгнинг иккиламчи эканлигини эътироф этар эди. У «психик фао-лият бош мия маълум массасининг физиологик фаолият натижасидир» деб уқтирарди. Павловиинг олий нерв фаолияти ҳақидаги таълимоти философик жиҳатдан катта аҳамиятга эга, чунки у В. И. Ленин яратган инъикос назариясига табиий ил-мий асос беради. Бу таълимотнинг ривожланиши идеализмга қақшат-ғич зарба берди. И. Павлов ўз таълимотига идсалист олимлар салбий қарашларини олдиндан билиб, 1906 йилдаёқ қуйидагиларни кўрсатган эди: «Чинакам, изчил таби-атшунос ҳаётнинг сўнгги чсгарасига тегар экан, катта тушунмовчилик-лар бўлиши мумкин, табиёт ҳоди-саларининг шу соҳасини қадимдан ва одатга кўра бошқа нуқтаи назар-дан муҳокама қилиб келган ва фақат шу нуқтаи назарни бу ҳолда бир-дан-бир қонуний деб эътироф этиб келган кишилар қаршилик кўрса-тиши мумкин».

«Ҳаёт ҳодисаларини синтетик метод билан ўрганиш йўлида эри-шилган муваффақиятлар билан бир қаторда, ҳозир физиологик про-цессларни аналитик метод билан текшириш ҳам янада катта муваффа-қиятларга эришди. Органлар билан тўқималаргина эмас, балки айрим хужайралар ва ҳатто хужайранинг структура элементлари (ядро, мито-хондриялар, айрим нерв толалари) ҳам физиологик ва биохимиявий тадқиқотлар объекти бўлиб қолди. Фаининг *микрофизиология* деб аталган алоҳида соҳаси ривож топди, у бир томондан, микрообъект-ларни, иккинчи томондан, вақтнинг микроинтервалларида (секунднинг мингдан бирига тснг ёки ундан кам вақт оралиғида) ўтадиғап ва миқ-дор жиҳатидан жуда оз ўлчовлар билан ифодаланадиган процессларни ўрганади. Физиологияда ва биологик химияда физика билан электро-ника, физик, аноргаиик ва органик химия муваффақиятларидан фой-далянилиши туфайли организмда ва унинг структура элементларида

ғоят қисқа вақт ичида ўтадиган ва ғоят кичик миқдорлар билан ифода ланадиган процессларни ўлчаш мумкин бўлиб қолди.

XX асрда оралиқ модда алмашинув процесслари, яъни хужайра, тўқима ва органларда турли химиявий бирикмаларнинг ўзгариш про-цесслари синчиклаб текширилди. Тадқиқотчилар химиявий статикани ўрганишдан химиявий динамикани аниқлашга ўтдилар. Радиоактив ёки оғир изотоплари бўлган моддаларни организмга киритиш, яъни нишон-ли атомлар методикаси сўнгги йилларда физиология билан биохимияга шу жиҳатдан катта ёрдам берди. Бирор бирикмада изотоп борлиги шу бирикманиннг организмдаги тақдирини, яъни химиявий ўзгаришларини кузатишга ёрдам берадиган «нишон» ҳисобланади. Тўқималарда ва уларнинг экстрактларида баъзи моддаларнинг изларини топишда мик-рохимиявий анализ методикаси кенг расм бўлди. Шу муносабат билан электрофорез ва хроматография методикаларини эслатиб ўтса арзийди.

Организмдаги химиявий динамикани ўрганиш асосида турли хи-миявий процессларнинг функционал ўзгаришларга, физиологик фаоли-ятга боғлиқ эканлиги аниқланди, *химиявий физиолоеия* (ёки *функцио-нал биохимия*) деган янги соҳа вужудга келди. Мускул қисқаришининг химиявий дииамикаси аниқланганлиги ва мускуллар ишлаётганда фой-даланиладиган энергия манбаи топилганлиги бу соҳаниннг катта муваффақиятидир (О. Мейергоф, Я. О. Парнас, Э. Лундсгаард). Фос-фат кислота қолдиғига эга бўлган баъзи органик бирикмалар (адено-зинтрифосфат, крсатинфосфат)дап фосфат кислота молекуласи

ажралиб кетганда бир талай энергия бўшаб чиқар экан, мускуллар қисқарганда шу энергиядан фойдаланади. Физиологлар ва биохимиклар мускул қисқаришининг табиатини аниқлашга жуда яқинлаб қолишди: мускул оқсиллари — миозин ва актомиозиннинг коллоид-химиявий ҳолати ва физик-химиявий хоссалари ўзгарганда механик энергия бўшаб чиқиши, яъни ташқи иш бажарилиши, мускулнинг қисқарувчи оксигени — миозин ферментатив хоссаларга эга бўлиб, аденозинтрифос-фат кислотадан бир молекула фосфат кислота ажралиб чиқишини тезлатиши кўрсатиб берилди (В. А. Энгельгарт билан М. Н. Любимова, А. Сцент-Дьордьи ва бошқалар).

Химиявий физиология соҳасидаги тадқиқотларнинг ривожланиши ҳозир асрда эндокринология, витаминлар ҳақидаги таълимот, медиа-торлар ҳақидаги таълимот каби янги соҳаларнинг яратилиши билан нишонланди.

*Эндокринология* ички секреция безлари — эндокрин безларнинг физиологиясини, биохимиясини ва патологиясини ўрганади. Эндокрин безлар юқори физиологик активликка эга бўлган, яъни оз миқдорда гавдадаги кўп органлар ҳолати ва фаолиятини ўзгартира оладиган химиявий бирикмалар — гормонларни ишлаб, қонга чиқаради. Ички секреция безлари функциясига биринчи марта клиницист-врачлар аҳа-мият беришган. Улар баъзи касалликларнинг келиб чиқишини шу безлар патологиясига боғлашган. Анча вақтдан сўнг, XIX аср охири-дагина физиолог Броун-Секар, кейинчалик XX асрда бошқа олимлар ҳам ички секреция безларида, масалан, жинсий безлар, буйрак усти безлари, меъда ости бези, қалқонсимон без, қалқонсимон без олдидаги безчалар, гипофизда юксак актив моддалар ҳосил бўлишини исбот этди-лар. Эндокрин безлар функцияси экспериментда синчиклаб ўрганил-ганлиги асримизнинг муваффақиятидир. Фаннинг бу соҳасида катта ютуқларга эришилди: кўпчилик гормонларнинг химиявий таркиби ва таъсир этиш механизми аниқланди; бир қанча гормонлар лаборатория-ларда химиявий синтез йўли билан олинди, баъзи касалликлар ички секреция безларининг етарли ишламаслигидан, баъзилари эса, аксинча, гормонларнинг ортқича ишланишидан келиб чиқиши аниқланди; физио-логик маълумотларга асосланиб, кўпчилик эндокрин безларнинг касал-ликларини самарали даволаш усуллари ишлаб чиқилди.

Витаминлар ҳақидаги таълимот — *витаминология* — овқатдаги оқсиллар, ёғлар, углеводлар ва минерал тузларга кирмайдиган, орта низм учун энергия манбаи ҳисобланмайдиган, бироқ модда алмашинуви ва ўсиш процессларини бошқариб туриш учун зарур бўлган махсус моддаларни текширади. Витаминларни 1880 йилда Н. И. Лунин кашф этган, бироқ уларни ҳар томонлама текшириш фақат 1910—1912 йил-лардан бошланди. «Витаминлар» деган терминни поляк олими К- Функ таклиф қилган. Янги соҳа физиологлар, биохимиклар, синтетик химик-лар, патологлар ва турли клиник ихтисосларнинг намояндалари диққа-тини жалб этди. Ҳозир 30 га яқин витамин маълум; улардан кўпчили-гининг химиявий тузилиши ва таъсир этиш механизми аниқланган; аксари витаминларни тозалаш ва химиявий синтезлаш усуллари ишлаб чиқилган. Улар модда алмашинуви процессининг нормал ўтиши учун зарур эканлиги ва баъзи витаминлардан ферментларнинг актив груп палари ҳосил бўлиши аниқланган, турли ёш ва касбдаги одамларга бир суткада зарур витаминлар миқдори белгиланган. Овқатда витаминлар бўлмаганда ва кам бўлганда содир бўлувчи касалликларни аниқлаш, даволаш ва олдини олишда ғоят катта ютуқларга эришилган.

*Медиаторлар ҳақидаги таълимот* нерв охирида ҳосил бўладиган баъзи химиявий бирикмаларнинг физиологик ролини ўрганади. Медиа-торлар нерв импульсини нерв охиридан периферик органларнинг ҳужай-раларига ёки нерв ҳужайраларига ўтказувчи химиявий моддалардир. Медиаторларни 1920 йилда О. Леви бақанинг ажратилган юрагидаги нервларга таъсир этиб тажрибада аниқлади. Бу кашфиёт жуда кўп олимларнинг тадқиқотларида тасдиқланди ва янада ривожланди (СССР да А. Ф. Самойлов, А. В. Кибяков ва бошқалар, АҚШда У. Кен-нон, Д. Нахмансон, Англияда Г. Дейл, В. Фельдберг, Бельгияда М. Бакк, Францияда Б. Минц). Марказий ва периферик нерв система-сининг ҳамма қисмлари кўзгалганида ёки тормозланганида физиологик актив моддалар ҳосил бўлиши эндиликда аниқланди. Ацетилхолин, адреналин ва унинг ҳосиласи —

норадреналин, шунингдек баъзи бошқа моддалар медиаторлар эканлиги кўрсатиб берилди; уларнинг таъсир этиш механизми зўр бериб ўрганилмоқда. Медиаторлар нерв охирида-да нерв импульсини ўтказишдан ташқари, нерв тўқимасининг қўзғалувчанлигини ва физиологик ҳолатини ўзгартира олиши ҳам аниқланди. Медиаторларни ўрғапиш клиника учун амалий жиҳатдан муҳим натижалар берди. Нерв системасининг бир қанча касалликларида ва захарланишнинг баъзи турларида медиаторлар ҳосил бўлиши, таъсир этиши ва парчаланиши бузилар экан. Бундай касалликлар ва захарланишларни даволашнинг янги методлари шу асосда тавсия этилди ва практи-када жорий қилинди.

Эндокринология, витаминология ва медиаторлар ҳақидаги таъли-мотнинг муваффақиятлари туфайли организм ҳаёт фаолиятини бошқа-ришда баъзи химиявий бирикмаларнинг ғоят муҳим аҳамияти борлиги маълум бўлди. Химиявий факторлар функцияни бирлаштириш, ўйғун-лаштириш ва бошқаришда қатнашади. Бир хил ҳужайра ва тўқима-ларда ҳосил бўлиб қон ва тўқима суюқлиги орқали бошқа ҳужайралар-га етиб борадиган моддаларнинг организм функцияларига таъсир кўрсатиши *гуморал регуляция* деб аталади (латинча пштюг — суюқлик сўзидан). Бироқ гуморал регуляцияни нерв системасидаи мустақил, алоҳида бошқарувчи (регулятор) система деб тасаввур қилиш нотўғри. Организмда гуморал, химиявий факторларнинг ҳосил бўлиши ва таъсир

қилишини нерв системаси бошқариб туради. Бошқаришнинг гуморал механизми нерв механизмига бўйсунди, нерв механизми эса бир бутун организмда функцияларнинг бирлаштирилиши, ўзаро таъсири ва бош-қарилиши (регуляция) нинг юксак формасидир. Гуморал регуляция факторларининг ҳосил бўлиши ва таъсир этиши функциялар нерв-гуморал регуляциясининг бир бутун занжиридаги звенолардан бири-дир. Нерв-гуморал регуляция ҳақидаги таълимот совет тадқиқотчилари Л. А. Орбели, К. М. Биков, Л. С. Штерннинг жуда актив иштирокида ишлаб чиқилди.

Тадқиқотларнинг физик йўналиши ҳам физиологияни катта янги-ликлар билан бойитди. Аввало электрофизиология ютуқларини қайд қилиб ўтиш керак, бу ютуқлар асосан электроника ва радиотехникадан фойдаланиш натижасида қўлга киритилди. XX асрнинг бошларида торли гальванометр (В. Эйнтховен, А. Ф. Самойлов), кейинчалик электр токи ёки кучлапишини кучайтирувчи электрон асбоблар ва осцилло-графлар (Г. Гассер, Э. Эдриан) қўлланилиши туфайли марказий ва периферик нерв системаси, юрак ва мускулларда рўй берувчи электр ҳодисаларини синчиклаб анализ қилиш мумкин бўлди.

Бу тадқиқотларнинг аҳамияти шуки, ҳаракат токи ёки потснциал деб аталувчи электр ўзгаришлари қўзғалиш процессига муқаррар ҳам-роҳ бўлади. Электрофизиологик тадқиқотлар медицина практикасида кенг расм бўлди. Масалан, юрак фаолиятининг электр кўринишларини қайд қилиш — *электрокардиография* — юрак касалликларида юрак фао-лияти бузилганини билиб берадиган нозик диагностик усул бўлиб қолди. Бош мия фаолиятининг электр кўринишларини ўрганиш — *электроэн-цефалография* бош миянинг баъзи касалликларини аниқлашда, жумла-дан ўсмалар локализациясини билишда муҳим аҳамиятга эга.

XIX аср охирида ривожлана бошлаган физик химия назарияси ва усулларида XX асрда физиологлар фойдалана бошлашди. Физио-логик процессларни ҳал қилиш учун физик химия қонунларини татбиқ этишга В. Ю. Чаговец (1896—1903), кейинчалик эса америкалик биолог Дж. Леб, немис олимларидан физиолог Ю. Бернштейн ва физик химик В. Нернст, рус физиги ва физиолог П. П. Лазарев биринчи марта уриниб кўришди. В. Ю. Чаговец тирик тўқималардаги электр ҳодисала-ри табиатини аниқлаш учун С. Арренниуснинг электролитик диссоциа-ция назариясини татбиқ этди ва биоэлектр потеициаллари тўқималар-даги электролитлар концентрациясининг фарқ қилиши натижасида пайдо бўлади, деган хулосага келди. Кейинчалик В. Ю. Чаговец нерв-нинг таъсир этилаётган қисмидаги ионлар концентрациясининг ўзгари-ши нервнинг таъсирланишига асос бўлади, деган тасаввурни ривожлантирди. Бу тасаввурлар кенг эътироф этилди ва нерв процесси-нинг моҳияти ва қўзғалишнинг электр белгилари табиати ҳақидаги замо-навий гипотезаларга асос бўлди (А. Ходжкин, А. Хаксли ва бошқалар).

Нерв толаларидан импульслар ўтаётганида кислород кўпроқ ўз-лаштирилиб карбонат ангидрид ҳам кўпроқ ажралиб чиқиши (бу эса қўзғалган нервда оксидланиш процесслари кучайганидан далолат беради) асримизнинг 20—30-йилларида кўрсатиб берилди. Сўнгра, А. Хил термoeлектр билан ўлчаш усулини такомиллаштиргани туфайли, нервдан қўзғалиш тўлқини ўтаётганда ва шундан кейин иссиқлик ҳосил бўлишини аниқлаш мумкин бўлди. Физиологлар шу тажрибаларга асосланиб, қуйидаги муҳим ҳулосага келишди: нерв импульсининг ўтиши мураккаб процессдир: аввал тола мембранасидан ионлар ўтиши натижасида ҳаракат токи вужудга келади; кейин энергетик модда алмашилишининг кучайиши муносабати билан мураккаб биохимиявий процесслар бошланади, шу процесслар натижасида нерв толаси мембранасининг ичи ва сиртидаги ионлар концентрацияси аввалги ҳолига келади ва энди нерв толаси навбатдаги импульсни ўтказишга яна қодир бўлиб қолади (А. А. Ухтомский).

XX асрда ички органларнинг функцияларини ва уларнинг бошқа-рилишини ўрганишда катта ютуқларга эришилди: юракнинг ишлаш қонуниятлари (Англияда Э. Старлинг, Т. Льюис, Россияда А. Ф. Са-мойлов, А. Б. Фохт, АҚШда К. Уиггерс), қон томир реакциялари (Германияда Г. Геринг, Бельгияда К. Гейманс, СССРда В. В. Парин ва В. Н. Черниговский), капилляр қон айланиши (Данияда А. Крог), нафас механизмлари ва газларнинг қонда ташилиши (Россияда Б. Ф. Вериге, Англияда Д. Баркрофт, Ж- Холден, АҚШда Д. ван Слайк, СССРда Е. М. Крепс), овқат ҳазм қилиш процессларининг химизми, бошқарилиши ва механизми (И. П. Павлов, Е. С. Лондон, Б. П. Бабкин, И. П. Разенков, К. М. Биков, В. М. Бэйлисс, А. Айви ва бошқалар), буйракларнинг ишлаш қонуниятлари (А. Кешни, А. Ри-чардс, А. Г. Гинецинский ва бошқалар) синчиклаб анализ қилинди. Нерв системасининг ички органлар, томирлар/тер безларини иннерва-цияловчи ва гавданинг барча тўқималаридаги модда алмашинувида қатнашувчи қисми, яъни вегетатив нерв системаси ҳақидаги таълимот яратилди (У. Гаскелл, Ж- Ленгли, У. Кеннон, Н. А. Миславский, Л. А. Орбели ва бошқалар).

Асримизда марказий нерв системаси қуйи қисмларининг физиоло-гиясипи ўрганишга катта ҳисса қўшилди: нерв марказлари ҳақидаги таълимот ривожлаптирилди, функциялар уйғунлашуви, яъни координа-циянинг умумий қонуниятлари, орқа мия, узунчоқ мия, ўрта мия, миёча, пўстлоқ ости ядроларида рефлектор реакциялар ўтишининг хусусият-лари ўрганилди (Англияда Ч. Шерриштон, Голландияда Р. Магнус, СССР да Н. Е. Введенский, А. А. Ухтомский, И. С. Бериташвили, Э. А. Асратян, АҚШда Ж. Дюссер де Баренн, Ж- Фультон, Австралияда Ж. Экклс ва бошқаларнинг тадқиқотлари). Бош мия ретикуляр форма-циясининг функцияси аниқланди (Г. Мэгуи ва Г. Моруци, П. К. Анохин ва бошқалар).

Солиштира физиология ва ўсиш физиологияси соҳасида ҳам кўп-гина янги фактлар ва назариялар пайдо бўлди, бу эса функцияларнинг эволюция йўллари ҳақидаги масалани ўртага ташлаш ҳамда фаннинг янги соҳаси — *эволюцион физиология* яратиш имконини берди (Л. А. Ор-бели, Х. С. Коштойанц ва б. қ.).

XX асрда илмий тадқиқотлар ва турли мамлакатларда физиология проблемаларини ишлаб чиқаётган тадқиқотчилар жуда кўпайиб кетди. Масалан, 1889 йили бутун дунёда физиология ва қўшни фанлар бўйича ҳаммаси бўлиб 700 дан сал ортиқ асар нашр қилинган бўлса, сўнгги вақтда билимнинг бу' соҳаларида йилига 30 000 дан ортиқ илмий асар эълон қилинмоқда.

Замонамизда илмий тадқиқотларнинг ташкил қилиниши ҳам ўзгар-ди. Ҳозир мураккаб аппаратлар билан жиҳозланган ва ҳар хил ихти-сосли мутахассислар ишлаётган катта илмий институт ва лаборатория-ларда тадқиқотлар олиб борилмоқда: физиология проблемаларини ҳал қилиш устида физиологлар билан бир қаторда биофизиклар, биохимиклар, морфологлар, математиклар ва инженерлар ҳамжиҳат бўлиб ишламоқдалар.

XX аср фанининг улкан ютуқлари шунга олиб келдики, кўпчилик табиатшунослар, жумладан физиологлар ҳам, материалистик позицияни маҳкам эгаллаб олишди. Лекин капиталистик мамлакатларнинг баъзи олимлари теология ва мистицизмга олиб боровчи ҳар



хил идеалистик, ғайри илмий «назариялар»ни ҳамон тан олмоқдалар. Баъзи физиологлар ва психологлар (масалан, Ч. Шерригтон, З. Фрейд) физиология-нинг энг мураккаб проблемаларини, жумладан олий нерв фаолияти проблемаларини шу «назариялар» асосида тушунтиришга уриниб кўришди. Ҳозирги замон табиатшунослари онгли ёки стихияли равишда уқиб олаётган материалистик дунёқараш идеалистик янглишиш ва хатоликларни муваффақиятли равишда енгиб бормоқда. Физиология соҳасидаги идеалистик оқимга қарши курашда И. П. Павловнинг олий нерв фаолияти ва организм бутунлиги ҳақидаги таълимоти катта роль ўйнамоқда.

## **ФИЗИОЛОГИЯНИНГ УМУМИЙ ҚОНУНИЯТЛАРИ ВА АСОСИЙ ФИЗИОЛОГИК ТУШУНЧАЛАР**

### **ОРГАНИЗМ ФУНКЦИЯЛАРИ**

Физиология тирик организм ва қисмларининг фуикциясини ўрганади. Шунинг учун, физиологияни баён қилишдан аввал «организм» ва «функция» тушунчаларига тўхтаб ўтишимиз керак.

#### **Организм**

*Организм* — органик оламнинг мустақил яшай олувчи, ўз-ўзини бошқара олувчи ва ташқи муҳитнинг турли ўзгаришларига бир бутун система сифатида жавоб бера олувчи бирлигидир. Организм ўз атрофидаги ташқи муҳит билан ўзаро таъсир этиб тургандагина яшай олади ва шундай ўзаро таъсир натижасида ўз-ўзидан янгиланиб туради. И. М. Сеченов таъкидлаганидек, «организмнинг яшашига ёрдам берадиган ташқи муҳит бўлмаса, организмнинг бўлиши мумкин эмас».

Ҳар қандай организмнинг характерли белгиси шуки, унинг структуралари муайян тарзда ташкил топган. Оддий тирик организмлар — вирусларда уларни ташкил қилувчи оксил молекулалари ва нуклеин кислоталар ташкил топган, холос. Бу ерда *организм ташилотининг молекуляр даражаси* ҳақида гапириш мумкин. Парамеция сингари анча юқори ташкил топган бир ҳужайрали организмлар мураккаброқ структураси билан таърифланади: ҳужайра ичида ядро, митохондриялар, юза ва протоплазма ичидаги мембраналар, вакуолалар дифференциалланади. Бу ерда *организм ташилотининг молекуладан юқори, ҳужайра даражаси* бор, унда ҳужайра ичидаги ҳар хил тузилмаларнинг функциялари дифференциалланади (табақаланади). Масалан, ҳаракат функциясини ҳужайра ичидаги қисқарувчи фибриллалар, хивчинлар ва киприкчалар бажаради; баъзи ҳужайраларда овқат ҳазм қилиш ва чиқарув функцияларини вакуолалар ўтайди ва ҳ. к.

Кўп ҳужайрали организмларнинг эволюцион ривожланиш процессида ҳужайралар дифференциалланади, яъни уларнинг катталиги, шакли, тузилиши ва функцияси фарқ қила бошлайди. Бир хил дифференциаллашган ҳужайралардан *тўқималар ҳосил* бўлади, ҳужайраларнинг тузилиш жиҳатдан бирлашуви, морфологик ва функционал хоссаларининг умумийлиги ва ҳужайраларнинг узаро таъсири тўқималарнинг характерли белгисидир. Турли тўқималар ўз функцияларига кўра ихтисослашади, яъни ҳаёт фаолиятининг турли процессларини бажаришга мослашади. Масалан, мускул тўқимаси ҳаракат функциясини бажаришга ихтисослашган бўлиб, характерли хоссаси қисқарувчанликдир, без тўқимаси ўз ҳужайраларининг баъзи

химиявий бирикмалар (гормонлар, ферментлар ва ҳ. к.)ни ҳосил қилиши ва ажратишига ихтисослашган. Тўқималарнинг юксак даражада дифференциаллашган хужайралари фаолиятнинг муайян турини бажаришга мосланиш билан бир каторда ҳамма хужайралар учун умумий функциялар: модда алмашинуви, овқатланиш, нафас олиш, чиқарув функцияларини ҳам бажа-ради. Тўқимани ҳосил қилган хужайралар ўзаро таъсир этиб туриши, тўқималар тузилишининг мураккаблиги ва функцияларининг ихтисослашгаилиги уларнинг морфологик ва функционал жиҳатдан ўзига хос бўлишини тақозо қилади, бу эса тирик организм *ташкilotининг тўқима даражаси* ажралиб чиқишига асос бўлди.

Организмлар тараққиёти (тур за индивид ривожланиши)нинг маълум босқичида турли тўқималардан тузилган органлар ҳосил бўлади. *Органлар* — турли тўқималарнинг структура ва функция жиҳатдан ўзига хос бирлашуви билан таърифланувчи анатомик тузилмадирлар. Улар бутун организмнинг яшаши учун зарур фаолиятнинг мураккаб турларини бажаришга ихтисослашган ишчи аппаратлардан иборат. Масалан, юрак қонни веналардан артерияларга ҳайдовчи насос вазифасини ўтайди, буйраклар модда алмашинувининг охириги продуктларини организмдан чиқариб ташлаш ва қондаги электролитлар концентрациясини доим бир хилда сақлаш функцияларини, кўмик — қон яратиш вазифасини бажаради.

Организмда структура ва функция жиҳатидан турлича органлар мавжудлиги организм *ташкilotининг орган даражаси* ҳақида гапиришга имкон беради.

Фаолиятнинг бирор мураккаб актини бажаришда қатнашувчи органлар йиғиндисидан анатомик ёки функционал бирлашма — органлар системаси вужудга келади. Гавданинг барча органлари фаолиятини бошқарувчи нерв ва эндокрин системалар, локомоция (фазода силжиш), нафас, қон айланиш, рвқат ҳазм қилиш, чиқарув, кўпайиш органларининг системалари шулар жумласидандир. Организмдаги бошқа ҳамма системаларнинг ҳолатини ва фаолиятини бирлаштириб, бошқариб турадиган ва унинг ташқн муҳитда юриш-туришини белгилаб берадиган нсрв системаси алоҳида роль ўйнайди. Яхлит организм фаолиятининг бирор турини бажаришга ихтисослашган органлар системасининг мавжудлиги *ташкilotининг система даражасини* белгилаб беради.

Тирик организмлар ташкilotининг санаб ўтилган ҳар бир даражаси фақат шу даражага хос бўлган ва бошқа даражаларни ўрганиш орқали тушуниб бўлмайдиган физиологик қонуниятлар билан таърифланади. Тирик организм ташкilotининг турли даражалари — молекула, хужайра, тўқима, орган, система даражаларини ўрганиш ва шунда тадқиқотчилар оладиган барча маълумотларни синтезлаш зарурки, буни уктириб ўтмоқ керак. Сабаби шуки, мураккаб тузилган (мураккаб ташкilotга эга бўлган) тирик организм — бир бутун яхлит *мавжудотдир*, унда барча структуралар, хужайралар, тўқималар, органлар ва уларнинг системалари бир-бирига уйғун бўлиб, бутун, яхлит организмга бўйсунган.

## Физиологик функциялар

*Физиологик функциялар* — ҳаёт фаолиятининг мосланиш учун аҳамиятли белгиларидир. Организм турли функцияларни ўтай туриб ташқи муҳитга мослашади ёки муҳитни ўз эҳтиёжларига мослаштиради.

Хужайра, тўқима, орган ёки организмнинг ҳар қандай физиологик функцияси тирик мавжудотларнинг тур ёки индивидда ривожланиши тарихи — филогенез ва онтогенезнинг натижасидир. Бу ривожланиш процессида тирик структураларнинг муайян функциялари пайдо бўлади ва улар миқдор ҳамда сифат жиҳатидан ўзгаради. Модомики шундай экан, ҳар бир айрим функциянинг вужудга келиши ва ривожланишини, яъни функциогенезни ўрганиш физиологиянинг муҳим вазифасидир.

*Модда ва энергия алмашинуви* тирик организмнинг асосий функциясидир. Бу процесс организмда ва унинг барча структураларида доимо ва бетўхтов рўй бериб турувчи химиявий ва физикавий ўзгаришлардан, моддалар ўзгаришидан ва энергия алмашинуvidан иборат.

Моддалар алмашинуви, ёки *метаболизм* ҳаётнинг зарур шартидир. Тирик ўликдан, тирик мавжудотлар олами анорганик оламдан моддалар алмашинуви билан фарқ қилади. Анорганик оламда ҳам моддалар ўзгариб ва энергия алмашиниб туради, бироқ тирик организм билан ўлик табиатда бу процесслар бир-биридан принципиал фарқ қилади. Бу фарқининг моҳиятини Ф. Энгельс «Табиат диалектикаси»да жуда яхши таърифлаб берган: «Анорганик жисмларда ҳам моддалар шундай алмашинуви мумкин, аслда ҳамма ерда химиявий таъсирлар гарчи жуда секин бўлсада воқе бўлгани учун ҳамма ерда-ҳам моддалар шундай алмашиниб туради. Бироқ фарқ шундаки, анорганик жисмларда моддалар алмашинуви уларни парчалайди, органик жисмларда эса моддалар алмашинуви уларнинг яшаши учун зарур шартдир». Моддалар алмашинуви тирик протоплазманинг яшашига

срдм беради ва унинг ўзидан янгилашиб туришига сабаб бўлади, моддалар алмашилиб турар экан, ҳаёт ҳам мумкин бўлади. Моддалар алмашинувининг тўхташи оқибатида организм ўлади, протоплазма емирилиб кетади, протоплазмага характерли бўлган химиявий бирикмалар, аввало оксил бирикмалар парчаланиб, ҳеч аввалги ҳолига қайтмайди.

Қолган барча физиологик функциялар — ўсиш, ривожланиш, кў-пайиш, овқатланиш ва овқатни ҳазм қилиш, нафас олиш, секреция ва ҳаёт фаолияти ташландиларини чиқариш, ҳаракат, ташқи муҳитнинг ўзгаришига жавобан рўй берувчи реакциялар ва шу кабилар модда алмашинувига боғлиқ. Ҳар қандай физиологик функция моддалар билан энергия алмашинувининг маълум йигиндисига асосланади. Бу сўз айрим хужайра, тўқима, орган ёки бутун организмнинг функцияларига бирдай тааллуқли.

Ҳар қандай функция бажарилаётганда организм хужайраларидаги физик-химиявий процесслар ва химиявий ўзгаришлар натижасида структура ўзгаришлари рўй беради. Баъзан бу ўзгаришларни микроскопик текширишда аниқласа бўлади. Бунда цито- ва гистохимиявий усуллар қимматли маълумотлар беради. Бу усулларнинг моҳияти шундаки, хужайра ва тўқималарда баъзи моддаларнинг жойлашуви ҳамда турли функция бажарилаётганда шу моддаларнинг ўзгариши махсус реактивлар билан аниқланади. Хужайра структурасининг ўзгаришини баъзан оптик микроскопда аниқлаб бўлмайди, чунки бундай ўзгаришлар субмикроскопик (яъни оптик микроскопда кўриш мумкин бўлган чегарадан ташқарида) бўлади. Ажрим қилувчи қобиляти оптик микроскопникига нисбатан каттароқ бўлган электрон микроскоп бундай ўзгаришларни аниқлашга ёрдам беради (электрон микроскоп тасвирпи 100 000 — 200 000 марта катталаштиради). Мускул қисқарган вақтда мускул хужайрасида, нерв охири нерв импульсини нервланувчи органга ўтказаятганда шу нерв охирида рўй берувчи субмикроскопик ўзгаришларни электрон микроскопда кузатиш мумкин бўлди. Ҳар қандай физиологик функция хужайра структурасининг ўзгаришига чамбарчас боғлиқ деган тасаввур гистохимиявий ва электронмикроскопик текширишлар оқибатида тасдиқланди. Структуранинг ўзгаришлари қайтар, тез тикланадиган бўлади. Айрим ҳоллардагипа улар қайтмас ўзгаришлар бўлиши мумкин. Мисол учун секреция (яъни хужайрадан турли моддалар чиқиши)нинг икки тури мавжудлигини кўрсатамиз: улардан бирида хужайра муайян моддаларни чиқарганига қарамай бутун қолади, иккинчисида хужайра қисман ёки бутунлай парчланади.

Организм, унинг орган ва хужайралари бажарадиган турли функцияларга асос бўлувчи процессларнинг табиатини тушуниш учун модда ва энергия алмашинувининг ғоят қисқа вақт (миллисекундлар ва ҳатто микросекундлар) ичидаги жуда кичик ўзгаришини ўрганиш жуда муҳим. Бунинг боиси шуки, хужайраларнинг кўнчилиқ муҳим функциялари миқдор жиҳатидан жуда кичик бўлган шу процессларга боғлиқ. Модомики шундай экан, жуда кичик миқдордаги ва тез ўтувчи физикавий ва химиявий процессларни аниқлашга имкон берувчи сезгир ва аниқ текшириш усуллари ишлаб чиқиш физиология учун ғоят муҳим. Олимларни янги текшириш усуллари билаи қуроллантирган физика, химия ва техниканинг замонавий муваффақиятларидан фойдаланиш физиологияга шу жиҳатдан жуда кўп янгилик берди. Масалан, температурани ўлчашда электр усуллариининг сезгирлигини ошириб, нерв толасидан бир нерв импульси ўтаётганида қанча иссиқлик ҳосил бўлиши аниқланди; бунда температура атиги  $2 \cdot 10^{-6}^{\circ}$  (1 градуснинг икки миллиондан бир бўлаги!) қадар ортади. Нерв импульсларининг ўтиши моддалар алмашинувининг оз бўлсада кучайишига боғлиқ эканлиги шу тариқа кўрсатиб берилди. Электрон кучайтиргич ва осциллографларнинг қўлланилиши туфайли нерв толалари ва уларнинг охириларида микровольтларга тенг келадиган электр потенциаллари фарқини ўлчаш ва шу йўл билан организм тўқималарига баъзи нервларнинг таъсир этиш механизмини аниқлаш мумкин бўлди. Химиянинг янги усуллари организмда оз миқдорда ҳосил бўлувчи ва унга  $1 \cdot 10^{-8}$  коицентрацияда таъсир кўрсатувчи кўпчилиқ химиявий бирикмаларнинг структурасини аниқлаш имконини яратди, бунинг натижасида организмдаги хужайра ва тўқималарнинг ўзаро химиявий таъсирини чуқурроқ тушуниш мумкин бўлди. Организм функциялари химиявий, физикавий, шу жумладан, механик ўзгаришларда намоён бўлиши билан бирга, уларни ана шу

Ўзгаришларнинг бирортасидан иборат деб бўлмайди, чунки ҳаётий функциялар химиявий, физикавий процессларнинг ўзаро боғлиқ бўлган мураккаб мажмуаси, бирлигидан иборат. Физиолог ҳар қандай тирик объект — айрим хужайра ёки юксак даражадаги мураккаб организмни ўрганар экан, физикавий, химиявий ва морфологик текширишларда олинган маълумотларни синтезлаши лозим, чунки организм механика, физика ва химияни ўзида, бир бутун қилиб бирлаштирувчи олий бирликдир» (Ф. Энгельс).

## ОРГАНИЗМ ВА ТАШҚИ МУҲИТ

Ҳар қандай организм — ҳоҳ бир хужайрали бўлсин, ҳоҳ кўп хужайрали бўлсин — яшаш учун муайян шароитга муҳтож. Муайян турдаги организм ўзининг эволюцион ривожланиш йўлида қайси ҳаёт муҳитига мослашган бўлса, ўша муҳит ҳаёт шароитини муҳайё қилиб беради. Организм моддий ва энергетик сарфларини тўлдирадиган овқат олиши учун ташқи муҳит имконият бергандагина ва организм ўзи учун зарур сувли ёки ҳаволи муҳитда яшаб, маълум температура, барометрик босим, ёруғлик интенсивлиги ва спектри ва шу кабилар мавжуд бўлгандагина унинг (организмнинг) функциялари нормал равишда рўёбга чиқиши мумкин.

Турли организмларнинг санаб ўтилган ташқи муҳит факторларига мослашиш формалари ва муҳит билан ўзаро муносабатлари ғоят турличадир. Масалан, ҳайвон организмлари органик озиқ моддаларга муҳтож бўлади ва аорганик моддалардан мураккаб органик бирикмаларни синтезлай олмайди. Яшил ўсимликлар эса, аксинча, энг муҳим биологик процесс — *фотосинтез* давомида аорганик моддалардан органик моддаларни синтезлай олади. Ҳайвон за ўсимлик организмларининг ташқи муҳитга муносабатидаги шу тафовут борлигидан, тирик табиатда моддалар айланиб туради.

Ўсимлик организмлари илдизлари орқали тупроқдан аорганик азотли бирикмалар (аммиак, селитра)ни олиб, азотли оксил моддаларни синтезлайди. Ҳайвон организмлари эса аорганик азотли бирикмалардан оксилларни синтезлай олмайди. Ҳайвон хужайраларида оксиллар фақат овқат билан олинadиган аминокислоталардан яратилади. Ҳаёт фаолияти процессида, дезаминланиш ва декарбоксилланиш натижасида аминокислоталар мудом парчалашиб, оддийроқ азотли бирикмалар (аммиак, мочеви́на ва б.) ҳоёил бўлиб туради. Ўсимликлар ва баъзи микроорганизмлар оксил бирикмаларни синтезлаш учун ўша оддийроқ азотли бирикмалардаи фойдаланади.

Кўпчилиқ ҳайвоиларнинг хужайралари аэроблардир, яъни улар озиқ моддаларнинг сув ва карбонат ангидридгача оксидланиши учун зарур бўлган молекуляр кислородга муҳтож бўлади, бу газ организмга ташқи муҳитдан кириб туради. Баъзи организмлар *анаэроблар*оир; улар эркин кислородга муҳтож бўлмайди; бу газдан фойдаланмайди, эркин кислород уларга ҳатто зарар қилади. Улар ҳаёт фаолияти учун зарур энергияни озиқ моддаларни анаэроб (кислородсиз) шароитда парчалаш йўли билан олади.

Турли организмларнинг температура, барометрик босим, ҳаво намлиги ва сувли муҳитдаги электролитлар миқдорига муносабати турлича. Масалан, организмларнинг баъзи турлари фақат дарё ва кўлларнинг чучук сувида яшай олади (чучук сувдаги туз миқдори 0.1% дан ошмайди), бошқа организмлар эса фақат денгиз сувида яшайди деигиз сушпшпг таркибида 3% га яқин электролит бор).

Ташқи муҳитнинг ҳар хил ўзгаришлари: озиқ моддаларнинг миқдори ва таркиби, ҳаво таркиби — кислород ва карбонат ангидрид, сувдаги электролитлар таркиби ва копцентрацияси, температура ва барометрик босим, ёруғликнинг спектри ва интеисивлигининг ўзгариши, шунингдек муҳитда заҳарли моддалар борлиги радиоактив нурланиш ва шу кабилар физиологик функцияларга кучли таъсир кўрсатади. Бу факторларнинг баъзилари физиологик процессларга хуш келса, бошқалари бу процессларни

сусайтиради ва организмни ҳалокатга олиб келади.

Ороганизмнинг ҳаёт фаолияти ташқи муҳитнинг маълум шароитидагина нормал бориши мумкин. Бу шароит ўзгаришининг йўл қўйиш мумкин бўлган чегараси унча катта эмас, яъни шароит бир қадар доимий бўлиши шарт. Шу билан бирга, юксак ҳайвонлар тоқат қила оладиган ташқи муҳит шароитининг ўзгариш чегараси ундаги аксари хужайраларнинг нормал ишлаши учун зарур чегарадан анча кенглигини назарда тутиш лозим. Бунга сабаб шуки, организм хужайралари ташқи муҳитга нисбатан озроқ ўзгариб турадиган ички муҳитда яшайди. *Ички муҳит* — қон, лимфа ва организм хужайраларини ювиб турадиган тўқима суюқлиғидир.

## ГОМЕОСТАЗ

Юксак ҳайвонлар организмда ташқи муҳитнинг кўпчилик таъсирига қарши турувчи, хужайраларнинг яшаш шароити бир қадар доимий бўлишини таъминловчи мосланишлар вужудга келган. Бу бир бутун организмнинг ҳаёт фаолияти учун жуда муҳим аҳамиятга эга. Мисоллар билан кўрсатайлик. Иссиқ қонли, яъни гавда температураси доимий бўлган ҳайвонларнинг хужайралари температура чегаралари тор (одамда 36—38° атрофида) бўлган шароитда нормал ишлайди. Температуранинг бу чегаралардан чиқиб кетиши хужайралар ҳаёт фаолиятининг бузилишига олиб келади. Шу билан бирга иссиқ қонли ҳайвонлар организм ташқи муҳит температураси анча ўзгарган шароитда яшай олади. Масалан, кутб айиги — 70° ва +20° — 30° температурада ҳам яшайверади. Бунинг боиси шуки, бир бутун организмнинг атроф муҳит билан иссиқлик алмашилиши, яъни иссиқлик ҳосил бўлиши (иссиқлик ажралиши билан давом этувчи химиявий процессларнинг интенсивлиги) ва иссиқлик чиқиб кетиши бошқарилиб туради. Масалан, ташқи муҳит температураси паст бўлганда иссиқлик кўпроқ ҳосил бўлади, иссиқлик чиқиб кетиши эса камаяди. Шунинг учун ташқи температура бир қадар ўзгарганда гавда температураси доимо бир даражада тураверади.

Организм хужайраларидаги электролитлар ва сув миқдорининг доимийлиги туфайли осмотик босим бир қадар доимий бўлгандагина хужайралар нормал ишлай олади. Осмотик босимнинг ўзгариши — ортиши ёки камайиши — хужайра функциялари ва структурасининг бузилишига олиб келади. Организм бир бутун бўлгани учун ортиқча сув кирганда ҳам, сувдан махрум бўлганда ҳам, овқатдаги тузлар миқдори кўп ёки кам бўлганида ҳам маълум вақт яшай олади. Бунинг боиси шуки, гавдада сув ва электролитларнинг доим бир хил миқдорда туришига ёрдам берувчи мосламалар бор. Сув ортиқча кирганда ортиқчаси чиқарув органлари (бўйраклар, тер безлари, тери) орқали организмдан тез чиқиб кетади, сув етишмаганда эса гавдада ушлаб қолинади. Чиқарув органлари организмдаги электролитлар миқдорини шу йўл билан бошқариб туради: чиқарув органлари ортиқча сувни тез чиқариб юборади ёки организмга тузлар етарли кирмаганда уларни организм суюқлиқларида ушлаб қолади.

Бир томондан қон ва тўқима суюқлиғидаги, иккинчи томондан хужайралар протоплазмасидаги айрим электролитлар концентрацияси турлича. Қон ва тўқима суюқлиғида натрий ионлари кўпроқ, хужайра протоплазмасида эса калий ионлари кўпроқ. Калий ионларини хужайра ичида ушлаб турадиган, натрий ионларининг хужайрада тўпланишига йўл қўймайдиган махус механизм борлигидан, хужайра ичи ва сиртидаги ионлар концентрацияси фарқ қилади. Табиати ҳали аниқланмаган бу механизм натрий-калий насоси деб аталган, у хужайрадаги модда алмашинуви процесси билан боғланган.

Организм хужайралари водород ионлари концентрациясининг ўзгаришига жуда сезгир. Бу ионлар концентрациясининг бирор томонга ўзгариши натижасида хужайраларнинг ҳаёт фаолияти кескин даражада бузилади. Организмнинг ички муҳитига водород ионлари концентрациясининг доимийлиги характерли бўлиб, бу доимийлик қон ва тўқима суюқлиғида буфер системалар борлигига (50-бет) ҳамда чиқарув органларининг фаолиятига

боғлиқдир. Қонда кислоталар ёки ишқорлар кўпайиб кетганда организмдан тезда чиқариб юборилади ва шу йўл билан ички муҳитдаги водород ионлари концентрациясининг доимийлиги сақланади.

Хужайралар, айниқса нерв хужайралари, кондагн қанд микдорининг ўзгаришига жуда сезгир, қанд эса муҳим озиқ модда бўлиб хизмат қилади. Модомики шундай экан, қондаги қанд микдорининг доимийлиги ҳаёт фаолияти процесслари учун катта аҳамиятга эга. Қондаги қанд кўпайиб кетганда жигар ва мускулларда ундан полисахарид— *гликоген* синтезланади, бу модда хужайраларда тўпланади, қондаги қанд камайганда эса, аксинча, гликоген жигар ва мускулларда парчаланиб, узум шакари ҳосил бўлади, бу модда қонга ўтади.

Ички муҳит химиявий таркиби ва физик химиявий хоссаларининг доимийлиги юксак ҳайвонлар организмнинг муҳим хусусиятидир. Бу доимийликни ифодалаш учун У. Қеннон кенг тарқалган *гомеостаз* ибрасини таклиф қилган. Бир қанча *биологик константалар*, яъни организмнинг нормал ҳолатини характерловчи барқарор микдорий кўрсаткичлар мавжудлиги гомеостазнинг ифодасидир. Бундай барқарор кўрсаткичларга: гавда температураси, қон ва тўқима суюқлиғининг осмотик босими, улардаги натрий, калий, кальций, хлор ва фосфор ионлари, шунингдек оксиллар билан қанд микдори, водород ионлари концентрацияси ва бошқалар қиради.

Ички муҳит таркиби, физик-химиявий ва биологик хоссалари доимийлиги мутлақ бўлмай, балки нисбий ва динамик эканлигини уқтириб ўтиш лозим. Бу доимийликка бир қанча орган ва тўқималарнинг бетўхтов ишлаши туфайли эришилади: ташқи муҳит ўзгаришларининг таъсирида ва организм ҳаёт фаолияти натижасида ички муҳит таркиби ва физик-химиявий хоссаларида рўй берадиган ўзгаришлар бир қанча орган ва тўқималарнинг бетўхтов ишлаши туфайли бараварланиб қолади.

Гомеостазнинг сақланиб туришида турли органлар ва уларнинг системалари турлича роль ўйнайди. Масалан, овқат ҳазм қилиш органлари озиқ моддаларнинг организм хужайралари фойдалана оладиган шаклда қонга киришини таъминлайди. Қон айланиш системаси органлари қонни тўхтовсиз ҳаракатлантириб ва организмда турли моддаларни ташиб туради, натижада озиқ моддалар, кислород ва организмнинг ўзида ҳосил бўлувчи турли химиявий моддалар хужайраларга келади, хужайралардан ажралиб чиқадиган ташландилар (парчаланиш маҳсулотлари), шу жумладан, карбонат ангидрид уларни организмдан чиқариб юборадиган органларга келади. Нафас органлари қонга кислород киришини ва организмдан карбонат ангидриднинг чиқариб юборилишини таъминлайди. Жигар ва бошқа бир қанча органлар кўпчилик химиявий ўзгаришларни юзага чиқаради — хужайраларнинг ҳаёт фаолиятида аҳамияти бўлган химиявий бирикмаларни синтезлайди ва парчалайди. Чиқарув органлари — буйраклар, ўпка, тер безлари, тери — органик моддалар парчаланишининг охирги маҳсулотларини организмдан чиқариб юборади ва қондаги, демак, тўқима суюқлиғидаги ва организм хужайраларидаги сув билан электролитлар микдори доимийлигини сақлаб туради.

Гомеостазнинг сақланишида нерв системаси жуда муҳим роль ўйнайди. Нерв системаси ташқи ва ички муҳитнинг турли ўзгаришларига ҳушёрлик билан реакция кўрсатиб, органлар билан системалар фаолиятини шундай бошқарадики, организмда рўй бераётган ва рўй бериши мумкин бўлган ўзгариш ва бузилишларнинг олди олинади ва тўғриланади.

Организм ички муҳитининг нисбий доимийлигини таъминлайдиган мосламалар ривожлангани туфайли, организм хужайралари ташқи муҳитнинг ўзгарувчан таъсирларини унчалик, писанд қилмайди. Кл. Бернар таъбири билан айтганда, «ички муҳит доимийлиги эркин ва мустақил ҳаёт шартидир».

Гомеостазнинг муайян чегаралари бор. Организм қайси шароитга мослашган бўлса, ўша шароитдан анча фарқ қилувчи шароитда айниқса узоқ турганда гомеостаз бузилиб, нормал ҳаётга имкон бермайдиган катта ўзгаришлар рўй бериши мумкин. Масалан, ташқи температура ўзгарганда (ошганда ёки камайганда) гавда температураси кўтарилиши ёки пасайиши, организм қизиби кетиши ски совиби қолиши, оқибатида эса ҳалок бўлиши мумкин.

Худди шунингдек, организмга сув ва тузлар кириши жуда камайганда ёки у мазкур моддалардан тамомила маҳрум бўлганда ички муҳит таркиби ва физик-химиявий хоссаларининг нисбий доимийлиги бир неча вақтдан кейин бузилиб, организм яшашдан тўхтади.

Тур ва индивид ривожланишининг муайян босқичларидагина гомеостазинг юксак даражаси вужудга келади. Тубан даражадаги ҳайвонларда ташқи муҳит ўзгаришларининг таъсирини камайтирадиган ёки баратараф қиладиган мосламалар етарлича ривожланган эмас. Масалан, гавда температураси иссиққонли ҳайвонлардагина нисбий доимий бўлади (*гомойотермия*). Сувққонли ҳайвонларнинг гавда температураси ташқи муҳит температурасига яқин бўлиб, ўзгариб туради (*пойкилотермия*). Янги туғилган ҳайвоннинг гавда температураси, ички муҳит таркиби ва физик-химиявий хоссалари вояга етган организмдаги каби доимий эмас.

Гомеостазнинг ҳатто салгина бузилиши ҳам патологияга олиб келади, модомики шундай экан, гавда температураси, қоннинг артериал босими, таркиби, физик-химиявий ва биологик хоссалари ва шунга ўхшаш нисбий доимий физиологик кўрсаткичларни аниқлаш касалликларни аниқлаш (диагностика) учун катта аҳамиятга эга.

## **МОДДА ВА ЭНЕРГИЯ АЛМАШИНУВИ — ОРГАНИЗМНИНГ АСОСИЙ ФУНКЦИЯСИ**

Модда алмашинув процесслари турли моддаларнинг ташқи муҳитдан организмга кириши, ўзлаштирилиши, ўзгариши ва ҳосил бўлган ташландилар (парчалапиш маҳсулотлари)нинг чиқарилишидан иборат. Организмда моддалар ўзгарадиган шу процессларда кўпгина турли химиявий, механик, термик ва электр ҳодисалари рўй беради, энергия бетўхтов ўзгаради: мураккаб органик бирикмалар парчаланганда уларнинг потенциал энергияси бўшаб чиқиб, иссиқлик, механик, электр энергиясига айланади. Иссиқлик энергияси ва механик энергия асосан организмда юзага чиқади. Организмда электр энергияси жуда оз бўшаб чиқади, аммо у нерв системасининг функцияларида муҳим физиологик аҳамиятга эга. Потенциал химиявий энергия баъзи организмларда ёруғлик энергиясига ҳам айланади.

Организмда бўшаб чиқадиган энергия гавда температурасини сақлаш ва ташқи иш бажаришга сарф бўлишдан ташқари, ҳужайраларнинг структураси ва ҳаёт фаолиятини сақлашда, уларнинг ўсиши ва ривожланиши билан боғланган процессларда ҳам фойдаланилади.

Ҳайвонлар организми унда парчаланувчи турли моддаларни ва талайгина энергияни доим сарфлаб туради. Шу сабабли у мураккаб органик бирикмалар бўлган овқатга эҳтиёж сезади, бу бирикмалар эса пластик материал ва энергия манбаи ҳисобланади.

Моддалар алмашинуви ва энергия ўзгариши бир-биридан ажратиб бўлмайдиган процесслардир. Энергия алмашинмаса, модда ўзгармайди ва моддалар алмашинмаса, энергия алмашинмайди. Организмда рўй берадиган энергетик процесслар натижасида кўпроқ иссиқлик ҳосил бўлади. Организмда бўшаб чиққан иссиқлик энергиясини аниқлаб, ташқи иш бажаришга кетадиган механик энергияни иссиқлик бирлигига айлантириб ҳисоб қилиб, организмнинг қанча энергия сарфлаганини аниқлаш ва алмашинув процесслари нечоғлик интенсив эканлигини билиш мумкин. Ҳозирги замон физиологияси энергетика маълумотларидан, термодинамиканинг назарий асосларидан ва биологик процессларни ўрганиш учун термодинамиканинг тадқиқот методларидан кенг фойдаланади. Тадқиқотда бундай йўл тутиш мумкинлигининг боиси шуки, тирик организмда модда ва энергия алмашинув процесслари табиийётнинг энг буюк қонуни — материя ва энергиянинг сақланиш қокунита мувофиқ содир бўлади.

Тирик организмда материя ва энергия яратилмайди ва йўқолиб кетмайди, улар фақат ўзгаради, ютилади ва ажралиб чиқади.

Буни исбот этадиган дастлабки экспериментал далилларни 1781 йилдаёқ А. Л. Лавуазье билан П. С. Лаплас

олишган. Улар муз калориметрда денгиз чўққаси сарфлаган иссиқлик миқдорини аниқлашган. Айни вақтда ҳайвоннинг карбонат ангидрид чиқариши текширилди, бу эса организмда оксидланган углерод (карбон) миқдорини билишга имкои берди. Сўнгра Лавуазье билан Лаплас калориметрда кўмир ёнганда бўшаб чиқадиган иссиқлик энергияси миқдорини аниқлашди, бу миқдор ҳайвон гавдасида оксидланган углерод миқдорига мос келадиган бўлди. Калориметрда икки турдаги текшириш натижалари бир хил бўлиб чиқди. Организмда энергия бўшаб чиқиши оксидланиш процессларининг оқибати эканлиги исбот этилди. Лавуазье билан Лапласнинг ҳулосалари қайта-қайта текшириб кўрилди, шу билан бирга тобора мукамалроқ тадқиқот техникаси татбиқ этилди ва назарий аҳамияти жиҳатдан ўхшаш натижалар олиnaverди. М. Рубнер итлар устида тажрибалар қилиб ва У. Этуотер одамлар устида тадқиқотлар ўтказиб, айниқса равшан маълумотлар олишди. Эксперимент гоят мураккаблигига қарамай, муайян озик моддалар организмда оксидланганда ҳам, организмдан ташқарида ёқилганда ҳам ажралиб чиқадиган иссиқлик энергияси миқдори тахсин қоларлик даражада бир-бирига мос келишини тадқиқотчилар аниқлашди.

### **Ассимиляция ва диссимиляция**

Моддалар алмашинуви ассимиляция ва диссимиляция деган икки процесснинг бирлигидан иборат.

Тирик материя яратилиш процесслари: организмга ташқи муҳитдан кирган моддаларнинг ҳужайралар томонидан ўзлаштирилиши, оддийроқ химиявий моддалардан мураккаброқ химиявий бирикмалар ҳосил бўлиши, организмда тирик протоплазманинг синтез қилиниши мажмуасини *ассимиляция* деб юритишади. «Ассимиляция» термини латинча *assimulo* — ўхшатаман сўзидан олинган бўлиб, луғавий таржимаси «ўхшатиш», «ўзлаштириш» демакдир, яъни ҳужайралар турли моддалардан шундай фойдаланадики, бу моддалар тирик материяга айланади, демакдир.

*Диссимиляция* (*dissimulo* — ўхшамайдиган қиламан сўзидан) — ҳужайралар структураси, жумладан *оқсил бирикмалар таркибига* ки-радиган моддаларнинг парчаланиши, бўлиниши, тирик материянинг емирилиши демакдир. Бунда парчаланиш маҳсулотлари организмдан чиқиб кетади.

Муайян биохимиявий процессларнинг ассимилятор ёки диссимилятор процесслар-эканлигини билиш кўпинча қийин бўлади. Масалан, организмда бир химиявий бирикмадан иккинчисига муайян химиявий группалар (фосфат кислота қолдиғи, амин группаси)нинг ўтказилиши — трансфосфорилланиш, трансаминланиш ва бошқа процесслар-шундай.

Ассимиляция ва диссимиляция бир-бирига қарама-қарши ва ўзаро ҳамбарчас боғланган. Ассимиляцияда диссимилятор процесслар кучаяди, булар эса ўз навбатида ассимилятор процессларга замин ҳозирлайди. Кўпинча тажрибалар ассимиляция билан диссимиляциянинг ўзаро-боғланганлигига мисол бўла олади. Бу тажрибаларнинг кўрсатишича, организм ўсаётганда ва ҳужайралар кўпаяётганда тирик протоплазма ҳосил бўлиши ва оқсил синтези кучаяди, айни вақтда парчаланиш реакциялари ҳам анча кучаяди. Шу сабабли организм ўсаётганда энергия сарфи кескин даражада кўпаяди. Денгиз қирписининг тухуми уруғлангач ҳужайралар кўпая бошлаб, оксидланиш процесслари 6 барабар кучайишини Варбург аниқлади. Худди шунингдек, ёмон ўсма тез ўсаётганда ҳужайралар янгидан зўр бериб ҳосил бўлади, айни вақтда бутун организмдаги диссимилятор процесслар кескин даражада кучаяди. Ассимиляция ва диссимиляция процесслари бир-биридан ажратиб бўлмайдиган даражада ҳамбарчас боғлиқ, лекин улар ҳаммаша ўзаро мувозанатланган бўлавермайди. Масалан, организм ўсаётганда иккала процесс интенсив бўлиб, ассимиляция нисбатан устун келади.

### **Оқсиллар, нуклеин кислоталар ва модда алмашинувидаги баъзи процессларнинг физиологик аҳамияти**

Бир организмнинг ва ҳар хил турга мансуб ҳайвонларнинг турли орган, тўқима, ҳужайраларида рўй берадиган химиявий ўзгаришлар бир хил эмас. Уларнинг физиологик аҳамияти ҳам турлича. Ҳужайра ва бутун организмнинг ҳаёт фаолиятида роль ўйнайдиган



муайян химиявий бирикмаларнинг ҳосил бўлиши — синтетик процесслар тирик организмлар ҳар хил турларининг турли тўқима, орган, ҳужайраларига ҳаммаси учун умумий ва фақат баъзилари учун ўзига хос процесслар ҳисобланади.

Турлар эволюцияси ва организмларнинг индивидуал ривожланиши морфологик ўзгаришлардагина эмас, функцияларнинг филогенези билан онтогенези заминидagi биохимиявий ўзгаришларда ҳам намоён бўлади (биохимиявий эволюция). *Форма ҳосил бўлиш* процесслари, яъни организмнинг ўсиши ва ривожланиши, ҳужайраларининг дифференциалланиши модда алмашинув процессларининг муайян йўналганлиги билан таърифланади. Ҳужайралар ядроси билан протоплазмасининг микроструктураларида, органеллаларида рўй берадиган молекуляр ва интрамолекуляр физик-химиявий процесслардаги тафовутлар уларнинг ҳаёт фаолият хусусиятларига, функцияларига чамбарчас боғлиқ.

Ҳужайралар ҳаётида — улардаги модда алмашинувида оксиллар билан нуклеин кислоталарнинг биологик аҳамияти каттароқ. Ҳаётнинг бошқа ҳамма белгилари шу моддаларга боғлиқ.

Сўнгги йилларда ҳужайралар ядроси билан протоплазмаси таркибидagi нуклеин кислоталарни ўрганиш катта илмий кашфиётларга олиб келди: организм оксилларининг синтезланишида ва ирсий хоссаларнинг ўтишида нуклеин кислоталарнинг қандай аҳамияти борлиги аниқланди.

Ҳужайра ядросининг нуклеин кислотаси — *дезоксирибонуклеин кислота* (ДНК) ва протоплазманинг нуклеин кислотаси — *рибонуклеин кислота* (РНК) ҳужайранинг энг мураккаб макромолекулаларидир. Булар бирталай моионуклеотидлардан иборат бўлиб, полимерлар — полинуклеотидлар ҳисобланади. ДНК молекуласида камида 10 000 моионуклеотид бор. Моионуклеотид молекуласининг негизи фосфот кислота билан беш углеродли канд (ДНК молекуласида дезоксирибоза ва РНК молекуласида рибозанинг навбатланувчи қолдиқларидан тузилган. Углевод қолдиқларига еи занжирларни ҳосил қилувчи азотли асослар: аденин, гуанин, цитозин ва тимин (ДНК молекуласида) ёки аденин, цитозин ва урацил (РНК молекуласида) бириккан. Моионуклеотидда шу турт асоснинг ҳар хил комбинацияларидан полинуклеотидларнинг жуда турпитуман структуралари вужудга келади. Крик билан Уотсоннинг рентгено структура тадқиқотлари (рентген нурларининг дифракциясини текшириш) шуни курсатдики, ДНК молекулалари бир-бирига чирмашадиган ва шу тариқа қушалок снирал ҳосил қиладиган иккита узунчоқ занжирдан иборат. ДНК структураси тирик организмларнинг ҳар бир тури учун специфик бўлади.

ДНК молекуласининг тузилиши РНК структурасини белгилаб беради; бу бирикманинг структураси эса ҳужайралар протоплазмасида синтезланадиган оксил молекулаларининг тузилишини, яъни оксил таркибига қиладиган аминокислоталарнинг жойлашув тартибини белгилаб беради. ДНК нинг ролини иморат лойиҳасини тузиб берадиган архитекторнинг ролига, РНК нинг ролини эса айрим қиштардан иморат қурувчи бинокор инженернинг ишига тенглаштиришади.

Қўпчилик биологлар ДНК га генетик ахборот эгаси, яъни ўз структураси билан организмнинг ирсий хоссаларини белгилаб берадиган модда деб қарашади. Ирсий хоссалар ДНК молекуласидаги асосларнинг жойлашув тартибиди кодланган; ривожланаётган эмбрион органларининг ҳужайраларида оксиллар ва ферментлар синтезининг ирсиятда мустақамланиб ҳолган хусусиятлари ДНК молекуласидаги асосларнинг жойлашув тартибига боғлиқ.

Бу тадқиқотлар К. А. Тимирязев ва бошқа таникли биологлар орзу қилганидек «органик формаларни яшаш» мумкин бўладиган замони яқинлаштирмоқда Ҳозирнинг ўзидаёқ бактерияларнинг бир штамидан иккинчисига ДНК қўчириб, бир штамни иккинчисига, яъни бир турчани иккинчи турчага айлантириш мумкин бўлиб қолди.

*Оқсиллар* (ёки протеинлар) энг мураккаб химиявий бирикмалар бўлиб, 20 турли аминокислоталарнинг турли комбинацияларидан таркиб топган полимерлардир. Оқсиллар биосинтези нуклеин кислоталарнинг бевосита йўналтирувчи иштирокида рўй беради, нуклеин кислоталар айрим аминокислоталардан оксил молекуласини йиғадиган «қарқо вазифасини ўтовчи қолип, андазага ўхшайди. Нуклеин кислоталардаги структура компонентларининг генезга алоқадор бўлган ҳар хил комбинациялари ҳужайраларда оқсиллар синтезини белгилаб беради; турли организмлар ва уларнинг ҳар хил орган, тўқималари молекуляр тузилиш жиҳатдан сонсаноксиз оқсилларни ҳосил қилади.

Ҳар хил турларга мансуб ҳайвонларнинг ва бир турга мансуб индивидларнинг, шунингдек бир индивиддаги

турли орган ва тўқималарнинг оксиллари фарқ қилади, Шунинг учун *хужайра оксилларининг* тур, индивид, орган ва тўқималарга оид *спецификлиги* ҳақида сўзлашади. Бир турли ҳайвон конига иккинчи турли ҳайвон оксилларини юбориш организм учун бефарқ бўлмай, турли реакциялар рўй бериши (иммунжисмлар — антителолар ҳосил бўлиши, анафилактик реакциялар ва шунгаўхшашлар — *>Лебеш* оксилларнинг турга оид спецификлиги билан боғланган. Ёт оксиллар табиий ҳолид, яъни махсус обработкadan ўтказилмай организмга юборилса, кўпинча у оғир аҳволга тушиб, ҳатто ҳалок бўлиши мумкин. Шу сабабли ҳайвондан одамга қон ёки унинг плазмасини олиб қуйиш мумкин эмас. Ҳар хил турларга мансуб ҳайвонларнинг оксиллари биологик жиҳатдан ўзаро мос келмагани учун уларнинг органларини бирдан иккинчисига олиб ўтказиш муваффақиятсиз чиқмоқда. *Гетеротрансплантация* деб аталадиган бунда операцияларда орган кўчириб ўтказилгач яшаб кетмай, қисқа вақтдан кейин нобуд бўлади. Бир турдаги турли организмлар оксилларининг индивидуал спецификлиги унчалик яққол кўринмайди. Аммо бир турга мансуб икки ҳайвоннинг бирдан иккинчисига органлар кўчириб ўтказишнинг муваффақиятсиз чиқиши оксилларнинг худди шу индивидуал спецификлигига боғлиқ. *Гомотрансплантация* деб аталадиган бундай операцияларда кўчириб ўтказилган орган, яъни трансплантат аксари сурилиб кетади ёки ҳалок бўлади.

Орган ёки тўқималарга доир спецификлик ҳар хил орган ва тўқималарнинг оксилларида уз ифодасини топади. Масалан, организмнинг юксак даражада дифференциалланган, муайян функцияларни бажаришга мослашган ҳужайраларида худди ШУ ҳужайрага характерли, специфик оксиллар вужудга келади. Ихтисослашган ҳужайра структураларнинг таркибига кирадиган оксиллар шундай бўлади. Масалан, мускул ҳужайраларидаги ингичка толалар, миофибриллаларда муайян ферментатив хоссаларга эга бўлган оксиллар — миозин ва актин бор, мускул шу оксилларнинг ўзгариши туфайли қисқаради (улар шунинг учун ҳам қисқартувчи оксиллар деб аталади). Қўшувчи тўқима ҳужайраларидаги коллагенлар деб аталувчи оксиллар қўшувчи тўқима ҳужайраларидан вужудга келадиган толаларнинг оксил негизини ташкил этади. Коллаген толалар майинлиги, узилмаслиги ва юксак даражада эластиклиги билан фарқ қилади. Қўшувчи тўқима (зичлашмаган ва толали қўшувчи тўқима, тоғай ва суяк тўқимаси)нинг таянч ва механик функциялари коллаген толаларнинг шу хоссаларига боғлиқ.

Организмдаги кўп оксилларнинг аҳамияти уларнинг ферментатив хоссаларидан, турли органик бирикмаларнинг муайян парчаланиш ва синтезланиш процессларини кучайтира олишидан келиб чиқади.

Организм ҳужайраларида оксиллар алмашинувининг характерли белгиси шуки, улар ўз-ўзидан янгиланиб туради, яъни ҳужайра оксиллари парчаланиб ва янгидан синтезланиб (ресинтез) туради,

Протоплазма ва ҳужайра структуралари оксиллариинг синтези ҳужайралар ва ҳужайра ичидаги структуралар қурилиши билан боғланган *пластик процессларга* киради. Ҳужайраларнинг ҳаёт фаолияти учун зарур энергияни уларга етказиб берадиган *энергетик процесслар* пластик процесслардан фарқ қилади. Ҳужайралар фаолиятида, масалан, мускул қисқарганда, кўпгина синтетик процессларда фойдаланиладиган энергияни асосан парчаланиш йўли билан етказиб берадиган баъзи моддалар алмашинуви энергетик процесслар орасида алоҳида ўрин тутади. Шундай моддаларга кирадиган *макроэргик бирикмалар-дан* бири *аденозинтрифосфат кислота* (АТФ) ҳисобланади. АТФ дан иккита фосфат кислота қолдиғи ажралганда бирталай энергия бўшаб чиқади (бир фосфат кислота қолдиғи ажралганда 1 грамм-молекула моддага қарийб 10 000 калория ажралиб чиқади).

Турли ҳужайраларда фақат шулар учун специфик бўлган кўпгина химиявий ўзгаришлар рўй беради. Масалан, баъзи химиявий бирикмалар фақат муайян ҳужайраларда ёки ҳужайра ичидаги структураларда ҳосил бўлади. Уларнинг ҳужайрада ҳосил бўлиши ва ташқи ёки ички муҳитга чиқиши шу ҳужайранинг асосий функцияси ҳисоблакади. Масалан, хлорид кислотани фақат меъда безларининг коплама ҳужайралари ҳосил қилади ва чиқаради; трипсиноген ферменти фақат меъда ости безининг ташқи секреция ҳужайраларида ҳосил бўлади. Организмнинг углеводлар алмашинувида муҳим роль ўйнайдиган инсулин гормони ҳам меъда ости безининг ҳужайраларида синтезланади, лекин уни ташқи секреция ҳужайралари эмас, балки ички секреция ҳужайралари — оролча тўқимасининг бета-ҳужайралари синтезлайди. Нерв импульсини нерв охиридан иннервацияланувчи органга ўтказадиган химиявий модда — ацетилхолин нерв охирининг муайян қисмида ҳосил бўлади.

Модда алмашинув процесслари — турли бирикмаларнинг синтезланиши ва парчаланиши турли ҳужайралардагина эмас, юксак даража-

да дифференциаллашган ҳужайранинг турли структуралар турлича рўй беради. Модда алмашинув процессларида ҳужайранинг турли структуралари қатнашуви гистохимиявий методлар изотоп индикаторлар методикаси ёрдамида аниқланди. Углеводларнинг цитоплазмада парчаланиши (гликолиз), оксидланиш процессларидан бўлмиш фосфорилланиш процесси митохондрияларда рўй бериши, оксил синтезининг илк стадиялари цитоплазмада, кейинги стадиялари эса; микросомаларда содир бўлиши билинди. Турли ферментлар ҳужайранинг шунга яраша турли қисмларига тақсимланади. Организмнинг бошқа ҳамма физиологик функциялари каби, ҳужайраларда узлуксиз рўй берадиган модда алмашинув процесслари ҳам доимий ва ўзгармас ҳодиса эмас. Улар ҳам дипамик, ўзгарувчан бўлади. Ташқи муҳит таъсир этганда ёки организмнинг ички муҳити ўзгарганда модда алмашинуви кучайиши ёки сусайиши, сифат жиҳатдан ҳам ўзгариши мумкин. Ҳужайралар ишлаб турганда ҳамиша шундай бўлади. Шу билан бирга тинчликдаги модда ва энергия алмашинуви (организмдаги ҳар қандай тинчлик нисбий, чунки ҳаётий процесслар модда ва энергия сарфи билан таърифланади) иш вақтидаги алмаши-нувга ўтади; ҳужайра қанча кўп фаолият кўрсатаётган бўлса, иш вақтидаги алмашипув ўшанча интенсив (шиддатли) бўлади.

### БИОЛОГИК РЕАКЦИЯЛАР

Ҳар қандай организм ва унинг барча ҳужайралари таъсирланувчан бўлади, яъни ташқи муҳит таъсир этганда ёки ҳолати бузилганда ўз структурасини ўзгартиш, актив фаолият кўрсатиш, бу фаолиятни кучайтириш ёки сусайтириш билан жавоб беради, бу эса модда ва энергия алмашинувининг сифат ҳамда миқдор ўзгаришларига чам-барчас боғлиқ. Турли таъсирларга жавобан организм ва ҳужайралари структурасининг ўзгаришини *биологик реакциялар*, уларни вужудга келтирадиган, юзага чиқарадиган таъсирларни эса *таъсирловчилар (таъсирлар ёки стимуллар)* деб юритишади.

Биологик реакция тушунчаси ғоят кенг бўлиб, турли таъсирларга жавобан организм, органлари ва ҳужайралари кўрсатадиган фаолиятнинг ҳамма турларини ўз ичига олади.

Ҳужайралар реакцияси шакли, структураси, ўсиш ва бўлиниш процессининг ўзгаришида, уларда турли химиявий бирикмалар ҳосил бўлишида, потенциал энергиянинг кинетик энергияга (электр, механик, иссиқ, ёруғлик энергиясига) айланишида, бирон иш бажарилишида (фазода кўчиш, муайян моддаларни чиқариш, ҳужайрада муайян моддаларни концентрлаш соҳасидаги осмотик ишда) намоён бўлади.

Бутун организмнинг реакциялари, айниқса хулқ-атвори (юриш-туриши) нинг барча мураккаб актлари ғоят турли-туман. Улар юзага чиқаётганда кўп органлар ва сон-саноксиз ҳужайралар фаолияти ўзгаради, чунки организм ҳамиша турли таъсирларга бутун, ягона мураккаб система сифатида реакция кўрсатади. Модомики шундай экан, ор-ганизм реакциялари гарчи ҳужайралар фаолияти туфайли рўй берса ҳам, бу реакцияларни айрим ҳужайраларнинг реакцияларидан иборат қилиб қўйиш ярамайди. Системанинг қонуниятларини шу системадаги айрим элементларнинг қонуниятларидан иборат деб билиш мумкин эмас.

### Таъсир этиш

Ташқи муҳитнинг ёки организм ички ҳолатининг ҳар қандай ўзгариши *етарлича катта* бўлса, *етарлича тез* рўй берган бўлса ва *етарлича узоқ* давом этса, тирик ҳужайранинг ёки бутун организмнинг *таъсирловчиси*<sup>2</sup> бўла олади.

Ҳужайра ва тўқималарнинг сон-саноксиз даражада турли-туман таъсирловчиларини физикавий, физик-химиявий ва химиявий таъсирловчилар деб уч гурӯҳга ажратиш мумкин. *Физикавий таъсирловчиларга* температура, механик (уриш, игна санчиш, босим, фазода силжиш, тезланиш ва бошқалар), электр, ёруғлик, товуш каби таъсирлар киради. Осмотик босим, муҳитнинг актив реакцияси, коллоидал ҳолат электролитлар таркибининг ўзгариши физик-химиявий таъсирловчилар ҳисобланади. Таркиби ва хоссалари ҳар хил бўлиб, ҳужайралар структурасини ва улардаги модда алмашинувини ўзгартирадиган

кўпгина моддалар *химиявий таъсирловчиларга* киради. Ташки муҳитдан кира-диган озик моддалар, дорилар, захарлар, шунингдек организмда вужудга келадиган кўпгина химиявий бирикмалар, масалан, гормонлар, модда алмашинув маҳсулотлари физиологик реакцияларга сабаб бўла оладиган химиявий таъсирловчилар ҳисобланади.

Хужайраларга таъсир этиб, уларнинг фаолиятига сабаб бўладиган ҳаётий процессларда алоҳида муҳим роль ўйнайдиган таъсирловчилар *нерв импульсларидир*. Улар хужайраларнинг табиий (яъни организмнинг ўзида вужудга келадиган), электр ва химиявий таъсирловчиларидир. Нерв импульслари нерв охиридаги нерв толалари орқали марказий нерв системасига бориб ёки ундан периферик органларга — мускулларга, безларга келиб, уларнинг ҳолатини ёки фаолиятини ўзгартиради.

Барча таъсирловчилар физиологик аҳамияти жиҳатидан адекват ва ноадекват таъсирловчиларга бўлинади. Биологик структура (хужайра ёки орган) қайси таъсирловчиларни сезишга махсус мослашган ва уларга нисбатан ғоят сезувчан бўлса, табиий шароитда шу биологик структурага таъсир этадиган таъсирловчилар *адекват таъсирловчилар* деб аталади. Кўз тўр пардасининг таёқча ва колбачаларига — қуёш спектрининг кўринадиган қисмидаги нурлар, терининг тактил сезгиларига — босим, тилининг там билиш сўғичларига — ҳар хил химиявий моддалар, скелтт мускулларига — ҳаракатлантирувчи нервлар орқали келадиган нерв импульслари адекват таъсирловчи ҳисобланади.

Шу хужайра ёки орган қайси таъсирловчиларни сезишга махсус мослашмаган бўлса, ўша таъсирловчилар *ноадекват таъсирловчилар* деб аталади. Масалан, мускул адекват таъсирловчи (ҳаракатлантирувчи нерв орқали келадиган импульслар) таъсиридагина эмас, табиий шароитда унга таъсир этмайдиган таъсирловчилар таъсирида ҳам қисқаради: кислота ёки ишқор, электр токи, бирданига чўзилиш, механик зарб, тез иситиш ва шунга ўхшашлар таъсирида мускул қисқаради.

Хужайралар ноадекват таъсирловчилардаи кўра адекват таъсирловчиларга кўпроқ сезгир бўлади. Бу эса эволюция процессида келиб чиққан функционал мосланиш ифодасидир.

Хужайра, тўқима, органлар фаолиятини ўрганиш учун, жумладан нерв хужайралари ва бутун нерв системасининг функциясини текшириш учун физиологик тажрибада турли таъсирловчилар кўп қўлланилади. *Электр билан таъсир этиш* шу мақсадлар учун қулайроқ. Шу жиҳатдан қулайки, электр токи тирик тўқимага айтарлиқ зиён етказмайдиган куч билан таъсир этади. Электр токининг таъсири тез бошланади ва тез тўхтайди; уни осонгина улаш ва узиш мумкин; химиявий моддалар ва температура эса узоқроқ таъсир этади. Бундан ташқари электр токини унинг кучи, таъсир этиш вақти ва ритми жиҳатдан до-залаш осон.

Физиологик тажрибаларда текшириладиган тўқима (мускул ёки без) га ё бевосита ёки шу органни иннервацияловчи нерв толаларига (бавосита) таъсир этиш усули қўлланилади. Нерв толаларига таъсир этилганда уларнинг ўзи иннервацияланган органга қандай таъсир кўрсатишини аниқласа бўлади. Нерв системасининг реакцияларини ўрганиш учун нерв охири — *рецепторларга* (ёки марказий нерв системасига борадиган нерв толаларига) таъсир этилади.

### Қўзғалувчанлик

Баъзи хужайра ва тўқималар (нерв, мускул ва без тўқималари) таъсиротга тез реакция кўрсатишга махсус мослашган. Бундай хужайра ва тўқималар *қўзғалувчан* деб аталади, уларнинг таъсиротга қўзғалиш<sup>1</sup> билан жавоб қайтариш хоссаси эса *қўзғалувчанлик*<sup>2</sup> деб юритилади.

*Таъсирловчининг* қўзғалишга сабаб бўладиган *минимал кучи* қўзғалувчанлик ўлчови бўлиб хизмат қилади. Таъсиротнинг шу минимал кучи *таъсирот бўсағаси*<sup>3</sup> деб аталади. Реакцияларни юзага чиқариш учун зарур таъсиротнинг минимал кучи қанча катта бўлса, яъни таъсирот бўсағаси қанча юқори бўлса, қўзғалувчанлик ўшанча паст бўлади ва аксинча, таъсирот бўсағаси қанча паст бўлса, қўзғалувчанлик ўшанча юқори бўлади. Таъсирот

бўсағаси турли таъсирловчиларга нисбатан турлина бўдиши мумкин. Рецепторлариинг адекват таъсирловчиларга нисбатан кўзғалувчанлиги айниқса юқори. Масалан, С. И. Вавиловнинг маълумотларига қараганда, кўз тўр пардасининг ёруғликни сезувчи нерв элементлари — тасқчалари 8 ёруғлик квантига, қолаверса ҳатто 3—4 квантга ҳам реакция кўрсатади. Кўз тўр пардасининг таъсирот бўсағаси энергияси шу қадар озки, 1 г сувни фақат 1° иситиш учун бу энергия 60 млн. йил таъсир этиши кераклиги ҳисоблаб чиқилган. Бошқа рецепторларнинг кўзғалувчанлиги ҳам ғоят юқори: масалан, ҳидлов хужайраси таъсирланиши учун унга ҳидли моддаларнинг атиги бир неча молекуласи таъсир этиши кифоя.

### Кўзғалиш

Таъсирловчиларнинг таъсирига реакция кўрсатишнинг специфик формаси кўзғалувчан хужайраларга характерли: уларда тўлқинсимон физиологик процесс — *кўзғалиш*. рўй беради.

Кўзғалиш физикавий, физик-химиявий, химиявий процесслар ва функционал ўзгаришлар йиғиндисиди намоён бўладиган мураккаб биологик реакциядир. Кўзғалиш процессида хужайра юзасидаги мембрананинг электр ҳолати албатта ўзгаради. Хужайралар кўзғалиш процессида физиологик тиичлик ҳолатидан шу хужайрага хос физиологик фаолият ҳолатига ўтади: мускул толаси қисқаради, без хужайраси секрет чиқаради. Фақат нерв хужайралари билан нерв толаларида кўзғалиш процесси соф ҳолда учраб, бунда актив ҳолатининг қандай бўлмасин бошқа бир белгиси кузатилмайди.

Кўзғалувчан хужайрада унинг цитоплазмаси билан ташқи муҳит ўртасида, яъни *хужайра юзасидаги мембрананинг* иккала томонида электр потенциаллари доим фарқ қилади. Хужайра мембранаси шу тарика кутбланган (поляризацияланган) — ички юзаси ташқи юзасига нисбатан манфий зарядли. Шу потенциаллар фарқини *мембрана потенциали* деб аташади. Бу фарқ бир неча ўн милливольтга мос келади.

Потенциалларнинг шундай фарқ қилишига сабаб шуки, хужайра ичи — цитоплазма билан сирти — атрофдаги тўқима суюқлиғида ионлар кон-центрацияси барабар эмас: тўқима суюқлиғига нисбатан цитоплазмада. калий ионлари кўпроқ, натрий ионлари эса камроқ. Тинчлик ҳолатида хужайра мембранаси натрий ионларини камроқ ўтказиши. Хужайра кўзғалганда мембранининг ўтказувчанлиги ошади, у мусбат зарядли натрий ионларини хужайра ичига ўтказиши, натижада мембрана потенциалларининг фарқи камаяди (мембрана деполяризацияси) ва ҳатто қарама-қарши белгилли потенциаллар фарқи вужудга келади. Кўзғалишда электр потенциаллари фарқининг ўзгариши *ҳаракат потенциали* деб аталади. Тўқиманинг кўзғалган қисми кўзғалмаган қисмига уланганда электр токи вужудга келади, бу токни *ҳаракат токи* деб аташади.

Кўзғалиш таъсирловчи таъсирида мембрана ўтказувчанлигининг ўзгариши сабабли келиб чиқадиган портлаш ироцесси деса бўлади. Утказувчанликнинг ўзгариши аввалига бирмунча кам бўлиб, таъсир этилган жойдаги неча деполяризация ва мембрана потенциалининг андак камайиши билан давом этади, лекин кўзғалувчан тўқима бўйлаб тарқалмайди (*маҳаллий кўзғалиш*. деб шуни айтилади). Потенциаллар фарқининг ўзгариши *критик* — *бўсаға даражасига* етгач лавина синга-ри ўсиб боради ва тез — нервда секунднинг ўн мингдан бир неча бўлағида — максимумга етади.

Дастлаб калий ионларининг хужайрадан чиқиши сабабли потенциаллар фарқа аввалги аслига келади — *мембрана реполяризацияси* деб шуни айтилади. Сўнг, натрий-калий насоси деган махсус физиологик механизм борлиги туфайли, цитоплазма билан хужайра ўртасидаги муҳит ўртасида ионлар концентрациясининг барабар эмаслиги тикланади (калий ионлари қайтадан хужайрага киради, натрий ионлари эса хужайрадан чиқиб кетади). Бу тикланиш процесси бир қадар энергия сарфлашпи талаб қилади, моддалар алмашинуви эса шу энергияни етказиб беради.

Хужайра кўзғалган пайтда — мембрананинг максимал деполяризация даврида — хужайранинг янги таъсирга жавоб қайтара олмаслиги унинг характерли хусусиятидир.

Хужайра кўзгалган пайтда унинг кўзгалувчан бўлмай қолиш ҳолати *рефрактерлик* деб аталади.

Кўзгалиш— тўлқинга ўхшаб тарқалувчи процесс. Кўзгалиш бир-хужайрада ёки унинг бир қисмида, масалан, нерв толасининг бир қисмида вужудга келгач тарқалади, бошқа хужайраларга ски кўзгалган хужайранинг бошқа қисмларига ўтади. Кўзгалиш процессининг ўтишига сабаб шуки, бир хужайрада ёки унинг бир қисмида, масалан, нерв толасининг бир қисмида вужудга келган ҳаракат потенциали қўшни қисмларнинг кўзгалишига сабаб бўладиган таъсирловчи бўлиб қолади.

Нерв толалари ва мускулларда электр токи билан таъсир этиш натижасида кўзгалишнинг ўтиши нерв охирида кўзгалишнинг ўтишидан фарқ қилади. Бу ерда кўзгалиш бир нерв хужайрасидан иккинчи нерв хужайрасига еки нерв толасидан мускул ё без хужайрасига химиявий йўл билан ўтади. Нерв охирида нерв импульсини ўтказадиган химиявий бирикмалар (ацетилхолин, норадреналин ва бошқалар) ҳосил бўлади, бу моддалар *медиаторлар* деб аталади. Нерв охири қайси кўзгалувчан хужайрада жойлашган бўлса, медиаторлар ўша хужайранинг кўзгалишига сабаб бўлади.

Кўзгалиш процессидаги биоэлектр потенциалларини қайд қилиш ва ўлчаш хужайра, тўқима ва органларда шу процессларнинг келиб чиқиши ва ўтишини жуда яхши кўрсатиб беради. Шу сабабли электрофизиологик тадқиқотлар экспериментал лабораторияларда ҳам, клиникаларда ҳам кенг қўлланилади.

Кўзгалиш процессидаги электр ҳодисаларини ўрганиш учун сўнгги ўн йилда хужайрага энг ингичка (диаметри микрон бўлакларича келадиган) микроэлектрод киритилмоқда; айна вақтда иккинчи-электрод хужайра атрофидаги муҳитга жойлаштирилади. Ҳаракат потенциалларини тўқима ва органлар сиртидан катта диаметрли электродлар билан ҳам олиб кетиш мумкин. Бутун организмни текширишда электр потенциаллари гавда сиртидан олиб кетилади. Жумладан юрак ишлаб турганда келиб чиқадиган электр ўзгаришларини кўрсатувчи эгри чизиқ— электрокардиограмма шундай текширилади.

Тирик хужайра таъсирланганда ҳамиша бир қадар *яширин (латент) даврдан* кейин шу таъсиротга жавобан кўзгалади (ва шу муносабат билан электр реакцияси рўй беради): мускул хужайраси қисқаради, без хужайраси секрет чиқаради. Таъсирот бошланган пайтдан тортиб тўқима шу таъсиротга жавобан- реакция кўрсатгунча ўтадиган давр *яширин (латент) давр* деб аталади. Реакция юзага чиқиши учун тўқима ҳолати қандай ўзгариши зарур бўлса, *яширин даврда* шундай ўзгариши керак. Тўқима электр реакциясининг латент даври мускул қисқариши билан секретор процесснига қараганда калтарок. Секретор процесснинг *яширин даври* узокроқ бўлади.

### Рефлектор реакциялар

Нерв системаси бор ҳайвонларда реакцияларнинг махсус типи — *рефлекслар* ривожланган. Сезувчи нерв охирилари — *рецепторларнинг* таъсирланишига жавобан албатта нерв системасининг иштироки билан организмда рўй берадиган реакциялар *рефлекслар* деб аталади.

Нерв системаси бир талай нейронлардан иборат. Нерв хужайраси барча ўсиқлари билан бирга *нейрон* деб аталади. Турли нейронларнинг функционал аҳамияти ҳар хил. Улар энг кўпол классификация қилинганда ҳам учта асосий гурппага бўлинади: 1) *сезувчи*, ёки *рецептор* нейронлар, 2) *ижрочи*, ёки *эффектор* нейронлар ва 3) *контакт* нейронлар.

Сезувчи нейронлар сезиш функциясини ўтайди ва ташқи олам ёки организмнинг ички ҳолати ҳақидаги ахборотни марказий нерв системасига ўтказди. Бу рецепторлар марказий нерв системасидан ташқарида — нерв тугунлари ёки ганглийларда жойлашган. Рсцептор нейронларнинг ўсиқлари таъсиротни сезувчи нерв охирилари ёки хужай-раларидан марказий нерв системасига кўзгалиш ўтказди. Нерв хужайраларининг перифериядан марказий нерв системасига кўзгалиш ўтказадиган шу ўсиқлари *марказга интилувчи*, ёки *афферент толалар* деб аталади.

Таъсиротга жавобан рецепторларда нерв импульсларининг ритмик залплари вужудга келади. Рецепторлардан ўтадиган ахборот импульслар частотаси ва ритмида кодланган.

Турли рецепторлар структураси ва функциялари билан бир-биридан фарқ қилади. Улардан бир қисми муайян таъсиротларни сезишга махсус мослашган органларда, масалан, кўзда, қулоқда бўлади. Кўрув рецепторлари кўзнинг тўр пардасида бўлиб, кўзнинг оптик системаси ёруғлик нурларини тўр пардасида фокуслайди. Қулоқ товуш тебранишларини эшитув рецепторларига ўтказди. Турли рецепторлар ўзлари учун адекват бўлган таъсирловчиларни сезишга мослашган. Рецепторларнинг қуйидаги турлари бор: 1) *механорецепторлар*: а) тегишни сезадиган — *тактил рецепторлар*; б) чўзилиш ва босимни сезадигани — *прессорецепторлар* ва *барорецепторлар*; в) товуш тебранишларини сезадигани — *фонорецепторлар*; г) тезланишни сезадигани — *ак-целлерецепторлар*, ёки *вестибулорецепторлар*; 2) *хеморецепторлар* муайян химиявий бирикмаларнинг кўрсатадиган таъсирини сезади; 3) *тер-морецепторлар* температура ўзгаришини сезади; 4) *фоторецепторлар* ёруғлик таъсирини сезади; 5) *осморецепторлар* осмотик бооимнинг ўзгаришини сезади.

Ташқи муҳитдан келувчи таъсиротларни сезадиган рецепторлар: товуш тебранишларини, ёруғлик таъсирини сезадиган рецепторлар, ҳид билиш, там билиш рецепторлари, температура ўзгаришини сезадиган ва тактил рецепторлар гавда сиртига яқин жойлаш-ган бўлиб, *экстерорецепторлар* деб аталади. О р г а н и з м ички муҳ и т и, органлар ҳолати ва фаолиятининг ўзгаришига алоқадор ўзгаришларни сезадиган рецепторлар *интерорецепторлар* деб аталади (скелет мускулларидаги рецепторлар— *проприорецепторлар* ҳам интерорецепторларга киради).

*Эффе́ктор нейронлар* периферияга борадиган ўсиқлари — марказдан қочувчи ёки *эффе́рент* толалар орқали импульслар ўтказди, булар эса турли органлар ҳолати ва фаолиятини ўзгартиради. Эффе́ктор нейронлардан бир қисми марказий нерв системасида — бош миёда ва орқа миёда бўлиб, ҳар бир нейрондан периферияга фақат битта ўсиқ кетади. Скелет мускулларининг қисқаришига сабаб бўладиган *мотор* (ҳаракатлантирувчи) *нейронлар* шундай. Эффе́ктор нейронлардан бир қисми эса бутунлай периферияда бўлиб, марказий нерв системасидан импульслар олади ва уларни органларга ўтказди. Вегетатив нерв системасининг нерв ганглийларини ҳосил қилувчи нейронлари шундай.

*Контакт нейронлар* марказий нерв системасида бўлиб, турли нейронларни бир-бирига боғлаш функциясини ўтайди. Контакт нейронлар нерв импульсларини бир хил нейронлардан иккинчи хил нейронларга ўтказиб берувчи реле станциялари деса бўлади.

Нейронларнинг ўзаро боғланганлиги рефле́ктор реакцияларнинг юзага чиқиши учун негиз бўлиб хизмат қилади. Ҳар бир рефле́ксда рецептор таъсирлангач унда рўй берувчи нерв импульслари нерв толалари орқали марказий нерв системасига ўтади. Марказий нерв системасида ё бевосита ёки контакт нейронлар орқали нерв импульслари рецептор нейрондан эффе́ктор нейронга ўтади, ундан эса периферияга — хужайраларга боради. Хужайралар шу импульслар таъсирида ўз фаолиятини ўзгартиради.

Марказий нерв системасига перифериядан келадиган ёки бир нейрондан иккинчи нейронга ўтадиган импульслар таъсирида кўзғалиш процессигина эмас, унга қарама-қарши процесс — тормозланиш процесси ҳам рўй бериши мумкин. Тормозланишнинг характерли белгиси шуки, нерв фаолияти тўхтади ёки сусаяди; бу процесс кўзғалишни тўхтатади ва унинг келиб чиқишига тўсқинлик қилади. Нерв импульслари таъсирида периферик органлар ҳам тормозланиши мумкин. Бу ҳолда тормозланиш шундан билинадики, фаолият, яъни мускулнинг қисқариши, безнинг секрет чиқариши тўхтади ёки сусаяди.

Тормозланиш икки турли механизм ёрдамида келиб чиқиши мумкинлиги электро-физиологик тадқиқотларда аниқланди. Биринчи механизм шундан иборатки, хужайранинг мембрана потенциали кўпаяди; яъни хужайра мембранасининг поляризацияси кучаяди — *гиперполяризация* рўй беради. Бу ҳолда кўзғалиш процесси рўй бериши учун таъсирот кучи ортиши керак. Шу сабабли нерв импульслари хужайранинг кўзғалишига сабаб бўлиш учун кучи етмай қолиши мумкин. Тормозланиш процессининг желиб чиқишига ёрдам берадиган иккинчи механизм шундан иборатки, бир нейрондан ёки нерв хужайраси

билан боғланган бир неча нейрондан нерв хужайрасига нерв им-иульслари жуда тез-тез келиб турганда хужайра мембранасининг барқарор деполяризацияси рўй беради, яъни хужайра электр зарядини йукотади, яъни қўзгалувчан бул-май қолади. Тормозланишнинг бундай механизмини Н. Е. Введенский XX асрнинг бошларидаёқ кашф этган.

Хужайранинг электр зарядини ўзгартира оладиган баъзи химиявий бирикмалар ҳам тормозланиш процессига сабаб бўла олади. Гаммааминомой кислота ва бошқа бир қанча моддалар шундай бирикмаларга киради.

Бирон рефлекс юзага чиқишида қатнашадиган нейронлар марказий нерв системасининг қайси қисмларида бўлса, ўша қисмлари, бошқача айтганда бош мия билан орқа мианинг перифериядаги муайян рецепторлардан импульслар оладиган ва периферик органларга импульслар юборадиган қисмлари *нерв марказлари* деб аталади. Нерв марказлари жуда кўп нейронлардан таркиб топган, бу нейронлар марказий нерв системасининг турли бўлимларида жойлашган бўлиши мумкин. Рефлектор реакция қанча мураккаб бўлса, унинг юзага чиқишида ўшанча кўп нейрон қатнашади.

Нерв марказлари ва улардан «команда» оладиган ижрочи механизмлар — гавда органлари — ҳар қандай рефлексда ўзаро икки томонлама боғланган. Периферик органлар марказий нерв системасидан эфферент (марказдан қочувчи) импульслар олиб туриш билан бирга, унга афферент (марказга интилувчи) импульслар юбориб, шу органлар ҳолати ва фаолияти ҳақида сигнал бериб туради. Шу тариқа, перифериядаги ижрочи механизмлар билан марказий нерв системаси ўртасида «*кайтар алоқа*» системаси бор. Мураккаб ҳаракатларни бажаришда бу кайтар алоқанинг айниқса муҳим аҳамияти бор. Шу система туфайлигина ҳаракатлар аниқ ва уйғун бажарилади, улар ҳаракатига сабаб бўлган ва шу пайтда таркиб топган ташқи вазиятга мослашади.

Марказий нерв системасига келадиган афферент (марказга интилувчи) импульсларнинг иккиёклама аҳамияти бор. Биринчидан, улар частотаси етарли бўлганда шошилиш фаолиятни — бирон рефлектор реакцияларни вужудга келтира олади; иккинчидан, частотаси камроқ бўлганда нерв марказларини нисбий доимий қўзғалиш ҳолатида сақлаб туради, шу билан уларнинг ишга тайёр туришини таъминлайди. Марказий нерв системасидан гавданинг кўпгина органларига келадиган эфферент (марказдан қочувчи) импульсларнинг ҳам иккиёклама аҳамияти бор. Бу импульслар рефлексларнинг юзага чиқишида орган, тўқималар фаолиятини кескин даражада ўзгартира олади, бундан ташқари, баъзи орган ва тўқималарнинг доим актив ҳолатда бўлишини, масалан, мускулларнинг доим таранг туришини таъминлайди. Нерв марказларининг шундай доимий қўзғалиш даражаси ёки органларнинг доимий активлик даражаси *тонус* деб аталади. Қонга ўтиб, нерв марказларига ва периферик органларга қон орқали таъсир этадиган баъзи химиявий бирикмалар ҳам тонус ҳолатини сақлаб тура олади.

Нерв марказлари ва баъзи периферик органларнинг тонуси гомеостаз ифодаларидан бири ва сабабларидан бири ҳисобланади. Масалан, артериялар деворидаги силлиқ мускулларнинг доимий таранглик даражаси артериал қон босимининг доим бир меъёردа туриши учун зарур шартдир.

Турли-туман рефлектор реакциялар И. П. Павловнинг классик тадқиқотлар ўтказган давридан бошлаб ш а р т с и з в а ш а р т л и рефл е к с л а р деган иккита катта гурпуага бўлинади.

*Шартсиз рефлекслар* — бир турга мансуб бўлган ҳайвонларда учрайдиган организм реакциялари; улар ирсият йўли билан мустақкамланган, туғма бўлади. Умurtқали ҳайвонлар бош миясининг катта яримшарлар пўстлоғи олиб ташлангач шартсиз рефлексларнинг аксариси сақланиб қолади. Бундан англашиладики, шартсиз рефлекслар марказий нерв системасининг қуйи бўлимлари — орқа мия, узунчоқ мия, ўрта мия ва оралиқ мия иштирокида, шунингдек катта яримшарлар пўстлоғи остидаги ядролар иштирокида юзага чиқади.

*Шартли рефлекслар* — индивиднинг ҳаёт даврида келиб чиққан реакциялар. Улар муайян индивиднинг яшаш процессида, турмуш тажрибаси асосида келиб чиқади ва шу турга мансуб бўлган бошқа индивидларда бўлмаслиги мумкин. Юксак даражадаги умurtқали



хайвонларда шартли рефлекслар бош мия катта яримшарлари пўстлоғидаги нейронларнинг муқаррар иштирокида юзага чиқади. Шартли рефлекслар юксак (олий) нерв фаолиятининг негизи ҳисобланади. Шартли рефлекс вужудга келаётганда катта яримшарлар пўстлоғининг нейронлари ўртасида *вақтинча боғланишлар* қардр топади. Шартли рефлекс ҳосил бўлиши учун бирон рецепторнинг таъсирланиши организмнинг бирон фаолияти билан, шартсиз рефлекслардан биронтаси билан кўп марта бирга такрорланиши зарур. Шунинг натижасида рецепторнинг таъсирланиши илгари фаолиятнинг муайян турини юзага чиқармаган бўлса, энди юзага чиқара бошлайди. Гавдадаги ҳар қандай органнинг фаолиятини шартли рефлекс йўли билан юзага чиқариш ёки ўзгартиш мумкин. Шартли рефлекслар туфайли юксак даражадаги ҳайвонлар организмнинг функцияларини бош мия катта яримшарлари пўстлоғи бошқаради, назорат қилади (кортикал контроль).

Шартсиз ва шартли рефлекслар яхлит организм фаолиятининг энг мураккаб формаси — ташқи муҳитда юриш-туриши, яъни феъл-атворининг негизини ташкил этади. Шартли рефлекслар — организмнинг ташқи муҳитга мосланишининг юксак формасидир.

### **Организмда функцияларнинг бошқарилиши (функциялар регуляцияси)**

Юқорида айтилганидек, ҳар қандай тирик организм ўз-ўзини бошқарадиган, ҳар хил таъсирларга бир бутун бўлиб реакция кўрсатадиган система эканлиги унинг характерли хусусиятидир. Организмдаги ҳамма хужайра, тўқима, органлар ва уларнинг системалари ўзаро таъсир этиши туфайли, уларда рўй берувчи барча процесслар ўзаро боғлиқ ва бири-бирига тобе бўлгани туфайли организм шундай система бўлиб қолади. Организмда бир хужайра ўзгариши билан бошқа хужайралар ўзгармасдан қолмайди. Ҳар қандай орган функциясининг ўзгариши бошқа органлар фаолиятини ҳам бир қадар ўзгартиради. Органларнинг шундай ўзаро таъсири уларнинг функционал системалари доирасида айниқса яққол кўринади. Биргалашиб ишлаб организмнинг муайян муҳит шароитига мосланишини таъминлайдиган органлар шундай системани ҳосил қилади.

Организм функциялари ва реакцияларининг ўзаро боғланганлиги организм бирлиги ва бир бутунлиги — функцияларни бошқарадиган ва уйғунлаштирадиган икки механизм (регуляция ва корелляция механизмлари) борлигидан келиб чиқади. Булардан бири — *гуморал*, ёки *химиявий механизм* филогенетик жиҳатдан энг қадимги бўлиб, турли хужайра ва органларда модда алмашинув жараёнида химиявий табиати ва физиологик таъсири жиҳатдан ҳар хил бирикмалар — парчаланиш ва синтезланиш маҳсулотлари вужудга келади. Шу моддалардан баъзилари физиологик таъсири жиҳатдан жуда актив бўлади, яъни жуда кичик концентрациялари ҳам организм функцияларини анча ўзгартира олади. Улар тўқима суюқлигига, сўнгра қонга ўтиб, у билан бутун организмга тарқалади ва ўзи ҳосил бўлган жойдан узоқдаги хужайра ва тўқималарга таъсир кўрсата олади. Қонда айланиб юрадиган химиявий моддалар ҳамма хужайраларга таъсир этаверади, тўғриси айтганда, химиявий таъсирловчиларнинг тайинли адреси йўқ. Аммо улар турли хужайраларга бир хилда таъсир этмайди: баъзи хужайралар бир хил химиявий таъсирловчиларга, бошқа хужайралар эса иккинчи хил химиявий таъсирловчиларга кўпроқ сезгир бўлади. Хужайралар химиявий таъсирловчиларга сайланма сезгир бўлади. Турли химиявий таъсирловчилар модда алмашинув процесслари занжирининг турли звеноларига кўшилиб, турлича таъсир кўрсатади.

Ички секреция безлари (эндокрин безлар) рўёбга чиқарадиган *гормонал регуляция* функциялар химиявий регуляциясининг жузъий бир кўринишидир.

Организм функцияларини бошқарадиган иккинчи механизм филогенетик жиҳатдан ёшроқ, яъни тирик мавжудотлар эволюциясида кейинроқ ривожланган бўлиб, *нерв механизми* деб аталади. У турли хужайра, тўқима ва органлар фаолиятини бирлаштириб, уйғунлаштириб, бошқариб, уни организм яшайдиган ташқи шароитга мослаштиради. Баъзи хужайра,

органлар ҳолати ва фаолиятининг ўзгариши нерв системаси орқали рефлекс йўли билан бошқа ҳужайра, органлар фаолиятини ўзгартиради. Регулациянинг нерв механизми мукамалроқ, чунки, биринчидан, ҳужайралар гуморал-химиявий йўлдан кўра нерв системаси орқали тезроқ ўзаро таъсир этади, иккинчидан, нерв импульслари ҳамиша муайян «адресатни» «назарда тутди» (импульслар нейрон ўсиқлари орқали фақат муайян ҳужайраларга ёки уларнинг тўдаларига боради).

Нерв регуляцияси ҳужайралар фаолиятининг ўзгаришида, уларнинг доимий ҳолатда тутилишида ва тинч ҳолатдаги модда алмашинув интенсивлигининг ўзгаришида намоён бўлади. Модда алмашинувига нерв системасининг таъсир этиши унинг махсус *трофик функцияси* борлигини ифодалайди деб қарашади.

Регулациянинг иккала механизми ўзаро боғлиқ. Организмда ҳосил бўладиган ҳар хил химиявий бирикмалар нерв ҳужайраларига ҳам таъсир этиб, уларнинг ҳолатини ўзгартиради. Масалан, ички секреция безлари ишлаб чиқарадиган гормонлар нерв системасига таъсир этади. Иккинчи томондан, гуморал регуляциянинг ўзи нерв системасига бир қадар бўйсунди. Масалан, аксари гормонлар нерв системасининг назорат қилувчи таъсирида ишланиб чиқади. Шу туфайли нерв системаси нерв импульсларини юбориш йўли билан бир қанча органлар функциясига бевосита таъсир кўрсатиш билангина қолмайди, балки организм ҳужайраларида нерв импульсларининг таъсирида ҳосил бўлиб қонга қўшиладиган гуморал-химиявий таъсирловчилар орқали ҳам органлар функциясига таъсир кўрсатади.

Нерв системасининг фаолияти ва орган, ҳужайраларининг ўзаро химиявий таъсири *физиологик функцияларнинг ўз-ўзидан бошқарилишини* таъминлайди, организмнинг шу энг муҳим хусусияти борлигидан организм яшаши ўчун зарур шароит автоматик равишда (ўз-ўзидан) сақлана беради. Ташқи муҳитдаги ёки организмнинг ички муҳитидаги ҳар қапдай ўзгариш шу организмнинг фаолиятига сабаб бўлади, бунинг оқибатида гомеостаз тикланади, яъни организм яшайдиган муҳит шароитининг бузилган доимий даражаси тикланади. Организм қанча кўп ривожланган бўлса, унда функцияларнинг ўз-ўзидан бошқарилиши ўшанча кўп ривожланган бўлади, гомеостаз ўшанча мукамал ва барқарор бўлади.

Бошқариладиган процесс билан бошқарадиган система ўртасида қайтар алоқа борлиги учунгина функциялар ўз-ўзидан бошқарилиши мумкин. Қайтар алоқаларни кўрсатиб берадиган мисолларни жуда кўп келтирса бўлар эди, биз фақат икки мисол билан кифояланамиз. Биринчи мисол: оралиқ мианинг нерв марказлари буйрак усти безларининг пўстлоғидан тормонлар (минералокортикоидлар) ишланиб чиқишини ўзгартиб, натрий алмашинувини бошқаради, шунга кўра қондаги натрий концентрацияси доим бир даражада туради. Натрий концентрациясининг ўзгариши буйрак усти безларининг пўстлоғидан гормонлар чиқишини кўпайтирадиган ёки камайтирадиган нерв марказларининг ҳолатини ўзгартиргани учунгина қондаги натрий концентрацияси доим бир даражада туради. Иккинчи мисол: мускул ўзига марказий нерв системасидан келадиган импульслар таъсирида қисқаради. Мускулнинг ҳар қандай қисқариши натижасида эса мускуллардан нерв марказларига импульслар келади, бу импульслар қисқариш процессининг интенсивлиги ҳақида ахборот олиб келади ва нерв марказларининг фаолиятини ўзгартиради.

ундай қилиб, регуляторлар ва бошқариладиган процесслар доиравий ўзаро таъсир этади.

## Қон

Қон, лимфа ва тўқима суюқлиғи гавдадаги барча ҳужайра ва тўқималарни ювиб турувчи *организмнинг ички муҳитини* ҳосил қилади. Ички муҳит таркиби ва физик-химиявий хоссаларининг нисбий доимийлиги билаи фарқ қилади ва шу туфайли организм ҳужайраларининг ушаши учун нисбий доимий шароит (гомеостаз) вужудга келади. Организмга ҳаёт учун зарур бўлган турли моддалар етказиб берадиган ва парчаланиш маҳсулотларини организмдан чиқариб юборадиган бир қанча органлар фаолияти натижасида шундай шароит муҳайё бўлади. Демак, *гомеостазни сақлаб туришда*, жумладан, ҳужайра ва тўқима-лардаги сув ва электролитлар миқдорининг нисбий доимийлигини сақлашда қон жуда муҳим роль ўйнайди.

Қон томирларда ҳаракатланиб, организмда *транспорт вазифасини* бажаради. У тўқималарга озиқ моддалар: глюкоза, аминокислоталар, полипептидлар, ёғлар, витаминлар, минерал моддалар ва сувни, шунингдек ўпкада қонга ўтадиган кислородни етказиб беради ва кейин буйраклар, тер безлари, ўпка, ичак орқали организмдан чиқариб юбориладиган «ҳаёт ташландилари» — модда алмашинувининг охириги маҳсулотлари: аммиак, мочевиная, сийдик кислотаси ва бошқа ташландиларни, жумладан карбонат ангидридни тўқималардан олиб кетади. Қон транспорт вазифасини ўтаганлиги учун гуморал регуляцияда, яъни организмдаги кимёвий ўзаро таъсир процессларида ҳам муҳим роль ўйнайди. Қон гормонларни ва бошқа физиологик актив моддаларни ҳосил қилган ҳужайралардан бошқа ҳужайраларга ташиб бергани учун шундай роль ўйнайди.

Қон иммунитет (яъни юқумли касалликлар билан оғримаслик)нинг энг муҳим факторий бўлиб, *ҳимоя функциясини* бажаради. Бунинг боиси шуки, қонда фагоцитозга қодир лейкоцитлар бор, шунингдек микроорганизмларни ва уларнинг заҳарларини зарарсизлантирувчи ва ёт оксилларни парчаловчи иммун жисмлар (антителолар) мавжуд.

### ҚОННИНГ ТАРКИБИ, МИҚДОРИ ВА ФИЗИК-ХИМИЯВИЙ ХОССАЛАРИ

#### Қоннинг таркиби

Қон суюқ қисм — *плазма* ва ундаги муаллақ *шаклли элементлар*: эритроцитлар (қизил қон таначалари), лейкоцитлар (оқ қон таначалари) ва қон пластинкаларидан иборат.

Қонни ивишдан сақловчи модда қўшилгач пробиркага қуйиб, центрифугаланса, шаклли элементлар оғирроқ бўлгани учун пробирка тагига чўкади. Айни вақтда қон икки қаватга ажралади; шаклли элементлардан таркиб топган пастки қават — қизил рангли: қон плазмасидан иборат бўлган юқори қават тиниқ, рангсиз ёки оч сариқ бўлади. Лейкоцитлар солиштирма оғирлиги эритроцитларга нисбатан кам бўлгани учун эритроцитлар билан плазма орасига жойлашиб, оқ рангли юпқа парда ҳосил қилади.

Қон даражаларга бўлинган махсус канилляр — *гематокритда* *цен*-трифугаланганда плазма ҳажми қон ҳажмининг 50—60% ини ташкил қилишини, қолган 40—45% эса шаклли элементларга тўғри келишини аниқлаш мумкин.

#### Организмдаги қон миқдори

Одам организмдаги қоннинг умумий миқдори нормада гавда вазнининг 6—7,5% ини, яъни 1/13 қисмини ташкил этади.

Одам гавдасидаги қон миқдори организмга зарар қилмайдиган, қон томирларидан жуда секин чиқиб кетадиган коллоид бўёқ, масалан, қонгоротни томирларга юбориш йўли билан аниқлапади. Бир неча минутдан сўнг, бўёқ бутун қонга тарқалгач, бир порция қон олинадиган ва плазманинг рангига қараб бўёқ концентрацияси аниқланади (плазма ранги стандарт эритма рангига солиштирилади). Қон миқдорини оддий ҳисоблаш йўли билан

аниқласа бўлади. Кейинги йилларда шу мақсадда радиоактив индикаторлар усулидан ҳам фойдаланилмоқда. Текширилаётган кишидан қон олиниб, эритроцитлар плазмадан ажратилади ва радиоактив фосфорли эритмага солиб қўйилади. Радиоактив фосфор эритроцитларга ютилади. Нишонланган эритроцитлар текширила-ётган кишининг қон томирига қайтадан юборилади ва улар бутун қонга бир текис тарқалгач қон пробасининг радиоактивлик даражаси аниқланади. Сўнг қоннинг умумий миқдори ҳисоблаш йўли билан аниқланади. Бу усуллар қўлланилганда қоннинг бир қисми қон деполарида бўлиб, циркуляцияда қатнашмаслигини ҳисобга олиш лозим. Шунинг учун қон томирга киритилган индикатор (бўёқ ёки нишонланган эритроцитлар) қонга унчалик бир текис тарқалмайди, деб фарз қилнш мумкин эди. Бироқ ҳайвонлар устидаги тажрибаларда бу усуллар билан олинган натижаларни уларни бутунлай қонсизлаш йўли билан қоннинг умумий миқдорини аниқлаш натижаларига солиштириб кўриш, уларнинг бир-бирига анча яқин келишини кўрсатди. Қонга киритилган индикатор тезда қон деполаридаги қонга аралашиб кетиши ўз-ўзидаи кўриниб турибди.

Организмдаги қоннинг умумий миқдори нисбий доимий туради. Қон томирларига қоннинг ўрнини босувчи суюқлик қуйиш натижасида қоннинг суюқ қисми кўпайиб кетганда қон миқдори тезда аввалги даражага қайтади. Киритилган суюқликнинг бир қисми дарҳол буйрақлар орқали чиқиб кетади, қолган кўпчилик қисми эса аввалига тўқималарга ўтади, сўнг аста-секин қонга ўтиб, буйрақлар орқали чиқиб кетади. Кўп қон йўқотиш оқибатида қоннинг жуда камайиб кетиши, масалан, умумий қон. миқдорининг  $\frac{1}{3}$  қисмини йўқотиш организмни ҳалокатга олиб келиши мумкин. Бундай ҳолларда қон ёки унинг ўрнини босувчи суюқликлар қуйиш зарур.

### **Қоннинг ёпишқоқлиги ва солиштирма оғирлиги**

Сувнинг ёпишқоқлиги бирга тенг деб олинса, плазманики 1,7—2,2 га, бутун қонники эса тахминан 5,0 га тенг бўлади. Қоннинг ёпишқоқлиги унда оксиллар ва эритроцитлар борлигига боғлнқ. Қон қуюлиб қолганда, яъни, масалан, одам ичи кетганда ёки қаттиқ терлаганда, яъни сув йўқотганда, шунингдек қонда эритроцитлар кўпайганда ёпишқоқлик ортиши мумкин.

*Бутун* қоннинг солиштирма оғирлиги 1,050—1,060 га, эритроцитларники 1,090 га, плазманики эса 1,025—1,034 га тенг.

### **Қоннинг осмотик босими**

Икки эритманинг бири юқорироқ концентрацияли, яъни унда эриган модда иккинчисига қараганда ортиқроқ бўлса ва бу икки эритма ярим ўтказгич (эритувчини, масалан, сувни ўтказсада, эриган моддани ўтказмайдиган) парда билан тўсиб қўйилса, сув концентрацияси юқорироқ бўлган эритмага ўтади. Эритувчининг ярим ўтказгич пардадан ўтишига сабаб бўлувчи куч *осмотик босим* деб аталади.

Эритманинг осмотик босимини осмометр ёрдамида ўлчаб бўлади. Осмометр ярим ўтказгич парда билан тўсилган иккита идишдан иборат. Уларнинг бирига бирор модданинг концентрацияси юқори эритмаси, иккинчисига эса концентрацияси паст эритма ёки нукул эритувчи қуйилади. Уларнинг биринчиси ўртасидан вертикал манометрик най ўтган пробка билан беркитилади. Эритувчи концентрацияси юқорироқ эритма қуйилган идишга ўта бошлайди ва суюқлик манометр найига кўтарилади. Сув устунининг босими осмотик босим миқдорини ифодалайди.

Қон билан тўқималар орасида сув алмашинувининг бошқарилишида қон, лимфа, тўқима суюқлигининг осмотик босими катта аҳамиятга эга. Хужайраларни ўраб турувчи суюқликнинг осмотик босими ўзгариши билан уларда сув алмашинуви бузилади. Бунини эритроцитлар мисолида кўриш мумкин. Эритроцитлар плазмага нисбатан юқорироқ осмотик босимли NaCl эритмасига ботирилса, сувини йўқотиб, ҳажми кичраяди ва бужмайиб қолади. Камроқ осмотик босимли NaCl эритмасига ботирилган эритроцитлар эса, аксинча, шишади, ҳажми катталашади ва правардида ёрилиб ҳам кетади.

Қон осмотик босимининг миқдори *криоскопик* усулда, яъни музлаш температурасини ўлчаб аниқланиши мумкин. Маълумки, эритманинг осмотик босими қанчалик юқори бўлса, яъни эритмадаги молекулалар, ионлар ва коллоид заррачалар концентрациясининг йиғиндис

қанча кўп бўлса, унинг музлаш температураси ўшанча паст бўлади.

Ноэлектролитнинг бир моляр суви эритмасининг музлаш нуқтасининг  $0^{\circ}$  дан ( $t^{\circ}$ ) пасайиши, бошқача айтганда, *депрессияси*  $1,85^{\circ}$  га, шундай эритманинг осмотик босими эса 22,4 атм. тенг. Текширилаётган эритманинг музлаш нуқтасини билиб олгач, осмотик босимининг миқдорини ҳисоблаб чиқариш мумкин.

Одамда қон депрессияси  $0,56—0,58^{\circ}$  га, демак, осмотик босими  $7,6—8,1$  атм. га тенг. Бу босимнинг 60% часи NaCl га тўғри келади. Эритроцитлар ва гавдадаги бошқа ҳужайралар атрофидаги суюқликнинг осмотик босими қанча бўлса, бу ҳужайраларнинг осмотик босими ҳам ўшанча.

Сут эмизувчилар ва одам қонининг осмотик боими ҳамма вақт нисбий доимий даражада туради. Буни қуйидаги тажрибадан кўриш мумкин. Отнинг венасига 5% ли натрий сульфат эритмасидан 7 л юборилган. Бу ҳисобга кўра, қон плазмасининг осмотик босими 2 барабар кўпайиши керак эди. Бироқ 10 минутдан кейин плазманинг осмотик босими деярли нормага қайтди, 2 соатдан кейин эса бутунлай нормал бўлиб қолди. Бунинг боиси шуки, тузларнинг кўп миқдори сийдик, нажас ва сўлак билан чиқиб кетди. Чиқиндиларда венага юборилган сульфатлардан ташқари хлоридлар ва карбонатлар ҳам бор эди; осмо-тик босим нормал бўлгандан кейин ҳам қонда сульфатларни топиш мумкин эди. Бундан кўринадики, организмда қоннинг аввал осмотик босими, кейинроқ эса ионлар таркибининг доимийлиги тикланади. Қон осмотик босимининг доимийлиги нисбий, чунки организмда қондан тўқималарга юқори молекулали моддалар (аминокислоталар, ёғлар, углеводлар) ўтиши ва ҳужайрадаги модда алмашинувининг қуйи молекулали маҳсулотлари тўқималардан қонга ўтиши сабабли осмотик босим пича ўзгариб туради.

Чиқарув органлари, асосан, буйраклар ва тер безлари осмотик босимнинг регуляторларидир. Организмда доимо ҳосил бўлиб турадиган модда алмашинув маҳсулотлари чиқарув органларининг фаолият туфайли одатда осмотик босим миқдорига айтирлик таъсир кўрсатмайди. Қоннинг осмотик босимидан фарқ қилиб, сийдик ва тернинг осмотик босими анча ўзгариб туради. Тер депрессияси  $0,18—0,60^{\circ}$  га, сийдикники эса  $0,2—2,2^{\circ}$  га тенг. Айниқса жадал жисмоний иш қоннинг осмотик босимини анча ўзгартиради.

### **Қон реакцияси ва унинг доим бир даражада туриши**

Қоннинг водород (H) ва гидроксил (ОН) ионлари концентрациясига боғлиқ бўлган актив реакцияси ғоят муҳим биологик аҳамиятга эга, чунки алмашинув процесслари муайян реакциядагина нормал ўтади.

Қон кучсиз ишқорий реакцияли. Артериал қоннинг актив реакция кўрсаткичи (pH) 7,4 га тенг; веноз қонда карбонат ангидрид кўп бўлгани учун унинг актив реакция кўрсаткичи 7,35 га тенг. Ҳужайра ичида pH бироз паст бўлиб,  $7—7,2$  га тенг; бу ҳужайралар метаболизмига ва уларда модда алмашинувининг кислотали маҳсулотлари ҳосил бўлишига боғлиқ.

Организмда қоннинг актив реакцияси нисбатан доимий бир даражада туради, бу эса плазманинг ва эритроцитларнинг буфер хоссаларига, шунингдек чиқарув органларининг фаолиятига боғлиқ.

*Буфер хоссалар* кучсиз (кам диссоциацияланган) кислота ва унинг кучли асос билан ҳосил қилган тузи бор эритмаларга хос. Бундай эритмага кучли кислота ёки ишқор қўшилса, эритма реакцияси сувга шунча кислота ёки ишқор қўшилгандагидек кислота ёхуд ишқор томонга кўп ўзгармайди. Бунинг сабаби шуки, қўшилган кучли кислота кучсиз кислотани асос билан ҳосил қилган бирикмаларидан сиқиб чиқаради. Бунда эритмада кучли кислота тузи ва кучсиз кислота ҳосил бўлади. Шундай қилиб, буфер эритма актив реакциянинг ўзгаришига тўсқинлик қилади. Буфер эритмага кучли ишқор қўшилганда кучсиз кислота тузи ва сув ҳосил бўлади; шу сабабли актив реакциянинг ишқорий томонга ўзгариш имконияти камайтирилади.

Қоннинг буфер хоссалари унда буфер системалар деб аталувчи системаларни ҳосил қилувчи қуйидаги моддалар борлигига боғлиқ;

1) карбонат кислота — натрий бикарбонат (*карбонат буфер системаси*);

2) бир асосли — икки асосли натрий фосфат (*фосфат буфер системаси*);  
3) плазма оксиллари (*плазма оксилларининг буфер системалари*); оксиллар амфолитлар бўлгани учун муҳит реакциясига қараб ўзидан гоҳ водород, гоҳ гидроксил ионларини ажрата олади; 4) гемоглобин ва унинг калийли тузи (*гемоглобиннинг буфер системаси*). Қоннинг бўёқ моддаси — гемоглобиннинг буферлик хоссаси шундан келиб чиқадики, у  $\text{H}_2\text{CO}_3$  га нисбатан кучсизроқ кислота бўлгани учун унга калий ионларини беради, ўзи эса  $\text{H}^+$  ионларини бириктириб, жуда кам диссоциацияланувчи кислотага айланиб қолади. Қоннинг буфер хоссасининг тахминан 75% гемоглобинга боғлиқ. Қоннинг актив реакциясини доим бир хилда сақлашда карбонат ва фосфат буфер системаларининг аҳамияти камроқ.

Буфер системалар тўқималарда ҳам бор, шунинг учун тўқималардаги рН нисбатан доимий даражада туради. Тўқималарнинг асосий буферлари оксиллар ва фосфатлардир. Буфер системалар борлигидан хужайраларда модда алмашинув процессларида ҳосил бўлган карбонат кислота, сут кислотаси, фосфат кислота ва бошқа кислоталар тўқималардан қонга ўтади-ю, унинг актив реакциясини айтариқ ўзгартирмайди.

Қон буфер системаларининг характерли хоссаси шуки, реакция кислотали томонда кўра ишқорий томонга осонроқ ўзгаради. Масалан, қон плазмасининг реакциясини ишқорий томонга ўзгартириш учун унга сувга қараганда 40—70 баравар ортиқ натрий ишқори ( $\text{NaOH}$ ) қўшиш керак. Унинг реакциясини кислотали томонга ўзгартиш учун эса унга сувга қараганда 327 баравар ортиқ хлорид кислота қўшиш керак. Кучсиз кислоталарнинг, қондаги ишқорий тузлари қоннинг ишқорий резервини ҳосил қилади. Карбонат кислота босими симоб устуни ҳисобида 40 мм га тенг бўлганда, яъни альвеоляр ҳаводаги карбонат кислотанинг одатдаги босимига тахминан мос келадиган босимда 100 мл қон неча куб сантиметр карбонат кислотани боғлаб олишига қараб, қон ишқорий резервининг миқдорини аниқлаш мумкин.

Қонда кислота ва ишқор эквивалентлари орасида муайян ва анча доимий нисбат борлигидан қоннинг кислота-ишқор мувозанати ҳақида гапириш расм бўлиб кетган.

Иссиққонли ҳайвонлар устида ўтказилган тажрибалар, шунингдек клиник кузатишлар ёрдамида қон рН ўзгаришининг ҳаётга зарар етказмайдиган чегаралари аниқланган. рН ўзгаришининг шундай чегаралари 7,0—7,8 бўлса керак. рН ўзгаришининг бундан ортиши оғир ўзгаришларга, ҳатто ўлимга олиб келиши мумкин. Одамда рН нинг нормага нисбатан узоқ вақт 0,1—0,2 қадар ўзгариши ҳам организмга ҳалокатли бўлиб чиқиши мумкин.

Буфер системалар мавжудлигига ва организм қон актив реакциясининг мумкин бўлган ўзгаришларидан яхши ҳимоя қилинганлигига қарамай, баъзи физиологик ва айниқса патологик шароитларда қоннинг актив реакцияси баъзан кислоталик ёки ишқорийлик томонга ўзгаради. Актив реакциянинг кислота томонга ўзгариши *ацидоз*, ишқорий томонга ўзгариши *алкалоз* деб аталади.

*Компенсацияланган ацидоз билан компенсацияланмаган ацидозни ва компенсацияланган алкалоз билан компенсацияланмаган алкалозни ажратиш*ади. Компенсацияланмаган ацидоз ёки алкалозда актив реакция ҳақиқатан ҳам кислота ёки ишқор томонга ўзгаради. Организмнинг регуляторлар мосламалари тугаганда, яъни қоннинг буфер хоссалари реакция ўзгаришига тўқинлик қилиш учун етарли бўлмай қолганида шундай ҳодиса рўй беради. Компенсацияланмаган ацидоз ёки алкалозга нисбатан компенсацияланган ацидоз ёки алкалоз кўпроқ учрайди, бундай ацидоз ёки алкалозда актив реакция ўзгармайди, лекин қон ва тўқималарнинг буфер хоссалари камаяди. Қон ва тўқималар буфер хоссаларининг камайиши ацидоз ёки алкалознинг компенсацияланган формалари компенсацияланмаган формаларга ўтиши учун реал хавф туғдиради.

Масалан, қонда карбонат ангидрид кўпайиб кетганда ёки бўлмаса ишқорий резерв камаяганда ацидоз рўй бериши мумкин. Ацидознинг биринчи кўриниши — *газ ацидоз*и ўпкадан карбонат ангидрид ажралиши қийинлашганда, масалан, ўпка касалликларида кузатилади. Ацидознинг иккинчи кўриниши — *газсиз ацидоз* организмда ҳаддан ташқари кўп кислота ҳосил бўлганда, масалан, диабетда, буйрак касалликларида учрайди. Алкалоз ҳам газли ( $\text{CO}_2$  ажралиб чиқиши кучайганда) ва газсиз (ишқорий резерви кўпайганда) бўлиши мумкин.

Қон айланиш катта ва кичик доирасининг капиллярларида қоннинг ишқорий резерви ўзгаради ва актив реакцияси ҳам пича ўзгаради. Масалан, тўқима капиллярларининг қонига

бир талай карбоиат ангидрид кирганда веноз қон артериал қонга нисбатан 0,01—0,04 рН чамаси нордонлашиб қолади. Упка капиллярларида карбонат ангидрид альвеоляр ҳавога ўтганда қоннинг актив реакцияси тескари (ишқорий томонга) ўзгаради. Упка вентиляциясини кучайтириш йўли билан ортиқча карбонат ангидридни чиқариб юборадиган нафас апаратининг фаолияти қон реакциясининг доим бир даражада сақланишида катта аҳамиятга эга. Қон реакциясининг доим бир даражада ушланиб туришида организмдан ортиқча кислота ва ишқорни чиқариб турувчи буйрак ва меъда-ичак йўли ҳам муҳим роль ўйнайди.

Актив реакция кислота томонга ўзгарганда буйраклар кўп миқдорда бир асосли натрий фосфатни, реакция ишқорий томонга ўзгарганда эса кўп миқдорда ишқорий тузларни сийдик билан чиқаради. Биринчи ҳолда сийдик жуда кислотали, иккинчисида жуда ишқорий бўлиб қолади (сийдикдаги рН нормал шароитда 4,7—6,5 га тенг, кислота-ишқор мувозанати бузилганда эса 4,5 ва 8,5 га етиши мумкин).

Нисбатан озроқ сут кислота тер безлари орқали ҳам чиқиб кетади.

### Қон плазмасининг таркиби

Қон плазмаси 90—92% сув ва асосан оксиллар билан тузлардан ташкил топган 8—10% куруқ моддадан иборат. Плазмада хоссалари ва функционал аҳамияти билан бир-биридан фарқ қилувчи бир неча хил оксил: альбуминлар (тахминан 4,5%), глобулинлар (1,7—3,5%) ва фибриноген (0,4% га яқин) бор.

Одам плазмасидаги оксилларнинг умумий миқдори ўрта ҳисоб билан 7—8%; плазмадаги куруқ модданинг қолган қисми бошқа органик бирикмалар ва минерал тузларга тўғри келади.

Қон плазмасида оксилдан бошқа, азотли бирикмалар: оксилларнинг гидролизланиши натижасида ҳосил бўлиб овқат ҳазм қилиш йўлидан сўриладиган ва протоплазма оксилларининг синтезланиши учун хужайралар фойдаланадиган моддалар (аминокислоталар, полипептидлар) ва оксилларнинг парчаланиши натижасида ҳосил бўлиб, организмдан чиқариб ташланадиган моддалар (мочевина, сийдик кислотаси, креатин, креатинин, аммиак) бор.

Плазмадаги қолдиқ азот деб аталувчи нооксил азотнинг умумий миқдори 30—40 мг% ни ташкил қилади. Унинг ярми мочевинаяга тўғри келади. Буйраклар етарли ишламаганда қон плазмасида қолдиқ азот жуда кўпайиб кетади.

Плазмада азотсиз органик моддалар: организм хужайралари учун асосий энергия манбаи глюкоза (85—110 мг%) ва организм хужайраларининг фаолияти натижасида ҳосил бўладиган турли органик кислоталар, масалан, сут кислотаси ҳам бор.

Қон плазмасидаги минерал моддалар қарийб 0,9% ни ташкил қилади. Уларнинг таркибига асосан  $\text{Na}^+$ ,  $\text{K}^+$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  ва  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{HPO}_4^{2-}$ ,  $\text{HCO}_3^-$  ионлари киради.

### Плазма минерал таркибининг аҳамияти ва қоннинг ўрнини босувчи эритмалар

Қон билан бир хил осмотик босимга эга бўлган, яъни тузлар концентрацияси қошшикига барабар келадиган эритмалар *изоосмотик*, ёки *изотоник эритмалар* деб аталади.  $\text{NaCl}$  нинг 0,9% ли эритмаси иссиқ қонли ҳайвонлар ва одам учун изотоник эритмадир. Бундай эритмани кўпинча физиологик эритма деб аташади. Осмотик босими қонга қараганда юқори эритмалар *гипертоник эритмалар* деб, пастроқ бўлганлари эса *гипотоник эритмалар* деб аталади.

Айрим органлар, масалан, бақанинг организмидан ажратиб олинган юраги NaCl нинг изотоник эритмасида бир неча вақт яшаб ва ишлаб туриши мумкин. Бироқ бу эритма тўла-

Эритманинг	NaCl	KCl	CaCl <sub>2</sub>	NaHCO <sub>3</sub>	Mg	NaH <sub>2</sub> PO <sub>4</sub>	Глюкоза
Совуққонли ҳайвонлар учун Рингер эритмаси	6,5	0,14	0,1-0,12	0,2	-	-	-
Иссиққонли ҳайвонлар учун Рингер—Локк эритмаси	9,0	0,42		0,15	-	-	1,0
Тироде эритмаси	8,0	0,2	0,24	0,1	0,1	0,05	1.0

тўқис физиологик эритма эмас. Фақат NaCl бўлган эритма юракдан ўтказилганда у узок ишлай олмайди. Бундай эритмага озгина KCl ва CaCl қўшилса, юрак яна ишлаб кетади ва узок вақтгача ишлаб тура олади. Шундай қилиб, фақат изотония эмас, балки эритманинг таркиби ҳам катта аҳамиятга эга. Шунга кўра таркиби плазмадаги айрим тузлар миқдорига мос келадиган ва шу сабабли NaCl нинг изотоник эритмасига нисбатан кўпроқ «физиологик» бўлган эритмаларнинг рецептлари ишлаб чиқилган.

Бундай эритмаларнинг кўпгина рецептлари таклиф этилган. Улар физиологик экспериментларда ва клиник практикада ишлатилади (масалан, медицинада турли кўрсатмалар билан одам терисининг остига ёки венага юборилади). Улардан эниг кўп тарқалгани *Рингер*, *Рингер—Локк*, *Тироде* эритмаларидир.

## Турли физиологик эритмаларнинг таркиби

Иссиққонли ҳайвонларнинг ажратиб олинган органи ишлаб туриши учун физиологик эритмалар кислород билан тўйинтирилади.

Физиологик эритмалар таркибида плазма оксиллари сингари коллоид моддалар йўқлигидан, улар барибир қон плазмасига тенг кела олмайди. Шунинг учун глюкозали туз эритмасига ҳар хил коллоидлар, масалан, сувда эрийдиган, юқори молекулали (молекуляр оғирлиги 13 000 дан 100 000 гача ва ундан юқори) полисахаридлар (бундай препарат *декстран* деб аталади) ёки махсус усулда ишланган оксил препаратлар қўшилади. Коллоидлар 7—8% миқдорида қўшилади. Одам қон йўқотганда қон босимини тиклаш учун организмга шундай эритма юборилади. Бироқ шундай эритмалар яратилганига қарамай, қон плазмаси қоннинг ўрнини босувчи энг яхши суюқлик бўлиб қолмоқда.

Одам қонига ҳайвонларнинг қон плазмасини юбориш мумкин эмас, чунки қон ва тўқима оксиллари орасида турга оид фарқ бор. Ҳайвон организмга бошқа турли ҳайвон оксиллари юборилганда турли патологик реакциялар (анафилактик шок, зардоб касаллиги, ) рўй бериши мумкин. Ҳайвонларнинг қон плазмасини



ишлаш усуллари топилган, бунда оксиллар турга оид специфик фарқларини йўқотади. Бундай плазмани одам қонига юборса бўлади.

### Қон плазмасининг оксиллари

Қон плазмаси оксилларининг ҳар хил аҳамияти бор. 1. Оксиллар онкотик босимни вужудга келтиради (қуйига қаралсин), тўқималар билан қон ўртасида сув алмашинувини тартибга солиш учун онкотик

босим миқдори аҳамиятли. 2. Оксиллар буфер хоссаларга эга бўлгани учун қоннинг кислота-ишқор мувозанатини сақлаб туради. 3. Оксиллар қон плазмасининг муайян даражада ёпишқоқ бўлишини таъминлайди, бу эса артериал босимни маълум даражада ушлаб туриш учун аҳамиятли. 4. Плазма оксиллари қонни стабиллаб, эритроцитларнинг чўкишига тўсқинлик қилувчи шароитни яратади. 5. Плазма оксиллари қон ивишида муҳим роль ўйнайди. 6. Қон плазмасининг оксиллари юқумли касалликлар оғримаслик, яъни *иммунитетнинг* муҳим факторлари ҳисобланади.

билан

1-расм.



Одамнинг қон плазмаси оксиллари-ни электрофорез усули билан ажратиш олиш эгри чизиғи.

Қон плазмасида бир неча ўн турли оксил бор, улар альбуминлар, глобулинлар ва фибриноген деган учта асосий группани ташкил этади. Плазма оксилларини ажратиш учун 1937 йилдан бери электрофорез усули қўлланилади, бу усул электр майдонида турли оксилларнинг турли ҳаракатчанликка эга эканлигига асосланган. Глобулинлар электрофорез ёрдамида  $\alpha_1$ -,  $\alpha_2$ -,  $\beta$  ва  $\gamma$ -глобулинлар каби бир неча фракцияга ажратилган. Қон плазмаси оксилларининг электрофорез ёрдамида олинган диаграммаси 1-расмда елтирилган.

Гамма глобулинлар организмни вируслар, бактериялар ва уларнинг токсинларидан сақлашда муҳим аҳамиятга эгадир. Бунинг боиси шуки, қондаги антителолар деб аталувчи моддалар асосан глобулинлардан иборат. Гаммаглобулинлар касал организмга юборилганда унинг юқумли касалликларга қарши чидамини оширади. Сўнгги вақтда қон плазмасида шундай роль ўйнайдиган оксил комплекси — *пропердин* топилди.

Турли оксил фракцияларининг миқдори орасидаги нисбат баъзи касалликларда ўзгаради, модомики шундай экан, оксил фракцияларини текшириш диагностик аҳамиятга эга.

Қон плазмасининг оксиллари асосан жигарда ҳосил бўлади. Альбуминлар ва фибриноген жигарда синтезланади. Глобулинлар эса жигардагина эмас, балки кўмик, талоқ, лимфа тугунларида, яъни организмнинг ретикуло-эндотелий сис-темасига мансуб органларда ҳам синтезланади. Қоннинг ҳамма плазмасида тахминан 200—300 г оксил бор. Оксиллар бетўхтов синтезланиб ва парчаланиб тургани учун улар тез алмашилиб туради.

### Қон плазмаси оксилларининг осмотик босими

Осмотик босимни қон плазмасида эриган кристаллоидларгина эмас, балки коллоидлар — плазма оксиллари ҳам вужудга келтиради. Плазма оксиллари ҳосил қилган осмотик босим *онкотик босим* деб аталади.

Қон плазмаси оксилларининг абсолют миқдори 7,8% га тенг бўлиб, плазмада эриган тузлар миқдоридан деярли 10 баравар ортиқ бўлса ҳам, улар ҳосил қиладиган онкотик босим плазма осмотик босимининг (7,6—8,1 атм. тенг) атиги 1/200 қисмини, яъни 0,03—0,04 атм. (симоб устуни ҳисобида 25—30 мм) ни ташкил қилади. Бунинг сабаби шуки, оксилларнинг молекулалари жуда йирик бўлиб, плазмада кристаллоидларнинг молекулаларига нисбатан бир неча баравар кам.

Онкотик босим миқдори кичик бўлишига қарамай, қон билан тўқима орасида сув алмашилишида муҳим роль ўйнайди. Онкотик босим фильтрация ҳодисаларига (тўқимаора суюқлик, лимфа, сийдик ҳосил бўлиши, ичакдан сув сўрилиши) га асосланган физиологик процессларга таъсир қилади. Одатда қон плазмасидаги юқори молекулали оксиллар капилярларининг эндотелиал деворидан ўта олмайди. Оксил молекулалари қон томири ичида қолиб, қонда бир қадар (уларнинг осмотик босими миқдорига яраша) сув ушлаб туради. Қон оксиллари шу билан қон ва тўқималардаги сувни нисбий

доимий миқдорда сақлаб туради. Қон оксилларининг томирларда сув ушлаб туриш қобилиятини қуйидаги тажрибада исбот этиш мумкин. Итдан кўп марта қон чиқарилса ва олинган қонни центрифугалаш йўли билан плазмаси эритроцитлардан ажратилса, эритроцитлар эса туз эритмасида қайтадан қонга юборилса, қондаги оксиллар миқдорини шу йўл билан жуда камайтириш мумкин. Бунда ҳайвон анча шишиб кетади. Тажрибада органларни организмдан ажратиб олиб, улардан узоқ вақт Рингер ёки Рингер—Локк эритмаси ўтказилса, тўқималар шишади. Физиологик эритма ўрнига қон зардобини юборилса, шиш қайтиши мумкин. Қоннинг ўрнини босувчи эритмалар таркибига коллоид моддалар қўшиш зарурлиги шу билан изоҳланади. Бундай эритмаларнинг ёпишқоқлиги ва онкотик босими қоннинг онкотик босими ва ёпишқоқлигига барабар қилиб танланади.

### Қоннинг ивиши

Қоннинг ивиши — суяқ ҳолатдан желесимон лахтага айланиши организмнинг қон йўқотишга тўсқинлик қиладиган муҳим биологик ҳимоя реакциясидир.

Майда қон томирининг жароҳатланган жойида қон лахтаси — *тромб* ҳосил бўлади, у томирни пробка каби беркитиб, қон кетишини тўхтатади. Қоннинг ивиш хоссаси камайганда ҳатто кичкина жароҳатдан ҳам бир талай қон оқиб, ўлим хавфини туғдиради.

Одам қони томирдан чиққач 3—4 минутдан кейин ивий бошлайди, 5—6 минутдан сўнг эса бутунлай дирилдоқ лахтага айланади. Қон томирларининг ички қавати (*интимаси*) шикастланганда ва қоннинг ивиш хоссаси ортганда бутун организмдаги томирлар ичида ҳам қон ивиб қолиши мумкин. Бу ҳолда тромб қон томирининг ичида ҳосил бўлади.

Қон ивиши плазмадаги оксил — *фибриногеннинг* физик-химиявий ҳолатининг ўзгаришига асосланади. Фибриноген эриган шаклдан эримайдиган шаклга ўтиб, *фибринга* айланади ва лахта ҳосил қиладди.

Фибрин узун ингичка иплар шаклида чўкиб, тўрлар ҳосил қиладди ва тўр қовузлокларида шаклли элементлар ушланиб қолади. Томирдан чиқарилган қон чилчўпда аралаштирилса, ҳосил бўлаётган фибриннинг кўп қисми чилчўпда қолади. Эритроцитлардан яхшилаб ювиб олинган фибрин оқ рангли бўлиб, тола-тола бўлиб туради.

Шу йўл билан фибрини ажратилган қон *фибринсизланган (дефибринланган) қон* деб аталади. У шаклли элементлардан ва қон зардобидан иборат. Демак, *қон зардобини* таркибида фибриноген йўқлиги билан плазмадан фарқ қиладди.

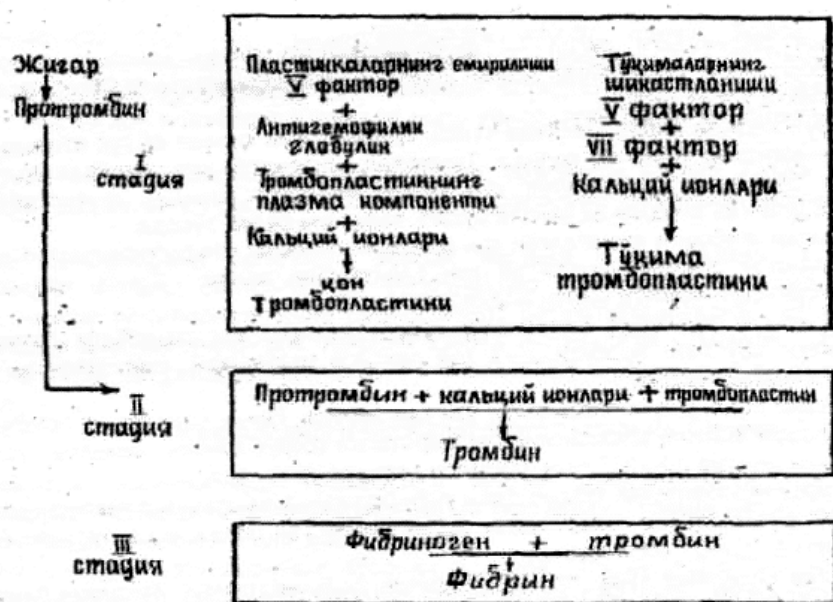
Қон ивиб қолган пробирка бироз вақт қўйиб қўйилса, қон зардобини лахтасидан ажратиш мумкин. Шу пайт пробиркадаги қон лахтаси зичлашади, тортишади ва ундан бироз зардоб ажралиб чиқади.

Бутуи қонгина эмас, балки плазманинг ўзи ҳам ивийди. Қонни совуқда центрифугалаш йўли билан плазма шаклли элементлардан ажратилса (совуқ қоннинг ивишига тўсқинлик қиладди) ва кейин плазма 20—35° гача иситилса тезда ивиб қолади.

Қоннинг ивиш механизмини тушунтириш учун бир қанча назариялар таклиф қилинган. Қон ивишининг ферментатив назариясини ҳозир ҳамма тан олади, бу назарияга бундан юз йилча илгари А. Шмидт асос солган.

Ферментатив назарияга кўра, плазмада эриган фибриногеннинг *тромбин* ферменти таъсирида эримайдиган фибринга ўтиши қон ивишининг охириги звеносидир (2-расм, III стадия).

Томирда юрган қонда тромбин йўқ. У жигарда синтезланадиган *протромбин* (қон плазмаси оксили) дан ҳосил бўлади. Тромбин ҳосил бўлиши учун кальций ионлари иштирокида протромбинга тромбопластин таъсир этиши лозим (2-расм, II стадия).



2-расм. Қоннинг ивиш схемаси.

Томирда юрган қонда тромбопластин ҳам йўқ. У қон пластинкалари парчаланганда (*қон тромбопластини*) ёки тўқималар шикастланганда (*тўқима тромбопластини*) ҳосил бўлади.

Қон тромбопластинининг ҳосил бўлиши қон пластинкаларининг парчаланишидан бошланади, бунда ажраладиган моддалар билан қон плазмасидаги глобулин — *V фактор* (иккинчи номи — *глобулин-акцелератор*) ва қон плазмасининг иккинчи глобулини — *антигемофилик глобулин* (иккинчи номи — *тромбопластиноген*), шунингдек қон плазмасининг яна бир моддаси — *тромбопластиннинг плазмадаги компоненти* (иккинчи номи — *Кристмас фактори*) ўзаро таъсир этади. Бундан ташқари, қон тромбопластини ҳосил бўлиши учун кальций ионлари ҳам иштирок этиши лозим (2-расм, I стадия, чап томонига қаралсин).

Тўқималарнинг парчаланган хужайраларидан ажраладиган моддалар юқорида эслаб ўтилган қон плазмаси глобулини — *V фактор*, шунингдек қон плазмаси глобулини — *VII фактор* (иккинчи номи — *проконвертин*) билан ўзаро таъсири натижасида, кальций ионлари иштирокида тўқима тромбопластини ҳосил бўлади (2-расм, I стадия, ўнгда). Тромбопластин ҳосил бўлгач қон тез ивий бошлайди.

Келтирилган схема тўлиқ эмас, чунки ҳақиқатда қоннинг ивиш. процессида кўпроқ турли моддалар қатнашади.

Тромбопластин ҳосил бўлишида қатнашувчи антигемофилик глобулин қонда бўлмаса қон ивишининг жуда сусайиб кетиши билан характерланувчи касаллик — *гемофилия* вужудга келади. Бу касалликда ҳатто кичкина жароҳат ҳам хавфли қон кетишига олиб боради.

Плазмадан тромбинни ажратиб кўплаб олиш имконини берадиган химиявий усуллар ишлаб чиқилган (Б. А. Кудряшов). Тромбин қон ивишини анча тезлатади. Масалан, кальций чўкиб қолиши сабабли тромбин ҳосил бўлмайдиган оксалат қонга тромбин қўшилгач бу қон пробиркада 2—3 секундда ивиб қолади. Орган (масалан, жигар, талок, мия) жароҳатланганда томирни боғлаб ҳам қонни тўхтатиб бўлмаса, юзига тромбин эритмаси билан хўлланган дока ёпилса, қон кетиши дарҳол тўхтади..

Фибриноген фибринга айлангач ҳосил бўлган лахта зичлашади, тортишади, бошқача айтганда, лахта *ретракцияси* рўй беради. Бу процесс қон пластинкалари парчаланганда ҳоёл бўлувчи *ретрактозим* деган модда таъсирида вужудга келади. Қон пластинкалари жуда камайиб кетганда ҳам қон ивиши мумкин эканлиги, лекин лахта зичлашмай, ғовак ҳолда қолаверганидан, шикастланган томирни яхши беркита олмаслиги куёнлар устида қилинган экспериментларда кўрсатиб берилди.

Қоннинг ивиш хоссаси нерв системаси таъсирида ўзгаради. Оғриқ таъсир этиб турганда қон ивиши тезлашиб, қон кетишига тўсқинлик қилади. Бўйиннинг юқоридаги симпатик тугуни таъсирланганда қоннинг ивиш вақти қисқаради, таъсирот тўхтатилганда эса узаяди. Қоннинг ивиши шартли рефлекс йўли билан ҳам ўзгариши мумкин. Масалан, бирор сигнал оғритувчи таъсирот билан кўп марта бирга берилса, илгари қон ивишига ҳеч қандай таъсир кўрсатмаган сигналнинг бир ўзи берилганда ҳам бу процесс тезлашади. Нерв системаси таъсирланганда организмда қандайдир моддалар ҳосил бўлиб, қон ивишини тезлаштиради деб ўйлаш мумкин. Масалан, адреналин қоннинг ивиш хоссасини ошириши маълум. Бўйрак усти безларидан адреналин чиқишини нерв системаси кучайтиради, оғриқ таъсир этиб турганда ва эмоционал ҳолатларда (масалан, ҳаяжонда) адреналин кўпроқ чиқади. Шу билан бир вақтда адреналин артерия ва артериолаларни торайтиради ва шу тариқа қон томирлари жароҳатланганда қон кетишини ҳам камайтиради. Бу фактларнинг мословчи аҳамияти аниқ.

Бир қанча физикавий омиллар ва химиявий бирикмалар қоннинг ивишига тўсқинлик қилади. Қоннинг ивиш процессини анча сусайтирувчи совуқнинг таъсирини шу муносабат билан биринчи галда қайд қилиб ўтиш лозим.

Деворлари парафин ёки силикон билан қопланган ва шунинг учун қон юқмайдиган бўлиб қолган шиша идишга қон солиб қўйилганда ҳам қоннинг ивиши секинлашиб қолади. Қон бундай идишда бир неча соат суюқ туриши мумкин. Бу шароитда қон пластинкаларининг парчаланиши ва тромбин ҳосил бўлишида қатнашувчи моддаларнинг қон пластинкаларидан ташқарига чиқиши анча қийинлашади.

Оксалат ва цитратлар қон ивишига тўсқинлик қилади. Қонга натрий цитрат қўшилганда кальций ионларини боғлаб олади; аммоний оксалат эса кальцийни чўктиради. Қонга натрий цитрат қўшилганда ҳам, аммоний оксалат қўшилганда ҳам тромбопластин ва тромбин ҳосил бўла олмайди. Оксалатлар ва цитратлар организмдан ташқарида қонни ивишдан саклаш учун қўлланилади. Уларни организмга кўплаб киритиш мумкин эмас, чунки қон кальцийининг боғланиб қолиши организмнинг ҳаёт фаолиятини бузиб қўяди.

*Антикоагулянтлар* деб аталувчи баъзи моддалар қоннинг ивиш имкониятини бутунлай бартараф қилади. Упка ва жигар тўқимасидан ажралувчи *гепарин* ва зулукнинг сўлак безларидан ажралувчи гирудин шу жумладандир. Гепарин тромбиннинг фибриногенга таъсир этишига тўсқинлик қилади, шунингдек тромбопластиннинг активлигини сусайтиради. Гирудин қон ивиш процессининг учинчи стадиясига таъсир қилади, яъни фибрин ҳосил бўлишига тўсқинлик қилади.

Воситали таъсир қилувчи моддалар деган антикоагулянтлар ҳам бор. Улар қон ивиш ироцессига тўғридан-тўғри таъсир қилмай, шу процессда қатнашувчи моддалар ҳосил бўлишини тўхтатади. Жигарда протромбин ва VII факторнинг синтезланишини тўхтатувчи дикумарин, пелентан ва бошқа препаратлар воситали таъсир қилувчи антикоагулянтларга киради.

Зардоб оксиллари таркибида яна бир модда — *фибринолизин* топилган, ҳосил бўлган фибринни эритиб юборади. Фибринолизин қон плазмасида актив бўлмаган шаклдаги ферментдир. Уни ҳосил қиладиган модда — *профибринолизин* гавданинг кўпчилик тўқималарида мавжуд бўлган фермент — *фибринокиназа* таъсирида активланади.

Қонда икки система—*ивитувчи* ва *ивишга қарши системалар* борлиги баён қилинганлардан кўриниб турибди. Нормда бу системалар муайян мувозанатда бўлади, шу туфайли қон томирлар ичида ивиб қолмайди. Одам жароҳатланганда ва баъзи касалликларда ивитувчи ва ивишга қарши системалар мувозанати бузилади.

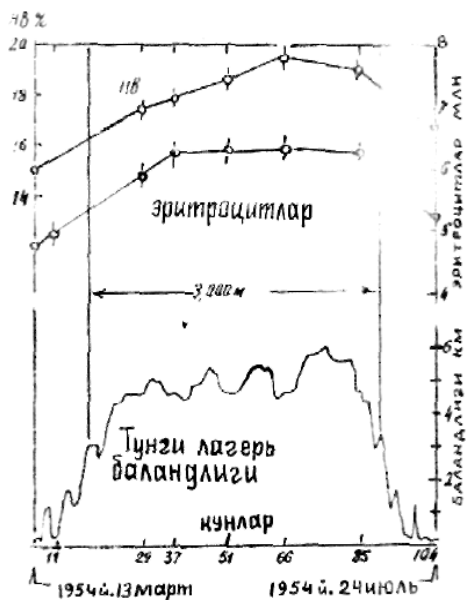
Ивишга қарши физиологик системанинг аҳамияти Б. А. Кудряшов тажрибаларида кўрсатиб берилган. Ҳайвон венасига етарли миқдордаги тромбин тез юборилса, томир ичида қон ивиб қолиши сабабли ҳайвон ҳалок бўлади. Тромбиннинг ўлдирадиган дозаси организмга секин-аста юборилса, ҳайвон ҳалок бўлмайди, лекин унинг қони ивиш хоссасидан анчагина маҳрум бўлади.

Шунга асосланиб, организмга тромбин киритилганда, қоннинг ивишига тўсқинлик қилувчи

моддалар ҳосил бўлади, деб хулоса чиқарилди. Бу моддаларнинг ажралиб чиқишини нерв системаси бошқаради. Каламушнинг бир оёқ нерви қирқилса (денервация) ва венасига тромбин охиста юборилса, фақат денервацияланган оёқ томирларида қон ивиб қолади. Қонда тромбин кўпайиб кетса, томирлар деворидақ қон ивишига тўсқинлик қиладиган моддалар рефлекс йўли билан чиқади, деб ҳисоблашади, Нервларнинг қирқилиши, шунингдек наркотик моддалар бу рефлексни тўхтатади.

## ҚОННИНГ ШАКЛЛИ ЭЛЕМЕНТЛАРИ

### Эритроцитлар



Эритроцитлар, ёки қизил қон таначалари одамда ва сут эмизувчиларда ядросиз, гомоген протоплазмали хужайралардан иборат.

Эритроцит структурасида хужайра таянчи — *стромани* ва юза қават — *қобикни* ажратишади. Эритроцит қобиғи липоидоксил комплексларидан тузилган бўлиб, коллоидларни К ва Na • ионларини ўтказмайди, Cl, HCO' анионларини, шунингдек Н ва ОН ионларини бемалол ўтказди. Эритроцитлар ва плазманинг минерал таркиби бир хил эмас: одам эритроцитларида натрийга нисбатан калий кўпроқ; плазмада эса бу тузлар нисбати тескари. Эритроцитлар қуруқ моддасининг 90 проценти гемоглобин, қолган 10 проценти бошқа оксиллар, липоидлар, глюкоза ва минерал тузлардан иборат.

3-расм. Баланд тоғ экспедицияси катнашчилари денгиз сатҳидан қанча баланд эканлигига қараб гемоглобин ва эритроцитлар микдорини ўзгариши

Қондаги эритроцитлар микдорини аниқлаш (бунинг учун эритроцитлар микроскоп билан санок камераларида ёки автоматик равишда ишловчи электрон аобобларда саналади) физиология ва клиника учун катта аҳамият касб этди. 1 мм<sup>2</sup> қонда эркакларда 5 000 000, аёлларда қарийб 4 500 000 эритроцит бор. Янги тугилган чақалоқларда эритроцитлар катталардагига нисбатан кўп бўлади.



4-расм. Эритроцитларнинг схематик тасвири.

Қондаги эритроцитлар микдори ўзгариши мумкин.

Барометрик босим паст бўлганда (баландликка кўтарилганда), жисмоний иш вақтида, эмоционал кўзғалишда,

шунингдек организм кўп сув йўқотганда эритроцитлар кўпайиб кетади. Қондаги эритроцитлар сонининг кўпайиши турлича

вақт давом этиши мумкин, бу эса организмда эритроцитларнинг умумий микдори ортиб кетганлигидан далолат беравермайди. Масалан, каттиқ терлаш оқибатида кўп сув йўқотилганда қон қисқа вақт қуюқлашади, шу сабабли организмдаги эритроцитларнинг мутлақ микдори гарчи ўзгармаса ҳам, ҳажм бирлигидаги эритроцитлар сони кўпаяди. Эмоционал кўзғалишда ва оғир жисмоний иш вақтида қондаги эритроцитлар сони кўпаяди. Бунинг сабаби шуки, талоқ қисқариб, умумий қон оқими талоқнинг қон деполаридан эритроцитларга бой қон чиқади.

Паст барометрик босим шароитида қонга кислороднинг кам кириши қондаги эритроцитлар

сонининг кўпайишига сабаб бўлади. Баланд тоғли жойлар яшовчи одамларда қон яратувчи орган — кўмикда эритроцитлар кўп ишланиши ҳисобига эритроцитлар сони кўпаяди (3-расм). Бу ҳолда ҳажм бирлигидаги эритроцитлар сонигина эмас, балки организмдаги умумий миқдори ҳам кўпаяди. Қон йўқотишдан кейин ёки эритроцитлар кўп парчаланганда ё камроқ ҳосил бўлганда қондаги эритроцитлар сони камаёди, яъни *анемия* рўй беради.

Одамда айрим эритроцитининг диаметри 7,2—7,5 *мк*, ҳажми эса тахминан 88—90 *мк*<sup>3</sup>. Айрим эритроцитнинг катталиги ва қондаги эритроцитларнинг умумий миқдоридан уларнинг йиғинди юзаси келиб чиқади. Бу миқдор катта аҳамиятга эга, чунки кислород ютиладиган ва бериладиган умумий юза, яъни эритроцитларнинг асосий физиологик функцияси рўёбга чиқадиган умумий юза эритроцитларнинг йиғинди юзаси қанча эканлигига боғлиқ.

Одам қонидаги барча эритроцитларнинг умумий юзаси тахминан 3000 *м*<sup>2</sup>, яъни бутун гавда юзасидан 1 500 барабар ортиқ. Эритроцитларнинг ўзига хос шакли шундай катта юзанинг ҳосил бўлишига ёрдам беради. Одам эритроцитлари ялпоқ бўлиб, иккала томони ўртасидан ичига ботган (4-расм). Эритроцит шундай шаклда бўлгани учун юза-сидан 0,85 *мк* нарироққа жойлашган биронта ҳам нуқтаси йўқ, эритроцит шар шаклида бўлганда ҳужайранинг маркази юзасидан 2,5 *мк* нарида жойлашган ва умумий юзаси 20% кам бўлар эди. Юза билан ҳажм орасидаги бундай нисбат эритроцитнинг асосий функцияси, яъни иафас органларидан организм ҳужайраларига кислород ташиб бериш вазифасини яхшироқ бажариши учун қулай.

Қоннинг нафас пигменти — *гемоглобин* эритроцитда бўлгани учун бу функция юзага чиқади.

Гемоглобин қон плазмасида эриган ҳолда бўлмай, эритроцитлар ичида эканлиги муҳим физиологик аҳамиятга эга. Шунинг патижасида:

1. Қоннинг ёпишқоқлиги камаёди. Ҳисоблашлар шуни кўрсатадики, қон плазмасида шунча гемоглобиннинг эриши қоннинг ёпишқоқлигини бир неча марта оширар, юракнинг ишини ва қон айланишини қийинлаштирар экан.
2. Қон плазмасининг онкотик босими камаёди, бу эса (тўқима сувининг қон плазмасига ўтиши оқибатида) тўқималарнинг сувсизланишига йўл қўймаслик учун муҳим аҳамиятга эга.
3. Эритроцит ичида махсус химиявий муҳит борлигидан гемоглобиннинг кислород бириктериши учун оптимал шароит вужудга келади.

## Гемоглобин

Гемоглобин организмда кислород ташиш каби муҳим вазифани бажаради ва карбонат ангидрид ташишда қатнашади.

Гемоглобин мураккаб химиявий бирикма (молекуляр оғирлиги 68 800) бўлиб, *глобин* оксили ва тўрт молекула *гемдан* тузилган. Темир атоми бўлган гем молекуласи кислород молекуласини бириктира ва бера олади. Айни вақтда кислород газини бириктириб оладиган темирнинг валентлиги ўзгармайди, яъни Fe икки валентлигича қолади.

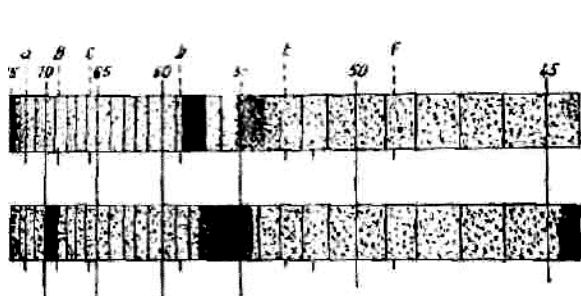
Гемоглобинга хлорид кислота таъсир эттирилса, глобиндан гем ажралиб кетади. У хлорид кислота билан реакцияга киришиб *гемин* ( $C_{34}H_{32}N_4O_4FeCl$ ) га айланади, гемин эса характерли шаклдаги кристалларци ҳосил қилади. Суд медицинаси практикасида қон борлигини исботлаш учун гемин ҳосил бўлиши текширилади.

Гем молекуласида тўртта пиррол ҳалқаси бор (улардан икkitаси ишқор, икkitаси эса кислота характерига эга). Гемдаги темир атоми гемни глобиннинг оксил қисмига бириктиради. Гем темир атомини йўқотсаю, пиррол структураси саҳланиб қолса, *гематопорфирин* ҳосил бўлади. Баъзи захарланишларда ёки модда алмашинуви бузилганда бу

модда организмда кўплаб ҳосил бўлади ва сийдик билан чиқиши мумкин.

Гем гемоглобиннинг *актив (простетик) группаси*, глобин эса гемни олиб юрувчи оксилдир. Гемоглобин кислородни бириктириб, *оксигемоглобинга* айланади (уни  $\text{HbO}_2$  симболи билан кўрсатишади). Кислородни берган оксигемоглобин қайтарилган, ёки *редукцияланган гемоглобин* ( $\text{Hb}$ ) деб аталади. Оксигемоглобин, гемоглобин ва унинг бошқа бирикмалари ҳамда маҳсулотлари спектр нурларини ютиб, характерли чизикларни беради. Масалан, ёруғлик нурларини оксигемоглобин эритмаси орқали ўтказиб, спектрнинг сариқяшил қисмида, О ва Е фразенгофер чизиклари орасида иккита характерли қорамтир чизикни аниқлаш мумкин. Спектрнинг сариқ-яшил қисмидаги бир кенг қора чизик қайтарилган гемоглобин учун характерлидир (5-расм).

Оксигемоглобин гемоглобиндан ранги билан бирмунча фарқланади, шунинг учун оксигемоглобинли артериал қон қипқизил бўлади (қон кислородга қанча кўп тўйинган бўлса, қизил ранги шунча равшан кўринади). Веноз қонда редукцияланган гемоглобин кўпроқ, бундай қон тўқ олча рангида бўлади.



5-расм. Оксигемоглобин (юқорида) ва гемоглобиннинг нур ютиш спектрлари.

Гемоглобин тўлқин узунлиги 620—680 мкм бўлган ёруғлик нурларини оксигемоглобинга нисбатан кўпроқ ютиши қоннинг кислород билан тўйиниш даражасини ўлчаш методикаси — *оксигеометрияга* асос қилиб олинган. Бу методикада қулоқ супраси ёки қон солинган кювета кичик электр лампаси билан ёритилади ва тўлқин узунлиги юқорида кўрсатилган ёруғлик оқимининг қулоқ тўқимаси ва қон солинган кювета орқали ўтаётгандаги интенсивлиги фотоэлемент ёрдамида аниқланади. Фотоэлемент кўрсатишларига қараб, гемоглобиннинг кислородга тўйиниш даражаси аниқланади.

Катта ёшли кишилар қонида ўрта ҳисоб билан 14—15% гемоглобин бор (эркакларда 13,5—16%, аёлларда 12,5—14,5%)- Гемоглобиннинг умумий миқдори тахминан 700 г.

Эмбрионал даврда одам қонида гемоглобиннинг ҳар хил типлари бўлади, улар кислород бириктириш хоссаси ва бошқа баъзи химиявий хоссалари билан бир-бирдан фарқ қилади. Гемоглобиннинг ҳар хил типларини аниқлаш ва ажратиш учун уни ишқор билан денатурациялашдан олдин ва қсийн гемоглобин эритмаларининг оптик зичлигини ўлчаш методикаси қўлланилади. Гемоглобиннинг ҳар хил типлари шартли равишда  $\text{HbA}$ ,  $\text{HbF}$ ,  $\text{HbP}$  ҳарфлари билан кўрсатилади.  $\text{HbP}$  гемоглобини ҳомила она қорнида ривожлана бошлашининг дастлабки 7—12 ҳафтасидаги учрайди. 9-ҳафтада ҳомила қонида  $\text{HbF}$  гемоглобини ва катта ёшли кишиларнинг  $\text{HbA}$  гемоглобини пайдо бўлади. Шуниси муҳимки, эмбриондаги  $\text{HbF}$  гемоглобини кислородни жуда яхши бириктира олади ва она гемоглобинининг атиги 30% тўйинтира оладиган кислород таранглигида 60% тўйина олади. Умurtқали ҳайвонларнинг ҳар хил турларида гемоглобин структураси турлича. Шу билан бирга гемоглобиннинг ҳар хил типларидаги гем бир хил, глобинлар эса аминокислоталар таркиби жиҳатдан фарқ қилади.

Организмда эритроцитларнинг ҳосил бўлиши ва парчаланишига яраша гемоглобин доим синтезланиб ва парчаланиб туради. Гемоглобин кўмикнинг эритробластларида синтезланади. Эритроцитлар ретикуло-эндотелий системасида, асосан жигар ва талокда парчаланиб, улардан гемоглобин чиқади. Гемдан темир ажралиб кетиши ва шундан кейинги оксидланиш оқибатида гемоглобиндан билирубин пигменти ҳосил бўлади, бу пигмент ўт билан ичакка тушиб, стеркобилин ва уробилинга айланади, улар эса ахлат ва сийдик билан чиқиб кетади. Бир суткада қарийб 8 г, яъни 1 % дан сал кўпроқ гемоглобин парчланади ва ўт пигментларига айланади.

Одам ва ҳайвонлар организмда гемоглобиннинг бошқа бирикмалари ҳам ҳосил бўлиши мумкин, булар спектрал анализда характерли ютиш спектрини ҳосил қилади. Гемоглобиннинг шундай бирикмаларига метгемоглобин ва карбоксигемоглобин киради. Бу бирикмалар баъзи моддалардан захарланиш оқибатида ҳосил бўлади.

*Метгемоглобин* (MetHb) гемоглобиннинг кислород билан мустаҳкам бирикмасидир; метгемоглобин ҳосил бўлганда темирнинг валентлиги ўзгаради: гемоглобин молекуласидаги икки валентли темир уч валентли темирга айланади. Қонда метгемоглобин кўп йиғилиб қолганда қон тўқималарга кислород бера олмайди ва организм бўғилиб ўлиб қолади.

Метгемоглобин жигар ранги ва спектрнинг қизил қисмида ютиш чизиғи борлиги билан гемоглобиндан фарқ қилади. Кучли оксидловчилар: феррицианид (қизил қон тузи), калий перманганат, амилнитрит ва пропилнитрит, анилин, бертоле тузи, фенацетин таъсир этганда метгемоглобин ҳосил бўлади.

*Қарбоксигемоглобин* (НЬСО) гемоглобин темирининг углерод II-оксид (ис газци СО) билан бирикмасидир. Бу бирикма оксигемоглобин (гемоглобиннинг кислород билан ҳосил қилган бирикмаси) га қараганда 150—300 барабар мустаҳкамроқ. Нафас билан олинаётган ҳаво таркибида ҳатто 0,1% гина ис газци бўлса 80% гемоглобин углерод II-оксид билан бирикади-да, кислородни бириктирмайди, бу эса ҳаёт учун хавфли.

Ис газидан салгина заҳарланиш — қайтар процессдир. Тоза ҳаводан нафас олинганда СО аста-секин карбоксигемоглобиндан ажрала бошлаб, чиқиб кетади.

Тоза ҳаводан нафас олиш карбоксигемоглобиннинг парчаланишии 20 барабар тезлаштиради. Заҳарланишнинг оғир хилларида 95% О билан 5% СО<sub>2</sub> аралашмасидан сунъий нафас олдириш, шунингдек қон қуйиш лозим.

**Миоглобин.** Скелет ва юрак мускулларида *миоглобин* деб аталувчи мускул гемоглобин бор. Унинг простетик группаси — *гем* гемоглобин молекуласидаги шундай группага ўхшайди, оксил қисми — глобин эса гемоглобин оксидига қараганда камроқ молекуляр оғирликка эга.

Одам миоглобини организмдаги жами кислороддан 14 процентгачасини бириктира олади. Миоглобиннинг бу хоссаси ишлаётган мускулни кислород билан таъминлашда муҳим роль ўйнайди. Мускул қисқарганда капиллярлари қисилиб, мускулнинг баъзи қисмларида қон юриши тўхтаса ҳам, миоглобин билан бириккан кислород борлиги туфайли, мускул толалари бир қадар вақтгача кислород билан таъминланиб туради.

## Гемолиз

Эритроцитлар қобиғининг ёрилиши, ичидаги гемоглобиннинг қон плазмасига чиқиб, уни қизил рангга бўяши ҳамда плазманинг тиник («лакли») қонга айланиб, қолиши *гемолиз* деб аталади. Парчаланиб, гемоглобиндан маҳрум бўлган эритроцитлар стромасини «эритроцитлар сояси» дейилади.

Бир қанча сабабларга кўра эритроцитлар организмда ҳам, организмдан ташқарида — пробиркада — ҳам парчаланиши мумкин. Эритроцитлар гипотоник эритмада турганда ичидаги осмотик босим атрофдаги эритманикига қараганда ортиқ бўлади, сув эритмадан эритроцитлар ичига ўта бошлаб, уларнинг ҳажмини катталаштиради ва қобиғини ёриб юборади. *Ослотик гемолиз* деб аталувчи бу гемолиз эритроцитлар атрофидаги эритманинг осмотик босими нормадагига қараганда икки марта камайиб кетганда рўй беради. Эритроцитлар турган туз эритмаси озроқ гипотонияли бўлса, эритроцитлар парчаланмайди, балки шишиб, ҳажми катталашади.

Хужайрани ўраб турган эритмадаги NaCl нинг қайси концентрациясида гемолиз бошланса, ўша концентрацияси *эритроцитларнинг осмотик чидами (резистентлиги)* ўлчови ҳисобланади. Одамда эритмадаги NaCl концентрацияси 0,4% бўлганда гемолиз бошланади, 0,34% ли эритмада эса барча эритроцитлар парчаланади. Турли патологик ҳолатларда эритроцитларнинг осмотик чидами камайиши ва эритмадаги NaCl нинг юқори концентрацияларида тўлиқ гемолиз ҳам содир бўлиши мумкин.

Баъзи химиявий бирикмалар таъсирида гемолиз ҳам рўй бериши мумкин. Масалан, липоидларни эритадиган моддалар—эфир, хлороформ, бензол, алкоголь гемолизга сабаб бўлади, уларнинг катта концентрациялари эритроцитлар мембранасини бузиб ташлайди. Ут кислоталари, сапонин, пирогаллол ва бошқа бир қанча моддалар ҳам гемолизга сабаб бўлади.



Организмдан ташқарида эритроцитлар кучли механик таъсирлар, масалан, қон солинган ампуланинг қаттиқ силкиниши натижасида парчаланиши мумкин. Қоннинг такрор музлаши ва муздан тушиши ҳам гемолизга сабаб бўлади.

Баъзи илонларнинг захари таъсир этганда, шунингдек хайвон қонига бошқа хайвонлар эритроцитларини куйиш натижасида плазмада ҳосил бўлувчи махсус моддалар — *гемолизинлар* таъсирида ҳам организмда гемолиз содир бўлиши мумкин. Гемолизинлар турга оид спецификлиги билан фарқ қилади: организмга қайси хайвоннинг қони куйилган бўлса, гемолизинлар фақат ўша хайвоннинг эритроцитларига таъсир этади. Масалан, нормал куённинг қон зардоби қўй эритроцитларини жуда кам гемолизлайди. Қўй эритроцитлари куён қонига бир неча марта юборилгандан кейин эса куён қонининг зардоби ҳатто ўн мартача суюлтирилганида ҳам, бу эритроцитларни гемолизлайди.

### Эритроцитларнинг чўкиш тезлиги

Антикоагулянтлар кўшилгани туфайли ивимайдиган қон пробиркада турганда эритроцитлар чўкиб қолади (эритроцитларнинг чўкиш реакцияси—реакция оседания эритроцитов—қисқартилгани: РОЭ).

Бу ҳодисани текшириш учун қонга натрий цитрат аралаштириб, миллиметрларга бўлинган шиша капилляр найчага олинади. Муайян вақт ичида ҳосил бўлган юқориги типик қаватнинг баландлиги ҳисобланади. Нормада эритроцитларнинг чўкиш тезлиги эркакларда соатига 9 мм га, аёлларда соатига 7—12 мм. Янги туғилган болаларда РОЭ соатига атиги 0,5 мм ни ташкил этади. Ҳомиладорларда РОЭ соатига 45 мм га етиши мумкин. РОЭ эркакларда 9 мм дан, бўйида бўлмаган аёлларда 12 мм дан ортиқ бўлса ошган деб ҳисобланиб, касалликдан далолат беради.

РОЭ миқдори плазманинг хоссаларига боғлиқ. Масалан, эркак эритроцитлари эркак қонининг плазмасига солинганда соатига 5—9 мм тезлик билан, ҳомиладор аёлнинг плазмасига солинганда эса соатига 50 мм гача тезлик билан чўкади. Худди шунингдек, аёл эритроцитлари эркакнинг қон плазмасида соатига қарийб 9 мм тезлик билан, ҳомиладор аёлнинг плазмасида эса соатига 60 мм дан юқори тезлик билан чукади.

Эритроцитлар якка-якка тураверса, яъни бир-бирига ёпишмаса, чукиш тезлиги соатига 0,2 мм га тенг келган бўлур эди. Эритроцитлар чукиш тезлигининг юқори бўлиши шунга боғлиқки, улар устма-уст тахланиб, танга устунлари деб аталувчи устунларни ҳосил қилади (6-расм).



Эритроцитларнинг чўкиш тезлиги соатига 1 мм. бўлганда танга устунлари тахминан 11 та эритроцитдан таркиб топади, чўкиш тезлиги соатига 75 мм бўлганда эса, тўпланган эритроцитларнинг диаметри 100 мк бўлади ва ундан ҳам ошади, улар кўп миқдордаги (тахминан 60 000) эритроцитлардан иборат бўлади. Эритроцитлар чўкиш тезлигининг юқори бўлиш сабаби — қон плазмасидаги глобулинлар миқдорининг кўпайиши деб ҳисоблашади.

6-расм. Қоннинг микроскопда кўриниши.

1-айрим эритроцит; 2- эритроцитлардан ҳосил бўлган танга устунчалари; 3-лейкоцитлар

### Қон группалари

Соғлом одамлар қонида бошқа одамларнинг эритроцитлари ёпиштириб ғуж қилиб қўядиган (агглютинациялайдиган) моддалар бўлиши мумкинлиги 1901 йилда кашф этилди. Бир одамиинг қон плазмасида ёки зардобда иккинчи одам эритроцитларининг агглютинацияланишини ўрганиш муҳим даво чораси бўлган қон қуйишга илмий асос яратиб берди.

Организм кўп қон йўқотганда баъзи захарланишларда (жумладан, гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссаси бузилганда), қондаги гемоглобин миқдори камайганда ва медицинада бошқа кўп кўрсатмалар билан қон қуйилади. Илгари қон қуйиш учун уриниб кўришлар кўпинча ҳалокатга олиб келган ёки организмни оғир аҳволга солиб қўйган. *Донор* (қон бсрувчи одам) қонининг эритроцитлари *реципиент* (қон олувчи одам)нинг қон плазмасида агглютинацияланганда қон қуйишнинг оғир оқибатлари кўринади. Қуйилган қон эритроцитларида агглютинацияланувчи модда — *агглютиноген*, реципиент плазмасида эса шунга мос келадиган агглютинацияловчи модда — *агглютинин* бўлганда шундай ҳодиса рўй беради. Эритроцитларнинг агглютинацияланиши ва сўнгра гемолизлаиши оқибатида организмни ўлимга олиб келувчи оғир ҳолат — *гемотрансфузион шок* найдо бўлади.

Одамларнинг қон эритроцитларида Я. Янский ва К. Ландштейнер агглютипаацияланувчи икки фактор — агглютиноген А ва агглютигюген В, плазмада эса агглютинацияловчи икки модда — агглютинин  $\alpha$  ва агглютинин  $\beta$  ларни топишган. Одам қонида агглютиноген А билан агглютпнин  $\alpha$ , агглютиноген В билан агглютинин  $\beta$  ҳеч вақт бирга учрамайди, шунинг учун организмнинг ўз эритроцитлари агглютинацияланмайди.

Эритроцитларда агглютипогенлар, плазмада эса агглютининлар бор-йўқлигига қараб, барча одамларни тўрт гурппага ажратиш **мум**-кин. Янский классификациясига кўра I гурппадаги одамларнинг эргроцитларида агглютиногенлар йўқ, плазмасида эса а ва р агглютининлари бор. II гурппадаги одамларнинг эритроцитларида агглютиноген А ва плазмасида агглютинин  $\beta$  бор.

III гурппадаги одамларнинг эритроцитларида агглютиноген В ва плазмасида агглютинин  $\alpha$  бўлади. IV гурппадаги одамлар эритроцитларида А ва В агглютиногенлари борлиги ва плазмасида агглютининлар йўқлиги билан таърифланади.

Агглютинацияни плюс ( + ) белгиси, унинг рўй бермаслигини эса минус (—) белгиси билан кўрсатиб, турли гурппаларга мансуб одамларнинг зардоб ва эритроцитларининг аралашииш натижаларини қуйидагича ифодалаш мумкин:

Зардоб гурппаси	Эритроцитлар гурппаси			
	I (0)	II (A)	III (B)	IV(AB)
( $\alpha$ ва $\beta$ )	-	+	+	+
II ( $\beta$ )	-	-	+	+
III ( $\alpha$ )	-	+	-	+
IV (0)	-	-	-	-

Қон гурппасини аниқлаш учун текширилувчи одамнинг бир томчи қони маълум агглютининлар бўлган стандарт зардобларга аралаштирилади. Бунинг учун II ва III гурппалар зардобининг бўлиши етарли, чунки бу зардоблар текширилувчи кишининг эритроцитларига (ёки қонига) аралаштирилганда агглютинация рўй беришига ёки рўй бермаслигига қараб ҳар қандай гурппани аниқ билиш мумкин (7-расм).

Қон қуйиш имкониятини аниқлаш учун қон гурппасини аниқлаш катта амалий аҳамиятга эга. Шу мақсадда донор эритроцитлари агглютинацияланмаслигини аниқлашнинг ўзи муҳим, чунки қуйиладиган қон плазмаси реципиент қонида суюлгани туфайли унинг

эритроцитларини агглютинациялантирмайди.

I группадagi одамларга фақат I группа қонини қуйиш мумкин. I группа қонини эса ҳамма группалардagi одамларга қуйиш мумкин. Шунинг учун I группадagi одамлар *универсал донорлар* ҳисобланади. IV группадagi кишиларга барча тўрт группанинг қонини қуйиш мумкин. IV группа қонини эса фақат IV группадagi одамларга қуйиш мумкин. II ва III группадagi одамларга бир номли группа қонини, шунингдек I группадagi одамлар қонини қуйиш мумкин. II ёки III группадagi одамлар қонини тегишли группадagi одамларга ва, бундан ташқари, IV группадagi кишиларга қуйиш мумкин. Бу муносабатлар 8-расмда схема шаклида кўрсатилган.

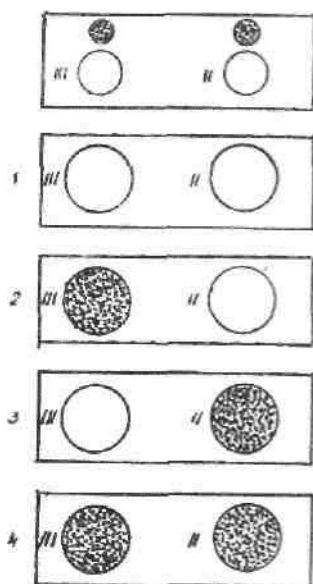
Турли мамлакатларда аҳолининг қон группалари текширилганда одамларнинг қайси группага мансублиги ҳақида қуйидаги ўртача маълумотлар олинган: I группа — 40%, II группа—39%, III группа —15%, IV группа—6%.

Аксари одамларнинг эритроцитларида (85%) яна бир фактор бор, уни биринчи марта Ландштейнер ва Винер 1940 йилда макак (*Macacus rhesus*) деган маймун қонидан топган ва шунинг учун ҳам уни *резус фактор* (қисқартирилгани — Rh-фактор) деб аталган. Шу фактор бўлган одам қони (*резус мусбат қон*) мазкур фактор бўлмаган (*резус манфий*) одамга қуйилса, резус манфий одам қонида специфик агглютининлар ва гемолизинлар ҳосил бўлади. Бундай одамга резус мусбат қон қайтадан қуйилса агглютинация ва оғир оқибатлар (*гемо-трансфузион шок*) пайдо бўлиши мумкин.

Резус манфий онада резус мусбат ҳомила ривожланиши алоҳида аҳамиятга эга. Бу ҳолда ҳомиланинг резус фактори плацента орқали она қонига ўтади, натижада она қонида специфик антирезус моддалар ҳосил бўлади, бу моддалар плацента орқали қайтадан ҳомила қонига диффузия йўли билан ўтади-да, унинг эритроцитларини агглютинация-

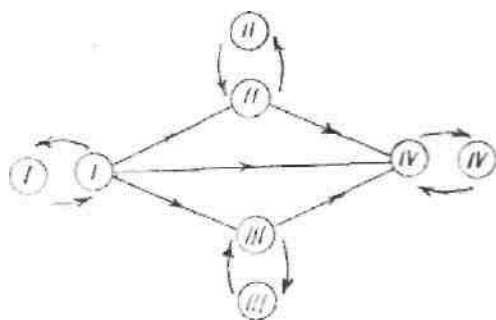
лаб ва гемолизлаб, оғир оқибатларга сабаб бўлади. Баъзан ҳомиланинг ўлик туғилиши шу билан тушунтирилади.

Сўнгги вақтда янги агглютиногенлар кашф этилгани муносабати билан қон группалари ҳақидаги таълимот анча мураккаблашди. Масалан, A группаси бир қанча группачалардан иборат экан (A<sub>1</sub> A<sub>2</sub>, A<sub>3</sub>, A<sub>4</sub> ва ҳоказо). A<sub>2</sub> агглютиногени A дан фарқ қилиб, агглютинин а бўлган



7-расм. Қон группаларини аниқлаш.

Юқорида — ойнада текширилаётган қон икки томчисининг ва II ҳамда III группа зардоблари томчилари. Қон зардобы группалари рим рақамлари билан ифодаланган. 1—II ва III группа зардобы билан агглютинация рўй бермайди — I группа қони; 2—III группа зардобы билан агглютинация рўй беради—II группа қони; 3— II группа зардобы билан агглютинация рўй беради — II группа қони; 4 — қон II ва III группа зардобы билан агглютинациялакади — IV группа қони.



8-расм. Қон қуйилиши мумкин бўлган схе-ма. Бир номли группадан ташқари қайси группаларга муайян группадagi қонни қу-йиш мумкинлиги стрелкалар билан кўрсатилган.

суст актив зардоблар билан агглютинацияланмайди. Шунинг учун бундай ки-шиларнинг қони I группага янглиш киритилиши, натижада қон қуйиш оғир оқибатларга олиб келиши мумкин. Аз, А<sub>4</sub>, А<sub>5</sub> ва бошқа агглютиногенлар янада суст бўлади. Rh-факторнинг уч варианты бор: Rh<sup>o</sup>, Rh, Rh".

Rh-фактор бўлмаган эритроцитларда Hг (резус-факторга тескари) факторлар топилди, уларнинг ҳам уч варианты бор: Hг<sup>o</sup>, Hг', Hг".

Бундан ташқари, M, N, S, P, D, C, K, Lp, Le, Fy, Jk ва бошқа агглютиногенлар топилди. Бу факторларнинг комбинациялари кўп бирикмалар беради ва шундай қилиб, ҳозир бир неча юз минг қон группаси ажратилади. Бироқ қон қуйиш учун қоннинг фақат асосий тўрт группасини, Rh ва Hг факторларни аниқлаш каттароқ аҳамиятга эга.

### Қон пластинкалари

*Қон пластинкалари, ёки плакчалари* диаметри 2—5 мк булган овал ёки думалоқ шаклдаги плазматик тузилмалардир. Одам ва сутэмизувчиларнинг қон пластинкалари ядросиз, шунинг учун кўпчилик тадқиқотчилар қон пластинкаларини ҳужайрасиз тузилмалар деб ҳисоблашади. Қон пластинкалари ядросиз эканлиги билан тубан даражадаги умуртқалилар қонида бўладиган типик ядроли ҳужайралар — тромбоцитлардан фарқ қилади.

Одамнинг 1 мм<sup>2</sup> қонида 200 000—400 000 қон пластинкаси бор, лекин бу миқдор анча ўзгариб туриши мумкин. Қон пластинкаларининг миқдори сутка мобайнида ҳам ўзгаради: периферик қонда кундузи кўпроқ, кечаси камроқ бўлади. Бу, меҳнат ва дам олиш ритмига боглиқ бўлса керак; оғир жисмоний ишдан сўнг одамнинг қон пластинкалари 3—5 баравар кўпайиб кетади. Қон пластинкалари 2—5 кун яшайди, шунинг учун қонда пластинкаларининг ҳаммаси 2—5 кунда янгилашиб туради. Қон пластинкалари кўмик ва талокдаги гигаит ҳужайралар — мегакариоцитларда ҳосил бўлади.

Қон томирларидан чиққан қондаги қон пластинкалари тез парчаланади. Қон ивишида муҳим роль ўйновчи факторлар ва ретрактозимлар қон пластинкаларидан плазмага чиқади.

Қон пластинкалари парчаланганда улардан томирларни торайтирувчи модда — *серотонин* (5-гидроокситриптамин) ажралиб чиқади. Шундай қилиб, қон пластинкалари қоннинг ивиш хоссасини кучайтирибгина қолмай, балки томирларни торайтирувчи модда ажратиш йўли билан ҳам қон кетишига тўсқинлик қилади. Организмда қон пластинкаларининг ҳимоя ролини ўйнаши шундан иборат.

### Лейкоцитлар

*Лейкоцитлар, ёки оқ қон таначалари* организмдаги ҳимоя ва тикланиш процессларида муҳим роль ўйнайди. Уларнинг асосий вазифалари: 1) фагоцитоз, 2) антителолар ишлаш, 3) оксил табиатли токсинларни парчалаш ва чиқариб ташлашдир.

Қонда лейкоцитлар эритроцитларга қараганда 600—800 баравар камроқ.

Катта ёшли кишининг 1 мм<sup>3</sup> қонида 6000—8000 лейкоцит бор. Уларнинг кўпайиб кетиши *лейкоцитоз*, камайиб қолиши эса *лейкопения* деб аталади. Лейкоцитоз бир қанча патологик процесслар (яллиғланиш) учун характерли, бироқ соғлом одамларда (овқат ҳазм қилишда, жисмоний меҳнатда, оғриқ сезилганда, кучли эмоцияларда ва ҳоказо) ҳам кузатилади. Масалан, қийин имтиҳонлар пайтида студентлардаги лейкоцитлар 11000 тагача етгани қайд қилинган.

Лейкоцитлар иккита катта группага бўлинади: *донали лейкоци-лар (гранулоцитлар)* ва *донасиз лейкоцитлар (агранулоцитлар)*. Бу группаларнинг келиб чиқишлари ва вазифалари турлича.

*Гранулоцитлар* (эозинофиллар, базофиллар, нейтрофиллар) кўмикдаги миелобластлардан ривожланади.

*Эозинофиллар* (барча лейкоцитларнинг 1—4% ини ташкил қилади) кислотали бўёқлар (эозин ва б.) билан бўялади. Улар оксил табиатли токсинларни ва ёт оксилларни парчалаш

ҳамда зарарсизланти-ришда роль ўйнайди. ЁТ оксиллар таъсирида қондаги эозинофиллар сони кўпаяди.

*Базофиллар* (жами лейкоцитларнинг 0—1%) асос бўёқлар, масалан, метилен синькаси ва шу кабилар билан бўялади. Уларнинг протоплазмасидаги гранулаларда гепарин бор.

Уткир яллиғланишнинг регенератив (якунловчи) фазасида қондаги базофиллар сони ошади ва хроник яллиғланишда пича кўпаяди. Бу ҳужайралардаги гепарин ва бошқа маҳсулотлар яллиғланиш ўчоғида қоннинг ивишига тўсқинлик қилади, бу эса яллиғланиш ўчоқларидаги сўрилиш ва битиш процессларига ёрдам беради, деб фараз, қилинади.

*Нейтрофиллар* (барча лейкоцитларнинг 70%) нейтрал бўёқлар билан бўялади. Бу ҳужайраларнинг асосий функцияси — фагоцитоз қилиш ва антителолар ишлашдир. Тўқималар шикастланган ва микроб кирган жойда нейтрофиллар кўплаб тўпланади. Ўнча йирик бўлган бу ҳужайралар капиллярлар деворидаги эндотелий орқали кириб, тўқималарда микроблар кирган жойга қараб актив ҳаракат қила олади. Нейтрофиллар амёба сингари ҳаракат қилади; бунинг сабаби — мусбат хемотаксис. Нейтрофилларнинг ҳаракат тезлиги минутига 40 мк га етади, бу — ҳужайра диаметридан 3—4 барабар ортиқ масофага тенг. Нейтрофиллар микроблар билан тўқнашиб, уларни ўраб олади, ҳазм қилади ва йўқотади. Бу ҳодисани И. И. Мечников кашф этган ва фагоцитоз деб атаган (фаго — ейман, фагоцитлар — еювчи ҳужайралар). Бир лейкоцит 15—20 тагача бактерияни қамраб олиши мумкин, бироқ бунда лейкоцитнинг ўзи ҳам ҳалок бўлади (айни вақтда лейкоцитлар ичига кирган бактериялар урчийверади).

Бактерияларни ҳазм қилувчи протеолитик ферментлардан ташқари, нейтрофиллар бактерияларни зарарсизлантирувчи ва фагоцитозга ёрдам берувчи бир қанча моддалар (антителолар)ни чиқаради. Нейтрофиллар тирик бактерияларни ютиш билангина қолмай, балки ўлик бактерияларни, организмнинг парчаланаятган ҳужайраларини ва ёт заррачаларни ҳам ютади. Ифодали қилиб айтганда, нейтрофиллар организмда қоровуллик қилади. Уткир яллиғланиш процессларида қондаги нейтрофиллар сони жуда ошиб кетади.

Нормада қонда етилган (еегментланган) нейтрофилларгина эмас, балки уларнинг етилмаган формалари: таёқчасимон ядроли (3—6%), ёш нейтрофиллар (0—1 %) сингари ўтмишдошлари ҳам муайян миқдорда бўлади. Нейтрофил лейкоцитозда етилмаган бу формалар сони кўпаяди. Айнаи вақтда ёш нейтрофилларнинг ўтмишдошлари — *миелоцитлар* пайдо бўлиши мумкин.

*Агранулоцитларга* моноцитлар ва катта-кичик лимфоцитлар киради. *Моноцитлар* (барча лейкоцитларнинг 4—8% ини ташкил этади) кўмик, лимфа тугунлари ва қўшувчи тўқимада ҳосил бўлса керак. Уларқондан яллиғланган жойга ўтиб, *макрофагларга* айланади. Булар — фагоцитоз қиладиган гигант ҳужайралардир.

Оксидланиб бўлмаган маҳсулотлар яллиғланиш ўчоғида тўплнганда кислотали реакция вужудга келишини, бунинг натижасида нейтрофиллар ўз активлигидан маҳрум бўлиб қолишини шу ўринда қайд қилиб ўтмоқ керак. Макрофаглар эса нейтрофиллардан шу билан фарқ қиладики, оптимал фагоцитар ва ҳазм қилувчи активлик кўрсатиш учун кислотали муҳитни талаб қилади, шунинг учун яллиғланиш процесси авж олганда макрофаглар гўё нейтрофилларнинг ўрнига келгандек бўлади.

*Лимфоцитлар* (барча лейкоцитларнинг 21—35%) асосан лимфа тугунларида, қисман талокда, айрисимон без (thymus)да ва шиллиқ пардаларда ривожланади.

Лимфоцитлар — қоннинг энг пластик ҳужайраларидир; улар моноцитларга ва макрофагларга, шунингдек тўқима гистиоцитларига ва қўшувчи тўқима фибробластларига айланиши мумкин. Бу ҳужайралар яллиғланишдан кейинги тикланиш (бошқача айтганда, репаратив) процессларда қатнашади.

### **Иммунитет ва иммун жисмлар (антителолар)**

Организм фагоцитоз йўли билангина эмас, балки гуморал факторлар ёрдами билан, яъни микробларни ва уларнинг ҳаёт фаолияти натижасида вужудга келадиган маҳсулотларни зарарсизлантирувчи моддаларни ҳужайраларда ҳосил қилиш йўли билан инфекциялардан саҳланади. Масалан, микроблар қўзғайдиган баъзи касалликларда (юқумли касалликларда) организм бактерия захарлари — *токсинларни*, эҳтпмол, химиявий бириктириш йўли билан зарарсизлантирувчи моддалар (*антитоксинлар*) ишлаб чиқаради ва тўплайди.

Ҳайвонлар қонига токсинлар қайта-қайта юборилгандан сўнг унда тегишли антитоксинлар тўпланади. Бундай ҳанвонларнинг қон зардоби касалликларни даволаш мақсадида ишлатилади.

Аксари юқумли касалликлар (масалан, қизамиқ, чин чечак, тепкили терлама ва ҳоказо) да организм микробларнинг ривожланишига тўсқинлик қиладиган моддаларни ҳосил қилади, бу моддалар антителолар ёки *иммун жисмлар* деб аталади. Шунга кўра одам баъзи касалликлар билан камдан-кам такрор оғрийд. Касаллик билан оғриб ўтган одамнинг қон зардоби шу касаллик микробларининг ўсишини ва ривожланишини тўхтатади. Инфекция ривожланишига тўсқинлик қилувчи моддаларнинг қон, тўки-маларда мавжудлиги ва организм хужайраларининг касаллик микробларига реакция кўрсатиш қобилиятининг ўзгариши туфайли организмнинг касаллик билан оғримаслик (касалликка чалиимаслик) ҳолати *иммунитет* деб аталади. Антителоларни лейкоцитлар ва ретикуло-эндотелий системасининг хужайралари ишлаб чиқаради.

Иммун жисмлар микроблардан бошқа омиллар таъсирида ҳам ишланади. Орга-низмга ҳар қандай ёт оксил параситерал йўл билан (ҳазм йўлидан ташқари) киритил-ганда ҳам қонда антителолар пайдо бўлади. Ҳайвон қайси ёт оксилга иммунланган бўлса, шу ҳайвон зардоби ўша ёт оксилга таъсир этганда оксил ивиб, чўкиб тушади. Бу ҳодиса *преципитация*, уни вужудга келтирувчи моддалар эса *преципитинлар* деб аталади. Иммун жисмларга гемолизинлар, агглютининлар ва шу кабилар киради.

Иммун жисм организмнинг туғилиш вақтидан мавжуд бўлса, *туғма*, ёки *ирсий иммунитет* деб айтишади. Иммун жисмларнинг индивидуал ҳаёт даврида тўпланиши *орртирилган* (ёки касб этилган) *иммунитет* деб аталади. Одамнинг ва ҳайвонлардан айрим турларининг баъзи касалликлар билан оғримаслиги туғма иммунитет билан тушунтирилади. Масалан, одам қорамол чумаси деган касаллик билан оғримайди.

Ташқи таъсиротлар туғма иммунитетга путур етказиши мумкин. Одатдаги шароит-да куйдирги билан оғримайдиган товуклар совутиб қўйилса, касаллана бошлайди. Шунингдек ионловчи радиация (нурланиш) ҳам организмнинг инфекцияга қарши чидамани камайтиради.

Туғма иммунитет лейкоцитларнинг фагоцитоз қила олишига анчагина боғлиқ. Куёнга куйдирги споралари юборилгач уларни лейкоцитлар ютиб, ҳазм қилиб юбо-ради. Куённинг қон зардобиди эса куйдирги бактерияларининг споралари яхши ривожланади.

**Анафилаксия.** Оксил табиатли ёт моддалар организмга такрор кирганда *анафилаксия* деб аталадиган махсус ҳолат кузатилади.

Масалан, денгиз чўққасининг териси остига, қонига еки қорин пардаси бўшлиғига озгина (0,02 мл) ёт зардоб юборилса, ҳеч қандай зарарли оқибат кузатилмайди. Лекин шу зардоб 15—20 кундан сўнг такрор юборилса, кучли реакция ва оғир ҳолат —*анафилактик шок* рўй беради: тутқаноқ тутади, нафас олиш ва юрак уриши бузилади, зардоб юборилгач бир неча минутдан кейин ҳайвон ўлиб қолади. Сабаби шуки, ёт оксил биринчи марта юборилганда ҳайвоннинг мазкур оксилга сезувчанлиги ошади (*сенсбилизацияловчи инъекция*). Уша оксил модда шундай сенсбилизацияланган ҳайвонга такрор юборилганда жуда кучли захардек таъсир қилади (*ажрим қилувчи инъекция*).

Ҳайвон ажрим қилувчи инъекциядан кейин омон қолса десенсбилизацияланиб, яъни сенсбилизацияловчи инъекция таъсирида ошган сезувчанлик ҳолатидан кутилиб қолади. Бу ҳолатларнинг келиб чиқиш механизмлари мураккаб бўлиб, мукамал ўрга-нилгани йўқ.

## ҚОН ИШЛАНИШИ ВА ҚОН СИСТЕМАСИНING БОШҚАРИЛИШИ

### Қон ишланиши

Қон хужайралари қайси органларда ҳосил бўлса ва парчаланса, ўша органлар ва қон Г. Ф. Ланг таклифига кўра ягона *қон системасига* киритилади. Бу системага: кўмик, илик, жигар, талок ва лимфа тугунлари киради. Катта ёшли организмда кўмик, эмбрионда эса, бундан ташқари, жигар ҳам яратувчи орган ҳисобланади. Катта ёшли организмда жигар қон яратиш (қон ишлаш) функциясида маҳрум бўлади.

Бир суткада тахминак 200—250 млрд. эритроцит ҳосил булади. Кўмик (қизил илик)нинг ядроли эритробластларидан ядросиз эритроцитлар вужудга келади. Уларнинг протоплазмасида, тўғриси айтган-да, рибосомалардан иборат бўлган гранулаларда гемоглобин синтезланади. Гем синтезида, афтидан иккита оксил— ферритин ва сидерофилин таркибидаги темирдан фойдаланилади. Кўмикдан қонга ўтувчи эритроцитларда базофил (асос бўёқлар билан бўялувчи) модда бор, улар *ретикулоцитлар* деб аталади ва етук эритроцитлардан каттароқ бўлади. Соғлом одам қонида ретикулоцитлар 1 % дан ошмайди. Ретик-лоцитлар бир неча соатда етилади, яъни стук эритроцитларга, яъни *нормоцитларга* айланади; айна вақтда базофил моддаси йўқолади.

Қондаги ретикулоцитларнинг микдори кўмикда эритроцитлар қанчалик жадаллик билан ҳосил бўлаётганини кўрсатиб беради.

Эритроцитлар ўрта ҳисобда 120 кун яшайди. Буни турли усуллар билан аниқлаш мумкин.

Сўнги йилларда шу мақсад билан «нишонли» атомлар методикаси қўлланилмоқда. Хром ( $\text{Cr}^{51}$ ) ёки темир ( $\text{Fe}^{59}$ ) нинг радиоактив изотопи бўлган нишонли эритроцитлар одам қонига киритилади.

Умри битган эритроцитлар ретикуло-эндотелий системасининг хужайраларида, аввало жигар ва талокда гемолизлапиш йўли билан узлуксиз парчаланиб туради. Бу органларни «эритроцитлар мозори» деб аташади.

Эритроцитлар ҳосил бўлиши — *эритропоэз* учун бу процессни стимулловчи витаминлар — витамин В12 ва фолий кислота организмга кириб туриши зарур. Бу моддаларнинг биринчиси иккинчисидан тахминан 1000 баравар активроқ. *Витамин В*—цианкобаламин — ташқи муҳитдан организмга овқат билан киради ва *қон ишланишининг ташқи фактори* деб аталади. *Қон ишланишининг ички фактори* деб аталадиган мукопротеид меъда безларидан чиқиб тургандагина витамин В12 ҳазм йўлидан сўрилади. Баъзи маълумотларга қараганда витамин В12 нинг ўзлаштирилишига бевосита алоқадор бўлган қандайдир энзиматик процессни ички фактор (мукопротеид) катализлайди. Меъдада ички фактор ҳосил бўлмаганда витамин Внинг организмга кириши бузилади, шу сабабли кўмикда эритроцитларнинг ҳосил бўлиши ҳам бузилади.

### Қон ишланишининг бошқарилиши

Нормада ҳосил бўлаётган эритроцитлар миқдори парчаланаётган эритроцитлар сонига тўғри келади ва уларнинг умумий сони хайрон қоларлик даражада доимий бўлиб туради.

Бирор сабаб билан рўй берган кислород танқислиги қондаги эритроцитларни кўпайтириб юборади. Кўмикдаги маҳаллий кислород танқислиги эритропоэзни кучайтирмайди.

Кислород танқислигига дучор қилинган хайвон қонининг плазмаси нормал хайвонга қуйилса, эритропоэз кучайиши тадқиқотларда аниқланди. Анемия, кислороди кам газ аралашмасидан нафас олиш, катта баландликларда узоқ вақт бўлиш, нафас органларининг касалликлари ва шунга ўхшаш сабаблар билан рўй берган кислород танқислигида организм қон яратилишини стимулловчи моддалар — *эритропоэтинларни* ҳосил қилади. Эритропоэтинлар — кичик молекуляр оғирликка эга бўлган гликопротеидлардир. Хайвонларнинг буйраклари олиб ташлангач қонида эритропоэтинлар пайдо бўлмайди. Шунинг учун ҳам эритропоэтинлар буйракларда ҳосил бўлади, деб ҳисоблашади.

Аксари тадқиқотчилар қон системасининг турли касалликлариини, чунончи эритроцитларнинг етарли миқдорда ҳосил бўлмаслигини ва қондаги миқдорининг камайиб кетишини (*анемияни*), эритроцитларнинг ортиқча ишланишини ва қондаги миқдорининг кўпайишини (*полицит-мияни*) эритропоэтинлар ишланишининг бузилишига йўядилар.

Лейкоцитлар ишланиши — *лейкопоэз*— жадаллиги асосан баъзи нуклеин кислоталар ва ҳосилаларининг таъсирига боғлиқ. Шикастланишда, яллиғланишда ва шунга ўхшаш ҳолатларда тўқималарнинг парчаланиш маҳсулотлари лейкопоэзни стимулловчи моддалар ҳисобланади. Гипофиздан чиқадиган *адренотропик гормон* ва *ўсиш гормони* таъсирида қондаги нейтрофиллар кўпаяди ва эозинофиллар камаяди.

Бир қанча текширишларга қараганда эритропоэз стимуляциясида нерв системаси муайян роль ўйнайди. Кўмикка келувчи нервларга таъсир этиш натижасида итнинг қонида эритроцитлар кўпайиши ўтган асрнинг 80-йилларидаёқ С. П. Боткин лабораториясида кўрсатиб берш ган эди. Симпатик нервларга таъсир этилганда қондаги нетрофил лейкоцитлар ҳам кўпаяди.

Ф. Чубальскийнинг маълумотларига қараганда сайёр (адашган) нервга таъсир этилганда қондаги лейкоцитлар қайта тақсимланади: ичак тутқич (мезентериум) томирларидаги қонда лейкоцитлар кўпайгани ҳолда, периферик томирлардаги қонда лейкоцитлар камаяди, симпатик нервга таъсир этиш тескари натижани беради. Оғритувчи таъсирот ва эмоционал қўзғалиш қондаги лейкоцитларни кўпайтиради.

Овқатдан сўнг—меъдадаги ҳазм процесси авжига чиққанда томирлардаги қонда лейкоцитлар кўпаяди. Бу ҳодиса қайта *тақсимланиш* лейкоцитози ёки *ҳазм лейкоцитози*

деб аталади.

Ҳазм лейкоцитозини шартли рефлекс йўли билан ҳам вужудга келтириш мумкин эканлигини И. П. Павловнинг шогирдлари кўрсатиб беришди.

Қон системаси органлари (кўмик, талок, жигар, лимфа тугунлари) рецепторларга бой, В. Н. Черниговскийнинг экспериментларига қараганда, бу рецепторларга таъсир этилганда турли физиологик реакциялар рўй беради. Шундай қилиб, бу органлар нерв системаси билан икки ёклама боғланган: улар марказий нерв системасидан сигналлар олади (бу сигналлар уларнинг ҳолатини бошқаради) ва ўз навбатида қон системаси органларининг ва бутун организмнинг ҳолатини ўзгартирувчи рефлекслар манбаи ҳисобланади.

## 4

### ҚОН АЙЛАНИШИ

Қон айланиш системаси органлари — юрак ва томирлар фаолияти туфайли организмда қон тўхтовсиз ҳаракатланиб туради. Қон шундай ҳаракатланиш натижасида турли-туман транспорт функцияларини бажаради, чунончи тўқималарга кислород ва озик моддалар етказиб беради ва модда алмашинув процесслари оқибатида ҳосил бўлган моддаларни тўқималардан олиб кетади.

Қон организмда ҳаракатланар экан, қон айланишининг катта ва кичик доираси каби мураккаб йўлни босиб ўтади. *Катта доира* юракнинг чап қоринчасидан бошланиб, аорта, ундан чиққан артерияларни, уларнинг барча тармоқларини, бутун гавдадаги артериолалар, капиллярлар, веналарни ўз ичига олади ва юракнинг ўнг бўлмасига қуйиладиган иккита кавак вена билан тугайди. Қон айланишининг *кичик доираси* юракнинг ўнг қоринчасидан бошланиб, ўпка артерияси ва унинг барча тармоқларини, ўпка артериолалари, капиллярлар, веналарни ўз ичига олади ва юракнинг чап бўлмасига қуйиладиган ўпка веналари билан тугайди (9-расм).

Юракнинг ишлаб туриши туфайли томирлардаги қон ҳаракатланади. Қоринчалар миокарди қисқарганда қон юракдан аортага ва ўпка артерияларига босим билан ҳайдалиб чиқади. Қоннинг томирлардаги кейинги ҳаракати ва юракка қайтиб келиши шунга боғлиқки, йирик артериялардаги қон босими майда артериялардагига нисбатан анча юқори, майда артериялардаги қон босими эса капиллярлардагига нисбатан юқори, капиллярлардаги қон босим ўз навбатида веналардаги ва юрак бўлмаларидаги қон босимдан юқори. Шундай қилиб, қон юрадиган йўлдаги қон босимлар фарқ қилади, бу эса қоннинг томирлар системасида ҳаракатланишига сабаб бўлади: қон қон босим юқорироқ бўлган томирлардан қон босим пастроқ бўлган томирларга қараб оқади. Қоннинг оқими бўйлаб (артериялардан капиллярлар ва венага томон) қоннинг аста-секин пасайишига сабаб шуки, қоннинг юракда ҳосил бўладиган қон энергияси томирлардаги суюқлик ҳаракатига кўрсатиладиган қаршиликни енгишга сарф қилинади, бу қаршилик эса суюқлик зарралари-нинг томир деворига ва ўзаро ишқаланишига боғлиқ.

### ЮРАК

Веналардан ўзига келаётган қонни артерияларга ритм билан ҳайдаб чиқариш юракнинг функциясидир. Бу функция юрак бўлмалари ва қоринчаларининг деворини ҳосил қилувчи мускул толаларининг ритм билан қисқариши ва бўшашуви натижасида юзага чиқади. Юракнинг бу қисмларидаги миокарднинг қисқариши уларнинг *систоласи* деб, бўшашуви эса *диастоласи* деб аталади.

Нормал физиологик шароитда бўлмалар билан қоринчалар систо-ласи ва диастоласи муайян равишда ўзаро мослашган бўлиб, *юракнинг иш циклини* ташкил этади. Бўлмалар систоласини ҳар бир циклнинг бошланиши деб ҳисоблашади. Қисқариш ўнг бўлманинг кавак веналар қуйиладиган қисмидан бошланади. Сўнг қисқариш тўлқини мускуллари умумий бўлган иккала бўлмага тарқалади. Юракнинг қисқаришлар ритми минутига 75



бўлганда *бўлмалар систоласи* 0,1 секунд давом эта-ди. Бўлмалар систоласи тугагач *қоринчалар систоласи* бошланади, бу вақтда бўлмалар 0,7 секунд давом этувчи диастола ҳолатида бўлади. Иккала қоринча баравар (бир вақтда) қисқаради, уларнинг систоласи қарийб, 0,3 еекунд давом этади. Шундан сўнг *қоринчалар диастоласи* бошланади, у қарийб 0,5 секунд давом этади. Қоринчалар диастоласи-нинг охирида, унинг тамом бўлишига 0,1 секунд колганда бўлмаларнинг янги систоласи рўй беради ва юракнинг иш цикли янгидан бошланади.

Бўлмалар ва қоринчалар қисқаришининг ўзаро боғлиқлиги ва изчиллиги кўзғалиш юракнинг қаерида пайдо бўлишига ва қандай тарқалишига боғлиқ.

### **Юракда кўзғалишнинг келиб чиқиши ва ўтиши**

Сут эмизувчиларда юракнинг қисқаришига сабаб бўлувчи кўзғалиш процесси кавак веналар қуйиладиган соҳадан бошланади. Қис билан Флек топган ва кўпинча уларнинг номи билан аталадиган *синоатриал тугун* ўша соҳада бўлади.

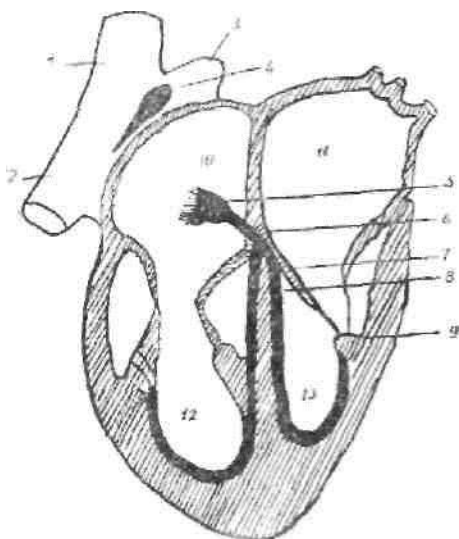
Синоатриал тугун юракнинг *кўзғалишни ўтказувчи системасига* киради. У оз дифференциаллашган мускул толаларидан иборат. Бу толалар структураси жиҳатдан эмбрионал ва морфологик жиҳатдан қоринчалардаги Пуркине толаларига яқин туради. Бундай атипик мускул толалари юрак бўлмаларининг синоатриал тугунга яқин қисмларида ҳам тарқалган, тугун толалари бўлмаларнинг шу қисмларида тармоқланади. Бундан ташқари, тугун соҳасида кўп сонли нерв хужайралари, нерв толалари ва уларнинг охирлари бўлади, улар ганглиоз нерв тўрини ҳосил қилади.

Кўзғалиш аввало синоатриал тугунда ҳосил бўлиши турли усуллар билан исбот қилинган. Энг ишончли натижалар электрофизиологик методика ёрдами билан олинди: юракнинг, турли қисмларига ингичка электродлар қўйиб, электр потенциаллари фарқининг ўзгариши қайд қилинди. Кўзғалиш процессининг характерли белгиси бўлган электр потенциалларининг ўзгариши биринчи галда синоатриал тугун соҳасида рўй бериб, сўнг бўлмаларнинг бошқа қисмларига ва қоринчаларга тарқалиши шу усулда аниқланди.

Синоатриал тугуннинг ўзини совитиш ёки иситиш йўли билан ўтказиладиган тажриба (Гаскелл тажрибаси) юракда кўзғалиш биринчи марта пайдо бўладиган жойнинг иккинчи исботини беради. Бунинг учун синоатриал тугун ооҳасига муздек совуқ ёки илиқ сув ўтказиладиган шиша капилляр қўйилади. Тугуннинг ўзи совитилганда юрак уриши жуда секинлашади ёки ҳатто тўхтаб қолади. Юракнинг бошқа қисмларига совуқ таъсир эттирилганда бутун юрак фаолияти унчалик секинлашмайди. Синоатриал тугуннинг ўзи иситилганда қарама-қарши эффект олинади, яъни юрак уриши тезлашади. Юракнинг юқорида айтилган қисмига шикаст етказиш ёки уни баъзи заҳарлар билан заҳарлаш натижалари кўзғалишнинг биринчи галда синоатриал тугунда ҳосил бўлишини кўрсатувчи учинчи исбот бўла олади. Бунда юрак қис қаришларининг частотаси жуда секинлашади ва юрак ҳатто тўхтаб қо-лиши мумкин.

Бақа юрагининг веноз синуси билан бўлмалари орасига лигатура солинганда, яъни улар бўғиб боғлаш йўли билан бир-биридан ажратилганда равшан натижалар олина-ди. Биринчи марта Станниус ўтказган бу тажриба қуйидагидан иборат: бақа юраги синус ва бўлмалар орасидаги чегарадан боғлакса (*Станниус лигатураси*), синус аввалги ритм билан қисқаришида давом этади, бўлмалар билан қоринчанинг қисқариши эсг тўхтаб қолади. Бунга сабаб шуки, лигатура бақа юрагининг веноз синусида ҳосил бўлаётган импульсларнинг бўлмаларга ва қоринчага ўтишига тўсқинлик қилади.

Келтирилган тажрибаларнинг ҳаммаеи шундан гувоҳлик берадики, синоатриал тугун *юрак ритмини бошқарувчи тугундир*, яъни юрак



қисқаришини вужудга келтирувчи қўзғалиш биринчи марта синоатриал тугунда пайдо бўлади. Қўзғалиш синоатриал тугундан ўнг бўлманинг, сўнгра чап бўлманинг мускул толаларига ўтади. Қўзғалиш бўлмалар мускули бўйлаб тарқалиб, юракнинг ўтказувчи системасидан бир қисми бўлган атриовентрикуляр тугунчага боради (10-расм). Юракнинг ўтказувчи системаси қўзғалишни бўлмалардан қоринчалар миокардига ўтказиш вазифасици ўтайди.

**10-расм.** Юрак ўтказувчи системасининг тузилиш схемаси.

1 — юқори қавак вена; 2 — пастки қавак вена; 3 — ўқг бўлма қулоғи; 4 — синоатриал тугун; 5 — атриовентрикуляр тугун; 6 — Гис тутламининг умумий оёқчаси; 7 — ва 8 — Гис тутламининг ўнг ва чап оёқчалари; 9 — сўр-ғичсимон мускуллар; 10 ва 11 — ўнг ва чап бўлмалар; 12 ва 13 — ўнг ва чап қоринчалар.

Атриовентрикуляр тугун юракнинг ўнг бўлмасида, бўлмалараро тўсиқ соҳасида, ўнг бўлмани қоринчадан ажратиб турган қўшувчи тўқима ҳалқаси яқинида бўлади. Қўзғалишни бўлмалардан қоринчаларга ўтказувчи мускул кўприги бўлган *Гис тутами* атриовентрикуляр тугундан бошланади. Бу тутамнинг бошланғич қисми (уни *Гис тутамининг ум-мий оёқчаси* ҳам дейишади) қоринчалараро тўсиқ бўйлаб қоринчага кириб, иккита тармоққа (*Гис тутамининг ўнг ва чап оёқчалари*) ажралади, улардан бири юракнинг ўнг қоринчасига, иккинчиси чап қоринчасига боради.

Ўтказувчи системанинг охириги тармоқлари Пуркине толаларининг тўридан иборат, бу тўр эндокард остида жойлашган ва кенг ёйилган бўлади, Пуркине толалари миокарднинг мускул толалари билан анастомоз ҳосил қилади. Қўзғалиш ўтказувчи системанинг тармоқлари бўйлаб юрак мускулининг ҳаммасига етиб боради ва унинг қисқаришига сабаб бўлади.

Шундай қилиб, юракни қисқартирувчи импульс синоатриал тугунда пайдо бўлиб, ўнг ва чап бўлмаларнинг қисқарувчи миокарди бўйлаб тарқалади ва атриовентрикуляр тугунга боради. Импульс бу тугундан Гис тутами бўйлаб ўнг ва чап қоринчаларга ўтади, уларнинг систоласига сабаб бўлади.

## Юрак автоматияси

Юракнинг характерли хоссаларидан бири унинг автоматиясидир. Орган, тўқима ёки ҳужайранинг ўзида ташқи таъсиротсиз пайдо бўла диган импульслар таъсирида шу орган, тўқима ёки ҳужайранинг қўзғала олиши *автоматия* деб аталади. Автоматия юзага келишининг сабаби — орган ёки ҳужайранинг ўзида модда алмашинувининг ўзгаришидир.

**Ажратиб олинган юрак.** Юрак автоматиясини бақанинг ажратиб олинган, яъни организмдан қиркиб олинган юрагида кузатиш осонроқ. Бақанинг бундай ажратиб олинган юраги Рингер эритмасига солиб қўйилса бир неча соат ва ҳатто бир неча кун қисқариб туриши мумкин.

Иссиққонли ҳайвоннинг ажратиб олинган юраги қисқариб туриши учун *Лангендорф методикаси* қўлланилади: кесиб олинган юрак аортасига канюла сукиб қўйилади, фибринсизланган қопга ёки Рингер эритмасига глюкоза қўшиб шиша идишга солинади, баландга ўрнатилади, канюла шу идишга уланади; Рингер эритмаси кислород билан тўйинтирилиб, 37—38° гача иситилади.

Рингер эритмаси қуйилган идишдан аортага келаётган суюқлик устунининг босими остида аортанинг ярим ой клапанлари ёпилади, натижада эритма юракни қон билан таъминловчи тож артерияларга киради. Иссиққонли ҳайвон юраги шундай шароитда соатлаб ритм билан ишлаши мумкин.

Орган томирларидан эритма ўтказиш (*перфузия*) методикасини татбиқ этиб, ҳайвон ёки одам ўлганидан бир неча соат кейин ҳам унинг тўхтаб қолган юрагини яна ишга солиш мумкин. 1902 йилда А. А. Кулябко бола юрагини тирилтириш устида биринчи марта тажриба қилган. Кейинчалик катта ёшли одам ўлганидан 2 сутка кейин юрагини жасадидаи ажратиб олиб ишлатиб юбориш устида муваффақиятли тажрибалар ўтказилди. Тирилтирилган юрак 13 соатдан ортиқроқ уриб турган эди С. В. Андреев).

**Юрак турли бўлимларининг автоматияси.** Нормал юрак ритмини бошқарувчи тугун — синоатриал тугун автоматияга кўпроқ қодир. Бироқ автоматия қобиляти юракнинг бошқа қисмларида ҳам бор. Масалан, структураси жиҳатидан синоатриал тугун толаларига яқин турадиган ва бўлмаларда шу тугуннинг ёнгинасида жойлашган тола-ларда ҳам автоматия аниқланган. Бу толаларнинг автоматия қобиляти синоатриал тугун хужайраларникига қараганда камроқ. Уларни ритмни яширин бошқарувчилар деб аташади, чунки нормада бу толаларнинг автоматияси кўринмайди, синоатриал тугуннинг функцияси бузилганда-гина боя айтилган толалар шу функцияни ўз зиммасига олади.

Автоматия атриовентрикуляр тугунда ҳам бор. Итларда атриовент-рикуляр тугуннинг юқори қисмига лигатура солиб ўтказилган экспериментларда бунга ишонч ҳосил қилиш мумкин. Бу ҳолда бўлмадаги ритмни бошқарувчилар таъсир кўрсатмай қўяди ва қоринча аввалига қисқаришдан тўхтади, лекин биров вақт ўтгач атриовентрикуляр тугун автоматияси ҳисобига яна қисқара бошлайди. Синоатриал тугун соҳаси қаттиқ совутилганда ҳам шундай ҳодиса кузатилади: қисқаришдан тўхтаган қоринчалар атриовентрикуляр тугунда ҳосил бўлувчи импульслар таъсирида яна қисқара бошлайди. Бунда бўлмалар ва қоринчалар одат-даги тартибда, бири иккинчисидан кейин эмас, деярлик бир вақтда қисқариши мумкин, чунки қўзғалиш атриовентрикуляр тугундан бўлма ва қоринча мускулларига бир хил тезликда етиб боради (*юрак қисқаришларининг атриовентрикуляр ритми*).

Атриовентрикуляр тугун ўтказувчи системанинг пастроқдаги қисмларидан лигатура билан ажратиб қўйилгач қоринчалар барибир қисқараверади. Бу ҳолда ўнг ёки чап қоринчадаги автоматияли Пуркине толалари ритмни бошқарувчи бўлиб қолади.

Синоатриал тугунни *биринчи тартибдаги автоматия маркази*, атрио-вентрикуляр тугунни *иккинчи тартибдаги автоматия маркази* деб аташади. Одам юраги ритмни бошқарувчи синоатриал тугундан келадиган импульс таъсирида нормада минутага 70—75 марта қисқаради. Атрио-вентрикуляр ритмда юрак тахминан икки марта кам қисқаради, юрак янада пастроқдаги ритмни бошқарувчилар автоматияси таъсирида ишлаганда эса, қоринчаларнинг қисқариш частотаси яна ҳам камроқ бўлади.

Автоматик равишда рўй берувчи қўзғалишлар частотасига ритмни бошқарувчининг автоматия даражаси кўрсаткичи<sup>1</sup> деб қаралади. Ритмни бошқарувчи тугунлар ёки Пуркине толаларидан келувчи импульслар таъсирида юрак қисқаришлари частотасининг юқорида айтилганча фарқ қилиши шундан гувоҳлик берадики, синоатриал тугун автоматияси ҳаммадан ортиқ, атриовентрикуляр тугун автоматияси камроқ, юрак қоринчаларидаги Пуркине толаларининг автоматияси янада кам. Шундай қилиб, автоматия ўчоғи юракнинг веноз қисмидан қанча узоқда бўлса ва артериал қисмига қанча яқин турса, автоматия қобиляти шунча кам бўлади. Бу боғланиш автоматиянинг камайиб борувчи градиенти деб аталади (Гаскелл).

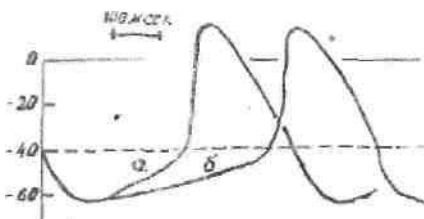
Нормал физиологик шароитда автоматиянинг фақат бир ўчоғи — синоатриал тугун ишлайди. Иккинчи ва учинчи тартибдаги ритм бошқарувчилар (атриовентрикуляр тугун ва Пуркине толалари) «сукут сақ-лайди», яъни автоматия қобилятини намоён қилмайди. Сабаби шуки, синоатриал тугундан атриовентрикуляр тугунга ва Пуркине толаларига ортиқроқ частотали импульслар келиб, буларнинг автоматиясини бўғиб қўяди. Лигатура солиш, совутиш, баъзи заҳарларни юбориш йўли билан синоатриал тугун ишламайдиган қилиб қўйилгач атриовентрикуляр тугунга ва Пуркине толаларига келувчи импульсларнинг ритмик оқими тўхтади, шу муносабат билан юрак ўтказувчи йўлининг бу қисмларида автоматия тикланади. Уларнинг автоматияси тикланиши учун маълум вақт керак, бу вақт

*преавтоматик пауза* деб аталади. Преавтоматик пауза бир неча секунддан бир неча ўнлаб секундгача боради, шу секундлар ичида юрак қисқаришлари тўхтаб туради, яъни *асистолия* кузатилади.

Қоринчалардаги ритми бошқарувчилар автоматияси юқорироқ частотали импульслар таъсирида сўнишини куйидаги экспериментда кўриш мумкин: атриовентрикуляр тугун соҳасига лигатура солинган, қоринчаларнинг қисқариш ритми сийраклашган фонда уларга катта частотали ритмик электр стимуллар билан таъсир этилса, қоринчалар таъсирот ритмига яраша қисқара бошлайди. Бироқ уларнинг автоматияси сўниб қолади ва электр стимуллар билан таъсир этиш тўхтатилган қоринчалар ўз автоматияси тиклангунча бир неча вақт қисқармай туради.

**Автоматиянинг анатомик субстрати ва табиати.** Катта ёшли ҳайвонларда автоматия юракнинг ўтказувчи системасида тўпланган атипик мускул толаларига хос.

Ташқаридан қандайдир ритмик таъсирот келмай туриб ритмик импульслар ҳосил бўлишини юракнинг бошқа ҳужайраларидан ажратиб олинган ҳужайрасида кузатиш мумкин. Бу, юрак ҳужайраларини организмдан ташқарида ундириб (культура қилиб) исбот этилган. Шу мақсадда ёш ҳайвоннинг, масалан, каламуш юрагининг бир қисми қирқиб олинади ва унга ҳазм шираси билан таъсир этилади, бу шира айрим ҳужайраларни худди цементдек бириктириб турувчи оксилларни (ҳужайрадан ташқаридаги оксилларни) ҳаммадан олдин эритиб юборади, лекин ҳужайраларнинг ўзини емиришга улгурмайди. Шундай усулда бир-биридан ажратилган ҳужайралар қон зардобини билан ювилади ва шиша ликопчада  $37^{\circ}$  ли термостатга қўйилади. Озиқ бўладиган қон зардобини вақт-вақти билан янгилаб турилади. Бир неча соатдан кейин баъзи ҳужайралар (тахминан 100 тадан биттаси) минутига 10 дан 150 тагача частота билан ритмик



11-расм. Юракнинг қўзғалишлар частотаси диастола вақтида ритми бошқарувчи ҳужайра мембрана по-тенциали ортишига боғлиқ эканлигини кўрсатувчи схема (Гоффман ва Кренфильддан).

Мембрана потенциалининг критик даражаси пунктир билан кўрсатилган.

равишда қисқара бошлайди. Организмдан ташқарида ундириладиган бундай ҳужайралар автоматиясини 40 кунгача сақлаб тура олишган. Бу вақт ичида айрим ҳужайралар бир-бирига қўшилиб, тўр ҳосил қилган, ўсган ва бўлина бошлаган.

Культурада қисқарувчи бир неча ҳужайра бўлса, улар турли ритмда қисқариши мумкин. Бироқ ҳужайралар орасида анатомик боғланиш қарор топса, тезроқ қисқариб турган ҳужайрага хос бир хил ритмда қисқара бошлайди. Бу ҳужайра юксак автоматияга эга бўлиб, қолган ҳужайраларнинг автоматия қобилятини сўндираётгани кўриниб турипти. Бир вақтда (синхрон) қисқараётган ҳужайралар гуруҳи иккига бўлинса, ҳар ярми турли частота билан қисқара бошлайди.

Баён қилинган тажрибалар юракнинг баъзи мускул ҳужайралари автоматиянинг анатомик субстрати эканлигини исбот этади; бу *юрак автоматиясининг миоген назарияси* деб аталувчи назарияга мос келади.

Ҳужайра ичига микроэлектрод киритиб ўтказилган электрофизиологик тадқиқотлар (41-бет) юрак ритмини бошқарувчи мускул толаларининг характерли хусусиятини аниқлади. Бу хусусият шундан иборатки, икки қисқариш оралиғида, диастола пайтида, автоматик қўзғалувчи ҳужайрада аста-секин мембрана потенциали (40-бет), яъни протоплазма билан ҳужайранинг ташқи юзаси орасидаги потенциаллар фарқи камайди. Потенциаллар фарқи маълум критик миқдоргача камайганда, ҳужайранинг электр заряди бирданига ўзгаради, бу эса ҳужайранинг қўзғалганидан далолат беради. Ҳосил бўлган қўзғалиш тўлқини бошқа ҳужайраларга (аввалига яқинроқда жойлашган ҳужайраларга, кейинчалик эса узоқроқдаги

хужайраларга) тарқалади ва улар ҳам кўзғалади. Шунга кўра автоматик кўзғалувчи хужайра юрак ритмини бош-қарувчи бўлиб қолади. Тарқалувчи кўзғалиш процесси ҳосил бўлиши учун мембрана потенциали 20—30 мВ қадар камайиши шарт. Диастола вақтида мембрана потенциали қанчалик тез ўзгарса, ритмни бошқарувчи хужайра шунчалик тез-тез кўзғалади, демак, юрак шунчалик тез-тез қисқара бошлайди (11-расм). Бу фактлардан, ритмни бошқарувчи хужайралар автоматияси улардаги электр ҳолатининг ўзгаришига боғлиқ, деган хулоса чиқади.

Диастола вақтида хужайра ичидаги электр потенциалининг автоматик ўзгариши синоатриал тугун хужайраларига характерли, шу билан бирга, тугуннинг турли қисмларида ётган бир неча хужайра одатда, барабар кўзғалади. Бундан, тугун автоматияси кўп ўчоқли, деган маъно чиқади. Юракнинг муайян вақтда ритмни бошқарувчи вазифасини бажармаётган хужайраларида, масалан, атриовентрикуляр тугун толаларида ва Пуркине толаларида диастола пайтида потенциал ўз-ўзидан секин-аста ўзгармайди. Бироқ бу хужайраларга синоатриал тугундан импульслар келмай қўйса, уларда потенциаллар фарқи кўзғалишни пайдо қиладиган даражагача бирдан камая бошлайди. Шундай қилиб, бу хужайраларда автоматия уйғонади ва хужайралар юрак ритмини бошқарувчи бўлиб қолади.

Лекин хужайра зарядининг ўз-ўзидан ритмик равишда ўзгариб юрак автоматия-сига асос бўлиш сабаби ҳозирча мутлақо аниқ эмас. Ритмни бошқарувчи хужайралар-да юракнинг бошқа мускул толаларидагига нисбатан кўпроқ бўлган ацетилхолин авто-матияда маълум роль ўйнайди, деган фикр бор. Синоатриал ва атриовентрикуляр тугунларнинг хужайраларида натрий қисқарувчи миокарддагига нисбатан кўп. Бу ионлар кўзғалиш процессида катта роль ўйнагани учун натрийнинг кўплиги балки муҳимдир. Ритмни бошқарувчи хужайралардаги модда алмашинув процессларининг хусусиятлари (юза мембраналарининг ҳолатини ўзгартириш) автоматияга сабаб бўлса керак.

### Юрак мускулининг асосий физиологик хоссалари

Ҳар қандай мускулдаги сингари, юрак мускулида ҳам *қўзғалувчанлик*, яъни таъсиротга кўзғалиш билан жавоб бера олиш, *қисқарувчанлик*, яъни қисқара олиш ва ўтказувчанлик, яъни *қўзғалишни* ўтказиш хоссалари бор. Бундан ташқари, юракда *ритмик автоматия* қобиляти ҳам бор.

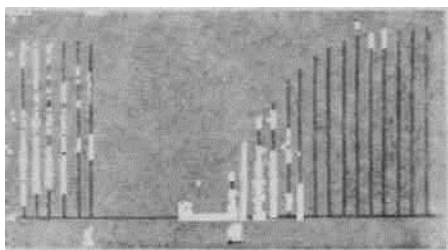
**Қўзғалувчанлик.** Юрак мускулини механик, термик ва химиявий таъсиротлар кўзгата олади. Бу таъсирловчиларнинг қайси бири таъсир этса ҳам, юрак мускули кўзғалиб, қисқариши мумкин. Бироқ бунинг учун таъсирот кучи бўсаға кучига (33-бет) тенг ёки ундан юқори бўлиши лозим. Бўсаға кучидан паст таъсиротлар юракни кўзгата ва қисқарта олмайди.

Юракка яқка таъсирот аста-секин кучайтира борилса қуйидаги манзарани кузатиш мумкин: бўсаға кучидаги таъсиротга юрак ўзи қодир бўлган максимал куч билан қисқариб жавоб беради. Таъсирот янада кучайтирилганда юракнинг қисқариш кучи ўзгармайди, яъни юрак бўсаға кучидаги таъсиротга жавобан қанча куч билан қисқарган бўлса, кучлироқ таъсирот бсрилганда ҳам ўшанча куч билан қисқаради. Бунинг маъноси шуки, юракнинг қисқариш кучи таъсирот кучига боғлиқ эмас, яъни таъсирот кичик бўлса, юрак мутлақо жавоб бермайди, таъсирот кучи бўсаға кучидан юқори бўлса, юрак максимал куч билан қисқариб жавоб беради.

Боудич шундай фактларга асосланиб «*бор еки йўқ*» қонунини<sup>1</sup> таърифлаб берган. Бу қонун эмпирик равишда топилган қоидда бўлиб, фақат маълум шароитдагина аҳамиятли. Гап шундаки, юрак мускули турли кучдаги таъсиротларга барча шароитда бир хил жавоб беравермайди: температурага, мускулнинг чўзилишига, чарчаш даражасига, озиқли эритма таркиби ва шу кабиларга қараб, «бор» ўзгаради.

Таъсиротга юрак мускули доим жавоб қайтаравермаслигини юрак бўлмалари билан қоринчалари миокардининг ажратиб олинган ва автоматик равишда қисқармаётган бир бўлагида тажриба қилиб кузатиш мумкин. Шу бўлак бир хил кучдаги ритмли электр импульслар билан таъсирланса, биринчи таъсиротга жавобан озгина қисқаради, иккинчи таъсиротга жавобан сал кўпроқ, учинчи таъсиротга жавобан янада кўпроқ қисқаради, ниҳоят, қисқариш максимал даражага етади.

Боудич кашф этган бу ҳодиса *пилла поя* деб аталади (12-расм). Бу ҳодиса «бор ёки йўқ» қонуни юракка татбиқан нисбий ва шартли эканлигини кўрсатади.



Юракни электр ёки механик таъсирот билан қисқартиш мумкинлиги медицина практикаси учун муҳим. Масалан, юрак бирданига тўхтаб-қолганда ёки хаддан ташқари сийрак ритм билан қисқариб, организмнинг қонга талабини қондира олмай қолганда миокардга ёки ҳатто кўкрак қафаси юзасига ритмик электр стимуллар билан таъсир этиб юракни қисқартиш ёки тезроқ урдириш мумкин. Бундай ҳолларда махсус асбоблар — *электрон стимуляторлар* электр таъсиротлар манбаи бўлиб хизмат қилади. Чўнтак соатидек келадиган ва 3—5 йилга етарли ток манбаи билан таъминланган кичик габаритли стимулятор баъзи касалликларда бемор терисининг остига, ундан кетувчи электродли симлар эса қоринча миокардига тикиб қўйилади берган ритмда ишлайди. Стимулятор эса, шу тариқа, сунъий йўл билан ритмии бошқарувчи бўлиб қолади. Юрак тўхтаб қолганда уни қўлда ритм билан қисиб механик таъсир кўрсатиш (*юракни массаж қилиш*) усули ҳам қўлланилади. Бу чоранинг моҳияти икки хил: биринчидан, юракни механик таъсирот билан шу тариқа қисқартиш мумкин; иккинчидан, юракни ритм билан қисилганда қон ундан томирларга чиқади, ҳаёт учун муҳим органлар минимал миқдордаги қон билан шу тариқа таъминланиши мумкин.

**Юрак мускулининг қўзғалиши.** Ҳар қандай қўзғалувчан тўқима каби, юрак мускул ҳужайраларининг қўзғалишини ҳам қўзғалган қисми билаи қўзғалмаган қисми ўртасида ёки ҳужайра протоплазмаси билан унинг ташқи муҳити ўртасида мавжуд электр потенциаллари фарқининг ўзгаришидан билиш мумкин.

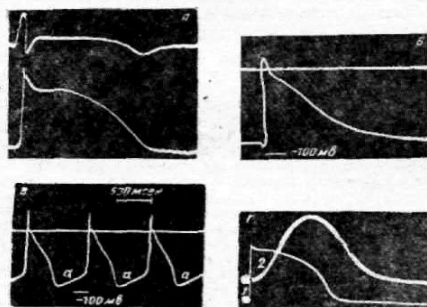
Юракнинг мускул ҳужайралари қўзғалганда электр ҳолатининг ўзгариши сўнгги йилларда ҳужайра ичига киритиладиган микроэлектродлар ёрдамида анализ қилинмоқда. Тинчлик ҳолатида юрак мускули ҳужайраларининг протоплазмаси унинг ташқи юзасига нисбатан манфий зарядли, шу сабабли ҳужайранинг ташқи мембранаси *поляризацияланган* бўлади. Бу заряд — *мембрана потенциали* 80—90 мВ ни ташкил этади. Қўзғалиш вақтида ҳужайра билан ташқи муҳит ўрта-сидаги потенциаллар фарқининг камайиши бирданига кучайиб кетади. На катионлари мембрана орқали ҳужайра ичига ўтгани сабабли протоплазма манфий зарядини йўқотади (айни вақтда ҳужайра мембранаси *деполяризацияланади*) ва ҳатто мусбат

ташқил  
аввалги  
яъни

фарқи  
вақт  
сўнгра



13-расм. Юрак электрон стимулятори ўрнатилган бемор фотографияси (чапда) ва имплантиланган стимулятор ҳамда ундан юракка кетувчи симлар кўриниб турган рентгенограмма.

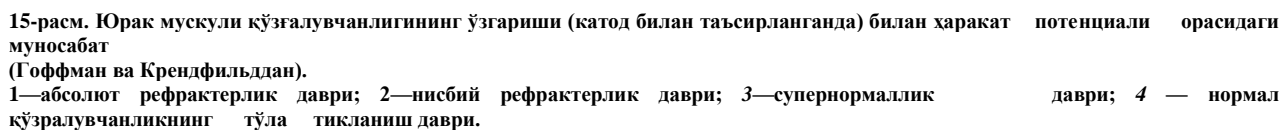


14-расм.

А — юрак қоринчаси икка мускул толасининг ҳаракат потенциалли (настадаги эгри чизик) ва айни вақтда ёзиб олинган юрак электродларидан олинган (қориндаги эгри чизик); В — бўлма икка мускул толасининг ҳаракат потенциалли; С — синтетик тўтувнинг ҳаракат потенциалли. Д — настада вақтдаги спонтан деполяризация (а) кўриниб турибди (Бруждин); Г — юрак қоринчасидаги (Бруждин) мускул толасининг қисқартиш (Б) ва айни вақтда улардан ҳаракат потенциалларини (Г) ёзиб олинган (Дудель ва Траутсбадген).

20—30 мВ га тенг бўлган заряд олади. Қўзғалишда иотенциаллар фарқининг ўзгариши, яъни *ҳаракат потенциалли* 100—120 мВ ни этади. Сўнгра ҳужайра ҳолатига кела бошлайди, мембрана *реполяризацияланади*:

аввалига қўзғалиш оқибатида эришилган потенциаллар тез камаяди, кейин бироз деярли бир даражада туради, мембрана поченциали бошлангич миқдориоча тикланади (14-расм, А).



**Юрак мускулининг рефрактерлиги.** Юрак мускули кўзгалган вақтда сунъий таъсиротга ёки автоматия ўчоғидан ўзига келаётган импульсга кўшимча кўзгалиш билан жавоб қайтариш қобилиятидан маҳрум бўлади. Юракнинг шундай кўзгалувчан бўлмай туриш ҳолати *абсолют рефрактерлик* деб аталади. Абсолют рефрактерликнинг давом этиш вақти ҳаракат потенциалининг давом этиш вақтидан пича калтарок; юракининг қисқаришлар ритми минутага 70 бўлганда 0,27 секундга тенг (15-расм).

67

бўлгач келувчи) таъсиротга жавоб қайтаради, холос. Айни вақтда юрак якка-якка қисқариб бир қисқариш иккинчисидан ажралган бўлади. Экспериментдаги сунъий шароитдагина, юрак мускулига баъзи усуллар билан таъсир этиб унинг рефрактерлик даври кескин даражада қисқартилгандагина унинг сидирға тетаник қисқариши кузатилган.

Абсолют рефрактерлик даври тугагач қўзғалувчанлик аста-секин тикланиб, аввалги даражасига келади. Бу *нисбий рефрактерлик* даври бўлиб, 0,03 секунд давом этади. Бу пайтда юрак мускули бўсаға кучдаги таъсиротдан юқори бўлган жуда кучли таъсиротларга қўзғалиш билан жавоб қайтара олади.

Нисбий рефрактерлик давридан сўнг, *супернормал қўзғалувчанлик*, даври бошланади. Бу давр жуда калта бўлиб, унда қўзғалувчанлик. ошганлиги қайд қилинади. Бу пайтда юрак мускули бўсагадан паст таъсиротга ҳам қўзғалиш билан жавоб беради.

**Юрак мускулининг қисқарувчанлиги,** Юрак мускулининг қўзғалиши унинг қисқаришига, яъни таранглигининг ортишига ёки мускул толаларининг калта тортишига сабаб бўлади. Юрак мускулининг қисқа-риши, ўзидаги қўзғалиш тўлқини сингари алоҳида айрим стимул бериш, масалан, ўзгармас токни улаш ёки узиш билан скелет мускулининг қисқариши ва қўзғалишига қараганда узоқроқ вақт давом этади.

Юрак мускулидаги айрим толаларнинг қисқариш даври ҳаракат потенциалининг давом этиш вақтига тахминан мос келади. Юрак тезроқ урганда ҳаракат потенциалининг давом этиш вақти ҳам, қисқаришнинг давом этиш вақти ҳам қисқароқ бўлади.

Одатда ҳар бир қўзғалиш тўлқинидан кейин юрак қисқаради. Бироқ қўзғалиш билан қисқариш орасидаги алоқа узилиши ҳам мумкин. Масалан, ажратиб олинган юракдан кальций тузи бўлмаган Рингер эритмаси узоқ вақт ўтказилса, қўзғалиш тўлқини ритм билан келиб туради, демак, ҳаракат потенциаллари ҳам сақланиб туради, юракнинг қисқаришлари эса тўхтайдди. Кальций ионлари қисқариш процесси учун зарурлиги, лекин мускулнинг қўзғалиши учун зарур эмаслиги ўша ва бошқа бир қанча тажрибалардан кўриниб турибди.

Қўзғалиш билан қисқариш орасидаги алоқанинг узилишини нобуд бўлаётган юракда ҳам кузатиш мумкин: юрак қисқаришдан тўхтагани-га қарамай, электр потенциаллари ҳали ритм билан ўзгариб туради.

Скелет мускули каби, юрак мускули қисқаришининг дастлабки пайтида сарфланадиган энергияни фосфорли макроэргик бирикмалар — аденозинтрифосфат ва креатинфосфат бевосита етказиб бсради. Бу бирикмалар оксидланиш ва гликолиз процессларида углеводлар энергияси ҳисобига қайта синтезланади (ресинтез). Скелет мускулларида анча жадаллик билан ўтувчи анаэроб процессга қараганда кислороддан фойдаланишга асосланган аэроб процесслар юрак мускулида устун туради.

**Юрак мускули толаларининг бошланғич узунлиги билан уларнинг қисқариш кучи орасидаги муносабат.** Ажратиб олинган юракка Рингер эритмаси кўпроқ оқиб келадиган қилинса, яъни қоринчаларнинг тўлиши ва деворларининг чўзилиши орттирилса, юрак мускулларининг қисқариш кучи ошади. Юракнинг деворидан қирқиб олинган мускул парчаси озгина чўзилганда ҳам шундай ҳодисани кузатиш мумкин: у чўзилганда қисқариш кучи ошади. Юрак мускули толаларининг қисқариш кучи, уларнинг қисқара бошлашдан олдинги узунлигига боғлиқ эканлиги ана шундай фактлар асосида аниқланган. Бу боғланиш Старлинг таърифлаб берган «юрак қонуни»га асос бўлган. Эмпирик



таърифлаб берган «юрак қонуни»га асос бўлган. Эмпирик равишда топилган ва маълум шароитдагина тўғри келадиган бу қонунга мувофиқ, диастола вақтида мускуллар қанча кўп чўзилса, юракнинг қисқариш кучи ўшанча ортиқ бўлади.

**Юракда қўзғалишнинг ўтиш механизми ва тезлиги.** Миокардда қўзғалиш электр йўли билан ўтади: қўзғалган мускул хужайрасида пайдо бўлган ҳаракат потенциали қўшни хужайралар учун таъсирловчи бўлиб хизмат қилади.

Юракнинг мускул хужайраларидаги ҳаракат потенциалнинг амплитудаси қўми хужайраларда тарқалувчи ҳаракат потенциали вужудга келиши учун зарур бугак мембрана деполяризациясининг бўсага даражасидан 4—5 марта ортиқроқ бўлади. Демак, ҳаракат потенциали ўз амплитудасига кўра қўшни хужайраларда қўзғалишни вужудга келтириш учун ўта етарлидир. Бу қўзғалишнинг бўлмалар билан қоринчалар ўтказувчи йўли ва миокарди бўйлаб албатта ўтишини таъминловчи муҳим мосламадир.

Юракнинг турли қисмларида қўзғалишнинг ўтиш тезлиги турлича. Иссиққонли ҳайвонларда бўлмалар миокарди бўйлаб қўзғалиш 0,8—1 м/сек тезлик билан тарқалади. Қоринчаларнинг Пуркине толаларидан тузилган ўтказувчи системаси бўйлаб қўзғалишнинг ўтиш тезлиги юқори бўлиб, 2—4,2 м/сек га етади. Қоринчалар миокарди бўйлаб қўзғалиш 0,8—0,9 м/сек тезлик билан тарқалади.

Қўзғалиш бўлмаларнинг мускул толаларидан атриовентрикуляр тугун хужайраларига ўтаётганда импульс *ўтиши кечикиб* қолади. Гоффман ва Кренфильднинг микроэлектрод техникасидан фойдаланиб яқинда ўтказган тажрибалари атриовентрикуляр тугуннинг юқори қисмида узунлига 1 мм келадиган бўлакда қўзғалишнинг тарқалиши секинланишини ва у жуда кичик — 0,02—0,05 м/сек тезлик билан ўти-шини кўрсатди.

Атриовентрикуляр тугунда импульс ўтишининг кечикиб қолиши сабабли қоринчаларнинг қўзғалиши бўлмаларга нисбатан кечроқ бошланади. Бу юрак бўлимларининг келишиб (уйғун) ишлаши учун муҳим физиологик аҳамиятга эга. Шунинг учун ҳам қоринчаларнинг қўзғалиши бўлмалар қўзғалганидан 0,12—0,18 еекунд ўтгач бошланади.

### **Электрокардиография — юракда қўзғалиш динамикасини текшириш усули**

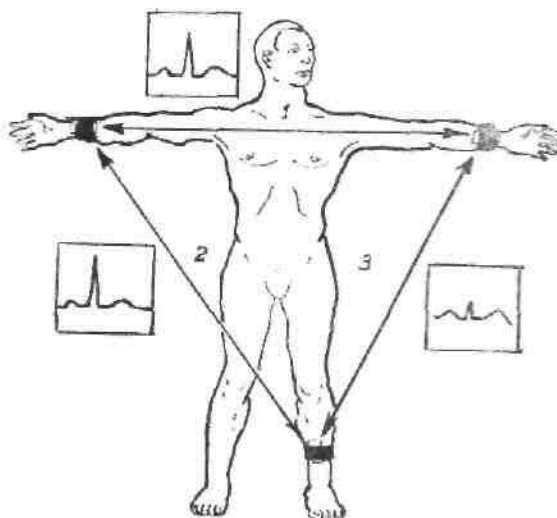
Юракда қўзғалишнинг вужудга келиши ва тарқалиши айрим мускул хужайраларидан ёки юрак юзасидан электр потенциаллари фарқини ёзиб олиш йўли билангина эмас, балки юракнинг ишлаши туфайли гавда сиртида рўй берувчи электр ўзгаришларини қайд қилиш (ёзиб олиш йўли билан ўрганилиши мумкин. Гап шундаки, юракнинг қўзғалган ва қўзғалмаган қисмлари ўртасида электр потенциалларининг фарқи пайдо бўлганда электр куч чизиклари бутун гавда бўйлаб тақсимланади. Бу эса гавдаининг маълум нукталарига электрод қўйиб потенциаллар ўзгаришининг типик эгри чизикларини қайд қилиш имконини беради. Юракнинг электр активлигини текшириш учун В. Эйнтгофен, А. Ф. Самойлов, Т. Льюис, В. Ф. Зеленин ва бошқалар практикага жорий этган шундай методика *электрокардиография*, унинг ёрдамида қайд қилинадиган эгри чизиклар эса *электрокардиограммалар* деб аталган.

Электрокардиография диагностик усул бўлиб медицинада кенг қўлланила бошлади, бу усул юрак фаолиятидаги бир қатор бузилишлар характерини аниқлаш имконини беради.

Ҳозир электрокардиограммани текшириш учун махсус асбоблар — *электрокардио-графлардан* фойдаланилади, уларда ўзгармас ёки ўзгарувчан ток ёки кучланишни лампали ёки ярим ўтказгичли кучайтиргичлари ва осциллографлари ёки гальванометр-лари бор. Эгри чизиклар ҳаракатдаги қоғозга туширилади. Одатда одамни қайд қи-лувчи асбоб яқинига ётқизиб электрокардиограмма ёзиб олинади. Бироқ одам мускул-лари билан актив ишлаб турганда ва ундан узокда туриб электрокардиограммани қайд қилувчи асбоблар ҳам ишлаб чиқилган. Бундай асбоблар — *телеэлектрокардио-графлар* — электрокардиограммани радио алоқа ёрдамида масофага узатиш принципи-га асосланган. Бунинг учун гавдага қўйилган электродлар ҳажми ва оғирлиги унча катта бўлмаган радиопередатчикка уланади, бу передатчик костюм чўнтагига ёки текшириладиган киши бошига кийиб оладиган шлёмга жойланади (16-расм). Радио-передатчик сигналларини *қайд қилиш* пунктида радио қабул қилувчи қурилма қабул қилади ва эгри чизиклар шаклида ёзиб олади. Спортчилар мусобақа қилаётган вақтда, ишчилар оғир жисмоний иш бажарётганда электрокардиограммаси шу усулда қайд қилинади. Кучли радиопередатчикдан фойдаланиб космонавтлар

космосда учаетган вақтда электрокардиограммаси текширилади.

Юрак кўрак қафасида симметрик равишда ётмаганлиги ва одам гавдаси ўзига хос шаклда бўлгани сабабли электр куч чизиқлари бутун гавда юзасида бир текис тақсимланмайди. Шунинг учун потенциаллар-ни олиш нуқтасига қараб, электрокардиограмманинг шакли ва тишларининг вольтажига турлича бўлади.



16-расм. Электрокардиограммани ёзиб олувчи радиопередатчик. (одам бошидаги шлёмга ўрнатилган)

17-расм. Электрокардиограмма олиш учун қўлланиладиган стандарт усулларда электродларни ўрнатиш схемаси ва бу усуллар да олинadиган чизиқлар.

Оёқ-қўл ва кўрак қафаси юзасидан электрокардиограмма олишнинг бир қанча усуллари таклиф қилинган. Оёқ-қўлдан электрокардиограмма олишнинг учта стандарт усули қабул қилинган. (17-расм): бу усулларда электродлар қуйидагича қўйилади: I усулда: ўнг ва чап қўл, II усулда: ўнг қўл — чап оёқ, III усулда: чап қўл — чап оёқ.

Кўрак қафасидан электрокардиограмма олиш учун электродни 18-расмда кўрсатилган 6 нуқтадан бирига қўйиш тавсия этилади. Унг қўлга қўйилган электрод ёки ўзаро бирлаштириб иккала қўлга ва чап оёққа қўйилган уч электрод иккинчи электрод бўлиб хизмат қилади. Бирлашган учта электрод иккала қўлга ва чап оёққа қўйилганда электрокардиограмманинг шакли фақат кўракдаги электродда содир бўлаётган электр ўзгаришларига боғлиқ. Иккала қўлга ва оёққа қўйилган бирлашган электрод индифферент, ёки «нулевой» бўлади, чунки унинг потенциали бутун юрак цикли давомида ўзгармайди. Электрокардиограмма олишнинг Вильсон таклиф қилган бундай усуллари униполяр, ёки бир қутбли деб аталади. Электродларни шундай жойлаштириш латинча V ҳарфи билан белгиланади (V1, V ва ҳ. к.).

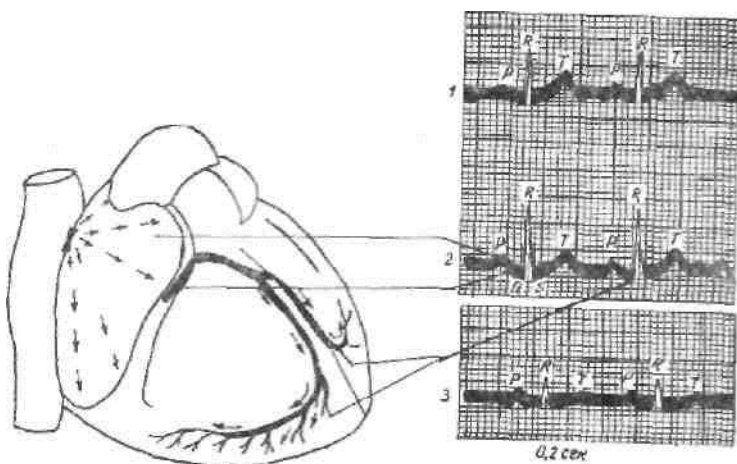
Одамнинг стандарт усулларда олинган нормал электрокардиограм-маси 19-расмда кўрсатилган.

Юракнинг ҳар бир циклида электрокардиограмманинг *P, Q, R, S* ва *T* тишларини ажратишади. *P* тиши бўлмаларнинг қўзғалганини ифодалайди. Электрокардиограмманинг бу тиши ўнг ва чап бўлмалар қўзғалганда ҳосил бўлувчи потенциалларининг алгебраик йиғиндисидир. комплекси қоринчалар қўзғалгани муносабати билан электр потенциалларининг ўзгаришларини ифодалайди. Бунда тишлари қоринчалар



18-расм. Электродиаграмма олишда кўракка электродлар қўйиш схемалари ва бунда олинadиган эгри чизиқлар.

қўзғалишининг бошланғич қисмини, *T* тиши эса унинг охириги қисмини таърифлаб беради. *P* тиши бошланадиган жой билан *Q* тиши бошланадиган жой орасидага интервал қўзғалишнинг бўлмадан қоринчага ўтиши учун зарур вақтни кўрсатади (19-расм). Қоринчалардаги ҳаракат токининг мураккаб эгри чизигини баъзи авторлар қоринчаларнинг барабар—бир йўла қўзғалмаслиги билан тушунтиришади. *Q*, *R*, *S* ва *T* тишларининг табиати ҳали узил-кесил аниқлангани йўқ. *Q* тиши қоринчаларнинг ички юзаси, ўнг сўрғичсимон мускул ва юрак учининг қўзғалишига, тиши эса иккала қоринчанинг ташқи юзаси билан асосининг қўзғалишига алоқадор, деб фараз қилишади. *S* тишининг тугаш пайтида иккала қоринча ҳам батамом қўзғалган бўлиб, юрак қоринчалари орасида потенциаллар фарқи йўқ.



19-расм. Уч стандарт усулдаги электрокардиограммалар ва юрак-да қўзғалишнинг тарқалиши билан электрокардиограммадаги баъзи тишларнинг ҳосил бўлиши ўртасидаги боғланишни кўрсатувчи схема (Бардудан).

*T* тишининг келиб чиқиш сабаби ҳали яхши маълум эмас. Кўпчилик тадқиқотчиларнинг фикрича бу тиш реполяризациянинг охириги стадиясига, яъни қоринчаларнинг турли ерларида қўзғалишнинг турли вақтда йўқолишига боғлиқ. Бу тиш электрокардиограмманинг энг кўп ўзгарадиган қисмидир.

Электродиограмманинг *Sl K*, ва *5* тишлари ўнг ва чап юракнинг қарама-қарши йўналган икки электрокардиограммасининг алгебраик йиғиндиси эканлигини В. Ф. Зеленин аниқлади. Бу кейинчалик Гис тутамининг бир оёқчасини кесиб қўйиб ўтказилган тажрибаларда ҳам тасдиқланган. Гис тутамининг оёқчаларидан бири кесилганда шу томондаги қоринчага қўзғалишнинг тўғридан-тўғри ўтиши тўхтайди ва у қоринчага бошқа, айланма йўлда кечиқиб келади. Натижада электрокардиограмманинг шакли кескии даражада бузилади. Масалан, Гис тутамининг чап оёқчаси кесилгандан кейин электрокардиограммада аввал ўнг қоринчанинг, сўнг эса чап қоринчанинг қўзғалиши акс этади.

Чап қоринча гипертрофиясида қўзғалиш шу қоринча юзасида ўнг қоринчадагига нисбатан биров кечиқиб тарқалади. Бундай ҳолларда олинadиган электрокардиограма *левограмма* деб аталади. Унг қоринча гипертрофиясида эса электрокардиограммада қарама-қарши ўзгаришлар кузатилади, улар *правограмма* деб аталади.

Қоринчалар электр систоласининг умумий давом этиш вақти, яъни *Q—T* интервали механик систоланинг давом этиш вақтига деярлик тенг келади (механик систола электр систолага қараганда бирмунча кечроқ бошланади).

Электр систоланинг давом этиш вақти (*S*) юрак фаолиятининг частотасига, яъни юрак циклининг (*C*) узунлигига боғлиқ; юрак циклининг узунлигини икки *R* тиши орасидаги интервалга қараб аниқлаш осон. Бу соғланишни математик ифода қилиш учун қуйидаги формулалар тақлиф этилган:

$S = 8,22 \sqrt{C}$  (*Фридеричиа формуласи*). (*C* секунднинг юздан бир бўлаклари ҳисобида)  $s = 0,37 \sqrt{C}$  (*Базет тенгламаси*) (*C* секундлар ҳисобида)

Электрокардиография юракда қўзғалиш ўтиши бузилганда унинг энг нозик механизмини билишга имкон беради ва клиник текширишнинг бебаҳо усули ҳисобланади. Масалан, *P* тишининг бошланган жойи билан *Q* тишининг бошланган жой орасидаги интервалга қараб, қўзғалиш бўлмадан қоринчага қандай тезлик билан ўтаётганлиги ҳақида фикр юритиш мумкин. Нормада бу интервал 0,12—0,18 секундга тенг. *Q,R,S* тишларининг умумий давом этиши вақти 0,06 дан 0,09 секундгача.

**Юракда қўзғалиш ўтишининг бузилиши. Блокадалар.** Юракда қўзғалишнинг ўтиши қийинлашганда қоринчалар билан бўлмалар қисқаришининг тўғри координацияси бузилади. Импульс (қўзғалиш) ўтишининг секинланиши бундай қийинлашувнинг биринчи даражасидир. Бу ҳолда қоринчаларнинг қисқаришлар ритми ўзгармайди. Бироқ *P* ва *Q* тишлари орасидаги интервалнинг узайганлиги, яъни бўлмалардан қоринчаларга импульс ўтиш вақти кўпайганлиги электрокардиограммада кўринади.

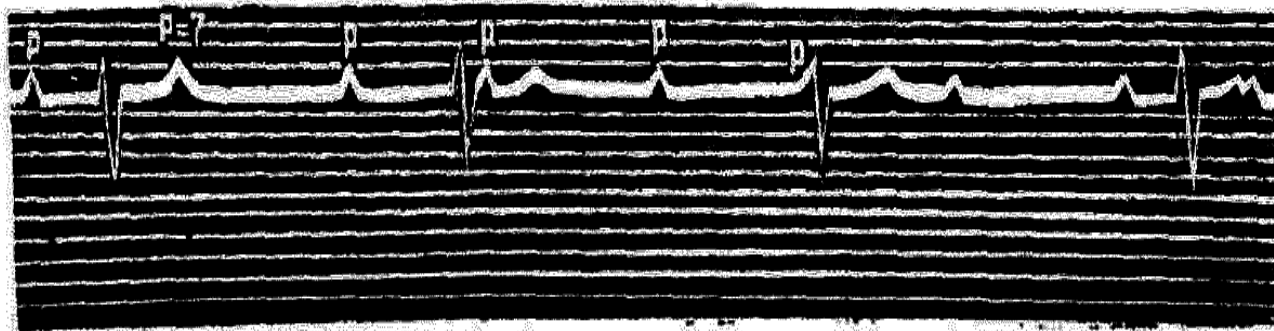
Импульс ўтиши бузилишнинг иккинчи даражасида бўлмалардан келаётган айрим импульслар қоринчаларга етиб бормайди. Бу ҳолда ўқтин-ўқтин, масалан, 7—10 қисқаришдан сўнг қоринчаларнинг бир қисқариши тушиб қолади ва электрокардиограмманинг баъзи *P* тишлари кетидан қоринча комплекси (*QRST*) келмайди.

Импульс ўтиши жуда ёмонлашганда бўлмалар қисқариши билан қоринчалар қисқариши орасидаги боғланиш тобора кўпроқ бузилади ва, ниҳоят, шу даражага етадики, бўлмаларнинг иккита қўзғалишидан биттасигина қоринчаларга етиб боради. Бу ҳолда ҳар икки *P* тишнинг фақат биттасидан кейини қоринча комплекси келаётганлиги электрокардиограммадан кўриниб туради. Импульс ўтиши баттар бузилганда бўлмалар ва қоринчаларнинг қисқаришлари орасидаги нисбат 3:1, 4:1 ва ундан ҳам ошади. Бўлмалардан қоринчаларга қўзғалиш ўтишининг юқорида баён қилинган бузилишлари *чала атриовентрикуляр блокада* деб аталади.

Бўлмалардан қоринчаларга импульс ўтишининг бутунлай бузилиши *тўла атрио-вентрикуляр блокада* деб аталади. Бунда қоринчалар ўз автоматияси ҳисобига қисқаради, муносабат билан бўлмаларнинг қисқариши қоринчаларнинг қисқаришига тўғри келмайди, улар бутунлай диссоциацияланади. Бунда бўлмалар одатдаги ритмида қисқаради, қоринчалар эса автоматияси кам бўлгани учун сийрак (камроқ) қисқаради. Электрокардиограммада *P* тишлари қоринча комплекси *QRST* га нисбатан бирор муайян ўринда бўлмай, балки қоринча комплексининг турли дақиқаларида қўшилиб ҳам кетади. Бунда қоринча комплексининг шакли жуда ўзгаради (20-расм),

Атриовентрикуляр тугун ва Гис тутамининг турли патологик ҳолатларида масалан, тож томирлар склерозиди уларнинг қон билан яхши таъминланмаслиги ревматизм оқибатида яллиғланиш ўчоқларининг пайдо бўлиши ва шунга ўхшашлар юрак блокадасига сабаб бўла олади.

Ҳайвонлар устидаги экспериментда ўтказувчи йўлни атриовентрикуляр эгат соҳасидан лигатура билан қисиб қўйиб, юрак блокадасини вужудга келтириш мумкин. Баъзан импульс ўтишининг бузилиши бутун Гис тутами бўйлаб кузатилмай, фақат бир оёқчаси бўйлаб кузатилади (*оёқча блокадаси*). Бу ҳолда қўзғалиш бир қоринчага иккинчисига қараганда тезроқ етиб боради, шунинг учун у иккинчи қоринчадан олдинроқ қисқаради.



20-расм. Тўла атриовентрикуляр блокададаги электрокардиограмма (бўлма тишлари *P* билан қоринча комплекслари *QRST* орасида вақтинча боғланиш йўқ).

### Юрак фаолияти ритмининг ўзгариши.

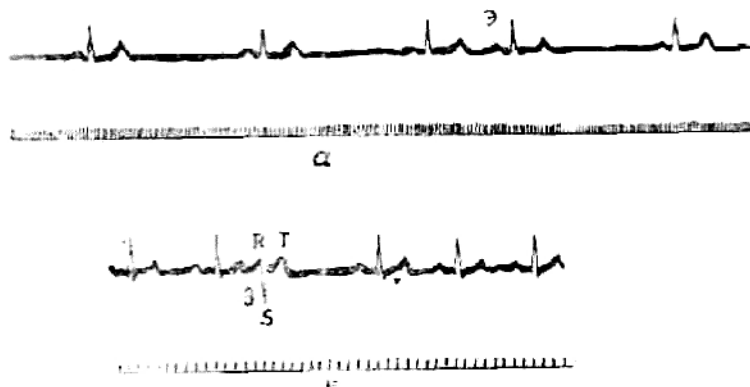
Электрокардиография юрак ритмининг ўзгаришини мукаммал анализ қилишга имкон беради. Нормада юрак қисқаришининг частотаси одатда ўртача минутига 60—80 га тенг. Бироқ сийракроқ ритм — *брадикардия* билан тез ритм — *тахикардия* ҳам кўп учрайди. Брадикардияда юрак минутига 40—60 марта уради. Тахикардияда юракнинг қисқаришлар частотаси минутига 90—100 дан ортиб кетади, 150 га етади ва ундан ҳам ошади. Брадикардия спортчилар тинч турганда, тахикардия жадал жисмоний ишда ва эмоционал

ҳолатларда кузатилади.

Одатда юрак қисқаришлари ритми тўғри бўлади, яъни айрим систолалар орасидаги интервал бир-бирига тенг келади, фақат баъзи ҳолларда юракнинг ишлаш частотаси ўзгарганда, яъни юрак бир ритмдан иккинчисига ўтаётганда, масалан, юрак фаолияти секин-аста тезлашганда ёки сийраклашганда айрим систолалар орасидаги интервал ўзгаради. Бироқ, ёшларда юрак фаолиятининг ритми нафасга қараб мунтазам ўзгаради. Бу ҳодиса *нафас аритмияси* деб аталади. Бунда ҳар бир нафас чиқариш охирида ва навбатдаги нафас олишнинг бошларида юрак сийракроқ уради. Ритмнинг бундай ўзгариш механизмини қуйида кўриб чиқилади. Патологияда юрак фаолияти ритмининг бир қатор бузилишлари учрайди, бунда тўғри ритмни аҳён-аҳёнда ёки мунтазам равишда қўшиладиган навбатдан ташқари систола бузиб туради, навбатдан ташқари бўладиган бундай систолали *экстрасистола* деб аташади.

**Экстрасистоалар.** Экстрасистола пайдо бўлганини ва қўшимча қўзғалиш ўчоғининг келиб чиққан жойини электрокардиограммага қараб аниқлаш мумкин. Жумладан экстрасистола вақтида қўзғалиш синоатриал ёки атриовентрикуляр тугунда, ё бўлмаса ўнг ёки чап қоринчадаги Пуркине толаларида пайдо бўлаётганини электрокардиограммадаги қоринча комплекси QRS га қараб аниқлаш мумкин.

Рефрактер давр тамом бўлгандан сўнг, лекин навбатдаги автоматик импульс ҳали келмасдан туриб синоатриал тугунда навбатдан ташқари қўзғалиш пайдо бўлса (экспериментда уни тугун соҳасини яқка электр стимул билан таъсир этиб олиш мумкин), юрак барвақт қисқаради — *синус экстрасистоласи* вужудга келади (21-расм).



21-расм. Бўлма (4) ва қоринча (5) экстрасистоалари.

Одатдаги пауза канча давом этса, синус экстрасистоласидан кейин келувчи пауза ҳам ўшанча давом этади. Навбатдан ташқари қўзғалиш ўнг ёки чап қоринчанинг Пуркине толаларида пайдо бўлса, бундай қўзғалиш синоатриал тугун автоматиясида акс этмайди ва бу тугун навбатдаги импульсни экстрасистоладан кейин ҳали рефрактер ҳолатда бўлган қоринчаларга ўз вақтида юбораверади; шунинг учун қоринча миокарди бўлмадан келадиган навбатдаги импульсга жавоб бермайди. Сўнг қоринчанинг рефрактер даври тугайди ва у яна таъсиротга жавоб бера олади, лекин синусдан иккинчи импульс етиб келгунча бирқадар вақт ўтади. Шундай қилиб, қоринчанинг ўзида вужудга келган қўзғалиш туфайли экстрасистола (*қоринча экстрасистоласи*) пайдо бўлганда бўлманинг иш ритми ўзгармагани ҳолда, *компенсатор пауза* деган узоқ давом этувчи пауза кузатилади.



22-расм. Қоринчалар аритмияси билан бўлмаларнинг хилпираши (хилпилловчи. — мерцательная аритмия).

Атриовентрикуляр тугун навбатдан ташқари қўзғалганда ҳам экстрасистоалар пайдо бўлиши мумкин. Бунда электрокардиограммадаги қоринча комплекси QRST нормал шаклда бўлади, бўлманинг P тиши эса одатдагига қараганда ёки тескари йўналишда (этри чизикда юқорига эмас, паста қараган) ёки R тишига қўшилиб кетган

бўлади ёхуд, R тишидан кейин келади. P тишиинг бирон ўзгариши атриовентрикуляр тугуннинг қайси қисми қўзғалганига боғлиқ. Гап шундаки, қўзғалиш бу тугундан қоринча томонга ҳам, бўлма томонга ҳам тарқалади. Қўзғалиш атриовентрикуляр тугуннинг юқори қисмида пайдо бўлса, аввал бўлмаларни қўзғатади ва P тиши QRS комплексидан олдин келади. Тугуннинг пастки қисмида пайдо бўлган қўзғалиш бўлмалардан кўра қоринчаларга аввалроқ келади, шунинг учун QRS комплекси P тишидан олдинда бўлади. Қўзғалиш атриовентрикуляр тугуннинг ўрта қисмида пайдо бўлса, бўлмаларга ҳам, қоринчаларга ҳам барабар тарқалади, P ва QRS тишлари қўшилиб кетади.

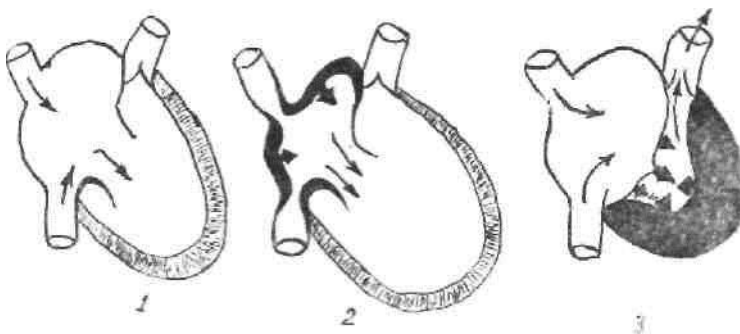
Одамда экстрасистолалар миокарднинг ўзида, бўлма ёки қоринчадаги ритм бошқарувчилар соҳасида таъсирланиш ўчоқлари мавжуд бўлганда вужудга келиши мумкин. Экстрасистолаларнинг келиб чиқишига марказий нерв системасидан юракка келаётган импульслар сабаб бўлиши мумкин.

**Юракнинг титраши ва ҳилпираши.** Баъзи патологик ҳолатларда юрак бўлмалари ёки қоринчаларининг титраш ва ҳилпираш (фибрилляция) деган ўзига хос ҳолатини кузатиш мумкин.

Юрак титраганда ва ҳилпираганда бўлмалар ёки қоринчаларнинг мускул толалари ғоят тез ва асинхрон қисқаради. Улар минутага 400 гача (титрашда) ва 600 гача (ҳилпирашда) қисқариши мумкин. Бу қисқаришларнинг фарқ қиладиган асосий белгиси шуки, юракнинг муайян бўлимидаги айрим мускул толалари бир вақтда (барабар) қисқармайди, холбуки юракнинг бу бўлимлари одатда барабар қисқаради. Юрак мускуллари шу тариқа барабар қисқармаганда бўлмалари ёки қоринчалари томирларда қон юргизиш каби асосий вазифасини бажара олмайди, албатта. Фибриляцияни тўхтатиш чоралари кўрилмаса, қоринчаларнинг титраши ўлимга олиб келади (қоринчаларнинг титрашини тўхтатишда бир неча киловольт кучланишли кучли электр токи билан таъсир қилиш яхши самара беради, бундай электр токи таъсирида, қоринчадаги барча мускул толалари қўзғалади ва шундан сўнг улар яна синхрон қисқара бошлайди). Бўлмаларнинг ҳилпираши ҳаёт учун хавф туғдирмай узок давом этиши мумкин; бунда бўлмалардан қоринчаларга ҳар бир импульс етиб келавермаслиги сабабли қоринчалар нотўғри ритм билан қисқаради (*ҳилпилловчи аритмил*) (22-расм).

### Юракнинг қисқаришлар динамикаси

Бўлмалар қоринчалар систоласи вақтида веналардан келувчи қонни йиғиб, қоринчалар, диастоласи вақтида уларга қон ўтказувчи резервуар ролини ўйнайди. Қоринчалар қонни артериал системага анча юқори босим билан ҳайдаб берувчи насос вазифасини бажаради.



23-расм. Юрак циклининг турли фазаларида юрак катталиги, нинг ўзгариши.

1 — бўлмалар ва қоринчалар диастоласи (қоринчаларнинг тўлиш фазаси); 2 — бўлмалар систоласи; 3 — қоринчалардан қоннинг ҳайдалиш фазаси.

### Юракда қоннинг ҳаракати ва клапанлар аппаратининг аҳамияти

Нормал физиологик шароитда қон юрак бўшлиқларида фақат бир томонга — бўлмалардан қоринчаларга ва қоринчалардан артериал системага қараб оқади (23-расм).

Қоннинг бўлмалардан қоринчаларга қараб бир томонлама оқиши га ва бўлмалар систоласи вақтида қавак веналарга ва ўпка веналарига қон қайтиб чиқмаслигига сабаб шуки, бўлмаларнинг мускул тутамлари биринчи бўлиб қисқариб веналар тешигини сфинктерга ўхшаш, халқа каби ўраб туради. Шунинг учун бўлмалар қисқара бошлаши биланоқ веналар тешиги тораяди ва унга қон қайта олмайди. Бўлмалар систоласи вақтида қоринчалар бўшашгани ва улардаги босим қисқараётган бўлмалардагига нисбатан паст бўлгани учун қон улардан қоринчаларга ўтади (23-расм, 2).

Қоннинг қоринчалардан йирик артерияларга бир томонлама оқиш. сабаби *клапанлар* борлигидир: юракда бўлмаларни қоринчалардан ажратиб турувчи *атриовентрикуляр* клапанлар ва ўнг қоринчани ўпка артериясидан, чап қоринчани эса аортадан ажратиб турувчи *ярим ой клапанлар* бор. Клапанларнинг очилиши ёки ёпилиши уларнинг икки

томонидаги қон босимининг миқдориға боғлиқ.

Атриовентрикуляр клапанлар юракнинг ўнг ярмида *уч тавақали* ва чап ярмида *икки тавақали* (ёки *митрал*) бўлиб, қоннинг қисқараётган қоринчалардан бўлмаларга қайтишига тўсқинлик қилади. Қоринчалар диастоласи вақтида атриовентрикуляр клапанлар очик туради, чунки бу вақтда қоринчадаги қон босими бўлмалардагига нисбатан паст. Қоринчалар систоласида уларнинг бўшлиғидаги босим ошиб клапанларнинг тавақалари қон устидан қалқиб чиқади-да, бир-бирига зич бирлашиб, бўлма бўшлиғи билан қоринча бўшлиғи ўртасидаги тсшикни бутунлай беркитиб қўяди (23-расм, 3). Атриовентрикуляр клапанларнинг четларида лай иплар бор, бу ипларнинг иккинчи учи қоринча де-воридagi сўргичсимон мускулларга ёпишади. Қоринчалар қисқара бошлаши биланоқ сўргичсимон мускуллар қисқара бошлайди ва клапанларнинг четларига ёпишган пай ипларнй таранглайди. Натижада пай иплар клапанларнинг бўлмалар томонга ағдарилиб чиқишига тўсқинлик қилади. Қоринча систоласи вақтида бўйига (атриовентрикуляр тугундан юрак учигача) кичрайгани учун ҳам, бу иплар тарангланиши зарур.

*Ярим ой клапанлар* — юракнинг чап ярмидагиси *аортал клапан* деб, ўнг ярмидагиси эса *пульмонал клапан* деб аталади — қоннинг аортадан ва ўпка артериясидан қоринчаларга қайтишига тўсқинлик қилади. Қоринчалар систоласи вақтида, улардаги босим артериал системадагидан юқори бўлган пайтда ярим ой клапанлар очилади. Қоринчалар қонни йирик артерияларга чиқаргандан сўнг бўшашади ва ичидаги қон босими аорта билан ўпка артериясидagига нисбатан паст бўлиб қолгач, қон босим паст томонга интилади ва ярим ой клапанларни беркитади (23-расм, /).

**Юрак бўшлиқларидаги қон босими ва юрак циклининг фазалари.** Бутун қон томирлар системасидаги каби, юрак бўшлиқларида ҳам қоннинг ҳаракати унинг йўлидаги босимлар фарқиға боғлиқ бўлганлиги учун систола ва диастола вақтида бўлмалар ва қоринчалардаги босим қандай ўзгаришини кўриб чиқиш лозим.

Юрак бўшлиқларидаги, шунингдек аорта билан ўпка артериясидagi қон босимини 1861 йилда Шово билан Марей йирик ҳайвонлар (от, ит) устидаги тажрибаларда биринчи бўлиб ўлчаган. Шу мақсадда улар бўйиндан очилган бўйинтирик венаси орқали ингичка металл най — *зонд* киритиб, уни кавак венагача, ундан ўнг бўлмаға, ўнг қоринчаға ёки ўпка артериясига юборишган. Зонд босимни қайд қилувчи асбобға уланган. Юракнинг чап ярмидаги босим ўзгаришини аниқлаш лозим бўлса, зондни чап қоринчаға чап уйку артерияси ва аорта равоғи орқали киритишган.

Кейинги йилларда юрак ичидаги босим одамда ҳам ўлчанмоқда, чунки юракнинг баъзи касалликларида диагностика учун (касаллик характериғи аниқлаш учун) юрак ичидаги босимни ўлчаш зарур. Шу мақсадда очилган елка веиасининг марказий қисмиға ингичка эластик кавак зонд — *катетер* киритилиб, кавак венаға, ундан ўнг бўлмаға, ўнг қоринчаға ёки ўпка артериясига ўтказилади (24-расм). Аортаға ёки чап қоринчаға зонд елка артерияси орқали киритилади. Юрак бўшлиқларидаги ва йирик томирлардаги босимни ўлчаш учун ҳам *пункция* қилинади, яъни кўкрак қафаси кавак игнада тешилади ва шу игна бир бўлма ёки қоринчаға, аорта ёки ўпка артериясига киритилади. Қон ивишиға қарши эритма билан тўлдирилиб юрак бўшлиғига ёки йирик томирга киритилган зонд сезгир ва инерциясиз электр манометриға уланади ва шундай йўл билан босим ўзгариши қайд қилинади.

Бўлмалардаги босим ўзгариши унча юқори эмас. Бўлмалар систоласининг чўққисида улардаги босим симоб устуни ҳисобида 5—8 мм га тенг. Бўлмалар диастоласи вақтида улардаги босим 0 га тушади, сўнгра, қоринчалар систоласининг ўрталаридан бошлаб, веналардан келаётган қон бўлма бўшлиғини тўлдира бошлаши натижасида босим аста-секин ортиб боради (25-расм). Қоринчалар систоласи тугаши ва атриовентрикуляр клапанлар очилиши бидан бўлмалардаги босим яна пасаяди, чунки қон улардан қоринчаларға бемалол ўтади. Қоринчалар систоласи бошланишиға 0,1 секунд қолганда бўлмалар систоласи бошланади, шунинг натижасида қоринчалар бир қадар қўшимча қон билан тўлади. Бироқ бу қўшимча кирган қоннинг унча муҳим аҳамияти йўқ, чунки қоринчани тўлдирувчи қоннинг кўп қисми унга қоринчалар диас-толасининг биринчи давридаёқ кирган бўлади.

Бўлмалар диастоласи вақтида улардаги босим миқдори нафас фазасига боғлиқ. Бўлмалар диастоласининг бошида улардаги босим нафас олиш вақтида манфий, яъни атмосфера босимидан паст бўлиб қолади.

Босимнинг бундай пасайиши сабаби нафас олиш чўққисида кўкрак бўшлиғида манфий босимнинг ортишидир. Нафас олиш чўққисида бўлмалардаги босим пасайиши туфайли уларга всналардан кўпроқ қон келади. Нафас чиқариш пайтида кўкрак бўшлиғидаги манфий босим камади ва бўлмалар диастоласининг бошланиш вақтида улардаги босим 0 га яқин бўлиб қолади.

Бўлмалар систоласи тугагач қоринчалар систоласи бошланади. Қисқариш тўлқини миокард бўйлаб аста-секин тарқалиб, қоринчаларнинг ҳамма мускулларига бирдан ёйилмайди; мускул толаларининг бир қисми қисқаради, шу сабабли уларнинг қисқармаган бошқа қисми чўзилади. Шунинг учун қоринчалар шакли ўзгаради-ю, ичидаги босим ўзгармайди. Қоринчалар систоласининг бу даврида кўзғалиш ва қисқариш тўлқини миокард бўйлаб тарқалади, ана шу давр қоринчаларнинг *асинхрон қисқариш фазаси*, ёки *қоринчалар шаклининг ўзгариш фазаси* деб аталади. У 0,05 секунд давом этади. Қоринчалардаги барча мускул толалари қисқаришга киришгач, қоринчалар бўшлиғидаги қон босими орта бошлайди, шу сабабли атриовентрикуляр клапанлар ёпилади. Бу вақтда ярим ой клапанлар ҳам берк бўлади, чунки қоринчалардаги босим аорта билан ўпка артериясидаги босимга қараганда ҳали паст бўлади. Шунинг учун киска вақт ичида — 0,03 секундда — қоринчаларнинг мускуллари тарангланади, бироқ қоринчадаги босим аорта билан ўпка артериясидаги босимдан ошмагунча ва қон тазйиқи билан ярим ой клапанлар очилмагунча қоринчалар ҳажми ўзгармайди (чунки ҳар қандай суюқлик сингари қоринчалардаги қон ҳам сиқилмайди). Клапанлар ёпиқ бўлган пайтдаги қисқариш даври *изометрик қисқариш даври* деб аталади (мускул қисқарганда толалари тарангланишини, аммо калталанмаслигини изометрик қисқариш деб айтишади). Асинхрон ва изометрик қисқариш фазалари биргаликда *қоринчаларнинг тарангланиш даври* деб аталади (25-расмдаги 2 ва 3).

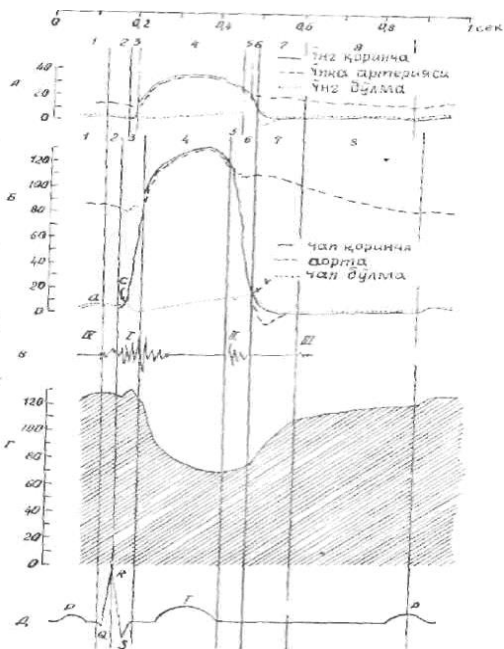
Изометрик қисқариш натижасида қоринчалардаги босим аорта билан ўпка артериясидаги босимга нисбатан юқори бўлиб қолганда, аорта билан ўпка артериясининг клапанлари очилади ва қоннинг қоринчалардан *ҳайдалиш фазаси* бошланади ва қон қориичаларидан аорта билан ўпка артериясига киради (25-расмдаги 4).

Одамда чап қоринчадаги босим симоб устуни ҳисобида 65—75 мм га етганда қон ундан аортага, яъни қон айланишининг катта доирасига ҳайдала бошлайди, ўнг қоринчадаги босим симоб устуни ҳисобида 5—12 мм га етганда эса қон ундан ўпка артериясига, яъни қон айланишининг кичик доирасига ҳайдала бошлайди.

Қон ҳайдалиш фазасининг дастлабки дақиқаларида қоринчалардаги қон босими яримой клапанлар очилгунгача бўлганидек бирданига ортади (*тез ҳайдалиш фазаси* — 0,10—0,12 секунд). Қоринчалардаги қон миқдори камайган сайин ва аорта билан ўпка артериясига келаётган қон улардан кетаётган қонга нисбатан камроқ бўлиб қолгач босим ортиши тўхтабди ва систола охирида босим пасая бошлайди (*қоннинг секин ҳайдалиш фазаси* — 0,10—0,15 секунд).

Нормал физиологик шароитда систола чўққисида чап қоринчадаги босимнинг максимал миқдори 115—125 мм, ўнг қоринчада эса

25-расм. Юракнинг ўнг (А) ва чап (Б) қисмларида-ги босимнинг ўзгаришлари, юрак тонлари (В), қоринчалар ҳажми (Г) ўзгариши, нинг схемалаштирилган эгри чизиқлари ва электро-кардиограмма (Д).

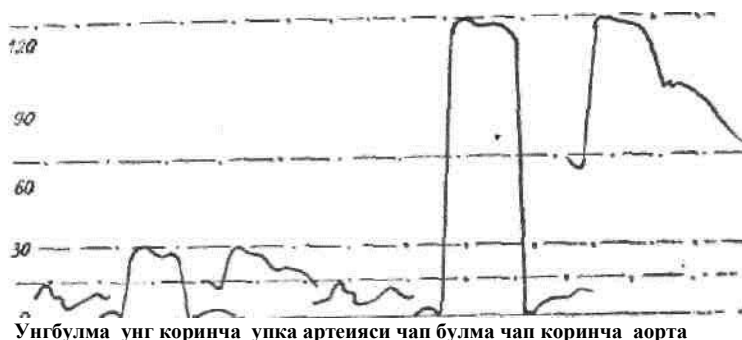


25—30 мм. Унг қоринчага қараганда чап қоринчада қон босими юқори эканига сабаб — чап қоринча мускулларининг қалинроқ эканлигидир. Бунинг боиси шуки, чап қоринча қон айланиш катта доирасининг томирларида қон оқишига кўрсатиладиган катта қаршилиқни енгишга мажбур. Қоринчалардан қон ҳайдалиш даврида тегишли қоринчадаги босимнинг ўзгаришига яраша аорта билан ўпка артериясидаги босим ҳам ўзгаради: систола чўққисида



аортадаги босим 110—125 мм га, ўпка артериясидаги эса 25—30 мм га тенг (26-расм).

Қоннинг хайдалиш фазасидан кейин *қоринчалар диастоласи* бошланади. Улар бўшаша бошлайди, шунинг учун аортадаги (босим қоринчадаги босимдан ортиб, яримой клапанлар беркилади. Қоринчалар бўшаша бошлаган пайтдан то яримой клапанлар беркилгунча ўтадиган вақт *протодиастолик давр* деб аталади, бу давр 0,04 секунд давом этади (25-расмдаги 5). Сўнг бир неча вақт (тахминан 0,08 секунд) давомида,



**26-расм.** Унг бўлма, ўнг қоринча, ўпка артерияси, чап бўлма, чап қоринча, аортадаги босимнинг нормал микдорлари (Луизада ва Лиудан).

атриовентрикуляр ва яримой клапанлар берк турган ҳолда, қоринчалардаги босим шу вақтгача қон билан тўлган бўлмалардаги босимга нисбатан пасаймагунча қоринчалар бўшашаверади. Систоланинг бу даврини *изометрик бўшашиш фазаси*, ёки *тарангликнинг камайиш фазаси* деб айтишади (25-расмдаги 6). Бу фаза ўрта ҳисобда 0,08 секунд давом этади. Шундан сўнг тавақали клапанлар очилади ва қон бўлмалардан қоринчаларга ўтиб, уларни тўлдирга бошлайди.

Қоринчалар бўшашгач улардаги босим 0 га тушгани учун қон қоринчаларга аввалига тез тушабошлайди (0,08 секунд давом этувчи *тез тўлиш фазаси* — 25 расмдаги 7). Қоринчалар тўлабошлаши билан улардаги босим пича ортади, натижада қоринчаларнинг қон билан тўлиши секинлашади (0,16 секунд давом этувчи *секин тўлиш фазаси* — 25 расмдаги 8). Қоринчалар диастоласининг охирида 0,1 секунд давом этувчи бўлмалар систоласи бошланади (бўлмалар систоласи натижасида *қоринчаларнинг тўлиш фазаси*, ёки *пресистола* — 25 расмдаги 1).

Қоринчалар диастоласи вақтида аорта билан ўпка артериясидаги босим улардан қон чиқиб кетган сайин аста-секин пасаяди ва диастола охирида аортадаги босим 65—75 мм, ўпка артериясидаги босим эса 5—10 мм га тенг бўлади. Бу *охирги диастолик босим* қоринчалардаги босимдан юқори бўлгани учун қоринчалар қисқарган вақтда улардаги босим йирик артериялардаги босимдан ошмагунча ярим ой клапанлар берк тураверади.

Қоринчалар фаолияти циклининг айрим фазалари тартиби қуйидагича кўрсатилиши мумкин:

Қоринчалар систоласи — 0,33 секунд	Таранглаиш фазаси — 0,08 секунд	Асинхрон қисқариш фа- заси — 0,05 секунд
	Қоннинг қоринчалардан ҳайдалиш фазаси — 0,25 секунд	Изоетрих қисқариш фа- заси — 0,03 секунд
Қоринчалар диасто- ласи — 0,47 секунд	Протодиастолик даври — 0,04 секунд	Тез ҳайдалиш фазаси — 0,12 секунд
	Изоетрих бўйлаиш даври — 0,08 секунд	Секин ҳайдалиш фаза- си — 0,13 секунд
	Қоринчаларнинг қон би- лан тўлиш фазаси — 0,25 секунд	Тез тўлиш фазаси — 0,09 секунд
	Бўлмалар систоласи на- тижасида қоринчалар- нинг тўлиш фазаси — пресистола — 0,1 секунд	Секин тўлиш фазаси — 0,16 секунд

Систолалар билан диастолалар ва уларнинг фазалари қанча давом; этиши ҳақида келтирилган маълумотлар юракнинг минутига 75 мартақисқаришига тааллуқли. Юрак тез ёки секин урганда бу фазаларнинг давом этиш вақти ўзгаради. Ритм тезлашганда диастола калтароқ бўлади (бу, асосан секин тўлиш фазаси давом этадиган вақтнинг камайиши ҳисобига бўлади). Систола вақти нисбатан камроқ калталанади (бу, қоринчалардан қоннинг секин ҳайдалиш фазасининг қисқариши ҳисобига бўлади). Юрак иши секинлашганда қоринчаларнинг қон ҳайдаш ва тўлиш фазалари давом этадиган вақт тескарисича ўзгаради.

**Юракнинг қон билан тўлиши.** Юракнинг қон билан тўлишини таъминловчи факторлардап бири юрак аввалги сафар қисқарганда у қонга берган ҳаракатлантирувчи кучнинг қолдиғидир. Бу қолдиқ кучнинг мавжудлиги шундан кўринадик, пастки кавак вена юракка яқинроқ ердан кесиб қўйилса, унинг периферик учидан қон оқади, юракнинг олдинги қисқариш кучи батамом сарфланганда эди, қон окмаган бўлур эди.

Юракка қон келишининг иккинчи сабаби шуки, кўкрак қафаси қонни айниқса нафас олиш вақтида сўриб олади (аспирация). Упканинг эластик тортиш кучи борлигидан, кўкрак қафаси манфий босим мавжуд бўлган жипс берк бўшлиқ ҳисобланади. Нафас олиш пайтида қобирғааро мускуллар ва диафрагманинг қисқариши бу бўшлиқни катталаштиради; кўкрак бўшлиғидаги органлар: юрак, ўпка, томирлар, жумладан кавак веналар чўзилади, натижада кавак веналар билан бўлмалардаги босим манфий бўлиб қолади: уларнинг перифериядан кўпроқ қон сўриб олиш сабаби шу.

Қонни бўлмаларга бевосита сўриб олувчи механизм бор, деган маълумотлар кўп. Бу механизм шундан иборатки, қоринчалар систоласи вақтида улар бўйига кичраяди, натижада атриовентрикуляр тўсиқ пастга тортилиб, бўлмаларни кенгайтиради, шу туфайли кавак веналардан бўлмаларга қон сўрилади.

### Юрак фаолиятининг механик ва товуш ҳодисалари

Юрак қисқаришлари бир қанча механик ва товуш ҳодисалари билан ўтади ва (бу ҳодисаларни қайд қилиб, юракнинг қисқариш динамикаси ҳақида тасаввур олиш мумкин.

Чап томондан бешинчи қобирға ораллиғида ўрта ўмров чизиғидан 1 см ичкарида юрак қисқариши вақтида *юрак турткиси* сезилади. Турткининг сабаби куйидагича: қоринчалар қисқарганда иайтда юракнинг кўндаланг размерлари ўзгаради — у эллипсоид шаклдан думалоқ шаклга киради, қоринчалар деворининг зичлиги ортади, юрак учи юқорига кўтарилиб, кўкрак деворига урилади.

Юрак турткисининг эгри чизиғи — *кардиограмма махсус асбоб — кардиограф* ёрдамида ёзиб олинади. Бу асбоб юрак турткиси туфайли кўкрак қафасининг тебранишини қайд қилишга имкон беради.

Юрак қисқаришларини пича ҳаво юборилган баллонни қизилўнгачга киритиш йўли билан ҳам қайд қилиш мумкин. Баллон босимнинг кичик тўлқинларини қайд қилувчи асбобга найча ёрдамида уланган. Юрак



қисқариб қизилўнгачга урилади ва баллондаги ҳаво босимини ўзгартиради. Шундай усул билан олинган эгри чизик — қизилўнгач кардиограммаси (эзофагокар-диограмма)да асосан чап бўлманинг қисқаришлари акс этади. Рентген апаратининг экранида юрак сояси контурининг ҳаракатини электр билан қайд қилиш клиника учун фойдали. Бундай экранга юрак сояси-нинг бўлма, қоринча ёки аорта соҳасидаги четлари олдиан фотоэлемент жойланади. Бу асбоб эса осциллографга уланади. Юрак ҳаракатланганда фотоэлементнинг ёритилиш даражаси ўзгаради, бу эса осциллографда эгри чизик шаклида қайд қилинади. Юрак бўлимлари қисқариши ва бўшашишининг эгри чизиклари шу усулда олинади. Бу методика *электрокимография* деб ата-лади.

**27-расм. Электрокардиограмма (ЭКГ), фонокардио-грамма (ФКГ) ва уйқу артериясининг сфигмограм-маси (СГ) билан синхрон (бир вақтда қайд қилин-ган баллистокардиограмма (БКГ) ва динамокардио-грамма (ДКГ).**

Кейинги йилларда клиникада баллистокардиография

кенг тарқалди. Старр ва бошқалар ишлаб чиққан бу методика қон қоринчалардан ҳайдалганда ва йирик томирларда ҳаракатланганда тўп отилганда кузатиладигандек реактив акс туртки ҳодисасига ўхшаш бутун гавданинг тебрани-шига асосланган (методика — «баллистокардиография» номи снаряднинг тўп стволидаги ҳаракатини ўрганувчи фанни ифодаловчи «баллистика» сўзидан олинган). Юракнинг ишлаши туфайли гавда тебранишлари қайд қилинган эгри чизиклар нормада характерли кўринишга эга (27-расм). Гавда тебранишларини қайд қилиш учун бир неча турли усул ва асбоблар бор.

Е. Б. Бабский ва ҳамкорлари одам юраги фаолиятининг механик кўринишларини қайд қилиш методикасини ишлаб чиқишди. Бу методика 300 г ча келадиган юракнинг кўкрак қафасида ҳаракатланганда ва қон массаси юракдан томирларга ўтганда кўкрак қафасининг оғирлик маркази одам ётган юзага нисбатан силжишига асосланган. Ана шу методика *динамокардиография* деб аталган. Бу методика (қўлланилаётганда одам махсус столда ёки кушеткада ётади. Механик миқдорларни электр тебранишларига айлантирадиган алоҳида қурилма ўша стол ёки кушеткага монтаж қилинган. Бу қурилма текширилувчи кишининг кўкрак қафаси тагида туради. Оғирлик марказининг силжигини осциллограф эгри чизиклар шаклида қайд қилади. Юрак циклининг барча фазалари: бўлмалар систоласи, қоринчаларнинг тарангланиш фазаси, улардан қоннинг ҳайдалиш фазаси, протодиастолик давр, қоринчаларнинг бўшашиш ва қон билан тўлиш фазалари динамокардиограммада қайд қилинади. Юракнинг турли касалликларида унинг ишлаш ритми бузилганини электрокардиография, баллистокардиография ва динамокардиографиялар ёрдамида аниқласа бўлади.

Юрак ишлаганда *юрак тонлари* деб аталувчи товуш ҳодисалари рўй беради. Кўкрак қафасининг юрак соҳасига кулоқ тутилса ёки эшитиш найи — *стетоскоп* қўйилса, юрак тонларини эшитиш мумкин. Бунда икки тон эшитилади: биринчиси қоринчалар систоласининг бошида, иккинчиси қоринчалар диастоласининг бошида пайдо бўлади. Биринчи тон бўғиқроқ, чўзиқ ва паст, иккинчи тон эса калта ва баланд бўлалп.

Электрон аппаратлар қўлланилиши туфайли юрак тонларини син чиклаб анализ қилиш мумкин бўлди. Кучайтиргичга ва осциллографп уланган сезгир микрофон кўкракка қўйилса юрак тонларини ҳаракатланаётган фотоплёнкага ёки фотоқоғозга ёзилган эгри чизиклар шаклда қайд қилиш мумкин. Бу методика *фонокардиография* деб аталади. Шундай усулда қайд қилинган эгри чизикларда кулоққа эшитиладигани биринчи ва иккинчи тондан ташқари, юракнинг учинчи ва тўртинчи тонлари ҳам кўпинча қайд қилинади (25-расм), лекин бу тонлар кучсизроқ бўлади.

Асосан атриовентрикуляр клапанларнинг таранг тавақалари ва шу клапанларга ёпишган пай ипларнинг тебраниши туфайли биринчи тон келиб чиқиши ҳайвонлар устидаги экспериментларда ва одамларни текширишда кўрсатиб берилди. Атриовентрикуляр клапанларнинг тавақалари ва пай иплар қоринчаларнинг изометрик қисқариш фазасида ва қоринчалардан қон тез ҳайдалиб чиқадиган фазанинг энг бошланғи пайтида тебранади.

Биринчи тоннинг келиб чиқишида миокарддаги мускул толаларининг қисқаришига алоқадор товушлар ҳам бир қада роль ўйнаса керак. Биринчи тоннинг охирида яримой клапанларнинг очилишига боғлиқ бўлган тебранишлар қайд қилинади.

Иккинчи тон қоринчалар систоласи тамом бўлгач улардаги босим! аорта билан ўпка артериясидаги босимдан пасайган пайтда яримой клапанларнинг беркилишидан келиб чиқади. Одатда қон юракка қайтиб келаётганида ўз йўлида яримой клапанларга дуч келади ва уларни куч билан ёпиб, тебрантириб юборади.

Учинчи тон иккинчи тон тугагандан 0,11—0,18 минут кейин қоринчалар қонга тез тўлаётганда юрак деворларининг тебранишидан келиб чиқади. Тўртинчи тон биринчв тондан аввал келиб чиқади, у бўлмалар систоласи вақтида қоринчалар қўшимча қон билан тўлаётганда шу қоринчалар деворининг тебранишига боғлиқ. Юрак порокларида клапанларнинг нормал тузилиши бузилган бўлиб, улар беркилганда ё етарлича жипслашмайди (*клапанлар камчилиги*) ёки бўлма билан қоринча ўртасидаги ёхуд қоринча билан аорта ўртасидаги тешик тораяди, бундай ҳолатларда қон юракда нормал ҳаракатлана олмай, юрак тонларига қўшилиб кетувчи шовқинлар пайдо бўлади; тонларнинг ўзи ҳам ўзгаради.

### Қоннинг систолик ва минутлик ҳажми

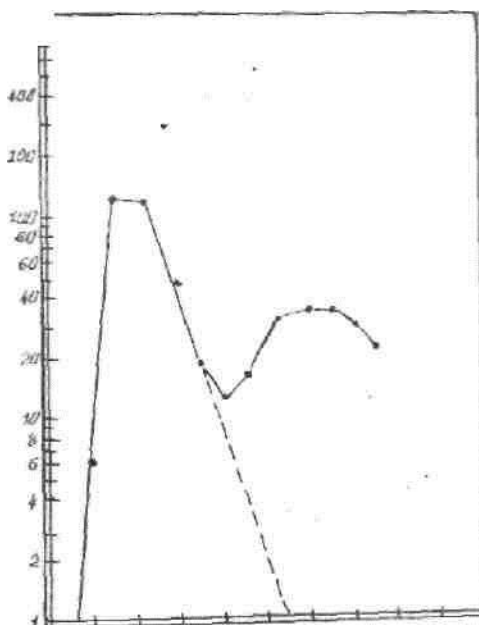
Қонни томирлар системасига чиқариб бериш юракнинг асосий физиологик вазифасдир. Шунинг учун қоринчадан отилиб чиқаётган қоннинг миқдори юракнинг функционал ҳолатидан дарак берувчи энг муҳим кўрсаткичлардан биридир.

Юрак қоринчасидан 1 минутда отилиб чиқадиган қоннинг миқдори *қоннинг минутлик ҳажми* деб аталади. У ўнг ва чап қоринча учун бир хил. Одам тинч турганда қоннинг минутлик ҳажми 4,5—5 л ни ташкил этади.

Минутлик ҳажми бир минутдаги юрак қисқаришлари сонига бўлиб, *қоннинг систолик ҳажмини* ҳисоблаб чиқариш мумкин. Юрак минутага 70—75 марта қисқарганда қоннинг систолик ҳажми 65—70 мл га тенг.

Одамда қоннинг минутлик ҳажмини аниқлаш клиник практикада қўлланилади.

Одамда қоннинг минутлик ҳажмини аниқ ўлчаш усулини Фик таклиф этган. У юракнинг минутлик ҳажмини воситали йўл билан ҳисоблашдан иборат. Агар: 1) артериал ва веноз қондаги кислород миқдорининг фарқи, 2) 1 минутда одам ўзлаштирадиган кислород ҳажми маълум бўлса, қоннинг минутлик ҳажмини ҳисоблаб чиқиш



/

28-расм. Венага юборилган бўёқнинг ярим логарифмик концентрацион эгри чизиғи. R— рециркуляция тўлқини.

мумки. Айтайлик, 1 минутда ўпкадан қонга 400 мл кислород ўтди ва артериал қондаги кислород миқдори веноз қондагидан 8 ҳажм % ортиқ. Бунинг маъноси шуки, ҳар 100 мл қон ўпкада 8 мл кислородни бириктиради, демак, 1 минутда ўпкадан қонга ўтган кислороднинг барча миқдорини, яъни бизнинг мисолимизда 400 мл кислородни ютиш учун ўпкадан  $100 \cdot 400 : 8 = 5000$  мл қон ўтиши зарур. Мазкур мисолда 5000 мл гатенг бўлган шу қон миқдори қоннинг минутлик ҳажмини ташкил қилади. Бу усулдан фойдаланилганда юракнинг ўнг ярмидан аралаш веноз қонни олиш лозим, чунки периферик веналардан олинган қондаги кислород миқдори гавдадаги органларнинг ишлаш интенсивлигига қараб турлича бўлади. Охирги йилларда одамнинг аралаш веноз қони елка венаси орқали ўнг бўлмага киритиладиган зонд ёрдамида юракнинг бевосита ўнг ярмидан олинади. Бироқ маълум сабабларга кўра қон олишнинг бу усули кенг қўлланилмайди.

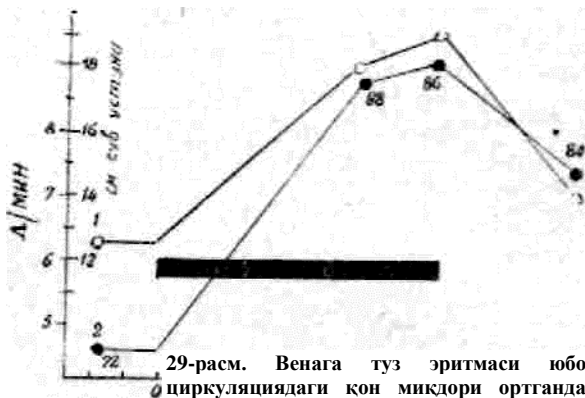
Қоннинг минутлик ҳажмини, демак, систолик ҳажмини ҳам аниқлаш учун яна бошқа бир қанча усуллар ишлаб чиқилган. Уларнинг кўпчилиги Стюарт ва Гамильтон таклиф этган методик принципга асосланади. Бу принципга кўра, венага юборилган бирор модданинг суюлиши ва томирлар системасида айланиш тезлиги аниқланади. Бунинг учун ҳозир баъзи бўёқлар ва радиоактив моддалар кенг қўлланилмоқда. Венага киритилган модда юракнинг ўнг ярми, қон айланишининг кичик доираси, юракнинг чап ярмидан ўтиб, катта доира артерияларига киради, шу ерда нодда концентрацияси аниқланади. Модда концентрацияси аввалига тўлқинга ўхшаш ошади, сўнг камаёди. Аниқланаётган модда концентрацияси бир қадар вақтдан кейин камаёди, шу фонда, модданинг максимал миқдори бўлган қон порцияси юракнинг чап ярмидан иккинчи марта ўтаётганда артериал қондаги модда концентрацияси янгидан кўпаяди (*рециркуляция тўлқини*) (28-расм). Модда юборилган пайтдан то унинг рециркуляцияси бошлангунча ўтадиган вақт белгиланади ва *суюлиш эгри чизиғи*, яъни қондаги текширилатган модда концентрациясининг ўзгариши (ортиши ва камайиши)ни ифодаловчи эгри чизиқ тузилади. Қонга юборилган ва артериал қонга ўтган модда миқдорини, шунингдек, унинг жами миқдори қон айланиш системасини айланиб чиққунчаўтган вақтни билиб олиб, қоннинг минутлик ҳажмини қуйидаги формула билан аниқлаш мумкин:  $л/мин$

ҳисобидаги минутлик ҳажм =  $60 \cdot I : C \cdot T$  Бунда I — юборилган модданинг миллиграммлар

ҳисобидаги миқдори; C — суюлтириш эгри чизиғи бўйича ҳисобланган  $мг/л$  ҳисобидаги ўртача концентрацияси; T — циркуляция биринчи тўлқинининг давом этиш вақти (секундлар ҳисобида).

**Юрак-ўпка препарати.** Юракнинг систолик ҳажмига турли шароит таъсирини И. П. Павлов ва Н. Я. Чистович томонидан таклиф қилинган, кейинчалик Э. Старлинг томонидан такомиллаштирилган *юрак-ўпка препарати* методикаси ёрдами билан ўткир тажрибада текшириш мумкин.

Бу методикада ҳайвоннинг аортасини ва қавак веналарни боғлаш йўли билан қон айланиш катта доираси ажратиб қўйилади. Тож томир» ларда қон айланиши, шунингдек ўпка орқали қон айланиши, яъни кичик доира сақланиб туради. Шиша найлар ва резина найлар системасига уланган канюлялар аортага ва қавак веналарга киритилади. Чап қоринчадан аортага отилиб чиқаётган қон бу сунъий системадан ўтиб, қавак веналарга, сўнггра ўнг бўлмага ва ўнг қоринчага келади. Қон бу ердан ўпка доирасига йўл олади. Босқон ёрдамида ритмик равишда шиширилатган ўпка капиллярлари орқали ўтиб, нормал шароитдагидек кислородга бойиган ва карбонат антидридиани берган қон чап юракка келади, у ердан эса шиша найлар билан резина найлардан тузилган катта доирага қайтиб келади.



29-расм. Венага туз эритмаси юбориш туфайли циркуляциядаги қон миқдори ортанда ўнгбўлма (1), қоншиг минутлик ҳажми (2) ва юрак қисқаришлари частотасининг ўзгариши (эгри чизиклар остидаги сонлар) (Шарпей-Шефердан). Эритмани юбориш даври қуюқ қора чизик билан кўрсатилган.

Махсус мосламадан фойдаланиб, сунъий катта доирада қон учратадиган қаршилиқни ўзгартириб, ўнг бўлмага келаётган қонни кўпайтириш ёки камайтириш мумкин. Шундай қилиб, юрак-ўпка препарати юракка тушадиган нагрукани ихтиёрий равишда ўзгартиришга имкон беради.

Старлинг юрак-ўпка препаратида тажрибалар ўтказиб, юрак қонунини: аниқлай олди. Диастолада юрак кўпроқ қон билан тўлганда, демак, юрак мускули ортиқроқ чўзилганда юракнинг қисқаришлар кучи ошади, шунинг учун юракдан кўпроқ қон отилиб чиқади, бошқача айтганда, систолик ҳажм ошади. Бу муҳим қонуният юрак бир бутун организмда ишлаётганида ҳам кузатилади. Циркуляция қилаётган қоннинг массаси физиологик эритма юбориш йўли билан оширилса ва шу йўл билан юракка келаётган қон миқдори кўпайтирилса, унинг систолик ва минутлик ҳажми ортади (29-расм).

Юракнинг қисқаришлар кучи ва систолик ҳажм диастола вақтида қоринчаларнинг тўлишига, демак, улардаги мускул толаларининг чўзилишига боғлиқ эканлиги бир қатор патологик ҳолларда кузатилади. Аортадаги яримой клапан камчилигида, яъни бу клапанда дефект (нуксон) бўлганда, чап қоринча диастола вақтида бўлмадангина эмас, балки аортадан ҳам қон олади, чунки систола вақтида аортага отилиб чиққан қон диастола пайтида клапандаги тешикдан қоринчага қайтиб тушади. Шунинг учун қоринча ортиқча қон билан чўзилиб кетади; бунда Старлинг қонунига кўра юракнинг қисқаришлар кучи ортади. Оқибатда систола кучайганидан, аортал клапанда дефект бўлишига ва бир қисм қон аортадан қоринчага қайтиб келишига қарамай органларнинг қон билан таъминланиши нормал равишда сақланиб қолади.

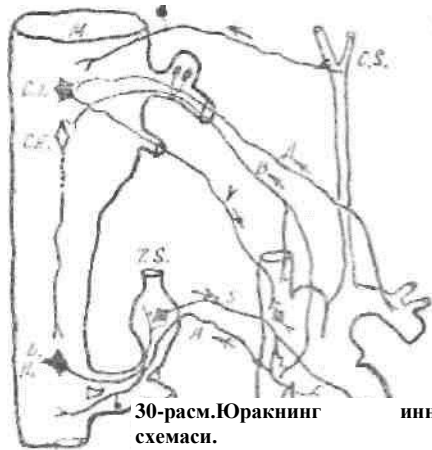
**Организм ишлаганда қон минутлик ҳажмининг ўзгариши.** Систолик ва минутлик ҳажмлар доимий миқдор эмас, аксинча, улар организм қандай шароитда эканлига ва қандай иш бажараётганига қараб ўзгариб туради. Жисмоний иш бажарилганда минутлик ҳажм анча (25—30 литргача) ортади. Юракнинг тезроқ уриши ва систолик ҳажмининг ортиши шунга имкон бериши мумкин. Машқ қилмаган кишиларда минутлик ҳажм одатда юрак қисқаришлари ритмининг тезлашиши ҳисобига ошади. Машқ қилган кишилар ўртача оғирликдаги жисмоний иш бажарганда систолик ҳажм ортади, юракнинг қисқаришлар ритми эса, машқ қилмаган кишилардагига нисбатан камроқ тезлашади. Жуда қаттиқ жисмоний иш бажарилганда, масалан, анча куч сарфлашни талаб қилувчи спорт мусобақалари вақтида, ҳатто яхши тайёрланган спортчиларда ҳам систолик ҳажм ортиши билан бирга юракнинг қисқаришлар ритми ҳам тезлашади. Юрак ритмининг тезлашиши ва систолик ҳажмининг ортиши биргаликда минутлик ҳажмининг жуда ортиб кетишига, бинобарин, ишлаётган мускулларнинг қон билан кўпроқ таъминланишига сабаб бўлади, шу тариқа, иш қобилиятининг юқори бўлиши учун зарур шароит яратиб беради. Машқ қилган одамлар жуда катта иш бажарганда юраги минутага 200 ва ундан кўп марта уриши мумкин.

## ЮРАК ИШИНИНГ БОШҚАРИЛИШИ

Юракнинг иши — қисқариш частотаси ва кучи — организмнинг активлигига ва у яшаётган муҳитнинг турли шароитига қараб ўзгаради. Организмнинг фаолиятига ва ташқи муҳит шароитига яраша қон билан таъминланиши кўп жihatдан шунга боғлиқ. Юрак ишининг бундай ўзгарувчанлиги ва организм талабларига мосланиши регуляциянинг нерв ва гуморал механизмлари туфайли рўёбга чиқади.

### Юрак иннервацияси

Юракка марказий нерв системасидан симпатик ва адашган (сайёр) нервлар орқали келувчи импульслар юракнинг нерв регуляциясини амалга оширади.



иннервацияланishi

30-расм. Юракнинг  
схемаси.

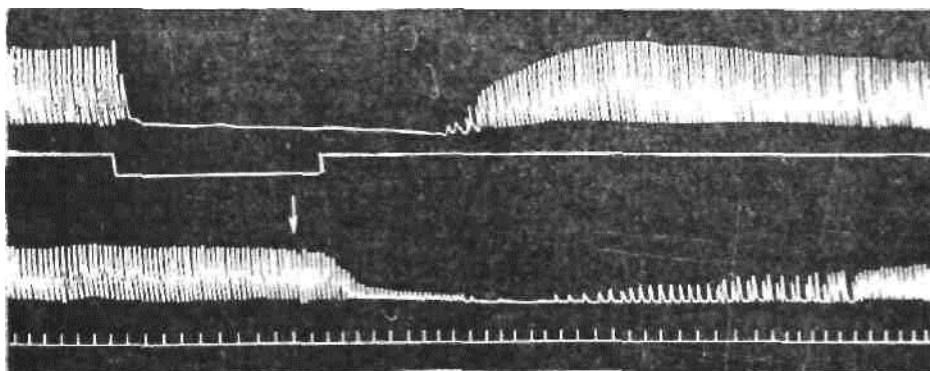
Барча вегетатив нервлар сингари, юрак нервлари ҳам икки нейрондан таркиб топган. Узунчоқ миёда ётган биринчи нейроннинг ўсиқлари адашган нервни ҳосил қилади (30-расм). Адашган нервнинг бу нейрони юракнинг интрамурал ганглийларида тугайди. Шу ердаги иккинчи нейроннинг ўсиқлари синоатриал тугунга, бўлмаларнинг мускул тоналарига ва атриовентрикуляр тугунга боради. Юрак қоринчалари адашган нервдан иннервация

*H — юрак; M—узунчоқ миё; C.I —юрак фаолиятини тормозловчи ядро; C. A.—юрак фаолиятини тезлаштирувчи ядро; L.H.— орқа миёнинг ён шохлари; T. C— симпатик ствол; V — адашган нервнинг эфферент тоналари; D — депрессор нерв (адашган нервнинг афферент тоналари); 5 — симпатик тоналари; A — орқа миёнинг афферент тоналари; C. S. — каротид синус; B — ўнг бўлма ва қавак венадан бошланувчи афферент тоналари.*

олмайди. Юракка импульсларни ўтказувчи симпатик нерв системасининг биринчи нейронлари орқа миё кўкрак бўлимининг юқоридаги бешта сегментининг ён шохларида жойлашган. Бу нейронларнинг ўсиқлари бўйиндаги ва кўкрак юқорисидаги симпатик тугунларда тугайди (30-расм). Юракка ўсиқлар берадиган иккинчи нейрон шу симпатик тугунларда бўлади. Юракни иннервациялайдиган симпатик нерв тоналари-нинг кўпчилиқ қисми Ganglion stellatum-дан бошланади.

**Адашган нервларнинг юракка таъсири.** Адашган нервларнинг юракка таъсир этишини ака-ука Вебер 1845 йилда биринчи марта кўрсатиб беришган. Улар бу нервларга таъсир этилганда юрак иши ҳатто диастолада бутунлай тўхтаб қолишгача тормозланишини топишди. Организмда нервларнинг тормозловчи таъсир кўрсатиши биринчи марта шу тариқа аниқланган эди.

Адашган нервни қирқиб, периферик учига электр токи билан таъсир этилганда эффект интенсивлиги нервни таъсирлаш кучига боғлиқ.

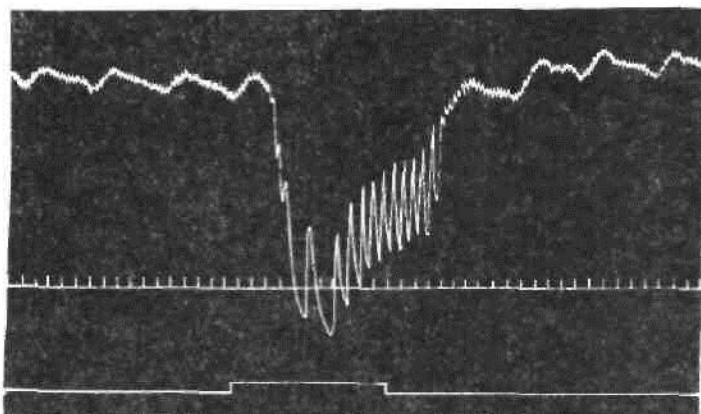


31-расм. Адашган нервга таъсир этишнинг бақа юрагига таъсири.

Юқоридаги эгри чизик — организмдан ажратиб олинган юрак қисқаришларининг ёзуви; эгри чизик остида — юракка келаётган адашган нервга таъсир этиш белгиси. Пастдаги эгри чизик — организмдан ажратиб олинган иккинчи юрак қисқаришлари ёзуви. Стрелка билан белгиланган дақиқада биринчи юракни таъсирлаш вақтида уни озиклантирган суюқлик иккинчи юракка кўчирилган. Бу ҳам юрак фаолиятини тормозлайди.

Таъсирот кучи паст бўлса, юрак қисқаришлари секинлашади (юрак сийрақроқ уради). Бу ҳодиса *манфий хронотрон эффект* деб аталади.

Айни вақтда юракнинг қисқаришлар амплитудаси камаяди *манфий инотрон эффект* деб шуни айтилади (31-расм).

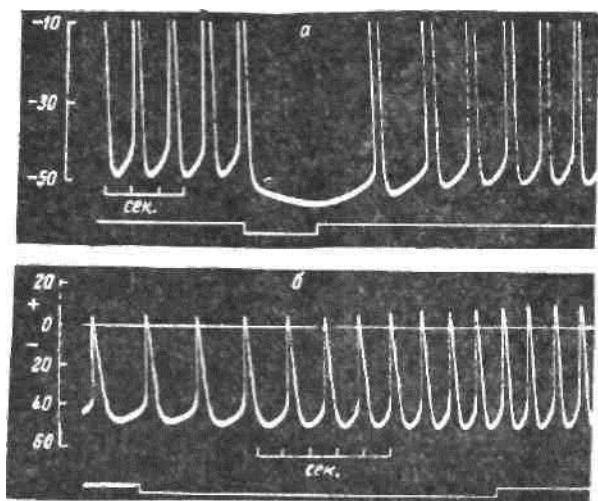


32-расм. Қирқилган N.vagusнинг периферик қисмига таъсир этиш (қитиқлаш) нинг ит қон босимига таъсири. Қон босимини кўрсатувчи эгри чизик остида — вақт ва таъсирот бериш белгилари.

Адашган нервга кучли таъсир кўрсатилса, юрак иши бироз вақт тўхтаб қолади (32-расм). Адашган нервга таъсир этилаётган вақтда юрак мускулининг қўзғалувчанлиги пасаяди, модомики шундай экан, уни қўзғатиш учун анча кучли таъсирот талаб қилинади. Қўзғалувчанликнинг N.vagus таъсирида шундай пасайиши *манфий батмотрон эффект* деб айтилади. Адашган нерв таъсирланганда юракнинг ўтказувчанлиги ёмонлашади — *манфий дромотрон эффект* деб шуни айтилади. Адашган нерв таъсирланганда кўпинча тўла атриовентрикуляр блок кузатилади.

Юракнинг айрим хужайраларига микроэлектродлар киритиб потен циалларни аниқлаш адашган нерв таъсирланганда мембрана потенциали ортишини — гипер поля р и з а ц и я ни кўрсатди (33-расм). N. vagus-га таъсир этилганда бўлмаларнинг рефрактер даври қисқаради.





33-расм. Адашган (а) ва симпатик (б) нервлар таъсирланганда бака юраги ритмини бошқарувчи хужайраларнинг ҳаракат потенциаллари (Хутер ва Траутвейндан)

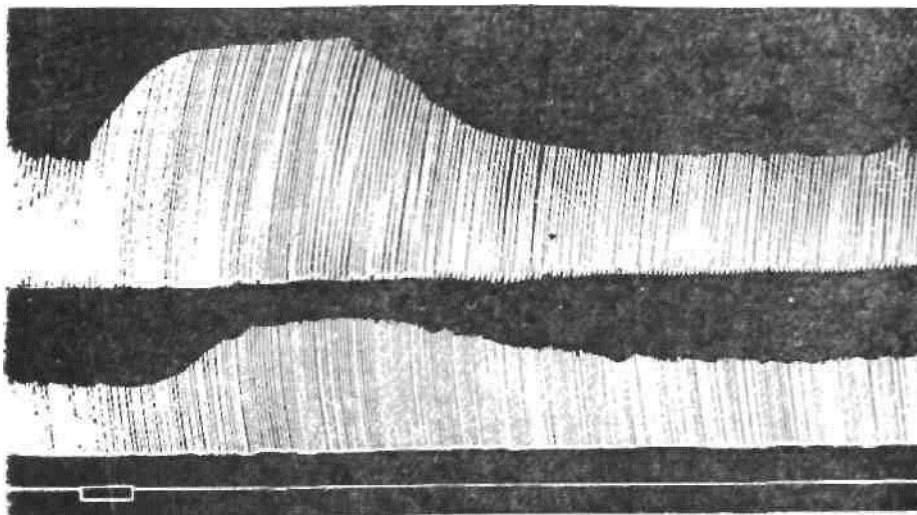
Расмда (а) ҳаракат потенциалининг фақат пастки ярми кўрсатилган.

Адашган нерв узок вақт таъсирланганда аввалига урмай қўйган юрак таъсирот давом этишига қарамай яна уриб кетади. Бу ҳодиса юракнинг п. *vagus* таъсиридан чиқиб кетиши деб аталади.

**Юракка симпатик нервларнинг таъсири.** Симпатик нервларнинг юракка таъсир этишини 1867 йилда И. Ф. Цион, кейинчалик И. П. Павлов ҳам ўрганишган. И. Ф. Цион юракнинг симпатик нервлари таъсирланганда юрак фаолиятининг тезлашувини (*мусбат хронотрон эффект*) тасвир этган; тегишли толаларни И. Ф. Цион nn. *accelerantes* (*юракни тезлатувчилар*) деб атаган. 1887 йилда И. П. Павлов юрак ритмини айтарлик тезлатмасдан қисқаришини кучайтирувчи, яъни юрак фаолиятини *кучайтирувчи* нерв толаларини (*мусбат инотрон эффект*) топди. И. П. Павловнинг фикрича, кучайтирувчи нерв толалари махсус трофик (яъни модда алмашинуви процессларини стимуллаш йўли билан юракка таъсир қилувчи) толалардир.

Симпатик нервлар таъсирланганда ритмни бошқарувчи хужайраларнинг диастолада ўз-ўзидан деполяризацияланиши тезлашади, натижада юрак тезроқ урабошлайди, ҳаракат потенциалларининг амплитудаси ҳам ошади.

Юракнинг симпатик нервларини таъсирлаш юракда қўзғалишнинг ўтишини яхшилади (*мусбат дромотрон эффект*) ва унинг қўзғалувчанлигини оширади (*мусбат батмотрон эффект*). Симпатик нервнинг таъсири катта латент давр — 10 секунд ва ундан кейин билинади ва нервни таъсирлаш тўхтатилгандан кейин ҳам узок давом этади (34-расм).



34. расм. Симпатик нервга таъсир этишининг бақа юрагига таъсири (В. Б. Болдирсвдан).

Пастки чизикда белгиланган дақиқада организмдан ажратиб олинган юракка келувчи симпатик нерв таъсирланган. Натижада юрак қисқаришлари кескин кучаяди ва тезлашади (юқоридаги эгри чизик). Таъсирот берилган вақтда Рипгер эритмасида симпатин (норадреналин) бўлади, у таъсирот берилмаган иккинчи юракка таъсир этганда худди симпатик нерв таъсирлангандаги каби эффект келиб чиқади (пастдаги эгри чизик).

Организмнинг ишга мосланишида юрак нервларининг аҳамияти қуйидаги кузатишдан кўриниб турибди: ит юрагини иннервацияловчи нервлар қиркиб қўйилса, у жадал жисмоний иш бажарганда томири минутага фақат 10—12 та ортиқроқ уради ва ит нервлари қирқилгунча бир неча соат жисмоний иш қилган (югурган) бўлса, нервлари қирқиб қўйилгандан кейин фақат бир неча минут югура олади.

### Юракда нерв импульслари ўтказилишининг кимёвий механизми

Юракнинг адашган нервлари таъсирланганда уларнинг охирларида *ацетилхолин* ажралиб чиқади, симпатик нервлар таъсирланганда эса уларнинг охирларида *норадреналин* (*симпатин*) ажралади. Булар юрак фаолиятини бевосита тормозловчи ёки кучайтирувчи моддалардир, шунинг учун ҳам нерв қўзғалишининг *медиаторлари* (яъни ўтказувчилар) деб аталади. Медиаторларнинг мавжудлигини О. Леви исбот этган. У организмдан ажратиб олинган бир юракнинг адашган ва симпатик нервларини таъсирлаган, сўнг бу юракдан суюқлик олиб, организмдан ажратилган, аммо нервлари таъсирланмаган иккинчи юракка солган: иккинчи юрак худди ўзининг адашган ёки симпатик нервлари таъсирлангандек реакция берган. Демак, биринчи юрак таъсирланганда уни озиклантирувчи суюқликка бирор медиатор ажралиб чиққан.

*N. vagus* ёки *N. splanchnicus* таъсирланган вақтда юракда бўлган Рипгер суюқлигини иккинчи юракка ўтказиш эффектларини 31 ва 33-расмлардаги пастки эгри чизикларда кўриш мумкин.

Адашган нерв охирларида ҳосил бўладиган *ацетилхолин* қондаги ва гавда ҳужайраларидаги *холинэстераза* ферменти таъсирида тез парчаланади. Шунинг учун ацетилхолин фақат ажралиб чиққан жойида (махаллий) таъсир кўрсатади. Симпатик *меддатор*—*норадреналин* ацетилхолинга қараганда секинроқ парчаланади ва шунинг учун узоқроқ таъсир этади. Бунинг сабаби шуки, симпатик нервларга таъсир этиш тўхтатилгандан кейин ҳам юрак қисқаришлари яна бироз вақт тезлашганича ва кучайганича қолади.

### Юрак фаолиятини бошқарувчи марказлар тонуси

Юракка келадиган адашган нервларнинг ядролари — нерв марказлари доимо кўзгалган ҳолатда — марказий тонус ҳолатида бўлади. Шунинг учун адашган нервлар орқали юракка доимо тормозловчи импульслар келиб туради. Иккала адашган нерв қирқиб қўйилгандан кейин бу импульслар келмай қолиши сабабли ит юраги тез урабошлайди.

Одамга атропин алкалоидини юбориб, адашган нервларни вақтинча таъсир этмайдиган қилиб қўйиш мумкин. Бунда юрак қисқаришлари жуда тезлашади.

Юракка симпатик толаларни берувчи Ganglion stellatumит-нинг иккаласи олиб ташланса, юрак қисқаришлари барқарор сийраклашмайди, чунки юракка келувчи симпатик нервларнинг нерв марказлари тонуси йўқ ёки жуда суст.

Адашган нервларнинг марказий тонусини рефлектор таъсирлар сақлаб туради, яъни турли рецепторлардан марказга интилувчи нервлар орқали келувчи импульслар адашган нервларнинг ядроларини кўзғатиб туради. Адашган нервлар ядроларининг тонусини сақлаб туришда уларга аорта равоғи ва каротид синус рецепторларидан марказга интилувчи нервлар орқали келадиган импульслар айниқса катта роль ўйнайди. Адашган нервлар қирқиб қўйилганда бу нервларнинг ядролари тонуси кескин даражада пасаяди, шунинг оқибатида адашган нервларнинг ўзи қирқиб қўйилганда юрак қисқаришлари қандай тезлашса, марказга интилувчи шу нервлар қирқиб қўйилганда ҳам юрак қисқаришлари ўшандай тезлашади.

Адашган нервлар ядролари тонусига баъзи химявий факторлар ҳам таъсир этади. Уларнинг таъсирини К. Гейманс таклиф этган методика билан ўрганиш мумкин. Бу методикада икки итнинг қон томирлари бир-бирига шундай уланадики, А итнинг қони Б итнинг бошига боради. Томирлар уланганидан сўнг Б итнинг боши танасидан ажратилади, лекин адашган нервлар қирқмай қолдирилади. Гейманс методикасида текширилаётган модда организмга киритилгач юракнинг ўзига таъсир қилишини ёки адашган нерв ядросига таъсир этиб юрак фаолиятини ўзгартиришини аниқласа бўлади. Дарҳақиқат, мазкур модда А итнинг қонига юборилгач Б ит юрагининг ишини ўзгартирса-ю, Б итнинг қонига юборилганда унинг юрак ишини ўзгартирмаса, текширилаётган модда фақат адашган нервларнинг ядролари орқали таъсир қилиши равшан бўлиб қолади. Буйрак усти безларининг мағиз қаватидан ажралиб чиқадиган адреналин, шунингдек, кальций ионлари ва карбонат ангидрид қонда кўпайиб кетганда адашган нервларнинг ядролари тонуси ошиб кетиши шундай йўл билан аниқланган.

Адашган нервларнинг ядролари тонуси нафас фазаларига ҳам қараб ўзгаради. Нафас чиқаришнинг охирида ва ундан кейинги нафас олишда N.vagi. ядроларининг тонуси ортади, шунинг учун юрак уриши сийраклашади, натижада *нафас аритмияси* келиб чиқади. Адашган нервлар қирқиб қўйилгач ёки организмга атропин юборилгач нафас аритмияси йўқолади.

Одамларда баъзан адашган нервларнинг марказлари тонуси барқарор ошганлига кузатилади. *Брадикардия*, яъни юрак ишининг секинланиши шундан гувоҳлик беради. Вагал тонус пасайганда юракнинг иш ритми аксинча ўзгариб, *тахикардия* рўй бериши, яъни юрак иши тезлашиши мумкин.

Янги туғилган болаларда адашган нервлар ядроларининг тонуси йўқ. Янги туғилган ҳайвонларнинг юрак нервларини қирқиб қўйиш, шунингдек чақалоқларга атропин юбориб адашган нервдан юракка импульс келмайдиган қилиб қўйиш юрак қисқаришлари частотасига таъсир қилмаслиги ҳам шундан дарак беради.

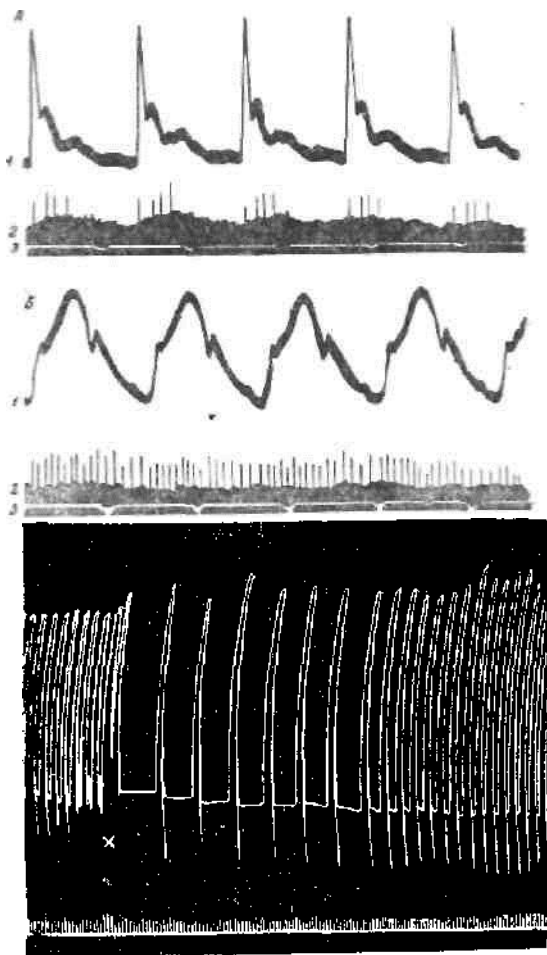
### **Юрак фаолиятининг рефлекс йўли билан бошқарилиши**

Юрак фаолиятини бошқаришда узунчоқ мия билан орқа миядаги марказлардан ташқари, юқорироқдаги бир қанча нерв марказлари ҳам қатнашади. Оралиқ миyanинг гипоталамус соҳасига таъсир этилганда юрак қисқаришлари кучаяди ва тезлашади. Миячага ва бош мия ярим шарлари пўстлогининг мотор ва премотор зоналарига таъсир этилганда ҳам юрак фаолияти ўзгаради.

Юрак фаолияти марказий нерв системасининг санаб ўтилган барча соҳалари иштирокида рефлекс йўли билан бошқарилади. Рефлектор реакциялар юрак қисқаришларини тормозлаши—секинлатиши ҳам сусайтириши (*вагал рефлекслар*) ва қўзғатиши — тезлатиши ҳам кучайтириши мумкин (*симпатик рефлекслар*).

Турли рецепторлар таъсирланганда юрак иши рефлекс йўли билан ўзгаради. Томирлар системасининг баъзи қисмларида жойлашган рецепторлар юрак ишининг бошқарилишида алоҳида роль ўйнайди. Улар томирлардаги қон босимининг ўзгаришидан ёки гуморал (химиявий) таъсиротлардан қўзғалади. Шундай рецепторлар тўпланган қисмлар *томирларнинг рефлексоген зоналари* деб аталади. Уйқу артерияси иккига бўлинадиган соҳа (*sinus caroticus*) даги рефлексоген зоналарнинг аҳамияти айниқса катта. Марказга интилувчи нервларнинг шу ердаги охири таъсирланганда юрак қисқаришлари рефлекс йўли билан секинлашади. Бу нервларнинг охири *прессорецепторлардан* иборат. Булар қайси томирларда жойлашган бўлса, ўша томирлардаги қон бо-симининг кўтарилиши сабабли шу томирларнинг чўзилишидан табиий равишда таъсирланади. Прессорецепторлардан афферент нерв импульслари келиб, адашган нервлар ядроларининг тонусини оширади, бу эса юрак қисқаришларини секинлаштиради. Томирларнинг рефлексоген зонасида босим қанча юқори бўлса, прессорецепторлардан импульслар шунча кўп келади (35-расм).

Юрак ишига таъсир этувчи рефлексоген зона қавак веналарнинг ўнг бўлмага қуйиладиган жойида ҳам бор, бу веналар дсворидагя эндотелий остида рецептор нерв охири мавжуд. Қавак веналарда қон босими ортиши сабабли шу веналарнинг чўзилиши бу рецепторлар учун табиий таъсиротдир. Бунда адашган нервлар ядроларивинг тонуси пасаяди, симпатик нерв системаси эса қўзғалади, натижада юрак қисқаришлари тезлашади ва кучаяди, юрак



35-расм. Уртача артериал босим симоб устуни ҳисобида 55 мм (А) ва 135 мм (Б) бўлганда қуённинг каротид синуси рсцепторларидан ке-лаётган якка нерв толасидаги импульсацил (Бронк ва Стелладан).

/ — мембранали манометр ёрдамида ёзиб олинган артериал босим; 2— нерв толасидан олинадиган элэктр импульслари; 3 — вақт белгиси — 0.2

веналардан артерияларга кўп қон ўтказиб, қавак веналардаги қон босими одатдаги микдоргача пасаяди.

Бу феномен *Бейнбридж рефлекси* деб аталади. Юрак жуда қаттиқ ишлаётганда ва аорта билан *sinus caroticus* даги босим жуда ортиб кетганда аорта ва уйқу артерияларининг рефлексоген зоналари юрак уришини рефлекс йўли билан тормозлаб, қавак веналарнинг рефлексоген зоналари эса, юрак етарли ишламаётганда унинг ишини рефлекс йўли билан тезлаштириб, юрак фаолиятининг мазкур пайтдаги эҳтиёжларига мосланишини таъминлайди.

Юрак фаолияти бошқа қон томирларнинг рецепторларига таъсир этилганда ҳам рефлекс йўли билан ўзгариши мумкин. Масалан, ўпка артериясидаги босим кўтарилганда юрак иши секинлашади (В. В. Парин). Аксари ички

органлардаги

36-расм. Бақадаги Гольц рефлекси. Бақа юраги қисқаришларининг ёзуви Х-ичакка секин ура бошлаш пайти. Пастда вақт белгиси.

томирларнинг рецепторларига таъсир этилганда ҳам юрак фаолияти ўзгариши мумкин (В.

Н. Черниговский).

Юракнинг ўзида: эндокарда, миокарда ва эпикарда ҳам рецепторлар то-пилган; уларга таъсир этилганда юрак иши ҳам, томирлар тонуси ҳам ўзгаради. Перикард бўшлиғига кокаин юборилганда эпикардаги рецепторлардан депрес-сор импульслар келмай қолиши натижасида қон босими барқарор кўтарилади.

Бўлмалар билан қоринчалардаги босим ортиб, уларнинг деворлари чўзилганда ҳам рефлектор реакциялар рўй бериши тавсиф этилган. Масалан, чап бўлмача кўпроқ қон билан тўлганда буйраклар 2—5 барабар ортиқ сийдик чиқаради, бу эса қон ҳажмини камайтиради ва булмаларнинг қон билан тўлишини нормаллаштиради. Юрак рецепторларидан бошланувчи нерв толалари асосан адашган нерв таркибида ўтади. Вагал рефлекснинг классик мисолини ўтган асрнинг 60-йилларида Ф. Гольц тасвир этган: бақа ичагига секин-аста урилганда юрак узок вақт тўхтаб қолади (36-расм). Қоринга урилганда юрак тўхтаб қолиши одамда ҳам кузатишган. Бу рефлекснинг марказга интилувчи йўли ичакдан қорин нерви орқали орқа миёга боради ва у ердан адашган нервларнинг узунчоқ миёдаги ядроларига етади. Рефлекснинг марказдан қочувчи (эфферент) йўлари ўша ердан бошланади, бу йўлларадашган нервларнинг юракка боровчи тармоқларидан таркиб топган. Вагал рефлексларга Ашнернинг *кўз-юрак рефлекси* ҳам киради (кўз соққаларига бармоқ босилганда юрак уриш сони минутига 10—20 та камади).

Оғритувчи таъсиротда ва эмоционал ҳолатларда — қўрқув, жаҳл, хурсандчилик, шунингдек жисмоний иш вақтида юрак фаолияти рефлекс йўли билан тезлашади ва кучаяди. Бунда юракка симпатик нервлар орқали келувчи импульслар ва адашган нервлар ядролари тонусининг сусайиши юрак фаолиятини ўзгартиради.

**Бош миё катта яримшарлари пўстлоғининг юрак фаолиятига таъсири.** Ҳар хил эмоцияларда юрак фаолиятининг ўзгариши бош миё катта яримшарлари пўстлоғининг юрак фаолиятии бошқаришда қатнашувини кўрсатади. Одамда муайян эмоцияга сабаб бўлувчи факторлар эслатилганда юракнинг қисқаришлар ритми ва куч ўзгариши мумкинлиги бунинг исботидир.

Юрак фаолиятини бош миё пўстлоғи бошқариши ҳақидаги энг ишончли маълумотлар шартли рефлекслар усули билан олинган. Кўз соққаларини босиб, юрак уришини секинлаштириш билан бир вақтда бирор таъсирот берилса, масалан, товуш чиқарилса ва бу иш кўп марта такрорланса, кейинчалик кўз соққаларини босмай товуш чиқариш биланок юрак фаолиятининг ритми сийраклашади. Бу шартли *кўз-юрак ре-лексидир*. Худди шунингдек, юрак ишини ўзгартирувчи дори (нитроглицерин, строфантин)ни организмга киритиш билан бир вақтда бирор сигнал, масалан, товуш ёки ёруғлик кўп марта таъсир этилса, шартли рефлекс ҳосил бўлади, натижада дори бермай туриб ўша сигналнинг ўзи таъсир этганда ҳам юрак фаолияти ўзгараверади.

Спортчиларнинг стартдан олдинги ҳолатини таърифлаб берувчи ҳодисалар шартли рефлектор реакцияларга асосланади. Спортчиларда нафас, модда алмашинуви, юрак фаолияти мусобақа вақтида қандай ўзгарса, мусобақадан олдин ҳам ўшандай ўзгаради. А. Н. Крестовников маълумотларига кўра, коньки отувлар югуришдан олдин стартда турганда пульси минутига 22—36 та ошади.

### **Юрак фаолиятининг гуморал йўл билан бошқарилиши**

Гавда аъзоларининг қон ва лимфага чиқарадиган бир қанча моддалари юракка таъсир этади: юрак уришини кучайтиради ва тезлатади ёки, аксинча сусайтиради ва сийраклатади.

Буйрак усти безларидан қонга ўтиб симпатик нерв таъсирлангандаги каби эффект берадиган *адреналин* бу жиҳатдан айниқса муҳим аҳамиятга эга. Адреналин юракнинг қисқаришлари ритмининг тезлаштиради ва амплитудасини оширади.

Юракнинг нормал ҳаёт фаолиятида электролитлар муҳим роль ўйнайди. Қондаги калий ва кальций тузлари концентрациясининг ўзгариши юрак автоматиясига, унинг кўзғалиш ва

қисқариш процессларига ғоят катта таъсир кўрсатади.

Калий ионларининг кўп бўлиши юрак фаолиятининг ҳамма томонларини сусайтиради: юрак ритмини сийраклатади (манфий хронотроп таъсир), юракнинг қисқаришлар амплитудасини камайтиради (манфий инотроп таъсир), юракда қўзғалишнинг ўтиши-ни ёмонлаштиради (манфий дромотроп таъсир), юрак мускулининг қўзғалувчанлигини пасайтиради (манфий батмотроп таъсир). К ионлари кўп бўлганда юрак диастолада тўхтаб қолади. Қонда К ионлари камайганда (гипокалиемия) ҳам юрак фаолияти кескин даражада бузилади.

Кальций ионларининг кўп бўлиши аксинча: мусбат хронотроп, инотроп, дромотроп, батмотроп таъсир кўрсатади. Кальций ионлари ортиқча бўлганда юрак систолада тўхтаб қолади. Қонда Са ионлари камайганда юрак қисқаришлари сусаяди.

## ҚОН ТОМИРЛАРИ

### Гемодинамиканинг асосий принциплари

*Гемодинамика*, яъни томирлар системасида қон ҳаракати ҳақиқати таълимотнинг муҳим қонунлари гидродинамика, яъни суюқликлар ҳаракати ҳақидаги таълимот қонунлари билан бир хил.

Гидродинамика қонунларига кўра, найларда суюқликнинг оқиши икки кучга: суюқликнинг ҳаракатини юзага келтирувчи босим, яъни найнинг боши ва охиридаги босимлар фарқи ва оқаётган суюқликнинг ёпишқоқлиги, най деворларига ишқаланиши ҳамда уярма ҳаракатлари туфайли ҳосил бўлган қаршиликка боғлиқ. Бу кучларнинг биринчиси — босимлар фарқи — суюқликнинг ҳаракатига ёрдам беради, иккинчиси — гидравлик қаршилик — суюқлик ҳаракатига тўсқинлик қилади. Босимлар фарқининг қаршиликка нисбати вақт бирлигида найлардан оқаётган суюқлик ҳажмини, яъни суюқлик оқимининг ҳажм

тезлигини белгилаб беради. Бу боғлиқлик қуйидаги оддий тенглама билан ифодаланади:

$$Q = \frac{P_1 - P_2}{R},$$

бу ерда  $P$  — суюқлик ҳажми;  $P_1 - P_2$  — суюқлик қоқаётган найнинг боши ва охиридаги босимлар фарқи;  $R$  — оқимга қаршилик.

Келтирилган тенглама гемодинамикани тушуниш учун бир қанча муҳим ҳисоблар қилишга кмкон беради. Масалан, қон айланишининг катта ёки кичик доирасидаги томирларда қон оқишига *умумий периферик қаршиликни* ҳисоблаб чиқариш мумкин  $R = (P_1 - P_2) / Q$  тенгласига асосланиб, периферик қаршиликни ҳисоблаб чиқариш учун қон айланиш доираларидан ҳар бирининг боши ва охиридаги босим миқдорини ва юрак қоринчаларидан томирлар системасига чиқиб, бўлмаларга қайтиб келган қон ҳажмини билиш лозим. Қоннинг бу миқдори минутлик ҳажмига тенг, чунки нормал физиологик шароитда юракка қанча қон келса, ундан ўшанча қон отилиб чиқади. Аорта билан кавак венадаги ёки ўпка артерияси билан ўпка венасидаги босимлар миқдорини бевосита симоб устунининг миллиметрлари билан ўлчаш мумкин. Юрак артериал системага қонни узлуксиз равишда эмас, балки ритмик равишда чиқаришини ва артериялардаги босим миқдори систола чўққисида ва диастола охирида турлича бўлишини бу ҳисобларда эътиборга олиш лозим. Шунинг учун ҳисоблашда *ўртача босим* миқдорларидан фойдаланилади. Қон юракдан узлуксиз оқиб чиққан тақдирда қоннинг ҳаракат энергиясини шу босим ифодалайди. Ҳисобларда периферик қаршилик абсолют физик миқдор — *дина-сек/см<sup>3</sup>* билан

ифодаланади. Симоб устунининг миллиметрлари билан ўлчанган босим миқдорини диналарга айлантириш учун босим кўрсаткичи симоб-нинг солиштирма оғирлиги — 13,6 га ва оғирлик кучининг тезланиши — 980 га кўпайтирилади. Томирлардан оқиб ўтаётган қон ҳажми *мл/сек* билан ифодаланади.

Н. Н. Савицкий маълумотларига кўра, нормал одамда қои айланиш катта доирасидаги томирларнинг умумий периферик қаршилиги 2500—1400 *дина-сек/см<sup>5</sup>* ни ташкил қилади. Қон айланиш кичик доира-сидаги томирларнинг периферик қаршилиги тахминан 10 баравар кам.

Сувнинг ёпишқоқлиги 1 деб қабул қилинган, қоғшинг ёпишқоқлиги сувникига қараганда 5 баравар ортиқ. Суюқлик ёпишқоқлиги қанча ортиқ, шу суюқлик оқаётган най қанча узун ва радиуси қанча кичик бўл-са, у суюқликнинг оқишига ўшанча кўл қаршилиқ кўрсатади. Бу миқ-дорлар орасидаги боғланиш Пуазейль тенгламаси билан ифодаланади:

$$R=8\ell\eta/\pi r$$

бу ерда:  $\eta$  — суюқлик ёпишқоқлиги;  $\ell$  — най узунлиги;  $r$  — най радиуси.

Пуазейль тенгламаси қаттиқ найлардаги суюқлик ҳаракатини ўрга ниш асосида чиқарилган, шунинг учун уни томирлардаги қон ҳаракатига қаршилиқни аниқ ҳисоблашга татбиқ этиб бўлмайди. Пуазейль тенгламаси гемодинамиканинг ҳамма реал шароитларини, жумладан томир-лар деворининг эластик хоссаларини, қон босимининг миқдорига қараб томирлар диаметри ўзгаришини, уярма ҳаракатларини ва бошқа шартларни ҳисобга олмайди. Шу билан бирга бу тенглама қаршилиқ қои томирлар кенглиги ва узунлигига, қоннинг ёпишқоқлигига боғлиқ экан-лигини кўрсатади. Тенгламага мувофиқ, ингичка томирларда — артериолалар ва капиллярларда қон ҳаракатига максимал даражада катта қаршилиқ бор (капиллярлар жуда калта бўлганидан, улардаги қаршилиқ узунроқ артериолалардагига қараганда кам).

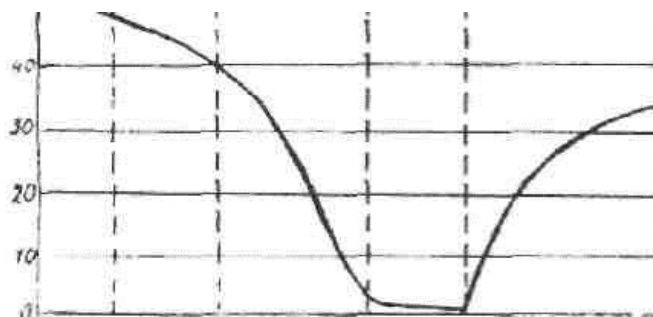
Турли томирлардаги қаршилиқни уларнинг боши ва охиридаги қон босими фарқидан билиш мумкин: қон оқимида қаршилиқ қанча катта бўлса, томирда қоннинг ҳаракатига ўшанча кўп куч сарфланади, бинобарин, бу томирдаги босим ўшанча кўп пасаяди. Томирлардаги қон босимини бевосита ўлчаш йирик ва ўрта артерияларда у атиги 10%, артериолалар ва капиллярларда эса 85% пасайишини кўрсатди. Бу-нинг маъноси шуки, қонни ҳайдаш учун қоринчалар фойдаланадиган энергиянинг 10 проценти йирик ва ўрта артериялардаги қон ҳаракатига, 85 проценти эса артериолалар ва капиллярлардаги қон ҳаракатига сарф бўлади. Томирлар системасининг турли қисмларида босимнинг тақсим-ланиши 37-расмда кўрсатилган.

Қон оқимининг *мл/сек* лар билан ўлчанувчи ҳажм тезлигини билиб олиб, *мм/сек* лар билан ўлчанадиган чизикли тезлигини ҳисоблаб чиқа-риш мумкин. Чизикли тезлик қон зарраларининг томирда силжиш тезлигини ифодалайди. Чизикли тезлик ( $V$ ) ҳажм тезлигининг ( $Q$ ) қон томир кўндаланг кесимининг умумий юзасига бўлинганига тенг:  $V=Q/\pi r^2$  Бу тенглама билан ҳисоблаб чиқарилган чизикли тезлик — ўртача тезликдир. Ҳақиқатда эса оқим марказида (томирнинг ўқи бўйлаб) ва томир деворининг ёнида ҳаракатланувчи қон зарраларининг чизикли тезлиги ҳар хил. Оқимнинг марказида чизикли тезлик максимал, томир девори ёнида эса , қон заррачаларининг томир деворига ишқаланишиайникса катта булганлиги учун , минималдир.

Артериялар деворининг тузилишига қараб икки гуруҳга булинади. Йирик артериялар *эластик типдаги томирларга* , уртача ва кичик калибрли артериялар эса *мускул типдаги томирларга* киради. Қоннинг бутун томирлар системасида узлуксиз оқишига сабаб шуки, аорта вэ йирик артерияларнинг эластик хоссалари жуда ривожланган.

Суюқлик ҳаракатининг бараварланишида томирлар девори эластиклигининг аҳамияти борлиги куйидаги тажриба билан тушунтирилади: бакдаги сув ингичка каниллярлар билан тугайдиган иккита най (бири шиша най, иккинчиси резина най) орқали бўлиб-бўлиб

туширилади. Сув шиша найдан бўлиниб-бўлиниб тушади, резина найдан эса сув бир текисда ва шиша найга қараганда кўпроқ чиқади. Эластик найнинг суюқлик оқимини бараварлай олиши ва кўпайтира олиши шунга боғлиқ-ки суюқлик порцияси эластик най деворларни чузган пайтда найнинг эластик таранглиниш энергияси ҳосил булади, яъни суюқлик оқимининг кинетик энергиясидан бир қисми эластик таранглиниш потенциал энергиясига айланади. Юрак томир системасида юрак систоласи вақтида пайдо булувчи кинетик энергиянинг бир қисми аорта ва ундан кейинги бошланувчи йирик артерияларни кенгайтишига сарф булади. Бу томирларга анчагина қон кириб, уларни кенгайтирадиган эластик (ёки *компрессион*) камерани ҳосил қилади, бу камерага анчагина қон кириб, уни чузади, айти вақтда юрак юзага чиқарган кинетик энергия артериал деворларнинг эластик таранглиниш энергиясига айланади. Систола тугагач томирлар деворининг юрак тамонидан



яратилган эластик таранглиги диастола вақтида қон оқимини сақлаб туради.

**38-расм.** Томирлар системасининг турли қисмлари да қон оқими чизикли тезлигининг ўзгариш диаграммаси

Аорта артериялар артериолалар капиллярлар веналар

### Қоннинг артериал босими

Ҳайвон, баъзан эса одам артерияларидаги қон босимини ўлчаш учун манометрга қаттиқ деворли най билан улаб қўйилган шиша қанюла ёки игна артерияга киритилади. Қанюлада ёки улайдиган найда қон ивиб қолмаслиги учун уларга қонни ивишдан сақлайдиган модда тўлдирилади.

Қон босимини қайд қилиш учун илгарилари қалқовучли симоб манометридан фойдаланишар, босим ўзгаришларининг эгри чизигини кимографс]) барабанига қалқовуч ёзиб турар эди. Аммо симоб манометрлари инерцияси катта булгани учун янглиш маълумот беради. Шунинг учун ҳозир электр манометрлардан фойдаланишади, қон босимининг ўзгариши бу асбобларда индуктивлик ёки актив қаршилиқнинг ўзгаришига сабаб бўлади. Электр манометрлар ғоят сезгирлиги ва инерциясизлиги билан фарқ қилади.

Қон босимини аниқлашнинг юқорида тасвир этилган бевосита ёки қонли усулида артерияга игна ёки қанюла киритилади. Одамнинг қон босимини ўлчаш учун одатда бошқа — воситали, ёки қонсиз усуллар кўпроқ қўлланилади. Улар томир ичидан қон ўтишини тўхтатиш учун зарур бўлган босимни ўлчашга асосланган. Текширилаётган кишининг елкасига қавак резина манжета ўралади. Манжета унга ҳаво юборувчи резина баллонга ва симоб манометрига уланган. Манжета шиширилганда елкани ҳалқа сингари қисади, манометр эса манжетада ҳосил бўлган босимни ўлчайди. Бундай текшириш учун Рива-Роччи сфигмоманомери ишлатилади. Қон босимини шу асбобда ўлчаш учун, Н. С. Коротков таклифига кўра, елкага ўралган манжетадан перифериядаги артерияда пайдо булувчи томир тонлари эшитилади (аускультация).

Қисилмаган артерия ичидан қон ўтаётганда одатда товуш эшитилмайди. Манжетадаги босим систолик артериал босимдан ортиқ бўлса, артерияни бутунлай қисиб қўяди ва ундан



қон ўтиши тўхтайдди. Айни вақтда товуш эшитилмайди. Манжетадаги ҳаво аста-секин чиқариб юборилса (яъни декомпрессия қилинса), ундаги босим систолик артериал босимдан салгина камайиши билан, систола вақтида қон оқими артериянинг қисилган жойини енгиб ўтади-да, манжетанинг пастига йўл олади. Артериянинг қисилган жойидан катта тезлик ва кинетик энергия билан келаётган қон порциясининг артерия деворига урилишидан товуш чиқади, бу товуш манжета пастидан эшитилади. Манжетадаги босимнинг қайси миқдорида артерияда дастлабки товушлар пайдо бўлса, ўша босим *максимал*, яъни *систолик босимга* мос келади. Манжетадаги, босим янада пасайиб, диастолик босимдан камайганда артериядан систола вақтида ҳам, диастола вақтида ҳам қон ўта бошлайди. Бу пайтда артериянинг манжетадан пастдаги қисмида товуш йўқолади. Артерияда товушлар йўқолган пайтда манжетадаги босим миқдорида қараб, *минимал*, яъни *диастолик босим* аниқланади.

*Н. С. Коротков* усули билан артерияда ўлчанган босим миқдорини электрманометрга улаб қўйилган игнани шу одамнинг томирига киритиб қайд қилинган босим миқдорида солиштирилса, бир-бирига яқин натижалар олинади, лекин натижалар ҳамиша тўлиқ мос чиқавермайди.

Артериялардаги босим ( $P$ ): 1) юрак ишлаши натижасида артерияларга кирадиган қон ҳажми ( $Q$ ) 2) майда артериялар, артериолалар ва капиллярларда қон оқими учратадиган қаршилик ( $R$ ) га боғлиқ. Бу боғлиқлик оддий тенглама:  $P = QR$  билан ифодаланади. Бу тенгламага мувофиқ, минутлик ҳажмнинг ортиши натижасида (масалан, организмга кўп қон қуйилганда) қон босими кўтарилади. Минутлик ҳажм камайганда (масалан, организм қон йўқотганда) эса, аксинча, артериал босим пасаяди.

Капиллярлар ва веналар кенгайганда ҳам юракка веноз қон камроқ қайтиб келади, шу сабабли қон босими пасаяди, бинобарин юракдан отилиб чиқадиган қоннинг минутлик ҳажми камаяди. Бу ҳолда қон капиллярлар ва веналарда тўпланади. Қон кетгандан кейин циркуляция қилувчи қон массаси камайгандаги каби, бу ҳолда ҳам минутлик ҳажм камаяди, бинобарин, артериал босим ҳам пасаяди.

Қон босими юракдан отилиб чиқадиган қон миқдорида боғлиқ эканлигини адашган нервга таъсир этиш мисолида кўрсатиш мумкин (32-расмга қаралсин). Адашган нерв кучсиз таъсирланганда юрак ишининг секинланиши ва сусайиши артерияларга қон келишини камайтиради, оқибатда қон босими пасаяди. Адашган нерв кучли таъсирланганда юрак тўхтаб қолади ва артерияларга қон кирмай қўяди, қон босими деярлик нолгача пасаяди.

Юқорида келтирилган тенгламадан кўриниб турибдики, қон ўтишига периферик қаршилик ҳам артериал босим миқдорини белгилаб берувчи фактор ҳисобланади. Артериолаларда бу қаршилик *максимал* даражада юқори. Улар торайган ва қон оқишига қаршилик катта бўлса, артериал қон босими ошиб кетади. Артериолалар кенгайганда эса, аксинча артериялардаги босим пасаяди.

Периферик қаршилик миқдорида, демак, артериал босим даражасига қоннинг ёпишқоқлиги ҳам таъсир этади; қон қанча ёпишқоқ бўлоа, артериолалардаги қаршилик ва артериялардаги босим ўшанча кўл кў-тарилади.

Артериялардаги қон босими доим бир хилда турмай, бир қадар ўртача миқдордан юқорига кўтарилиб ва пастга тушиб туради. Қон босимининг эгри чизигида бу ўзгаришлар уч хил тўлқин шаклида бўлади.

*Биринчи тартибдаги тўлқинлар* энг кўп бўлиб, юрак қисқаришлари рига боғлиқ. Ҳар бир систола вақтида бир қадар қон артерияларга чиқиб, уларнинг эластик чўзилишини оширади. Қоринчалар систоласи вақтида аорта ва ўпка артериясига келадиган қон миқдори кетадиган миқдоридан ортиқ бўлади, шунинг учун улардаги босим кўтарилади. Диастола вақтида қоринчалардан артериал системага қон чиқиши тўх тайди ва фақат йирик артериялардан қон оқиб кетабошлайди; девор-ларининг чўзилиши камаяди ва қон босими пасаяди. Босим ўзгаришлари аорта ва ўпка артериясидан уларнинг барча тармоқларига тарқалиб, аста-секин сўнади. Систола натижасида артериялардаги босимнинг кўтарилиши *максимал*, ёки *систолик босимни* характерлайди. Диастола вақтида босимнинг пасайиши эса *минимал*, ёки *диастолик босимни* характерлайди. Систолик босим билан диастолик босим орасидаги фарқ, яъни

босимнинг ўзгаришлар амплитудаси *пульс босими* ёки *пульс айирмаси* деб аталади. Бир хил шароитда пульс босими ҳар бир систолада юракдан отилиб чиқадиган қон миқдорига пропорционал бўлиб, систолик ҳажм миқдорини бир қадар таърифлаб беради.

Пульс босими юракка яқин артерияларда энг юқори. Юракдан узоқлашган сайин пульс босими пасайиб боради, яъни систолик ва диастолик босимлар орасидаги фарқ секин-аста камаяди. Артериола ва капиллярларда қон босимининг пульс тўлқинлари йўқ; уларда босим доимий бўлиб, систола ва диастола вақтида ўзгармайди.

Максимал (систолик), минимал (диастолик) босим ва пульс босимидан ташқари, ўртача босим деб аталувчи босимни ҳам аниқлашади.

*Ўртача босим* максимал босим билан минимал босим орасидаги миқдор бўлиб, қон босимининг пульс тўлқинлари бўлмаганда табиий шароитда ўзгарувчи қон босими берадиган гемодинамик эффектни бера олади. Бунинг маъноси шуки, ўртача босим қоннинг узлуксиз ҳаракат энергиясини ифодалайди.

Ўртача босим миқдорини икки тиззаси орасида жўмраги бўлган симоб манометри ёрдамида аниқлаш мумкин. Жўмракдаги тешиқ торайтирилса, босимнинг систолада кўтарилиши ва диастолада пасайишида симобнинг тез тебранишига қаршилиқ пайд бўлади. Бу ҳолда қон босимининг эгри чизиги деярли тўппа-тўғри бўлиб, унда пульс тебранишлари кўринмайди. Манометрнинг иккала тиззасида турган симоб сатҳларидаги фарқ ўртача босимга мос келади.

Босимнинг диастолада пасайиш вақти систолада кўтарилиш вақтига қараганда ортиқроқ бўлгани учун ўртача босим миқдори максимал (систолик) босимга қараганда минимал (диастолик) босимга яқинроқ.

Бир артерияда ўртача босим ҳамма вақт ўзгариб турадиган систолик ва диастолик босимдан кўра доимий миқдордир.

Қон босимининг эгри чизигида пульс тўлқинларидан ташқари нафас ҳаракатларига мос келувчи *иккинчи тартибдаги тўлқинлар* ҳам кузатилади; шунинг учун уларни *нафас тўлқинлари* дейишади: нафас олинганда қон босими пасаяди, нафас чиқарилганда эса қон босими кўтарилади.

Қон босимининг эгри чизигида баъзан *учинчи тартибдаги тўлқинлар* кузатилади. Улар қон босимининг янада секин кўтарилиши ва пасайишидан иборат бўлиб, ҳар бири бир нечта нафас тўлқинини ўз ичига олади. Учинчи тартибдаги тўлқинлар томирларни ҳаракатга келтирувчи марказ тонусининг вақти-вақти билан ортиши ва камайишидан келиб чиқади. Мия кислород билан етарли таъминланмаганда, масалан, атмосфера босими пасайганда, қон йўқотилганда ва баъзи заҳарлардан заҳарланишда учинчи тартибдаги тўлқинлар кўпроқ кузатилади.

Ўрта ёшли кишида максимал (систолик) босим бевосита ўлчанганда: аортада 110—125 мм сим. уст., оёқ-қўлнинг йирик артерияларида 105—120 мм. Йирик артерияларда қон босими айтарлиқ пасаймаслиги юқоридаги рақамлардан кўриниб турипти. Майда артерияларда, айниқса артериолаларда қон босими айниқса кескин даражада пасаяди. Улардаги босим жуда пасайиб, артериолаларнинг капиллярларга ўтадиган жойида 25—30 мм га тенг келади. Клиник практикада қоннинг артериал босими одатда *елка артериясида* ўлчанади. 15 ёшдан 50 ёшгача кишиларнинг максимал қон босими елка артериясида Коротков усули билан ўлчанганда 105—120 мм ни ташкил этади. 50 ёшдан кейин аксари кўтарилади. 60 ёшда максимал босим ўрта ҳисоб билан 135—140 мм ни ташкил этади. Янги туғилган болаларда максимал қон босими 40 мм, лекин бир неча кундан сўнг у 70 мм га, бир ойлик бўлганда 80 мм га етади.

Қоннинг минимал босими ўрта ёшдаги соғлом одамнинг елка артериясида ўрта ҳисоб билан 60—80 мм. Пульс босими ёки пульс фарқи 35—50 мм ни ташкил этади.

Қон босими миқдорига бир қанча факторлар таъсир этади. Масалан, эмоционал кўзғалиш, ғазабланиш, қўрқиш қон босимини (айниқса систолик босимни) анча ошириб юборади. Юракнинг зўр бериб ишлаши, шунингдек томирлариинг торайиши қон босимининг

кўтарилишига сабаб бўлади. Бу ўзгаришлар рефлекс йўли билан ва қисман қонга ўтаётган адреналин таъсирида рўй беради.

Жисмоний иш вақтида асосан юрак фаолиятининг кучайиши ҳисобига қон босими кескин даражада кўтарилади. Систолик босим 180—200 мм га етиши мумкин. Бунда кўпинча диастолик босим ҳам кўтарилади (100—110 мм гача); пульс босими ортади, бу эса систола ҳажмининг кўпайганлигини кўрсатади.

Одамнинг юрак-томир системасида функционал камчилик бўлса, жадал жисмоний иш вақтида систолик босим озгина кўтарилади, диастолик босим эса кўпроқ кўтарилади; бунда пульс босими камаяди.

## Артериал пульс

Артериялардаги босимнинг систолада кўтарилиши сабабли артерия деворининг ритмик тебраниши *артериал пульс* деб аталади. Юзада ётган ҳар қандай артерия: а. *radialis*, а. *temporalis*, а. *Dorsalis pedis* ва шу кабиларни ушлаб кўриб, артерия пульсациясини бемалол сезиш мумкин.

Пульс тўлқини (бошқача айтганда, босимнинг кўтарилиш тўлқини) қоринчадан қон отилиб чиқиб аортадаги босим кескин кўтарилганда ва шу сабабли аорта девори чўзилганда вужудга келади. Пульс тўлқини ва артерия деворининг шунга алоқадор тебраниши аортадан артериола-лар ва капиллярларга муайян тезлик билан тарқалади ва капиллярларда сўнади.

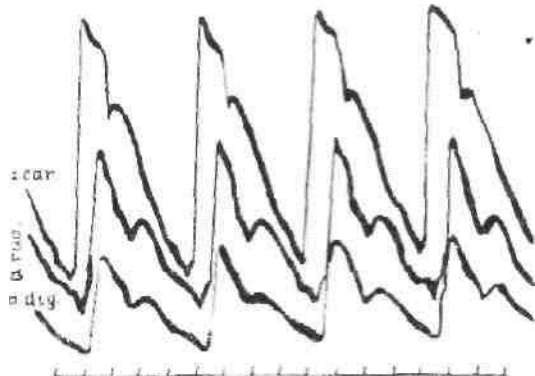
*Пульс тўлқинининг тарқалиш тезлиги* қоннинг оқиш тезлигига боғлиқ эмас. Артерияларда қон оқшининг чизиқли тезлиги 0,3—0,5 м/сек дан ортмайди, ёш-ялангларда ва ўрта яшар одамларда қон босими ва томирлар эластиклиги нормал бўлганда пульс тўлқинининг тарқалиш тезлиги аортада 5,5—8 м/сек, периферик артерияларда эса 6—9,5 м/сек.

Ёш ортиши билан томирлар эластиклиги камайган сайин пульс тўлқинининг тарқалиш тезлиги (айниқса аортада) ортади.

Айрим пульс тебранишини синчиклаб анализ қилиш учун у ҳаракатланаётган қоғоз ёки фотоплёнкага махсус асбоблар — *сфигмографлар* ёрдамида қайд қилинади. Сфигмографларнинг турли моделлари мавжуд. Уларнинг бир хиллари — пульс тебранишларини энгил ричаглар ёрдамида, бошқалари қўл ёки оёққа боғланадиган манжета ёрдами билан пневматик усулда, учинчилари — оптик усулда қайд қилади. Ҳозирги вақтда пульсни текшириш учун датчиклардан фойдаланишди, улар артерия деворининг механик тебранишларини электр ўзгаришларига айлантириб, қайд қилади.

Аорта билан йирик артерияларнинг пульс эгри чизиғида (*сфигмограммада*) икки асосий қисм: *анакрота* (эгри чизиқнинг кўтарилиши) ва *катакрота* (эгри чизиқнинг тушиши) ажратилади.

Анакротик кўтарилиш қон ҳайдалиш фазасининг бошларида юракдан отилиб чиққан қон таъсирида артериал босимнинг кўтарилиши ва



39-расм. Уйку артерияси, биллак артерияси ва бармоқ артериясида синхрон (бир вақтда) ёзиб олинган сфигмограммалар

шу сабабли артериялар деворининг чўзилиш оқибатидир. Қоринча систоласининг охирида ундаги босим пасая бошлаши билан эгри чизиқнинг катакротик тушиши бошланади. Қоринча бўшаша бошлаб ундаги босим аортадаги босимга нисбатан пасайганда артериал системага отилиб чиққан қон орқасига — қоринча томонга ҳаракатланади; артериялардаги босим пасаяди ва йирик артерияларнинг пульс эгри чизиғида чуқур ўйма — *инцизура* пайдо бўлади. Бироқ қон юракка қайтиб келаётганда тўсикка дуч келади, чунки яримой клапанлар қоннинг тескари тўлқини таъсирида ёпилиб, қоннинг юракка қайтиб киришига тўсқинлик қилади. Қон тўлқини яримой

клапанларга урилиб қайтади ва босим кўтарилишининг иккиламчи тўлқинини ҳосил қилади, бу тўлқин таъсирида артериялар девори яна чўзилади. Натижада сфигмограммада *дикротик* (иккиламчи) *кўтарилиш* пайдо бўлади.

Аорта ва ундан бевосита бошланадиган йирик томирларнинг *марказий пульс* деб аталувчи пульс эгри чизиги ва периферик артерияларнинг пульс эгри чизиги шаклан бир-биридан пича фарқ қилади (39-расм).

Пульс текширилиб, унинг бир канча хусусиятлари: частотаси, тезлиги, амплитудаси, таранглиги ва ритмини аниклаш мумкин. Бир минутдаги *пульс частотаси* юракнинг қисқаришлар частотасини характерлайди. *Пульс илдамлиги* — артерияда босимнинг анакрота пайтида кўтарилиб катарота пайтида пасайиш тезлигидир. Пульснинг бу белгисига қараб *pulsus celer* (илдам ёки тез пульс) ва *pulsus tardus* (сқин пульс)ни ажратишади. *Pulsus celer* аортал клапанлар камчилигида кузатилади, бу порокда қоринчалардан кўп қон отилиб чиқиб, бир қисми клапандаги иуқсон орқали қорипчага тез қайтиб тушади. *Pulsus tardus* аортал тешиқ торайганда учрайди, бу порокда қон аортага иормадагига нисбатан сқинроқ отилиб чиқади.

Пульс турткиси вақтида артерия деворининг тебраниш миқдори *пульс амплитудаси* деб аталади.

Пульс таранглиги ёки каттиклиги артерияни пульс йўқолгунча босиш (қисиш) учун зарур қуч билан аникланади. Электрокардиограмма ва сфигмограммани бир фотопенкада қайд қилиб, юрак фаолиятининг баъзи бузилишлари ҳақида фикр юритиш учун амалий жихатдан муҳим маълумотлар олиш мумкин. Баъзап *пульс дефицити* деб аталувчи ҳодиса кузатилади, бунда қоринчаларнинг ҳар бир кўзғалиш тўлкини томирлар системасига қон отилиб чиқишига ва пульс турткиси ҳосил бўлишга олиб келавермайди. Систолада қон жуда суғ хайдалгани учун қоринчаларнинг баъзи систодалари периферик артерияларга стиб боровчи пульс тўлқинини ҳосил қила олмайди, бунда пульс аритмик бўлади (пульс аритмияси).

## Артерияларда қон оқиш тезлиги

Юқорида кўрсатилганидек, қон оқишининг ҳажм тезлиги билан чизикли тезлигини ажратишади. *Ҳажм тезлиги*, бошқача айтганда қон оқишининг миқдори гавданинг турли органларида турлича бўлиб, шу органда томирлар тўри қанчалик ривожланганлигига ва организмнинг ишига боғлиқ.

Органлар ишлаётганда томирлари кенгаяди ва, бинобарин, улардаги қаршилиқ камаяди. Томирларнинг бундай маҳаллий кенгайиши қоннинг умумий босимини кам ўзгартиргани учун, ишлаётган орган томирларидаги қонининг ҳажм тезлиги ортади .

Томирларда қон оқишининг ҳажм тезлигини ва чизикли тезлигини ўлчаш учун бир неча усул таклиф қилинган. Уларнинг барчаси анча мураккаб бўлиб, одамда гемодинамиканинг бу муҳим кўрсаткичини текширишга ярамайди. Қон оқиш тезлигини текширишнинг барча усулларида артерияни очиб, унга турли қурималарни ўрнатишга тўғри келади. Масалан, энг аниқ замонавий усуллардан бири — ультратовуш усулида артерияга бир-биридан унча узоқ бўлмаган масофада иккита кичик пьезоэлектр пластинкаси ўрнатилади, булар эса механик тебранишларни электр тебранишларга ва, аксинча, электр тебранишларни механик тебранишларга айлантириб беради. Пластинкаларнинг бирига юқори частотали электр қучланиш берилади. Бу қучланиш ультратовуш тебранишларига айланиб, иккинчи пластинкага қон билан тарқалади. Иккинчи пластинка ана шу тебранишларни қабул қилиб, уларни юқори частотали электр тебранишларига айлантиради. Ультратовуш тебранишлари қон оқими орқали биринчи пластинкада иккилчига қанча тез тарқалишини ва тесқари — қон оқимига қарши, яъни иккинчи пластинкадан биринчи пластинкага қанча тез тарқалишини аниқлаб, қон оқиш тезлигини ҳисоблаб чиқариш мумкин. Қон оқиш тезлиги қанча юқори бўлса ультратовуш тебранишлари бир йўналишда ўшанча тез ва тесқари йўналишда ўшанча сқин тарқалади.

Ит ва маймунларда аортада қон оқишининг ўртача чизикли тезлиги қарийб 30—40 *см/сек*. Юракдан қон тез хайдалган вақтда бу тезлик 1 *м/сек* га етади, диастола охирида эса деярлик 0 *см/сек* га тушади. Одам юрагидан ҳайдалаётган қоннинг минутлик ҳажми ва аорта диаметри маълум бўлса, аортада қон оқишининг чизикли тезлигини ҳисоблаб чиқариш мумкин .

## Капиллярларда қон айланиши

Капиллярларнинг ҳаётий пропесслардаги аҳамияти шуки, қон ва тўқималар орасида модда алмашинуви капиллярлар девори орқали содир бўлади. Капиллярлар девори фақат бир қават эндотелий ҳужайраларидан иборат, қондаги эриган моддалар шу ҳужайралар орқали диффузияланади. Қон айланиш катта доирасидаги жами капиллярлар бир нсча миллиарддан ошади, шунинг учун капиллярлар соҳасида қон йўли анча кенгайгандир.

Ишлаб турган барча капиллярлар кўндаланг кесимининг йиғиндиси аорта кўпдаланг кесимидан 600—800 баравар ортиқ. Капиллярларда қон оқиш тезлиги аортада қон оқиш тезлигидан 600—800 баравар кам бўлиб, 0,3—0,5 *мм/сек* ни ташкил қилиши ҳам шуни кўрсатади. Эритроцитларнинг капиллярларда силжишини бевосита микроскопда кузатиб, бу тезликни ўлчаш мумкин.

Ҳар бир айрим капиллярнинг бўйи 0,3—0,7 *мм*, диаметри тахминан 8 *мк* . ,

Ҳисобларга кўра, мускул капиллярларидаги 1 *мл* қон капилляр эндотелийсининг 0,5 *м<sup>2</sup>* юзасига тегиб ўтади. Қон капиллярнинг юпқа деворига тегиб турадиган юза шундай катта

бўлганидан бу ерда содир бўлувчи модда алмашинувига, жумладан қон билан тўқима орасидаги газ алмашинувига ёрдам беради.

Турли органлардаги капиллярларнинг шакли ва катталиги ҳар хил. Улардаги капиллярларнинг умумий сони ҳам турлича. Модда тез алмашинадиган тўқималарнинг  $1 \text{ мм}^2$  кўндаланг кесимидаги капиллярлар сони модда алмашинуви сусти бўлган тўқималардагига нисбатан бир неча баравар кўп. Масалан, юракнинг  $1 \text{ мм}^2$  кесимидаги капиллярлар сони скелет мускулидагига қараганда 2 баравар кўп.

Капиллярларнинг икки хилини ажратишади. Бир хили артериолалар билан венулалар орасида энг калта йўлни ҳосил қилади, (уларни магистрал капиллярлар деб аташади). Бошқалари магистрал капиллярларнинг ён шохчаларидир; булар бир капиллярларнинг артериал охиридан бошланиб, иккинчи капиллярнинг веноз охирига қўйилади. Ани шу ён шохчалар капилляр тўртини ҳосил қилади. Г. И. Мчедлишвили маълумотларига қараганда, магистрал капиллярларда қон оқиш тезлиги унинг ён шохчаларидаги қон оқиш тезлигидан катта.

Капиллярлардаги қон босими бевосита ўлчанган: биноккуляр лупа билан кузатиб туриб, капиллярдаги қон оқимга тескари йўналишда ингичка канюля киритиб, уни физиологик эритма тўлдирилган бюреткага улашган. Бюреткадаги босимни истаганча ўзгартириш ва ўлчаш мумкин. Канюляга кирган эритроцит капилляр томонга ҳам, канюля томонга, ҳам силжмай, бир жойда турган тақдирда бюреткадаги босим капиллярдаги босимга тенг бўлади.

Юрак билан бир хил баландликда турган капиллярдаги босим унинг артериал охирида тахминан 25—30 мм, веноз охирида эса 8—12 мм.

Скелет мускулининг  $1 \text{ мм}^2$  кўндаланг кесимига тўғри келадиган капиллярларнинг умумий сонини А. Крог ва шогирдлари аниқлашган. Организмнинг ҳаст даврида тушъ билан бўялган тўқималардаги капиллярларни санаган. Ит мускулининг  $1 \text{ мм}^2$  кўндаланг кесимидаги капиллярлар сони тахминан 2500 эканлиги маълум. Махсус тажрибаларда Крог тўқималарда кислороднинг диффузияланиш тезлигини аниқлади ва шу маълумотларга асосланиб, мускулда қон ҳамма вақт унинг барча капиллярларидан ўтган тақдирда мускул тўқимасидаги кислород таранглиги капилляр қондаги кислород таранглигига тенг келиши керак эди, деган хулосага келди. Лекин тинч ҳолатдаги мускулда кислород таранглиги жуда кам (нолга яқин) экан. Бундан англашиладики, мускул тинч турганда қон унинг озгина капиллярлари, яъни «навбатчи» капиллярлар орқали оқади, қолган капиллярлар эса берк бўлиб, қон ўтказмайди. Крог бир ҳайвоннинг ишлаётган ва ишламаётган оёғидаги капиллярларни санаб, ҳақиқатда ҳам шундай эканлигини кўрсатиб берди. Денгиз чўчқаси мускулининг  $1 \text{ мм}^2$  кўндаланг кесимига жами 3000 капилляр тўғри келиши, бу миқдор иш вақтида 2500, тинч турганда эса 31—270 бўлиши аниқланган.

Мускул тинч турганда бир гуруҳ «навбатчи» капиллярлар иккинчи гуруҳи билан алмашилиб туради. Бир гуруҳ капиллярларнинг беркилиш, иккинчи гуруҳнинг эса очилиш сабаби ҳозирча номаълум. Афтидан, махсус запас капиллярлар йўқ, барча капиллярлар муайян пайтда «навбатчи» бўла олади.

Берк капиллярлар кескин тонус ҳолатида бўлишини Крог аниқлади. Организмнинг ҳаёт вақтида уларни ҳатто юқори артериал босим билан ҳам қонга тўлдириб бўлмайди, ҳолбуки атоник капиллярларни озгина босим билан ҳам қонга тўлдириш мумкин.

Капиллярлар девори фақат эндотелийдан иборат бўлиб, мускул элементлари йўқ, шунинг учун капиллярлар қандай қилиб беркилади, деган савол туғилди. Капилляр деворини ҳар жой-ҳар жойдан ўтиб турувчи махсус панжасимон ҳужайралар (Руже ҳужайралари)нинг қис-қариши туфайли капилляр беркилади, деб фараз қилинди. Ҳозир бу фикр рад этилди. Артериолалардаги босим миқдори капиллярлар диа-метрининг ўзгаришида катта роль ўйнайди. Артериолалардаги босим кўтарилганда ишлаётган капиллярлар кўпаяди. Артериолалар капиллярларнинг қонга тўлишини бошқарувчи «жўмраклар» вазифасини ўтайди.

**Артерио-веноз анастомозлар.** Гавданинг баъзи қисмларида, масалан, тери, ўпка ва буйракларда артериолалар билан веналарнинг бево-сита қўшилиб кетган жойлари бор. Бу қўшилмалар — *артерио-веноз анастомозлар* — артериола ва веналар орасидаги энг калта йўлдан иборат. Одатдаги шароитда бу анастомозлар берк бўлиб, қон капиллярлар тўридан

оқади. Анастомозлар очик бўлса қоннинг бир қисми капилляр-ларга кирмай, веналарга ўтиши мумкин.

Шундай қилиб, артерио-веноз анастомозлар капилляр қон айлани-шини бошқариб турувчи шунтлар ролини ўйнайди. Атрофдаги муҳит температураси кўтарилганда ёки пасайганда тери капиллярларида қон айланишининг ўзгариши анастомозларнинг шундай роль ўйнашини кўрсатиб бера олади. Атрофдаги температура кўтарилганда ( $35^{\circ}$  дан ошганда) ёки пасайганда ( $15^{\circ}$  дан пастга тушганда) теридаги анасто-мозлар очилади ва қон артериолалардан бевосита веналарга ўта бош-лайди. Бу, қонни исиб кетиш ёки совиб кетишдан саклайди, чунки бу шароитда қоннинг ҳаммаси иссиқни ютадиган ёки ташқарига чиқара-диган терининг капилляр тўридан ўтавермайди.

### Веналарда қон юриши

Веналарда қон юриши умуман қон айланишининг муҳим факторидир, чунки диастола вақтида юракнинг қонга тўлиши шу фактор билан белгиланади. Веналардаги қон юришининг бир қанча хусусиятлари бор.

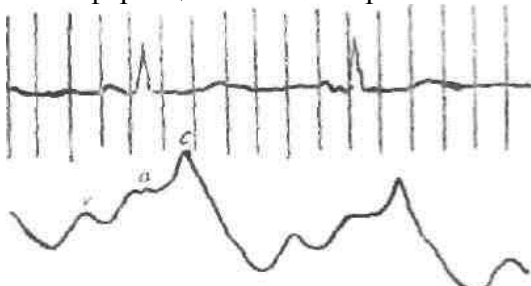
Веналар мускул қавати унча қалин бўлмагани учун девори артерия деворига қараганда кўпроқ чўзилувчан. Шунинг учун веналардаги босим ҳатто оз бўлганда ҳам уларнинг девори анчагина чўзилади **ва** уларда анча қон тўпланиб қолиши мумкин.

**Веноз босим.** Одам венасидаги босимни юза венага (одатда тирсак венасига) қавак игна киритиб ва буни манометрга улаб ўлчаш мумкин. Кўкрак бўшлиғидан ташқаридаги веналарда қон босими 5—9 мм сим, уст. (сув устунни ҳисобида эса 65—120 мм).

Веноз босим миқдорини ўлчаш учун шу вена юрак билан бир текисликда ётиши лозим. Бунинг аҳамияти шуки, масалан, оёқ веналарида-ги қон босимига организм тик турганда веналарни тўлдирувчи қон устунининг вазни ҳам қўшилади. Шу сабабли оёқ веналаридаги қон босими ўлчанастганда бу гидростатик компонентни йўқотиш учун текширилувчи киши ётқизиб қўйилади.

Кўкрак бўшлиғига яқин веналардаги қон босими атмосфера босимига яқин бўлиб, нафас фазаларига қараб ўзгаради. Нафас олинган пайтда кўкрак қафаси кенгайиб, веналардаги босим насайиб, манфий (яъни атмосфера босимидан паст) бўлиб қолади; нафас чиқарилган пайтда эса кўтарилади (оддий нафас чиқариш пайтида 2—5 мм симоб уст. дан юқорига кўтарилмайди). Жадал нафас чиқарилганда ёки кучанилганда кўкрак қафаси қисилиб, ичидаги босим ортиб кетади ва шунга кўра қавак веналардаги босим ҳам кўтарилади, бу эса корин бўшлиғи ва оёқ-кўл веналаридан қоннинг қайтиб кетишига тўсқинлик қилади; юракка веноз қон келиши камаяди, натижада артериал босим пасаяди. Одам кучанганида баъзан ҳушидан кетиб олишига сабаб шу.

Кўкрак бўшлиғига яқин веналардаги (масалан, бўйинтириқ веналаридаги) босим нафас олиш пайтида манфий бўлгани учун уларнинг жароҳатланиши ҳаёт учун хавфли: атмосфера ҳавоси веналар ичига



40-расм. Вена пульси билан электрокардиограм-манинг синхрон (бир вақтда) ёзуви (изохи текстда).

кириб, ҳаво эмболиясига сабаб бўла олади, яъни артериолалар ва капиллярлар ҳаво пуфағи билан беркилиб қолиши мумкин.

**Веналарда қон оқиш тезлиги.** Веналарда қон оқишининг чизикли тезлиги

артериялардагига қараганда камроқ. Бунинг боиси шуки, веналар артерияларга қараганда 2—3 баравар кенгроқ, бу эса, гемодинамика қонунларига кўра, қоннинг секинроқ оқишига сабаб бўлади. Уртача калибрли периферик веналарда қон оқиш тезлиги 6 дан 14 см/сек гача; кавак веналарда 20 см/сек га етади. Қон айланиш катта доирасининг веналарида қон юриш сабаби чап қоринчанинг қисқариш кучигина эмас (қон оқишига қаршилиқ жуда катта бўлган артериолалар ва капиллярлардан қон ўтганда чап қоринчанинг қисқариш кучи талайгина сарф бўлади); бундан ташқари, қўшимча факторларнинг ҳам аҳамияти бор. Бу факторлардан бири шуки, веналар эндотелийсида (кавак веналар, қопқа вена системаси ва венулалардан ташқари) бурмалар ҳосил бўлади, булар қонни фақат юрак томонга ўтказувчи ҳақиқий клапанлардир. Модомики шундай экан, веналарни қисиб қонни юргиза оладиган ҳар қандай куч веналарда қон юришига ёрдам бера олади; веналарда клапанлар борлигидан қон тесқари оқаолмайди.

Веналарда қон юришига ёрдам берадиган қўшимча кучлар асосан иккита: 1) кўкрак қафасининг сўрувчи таъсири; 2) скелет мускулларининг қисқариши. Кўкрак қафасининг сўрувчи таъсири юқорида кўриб ўтилган эди; у веналарда қон оқишига (айниқса нафас олиш пайтида) ёрдам беради. Скелет мускуллари веналарда қон айлапишига шу билан ёрдам берадики, улар қисқарганда ичидаги ва ёнидаги веналарни қисади. Веналарда қон босими паст бўлгани учун уларни мускуллар қисганда ичидаги қон юрак томонга сиқилиб чиқади (қоннинг тесқари оқишига клапанлар халақит беради). Шунинг учун ритмик ҳаракатлар (масалан, одам ўтин арралаганда, юрганда) насос сингари таъсир этиб, веналарда қон юришини тезлатади. Статик иш (яъни веналарнинг узок қисқариб туришига сабаб бўладиган иш — мускулларнинг узок қисқариши) веноз қои айланишига тўсқинлик қилади.

**Вена пульси.** Майда ва ўртача веналарда қон босимининг пульс тебраниши йўқ. Юрак яқинидаги йирик веналарда эса артериал пульсга қараганда бошқа сабаб билан келиб чиқувчи пульс тебранишлари — *вена пульси* қайд қилинади. Бўлмалар билан қоринчалар систоласи вақтида юракка қон келишининг қийинлашуви вена пульсига сабаб бўлади. Юракнинг шу бўлимлари қисқарганда веналардаги босим кўтарилади ва деворлари тебранади. Бўйинтирик венаои (*V. jugularis*) пульсини ёзиб олиш ҳаммадан қулай.

Вена пульсининг эгри чизиги — *флебोगраммада* — урта тиш фарқ қилинади: *a*, *c* ва *V* (40-расм). *a* тиши ўнг бўлма систоласига тўғри келади. Унинг келиб чиқиш сабаби шуки, бўлма систоласи вақтида кавак веналарнинг бўлмага қуйиладиган жойидаги тешиқ мускул толалари ҳалқаси билан қисилади, шу туфайли веналардан бўлмага қон ўтиши вақтинча тўхтади. Шу сабабли бўлмаларнинг ҳар бир систоласида йирик веналарда қон пича юришмай туради, шунинг орқасида деворлари чўзилади. Бўлмалар диастоласи вақтида уларга қон бемалол ўтади ва шу пайт вена пульсининг эгри чизиги бирданига пасаяди. Ҳа демай, вена пульсининг эгри чизигида кичкина *c* тиши пайдо бўлади. У бўйинтирик венасининг ёнида уриб турган уйку артериясининг турткисидан келиб чиқади. *c* тишидан сўнг эгри чизиқ пасаябошлайди ва у янгидаи кўтарилади — *V* тиши пайдо бўлади. *V* тишининг келиб чиқишига сабаб шуки, қоринчалар систоласининг охирида бўлмалар қонга тўлганлиги ва уларга яна қон кира олмагани учун веналарда қон дамланиб қолиб, уларнинг деворини чўзади.

### Қоннинг айланиб чиқиш вақти

Қон айланиш доирасининг ҳаммасидан қон ўтиб олиши учун зарур вақт қоннинг айланиб чиқиш вақти деб аталади.

Қоннинг айланиб чиқиш вақтини ўлчаш учун бир қанча усуллар қўлланилади. Бу усулларнинг принципи қуйидагича: одатда организмда учрамайдиган бирор модда венага юборилади ва унинг иккинчи томондаги бир номли венада қачон пайдо бўлиши ёки ўзига хос таъсир қанча вақтдан кейин юзага чиқиши аниқланади. Масалан, узунчоқ миядаги нафас марказига қон орқали таъсир қилувчи лобелии тирсак ненасига юборилади ва шу пайтдан бошлаб нафас қисқа вақт тўхтагунча ёки йўтал тутгунча ўтадиган вақт аниқланади.

Лобелин молекулалари томирлар системасини айланиб чиқиб, нафас марказига таъсир этади ва нафаснинг ўзгаришига ёки йўтал тутишига сабаб бўлади.

Сўнгги йилларда қон айланишининг иккала доирасида (ёки фақат кичик доирасида) қоннинг айланиб чиқиш тезлиги натрийнинг радиоактив изотопи ва электрон счетчиги билан аниқланмоқда. Шу мақсадда гавданинг турли қисмларидаги йирик томирлар ва юрак соҳасига электрон счетчиклардан бирнечтаси ўрнатилади. Тирсак венасига натрийнинг радиоактив изотопи юборилгач юрак ва текшириладиган томирлар соясида радиоактив нурланишнинг пайдо бўлиш вақти аниқланади.

Одамда қоннинг айланиб чиқиш вақти юракнинг ўрта ҳисобда тахминан 27 систоласини ташкил қилади. Юрак минутига 70—80 марта қисқарганда қон бутун гавдани 20—23 секундда айланиб чиқади, аммо қоннинг томир ўқи бўйлаб оқиш тезлиги унинг девори олдидаги тезлигига қараганда юқорилигини, шунингдек томирларнинг ҳаммаси бир хил узунликда бўлавермаслигини эсдан чиқармаслик керак. Модомики шундай экан, қоннинг ҳаммаси гавдаининг барча қон томирларини шундай тез айланиб чиқавермайди, юқорида кўрсатилган вақт эса энг қисқа вақтдир.

Қон айланиб чиқадиган вақтнинг  $\frac{1}{5}$  қисми қон айланишининг кичик доирасига ва  $\frac{4}{5}$  қисми катта доирасига тўғри келиши итлар устида олиб борилган тадқиқотларда аниқланди.

## ТОМИРЛАРДАГИ ҚОН ҲАРАҚАТИНИНГ БОШҚАРИЛИШИ

Бошқарувчи — регулятор механизмларнинг мураккаб системаси борлигидан, юрак иши, томирлар кенглиги ва СИГИМИЙ ҳамда циркуляция қилаётган қон миқдори ўртасида динамик равишда ўзгарувчан муайян муносабат бўлиши таъминланади. Орган ва тўқималарнинг физиологик ҳолатига — тинч турганига ёки иш бажарастганига яраша қон билан таъминланиши учун шу тариқа оптимал шароит яратилади.

### Томирлар иннервацияси

Томирлар уларнинг кенглигини бошқариб турадиган, уларни торайтирадиган ёки кенгайтирадиган нервлар билан таъминланган.

*Томирларни торайтирувчи нервлар — вазоконстрикторлар* — симпатик нерв системасига киради. Уларнинг мавжудлигини биринчи марта 1842 йили А. П. Вальтер бақалар устида ўтказган тажрибаларида, кейинчалик (1852) эса Кл. Бернар қуён қулоғида қилган экспериментларида исбот этган. Қуён бўйнидаги симпатик нерв таъсирланса, шу томондаги қулоқ артериялари ва артериолалари торайиб, қулоқ оқаради, унинг температураси пасаяди ва ҳажми кичраяди. Қорин бўшлиғи органларининг асосий томир торайтирувчи нервлари п. splanchnicus таркибидаги симпатик толалардир. Оёқ-қўлларга томир торайтирувчи симпатик толалар, биринчидан аралаш орқа миёна нервлари (спинал нервлар) таркибида боради, иккинчидан, артерияларнинг деворлари бўйлаб (уларнинг адвентицияси ичида) боради, улар таъсирланганда оёқ-қўл томирлари қоида ўлароқ тораяди. Томир торайтирувчи симпатик нервлар қирқиб қўйилганда шу нервлардан иннервация олувчи соҳадаги томирлар кенгаяди. Кл. Бернар тажрибаси бунга далил бўлиб хизмат қилади. Кл. Бернар бўйиннинг бир томонидаги симпатик нервни қирқиб қўйганда шу томондаги томирлар кенгайган, операция қилинган томонидаги қулоқ шу туфайли қизарган ва температураси кўтарилган. Худди шунингдек, п. splanchnicus қирқиб қўйилгач томир торайтирувчи симпатик иннервациядан маҳрум бўлган қорин бўшлиғи органларидан ўтадиган қон миқдори кескин даражада кўпаяди. Симпатик нервлар қон томирларига узлуксиз равишда томир торайтирувчи таъсир кўрсатиб, артерияларнинг мускулли деворларини доимо қисқарган ҳолда (*артериал тонус*) сақлаб туриши юқорида тасвир этилган тажрибалардан кўриниб турипти.

Симпатик нервларни қирқиб, периферик учига таъсир этилса, артериал тонус тикланиб,



одатдаги даражасига етиши мумкин. Бунинг учун симпатик нерв толаларини секундига 1—2 импульс билан таъсирлаш кифоя (Б. Фолков, В. М. Хаютин). Артерияларга борадиган импульслар частотасини ўзгартириб, уларни торайтириш (импульс тезлашганда) ёки кенгайтириш (импульс сийраклашганда) мумкии.

Парасимпатик нерв системасига кирадиган бир неча нерв шохчаси таъсирланганда томир кенгайтириш эффекти — *вазодилатация* — биринчи марта аниқланган. Масалан, *chorda tympani*га таъсир этилганда жағ ости безининг томирлари, п. *lingualis*-га таъсир этилганда тил томирлари, п. *pelvicus*-га таъсир этилганда жинсий органларнинг томирлари кенгаяди.

Симпатик нервлар таъсирланганда баъзи оргаилардаги, масалан, скелет мускулларидаги артерия ва артериолалар кенгаяди, чунки симпатик нервлар таркибида вазоконстрикторлардан ташқари вазодия-таторлар ҳам бор. Кўпинча симпатик нервларни таъсирлаш томирларни торайтиради, фақат махсус шароитда, масалан, симпатик вазоконстрикторларни фалажловчи эрготоксин захари юборилганда томирлар кенгаяди.

Бундан ташқари, орқа мия орқа илдизларининг периферик учларига таъсир этиб асосан тери томирларини кенгайтириш мумкин. Бу илдизлар таркибида афферент (сезувчи) толалар бор. Айни вақтда терининг қайси соҳаларидаги сезувчи нерв толалари таъсирланаётган илдиз-таркибида бўлса, ўша соҳаларидаги томирлар кенгаяди.

Томирларни кенгайтирувчи нервларнинг таъсир этиш механизми ҳақидаги масала етарлича равшан эмас. Томир кенгайтирувчи нервлар таъсирланганда томир кенгайтирувчи моддалар ҳосил бўлиши туфайли томирларнинг кенгайиши сўнгги йилларда иобот этилган, Масалан, скелет мускулларидаги симпатик вазодиятаторлар таъсирланганда уларнинг охирларида артериолаларни кенгайтирувчи ацетилхолин ҳосил бўлади. Орқа миянинг орқа илдизлари таъсирланганда эса томир кенгайтирувчи моддалар томир деворида эмас, балки, унинг яқинида ҳосил бўлса керак.

## ТОМИРЛАРНИ ҲАРАКАТЛАНТИРУВЧИ МАРКАЗЛАР

Томирлар марказий нерв системасидан келадиган импульслар таъсирида кенгаяди ёки тораяди. Артериал томирларнинг муайян даражада торайишини таъминлайдиган нерв маркази — *томир ҳаракатлантирувчи марказ* узунчоқ миёда эканлигини 1871 йилда В. Ф. Овсянников аниқлаган. Бу марказнинг қаерда жойлашганлиги миё стволини турли еридан қирқиб кўриш йўли билан аниқланган. Ит ёки мушукнинг миё стволи тўрт тепаликнинг юқорисидан қирқилса, қон босими ўзгармайди. Миё агар узунчоқ миё билан орқа миё оралиғидан кесилса, уйқу артериясида қоннинг максимал босими нормадаги 100—120 мм дан 60—70 мм га тушади.

Бундан англашиладики, томир торайтирувчи марказ узунчоқ миёда бўлиб, ҳамма вақт маълум *тонус* ҳолатида, яъни узлуксиз кўзгалган ҳолатда бўлади. У таъсир этмайдиган қилиб қўйилса, томирлар кенгаяди ва артериал босим пасаяди.

Узунчоқ миёнинг томир ҳаракатлантирувчи маркази IV қоринча тубида бўлиб, *прессор* ва *депрессор* бўлимлар деб аталувчи икки қисм дан иборат эканлиги янада синчиклаб текширишда маълум бўлди. Прессор бўлимга таъсир этилганда артериялар тораяди ва қон босими кўтарилади, депрессор бўлимга таъсир этилганда эса артериялар кенгаяди ва қон босими пасаяди.

Узунчоқ миёнинг томир торайтирувчи марказидан симпатик нерв системасининг нерв марказларига импульслар келади. Орқа миё ён шохларидаги бу марказлар гавданинг айрим қисмларидаги томирлар билан боғланган *томир торайтирувчи марказларни* ҳосил қилади. Узун чоқ миёнинг томир торайтирувчи маркази ишламай қўйгач артериялар билан артериолаларнинг кенгайиши сабабли пасайган қон босимини орқа миёнинг томир ҳаракатлантирувчи марказлари бироз кўтара олади.

Орқа миё билан узунчоқ миёнинг томир ҳаракатлантирувчи марказларидан ташқари, оралик миёнинг ва бош миё ярим шарларининг нерв марказлари ҳам томирлар ҳолатига таъсир этади.

Вегетатив нерв системасининг олий марказлари гипоталамусда жойлашган. Оралик миёдаги

шу гипоталамуснинг муайян қисмларига таъсир этилганда артериялар билан артериолалар торайиб, қон босими кўтарилади.

### Томир тонусининг рефлекс йўли билан бошқарилиши

Юқорида кўрсатиб ўтилганидек, артериялар билан артериолаларга томирларни ҳаракатлантирувчи марказдан симпатик нервлар орқали импульслар келиб тургани учун бу томирлар доим тонус ҳолатида туради. Артериялар тонуси (бошқача айтганда, томирларнинг муайян даражада торайган ҳолати) узунчоқ миёдаги томир ҳаракатлантирувчи марказ тонусига боғлиқ. Бу марказнинг тонуси эса, перифериядаги баъзи томирли соҳаларда ва гавда юзасида ётган рецепторлардан келувчи импульсларга ҳамда нерв марказини бевосита таъсирлантирадиган гуморал (химиявий) моддаларнинг таъсирига боғлиқ. Бинобарин, томир ҳаракатлантирувчи марказ тонуси рефлекс йўли билан ҳам, гуморал йўл билан ҳам келиб чиқади.

Артериялар тонусининг рефлекс йўли билан ўзгариши — *томирлар рефлекси* — В. Н. Черниговский классификациясига мувофиқ *хос ва бирга ўтувчи рефлекслар* деб икки гуруҳга бўлинади. Хос томир реф-



41-расм. одамда каротид синуснинг жойлашуви (геймансдак).

/ - а. сагоиз соташшз; 2 — ыишиз сагои-сиз; 3 — а. сагонз шлеппа; 4 — а. сагойз ех-леппа; 5—геринг нерви; 6 — П. 'озборна-плеиз.

лекслари томирларнинг ўзларидаги рецепторлардан келадиган импульслар таъсирида юзага чиқади. Бундай рецепторларнинг кўплиги морфологик тадқиқотларда аниқланган. Аорта равоғида ва умумий уйқу артерияси ташқи ва ички уйқу артерияларига ажраладиган жойда тўпланган рецепторлар айниқса муҳим физиологик аҳамиятга эгадир. Томирлар системасининг рецептор элементларга жуда бой бўлган шу қисмлари *томирларнинг асосий рефлексоген зоналари* деб ата-лади (41-расм).

Аорта равоғида жойлашган рецепторлар марказга интилувчи нерв толаларининг охирлари бўлиб, И. Ф. Цион ва К- Людвиг кашф этган *депрессор* нервнинг таркибида бўлади. Бу нервнинг марказий учига электр токи билаи таъсир этилса, адашган нерв ядросининг тонуси рефлекс йўли билан ошади ва томир торайтирувчи марказ тонуси рефлекс йўли билан пасаяди, шу сабабли қон босими пасаяди. Натижада юрак фаолияти тормозланади, ички органларнинг томирлари эса кеигаяди. Тажриба қилинаётган хайвон, масалан, куённинг

адашган нервлари қирқилган бўлса, депрессорга таъсир этилганда юрак ритми секинлашмай, томирлар факат рефлекс йўли билан кенгаяди.

Каротид синуснинг рефлексоген зонасидаги рецепторлардан марказга интилувчи нерв толалари бошланади, улар Геринг нервини, ёки *каротид синус нервини* ҳосил қилади. Бу нерв тил-ҳалқум нервининг таркибида миёга киради.

Артериялардаги босимнинг рефлекс йўли билан бошқарилишида уйқу артериясидаги рефлексоген зонанинг аҳамияти қуйидаги тажрибада исбот этилади. Бир томондаги уйқу артериясининг ташқи ва ички уйқу артерияларига бўлинадиган жойининг юқорисидан ҳамма тармоқлари боғлаб ташланади, умумий уйқу артериясига эса канюла ўрнатилади.

Ажратиб қўйилган каротид синусга қон канюла орқали юқори босим билан юборилса, гавда томирларида артериал босим пасаяди. Шундай тажриба натижалари 42-расмда кўрсатилган. Умумий артериал босимнинг пасайишига сабаб шуки, босим билаи келган қон таъсирида уйқу артерияси деворининг чўзилиши сабабли каротид синус рецепторлари кўзғалади, шунинг натижасида томир торайтирувчи марказ тонуси рефлекс йўли билан пасаяди ва адашган нервлар ядросининг тонуси ошади. Лорта равоғидаги рецепторларнинг кўзғалиш механизми ҳам шундай.

Томирларнинг рефлексоген зоналаридаги рецспторлари улардаги қон босими кўтарилганда кўзғалганлиги учун уларни *прессорецепторлар*, ёки *барорецепторлар* деб аташади.

Иккала томондаги синокаротид ва аортал нервлар қиркиб қўйилса, томирлар *гипертонияси* рўй беради, яъни қон босими кўтарилади: итнинг уйқу артериясидаги қон босими одатдаги 100—120 мм ўрнига 200—250 мм симоб уст. га етади.

Барорецепторлар функциясини бир қанча электрофизиологик усуллар билан анализ расмга қаралсин). Қоринчалар систоласи ёки уйқу артериясидаги қон босими пульсга аортал ва синокаротид рсепторларда калта залпи вужудга келади, у марказий нерв системасига етиб боради. Қон босими барқарор кўтарилса, импульсация тўхтовсиз давом этади ва томир торайтирувчи марказ тонусининг рефлекс йўли билан пасайишига сабаб бўлади, шу сабабли томирлар кенгайиб, артериал босим пасаяди (*депрессор рефлекс*).

Аорта ва каротид синуснинг рсфлексоген босимининг доимийлигини бошқаришда эга. Нормал физиологик шароитда бу зоналар кўтарилишига тўсқинлик қилади, шунинг учун уларни «қон босимини жиловловчилар» деб ҳам аташади.

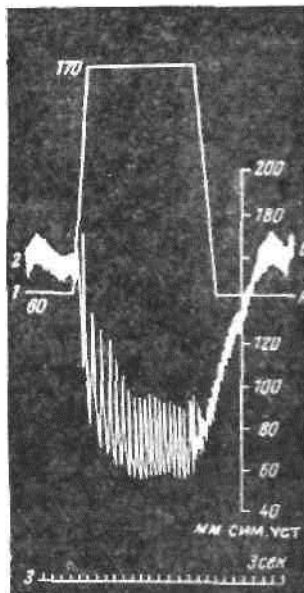
Томирларнинг рефлексоген зоналаридаги рецепторлар пасайган қон босимини кўтариш учун ҳам аҳамиятли. Масалан, организмдаги қон миқдорининг камайиши (қон йўқотилганда) ёки юрак фаолиятининг сусайиши, ёки, ниҳоят, бирор йирик органнинг ортиқча кенгайиб кетган томирларига қон ўтиши сабабли артериал босим асايиб қолса, аорта равоғи ва уйқу артерияларининг прссорсепторлари нормал қон босимидагига нисбатан камроқ таъсирланади. Депрессор ва синус нервларининг қон босимига «жиловловчи» таъсири сусаяди, томирлар тораяди, юрак иши кучаяди ва қон босими бирмунча кўтарилади.

Аорта равоғи ёки каротид синус рецепторларинигина эмас, балки гавданинг бошқа баъзи соҳалардаги томирларнинг рецепторларини ҳам таъсирлаб, томирларнинг рефлекслариини вужудга келтириш мумкин. Масалан, ўпка, ичак, талоқ томирларидаги босим кўтарилганда томирли бошқа соҳаларда ҳам қон босими рефлекс йўли билан ўзгаради.

Томирлардаги прссорецепторлар кўзғалиши натижасидагина эмас, балки қон химиявий таркибининг ўзгаришига сезгир бўлган *хеморецепторларнинг* кўзғалиши натижасида ҳам қон босими рефлекс йўли билан бошқарилади. Бундай хеморецепторлар аорта ascendes (аортанинг кўтариладиган қисми)нинг ташқи қаватидаги *аортал танача*—glomulos aortae-да ва умумий уйқу артериясининг шохлайдиган жойидаги *каротид танача*—glomulos caroticus -да тўпланган. Хеморецепторлар қондаги CO<sub>2</sub>га ва кислород етишмаслигига сезгир; уларга ис гази (CO), цианидлар, никотин ҳам таъсир этади. Кўзғалиш бу рецепторлардан марказга интилувчи нерв толалари орқали ўтиб, томир ҳаракатлантирувчи марказга боради ва унинг тонусиини оширади. Натижада томирлар торайиб, қон босими кўтарилади. Шу билан бир вақтда нафас маркази ҳам кўзгалади.

Шундай қилиб, аорта ва уйқу артериясидаги хеморецепторларнинг таъсирланиши натижасида *томирларнинг прссор рефлекслари* юзага чиқади (бу рефлексларда артерияларнинг торайиши туфайли қон босими кўтарилади), прссорецепторлар таъсирланганда эса *депрессор рефлекслар* юзага чиқади (бу рефлексларда артерияларнинг кенгайиши туфайли қон босими пасаяди).

В. Н. Черниговский ва бошқа авторлар талоқ, буйрак усти безлари, буйраклар, кўмик томирларида ҳам хеморецепторларни топишган. Улар қонда бўладиган ацетилхолин, адреналін ва бошқа турли химиявий бирикмаларга сезгир. Хеморецепторларнинг таъсирланиши натижасида қон босими аксари кўтарилади.



тадқиқотчилар қилишган (35- натижасида аорта қараб кўтарилганда импульсларнинг

42-расм. Итнинг ажратиб олинган каротид синусида босим кўтарилишининг артериал босимга таъсири (Е. М. Моисеев методикаси) (К. Геймансдан). 1—каротид синусдаги босим; 2 — артериал босим; 3 — вақт белгиси (3 секунд). Ўнгдан ра-қамлар

зоналари қон муҳим аҳамиятга артериал босимнинг

Томирларда барорецепторлар билан хеморецепторлар мавжудлигидан, қон босими мураккаб равишда бошқарилиб туради ва у бирор сабаб билан нормадан кўтарилган ёки пасайган тақдирда рефлекс йўли билан тез барабарлашиб қолади.

Бирга ўтувчи рефлекслар кўпинча артериал босимнинг кўтарилишида намоён бўлади. Бундай рефлексларни гавда юзасидаги рецепторларга таъсир этиб юзага чиқариш мумкин. Масалан, оғритувчи таъсиротда томирлар (айниқса қорин бўшлиғининг органларидаги томирлар) рефлекс йўли билан тораяди ва артериал босим кўтарилади. Қирқиб қўйилган ҳар қандай сезувчи нервнинг марказий бўлгачига кучли электр токи билан таъсир этилганда ҳам шундай натижа олиш мумкин. Терига совуқ таъсир қилганда ҳам томирлар (асосан тери арте-риолалари) тораяди.

**Томир тонусининг бош мия пўстлоғи томонидан бошқарилиши (томирлар тонусининг кортикал регуляцияси).** Бош мия яримшарлари пўстлоғининг томирларга таъсири биринчи марта пўстлокнинг муайян қисмларини таъсирлаш йўли билан исбот этилган.

Одамда томирларнинг кортикал реакциялари шартли рефлекслар усулида ўрганилган. Бу тажрибаларда томирларнинг торайганлиги ёки кенгайганлиги бирор орган, масалан, қўл ҳажмининг ўзгаришидан плетизмография усулининг срдми билан билинади. Томирлар торайса органнинг қонга тўлиши, бинобарин, ҳажми ҳам камаёди. Томирлар кенгайганда эса, аксинча, органнинг қонга тўлиши ва ҳажми ортади.

Органга қанча қон келишига қараб томир рефлексларини ўрганиш учун одам қўли плетизмографга киритилади. *Плетизмограф* — кичик босимларни ўлчаш учун манометр-га уланган жипс берк идишдир. Қон томирлар кенгайганда ски торайганда плетизмо-граф ичидаги органнинг ҳажми ўзгаради, шу туфайли асбобдаги сув ёки ҳаво босими ўзгаради, бу эса мапометр ёрдамида кимографга эгри чизик шаклида сзиб олинади.

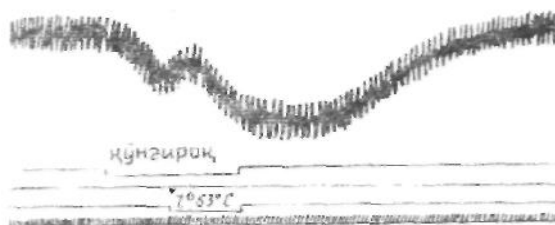
Бирор таъсирот, масалан, терининг бирор қисмини иситиб, перифе-рик томирларни рефлекс йўли билан кенгайтириш ёхуд терининг бирор жойини совитиб ёки оғритувчи таъсирот бериб, периферик томирларни торайтириш билан бирга бирорта индифферент таъсирловчи (товуш, ёруғлик ва ҳ. к.) қўлланилса, бир қанча марта шундай бирга таъсир этишдан сўнг индифферент таъсирловчининг ўзи олдин у билан бирга берилган шартсиз иссиқ, совуқ ёки оғриқ таъсироти каби томирлар-реакциясини вужудга келтиради (43-расм).

Илгари индифферент бўлган таъсиротга томирлар шартли рефлекс йўли билан, яъни бош мия ярим шарлари пўстлоғи орқали жавоб беради (реакция кўрсатади). Бундай ҳолларда терига ҳеч қандай таъсир кўреатилмагани бўлса ҳам, одамда тегишли сезгилар (иссиқ, совуқ ёки оғриқ сезгиси) пайдо бўлади. Спортчилар машқ ёки мусобақа бошлашдан аввал стартда турганда юрак фаолияти ва томирлар тонуси ўзгариши сабабли қон босимининг кўтарилиши ҳам бош мия ярим шарлари пўстлоғининг таъсир этишини кўрсатади.

43 расм

Қунироқ товуши оғритувчи температура таъсири билан берилгандаги шартли томир торайиши рефлекс

Юкоридаги эгричизик қул плетизмограммаси, пастда шартли ва шартсиз таъсиротлар белгиси



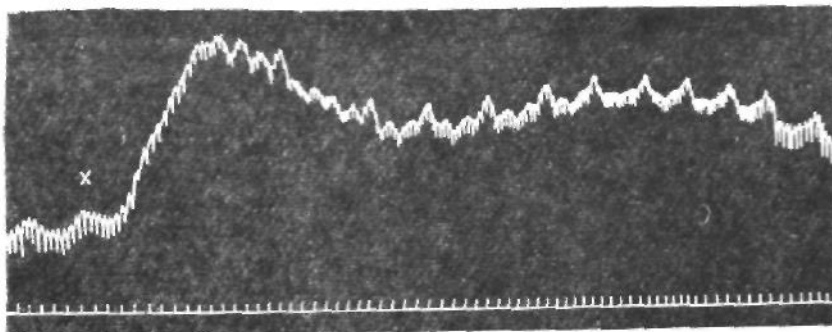
### Томирларга гуморал таъсирлар

Қон томирларини баъзи гуморал агентлар торайтиради, бошқалари эса кенгайтиради. Буйрак усти безлари мағиз қаватининг гормони — *адреналин* ва гипофиз орқа бўлагининг гормони — *вазопрессин* томир-

ларни торайтирувчи моддалар киради.

Адреналин тери скелет мускуллари, қорин бўшлиғи органлари билан ўпканинг артерия ва артериолаларини торайтиради. Баъзи маълумотларга қара-ганда, юракнинг тож томирлари ва мия томирлари адреналин таъсирида кенгаяди.

Вазопрессин асосан артериолаларга ва капиллярларга таъсир этиб уларни торайтиради. Адреналин сингари вазопрессин ҳам томирларга жуда кичик концентрацияда таъсир кўрсатади. Масалан, иссиқ қонли



44-расм. Итнинг қон босимига адреналин таъсири. X — адашган нервлари қирқилган ит вечаига 1 мг адреналин юбориш.

ҳайвонларнинг томирлари қондаги адреналин концентрацияси  $1 \cdot 10^{-7}$  га тенг бўлганда ҳам тораяди. Адреналин ва вазопрессин томирларни торайтиргани учун қон босимини жуда кўтариб юборади (44-расм).

Буйракларда томирларни торайтирувчи модда ҳосил бўлади. Буйракларга қон келиши камайганда бу модда кўпроқ ҳосил бўлади. Итнинг буйрак артериялари қисман қисилганда артериолалар торайиб, қон босимининг барқарор кўтарилиш сабаби шу. Қон босимини шу тарика кўтариш учун буйрак артерияларига қисқич солинади, бу қисқич буйрак артерияларини қисади-ю, бутунлай пучайтирмайди. Буйракларга шундай таъсир этиш сабабли, гавданинг нормал иннервацияланган барча органларида ҳам, нервлари қирқилган органларда ҳам артериолалар тораяди. Демак, артериолаларнинг торайиши томир торайтирувчи марказ тонусининг ортишига боғлиқ бўлмай, балки артериолаларга гуморал агент таъсир этишига боғлиқ.

Буйракларда ҳосил бўладиган модда *ренин* деб аталган. У — томирларни ўзича торайтира олмайдиган фермент. Ренин қонга ўтиб, плазма глобулинларидан бири — *гипертензиногенга* таъсир этиб, уни томирларни актив торайтирувчи модда — *гипертензин*, ёки *ангиотонинга* айлантиради (гипертензин — молекуляр оғирлиги гипертензиногенникидан камроқ бўлган полипептид).

Буйраклар нормал микдорда қон олиб турганда ренин айтарлик кўп ҳосил бўлмайди. Буйрак томирлари қисилганда, шунингдек бутун томирлар системасидаги қон босими пасайиб кетганда ренин кўплаб ҳосил бўлади. Итдан қон чиқариб, қон босими пасайтирилса, буйраклар қонга ренинни кўп чиқара бошлайди, натижада томирлар торайиб, қон босими нормал даражага келади.

Нормал шароитда буйраклар озгина ренин чиқарганда гипертензин қонда йиғилиб қолмайди, чунки у ҳосил бўлган сайин қондаги, *гипертензиназа* ферменти таъсирида парчаланиб туради.

Ренин ва унинг томирларни торайтириш механизми кашф этилганлиги клиника учун катта аҳамиятга эга: бу кашфиёт буйракларнинг баъзи касалликларида қон босимининг кўтарилиши (*буйрак касаллиларидаги гипертония*) сабабларини тушунтириб берди.

Барча парасимпатик нервларнинг ва симпатик вазодилататорларнинг охирларида ҳосил бўладиган *ацетилхолин* томир торайтирувчи моддаларга киради. Ацетилхолин (шунингдек холиннинг бошқа ҳосилалари ҳам) майда артерияларни кенгайтиради. У қонда тез емирилиб кетади. Шунинг учун физиологик шароитда ацетилхолин томирларга соф маҳаллий таъсир кўрсатади, яъни қайси жойдаги нерв охирларида ҳосил бўлса, ўша жойда таъсир этиш билан чекланади.

Томирларни кенгайтирувчи иккинчи модда — *гистамин* меъда-ичак деворларида, шунингдек бошқа бир қанча органларда, жумладан терида (у таъсирланганда) ва скелет мускулларида (улар ишлаётган вақтда) ҳосил бўлади. Гистамин капиллярларни кенгайтиради. Мушук. венасига 1—2 мг гистамин юборилса, юрак аввалгидай куч билан қисқараверади-ю, унга қон кам келиши сабабли артериал босим кескин даражада пасаяди: ҳайвоннинг ҳамма қони бўшашган капиллярларга, асосан қорин бўшлиғипинг капиллярларига йиғилиб қолади (*гистамин шоки*).

Гистамин терининг қизариш реакциясида қатнашади. Ҳар хил таъсиротлар, масалан, терини ишқалаш, иссиқлик, ультрабинафша нурлар таъсирида тери қизаради.

Скелет мускуллари ишлаётганда унда гистамин ва ацетилхолиндан ташқари, томирларни кенгайтирувчи яна бир қанча бошқа моддалар, масалан: аденозинтрифосфат кислота ва унинг парчаланиш маҳсулотлари (жумладан, аденил кислота), сут ва кўмир кислоталари ҳосил бўлади ёки боғланган ҳолатидан ажралиб чиқади.

Томирларни торайтирувчи гуморал факторларга ичак шиллиқ пардасида ва бош миянинг баъзи қисмларида ҳосил бўлувчи *серотонин* (*5-гидроокситриптамин*) *киради*. Серотонин қон ивиётганда қон пластинкаларининг парчаланишидан ҳам ҳосил бўлади. Бу ҳолда серотониннинг ҳосил бўлиши физиологик аҳамиятга эга, чунки у томирларни торайтириб, жароҳатланган томирдан қон кетишига тўсқинлик қилади.

### **Организмда айланиб юрган (циркуляция қилувчи) қон миқдорининг бошқарилиши**

Тўқима ва органлар қон билан нормал таъминланиши учун организмда айланиб юрган қон ҳажми билан барча томирлар системасининг умумий сифими ўртасида муайян нисбат бўлиши зарур. Бир қанча нерв ва гуморал регулятор механизмлар шунга имкон беради. Қон йўқотилгач организмда айланиб юрган қон миқдори камайиши муносабати билан организм кўрсатадиган реакцияларни мисол тариқасида кўриб чиқайлик.

Организм қон йўқотганда юракка қон камроқ келади ва артериал босим пасаяди. Артериал босимнинг бундай пасайишига жавобан уни нормал даражага келтиришга доир реакциялар рўй беради. Аввало томирлар рефлекс йўли билан тораяди, қон унча кўп кетмаган бўлса, пасайган қон босими томирларнинг торайиши туфайли кўтарилади. Бундан ташқари, организм қон йўқотганда томирларни торайтирувчи гормонлар: буйрак усти безларидан адреналин, гипофиздан вазопрессин чиқиши рефлекс йўли билан кучаяди. Бу моддалар секрецияси кучайганда ҳам шунингдек томирлар, аввало артериолалар тораяди. Бундан ташқари, юрак қисқаришлари рефлекс йўли билан тезлашиб ва кучайиб тургани туфайли, пасайган қон босими бараварланиб қолади.

Мазкур нерв-гуморал реакциялар мавжудлигидан, бирданига қон йўқотилганда артериал босим бир неча вақт етарлича юқори даражада туриши мумкин. Қон йўқотишда артериал босимнинг сакланиб туришида адреналин ва вазопрессиннинг муҳим роль ўйнаши шундан кўринадики, гипофизи ва буйрак усти безлари олиб ташланган ҳайвон қон йўқотганда, шу безлари бутун бўлиб қон йўқотган ҳайвонга қараганда эртароқ ўлиб қолади. Бирданига қон йўқотишда қон босими сакланиб туриши учун тўқима суюқлиғининг томирларга ўтиши ва *қон деполари* деб аталувчи органларда тўпланган қоннинг умумий қон оқимига ўтиши ҳам аҳамиятли, томирларда айланиб юрувчи қон миқдори шу тариқа ошади ва артериал босим шу йўл билан кўтарилади.

Қон йўқотишнинг маълум чегараси бор, бу чегарадан ўтгач регулятор механизмлар (томирларнинг торайиши, қоннинг деполардан чиқиши, юракнинг зўр бериб ишлаши)дан биронтаси ҳам қон босимини нормал даражада саклаб тура олмайди: организм ўзидаги қоннинг тахминан ярмини йўқотса, қон босими тезда пасая бошлайди ва нолгача тушади, бу эса ўлимга олиб келади.

**Қон деполари.** Одам тинч турганда организмда мавжуд қоннинг умумий массасидан 45—50% гачаси қон деполарида: талоқ, жигар, тери остидаги томирлар чигалида ва ўпкада

бўлади. Талокда 500 мл қон бор, у циркуляцияда деярлик бутунлай қатнашмаслиги мумкин. Жигар томирларида ва тери остидаги томирлар чигалида (одамнинг шундай чигалида 1 литргача қон бўлиши мумкин) қон бошқа томирлардагига нисбатан анча (10—20 баравар) секин айланади. Шунинг учун бу органларда қон ушланиб қолади ва улар гўс қон резервуарлари, бошқача айтганда, *қон деполари* ҳисобланади.

*Талокнинг* резервуар функцияси томирларининг махсус тузилганлиги туфайли юзага чиқади. Ундаги қон капиллярлардан аввал веноз синусларга киради, шундан кейингина веналарга ўтади. Синусларнинг диаметри уларнинг қон билан тўлишига қараб турлича бўлади ва 12 дан 40 мк гача боради. Синуснинг венага ўтадиган жойида сфинктер бор, у қисқарганда қон синусда ушланиб қолади ва синус диаметри катталашади. Қон плазмаси синус девори орқали тўқима суюқлиғига ўтади, шу туфайли талокда қон таначаларининг концентрацияси бошқа органлар томирларидагига нисбатан ортиқроқ. Талокдаги веноз синус-ларнинг сфинктерлари бўшашганда қон улардан веналарга бемалол ўтади ва умумий циркуляцияга қўшилиб кетади.

Айланиб юрувчи (циркуляциядаги) қон миқдорини талок бошқариб туришини ўтган асрдаёқ И. М. Сеченов, С. П. Боткин ва И. Р. Тарханов кўрсатиб ўтишган. Турли шароит (бўғилиш, қон йўқотиш, жисмоний иш) талок ҳажмига таъсир этишини Д. Баркрофт мушуклар устидаги тажрибаларда рентген нурлари ёрдам-и билан мукамал текширган.

Одатдаги шароитда талокни рентген нурлари ёрдамида кузатиш мумкин эмас, чунки рентген нурлари туширилганда талок айтарлик соя бермайди. Бу қийинчиликни бартараф қилиш учун талокнинг паренхимасига ва силлиқ мускулларига шикаст етмайдиган қилиб талок юзасига бир талай металл кнопка қаданган, шунга кўра талок қисқариш ва кенгайиш қобилиятини сақлаб қолган. Операцион жароҳатни тикиб қўйишган ва ҳайвон тузалгунча уни парвариш қилиб туришган. Шундай ҳайвонлар рентген нурлари билан текширилганда кнопкаларнинг ўрнига қараб талокнинг катталигини аниқласа бўлади. Бошқа тажрибаларда қорин деворига целлулоид дарча қўйишган, бу дарча шундай жойлашганки, талокнинг катталигини ва контурларини кузатса бўлади.

Талокдаги қонда эритроцитлар томирларда айланиб юрган қондагига нисбатан кўпроқ ва гемоглобини ҳам 15% ортиқ бўлгани учун талокдаги қон умумий циркуляцияга қўшилиши билан кислород ҳам кўпроқ ташилади.

Қондаги кислород миқдори камайганда талок рефлекс йўли билан қисқаради ва ўзидан қўшимча миқдорда қон сиқиб чиқаради. Шунинг учун: 1) қон йўқотилганда, 2) атмосфера босими ёки қондаги кислороднинг парциал босими пасайганда, 3) ис газидан заҳарланишда, 4) хлороформ ёки эфир наркозида, 5) жисмоний иш бажаришда ва шунга ўхшаш ҳолатларда талок қисқаради.

Организм тинч турганда талок кенгайган, кўпроқ қонга тўлган, шу туфайли циркуляциядаги қон миқдори камайган бўлади.

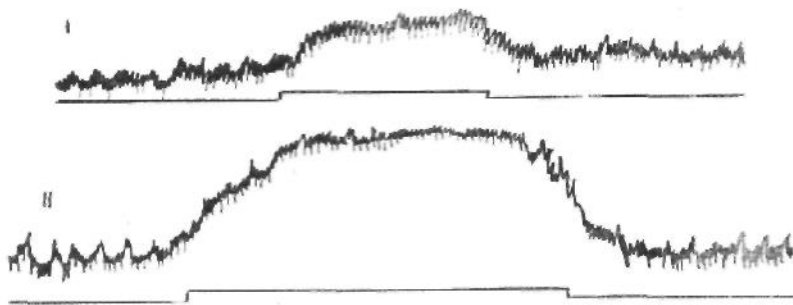
Жигар қон депоси сифатида катта роль ўйнайди. Жигар веналарининг йирик тармоқлари деворида мускул тутамлари бор, улардан сфинктерлар ҳосил бўлади, булар қисқарганда веналарнинг қуйиладиган жойи торайиб жигардан қоннинг оқиб чиқиб кетиши қийинлашади. Шу тариқа, жигарда қон ушланиб қолади ва бу орган қонга кўпроқ тўлишади. Жигардаги қон умумий циркуляциядан талокдаги қон каби четда қолмайди, бироқ жигар веналаридаги сфинктерлар қисқарган бўлса қон юриши сусаяди.

Талок ва жигарнинг қонга тўлиши, бинобарин, қон деполари сифатидаги функцияси рефлекс йўли билан бошқарилади.

**Циркуляциядаги қон тақсимотининг ўзгариши.** Бирор органлар системаси ишлаётган вақтида *циркуляциядаги қон қайтадан тақсимланади*. Ишлаётган органлар гавданинг бошқа соҳаларидаги қон таъминотининг камайиши ҳисобига кўпроқ қон олади. Организмда ички органларнинг томирлари билан тери ва скелет мускулларининг томирлари ўртасида қарама-қарши реакциялар борлиги аниқланган. N. splanchnicus-дан иннервацияланувчи соҳанинг томирлари кенгайиши туфайли ҳазм органларига овқат ҳазм қилиш даврида кўпроқ қон келиши, айтили вақтда тери ва скелет мускулларининг камроқ қон олиши бундай қарама-қарши реакцияларга мисол бўла олади.

Ақлий иш бажарилаётган вақтда миёга кўпроқ қон келади. Буни кўрсатиб бериш учун текшириладиган киши тарози сингари мувозанатланган горизонтал майдончага ётқизиilib,

бирор арифметик масалани ечиш буюрилади; шунда бошга қон кўп келгани учун майдончанинг бош турган томони огиб кетади. Яқинда шунга ўхшаш тажрибалар электр тарозидан иборат бўлган асбоб ёрдамида ўтказилди, бу асбоб кушеткада ётган одамнинг боши остига қўйилади. Қиши арифметик масала ечаётганда бош томирларининг кенгайиши туфайли мияга қон кўпроқ келади, бинобарин, бош вазни ошади (45-расм).



45-расм. Арифметик масала ечаётган одам бошига қон келишининг ўзгариши (бош вазнининг ўзгаришига қараб аниқланади) (Е. Б. Бабский ва ҳамкорларидан). Юқорида — икки хоналик, пастда — уч хоналик сонлар кўпайтирилганда.

Зўр бериб жисмоний иш қилинганда ҳазм органларининг томирлари тораяди, скелет мускулларига қон келиши эса кучаяди. Ишлаётган мускуллар қисқараётганда уларда модда алмашинуvidан ҳосил бўлувчи турли моддалар (сут ва кўмир кислоталари, аденил кислота унумлари, гистами, ацетилхолин) шу мускулларнинг томирларини кенгайтиради (маҳаллий таъсир), томирлар рефлекс йўли билан ҳам кенгаяди, ишлаётган мускуллар эса шунинг натижасида кўп қон олиб туради. Масалан, бир қўл ишлаётганда фақат шу қўлдаги томирлар кенгайибгина қолмай, иккинчи қўл томирлари, шувингдек оёқлардаги томирлар ҳам кенгаяди. Плетизмографик тажрибалар ўтказиб, бунга ишониш мумкин. Муҳит температураси кўтарилганда теридаги артериолалар билан капиллярларнинг кенгайиши ҳам қоннинг қайта тақсимланиши реакцияларига киради. Бу реакция теридаги терморцепторлар таъсирланиши оқибатида рўй беради. Бу реакциянинг физиологик моҳияти шуки, гавда юзасининг кенгайган майда томирлари орқали ўтаётган қон иссиқликни кўпроқ беради.

Организм горизонтал вазиятдан вертикал вазиятга ўтганида ҳам қон қайтадан тақсимланади. Вертикал вазиятда веноз қоннинг оёқлардан оқиб кетиши қийинлашади ва пастки кавак вена орқали юракка кирадиган қон миқдори камаёди (юрак рўй-рост кичрайганлиги рентген нурлари ёрдамида текшириб билинади).

Горизонтал вазиятдан вертикал вазиятга ўтилганда оёқ веналарида қон дамланиб қолиши сабабли, юракка келадиган веноз қон нормада келадиган миқдорининг 1/10-1/9 қисмича камайиши мумкин.

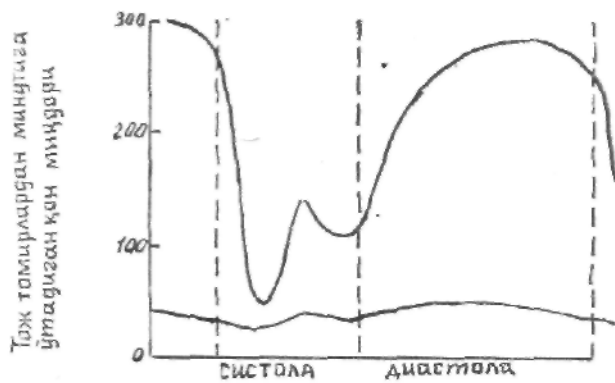
## ЮРАК ВА УПКАДА ҚОН АЙЛАНИШИ

### Юракнинг тож томирларида қон айланиши

Юрак *коронар*, ёки *тож томирлардан* қон олади. Бошқа томирларга қарама-қарши ўлароқ, тож томирларда қон асосан диастола вақтида ўтади. Қоринчаларнинг таранглиниш фазасида миокарднинг қисқариши ундаги майда артерияларни шу қадар қисиб қўядики, шу пайтда тож артерияларда қон ўтиши жуда ҳам сусаяди (46-расм). Қоннинг бир қисми юрак веналаридан ўнг бўлмага қуйилувчи коронар синусга ўтади. Асосан чап қоринча веналаридан келадиган қон (тахминан 75—90%) шу ерга тушади. Бўлмалараро тўсиқ билан ўнг бўлма миокардидан келувчи қоннинг кўпчилик қисми бир талай майда Тебезия томирлари орқали ўнг қоринчага тушади.

Одамнинг тож томирларидан минутига 200—250 мл қон ўтади, бу юрак минутли ҳажмининг қарийб 4—6% ини ташкил этади. Жисмоний иш вақтида тож томирлардан минут сайин ўтувчи қон миқдори 3—4 л гача етиши мумкин.





46-расм. Чап (юкорида) ва ўнг (пастда) тож артерияларидан оқиб ўтадиган қон миқдори (А. Гайтондан).

Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда тож томирлар боглаб қуйилганда ёки одамнинг тож томирлари жуда ҳам торайганда (спазм), ёхуд тромб билан беркилиб қолганда (тромбоз) юрак иши бузилади, қисқариш ритми сусаяди ва бузилади ва юрак ҳатто диастолада тўсатдан тўхтаб қолади.

Одам ва ҳайвонларнинг *коронар синусини катетеризация қилиш*, яъни бу синусга периферик вена орқали ингичка резина най киритиш техникаси сўнгги йилларда ишлаб чиқилди. Бирор артериядан ва коронар синусдан бир вақтда қон олинганда ана шу қон порцияларидаги турли моддаларнинг миқдор фарқини таққослаб кўриб, шу моддаларнинг миокардда қанча истеъмол қилинганини аниқласа бўлади. Юрак қондан кислородни бошқа органларга нисбатан кўпроқ олиши шу усулда аниқланган. Юрак кислородга ёлчимаганда тузук ишлай олмайди ва оғриқ сезгилари пайдо бўлади. Нормал физиологик шароитда бундай ходиса рўй бермайди, чунки қонда кислород камайганда коронар томирлар кенгаяди ва юракка қон келиши кўпаяди. Нафас тўхтатиб турилганда тож томирлардан икки барабар кўп қон ўтиши мумкин. Коронар томирларда қон оқишини нерв ва гуморал механизмлар бошқаради.

Коронар томирларга симпатик ва парасимпатик нервлар ва турли моддаларнинг таъсир этиш характерини аниқлаш қийинлигига сабаб шуки, нервлар таъсирланганда ҳам, турли моддалар киритилганда ҳам тож томирлардан қон айланишигина эмас, юрак мускулининг иши ҳам ўзгаради. Модомики шундай экан, коронар томирлардан қон ўтиши нима сабабдан ўзгаради: юрак қисқаришларининг ва, бинобарин, миокардда модда алмашинувининг ўзгаришиданми ёки бўлмаса текширилаётган модда юрак томирлари деворига бевосита таъсир этаётганлигиданми — буни билиш кўпинча қийин бўлади.

Тож томирларда қон айланишини ўрганган турли тадқиқотчилар чиқарган хулосалардаги зиддият ҳам шундан келиб чиқади. Масалан, бир гуруҳ тадқиқотчилар симпатик нерв тож томирларни кенгайтиради дейди, иккинчи гуруҳ тадқиқотчилар эса коронар томирларни симпатик нервлар торайтиради деб билади.

### Упкада қон айланиши

Упка қон айланишининг иккала доирасидан қон олади: (қон айланишининг кичик доираси ўпка артерияси орқали веноз қонни ўпка альвеолаларининг капиллярларига нафас процессида газ алмашинуви учун олиб келади, қон айланишнинг катта доираси эса ўпка тўқимасининг озикланиши учун бронх артериялари орқали артериал қон олиб келади. Қон айланишининг катта ва кичик доираларидаги томирлар ўпкада бир-биридан бутунлай ажралмаган: капиллярлари орасида анастомозлар бор. Бу анастомозларда қон фақат бир

йўналишда — бронх артерияларининг капиллярларидан ўпка артерияларининг капиллярларига оқиб боради. Қон айланиш кичик доирасидаги капиллярлар тў-рининг умумий юзаси қарийб  $140\text{ м}^2$ . Қон зарралари ўпкадан тахминан 6 секундда ўтиб кетади, улар ўпка капиллярларида 0,7 секунд туради ва шу ерда газ алмашинади.

Қон айланиш кичик доирасидаги томирларнинг қон оқимига кўрсатадиган қаршилоти қон айланиш катта доирасининг томирлари кўрсатадиган қаршиликка қараганда тахминан 10 барабар кам. Бунинг асосий сабаби шуки, ўпка артериолаларининг диаметри кенг бўлиб, 80 мк гача (қон айланиш катта доирасидаги артериолалар диаметри 12 мк дан ошмайди). Қон айланиш кичик доирасининг томирларида қаршилик камроқ бўлгани учун ўнг қоринча озроқ нагрузка билан ишлайди ва чап қоринчага қараганда бир неча барабар кам босимни ҳосил қилади.

Одамнинг ўпка артериясига катетер ёки игна сукиб ундаги қон босими ўлчанганда максимал босим 25—30 мм оимоб уст. га тенг эканлиги аниқланди. Минимал босим 5—10 мм ни, пульс фарқи 15—20 мм ни ташкил қилади. Упка артериясидаги ўртача босим аортадаги ўртача босимдан 5—6 барабар камроқ.

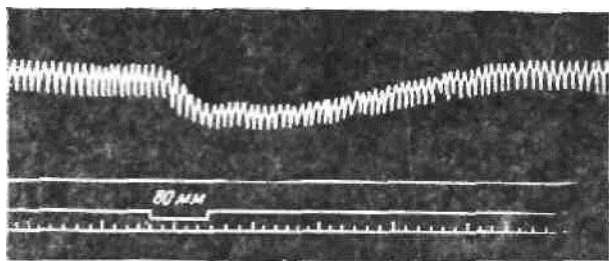
Упка томир торайтирувчи иннервацияни орқа мия кўкрак бўлимининг юқори қисмидан, асосан, учинчи—еттинчи кўкрак сегментларидан олади, ўпка нервлари симпатик системага киради. Юлдузсимон симпатик тугун таъсирланганда ўпка доираси томирларининг тонуси ортиб, ўпка артерияларидаги босим анча кўтарилади. Адреналин ҳам шундай таъсир кўрсатади; ацетилхолин, аксинча, ўпка томирларини кенгайтиради.

Упка томирларининг сиғими ортиши ёки камайиши мумкин. Масалан, организмга адреналин юбориб, қон айланиш катта доирасида қон оқимига қаршилиқ анча оширилса, ўпкада қон кўпаяди.

Упка томирларининг сиғими доимий бўлмагани учун унинг қонга тўлиши организмдаги умумий қон миқдорининг 10—25% доирасида ўзгариб туриши мумкин. Шундай қилиб, ўпка организмдаги қон деполаридан биридир.

Қон айланиш катта доирасининг томирларидаги қон босими томирларнинг рефлексоген зоналаридан бошланувчи рефлекс туфайли кўтарилган вақтда юрак иши рефлекс йўли билан сусайса ва қон айланиш катта доирасидаги томирлар кенгайса, ўпка доирасининг қонга тўлиши рефлекс йўли билан кучаяди. Шунинг натижасида қон босими барабарланиб қолади, қон айланишининг катта ва кичик доиралари ўртасида қон қайтадан тақсимланади.

Қон айланиш катта доирасидаги томирларнинг рецепторларидан бошланувчи рефлекслар ўпка доирасининг сиғимини бошқаради, шу билан бир қаторда, Г. Швигк ва В. В. Парин тесқари рефлексни — ўпка томирларидан катта доира томирларига ўтадиган рефлексни тасвир этишди. Бу рефлекс қон айланиш кичик доираси қонга тўлиб кетганда ўпка томирларидаги босимнинг ортишидан вужудга келади. Рефлекс



47-расм. Упка томирларидаги босим ошганда ўпка артериясида қон босимининг пасайиши (В. В. Париндан).

Юқоридаги чизик — ўпка артериясидаги қон босимининг ўзуви;  
иккинчи чизик — қон босимининг нуль чизиги; учинчи чизик —  
ўпка артерияларидаги босим симоб устуни ҳисобида 80 мм га  
кўтарилган дақиқа; пастда — вақт белгиси.

юрак ишини секинлаштиради, қон айланиш катта доирасидаги томирларни кенгайтиради, талоқ ҳажмини катталаштиради. Буларнинг ҳаммаси қон айланиш катта доирасидаги умумий қон

микдорини оширади, кичик доирадаги қон микдорини эса шунга яраша камайтиради. Қоннинг бундай қайта тақсимлаиши ўпкада қон дамланиб қолишига тўсқинлик қилади. Нагрукани камайтирадиган бу рефлекснинг физиологик аҳамияти шуки, у юрак ишини енгиллатади ва қон айланишини нормаллаштиради (47-расм).

## ЛИМФА ВА УНИНГ АЙЛАНИШИ

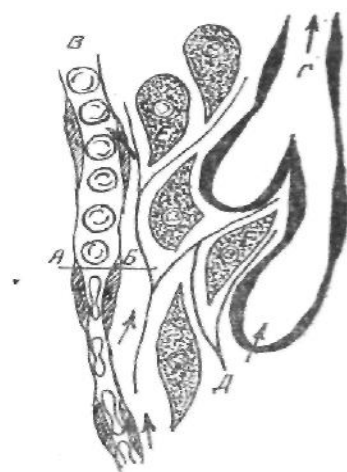
Организмда қон томирлари системаси билан бир қаторда лимфа томирлари системаси ҳам мавжуд. У берк капиллярларнинг сертармоқ тўридан бошланади (48-расм). Капиллярларнинг деворлари юксак даражада ўтказувчан бўлиб, коллоид эритмаларни ва суспензияларни сўриб олади. Лимфа капиллярлари лимфа томирларига қуйилади, буларнинг ичидаги суюқлик — *лимфа* иккита йирик лимфа йўлига — бўйин ва кўкрак лимфа йўлларига оқиб боради, бу йўллар ўмров ости веналарига қуйилади.

Қон томирларида қон гавда тўқималарига оқиб боради ва улардан оқиб кетади. Бунга қарама-қарши ўлароқ, лимфа томирлари лимфанинг оқиб кетиши учун, яъни тўқималарга келган суюқликнинг қонга қайтиши учун хизмат қилади. Лимфа томирлари органлардаги *тўқима суюқлиги* (ёки *интерстициал суюқлик*)нинг ортикчасини олиб кетувчи бир нав дренаж системасидир.

Тўқималардан қайтиб кетаётган лимфа веналарга бора туриб биологик филтрлар — *лимфа тугунлари* орқали ўтиши ғоят муҳим. Организмга кирган баъзи ёт зарралар, масалан, бактериялар, чанг донлари ва ҳ. к. лимфа тугунларида ушланиб қолади ва қонга ўтмайди. Лимфа капиллярларининг девори қон томир капиллярларининг деворига нисбатан кўпроқ ўтказувчан бўлгани учун, организмга ёт зарралар қон томир капиллярларига эмас, балки лимфа капиллярларига ўтади.

### Лимфанинг таркиби ва хоссалари

Организм оч қолганда ёки унча ёғли бўлмаган таом егандан кейин лимфа йўл-ларидан йиғилган лимфа рангсиз, деярлик тиниқ суюқлик бўлиб, оксилларнинг тахминан икки баравар камлиги билан қон плазмасидан фарк қилади. Кўкрак йўлининг лимфаси, шунингдек ичакнинг лимфа томирларидан ёғли таом ейилгандан 6—8 соат кейин олинган лимфа сутдай оқ бўлиб, тиниқ эмас, чунки унда ичакдан сўрилган эмульсияга айланган ёғ зарралари бор. Лимфада оксиллар камроқ бўлгани учун унинг ёпишқоқлиги ва солиштирама оғирлиги қон плазмасиникидан кам. Лимфа иш-қорий реакцияли.



48-расм. Қон ва лимфа капиллярларининг узаро муносабатлари схемаси

А-Б- капилляр артериал кисмининг веноз кисмига утиши  
В-қон томир капилляри  
Г-лимфа капилляри  
Д-кушувчи тола капиллярлари

Лимфада фибриноген борлигидан , у ивиб , говак,пича саргиш лахта кила олади.

Турли орган ва тукималардан окиб кетадиган лимфанинг таркиби уша орган тукималарнинг моддалар алмашинуви ва фаолият хусусиятларига караб турлича булади .Масалан , жигардан окиб кетувчи лимфада оксиллар оёқ-қўллардан кела-диган лимфаникига қараганда кўпроқ. Ички секреция безларининг лимфа томирларидаги лимфада гормонлар бор.

Одатда лимфада эритроцитлар йўқ, фақат жуда озгина донали лейкоцитлар бор, булар қон томир капиллярларидан уларнинг эндотелий девори орқали чиқиб, тўқима ёриқларидан лимфа капиллярларига киради. Қон томир капиллярлари шикастланганда, жумладан, ионловчи радиация таъсир этганда капилляр деворининг ўтказувчанлиги ортади, кейин лимфада анчагина эритроцитлар ва донали лейкоцитлар пайдо бўлиши мумкин. Кўкрак йўлининг лимфасида бир талай лимфоцитлар бўлади (баъзи авторларнинг ҳисобича одамнинг 1 мм<sup>3</sup> лимфасида 2000 дан 20000 гача лимфоцит топилади). Бунга сабаб шуки, лимфоцитлар лимфа тугунларида ҳосил бўлади ва улардан лимфа оқими билан қонга ўтиб кетади.

### **Лимфанинг силжиб бориши**

Лимфа ҳосил бўлиши қон плазмасида эриган бир қанча моддалар ва сувнинг қон томир капиллярларидан тўқималарга, сўнгра тўқималардан лимфа капиллярларига ўтишига боғлиқ.Лимфа ҳосил бўлиш механизмини ўтган асрнинг 50-йилларида К. Людвиг биринчи марта тушунтириб берган. К. Людвигнинг фикрича, бу процесс суюқликнинг капиллярлар девори орқали филтрланиши (филтрация) дан келиб чиқади. Қон томир капиллярларининг чидаги ва сиртидаги гидростатик босимлар фарқи филтрациянинг ҳаракат-лантирувчи кучи ҳисобланади, Масалан, қон чиқариш натижасида қон бооими пасайганда лимфа ҳосил бўлишининг сусайиши ёки бутунлай тўхтаб қолиши Людвиг тасаввурига далил бўлиб хизмат килади. Бирор органдан бошланувчи веналар қисиб қўйилса, капиллярларда қон босими жуда ҳам кўтарилиб, лимфа ҳосил бўлишини кучайтиради.

Ҳозирги тасаввурларга кўра қон томир капиллярларининг девори ярим ўтказувчан мембранадан иборат. Ана шу мембранадаги ультрамикроскопик тешиклар орқали филтрация рўй беради. Турли органларнинг капиллярлари деворидаги тешикларнинг катталиги, демак, капиллярларнинг ўтказувчанлиги ҳам ҳар хил. Масалан, жигар капиллярларининг девори скелет мускулларидаги капиллярлар деворига қараганда кўпроқ ўтказувчан. Кўкрак лимфа йўлидан ўтувчи лимфанинг тахминан ярмидан кўпроғи жигарда ҳосил бўлиши шу билан тушунтирилади.

Турли физиологик шароитда, масалан, капиллярлар захари деб аталувчи моддалар (гистамин ва б. қ.) нинг қонга кириши сабабли капиллярлар ўтказувчанлиги ўзгариши мумкин.

Лимфа ҳосил бўлишининг филтрация назарияси Э. Старлинг асарларида янада тараққий топди. Лимфа ҳосил бўлишида қон томир капиллярлари билан тўқималардаги гидростатик босимлар фарқидан ташқари, қон билан тўқима суюқлигининг осмотик босимлар фарқи муҳим роль ўйнашини Э. Старлинг кўрсатиб берди. Қоннинг катта осмотик босими плазма оксилларининг капиллярлар девори орқали ўта олмаслигига боғлиқ. Плазманинг оксиллари ҳосил қиладиган осмотик босим (коллоид-осмотик, ёки онкотик босим, ) капиллярлар қонида сувнинг ушланиб туришига ёрдам беради. Шундай қилиб, қон капиллярлари девори орқали суюқлик филтрланишига ва лимфа ҳосил бўлишига капиллярлардаги қоннинг гидростатик босими ёрдам беради, плазманинг онкотик босими эса тўсқинлик қилади. Қайси органларда капиллярлар кам ўтказувчан, тўқима суюқлиги билан лимфада оксиллар кам бўлса, ўша органлар (мускуллар, тери)да плазманинг онкотик босими капилляр девори орқали суюқлик филтрланишига айниқса кучли таъсир кўрсатиши керак. Жигарда

капиллярларнинг ўтказувчанлиги юқори, лимфада эса оксиллар кўп бўлгани учун қон билан лимфанинг коллоид-осмотик босимлар фарқи унча катта эмас, шу сабабли лимфа ҳосил бўлиши тезроқ боради ва умумий қон босимига кўпроқ боғлиқ бўлади.

Қон оксилларининг осмотик босими лимфа ҳосил бўлишига тўсқинлик қилади, қоннинг юқорида гидростатик босими эса лимфа ҳосил бўлишини кучайтиради, шу сабабли филтрацион босим кучини аниқлаш учун капиллярлардаги қон босими миқдоридан қон билан лимфанинг коллоид-осмотик босимлар фарқини аниқлаш зарур.

Баъзи маълумотларга кўра, қон томир капиллярининг фақат артериал учидан яъни бош қисмида суюқлик филтрланади, чунки бу ерда қон босими плазма оксилларининг онкотик босимидан юқори. Капиллярнинг веноз учидан эса, аксинча, қарама-қарши процесс рўй беради, яъни суюқлик тўқимадан капиллярларга ўтади. Бунинг сабаби шуки, капиллярнинг артериал учидан веноз учига томон қон босими тахминан 10—15 мм иасаяди, онкотик босим эса қоннинг бир қадар қуюқланиши сабабли кўтарилади.

Қоннинг коллоид-осмотик босими пасайганда суюқлик қондан тўқимага тез ўта бошлайди. Орган томирлари коллоидсиз Рингер эритмаси билан ювилганда шундай бўлади; айтиш вақтида орган тез шишади. Венага кўплаб физиологик эритма юборилганда лимфа ҳосил бўлиши кучаяди. Эритмага 7% ли декстран полисахарида ёки оксил препарати — казеин аралаштирилса, лимфа ҳосил бўлиши кучаймайди ва тўқималар шишмайди. Ҳозир айтилган моддалар коллоид бўлгани учун томир деворидан ўтмайди.

Тўқима суюқлиги ёки лимфа осмотик босимининг ортиши лимфа ҳосил бўлишига ёрдам берувчи фактор бўла олади. Тўқима суюқлигига ва лимфага бир талай диссимилияция маҳсулотлари қўшилганда бу фактор катта аҳамият касб этади. Модда алмашинуви маҳсулотларидан кўпчилигининг молекуляр оғирлиги кичикроқ бўлгани учун тўқима суюқлигининг осмотик босимини оширади. Йирик молекула бир неча майда молекулага парчаланганда осмотик босим кўтарилади, чунки у одатдаги шароитда молекулалар билан ионлар миқдорига боғлиқ. Зўр бериб ишлаётган органда диссимилияция процесслари кучайган бўлиб, аниқса тўқима суюқлиги билан лимфанинг осмотик босими жуда ошиб кетади. Тўқималардаги осмотик босимнинг кўтарилиши туфайли уларга қондан сув ўтади ва лимфа ҳосил бўлиши кучаяди.

Қонга баъзи *лимфоген моддалар* юборилганда лимфа кўпроқ ҳосил бўлади. Бу моддаларнинг таъсирини оддийгина физик-химиявий ҳодисалар билан тушунтириш мумкин эмас. Қисқичбақа, зулук экстрактлари, ертутдан ажратиб олинган моддалар, пептонлар, гистамин ва б. қ. лимфоген таъсир кўрсатади. Бу моддалар қон плазмасининг онкотик босимини ўзгартирмайдиган миқдорда оз юборилганда ҳам лимфа ҳосил бўлишини кучайтиради. Бунда қон босими аксари кўтарилмайди, кўпинча ҳатто пасаяди, лекин шунга қарамай лимфа ҳосил бўлиши кучаяди.

Лимфоген моддалар таъсирида лимфа ҳосил бўлишининг кучайиш тизими шуки, бу моддалар қон томирлар деворининг ўтказувчанлигини оширади. Лимфоген моддалар яллиғланиш процессига сабаб бўладиган факторлар (бактериялар токсини, куйиш ва шунга ўхшашлар каби) таъсир этади. Бу моддалар таъсирида ҳам капиллярлар ўтказувчанлиги ошади ва яллиғланиш экссудати ҳосил бўлади.

Лимфа ҳосил бўлишида филтрация процессларининг муҳим ролини эътироф этиш билан бирга, капиллярларнинг эндотелий девори қон плазмасини филтрловчи пассив парда эмаслигини кўрсатиб ўтиш лозим. Турли тўқималарда капиллярлар девори орқали қондан лимфага турли моддалар ўтиши ҳам шундан кўриниб турибди. Капиллярлар девори саралаб ўтказа олади. Бу хусусият аниқса мия капиллярларида равшан кўринади. Бошқа органлардаги капиллярлар девори орқали осон ўта оладиган бир қанча моддаларни мия капиллярлари қондан ўтказмайди.

## **Лимфа ҳаракати механизми**

Нормал шароитда организмда лимфа ҳосил бўлиш тезлиги тўқималардан лимфанинг оқиб

кетиш тезлигига тенг. Лимфа суюқлиги лимфа капиллярларидан лимфа томирларига оқиб кетади, бу томирлар бирлашиб, иккита йирик лимфа йўлини ҳосил қилади, бу лимфа йўллари эса веналарга қуйилади. Шундай қилиб, капиллярларда қондан чиққан суюқлик ҳужайрадаги модда алмашинув маҳсулотларини олиб, яна қон оқимиға қайтиб келади.

Лимфанинг силжиб боришида баъзи лимфа томирлар деворининг ритмик қисқаришлари муайян роль ўйнайди. Бу қисқаришлар минутига 8—10 ва ҳатто, баъзи авторлар маълумотиға кўра, 22 марта рўй беради. Лимфа томирларида клапанлар борлигидан томир девори қисқарганда лимфа фақат бир томонға қараб силжийверади.

Тубан умуртқалилардан баъзилари, масалан, бақанинг лимфа системасида махсус органлар — *лимфатик юраклар* бор, булар лимфанинг силжиб боришини таъминловчи насослар вазифасини ўтайди.

Кўкрак бўшлиғидаги манфий босим ва нафас олиш фазасида кўкрак қафаси ҳажмининг ортиши лимфанинг силжиб боришида катта роль ўйнайди. Кўкрак қафасининг ҳажми ортганда кўкрак лимфа йўлининг кенгайиши лимфа томирларидан лимфанинг сурилишиға ёрдам беради.

Ишлаганда ва юрганда қўл-оёқларнинг букилиб-ёзилиб туриши веноз қоннинг юришиға ёрдам бергани каби, лимфа ҳаракатиға ҳам, ёрдам беради. Мускуллар қисқарганда лимфа томирлари қисилади, бу эса лимфанинг фақат бир томонға силжиб боришиға сабаб бўлади.

Одамда кўкрак йўли орқали бир сугкада қарийб 1200—1600 мл лимфа қонға қайтиб келади.

Лимфанинг оқиш тезлиги жуда кам: масалан, отнинг бўйин лимфатомирида лимфа минутига 240—300 мм йўл босади (веналарда қон шу масофани бир секундда босиб ўтади).

Одамнинг йирик лимфа томирларида лимфанинг оқиш тезлигини Д. А. Жданов аниқлаган.

Кўкрак лимфа йўли жароҳатланган эркак кузатиб турилган. Човнинг юза лимфа тугуниға 2 мл бўёқ эритмаси юборилгандан 3 минут кейин бўялган лимфа кўкрак йўлидан чиқа бошлаган.

Йирик лимфа томирларига келувчи нерв толалари морфологик текширишларда топилган, лимфа оқишиға симпатик нервларнинг таъсири эса физиологик экспериментларда кўрсатиб берилган. Чегара симпатик ствол таъсирланганда лимфа томирлари шу қадар каттиқ қисқариб, спазм бўлганки, бу томирларда лимфа ҳаракати тўхтаб қолганини Рушньак ва ҳамкорлари кузатишган Оғриқ тутганда, каротид синусдаги босим ортганда ва кўпчилик ички органларнинг рецепторлари таъсирланганда лимфа оқимининг рефлекс йўли билан ўзгариши А. П. Полосухин лабораториясида кўрсатиб берилди.

#### Турли органларнинг 100 г вазни ҳисобиға улардан 1 минутда ўтадиган қон миқдори

Органлар	Ўтадиган қон миқдори	Органлар	Ўтадиган қон
Калконсимон без	560	Мия	765
Жигар	150	Талок	70
Юрак (тож томирлар орқали)	85	Ошқозон	35
Ичак	50	Қул-оёқ мускуллари	2-3
Буйрак	4200		

## 5 НАФАС

Нафас— бир қанча процесслар йиғиндиси (бўлиб, натижада организм кислород истеъмол қилади ва карбонат ангидрид ажратиб чиқаради.

Одам ва юксак ҳайвонларнинг нафаси куйидаги процессларни ўз ичига олади: 1) ташқи муҳит билан ўпка альвеолалари орасида ҳаво алмашилиши (*ташқи нафас, ёки ўпка вентилизацияси*); 2) альвеоляр ҳаво билан ўпка капиллярларидан ўтаётган қон ўртасида газ алмашилиши (*ўпкадаги газлар диффузияси*); 3) газларнинг қон билан ташилиши; 4) тўқима капиллярларида қон билан тўқималар ўртасида газ алмашилиши (*тўқималардаги газлар диффузияси*); 5) хужайраларнинг кислород истеъмол қилиши ва карбонат ангидрид ажратиб чиқариши (хужайралардаги нафас).

Бу процесслардан тўрт гуруҳини, уларнинг бошқарилиш механизми ва турли шароитда ўтиш хусусиятларини нафас физиологияси ўрганади. Хужайрадаги нафасни асосан биохимия ўрганади, у тўқималардаги оксидланиш процессларини текширади, ана шу процессларда хужайрадаги энергияга бой моддалар парчаланиб ичидаги яширин энергияни юзага чиқаради.

### ТАШҚИ НАФАС

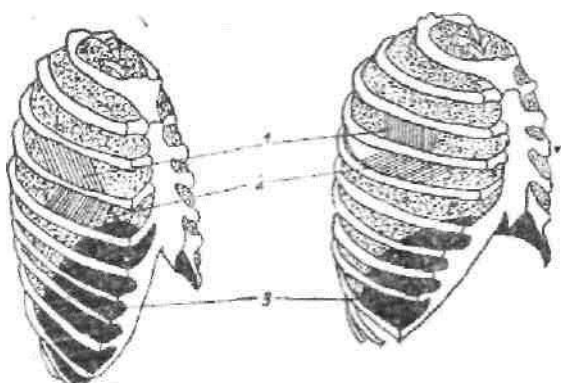
Ташқи нафас, яъни ўпка альвеолалари билан ташқи муҳит ўртасида ҳаво алмашилиши кўкрак қафасининг ритмик ҳаракатлари натижасида юзага чиқади. Нафас олинганда кўкрак қафаси ва ичидаги ўпка ҳажми катталашади, айти вақтда улардаги босим пасаяди ва ҳаво йўллари орқали ўпка альвеолаларига ҳаво киради.

Нафас чиқарилганда кўкрак қафасининг ҳажми кичраяди, ўпка қисман пучаяди, ичидаги босим ортади ва "ҳаво ўпкадан ташқарига чиқади.

Альвеолаларда альвеоляр ҳаво билан қон ўртасида газлар алмашади. Альвеолаларга чирмашган капиллярлардаги қон альвеоляр ҳаво кислородини ютади, капиллярлардаги қондан альвеоляр ҳавога эса карбонат ангидрид ажралиб чиқади. Нафас олиш ва чвқариш процессида альвеолалардаги қоннинг таркиби бетўхтов янгилаииб туради. Нафас олиш пайтида кислородга бой ҳаво альвеолаларга киради, нафас чиқариш пайтида эса карбонат ангидридга бой ҳаво альвеолалардан чикиб кетади. Альвеоляр ҳаво билан қондаги карбонат ангидрид ва кислород шу тариқа маълум миқдорда сақланиб туради.

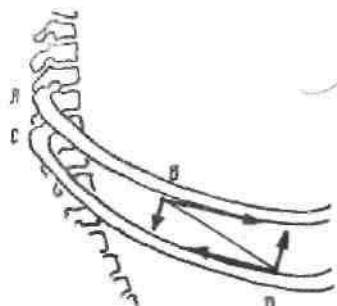
### Нафас олиш механизми

Нафас олиш акти (*инспирация*) кўкрак бўшлиғининг ҳажми учта —: вертикал, сагиттал ва фронтал йўналишларда кенгайиши туфайли рўй беради. Қобирғаларнинг кўтарилиши ва диафрагманинг пастга тушиши натижасида кўкрак бўшлиғи кенгаяди (49-расм).



49-расм нафас олиш (унгда) ва нафас чиқариш (чапда)  
Вактида кўкрак қафаси ва диафрагма ҳолатини кўрсатувчи  
схема

1 — ташқи қобирғалар мускуллари; 2 — ички қобирғалар  
мускуллари; 3 — диафрагма.



50-расм Нафас олиш вақтида қобирғаларнинг механизми

Қобирғалар тўш суягига тоғайлар «билан бириккан, умуртқа поғонасига эса икки нуқтада: қобирға боши — умуртқа танасига, қобирға бўртиғи умуртқанинг ёнбош ўсимтасига бириккан. Нафас чиқариш пайтида қобирғалар пастга тушади; нафас олиш пайтида эса юқорига кўтарилиб, горизонтал вазиятни олади. Бунда тўш суягининг пастки қисми олдинга йўналади, шунинг учун кўкрак қафасининг кўндаланг кесими икки ёнга ва олдиндан орқага қараб кенгаяди.

*Қобирғалараро ташқи мускуллар билан тоғайлараро мускуллар* қисқариши натижасида қобирғалар юқорига кўтарилади. Қобирғалараро ташқи мускуллар бир қобирғадан иккинчисига орқадан ва юқоридан олдинга ва пастга қараб қийшиқ йўналишда боради.

Қобирғалар айланиш нуқтаси уларнинг умуртқа иғонаси билан тузган бўғимларида жойлашган иккинчи хил ричаглардан иборат (50-расм, *A* ва *C* нуқталари). Қобирғалараро ташқи мускуллар қисқарган вақтда қобирғаларни бир-бирига яқинлаштириши керак эди, бироқ мускуллар ёпишган жойнинг пастки (*I*) да куч моменти юқоридагиси (*B*) га нисбатан каттароқ бўлгани учун (*C-D*) ричағи узунроқ бўлгани сабабли) мускуллар қисқарганда қобирғалар кўтарилади.

Нафас олиш пайтида диафрагманинг мускул толалари қисқаради, натижада диафрагма яссиланиб, пастга тушади; қорин бўшлигидаги органлар пастга, икки ёнга ва олдинга итарилади; кўкрак бўшлиғи айниқса вертикал йўналишда кенгаяди.

Турли нафас мускулларини электрофизиологик усуллар билан текшириш биоэлектр тебранишлари (ҳаракат потенциаллари)нинг аввал диафрагмада, кейин эса қобирғалараро мускулда пайдо бўлишини кўрсатди.

Туғилишдан кейинги дастлабки ойларда нафас ҳаракатлари асосан диафрагманинг қисқариши ҳисобига юзага чиқади. Шунинг учун мушук боласининг *nn. phrenici*-ни қирқиш йўли билан диафрагмаси фалаж қилинса, у ўлиб қолади.

Турли одамларнинг ёшита ва жинсига, қийимига ва меҳнат шароитига қараб нафас олиш ё қобирғалараро мускуллар ҳисобига — *қобирға*, ёки *кўкрак билан нафас олиш тип*и — ё бўлмаса диафрагма ҳисобига — *диафрагма*, ёки *қорин билан нафас олиш тип*и — юзага чиқади.

Нафас олиш тип

мутлақ доимий бўлмай, шу пайтдаги шароитга мосланиши мумкин. Масалан, одам анча юк орқалаб кетаётганда кўкрак қафаси юк учун таянч бўлиб хизмат қилади, шунинг учун ҳам уни тана мускуллари ва қобирғалараро мускуллар умуртқа поғонаси билан биргаликда қимирлатмай ушлаб туради; фақат диафрагма ҳаракатлари туфайли нафас олинади ва чиқарилади. Ҳомиладор аёлларда диафрагманинг пастга силжиши қийинлашади, шунинг учун уларда қобирғалар билан нафас олиш тип

устун туради.

Тез-тез нафас олишда, масалан ҳаллослашда бир қанча *қўшимча* ёки *ёрдамчи* нафас



мускуллари: юқоридаги қобирғаларни кўтарувчи мускуллар (m.m sternocleidomastoidea ,mm.scaleni), елка камарини ва орқага тортилган елкаларни қимирлатмай турувчи мускуллар (mm trapezii , mm romboidea , mm. Levator scapulae )нафас олиш фазасида қатнашади. Ёрдамчи нафас мускулларига:mm.pectoralis major et minor, mm. serratus anterior киради, булар ҳам қобирғаларни кўтара олади.

### **Нафас чиқариш механизми**

Нафас олиш пайтида нафас мускуллари бир қанча кучларни: 1) юқорита кўтариладиган кўкрак қафасининг оғирлигини; 2) қобирга тоғайларининг эластик қаршилигини; 3) диафрагма тумбази пастга тушганда пастга итариладиган қорин деворларининг қаршилитини ва қорин бўшлиғидати органлар қаршилигини енгади. Нафас олиш фазаси тугаб, нафас мускуллари бўшашгач ҳозиргина айтилган кучлар таъсирида қобирғалар пастга тушади ва диафрагма тумбази пича кўтарилади. Шунинг натижасида кўкрак қафасининг ҳажми кичраяди. Шундай қилиб, нафас чиқариш акти (экспирация) одатда пассив равишда, мускуллар иштирокидан ташқари рўй беради.

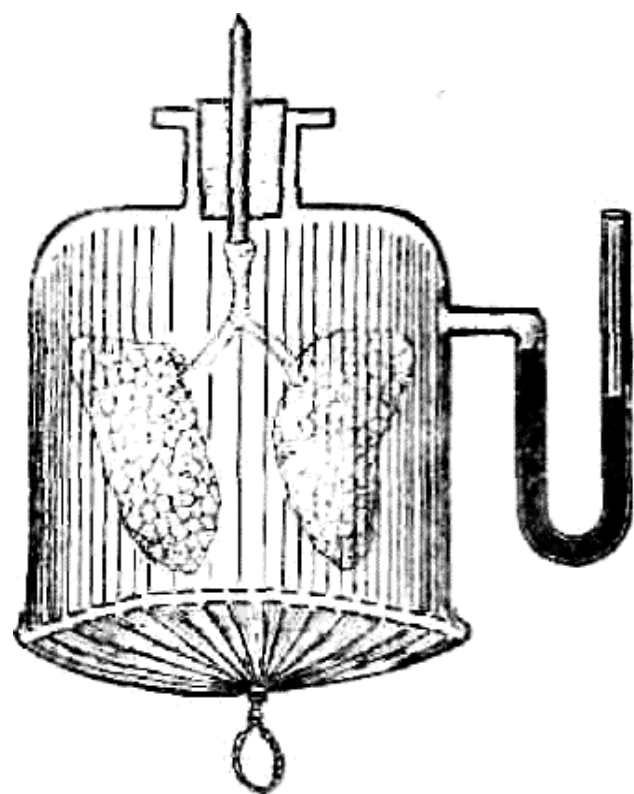
Тез-тез нафас чиқариш пайтида боя айтилган кучларга (булар кўкрак қафасининг ҳажмини кичрайтиради) қобирғалараро ички қийшиқ мускулларнинг, орқадаги ички тишли мускулларнинг ва қорин мускулларининг қисқариши кўшилади.

*Қобирғалараро ички мускуллар* қобирғалараро ташқи мускулларнинг толаларига қарама-қарши йўналган, яъни олдиндан ва юқоридан орқага ва пастга йўналган толалардан тузилган. Шунинг учун бу мускуллар қисқарганда қобирғалар пастга тушади.

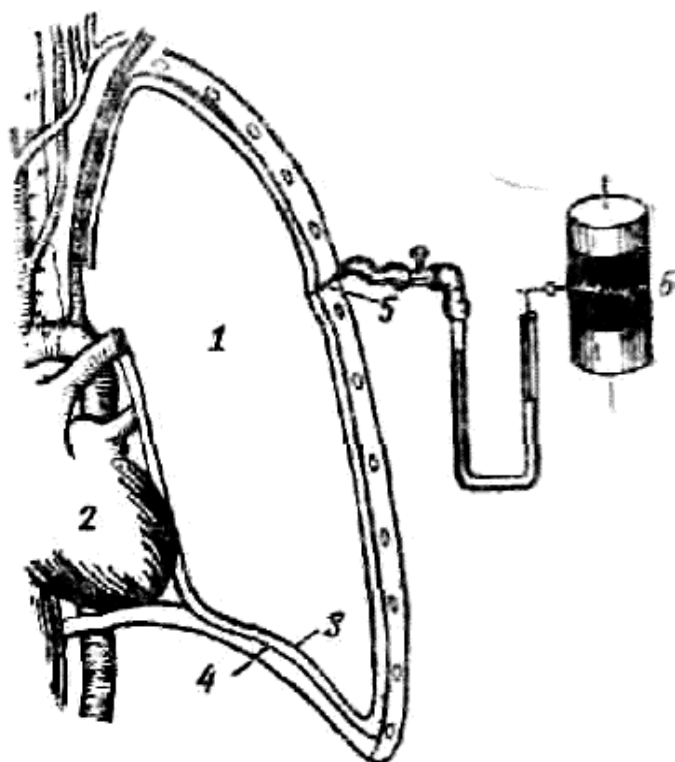
Қорин мускуллари қисқарганда қорин бўшлиғидати органлар ва диафрагма тумбази юқорига кўтарилади.

### **Нафас олиш ва чиқаришда ўпка ҳажмининг ўзгариши**

Кўкрак қафаси ичида жойлашган ўпкани плевра бўшлиғи (кўкрак қафасининг ички юзасини қопловчи париетал плевра билан ўпканинг ташқи юзасини қопловчи висцерал плевра орасидаги ёриқсимон кам гак) кўкрак қафасининг деворларидан ажратиб туради. Нафас олиш пайтида кўкрак қафаси бўшлиғи кенгайиб, плевра бўшлиғидаги босим камаяди, ўпка ҳажми катталашиб, ичидаги босим пасаяди. Шунинг учун ҳаво йўллари орқали ўпката ҳаво киради.



51-расм. Нафас олиш ва чиқариш акти механикасиш кўрсатувчи Дондерс модели (ИЗОҲИ текстда). кимограф.



52-расм. Плевра ичидаги босимни аниқлаш усули (схема).  
1—ўпка; 2 — юрак; 3 — висцерал плевра; 4— па-ристал плсвра; 5—игна; 6—

Нафас чиқариш пайтида кўкрак бўшлиғининг ҳажми жичрайиб, плевра бўшлиғидаги босим пича ортади, ёзилган ўпка тўқимаси сиқилади; ўпка ичидаги босим кўтарилади ва ўпкадан ҳаво чиқади.

Шундай (қилиб, ўпка ҳажми пассив равишда, кўкрак бўшлиғи ҳажм-мининг ва плевра бўшлиғидаги ва ўпка ичидаги босимнинг ўзгариши туфайли ўзгаради.

Нафас олиш ва чиқаришда ўпка ҳажмининг ўзгариш механизмини *Дондерс моделида* кўрсатиб бериш мумкин.

Дондерс модели (51-расм) тубига резинка парда қопланган шиша идишдан иборат. Идишнинг юқори тсшигига пробка тиқиб қўйилади, пробка ўртасидан шиша най ўтказилган. Унча катта бўлмаган ҳайвон (каламush ёки куён) дан қирқиб олинган трахея броихлари ва ўпкаси билан бирга найнинг идиш ичидаги учига ўрнатилади; найнинг ташқи учи ўпка бўшлиғини атмосфера ҳавосига туташтириб туради. Идиш ичидаги босимни манометрда ўлчаш мумкин, бу манометр идиш деворига кавшарланган найга улаб қўйилган. Идишнинг резинка пардали туби пастга тортилса, идиш ҳажми катталашади ва ичидаги босим атмосфера босимидан паст бўлиб қолади. Натижада ўпка тўқимаси чўзилиб, ичига атмосфера ҳавоси кирабошлайди.

Бироқ идиш деворлари билан ўпканинг ташқи юзаси орасидаги босим (идиш ичидаги босим) атмосфера босимидап барибир бирмунча паст бўлади, чунки ўпка тўқимасининг эластиклик хоссалари унинг чўзилишига йўл қўймайди. Идишнинг чўзилган резинка пардали туби қўйиб юборилса, илгариги жойига қайтади. Идиш ҳажми кичра-яди ва ўпкани чўзувчи кучнинг таъсири тўхтади. Упка тўқимаси эластиклик хоссалари туфайли сиқилади, ичидаги босим кўтарилиб, ҳаво ўпкадан ташқарига чиқиб кетади.

Кўкрак қафаси ҳажмининг ўзгариши ва шу пайт плевра бўшлиғидаги босимнинг ўзгариши нафас олиш пайтида ўпканинг кенгайишига ва нафас чиқариш пайтида унинг сиқилишига бевосита сабаб эканлиги Дондерс моделидан кўриниб турипти. Упка ичидаги босимнинг ўзгариши эса нафас олиш пайтида ўпкага ҳаво киришига ва нафас чиқариш пайтида ўпкадан ҳаво чиқиб кетишига бевоосита сабабдир. Текширилаётган кишининг бир бурнига манометр билан уланган най киритиб, оғизни беркитиб нафас олиш буюрилса, ўпка ичидаги босимнинг шу тарика ўзгаришини қайд қилса бўлади. Ҳар бир нафас олиш пайтида ўпкадаги босим атмосфера босимидан 2 мм паст, ҳар бир нафас чиқариш пайтида эса атмосфера босимидан симоб устуни ҳисобида 3—4 мм юқори эканлигини тажриба кўрсатади.

Кўкрак деворини манометрга уланган кавак игнада тешиб плевра бўшлиғидаги босимни ўлчаш мумкин (52-расм). Игна плевра бўшлиғига кириши билан манометр у ердаги босим атмосфера босимидан кам эканлигини кўрсатади. Плевра бўшлиғидаги босим тинч нафас олиш пайтида атмосфера босимидан симоб устуни ҳисобида 9 мм қадар, тинч нафас чиқариш пайтида эса 6 мм қадар паст. Атмосфера босимини шартли равишда нолга тенг қилиб олиб, бундай босимни кўпинча *манфий босим* деб аташади.

## **Плевра бўшлиғидаги манфий босим**

Кўкрак бўшлиғидаги манфий босимнинг вужудга келиш механизмини ўзгартирилган Дондерс моделида равшан билиб олиш мумкин.

Ҳайвоннинг кўкрак қафаси сиғадиган шиша идиш танлаб ва ичига шу ҳайвон ўпкасини ўрнаштиргач ҳавоси тортиб олинса, ўпка идишнинг деярли бутун ҳажмини эгаллайди. Айни вақтда идиш девори билан ўпка орасидаги ёриқсимон бўшлиқ мавжуд босим атмосфера босимидан пича паст бўлади. Бунинг сабаби шуки, ёзилган эластик ўпка тўқимаси сиқилишга интилади. Эластик ўпка тўқимасининг сиқилиш кучи — *ўпка тўқимасининг эластик тортиш кучи* — атмосфера босимиға қарши таъсир этади.

Дондерс моделининг юқорида баён қилинган вариантида рўй берадиган ҳодисалар нормал физиологик шароитда нафас олиш ва чиқаришда кузатилади. Упкалар кўкрак қафасида доим ёзилган (чўзилган) ҳолатда бўлади, шу билан бирга нафас олиш пайтида ўпка тўқимаси кўпроқ чўзилса, нафас чиқариш пайтида камроқ чўзилади. Упканинг ҳақиқатан ҳам доим ёзилиб туришига ишонмоқ учун кўкрак қафасини очиб кўриш кифоя: ўпка эластик тортиш кучи борлигидан дарҳол пучаяди (сиқилади) ва кўкрак бўшлиғининг тахминан 1/3 қисминигина эгаллайди.

Упка тўқимасининг чўзилиши атмосфера босимининг ўпкага фақат ҳаво йўллари ичидан таъсир қилишига ва кўкрак девори қаттиқ бўлгани учун ташқаридан таъсир кўрсата олмаслигига

боғлиқ. Шунинг учун ўпка кўкрак қафасида бир томонлама босим таъсирида бўлади ва бу босим ўпкани чўзиб, кўкрак деворига шундай қисиб қўядики, ўпка бутун плевра бўшлиғини тўлдириб туради. Плевра бўшлиғининг излари эса фақат тор плевра ёриғи шаклида қолади, унда сероз суюқлиқнинг юпка қавати бўлади.

Атмосфера босимининг кучи ўпканинг эластик тортиш кучини енгишга бир қадар сарф бўлади. Шунинг учун ўпка юзаси кўкрак деворига атмосфера босимининг микдоридан кўра кам куч билан тақалиб туради. Натижада плевра бўшлиғидаги босим ҳатто нафас чиқариш пайтида ҳам атмосфера босимидан ўпканинг эластик тортиш кучи қадар, яъни симоб устуни ҳисобида тахминан 66 мм қадар кам бўлади.

Упканинг эластик тортиш кучи икки фактордан: 1) альвеолалар деворида бир талай эластик толалар борлигидан; 2) альвеолалар деворининг юза таранглигидан келиб чиқади.

Упканинг эластик тортиш кучидан  $\frac{2}{3}$  қисми альвеолалар деворининг юза тарантлигита боғлиқ эканлигини Нейергард 1929 йилдаёқ кўрсатиб берди. Упканинг эластик тўқимаси эластин ферменти билан парчалангандан сўнг ўпка ўзининг эластиклик хоссаларини сақлаб қолишини кўрсатувчи янги маълумотлар Нейергард маълумошга мос келади.

Турли альвеолаларда юза таранглик кучлари турлича бўлгани учун, улардан бир қисми нафас чиқариш пайтида бошқа альвеолаларнинг чўзилган ҳолича туриши ҳисобига бужмайиши, пучайиши мумкин. Бироқ альвеоланинг ички юзасини сувда эримайдиган, юпка мономолекуляр, *сурфактан* (surfact — юза, сатҳ деган инглиз сўзидан олинган) деб аталган модда копланганлиги учун бу ҳодиса рўй бермайди. Сурфактан юза таранглиги кам бўлиб, альвеолаларнинг бутунлай бужмайишига тўсқинлик қилади ва уларнинг катталигини бир хилда сақлаб туради. Янги туғилган болаларда сурфактан бўлмаса ўпка ёзилмай қолади (ателектаз). Сурфактан альфа-лецитиндир. У альвеоляр эпителий ҳу-жайраларининг митохондрияларида ҳосил бўлади, деб фараз қилишади. Адашган нервнинг иккаласи қирқиб ташлангач сурфактан ишланиши тўхтайди.

Янги туғилган боланинг плевра бўшлиғидаги босим нафас чиқариш пайтида атмосфера босимига тенг эканлиги ва нафас олиш пайтидагина манфий бўлиб қолиши шу босимни ўлчаб аниқланди.

Плевра бўшлиғида манфий босимнинг пайдо бўлишига сабаб шуки, янги туғилган боланинг кўкрак қафаси ўпкасига қараганда тезроқ ўсади, шу сабабли ўпка тўқимаси доим (ҳатто нафас чиқариш пайтида ҳам) чўзилиб туради. Плевра бўшлиғида манфий босим ҳосил бўлишида плевра варақларининг сўрувчанлиги ҳам аҳамиятли. Шунинг учун плевра бўшлиғига киритилган газ бироз вақтдан кейин сўрилиб кетади ва плевра бўшлиғида яна манфий босим вужудга келади. Шундай қилиб, плевра бўшлиғида манфий босимни актив равишда сақлаб турувчи механизм бор.

Веналарда қон юриши ун кўкрак бўшлиғидаги манфий босимнинг катта аҳамияти бор. Кўкрак бўшлиғидаги йирик веналар девори осон чўзилади, шунинг учун плевра бўшлиғидаги манфий босим уларга ҳам ўтади. Қавак веналардаги манфий босим юракнинг ўнг ярмига қон қайтиб келишини енгиллаштирадиган срдмчи механизмдир. Нафас олиш пайтида манфий босим ортганда юракка қон кўпроқ келиши ҳам тушунарли. Одам қаттиқ кучанганда ва йўталганда эса, аксинча, кўкрак бўшлиғидаги босим шу қадар ортадики, веналардан юракка қайтиши жуда ҳам камайиб кетади.

## Пневмоторакс

Кўкрак бўшлиғи очилганда, масалан, жароҳатланишда еки кўкрак ичи операция қилинганда плевра бўшлиғидаги босим атмосфера босимига тенг бўлиб қолади, ўпка бужмаяди ва кўкрак қафаси нафас ҳаракатларига эргашмайди, очиқ пневмоторакс вужудга келади. Ўпкага трахея орқали сунъий йўл билан ритмик равишда ҳаво юбориб турилмаса, икки томонлама очиқ пневмоторакс ўлимга олиб боради.

Одамнинг кўкрак деворини шприц игнасида тешиб, плевра бўшлиғига озгина ҳаво юбориш йўли билан сунъий ёпиқ пневмоторакс вужудга келтирилса, ўпка қисман бужмаяди. Қисман бужмаган бундай ўпка Дондерс моделидаги ўпка сингари нафасда қатнашаверади; нафас олиш пайтида кенгаяди ва нафас чиқариш пайтида пучаяди. Бироқ ўпканинг эластик чўзилиш кучи камайди, бу эса сил касаллиги билан оғриган беморларда ўпка тўқимасининг парчаланишидан ҳосил бўлган патологик бўшлиқлар (каверналар)нинг беркилишига ва яллиғланиш процессларининг битишига ёрдам беради. Бироз вақт ўтгач плевра бўшлиғидаги ҳаво сўрилиб кетади ва ўпка яна ёзилади. Пневмотораксни сақлаб туриш учун плевра бўшлиғига қайтадан ҳаво юбориш зарурати шундан келиб чиқади.

## Упка ҳавосининг ҳажми

**Нафас ҳавоси.** Одам тинч турганда қарийб 500 мл (300 дан 600 гача) ҳавони нафасга олади ва чиқаради: ҳавонинг бу ҳажми *нафас ҳавоси* деб аталади. Одам 500 мл нафас ҳавосининг устига яна қўшимча 1500 мл чамаси ҳаво олиши мумкин (*қўшимча ҳаво*), шунингдек тинч нафас чиқаришдан сўнг яна қарийб 1500 мл ҳавони нафасдан чиқара олади (*резерв ҳаво*). Келтирилган рақамлар ўрта ёшдаги нормал эркаклар учун ўртача сонлардир. Бу рақамлардан кўриниб турибдики, тинч нафас олиш ва чиқариш пайтида кўкрак бўшлиғи максимумгача кенгаймайди ва бужмаймайди. Зарур бўлганда нафас ҳаракатларининг ҳажми нафас чиқариш томонига ҳам, нафас олиш томонига ҳам ўзгара олади, шу туфайли ўпкага кирадиган ҳаво ҳажми ошади.

**Ўпканинг тириклик сигими.** Максимал нафас олингандан сўнг махсус газометр (*спирометр*) га мундштук орқали максимал нафас чиқарилса, унга нафас ҳавоси ҳам, резерв ҳаво ҳам, қўшимча ҳаво ҳам киради, яъни ўртача,  $500+1500+1500 = 3500$  мл ҳаво киради. Шуҳавонинг ҳаммаси *ўпканинг тириклик сигимини* ташкил қилади. ЁШ, жинс, соғлиққа ва нафасни машқ қилишга қараб, тириклик сигими турлича бўлади. Ўпканинг тириклик сигими йигитиялангларда 3,5—4,5 л; аёлларда шундан тахминан  $\frac{1}{3}$  кам 3—3,5 л) дир.

**Қолдиқ ҳаво.** Максимал чуқур нафас чиқарилгандан сўнг ўпка ҳажми ҳаводан тўла қутилмайди; унда қарийб 1000—1500 мл ҳаво қолади, у *қолдиқ ҳаво* деб аталади.

Нафас ҳавоси, резерв ҳаво ва қўшимча ҳаво ҳажми бевосита ўлчаб бўлса, қолдиқ ҳаво ҳажми бевосита ўлчаб бўлмайди. Бунинг учун воситали (бавосита) усуллар қўлланилади. Бу усулларнинг бирида текширилаётган кишига чуқур нафас чиқариш таклиф қилинади, шу туфайли унинг ўпкасида фақат қолдиқ ҳаво қолиши керак. Сўнгра текширилаётган киши газометрдаги ҳаводан бир неча марта чуқур нафас олади ва газометрга қайтадан нафас чиқаради. Газометр сигими маълум (масалан, 3 л га тенг). Газометр газлар аралашмаси билан тўлдирилади (унда 10% гелий бор). Бир неча нафас ҳаракатидан сўнг, ўпка ва газометрдаги ҳавонинг таркиби бир хил бўлиб қолгач текширилаётган киши газометрга максимал чуқур нафас чиқаради. Шундан сўнг газометрдаги гелий концентрациясини аниқлаб, қолдиқ ҳаво ҳажми ҳисоблаб чиқариш мумкин.

Шундай ҳисобга мисол келтирамиз. Газометрдаги газ ва альвеоляр ҳаво аралаш-гач газометрдаги гелий концентрацияси 7,5% га тенг бўлди дейлик. Газ алмашинувида гелий қатнашмагани учун у бир неча нафас ҳаракатидан кейин максимал нафас чиқаришдан сўнг ўпкада қолган ҳаво билан газометрдаги ҳаво ўртасида бир текис тарқалади. Тажибадан илгари гелиининг умумий миқдори  $3 \cdot 10/100$  л эди; бир неча марта нафас олиш ва чиқаришдан сўнг газометрда гелиининг умумий миқдори илгаригича қолди-ю, катта ҳажмли ҳавога тарқалиб кетди:  $(3+x) \cdot 7.5/100$ , бу ерда:—*x*—қолдиқ ҳаво ҳажми. Бу икки тенгламадан қолдиқ ҳаво ҳажми ҳисоблаб чиқилади:

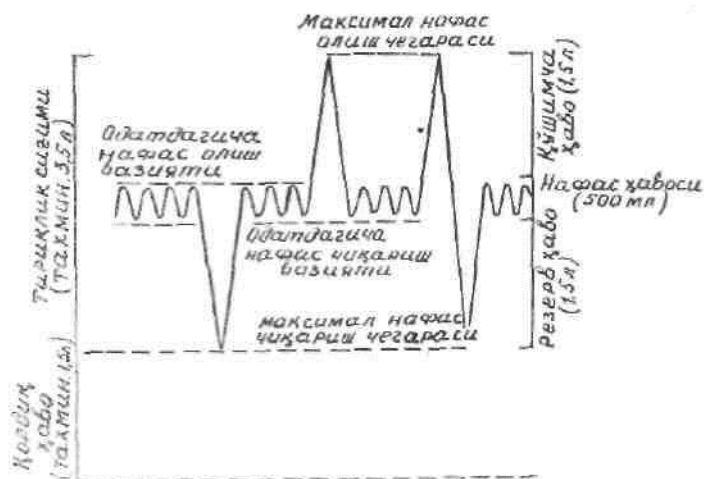
$$3 \cdot 10/100 = (3+x) \cdot 7.5/100$$

бундан чиқадики, бизнинг мисолимизда:  $x=1$  л.

Ўпка ҳавоси ҳажмларининг ниобати 53-расмда кўрсатилган. Одатдагича, тинч нафас олиш ва чиқаришда ўпкада доимо қолдиқ ҳаво билан резерв ҳаво бўлади. Мурда ўпкасидаги ҳавонинг кўпчилик қисмини икки томонлама очиқ пневмоторакс йўли билан чиқариб юбориш мумкин, чунки бунда ўпка тўқимаси бутунлай бужмаяди. Айни вақтда ўпкадан чиққан ҳаво *коллапс ҳавоси* деб аталади.

Очиқ пневмотораксдан кейин ҳам ўпкада минимал миқдорда ҳаво қолгани учун, катта ёшли одамнинг ёки нафас олган гўдакнинг қирқиб олинган ўпкаси сувда чўкмайди. Улик туғилган (нафас олмаган) боланинг ўпкаси ёзилмагани ва ичида ҳавоси бўлмагани учун сувга ташланса, чўкиб кетади.

**Зарарли бўшлиқ.** Альвеолалардан ташқари, ҳаво йўллари (ҳиқилдоқ, трахея, бронхлар ва бронхиолалар) да ҳам ҳаво бор. Бу ҳаво газ алмашинувида қатнашмайди. Шунинг учун уни *ўлик* (ёки *зарарли*) бўшлиқ ҳагаоси деб аташади. Зарарли бўшлиқ ҳажми унча катта бўлмай, ўрта ҳисобда (қарийб 140 мл ни ташкил қилса ҳам, альвеоляр ҳаво таркиби нафасдан чиққан ҳаводан нега фарқ қилишини тушунмоқ учун зарарли бўшлиқдаги ҳаво миқдорини ҳисобга олиш лозим.



53-расм. Ўпкадаги ҳаво ҳажмларининг нисбатлари.

Тинч нафас олишда 500 мл нафас ҳавосидан ўпка альвеолаларига  $500 - 140 = 360$  мл киради. Тинч нафас олиш ва чиқариш вақтида нафас чиқарилгандан кейин альвеолаларда 1000 мл қолдиқ ҳаво билан 1500 мл резерв ҳаво, яъни 2500 мл қолганлиги учун, ҳар бир нафас олиш пайтида альвеоляр ҳавонинг ҳаммаси эмас, балки атиги  $360/2500$  қисми, яъни тахминан  $1/7$  қисми янгиланади.

### Ҳаво йўллариининг аҳамияти

Ҳаво йўлларида ўтаётган атмосфера ҳавоси чангдан тозаланади, илийди ва намланади.

Бурундан нафас олишда ҳаво чангдан яхши тозаланади. Ҳаво анчагина тор бурун йўлларида ўтаётганида уюрма ҳаракатлар вужудга келади ва чангнинг йирик зарралари бурун йўллари, бурун-ҳалқум ва ҳиқилдоқ шиллиқ пардаларига урилиб, уларни қоплаб турувчи шилимшиққа ёпишиб қолади. Ҳаво тозаланишининг бу механизми шу қадар самаралики, диаметри 4—6 мк дан ошмайдиган чанг зарраларигина ички нафас йўлларида ўта олади. Бронхлар билан трахеядаги киприкли эпителий фаолияти ҳам чанг зарраларининг чиқиб кетишига ёрдам беради.

Чангнинг йирик зарралари трахея билан бронхларга кириб қолганда рефлекс йўли билан йўтал тутади, бурунга кирганда эса рефлекс йўли билан акса тутади. Йўтал ва аксириш нафасни қийинлаштирувчи ёт зарралар ва шилимшиқдан нафас йўллари тозаловчи химоявий нафас рефлексларидир.

Бронхлар деворида, айниқса уларнинг майда тармоқлари — *бронхиолаларда* уларнинг тешигини торайтирувчи ҳалқасимон мускуллар бор. Охириги бронхиолаларнинг мускул толалари қисқарганда уларнинг тешиги шу қадар тораядики, бронхиолаларга туташган альвеолалар нафасда қатнаша олмайди, чунки альвеолаларга ҳаво кирмай қўяди.

Бронхиолаларнинг силлиқ мускуллари адашган ва симпатик нервлардан иннервация олади. Адашган нерв таъсирланганда бронхларнинг мускуллари қисқаради, тешиги тораяди, симпатик нервлар таъсирланганда эса шу мускуллар бўшашади ва бронхлар кенгаяди *n. vagi* таъсирланганда бронхларнинг мускуллари шу қадар қисқарадики, нафас олиш ва чиқариш қийинлашиб қолади.

### Ўпка вентилацияси

Катта ёшдаги одам тинч турганда *нафас ҳаракатлари* минутига қарийб 16—20 марта *такрорланади*. Болалар тезроқ нафас олади: масалан, янги туғилган бола минутига 60 марта нафас олади.

Бир минутда нафас олиш сонини айрим нафас олиш ҳажмига, яъни «нафас ҳавосига кўпайтириб, *ўпка вентилациясининг минутлик ҳажмини* ҳисоблаб чиқиш мумкин. Катта

ёшли кипшда бу ҳажм 6—8 л га тенг.

Упка вентиляцияси ҳажмини аниқлаш учун нафасдан чиққан ҳаво текширилатган кишининг юзига тутилган клапанли махсус ниқоб ёки мундштук орқали резинка халтага (Дуглас халтасига) бир неча минут йигилади. Шундан сўнг халтадаги ҳаво газ соатидан ўтказилади, нафасдан чиққан ҳажми аниқланади ва ўпка вентиляциясининг минутлик ҳажми ҳисоблаб чиқилади.

Упка вентиляциясининг минутлик ҳажми вентиляциянинг қанчалик самарали эканлигини тўла таърифлаб бермайди. Буни қуйидаги мисолда кўрсатиш мумкин. Икки ҳолда ўпка вентиляциясининг минутлик ҳажми 6 л га тенг деб фарз қилайлик. Биринчи ҳолда одам минутига 20 марта нафас олган, ҳар бирининг ҳажми 300 мл. Иккинчи ҳолда 10 марта нафас олган, ҳар бирининг ҳажми 600 мл. Зарарли бўшлиқ ҳажми ўрта ҳисобда 140 мл эканлиги назарда тутилса, нафас олиш чуқурлиги 300 мл га тенг бўлганда зарарли бўшлиқ вентиляциясига нафас ҳавосининг тахминан  $1/2$  ҳажми кетади. Бинобарин, ҳар бир нафас олиш пайтида альвеолаларга  $300 - 140 = 160$  мл ҳаво етиб боради. Нафас олиш чуқурлиш 600 мл бўлганда эса альвеолаларга  $600 - 140 = 460$  мл, яъни нафас ҳавосининг  $3/4$  ҳажми етиб боради. Упка вентиляциясининг минут-лик ҳажми 6 л га тенг бўлганда биринчи ҳолда альвеолалар вентиляцияси  $20 \times 160 = 3,2$  л ни, иккинчи ҳолда эса  $10 \times 460 = 4,6$  л ни ташкил этади.

Шундай қилиб, сийрак, лекин чуқур нафас анча самарали бўлади, чунки бунда альвеолалар яхшироқ вентиляцияланади. Келтирилган мисол нафас гимнастикасининг муҳим амалий аҳамияти борлигини ва ундан мақсад — тўғри нафас олишга ўрганиш эканлигини кўрсатиб турипти.

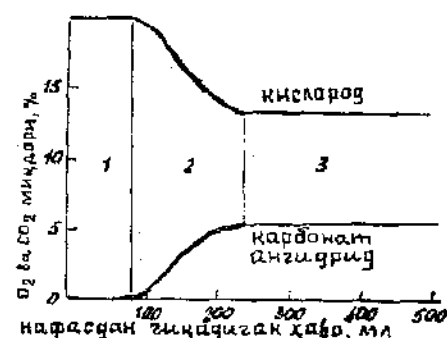
### Нафасга олинадиган, чиқариладиган ва альвеоляр ҳавонинг таркиби

Уйдан ташқарида (ёки яхши шамоллатиладиган биноларда) одам нафасга оладиган атмосфера ҳавосида 20,94% кислород, 0,03% карбонат ангидрид ( $\text{CO}_2$ ), 79,03% азот бор. Одамлар тўпланган берк биноларда эса ҳаводаги карбонат ангидриднинг процент миқдори бирмунча ортиқ бўлиши мумкин.

Нафасдан чиқадиган ҳавода ўрта ҳисоб билан 16,3% кислород, 4% карбонат ангидрид ва 79,7% азот бор (бу рақамлар куруқ ҳавони назарда тутиб, яъни нафасдан чиқадиган ҳавода кўп бўладиган сув буғларини чегириб келтирилган).

Нафасдан чиқадиган ҳаво таркиби доимий бўлмай, организмда модда алмашинувининг жадаллигига ва ўпка вентиляциясининг ҳажмига боғлиқ. Бир неча чуқур нафас ҳаракатлари қилинса ёки, аксинча, нафас ушлаб турилса, нафасдан чиқадиган ҳаво таркиби ўзгаради.

Газлар алмашинувида азот катнашмайди, бироқ нафасдан чиқадиган ҳаводаги азотнинг процент миқдори нафасга олинадиган ҳаводагига нисбатан процентнинг ўндан бир неча бўлагича ортиқ. Гап шундаки, нафасдан чиқадиган ҳаво ҳажми нафасга олинадиган ҳаво ҳажмидан пича кам, шунинг учун азот миқдори ўзгармай турса ҳам, кичик



54-расм. Нафас билан чиқариладиган ҳавонинг турли порцияларидаги кислород ва карбонат ангидрид миқдори.

1 — зарарли бўшлиқдаги ҳаво; 2 — зарарли бўшлиқнинг альвеоляр ҳавога аралашган ҳавоси; 3 — альвеоляр ҳаво.

ҳажмда тарқалиб, кўпроқ процент беради. Нафасдан чиқадиган ҳаво ҳажмининг нафасга олинадиган ҳаво ҳажмига нисбатан бироз камроқ эканига сабаб шуки, ютиладиган кислородга қараганда карбонат ангидрид камроқ ҳосил бўлади (ютиладиган кислороднинг бир қисмини организм сийдик ва тер билан чиқиб кетувчи моддаларни ҳосил қилишга сарфлайди).

Альвеоляр ҳаво нафасдан чиқадиган ҳаводан «карбонат ангидрид процентининг ортиқлиги ва кислород процентининг камлиги билан фарқ қилади. Альвеоляр ҳавонинг таркиби ўрта ҳисоб билан қуйидагича: кислород 14,2—14,6%, карбонат ангидрид 5,5—5,7%, азот тахминан 80%.

Нафасдан чиқадиган ҳаво билан альвеоляр ҳаво таркибининг фарқ қилишига сабаб шуки, нафасдан чиқадиган ҳаво таркибида альвеоляр ҳавога эмас,

зарарли бўшлиқ ҳавоси ҳам бор. Зарарли бўшлиқ ҳавосининг таркиби эса нафас олишнинг охирида атмосфера ҳавосидан фарқ қилмайди, чунки у билан қон ўртасида газлар алмашинмайди (54-расим).

Упкада газ алмашинуви механизмини тушунмоқ учун альвеоляр ҳаво таркибин аниқлаш муҳим. Холден альвеоляр ҳаво таркибини аниқлаш учун оддий усул таклиф этган. Текширилаётган киши нормал нафас олгандан сўнг узунлиги 1—1,2 м ва диаметри 25 мм бўлган най орқали иложи борида чуқур нафас чиқаради. Нафасдан чиққан ҳавонинг най орқали кетаётган дастлабки порцияларида зарарли бўшлиқ ҳавоси бор; найда қоладиган охирги порцияларида эса альвеоляр ҳаво бўлади. Найнинг оғизга яқин бўлган қисмидаги ҳаво анализ учун газоприемникка олинади.

Альвеоляр ҳаво таркиби анализ учун нафас олиш ёки нафас чиқариш чўққисида ҳаво пробаси олинганлигига қараб бир қадар фарқ қилади.

Нормал нафас олиш охирида тезлик билан калта ва чала нафас чиқарилса, ҳаво пробаси ўпка нафас ҳавоси билан тўлгандан кейинги, яъни нафас олиш пайтидаги альвеоляр ҳаво таркибини акс эттиради. Нормал нафас чиқаришдан сўнг чуқур нафас чиқарилса, ҳаво пробаси нафас чиқариш пайтидаги альвеоляр ҳаво таркибини акс эттиради. Биринчи ҳолда иккинчи ҳолдагига қараганда карбонат ангидриднинг процент миқдори бироз кам, кислородники эса пича ортиқ бўлиши ўз-ўзидан тушунарли. Бу Холден тажрибаларининг натижаларидан кўриниб турибди. Альвеоляр ҳаводаги карбонат ангидрид миқдори нафас олиш охирида ўрта ҳисоб билан 5,54%, нафас чиқариш охирида эса 5,72% эканлигини Холден аниқлаган.

Шундай қилиб, нафас олиш ва чиқариш пайтида альвеоляр ҳаводаги карбонат ангидрид миқдори айтарлиқ ўзгармайди: атиги 0,2—0,3% фарқ қилади. Бунинг асосий сабаби шуки, нормал нафас олиш ва чиқаришда ўпка альвеолаларидаги ҳаво ҳажмининг атиги 1/7 қисми юқорида кўрсатилганидек янгиланиб туради. Альвеоляр ҳавонинг нисбий доимийлиги катта физиологик аҳамиятга эга эканлиги қуйида айтилади.

## ГАЗЛАРНИНГ ҚОНДА ТАШИЛИШИ

Қон кислородни альвеоляр ҳаводан гавда тўқималарига ва карбонат ангидридни гавда тўқималаридан ўпка альвеолаларига ташиб беради. Бу газлар қонда қандай ҳолатда бўлади? Уларнинг қонга ютилиши ва қондан ажралиб чиқиши қандай факторларга боғлиқ? Шунини кўриб чиқайлик.

### Газларнинг суюқлик томонидан абсорбцияси

Газлар суюқликда: 1) оддий *физикавий эриш (абсорбция)* ва 2) *химиявий боғланиш* ҳолатида бўлади.

Газларнинг суюқликда эрий оладиган миқдори: 1) суюқликнинг таркибига, 2) суюқлик устидаги газнинг ҳажми ва босими, 3) суюқликнинг температурасига, 4) текширилаётган газнинг табиатига боғлиқ. Газнинг суюқликдаги эрувчанлигини ифодалаш учун махсус кўрсаткич — *абсорбцион* коэффициент, ёки *эрувчанлик коэффициенти* жорий қилинган. Унинг миқдори 0° температура ва 760 мм босимда газнинг 1 мл суюқликда эрий оладиган ҳажмини кўрсатади. Газнинг босими қанча юқори ва температура қанча паст бўлса, шунча кўп газ суюқликда эрийди. Суюқлик температураси ортиши билан газларнинг эрувчанлиги пасаяди ва қайнаш нуқтасида нолга тенг бўлади. Абсорбцион коэффициент сувда эриган моддалар концентрациясига ҳам боғлиқ (эриган моддалар қанча кўп бўлса, газларнинг абсорбцион коэффициенти шунча паст бўлади). Гавда температурасида ва симоб устуни ҳисоби билан 760 мм босимда қон плазмасидаги кислороднинг эрувчанлик коэффициенти 0,022, азотники 0,011 ва карбонат ангидридники 0,510 га тенг.

Суюқликда эриган газнинг умумий миқдори ( $g$ ) ни  $g = aVP/A$

формуласига мувофиқ ҳисоблаб чиқариш мумкин, бу ерда  $a$  — мазкур температура учун абсорбцион коэффициент;  $V$  — суюқлик ҳажми;  $P$  — мазкур газ босими;  $A$  — атмосфера босими.



## Газларнинг парциал босими ва таранглиги

Суюқлик устида газлар аралашмаси бўлса, унда ҳар бир газ ўзининг парциал босимига, яъни унинг ўз ҳиссасига тўғри келадиган босимга яраша эрийди. Газлар аралашмасининг умумий босимини ва унинг процент ҳисобидаги таркибини билиб олгач, газлар аралашмасидаги ҳар қандай газнинг парциал (босимини ҳисоблаб чиқиш мумкин. Масалан, ҳавонинг атмосфера босими симоб устуни ҳисоби билан 760 мм бўлганда 'кислороднинг парциал босими 760 мм дан 21% ни (яъни 159 мм ни), азотники 760 мм дан 79% ни (яъни 601 мм ни) ташкил этади. Альвеоляр ҳаводаги газларнинг парциал босимини ҳисоблаганда ҳаво гавда температурасида парциал босими 47 мм га тенг бўлган сув буғлари билан тўйинганлигини ҳисобга олиш керак. Шунинг учун қолган газлар (азот, кислород, карбонат ангидрид) га 760 мм эмас, балки  $760 - 47 = 713$  мм тўғри келади. Альвеоляр ҳаводаги кислород миқдори 14,3% га тенг бўлганда унинг парциал босими фақат 102 мм га тенг келади; карбонат ангидрид миқдори 5,6% бўлганда унинг парциал босими 40 мм га тенг.

Муайян парциал босимдаги газ билан тўйинган суюқлик парциал босими паст бўлган шу газга дуч келса, газнинг бир қисми эритмадан чиқиб кетади ва эриган газ миқдори камаяди. Газнинг босими юқорн бўлса, суюқликда кўпроқ газ эрийди.

Газларнинг эриши парциал босимга боғлиқ, яъни газлар аралашмасининг умумий босимига эмас, балки худди шу газиинг босимига боғлиқ. Суюқликда эриган газ, масалан, кислород азот атмосферасига ҳатто жуда юқори босим остида азот турган бўшлиққа чиқаётгандек чиқаверади.

Суюқлик маълум таркибли газлар аралашмасига дуч келганда суюқликка кирган ёки ундан чиққан газ миқдори суюқликдаги ва газлар аралашмасидаги газ босимларининг нисбатига боғлиқ бўлиш билангина қолмай, балки уларнинг ҳажмларига ҳам боғлиқ. Босими суюқликдаги газлар босимидан кескин фарқ қилувчи газлар аралашмасининг катта ҳажми суюқликнинг катта ҳажмига дуч келса, кўп миқдордаги газ суюқликка кириши ёки ундан чиқиши мумкин. Етарлича катта ҳажмли суюқлик кичик ҳажмдаги газ пуфакчасига дуч келса, аксинча, жуда оз миқдордаги газ суюқликка киради ёки ундан чиқади ва суюқликнинг газлар таркиби амалда ўзгармайди.

Суюқликда эриган газлар учун эркин газлардаги «парциал босим» га мос келадиган «таранглик» термини қўлланилади. Босим қайси бирликлар билан ифодаланса, таранглик, ҳам ўша бирликлар, яъни атмосфералар ёки симоб устуни ёки сув устуни ҳисобидаги миллиметрлар билан ифодаланади. Газ таранглиги 100 мм симоб устунига тенг бўлса, суюқликда эриган газ 100 мм босим остидаги эркин газ билан мувозанатда турганини кўрсатади.

Эриган газ таранглиги эркин газнинг парциал босимига тенг бўлмаса, мувозанат бузилади. Шу икки миқдор яна бир-бирига тенглашганда мувозанат тикланади. Масалан, берк идишда турган суюқликдаги кислород таранглиги 100 мм га тенг, шу идиш ҳавосидаги кислороднинг босими эса 150 мм га тенг бўлса кислород суюқликка кира бошлайди. Айти вақтда суюқликдаги кислород таранглиги орта боради, суюқликдан ташқаридаги кислород босими эса пасаяверади, янги дина-мик мувозанат қарор топмагунча ва бу икки миқдор 150 билан 100 мм орасидаги янги қиймат олиб бараварлашмагунча босим ва таранглик ўзгараверади. Бу ҳолда босим ва тарангликнинг қандай ўзгариши газ билан суюқликнинг нисбий ҳажмларига боғлиқ.

## Қондаги газлар миқдори

Қонда физикавий эриш ҳолатида бўлган газларнинг ҳажмини юқорида келтирилган формулага мувофиқ ҳисоблаб чиқиш мумкин.

100 мл артериал қонда эриган кислород миқдори 0,3 ҳажм %, карбонат ангидрид — 2,5

ҳажм % ва азот 0,95 ҳажм % га тенг бўлиши кераклиги ҳисоблардан маълум. Бироқ қуйида тасвир этилган усуллардан фойдаланиб, қондан кўпроқ кислород ва карбонат ангидрид ажратиш олиш мумкин. Бу, қондаги кислород ва карбонат ангидрид физикавий эриш ҳолатидагина эмас, балки химиявий боғланиш ҳолатида ҳам эканлигидан гувоҳлик беради. Қондаги кислород гемоглобин билан боғланган. Карбонат ангидрид эса гемоглобин билан қисман боғланган, кўпчилиги қисми эса қонда бикарбонат шаклида бўлади.

**Газларни қондан ажратиш.** Газларни қондан биринчи марта И. М. Сеченов 1859 йилда тўла ажратиш олган. И. М. Сеченов шу мақсадда тикланувчи торичелли бўшлиғи принципіга асосланган симоб насосини ихтиро этган.

Бевосита қон томиридан олинган қон пробаси Сеченов аппаратида шиша баллондан жўмрак ёрдамида ажратиш қўйилган приёмникка жойланади. Баллонда симоб насоси ёрдами билан вакуум (торичеллн бўшлиғи) ҳосил қилинади ва жўмрак очилиб, баллон қоп турган приёмникка уланади. Қондан газлар дарҳол ажралиб чиқа бошлайди (қон бамисоли қайнаб кетади). Газларнинг чиқиши ҳа демай тухтайди, чунки қонда қолган газлар билан баллонга ўтган газлар ўртасида мувозанат вужудга келади. Шундан кейин жўмрак беркитилиб, газлар баллондан газларнинг ҳажмини ўлчайдиган идишга ўша симоб насоси ёрдамида ўтказилади, баллонда яна торичеллга бўшлиғини ҳосил қилинади ва баллонни қон турган приёмникка туташтирувчи жўм-рак яна очилади. Қондан баллонга газларнинг янги порцияси (янгидан мувозанат пайдо бўлгунча) ўтади. Бу процедурани бир неча марта такрорлаб, қондаги барча газларни ажратиш олиш мумкин.

Қондан газларни ажратиш олиш учун химиявий йўл билан сиқиб чиқариш принципіга асосланган аппаратлар ҳам ишлатилади. *Баркрофт асбобидан* кўпроқ фойдаланилади. Қонга калий гексацианоферрит (феррицианид) эритмасини қўшиб, қондан ажралиб чиқадиغان кислород миқдори ҳам, қонга тартарат кислота (вино кислотаси) қўшиб қондан ажралиб чиқадиغان карбонат ангидрид миқдори ҳам шу асбоб билан ўлчанади.

Сеченов ва Баркрофт асбобларининг принципларини мужассамлантирган *ван-Слайк аппарати* ҳам кенг қўллаиладн. Бу аппаратда газларни химиявий бирикмалар билан сиқиб чиқариш усуллари ҳам, симоб насоси ёрдамида вакуум ҳосил қилиб газларни ажратиш олиш усуллари ҳам татбиқ этилади.

**Қоннинг кислород сиғими.** Қондаги  $O_2$  миқдорини текшириш билан бир қаторда *қоннинг кислород сиғими*, яъни 100 мл қон юта оладиган кислороднинг максимал миқдори ҳам аниқланади. Қон томиридан олинган қоннинг кислород сиғимини аниқлаш учун у кислородга батамом тўйингунча ҳаво билан тўқнаштирилади.

Қоннинг кислород сиғими ундаги гемоглобиннинг миқдorigа боғлиқ. Бир грамм гемоглобин 1,34 мл кислородни бириктира олади. Қонда 14% гемоглобин бўлса, 100 мл қон 14X1,34 мл, яъни 19 мл кислородни бириктиради. Бу сон (19 ҳажм %) қоннинг нормал кислород сиғимидир. Қоннинг кислород сиғимини ва қон томиридан олинган ва ҳаво билан тўқнашмаган қондаги кислород миқдорини билиб олиб, *қоннинг кислород билан тўйиниш даражасини*, бошқача айтганда, текширилаётган қондаги кислород миқдорининг кислород сиғимига нисбатини аниқлаш мумкин.

Қон томирида турган қондаги газлар миқдорини аниқлаш учун, томирдан шприц-да олинган қон вазелин мойи ски аммиак қатлами остида сақланади. Шунда қон ҳаво билан тўқнашмайди ва ўзида бор газ миқдорини ўзгартирмай сақлаб қолади.

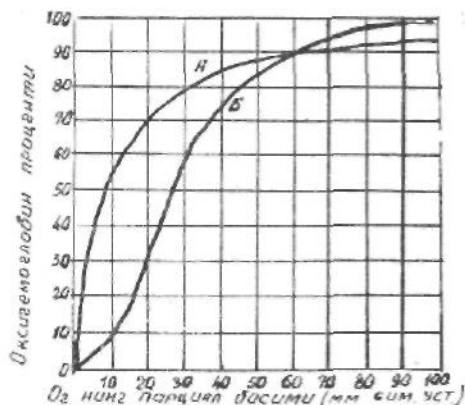
**Артериал ва веноз қондаги газлар миқдори.** Соғлом одамнинг артериал қонида 18—20 ҳажм % кислород, 50—52 ҳажм % карбонат ангидрид ва қарийб 1 ҳажм% азот бор. Веноз қонда 12 ҳажм% кислород, 55—57 ҳажм% карбонат ангидрид ва қарийб 1 ҳажм% азот бўлади. Бу сонлардан кўриниб турибдики, веноз қон ўпка капиллярларидан ўта туриб, кислород билан бойийди ва ўзидаги карбонат ангидриднинг бир қисмини ажратиш чиқаради. Артериал қон катта доира капиллярларига келгач ўзидаги бир қисм кислородни тўқималарга беради ва карбонат ангидрид билан тўйинади. Артериал ва веноз қондаги азот миқдорининг бир хил эканлиги унинг газлар алмашинувида қатнашмаслиғи кўрсатади.

### **Қоннинг кислород ташиши**

Кислородни асосан эритроцитлар ташийди. Артериал қондан ажратиш олинadиган 19 ҳажм% кислороднинг фақат 0,3 ҳажм% плазмада эриган,  $O_2$  нинг қолган миқдори эритроцитлардаги гемоглобин билан химиявий бириккан бўлади. *Гемоглобин* (НЬ) кислород

билан бўш, осон диссоциацияланадиган бирикма — *оксигемоглобин* ( $\text{HbO}_2$ ) ни ҳосил қилади. Гемоглобиннинг кислород билан бирикиши кислород таранглигига боғлиқ бўлиб, осон қайтарилувчи процессдир. Кислород таранглиги пасайганда оксигемоглобин кислород беради.

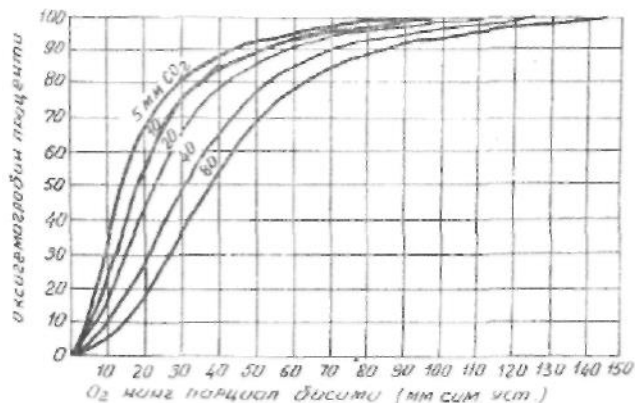
**Оксигемоглобин диссоциациясининг эгри чизиқлари.** Абсцисса ўқига кислороднинг парциал босими, ордината ўқига— гемоглобиннинг кислород билан тўйиниш проценти, яъни гемоглобиннинг оксигемоглобинга ўтган проценти қўйилса, *оксигемоглобиннинг диссоциация эгри чизигини* оламиз. Бу эгри чизиқ (55-расм, А) гипербола шаклида бўлиб, кислороднинг парциал босими билан ҳосил бўлаётган оксигемоглобин миқдори ўртасида тўғри пропорционал боғланиш йўқлигини кўрсатади. Эгри чизиқнинг чап қисми тикка юқорига кўтарилади. Эгри чизиқнинг ўнг қисми эса деярлик горизонтал йўналишда бўлади. Гемоглобиннинг кислород билан бирикишидан бундай эгри чизиқ ҳосил



55-расм. Сувли эритмадаги (А) ва қондаги (Б) карбонат ангидрид таранглиги симоб устуни ҳисобида 40 мм бўлганда оксигемоглобиннинг диссоциацияланиш эгри чизиқлари (Баркрофтдан).

бўлиши муҳим физиологик аҳамиятга эга. Кислороднинг ўпка альвеоларидаги кислород босимига тўғри келувчи нисбий юқори парциал босим зонасида, кислород босимининг 100—60 мм сим. уст. атрофида ўзгариши эгри чизиқнинг горизонтал қисмига деярли таъсир этмайди, яъни ҳосил бўлган оксигемоглобиннинг миқдори деярли ўзгармайди.

Тоза гемоглобин эритмалари дистилланган сувда текширилганда 55-расмда келтирилган А эгри чизиғи олинади. Табиий шароитда эса



56-расм. Оксигемоглобиннинг диссоциацияланиш карбонат ангидрид таранглигига боғлиқ эканлигини кўрсатувчи эгри чизиқлар.

кон плазмасида турли тузлар ва карбонат ангидрид бор, булар оксигемоглобиннинг диссоциация эгри чизигини пича ўзгартиради. Эгри чизиқнинг чап қисми бироз эгилиб, бутун эгри чизиқ 5 ҳарфини

эслатади. Эгри чизикнинг ўрта қисми тикка пастга тушиши, пастки қисми эса горизонтал йўналишга яқинлашуви 55-расмда кўриниб турипти (Б эгри чизиги). Тўқималардаги кислороднинг паст парциал босимларига яқин келадиган зонадаги гемоглобиннинг хосалари эгри чизикнинг пастки қисмида таърифлаб берилганини қайд қилиб ўтиш лозим. Эгри чизикнинг ўрта қисми эса кислороднинг артериал ва веноз қондаги шундай парциал босимларидаги гемоглобин хосалари ҳақида тасаввур беради.

**Водород ионлари концентрациясига ва температурага қараб оксигемоглобин диссоциациясининг ўзгариши.** Қондаги водород ионлари концентрацияси ошганда, яъни рН камайганда, гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссаси пасаяди, Модомики шундай экан, кислороднинг парциал босими бирдай турганда карбонат анһидрид таранглиги ортганда оксигемоглобин кам ҳосил бўлади (56-расм). Бу ҳодисани биринчи марта Б. Ф. Вериго пайқаган ва Хр. Бор тўла анализ қилган.

Кислородиинг парциал босими 40 мм симоб уст. га тенг бўлганда, яъни веноз қондаги парциал босими қанча бўлса, ўша босимда карбонат анһидрид иштирокида гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссаси жуда пасаяди. Гемоглобиннинг бу хосаси организм учун муҳим аҳамиятга эга. Тўқималарнинг капиллярларида қондаги карбонат анһидрид таранглиги ортади ва гемоглобиниинг кислород бириктириш хоссаси пасаяди, бу эса кислородиинг тўқималарга ўтишини осонлаштиради. Упка альвеолаларида карбонат анһидриднинг бир қисми альвеоляр ҳавога ўтади, шу туфайли ўпка альвеолаларида гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссаси кучаяди, бу эса оксигемоглобин ҳосил бўлишини осонлаштиради.

Зўр бериб жисмоний иш бажарилаётганда (Қонга модда алмашинувининг кислотали маҳсулотлари, жумладан сут кислотаси ўтади, бу эса гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссасини жуда сусайтириб, мускулларга бир талай кислород ўтишига ёрдам беради.

Гемоглобиниинг кислород бириктириш ва бериш хоссаси температурага ҳам қараб ўзгаради. Ташқи муҳитдаги кислороднинг парциал босими бирдай турганда оксигемоглобин одамнинг гавда температурасида (37—38°) пастроқ температурадагига нисбатан кўпроқ кислород беради.

### **Қоннинг карбонат анһидрид ташиши**

Веноз қондан 55—58 ҳажм% карбонат анһидрид ажратиб олиш мумкин. Қондан ажратиладиган CO<sub>2</sub> нинг кўп қисми плазма ва эритроцитлардаги карбонат кислота тузларидан (карбонатлардан) вужудга келади, фақат қарийб 2,5 ҳажм% қонда эриган, қарийб 4—5 ҳажм% о гемоглобин билан бирикиб, *карбогемоглобин* шаклида бўлади.

Қарбонат кислота эритроцитларда, улардаги *карбоанһидраза* ферменти иштирокида карбонат анһидриддан ҳосил бўлади. Бу фермент CO<sub>2</sub> нинг гидратация реакциясини тезлаштирадиган кучли катализатордир.

**Карбоанһидраза.** Бу ферментнинг мавжудлигини И. М. Сеченов тахмин қилгаи эди, лекин уни 1932 йилдагина Мелдрум ва Рафтон кашф этган.

Эритроцитлардан ташқари, меъда ости ва сўлак безларида, меъданинг шиллиқ қабатида, буйракларда, марказий нерв системасида, кўзнинг тўр пардасида ҳам карбоанһидраза топилган. Меъдада хлорид кислота ва меъда ости безининг шираси билан сўлакда бикарбонатлар карбоанһидраза иштирокида ҳосил бўлади. Организм ҳолатига қараб карбоанһидраза активлиги ўзгаради; кислород етишмаганда, паст босимда нафас олинганда карбоанһидраза активлиги ошади, турли касалликларда бу фермент активлиги ўзгаради.

CO<sub>2</sub>нинг таранглигига қараб карбоанһидраза  $CO_2 + H_2O = H_2CO_3$  реакциясини бирор томонга ўзгартиради, яъни реакцияни ё гидратация ёки дегидратация томонига катализлай олади.

Масалан, тўқималарнинг капиллярларида CO<sub>2</sub> нинг таранглиги юқори, бундай капиллярларда CO<sub>2</sub> билан H<sub>2</sub>O дан карбонат кислота ҳосил бўлади. Қон CO<sub>2</sub> таранглиги паст бўлган шароитда ўпкадан ўтаётганда карбоанһидраза дегидратация реакциясини

тезлаштиради, натижада карбонат ангидрид қондан ажралиб чиқади.

**Катта доира капиллярларида қонга карбонат ангидрид бирикиши.** Тўқималарда ҳосил бўлувчи карбонат ангидрид қон томир капиллярларидаги қонга диффузияланади, чунки тўқималардаги  $\text{CO}_2$  таранглиги артериал қондаги  $\text{CO}_2$  таранглигидан юқори. Плазмада эрийдиган  $\text{CO}_2$  эритроцитлар ичига диффузияланади ва шу ерда карбоангидраза таъсирида дарҳол карбонат кислотага айланади. Ҳисобларга қараганда эритроцитлардаги карбоангидраза активлиги шундайки, карбонаткислотанинг гидратация реакцияси 1500—2000 барабар тезлашади. Эритроцит ичидаги карбонат ангидриднинг ҳаммаси карбонат кислотага айлангани учун,  $\text{CO}_2$  нинг эритроцитдаги таранглиги нолга яқин, шу туфайли  $\text{CO}_2$  нинг янгидан-янги порциялари эритроцит ичига киради. Эритроцитда  $\text{CO}_2$  дан карбонат кислота ҳосил бўлгани учун эритроцитларда  $\text{HCO}_3^-$  ионларининг концентрацияси ортиб кетади ва улар плазмага диффузиялана бошлайди. Бунинг боиси шукй, эритроцитнинг юза мембранаси анионларни ўтказа олади. Эритроцит мембранаси катионларни амалда ўтказмайди.  $\text{HCO}_3^-$  ионлари ўрнига хлор иони эритроцитлар ичига киради. Плазмадан эритроцитлар ичига хлор ионларининг ўтиши сабабли плазмада натрий ионлари бўшайди ва улар эритроцитдан кирган  $\text{HCO}_3^-$  ионларини бириктириб,  $\text{NaHCO}_3$  ни ҳосил қилади. Веноз қон плазмасида бикарбонат кўпайиб кетганлиги шу плазмани химиявий анализ қилишда аниқланади.

Эритроцит ичида анионларнинг кўпайиб кетиши сабабли осмотик босим кўтарилади, бунинг натижасида эса эритроцитнинг юза мембранаси орқали плазмага сув ўтади. Правардида катта доира капиллярларидаги эритроцитлар ҳажми ортади. Эритроцитлар артериал қоннинг 40% ҳажмини, веноз қоннинг эса 40,4% ҳажмини эгаллаш гематокрит ёрдамида текшириб аниқланган. Эритроцитларнинг веноз қондаги ҳажми артериал қондагидан катта эканлиги шундан англашилиб турипти. Эритроцитлар ичига сув кирганидан ҳажми катталашади.

Эритроцит ичига  $\text{CO}_2$  кириб, ундан карбонат кислота ҳосил бўлиши билан бир вақтда оксигемоглобиндан кислород ажралиб чиқиб, қайтарилган (редукцияланган) гемоглобинга айланади. Бу модда оксигемоглобин ва карбонат кислотага қараганда камроқ диссоциацияловчи кислотадир. Шунинг учун оксигемоглобин гемоглобинга айланганда  $\text{H}_2\text{CO}_3$  гемоглобиндан калий ионларини суриб чиқаради ва улар билан бирикиб, калий бикарбонат деган тузни ҳосил қилади.

Карбонат кислотанинг ажралган  $\text{H}^+$  иони гемоглобин билан бирикади. Қайтарилган гемоглобин кам диссоциацияланувчи кислота бўлганидан, қон нордонлашмай, веноз қон билан артериал қон ўртасидаги рН фарқи ғоят кам бўлади. Тўқима капиллярларидаги эритроцитларда рўй берувчи реакцияни қуйидагича тасаввур қилиш мумкин:



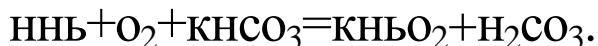
Баён қилинганлардан кўриниб турибдики, оксигемоглобин гемоглобинга айлангач ва ўзи боғлаб олган асосларни карбонат кислотага бергач, бикарбонат ҳосил бўлишига ва карбонат кислотанинг шу тарзда ташилишига ёрдам беради. Бундан ташқари гемоглобин  $\text{CO}_2$  билан химиявий бирикма ҳосил қилади — *карбогемоглобин* деб шуни айтилади.

Қонда гемоглобиннинг  $\text{CO}_2$  билан бирикмаси борлиги қуйидаги тажрибада аниқланган. Бутун қонга карбоангидраза активлигини батамом йўқотадиган захар — калий цианид кўшилса, бундай қоннинг эритроцитлари  $\text{CO}_2$  ни плазмага қараганда кўпроқ бириктириб олар экан. Шунга асосланиб, карбоангидраза инактивлангандан сўнг эритроцитларнинг  $\text{CO}_2$  бириктириши уларда гемоглобиннинг  $\text{CO}_2$  билан бирикмаси борлиги билан изоҳланади, деган хулоса чиқарилди.  $\text{CO}_2$  гемоглобиннинг амин группасига бирикиб, *карбамин боғини* ҳосил қилиши кейин аниқланди.

Карбоксиглобин ҳосил бўлиш реакцияси қондаги карбонат ангидрид таранглигига қараб бирор томонга йўналиш мумкин. Карбонат ангидрид умумий микдорининг қондап ажратиш мумкин бўлган озгина қисми (8—10%) гемоглобин билан бириккан бўлса ҳам, бу бирикма қоннинг карбонат ангидрид ташишида етарлича катта роль ўйнайди. Катта доира

капиллярларидаги қон ютадиган карбонат ангидриднинг тахминан 25—30 проценти гемоглобинга бирикиб, карбогемоглобинни ҳосил қилади.

**Упка капиллярларида қондан  $\text{CO}_2$  ажралиб чиқиши.** Альвеоляр ҳаводаги  $\text{CO}_2$  нинг парциал босими веноз қондаги  $\text{CO}_2$  таранглигига нисбатан пастроқ бўлгани учун карбонат ангидрид ўпка капиллярларидаги қондан альвеоляр ҳавога диффузия йўли билан ўтади. Қондаги  $\text{CO}_2$  таранглиги пасаяди. Шу билан бирга альвеоляр ҳаводаги кислороднинг парциал босими веноз қондаги  $\text{O}_2$  таранглигига нисбатан юқори бўлгани учун кислород альвеоляр ҳаводан ўпка капиллярларидаги қонга ўтади. Қондаги  $\text{CO}_2$  таранглиги ортади ва гемоглобин оксигемоглобинга айланади. Оксигемоглобин гемоглобин ва карбонат кислотага нисбатан анча кўп диссоциациялангани учун карбонат кислотани калий бикарбонатдан суриб чиқаради. Реакция қуйидагича боради:



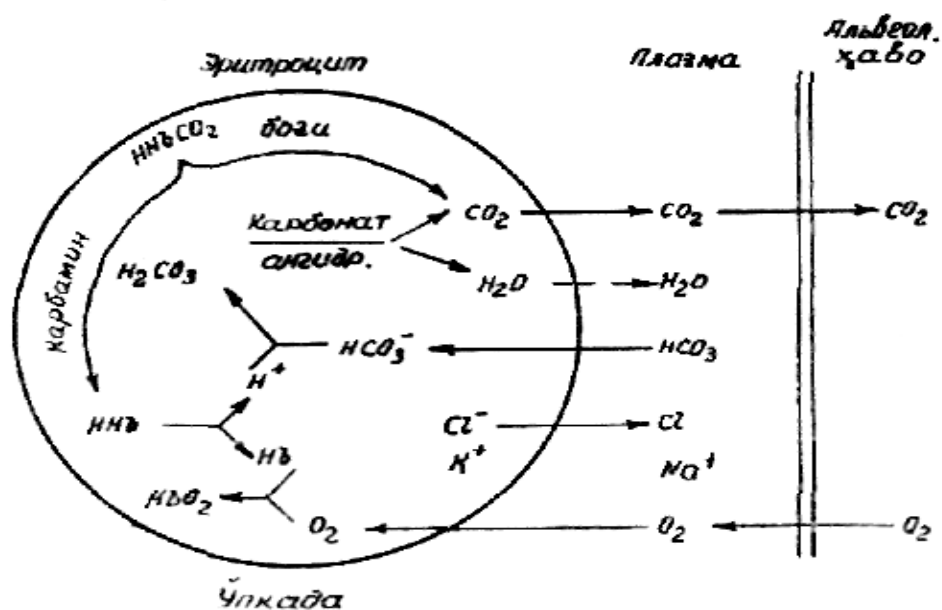
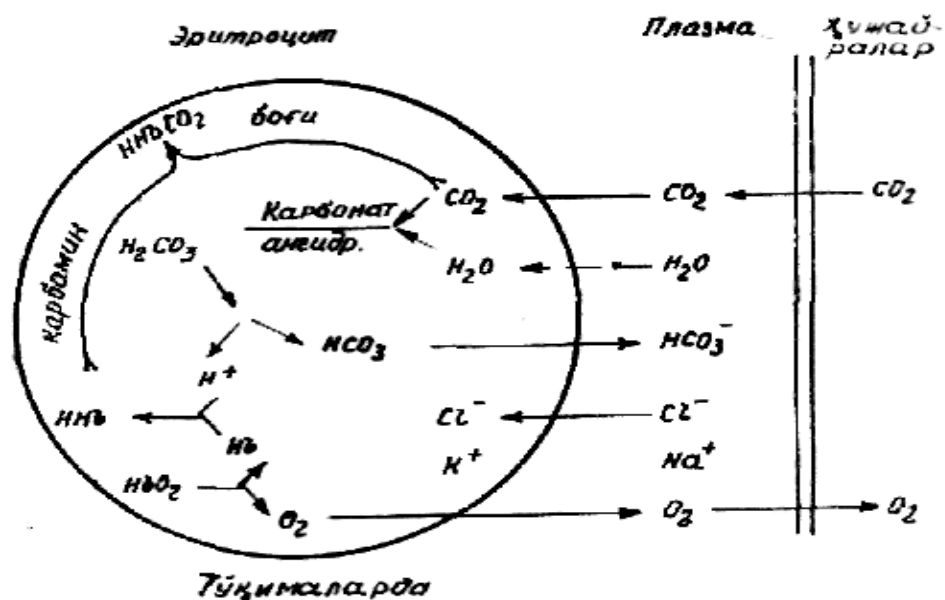
Асослар билан боғланишдан қутилган. карбонат кислотани карбоангидраза карбонат ангидрид ва сувга парчалайди. Упкада карбонат ангидриднинг қондан ажралиб чиқишида карбоангидразанинг аҳамияти қуйидаги маълумотлардан кўриниб турибди. Сувда эриган  $\text{H}_2\text{CO}_3$  нинг дегидратация реакцияси рўй бериши учун ва қон ўпка капиллярларида турган вақтда ундан қанча карбонат ангидрид ажралиб чиқадиган бўлса, ўшанча карбонат ангидрид ажралиб чиқиши учун 300 секунд керак. Қон эса ўпка капиллярларидан 1—2 секунд ичида ўтади, лекин шу вақт мобайнида эритроцит ичида карбонат кислота дегидратацияси рўй бериб улгуради ва ҳосил бўлган  $\text{CO}_2$  аввал қон плазмасига, кейин эса альвеоляр ҳавога диффузия йўли билан ўтиб олади.

Упка капиллярларида эритроцитлардаги  $\text{HCO}_3$  ионлари концентрацияси камайганлиги учун, бу ионлар плазмадан эритроцитларга диффузлана бошлайди, хлор ионлари эса эритроцитлардан плазмага диффузланади. Упка капиллярларида қондаги карбонат ангидрид таранглиги камайганлиги учун карбамин боғ узилади ва карбогемоглобиндан карбонат ангидрид ажралиб чиқади.

Бу процессларнинг ҳаммаси 57-расмда схема тарзида келтирилган.

**Қондаги карбонат кислота бирикмаларининг диссоциация эгри чизиклари.** Юқорида айтганимиздек, қон нордонлашганда ундан ажратиб олиш мумкин бўлган карбонат ангидриднинг 85% дан ортиқроғи бикарбонатларнинг (эритроцитларда калий бикарбонатнинг ва плазмада натрий бикарбонатнинг) парчаланишидан ҳосил бўлади.

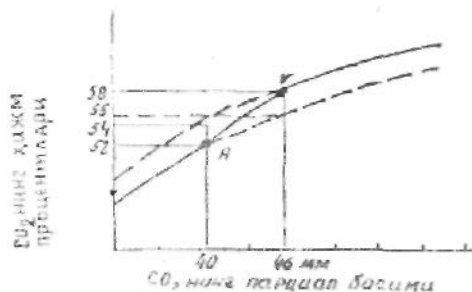
Карбонат ангидрид қонга бирикиши ва ундан ажралиб кетиши  $\text{CO}_2$  нинг парциал таранглигига боғлиқ. Қондаги карбонат ангидрид бирикмаларининг диссоциация эгри чизикларини оксигемоглобиннинг диссоциация эгри чизикларига ўхшатиб тузиш мумкин. Бунинг учун ордината ўқига — қонга бириккан карбонат ангидриднинг ҳажм проценти, абсцисса ўқига эса — карбонат ангидриднинг парциал таранглиги қўйилади. 58-расмдаги пастки эгри чизик гемоглобини кислород билан бутунлай тўйинган артериал қонга  $\text{CO}_2$  бирикишини, юқоридаги эгри чизик эса карбонат ангидриднинг веноз қонга бирикишини кўрсатади..



57-расм. Қон кислород ва карбонат ангидрид ютганда ёки ажратганда эритроцитда рўй берувчи процесслар схемаси.

Бу эгри чизиклар орасидаги фарқ оксигемоглобин билан бойиган артериал қоннинг веноз қонга нисбатан карбонат ангидридни камроқ бириктира олишига боғлиқ. Оксигемоглобин карбонат кислотага нисбатан кучлироқ кислота бўлгани учун бикарбонатларнинг асосларини тортиб олади ва карбонат кислотанинг ажралиб чиқишига шу йўл билан ёрдам беради. Тўқималарда оксигемоглобин гемоглобинга айланиб, ўзига бириккан асосларни беради ва карбонат ангидриднинг қонга бирикишини кўпайтиради.

58-расмнинг пастки эгри чизиғидаги *A* нуктаси карбонат ангидриднинг 40 мм симоб уст. га тенг бўлган таранглигига, яъни ҳақиқатда артериал қонда мавжуд бўлган таранглигига мос келади. Бундай тарангликда артериал қонга 52 ҳажм%  $\text{CO}_2$  бирикади. Юқоридаги эгри чизиқнинг *V* нуктаси карбонат ангидриднинг 46 мм симоб уст. га тенг бўлган таранглигига, яъни унинг ҳақиқатда веноз қонда мавжуд бўлган таранглигига мос келади. Эгри чизиқдан кўриниб турибдики, бундай тарангликда веноз қон 58 ҳажм% карбонат ангидридни бириктиради. Юқоридаги ва пастки эгри чизиқларни бирлаштирувчи *AV* чизиғи артериал қон веноз қонга айланаётганда ва, аксинча, веноз қон артериал қонга айланаётганда унинг карбонат ангидрид бириктириш хоссасининг ўзгаришларига мос келади. Веноз қондаги гемоглобин оксигемоглобинга айланганлиги учун ўпка капиллярларида бу қон 6 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ни ажратади. Упкада гемоглобин оксигемоглобинга айланмаса, эгри



58-расм. Қоннинг карбонат ангидрид ютиш эгри чизиқлари (изоҳи текстда).

чизиқдан кўриниб турганидек, веноз қон альвеолалардаги карбонат ангидриднинг 40 мм симоб уст. га тенг бўлган парциал босимида 54 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ни бириктирар, демак, у 6 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ўрнига фақат 4 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ни берар эди. Худди шунингдек, катта доира капилляр-ларида артериал қон ўзидаги кислородни бермаганда, яъни гемоглобин кислород билан тўйинганича қолаверганда бундай артериал қон гавда тўқималарининг капиллярларидаги карбонат ангидриднинг парциал босимида 58 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ўрнига фақат 55 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ни бириктира олар эди.

Шундай қилиб, ўпкада гемоглобиннинг оксигемоглобинга ва гавда тўқималарида оксигемоглобиннинг гемоглобинга айланиши тўқималарда қонга ютиладиган ва ўпкада қондан ажралиб чиқадиган 6 ҳажм%  $\text{CO}_2$  дан тахминан 3—4 ҳажм%  $\text{CO}_2$  ютилишига ва ажралиб чиқишига ёрдам беради. Упкада ажралиб чиқадиган карбонат ангидриднинг қарийб 25—30 процентини карбогемоглобин ташиб беради.

Айтилганларининг ҳаммасидан англашиладики, қоннинг кислород ташиш механизмида ҳам, карбонат ангидрид ташиш механизмида ҳам гемоглобин ва карбоангидраза тутувчи эритроцитлар муҳим роль ўйнайди.

## УПКА ВА ТУҚИМАЛАРДА ГАЗ АЛМАШИНУВИ

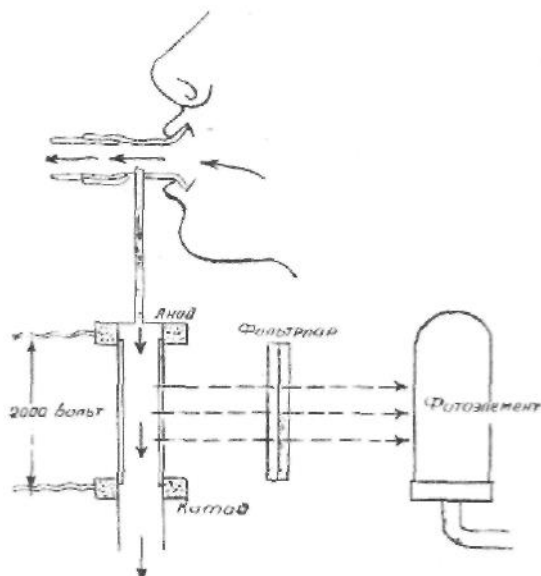
### Упкада газ алмашинуви

Упкага келувчи веноз қонда карбонат ангидрид таранглиги юқори, кислород таранглиги эса унинг альвеоляр ҳаводаги босимидан паст. Шунинг учун қон ўпка капиллярларидан ўтаётганида карбонат ангидрид ажратади ва кислород ютади. Альвеолалар сонининг жуда кўплиги (одамда 750 млн га етади) ва юзаси катта эканлиги (нафас олиш пайтида  $100 \text{ м}^2$  ни, нафас чиқариш пайтида эса  $30 \text{ м}^2$  ни ташкил қилади) альвеоляр ҳаво билан қон ўртасида газ алмашинувига ёрдам беради. Қонни альвеоляр ҳаводан ажратиб турувчи мембрананинг қалинлиги атиги 0,004 мм ни ташкил этади ва икки қават хужайралардан — капиллярлар эндотелийсининг хужайраларидан ва газларни бемалол ўтказувчи альвеолалар эпителийсининг хужайраларидан иборат.

Карбонат ангидриднинг қондан альвеоляр ҳавога ва кислороднинг альвеоляр ҳаводан қонга диффузияланиши натижасида ўпкада газ алмашинади. Газлар альвеоляр ҳаводаги парциал



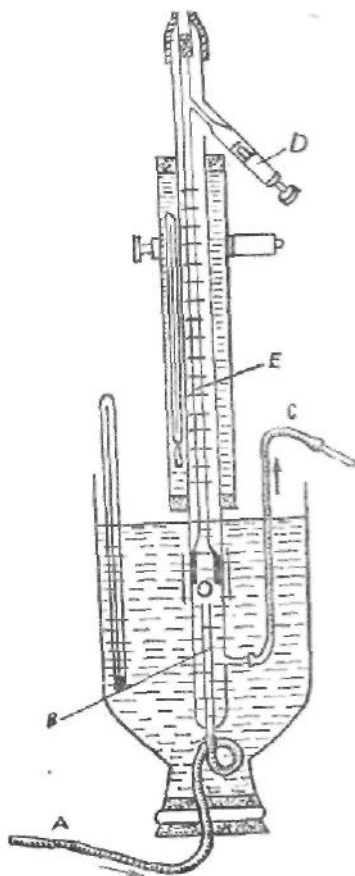
босим билан қондаги таранглиги орасида фарқ борлигидан диффузияланади. Бу эса кислород билан карбонат ангидриднинг альвеоляр ҳаводаги парциал босимини ва артериал ҳамда веноз қондаги шу газлар таранглигини ўлчаш йўли би-лан исбот этилган.



60-расм. Нитрометр.

пуфакчасидаги газлар қондаги газлар билан мувозанатда туриши учун, пуфакчадаги газлар микдорини аниқлаш йўли билан қондаги газлар таранглигини ўлчаш мумкин.

Артериал қондаги кислород таранглиги 100 мм симоб уст., карбонат ангидрид таранглиги эса 40 мм га тенг эканлиги аниқланган; веноз қондаги кислород таранглиги 40 мм, карбонат



59-расм. Крог микронометри (изоҳи текста).

ангидрид таранглиги эса 46 мм симоб

уст. га тенг.

Бу рақамлардан аниқлашадики, веноз қондаги газлар таранглиги билан альвеоляр ҳаводаги газлар босими ўртасидаги фарқ кислород учун  $110 - 40 = 70$  мм, карбонат ангидрид учун эса  $46 - 40 = 6$  мм симоб уст. ни ташкил этади.

Упка капиллярларида қон қисқа вақт турса ҳам, ундаги газларнинг таранглиги альвеоляр ҳаводаги газларнинг парциал босимиға деярли тенглашиб қолади. Бу, артериал қондаги карбонат ангидрид таранглиги альвеоляр ҳаводагидек эканлигидан, кислороднинг таранглиги эса 2—10 мм пастлигидан кўриниб турибди.

Катта ёшдаги одам тинч турганда тарангликлар фарқи атиги 1 мм симоб уст. га тенг бўлганда қонга ҳар минутда 25—60 мл кислород кириши мумкинлиги экспериментал йўл билан аниқланган. Тинч турган одам ўрта ҳисоб билан минутига тахминан 250—300 мл кислород сарфлайди, модомики шундай экан, қонга зарур миқдорда кислород ўтказиш учун босимлар фарқининг 70 мм бўлиши керагидан ҳам ортиқдир. Альвеоляр ҳаводаги кислород босими билан веноз қондаги бу газ таранглиги ўртасида шундай фарқ бўлганда қонга кислород кўпроқ ўтиши мумкин. Жисмоний иш ёки спорт машқлари бажарилаётганда юракдан отилиб чиқадиган қоннинг минутлик ҳажми ошади ва ўпкада қон юриши тезлашади. Масалан, ана шундай пайтларда босимларнинг ҳозир айtilган фарқи қонга кўпроқ кислород ўтишини таъминлай олади.

Қондан карбонат ангидриднинг диффузияланиб чиқиш тезлиги кислородникига қараганда 25 барабар ортиқ бўлгани учун веноз қондаги  $\text{CO}_2$  таранглиги билан альвеоляр ҳаводаги  $\text{CO}_2$  босими орасидаги фарқ ҳисобига карбонат ангидрид қондан етарли миқдорда ажралиб чиқиб улгуради.

### **Упканинг айрим қисмларидаги вентиляция ва қон айланиши.**

Упканинг турли қисмларидаги вентиляция турлича эканлигига Холден эътибор берган.

Маълумки, ўпка тўқимасининг ўпка ичкарисига 25—30 мм гача кирган ташқи зонаси энг чўзилувчан; қон томирлари ва бронхларнинг шохлаган сриии ўраб турувчи оралик зона камроқ чўзилувчан. Упка илдизи соҳасидаги, йирик бронхлар орасидаги, томирлардаги ва кўшувчи тўқимадаги ички зона жуда кам чўзилади. Одам тинч турганда нафас олиш ва чиқариш актида ўпка тўқимасининг энг чўзилувчан ташқи зонаси кўпроқ қатнашади.

Упканинг турли қисмлари бир текис вентиляцияланмаслигипи яқинда Фоулер *нитрометр* ёрдамида тажриба ўтказиб исбот этган, бу асбоб нафасдан чиқаётган ҳаводаги азот концентрациясини автоматик равишда бетўхтов қайд қилиш имконини беради.

Нитрометрнинг тузилиш принципи газларнинг юқори кучланишш майдонда ёриб кетиш хоссасига асосланган. Азот концентрациясини аниқлаш учун нафасдан чиқадиган ҳаводан озгинаси газларни сийраклатувчи най орқали ўтказилади. Найга берилаётган юқори кучланиш (2000 в) газнинг ёриб кетишига сабаб бўлади. Бироқ фотоэлементда ёруклик фильтри борлигидан, азотга хос бўлган муайян тўлқинларгина фотоэлементга тушади. Фотоэлементнинг кўрсатишлари гальванометр ёрдамида қайд қилинади. Асбоб 0,05 секунд ичида содир бўладиган ўзгаришларни қайд қилиб улгуради.

Фоулер экспериментларида текширилувчи киши тоза кислородли газометрдан чуқур нафас олган, сўнг най орқали бир текис, секин нафас чиқарган, нафас билан чиқадиган ҳавонинг бир қисми найдан нитрометр орқали узлуксиз сўриб олинган (60-расм). Нафас чиқаришнинг бошларида нафасдан чиқадиган газнинг биринчи порцияси ўлик бўшлиқдан келади ва бу порцияда тоза кислород бўлади. Нафасдан чиқадиган ҳавонинг кейинги порцияларида эса альвеолаларда қолган ва кислородга аралашган азот секин-аста кўпайиб боради. Нафас чиқаришнинг ўрталарида кислород билан азот аралашмаси бўлган тоза альвеоляр ҳаво ажрала бошлайди. Барча альвеолалар бир хил вентиляцияланганда эди, барча альвеолаларга кислород бир тскис тарқалган бўлар ва нафасдан чиқадиган альвеоляр ҳаводаги азот концентрацияси нафас чиқаришнинг иккинчи ярмида ўзгармай тураверган бўлур эди. Ҳақиқатда эса нафас чиқариш давомида азот концентрацияси ортиб боради. Бунга сабаб шуки, нафас олиш пайтида кўп чўзилувчи ва яхши вентиляцияланувчи альвеолалардан ҳаво биринчи навбатда чиқади ва бу ҳавода кислород кўп бўлади, нафас олиш пайтида кам чўзилувчи ва ёмон вентиляцияланувчи альвеолалардан эса ҳаво камроқ ва кечроқ чиқади.

Упканинг турли қисмларига қон ҳам турли миқдорда келади. Қон асосан ишлаётган альвеолалардан ўтади, вентиляцияда қатнашмаётган альвеолаларда қон юриши жуда суст бўлади. Шу сабабли қон айланиш кичик доирасининг капиллярларидан ўтадиган қон деярли бутунлай артериал қонга айланади (вентиляцияланмаётган альвеолалар қонни» яхши

вентиляцияланаётган альвеолалар билан баббаравар олиб турган тақдирда ўпкадан кетадиган қон кислород билан батамом тўйинмаган бўлур эди).

Ўпка вентиляцияланмаётган қисмларидан қон ўтишини тўхтатадиган бошқарувчи механизмлар борлиги туфайли ўпканинг турли қисмлари вентиляция ҳажмига яраша қон олиб туради. Ҳақиқатда ҳам альвеолаларнинг қон билан таъминланиш даражасини улардаги кислород миқдори бошқариши исбот этилган. Бу Диркен ва Хемстр тажрибаларидан кўриниб турибди. Улар ўнг ва чап ўпкани кислороди турли миқдорда бўлган газ аралашмаси билан алоҳида-алоҳида вентиляция қилишган. Кислороди кам газ аралашмасидан нафас олдирилган ўпкада қон юриши секинлашган; кислороди кўп бўлган газ аралашмасидан нафас олдирилган иккинчи ўпкада эса қон юриши тезлашган. Афтидан, альвеоляр ҳаводаги кислороднинг парциал босими пасайиши сабабли ўпка артериолалари тораяди.

Ўпканинг айрим қисмларидаги қон айланишини вентиляцияга мослаштириб берадиган механизмлар хали етарли ўрганилгани йўқ. Ацетилхолин ўпка артериясига юборилганда артериолаларини, жумладан ўпканинг вентиляцияланмайдиган қисмларидаг артериолаларни ҳам кенгайтириши аниқланди. Бунда ўпканинг вентиляцияланмаётган қисмларидан ҳам қон ўта бошлайди ва унинг артериализацияси (артериал қонга айланиши) ёмонлашади.

Айрим альвеолалардаги қон айланиш билан вентиляция даражаси орасидаги муносабатлар организмдан ажратиб олинган ўпкада ҳам бошқарилгани учун бу муносабатлар орган ичидаги нерв системаси орқали периферик аксон рефлекс типига бошқарилади деб фарз қилиш мумкин.

#### Тўқималарда газ алмашинуви

Тўқималарда қон кислород беради ва карбонат ангидрид ютади. Катта доирадаги тўқималарнинг капиллярларида газ алмашинувига, ўпка капиллярларидагидек, қон ва тўқималардаги газларнинг парциал тарангликларида фарқ борлигидан рўй берувчи диффузия сабабдир.

Хужайралардаги карбонат ангидрид таранглиги 60 мм гача етиши мумкин, тўқима суюқлигида  $\text{CO}_2$  таранглиги ўзгарувчан бўлиб, ўрта ҳисобда 46 мм ни ташкил қилади, тўқималарга келувчи артериал қонда эса 40 мм симоб уст. га тенг. Карбонат ангидрид таранглик кам бўлган томонга диффузланиб, хужайралардан тўқима суюқлигига ва сўнгра қонга ўтадида, уни веноз қонга айлантиради. Қон капиллярлардан ўтаётганда ундаги карбонат ангидрид таранглиги тўқима суюқлигидаги  $\text{CO}_2$  таранглигага тенглашади.

Хужайралар кислородни жуда тез истеъмол қилади, шунинг учун хужайра протоплазмасидаги  $\text{CO}_2$  таранглиги жуда кам, хужайралар активлиги ортганда карбонат ангидрид таранглиги хатто нулга тенг бўлиб қолиши мумкин. Тўқима суюқлигидаги кислород таранглиги 20 ва 40 мм орасида ўзтариб туради. Шунга кўра қон айланиш катта доирасининг капиллярларига келаётган артериал қондан (ундаги кислород таранглиги 100 мм симоб уст. га тенг) тўқима суюқлигига кислород бетўхтов ўтиб туради. Натижада тўқималардан кетаётган веноз қонда-ги кислород таранглиги артериал қондагидан анча кам бўлиб, 40 мм ни ташкил этади.

Қон айланиш катта доирасининг капиллярларидан ўтаётган қон ўзидаги кислороднинг ҳаммасини бермайди. Артериал қонда қарийб 20 ҳажм% кислород бор, веноз қонда эса тахминан 12 ҳажм%  $\text{O}_2$  бўлади. Шундай қилиб, 20 ҳажм% кислороддан тўқималар 8 ҳажм% ни, яъни қондаги жами кислороднинг 40 процентини олади.

Артериал қондаги кислороднинг тўқималар оладиган ва процентлар билан ифодаланадиган миқдори *кислороднинг утилизация коэффициенти* деб аталади. Бу коэффициент артериал ва веноз қондаги кислород миқдорининг фарқини аниқлаш йўли билан ҳисоблаб чиқилади. Бу фарқ артериал қондаги кислород миқдorigа бўлинади ва 100 га кўпайтирилади.

Кислороднинг утилизация коэффициенти бир қанча физиологик шароитларга қараб ўзгаради. Организм тинч турганда бу коэффициент 30—40% га тенг. Оғир жисмоний иш бажарилганда мускуллардан кетаётган веноз қондаги кислород миқдори камайиб, 8—10 ҳажм% гача тушади ва, демак, кислороднинг утилизация коэффициенти ошиб, 50—60%

гача етади.

Ишламай турган капиллярлар тўқиманинг ишлаши туфайли очилиб, тўқималарга қоннинг тез ўтишини таъминлайди. Сут кислотаси билан карбонат кислотанинг кўп ҳосил бўлиши (бунинг натижасида гемоглобиннинг кислород бириктириш хоссаси сусаяди ва тўқималарга кислород тезроқ диффузияланиб ўтади) ҳам утилизация коэффицентини оширади, ниҳоят ишлаётган мускулларда температуранинг кўтарилиши ва хужайрада содир бўладиган ферментатив ҳамда энергетик процессларнинг кучайиши кислород утилизациясини оширади. Шундай қилиб, тўқималарга кислород етказиб берилиши оксидланиш процессларининг жадаллигига қараб бошқарилади.

## НАФАСНИНГ БОШҚАРИЛИШИ

### Нафас маркази

Нафас маркази марказий нерв системасининг турли бўлимларида жойлашган, нафас мускулларининг келишиб ритмик равишда қисқаришини таъминлайдиган ва ташқи муҳитнинг ҳамда организм ички муҳитининг ўзгарувчан шароитига нафасни мослаштирадиган нерв хужайралари йиғиндиси *нафас маркази* деб аталади.

Нерв хужайраларининг баъзи гуруҳлари нафас мускулларининг ритмик фаолияти учун ғоят зарур. Улар тор маънодаги нафас марказини ташкил қилиб, узунчоқ мианинг ретикуляр формациясида жойлашган. Ана шу хужайралар функциясининг бузилиши натижасида нафас мускуллари фалажланиб, нафас тўхтаб қолади.

**Нафас мускулларининг иннервацияси.** Узунчоқ миандаги нафас маркази орқа миё қулранг моддасининг олдинги шохларида жойлашган ва нафас мускулларини иннервациялайдиган мотонейронларга импульслар юборади.

Бўйин 3-4- сегментларининг олдинги шохларида жойлашган мото-нейронларнинг ўсиқларидан диафрагмал нервлар ҳосил бўлади, булар диафрагмага иннервация беради. Орқа миё кўкрак бўлимининг олдинги шохларида жойлашган мотонейронларнинг ўсиқларидан қобирғааро нервлар ҳосил бўлади, булар қобирғааро мускулларни иннервациялайди. Орқа миё кўкрак ва бўйин сегментлари орасидан кесилганда қобирғалар ёрдамида нафас олишнинг тўхташи, диафрагма ёрдамида нафас олишнинг эса сақланиб қолиши шундан тушунарли, чунки диафрагма нервининг ҳаракатлантирувчи ядроси орқа мианинг кесилган жойидан юқорида бўлиб, нафас маркази билан диафрагма ўртасидаги боғланишни сақлаб туради. Орқа миё узунчоқ миё остидан кесилса нафас олиш таққа тўхтайдиган ва организм бўғилишдан ҳалок бўлади. Бироқ, орқа миё бундай кесилганда бурун ва ҳиқилдоқнинг бевосита узунчоқ миёдан чиқадиган нервлар билан иннервацияланувчи ёрдамчи нафас мускуллари қисқаришни бир неча вақт давом эттириб туради.

**Нафас марказининг локализацияси.** Орқа миёга узунчоқ мианинг пастидан шикаст етказиш ўлимга олиб келиши қадимдан маълум. 1812 йилда Легаллуа кушларнинг миёсини қирқиб, 1842 йилда эса Флуранс узунчоқ мианинг айрим қисмларини шикастлаб ва таъсирлаб, бу фактни тушунтириб беришди, нафас марказининг узунчоқ миёда жойлашганлигини экспериментда исбот этишди. Флуранс нафас марказини тўғноғич бошидек кичкина зона деб тасаввур этган ва уни «хаётий тугун» деб атаган.

1885 йилда Н. А. Миславский узунчоқ мианинг айрим нуқталарини таъсирлаш ва шикастлаш методикасини татбиқ этиб, нафас маркази узунчоқ мианинг ретикуляр формациясида, IV қоринча туби соҳасида, жуфт бўлишини, унинг ҳар ярми гавданинг ўша ярмидаги нафас мускулларини иннервация қилишини аниқлади. Бундан ташқари, Н. А. Миславский нафас марказининг мураккаблигини, нафас олиш маркази (*инспиратор марказ*) ва нафас чиқариш маркази (*экспиратор марказ*) дан иборатлигими кўрсатиб берди. У узунчоқ мианинг муайян қисми нафас ҳаракатларини бошқарувчи ва келиштириб турувчи марказ, деган хулосага келди. Н. А. Миславскийнинг хулосалари кўп сонли экспериментал тадқиқотларда, жумладан, сўнгги вақтда микроэлектрод техникаси ёрдамида ўтказилган

экспериментларда тасдиқланди. Нафас марказидаги айрим нейронларнинг электр потенциаллари ёзилганда, унда разрядлари нафас олиш пайтида кучаювчи нейронлар ҳамда разрядлари нафас чиқариш пайтида кучаювчи бошқа нейронлар борлиги аниқланди.

Таъсирланганда нафас олиш актини юзага чиқарувчи нейронлар ва таъсирланганда нафас чиқариш актини вужудга келтирувчи нейронлар борлиги узунчоқ миyanинг айрим нуқталарига микроэлектродлар орқали электр токини таъсир эттириб аниқланди.

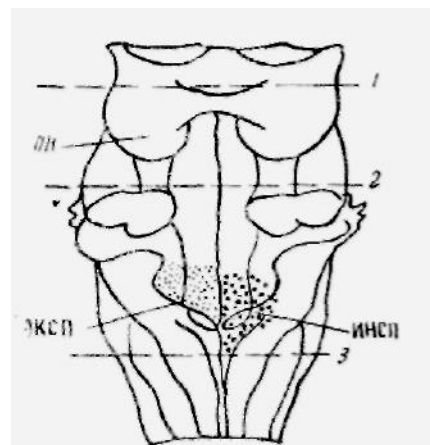
Нафас марказининг нейронлари узунчоқ миyanинг ретикуляр формациясида *striae acusticae* яқинида тарқалганлигини 1956 йилда Баумгартен кўрсатиб берган (61-расм). Экспиратор ва инспиратор нейронлар орасида аниқ чегара йўқ, бироқ улардан бири устун турадиган қисмлар бор (инспиратор қисмлари якка тутам — *tractus solitarius*-нинг каудал қисмида, экспиратор қисмлари вентрал ядро — *nucleus ambiguus*-да).

Нафас маркази илгари тахмин қилинганидаи мураккаброқ тузилганлигини Лумсден ва бошқа тадқиқотчилар иссиқ қонли хайвонлар устида тажриба қилиб кўрсатиб беришди. Варолий кўпригининг юқори қисмида *пневмотаксис маркази* деб аталувчи марказ бор, у пастда жойлашган нафас олиш ва чиқариш марказларининг фаолиятини назорат қилиб туради ва нормал нафас ҳаракатларини таъминлайди. Пневмо таксис марказининг аҳамияти шуки, у нафас олиш пайтида нафас чиқариш марказини кўзгатади ва, шу тариқа, нафас олиш билан чиқаришнинг ритмик равишда навбатланишини таъминлайди.

Нафас марказини ҳосил қилувчи барча нейронлар йиғиндисининг фаолияти нормал нафасни сақлаб туриш учун зарур шартдир. Бироқ нафаснинг бошқарилишида марказий нерв системасининг юқорироқдаги қисмлари ҳам қатнашади, улар организм фаолиятининг ҳар хил турларида нафас олишнинг шунга мосланиб, нозик ўзгаришларини таъминлайди. Нафас бошқарилишида бош мия катта яримшарлари ва пўстлоғининг роли муҳим, шу туфайли одам сўзлашганда, ашула айтганда, спортда ва одамнинг меҳнат фаолиятида нафас ҳаракатлари тегишлича мослашади.

**Нафас марказининг автоматияси.** Нафас марказининг нейронларига ритмик автоматия хос. Нафас марказига келувчи афферент импульслар тўхтатиб қўйилгандан кейин ҳам биопотенциалларнинг ритмик ўзгаришлари рўй бериши, уларни электр ўлчов асбоблари билан қайд қилиш мумкинлиги нафас марказида автоматия борлигини кўрсатади. Бу ҳодисани биринчи марта И. М. Сеченов 1882 йилдаёқ кашф этган. Шундан анча кейин Эдриан ва Бутендайк олтин балиқчанинг организмидан ажратиб олинган мия стволидаги электр потенциалларининг ритмик ўзгаришларини осциллограф ва кучайтиргич (усилитель) ёрдамида қайд этишган. Б. Д. Кравчинский бақанинг организмидан ажратиб олинган узунчоқ миyаcида электр потенциалларининг шу каби ритмик ўзгаришларини (тебранишларини) кузатган, бу ўзгаришлар нафас ритмида рўй беради.

Нафас марказининг ўзидаги модда алмашинув процесслари ва унинг карбонат ангидридга нисбатан юксак сезгирлиги нафас марказининг автоматик равишда кўзғалишига сабаб бўлади. Упка рецепторлари томирларнинг рефлексоген зоналари, нафас мускуллари, скелет мускулларининг рецепторлари, шунингдек марказий нерв системасининг юқорироқдаги қисмларидан келадиган импульслари, ниҳоят, гуморал таъсирлар нафас марказининг автоматиясини бошқариб туради.



61-расм. Нафас марказларининг жойлашуви.

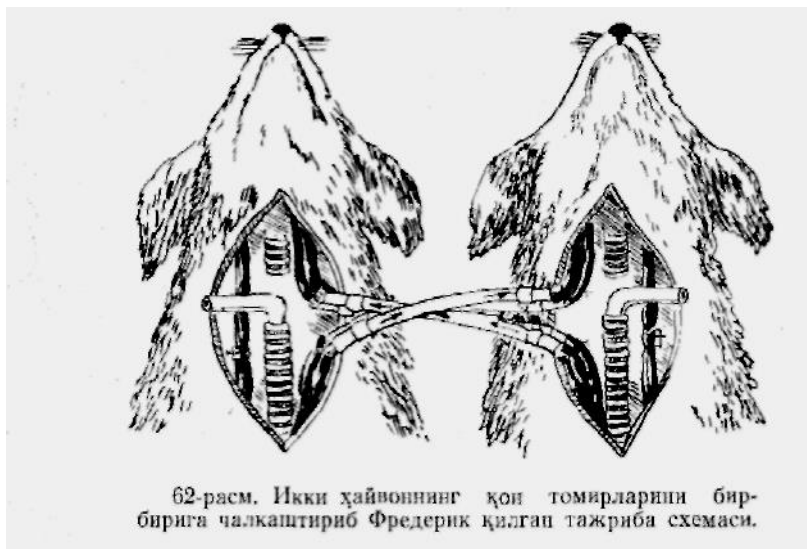
Расмда — мия стволи (сони)нинг пастки қисми (орқадан кўриниши); *ПН* — пневмотаксис маркази; *ИНСП* — инспиратор марказлар; *ЭКСП* — экспиратор марказлар. Марказлар икки томонда бўлади, лекин схемани соддалаштириш учун ҳар томонда фақат бир марказ кўрсатилган. 1 чизиқ юқоридан қарқинш нафасга таъсир кўрсатмайди. 2 чизиқдан қарқинш пневмотаксис марказини ажратиб қўяди. 3 чизиқ пастидан қарқинш нафасни тўхтатиб қўяди.

### Нафас маркази фаолиятининг бошқарилиши

Нафас маркази нафас олиш ва чиқаришнинг ритмик алмашилиб туришини таъминлаш

билангина қолмай, балки нафас ҳаракатларининг частотасини ҳамда чуқурлигини ўзгартиришга ва ўпка вентиляциясини шу йўл билан организм талабларига мослашга қодирдир. Масалан, атмосфера ҳавосининг босими ва таркиби, атрофдаги температура каби ташқи муҳит факторлари, организм ҳолатининг ўзгариши (масалан, жисмоний иш, эмоционал кўзғалиш вақтида) ва бошқа факторлар модда алмашинувининг жадаллигига, демак, кислороднинг истеъмол қилинишига ва карбонат ангидриднинг ажралиб чиқишига таъсир қилиб, нафас марказининг функционал ҳолатини ўзгартиради. Натижада ўпка вентиляциясининг ҳажми ўзгаради.

Барча физиологик функцияларнинг бошқарилиш процесслари сингари, нафаснинг бошқарилиш процесси ҳам организмда қайтар алоқа принципига мувофиқ рўй беради. Бунинг маъноси шуки, организмнинг кислород билан таъминланишини ҳамда унда ҳосил бўладиган карбонат ангидридни чиқариб ташлашни бошқарувчи нафас марказининг фаолияти у бошқарадиган процесснинг ҳолатига боғлиқ. Қонда карбонат ангидрид тўпланиши, шунингдек кислород етишмаслиги нафас марказини кўзғатувчи факторлардир.



Нафаснинг бошқарилишида қон газ таркибининг аҳамиятининг Л. Фредерик икки ҳайвонининг қон томирларини чалкаштириш устида тажриба қилиб исбот этган. Бунинг учун наркоз берилган икки итнинг уйқу артерияларини ва бўйинтуруқ веналарини алоҳида қирқиб, кесиштириб улашган (62-расм). Томирлар шундай улангач ва бўйиндаги бошқа томирлар қисиб қўйилгач биринчи итнинг боши ўз танасидан келаётган қон билан таъминланмай, балки иккинчи ит танасидан келаётган қон билан таъминланган, иккинчи итнинг боши эса биринчи итнинг танасидан қон олиб турган.

Шу итлардан бирининг трахеяси қисилиб, организм шу йўл билан бўғилса, бироз вақтдан кейин унинг нафаси тўхтаб қолади (*апноэ*), иккинчи ит эса расо ҳаллослайди (*диспноэ*). Бунга сабаб шуки, биринчи итнинг трахеяси қисилганда унинг танасидаги қонда СО<sub>2</sub> тўпланади (*гиперкапния*) ва кислород миқдори камаёди (*гипоксемия*). Қон биринчи итнинг танасидан иккинчи итнинг бошига боради ва унинг нафас марказини кўзғатади. Шу сабабли иккинчи итда нафас кучаяди (*гипервентиляция*), натижада иккинчи ит танасининг томирларидаги қонда СО<sub>2</sub> таранглиги пасаяди, О<sub>2</sub> таранглиги эса ошиб кетади. Шу (иккинчи) итнинг танасидан кислородга бой ва карбонат ангидриди кам қон биринчи итнинг бошига келиб, унда нафасни тўхтатиб қўяди (*апноэ*).

**Нафаснинг бошқарилишида карбонат ангидриднинг роли.** Фредерик тажрибаси қондаги О<sub>2</sub> ва СО<sub>2</sub> таранглиги ўзгарганда нафас марказининг фаолияти ўзгаришини кўрсатади. Нафас маркази фаолиятининг бошқарилишида қондаги карбонат ангидрид таранглигининг ўзгариши айниқса муҳим роль ўйнайди.

Қондаги карбонат ангидрид таранглиги ортганда нафас маркази кўзғалиб, ўпка

вентиляцияси кўпаяди, қондаги  $\text{CO}_2$  таранглиги пасайганда эса нафас марказининг фаолияти сусайиб, ўпка вентиляцияси камаёди. Нафаснинг бошқарилишида карбонат ангидриднинг роли Холденнинг одамни кичик ҳажмдаги берк бўшлиққа ўтказиб қўйиб қилган тажрибасида исбот этилган. Нафасга олинаётган ҳаводаги кислород камайиши ва

Нафасга олинган ҳаводаги $\text{CO}_2$ микдори (процент)	Альвеоляр ҳаводаги $\text{CO}_2$ микдори (процент)	Ўпка вентиляцияси (процент ҳисобида)
0,03	5,71	100
3,98	6,03	277
5,28	6,55	477

карбонат ангидрид кўпайиши билан диспноэ пайдо бўла бошлайди. Ажралаётган  $\text{CO}_2$  натрий оҳагига ютилтириб турилса, нафасга олинаётган ҳаводаги кислород камайиб 12% гача тушиши мумкин, лекин ўпка вентиляцияси айтарлиқ кўпаймайди. Шундай қилиб, бу тажрибада нафасга олинаётган ҳаводаги карбонат ангидриднинг кўпайиши ўпка вентиляцияси ҳажмининг ортишига сабаб бўлади.

Экспериментларнинг бошқа сериясида Холден карбонат ангидрид турлича микдорда бўлган газ аралашмасидан нафас олинганда альвеоляр ҳаводаги  $\text{CO}_2$  микдорини ва ўпка вентиляциясининг ҳажми аниқлаган. Олинган натижалар таблицда келтирилган.

Таблицада келтирилган маълумотлар нафасга

олинаётган ҳаводаги карбонат ангидрид микдори ортиши билан бир вақтда аль-веоляр ҳаводаги, демак, артериал қондаги  $\text{CO}_2$  микдори ҳам ортишини кўрсатади. Бунда ўпка вентиляцияси кўпаяди.

Экспериментларнинг натижалари нафас марказининг ҳолати альвеоляр ҳаводаги карбонат ангидрид микдорига боғлиқ эканлиги ҳақида ишонарли далиллар берди. Альвеолалардаги  $\text{CO}_2$  микдори 0,2% ортганда ўпка вентиляцияси 100% кўпайиши аниқланган.

Альвеоляр ҳаводаги карбонат ангидрид микдорининг камайиши (демак, қондаги  $\text{CO}_2$  таранглигининг камайиши) нафас марказининг фаолиятини сусайтиради. Бу, масалан, сунъий гипервентиляциянинг, яъни чуқур ва тез нафас олишнинг натижасидир, бу эса ҳаводаги  $\text{CO}_2$  нинг парциал босимини ва қондаги  $\text{CO}_2$  таранглигини пасайтиради. Оқибатда нафас тўхтади. Шундай усулдан фойдаланиб, яъни олдиндан гипервентиляция қилиб, нафасни ихтиёрий равишда тўхтатиб туриш вақтини анча узайтирса бўлади. Сувга шўнғувчилар сув остида 2—3 минут туришлари лозим бўлганда шундай қиладилар (одатда нафасни ихтиёрий равишда 40—60 секунд тўхтатиб туришади).

Нафас марказига карбонат кислотанинг таъсир қилиш механизмини текшириш шуни кўрсатдики,  $\text{CO}_2$  нафас марказидаги инспиратор нейронларга бевосита таъсир этиб, уларни қўзғатади, шунингдек томирларнинг рефлексоген зоналаридаги хеморецепторларини қўзғатиш йўли билан рефлектор таъсир кўрсатади.

**Нафас марказига карбонат кислотанинг бевосита (тўғридан-тўғри) таъсири.** Карбонат кислота нафас марказига бевосита қўзғатувчи таъсир кўрсатиши турли экспериментларда исбот этилган. Таркибида карбонат кислота ёки унинг тузи бўлган 0,01 мл эритма узунчоқ миянинг маълум қисмига юборилса, нафас ҳаракатлари кучаяди. Эйлер мушукнинг ажратилган узунчоқ миясига карбонат ангидридни таъсир эттириб, электр разрядлари (ҳаракат потенциаллари) частотасининг кучайганини кузатган, бу эса нафас марказининг қўзғалганлигидан гувоҳлик беради.

Марказда тез импульс разрядлари пайдо бўлишидан олдин мембрана потенциали аста-секин ўзаради, бу ўзгариш рецепторларда кузатиладиган генератор потенциалини эслатади. Бунга нафас марказининг генератор нейронлари карбонат кислота таъсирига сезгир эканлигидан ва периферик хеморецепторлар баъзи химиявий моддалар таъсирига қандай реакция кўрсатса, бу нейронлар карбонат кислота таъсирига ўшандай реакция кўрсатишидан дарак беради деб қараш мумкин.

**Нафас марказига водород ионлари юқори концентрациясининг таъсири.** Винтерштейн фикрича, карбонат кислотанинг ўзи эмас, балки марказ хужайраларида карбонат кислота кўпайиши сабабли водород ионлари концентрациясининг ортиши нафас марказини

кўзгатади. Мияни кон билан таъминловчи артерияларга карбонат кислотада бошқа кислоталар, масалан, сут кислотаси юборилганда ҳам нафас ҳаракатларининг кучайиши бу фикрга асос бўлади. Қон ва тўқималардаги водород ионлари концентрацияси ортганда рўй берувчи гипервентиляция қондаги карбонат кислотада бир қисмининг организмдан чиқиб кетишига ёрдам беради ва шу билан водород ионларининг концентрациясини камайтиради. Бу экспериментларга қараганда, нафас маркази қондаги карбонат кислотанинг парциал таранглигини доим бир даражада тутувчи регулятор бўлиш билангина қолмай, водород ионлари концентрациясини ҳам доим бир даражада сақловчи регулятордир.

Винтерштсйн аниқлаган фактлар бир қанча экспериментал текширишларда тасдиқланди. Бироқ нафас марказининг кўзғалишида карбонат кислотанинг специфик ролини инкор қилиш нотўғри бўлиб чиқди. Экспериментларда кўрсатилишича, водород ионларининг концентрацияси бир хил бўлганда карбонат кислота нафас марказини бошқа кислоталарга қараганда кучлироқ кўзгатади. Аксари тадқиқотчилар шунга асосланиб, нафас марказига  $\text{H}_2\text{CO}_3$  нинг специфик таъсир кўрсатишини эътироф этишади.

**Карбонат кислотанинг специфик роли.** Нафас маркази карбонат кислотанинг ва  $\text{HCO}_3$  ионларининг таъсирига нисбатан айниқса юксак сезгир. Буни ишқорий реакцияга эга бўлган ва тўқималар билан қонда  $\text{H}^+$  ва  $\text{HCO}_3$  ионларига диссоциацияланадиган бикарбонат қонга юбо-рилганда нафаснинг кучайишидан кўриш мумкин.

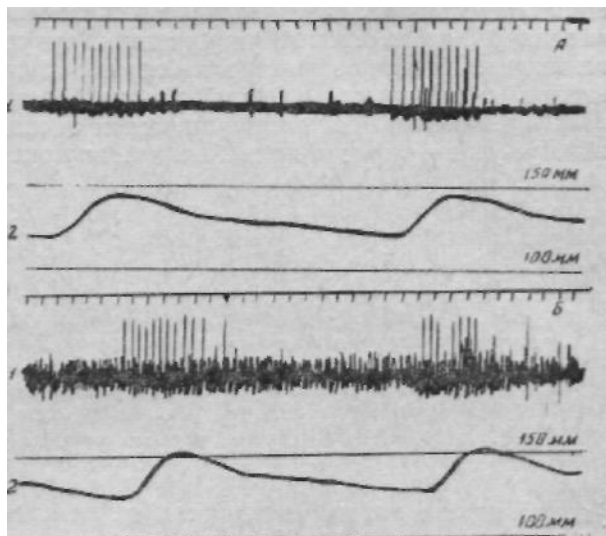
Карбонат кислотанинг нафас марказига нисбатан специфик кўзғатувчилиги Жекобс тажрибаларида кўрсатиб берилган. Хужайра мембра наси орқали  $\text{H}^+$  ва  $\text{HCO}_3$  ионларининг ёмон ўтишини, диссоциацияланмаган карбонат кислотасининг эса яхши ўтишини Жекобс аниқлатан. Кўрсатилган тажрибаларга асосланиб, нафас марказининг қондаги карбонат кислотада таъсирланиш механизмини қуйидагича тасаввур қилиш мумкин: диссоциацияланмаган  $\text{H}_2\text{CO}_3$  нерв марказининг хужайраларига диффузияланади ва у нерв хужайраларида диссоциацияланиб таъсир этувчи  $\text{H}^+$  ионини ажратиб чиқаради. Хужайраларга бошқа кислоталарга нисбатан тезроқ диффузияланиш карбонат кислотанинг специфик хусусиятидир,  $\text{H}_2\text{CO}_3$  нинг нафас марказига кўпроқ кўзғатувчи таъсир кўрсатиши ҳам шунга боғлиқ.

Карбонат кислота нафас марказини кўзғатиши клипик практикада қўлланиладп. Нафас марказининг функцияси сусайганда ва шу сабабли организм етарлича кисло-род билан таъминланмаганда бемор кислород билан 6% карбонат ангидрид аралаш-масидан никоб орқали нафас олдирилади. Бундай газ аралашмаси *карбоген* деб аталади.

**Карбонат кислотанинг нафас марказига рефлектор таъсири.** Гейманс кўатганидек карбонат кислота нафас марказини бевосита кўзғатиш билангина қолмай, рефлекс йўли билан рефлексоген каротид хеморецепторлари орқали ҳам Организмдан ажратиб олинган ва фақат нерв толалари билан каротид синусни перфузияловчи карбонат кислота таранглиги нафас ҳаракатлари кучаяди. синусни перфузияловчи қондаги таранглиги камайганда эса, нафас ҳаракатлари сусаяди.

**Кислород етишмаслигининг марказига таъсири.** Нафас марказининг инспиратор нейронлари қондаги  $\text{H}_2\text{CO}_3$  таранглиги ортгандагина эмас, кислород таранглиги камайганда кўзғалади.

Кислород етишмаслиги



63-расм. Синус нервнинг электр активлиги (Нейланд).

А — атмосфера ҳавосидан нафас олинганда; Б — 10% кислород ва 90% азот аралашмасидан нафас олинганда. 1 — нерв электр активлигининг ёзуви; 2 — артериал босимнинг икки-та пульс тебраниши ёзуви; Калибрловчи чизиклар симоб устуни ҳисобида 100 ва 150 мм босимга тўғри келади; Б — электр потенциалларининг ёзуви хеморецепторларнинг кислород етишмаслигидан таъсирланиш натижасида ҳосил бўлувчи узлуксиз тез-тез импульсацияни кўрсатади. Артериал босимнинг пульс кўтарилишлари даврида юқори амплитудалик потенциалларнинг пайдо бўлиши каротид синусдаги прессорецепторлар импульсациясига боғлиқ.

зонанинг кўзғатади. унга боғланган қондаги ортганда Каротид  $\text{H}_2\text{CO}_3$  аксинча,

нафас

балки ҳам



томирларнинг  
лексоген  
хеморецепторларга

реф-  
зоналаридаги

сир  
ларини

этиб,  
рефлекс

нафас  
йўли

ҳаракат-  
би-

лан

кучайтиради.

Қонда-

ги

кислород

таранглиги

камайганда

каротид

та-

начадаги

хеморецептор-

ларнинг қўзғалишини

К. Гейманс, Э. Нейл ва бошқа физиологлар каротид синусдан бошланувчи Геринг нервда биоэлектр потенциалларини қайд қилиш йўли билан бевосита исбот этишган. Каротид синусни кислороди кам бўлган қон билан перфузиялаш натижасида Геринг нервдаги ҳаракат потенциаллари тезлашади (63-расм). Қондаги карбонат кислота ортиқча, кислород кам бўлганида нафаснинг ўзгариш характери турлича. Қондаги кислород таранглиги пича камайганда нафас ритми рефлекс йўли билан тезлашади, қондаги  $H_2CO_3$  таранглиги пича ошганда нафас ҳаракатлари рефлекс йўли билан чуқурлашади.

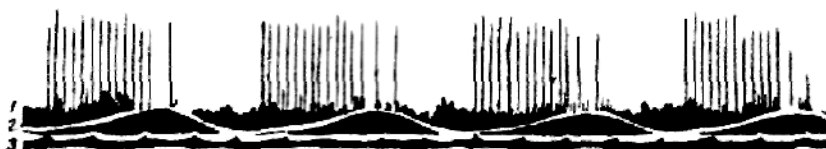
**Янги туғилган боланинг биринчи марта нафас олиш сабаблари.** Она қорнидаги болада киндик томирлари орқали газ алмашинади, киндик томирлари эса плацентада она қонига жипс тегиб туради. Она билан шу тариқа боғланиш бола туғилгач узилиб, бола қонида кислород етишмай қолади ва карбонат кислота кўпаяди. Д. Баркрофт маълумотларига қараганда нафас марказининг таъсирланиши туфайли бола биринчи марта нафас олади.

Бола биринчи марта нафас олиши учун эмбрионал нафас тўсатдан тўхташи муҳим: киндик секин қисилганда нафас маркази қўзғалмайди ва бола бирон марта ҳам нафас олмай ҳалок бўлади.

Янги шароитга ўтиш муносабати билан боладаги бир қанча рецепторларнинг таъсирланишини ва афферент нервлар орқали импульслар бориб, марказий нерв системасининг, жумладан нафас марказининг қўзғалувчанлигини оширишини ҳам эътиборга олиш зарур (И. А. Аршавский).

### Нафаснинг бошқарилишида механорецепторларнинг аҳамияти.

Нафас маркази хеморецепторлардангина эмас, балки томирларнинг рефлексоген зоналаридаги прессорецепторлардан, шунингдек ўпка, нафас йўллари ва нафас мускулларининг механорецепторларидан ҳам афферент импульслар олади. Бу импулсларнинг барчаси нафасни рефлекс йўли билан ўзгартиради. Нафас марказига ўпка рецепторларидан адашган нервлар орқали келувчи импульслар айниқса муҳим аҳамиятга эгадир. Нафас олиш ва чиқаришнинг чуқурлиги кўп жihatдан шуларга боғлиқ. Ўпкада рефлектор таъсир келиб чиқишини 1868 йилда Геринг ва Брейер тасвир этган; бундай таъсир борлиги нафаснинг ўз-ўзини рефлекс йўли билан бошқариши ҳақидаги тасаввурга асос бўлди. Нафаснинг ўз-ўзини рефлекс йўли билан бошқариши шунда намоён бўладики,



64-расм. Нафас олиш (инспирация) вақтида ўпка тўқимаси қўзғалганда п. vagus-нинг периферик учидagi ҳаракат тоқлари (Эдрияндан).  
Юқоридан дастга: 1 — адашган нервдаги импульслар; 2 — нафас ёзуви (инспирация — юқорида, экспирация — дастга); 3 — вақт белгиси.

ўпкада нафас олиш (инспирация)ни рефлекс йўли билан тормозловчи ва нафас чиқариш (экспирация)ни қўзғатувчи импульслар нафас олиш (инспирация) фазасида пайдо бўлади, нафас олиш (инспирация) ни рефлекс йўли билан қўзғатувчи импульслар эса нафас чиқариш (экспирация) фазасида келиб чиқади. Бундай рефлексор бошқарилиш (регуляция) мавжудлигини қуйидаги факторлар кўрсатиб турипти:

1) альвеолалар деворидаги, яъни ўпканинг энг чўзилувчан қисмидаги ўпка тўқимасида интерорецепторлар бор, улар адашган нервдаги афферент нерв толаларининг таъсиротни сезувчи охирларидан иборат;

2) адашган нервлар қирқилгандан сўнг нафас (респирация) секин ва чуқур бўлиб қолади;

3) адашган нервларни албатта бутун қолдириб, ўпка индифферент газ, масалан, азот билан шиширилганда диафрагма ва қобирғааро мускуллар бирданига қисқаришдаи тўхтайдилар, нафас олиш (инспирация) ҳам одатдаги чуқурлигига етмай тўхтаб қолади, ўпкадан ҳаво сунъий йўл билан тортиб олинганда эса, аксинча, диафрагма қисқара бошлайди.

Шу фактларга асосланиб, қуйидаги хулоса чиқарилди: нафас олиш (инспирация) фазасида ўпка альвеолаларининг кенгайишидан ўпка рецепторлари таъсирланади, натижада нафас марказига адашган нервларнинг ўпкадаги тармоқлари орқали келувчи импульслар тезлашади, бу эса нафас марказининг экспиратор нейронларини рефлекс йўли билан қўзғатади, демак, нафас чиқариш (экспирация) га сабаб бўлади.

Адашган нервларни қирқиб, периферик учлари осциллографга улаб қўйилса, ўпка шиширилганда ҳам, ундаги ҳаво сунъий йўл билан тортиб олинганда ҳам электр тебранишлари (ҳаракат потенциаллари) мавжудлиги билинади. Табиий нафас (респирация)да адашган нервдаги тез тоқлар фақат нафас олиш (инспирация) фазасида кузатилади, табиий нафас чиқариш<sup>1</sup> (экспирация) фазасида эса кузатилмайди (64-расм). Демак, ўпка бужмайганда нафас маркази рефлекс билан таъсир-

<sup>1</sup> **Респирация** — дыхание, инспирация — вдох, экспирация — выдох

ланади, бунинг учун ўпка нормал (одатдаги) нафас чиқаришда учрамайдиган даражада қисилган бўлиши шарт. Ўпкадан ҳаво тортиб олинганда ёки тўсатдан икки томонлама пневмоторакс пайдо бўлганда (бунга диафрагма рефлекс йўли билан қисқариб жавоб беради) шу ҳодиса кузатилади. Табиий нафас олиш (респирация)да адашган нервларнинг рецепторлари фақат ўпканинг чўзилишидан таъсирланади.

Нафаснинг бошқарилишида ўпканинг механорецепторларидан ташқари қобирғааро мускуллар билан диафрагманинг механорецепторлари ҳам қатнашади. Диафрагманинг ёки ташқари қобирғааро мускулларнинг сезувчи нервлари таъсирланганда нафас олиш (инспирация) марказининг фаолияти сусаяди ва нафас чиқариш (экспирация) маркази қўзғалади.

**Нафас марказининг инспиратор ва экспиратор нейронлари орасидаги муносабатлар.** Инспиратор ва экспиратор нейронлар орасида мураккаб реципрок (муштарак) муносабатлар мавжуд. Бунинг маъноси шуки, инспиратор нейронларнинг қўзғалиши экспиратор нейронларининг тормозлашишига, экспиратор нейронларнинг қўзғалиши эса инспиратор нейронларнинг тормозлашишига сабаб бўлади. Бундай ҳодисалар нафас марказининг нейронлари орасида бевосита алоқа борлигига қисман боғлиқ, асосан эса рефлексор таъсирларга ва пневмотаксис марказининг ишлаб туришига боғлиқ.

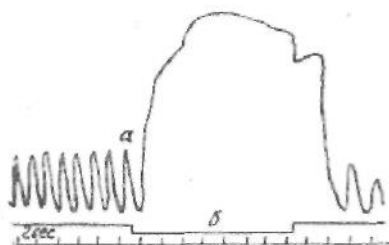
Нафас маркази нейронларининг ўзаро таъсир этиши ҳозир қуйидагича тасаввур қилинади.

Нафас марказига карбонат кислота бевосита ва рефлекс йўли билан (хеморецепторлар орқали) таъсир этиши туфайли инспиратор нейронлар қўзғалади ва бу қўзғалиш нафас мускулларининг мотонейронларига ўтиб, нафас олиш (инспирация) актини вужудга келтиради.

Айни вақтда инспиратор нейронларнинг қўзғалиши Варолий кўпригидаги пневмотаксис марказига ўтади, бу ердан эса нейронларининг ўсиқлари орқали узунчоқ миёдаги нафас марказининг экспиратор нейронларига етиб бориб, бу нейронларни қўзғатади, натижада нафас олиш тўхтаб, нафас чиқариш кучаяди. Бундан ташқари, нафас олиш (инспирация) пайтида экспиратор нейронлар Геринг-Брейер рефлекси ёрдамида рефлекс йўли билан ҳам қўзғалади. Адашган нервлар қирқиб қўйилгач ўпканинг механорецепторларидан импульслар келиши тўхтаб, экспиратор нейронлар фақат пневмотаксис марказидан келадиган импульслар билан қўзғалиши мумкин. Нафас чиқариш марказини қўзғатувчи импульслар анча камаяди ва бу марказнинг қўзғалиши пича кечикади. Шунинг учун адашган нервлар қирқиб қўйилгач нафас олиш (инспирация) фазаси нервлар қирқилгунча кузатилган шу фазага нисбатан узокроқ давом этади ва нафас чиқариш (экспирация) фазаси билан кечроқ алмашинади. Нафас сийрак ва чуқур бўлиб қолади.

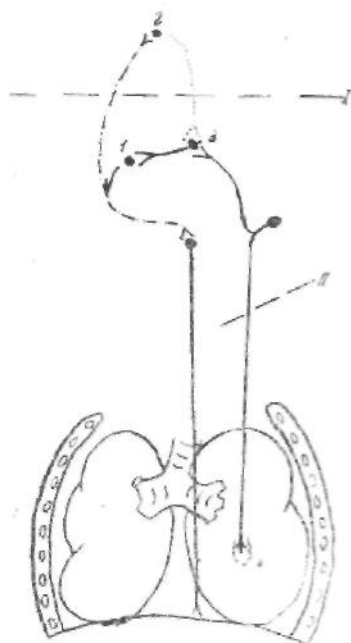
Адашган нервларни бутун қолдириб, миёя стволи Варолий кўпригидан қирқиб қўйилгач — узунчоқ миёя пневмотаксис марказидан ажралиб қолганда нафас шунга ўхшаш ўзгаради (61 ва 65-расмлар). Миёя шундай қирқилгандан сўнг нафас чиқариш марказини қўзғатувчи импульслар ҳам кам келади; нафас сийрак ва чуқур бўлиб қолади. Бу ҳолда нафас чиқариш маркази фақат адашган нервлар орқали келувчи импульслар таъсирида қўзғалади. Шундай ҳайвоннинг адашган нервлари ҳам қирқилса ёки уларни совитиб, импульс ўтказмайдиган қилиб қўйилса (66-расм) нафас чиқариш маркази қўзғалмайди ва нафас (респиратор) максимал нафас олиш (инспирация) фазасида тўхтаб қолди. Шундан сўнг адашган нервларни иситиб, яна импульс ўтказадиган қилинса, нафас чиқариш маркази яна вақт-бавақт қўзғалиб туради ва ритмик нафас тикланади (66-расм). Шундай қилиб, нафас олиш ва чиқариш ритмик равишда навбатланиб тургандагина ҳаёт учун муҳим функция — нафас функцияси рўёбга чиқиши мумкин, бу функцияни мураккаб нерв механизми бошқариб туради. Бу механизм ишини ўрганишда унинг кўп жиҳатдан таъминланганлиги эътиборни жалб этади. Масалан, нафас олиш (инспирация) маркази карбонат кислотанинг бевосита таъсирида ҳам, рефлектор таъсирида ҳам, шунингдек кислород етишмаслигининг хеморецепторларга таъсир қилиши натижасида ҳам қўзғалади. Нафас чиқариш (экспирация) маркази унга адашган нервларнинг афферент толалари орқали рефлектор импульслар келиши ва нафас олиш (инспирация) марказининг пневмотаксис маркази орқали таъсир этиши туфайли қўзғалади.

Нафас марказининг қўзғалувчанлиги томирлардаги рефлексоген зоналарнинг пресорецепторларида пайдо бўлувчи импульслар таъсирида ҳам ўзгаради. Ор-



66-расм. Адашган нервлар совутилгандан кейин мияни I ва II чизиклар орасидан кесишнинг нафасга таъсири (65-расмга қаралсин) (Стелладан).

а — нафас ёзуви; б — нервларни совутиш белгиси.



65-расм. Нафас марказининг нерв алоқалари схемаси.

— инспиратор марказ; 2 — пневмотаксис маркази; 3 — экспиратор марказ; 4 — ўпка механорецепторлари. I ва II чизиклар бўйлаб лоҳида-алоҳида қирқилгандан сўнг нафас марказининг ритмик фаолияти сақланиб қолади. Бир вақтда қирқилганда эса нафас инспирация фазасида тўхтади.

I I

ганизмдан ажратиб олинган ва унга фақат нерв толалари

орқали боғланган каротид синусдаги босим кўтарилганда нафас ҳаракатлари сусаяди. Организмда артериал босим ортганда шундай бўлади. Артериал босим пасайганда эса, аксинча, нафас тезлашади ва чуқурлашади.

Нафас марказининг кўзгалувчанлиги бўйин симпатик нервлари орқали келувчи нерв импульслари таъсирида ҳам ўзгаради. Бу нерв таъсирланганда нафас марказининг кўзгалувчанлиги ошади, шу туфайли нафас кучаяди ва тезлашади.

### Химоявий нафас рефлекслари

Нафас йўллари шиллик пардалариинг китикланиши ҳам нафасга рефлекс йўли билан таъсир этади. Улар китикланганида вужудга келувчи рефлекслар химоявий рефлекслардир, чунки улар китикловчи ҳар хил агентларнинг ўпкадан чиқариб юборилишини таъминлайди ёки уларнинг ўпкага киришига тўсқинлик қилади. Қитикловчи моддалар масалан, аммиак буғлари учлик нервнинг сезувчи охирларини кўзғатиб, нафасни экспирация фазасида тўхтатади. Айни вақтда адашган нервлардан иннервацияланган бронхлар тораяди. Бундан

англашиладики, учлик нерв ядроларининг қўзғалиши нафас марказигагина эмас, адашган нерв ядросига ҳамтаъсир этади.

Нафас йўлларида тўпланадиган чанг ва шилимшиқ, шунингдек уларга кирган ёт жисмлар ҳиқилдоқ нервининг охирларини қитиқлаб, талвасага ўхшайдиган нафас чиқариш ҳаракатларининг пайдо бўлишига олиб келади. Ҳар бир нафас чиқаришнинг бошларида овоз ёриғи берк бўлади, нафас чиқариш процессида ўпка ва нафас йўлларида муайян босим вужудга келгач, овоз ёриғи дарҳол очилади ва ҳаво нафас йўлларида зарб билан катта тезликда ташқарига отилиб чиқади. *Йўтал* шундай пайдо бўлади. Киши йўталганда ҳаво зарб билан чиқиб, нафас йўллариининг тозаланишига имкон беради. Бурун шиллиқ пардасининг рецепторлари қитиқланса рефлекс йўли билан акса тутаяди, бунда ҳаво куч билан бурун орқали чиқиб, бурун йўллариини тозалаб кетади.

Ҳимоявий нафас рефлекслари — йўтал ва акса уриш—муҳим аҳамиятга эга бўлиб, нафас йўлларида ва бурун бўшлигидан ёт жисмларнинг чиқиб кетишига ёрдам беради.

### **Нафасни бошқаришда бош мия яримшарлари пўстлогининг роли**

Нафасни бошқаришда узунчоқ мия марказларидан ташқари марказий нерв системасининг бошқа кўп қисмлари, жумладан, бош мия яримшарларининг пўстлогини ҳам қатнашади. Бироқ, нафасни бошқаришда турли нерв марказларининг ролида муҳим тафовутлар бор. Узунчоқ мияда нафас маркази борлиги нафас ҳаракатларини юзага чиқариш учун мутлақо зарур шартдир. Бу марказлар емирилганда нафас тўхтайдди. Марказий нерв системасининг юқориқдаги бўлимлари қирқилганда эса нафас функцияси сакланиб қолади.

Нафасни бошқаришда бош мия катта яримшарлари пўстлогини алоҳида роль ўйнайди. Улар ташқи муҳит шароитининг тўхтовсиз ўзгаришига ва организмнинг ҳаёт фаолиятига қараб, нафасни организм эҳтиёжларига мослаб туради.

М. В. Сергиевскийнинг фикрича бош мия катта яримшарлари пўстлогининг нейронлари карбонат кислота миқдорининг ортишига узунчоқ мия нейронларидан кўра сезгирроқ, шунинг учун яримшарлар пўстлогини нафас марказига импульслар юбориб, нормал нафасни бошқаришда қатнаша олади.

Ташқи нафас процессларига катта яримшарлар пўстлогининг таъсир қила олиши ҳаммага маълум фактдир: нафас ҳаракатларининг ритми ва чуқурлигини ихтиёрий равишда ўзгартириш, шунингдек нафасни 30—60 секунд ва ундан узоқроқ тўхтатиб туриш мумкин.

Бош мия яримшарлари пўстлогининг нафасга таъсири шартли нафас рефлексларини вужудга келтириб ўтказилган тажрибаларда экспериментал йўл билан исбот этилган. Ташқи нафас ва газ алмашинув функцияларини ўзгартирувчи бундай рефлексларнинг вужудга келишини биринчи марта В. М. Бехтеров ва В. П. Протопопов кузатган. Г. П. Конради одам ёки ҳайвонни анчагина карбонат ангидрид бўлган ҳаводан нафас олишга қайта-қайта мажбур қилиб, нафас шартли рефлексини вужудга келтирган. Бу таъсирдан аввал индифферент сигнал — метроном товуши эшиттирилган. Сигнал ва таъсирот биргаликда бир неча марта берилгандан сўнг шу сигналга шартли рефлекс ҳосил бўлган ва карбонат ангидрид кўп бўлган ҳаводан нафас олдиришда ўпка вентилляцияси кўпайгани каби сигналнинг ёлғиз ўзи берилганда ҳам ўпка вентилляцияси кўпаяверган.

Бош мия катта яримшарлари пўстлогининг нафасга таъсири яна шу билан исбот этиладики, гипнотик уйкуда ётган кишини гўё оғир жисмоний иш қилаётирсан деб ишонтирилса, одам жисмонан батамом тинч ҳолатда эканлигига қарамай, нафаси кучаяди ва газ алмашинуви ошади.

Нафаснинг шартли рефлекс йўли билан ўзгариши мумкинлиги спортчиларда стартдан олдин нафаснинг ўзгариш фактларини, яъни мусобақа бошланишдан аввал нафаснинг чуқурланишини ва тезлашишини тушунтириб беради. Нафаснинг старт олдидаги бу ўзгаришлари мосланиш учун аҳамиятли бўлиб, спортчи организмни кўп энергия сарфланишини ҳамда оксидланиш процессларининг кучайишини талаб қиладиган машғулотларга тайёрлаш имконини беради. Ўпка вентилляциясининг ҳажмини оширадиган

нафас ҳаракатларининг шартли рефлекс йўли билан чуқурлашиши ва тезлашиши, шунингдек юрак қисқаришларининг тезлашиши ва кучайиши, натижада қоннинг минутлик ҳажмининг ортиши туфайли, ишлаётган мускулларга зарур кислороднинг қўшимча миқдори етказиб берилади, ҳосил бўлган карбонат ангидрид эса, жадал жисмоний иш вақтида қонда карбонат кислота ва алмашинувнинг бошқа маҳсулотлари (сут кислотаси ва б. қ.) тўплана бошлашдан анча илгариёқ чиқариб ташланади. Нафасни бошқарувчи шартли рефлекслар муайян жисмоний ишни машқ қилиш процессида вужудга келади. Машқ қилган одамларда нафас бошқарилишининг шартли рефлекс механизми анча такомиллашган. Одам гапирганда ва ашула айтганда нафас ҳаракатларига бош миёна катта яримшарлари пўстлогининг бошқарувчи таъсири айниқса муҳим роль ўйнайди.

## **ТУРЛИ ШАРОИТДАГИ НАФАС ВА ОРГАНИЗМНИНГ КИСЛОРОД БИЛАН ТАЪМИНЛАНИШ ХУСУСИЯТЛАРИ**

### **Жисмоний иш пайтидаги нафас**

Қон айланиши билан бирга нафас туфайли организм ўз эҳтиёжларига яраша кислород билан таъминланар ва ўзида ҳосил бўладиган карбонат кислотадан ҳалос бўлар экан, нафас интенсивлиги оксидланиш процессларининг интенсивлигига боғлиқ эканлиги тушунарли: нафас ҳаракатларининг чуқурлиги ва частотаси тинч ҳолатда камаяди, иш вақтида эса ошади; иш қанча жадал бўлса, нафас ҳаракатлари ўшанча кўп кучаяди. Масалан, жадал иш вақтида ўпка вентиляциясининг ҳажми минутига 50 л гача ва ҳатто (машқ қилган кишиларда) 100 л гача етади. Иш вақтида нафас кучайиши билан бир вақтда юрак фаолияти ҳам кучайиб, юракнинг минутлик ҳажми ошади. Ўпка вентиляцияси ва юракнинг минутлик ҳажми бажарилаётган иш миқдорига ҳамда оксидланиш процессларининг кучайишига қараб ошади.

Одам тинч турганда кислород истеъмол қилиш минутига 250—350 *мл* га, иш вақтида эса 4500—5000 *мл* га етиши мумкин. Иш вақтида систолик ҳажм уч қиссга (70 дан 200 *мл* гача), юракнинг қисқаришлар частотаси 2 ва ҳатто 3 барабар ортгани (минутига 70 дан 150 гача ва ҳатто 200 мартагача ургани) учун ҳам шунчалик кўп кислород ташиб берилиши мумкин.

Жисмоний иш вақтида кислород истеъмол қилиш минутига 100 *мл* ортганда қоннинг минутлик ҳажми тахминан 800—1000 *мл* кўпайиши ҳисоблаб топилган. Иш вақтида эритроцитларнинг қон деполаридан чиқиши ва терлаш туфайли қондаги сув камайиши, бунинг натижасида эса қоннинг қуюқланиши ва гемоглобин концентрациясининг кўтарилиши, бинобарин, қоннинг кислород сиғими ортиши унинг кислород ташишини оширади.

Иш вақтида организмда кислороднинг утилизация коэффиценти анча ортади. Катта доирадан ўтувчи қоннинг ҳар бир литридан организм ҳужайралари тинч ҳолатда 60—80 *мл*, иш вақтида эса 120 *мл* гача кислородни утилизация қилади (1 л қоннинг кислород сиғими тахминан 200 *мл* O<sub>2</sub> га тенг). Ишлаётган мускулларда кислород таранглигининг камайиши, қондаги карбонат ангидрид таранглигининг ортиши ва водород ионлари концентрациясининг кўпайиши ва оксигемоглобиннинг кўпроқ диссоциацияланишига ёрдам беради. Жисмоний иш вақтида тўқималарга кислороднинг кўпроқ ўтиши ана шунга боғлиқ. Машқ қилиб юрган одамларда кислород утилизацияси айниқса кўпроқ ортади. А. Круг буни яна шу билан изоҳладики, машқ қилган одам ишлаган вақтда машқ қилмаган одамдагига нисбатан кўпроқ капиллярлар очилади.

Жадал жисмоний иш бажарилаётганда ўпка вентиляциясини ва қоннинг минутлик ҳажмини оширадиган сабаблардан бири шуки, тўқималарда сут кислотаси тўпланиб ва қонга ўтиб туради. Айни вақтда қондаги сут кислотаси мускуллар тинч турганда 5—22 *мг* % ўрнига 50—100 ва ҳатто 200 *мг* процентга етиши мумкин. Сут кислотаси карбонат кислотаси натрий ва калий ионлари билан боғланишдан маҳрум қилади, шунинг натижасида қондаги карбонат ангидрид таранглига ошиб, нафас маркази бевосита ва рефлекс йўли билан кўзғалади.

Зўр бериб ишлаётган ҳужайраларга кислород етишмай қолади ва сут кислотасининг бир қисми парчаланишнинг охириги маҳсулотлари бўлган карбонат ангидрид ҳамда сувгача оксидлана олмайди, шунинг учун мускуллар билан иш бажарилаётганда сут кислотаси йиғилиб қолади. Бундай ҳолати А. Хилл *кислород қарздорлик* деб атаган. Мускуллар билан жуда жадал иш бажарилаётганда, масалан, спортчилар гоят оғир мусобақаларда қатнашганда кислород қарздорлик пайдо бўлади.

Мускуллар ишлаётганда ҳосил бўлган сут кислотасининг оксидланиши ва ундан глюкоза ресинтезланиши иш тамом бўлгандан сўнг тикланиш даврида тугалланади. Организмда тўпланган сут кислотасининг ортиқча миқдори йўқолиши учун етарлича интенсив нафас олиш шу тикланиш даврида сақланиб туради. Мускуллар ишлаётганда организмда сут кислотасининг тўпланиши нафас олиш ва қон айланишининг кучайишига бирдан-бир сабаб эмас. М. Е. Маршакнинг текширишларига қараганда, эргометрик велосипедда ишлаётган одамнинг оёқларини жгут билан боғлаб қўйиб, ишлаётган мускулдан сут кислотаси ва бошқа маҳсулотлар қонга ўта олмайдиган қилиб қўйилганда ҳам, мускул иши нафасни кучайтиради. Бунда нафас рефлекс йўли билан кучаяди.

Ишлаётган мускуллардаги проприорецепторларнинг таъсирланиши нафас ва қон айланишини кучайтирадиган сигнал бўлиб қолади.

Мускуллар ишлаганда нафас олишнинг ҳар қандай кучайишида шу рефлексор компонент катнашади.

Мускуллар билан бажариладиган бир иш кўп марта такрорлаганда мускул проприорецепторларининг таъсирланиши туфайли нафас олиш шартсиз рефлекс йўли билан ўзгаришдан ташқари, шартли рефлекс йўли билан ҳам кучаяди ва тезлашади. Нафас олишнинг бундай мосланувчи ўзгаришлари одатдаги ишни бажаришдан олдинги сигналлар таъсирида пайдо бўлади ва ишнинг бажарилишини осонлаштирадиган ўзгаришларни, яъни тўқималарнинг кислород билан таъминланишини кучайтирувчи ва сут кислотасининг тўпланишига тўсқинлик қилувчи реакциялар комплексини вужудга келтиради.

Шундай қилиб, мускуллар ишлаётганда, биринчидан, организмда рўй берувчи химиявий ўзгаришлар — карбонат ангидрид ва алмашинувда оксидланиб улгурмаган маҳсулотларнинг тупланиши , иккинчидан , рефлексор таъсирлар упка вентиляциясини оширади

#### Гипоксия

Тукималарнинг кислород билан етарли даражада таъминланмаслиги гипоксия дейилади гипоксияни 4 та тури бор –гипоксимик ,анемик дамланима , гистотоксик турлари ажратилади.

Альвеолалардан хаводан кислородни етарли кирмаслиги гипоксимик гипоксияга сабаб бўлади. Бундай ҳолат: 1) нафас олаётган хаводаги кислороднинг парциал босими паст булаганда(жуда баланд жойда турилганда ёки сунъий газ аралашмаларидан нафас олганда ёки берк бушликда турилганда ) 2)масалан нафас мускулларининг заифлиги , нафас марказининг камчилиги сабаблари(захарланишда ) упка етарли даражада вентиляцияланмаганда , пневмотораксда альвеоляр мембрана орқали газлар диффузиясини ёмонлашувида , бронхлар спазми , упка шиши ва яллигланганда альвеолаларнинг суюқлик билан тулишида , чукканда , юрак –кон томирларида келиб чиқиши мумкин

Коннинг кислород бирикиш хоссасини сусайишида анемик гипоксияга сабаб бўлади . Гемоглобин захарли газларни бирикиши оқибатида ,уни камайишидан келиб чиқади.

Дамлама гипоксияси конни капиллярларда суст ҳаракати натижасида келеб чиқади .

Гистотоксик гипоксия тукима кислород билан етарли таъминланмаганда (оксидловчи ферментларни инактивацияси масалан ,цианид билан захарланганда)

#### Даврий нафас

Нафас маркази кислород билан етарлича таъминланмаганда баъзан *даврий нафас*, ёки *Чейн-Стокс* нафаси пайдо бўлади. Нафаснинг бу турида нафас ҳаракатлари гуруҳи паузалар билан навбатланади.



даврий паузалар вақтида бўлиб, кучайиб боровчи нафас ҳаракатларини вужудга келтиради. Натижада карбонат ангидрид зўр бериб чиқиб кетади. Бу ҳолатда нафас марказидаги карбонат кислота ва бошқа кислоталар марказни кўзғатиш учун зарур миқдордан камаяди, нафас олиш заифлашади ва карбонат кислота яна анча тўплангунча тўхтаб туради (67-рассм),

### Юқори атмосфера босимида нафас олиш

Кессон ёки ғоввослик ишларида атмосфера босими ошган шароитда туришга тўғри келади. Ҳаво босими 10 атм. гача етадиган чуқур сув остида қон, тўқима суюқлиги ва тўқималарда жуда кўп газлар эрийди.

Оҳиста *декомпрессияда*, масалан, ғоввос денгизнинг чуқур жойдан ескин кўтарилганда, босим пасайган сайин газлар чиқарилаётган нафас ҳавоси билан бирга ажрала бошлади ва организмга ҳеч қандай хавф тугдирмайди. Ҳаддан ташқари тез декомпрессияда, масалан, ғоввос денгиз тубидан тез кўтарилганда газлар организмдан ажралиб улгурмайди. Юқори босимдан нормал босимга ўтилганда газларнинг қонда эриши камайгани учун қонда газ пуфакчалари пайдо бўлади, булар эса томирлар эмболиясига, яъни томирлар ичига газ пуфакчаларининг тикилиб қолишига сабаб бўла олади. Карбонат кислота ва кислород қонга химиявий йўл билан бирикувчи газлар бўлиб, азотга нисбатан камроқ ҳавфлидир, азот эса ёғларда ва липоидларда яхши эриб, мияда ва периферияларида кўп тўпланади (мияда ва нерв стволларида бу моддалар айниқса кўп). Тез декомпрессияда найдо бўлувчи ва баъзан *кессон касаллиги* деб юритилувчи ҳолатда бўғимлар оғрийди ва миянинг зарарланиш симптомлари пайдо бўлади: бош айланади, киши қусади, ҳаллослайди, ҳушдан кетади. Бу касалликка даво қилганда қондап ажралиб чиққан газ пуфакчаларини яна эритиб юбориш учун юқори босимни беморга тез таъсир эттириш зарур.

Ҳозир ғоввосни чуқур сувга туширишдан олдин бериладиган газ аралашмасидаги азот гелий билан алмаштирилган, чунки гелий сувда ва қонда деярли эримайди. Кислород юқори босим шароитида заҳарли бўлгани учун у гелийга шундай концептрацияда қўшиладики, чуқурликда, яъни юқори босим шароитида кислороднинг парциал босими оддий шароитдаги парциал босимга тенг келади. Бундан ташқари ғоввос денгизнинг чуқур жойидан кўтарилаётганда ёки кессондан чиқаётганда декомпрессия (юқори босимдан нормал босимга ўтиш)нинг чегара тезлиги белгиланган 100 м ва ундан чуқурга тушиш имконини берувчи шароит шу йўл билан яратилди. Ғоввослик ишларининг илгариги техникасида бундай шароит тугдириш амри маҳол эди.

### Сунъий нафас

Нафас маркази шикастланганида ишламай қўйиб, мустақил нафас олиш тўхтади, шунда газ алмашинувини бир қадар таъминловчи сунъий нафас олдириш чораси кўрилади.

Сунъий нафас олдириш усулларининг уч тури бор: 1) нафас йўллари орқали ўпкага ҳавони ритмик равишда киритиш; 2) кўкрак қафасини табиий нафас ҳаракатларидаги каби сунъий ритмик кенгайтириш ва қисшиш; 3) нафас мускуллариини электр токи билан ритмик стимуллаш.

Биринчи усул кўпроқ тарқалган бўлиб; унда қўл ёки мотор билан ҳаракатга келтириладиган махсус меш ёки насос ёрдамида ўпкага ҳаво киритилади. Нафас чиқариш (экспирация) одатда пассив равишда рўй беради. Ўпкага ҳавони актив киритиш билан бирга ўпкадап ҳаво сўриб олувчи аппаратлар ҳам яратилган. Махсус аппаратлар бўлмаганда тез ёрдам бериш учун энг оддий усул — оғиздан оғизга нафас олдириш усулини татбиқ этиш мумкин. Бунда биринчи ёрдам кўрсатувчи киши нафасидан чиқаётган ҳавони зарарланган кишининг оғзига зўр бериб пуфлайди ва унинг ўпкасини шиширади. Нафасдан чиқадиган ҳаводаги кислород миқдори (16—17%) нормал газ алмашинуви учун бутунлай етарли, нафасдан чиқадиган ҳаводаги карбонат ангидриднинг юқори проценти (3—4%) эса шикастланган кишининг нафас марказини стимул-лашга имкон беради.

Сунъий нафас олдиришнинг иккинчи усули — кўкрак қафасини ритмик кенгайтириш ва қисшишнинг турли модификациялари қўлланади. Уларнинг энг оддийси — кўкрак қафасини табиий нафас олиш ритмида қўл билан қаттиқроқ қисшидир. Босиш тўхтатилиши билан кўкрак қафаси ҳар гал пассив равишда кенгайди ва ўпкага ҳаво киради. Узоқ вақт сунъий нафас олдириш учун «темир ўпка» деган махсус аппарат ишлатилади. У



саркофаг типдаги металл камерада иборат бўлиб, ичига шикастланган киши жойлаштирилади. Камеранинг олдинги деворида бош билан бўйин учун тешик ва махсус ёқа бор. Одам камерага жойлаштирилганда махсус ёқа камеранинг герметиклиги таъминлайди. Лйпи вақтда бош камерада ташқарида бўлиб, одамнинг нафас йўллари атмосфера ҳавосига туташади. Дондерс тажрибасида шиша идишдаги босим ўзгартилгани каби, махсус компрессор камерада юқори ва паст босимни ҳосил қилиб туради. Камерадаги босим пасайганда атмосфера ҳавоси нафас йўллари орқали ўпкага киради ва қўқрак қафасини кенгайтиради. Камерадаги босим ортганда эса қўқрак қафаси қисилиб, ўпкadan ҳаво чиқади. Сунъий нафас олдиришнинг бу усулини узоқ вақт (баъзан бир неча ой) татбиқ этиш мумкин.

Сунъий нафас олдиришнинг учинчи усули экспериментда текшириб кўрилмоқда. Бу усул ҳайвонларда муваффақият билан қўлланилмоқда, бироқ клиник практикада ҳали кенг жорий этилгани йўқ.

Сўнгги вақтда сунъий нафас олдириш учун қўлланиладиган аппаратлар бу аппаратларнинг ишини қондаги кислород миқдорида қараб автоматик равишда бошқариб турувчи махсус қурилмаларга улаб қўйилади. Гемоглобиннинг кислород билан тўйиниши камайганда сунъий нафас олиш тезлашади ва ўпка вентилизацияси кучаяди.

## 6 ОВҚАТ ҲАЗМ ҚИЛИШ

### ОВҚАТ ҲАЗМ ҚИЛИШНИНГ АҲАМИЯТИ

Овқат Ҳазм *КИЛИШ* мураккаб физиологик процессдир. Ҳазм йўлларида тушган овқат шу процессда физикавий ва химиявий ўзгаришларга учраб, ундаги озиқ моддалар қон ёки лимфага сўрилади.

*Овқатнинг физикавий ўзгаришлари* унинг механик ишланиши, май-даланиши, аралашishi ва эришидан иборат. Химиявий ўзгаришлари эса оксиллар, ёғлар ва углеводларнинг гидролиз йўли билан парчаланишида кетма-кет келадиган бир қанча босқичлардан иборат. Овқатнинг химиявий ўзгаришлари *гидролитик ферментлар* таъсирида рўй беради, бу ферментлар уч гуруҳга бўлинади: 1) оксилларни парчалайдиган ферментлар — *протеазалар*; 2) ёғларни парчалайдиган ферментлар — *липазалар*; 3) углеводларни парчалайдиган ферментлар ~ *карбогидразалар*. Ферментлар ҳазм безларининг секретор ҳужайраларида ҳосил бўлиб, сўлак, меъда, меъда ости беzi ва ичак ширалари таркибида ҳазм йўлига киради. Ҳазм йўлида озиқ моддаларнинг бир турига турли ферментлар кетма-кет (баъзилари олдин, баъзилари кейин) таъсир этади, натижада озиқ моддалар тобора оддий химиявий бирикмаларгача парчаланadi.

Овқат ҳазм йўлида химиявий ўзгаришларга учрамаса, юқори молекулали бирикмалар бўлган кўпчилик озиқ моддалар — оксиллар, ёғлар ва углеводлар ҳазм йўлидан сўрила олмайди ва организм ҳужайралари томонидан ўзлаштирила олмайди. Улардан ҳосил бўладиган, сувда эрийдиган ва турга хос спецификлигини йўқотган оддийроқ химиявий бирикмаларгина ҳазм йўлининг деворидан қонга ва лимфага ўта олади. Оксилларининг парчаланиш маҳсулотлари (аминокислоталар ва қуйи молекулали полипептидлар), ёғларнинг парчаланиш маҳсулотлари (диглицеридлар ва моноглицеридлар, глицерин, ёғ кислотасининг тузлари) ва углеводларнинг парчаланиш маҳсулотлари (моносахаридлар) шундай моддалардандир. Фақат сув, минерал тузлар ва овқатдаги озгнна органик бирикмалар ўзгармасдан қонга ўтади.

Секретор, мотор ва сўриш функциялари ҳазм аппаратининг асосий функцияларидир. *Секретор функция* шундан иборатки, без ҳужайралари ҳазм шираларини: сўлак, меъда шираси, меъда ости безининг шираси ва ўт-сафрони ишлаб чиқаради. Ҳазм аппаратининг

мускуллари *мотор*, ёки *ҳаракатлантириш* функциясини бажаради, шу туфайли овқат чайналади, ютилади ва ҳазм йўли бўйлаб ҳаракатланади ва ҳазм бўлмаган қолдиқлар чиқариб ташланади. Меъда ингичка ичак, йўғон ичак шиллиқ пардаси озиқ моддаларни сўриб, қонга ёки лимфага ўтказиши.

Ҳазм органлари секретор функция билан бир қаторда *эксретор* функцияни ҳам ўтайди, яъни модда алмашинувининг баъзи маҳсулотлари (масалан, ўт пигментлари) ни ва огир металлларнинг тузларини организмдан чиқариб ташлайди.

И. П. Разенков фикрича, ҳазм органларининг экскретор функцияси яна шунда намоён бўладики, улар пича оксиллар чиқаради, улар аминокислоталарга парчаланади ва бу аминокислоталар қонга сўрилиб, ҳужайраларда бошқа оксиллар синтезланмиши учун фойдаланилади.

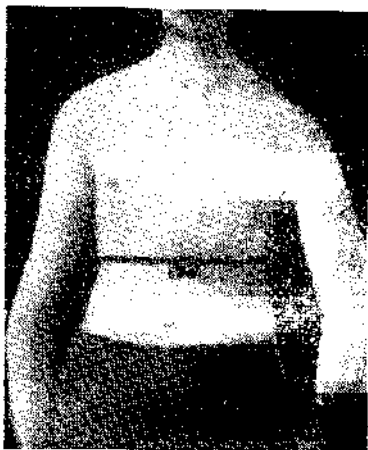
Ҳазм органларининг барча функциялари мураккаб нерв ва гуморал регуляция (бошқариш) механизмларига бўйсунди.

## ҲАЗМ ЙУЛИ ФУНКЦИЯЛАРИНИ УРГАНИШ МЕТОДИКАЛАРИ

Асосан И. П. Павлов ва шогирдлари ҳозирги ҳазм физиологиясига янги методика ва моҳият эътибори билан янги методологияни татбиқ этиб, бу фаннинг асосларини яратишди.

Гавданинг ичкарасида ётган ва бевосита кузатиб бўлмайдиган ҳазм органларининг функциялари И. П. Павловга асосан ўткир тажрибаларда ўрганиларди, бу тажрибаларда тирик ҳайвонни ёриб текширишар ва организм жароҳатланиб, нормал ҳолати бузилар эди. Москвали хярург В. Л. Басов меъда секрециясини итга меъда фистуласини ўрнатиб текширишни 1842 йилда таклиф қилгандан сўнг бир қанча тадқиқотчилар (Ти-ри, Велла, Клеменсевич, Гайденайн) ҳазм йўлидаги баъзи органлар функциясини аввалдан операция қилинган итлар устидаги хроник тажрибада ўрганишга уриниб кўришди.

И. П. Павлов ҳазм органлари функциясини текширишнинг экспериментал хирургик методикасини хроник тажрибаларда энг юқори даражага такомил-лаштирди. Бу методика шундан иборатки, операция махсус операция хонасида хи-рургия ишлаб чиққан барча қондаларга ва эҳтиёт чораларига риоя қилиб ўтқа-зилади ва ҳазм йўлининг бирор қисмига фистула ўрнатилади. Бирор орган (меъ-да, ичак, ўт халтаси) бўшлиғи ёки ҳазм беи йўлини ташқи муҳитга туташтириш учун операция қилиб очилган сунъий



68-расм. Одамдаги меъда  
йўли фистуласи.

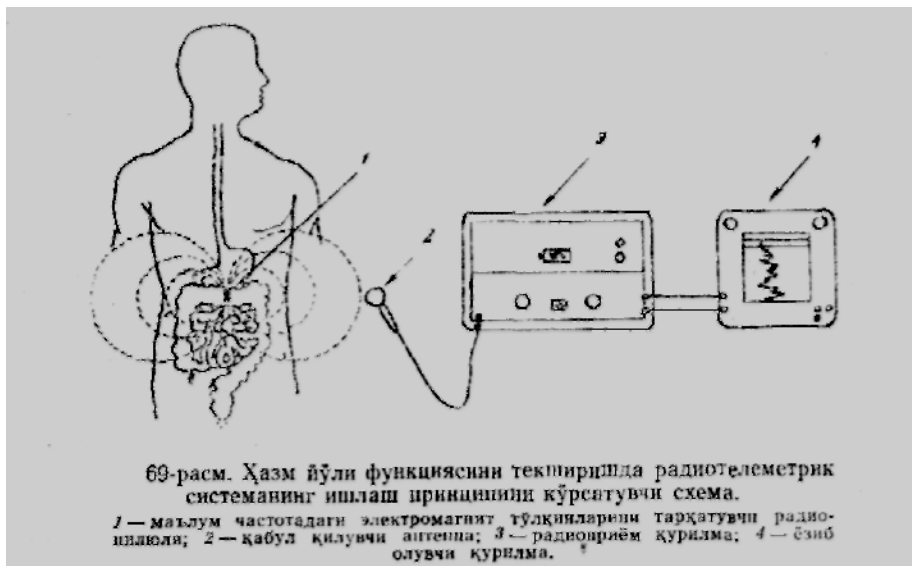
*фистула* деб аталади.

Фистула методикаси операция қилинган орган функциясини истаган вақтда кузатиш имконини беради. Айни вақтда фистула операциялари шундай ўтказиладики, текширилаётган органнинг нормал қон айланиши ва иннервацияси сақланиб қолади.

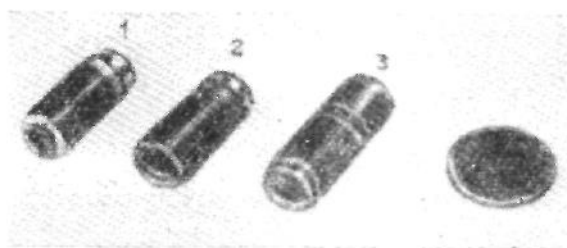
Операцион жароҳат битгач ва ҳайвон соғлири ҳамда ҳазм органлари функцияси тиклангач операция қилинган ит устидаги тажрибаларга киришилади. Фистула методикасида овқат аралашмаган тоза ҳазм шираларини йиғиш, уларнинг миқдориини аниқ ўлчаш ва овқат ҳазм қилишнинг турли дақиқаларида ҳазм шираларининг химиявий таркибини аниқлаш мумкин, бу эса секретор процессни кузатиб боришга имкон беради. Фистула методикасини татбиқ этиб, ҳазм органларининг ҳаракат (мотор) функциясини, шунингдек сўриш функциясини

ўрганиш мумкин.

Фистула методикасининг катта фазилати шуки, у татбиқ этилганда ҳазм органларининг фаолиятини табиий таъсиротлар — турли овқат моддалар билан қўзғатиш мумкин.



Яқин вақтларгача одамдаги ҳазм органларининг секретор ва ҳаракат функцияларини ўрганиш методикасининг имкониятлари анча чегараланган бўлиб, меъда ёки ўн икки бармоқ ичакка най — зонд киритиш ва меъда-ичакни Рентген нурларини ўтказмайдиган бўтқа билан тўлдириб текширишдан иборат эди. Текшириш мақсадида тушунарли сабаблар билан одамга фистула қўйилмайди. Баъзан (масалан, ярадор бўлгандан ёки даволаш мақсадида операция қилинган-дан сўнг) одахмда ҳам фистула учрайди (68-расм). Радиоэлектроника ри-вожлангач ҳазм органлари функциясини ўрганишда янги имкониятлар пайдо бўлди. Масалан, қорин терисига электродлар ўрнатиб ва уларни



70-расм. Температура (1), босим (2) ва актив реак-  
ция (рН)ни (3) текшириш учун қўлланиладиган ра-  
диопиллюлянинг ташқи кўриниши. Унгада — солишти-  
риш учун 1 тийинлик танга.

доимий кучланиш ёки ток кучайтиргичларга ҳамда электр ўлчов асбобларига улаб, меъданинг силлиқ мускуллари қисқарганда ҳосил бўлувчи биотокларни қайд қилиш мумкин. Бу методика *электрогастрография* деб аталади (М. А. Собакин).

*Радиотелеметрия методикаси* текширишнииг самарали усулидир. Бу методиканинг моҳияти шуки, диаметри 8 мм ва узунлиги 15—20 мм бўлган кичкина радиопередатчик—*радиопиллюла* одамга юттирилади.

Радиопиллюла электромагнит тебранишлари генератори, ток манбаи (қуруқ элемент ёки аккумулятор) ва датчикдан иборат. Радиопиллюла датчиги (сезувчи қисми) меъда ёки ичак суюқлигидаги водород ионлари «онцентрациясини, уларнинг ичидаги босим ва температурани сезувчи қурилмадир. Радиопиллюлялар шу параметрларнинг бирини текширишга мўлжалланган, радиопиллюля генераторидан чиқаётган тебранишлар частотаси шулар таъсирида ўзгаради. Радиопиллюля ҳазм йўлидан бемалол ўтиб, меъда ва ичакнинг барча бўлимларидаги кислотали ёки ишқорли муҳит даражаси, босим ва температура ҳақида бетўхтов ахборот бериб туради (70-раем).

## ОҒИЗ БУШЛИҒИДА ОВҚАТ ҲАЗМ БУЛИШИ

Овқат оғиз бўшлигидаёқ қайта ишлана бошлайди: майдаланади, сўлак билан ҳўлланади ва овқат луқмаси шаклланади. Овқат одамнинг оғиз бўшлиғида қарийб 15—18 секунд туради, сўнг ютилади, яъни тил мускулларининг қисқариши натижасида ҳалқум (ютқун) ва қизилўнгачга итарилади.

Оғизга олинган овқат там билиш, тактил, температура, рецепторларининг таъсирловчисидир. Там билиш рецепторлари тилнинг шиллиқ пардасида бўлади, тактил, температура, шунингдек оғриқ сезиш рецепторлари оғиз бўшлиғининг шиллиқ пардасига ёйилган. Бу рецепторлардан келувчи импульслар учлик нерв, юз ва тил-ҳалқум нервларининг марказга интилувчи толалари орқали нерв марказларига боради. Натижада сўлак, меъда ва меъда ости безларининг секрецияси рефлекс йўли билан кўзғалиб, чайнаш ва ютиш ҳаракатлари юзага келади.

### Чайнаш

Овқат чайнов мускулларининг қисқариши туфайли чайналадц, бунда пастки жағ юқори жағга нисбатан ҳаракатланади. Жағ ҳаракатланганда юқори ва пастки тишлар бир-бирига тегади-да, овқагни узиб кесиб ва майдалаб беради.

Чайнашнинг аҳамияти овқатни механик ишлаш ва майдалашдан иборат. Айни вақтда овқат сўлак билан ҳўлланиб, юмшаб, ютиш учун қулай ҳолга келади.

### Сўлак безлари

Уч жуфт йирик сўлак беzi: қулоқ олди, жағ ости ва тил ости безлари, шунингдек тил юзасида ва танглай билан юзнинг шиллиқ пардаларида жойлашган кўпгина майда безларнинг йўллари оғиз бўшлиғига очилади.

Сўлак безларида ип сингари чўзилувчи ёпишқо секрет чиқарувчи *шилимшиқ ҳужайралар* ва сероз ёки оқ силлиқ сўлак деб аталувчи сувдай суюқ секрет чиқарувчи *сероз ҳужайралар* бор.

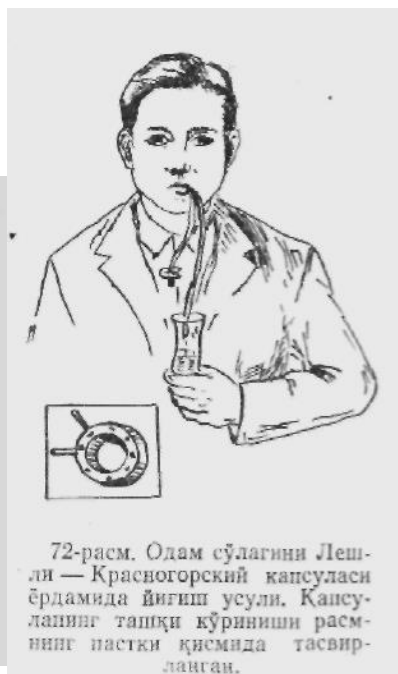
*Қулоқ олди беzi* ва тилнинг ён юзаларидаги безлар сероз ҳужайралардан тузилган. Шилимшиқ ҳужайралардан тузилган безлар — *шилим-шиқ безлар* тил илдизида, каттиқ ва юмшоқ танглайда бўлади. Жағ, ости ва тил ости безларида шилимшиқ ҳужайралар ҳам, сероз ҳужайралар ҳам бор, улар аралаш безлардир. Лунж, лабнинг ва тил учининг шиллиқ пардаларида ҳам аралаш безлар бор. Сероз ва шилимшиқ ҳужайралардан ташқари, сўлак безларида секретор ҳужайраларнинг остида жойлашган *миоэпителиал ҳужайралар* ҳам бор. Улар қисқари, сўлакни безнинг майда йўлларида сиқиб чиқаради.

Сўлак ажралишини текшириш методикаси

Ҳайвонлардаги сўлак безларининг функциясини ўрганиш учун И. П. Павлов *чиқарув йўли фистуласи* қўйиш операциясини таклиф қилган. Бунинг учун қулоқ олди ёки жағ ости безининг папилласи атрофидаги бир парча шиллиқ парда билан биргаликда қирқиб ' олиниб, тери жароҳатига чиқарилади ва лунжнинг ташқи юзасидаги терига тикиб қўйилади. Шундай фистулани ўрнатиб, ҳайвонда сўлак ажралишини кўп йиллар мобайнида кузатиш мумкин (71-расм). Сўлак безлари йўллариининг фистулалари баъзан (масалан, ярадор бўлгандан кейин ёки баъзи касалликлар оқибатида) одамда ҳам учраши мумкин.



71-расм. Кулоқ олдидаги сўлак безига фистула қўйилган ит. Ташқарига чиқарилган йўлнинг лунжга очиладиган соҳасига сўлак йиғиш учун воронка ва пробирка ўрнатилган.



72-расм. Одам сўлагини Лешли — Красногорский капсуласи ёрдамида йиғиш усули. Капсуланинг ташқи кўриниши расмининг pastки қисмида тасвирланган.

Одамда жағ ости ёки кулоқ олди безининг йўли очиладиган жойдаги шиллик пардага кичкина металл воронка — *Лешли—Красногорский капсуласини* қўйиб сўлак олиш мумкин (72-расм).

### Сўлакнинг таркиби ва хоссалари

Турли безларнинг сўлаги ҳар хил консистенцияли: жағ ости ва тил ости безлари кулоқ олди безига қараганда ёпишқоқроқ ва қуюқроқ сўлак чиқаради. Сўлак консистенциясидаги бу фарқ ундаги оксил модда — *муцинга* боғлиқ. Муцин сўлакни ўзига хос шилимшиқ ва сирпанувчан қилади, сўлак билан ҳўлланган овқатни ютиш шу туфайли осон бўлади.

Муциндан ташқари, сўлакда озгана оксил — *глобулин*, аминокислоталар, креатинин, сийдик кислотаси, мочевино, шунингдек аорганик тузлар бор. Бу моддаларнинг ҳаммаси сўлакнинг қаттиқ қолдиғини (0,5—1,5%) ҳосил қилади. Унинг  $\frac{2}{3}$  қисми органик моддаларга,  $\frac{1}{3}$  қисми эса минерал тузларга тўғри келади. Сўлак салпал ишқорий реакцияли бўлади.

Итнинг бирор беи чиқарадиган сўлакнинг миқдори ва таркиби секрецияга сабаб бўладиган таъсиротнинг хоссаларига, яъни оғиз бўшлиғига киритилган моддаларнинг хоссаларига қараб узгаради. Майдаланган куруқ овқат оғиз бўшлиғидаги рецепторларнинг кучли механик таъсирловчисидир. У нам овқатга қараганда кўпроқ сўлак ажралишига сабаб бўлади. Шунинг учун сухари нонга, гўшт эса гўшт талқонига қараганда кўпроқ сўлак чиқишига сабаб бўлади.

Аксари овқат моддалар берилганда итнинг сўлак безларидан ажралувчи сўлакдаги органик моддалар, масалан, муцин, рад этилувчи моддалар, масалан, дарё куми, хлорид кислота ёки аччиқ моддаларни оғизга солиш билан чиқадиган сўлакдагига нисбатан 4 барабар кўпроқ бўлади. Рад этилувчи моддалар (яъни ҳайвон туфлаб ташлайдиган моддалар) оғизга киритилганда ажраладиган сўлак шу моддаларни суюлтириш ва ОРИЗ бўшлиғидан ювиб чиқаришга хизмат қилади (Д. А. Бирюков маълумотларига кўра, турли таъсирловчилар одам оғзига кири-тилганда сўлакдаги қаттиқ моддалар миқдори итдагидек тафовут қилмайди).

Одам ейдиган овқатнинг турига қараб суткасига ажраладиган сўлак миқдори ўзгариб туради; у ўрта ҳисобда 1000—1200 мл га тенг.

Сўлак ферментлари. Одам сўлагига углеводларни узум шакаригача парчаловчи гидролитик ферментлар бор. *Лтиалин* ферменти (сўлак амилазаси, ски диастазаси) крахмални декстринларга, декстринларни эса

мальтоза деган дисахаридга айлантиради. Сўлакдаги иккинчи фермент — *мальтаза* таъсирида мальтоза икки зарра узум шакарига парчаланadi.

Сўлак ферментлари юксак даражада актив булса ҳам, овқат оғиз бўшлиғида узок турмаганлиги учун уларнинг таъсирида крахмал батамом парчаланмайди. Птиалин ва мальтаза ишқорий шароитда оптимал таъсир кўрсатади. Хлорид кислотанинг 0,01% концентрацияси сўлак ферментларининг таъсирини сусайтиради, юқори концентрацияси эса сўлак ферментларининг таъсирини сскинлаштиради ва уларни парчалаб юборади, шунинг учун меъда шираси сўлак ферментларининг таъсирини тўхтатади. Овқат лужмаси меъда ширасини бирданига шимиб олмaгани учун сўлак ферментларининг углеводларга таъсири меъдада ҳам бироз вақт давом этиши мумкин.

### **Сўлак ажралишининг бошқарилиши**

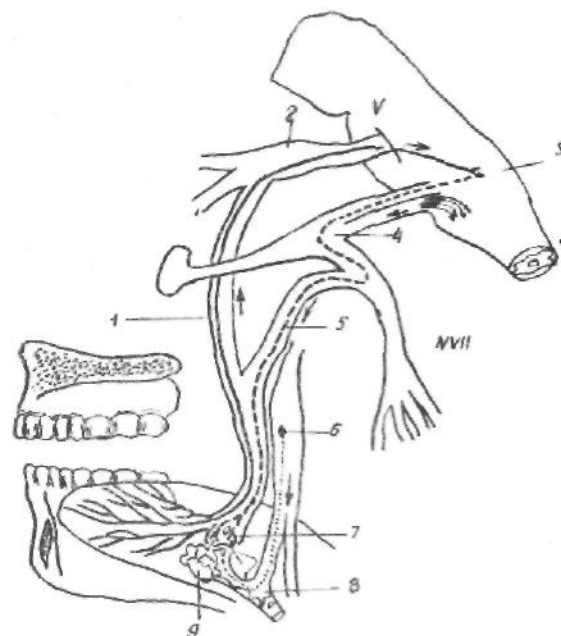
Сўлак безларининг секрецияси рефлекс йўли билан кўзғалади. Оғиз бўшлиғидаги рецепторларга таъсир қилувчи овқат моддалари оқи рад этилувчи моддалар шартсиз сўлак ажралиш рефлексларини вужудга келтиради.

Таъсирот етарлича кучли бўлса, 1—3 секунддан кейин сўлак ажралади. Таъсирот берилгандан то сўлак ажралгунча ўтадиган бу вақт *яширин*, ёки *латент давр* деб аталган. Таъсирот кучи кам бўлса, латент давр 20—30 секундга етади. Таъсирот давом этаётган вақт ичида сўлак ажралаверади, таъсирот тўхтагач тез орада сўлак чиқиши ҳам тўхтайди. Оғиз бўшлиғи шиллиқ пардаоининг рецепторлари таъсирланганда пайдо бўлувчи импульслар N.tregimenus , N. glossopharyngeus толалари орқали узунчоқ миёдаги N. facialis ва N. glossopharyngeus ядролари жойлашган соҳадаги сўлак ажратиш марказига бориб етади (73-расм). Узунчоқ миёанинг шу соҳаси электр токи билан таъсирланганда бир талай сўлак ажралади. Б. П. Бабкин фикрича, узунчоқ миёдаги сўлак ажратиш маркази сўлак безларининг турли хужайраларини иннервацияловчи икки бўлак — симпатик ва парасимпатик қисмлардан иборат.

Жағ олди беэи п, N. glossopharyngeus таркибидаги секретор толалардан *парасимпатик иннервация* олади. Жағ ости ва тил ости безлари N. facialis тармоғи — chorda tympanica-дан парасимпатик секретор толалар олади.

Сўлак безлари бўйиннинг юқори симпатик тугунидан чиққан толалардан *симпатик иннервация* олади. Орқа миёанинг 2—6-кўкрак сегментлари рўпарасидаги ён шохларида жойлашган преганглионар нейронларнинг ўсиқлари постганглионар нейронларда тугайди, бу нейронлар эса бўйиннинг юқори симпатик тугунида бўлади.

Оғиз бўшлиғининг сезувчи нервлари ёки сўлак безларининг парасимпатик ва симпатик секретор нервлари қирқиб қўйилса, овқат ейилганда ёки рад этилувчи моддалар оғизга солинганда сўлак ажралиши тамомилан тўхтайди. Бу, сўлак безлари секрециясининг рефлектор механизми борлигини исбот этади. Chorda tympani таркибида ўтувчи парасимпатик нерв толалари жағ ости безидан шилимшиқ хужайраларга, симпатик толалар эса сероз хужайраларга иннервация бериши гистологик кузатишларда аниқланган (74-расм). Сўлак безлари иннервациясининг бу хусусиятларни оғиз бўшлиғи



73-расм. Жар остидаги сўлак безининг рефлекс йўли билан кўзғалиш схемаси.

1 — n. lingualis; 2 — gangl. Gasseri; унаа сезувчи нерв хужайралари бор; 3 — узунчоқ миёлага сўлак ажратиш маркази; 4 — n. facialis тодалари; 5 — chorda tympani; 6 — бўйиннинг ҳодори симпатик тугуни; 7 — жағ ости нерв тугуни; 8 — сўлак безининг артерияси ва у билан бирга кирувчи симпатик тодалар; 9 — жағ ости бези; V — n. trigeminus; VII — n. facialis.

рецепторлари-нинг турли моддалар билан таъсирланишига жавобан сўлак таркибипинг ҳар хил бўлишини тушунтириб бера-ди. Гап шундаки, оғиз бўшлиғининг турли рецепторлари таъсирланганда сўлак ажратиш марказининг икки — парасимпатик ва симпатик қисмла-ри бир хилда кўзғалмайди. Сўлак ажратиш марказидан эфферент (марказдан қочувчи) импульслар сўлак безларининг турли хужайраларига келиши мумкин. Турли таъсирловчилар рефлекс йўли билан таъсир эт-ганда сўлак ажралишининг характери ҳар хил бўлишига сабаб шу.

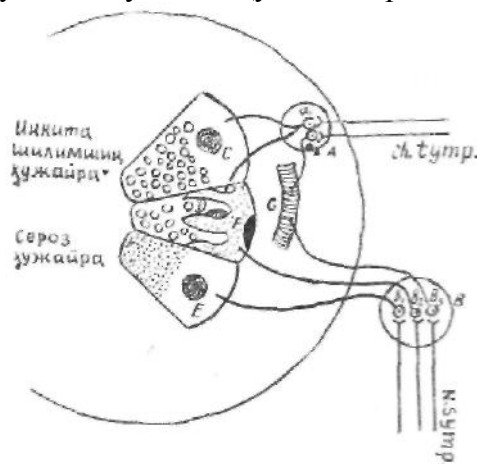
Сўлак безларининг секретор нервлари таъоирланганда нерв охир-ларида бсз хужайралари секретациясини кўзғатувчи *медиаторлар* ҳосил бўлади. Масалан, chorda tympani таъсирланганда унинг нерв охирларида *ацетилхолин* ҳосил бўлади. Ацетилхолин нормал физиологик шароитда фақат ҳосил бўлган жойида таъсир кўрсатади, чунки тўқималар билан қондаги *холинэстераза* ферменти ацетилхолинни дарҳол парчалайди. Холинэстераза активлиги гастрин ёрдамида сусайтирилса ва ацетилхолиннинг парчаланиши шу тариқа тўхтатилса, бу медиатор қонга ўтиб, ўзи ҳосил бўладиган органдан бошқа органларга таъсир кўрсатади. Шунинг учун эзерин берилган ҳайвоннинг бирор сўлак безига кирув-чи chorda tympani таъсирланганда бошқа сўлак безлари секретациясини, шунингдек ацетилхолинга хос бўлган бир қанча физиологик эффектларни (масалан, юрак фаолиятининг секинлашувц ва томирларвинг кенга-йиши оқибатида қон босими пасайганини) кузатиш мумкин.

Сўлак безларининг парасимпатик нервлари таъсирланганда, без тўқимасида ацетилхолиндан ташқари, томирларни кенгайтирувчи модда — *калликреин* ҳроил бўлади.

Шартли сўлак ажратиш рефлекслари. Оғиз бўшлиғининг рецепторлари таъсирланганда вужудга келувчи шартсиз сўлак ажратиш рефлекслари билан бир қаторда кўриш, эшитиш, ҳид билиш ва бошқа таъ-сиротларга жавобан рўй берувчи шартли сўлак ажратиш рефлекслари ҳам бор. Бу таъоиротлар аввалига овқат ейиш билан бнр вақтга тўғри чкелгандагина шартли рефлекс вужудга келади. Шунинг учун ҳайвон қачонлардир бир вақт еган овқатини кўриб қолганда ҳам шартли рефлекс йўли билан сўлаги ажралиши мумкин. Ҳайвон янги моддаларни (гарчи улар -еб бўладиган моддалар бўлса , ҳам) кўрганда эса сўлаги оқмай-ди. Одам ёки итнинг оғиз бўшли-ғига бир неча бор кислота қуйил-са ёки овқат берилса, кейинчалик эритма қуйиш ёки овқат ейишга алоқадор манипуляцияларнинг ўзигина сўлак ажралишига сабаб бўлади. Бунда сўлак безлари сек-рецияси учун шартли

таъсирот бўлиб қолгаи кўриш, товуш, ҳид билиш ва бошқа таъсиротлар сўлак оқишига сабаб бўлади.

Сўлак безлари секрецияси-яинг тормозланиши. Рефлектор таъсиротлар сўлак ажралишини камайтириши ёки бутунлай тўх-татиб қўйиши мумкин. Қуймич нерв таъсирланганда ски



74-расм. Жағ остидаги сўлак безининг иннервацияланиш схемаси (Б. П. Бабкин-дан).

A — жағ ости нерв тугуни (ганглий);  $a_1$  — шилимшиқ ҳужайралар (C ва  $\Delta$ ) га иннервация берадиган постганглионар парасимпатик нейрон;  $a_2$  — қон томири (G) га иннервация берадиган томир торайтирувчи постганглионар нейрон; B — бўйиннинг юқори симпатик тугуни;  $b_1, b_2$  — сероз ҳужайра (E), миоэпителлий ҳужайраси (F) ва қон томири (G) га иннервация берадиган постганглионар симпатик нейронлар.

очил-ган қорин бўшлиғидан ичак қозулганда жағ ости безининг секрецияси рефлекс йўли билан тормозланади. Бу тажрибаларда сўлак секрециясининг тўхташи-га сабаб шуки, оғрик сўлак ажратиш марказига тормозловчи таъсир кўрсатади.

### Сўлак безлари секрециясининг механизми

Ишлаётган сўлак безида қон томирлари кенгайиб, кўпроқ қон ўтади. Экспериментал маълумотларга қараганда chorda tympani таъсирланганда жағ ости безининг томирлари шундай кенгайди ва улардан одатдагига қараганда 1,7—5,6 марта кўпроқ қон ўтади. Симпатик нерв таъсирланганда эса сўлак безларининг томирлари торашиб, улардан ўтадиган қон миқдори 2.5—5 барабар камаяди; баъзан безда қон юри-ши бутунлай тўхтаб қолади.

Сўлак безларининг кучли секрецияси вақтида томирларининг кенга-йиш фактидан сўлак секрецияси суюқлиқнинг томирлардан без йўллариغا филтрланиб чиқишига боғлиқ, деган маъно чиқмайди. Сўлак беги йўлидаги босим унга қон олиб келувчи артериядаги қон босимидан юқори бўлганда ҳам сўлак секрециясининг давом этиши К. Людвиг тажрибаларида аллақачон иобот этилган. Масалан, chorda tympani таъсирланганда сўлак беги йўлидаги босим артсриядаги қон босимидан баъзан 2 барабар ортиб кетиши мумкин. Бу сўлак беги секрециясини қондан суюқлиқ филтрланиши билан тушунтириб бўлмаслигини яққол кўрсатади. Сўлак ажралиши қондаги моддаларнинг филтрациясига боғлиқ бўлганда эди, қондаги ва сўлакдаги тузлар ва органик моддалар миқдори бир хил бўлур эди, ҳақиқатда эса, бу миқдор анча фарқ қилади.

Сўлак без ҳужайраларининг актив ишлаши натижасида чиқади. Бунга қуйидаги фактлар далил бўла олади. Сўлак безлари кўпроқ сўлак чиқараётганда кислородни тинч ҳолатдагига нисбатан 2—3 барабар кўпроқ истеъмол қилади. Без сўлак ишлаб чиқарастган вақтда темпера-тураси кўтарилади, бу эса без ҳужайраларининг кўпроқ энергия сарф-лаётганидан гувоҳлик беради.

Тинч ҳолатда сўлак безларида оксил ва ферментлардан иборат бўлган гранулалар (секрет



доналари) кўпроқ йиғилади. Уларни хужай-ра органелалари, жумладан хужайра ичидаги Гольджи аппарати ишлаб чиқаради. Секретор хужайра чиқарадиган оксил моддаларнинг синтез-лаишида рибосомалар қатнашади, булар эса рибонуклеоиротеидлардан ҳосил бўлади. Секреция вақтида хужайра 'ичидаги секрет гранулалари унинг учига қараб силжийди, сўйгра хужайра ичидаги капалчалар орқали без йўлларига чиқади. Сўлак безлари кўп сўлак чиқаргандан сўнг секретор хужайралар протоплазмасидаги гранулалар жуда камайиб кетади.

## Ютиш

Чайналган, сўлак билан ҳўлланган ва сирпанувчан бўлиб қолган овқат лунж ва тил ҳаракатлари билан луқмага айланади ва шу ҳаракатлар билан тилнинг орқасига (устига) келади. Тилнинг олдинги қисми қисқариши билан овқат луқмаси қаттиқ танглайга такалади, сўнг тил ўрта қисмининг кстма-кет қисқариши натижасида тил илдизига томон бориб, олдинги равоқлар ортига ўтади. Тил илдизи шиллиқ пардасининг таъсирлаиши юмшоқ танглайни гўтарувчи мускулларнинг ва тил мускулларининг 'қисқаришига сабаб бўлади. Юмшоқ танглайнинг кўтаилиши овқатнинг бурун бўшлиғига киришига тўсқинлик қилади. Тил ҳаракатлари овқатнинг ҳалқум бўшлиғига итарилишига ёрдам беради; шу билан бир вақтда тил ости суягини силжитувчи ва ҳиқилдоқни кўтарувчи мускуллар қисқаради, шу туфайли ҳиқилдоқ оғзи эпиглоттис (ҳиқилдоқ усти тоғайи) билан беркилади. Натижада нафас йўллариининг оғзи беркилади, бу эса овқатнинг нафас йўлларига киришига тўсқинлик қилади. Юқорига кўтарилган тил илдизи ва унга жипс такалувчи равоқлар ҳалқумга тушган овқатнинг оғиз бўшлиғига қайтиб чиқишига тўсқинлик қилади.

Овқат ҳалқумга тушгандан сўнг унинг бўшлиғини овқат луқмаси юқорисидан торайтирувчи мускуллар қисқаради, шу туфайли овқат қизилўнгачга қараб боради.

Овқат ютилганда тил илдизидаги сезувчи нерв охирилариининг таъсирланиши натижасида бир талай мускуллар қисқаради. Оғизда овқат ёки сўлак бўлмаганда ютиш ҳаракатлари бўлиши мумкин эмас. Бунга кетма-кет бир неча марта ютиб кўриб, ишониш мумкин: бирипчи ютиш ҳаракати осон юзага чиқади, чунки оғиз бўшлиғида ҳамма вақт озгина сўлак бўлади; сўлак бўлмаганда эса кейинги ютиш ҳаракатларини қилиб бўлмайди.

Ютиш рефлектор актдир. Бу рефлекс йўли қуйидагича: n.trigemenus ,n. Glossopharyngeus, n. larengeus superior-лар таркибида ўтувчи сезувчи толалар охиридан қўзғалиш узунчоқ мияга боради, у ерда IV крринча тубида, нафас марказидан юқорироқда *ютиш марказини* ташкил этувчи нерв хужайралари бор. Қўзғалиш бу марказнинг нерв хужайраларидан N. Trigemenus , N. Glossopharyngeus N. hypoglossus ларнинг ҳаракатлантирувчи толалари орқали тарқалиб, мускулларнинг келишиб қисқаришига сабаб бўлади.

Ютиш маркази узунчоқ миядага бошқа марказлар —нафас ва юрак фаолияти марказлари билан мураккаб ўзаро муносабатда бўлади. Овқат (ва сўлак) ютилганда юрак ва нафас аппарати фаолиятининг ўзгариши шу билан тушунтирилади: масалан, одам овқат (ва сўлак) ютганда ҳар гал нафаси тўхтайди ва юрак қисқаришлари тезлашади.

Овқат луқмаси ҳалқум оғзига келиши билан ютиш ҳаракатлари беихтиёр ва автоматик равишда содир бўлади. Ҳалқумнинг шиллиқ пардасига кокаин эритмасини суриб сезмайдиган қилиб қўйилса, овқат ютиш мумкин бўлмайди. Бу тажрибалар ютишнинг рефлектор акт эканлигини исбот этади. Ҳалқумнинг афферент нервлари қирқиб қўйилганда ҳам ютиш мумкин бўлмай қолади.

## Қизилўнгачда овқатнинг силжиб бориши

Овқат луқмаси қизилўнгачнинг бошланғич қисмига кириши билан унинг мускуллари қисқариб, овқат меъдага итарилади. Қизилўнгач ҳаракатлари ютиш аппаратининг ҳаракатларига боғлиқ. Одамда ўтказилган кузатишлар шуни тасдиқлайди. Қизилўнгачни

қирқиб қўйиш операциясидан сўнг унга бевосита овқат қўйилса, текширилаётган киши ютиш ҳаракатини қилгандагина овқат силжий бошлаган.

Қизилўнгач мускуллари ҳар бир ютиш ҳаракатида рефлекс йўли билан қисқаради. Мускуллар қисқариши қизилўнгачнинг юқори қисмида вужудга келадиган ва у бўйлаб тарқаладиган тўлқин характерида бўлади. Бунда қизилўнгачнинг ҳалқа шаклида ётган мускуллари (юқоридаги учдан бир қисмида — кўндаланг-тарғил мускуллар, иастки учдан икки қисмида — силлиқ мускуллар) кетма-кет қисқариб, овқат лукмасини юқоридан пастга силжитади.

Қаттиқ овқат қизилўнгачдан ўрта ҳисобда 8—9 секунд ичида ўтиб олади. Суюқ овқат тезроқ (1—2 секундда) ўтади. Бунда оғиз бўшлиғидан ҳалқумга ва қизилўнгачга куч билан отилиб тушадиган суюқликнинг гўё узлуксиз устунни вужудга келади; бунда қизилўнгач қисқармаса керак.

Қизилўнгач n. vagus-дан иннервация олади; бу нерв таъсирланганда қизилўнгач ҳаракатга келади. Иккала nn. vagi қирқилганда қизилўнгач ҳаракатлари қисман фалажланади. Мушуклар устида ўтказилган тажрибалар шуни кўрсатдики, адашган нервлар қирқилгандан 9—24 соат кейин қизилўнгачнинг силлиқ мускул толаларидан таркиб топган ўрта ва пастки қисмлари яна ҳаракатга келади, унинг кўндаланг-тарғил мускуллардан тузилган юқори қисми эса фалажланганича қолади. Эҳтимол, қизилўнгачнинг пастки қисмидаги силлиқ мускуллар орасида нерв ҳужайралари борлигидан, бу қисми яна ҳаракатга келса керак. Симпатик нервларнинг таъсирланиши ҳам қизилўнгач мускулларини кўзғатади.

Ютиш ҳаракатлари бўлмаганда меъдага кириш қисми (кардия) берк туради. Овқат қизилўнгачдан ўтастганда уни чўзади ва меъда оғзи (кардия) рефлекс йўли билан очилади. Одам қусганда меъда, қорин мускуллари ва диафрагманинг кескин қисқариши туфайли ҳам кардия мускуллари бўшашади.

## МЕЪДАДА ОВҚАТ ҲАЗМ БУЛИШИ

Овқат меъдага тушгач унда бир неча соат туриб, аста-секин ичакка ўтабошлайди. Меъда «овқат депоси» функциясини ўтайди, у ейилган таомнинг катта ҳажмини сақлаб туради. Баъзи озиқ моддалар меъдада унинг безларидан чиқадиган шира таъсирида химиявий ўзгаришга ҳам учрайди.

Меъда безлари унинг туби (фундус), танаси (сорпис) ва пилорик қисми (рилорик)даги шиллиқ пардада жойлашган. Безларнинг йўллари шйллиқ парда бурмаларига майда тешикчалар шаклида очилади. Меъданинг фундал қисмидаги безлар асосий, қўшимча ва қопловчи ҳужайралардан ташкил топган. *Қўшимча ҳужайралар* мукоид секрет чиқаради; *асосий ҳужайраларда* меъда ширасининг ферментлари ҳосил бўлади (ҳайвон ўлгандан сўнг асосий ҳужайраларнинг тез ҳазм бўлиши шундан далолат беради); *қопловчи ҳужайралар* меъда ширасидаги хлорид кислотани чиқаради. Пилорик қисмидаги безлар фақат асосий ва қўшимча ҳужайралардан иборат бўлиб, қопловчи ҳужайралари йўқ (шунинг учун пилорик қисмдаги безлардан чиқадиган ширада хлорид кислота бўлмайди).

## Меъда секрециясини текшириш методикаси

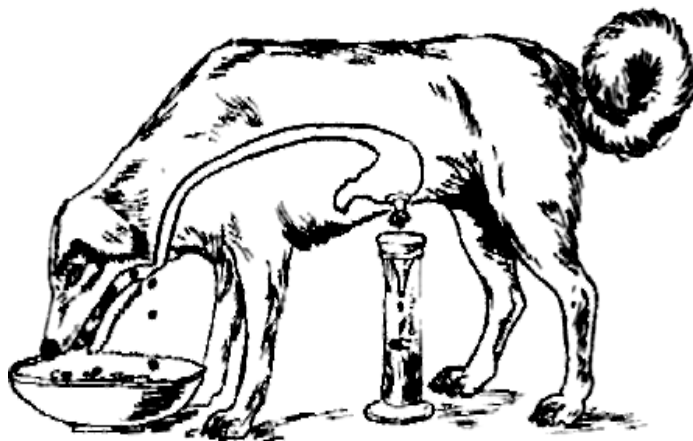
Меъда безларининг секретор фаолияти ҳақидаги кўпчилик маълумотлар итлар устида эксперимент ўтказиш йўли билан олинган. Одам ва итининг меъда секрецияси механизми ўртасида унча катта фарқ йўқлиги кейинчалик одамларда ўтказилган кузатишларда маълум бўлди. Шу муносабат билан итларда ўтказилган экспериментлар одамдаги ҳазм процессини тушуниш учун муҳим аҳамиятга эга бўлди.

Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда меъдада овқат ҳазм бўлишини текшириш учун турли хирургик операциялар қилинади. Фистула ўрнатиш бу операцияларнинг энг оддийсидир. Бу операцияда қорин бўшлиғи очилгач меъда деворини кесиб, ичига металл *фистула найи*

(ғалтаксимон найча) киритилади ва чоклар билан маҳкамлаб қўйилади. Фистула найининг иккинчи учи қорин юзасига чиқарилади, най атрофидаги жароҳат эса тикилади. Жароҳат битиб кетгач фистула найи тешиги орқали меъда ширасини истаган пайтда олиш мумкин (тажрибадан бошқа вақтда пробка билан беркитиб қўйилади). Фистула найининг бўлиши овқатнинг нормал ҳазм бўлишини бузмайди, бундай ҳайвон йиллаб яшай олади.

Меъдага киритилган фистула найи орқали тоза меъда ширасини йиғиш секреция қандай бораётганини ўрганиш мумкин эмас, чунки меъдага тушувчи овқат ва сўлак халақит беради. Бу методиканинг камчиликларини 1889 йили И. П. Павлов ва Е. О. Шумова-Симановская шу мақсадда қўшимча операция қилиб тугатишган: улар меъдага фистула ўрнатиш операциясига қизилўнгачни бўйиндан қирқиш операциясини қўшишган (75-рasm). *Эзофаготомия* деб аталадиган бу операцияда қизилўнгач қирқиб қўйилгач, четлари теридаги жароҳатга тикиб қўйилади.

сўнг ҳайвон  
ҳам тўймайди,  
овқат меъдага  
қизилўнгачдаги  
ташқарига оқиб  
ҳайвошга  
бериш шунинг  
*овқатлантириши*  
*Эзофаготомия*  
овқат ё фистула  
меъдага  
бўлмаса суяқ  
қизилўнгачнинг  
юбориш йўли  
Меъда  
операциясига  
қирқиш  
қўшилганлиги



75-рasm. Эзофаготомия қилиниб меъдасига фистула қўйилган ит.

ҳалқумдан меъда безларига бўладиган рефлексларни ўрганиш имконини беради. Шу билан бирга бу операция методикаси нормал овқатланишда меъдага тушган овқат меъда безларига қандай таъсир кўрсатишини ўрганишга имкон бермайди. Клеменсиевич—Гайденгайн усулида меъдача ажратилган ҳайвонлар устида тажриба қилиб, бу саволга бир қадар жавоб олиш мумкин. Бу авторлар таклиф қилган операцияда ит меъдасининг катта эгрилигидан бир парча ажратиб олиниб, ундан кичкина қопча ҳосил қилинади; унинг тешиги теридаги жароҳатга тикиб қўйилади. Меъда бутунлиги чоклар ёрдамида тикланади. Демак, операция натижасида иккита меъда ҳосил бўлади: бири — катта райган меъдада овқат одатдагидек ҳазм бўлади, иккинчиси — кичик, ёки ажратилган меъдачага овқат тушмайди.

Клеменсиевич—Гайденгайн усулида ажратилган меъдача катта меъдага овқат тушганидан бир неча вақт кейин меъда ширасини ажрата бошлайди. Бироқ, бу меъдачадан шира ажралиши меъда безларининг секрецияси нормал бораётганини акс этдирмайди. Бунинг сабаби шуки, меъдача ажратиш операциясида унга келадиган кўпчилик нерв толалари қирқилиб кетади, шунинг учун шира ажралишининг нерв тасирлари билан боғлиқ бўлган биринчи этапи тушиб қолади.

Клеменсиевич—Гайденгайн усулида ажратилган меъдачадан шира ажралиши овқат ейишдан 30—50 минут кейин бошланади, холбуки фистула қўйиб эзофаготомия қилинган итда меъда марказий нерв системасига нервлар орқали боғланиб тургани учун ёлғондан овқатлантиришдан 5—10 минут кейин шира чиқара бошлайди.

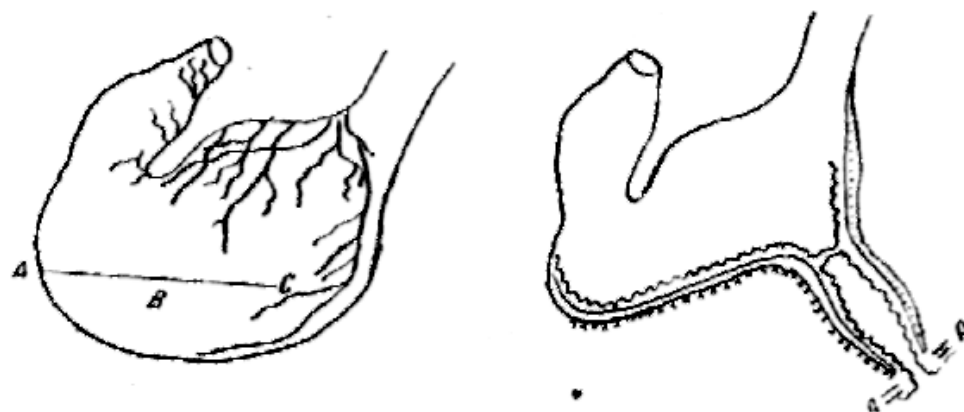
И. П. Павлов меъдача ажратиш учун ўз усулини таклиф қилди. Бу усул меъдача

Эзофаготомиядан  
соатлаб овқат эса  
чунки ютилган  
тушмай,  
тешик орқали  
чиқади. Бундай  
оғиздан овқат  
учун ёлғондан  
деб аталади.  
қилинган итга  
найи орқали  
киритиш ёки  
овқатни  
периферик қисмига  
билан берилади.

фистуласи  
қизилўнгачни  
операцияси  
оғиз бўшлиғи ва

иннервациясини сақлаб қолишга имкон беради, шунинг учун меъдачанинг секретор функциясини физиологик шароитга яқин шароитда кузатиш мумкин. Бу операцияда фундал қисмнинг бир бўлаги 76-расмда кўрсатилганидек қиркилади. Бунда меъда деворининг бир қисми, яъни сероз ва мускул пардаларининг бир қисми қирқилмайди, шиллиқ пардаси эса бутунлай кесилади. Қирқилган жойининг икки томонидаги мсъда шиллиқ пардасига чок солиб, катта меъданинг бутунлиги тикланади ва айрим кичик меъдача ҳосил қилинади; кичик меъдача тешиги теридаги жароҳатга тикилади. Меъда шиллиқ пардаси кесилган жойдаги ссроз ва мускул пардалар катта ва кичик мсъдада алоҳида тикилади. Меъда деворининг сероз ва мускул пардалари қирқилмай қолган жойида бу пардалар катта меъдани ажратилган меъдачага туташтирувчи кўприк ҳосил қилади. Ажратилган кичик меъдачани иннервацияловчи нерв толалари ўша кўприкдан ўтади (77-расм).

И. П. Павлов усулида ажратилган кичик меъдачадан шира худди катта меъдадаги каби ажралади. Ажратилган меъдачага овқат тушмаганлиги учун, унинг безларидан ажраладиган



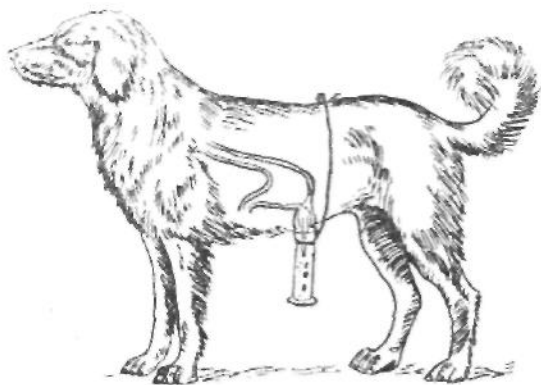
76-расм. И. П. Павлов усулида меъдача ажратиш операциясида меъдани қирқиш схемаси (чапда). Операция натижасида ҳосил бўлган меъдача (ўнгда).

АС — қирқиш чизиғи; В — меъда деворининг меъдача ҳосил қилинадиган қисми; АА — қорин девори. Адашган нервлар толаларининг йўли бутққли чизиклар билан кўрсатилган.

ширага ёт нарсалар аралашмайди, унинг таркибини сифат ва миқдор жиҳатдан текшириш мумкин.

Баъзан одам жароҳатланган ёки «килтомок» бўлганда операция қилинган меъда фистуласи пайдо бўлади (68-расм). Тасодифан ўк еб меъдаси тешилиб қолган (фистула ҳосил бўлган) овчидаги меъда секрециясини кузатиш натижаларини Бомон 1834 йилдаёқ тасвир этган эди. Чурранинг қисилиб қолиши сабабли кичкина меъдача ажралган кишилардаги меъда безлари секрецияси кейинчалик алоҳида кузатилган.

Одам меъдасидан шира чиқишини текшириш учун меъдага резина най — зонд киритилади. Текшириладиган кишига одатда синов ёки текширув нонуштаси берилади. Кўпинча Боас—Эвальд ноиуштаси (50 г оқ нон ва бир стакан илиқ сув) берилади. Меъда секрециясини текшириш мақсадида, одамга гўшт шўрваси ёки карам суви, алкоголь ёки кофеин эритмалари ҳам ичирилади. Овқатланишдан бироз вақт кейин меъда суюқлиғи зонд



77-расм. Меъдасидан меъдача ажратилган  
(И. П. Павлов усулида операция қилинган) ит.

ёрдамида олинади ва химиявий йўл билан текширилади. Водород ионларининг актив реакциясини сезувчи датчикли зондни татбиқ этиш янги усул ҳисобланади.

### Меъда ширасининг таркиби ва меъдада овқатнинг парчаланиши

Меъданинг тоза шираси тиниқ, рангсиз, кислота реакцияли суюқликдир. Кислота реакцияси унинг таркибида хлорид кислота борлигига боғлиқ; одамнинг меъда ширасида 0,4—0,5% HCl бор. Одам меъдасининг тоза ширасида pH 0,9—1,5 га тенг. Меъдада овқат турганда меъда суюқлигидаги HCl концентрацияси аксари бироз паст, pH 1,5—2,5 га тенг бўлади.

Меъда ширасида оксилларни парчаловчи протеазалар ва ёғларни парчаловчи липаза бор. *Пепсинлар* (уларнинг бири фундал безлардаги асосий ҳужайраларда, иккинчиси пилорик безлар ҳужайрасида ҳосил бўлади), *желатиназа* ва *химозин* протеазалардир. Пепсинлар оксилларни фақат кислотали реакцияда (pH 4 дан паст бўлганда) парчалайди. pH нинг пепсинлар максимал актив бўладиган икки даражаси: 1,5—2,4 ва 3,4—3,9 бор. pH 5 дан юқори бўлганда пепсинлар таъсири тўхтабди. Бу ферментлар кристалл ҳолда ҳам ажратиб олинган. Пепсинлар оксилларни турли даражада мураккаб бўлган полипептидларгача парчалайди.

Пепсинларни меъда безлари инактив ҳолатда — пепсиногенлар шаклида чиқаради. Пепсиногенлар меъда ширасидаги хлорид кислота таъсирида актив ферментларга, яъни пепсинларга айланади. *Пепсиноген активацияси* шундан иборатки, ундан полипептид ажралиб кетади, бу модда эса аргининли бўлиб, пепсинни фалаж қилади.

Желатиназа қўшувчи тўқимадаги оксил — желатинани парчалайди. Химозин, шунингдек пепсин ҳам сутни ивитади, яъни сутнинг сувда эрийдиган казеиноген оксиллини кальций ионлари иштирокида эримайдиган казеин оксиганига айлантиради. Меъдада овқат ҳазм бўлишида меъда ширасининг хлорид кислотаси муҳим роль ўйнайди. Хлорид кислота: 1) меъдада пепсинлар максимал актив бўлаоладиган водород ионлари концентрациясини ҳосил қилади; 2) пепсиногенларни пепсинга айлантиради; 3) оксилларнинг денатурациясига ва бўқишига сабаб бўлади ва уларнинг ферментлар таъсирида парчаланишини шу йўл билан осонлаштиради; 4) сутнинг ивишига — пепсин ва химозин таъсирида казеиногеннинг казеинга айланишга ёрдам беради.

Ёғлар *липаза* таъсирида глицеринга ва ёғ кислоталарига парчланади. Катта ёшдаги одамларда липаза овқат ҳазм қилишда катта роль ўйнамайди, чунки фақат эмульсияланган ёғларга таъсир этади. Эмадиган болаларда эса меъда липазаси сутдаги ёғнинг 25% гачасини парчалайди.

Аёл сутдаги ёғлар эмадиган болалар меъдасида фақат меъда ширасининг липазаси таъсирида парчаланмай, балки аёл сутдаги ёғ парчаловчи фермент таъсирида ҳам парчланади; сизир сутнда липаза жуда оз бўлади.

Баъзи тадқиқотчилар аёл сутдаги казеин ивиши билан липаза активланади деишади, бошқа тадқиқотчилар эса болаларнинг меъда ширасидаги махсус активатор — липокиназа таъсирида липаза активланади, деб ҳисоблашади.

Полисахаридларнинг оғиз бўшлиғида сўлак ферментлари таъсирида бошланган парчаланиши меъдада давом этади. Сўлак ферментларининг қанча вақт ва нечоғлиқ тез

таъсир этиши овқатнинг меъда шираси билан қанча тез аралашишига боғлиқ, чунки меъда ширасидаги хлорид кислота сўлакдаги птиалин ва мальтазанинг таъсирини тўхтатади. Хлорид кислота ейилган овқатнинг ички қаватларига жуда секин киради, янги кирган овқат эса илгари кирган овқатнинг ўртасига суқилиб кириб қолади. Бу ички қаватларда полисахаридларнинг сўлак таъсирида парчаланиши яна бир неча вақт давом этади. Одамда крахмалнинг анча қисми фақат меъдада сўлак птиалини таъсирида парчаланаяди.

И. П. Павловнинг кузатишича, меъда ширасидаги хлорид кислота концентрацияси бир хил, лекин фунда безлар шираси овқатга ва пилорик безларнинг ишқорий ширасига аралашгани учун қисман нейтралланади. Шунинг учун меъда шираси қанча тез ажралса, у шунча кам нейтралланади ва унда хлорид кислота ўшанча кўп бўлады.

Меъда шиллиқ пардасининг турли қисмларидан чиқадиган ширанинг ҳазм кучи ва кислоталар миқдори бир хил бўлмайди. Масалан меъданинг кичик эгрилигидаги безлардан ажралувчи шира пепсини ва кислоталарилии кўплиги билан фарқ қилади. Меъданинг шу қисмидаги безлар биринчи бўлиб шира чиқара бошлайди ва секрецияни меъданинг бошқа қисмларидаги безларга қараганда эртароқ тугатади.

### **Пилорик безлар шираси**

Меъданинг пилорик қисмидан чиқадиган шира ёпишқоқ, ишқорий реакцияли қуюқ суюқлик бўлиб, унда бир талай шилимшиқ бор.

Меъда бўш турганда ҳам пилорик безлардан соатига бир печ миллилитр шира ажралиб туради. Меъдага тушган овқат пилорус шиллиқ пардасини механик таъсирлайди ва пилорик безлардан шира ажралишини анча кўпайтиради. Овқат ҳазм қилишнинг бошидан охиригача пилорик безлардан қарийб 200 мл шира чиқса керак.

## Меъда безларининг ноҳорга ва овқатдан кейин ишлаши

Овқат ҳазм қилиш процессидан бошқа вақтда — ноҳорга (оч қоринга) ит меъдасининг безлари фақат ишқорий шилимшиқ ва пилорик шира ажратади. Овқат оғизга солинганда ёки овқат ейишга алоқадор бўлган кўриш, там билиш, ҳид билиш ва бошқа таъсиротлар организмга таъсир қилганда эса меъданинг фундали безларидан кислотали шира чиқади. Меъда фистуласи бўлган одамларни текшириш ва клиник кузатишларга қараганда, овқат ҳазм қилинмаётганда ҳам меъдадан деярлик бетўхтов равишда кислотали шира оз-оздан ажралиб туради. Одамда меъда ширасининг шуидай узлуксиз чиқиб туриш сабаби шуки, бир овқат маҳалидан иккинчи овқат маҳалигача унча узоқ вақт ўтмайди, шунингдек руҳий моментлар меъда безларига таъсир этиб туради. Одам-овқат егандан кейин меъда секрецияси кескин даражада кучаяди.

Турли овқат моддалари ейилгандан кейин меъдадан ажраладиган шира миқдори ҳам, таркиби ҳам бир-биридан фарқ қилади. Павлов-усулида меъдача ажратилган итлар устида тажрибалар асосан углеводлардан иборат бўлган нон, асосан, оксиллардан иборат буган озиқ гўшт, оксиллар, ёғлар ва углеводлардан таркиб топган сут миқдори ва таркиби турлича шира чиқишига сабаб бўлишини кўрсатди. Гўшт истеъмол қилингач шира энг кўп, нон ва сутдан кейин эса озроқ чиқади. Бу овқат моддалари ейилгандан кейин меъда безлари секрецияси бошлан-гунча бир қадар вақт (латент давр) ўтади, кейин шира ажралиши тез кўпаяди ва шундан сўнг секин-аста камайиб бир неча соат давом этади. Нон, сут ва гўшт истеъмол қилингандан кейин меъда шираси ажралишининг характерли эгри чизиклари 78-расмда келтирилган.

Гўштга ажралган шира таркибида хлорид кислота сут ва нонга ажралган ширадагига нисбатан кўпроқ, ферментлар миқдори эса нон ейилгандан кейин ажралган ширада кўп бўлади.

Истеъмол қилинадиган овқат муайян миқдорда кўпайтириб борилганда ажралган шира миқдори ҳам ювқатга яраша ортади. Овқат миқдори кўпайтирилганда унинг меъдада туриш вақти ва шира ажралиш вақти узаяди.

Ёғлар истеъмол қилингач меъда безлари секрецияси бир неча соат сусайтириб туради: меъда ширасининг ҳазм кучи ва кислоталар миқдори камаяди, латент даври узаяди, шунингдек секреция вақти ҳам узаяди. Ёғ истеъмол қилинганидан бир неча соат кейин меъда секрецияси тормозланиш ўрнига кўзгалади.

## Меъда секрецияси фазалари

Меъдадан шира чиқиш даврини уч фазага ажратиш расм бўлиб кетган. Овқат ейилгандан сўнг дастлабки вақтда оғиз бўшлиғи ва ҳалқум рецепторларининг таъсирланиш (шартсиз рефлексор таъсирлар), шунингдек овқатнинг ташқи кўриниши ва ҳиди, уни ейишга алоқадор бўлган товушлар билан кўзгалувчи кўз, кулоқ ва бурун рецепторларининг таъсирланиши (шартли рефлексор таъсирлар) га жавобан рўй берувчи рефлекс натижасида меъдага келувчи нерв импульслари меъда секрециясини кўзғатади. Нерв импульслари ишга туширувчи механизм ролини ўйнайди. Овқат ейиш туфайли меъдадан шира чиқиши *меъда секрециясининг биринчи — мураккаб рефлексор фазасини* ташкил этади. Бу фазанинг «мураккаб рефлексор» фаза деб аталишига сабаб шуки, бу фазада секрецияни шартли ва шартсиз рефлекслар комплекси вужудга келтиради.

Овқат ҳазм қилинадиган одатдаги шароитда оғиз ва ҳалқум, шунингдек кўз, кулоқ, бурун рецепторлари таъсирланишининг меъда секрециясига рефлексор таъсир кўрсатишига тезда овқатнинг меъдага тушишига боғлиқ бўлган таъсиротлар қўшилади. Овқат, бир томондан, шиллиқ пардага механик таъсир кўрсатади, иккинчи томондан, меъдада қонга сўрилиб гуморал йўл билан меъда секрециясини кўзгалувчи моддаларни ҳосил қилади.

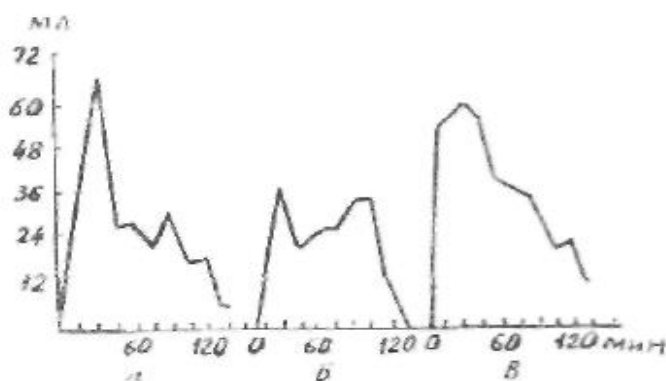
Бу таъсирлар билан шира чиқиши секрециянинг *иккинчи — меъдага тааллуқли — нерв-гуморал фазасини* ташкил этади.

Меъда ширасида ҳазм бўлган овқат аста-секин ичакка ўтади. Меъда безларини қўзғатувчи баъзи моддалар ингичка ичакда қонга сўрилади. *Меъда секрециясининг учинчи — ичакка тааллуқли фазаси* шу моддаларнинг гуморал таъсиридан келиб чиқади.

**Меъда безлари секрециясининг биринчи — мураккаб рефлексор фазаси.** Эзофаготомия қилиниб меъда фистуласи ўрнатилган итлар устида тажриба қилиб, бу фаза меъда безлари секрециясининг бошқа фазаларидан алоҳида ўрганилиши мумкин. Бундай итга берилган овқат қизилўнгачдан тушиб кетиб, меъдага ўтмайди, лекин бундай ёлгондакам боқишдан 5—10 минут кейин меъда шираси чиқа бошлайди.

«Қилтамок» бўлган ва шу сабабли меъда фистуласи қўйилиб эзофаготомия қилинган кишилар текширилганда ҳам шунга ўхшаш малумотлар олинган. Бундай кишилар овқат чайнаганда ва ютганда меъдасидан шира чиққан (79-расм).

Елгондан овқатлантиришда овқат оғиз бўшлиғи ва ҳалқум рецепторларига таъсир этиб, меъда шираси рефлекс йўли билан чиқади. Итнинг бош мия яримшарлари пўстлоғи олиб ташланганда ҳам бу рефлекс сақланиб туради. Бундан, ушбу рефлекс шартсиз рефлексдир деб хулоса чиқариш мумкин.



79-расм меъдада фистула қуйилган ва эзофаготомия қилинган кишининг меъда безларидан шира чиқишини таккослаб курсатилган эгри чизиги.

**А**-ёлгондакам овқатлантириш **Б**-меъда шиллик пардаси механик таъсирланганда **В**-механик таъсир билан суний озиклантирилганда

Итга овқат кўрсатилганда ва ҳидлатилганда ҳам меъда шираси ажралишини кузатса бўлади. Бу ҳолда биз шартли рефлекс кўринишларига дуч келамиз. Бош мия яримшарлари пўстлоғи олиб ташланган итга овқат кўрсатилганда ва ҳидла-тилганда меъда шираси чиқмаган. Оғиз бўшлиғи ва ҳалқумдан бошланувчи, рефлекслар туғма бўлса, кўриш ва ҳидлаш таъсиротларига жавобан пайдо бўлувчи рефлекслар орттирилган (ҳаёт даврида пайдо булган) рефлекслардир. Буни Й. С. Цитович аниқлаган. Унинг тажрибаларида сут ва нон билан боқилган бир неча ойлик кучукка гўшт кўрсатилганда меъда шираси ажралмаган, ҳолбуки шу кучукнинг оғзига гўшт шираси қуйилганда ёки у гўшт билан боқилганда меъда безларидан шира чиққан.

Овқатни чайнаш, ҳидлаш ва куриш вақтида меъдадан чиққан ширани Павлов иштаҳа шираси деб атаган. Иштаҳа ширасининг ажралиши туфайли меъда овқат қабул қилишга олдиндан шай бўлиб туради.

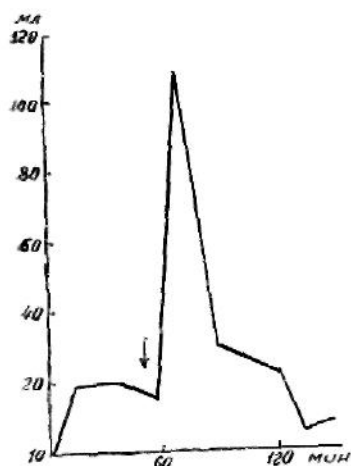
Экспериментал ишларда аниқланган қонуниятлар одамдаги меъда шираси секрециясини кузатишда тасдиқланди. Меъдачаси ажралган қизни 20 йил кузатиш бунга мисол бўла олади. Бу қиз бир ёшга тўлганда меъда чурраси пайдо бўлган (қорин девори мускуллари ораси очилиб, меъдаси тери остига чиқиб қолган) ва қисилиб қолган эди. Меъданинг нерв алоқалари сақланиб қолган ва қон билан нормал таъминланиб турган, аммо шиллик пардаси билан меъдадан ажралган қисмида тешик ҳосил бўлган, шу тешикдан кислота реакцияли меъда шираси ажралиб, оксилларни ҳазм қилган ва сутни ивитган. Тотли таомлар ҳақида гап кетганда қизнинг ажралган меъдасидан шира чиққан.

Меъда-ичак йўли нормал бўлган одамлардан меъда ширасини зонд ёрдамида олиб йиғиб ўтказилган кузатишларда ҳам шунга ўхшаш маълумотлар тўпланган. Уларга овқат кўрсатилганда ва овқатланиш вақтидаги товушлар эшиттирилганда (масалан, тарелка ва

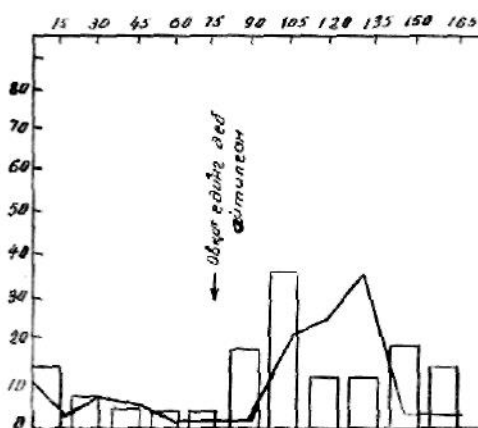


вилкалар тақиллатилганда) меъда шираси шартли рефлекс йўли билан чиққан (80-расм). Гипноз қилиб ишонтириш йўли билан ўтказилган тажрибаларнинг натижалари бош мия катта яримшарлари пўстлогининг меъда безлари секрециясига таъсирини яққол кўрсатади: одамга тотли овқат едингдеб ишонтирилса, меъдасидан кўп шира чиқа бошлайди (81-расм). Меъда безларига рефлектор таъсирлар адашган нервлар орқали келади. Эзофаготомия қилинган итнинг адашган иервлари қирқиб қўйилгандан сўнг ёлғондан овқатлантирилганда ҳам, таом кўрсатилганда ва ҳидлатилганда ҳам меъдасидан шира чиқмайди. N.vagus меъда безларининг секретор нервидир. Олдиндан (тажрибадан 3—4 кун илгари) қирқиб қўйилган п. вагуз-нинг периферик учига кучли электр токи билан таъсир этилганда меъдадан бир талай шира чиқади, бу ширада хлорид кислота кўп ва ферментлар активлиги юқори бўлади. N. vagusга кучсиз электр токи билан таъсир этилганда меъда безларидан озгина шилимшиқ чиқади ва у сал-пал кислотали бўлади.

Қориннинг симпатик нерви (n. splanchnicus) га таъсир этилганда меъда безларининг иши тормозланади.



80-расм. Одамда меъда ширасининг рефакс йўли билан ажралиш кўрсатилган эгри чизиқ. Шартли таъсирот бериш пайти стрелка билан белгиланган (И. Т. Курциндан).



81-расм. Бифштекс едингдеб ишонтирилган одамдаги меъда секрецияси (И. Л. Гордондан).

Меъда фистуласидан меъда ширасининг чиққан миқдори устунлар шаклида, меъда ширасидаги хлорид кислота миқдори ахлит — чизиқ билан кўрсатилган. Юқоридаги рақамлар минут ҳисобидаги вақт.

Тажрибанинг махсус шароитида, п. splanchnicus қирқиб қўйилгандан 3—4 кун кейин ёки шу иервни ўтказадиган қуешсимон чигал (plexus solaris) га никотин сурил-гандан кейин бу иервга таъсир этилганда меъдадан шира чиққанини аниқлаш мумкин. Қориннинг симпатик нерви таркибида тормозловчи толалардан ташқари секрецияни қўзғатувчи озгина толалар ҳам бўлса керак.

Меъда секрециясининг меъда ва ичакка тааллуқли фазалари.

Кисқа вақт (8—10 минут) давомида ёлғондан овқатлантириш меъда секрециясини 2—3 соатга қўзғатади, меъдадан шира чиқиши нормал шароитда 6-8 соат ва ундан узоқроқ давом этади. Демак, меъдадан шира чиқиш даврини оғиз бўшлиғи билан ҳалқум, шунингдек куз, бурун ва қулоқ рецепторларининг қўзғалишидан келиб чиқадиган рефлектор таъсир билан тушунтириб бўлмайди. Бундан, меъда секрециясининг бошқа механизми бор, деган ҳулоса чиқиши табиий. Бу механизм меъдага овқат тушгандан кейин секрециянинг меъдага тааллуқли фазасида ва ичакка овқат ўтгандан кейин ичакка тааллуқли фазасида рўёбга чиқади. Оғиз бўшлиғи рецепторлари таъсиротдан маҳрум қилинганда (масалан овқат итга билинтирмай меъдага фистула орқали киритилганда) меъда ширасининг чиқиши шундан гувоҳлик беради. Меъдага гўшт киритилганда секрециянинг латент даври 30 минута ва ундан ортиқ давом этади, ажралган шира эса одатдагича овқат беришдагига қараганда 2—3 баравар кам бўлади. Овқатнинг баъзи турлари — гўшт шўрваси, қарам суви, сут — ичакка киритилганда меъда безлари секрециясига сабаб бўлади.

Овқат меъдага тушганда меъда безлари секрециясини механик ва химиявий таъсир кўраётган қўзғайди, ичакка тушганида эса фақат химиявий йўл билан қўзғайди.

Механик таъирутнинг меъда безларига таъсирини Гейденгайн, ксйинчалик А. Айви ва С. И. Чечулин итлар устида ўтказган тажрибаларида, шунингдек И. Т. Курцин одам устида ўтказган тадқиқотларида кўрсатиб берди. Итнинг фистула қўйилган меъдасига резина баллон ёки резина парчалари, ё шиша мунчоқлар киритилса, шиллиқ иардаси механик йўл билан таъсирланиб, меъда безларидан нордон шира чиқади. Бунда секрециянинг латент даври 40—50 минутдан ошади. Одамда механик таъсиротдан кейинги секрециянинг латент даври анча калта бўлиб, қарийиб 5 минутни ташкил этади. Катта ёшли одам меъдасига механик йўл билан (резинка баллон киритиб ва уни ҳаво билан шишириб) бетўхтов таъсир этилганда 1 соатда 100 мл гача шира ажралади. Меъда безларининг қўзғалувчанлиги юқори бўлганда 3 соатда шу йўл билан 1 л гача шира чиққанини баъзи тажрибаларда кузатишган.

Одам меъдасининг шиллиқ пардасига механик йўл билан таъсир этиб олинган меъда шираси таркиби ва хоссалари (кислоталар миқдори ва ҳазм кучи) жихатидан рефлектор таъсиротда чиқадиған ширага ўхшайди.

Меъда механик йўл билан таъсирланганда рефлекс йўли билан шира чиқади, бу рефлекс меъда деворидаги механорецепторларнинг таъсирланишидан вужудга кслади. Адашган нервлар кириб қўйилганда бу рефлекс йўқолади. Бундан ташқари, меъда деворига механик йўл билан таъсир этилганда секреция гуморал йўл билан ҳам қўзғалади, чунки бундай таъсирот пилорусда меъда секрециясини қўзғатувчи химиявий модда ҳосил қилади, бу модда эса қонга сўрилиб, кейин без ҳужайраларига таъсир кўрсатади.

Меъданинг секретор аппаратиға таъсир кўрсатувчи гуморал, химиявий таъсиротлар борлиги Гейденгайн усулида кичик меъдача ажратилган итлар устидаги тажрибаларда исбот этилади. Операция вақтида меъданинг меъдача ажратиладиған қисмини иннервацияловчи толалар (пп. ваги толалари) қирқилгани ва бу қисмининг қон билан таъминланиши сақлаб қолингани учун бу меъдачада шира ажралишининг рефлектор механизми бўлмайди ва фақат гуморал механизм сақланиб қолади.

Меъдачаси ажратилиб, денервацияланган, яъни марказий нерв системаси билан алоқаси узилган итға овқат берилса, кичик меъдачадан шира ажралиши овқатланишдан 30—50 минут кейин бошланади. Катта меъда секрецияси эса эрта бошланади ва катта меъда ҳужайралари секрециясининг интенсивлиги кичик меъдача ҳужайралариникига қараганда анча юқори бўлади. Овқат ҳазм қилишнинг кейинги соатларида катта меъда билан ажратилган меъдача безларидаги секретор процесс итенсивлиги бир хил.

Меъдада овқат ҳазм бўлиши вақтида унда вужудга келадиган ва қонга ўтиб меъда секретциясини қўзғатадиған химиявий бирикмалар кичик меъдачадан шира чиқишиға сабаб бўлади. Денервацияланган кичик меъдачадан шира чиқиш итенсивлиги биринчи икки соатда камлигига сабаб шуки, секретциянинг бу вақтда муҳим роль ўйнайдиган рефлектор механизми бўлмайди.

Қонда меъда секрециясини қўзғатувчи химиявий моддалар борлиги И. П. Разенков тажрибаларида кўрсатиб берилган. Ит меъдасига гўшт экстракти ёки карам суви қўйилган ёхуд у гўшт ски сут билан боқилган. Меъда секрецияси авжига чиққанда ит артериясидан 200 мл қон олиб, меъда безлари ишламай турган иккинчи итнинг венасига юборишган; қон юборилган иккинчи итда меъда шираси ажрала бошлаган. Шундай қилиб, овқат ҳазм бўлаётган вақтда қонда меъда безлари секретиясини қўзғатувчи моддалар бўлади, холбуки оч итнинг қонида меъда секрециясини қўзғатувчи бундай моддалар йўқ.

Эдкинс назариясига кўра, меъда пилорик қисмининг шиллиқ пардасида физиологик жихатдан инактив модда — *прогастрин* ҳосил бўлади. Овқат ҳазм қилиш маҳсулотлари ёки меъда ширасининг хлорид кислотаси таъсирида прогастрин физиологик жихатдан актив гормон — *гастринга* айланади. Гастрин қонга ўтиб, у билан меъда безларига келади ва уларни ишға солади (қўзғайди). Дарҳақиқат, пилоруснинг шиллиқ пардасидан тайёрланган экстракт ҳайвоннинг қонига юборилганда меъда безларидан шира чиқишиға сабаб бўлади.

Пилорус олиб ташланганда меъда безлари секретиясининг иккинчи фазаси сусайиши ёки бутунлай йўқолиши бу назарияни тасдиқлайди. Пилорус олиб ташлангач узоқ вақтдан

кейин меъда секрециясининг гуморал механизми қисман тикланади. Бу, меъда секрециясини кўзғатувчи гуморал модда ҳосил бўладиган жой — пилоруснинг специфик роль ўйнашини кўрсатади.

Гастриннинг химиявий модда эканлигини 1964 йилда Р. А. Григори аниқлаган. У буқа меъдасининг пилорик қисмидаги шиллиқ пардадан икки полипептидни ажратиб олишга зоришди. Булар итнинг териси остига юборилганда меъда секрециясини кучли равишда кўзғайди. Бу полипептидларнинг химиявий тузилиши аниқланган. Улардан бири ит ва одамнинг меъда секрециясини кўзғатувчи модда бўлиб, маълум тартиб билан ўзаро бириккан 17 та аминокислота қолдиғидан иборат. Р. А. Григори ва ҳамкорлари гастрин деган актив препаратни химиявий синтез йўли билан олишди. Ҳайвонга синтетик препарат юборилганда меъдадан бирталай нордон шира чиқади, шунингдек меъда ости беги секрецияси кучаяди, меъда ва ичакнинг ҳаракатлантирувчи аппарати кўзғалади. Гастрин меъда секрециясини кўзғатувчи кучли модда — машҳур гастринга қараганда 500 барабар активроқ бўлиб чиқди.

*Гистамин* — организмда ҳосил бўладиган ва кўпчилик озиқ-овқатда учрайдиган модда. Унинг жуда озгинаси ҳам меъда секрециясини кўзғатади: бунга 1 миллиграммининг ўндан бир қисми етарли.

Гистамин меъда шиллиқ пардасининг меъда секрециясини кўзғайдиган актив экстрактларидан, шунингдек гўшт ва сабзавот экстрактидан ажратиб олинган. Бу экстрактлардаги гистамин олдинроқ ферментатив йўл билан парчаланган бўлса, экстрактлар меъда безлари секрециясини кўзғатмай қўяди. Организмда гистаминни парчаловчи фермент — гистаминаза кўпчилик органларда учрайди, меъда билан жигарда эса бўлмайди. Шунинг учун овқат ҳазм қилиш процессида меъдада ҳосил бўлувчи гистамин қонга сўрилиши ва секретор таъсир кўрсатиши мумкин.

Гистамин хлорид кислота чиқарадиган қопловчи ҳужайраларни кўзғатади-ю, пепсин ажратувчи асосий ҳужайраларга таъсир этмайди. Шунинг учун қонга гистамин юборилгандан кейин ажралган меъда ширасида юқори концентрацияли хлорид кислота бўладию, ферментлар кам бўлади. Адашган нерв таъсирланганда унинг нерв охирида ҳосил бўлувчи ацетилхолин гистаминни озод қилади, гистамин эса қопловчи ҳужайраларга таъсир этиб, хлорид кислота секрециясини кўзғатади, деган маълумотлар бор (82-расм).

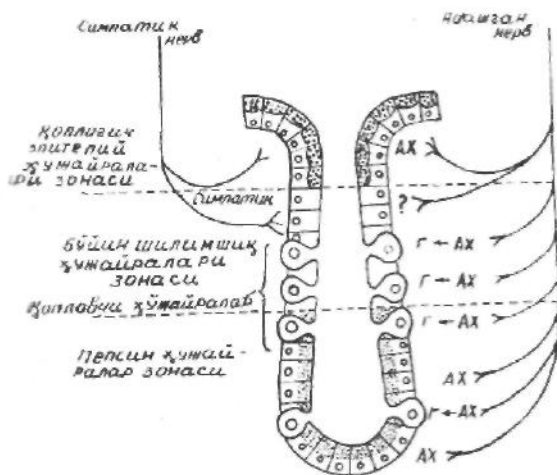
Адашган нервлар орқали келувчи импульслар таъсирида пилорик гормон— гастрин ҳам ҳосил бўлиши мумкин (А. Н. Бакурадзе). Бу фактлар меъда секрециясининг биринчи— рефлекс ва иккинчи — гуморал фазалари бир-бирига ҳамбарчас боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Меъдадан шира чиқиши овқатдаги баъзи моддалар таъсирида ҳам кўзғалади. Оқсилнинг ҳазм бўлиш маҳсулотлари, гўшт ёки сабзавотдаги (масалан, қарам сувидаги) экстрактив (қайнатилганда эритмага ўтувчи) моддалар қонга юборилганда меъда безларидан шира чиқиши

бунга далилдир. Бу моддалар қонга ичакдан ўтади ва меъда секрециясининг учинчи — ичакка тааллуқли фазасида меъдадан шира чиқартиради. Бу фазада ўн икки бармоқ ичак шиллиқ пардасида ҳосил бўладиган модда — *энтерогастрин* ҳам меъда секрециясини кўзғатади. Ичакка тааллуқли фаза мавжудлиги гуморал таъсирлар туфайли меъда безлари секрециясининг узокроқ давом этишини тушун-тириб беради.

### **Меъда секрециясининг тормозланиш механизми**

Меъда секрециясини бир қанча факторлар тормозлайди. Масалан, ўн икки бармоқ ичакка тушган ёғлиқ овқат меъда безлари секрециясига тормозловчи таъсир кўрсатади. Ёғ-



82-расм. Меъда безлари хужайраларининг иннервация схемаси (Б. П. Бабкиндан).

АХ — адашган нерв охирида ҳосил бўладиган ацетилхолин (бу модда пепсин ва шиллимиш хужайраларига бевосита таъсир этади), Г — АХ — ҳосил бўлувчи гистамин оқдани қопловчи хужайраларга таъсир этадиган ацетилхолин.

нинг тормозловчи таъсири қисман унинг рефлектор таъсирига, асосан эса ўн икки бармоқ ичакда меъда секрециясини тормозловчи модда — энтерогастрон ҳосил бўлишига боғ-лиқ (қуйига қаралсин). Ёғ таъсирида меъда секрециясининг тормозланишида нерв системасининг роли Л. А. Орбели кузатишларида аниқланган: итнинг адашган нервлари қирқилгандан сўнг ёғ таъсирида меъда безларининг секрецияси камроқ тормозланади.

Ўн икки бармоқ ичакка анчагина хлорид кислота ўтганда ҳам меъда секрецияси сусаяди. Ичакдаги рН 2,5 дан пасайганда шундай эффект олинади. Нормда ўн икки бармоқ ичакдаги рН одатда бунчалик пасаймайди, чунки меъдадаги суюқлик ичакка озодан ўтади ва ичакнинг ишқорий ширасида тез нейтралланади. Бироқ меъда безлари секрецияси жуда кучайганда (*гиперсекреция*) ўн икки бармоқ ичак суюқлигидаги кислоталар анча ортиши, натижада меъда секрецияси сусайиши, демак, хлорид кислота камроқ чиқиши мумкин. Организмда меъда безлари секрециясини чегарадан оширмайдиган компенсатор мосланиш борлиги шундан кўриниб турибди.

Меъда безлари секрециясига нерв системасининг тормозловчи таъсир этиши эмоционал ҳолатларда кузатилади. Буни қуйидаги тажриба яққол кўрсатади: ёлғондан овқатлантиришдан сўнг меъдадан шира чиқиши авж олиб турган пайтда итга мушук кўрсатиб, ит дарғазаб қилинса, меъда еекрецияси 15—20 минут бутунлай тўхтаб туради. Оғритувчи таъсирот берилганда ҳам меъда секрецияеи тормозланади.

Эмоционал кўзғалиш пайтида меъда секрециясининг тормозланиши одамда ҳам кузатилган: меъдасида фнстула бўлган болага овқатни кўрсатиб, узоқ вақтгача едирмай салбий эмоция вужудга келтириш (жаҳлини чиқариш ва норози қилиш) иатижаеида болага кейин овқат берилганда ҳам меъдасидан шира чиқмаган.

Меъда безларининг ишига нерв системасининг тормозловчи таъсир этиши, бундан ташқари, одамга турли моддаларни ҳидлатиб ва гипноз қилиб ўтказилган тажрибаларда кузатилган. Овқатни бемаза деб ишонтириш натижасида шира чиқиши камайган. Текширилаётган киши овқатланаётган вақтда қўланса ҳид сезганда ҳам шундай эффект кузатилган. Бу маълумотлар меъда безлари фаолияти учун марказий нерв; системасининг олий бўлими — бош мия катта ярим шарлари пўстлоғининг ҳолати, шунингдек овқатланиш шароити муҳим аҳамиятга эга эканлигидан гувоҳлик беради.

Баъзи эмоцияларда меъда секрециясиинг тормозланиш механизми, бир томондан, симпатик нерв системаеининг кўзғалиши билан, иккинчи томондан, буйрак усти безларида адреналин секрециясининг рефлсктор равишда кучайиши билан тушунтирилади (симпатик нервлар ва адреналин меъда безлари секрециясига тормозловчи таъсир. кўрсатади).

Меъда секрецияси ичакнинг шиллиқ пардасида ҳосил бўладиган секрецияни тўхтатадиган

модда таъсирида ҳам тормозланиши мумкин.. Шундай модда борлиги Айви тажрибаларида исбот этилган: у ичак шиллик пардасининг аксари аралашмалардан тозаланган экстракти. қонга юборилганда меъдадан шира чиқиши камайганлигини аниқлаган. Меъда секрециясини тормозловчи ва *энтерогастрон* деб аталувчи бу модда ичакдан қонга сўрилади ва қон билан меъда безларига келиб, уларнинг секретор функциясини сусайтиради, деб фараз қилишади. Ичакка ёғ ва унинг парчаланиш маҳсулотлари — ёғ кислоталари ва уларнинг тузлари ўтганда энтерогастрон ҳосил бўлади. Энтерогастрон эса меъданинг мотор фаолиятини ҳам тормозлайди.

Меъда безлари секрециясини тормозловчи модда сийдикда ҳам топилган ва урогастрон деб аталган. Энтерогастрон ва урогастрон бир хилми деган масала ҳали ажрим қилингани йўқ.

### Меъда секрециясига овқат режимининг таъсири

И. П. Павлов лабораториясида, кейинчалик И. П. Разенков ва ҳамкорлари ҳайвон ейдиган овқат характерига қараб меъда безлари секрецияси анча ўзгаришини кўрсатиб бериши. Углеводлар (нон, картош ва сабзавотлар) кўп бўлган овқат узоқ вақт (30—40 кун) истеъмол қилинганда меъда секрецияси камайдиган, айтиш мумкин меъдадан шира чиқиш эгри чизиғи ҳам ўзгаради. Ҳайвон оксилларга бой овқат, масалан, гўшт билан узоқ вақт (30—60 кун) боқилганда меъда шираси айниқса иккинчи фазада кўпроқ чиқади.

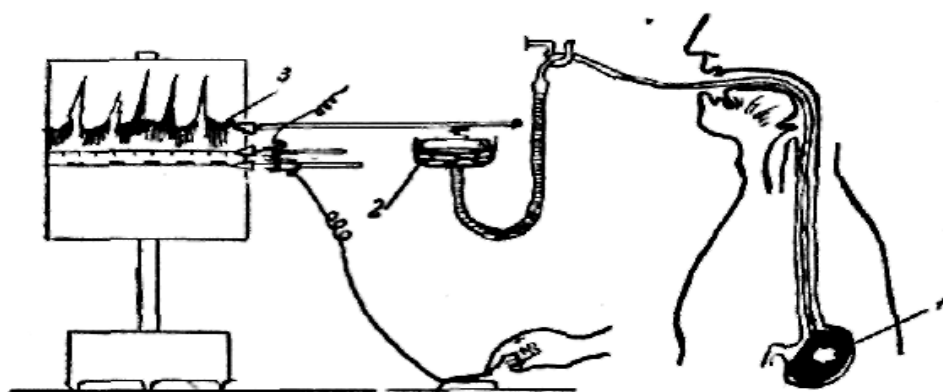
Овқат сифатига қараб меъда секрецияси ўзгариш билангина қолмай, балки меъда ширасининг ферментатив хоссалари ҳам ўзгаради. Масалан, меъда шираси ва ундаш кислоталарнинг кўпайиши ҳайвон оксилларининг ҳазм бўлишига, меъда шираси ва ундаги кислоталарнинг камайиши эса ўсимлик оксилларининг гидролиз йўли билан парчаланишига ёрдам бериши аниқланган (А. М. Уголев).

Овқат режимининг таъсири клиник текширишларда ҳам тасдиқланган. Ёғ-углеводли овқатлар меъда секрецияси ошган беморларда меъдадан шира чиқишини камайтиради. Ҳазм безлари функциясига парҳезнинг кучли таъсир кўрсатиши шундан англашилиб турипти.

### Меъданинг мотор функцияси

Меъда деворидаги силлиқ мускул толаларининг қисқариши меъданинг *мотор функциясини*, бошқача айтганда, *ҳаракат функциясини* таъминлайди. Бунинг аҳамияти меъдадаги овқатни аралаштириш ва меъдадан ичакка ўтказишдан иборат. Овқатнинг ичакка ўтишини бошқаришда пилорик сфинктер муҳим роль ўйнайди. *Пилорик сфинктер* меъданинг пилорик қисми охирида бўлиб, меъдадан чиқиш тешигини беркитиб туради, *препилорик сфинктер* эса меъданинг фундам қисми билан пилорик қисми орасида бўлади.

Меъда ҳаракатларини ўрганиш учун турли усуллар қўлланилади. Улардан бири графикада қайд қилиш усулидир. Бунда сув ёки ҳаво



83-расм. Одамда меъда ҳаракатларини қайд қилиш установа-қасининг схемаси.

1 — меъдада турган резинка баллон ҳаво билан шиширилган ва Марей капсуласи (2) га резинка найча билан бирлаштирилган; 3 — меъда ҳаракатларининг кимограф барабанидаги ёзуви.

тўлдирилиб,  
резинка най  
ёрмаида  
Марей  
капсуласига  
уланган  
резинка  
баллон  
меъдага  
киритилади  
(83-расм).  
Меъданинг  
қисқариши  
баллонни  
сикиб  
капсуладаги  
босимни  
оширади ва  
ричағни

кўтаради. Ричаг ҳаракатлари кимограф барабанига ёзиб борилади.

Одам меъдасининг ҳаракатларини рентгенологик усулда текшириш кўпроқ расм бўлган. Бу усулда меъдага Рентген нурларини ўтказмайдиган барийнинг эримайдиган тузи — барий бўтқаси тўлдирилиши лозим. Бунинг боиси шуки, меъда деворлари Рентген нурларини ютмайди, шунинг учун меъдани тўлдирмай туриб рентген аппарати экранда кўриш мумкин эмас. Одам барий бўтқасини ичганидан сўнг рентген экранда рўй-рост контурли равшан соя кўринади, меъда қисқарганда бу соянинг шакли ўзгаради.

Меъда мускулларининг унча узоқ давом этмайдиган ва такрорланадиган қисқаришлари икки типга ажратилади. Биринчи тип овқат ейилгандан сўнг меъдадан нордон шира чиқаётганда кузатилади. Қисқаришлар частотаси минутига 5—6 та, уларнинг амплитудаси симоб устуни ҳисобида 5—8 мм га мос келади. Овқат ейилгандан 17—2 соат кейин меъда бутунлай қисқармаслиги мумкин, буни қайд қилиб ўтиш керак. Меъда қисқаришларнинг иккинчи типи меъдадан ичакка овқат ўтаётганда — овқат меъдадан эвакуация қилинадиган даврда, шунингдек меъда бўш турганда унинг даврий мотор фаолияти вақтида кузатилади (222-бет). Бу тип катта амплитудага эга бўлган босимнинг секинроқ тебраниши билан характерланади. Иккинчи типдаги қисқаришлар меъданинг фундал қисмида сустроқ ва пилорик қиемида 2—3 марта кучли бўлади. Улар пилорик қисмда 80—100 мм симоб устунига, fundus соҳасида 35—50 мм симоб устунича босим ҳосил қилади. Қисқариш тўлқини cardia соҳасида бошланиб, sphincter pylorici гача тарқалади. Меъда мускуллари қисқариши 10 секунддан 30 секундгача давом этади. Қисқариш тўлқини меъда деворининг чегараланган жойидан ўтаётганда циркуляр (доира бўлиб ётган) мускул толалари қисқаради ва меъда бўшлиғи қисилади; пастдаги қисми эса, аксинча, кенгаяди. Бу қисқаришларда ҳамма вақт биопотенциаллар ўзгаради ва бу потенциалларни корин деворидан узоқлатиб осциллографда қайд қилиш мумкин.

Одатдаги, нормал овқат ҳазм қилиш шароитида меъда деворининг ювқат билан механик таъсирланиши натижасида меъда қисқаради.

Адашган ва симпатик вервлар орқали келувчи қўзғалишлар меъданинг мотор фаолияти учун муҳим аҳамиятга эга. N. vagus меъданинг асосан қисқаришларини (унинг частотаси ва кучини) қўзғатади, n. splanhnicus эса, тескари таъсир кўрсатиб, меъда ҳаракатларини тўхтатади. Меъда ҳаракатларига N.vagus билан оимпатик нервнинг таъсири органнинг функционал ҳолатига, айниқеа мускулларининг тонусига боғлиқ. Адашган нерв тонуси жуда юқори бўлганда меъда ҳаракатини тормозлай олади, симпатик нерв тонуси паст бўлганда эса меъда ҳаракатини қўзғай олади. Иккала n. вагус қирқиб қўйилса, меъда ҳаракатлари бир неча соат тўхтади ва мускуллар бўшашади, лекин биров вақт ўтгач меъда яна қисқарадиган бўлиб қолади.

Гуморал таъсирлар, шунингдек шиллиқ парданинг химиявий моддалардан таъсирланиши меъда ҳаракатлари учун катта аҳамиятга эга. Гастрин, гистамин, холин, шунингдек  $K^{+}$  ионлари меъданинг силлиқ мускулларини гуморал йўл билан қисқартирувчи моддалардир. Энтерогастрон, адреналин ва норадреналин, шунингдек  $Ca^{++}$  ионлари меъданинг қисқаришларини тормозлайди.

Меъданинг силлиқ мускуллари автоматияли, яъни улар ташқи таъсирот бўлмаганда ҳам қўзғала ва қисқара олади. Меъданинг мускул қаватидан қирқиб олинган парча 37° гача иситилган Рингер—Локк эритмасига солиб қўйилганда бир неча вақтгача ритмик қисқара олиши бунга далилдир.

Меъда деворининг мускул қаватида бир талай нерв ҳужайралари бор. Булардан ҳосил бўладиган Ауэрбах чигали турли гуруҳ мўскул толаларининг қисқаришларини уйғунлаштириш (мослаштириш)да қатнашса керак.

### **Овқатнинг меъдадан ичакка ўтиши ва беркитувчи пилорик рефлекс**

Меъда мускулларининг қисқариши туфайли овқат меъдадан ичакка ўтади. Меъдага тушган овқатнинг ташқи қавати кичик эгрилик бўйлаб йўл олади, пилорик қисмга етгач сфинктер тешиги орқали меъдадан чиқиб кетади.

Овқатнинг меъдадан ичакка ўтиш тезлиги, яъни *овқатнинг меъдадан эвакуация қилиниш тезлиги* овқатнинг миқдори, консистенцияси, таркибига ва меъдадан чиққан шира миқдорига боғлиқ. Овқат меъдада 6 соатгача ва ҳатто 10 соатгача туради. Углеводли овқат

оксилларга бой овқатдан кўра тезроқ эвакуация қилинади; ёғли овқат меъдада 8—10 соат ушланиб туради. Суюқликлар меъдага тушиши билан деярли дарҳол ичакка ўта бошлайди.

Овқатнинг меъдадан эвакуация қилиниш механизмини яқингач sphencter pylori нинг меъда бўш турганда очик бўлиши, овқат ҳазм қилинаётганда эса вақт-бавақт очилиб ва ёпилиб туриши билан тушунтиришар эди. Меъдадан чиқиш йўлидаги шиллик парданинг меъда ширасидаги хлорид кислота билан таъсирланиши натижасида пилорик сфинктер очилади. Бу вақтда овқатнинг бир қисми ўн икки бармоқ ичакка ўтади ва ундан суюқлик нормадаги ишқорий реакция ўрнига кислотали бўлиб қолади. Кислота ўн икки бармоқ ичак шиллик пардасига таъсир этиб, пилорус мускулларининг рефлекс йўли билан қисқаришига, яъни сфинктернинг беркилишига сабаб бўлади, демак, овқатнинг меъдадан ўн икки бармоқ ичакка ўтишини тўхтатади. Ажралиб чиққан ширалар (меъда ости безининг шираси, ичак шираси ва ўт) таъсирида кислота нейтралланади ва ичакдаги реакция яна ишқорий бўлиб қолади, шундан кейин бутун процесс такрорланади. Ичакда овқат ҳазм бўлиши анчагина узоқ давом этгандан сўнг ишқорий реакция вужудга келади, шу-нинг учун меъдадан ичакка ўтган овқат етарлича ишланганидан кейин овқатнинг янги порцияси ўтади.

Ун икки бармоқ ичакка хлорид кислота ўтганда пилорусдан чиқиш тешигининг беркилиши *беркитувчи пилорик рефлекс* деб аталади. Ун икки бармоқ ичакка ёғ киритилганда ҳам беркитувчи рефлекс кузатилади. Ёғли овқат таъсирида пилорус сфинктери беркилиши сабабли бундай овқатнинг меъдада узоқ туриб қолиши ҳам шу билан изоҳланади,

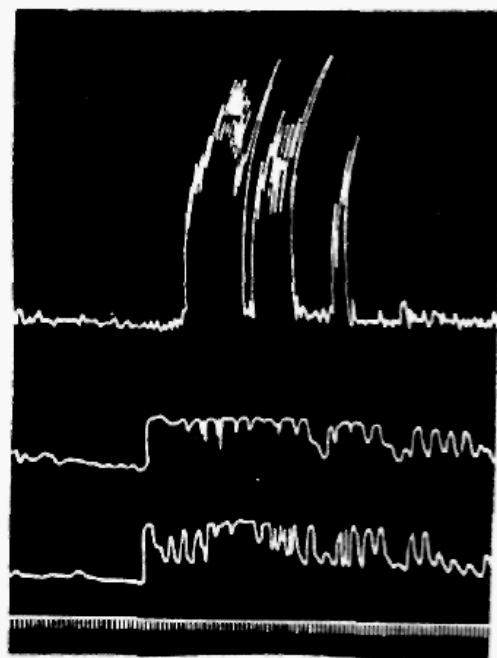
Меъда ва ун икки бармоқ ичак суюқлигидаги кислота миқдори овқатнинг меъдадан ўн йкки бармоқ ичакка ўтишини белгилаб берадиган бирдан-бир ва ҳал қилувчи фактор эмаслиги эндиликда кўрсатиб берилди. Ун икки бармоқ ичакка фистула орқали кислота юбориш йўли билан унда кислотали реакция узоқ ушлаб турилса, меъдадан барибир овқат ўтади. Ун икки бармоқли ичакка ишқорлар киритилганда эса, меъда бўшашининг ритмик характери ўзгармайди. Одамлар устида ҳам шунга ўхшаш кузатишлар ўтказилган.

Меъдасининг пилорик қисми олиб ташланган одамларда меъданинг бўшаш вақти деярли нормадагидек эканлиги рентгенологик текширишда аниқланди. Бу маълумотларнинг ҳаммаси овқатнинг меъдадан эвакуация қилинишига сфинктернинг вақт-бавақт очилишидан кўра antrum pylori-нинг ва бутун меъда мускулларининг қисқариши сабабдир, деган хулосага олиб келди.

Овқатнинг ичакка ўтишида куйидаги факторларнинг аҳамияти бор: 1) меъдадаги овқатнинг консистенцияси; 2) осмотик бооими; 3) ўн икки бармоқ ичакнинг нечоғлик тўлганлиш. Меъдадаги овқат суюқ ёки ярим суюқ бўлганидагина ичакка ўтади. Осмотик босимнинг роли шундан. кўриниб турнбдики, гипертоник эритмалар эвакуацияни тўхтатади ва улар изотоник эритма концентрациясига етгунча меъда шираси билан суюлгандан кейингина ичакка ўтади. Ун икки бармоқ ичак кенгайганда, эвакуация кечикади ва вақтинча бутунлай тўхташи мумкин. Меъдадан овқатнинг эвакуация қилинишини нерв системаси ва гуморал таъсирлар бошқариб туради. Ёғ ва ёғ кислоталари таъсирида ичак шиллик пардасида энтерогастрон ҳосил бўлиши сабабли меъда ҳаракати ва ундан овқатининг эвакуация қилиниши тормозланиши меъданинг овқатдан бўшаши гуморал таъсирлар билаи бошқарилишини исбот этади.

### Қусиш

Сезувчи нервларнинг охирлари таъсирлаяганда ёки қон орқали бевосита яерв марказига таъсир қилувчи моддалар (масалан, апоморфин) таъсирида рефлекс йўли билан қусиш ҳазм йўллари иштирокида юзага чиқадиган ҳаракат актларига киради. Турли таъсиротлар, масалан, тил илдизи, ҳалқум, меъда, ичак шиллик пардаси, қорин



84-расм. Қусиш ҳаракатлари эгри чизиғи (А. Б. Бабскийдан).

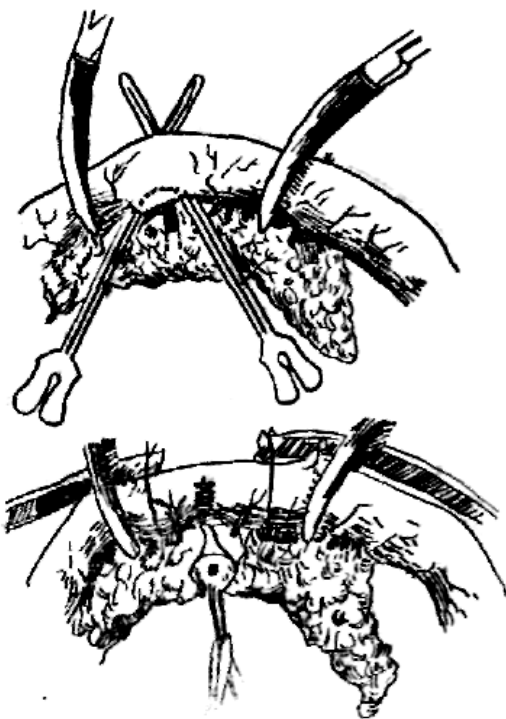
Юқоридаги чизиқ — меъда ҳаракатларининг ёзуви; юқоридан иккинчи чизиқ — ўн икки бармоқ ичак; учинчи чизиқ — ичакка ичак ҳаракатларининг ёзуви; пастдаги чизиқ — вақт белгиси.

бўшлиғи, бачадоннинг таъсирланиши қусишга сабаб бўла олади; бундан ташқари, жирканиш ҳиссини туғдирадиган ҳидлов ва там билув таъсиротлари қусишга сабаб бўла олади (шартли рефлекс йўли билан қусиш).

Қусиш — ингичка ичак мускулларининг қисқаришидан бошланувчи мураккаб координацияланган ҳаракат акти (84-расм). Бу қисқариш лар натижасида ичакдаги суюқлик-нивг бир қисми меъдага қайтиб чиқади. Қусиш актининг бу ичак фазасидан 10—20 секунд кейин меъда мускуллари қисқаради, меъдага кириш риш йўли очилади, қорин деворининг мускуллари ва диафрагма кучли қисқаради, шу сабабли меъдадаги суюқлик нафас чиқаётган дақиқада қизилўнгач орқали оғиз бўшлиғига чиқади. Юмшоқ танглайни кўтарувчи мускуллар қисқариши туфайли меъда суюқлиғи бурун бўшлиғига киролмайди, тил илдизининг пастга тортилиши ва нафаснинг тўхташи туфайли меъда суюқлиғи ҳиқилдоққа ҳам кирол-майди: айна вақтда оғиз кенг очи-лади.

Қусишга сабаб бўладиган марказга интилувчи нерв толалари N. vagus , n. glossopharyngeus ва бошқа баъзи нервларнинг таркибида боради- Улар кўзғалишни узунчоқ. миядаги IV қоринча тубида ётган қусиш марказига ўтказди. Ичак, меъда, қизилўнгачни иннервацияловчи n.vagus билан қориннинг симпатик нерви, шунингдек қорин деворининг мускулларияи ва диафрагмани иннервацияловчи нервлар қусишга сабаб бўладиган марказдан қочувчи нервлардир. Адашган ва симпатик нервлар қирқиб қўйилганда қусиш актининг айрим компонентлари гарчи сақлансада, қусиш мумкин эмас.

## УН ИККИ БАРМОҚЛИ ИЧАКДА ОВҚАТ ҲАЗМ БУЛИШИ



85-расм. Меъда ости безига фистула қўйиш операциясининг якки моменти.

Ун икки бармоқ ичак (duodenum) га тушган овқатга меъда ости-безининг шираси, ўт, шунингдек ўн икки бармоқ ячакнинг шиллиқ пардасидаги Бруннер ва Либеркюн безларияинг шираси таъсир этади.

Овқат ҳазм қилинмаётган вақтда ўн икки бармоқ ичак суюқлиғи сал-пал ишқорий рсакцияли (рН ўртача ҳисоб билан 7,2—8,0 га тенг) бўлади. Меъданинг нордон суюқлик порцияси ўтганда дуоденал суюқлик реакцияси нордон бўлиб қолади, лекин меъда ширасидаги хлорид кислота дуоденумда нейтраллангани учун реакция тезда ишқорий томонга ўзгаради. Одамнинг ўн икки бармоқ ичагидаги актив реакция рН 4,0—8,5 атрофида бўлади.

### Меъда ости бези секрециясини текшириш методикаси

Ҳайвонларда меъда ости безининг секрецияси ўткир ва хроник тажрибаларда ўрганилади. Ҳайвонлардаги хроник тажрибалар меъда ости безининг йўлига фистула қўйиб ўтказилади. Павлов усулида фистула қўйиш операциясида ўн икки бармоқ ичакка меъда ости безининг йўли қўйиладиган жойдаги ичак деворидан бир бўлаги қирқиб олинади, ичакнинг бутунлиги чоклар билан тикланади ва ичакнинг қирқиб олинган бўлаги теридаги жароҳатга тикиб қўйилади (85-расм). Ҳайвон операциядан соғайгач экспериментатор меъда ости безининг секрециясини кўп ойлар мобайнида кузатиб тура олади.

Нормал физиологик шароитда одамнинг меъда ости безидан тоза шира йиғиб олиб текширишнинг иложи йўк. Ун икки бармоқ ичакка зонд киритилганда

меъда ости безининг шираси эмас, балки биргаликда дуоденал суюқлик олинади, бу суюқликда меъда ости безининг ширасидан ташқари ўтсафро ва ичак шираси ҳам бор. Аммо меъда ости бези йўлининг фистулеси одамда битта-яримта бўлсада учрагани тасвир этилган.

### Меъда ости бези ширасининг таркиби ва хоссалари

Меъда ости безидан чиқадиган шира рангсиз, тиниқ, ишқорий реакцияли суюқликдир; одам меъда ости безининг ширасидаги рН 7,8— 8,4 га тенг. Ширанинг ишқорий реакцияеи унда бикарбонатлар борлигидан келиб чиқади.



Меъда ости безининг шираси ферментларга бой. Унда оксилларга таъсир қилувчи *трипсин* ва *химотрипсин*; полипептидларни парчаловчи *карбоксиполипептидаза* ва *аминопептидаза*; ёғларни парчаловчи *липаза*; крахмални дисахаридларгача парчаловчи *амилаза*; дисахарид мальтозани моносакхарид глюкозага айлантирувчи *мальтаза*; сут қанди — лактозани моносакхаридларгача парчаловчи *лактаза*; нуклеин кислоталарга таъоир қилувчи *нуклеазалар* бор.

Меъда ости безинияг йўлидан бевосита йигилган шира оксилларга таъсир этмайди. Ундаги трипсин ва химотрипсин ферментлари инактив ҳолатда — *трипсиноген* ва *химотрипсиноген* шаклида бўлади. Ичак ширасидан озгина олиб қўшилганда трипсиноген актив фермент — *трипсинга* айланади. Трипсиногеннинг активланишига ва актив, фаол ферментга айланишига сабаб шуки, ичак ширасидаги махсус фермент — *энтерокиназа* таъоир этади. Уни 1899 йилда Н. П. Шеповальников И. П. Павлов лабораториясида кашф этган. Павлов «фермент ферменти» деб атаган энтерокиназа таъсирида трипсиноген олтиа аминокислотадан иборат бўлган пептидни ажратиб чиқаради ва шундан кейин трипсино-ген актив бўлиб қолади. Бу пептид трипсинни фалаж қилса керак. Трипсин активланиб, ўз навбатида химотрипсиногенни активлайди.

Муҳит реакцияси ишқорий бўлганда оксилларнинг ўзи ҳам, уларнинг парчаланиш махсулотлари — юкори молекулали полипептидлар ҳам трипсин ва химотрипсин таъсирида парчаланиб, куйи молекулали пептидлар ва аминокислоталар ҳосил бўлади. Оксиллар меъдада пепсин таъсирида ҳазм бўла бошлаган бўлса, бу процесени ўн икки бармоқ ичакда трипсин давом эттиради ва тўлдиради. Ун икки бармоқ ичакда ўт-сафро ва дуоденумнинг ишқорий суюклиғи пепсиганинг таъсирини тўхтатиб қўяди. Трипсин сал-пал ишқорий реакцияда максимал дара-жада актив бўлади.

Мураккаб полипептидлар меъда ости безининг ширасидаги кар-бокисполипептидаза таъсирида ҳам парчаланаяди.

Меъда ости безининг ширасидаги липаза ёғларни глицерин ва еғ кислоталаригача парчалайди. Липазанинг таъсири ўт таъсирида анча кучаяди.

### **Турли овқат моддалари истеъмол қилинганда меъда ости безидан шира чиқиши**

Меъда ости безининг секрецияси овқат ейилгандан 3—5 минут кейин бошланади ва овқат таркибига (қараб 6—14 соат давом этади. Овқат ҳазм қилинмаётган пайтда, ноҳорга меъда ости безининг шираси ҳазм йўлининг даврий ҳаракатига қараб вақт-бавақт чиқиб туради. Ширанинг микдори ва ундаги ферментлар таркиби ейилган овқат моддасининг сифатига боғлиқ.

Гўшт, ион ёки сут истеъмол қилингандан сўнг меъда ости безидан шира чиқиши характерли. Энг кўп шира меъда ости бези секрециясининг иккинчи соатида — гўштга, биринчи соатида — нонга (ва учинчи соатида — сутга ажралади.

Одам ёғи кам гўштли овқат еганда меъда ости безининг шираси жуда ёғли овқат ейилгандагига нисбатан 2,5 баравар ортиқ чиқаяди.

Узоқ вақт ёғли овқат ейилса, меъда ости безидан чиқадиган шира секин-аста, кундан-кунга камайиб боради.

Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда меъда ости безининг ширасидаги ферментлар таркиби овқат характерига қараб ўзгариши кўрсатиб берилган. Одамлар кўзатилганда ҳам шунга ўхшаш маълумотлар олинган. Ёғларга бой овқат еб турилганда меъда ости безининг ширасидаги липаза кўпаяди; углеводларга бой овқат истеъмол қилинганда амилаза кўпаяди, гўштли овқатлар еб турилганда меъда ости безининг ширасида трипсин кўпаяди.

Меъда ости безидан шира чиқиш эгри чизиклари меъдадан шира чиқиш эгри чизикларига солиштириб кўрилганда уларнинг ўхшашлиги аниқланган, бу меъда ости бези билан меъда безларининг функцияси бир-бирига чамбарчас боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Бошқа ҳамма безлар каби, меъда ости бези секрецияси секретор хужайраларнинг актив ишлаш юқибатидир. Унда энергия сарфланади ва оксидланиш процесслари кучаяди.

Ишлаётган без кислородни 2—3 барабар кўпроқ истеъмол қилади ва без тўқимасининг температураси кўтарилади.

### **Меъда ости безидан шира чиқиши (панкреатик секреция)нинг бошқарилиши**

Меъда ости бези секрециясининг сабаби иккита: нерв ва гуморал механизмлари бор. ,  
*Адашган нерв* меъда ости безининг *секретор нерви* эканлигини И. П. Павлов хроник ҳамда ўткир тажрибаларда кўрсатиб берган.

Хроник тажрибаларда без фистулasi бўлган итнинг адашган нервларидан бири бўйиндаи қирқилиб, периферик учи тери остига маҳкамлаб қўйилган. Шундан 4—5 кун кейин, нерв айний бошлагач, электр токи билан таъсирланганда бездан шира чиққан. Адашган нерв таркибида секрецияни қўзғатувчи толалар ҳам, тормозловчи толалар ҳам бор. Секрецияни тормозловчи толалар тезроқ айнийди, нерв қирқилгандан бир неча кун кейин тормозловчи толаларнинг қўзғалиши секрецияни қўзғатувчи толаларнинг таъсир кўрсатишига шунинг учун ҳам ҳалакит бермайди. Иккинчи (қирқилмаган) адашган нервга таъсир этиш секрецияни тўхтатади, чунки бунда тормозловчи толаларни таъсирлаш эффекти кучлироқ бўлади. Бошқа нервларни, масалан, терининг сезувчи нервларини таъсирлаш ҳам секрецияни тўхтата олади. Меъда ости безининг секрецияси бу ҳолда рефлекс йўли билан тормозланади.

Адашган нервга таъсир этилганда меъда ости безидан озгина шира чиқади-ю, унинг ферментатив активлиги юқори бўлади.

Меъда ости безидан рефлекс йўли билан шира чиқиши (рефлектор механизм борлиги) мураккаб операция қилинган ҳайвонлар устидаги хроник тажрибаларда кўрсатиб берилган (А. Б. Тонких). Бир томондан, овқатнинг ҳиди ва кўриниши, шунингдек уни ейиш билан боғланган бошқа турли таъсиротлар (шартли рефлектор таъсиротлар), иккинчи томондан, овқатни чайнаш ва ютиш (шартсиз рефлектор таъсиротлар) меъда ости безидан шира чиқишига сабаб бўлади. Овқат ейилганда ҳалқум ва оғиз бўшлиғининг рецепторлари таъсирланади, бу эса меъда ости безидан рефлекс йўли билан шира чиқартирадиган кучли таъсирловчидир. Бунда оғиз бўшлиғи ва ҳалқум рецепторларида пайдо бўлувчи импульслар меъда ости бези секрециясининг нерв маркази жойлашган узунчоқ миёга боради ва сўнгра адашган нервларнинг толалари орқали безга келиб, уншг секрециясига сабаб бўлади.

Панкреатик секреция овқат ейишдан 2—3 минут кейин бошланади. Бундай калта латент давр меъда ости безидан рефлекс йўли билан шира чиқишини исбот этадиган далиллардан биридир. Меъда ости безининг йўлида фистулasi бўлган одамга бериладиган овқат ҳақида гапиришганидан 1—3 минут кейин секреция бошлангани кузатилган. Панкреатик секреция бу ҳолда шартли рефлекс йўли билан қўзғалган.

Ун икки бармоқ ичакка хлорид кислота эритмалари ёки меъда шираси кириши меъда ости бези секрециясини қўзғатувчи кучли омилдир. Хлорид кислота ичак шиллиқ пардасининг ҳужайраларига таъсир этиб, *секретин* деган модда ҳосил қилишии, бу модда қонга ўғиб, меъда ости бези ҳужайраларига келишини ва уларнинг ишини қўзғатишини У. Бейлис билан Э. Старлинг аниқлаган.

Ун икки бармоқ ичак шиллиқ пардасига хлорид ,кислотани таъсир этириб тайёрланган экстракт қонга юборилганда меъда ости бези секрециясининг қўзғалиши бояги фактни тасдиқлайди. Меъда ости бези секрециясини қўзғайдиган бу актив модда ўн икки бармоқли ичак шиллиқ пардасида ишланадиган махсус химиявий қўзғатувчи, бошқача айтганда, гормондир. Ун икки бармоқ ичакка меъда шираси билан ўтадиган хлорид кислота таъсирида *просекретин* деган инактив моддадан секретин ҳосил бўлади. Просекретин эса диоёепит шиллиқ пардасининг ҳужайраларидан чиқади.

Шундай қилиб, меъда ости бези секрециясини бошқарадиган нерв *механизми* билан бир қаторда *гуморал механизм* ҳам бор. Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда меъда ости бези қорин бўшлиғидан кўчириб олиниб, тери остига ўтқазилган, без йўли эса теридаги жароҳатга тикиб қўйилган. Кўчириб ўтқазилган без бошқа органлар билан нерв алоқасидан (махрум бўлиб, организмга фақат қон айланиши билан боғланганига қарамай, овқат ҳазм қилишнинг муайян пайтларида шира чиқарган. Бу тажриба ҳам меъда ости бези секрециясининг гуморал механизми борлигини исбот этади.

Меъда ости беи секретиясининг гуморал механизми чалкаш қон айланиши билан ўтказилган тажрибаларда ҳам ўрганилган. Бунинг учун икки итнинг қон томирлари шундай уланганки, қон бир итдан иккинчисига ва аксинча ўтиб турган. Итлардан бирининг ўн икки бармоқ ичагига хлорид кислотаси юборилганда иккала итнинг меъда ости безидан шира чиқаберган.

Ичакка хлорид кислота юборилганда ингичка ичакнинг юқори бўлимларида, асосан ўн икки бармоқ ичақда секретин ҳоеил бўлади. Ингичка ичакнинг пастки бўлимларидаги шиллик пардада просекретин бўлмайди, шунинг учун бу ерда секретин ҳосил бўлмайди.

Просекретин анорганик ва аксари органик кислоталар таъсирида активланиб, секретинга айланади. Еғ кислоталарининг тузлари (совунлар) ҳам шундай таъсир кўрсатади. Ун икки бармоқ ичак шиллик пардасининг экстрактидан секретин хлорид тузи кристалл ҳолида ажратиб олинган. Секретин молекуляр огирлиги 3200—3500 бўлган полипептид эканлиги аниқланган.

Ун икки бармоқ ичак шиллик пардасида меъда ости безиинг икки хил функциясига таъсир кўрсатувчи иккита актив модда ҳосил бўлади, деган маълумотлар бор. Бу моддалардан бири — *эксретин* меъда ости безининг ташки секретиясига, яъни ундан ҳазм ширасининг чиқишига таъсир этади (эксретин У. Бейлис билан Э. Стар-линг кашф этган секретинга ўхшайди); иккинчиси — *инкретин*. — меъда ости безининг ички секретиясига, яъни қонга инсулин гормонини чиқаришига таъсир этади.

Ингичка ичак шиллик пардасидан тайёрланган экстрактлар ҳайвонга юборилганда меъда ости безининг ферментларга бой шира чиқариши кучаяди. Бу экстрактларда ҳужайрада ферментлар ҳосил бўлишига таъсир этмайдиган секретиндан ташқари, фермент ҳосил бўлишини стимуловчи бошқа модда ҳам борлиги кўрсатиб берилди. Бу модда *панкреозимин* деб аталди.

Секретин юборилганда меъда ости безидан чиқадиган ширада ичак ширасидаги энтерокиназа таъсирида актив трипсинга айланувчи инактив трипсиноген бор. Адашган нерв таъсирланганда эса меъда ости безининг ҳужайралари актив трипсин ҳосил қилади, бу фермент энтерокиназа таъсирида активланмай туриб оксилларни парчалай олади.

### **Ут-сафро, унинг ҳосил бўлиши ва овқат ҳазмида қатнашиши**

Ут-сафро жигар ҳужайралари секретор фаолиятининг маҳсулидир. У ҳазм процессларида кўп томонлама қатнашади, унинг аҳамияти қуйидагилардан иборат: ўт ичак безларидан ва меъда ости безидан чиқадиган ферментларни активлайди (айниқса липазани кўпроқ активлайди, эритмага ўт-сафро қўшилгач липаза тахминан 20 баравар кўпроқ ёғни парчалайди); ўт ёғларни эмульсия ҳолига келтиради ва шу билан уларнинг парчаланишига ва сўрилишига ёрдам беради; ўт-сафро ичак ҳаракатини кучайтиради ва ичакка тушганда меъда ости беи секретиясини кўзғайди.

Баён қилинганларнинг ҳаммаси овқат ҳазм бўлишида, айнақса ёғларни ҳазм қилишда ўт-сафронинг муҳим роль ўйнашидан далолат беради. Ичакка ўт-сафро тушиши бузилганда ёғларни тузук ўзлаштириб бўлмайди.

Жигар ҳужайраларида ўт-сафро бетўхтов ишланиб туради, бироқ меъда ва ичакка овқат киргандагина умумий ўт йўлидан ичакка ўт чиқа бошлайди. Овқат ҳазм қилинмаётган вақтда жигар ҳужайраларида ҳосил бўладиган ўт-сафро ўт пуфагига тушади.

Жигар йўлларида чиқадиган ўт ўз таркиби ва хоссаларига кўра ўт пуфагидаги ўтдан фарқ қилади: биринчиси оч-сарик рангли ҳаракатчан тиниқ суюқлик; иккинчиси тўқроқ, деярлик қора рангли, анча қуюқ. бўлиб, қаттиқ моддалари кўпроқ, чунки унга ўт пуфагининг шиллик пардасидан ажраладиган шилимшиқ аралашган, бундан ташқари ўт-сафро ўт пуфагида турганда ундаги сувнинг бир қисми пуфак деворита шимилиб кетади. Ут-сафро ўт пуфагида 22—24 соат турганда 7—10 баравар концентрланади.

*Ўт кислоталари* ва *ўт пигментлари* ўт-сафро таркибига кирадиган специфик органик

моддалардир.

Бундан ташқари, ўтда лецитин, холестерин, ёғлар ва совунлар, муцин (ўт пуфаги ва йўллари шиллиқ пардасидан чиқади) билан аорганик тузлар бор. Ут-сафрода ферментлар йўқ.

Ут-сафро реакцияси сал-пал ишқорий. Одам бир суткада 500—1000 мл ўт-сафро чиқаради.

Одам ўтида *глицохол* ва *глицохолсин кислоталари* бор, уларнинг иккаласи ҳам жигарда ҳосил бўлади. Жигарни экстирпация қилиш (олиб ташлаш) устидаги тажрибалар шунини ишботлайди. Озгина ўт кислоталарини қондан ҳамавақт топиш мумкин; жигар олиб ташлангач қондаги ўт кислоталари йўқолади, ўт йўли боғлаб қўйилгандан кейин эса қондаги ўт кислоталари кўпайиб кетади.

Ут пигментларига *билирубин* ва *биливердин* киради. Билирубиннинг оксидланиши натижасида *биливердин* ҳосил бўлади. Одам ўтида асосан билирубин бор.

Эритроцитлар ларчаланганда чиқадиган гемоглобиндан билирубин ҳосил бўлади. 1 г гемоглобиндан 40 мг билирубин ҳосил бўлади.

Ут пигментларининг қаерда ҳосил бўлиш масаласи жигарни олиб-ташлаб ўтказилган тажрибаларда ҳал қилинган. Жигари олиб ташланган ит 24 соатдан ортиқроқ яшайди. Шу итлар устида ўтказилган тажрибаларга қараганда, жигар олиб ташлангандан кейин қондаги били-рубин миқдори камаймаган, бироқ операциядан 3—6 соат кейин билирубин ҳатто ошиб кетган. Операция қилинган ит венасига гемолизланган қон юборилганда билирубин анча кўпайган. Итларнинг жигаридан бошқа органлари — кўмиги, талоғи ва лимфа безларида ҳам билирубин ҳосил бўлади, деган хулоса шу фактлар асосида чиқарилган. Ут пигментлари ретикуло-эндотелий системасининг ҳужайраларида ҳосил бўлса керак.

Ретикуло-эндотелий тўқимасини организмдан ташқарида ундириб ва унга эритроцитлар қўшиб ўтказилган тажрибалар ретикуло-эндотелий ҳужайраларида билирубин ҳосил бўлишини ишбот этади. Айни вақтда эритроцитлар парчаланиб, ўт пигментлари ҳосил бўлади.

Баъзи моддалар гуморал йўл билан таъсир этиб, жигар ҳужайраларида ўт ҳосил бўлишини кўзғайди. Гастрин, дуоденал секретин ва гўшт экстрактлари шундай гуморал моддалардан ҳисобланади. Бу моддаларнинг ҳаммаси секретор ҳужайраларга бевосита таъсир этиб, ўт-сафро ҳосил бўлишини кўзғайди.

Ут ҳосил бўлишини кўзғатувчи гуморал таъсирловчилар орасида ўтнинг ўзи алоҳида ўрин тутаяди. Қонга ўт юборилганда жигар ҳужайраларининг секретор иши кучаяди, натижада улар қонга киритилганига қараганда кўпроқ ўт чиқаради.

### **Ўт-сафронинг ажралиб чиқиши**

Ҳайвонларда ўт-сафронинг ҳосил бўлиши ва чиқиши ўткир ҳамда хроник тажрибаларда ўрганилади. Хроник тажрибаларда икки методика қўлланилади: 1) ўт пуфагига фистула қўйиш; 2) умумий ўт йўли очиладиган тешикни ўн икки бармоқли ичак шиллиқ пардасининг тешик атрофидаги парчаси билан бирга қирқиб олиб тери юзасига чиқариб қўйиш. Биринчи методика жигар ҳужайраларидан ўт чиқишини ва ўт ҳосил бўлиш механизминини ўрганиш учун қўлланилади. Жигар ҳужайраларида бетўхтов ҳосил бўлаётган ўтни ичакка туширмай йиғиб олиш учун ўт пуфагига фистула қўйиш билан бир вақтда кўпинча умумий ўт йўли ҳам боғланади. Бу ҳолда чиқадиган ўтнинг ҳаммаси ўт пуфагига йиғилади, ундан фистула орқали ўт йиғиб олиб текшириш мумкин. Иккинчи методика ўтнинг ичакка тушиш шароити ва механизминини ўрганишга имкон беради. Ут пуфагига фистула қўйиш билан бир вақтда ўт йўлининг тешигини терига чиқариб қўйиш операциясини биргаликда қилиб ўтказилган текширишлар тўла тасаввур беради.

Одамдаги ўт секрециясини ўрганиш учун рентгенологик методика қўлланилади. Рентген нурларини ўтказмайдиган ва организмдан ўт билан чиқадиган моддалар. (билираст ёки билигнос) қонга юборилади. Шундан кейин ўт йўллари ва ўт пуфаги соясини рентген экранда кўриш ва ўт чиқишини кузатиш мумкин.

Овқат ейилгач киеқа вақт (5—10 минут) дан кейин ўн икки бармоқ ичакка ўт-сафро туша

бошлайди- Турли овқат моддалари истеъмол қилинганда ўт чиқиш эгри чизиклари турлича бўлади. Овқатнинг охирги порцияси (меъдадан чиққач ўт ажралиши тўхтайди. Утнинг ичакка чиқадиган 'биринчи порциялари тўқ рангли бўлади, бу ўт пуфагидан ўт чиқаётганлигини кўрсатади; кейин тиникроқ ўт — жигар ўти ажрала бошлайди.

Ут пуфагининг ва умумий ўт йўли сфинктерининг келишиб ишлаши туфайли ўт чиқади. Бу сфинктер умумий ўт йўлининг ўн икки бармоқ ичакка қуйиладиган жонида бўлиб, ичакка ўт чиқишини бошқариради.

Ут ичакка икки — рефлектор ва гуморал — механизм таъсирида чиқади.

Ут чиқишининг рефлектор механизми шартсиз рефлектор таъсиротларда, яъни меъда ва ичакка овқат тушганда, шунингдек шартли рефлектор таъсиротларда (овқат кўрсатилганда ёки овқат тўғрисида гапирилганда) «амоён бўлади. Меъда шиллиқ пардасининг механик йўл билан таъсирланиши ўт пуфагини рефлекс йўли билан қисқартирадиган таъсирловчилардан биридир.

Нерв системаси ўт чиқарувчи аппаратга адашган ва симпатик нервлар орқали таъсир этади. Бу нервлар орқали келадиган импульслар таъсирида умумий ўт йўлининг сфинктери очилади ёки ёпилади, ўт пуфаги қисқаради ёки бўшашади. N. vagusга кучсиз таъсирот берилганда умумий ўт йўлининг сфинктери бўшашади, кучли таъсирот берилганда эса сфинктер қисқаради; сфинктер қисқарганда ўт пуфаги аксари бўшашади, сфинктер бўшашганда эса ўт пуфаги қисқаради. Умумий ўт йўли билан ўт пуфаги шундай келишиб ишлагани туфайли, ўт-сафро овқат ҳазм қилинмаётган вақтда ўт пуфагида йиғилади, овқат ейилган-дан кейин ёки оч итда эса ҳазм йўллариининг даврий фаолияти вақтида (222-бет) ичакка тушади.

Қонда айланиб юрадиган ва ўт чиқишипи қўзғайдиган гуморал моддалар борлиги ҳайвонларда ўтказилган экспериментларда исбот этилган. Ҳайвонда овқат ҳазми авжга чиққан вақтда ундан қон олиб «оч-ноҳор» юрган ҳайвонга юборилса, қон қуйилган ҳайвон организмида ўт чиқади. Овқат ҳазм қилинмаётган вақтда қон олиб қуйиш бундай натижа бермайди.

Ун икки бармоқли ичак шиллиқ пардасида хлорид кислота, ёғ кислоталари ва бошқа баъзи моддалар таъсирида ўт пуфагининг ҳаракатларини қўзғайдиган махсус химиявий модда — *холецистокинин* ҳосил бўлишини А. Айви аниқлади. Овқат ҳазми авжга чиққанда холецистокинин ўт пуфагиининг қисқаришларига ва унинг ўтдан бўшашлг сабаб бўлади.

Холецистокинин препаратлари юксак даражада актив моддалардир. Ҳайвонга 0,2 мг дан озроқ препарат юборилганда ўт пуфагини сезиларли даражада қисқартира олади. Бу препаратлар клиник практикада ҳам қўлланилади.

### **Ун икки бармоқ ичак шиллиқ пардасининг безлари**

Ун икки бармоқ ичак шиллиқ пардасида бир талай Бруннер безлари (юқори қисмида) ва Либеркюн безлари (ҳамма ерида) бор.

*Бруннер безлари* тузилиши ва, эҳтимол, функцияси билан ҳам меъданинг пилорик қисмидаги безларга ўхшайди. Бруннер безларининг шираси ишқорий реакцияли куюк, рангсиз суюқликдир. Бу ширада шилимшиқ кўп, пепсинга ўхшаган ва кислотали муҳитда таъсир этувчи оксил фермент бор; бу фермент ёғ ва крахмалнинг парчаланишига сушт таъсир қилади ва меъда ости беи ферментининг таъсирини кучайтиради. Бруннер безларининг ширасини ўз хоссаларига кўра пилорик шира билан Либеркюн безларининг шираси ўртасидаги оралик шира деса бўлади.

### **ИНГИЧКА ИЧАКДА ОВҚАТ ҲАЗМ БУЛИШИ**

#### **Ичак безлари секрецияси**

Йнгичка ичакнинг жами шиллиқ пардасида *Либеркюн безлари* бор; улардан ичак шираси чиқади, бу шира овқат моддаларининг ўн икки бармоқ ичакда рўй берувчи ҳазмини ўз таъсири билан охирига еткази.

*Ичак шираси* рангсиз суюқлик бўлиб, шилимшиқ, эпителий хужайралари, холестерин кристаллари аралашгани учун лойқароқ кўринади. Ичак ширасида натрий хлорид ва озгина

бикарбонатлар бор; реакцияси ишқорий.

Трипсиногенга таъсир этиб уни трипсинга айлантирувчи энтерокиназадан ташқари, ичак ширасида углеводларга, ёғларга ва оксилларнинг меъда билан ўн икки бармоқ ичакда ҳосил бўлувчи парчаланиш маҳсулотларига таъсир этувчи ферментлар бор. Оксилларнинг парчаланиш маҳсулотлари ингичка ичакда *пептидазалар* (*аминопептидаза*, *дипептидаза* ва б.) таъсирида аминокислоталаргача парчаланadi. Бу протеолитик ферментлар комплексини илгари *эрепсин* деб аташган. Ичак ширасида нуклеин кислоталарга таъсир қилувчи *нуклеаза* ферменти бор. Бундат ташқари, ичак ширасида салгина актив *липаза* ва *амилаза* ҳам бўлади. Ичак ширасининг ферментлари: қандни парчаловчи *мальтаза*, қамиш шакарини парчаловчи *инвертаза*, сут қандини парчаловчи *лактаза* ингичка ичакда дисахаридларга таъсир этади.

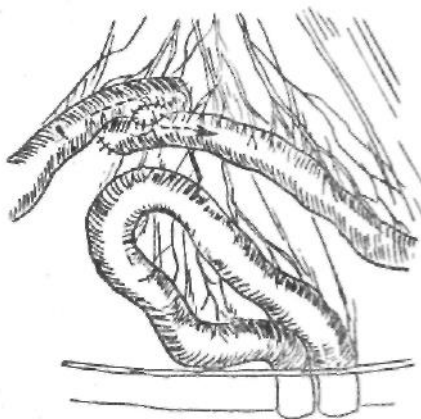
Ингичка ичакнинг секретор функциясини хроник тажрибаларда ўрганиш учун Тири ичакнинг бир қисмини ажратиш операциясини таклиф этган. Бунинг учун ичакнинг бир бўлаги тутқичи ва ундан ўтувчи қон ҳамда лимфа томирлари, нервларга шикаст етказмай қирқиб олинадди. Ичак бўлагининг бир учи жипс беркиладиган қилиб чокланади, иккинчи учи эса теридаги жароҳатга тикиб қўйилади; қирқилган ичакнинг юқори ва қуйи қисмларини бир-бирига улаб чокланади ва шу тариқа бутунлиги тикланади. Велла Тири операциясини ўзгартириб, ажратилган ичак бўлагининг иккала учини терига чиқариб қўйишни таклиф этди (86-расм).

Ичак шираси ферментларининг чиқиши бошқа ҳазм безларидан шира чиқиш ти-пидан фарқ қилади, деган фикр бор. Сўлак, меъда ва меъда ости безларининг секрет чиқарувчи ҳужайралари ҳазм шираларини ажратганда бутун қолади (*секрециянинг морфостатик тип*). Ичак шираси ферментларининг ажралиши эса, аксинча, без ҳужай-раларининг ҳалок бўлишига боғлиқ (*секрециянинг морфонекротик тип*). Ичак шиллиқ пардасида эпителийнинг юза қавати доим алмашилиб туради. Бу ерда, биринчи-дан ҳужайралар булниш йўли билан зўр бериб янгидап ҳосил бўлиб туради, иккинчидан ҳалок бўлган ҳужайралар узлуксиз кўчиб тушиб, ферментларга бой шилимшиқ палахсалари ҳосил қилади, булар эса ичак ичига тушади. Секрециянинг бу типда ферментларни ҳужайралар чиқармайди, балки ҳалок бўлган ҳужайралар парчаланганда ферментлари юзага чиқади (Г. К- Шлигин).

Механик ва баъзи химиявий таъсирловчилар ичак шиллиқ пардасига бввосита таъсир эттирилганда ичак шираси кўпроқ чиқади.

Ажратилган ичакка мунчоқ, нўхат ёки резинка дренаж киритилса, уларнинг механик таъсирини кузатиш мумкин. Химиявий таъсирловчиларга меъда шираси, оксилларнинг парчаланиш маҳсулотлари, совунлар, сут шакари ва б. қ. киради. Ичакни иннервацияловчи нервлар (*p.vagi* , *p.splanchnicus*) қирқилгандан кейин ҳам бу таъсиротларнинг секретор эффекти сақланиб қолади.

Механик ва маҳаллий химиявий таъсирот берилганда ичак деворидаги нерв чигалларида жойлашган нерв ҳужайраларида периферик рефлекс юзага чиқиши натижасида ичак безлари шира чиқаради, деган тахминлар бор. Ичак безлари секрециясига марказий нерв системасининг таъсир этиши исбот этилган эмас.



86-расм. Ичакни ажратиш учун Тири—Велла таклиф этган операция.

Ичак шиллиқ пардасидан мах- сус йўл билан тайёрланган экстрактлар қонга юборилганда ичак безларидан шира чиқади. Ичак шиллиқ пардасида ҳосил бўладиган за секретиндан фарқ қиладиган махсус гормон — *энтерокринин* таъсирида ичак безлари секрецияси қўзғалишини Нассет кўрсатиб берди.

## Ичак деворида овқат ҳазм бўлиши

Ингичка ичакдаги ҳазм процессларини текшириш овқатнинг шиллиқ пардага тегиб туриши, контактланиши муҳим роль ўйнашини аниқлашга имкон берди. Бир парча тирик ичак парчаси иштирокида баъзи овқат моддалари, масалан, крахмалнинг ферментатив гидролиз тезлиги ошиб бориши, айрим олинган ферментли эритма ёки ичак пардасининг йиғинди активлигидан анча ортиқ бўлиши пробиркада қилинган тажрибаларда кўрсатиб берилди (87-расм). А. М. Уголев экспериментал маълумотларга асосланиб, ингичка ичакнинг жуда катта ғовак юзаси ферментларни адсорбциялаб ва ўзига хос ғовак катализатор бўлиб энзиматик процессларни кучайтиришини исбот этди. Бу маълумотларга қараганда, овқат моддалари ингичка ичакнинг сўриш функциясини ўтайдиган юзасида (216-бет) узил-кесил парчаланишини қайд қилиб ўтмоқ муҳимдир.

Овқат моддаларининг ичак юзасида парчаланиши *ичак деворидаги ҳазм* деб аталади. Ҳазм канали бўшлиғида овқат моддаларининг шиллиқ пардага бевосита тегмасдан (контактланмасдан) ҳазм бўлиши эса *ичак бўшлиғидаги ҳазм* деб юритулади.

## Ингичка ичакнинг мотор функцияси

Ингичка ичак кўндалангига ва узунасига жойлашган мускул толаларининг келишиб қисқариши туфайли ҳаракатланади. Ичак ҳаракатининг икки тури — маятниксимон ва перистальтик типлари ажратилади.

*Маятниксимон ҳаракатларда* ичакнинг калта бир бўлаги гоҳ калталанади, гоҳ узаяди ва ундаги суюқлик дам у томонга, дам бу томонга сурилади. Маятниксимон ҳаракатларда ичакнинг узунасига ётган ва ҳалқасимон мускул толалари ритм билан галмагал қисқаради. Узунасига ётган мускуллар қисқарганда ичак парчаси калта тортади ва шу билан кенгаяди (йўғон тортади). Ҳалқасимон мускул толалари қисқарганда ичак торайиб, ичак ичидаги суюқликни иккала томонга силжитади. Маятниксимон ҳаракат ичакнинг гоҳ бир бўлагига, гоҳ иккинчи бўлагига бетартиб рўй беради. Маятниксимон қисқаришлар ритми ичак-нинг юқори бўлимларида минутига 20 тагача, пастки бўлимларида эяг 5—10 тагача боради. Ичакнинг турли бўлимлари бараварига қисқармаганлиги учун ичак ичидаги суюқлик (химус) *ритм билан сегментланади*: ва у гоҳ айрим қисм (сегмент) ларга бўлинади, гоҳ яна қўшилиб кетади..

Маятниксимон ҳаракатларнинг физиологик аҳамияти шуки, у ичак суюқлигини ҳазм шираларига аралаштиради.

Ичак ҳаракатларининг иккинчи тури — *перистальтика* шундан иборатки, ичакнинг овқат луқмасидан юқоридаги қисми ҳалқасимон мускулларнинг қисқариши туфайли ҳалқа шаклида ингичка тортади пастроқдаги қисми эса узунасига ётган мускулларнинг қисқариши натижасида ичи кенгаяди. Шундай қисқаришлар туфайли ичакдаги суюқлик кенгайган қисмга томон силжийди. Сўнг ҳалқасимон мускул толаларининг қисқариши шу ерга тарқалиб, уни торайтиради; ундан пастда эса узунасига ётган мускулларнинг қисқариши натижасида ичак кенгаяди.

Шундай қилиб, ҳалқасимон толаларнинг қисқариш тўлқини ичак бўйлаб тарқалади, ичакнинг ҳар бир бўлагигаги ҳалқасимон толалар қисқаришидан олдин пастроқдаги бўлакнинг узунасига ётган мускул толалари қисқаради. Ингичка ичакнинг шундай ҳаракатлари туфайли ичидаги суюқлик фақат бир томонга — юқоридан пастга сурилади, албатта.

Айни вақтда ичак бўйлаб бир нечта шундай тўлқинсимон қисқариш ўтади, шу туфайли ичак ҳаракатлари чувалчанг ҳаракатдарига ўхшаб кетади. Уларининг чувалчангсимон ёки перистальтик ҳаракатлар деган номи шундан келиб чиққан.

Ичак мускулларининг ритмик қисқаришлари — маятниксимон ҳаракатлари ҳам, перистальтик ҳаракатлари ҳам ичак мускулларининг бир қадар таранглик фонида, доим

мавжуд бўладиган *тонус* фонида рўй беради. Бироқ ичак мускулларининг тонуси бир хилда турмай, ўзгариб туради —ортиб ёки камайиб қолади.

Ичакнинг силлиқ мускул толалари автоматияли яъни ташқаридан таъсирот бўлмаганда ҳам ритм билан қисқара олади.

Ичак мускуллари автоматиясини ва унга турли тузлар, заҳарлар ва бошқа моддаларнинг таъсирини организмдан ажратиб олинган ичак парчасида ўрганиш мумкин. Бундай ичак парчаси гавда температурасигача иситилган ва кислород билан тўйинтирилган Локк эритмасига ёки Тироде эритмасига солиб қўйилса, соатлаб қисқариши мумкин.

Ауэрбах чигалининг ганглиоз ҳужайралари олиб ташлангач меъда мускуллари каби, ичак мускуллари ҳам ритм билан маятниксимон қиоқаришда давом этади. Бу, ичакнинг ритмик автоматияси миоген йўл билан келиб чиққанлигини, яъни ичакнинг мускул элементларига хос эканлигини кўрсатади.

Уйғунлашган мураккаб бўлмиш перистальтик ҳаракатлар ичак деворидаги чигалининг нерв ҳужайралари мавжуд бўлгандагина юзага чиқади. Ганглиоз нерв ҳужайраларининг роли узунасига ётган ва ҳалқасимон мускулларнинг қисқаришини уйғунлаш тиришдан иборат.

Ичак мускулларининг қисқаришини рефлектор ва химиявий агентлар бошқаради.

Марказий нерв системасидан ичак деворининг мускулларига ва симпатик нервлар импульслар келади. Бу ичакнинг адотор функция-қарама-қарши таъсир кўрсатади. Бу, «нервларга токи билан таъсир этиб қилинган тажрибаларда

ўрганилиши мумкин. N. vagus таъсирлаганда ичак ҳаракатлари кўзғалади, яъни мускулларнинг қисқаришлари кучаяди ва мускул тонусиошади (88-расм, А). N. Shlenchicus chnicus таъсирлаиғанда ичак қисқаришлари тормозланади ва мускуллар тонуси пасаяди (88-расм,

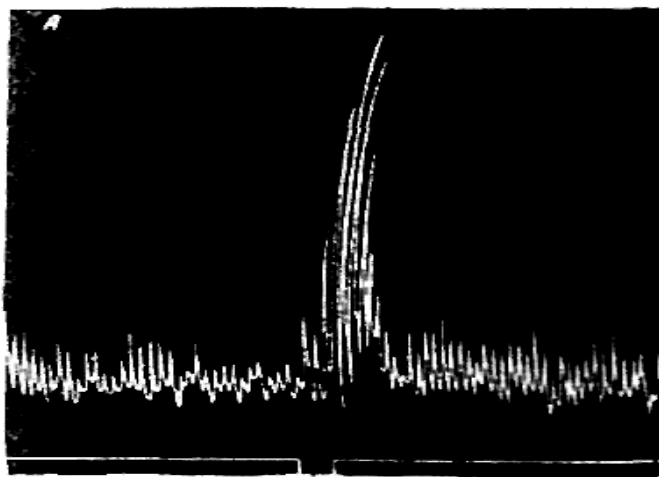
Б). Таъсирот кучига, ичак мускулларининг ҳолатига, кон химизмига, модда алмашинув характериға ва бошқа физиологик шароитларға қараб, ичак нервдзларининг таъсирланиши юқорида кўрсатилган эффектларға мос келмайдиган турли эффектларға сабаб бўла олади.

Одам ёки ҳайвонда эмоционал ҳолатлар пайдо бўлганда ичакнинг мотор функциясига нерв системасининг таъсири яққол намоён бўлади. Ғазабланиш, кўрқиш, оғриқ эмоциялари ичак қисқаришларини тормозлайди, чунки эмоционал ҳолатларда симпатик нерв системаси кўзғалади. Баъзи кучли эмоцияларда, масалан кўрқувда, баъзан ичакнинг кучли перистальтикаси («асабий ич кетиши») қузатилади.

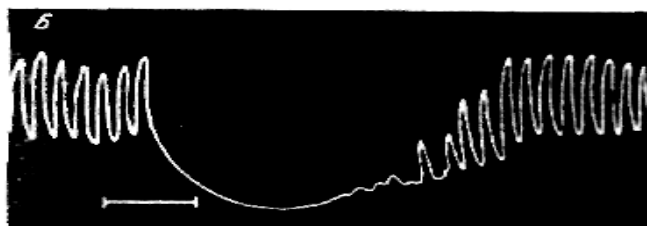
Ичакни 'Иннервацияловчи вегетатив нервлар таъсирланганда улар охирида нерв

фаолият

ауэрбах



гуморал



адашган  
орқали  
нервлар  
циясига

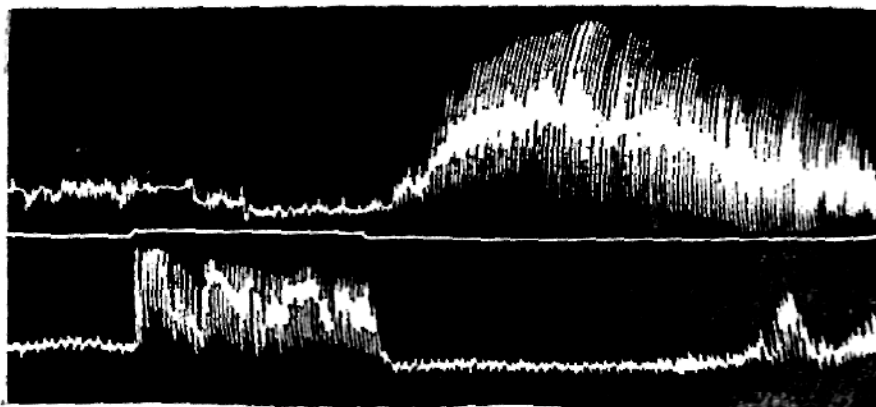
88 расм. Адашган нервга (А) ва симпатик нервга (Б) таъсир этилганда ингичка ичак қисқаришларининг ўзгариши.

электр



импульсларини ўтказувчи химиявий моддалар—*медиаторлар* (адашган нерв таъсирланганда *ацетилхолин*, симпатик нерв таъсирланганда эса *норадреналин*) ҳосил бўлади. Ацетилхолинни холинэстераза парчалашига тўсқинлик қилинса ва қон томирлари бир-бирига уланган икки итнинг биридан иккинчисига узлуксиз қон ўтадиган қилиб туриб (чалкаш қон айланиши) бир итнинг адашган нерви таъсирланса, иккинчисида ҳам ичак қисқаришлари ўзгаради (89-расм).

Бунинг сабаби шуки, адашган нерв охирларида ҳосил бўладиган ва холинэстераза парчаламаган ацетилхолин қонга ўтадида, ўзини ҳосил қилган органдан узоқда туриб таъсир кўрсата олади. Ун икки бармоқ ичак билан ингичка ичак шиллиқ пардасида ҳосил бўлиб овқат ҳазм қилиш вақтида қонга ўтадиган баъзи моддалар — энтерокринин (209-бет) ва 5-гидроокситриптамин (серотонин), шунингдек холин ичак ҳаракатларини қўзғатувчи гуморал таъсирловчилардир. Уларга ичак ҳаракатларини қўзғатувчи махсус гормонлар деб қарашади. Ингичка ичакда сўрилиб кетадиган полипептидлар, экстрактив моддалар, ўт-сафро, калий, кальций, магний тузлари ҳам «чакнинг мотор -фаолиятини гуморал йўл билан ўзгартиради.



89-расм. Қон томирлари бир-бирига улаб қўйилган икки итнинг адашган нервига таъсир этилганда ингичка ичак қисқаришларининг ўзгариши (Е. Б. Бабский ва бошқалардан).

Ўртадаги чизик бир итнинг адашган нервига таъсир этилган даврини қайд қилади. Бир итнинг адашган нервига таъсир этиш тўхтатилгач (пастдаги эгри чизик) иккинчи ит ичакнинг кучли қисқаришлари бошланади.

Ичакнинг шиллиқ пардаси механик ва химиявий йўл билан таъсирланиши натижасида силлиқ мускуллари қисқаради. Масалан, меъдадан ўтган овқат бўтқаси (*химус*) ичак деворини чўзганда перистальтик ва маятниксимон ҳаракатлар пайдо бўлади. Ичак қанча тез чўзилса, унинг мускуллари шунча кучли қисқаради. Ҳазми қийин моддалар бўлган қўпол овқат, масалан, кепак механик таъсир кўрсатганидан ичак ҳаракатларининг кучли қўзғатувчиси ҳисобланади. Ичак шиллиқ пардасига текканда ичак ҳаракатларини қўзғатувчи химиявий моддаларга кислоталар, ишқорлар ва қўпчилик тузлар (тузларнинг концентрланган эритмалари) киради. Масалан, меъда шираси, кислота ва ишқорларининг кучсиз эритмалари ичакка киритилганда ичак қисқаришлари кучаяди ва мускулларининг тонуси ошади. Овқат моддалари ҳазм бўлишининг баъзи маҳсулотлари, масалан, совунлар ичак ҳаракатларини кескин даражада қўзғатади.

Маҳаллий, яъни ичак шиллиқ пардасига таъсир қилувчи механик ва химик таъсирловларнинг таъсир кўрсатиш механизми анча мураккаб. Улар биринчидан, рефлекс йўли билан шиллиқ парданинг механорецепторларини ва хеморецепторларини қўзғаб таъсир эта олади, иккинчидан, қонга сўрилгандан кейин ичак ҳаракатларини қўзғатувчи химиявий бирикмалар ҳосил бўлишини стимуллаш олади.

## ЙЎҒОН ИЧАКДА ОВҚАТ ҲАЗМ БУЛИШИ

### Ичак суяқлигининг йўғон ичакка ўтиши

Овқатнинг сўрилмаган қисми ингичка ичакдан йўғон ичакнинг бошланғич қисмига — кўр ичакка илеоцекал сфинктер орқали ўтади. Бу сфинктер мураккаб тузилган ва ичак суюқлиғини фақат бир томонга ўтказадиган клапан ролини бажаради (йўғон ичакдаги суюқлик ингичка ичакка қайтиб ўтмайди). Кўр ичак тўлганда ва чўзилганда сфинктер зич

беркилади ва ингичка ичакдаги суюқликни йўгон ичакка ўтказмайди.

Овқат ҳазм қилинмаётганда илеоцекал ефинктер берк туради. Овқат ейилгач 1—4 минутдан кейин сфинктер ҳар 0,5—1 минутда — даврий равишда очила бошлаб, овқат бўтқаси ингичка ичакдан кўр ичакка озоздан (15 мл гача порциялар билан) ўтади. Овқат ейилгандан кейин сфинктернинг очилиши меъдадан бўладиган рефлекс (висцеро-висцерал рефлекс, 587-бетга қаралсин) натижасидир.

### **Йўгон ичакда химус (ичак суюқлиги)нинг ўзгариши**

Овқат ҳазм қилишда йўгон ичакнинг аҳамияти жуда кам, чунки баъзи моддаларни, масалан, ўсимлик клетчаткасини қўшмаганда, овқаг ингичка ичакда деярли батамом ҳазм бўлади ва сўрилади.

Е. С. Лондон тажрибаларида итнинг бир суткалик овқатини бир йўла беришган. Бу ҳолда истеъмол қилинган азотли моддаларнинг атиги; 10% (бу 10% овқатдаги азотли, яъни оксил моддалардан ва ингичка ичакда сўрилмаган ҳазм шираларидан иборат эди) крахмалнинг 5% ва ёғнинг 3% йўгон ичакка ўтган. Айни вақтда ахлатда 7% азот, 3% углевод ва 3% ёғ топилган. Шундай қилиб, нормал шароитда йўгон ичакда жуда озгина оксиллар ва углеводлар ҳазм бўлиб, сўрилар экан. Ҳазм йўлининг юқори қисмларида чиққан ҳазм ферментлари таъсирида йўгон ичакда овқат ҳазм бўлади йўгон ичакда углеводларни бижғитадиган ва оксилларни чиритадиган жуда кўп турли бактериялар бор. Ҳазм шираларининг ферментлари таъсир этмагани учун ингичка ичакда ўзлаштирилмай йўгон ичакка ўтган ўсимлик клетчаткасини бактериялар бижғитиб парчалайди. Йўгон ичакдаги бактериялар таъсирида клетчатка парчаланганда ўсимлик хужайраларининг «чидаги моддалар юзага чиқади, улар ичак шира сининг ферментлари таъсирида парчаланади ва қисман сўрилади.

Ингичка ичакда сўрилмай қолган аминокислоталар ва оксил парча-ланишининг бошқа маҳсулотлари йўгон ичакдаги чиритувчи бактериялар таъсирида емирилади. Айни вақтда организмга захарли индол, скатол, фенол каби бир қанча бирикмалар ҳосил бўлади. Булар қонга сўрилиб, организм интоксикациясига (захарланишига) сабаб бўлади. Бу моддалар жигарда зарарсизланади.

Йўгон ичакда сув сўрилиши туфайли унга ўтган суюқлик куюклашади. Бу ерда зич консистенцияли ахлат (нажас) ҳосил бўлади. Ахлатнинг шаклланишида ичак ширасининг зич моддалари, жумладан шилимшиқ доналари катта аҳамиятга эга, улар овқатнинг ҳазм бўлмаган қолдиқларини бир-бирига ёпиштиради.

Ахлатда шилимшиқ, шиллиқ парданинг ҳалок бўлган эпителий қолдиқлари, холестерин, ахлатга характерли ранг берадиган ўт пигментларининг ўзгариш маҳсулотлари, эримаган тузлар ва бактериялар бор; бир суткада чиқадиган ахлатнинг 30—40% ини баъзан бактериялар ташкил этади. Овқатнинг ҳазм бўлмай қолган қисмлари — ўсимлик клетчаткаси, кератинлар ва баъзи коллагенлар ҳам ахлат таркибита киради. Ҳазм процесслари бузилганда ва овқат моддлари етарли ўзлаштирилмаганда ахлатда овқатнинг оз-кўпми оксиллари, ва углеводлари топилади.

### **Йўгон ичак ҳаракатлари**



ёғлари

Одам гўштли ёки аралаш овқат истеъмол қилганда ҳазм процесси умуман қарийб 1—2 сутка давом этади, бу вақтнинг ярмидан кўпроғи овқат қолдиқларининг йўғон ичакдан ўтишига кетади. Радиопилюля ёрдамида ўтказилган текширишларта қараганда, пилюля кўр ичакда гоҳ олдинга, гоҳ орқага силжиб, соатлаб туриши мумкин. Барий бўтқаси билан тўлдирилган йўғон ичак рентген экранида кузатилганда жуда сушт перистальтик ва маятниксимон қисқаришлар қайд қилинади (90-расм).

Йўғон ичакда автоматия бор, аммо у ингичка ичакдагига қараганда камроқ ссзилади.

Кўричак, кўтарилувчи ва кўндаланг ичаклар парасимпатик толаларни адашган нервдан олади. Йўғон ичакнинг қолган қисми эса орқа миянинг думғаза сегментларидан ҳаракатлантирувчи парасимпатик толалар олади. Бундан ташқари, йўғон ичак ка юқори ва асосац пастки тутқич ганглийларидан симпатик толалар келади.

Йўғон ичакнинг мотор фаолияти асосан шиллиқ пардасининг 90-расм, Барий бўтқаси тўлдирилган механик таъсирлаиши туфайли йўғон ичак рентгенограммаси. кўзғалиши В. Л. Губар ишлаб чиққан хирургик методика ёрдамида йўғон ичакнинг бир қисмини ажратиб олиб текширишда аниқланди.

## Дефекация

Тўғри ичак сфинктерлари — силлиқ мускул толаларидан тузилган ички сфинктер ва кўндаланг-тарғил мускуллардан тузилган ташқи сфинктер узлуксиз тоник қисқариш ҳолатида бўлади. *Дефекация*, яъни йўғон ичакнинг бўшаши ва ахлат (нажас) дан халос бўлиши тўғри ичак шиллиқ пардасидаги сезувчи шу ичакда тўнланган ахлат билан таъсирланиши натижасида рўй беради. Ички нервларнинг ва ташқи сфинктерлар рефлекс йўли билан бўшашади, йўғон ва тўғри ичакларнинг перистальтик ҳаракатлари натижасида ахлат чиқариб ташланади. Одам кучанганда қорин девори мускуллари ва диафрагманинг, шунингдек орқа чиқарув тешигини кўтарувчи мускул (m. levator ani) нинг қисқа-ришлари дефекацияга ёрдам беради. Қорин пресси мускулларининг қисқариши туфайли қорин ичидаги босим анча кўтарилади.

Дефекация рефлексининг маркази орқа миянинг бел қисмида. Орқа мия шу марказнинг пастидан қирқилганда ёки у жароҳатланганда тўғри ичак сфинктерларининг бўшашуви еабабли орқа чиқарув тешиги очилиб қолиб, ахлатни тўхтатиб туриш мумкин бўлмай қолади. Бироз вақтдан кейин периферик нерв системасининг таъсирида сфинктерлар тонуси қисман тикланади.

Орқа мия дефекация марказининг юқорисидан қирқилса, дефекация акти тўғри ўтади, лекин у беихтиёр бўлиб қолади. Дефекацияни тўхтатиб турувчи «иродавий таъсир бош мия пўстлогидан, афтидан, олдинпи марказий пуштадан келади. Баъзи эмоционал ҳолатларда, масалан, кўрқувда сфинктерлар беихтиёр бушашиб, дефекация рўй бериши мумкин.

Тўғри ичак сфинктерларига орқа миянинг думғаза бўлимидаги олдинги илдизлардан n. pelvicus таркибида ҳаракатлантирувчи парасимпатик нерв толалари келади. Бел сегментларининг олдинги шохлари ва ganglion mesentericum inferior-дан сфинктерларга симпатик толалар келади.

## СУРИЛИШ

Ташқи муҳитдан, гавда бўшлиқларидан ва кавак органлардан қон ёки лимфага турли моддаларнинг мураккаб биологик мембрана ҳосил қилувчи бир ёки бир неча қабат ҳужайралар орқали ўтиши *сўрилиш* деб аталади. Тери эпителийси, ичак шиллиқ пардаси, ўт

пупати, ўпка аль-веолалари шиллиқ пардасининг эпителий қавати, қорин бўшлиғи, плсвра бўшлиғи, бўғимлар халталарини қопловчи ссроз парда эндотелийси, капиллярларнинг эндотелий қавати, буйрак каналчаларининг ҳошияли эпителийси ва шу кабилар биологик мембраналарга киради. Биологик мембраналарнинг ҳаммаси — айрим бир хужайрани қопловчи мембрана ҳам, бир нсча қават хужайралардан тузилган мураккаб мембрана ҳам *ярим ўтказувчан* бўлади. Бунинг маъноси шуки, биологик мсмбраналар баъзи моддаларни ўтказди, бошқа моддаларни эса ўтказмайди. Хужайра мембраналари асосан чин эритма ҳосил қилувчи моддаларни ўтказди ва коллоид ҳолатидаги моддаларни ўтказмайди. Хужайра мембраналари кўпчилик моддаларни фақат бир томонлама, яъни бир йўналишда ўтказди.

Турли моддалар тери юзасидан сўрилиши мумкин. Одам териси аксари органик ва анорганик моддаларни унчалик кўп ўтказмайди. Ҳавода газ ёки чанг ҳолатида бўлган кўп моддалар ўпка альвеолаларининг юза қаватидан ўта олади. Масалан, ўпкага ҳаво билан кирган хлороформ, эфир, баъзи жанговор захарловчи моддаларнинг буги қонга шу йўл билан ўта олади. Бир қанча моддалар тери ости клетчаткасига, қорин бўшлиғига, плсвра бўшлиғига, орқа мия каналига юборилганда ҳам сўрилиши, яъни киритилган моддалар қон ёки лимфа оқимида ўтиши мумкин.

Ҳазм каналидаги сўрилишнинг алоҳида физиологик аҳамияти бор. Организм ўзига зарур овқат моддаларини шу йўл билан олиб туради.

### **Сўрилишни текшириш учун изотопларни татбиқ этиш**

Нормал физиологик шароитда организмда учрайдиган моддаларнинг, масалан, турли захарларнинг сўрилишини текшириш унча мураккаб эмас. Уларнинг таъсирини таърифлаб берувчи ходисалар пайдо бўлишига ёки уларнинг қонда мавжуд эканлигига қараб сўрилганини билиш мумкин. Организмда доим мавжуд бўладиган моддалар, масалан, аминокислоталар, глюкоза, ёғлар, натрий, калий, кальций тузлари, сув ва б., шунингек тез химиявий ўзгаришга учрайдиган ва қонда киска айланиб юрадиган моддаларнинг сўрилишини текшириш анча қийин. Сўрилиш проблемасини ўрганишда учрайдиган кўпчилик методик қийинчиликлар «белгили» бирикмаларни татбиқ этиш йўли билан бартараф қилинади. Даврий системадаги бирор элемент изотопи текшириладиган бирикма таркибига киритилганда организмдаги шунга ўхшаш бошқа элементлардан ажратиб турувчи белги бўлади. Изотоплар шу элементнинг одатда учрайдиган атомларига нисбатан бошқача атом оғирлиги билан таърифланади; баъзи изотоплар радиоактив бўлади. Уларни атом оғирлиги ёки радиоактивлигидаги фарқига қараб жуда аниқ методлар ёрдамида аниқлаш мумкин (радиоактив изотоплар нурланаётган электронлар ва ядро заррачаларига қараб счётчик ёрдамида аниқланади). Таркибига бирор элемент изотоплари киритилган бирикмалар сўрилиб, модда алмашинув процессида худди табиатда учрайдиган бирикмалар сингари катнашади. Изотоплардан ҳар хил химиявий бирикмаларнинг «белгилари» сифатида фойдаланиб, меъда ёки ичакка киритилган моддаларнинг сўрилишини ва уларнинг организмдаги кейинги тақдирини кузатиш мумкин.

«Белгили» бирикмаларни татбиқ этиш сўрилш проблемасини чуқур ўрганишга имкон берди ва модда алмашинуви процессларини ўрганишда бебаҳо хизмат кўрсатди.

### **Меъда ва ингичка ичакда сўрилиш**

Сўрилиш анча секин боради, шунинг учун у парчаланган овқат моддалари тегиб турадиган шиллиқ парда юзаси етарлича катта бўлгандагина юзага чиқади.

Меъдада сўрилиш жуда оз бўлади. Бу ерда минерал тузлар, моносакхаридлар, алкоголь ва сув жуда секин сўрилади.

Ун икки бармоқ ичак бўшлиғида сўриладиган моддалар миқдори ҳам унча кўп эмас. Е. С Лондон тажрибаларининг кўрсатишича, бу тажрибаларда ингичка ичакнинг ҳаммаси ўн икки бармоқ ичак пастидан олиб ташланган ҳайвон тез ҳалок бўлади, чунки бунда ичакдан қонга овқат моддалари ўтмайди.

Ҳайвон устидаги экспериментда ичак қовузлоғининг шиллиқ пардаси шикастлантирилса ёки натрий фторид билан захарланса ва шундай йўл билан ичак эпителийсининг ҳаёт қобиляти бузилса, қовузлокда сўрилиш кескин даражада бузилади. Бундай тажрибалар сўрилиш процесси шиллиқ парда эпителийсининг нормал физиологик функциясига боғлиқ эканлигини кўрсатди.

### **Йўғон ичакда сўрилиш**

Овқат моддаларининг кўпчилиги ингичка ичакда сўрилгани учун нормал физиологик шароитда улар йўғон ичакда унчалик кўп сўрилмайди. Йўғон ичакка осон парчаланувчи ва

сўрилувчи моддалар кўп тушгандагина сўрилиши мумкин. Овқатлантирувчи клизмалар, яъни осон ўзлаштириладиган овқат моддаларини тўғри ичакка юбориш шунга асосланган. Бироқ бу йўл билан одам ҳаётини узоқ сақлаб бўлмайди, йўғон ичакда сув тез сўрилади. Модомики шундай экан, йўғон ичак ҳолатининг бузилиши натижасида ич суюқ кетиб, организм сув йўқотади.

### **Сўрилиш механизми**

Сўрилиш мураккаб физиологик процесс бўлиб, унинг натижасида турли моддалар ичак деворининг эпителиал мембранаси орқали қон ёки лимфага ўтади. Ичак эпителийси фақат бир томонга ўтказгани. учун одатда турли моддалар тескарига — қон ва лимфадан ичак бўшлиғига қайтиб ўта олмайди. Сўрилиш процессларида фильтрация, диффузия ва осмос муайян роль ўйнайди.

Сўрилиш процесси ичак деворидаги силлиқ мускул толаларининг механик қисқариши туфайли ичакда вужудга келадиган гидростатик босимга боғлиқ, бу эса сўрилиш процессида фильтрациянинг аҳамияти борлигини кўрсатади.

Ичакдаги босим 8—10 мм сим. уст. ча орттирилганда ош тузи эритмаси 2 баробар кўпроқ сўрилиши бевосита ўтказилган тажрибаларда аниқланди. Лекин босим 80—100 мм сим. уст. гача кўтарилса, ичак деворидаги қон томирлари ва ворсинкалар қисилиб қолиши сабабли сўрилиш тўхтади.

Сўрилиш процессида диффузия ва осмос ҳодисаларининг аҳамияти катта. Жумладан, гипотоник эритмалардан сув сўрилишини осмос қонунлари билан изоҳлаш мумкин. Бироқ сўрилишни оддий фильтрация диффузия ва осмос процесслари билан тушунтиришга қарши келадиган кўп фактлар бор.

Қонцентрацияси қондагидан кам глюкоза эритмаси ит ичагига киритилганда аввал сув сўрилади, шунинг натижасида ичакка киритилган глюкоза қонцентрацияси қондаги глюкоза қонцентрациясига барабарлашади, кейин глюкоза эритмаси сўрилиб кетади. Қонцентрацияси қондагидан юқори бўлган глюкоза эритмаси ичакка юборилса, аввал фақат қад, кейин эса сув сўрилади.

Натрий хлориднинг изотоник эритмаси ичакка киритилганда туз-сувга қараганда тезроқ сўрилиб, ичак суюқлиғи гипотоник бўлиб қолади. Осмотик босими қон плазмасининг осмотик босимига тенг келадиган қон зардоби ҳам сўрилиши мумкин.

Сув ва тузлар сўрилишини ўрганиш учун изотоп индикаторлар методикасини татбиқ этган Ингрэм ва Вишер сувнинг ичакдан 100 барабар тезроқ сўрилишини кўрсатиб беришди. Ҳолбуки сув диффузия ва осмос процессларига аниқ мос келадиган даражада сўрилганда 100 барабар секинроқ сўрилиши керак эди. Ичак эпителийси зарарланган, масалан, натрий фториддан захарланган бўлса сўрилиш бутунлай диффузия ва осмос қонунларига бўйсуниб, кескин даражада бузилади. Бунда сув ва тузлар, жумладан NaCl ва бошқа моддаларнинг қондан ичакка ўтиши ҳисобига эритмаларнинг қонцентрацияси ва осмотик босими барабарланиб қолади. Нормал, физиологик шароитда бундай ҳодиса жуда кам кузатилади.

Келтирилган фактлардан кўриниб турибдики, ичак эпителийсига фақат ярим ўтказгич мембрана деб эмас, балки маълум физиологик ишни бажарувчи орган деб қараш лозим. Сўрилиш ичак шиллиқ пардасининг эпителий ҳужайраларидаги модда алмашинуви процесси билан боғланган. Бу процесснинг температурага (температура пасайганда сўрилиш камайди) ва кислород билан таъминланишга боғлиқ эканлиги шуни кўрсатади. Энергетик модда алмашинувининг турли звеноларини бузувчи захарлар сўрилишни тўхтатади.

Сўрилиш процессида қатнашувчи факторлардан ворсинкалар силлиқ мускулларининг қисқаришини ва шу туфайли лимфа томирлари торайиб, лимфа сиқилиб чиқишини қайд қилиб ўтиш лозим. Ворсинкаларнинг лимфа томирлари клапанли бўлгани учун уларга лимфа қайтиб кира олмайди. Ворсинкалар ҳаракатланиб ва шу билан лимфа томирларини бўшатиб, ворсинканинг марказий лимфа томирида ичак суюқлиғига нисбатан сўрувчи куч ҳосил қилади, бу эса сўрилишга ёрдам беради.

Турли ҳайвонларда ворсинкалар ҳаракатини микрокинематография усулида қайд қилиб ўрганиш бу ҳаракатлар тўйғизилган ҳайвонларда яққол кўринишини, оч ҳайвонларда эса бўлмаслигини кўрсатди, бироқ ворсинкалар ҳаракатини сунъий йўл билан, мас, шиллиқ пардага игна санчиб юзага чиқариш мумкин. Шиллиқ пардага тегизилган турли моддалар ворсинкалари қисқартирадиган таъсирловчи ҳисобланади. Нормал ҳазм процесси натижасида доимо ҳосил бўладиган моддалар, масалан, оксилларнинг парчаланиш маҳсулотлари — пептидлар, аланин, лейцин, экстрактив моддалар, ўт кислоталари, глюкоза бу таъсирловчилар орасида муҳим ўрин тутди. Ун икки бармоқ ичак шиллиқ пардасида ворсинкалар ҳаракатини қўзғатувчи махсус гормон — *вилликинин* ҳосил бўлади. Оч ит қон томирига тўқ итнинг қони юборилганда ворсинкалар ҳаракатининг қўзғалиши ворсинкалар ҳаракатини қўзғатувчи махсус гормон борлигини кўрсатади.

Шиллиқ парда остидаги қаватда ётган Мейснер нерв чигали ворсинка мускулларининг қисқаришини бошқаради деб фараз қилинади.

Ичак бўшлиғидаги босимни оширувчи перистальтик ҳаракатлар ҳам ҳўрилиш учун аҳамиятли.

### **Оксилларнинг сўрилиши**

Ҳазм йўлида оксиллар парчаланишининг охирпи маҳсулотлари — аминокислоталар ингичка ичакда сўрилади. Турли полипептидларнинг сўрилиши йўли билан озгина оксил ўзлаштирилиши эҳтимолдан ҳоли эмас.

Сўриладиган аминокислоталар (оксилнинг парчаланиш маҳсулотлари)нинг химиявий табиати қопқа вена (дарвоза вена) қонидаги аминокислоталар таркибини текшириб аниқланади. Жумладан, *Ш. С* Лондон ишлаб чиққан *ангиостомик* методика ёрдамида шундай тадқиқот ўтказиш мумкин. *Е. С.* Лондон қон томирларига қўйиладиган махсус канюля таклиф қилган, овқат ҳазм қилишнинг истаган дақиқасида ҳайвондан шу конюля ёрдамида қон олиб, унинг химиявий таркибидаги ўзгаришларни текшириш мумкин.

Канюля қўйиш — *ангиостомия* — учун қуйидагича иш кўрилади: қон томирининг ташқи деворига чоклар ёрдамида ингичка металл най ўрнатилади. Пайнинг иккинчи учи теридаги жароҳат орқали ташқарига чиқариб қўйилади. Жароҳат тикилади ва ҳайвон соғайгандан сўнг най орқали томирга шприц игнасини киритиб, текшириш учун зарур миқдорда қон олинади.

Ангиостомия ёрдамида ўтказилган кўпчилик тажрибалар овқат ҳазм қилиш вақтида қопқа вена қонида аминокислоталар кўпайишини кўрсатди. Аминокислоталарнинг қопқа вена қавига ўтишини Абслнинг *вивидиффузия методикаси* ҳам ишонарли қилиб исбот этди.

Вивидиффузия методикасида қопқа венанинг марказий ва периферик учларига шиша найлар — канюлялар киритилади, бу канюлялар коллодийдан ясалган ва илиқ туз эритмасига ботирилган ингичка коллодий найларга уланади. Қон қирқилган венанинг периферик учидан чиқиб, коллодий найлардан иборат берк система орқали венанинг марказий учига киради.

Қондаги баъзи моддалар, масалан, аминокислоталар, глюкоза ва бошқа моддалар коллодий найлар орқали уларни ўраб турган туз эритмасига диффузияланиб ўтиши мумкин.

Шу методикани татбиқ этиб оксилли овқат ейилгандан сўнг ҳазм процесси авжига чиққан пайтда ташқи туз эритмасидан бир неча грамм аминокислота олиш мумкин.

Нормал физиологик шароитда оксил нисбатан оддий полипептидлар шаклида анчагана сўрилишини *Е. С.* Локцон кўрсатиб берди.

Ҳайвон оксиллари билан овқатланганда организмга кирган оксилнинг 95—99% ҳазм бўлиб, сўрилади, ўсимлик оксиллари билан овқатланганда эса 75—80% ўзлаштирилади.

### **Углеводларнинг сўрилиши**

Углеводлар ингичка ичакда асосан глюкоза, қисман фруктоза ва галактоза шаклида қонга сўрилади. Улар жуда секин сўрилади, шунинг учун қопқа вена қонидаги углеводлар миқдори 0,3% дан ошмайди (гавданинг бошқа қисмларидаги қонда 0,1% глюкоза бор). Глюкоза билан галактоза тезроқ сўрилади. Бу моддалар ингичка ичак шиллиқ пардасида сўрилаётганда *фосфатланади* (фосфат кислота билан бирикади), бу эса углеводларнинг

сўрилишини тезлатади. Ҳайвон монойд сирка кислотадан заҳарланса, углеводларнинг сўрилиши жуда секинлашиб қолади, чунки монойдсирка кислота углеводларнинг фосфатланишига тўсқинлик қилади.

Р. О. Файтельберг маълумотларига қараганда, ингичка ичакда углеводларнинг сўрилишини меъда ости безининг гормони — инсулин стимуллади, бу гормон организмда углеводлар алмашинувига таъсир этади *ва* қондаги глюкоза миқдорини камайтиради

### **Ёғларнинг сўрилиши**

Ҳайвонларга радиоактив углеродлар ( $C^{14}$ ) билан белгиланган глицерин ва ёғ кислоталари бўлган ёғларни едириб ўтказилган тажрибалар ҳазм йўлида ёғлар унча кўп парчаланмаслигини кўрсатди (ичакка кирган барча ёғларнинг фақат 30—45% гидролизланади). Айни вақтда *триглицеридлар* бўлмиш ёғлар асосан моноглицеридлар билан диглицеридларга ва эркин ёғ кислоталарига парчаланади,

Парчаланмаган нейтрал ёғлар, яъни *триглицеридлар*, шунингдек диглицеридлар билан *моноглицеридлар ёғ кислоталарнинг тузлари* қисман сўрилади.

Триглицеридлар эмульсиялангандан сўнг (ёғларнинг майда томчиларидан иборат бўлган нозик дисперс эмульсия вужудга келиши натижасида) сўрилади. Ут кислоталарининг тузларидан ва ёғларнинг парчаланиш маҳсулотлари (моноглицеридлар ва ёғ кислоталарининг тузлари) дан тузилган мураккаб комплекс таъсирида ёғ эмульсияланади. Эмульсияланган нейтрал ёғ ичак ворсинкаларига сўрилиб, лимфа томирларига ўтади. Липаза таъсирида ёғларнинг парчаланишидан ҳосил бўлган ёғ кислоталари, моноглицеридлар ва диглицеридлар ичакнинг эпителий қавати орқали ўтиб, қисман нейтрал ёғларга айланади (ресинтез), қисман эса фосфолипидлар синтезланишига сарф бўлади.

Нейтрал ёғ асосан лимфага сўрилади. Шунинг учун ёғли таом истеъмол қилингандан 3—4 соат кейин лимфа томирлари сут рангли бир талай лимфа билан тўла бўлади ва бу суюқлик *сут шираси* деб аталади. Нормал шароитда ичакда сўриладиган ёғнинг озгинаси қонга ўтади; қонга асосан ёғ кислоталарининг калта углеводород занжирли глицеридлари сўрилади. Бироқ ит ёки мушукнинг кўкрак лимфа йўли боғлаб қўйилса, айниқса ёғли овқат ейилгандан сўнг ёғ барибир сўрилади. Бу ҳолда ичакдан қопқа вена орқали кетаётган қондаги ёғ миқдори бўйинтуруқ венасидаги ёғ миқдоридан ортиқ бўлади.

### **Сув ва минерал тузларнинг сўрилиши**

Сув ичак бўшлиғига овқат ва ҳазм ширалари билан киради. Ичакка 1 л сўлак, 1,5—2 л меъда шираси, 0,75—1 л ўт, 0,6 л ча меъда ости бези шираси ва 1 л ичак шираси, демак ҳаммаси бўлиб 5—6 л суюқлик тушади. Бу миқдорга суткалик рапиондаги сув (тахминан 2 л ча) қўшилади. Ичакдан эса ҳаммаси бўлиб 150 мл сув ахлат билан чиқиб кетади. Сувнинг қолган ҳамма қисми қонга сўрилади. Сувнинг сўрилиши меъдада бошланади; ингичка ва йўғон ичакда сув тез сўрилади.

Меъдага ёки ингичка ичакка киритилган оғир сув ( $D_2O$ ) нинг сўрилишини баъзи авторлар ўрганишган (бу тажрибаларда сувнинг организмдати тақдирини кузатиш имконини берувчи «белги» ли оғир сувдан фойдаланишган). Сув ичакда меъдадагига нисбатан тахминан 10 марта тезроқ сўрилиши шу йўл билан аниқланган. 50 мл оғир сув ингичка ичакка киритилганидан 10 минут кейин унинг 95% сўрилган.

Сувда эриган натрий, калий, кальций тузлари (хлоридлар ва фосфатлар) асосан ингичка ичакда сўрилади. Бу тузларнинг сўрилиши уларнинг организмдаги миқдорига ҳам боғлиқ. Масалан, қондаги кальций миқдори камайганда нормадагидан кўра тезроқ сўрилади.

### **Жигарнинг сўрилишга алоқадор функциялари**

Оксил ва углеводларнинг парчаланиш маҳсулотлари қонга сўрилгач қопқа вена орқали жигарга келади ва шу ерда бир қанча мураккаб химиявий ўзгаришларга учрайди. Жигарнинг бу функцияси ғоят муҳим физиологик аҳамиятга эга бўлиб, ЭКК усулида операция қилинган ҳайвонларда аниқланган.



Экк операцияси қопқа венани боғлаб, пастки кавак венага улаб қўйишдан иборат. Бундай операциядан кейин қон ичакдан жигарга кирмай, қон айланишининг катта доирасига ўтади. Ит гўшт билан боқиладиган бўлса Экк операцияси ҳайвонни ўлимга олиб келади. Ичакдан кирадиган ва нормал шароитда жигарда зарарсизлантириладиган, заҳарли моддалар (оксил парчаланиши натижасида ҳосил бўладиган ва организмни заҳарлайдиган маҳсулотлар)дан заҳарланиш ўлимга олиб боради.

Жигарнинг зарарсизлантирувчи *барьер функцияси* қопқа вена орқали қон билан келадиган ва организмга заҳарли бўлган моддалардан унча заҳарли бўлмаган турли бирикмалар синтезлашдан иборат. Масалан, бактерияларнинг ҳаёт фаолияти натижасида ҳосил бўлган индол, скатол, фенол йўғон ичакдан қонга сўрилади. Бу заҳарли моддалар жигарда оксидланиб, сульфат ва глюкурон кислоталар билан бирикади ва жуфт *эфирсульфат кислоталарга* айланади.

Жигарда рўй берадиган ва организмда оралиқ модда алмашинув маҳсулотларини зарарсизлантириш учун аҳамиятга эга бўлган синтезлар *ҳимоя синтезлари* деб аталган. Жигарнинг барьер функцияси шу синтезларни амалга оширишдан иборат. Барьер функциясининг аҳамиятини қуйидаги тажриба кўрсатиб беради: ичак суюқлиғидан тайёрланган экстракт итнинг периферик қон томирларига юборилганда у қаттиқ заҳарланади, бу экстракт қопқа венага юборилганда эса ҳайвон заҳарланмайди.

## ОЧЛИК ВА ЧАНКОК ХИСЛАРИ

Очлик ва чанқов озми-кўпми узоқ вақт овқат ва сувдан маҳрум бўлиш натижасида келиб чиқадиган нохуш, кўпинча хатто уқубатли ҳислардир. Бу ҳисларнинг биологик аҳамияти шундаки, улар организмни овқат ёки ичимлик қидиришга ва уни истеъмол қилишга рағбатлантирадиган кучли омилдир.

### Очлик ҳисси

Очлик ҳисси меъда соҳасида кўнгилсиз сезгиларнинг пайдо бўлиши билан намоён бўлади. Бу ҳис одатда «ич талаш» сезгиси билан ифодланади. Бу сезгилар кўнгил айланиш ва кўнгил озиш билан ўтади. Бунда кўпинча дармон қурийдиган ва умумий заифлик сезилади. Очлик ҳисси ҳар 1—1,5 соатда даврий равишда пайдо бўлади ва 15—20 минут давом этади. Одатда меъда бўш турганда очлик ҳисси пайдо бўлади. Патологик очлик ҳисси бундан мустасно; у бош миёна баъзи бўлимларининг ҳолати бузилганда кузатилади ва патологик очкўзлик — *булимияда* намоён бўлади.

Очлик сезгиси марказий нерв системасининг кенг соҳасига боғлиқ, бу соҳани И. П. Павлов «*овқат маркази*» тушунчаси билан ифодалаган. Бу марказ анатомик тузилма эмас, балки функционал тузилмадир. Бош миёна катта ярим шарлари пўстлогининг турли қисмларида, пўстлок ости ядроларида ва оралиқ миёнинг ретикуляр формациясида, жумладан гипоталамусда жойлашган ҳужайралар овқат марказининг таркибига киради. Очлик ва тўқлиқ сезгилари овқат марказининг ҳолатига боғлиқ, овқатга доир ҳулқни бошқариш, яъни овқат топиш ва ейиш, бир бутун система сифатида ҳазм йўллари фаолиятини мураккаб рефлекс йўли билан бошқариш ва координациялаб туриш овқат марказининг функцияларидир. Овқатга доир ҳулқни бошқаришда гипоталамус ва ретикуляр формация ядроларининг роли каламушларда гипоталамус ядроларига таъсир этиб ўтказилган тажрибаларда аниқланган: баъзи ядроларга таъсир этилганда овқатга эҳтиёж кўпаяди, бошқа ядролар таъсирланганда эса ҳайвон овқатдан юз ўгиради. Перифериядаги турли рецепторлардан, жумладан, ҳазм йўлининг ўзидаги рецепторлардан келадиган импульслар ҳам, шунингдек гуморал агентлар, яъни қон билан келувчи турли химиявий бирикмалар ҳам овқат марказини кўзғатади ва тормозлайди.

Овқат маркази фаолиятида, афтидан, нерв ҳужайраларининг ўзида рўй берувчи модда алмашинуви процесслари муҳим аҳамиятга эга бўлса керак. Нафас марказининг нерв ҳужайраларида ҳосил бўлувчи карбонат кислота бу марказни кўзғатгани сингари, модда алмашинув процесслари ҳам овқат марказини автоматик равишда кўзғатади ва тормозлай олади.

Очликнинг физиологик механизмини тушунтириш учун иккита назария таклиф этишган. Биринчи назария очликни бирор органдати нерв охирларининг таъ-сирланишидан қатъи назар пайдо бўладиган умумий ҳис деб талқин қилади. Бу назарияга кўра, қон таркибининг ва гавдадаги турли органлар, жумладан марказий нерв системаси ҳолатининг ўзгариши натижасида очлик келиб чиқади, деб фараз қилинади. Хужайралар осон ўзлаштирадиган модда, масалан, глюкоза қонга юборилганда очлик ҳиссининг йўқолиши бу назариянинг энг кучли далилларида бири қилиб келтирилади. Бироқ очликка маҳаллий ҳис деб қаровчи иккинчи назария ҳам бу фактни осон изоҳлай олади. Иккинчи назарияга мувофиқ, очлик ссзгиси маҳаллий бўлиб, ҳазм. йўлининг интерорецепторларидан бош миёга импульслар келишига боғлиқ. Бу назария очлик ҳиссига ҳазм йўли даврий фаолиятининг натижаси деб қарайди.

### **Ҳазм органларининг даврий фаолияти ва унинг очлик ҳиссига боғлиқ эканлиги**

Ҳазм йўлидага бир қанча органлар, жумладан меъда ва ичаклар фақат овқат ейилгандан кейин эмас, балки овқат ҳазм қилинмаган вақтда ҳам ишлаб туради. «Ноҳорга», меъда бўш бўлганда ҳам кўпчилик ҳазм органларининг мотор ва секретор фаолияти рўй беради. Итнинг бўш, овқатсиз меъдасида тахминан ҳар 1,5 соатда қисқаришлар цикли пайдо бўлишини биринчи марта В. Н. Болдирев аниқлаган. Қисқаришлар даври 15—20 минут давом этиб, кейин тинчлик даври билан алмашинади (92-расм). Меъда суюқлигининг реакцияси ишқорий бўлганда меъда шундай даврий қисқариб туради. Меъданинг қисқариш даври билан бир вақтда ўн икки бармоқ ва ингичка ичакнинг мотор функцияси кучаяди, меъда ости ва ичак безларидан шира чиқади, ўт пуфаги ва ўт йўлларида ўт ажралади.

Даврий сскреция билан мотор фаолият бир вақтда рўй беради ва унда организм фаолиятида бир қанча ўзгаришлар пайдо бўлади: нафас ва қон айланиши ўзгаради, нерв системасининг қўзғалувчанлиги ортади ва ҳ. к.

У. Кешюн, А. Карлсон, С. В.- Аничков ва бошқа тадқиқотчилар ҳазм йўлининг бундай даврий фаолияти одамда ҳам кузатилишини аниқлашган. Бир қанча тадқиқотчилар меъданинг даврий мотор фаолиятини ўрганиб, меъда ва ичакларнинг даврий қисқаришлари очлик ҳиссини қўзғатувчи омиллардир, деган хулосага келишди ва шунинг учун даврий қисқаришлар «оч қисқаришлар» деб аталади. Улар очлик сезиладиган вақтга тўғри келади (93-расм).

Даврий фаолиятни тормозловчи факторлар очлик ҳиссини пасайтириши очлик сезгиси ҳазм йўлининг даврий фаолиятига боғлиқ эканлигини кўрсатади. Оғир жисмоний иш ва узок (бир неча кун) оч қолиш шундай таъсир қилади. Одам қаттиқ чарчаганда ва бир неча кун оч тургандан кейин очлик сезилмаслигига сабаб шу (бир неча кун оч туришга мажбур бўлган одамлар фақат биринчи 3—4 кунда очлик сезгисидан қийналганликларини қайд қилганлар).

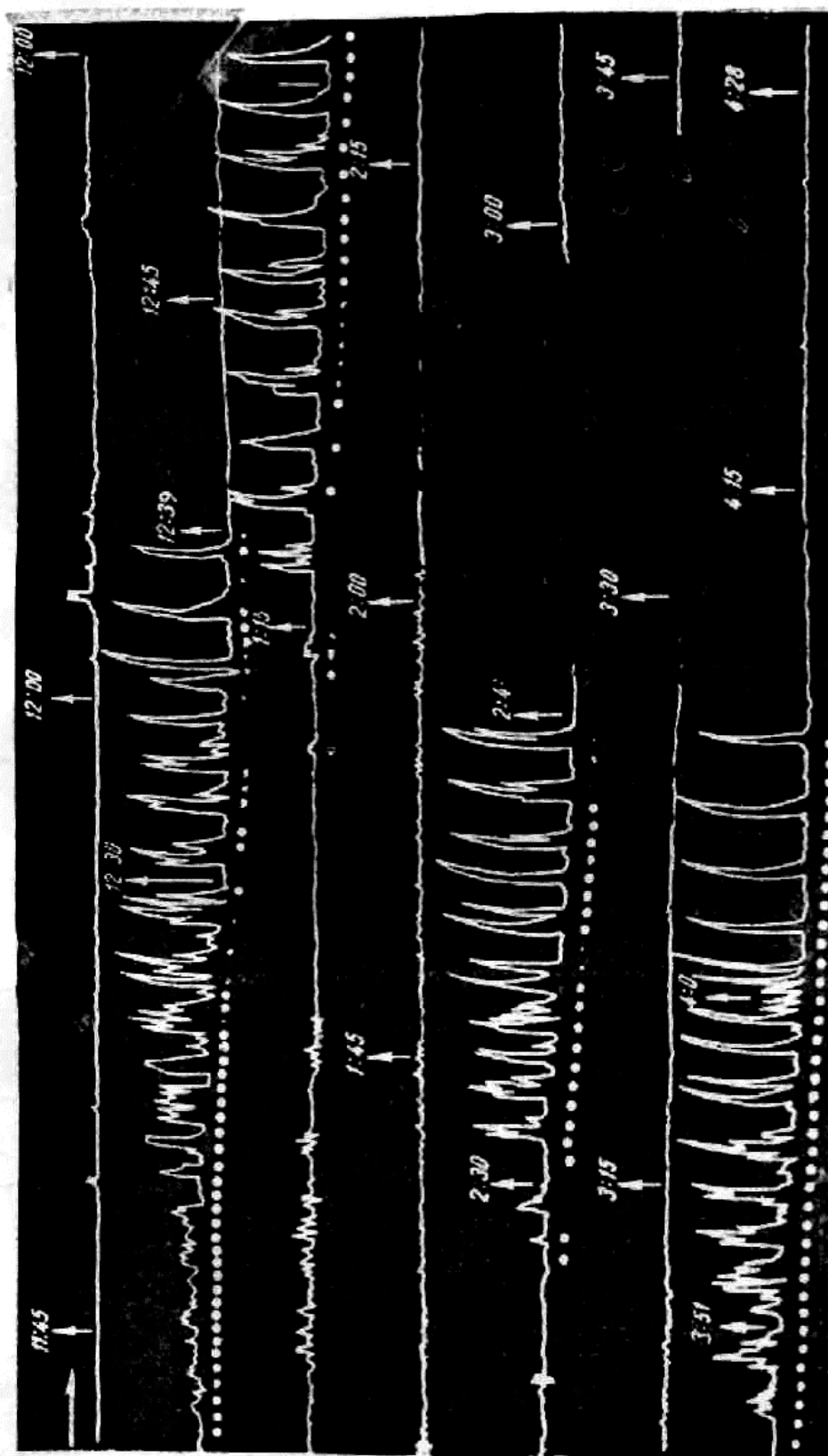
И. П. Чукичев хайвонга «ноҳор» юрган (бошқа бир хайвон қони юборилганда меъданинг даврий ҳаракати қўзғалишини аниқлади, тўқ хайвон қони юборилганда эса даврий фаолият тормозланади ёки бутунлай тўхтади. Қоннинг даврий фаолиятни қўзғатувчи «оч» таркиби, бошқача айтганда, овқат ҳазм қилинмаётган вақтдаги моддалар алмашинувининг ўзгариши билан боғланган гуморал таъсирловчилар ҳосил бўлганда даврий фаолиятнинг қўзғалиши шу маълумотлардан кўриниб турипти.

Хужайралар тез ўзлаштирадиган озиқ модда — глюкоза қонга юборилганда ҳазм йўлининг даврий фаолияти ҳам, очлик ҳисси ҳам йўқолади.

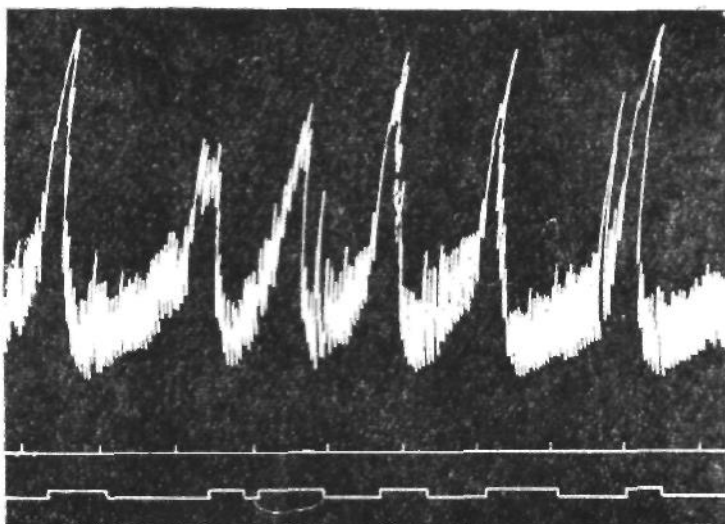
Ҳазм йўли даврий фаолиятининг келиб чиқишида гипоталамус ядролари муҳим роль ўйнайди. Гипоталамус ядролари таъсирланганда ҳазм йўлининг мотор фаолияти қўзғалишини П. Г. Богач кўрсатиб берди.

Ҳозирги физиологик тасаввурларга кўра, организм ички муҳити таркиби ва хоссаларининг ўзгариши организм химизмининг ўзгаришига сезгир бўлган гипоталамус ядролари учун гуморал таъсирловчи бўлиб, ҳазм органларининг даврий фаолиятини юзага чиқаради, деб фикр юритиш мумкин. Бу фаолиятнинг пайдо бўлиши туфайли меъда ва ичак

рецепторларидан марказий нерв системасининг олий бўлимларига импульслар оқими бориб, очлик ҳиссига сабаб бўлади.



92-расм. Овқат ҳазм қилишдан ташқари вақтда меъда даврий ҳаракат фаолиятининг ёзуви (В. Н. Болдиревдан).  
Узоқ, тинчлик давлари билан шубҳаланмайдиган туртта еш даври эри чинқдаги кўриниб турипти. Эри чинқдаги давоми  
дир. Эри чинқни чапдан ўнгга ва юқоридан аста қараб ўқаш керак. Эри чинқ остидаги оқ нуқталар — меъда ости белидан шира чиққан пайтлар.  
Вақт рақамлар билан кўрсатилади.



93. расм. Меъданинп очликдаги ҳаракатлари билан очлик сезгилари ўртасидаги нисбат (У. Кеннон билан Уошберндан).  
 Юқоридаги чизик — меъданинп очликдаги ҳаракатлари ёзуви; ўртадаги чизик — вақт белгиси (10 минут); пастдаги чизик — текширилаётган кишида очлик сезгиларининг келиб чиқиш пайтлари белгиси.

## Чанқов

Организмга сув етарли кирмаганда ёки минерал тузлар ортиқча кирганда (масалан, шўр овқат ейилганда) ёки кўп сув йўқотилганда (кўп терлаш, сийдик, ҳайдовчилар таъсирида) чанқов пайдо бўлади. Чанқаш сезгиси учун физиологик реакция сув ичишдир. Шундай қилиб, бу сезги организмда сув балансини ва электролитлар мувозанатини доим бир даражада сақлаб туришга ёрдам беради.

Назарияларнинг бирига кўра, чанқов умумий ҳис. Унинг келиб чиқиш механизмни организмда сув камайганда осмотик босимнинг кўтарилишига сезгир бўлган махсус рецепторларнинг кўзғалиши билан тушунтириш мумкин. *Осморецептор ҳужайралар* деб аталувчи бундай рецепторлар, жумладан, гипоталамусда топилган.

Бу нуктаи назардан чанқов вақтида доим оғиз ва ҳалқум қуриш сезгиси иккиламчи ҳодисадир. Оғиз ва ҳалқумни сув билан чайиш чанқов сезгисини биров камайтиради-ю, йўқотмайди. Қонга гипотойик эритма ёки тўғри ичакка сув киритилгандагина чанқов сезгиси тўла йўқолиши мумкин. Одам бир талай сув йўқотганда, масалан, ҳаддан ташқари кўп терлаганда ёки ичакдан кўп сув ажралганда (мабода) шундай ҳодиса кузатилган. Эзофаготомия қилинган ит устида ўтказилган кузатишни чанқов умумий ҳис деган фаразга далил қилиб келтириш мумкин. Бундай ит узоқ вақт сув ичиши мумкин, лекин бу сув қизилўнгачнинг қирқилган жойидан ташқарига чиқиб кетади ва организмга кирмайди. Бунда чанқов босилмайди, албатта. Меъдага озроқ киритилса, ҳайвоннинг чанқови босилади (Н. И. Журавлев).

Бу назарияга қарши иккинчи назария чанқовга маҳаллий ҳис деб қарайди ва уни оғиз бўшлиғи билан ҳалқум шиллиқ пардасининг қуришига ҳамда гавданинг шу соҳаларидаги рецепторларнинг кўзғалишига боғлайди. Ана шу назарияга далил қилиб қуйидаги фактлар келтирилади. Ҳалқумга сезувчи нерв охирилариинг кўзгалувчанлигини камайтирувчи захар — кокаин суртилса, чанқов сезгиси тез йўқолади. Бир неча кун сув ичмаган ҳайвонлар ҳалқумига кокаин суртилгач уларнинг сувдан юз ўгиришига ҳам сабаб шу сўлак ажралишини тўхтаувчи захар — атропин юборилганда сўлак чиқмагани учун оғиз ва ҳалқум қуриydi; организм ҳақиқатда сувга мухтож бўлмаса ҳам, чанқов сезади.

У. Кеннон чанқов сезишни сўлак секрециясининг камайтилишига, шунинг натижасида оғиз ва ҳалқумнинг қуришига боғлайди. Ажралган сўлак миқдори эса организмдаги сув миқдорига бир қадар боғлиқ. Тўқималарда сув камайганда сўлак секрецияси ҳам камаydi. Сўлак секрецияси 20% камайганда чанқов сезгиси пайдо бўлади, секреция 50% камайганда эса чанқов чидаб бўлмайдиган даражага етади. Сўлак чиқишини кучайтирадиган захар—

пилокарпин юборилганда чанқов сезгисининг камайиши бу фикрни тасдиқлайди. Кеннон фикрича, венага сув юборилганда чанқов йўқолиши сўлакнинг нормал секрецияси тикланишига ҳамда оғиз шиллиқ пардасидаги қакраш сезгисининг йўқолишига боғлиқ.

Тўқималарда сув камайганда пайдо бўлувчи ва сув ичишга ҳамда гомеостазнинг тикланишга олиб келувчи чанқов сезгисининг мураккаб механизми бор. Бу сезги оғиз бўшлиғи ва ҳалқум шиллиқ пардасининг қакраши деб ҳис қилинади, демак, бу сезгининг келиб чиқишида оғиз ва ҳалқум рецепторларидан келувчи импульсларнинг аҳамияти бор. Иккинчидан, чанқов пайдо бўлишида сув алмашинув маркази жойлашган гипоталамусдаги осморецептор нерв ҳужайраларининг аҳамияти катта. Осморецепторлар таъсирланиши туфайли бу марказ кўзғалганда организмдан сув чиқиб кетиши, сўлак безлари секрецияси камаяди, бу эса оғиз ва ҳалқум қакрашига сабаб бўлади.

Журавлсв фикрича, бош мияда овқат марказига ўхшаш «*ичиш маркази*» бор. Чанқов иайдо бўлиши ана шу марказнинг ҳолатига боғлиқ. Ичиш маркази бош мия катта ярим шарлари пўстлоғидаги, пўстлоқ остидаги, шунингдек сув алмашинувини бошқарувчи марказ жойлашган гипоталамусдаги нейронлар йиғиндисидан иборат.

## 7 МОДДА ВА ЭНЕРГИЯ АЛМАШИНУВИ ОВҚАТЛАНИШ

Модда алмашинуви тирик организмнинг энг муҳим функцияси ва ҳаётнинг характерли белгиси эканлигини физиологик курсикинг бош қисмида кўриб чиққан эдик. Ҳамма ҳужайраларда доимо модда алмашинуви туфайли ҳужайра структуралар ва ҳужайрааро модда узлуксиз ҳосил бўлиб, емирилиб ва янгиланиб туради. Бунинг сабаби шуки, организмда доимо ҳар хил химиявий бирикмалар парчаланиб ва синтезланиб туради; бир хил моддалар иккинчи хил моддаларга айланади. Бунда энергия бир ҳолатдан иккинчи ҳолатга ўтади, химиявий бирикмалардаги потенциал энергия улар парчаланганда асосан иссиқ-лик, механик ва қисман электр энергияси каби кинетик энергия турларига айланади.

Организм сарфларини тўлдириш, гавда оғирлигини сақлаш ва ўсиш эҳтиёжларини қондириш учун организмга ташқи муҳитдан оқсил, ёғ, углеводлар, витаминлар, минерал тузлар ва сув кириб туриши лозим. Уларнинг миқдори ва сифати организмнинг ҳолатига ва унинг яшаш шароитига мос келиши керак. Бунга *овқатланиш йўли* билан эришилади; сўнгра организм ҳар хил моддалар парчаланиши натижасида ҳосил бўлувчи қолдиқ моддалардан тозаланиши лозим. Бунга *чиқарув* органларининг фаолияти туфайли эришилади.

Физиология курсида модда алмашинув процессларининг қандай бориши, яъни ҳужайраларда рўй берувчи химиявий ўзгаришлар тасвир этилмайди, чунки бу—биологик химиянинг вазифасидир. Физиологлар одатда организмдаги модда ва энергия сарфларини, унга қандай моддалар зарурлигини, сифат ва миқдор жиҳатдан бекамикўст овқатланиб организм сарфларини қандай қилиб тўлдириш кераклигини аниқлаш билан кифояланишади. Кейинги баёнимизда биз оқсиллар, ёғлар, углеводлар, минерал тузлар алмашинувини, шунингдек витаминларнинг аҳамиятини алоҳида-алоҳида кўриб чиқамиз. Организмда бу моддаларнинг ҳаммаси бир вақтда ўзгаради, уларни бўлиб ташлаш бир бутун биологик процессни айрим қисмларга сунъий йўл билан ажратиш демакдир. Бироқ баёни осонлаштириш учун, шунингдек кўрсатилган моддаларнинг физиологик аҳамияти ҳар хил бўлгани учун бу моддаларни алоҳида-алоҳида ўрганиш зарур. Бундан ташқари, патология шароитида асосан оқсил, ёки ёғ углевод, схуд миперал-сув алмашинуви бузилиши ва ўзгариши мумкинлигини айтиб ўтмоқ керак.

### ОҚСИЛЛАР АЛМАШИНУВИ

*Оқсиллар ски протеинлар* организмда икки хил: пластик ва энергетик аҳамиятга эгадир. *Оқсилларнинг пластик аҳамияти* шуки, улар ҳужайраларнинг зарур таркибий қисми билан турли тузилмаларни ҳосил қилишга кетади. *Оқсилларнинг энергетик аҳамияти* шуки, улар парчаланганда ҳосил бўлувчи энергияни организмга беради ва организмнинг ҳаёт фаолиятида шу энергиядан фойдаланилади.

Оқсиллар организмда доимо ва бетўхтов парчаланиб туради, бунинг натижасида ҳосил бўладиган химиявий бирикмалардан организм фойдаланмайди ва бу бирикмалар организмдан чиқариб ташланади. Оқсиллар ҳайвон организмда фақат аминокислота ва полипептидлардан синтезлангани ва бошқа моддалардан ҳосил бўлмагани учун, организмга оқсиллар овқат билан кириб туриши керак. Фақат шу шароитдагина организм сарф қилган оқсилларнинг ўрнини тўлдиролди ва ҳалок бўлган ҳужайраларни (масалан, қоннинг шаклли элементлари, тери ва ичак шиллиқ пардасининг эпителий ҳужайралари ва б.) янгиси

билан алмаштира олади. Усиш даврида организмдаги хужайралар кўпаяди, айниқса шу даврда оксилга эҳтиёж катта бўлади.

Ҳазм йўлларида овқатдаги оксилларнинг парчаланишидан ҳосил бўлиб қонга сўрилган аминокислоталардан ва қуйи молекулали полипептидлардан хужайраларда оксиллар синтезланади.

Тўқима оксиллари доимий (статик) ҳолатда бўлмай, узлуксиз парчаланиб ва янгидан синтезланиб туради. Шенхеймер ва бошқа тадқиқотчилар организмга азотли нишонланган аминокислоталар юбориш йўли билан шуни кўрсатиб беришган.

Каламушларга №<sup>5</sup> билан нишонланган лейцин киритилганда, ишонлаб киритилган азотнинг 30% уч кунда чиқарилган, 70% эса тўқима оксилларига қўшилган. Нишонланган азотнинг кўп қисми қон плазмаси, ичак шиллиқ пардаси, буйрак, талок, жигар оксиллари таркибида бўлар экан.

### **Азот баланси**

Оксилларнинг химиявий тузилиши таркибида азот борлиги билан ёғ ва углеводлардан фарқ қилгани учун оксиллар алмашинувининг яқунларини, яъни организмга кирган ва унда парчаланган оксиллар миқдорини азот балансига қараб билиш мумкин. Организмга овқат билан кирадиган ва сийдик, тер билан чиқадиган азот миқдорларининг нисбати *азот баланси* деб аталади. Оксилларнинг организмга кирган ва унда сарфланган миқдорини азот балансининг миқдоридан билиш мумкин, чунки, биринчидан, овқатдаги азот асосан оксилларда бўлади (фақат озгина азот овқатдаги бошқа моддалар — нуклеин кислоталар, экстрактив моддалар, витаминлар таркибига киради), иккинчидан организмдан чиқариладиган азот асосан гавдада парчаланган оксиллардан пайдо бўлади.

Организм азотнинг ҳаммасини ўзлаштиравермайди, азотнинг бир қисми ахлат билан чиқиб кетади. шу сабабли организмга кирган ва ўзлаштирилган азотнинг ҳақиқий миқдорини аниқлаш учун овқатдаги азот миқдоридан ахлатдаги азот миқдорини чегириб ташлаш зарур. Қанча азот ўзлаштирилганлигини билиб олиб, организмга қанча оксил кирганини ҳисоблаб чиқариш мумкин. Оксилдаги азот миқдори 14—19% чамасида (ўрта ҳисоб билан 16%) бўлишига (6,25 оксилда 1 г азот борлигига) асосланиб, шундай ҳисоб қилиш мумкин. Топилган азот миқдорини 6,25 га кўпайтириб, оксил миқдорини аниқлаш мумкин. Парчаланган оксил миқдорини аниқлаш учун сийдик ва тердаги азот миқдорини билиш зарур, чунки азотнинг парчаланиш маҳсулотлари буйраклар ва тер безлари орқали чиқиб кетади. Терда азот кам бўлгани учун кузатишларда уни ҳисобга олмаса ҳам бўлади. Шу сабабли оксиллар сарфи ҳақида фикр юритиш учун, сийдик билан чиққан азот миқдорини аниқлаш билан кифояланилади.

Организмга кирадиган азот миқдори организмдан чиқадиган азот миқдорига нисбатан ортиқ бўлса, организмда *мусбат азот баланси* бўлади, яъни оксил парчаланишидан кўра кўпроқ ҳосил бўлади. Организмдан чиққан азот миқдори организмга кирган азот миқдорига нисбатан ортиқ бўлса, аксинча, *манфий азот балансидан* гувоҳлик беради ва оксил ҳосил бўлаётганидан кўра кўпроқ парчаланаётганини кўрсатади. Очликда, шунингдек организмда оксил синтезланиши учун зарур бўлган баъзи аминокислоталар кирмаганда манфий азот баланси кузатилади.

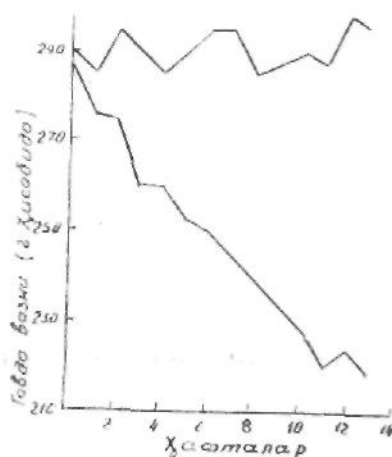
### **Овқат оксилларидаги аминокислоталар таркибининг физиологик аҳамияти**

Организмда оксиллар нормал алмашинуви ва синтезланиши учун, овқат билан ҳар хил аминокислоталар кириб туриши зарур. Организмга кирувчи аминокислоталарнинг миқдор нисбатини ўзгартириб ёки овқатдан бирор аминокислотани чиқариб ташлаб, азот балансининг ҳолатига, ҳайвонларнинг бўйи вазни ва умумий аҳволига қараб, айрим аминокислоталарнинг организм учун аҳамияти ҳақида фикр юритиш мумкин. Маълум 20 аминокислотадан 10 тасини бошқаси билан алмаштириш мумкинлиги, қолганларини эса алмаштириб бўлмаслиги экепериментда аниқланган.

*Алмаштириб бўлмайдиганларига* ҳайвон организмда ҳосил бўлмайдиган аминокислоталар

киради; улар бўлмаса оксил синтезланиши кескин бузилади ва манфий азот баланси вужудга келади, ўсиш тўхтайди, гавда вазни камаяди. Алмаштириб бўлмайдиган аминокислоталарнинг лоақал бирортаси овқатда бўл-маса, ҳайвонлар узоқ яшай олмайди ва уларнинг нормал ҳолати бузилади. Лей-цин, изолейцин, валин, метионин, лизин, треонин, фенилаланин, гистидин, аргинин, триптофан алмаштириб бўлмайдиган аминокислоталарга киради. Ор- ганизм шу аминокислоталарнинг биридан маҳрум этилса, оксил синтези бузилиши ва манфий азот баланси билан бир қаторда шу аминокислотанинг организмдаги алоҳида аҳамиятига алоқадор бўлган махсус ўзгаришлар рўй беради. Масалан, ҳомиладорликнинг нормал ўтиши учун триптофан зарур. Каламушлар бўғоз бўлгандан кейин уларга триптофан бўлмаган овқат берилса, 14-кундаёқ бачадондаги боласи сўрилиб кетади. Сичқонлар овқатида валин бўлмаса, мувозанат сақлаш бузилган ва нерв системаси зарарланган. Овқатда лизин бўлмаганда бўй ўсмаган ва гавда вазни камайган (94-расм).

Бошқа аминокислоталар *алмаштира* бўладиганлардан ҳисобланади: масалан, овқатдаги тирозинни фенилаланин билан алмаштириш мумкин, чунки организмда фенилаланиндан тирозин ҳосил бўлиши мумкин.



94-расм. Маккажўхори оқсилли-  
зеин билан боқилган каламушлар  
вазининг ўзгариш эгри чизиқла-  
ри. Зеинга триптофан (пастдаги  
эгри чизиқ) ёки триптофан билан  
лизин (юқоридаги эгри чизиқ)  
қўшилган (Нейбергер ва бошқа-  
лардан).



## Оқсилларнинг биологик қиймати

Оқсилларнинг аминокислоталар таркиби ҳар хил бўлгани сабабли организмнинг синтетик эҳтиёжлари учун оқсиллардан фойдаланиш имконияти ҳам ҳар хил. Шу муносабат билан овқат *оқсилларининг биологик қиймати* деган тушунча жорий қилинган эди. Синтез процесслари нормал бориши учун зарур аминокислоталар муайян нисбатда бўлган оқсиллар биологик жиҳатдан тўла қимматли (бекам-кўст) оқсиллар ҳисобланади. Бирорта аминокислотаси йўқ ёки жуда кам бўлган оқсиллар, аксинча, чала қимматли оқсиллар ҳисобланади.. Масалан, желатина, зеин (маккажўхори оқсили), глиадин (бугдой оқсили), гордеин (арпа оқсили) ва бошқа баъзи оқсиллар чала қимматли оқсиллардир. Желатинада фақат цистин бору, триптофан билан тирозин йўқ, зеинда триптофан билан лизин кам, глиадин билан гордеинда эса лизин кам. Гўшт, тухум, балиқ, икра (балиқ тухуми), сут оқсилларишшг биологик қиймати ҳаммадан юқори.

Бир хил оқсилнинг биологик қиймати турли одамлар учун турлича. Эҳтимол, биологик қиймат қандайдир муайян статик миқдор бўлмай организм ҳолатига, аввалги овқат режимига, физиологик фаолият интенсивлиги ва характериға, ёшга, модда алмашинувининг индивид ва турга хос хусусиятларига ва бошқа факторларга қараб ўзгарса керак.

Иккита чала қимматли оқсилдан бирида бир хил аминокислоталар, иккинчисида бошқа хил аминокислоталар бўлса, улар биргаликда организм эҳтиёжларини қондира олиши амалий жиҳатдан муҳим.

## Организмда оқсилларнинг парчаланиши

Доим — овқат билан оқсил кириб турганда ҳам, очликда ҳам оқсил парчаланиб ва организмдан азот чиқиб кетиб туради. Организмдан чиқиб кетадиган азот миқдори, демак, тўқима оқсилнинг парчаланадиган миқдори овқат характериға боғлиқ. Углеводли овқатлар ейилганда ва оқсил истеъмол қилинмаганда тўқима оқсили жуда кам сарфланади. Организмга крахмал ва қанд кўп кириб турса-ю, овқатда оқсил бутунлай бўлмаса, азот тўла очликдагига нисбатан  $3\frac{1}{2}$  барабар кам чиқиб кетиши мумкии. Углеводлар бу ҳолда *оқсилларни тежаш ролини* ўйнайди.

Овқатда оқсил бўлмаса-ю, бошқа, ҳамма озик моддалар (углеводлар, ёғлар, минерал тузлар, сув, витаминлар) етарли кириб турса, организмда оқсилнинг парчаланиши асосий ҳаётий процессларга оқсил жуда кам сарфланаётганини кўрсатади. Тинч турган организмда энг кам сарфланадиган ва 1 кг гавда вазнига айлантириб ҳисоб қилинадиган оқсил миқдорини М. Рубнер *ейилиш (емирилиш) коэффиценти* деб атаган.

Катта ёшдаги одам тинч турганда ейилиш (емирилиш) коэффиценти бир суткада 1 кг гавда вазнига ўрта ҳисоб билан 0,028—0,065 г азотга тенг. Бунинг маъноси шуки, вазни 70 кг бўлган киши бир суткада 2—4,5 г азот йўқотади, бу эса 12,5—28 г оқсилнинг парчаланганига мос келади.

Оқсилнинг парчаланишидан ҳосил бўлиб, сийдик ва тер билан чиқиб кетадиган энг муҳим азотли моддалар — мочеви́на, аммиак ва сийдик кислотасидир.

Аминокислоталар дезаминланганда аминокислотанинг  $\text{NH}_2$ -группасидан ҳосил бўлувчи  $\text{NH}_3$  қисман буйраклар орқали чиқиб кетади, асосан эса жигарда мочеви́нага айланиб, кейин буйраклар орқали чихарилади. 1895 йилда И. П. Павлов, М. Ненцкий ва И. Залесский аниқлаганидек жигар венасидаги қонда  $\text{NH}_3$  қопқа венадаги қонга нисбатан уч хисса кам эканлиги жигарда мочеви́на ҳосил бўлишини кўрсатувчи далилдир. Жигар олиб ташлангач мочеви́на ҳосил бўлиши тўхтади.

$\text{NH}_3$  ва  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  организмга заҳарли, мочеви́на эса модда алмашинувидан ҳосил бўладиган анча безарар моддадир; шунинг учун жигарда мочеви́на синтезланиши организм учун катта аҳамиятга эга.  $\text{NH}_3$  дан глютаминнинг амид группаси ҳосил бўлади,  $\text{NH}_3$  шу йўл билан ҳам безарар бўлиб қолади.

Азотли бошқа моддалар, масалан, сийдик кислотаси — 2, 6, 8-триоксипурин ҳам сийдик билан чиқиб кетади. Сийдик кислотаси нуклеин кислоталарнинг парчаланишидан ҳосил бўлиб, бевосита тўқималардан қонга ўтади. Сийдик кислотасидан ташқари, оз миқдорда чала оксидланган пурин моддалари: аденин (6-аминопурин), гуанин (2-амино-6-оксипурин) ва уларнинг ҳосилалари — гипоксантин (6-оксипурин), ксантин

(2,6-диоксипурин) ҳам сийдик билан чиқиб кетади. Оксилнинг парчаланишидан ҳосил бўлган, сийдик билан чиқиб кетадиган азотли моддаларга креатин ва унинг ангидриди — креатинин ҳам киради.

### **Азот мувозанати**

Овқат билан оксил кириб турганда организмдан азот кўпроқ чиқиб кетади, чунки овқат билан кирган оксил организмнинг энергия сарфини оширади. Оксилларнинг специфик динамик таъсири шунда намоён бўлади.

Овқатда азот кам бўлиб, ейилиш коэффициентига мос келса, азот баланси манфий бўлади. Организмга киритилган оксил миқдорини ошириб шундай ҳолатга етиш мумкин, унда организмга киритилган ва организмдан чиққан азот миқдори тенг келади. Бу физиологик ҳолат **азот мувозанати** деб аталади.

Азот мувозанатига эришиб организмга киритиладиган оксил миқдори оширилса, тезда яна азот мувозанати қарор топади, лекин энди оксил кўпроқ истеъмол қилинади ва парчаланаяди. Бунга сабаб шуки, оксиллар организмда тўпланмайди. Шунинг учун овқатда оксил кўп бўлса, бир қисми парчаланган тўқима оксилларининг ўрнини тўлдиради, қолган кўп қисми эса дезаминлангандан кейин энергетик материал бўлиб хизмат қилади; тўқима оксиллари парчаланганда ва ўзлаштирилган оксиллар дезаминланганда ҳосил бўлган азотли моддалар чиқариб ташланади. Натижада организмда ўзлаштирилган ва ундан чиқарилган азот миқдори тахминан тенглашади, баланс эса жуда кам ва ҳатто нолга тенг бўлиб қолади. Овқатдаги оксил миқдори ҳар хил бўлганда: нисбатан ортиқ бўлганда ҳам, жуда кўп балансда ҳам азот мувозанати сақланиши юқорида айтилганлардан англашилиб турибди. Итга узоқ вақт давомида суткасига 480 г гўшт берилганда ҳам, 2500 г гўшт берилганда ҳам азот мувозанати сақланганлиги тажрибалардан маълум.

### **Азот ретенцияси**

Организмнинг оксилга эҳтиёжи тўла қондирилса ва организмга кирадиган оксил ортиқча бўлса, баъзи бир физиологик шароитда азот баланси мусбат бўлиб қолади, яъни организмда *азот ушланиб қолади* — *азот ретенцияси* деб шуни айтилади. Азот ретенцияси ўсаётган организмларда кузатилади: бунинг сабаби шуки, уларнинг гавдаси катталашиб боради. Ҳомиладорлик даврида қориндаги боланинг ўсиши натижасида ҳам азот ретенцияси қайд қилинади.

Парчаланиб кетган ҳужайра оксилларининг ўрнини тўлдириш учун синтетик процесслар кучайганда, масалан, оғир касалликлардан соғайиш даврида ҳам азот ретенцияси бўлади.

Спортда зўр бериб машқ қилиш туфайли мускуллар ўсганда азот ретенцияси рўй беради.

Организмга азот кириши кескин даражада ошганда ҳам озгина азот ретенцияси рўй беради, бунда азот тўпланади-ю, организмда жуда тез сарфланади. Бу оксил сарф қилинадиган ёки «резерв» оксил деб аталади.

### **Оксил очлиги**

Овқатда оксил бўлмаганда ёки кам бўлганда ёки овқат билан чала қимматли оксиллар кириб турганда — *оксил очлиги* деган ҳолат юз беради.

Оксил очлигида организмга ёғлар, углеводлар, минерал тузлар, сув ва витаминлар етарли миқдорда кириб турганда ҳам, гавда вазни секин-аста тобора камаяди, бунинг сабаби шуки, тўқима оксилларининг сарфи (бу шароитда минимал бўлиб, ейилиш коэффициентига тенг келганда ҳам) овқат билан кирувчи оксиллар билан тўлдирилмайди. Шунинг учун сурункали оксил очлиги правардида, умумий очлик каби, ўлимга олиб келади. Ўсаётган организмларга оксил очлиги айниқса ёмон таъсир этади. Оксил очлигидан ўсмир организмнинг вазни камайиш билангина қолмай, ҳужайра структураларининг тузилиши учун пластик материал етишмаслиги сабабли, ўсиш ҳам тўхтайд.

## **Оқсиллар алмашинувининг бошқарилиши**

Оралиқ миянинг гипоталамус соҳасида оқсил алмашинувини бошқарувчи махсус марказ мавжуд, деган маълумотлар бор. Гипоталамуснинг айрим ядролари экспериментда шикастлантирилса, сийдик билан азот чиқиши кескин даражада ортади, бу эса оқсил парчаланишининг анча кучайганлигини кўрсатади; бундай ҳайвон зўр бериб боқилганда озиб-тўзиб ўлаверади.

Нерв системаси тўқималарда оқсил алмашинувиға қуйидагича таъсир этса керак. Нерв системаси ички секреция безларида гормонлар ишланишиға ва уларнинг қонға ўтишиға, жумладан қалқонсимон без гормонлари — тироксин билан трийодтирониннинг ҳосил бўлишиға ва қонға тушишиға таъсир этади, шу туфайли тўқималарда оқсил алмашинуви ўзгаради. Қалқонсимон без гормонларидан ташқари, оқсил алмашинувиға гипофизнинг олдинги бўлагидан ишланиб чиқадиғаи соматотроп гормон ҳам анчагина таъсир кўрсатади.

## **ЛИПИДЛАР АЛМАШИНУВИ**

Липидлар — ёғлар, фосфатидлар ва стеринларнинг организмдаги физиологик аҳамияти шундан иборатки, ҳужайра структураларининг таркибига киради ва янгидан ҳужайралар ҳосил бўлиши учун зарур бўлади (*липидларнинг пластик аҳамияти*), шунингдек улардан бой энергия манбаи сифатида фойдаланилади (*липидларнинг энергетик аҳамияти*).

### **Ёғлар алмашинуви**

Ҳайвонлар организмдаги ёғлар олеин, пальмитин, стеарин ва баъзи олий ёғ кислоталарининг триглицеридларидан иборат.

Организмдаги ёғларнинг асосий қисми ёғ тўқимасида бўлади. Ҳужайра структураларининг таркибида ҳам озгина ёғ бор. Ҳужайра мембранаси, протоплазмаси ва ядросининг структурасига кирувчи ёғларни бевосита гистологик препаратларда кўпинча топиб бўлмайди. Бунинг аксича, ҳужайрада киритмалар шаклида бўладиган ёғни микроскопик ва микрохимиявий текширишларда топиш осон. Ҳужайралардаги ёғ томчилари энергетик эҳтиёжлар учун сарфланадиган запас ёғ бўлиб хизмат қилади. Ёғ тўқимасида запас ёғ ҳаммадан кўпроқ, бу тўқима эса айниқса тери ости клетчаткасида, баъзи бир ички органлар атрофида, масалан, буйрак атрофида (буйрак атрофидаги клетчаткада), шунингдек баъзи бир органларда, масалан жигар ва мускулларда кўп бўлади.

Одам организмдаги ёғларнинг умумий миқдори кенг миқёсда ўзгариб туради ва ўрта ҳисоб билан гавда оғирлигининг 10—20% ини ташкил этади, патологик семириш ҳолатларида эса 50% гача етиши мумкин.

Запас ёғ миқдори овқатланиш характериға, овқат миқдориға, конституционал хусусиятларға, жинсға, ёшға ва шу кабиларға боғлиқ, протоплазмадаги ёғ миқдори эса барқарор ва доимийдир.

**Организмда ёғларнинг ҳосил бўлиши ва парчаланиши.** Ичакда сўрилган ёғ асосан лимфаға ва озгинаси бевосита қонға ўтади. Ичакда сўрилган ёғ организм учун ёғ депоси бўлмиш ёғ тўқимасига бевосита келиши ҳайвонларға углерод ва водород изотоплари бўлган нишонли ёғлар бериб ўтказилган тажрибаларда кўрсатиб берилди. Бу деподаги ёғлар қонға ўтиши мумкин, улар тўқимаға кириб, бу ерда оксидланади, яъни энергетик материал сифатида ишлатилади. Ёғлар алмашинувида жигарнинг аҳамияти катта.

Ҳар хил ҳайвон ёғлари, ҳар хил органларнинг ёғлари каби, химиявий тузилиши ва физик-химиявий хоссалари билан фарқ қилади (эриш температураси, консистенцияси, совунланиши, йод сони ва бошқа хоссаларида тафовут бор).

Маълум турдаги ҳайвон ёғининг тузилиши ва хоссалари нисбатан доимий; ёғнинг турға мансуб спецификлиги шунда намоён бўлади.

Одам ва ҳайвон ёғи кам овқат еганда шу ҳайвоннинг тур хусусиятларига хос бўлган ёғ гавдада тўпланади. Ёғларнинг турға доир спецификлиги оқсилларнинг турға оид спсцификлигига нисбатан беқиёс даражада кам сезилади.

Ёғлар қандай бўлмасин бир тури узок вақт мобайнида кўплаб истеъмол қилиб турилса, организмда тўпланадиган ёғ таркиби ўзгариши мумкин. Овқат таркибидаги ёғ билан тери ости клетчаткасидаги ёғ таркиби орасидаги боғланишни А. Лебедев итлар устидаги тажрибада кўрсатиб берган. Узок очликдан кейин гавдасидаги деярли ҳамма запас ёғлардан маҳрум бўлган икки итнинг бирига овқат билан зиғир ёғи, иккинчисига эса кўй ёғи берилган. Уч ҳафтадан сўнг итлар вазни аслига келгач сўйилган. Ҳар бир ит гавдасида 1 кг га яқин ёғ тўпланган; биринчи итдаги ёғ суёқ бўлиб, 0° да қотмаган ва зиғир ёғига ўхшаган, иккинчисидаги ёғ эса қаттиқ бўлиб, 50° да эриган ва кўй ёғига ўхшаган.

Овқатдаги ёғ одам ёғининг хоссаларига таъсир этиши ҳам аниқланган. Масалан, одам кўй ёғини истеъмол қилганда тери ости клетчаткасидаги ёғнинг эриш температураси кўтарилади — кўй ёғининг эриш температурасига яқинлашади. Кокос мойини кўпроқ истеъмол қиладиган полинезияликларда тери ости клетчаткасидаги ёғ кокос ёғидаги мой хоссаларига яқин ва тюлень гўштини истеъмол қиладиган кишиларда эса тери ости клетчаткасидаги ёғ тюлень ёғининг хоссаларига яқин бўлади, деган маълумотлар бор.

Баъзи текширувчилар фикрича, маълум организм учун специфик ёғ ичак эпителийсида, бошқа текширувчилар фикрича — жигар ва бошқа органларнинг хужайраларида ҳосил бўлади.

Овқатга ёғ қўшмасдан, углеводлар кўп истеъмол қилинганда ёғлар организмда углеводлардан синтезланиши мумкин. Қишлоқ хўжалигида бўрдоқига мол боқиш практикаси шунга тааллуқли далиллар беради.

Баъзи тўйинмаган ёғ кислоталари (иккилик боғи бирдан ортик), масалан, линол, липолен ва арахидон кислоталари одам ва баъзи ҳайвонлар организмда ҳосил бўлмайди. Шу билан бирга улар ҳаёт фаолиятининг нормал бориши учун зарур. Ёғда эрийдиган баъзи витаминлар организмга ёғ билан киради. Узок вақт (кўп ойлар мобайнида) ёғсиз овқат ейиш натижасида оғир патологик ўзгаришларнинг келиб чиқиш сабаби ҳам шудир. Ёғли овқат истеъмол қилиш натижасида бу ўзгаришлар барҳам топади.

### **Ёғ алмашинувининг бошқарилиши**

Ёғ алмашинувини нерв системаси бошқариши гипоталамус ядролари шикастланганда ёғ алмашинувининг ҳар хил ўзгариши билан исботланади. Масалан, вентромедиал ядро шикастланганда ҳайвон семиради, латерал ядролар шикастланганда эса чўпдай озиб кетади. Одамнинг баъзи оғир патологик семириш ҳолатларида гипоталамуснинг кулранг дўмбоғи зарарланишини патологоанатомик текширишларда аниқлашган. Ёғ алмашинувига нерв системаси гипофиз, қалқонсимон без, меъда ости бези ва жинсий безларнинг ички секрециясини ўзгартириш йўли билан таъсир эта олади. Нерв системаси тўқималардаги ёғ алмашинувига бевосита таъсир этса ҳам, эҳтимол.

Сичкон ва куёнлар устида ўтказилган тажрибаларнинг натижалари юқоридаги тахминга асос бўла олади. Бу ҳайвонларнинг курак оралиғидаги ёғ тўпламини иннервацияловчи нерв бир томонлама қирқиб қўйилган. Денервация қилинган томонда ёғдан фойдаланиш бузилган: ҳайвон оч қолганда жуда озиб кетиб, ҳамма ёғ деполари бўшаб қолган, денервация қилинган томонда эса ёғ тўқимаси сақланиб турган. Нерв системасининг ёғлар алмашинувига таъсирини нерв системасининг трофик функциясига мисол деб билиш мумкин.

Ёғ алмашинуви гормонал йўл билан бошқарилишини гипофиз, қалқонсимон без, меъда ости бези ва жинсий безлар гормонларини ҳайвонларга юбориб қилинган тажрибаларда, шунингдек бу безларни олиб ташлаш тажрибаларида кўриш мумкин. Ички секреция безларининг таъсири ҳақида клиник кузатишлар йўли билан кўп материал тўпланган. Масалан, гипофиз, қалқонсимон без ва жинсий безлар функцияси сусайганда одамнинг семириб кетиши аниқланган. Меъда ости безининг гормони — инсулин юборилганда углеводлардан ёғлар ҳосил бўлиши кучаяди.

### **Фосфатидлар ва стеринлар алмашинуви**

Ёғга бой масаллиқларда аксари озгина фосфатидлар ва стеринлар бўлади. Бу моддаларнинг физиологик аҳамияти жуда катта. Улар хужайра структураларининг таркибига, жумладан, кўп хужайраларнинг таркибига, шунингдек ядро моддаси ва протоплазма таркибига киради. Нерв тўқимаси фосфатидларга айниқса бой; нерв тўқимасининг функциясида фосфатидларнинг аҳамияти катта бўлса керак.

Фосфатидлар ичак деворида ва жигарда синтезланади (жигар венасидаги қонда фосфатидлар кўпроқ эканлиги аниқланган). Жигар лецитин депоси ҳисобланади; айниқса липидларга бой овқат истеъмол қилинган жигарда лецитин кўпаяди.

Фосфатидлар нейтрал ёғ, фосфат кислота ва азотли асос — холиндан синтезланади. Масалан, овқатда холин ёки метионин (организмда холин синтезланиши учун зарур метил группалар донатори бўлган аминокислота) бўлмаса, жигарда лецитин ҳосил бўлиши мумкин эмас, натижада ёғ алмашинуви бузилади — жигарнинг ёғ инфильтрацияси рўй беради. Шу пайт жигардаги ёғ миқдори нормадаги 5% ўрнига 50% га етиши мумкин.

Стеринлар, хусусан холестериннинг физиологик аҳамияти ғоят муҳим. Организмда буйрак усти безлари пўстлоқ қаватининг гормонлари ва жинсий безларнинг гормонлари холестериндан ҳосил бўлади. Овқатдаги баъзи бир стеринлар, масалан, витамин D нинг физиологик активлиги катта.

## УГЛЕВОДЛАР АЛМАШИНУВИ

Углеводлар организмга энергетик материал бўлиб хизмат қилади. Организм энергетикасида углеводларнинг муҳим роль ўйнашига сабаб шуки, улар тез парчаланади ва оксидланади, шунингдек организм қўшимча ва тобора кўп энергия сарфлашга муҳтож бўлганда, масалан, қаттиқ ҳаяжонда, талваса тутганда ва гавда температурасини кескин пасайтирувчи шароитда углеводлар ўз деполаридан тез олиниб фойдаланилиши мумкин. Мускуллардаги модда алмашинувида углеводлар ғоят катта роль ўйнайди.

Углеводларнинг энергия манбаи сифатидаги роли шунда кўринадикки, қондаги қанд миқдори камайганда — *гипогликемия* деб аталадиган ҳолатда гавда температураси пасаяди ва мускуллар заифлашади, айнаи вақтда чарчаш сезгиси пайдо бўлади. Қескин гипогликемия ўлимга сабаб бўла олади.

Марказий нерв системасидаги модда алмашинувида ҳам углеводларнинг аҳамияти бор. Қондаги қанд миқдори нормадаги 100 мг % урнига 40 мг % га тушиб қолганда марказий нерв системасининг фаолияти кескин даражада бузилиши шундан гувоҳлик беради. Марказий нерв системаси нормал ишлай олмаслиги натижасида киши талвасага тушади, алаҳлайди, ҳушдан кетади ва вегетатив нерв системасидан иннервация оладиган органлар ҳолати ўзгаради: тери оқариб ёки қизариб кетади, тер босади, юрак фаолияти ўзгаради ва ҳоказо. Тери остига ёки қонга глюкоза эритмаси юборилса, ичирилса ёки қанд едирилса гипогликемиянинг ҳамма ёмон белгилари қисқа вақтда барҳам топади.

## Организмда углеводларнинг ўзгариши

Ичакдан қонга ўтган глюкоза кейин жигарга боради ва бу ерда глюкозадан *гликоген* ҳосил бўлади. Организмдан ажратиб олинган жигардан глюкозали Рингер эритмаси ўтказилса, бу органда гликоген кўпаяди.

Гликоген жигарда фақат глюкозадангина эмас, балки углеводлар парчаланишининг оралик маҳсулотларидан ҳам ҳосил бўлади (бу маҳсулотлардан гликоген ресинтезланади). Гликоген ҳосил бўлиш процессида глюкоза фосфатланади, яъни фосфат кислотани бириктиради.

Жигар гликогени резерв (яъни запас бўлиб йиғилган) углеводдир. Катта ёшли одамлардаги глюкоза миқдори 150—200 г га етади. Қонга қанд аста-секин қўшилиб турганда гликоген етарлича тез ҳосил бўлади, шу сабабли озгина углевод истеъмол қилинган қондаги глюкоза

кўпайиб кетмайди, яъни *гипергликемия* рўй бермайди. Осон парчаланадиган ва шу сабабли қонга тез сўриладиган углеводлар ҳазм йўлига кўплаб киритилса ёки қонга кўп глюкоза юборилса, қонда глюкоза тез кўпайиб кетади. Шу пайт рўй берадиган гипергликемияни *алиментар* (бошқача айтганда — *овқатга алоқадор*) *гипергликемия* дейишади. Бунинг натижасида сийдик билан қанд чиқади, яъни гликозурия рўй беради, сабаби шуки, буйракларда глюкозанинг қайта сўрилиши камаяди. Қондаги қанд миқдори 150—180 мг % дан ошганда гликозурия рўй беради.

Овқатда углеводлар бутунлай бўлмаса, улар организмда оксил ва ёғлардан ҳосил бўлиши мумкин. Ёғ қаторидаги аминокислоталарнинг дезаминланиш маҳсулотлари глюкозага айлана олиши исбот этилган. Ядроси циклик бирикмалардан тузилган аминокислоталардан глюкоза ҳосил бўлмайди.

Қонда қанд камайган сайин, жигардаги гликоген парчаланиб, қонга глюкоза ўтиб туради (бу процесс *гликогеннинг сафарбар этилиши* деб аталади). Шу туфайли қондаги глюкоза миқдори нисбатан доимий (80—120 мг%) бўлади.

Мускулларда ҳам гликоген тўпланади (уларда қарийб 1 — 2% гликоген бор). Мускуллардаги гликоген миқдори мўл-кўл овқатланишда кўпайиб, очликда камаяди. Мускуллар ишлаб турганида гликогеннинг парчаланиши кучаяди. Мускуллар қисқара бошлаганда активлашувчи фосфорилаза ферментининг таъсирида гликогенга бир молекула фосфат кислота бирикади, сўнгра гликоген глюкозо-1-фосфатгача парчаланади, бу эса мускул қисқаришига энергия берувчи манбалардан бири ҳисобланади.

Ҳар хил органлар ўзидан ўтувчи қондан глюкозани бир хилда ушлаб қолмайди. Е. С. Лондон маълумотларига қараганда мия 12%, ичак 9%, мускул 7%, буйрак 5% глюкозани ушлаб қолади.

Баъзи органлар (талоқ ва ўпка) глюкозани бутунлай ушлаб қолмайди, аммо қон билан озгина келувчи гликогендан фойдаланади.

Ҳайвонлар организмда углеводлар кислородсиз шароитда парчаланиши (*анаэроб гликолиз*) йўли билан ҳам, углеводлар парчаланиш маҳсулотларининг  $\text{CO}_2$  ва  $\text{H}_2\text{O}$  гача оксидланиши (*аэроб гликолиз*) йўли билан ҳам ўзгаради.

Углеводларнинг анаэроб ва аэроб парчаланишида фосфатланиш процесслари рўй беради, булар эса организмда углеводларнинг парчаланишида ва бу бирикмалар энергиясидан фойдаланишда зарур звено ҳисобланади.

### **Углеводлар алмашинувининг бошқарилиши**

Нерв системаси углеводлар алмашинувига таъсир этишини биринчи марта Клод Бернар аниқлаган. Узунчоқ миядаги тўртинчи қоринча тубига укол («қанд уколи») қилинганда жигардаги углеводлар запасининг сафарбар этилишини, сўнгра гипергликемия ва гликозурия рўй беришини К. Бернар кашф этган. Углеводлар алмашинувининг олий марказлари гипоталамусда бўлади. Бу марказлар таъсирланганда углеводлар алмашинуви IV қоринча тубига укол қилингандаги каби ўзгаради. Углеводлар алмашинувининг марказлари периферияга асосан симпатик нерв системаси орқали таъсир этади. Углеводлар алмашинувига нерв системасининг таъсир этиш механизмида адреналин муҳим роль ўйнайди. Симпатик нерв системаси кўзгалганда ҳосил бўлувчи бу модда жигар ва мускулларга таъсир этиб, гликоген сафарбар қилинишига сабаб бўлади.

Углеводлар алмашинувига бош мия катта ярим шарлари пўстлоғи таъсир этади. Қийин имтиҳонни топширган студентлар, ўйинда қатнашмаса ҳам, ўз командасининг муваффақияти учун ҳаяжонланиб ўтирган запас футболчилар ва футбол мусобақасини томоша қилаётган кишилар қонида қанд миқдорининг ортиши ва ҳатто сийдик билан озгина қанд чиқиши бунга далил бўла олади.

Углевод алмашинувишнинг гуморал йўл билан бошқарилиши анча мураккаб. Бунда адреналиндан ташқари меъда ости безининг гормонлари — инсулин ва глюкагон ҳам иштирок этади. Гипофиз, буйрак усти безлари пўстлоғи ва қалқонсимон без гормонлари ҳам углеводлар алмашинувига бир қадар таъсир кўрсата олади.

## МИНЕРАЛ ТУЗЛАР ВА СУВ АЛМАШИНУВИ

### Минерал тузлар ва сувнинг организмдаги аҳамияти

Организмдаги энг муҳим физик-химиявий процессларда сув ва минерал тузлар иштирок этади. Масалан, сувда эриган минерал тузлар концентрацияси қон ва тўқима суюқлигининг осмотик босимини вужудга келтиради, организм нормал ҳаёт кечириши учун осмотик босим доим бир даражада бўлиши зарур. Қоннинг кислота-ишқор мувозанатини, қон ва тўқималарнинг актив реакцияси нисбий доимийлигини сақлашда ҳам анорганик моддаларнинг аҳамияти бор. Сўнгра, сўрилиш ва ажралиш процесслари учун аҳамиятли бўлган диффузия ва осмос ҳодисаларида минерал тузлар ва сув иштирок этади. Бундан ташқари, сув ва минерал тузлар тирик протоплазманинг коллоид ҳолатини сақлашга ёрдам беради. Организмдаги сув миқдорининг ўзгариши ва гавда суюқлиқлари билан тўқима структураларининг тузлар таркибидаги ўзгаришлар коллоидларнинг барқарорлигини бузади, натижада қайтмас ўзгаришлар рўй бериб, айрим ҳужайралар ёки бутун организм нобуд бўлиши мумкин.

Организмни сув ва минерал тузлардан маҳрум этиш оғир ўзгаришларга ва ўлимга сабаб бўлади. Одамни сувдан маҳрум қилиш уни бир неча кундаёқ ҳалок қила олади. Одам бутунлай оч қолиб, сувдан толиқмаганда ҳатто 40—45 кун яшай олади. Тўла очликда гавда вазни 40% гача камайиши мумкин, ҳолбуки организм сувдан маҳрум қилинганда гавда вазни ҳатто 10% камайганда ҳам оғир ўзгаришлар рўй беради, гавда вазнининг 20—22% камайиши эса ўлимга олиб боради.

Минерал тузларнинг муҳим роль ўйнаши бевосита кузатишларда аниқланган. Масалан, ҳайвонлар минерал тузлардан бутунлай маҳрум қилинганда, яъни *минерал очликда* организмга бошқа ҳамма озук моддалар ва сув старли киришига қарамай, ҳайвон иштаҳадан қолиб, овқатдан воз кечган, озиб-тўзиб, ўлиб қолган.

Минерал тузлар ва сувнинг доим кириб туриш зарурати шундан келиб чиқадики, организм сийдик, тер ва ахлат билан пича туз ва сув йўқотиб туради.

Турли электролитларнинг физиологик аҳамияти ҳар хил ва турли-туман. Кальций ва фосфор ионлари суяк тўқимасининг тузилишига керак. Кальций ионлари кўзғалишнинг мускул қисқариши билан боғланиши учун аҳамиятли; натрий ва калий ионлари биоэлектр потенциалларининг вужудга келиши учун зарур. Фосфат кислота қолдиғи шаклидаги фосфор ионлари энергияга бой бирикмалар (аденозинтрифосфат, креатинфосфат кислоталар ва б.) таркибига, шунингдек нерв тўқимасининг функцияларида ва модда алмашинувида муҳим роль ўйнайдиган фосфатидлар ва фосфопротеинлар таркибига киради.

Организм таркибига жуда оз миқдорда кирувчи баъзи химиявий элементлар (шунинг учун уларни микроэлементлар деб аташади), масалан, йод, рух, темир, кобальт, муҳим функционал аҳамиятга эга бўлган мураккаб органик бирикмалар синтезида иштирок этади.

Йод (катта ёшли киши организмдаги умумий миқдори 0,03 г) қалқонсимон без гормони — тироксин синтези учун зарур.

Темир организмда ғоят муҳим роль ўйнайди (организмдаги миқдори 3—5 г дан ошмайди). Темир оксидланиш процессларида ва қоннинг кислород ташишида иштирок этади. Рух карбоангидраза ферментининг таркибига киради ва инсулин гормонининг ҳосил бўлишида қатнашади. Кобальт қон ҳосил бўлиши учун зарур витамин В<sub>12</sub> нинг таркибига киради.

### Минерал тузлар алмашинуви

Организмда кальций, фосфор, калий, олтингугурт, натрий, хлор нисбатан кўп; магний, темир, йод нисбатан кам; кремний, фтор, мис, кобальт, марганец, бром, рух, мишьяк, алюминий жуда оз миқдорда бўлади.

Минерал бирикмалар ортиқча кириб турганда ҳар хил органларда запас бўлиб тўпланиши мумкин. Масалан, натрий хлорид кўпроқ истеъмол қилинганда тери ости клетчаткасидаги миқдори кескин даражада кўпайиши мумкин; натрий хлорид кам бўлган овқат истеъмол

қилинганда ва очликда NaCl запаслари сарфланади, натижада тери ости клетчаткаси ва бошқа органлардаги натрий хлорид камаяди. Тери ости клетчаткаси организмдаги *натрий* ва *хлор депоси* ҳисобланади. Бошқа элементлар ҳам ҳар хил органларда тўпланиши мумкин, масалан жигарда темир, суякларда кальций билан фосфор, мускулларда калий тўпланади. Организмга бу минерал элементлар етарли миқдорда кириб турмаса, органлардаги резервлари сарфланади. Масалан, очликда ёки кальций етарли ўзлаштирилмаганда суякларда кальций ва фосфор етишмай қолади. Худди шунга ўхшаш, хомиладорлик даврида бола организми кальцийга муҳтож бўлгани сабабли, она организмининг суякларидаги кальций сафарбар этилади.

Одам одатдагича аралаш овқатларни истеъмол қилиб турганда организми натрий хлорид (NaCl)дан бошқа минерал тузларни етарли миқдорда олиб туради. Овқат пиширган ёки тайёрлаган вақтда унга натрий хлорид (ош тузи) солиш зарур. Модомики шундай экан, овқатнинг минерал таркиби ҳақида алоҳида қайғиришнинг ҳожати йўқ.

Кўпгина минерал бирикмаларга муҳтож бўладиган ўсмир организмининг овқатига келганда аҳвол бошқача. Бола суяклари ва нерв тўқимасининг ўсиши учун овқат билан старли миқдорда кальций ва фосфор олиб туриши зарур. Бундан ташқари, бола организмда натрий, калий, магний, хлор ушланиб қолади. Гавда вазнининг 1 кг ортиши организмда 1 г натрий ушланиб қолишига боғлиқ.

Сут, тухум, гўшт, мева ва сабзавот ўсмир организмини минерал тузлар билан таъминлайдиган энг яхши манбалар ҳисобланади.

Минерал тузлар балансини ўрганиб, минерал моддалар алмашинуви ҳақида тўла маълумот олиш мумкин. Бунинг учун бирор элементнинг организмга овқат билан кирадиган ва сийдик, ахлат, тер билан чиқадиган миқдори аниқланади.

Сийдик билан асосан натрий, хлор, калий, фосфор ионлари; ахлат билан темир, кальций, магний ионлари чиқади (охирги икки элемент сийдик билан ҳам чиқарилади).

Теридаги минерал тузлар миқдорини ҳисоблаш қийинлигидан, қаттиқ терлаш вақтидаги минерал бирикмалар балансини аниқлаш кўпинча ноаниқ натижа беради.

**Натрий алмашинуви.** Натрий организмга асосан натрий хлорид (ош тузи) шаклида киради. Одатда суткасига 4—5 г натрий истеъмол қилинади, бу эса 10—12,5 г ош тузига мос келади. Аммо организмга зарур натрий миқдорини анча чеклаш мумкин. Организмга киритилувчи натрий 2—2,5 г камайтирилса, дастлабки 2 кунда натрий баланси манфий бўлади, сўнгра натрий чиқиши камайиб, мувозанат вужудга келади.

Натрий тузлари ортиқча киритилса захарланиш аломатлари пайдо бўлади. Болаларининг гавда температураси кўтарилиши мумкин, бу *туз иситмаси* деб аталади. Гавда температурасининг кўтарилишига сабаб шуки, модда алмашинуви кучаяди. Масалан, катта ёшли киши организмга 9 г натрий киритилса, модда алмашинуви 20% ортади.

Натрий организмдан асосан (киритиладиган жами натрийнинг 45% гачаси) сийдик билан чиқади. Натрий тер безлари орқали камроқ чиқади. Аммо ташки муҳит температураси ошганда натрий тер билан кўпроқ чиқиши мумкин. Шу сабабли ташки температура ортганда NaCl нинг гипертоник эритмасини истеъмол қилиш терлашни, организмнинг натрий ва сув йўқотишини кескин даражада камайтира оладн. Иссиқ кунда узок йўлга чиқишдан олдин ва иссиқ цехларда ишлаганда 10—15 г натрий хлорид истеъмол қилиш яхши натижа беради, деган маълумотлар бор.

**Калий алмашинуви.** Одам аралаш овқат еб турганда организми суткасига қарийб 2—3 г калий олади, овқатга ўсимлик маҳсулотлари, жумладан картошка солинса, организмга кирувчи калий миқдори анча ортади. Калийнинг сийдик билан чиқишини кучайтирувчи баъзи дорилар таъсирида қондаги калий камаяди (*гипокалиемиа*). Гипокалиемиа оқибатида миокарднинг қисқариш функцияси бузилиши мумкин.

**Кальций алмашинуви.** Кальций ионлари кўпгина ферментатив реакцияларга таъсир эта олади. Улар қоннинг ивишида муҳим роль ўйнайди. Мускуллар ва нерв системасининг фаолияти учун кальций ионларининг аҳамияти бор.

Катта ёшдаги одамга бир суткада 0,6—0,8 г кальций керак. Аммо овқатда кальций анча кўп бўлиши зарур, чунки кальцийнинг карбонат ва фосфат тузлари ёмон сўрилади. Шу сабабли организмга овқат билан бир суткада ҳатто 3—4 г кальций кириб турганда ҳам, кальций баланси манфий бўлиши мумкин. Хомиланинг эмбрионал тараққиёти даврида организмда 30 г кальций тўпланади. Модомики шундай экан, хомиладорлик даврида она организмининг кальцийга эҳтиёжи ортади, албатта.

Суякларнинг тузилиши учун кальций зарур, суякларда кальцийнинг қўшалок тузлари:  $\text{Ca}(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaCO}_3$  тўпланади. Суякларда кальций тўпланиши учун организм старлича фосфор олиб туриши зарур. Сутда кальций ва фосфор оптимал нисбатда бўлади.



Суяклардаги кальций миқдори қон плазмасидагига нисбатан 1000 барабар ортиқ. Суяклар организмдаги кальций депоси, резерви ҳисобланади. Суяклардаги кальций запаслари доимо янгилашиб туради. Структураси узлуксиз қайта тузилиб ва янги суяк ҳосил бўлиб тургани туфайли кальций запаслари шу тариқа янгилашиб туради. Бир гуруҳ суяк хужайралари—остеокластар фаолияти туфайли суяк моддаси емирилади ва ундан бўшаб чиқадиган кальций қонга ўтади. Иккинчи гуруҳ суяк хужайралари — остеобластар фаолияти туфайли айни вақтда қарама-қарши процесс рўй беради: қон билан келган кальций ҳисобига, емирилган суяк ўрнида янгиси ҳосил бўлади. Шундай қилиб организмда суяк билан қон ўртасида доимо кальций алмашилиб туради.

Баъзан, кальций ва фосфор етарлича кириб турганда ҳам организмда нормал миқдорда тўпланмаслиги мумкин. Витамин D йўқлигидан келиб чиқадиган рахит касаллигида ва паратиреоид безлар гормони етарлича ҳосил бўлмаганда авж олувчи тетанияда кальций алмашинуви бузилиб, кальций организмдан сийдик ва ахлат билан кўи чиқиб кетади.

**Темир алмашинуви.** Организмдаги темирнинг деярли ҳаммаси оксиллар билан комплекс бирикмалар ҳосил қилган ҳар хил органик бирикмалар шаклида; фақат озгинаси ион ҳолида бўлади. Темир гемоглабин ва миоглобин таркибига, шунингдек каталаза ва пероксидаза ферментлари билан цитохром таркибига киради. Бу моддалар қоннинг кислород ташишида ва оксидланиш процессларида қатнашади. Темирнинг оксиллар билан ҳосил қилган бошқа бирикмаларидан трансферрин билан ферритинни айтмб ўтаамиз; *трансферрин* — темирни қон оқими билан ташийдиган оксил, *ферритин* эса жигар билан талокдаги оксилдир. Ферритиндаги темир запас бўлиб, гем синтезига кетади.

Темир асосан ўн икки бармоқ ичакнинг юқори қисмида сўрилади. «Нишонли» радиоактив темирни овқатга кўшиб бериш тажрибаларининг кўрсатишича, нормал итда темир ёмон сўрилар экан. Қон йўқотишдан сўнг эса темир тез сўрилади ва бир неча соатдап кейин уни ферритин ва гемоглобин таркибида топиш мумкин.

Одамга бир суткада 10—30 мг темир керак. Айниқса ўсмир организмда ва ҳомиладор аёлларда темирга эҳтиёж катта бўлади.

**Хлор алмашинуви.** Организмда хлор асосан натрий хлорид шаклида тўпланади. Организмга хлор кўп киритилганда организмдаги жами миқдорнинг 1/3 қисми терида бўлиши мумкин. Шунинг учун терини организмда хлорнинг асосий депоси деб ҳисоблаш мумкин.

Хлор организмдан сийдик ва ахлат билан, шунингдек озгинаси тер билан доим чиқиб туради. Ташқи температура юқори бўлганда тер безлари орқали хлор чиқиб кетиши кескин даражада кучаяди.

**Фосфор алмашинуви.** Фосфор кўпгина органик моддаларнинг оралик алмашинувида иштирок этади. Айниқса углеводлар алмашинувида ва мускулнинг қисқариш механизмида. фосфатланишнинг аҳамияти катта. Фосфор организмнинг химиявий динамикаси ва организм фаолиятида ғоят катта аҳамиятга эга бўлган макроэргик (энергияга бой) бирикмалар таркибига киради.

Фосфор натрийли ва калийли тузлар шаклида, шунингдек осон сўрилувчи фосфорли эстерлар шаклида ўзлаштирилади. Фосфор буйраклар ва ичак орқали чиқиб кетади. Суякларда фосфор йиғилиши ғоят катта аҳамиятга эга.

Одамга бир суткада 1—2 г фосфор зарур. Организмга киритилган фосфорнинг кўпчилиги суяк ва мускул тўқималарида тўпланади. Организмга радиоактив фосфоризотопи юборилгандан 4 соат кейин, киритилган миқдорининг 48% суяк тўқимасида ва 25% мускул тўқимасида топилади.

## Сув алмашинуви

Организмда химиявий тоза сув йўқ: унда кристаллоидлар эриган ёки сув коллоидлар билан боғланган бўлади. Организмдаги сувнинг уч тури ажратилади:

1) хужайра ичи ва сиртидаги суюқликларнинг *эркин суви* органик ёки анорганик бирикмалар эритувчиси ҳисобланади;

2) *боғланган сув* коллоидлар таркибига кириб, уларнинг бўкишига сабаб бўлади;

3) *конституцион*, ёки *молекула ичидаги сув* оксил, ёғ ва углеводлар таркибида бўлиб, улар оксидланганда юзага чиқади.

Организмдаги эркин ва боғланган сув миқдорини қон оқимида. «нишонланган» сув (дейтерий оксиди — D<sub>2</sub>O) юбориб аниқлаш мумкин. Катта ёшдаги эркак гавдасида 61% ва катта ёшдаги аёл гавдасида 51% сув борлиги шу метод билан аниқланган. Янги туғилган болада сув кўпроқ—80% бўлади. Ҳар хил орган ва тўқималардаги сув миқдори вазнига нисбатан ҳар хил. Суякларда (22%) ва ёғ тўқимасида. (30%) сув ҳаммадан кам. Мускуллар вазнининг 70% ини ва ички органлар вазнининг 76—86% ини сув ташкил этади. Қондаги сув миқдори кўпроқ (92%) ва доимий бўлади. Қонга кўп сув ўтганда

қондаги сув миқдори ортмай, тұқималардаги сув миқдори ортади. Худди-шунингдек, гавдадаги сув камайганда қондаги сув миқдори салгина камаяди, тұқималар эса анчагина сувдан махрум бўлади. Тұқималар, жумладан тери ости клетчаткаси организмда сув депоси ҳисобланади.

Ташқи муҳитдаги оддий температура ва намликда катта ёшли одамнинг суткалик сув баланси тахминан 2,2—2,8 л. Организм бир суткада сийдик билан 1,5 л, тер билан 400—600 мл, нафасдан чиқадиган, ҳаво билан 350—400 м ахлат билан 100—150 мл сув йўқотади. Йўқотилган сувнинг ўрни ичилган сув (ўртача 1,5 л), овқат таркибидаги сув (ўртача 600—900 мл) ва оксидланиш процессида ҳосил бўлган сув. (300—400 мл) билан тўлиб туради.

Суткалик сув баланси кўп ўзгариб туради. Юқори температурада ва сув алмашинуви бузилганда сув кўп йўқотилганига яраша суткалик эҳтиёжи ортади. Овқат характери сув эҳтиёжига кескин таъсир этади. Шўр овқат истеъмол қилинган сувга эҳтиёж ортиб, чанқов сезгиси вужудга келиши ҳаммага маълум.

### Сув ва туз алмашинувининг бошқарилиши

Организм ички муҳитининг осмотик босими доим бирдай туриши ҳаёт учун муҳим бўлиб, сув ва тузлар миқдорида боғлиқ. Организмга кирадиган ва ундан чиқадиган сув ва тузлар миқдори бошқарилиб туриши туфайли организм ички муҳитининг осмотик босими доим бир даражада туради. Чанқов сувга эҳтиёж (сувсираш) ифодасидир, ичиладиган сув миқдори шу эҳтиёжга боғлиқ. Тузсираш эса тузга эҳтиёж ифодаси ҳисобланади. Тузсираш шунда намоён бўладики, ҳайвонлар узоқ вақт тузсиз овқат егандан кейин кўп миқдордаги тузни иштаҳа билан ейди ёки, аксинча, организмда туз ҳаддан ташқари кўп бўлганда туздан воз кечади. Организмдан сув ва тузларнинг чиқиб кетиши нерв системасининг ва гуморал факторларнинг буйрақларга ва тер безларига таъсир этиши йўли билан бошқарилади.

Сув ва туз алмашинувининг бошқарилишида гипоталамус орқа бўлагининг гормони — *вазопрессин* ва буйрак усти безлари пўстлоғининг гормонлари — *минералокортикоидлар*нинг аҳамияти катта. *Вазопрессин* сувнинг буйрақлар орқали чиқиб кетишини камайтиради, *минералокортикоидлар* эса натрийни организмда ушлаб қолиб, хужайрадан ташқаридаги тұқима суюқлиғини кўпайтиради (бу *ишига* сабаб бўлиши мумкин) ва организмдан калий чиқиб кетишини кучайтиради.

Сув ва туз алмашинувини бошқарувчи марказ оралик мияда — гипоталамусда. Бу ерда электролитлар концентрациясининг ўзгаришига сезувчан бўлган махсус нерв хужайралари — *осморецепторлар* бор. Ана шу хужайраларнинг қўзғалиши рефлектор реакцияларга сабаб бўлади, қоннинг ўзгарган осмотик босим доимийлиги бу реакциялар туфайли аввалги аслига келиши мумкин.

### ВИТАМИНЛАР

Одам ва ҳайвонларнинг овқатланиши учун зарур бўлиб оқсил, ёғ, углеводларга ёки уларнинг парчаланиш маҳсулотларига қирмайдиган химиявий табиати жиҳатдан ҳар хил органик бирикмаларни *витаминлар* деб аташади. Улар организмнинг ўсишига, модда алмашинувида ва организмнинг физиологик ҳолатига кучли ва бир қадар специфик таъсир кўрсатади. Витаминлар организмда ҳар хил каталитик функцияларни ўтайди ва бошқа озуқа моддаларга нисбатан жуда оз керак бўлади. Овқат билан муайян витамин кириб туришига муҳтож бўладиган ҳайвонлар организмда витамин ё бутунлай ҳосил бўлмайди, ё кам ҳосил бўлиб, физиологик эҳтиёжларни қондиришга кифоя қилмайди. Асосан ўсимликлар витаминлар манбаи ҳисобланади, ўсимликларда витаминлар ёки организмда витаминларга айланивчи моддалар, яъни *провитаминлар* синтезланади. Одам овқат билан ўсимлик ёки ҳайвон витаминларини олиб туради. Ҳайвонлардан олинадиган масалликларда витаминлар борлигига сабаб шуки, овқат билан истеъмол қилинадиган ёки провитаминлардан синтезланадиган витаминлар ҳайвонларнинг баъзи органларида тўпланиши мумкин.

Одам 16—18 витаминга мухтож. Уларнинг кўп қисмини организм овқат билан олиб туриши зарур. Баъзи витаминлар ичак микрофлорасида синтезланади ва сўрилади, шу сабабли улар ҳатто овқатда бўлмаганда ҳам, бу витаминларнинг камлиги организмга сезилмайди.

Турли витаминларнинг химиявий тузилиши ва биологик таъсири ҳар хил. Витаминларнинг бу қисми организмда *ферментларнинг актив (простетик) группаларини* ҳосил қилувчи манба ҳисобланади. Айни вақтда айрим витаминлар фосфатланади. Таркибига муайян витамин кирадиган актив группа сўнгра оксил билан бирикиб, фермент функциясини касб этади. Бу фактларнинг аниқланиши, биринчидан, витаминларнинг модда алмашинувида таъсир этиш механизмини, иккинчидан, организмга витаминлар нима учун жуда оз миқдорда, яъни мил-лиграммнинг бир неча бўлагича зарурлигини тушунтириб берди.

Овқатда аксари витаминларнинг бўлмаслиги бир неча вақтдан сўнг ўлимга сабаб бўлади, витаминлар етишмаганда эса ҳар хил касалликлар келиб чиқади.

Витаминларни Н. И. Лунин кашф этган. Организм нормал физиологик ҳолатда бўлиши учун ҳайвонлар овқатида оксил, ёғ, углеводлар, минерал тузлар ва сувдан ташқари, у вақтда ҳали маълум бўлмаган яна қандайдир озиқ моддалар зарурлигини 1880 йилда Н. И. Лунин исбот этган. Бу хулоса ҳайвонлар устидаги тажрибаларга асосланган эди, бу тажрибаларда сичқонларнинг бир группаси сут билан боқилган, иккинчи группасига эса сунъий овқат — қанд, ёғ, сув оксили (казеин), сут таркибида бўладиган тузлар ва сув берилган. Сичқонларнинг биринчи группаси нормал ўсган бўлса, иккинчи группаси нобуд бўлган.

Н. И. Лунин тажрибаларидан 16 йил кейин Индонезияда ишлаган врач Эйкман организмга овқатнинг қандайдир қўшимча факторлари кераклигини маълум қилди. Унинг кузатишларида товуқлар тозаланган (яъни иўсти артилган) гуруч билан узок вақт боқилганда касал бўлиб, ўлиб қолди. Товуқлар касаллиги ўша вақтда Япония, Хитой ва бошқа баъзи мамлакатларда кенг тарқалган «бери-бери» деган касалликка жуда ўхшар эди. Товуқлар овқатига гуруч кепаги қўшилганда бу касаллик тузланган.

Витаминлар 1910—1912 йиллардан кенг ўрганила бошлади. «Витаминлар» терминини 1912 йилда К. Функ таклиф этган. У мазкур моддалар ҳаёт учун зарур, деб хулоса чиқарган (*Vita*— ҳаёт, витаминлар — ҳаёт аминлари демакдир). Лекин амин группаси бу моддаларнинг характерли белгиси эмаслиги кейинчалик аниқланди, чунки уларнинг кўпчилигида азот йўқ, шунга қарамай, «витаминлар» термини фанда ўрнашиб қолган.

Овқатда бирор витамин бўлмаса, *авитаминоз* деган патологик ҳолат рўй беради, овқатда витамин етишмаганда эса *гиповитаминоз* пайдо бўлади. Турли авитаминозлар ва гиповитаминозлар (масалан, лавша, рахит, паллагра, полиневрит ва бошқалар) клиник белгилари билан фарқ қилади ва бутунлай бошқа-бошқа касалликлар ҳисобланади. Организмга тегишли витаминни киритиб, ҳар бир авитаминоз ёки гиповитаминознинг олдини олиш ёки тузатиб юбориш мумкин.

Авитаминозларда юзага чиқадиган кўпгина ҳодисалар, ҳар қалай овқатда витамин йўқлиги сабабли организмда баъзи ферментлар ҳосил бўлишининг бузилиш натижаси, яъни «аферментоз» натижасидир.

Кишиларда учрайдиган авитаминозларнинг кўпчилигини ҳайвонлар устида тажриба қилиб вужудга келтириш мумкин. Аммо ҳайвонларнинг ҳаммаси авитаминозлар билан бир хилда оғрийвермайди. Масалан, қушларда лавша (цинга) касаллигини вужудга келтириб бўлмайди, ҳолбуки денгиз чўчкачаларининг бу касаллик билан оғриши осон. Шу сабабли, бирор авитаминоз ўрганилганда, овқатда шу витамин йўқлигидан тез касалланадиган ҳайвон таппаб олинади.

Экспериментал ҳайвонларда авитаминоз ёки гиповитаминозни ҳосил қилиш учун уларга сунъий овқат аралашмаси берилади ёки маълум витаминлар бўлмаган, лекин оксил, ёғ, углеводлар, минерал тузлар ва сув етарли миқдорда бўлган озуқа билан боқилади.

Овқатда витаминлар етарли бўлса-ю, сўрилмаса (ҳазм йўли касалликларида) ёки организмда ўзлаштирилмаса авитаминозлар гиповитаминозлар вужудга келиши мумкин. Бундай авитаминоз ва гиповитаминозлар иккиламчи деб аталади.

Одам нормал овқатланса-ю, витаминларга эҳтиёж ошган бўлса, масалан, ҳомиладорлик даврида, ўсиш даврида, юқумли касалликларда, антибиотиклар истеъмол қилинганда гиповитаминоз вужудга келиши мумкин.

Витаминларни лотин алифбоси ҳарфлари билан кўрсатишади ва химиявий ёки физиологик номлари билан аташади (физиологик номи витаминнинг таъсирига қараб берилади). Витаминлар группасидаги дастлабки моддалар эндиgina кашф этилиб, уларнинг химиявий

табиати ҳали аниқланмаган вақтда уларни лотин алифбосидаги ҳарфлар билан кўрсатиш таклиф этилган эди.

Ҳамма витаминларни иккита катта гурпуага ажратишади: 1) сувда эрийдиган витаминлар; 2) ёғда эрийдиган витаминлар. *Сувда эрийдиган витаминларга* витамин В ларнинг катта группаси, витамин С (аскорбин кислота) ва витамин Р киради.

Витамин В лар группасига витамин В<sub>1</sub> (тиамин), витамин В<sub>2</sub>(рибофлавин), витамин В<sub>6</sub> (пиридоксин), витамин В<sub>12</sub> (цианкобаламин), витамин РР (никотинамид), патотен кислота, биотин, фолий кислотаси, холин ва бошқа баъзи моддалар киради.

*Ёғда эрийдиган витаминларга* витамин А) билан витамин А (ретинол билан дегидроретинол), витамин В (эргокальциферол), витамин Е (токоферол), витамин К (филлохинон) киради.

Кўпчилик витаминлар одам организмида тез парчаланиб кетади ва организмда тўпланмайди, шунинг учун улар одам организмига доим овқат билан кириб туриши шарт . Бу А,D,B<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, РР ва С га тааллуқли.

Одамга бир суткада зарур витаминлар миқдори қуйидаги таблицада кўрсатилган.

Витаминлар	A	B <sub>1</sub>	B <sub>2</sub>	C	PP	D [интернационал бирликлар] <sup>1</sup>
	миллиграмм ҳисобида					
Катта ёшли одам . . . . .	1	2—3	2	50—75	12—20	100 гача
Ҳомиладор ва эмизувчи аёллар	2—2,5	3	2	75—100	18—20	500—1000
7 ёшгача болалар . . . . .	1	1	2	35	12	500—1000
7 ёшдан ошган болалар . . .	1	1,5—2	2	50	12	500—1000

<sup>1</sup> 1 интернационал бирлик 0,000025 мг соф витамин D га тенг.

## Витамин В<sub>1</sub>(тиамин)

Овқатда витамин В бўлмаса, одамларда *бери-бери*, ёки *полиневрит* деб юритиладиган авитаминоз пайдо бўлади. Бу авитаминознинг характерли белгиси шуки, нерв системаси зарарланади, ҳаракатлар, жумладан юриш бузилади ва фалажлар вужудга келади.

Бери-бери касаллиги билан оғриган одам оёғини судраб босади, оёғига кишан солинган одамга ўхшаб юради. Касалликнинг бошларида енгил чарчаш, иштаҳанинг йўқолиши, юрак уриши, оёқ оғриғи каби симптомлар пайдо бўлади. Секин-аста баъзан эса тезда сезувчанлик ва юриш каттиқ бузилади ёки қўл-оёғи фалаж бўлади, чўпдай озиб кетади ва нафас мускуллари фалажланиб, бемор ўлиб қолади. Бошқа кишилар касалланганда қон айланиши рўйи рост бузилади, баданга шиш келади, мускуллар атрофияланади. Одам витамин В бўлмаган овқатни 30—90 кун истеъмол қилгандан кейин касалланиши кузатишлардан маълум.

Қушлар, оқ қаламушлар, итларни тозаланган гуруч билан боқиб еки тозаланмаган гуручни автоклавда 120 ° да 2- 3 соат сақлагандан кейин бериб, бу ҳайвонларда авитаминоз В, ни вужудга келтириш мумкин. Авитаминоз В ҳайвонларда, одамлардаги каби талваса тутиши, ҳаракатлар бузилиши ва фалажлар пайдо булиши билан давом этади.

В<sub>1</sub> авитаминозида модда алмашинувининг бузилиш сабаби шуки организмда карбоксилаза ва дегидраза ферментларининг актив группаси витамин В<sub>1</sub> (тиамин) дан ҳосил бўлади. Карбоксилаза пирозум кислотанинг сирка альдегид ҳосил қилиб парчаланишини катализлайди, дегидраза — пирозум кислотанинг сирка кислотасигача парчаланишида иштирок этади. Тиаминнинг етишмаслиги ёки йўқлиги шу ферментларнинг ҳосил бўлишига тўсқинлик қилади, натижада ҳамма органларда, жумладан нерв системасида модда алмашинув процесслари бузилади. В<sub>1</sub> авитаминозида аминокислоталар алмашинуви, углеводлар ресинтези нерв системада ацетилхолин ҳосил бўлиши бузилади.

Пиво ачитқиси, гуруч кепаги, бугдой (унгани), сули уни, ёнғоқ, мол жигари, тухум сариғи, ловияда витамин В<sub>1</sub> кўп.

Тиаминли масаллиқлар 120° гача қиздирилса бу витамин парчаланиб кетади. Витамин В (бошқача айтганда тиамин) синтез қилиб олинган ва саноатда ишлаб чиқарилади. Синтетик витамин В препаратин ишлаб чиқариш туфайли озиқ-овқатни сунъий йўл билан витаминлаш, яъни уларга (масалан, нонга) шу витамин препаратларини қўшиш жорий

қилинди.

Организмда тиамин айтарлиқ тўпламагани сабабли, у овқат билан иложи борица бир меъёрда истеъмол қилиб турилиши зарур. Катта ёшли одам 5—6 кунгача шу витаминнинг суткалик миқдоридан ярмини олиб турса, гиповитаминоз белгилари пайдо бўла бошлайди: ланжлик, чарчаш, юрак ўйнаши, юрак санчиши, оёқларнинг йиғилиб қолиши, баданга текканда унинг безиллаши қайд қилинади. Одам бир неча миллиграмм витамин В<sub>1</sub> истеъмол қилгандан бир неча соат кейин гиповитаминознинг ҳамма белгилари йўқолади.

### **Витамин В<sub>2</sub> (рибофлавин)**

Овқатда витамин В<sub>2</sub> бўлмаса ёш ҳайвонлар ўсишдан тўхтади, териси ва кўзи зарарланади. Бу витамин флавин билан беш атомли спирт — рибитол бирикмаси бўлиб *рибофлавин* деб аталади. У масаллиқлардан химиявий жиҳатдан тоза ҳолда ажратиб олинган ва синтез қилинган. Рибофлавин препаратлари витамин В<sub>2</sub> сиз овқат билан боқилаётган ҳайвонларнинг бўйини ўстиради.

Рибофлавин осон оксидлана ва қайтарила олади, лекин унинг оксидланиш-қайтарилиш хоссаларини қайтариш осон. Рибофлавиннинг фосфат эфири оксидланиш-қайтарилиш процессларида иштирок этувчи бир неча ферментнинг коферменти таркибига киради. Варбург айтишда топган *сарик нафас ферменти*; камида 13 хил аминокислотанинг оксидланишда қатнашадиган фермент — *аминокислоталар оксидазаси*, дегидратация қилувчи ферментлар — *диафораза ва цитохромредуктаза*, пуринларнинг оксидланишини катализловчи *ксантиноксидаза*, альдегидларнинг оксидланишига ёрдам берувчи ферментлар, жумладан *глюкозооксидаза* шундай флавинол ферментларга киради.

Ҳайвон организми рибофлавинни синтезламайди, шу сабабли у овқат билан кириб туриши зарур. Организмда бу витамин запаси кўп эмас, чунки витамин организмга овқат билан қанча кўп кирса, ўшанча куп чиқиб кетади. Бола эмизадиган аёллар ва ҳайвонларда овқат билан истеъмол қилинган рибофлавин сутга ўтиб, наслнинг бу витаминга эҳтиёжини қондиради. Одамга бир суткада 2 мг чамаси рибофлавин зарур.

Рибофлавин ачитқи, помидор, исмалоқ, карам, галласимонлар донида, ҳайвонларнинг баъзи органлари (буйрак, жигар, мия) да ва тухумда куп бўлади.

Рибофлавин ҳайвон ва ўсимлик тўқималарида кенг тарқалгани сабабли, одамда рибофлавин авитаминози жуда кам учрайди. Бу авитаминозда одамнинг лаб шиллиқ пардаси яллиғланади, ёрилади ва пўст билан қопланади. Шунингдек тери ва кўз мугуз пардаси зарарланади, бу парда каттиқ яллиғланса, хира тортиши (кўзга оқ тушиши) мумкин.

### **Антипеллагрик фактор (никотинамид — витамин РР)**

Никотин кислота ва унинг амиди витамин ҳисобланади, овқатда бу витамин бўлмаса одамда *пеллагра* деган оғир касаллик рўй беради. Шунинг учун бу моддалар витамин РР (*pellagra preventive* — пеллагранинг олдини олувчи сўзидан) деб аталади. Пеллагра бўлган одамда «учта Д» кузатилади — номи Д ҳарфидан бошланувчи учта симптом: *дерматит* — терининг зарарланиши, *диарея* — ич кетиш ва *деменция* — психика бузилиши.

Пеллагра кичик дозадаги никотин кислотаси ёки унинг ҳосиллари билан даволаб тузатилади, буларнинг ичида активроғи — никотинамиддир.

Никотинамид иккита муҳим коэнзим таркибига киргани учун, модда алмашинувининг кўп процессларида иштирок этади. Углеводлар парчаланганда ва оксидланиш-қайтарилиш процессларида рўй берувчи 40 га яқин химиявий реакцияларни коэнзимлар катализлайди.

Кўп сут эмизувчилар организмда никотин кислота билан никотинамид триптофандан синтезланиши мумкин. Шунинг учун витамин РР сиз, лекин триптофанга бой оқсиллар истеъмол қилиб турилганда пеллагра белгилари пайдо бўлмайди.

## Витамин В6 (пиридоксин)

Витамин В<sub>6</sub> бир-бирига яқин витаминлар группасидир. Улардан организмга кўпроқ аҳамиятлиси — *пиридоксиндир*, бу витамин организмда пиридоксальфосфатга айланади; пиридоксальфосфат эса бир қанча ферментларнинг актив группасидир.

А. Е. Браунштейн ва бошқаларнинг кўрсатишича, пиридоксин ҳосилалари аминокислоталар алмашинувида иштирок этади: амин группасини бир аминокислотадан иккинчисига ўтказди (қайта аминланиш реакцияси) ва аминокислоталарни декарбоксиллайди. Бундан ташқари, пиридоксин яна бир группа сульфгидрил группаларни ўтказишда ва ёғ алмашинувида (хусусан тўйинмаган кислоталар алмашинувида) қатнашади.

Ҳайвон овқатида пиридоксин бўлмаганда териси яллиғланган (дерматит), қон таркиби ўзгарган (анемия пайдо бўлган ва лимфоцитлар камайган) ва талваса тутган. Одамдаги пиридоксин авитаминози кузатилгани ҳақида айрим маълумотлар бор; айна вақтда анемия пайдо бўлганлиги ва талваса тутганлиги қайд қилинган.

Пиридоксин ичак бактерияларида синтезланади. Шунинг учун бу витамин овқатда бўлмаса ҳам, одам унга эҳтиёж сезмайди. Аммо ичак бактерияларининг ривожланиши замонавий кучли антибиотиклар билан тўхтатилган бўлса, пиридоксин авитаминози пайдо бўлиши мумкин.

Одамга бир суткада қарийб 2—3 мг пиридоксин зарур. Ачитқи, жигар, буйрак, мускуллар витамин В<sub>6</sub> га бой.

## Пантотен кислота

Пантотен кислота ҳамма хужайраларнинг ўсиши учун аҳамиятли бўлиб, жуда кенг тарқалган (унинг «пантотен» деган номи шундан олинган, грекча бу сўзнинг маъноси — ҳар қаерда бор демакдир). Экспериментал ҳайвонлар овқатида пантотен кислота етишмаслиги натижасида ўсиш тўхтади, гавда вазни камайдди, тери патологик ўзгаришга учрайди, соч оқаради, анемия пайдо бўлади, буйрак усти безлари зарарланади; итлар талвасага тушиб, ўлиб қолади.

Пантотен кислота организмда рўй берадиган бир қанча химиявий ўзгаришларда иштирок этувчи ацетилкоэнзим А таркибига киради.

Одамга бир суткада 5—10 мг пантотен кислота керак; одам аралаш овқатлар еб турганда бу витаминга эҳтиёж тўла қопланади.

## Биотин (витамин Н)

Одамда биотин етишмаганда териси зарарланади, иштаҳаси бузилади, дармони қурийди, уйқучан бўлиб қолади.

Ди- ва трикарбон кислоталарнинг карбоксилланишида (СО<sub>2</sub> бириктиришида) иштирок этувчи ферментларнинг актив группаси таркибида биотин бор. Сут эмизувчиларга биотинсиз овқат бериб, унинг авитаминозини вужудга келтириб бўлмайди, чунки биотин ичак бактерияларида синтезланади. Одам ичагида ҳосил бўладиган биотин сўрилиб, овқатдаги миқдоридан кўпроқ миқдорда буйраклар орқали чиқиши аниқланган. Аммо, овқат билан хом тухум оқи (оқсили) ичакка кирса биотин авитаминози пайдо бўлиши мумкин. Бунинг сабаби шуки, тухум оқсилида *авидин* деган оқсил жисм бор, бу модда биотин билан қушилиб, эримайдиган ва ҳазм ферментлари билан парчаланмайдиган комплекс ҳосил қилади. Шу сабабли биотиннинг сўрилиши бузилади, натижада биотин авитаминози вужудга келади.

Ичак микрофлорасида биотин синтезланишини сусайтирувчи сулфаниламидларнинг катта дозалари истеъмол қилинганда одамда биотин етишмай қолиши мумкин.

## **Фолий кислота**

Организмда фолий кислота етишмаганда қон ҳосил бўлиши бузилади, кўмикда қон таначаларининг етилиши ва қонга ўтиши тўхтади. Натижада анемия ва лейкопения (қонда лейкоцитларнинг камайиши) пайдо бўлади. Бундай авитаминоз денгиз чўчкачалари, итлар, маймунлар устидаги тажрибада вужудга келтирилган. Одам организмига фолий кислота овқат билан киради ва ичак микрофлорасида ҳам синтезланади. Шу сабабли одамда фолий кислотасинг етишмаслиги кам учрайдиган ҳодисадир. Аммо ичак микрофлорасининг ўсишини тўхтатувчи айрим дорилар истеъмол қилинганда ва овқатда фолий кислота етишмаганда тегишли авитаминоз пайдо бўлиши мумкин,

## **Витамин В12 (цианкобаламин)**

Витамин В12 — порфирин қаторининг кобальтли мураккаб комплекс бирикмасидир. Бу витамин бир қанча моддалар, хусусан нуклеин кислоталар алмашииувида иштирок этиб, нормал қон ҳосил қилиш учун катта аҳамиятга эга. В12 авитаминози ёмон камқонлик вужудга келишида намоён бўлади, бунда эритропоз (яъни эритроцитларнинг ҳосил бўлиши) ва нерв системасининг функцияси бузилади. Организмга витамин В12 киритиш кучли шифобахш таъсир кўрсатади ва кўмикнинг қон яратиш функциясини аввалги аслига келтиради. Шундай натижа олиш учун бир миллиграмм витамин В12 нинг мингдан бир неча бўлаги кифоя. Ёмон камқонликда соф витамин В12 тери остига ёки қонга юборилгандагина таъсир кўрсатади, чунки бу беморларнинг ичагидан витамин В12 сўрилмайди. Витамин В12 ни организм ўзлаштириши учун меъда безлари мукопротеид ишлаб чиқариши зарур, бу фактор бир неча ўн йил илгари кашф этилган ва Кастлнинг «ички фактори» деб аталган. Ёмон камқонликда ана шу факторнинг ҳосил бўлиши бузилади ва овқат билан кирувчи витамин В12 ўзлаштирилмайди.

Шундай қилиб, ёмон камқонликда намоён бўлувчи В12 авитаминози иккиламчидир, чунки у овқатда витамин етишмаслигидаи эмас, балки ҳазм йўлидан сўрилмаслиги сабабли келиб чиқадиган иккиламчи касалликдир. Жигар ва буйрак витамин В12 га анча бой.

## **Витамин В15 (пангам кислота)**

Пангам кислота глюкон ва сирка кислоталар мураккаб эфирининг азотли ҳосиласи бўлиб, 4 та метил группаси бор. Бу модда кўпчилик ўсимликларнинг уруғидаи топилган, унинг номи ҳам шундан олинган (пан—ҳар қаерда, гами—уруғ). Пангам кислота отнинг қонидан ва жигаридан ажратиб олинган. Пангам кислота ҳужайраларда кислород сарфланишини кучайтиради ва организмда алкогольнинг оксидланишига ёрдам беради. Юрак ва томирларнинг баъзи касалликларипи даволашда пангам кислота ишлатилади.

## **Холин**

Организмда холин ҳосил бўлиши ёки унинг овқат билан тайёр ҳолда кириши ёғларнинг нормал алмашинуви ва фосфолипидлар синтезланиши учун зарур.

Ҳайвонлар овқатида холин ёки холинли фосфолипидлар (масалан, лецитин) бўлмаса, жигарини ёғ босади. Овқатга холин кўшиб, бу касалликни тез тузатиш мумкин; айна вақтда жигардаги ёғ кислоталари камаяди. Сабаби шуки, холин борлигидан жигарда фосфолипидлар синтезланади, булар эса жигардан бошқа органларга тез етказиб берилади. Организмда метионин деган аминокислотадан холин синтезланиши мумкин. Метионин кўплаб киритилса, овқатда холин бўлмаганда ҳам жигарни ёғ босмайди. Холин яна ацетилхолин ҳосил бўлишига ҳам хизмат қилади.

## Витамин С (аскорбин кислота)

Овқатда витамин С етишмаса ёки кам бўлса, одам лавша (скорбут) касаллиги билан оғрийди.

*С авитаминози* — лавшада милк қонайди, юмшайди. тишлар бўшашиб, тушиб кетади, мускулларга, терига ва бўғимларга қон қуйилади; суяк тўқимаси жуда ғовак, мўрт бўлиб, суяклар салга синади; умумий дармонсизлик, озғинлик, нерв системаси функциясининг бузилиши тобора кучаяди. Организм витамин С дан узоқ вақт маҳрум қилинса озиб-тўзиб ёки юқумли касалликларга чалиниб, ўлиб қолади. Бунга сабаб шуки, С авитаминозида организмнинг юқумли касалликларга қарши чидама камаяди.

Аҳолининг озиқ-овқат таъминоти қийинлашган даврларда, экинлар ҳосили бўлмаганда, уруш даврида, мева ва сабзавот етишмаганда лавша кенг тарқалади. Утмишда денгизчилар узоқ сузганда ёки қутбчилар Чекка Шимолда қишлаб қолганда гўшт ва сабзавот запаслари тамом бўлиб лавша касаллигига дучор бўлар эдилар. Бу касалликнинг келиб чиқишида овқатнинг аҳамияти борлигини қадимданок шундай фактларга асосланиб кўрсатишган (В. В. Пашутин).

Организмда витамин С нинг етишмаслиги, яъни *С гиповитаминози* кўпроқ учрайди. Бунда қуйидаги белгилар пайдо бўлади: киши бўшашиб тез чарчайди, мускуллари қувватсизланади, боши айланади, милки қонаб туради, юқумли касалликларга қарши чидама камаяди.

Витамин С химиявий тоза ҳолда ажратиб олинган, синтез қилинган ва саноат йўли билан ишлаб чиқарилади. Бошқача айтганда, у *аскорбин кислота*, яъни скорбутнинг пайдо бўлишига рўл бермайдиган модда деб аталади.

Аскорбин кислота ҳужайралардаги оксидланиш-қайтарилиш процессларида иштирок этади ва оксилни парчаловчи ферментларни активлайди.

Катта ёшдаги одамга бир суткада 50—75 мг аскорбин кислота керак. Оғир жисмоний ишда, айниқса иссиқ цехда ишлаганда, кўпгина оғир касалликларда, ҳомиладорликда витамин С га суткалик эҳтиёж ошади.

Кўп ҳайвонлар организмда витамин С синтезланади. Одам, маймун, денгиз чўчкачаси организмда аскорбин кислота синтезланмайди, шунинг учун улар овқат билан витамин С олиб туриши керак.

Аскорбин кислота жуда кўп маҳсулотларда бўлади. Айниқса, карам, помидор, лимон ва апельсин, қора смородина, гаримдори, укроп, уган дон, савзи, лавлаги, ловия, картошка витамин С га бой. Наъматак мевасида ва думбул ёнғоқда аскорбин кислота жуда кўп.

## Витамин Р (ўтказувчанлик витамини)

Бир группа ўсимлик пигментлари — флавоноидлар витамин Р термини билан аталади. Организмда флавоноидлар бўлмаса капиллярлар ўтказувчанлиги ошади ёки девори мўрт бўлиб қолади. Натижада тери ва бошқа органларга қон қуйилади. Лавшанинг баъзи симптомлари Р-авитаминозининг натижасидир. Лимон пўстидан олинган (гесперидин), гречиха баргларида олинган (рутин) ва чой дарахтининг яшил баргидан олинган уч хил модда витамин Р каби таъсир этар экан. Бу моддалар организмга киритилганда капиллярлар ўтказувчанлигини камайтириб, шифобахш таъсир кўрсатади.

## Витамин А (ретинол)

Витамин А — одамлар билан ўсимликхўр ҳайвонлар ичагида ва жигарида ҳосил бўладиган, ёғда эрийдиган моддадир. Витамин А аксари ўсимликларда синтезланадиган пигмент — *каротиндан* ҳосил бўлади. Бу витамин ҳосил бўлаётганда каротин молекуласи каротиназа ферменти таъсирида икки молекула витамин А га парчланади. Витамин А химиявий



структураси аниқланган ва *ретинол* деб аталади. *Дегидроретинолда* ҳам витамин А хоссалари бор.

Ёш ҳайвонлар витамин А сиз сунъий овқат аралашмаси билан боқилганда ўсишдан тўхтади ва кўзининг мугуз пардаси зарарланади.

Одам овқатида витамин А бўлмаса эпителий тўқимаси зарарланади: кўз конъюнктивасининг эпителийси қуриydi ва мугузланади; мугуз пардаси ириб, хира тортади. Оғир ҳолларда витамин А билан даволангандан кейин ҳам кўзда оқ қолади. Бошқа органлар: тери, нафас йўллари, қовуқ, сийдик йўллари ва ичак эпителийси ҳам ўзгаради хусусан мугузланади.

Организмда витамин А етишмаслигининг дастлабки симптоми— гира-ширада кўз кўрмаслиги, яъни *шапкўрликдир*. Бунинг сабаби шуки, А гиповитаминози ва авитаминозида кўз тўр пардасининг таёқчаларидаги кўрув пурпури камаяди, кўрув пурпури эса витамин А ҳосиласи билан опсин оксиленинг бирикишидан ҳосил бўлади .

Кўз тўр пардасидаги таёқчаларнинг нормал ишлаши учун витамин А нинг аҳамияти борлигидан, гира-ширада ва кечаси ишлаб кўзига зўр келадиган кишилар витамин А ни кўпроқ истеъмол қилиб туриши керак.

Ҳайвон ёғлари: балиқ мойи, сариёғ ва эритилган ёғ, сут, тухум сариғи, жигар, буйрак, балиқ икрасида витамин А бор.

Савзи, исмалоқ, ўрик, қизил гаримдори, қичитқи ўт ва бедада каротин кўп бўлади.

Витамин А жигарда тўпланади, жигар витамин А депоси ҳисобланади. Қатта ёшли одамга бир суткада қарийб 1 мг витамин А керак.

### **Витамин D (эргокальциферол, антирахитик витамин)**

Овқатда витамин **D** етишмаганда, болалар рахит деган касаллик билан оғрийди. Оёқ, кўкрак қафаси ва умуртқа поғонаси суяқларининг ўзгариши рахитнинг характерли белгиларидир. Ўзгаришлар шундан иборатки, тоғай тўқимаси ва ҳосил бўлаётган суяк тўқимаси етарлича оҳакланмайди. Суяқлар диафизни эпифизга туташган жойлар кўпроқ ўзгаради. Суяқлар ҳаддан ташқари юмшоқ бўлиб, деформацияланади. Касал болаларда оёқ суяқлариининг қийшайиши рахитнинг тиник симптомидир.

Рахитда суяқлардаги кальций миқдори кескин даражада (оғир ҳолларда 3 барабар) камаяди. Суяк тўқимасида фосфор ҳам пича кам бўлади.

Қатта ёшли кишилар организмда витамин **D** етишмаганда кальций тузлари суяқларда кам тўпланиши ва ортиқча чиқиб кетиши сабабли камайиб, суяқлар юмшаб қолади (остеомалация).

**D** авитаминозида кальций баланси манфий бўлади, яъни овқат билан кирганига нисбатан кўпроқ чиқиб кетади.

Витамин **D** кальций ассимиляцияси учун ва фосфор-кальций алмашинуви учун зарур эканлиги одамлар ва ҳайвонларни кузатиш йўли билан аниқланган.

Витамин **D** нинг химиявий тузилишини ўрганиб, рахитга қарши (антирахитик) таъсир этадиган, химиявий жиҳатдан бир-бирига яқин бир неча бирикма бор, деб хулоса чиқарилади. Уларни D<sub>1</sub>, D<sub>2</sub>, D<sub>3</sub>, D<sub>4</sub>, D<sub>5</sub> витаминлар деб аташади. Бу бирикмаларни ҳайвон ёғларидаги 7-дегид-рохолестеринга ва ўсимлик ёғларидаги эргостеринга ультрабинафша нурлар таъсир этдириб олишади. Фотохимиявий реакция натижасида ҳосил бўлувчи бирикмалар рахитга қарши жуда кучли таъсир кўрсатади. Масалан, витамин B<sub>2</sub>— эргокальциферол — каламуш болаларига

ҳар куни 1/40000 мг дан (0,025 мг) бериб турилганда рахитнинг олдини олади.

Витамин **D** одам терисида ультрабинафша нурлар таъсирида 7-дегидрохолестериндан ҳосил бўлиши мумкин. Болалар ёздан кўра қишда рахит билаи кўпроқ оғрийди, қадимги кузатиш шуни тасдиқлайди. Офтобда юриш ёки сунъий ультрабинафша нурлардан баҳраманд бўлиш рахитни даволаш ва олдини олиш учун энг кучли воситадир. Балиқ мойи

билан тухум сариғи витамин **D** нинг энг бой манбаларидир. Эмадиган болага бир суткада 10—25 *мкг* витамини **D** (кристаллик препарати). керак. Бу доза рахитнинг олдини олади ва кальцийнинг нормал алмашинувини таъминлайди. Катта ёшли кишилар ҳам овқат билан оздан витамини **D** олиб туриши зарур.

### **Витамин Е (токоферол, кўпайиш витамини)**

Витамин Е кўпайиш (урчиш) учун зарур. Овқатда витамин Е бўлмаса, мояк (уруғдон) да сперматозоидларнинг нормал етилиши — сперматогенез ва нормал ҳомиладорлик, бола эмизиш ва унинг яшаб қолиши мумкини эмас.

Е авитаминозида ҳайвонларда ҳомиладорликнинг биринчи ярми аксари нормал ўтади, иккинчи ярмида эса бачадондаги эмбрион ҳалок бўлиб, сўрилиб кетади ёки бола тушади. Баъзан эса бола туғилгандан сўнг ўлади. Витамин Е йўқлиги она организмдан кўра эмбрионга ёмон таъсир этади. Эрақ ҳайвонларнинг уруғдони кичраяди, жинсий ҳужайралар ҳосил бўлиши бузилади; сперматозоидлар ҳаракатчанликдаи маҳрум бўлиб, тезда ҳалок бўлади. Авитаминоз огир бўлганда ҳайвонлар жинсий майлини йўқотади.

Организмга витамин Е препаратлари киритилганда жинсий системанинг нормал ҳолати тикланади. Жинсий жиҳатдан етилмаган ҳайвонларга гипофиз олдинги бўлагининг гормонлари юборилганда тезроқ вояга етгани каби, витамин Е таъсирида ҳам тез етилади. Ҳайвонлар организмда гипофизнинг олдинги бўлаги ва плацента витамин Е га бой.

Бу фактлар витамин Е гипофизда гонадотроп гормон ҳосил бўлишига боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Е авитаминозида жинсий система функциялари бузилишдан ташқари, кўндаланг-тарғил мускуллар ҳам зарарланади — *миодистрофия* вужудга келади. Бу касалликда мускуллар дегенерацияланиб, миофибриллар парчаланади. Кўпинча бу касалликда орқа мия ҳам айниydi (дегенерация).

Кўпчилик маҳсулотларда витамин Е кўп бўлгани учун одамда витамин Е авитаминози жуда кам учрайди. Шунга карамай, туғмайдиган аёллар овқатидаги витамин Е миқдорини ошириб, уларни тузатиш ҳодисалари медицина адабиётида тасвир этилган. Одамдаги мускул системасининг баъзи касалликлари витамин Е етишмаслигига ёки витамин Е алмашинувининг бузилишига боғлиқ бўлиши эҳтимолдан холи эмас.

Витамин Е салат (коху) да, буғдой, маккажўхори муртагида, ўсимлик мойларида ва ҳайвон тўқималарида кўп. Улар липовитаминларга, яъни ёғда эрийдиган витаминларга киради.

Озиқ-овқатда учрайдиган, витамин Е га ўхшаш таъсир этадиган, тузилиши ҳам бир-бирига яқин бир неча модда ажратиб олинган. Уларни **α, β, γ** токофероллар (*tocos* — туғруқ, туғиш, *phero* — қиламан сўзларидан) деб аташган.

### **Витамин К (филохинон, антигеморрагик фактор)**

Витамин К етишмаганда қондаги протромбин камайиб кетади, натижада қоннинг ивиш хоссаси пасаяди. Шу сабабли К авитаминозида қон кетишига мойиллик (*геморрагия*) кузатилади.

Витамин К жигарда протромбин синтезланиши учун зарур. К авитаминозида витамин К ҳазм системасидан ташқари, яъни парэнтерал йўл билан юборилганда протромбин синтези кучаяди ва қондаги протромбин нормал миқдорга келади, қоннинг ивиш хоссаси шу тариқа ошиб, қон кетишига мойиллик камайд. Шунинг учун витамин К ни *антигеморрагик витамин* дейишади.

Витамин К турли-туман озиқ-овқат маҳсулотларида бўлади, бундан ташқари, йўғон ичакдаги бактерияларда синтезланади. Шунинг учун одам ичагида ўт кислоталари бўлмаганда (масалан, ўт йўли беркилиб қолганда) витамин К сўрилмаслиги сабабли К авитаминози пайдо бўлиши мумкин, чунки витамин К сўрилиши учун ўт кислоталари

бўлиши зарур. Шунинг учун ўт чиқарув йўллариининг касалликларида овқат билан витамин К етарлича кириб туришига қарамай, К авитаминози пайдо бўлиши мумкин.

Баъзан янги туғилган болалар қонида протромбини камлиги сабабли қон кетишига мойил бўлади, бу эса К авитаминози билан тушунтирилади. Онаси туғишдан олдин витамин К препаратларини истеъмол қилиб турса, туғиладиган боласидаги геморрагиянинг бемалол олдини олиш мумкин.

Витамин К исмалоқ, салат, қарам, савзида кўп бўлади. Витамин К хоссаларига эга бўлган кристалл бирикмалар ўсимликлардан ажратиб олинган. У нафтохиноннинг икки алмашган ҳосиласи бўлиб чиқди ва *филлохинон* деб аталади.

Балиқ унини чиритувчи бактерияларда ҳосил бўладиган моддада витамин К хоссалари бор-у антигеморрагик таъсир кўрсатади. У ҳам нафтохинон ҳосиласи экан (*фарнохинон*). Чириётган балиқ унидан олинган препаратни ўсимликлардан олинган препаратдан фарқ қилиш учун витамин К деб аташган. Кейинчалик нафтохиноннинг бир қанча синтетик ҳосилалари топилди, уларда ҳам витамин К хоссалари бор. Шулардан баъзилари, масалан, А. В. Палладин олган модда — метилнафтохиноннинг бисульфит ҳосиласи сувда эрийди. Витамин К нинг антагонисти — *дикумарин* жигарда протромбин синтезланишини сусайтиради ва организмда қоннинг ивишини шу йўл билан бузади.

## ЭНЕРГИЯ УЗГАРИШЛАРИ ВА УМУМАН МОДДАЛАР АЛМАШИНУВИ

### Ялпи алмашинуви текшириш принципи

Истеъмол қилинган кислород ва организмдан ажралиб чиқадиган моддалар (парчаланиш маҳсулотлари) нинг ҳажмига қараб, умуман моддалар алмашинуви (*ялпи алмашинув*, ёки *умумий алмашинув*) ва организмда оксидланувчи моддалар характери ҳақида фикр юритиш мумкин. Масалан, организмда парчаланган оксил миқдорини сийдик билан чиққан азот миқдорига қараб аниқлашади. Оксидланган углеводлар ва ёғлар миқдорини организмдан чиққан карбонат кислота ва шу вақт ичида истеъмол қилинган кислород ҳажмига қараб, яъни газ алмашинув маълумотларига қараб аниқлашади. Айни вақтда ёғлар билан углеводлар оксидланганда эмас, балки оксиллар оксидланганда ҳам карбонат кислота ҳосил бўлиши ҳисобга олинади. Организмдан чиққан азот миқдорига асосан бир суткада организмда парчаланган оксил миқдорини аниқлаб, шу оксилдаги углерод миқдорини ҳисоблаб чиқариш мумкин (оксилда ўрта ҳисоб билан 52% углерод бор). Ҳақиқатда парчаланган оксил таркибидаги жами углерод миқдори билан сийдикдаги углерод миқдори ўртасидаги айирма (сийдикдаги углерод асосан оксилнинг парчаланиш маҳсулотларида бўлади), оксилдаги углероднинг қанчаси карбонат ангидрид ҳосил бўлишига кетганини, бунга қанча кислород керак бўлганини ҳисоблаб чиқаришга имкон беради. Текшириш вақтида организмга ютилган жами кислород миқдоридан оксилларнинг оксидланишига кетган кислород миқдорини чегириб ташлаб, ёғлар ва углеводларнинг оксидланишига қанча кислород сарфланганини билишади. Кейинги ҳисоблар углеводлар ҳосил бўлишига қанча кислород кетганини алоҳида ва ёғлар ҳосил бўлишига қанча кислород сарфланганини алоҳида билишга, бундан эса организмда оксидланган углеводлар миқдорини ҳам, ёғлар миқдорини ҳам аниқлашга имкон беради. 1 г углевод ва 1 г ёғ оксидланганда ҳар хил миқдорда кислород сарфланиши ва ҳар хил миқдорда карбонат ангидрид ажралиб чиқиши бундай ҳисобга асос бўлади.

Шундай ҳисобларга мисол келтирайлик. Текширилувчи одам бир суткада 672,8 л кислород истеъмол қилди, нафасдан чиқадиган ҳаво билан 628,3 л карбонат ангидрид, сийдик билан 13,1 г азот ва 7,68 г углерод ажратган дейлик. 1 г азотда 6,25 г оксил борлигидан, организмда  $13,1 \times 6,25 = 81,8$  г оксил парчаланган. Бунча оксилда  $81,8 \cdot 52 / 100 = 42,5$  грамм углерод бор.

Бир суткада парчаланган оксиллардаги углероднинг умумий миқдоридан сийдик билан чиққан углерод миқдорини чегириб ташлаб, карбонат ангидрид ҳосил бўлишига оксилларнинг қанча углероди сарфланганини аниқлаймиз:  $42,5 - 7,68 = 34,8$  г. Шунча углероддан (углерод билан карбонат ангидриднинг вазн нисбатига яраша) —  $34,8 \cdot 44 / 12 = 127,6$  г карбонат ангидрид ҳосил бўлиши мумкин. 34,8 г углерод оксидланиши учун

(карбонат ангидридаги углерод билан кислороднинг вазн нисбатига яраша)  $34,8 \cdot 32 / 12 = 90,28$  г кислород керак. Бундан ташқари, 100 г оксидда 3,439 г водород борлигини ва унинг оксидланишига ташқи муҳитдан кислород кириши кераклигини ҳисобга олиш зарур. Бизнинг мисолимизда гавдада 81,8 г оксил парчалангани учун унда 2,81 г шундай водород бор эди. Шунча водород оксидланиши учун (ундан сув ҳосил бўлиши учун) 22,48 г кислород керак. Шундай қилиб, бу мисолда оксилларнинг оксидланишига  $90,28 + 22,48 = 112,76$  г кислород зарур.

0° да ва атмосфера босими 760 мм симоб уст. га тенг бўлганда 1 г карбонат ангидрид 0,5087 л ҳажми, 1 кислород эса шу шароитда 0,699 л ҳажми эгаллайди, шуни билатуриб, бизнинг мисолимизда оксиддан ҳосил бўлган карбонат ангидрид ҳажми  $127,6 \times 0,5087 = 64,9$  л эканлигини, оксилларнинг оксидланишига кетган кислород ҳажми эса  $112,76 \times 0,699 = 77,8$  л эканлигини ҳисоблаб чиқиш осон. Кислород ва карбонат ангидридининг шу миқдорларини текширилувчи киши бир суткада истеъмол қилган ёки чиқарган жами миқдорларидан чегириб ташлаб, углеводлар ва ёғлар оксидланишига қанча кислород кетганини ва айни вақтда қанча карбонат ангидрид ҳосил бўлганини аниқлашади. Бизнинг мисолимизда тегишли рақамлар қуйидагича бўлади:  $672,8 - 77,8 = 595$  л кислород ва  $628,3 - 64,9 = 563,4$  л карбонат ангидрид.

Кейинги ҳисобларни олиб бориш учун ва углеводлар билан ёғларнинг оксидланишига (алоҳида-алоҳида) қанча кислород керак бўлганини, шунингдек углеводлар оксидланганда қанча карбонат ангидрид ҳосил бўлганини ва ёғлар оксидланганда қанча CO<sub>2</sub> ҳосил бўлганини аниқлаш учун углеводлар оксидланганда қанча карбонат ангидрид ҳосил бўлса, ўшанча кислород истеъмол қилинишини билиш керак; ёғлар оксидланганда чиққан карбонат ангидридининг истеъмол қилинган кислородга нисбати 0,7 га тенг бўлади (нафас коэффиценти қаралсин). Шу малумотларга асосланиб қуйидаги тенгламаларни тузиш мумкин, бу тенгламаларда ёғларнинг оксидланишига кетган кислород ҳажми X билан, айни вақтда ҳосил бўлган CO<sub>2</sub> ҳажми Y билан, углеводларнинг оксидланишига кетган кислород ҳажми эса A билан кўрсатилади, организмда углеводларнинг ёниши натижасида ҳосил бўлган карбонат ангидридининг A га тенг ҳажми:

- 1)  $Y/X = 0,7$ ;
- 2)  $X + A = 595$ ;
- 3)  $Y + A = 563,4$ .

Бу тенгламаларни ечиб, бизнинг мисолимизда углеводларнинг оксидланишига кетган кислород миқдори (A) 489,6 л эканлигини, ёғларнинг оксидланишига сарфланган кислород миқдори (X) эса 105,4 л эканлигини топамиз.

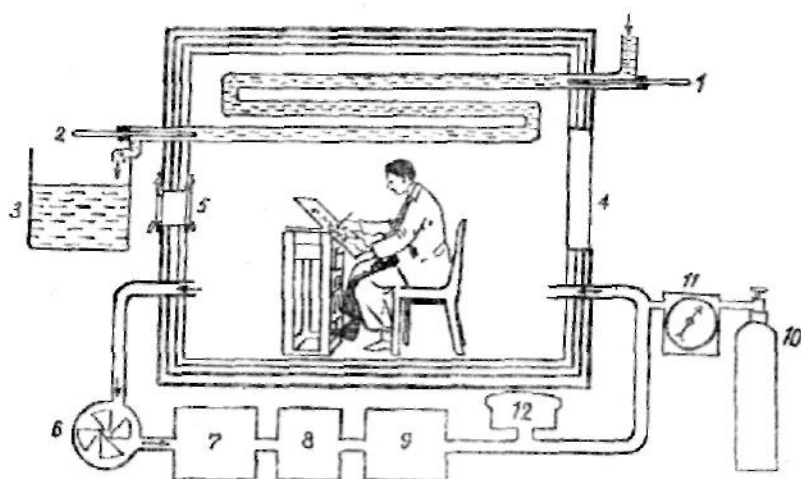
Маълумки, 1 г углеводнинг оксидланишига 0,830 л O<sub>2</sub>, 1 г ёғнинг оксидланишига эса 2,030 л O<sub>2</sub> керак. Шунга асосланиб, текширилатган кишида бир суткада қанча ёғ ва углевод парчаланганини ҳисоблаб топиш мумкин:  $489,6 : 0,830 = 590$  г углевод ва  $105,4 : 2,030 = 51,9$  г ёғ.

Шундай қилиб, бир суткада сарфланган кислород миқдорини ва организмдан чиққан моддалар (парчаланган маҳсулотлари) нинг миқдорини аниқлаб, ялпи алмашинувни текшириш бу ҳолда организмнинг 81,8 г оксил, 590 г углевод, 51,9 г ёғ сарф-лаганини кўрсатади.

Ялпи алмашинувни текширишга асосланиб, организм сарфлаган энергияни ҳам ҳисоблаб чиқиш мумкин, чунки 1 г оксил ёғ ёки углевод оксидланганда қанча иссиқлик энергияси (килокалория) чиқиши маълум.

### Организмнинг энергия сарфини текшириш (калориметрия)

Диссимиляция процессларида энергия ажралиб чиқади, яъни потенциал химиявий энергия кинетик энергияга айланади. Бу энергиянинг кўпчилиги қисми иссиқлик энергиясига айланади; ажралиб чиққан энергиянинг 20—25 проценти механик энергияга айланиши мумкин, Электр энергияси жуда оз чиқади.



95-расм. Этуотер—Бенедикт калориметрининг схемаси.

Одам организми ишлаб чиқарадиган иссиқлик камерадаги трубалардан ўтувчи сувнинг исишига қараб термометрлар (1 ва 2) билан ўлчанади. Утадиган сув миқдори бакда (3) ўлчанади. Дарча (5) орқали овқат берилади ва экспериментлар (ахлат, сийдик) олиб кетилади. Ҳаво камерадан насос (6) билан тортио олиниб, сувни ютиш учун сульфат кислота солинган баклар (7 ва 5) дан ва карбонат ангидридни ютиш учун натрий охаги солинган бак (8) дан ўтказилади. Камерага кислород баллон (10) дан газ соати (11) орқали берилади. Камерадаги ҳаво босими резинка мембранали идиш (12) ёрдамида доим бир даражадасакланади.

Энергиянинг ўзгариши натижасида иссиқлик ҳосил бўлиб, гавдадан ташқи муҳитга ўтади. Масалан, юрак қисқарганда юзага чиқувчи ва қонни ҳаракатга келтирувчи механик энергия қаршилиқни енгишга сарфланиб, иссиқлик энергиясига айланади. Скелет мускуллари ишлаганда ҳам худди шундай ҳодиса рўй беради: бунда механик энергия организмдан ташқарида иссиқлик энергиясига айланади.

Организмда юзага чиқадиған жами энергияни аниқлаш ва иссиқлик бирликлари — калорияларда ифодалаш мумкин. Организмда ҳосил бўладиган энергияни воситасиз ва воситали калориметрия усулларида аниқлаш мумкин.

*Воситасиз (бевосита) калориметрияда* организмдан ажралиб чиқадиған иссиқликни сезувчи махсус мураккаб аппаратлар — *калориметрик камералардан* фойдаланилади. Одам ва йирик ҳайвонлар учун шундай камераларни Россияда В. В. Пашутин билан А. А. Лихачев (1893), ке-йинчалик эса АҚШ да У. Этуотер (1899) билан Ф. Бенедикт ясашган (95-расм).

Калориметрда текшириш жуда аниқ натижа бериши мумкин. М. Рубнер тажрибалари шуни кўрсатади. Организм сарфлайдиган энергия миқдорини калориметрик камерада ва ялпи алмашинувни текшириш йўли билан аниқлаш натижаларини М. Рубнер таққослаб турган. Организмда ҳосил бўладиган иссиқлик миқдори ялпи алмашинувни текшириш йўли билан аниқланганда ва калориметрик камерада организмдан чиққан иссиқлик бевосита аниқланганда ҳисоблаш натижалари кўпи билан 0,5% фарқ қилди.

Масалан, тажрибалардан бирида ит калориметрик камерада 8 кун турганда организмдан 2494 ккал иссиқлик ажралди. Шу ит организмда ҳосил бўлган иссиқлик миқдори ялпи алмашинувни текширити йўли билан ҳисоблаб чиқилганда эса 2488 ккал ажралганлиги аниқланди. Бу рақамлар орасидаги фарқ ҳамиша ўлчашда йўл қўйиладиган хато чегарасида бўлади.

Организмнинг энергия сарфини бевосита калориметрия ёрдамида аниқлаш ёки ялпи моддалар алмашинувини тадқиқ қилиш ғоят мураккаб. Газлар алмашинувини ўрганиш, яъни воситали калориметрия йўли билан энергия сарфини ҳисоблаш соддароқ ва амалда қулайроқ.

**Газлар алмашинуви — организм энергетикасининг кўрсаткичи (воситали калориметрия)**

Организмда оксидланиш процесслари энергия манбаи ҳисобланади, бу процессларда кислород сарфланади ва карбонат ангидрид ҳосил бўлади. Шунинг учун газлар алмашинувини текшириш асосида, яъни ютилган кислород ва ажралиб чиққан карбонат ангидрид миқдориغا қараб, организмнинг қанча энергия сарфлаганини аниқлаш мумкин. Бу усул *воситали калориметрия* деб аталади.

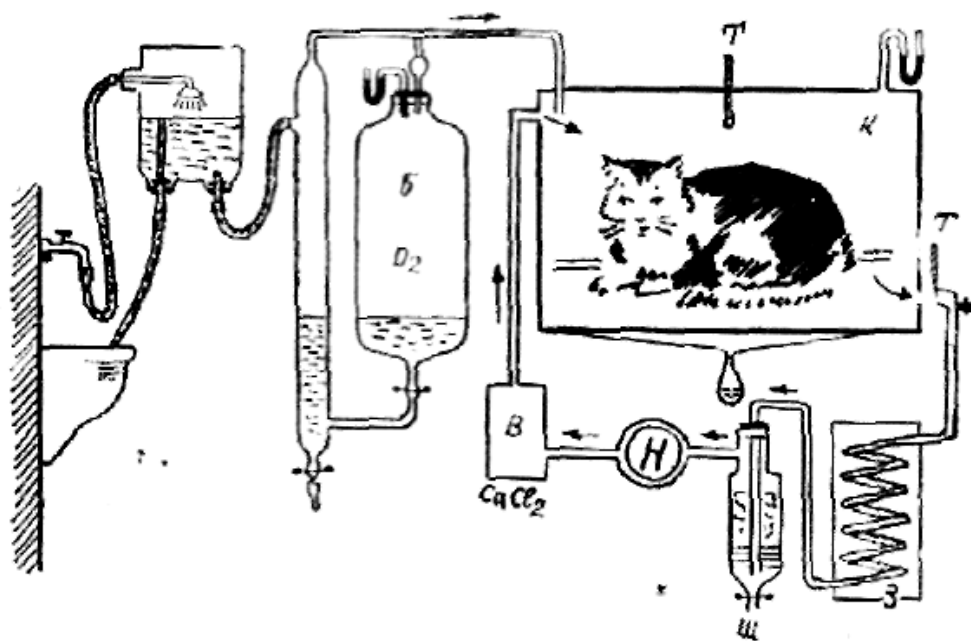
Газлар алмашинувини узоқ текшириш учун махсус *респирацион камералар* ишлатилади. Уларнинг қулай моделларини В. В. Пашутин (1886), кейин М. Н. Шатерников қурган ва тасвир этган (96-расм).

Респирацион камера одам ёки ҳайвондаги газлар алмашинувини бир сутка ва ундан кўпроқ вақт давомида текширишга имкон беради. Қисқа вақтда газлар алмашинуви мактабларда, касалхокаларда, корхоналарда ва бошқа жойларда оддий усуллар билан аниқланади.

Дуглас—Холден усули жуда кенг тарқалган, бу усулда текширилувчи кишининг юзига газ алмаштирувчи никоб тутилади, бу никоб текширилувчи кишининг орқасига осилган ва ҳавони ўтказмайдиган тўқимадан ясалган қопга (Дуглас қопига) туташ-тирилган (97-расм). Никобнинг клапанлари бор, улар шундай тузилганки, текширилувчи киши атмосфера ҳавосидан бемалол нафас олади, нафасидан чиққан ҳаво эса Дуглас қопига киради.

Маълум вақт (10—15 минут) да нафасдан чиққан ҳаво йиғилади ва унинг ҳажми аниқланади (қопдаги ҳаво ҳажми газ соати билан ўлчанади), шу ҳаводаги кислород ва карбонат ангидридиниң процент миқдори ҳам аниқланади.

Ҳавонинг газлар таркиби кислород ва карбонат ангидридни Холден-аппаратида химиявий боғлаб олиш йўли билан ёки кейинги йилларда электрон аппаратлари ёрдамида физикавий методлар ёрдами билан ( газларнинг баъзи физикавий хоссалари :кислороданиннг парамагнит хоссалари, карбонат ангидридниң иссиқлик утказиш хоссалари ва бошқалар асосида) аниқланади.



96-расм. М. Н. Шатерниковнинг респирацион аппарати схемаси.

*К* — камера; *Б* — кислородли баллон; *Н* — камерада хавони тортиб оладиган мотор; *З* — хавони совутадиған эмсевик; *И* — карбонат ангидридни ютиш учун ишқор эритмаси тўлдирилган идиш; *С* — сув бугларини ютиш учун кальций хлорид тўлдирилган баллон. Чапда — камерага кислородни автоматик равишда берадиган ва ундаги босимни бир хилда сақлайдиган қурилма. *Т* — термометрлар.

оксил оксидланганда ҳам 4,1 ккал иссиқлик ажралади, лекин бунда углеводларнинг оксидланишидагига нисбатан кўпроқ, яъни 0,970 л кислород сарфланади. Демак,

оқсилларнинг оксидланишига 1 л кислород сарфланганда организмда 4,46 ккал иссиқлик ажралади. Ёғларнинг оксидланишига 1 л кислород сарфланганда эса 4,74 ккал иссиқлик юзага чиқади.

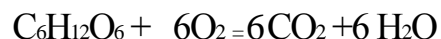
Организмда оксидланадиган модда	1 г озиқ модда оксидланганда		1 л O <sub>2</sub> сарфланганда ажраладиган иссиқлик
	ажралиб чиқадиган	сарфланган кислород	
Оқсиллар	4,1	0,970	4,46
Ёғлар	9,34Д	2,030	4,74
Углеводлар		0,830	5,05

Организмда 1 л кислород сарфланганда юзага чиқадиган иссиқлик миқдори *кислороднинг калорик эквиваленти* деб аталади. Қислород қайси моддаларни оксидлашига қараб бу эквивалент миқдори турлича бўлиши юқорида келтирилган рақамлардан кўриниб турибди.

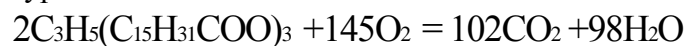
Шундай қилиб, организмда қайси моддалар — оқсил, ёғ ва углеводлар оксидлангани маълум бўлса, истеъмол қилинган жами кислород миқдорига қараб қанча энергия сарфланганини ҳисоблаб чиқиш мумкин. Газлар алмашинувини текшириш тажрибаларида нафас коэф-фициенти гавдаси қайси озиқ моддалар оксидланганини кўрсатиб бера олади.

### Нафас коэффиценти ва моддалар алмашинувини текширишдаги аҳамияти

Организмдан ажралиб чиққан карбонат ангидрид ҳажмининг ютилган кислород ҳажмига нисбати *нафас коэффиценти* деб аталади. Оқсиллар, ёғлар ва углеводлар оксидланганда нафас коэффиценти турлича бўлади. Аввало, организм углеводлар истеъмол қилганда нафас коэффиценти қанча бўлишини кўриб чиқайлик. Мисол учун глюкозани олайлик. Бир молекула глюкоза оксидланишининг умумий якунини қуйидаги формула билан ифодалаш мумкин:



Глюкоза оксидланганда неча молекула карбонат ангидрид ҳосил бўлса, ўшанча молекула кислород сарф қилинган (ютилган) реакция тенгламасидан кўриниб турипти. Бир хил температура ва бир хил босимда газнинг тенг миқдордаги молекулалари бир хил ҳажмни эгаллайди (Авогадро—Жерар қонуни). Демак, глюкоза оксидланганда нафас коэффиценти (СО<sub>2</sub> нинг O<sub>2</sub> га нисбати) 1 га тенг. Бошқа углеводлар оксидланганда ҳам нафас коэффиценти шунча бўлади. Ёғлар ва оқсиллар оксидланганда нафас коэффиценти 1 дан кам бўлади. Ёғлар оксидланганда нафас коэффиценти 0,7 га тенг эканлигини бирор ёғнинг оксидланиши якунидан кўриш мумкин. Буни трипальмитиннинг оксидланиш мисолида кўрсатайлик:



Бу мисолда карбонат ангидриднинг кислородга нисбати

$$102:145=0.703\text{га тенг}$$

Оқсиллар учун ҳам шундай ҳисоб қилиб кўриш мумкин; организмда оқсиллар оксидланганда нафас коэффиценти 0,8 га тенг. Одам аралаш овқатлар еб турганда нафас коэффиценти аксари 0,85—0,9 га тенг бўлади.

Организмда 1 л кислород сарфланганда (ютилганда) оқсил, ёғ, углеводларнинг оксидланишига қараб, ажралиб чиққан калориялар ҳар хил бўлгани учун нафас коэффицентининг миқдорига қараб турли миқдорда калориялар ажралиб чиқиши тушунарли чунки нафас коэффиценти организмда қайси моддалар оксидланганини кўрсатиб беради. Маълум нафас коэффицентига кислороднинг маълум калорик

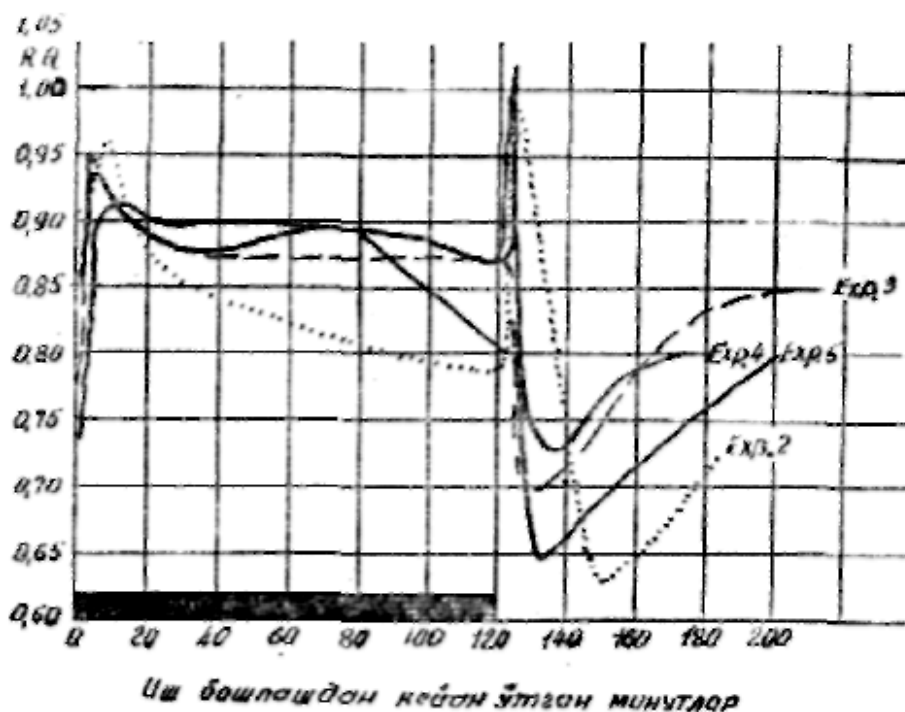
эквиваленти мос келишини қуйидаги таблицадан кўриш мумкин:

Нафас коэффициенти	0,70	0,75	0,80	0,85	0,90	0,95	1,0
Кислороднинг калорик эквива- ленти	4,686	4,739	4,801	4,862	4,924	4,985	5,047

Баъзи бир шароитда, масалан, мускуллар зўр бериб ишлаганда сўнг, қисқа вақт учун аниқланган нафас коэффиценти оксил, ёғ ва углеводлар истеъмол қилинганини акс эттирмайди.

### Иш вақтидаги нафас коэффиценти

Мускуллар зўр бериб ишлаган вақтда нафас коэффиценти ортиб, кўпинча 1 га яқинлашади. Бунинг сабаби шуки, зўр бериб ишлаш вақтида углеводларнинг оксидланиши энергиянинг асосий манбаи ҳисобланади. Иш тамом бўлгач нафас коэффиценти тикланиш даври деб



98-расм. Икки соат зўр бериб ишлаганда ва шу ишдан кейин нафас коэффицентининг ўзгаришини кузатиб олинган тўртта эгри чизик (Талбот, Гендер-сон, Дилл ва бошқалардан).

аталадиган дастлабки минутларда кескин кўтарилиб, 1 дан ортиши мумкин. Навбатдаги даврда нафас коэффиценти кескин даражада камайиб, дастлабки микдоридан ҳам пастга тушади ва икки соатлик ишдан 30—50 минут кейингина нормал микдорга келиши мумкин. Нафас коэффицентиинг бу ўзгаришлари 98-расмда кўрсатилган. Иш тамом бўлгач нафас коэффицентиинг ўзгаришлари шу пайтда сарфланган кислород билан ажралиб чиққан карбонат ангидрид ўртасидаги ҳақиқий нисбатни акс эттирмайди. Тикланиш даврининг бошларида нафас коэффиценти қуйидаги сабабга биноан ортади: иш вақтида мускулларда сут кислота тўпланади ва иш вақтида унинг оксидланишига кислород етишмайди (кислород қарздорлик). Бу сут кислота қонга ўтади ва асосларни бириктириб, карбонат кислотани



бикарбонатлардан сиқиб чиқаради. Шу туфайли ажралиб чиққан карбонат ангидрид шу пайтда тўқималарда ҳосил бўлган карбонат ангидриддан ошиб кетади. Навбатдаги даврда тескари ҳодиса кузатилади; бу даврда қондаги сут кислота секин-аста йўқолади. Унинг бир қисми оксидланади, бир қисмидан аввалги маҳсулот ресинтезланади, бир қисми сийдик ва тер билан чиқиб кетади. Сут кислота камайган сайин бикарбонатлардан илгари сиқиб чиқарилган асослар ажрала бошлайди. Бу асослар яна бикарбонатларни ҳосил қилади ва шу сабабли ишдан сўнг бир қадар вақт ўтгач, тўқималарда келаётган карбонат ангидрид қонда ушланиб қолиши сабабли нафас коэффициентлари кескин даражада камаяди.

### Асосий алмашинув

Модда ва энергия алмашинувининг интенсивлиги умуман организмнинг индивидуал хусусиятларига ва ҳолатига (жинси, ёши, гавда вазни ва бўйи, овқатланиш шароити, овқат тури, мускул иши, эндокрин безлар, нерв системаси ва ички органлар — жигар, буйраклар, ҳазм йўлининг ҳолати ва бошқаларга), шунингдек ташқи муҳит шароитига (температура, барометрик босим, ҳавонинг намлик даражаси ва таркиби, нур энергиясининг таъсири ва шунга ўхшашларга) боғлиқ.

Муайян шароитда тийрак организмда моддалар минимал миқдорда алмашилиб ва энергия минимал миқдорда сарф бўлиб туради. *Асосий алмашинув* деб шуни айтишади.

Асосий алмашинувни аниқлаш учун текшириладиган одам: 1) мускуллари тинч турадиган ҳолатда бўлиши (мускулларини бўш қўйиб ётиши), ҳаяжонлантирувчи омиллар таъсир этмаслиги; 2) оч бўлиши, яъни овқат егандан 12—16 соат кейин текширилиши; 3) «комфорт» температура—18—20°, яъни совуқ сезилмайдиган, титратмайдиган ва организмни қизитиб юбормайдиган шароитда бўлиши керак.

Асосий алмашинув энергиясининг кўп қисми нафас мускуллари, юрак, жигар, буйракларнинг ишлашига кетади. Асосий алмашинувга яраша энергия сарфланиши туфайли гавда температураси доимий бир даражада сақланиб туради.

**Одамдаги асосий алмашинувнинг нормал миқдорлари.** Асосий алмашинув миқдори одатда 1 соатда ёки 1 суткада гавданинг 1 м<sup>2</sup> юзасидан ёки 1 кг вазнидан ажралиб чиқадиган иссиқлик миқдори билан ифодаланади, бу миқдор катта калориялар билан кўрсатилади. Урта ёшлардаги (тахминан 35 ёшдаги), ўрта бўйли (тахминан 165 см), ўрта вазнли (тахминан 70 кг) кишининг асосий алмашинуви 1 соатда 1 кг га 1 ккал. Вазни 70 кг бўлган одамнинг бир суткадаги асосий алмашинуви 1700 ккал, шу вазндаги аёлнинг асосий алмашинуви эса тахминан 10% камроқ.

Гавданинг 1 кг вазнига ҳисоб қилинган асосий алмашинув интенсивлиги болаларда катта ёшли кишилардагига нисбатан анча юқори. 20—40 ёшдаги организм ҳолатида кескин ўзгаришлар рўй бермаса (вазн айтарлиқ узгармаса ва қандайдир касаллик бўлмаса) асосий алмашинув миқдори анча доимий бўлади. Масалан, Цунц ўзидаги асосий алмашинувни 22 йил мобайнида вақти-вақти билан аниқлаб, унинг ўзгариши ўртача миқдорда ±7% дан ошмаслигини пайкаган. Қарилик даврида асосий алмашинув камаяди.

Гавда вазни, бўй, ёшни ёки гавда юзасини билиб олиб, одамлардаги асосий алмашинув интенсивлигини махсус формула ёки таблицалар ёрдамида аниқлаш мумкин. Дрейер формуласига биноан асосий алмашинувнинг ккал ҳисобидаги суткалик миқдори (Н) қуйидагича бўлади:

$$H = \sqrt{W/K} \cdot A^{0.13333333}$$

бу ерда W — одамнинг гавда вазни (грамм ҳисобида), A — ёши, K — константа (эркаклар учун 0,1015, аёллар учун 0,1129).

Формула ва таблицалар статистик йўл билан тузилган, яъни жинси, ёши, бўйи ҳар хил кишиларнинг асосий алмашинувини қайта-қайта аниқлаб чиқарилган ўртача рақамлардир.

Гавда тузилиши нормал бўлган соғлом одамларнинг асосий алмашинувини шу таблицаларга қараб ҳисоблаш энергия сарфи ҳақида тахминан тўғри маълумот беради (хатоси 5—8%). Қалқонсимон без ортиқча ишлаганда ва бошқа баъзи касалликларда асосий

алмашинувни аниқлаш шу вазн, бўй, ёш ва гавда юзасига мос келмайдиган даражада ғоят юксак маълумотларни беради. Қалқонсимон без етарли ишламаганда (микседема), гипофиз, жинсий безлар функцияси сусайганда асосий алмашинув камаяди.

Уйқу вақтида энергия алмашинув интенсивлиги тийраклик даврига нисбатан 8—10% камаяди, чунки уйқу вақтида мускуллар максимал даражада бўшашиди. Гавда температурасининг кўтарилиши энергия алмашинувиغا анча катта таъсир кўрсатади. Масалан, одамнинг гавда температураси 1° кўтарилса, энергия сарфи ўрта ҳисоб билан 10—11% ортади.

Иклимий шароит таъсирида ҳам асосий алмашинув миқдори ўзгаради: тропикларда ўрта географик кенгликлардагига нисбатан 10—20% кам ва шимолда совуқ вақтда ортиқ бўлади.

### Юза қондаси

Асосий алмашинув интенсивлиги 1 кг гавда вазнига ҳисоблаб чиқарилса, иссиқ қонлик ҳайвонларнинг ҳар хил турларида, шунингдек вазни ва бўйи ҳар хил бўлган одамларда турлича эканлигини пайқаш мумкин (таблицага қаралсин). Асосий алмашинув интенсивлиги гавданинг 1 м<sup>2</sup> юзасига айлантириб ҳисоб қилинса, турли ҳайвонлар ва кишиларда олинган миқдорлар асосий алмашинув интенсивлигини 1 кг вазнга айлантириб ҳисоблашдагидан кескин фарқ қилмайди.

Текшириладиган объектлар	Оғирлиги	24 соатда чиққан иссиқлик 1 кг вазнига	24 соатда чиққан иссиқлик 1м <sup>2</sup> юзага
Сичкон	0.018	654	1188
Товук	2.0	71	947
Гоз	3.5	66.7	967
Ит	15.2	51.5	1039
Одам	64.3	32.1	1042
Чучка	128.0	19.1	1078
Бука	391.0	19.1	1567

Модда алмашинув интенсивлиги билан гавда юзасининг миқдори орасида қонуний боғланиш борлигидан гувоҳлик берувчи фактларга асосланиб, М. Рубнер ва бошқалар «гавда юзаси қонуни»ни таърифлаб беришган. Бу қонунга биноан, иссиқ қонли ҳайвонларда энергия сарфи гавда юзасининг миқдorigа пропорционал бўлади.

Одамда ҳар куни 1 м<sup>2</sup> гавда юзаси учун ҳосил бўлувчи иссиқлик 850—1250 ккал бўлиб, эркаклар учун ўртачаси 948 ккал.

Гавда юзаси R қуйидаги формулага мувофиқ топилади:

$$R = K \times \text{вазн}^{2/3}.$$

Бу формула гавда юзасини бевосита ўлчаш натижаларини анализ қилиш асосида чиқарилган. K константа одамда 12,3 га тенг. Дюбуа анча аниқ формула таклиф этган:

$$R = W^{0,425} \times H^{0,725} \times 71,84$$

бу ерда W—гавда вазни (кг ҳисобида), H—бўй (см ҳисобида). Ҳисоблаш натижаси квадрат сантиметрларда ифодаланди.

«Юза қонуни» мутлақ тўғри қонун эмас. Бу қонун организмда ажралиб чиқадиган энергияни тахминан ҳисоблаш учун бир қадар амалий аҳамиятга эга бўлган қоидагина эканлиги юқорида (келтирилган таблицадан кўриниб турипти.

Гавда юзаси бир хил бўлган икки индивидда модда алмашинув интенсивлигининг анча

фарқ қилиши «юза қонуни» нинг аҳаияти мутлақ бир нарса эмаслигидан гувоҳлик беради. Оксидланиш процессларининг даражаси гавда юзасидан иссиқлик чиқишидан кўра хужайра-ларнинг иссиқлик ишлаб чиқаришига кўпроқ боғлиқ. Хужайраларнинг иссиқлик ишлаб чиқариши ҳайвонлар турининг биологик хусусиятларига ва бутун организм ҳолатига, организм ҳолати эса нерв системасининг фаолиятига ва эндокрин аппаратининг ҳолатига боғлиқ.

### **Жисмоний меҳнат вақтида энергия алмашинуви**

Мускуллар ишлаганда энергия сарфи бир мунча ошади. Шу сабабли сутканинг бир қисмини жисмоний меҳнат ва ҳаракатда ўтказадиган соғлом одамнинг бир суткадаги энергия сарфи асосий алмашинувдан анча ортиқ бўлади. Бу энергия сарфининг ортиши иш қўшимчасини ташкил этади, мускуллар қанча зўр бериб ишласа, иш қўшимчаси шунча катта бўлади.

Мускуллар ишлаганда иссиқлик энергияси ва механик энергия юзага чиқади. Механик энергиянинг иш бажариш учун кетган барча энергияга нисбати *фойдали иш коэффиценти* деб аталади ва процент билан ифодаланади. Одам ишлаганда фойдали иш коэффиценти 16% дан 25% гача бўлиб, ўрта ҳисобда 20% га тенг, бироқ айрим ҳолларда эса бундан ҳам ортиқ бўлиши мумкин.

Фойдали иш коэффиценти бир қанча шароитларга қараб ўзгаради. Масалан, машқ қилмаган одамларда бу коэффицент машқ қилувчилардагига нисбатан анча кам бўлиб, машқ қилган сайин ортиб боради.

Организм мускуллари билан қанча зўр бериб ишласа, энергия сарфи шунчалик ортиқ бўлади. Бу қуйидаги далиллардан кўриниб турибди: асосий алмашинув шароитида энергия сарфи гавданинг 1 кг вазнига 1 соатда 1 ккал бўлса, одам тинч ўтирганда энергия сарфи 1 кг вазнга ўрта ҳисоб билан 1,4 ккал бўлади; иш бажармай тик турилганда 1,5 ккал, енгил иш бажарилаётганда (идора хизматчилари, тикувчилар, нозик иш бажарувчи механиклар, ўқитувчилар) — 1,8—2,5 ккал; юриш билан боғланган озгина мускул ишида (врачлар, лаборантлар, хат ташувчилар, муқовачилар) — 2,8—3,2 ккал; ўртача огирликдаги мускул иши билан боғлиқ бўлган меҳнатда (металчилар, бўёқчилар, дурадгорлар) — 3,2—4 ккал; оғир жисмоний меҳнатда (бинокор ишчилар, ўтқириқчилар, ер ҳайдовчилар, темирчилар ва бошқалар) — 5—7,5 ккал энергия сарфланади.

Энергия сарфига қараб турли касб эгаларини бир неча гурппага бўлиш мумкин. Бу гурппаларнинг суткадаги энергия сарфи қуйидагича.

**Биринчи гурппа** — ақлий меҳнат кишилари (олимлар, врачлар, инженерлар, идора хизматчилари ва бошқалар) 3000—3200 ккал.

**Иккинчи гурппа** — механизациялашган корхона ишчилари (токарлар, фрезерчи-лар, тўқимачилар, шаҳар транспорти шоферлари) — 3500 ккал.

**Учинчи гурппа** — қисман механизациялашган корхоналарда жисмоний меҳнат билан шуғулланадиган ишчилар (слесарлар, ўтқириқчилар, қишлоқ хўжалик ишчилари) — 4000 ккал.

**Тўртинчи гурппа** — оғир жисмоний меҳнат ишчилари (ҳаммоллар, ер қазувчилар ва бошқалар) 4300—5000 ккал.

Қишлоқ хўжалиги, қурилиш ва саноатда машина техникаси жорий илинган сайин ишчиларнинг энергия сарфи анча камайиб бормокда

### **Ақлий меҳнат вақтида энергия алмашинуви**

Ақлий меҳнат вақтида энергия жисмоний меҳнатдагига нисбатан анча кам сарфланади.

Оғир ҳисоб чиқариш, китоб устида ишлаш ва ақлий меҳнатнинг бошқа турлари, ҳаракат билан давом этмаса, энергия сарфини тамомила тинч ҳолатдагига нисбатан салгина (2—3%) оширади. Аммо кўпинча, айниқса иш бажарувчи ҳаяжонланганда (лектор, артист, ёзувчи, оратор ва бошқалар), ақлий меҳнатнинг баъзи турлари мускуллар фаолияти билан давом этади, шу сабабли энергия сарфи ортиши мумкин. Бошдан кечирилган руҳий кечинма

модда алмашинувини бир неча кунгача 11—19% орттириши мумкин.

Текширилаётган кишига оғир жисмоний меҳнат қилаяпсан деб ишонтирилса, у гарчи иш бажармаса ҳам, модда алмашинуви кўпинча икки барабар ва ундан ҳам кўпроқ ортиши мумкин. Бу далиллар модда алмашинуви ва энергия сарфи бош мия ярим шарлари пўстлогининг таъсирида ўзгара олишини исбот этади.

### **Овқатнинг специфик динамик таъсири**

Овқат ейиш ва хужайраларнинг озук моддаларни ўзлаштириши модда алмашинуви интенсивлигини кучайтириб, энергия сарфини оширади. Модда ва энергия алмашинувининг шу тариқа кучайиши *овқатнинг специфик динамик таъсири* деб аталган.

Оқсилли овқатнинг специфик-динамик таъсири айниқса катта: у модда алмашинувини ўрта ҳисобда 30% оширади. Углевод ва ёғларнинг специфик динамик таъсири оқсилларникига қараганда камроқ. Одам углевод ва ёғларни истеъмол қилганда модда алмашинуви 4—15% - ортади (турли олимларнинг маълумотлари ҳар хил).

### **ОВҚАТЛАНИШ**

Физиологларнинг рационал овқатланишни асослаш соҳасидаги вазифалари организм эҳтиёжларини кондир а оладиган озиқ моддаларнинг миқдори ва таркибини кўрсатиб беришдан иборат. «Озиқ-овқат» ёки «масаллиқлар» тушунчасини «озиқ моддалар» тушунчаси билан

аралаштириб юбориш ярамайди. Химиявий бирикмаларнинг муайян группалари: оқсиллар, ёғлар, углеводлар, минерал тузлар, витаминлар ва сувни биз озиқ моддаларга киритамиз.

Бу моддалар ҳар бир озиқ-овқатда бирор миқдорда бўлади. Озиқ-овқат кўпинча шу моддалар аралашмасидан иборат.

### **Озиқ моддаларнинг калорик коэффициентлари**

Озиқ-овқатнинг таркибини ва қанчалик ўзлаштирилишини билиб олиб, ейилган овқатнинг энергетик қийматиини ҳисоблаб чиқариш мумкин, чунки озиқ моддаларнинг калорик коэффициентлари маълум.

*Калорик коэффициент*, ёки *иссиқлик коэффициенти* деб 1 г модда ёнганда юзага чиқадиган иссиқлик миқдориға айтилади. Рубнер маълумотларига кўра, асосий озиқ моддалар организмда оксидланганда уларнинг калорик коэффициентлари қуйидагича бўлади:

1 г оқсил . . . 4,1 ккал

1 г ёғ.....9,3 ккал

1 г углевод . . . , . 4,1 ккал

Озиқ моддаларнинг калорик коэффициентлари Бертлонинг *калориметрик бомбаси* ёрдамида аниқланади. Бертло бомбаси сувға ботириб қўйиладиган жипс берк идишдан иборат. Текшириладиган модда бомбада кислороднинг юқори босими остида ёқилади ва шунда юзага чиқувчи энергия (бомба атрофидаги маълум ҳажмли сувнинг исишига қараб) аниқланади.

Ёғлар ва углеводларнинг қанча иссиқлик беришини калориметрик бомбада аниқлаш натижалари организмда шу моддалар оксидланганда ҳосил бўлувчи энергия миқдорини текшириш натижаларига мос келади. Бу, Гесснинг 1840 йилдаёқ аниқлаган қонуниға мос келади. Гесс қонуниға кўра химиявий реакция қандай оралик этапларни угишидан қатъи назар, реакцияда қатнашувчи бошлангич ва охириги маҳсулотлар бир хил бўлса, ҳосил бўлувчи энергия миқдори бир хил бўлади. Ёғлар ва углеводлар организмда оксидланиб парчаланганда ва организмдан ташқарида ёнганда бир хил охириги моддалар: карбонат ангидрид ва сувни ҳосил қилади; демак улар иккала ҳолда ҳам бир хил миқдорда иссиқлик бериши керак. Ёғлар ва углеводлардан фарқли равишда оқсиллар калориметрик бомбада

ёқилганда организмда оксидлангандагига қараганда кўпроқ иссиқлик беради. Масалан, 1 г казеин ёнганда 5,85 ккал, организмда оксидланганда эса фақат 4,1 ккал энергия беради. Бунинг сабаби шуки, оксиллар калориметрик бомбада ёнганда CO<sub>2</sub>, H<sub>2</sub>O ва H<sub>2</sub> гача парчаланади, оксиллар организмда оксидланганда яна анча иссиқлик бера оладиган моддалар — мочевино, сийдик кислотаси, креатинин (парчаланишнинг охириги махсулотлари) ҳосил бўлади.

Озиқ-овқатнинг калориялар миқдорини аниқлаганда «брутто» ва «нетто» деб аталувчи миқдорлар фарқланади. «*Брутто*» калорияси — ейилган овқатнинг жами калориялар миқдори. «*Нетто*» калорияси озиқ-овқат ўзлаштирилишига тузатма киритиб ҳисобланади; шундай қи-либ, «нетто» калорияси муайян овқат ейилганда организм ҳақиқатан оладиган энергия миқдорини ифодалайди.

### **Овқатнинг нечоғлик ўзлаштирилиши**

Ейилган овқатнинг ҳаммаси ўзлаштирилавермайди, яъни овқатнинг ҳаммаси ҳазм йўлида сўрилиб организмда фойдаланилавермайди; организм истеъмол қилган таомнинг бир қисми ичакдан ташланди сифатида чиқариб ташланади. Овқатдаги оксиллар, ёғлар ва углеводлар миқдоридан уларнинг ахлатдаги миқдори чегириб ташланса, овқатнинг нечоғлик ўзлаштирилганини аниқлаш мумкин.

Ҳайвон махсулотларидан тайёрланган овқат истеъмол қилинганда 95 проценти, ўсимлик овқатлар истеъмол қилинганда 80 проценти ва аралаш овқатлар ейилганда 82—90 проценти ўзлаштирилади. Амалда ҳисоб қилганда кўпинча овқатнинг 90 проценти ўзлаштирилади деб фараз қилинади.

### **Озиқ моддаларнинг изодинамияси**

Организмга зарур энергия миқдори оксилларнинг ҳам, ёғларнинг ҳам, углеводларнинг ҳам оксидланиши ҳисобига олиниши мумкин. М. Рубнер фақат организм энергетикасини ҳисобга олиб, *изодинамия қондасини* таърифлаб берган; бу қоидага кўра, айрим озиқ моддалар ўзининг калорик коэффициентига яраша бир-бирининг ўрнини боса олади. Изодинамия қондасига биноан, организмга 9,3 ккал берувчи 1 г ёғни 2,3 г углевод ёки оксил билан алмаштириш, организмга 4,1 ккал берувчи 1 г оксилни эса 1 г углевод ёки 0,44 г ёғ билан алмаштириш мумкин. Аммо, Рубнернинг ўзи ҳам кўрсатганидек, изодинамия қондаси жуда чекланган, чунки у фақат организмнинг энергетик эҳтиёжларини ҳисобга олади, ҳолбуки, овқатдаги моддалар (оксиллар, липоидлар) нинг бошқа аҳамияти ҳам бор: улар модда алмашинуви жараёнида бетўхтов емирилиб турадиган ҳужайра протоплазмасининг тузилишига кетадиган пластик модда бўлиб ҳам хизмат қилади. Шунинг учун овқат нормалари тузилаётганда фақат изодинамия қондасига амал қилиб, ёлғиз овқатнинг калориялар миқдорини ўйлаш камлик қилади. Бундан ташқари, организм етарли миқдорда оксил, ёғ, углеводлар, минерал тузлар ва турли витаминларни ҳам олиб туриши зарур.

### **Одамнинг овқат нормалари**

Овқат рационларини тузишда овқатдаги оксиллар нормаси ҳақидаги масала назарий ва амалий жиҳатдан айниса муҳим аҳамиятга эга.

Овқатдаги оксилнинг одамлар учун зарур миқдорини ўрганишга доир тадқиқотлар ўтган асрнинг 60-йилларида бошланган эди. Уша вақтда овқатланиш физиологиясининг асосчиларидан бири К. Фойт киши организмидан чиқадиган азот миқдорини аниқлаб, шунингдек ейиладиган овқатнинг ўртача таркиби ва миқдорига тааллуқли статистик маълумотларга асосланиб, катта ёшдаги одам ўртача оғирликдаги жисмоний иш бажараётганида унга бир суткада 118 г оксил керак, деган хулосага келди.

Ғарбда, айниса АҚШ да бир қанча тадқиқотчилар азот мувозанатини манфий баланс томонига ўзгартмай, яъни оксил очлигини вужудга келтирай организмга қирадиган оксил миқдорини қанчалик камайтириш мумкин, деган масала билан кўп марта шуғулланишди. Бу

тад-кикотчилар оқсил минимумини, яъни оқсилнинг азот мувозанати сакланиб турадиган минимал миқдорини аниқлашга уриниб кўришди.

Шу мақсадда Читтендеи 26 одам устида, шу жумладан ўзи устида тажрибаўтказган. Тажрибалар ўрта ҳисоб билан 8 ойча давом этган. Читтенден тажрибаларида организмга бир суткада ўрта ҳисоб билан 50—60 г оқсил кирилган. Шуна текширилаётган кишиларнинг баъзиларида азот мувозанати вужудга келган, баъзиларида эса азот мувозанатига эришилмаган — улар анча вазнини (8 ойда 6 кг гача) йўқотиб, озиб кетишган.

Хиндхеде ҳам сурункали тажрибаларда текшириладиган кишиларга асосан картошка бериб (картошкада углеводлар кўп, оқсиллар кам), овқатдаги оқсил миқдорини янада камайтириш мумкин, деган хулосага келди. Хиндхеде ўзида ва текшириладиган кишиларда азот баланси сурункасига манфий бўлишига қарамай одам суткасига 25—35 г оқсил олса етади, деб ҳисоблади. Шундай қилиб, Хиндхеде ўтказган кузатишларнинг натижалари автор фикрига қарама-қарши хулоса чиқаришга асос беради, яъни овқатдаги оқсил нормасини кескин даражада камайтириб бўлмаслигини кўрсатади.

Овқатдаги оқсил нормаси ҳадеб камайтирилаверса ёмон таъсир кўрсатиши мумкин. Жумладан оқсил кам истеъмол қилинганда организмнинг юқумли касалликларга қарши чидаи сусайиши аниқланган. Овқатдаги оқсил миқдори организмнинг азотли бирикмаларига минимал эҳтиёжидан ортиқча бўлиши керак, чунки физиологик фаолият кучайганда ишлатиш учун бир қадар резерв туриши зарур.

Совет олимлари (М. Н. Шатерников, Б. А. Лавров, Б. И. Збарский ва бошқалар) шу маълумотларга асосланиб оқсил истеъмол қилишни кескин камайтириш маъқул эмас, деган хулоса чиқаришди.

Овқат рационини тузганда оқсил минимумини эмас, балки *оқсил оптимумини*, яъни организм эҳтиёжларини тўла қондирувчи оқсил миқдорини назарда тутиш керак. Шундагина организм қайфияти яхши, иш қобилияти юқори, юқумли касалликларга чидаи етарли бўлади, болаларнинг эса ўсиш эҳтиёжлари ҳам қондирилади. Катта ёшли одам бир суткада ўрта ҳисоб билан 80—100 г оқсил истеъмол қилиб турса, нормал физиологик шароитда организмнинг енгил иш вақтидаги эҳтиёжларини тўла қондиради.

Уртача оғирликдаги ишда қарийб 120 г, оғир жисмоний меҳнатда эса қарийб 150—160 г оқсил истеъмол қилиш зарур. Шундан камида 30 проценти ҳайвон оқсиллари бўлиши зарур. Болаларнинг 1 кг вазнига ҳисоб қилинган оқсил миқдори уларнинг ўсиш эҳтиёжларини назарда тутиб бироз оширилиши керак. О. П. Молчанова маълумотларига қараганда, 1—3 ёшдаги болаларга бир суткада 55 г оқсил, 4—6 ёшдаги болаларга — 72 г, 7—9 ёшдаги болаларга 89 г оқсил керак. 10—15 ёшдаги болалар суткасига 100—106 г дан оқсил истеъмол қилиши зарур.

Овқат рациониди камида 60 г ёғ бўлиши зарур, чунки ёғда эрувчи витаминлар ва ҳужайра тузилишига зарур липоидлар ёғлар таркибига киради. Одам бир суткада 3000 ккал сарфлаганда қарийб 100 г ёғ истеъмол қилиши зарур. Шундан 30—50 проценти ҳайвон ёғлари бўлиши керак.

Овқатда углеводлар, минерал тузлар ва етарли миқдорда витаминлар бўлиши зарур. Одам овқатидаги углеводларнинг суткалик миқдори 400—500 г бўлиши керак.

## ТЕРМОРЕГУЛЯЦИЯ

### Гавда температураси ва изотермия

Одам ва олий ҳайвонларнинг гавда температураси ташқи муҳит температурасининг ўзгаришига қарамай доим деярли бир даражада туради. Гавда температурасининг бундай доимийлиги *изотермия* деб юритилади.

Изотермия фақат *гомойотерм*, ёки иссиқ қонли деб аталувчи ҳайвонларга хос. Гавда температураси ўзгарувчан бўлиб, ташқи муҳит температурасидан оз фарқ қилувчи, яъни *пойкилотерм*, ёки совуқ қонли ҳайвонларда изотермия йўқ.

Изотермия онтогенез процессида аста-секин ривожланади. Янги туғилган болаларда гавда температурасини доим бир даражада сақлаб туриш қобилияти унча мукамал ривожланмаган. Шунга кўра ташқи муҳит температураси катта ёшдаги одамларга таъсир этмайдиган даражада ўзгарганда бола организми совиб

(гипотермия) ёки қизиб (*гипертермия*) кетиши мумкин. Худди шунингдек, мускуллар билан қилинадиган озгина иш, масалан, боланинг узоқ чинқириши билан боғлиқ бўлган мускуллар иши гавда температурасини ошириши мумкин. Чала туғилган болалар организми гавда температурасини доим бир даражада сақлаб туришга янада камроқ қодир: уларнинг гавда температураси ташқи муҳит температурасига кўпроқ боғлиқ.

Орган ва тўқималар температураси, шунингдек бутун организм температураси иссиқлик ҳосил бўлиш интенсивлигига ва иссиқлик йўқотиш миқдорига боғлиқ.

Бетўхтов рўй берувчи ва иссиқлик чиқиши билан давом этувчи экзотермик реакциялар оқибатида иссиқлик ҳосил бўлади. Бу реакциялар барча органлар ва тўқималарда рўй беради лекин интенсивлиги бир хил бўлмайди. Мускул тўқимаси, жигар, буйрақлар каби актив иш бажарувчи тўқима ва органлар активлиги камроқ тўқима ва органлар (қўшувчи тўқима, суяк, тоғайлар) га қараганда кўпроқ иссиқлик чиқаради.

Орган ва тўқималарнинг иссиқлик йўқотиши уларнинг олган ўрнига кўпроқ боғлиқ: тери, скелет мускуллари сингари юзарокда ётган органлар совуқдан муҳофаза қилинган ички органларга қараганда кўпроқ иссиқлик чиқаради ва тезроқ совийди.

Турли органлар температурасининг турлича бўлиши юқорида айтилгандан аниқ кўриниб турибди. Гавданинг ичкарасида ётган ва кўп иссиқлик чиқарадиган жигар температураси одамда энг юқори ( $37,8—38^{\circ}$ ) тери температураси эса анча пастдир (баданнинг кийим билан беркилган жойларида  $29,5—33,9^{\circ}$ ).

Бундан англашиладики, «гавда температураси» деган тушунча шартли тушунчадир, чунки гавданинг турли қисмларидаги температура бир-биридаи катта фарқ қилади. Энг йирик томирлардаги қон температураси бутун организмнинг ўртача температурасини ҳаммадан ях-широқ таърифлаб беради, чунки томирларда юрадиган қон актив тўқималарда исийди, уларни шу тарика совутади ва терида совиб, уни айна вақтда иситади.

Одамнинг гавда температураси одатда қўлтиқдан ўлчаниб, шу асосда фикр юритилади. Соғлом одамнинг қўлтиқдан ўлчанган температураси  $36,5—36,9^{\circ}$ . Клиникада кўпинча (асосан эмадиган болаларда) гавда температураси rectum-да аниқланади, бу ердаги температура қўлтиқдагидан анча юқори бўлиб, соғлом одамда ўрта ҳисоб билан  $37,2—37,5^{\circ}$  га тенг.

Гавда температураси доимий бўлмай, балки сутка давомида  $0,5—0,7^{\circ}$  га ўзгариб туради. Гавда температураси кечкурун соат 4-6 да энг юқори (максимал), эрталаб соат 3—4 да эса энг паст (минимал) бўлади. Гавда температурасининг бу ўзгариши яшаш шароитига боғлиқ: тинчлик ва уйку гавда температурасини пасайтиради, мускуллар билан қилинадиган иш эса уни орттиради. Шу сабабли тунги сменаларда узоқ ишлайдиган ишчиларда температура юқорида айтилганнинг тескарасича ўзгариши мумкин.

Бутун организмда иссиқлик ҳосил бўлиши ва иссиқлик йўқотиш бир-бирига тенг бўлгандагина одамнинг гавда температураси доим бир даражада туриши мумкин. Бунга терморегуляциянинг физиологик механизмлари ёрдам беради. Умуман терморегуляцияни физикавий ва химиявий терморегуляцияга ажратиш расм бўлиб кетган.

*Химиявий терморегуляция* организмда иссиқлик ҳосил бўлишини кучайтириш ёки сусайтириш, яъни организмда моддалар алмашинув интенсивлигини кучайтириш ва камайитириш йўли билан юзага чиқади. *Физикавий терморегуляция* гавдадан иссиқлик чиқиш интенсивлигини ўзгартириш йўли билан амалга ошади.

### **Химиявий терморегуляция**

Моддалар алмашинув интенсивлигини, демак, иссиқлик ҳосил бўлиш интенсивлигини ҳам белгилаб берувчи факторлардан бири ташқи муҳит температурасидир.

Ташқи муҳит температураси кўтарилиб  $25—30^{\circ}$  га етганда моддалар алмашинуви ва иссиқлик ҳосил бўлиши бир оз камаяди. Ташқи муҳит температураси камайиб  $15^{\circ}$  дан пастга тушганда иссиқлик ҳосил бўлиши анча кучаяди. Ташқи температура *оптималь температурадан*, ёки *ком-форт зонасидан* паст бўлса, иссиқлик ҳосил бўлиши анча

кучаяди. Одатдаги енгил кийим кийилганда комфорт зонаси 18—20° атрофида, яланғоч одам учун эса 28° бўлади.

Одам сувда турганда оптимал температура ҳавода туришдагига нисбатан анча юқори бўлади. Бунга сабаб шуки, сувнинг иссиқлик сиғими ва иссиқ ўтказувчанлиги юқори бўлгани учун гавдани ҳавога нисбатан 14 барабар кучлироқ совутади. Шу сабабли бир оз совук ваннага тушиш моддалар алмашинувини шу температурадаги ҳавога нисбатан кўпроқ оширади.

Ташқи муҳит температураси пасайганда иссиқлик ҳосил бўлишининг кучайиши гавдани совушдан сақлашда катта аҳамиятга эга.

Мускуллар қисқарганда уларда энг кўп иссиқлик ҳосил бўлади. Одам ҳатто кимирламай ётиб мускулларини тарангласа, унда оксидланиш процесслари ва шу билан бирга иссиқлик ҳосил бўлиши мускулларни бўшаштириб етгандагига нисбатан 10% ошади ва ундан ҳам кучаяди. Унча катта бўлмаган ҳаракат активлиги иссиқлик ҳосил бўлишини 25% орттиради. Юриш энергия сарфини 60—80% оширади, оғир ишда эса энергия сарфи 400—500% кўпайиши мумкин.

Одам совук шароитда бўлганда мускулларда иссиқлик ҳосил бўлиш ортади. Бунга сабаб шуки, гавда юзасида температуранинг пасайиши совукни сезувчи тери рецепторларига таъсир этиб, рефлекс йўли билан мускулларнинг ихтиёрсиз равишда бетартиб қисқаришини кўзгайди, бу эса одамнинг титрашида (дийдирашида) намоён бўлади. Айни вақтда организмнинг энергия сарфи анча ортади, мускулларда кислород ва углеводлар кўпроқ истеъмол қилинади, натижада иссиқлик ҳам кўпроқ ҳосил бўлади. Шундай қилиб, совукда «қалтираш» ёки титраш—мускулларда кўпроқ иссиқлик ҳосил қилиш йўли билан гавда температураси рефлекс йўли билан бошқарилаётганининг намоён бўлишидир. Титраш иссиқлик ҳосил бўлишини нечоғлиқ орттира олишини сунъий титрашда (имитация) иссиқлик ҳосил бўлиши 200% ортишидан кўра бўлади. Титрашнинг терморегуляциядаги аҳамияти яна шу билан ҳам исбот этиладики, организмга релаксантлар (нервдан мускулга нерв импульсларининг ўтишини бузадиган ва мускулларнинг рефлекс йўли билан бетартиб қисқаришини, яъни титрашни шу тариқа бартараф қиладиган моддалар) юборилган бўлса, бадан совутилганда гавда температураси тезроқ пасаяди.

Химиявий терморегуляцияда мускуллардан ташқари жигар ва буйрак ҳам катта роль ўйнайди. Жигар венасининг қонидаги температура жигар артериясининг температурасидан юқори, бу эса жигарда иссиқлик кўпроқ ҳосил бўлишини кўрсатади. Бадан совуганда жигарнинг иссиқлик ҳосил қилиши кучаяди.

Организмда оксил, углевод, ёғларнинг оксидланиб парчаланиши натижасида энергия юзага чиқади. Модомики шундай экан, оксидланиш процессларини бошқарувчи барча механизмлар иссиқлик ҳосил бўлишини ҳам бошқаради. албатта.

### **Физикавий терморегуляция**

Ташқи муҳит температураси кўтарилганда гавда температурасининг доим бир даражада сақланишида физикавий терморегуляция муҳим роль ўйнайди. Ташқи муҳит температураси гавда температурасига яқин ёки тенг бўлса, моддалар алмашинуви сусаядию, организмни қизиқ кетишдан сақлай олмайди, чунки организмда анчагина иссиқлик барибир ҳосил бўлаверади. Бундай ҳолларда иссиқликни кўпроқ чиқариб юбориш йўли билан рўёбга чиқадиган физикавий терморегуляция изотермияни сақлашда асосий аҳамиятга эга бўлади. Организмда ҳосил бўладиган иссиқлик асосан иссиқликни нурлантириш (*радиацион иссиқлик йўқотиш*) ва иссиқ ўтказиш (*конвекцион иссиқлик йўқотиш*) йўли билан, яъни иссиқликни теридан бевосита ҳавога ёки териға тегиб турган буюмларга ўтказиш йўли билан чиқиб кетади. Катта ёшли одам тинч ётганда ташқарига бериладиган жами иссиқликнинг қарийб 70 процентини иссиқ ўтказиш (қарийб 15%) ва иссиқликнинг нурлантириш (55%) йўли билан чиқариб юборади.

Одатдаги шароитда актив иш бажарилмаганда қарийб 27% иссиқлик тери ва ўпка юзасидан



сув буғланиши йўли билан чиқиб кетади. Тер безлари орқали бир суткада қарийб 500 *мл*, ўпкадан эса қарийб 350 *мл* сув буғланишини ва 1 *мл* сувнинг буғланишига 0,58 *ккал* зарурлигини ҳисобга олсак, гавдадан сув буғланиб кетишига 500 *ккал* сарфланади. Гавдадан йўқоладиган иссиқликнинг 3 проценти нафасдан чиқадиган ҳавонинг исишига сарф бўлади, шунингдек ахлат ва сийдик билан чиқиб кетади.

Одамнинг кийими иссиқлик чиқиб кетишини камайтиришга хизмат қилади. Айни вақтда гавда билан кийим орасидаги ҳаракатсиз ҳаво қатлами иссиқликнинг чиқиб кетишига тўсқинлик қилади, чунки ҳаво иссиқликни яхши ўтказмайди. Кийим остидаги ҳаво температураси 30°га етади. Гавданинг очик жойлари иссиқликни йўқотади, чунки гавда юзасидаги ҳаво доим алмашилиб туради. Шу сабабли гавданинг очик жойларидаги тери температураси кийим билан беркилган жойлардаги тери температурасига нисбатан пастроқ бўлади.

Тери остидаги ёғ клетчаткаси ҳам иссиқлик йўқолишини анча камайтиради, чунки ёғнинг иссиқ ўтказувчанлиги кам.

Иссиқлик нурланишини ва иссиқлик ўтказилишини биргаликда кўздан кечириш мумкин, чунки улар ҳамisha параллел равишда ўзгаради ва бир факторга, яъни тери температураси билан ташқи муҳит температурасининг фарқига боғлиқ бўлади. Тери температураси, демак, иссиқлик нурланишининг ҳам, иссиқлик ўтказилишининг ҳам интенсивлиги биринчидан, томирлардаги қон қайта тақсимланганда, иккинчидан циркуляциядаги қон миқдори ўзгарганда ўзгариши мумкин.

Ҳар хил томирлардаги қон қуйидагича қайта тақсимланади: совуқда терининг қон томирлари, асосан артериолалари тораяди ва корин бўшлиғидаги органларнинг томирларига кўпроқ қон ўтади. Терининг юза қаватлари озгина иссиқ қон олгани туфайли иссиқликни камроқ нурлантиради ва атрофидаги муҳитни кам иситади, натижада иссиқлик чиқиб кетиши камаяди. Оёқ-қўл териси қаттиқ совуганда артерия-вена анастомозлари очилиб, тери капиллярларига қон келишини камайтиради ва шу билан иссиқлик чиқиб кетишига тўсқинлик қилади.

Теварак-атрофдаги муҳит температураси юқори бўлса, тери томирлари кенгаяди, терига иссиқ қон кўпроқ келиб, унинг температурасини оширади, натижада иссиқлик нурланиши ҳам, иссиқлик ўтказилиши ҳам ортади.

Ташқи муҳит температураси кўтарилганда тўқималардаги сувнинг қонга ўтиши, шунингдек талок ва бошқа қон деполаридан қон айланиш системасига қўшимча миқдорда қон чиқиши туфайли циркуляциядаги қон миқдори кўпаяди. Совуқда қарама-қарши процесслар рўй бериши сабабли циркуляциядаги қон миқдори камаяди. Циркуляциядаги қон миқдори ортганда теридан ўтадиган қон миқдори ҳам кўпаяди, бу эса ташқи муҳитга теридан иссиқлик ўтишини кучайтиради.

Теварак-атрофдаги муҳит температураси кўтарилганда бадандан тер буғланиши гавда температурасини доим бир даражада сақлаш учун катта аҳамиятга эга. Юқори температурада организм шу йўл билан кўп иссиқлик чиқаради.

Гавда температурасини доим бир даражада сақлаш учун терлашнинг аҳамияти қуйидагича ҳисобдан яққол кўринади: тропикларда ташқи муҳит температураси 37° гача етади, яъни одамнинг гавда температурасига тенг бўлади. Бунинг маъноси шуки, тропикларда яшовчи одам организмда ҳосил бўлувчи иссиқликни нурлантириш ва ўтказиш йўли билан чиқара олмайди. Бу ҳолда сувни буғлантириш иссиқлик чиқаришнинг бирдан-бир йўли бўлиб қолади. Бир суткада ўрта ҳисоб билан 2400—2800 *ккал* иссиқлик ҳосил бўлишини ва гавда юзасидан 1 *г* сув буғланганда 0,58 *ккал* иссиқлик сарфланишини билиб, шу шароитда одамнинг гавда температурасини доим бир даражада сақлаш учун 4,5 *л* сув буғланиши зарурлигини аниқлаймиз. Теварак-атрофдаги муҳит температураси юқори бўлганда мускуллари билан зўр бериб иш-лаётган одам айниқса кўп терлайди, чунки бунда организмда иссиқлик кўп ҳосил бўлади. Иссиқ цех ишчилари жуда оғир иш бажарганда бир кунда 12 литргача тер чиқиши мумкин.

Сувнинг буғланиши ҳавонинг нисбий намлигига боғлиқ; сув буғлари билан тўйинган

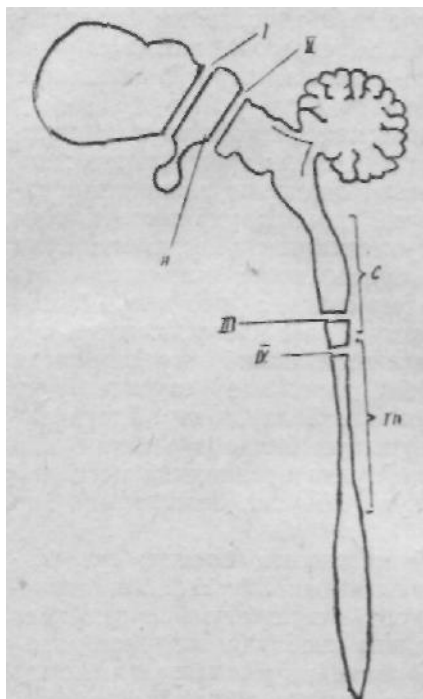
ҳавода сув буғлана олмайди. Шу сабабли атмосфера намлиги кўп бўлган шароитда юқори температура организмга атмосфера намлиги кам бўлган шароитдагига нисбатан оғирроқ таъсир этади. Сув буғлари билан тўйинган ҳавода, масалан, ҳаммомда тер кўп чиқади-ю, буғланмайди ва теридан оқиб тушади. Бундай терлаш иссиқликни чиқаришга ёрдам бермайди, тернинг бадандан буғ-ланувчи қисми иссиқлик чиқариш учун аҳамиятли (тернинг шу қисми «эффektiv терлашни» ташкил этади).

Ҳавони ўтказмайдиган, тернинг буғланишига тўсқинлик қиладиган (чармдан, резинадан тикилган) кийим ҳам ноқулай: кийим билан гавда орасидаги ҳаво сув буғлари билан тез тўйиниб, тернинг яна буғланиши тўхтаб қолади.

Гавда температурасини доим бир даражада сақлашда бадандан сув буғланишининг аҳамиятини шундан ҳам кўриш мумкин; ҳаво нам бўлса, одам унча юқори бўлмаган ( $32^{\circ}$ ) температурада ҳам ўзини ёмон ҳис қилади. Бутунлай қуруқ ҳавода одам  $50—55^{\circ}$  температурада 2—3 соатгача айтарли қизиқ кетмай тура олади.

Сувнинг маълум қисми нафасдан чиқадиган ҳавони тўйинтирувчи буғ шаклида ўпкадан буғланиб кетади. Модомики шундай экан, нафас олиш ҳам гавда температурасини доим бир даражада сақлашда иштирок этади. Совуқда нафас маркази рефлекс йўли билан тормозланади, одам сийрак нафас олади, ташқи муҳит температураси юқори бўлганда эса, аксинча, нафас маркази кўзғалади.

Юқорида баён қилинганлардан англашиладики, бир томондан, модда алмашинув интенсивлигини бошқарувчи механизмлар ва модда алмашинувига қараб иссиқлик ҳосил бўлиши (химиявий терморегуляция), иккинчи томондан, терининг қон билан таъминланишини, терлаш-ни ва нафас олишни бошқарувчи механизмлар (физикавий терморегуляция) биргалашиб таъсир этиб, гавда температурасини бошқаради.



### Терморегуляциянинг нерв механизми

Терморегуляцияда марказий нерв системасининг аҳамияти *иссиқлик уқоли* деган тажрибада аллақачон аниқланган эди. Қуён оралиқ миясининг муайян қисмлари узун ингичка нина билан шикастлантирилса, гавда температураси анчагина ( $2,5^{\circ}—3^{\circ}$ ) кўтарилади. Терморегуляцияда марказий нерв системасининг ҳар хил қисмлари қандай роль ўйнаши мия сопи (мия стволи) ни ҳар хил босқичдан қирқиб қўйиб ўрганилган (99-расм). Гавда

температурасининг доим бир даражада сақланишини таъминлайдиган кўп ва мураккаб вегетатив процессларни бошқарувчи нерв ҳужайралари, яъни *терморегуляция марказларининг* қаерда эканлиги шунга ўхшаш тажрибаларда аниқланган. Бош мия ярим шарлар пўстлоғи, тарғил тана ва кўрув дўмбоқларини олиб ташлаш иссиқлик чиқариш ва иссиқлик ҳосил қилишга таъсир этмаслиги тажрибаларда кўрсатиб берилган. Гипоталамус олиб ташланганда эса ҳайвон гавда температурасини бошқариш қобилятидан маҳрум бўлиб, пойкилотерм бўлиб қолади.

Гипоталамусдаги терморегуляция 99-расм. Терморегуляциянинг марказларининг ўринини С. В. Ренсон нерв механизмини тушунтириб ва ҳамкорлари ўрганишган. Ренсон

гипоталамуснинг турли қисмларини шикастлаб, иссиқлик ҳосил қилиш ва иссиқлик чиқаришни бошқарувини ядросини топди. Иссиқлик ҳосил қилиш маркази гипоталамус ён ядроларининг каудал қисмида жойлашган. Хайвонларни миясининг шу қисминини шикастласа улар совуққа чидамайди, булиб қолади, уларни химиявий терморегуляциялари ишламай қўяди, жумладан совуқда титрамайди. Физикавий терморегуляция (терлаш, нафаснинг кучайиши) ни гипоталамуснинг commissura anterior билан chiasma opticum орасидаги қисми, яъни *иссиқлик чиқариш маркази* бошқаради. Бу марказ зарарланса, хайвон совуққа чидаш қобилиятидан маҳрум бўлмайди, лекин операциядан сўнг юқори температурада хайвон тез қизиб кетади, чунки физикавий терморегуляцияни ишга солувчи механизм зарарланган.

Бош мия ярим шарларини олиб ташлаш иссиқлик ҳосил қилиш ва чиқаришга гарчи айтарлиқ таъсир этмаса ҳам, иссиқлик алмашинувида бош мия ярим шарлари ва уларнинг пўстлоғи таъсир этмайди, деб хулоса чиқариш нотўғри.

Хайвонлар устидаги тажрибалар ва одамларни кузатишлар иссиқлик ҳосил қилиш ва чиқаришнинг шартли рефлекс йўли билан ўзгара олишини кўрсатди. Ҳамма шартли рефлекслар каби, бу ўзгаришларни ҳам бош мия пўстлоғи амалга оширади.

Тери билан шиллиқ пардалардаги иссиқ ва совуқ рецепторларидан марказий нерв системасига келувчи нерв импульслари терморегуляция марказларининг асосий таъсирловчиларидир. Гавда совуганда ёки исиганда унинг температураси шу импульслар туфайли рефлекс йўли билан бошқарилади.

Совуган ёки исиган қоннинг терморегуляция марказига бевосита таъсир этиши ҳам бир қадар роль ўйнайди. Орқа миянинг кўкрак сегментлари қирқилган, кейинги оёқлари шу сабабли сезмайдиган бўлиб қолган хайвоннинг бу оёқлари совуқ сувга солинганда бош мускуллари ва тананинг юқори қисмидаги мускуллар титратанлиги юқорида айтилган фактни исбот этади. Бу тажрибада хайвоннинг орқа оёқларини совутиш қон температурасини пасайтиради, шунинг натижасида иссиқлик ҳосил қилиш марказлари таъсирланади. Терморегуляция марказларига иссиқ ёки совуқнинг бевосита таъсир этишини кўрсатувчи далиллар итлар устидаги тажрибаларда олинган. Бу итларнинг миясига махсус найча шундай тикиб қўйилганки, бу найча пўстлоқ остидаги ядроларга тегиб турган. Найчадан совуқ сув ўтказилса гавдада иссиқлик кўпроқ ҳосил бўлган, иссиқ сув ўтказилганда хайвоннинг температураси пасайган. Мияни қон билан таъминловчи а. carotis иситилганда ва совутилганда ҳам шундай натижа олиш мумкин.

Мия терморегуляция марказининг пастроғидан кесилса, организм совуганда оксидланиш процессларини кучайтириш қобилиятидан маҳрум бўлади. Химиявий терморегуляция марказидан периферияга борувчи йўллар зарарланганда ҳам бу қобилият йўқолади. Шу сабабли орқа мия бўйи қисмидан қирқиб қўйилгач организм ташқи муҳит температураси пасаяётганда гавда температурасини доим бир даражада сақлаш қобилиятидан деярли бутунлай маҳрум бўлади. Айни вақтда терлаш ва терининг қон томирлар диаметрини ўзгартиш йўли билан амалга ошириладиган физикавий терморегуляция ҳам барҳам топади. Бунинг сабаби шуки, томир ҳаракатлантирувчи ва тер ажратувчи нерв толалари орқа миянинг кўкрак ва бел сегментларидан бошланади.

### **Терморегуляциянинг гуморал механизми**

Гавда температурасини бошқариш (регуляция) да ички секреция безлари, айниқса қалқонсимон ва буйрак усти безлари иштирок этади, чунки уларда гормон ҳосил бўлишини нерв системаси бошқаради.

Терморегуляцияда қалқонсимон безнинг иштирок этиши, масалан, шу билан исбот этиладики, узоқ вақт совуқда турган бир хайвоннинг қон зардоби иккинчи хайвоннинг қонига юборилса бу хайвонда моддалар алмашинуви кучаяди. Қон берган хайвоннинг қалқонсимон беги сақланиб қолгандагина шундай натижа кўрилади. Афтидан, хайвон совуқда узоқ тургандэ қалқонсимон без қонга кўп гормон чиқариб, моддалар алмашинувини кучайтиради.

Буйрак усти безлари ҳам қонга адреналин чиқариб терморегуляцияда бир қадар роль ўйнайди. Адренадин тўқималарда, хусусан мускулларда оксидланиш процессларини кучайтириб, иссиқлик ҳосил бўлишини оширади, тери томирларини торайтириб, иссиқлик чиқиб кетишини камайтиради. Шунинг учун адреналин гавда температурасини ошира олади (*адреналин гипертермияси*).

### Гипотермия ва гипертермия

Одам жуда паст ёки юқори температура шароитида узок турса, одатдаги шароитда гавда температурасини доим бир даражада ушлаб турувчи физикавий ва химиявий терморегуляция механизмлари етарли бўлмай қолиши мумкии, натижада гавда қизиб кетади (*гипертермия*) ёки совиб қолади (*гипотермия*).

Қўлтиқдаги температура  $35^{\circ}$  дан пастга тушганда гипотермия ҳолати рўй беради. Одам сувга тушганда гипотермия тезроқ бошланади. Бунда аввал симпатик нерв системасининг қўзғалиш белгилари вужудга келади ва иссиқлик ҳосил бўлиш процесслари рефлекс йўли билан кучаяди. Совукда мускулларнинг қисқариши — титраш туфайли иссиқлик кўпроқ ҳосил бўлади. Маълум вақтдан сўнг гавда температураси барибир пасая бошлайди. Айни вақтда наркозга ўхшаш ҳолат кузатилади. Уни биринчи марта 1862 йилда А. Е. Вальтер ҳайвонлар устидаги тажрибаларида кўриб тасвир этган: бу ҳолатда сезувчанлик йўқолади, рефлектор реакциялар сусаяди, нерв марказларининг қўзғалувчанлиги камаяди. Гипотермияда моддалар алмашинуви интенсивлиги кескин камаяди, иафас секинлашади, юрак уриши сийраклашади, қоннинг систолик ҳажми камаяди, артериал босим пасаяди (гавда температураси  $24\text{—}25^{\circ}$  бўлганда артериал босим нормадагининг  $15\text{—}20$  процентига тенг бўлиши мумкин).

Кейинги йилларда гавдани  $24\text{—}28^{\circ}$  совитиб сунъий гипотермия қилиш хирургия клиникаларида юрак ва марказий нерв системасида операция қилишда қўлланилади. Бунинг моҳияти шундан иборатки, гипотермия бош мияда моддалар алмашинувини, бинобарин, бу органнинг кислородга эҳтиёжини ҳам анча камайтиради, шу сабаблн миянинг узокроқ (нормадаги 3—5 минут ўрнига  $25\text{—}26^{\circ}$  да  $15\text{—}20$  минутгача) қонсизланишига чидаса бўлади, бунинг маъноси шуки, гипотермияда юракнинг урмай туришига, нафас ва қон айланишининг тўхтаб туришига организм бемалол чидаш беради. Гавдани тез иситиб, гипотермия тўхтатилади.

Гавда совутилганда моддалар алмашинуви аввалига кучаяди, бу эса мосланиш реакцияси ҳисобланади, бунга йўл қўймаслик учун сунъий гипотермияда *ганглиоплегик препаратлар* (симпатик нерв системасининг тугунларида импульслар ўтишини тўхтатадиган химиявий препаратлар) билан *миорелаксантлар* (нервлардан скелет мускулларига импульслар ўтишини тўхтатадиган химиявий препаратлар) қўлланилади.

Қўлтиқдаги температура  $37^{\circ}$  дан ортганда гипертермия ҳолати юз беради. Ташқи муҳитнинг юксак температурасн узок таъсир этганда, айниқса теварак-атрофдаги ҳаво нам бўлганда, бинобарин, эффектив терлаш кам бўлганда гипертермия бошланади. Кескин гипертермияда, яъни гавда температураси  $40\text{—}41^{\circ}$  га етганда организм умуман оғир аҳволда қолади — *иссиқ элтиши* (тепловой удар) деб шуни айтилади.

Ташқи шароит ўзгармагани ҳолда терморегуляциянинг бузилиши натижасида келиб чиқадиган гипертермияни нукул ташқи шароит таъсирида пайдо бўлувчи гипертермия ҳолатидан ажратиш керак. Инфекцион *иситмада* терморегуляция кўпроқ бузилади. У физиологияда эмас, балки патологияда ўрганилади.

## 8 ЧИҚАРУВ ПРОЦЕССЛАРИ

Чиқарув процесслари организмда моддалар алмашинувининг охирги босқичидир кейинчалик организмда фойдаланилмайдиган парчаланиш маҳсулотлари бу процесслар оқибатида организмдан чиқариб ташланади. Одамда буйраклар, тер безлари, ўпка ва ичак чиқарув органларидир.

Упка чиқарув органидир, чунки карбонат кислота, сув ва баъзи учувчан моддалар, масалан, наркоз вақтида эфир ва хлороформ буғлари, мастликда алокоголь буғлари организмдан ўпка орқали чиқиб кетади. Ичак баъзи оғир металлларнишг тузларини, шунингдек ўт пигментларининг ўзгариш маҳсулотларини организмдан чиқариб юборади.

Чиқарув органлари модда алмашинувининг охирги маҳсулотларини организмдан чиқариб юбориш билан бир қаторда, организм ички муҳитининг таркиби ва хоссаларини доим бир даражада сақлаш учун ҳам аҳамиятли. Масалан, улар осморегуляцияда, яъни организм ички муҳитининг осмотик босимини доим бир даражада сақлашда (*изоосмия*) ва ундаги ионлар таркибини доим бир даражада сақлашда (*изоиония*) қатнашади.

Чиқарув органлари — буйраклар, ўпка, тер безлари — организмда водород ионлари концентрациясини доим бир даражада сақлашда ҳам муҳим аҳамиятга эгадир.

Упка альвеолалари ва тери юзасидан сув буғланиши гавда температурасини пасайтиради, модомики шундай экан, тер безлари ва ўпка терморегуляцияда ҳам қатнашади.

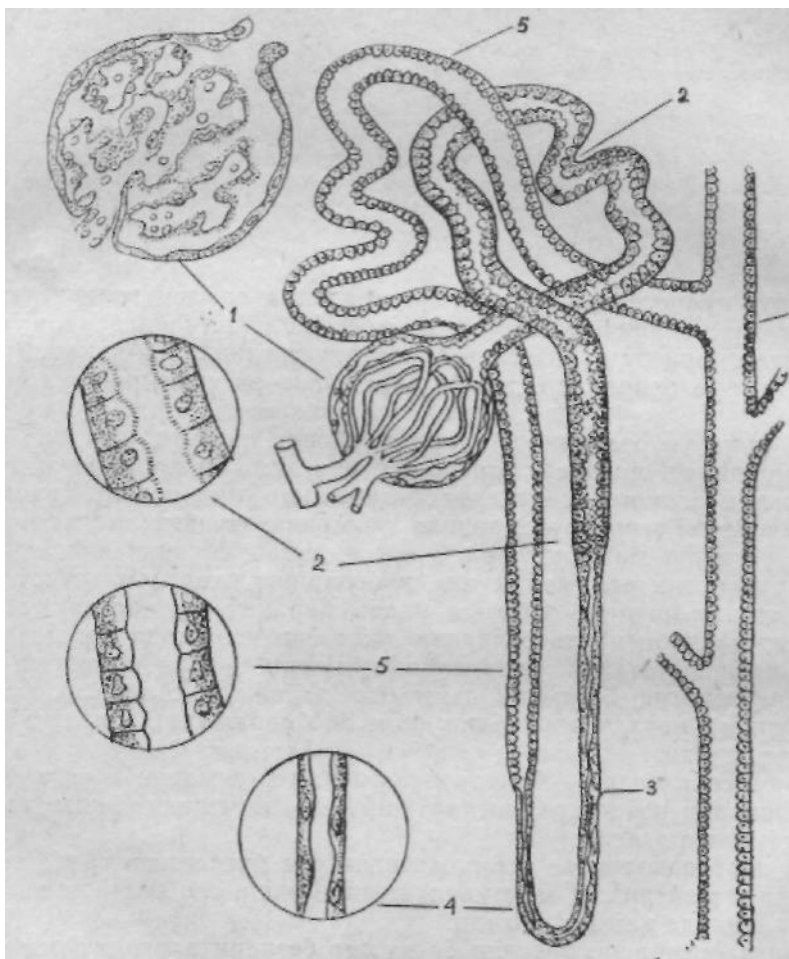
Чиқарув органлари орасида ёғ ва сут безлари алоҳида ўрин тутаяди. Улар ажратадиган моддалар — тери ёғи ва сут — модда алмашинувининг охирги маҳсулотлари бўлмай, маълум физиологик аҳамиятга эгадир: сут янги туғилган болаларга овқат бўлади, тери ёғи эса терини мойлаб туради.

### БУЙРАКЛАР ФУНКЦИЯСИ

Буйраклар организмда модда алмашинувидан ҳосил бўладиган турли моддаларни, ташқи муҳитдан кирган ёғ ва заҳарли моддаларни организмдан чиқариб юборади, шу билан бир қаторда яна бошқа функцияларни ўтайди: организмда сув балансини, кислота-ишқор мувозанатини, натрий, калий, хлор, фосфор ва бошқа минерал моддалар балансини бошқаришда қатнашади, баъзи химиявий бирикмаларни синтезлайди, артериал босим миқдорига таъсир этувчи физиологик модда — ренин ишлаб чиқаради. Буйракларнинг асосий функцияси — сийдик ҳосил қилишдир.

### Нефрон ва унинг қон билан таъминланиши

Буйрак мураккаб тузилган бўлиб, тахмиан 1 миллион *нефрондан* тузилган (100-расм), булар структура ва функционал бирликлардир. Нефронлар орасида қўшувчи (интерстициал) тўқима бор.



100-расм. Нефроннинг тузилиш схемаси (Г. Смитдан). 1 — коптокча; 2 — биринчи тартибдаги бурама каналча; 3 — Генле ковузлогининг тушувчи (проксимал) бўлими; 4 — Генле ковузлогининг кўтарилувчи (дистал) бўлими; 5 — иккинчи тартибдаги бурама каналча; 6 — йиғувчи най-чалар. Нефроннинг турли қисмларидаги эпителийнинг тузилиши тўғрақлар ичида кўрсатилган.

Нефроннинг функционал бирлик эканига сабаб шуки, у сийдик ҳосил бўлишида рўй берадиган барча процесслар йиғиндисини амалга ошира олади.

Ҳар бир нефрон қўш дсворли товоқча шаклидаги кичик капсула (*Шумлянский-Боумен капсуласи*) дан бошланади. Бу капсула ичида капиллярлар калаваси (*Мальпигий коптокчаси*) бор. Капсула деворлари орасидаги бўшлиқдан каналча бошланади. Капсуланинг ички варағи япалоқ майда эпителий ҳужайраларидан тузилган. Электрон микроскопик тадқиқотларнинг кўрсатишича, ораси ёриқ бўлган бу ҳужайралар уч қават молекулалардан ташкил топган базал мембранада жойлашган.

Мальпигий коптокчаси капиллярларининг эндотелий ҳужайраларида диаметри тахминан 0,1 мк келадиган тешиклар бор. Шундай қилиб, коптокча капиллярларидаги қон билан капсула бўшлиғи ўртасидаги тўсиқ юпқа базал мембранадан иборат.

Капсула бўшлиғидан аввалига буралган сийдик каналчаси — *биринчи тартибдаги бурама каналча* бошланади. Бу каналча пўстлоқ ва мағиз қаватлари орасидаги чегарага етгач тораяди ва тўғриланади. Каналча буйракнинг мағиз қаватида *Генле ковузлогини* ҳосил қилади ва буйракнинг пўстлоқ қаватига қайтади. Шундай қилиб Генле ковузлогини тушувчи, ёки проксимал қисм билан кўтарилувчи, ёки дистал қисмдан иборат.

Тўғри каналча буйракнинг пўстлоқ қаватида ёки пўстлоқ қавати билан мағиз қавати чегарасида яна бурама шаклга кириб, *иккинчи тартибдаги бурама каналчани* ҳосил қилади. Бу каналча чиқарувчи йўл — *йиғувчи найчага* қуйилади. Бундай йиғувчи найчаларнинг бир қанчаси қўшилиб умумий чиқарувчи йўллари ҳосил қилади, бу йўллар буйракнинг мағиз қаватидан ўтиб, буйрак жоми бўшлиғига туртиб чиқиб турувчи сўргичларнинг учига очилади.

Ҳар бир Шумлянский-Боумен капсуласининг диаметри қарийб 0,2 мм, бир нефрон каналчаларининг умумий узунлиги эса 35—50 мм га етади.

**Буйракларнинг қон билан таъминланиши.** Буйрак артериялари тобора майда томирларга тармоқланиб, артериолаларни ҳосил қилади, ҳар бир артериола Шумлянский-Боумен капсуласига киргач яна тахминан 50 та капилляр қовузлокқа бўлинади, булар эса Мальпигий коптокчасини ҳосил қилади.

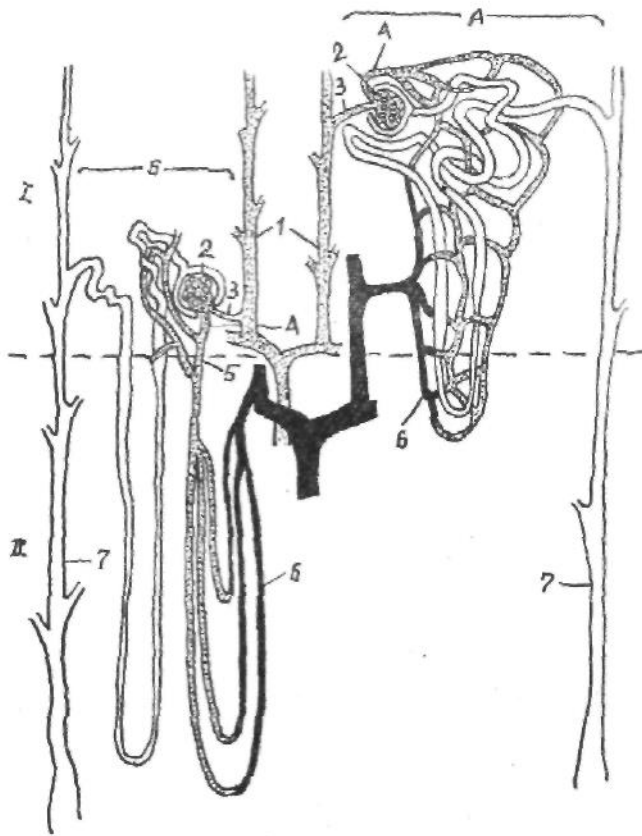
Капиллярлар бирга қўшилиб, коптокчадан чиқувчи артериолани ҳосил қилади. Коптокчага қон етказиб берувчи артериола олиб келувчи томир (vas afferens) дсб аталади. Коптокчадан қон олиб кетадиган артериола эса олиб кетувчи томир (vas efferens) дейилади. Капсуладан чиқаётган артериола унга келаётган артериоладан торроқ. Коптокчадан чиққак артериола ундан сал нарироқда яна капиллярларга тармоқланиб, қалин тўр ҳосил қилади, бу капиллярлар тўри эса биринчи ва иккинчи тартибдаги бурама каналчаларни ўраб олади (101-рasm, А). Шундай қилиб, коптокча капиллярларидан ўтган қон кейинчалик каналчаларнинг капиллярларидан ҳам ўтади. Бундан ташқари, мальпигий коптокчасининг ҳосил бўлишида қатнашмайдиган, озгина артериолалардан бошланувчи капиллярлар каналчаларни қон билан таъминлайди.

Қон каналчаларнинг капиллярлар тўридан ўтгач майда веналарга киради, бу веналар бири-бирига қўшилиб, равоқ веналари (vena arcuatae) ни ҳосил қилади. Равоқ веналарининг бири-бирига қўшилишидан эса буйрак венаси вужудга келади. Буйрак венаси пастки қавак венага қуйилади .

**Юкстамедулляр нефронлар.** Юқорида тасвир этилган нефронлардан ташқари, буйракда олган ўрни ва қон билан таъминланиши жиҳатдан фарқ қилувчи бошқа — юкстамедулляр нефронлар мавжудлиги яқинда кўрсатиб берилди.

Юкстамедулляр нефронлар буйракнинг деярлик бутуплай мағиз қаватида жойлашган. Уларнинг коптокчалари пўстлоқ қавати билан мағиз қавати орасида бўлади. Генле қовузлоги эса буйрак жоми чегарасида жойлашган. Юкстамедулляр нефроннинг қон таъминоти пўстлоқдаги нефроннинг қон таъминотидан шу билан фарқ қиладики, қон олиб келувчи томир диаметри қанча бўлса, қон олиб кетувчи томир диаметри ҳам ўшанча. Коптокчадан чиқаётган артериола каналчалар атрофида капилляр тўр ташкил қилмайди, балки бироз йўл босиб, бевосита веноз системага қуйилади (101-рasm, Б).

**Юктагломеруляр комплекс.** Қон олиб келувчи артериоланинг коптокчага кирадиган жойидаги девори қалин тортган, бу жой миоэпителий хужайраларидан тузилган бўлиб, *юктагломеруляр (коптокча олди) комплекси* деб аталади. Бу комплекс хужайралари ички сскреция,



101-расм. Буйрак пўстлоқ моддасидаги нефрон (А) билан юкстамедулляр нефрон (Б) ва уларнинг қон билан таъминлашиши.

I — буйракнинг пўстлоқ моддаси; II — буйракнинг мағиз моддаси; 1 — артериялар; 2 — коптокча ва капсула; 3 — Мальпигий коптокчасига келувчи артериола; 4 — Мальпигий коптокчасидан чиқиб, пўстлоқ моддасидаги нефрон каналчалари атрофида капиллярлар тўрини ҳосил қиладиган артериола; 5 — юкстамедулляр нефроннинг Мальпигий коптокчасидан чиқадиган артериола; 6 — венулалар; 7 — йиғувчи найчалар.

функциясини ўтайди: буйракдан қон ўтиши камайганда ренин ишлаб чиқаради, бу модда артериал босим миқдорини бошқаришда қатнашади, электролитларнинг нормал балансини сақлаб туришда ҳам рениннинг аҳамияти бўлса керак.

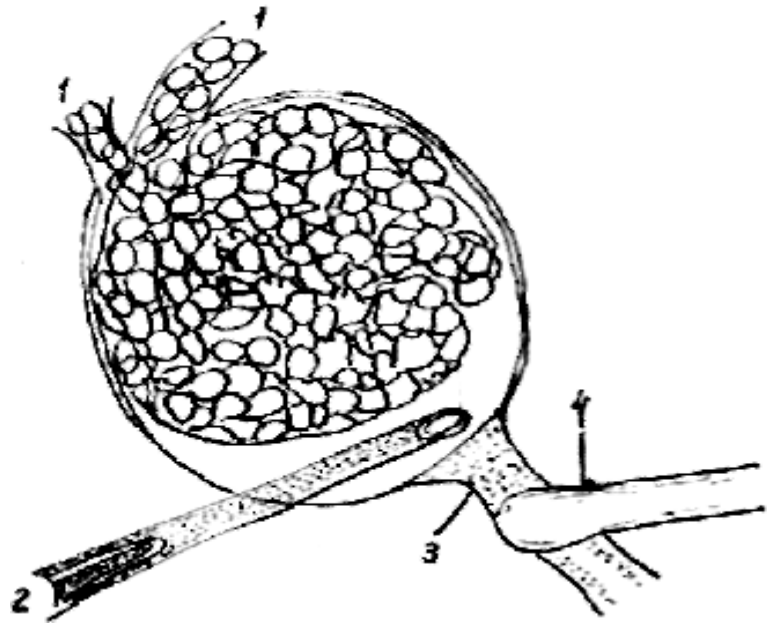
### Коптокчалардаги фильтрация

1844 йилдаёқ К. Людвиг ўз тадқиқотларига асосланиб, сийдик ҳосил бўлиш процесси коптокчаларнинг капиллярлари девори орқали рўй берадиган *филтрациядан* ва каналчаларда рўй берадиган *реабсорбция* (яъни қайта сўрилиш)дан иборат деб фарз қилган. А Кешни бу тахминни ривожлантириб, *сийдик ҳосил бўлишининг филтрация-реабсорбция назариясини* таърифлаб берган. Бу назария ҳозирги тасаввурларга асос бўлди ва кўп экспериментларда тасдиқланди.

Ҳозирги назарияга кўра, коптокча капиллярлари орқали ўтадиган қон плазмасидан Шумлянский-Боумен капсуласига сув ва плазмада



эриган барча моддалар (юкори молекулали бирикмалардан ташқари) филтрланиб ўтади. Коптокчалардаги фильтрация эндотелийдаги тешиклар, базал мембрана ва капсуланинг ички деворидаги эпителий хужайралари орасидаги ёриқлар орқали рўёбга чиқади. Бу филтр диаметри тахминан 100 ангстремгача бўлган молекулаларни ўтказидади. Молекуляр оғирлиги 70 мингдан ортиқ бўлган каттагина зарралар бу филтрдан ўтмайди. Шунинг учун глобулинлар (молекуляр оғирлиги 160 мингдан ортиқ), ёки казеин (молекуляр оғирлиги 100 000 ортиқ) каби юкори молекулали оксиллар филтратга ўтмайди. Молекуляр оғирлиги унча катта бўлмаган баъзи ёг



102-расм. Микропипеткада коптокча

оксиллар (тухум оксили, желатина ва бошқалар) буйрак филтридан ўтиб, сийдик билан чиқиб кетади. Қон плазмасининг альбуминлари (молекуляр оғирлиги қарийб 70 000) филтратга кетадиган йўлни беркитиб қўядигани шиша жуда оз (плазмадаги микдорининг 1/100 қисмидан камроғи) ўтади. Томирлар ичида гемолиз рўй берганда, яъни эритроцитлар парчаланиб, гемоглобин молекулалари (молекула оғирлиги 68 000) плазмага чиққанда унинг 5 проценти филтратга ўтади. Анорганик тузлар ва кичик молекулали органик бирикмалар (мочевина, сийдик кислотаси, глюкоза, аминокислоталар ва бошқалар) коптокча филтридан бемалол ўтиб, Шумлянский-Боумен капсуласига киради.

Буни А. Н. Ричардс авваллига бақалар, сўнг сут эмизувчи ҳайвонлар — денгиз чўчкачалари ва каламушлар устида микрофизиологик экспериментлар ўтказиб бевосита исбот этган. Уткир тажрибада ҳайвоннинг буйрагини очиб, унинг юзарокда ётган ва микроскоп орқали кузатиш мумкин бўлган бирор капсуласига ингичка микропипетка киритилган (102-расм). Бу капсуладан бошланувчи каналча суюқлик ўтмайдиган қилиб қисиб қўйилган. Шу йўл билан микропипетка орқали етарли микдорда филтрат олиб, унинг таркибини текшириш мумкин бўлган. Натижада *коптокча филтратида*, бошқача айтганда, *бирламчи сийдикда*, анорганик ва органик моддаларнинг микдори уларнинг қон плазмасидаги микдорига тенг эканлиги аниқланган.

Ҳосил бўлаётган бирламчи сийдикнинг микдори жуда кўп бўлиб, бир суткада 150—170 л гача етади. Буйракларнинг қон билан яхши таъминланиши, коптокча капиллярларининг махсус тузилганлиги ва филтрацион юзасининг катта эканлиги ва улардаги қон босими юкори эканлиги туфайли фильтрация ҳажми шундай катта бўлади. Буни қуйидаги маълумотлар билан кўрсатайлик. Бир суткада буйраклардан 1700 л қон ўтади ва, шу тарика, коптокча капиллярлари орқали ўтадиган ҳар 6—10 л кондан қарийб 1 л филтрат ҳосил бўлади. Коптокча капиллярлари деворининг филтрлайдиган умумий юзаси тахминан 1,5—2 м<sup>2</sup> ни ташкил қилади, яъни гавданинг умумий юзасига тенг. Коптокча капиллярларидаги қон босими қарийб 70 мм Нг. Қон босимининг бундай нисбатан юкори эканига сабаб шуки, буйрак артериялари бевосита қорин аортасидан бошланади ва улардан коптокчаларгача

бўлган йўл нисбатан калтадир.

Қон олиб кетувчи артериянинг қон келтирувчи артерияга нисбатан деярлик икки ҳисса торлиги ҳам коптокча капиллярларидаги қон босимининг нисбатан баланд бўлишига ва сийдик фильтрациясига ёрдам беради.

Сийдик ҳосил бўлишида қон босими миқдорининг аҳамияти борлиги ўтган асрнинг ўрталарида К. Людвиг лабораториясида кўрсатиб берилган. Бу ерда итдан қон чиқариш йўли билан қон босими пасайтирилса, қиркиб қўйилган сийдик йўли (уретер) га суқилган канюлядан сийдик кам чиқиши ёки сира чиқмай қўйиши аниқланган.

Бироқ, коптокчадаги фильтрация қон босимининг миқдorigа боғлиқ бўлиш билангина қолмай, суюқликни томирларда ушлаб турувчи плазманинг онкотик босими ва капсула билан каналчаларни тўлдирадиган суюқликнинг гидравлик босими ҳам боғлиқ. Коптокча капиллярларидаги қон босими филтрловчи кучдир. Қон плазмасининг онкотик босими ва капсуладаги сийдик босими эса фильтрацияга қаршилиқ кўрсатувчи кучлардир. Шу сабабдан, коптокча капиллярларидаги қон босими қарши таъсир этувчи бу икки кучнинг йиғиндисидан ортиқ бўлгандагина фильтрация рўй беради. Қон плазмасининг онкотик босими тахминан 30 мм, капсула ва каналчаларни тўлдирадиган филтрат босими эса қарийб 20 мм Hg. Шундай қилиб, коптокчада фильтрацияни таъминловчи босим ўрта ҳисоб билан 70 мм — (30+ 20 мм) = 20 мм Hg.

Людвиг тажрибаларида буйрак артерияларидаги қон босими филтрацион босимни таъминловчи даражадан пастга туширилганда сийдик чиқмай қўйганлигининг сабаби юқорида келтирилган маълумотлардан равшан кўриниб турибди.

Буйрак ичидаги босим сунъий йўл билан 30—40 мм Hg гача кўтарилганда сийдик чиқмай қўйганини кўрсатиб берган А. О. Устимович тажрибаларининг натижалари ҳам тушунарли.

**Коптокчаларда филтрланадиган суюқлик миқдорини аниқлаш.** Г. С. Смит кўрсатиб берганидек, одам буйрагининг коптокчаларидаги филтрат миқдорини аниқлаш учун коптокча капиллярлари орқали бемалол филтрланадиган па каналчалардан ўтаётган вақтда ўзгармай организмдан сийдик билан чиқиб кетадиган моддани конга юбориш мумкин. Бу ҳолда сийдик билан чиқадиган модданинг миқдори коптокча филтратидаги ўша модда миқдorigа тенгдир.

Фруктоза полисахариди — *инулин* (молекуляр оғирлиги тахминан 5000) шундай модда ҳисобланади. Инулин филтратга бемалол ўтишини Ричардс коптокчаларни микропункция қилиш тажрибаларида исбот этган. Капсула бўшлигида мавжуд филтратдаги инулин концентрацияси плазмадаги шу модда концентрациясига тенг эканлиги шу методика билан аниқланган.

Қон плазмаси билан коптокчадаги филтратда концентрацияси бир хил бўлган инулин концентрацияси (уни  $P_{in}$  билан белгилаймиз), текширилган вақт ичида ажралган сийдик миқдори ( $V$ ) ва ундаги инулин концентрацияси ( $U_{in}$ ) маълум бўлса, филтратнинг умумий миқдори ( $F$ )ни ҳисоблаб чиқиш осон. Сийдикдаги инулин миқдори ( $U_{in}$ ) филтратга ўтган инулин миқдorigа ( $F \cdot P_{in}$ ) тенг бўлгани учун, олинган тенг тенглама  $F \cdot P_{in} = V \cdot U_{in}$  дан  $F = V \cdot U_{in} / P_{in}$  эканлигини топамиз.

Маълум вақт ичидаги фильтрация миқдори топилгач 1 минутдаги фильтрация ҳажмини ҳисоблаб чиқиш мумкин. Нормада иккала буйракдаги фильтрация ҳажми 1 минутда 120 мл га тенг.

1 минутдаги фильтрация ҳажмининг топилган миқдори шу вақт ичида қоннинг қанча инулиндан холос бўлганлигини кўрсатади. Бу миқдор *инулиндан тозаланиш коэффиценти* деб аталади.

Коптокчадаги филтратга ўтадиган, аммо кейин каналчаларда қайтадан сўриладиган бошқа моддалардан тозаниш коэффиценти ҳам аниқлаш мумкин. Бу коэффицент каналчаларда қайтадан сўрилмайдиган инулиндан тозаланиш коэффицентиға қараганда камроқ. Коптокчаларда филтрланишдан ташқари каналчалар эпителийсидан секреция йўли билан чиқадиган моддалардан тозаланиш коэффиценти эса инулиндан тозаланиш коэффицентиға нисбатан юқори, бинобарин, вақт бирлигида буйраклар кўпроқ қонни бу моддадан халос қила олади. Клиник практикада буйраклар функциясига баҳо бериш учун тозаланиш коэффиценти аниқлашади.

## Каналчалардаги реабсорбция

Сув ва унда эриган бир қанча моддалар каналчаларда *қайтадан сўрилади*, яъни реабсорбцияланади.

Каналчалар ингичка узун найчалардир. Уларнинг умумий узунлиги жуда катта бўлиб, **70—100 км** гача етади. Каналчаларнинг турли бўлимлари турлича эпителий билан қопланган. Биринчи тартибдаги бурама каналчаларда эпителий хужайралари цилиндр шаклида. Генле

қовузлоғининг тушувчи қисми соҳасида эпителий хужайралари яссиланади, қовузлоқнинг кўтарилувчи қисмида эса кубсимон эпителий бор (100-расм). Иккинчи даражадаги бурама каналчалар ҳам кубсимон эпителий билан қопланган.

Цилиндрик эпителий хужайраларининг каналчалар ичига қараган юзаси сертук хошияли бўлиб, электрон микроскопда текшириш маълумотларига қараганда, микроворсинкалардан тузилган. Шу туфайли каналчаларнинг умумий юзаси катта бўлиб, 40—50 м<sup>2</sup> га етади. Қовузлоқ соҳасида ҳам микроворсинкалар бор.

Каналчалар йиғинди юзасининг катта эканлигидан реабсорбция ҳажми юқори бўлади. Бир суткада ҳосил бўлган 170 литр коптокча филтратидан фақат 1 — 1,5 литри *охири (дефинитив) сийдик* шаклида ажралиб чиқади. Суюқликнинг қолган қисми ва унда эриган моддаларнинг анчагинаси каналчаларда сўрилиб, буйракнинг тўқима суюқлигига ва қонга ўтади.

А. Н. Ричардс каналчаларга иккита микропипетка сукиб қўйган, шу йўл билан муайян моддалар эритмасини бурама каналчанинг проксимал қисмига юборган, унинг пастки — дистал қисмидан эса бу ерга оқиб келаётган суюқликни олиб, анализ қилган. Сийдик каналчалардан ўтаётганда сув ва ундаги бир қатор моддаларнинг қайтадан қонга зўр бериб сўрилиши шу тажрибаларда исбот этилган.

Бир қанча моддаларнинг қайтадан сўрилиши уларнинг қондаги концентрациясига боғлиқ. Масалан, қон плазмасидаги глюкоза концентрацияси 150—180 мг % дан ошмаса, бу модда тўла реабсорбцияланади. Плазмадаги глюкоза концентрацияси 150—180 мг % дан ортиб кетса, тўла реабсорбцияланмайди ва бир қисми сийдикка ўтади (*глюкозурия*). Турли моддаларнинг ажралиб чиқиш поғонаси ҳақидаги тасаввур шунга асосланган.

*Ажралиб чиқиш поғонаси* — модданинг қондаги шундай концентрациясики, бунда модда каналчаларда тўла реабсорбциялана олмай, охириги сийдикка ўта бошлайди. Поғонали моддалар деб аталувчи турли моддаларнинг ажралиб чиқиш поғонаси турлича. Поғонасиз моддалар буйрак каналчаларида реабсорбцияланмайди ва плазмада ҳатто жуда оз концентрацияда бўлса ҳам, сийдик билан чиқиб кетаверади.

Бундай моддаларга креатинин ва инулин киради. Қондаги концентрацияси нормал бўлганда тўла реабсорбцияланадиган глюкоза поғонали моддаларга киради. Қон плазмасининг филтратга ўтиб қоладиган кўпчилик аминокислоталари, оксиллари, кўпчилик витаминлар, шунингдек натрий, калий, кальций, хлор ионлари ва бошқа моддаларнинг кўпчилик қисми каналчаларда тўла реабсорбцияланади. Шундай қилиб, организмга зарур моддаларнинг ҳаммаси қайтадан сўрилади, яъни реабсорбцияланади.

Модда алмашинувининг организмдан чиқариб ташланадиган охириги маҳсуллари — мочевино, сийдик кислотаси, аммиак — камроқ реабсорбцияланади, баъзилари (сульфатлар, креатинин) эса бутунлай реабсорбцияланмай, организмдан сийдик билан чиқиб кетади.

Одамда плазма, коптокча филтрати, яъни бирламчи сийдик ва дефинитив сийдикдаги турли моддалар миқдори А. Кешни маълумотларига мувофиқ қуйидаги жадвалда кўрсатилган:

Модданинг номи	Қон плазмасидаги вабирламчи сийдикдаги миқдори (%хисобида)	Сийдик йулларига чиққан сийдикдаги миқдори ( % хисобида)	Шу модданинг сийдикдаги миқдори қон плазмасидаги миқдоридан қанча фарк қилиши.
Мочавина	0,03	2,0	65 марта ортиқ
Сийдик кислотаси	0,004	0,05	12 марта ортиқ
Глюкоза	0,1-0,15	--	Сийдикда йук

Калий	0,02	0,15	7 марта ортик
Натрий	0,32	0,35	Тахминнан шунча ортик
Фосфатлар	0,009	0,15	16 марта ортик
сулфатлар	0,002	0,18	90 марта ортик

**Одамда реабсорбция миқдорини аниқлаш.** Бирор модданинг реабсорбцияланадиган миқдорини аниқлаш учун уни венага юбориб, қондаги ҳамда сийдикдаги концентрациясини билиш ва ажралиб чиққан сийдик миқдорини ўлчаш мумкин. Шу билан бир вақтда коптокчадаги фильтрация миқдорини аниқлаш учун инулин ҳам юборилади.

Табиий шароитда қон ва сийдикда бўладиган моддалар (масалан, мочевино) реабсорбциясини аниқлаш учун уларни қонга юбориш зарур эмас, чунки бунда текширилаётган модданинг қон плазмасидаги ва сийдикдаги миқдорини, шунингдек ажралиб чиққан сийдикнинг умумий ҳажмини аниқлаш кифоя.

Глюкозанинг максимал реабсорбция миқдорини аниқлаш учун қонга глюкоза юбориш ва унинг қондаги концентрациясини сийдикда пайдо бўладиган даражагача ошириш лозим. Бунда қуйидагича ҳисоб қилинади.

1 минутда филтратга ўтган глюкоза миқдори унинг қондаги концентрациясининг 1 минутдаги филтрат ҳажми ( $F$ ) га кўпайтирилганига, яъни  $F \cdot P_g$  га тенг. Каналчаларда реабсорбцияланган глюкоза миқдори ( $R$ ) филтратга ўтган глюкоза миқдори билан сийдикка ўтган глюкоза миқдори ўртасидаги айирмага тенг, яъни  $R = F \cdot P_g - V \cdot W_g$  бунда  $W_g$ —глюкозанинг сийдикдаги концентрацияси,  $V$ - эса — буйраклардан 1 миутда чиқадиган дефинитив сийдикнинг миқдори.

Юқорида айтилганидек,  $P_g$  160—180 мг % дан кам бўлса, сийдикда глюкоза бўлмайди, яъни  $V \cdot W_g = 0$ ; демак, глюкоза тўла реабсорбцияланар экан ( $R = F - P_g$ ).

**Реабсорбция механизми.** Турли моддаларнинг қайта сўрилиш (реабсорбция) механизми турлича. Масалан, натрий, глюкоза, аминокислоталар ва бошқа баъзи моддалар актив ҳаёт фаолияти процесслари натижасида сўрилади. Сув, шунингдек хлоридлар эса пассив йўл билан, яъни диффузия ва осмос қонунлари асосида сўрилади.

Баъзи моддаларнинг актив ўтиши буйрагини ажратиб қилинган тажрибаларда исбот этилган. Буйракни цианидлар билан заҳарлаш (натижада буйракдаги оксидланиш процесслари фалажланади), шунингдек буйракни совутиш (бу, буйракда моддалар алмашинувини сусайтиради) реабсорбция процессларини камайтиради ва чиқадиган сийдик миқдорини жуда ошириб юборади. Буйрак совутилганда қон томирларининг торайиши ва фильтрация камайишига қарамай, сийдикнинг кўп чиқиши диққатга сазовор.

Буйрак каналчаларидаги цилиндрик эпителийнинг актив фаолияти туфайли моддалар уларнинг концентрацион градиентига қарши йўналишда, яъни моддаларнинг қондаги концентрацияси уларнинг каналча суюқлигидаги концентрациясига тенг ёки ортик бўлганда ҳам сўрилиши мумкин.

Л. Г. Гинецинский ва бошқалар кўрсатиб берганидек каҳрабо кислотасининг дегидрогеназа ферменти натрий ионларининг реабсорбциясида муҳим роль ўйнайди. Натрий ионларини ўтказадиган барча тўқималарда шу фермент мавжуд. Бу фермент активлиги симоб пре-паратлари билан сўндирилганда натрий тузлари сўрилмайди.

Каналчалар эпителийси орқали натрий ионларининг актив ўтиши билан хлор ионлари ҳам ўтади. Бунга электростатик ўзаро таъсир кучлари сабаб бўлади: мусбат зарядли натрий ионлари манфий зарядли хлор ионларини ва бошқа баъзи анионларни эргаштириб кетади. Каналчаларда сув жуда кўп сўрилади. Бу процесс пассив йўл билан, яъни диффузия ва осмос қонунлари асосида рўй беради. Бирламчи сийдикдан буйракларнинг тўқима суюқлигига ва қонга глюкоза, натрий, калий, кальций ва бошқа моддаларнинг сўрилиши тўқима суюқлигининг осмотик босимини оширади ва каналчалардаги сийдикнинг осмотик босимини камайтиради. Каналчалардаги сийдик тўқима суюқлигига нисбатан гипотоник бўлиб қолади. Осмотик босимлар фарқ қилганидан, сув бирламчи сийдикдан тўқима

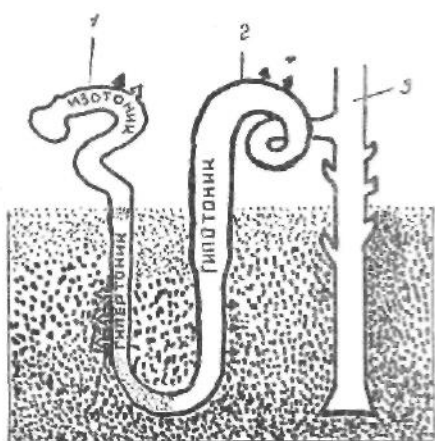
суюклигига ва қонга ўтади. Бу пассив процесс органик ва анорганик бирикмаларнинг актив ўтишига параллел равишда боради.

Сув ўтиши биринчи тартибдаги бурама каналчаларда мавжуд сийдикнинг осмотик босимини тўқима суюқлиги билан қоннинг осмотик босимига бараварлаштиради. Шундай қилиб, тузлар кўп сўрилишига қарамай, бурама каналчалардаги сийдик қонга изотоник бўлиб қолаверади. Генле қовузлоғида махсус механизм — буриб тескари оқизадиган система ишлаб турганидан сийдикнинг изотониклиги бузилади.

**Генле қовузлоғининг функциялари.** Буриб тескари оқизувчи системанинг ишлаш моҳияти шундан иборатки, Генле қовузлоғининг икки қисми — тушувчи ва кўтарилувчи қисмлари бир-бировига жипс тақалиб, бир бутун механизм сифатида ишлайди (103-расм). Қовузлоқнинг тушувчи (проксимал) қисмидаги эпителий фақат сувни ўтказадиган, натрий ионларини ўтказмайди. Кўтарилувчи (дистал) қисмидаги эпителий эса фақат натрий ионларини актив реабсорбция қила олади, яъни каналча сийдигидан буйракнинг тўқима суюқлигига ўтказа олади, лекин айна вақтда сувни каналчалардан тўқима суюқлигига ўтказмайди.

Сийдик Генле қовузлоғининг тушувчи (проксимал) қисмидан ўтаётганда сув тўқима суюқлигига ўтгани туфайли сийдик аста-секин қуюқлашади. Тўқима суюқлигига сув ўтиши пассив процессдир, бунинг сабаби шуки, қовузлоқнинг проксимал қисми ёнидаги дистал қисми эпителийси натрий ионларини актив реабсорбция қилади, яъни уларни каналчалардан тўқима суюқлигига (интерстициал суюқликқа) ўтказди; тўқима суюқлигига ўтган натрий ионлари бу ерда сув молекулаларини дистал каналчадан эмас, балки проксимал каналчадан тортиб олади.

Сувнинг проксимал каналчадан тўқима суюқлигига чиқиши сабабли бу каналчада сийдик тобора қуюқланади ва қовузлоқ чўққисида кўпроқ концентрланиб қолади. Сийдик юқори концентрацияли бўлиб қолгани туфайли қовузлоқнинг диастал қисмидаги сийдикдан натрий ионлари тўқима суюқлигига ўтади, чунки дистал каналча деворлари сувни ўтказмайди, лекин натрий ионларини актив реабсорбция қилади. Қовузлоқнинг дистал каналчасидан натрий ионларининг тўқима суюқлигига ўтиши ўз навбатида бу суюқликнинг осмотик босимини оширади, бунинг натижасида эса, юқорида кўрсатилганидек, сув проксимал каналчадан тўқима суюқлигига чиқади. Шундай қилиб, проксимал каналчада сувнинг сийдикдан тўқима суюқлигига ўтиши туфайли дистал каналчада натрий реабсорбцияланади, натрийнинг реабсорбцияси эса ўз навбатида проксимал каналчадан сувнинг тўқима суюқлигига чиқишига сабаб бўлади. Бу иккала процесс бирга ўтади. Натрий сийдикдан тўқима суюқлигига чиқиши сабабли қовузлоқ чўққисидаги гипертоник сийдик кейинчалик Генле қовузлоғининг дистал каналчаси охирида қон плазмасига нисбатан изотоник ва ҳатто гипотоник бўлиб қолади.



103-расм. Буриб тескари оқизадиган системанинг ишлаш схемаси

1-биринчи тартибдаги бурама каналча

2— иккинчи тартибдаги бурама каналча (қовузлоқнинг дистал бўлимидан чиқади); 3 — йиғувчи най.

Ковузлоқнинг турли ерларида ёнма-ён ётган проксимал ва дистал каналчалардаги сийдикнинг осмотик босими жуда кам фарк килади. Каналча атрофидаги туқима суюқлигининг осмотик босимига тахминан баробар келади, проксимал каналчада сув сурилганидан, сийдикнинг осмотик босими аста-секин ошиб боради, дистал каналчаларда эса натрий реабсорбция туфайли сийдикнинг осмотик босими шунга яраша аста-секин пасаяди. Шундай қилиб, проксимал (ёки дистал) каналчанинг қўшни икки қисми орасидаги осмотик босимлар фарқи унча катта эмас. Қовузлоқ бўйлаб эса босимнинг бу кичик фарқлари каналчаларнинг ҳар бир қисмида қўшилиб боради ва ковузлоқнинг бошланғич (ёки охириги) қисми билан чўққиси орасида босимнинг жуда катта фарқини (градиентини) вужудга келтиради. Қонга нисбатан изотоник бўлган бир талай сийдик ковузлоқнинг бошланғич қисмига йиғилишини таъкидлаб ўтиш зарур. Генле ковузлоғида сийдик кўплаб сув ва натрийни йўқотади ва ковузлоқдан анча кам сийдик оқиб чиқади, бу сийдик қон плазмасига нисбатан яна изотоник, ҳатто гипотоник бўлади. Шундай қилиб, ковузлоқ кўп миқдорда сув ва натрий ионларини реабсорбцияловчи концентрацион механизм сифатида ишлайди. Техникада қандай бўлмасин моддалар концентрациясини катта тафовут қилдириш зарур бўлганда боя тасвир этилганига ўхшаш буриб тескари оқизувчи система принципини татбиқ этишади.

Иккинчи тартибдаги бурама каналчаларда натрий, калий ионлари, сув ва бошқа моддалар ҳамон сўриллаверади. Биринчи тартибдаги бурама каналчалар ва Генле ковузлоғидаги процессларга қарама-қарши ўлароқ иккинчи тартибдаги бурама каналчаларда натрий ва калий ионларининг реабсорбцияланадиган миқдори *{мажбурий реабсорбция}* доимий бўлмай, ўзгарувчандир (*факультатив реабсорбция*). Бу миқдор қондаги натрий ва калий ионларининг миқдорига боғлиқ бўлиб, организмда шу ионлар концентрациясини доим бир даражада сақлаб турувчи муҳим регулятор механизм ҳисобланади.

**Йиғувчи найлар функцияси.** Буйрак каналчаларидан йиғувчи найларга бир талай суюқ сийдик келиб, бу ерда концентрланади ва шундай қилиб, буйрак жомларига бир кечакундузда фақат 1—1,5 л сийдик ўтади. Йиғувчи найларга келадиган гипотоник сийдик асосан сув сўрилиши туфайли концентрланади.

Йиғувчи найларнинг деворлари сувни ўтказиши мумкин; буйракнинг мағиз қаватидаги туқима суюқлигининг осмотик босими юқори, йиғувчи найлар шу қаватдан ўтади, шунга кўра сув йиғувчи найлар бўшлиғидан интерстициал суюқликка ўтади; сув реабсорбцияси эса шунга боғлиқ.

### Каналчаларнинг секретор функцияси

Коптокчалар девори орқали ўтолмайдиган баъзи коллоид бўёқлар қонга юборилганда улар қайтадан сийдик билан чиқиб кетади. Бундай бўёқларнинг капсулани тўлдириб турган суюқликда бўлмаслиги, лекин каналчаларда ва каналчалар эпителийсининг протоплазмасида мавжуд эканлиги гистологик текширишларда аниқланди. Шунга асосланиб, каналчалар эпителийси реабсорбция қилиш билангина қолмай, балки секретор функцияни ҳам ўтайди, деб ҳулоса чиқарилган.

Каналчалар секрецияси улардаги эпителийнинг актив фаолияти натижасидир, бу эса модда алмашинувининг тез бориши билан боғлиқ. Тўқималарнинг нафас олиши цианидлар билан сусайтирилганда секрециянинг камайиши ҳозир айtilган фикрни исбот этади. Макроэргик бирикмалар (аденозинтрифосфат кислота ва б.) ҳосил бўлишига тўсқинлик қиладиган модда — динитрофенолни организмга юбориш секрецияни тўхтатади.

Юксак даражадаги ҳайвонлар ва одамда каналчалар секрецияси сийдик ҳосил бўлишида унчалик аҳамиятли бўлмаса керак. Бироқ судралиб юрувчилар ва қушлардан баъзиларида каналчалар секрецияси сийдик ҳосил бўлишининг асосий механизмидир, чунки бу ҳайвонларнинг буйрагида коптокчаларнинг сони кам, кўпчилик каналчаларнинг охири берк бўлади.

Каналчалар секретор функцияни ўтагани учун коптокчаларда филтрланмайдиган моддалар организмдан чиқариб юборилади.

Л. А. Орбели лабораториясида олинган маълумотларга қараганда, қонда мочевино кўпайиб кетганда уни организмдан чиқариб ташлашда ҳам секретор механизм қатнашуви мумкин. Каналчалар секрецияси сийдик ҳосил бўлишининг резерв механизми бўлиб хизмат қила олади, у организмнинг парчаланиш маҳсулотларидан ҳалос бўлишига ёрдам беради.

**Одамда каналчалар секрециясининг миқдорини аниқлаш.** Организмдан асосан каналчалар секрецияси йўли билан чиқадиган моддаларни қонга юбориб, каналчалар секрециясининг миқдориини ўлчаш мумкин. Диодраст, парааминогиппур кислотанинг натрийли тузи ва бошқа баъзи моддалар шу жумладандир. Шундай моддалардан бири венага инулин билан бирга юборилади. Инулин юбориш коптокчалардаги фильтрация миқдорини юқорида кўрсатилганидек аниқлаш имконини беради.

Сийдикдаги диодрастнинг умумий миқдори  $V \cdot Wd$  га тенг ( $Wd$  — сийдикдаги диодраст концентрацияси,  $V$  эса — диурез миқдори, яъни маълум вақт ичида ҳосил бўлган сийдик миқдори). Бу миқдор коптокча фильтрацияси йўли билан сийдикка ўтган диодраст миқдорининг йиғиндисидан  $F \cdot Pd$  ( $F$  — инулин ёрдамида аниқланадиган фильтрация ҳажми,  $Pg$  — филтратдаги диодраст концентрацияси, у қон плазмасидаги диодраст концентрациясига тенг) ва каналчалар эпителийсидан секреция йўли билан чиққан диодраст миқдори (5) дан иборат. Кўрсатилган нисбатларни  $V \cdot Wd = F \cdot Pd + S$  тенгламаси билан ифодалаб,  $S = V \cdot Wd - F \cdot Pd$  эканлигини топамиз.

**Буйракдан ўтаётган қон миқдорини аниқлаш.** Буйракдан ўтаётган қон миқдорини аниқлаш учун парааминогиппур кислота ёки диодраст қонга юборилади. Қон буйракдан биринчи марта ўтгандаёқ бу моддалардан ҳалос бўлади. Шунинг учун бу моддалар фақат буйракка келаётган артериал қонда бўлади-ю, буйракдан кетаётган веноз қонда бўлмайди.

Сийдик билан чиққан модда миқдорини ва қон плазмасидаги модда концентрациясини билиб, вақт бирлигида буйракдан ўтадиган қон плазмасининг миқдорини ҳисоблаб чиқариш мумкин. Тегишли ҳисоблардан мисол келтирайлик. Сийдик билан чиққан парааминогиппур кислота миқдори —  $V \cdot W$  ( $V$  — шу вақт ичида чиққан сийдик миқдори,  $W$  эса — сийдикдаги шу модда концентрацияси) шу вақт ичида буйракка келган парааминогиппур кислота миқдори —  $C \cdot Prah$  га тенг ( $C$  — шу вақт ичида буйракдан ўтган плазма миқдори,  $Prah$  эса — қон плазмасидаги парааминогиппур кислота концентрацияси).  $V \cdot Wpah = C \cdot Prah$  тенгламасидан топамиз:

$$C = V \cdot Wpah / Prah$$

Қон плазмаси билан шаклли элементларининг процент нисбатини аниқлаб, вақт бирлигида буйракдан ўтадиган қон миқдорини ҳисоблаб чиқиш осон.

Бу миқдорларни аниқлаш учун парааминогиппур кислотадан фойдаланиш маъқул, чунки қон диодрастга қараганда бу кислотадан тезроқ тозаланади, шунинг учун буйракдан ўтаётган плазма миқдори анча аниқ ҳисоблаб чиқилади.

Буйракдан 1 минутда 650 мл плазма ўтади, минутига ўтадиган қон миқдори эса — 1200 мл га тенг. Инулин юбориш йўли билан фильтрация миқдорини, парааминогиппур кислота юбориш йўли билан эса плазма миқдорини ўлчаб, коптокчалардаги филтрат ҳажми буйракдан ўтадиган плазма ҳажмининг 20% ини ташкил қилишини аниқласа бўлади.

## Сийдикдаги баъзи моддалар синтезланишида буйракларнинг иштироки

Қон билан келадиган модда алмашинув маҳсулотлари (мочевина, сийдик кислотаси, индикан, уробилин ва б.) ни чиқариб юборишдан ташқари, буйракларнинг ўзи ҳам сийдикка ўтувчи баъзи моддаларни ҳосил қилади. Бу моддаларга гиппур кислота ва б. қиради.

*Гиппур кислота* буйрак каналчалари эпителийсидан бензоат кислота ва гликокол аминокислотасидан синтезланиш йўли билан ҳосил бўлади. Организмдан ажратиб олинган буйраклар устидаги тажрибалар буйрак тўқимасида гиппур кислотасининг ҳосил бўлишини исбот этади, бундай буйракнинг томирлари орқали бензоат кислота ва гликокол қўшилган озиқ эритмаси юборилганда, сийдик йўли (уретер)дан чиқаётган сийдикда гиппур кислотаси пайдо бўлади.

Буйракларнинг каналчалар эпителийсидан аммиак ҳосил бўлади, аминокислоталар дезаминланганда ажралиб чиқадиган аминогруппалар, асосан глютаминдан ажралиб кетадиган аминогруппаси аммиак ҳосил қилади.

Буйрак венасидаги қонда аммиак буйрак артериясидаги қонга ва бошқа тўқималардан кетаётган қонга қараганда 2—3 барабар кўпроқ эканлиги аммиакнинг буйракда ҳосил бўлишини исбот этади.

Буйрак тўқимаси ферментларга бой бўлиб, унда бир қанча химиявий процесслар рўй

беради, булар орасида олтингугуртли ва фосфорли баъзи органик бирикмалардан сульфат ва фосфатлар ажралиб чиқишини кўрсатиш мумкин.

### **Организм ички муҳитининг таркиби доим бирдай туришини бажаришда буйракларнинг иштироки**

**Сув алмашинувида ва қоннинг осмотик босимини бошқаришда буйракларнинг иштироки.** Организмга кўп сув ёки тузлар кирганда уларнинг ортиқчасини буйраклар чиқариб юборади ва қоннинг нормал осмотик босимини тиклашда шу билан қатнашади. Сув ёки тузлар кўп миқдорда организмга жуда тез киритилса, масалан, венага юборилса, улар аввал тўқимага (асосан тери ва мускулларга) ўтади, сўнг буйраклар орқали аста-секин организмдан чиқариб ташланади. Сийдик ҳосил бўлиши кучайиб, организмдан ортиқча сув ва тузларнинг чиқарилиши *суялтириш диурези* деб аталади. Унинг интенсивлиги бир қанча бошқарувчи механизмлар таъсири билан тушунтирилади.

Томирлар системасига суюқлик юборилганда артериал босим, демак, коптокчалардаги фильтрацион босим ҳам ортади. Шунинг учун фильтрация ошади ва кўпроқ сийдик ажралиб чиқади. Томирларда қон босимининг ортиши томирлар системасининг прессорецепторларига таъсир этади, натижада артериолалар тонуси рефлекс йўли билан пасаяди: қон коптокчаларга келтирувчи томирлар орқали кўпроқ келади, фильтрация, демак, диурез ҳам ошади. Қондаги суюқлик миқдорининг кўпайиши бўлмаларнинг қон билан тўлишини оширади, бу эса сийдик ҳосил бўлишини рефлекс йўли билан кўпайтиради. Қонга гипертоник ёки гипотоник эритмаларнинг киритилиши унинг осмотик босимини оширади, бу ҳам диурезнинг ўзгаришига сабаб бўлади. Бу реакциянинг механизми мураккаб. Оралиқ мияда — гипоталамуснинг супраоптик ядросида жойлашган *осморецепторлар* бу реакциянинг амалга ошишида катта аҳамиятга эгадир. Осморецепторлар — махсус дифференциалланган нерв хужайраларидир. Бундай хужайра танасида вакуоль бор, у хужайра ичи суюқлиги билан тўла, бу суюқликнинг осмотик босими эса тўқима суюқлиги билан қоннинг осмотик босимига тенг. Тўқима суюқлиги билан қоннинг осмотик босими ортса, осмос қонунларига мувофиқ сув осморецептор вакуолидан тўқима суюқлигига ўтади, бу эса вакуолни ҳам, осморецептор хужайрани ҳам кичрайтиради. Натижада осморецепторда ҳосил бўладиган нерв импульсларининг частотаси ошади ва гипофизда *антидиуретик гормоннинг* ишланиши кучаяди. Антидиуретик гормон буйракка таъсир қилиб, йиғувчи найларда сийдикдан сувнинг қонга қайта сўрилиши кўпайтиради, натижада кўпроқ концентранган сийдик чиқади. Шундай қилиб, сув кам йўқотилганда организм ортиқча тузлардан халос бўлади, бу эса қоннинг осмотик босимини пасайтиради.

Кўп сув ичилгач ёки қонга гипотоник эритма юборилгач қондаги сув кўпайганда, яъни *гидремияда* антидиуретик гормон секрецияси камаяди. Бунинг сабаби шуки, қоннинг ва тўқима суюқлигининг осмотик босими пасайганда сув осморецептор хужайраларнинг вакуолларига ўтади, айни вақтда осморецептор хужайралардан гипофизга импульслар камроқ келади, шу сабабли антидиуретик гормон ишланиши сусаяди. Натижада сийдикдан қонга сув сўрилиши камаяди, буйрак кўпроқ суюқ сийдик чиқаради, пиравардида организм ортиқча сувдан қутилади.

Қон осмотик босимининг ўзгариши буйрак каналчаларида сувнинг қайтадан сўрилиш процессларига ҳам бевосита таъсир этади. Шунинг учун қонга *поғонасиз моддалар*, масалан, сульфатлар ёки креатинин юбориш йўли билан ҳам диурезни кучайтириш мумкин. Поғонасиз моддалар осмотик босимига кўра сув реабсорбциясига тўсқинлик қилиб, каналчаларда пича сувни ушлаб туради, шу сабабли сийдик кўпроқ чиқади. Бу ҳодиса *каналчалар диурези* деб аталган.

Поғонасиз моддалар юборилгандагина эмас, балки *поғонали моддалар* юборилганда ҳам каналчалар диурези вужудга келиши мумкин. Поғонали моддаларнинг қондаги миқдори поғонадан юқори бўлган тақдирда улар каналчаларда қайта сўрилади. Бунга глюкоза мисол



бўла олади. Глюкозанинг қондаги миқдори поғонадаи юқори кўтарилса, унинг каналчаларда рсабсорбциялана олмайдиган қисми сийдикка ўтади ва шу билан сувнинг кўп чиқишига сабаб бўлади. Шундай қилиб, диурез ортади, шу билан бирга қондаги глюкозанинг поғонадан юқори концентрацияси қанча юқори бўлса, диурез ўшанча ортиқ бўлади. Қандли диабетда сийдик билан кўп глюкоза чиқиши (глюкозурия) билан бир қаторда сийдикнинг кўп чиқиши (полиурия) сабабларидан бири ҳам шу.

**Қон актив реакциясининг бошқарилишида буйракларнинг роли.** Водород ионлари концентрациясини доим бир даражада сақлаш ва организмда оксидланиш процесслари оқибатида ҳосил бўлувчи кислотали моддалар (модда алмашинувининг нордон маҳсулотлари) дан организмнинг халос бўлишида буйраклар фаолиятининг аҳамияти бор. Сийдик реакцияси қон реакциясига нисбатан унча тургун эмас: қондаги рН 7,36 га тенг бўлгани ҳолда, сийдикдаги рН 4,7 даи 6,5 гача.. Сийдик буйрак каналчаларидан ўтаётган вақтда реакцияси кислотали (нордон) бўлиб қолади. Сабаби шуки, натрий бикарбонатнинг рсабеорбция поғонаси фосфатникига қараганда анча юқори. Шунинг учун бирламчи сийдик каналчалардан ўтаётганда ўзидаги натрий бикарбонатнинг кўп қисмидан халос бўлади ва ундаги гидрофосфатлар кўпайиб, сийдик реакцияси кислотали (нордон) бўлиб қолади.

Ўштли таомлар ейилганда организмда турли кислоталар ҳосил бўлади, сийдик кўпроқ кислотали (нордон) бўлади, ишқорий ўсимлик таомлар ейилганда эса, сийдик реакцияси ишқорий бўлиб қолади. Жисмоний иш вақтида ҳам сийдик кислотали бўлади. Бунда мускулларда кўп миқдорда сут кислота билан фосфат кислота ҳосил бўлиб, қонга ўтади, бу эса анча кислотали сийдикнинг чиқишига сабаб бўлади.

рН доимийлигининг буйраклар томонидан бошқарилиши қоннинг резерв ишқори камайганда (*ацидоз*) буйракларнинг  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  ли, яъни нордон сийдик чиқаришига, алкалозда эса, аксинча,  $\text{Na}_2\text{HPO}_4$  ли, яъни ишқорий сийдик чиқаришига ҳам кўп жиҳатдан боғлиқ.

Қонда водород ионлари концентрациясини доим бир даражада сақлаш ва модда алмашинувининг нордон маҳсулотларини нейтраллаш учун, буйракларда аммиак синтезланишининг катта аҳамияти бор. Аммиак сийдик билан ажралувчи кислота радикаларини боғлаб олади, натрий ва калийнинг ўрнини олиб, учмайдиган кислоталарнинг аммоний тузларини ҳосил қилади. Бу эса, организмда натрий ва калий ионларининг тежалиб қолишига ёрдам беради.

**Қоннинг ион таркибини бошқаришда буйракларнинг роли.** Қондаги ва тўқима суюқлиғидаги натрий, калий, кальций, фосфор ва бошқа ионлар нисбатини доим бир хил сақлаб туришда ҳам буйракларниш катта аҳамияти бор. Бунда иккинчи тартибдаги бурама каналчалар муҳим роль ўйнайди. Қонда натрий ионлари даражаси ўзгарганда нефроннинг проксимал қисмлари — биринчи тартибдаги бурама каналчалар ва Генле қовузлоғида натрий реабсорбцияси кам ўзгаради. Нефроннинг дистал қисмлари — иккинчи тартибдаги бурама каналчаларда қон плазмасидаги ионлар таркибининг ўзгаришига қараб натрий реабсорбцияси анча ўзгаради. Қон плазмасида натрий етишмаганда нефроннинг дистал қисмларида натрийнинг факультатив деб аталувчи реабсорбцияси жуда ортиб кетади, калий реабсорбцияси эса шунга яраша камаяди. Натижада қондаги натрийнинг миқдори ошади, калий эса камаяди, шу туфайли натрий ва калий ионларининг бузилган ўзаро нисбати нормаллашади. Қонда натрий ортиқча бўлганда бунинг акси рўй беради: иккинчи тартибдаги бурама каналчаларда натрий реабсорбцияси камаяди, калий реабсорбцияси эса ортади, шу туфайли натрий ва калий ионлари ўртасидаги нисбат нормаллашади.

Шундай қилиб, буйрак қондаги натрий ионлари миқдоринигина эмас, балки натрий ва калий ионлари орасидаги нисбатнинг доимийлигини ҳам бошқариб туради.

Натрий факультатив реабсорбциясининг интенсивлигини буйрак усти безлари пўстлок қисмининг гормонлари, жумладан, альдостерон бошқариб туради .

Буйракнинг чиқарув функцияси қондаги бошқа ионлар (калий, фосфор, хлор) миқдорини бошқариб туришда ҳам аҳамиятли.

**Артериал босимни бошқаришда буйракнинг роли.** Юқорида кўрсатилганидек , буйракнинг

қон билан таъминланиши бузилганда унда ренин ҳосил бўлади, бу фермент қон плазмасидаги глобулинлардан бири — гипертензиногенга таъсир этиб, уни гипертензинга айлантиради. Гипертензин 10 та аминокислота қолдиғидан тузилган полипептид бўлиб, артериолаларни торайтиради ва шу билан артериал босимни оширади. Гипертензин сийдик чиқаришга ҳам таъсир этади: у коптокчаларнинг олиб кетувчи артериолаларини торайтиради, шу туфайли коптокчаларда филтрацион босим ошиб, сийдик ҳосил бўлиши кучаяди. Ренин юктагломеруляр комплексларда ҳосил бўлади.

## Буйраклар фаолиятининг бошқарилиши

**Гормонлар томонидан бошқарилиши.** Организмдан ажратиб олинган буйрак ҳайвоннинг бўйнига ўтказилса, айти вақтда буйрак артерияси уйқу артериясига, венаси эса бўйинтурук венасига улаб қўйилса, организмга нервлар орқали боғланишдан маҳрум бўлган бундай буйрак бир неча ҳафта ва ойлар мобайнида ишлаб деярлик нормал сийдик чиқариб туриши мумкин. Организмга кўп миқдорда сув ёки ош тузи киритилса, ўтказилган буйрак кўпроқ сув ёки туз чиқаради. Демак, тўла денервациядан кейин ҳам буйраклар нормал ишлай олади. Бунинг устига, кўчириб ўтказилган буйрак нервдан маҳрум қилинганига қарамай нерв системасига келувчи импульслар таъсирида ишламай қўяди. Масалан, оғритувчи таъсирот берилганда денервланган буйрак худди нормал нервланган буйрак сингари сийдик чиқармай қўяди.

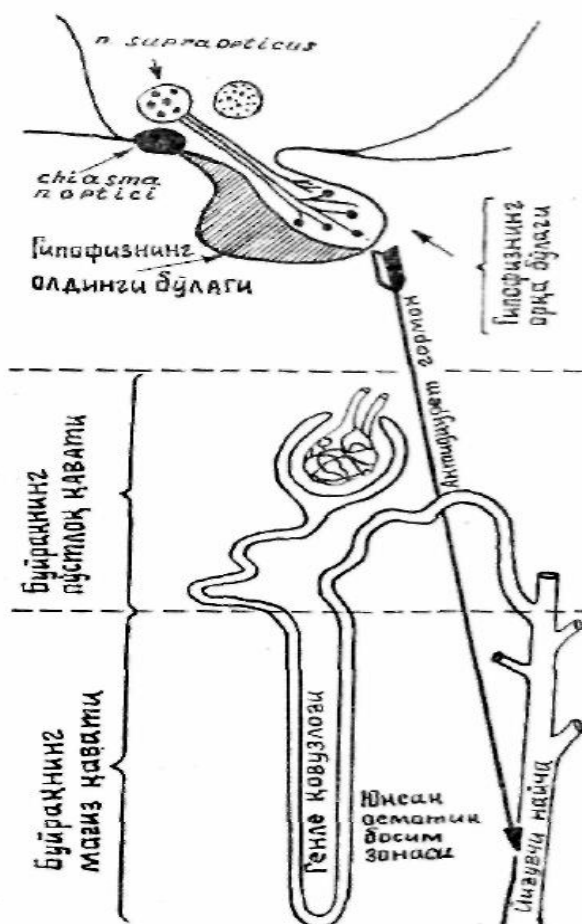
Оғриқ таъсирида гипоталамус қўзғалганидан шундай бўлади. Гипоталамуснинг супраоптик ядросидан импульслар гипофизнинг орқа бўлагига бориб, антидиуретик гормон секрециясини кучайтиради. Антидиуретик гормон қонга ўтиб, сийдикнинг қайта сўри-лишини кучайтиради ва шу билан диурезни камайтиради (гормоннинг номи шундан келиб чиққан).

Антидиуретик гормоннинг таъсир этиш механизми А. Г. Гинецинский тадқиқотларида аниқланган. Бу гормон буйракдаги йиғувчи най-лар деворининг ўтказувчанлигини оширади, натижада сув сийдикдан буйракнинг мағиз қаватидаги тўқима суюқлиғига ва қонга ўтади.

Гиалуронидаза ферменти таъсирида йиғувчи найлар ўтказувчанлиги ортади. Йиғувчи найлар деворидаги ҳужайрааро модда таркибига кирувчи гиалурон кислотасини гиалинуридидаза ферменти деполимерлайди. Гиалурон кислотаси деполимерланганда йиғувчи найларнинг девори ғовак бўлиб сувни ўтказиб юборади. Гиалуронидаза антидиуретик гормон таъсирида активланади ёки йиғувчи найлар эпителийида ҳосил бўлади, натижада сув сўрилиши кучаяди.

Итнинг бир буйрак артериясига гиалуронидаза препаратлари юборилганда шу буйракдаги диурез жуда камайиб кетган, айти вақтда иккинчи буйрак одатдагича сийдик чиқараверган. Гиалуронидаза ингибиторлари (гепарин, аскорбин кислота) ўз таъсири жиҳатдан, антидиуретик гормоннинг антагонистлари бўлиб, сийдик билан сув чиқишини жуда ҳам кучайтириб юборади.

Гипофиз орқа бўлагининг гипофункциясида антидиуретик гормон етарли ёки бутунлай ишланиб чиқмагани учун боя айтилган



104-расм. Гипоталамуснинг диурезга таъсирини кўрсатадиган схема.

бошқарувчи механизм ишламай қолади. Нефрон дистал қисмларининг девори бутунлай сув ўтказмай қўяди ва буйрак сийдик билан бир талай сув чиқара бошлайди. Бундай ҳолларда суткасига 20—25 л гача сийдик чиқиши мумкин (*қандсиз диабет*). Гипофизнинг орқа бўлагидан антидиуретик гормон чиқишини гипоталамус ядролари бошқаради.

Буйрак усти безлари магиз қаватининг гормони — адреналин, ҳам диурезга таъсир кўрсатади. Буйрак томирларига озгина адреналин юборилганда буйрак ҳажми катталашади. Сабаби - шуки, адреналин таъсирида буйракдан кетувчи артериал томирлар (*vas efferens*) тораяди ва коптокчалардаги фильтрацион босим ошиб кетади.

Катта дозадаги адреналин буйракка келувчи томирларни ҳам торайтиради, натижада коптокчаларга қон келиши камайиб, диурез тўхтайд.

Буйрак усти безлари пўстлоқ қаватининг баъзи гормонлари (минералокортикоидлар деб аталади) — альдостерон, дезоксикортикостерон каналчалар эпителийсига таъсир этиб, натрий сўрилишини кучайтиради. Буйрак усти безларининг касалланиши ёки олиб ташланиши натижасида бу механизм йўқолиб, сийдик билан бир талай натрий чиқиб кетади ва организм оғир аҳволга тушади.

Буйраклар фаолиятига қалқонсимон без билан паратиреоид безларнинг гормонлари ҳам таъсир этади. Қалқонсимон без гормони сув ва тузларнинг тўқималар билан боғланишини камайтириб, уларнинг қонга ўтишига сабаб бўлади ва диурезни шу йўл билан кучайтиради. Бундан ташқари гормон моддалар алмашинувининг барча турларини, жумладан, оқсил алмашинувини оширади, шу туфайли организмда моддалар алмашинувининг охириги маҳсулотлари кўпайиб кетади, бу ҳам диурезнинг кучайишига сабаб бўлади. Паратиреоид (қалқонсимон без олдидаги) безлар гормони кальций билан фосфорнинг суяклардан қонга ўтишига ёрдам беради, натижада бу моддаларнинг қондаги миқдори жуда кўпайиб, сийдик билан чиқиб кетиши кучаяди.

### **Буйраклар функциясининг нерв системаси томонидан бошқарилиши.**

Каналчалардаги реабсорбция ва секреция процессларига нерв системаси бевосита таъсир этишини кўрсатадиган баъзи фактлар борлигига қарамай уни тўла исботланган деб бўлмайди. Масалан, буйраклар симпатик иннервациядан маҳрум қилинган (десимпатизация) сийдик билан ош тузи кўпроқ чиқиб кетади. Л. А. Орбели лабораториясининг маълумотларига қараганда, адашган нервга таъсир этилса сийдикда ош тузи камаяди, *p. vagus* қирқиб қўйилганда эса сийдик билан ош тузи кўпроқ чиқиб кетади. Парасимпатик иннервация каналчалар реабсорбциясига таъсир этса эҳтимол.

Буйракларни иннервацияловчи симпатик нервларга таъсир этилганда буйрак томирлари тораяди. Буйрак томирларининг қайси жойи торайганига қараб, уларнинг торайиши диурезга турлича таъсир этади. Коптокчаларга қон келтираётган артериолалар торайса, улар (коптокчалар) даги фильтрацион босим пасаяди ва бирламчи сийдик фильтрацияси шунга яраша камаяди. Коптокчалардан чиқаётган артериолалар торайса, улардаги босим кўтарилади ва фильтрация камаймайди, балки аксинча ошади.

Буйрак томирларининг торайиши ёки кенгайиши натижасида, шунингдек гипофиз ва буйрак усти безлари ички секрециясининг ўзгариши туфайли буйраклар фаолияти рефлекс йўли билан ўзгаради. Жумладан, оғриқдаги анурия, яъни оғритувчи таъсиротда сийдик ҳосил бўлмай қолиши механизми шундай. Оғритувчи таъсиротларда гипоталамус марказлари гипофиздан антидиуретик гормон чиқишини кучайтиради, натижада диурез камаяди. Айни вақтда буйрак томирлари ҳам торайиб, диурезни камайтиради.

Юқорида кўрсатилганидек, оғритувчи таъсиротларда диурезнинг рефлекс йўли билан камайишини бўйинга ўтказилган ва организмга ҳеч бир нерв билан боғланмаган буйракда ҳам кузатиш мумкин. Гипофиз олиб ташланса, оғритувчи таъсиротлар денервланган буйракдан сийдик чиқишини ўзгартмайди. Шу билан бирга, оғритувчи таъсиротлар нормал иннервацияланган буйракдан сийдик чиқишини гипофиз олиб ташланган тақдирда ҳам тўхтатаверади. Буйрак томирларига симпатик нервлар орқали импульслар келиши туфайли сийдик чиқиши тўхтаб қолади. Баъзи ички органлар таъсирланганда ҳам сийдик чиқиши рефлекс йўли билан ўзгаради. Масалан, сийдик йўли (уретер) сийдик тоши билан беркилиб қолганда шу буйракнинг ўзидангина эмас, балки қарама-қарши томондаги буйракдан ҳам

сийдик чиқиши тўхтаб қолади.

Организмнинг бошқа функциялари сингари, диурез ҳам фақат шартсиз рефлекс йўли билан, пўстлоқ ости механизми орқали бошқарилиш билангина чекланиб қолмайди. Бу механизм олий марказга, яъни бош мия пўстлогига бўйсунди. Сийдик чиқишини бош мия пўстлоғи шартли рефлекс йўли билан бошқаради. Одамни гипноз қилиб ўтказилган тажрибаларда уни кўп сув ичдинг деб ишонтирилса, диурез кучайган. К. М. Биков тажрибаларида сийдик йўллари (уретерлар)га фистула қўйилган итлар меъдасига сув қуйилаётган вақтда най чалиб турилса, бу иш кўп марта такрорлангач най товушининг ўзи (меъдага сув киритилмасдан) диурезни кучайтирган. Гипофиз олиб ташлангач бу шартли рефлекс йўқолиб кетаверди.

Анурияни ҳам шартли рефлекс йўли билан юзага чиқариш мумкин. Итнинг орқа оёғига электр токи билан таъсир этиб оғритилса (бунда диурез рефлекс йўли билан камаяди), бу иш кўп марта такрорлангандан кейин, итни станокка боғлалшнинг ўзи ҳам (оғритувчи таъсирот бермасдан) диурезни камайтирган.

Бош мия ярим шарлари пўстлоғидан гипоталамус ва гипофизга келадиган импульслар буйракка шартли рефлекс йўли билан таъсир этиб, антидиуретик гормон чиқишини ўзгартиради.

### **Сийдикнинг миқдори, таркиби ва хоссалари**

**Сийдик миқдори.** Одамдан бир суткада чиқадиган сийдикнинг умумий миқдори кенг кўламда ўзгариб туради ва ўрта ҳисобда 1,5 л ни ташкил қилади. Сийдикнинг солиштира оғирлиги 0,012—1,020, музлаш нуқтаси — 1,3—2,2°. Сийдикда қарийб 4% қаттиқ модда бор.

Киши кўп терлаганда, масалан, иссиқ иқлим шароитида, тер билан сув чиқиб кетганидан, сийдик миқдори камаяди.

Киши ухлаган вақтда, айниқса уйқу қаттиқ бўлганда сийдик ҳосил бўлиши кескин даражада камаяди. Кечаси чиққан сийдик кундузгига қараганда ранги тўқроқ ва концентрацияси юқорироқ бўлади.

Овқатдан сўнг, овқатдаги сув ва тузлар ичакдан сўрилиши туфайли, концентрацияси ва солиштира оғирлиги паст бўлган сийдик одатда кўпроқ чиқади.

**Сийдик таркиби.** Буйраклар оқсилнинг парчаланишидан ҳосил бўладиган азотли моддалар — мочевино, сийдик кислотаси, аммиак, пурин асослари, креатин, индиканни организмдан чиқариб юборувчи асосий йўлдир.

Одам ва сут эмизувчиларда мочевино оқсил парчаланишининг асосий маҳсулидир. Сийдикдаги азотнинг 90% гачаси мочевинога тўғри келади. Сийдикдаги мочевинонинг концентрацияси қарийб 2%.

Одатда одам сийдигида 0,5% сийдик кислотаси бор, демак, суткасига 0,5—1 г сийдик чиқиб кетади, бироқ пуринларга бой овқат истеъмол қилинганда сийдик кислотаси 2 ва 3 г гача чиқади. Овқатда пуринлар бўлмаганда (оқ нон, сут, тухум, гуруч истеъмол қилинганда) сийдик кислотасининг миқдори камаяди. Одам сийдигидаги бошқа пурин асосларининг умумий миқдори сийдик кислотасига қараганда тахминан 10 баравар кам.

Сийдик билан чиқадиган аммиакнинг кўпчилиги (сийдикдаги миқдори қарийб 0,04% ча) буйракларнинг ўзида ҳосил бўлади.

Мускулнинг қисқариш вақтида парчаланадиган фосфокреатиндан ҳосил бўлувчи креатин сийдик билан чиқувчи креатининга айланади (креатинин миқдори 0,075%).

Сийдикда юқорида айтилган азотли моддалардан ташқари, ичакда чиритувчи бактериялар таъсирида оқсил парчаланишидан ҳосил бўлувчи индол, скатол, фенол каби моддалар ҳам бор. Жигарда бу моддалар сульфат кислота билан жуфт бирикмалар ҳосил қилиб, зарарсизланади. Улар сийдикка индоксилсульфат (индикан), скатоксилсульфат, оксифенил-сирка ва оксифенил-пропионат кислоталар шаклида қўшилиб кетади.

Парчаланмаган оқсиллар нормал сийдикда бўлмайди. Сийдикда оқсил пайдо бўлиши одатда буйрак касаллигидан гувоҳлик беради. Аммо баъзан, масалан, оғир жисмоний иш вақтида

(масалан, спорт мусобақалари вақтида узоқ дистанцияга югурилганда) буйрак фильтри ўтказувчанлигининг ортиши сабабли соғлом одам сийдигида ҳам оксил пайдо бўлиши мумкин. Утказувчанликнинг бундай ортиши патологик ҳодиса бўлмай, бироз дам олишдан сўнг аввалги аслига келади.

Оксиллардан бўлак органик бирикмалар орасида: организмга айниқса ўсимлик овқатлари билан кирувчи ва қисман организмнинг ўзида ҳосил бўлувчи шовул кислотаси, жадал жисмоний ишдан сўнг ҳосил бўлувчи сут кислотаси; диабетда организмда ёғларнинг қандга айланишида ҳосил бўлувчи ацетон жисмлар сийдикда учрайди.

Қондаги қанд концентрацияси 150—180 мг % дан ошмаса, сийдикда қанд бўлмайди. Фақат гипргликемияда, у қандай сабаблар билан келиб чиққанидан қатъи назар, сийдикда глюкоза пайдо бўлади.

Бу органик моддалардан ташқари, сийдикда унга сариқ ранг берувчи пигментлар ҳам бор. Бу пигментлар ичакда ўтдаги билирубиндап ҳосил бўлади, билирубин ичакда уробилин ва урохромга айланади, булар эса ичак девори орқали қонга сўриладида, кейин буйраклар орқали чиқиб кетади. Шу билан бирга буйракларнинг ўзи ҳам гемоглобиннинг парчаланиш маҳсуллари оксидаб, сийдик пигментларига айлантира олади. Сийдик билан асосан натрий хлорид (10—15 г), калий хлорид (3—3,5), сульфатлар (2,5 г), фосфатлар (2,5 г) каби бир талай анорганик тузлар (бир суткада 15—25 г) чиқиб кетади. Сийдикнинг кислотали реакцияси шуларга боғлиқ. Сийдикдаги сульфатлар гавдада парчаланган оксилларнинг олтингугуртидан, фосфатлар гавдада парчаланган лецитин фосфатларидан, фосфорли оксиллардан, суяк тўқимасининг фосфатларидан ва бошқа моддалардан ҳосил бўлади.

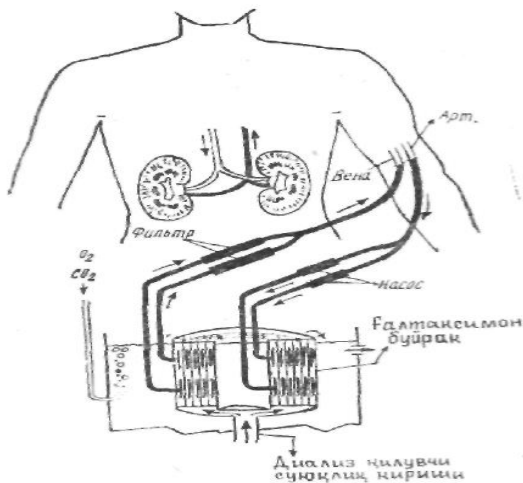
### **Буйракларни олиб ташлаш оқибатлари ва сунъий буйрак**

Ҳайвонларнинг иккала буйраги олиб ташлангач ёки одамда сийдик ҳосил бўлиши ва чиқиши бузилганда уремия ҳолати авж олади: бемор тобора қувватдан кетади, нафас олиши бузилади, ҳушдан кетади ва 6—7 кундан кейин ўлиб қолади, уремиянинг асосий сабаби шуки, оксиллар алмашинувида ҳосил бўладиган моддалар организмдан чиқиб кетмай, унда йиғилиб қолади. Жумладан, одам қонидаги мочевина миқдори нормада қарийб 30% бўлса, уремияда баъзан 900 мг% га етади.

Буйраклардан бири олиб ташланганда иккинчисига зўр келади ва сийдикнинг миқдори билан таркиби ўзгармайди.

Буйраклар функцияси кескин даражада бузилганда, организмда тўпланиб уни заҳарлайдиган азотли ташландилари чиқариб юбо-риш учун, буйраклар ўрнига вақтинча циркуляциядаги қондан турли моддаларни диализлайдиган асбоб 1943 йилдан буён ишлатилмоқда. Сунъий буйрак деб аталадиган бу асбоб спирал шаклида ўралган ингичка целлофан найчадан иборат бўлиб, ярим ўтказувчан мембрана ҳисобланади. Бу найча

37° гача иситилган изотоник туз эритмаси ўтиб



105-расм. Колфнинг беморга уланган суний буйрак схемаси(А.Я.Пителдан)

турадиган резервуарга солиб қўйилади. Бири артерияга, иккинчиси венага киритиладиган канюля целлофан найчага уланган. Целлофан найчадан ўтувчи қонда эриган бир қанча моддалар целлофан мембранани ташқаридан юиб турувчи туз эритмасига диффузияланиб ўтади. Целлофан мембрана орқали қонни диализ қилиш (гемодиализ) учун сунъий буйракнинг бошқа конструкциялари ҳам бор (105-расм). Бу мембрана сатҳи катта бўлганда одам қонидан соатига 6 дан 16 г гача мочевиначи шундай усул билан чиқариб юбориш мумкин. Буйраклар функцияси бузилган беморларнинг ҳаёти шундай йўл билан бир неча йил сақлаб турилади. Бунда сунъий буйрак ёрдамида ҳафтасига 2—3 марта сунъий гемодиализ ўтказилади.

## СИЙДИК ЧИҚАРИШ

### Сийдикнинг қовуққа (сийдик пуфагига) тушиши

Буйракларда ҳосил бўладиган сийдик каналчалардан буйрак жомига тушади ва унинг косаларини (calices renalis) тўлдиради. Косалар тўлгач қисқариб, сийдикни уретерларга (сийдик йўллари) сиқиб чиқаради, шу туфайли сийдик йўлларида перистальтик қисқариши бошланади. Минутига 1—5 марта содир бўлувчи қисқариш тўлқинлари: сийдик йўлида секундига 2—3 см тезлик билан тарқалади. Организмдан ажратиб олиниб илиқ Рингер эритмасига солиб қўйилган сийдик йўлларида ҳам шундай қисқаришлар кузатилади: демак, перистальтик қисқаришлар сийдик йўли деворининг автоматиясига боғлиқ.

Сийдикнинг қовуққа тушишини кузатиш учун унга цистоскоп киритилади, бу — ёритувчи лампа ва махсус линза ҳамда ойналар билан жиҳозланган асбобдир. Цистоскоп қовуқнинг ички деворини ва сийдик йўллари тешигини кўришга имкон беради; сийдик билан чиқиб кетадиган бўёқ қонга юборилгач, сийдик йўлларида перистальтик қисқаришлар бошланиб, бўёқли сийдик қовуққа оз-оздан тушиб турганиё ўринади.

Сийдик йўллари қийшиқ йўл олганидан, уларнинг қовуққа кирган жойида ўзига хос клапан вужудга келади, бу эса сийдик йўлларида сийдик қайтиб чиқишига тўсқинлик қилади.

### Қовуқнинг тўлиши

**Қовуқ (сийдик пуфаги)** мускулли қавак орган бўлиб, тўпланувчи сийдик учун резервуар вазифасини бажаради. Қовуқ вақти -вақти билан сийдикдан бўшаб туради.

Қовуқдан уретра (сийдик чиқариш канали) чиқадиган жойда мускулли халқа, у қовуқ сфинктери ( sphincter vesicae) ни ҳосил қилади. Ундан сал пастроқда кўндаланг тарғил

мускуллар тузилган иккинчи сфинктер — *сийдик чиқариш каналининг сфинктери* ( sphincter urethrae) бор. Бу сфинктерлар сийдикнинг қовуқдан чиқиб кетишига тўсқинлик қилади. Қовуқ тўлаётганда сфинктерлар берк туради. Сийдик чиқарилаётганда эса сфинктерларнинг мускуллари бўшашади, қовуқ деворининг мускуллари қисқаради, натижада қовуқ сийдикдан бўшайди.

Силлиқ мускуллардан тузилган бошқа кавак органлар сингари, қовуқ ҳам, тўлганда деворларининг таранглигини айтарлик ўзгартирмай ўз ҳажмини оширади. Силлиқ мускуларнинг бу хоссаси *пластик тонус* деб аталади. Шу туфайли қовуқдаги босим унга тушган сийдик миқдорига нисбатан номутаносиб равишда ошади. Қовуқ тўлаётганда ундаги босим аввалига унча ўзгармайди, сўнг жуда тез ошиб кетади. Одам қовуғига йиғилган сийдик миқдори 250—300 мл га етгач, қовуқ деворининг мускуллар таранглиги ортади, ундаги босим сув устуни ҳисобида 15—16 мм гача кўтарилади ва қовуқ рефлекс йўли билан қисқара олади.

Бунда қовуқнинг тўлиш тезлиги, яъни мускулли деворининг чўзилиш тезлиги аҳамиятли. Ҳатто озгина сийдик қовуққа тез кирганда унинг чўзилишига жавобан қовуқ мускули тарангликни кўпроқ оширади, натижада қовуқ ичидаги босим у ҳатто кўп миқдордаги сийдик билан секинроқ тўлгандагига қараганда тезроқ ортади.

### Сийги (сийиш)

Сийиш бир йўла қовуқнинг қисқариши ва sphincter vesicae билан sphincter urethrae нинг бўшашидан иборат бўлган мураккаб рефлекс актдир. Бунинг натижасида сийдик қовуқдан ҳайдалади. Қовуқнинг чўзилиши ва ундаги босимнинг сув устуни ҳисобида 15—16 см гача кўтарилиши қовуқ деворидаги рецепторларга таъсир этиб, марказга интилувчи нервлар орқали орқа миёга импульслар оқими боради. *Сийгининг рефлекс маркази* орқа миёнинг 2-, 3- ва 4- сакрал сегментларида бўлиб, ундан импульслар марказдан қочувчи нервлар орқали қовуққа келади. Бу марказга ўз навбатида узунчоқ ва ўрта миёдан, шунингдек бош миё катта ярим шарлари пўстлоғидан келувчи импульслар таъсир этиб туради. Сийгининг спинал (орқа миёдаги) марказидан келадиган импульслар қовуқнинг қисқаришига ва қовуқ сфинктери (sphincter vesicae)нинг бўшашувига сабаб бўлади.

Сийдик чиқарувчи аппаратнинг эфферент (марказдан қочувчи, ҳаракатлантирувчи) ва афферент марказга интилувчи, сезувчи) иннервацияси бор. Сийдик йўллари (уретерлар), қовуқ ва унинг сфинктери симпатик ҳамда парасимпатик нервлардан *эфферент иннервация* олади. Сийдик йўлининг юқори қисмига plexus renalis дан, пастки қисмига, қовуққа ва унинг сфинктерига ganglion mesentericum inferius дан *симпатик толалар* келади.

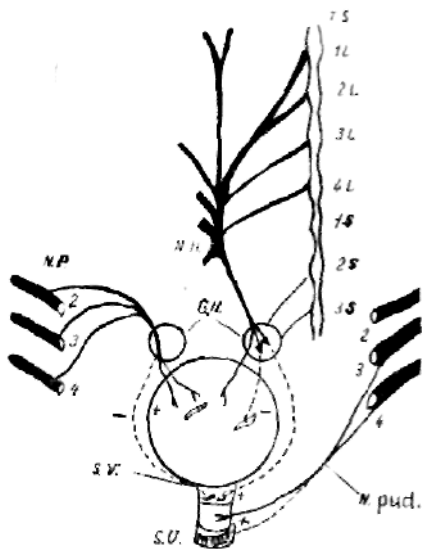
Симпатик импульслар сийдик йўлининг перисталтикасини кучайтиради, лекин қовуқнинг тоник қисқаришини тормозлаб, уни бўшаштиради, қовуқ тонусини эса оширади. Симпатик нервлар сийдик чиқарувчи аппаратга шундай таъсир этганидан, бу нервлар орқали келадиган импульслар қовуқнинг тўлиши учун шароит туғдиради. Қовуқ ва унинг сфинктери n.pelvicus дан *парасимпатик иннервация* олади. Парасимпатик система сийдик чиқарувчи аппаратга симпатик системанинг аксича таъсир этади. Парасимпатик нервлар қовуқ мускуллари ( m. detrusor vesicae ) нинг қисқаришига ёрдам беради ва sphincter vesicae-ни бўшаштиради, яъни қовуқнинг сийдикдан бўшаши учун шароит яратиб беради. Қовуқ деворида ва уни ўраб турувчи қўшувчи тўқимада кўпгина ганглиоз нерв хужайралари бор.

Қовуқда орган ичидаги нерв системаси борлигидан, денервациядан сўнг қовуқ мускулларининг тонуси фақат вақтинча бузилади, кейинчалик эса қисман тикланади.

Sphincter vesicae сийдик чиқарувчи йўллarning бошқа мускулларидан тузилиш ва функция жиҳатдан фарқ қилади; қовуқ деворида ва sphincter vesicae да вегетатив нерв системасидан иннервацияланувчи силлиқ мускул толалари бўлса, sphincter urethrae кўндаланг тарғил мускул толаларидан иборат, бу толалар эса соматик нерв — n.pudendus -дан иннервацияланади (106-расм).

Сийдик йўллари ва қовуқ рецепторларидан афферент нервлар қисман симпатик нервлар таркибида бориб, орқа миёга унинг пастки бел ва юқори кўкрак сегментларидаги орқа

илдизлар орқали киради, қисман эса парасимпатик нервлар таркибида бориб, орқа мианинг



сакрал бўлимидаги орқа илдизлар орқали киради. Сийдик чиқарувчи аппаратдан афферент йўллар бўйлаб миёга прессор ва оғриқ импульслари боради. Қовуқ сийдик билан тўлганда прессор импульслар вужудга келади, сийдик йўли ва қовуқ шиллиқ пардаси таъсирланганда, масалан сийдик тошлари ҳосил бўлганида оғриқ импульслари келиб чиқади. Қовуқда сийдик тўпланиб унинг чўзилиши туфайли қовуқнинг нерв охирида вужудга келувчи ва орқа миёга кирувчи импульслар орқа мианинг кўтарилиш йуллари орқали юқоридаги марказларга, жумладан бош миё катта ярим шарлари пўстлогига етиб боради. Бу импульслар сийги қисташига сабаб бўлади. Сийгини бош миё пўстлоғи назорат қилиб туриши учун бу импульсларнинг келиб туриши зарур шартдир.

Бош миё пўстлогининг назорати сийгини тўхтатиб туриш, кучайтириш ёки ихтиёр билан сийги келтиришда намоён бўлади.

Сийгини ихтиёр билан тўхтатиб туриш қобилияти болада фақат аста-секин пайдо бўлади. Мактабгача тарбия ёшидагина эмас, мактаб ёшида ҳам баъзи болалар сийгини фақат кундуз тўхтайтиб тура олади, ухлаган вақтда сийгини тўхтата олмайди.

## ТЕР АЖРАЛИШИ

Тер безлари тер чиқаради. Тер безлари: 1) Моддалар алмашинуви натижасида ҳосил булган парчаланиш махсулотларини чиқариб ташлайди. 2) Терморегуляцияда аҳамияти бор, чунки бадан тер буғланиши иссиқлик чиқариш фактори ҳисобланади. 3) осморегуляцияда, яъни сув ва тузларни чиқариб ташлаш йўли билан осмотик босимни доим бир хил сақлашда аҳамияти бор.

Тер безлари тери остидаги қўшувчи тўқима клетчаткасида жойлашган, улар баданга бир текис тарқалмаган. улар қўл-оёқ қафтида, қўлтиқда кўп бўлиб, 1 см<sup>2</sup> терида 400—500 тер бези бор.

### Тернинг миқдори, таркиби ва хоссалари

Терда аксари 0,7—2% қаттиқ модда бор; шундан 0,4—1% аноганик ва 0,31% органик бирикмалардир. Терда мочевино (концентрацияси 0,03—0,05% га тенг), сийдик кислотаси, аммиак, гиппур кислотаси, индикан бўлади. Булардан ташқари, терда азотсиз органик бирикмалар ҳам бор. Масалан, қандли диабет бўлган беморларда тер билан глюкоза ҳам чиқади.

Тернинг реакцияси салгина ишқорий; баданда тер парчаланаяди ва ундаги ёғлардан учувчан ёғ кислоталари ҳосил бўлади, шу сабабли тер нордон бўлиб қолади. Терда қаттиқ моддалар сийдикдагига нисбатан кам; тернинг солиштира оғирлиги 1,005—1,010, сийдикники эса одатда 10,012—1,020 га тенг.

Температура қулай бўлган шароитда суткасига ўрта ҳисоб билан **500 мл** тер чиқиб туради. Шунча тер билан 2 г ча ош тузи ва 1 г ча азот чиқиб кетади. Тер тўхтовсиз чиқиб туради, лекин баданга чиқиши билан буғланиб кетади.

Тер ва сийдик таркиби фарқ қилишига қарамай, баъзи касалликлар сабабли буйракдан сийдик чиқиши камайганда тер безлари буйрак функциясини бир қадар ўтай олади. Бундай ҳолларда тер безлари одатдагидан икки-уч ҳисса кўпроқ тер чиқаради, бундан ташқари, тернинг таркиби ҳам ўзгаради — унда мочевино кўпаяди.

### Турли шароитда тер ажралиши

Баданнинг бирор жойида ёки бутун баданда тер ажралишини кузатмоқ учун одатда тер безлари секрециясини кучайтиришга ҳаракат қилинади.

Одамларда тер ажралишини В. Л. Минорнинг йод-крахмал усулида текширишади. Бу усулда терига йоднинг спиртли эритмаси суртилади. Спирт буғланиб кетгач қуруқ, озгина мой суртилган терига крахмал сепади.



Крахмал қуруқ экан, йод унга таъсир этмайди, бироқ бадан терлай бошлаши билан крахмал тер билан ҳўлланиб, йод таъсирида қўқ тусга киради.

Тер ажралишини текшириш учун терининг электр қаршилигини аниқлаш методикаси ҳам қўлланилади. Бу усул шунга асосланганки, бадан терлаётган вақтда терининг электр қаршилиги камаяди ва бадан тер билан қанча тез ҳўл бўлса, терининг электр қаршилиги ўшанча қўп камаяди.

Ташқи муҳит температураси юқори бўлган шароитда тер ажралиши кучаяди. Текширилувчи киши ҳаво температураси 50—60° бўлган махсус камерада 1,5 соат турганда 2,5 л тер ажралган. Ҳавда температурасини оширувчи бошқа факторлар таъсирида ҳам тер ажралиши кучаяди, масалан, жадал жисмоний иш вақтида моддалар алмашинуви кучайганидан, иссиқлик жуда қўп ҳосил бўлади. Организмга қўп миқдорда суюқлик кирганидан кейин ҳам тер қўп ажралади. Айниқса иссиқ ичимликлар ичилгандан сўнг тер қўп чиқади. Организмда сув камайганда, масалан, ич кетганда тер кам чиқади. Организмдаги сув балансини бошқариб туришда тер безларининг қатнашувини шу фактлар исбот этади.

Қўпинча психик қўзғалиш, эмоционал ҳолатлар — жаҳл чиқиш, қўрқув, оғриқда бадандан тер чиқади. «Қўрққанидан совуқ тер босди» деган ибора шу билан тушунтирилади («совуқ тер» дейилишига сабаб шуки, тер чиқиши билан бир вақтда томирлар тораяди, натижада тери қонни кам олиб, совийди). Бош мия қатта ярим шарлари пўстлоғи тер ажратилишига таъсир кўрсата олиши шундан кўриниб турипти.

### **Тер безларининг иннервацияси ва бу безлар фаолиятининг бошқарилиши**

Тер безларининг секретор нервлари симпатик нервлардир.

Баданнинг ҳар бир қисмидаги тер безлари орқа миyanинг муайян сегментидан иннервация олади. Одамда тер безларини иннервацияловчи спинал симпатик ядроларнинг локализацияси орқа миyanинг турли қисмлари жароҳатланганда ўрганилган. Бош, бўйиндаги ва қўқрак қафасининг юқори қисмидаги тер безларининг секретор нервларининг ядролари орқа миyanинг охириги бўйин сегменти билан 6-қўқрак сегменти орасида; қўллардаги тер безлари нервларининг ядролари 5- ва 7-қўқрак сегментлари орасида; оёқлардаги тер безлари нервларининг ядролари эса охириги қўқрак сегментлари билан юқори бел сегментларида жойлашган.

Симпатик нервлар шикастлангач, юқори температура таъсирида бошланган терлаш



**107-расм. Юзнинг чап ярм ива чап кул десимпатизация килингач юксак температурада терлаш. В.И.Минор тажрибаси.**

терининг симпатик иннервациядан маҳрум бўлган (десимпатизацияланган) қисмида бутунлай тўхтайди. 107-расмда кўрсатилганидек, бўйиннинг симпатик тугунлари бир томондан олиб ташлангач, Минор пробаси қўйилса, ташқи муҳит температураси юқори шароитда бўлган киши юзининг бир ярмидан асло тер чиқмай қўйганлиги (*ангидроз*), юзнинг симпатик нервлар сақланган иккинчи ярми эса нормал терлайвериши билинади.

Тер безларининг нервлари анатомик жиҳатдан симпатик нерв системасига мансуб бўлса ҳам, уларнинг тер безларидаги охирлари парасимпатик нерв охирлари каби холинэнергик бўлади, яъни қўзғалганда ацетилхолин чикаради .

Тер безларига иннервация берадиган симпатик тугунлар олиб ташлангандан сўнг ҳам одам эмоционал ҳолатларда терлайверади.

Тер ажралишининг спинал (орқа миядаги) марказларидан ташқари, узун-чоқ мияда асосий маркази бор, бу марказ эса ўз навбатида моддалар алмашинувининг гипоталамусдаги олий вегетатив , марказлари билан боғланган. Юқорида кўрсатилганидек, тер ажралишига бош мия пустлоғи ҳам таъсир курсатиб туради. Тер рефлекс йўли билан ажралади.

Атрофдаги муҳитнинг юқори температураси таъсир этганда теридаги иссиқ сезувчи нерв охирларининг қўзғалиши туфайли тер ажралиш рефлекси пайдо бўлади. Баданнинг кичик бир жойи, масалан, бир қўл иситилса, қўлдаги тер безларидангина эмас, балки бутун баданнинг тер безларидан тер чиқади. Тер ажралиш рефлексига қўзғалиш баданнинг фақат бирон қисмига иннервация берадиган сегменти доирасида тарқалибгина қолмай, балки бошқа сегментлар доирасида ҳам тарқалиши шундан кўриниб турипти.

## ТЕРИ ЁҒИ ВАСУТЧИҚИШИ

### Ёғ безлари

Ёғ безларидан чиқадиган пича ёғ баданда терга аралашиб кетади. Тери ёғи уни юмшатади ва соч (ёки жун) ни мойлайди. Тери ёғ чиқаётган вақтда суюқ бўлиб, тез қуйилади. Тери ёғи асосан нейтрал ёғлардан иборат. Тери ёғи кислоталар таъсирида парчаланади, айна вақтда ғалати хидли ёғ кислоталари ҳосил бўлади. Ёғ безларининг кўпчилиги оч (ёки жун) яқинига жойлашган; уларнинг ёғ чиқариш йўллари соч (жун) халтасига очилади. Ёғ безлари *голокрин безлардан* бўлиб, буларнинг фаолияти без ҳужайраларининг емирилишига боғланган. Ёғ безлари парда билан қопланган сершоҳ халталарта ўхшайди; бу халталарнинг девори кўп қаватли эпителийдан тузилган. Бу эпителий ўсган сайин, ҳужайралари без йўлига тобора яқин бориб, ёғга айланади ва ҳалок бўлади. Ёғ безлари симпатик нервлардан иннервация олади.

### Сут безлари. Сут ажралиши

*Юна сути оқсиллар* (1,5%), ёғлар (4,5%), углеводлар (6,5%), А, В, С D витаминлари, минерал моддалар (Са, Mg, Р ва ҳоказо— 0,3%) ва 87% сувдан иборат. Сутда бактерияцид моддалар ва антителолар бор. Эмадиган болада пассив иммунитетни шу антителолар вужудга келтиради.

*Сут оқсиллари* — казеин, лактоальбумин ва лактоглобулинда организмга зарур ҳамма аминокислоталар керакли нисбатда бўлади. Сут оқсиллари борлигидан, шунингдек сут оқсиллари осон ўзлаштирилганидан, сут ғоят қимматли овқат ҳисобланади. Аммо сутда темир моддаси кам, шунинг учун у узоқ вақт бирдан-бир овқат бўла олмайди.

Сут аёллар жинсий гормони — эстроген, шунингдек гипофизнинг ўсиш гормони таъсирида ривожланувчи *сут безларидан* ишланиб чиқади. Без эпителийси аёлларнинг бошқа жинсий гормони — прогестерон таъсирида етилади ва секрецияга тайёрланади. Ҳомиладорлик вақтида плацентада ишланиб чиқадиган ва қонда айланиб юрадиган бирталай эстроген ва

прогестерон гормонлари сут безларининг ривожланишини ава сут секрециясига тайёрланишини таъминлайди. Гипофизнинг олдинги бўладиган чиқадиган пролактин (лактоген, ёки маммотроп гормон) таъсирида сут безлари сут чиқара бошлайди. Эстрогенлар билан прогестерон пролактин чиқишини тормозлайди. Проллактин гормони бўлмаса сут ажралмайди. Бола туғилгач эстрогенлар билан прогестеронни ишлаб чиқарувчи плацента организмдан чиқиб кетиб, қондаги бу гормонлар камаяди, натижада гипофиз прогестерон билан эстрогенларнинг тормозловчи таъсиридан қутилиб, пролактин гормонини анчагина синтезлай бошлайди. Проллактин таъсирида сут безларидан сут чиқа бошлайди. Проллактин таъсирида сут бетўхтов ишланади, аммо сут бола эмизिलाётган вақтдагина чиқади. Сут чиқа бошлаши учун сут безининг альвеолаларидан сут йўллариға ўтиши зарур. Сут безининг альвеолаларини ўраб турувчи миоэпителий ҳужайраларининг қисқариши туфайли сут альвеолалардан сут йўллариға ўтади, бу процесс мураккаб нерв-гуморал йўл билан бошқарилиб туради.

Боланинг эмиш (сўриш) ҳаракатлари сўрғичдаги сезувчи нерв охирларини китиклайди. Бунда ҳосил бўлувчи нерв импульслари рефлекс йўли билан гипофизнинг орқа бўлагидан *окситоцин* гормони чиқишини гипоталамус орқали қўзғайди. Окситоцин гормони қон оқими билан безнинг миоэпителий ҳужайралариға келади-да, уларни қисқартиради, сутнинг альвеолалардан сут йўллариға ўтиб, чиқишиға сабаб бўлади.

Шундай қилиб, боланинг эмиш ҳаракатлари сут чиқишиға рефлекс йўли билан стимулловчи таъсир кўрсатади, бироқ бу процессда гуморал механизм қатнашганлиги туфайли бола эма бошлагандан бир неча ўн секунд кейин сут чиқа бошлайди.

Сутнинг чиқишиниға эмас, ишланишини ҳам нерв системаси бошқаради. Онанинг яхши кайфияти ва вақти чоғлиғи сутнинг нормал чиқишиға ёрдам беради. Оғир рухий кечинмалар, кўрқув, маъюслик сут секрециясини камайтиради ва унинг бутунлай тўхталиб қолишиға сабаб бўла олади. Боланинг эмиши (ёки ҳайвонларнинг соғилиши) билан боғланган шартли таъсиротлар сут ишланишини ошириши ҳам маълум.

Бола кўкракдан ажратилмаса, туғишдан сўнг кўп ойлар ва ҳатто бир неча йилгача сут чиқаверади.

## 9 ИЧКИ СЕКРЕЦИЯ

### АСОСИЙ ТУШУНЧАЛАР

Органлар, тўқималар ва хужайраларнинг ўзаро гуморал боғланишида уларнинг баъзилари алоҳида муҳим роль ўйнайди, чунки улар модда алмашинувига, орган ва тўқималарнинг функциясига специфик таъсир этувчи моддаларни ишлаб чиқаради. Бу моддалар гормонлар деб (грекча «horman» — кўзгатиш сўзидан), уларни ишлаб чиқарувчи органлар эса эндокрин безлар, ёки ички секреция безлари деб аталади. Уларнинг шундай аталганига сабаб шуки, ташқи секреция безларига қарама-қарши ўлароқ чиқариш йўллари бўлмайди ва ўзи ҳосил қиладиган моддаларни тўғридан-тўғри қонга қуяди.

Гормонларнинг бир неча специфик хоссаси бор: 1. Ҳар бир гормон муайян орган ва функцияларга таъсир этиб, уларда специфик ўзгаришларни юзага чиқаради. 2. Гормонлар биологик жihatдан юксак актив бўлади. Масалан, 1 г адреналин (буйрак усти безлари гормони) 10 млн. бақанинг ажратиб олинган юрагининг ишини кучайтира олади, бошқача айтганда, адреналин юракка  $1 \times 10^{-7}$  г миқдорда таъсир этади. Бир грамм инсулин (меъда ости безининг Лангерганс оролчаларидан чиқа-диган гормон) 125 000 қуён қонидаги шакар миқдорини камайтира олади. 3. Гормонлар дистант (узоқдан туриб) таъсир кўрсата олади. Гор-монлар қайси органларда ҳосил бўлса, ўша органларга таъсир этмай, балки мазкур безлардан узоқдаги органларга таъсир этади. 4. Гормон-лар молекуласи нисбатан кичик бўлади, шунинг учун улар орган ва тўқималарни қондан ажратиб турувчи капиллярлар эндотелийсидан, шунингдек хужайра мембраналари (пардалари) дан ўта олади. 5. Гор-монлар тўқималарда бирмунча тез парчаланади. Модомики шундай экан, гормонлар қонда етарли миқдорда бўлиши, улар узоқроқ ёки узлуксиз таъсир этиши учун муайян бездан доим чиқиб туриши зарур. 6. Кўпчилик гормонларнинг турга оид специфик хоссалари йўқ. Шундай бўлгач, қорамол, чўчқа ва бошқа ҳайвонлардан олинган гормонал препаратлари клиникада қўлланиш мумкин. Бироқ оксил ёки полипептид тузилишига эга бўлган баъзи гормонлар ҳайвонларнинг ҳар хил турларида бироз фарқ қилади.

Кейинги ўн йилларда аксари гормонларнинг тузилиши ўрганилган, улар лабораторияларда кимёвий йўл билан олинган, баъзи гормонларнинг организмда синтезланиш босқичлари, улар қонга ўтгач химиявий ўзгаришларнинг босқичлари ўрганилди.

Гормонлар фермент эмас ёки ферментларни активловчи модда ҳам эмас, улар хужайрасиз муҳитдаги кимёвий ўзгаришларга таъсир этмайди. Гормонлар фақат хужайраларда ёки уларнинг структураларида рўй берувчи процессларга таъсир этади. Масалан, қалқонсимон без гормони тироксин — митохондрийлардаги химиявий процессларга таъсир этиб, улардаги оксидланиш процессларини кучайтиради. Меъда ости безининг гормони инсулин — хужайра мембраналарининг глюкозага нисбатан ўтказувчанлигини оширади. Гипофизнинг антидиуретик гормони буйракдаги йиғувчи найлар деворининг сувга нисбатан ўтказувчанлигини оширади.

Гормонларнинг ишланиб чиқиши организмнинг аҳволига ва ташқи муҳит шароитига боғлиқ. Гормонлар томонидан бошқариладиган процессларнинг қандай бориши шу гормонларнинг ҳосил бўлиш тезлигини идора этувчи муҳим фактордир.

Ўзаро боғланишнинг «қайтар боғланиш принципи» деган формаси шунда намоён бўлишини кўриш мумкин. Регулятор (бошқарувчи) билан бошқарилувчи процесс орасида икки томонлама боғланиш бор. Регулятор бошқарилувчи процессга таъсир этибгина қолмайди,

балки бошқарилаётган процесс ҳолатининг ўзгариши ҳам регулятор ҳолатига ҳам таъсир этади.

Ички секреция безларининг хужайраларидан ишланиб чиққан моддалар организмда моддалар алмашинувининг муайян процессларини ўзгартиради. Бу ўзгаришлар маълум миқдорга етгач гормон ҳосил бўлиши ва чиқиши тўхтайди. Қонда шакар камайиб қолганда инсулин (қондаги шакар концентрациясини камайтирувчи гормон ҳосил бўлиши сусаяди; қонда натрий ёки кальций ионларининг концентрацияси ошиб кетганда альдостерон (қондаги Na ионлари концентрациясин оширадиган гормон) ёки паратгормон (қондаги Ca ионлари концентрациясини оширадиган гормон) секрецияси сусаяди.

Гормон ишланиб чиқиши мураккаб нерв-гуморал йўл билан бошқарилади. Физиологик процесслар ҳолати ёки қон билан тўқималардаги маълум моддалар миқдорининг ўзгаришлари орган ва тўқималардаги махсус нерв охирилари орқали ёки оралик мия — гипоталамус ядроларидаги маълум хужайралар билан сезилади. Бу ядролар организмдаги моддалар алмашинувини ва ички муҳит ҳолатини бошқаради. Гипоталамус ядролари ички секреция безларидан баъзиларига нерв импульси юбориб ёки биологик жиҳатдан актив моддалар чиқариб (булар гипофизда баъзи гормонларнинг ҳосил бўлишига ёрдам беради), эндокрин безлар фаолиятига таъсир кўрсатади.

Гипофизнинг олдинги бўладиган чиқадиган гормонлар бошқа эндокрин безлар (қалқонсимон без, жинсий безлар, буйрак усти безлари) фаолиятини бошқара олади.

Гипоталамус ядроларидан ташқари, марказий нерв системасининг бошқа бўлимлари ҳам ички секреция безларининг функциясига таъсир кўрсата олади.

Шундай қилиб, гормонлар мустақил регуляторлар (бошқарувчилар) эмас. Гормонларнинг ҳосил бўлиши ва қонга ўтиши — организм функцияларининг нерв-гуморал йўл билан бошқарилишидаги ягона занжирнинг звеноларидир.

Гормонал регуляция (гормонлар таъсирида бошқарилиш)нинг ўзига хос бир қанча хусусиятлари борлигидан гормонларнинг ҳосил бўлиши ва таъсир этиши ҳақидаги таълимот физиологиянинг мустақил бўлими ҳисобланади. Ички секреция безлари фаолиятининг бузилиши ҳақидаги таълимот билан бирга физиологиянинг шу бўлими *эндокринология* деб аталади.

## **ИЧКИ СЕКРЕЦИЯ БЕЗЛАРИНИНГ ФУНКЦИЯЛАРИНИ ТЕКШИРИШ МЕТОДЛАРИ**

Ички секреция безларининг функцияларини ўрганиш учун одатда қуйидаги усуллар қўлланилади.

1. Айрим ички секреция безини қисман ва бутунлай олиб ташлашдан кейинги ўзгаришларни ёки шу безга бирорта химиявий модданинг таъсирини ўрганиш. Метилтиоурацил (қалқонсимон без гормони — тироксин синтезини сусайтиради), метапирон (буйрак усти безлари пўстлоғида гидрокортизон синтезини сусайтиради), аллоксан (меъда ости безининг инсулин чиқарувчи Лангерганс оролчаларидаги бета-хужайраларнинг дегенерациясига сабаб бўлади) шундай моддалардандир.

Муайян гормонларнинг ҳосил бўлишини шу каби усулда бошқариш мумкин.

2. Бирон эндокрин бездан олинган экстрактларни ёки химиявий жиҳатдан тоза гормонларни гормал ҳайвонга ёки ички секреция беzi олиб ташланган ҳайвонга юбориш ёки ўша без тўқимасини организмга кўчириб ўтказиш.,

3. Бирорта эндокрин беzi зарарланган ёки олиб ташланган организмга иккинчи организмни улаш (парабиз). Бунда беzi олиб ташлаш оқибатларининг иккинчи (соғлом) организм беzидан чиқаётган гормонлар ҳисобига компенсацияланиши процесслари ўрганилади.

4. Безга кирувчи ва бездан чиқувчи қоннинг физиологик активлигини таққослаш.

5. Бирон эндокрин беzi суст ёки ортиқча ишлайдиган беморларни ва уларни даволаш мақсадида қилинган операция оқибатларини текшириш.

Гормоннинг химиявий тузилиши маълум ёки номаълум эканига қараб, органларнинг

экстрактлари ёки қондаги гормонлар миқдори турли усулларда аниқланади. Гормоннинг химиявий тузилиши маълум бўлса, миқдори оғирлик бирлигида кўрсатилади. Гормоннинг химиявий тузилиши номаълум бўлса, миқдори шартли биологик бирликларда ифодаланади. Бир *биологик бирлик* деб маълум ҳайвонда специфик физиологик ўзгаришлар ҳосил қилиш учун зарур бўлган гормон миқдорини айтишади. 1 г ёки 1 мл препарат таркибида биологик бирлик қанча кўп бўлса, унинг активлиги ўшанча юқори бўлади.

## ҚАЛҚОНСИМОН БЕЗ ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ

Қалқонсимон без юксак гормонал активликка эга бўлган ярим суюқ коллоид билан тўла без фолликулларидан иборат. Фолликуллар девори без эпителийсидан тузилган.

Без қон ва лимфа томирларига жуда бой. Одамдаги қалқонсимон без вазни ўрта ҳисобда 25—30 г ёки гавда вазнининг 0,05 процентини ташкил этади, шунга қарамай бу бездан соатига 5—6 литр қон ўтади, бу — организмдаги қоннинг ҳаммаси демакдир.

### Қалқонсимон без фаолияти сусайганда ва кучайганда организм аҳволининг ўзгариши

Ёш ҳайвонлар (қуёнча, кучук, қўзичоқлар ва хоказо)нинг қалқонсимон беzi олиб ташланганда скелети ўсмайди, ривожланиши ва вояга етиши тўхтади; асосий алмашинув жуда камайиб қолади. Тери дағаллашади, жун сийракланади, қуруқ ва мўрт бўлиб қолади. Шу ҳайвонларга қалқонсимон без препаратлари бериб турилса, бошқа ҳайвон беzi кўчириб ўтказилса ёки организмга шу без экстрактлари юборилса, юқорида айtilган ўзгаришлар камаяди ёки бутунлай йўқолади.

Итбалиқнинг қалқонсимон безлари олиб ташланса, организмнинг ривожланиши тўхтади: итбалиқ ўсади-ю, бақага айланмайди. Организмга қалқонсимон без экстрактлари юборилса, итбалиқнинг бақага айланиши (метаморфоз) тезлашади, айнаи вақтда бақа кичкина бўлади.

**Кретинизм.** Одамда қалқонсимон безнинг болалик давриданок суст ишлаши (*гипотиреоз*) *кретинизм* деган касалликка сабаб бўлади. Бу касалликнинг характерли белгилари шуки, бўй ўсмай қўяди, гавда нисбатлари (пропорцияси) бузилади, балоғатга етиш тўхтади, психика орқада қолади. Кретинизм бўлган киши (кретин)ларнинг оғзи очик ва тили доим оғзидан чикиб туради, шу сабабли улар нафас олишга ва овқат ютишга қийналади. Бунинг сабаби шуки, тил ҳаддан ташқари ўсиб кетгани учун оғизга сиғмай қолади. Кретинизмга микседема белгилари ҳам кўшилади.

**Микседема.** Вояга етган одамнинг қалқонсимон беzi етарли иш-амаса, микседема деган касаллик пайдо бўлади. Бу касалликда асосий алмашинув 30—40% камайиб кетади. Қисман ёғ тўқимасида ёғ кўпайиши, асосан эса тўқима суюқлигининг ортиши натижасида гавда вазни ошиб кетади. Оқсиллар алмашинувининг бузилиши сабабли орган ва тўқималарнинг ҳужайрааро бўшлиқларида муцин ва альбуминлар кўпайиб кетади. Оқсиллар тўқима суюқлигининг онкотик босимини оширади. Шу сабабли тўқималарда, айниса тери ости клетчаткасида сув ушланиб қолади. Тўқималарда шилимшиқ шиш пайдо бўлади (латинча «микседема»нинг таржимаси «шилимшиқ шиш» демакдир). Касаллик натижасида тафаккур ва нутқ жуда сскинлашади, апатия рўй беради, юз ва бадан салкиб туради, жинсий функциялар бузилади (асллар ҳайз кўрмай қўяди), гавда температураси пасаяди.

**Эндемик буқоқ.** Баъзи жойларнинг аҳолиси ўртасида қалқонсимон безнинг етарли ишламаслиги, без тўқимасининг ўсиб кетиши, яъни буқоқ анча учрайди. Буқоқда қалқонсимон без гипертрофияланади, фолликуллари кўпаяди, аммо чиқадиган гормон миқдори камаяди.

Тупроқ, сув ва ўсимлик ҳайвон овқатида йод етишмайдиган жойларда гипотиреознинг ҳар хил формалари, айниса буқоқ тарқалган. Асосан тоғлиқ районлар шундай жойлардан ҳисобланади. Бундай жойлардан кўпчилигида буқоқ эндемик касаллик ҳисобланади (маълум жойларда доимо кўп учрайдиган касаллик эндемик касаллик деб аталади). Сув ва овқатда йод етишмаганда гипотиреоз нечоғлиқ кўп учрашини Швейцария ва Норвегияда ўтказилган текширишлар яққол кўрсатади. Бу мамлакатларнинг баъзи тоғлиқ районларида

мактаб ёшдаги болаларнинг ярмидан ортиғида бир қадар гипотиреоз ёки буқоқ борлиги аниқланди.

СССР да эндемик буқоқ Урал, Қавказ, Тянь-Шань ва Помирнинг баъзи жойларида учрайди. Ҳозир эндемик буқоқ жуда камайган, чунки бу районларда ичиладиган сувга ва тузга озгина калий йодид қўшилади.

**Гипертиреоз.** Утган асриин 60-йилларида Базедов ва Гревс *тиреотоксикоз* деган касалликни тасвир этишган, унинг характерли белгилари куйидагилардан иборат: қалқонсимон без катталашади (Базедов буқоғи), кўз чакчаяди, юрак уриши тезлашади, бемор асабий бўлиб қолади, асосий алмашинув ва гавда температураси ортади, овқатни кўп истеъмол қилади ва шу билан бирга озиб кетади (108-расм).

Тиреотоксикоз қалқонсимон без гормонларининг ортиқча ишланиши сабабли қондаги концентрациясининг организмни захарлайдиган даражада ортиши, яъни гипертиреоз натижасидир. Тиреотоксикозни Базедов касаллиги деб ҳам аташади.

Гипертиреоз озгина бўлса Базедов касаллигининг характерли белгилари бўлмайди: кўз чакчаймайди, бемор озмайди, асабий бўлмайди, буқоғи кўринмайди ва ҳатто пайпасланганда ҳам сезилмайди. Бундай ҳолларда асосий алмашинув кучаяди, организм иш вақтида соғлом одамларга нисбатан кўпроқ энергия сарфлайди, дам олганда моддалар алмашинуви тинчлик ҳолатидаги миқдорга секин қайтади, юрак



108-расм. Базедов касаллиги билан оғриган бемор. Чапда—операциягача, ўнгда—операциядан кейин тез орада (Н. А. Шерешевскийдан).

тез уради ва қоида йод кўпаяди. Беморларда пай рефлекслари кучаяди, баъзан мускуллар титрайди. Улар куйди-пишди, серташвиш бўлиб, баъзан ўзини тута олмайди.

#### **Қалқонсимон без гормонлари ва уларнинг физиологик аҳамияти.**

Қалқонсимон без тўқимасида йод бор, у мазкур без гормонларининг таркибига киради. Ҳақбон организмга радиоактив йод ( $I^{131}$ ) юборилса, бунинг бир қисми буйраклар орқали сийдик билан чиқиб кетади, бир қисми сўлакка, меъда ширасига ва ўтга ўтади, организмга юборилган йоднинг кўпроқ қисми эса қалқонсимон безга келади. Қалқонсимон без ҳужайраларининг йод йиғиши уларнинг характерли хусусиятидир, бу бездаги йод концентрацияси қондагига нисбатан 300 барабар ортиқ. Қалқонсимон без гормонларининг синтези учун зарур йод етишмаганда без тўқимаси катталашиб кетади — буқоқ вужудга келади.

Қалқонсимон без ҳужайраларида тўпланадиган йод бир қанча йодли бирикмалар: монойодтирозин, дийодтирозин, трийодтиронин ва тетрайодтиронин (тироксин) синтезига сарф бўлади. Бу йодли бирикмалар қалқонсимон без фолликулларининг ҳужайраларида оксил билан комплекс бирикма — тиреоглобулин ҳосил қилади. *Тиреоглобулин* фолликулларда бир неча ой сақланиши мумкин. Без ҳужайраларидан ишланиб чиқадиган

фермент — протеиназа таъсирида тиреоглобулин синтезланиб, актив гормонлар — *трийодтиронин* ва *тетрайодтиронин*, ёки *тироксин* ҳосил бўлади. Бу гормонлар қонга ўтиб, қон плазмасининг  $\alpha$ -глобулинлари билан бирикади, булар эса мазкур гормонларни ташувчи моддалар ҳисобланади. Қонда тироксин ёки трийодтиронин кўпайиб кетганда улар плазма альбуминлари билан ҳам бирикиши мумкин. Тўқималарда бу комплекслар парчаланиб, тироксин ва трийодтиронин ажралиб чиқади.

Қалқонсимон без гормонларининг характерли таъсири шуки, энергия алмашинувини кучайтиради. Организмга тироксин юборилганда энергия алмашинуви бирданига эмас, балки 24 соатдан кейин кучая бошлайди ва 12 кундан кейин максимумга етади. Трийодтиронин организмга юборилганда энергия алмашинуви эртароқ — 6—12 соатдан кейин кучая бошлайди. Бошқа бирикма — *трийодтиросирка* кислота юборилса, моддалар алмашинуви шу ондаёқ орта бошлайди. Шунга асосланиб, моддалар алмашинувга таъсир этувчи актив модда трийодтиросирка кислота деб фараз қилинади. У тўқималарда тироксинга нисбатан трийодтирониндан тезроқ ҳосил бўлади.

**Қалқонсимон без гормонларининг таъсири.** Қалқонсимон безда ҳосил бўлувчи тироксин, трийодтиронин, трийодтиросирка кислота ва баъзи йодли бирикмалар оксидланиш ва протеолитик процессларни жуда кучайтиради. Айниқса митохондрийлардаги оксидланиш процесслари активлашади, бу эса хужайрада энергия алмашинувини кучайтиради.

Хайвонларга тироксин ёки трийодтиронин юборилганда асосий алмашинув анча ошади. Одамга 1 мг тироксин юборилса, суткадаги энергия сарфи тахминан 1000 ккал ортади. Оксидланиш процессларининг кучайиши натижасида кислород истеъмол қилиш ва карбонат ангидрид чиқариш кучаяди, албатта. Оксидланиш процесслари кучайганда организм кислород етишмаслигига ғоят сезгир бўлиб қолади; жуда баландда бўлиш организмга айниқса ёмон таъсир этади.

Қалқонсимон без гормони қонга ортиқча ўтганда асосий алмашинув ортиши билан бир қаторда ташқи иш бажаришга энергия сарфи ҳам ортади. Қалқонсимон без нормал ишлаб турса, бажарилган ҳар бир килограммометр ишга энергия сарфи ўрта ҳисоб билан 1,2 ккал ортади: қалқонсимон без гиперфункцияси анчагина бўлса бу миқдор 2,8 ккал га етиши мумкин. Шундай қилиб, безнинг гиперфункциясида мускуллар ишлаб турган вақтда иссиқлик ҳосил бўлиши кескин даражада ортади.

Тироксин организмдаги ҳамма озик моддалар — углеводлар, оксиллар ва ёғларнинг сарфланишини кучайтиради. Тироксин таъсирида тўқималар қондаги глюкозани кўплаб ўзлаштиради. Қондаги глюкоза камайганда жигар ва мускуллардаги гликогеннинг парчаланиши ҳисобига тўлиб туради. Организмга узоқ давр мобайнида ҳар куни тироксин юбориб турилса, ёғларнинг зўр бериб сарфланиши сабабли нафас коэффиценти камайиб, 0,75 га тушади, яъни ёғларнинг оксидланиши учун характерли нафас коэффицентиغا яқинлашади. Бунда ёғ нормал миқдорининг фақат 1/3 қисми мускулларда, 1/2 қисми жигарда сақланади. Тироксин юборилганда оксилларнинг кўп сарфланиши сабабли сийдикдаги азот миқдори кўпаяди. Тироксин бериб турилган хайвонлар жигарида аминокислоталар кўпроқ дезаминланади.

Тироксин энергия алмашинувини кучайтириш билан қолмай, организмнинг пластик алмашинувини ҳам кучайтиради. Бу ривожланишнинг тезлашишида намоён бўлади.

Қалқонсимон без гормонлари марказий нерв системасига стимулловчи таъсир кўрсатади. Ит организмга кўп кунлар давомида тироксин катта дозада юборилса, ит безовталаниб, тез-тез сесканадиган бўлиб қолади, уларда пай рефлекслари (масалан, тизза рефлекс) кучаяди, айниқса оёқларини чўзиб, таянмаганда оёқлари титрайди (тремор).

Одамнинг қалқонсимон без функцияси кучайганда ҳам шунга ўхшаш ҳодиса кузатилади.

Н. А. Вальков тадқиқотларига қараганда қалқонсимон беи олиб ташланган итларда шартли рефлекслар ҳосил қилиш жуда ҳам қийин; бир кун олдин ҳосил қилинган шартли рефлекс эртасига сўна бошлайди ва уни янгидан ҳосил қилишга тўғри келади. Қалқонсимон без. гормонлари мия катта яримшарлари пўстлогига бевосита таъсир этишдан ташқари, мия стволининг ретикуляр формацияси орқали ҳам таъсир этиши аниқланган. Бу гормонлар



ретикуляр формация структураларида марказий нерв системасининг бошқа бўлимлари-дагига нисбатан кўпроқ тўпланади ва унинг тонусини ошириб, мия катта яримшарлари пўстлоғига активлаштирувчи таъсир этади.

### **Қалқонсимон без функцияларининг бошқарилиши**

Қалқонсимон без афферент ва афферент нерв толаларига бой. Симпатик нерв толалари орқали безга келувчи импульслар унинг активлигини оширади. Мушукдаги бўйин симпатик нервининг периферик қисмига (унинг шохчалари қалқонсимон безни иннервациялайди) диафрагма нервининг марказий қисмини улаш тажрибалари шуни исботлайди. Бу операциядан бир неча вақт кейин диафрагма нерви безга ўсиб киради ва унинг толалари орқали без хужайраларига нафас марказидан ритмик импульслар келиб туради. Без хужайраларига доимо нерв импульслари келиб туриши натижасида без хужайраларининг секрецияси кучаяди ва қонга қалқонсимон без гормони кўп чиққани учун ҳайвонда гипертиреоз вужудга келади; асосий алмашинув ортади, вазн камаяди, юрак уриши тезлашади.

Бош мия ретикуляр формациясининг турли қисмларига қўйилган электродлар орқали электр токи билан таъсир этилганда ҳам қалқонсимон безнинг қондаги анорганик йодни ютиш интенсивлиги ўзгаради ва қонга қалқонсимон без гормонлари кўп чиқади, бу итлар устидаги тажрибаларда кўрсатиб берилди.

Қалқонсимон без функцияси рефлекс йўли билан бошқарилгани учун ҳаво совуқ вақтда бу без кучлироқ ишлайди, натижада моддалар алмашинуви ортиб, акклиматизацияга ёрдам беради. Марказий нерв системаси олий бўлимларининг қалқонсимон безга таъсири шу билан исбот этилади: қалқонсимон без гиперфункцияси бўлган одамларда руҳий кечинмалар, айниқса хурсандчилик ва хафагарчилик, турмуш қийинчиликлари бусиз ҳам жадал ишлаётган қалқонсимон без фаолиятини рефлекс йўли билан кучайтириб, касалликни кескин даражада зўриқтиради.

Гипофизнинг олдинги бўлагидан чиқадиган тиреотроп гормон қалқонсимон без фаолиятини бошқаради. Бу гормон тиреоглобулиннинг парчаланишини ва актив гормонларнинг бездаги деполаридан қонга ўтишини кучайтиради, безга йод келишини ва гормонлар синтезланишини оширади, без хужайраларини катталаштиради ва кўпайтиради.

Гипофиздан тиреотроп гормон чиқишини гипоталамус ядролари бошқаради. Бу процесс қондаги тироксин ва трийодтиронин миқдорига боғлиқ. Қонга тироксин юборилса тиреотроп гормон чиқиши сусаяди. Гипоталамус емирилганда бу реакция юз бермайди. Шундай қилиб, қалқонсимон без фаолиятининг гормонлар орқали бошқарилиши-ни ҳам нерв системаси назорат қилади. Шу фактлардан англашиладики, нерв системаси қалқонсимон без фаолиятини икки хил йўл билан бошқара олади: безни иннервация қилувчи симпатик нервлар орқали бевосита импульслар юбориб ва , ундан ташқари , гипофиздан тиреотроп гармон чиқишини кучайтириб , без функциясини бошқаради. Гипофизни олдинги булагидан тиреотропни ортикча чиқиши сабабли қалқонсимон безни гиперфункцияси вужудга келади, деб фараз қилинади. Хроник гипертиреознинг келиб чиқиши хали урганилган эмас , лекин купинча огир руҳий кечинмалар гипертиреозга сабаб булиши клиник кузатишлардан маълум. Масалан бир аёлнинг икки болласи огир юкумликасалликдан улиб колганда огир гипертиреоз тез авж олган.

Гипертериоз гормонларини камайтирмोक учун қалқонсимон безни ички секретор хужайраларигаспецифик таъсир этиб гормонларни хосил булишини сусайтирувчи препаратлар (тиомочевина хосилалари –метилтиоурацил ва х) дан фойдаланилади.

## ПАРАТИРЕОИД (ҚАЛҚОНСИМОН БЕЗ ЁНИДАГИ) БЕЗЛАРНИНГ ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ

Одамда тўртта паратиреоид без бор, булардан икkitаси қалқонсимон безнинг орқасида, қолган икkitаси эса қалқонсимон безнинг пастки қутбида, баъзан эса без тўқимасида бўлади. Улар япалоқ овал тузилмалар бўлиб, буйи 6—7 мм, эни 3—4 мм ва қалинлиги 1,5—2 мм. Без тўқимаси қон ва лимфа томирларига бой. Паратиреоид безлар ҳиқилдоқнинг юқори нерви ( n.laryngeus superior. ) дан иннервация олади.

### Паратиреоид безлар кам ёки ортиқча ишлаганда организмда рўй берувчи ўзгаришлар

Паратиреоид безларнинг ишламай қўйиш оқибатлари итларнинг шу безларини олиб ташлаш тажрибаларида ўрганилган. Безлар олиб ташлангандан бир неча кун кейин скелетнинг ҳамма мускуллари дапқир-дапқир тиришиб қисқаради, яъни титрайди (*паратиреоприв тетания*), бу ҳолат секин-аста кучайиб ва тез-тез такрорланиб туради.

Паратиреоид безлар йўқлиги бора-бора ўлимга олиб келади, бунинг бевосита сабаби шуки, нафас мускулларининг тиришиши натижасида нафас бузилади. Паратиреоид безлар олиб ташлангач титрашга мускулларнинг ўзгариши эмас, балки марказий нерв системаси ҳолатининг ўзгариши сабаб бўлади. Ҳаракатлантирувчи нервлари кесилган мускулларнинг титрамаслиги шундан дарак беради.

Паратиреоприв тетания қонда кальцийнинг камайиши натижасида вужудга келади. Паратиреоид безлари олиб ташланган ҳайвонлар организмга кальций тузлари юборилганда тетания пайдо бўлмаслиги бунинг далилидир. Тетанияда жигарнинг синтетик функциялари ҳам бузилади; қонда захарли моддалардан аммоний карбаминат пайдо бўлади. Одамда паратиреоид безлар эндокрин функциясининг сусайиши — *гипопаратиреоз* ҳаёт даврида вужудга келиши ёки туғма бўлиши мумкин. Гипопаратиреозда қондаги кальций камайганидан марказий нерв системасининг кўзгалувчанлиги жуда ошади, натижада тетаник тиришишлар пайдо бўлади.

Одамларда тетаниянинг ўткир формалари ҳам, латент формалари ҳам тасвир этилган. Паратиреоид безлар функцияси салгина сусайганда латент (яширин) тетания пайдо бўлади, бунда юз ва қўл мускулларига тола берувчи нерв босилгандагина мазкур мускуллар тиришади.

Туғма гипопаратиреоз бўлган болаларда суяк, тиш, жун (соч) ўсиши бузилади, билак, кўкрак кафаси, ҳалқум мускуллари ва бошқа мускулларнинг узоқ қисқариши кузатилади. Беморлар қонида кальций камаяди.

Паратиреоид безлар эндокрин функциясининг ортиши (гиперфункция) жўда кам учрайдиган касаллик бўлиб, паратиреоид безларда зарарли ўсмалар пайдо бўлганда кузатилади. Бу касалликда қондаги кальций кўпайиб, анорганик фосфор камаяди. Узоқ вақт давомида касалликнинг қандай бўлмасин бошқа белгилари пайдо бўлмайди. Сўнгра суяк тўқимаси емирилади, яъни остеопороз пайдо бўлади, бу эса Рентген нурлари билан текширишда билинади. Мускуллар бекуват бўлиб қолади (бу, беморни доим ётишга мажбур қилади), белда ва қўл-оёқларда оғриқ пайдо бўлади. Паратиреоид без ўсмаси ўз вақтида олиб ташланса, фосфор ва кальций алмашишуви анча яхшиланади, оғриқ босилади, нормал ҳолат бир қадар тикланади.

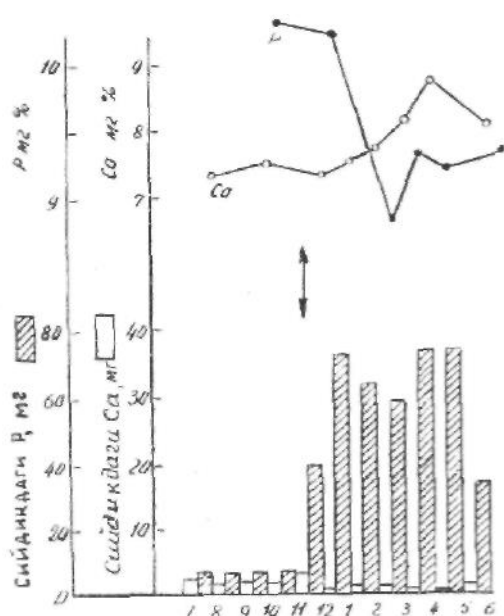
### Паратиреоид (қалқонсимон без ёнидаги) безлар гормонининг физиологик аҳамияти

Паратиреоид безлар функцияси бузилганда организмда вужудга келувчи ўзгаришлар қонда кальций миқдорининг ўзгаришига боғлиқ.

Бу безларнинг паратгормон деган гормони етишмаганда қонда кальций камаяди, ортганда эса кўпаяди. Паратгормон оксил ёки йирик полипептид бўлиб, трипсин таъсирида,

шунингдек кислота ёки ишқорда қайнатилганда парчаланadi. Бу гормон препаратлари овқат билан истеъмол қилинса ҳазм йўлида емирилади, шунинг учун уларни тери остига юбориш керак. Паратгормоннинг аниқ таркиби ва химиявий тузилиши номаълум.

Суяк тўқимасини емирадиган остеокластлар функциясини паратгормон активлайди. Гормоннинг бу специфик таъсири организмдагина эмас, балки гавдадан ажратиб олинган суяк тўқимаси культурасида ҳам намоён бўлади. Унга паратгормон қўшилса,



паратгормон (75 бирлик) даи кейин ўзгариши (Ф. Элбрайтдан).

109-расм. Паратиреоид бсзлари етарли ишламаётган бсморнинг қонзардобидаги кальций ва фосфор миқдори ҳамда сийдик билан кальций ва фосфор чиқишининг

инъекция қилиш-

остеокластларнинг миқдори ва активлиги кескин ортади.

Организмда паратгормонлар суяк туқимасини емиради, натижада калций ионлари суяк туқимасидан чиқиб кетиб, қондаги центрацияси ошади. Паратгормон қондаги кальцийни кўпайтирувчи бошқа процессларни ҳам активлаштиради: ичакда кальций сўрилишини ва буйрак каналчаларида кальций реабсорбциясини паратгормон кучайтиради. Буларнинг ҳаммаси қондаги кальцийнинг анча кўпайишига олиб келади (кальций нормадаги 10—11 мг% ўрнига 18 мг% етади ва ундан ошади). Айни вақтда қондаги фосфор камаяди, чунки паратгормон фосфатларнинг сийдик билан чиқишини кучайтиради (109-расм). Паратгормон қонга кам чиққанда қон плазмасидаги кальций концентрацияси 5 мг % га тушиб қолиши мумкин.

## Паратиреоид безлар фаолиятининг бошқарилиши

Одатда қон илазмасидаги кальций концентрацияси ички муҳитнинг энг аниқ бошқарилувчи факторларидан бири бўлиб, ҳамиша жуда аниқ миқдорда туради, соғлом одамда қондаги кальций концентрациясининг нормал миқдорга нисбатан 0,5 мг % қадар ортиқ ёки кам бўлиши сийрак учрайди.

Қонга ўтадиган паратгормон миқдори бошқарилиб турганидан, қондаги кальций миқдори тор доирада ўзгаради. Қонда кальций камайиши туфари паратиреоид безларнинг ички секрецияси кучаяди, натижада кальций суяк деполаридан қонга кўпроқ ўтади. Қонда шу электролит миқдори кўлайганда эса, аксинча, паратгормон чиқиши сусаяди, натижада қондаги кальций камаяди. Шундай қилиб, паратиреоид безлар фаолияти билан қондаги кальций миқдори ўртасида икки томонлама боғланиш бор.

Бир қанча тадқиқотчиларнинг фикрича, паратиреоид безлардаги ҳужайралар активлиги шу безларга келувчи қондаги кальций концентрациясига бевосита боғлиқ, бу ионларнинг кўпайиб кетиши паратгормоннинг ҳосил бўлишини автоматик равишда сусайтиради.

## МЕЪДА ОСТИ БЕЗИНИНГ ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ

Гистологик текширишлар натижасида меъда ости безида ҳазм ширасини чиқарадиган секретор эпителий билан бир қаторда, ҳужайраларнинг махсус группалари борлигини Лангерганс кашф этган, шунинг учун уларни топган олим номи *билаи Лангерганс оролчалари* деб аталган. Бу оролчалар чиқарув йўлларига эга бўлмай, ўз секретини бевосита қонга чиқаради.

### Меъда ости безининг эндокрин функцияси бузилганда организмда рўй берувчи ўзгаришлар

Итнинг меъда ости бези олиб ташланса, 4—5 соатдан сўнг сийдиги билан шакар чиқа бошлашини Меринг ва Минковский 1889 йилдаёқ кўрсатиб берган эди. Айни вақтда қондаги глюкоза миқдори кескин равишда кўпаяди. Сийдик билан шакар чиқиб кетавериши натижасида ҳайвон озади, кўп сув ичади ва ҳўра бўлиб қолади.

Бу ҳодисаларнинг ҳаммаси одамдаги қандли диабет деган касаллик белгиларига жуда ўхшайди. Диабет меъда ости бези эндокрин функциясининг етишмаслиги сабабли вужудга келишини исбот этувчи далилни Минковский олди. Меъда ости бези ҳайвон гавдасининг қандай бўлмасин бошқа бирор жойига, масалан терисининг остига кўчириб ўтқазилса, илгари бошланган диабет белгилари йўқолишини Минковский кўрсатиб берди.

Диабетнинг асосий белгиси қонда глюкоза кўпайиб кетиши (*гипергликемия*) дир, бунда қондаги глюкоза миқдори нормадаги 100—120 мг % ўрнига 200 мг % га етиши ва ундан ҳам ортиши мумкин. Айниқса углеводларга бой овқат истеъмол қилинганда қондаги глюкоза кўпаяди. Бунда сабаб шуки, диабетда қонга ўтган глюкоза тўқималарда тўла ўзлаштирилмайди ва гликогенга айланмайди.

Қонда, демак, буйрак коптокчалари филтратиди глюкозани кўпайиб кетиши сабабли буйрак каналчаларининг эпителийси глюкозани тўла реабсорбция қила олмайди ва бунинг оқибатида глюкоза сийдик билан чиқади (*глюкозурия*). Диабетда шакар (қанд) сийдик билан чиқиб тургани учун диабетни *қанд сийиши* деб аташган.

Диабетда сийдикнинг ўзи ҳам кўп чиқади (*полиурия*). Бунинг сабаби шуки, буйрак каналчаларининг сийдигида глюкоза кўп бўлгач қайта сўрилмаган глюкоза сийдикнинг осмотик босимини орттиради ва унда сувни ушлаб қолади. Сув каналчаларда етарли сўрилмаслиги сабабли буйраклар орқали чиқадиган сийдик миқдори ортади. Организмнинг куп суюқлик йукотилиши хисобига диабетли беморлар доимо чанқов ҳис қилади, чанқов эса уларни кўп сув ичишга мажбур этади (*полидипсия*). Диабетда энергетик эҳтиёжларга глюкоза кам ишлатиладиган энергия алмашинувида оқсил ва ёғларнинг сарфланиши кескин даражада ортади. Нафас коэффициентининг камайиши (кўпинча 0,7 гача) оқсиллар билан ёғларнинг ёниш процесси кучайганлигидан гувоҳлик

беради.

Диабетда ёғлариинг чала оксидланиши маҳсулотлари организмда тўпланади. Бу маҳсулотларга кетон таналари: бета-оксимой ва ацетосирка кислоталар киради.

Оғир диабетда ёғлар парчаланганда кислотали моддаларнинг кўплаб ҳосил бўлиши ва аминокислоталарнинг жигарда дезаминланиши сабабли қоннинг актив реакцияси кислотали томонга — *ацидозга* ўтади. Ёғлар билап аминокислоталарнинг чала оксидланиш маҳсулотлари қон плазмасининг ишқорий металлларини боғлаб олиши сабабли қоннинг ишқор резерви камаяди, компенсатор ҳаллослаш бошланади ва сийдик реакцияси кислотали томонга ўзгаради.

Диабетли беморда ацидоз анча кучли бўлса, ўлим хавфини тугдирувчи оғир аҳвол — *диабетик комага* сабаб бўла олади, бунда нафас олиш бузилади ва бемор ҳушдан кетади.

Кўрсатилган патологик ўзгаришлар меъда ости безининг гормонларидан бири — *инсулиннинг* етарли ишланмаслигига алоқадор.

### Меъда ости бези гормонлари

Лангерганс оролчалари уч хил хужайралардан — альфа, бета ва гамма-хужайралардан тузилган. Улар орасида энг кўпи (итларда қарийб 75%) бета-хужайралардир; булар кичкина ва донатор протоплазмали бўлади.

Бета-хужайралар *инсулин* (лотинча *insula* — оролча) гормонини чиқаради. Ҳайвонлар организмга аллоксан юборилганда бета хужайралар ҳалок бўлади ва бунинг оқибатида инсулин чиқиши тўхтаб, диабет вужудга келади.

Оролчаларнинг альфа-хужайралари *глюкагон* гормонини ҳосил қилади. Ҳайвонлар организмга кобальт тузлари катта дозада юборилса, альфа-хужайралар ҳалок бўлиб, глюкагон чиқиши тўхтайди. Меъда ости безининг майда чиқарув йўлларидаги эпителий *липокаин* юрмонини чиқаради, деган маълумотлар бор.

Без экстрактларида яна иккита гормон — *ваготонин* ва *центропнеин* топилган.

**Инсулин.** Меъда ости безидан инсулин гормонини ажратиб олиш йўлидаги уринишлар узок вақтгача натижа бермаган, чунки бу гормон оксил модда бўлиб, қирқиб олиб майдаланган меъда ости безида панкреатик шира таъсирида парчланиб кетади. 1902 йилда Л. В. Соболев инсулин парчланишининг олдини олишга ёрдам берадиган икки усулни таклиф этди. Бу усуллардан бирида ҳайвоннинг меъда ости безини олиб ташлашдан 4—5 кун олдин безнинг шира чиқарув йўллари боғлаб қўйилади; шу сабабли ташки секретор эпителий дегенерацияланиб, нобуд бўлади. Натижада безда инсулиннинг ферментатив парчланишига сабаб бўладиган шира қолмайди. Иккинчи усулда эмбрионларнинг меъда ости безидан гормон ажратиб олинади, чунки уларда ҳали ҳазм шираси ҳосил бўлмайди. 1922 йилда Ф. Бантинг ва Ч. Бест биринчи усулни татбиқ этиб, инсулиннинг актив препаратларини олишди.

Инсулиннинг химиявий тузилиши яқинда аниқланди. Инсулин дисульфид боғлар билан бирлашган 17 хил аминокислотанинг икки занжиридан тузилган полипептид экан (биринчи занжир 21 аминокислотадан, иккинчи занжир 30 аминокислотадан тузилган). Ҳозир инсулин препаратлари кимёвий синтез йўли билан олинган (лекин бу препаратлар ҳозирча кам актив). Бу организмдан ташқарида синтез йўли билан олинган биринчи оксилдир. Турли ҳайвонларнинг меъда ости безидан олинган инсулинлар молекуласида аминокислоталарнинг жойлашуви билан фарқ қилади. Инсулин молекуласида рух (Zn) йўқ, лекин у рухни бириктира олади; айнаи вақтда инсулини таъсири узаядв ва кучаяди.

Инсулин хужайра мембранасининг глюкозага нисбатан ўтказувчанлигини оширади ва хужайрааро суюқликдан хужайра ичига глюкоза ўтишини жуда тезлаштиради. Инсулин йўқ муҳитда глюкозанинг хужайра ичига ўтиш тезлиги етарли миқдорда инсулин бор муҳитга нисбатан 20 баравар камаяди. Глюкозанинг утилизациясига (сарфланишига) таалуқли

ферментатив реакциялар глюкоза фосфатланиши ва оксидланиши, шунингдек гликоген ҳосил бўлиши ҳужайра ичида рўй бергани учун, инсулин глюкозанинг ҳужайра ичига ўтишига ёрдам бериб, глюкоза утилизациясининг барча процессларини амалга оширади. Шу билан бирга тўқималарнинг ҳужайрасиз гомогенатларида (гомогенатлар ҳужайраларни эзиб олинадиган, бунда ҳужайра, мембраналари емирилиб кетади) углеводларнинг утилизациясига инсулин ҳеч бир таъсир этмайди. Углеводлар алмашинувида инсулиннинг таъсир этиш механизми ҳужайра структурасининг бутунлигига, ҳужайра мембранасининг ўтказувчанлигига, инсулиннинг таъсир кўрсатишига боғлиқ эканлиги шундан кўриниб турипти.

Инсулин таъсирида мускул толалари ва жигар ҳужайраларининг мембраналаридан глюкозанинг кўпроқ ўтиши гликогеннинг синтезланишига, унинг жигар ва мускул ҳужайраларида тўпланишига ёрдам беради. Инсулин глюкозанинг утилизациясини ошириб, организмда ёғ ҳосил бўлиши кучайтиради. Инсулиннинг катта дозалари организмга юборилганда қон плазмасидан скелет мускуллари, юрак мускули, силлиқ мускуллар, кўкрак беши, жигар ва бошқа органлар ҳужайраларининг ичига анча глюкоза ўтиши натижасида қондаги глюкоза камайди, шунинг учун марказий нерв системасининг ҳужайраларига глюкоза кам ўтади (бу ҳужайралар мембранасининг ўтказувчанлигига инсулин таъсир этмайди). Шу сабабли бош миёна билан орқа миёнада глюкоза бирданига етишмай қолади, чунки глюкоза барча ҳужайралар сингари, нерв ҳужайраларининг фаолияти учун ҳам асосий энергия манбаи ҳисобланади. Шу муносабат билан қонда глюкозанинг кескин даражада камайиши миёна фаолиятини кескин равишда бузади — *инсулин* шоки, ёки *гипогликемик шок* сабаб бўлади. Қондаги глюкоза миқдори 45—50 мг% га тушганда шок белгилари пайдо бўлад, Шунинг учун вақт-вақти билан бемор қаттиқ тиришиб қолади, сўнгра мускуллар тонуси, гавда температураси пасаяди ва бемор ҳушдан кетади. Бемор оч бўлса, оз миқдорда юборилган инсулин ҳам гипогликемик шок сабаб бўла олади (оч вақтда ҳазм йўлидан қонга глюкоза ўтмайди). Венага глюкоза юборилса гипогликемик шок дарҳол барҳам топади.

**Глюкагон.** Меъда ости безининг иккинчи гормони — *глюкагон* — Лангерганс оролчаларининг альфа-ҳужайраларидан чиқади ва молекуляр оғирлиги камроқ (қарийб 3500) бўлган полипептид ҳисобланади. Бу гормоннинг тузилиши химиявий тадқиқотларда аниқланган. Глюкагон ҳужайра ичидаги инактив фосфорилазани (гликогеннинг глюкозага парчаланишида қатнашадиган ферментни) актив ҳолатига ўтказиши ва шу туфайли қондаги глюкозани кескин даражада кўпайтиради. Глюкагон қондаги шаккар миқдорини камайтирадиган инсулинга шу жиҳатдан антагонист ҳисобланади. Аммо глюкагон қонда тез парчалангани учун беморларни даволаш мақсадида кам қўлланилади.

**Липокаин.** Липокаин полипептид бўлиб, безнинг чиқарув йўллари эпителийсида ҳосил бўлса керак. Химиявий тузилиши аниқланган. Ҳазм ширасидаги ферментлар липокаинни емирмайди, шунинг учун у ичилганда ҳам организмга таъсир қила олади. Липокаин фосфатидлар (лецитин) ҳосил бўлишини ва жигарда ёғ кислоталарининг оксидланишини кучайтиради, яъни ёғларнинг утилизациясига ёрдам беради. У меъда ости беши олиб ташланган итларда жигарнинг ёғ дегенерациясига йўл қўймайди (бундай ҳайвонларда углеводлар алмашинувида бошқариш учун терисининг остига систематик равишда инсулин юбориб турилади). Ваготонин. Ваготонин оксил модда бўлиб, химиявий тузилиши ҳозирча аниқланмаган. Ваготонин организмга юборилса, адашган нервлар ядроларининг тонусини кучайтириб, парасимпатик нерв системасининг активлигини оширади. Бундай ташқари, ваготонин қон яратиш процессларини, жумладан эритроцитларнинг ҳосил бўлишини кучайтиради.

**Центропнеин.** Центропнеин ҳам оксил модда бўлиб, таркиби аниқланмаган. У нафас марказини қўзғатади ва бронхларни кенгайтиради. Бронхиал астмада бронх мускуллари тортишиб қисқаради (спазм), шунда организмга центропнеин юборилса, беморларнинг аҳволи яхшиланади.

Бундан ташқари, центропнеин гемоглобиннинг кислород бириктириш қобилиятини оширади ва кислород ташилишини (транспорт) яхшилайдиган. Шунинг учун центропнеин организмнинг кислород етишмаслигига чидамини бир қадар оширади.

## **Меъда ости беи ички секрециясининг бошқарилиши**

Инсулин Лангерганс оролчаларидан узлуксиз чикиб туради, аммо инсулин овқат ҳазм қилиш пайтида кўпроқ, очлик пайтида эса кам чиқади. Овқат ҳазм қилиш пайтида кучайган инсулин секрецияси ичакдан қонга ўтган глюкозанинг жигар ва мускулларда гликогенга айланишини тезлаштиради.

Инсулин секрециясини нерв системаси симпатик ва адашган нервлар орқали бошқаради. Адашган нерв таъсирланса, инсулин чиқиши кучаяди, симпатик нерв таъсирланганда эса инсулин чиқиши тормозланади.

Овқат ҳазм қилинаётганда инсулин секрецияси рефлекс йўли билан, *p. vagi* ядролаларидан безга импульслар келиши туфайли кучаяди.

Кўп миқдорда глюкоза истеъмол қилинганда қондаги глюкозанинг кўпайиши, шунингдек оғир иш ва ҳаяжонланиш (эмоция) натижасида гипергликемия вужудга келиши инсулин секрециясини кучайтиради. Қонда глюкозанинг камайиши эса, аксинча, инсулиннинг секрециясини сусайтиради, аммо глюкагон секрециясини оширади. Шундай қилиб, инсулин ва, эҳтимол, глюкагон секрециясининг интенсивлиги қондаги глюкоза миқдорида боғлиқ. Шундай бўлганда, меъда ости безига бевосита таъсир этмайдиган гормонлар углеводлар алмашинувида ўзгартириб, инсулин секрециясини кучайтира олади. Буйрак усти безларининг мағиз қаватидан чиқадиган адреналин (гликогендан глюкоза ҳосил бўлишини кучайтирадиган гормон, буйрак усти безларининг пўстлоқ қаватидан чиқадиган глюкокортикоидлар (аминокислогалардан глюкоза ҳосил бўлишини кучайтирадиган гормонлар, ), қалқонсимон бездан чиқадиган тироксин (энергия сарфланишини ва глюкозанинг парчаланишини тезлаштирадиган гормон) шундай гормонларга киради.

## **БУЙРАК УСТИ БЕЗЛАРИНИНГ ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ**

Буйрак усти безлари мағиз қавати билан пўстлоқ қаватидан иборат, улар тузилиши ва функцияси жиҳатидан турлича бўлган ички секреция безларидир, булардан чиқадиган гормонлар ўз таъсири жиҳатдан катта фарқ қилади.

### **Буйрак усти безларининг мағиз қавати (мия моддаси)**

Буйрак усти безларининг мағиз қавати *хромаффин хужайралардан* тузилган, улар эмбриогенез жиҳатдан симпатик нерв системасининг хужайраларига яқин туради. Улар калий бихромат билан бўялганда сарғиш жигарранг тусга киради, уларнинг хромаффин хужайралар деб аталишига ҳам сабаб шу.

Хромаффин хужайралар буйрак усти безларининг мағиз қаватидагина эмас, гавданинг бошқа қисмларида — аортада, уйқу артерияларининг бўлиниш жойида, кичик чанок симпатик тугунларининг хужайралари орасида ва баъзан симпатик занжирнинг айрим ганглийлари орасида бўлади. Бу хужайраларнинг ҳаммаси адреналинга яқин физиологик актив модда ишлаб чиқаргани учун адренал системага киритилади.

**Хромаффин тўқиманинг ички секреция функцияси бузилганда организмда рўй берувчи ўзгаришлар.** Иккала буйрак усти безининг хромаффин тўқимаси олиб ташланган (безларнинг пўстлоқ қаватини қолдириш зарур) ҳайвонлар оғир ҳаёт шароитига чидамсиз бўлиб қолади: масалан, улар шикастланса, буйрак усти безлари зарарланмаган ҳайвонларга нисбатан травматик шокдан кўпроқ нобуд бўлади. Одамнинг турли эндокрин касалликлари орасида буйрак усти безлари мағиз қаватидаги хромаффин тўқима функциясининг етишмаслиги натижасида келиб чиқадиган касалликлар қайд қилинмаган. Бунинг сабаби, эҳтимол, шуки, хромаффин тўқима буйрак усти безларидан ташқари, организмнинг бошқа қисмларида ҳам бор; буйрак усти безларининг мағиз қаватидан чиқадиган моддалар

симпатик нерв толаларининг охиридан ҳам ажралади.

Одамда буйрак усти безлари хромаффин тўқимасининг ўсмалари (хромаффин ўсмалар, параганглиомалар) бўлганда шу тўқима гиперфункцияси қайд қилинган. Бундай беморларда пароксизмал гипертония кузатилади, яъни қон босими вақт-вақти билан тўсатдан ва жуда кўп кўтарилади (симоб устуни ҳисобида 200 мм гача ва юқорирок). Айни вақтда беморнинг ранги ўчади, мускуллари титрайди, қорачиғи кенгаяди, юраги тез уради, қусади, боши айланади.

### **Адреналиннинг физиологик аҳамияти**

Буйрак усти безлари мағиз қаватининг гормони — *адреналин* — тирамин ҳосиласидир, тирамин эса буйракларда тирозиннинг декарбоксилланишидан ҳосил бўлади.

Адреналин буйрак усти безларида бевосита норадреналиндан синтезланади, норадреналин эса деметилланган адреналин бўлиб, унга ўхшаш таъсир этади.

Адреналин ва норадреналин *катехоламинлар* деган ном билан бирлаштирилади, чунки улар катехол ҳосилаларидир. Адреналин билан норадреналиннинг тўқималарга ва органларга таъсири симпатик нервлар таъсирига ўхшайди, шунинг учун уларни яна *симпатомиметик аминлар* ҳам дейишади. Симпатомиметик аминларни қон ва тўқималарда аминоксидаза ферменти парчалайди. Айни вақтда адреналиннинг турли оксидланиш маҳсулотлари ҳосил бўлади. А. М. Утевский ўрганган бу маҳсулотларнинг тузилиши адреналинга ўхшаса-да, лекин унга ўхшаш таъсир кўрсатмайди.

Адреналин организмнинг кўп функцияларига, шу жумладан ҳужайра ичида моддалар алмашинув процессларига таъсир қилади, масалан, гликогеннинг парчаланишини тезлатиб ва мускуллар билан жигардаги гликоген запасини камайтириб, инсулинга қарама-қарши таъсир этади (инсулин гликоген синтезини оширади).

Адреналин таъсири билан мускулларда гликогенолиз кучаяди, айни вақтда гликолиз рўй беради, пироузум ва сут кислоталар оксидланади. Жигарда эса гликогендан глюкоза ҳосил бўлиб, қонга ўтади, натижада қонда глюкоза кўпайиб кетади (*адреналин гипергликемияси*). Шундай қилиб, адреналин таъсирида, биринчидан, мускуллар ишлаши учун энергия манбаи гликоген резерви сарфланади, иккинчида глюкоза жигардан қонга ўтади, у ҳам мускуллар ишида сарфланиши мумкин.

Адреналин юрак уришини кучайтиради ва тезлаштиради, юракда қўзғалишнинг ўтишини яхшилади. Юрак мускуллари заифланганда адреналин юракка айниқса кучли таъсир кўрсатади. Тери артериоллари, қорин бўшлиғидаги органларнинг ва ишламай турган мускулларнинг артериолалари адреналин таъсирида тораяди. Адреналин ишлаб турган мускулларнинг қон томирларига таъсир этмайди, чунки бу мускулларда моддалар алмашинуви туфайли қон томирларини кенгайтирувчи моддалар ҳосил бўлади. Юрак уришининг тезлашуви ва артериолаларнинг торайиши натижасида артериал босим кўтарилади.

Адреналин таъсирида меъда ва ичаклар қисқариши сусаяди. Перистальтик ва маятниксимон қисқаришлар камаяди ёки бутунлай тўхтади. Меъда ва ичак силлиқ мускулларининг тонуси пасаяди. Адреналин таъсирида бронхларнинг мускуллари бўшаши, шунга кўра бронхлар ва бронхиоллар кенгаяди. Бошқа баъзи органларнинг силлиқ мускуллари адреналин таъсирида қисқаради. Масалан кўз рангдор пардасининг радиал мускулларини адреналин қисқартиради, натижада қорачиқлар кенгаяди. Сочни кўтарувчи тери силлиқ мускуллари пилomotorлар қисқариши туфайли соч тикка туради («ғоз териси»).

Адреналин организмга юборилганда скелет мускулларининг (айниқса чарчаган мускулларнинг) иш қобиляти ортади, адреналин таъсирида рецепторларнинг, жумладан кўз тўр пардаси, эшитиш ва вестибуляр аппаратининг қўзғалувчанлиги ортади. Шу туфайли организм ташқи таъсиротларни яхшироқ сезади.

Шундай қилиб фавқулодда шароитда организмнинг иш қобилятини оширишга қаратилган функцияларни адреналин дарҳол ўзгартира олади.



Организм функцияларига норадреналиннинг таъсири (буни У. Эйлер мукамал ўрганган) адреналин таъсирига ўхшайди, лекин у билан батамом бир хил эмас. Адреналин ва норадреналин баъзи функцияларга қарама-қарши таъсир этиши мумкин. Масалан, адреналин одамда юрак уришини тезлатади ва ҳомилали бачадонни бўшаштиради, норадреналин эса юрак уришини секинлатади ва ҳомилали бачадоннинг қисқаришини кучайтиради.

### **Буйрак усти безлари хромаффин тўқимаси ички секреция функциясининг нерв системаси томонидан бошқарилиши (нерв регуляцияси)**

Буйрак усти безларига иннервация берадиган қорин нерви таъсирланса— адреналин секрецияси кучайишини, бу нерв қирқиб қўйилганда эса адреналин секрецияси камайишини 1910 йилда М. Н. Чебонсаров кўрсатиб берган. Бундан англашиладики, буйрак усти безларининг хромаффин тўқимасидан гормон чиқишини нерв системаси қорин нерви таркибидаги симпатик нерв толалари орқали бошқаради.

Буйрак усти безлари хромаффин тўқимасининг ички секреция функциясини бошқарувчи марказ олий вегетатив марказлар жойлашган гипоталамусдадир. Тажрибада гипоталамусга таъсир этилганда қондаги катехоламинлар микдори ортиб кетади.

Буйрак усти безларининг секретор нервлари таъсирланганда адреналин чиқиши ҳам, норадреналин чиқиши ҳам кучаяди. Адреналин дастлаб норадреналинга нисбатан бир мунча ортиқ чиқади, лекин таъсирот давом этаверса, бора-бора адреналин чиқиши камайиб, норадреналин кўпроқ чиқади. Буйрак усти безларининг иши узоқ вақт кучайтирилса, улар гормонни адреналинга қадар тобора кам синтез қилиб, оралиқ модда — норадреналинни тобора кўи чиқаради.

Организмда моддалар алмашинувини кучайтирадиган актив фаолият билан ўтувчи ҳамма ҳолатларда, масалан, эмоционал қўзғалиш, жисмоний иш бажариш, организмнинг совуши ва шунга ўхшаш ҳолатларда буйрак усти безлари адреналинни кўпроқ чиқаради.

Эмоционал қўзғалишда буйрак усти безларидан адреналин кўп чиқишини У. Кеннон аниқлаган. Вовиллаётган итни кўрган мушукнинг буйрак усти безлари веналаридаги қонда адреналин кўпайганини У. Кеннон кузатган.

Адреналин секрециясининг ортиши одамнинг эмоционал ҳолатларида рўй берадиган бир қанча физиологик ўзгаришлар механизмини тушунтириб беради. Масалан, студентлар имтиҳон топшираётган вақтда, спортчилар старт олдидан мусобақа бошланиш сигналини кутиб турганда қондаги глюкозанинг кўпайиши ва сийдик билан кўплаб чиқиши буйрак усти безларидан адреналиннинг кўп чиқиш натижасидир. Бу факт адреналин секрециясига бош мия марказларининг таъсир этишидан гувоҳлик беради.

Қонда глюкозанинг камайиб кетиши буйрак усти безларидан адреналин чиқишини кучайтиради. Масалан, ҳайвон организмига инсулин юбориб гипогликемия вужудга келтирилса, адреналин секрецияси кучаяди, натижада жигардаги гликоген сафарбар этилиб, қондаги глюкоза кўпаяди.

### **Буйрак усти безларининг пўстлоғи**

Буйрак усти безлари пўстлоғининг ҳужайралари генетик жиҳатдан эпителий ҳужайраларига яқин туради. Улар учта зонани ташкил қилади: ташқи — *к о п т о к ч а л и* зона ( *zona glomerulosa* ), ўрта — *т у т а м л и* зона ( *zona fasciculata* ) ва ички — *т ў р л и* зона ( *zona reticularis* ) Буйрак усти безлари пўстлоғидан 40 дан ортиқ кортикостероид ажратиб олинган, бироқ улардаи фақат 8 тагинаси физиологик активдир.

**Буйрак усти безлари пўстлоғининг гипо ва гиперфункциясида организмда рўй берувчи ўзгаришлар.** Ҳайвонларнинг буйрак усти безлари пўстлоғи олиб ташланса, улар тез ўлиб қолади. Бунинг асосий сабаби— сийдик билап кўп микдорда натрий йўқолиши ва бунинг натижасида қон билан тўқималардаги натрийнинг кескин камайиши эканлиги сўнгги вақтда

аниқланди. Организмга кўп миқдорда натрий юбориб, бу ҳайвонлар умрини бир неча вақт чўзса бўлади.

Одамда *бронза касаллиги*, ёки *Аддисон касаллиги* деган оғир касалликда (уни 1885-йилда Аддисон тасвир этган) буйрак усти безларининг пўстлогидан гормонлар чиқиши кескин даражада камаяди. Касалликнинг дастлабки белгилари шулардан иборат: тери, айниқса қўл, бўйин, юз териси бронза тусига киради (бронза касаллиги деган ном шундан олинган); юрак мускули заифлашиб қолади; жисмоний меҳнат вақтида, шунингдек, ақлий иш вақтида бемор тез чарчаб қолади (астения). Иштаҳаси йўқолади, кўнгли айнийди, қусади, ичи кетади, меъда ширасидаги кислоталар миқдори камаяди. Бемор совуққа, оғритувчи таъсиротларга ожиз (сезувчан) ва юқумли касалликларга кўпроқ мойил бўлиб қолади. Жуда озиб кетади ва аста-секин бутунлай ҳолдан кетади. Касаллик кўпинча ўлим билан тугайди. Буйрак усти безлари пўстлогининг препаратларини қўлланиш Аддисон касаллиги билан огриган беморлар ҳаётини қисман енгиллаштиради ва уларнинг меҳнат қобилиятини бир қадар сақлаб туради.

Буйрак усти безлари пўстлогининг кескин гиперфункцияси сийрак учрайди; буйрак усти безининг ўсмаси — гипернефромада кузатилади. Айни вақтда буйрак усти безларининг пўстлогидан чиқадиغان гормонларнинг миқдори ортиш билангина қолмай, балки сифати ҳам бузилади: асосан иккита жинсий гормон (эркак ва аёл жинсий гормонлари) чиқади, нормада эса буйрак усти безлари бу гормонларни жуда кам чиқаради. Жинсий гормонлар кўп чиққани учун гипернефромали беморларнинг балоғатга етиши бир қадар ўзгаради. 3—4 яшар болалар гипернефрома бўлганда жуда эрта балоғатга етиб, соқоли ўсгани ва қов устини жун босгани тасвир этилган. Гипернефрома бўлган аёллар ҳайз кўрмай қўйиб, соқоли чиққани ва овози дағаллашиб, эркакларникига ўхшаб қолгани маълум ўсма (гипернефрома) олиб ташланса, бу ўзгаришлар йўқолади.

### **Буйрак усти безлари пўстлогининг гормонлари**

Буйрак усти безлари ўстлогининг гормонларини уч гурппага ажратиш мумкин.

I. *Минералокортикоидлар* — *альдостерон*, *кортикоостерон*, *дезоксикортикоостерон*— коптокчали зонадан чиқади ва минерал моддалар алмашинувини бошқаради.

II. *Глюкокортикоидлар* — *кортизон*, *гидрокортизон* ва *кортикоостерон* (кортикоостерон минералокортикоидларга ҳам киради)— тутамли зонадан чиқади, углеводлар, оксиллар ва ёғлар алмашинувига таъсир этади.

III. *Жинсий гормонлар* — *андрогенлар*, *эстрогенлар* *прогестерон* тўрли зонадан чиқади.

**Минералокортикоидлар.** Минералокортикоидлар организмда минерал моддалар алмашинувини, биринчи галда қон плазмасидаги натрий ва калий миқдорини бошқаради. Минералокортикоидлардан энг активи *альдостерондир*. У буйрак каналчаларида натрий ва хлор реабсорбциясини кучайтиради, шу муносабат билан қон, лимфа ва тўқима суюқлигида ош тузи кўпаяди. Шу билан бирга, альдостерон буйрак каналчаларида калий реабсорбциясини камайтиради, натижада калий чикиб кетиши кучайиб, организмдаги калий миқдори камаяди.

Альдостерон қон ва тўқима суюқлигидаги ош тузи концентрациясини ошириб, осмотик босимни кўтаради, шу сабабли организмда кўп сув ушланиб қолади ва қон босими ортади. Натрий реабсорбциясининг кучайиши натижасида алкалоз авж олиши ҳам мумкин.

Минералокортикостероидлар етишмаслиги қарама-қарши ўзгаришларга сабаб бўлади. Буйрак каналчаларида натрий реабсорбцияси камаяди, натижада организм шунча кўп натрий йўқотадики, ички муҳитда ҳаётга тўғри келмайдиган ўзгаришлар вужудга келади ва буйрак усти безлари пўстлоғи олиб ташланган ҳайвон бир неча кундан кейин ўлиб қолади. Фақат кўп миқдорда натрий ёки минералокортикоидлар юбориб, буйрак усти безлари пўстлоғи олиб ташланган ҳайвоннинг ҳаётини сақлаб қолиш мумкин. Шунинг учун минералокортикоидларни «ҳаётни сақлаб турувчи гормонлар» деган образли ном билан ҳам

аташади.

**Қондаги минералокортикоидлар миқдорининг бошқарилиши.** Буйрак усти безларидан чиқадиган минералокортикоидлар миқдори организмдаги натрий ва калий миқдорига бевосита боғлиқ. Масалан, организмга натрий юборилганда қондаги Na миқдорининг ортиши альдостерон секрециясини сусайтиради, натижада сийдик билан натрий чиқиши кучаяди. Организмда натрий етишмаслиги эса, аксинча, альдоетсрон секрециясини кучайтиради ва шу сабабли буйрак каналчаларида Na реабсорбциясини оширади. Альдостерон тер безлари орқали натрий чиқишини ҳам камайтиради: организм қизиб кетганда қаттиқ терлаш сабабли натрий чиқиб кетишини шу йўл билан тўхтата олади.

Чиқаётган альдостерон миқдори қондаги ва тўқима суюқлиғидаги натрий ва калийнинг абсолют миқдоригагина эмас, балки натрий ва калий ионларининг нисбатига ҳам боғлиқ. Қондаги натрий ионлари етишмагандигина эмас, балки қондаги калий ионлари ортганда ҳам альдостерон секрециясининг кучайиши, қондаги калий ионлари етишмаганда эса альдостерон секрециясининг сусайиши бунга далил бўла олади. Шундай қилиб, натрий ионлари билан калий ионлари минералокортикоидларнинг ажралиб чиқиш процессига қарама-қарши таъсир этади. Аммо, буйрак усти безлари пўстлоғининг хужайраларига қондаги натрий ионлари концентрациясининг ўзгаришидан кўра калий ионлари миқдорининг ўзгариши кучсиз таъсир этади.

Минералокортикоидлар секрециясини ўзгартирувчи факторларга тўқима суюқлиғи билан қон плазмасининг миқдори ҳам киради. Уларнинг кўпайиши альдостерон секрециясини сусайтиради, организмдан натрий чиқиб кетишига ва у билан боғланган сувнинг ажралишига сабаб бўлади.

Альдостерон чиқиш активлиги натрий ва калий ионларининг буйрак усти беzi хужайраларига бевосита таъсир этиши йўли билангина эмас, балки гипоталамус орқали бошқарилади. Гипоталамуснинг емирилиши минералокортикоидлар ички секрециясининг натрий, калий ионлари миқдорига ва организмдаги сув миқдорига қарамлигини йўқотади ва бу секрецияни кескин даражада сусайтиради. Буйрак усти безини иннервацияловчи нервлар қирқиб қўйилса, шунингдек буйрак усти беzi кўчириб ўтказилса гипоталамус минералокортикоидлар секрециясини бошқараверади. Гипофиз олиб ташлангандан кейин гипоталамус таъсири сақланади. Гипоталамус альдостерон секрециясини вегетатив нерв системасининг толалари орқали, шунингдек гуморал йўл билан бошқаради. Гипоталамуснинг баъзи нерв хужайралари қонга физиологик актив модда чиқаради, бу модда буйрак усти безининг пўстлоғига таъсир этиб, альдостерон секрециясини кучайтиради, деб фараз қилишади.

**Глюкокортикоидлар.** Глюкокортикоидлар (*гидрокортизон, кортикостерон, кортизон*) оксил, углевод ва ёқлар алмашинувига таъсир этади. Улар ичида актикроғи гидрокортизондир. Глюкокортикоидлар жигарда глюкоза ҳосил бўлишини кучайтириб, қондаги қандни кўпайтира олгани учун шундай аталган. Бу процесс аминокислоталарнинг тезроқ дезаминланиши ва азотсиз қолдиқларининг углеводларга айланиши йўли билан юзага чиқади. Бу ҳолда жигардаги гликоген миқдори ҳатто ортиши мумкин. Глюкокортикоидларнинг таъсири шу билан адреналин таъсиридан фарқ қилади, организмга адреналин юборилганда қондаги глюкоза кўпайиб, жигардаги гликоген запаси камаяди.

Глюкокортикоидлар организмга юборилганда тўқима оксилларининг парчаланиши кучаяди ва синтезланиши сусаяди, натижада тўқималардаги оксилларнинг умумий миқдори камаяди. Бироқ орган ва тўқималарнинг специфик функциясини юзага келтирувчи оксиллар (масалан, мускулларни қисқартирувчи оксиллар) миқдори ўзгармайди.

Қондаги оксилларининг кўп парчаланиши натижасида аминокислоталар кўпаяди, улар жигарда утилизация қилиниб, қисман глюкоза ва гликогенга айланади. Глюкокортикоидлар ёғ алмашинув интенсивлигини ҳам оширади. Улар ёғ деполаридан ёғларнинг сафарбар қилинишини кучайтиради ва шу билан энергия алмашинувининг кучайишига ёрдам беради. Глюкокортикоидлар пластик алмашинув процессларига ҳам таъсир этиб, тикланиш — репарация процессларига ёрдам беради.

Глюкокортикоидлар ҳаёт учун зарур гормонлар эмас, уларнинг йўқлиги организмни дарҳол ўлимга олиб бормайди. Бироқ глюкокортикоидлар кам чиққанда организмнинг турли зарарли таъсиротларга чидамай камаяди, шунинг учун юқумли касалликлар ва бошқа ёмон таъсиротлар оғир ўтади ва кўпинча ўлимга олиб келади.

Глюкокортикоидлар антителолар ҳосил бўлишини камайтиради, яллиғланиш, ревматизм ва бошқа баъзи касалликлар муносабати билан организмда рўй берувчи реакцияларни сусайтиради. Клиникада ревматизм, аллергия процесслар ва бошқа касалликларни даволашда глюкокортикоидларни татбиқ этиш шунга асосланган. Глюкокортикоидлар яллиғланиш процессларининг ривожланишини тўхтатгани учун уларни *яллиғланишга қарши гормонлар* ҳам деб аташади. Минералокортикоидлар эса организмда натрий ва сув ушланиб қолишига ёрдам бериб, яллиғланиш процессида тўқималарнинг шишиб кетишини, шунингдек яллиғланиш реакцияларининг бошқа белгиларини кучайтиради. Шу сабабли минералокортикоидларни *яллиғланишга тарафдор гормонлар* деб аташади.

**Глюкокортикоидлар ҳосил бўлиш интенсивлигига таъсир этувчи факторлар.** Оғрик, жароҳатланиш, қон йўқотиш, организмнинг қизиқ кетиши, ўта совуши, баъзи моддалардан захарланиш, юқумли касалликлар, оғир руҳий кечинмаларда глюкокортикоидлар секрецияси кучаяди. Юқорида кўрсатилганидек, бу ҳолатларда буйрак усти безларининг пўстлоқ қаватида адреналин ҳосил бўлиши рефлекс йўли билан кучаяди. Адреналин қонга ўтиб, гипоталамусга таъсир этади, шу туфайли гипоталамуснинг баъзи хужайралари гипофизнинг олдинги бўлагидан адренокортикотроп гормон чиқишини кучайтирадиган моддаларни ҳосил қилади. Адренокортикотрон гормон буйрак усти безида глюкокортикоидлар ҳосил бўлишини кучайтирувчи фактор ҳисобланади. Гипофиз олиб ташланганда, буйрак усти безлари пўстлогининг тутамли зонаси атрофияга учрайди ва глюкокортикоидлар секрецияси кескин даражада камаяди.

Бир қанча нокулай факторлар таъсирида адренокортикотроп гормон, демак глюкокортикоидлар секрециясининг кучайиши туфайли вужудга келувчи ҳолатни Селье «тарангланиш», ёки «стресс», деган ибора билан атаган. Стресс ҳосил бўлишида Селье уч фазани ски уч босқични ажратади: 1) «тревога» (тахдид) фазасида нокулай факторлар таъсир эта бошлаб, адренокортикотроп гормон ва глюкокортикоидлар секрецияси кучаяди; 2) резистентлик (чидамлилиқ) фазасида қондаги глюкокортикоидлар кўпайиб, организм нокулай таъсиротларга чидамли бўлиб қолади; 3) ҳолдан кетиш («истощение») фазасида буйрак усти безлари глюкокортикоидларни етарли миқдорда чиқармай қўяди (Сельенинг фикрича глюкокортикоидлар ҳимоя қилувчи, адаптив гормонлардир), натижада организмнинг аҳволи ёмонлашади.

Буйрак усти безлари мағиз қавати билан пўстлоқ қавати ички секрециясининг функционал аҳамиятида бир қадар умумий хусусият бор. Иккала қаватдан чиқадиган гормонлар организм нормал ҳолатига тахдид қилувчи фавқулудда ҳолатларда, бошқача айтганда, «авария» вазиятида ҳимоя реакцияларини кучайтиради. Айни вақтда адреналин чиқарувчи мағиз қават организмнинг актив ҳаракат реакцияларини кучайтиради. Гипоталамусга адреналин таъсир этиши туфайли ўз фаолиятини кучайтирадиган пўстлоқ қавати эса, организм қаршилигининг ички факторларини кучайтирувчи гормонлар чиқаради.

Аммо организм қаршилигининг ортиши бутун глюкокортикоидлар таъсирида кучаядиган процесслардангина иборат бўлмай, жуда кўп факторларга боғлиқ эканлигини назарда тутмоқ керак.

**Буйрак усти беи пўстлоқ қаватининг жинсий гормонлари.** Буйрак усти безлари пўстлогининг жинсий гормонлари — *андроенлар* билан *эстроенлар* болалик даврида, яъни онтогенезнинг ҳали жинсий безлар ички секрецияси ривожланмаган даврида жинсий органларнинг ривожланишида каттагина роль ўйнайди. Балоғатга етган кишилар организмда бу гормонларнинг аҳамияти катта эмас. Аммо қариликда, жинсий безларнинг ички секреция функцияси тўхтагач, буйрак усти безлари пўстлоғи яна андроенлар билан эстроенларнинг бирдан-бир манбаи бўлиб қолади.

## ЖИНСИЙ БЕЗЛАР ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ

**Жинсий безлар ички секрецияси ҳақидаги умумий тушунчалар**

Жинсий безлар жинсий хужайралар, яъни сперматозоидлар ва тухум хужайраларни ишлаб чиқаришдан ташқари, қонга жинсий гормонлар чиқариб, ички секреция функциясини ҳам бажаради. Жинсий гормонлар ккки группага бўлинади: *эркак жинсий гормонлари — андрогенлар* (грекча andro — эркак) ва *аёл жинсий гормонлари эстрогенлар* (oestrus — куйиқиш). Андрогенларни ҳам, эстрогенларни ҳам эркак ва аёл жинсий безлари ишлаб чиқаради, лекин улар бир хил миқдорда ҳосил бўлмайди. Улар организмдан сийдик билан чиқади, шунинг учун сийдикни текшириб, эркак ва аёл жинсий безларида андрогенлар билан эстрогенларнинг турли миқдорда ҳосил бўлишини билса бўлади. Эркакнинг бир суткада чиқарган сийдигида 3 дан 10 *мкг* (яъни миллиграммнинг мингдан 3—10 бўлаг)ча андрогенлар ва 5 дан 10 *мкг* гача эстрогенлар, аёлнинг бир суткада чиқарган сийдигида 3 дан 10 *мкг* гача андрогенлар ва 18 дан 36 *мкг* гача эстрогенлар бўлади.

Жинсий гормонларнинг физиологик роли жинсий функцияларнинг бажарилишини таъминлашдан иборат. Балоғатга етиш, яъни организм ва жинсий алоқа қилиш ва насл қолдириш мумкин бўладиган ривожланиши учун жинсий гормонлар керак. Бу гормонлар чиқиши туфайли *иккиламчи жинсий белгилар* (яъни вояга етган организмнинг жинсий фаолиятига бевосита алоқадор бўлмаган, аммо эркак ва аёл организмларнинг характерли тафовутлари ҳисобланадиган белгилар) ривожланади. Аёл организмида жинсий гормонлар жинсий циклларнинг пайдо бўлишида, ҳомиладорликнинг нормал ўтишида ва организмнинг бола эмизигга тайёрланишида катта роль ўйнайди.

### **Жинсий безларнинг ички секреция функцияси етишмаганда организмда рўй берувчи ўзгаришлар**

Жинсий безларни олиб ташлаш *бичиш*, ёки *ахталаш* деб юритилади. Ҳайвонларгина эмас, балки одамлар ҳам баъзи касалликлар муносабати билан медицина кўрсатмаларига асосан бичилади (ахта қилинади).

Шарқдаги бир қанча мусулмон мамлакатларида, яқин вақтларгача эркакларни, ўғил болаларни ҳарамларда ғулом қилиб ишлатиш учун бичиб қўйиш одати бор эди. Фарбий Европада ўтган аср ўрталаригача рим папасининг черков хорида ашула айтадиган болаларда юкори дискантни сақлаш учун улар бичиб қўйиларди. Революциядан олдин Россияда скопци деб аталувчи изувер дипий секта аъзолари орасида ҳам бичиш одати тарқалган эди.

Бичиш организмда жинсий гормонлар ҳосил бўлишини бутунлай тўхтатмайди. Бичишдан кейин буйрак усти безларининг пўстлоқ қаватидан қонга ва сийдикка андрогенлар ва эстрогенлар ўтаверади, лекин улар жинсий безлар бўлгандагига қараганда анча кам чиқади. Жинсий гормонлар етишмаслиги бир қанча характерли ўзгаришларга олиб келади. Бола балоғатга етишдан анча олдин бичилган бўлса, балоғатга етиш тўхтайди; жинсий олат, простата беzi, қин, бачадон етилмай, регрессияланади (тескари ривожланади), иккиламчи жинсий белгилар тараққий этмайди. Бола балоғатга етгандан сўнг бичилса, жинсий органлар камроқ регрессияланади, иккиламчи жинсий белгилар эса фақат қисман сақланиб қолади. Балоғатга етган организм бичилгач сақланиб қолган иккиламчи жинсий белгилар *мустақил жинсий белгилар* деб аталади (М. М. Завадовский).

Одам скелетининг тузилиши мустақил жинсий белгидир, чунки балоғатга етган эркак ва аёллар бичилгач скелетнинг жинсга хос белгилари қолаберади. Эркакларда соқол, паст овоз, қориннинг ўрта чизиги бўйлаб кўтарилиувчи қов жуни, аёлларда сут безларининг ривожланганлиги мустақил жинсий белгиларга киради. Балоғатга етган эркак ва аёллар бичилгач бу белгилар бутунлай йўқолишгача регрессияланади. Организм ёшлигида бичилса асексуал (яъни жинсга мансуб бўлмаган) белгилар пайдо бўлади. Эркакларда кўсалик (соқол бўлмаслиги), тери ости ёғ клетчаткасининг анча ривожланганлиги, қов жунининг горизонтал чегарали эканлиги *асексуал белгилардан* ҳисобланади. Бу белгилар фақат бичилган эркаклардагина эмас, балки нормал хотинларда ҳам бўлади. Аммо, асексуал белгилар деб аталувчи бу белгиларни аёл жинсининг иккиламчи жинсий белгиларига

аралаштиб юбориш ярамайди; асексуал белгилар жинсий безлар ички секрециясига боғлиқ эмас. Одам қўл-оёғининг найсимон суяклар тоғай зоналарининг кеч суякланиши сабабли бу суякларнинг нормадагига нисбатан узунлиги ҳам асексуал белгиларга киради. Усиш даври тугагандан кейин бичилган кишиларда бу белги бўлмайди, лекин гўдаклик даврида бичилган кишиларда, шунингдек болалик даврида жинсий гормонлар етишмаслигидан келиб чиқадиган касаллик — евнухоидизмда бу белги яққол кўринади.

Нормада иккала жинс организмида иккала жинсий гормон — эркак ва аёл гормонлари ҳосил бўлади. Тухумдон ва мойклар функцияси бузилишнинг одамда учрайдиган бир турида бу гормонларнинг ҳосил бўлиш нисбати бузилади. Бундай бузилиш *интерсексуаллик* деб аталади. У эркакларда аёлларга хос баъзи хусусиятлар (жинсий ва психик белгилар) пайдо бўлишидан, аёлларда эса эркакларга хос баъзи белгиларнинг ҳосил бўлишидан иборат. Озгина интерсексуаллик кўпроқ учрайди ва патология деб ҳисобланмайди. Кескин интерсексуаллик кам учрайди. *Гермафродитизм* янада кам учрайди, бунда гавданинг бир томонида мойк (уругдон) ва иккинчи томонида тухумдон бўлади.

### **Жинсий безлар гормонларининг ҳосил бўладиган жойи**

Эркак ҳайвонларнинг уруғ тизимчалари боғлаб қўйилса, уруғдонларнинг уруғ ҳосил қилувчи найчалари дегенерацияланиб, қўшувчи тўқима билаи алмашинади, улар орасидаги интерстициал тўқима ҳужайраларининг тўпламлари дегенерацияланмай, ўсиб ҳам кетади. Айни вақтда эркак ҳайвонлар иккиламчи жинсий белгиларини сақлаб қолади. Шу тажрибаларга асосан, эркак жинсий гормони *тестостерон*, сўнги текширишларга биноан эстроген ҳам интерстициал тўқимада ҳосил — бўлади, деб ҳисоблашади. Уруғдоннинг интерстициал тўқимасини шу сабабдан *пубертат без* (грекча *puberto* — эркаклик, етилиш) деб аташади. Баъзи маълумотларга қараганда уруғ ҳосил қилувчи найчаларнинг эпителийлари ҳам андрогенлар ҳосил бўлишида қатнашади, улар ичида активроғи юқорида айтиб ўтилган тестостерондир.

Тухумдонларда жинсий гормонлар — эстрогенлар (*эстрон, эстриол, эстрадиол*) фолликуллар билан грааф пуфакчаларининг донатор қавати (*stratum granulosum*) да, шунингдек уларнинг ички қавати (*theca interna*) да ҳосил бўлади. Тухумдон структураларида андрогенлар ҳам ҳосил бўлади.

Нишонли атомлар билан қилинган тажрибаларининг кўрсатишича, уруғдонларда ва тухумдонларда жинсий гормонлар холестериндан ва буйрак усти безлари пўстлогига ҳосил бўлувчи дезоксикортикостерондан вужудга келади.

Грааф пуфакчаси ёрилиб, ичидаги тухум ҳужайра чиққач ўрнида тухумдон сариқ таналари ривожланади, шу сариқ таналарда ҳомиладорликнинг нормал боришини таъминловчи гормон ҳосил бўлади, бу гормон *прогестерон* деб аталган.

### **Жинсий безлар фаолиятининг бошқарилиши**

Жинсий безлар фаолиятини нерв системаси, гипофиз, шунингдек эпифиз гормонлари бошқаради.

Бошқа ички секреция безлари каби, тухумдонлар ҳам эфферент ва афферент нервларга бой. Аммо тухумдонлар функциясининг рефлекс йўли билан бошқарилиши кам ўрганилган.

Маълумки жинсий циклнинг нормал боришида марказий нерв системаси катта роль ўйнайди. Қаттиқ хаяжонланиш — кўрқув, оғир мусибат жинсий циклнинг нормал боришини буза олади, уни ҳатто бир қадар узоқ тўхтатиб қўя олади (*эмоционал аменорея*).

Нерв системаси гипофиз ички секрециясини рефлекс йўли билан ўзгартиш орқали жинсий безлар функциясини бошқариши аниқланган. Қуйидаги фактлар шуни кўрсатади. Қуёнда жинсий акт гипофиз гормонлари секрециясини рефлекс йўли билан кучайтириш орқали *овуляция* процессига (тухум ҳужайранинг Грааф пуфакчасидан чиқишига) туртки (стимул)

беради. Баъзи кушларда овуляция ёругликдан стимул олади, бу ҳам гипофиз функциясининг кучайишига боғлиқ.

Жинсий безлар фаолиятининг бошқарилишида гипофизнинг олдинги бўлагидан чиқадиган гонадотроп гормонларининг аҳамияти катта.

Усаётган организмга гонадотроп гормонлар юбориш жинсий безларнинг эндокрин функциясига стимул беради, шу туфайли жинсий аппарат ва иккиламчи жинсий белгиларнинг ривожланиши тезлашади ва кучаяди.

Гипофиз олдинги бўлагидан учта гонадотроп гормон: фолликулни стимулловчи, лютеинлаштирувчи ва пролактин чиқади. *Фолликулни стимулловчи гормон* урғочи хайвон тухумдонидида фолликулнинг ривожланишини ва Грааф пуфакчасига айланишини, эркак хайвонда эса уруғдондаги сперматоген найчалар (*tubulae seminiferae*) ривожланишини, сперматогенез (сперматозоидлар ҳосил бўлиши)ни, шунингдек простата безининг ривожланишини тезлаштиради. *Лютеинлаштирувчи гормон* уруғдонлар билан тухумдонлардаги ички секреция элементларининг ривожланишига туртки беради ва шу билан жинсий гормонлар (андрогенлар)нинг ҳосил бўлишини тезлаштиради. Тухумдонда овуляциянинг рўй бериши ва ёрилган грааф пуфакчаси ўрнида сариқ тана ҳосил бўлиши лютеинлаштирувчи гормонга боғлиқ. Сариқ тана *прогестерон* гормонини ишлаб чиқаради. Гипофизнинг *лютеотроп гормони*, ёки *пролактин* сариқ танада прогестерон ҳосил бўлишига ва лактацияга туртки беради.

Гонадотроп гормонлар вояга (балоғатга) етишда катта аҳамиятга эга. Вояга етмаган хайвонларнинг гипофизи олиб ташлангач жинсий безларнинг ривожланиши секинлашади ва тугалланмай қолади. Шунингдек жинсий аппарат, жинсий олат, простата бези, кин, бачадон, тухум йўллариининг ривожланиши ҳам тугалланмай қолади. Уруғдонлар (мойкалар) да сперматозоидлар ҳосил бўлмайди, тухумдонларда эса фолликуллар етилмайди ва грааф пуфакчаларига айланмайди.

Вояга етган хайвонларнинг гипофизи олиб ташланса, уруғдонларидаги уруғ ҳосил қилувчи найчалар билан интерстициал (пубертат) тўқима атрофияси рўй беради, грааф пуфакчалари ва сариқ таналар йўқолади, тухумдонлардаги фолликуллар атрофияси кузатилади. Шундай хайвонларга гипофиз кўчириб ўтказилса, жинсий безларнинг нормал ҳолати тикланади.

Эпифиз гормони — мелатонин жинсий безларнинг ривожланишини ва активлигини сусайтириб, гипофизга нисбатан қарама-қарши таъсир этади.

### Одамнинг балоғатга етиши

Одамининг балоғатга етиш процессини беш стадия (босқич) га бўлиш мумкин: болалик, ўсмирлик, ўспиринлик, балоғатга етганлик ва жинсий функцияларнинг сўниши.

*Болалик стадияси* ўғил болаларда ўрта ҳисоб билан 10 ёшгача, қиз болаларда эса 8 ёшгача давом этади. Бу босқичда болаларнинг мойка (уруғдон) ларидаги уруғ ҳосил қилувчи найчалар кам буралган, фақат бир қават кам дифференциялашган герминатив эпителийга эга; интерстициал тўқима кам ривожланган бўлади. Қиз болаларнинг тухумдонларида эмбрионал ҳаёт, даврида ҳосил бўлган *примордиал* (яъни *бирламчи*) *фолликуллар* жуда секин ўсади. Қобикли фолликуллар кам; грааф пуфакчалари йўқ. Уғил ва қиз болалар сийдигида андрогенлар билан эстроген гормонлар жуда оз ва бир хил миқдорда бўлади, бу гормонлар буйрак усти безларининг асосан пўстлоғида ҳосил бўлади.

*Ўсмирлик стадияси* ўғил болаларнинг 10—14 ёшига ва қиз болаларнинг 9—19 ёшига тўғри келади. Бу даврда ўғил болаларнинг уруғ ҳосил қилувчи найчалари тез ривожланади, кўп буралган ва икки ҳисса кенгрок бўлади. Улардаги эпителий қаватлари кўпаяди сперматозоидлар билан бирга сперматозитлар (яъни сперматозоидларни бевосита ҳосил қилувчи хўжайралар) пайдо бўлади. Мойкаларнинг интерстициал тўқимаси ўсиб кетади. Қиз болаларнинг тухумдонларида фолликуллар тез ўсади ва қобикли фолликуллар кўпайиб қолади: кўпроқ грааф пуфакчалари пайдо бўлади. Грааф пуфакчалари фолликулларда ёпишқоқ фолликуляр суюқлик йиғилиши натижасида ҳосил, бўлади, бу суюқлик фолликулларнинг донатор қавати (*stria granulosa*) ни ҳосил қилувчи эпителий билан ўралиб туради. Тухум хўжайра ва уни ўраб турувчи эпителий хўжайраларидан пуфакча марказига қараган конуссимон бўртиқ ҳосил бўлади. Бу стадияда сийдикдаги андрогенлар билан эстрогенлар миқдори ортади; ўғил болалар сийдигида андрогенлар, қиз болалар сийдигида эса эстрогенлар кўпроқ бўлади.

*Ўспиринлик стадияси* (ўғил болаларнинг 14—18 ёши, қиз болаларнинг 13—16 ёши)-ташқи кўринишда иккиламчи жинсий белгиларнинг тез ривожланиши билан таърифланади. Бу босқичда йигитларда жинсий

алоқа қилиш, сўнгра эякуляция қилиш (уруғ отиш) ва, ниҳоят, уруғлантира олиш қобилиятлари кетма-кет пайдо бўлади. Қизлар қони ва сийдигидаги эстрогенлар миқдори аввалига ноаниқ вақтда, кейинроқ эса етук аёлларнинг жинсий цикл муддатларига тахминан мос келадиган муддатларда вақт-вақи билан ўзгариб туради. Сийдик ва қондаги эстрогенлар миқдорининг бундай ўзгариб туриши ички секретция безларининг аёл организмга хос бўлган ва аёл жинсий циклини таъминлайдиган даврий фаолияти бошланганидан гувоҳлик беради. Эндокрин безларнинг даврий фаолияти бошлангандан тахминан 1/2 йил кейин сийдикдаги эстрогенлар миқдорининг навбатдаги кўтарилишларидан бирида биринчи овуляция рўй беради, яъни кўпроқ етилган Грааф пуфакчаси ёрилиб, ичидан тухум ҳужайра чиқади, шундан бир нсча кун кейин эса қиз биринчи марта ҳайз кўради. Кейинги бир неча ой мобайнида жинсий цикллар ҳали мунтазам бўлмайди, баъзан овуляциясиз ўтади, яъни ҳайз кўришдан олдин Грааф пуфакчаси ёрилмайди. Жинсий цикллар етарлича мунтазам қайтарилиб кўпинча овуляция билан ўтгандагина қиз б а л о г а т т а етган, бўлади.

*Қариликда* — аёллар одатда 45—50 ёшга тўлгандан кейин, эркеклар 60 ёшдан ошгач (баъзап янада кечроқ) секин-аста климактерий бошланади, яъни жинсий функциялар секин-аста йўқолади. Аёлларда жинсий цикллар тобора номунтазам бўлиб, кўпинча овуляциясиз ўта бошлайди, сўнгра эса тўхтаб қолади; шу билан бирга ҳайз кўриш ҳам тўхтайди (қарилик аменореяси). Тухумдонлардаги фолликуллар бутунлай йўқолади. Эркекларда аввал сперматозоидларнинг ҳаракатчанлиги ва шу билан бирга уруғлантириш қобилияти йўқолади, сўнгра эякуляция қилиш қобилияти ва, ниҳоят, жинсий алоқа қилиш қобилияти йўқолади. Моякларнинг уруғ ҳосил қилувчи найчалари билан интерстициал тўқимаси ва простата бези атрофияланади. Юқорида келтирилган муддатлар иқлим, турмуш кечириш йўсини, бошдан кечирилган касалликлар ва бошқаларга қараб, ҳар кимда ҳар хил ўзгариши мумкин.

## Аёл жинсий цикли

Қизлар балогатга етгач овуляция вақт-вақти билан такрорланиб туради. Жинсий цикл 27—28 кун давом этади. Уни 4 даврга ажратишади: 1) овуляциядан олдинги давр овуляция 3) овуляциядан кейинги давр 4) тинчлик даври Шу даврлардан ҳар бири организмдаги ўзгаришлар билан таърифланади (110-расм).

**Овуляциядан олдинги даврда** организм ҳомиладорликка тайёрланади. Ҳайвонларнинг мавсумга қараб жуфтлашадиган кўп турларида овуляциядан олдинги давр айнаи вақтда урғочи ҳайвон жинсий аппаратининг алоқага тайёрланиш давридир. Бу даврда ҳайвон куйикади ва урғочиси эркегини яқинлаштиради.

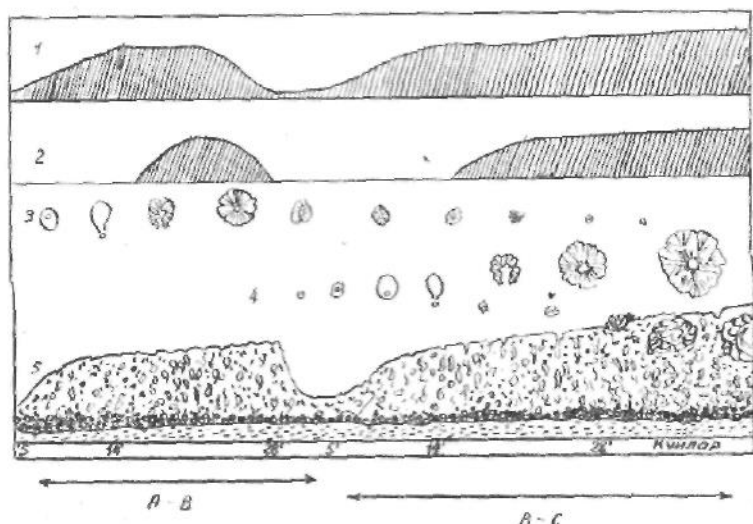
Овуляциядан олдинги даврда аёл организмда куйидаги ўзгаришлар кузатилади: бачадон катталашади ва қонга тўлишади, бачадон шиллиқ пардаси ва безлари ўсиб кетади, Фаллопий найларининг ва бачаон мускул пардасининг перистальтик ҳаракатлари кучаяди ва тезлашади; қин шиллиқ пардаси ўсади ва қин шилимшигида кўчиб тўшган эпителий ҳужайраларининг сони кўпаяди.

Бу ўзгаришларнинг сабаби шуки, гипофиздан фолликулни стимулловчи гормон кўпроқ чиқади.

Бу гормон вояга етмаган урғочи ҳайвонларга ҳам таъсир этади: гипофиз олдинги бўлагининг экстракти (кундан-кунга тобора ошириладиган миқдорда) ёки фолликулни стимулловчи гормон урғочи ҳайвон организмга юборилса, бачадони ва қинида овуляциядан олдинги даврга хос ўзгаришлар пайдо бўлади, хатто овуляция ҳам рўй бериши мумкин. Вояга етган урғочи ҳайвонлар гипофизи овуляциядан олдинги даврда олиб ташланса, бачадон ва қиннинг овуляциядан олдинги даврга хос ўзгаришлари тўхтаб қолади ва овуляция рўй бермайди.

Овуляциядан олдинги давр билан овуляция даврида гипофизнинг олдинги бўлагиди гонадотроп гормонлар миқдори ортади, овуляциядан кейин эса кескин даражада камаяди.





110-расм. Одатлаги ҳайз кўриш циклида (А—В) ва ҳомиладорлик билан тугаган ҳайз кўриш циклида (В—С) тухумдондаги ва бачадоннинг шиллиқ пардасидаги ўзгаришлар схемаси (Шредердан).

1 — қондаги эстрогенлар миқдори; 2 — қондаги прогестерон миқдори; 3—А—В циклининг фолликули ва сарик танаси; 4—В—С циклининг фолликули ва сарик т.чнаси; 5 — бачадон шиллиқ пардасининг ўзгаришлари. Пастдаги рақамлар цикл кунларини кўрсатади.

Овуляциядан олдинги даврга хос бўлган барча ўзгаришлар гипофиздан чиқадиган гормонларнинг тухумдонлар ички сскрециясига таъсир қилиши натижасида келиб чиқади. Шу пайтда тухумдонлар эстрогенларни кўплаб чиқаради, бу гормонлар бачадон ва шиллиқ пардасининг ўсишига, қин шиллиқ парда эпителийсининг пролиферациясига туртки (стимул) беради, бачадон ва Фаллопий найларининг қисқаришларини кучайтиради. Медицина кўрсатмаларига биноан тухумдонларни олиб ташланган ва шунга кўра жинсий цикли йўқолган аёлларга бир неча кунгача тобора ошириладиган миқдорда эстрогенлар юборилса, уларнинг бачадон ва қинида овуляциядан олдинги даврга хос ўзгаришлар пайдо бўлади.

Нормал организмда фолликулин стимулловчи гонадотроп гормон миқдорининг секин-аста ортиши кўпроқ етук Грааф пуфакчасининг узил-кесил етилишини тезлаштиради. Бу Грааф пуфакчасининг сирти ёрилиб, ичидан тухум ҳужайра чиқади, бошқача айтганда *овуляция* рўй беради.

Овуляция даври Грааф пуфакчасининг ёрилиб, ичидаги тухум ҳужайранинг чиқиши ва Фаллопий найи орқали бачадонга силжиб боришидан бошланади. *Тухум ҳужайра* Фаллопий найидан ўтатуриб *уруғланади* (сперматозоид билан қўшилади). Уруғланган тухум ҳужайра бачадонга тушиб, унинг шиллиқ пардасига ёпишади. Жинсий цикл шу ерда узилиб, аёлнинг бўйида бўлади. Тухум ҳужайра чиққач, ёрилган Грааф пуфакчаси ўрнида сарик тана ривожлана бошлайди. Сарик тана ҳужайралари ҳосил қилган гормон энди эстроген эмас, балки *прогестерондир*. Бундан, тухумдонларда эстроген ишланиши тўхтади, деган маъно чиқмайди: етилаётган кўпдан-кўп фолликуллар эстрогенни аввалгидек чиқараверади.

Тухум ҳужайра ёрилган Грааф пуфакчасидан чиққач Фаллопий найига киради, найнинг тухумдон устида осилиб турувчи фимбрияларини қоплаган тукли эпителий ҳаракатланиб, тухум ҳужайрани найга йўналтиради. Бу пайтда қондаги эстрогенлар миқдори ортганлиги сабабли най силлиқ мускуллариининг қисқариши кучайган бўлади. Шу туфайли тухум ҳужайра аввал най ичида анча тез ҳаракатланади. Тухумдонда ривожланаётган сарик тана тобора кўп прогестерон ишлаб чиқаради, шунга кўра найларнинг перистальтик ҳаракати тобора сийракланиб, сусайиб қолади, чунки бачадон ва най қисқаришларини кучайтиручи эстрогенга прогестерон қарши таъсир кўрсатади. Тухум ҳужайра най орқали бачадонга етиб

бориши учун қарийб уч сутка керак. Тухум ҳужайра уруғланмаса, о в у л я ц и я д а н к е й и н г и давр бошланади.

**Овуляциядан кейинги давр.** Аёллар бу даврда ҳайз кўради. Маймундан бошқа ҳайвонлар ҳайз кўрмайди.

Уруғланмаган тухум ҳужайра бачадонга тушиб, унда бир неча кун тирик туради, сўнгра ҳалок бўлади. Айни вақтда гипофизнинг олдинги бўлагидан гонадотроп гормонлар чиқиши прогестерон таъсирида камаяди.

Гипофизнинг фолликулни стимулловчи гормони камайиши туфайли тухумдонларда эстрогенлар камроқ ҳосил бўлади, бинобарин, Фаллопий найлари, бачадон ва қинда овуляциядан олдинги ўзгаришларни вужудга келтирган ва уларни қувватлаб турган фактор йўқолади. Гипофизнинг лютеинлаштирувчи гормони камайиши натижасида эса сариқ тана атрофияланади, қўшувчи тўқимадан иборат чандиқ билан алмашинади, шу сабабли тухумдонларда прогестерон ҳосил бўлиши тўхтайди. Бачадон, найлар ва қинда овуляциядан олдинги ўзгаришлар камаяди.

Бу даврда қонда тухумдон гормонларининг камайиши туфайли бачадоннинг тоник қисқаришлари кучаяди, натижада унинг шиллиқ пардаси кўчади. Шиллиқ парда парчалари қон билан бирга чиқади —ҳайз қони кетади. Ҳайз қони кетиб бўлгач бачадон шиллиқ пардаси тез регенерацияланади.

Овуляциядан кейинги давр тугагач, овуляциялараро тинчлик даври келади, ундан сўнг янги циклнинг овуляциядан олдинги даври бошланади.

## **Тухум ҳужайра уруғлангач рўй берадиган гормонал ўзгаришлар**

Аёлда овуляция бошлангач фақат 2 кун ичида, яъни тухум ҳужайра ҳали Фаллопий найида турганда уруғланиши мумкин. Учинчи суткада тухум ҳужайра оксил парда билан ўралади, бу парда сперматозоидларни ўтказмайди. Аёл овуляциядан бироз олдин (аксари тадқиқотчиларнинг фикрича, кўпи билан 5—7 кун аввал) жинсий алоқада бўлиб, унинг жинсий йўлларида ҳали тирик, уруғлантира олувчи сперматозоидлар бўлса ёки аёл овуляциядан кейинги 2 кун ичида алоқа қилган бўлса, шундагина бўйида бўлиши ҳозиргина айтилганлардан англашилиб турипти.

Овуляциядан олдинги даврда ва овуляция даврида бачадон ҳамда Фаллопий найларнинг шиллиқ пардасидан чиқадиган шилимшиқ овуляциядан кейинги даврда ёка овуляциялараро тинчлик даврида чиқадиган шилимшиққа нисбатан кўпроқ кислотали реакцияда бўлади, бу эса сперматозоидларнинг қиндан бачадонга ва ундан Фаллопий найларига ўтишига ва овуляция даврида уруғланишига ёрдам беради: муҳит реакцияси кислотали бўлиб қолганда сперматозоидлар ҳаракатчанлиги ва тухум ҳужайрага кириш қобилияти кучаяди.

Уруғланган тухум ҳужайра бачадонга тушгач бир неча кун эркин ҳолатда бўлади, сўнгра бачадон деворига пайвандланиб олади, яъни имплантацияланади (100-расм). Овуляциядан олдинги даврда бачадон шиллиқ пардасининг ўсганлиги ва сариқ танадан чиққан прогестерон бачадонга таъсир этиб, шиллиқ пардасининг тегиш-тақалишга сезгирлиги ошганлиги тухум ҳужайранинг имплантацияланишига ёрдам беради.

Прогестерон бачадон мускулларининг қисқаришини сусайтириб ва шиллиқ парданинг бир жойига тухум ҳужайранинг етарлича узоқ тегиб туришига имкон бериб, унинг имплантацияланишига кўмаклашади.

Тухум ҳужайра бачадон шиллиқ пардасининг бирор жойига узоқ вақт тегиб турмаса, имплантациялана олмайди.

Тухум ҳужайра бачадон дсворига имплантацияланса, гипофизнинг олдинги бўлагидан гонадотроп гормонлар чиқиши камаймайди; лютеинлаштирувчи гормон эса, аксинча, ҳатто кўпроқ ҳосил бўлади. Афтидан тухум ҳужайра бачадонга имплантацияланган пайтдан бошлаб ундан марказий нерв системасига боровчи нерв импульслари. таъсири билан гипофизда гонадотроп гормонлар ҳосил бўлиши кучайса керак. Лютеинлаштирувчи гормон кўп ҳосил бўлиши туфайли тухумдопдаги сариқ тана чандиқ тўқимаси билан алмашинмай, жуда ўсиб кстади (*ҳомиладорлик сариқ танаси*) ва шунга яраша кўпроқ прогестерон чиқаради.

Прогестерон бачадон қисқаришларини сусайтириб, ҳомиладорлик (бўғозлик)нинг сақланиб қолишига имкон беради. Маймунлар устида ўтказилган тажрибаларга қараганда бўғозликнинг биринчи ярмида сариқ тана олиб ташланса, маймуннинг боласни тушади (аборт).

Сут безларининг ривожланишида прогестерон билан эстрогеннинг аҳамияти катта эканлиги эркак ҳайвонлар устида ўтказилган тажрибаларда аниқланди; организмга етарлича узоқ вақт давомида эстроген ва прогестерон юбориб турилса, сут безлари шу қадар ривожланадики, ҳатто сут чиқараоладигани бўлиб қолади. Эстроген таъсирида сут безларидаги чиқарув йўллари, прогестерон таъсирида эса без бўлакчалари кўпроқ ривожланар экан. Эстроген билан прогестерондан ташқари, гипофизнинг олдинги бўлагидан чиқадиган *пролактин* сут ажралиб чиқишида анчагина роль уйнайди. Пролактин гормон сут безларининг ривожланишига таъсир этмайди, аммо ривожлашад сут безларида сут ишланишига туртки беради.

Қов суяклари симфизини кенгайтирадиган ва шунинг учун *релаксин* деб аталган гормон (латинча «relaxo» —

кенгайтираман сўзидан олинган) сариқ танадан ва айниқса (кўп миқдорда) плацентадан ажратиб олинган. Шу гормоннинг таъсир этиши туфанли ҳомиладорлик охирида кичик чанокнинг суяк структуралари бир-бирдан «қочиб», туғрукка ёрдам беради.

## Плацента гормонлари

Ҳомиладорликнинг ички секреция бсзлари томонидан бошқарилишида плацента ҳам иштирок этади. Плацентадан *эстроген*, *прогестерон* ва *хорион гонадотропини* чиқади. Ҳайвон бўғозлигининг иккинчи ярмида, яъни плацента яхши ривожланган ва юқорида айтилган гормонларни етарлича ҳосил қилаётган даврда гипофиз ва тухумдон олиб ташланса, ҳайвон бола ташламайди: бу шароитда плацента гормонлари гипофиз ва тухумдонлардан чиқадиган гормонларнинг ўрнини боса олади.

Хорион гонадотропини гипофизнинг лютеинлаштирувчи гормонига ўхшаш таъсир этади. Бу гормон бўғоз (ҳомиладор)лар сийдиги билан кўплаб чиқиб туради. Бу факт ҳомиладорликни ғоят оддий йўл билан текшириб аниқлашга ёрдам беради. Бу текширишда эркак баканинг орқа териси остига 5 дан 10 мл гача сийдик юборилади, сийдикда гонадотропин бўлса, ҳайвон клоакасида 2 соатга қолмай сперматозоидлар пайдо бўлади.

## ГИПОФИЗ БЕЗИ ИЧКИ СЕКРЕЦИЯСИ

Гипофиз уч бўлак: олдинги, оралиқ ва орқа бўлақлардан тузилган мураккаб кчки секреция безидир.

### Гипофиз олдинги бўлагининг тузилиши

Олдинги бўлак, ёки аденогипофиз уч хил: асосий, ёки хромофоб (барча ҳужайраларнинг 55—60%), хромофил, ёки ацидофил (30—35%) ва базофил (5—10%) ҳужайралардан иборат: хромофоб ҳужайралар гормон ҳосил қилмай, хромофил ҳужайраларни ҳосил қилса керак. Базофил ҳужайралар адренотропикотроп, тиреотроп ва гонадотроп (фолликулин стимулловчи ва лютеинлаштирувчи) гормонлар ишлаб чиқаради. Ацидофил ҳужайралардан ўсиш гормони ва пролактин ишланиб чиқади.

Олдинги бўлакнинг ҳамма гормонлари оксил моддалар ҳисобланади.

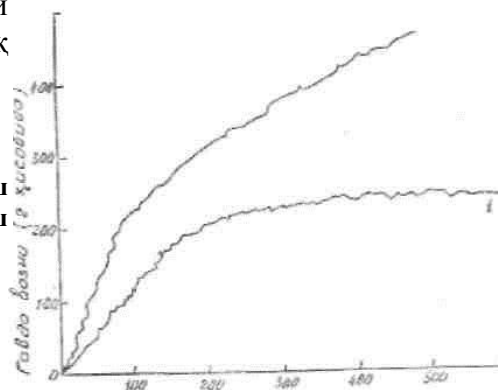
### Ўсиш гормони

*Ўсиш гормони (соматотроп гормон, ски соматотропин)* ёш ҳайвонларнинг ўсишига таъсир этади (111-расм).

Ўсиш гормонининг аниқ химиязый тузилишн ҳозирча номаълум. Одамда бу гормон молекуласи 240 аминокислотадан тузилган битта пептид занжиридан иборат (молекуляр оғирлиги қарийб 27 000). Букаларда ўсиш гормонининг молекуласи 369 аминокислота қолдиқларидан тузилган 2 пептид занжиридан иборат (молекуляр оғирлиги қарийб 46 000).

Соматотропин организмнинг бир қанча метаболик процессларига таъсир этади. У гавданинг барча ҳужайраларида оксил синтезини кучайтиради ва ҳужайралардаги рибонуклеин кислота (РНК) миқдорини оширади. Қондаги аминокислоталар камаяди ва сийдик билан азот камроқ чиқади.

111-расм. Нормал каламуш (1) ва ҳар куни организмга ўсиш гормони юбориб турилган каламуш (2) вазнининг ортиб бориш динамикаси.



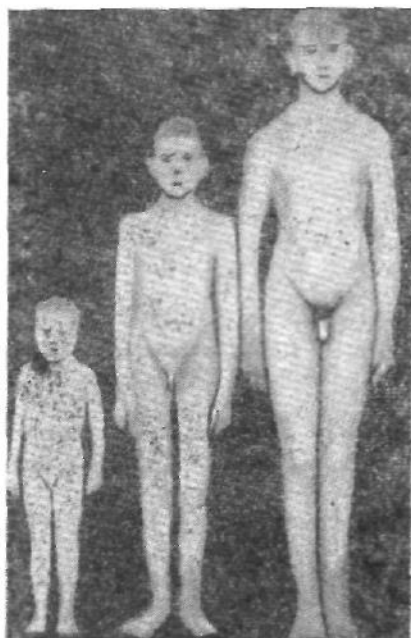
Соматотроп гормоннинг ҳужайраларда оксил синтезини кучайтириш механизмлари ҳозирча кам ўрга

нилган. Соматотропин шундай таъсир этиши учун углеводлар ва инсулин зарурлиги маълум. Меъда ости беи олиб ташланган ҳайвонларда, шунингдек углеводлардан маҳрум қилинган ҳайвонларда ўсиш гормонининг таъсири сусаяди. Бу гормон ёш ҳайвонлар организмга юборилса, инсулин секрецияси кучаяди. Етилган ҳайвонларда эса инсулин секрецияси кучаймайди, меъда ости безининг Лангерганс оролчалари дегенерацияланиб, диабет бошланади.

Усиш гормони организмга киритилганда ёғ деполаридан ёғ чиқиши кучайиб, энергия алмашинувида ёғлардан кўпроқ фойдаланилади. Натижада ёғлар кўпроқ сарфланади, шунингдек қонда ацетон ва кетон таналар кўпайиб сийдик билан чиқиб кетади.

Соматотроп гормон организмнинг бутун умрида узлуксиз чиқиб туради. Соматотропин ҳосил бўлиш интенсивлигининг бошқарилишига таъсир этувчи факторлар ҳануз маълум эмас.

Усиш гормони кам ва ортиқча ишланганда организмда рўй берувчи ўзгаришлар. Усиш гормони етарли ишлаб чиқарилмаганда организмнинг ёшига қараб турли ўзгаришлар пайдо бўлади. Гўдак болаларнинг ўсиши кескин равишда тўхтади. Аини вақтда одам умрбод пакана бўлиб қолади (*гипофизар паканалик*) (112-расм).



112-расм. 14 яшар боладаги гипофизар паканалик (бўйи 100 см), 13 ёш-у 10 ойлик боладаги гипофизар гигантизм (бўйи 187 см). Уртада— нормал ўсган ўша ёшдаги бола (бўйи 148 см) (Н. А. Шерешевскийдан).



113-расм. Акромегалия. Бурун, пастки жағ ва қўл-оёқнинг ўсиб кетиши. Гипофизи нормадан катта бўлиб, олчадай келадиган ўсмаси борлиги ўлгандан кейин сриб текширишда аниқланган (Мюллердан)

Бундай кишиларнинг гавда тузилиши нисбатан пропорционал; аммо, қўл-оёқ панжалари кичкина, бармоқлари ингичка бўлади, скелетнинг суякланиши кечикади, жинсий органлар ривожланмаганлигича қолади, иккиламчи жинсий белгилар равшан билинмайди, сочи (жуни) болаларники сингари майинлиги ва ялтироқлиги билан фарқ қилади. Бундай

беморлар юқумли ва бошқа касалликларни оғир ўтказди ва кўпинча ёшлигида ўлиб кетади. Гипофизар пакана бўлган эркакларда импотенция (яъни жинсий алоқага ярамаслик) қайд қилинади, аёллар эса туғмайдиган (стерил) бўлади.

Гўдаклик даврида ўсиш гормони ҳаддан ташқари кўп ишланса *гигантизм* авж олади, бунда одамнинг бўйи 240—250 см га, вазни эса 150 кг га етади. Вояга етган одамда ўсиш гормони ортиқча ишланса, бўй умуман ўсмайди, чунки ўсиб бўлган аммо гавданинг ўсиш қобилиятини сақлаб қолган аъзолари: қўл-оёқ бармоқлари ва панжалари, бурун ва пастки жағ, тил, кўкрак ва қорин бўшлиғидаги органлар ўсади. Бу касаллик *акромегалия* деб аталади (грекча «акрон» ва «мегалос»нинг том маъноси — «катта бўртиқлар») (113-расм). Гипофизар гигантлардаги каби, акромегалия бўлган беморларда ҳам гипофиз олдинги бўлагининг гормонлари томонидан бошқариладиган ички секреция безларининг функцияси бузилади, жумладан жинсий безларнинг ички секреция функцияси етарли бўлмайди. Акромегалияда меъда ости безининг инсулин ишлаб чиқарадиган инсуляр тўқимаси етарли ишламай, қандли диабет вужудга келади. Гипофиз олдинги бўлагининг ацидофил хужайралардан тузилган ўсмаси одатда акромегалияга сабаб бўлади.

### Гонадотроп гормонлар

Гипофиз олдинги бўлагининг ацидофил хужайраларида ишланиб чиқадиган *пролактин* (ёки *лютеотроп гормон*) молекуляр оғирлиги 25 000—30 000 га тенг бўлган протеиндир. Бу гормон ҳазм йўллариининг ферментлари таъсирида парчаланади, шу сабабли уни тери остига ёки венага юбориш зарур. Сут безларига эстрогеи ва прогестерон таъсир этгандан сўнг уларда сут ҳосил бўлишини пролактин кучайтиради. Бундан ташқари, пролактин сарик тананинг ривожланишига стимул беради.

Боласини эмизаётган урғочи каламушларнинг гипофизи олиб ташланса, *лактация* (яъни сут ажралиши) тўхтади. Урғочи ҳайвонлар организмига пролактин юборилганда боласини эмизаётган ҳайвонларда сут ажралиши кучайиш билангина қолмайди, вояга етган, аммо туғмаган (бола эмизмаётган) ҳайвонларда ҳам пича сут ажралишига сабаб бўлади.

Етилган урғочи ҳайвонлар ҳатто улар бичилган тақдирда ҳам пролактин сут ажралишга сабаб бўлади. Эркак ҳайвонлар организмига пролактин юбориб, уларда ҳам сут ажралишини кузатиш мумкин. Бироқ бунинг учун олдин бир қадар вақт давомида эстроген ва прогестерон юбориб туриш зарур, чунки эркак ҳайвонларнинг сут безлари рудиментар ҳолатда бўлади, уларнинг без тўқимаси сунъий йўл билан ривожлантирилмаса, сут чиқармайди. Ҳайвонлар ҳатто вояга етгунча уларга пролактин киритилса, оналик инстинкти пайдо бўлади.

Пролактин таъсирида тўқималар глюкозани камроқ ўзлаштиради, шу туфайли қондаги глюкоза кўпаяди, пролактин шу жиҳатдан соматотропинга ўхшаш, лекин ундан кўра бўшроқ таъсир этади. Пролактин секрециясини гипоталамус марказлари рефлекс йўли билан стимуллади. Бола эмизиш вақтида сут безлари сўрғичларидаги рецепторлар таъсирланади, шу туфайли гипоталамус ядролари кўзғалади, бу эса гипофиз функциясига гуморал (нейросекреция) йўл билан таъсир этади.

Гипофизнинг олдинги бўлагидаги ацидофил хужайралардан пролактин ишланиб чиқса, шу бўлакнинг базофил хужайралари бошқа иккита гонадотроп гормон — *фолликулни стимулловчи* ва *лютеинлаштирувчи* гормонларни ишлаб чиқаради. Турли ҳайвонларнинг гипофизидан шу икки гормоннинг препаратлари олинган, булар эса молекуляр оғирлиги қарийб 30 000 га тенг бўлган глюкопротеидлардир. Амилаза таъсирида бу препаратлар ўз активлигини йўқотади. Гормонларнинг актив группаси таркибида полисахарид борлиги шундан кўриниб турипти.

Фолликулни стимулловчи ва лютеинлаштирувчи гормонлар таъсирида келиб чиқадиган физиологик ўзгаришлар юқорида кўздан кечирилди. Бу ўзгаришларнинг сабаби шуки, фолликулни стимулловчи ва лютеинлаштирувчи гормонлар эркак ва урғочи ҳайвонларнинг жинсий безларига таъсир этиб пубертат безнинг ривожланишини ва фолликуллар етилишини, шунингдек, уларда жинсий гормонлар ҳосил бўлишини стимуллади.

Гипофизнинг гонадотроп гормонлари бичилгаи ҳайвонлар организмга юборилганда, вояга етмаган ҳайвонларда кузатиладиган характерли физиологик ўзгаришлар рўй бермайди. Вояга етмаган ҳайвонлар организмга гонадотроп гормонлар мунтазам равишда юбориб турилганда уларнинг тезроқ вояга етиши, айна вақтда жинсий органларнинг катталашуви ва иккиламчи жинсий белгиларнинг барвақт юзага чиқиши шу гормонларнинг жинсий безларга таъсир этиш натижаси эканлиги шундан англашилиб турипти. Кўрсатилган ўзгаришларнинг бевосита сабаби гипофиз гонадотропинлари эмас, балки жинсий безларда ҳосил бўлувчи гормонлар таъсиридир. Нормал эркак ҳайвонлардагина эмас, бичилган эркак ҳайвонларда ҳам фолликулни стимулловчи гормон таъсирида простата безининг ўсиб кетиши — бу гормоннинг бевосита стимулловчи таъсир этиш натижасидир.

Гонадотроп гормонларнинг ажралиб чиқиш интенсивлиги жинсий алоқанинг рефлексор таъсирига, уруғдон ва тухумдон жинсий гормонларининг гуморал таъсирига, шунингдек ташқи муҳитнинг турли факторларига боғлиқ. Одамнинг руҳий кечинмалари гонадотроп гормонларнинг ҳосил бўлишига таъсир этади. Масалан, бомбардимончи авиациянинг ҳужумларидан ёки қамоқ лагерига қамалишдан келиб чиққан кўрқув ҳисси гонадотроп гормонлар чиқишини кескин даражада бузиб, ҳайз кўриш циклиларининг тўхтаб қолишига сабаб бўлганлиги иккинчи жаҳон уруши вақтида қайд қилинган эди.

### **Тиреотроп гормон (тиреотропин)**

Гипофиз олдинги бўлагикнинг базофил ҳужайраларидан ишланиб чиқадиган *тиреотроп гормон* (ёки *тиреотропини*) глюкопротеиддир (молекуляр оғирлиги 26 000—30 000) Бу гормон қалқонсимон бездан гормонлар чиқишини стимуллайди. Бу стимуляция механизмлари кўп хил. Тиреотропин протеаза активлигини ошириб, қалқонсимон безда тиреоглобулин парчаланишини кучайтиради, натижада қонга тироксин билан трийодтиронин кўплаб чиқади. Тиреотропин қалқонсимон безда йод тўпланишига имкон беради; бундан ташқари, қалқонсимон бездаги секретор ҳужайралар сонини ва активлигини оширади.

Тиреотроп гормон ҳайвонларга юборилса, қалқонсимон без ўсиб кетади, гипофиз олиб ташланганда эса ёш ҳайвонларнинг қалқонсимон беzi тўла ривожланмайди, етилган ҳайвонларнинг қалқонсимон беzi эса кичраяди ва қисман атрофияланади. Гипофиз олиб ташлангаи ҳайвонларда асосий алмашинув ва оксиллар алмашинуви сусаяди. Тироксин юбориш, гипофиз кўчириб ўтказиш ёки тиреотроп гормон юбориш, асосий алмашинувни ва оксиллар алмашинувини яна кўтариш мумкин. Организмга тироксин киритиш асосий алмашинувни ва оксиллар алмашинувини нормаллаштиради, чунки ҳайвоннинг атрофияланган қалқонсимон беziда тироксиннинг кам ишланиши шу йўл билан қопланади, гипофизни кўчириб ўтказиш ва тиреотроп гормон юбориш эса бу гормон йўқлигида атрофияланган қалқонсимон без тўқимасини ўстириб, алмашинувни нормага келтиради.

Ҳайвон организмга узоқ вақт давомида ҳар куни етарли миқдорда тиреотроп гормон киритиб турилса, унда одамнинг Базедов касаллигидагига ўхшаш симптомлар пайдо бўлади.

Тиреотропин оз-оздан доимо ажралиб туради. Тиреотропин секрециясини гипоталамус кўзғотади, гипоталамуснинг нерв ҳужайраларидан чиқадиган физиологик актив моддалар гипофиз олдинги бўлагининг ички секрециясини кўзғотади. Тиреотропиннинг қанча ажралиб чиқиши қондаги қалқонсимон без гормонларининг миқдорига боғлиқ. Қонда қалқонсимон без гормонлари етарли бўлса, тиреотропин секрецияси сусаяди ва, аксинча, қонда қалқонсимон без гормонлари етарли миқдорда бўлмаса, тиреотропин секрецияси стимулланади. Шундай қилиб, бу ер-да тесқари боғланиш механизми ишлаб туради.

Организм совуганда тиреотропин секрецияси кучайиб, қалқонсимон без гормонлари кўпроқ ҳосил бўлади, натижада иссиқлик ҳосил бўлиши кучаяди. Организмга совуқ такрор таъсир этса шартли рефлекс пайдо бўлиши сабабли, совушдан олдин бўладиган сигналлар таъсирида ҳам тиреотропин секрецияси стимулланиши мумкин. Бош мия пўстлоғи тиреотроп

гормон секрециясига таъсир кўрсата олиши шундан англашилиб турипти., Организмни чиниктиришда, яъни уни машқ килдириб совукка чидамини оширишда бунинг аҳамияти бор.

### **Адренкортикотроп гормон**

Турли ҳайвонларнинг адренкортикотроп гормонлари (АКТГ) турлича тузилган бўлиб, ўз активлиги билан фарқ қилади. Улар полипептидлар бўлиб, молекулалари 39 аминокислота қолдиғидан тузилган занжир шаклидадир. Гипофизнинг олдинги бўлагидан ажратиб олинган турли моддалар парчаланиб, АКТГ ҳосил қилади.

Адренкортикотроп гормон буйрак усти безлари пўстлогининг тутамли ва тўрли зонасини ўстириб, шу безлардан чиқадиган гормонлар синтезини кучайтиради. Ҳайвоннинг гипофизини олиб ташлаб, организмнинг ўз адренкортикотроп гормони йўқлиги учун буйрак усти безлари пўстлогининг тутамли ва тўрли зоналари атрофияланганда ҳам АКТГ шундай таъсир этади.

Гипофиз олиб ташланганда буйрак усти безлари пўстлогининг коптокча зонаси ва мағиз қавати атрофияланмайди. АКТГ буйрак усти безлари пўстлогининг фақат тутамли ва тўрли зонасига специфик таъсир этиши шундан кўриниб турипти.

Организмда тарангланиш (стресс) ҳолатини вужудга келтирадиган ҳар хил фавқулудда таъсиротларда гипофиздан АКТГ чиқиши кучаяди. Бундай таъсиротлар рефлекс йўли билан, шунингдек буйрак усти безлари мағиз қаватидан адреналин чиқишини кучайтириш йўли билан гипоталамус ядроларига таъсир этади, шунга кўра уларда биологик актив моддалар ҳосил бўлиши (нейросекреция) кучаяди. Гипоталамус ва гипофиз томирлар билан боғланганлиги сабабли бу моддалар гипофиз олдинги бўлагининг ҳужайраларига етиб бориб, АКТГ секрециясини стимуллади. АКТГ буйрак усти безига таъсир этиб, глюкокортикоидлар ҳосил бўлишини кучайтиради, глюкокортикоидлар эса организмнинг ноқулай факторлар таъсирига чидамини оширади.

### **Гипофизнинг оралиқ бўлаги**

Кўпчилик ҳайвонлар ва одам гипофизининг оралиқ бўлаги олдинги бўлагидан ажралган ва орқа бўлакка ёпишган бўлади. Оралиқ бўлак гормони — *интермедин*, ёки *меланоцитни стимуловчи гормон* орқа бўлак гормонлари билан бирга чиқади.

Амфибияларда (хусусан, бақаларда) ва баъзи балиқларда интермедин терининг пигмент ҳужайралари — меланофорларни кенгайтириб ва уларнинг протоплазмасидаги пигмент доначаларининг кенгроқ тарқалишига сабаб бўлиб, терини қорайтиради. Интермединнинг аҳамияти шуки, тери рангини ташқи муҳит рангига мослаштиради. Одам терисининг пигментсиз қисмлари бўлса, тери ичига интермедин юборилганда шу қисмлар ранги секин-аста нормал ҳолига келади. Интермедин одамда ҳам тери пигментациясини бошқарса керак. Гипофизнинг оралиқ қисмида интермедин ҳосил бўлиши кўз тўр пардасига ёруғлик тушиши натижасида рефлекс йўли билан бошқарилади. Сут эмизувчиларда ва одамда интермедин кўздаги қора пигмент қават ҳужайралари ҳаракатини бошқаришда аҳамиятли. Кучли ёруғликда пигмент қават ҳужайралари псевдоподийлар чиқаради, шу туфайли ортикча нурлар пигментга ютилиб, тўр парда ҳаддан ташқари кучли таъсиротга учрамайди.

### **Гипофизнинг орқа бўлаги**

Гипофизнинг орқа бўлаги (*нейрогипофиз*) глия ҳужайраларига ўхшайдиган ва питуицитлар деб аталадиган ҳужайралардан иборат. Питуицитлар гипофиз оёғчасида келувчи нерв толалари билан иннервацияланган, бу толалар гипоталамус нейронларининг ўсиқлари ҳисобланади.

**Гипофиз орқа бўлагининг ички секреция функцияси бузилганда организмда рўй**

**берувчи ўзгаришлар.** Гипофиз орқа бўлагининг гипофункцияси *қандсиз диабет (қандсиз сийиш)* га сабаб бўлди. Айтилиши вақтда, қандсиз сийдик кўп (баъзан суткасига 10 литргача) чиқади ва қаттиқ чанқов кузатилади. Гипофиз орқа бўлагининг препарати қандсиз диабет бўлган беморларнинг тери остига юборилса суткалик сийдик миқдори нормаллашади. Шу касалликдан ўлган беморлар патологоанатомик усул билан текширилганда, гипофиз орқа бўлагининг зарарланганлиги аниқланган.

**Гипофиз орқа бўлагининг гормонлари.** Гипофизнинг орқа бўлагидан иккита препарат ажратиб олинган, улардан бири сийдик ҳосил бўлишини кескин камайтириб, қон босимини оширади, иккинчиси эса бачадон мускулларини қисқартиради. Биринчиси *антидиуретик гормон*, ёки *вазопрессин* деб, иккинчиси *окситоцин* деб аталган.

Вазопрессиннинг антидиуретик таъсир этиш механизми буйрак каналчалари сийдигидан йиғувчи найлар девори орқали сувнинг қайта сўрилишини кучайтиришдан иборат. Шунинг учун ҳайвонларга ва одамга шу гормон киритилганда диурез камайиш билангина қолмай, сийдикнинг солиштирма оғирлиги ҳам ортади.

Вазопрессин томирларнинг (айниқса артериолаларнинг) силлиқ мускулларини қисқартиради ва артериал босимни оширади. Бу гормоннинг номи ҳам шундан олинган. Лекин унинг прессор эффекти физиологиядан кўра фармакология учун каттароқ аҳамиятли. Гормоннинг катта дозалари сунъий йўл билан киритилгандагина шундай эффект кузатилади; нормада ажралиб чиқадиган вазопрессин миқдори томирларнинг силлиқ мускулларига таъсир этмай, фақат антидиуретик таъсир кўрсатади.

Окситоцин бачадон силлиқ мускулларини (айниқса ҳомиладорлик охирида) қисқартиради. Туғруқнинг нормал ўтиши учун албатта окситоцин бўлиши зарур. Бўғоз ургочи ҳайвоннинг гипофизи олиб ташланса туғруқ қийинлашади ва чўзилиб кетади. Сут ажралишида ҳам окситоциннинг аҳамияти бор .

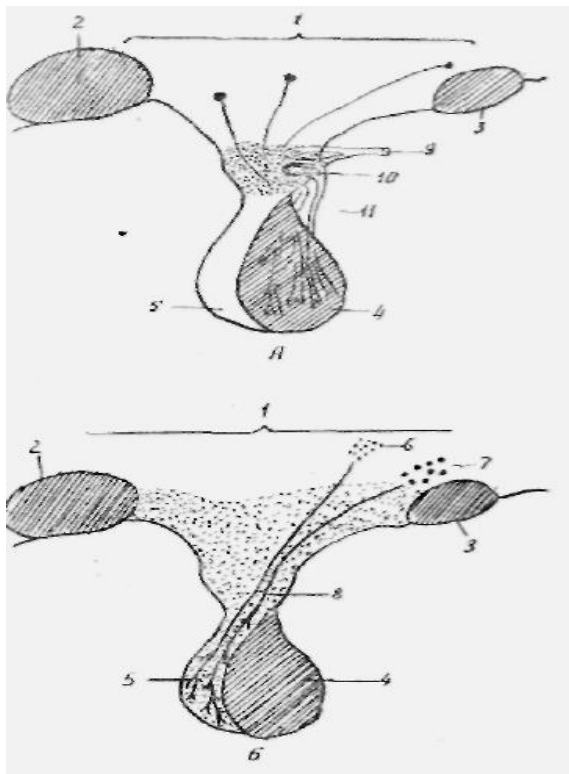
Сўнгги йилларда вазопрессин билан окситоциннинг химиявий тузилиши аниқланди ва улар синтез қилиб олинди. Вазопрессин ҳам, окситоцин ҳам саккизта аминокислота ва уч молекула аммиакдан тузилган экан. Вазопрессин ва окситоцинда олти аминокислота бир хил, аммо икки аминокислота бу икки гормонда ҳархил экан (окситоцинда—лейцин ва изолейцин, вазопрессинда — фенилаланин ва аргинин). Шундай қилиб, гипофиз орқа бўлагининг гормонлари олдинги бўлак гормонларига қарама-қарши ўлароқ мураккаб бўлмаган полипептидлардан тузилган.

### **Гипофиз ички секрециясининг бошқарилиши**

Бошқа бир қанча эндокрин безлар: жинсий безлар, буйрак усти безлари, қалқонсимон без функциясини бошқарувчи гипофиз ички секрецияси ўз навбатида шу безларнинг фаолиятига боғлиқ. Масалан, қонда андрогенлар, эстрогенлар, глюкокортикоидлар ва тироксин камайиши гипофизнинг гонадотроп, адренокортикотроп ва тиреотроп гормонлар ишлаб чиқаришини стимуллади. Аксинча, жинсий безлар, буйракусти безлари ва қалқонсимон без гормонлари ортиқча бўлса, гипофизнинг шу гормонларни ишлаб чиқариши сусаяди. Шундай қилиб, гипофиз тескари боғланиш принципида ишлайдиган тегишли безларда гормонлар ҳосил бўлишини автоматик равишда зарур даражада сақлайдиган нерв-гуморал регуляция системасига мансубдир. Бу автоматик регуляция (бошқариш) механизмлари ва тегишли ахборотни ўтказиш йўллари ҳали охиригача аниқланган эмас. Гипофизнинг олдинги бўлагига симпатик нерв тармоқлари келади, булар эса без ҳужайраларининг секретор активлигини эмас, балки томирлар диаметрини бошқарса керак.

Гипофиз олдинги бўлагининг қон билан таъминланиш хусусиятлари, яъни бу бўлак билан





**114-расм. Гипофизни олдинги булаг и билан гипоталамусни уртасидаги томирларм оркали боғланиш(А) ва гипофизни орка булаг и билан гипоталамусни уртасидаги нервлар оркали (Б) боғланиш схемаси.**

**1-оралик мия. 2- мамиляр таналар . 3-курүв кесишмаси.4-гипофизни олдинги булаг и.5-гипофизни орка булаг и . 6-гипофизни паравентрикуляр ядро. 7-супраоптик ядро .8-гипоталамо-гипофиз тракти.9-артерия 10-Бирламчи капилляр түр 11-гипоталамо-гипофиз қопка венаси**

гипофиз учун умумий қон таъминоти мавжудлиги олдинги бўлак функцияларини бошқариш механизмида қатта аҳамиятга эга . гипоталамус капиллярларидан оқиб чиққан қон гипофизни портал томирларига қиради-да, гипофиз хужайраларини ювиб ўтади (114-расм, А).

Гипоталамус соҳасида шу капиллярлар атрофида нерв хужайраларининг ўсиқларидан тузилган ва капиллярларда ўзига хос нейрокапилляр синапсларни ҳосил қиладиган нерв түри бор. Шу тузилмалар орқали нейросекреция маҳсулотлари, яъни гипоталамус хужайраларида ишланган физиологик актив моддалар қонга ўтади-да, бевосита гипофиз олдинги бўлагининг хужайраларига қон билан етиб келиб, уларнинг функцияларини стимуллади. Шундай қилиб, гипофиз олдинги бўлагининг ички секрециясини нерв системаси — гипоталамус ядролари бошқаради, шу билан бирга бошқарув импульслари нерв йўли билан эмас, балки гуморал йўл билан ўтади. Гипофизнинг орқа бўлаг и олдинги бўлагидан фарқ қилиб гипоталамус ядроларига нервлар билан бевосита боғланган, чунки бу ядролардаги нерв хужайраларининг аксонлари гипофиз оёқчасидан ўтиб, орқа бўлакда тугайди (114-расм, Б).

Гипофиз билан гипоталамуснинг ўзаро муносабатлари гипофиз функцияларига гипоталамуснинг бошқарувчи таъсир кўрсатиши билан чекланиб қолмайди. Гипоталамус нейросекрециясининг физиологик актив моддалари гипофизнинг орқа бўлагига нерв хужайраларининг шу бўлакда тугайдиган аксонлари орқали қиради ва гипофизда ишлан-диган гормонлар ўша моддалардан ҳосил бўлади. Жумладан, гипоталамус хужайраларида ишлан-диган ва шу хужайраларнинг аксонлари орқали гипофизнинг орқа бўлагига келиб питуицитларда тўпланадиган мураккаб оқсил бирикмалардан окситоцин ва антидиуретик гормон ҳосил бўлади. Мураккаб оқсил моддалар питуицитларда орқа бўлак гормонларига

айланиб, қонга чиқади.

Гипофиз олдинги бўлагининг хужайралари гипоталамусга бошқача боғланади. Олдинги бўлак гормонлари гипоталамус ядроларининг нейросекреция маҳсулотлари шу бўлакка келгач ҳосил бўлади.

Фавкулудда таъсирот билан келиб чиқадиган ва таранглашш ҳолатига сабаб бўладиган нерв импульслари гипоталамуснинг орқа ядроларида биологик актив модда — *кортикотропинни стимулловчи фактор* секрециясига олиб келади, деб фараз қилишади. Худди шунга ўхшаш, гипофиздан гонадотроп гормонлар чиқиши гипоталамус ядроларининг *гонадотропинни стимулловчи факторни* ишлаб чиқаришига боғлиқ; тиреотроп гормон ҳосил бўлиши *тиреотропинни стимулловчи факторнинг* таъсирига боғлиқ. Гипофиз бўйинга кўчириб ўтказилса, юқорида кўрсатилган гормонларни чиқармаслиги шу фаразни тасдиқлайди. Гипофиз тўқимаси бўйиндан яна турк эгари соҳасига олиб ўтказилса, гипофизнинг олдинги бўлагининг гормонлари тагин чиқаверади. Демак, гормонлар нормал равишда чиқиб туриши учун гипоталамуснинг нейросекреция маҳсулотлари гипофизга узлуксиз келиб туриши зарур.

Гипофиздан тиреотроп, адренотроп ва гонадотроп гормонларнинг ажралиб чиқиши интенсивлиги қалқонсимон без, буйрак усти безлари ва жинсий безларнинг қондаги гормонлари миқдорини бошқарар экан, бунга ёрдам берадиган тескари боғланиш механизми гипоталамус ядролари орқали амалга ошади. Масалан, қалқонсимон безнинг ёки жинсий безлариинг гормонлари гипофиз олдинги бўлагининг хужайраларига бевосита таъсир этганда тиреотроп ва гонадотроп гормонларнинг ҳосил бўлиши сусаймайди; шу билан бирга бу безлариинг гормонлари гипоталамус соҳасига таъсир этганда ҳозир кўрсатилган эффект келиб чиқади. Гипоталамуснинг гипофизга боғланиши узилмагандагина шундай эффект кузатилади; бу боғланиш узилганда эффект йўқолиб кетади.

Шундай қилиб, гипофиз ва гипоталамус гипофиздан тегишли гармонлар чиқариш йўли билан, яъни гуморал йўл билан, шунингдек олий маркази гипоталамусдан иборат бўлган вегетатив нерв системаси орқали бевосита таъсир йўли билан вегетатив функцияларни бошқарувчи бир бутун системани ташкил этади.

## Эпифиз ички секрецияси

Эпифиз функцияси яқин вақтгача бутунлай аниқланмаган эди. XVII асрда Р. Декарт эпифизни «жон эгари» деб фараз қилган эди. Болалар эпифизи жарохатланганда барвақт балоғатга етиши XIX аср охирида аниқланди ва эпифиз жинсий аппаратнинг етилишига алоқадор, деб фараз қилинди.

Эпифизда мелатонин деган модда ҳосил бўлишини сўнгги вақтда Лернер аниқлади. Бу модда меланофорларга (бақа ва бошқа баъзи ҳайвонлар терисидаги пигмент хужайраларига) актив таъсир этгани учун шундай номланган. Мелатонин интермединга карама-қарши таъсир этиб, терини оқартиради.

Сут эмизувчиларда мелатонин жинсий безларга таъсир этиб, вояга етмаган ҳайвонларнинг вояга етишини тўхтатади, вояга етган ҳайвонларда эса тухумдонни кичрайтиради ва эстрал цикллари тўхтатади.

Эпифиз ички секрецияси организмнинг қоронғуда ва ёруғда қанча вақт бўлишига қараб ўзгаради. Эпифизда мелатонин ҳосил бўлиши ёруғда сусаяди. Бир қанча ҳайвонларда, жумладан қушларда жинсий активликнинг мавсумий характерда эканлигини шунга боғлашади, чунки баҳорда ва ёзда кун узайганидан мелатонин кам ажралади, шу вақт-да жинсий активлик ортади.

Эпифизда бир талай серотонин ҳам бор, серотониндан эса мелатонин ҳосил бўлади. Ёруғлик кўп тушган пайтда серотонин ҳосил бўлиш кучаяди. Эпифиз ички секрециясини симпатик нерв системаси бошқаради. Бездаги биохимиявий процесслар цикли кун ва тун

алмашинувини акс эттиргани сабабли, бу циклик активликии организмнинг узига хос «биологик соати» деб ҳисоблашади.

## Тўқима гормонлари

Специфик таъсир этадиган биологик актив моддалар ички секреция безларидагина эмас, балки бошқа органлардаги ихтисослашган хужайраларда ҳам ишланиб чиқади. *Гистогормонлар*, ёки *парагормонлар* деб аталадиган бу моддалар «махаллий» аҳамиятга эгадир, чунки улар бутун организмга таъсир этмай, балки қайси орган ёки хужайра ва ҳатто унинг қайси қисмида ҳосил бўлса, ўша орган ёки хужайра ва унинг бир қисмидаги бошқарилиш процессларига таъсир этади. Бу моддалардан баъзиларининг табиати, таъсир қилиш механизми ва физиологик аҳамияти тегишли бобларда кўриб чиқилган. Бу ерда эса моддалар ҳақида фақат қискача умумий маълумотлар бериб ўтамиз.

**Ҳазм йўлининг гормонлари.** Юқорида қайд қилиб ўтилганидек, ҳазм органларининг фаолиятини нерв системасигина эмас, балки ҳазм йўлининг ҳархил қисмларидан чиқадиган ва локал аҳамиятга эга бўлган бир талай «махаллий» гормонлар ҳам бошқаради. Бу гормонларга: *гастрит*, *энтерогастрин*, *энтврогастрон*, *секретин*, *панкреозимин*, *холецистокинин*, *энтерокринин*, *вилликинин* киради.

**Томирлар системасига таъсир этувчи гормонлар.** Юқорида тасвир этилган *адреналин*, *норадреналин*, *гипофиз антидиуретик гормони* (вазопрессин) дан ташқари, бошқа бир қанча биологик актив моддалар ҳам артериал босимни ўзгарта олади. Уларга бўйракнинг юктагломеруляр аппаратида ишланиб чиқадиган *ренин* киради; бу гормон плазма гипертензиогенини гипертензинга айлантиради, гипертензин эса артериолаларнинг силлиқ мускулларини қисқартиради.

Бир қанча ҳайвонларнинг жағ ости бези, ўпкаси ва меъда ости безидаи *калликrein* деган актив модда ажратиб олинган эди, бу модда қон плазмасидаги глобулин фракцияларидан бирини парчалайди, натижада *каллидин* гормони ҳосил бўлади, каллидин эса силлиқ мускулларни бўшаштириб, артериал босимни камайтиради ва бу жиҳатдан норадреналин антагонисти ҳисобланади.

Кўп хужайраларда ҳосил бўладиган *брадикинин* полипептиди ҳам томирларни кенгайтиради. Брадикинин терида иссиқлик таъсирида ҳосил бўлиб, бадан исиганда томирларни кенгайтирувчи факторлардан бири ҳисобланади. Брадикинин қон томирларни кенгайтириш билангика қолмай, оғриқ рецепторларининг таъсирловчиси бўлиб, оғриқ сезгисини вужудга келтиради деб фараз қилишади. *Гистамин* ҳам шунга ўхшаш таъсир этади. Терида ҳархил таъсиротлардан кейин, жумладан оғриқ таъсирида, меъдада овқат ҳазм қилиш вақтида ва мускулларда улар ишлаганда гистамин ҳосил булади. Карбонат кислота, сут кислота фосфат кислота ва метаболизмнинг бошқа маҳсулотлари билан бир қаторда гистамин ҳосил бўлиши ишлаётган мускуллардаги артериола ва капиллярларнинг кенгайиш сабабларидан бири бўлиб, уларнинг зўр бўлиб қон билан таъминланишини таъминлайди.

Гистамин оғриқ рецепторларига таъсир этганда, брадикинин каби, оғриқ ва кичиниш сезгисининг пайдо бўлишида иштирок этади. Гистамин капиллярлар деворининг ўтказувчанлигини ошириб, плазмадаги сув ва оксилларнинг тўқимага чиқишига (трансудацияга) ёрдам беради.

Артериолаларни торайтирувчи ва артериал босимни оширувчи моддаларга *серотонин* (5-гидроокситриптами) киради. У нерв тўқимасида, ичакда, эпифизда, ретикуло-эндотелий хужайраларида, қон пластинкаларида ҳосил бўлади.

Серотонин адреналин каби тенг миқёсда таъсир кўрсатади. Марказий нерв системасида нерв импульсларининг ўтишида серотонин иштирок этади, деган фикр билдирилмоқда.

**Бошқа биологик актив моддалар.** Турли физиологик процессларни бошқаришда катнашадиган яна бир қанча тўқима гормонлари ҳам бор. Масалан, жағ ости безлари экстрактида *паротин* деган модда топилган, бу — тоғай тўқимаси трофикасига (озиқ-ланишига), дентин ва суяк тўқимасининг ривожланишига таъсир этади. Киши балоғатга етгунча айрисимон без (тимус) қалқонсимон без билан жинсин безлар фаолиятини сусайтирувчи гормон чиқаради, деган маълумотлар бор.

## 10 ҚҰЗҒАЛУВЧАН ТҰҚИМАЛАРНИНГ УМУМИЙ ФИЗИОЛОГИЯСИ

Барча хужайралар таъсиротларга жавобан физиологик тинчлик ҳолатидан қўзғалиш ҳолатига ўта олади. Аммо «қўзғалувчан тўқималар» термини нерв, мускул ва без тўқималарига нисбатан махсус қўлланилади, бу тўқималардаги қўзғолиш хужайра мембранаси бўйлаб тарқала-диган электр импульсининг юзага келиши билан бирга давом этади.

Қўзғалиш тирик хужайрадаги электр, температура, кимёвий, функционал ва тузилиш ўзгаришларининг мажмуи билан таърифланади. Бу ўзгаришлар орасида биоэлектр ҳодисалари айниқса муҳим аҳамиятга эга.

### Биоэлектр ҳодисалари

#### Қисқача тарихий маълумотлар

Тирик тўқималарда юзага келадиган электр ҳодисалари, яъни «ҳайвон электри» ҳақидаги таълимот XVIII асрнинг иккинчи ярмида вужудга келди. Лейден банки кашф этилиши биланок баъзи балиқлар (электр скат, электр угорь) ўз ўлжасини жуда кучли электр разряди билан шикастлаб, уни кимирлатмай қўйиши тез орада кўрсатиб берилди. Уша вақтдаёқ Ж.- Пристли нерв импульсининг тарқалиши «электр суюқлиги» нинг нерв бўйлаб оқишидан иборат деб фараз қилди. Бертон эса организмда ана шу суюқлиқнинг ортиқчалиги ёки етишмаслиги касалликларнинг келиб чиқиш сабаби деб изохлаб медицина назариясини яратишга уриниб кўрди.

«Ҳайвон электри» ҳақидаги таълимотни Л. Гальвани «Мускул ҳаракатидаги электр кучлари тўғрисидаги трактат» деган машҳур асарида (1791) мунтазам ишлаб чиқишга уриниб кўрди. Гальвани электр машинаси учқунларининг физиологик таъсири, шунингдек момақалдироқ вақтида чакмоқ чакқанда атмосфера электрининг таъсирини ўрганиш билан шуғулланиб, ўз тажрибаларида бақанинг умуртқа поғонаси билан бирлашган кейинги оёқ препаратидан фойдаланди. Гальвани ана шу препаратни балконнинг темир панжарасига мис илмоқ билан осиб қўйиб, бақа оёғи шамолда тебранган вақтда унинг мускуллари панжарага ҳар гал текканда қисқаришига эътибор берди. Гальвани шунга асосланиб, бақанинг орқа миясида вужудга келадиган ва металл ўтказгичлар (илмоқ ва балкон панжараси) орқали оёқ мускулларига ўтадиган «ҳайвон электри» оёқнинг тортиб олинишига сабаб бўлган деб хулоса чиқарди.

Гальвани тажрибаларини А. Вольта такрорлади (1792) ва Гальвани тасвирлаган ҳодисаларни «ҳайвон электри»га йўйиш мумкин эмаслигини аниқлади; Гальвани тажрибаларида бақанинг орқа мияси эмас, балки турли металллар — мис ва темирдан ҳосил бўлган занжир ток манбаи эканлигини кўрсатиб берди. Вольтанинг эътирозига жавобан Гальвани энди металллардан фойдаланмай янги тажриба қилди. Бақанинг орқа оёқ териси шилиб олинса, сўнгра куймич нервнинг илдизлари орқа миядан чиққан жойга яқин шу нерв қирқилса ва сон бўйлаб болдиргача ажратилса, болдирнинг очилган мускулларига ўша нерв ташланганда бу мускуллар қисқаришини Гальвани кўрсатиб берди. Э. Дюбуа-Реймон бу тажрибани «нерв-мускул физиологиясининг чин асосий тажрибаси» деб атади.

XIX асрнинг 20-йилларида гальванометр (мультипликатор) ва бошқа электр ўлчаш асбоблари ихтиро этилгач физиологлар тирик тўқималарда юзага келадиган электр тоқларини махсус физик асбоблар ёрдамида аниқ ўлчаш имкониятига эга бўлишди.

Мускулнинг ташқи юзаси ички қисмига нисбатан мусбат зарядли эканлигини ва потенциалларнинг тинчлик ҳолатига хос бўлган бу фарқи қўзғолиш пайтида кескин камайишини Қ. Маттеучи (1838) мультипликатор ёрдамида биринчи марта кўрсатиб берди. Маттеучи иккиламчи қисқариш тажрибаси деган тажрибани ҳам қилди: қис-қараётган мускулга иккинчи нерв-мускул препаратининг нерви тегизилганда бу пре-паратнинг мускули ҳам қисқаради. Маттеучи тажрибаси шу билан изохладики, қўзғолиш пайтида мускулда рўй берувчи ҳаракат потенциаллари биринчи мускулга тегиб турган нервни қўзғотадиган даражада кучли бўлиб чиқади, бу эса иккинчи мускулнинг ҳам қисқаришига сабаб бўлади.

Тирик тўқималардаги электр ҳодисалари ҳақидаги таълимотни ўтгаи асрнинг 40—50-йилларда Э. Дюбуа-Реймон мукамалроқ ишлаб чиқди. Тажрибаларнинг тех.-ника жиҳатидан бекам-қўстлиги Дюбуа-Реймоннинг алоҳида хизматидир. Дюбуа-Реймон ўзи такомиллаштирган ва физиология эҳтиёжлари учун мослаштирган

галь-ванометр, индукцион аппарат ва қутбланмайдиган электродлар ёрдамида тирик тўқималарнинг тинчлик ҳолатида ҳам, қўзғалиш пайтида ҳам уларда электр потенциал-лар борлигини кўрсатувчи шак-шубҳасиз далиллар келтирди. Биопотенциалларни қайд қилиш (ёзиб олиш) техникаси XIX асрнинг иккинчи ярмида ва XX асрда узлуксизта-комиллашиб борди. Масалан, ўтган асрнинг 80-йилларида Н. Е. Введенский электрофизиологияга доир тадқиқотларда телефонни, Липпман капилляр электрометрни, XX аср-нинг бошларида эса В. Эйнтховен торли гальванометрни татбиқ этди.

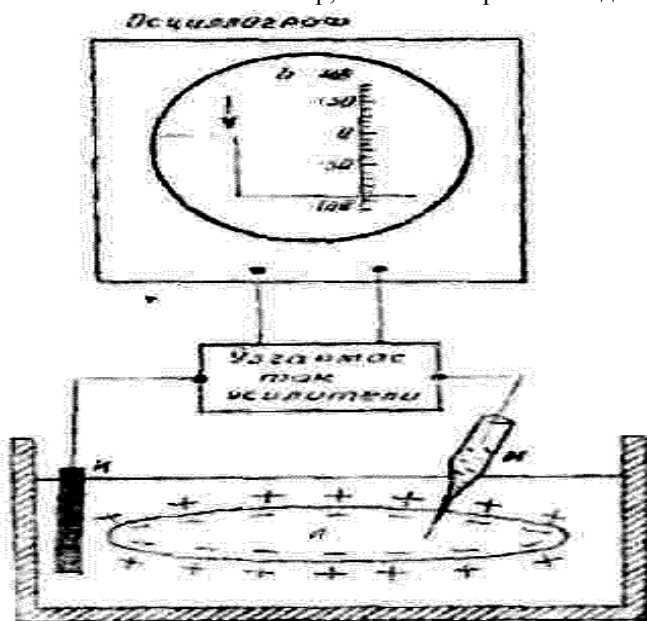
Ҳозирги вақтда электроника тараққий этганлиги туфайли физиология ихтиёрида гоёта мукаммал электр ўлчаш асбоблари бор, улар кам инерцион (*шлейфли осцилло-графлар*) ва ҳатто амалда инерционсиз асбоблар (*электрон-нур трубкалари*) дан иборат. Ўзгарувчан ва ўзгармас токнинг электрон кучайтиргичлари биотокларни керакли даражада кучайтириб беради. Яқка нерв ва мускул ҳужайралари ҳамда нерв то-лаларига электрод улаб потенциалларни олишга имкон берадиган микрофизиологик тадқиқот усуллари ишлаб чиқилди. Бош оёқли моллюскалардан кальмарнинг гигант иерв толалари (аксоплари) ни текшириш шу жиҳатдан алоҳида аҳамиятга эгадир. Бу толалар диаметри 1 мм гача бўлиб, тола ичига ипгичка электродлар киритиш, тур-лук таркибдаги моддаларнинг эритмаларини толага иерфузия қилиш, қўзғалувчан мем-брананинг ион ўтказувчанлигини ўрганиш мақсадида нишонли ионларни татбиқ этиш имконини беради. Биопотенциалларнинг келиб чиқиш механизми ҳақидаги ҳозирги тасаввурлар маълум даражада шундай аксонларни текшириб олинган маълумотларга асосланади.

### Тинчлик потенциалли

Тинчлик ҳолатида ҳужайранинг ташқи юзаси билан протоплазмаси ўртасида 60—90 мВ чамасида потенциаллар фарқи бор, шу билан бирга ҳужайра юзаси протоплазмага нисбатан мусбат электр зарядли бўлади. Бу потенциаллар фарқини *тинчлик потенциалли*, ёки *мембрана потенциалли* деб аташ расм бўлиб кетган. Тинчлик потенциаллини фақат микроэлектродлар ёрдамида аниқ ўлчаш мумкин, бу электродлар ҳужайра ичидаги потенциалларни олишга мўлжалланган.

Микроэлектрод шиша найчадан чўзиб ясалган ипгичка капилляр, яъни микропипеткадан иборат. Микропипетка учининг диаметри тахминан 0,5 мк. Микропипеткага туз эритмаси (3 М KCl) тўлдирилади, эритмага металл электрод ботирилади ва ўзгармас токнинг кучайтиргичи уланган электр ўлчаш асбоби — осциллограф билан бирлаштирилади. Микроэлектрод текшириладиган объект, масалан, мускул устига ўрнатилади, сўнгра эса микрометрик винтли асбоб — микроманипулятор ёрдамида ҳужайра ичига киритилади. Одатдагича ўлчамли иккинчи электрод мускул юзасига тақалади ёки текширилувчи объект ботирилган Рингер эритмасига туширилади (115-расм).

Микроэлектрод                      ҳужайрани  
қопловчи



115-расм. Мускул толасидаги мем-брана потенциаллини (А) ҳужайра ичига киритиладиган микроэлектрод ёрдамида ўлчаш (схема).

*М* — микроэлектрод; *И* — индифферент

электрод. Микроэлектрод мембранаки те-шиб ўтгунча *М* ва *И* ўртасидаги потен-циаллар фарқи нулга тенг бўлганлигини осциллограф экранидаги (В) нур кўрса-тиб турибди. Микроэлектрод мембранани тешиб ўтган пайтда Чстрелка билан кўр-сатилган) потенциаллар фарқи аниқлан-ган, бу фарқ мембрананинг ички томони ташқи юаасига нисбатан манфий электр зарядли эканлигини кўрсатади.

мембранани тешиб ўтиши биланок осциллограф нури бошлангич ҳолатдан дарҳол пастга бурилиб, янги сатҳда қарор топади (115-расм), ва, шу тариқа, ҳужайранинг юзаси билан протоплазмаси ўртасида потенциал ўзгаришини кўрсатиб беради.

Микроэлектрод яхшилаб киритилса, унинг учини мембрана зич ўраб олади ва ҳужайра бир неча соатгача ҳеч бир шикаст кўрмай, яшай ва ишлай олади.

Ҳужайранинг ташқи юзаси билан протоплазмаси ўртасида потенциаллар фарқи борлигини микроэлектродлардан фойдаланмай аниқлаш ҳам мумкин. Бунинг учун нерв ёки мускулни кўндалангига қирқиб, электродлардан бирини нерв ёки мускулнинг тилинган жойига, иккинчисини эса тилинмаган юзасига тақаб қўйиш кифоя. Бу ҳолда электр ўлчаш асбоби тўқиманинг ҳозиргина айtilган қисмлари ўртасида ток (*тинчлик токи*) ўтишини кўрсатади, шу пайт тўқиманинг тилинмаган қисми тилинган жойига иисбатан мусбат электр зарядли бўлиб чиқади. Аммо потенциалларни бундай олиш усули ҳужайранинг тақи юзаси билан протоплазмаси ўртасидаги тўлиқ потенциаллар фарқини ўлчашга имкон бермайди, чунки тўқимани юзадан ўраб турадиган ва ҳужайрааро бўшлиқларда бўладиган суюқлик қайд қилувчи системани шунтлайди, яъни масофани қисқартиради. Шу сабабли тўқиманинг шикастланган ва шикастланмаган қисмлари ўртасидаги потенциаллар фарқи ўлчанганда одатда 30—50 мВ дан ошмайди.

### Тинчлик потенциалининг келиб чиқиши

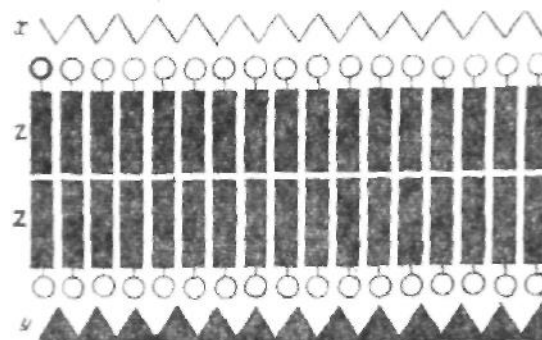
Тинчлик потенциалининг табиатини тушунтириш учун турли назариялар таклиф этилган. Бу проблсма ҳақидаги ҳозирги тасаввурларни биринчи бўлиб яратганлардан бири В. Ю. Чаговецдир. У 1896 йилда, медикстудентвақтидаёқ биоэлектр процессларининг ион табиати ҳақидаги фикрни баён қилди ва шу потенциалларнинг келиб чиқишини изоҳлаш учун Аррениуснинг электролитик диссоциация назариясини татбиқ этишга урииб кўрди. Кейинчалик, 1902 йилда Ю. Бернштейн *мембрана-ион назариясини* олға сурди, бу назарияни А. Ходжкин ва А. Хаксли модификациялаб ва тажрибада асослаб берди (1952), бу назарияни ҳозир кўпчилик тан олади. Мембрана-ион назариясига биноан, биоэлектр потенциаллари ҳужайранинг ичида ва сиртида  $K^+$ ,  $Na^+$ ,  $Cl^-$  ионлари концентрациясининг ҳар хиллигидан ва ташқи мембрана бу ионларни турлича ўтказганлигидан келиб чиқади.

Нерв ва мускул ҳужайраларининг сиртидаги суюқликка нисбатан протоплазмасида калий ионлари 30—50 баравар кўпроқ, натрий ионлари 8—10 баравар камроқ ва хлор ионлари 50 баравар кам.

Тирик ҳужайраларни қопловчи энг юпқа (қарийб 100А) плазматик мембрана ионлар концентрациясининг шу фарқини тез тўғрилаб (бараварлаб) олишга тўсқин ҳисобланади.

Бу мембрананинг тузилиши ҳақидаги тасаввурлар электрон микроскопия, оптик микроскопия, рентген нурларининг диффракцияси ва химиявий анализ методлари билан олинган маълумотларга асосланади. Мембрана фосфолипидларнинг икки қават молекулаларидан таркиб топган, бу қаватлар ичкари томондан оксил молекулалари қавати билан, сиртдан эса мураккаб углеводлар — мукополисахаридларнинг молекулалар қавати билан қопланган деб фараз қилишади. Мембрананинг уч қаватдан тузилганлиги 116-расмда схема тарзида тасвирланган.

Ҳужайра мембранасида жуда ингичка каналчалар — диаметри бир неча ангстрем келадиган «тешиklar» бор. Сув ва бошқа моддаларнинг молекулалари, шунингдек ўлчами тешиklar диаметрига лойиқ келадиган ионлар ўша каналчалар орқали ҳужайра ичига киради ва ундан чиқади. Мембрананинг структура элементларида турли ионлар ушланиб туради, шу туфайли тешик деворлари мусбат ёки манфий зарядли бўлади ва, шу тариқа, тешиklarдан ионларнинг ўтишини қийинлаштиради ёки осонлаштиради. Масалан, мембранада диссоциацияланган фосфат ва карбоксил группаларининг борлиги туфайли нерв толалари



116-расм. Мембрана молекуляр структурасининг схемаси. Бимолекуляр липид қавати Z (фосфолипидларнинг қутблы группалари доирачалар билан белгиланган) ва липидсиз икки моноқават кўрсатилган: ташқи — мукополисахарид қавати — X, ички — оксил қавати — Y (Робертсондан).

мембранаси катионларга нисбатан анионлар анча камроқ ўтказувчан бўлади, деб фараз қилишади. Мембрана турли катионларни ҳам бир хилда ўтказавермайди, бу ўтказувчанлик тўқиманинг турли функционал ҳолатларида қонуний равишда ўзгаради. Тинчлик ҳолатида нерв толаларининг мембранаси  $\text{Na}^+$  ионларига нисбатан K ионларини тахминан 20—100 баравар кўпроқ ўткази, нерв толалари қўзғолганда эса мембранаси калий ионларига нисбатан натрий ионларини кўпроқ ўтказувчан бўлади.

Тинчлик ҳолатида мембрана потенциалининг келиб чиқиш механизмини Берн-штейн — Ходжкин назарияси нуктаи назаридан тушуномқ учун модель тажрибани кўздан кечирайлик. Сунъий ярим ўтказувчан мембрана билан ажратилган идишнинг ўнг ярмига (117-расм) концентрланган  $\text{K}_2\text{SO}_4$  эритмаси тўлдирилади, чап ярмига эса камроқ концентрацияли калий сульфат эритмаси солинади, Идишни ажратиб турган мембрана тешиклари мусбат зарядли К ионларини бемалол ўтказадю, манфий зарядли  $\text{SO}_4^{2-}$  ионларини ўтказмайди. Концентрация тафовути (градиент) борлиги сабабли K ионлари мембрана орқали идишнинг ўнг ярмидан (бу ердаги ионлар концентрацияси  $C_1$  га тенг) чап ярмига (бу ердаги ионлар концентрацияси  $C_2$  га тенг; диффузияланиб ўта бошлайди. Шунга яраша мембрана орқали ўтолмайдиган манфий зарядли ионлар, яъни  $\text{SO}_4$  ионлари идишнинг ўнг ярмида мембрана юзаси олдида тўплана бошлайди. Улар манфий заряди билан K ионларини чап томонда мембрана юзасида электростатик йўл билан ушлаб туради. Натижада мембрана кутбланади; унинг икки юзаси ўртасида потенциаллар фарқи вужудга келади.

Энди идишнинг ўнг ва чап яримларига электродлар туширилса, электр ўлчаш асбоби потенциаллар фарқи борлигини кўрсатади, айни вақтда ионлар концентрацияси камроқ бўлган  $\text{K}_2\text{SO}_4$  эритмаси ионлар концентрацияси каттароқ бўлган калий сульфат эритмасига нисбатан мусбат зарядли бўлиб қолади, чунки мусбат зарядли  $\text{K}^+$  ионлари камроқ концентрацияли  $\text{K}_2\text{SO}_4$  эритмасига кўпроқ диффузияланиб ўтади.

Кўздан кечирилаётган мисолда потенциаллар фарқи ( $E$ ) ни Нернст формуласига мувофиқ қуйидагича ҳисоблаб

$$18^\circ \text{ да } E = 58 \log \frac{C_1}{C_2} \text{ мВ.}$$

чиқиш мумкин:

Тирик нерв толасида ҳам шунга ўхшаш муносабатлар бор деб ҳисоблашга кўп асослар бор, чунки протоплазмадаги K ионлари концентрацияси ташқи эритмадаги K ионлари концентрациясига нисбатан 30 баравар ортиқ, протоплазманинг органик (оксил ва б. қ.) анионлари эса амалда мембранадан ўтмайди.

Физиологик тинчлик ҳолатида мусбат зарядли K ионларининг протоплазмадан ташқи суюқликқа диффузияланиши мембрананинг ташқи юзасига мусбат заряд берса, ички юзасига манфий заряд беради.

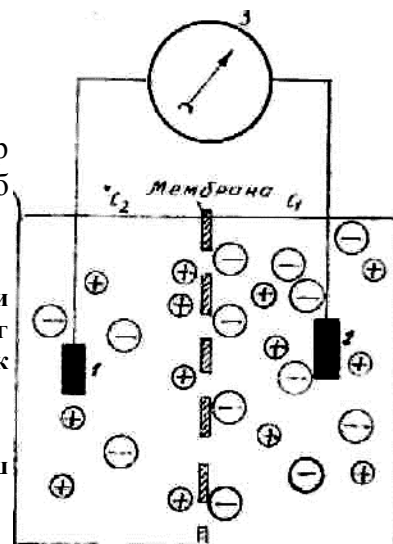
Мускул толаси мембранасининг ташқи ва ички томонлари ўртасидаги потенциаллар фарқи (карийб 90 мВ) нинг Нернст формуласига мувофиқ ҳисоблаб топилган миқдори микроэлектродни ҳужайра ичига киритиб қилинган тажрибаларда ўлчаб топилган миқдорига яқин чиққанлиги юқорида айtilган фикрнинг тўғрилигини кўрсатувчи муҳим далилдир.

Ҳужайранинг ташқи муҳитида  $\text{K}^+$  ионлари концентрациясининг ортиши, бинобарин, мембрананинг иккала томонида K ионлари концентрацияси фарқининг камайиши натижасида тинчлик потенциалининг камайганлиги ҳам аниқланди, шу билан бирга

концентрацияларнинг муайян доирасида бу ўзгаришлар микдор жihatидан Нернст формуласига мувофиқ ҳисоблаб чиқилган микдорга яхши мос келади.

117-расм. Турли концентрациядаги ( $C_1$  ва  $C_2$ )  $K_2SO_4$  эритмаларини ажратиб турувчи сунъий мембранада потенциаллар фарқининг вужудга келиши. Мембрана  $K$  катионларини танлаб ўтказади (кичик доирачалар) ва  $SO_4$  анионларини (катта доирачалар) ўтказмайди.

1 ва 2 — эритмага ботирилган электродлар; 3 — электр ўлчаш асбоби.



Лекин бу тасаввурларнинг тўғрилигини кўрсатувчи энг муҳим, бевосита далилларни А. Ходжкин ва ҳамкорлари (1962) кальмар деган моллюсканинг гигант нерв хужайралари протоплазмасини туз эритмалари билан алмаштириш устидаги тажрибаларида олишди. Диаметри қарийб 1 мм бўлган толадан протоплазмаси секин-аста сиқиб чиқарилди ва толанинг пучайиб қолган қобиғига сунъий туз эритмаси тўлдирилди.

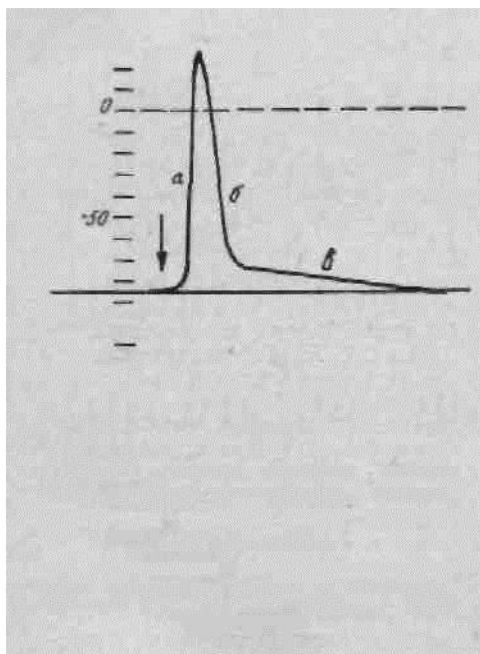
Бу эритмадаги калий ионлари концентрацияси хужайра ичидаги  $K$  ионлари концентрациясига яқин бўлган тақдирда мембрананинг ички ва ташқи томони ўртасидаги потенциаллар фарқи нормал толанинг тинчлик потенциалига тахминан баравар (50—80 мВ) бўлиб чиқди. Ички эритмадаги  $K$  ионлари концентрациясининг камайиши натижасида тинчлик потенциали қонуний равишда камайди ва ҳатто ўзгариб кетди.

$K'$  ионлари концентрациясининг фарқи нерв толасидаги тинчлик потенциалининг микдорини белгилаб берувчи ҳақиқатан ҳам асосий фактор эканлиги шундай тажрибаларда аниқланди.

Тинчлик потенциалининг келиб чиқишида  $K$  ионлари билан бирга  $Na$  ионлари ҳам иштирок этади. Хужайра сиртидаги суюқликда  $Na$  ионлари концентрацияси ортиқроқ бўлиб, ундан протоплазмага диффузияланиб ўтади. Тинчлик ҳолатида мембрана натрий ионларини жуда кам ўтказганлигидан  $Na^+$  ионларининг диффузияси жуда ҳам қийинлашган бўлади. Шунга қарамай  $Na$  ионлари мембрана орқали протоплазма ичига диффузияланар экан, мусбат зарядларини ҳам олиб киради, натижада  $K$  ионларининг хужайрадан диффузияланиб чиқиши туфайли вужудга келадиган тинчлик потенциалининг микдори бирмунча камаяди. Аксари нерв хужайралари ва толаларидаги тинчлик потенциали 90 мВ бўлиш ўрнига 60—70 мВ бўлиши ҳам шу билан изоҳланади. Тинчлик потенциалини фақат  $K^+$  ионлари вужудга келтирганда эди, бу микдор 90 мВ бўлиши керак эди.

Шундай қилиб, нерв толалари ва хужайраларидаги тинчлик потенциалининг микдори вақт бирлигида хужайрадан ташқарига диффузияланиб чикувчи мусбат зарядли  $K$  ионлари сони билан ташқаридан мембрана орқали хужайрага диффузияланиб кирувчи мусбат зарядли  $Na$  ионлари сони ўртасидаги нисбат билан белгиланади. Бу нисбат қанча юқори бўлса тинчлик потенциалининг микдори шунча катта бўлади ва, аксинча.





-100—

**118-расм.** Скелет мускули толасидаги ҳаракат потенциаллари (микроэлектродни ҳужайра ичига киритиб қайд қилинган).  
**а**—деполяризация фазаси; **б**—реполяризация фазаси; **в** — манфий из потенциали.  
 Таъсирот бериш пайти стрелка билан кўрсатилган.

## Ҳаракат потенциаллари

Нерв ёки мускул толасининг бир қисмига етарлича кучли таъсирловчи (масалан, электр тоқюшнинг зарби) билан таъсир этилса, шу қисмида қўзғалиш вужудга келади, унинг энг муҳим кўринишларидан бири мембрана потенциалининг ўзгариши, яъни *ҳаракат потенциалидир*. Ҳаракат потенциаллари икки усултоланнинг ташқи юзасига қўйилган электродлар ёрдамида (*ҳужайра сиртидан олиш*) ва протоплазма ичига киритилган микроэлектродлар ёрдамида (*ҳужайра ичидан олиш*) қайд қилиш мумкин.

Потенциални ҳужайра сиртидан олишда толанинг қўзғолган қисми юзаси секунднинг мингдан бир неча бўлагича келадиган жуда қисқа вақт ичида тинч турган қўшни қисмига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолганини аниқлаш мумкин.

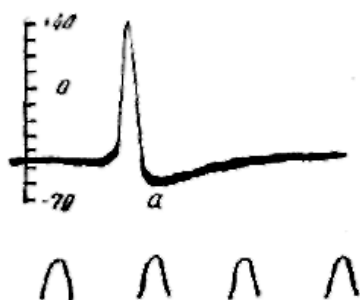
Узоқ вақтгача физиологлар ҳаракат потенциаллари тинчлик даврида мембрананинг ташқи ва ички томонлари ўртасидаги ион потенциаллар фарқининг қисқа вақт йўқолиш натижасидир, холос, деб фараз қилишган эди. Аммо ҳужайра ичига микроэлектродлар жойлаб, потенциаллар фарқини аниқ ўлчаш шуни кўрсатдики, ҳаракат потенциалининг амплитудаси тинчлик потенциалининг миқдорига нисбатан 30—50 мВ ортиқ экан. Бу ортиқликнинг сабаби шуки, қўзғалиш пайтида тинчлик нотеңциали анчайин йўқолиб кетмайди, балки тескари белгили потенциаллар фарқи вужудга келади, шунинг натижасида мембрананинг ташқи юзаси ички томонига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолади.

Скелет мускули толасида ҳужайра ичига микроэлектрод жойлаш йўли билан қайд қилинган ҳаракат потенциаллари 118-расмда кўрсатилган. Бу ҳолда мембрананинг ташқи ва ички

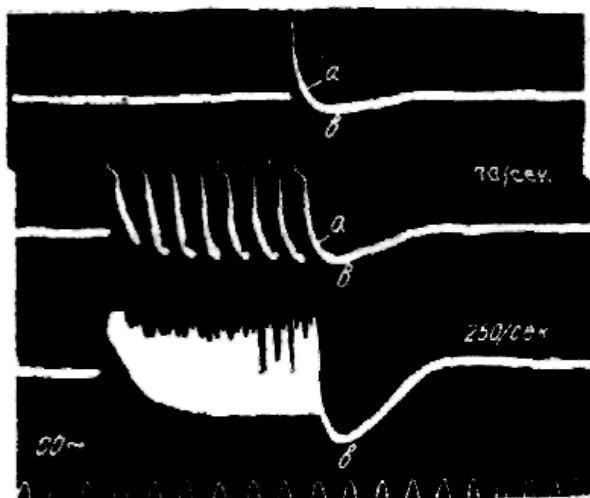
томонлари ўртасидаги потенциаллар фарқи тинчлик ҳолатида 85 мВ ни ташкил этди (мембрананинг ички томонидаги заряд — 85 мВ га тенг). Якка стимул таъсирида (стимул бериш пайти стрелка билан кўрсатилган) мембранадаги потенциаллар фарқи тез пасайиб, нолга тушиб қолди, шундан кейин потенциаллар фарқи яна вужудга келди, лекин у тескари белгилли эди: мембрананинг ички томони ташқи томонига нисбатан мусбат зарядли бўлиб қолди. Потенциалнинг шу ўзгариши 30 мВ га етгач тикланиш процесси бошланди; натижада мембрана потенциали бошланғич миқдорига қайтди.

Ҳаракат потенциалининг эгри чизиғида кўтарилиувчи ва тушувчи фазалар тафовут қилинади. Кўтарилиувчи фазада мембрананинг бошланғич кутбланиши (поляризацияси) барҳам топгани учун бу фаза *деполяризация*, яъни *кутбланишнинг йўқолиши* фазаси деб аталади (118-расмда а); тушувчи фазада мембрананинг кутбланиши тинчлик даражасига қайтади, шунинг учун бу фаза *реполяризация*, яъни *кайта кутбланиш* фазаси деб аталади (118-расмда б).

Нерв ва скелет мускули толаларидаги ҳаракат потенциали 0,1—5 м/сек. доирасида давом этади, айти вақтда реполяризация фазаси деполяризация фазасига нисбатан ҳамisha узокроқ бўлади. Нерв ёки мускул толаси 10 С ° совутилганда ҳаракат потенциали айниқса тушувчи фазасида тахминан 3 барабар узокроқ давом этади.



119-расм. Қальмар гигант аксонининг ҳаракат потенциали — микроэлектродни ҳужайра ичига киритиб, ёзиб олинган (Ходжкин ва Хакслидан). Мусбат из потенциали (а) сезиларли. Расмнинг пастки қисмида вақт белгиси — 1 секундда 500 тебраниш кўрсатилган.



120-расм. Мушукнинг диафрагмал нерв ритмик стимуллар билан қисқа вақт таъсирланганда ундаги из потенциалларининг қўшилиши. Ҳаракат потенциалларининг кўтарилиувчи қисми кўринмайди. Ёзиш манфий из потенциаллари (а) дан бошланади, бу потенциаллар мусбат потенциаллар (б) га ўтади. Юқоридаги эгри чизиқ якка таъсиротга жавобни кўрсатади. Стимуляция частотаси ортиши билан мусбат из потенциали кескин даражада ошади (Гассердан).

## Из потенциаллари

Ҳаракат потенциали одатдагидек *из потенциаллари* билан давом этади. Уларни биринчи марта Д. С. Воронцов қайд қилган (1926), кейинчалик эса Ж. Эрлангер билан Г. Гассер ва бошқалар мукаммал текширган.

Манфий ва мусбат из потенциаллари тафовут қилинади. Манфий ва мусбат из потенциалларининг амплитудаси бир неча милливольтдан ошмайди. Из потенциаллари бир неча миллисекунддан бир неча ўн секундгача ва ҳатто юзлаб миллисекундгача давом этади. Из потенциаллари кўзғалиш тамом бўлгач нерв ва мускул толаларида секин тараққий этувчи тикланиш процесслари билан боғланган.

Ҳаракат потенциали ва манфий из потенциали ўртасидаги ўзаро муносабатларни скелет мускул толасининг ҳаракат потенциали мисолида кўриб чиқиш мумкин. 118-расмда келтирилган ёзувдан кўринадик, реполяризация фазаси узоклиги жиҳатдан тенг бўлмаган икки қисмга ажратилади. Мембрана реполяризацияси дастлаб тез бориб, кейин секинлашади ва тўхтаб қолади. *Манфий из потенциалининг* бошланиши шу пайтга тўғри келади (в). Мембрана бир оз вақт мобайнида қисман деполяризацияланиб қолади, тахминан 15 мсек дан кейингина мембрана потенциали дастлабки миқдор—85 мв гача тўла тикланади. Манфий из потенциалини кўпинча мембрананинг из деполяризацияси деб аташади.

*Мусбат из потенциали* мембрананинг ўта кутбланишида, яъни нормал кутбланишининг кучайишида — (*гиперполяризациясида*) ифодаланади. Бу потенциал миелинсиз нерв толаларида айниқса яққол кўринадик. Масалан, кальмарнинг миелинсиз гигант аксонидида ҳаракат потенциалининг тушувчи фазаси бевосита мусбат из потенциалига ўтади, бу потенциалнинг амплитудаси тахминан 15 мв га етади, фақат кейинчалик мембрана потенциали тинчлик ҳолатидаги (бошланғич) миқдорига қайтади (119-расм).

Миелинли нерв толаларида из потенциалининг ўзгаришлари мураккаброк: манфий из потенциали кўпгина ҳолларда мусбат из потенциали билан алмашинади, сўнгра баъзан янгидан манфий зарядли потенциал вужудга келади, фақат шундан кейингина тинчлик потенциали тўлиқ тикланади.

Нерв бир текис (ритм билан) таъсирланганда из потенциаллари йиғилади (жамланади), шу туфайли уларнинг амплитудаси ва узунлиги ошади (120-расм).

## Ҳаракат потенциали вужудга келишининг ион механизми

Нерв ва мускул толаларида ҳаракат потенциалининг вужудга келиш сабаби шуки, мембрананинг ион ўтказувчанлиги ўзгаради.

Юқорида айтилганидек, тинчлик ҳолатида мембрана натрий ионларига нисбатан калий ионларини ортиқроқ ўтказувчан бўлади. Шу туфайли протоплазмадан ташқи эритмага ўтадиган мусбат зарядли К ионларининг оқими ташқи эритмадан хужайра ичига ўтадиган Na катионларининг оқимидан ортиқ. Шу сабабли, тинчлик ҳолатида мембрананинг ташқи томони ички томонига нисбатан мусбат зарядли бўлади.

Хужайра таъсирланганда мембрана Na ионларини бирданига кўп ўтказувчан бўлади, уларни К ионларига нисбатан тахминан 10 барабар ортиқроқ ўтказиб юборади. Шунинг учун ташқи эритмадан протоплазмага ўтадиган мусбат зарядли Na<sup>+</sup> ионларининг оқими ташқарига ўтадиган К ионларининг оқимига нисбатан анча ортиб кета бошлайди. Шунинг натижасида мембрана қайта зарядланади: ташқи юзаси ички юзасига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолади. Ҳозиргина айтилган ўзгариш ҳаракат потенциалининг эгри чизиғида кўтариловчи тармоқ шаклида, қайд қилинади (*кутбланишининг йўқолиши — деполяризация фазаси*).

Мембрананинг Na ионларини ортиқроқ ўтказиши нерв толаларида жуда қисқа вақт давом

этади, холос. Шундан кейин ҳужайрада тикланиш процесслари рўй беради, натижада мембрана Na ионларини тагин камроқ, K ионларини эса кўпроқ ўтказувчан бўлиб қолади. Мембрананинг натрий ионларини камроқ ўтказишига олиб келадиган процессга Ходжкин *инактивация* деб ном берди. Мусбат зарядли натрий ионларининг протоплазма ичига ўтадиган оқими инактивация натижасида кескин камаяди. Айни вақтда мембрананинг калий ионларини кўпроқ ўтказиши протоплазмадан ташқи эритмага ўтадиган мусбат зарядли калий ионларининг оқимини кучайтириб юборади. Шу икки процесс натижасида мембрана қайта кутбланади, ташқи юзаси яна мусбат зарядли, ички юзаси эса манфий зарядли бўлиб қолади. Бу ўзгариш ҳаракат потенциалининг эгри чизигида тушувчи тармоқ шаклида қайд қилинади (*қайта кутбланиш фазаси*).

Из потенциаллари мембрананинг Na ва K ионларини кўпроқ ёки озроқ ўтказувчанлиги билан ҳам боғланган. Масалан, ҳаракат потенциали тамом бўлгач мембрана K ионларини бир неча вақтгача бошланғич миқдордан кўра ортиқроқ ўтказиб туриши сабабли мусбат из потенциали келиб чиқади деб қабул қилинади. Протоплазмадан чикувчи K ионлари оқимининг кучайиши эса мембрана потенциалининг ортишига, яъни мембрананинг из гиперполяризациясига олиб келади.

Ҳаракат потенциали тамом бўлгач мембрананинг Na ионларини бир неча вақт мобайнида бошланғич миқдордан кўра ортиқроқ ўтказиб туриши сабабли манфий из потенциали келиб чиқса керак.

Ҳаракат потенциали келиб чиқишининг натрий назариясини А. Ходжкин, Б. Катц ва А. Хаксли 1952 йилда таклиф этган. Ҳаракат потенциалининг амплитудаси ташқи эритмадаги натрий ионлари концентрациясига бевосита боғлиқ эканлиги шу назарияни тасдиқловчи муҳим далиллардан биридир.

Сунъий туз эритмалари билан перфузия қилинадиган гигант нерв толалари устидаги тажрибаларда бу тасаввурларнинг тўғрилигини тасдиқловчи янги муҳим маълумотлар олинди. Аксоплазма калий ионларига бой туз эритмаси билан алмаштирилганда тола мембранаси тинчлик потенциалини нормал миқдорда сақлаш билангина қолмай, нормал амплитудадаги юз минглаб ҳаракат потенциалларини ҳам узок вақт вужудга келтириб туриши аниқланди.

Ҳужайра ичидаги эритмада K ионлари қисман Na ионлари билан алмаштирилса ва ташқи муҳит билан ички эритма ўртасидаги Na концентрациялари фарқи шу тариқа камайтирилса, ҳаракат потенциаллар кескин даражада камаяди. K ионлари бутунлай Na ионлари билан алмаштирилса, тола ҳаракат потенциалларини вужудга келтириш қобилятидан мутлақо маҳрум бўлади.

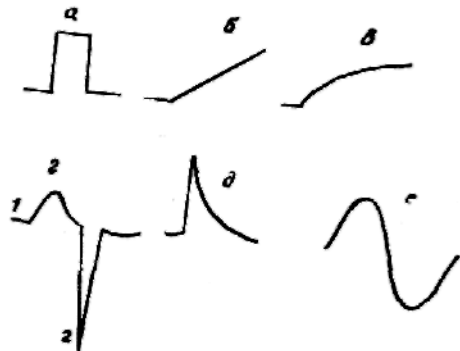
Бу тажрибалар тинчлик ҳолатида ҳам, қўзғолиш ҳолатида ҳам потенциалнинг чиндан ҳам ташқи мембранада ҳосил бўлишига ҳеч шубҳа қолдирмайди. Тола ичидаги ва сиртидаги Na ва K ионлари концентрациясининг фарқи тинчлик потенциали билан ҳаракат потенциалини вужудга келтирадиган электр ҳаракатлантирувчи куч манбаи эканлиги равшан бўлиб қолмоқда. Ҳужайра мембранасининг ион ўтказувчанлиги ўзгариши сабабли ҳаракат потенциали вужудга келади.

## ТАЪСИР ЭТИШ ҚОНУНЛАРИ

Мембранадан натрий ионларининг ўтишини оширадиган ҳар қандай агент қўзғалувчан тўқиманинг таъсирловчиси ҳисобланади.

Электр токи, механик таъсирлар (чимчилаш, уриш, қирқиш), қаттиқ совутиш ёки иситиш, турли кислоталар, ишқорлар, концентранган туз эритмалари ва ҳоказолар нерв ҳамда мускултолаларининг таъсирловчилари бўла олади.

Юқорида кўрсатилган ҳамма таъсирловчилар орасида электр токи алоҳида ўрин тутати, чунки, биринчидан, уни куч, давомлилиги ва ортиб бориш тиклиги жиҳатдан осон ва аниқ



121-расм. Турли шаклдаги электр стимуллари.

а — тўғри бурчак шаклидаги ток зарби; б — чизик шаклида охиб борувчи ток; в — экспоненциал тарада охиб борувчи ток; г — токни улагандаги (1) ва узгандаги (2) индукцион зарблар; д — конденсатор разряди; е — синусоидал ток.

дозалаш мумкин, иккинчидан, у тирик тўқимага шикаст етказмайди, кўзғалишни вужудга келтириш учун кифоя қиладиган кучларида таъсири тез ва тўла қайтиб кетади. Кўзғалувчан тўқималарга электр токининг таъсирини ўрганиш физиология учун катта диққатга сазовордир, чунки тўқиманинг кўзғалган ва тинч турган қисмлари ўртасида вужудга келадиган локал (махаллий) электр токлари перв ва мускуллардан кўзғалишнинг ўтишига имкон беради.

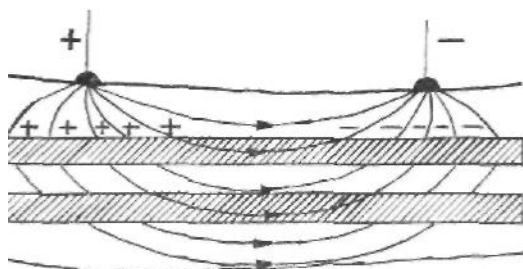
Лаборатория шароитида ва баъзи клиник тадқиқотларни ўтказишда нерв ва мускулларга таъсир кўрсатиш учун турли формадаги: тўғри бурчак, синусоидал, чизикли ва экспоненциал ошувчи, индукцион зарблар, конденсатор разрядлари ва ва шунга ўхшаш электр стимуллари қўлланилади (121-расм). Стимуллarning ҳамма

турларида электр токининг таъсир этиш механизми асос эътибори билан бир хил, лекин тўғри бурчак шаклидаги узгармас токдан фойдаланилганда бу механизм равшонроқ кўринади. Таъсирловчи кўзғалишни вужудга келтирмоғи учун кучи, давомлиги ва ортиб бориш тиклиги етарли бўлиши лозим.

Шу параметрларда ҳар бириинг аҳамиятини лоҳида — алоҳида кўриб чиқайлик.

### Таъсирот бўсағаси

Кўзғалувчан тўқимада ҳаракат потенциални вужудга келтириш учун зарур бўлган энг кам таъсирот кучи *таъсирот бўсағаси* деб аталади. Бўсаға миқдоридан кучсизроқ



122-расм. Тўқима ташқи (ҳужайрадан ташқари) электродлар орқали таъсирланганда унда токнинг тармоқланиши. Мускул толалари штрих чизиклар билан кўрсатилган, уларнинг орасида — ҳужайрааро ёриқлар (схема).

бўлган

бўсаға миқдоридан кучлироқ булган стимуллар эса *ўта бўсаға (бўсагадан юқори) стимуллар* деб аталади.

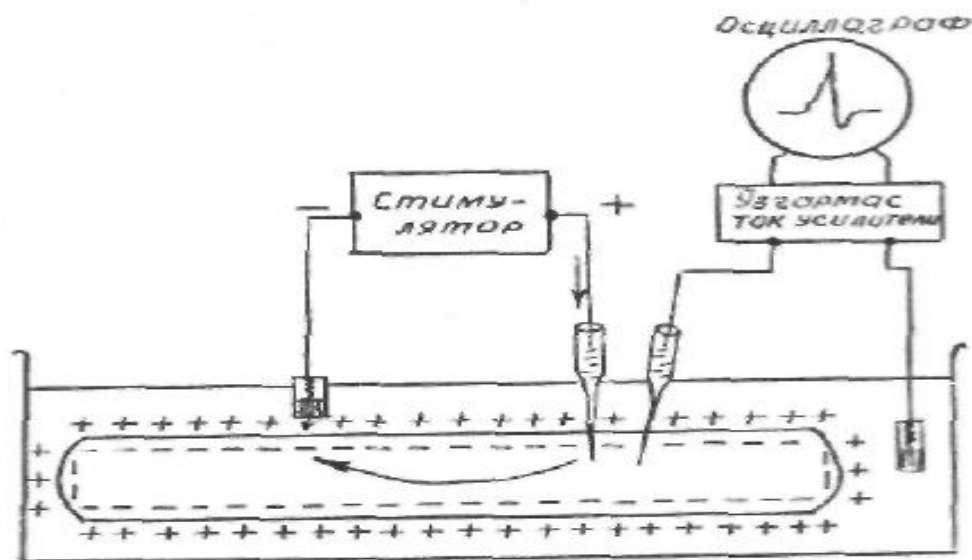
Электр токидаи таъсирловчи сифатида фойдаланилганда бўсағани ток кучи еки кучланиш бирликларида ифодалашади.

Бўсағанинг абсолют миқдори тўқиманинг хоссаларига ва физиологик ҳолатига, шунингдек таъсирот бериш усулига боглиқ.

Электр токини тўқимага туташтиришда икки усул бор: ҳужайра сиртига туташ-тириш ва ҳужайра ичига киритиш. Биринчи усул, иккала электродни таъсирланадиган тўқима юзасига жойлаштиришдан иборат. Ток тўқимага анод соҳасидаи кириб, катод соҳасидан чиқиб кетади (122-расм). Бу усулнинг камчилиги шуидаки, ток анчагина тармоқланади: токнинг фақат бир қисми ҳужайра мембранасидан ўтади, бир қисми эса ҳужайрааро бўшлиқларга киради. Шунга кўра, таъсирлашда кўзғалиш вужудга кели-ши учун ҳақиқатда зарур миқдо-ридан кўпроқ ток кучи олиш за-рур бўлиб қолади.

стимуллар *бўсагадан паст стимуллар* деб, *ўта бўсаға (бўсагадан юқори) стимуллар* деб аталади.

Таъсирлашнинг иккинчи усули аниқроқ бўлиб, унда ҳужайра ичига электрод киритилади. Учининг диаметри тахминан  $0,5\text{ мк}$  бўлган микроэлектрод ҳужайрага киритилади, иккинчи—оддий электрод эса тўқима юзасига тақалади (123-расм). Бу ҳолда туташтирилган токнинг ҳаммаси ҳужайра мембранасидан ўтади, шунга кўра таъсирот бўсағасининг миқдорини аниқ билса бўлади: турли ҳужайраларда таъсирот бўсағаси  $10^{-7}$ — $10^{-9}\text{ а}$  доирасида бўлади. 123-расм-да кўрсатилгандек, ҳужайра ичига таъсирот бериш билан бирга потенциаллар одатда ҳужайра ичидаги иккинчи электрод орқали қайд қилиб турилади.



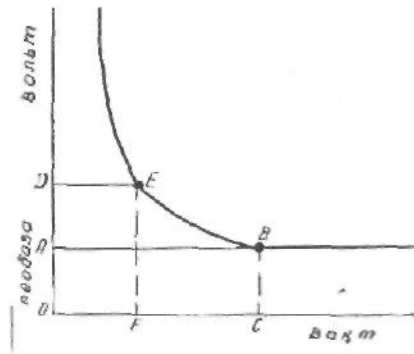
123-расм. Таъсир этиш ва ҳужайра ичига киритиладиган микроэлектродлар орқали потенциалларни ажратиш олиш (изоҳи текстда).

### Таъсиротнинг фойдали вақти

Тарқалувчи кўзғалишни вужудга келтирмоқ учун тўқимага электр токи таъсир этиб турадиган минимал вақт токнинг кучланишига ва кучига тесқари пропорционалдир.

Абсцисса ўқига электр стимул (масалан, ўзгармас ток зарби)нинг таъсир этиши учун минимал зарур вақт миллисекундлар ҳисобида, ордината ўқига эса ток кучланиши ёки кучи қўйилса, *куч — вақт эгри чизигини* оламиз. Бу эгри чизиқни Л. Гоорвсг, Г. Вейсс, Л. Лапик, сўнгги вақтда эса Д. Н. Насонов ва ҳамкорлари турли нервлар ва мускуллар устидаги тажрибаларда мукаммал ўрганишган (124-расм).

Уша эгри чизиқни кўздан кечириш аввало шуни кўрсатадики, бир қадар минимал куч ёки паст кучланишли ток қанча узоқ таъсир этмасин, кўзғалишга сабаб бўлмайди. Кўзғалишни вужудга келтира оладиган минимал ток кучи (ёк кучланиш) ни Л. Лапик *реобаза* деб атаган (*ОА* ординатаси). Ҳаракат потенциалини вужудга келтириш учун бир реобазага тенг



124-расм Куч—вақт эгри чизиги  
(изоҳи текстда).

ток берилган- да зарур бўладиган минимал вақт (ОС бўлаги) *фойдали вақт* термини билан белгиланади. Бу ерда токнинг таъсир этиш вақтини янада ошириш ҳаракат потенциалини вужудга келтириш учун аҳамиятсиз (бефойда) эканлигини таъкидлаш учун «фойдали» сўзи ишлатилган.

Токни кучайтириш таъсиротнинг минимал вақтини, қисқартишга олиб келади, аммо ток кучини беҳад (чегарасиз) кучайтириб бўлмайди. Эгри чизикдан кўринадик, жуда қисқа стимулларда куч — вақт эгри чизиги ординаталар ўқига параллел бўлиб қолади. Бундан англашиладики, шундай қисқа муддатли таъсиротларда таъсир кучи ҳар қанча катта бўлса ҳам, кўзғалиш келиб чикмайди.

Куч — вақт эгри чизиги *тенг томонли гипербола* шаклида бўлиб, куйидаги эмпирик формула билан тасвирлаиши мумкин:  $I = a/t + b$ ,

бу ерда  $I$  — ток кучи,  $t$  — ток кучининг таъсир этиш вақти,  $a$  ва  $b$  — тўқиманинг хоссалари билан белгиланадиган доимий миқдорлар.

Фойдали вақт (ОС бўлаги) ни аниқлаш амалда қийин, чунки реобаза миқдори муттасил равишда оз-оздан ўзгариб туради, бу ўзгаришлар эса тинчликда мембрананинг функционал ҳолатидаги ўзгаришларни акс эттиради. Шу сабабдан Л. Лапик (1909) бошқа шартли миқдорни таклиф этди ва уни хронаксия деб атади. *Хронаксия* — икки реобазага тенг электр токи тўқимага таъсир этиб турганда уни кўзғатиш учун зарур бўлган минимал вақт {ОД} дир. Стимул таъсир этиб турганда кўзғалишнинг вужудга келиш тезлигини фойдали вақт ва хронаксия кўрсатиб беради.

124-расмда келтирилган эгри чизикда хронаксия абсциссанинг  $OF$  бўлагига мос келади. Кўриниб турибдики, стимул кучи икки ҳисса реобазага тенг бўлганда олинган  $E$  нуктаси эгри чизикнинг тик кўтарилган жочда, шу сабабли бу нуктани аниқ белгилаш мумкин. Хронаксияни аниқлаш учун *хронаксиметрлар* доган махсус асбоблар ишлатилади.

Куч — вақт эгри чизиклари одам ва иссиққонли ҳайвонларнинг турли-туман тўқималарида, масалан, нерв ва муокулларида, бақа меъдасида, чиғаноқли шиллиқ қурт оёғида ва бошқаларда ҳамиша бир шаклда бўлиши тажрибаларда аниқланди. Улар фақат миқдор жиҳатидан фарқ қилади: умуртқали ҳайвонларнинг нерв ва муокул толаларида хронаксия секунднинг мингдан ва ўн мингдан бир неча бўлагича вақт билан ўлчанади, суст тўқималар деган тўқималарда, масалан, чиғаноқли шиллиқ қурт оёғининг ёки бақа меъдасининг мускул толаларида эса секунднинг юздан бир неча бўлагича вақт билан ўлчанади.

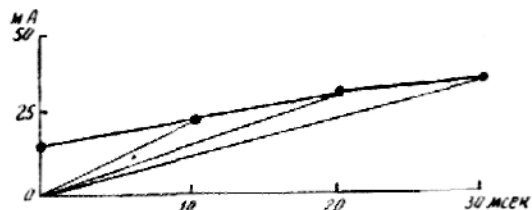
Бу фактлар тадқиқотчиларни қўзғолувчан тўқималар бир-биридан вақт константаси билан фарқ қилади деган хулосага олиб келди.

Хронаксияни аниқлаш — *хронаксиметрия* экспериментдагина эмас, клиник практикада ҳам расм бўлди (А. Бургиньон, Ю. М. Уфлянд ва бошқалар), Жумладан, невропатолог мускул хронаксиясини ўлчаб, ҳаракатлантирувчи нерв толаларининг шикастланганини аниқлай олади. Гап шундаки, мускулга электр стимул таъсир этганда мускулдаги нерв толалари ва уларнинг охириларида ҳам ток ўтади. Нерв толаларидаги таъсирот бўсағаси ва хронаксия мускул толалариникига нисбатан камроқ. Шу сабабли мускул таъсирланганда кўзғалиш аввал нерв толаларида пайдо бўлиб, улардан мускул толаларига ўтади. Бундан

англашиладики, одамдаги яормал мускул хронаксиясини аниқлашда шу мускулдан ўтган нерв толаларининг хронаксияси ўлчанади. Нерв шикастланганда ёки мускулга тола берувчи нервнинг орқа миядаги ҳужайралари нобуд бўлганда, нерв толалари айнийди (дегенерация), унда мускулга стимул берилганда мускул толаларининг кўпроқ давом этувчи хронаксияси аниқланади.

### Таъсирот кучининг ортиб бориш тиклиги- Аккомодация ҳодисалари

Нерв ёки мускул таъсирланишининг бўсаға миқдори стимулнинг қанча вақт таъсир этишигагина эмас, балки стимул кучининг ортиб бориш тиклигига ҳам боғлиқ. Таъсирот бўсағаси тўғри бурчак шаклидаги ток зарбларида энг кам миқдорда бўлади, бундай ток зарблари кучининг;максимал даражада тез ошиб бориши билан таърифланади. Тўғри бурчак шаклидаги ток зарблари ўрнига чизик ёки экспоненциал равишда ошиб борувчи етимуллар татбиқ этилса, бўсағалар каттароқ бўлиб чиқади, ток кучи қанча секин ошиб борса, бўсағалар ўшанча кўпроқ ошиб боради (125-расм).



125-расм. Нерв толаси аккомодациясининг эгри чизиклари (чизик шаклида ошиб борувчи тоқлар ёрдамида ўлчаб олинган).

Ток кучининг ошиб бориш узунлиги абсциссалар ўқиға, бўсағаларнинг миқдорлари (миллиамперлар ҳисобида) ординатаға қўйилган. Ингичка чизикларнинг абсциссалар ўқиға орғиши стимулларнинг ортиб бориш тиклигига мос келади.

Токнинг ошиб бориш тиклиги бир қадар минимал миқдордан пастрок камайганда ток қайси охириги кучигача оширилмасин, ҳаракат потенциали умуман пайдо бўлмайди. Бунинг сабаби шуки, таъсирот кучи оширилган вақтда тўқимада актив ўзгаришлар рўй бериб улгуради, бу ўзгаришлар эса бўсағани ошириб, қўзғалишнинг келиб чиқишига тўсқинлик қилади.

Қўзғалувчан тўқиманинг секин ошиб борувчи таъсиротга шундай мослашиш ҳодисаси *аккомодация* деб аталади. Аккомодация тезлиги қанча юқори бўлса, таъсирловчи кучидан маҳрум бўлмаслик учун стимул ўшанча тик ошиб бориши керак.

Қўзғалувчан тўқималарга электр токи таъсир этгандагина эмас, механик, термик ва бошқа таъсирловчилар қўлланилганда ҳам аккомодация келиб чиқади. Масалан, нервга таёқча тез урилганда нерв қўзғалади, нервга шундай таёқча секин босилганда эса қўзғалиш келиб чиқмайди. Ажратиб олинган нерв толасини жуда тез оовутиб қўзғатиш мумкин, нерв толаси сскин-аста совутилганда эса қўзғалиш келиб чиқмайди.

Лаборатория шароитида аккомодацияни ўлчаш учун чизикли ёки экспоненциал тарзда ошиб борувчи тоқлар қўлланилади (121-расм, б, в га қаралсин). Таъсир этувчи стимул ток ортиб боришининг қайси минимал тиклигида ҳаракат потенциалини вужудга келтириш қобилятини ҳали сақлаб тура олса, ўша минимал (энг кам) тиклиги аккомодациянинг тезлик кўрсаткичи ҳисобланади. Ток ошиб боришининг шу минимал тиклиги *минимал градиент*, ёки *критик оғиш* деб аталади. Минимал градиент ё абсолют миқдор— $мА/сек$  ёки нисбий бирлик —  $реобаза/сек$  ларда ифодаланади. Айни вақтда реобаза тўғри бурчакли ток билан ўлчаниб, кейин таъсирот кучидан маҳрум бўлмаслик учун токнинг секундига неча реобаза ортиши кераклиги ҳисоблаб чиқилади. Қўзғалувчан турли тўқималарнинг аккомодация тезлиги кенг кўламда ўзгариб туради. Иссиққонли ҳайвонларда ҳаракатлантирувчи нерв толаларининг аккомодация тезлиги ҳаммадан юқори. Сезувчан толалар аккомодация тезлигининг камроқ эканлиги билан таърифланади. Юрак мускули, ичак, сийдик йўллари, меъда (яъни автоматик активликка мойил бўлган барча органлар) даги силлик мускулларнинг толаларида аккомодация тезлиги жуда кам.

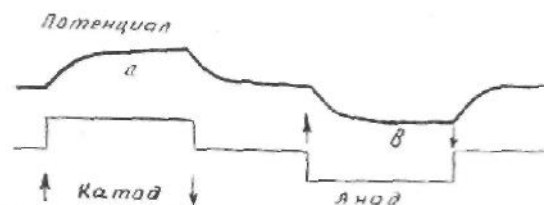
### Таъсиротнинг қутб қонуни

Узгармас электр токи қўзғалувчан тўқимага *қутбий таъсир* кўрсатади. Бу таъсир шундан иборатки, ўзгармас ток занжири уланганда нерв ёки мускулда қўзғалиш ҳамиша фақат катод остида, занжирни узиш пайтида эса фақат анод остида пайдо бўлади. Бу ҳодисаларни кашф этган Э. Пфлюгер уларни қуйидаги тажрибада исбот этди: Пфлюгер нервнинг бир бўлагини электродлардан бири остида нобуд қилди, иккинчи электродни эса



нервнинг шикастланмаган қисмига ўрнатди. Катод нервнинг шикастланмаган қисмига текканда қўзғалиш токнинг уланиш пайтида келиб чиқди: катод нервнинг шикастланган қисмига ўрнатилса, анод эса нервнинг шикастланмаган жойида турса, қўзғалиш токни узиш пайтидагина келиб чиқди. Токни узиш пайтида, яъни анод остида қўзғалиш юзата келадиган пайтда таъсирот бўсағаси токни узиш пайтига, яъни катод остида қўзғалиш вужудга келадиган пайтга нисбатан анча юқори бўлади.

Пфлюгер қўзғалишнинг келиб чиқишини таъсирланаётган нервдан тола олувчи мускулнинг қисқаришига қараб фикр юритди. Кейинчалик таъсиротнинг кутб қонуни деган ифодада яқунланган бу ҳодисалар бевосита ҳам тасдиқланди, бунда тўқиманинг ўзгармас ток кутбларига бевосита тақалган жойидаги ҳаракат потенциаллари ёзиб олинди. Электр токининг бу таъсир механизмини ўрганиш учун ҳозир нерв ва мускул толаларига электр токи билан таъсир этиб, улардаги электр потенциаллари ҳужайра ичидаги



126-расм. Бўсагадан паст кучсиз ток нерв толасидан ўтганда катод остидаги мембрана деполяризацияси (а) ва анод остидаги гиперполяризация (б). Токни улаш ва узиб қўйиш пайтлари ↓ ва ↑ стрелкалари билан кўрсатилган.

микроэлектродлар ёрдамида олинади (123-расм). Катод мембрананинг ташқи юзасига тегиб турса, анод эса ҳужайранинг ичида бўлса, фақат шундагина ҳаракат потенциалининг келиб чиқиши аниқланди. Кутблар тесқари жортлашганда, яъни анод ташқарида ва катод ичкарида бўлса, ток кучи ҳар қанча бўлса ҳам, у уланганда қўзғалиш келиб чиқмайди.

Бу ҳодисанинг сабабини тушуниш учун ўзгармас электр токи таъсирида мембрана потенциалининг ўзгаришларини кўздан кечирайлик.

### Катод ва анод остида мембрана потенциалининг пассив ўзгаришлари

Нерв ёки мускул толасидан электр токининг ўтиши аввал мембрана зарядининг ўзгаришларига сабаб бўлади.

Мусбат кутб — анод тўқима сиртига уланганда мембранаинг ташқи томонидаги мусбат заряд ошади, яъни ўта кутбланиш — *гиперполяризация* рўй беради, манфий кутб — катод тўқима сиртига уланганда эса мембрананинг ташқи томонидаги мусбат заряд камаяди, яъни кутбланиш йўқолади — *деполяризация* келиб чиқади (126-расм).

Ток уланганда ҳам, шунингдек узилганда ҳам нерв толасининг мембрана потенциалининг ўзгаришлари бир лаҳзада вужудга келмаслиги ва йўқолмаслиги, балки секин-аста экспоненциал эгри чизиқ бўйлаб тараккий этиши 126-расмда кўрсатилган. Бунинг боиси шуки, тирик ҳужайранинг ташқи юза мембранаси конденсатор хоссаларига эга (В. Ю. Чаговсц). Мембрананинг ташқи ва ички юзалари шу «тўқима конденсатори»нинг обкладкалари бўлиб, анчагина қаршиликка эга бўлган липоидлар қавати эса диэлектрик бўлиб хизмат қилади. Мембранада ионлар ўта оладиган тешиклар борлиги учун бу қаватнинг қаршилиги идеал конденсатордагига ўхшаш чексиз бўлмайди. Шу сабабли, ҳужайранинг юза мембранасини одатда параллел уланган қаршиликли конденсаторга ўхшатишади, бундай конденсаторда эса зарядлар камайиши мумкин (127-расм).

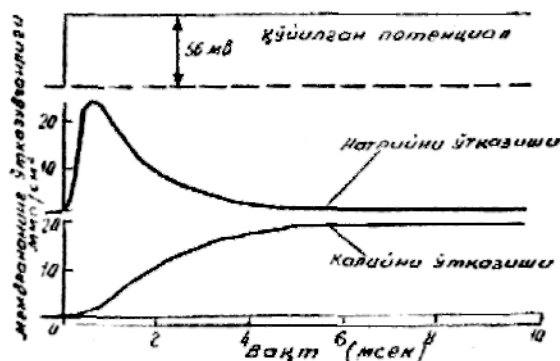
Ток уланганда ва узилганда мембрана потенциалининг ўзгариш тезлиги мембрананинг сигимига ( $C$ ) ва қаршилигига ( $R$ ) боғлиқ. Бу микдорларнинг кўпайтмаси ( $RC$ ) мембрананинг доимий вақти деб аталади. Муайян ток кучида потеициал қанча тез ошса, бу кўпайтма ўшанча кам бўлади ва, аксинча, потенциалнинг ортиш тезлиги қанча кам бўлса  $RC$  микдори ўшанча катта бўлади.

Ўзгармас ток катоди билан аноди нерв толасига бевосита уланадиган жойда мембрана потенциали ўзгариб қолмайди. Бу ўзгаришлар кутблардан бирмунча нарида ҳам рўй беради,

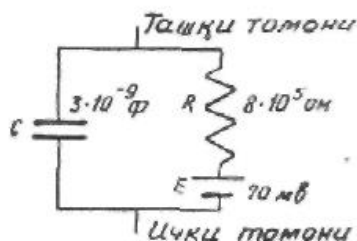
лекин фарқи шуки, катод билан аноддап узоқлашган сайин потенциалнинг ўзгариш миқдори секин-аста камайиб боради.

Кутблар яқинида потенциалнинг шундай ўзгаришлари *электротоник ўзгаришлар* деб аталади. Катоднинг тўқимага тақаладигап жойида потенциал ўзгаришларини *катэлектротоник ўзгаришлар*, аноднинг тўқимага тақаладиган жойидаги потенциал ўзгаришларини эса *анэлектротоник ўзгаришлар* деб юритишади.

Мембрана потенциалининг катэлектротоник ва анэлектротоник ўзгаришлари кўзгалувчан тўқиманинг унга берилган токка актив жавоб қайтариши билан боғланган эмас. Улар соф физик табиатли бўлади, шу сабабли уларни актив ўзгаришлардан тафовут қилиб,



128-рәсм. Мембрана ўзгармас ток таъсирида деполяризацияланганда натрий ва калий ионларини ўтказувчанлигининг ўзгариши. Мембрана потенциал (юқорида) 56 мВ қадар силжиган.



127-рәсм. Мембрананинг электр хоссаларини гавдалантирадиган энг оддий электр занжир.

$R$  — қаршилик;  $C$  — сирим;  $E$  — тинчликда мембрананинг электр юратувчи кучи.  $R$ ,  $C$  ва  $E$  нинг мотонейронга тегишли ўртача қийматлари келтирилган.

по тенциалнинг *пассив* ўзгаришлари деб аташ расм бўлиб кетган. Мембрананинг актив ўзгаришлари — актив деполяризацияси ва актив гиперполяризацияси кўзғалиш пайтида келиб чиқади ва шу мембранадан ўтадиган Na ва K ионлари миқдорининг (мембрана ион ўтказувчанлигининг) ўзгаришига алоқадор бўлади.

### Таъсиротда мембрана ион ўтказувчанлигининг ўзгариш динамикаси

Анод остида мембрана потенциалининг ортиши (*пассив гиперполяризация*) ҳатто ток кучи катта бўлганда ҳам мембрана ион ўтказувчанлигининг ўзгариши билан давом этмайди. Шу сабабли ўзгармас ток уланганда анод остида кўзғолиш келиб чикмайди. Бунга қарама-қарши ўлароқ, катод остида мембрана потенциалининг камайиши (*пассив деполяризация*) дастлаб мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлигини қисқа вақт ошириб туради, кейин эса мембрананинг калий ионларини ўтказувчанлигини секин-аста оширади (128-

расм).

Мембрананинг Na ионларини ўтказувчанлиги сал ошганлигининг дастлабки белгилари бўсага микдорининг 50—80 процентига тахмиан барабар келувчи ток кучида аниқлана бошлайди.

Ток кучи ошиб, бўсага микдorigа яқинлашган сайин мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги ошаверади, ниҳоят, токнинг бўсага кучида ҳаракат потенциали келиб чиқади.

Мембрананинг Na ионларини ўтказувчанлиги ортиши бўсага таъсиротда дарҳол максимал микдорга етмайди. Дастлабки пайтда мембрананинг катод остидаги деполяризацияси

мунча

Деполаризация

↑

Хужайра ичига ўтувчи натрий ионлари оқимининг кучайиши

Мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги ортиши

↓

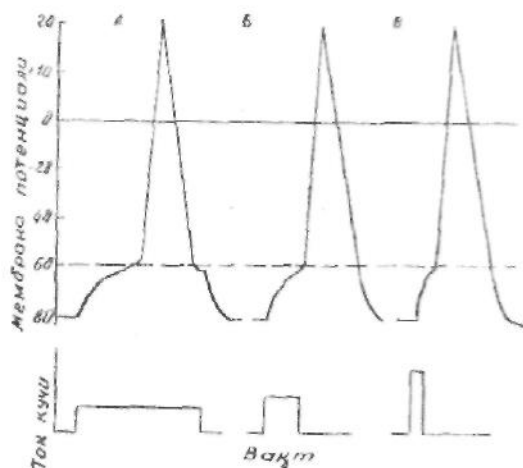
мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлигини бир кам оширади. Лекин шу

ўзгариш таъсирида протоплазмага мусбат зарядли Na ионлари ўта бошлаши билан мембрана деполяризацияси кучаяди, бу эса мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлигини анча оширади ва, бинобарин, янада деполяризацияга сабаб бўлади. Бунинг натижасида эса мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги янада ошади ва ҳоказо.

Лавинага ўхшаш ошиб боровчи бу доиравий процесс *регенератив* (яъни ўз ўзидан янгиланувчи) *деполяризация* деб аталади. Бу процессни схема тарзида қуйидагича тасвирлаш мумкин.

Деполаризацияда мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги нима сабабдан ортиши ҳозирча маълум эмас Кўпроқ тарқалган тасаввурлардан бирига мувофиқ, тинчлик ҳолатида Na<sup>+</sup> ионларини хужайрага ўтказадиган мембранадаги тешиклар йирикроқ Ca<sup>2+</sup> ионлари учун ёпик («беркилиб қолган») бўлади. Айни вақтда мембрананинг ташқи ва ички томони ўртасидаги потенциаллар фарқи (тинчлик потенциали) Ca<sup>2+</sup> ионларини ўша тешикларда ушлаб туради. Таъсирловчи мембранани деполяризация қилгач Ca<sup>2+</sup> ионлари тешиклардан чиқиб, Na ионларига шу тарика йўл бўшатиб беради.

Юқорида айтилганидек, мембрананинг натрий ионларини ортиқроқ ўтказиши миллисекунднинг факат ўндан бир неча бўлагича давом этади. Кейинчалик мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги камаяди, энди деполяризациянинг янгидан кўчайиши бу ўтказувчанликни тагин ошира олмайди. Бунинг сабаби шуки, мембранада *инактивация* деган махсус актив процесс тараккий этади. Инактивациянинг табиати аниқланган эмас. Мембрананинг структура элементларидаги қандайдир химиявий ўзгаришлар, эҳтимол, ундаги оксил-липоид комплексларининг узоқ деполяризация натижасида қайта қурилиши инактивацияга асос



129-расм. Таъсир этувчи ток катоди остида мембрана потенциалининг ўзгариши. Деполаризациянинг критик даражаси пунктир чизик билан кўрсатилган. Таъсир этиб, А, Б ва В жавобларини юзага чиқарган стимуллар пастда кўрсатилган.

бўлади, деб фараз қилиш учун баъзи сабаблар бор.

Температура пасайганда инактивация тезлигининг кескин камайгаиши, шунингдек мислинланган нерв толаларида оксилларнинг сульфгидрил группаларини блокада қилувчи Ni<sup>2+</sup>, Co<sup>2+</sup>, Cd ионларининг

инактивацияга тўсқинлик қила олиши шундан гувоҳлик беради.

Хужайранинг натрий ионларини ўтказувчанлигининг инактивацияси деполяризацияни тўхтатади ва кўзголишда мембрана реполяризациясининг бошланишига сабаб бўлади.

Деполяризацияда мембрананинг калий ионларини ўтказувчанлигининг ортиши  $\text{Na}$  ионларини ўтказувчанликнинг ортишига нисбатан каттароқ латент давр билан ўтади.

Калий ионларини ўтказувчанлик натрий ионларининг ўтказувчанликнинг инактивациясига параллел ҳолда ошиб боради ва мембрананинг реполяризациясига ёрдам беради.

### Деполяризациянинг критик даражаси

Катод остида нерв толасидаги мембрана потенциалининг ўзгаришларини қайд қилиш шуни кўрсатдики, мембрана деполяризацияси критик даражага етган пайтда ҳаракат потенциали вужудга келади. *Деполяризациянинг бу критик даражаси* қўлланилган стимулнинг характерига, электродларнинг жойланишига ва шу кабиларга боғлиқ бўлмай, нуқул мембрананинг ўз хоссаларига боғлиқдир.

Турли кучдаги узун стимул (*A*) билан калта стимуллар (*B* ва *B*) таъсирида нерв толасидаги мембрана потенциалининг ўзгаришларини қайд қилган ёзув 129-расмда келтирилган. Мембрананинг тинчлик потенциали  $80\text{ мВ}$  дан критик миқдор  $60\text{ мВ}$  га тушган пайтда ҳамиша ҳаракат потенциалининг келиб чиқиши расмдан кўриниб турибди. Мембрана деполяризациясининг рўй бериш тезлиги фарқ қилди холос.

Ток кучи кам бўлганда мембрана деполяризацияси секин-аста тараққий этди, шу сабабли ҳаракат потенциалининг келиб чиқиши учун стимул узокроқ таъсир этиши керак эди. Ток кучи ошганда деполяризациянинг тараққий этиш тезлиги ошиб борди ва стимулнинг таъсир этадиган минимал вақти шунга яраша камайди. Бундан англашиладики, таъсиротнинг минимал вақти катод остидаги мембрана деполяризациясининг критик миқдорга етиши учун зарур ва етарли вақтдир.

Токнинг шу кучида мембрана деполяризацияси қанча катта тезлик билан тараққий этса, фойдали вақт ўшанча калта бўлади ва, аксинча. Шу ток кучида катод остидаги деполяризациянинг тараққий этиш тезлиги, биринчидан, мембрананинг доимий вақти  $RC$  га, иккинчидан, натрий ионларини ўтказувчанликнинг ортиб бориш тезлигига боғлиқ.

Бошқача айтганда, таъсиротнинг фойдали вақти мембрананинг пассив электр хоссалари — сигими ва қаршилиги билан, шунингдек мембрананинг ион ўтказувчанлигини ўзгартирадиган актив механизмнинг хоссалари билан аниқланади.

### Локал жавоб

Нерв ёки мускул толаси бўйлаб тарқала оладиган ҳаракат потенциали таъсиротга жавоб беришнинг бирдан-бир формаси эмас. Кўзгалувчан ҳар қандай тўқимада ҳаракат потенциали билан бир қаторда маҳаллий, тарқалмайдиган жавоб ҳам олиш мумкин. Бунинг учун кучи бўсага кучига яқин келадиган стимуллар билан тўқимага таъсир этиш зарур.

Юқорида айтилганидек, кўзгалувчан тўқимадан электр токи ўтганда аввало мембрана потенциали ўзгаради. Бўсагадан паст (бўсаганинг ярмидан кам) сушт ток кучида катод остидаги потенциал ўзгаришлари мембрана поляризациясининг соф физик (пассив) ўзгаришларидан келиб чиқади (130-расм, *A*).

Ток кучи янада ошиб, бўсагага яқинлашган сайин катод остидаги мембранаяинг пассив деполяризациясига бўсагадан паст актив деполяризация *локал жавоб* шаклида қўшилади (130-расм, *B* ва *B*).



130-расм. Нерв толасининг локал жавоби.

*A, B* ва *B* — бўсагадан паст ток қисқа вақт таъсир этганда нерв толасидаги мембрана потенциалининг ўзгаришлари. *B* ва *B* эгри чизиқларида мембрананинг пассив деполяризациясига бўсагадан паст актив деполяризация ҳам локал жавоб шаклида қўшилади. Локал жавоб потенциалнинг пассив ўзгаришларидан пунктир чизиқ билан ажратилган. Токнинг бўсага кучида (*C*) локал жавоб ҳаракат потенциалига айланади (ҳаракат потенциалнинг чўққиси расмда кўрсатилмаган).

Локал жавоб ўз хоссаларига кўра ҳаракат потенциалидан анча фарқ қилади. Локал жавобнинг келиб чиқадиган равшан бўсағаси йўқ; у «бор ёки йўқ» қонунига бўйсунмайди. Бу шунда ифодаланадики, локал жавоб амплитудаси ҳаракат потенциалидан фарқ қилиб, берилган стимул кучига боғлиқ: стимул қанча кучли бўлса, локал жавоб ўшанча катта бўлади (130-расм, *B* ва *B* га қаралсин). Локал жавоб пайтида тўқиманинг қўзғалувчанлиги ошган бўлади, ҳолбуки ҳаракат потенциали қўзғалувчанликнинг камайиши билан давом этиб боради.

Ҳаракат потенциали каби, локал жавоб ҳам, мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги ортишидан ва ҳужайра ичига кирадиган шу ионлар оқимиинг кучайишидан келиб чиқади. Аммо, локал жавоб пайдо бўлганда мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги кам ошади ва шунинг учун ҳаракат потенциалининг келиб чиқишига сабаб-бўлмайди. Деполяризация критик даражага етгандагина локал жавоб ҳаракат потенциалига ўтади (130-расм, *Г*).

Юқорида баён қилинганларни яқунлаб, таъсир этувчи ток катоди остида нерв ёки мускул толасида рўй берувчи воқеалар занжири куйидагича тасвирлаш мумкин:

*мембрананинг пассив деполяризацияси + натрий ўтказувчанлигининг ортиши - мембрана орқали тола ичига ўтувчи Na<sup>+</sup> ионлари оқимининг кучайиши - мембрананинг актив деполяризацияси (локал жавоб ва ҳаракат потенциали).*

### **«Бор ёки йўқ» қонуни**

Таъсирот эффект (натижа) ларининг берилган стимул кучига боғлиқ эканлиги ўрганилганда «бор ёки йўқ» қонуни аниқланди. Бу қонунга кўра, бўсағадан паст таъсиротлар қўзғолишга сабаб бўлмайди («йўқ»), бўсаға стимулларида эса қўзғолиш дарҳол максимал миқдорга етади («бор») ва таъсирот янада кучайтирилганда ошмай қўяди.

Бу қонуниятни биринчи марта Г. Боудич юракни текшириб кашф этган, кейинчалик эса бу қонуният қўзғолувчан бошқа тўқималарда ҳам тасдиқланди.

Узоқ вақтгача «бор ёки йўқ» қонуни қўзғалувчан тўқималарнинг реакция кўрсатиш умумий принципи деб нотўғри талқин қилиниб келди. «Йўқ» бўсағадан паст стимулга қўзғалиш бутунлай келиб чиқмаслиги-ни билдиради, деб фараз қилишди, «бор» га эса қўзғалувчан тўқима потенциал имкониятларининг тамомила тугатганлигининг ифодаси деб қаралди. Кейинги тадқиқотлар, айниқса потенциалларни микроэлектродлар билан олиш бу нуқтаи назарнинг ҳақиқатга тўғри келмаслигини кўрсатиб берди. Таъсир этувчи стимул кучи бўсағага яқин бўлганда тўқиманинг бевосита таъсирланадиган қисмида тарқалмайдиган маҳаллий қўзғалиш—локал жавоб келиб чиқиши аниқланди.

Шу билан бирга нерв ёки мускул толасидаги ҳаракат потенциали юксалиб ета оладиган максимумни «бор» ҳам таърифлаб беролмаслиги, аниқланди. Гап шундаки, тирик ҳужайрада мембрана деполяризациясининг тараққий этишини актив равишда тўхтатиб турадиган процесслар рўй беради. Биринчидан, инактивация процесси мембрананинг Na ионларини ўтказувчанлигини камайтиради ва, иккинчидан, мембрананинг K ионларини ўтказувчанлигини оширувчи процесс рўй беради. Мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлигининг ортишига қандай бўлмасин тўсқинлик қилинса ёки, аксинча, калий ионларини ўтказувчанлик осонлаштирилса, ҳаракат потенциалининг амплитудаси камаяди. Мембрананинг ионларни ўтказувчанлиги қарама-қарши томонга ўзгарса, ҳаракат потенциалининг амплитудаси ошиб кетади.

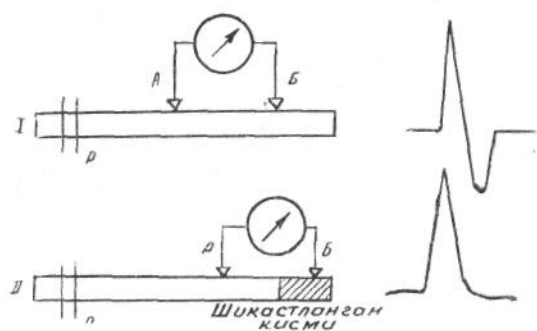
Нерв толасига кокаин, новокаин, уретаннинг кичик дозалари таъсир этганда ҳаракат потенциалининг амплитудаси камайиш билан бир қаторда «бор ёки йўқ» қонуни ҳам бузилади. Бу шунда ифодаланадики, нерв толасининг таъсиротга берадиган жавоблари локал жавоб билан нормал ҳаракат потенциали ўртасидаги оралиқ шаклига киради. Интакт нерв толасида ток кучи ошганда фақат локал жавоблар ошади-ю, ҳаракат потенциалларининг амплитудаси таъсирловчи стимулнинг кучига боғлиқ бўлмайди. Бунга қарама-қарши ўлароқ, сал-пал наркозланган нерв толасида ёки кучсиз ток катоди таъсир этиб турган толада бўсаға таъсири

остида келиб чикувчи ҳаракат потенциаллари кичик амплитудали бўлади, аммо стимуллар кучи ошиб бориши билан бу потенциаллар секин-аста катталашиб боради.

Шундай қилиб, «бор ёки йўқ» қонунига қўзғолувчан тўқиманинг таъсиротга жавоб бериш умумий қонуни деб қарамасдан, тарқалувчи ҳаракат потенциалининг хусусиятларини таърифлаб, берувчи қоида деб қараш керак, деган хулосага келиш мумкин.

## ҚЎЗҒАЛИШНИНГ УТИШИ

Қўзғалган қисмда пайдо бўладиган ҳаракат потенциали нерв ёки мускул толасининг ёнверидаги тинч қисмлар учун таъсирловчи бўлиб қолади. Ҳаракат потенциалининг миқдори (тахминан 114—120 мВ) турли тўқималарда таъсирот бўсағасидан 5—10 баравар ортиқ эканлиги ўлчаб билинган. Бу ҳол қўзғолувчан мембрана бўйлаб қўзғолишнинг *декрементсиз* (яъни сўнмасдан) тарқалишини таъминлайди. Нерв толасида қўзғолишнинг тарқалишини қайд қилиш учун толанинг иккита— *A* ва *B* нуқталарига осциллограф билан бирлаштирилган электродлар қўйиш, *P* нуқтасига эса етарлича кучли таъсирловчи стимул бериш зарур. Потенциаллар шу тариқа ажратиб олинганда осциллограф экранида икки фазали ҳаракат потенциалини олиш мумкин, бу потенциал 131-



131-расм. Икки фазали (I) ва бир фазали (II) ҳаракат потенциалларини ажратиш учун таъсир этувчи (*P*) ва ажратувчи (*A* ва *B*) электродларни жойлаштириш схемаси.

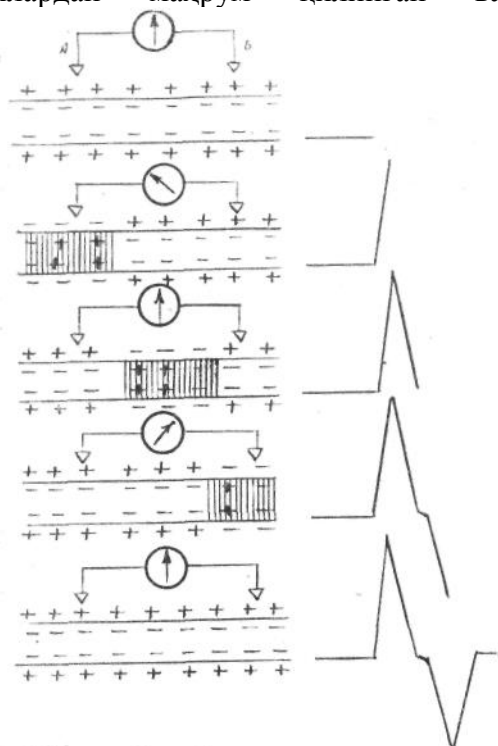
расм,

I да келтирилган.

Потенциалнинг қарама-қарши йўналган шу икки тебранишини 132-расмдаги схема тушунтириб беради. Тинчлик ҳолатида қўзғолувчан мембрана ташқи юзасининг ҳамма нуқталари ички юзасига нисбатан мусбат электр зарядли бўлади. Қўзғолиш тўлқини таъсиротга яқин электрод остидаги қисмдан ўтганда мембрананинг шу жойдаги ташқи юзаси *B* нуқтасига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолади. Шунинг натижасида осциллограф нури юқорига бурилади. Қўзғолиш тўлқини шу қисмдан чиққач осциллограф нури бошланғич ҳолатига қайтади. Сўнгра қўзғолиш иккинчи электрод остидаги *B* қисмга етади; бу қисм ўз навбатида *A* нуқтасига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолади ва осциллограф нури пастга бурилади. Қўзғолишнинг тарқалиши натижасида ҳаракат потенциали икки фазали бўлиб вужудга келади. Нервнинг узок электрод остидаги *B* қисми бирор агент, масалан совуқ ёки новокаин билан нобуд қилинса, ёки *A* ва *B* қисмлари ўртасида қўзғолиш ўтишига шутур етказилса, ҳаракат потенциалининг иккинчи фазаси келиб чиқмайди, қайд қилинадиган ҳаракат потенциали эса бир фазали бўлади (131-расм, II).

Толанинг бир қисмидан иккинчи қисмига қўзғолиш ўтиш механизми таъсир этиш нуқтасида импульснинг келиб чиқиш механизмидан асосан фарқ қилмайди. Иккала ҳолда ҳам мембрана деполяризацияси критик миқдорига етгач ҳаракат потенциали вужудга келади. Аммо сунъий таъсиротда бу деполяризацияга ташқаридан берилган токнинг катоди сабаб бўлса, қўзғолиш ўтганда мембрана деполяризациясини мембрананинг қўзғалган (манфий электр зарядли) ва тинч турган (мусбат электр зарядли) қисмлари ўртасида ҳосил бўладиган электр токи юзага чиқаради. Бунни қуйидаги тажриба билан исбот этса бўлади. Нерв толасининг таъсир этувчи электрод билан олиб кетувчи электрод ўртасидаги қисми

ионлардан маҳрум қилинган ва, бинобарин, электр токига жуда катта

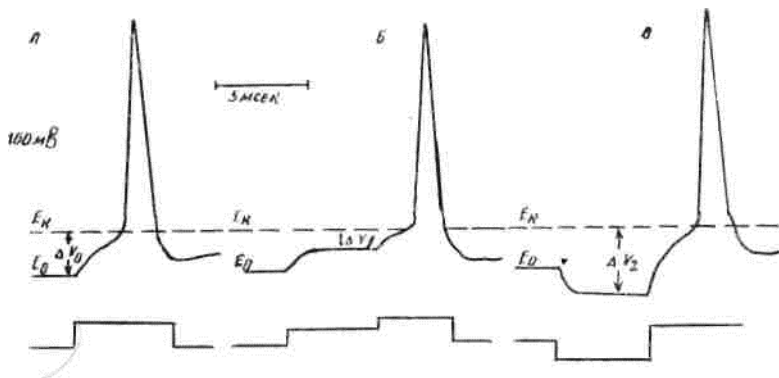


132-расм. Икки фазали ҳаракат потенциалнинг келиб чиқиш механизмининг кўрсатиб берадиган схема.

қаршилик кўрсатадиган суяқ муҳитга (масалан, сахарозанинг изотоник эритмаси шундай муҳит бўла олади) жойланса, қўзғалиш тўлқинининг шу жойдан ўтиши жуда ҳам секинлашади ва ҳатто бутунлай тўхтаб қолади. Ҳар хил нерв ва мускул толаларида қўзғалиш тўлқинининг тарқалиш тезлиги катта фарқ қилади. Иссиққонли ҳайвонларнинг нерв толаларида бу тезлик 120 м/сек гача боради, анодонта деган моллюсканинг нерв толаларида эса қўзғалишнинг ўтиш тезлиги атиги 0,01 м/сек ни ташкил этади.

## ҚЎЗҒАЛУВЧАНЛИК

Тўқиманинг таъсиротга қўзғалиш билан ва, бинобарин, ҳаракат потенциални вужудга келтириш билан жавоб қайтариш қобилияти *қўзғалувчанлик* деб аталади. Қўзғалувчанлик ўлчови учун одатда бўсага кучи ёки таъсир этувчи ток кучланиши олинади. Таъсирот бўсағаси қанчалик паст бўлса, тўқиманинг қўзғалувчанлиги ўшанча юқори бўлади ва аксинча. Бўсаганинг ортиши қўзғалувчанлик камайганлигидан гувоҳлик беради. Якка нерв ва мускул ҳужайралари ёки толаларида, шунингдек яккаланган нерв толаларида ўтказилган тажрибаларда кўрсатиб берилганидек, таъсирот бўсағасининг миқдори асосан икки миқдорнинг нисбатига — тинчлик потенциалининг бошланғич миқдори ( $E_0$ ) ва таъсир этиш жойида шу потенциални ҳаракат потенциалининг вужудга келиши учун етарли миқдорга етказиш учун зарур критик даража ( $E_k$ ) нинг нисбатига боғлиқ (133-расм, А). Тинчлик потенциали  $E_0$  ўз критик миқдори  $E_k$  га қанча яқин бўлса, потенциални  $\Delta V$  даражада ўзгартиш учун таъсир этувчи ток кучи ўшанча кам бўлиши керак, бинобарин, тўқима қўзғалувчанлига ўшанча юқори бўлади ва, аксинча, тинчлик потенциали  $E_0$  критик миқдор  $E_k$  дан қанча узоқ бўлса, ҳаракат потенциални вужудга келтириш учун ўшанча кам ток кучини татбиқ этиш керак, қўзғалувчанлик ҳам шунга яраша паст бўлади.



133-расм. Нормада (А) ва электротонда (Б ва В) тинчлик потенциалининг бошланғич даражаси ( $E_0$ ) деполяризациянинг критик даражаси ( $E_K$ ) ва бўсаға потенциали ( $\Delta V$ ) ўртасидаги муносабатлар (Б. И.Ходоровдан). Б — тинчлик потенциал ( $E_0$ ) деполяризациянинг критик даражаси  $E_K$  га яқинлашганлиги натижасида бўсаға кат-электронда пасаяди ( $\Delta V_1$ ). В — тинчлик потенциал бошланғич даражаси  $E_0$  нинг  $E_K$  дан узоқлашганлиги натижасида бўсаға анэлектротонда ошади. ( $\Delta V_2$ ) Пастдаги чизик — таъсир этувчи ва қутбловчи тоқлар: катод тоқи — юқорига, анод тоқи — пастга йўналган.

Мембранадаги тинчлик потенциал  $E_0$  критик миқдор  $E_K$  га етиши учун зарур минимал ўзгаришни бўсаға потенциали ёки деполяризация бусағаси деб аташади (133-расмдати  $\Delta V$  га қаралсин). Бу потенциалнинг абсолют миқдорини фақат якка қўзғалувчан тўқималар устидаги тажрибаларда аниқ ўлчаш мумкин.

### Тўқимадан ўзгармас электр тоқи ўтганда тўқима қўзғалувчанлигининг ўзгариши (электротон)

Таъсиротнинг қутб қонунига мувофак, катод остидаги ток уланганда, анод остида эса ток узилганда нерв ва мускул тўқималарида ҳаракат потенциал келиб чиқади. Аммо электр тоқи тўқимани қўзғатиш билангина қолмай, тўқима қўзғалувчанлигини ўзгарта олишини ҳам Э. Пфлюгер (1859) кўрсатиб берди.

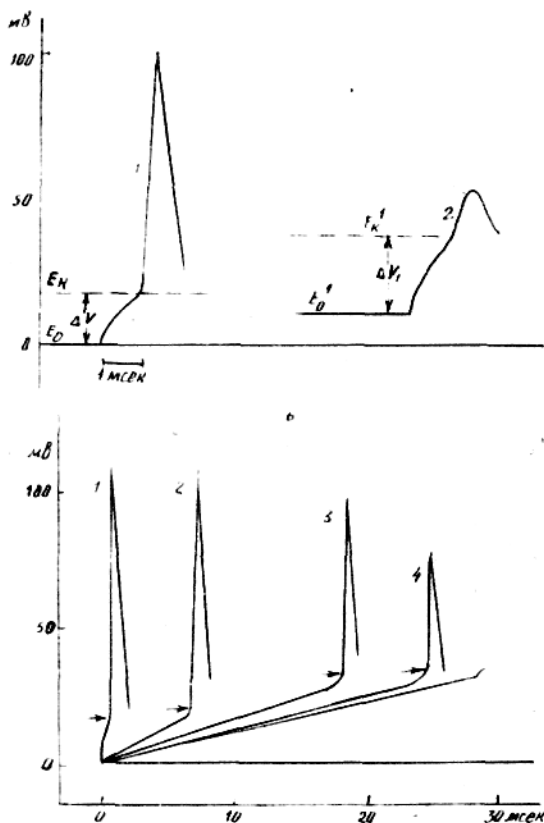
Нерв ёки мускулдан ўзгармас ток ўтганда катод тақалган соҳада (яъни катоднинг бевосита остида ва унга қўшни қисмларда) таъсирот бўсағалари камайиши — қўзғалувчанлик ортиши, анод соҳасида, аксинча, бўсағалар ортиши, яъни қўзғалувчанлик камайиши аниқланди.

Қўзғалувчанликнинг бу ўзгаришлари бевосита катод ва анод остида якқолроқ сезилиб, қутблардан узоқлашган сайин секин-аста камаяди ва қўзғалувчанликнинг электротоник ўзгаришлари деб аталади. Бу ўзгаришлар мембрана потенциалининг юқорида кўздан кечирилган электротоник ўзгаришлари билан чамбарчас боғлиқ.

Пфлюгернинг: катод қўзғалувчанликни оширади ва кўзгатади, анод қўзғатмайди ва қўзғалувчанликни камайтиради деган қондасига Б. Ф. Вериге (1883) муҳим қўшимча киритди. Ўзгармас ток узоқ таъсир этганда қўзғалувчанликнинг электротоник ўзгаришлари бузилишини: катод остида қўзғалувчанлик дастлаб ортган бўл-са, энди камайишини (катодик депрессия), анод остида эса камайган қўзғалувчанлик секин-аста ортишини Б. ф. Вериге кўрсатиб берди.

Таъсирот бўсағасининг миқдори мембрана потенциалининг бошланғич даражаси  $E_0$  билан критик даражаси  $E_K$  ўртасидаги нисбатга боғлиқ эканлиги аниқлангандан кейин ўзгармас ток қутбларида тўқима қўзғалувчанлигининг юқорида айтилганча ўзгариш сабаби тушунтириб берилди.





134-расм. А — Б. Ф. Веригонинг катодик депрессияси.

1 — таъсир этувчи бўсага токига нормал нерв толасининг жавоби; 2 — ўша толанинг бўсагадан паст ўзгармас ток катоди таъсир эта бошлагандан 10 секунд кейинги жавоби.  $E_0$ ,  $E_K$  ва  $\Delta V$  — тинчлик потенциали, депполяризациянинг критик даражаси ва бўсага потенциалнинг бошланғич миқдорлари.  $E_0^1$ ,  $E_K^1$  ва  $\Delta V_1$  — катодик депрессия вақтида ўша параметрларнинг миқдорлари.

Б — таъсир этувчи токнинг ортиб бориши секинлашганда бақанинг ажратилган нерв толасидаги ҳаракат потенциаллари амплитудаси ва депполяризация критик даражаси (стрелкалар билан кўрсатилган) нинг ўзгаришлари.

1 — тўғри бурчакли ток зарби билан таъсир этиш; 2–5 — чизик шаклида ошиб боровчи стимуллар. Токнинг ортиб бориш тезлиги минимал градиентдан пасайганда (5 эгри чизик) фақат локал жавоб келиб чиқди.

миқдори  $\Delta V$  га нисбатан каттарок бўлиб қолади. Узоқ вақт таъсир этувчи ток катоди остида депполяризациянинг критик даражаси ортиши билан бир қаторда ҳаракат потенциалининг амплитудаси ҳам анча камаяди (134-расм, А га қаралсин). Пировардида ҳаракат потенциаллари умуман йўқолиб кетиб, локал жавоблар билан алмашинади.

Узоқ таъсир этувчи ток катоди остида депполяризация критик даражасининг ортишига ва ҳаракат потенциалларининг батамом йўқолгунча камайиб кетишига сабаб мембрана хоссаларининг ўзгаришидир. Мембрананинг узоқ депполяризацияси натижасида у таъсир этувчи стимуллар таъсиротига жавобан натрий ионларини ўтказувчанлигини ошириш билан жавоб қайтариш хоссасидан маҳрум бўлади. Буни А. Ходжкин ва ҳамкорлари кўрсатиб берди. Шу билан бирга мембрананинг калий ионларини ўтказувчанлиги ҳам анча ошади. Секин-аста ошиб боровчи ток таъсирида ҳам катод остидаги мембрана худди шундай ўзгаришларга учрайди. Бу ўзгаришлар юқорида кўздан кечирилган *аккомодация* ҳодисасига асос ҳисобланади. Таъсир этувчи ток ортиши пасайганда мембрана депполяризациясининг критик даражаси секин-аста ортиши ва ҳаракат потенциаллари амплитудасининг камайиши махсус тадқиқотларда кўрсатиб берилди (134-расм, Б).

Ток кучининг ортиш тезлиги бир қадар критик миқдордан пастроқ бўлса (минимал градиент, ), ҳаракат потенциали ўрнига фақат локал жавоб келиб чиқади.

Узоқ таъсир этувчи ток катоди остида депполяризациянинг критик даражаси ошиб, ҳаракат потенциалининг амплитудаси камайгани ҳолда, узоқ таъсир этувчи ток аноди остида критик даража камайиб, ҳаракат потенциали анча ошади.

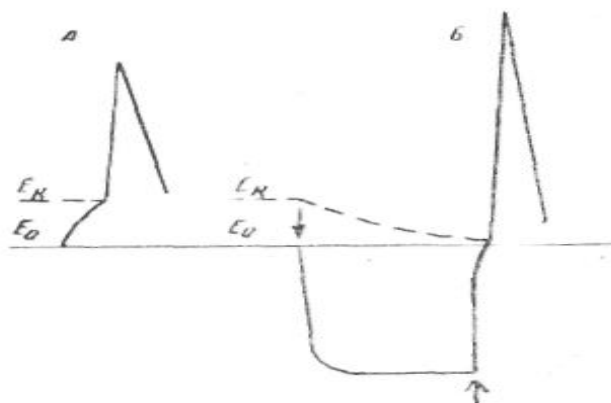
Жуда кучли ўзгармас ток таъсир этганда анод остидаги депполяризациянинг критик даражаси  $E_K$  шу қадар

Дарҳақиқат, нерв ёки мускул толасига катод тақалган нуқтада мембрана қисман депполяризацияланади, яъни тинчлик потенциали  $E_0$  критик даража  $E_K$  га яқинлашади (133-расм, Б), шу туфайли  $A_1$  бўсағаси камаяди — қўзғалувчанлик ошиб боради. Толанинг катод ёниверидаги қисмларида ҳам худди шундай ўзгаришлар рўй беради, фарқ фақат шуки, бу ерда мембрана депполяризацияси сустроқ булади ва шунинг учун қўзғалувчанликнинг ортиши унчалик яққол сезилмайди.

Анод соҳасида тинчлик потенциали  $E_0$  критик даража  $E$  дан узоқлашган сайин катталашади (133-расм, В да эгри чизикнинг пастга бурилиши). Бу ҳол депполяризация бўсағасининг ортишига — қўзғалувчанликнинг камайишига олиб келади.

Тўқимадан ўзгармас ток ўтганда мембрана депполяризациясининг критик даражаси мутлақо ўзгармаганда, катод остидаги бўсағалар ток таъсир этиб турган вақтнинг бошдан-охиригача пасайганича қолар, анод остида эса бошланғич миқдорга нисбатан ошганича қоларди. Ҳақиқатда эса ўзгармас ток таъсири остида депполяризациянинг критик даражаси секин-аста ортиб боришга мойил бўлади, шу туфайли мембрана потенциалининг қўзғалиши келиб чиқиши учун зарур бўсага ўзгариши  $\Delta V$  ошади ва, бинобарин, қўзғалувчанлик камаяди.

Бўсагадан паст ток жуда узоқ таъсир этганда (134-расм, А) катод остидаги депполяризациянинг критик даражаси ( $E_K$ ) шу қадар катта-  $\Delta V_1$  лашадики, бўсағаси бошланғич



135-расм. Анодда ток узилганда қўзғалишнинг келиб чиқиши.

А — ток уланганда катод остида келиб чиққан ҳаракат потенциали; В — кучли ток узилганда анод остида ҳаракат потенциалининг келиб чиқиши; пастга қараган стрелка—анод токининг уланишини, юқорига қараган стрелка анод токининг узилишини кўрсатади.

пасаядики, у тинчлик потенциалининг бошланғич миқдори  $E_0$  га тушиб қолади (135-расм, В), бу ҳолда токни узиш ва айни вақтда мембрана потенциалининг бошланғич даражаси  $E_0$  га тез қайтиши туфайли ҳаракат потенциали вужудга келади (анод токи узилгандаги қўзғалиш).

Сусайтирувчи бирон агент таъсир этган, масалан, механик равишда шикастланган, наркотиклар, анестетиклар ва бошқа химиявий моддалар таъсир этган нерв ёки мускул толасининг бир қисмига анод тақалса, анод эффектлари айниқса яққол сезилади (Л. Л. Васильев ва бошқалар). Бу таъсирларнинг ўзи ҳаракат потенциалининг амплитудасини то батамом йўқолгунча камайтириб юборади. Анодни такаш ҳаракат потенциалларининг ҳосил бўлиши (генерацияси)ни тиклайди.

Анод биринчидан, мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлигини инактивация қилиш хоссасини камайтира олади, иккинчидан, калий ионларини ўтказувчанлик ошган бўлса, уни камайтира олади. Аноднинг тикловчи таъсир кўрсатиши унинг шу хоссаларига асосланади.

Шундай қилиб, ўзгармас токвинг бўсагадан паст кучи тўқимадан ўтказилганда катод остидаги қўзғалувчанлик бўсағалари аввалига пасаяди (қўзғалувчанликнинг Пфлюгер аниқлаган катэлектротоник ортиши), сўнгра эса қўзғалувчанлик бўсағалари ошади (Вериге тасвир этгая катодик депрессия). Унга қарама-қарши ўлароқ, анод остида тўқима қўзғалувчанлиги аввалига камаяди, сўнгра секин-аста тиклана бошлаб, бошланғич миқдорга яқинлаша бошлайди.

Катэлектротон ва анэлектротон соҳасида нерв ёки мускул қўзғалувчанлигининг ўзгаришлари қўзғалиш ўтиш тезлигиинг ўзгаришлари билан бирта давом этади. Қўзғалувчанлик ошган фазада катод остида қўзғалишнинг ўтиш тезлиги бирмунча ошади, катодик депрессия даврида эса қўзғалиш ўтиш тезлиги камаяди ва, бориб-бориб, катод остида қўзғалиш ўтиши тўхталиб қолади (блок). Таъсир этувчи ток қанча кучли бўлса, катодик депрессия ўшанча тез авж олади ва нерв импульсининг ўтишини катод ўшанча тез тўхтатиб қўяди.

Анод остида қўзғалувчанликнинг камайиши нерв импульсининг ўтишини секинлаштиради; ток жуда кучли бўлса, импульсининг ўтишини анод тўхтатиб қўяди.

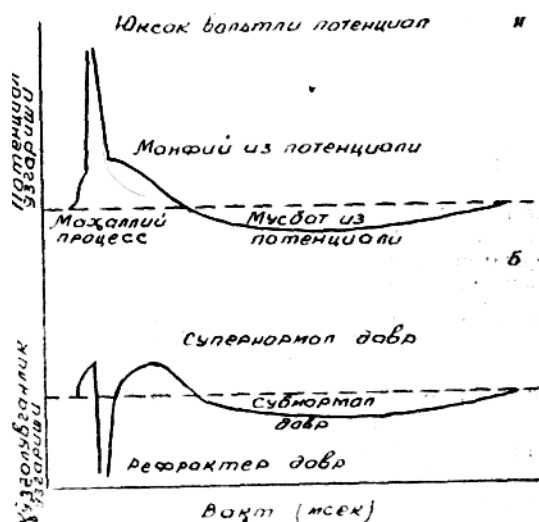
Кейинчалик қўзғалувчанлик секин-аста тикланганда анод остида ҳам нервнинг ўтказувчанлиги тикланади. Қўзғалувчан тўқима хоссаларига ўзгармас ток катоди ва анодининг таъсир этиши ҳақида баён қилинган маълумотлар йиғиндиси қуйидаги жадвалда келтирилган.

Физиологик параметрлар	Катэлектротон	Анэлектротон
Мембрана потенциали	Деполаризация	Гиперполяризация
Қўзғалувчанлик	Дастлаб ошади, сўнгра камаяди	Дастлаб камаяди, сўнгра бир-мунча кўтарилади
Ҳаракат потенциали	Камаяди, вақт ичида тобора камая бориб, бутунлай тўхтайд	Кўпаяди, вақт сайин секин-аста тобора кучайиб боради
Қўзғалишнинг ўтиш тезлиги	Дастлаб ошади, сўнгра камайиб, бутунлай тўхтаб қолади	Дастлаб камаяди, охири бутунлай тўхтаб қолади (кучли токда), сўнгра секин-аста тикланади
Натрий ионларини ўтказувчанлик	Дастлаб ошади, натижада бўсагадан паст токда локал жавоб, бўсага токида эса ҳаракат потенциал келиб чиқади, сўнгра секин-аста инактивация бошланади	Инактивация рўй берган бўлса, секин-аста сусаяди
Калий ионларини ўтказувчанлик	Секин-аста ошади	Ошган бўлса, камаяди

### Маҳаллий анестетиклар таъсирида нерв ва мускул толаларидаги қўзғалувчанликнинг ўзгариши

Маҳаллий оғриқсизлантирувчи моддалар, яъни маҳаллий анестетиклар (новокаин, кокаин, дикаин ва б. қ.) нинг нерв толаларига таъсирини ўрганиш нерв толаларида қўзғалишнинг келиб чиқишига ва ўтишига бу моддаларнинг тўскинлик қилиш (блок) механизмини тушунишга ёрдам беради.

Маҳаллий анестетиклар таъсирида деполаризациянинг критик даражаси ошиб, ҳаракат потенциаллари камаяди, айти вақтда мембрана деполаризацияси рўй бер-



136-расм. Ҳаракат потенциали ва мембрана потенциали из ўзгаришларининг турли фазаларида нерв толаси қўзғалувчанлигининг ўзгаришлари (Л. Моргандан).

Равшан кўрсатиш учун дастлабки икки фазанинг узунлиги ҳар эгри чизиқда бирмунча оширилган. А расмдаги пунктирли чизиқ тинчлик потенциални, Б расмдаги пунктирли чизиқ эса қўзғалувчанликнинг бошланғич даражасини кўрсатади.

майди. Новокаин ва бошқа маҳаллий анестетиклар мембрананинг липоид ва оксил структураларига бевосита таъсир этади, шунинг натижасида мембрана таъсир этувчи ток қўйилишига жавобан натрий ионларини ўтказувчанликни ошириш билан жавоб қайтариш қобилиятидан маҳрум бўлади.

Мембранадаги бу ўзгаришларнинг моҳияти ҳали ойдинлаштирилмаган, аммо уларнинг натижаси равшан: нерв толасининг қайси қисмида қўзғалувчанлик ва ҳаракат потенциали анестетиклар таъсирида жуда камайган ёки бутунлай тўхтаб қолган бўлса, ўша қисми келаётган импульсга жавоб қайтармайди, шунинг натижасида нерв толалари бўйлаб қўзғалиш ўтиши тўхтаб қолади.

### Қўзғалишда тўқима қўзғалувчанлигининг ўзгаришлари

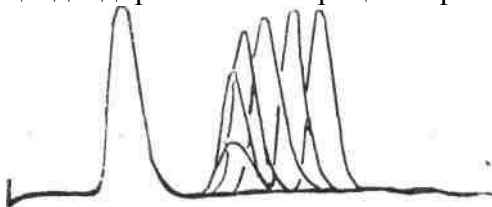
Нерв ёки мускул толасида ҳаракат потенциалининг вужудга келиши қўзғалувчанликнинг кўп фазали ўзгаришлари билан бирга боради. Бу ўзгаришларни ўрганиш учун иккита калта, аммо кучли электр стимули нерв ёки мускулга муайян вақт ичида кетма-кет таъсир эттирилади. Бу таъсирларга жавобан келиб чикувчи ҳаракат потенциалларини қайд қилиш муҳим фактларни аниқлашга имкон бериб бериб (136-расм).

Ҳаракат потенциалининг келиб чиқиш ва ривожланиб авжига чиқиш даври *абсолют рефрактер фаза* дейилади, бу фазада қўзғалувчанлик бутунлай йўқолади. Бу фазада иккинчи таъсир ҳар қанча кучли бўлса ҳам, янги ҳаракат потенциалини вужудга келтира олмайди. Абсолют рефрактер фазанинг узунлиги ҳар хил қўзғалувчан тўқималарда ҳар хил. Иссиққонли ҳайвонларнинг тез ўтказувчан нерв толаларида бу фазанинг узунлиги 0,5 мсек чамасида. Ҳаракат потенциали жуда узок платосимон потенциал эканлиги билан таърифланадиган юрак мускулининг толаларида (81-бет) абсолют рефрактер фаза 250—300 мсек чамасида давом этади.

Абсолют рефрактер фазадан кейин *нисбий рефрактер фаза* бошланади. Нерв толаларида бу фаза 4—8 мсек давом этади. Айни вақтда қўзғалувчанлик биринчи таъсирот беришдан илгари дастлабки даражасига секин-аста қайтади. Нисбий рефрактер фазада нерв ёки мускул толаси кучли таъсиротга жавоб қайтара олади, аммо ҳаракат потенциалининг амплитудаси кескин камайган бўлиб чиқади. Биринчи таъсирот билан иккинчи таъсирот ўртасидаги интервал (оралик) ошган сайин ҳаракат потенциалининг амплитудаси иккинчи таъсиротга жавобан секин аста ошиб боради. 137-расм шу қонуниятни кўрсатиб беради.

Ходжкин-Хакслининг қўзғолиш ион назариясига мувофиқ, абсолют рефрактер фаза мембрана хоссаларининг ўзгаришларидан келиб чиқади, бу ўзгаришлар катодик депрессия ва аккомодацияда рўй берувчи ҳодисаларга ўхшайди, яъни таъсиротга жавобан мембрана натрий ионларини кўпроқ ўтказиш хоссасини йўқотади (инактивация) ва айни вақтда калий ионларини кўпроқ ўтказувчан бўлиб қолади. Шу икки процесс янги таъсиротга жавобан ҳаракат потенциалининг келиб чиқишига тўсқинлик қилади.

Нерв ва муокул толалари совугаяда абсолют рефрактер фаза кескин даражада узаяди. Шунга биноан, мембрана ион ўтказувчанлигининг юқорида айтилган ўзгаришлари қандайдир химиявий процессларга асосланади, деб фараз қилиш мумкин.



137-расм. Нисбий рефрактер фазада нерв толасидаги ҳаракат потенциалларининг ўз-гаришлари (Брюкке, Ирли ва Форбсдан). Нервга 1,4; 1,6; 2,0; 2,6; 3,6 ва 4,4 мсек интервал билан қайта-қайта максимал кучли икки таъси-рот берилади (дастлабки таъсиротларда ҳаракат потенциаллари қўшилиб кетган).

Нисбий рефрактер фаза **супернормаллик фазаси**, яъни қўзғалувчанликнинг ошган фазаси

билан алмашинади. Супернормаллик ҳолатининг авж олиш вақти ҳаракат потенциалидан кейин авж олувчи из деполяризацияси (манфий из потенциали) даврига мос келади. Нерв ва мускул толаларининг мембранасидаги из деполяризациясини кучайтирадиган ва узайтирадиган таъсирлар (масалан, вератриндан заҳарланиш) супернормаллик фазасини ҳам кучайтиради ва узайтиради. Из деполяризациясининг сусайиши эса, аксинча, супернормаллик фазасининг йўқолишига олиб келади. Манфий из потенциали йўқ нерв толаларида супернормаллик фазаси бўлмайди. Иссиққонли ҳайвонларнинг илдам ҳаракатлантирувчи нерв толаларида супернормаллик фазасининг узунлиги 12—20 мсек ни ташкил этади.

Қўзғалувчан баъзи тўқималарда қўзғалувчанлик из потенциали таъсирида ошгандан кейин *қўзғалувчанликнинг субнормал фазаси* бошланади, бу фаза эса мусбат из потенциалига (мембрананинг из гиперполяризациясига) мос келади.

### Лабиллик

Нерв ва мускул толаларида якка қўзғолиш тўлкинининг келиб чиқиш ва тарқалиш асосий механизмлари юқорида кўздан кечирилди. Аммо организм яшайдиган табиий шароитда нерв толаларидан ҳаракат потенциаллари якка-якка ўтмай, ритмик равишда залп билан ўтади. Тери, мускул ва бошқа тўқималардаги сезувчан нерв охирлари — рецепторларда ҳатто жуда қисқа муддатли таъсирда ҳам импульсларнинг ритмик разрядлари ҳосил бўлади ва ўша рецепторлардан бошланувчи афферент нерв толалари орқали тарқалади. Худди шунингдек, марказий нерв системасидан эфферент нервлар орқали перифериядаги ижрочи органларга импульслар оқими бориб туради. Ижрочи орган скелет мускулларидан иборат бўлса, уларда нерв орқали келувчи импульслар ритмига яраша қўзғалишлар пайдо бўлади.

Таъсирот кучига, тўқиманинг хоссалари ва ҳолатига, ритмик қаторда айрим қўзғалиш актларининг ўтиш тезлигига қараб, қўзғалувчан тўқималардаги импульслар разрядининг частотаси кенг миқёсда ўзгариши мумкин. Шу тезликни таърифлаш учун Н. Е. Введенский лабиллик тушунчасини ифодалаб берди. *Лабиллик*, ёки *функционал ҳаракатчанлик* деганда Н. Е. Введенский «мазкур аппаратнинг физиологик фаолиятига ҳамроҳ бўладиган элементар реакцияларнинг озми-кўпми тезлиги» ни тушунади.

Введевскийнинг тасаввурига кўра, қўзғалувчан тўқимага тез-тез бериладиган таъсиротлар туфайли шу тўқима 1 секундда қанча кўп ҳаракат потенциалини юзага чиқара олса, ўшанча ҳаракат потенциалининг миқдори лабиллик ўлчови ҳисобланади.

Аввалига, ритмик қаторда импульслар ўртасидаги минимал интервал абсолют рефрактер даврнинг узунлигига аниқ мос келиши керак, деб фараз қилишарди. Аммо стимуллар абсолют рефрактер даврга тенг интервал билан келиб турганда фақат иккита импульс ҳосил бўлади, учинчи импульс эса тўқиманинг таъсирланган жойида депрессия авж олиши туфайли тушиб қолади. Бу аниқ тадқиқотларда кўрсатиб берилди. Шу сабабли, стимуллар қаторида таъсирот ритмини юзага чиқариш учун шу стимуллар ўртасидаги интервални абсолют рефрактер даврдан бирмунча ошириш керак. Иссиққонли ҳайвонларнинг ҳаракатлантирувчи нерв толаларида абсолют рефрактер давр қарийб 0,5 мсек ни ташкил этади, таъсиротларнинг максимал ритми эса секундига атиги 1000 тача бўлади; қисқичбақасимонларнинг нерв толаларида абсолют рефрактер давр узунлиги қарийб 1 мсек, таъсиротларнинг максимал ритми эса секундига тахминан 500 импульс. Бу частоталар организмнинг нормал ҳаёт фаолияти шароитида аксари учрайдиган частоталар (секундига 100—200 импульс) га нисбатан анча ортиқ эканлигини таъкидлаб ўтиш керак. Фақат эшитув нервининг сезувчан толаларида ва Реншоунинг тормозловчи хужайраларида

секундига	1000	дан
-----------	------	-----

ортиқ импульс қайд қилинди.

Турли ҳайвонларда ва ҳатто бир ҳайвоннинг ўзида ҳам ҳаракатлантирувчи нерв толалари лабиллик жиҳатдан анча фарқ қилади, гарчи шундай бўлса ҳам, бу лабиллик ҳамиша тегишли мускул толалариянинг лабиллигидан анча ортиқ бўлади. Қўзғалишни нервдан мускулга ўтказадиган синапс аппаратининг лабиллиги янада камроқ.

Баъзи тадқиқотчилар лабилликни таърифлаш учун максимал ритмни аниқлаш билан бир қаторда кўзғалишларнинг оптимал ритмидан ҳам фойдаланиш керак, деб тавсия этмоқдалар (И. А. Аршавский, Л. В. Латманизова). Кўзғалувчан тўқималар кўзғалишларнинг максимал ритмида узоқ реакция кўрсата олмас экан: кўзғалишлар тез-тез келиб турганда рефрактер даврлар секин-аста узаяди, оқибатда ҳаракат потенциалларининг амплитудаси пасаяди ва ўзи ҳам сийраклашади. Аммо кўзғалувчан тўқималарда узоқ давом эта оладиган жуда барқарор ритм ҳам бор, бу ритмни қўллаб-қўлтиқлаш учун зарур таъсирловчи стимуллар кучи бошқа кўп ёки кам активлик ритмларининг юзага чиқишига камлик қилади.

Л. В. Латманизованинг маълумотларига қараганда, бақадаги ҳаракатлантирувчи нерв толалари учун кўзғалишларнинг оптимал ритми секундига 75—150 доирасида бўлади. Мускул толалари учун оптимал ритм 20—50 га барабар.

Нерв ёки мускулнинг ритмик таъсирланиш жараёнида ҳам лабиллик ўзгариши мумкин, чунки кўзғалиш тўлқинлари ритмик қаторда ўзаро таъсир этиб туради. Бу ўзаро таъсир баъзан лабилликнинг камайишига сабаб бўлса, баъзан, аксинча, лабилликни ошириб юборади.

Лабилликнинг шу тариқа ортишига ёки (А. А. Ухтомский таъбири билан айтганда) ритмнинг ўзлаштирилишига, бақанинг яккаланган нерв толасида Г. Мевес қилган тажрибани мисол қилиб келтирайлик. Якка нерв толаси секундига 460 частотали ритмик стимуллар билан таъсирланди. Ҳар бир стимулга жавобан ҳаракат потенциали вужудга келди. Сўнгра стимуляция частотаси оширилиб, секундига 740 га етказилди. Дастлаб тола фақат ҳар бир иккинчи стимулга жавоб қайтарди, яъни таъсиротлар ритмининг трансформацияси рўй берди. Лекин шундай таъсирот бир неча секунд давом этгач, тола ўзига берилган ритмни ўзлаштира бошлади ва жавоб бериш частотаси ошиб, секундига 740 импульсга етди.

Модда алмашинувидаги қайси процесслар кўзғалиш вақтида мембрана орқали ўтган  $\text{Na}^+$  ионларининг протоплазмадан ташқи эритмага актив равишда чиқарилишини таъминласа, ритмнинг ўзлаштирилиши ўша процессларнинг тезлашувига боғлиқ.

## КЎЗҒАЛИШДА МОДДАЛАР АЛМАШИНУВИ

Кўзғалиш мускул ҳужайраларида вужудга келиб, нерв толаларидан ўтган вақтда моддалар алмашинуви кучаяди. Бу ҳол ҳужайралар мембранаси ва протоплазмасида рўй берувчи бир қанча биохимиявий ўзгаришларда ҳам, уларнинг кўпроқ иссиқ чиқаришида ҳам намоён бўлади.

Биохимиявий ва гистохимиявий методлар билан текширишда аниқланганидек, кўзғалиш вақтида ҳужайраларда энергията бой фосфорли бирикмалар — аденозинтрифосфат (АТФ), креатинфосфат (КФ) нинг парчаланиши кучаяди; ҳужайрада углеводлар, оксиллар ва липидларнинг парчаланиш ҳам синтезланиш процесслари кучаяди; гликолиз билан бирга АТФ ва КФ ресинтезига сабаб бўлувчи оксидланиш процесслари кучаяди; ацетилхолин ва адреналин типигаги бирикмалар синтезланади ва чиқарилади; рибонуклеин кислота синтези кучаяди.

Нерв ва муокулларда ҳар бир кўзғалиш тўлқини икки порция иссиқлик чиқиши билан бирга боради, шулардан биринчи порцияси бошланғич иссиқлик, иккинчи порцияси кечикувчи иссиқлик деб аталади. *Бошланғич иссиқлик* кўзғалиш пайтида ҳосил бўлиб, жами чиқадиган иссиқликнинг озгина қисмини (кўзғалиш пайтида тинчликда ҳосил бўладиган иссиқликдан ташқари ажралиб чиқадиган жами иссиқликнинг 1/5-1/50 қисмини) ташкил этади. Бу бошланғич иссиқлик ҳаракат потенциалининг вужудга келиш пайтида кўзғалувчан тўқимада авж олувчи физик-химиявий процессларга боғлиқ деб фараз қилишади.

*Кечикувчи иссиқлик* бошланғич иссиқликка нисбатан узоқроқ ҳосил бўлиб, кўп минутлар давом этади. Бу иссиқликнинг ҳосил бўлиши тўқимада кўзғалиш тўлқинидан кейин рўй берувчи ва, А. А. Ухтомскийнинг образли таъбири билан айтганда, «кўзғалиш кометасининг метаболик думи»ни ташкил этувчи химиявий процессларга боғлиқ.

## Натрий-калий насоси

Ионларнинг мембрана орқали ҳаракати моддалар алмашинуви билан боғланганини аниқлаш

йўлидаги уринишлар натрий-калий насоси деган механизмнинг кашф этилишига олиб келди.

Нерв толасидан импульслар серияси ўтганда протоплазма Na ионлари билан бойиб, K ионлари камаяди. Кальмарнинг гигант аксонини текшириб, саналганидек, якка нерв импульси вақтида протоплазма ичига мембрананинг ҳар квадрат микроми орқали қарийб 20 000 Na иони киради ва шунча K ион толадан чиқиб кетади. Натижада ҳар бир импульсда 0,5 мк диаметрли аксон жами калий ионларининг қарийб миллиондан бир қисмини йўқотади. Бу миқдор гарчи жуда оз бўлса ҳам, импульслар ритм билан келиб турганда ион талафоти йиғилавериш, концентрацион градиентларнинг бир қадар сезиларли ўзгаришларига сабаб бўлиши керак эди. Пировард натижада, протоплазмадан Na ионларининг актив равишда чиқариб юборилишини ва унга K ион ларининг киришини таъминловчи махсус механизм мембранада бўлмаса, ташқи муҳит билан протоплазма ўртасидаги ионлар концентрациясининг тафовути барабарлашуви керак эди.

Бундай механизм натрий-калий насоси деб аталади. Унинг фаолияти моддалар алмашинув энергиясининг сарф бўлишига боғлиқ. Дарҳақиқат, протоплазмада ташқи эритмага

Na ионларини чиқармоқ учун (ташқи эритмада Na ионлари концентрацияси хужайра ичидагига нисбатан анча ортқ) муайян иш бажариш керак. Тинчликда бу иш унчалик катта эмас, чунки тинч турган мембрана Na ионларини жуда кам ўтказди. Қўзғалиш процессида эса протоплазма ичига Na ионларининг зўр бериб кириши насоснинг ишини кучайтиради, бу эса бузилган концентрацион градиентларнинг тикланишини таъминлайди. Аммо, бу тикланиш процесси жуда секинлик билан — кўп минутлаб ва ҳатто соатлаб давом этади.

Энергияга бой фосфорли бирикмалар — АТФ ва фосфаген (креатин-фосфат ёки аргининфосфат) насоснинг ишлаши учун бевосита энергия берувчи манбадир. Бир грамм-молекула АТФ парчаланганда 8000— 10000 кал энергия ажралиб чиқади. Мембранадаги аденозинтрифосфатаза ферменти аденозинтрифосфатни парчалайди, ҳозиргина айтилган ферментни эса Na ва K ионлари активлаштиради.

Гликолизни (мояйодацетат), яфас олашни (цианидлар) ёки оксидловчи фосфорилланишни (динитрофенол, натрий азид ва бошқалар) тўхтатиб қўувчи заҳарлар нерв толаларини заҳарлаб қўйганда АТФ ва фосфаген синтезининг бузилиши сабабли натрий-калий насосининг ишлаши бузилади. Натижада, заҳарланган нерв толасининг протоплазмаси натрий билан бойиб, калийдан маҳрум бўлади. Шу билан бирга ҳаракат потенциали камайиб, ҳатто бутунлай йўқолади. Тола қўзғалувчанлик ва ўтказувчанлик хоссаларида маҳрум бўлади. Динитрофенол ёки цианидлардан заҳарланган гигант нерв толаси ичига микроканюляда бир озгина аденозинтрифосфат ва фосфаген киритилса, Na ва K ионларининг актив ўтказилиши тикланади.

Натрий-калий насоси ишлашининг конкрет механизми ҳозирча аниқлангани йўқ. Моддалар алмашинуви процессида мембранада калий ва натрий ионларияи олиб ўтувчи махсус тузилмалар ҳосил бўлади, бу тузилмалар Na ва K ионларини боғлаб олиб, мембрананинг иккала томонига олиб ўтаверади, деб фараз қилишади. Баъзи тадқиқотчиларнинг фикрича, ионларни ташувчиларнинг фақат бир тури бор: улар мембранаяинг ички томонида Na • ионларини боғлаб олиб, ташқи томонга олиб ўтади, у ерда K ионларини боғлаб оладида, мембрананинг ички томонига олиб ўтади ва ҳоказо.

## 11 МУСКУЛ ҚИСҚАРИШИ

Умurtқали хайвонлар ва одамда уч турли мускул бор: кавак орган деворига кирадиган *силлиқ мускуллар*, юракнинг кўндаланг тарғил мускуллари ва скелетнинг кўндаланг тарғил мускуллари. Буларнинг ҳаммаси тузилиш ва физиологик хоссалари жиҳатидан фарқ қилади. Юрак мускулларининг функцияси «Қон айланиш» бобида кўздан кечирилган эди, шу сабабли бу ерда скелет мускуллари билан силлиқ мускулларнинг функциялари ва хоссаларини кўздан кечириш билан кифояланамиз.

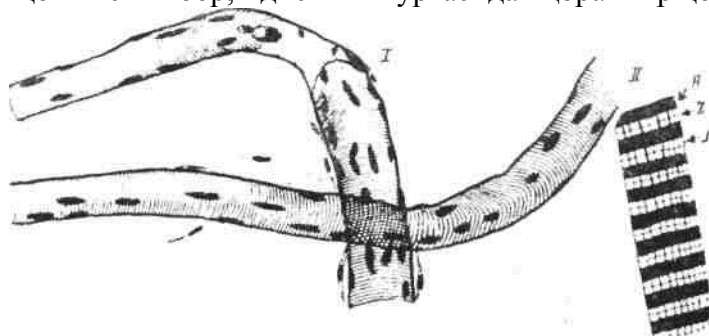
### СКЕЛЕТ МУСҚУЛЛАРИ

#### Скелет мускулларининг тузилиши

Скелетнинг жўндаланг тарғил мускуллари узунлиги бир неча миллиметрдан бир неча сантиметргача ва диаметри 10 мк дан 100 мк гача борадиган толалардан тузилган. Ҳар бир мускул толаси симпластик кўп ядроли структура, яъни хужайралар чегараси билинмайдиган тузилма ҳисобланади (138-расм). Тола юзаси микроскопда структурасиз бўлиб кўринадиган тиниқ парда — *сарколемма* билан ҳопланган. Толалар ичидаги протоплазма *саркоплазмадан* иборат, унда қисқарувчи иплар—*миофибриллалар*, шунингдек хужайра ичидаги киритмалар — *саркосомалар* ва *митохондриялар* бор, оксидланиш процесси ва бошқа баъзи ферментатив процесслар шу киритмаларда рўй беради.

Умurtқали кўп хайвонларнинг скелет мускуллари икки хил — кизил ва оқ толали бўлади. Қизил мускулларнинг толалари миоглобинли протоплазмага бой; уларда миофибриллалар бир қадар кам. Оқ мускулларнинг толалари, аксинча, миофибриллалари кўпроқ, озгина бўлган протоплазмасида миоглобин камроқ. Қизил мускулларга куённинг яримпай мускули ёки мушукнинг камбаласимон мускули мисол бўла олади. Куён ва мушукнинг болдир мускуллари оқ мускулларга мисол бўла олади.

Кўндаланг тарғил мускул толаларининг миофибриллалари узунасига тўғри навбатланувчи қисм (диск) ларга бўлинган, булар оптик хоссалари билан фарқ қилади. Бу дисклардан баъзилари нурни икки *марта синдиради*, яъни *анизотроп* бўлади, улар оддий ёруғликда қорамтир кўринади, поляризацияланган ёруғликда узунасига тиниқ ва кўндалангига тиниқмас бўлиб кўринади. Дискнинг бошқа бўлаклари одатдаги ёруғда оч кўринади, яъни нурни икки марта синдирмайди, *изотроп* бўлади (138-расм, II га қаралсин). Анизотроп қисмлар *A* ҳарфи билан, изотроп қисмлари эса *I* ҳарфи билан кўрсатилади. *A* дискнинг ўртасида ёруғ хошияси *H* бор, *I* дискнинг ўртасидан қорамтир хошия *Z* ўтади, у

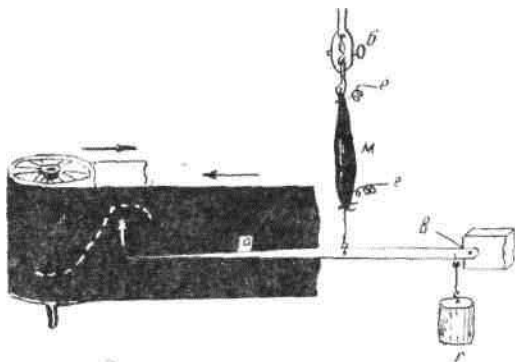


138-расм. Кўндаланг тарғил мускулнинг гистологик тузилиши.

1 — одамнинг иккита мускул толаси. Юқоридаги тола ўртасидан босилиб, сарколеммаси кўриниб



турибди. Толалар орасида қўшувчи тўқима хужайралари кўринади. II — миофибриллалар катталаштириб тасвирланган. A, I дисклари ва 2 ҳошияси кўрсатилган (А. Максимовдан).



139-расм. Мускулнинг изотоник қисқаришини қайд қилиш учун миография методикаси.

М- қисқарганда а рычагни ва рычаг укига (б) осилган г юкни қутарувчи мускул; б-мускулеммасы ; е- таъсир этиш учун электродлар

ўз тешикларидан миофибриллаларни ўтказувчи юпқа парда ҳисобланади. Шу таянч структураси борлигидан мускул қисқарган вақтда бир тола ичидаги айрим фибриллаларнинг параллел ётувчи бир хил дисклари бир-бирига нисбатан сурилиб кетмайди.

### Скелет мускулнинг қисқариши

Мускулларнинг асосий физиологик хоссалари — қўзғалувчанлиги, ўтказувчанлиги ва қисқарувчанлигидир. Қисқарувчанлик мускулнинг ё калталанишида, ёки тарангланишида намоён бўлади.

**Миография.** Мускул қисқаришини қайд қилиш учун миография, яъни мускулнинг бир учига бирлаштирилган рычаг ёрдамида ёзиб олиш методикаси қўлланилади (139-расм). Рычагнинг бўш турган учи кимограф лентасида қисқариш эгри чизиғини— миограммани чизиб туради. Мускул қисқаришини бу усулда қайд қилиш мураккаб асбоб-ускуна талаб қилмайди, аммо камчилик ҳам бор у булса шуки, рычаг инерцияли булгани учун кимограф лентасига ишкаланганда ёзувчи бирмунча бузиб қўяди. Бу камчиликнинг олдини олиш учун ҳозирги вақтда механик ўзгаришларни (мускулнинг чизиқ бўйлаб силжишини ёки зўр беришини) электр токнинг куч тебранишларига айлантирувчи махсус датчик қўлланилмоқда. Электр токининг куч тебранишлари шлейф ёки катод осциллографи ёрдамида қайд қилинади.

Мускул қоринчасига ёпиштириғлик кўзгудан акс этган ёруғлик ёрдамида фотокимографга қайд қилинадиган оптик методика ҳам аниқ қайд қилиш усулларида ҳисобланади.

**Изотоник ва изометрик қисқаришлар.** *Изотоник қисқариш* мускулнинг шундай қисқаришики, унда толалари калта тортади-ю, таранглиги доимий бўлиб қолаверади. Мускулнинг бемалол юк кўтариши изотоник қисқаришга мисол ҳисобланади, юк бунда мускулнинг доимий таранглигига сабаб бўлади. *Изометрик қисқариш*да мускул калталана олмайди, масалан, мускулнинг икки учи қимирламай ёпишиб турганда шундай бўлади. Бу ҳолда мускул толаларининг узунлиги ўзгармайди-ю, таранглиги ошади. Изометрик қисқаришни қайд қилиш учун мускулга деярли калталаниш имконини бермайдиган қаттиқ пружина бириктирилиб, шу мускулни ишлашга мажбур этилади. Бу ҳолда ҳар хил кучайтиргичлар (усилителлар) дан фойдаланиб, мускулнинг жуда оз (бир неча микрон чамаси) калталаниши ёзиб олинади, бу калталаниш аслда мускулнинг таранглигини акс эттиради.

Организмда мускулларнинг табиий қисқаришлари ҳеч қачон соф изотоник ёки соф изометрик қисқаришдан иборат бўлмайди, чунки мускуллар юкни кўтараётганда (масалан, қўлни тирсакдан, оёқни тиззадан букаётганда) калталанади ва шу билан бирга қарама-қарши мускулларни чўзиб, ўз таранглигини ўзгартиради.

**Мускулларга таъсир этиш методлари.** Тажрибада мускулларни қисқартириш учун уларга таъсир этилади. Мускулнинг ўзига тўғридан-тўғри (масалан, электр токи билан) таъсир этиш *бевосита таъсир* деб аталади; мускулни иннервация қиладиган ҳаракатлантирувчи нервга таъсир этиб, шу мускулни қисқартириш *воситали таъсир* деб аталади. Мускул тўқимасининг кўзгалувчанлиги нерв тўқимасининг кўзгалувчанлигидан камроқ, шу туфайли таъсир этувчи ток электродларини бевосита мускулга тақаш ҳали бевосита таъсирга сабаб бўлмайди: ток мускул тўқимасида тарқалиб, биринчи галда ундаги ҳаракатлантирувчи нерв охирига таъсир этади ва уларни кўзғотади, натижада мускул қисқаради. Мускулни бевосита таъсир билан қисқартмоқ учун ундаги ҳаракатлантирувчи нерв охирига кураре захари билан фалаж қилиб қўйиш ёки стимулни мускул толасининг ичига киритилган микроэлектрод орқали бериш зарур.

### **Скелет мускули толасининг тинчлик потенциали ва ҳаракат потенциали**

Мускул толаси *мембранасининг тинчлик потенциали* 80-90 мВ, *ҳаракат потенциали* эса 120—135 мВ. Мембрананинг критик деполяризацияси ҳаракат потенциалининг юзага чиқиш шarti ҳисобланади. Мускулга воситали таъсир этилганда мембрананинг критик деполяризациясини ацетилхолин юзага чиқаради, нерв охирига нерв импульси келганда улардан ацетилхолин ажралиб чиқади. Нерв-мускул бирлашмасида ҳаракат потенциали келиб чиқиб, бутун мускул толаси бўйлаб тарқалади. Электр токи билан бевосита таъсир этилганда мускул толасидаги ҳаракат потенциали катод остида юзага чиқиб, шу нуқтадан тола бўйлаб тарқалади.

Мускул толасида ҳаракат потенциали 3—5 мсек давом этади, яъни мускулни иннервация қиладиган ҳаракатлантирувчи нерв толаларидаги ҳаракат потенциалига нисбатан 5—10 баравар узокроқ давом этади. Шу сабабли, мускул ҳосил қила оладиган импульсларнинг максимал сони секундига 200—250 дан ошмайди.

Скелет мускули толасида тинчлик потенциалининг келиб чиқишида ҳужайрадан теваарак-атрофдаги муҳитга диффузияланиб чиқувчи К ионлари ва теваарак-атрофдан муҳитдан ҳужайрага диффузияланиб ўтувчи Cl ионлари асосий роль ўйнайди. Ҳаракат потенциалининг келиб чиқишига сабаб шуки, мембрананинг натрий ионларини ўтказувчанлиги ошади, натижада Na ионлари тола ичига кўпроқ ўтади.

### **Якка қисқариш**

Бевосита ёки воситали якка таъсирга мускул *якка қисқариш* билан жавоб беради. Якка

қисқариш уч фазага бўлинади: *қисқаришнинг латент даври, қисқариш фазаси* ва *бўшашиш фазаси*.

Ҳар бир мускул толасининг қисқара бошлашидан олдин ҳаракат потенциали юзага чиқади. Мускул қисқаришини миографик қайд қилишнинг оддий усулида латент (яширин) давр тахминан 0,01 секундни ташкил этади.

Такомиллашган методлар—оптик методда латент давр калтароқ (қарийб 0,0025 секунд). Шунинг учун баъзи тадқиқотчилар бу даврни ҳаракат потенциалининг латент даврига барабар ёки деярли барабар дейишади, яъни қисқариш ҳаракат потенциали билан бир вақтда ёки деярли бир вақтда бошланади, деб фараз қилишади. Қисқариш графигининг ҳақиқатда қисқариш бошланган вақтга нисбатан кечикишига сабаб шуки, мускул қисқариши бирданига бошланмайди: мускулнинг аввало таъсир этилган жойи қисқаради, воситали таъсир этишда эса мускулнинг ҳаракатлантирувчи нерв охирлари ётган қисмлари қисқаради. Мускулнинг қисқарган қисми ён-веридаги қисмларни чўзади, бу қисмлар чўзилувчан бўлгани учун тортилади. Шундай қилиб, маълум вақтгача мускулнинг умумий узунлиги ўзгармай миограф ричаги дастлаб қимирламай тураверади.

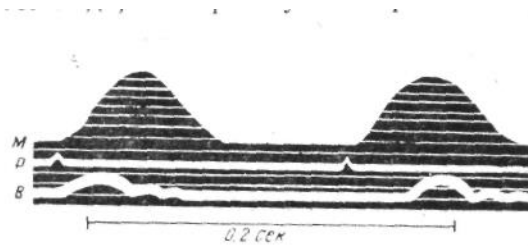
Қўзғалиш каби, қисқариш ҳам, мускул толалари бўйлаб тарқалади. Бунга қуйидаги тажрибада ишониш мумкин: бақанинг параллел толали мускулига, масалан, машиначилар мускулига иккита ричаг қўйилиб, мускулнинг бир учидан таъсир кўрсатилади. Қўзғалиш тўлқини ўтаётганда ричаглар навбат билан кўтарилади: аввал таъсирот жойига яқин ричаг, сўнгра узоқдаги ричаг кўтарилади.

Қўзғалиш тўлқинларининг ўтиш тезлиги ва қисқариш тезлиги бир хил. Одам елкасининг икки бошли мускулида қўзғалишнинг ўтиш тезлиги 3,5—5 мсек эканлиги электрофизиологик метод билан аниқланади. Қисқариш нисбатан узоқроқ давом этгани учун бутун мускул қисқарадиган пайт келади, чунки унинг қўзғалиш тўлқини етиб борган сўнгги қисмлари қисқарган вақтда дастлабки қисмлари ҳали бўшашмаган бўлади. Бу пайт мускулнинг максимал калталаниш пайтига мос келади.

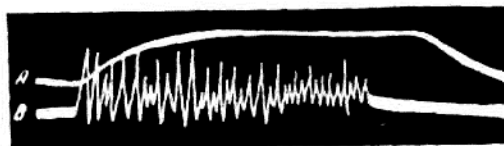
Якка қисқариш миограммаси 140-расмда келтирилган. Эгри чизикнинг кўтарилувчи ва тушувчи қисмлари кўриниб турибди; уларнинг шакли тахминан бир хил. Тушувчи тирсакдан кейин кичкина қўшимча тебранишлар келади. Бу тебранишлар аслда қисқаришнинг ўзига тааллуқли эмас: улар қўйиб юборилган торнинг эластик тебраяишларига ўхшаш эластик тебранишлардан «борат. Уша эгри чизикда таъсир этиш пайти (*a*) ҳам кўрсатилган. *a* нуқтасидан мускул қисқара бошла-



140-расм. Скелет мускулининг якка қисқариш эгри чизиги.  
*a* — таъсир этиш пайти; *a-b* — латент давр, *b-z* — калталаниш даври;  
*z* — бўшашиш даври. Мускулнинг қисқариш эгри чизиги остида вақт  
 белгиси ёзиб олинган (0,01 секунд).



141-расм. Ажратилган мускул толасининг икки-  
 та якка қисқариш эгри чизиклари (Ф. Н. Сер-  
 ковдан). Оптик усулда ёзиб олиш.  
*M* — миограмма; *P* — таъсир этиш белгиси; *B* — вақт  
 белгиси (0,2 секунд).



142-расм. Мускулнинг тетаник қисқариши (А)  
 ва ҳаракат тоқлари (Б) бир вақтда ёзиб олин-  
 ган (А. Г. Гинецинскийдан).

гунча бўлган масофа қисқаришнинг латент ёки яширин давридир. Эгри чизик остига тўлқинли чизик туширилган, бу чизик—мускул қисқаришининг айрим компонентлари қанча давом этишини билдирадиган вақт белгиси (секундига 100 тебраниш). 140-расмдан кўринадик, бу ҳолда латент давр қарийб 0,01 секунд, қисқариш ва бўшашиш давлари эса 0,1 секунд экан.

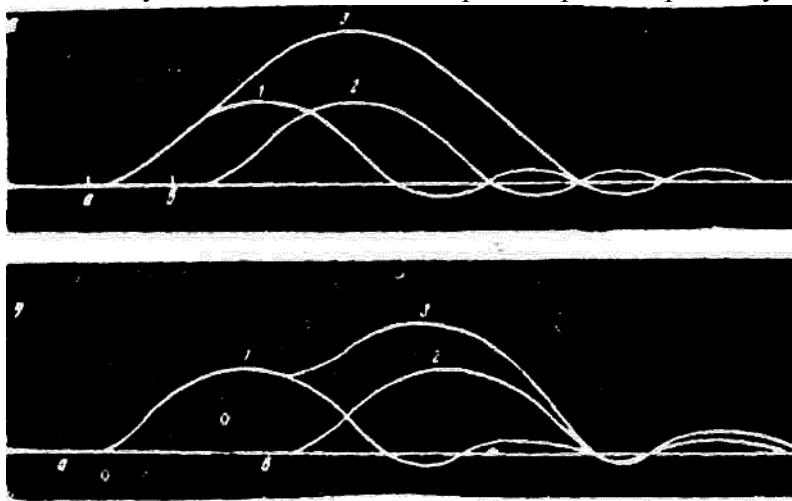
Гавдадаги турли мускулларнинг қисқариш тезлиги ҳар хил. Масалан, иссиққонли ҳайвонларда кўзни ҳаракатлантирувчи мускулларининг якка қисқариш узунлиги изометрик иш режимида тахминан 10 мсек, болдир мускулининг қисқариш узунлиги 60 мсек, камбаласимон мускулнинг қисқариш узунлиги 100 мс.

Изотоник иш режимида мускулнинг кўтарадиган юки ошганда қисқариш тезлиги камаяди. Скелет мускулининг якка қисқариш баландлиги таъсирот кучига боғлиқ. Бўсаға кучи билан таъсир этилганда мускул қисқариши аранг сезилали таъсирот кучи оширилганда қисқариш кучаяди (*субмаксимал қисқариш*), маълум баландликка етгач таъсирот кучи оширилганига қарамай, мускулнинг қисқариш баландлиги ўзгармай қолаверади (*максимал қисқариш*). Бунинг сабаби шуки, мускул бир талай толалардан тузилган. Мускул толаларидан ҳар бири «бор ёки йўк» қонунига мувофиқ реакция кўрсатади. Аммо, айрим толаларнинг қўзғалувчанлиги бир хил бўлмагани учун кучсиз таъсиротда фақат уларнинг бир қисми қўзғалади. Таъсирот қанча кучли бўлса, ўшанча кўп тола қўзғалади. Максимал қисқаришда мускулнинг ҳамма толалари қисқаради.

Яккаланган мускул толасидаги якка қисқаришларнинг эгри чизиклари 141-расмда келтирилган. Уларни бутун мускулнинг қисқариш эгри чизигига таққослаб кўриш, биринчидан, бу эгри чизикларнинг шакли ўхшаш эканлигини, иккинчидан, латент давр калтароқ ва якка толанинг қисқариш узунлиги бутун мускулникига нисбатан қисқароқ эканлигини кўрсатади.

### Қисқаришларнинг қўшилиши (суммация) ва тетанус

Организмда скелет мускули табиий шароитда нерв системасидан одатда якка-якка таъсирларни Эхмас, балки кетма-кет тез келувчи бир қанча нерв импульсларини олиб туради. Ритмик таъсиротларда мускул кучлироқ ва узоқроқ калталанади. Бундай қисқариш *тетаник қисқариш*, ёки *тетанус* деб аталади. Дарҳақиқат, бир талай айрим қўзғалишларнинг майдонга келиши натижасида мускулнинг узоқ вақт калталаниб туриши (тетанус) ни ҳаракат потенциалларини қайд қилиб исбот этиш осон. (142-расм). Масалан, одам қўл-оёғининг ихтиёрий ҳаракатларида қўл-оёқ мускулларининг қисқариш



143-расм. Мускул қисқаришларининг ўзаро қўшилиши.

1 — биринчи марта таъсир этиш пайти; 2 — иккинчи марта таъсир этиш пайти; 3 — бир таъсиротга (а) жавобан қисқариш; 4 — бир таъсиротга (б) жавобан қисқариш; 5 — а ва б таъсиротларга жавобан қўшилиб кетган қисқариш; 6 — иккинчи таъсирот қисқариш даврига тўғри келади; 7 — иккинчи таъсирот мускулнинг бўшашиш даврида берилади.

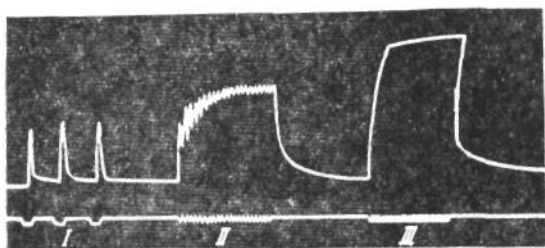
вақтида келиб чикувчи ҳаракат потенциаллари секундига 50—70 ни ташкил этади.

Мускулнинг тетаник қисқаришлари якка қисқаришларнинг қўшилиш (суммация) натижасидир. Қисқаришлар суммациясини текшириш учун мускулга иккита якка таъсир берилади. Таъсиротлар ўртасидаги интервал шундай бўлиши керакки, мускул биринчи қисқаришдан кейин бўшашиб улгурмасдан иккинчи таъсирот берилсин. Бунда иккита ҳодиса бўлиши мумкин: мускул биринчи қисқаришдан кейин бўшаша

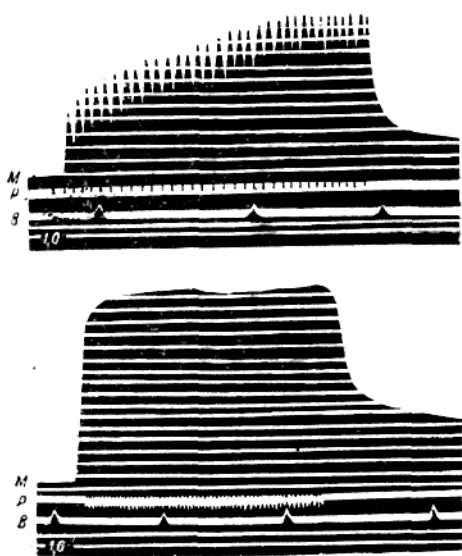
бошлаган вақтда иккинчи таъсирот берилса, иккинчи қисқариш чўққиси миографик эгри чизикда биринчи қисқариш чўққисидан эгри чизикнинг бироз пасайиши билан ажралиб туради (143-рasm, Б). Биринчи қисқариш ҳали чўққисига етмасдан туриб иккинчи таъсирот берилса, иккинчи қисқариш биринчи қисқаришга тамомила қўшилиб кетиб, у билан бирга ягона суммацияланган чўққини ҳосил қилади (143-рasm, А). Шундай қилиб, суммациянинг икки типи бўлиши мумкин. Бақа болдир мускулида суммация қандай бўлишини мисол тариқасида кўрайлик. Болдир мускулининг якка қисқариш узунлиги уй температурасида ўрта ҳисоб билан 0,1 секундга барабар. Қисқаришнинг кўтарилувчи ва тушувчи қисмлари тахминан барабар деб ҳисобласак, ҳар бир қисмга **0,05** секунддан тўғри келади. Шу сабабли, ўша мускулда қисқаришлар суммациясининг биринчи типи (чала суммация) ни юзага чиқариш учун биринчи таъсирот билан иккинчи таъсирот ўртасидаги интервал **0,05** секунддан ортиқроқ бўлиши, суммациянинг иккинчи типи (тўла суммация) ни юзага чиқариш учун эса 0,05 секунддан камроқ бўлиши керак.

**Силлиқ ва тишли тетанус.** Тетанусни сунъий йўл билан юзага чиқариш учун мускулга таъсиротлар суммация рўй берадиган интервал билан кетма-кет берилади. Таъсиротлар частотаси бир қадар камроқ бўлса, *тишли тетанус* келиб чиқади, частота катта бўлса, *силлиқ тетанус* олинади (144- ва 145-рasmлар).

Тетаник таъсир тўхтатилгач мускул толалари аввалига тўла бўшашмайди, уларнинг



144-рasm. Таъсиротлар частотаси турлича булганда мускулнинг қисқаришлари. Сийрак таъсиротлар якка қисқаришларни (I); тезрок таъсиротлар тишли тетанусни (II); янада тезрок таъсиротлар силлиқ тетанусни (III) вужудга келтиради.



145-рasm. Ажратилган мускул толасининг тетануси (Ф. Н. Серковдан)

Таъсиротлар частотаси секундига 18 та бўлганда — тишли тетанус (юқоридаги ёзув), таъсиротлар частотаси секундига 35 та бўлганда — силлиқ тетанус (пастдаги эгри чизик) рўй беради. М — миограмма, Р — таъсирот белгилари, В — вақт белгиси (1 секунд).

бошланғич узунли маълум вақтдан кейингина тикланади. Бундай ходиса *тетанусдан кейинги*, ёки *колдик контрактура* деб аталади.

Мускул қанча тез қисқарса ва бўшашса, тетанусга сабаб бўла оладиган таъсиротлар ўшанча тезроқ берилиши керак. Масалан, қуённинг оқ мускуллари (илдам мускуллар) тетануси учун секундига 30 та индукцион зарб керак бўлса, шу қуённинг қизил (суст) мускуллар тетануси учун секундига фақат 10 зарб керак.

Тетанусда қисқаришларнинг қўшилиш (суммация) механизми. Тетаник қисқариш баландлиги якка қисқаришнинг максимал амплитудасидан анча ортиқ бўлади (144 расм). Бунинг сабаби шуки, ритмик таъсиротда қўзғалишнинг ҳар бир янги тўлқини мускулларнинг қўшимча қисқаришини пайдо қилади, бу қисқариш аввалги қисқаришга қўшилиб кетади (суммация). Г. Гельмгольц (1847) навбатдаги ҳар бир импульсда мускул шу пайт бўшашиб тургандай калталанаверади деб фараз қилиб, бу процессга *суперпозиция*, яъни қисқаришларнинг тахланиши деб ном берди. Аммо кейинги тадқиқотлар шуни кўрсатдики, тетанусда суперпозиция ҳодисаларини иккита механик эффектнинг оддий қўшилишидан иборат қилиб қўйиш асло ярамайди

(Н. Е. Введенский, 1886). Кетма-кет келувчи икки таъсирот эффекти якка қисқаришларнинг арифметик йиғиндисига асло тенг бўлмай, шу йиғиндидан гоҳ каттароқ, гоҳ кичикроқ чиқиши маълум бўлди. Бундан англашиладики, қўзғалишнинг ҳар бир аввалги тўлқинидан кейин мускулнинг янгидан қисқариш хоссаси анча ўзгаради. Н. Е. Введенский қўзғалиш ва қисқаришнинг ҳар бир тўлқини тўқимада ўта қўзғалувчанлик шаклида из қолдиради, деб тушунтирди. Иккинчи таъсирот мускулнинг қўзғалувчанлиги ошиб турган пайтда келса, иккинчи қисқариш амплитудаси, ритмик таъсиротларда эса тетаник қисқариш амплитудаси ҳам якка қисқаришдагига нисбатан каттароқ бўлади.

Тетанус процессида мускул ҳолатининг ўзгаришини унга воситали таъсир этиб бемалол кузатиш мумкин. Бақадаги машиначилар мускулнинг тетаник қисқаришидан бевосита кейин нервга якка таъсир максимал куч билан (яъни барча нерв толаларини қўзғотиш учун етарли куч билан) берилса, якка қисқариш келиб чиқади, бу қисқариш амплитудаси тетанусдан илгаригига нисбатан анча каттароқ бўлади.

Е. Б. Бабскийнинг фикрича, мускул қолатининг тетаник қисқаришга асос бўладиган ўзгаришлари мускулда ҳар бир янги қисқаришда аденозинтрифосфат кислотанинг ажралиб чиқишига боғлиқ. Қўзғалишнинг навбатдаги тўлқини бошлангунча АТФ тўла парчаланиб улгурмайди. Бу модда жуда оз концентрацияда мускулнинг қўзғалувчанлигига ва қисқарувчанлигига катта таъсир кўрсатади, натижада мускулга келаётган навбатдаги ҳар бир импульс аввалгиларига нисбатан каттароқ эффект бера олади.



146-расм. Одамда айрим мотор бирлик(А) ва бутун мускул(Б)нинг электр активлиги.

### Мотор бирликлар

Тетаник қисқаришга асос бўладиган ҳодисаларнинг умумий схемаси юқорида кўздан кечирилган эди. Организмнинг табиий фаолият шароитида бу процесс қандай воқе бўлиши билан мукамалроқ танишмоқ учун скелет мускулларининг ҳаракат нерви билан иннервацияланишидаги баъзи хусусиятларга тўхтаб ўтайлик. Орқа миянинг олдинги шохларидаги ҳаракатлантирувчи хужайра ўсиғи бўлмиш ҳар бир мотор нерв толаси мускулнинг бир толасини эмас, балки мускул толаларининг бутун бир группасини иннервация қилади. Бу группа *мотор бирлик* деб аталади. Одамнинг турли мускулларида мотор бирлик таркибига кирувчи мускул толаларининг сони 10 дан 3000 гача боради. Аниқроқ ҳаракатларни бажарувчи илдам мускулларнинг мотор бирликларида толалар ҳаммадан кам. Масалан, кўз мускулларида ва қўл бармоқларининг мускулларида мотор

бирликлар таркибидаги мускул толалари 10—25 та, улардан ҳар бири бир неча нерв толасидан иннервация олади. Бунга қарама-қарши ўлароқ, гавда ҳолатини тўғрилашда қатнашадиган ва аниқ контролга эҳтиёж сезмайдиган суст мускулларнинг мотор бирлигида 2000 дан 3000 гача тола бор. Болдир мускулларининг мотор бирликларида 1500 га яқин тола бор.

Скелет мускулларини иннервация қиладиган нерв толаларида қўзғалишнинг тарқалиш тезлиги жуда катта, шу сабабли мотор бирликни ташкил этувчи мускул толалари ҳақиқатда бир вақтда қўзғалади. Мотор бирликнинг электр активлиги қатор зич қозиклар шаклида бўлади (146-расм, А), унда ҳар бир чўқкига бир вақтда қўзғалган кўп толалардаги ҳаракат потенциалларининг йиғиндиси мос келади.

Мотор бирликнинг электр активлигини қайд қилмоқ учун мускул қоринчасига жуда ингичка электродларни санчиб киритиш зарур, бу электродларнинг энг учидан бошқа ҳамма қисми изоляцияловчи лок билан қопланган. Одамнинг турли муекулларидаги бир мотор бирлик-нинг электр активлиги шундай электродлар ёрдамида қайд қилинади.

**Бутун бир мускул мотор бирликларининг қисқаришлар суммацияси.** Келувчи импульсга жавобан синхрон, яъни бир вақтда қўзғолувчи мускул толаларининг ҳар бир мотор бирлигига қарама-қарши ўлароқ, мускулнинг турли мотор бирликларидаги толалар одатда асинхрон (турли вақтда) ишлайди. Бунинг сабаби шуки, мотор бирликлар ҳаракатлантирувчи ҳар хил нейронлардан иннервация олади, бу нейронлар турли частотали импульсларни турли вақтда юбориб туради. Ҳар хил мотор бирликлардаги толалар қисқариши турли вақтда бошланиб, турли вақтда тамомланишига қарамай, бутун бир мускулнинг йиғинди қисқариши нормал фаолият шароитида яхлит характерда бўлади, мотор бирликлардан ҳар бири сийрак ритмда ишлаганда (масалан, секундига 5 марта қисқарганда) ҳам силлиқ тетанусни шаклан эслатади.

Шундай қилиб, орқа миянинг тегишли нейронлари асинхрон ишлаганлиги сабабли мотор бирликлар асинхрон қисқарганлигидан, ҳаракат импульсларининг частотаси кичик бўлганда ҳам, гавдамизнинг ҳамма ҳаракатлари уйғун бўлади. Мотор бирликларнинг асинхрон фаолияти потенциаллари бутун мускулдан ажратиб олишда шу бирликлардан ҳар бирининг электр активлигини тафовут қилишга имкон бермайди: ҳаракат потенциалларининг турли вақтда рўй берувчи чўққилари электродларда алгебраик қўшилади (интерференцияланади), шу туфайли айрим мускул толаларининг қўзғолиш даражаси ҳақида фақат бавосита фикр юритиш имконини берадиган мураккаб манзара келиб чиқади (146-расм, Б га қаралсин).

(Одам тинч турганда оёқ-қўлидаги мускулларнинг мотор бирликлари ҳаракат потенциалларининг фақат жуда сийрак разрядларини беради. Мускуллар тонуси шундан келиб чиқади. Озгина таранглинишда секундига 5—10 частотали разрядлар пайдо бўлади. Таранглиниш ошганда ҳаракат потенциалларининг келиб чиқиш частотаси секундига 20—50 га етади.

Мускулнинг қисқариш кучи реакцияга бир вақтда тортиладигая мотор бирликлар сонига ҳам, улардан ҳар бирининг қўзғалиш частотасига ҳам боғлиқ.

### **Скелет мускулларининг тонуси**

Тинчлик ҳолатида (ишдан ташқари) мускуллар батамом бўшашмай, бир қадар таранглигини сақлаб туради, *тонус* деб шуни айтилади. Тонуснинг ташқи ифодаси шуки, мускуллар маълум даражада эластик бўлади. Электрофизиологик тадқиқотларнинг кўрсатишича, скелет мускулларининг тонуси мускулга катта интервал билан кетма-кет келувчи айрим нерв импульсларига боғлиқ, бу импульслар турли мускул толаларини навбат билан қўзғотади. Ана шу импульслар орқа миянинг мотонейронларида вужудга келади, бу мотонейронлар активлигини эса юқоридаги марказлардан, шунингдек перифериядаги, мускулларнинг толаларидаги чўзилиш рецепторларидан («мускул дугларидан») келувчи импульслар ушлаб туради .



Мускул дугларидан сезувчи импульслар орқа илдизлар орқали орқа мияга киради, шу илдизлари қирқиб қўйиш натижасида мускулнинг батамом бўшашиб қолиши скелет мускулларининг тонуси рефлекс йўл билан келиб чиқишини кўрсатади.

Одамда мускуллар тонуси маълум доирада ихтиёрий бошқарилиши мумкин—одам мускулларни ўз ихтиёри билан деярли батамом бўшаштириши ёки бирмунча таранглаши, лекин аynи вақтда ҳаракат қилмаслиги мумкин.

*Тоник толалар* деган суст толалар скелет мускуллари тонусининг келиб чиқишида алоҳида роль ўйнашини кўрсатувчи талайгина маълумотлар бор. Тоник толалар қисқариш ва бўшашиш процессларнинг тезлиги кам эканлиги ва жавоблар суперпозициясига жуда қодир эканлиги билан тетаник толалардан фарқ қилади. Шунга кўра, таъсиротлар ҳатто сийрак ритмли бўлганда ҳам, мускул толасини калталанган ҳолатда узоқ ушлаб туришга кифоя қилади.

Мускул толаларининг тоник ва тетаник толаларга бўлиниши абсолют бир нарса эмас. Ҳатто совуққонли ҳайвонларда бу толалар катта тафовут қилади, лекин уларда ҳам толаларнинг оралиқ типларини кузатса бўлади. Бундан ташқари, баъзи тетаник толалар чарчаш ва бошқа баъзи (шу жумладан гормонал) омиллар таъсирида тоник хоссаларга эга бўла олишини назарда тутиш керак.

Сутэмизувчиларда ихтисослашган рефлектор ёйлар борлигини кўрсатувчи маълумотлар сўнгги йилларда олинди, бу ёйлардан баъзилари мускулларнинг тез қисқаришини таъминлайди, бошқалари эса мускул тонусини сақлайди (Е. К. Жуков). Организм фаолиятининг табиий шароитида илдам тоник толаларнинг ҳам, суст тоник толаларнинг ҳам биргалашиб ишлаши скелет мускулининг тонусини таъминлайди.

### Мускулнинг қисқариш механизми

**Мускул тинч турганда ва қисқарганда миофибриллаларнинг ультрамикроскопик структураси.** Скелет мускулларининг миофибриллалари оптик хоссалари жиҳатидан ҳар хил: изотроп дисклар *I* билан анизотроп дисклар *A* дан иборат эканлиги юқорида айtilди. Миофибриллаларнинг шундай ҳар хиллик сабабини А. Хаксли билан Г. Хаксли ўз ишларида очиб беришди, улар мускул толасининг структурасини текшириш учун электрон микроскопия, рентгеноструктура анализи, фазали контраст ва интерференцион микроскопияни гистохимиявий методлар билан бирга татбиқ этишди.

Диаметри 1 мк чамасидаги мускул толасининг миофибриллаларидан ҳар бири ўрта ҳисобда 2500 *протофибрилл*-лардан тузилганлиги, протофибриллалар эса *миозин* ва *актин* оксилларининг полимерланган чўзиқ молекулаларидан иборат эканлиги аниқланди. Миозин протофибриллалари ёки (одатдаги номи билан айтганда) миозин иплари актин протофибриллаларига қараганда икки баравар йўғонроқ. Уларнинг диаметри тахминан 100Å. Мускул толаси тинч турганда миофибриллаларидаги толалар шундай жойлашадики, ингичка узун актин ипларининг учлари йўғонроқ ва калтароқ миозин иплари ўртасидаги ёриқларга кириб туради (147- расм, *Б*). Шунга кўра, *I* дисклар расмда кўрсатилганидек, фақат актин ипларидан, *A* дисклар эса миозин ва актин ипларидан иборат. Ёруғ *H* хошия актин ипларидан холи бўлган камбар зонадир. *Z* мембрана *I* дискнинг ўртасидан ўтиб, ўша ипларни ўзаро бирлаштиради.

Миофибриллаларнинг бир талай кўндаланг кўприкчалари ҳам бор. Миозин ипларини актин ипларига бирлаштириб турадиган бу кўприкчалар миофибриллалар ультрамикроскопик структурасининг муҳим қисми ҳисобланади.

А. Хаксли билан Г. Хаксли назариясига мувофиқ, мускул толаси қисқарганда миозин ва актин иплари калталакмай, бири иккинчи устида «сирғана» бошлайди: актин иплари миозин иплари орасига сирғаниб киради, шунинг натижасида *I* дисклар калталанади, *A*



дисклар эса узунлигини сақлаб қолади. Фақат *H* хошия деярли йўқолиб кетади, чунки мускул толаси қисқарганда актин иплари ўз учлари билан бир-бирига яқинлашади (147-расм, *B* га қаралсин).

Мускул толаси қисқарганда миозин ва актин ипларининг сирғанишини таъминловчи конкрет механизм ҳануз ойдинлаштирилгани йўқ. Аденозинтрифосфат кислота иштирокида актин ва миозин оксиллари ўртасидаги ўзаро химиявий таъсир ипларнинг сирғанишига сабаб бўлади, деб фараз қилишга асос бор. Бошқача айтганда, ипларнинг бир группасини иккинчи группасига тортиб турувчи ўзига хос тишли химиявий ғилдирак бор, деб фараз қилинади. Бу процессда боя номи айтилган кўндаланг кўприкчалар «тишчалар» ролини ўйнайди, шу кўприкчалар борлигидан миозин ва актин ипларидаги оксилларнинг актив группалари ўзаро таъсир этиб туради.

**Мускул қисқаришининг келиб чиқишида ҳаракат потенциалининг роли.** Скелет мускули яшайдиган табиий шароитда ҳаракат токи мускулнинг қисқариш ташаббускори ҳисобланади. Мускул толаси кўзғолган вақтда ҳаракат токи шу толанинг ташқи мембранаси бўйлаб тарқалади.

Микроэлектрод учи микрометрик винтли махсус асбоб — микроманипулятор ёрдамида мускул толасининг *Z* мембрана соҳасидаги юзасига тақалса, деполяризацияга сабаб бўлувчи жуда кучсиз электр стимули берилганда *Z* мембрананинг иккала томонида *I* дисклари калталана бошлайди. Аммо айти вақтда қисқариш ён томонларга эмас, балки *Z* мембрана бўйлаб толанинг ичкарисига тарқалади. Бусагадан паст катодик стимул миофибрилланинг бошқа қисмларига берилганда шундай эффект келиб чиқмайди. Бундан англашиладики, ҳаракат потенциали тарқалганда *I* дисклар соҳасида мускул толаси юза мембранасининг деполяризацияси қисқариш процессини ишга солувчи механизм ҳисобланади.

Кейинги тадқиқотлар шуни кўрсатдики, мембрана деполяризацияси билан мускулнинг қисқара бошлаши ўртасидаги оралиқ звено — эркин *Ca* ионларининг тола ичига киришидир. Қуйидаги икки факт шундан гувоҳлик беради: 1) мускул кўзғолганда *Ca* ионларининг тола ичига диффузияланиб кириши кескин даражада кучаяди; 2) *I* дискка ингичка шиша капилляр — микропипетка ёрдамида *Ca* ионлари яқинлаштирилганда бу диск рўйроқ калталанади. Бу қисқариш электр токи таъсирида мембрананинг деполяризацияланишидагига нисбатан кўпроқ локал бўлади: микропипетка тегишлича жойлаштирилганда *I* дискнинг фақат бир ярмини (*Z* мембранадан бир томонда) калталантириб, иккинчи ярмининг узунлигини ўзгартмаслик мумкин.

Бу тажрибалар мускул толасининг ташқи мембранаси бўйлаб югурувчи ҳаракат токи *Z* қисмларида *Ca* ионларининг бўшаб чиқишига сабаб бўлади, бу ионлар миофибриллалар ичига диффузияланиб кириб, ипларни ҳаракатга келтиради, деб фараз қилишга имкон берди.

**Мускулнинг қисқариш механизмида аденозинтрифосфат кислотанинг роли.** Мускул оксили — *миозинда аденозинтрифосфатаза* ферментининг хоссалари борлигини, яъни миозин *аденозинтрифосфат кислота* (АТФ) ни парчалаши ва шу тариқа бу бирикмадаги энергияни (1 мольга қарийб 10000 кал) юзага чиқаришини В. А. Энгельгардт ва М. Н. Любимова 1939 йилда аниқлашган. Улар миозиндан тайёрланган ипларнинг механик хоссалари АТФ таъсирида ўзгариши — чўзилувчанлигининг кескин даражада ортишини ҳам аниқлашган. Шундан кейин тез орада венгер биохимики А. Сцент-Дьорди мускулда миозин билан бир қаторда *актин* оксили ҳам борлигини кўрсатиб берди. Бу мустақил оксил миозик билан ўзаро таъсир этиб, *актомиозин* комплексини ҳосил қилади. Соф миозиннинг ўзидан кўра, актомиозин комплекси АТФ ни анча кўпроқ тезлик билан парчалай олади. Актомиозиндан тайёрланган иплар физиологик жихатдан адекват ионлар муҳитига қўшилган АТФ ни парчалайди ва шунинг натижасида қисқаради. Бундай яқкаланган қисқарувчан структураларнинг калталаниши мускул толаларининг қисқаришига жуда ўхшайди. АТФ нинг парчаланишига муҳит шароити тўсқинлик қилмагандагина актомиозин иплари АТФ иштирокида қисқаради. АТФ нияг парчаланишига қандай бўлмасин захарлар тўсқинлик қилса, актомиозин иплари қисқармайди. Шу маълумотларга асосланиб, табиий шароитда ҳам мускул толаси актин, миозин ва АТФ нинг ўзаро таъсир этиши натижасида қисқаради, деб фараз қилиш мумкин. Қўзғолиш туфайли хужайра ичидаги ионлар

таркибининг ўзгариши, жумладан Са ионларининг хужайрага кириши натижасида актин, миозин ва АТФ ўзаро таъсир этса керак. Натижада АТФ парчаланади, айти вақтда бўшаб чиққан энергия мускул толасида актин ва миозин ипларининг сирғанишига сарф бўлади.

Мавжуд тасаввурларга кўра, мускул толаларидаги махсус химиявий фактор (*Марининг бўшаштирувчи фактори*) мускул толасининг бўшашиш механизмида катта роль ўйнайди. Уша химиявий фактор таъсирида актин ва миозин оксиллари бир-биридан ажралиб, ипларнинг қайта сирғаниши ва мускулнинг чўзилиши мумкии бўлиб қолади.

Мускулнинг бўшашуви учун АТФ борлигининг ҳам муҳим аҳамияти бор. Яккаланган қисқарувчан структура (масалан, актомиозин ипи ёки мускулдан ажратиб олинган миофибриллалар) турган муҳитдан АТФ йўқотилса, қисқарувчан структура бўшашмай, ригид (қийин чўзиладиган) бўлиб қолади. АТФ нинг парчаланишига захарлар тўсқинлик қилса, АТФ иштирокида актомиозин ипи пластик (мулойим) бўлиб туради.

Ҳамма мускуллар, шунингдек ҳаракатга қодир бошқа кўпгина биологик структуралар (масалан, сперматозоидларнинг хивчинлари) қисқариши учун АТФ зарур. Шу қисқарувчан структуралардаги оксиллар таъсирида АТФ нинг парчаланиши кўрсатиб берилди. АТФ парчаланмасдан, ўша структуралар билан анчайин боғланган бўлса, уларнинг пластиклигини оширади ва, шу тариқа, уларнинг бўшашувига ёрдам беради. Бўшаштирувчи фактор таъсирида актин ва миозиининг бир-биридан ажралиши вақтида миозиннинг ферментатив активлиги анча пасаяди ва АТФ нинг парчаланиши тагин ҳам камаяди.

Мускулнинг фаолият процессида парчаланувчи АТФ ресинтези асосан иккита йўл билан боради: биринчи йўл шундан иборатки, энергияга бой фосфорли бирикма — креатинфосфатдан фосфат группаси аденозиндифосфат кислотага ферментатив йўл билан ўтади. *Креатинфосфат* мускулда АТФ га нисбатан кўпроқ бўлиб, секунднинг мингдан бир бўлаклари ичида АТФ ресинтезини таъминлайди. Аммо мускул узок ишлаганда креатинфосфат запаслари камаяди, шу сабабли иккинчи йўл — АТФ нинг секинроқ ресинтез қилиниши муҳим. Бу йўл мускул тинч турган вақтда ҳам, айниқса зўр бериб ишлаган вақтда ҳам содир бўлувчи гликолиз ва оксидланиш процессларига боғлиқ. Мускул қисқарган вақтда ҳосил бўлувчи сут кислота билан пирозум кислота оксидланганда аденозиндифосфат кислота ва креатин фосфорилланади, яъни креатинфосфат билан АТФ ресинтези рўй беради.

Гликолитик оксидловчи ферментларни бўғиб қўювчи захарлар АТФ нинг ресинтез процессларини бузиб қўйганда, мускул толаларида АТФ тамомила йўқолиб кетади, шунинг натижасида мускул қотиб қолади (*контрактура*).

### **Қисқариш процессида иссиқлик ҳосил бўлиши ва қисқариш энергияси**

Мускул тўқимаси ишлаётган вақтда унда иссиқлик ҳосил бўлишини Г. Гельмгольц ва В. Я-Данилевский XIX асрнинг иккинчи ярмида очиқ равшан кўрсатиб беришди. Кейинчалик А. Хилл ва ҳамкорлари юксак даражада сезувчан асбоблар яратишга муваффақ бўлдилар. Бу асбоблар эса мускуллар билан нервларнинг тинчлик ҳолатида ва қўзғолиш вақтида уларда ҳосил бўладигая иссиқликни қайд қилиш ҳамда ўлчаш имконини берди.

А. Хилл иссиқлик ҳосил бўлишини келиб чиқиши ва авж олиш вақти жиҳатидан икки асосий фазага ажратди. Биринчи фаза иккинчисига нисбатан тахминан 1000 барабар калтароқ бўлиб, *бошланғич иссиқлик ҳосил бўлиши* деб аталади. Бу фаза мускулнинг қўзғолиш пайтидан бошланиб, бутун қисқариш давомида, шу жумладан бўшашиш фазасида ҳам давом этади. Иссиқлик ҳосил бўлишининг иккинчи фазаси мускул бўшашгач бир неча минут мобайнида рўй беради ва *кечикувчи*, ёки *тикланиш фазасидаги иссиқлик ҳосил бўлиши* деб аталади.

Бошланғич иссиқлик ҳосил бўлишини ўз навбатида қуйидаги бир неча қисмга ажратиш мумкин: а) активация иссиқлиги, б) калталаниш иссиқлиги; в) бўшашиш иссиқлиги.

*Активация иссиқлиги* таъсирот берилгандан бевосита кейин, лекин мускул толалари айтарли қисқаргунча ажралиб чиқади. Шу сабабли иссиқликнинг бу порциясига мускулни

кўзғолмаган ҳолатдан актив ҳолатга ўтказувчи химиявий процессларнинг иссиқлик зффекти деб қаралади. Тетаник қисқаришда активация иссиқлиги мускулдаги бутун таъсирот давомида ҳар бир ҳаракат потенциалида ажралиб чиқади.

*Калталаниш иссиқлиги* қисқариш процессининг ўзидан келиб чиқади. Мускулни қаттиқ чўзиб, қисқаришига тўсқинлик қилинса, иссиқликнинг бу порцияси ажралиб чиқмайди.

*Бўшашиш иссиқлиги* мускул бўшашганда энергиянинг ажралиб чиқишига боғлиқ. Иссиқликнинг бу порцияси шу пайтда рўй берувчи химиявий процессларга бевосита боғлиқ эмас, балки мускул толаларининг қисқариш процессига кетган энергияни мускул бўшашган вақтда иссиқлик шаклида қайтаради, деб фараз қилишади. Мускул қисқарган вақтда юк кўтарган бўлса, қисқариб бўлгач иссиқлик кўпроқ ажралиб чиқади.

Иккинчи фаза — тикланувчи иссиқлик ҳосил бўлиши АТФ ресинтезини таъминловчи химиявий процессларга боғлиқ. А. Хилл мускулларни кислородсиз шароитда қисқартиш устидаги тажрибаларида кўрсатиб берганидек, кислород керак бўлмайдиган бошланғич иссиқлик ҳосил бўлишига қарама-қарши ўлароқ, тикланувчи иссиқликнинг 90 проценти оксидланиш процессида ҳосил бўлади ва бу иссиқликнинг атиги 10 проценти моддалар алмашинувиёнинг анаэроб процессларида келиб чиқади. Тикланиш иссиқлиги миқдор жиҳатдан мускулнинг қисқариш вақтида чиқарадиган иссиқлигига тахминан барабар келади. Тиклаёувчи иссиқлик ҳосил бўлишини юзага чиқарувчи химиявий процесслар мускул қисқаришига бевосита энергия етказиб берадигая асосий манба—АТФ ресинтезига қаратилганлигини ҳисобга олсак, ҳозиргина айтилган бараварлик тушунарли бўлиб қолади. АТФ ресинтезида ва тикланувчи иссиқлик ҳосил бўлишида сут кислота билан пирозум кислотанинг оксидланиш процесслари катта роль ўйнайди. Мускул монойодацетат кислотадан захарланиб, сут кислота билан пирозум кислотанинг гликолиз йўли билан ҳосил бўлиши тўхтаганда кечикувчи иссиқлик ҳосил бўлиши ва АТФ ресинтези ҳатто кислород йўқлигида ҳам деярли батамом барҳам ейди.

## Мускулларнинг иши ва кучи

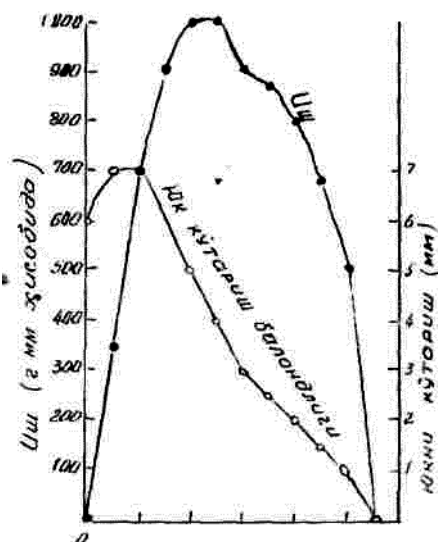
Муайян кучли таъсирот берилганда мускулнинг қисқариш (калталаниш) даражаси унинг морфологик хоссаларига ҳам, физиологик ҳолатига ҳам боғлиқ. Узун мускуллар калта мускулларга нисбатан кучлироқ қисқаради. Мускул ўрта-миёна чўзилганда қисқариш эффекти ошади, мускул кўпроқ чўзилганда унинг қисқариши сусаяди. Узоқ ишлаш натижасида мускул чарчаб қолса, қисқариш кучи камаёди.

*Мускул кучини* ўлчаш учун у кўтара оладиган максимал юк аниқланади. Бу куч жуда катта бўлиши мумкин. Масалан, итнинг жағ мускуллари гавда вазнига нисбатан 8,3 барабар ортик юкни кўтара олиши аниқланган. Одам оёқ учида туриб елкасида қанча юк кўтара олишига қараб болдир мускулларининг кучи ҳақида фикр юритишади.

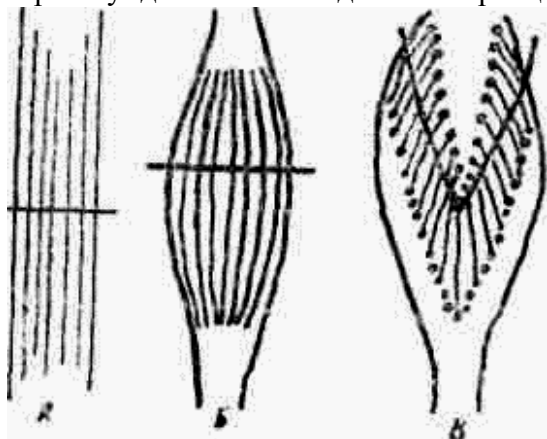
Шароит бирдай бўлганда мускул кучи унинг узунлигига эмас, балки кўндаланг кесимига боғлиқ: мускулнинг физиологик кўндаланг кесими, яъни мускулдаги ҳамма толалар кўндаланг кесимларининг йиғиндиси қанча катта бўлса, у кўтара оладиган юк ўшанча катта бўлади.

**146-расм.** Баканинг болдир мускулига осилган юк (грамм хисобида), мускулнинг қисқариши (юк кутарилганда миллиметрлар хисобида) вабажарилган иш (грамм миллиметрлар хисобида) нисбатлари (Уоллер маълумотларидан)

Толалари узунасига ётган мускуллардагина физиологик кўндаланг кесим геометрик кўндаланг кесимга мос келади; толалари қийшиқ ётган мускулларда толалар кўндаланг кесимларнинг йиғиндиси мускулнинг



геометрик кўндаланг кесимидан анча ортиқ бўлиши мумкин (148-расм). Шу



**148-расм.** Турли мускулларнинг тузилиш типлари (А. А. Ухтомскийдан).  
А — толалари параллел ётувчи мускуллар; Б — дугсимон мускул;  
В — патсимон мускул.

**149-расм.** Бақанинг болдир мускули-га осиладиган юк (грамм ҳисобида), мускулнинг қисқариши (юк кўтарил-ган миллиметрлар ҳисобида) ва ба-жарилган иш (грамм миллиметрлар ҳисобида) нисбатлари (Уоллер маъ-лумотларидан).

сабабли толалари қийшиқ ётган мускулнинг кучи толалари узунасига ётган худди шундай қалинликдаги мускулнинг кучидан анча ортиқ бўлади. Ҳар хил мускулларнинг кучини таққослаб кўра билмоқ учун мускул кўтара оладиган максимал юк физиологик кўндаланг кесимнинг квадрат сантиметрлари сонига бўлинади. Мускулнинг абсолют кучи шу тариқа ҳисоблаб топилади. 1  $см^2$  га  $кг$  ҳисобида ифодааланган абсолют куч одамнинг болдир мускулида 5,9, елканинг букувчи мускулида 8,1, чайнов мускулида 10, елканинг икки бошли мускулида 11,4, елканинг уч бошли мускулида 16,8, силлиқ мускулларда 1 га тенг.

Толалари узунасига ётган мускулларга *m.sartorius*, толалари қийшиқ ётган мускулларга *mm. intercostalis* мисол бўла олади. Одам ва сутэмизувчилардаги мускулларнинг аксариси патсимон тузилган. Патсимон мускулнинг физиологик кўндаланг кесими катта, шунинг учун ҳам кучи ортиқ.

*Мускул иши* у кўтарган юкнинг мускулнинг қисқариш катталигига кўпайтмаси билан ўлчанади, яъни килограмметрлар ёки грамсантиметрлар билан ифодаланади.

Мускул кўтарадиган юк билан у бажарадиган иш ўртасида қуйидаги боғланиш мавжуд. Мускул юксиз қисқарса, унинг бажарадиган ташқи иши нулга тенг. Юк оширилган сайин мускул иши аввал кўпаяди-да, сўнгра секин-аста камаяди. Мускул кўтара олмайдиган даражада жуда катта юк бўлса, мускул иши нулга тенг бўлиб қолади. Юкнинг катталиги, мускулнинг калталаниш даражаси ва бажарадиган ишининг миқдори ўртасидаги муносабатлар 149-расмда кўрсатилган. Бир қадар ўртача юкда: бу ҳолда 200—250  $г$  юкда мускулнинг кўпроқ иш бажариши расмдан кўриниб турибди.

Юк ўртача бўлганда ҳам вақт бирлигидаги иш миқдори билан ўлчанадиган мускул қуввати максимал даражага етади. Шу сабабли мускул иши ва қувватининг юк (нагрузка) га

боғлиқлиги ўртача нагрузкалар қондаси деб аталади.

### Мускулнинг чарчаши

Хужайра, орган ёки бутун организм иш қобилиятининг иш натижасида вақтинча камайиши ва дам олишдан кейин йўқолиши *чарчаши* деб аталади.

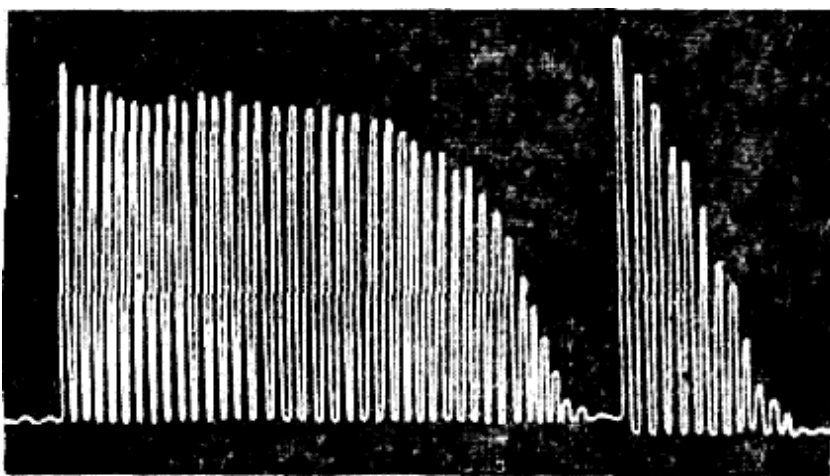
Озгина юк осилган якка мускулга ритмик электр стимуллар билан узоқ таъсир этилса, шу мускул қисқаришларининг амплитудаси нулта етгунча секин-аста камайиб боради. Шу тариқа олинган эгри чизик чарчаш эгри чизиги деб аталади. Мускулнинг барча қисқаришлар баландлигини ўлчаб ва йиғиндисини қўшиб, юкнинг жами кўтарилиш баландлигини билиш, юкни шу миқдорга кўпайтириб, мускул тўла чарчагунча бажарган ишининг миқдорини аниқлаш мумкин.

Чарчашда қисқаришлар амплитудаси ўзгариш билан бир қаторда қисқаришнинг латент даври узаяди ва таъсирот бўсағалари билан хронаксия кўпаяди, яъни кўзғолувчанлик пасаяди. Аммо шуни таъкидлаб ўтиш керакки, бу ўзгаришларнинг ҳаммаси мускул ишлай бошлагандан кейин дарҳол рўй бермай, орада бир қадар давр ўтади, ана шу давр мобайнида қисқаришларнинг амплитудалари ортади ва мускулнинг кўзғолувчанлиги бир қадар ошади. Айни вақтда мускул осон чўзилувчан бўлиб қолади. Бундай ҳолларда мускул таъсиротнинг муайян ритми ва кучида ишлашга мослашади, яъни «ўрганади» деб айтишади. Таъсирот янада узоқ давом этганда мускул толалари чарчаб қолади.

Организмдан ажратиб олинган мускулга узоқ таъсир этилганда иш қобилиятининг пасайиши иккита асосий сабабга боғлиқ. Бу сабаблардан бири шуки, мускул қисқариб турган вақтда унда модда алмашинуви ташландилари (жумладан, гликоген парчаланишидан ҳосил бўлувчи сут кислота) тўпланади, булар эса мускул толаларининг иш қобилиятини сусайтиради. Шу ташландилардан бир қисми, шунингдек калий ионлари толалардан ташқарига — хужайра атрофидаги камгакка диффузияланиб чиқиб, кўзғолувчан мембрананинг ҳаракат потенциалларини вужудга келтириш (генерация) қобилиятини сусайтиради.

Организмдан ажратиб олинб, Рингер эритмасига солинган мускул тўла чарчагунча узоқ таъсир этилса, қисқариши тикланиши учун мускул солиб қўйилган суюқликни алмаштиришнинг ўзи кифоя қилади.

Организмдан ажратиб олинган мускул чарчасининг иккинчи саба



150-расм. Студентлардан заҳёт олингунча ва олингандан кейин 6 соат мобайнида ёзиб олинган иккита чарчаш эгри чизиги (эргограммалар) (Моссодан).

би ўша мускулдаги энергия запасларининг секин-аста камайишидир.

Яккаланган мускул узоқ ишлаганда гликоген запаслари кескин даражада камаяди, шунинг натижасида қисқариш учун зарур бўлган АТФ ва креатинфосфатнинг ресинтез процесслари бузилади.

Чарчаш проблемасини кўздан кечирганда шуни таъкидлаш керакки, ажратиб олинган скелет мускулига бевосита таъсир этилганда унинг чарчаши соф лаборатория феномени бўлиб, организм яшайдиган табиий шароитда узоқ ишлаб турган ҳаракат аппарати

тажрибадаги ҳаракат аппаратида бутунлай бошқача чарчайди. Бунинг сабаби организмда мускулнинг узлуксиз қон олиб туришида, бинобарин, қон билан муайян миқдорда озик моддалар (глюкоза, аминокислоталар) келиб туришида ва модда алмашинуви ташландиларининг бўшаб чиқиб, мускул толаларининг нормал ҳаёт фаолиятини издан чиқаришидагина эмас. Асосий тафовут шундаки, организмда нервдан мускулга қўзғотувчи импульслар келиб туради. Нерв-мускул бирлашмаси мускул толаларига қараганда тезроқ чарчайди, шу муносабат билан нервдан мускулга қўзғолишлар ўтмай қолиши сабабли мускул узоқ ишлаб толиқишдан сақланади. Бутун организмда нерв марказлари иш вақтида нерв-мускул бирлашмаларидан ҳам илгарироқ чарчайди.

Одам қўлининг мускуллари чарчаганда дам олиш вақтида иккинчи қўл билан иш бажарилса, юк кўтаришда чарчаган қўл мускулларининг иш қобилияти тез тикланишини биринчи марта И. М. Сеченов кўрсатиб берди (1903). Чарчаган қўл мускулларининг иш қобилияти ҳаракат активлигининг бошқа турларида, масалан, оёқнинг турли мускуллари ишлаганда ҳам тез тикланиши мумкин. И. М. Сеченов бундай дам олишни анчайин тинч туришдан фарқ қилиб, *актив дам олиш деб* атаган эди. Сеченов бу фактларга аввало нерв марказларининг чарчасини кўрсатувчи далил деб қараган эди.

Ишонтириш устидаги тажрибалар бутун организмдаги чарчаш процессининг келиб чиқишида нерв марказлари ҳолатининг ўзгариши катта роль ўйнашини кўрсатувчи ишончли далил бўла олади. Масалан, текширилаётган кишига енгилгина сават кўтариб турибсан деб ишонтирилса, у оғир қадок тошли саватни узоқ кўтариб тура олади. Енгил саватни кўтариб турган кишига оғир қадок тош тутқазилди деб ишонтирилса, аксинча, у тез чарчайди. Айни вақтда пульс, нафас олиш ва газлар алмашинуви одамнинг ҳақиқатда қилаётган ишига эмас, балки ишонтириб айтилган гапга боғлиқ бўлади (В. М. Василевский, Д. И. Шатенштейн).

Юқорида баён қилинганлардан англашиладики, организмдан ажратиб олинган скелет мускулига бевосита таъсир этилганда унинг чарчаши, ҳаракатлантирувчи нервга таъсир этилганда нерв-мускул препаратининг чарчаши ва табиий фаолият шароитида бутун организмдаги ҳаракат аппаратининг чарчаши фақат ташқи ифодаси билан бир-бирига ўхшайди — уларда мускуллар қисқаришининг кучи ва миқдори камаяди.

Бу ҳодисалар келиб чиқиш механизми жиҳатидан эса жуда катта фарқ қилади.

**Эргография.** Лаборатория шароитида одамдаги мускулнинг чарчасини ўрганиш учун *эргографлардан* фойдаланилади. Булар — мускуллар группаси томонидан бажариладиган ритмик ҳаракат амплитуда-сини ёзиб оладиган аобоблардир.

Юкли бармоқнинг букилиш ва ёзилиш ҳаракатларини ёзиб оладиган, шу бармоқнинг ўзини букувчи мускул билан қўлдаги барча бармоқларни букувчи умумий мускулнинг ишлаши ҳақида йиғинди маълумотлар берадиган *Моссо эргографи* бундай асбобга мисол бўла олади. Текширилаётган киши бармоғини букиб ва ёзиб, шу бармоқ-қа осилган юкни метроном тебранишларининг ритмида кўтаради ва туширади. Одамнинг иш вақтидаги муайян ҳаракатларини гавдалантирувчи эргографлар алоҳида диққатга сазовордир. Дастаки арра билан ишлашда қўл ҳаракатларини ўрганиш учун И. М. Сеченов татбиқ этган эргограф шундай биринчи асбоб эди.

Юк миқдорини ва метрономнинг тебраниш частотасини ўзгартириб, шу тажриба шароитида мазкур кишининг энг қисқа муддатда энг катта иш бажариш ритмини ва кўтарадиган юкининг миқдорини аниқлаш мумкин.

Текшириладиган турли кишиларда ва ҳатто бир кишида турли шароитда бажариладиган иш миқдори ҳамда чарчаш эгри чизиқларининг шакли ғоятда турли-тумандир. А.Моссонинг студентлардан заҳёт олгунча ва заҳёт олгандан кейин ўзида ёзиб олган эргограммалари шу жиҳатдан ибратлидир. Бу эргограммалар зўр бериб ақлий меҳнат қилишдан кейин иш қобилияти кескин камайишини кўрсатиб берди (150-расм).

### **Мускулларнинг ишлаб гипертрофияланиши ва ишламасдан атрофияланиши**

Мускулнинг мунтазам равишда зўр бериб ишлаши натижасида мускул тўқимасининг массаси кўпаяди. Бу ҳодиса *мускулнинг ишлаб гипертрофияланиши* деб аталади.

Гипертрофия шунга асосланадики, мускул толаларининг протоплазма массаси кўпайиб, толалар йўғонлашади. Бунда оксиллар билан гликоген миқдори ошади, шунингдек мускул қисқаришига сарфланадиган энергияни етказиб берувчи моддалар— аденозотрифосфат ва креатинфосфат кўпаяди.

Шу муносабат билан, гипертрофияланган мускулнинг кучи ва қисқариш тезлиги гипертрофияланмаган мускулдагига қараганда ортиқроқ бўлса керак.

Машқ қилгани туфайли бир талай мускуллари гипертрофияланган кишиларда мускул тўқимаси массасининг ортиши шунга олиб келадики, гавда мускуллари бутун гавда вазнининг ярмини, яъни 50 процентини ташкил этиши мумкин (одатдаги 35—40% ўрнига).

Одам узоқ вақт давомида зўр беришни талаб қилувчи мускул иши (*куч нагрузкаси*) ни ҳар кун бажариб турса, мускуллари гипертрофияланади. Зўр бермай бажариладиган мускул иши ҳатто жуда узоқ давом этса ҳам, мускул гипертрофияланмайди.

*Мускулнинг ишламасдан атрофияланиши* ишлаб гипертрофияланишга қарама-қарши ҳодисадир. Мускул нормал иш бажариш лаёқатидан бирон сабабга кўра маҳрум бўлса, ҳамма ҳолларда атрофияланади. Масалан, қўл ёки оёқ гипсланиб, узоқ вақт қимирлатмай қўйилганда, бемор узоқ ётиб қолганда, пайи қирқилиб кетгани сабабли мускул нагрузкага қарши иш бажаролмай қолганда ва ҳоказоларда атрофия рўй беради.

Атрофияда мускул толаларининг диаметри ва улардаги қисқарувчан оксиллар, гликоген, АТФ ва қисқариш фаолияти учун муҳим бўлган бошқа моддалар миқдори кескин даражада камаёди. Мускул яна нормал ишлай бошлаганда атрофия секин-аста йўқолади.

Мускул нервдан маҳрум қилинганда, яъни уни ҳаракатлантирувчи нерв қирқиб қўйилгандан кейин мускул атрофиясининг махсус тури рўй беради. Атрофиянинг бу турини куйида кўздан кечирамиз .

## **СИЛЛИҚ МУСКУЛЛАР**

### **Турли органлардаги силлиқ мускуллар функцияси**

Юксак даражадаги ҳайвонлар ва одам организмидаги силлиқ мускуллар ички органлар, томирлар ва терида бўлади. Силлиқ мускуллар бир қадар секин ҳаракат қилади ва узоқ тоник қисқаришларга қодир бўлади.

Кавак органлар: меъда, ичак, ҳазм безларининг йўллари, ковуқ (сийдик пуфаги), ўт пуфаги ва бошқалар деворидаги силлиқ мускулларнинг кўпинча ритм билан бир қадар секин қисқариши ўша кавак органлар ичидаги суюқликнинг силжиб боришини ва ташқарига чиқарилишини таъминлайди. Ичак мускулларининг маятниксимон ва перистальтик ҳаракатлари бунга мисол бўла олади.

Силлиқ мускулларнинг узоқ тоник қисқаришлари кавак органларнинг сфинктерларида айниқса яққол кўринади; уларнинг тоник қисқариши орган ичидаги суюқликнинг чиқиб кетишига тўсқинлик қилади. Бу эса ўт пуфагида ўтнинг ва ковуқда сийдикнинг тўпланиши, тўғри ичакда ахлатнинг шаклланиши, ва шунга ўхшашлар учун зарур шартдир.

Қон томирлари, айниқса артериялар ва артериолаларнинг деворларидаги силлиқ мускулларда ҳам рўй-рост тонус бор. Артериялар деворидаги мускул қаватининг тонуси артериялар диаметрининг катталигини идора этади, шу билан қон босимининг даражасини ва органларнинг қон таъминотини тартибга солади.

Силлиқ мускуллар тонуси ва ҳаракат функциясини вегетатив нервлар орқали келувчи импульслар ва гуморал таъсирлар бошқаради.

### **Силлиқ мускулларнинг физиологик хусусиятлари**

**Силлиқ мускулларнинг пластиклиги.** Силлиқ мускулнинг жуда *пластиклиги*, яъни ўз таранглигини ўзгартирмай чўзилишдан кейинги узунлигини зўр бермасдан сақлай олиш қобилияти унинг муҳим хоссасидир. Пластиклиги кам скелет мускули билан рўй-рост пластик силлиқ мускул ўртасидаги тафовутни аниқлаш учун уларни аввалига секин-аста



чўзиб, кейин шу чўзувчи юкни олиб қўйиш кифоя. Юк олингандан кейин скелет мускули дарҳол калталанади. Бунга қарама-қарши ўлароқ, силлик мускул бирон таъсирот туфайли актив равишда қисқармагунча юк олингандан кейин ҳам чўзилганича қолаверади.

Пластиклик хоссаси қавак органлар, масалан, қовуқ деворидати силлик мускулларнинг нормал фаолияти учун жуда катта аҳамиятга эгадир: қовуқ деворларидаги силлик мускуллар пластик бўлгани учун қовуқ озми-кўпми тўлганда ичидаги босим нисбатан кам ўзгаради.

**Силлик мускулнинг қўзғалувчанлиги ва қўзғалиши.** Силлик мускуллар скелет мускулларига қараганда камроқ қўзғолувчан: уларнинг таъсирланиш бўсағалари ортиқроқ, хронаксияси эса узунроқ. Аксари силлик мускул толаларининг ҳаракат потенциаллари кичик амплитудали (скелет мускул толаларидаги 120 мВ ўрнига 60 мВ чамаси) бўлиб, узунлиги ҳам ортиқ, яъни 1—3 секунд давом этади. Бачадон мускулидан бир толасининг ҳаракат потенциали 151-расмда кўрсатилган.

Рефрактер давр ҳаракат потенциалининг бутун даври мобайнида, яъни 1—3 секунд давом этади. Қўзғолишнинг ўтиш тезлиги турли толаларда секундига бир неча миллиметрдан тортиб бир неча сантиметргача боради.

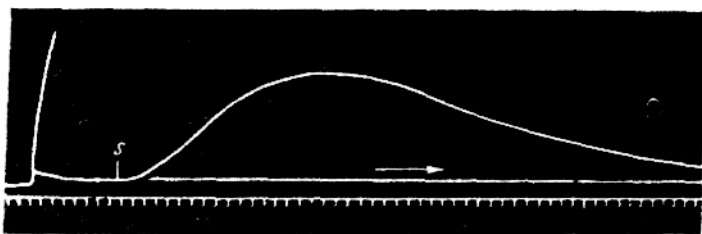
Ҳайвонлар ва одам гавдасида силлик мускулларнинг кўпгина турли-туман типлари бор. Гавдамиздаги қавак органларнинг кўпчилигини синцитий типига тузилган силлик мускуллар қоплаган. Бундай мускулларнинг айрим толалари бир-бирига жипс тақалиб туради, шу сабабли улар морфологик жиҳатдан яхлит бир бутун деган таассурот туғилади. Аммо мускул синцитийсининг айрим толалари ўртасида мембрана ва протоплазматик узлуксиз эмаслиги: улар ингичка (200—500 Å) ёриқ билан ажралганлиги электрон микроскопда текшириб аниқланди. «Синцитийдан тузилиш» тушунчасини ҳозир морфологик тушунча дейишдан кўра физиологик тушунча дейиш тўғрироқ бўлади.



151-расм. Бачадоннинг якка силлик мускул толасидаги ҳаракат потенциали — микроэлектродни ҳужайра ичига киритиб қайд қилинган.

*Синцитий* — ҳаракат потенциалларининг ва деполяризация суст тўлкинларининг бир толадан иккинчи толага бемалол тарқалишини таъминлайдиган функционал тузилмадир. Нерв охирлари синцитий толаларининг озгина бир қисмида бор. Лекин қўзғолиш (нерв импульси) мускул толаларининг озгина бир қисмига ўтса, қўзғолишнинг бир толадан иккинчи толага бетўхтов тарқалиши туфайли бутун мускул реакцияга тортилиши мумкин.

Баъзи силлик мускулларда, масалан, кўзнинг киприксимоя мускулида ёки рангдор парданинг радиал мускулида толалар алоҳида-алоҳида жойлашган (*дискрет типда тузилган*) бўлиб, ҳар бирининг скелет мускули толаларига ўхшаш мустақил иннервацияси бор.



152-расм. Бақа меъдасининг силлиқ мускулига якка таъсирот берилганда унинг қисқариши (ўнгда) ва таққослаш учун болдир мускулининг қисқариши (чапда) — Э. Старлингдан. S — силлиқ-кулга таъсир этиш пайти. Вақт белгиси — 2 секунд.

**Силлиқ мускулнинг қисқариши.** Якка таъсирот кучи катта бўлганда силлиқ мускул қисқариши мумкин. Бу мускуляинг якка қисқариш яширин даври скелет мускулиникига қараганда каттароқ, масалан, куённинг ичак мускулларида 0,25—1 секундгача етади. Мускулнинг қисқариш даври узоқроқ (152-расм): куён меъдасида 5 секундга, бақа меъдасида эса 1 минутга етади ва ундан ҳам ошади. Силлиқ мускул қисқаргандан кейин айниқса секин бўшашади. Силлиқ мускулларда қисқариш тўлқини ҳам жуда секин тарқалиб, секундига атиги 3 см га яқин йўл босади. Бироқ, силлиқ мускуллар секин қисқаргани билан кучи катта. Масалан, қушлар меъдасининг мускуллари кўндаланг кесимининг 1 см<sup>2</sup> га 1 кг ҳисобида юк кўтара олади.

**Силлиқ мускул тонуси.** Силлиқ мускул секин қисқарганидан, ҳатто ритмик таъсиротларда ҳам (бақа меъдасини минутига 10—12 марта таъсирлаш кифоя) узоқ ва турғун қисқариш ҳолатига осонгина ўтади, бу ҳолат скелет мускулларининг тетанусига ўхшайди. Бироқ, силлиқ мускул ана шундай турғун қисқариш ҳолатида тургани билан энергияни жуда кам сарф қилади ва шу билан кўндаланг тарғил мускул тетанусидня фарқ қилади.

Силлиқ мускулларнинг скелет мускулларига нисбатан кўп марта секинроқ қисқариши ва бўшашининг сабаблари ҳали батафсил аниқлангани йўқ. Маълумки, скелет мускулларининг миофибриллалари каби, силлиқ мускул миофибриллалари ҳам миозин билан актиндан иборат. Бироқ, силлиқ мускуллар кўндаланг тарғил эмас, уларда Z мембрана йўқ ва саркоплазма анча кўп бўлади. Силлиқ мускул толаларининг шу структура хусусиятлари уларнинг секин қисқаришига сабаб бўлса керак. Силлиқ мускулларда моддалар алмашинувининг бир қадар паст даражада эканлиги ҳам, афтидан, шундан келиб чиқади.

**Силлиқ мускуллар автоматияси.** Силлиқ мускулларнинг скелет мускулларидан фарқ қиладиган характерли хусусияти шуки, спонтан, автоматик фаолиятга қодир бўлади. Меъда, ичак, ўт пуфаги, сийдик йўллари ва бошқа бир қанча органларнинг силлиқ мускулларини текширганда уларнинг спонтан қисқаришини кузатса бўлади.

*Силлиқ мускуллар автоматияси* миоген йўл билан келиб чиққан.

Бу автоматия мускул толаларининг ўзига хос бўлиб, уни силлиқ мускулли органлар деворидаги нерв элементлари идора этади. Ичак деворининг нерв чигалларидан синчиклаб халос қилинган мускул бўлаклари устидаги тажрибалар автоматиянинг миоген йўл билан келиб чиққанини исбот этади. Қислород билан бойитиладиган илиқ Рингер—Локк эритмасига шундай мускул бўлаклари солинганда улар автоматик равишда қисқара олади. Уша мускул бўлакларида нерв хужайраларининг йўқлиги кейинги гистологик текширишда аниқланди.

Силлиқ мускул толаларида мембрана потенциалининг қуйидаги спонтан тебранишлари тафовут қилинади: 1) деполяризациянинг суст тўлқинлари — цикл узунлиги бир неча минут ва амплитудаси 20 мв чамаси; 2) ҳаракат потенциаллари юзага келишидан олдин потенциалнинг кичик тез-тез тебранишлари; 3) ҳаракат потенциаллари.

Силлиқ мускул барча ташқи таъсирларга спонтан ритмикасининг частотасини ўзгартириш билан жавоб қайтаради, шунинг оқибатида мускул қисқариб ва бўшашиб туради. Ичак силлиқ мускулларига таъсир этиш эффекти стимуляция частотаси билан спонтан ритмиканинг ўз частотаси ўртасидаги нисбатга боғлиқ: паст тонусда — сийрак спонтан

ҳаракат потенциалларида — мускулга таъсир этиш тонусини кучайтиради; баланд тонусда эса таъсиротга жавобан мускул бўшашади, чунки импульснинг ҳаддан ташқари тез-тез келиши шунга сабаб бўладики, навбатдаги ҳар бир импульс аввалги импульсдан кейинги рефрактер фазага тўғри келади.

### **Силлиқ мускулларнинг таъсирловчилари**

Силлиқ мускулларнинг тез ва кучли *чўзилиши* уларнинг муҳим физиологик адекват таъсирловчиларидан бири ҳисобланади. Чўзилиш натижасида мускул толасининг мембранаси деполяризацияланиб, тарқалувчи ҳаракат потенциали вужудга келади. Пировард натижада мускул қисқаради. Силлиқ мускулларнинг чўзилишига жавобан актив қисқариши силлиқ мускулли кўп органлар, жумладан ичак, сийдик йўллари ва бошқа кавак органларнинг нормал физиологик фаолияти учун катта аҳамиятга эгадир.

Силлиқ мускулларнинг характерли хусусияти шуки, улар баъзи химиявий таъсирловчиларга, жумладан парасимпатик нерв толаларининг охирларидан ажралиб чиқадиган ацетилхолинга, буйрак усти безларининг мағиз моддасидан ва симпатик нерв толаларининг охирларидан ишланиб чиқадиган норадреналинга, шунингдек бошқа бир қанча моддалар (гистамин, серотонин) га юксак даражада сезувчан бўлади.

Бу модда (агент) ларнинг турли силлиқ мускулларга таъсир кўрсатиш эффекти бир хил эмас. Масалан, меъда-ичак йўлидаги силлиқ мускуллар учун ацетилхолин кўзғотувчи модда, адреналин эса тормозловчи модда ҳисобланади. Қон томирлар деворидаги мускуллар эса адреналин таъсири билан қисқаради, ацетилхолин эса уларни бўшаштиради. Бу тафовутларнинг боиси шундаки, ҳозиргина айтилган агентлар турли силлиқ мускул ҳужайраларида мембрананинг ион ўтказувчанлигини ва шунга яраша мембрана потенциалини турлича ўзгартиради.

Таъсирловчи агент мембрананинг деполяризацияси вужудга келтирса, кўзғолиш келиб чиқади, аксияча, мембрана химиявий агент таъсирида гиперполяризацияланса, активлиги камаяди ва, бинобарин, силлиқ мускул бўшашади.

Силлиқ мускулларга парасимпатик ва симпатик нервлардан толалар келади, бу нервлар эса, одатдагидек, мускул толаларига қарама-қарши таъсир кўрсатади .



миелин ионларнинг ўтишига тўсқинлик қилади ва шу сабабли электр токига жуда катта қаршилик кўрсатади. Миелин пардаси борлигидан миелинли нерв толаларидаги қўзғолиш ўқ цилиндр мембранасининг бошидан охиригача эмас, балки фақат чекланган қисмларида, яъни Ранвье бўғимларида вужудга келади. Бу, нерв импульсининг тарқалиш механизмида муҳим аҳамиятга эгадир.

Миелин пардасининг трофик функцияси, яъни ўқ цилиндрнинг моддалар алмашинув процессларида қатнашуви ҳозирча етарли ўрганилгани йўқ. Миелин пардаси ацетилхолин типидаги физиологик жиҳатдан актив моддаларнинг тузилишида қатнашади, деган фикр бор.

Шванн пардасининг роли, афтидан, яна шундаки, у моддалар алмашинувини ва ўқ цилиндрнинг ўсишини идора этиш процессларида қатнашади. Нерв толасидаги нейрофибриллаларнинг роли ҳали тўла равшан эмас, лекин тирик аксоплазмада нейрофибриллаларнинг борлиги яқинда поляризацион микроскоп билан ўтказилган тадқиқотларда исбот этилган. Нейрофибриллалар нерв толасининг ўсиш процессларида қатнашади ва, эҳтимол, нерв хужайрасининг танасида синтезланувчи қандайдир актив моддаларни нерв хужайрасининг периферик ўсикларига ташиб боради, деб фарз қилишади.

### **Нерв қирқиб қўйилгандан кейин нерв толаларининг айниши (дегенерацияси)**

Нерв толалари нерв хужайрасининг танасидан ташқари яшай олмайди. Шу сабабли нерв қирқиб қўйилса, нерв хужайралари танасидан ажралиб қолган толалар нобуд бўлади. Иссиққонли ҳайвонлар нерви қирқиб қўйилгандан 2—3 кун кейинок унинг периферик ўсиғи нерв импульсларини ўтказиш қобилиятидан маҳрум бўлади. Шундан кейин *нерв толаларининг дегенерацияси* бошланади, шу билан бирга миелин пардаси липоид деневерацияга учрайди. Бу процесс шундан иборатки, миелинли парда миелиндан маҳрум бўлади, миелин эса томчилар шаклида тўпланади, уваланган толалар ва уларнинг миелини шимилиб кетиб, нерв толаларининг ўрнида илгари Шванн пардасидан ҳосил бўлган тортмалар қолади. Бу ўзгаришларнинг ҳаммасини биринчи бўлиб А. Валлер баён этган ва унинг номи билан *Валлер дегенерацияси* деб аталган.

Нерв *регенерацияси* жуда секин боради. Дегенерацияланган нерв толаларининг ўрнига қолган Шванн хужайралари нервнинг қирқилган жойи яқинидан нервнинг марказий бўлагига томон ўса бошлайди. Марказий бўлак аксонларининг қирқиб қўйилган учлари эса ўсиш қолбалари деган йўғон қисмларни ҳосил қилади, булар нервнинг дегенерацияланган периферик бўлагига томон ўсади. Марказий бўлак толаларининг йўғон тортган учларидан бир талай (10 дан 100 тагача) шохчалар чиқади, бу шохчаларнинг ҳам йўғон тортган учлари периферик бўлак томонга ўсади. Шу шохчалардан бир қисми қирқиб қўйилган нервнинг эски ўзанига тушади ва тегишли периферик тўқима ёки органга етиб олгунча бир кечаю-кундузда 0,5—4,5 мм тезлик билан ўсаверади, ўша тўқима ёки органда нерв толаларидан нерв охирлари ҳосил бўлади.

Орган ёки тўқиманинг нормал иннервацияси шу вақтдан бошлаб тикланади.

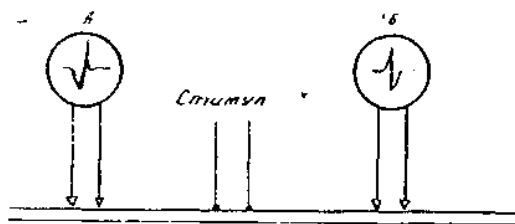
Турли органлар нерви қирқиб қўйилганда функцияси турли муддатлардан кейин тикланади. Мускулларда функцияларнинг тикланганлигидан дарак берувчи дастлабки белгилар 5—6 ҳафтадан кейин юзага чиқиши мумкин; функциялар батамом тиклангунча узокроқ вақт, баъзан йиллар ўтади.

### **Нервларда қўзғалишнинг ўтказилиш қонунлари**

Нерв толаларида қўзғалишнинг ўтказилиши ўрганилганда шу процесенинг кечишидаги бир неча қоида ёки қонун аниқланган.

**Нервнинг физиологик узлуксизлиги қонуни.** Нерв толасида қўзғалишнинг ўтказилиши учун энг зарур шарт шуки, ўқ цилиндрнинг қўзғалувчан мембранаси анатомик ва функционал жиҳатдан бутун бўлиши керак. Шунинг учун нерви қирқиб қўйишгина эмас,

балки ўқ цилиндр мембранасини ҳар қандай йўл билан таъсирлаб, шикастлаш, масалан, нервни бойлаб қўйиш, нерв толаларини ҳаддан ташқари таранглаш натижасида қўзғалиш



154-расм. Нервларда импульсларни икки томонлама ўтказилишини курсатувчи далил

ўтказилмайдиган бўлиб қолади. Нерв импульсининг генерациясига ҳалал етказувчи таъсирларда ҳам нерв қўзғолишни ўтказолмай қолади. Масалан, нервни ҳаддан ташқари совутиш ёки иситиш, унга қон келишини тўхтатиш, ҳар хил химиявий моддалар, жумладан, маҳаллий оғриқ қолдирувчи моддалар — новокаин, кокаин, дикаин — нервдан импульс ўтишини тўхтатиб қўяди.

Шундай фактларга асосланиб нерв толаларининг физиологик узлуксизлиги бўлгандагина қўзғалиш ўтиши мумкин, деган қонун таърифлаб берилди.

**Икки томонлама ўтказиш қонуни.** Нерв толасига таъсир этилганда қўзғалиш ўша толада икки томонлама, яъни марказдан қочувчи йўналишда ҳам, марказга интилувчи йўналишда ҳам тарқалади. Бу қуйидаги тажрибада исбот этилади.

Хоҳ ҳаракатлантирувчи нервнинг, хоҳ сезувчи нервнинг толасига икки жуфт *A* ва *B* электрод қўйиб, улар иккита электр ўлчов асбобига уланади (154-расм). Нерв толасининг шу иккала электрод оралиғидаги қисмига таъсир этилади. Қўзғалиш икки томонлама ўтганлиги натижасида *A* электродлар остидан ҳам, *B* электродлар остидан ҳам импульс ўтганлигини асбоблар қайд қилади.

Қўзғалишнинг икки томонлама ўтишини махсус электрофизиологик аппаратлардан фойдаланмай исбот этиш ҳам мумкин. Бақанинг сон мускулларидан бири — *m.gracilis* шундай иннервацияланганки, унинг иккала ярмига ҳаракатлантирувчи бир нерв толаларининг аксон тармоқлари келади. В. Кюне ўша мускулда қуйидагича тажриба қилди: мускулни қирқиб, икки бўлакка ажратди, бу бўлақлар фақат нерв толаларининг тармоқлари воситасида бирлашганича қолди, сўнгра мускулнинг бир қисмига электр токи билан таъсир этилди. Натижада мускулнинг иккала ярми қисқарди, чунки қўзғалиш бир хил аксоннинг шохчалари орқали аввал марказга янтилувчи йўналишда, сўнгра марказдан қочувчи йўналишда тарқалди.

Нервнинг икки томонлама ўтказиш қонуни марказий нерв системасининг рефлектор дугаларида ва перифериядаги нерв охирларида қўзғолишнинг бир томонлама тарқалиш фактига зид келмайди. Қўзғолишнинг бир томонлама тарқалиши нерв толасининг эмас, балки синапснинг хоссасидир. Бир нейрондан иккинчи нейронга ёки нейрондан у билан иннервацияланган тўқимага қўзғалиш ўтадиган жой *синапс* деб аталади.

**Қўзғалишнинг нервдан ажратишиб ўтказилиш қонуни.** Ҳар қандай периферик нерв стволи бир талай — ҳаракатлантирувчи, сезувчи ва вегетатив нерв толаларидан иборат. Нерв толалари баъзан бир-биридан жуда узоқда турган бир талай периферик тузилмаларни иннервация қилади. Масалан, адашган (сайёр) нерв кўкрак қафасининг барча органларини, қорин бўшлиғидаги органларнинг талайгина қисмини, қуймич нерви эса оёқнинг барча мускуллари, суяклари, томирлари ва терисини иннервация қилади. Албатта, импульслар нервнинг ҳар бир толасида алоҳида тарқалиб, бир толадан иккинчи толага ўтгандагина ва нерв толалари қайси ҳужайраларда тутаган бўлса, фақат ўша ҳужайраларга таъсир этилгандагина перифериядаги барча орган ва тўқималар нормал ишлай олади.

Аралаш нервнинг айрим толалари қўзғалишни ажратиб ўтказишини аралаш нервдан иннервацияланувчи скелет мускули устидаги тажрибада исбот этиш мумкин. Аралаш нервнинг тузилишида орқа миyanинг бир неча илдизи қатнашади. Шу илдизлардан бири таъсирланса, мускулнинг ҳаммаси қисқармайди (қўзғалиш бир хил нерв толаларидан иккинчи нерв толаларига ўтадиган бўлса, мускулнинг ҳаммаси қисқариши керак эди), балки таъсирланаётган илдизда иннервацияланувчи мускул толаларининг ўзигина қиоқаради. Нерв стволидаги турли нерв толаларидан ҳаракат потенциалларини олиш қўзғалишнинг яқка ўтказилишини кўрсатувчи янада жиддий далил бўла олади.

### **Миелинсиз ва миелинли нерв толаларида қўзғалишнинг ўтказилиши**

Миелинсиз нерв толаларида қўзғалиш бутун мембрана бўйлаб, узлуксиз равишда, қўзғалган бир қисмдан ёнидаги иккинчи қисмга тарқалади.

Бунга қарама-қарши ўлароқ, миелинли толаларда ҳаракат потенциали толанинг фақат миелин пардаси билан қопланган бўлаклари орқали «сакраб-сакраб» тарқалиши мумкин.

Бақанинг миелинли яқка нерв толаларида бевосита электрофизиологик тадқиқотлар ўтказиб, ана шу толаларнинг Ранвье бўғилмаларидагина ҳаракат потенциаллари вужудга келишини, Ранвье бўғилмалари оралиғидаги миелинли қисмлар амалда қўзғалувчан эмаслигини Г. Като, сўнгра И. Тасаки кўрсатиб беришди. Нерв импульси бир бўғилмадан иккинчисига қандай «сакраб» ўтишини 155-расмдаги схемадан тушуниб олиш мумкин.

Тинчлик ҳолатида барча Ранвье бўғилмаларидаги қўзғалувчан мембрананинг ташқи юзаси мусбат зарядли бўлади. Қўшни Ранвье бўғилмалари ўртасида потенциаллар фарқи йўқ. Қўзғалиш пайтида *A* бўғилма мембранасининг юзаси қўшни *B* бўғилма мембранасининг юзасига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолади. Шунинг натижасида электр токи (ионлар оқими) вужудга келиб, тола атрофидаги тўқималараро суюқлик, мембрана ва аксоплазма орқали 155-расмда стрелка билан кўрсатилган йўналишда юради. *B* бўғилма орқали чиқаётган ток шу бўғилмани қўзғатиб, мембрананинг қайта зарядланишига сабаб бўлади. *A* бўғилмада эса қўзғалиш ҳали давом этади, бу бўғилма вақтинча рефрактер бўлиб қолади. Шу сабабли *B* бўғилма фақат навбатдаги *B* бўғилмани қўзғалиш ҳолатига келтира олади ва ҳоказо.

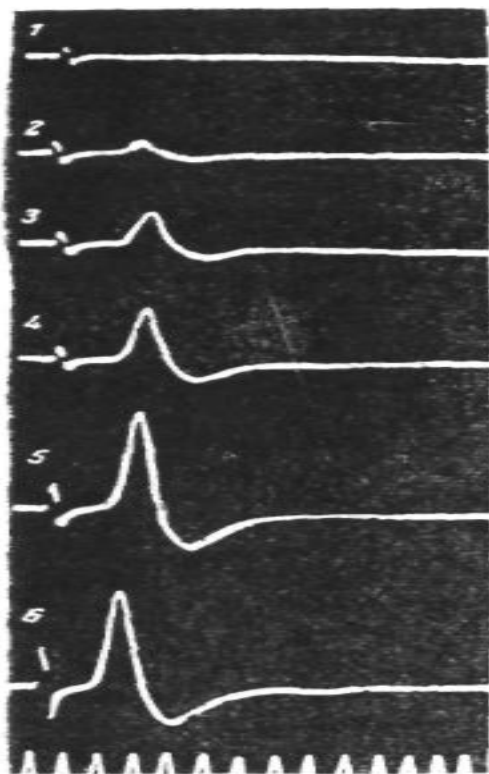
Бир Ранвье бўғилмаси билан иккинчи Ранвье бўғилмасининг ораси 1 мм дан 2,5 мм гача узунликда, ҳаракат потенциали «сакраб» ўтиши учун ҳар (бир бўғилмада ҳаракат лотенциалининг амплитудаси қўшни бўғилмани қўзғатиш учун зарур минимал миқдор (бўсаға кучи) дан

155-расм. Миелинли нерв толасида қўзғалишнинг бир бўғилмадан иккинчи бўғилмага тарқалиши. Қўзғалган бўғилма(*A*) Билан ёнида тинч турган бўғилма (*B*) уртасида вужудга келувчи ток йўналишини стрелкалар билан кўрсатилиши



5—10 барабар ортиқ бўлиши шарт. Ҳаракат потенциали амплитудасининг бўсагага шу муносабати ҳаракат потенциалининг ишончли ўтказилиш фактори деб аталади. Бир бўғилмада келиб чиққан ҳаракат потенциали кўшни бўғилмани кўзғатиш билангина қолмай, ёнидаги бўғилмалар кўзғолувчанлиги кокаин билан сусайтирилган бўлса, навбатдаги икки бўғилмани ҳам кўзғота олади. Буни И. Тасаки кўрсатиб берди.

Нерв толаларида кўзғолиш сакраш тарзида тарқалади, деган фаразни биринчи бўлиб Б. Ф. Вериге баён қилган эди. Миелинсиз толаларда кўзғолишнинг узлуксиз ўтишига нисбатан сакраш тарзида тарқалиши афзалроқ: биринчидан, кўзғолиш толанинг бирмунча катта қисмлари орқали «сакраб-сакраб», узлуксиз ўтишдагига нисбатан; катта тезликда тарқала олади; иккинчидан, кўзғолишнинг сакраш тарзида тарқалиши энергетика нуқтаи назаридан тежамлироқ, чунки бутун мембрана эмас, балки унинг бўғилмаларига яқин кичикроқ (эни бир микрондан камроқ) қисмлари активлик ҳолатига келади. Мембрананинг шундай чекланган қисмларида ҳаракат потенциалининг вужудга келиши муносабати билан ионлар жуда кам нобуд бўлади, бинобарин, нервтоласининг ичидаги модда билан тўқима суюқлиғи ўртасида бузилган ион муносабатларини тиклаш учун зарур бўлган натрий-калий насосининг ишлашига энергия ҳам кам сарф қилинади.



156-расм. Кучи ошиб борқвчи электр стимуллариға бака куймич нервнинг жавоблари. Ажратилган ҳаракат потенциаллари икки фазали. Хар бир ёзувнинг бошида таъсирот артефакти қуриниб турибди. Ток кучи секундаста 1 дан 6 гача ошади. Вакт белгиси 1-мсек

### Нерв стволидаги ҳаракат потенциалининг таркибий характери ва нерв толаларининг классификацияси

Бутун нерв стволидан ажратиб олинadиган электр импульслар нинг амплитудаси берилган таъсирот кучига боғлиқ. Озгина ҳаракат потенциали кучсиз таъсиротга мос келади, таъсирот кучайган сайин (пик) амплитудаси ошиб, максимал миқдорга етади, ва сўнггра, таъсирот кучининг янада оширилишига қарамай, доимий бўлиб қолаверади.

(156-расм). Бунга сабаб шуки, бутун нерв стволидан ажратиб олинadиган ҳаракат потенциали ўша нерв стволидаги айрим толалар потенциалларининг алгебраик йиғиндиси ҳисобланади.

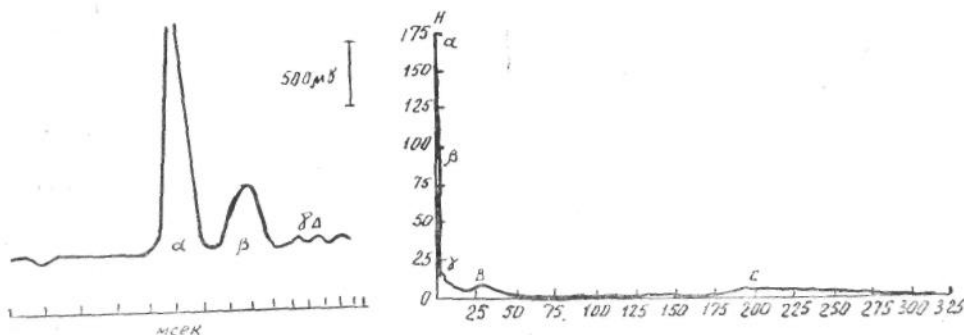
Ҳар бир толадаги; ҳаракат потенциалининг амплитудаси «бор ёки йўқ» қонунига биноан, таъсирот кучига боғлиқ эмас. Айрим толаларнинг таъсирланиш бўсагалари эса бир-биридан фарқ қилади.



Стимул кучсиз бўлса, юзароқда ётган юксак даражада қўзғалувчан нерв толалари қўзғалади. Стимулнинг кучайиши натижасида қўзғалган толалар сони кўпаяди, шу сабабли ҳамма толалар реакцияга киришгунча йиғинди потенциал кўпаяверади. Биопотенциалларини олувчи электродлар нервга таъсир этувчи электродлар яқинига қўйилса, ана шундай манзарани кузатиш мумкин. Шу икки жуфт электрод орасидаги маоофа ошганда ҳаракат потенциалининг йиғиндиси бир неча айрим тебранишларга бўлина бошлайди, ажратиб олувчи электродлар таъсир этиш жойидан 10—15 см узоқлаштирилганда бу тебранишлар яққолроқ кўринади (157-расм). Бу ҳодисани биринчи марта Эрлангер билан Гассер батафсил ўрганган (1937). Турли толаларда қўзғалишнинг бир хил тезлик билан тарқалмаслиги, шунинг оқибатида ажратиб олувчи электродларга нерв импульслари ўша нерв толалари орқали бир вақтда етиб бормаслиги сабабли ҳаракатнинг йиғинди потенциали бўлиниб кетишини Эрлангер билан Гассер кўрсатиб берди.

Импульснинг ўтиш тезлиги билан нерв толасининг диаметри ўртасида тахминан пропорционал боғланиш борлиги, яъни нерв толалари қанча йўғон бўлса, қўзғалишни ўшанча тезроқ ўтказиши батафсил текширишда аниқланди. Қўзғалишни ўтказиш тезлиги, ҳаракат потенциали турли фазаларининг узунлиги ва тузилиши жиҳатдан нерв толаларини учта асосий типга ажратиш ҳозир расм бўлиб қолган, бу типлар А, В ва С ҳарфлари билан ифодаланади (158-расм).

А типдаги толалар тўртта:  $\alpha$ ,  $\beta$ ,  $\gamma$ , ва  $\delta$  кичик гурппага бўлинади. Бу толалар миелин пардаси билан ўралган. Улардан энг йўғонлари альфа-толалар ( $A\alpha$ ) иссиққонли ҳайвонлар билан одамда 12—22 мк диаметрли бўлиб, қўзғалишни тезроқ — 70—120 м/сек ўтказиши билан таърифланади. Бундай



157-расм. Баканинг аралаш нерв стволидаги таркибий ҳаракат потенциалли комплекси.

158- расм. Аралаш нерв ҳаракат потенциалдаги барча таркибий қисмларининг схематик тасвири

толалар қўзғалишнинг орқа миянинг ҳаракатлантирувчи нерв марказларидан скелет мускулларига (ҳаракатлантирувчи -толалар) ва мускул рецепторларидан тегишли нерв марказларига утказди. Иссиққонли ҳайвонларда  $A\alpha$  толаларнинг ҳаракат потенциали 0,4—0,5 мсек давом этади. Ҳаракат потенциали тамом бўлгач манфий из потенциали вужудга келиб, 15—20 мсек давом этади ва навбатдаги мусбат из потенциалига ўтади, бу потенциал эса қарийб 40—60 мсек давом этади.

А типдаги толаларнинг қолган уч группаси: бета ( $A\beta$ )-, гамма ( $A\gamma$ )- ва дельта ( $A\delta$ )-толалар диаметри кичикроқ—2 мк дан 12 мк гача, қўзғалишни ўтказиш тезлиги камроқ ва ҳаракат потенциали узунроқ бўлади. Булар асосан сезувчи толалар бўлиб, қўзғалишни турли рецепторлар (тактил рецепторлар, оғриқ температура рецепторларининг баъзилари ва ички органларнинг рецепторлари)дан марказий нерв системасига ўтказди.

Фақат гамма-толалар бундан мустасно. Уларнинг талайгина қисми қўзғалишни марказдан қочувчи йўналишда — орқа мия хужайраларидан интрафузал мускул толаларига ўтказди, уларда сезувчи нерв охирлари — мускул дуглари бор.

В типдаги толаларга миелинли толалар, автоном нерв системасининг асосан преганглионар толалари киради. Иссиққонли ҳайвонларда бу толалардан қўзғалишнинг ўтиш тезлиги 3—14 мсек ни ташкил этади. В типдаги толаларда ҳаракат потенциалининг

узунлиги *A* типдаги толалар ҳаракат потенциалининг узунлигидан тахминан 2 баравар ошиқ бўлиб, ўрта ҳисобда 1,2 мсек ни ташкил этади. *B* типдаги толаларнинг фарқ қиладиган хусусияти шуки, уларда манфий из потенциала рўй бермайди: реполяризация фазаси бевосита мусбат из потенциалига ўтади, бу потенциалнинг узунлиги эса катта — 100—300 мсек.

### Иссиққонли ҳайвонлардаги турли нерв толаларининг хоссалари

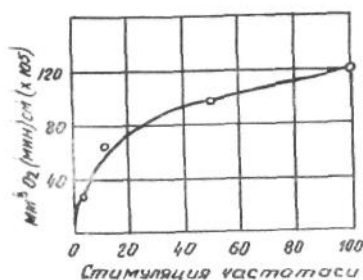
Толани типи	Толани диаметр и (мк)	Қўзғоли шни ўтказиш	Ҳаракат по- тенциали	Манфий из по- тенциали	Мусбат из по- тенциали	Ф у н к ц и я с и
A ( $\alpha$ )	12-22	70-120	0,4-0,5	12-20	40-60	Скелет мускулларининг ҳа-ракатлантирувчи толалари, мускул рецепторларидан бошланадиган афферент то-лалар.
A ( $\beta$ )	8-12	40-70	0,4-0,6	-	-	Гактил рецепторлардан бошланадиган афферент то-лалар.
A ( $\gamma$ )	4-8	15-40	0,5-0,7	-	-	Тактил ва босим рецеп-торларидан бошланадиган афферент толалар, мускул дугларига боровчи афферент толалар.
A ( $\Delta$ )	1-4	5—15	0,6—1,0	-	-	Иссиқ, босим, оғриқ се-зувчи баъзи рецепторлардан бошланадиган афферент то-лалар.
B	1-3	3—14	1-2	Йўқ	100-300	Преганглионар вегетатив толалар.
C	0,5-1,0	0,5-2	2,0	50—80	300-1000	Постганглионар вегетатив толалар, оғриқ, босим, ис-сикни сезувчи баъзи рецеп-торлардан бошланадиган аф-ферент толалар.

С типдаги толаларга жуда ингичка (диаметри 0,5 мк чамаси), миелинсиз нерв толалари киради. Бу толаларда қўзғалишнинг ўтиш тезлиги 2—6 м/сек. С типдаги толаларнинг кўпчилиги симпатик нерв системасининг постганглионар толаларига киради. Оғрик рецепторларидан ва совуқ, иссиқ, босимни сезувчи баъзи рецепторлардан қўзғалишни ўтказишда қатнашувчи нерв толалари ҳам С типдаги толаларга киради.

С типдаги толаларнинг ҳаракат потенциаллари узоқроқ (иссиқонли ҳайвонларда 2 мсек) давом этиши билан таърифланади. Уларнинг манфий из потенциали (50—80 мсек) янада узун (300—1000 мсек) мусбат из потенциали билан давом этади. Бу маълумотларнинг ҳаммаси юқоридаги жадвалда жамлаб кўрсатилган.

### Тинч турган ва қўзғалишни ўтказётган нервдаги химиявий ўзгаришлар

Нерв тинч турганда кислород ютиб, карбонат ангидрид чиқаради. Нервнинг бир қисми азот атмосферасига жойланиб, иккинчи қисми ҳавода қолдирилса, нервнинг кислородсиз қолдирилган қисми нормал қисмига нисбатан манфий электр зарядли бўлиб қолишини бир неча минутдан кейинок аниқлаш мумкин. Бунинг сабаби шуки, кислородсиз муҳитда модда алмашинув процесслари бузилганлигидан натрий-калий насосининг иши издан чиқади, шунинг натижасида нерв толаларидаги тинчлик потенциали тобора камайиб кетади. Тахминан 1,5 соатдан кейин тинчлик



159-расм. Стимуляция частотасига караб нервнинг кислородни кўпроқ истемол қилиши

потенциали шу қадар камаядики, нервнинг шу қисмидан нерв импульсларининг ўтиши такқа тўхтайдди. Нерв кислород атмосферасига қайтарилганда тинчлик потенциали тез тикланади ва ҳатто бир неча вақт бошланғич миқдоридан ортиқ булади. Айни вақтда нерв қўзғалишни яна ўтказадиган бўлиб қолади.

Нерв қўзғалганда кислородни кўпроқ ютади, шу билан бирга таъсирот частотаси оширилган сайин кислород ютиш даражаси ошаверади (159-расм). Шу билан бирга энергияга бой фосфорли бирикмалар — аденозинтрифосфат ва креатинфосфат кўпроқ парчланиб, сут кислота (глюкоза билан глюкогеннинг парчланиши ҳисобига) кўпроқ ҳосил бўлади.

Нерв қўзғалганда унинг толаларидаги оксиллар алмашинуви ҳам кучаяди, жумладан аммиак чиқиши шундан гувоҳлик беради. Энзимлар таъсирида глютаминиянинг парчланиши натижасида аммиак ҳосил бўлади, деб тахмин қилишади. Нервни ҳадеб таъсирлайвериш, бундан ташқари, нуклеин кислоталар ва фосфолипидларнинг парчланишига сабаб бўлади. Аксари нерв толалари таъсирланганда улардаги ацетилхолин миқдори ошади. Миелинсиз симпатик нерв толалари таъсирланганда эса улардан норадреналин чиқиши аниқланган. Бир хил нерв толаларида ацетилхолин, иккинчи хил нерв толаларида эса норадреналин ҳосил бўлиши нерв толаларининг турли типлари химиявий жиҳатдан гетероген эканлигидан гувоҳлик беради.

Нерв охирларида ацетилхолин ва норадреналин нерв импульсини ўтказадиган химиявий воситачилар— медиаторлар ҳисобланади. Нерв толаларида медиаторларнинг роли кўп текширилганига ва бу ҳақда турли фикрлар баён қилинганига қарамай, ҳануз ойдinлаштирилгани йўқ.

Ацетилхолин нерв толаларидаги қўзғалувчан мембрананинг ион ўтказувчанлигини ўзгартиради деган фаразга аксари тадқиқотчилар қўшилмайди, чунки яккаланган нерв толасига ацетилхолин қўйилганда мембрана потенциали фақат салгина ўзгариши маълум.

Нерв толаларида синтезланадиган медиатор шу толалар бўйлаб (эҳтимол нейрофибриллалар орқали) нерв охириларига диффузияланиб ўтади, қўзғалиш пайтида эса шу нерв охириларида ажралиб чиқади.

## Нервнинг иссиқлик чиқариши

Нервнинг иссиқлик чиқаришига қараб тинчликда ва қўзғолишда нервдаги моддалар алмашинувиининг динамикаси ҳақида фикр юритиш мумкин. Нервнинг иссиқлик чиқаришини 1926 йилда А. Хилл махсус ясалган юксак сезгир термоэлементлар ёрдамида биринчи марта қайд қила олди.

Бақа қуймич нервнинг тинчликда чиқарган иссиқлиги ўлчанганда М. А. Березинанинг маълумотларига қараганда  $20^{\circ}$  да минутига 1 г нерв учун  $4,14 \cdot 10^{-3}$  кал ни ташкил этади. Краб миелинсиз нервнинг чиқарадиган иссиқлиги  $20^{\circ}$  да минутига 1 г нерв учун  $1 \cdot 10^{-2}$  кал дан бирмунча ортиқ. Бу тинчликда миелинсиз нервлар кислородни кўпроқ ютади, деган маълумотларга жуда мос келади. Нерв азот атмосферасига жойланса тинчликда иссиқлик ҳосил бўлиши кескин даражада камаёди.

Нерв таъсирланганда иссиқлик ҳосил бўлиши анча ошади, мускулдаги каби бу ерда ҳам иссиқлик икки фазада ажралади, бу фазалар бошланғич иссиқлик ҳосил бўлиши ва кечикувчи иссиқлик ҳосил бўлиши деб юритилади.

*Бошланғич иссиқлик ҳосил бўлиши* нерв толаларида якка импульс ўтказганда секунднинг ўндан бир бўлақларича давом этади, *кечикувчи иссиқлик ҳосил бўлиши* эса бир минутча чўзилади.

Крабнинг миелинсиз нервларида (уларда қўзғолиш процесслари умуртқали ҳайвонларнинг нервларидагига қаратанда секинроқ ўтади) импульс ўтказилганда бошланғич иссиқлик ҳосил бўлиши ҳам икки фазадан иборат эканлигини А. Хилл юксак сезгир ва кам инерцион ўлчов аппаратлари ёрдамида яқиндагина кўрсатиб берди. Бошланғич иссиқлик ҳосил бўлишининг биринчи фазаси вақт жиҳатда нерв импульсининг юзага келиш пайтига тўғри келади ва температуранинг  $1 \cdot 10^{-5}$  градус кўтарилишида ифодаланади. Бошланғич иссиқлик ҳосил бўлишининг иккинчи фазаси қарийб 300 мсек га чўзилади. Бу фазада нервнинг температураси  $8 \cdot 10^{-6}$  градусча камаёди. Температура секин реакция кўрсатувчи асбоб билан ўлчанганда температуранинг фақат  $2 \cdot 10^{-6}$  градусча резултатив ортиши кузатилади. Бақанинг миелинли нервларида иссиқлик ҳосил бўлиши крабнинг миелинсиз нервларидагига нисбатан тезроқ боради, эҳтимол шунинг учун уларда иссиқлик ҳосил бўлишининг кўтарилиши ва пасайиши каби икки фазани ажратишга бир қадар инерцияли замонавий аппаратура имкон бермагандир.

Якка импульсда бақа нервида бошланғич иссиқлик ҳосил бўлиши  $0,8 \cdot 10^{-6}$  кал/г, яъни миелинсиз нервларда жами иссиқлик ҳосил бўлишининг тахминан 40 процентини ташкил этади. Аммо, миелинланган нерв толаларида қўзғолиш фақат Ранвье бўғилмалари соҳасида вужудга келиши ҳисобга олинса, бўғилмалар соҳасидаги 1 г модда вазнига тахминан 0,05 кал иссиқлик ҳосил бўлади.

Нерв ритмик таъсирлангандан кейин *кечикувчи иссиқлик ҳосил бўлиши* ўнларча минут давом этади.

## Нервнинг чарчаши

Ҳаво атмосферасида нерв кўп соатлаб (қарийб 8 соат) узлуксиз таъсирланганда ҳам қўзғолишларни ўтказиш қобилиятини сақлаб қолишини Н. Е. Введенский биринчи марта кўрсатиб берди. Ҳаво атмосфeрасида нерв амалда чарчамаслиги ёки кам чарчаши шундан кўриниб турибди. Нерв азот атмосферасига жойланса, яъни нервдаги норма, моддалар алмашинувини бузадиган шароит яратиб, нерв ритмик таъсирланса, нерв толаларидаги ҳаракат потенциалларининг амплитудаси камайиши, қўзғалишни ўтказиш ва юксак частотали ритмларни ўзлаштириш қобилияти тобора сусайиши кейинчалик кўрсатиб берилди.

*Нервнинг нисбий чарчамаслиги* қисман шунга боғлиқки, нерв қўзғалганда бирмунча кам энергия сарфлайди. Масалан, А. Хиллнинг маълумотларига қараганда, бақанинг 1 г нерви максимал таъсиротда тинчликдагига нисбатан фақат 20—100% ортиқ иссиқлик чиқаради. Иссиқликни бунчалик чиқариш мускул қўзғалганда чиқадиган иссиқликка нисбатан жуда арзимас даражада. Шу туфайли нервнинг қўзғалиши ҳатто кўп соатларга чўзилганда ҳам нервдаги ресинтез процесслари қўзғалиш пайтидаги нисбий кам энергия сарфини қоплай олади.

Нерв толаларининг қўзғалишидаги энергия харажатлари асосан натрий-калий насосининг ишлашига боғлиқ. На ионларининг протоплазма ичига кириши шу насосни активлаштиради. Нерв нормал равишда қон олиб турганда натрий-калий насоси протоплазмадаги ионлар таркибининг барқарор бўлишини таъминлайди, чунки ҳар бир импульсда тола ичига кирадиган На ионлари сони билан толадан чиқувчи К ионлари сони протоплазма ва ҳужайрааро суюқликдаги натрий ҳамда калий ионларининг умумий сонига нисбатан жуда кам. Ҳар хил толаларда мембрананинг сатҳ бирлигини кесиб ўтувчи ионлар сони бир хил бўлса, протоплазмадаги шу ионлар концентрациясининг ўзгариши тола диаметрига тескари пропорционал бўлишини ҳисоблар кўрсатиб турибди. Шу сабабли диаметри 0,5 мк бўлган тола ҳар бир импульсда К ионларидан 1/1000 қисмини йўқотиши керак, ҳолбуки кальмарнинг гигант аксонларида К<sup>+</sup> ионларининг 1/100000 қисми йўқолади. Ингичка нерв толаларининг йўғон толаларга нисбатан тезроқ чарчашига сабаб шу бўлса керак.

## Введенский парабиози

Нервнинг *альтерацияланган* — заҳарланган ёки зарарланган қисмида лабиллик пасайиб қолишини Н. Е. Введенский 1902 йилда кўрса-иб берди. Бунинг маъноси шуки, нервнинг альтерацияланган қисмида қўзғалиш ҳолати нормал қисмидагига нисбатан секинроқ йўқолади. Шу сабабли заҳарланишнинг муайян стадиясида нервнинг юқорироқдаги нормал қисмига тез-тез ритм билан таъсир этилса, заҳарланган қисм бу ритмни ўзлаштира олмайди ва ундан қўзғолиш ўтмайди. Шундай пасайган лабиллик ҳолатига Н. Е. Введенский *парабиоз* деб ном берди («para» — олдида ва «bios» — ҳаёт сўзларидан). Введенский парабиозли қисмда нормал ҳаёт фаолияти бузилганлигини шу тариқа таъкидлаб кўрсатди. Парабиоз — ўзини вужудга келтирган агент таъсири чуқурлашганда ёки кучайганда ўлимга ўтадиган қайтар ўзгаришдир. Улим эса ҳаёт фаолиятининг қайтмас даражада бузилиши демакдир.

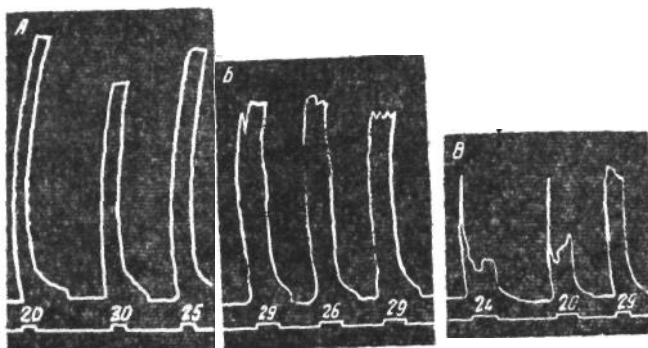
Н. Е. Введенскийнинг классик тажрибалари бақанинг нерв-мускул препаратида ўтказилган. Текшириладиган нервнинг кичик бир қисми альтерацияланган, яъни бирор химиявий агент — кокаин, хлороформ, фенол, калий хлорид, кучли Фарадей токини қўйиш, механик йўл билан шикастлаш ва шунга ўхшашлар воситасида нерв қисмининг ҳолати ўз-гартирилган. Нервнинг заҳарланган қисмига ёки шу қисмдан юқорироғига таъсир этилган, яъни импульслар парабиозли қисмда вужудга келиб турган ёки мускулга бориш йўлида шу парабиозли қисмдан ўтган. Нервнинг қўзғолишни ўтказаётганлигини Н. Е. Введенский мускулнинг қисқаришидан билган.

Нормал нервда ритмик таъсирот кучининг ортиши мускулдаги тетаник қисқариш кучининг ортишига олиб келади (160-расм, А)- Парабиоз вужудга келганда эса бу муносабатлар қонуний равишда ўзгаради, бунда кетма-кет алмашинувчи қуйидаги стадиялар кўрилади.

1. *Провизор, ёки тенглаштирувчи фаза.* Альтерациянинг бу бошланғич фазасида

нервнинг ритмик импульсларни ўтказиш қобилияти таъсиротнинг ҳар қандай кучида пасаяверади. Аммо, Введенский кўрсатиб берганидек, ўртача таъсиротлардан кўра кучлироқ таъсиротлардаги эффектларда импульс ўтказиш қобилияти кескинроқ камаяди; бунинг натижасида кучли таъсиротларнинг ҳам, ўртача таъсиротларнинг ҳам эффектлари деярли бараварлашиб қолади (160-рasm, Б).

2.



160-рasm. Н. Ё. Введенский бўйича парабиоз стадиялари. А — нервга ритмик стимуллар билан таъсир этиш кучи билан скелет мускулининг тетанус баландлиги ўртасидаги нормал нисбат. Расмдаги рақамлар нервга таъсир этиш кучини (индукцион аппарат ғалтаклари ўртасидаги масо-фа сантиметрлар ҳисобида) кўрсатади. Ғалтаклар бир-бирига қанча яқин турса, таъсирот ўшанча кучли бўлиб, мускул тетануси ҳам ўшанча баланд бўлади. Б — парабиознинг бараварлаштирувчи фазаси. Кучи ҳар хил таъсиротлар тахминан бир хил эффект беради. В — парабиознинг парадоксал фазаси. Кучли таъсиротлар кучсиз таъсиротларга қараганда камроқ эффект беради.

2. *Парадоксал фаза* бараварлаштирувчи фазадан кейин келади ва парабиознинг энг характерли фазаси ҳисобланади. Н. Е. Введенскийнинг фикрича, парадоксал фазанинг характерли белтиси шуки, нервнинг нормал нуқталаридан чикувчи кучли қўзғалишлар наркозланган қисм орқали мускулга бутунлай ўтмайди ёки фақат дастлабки қисқаришларни вужудга келтиради, холбуки ўртача қўзғалишлар баландроқ тетаник қисқаришларни вужудга келтира олади (160-рasm, В).

3. *Тормозловчи фаза* — парабиознинг сўнгги стадияси бўлиб, унда нерв ҳар қандай интенсивликдаги қўзғалишни ўтказиш қобилиятидан бутунлай маҳрум бўлади.

Нервнинг таъсирланиш эффектлари ток кучига боғлиқ эканлигининг сабаби шуки, стимуллар кучи оширилганда қўзғалган нерв толалари кўпаяди ва ҳар бир толада вужудга келувчи импульслар частотаси ошади, чунки кучли стимул импульслар залпини вужудга келтира олади.

Шундай қилиб, нерв кучли таъсиротга жавобан қўзғалишларнинг юксак частотаси билан реакция кўрсатади. Парабиоз ривожланганда нервнинг юксак частотали ритмларни ўзлаштириш қобилияти, яъни лабиллиги пасаяди. Бу ҳол эса юқорида баён этилган ҳодисаларга сабаб бўлади.

Таъсиротлар кучи кам ёки ритми сийрак бўлса, нервнинг зарарланмаган қисмида вужудга келувчи ҳар бир импульс парабиозли қисмдан ҳам ўтаверади, чунки аввалги импульсдан кейин пасайган қўзғалувчанлик шу соҳага кейинги импульс келгунча тўла тикланиб улгуради.

Кучли таъсиротда, импульслар катта частота билан кетма-кет келиб турганда парабиозли қисмга келувчи навбатдаги ҳар бир импульс аввалги импульсдан кейинги нисбий рефрактер стадиясига тўғри келади. Бу стадияда толанинг қўзғалувчанлиги кескин даражада камайган, жавоб амплитудаси эса кичрайган бўлади. Шу сабабли тарқалувчи қўзғалиш вужудга келмай, балки қўзғалувчанлик янада кўпроқ пасаяди.

Парабиозланган қисмда кетма-кет тез келиб турувчи импульслар гўё ўз йўлини ўзи тўсиб

кўяди. Парабиознинг тенглаштирувчи фазасида бу ҳодисаларнинг ҳаммаси ҳали жуда кам ривожланади, шу сабабли тез-тез частотали ритм ўзгариб, сийрак частотали ритмгагина айланади. Натижада тез-тез частотали (кучли) ва нисбатан сийрак часто-тали (ўртача) таъсиротларнинг эффектлари бараварлашиб қолади. Парадоксал фазада эса кўзғалувчанликнинг тикланиш цикллари шу қадар чўзилиб кетадики, тез-тез частотали (кучли) таъсиротлар умуман кам эффектли бўлиб чиқади.

Якка нерв толалари ҳар хил частотали стимуллар билан таъсирланганда ана шу ҳодисаларни айниқса яққол кўриш мумкин. Масалан, И. Тасаки бақа миелинли нерв толасининг Ранвье бўғилмаларидан бирига уретан эритмаси билан таъсир этган ва нерв импульсларининг шу бўғилмадан ўтишини текширган. Сийрак стимуллар Ранвье бўғилмасидан бемалол ўтгани ҳолда тез-тез частотали стимулларнинг Ранвье бўғилмасида ушланиб қолганлигини И. Тасаки кўрсатиб берди.

Н. Е. Введенский парабиозга нерв толасининг бир қисмида қотиб қолган, тебранмайдиган махсус барқарор кўзғалиш ҳолати деб қаради. Бу қисмга нервнинг нормал қисмларидан келувчи кўзғалиш тўлқинлари шу ердаги «стационар» кўзғалиш билан жамланиб, уни чуқурлаштиради деб фараз қилди. Н. Е. Введенский бундай ҳодисага нерв марказларида кўзғалишнинг тормозланишга ўтиш прообразидеб қаради. Н. Е. Введенскийнинг фикрича, тормозланиш — нерв толасининг ёки нерв хужайрасининг «ўта кўзғалиш» натижасидир.

## КЎЗҒАЛИШНИНГ НЕРВДАН МУСКУЛГА УТИШИ

Нерв ва мускул толаларида кўзғалишнинг юза мембрана бўйлаб тарқалувчи электр импульслари ёрдамида ўтиши аввалги бобларда айtilган эди. Кўзғалувчан бир тузилмадан иккинчи тузилмага, масалан, нерв толасидан мускул толасига ёки бир нерв хужайрасидан иккинчи нерв хужайрасига кўзғалиш ўтиши бутунлай бошқа механизмга асослангандир. Нерв охирлари юксак актив химиявий бирикмалар чиқариш йўли билан кўзғалишни ўтказди. Бу бирикмалар нерв импульсининг *медиаторлари* (ўтказувчи воситалари) деб аталади.

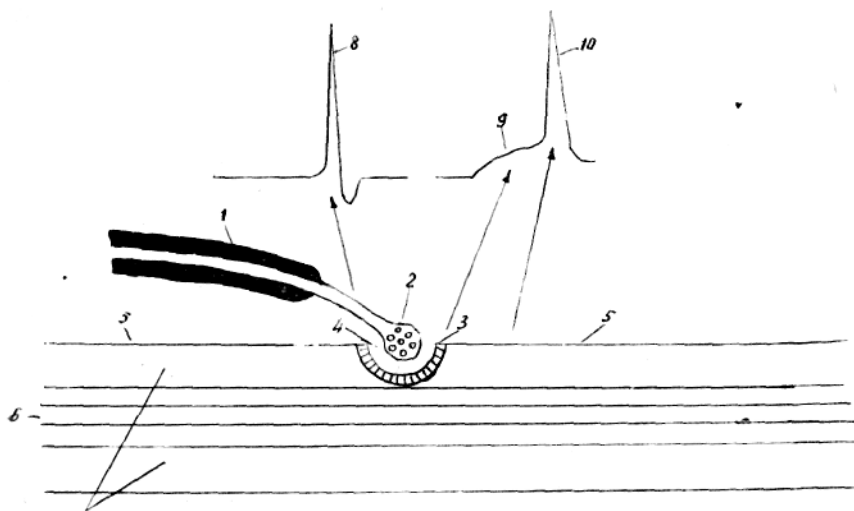
Нерв-мускул бирлашмасида кўзғалишнинг ўтишида қандайдир химиявий агентлар қатнашади деган фаразни биринчи марта А. Ф. Самойлов 1924 йилда айтган. Ҳаракатлантирувчи нерв таъсирляганда скелет мускулидаги шу нерв охирларидан ацетилхолин ажралиб чиқиши кейинроқ кўрсатиб берилди. Нерв-мускул бирлашмаси соҳасига ацетилхолин қўйилганда мускул толасининг мембранаси деполяризацияланиши ва ацетилхолин концентрацияси етарлича юксак бўлганда кўзғалиш тарқалиб, мускулнинг қисқаришини Г. Дейл аниқлади.

Ҳозирги вақтда нерв-мускул бирлашмасида импульс ўтишининг химиявий механизми ҳақидаги Самойлов гипотезасига аксари тадқиқотчилар қўшилишади.

## Нерв-мускул синапслари

Нерв толасидан у билан иннервацияланувчи хужайра — мускул, нерв ёки без хужайрасига кўзғалишнинг ўтишини таъминлайдиган структура тузилмаси *синапс* деб аталди.

Марказий нерв системасида ҳам, периферияда ҳам барча синапслар учта асосий элемент: пресинаптик (синапсдан олдинги) мембрана, постсинаптик (синапсдан кейинги) мембрана ва синапс ёриғидан иборат эканлигини (161-расм) электрон микроскопик тадқиқотлар кўрсатиб берди.



**161-расм.** Нерв толаси, нерв охири ва скелет мускули толаси ўртасидаги ўзаро муносабатлар (схема). 1 — миелинланган нерв толаси; 2 — нерв охири ва ундаги медиатор пуфакчалари; 3 — мускул толасининг постсинаптик мембранаси; 4 — синапс ёриғи; 5 — мускул толасининг синапсдан ташқари мембранаси; 6 — миофибриллалар; 7 — саркоплазма; 8 — нерв толасининг ҳаракат потенциали; 9 — ҳаракат пластинкаси потенциали (постсинаптик потенциал); 10 — мускул толасининг ҳаракат потенциал.

Нерв охирини қопловчи мембрана *пресинаптик мембрана* деб аталади. Нерв охири ўзига хос нейросекретор аппаратдан иборат. Иннервацияланадиган ҳужайрани қўзғатувчи ёки тормозловчи медиатор нерв охиридан ишланиб чиқади.

Тинчликда медиатор синаптик пуфакчаларда бўлади. Бу пуфакчалар нерв охирларининг электрон микрофотографияларида равшан кўриниб туради (161-расмдаги схемага қаралсин). Пресинаптик мембрана деполяризацияланганда бу пуфакчалар ёрилиб, медиатор юзага чиқади ва мембрана орқали *синапс ёриғига* қуйилади. Синапс ёриғининг эни тахминан 200—500 Å. Бу ёрик тузлар таркиби жиҳатидан қон плазмасига ўхшаб кетадиган ҳужайрааро суюқлик билан тўла. Медиатор ёрикдан тез диффузияланиб чиқиб, иннервацияланадиган ҳужайра (мускул, нерв ёки без ҳужайраси) нинг мембранасига таъсир этади. Ҳужайра мембранасининг нерв охирига бевосита чегарадош қисми *постсинаптик мембрана* деб аталади (нерв-мускул бирлашмасида нерв охири ва постсинаптик мембрана кўпинча *охирги* ёки *ҳаракатлантирувчи пластинка* деб юритилади). Постсинаптик мембрана ўз хоссаларига кўра ҳужайранинг қолган қисмини қопловчи мембранадан фарқ қилади. Асосий фарқи шуки, постсинаптик мембрана медиаторга нисбатан жуда юксак химиявий сезгирликка эга бўлади ва электр токи таъсирида қўзғалмайди.

Синапсда қўзғалишнинг ўтиш механизми медиаторнинг постсинаптик мембрана билан ўзаро таъсир этишига асосланган.

Қўзғалишнинг ўтиш механизмида химиявий звенонинг борлиги синапсларнинг иккита умумий хоссасини тушунарли қилиб қўяди. Синапслар: 1) қўзғалишни бир томонлама ўтказади (нерв толаларида қўзғалишни икки томонлама ўтказади) ва 2) қўзғалишни тўхтатиб туриб, кейин ўтказади.

Синапсларнинг қўзғалишни бир томонлама ўтказиши шунга боғлиқки, нерв охиридан чиққан медиатор мускул толасининг, без ҳужайрасининг ёки нерв ҳужайрасининг постсинаптик мембранасини қўзғатади. Мускул толасида, нерв ёки без ҳужайрасида вужудга келувчи ҳаракат потенциали эса, синапс ёриғи борлигидан, нерв охирларини ва нерв толаларини қўзғата олмайди.

*Синапсда қўзғалишнинг тўхталиб ўтиши*, асосан, нерв охирининг мембранасидан мускул толасининг мембранасига медиаторнинг диффузияланиб ўтиш вақтига боғлиқ. Нерв-мускул синапсларида қўзғалиш тахминан 1—3 мсек тўхталиб ўтади. Силлиқ мускулнинг нерв охирларидаги синапсларда қўзғалиш скелет мускулининг нерв охирларидаги



синапсларга нисбатан кўпроқ тўхталиб ўтади.

Бу ерда нерв-мускул синапсларининг ишлаш механизмини баён қиламиз. Марказий нерв системасидаги синаптик бирлашмаларнинг тузилиши ва функцияси қуйида кўздан кечирилади .

### **Нервдан скелет мускулига қўзғалиш ўтиш механизми**

Қўзғалишни ҳаракатлантирувчи нервдан скелет мускулига ўтказувчи медиатор ацетилхолиндан иборат. Постсинаптик мембрананинг бу медиаторга юксак даражада сезгирлиги шунга боғлиқки, мембранада *холинорецептор* деган махсус оқсил бор. Бу оқсил медиатор молекуласининг муайян гуруҳларига яқин бўлади. Нерв охирига импульс келишига жавобан ажралиб чиққан ацетилхолин холинорецептор билан ўзаро таъсир этади, натижада холинорецептор структураси ўзгаради; пировардида постсинаптик мембрананинг Na ва K ионларини ўтказувчанлиги анча ошади. Постсинаптик мембрананинг ион ўтказувчанлиги ортганлиги шу мембрананинг деполяризациясига сабаб бўлади. Постсинаптик мембрана деполяризацияси манфий электр зарядли *постсинаптик потенциал* шаклида намоён бўлади.

Постсинаптик потенциал мускул толаси мембранасининг қўшни қисмларини ташқаридан қўйилган таъсир этувчи ток катодига ўхшаш таъсирлайди. Шу сабабли, постсинаптик потенциал критик миқдорга етгач мембрананинг синапсдан ташқари қисмларида мускул толаси бўйлаб тарқаладиган ҳаракат потенциалли вужудга келади.

Нерв охирига импульс келгач нерв-мускул синапсининг турли структураларида потенциал ўзгаришларининг кетма-кет рўй бериши 161-расмда схема тарзида кўрсатилган. Кўриниб турибдики, мускул толасининг мембрана потенциалли биринчи галда бир қадар сустроқ ўзгаради, бу ўзгариш критик миқдорга етгач тарқалувчи ҳаракат потенциалли пайдо бўлади.

Постсинаптик потенциал ҳаракат потенциалидан ўз хоссалари билан анча фарқ қилади. У аввало «бор ёки йўқ» коидасига бўйсунмайди. Потенциал миқдори нерв охиридан ажралиб чиқадиёя медиатор миқдори ва постсинаптик мембрананинг ацетилхолинга сезгирлигига боғлиқ. Медиатор қанча кўп ва постсинаптик мембрананинг медиаторга сезгирлиги қанча юқори бўлса, постсинаптик потенциал амплитудаси ўшанча катта бўлади. Бўсақадан паст таъсиротларда нерв ва мускул толаларида рўй берувчи локал жавобларнинг хоосаларини кўздан кечирганимизда , потенциал миқдори таъсирот кучига шунга ўхшаш градуал боғлиқ эканлигини учратган эдик.

Нерв толасидан мускул толасига қўзғалиш ўтиш процессини схема тарзида ходисаларнинг қуйидаги занжири шаклида тасвирлаш мумкин: нерв импулси — нерв охиридан медиаторнинг — ацетилхолиннинг бўшаб чиқиши — ацетилхолиннинг постсинаптик мембранадаги холинорецептор билан ўзаро таъсир этиши — постсинаптик мембрана ион ўтказувчанлигининг ортиши — постсинаптик потенциалнинг пайдо бўлиши -- мускул толаси бўйлаб тарқалувчи ҳаракат потенциалининг вужудга келиши.

### **Нерв-мускул бирлашмасига кураренинг таъсири**

Холинорецептор субстанцияга кон-қардош, лекин шу субстанция молекулалариг. ацетилхолиндан кўра маҳкамроқ боғланган бир қанча моддалар ҳам бор. Уларга кураре ва бошқа баъзи бирикмалар (д-тубокурарин, диплацин, флакседил ва бошқалар) киради. Улар мускулга таъсир этгач холинорецептив субстанция блокадаланиб қолади, натижада нерв импулси ҳам, сунъий йўл билан қўйилган ацетилхолин ҳам мускул толасини қўзғата олмайди.

Кураренинг ўртача дозаларида шундай стадияни кузатиш мумкин: бу стадияда нерв импулси постсинаптик мембранада маҳаллий деполяризацияни вужудга келтириш қобилиятини ҳали сақлаб туради, лекин бу постсинаптик потенциал тарқалувчи қўзғалишни юзага чиқармоқ учун жуда кучсизлик қилади. Бу ҳолда кетма-кет тез келувчи бир неча импульс постсинаптик потенциалларнинг қўшилишига (суммациясига) сабаб бўлади ва йиғинди потенциал бўсақа даражасига етгач мускул толасида тарқалувчи ҳаракат потенциалли вужудга келади.

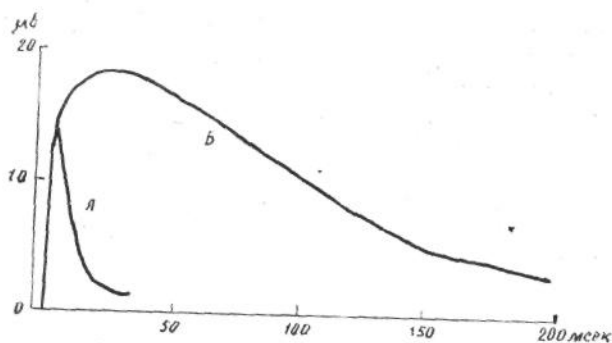
Яқин вақтгача нерв-мускул бирлашмасига кураренинг таъсир этишини ўрганиш фақат назарий аҳамиятга эга бўлиб, физиологлар бу препаратнинг вақти келиб медицина практикасида қўлланилишини хаёлларига ҳам келтирмас эдилар. Бироқ, хирургия тез тараккий этгани муносабати билан табиий нафас олишни тўхтатиб қўйган ҳолда операция қилиш имконини берадиган воситаларни кидириш зарур бўлиб қолди. Кураре ва унинг ҳосилалари бу ерда ҳам медицинага катта ёрдам берди. Ҳозир кўкрак бўшлиғидаги ва қорин бўшлиғидаги кўпгина операциялар клиникаларда курарега ўхшаш таъсир этувчи препаратлар билан нерв-мускул блокадаси фонида сунъий нафас олдириш шароитида ўтказилмоқда.

### Холинэстераза ва унинг нерв-мускул бирлашмаси процессларидаги роли

Нерв охиридан ажралиб чиқувчи ацетилхолинни тез парчалай оладиган *холинэстераза* ферменти нерв-мускул бирлашмасида кўп эканлиги аниқланди. Табиий шароитда мускулга нерв импульслари кетма-кет тез келиб туриши ва ацетилхолиннинг аввалги порциясидан деполяризацияланган мембрана навбатдаги порцияга кам сезгир бўлиб қолиши назарда тутилса, бу процесснинг аҳамияти равшан бўлиб қолади. Кетма-кет келувчи нерв импульслари нормал қўзғатувчи таъсирни юзага чиқариши учун ҳар бир импульс келадиган пайтгача медиаторнинг аввалги порцияси «йиғиштириб» олиниши керак. Холинэстераза шу функцияни ўтайди.

Холинэстераза активлигини кескин даражада сусайтира оладиган бир қанча фармакологик агентлар бор (уларни *ингибиторлар* деб аташади). Бундай моддалар қаторига эзерин билан простигмин киради. Нерв-мускул бирлашмасига эзерин ёки простигмин билан таъсир этилса, постсинаптик потенциал амплитудаси ошади ва вақт эътибори билан чўзилиб кетади.

Холинэстераза активлигини сусайтирадиган модда бақа мускулига таъсир этгунча (*A*) ва таъсир этгач (*B*) нерв-мускул синапсида қайд қилинган постсинаптик потенциал эгри чизиғи (162-расмда келтирилган) юқорида айтилган фикрни ойдинлаштириб беради.



162-расм. Якка мускул толасидаги ҳаракат пластинкаси потенциалининг узунлигига холинэстераза ингибитори (неостигмин) нинг таъсири. А — неостигмин қўлланилгунча, Б — неостигмин қўлланилгандан кейин (Фатт ва Катцдан).

Холинэстераза ингибитори таъсир этганда нервнинг ритмик таъсирланиши постсинаптик потенциалларининг йиғиндисини (суммасини) вужудга келтиради, натижада постсинаптик мембрана турғун деполяризацияланади ва нерв толасида мускул толасига импульслар ўтиши тўхтайди (блок). Айни вақтда постсинаптик мембрананинг турғун деполяризацияланиши мускул толасининг қўшни қисмларини сусайиш ҳолатига олиб келади, бу ҳолат ўзгармас ток катодининг узок таъсирида келиб чиқадиган ҳолатга ўхшайди (катодик депрессия).

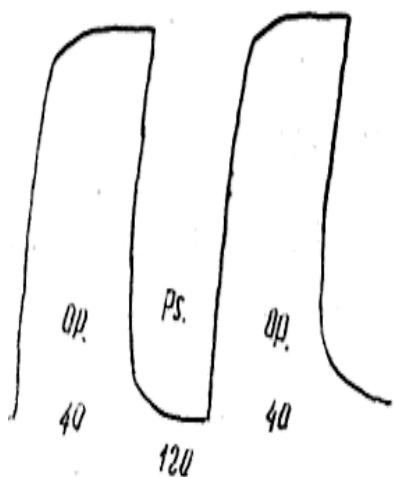
Холинэстераза ингибиторлари бўлмаганда ҳам нерв жуда тез таъсирлаб турилса, ҳар бир нерв импульси вужудга келтирадиган постсинаптик потенциаллар бир-бирига қўшилади (жамланади), чунки нерв охиридан ажралиб чиққан ацетилхолинни холинэстераза батамом парчалаб улгурмайди. Потенциалларнинг қўшилиши натижасида постсинаптик мембрана тобора кўпроқ деполяризацияланади.

## Введенский пессимуми

Нерв импульслари кетма-кет тез келиб турганда постсинаптик мембрананинг барқарор деполяризацияланиш механизми юқорида тасвир этилди. Н. Е. Введенский кашф этган *пессимум* ходисаси ўша механизмга асосланади. Бу ходиса кўпинча «*Введенскийнинг тормозланиши*» деб аталади. Унинг моҳияти шундан иборат. Нервнинг ритмик таъсирланишига жавобан скелет мускулининг тетаник қисқариш баландлиги таъсирот частотасининг ортишига қараб ошаверади. Таъсиротлар частотаси бир қадар *оптимал* бўлганда («*optimum*» — энг яхши сўзидан) тетанус максимал микдорга етади. Нервга таъсир этиш частотаси яна оширилаверса, мускулнинг тетаник қисқариш баландлиги ортиш ўрнига кескини даражада сусаяди ва нервга таъсир этиш частотаси бир қадар катта, *пессимал* бўлганда («*pessimum*» — энг ёмон сўзидан) мускул таъсирланаверишига қарамай, деярли тамомила бўшашади. Таъсирот частотасини камайтирган ҳамоно тетаник қисқариш бошлангич даражасига қайтади (163-расм).

Бақанинг нерв-мускул препаратига секундига 50—100 таъсирот берилганда, яъни нерв (500—100 чамаси) ёки мускул (200—300 чамаси) ўзлаштира оладиган частоталардан камроқ частоталарда пессимум вужудга келади. Синапслар лабиллиги нерв ва мускул толаларининг лабиллигидан кўп марта паст. Сабаби шуки, синапсдан қўзғалиш ўтиши медиаторнинг бўшаб чиқишига ва шундан кейин унинг фермент таъсирида қанлар таъсирот парчаланишига, яъни бирмунча суст ўтадиган процессга боғлиқ.

Нервга оптимал ва пессимал частотали ритмик импульслар таъсир этганда мускул толасининг ҳаракат пластинкаси соҳасида мембрана



163-расм. Нерв-мускул препаратига оптимум (Op) ва пессимум (Ps). Расмдаги рақамлар таъсирот частотасини билдиради.

потенциалининг ўзгаришларини акс эттирувчи эгри чизик 164-расмда-келтирилган. Сийрак—оптимал—ритмда навбатдаги ҳар бир импульс постсинаптик потенциалнинг аввалги импульс таъсирида камайиш фазасига тўғри келиб, мускул толасида бекам-кўст ҳаракат потенциали вужудга келади. Таъсирот ритми тезлашганда постсинаптик потенциаллар бир-бирига қўшилади, натижада постсинаптик мембрана турғун деполяризацияланади ва импульс мутлақо ўтмай қолади. Холинэстеразани сусайтирадиган ва шу тариқа синапс соҳасида ацетилхолиннинг тўпланишига ёрдам берадиган заҳарлар песемумнинг келиб чиқишига сабаб бўлиши (А. Г. Гинецинский) пессимум ҳодисасида ацетилхолиннинг аҳамияти борлигини кўрсатади.

Нервнинг таъсирланиш ритми тезлашганда нерв-мускул бирлашмасининг блоккланиш механизми юқорида тасвир этилди, аммо бу бирдан-бир механизм эмаслигини уқтирмак керак. Стимуллар частотаси катта бўлганда нервдан мускулга қўзғалиш ўтиши синапсга бориш йўлида, нерв толаларининг ингичка пресинаптик тармоқларида (*пресинаптик терминалларда*) тўхталиб қолиши мумкин, чунки бу тармоқларнинг лабиллиги уларни ҳосил қилган нерв толаларига нисбатан пастроқ бўлади. Бу ингичка нерв толаларида қўзғалишнинг ўтмай қолиши натижасида нерв охирига нерв импульслари келмай қолади ва, шу тариқа, ацетилхолин ажралиб чиқмай қолади. Бу ҳолда постсинаптик мембрана турғун деполяризацияланиш ўрнига мускул толасининг тинчлик потенциали ўзгармагани ҳолда постсинаптик потенциаллар анча сусаяди ёки ҳатто бутунлай йўқолиб қолади.

### **Чарчашда нерв-мускул бирлашмаси ўтказишининг бузилиши**

Нерв узоқ таъсирланганда мускул, айниқса нерв чарчаши туфайли қўзғалиш тўлқинларини ўтказиш қобилятидан маҳрум бўлишидан анча илтари нерв-мускул бирлашмасининг импульс ўтказиши бузилади. Бунинг сабаби шуки, нерв узоқ таъсирланганда нерв охирларида «ғамланган» медиатор запаслари кескин даражада камаяди, шу сабабли ҳар бир импульсга жавобан синапслардан ажралиб чиқадиغان ацетилхолин лорциялари камаяди ва шунга яраша постсинаптик потенциаллар ҳам бўсагадан паст даражагача камаяди.

Шу билан бирга нерв узоқ таъсирланганда мускул толасида постсинаптик мембрананинг ацетилхолинга сезгирлиги секин-аста пасаяди. Натижада ҳаракат пластинкаси потенциалларининг миқдори камаяди. Потенциаллар амплитудаси бир қадар критик даражадан пастга тушгач мускул толасида ҳаракат потенциалларининг вужудга келиши тўхтади. Шу сабабларга кўра синапслар нерв толалари билан мускулларга нисбатан тезроқ чарчайди.

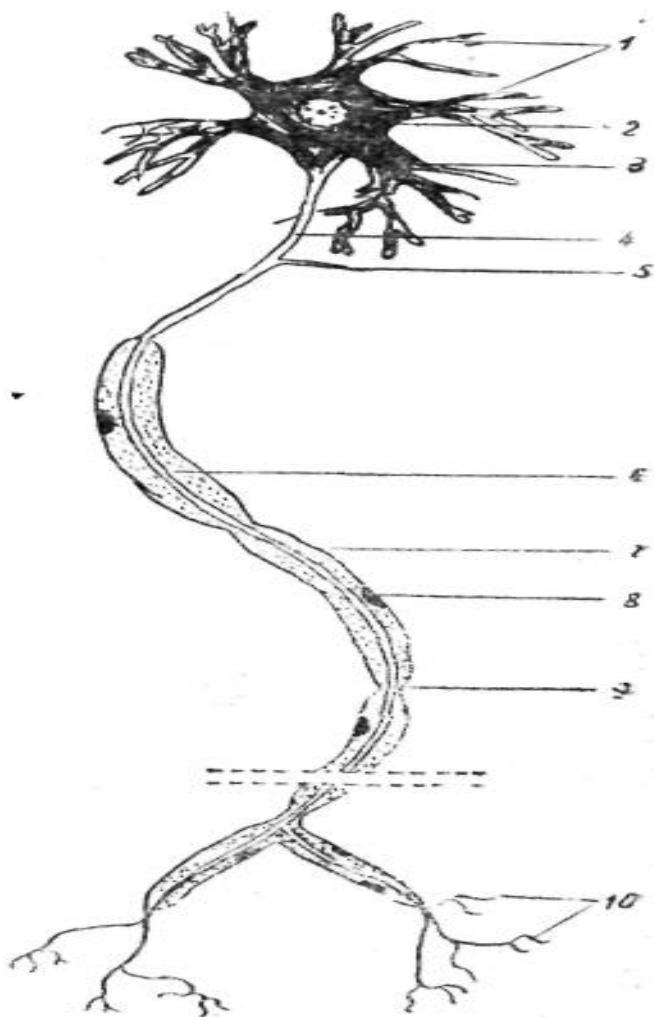
### **Ҳаракатлантирувчи нерв толалари ва уларнинг охирларининг трофик функцияси**

Нерв толалари ва уларнинг охирлари мускулларни қисқартирувчи импульсларни ўтказиш билан бир қаторда мускулга трофик таъсир кўрсатади, яъни мускулдаги моддалар алмашинувини идора этишда қатнашади. Орқа миянинг ҳаракатлантирувчи илдизларини қирқиб қўйиш йўли билан мускулни нервдан маҳрум қилиш (денервация) оқибатида мускул толаларининг секин-аста атрофияланиши яхши маълум. Бу атрофия ҳаракат иннервациясидан маҳрум бўлган мускулнинг фақат ишламаслик натижаси эмаслиги махсус тадқиқотларда аниқланди. Пайини қирқиб қўйиш, яъни *тендотомия* йўли билан ҳам мускулни ишламайдиган қилиб қўйиш мумкин. Аммо мускулни тендотомия ва денервациядан кейин таккослаб кўриб, денервацияда мускул хоссалари сифат жиҳатдан тендотомияга нисбатан бошқача ўзгаришини кўриб ишониш мумкин. Масалан, денервация қилинган мускул толалари бошидан охиригача ацетилхолинга жуда сезгир бўлиб қолади, ҳолбуки нормал ёки тендотомия қилинган мускулнинг фақат постсинаптик мембрана соҳаси ацетилхолинга юксак даражада сезгир бўлади. Денервация қилинган мускулда бир қанча ферментлар активлиги, жумладан аденозинтрифосфат кислотанинг фосфат боғларида

тўплапган энергиянинг юзага чиқишида муҳим роль ўйнайдиган аденозинтрифосфатаза активлиги кескин даражада пасаяди. Айни вақтда денервацияда оксилларнинг парчаланиш процесслари кучаяди, натижада мускул тўқимасининг атрофия учун характерли процесси бошланади. С. Е. Северин денервацияланган мускулдаги моддалар алмашинувини ҳар томонлама ўрганиб, нервнинг трофик таъсир кўрсатмай қўйиши натижасида мускулдаги моддалар алмашинуви процесслари бетартиб, пала-партиш рўй бера бошлайди деган хулосага келди.

Ҳаракатлантирувчи нерв толалари ва уларнинг охирлари мускулдаги моддалар алмашинувини қандай қилиб бошқариши ҳозирча аниқлангани йўқ. Нерв охирларидан ажралиб чиқадиган медиатор—ацетилхолин ва унинг холинэстераза таъсирида парчаланишидан вужудга келувчи холин билан сирка кпслотаси мускулдаги моддалар алмашинувига аралашади, ундаги муайян фермент системаларини активлаштиради. Масалан, куённинг денервация қилинган мускулига ацетилхолин киритилса, шу мускулга

электр токи билан бевосита таъсир этиш натижасида келиб чиққан тетанус вақтида аденозинтрифосфатнинг, креатинфоофат ва гликогеннинг парчаланиши кескин даражада ортишини В. М. Василевский тажрибада кўрсатиб берди.



164-расм. 1-дендрит; 2-хужайра танаси; 3-аксон тепачаси; 4-аксон; 5-аксон коллестераллари; 6-миелинли парда; 7-шван пардаси; 8-шван хужайрасининг ядроси 9-ранвье бугиклари; 10-аксоннинг миелинли пардасидан махрум булган охирги тармоклари;

Кўзғалиш вақтидагина эмас, балки тинчлик ҳолатида ҳам нерв охирларидан ацетилхолин ишланиб чиқишини шу муносабат билан уктириб ўтамыз. Фарқи фақат шундаки, тинчлик ҳолатида синапс ёриғига озгина ацетилхолин чиқади, нерв импульси таъсирида эса ацетилхолин кўплаб чиқади. Тинчлик вақтида ацетилхолиннинг ажралиб чиқиши нерв охиридаги айрим пуфакчаларнинг «етилиб», вақт-бавақт ёрилишига боғлиқ дейишади. Айни вақтда ажралиб чиқадиган озгина медиатор — ацетилхолин «квантлари» таъсирида постсинаптик мембрана деполяризацияланади, бу эса *миниатюра потенциалларнинг* юзага келишида намоён бўлади. Бу миниатюра потенциаллар амплитудаси қарийб 0,5 мв, яъни ҳаракат пластинкаси потенциалининг амплитудасига

нисбатан тахминан 50 баравар кам. Уларнинг частотаси секундига 1 чамасида.

Тинчлик ҳолатида ва қўзғалиш вақтида нерв охирларида ацетилхолин ва, эҳтимол, ҳозирча ўрганилмаган қандайдир яна бошқа моддалар ҳосил бўлиши нервнинг мускулга трофик таъсир этишида муҳим механизм ҳисобланади деб фараз қилиш мумкин.

Симпатик нерв системасининг толалари скелет мускулига махсус трофик таъсир кўрсатади. Бу толаларнинг охирларида адреналинсимон моддалар ҳосил бўлади.

### **13 МАРКАЗИЙ НЕРВ СИСТЕМАСИНИНГ УМУМИЙ ФИЗИОЛОГИЯСИ**

Барча орган ва тўқималардаги рецепторлар таъсирланганда рўй берувчи афферент (марказга интилувчи) импульсларни қабул қилиш, шу таъсиротларни анализ ва синтез қилиш, периферик органлар фаолиятини юзага чиқарувчи ёки тўхтатувчи, ёки уларнинг тонусини сақловчи эфферент (марказдан қочувчи) импульс оқимларини вужудга келтириш — марказий нерв системасининг функцияларидир. Марказий, нерв системаси организмнинг ташқи муҳитга индивидуал мосланишини, барча система, орган ва тўқималар фаолиятининг энг мукамал бошқарилишини ва бирлаштирилишини таъминлайди.

Нерв марказлари билан периферик органлар ўртасида икки томонлама доиравий алоқа борлигидан, марказий нерв системаси турли органлар фаолиятини аниқ назорат қилиб туради. Эфферент импульслар юзага чиқарган ҳар қандай фаолиятда ишловчи органларнинг рецепторларида афферент импульслар вужудга келади, булар эса ана шу фаолиятнинг натижалари ҳақида марказий нерв системасига сигнал бериб туради.

### **НЕЙРОНЛАР ВА УЛАРНИНГ БИРЛАШМАЛАРИ**

#### **НЕЙРОНЛАРНИНГ СТРУКТУРАСИ ВА ФУНКЦИЯЛАРИ**

Нерв системасининг асосий структура элементи *нерв ҳужайраси* ёки *нейрон* (165-расм). Нейронлар фаолиятининг ўзига хос формасп таъсиротларни қабул қилиш, нерв импульсларини вужудга келтириш, ва уларни бошқа ҳужайраларга ўтказишдир.

Нейронларнинг структураси ва катталиги ғоят ҳар хил. Масалан, баъзиларининг диаметри атиги 4—6 *мк*, бошқа нейронлар (бош мия катта ярим шарлари пўстлоғидаги гигант лирамида ҳужайралари) нинг диаметри 130 *мк* га боради. Нейронларнинг шакли ҳам ғоят турли-туман-

Бош мия катта ярим шарлари пўстлоғи ва мияча нейронлари му-раккаброқ тузилган. Бу — миядаги шу бўлимларнинг мураккаб функ-цияларни бажаришига боғлиқ бўлса керак.

Ҳар бир нейроннинг *сомаси* ёки *танаси* билан ўсиқлари бор. Нерв ҳужайрасининг ўсиқлари аксон ва дендритларга бўлинади. *Аксон* узун ўсиқ бўлиб, қўзғалишни нерв ҳужайрасининг танасидан бошқа ҳужайраларга ёки периферик органларга ўтказди. Аксоннинг хусусияти шуки, ҳужайра танасидан атиги битта узун ўсиқ чиқади. Нерв ҳужайрасининг танасидан аксон чиққан жой *аксон тепачаси* деб аталади.

Аксоннинг дастлабки 50—100 мл бўлаги миелин пардасиз. Аксоннинг миелинсиз шу қисми аксон тепачаси билан биргаликда *бошланғич сегмент* деб аталади. У юксак даражада қўзғалувчанлиги билан фарқ қилади: бу сегментнинг таъсирланиш бўсағаси нейроннинг бошқа қисмларига нисбатангаҳминан 3 барабар паст.

*Дендритлар* тармокланувчи кўп ўсиқлардан иборат бўлиб, бошқа нейронлардан келувчи импульсларни қабул қилади ва қўзғалишни нерв хужайрасининг танасига ўтказди.

Марказий нерв системасида нейронларнинг таналари бош мия катта ярим шарлари, пўстлок остидаги тузилмалар, мия стволи, мияча ва орқа миянинг *кулранг моддасига* тўпланган. Нейронларнинг маелин билан қопланган ўсиқлари бош мия билан орқа миянинг турли бўлимларидаги *оқ моддани* ҳосил қилади.

Нерв хужайрасининг танаси ва ўсиқлари мембрана билан қопланган. Бу мембрана тинчлик ҳолатида калий ионларини, қўзғалиш пайтида эса натрий ионларини танлаб ўтказди. Тинчлик ҳолатидаги *мембрана потенциали* тахминан 70 мВ, ҳаракат потенциали эса қарийб 110 мВ. Иссиқ қонли ҳайвонларда ҳаракат потенциалининг узунлиги 1—3 мсек.

Нейронларнинг мембранаси бир қадар критик даражагача деполяризацияланганда уларда ҳаракат потенциали вужудга келади. Нейроннинг кўпроқ қўзғалувчан қисми — бошланғич сегментида ҳаракат потенциали вужудга келиши учун мембранани ўрта ҳисобда 10 мВ деполяризациялаш кифоя; нерв хужайрасининг танасида шунча потенциални вужудга келиши учун мембранани 20-35 мВ деполяризациялаш керак.

Нерв хужайраларининг таналари уз узусиқларига нисбатан трофик функцияни утайди, яъни уларнинг моддалар алмашинувини ҳамда озикланишини (трофикасини) бошқаради. Шу сабабли аксон нерв хужайрасининг танасидан ажралганда (периферик нерв қиркиб қуйилганда) ёки нерв нобуд бўлганда усиклари дегенерациланади.

Нерв хужайраси танасининг трофик таъсир кўрсатиш механизми ҳозирча аниқлангани йўқ. Хужайранинг танасида, асосан ядросида физиологик жиҳатдан актив моддалар синтезланиб, цитоплазма бўйлаб (эхтимол, нейрофибриллар бўйлаб) аксонларга ва дендритларга диффузияланиб ўтади-да, улардаги моддалар алмашинувига қўшилади деб фараз қилишади. Бу моддалар периферик аксонлар тугайдиган мускул ёки без хужайраларига синапслар орқали диффузияланиб ўтиши ҳам мумкин деган фикр бор.

Нерв хужайралари ишлаб туриши учун нормал шароит туғдиришда *нейроглия* муҳим роль ўйнайди. Нейроглия хужайралари ва уларнинг ўсиқлари нейронларни ҳамма томондан ўраб турар экан, биринчидан, механик—таянч функциясини ўтайди, иккинчидан, нерв хужайраларининг бир-биридан электр изоляциясини таъминлайди. Нейроглия нейронларнинг моддалар алмашинувини ҳам бошқаради деб фараз қилишади.

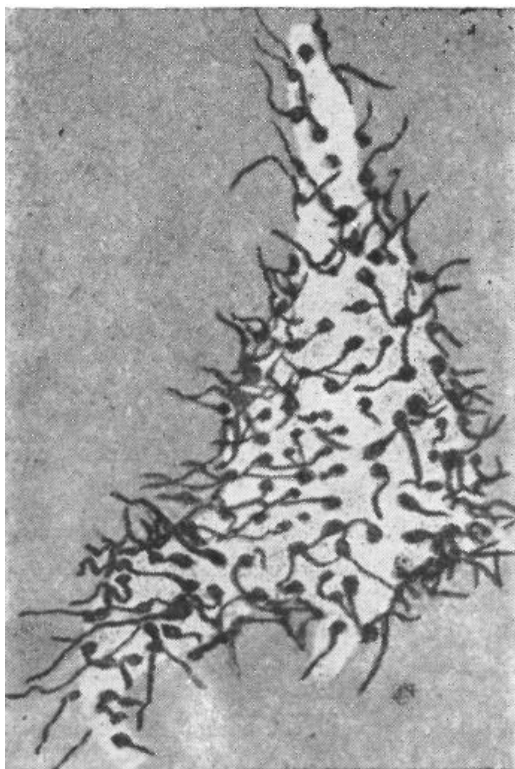
### **Марказий нерв системасидаги синапслар**

Марказий нерв системасининг нерв хужайралари ўртасида протоплазматик узлуксизлик борми ёки улар структура жиҳатдан бир-биридан ажралганми, деган мунозаралар кўп йиллар давом этиб келди.

Нерв хужайраларининг ўсиқлари ўртасидаги протоплазматик узлуксизлик фақат тубан умуртқасиз ҳайвонлар — кавак ичаклиларда борлиги ҳозир аниқланган. Кавак ичаклиларнинг нерв системаси синцитий типига тузилган. Бундай синцитий *нейропиль* деб аталади. Нейропиль қўзғалишни диффуз (тарқок) равишда ўтказди, қўзғалиш бунда ҳар томонлама тарқалиши мумкин.

Юксак умуртқасиз ҳайвонлар ва барча умуртқалиларнинг марказий нерв системасидаги нерв хужайралари бир-бирига фақат синапслар билан боғланган.

Ҳар бир нейроннинг аксони бошқа нерв хужайраларига яқинлашиб, тармоқланади ва шу хужайраларнинг таналарида ҳамда дендритларида бир талай нерв охирларини ҳосил қилади. Масалан, орқа мия ол-



166-расм. Нейрон танасидаги ва дендритлардаги синапсларнинг жойлашуви.

динги шохларининг йирик ҳаракатлантирувчи нерв хужайраси ёки бош мия ярим шарлари пўстлогининг пирамида хужайраси танасида ва дендритларида бошқа кўпгина нейронларнинг ўсиқларидан ҳосил бўлган минглаб нерв охирлари — синапслар бор (166-расм). Бир нерв толаси кўплаб нерв хужайраларида 10 000 тагача синапс ҳосил қила олади.

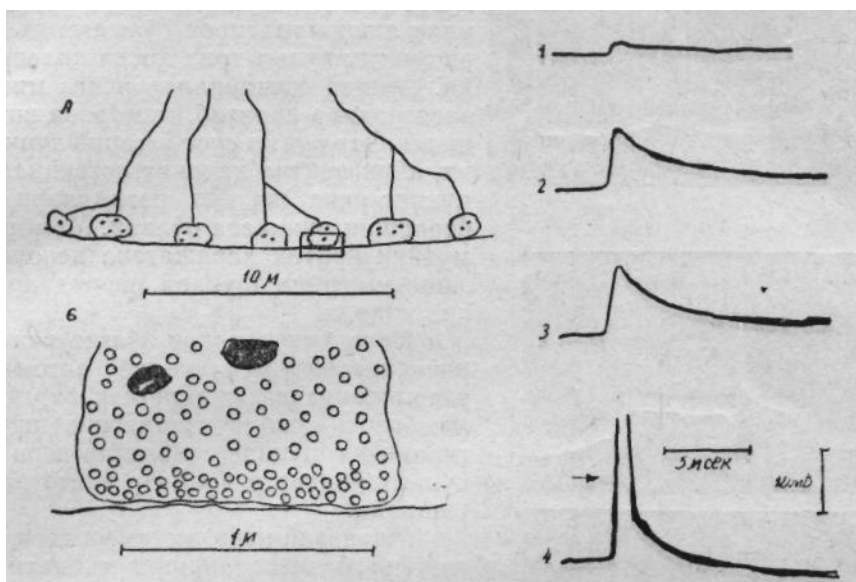
Нейрон танасида (сомасида) жойлашган *синапсларни аксосоматик синапслар* деб, дендритларда жойлашган синапсларни эса *аксо-дендрит синапслар* деб юритишади. Марказий нерв системасидаги синапслар, периферик синапслар каби, асли нерв охири, синапс ёриғи ва постсинаптик мембранадан иборат.

Марказий нерв системасидаги нерв охирлари тугмача, ҳалкача ёки бляшка шаклида бўлади. Электрон микрофотографияларнинг кўрсатишича (167-расм), ҳар бир синаптик тугмача ёки бляшка пресинаптик мембрана деган мембрана билан қопланган, тугмача ёки бляшканинг ичида эса пуфакчалар бор. Қенг тарқалган тасаввурларга кўра, бу пуфакчаларда қўзғатувчи ёки тормозловчи медиатор бор.

Пресинаптик мембрана нерв импульси келадиган нейроннинг танаси ёки дендритларидаги постсинаптик мембранадан синапс ёриғи билан ажралган.

Синапслар эффекиннинг характерига қараб қўзғатувчи ва тормозловчи синапсларга бўлинади. Қўзғатувчи синапслар орқали қўзғалиш ўтишининг принципиал механизмини қуйида кўздан кечирамиз, тормозлавчи синапсларнинг таъсир этиш механизмини эса марказий тормозланиш ҳақидаги бўлимда тасвир этамиз.





167-расм. Нерв ҳужайраси танасининг юзасидан кичик бир қисми ва ундаги синаптик бляшкалар (А), бир синаптик бляшканинг узунасига кесилгани (Б). Синаптик пуфакчалар ва митохондриялар кўрсатилган (Уайков ва Юнгдан).

168-расм. Қўзғатувчи постсинаптик потенциал критик миқдорга етганда ҳаракат потенциалининг вужудга келиши

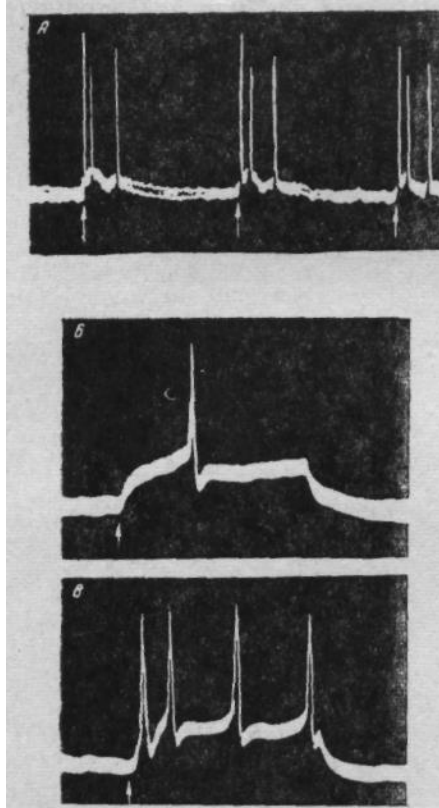
1—3 — афферент таъсирот кучи бўсагадан паст бўлганда қўзғатувчи постсинаптик потенциаллар; 4 — таъсиротнинг бўсага кучида ҳаракат потенциалларининг вужудга келиши. Деполяризациянинг критик даражаси стрелка билан кўрсатилган.

**Марказий нерв системасининг синапсларида қўзғалишнинг ўтиш механизми.** Бу синапсларнинг нерв охирларидан ишланиб чиқадиغان медиатор уларга келувчи импульс таъсирида боғлиқ ҳолатдан бўшаб, синапс ёриғига чиқади. Бу ёрикнинг эни кичкина (200 Å чамаси) бўлгани учун медиатор постсинаптик мембранага тез (тахминан 0,5 мсекда) диффузияланиб ўтади ва унинг структура компонентлари — муайян оксиллипоид комплекслар билан ўзаро таъсир этади. Натижада пост синаптик мембрананинг натрий ва калий ионларини ўтказувчанлиги анча ошади. Шу сабабли постсинаптик мембрана деполяризацияланиб, *қўзғатувчи постсинаптик потенциал* деган потенциал вужудга келади. Бу потенциал критик даражага етган пайтда ҳужайрада тарқалувчи қўзғалиш — ҳаракат потенциаллари, ёки чўққи потенциаллари вужудга келади (168-расм). Аксон бошланғич сегментининг мембранасида деполяризация критик даражадан пастроқ бўлгани учун ҳаракат потенциаллари аввало нейроннинг шу қисмида вужудга келиб, ундан ҳужайра танасига ҳам, аксон бўйлаб ҳам тарқалади.

Афферент импульс таъсирида вужудга келган қўзғатувчи постсинаптик потенциал узокроқ давом этса, нерв ҳужайрасида кетма-кет келувчи ҳаракат потенциалларининг ритмик разряди ҳосил бўлиши мумкин (169-расм, А).

Марказий нерв системасининг кўп ҳужайраларида автоматия бор, яъни улар ташқи таъсирот бўлмаганда ҳам ритмик импульсларни ҳосил қилаверади. Бундай ҳужайралар ичига микроэлектродлар киритиб, мембрана потенциалининг доимо сустр ўзгариб туришини, айти вақтда ҳаракат потенциалларининг якка ёки кўп разрядлари рўй беришини аниқласа бўлади. Мембрана муайян критик даражагача деполяризацияланганда шундай разрядлар келиб чиқади.

Нерв импульслари қўзғатувчи синапслар орқали шундай автоматик разрядланувчи ҳужайрага келар экан, мембрана деполяризациясини кучайтиради ва шунинг оқибатида нерв импульсларининг разрядлар частотасини оширади. Марказий нерв системасидаги қўзғатувчи медиаторларнинг табиати ҳозирча етарли равшан эмас. Бош миё билан орқа миёдаги қўзғатувчи синапслардан фақат баъзиларининг медиатори ацетилхолин эканлиги аниқланган. Шунингдек, бош миё билан орқа миё тўқимаси кучли қўзғалганда юксак даражада актив



бирикмалардан бошқа баъзилари — норадреналин, серотонин Р моддасининг кўпайиши ҳам маълум. Бу моддалар ҳам медиатор бўлса керак. Марказий нерв системасида синапслар борлиги ва уларда импульсларнинг химиявий йўл билан ўтганлиги туфайли кўзғалиш ўтказилишининг бир қанча хусусиятлари бор.

169-расм. Аферент нервнинг яқка таъсирланишига (А) ва мотонейронларнинг узгармас ток билан бевосита таъсирланишига (Б ваВ) мотонейронларнинг жавоблари.

Б- таъсиротнинг бусага кучида берилган жавоб ;В-ток кучи бусасидан юқори булганда берилган жавоблар. Стимуляция булган пайтлари стрелка билан курсатилган.

### Нейронларни текшириш усуллари

Афферент нерв толаларини электр токи билан таъсирлаш нейронларнинг функцияларини текширишда энг кўп қўлланиладиган усуллардан биридир. Марказий нерв системасида кўзғалиш бир нерв хужайрасидан иккинчисига табиий шароитдаги каби кўзғатувчи синапслар орқали ўтади. Кўзғалиш ўтишининг ана шу йўли *ортодром усул* деб аталади.

Физиологик эксперимент шароитида нерв хужайрасини кўзғатишнинг яна бир усули ҳам қўлланилади. Невр хужайрасининг аксони сунъий йўл билан таъсирланади. Бу усул нерв фаолиятининг механизмларини анализ қилишда катта роль ўйнайди. Аксонда вужудга келувчи ҳаракат потенциали таъсирлаш жойидан икки томонга, периферияга — марказдан қочувчи тартибда, шунингдек марказга интилувчи тартибда — хужайра танасига томон тарқалади. Кўзғалиш тарқалишининг бундай йўли *антидром усул* деб аталади.

Ортодром усулда тарқалиш билан антидром усулда тарқалиш ўртасидаги тафовут шундан иборатки, ортодром йўлда нейрон мембранасида ҳаракат потенциали вужудга келишидан илгари кўзғатувчи постсинаптик потенциал майдонга келади, антидром йўлда эса аксон бўйлаб тарқалувчи ҳаракат потенциали нейрон мембранасига бевосита таъсир этади.

Эксперимент шароитида нерв хужайрасига бевосита таъсир этиш йўли билан ҳам уни кўзғалиш ҳолатига келтирса бўлади (169-расм, Б ва В). Бунинг учун нейронга (хужайрадан ташқарига ёки хужайра ичига микроэлектрод кўйиб) электр стимули берилади ёки хужайрага турли моддалар билан таъсир этилади.

Нейронлар ва синапсларининг функцияларини ўрганиш учун нерв тўхимаси ғоятда сезгир бўлган баъзи захарлар ва моддалар (масалан, стрихнин, ацетилхолин ва бошқалар) билан химиявий таъсир этиш усули ҳам қўлланилади.

Аввалги тадқиқотларда марказий нерв системасининг тегишли бўлимларидан иннервацияланадиган периферик органларнинг реакцияларигина нейронларнинг кўзғалиш кўрсаткичлари ҳисобланган эди. Ҳозир нейронлар кўзғалишини қайд қилишнинг электрофизиологик усуллари, жумладан нерв хужайрасига микроэлектродлар киритиб, биоэлектр потенциалларини ёзиб олиш усуллари кўпроқ расм бўлди.

### Нейронлар классификацияси

Марказий нерв системасининг нейронлари рецептор, эффектор ва контакт нейронларга бўлинади.

Қўзғалишни қабул қилиб, периферик рецепторлардан марказий нерв системасига ўтказадиган биполяр нерв хужайралари *рецептор нейронлар* ҳисобланади.

Рецептор нейронларнинг таналари марказий нерв системасидан ташқарида, орқа мия ганглийларида (тугунларида) ёки бош мия нервларининг келиб чиқиш жиҳатдан уларга кардош ганглийларида бўлади. Рецептор нейроннинг узун ўсиғи периферияга бориб, қабул қилувчи нерв охири — рецепторни ҳосил қилади. Бу ўсиқ перифериядан қўзғалиш олиб келади. Рецептор нейроннинг иккинчи ўсиғи орқа миёга ёки узунчоқ миёга кириб, контакт ёки эффектор нейронларда синапсларни ҳосил қилади.

Марказий нерв системасининг бевосита рецепторлардан эмас, балки пастроқдаги нейронлар орқали импульс оладиган баъзи нейронлари ҳам рецептор нейронларга киради. Масалан, кўрув дўмбоқларидаги нейронлар шундай. Рецептор нейронлар ҳар хил сезгиларни юзага чиқарувчи импульсларни етказиб бергани учун кўпинча *сенсор*, ёки *сезувчи нейронлар* деб аталади.

Марказий нерв системасининг *эффектор нейронлари* периферик орган ва тўқималарга импульслар юборади. Эффектор нейронларнинг узун аксонларни қўзғалишни периферияга ўтказди. Эффектор нейронларнинг баъзилари скелет мускулларига борадиган ҳаракатлантирувчи нерв толаларини ҳосил қилади, бундай нейронлар *мотонейронлар* деб аталади. Уларнинг таналари орқа мия кулранг моддасининг олдинги шохларида бўлади.

Кўпгина эффектор нейронлар қўзғалишни периферияга бевосита ўтказмай, бошқа — пастроқдаги нейронлар орқали ўтказди. Масалан, катта ярим шарлар пўстлоғининг ва ўрта мия қизил ядросининг эффектор нейронлари шундай, улардан импульслар орқа миёнинг мотонейронларига келади. Вегетатив нерв системасига кирадиган эффектор нейронлар марказий нерв системаидан ташқарида, периферик ганглийларда жойлашган.

*Контакт*, ёки *оралик*, ёки *киритма нейронлар* марказий нерв системасидаги нейронларнинг энг кўп сонли группаларидан бири (бўлиб, рецептор ва эффектор нерв хужайраларини бир-бирига боғлайди. Улар юзага чиқарадиган эффектининг характериға караб, қўзғатувчи ва тор-мозловчи нейронларға бўлинади.

## НЕРВ СИСТЕМАСИНИНГ РЕФЛЕКТОР ФАОЛИЯТИ

### Рефлекс тушунчаси

Марказий нерв системаси фаолиятининг асосий ва ўзига хос белгиси рефлексор актларни ёки рефлексларни юзага чиқаришдир. И. П.- Павлов бу ҳақда қуйидагиларни ёзган эди: «Мураккаб организм ҳаётида рефлекс энг муҳим ва энг кўп учрайдиган нерв ҳодисасидир. Организм қисмларининг доимий, тўғри ва аниқ ўзаро нисбати ва бутун организмнинг теварак-атрофдаги шароитға муносабати рефлекс ёрдамида қарор топади».

*Рефлекс* — ташқи ёки ички муҳит ўзгарганда рецепторларнинг таъсирланишиға жавобан организмнинг марказий нерв системаси ёрдамида кўрсатадиган қонуний реакциясидир. Рефлекслар организм бирон фаолиятининг майдонға келиши ёки тўхташида: мускулларнинг қисқариши ёки бўшашувида, безлар секрециясида ёки секрециянинг тўхташида, томирларнинг торайиши ёки кенгайишида ва шунға ўхшашларда намоён бўлади.

Организм рефлексор фаолият туфайли ташқи муҳитнинг ёки ўз ички ҳолатининг турли ўзгаришларига тез реакция кўрсата олади ва шу ўзгаришларға тез мослаша олади. Умуртқали ҳайвонларда марказий нерв системаси рефлексор фаолиятининг аҳамияти шу қадар каттаки, бу фаолият қисман йўқолганда ҳам (нерв системасининг айрим бўлаклари операцияда олиб ташланганда ёки касалланганда) кўпинча чуқур инвалидлик рўй бериб, доимо синчиклаб парвариш қилинмаган тақдирда зарур ҳаётий функцияларни юзага чиқариб бўлмайди.

Марказий нерв системаси рефлексор фаолиятининг аҳамияти И. М. Сеченов ва И. П. Павловнинг классик асарларида тўлиқ очиб берилган. И. М. Сеченов 1862 йилдаёқ «Бош

мия рефлекслари» деган шох асарида: «Онгли ва онгсиз ҳаётнинг ҳамма актлари келиб чиқиш усули жиҳатидан рефлекслардир» деган эди.

### Рефлексларнинг турлари

Рефлекслар ёки рефлектор актлар жуда хилма-хиллиги билан фарқ қилади. Рефлексларни бир қанча белгиларига қараб турли группаларга ажратиш, классификация қилиш мумкин, Масалан, рефлекслар организмга биологик аҳамияти жиҳатдан овқат, муҳофаа, жинсий, ориентировка, позатоник ва локомотор рефлексларга (вазият ва фазода гавдани ҳаракатлантириш рефлексларига) бўлинади.

Таъсирланганда муайян рефлектор актга сабаб бўлувчи рецепторлар қаерда жойлашганига қараб, рефлекслар: *экстерорецептив* (яъни гавда сиртидаги рецепторларнинг таъсирланишидан келиб чиқадиган), *висцеро-*, ёки *интерорецептив* (ички органлар ва томирлардаги рецепторларнинг таъсирланишидан келиб чиқадиган), *проприорецептив* (скелет мускуллари, бўғимлар, пайлардаги рецепторларнинг таъсирланишидан келиб чиқадиган) рефлексларга бўлинади.

Рефлекслар юзага чиқиши учун миянинг қайси бўлимлари зарулигига қараб ҳам классификация қилинади. Рефлекслар шу жиҳатдан *спинал* (орқа мия нейронларининг иштирокида келиб чиқадиган), *бульбар* (узунчоқ мия нейронларининг муқаррар иштироки билан юзага чиқадиган), *мезэнцефал* (ўрта мия нейронларининг иштирокида юзага чиқадиган), *диэнцефал* (оралиқ мия нейронлари иштироки билан юзага чиқадиган), *кортикал* (бош мия катта ярим шарлари пўстлоғидаги нейронлар иштироки билан юзага чиқадиган) *рефлексларга* бўлинади. Шунинг айтиб ўтиш керакки, марказий нерв системасининг олий бўлимларидаги нейронлар иштирокида юзага чиқувчи рефлектор актларда қуйи бўлимлар — оралиқ мия, ўрта мия, узунчоқ мия ва орқа миёдаги нейронлар муттасил иштирок этади. Иккинчидан, орқа мия ёки узунчоқ мия, ўрта мия ёки оралиқ мия юзага чиқарадиган рефлексларда нерв импульслари марказий нерв системасининг олий бўлимларига етиб боради. Шундай қилиб, рефлектор актларнинг ҳозиргина келтирилган классификацияси бир қадар шартлидир.

Рефлекслар уларда қайси органларнинг иштирок этишига, жавоб реакциясининг характерига қараб ҳам ажратилади. Масалан, рефлекслар *ҳаракатлантирувчи*, ёки *мотор* (бунда мускуллар ижрочи орган ҳисобланади), *секретор* (безлар секрецияси билан тугайдиган), *томир ҳаракатлантирувчи* (қон томирларининг торайишида ёки кенгайишида намоён бўладиган) *рефлексларга* бўлинади. Бу классификация бир қадар оддий рефлексларга тўғри келади. Марказий нерв системасининг олий бўлимларидаги нейронлар иштирокида юзага чиқадиган мураккаб рефлексларда эса одатда турли ижрочи органлар рефлектор реакцияга тортилади.

Бутун организмнинг барча рефлектор актлари *шартсиз* ва *шартли рефлексларга* бўлинади, уларнинг ўртасидаги тафовут қуйида кўздан кечирилади.

Лаборатория эксперименти шароитида ҳайвон устида ёки клиникада одам нерв системасининг касалликларида ҳаммадан кўп текшириладиган бир қадар оддий рефлекслардан баъзиларига мисоллар келтирайлик.

Бақанинг оёқ терисига игна санчилса ёки бақа оёғи кучсиз кислота эритмасига ботирилса, ўша оёқ мускуллари рефлекс йўли билан қисқаради — бақа оёғи букилиб, таъсиротдан узоклашади. Бу *букиш рефлексидир*.

Бақа танасининг ён терисига бир парча филътр қоғозини кислотага ҳўллаб босилса, ўша томондаги оёқни яқинлаштирувчи мускуллар қисқаради, бақа таъсирланган жойини артади ва қоғозни улоқтириб юборади. Бу рефлекс *артиш рефлекс* деб аталади.

Итнинг оёқ терисига электр токи билан таъсир этилганда ҳам рефлекс йўл билан букиш ҳаракати юзага чиқади. Ён терисини артиш *қашиниш рефлексининг* таъсирловчиси ҳисобланади, таъсирланаётган томондаги кейинги оёқ тананинг ён юзасига тортилади ва қашинишнинг ритмик букиш ҳаракатлари рўй беради.

Одам оёқ кафтининг терисига таъсир этилганда оёқ панжаси ва бармоқлари рефлекс йўли билан букилади — *оёқ кафтининг рефлекси* деб шуни айтилади. Соғлом болалар ҳаётининг дастлабки ойларида ва катта ёшли кишилар марказий нерв системасининг баъзи касалликларида оёқ кафтининг терисига таъсир этиш натижасида бош бармоқ ёзилади ва оёқнинг бошқа бармоқлари елпуғичга ўхшаш таралиб кетади — *Бабинский рефлекси* деб шуни айтилади.

Мускул пайига болғача енгилгина урилганда мускулнинг чўзилиши унинг рефлектор қисқаришига сабаб бўлади. Бу *пай-мускул проприорецептив рефлексидир*. Жумдалан, *тизза рефлекси* (сон тўрт бошли мускулнинг пайига тизза кўзининг пастидан урилганда оёқнинг тиззадан кескин ёзилиши) ва *Ахилл рефлекси* (Ахилл пайига урилганда болдир мускулнинг кескин қисқариши) шундай рефлексларга киради.

Эмадиган боланинг лабига тегиш ритмик эмиш ҳаракатларининг келиб чиқишига сабаб бўлади. Бу *эмиш рефлексидир*. Ҳалқум (юткин) нинг орқа деворига бирон қаттиқ нарса билан таъсир этилганда одам рефлекс йўли билан қусиши мумкин (*қусиш рефлекси*). Кўзнинг шох пардасига бирор нарса текканда кўз қовоқлари юмилади (*корнеал рефлекс*). Кўзга равшан ёруғлик тушганда кўз қорачиқлари тораяди (*қорачиқ рефлекси*).

Юқорида номи айтилган рефлекслардан баъзилари спинал рефлекслардир, яъни улар юзага чиқиши учун орқа мия бутун бўлиши kifоя. Бақа бошидан жудо қилинган унинг оёғини букиш ва ён терисини артиш рефлекслари шундай. Пай-мускул рефлекслари (тизза, Ахилл рефлекслари ва бошқалар), оёқ кафти рефлекси, сут эмизувчи ҳайвонлар ва одамнинг сийдик чиқариш ва дефекация рефлекслари ҳам спинал рефлекслардан ҳисобланади. Орқа мия бўйин ёки кўкрак сегментларининг тўғрисида кўндалангига қирқиб қўйилганда ҳам бу рефлексларни кузатиш мумкин.

Эмиш рефлекси билан корнеал рефлекс бульбар рефлексларнинг (яъни узунчоқ мия рефлексларининг) мисоллари ҳисобланади, қорачиқ рефлекси эса ўрта мия нейронларининг муқаррар иштирокида юзага чиқадиган мезэнцефал рефлекс мисolidир.

Юқорида қайд қилганимиздек, рефлексларнинг бундай классификацияси шартли: марказий нерв системасининг бирон бўлими бутун турганда ва юқорирокдаги бўлимлар емирилганда бирон рефлексни юзага чиқариш мумкин бўлса, ундан нормал организмда шу рефлекс фақат ўша бўлимнинг иштирокида рўёбга чиқади, деган маънони англаш ярамайди: ҳар бир рефлексда марказий нерв системасининг ҳамма бўлимлари бир қадар қатнашади.

### Рефлектор дуга (рефлекс ёйи)

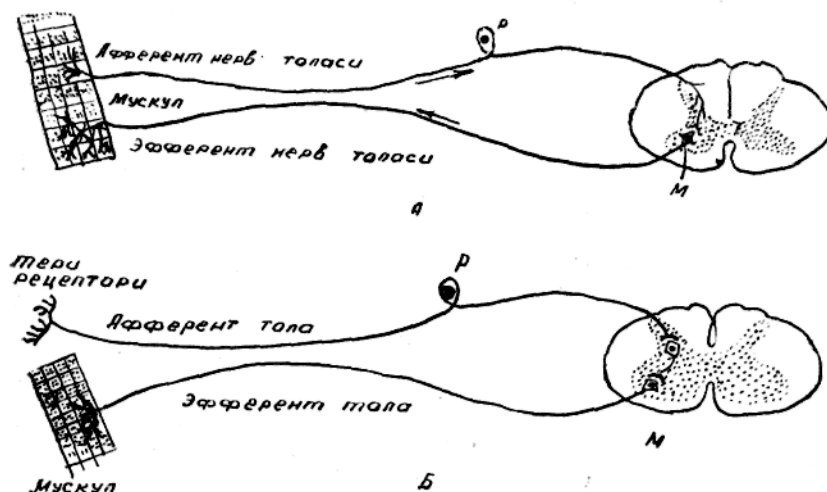
Рецептор нейронлар, киритма нейронлар ва эффектор нейронларнинг занжирлари рефлектор фаолиятнинг структура асосини ташкил этади. Ҳар қандай рефлекснинг юзага чиқишида импульсларнинг рецептордан ижрочи органга ўтадиган йўли ўша занжирлардан ҳосил бўлади. Бу йўл *рефлектор дуга* (рефлекс ёйи) деб аталади. Унга қуйидагилар киради: 1) таъсиротларни қабул қилувчи рецепторлар; 2) рецептор нейронларнинг кўзгалишни марказий нерв системасига етказиб берувчи ўсиқлари — афферент нерв толалари; 3) импульсларни эффектор нейронларга ўтказувчи синапслар ва нейронлар; 4) импульсларни марказий нерв системасидан периферияга ўтказувчи эфферент нерв толалари; 5) рефлекс натижасида фаолияти ўзгарадиган ижрочи орган.

Энг оддий рефлектор дугани схема тарзида атиги иккита нейрон, битта синапс орқали боғланган рецептор ва эффектор нейронлардан ҳосил бўлган деб тасаввур қилиш мумкин. Бундай рефлектор дуга *икки нейронли ва моносинаптик дуга* деб аталади (170-расм, Л).

Аксари рефлексларнинг рефлектор дугаларига иккита эмас, балки кўпроқ нейрон: рецептор нейрон, битта ёки бир неча киритма нейрон ва эффектор нейрон киради. Бундай рефлектор дугалар *кўп нейронли ва полисинаптик дугалар* деб аталади.

Полисинаптик рефлектор дугаларнинг ҳар хил вариантлари бўлиши мумкин. Шундай энг оддий дугага атиги учта нейрон ва уларнинг орасидаги иккита синапс киради (170-расм, Б).

Полисинаптический рефлектор дугалар бор. Уларда рецептор нейрон бир неча киритма нейрон билан



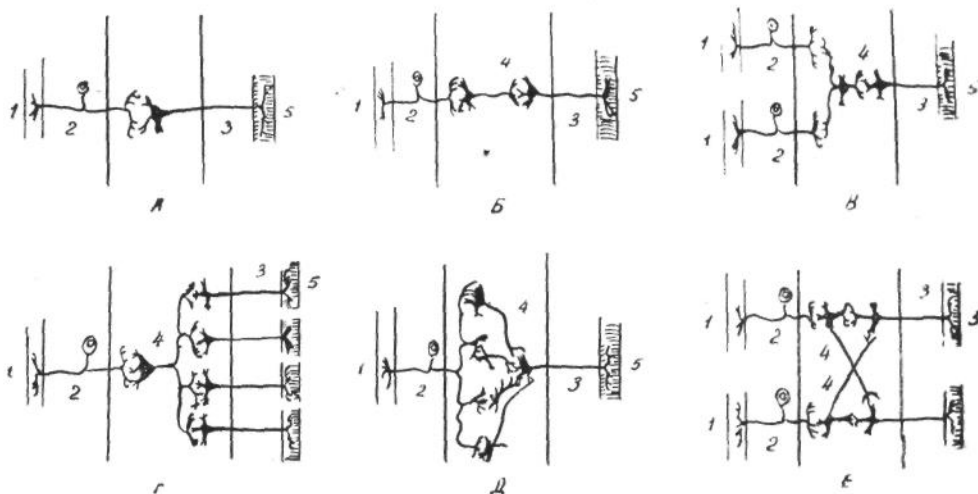
170-рasm. Орқа мия рефлексининг икки нейронли (А) ва уч нейронли (Б) дугалари (схемалар). Р — спинал ганглийнинг рецептор нейрони; М — мотонейрон.

бирлашган, киритма нейронлардан ҳар бири турли эффектор нейронларда ёки бир эффектор нейроннинг ўзида синапслар ҳосил қилади. Шундан кейин битта ва бир неча (ҳар хил) киритма нейронлар билан бирлашган бир неча рецептор нейрондан тузилган рефлектор дугаларни тасаввур қилиш осон. Ҳатто схема шаклида кўрсатилган полисинаптический рефлектор дугалар ғоятда мураккаб бўлиши мумкин (171-рasm).

Рефлектор дугаларнинг схемаларини кўздан кечирганда шунини уқтириш керакки, одатда бир рецептор эмас, балки гавданинг бирон соҳасидаги кўп рецепторлар таъсирланганда рефлекслар юзага чиқади. Гавданинг таъсирланганда муайян рефлекс келиб чиқадиган соҳаси (масалан, баданнинг бир қисми) *рефлексоген зона*, ёки *рефлекснинг рецептив майдони* деб аталади. Турли рефлексларнинг бадандаги рецептив майдонлари бир-бирига кириб бориши мумкин. Шунинг натижасида баданнинг муайян қисмига берилган таъсирот ўз кучига ва марказий нерв системасининг ҳолатига қараб, гоҳ бир, гоҳ иккинчи рефлексни юзага чиқара олади.

Рефлектор дугаларнинг схемаларини рецептор, киритма ва эффектор нейронларнинг бир қанча қаторларидан тузилган деб тасаввур қилиш керак. Бундан англашиладики, энг оддий рефлектор дугани фақат шартли равишда «моносинаптический» дуга деб аташ мумкин, чунки икки нейрон ўртасидаги бир синапс эмас, балки рецептор нейронлар группасини бир хил жавоб реакциясига сабаб бўлувчи эффектор нейронлар группаси билан бирлаштирувчи бир қатор параллел синапслар қиради.

Моносинаптический рефлектор дугалар ғоят кам учрайди. Уларга мускулнинг чўзилиш рефлексини, ёки *миотатик рефлекс* дугасини мисол бўла олади. Таъсирланганда шу рефлексларни юзага чиқарадиган рецепторлар — *мускул дуглари* скелет мускулларида жойлашган, рецептор нерв ҳужайраларининг таналари спинал ганглийларда, эффектор нерв ҳужайраларининг таналари орқа миyanинг олдинги шоҳларида бўлади. Мускулнинг чўзилиш рецепторларда нерв импульсларининг разрядини юзага чиқаради. Нерв импульслари рецептор нейронларнинг



171 расм. Рефлектор актларда қатнашувчи нейронларнинг боғланиш схемалари.  
1 — рецептор; 2 — рецептор ҳужайраси; 3 — эффектор нейрон; 4 — киритма нейрон; 5 — мускул.

ўсиқлари орқали орқа миёга бориб, ҳаракатлантирувчи нейронларга бевосита (киритма нейронлар иштирокисиз) ўтади, импульслар разряди эса бу нейронлардан ўша мускулнинг ҳаракат пластинкаларига боради. Натижада мускулнинг чўзилиши унинг рефлекс йўли билан қалталанишига сабаб бўлади. Бундай рефлектор дугада қўзғалиш атиги битта нейронлараро синапсдан ўтгани учун бундай «моносинаптик» рефлекслар бошқа (рефлектор дугасига кўпроқ нейрон ва синапслар кирадиган) рефлексларга нисбатан тезроқ юзага чиқади.

Полисинаптик рефлектор дугаларга нейронлар ва улар орасидаги синапсларнинг кетма-кет бирлашган бир неча қатори киради. Ҳайвонлар ва одам қўлоғининг териси оғрийдиган даражада таъсирланишига жавобан қўлоғки тортди олиш рефлексини бундай рефлексга мисол бўла олади. Бу рефлекс атиги битта рецепторга таъсир этиб, сунъий йўл билан вужудга келтирилганда ҳам кўп нейронли рефлекс ҳисобланади.

Рефлектор дуга (рефлекс ёйи) ҳақидаги тасаввурга бирон рефлектор актда муқаррар қатнашадиган нейронларнинг анализ учун қулай схемаси деб қараш керак. Шу билан бирга ҳар қандай рефлексда нерв импульслари марказий нерв системасида кўпгина ўтказувчи йўллар орқали кенг тарқала олади. Масалан, ҳайвонларнинг марказий нерв системаси бутун турганда оғритувчи таъсиротга жавобан келиб чиққан қўзғалиш пўстлоқ остидаги ядроларга ҳам, катта ярим шарлар пўстлоғига ҳам тарқалади, бу ердан эса эфферент йўллар орқали орқа миёга қайтиб келади. Худди шу туфайли оғритувчи кучли таъсиротга жавобан ҳимоя реакциясида пўстлоқ ости ядроларининг ва пўстлоқнинг нейронлари қатнашиб, оғриқ сезгиси келиб чиқади, бу сезги эса бир қанча вегетатив реакциялар — пульс частотаси, нафас олиш частотаси ва чуқурлиги, томирлар тонуси ва шу кабиларнинг ўзгариши билан бирга боради.

Худди шунингдек, овқат рефлекслари (чайнаш, сўлак ажратиш, овқат ютиш, ҳазм ширалари секрецияси) ёки нафас олиш ва томир ҳаракатлантириш рефлексларининг юзага чиқишида марказий нерв системасининг турли босқичларида — орқа миё билан узунчоқ миёда, кўрув дўмбоқларининг ядроларида, катта ярим шарлар пўстлоғида жойлашган нейронлар қатнашади. Ҳатто энг оддий рефлектор реакциялар — паймускул проприорецептив рефлексларида ҳам (уларнинг юзага чиқиши учун иккита нейрон иштирок этиши кифоя), қўзғалиш марказий нерв системаси бўйлаб кенг тарқалади. Масалан, мускул пайига урилганда бош миё катта ярим шарлар пўстлоғининг электр активлиги ўзгаради.

Биобарин, орқа миё рефлексда нерв импульси марказий нерв системасининг рефлектор реакцияда бир қадар қатнаша оладиган олий бўлимларига етиб бора олади.

Марказий нерв системасидаги турли бўлимларнинг нерв ҳужайралари реакцияга қанчалик қатнашуви таъсирот кучига, унинг қанча вақт таъсир этишига ва марказий нерв

системасининг ҳолатига боғлиқ.

## Рефлектор реакцияларнинг таракқий этиши

Сут эмизувчи ҳайвонларда рефлектор реакциялар она қорнидаги таракқий даврида келиб чиқади. Сутэмизувчилар эмбрионининг рефлектор фаолияти эмбрион бачадондан операция йўли билан олингач текширилади.

Одам эмбрионида дастлабки рефлектор реакциялар она қорнидаги ҳаёт 3-йининг иккинчи ярмида аниқланади. Аввало бош рефлексоген зоналарининг, сўнгра қўл ва тана рефлексоген зоналарининг, энг кейин оёқ рефлексоген зоналарининг таъсирланишига жавобан рефлектор ҳаракатлар рўй беради. Сутэмизувчилар эмбрионининг дастлабки рефлектор ҳаракатлари гавда бир қисмининг яккаланган қалта ҳаракатларидан иборат бўлади (А. А. Волохов). Оёқ қафти рефлекс, тизза рефлекс ва қўл бармоқлари билан чангаллашдан иборат рефлектор ҳаракат одам ҳомиласида жуда барвақт аниқланади.

Дастлабки рефлектор ҳаракатлар пайдо бўлгач бир неча кундан кейинок локал, чекланган характери йўқотади. Баданнинг маълум бир қисми таъсирланганда қўзғалиш бутун гавда мускулларига ёйилади. Она қорнидаги ҳаётнинг 3—бойида бачадондан олинган одам эмбрионларининг рефлектор ҳаракатларини текширган М. А. Минковскийнинг кузатишича, ҳомиланинг оёқ панжаси салгина босилганда шу оёқнинг ўзига эмас, қарама-қарши оёқ ҳам букилган, шунингдек қўл, тана ва бош мускуллари қисқарган. Бу ёшдаги эмбрион гавдасининг ҳар қандай қисми рефлексоген зона бўлиб, гавданинг каттагина қисмини ва ҳатто ҳаммасини ҳаракатга келтира олади. Шундай қилиб, эмбрионал таракқийнинг бу даврида марказий нерв системасида қўзғалиш кенг тарқалади (*иррадиация*), шунинг натижасида марказий нерв системасининг ҳаммаси ҳар қандай таъсиротга жавобан реакцияларни юзага чиқаришда иштирок этади.

Эмбрионал таракқийнинг кейинги даврида қўзғалиш иррадиацияси секинаста камаяди. Реакциялар кўпроқ чекланган ва ихтисослашган бўлиб қолади. Ҳомила гавдасидан бирон қисмининг таъсирланишига жавобан гавданинг асосан шу таъсирланувчи қисми ҳаракатга келади. Лекин она қорнидаги таракқий тамом бўлгандан кейин ҳам янги туғилган болада марказий нерв системасидаги қўзғалиш иррадиацияси катта ёшли кишилардагига нисбатан каттароқ бўлади, шу сабабли реакциялар кўпроқ умумлашган ва тарқалган бўлиб чиқади. Боланинг бир оёқ териси таъсирланишига жавобан кўпинча шу оёқнинг ўзига эмас, қарама-қарши оёқ ҳам ҳаракатланади, шунингдек баъзан қўл ва бош ҳаракатга келади. Ихтисослашган локал рефлексларнинг ривожланиш процессида дастлаб тоник ҳаракатлар, сўнгра ритмик ҳаракатлар пайдо бўлиши қайд қилинади.

Чекланган ва локал ҳаракат реакцияларининг вужудга келиши, ҳамда нерв импульси иррадиациясининг камайиши онтогенез давомида марказий нерв системасидаги нерв йўллариининг миелинланиши, яъни ўқ цилиндрлар тевадарида миелин пардалари ҳосил бўлиши билан бир вақтга тўғри келади. *Миелинланиш* нерв системаси анатомик таракқийнинг тугалловчи босқичи ҳисобланади. Бу босқич одамда она қорнидаги ҳаётнинг 4-йинида бошланиб, туғилгандан кейин 2 ёшда тугайди. Нерв импульслари иррадиациясининг камайишига, локал ва ихтисослашган рефлексларнинг таракқий этишига энг муҳим сабаб шуки, рефлектор фаолият координацияси учун зарур тормозланиш процесси секинаста такомиллашиб боради.

## Нерв марказлари

Марказий нерв системасининг рефлектор фаолияти ҳақидаги таълимот нерв маркази ҳақидаги тасаввурнинг келиб чиқишига имкон берди.

Муайян рефлексни юзага чиқариш ёки муайян функцияни бошқариш учун зарур нейронлар йиғиндиси *нерв маркази* деб аталади.

Нерв марказларининг локализацияси бош миёна ёки орқа миёнининг турли қисмларига таъсир этиш, чекланган бир қисмини емириш, олиб ташлаш (экстирпация) ёки қирқиб қўйиш тажрибалари асосида аниқланади. Марказий нерв системасининг қандайдир қисми таъсирланганда бирон физиологик реакция рўй берсаю, шу қисми олиб ташланганда ёки емирилганда ушбу реакция йўқолса, муайян функцияни бошқарадиган ёки муайян рефлексда қатнашадиган нерв маркази марказий нерв системасининг шу қисмида деб ҳисобланади. Бир неча мисол келтирайлик. Катта яримшарлар тепа бўлагининг муайян қисми таъсирланганда итнинг олдинги оёғини букишига асосланиб, ит оёғини букадиган пўстлоқ маркази шу ерда деб айтишади. Катта ярим шарлар энса бўлагининг пўстлоғи олиб ташланганда кўзнинг кўрмай қолишига асосланиб, кўришнинг пўстлоқдаги маркази шу ерда деб айтишади. Сўнгра миёна стволи узунчоқ миёнининг юқори қисмидан қирқиб қўйилганда нафас олишнинг тўхтаб қолмаслиги, миёна стволи узунчоқ миёнининг пастроғидан қирқиб қўйилганда нафас



ҳаракатларининг тўхташи ва, ниҳоят, узунчоқ миянинг маълум бир қисми емириб ташланганда нафас олишнинг қайтмас даражада тўхтаб қолишига асосланиб, марказий нерв системасининг шу қисмида нафас маркази жойлашган деб айтишади. Орқа мияни турли боскичлардан қиркиб қўйиш методикаси орқа миянинг бир қанча оддий рефлексларининг нерв марказлари қаерда жойлашганини аниқлашга ёрдам берди (масалан, тизза рефлексининг маркази орқа миянинг иккинчи ўртинчи бел сегментларида, оёқ кафти рефлексининг маркази биринчи иккинчи думғаза сегментларида жойлашган).

Нерв марказини миянинг чекланган бир қисми деб шундай тушуниш маъқул, лекин бирмунча шартлидир. Бундай тушуниш марказий нерв системасининг қайси қисмлари бирон оддийроқ рефлексни юзага чиқаришда ёки муайян функцияни бошқаришда қатнашувини кўрсатиб бергани учун маъқул. Бундай тушуниш шунинг учун шартлики, бутун организмнинг ҳар бир рефлектор актида, айниқса мураккаброқ рефлектор актида, функцияларни бошқаришда миянинг чекланган қисмларидаги нейронларнинг фақат айрим группалари эмас, балки марказий нерв системасига кенг ёйилган бошқа кўпгина нейронлари ҳам қатнашади. Масалан, узунчоқ миядаги нафас марказининг нейронлари нафас мускулларини иннервациялайдиган орқа мия мотонейронларига ўз аксонларини юборади, шунинг учун нафас маркази тушунчасига узунчоқ миянинг нейронларигина эмас, орқа миянинг мотонейронлари ҳам қўшилса, бу тушунча кенгайиши мумкин.

Нафас маркази ҳақидаги тасаввурга ўрта мия билан оралиқ миядаги ретикуляр формация нейронлари, шунингдек катта яримшарлар пўстлогининг нейронлари қўшилса (бу нейронлар узунчоқ миядаги нафас марказининг функциясига бошқарувчи таъсир кўрсатади) бу тасаввур янада кўпроқ кенгайди.

Нерв марказларини тор локализация нуктаи назаридан тушуниш бутун организмнинг мураккаб рефлектор актларига тўғри келмайди. Бундай актларни анализ қилиш ва нейронлараро алоқаларни ўрганиш нерв марказларини физиология нуктаи назаридан кенгроқ тушунишга олиб келди. Мисол учун юриш актини ва овқат ютиш актини кўрсатайлик. Одам юрганда гоҳ ўнг оёқ, гоҳ чап оёқ, сони, тиззаси ва болдирининг букувчи ва ёзувчи мускуллари навбат билан қисқаради ва бўшашади. Овқат ютиш актида тил, танглай, ҳалқум, ҳиқилдоқ ва қизилўнгач мускуллари кетмакет қисқаради. Бундай рефлектор актларнинг марказлари марказий нерв системасининг турли бўлимларида жойлашган ҳар хил рецептор, киритма ва эффектор нейронларнинг каттагина йиғиндисини ўз ичига олади. Айни вақтда турли рефлектор актларда бир хил нейронлар қатнаша олишини назарда тутиш керак. Масалан, юмшоқ танглай овқат ютиш актидагина эмас, эснаш актида ҳам юқорига қўтарилади, яъни юмшоқ танглайни иннервация қиладиган мотонейронлар овқат ютиш марказининг таркибига киргани каби, қусиш марказининг таркибига ҳам киради.

Физиология нуктаи назаридан бирон функцияни бошқарадиган ёки мураккаб рефлектор актни юзага чиқарадиган нерв маркази — функцияларни бошқаришда ва рефлектор реакцияда келишиб, уйғун иштирок этувчи нейронларнинг мураккаб бирикмаси, «ансамбли» дир. Шу билан бирга ансамблда турли нейронлар турлича роль ўйнайди: улардан баъзи группалари албатта иштирок этади, бошқаларининг иштирок этиши шарт бўлмайди, улардан баъзилари бошқаларининг ўрнини боса олади, баъзиларининг ўрнини ҳеч нарса босолмайди.

Юқорида айтилганлардан англашиладики, нерв марказларини бош миянинг ёки орқа миянинг қатъиян чекланган мутлақо локал қисмлари деб тасаввур қилиш учун бундай марказлар фақат кенгроқ маънодаги нерв марказининг айниқса муҳим аҳамиятли қисмлари эканлигини ҳисобга олиш керак.

## **НЕРВ МАРКАЗЛАРИНИНГ ХОССАЛАРИ**

Нерв марказларининг бир қанча характерли хоссалари бор. Бу хоссалар нерв марказларини ҳосил қилувчи нейрон занжирларининг тузилишидан ва нерв импульсларининг синапс орқали ўтиш хусусиятларидан келиб чиқади.

## Қўзғалишнинг бир томонлама ўтказилиши

Нерв толасида импульслар икки томонга ўтказилиши мумкин. Марказий нерв системасида қўзғалиш фақат бир томонга тарқалиши, яъни рецептор нейрондан оралик нейронлар орқали эффектор нейронга ўтказилиши мумкин. Бу ҳодиса нерв марказларида *қўзғалишнинг бир томонлама ўтказилиш қонуни* деб аталади. Нерв импульслари ҳаракатининг рефлектор дуга учун характерли йўналиши шундан келиб чиқади.

Нерв марказларида қўзғалишнинг бир томонлама ўтказилишини қуйидаги тажрибада ҳаммадан яққол кўрсатиш мумкин. Хайвон орқа миясининг бирон сегментидаги олдинги ва орқа илдизлари қирқиб қўйилади. Олдинги илдиздан эфферент нерв толалари, орқа илдиздан эса афферент нерв толалари ўтади. Орқа илдизнинг марказий учига электр токи билан таъсир этилса, олдинги илдизнинг марказий учидан эса электр потенциаллари кучайтиргич ва осциллографга узатилса, ҳаракат потенциалларининг разрядларини қайд қилиш мумкин. Олдинги илдизга электр токи билан таъсир этиб, потенциаллар орқа илдиздан олиб кетилса, унда осциллограф ҳаракат потенциалларини қайд қилмайди. Бунинг боиси шуки, нерв импульслари синапслар орқали фақат бир томонга ўтади. Импульсларни бир томонлама ўтказиш шу тариқа барча — периферик ва марказ ичидаги — синапсларнинг умумий хоссасидир.

## Секинроқ ўтказилиш

Қўзғалиш нерв толаларидагига нисбатан нерв марказларида секинроқ ўтказилади. *Рефлекс вақтининг*, яъни рецептор таъсирланган пайтдан бошлаб жавоб реакцияси юзага чиққунча ўтадиган вақтнинг нисбий узунлиги шу билан изоҳланади. Бу вақтни *рефлекснинг латент даври* деб ҳам юритишади. Латент давр мобайнида қуйидаги процесслар рўй беради: рецепторлар қўзғалади (*Л*) қўзғалиш марказга интилувчи нерв толалари орқали нерв марказларига ўтказилади (*Б*), қўзғалиш марказий нерв системасининг ичида бир хил нейронлардан иккинчи хил нейронларга ўтказилади (*В*), қўзғалиш марказий нерв системасидан марказдан қочувчи нейронларга ўтказилади (*Г*), қўзғалиш нервдан ижрочи органга ўтказилади ва шу орган фаолиятининг латент даври бошланади (*Д*). Шундай қилиб, рефлекс вақти (*Р*) шу барча процесслар узунлигининг йиғинди ифодасидан иборат:  $P = A + B + G + D$ .

Марказ ичида қўзғалишнинг афферент нейрондан эфферент нейронга ўтказиладиган вақти (*В*) *рефлекснинг чин*, ёки *марказий вақти* деб аталади. Бу вақтни аниқлаш учун юқорида айtilган бошқа барча процессларга сарф қилинган вақтни рефлекснинг умумий вақтидан чегириб ташлаш зарур:  $B = P - (A + G + D)$ .

Одамда пай рефлексларининг, масалан тизза рефлексининг вақти ҳаммадан камроқ; у атиги 0,0196—0,0238 секундни ташкил этади. Бу рефлексларнинг марказий вақти 0,003 секундга тенг.

Қўз қовоғига таъсир этилганда ёки қўзга равшан ёруғлик тушганда пайдо бўладиган қўз юмиш рефлексининг вақти узунроқ, у 0,05—0,2 секундни ташкил этади. Шу рефлекснинг марказий вақти 0,036—0,186 секундга тенг. Ички органлар, қон томирлари ва тер безларининг рефлектор реакциялар вақти ҳаммадан узунроқ. Бу органларга импульслар вегетатив нерв системаси орқали ўтади. Масалан, тери томирларининг кенгайиши натижасида тери қизариш рефлексининг умумий вақти 20 секундни ташкил этади ва ундан ҳам ошади. Вегетатив рефлекслар вақтининг бундай узунлигига сабаб рефлекс вақтининг узунлигигина эмас, периферик эффектор органнинг секин жавоб қайтариши ҳамдир.

Рефлекс вақти таъсирот кучига ва марказий нерв системасининг ҳолатига боғлиқ. Таъсирот кучли бўлганда рефлекс вақти кучсиз таъсиротдагига нисбатан калтароқ бўлади. Чарчаганда эса рефлекс вақти узаяди. Нерв марказларининг қўзғалувчанлиги ошганда рефлекс вақти анча қисқаради.

Марказий нерв системасида қўзғалишнинг секинроқ ўтказилиши қўзғалишнинг синапслар орқали ўтиш хусусиятларидан келиб чиқади.

Юқорида айтилганидек, кўзғалишнинг синапс орқали ўтиши куйидаги уч асосий процессдан иборат: 1) нерв охири ўзига аксон орқали келган импульсга жавобан медиатор ишлаб чиқаради; 2) медиатор синапс ёриғи орқали постсинаптик мембранага диффузияланиб ўтади; 3) шу медиатор таъсирида кўзғатувчи постсинаптик потенциал вужудга келади. Нерв охирига импульс келган пайтдан бошлаб, то кўзғатувчи постсинаптик потенциал келиб чиқа бошлагунча тахминан 0,5 мсек ўтиши аниқ ўлчаб аниқланади. Нерв охиридан медиатор ажралиб чиқиши ва постсинаптик мембранага диффузияланиб ўтиши учун шунча вақт керак. Бу вақт *синапсда кечикиш* деб аталади. Постсинаптик потенциал келиб чиққан пайтдан тортиб, то чўққи потенциали пайдо бўлгунча яна 1,5—2 мсек вақт ўтади. Бу вақт кўзғатувчи постсинаптик потенциал критик миқдорга кўтарилиши учун зарурдир. Шундай қилиб, кўзғалишнинг бир синапс орқали ўтиши учун ҳаммаси бўлиб 2—3 мсек вақт кетади.

Шунга асосланиб, нерв импульсини марказий нерв системасига ўтказувчи синапслар миқдорини аниқлаш мумкин. Масалан, аксари паймускул рефлексларининг, жумладан тизза рефлексининг марказий вақти одамда тахминан 3 мсек ни ташкил этгани учун бу рефлекслар дугасининг таркибига фақат битта синапс (тўғриси параллел уланган бир қатор синапслар) киради, деб ҳисоблашади. Шунинг учун ҳам бундай рефлексларга моносинаптик рефлекслар деб ном берилган.

Бошқа рефлекслардан аксарисининг дугаси, юқорида айтилганидек, камида 2—3 синапсдан ёки шу синапс қаторларидан иборат.

### **Рефлектор жавобнинг таъсирот кучи ва узунлигига боғлиқлиги**

Рефлектор жавоб рецепторларнинг таъсирланиш кучига ва узунлигига боғлиқ. Рецептив майдоннинг таъсирланиши кучайтирилганда импульсларни нерв марказига ўтказувчи нерв толалари ва кўзгалган рецепторлар сони кўпаяди, бинобарин, реакцияга тортиладиган оралик ва эффектор нейронлар сони ҳам ошади. Шу билан бирга рецепторларда ва нейронларнинг шунга яраша ҳар бирида вужудга келувчи нерв импульсларининг частотаси ошади, бунинг натижасида ҳам рефлекс кучаяди (мускулларнинг қисқариши, безлар секрецияси ва шу кабилар кучаяди).

Таъсирот кучи ҳатто бир хилда турганда ҳам таъсирот узунлиги ортса, бир қанча ҳолларда янги нерв элементларининг реакцияга тортилиши ҳисобига рефлекслар кучаяди.

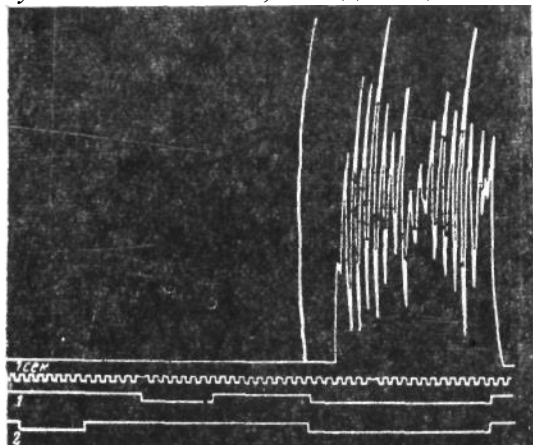
### **Кўзғалишларнинг қўшилиши (суммация)**

*Кўзғалишларнинг қўшилиши* нерв марказларининг ўзига хос хусусияти бўлиб, уни И. М. Сеченов 1863 йилда биринчи марта тасвир этган. Кўзғалишларнинг қўшилиши шунда кўринадики, периферик рецепторларнинг ёки афферент нервларнинг иккита ёки бир нечта таъсироти қўшилганда рефлексни юзага чиқаради, ҳолбуки шу таъсиротлардан ҳар бири алоҳида қўлланилганда рефлектор реакцияни юзага чиқаришга камлик қилади. Қўшилишнинг икки тури: кетмакет (вақтдаги) ва масофада (фазода) қўшилиш бор.

Нерв марказига бир хил афферент нерв толалари орқали калта интервал билан кетмакет келувчи кўзғалишларнинг ўзаро таъсири *кетмакет қўшилиши* деб аталади.

Бир афферент нервга ёки рефлекснинг рецептив майдонига ритмик стимуллар сериясини бериб, кетмакет қўшилишни экспериментда кузатиш мумкин. Шу стимуллардан ҳар бирининг кучи рефлексни юзага чиқариш учун кифоя қилса, бу стимуллар ритм билан қўлланилганда рефлекс кучаяди. Таъсирот кучини ҳар бир якка етимулнинг ўзи рефлексни юзага чиқармайдиган қилиб танланса, стимуллар кетмакет қўлланилганда рефлектор жавоб юзага чиқишини кузатса бўлади. Ҳатто катта кучли якка стимул рецепторларга қўйилганда ҳам баъзи рефлекслар умуман юзага чиқмайди. Масалан, бош миясидан маҳрум қилинган (спинал) итда ҳатто катта кучли якка индукцион зарб қашиниш рефлексини юзага чиқара олмайди. Бу рефлекснинг теридаги рецептив майдони секундига 18 зарбли частота билан

келувчи кучсиз индукцион ток билан ритмик равишда таъсирланса, 2— |3 секунддан кейин рефлектор реакция юзага чиқади. Бир рецептив майдонга кирадиган турли рецепторларга иккита ёки бир нечта стимул бир вақтда таъсир этса, қўзғалишлар *масофада қўшилади*. Масалан, итда қашиниш рефлексининг рецептив майдони доирасида



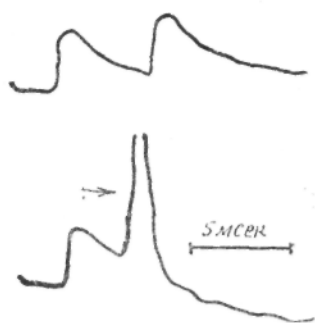
172-расм. Таъсиротларнинг қўшилиши

терининг бир-биридан 10 см узоқликдаги икки қисм бусағасидан паст куч билан бир вақтда таъсирланса, бу рефлекс юзага чиқиши мумкин. Холбуки шундай таъсиротнинг ҳар бири алоҳида қўлланилганда қашиниш рефлексини юзага чиқармайди, бир вақтда қўлланилганда қашиниш рефлексини юзага чиқармайди, бир вақтда қўлланилганда эса рефлектор реакция рўй беради (172-расм).

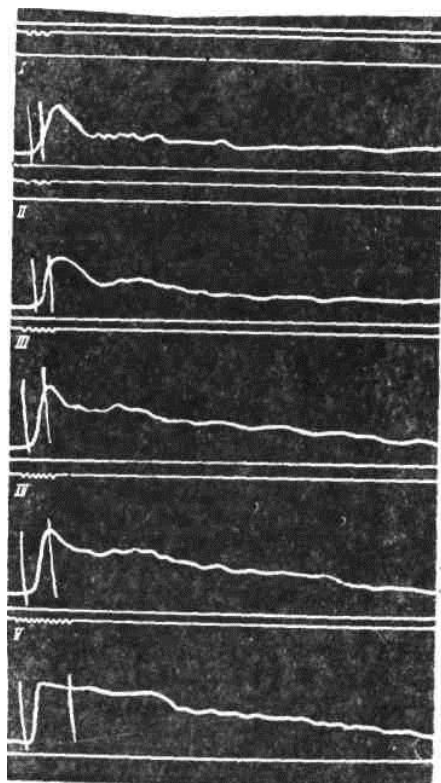
Бир рефлекс рецептив майдонининг марказга интилувчи иккита нерв. толаси кўп деганда 15 мсек интервалда бўсағадан паст куч билан таъсирланганда ҳам қўзғалишлар масофада қўшилади.

173-расм. Иккита кучсиз афферент таъсирот турли интервал билан кетма-кет берилганда орқа миyanинг мотонейронида қўзғатувчи постсинаптик потенциалларнинг қўшилиши. Афферент таъсиротларнинг ҳар бири фақат бўсағадан паст постсинаптик потенциални вужудга келтирган. Таъсиротлар ўртасидаги интервал қисқартилганда қўшилган постсинаптик потенциал критик даражага етиб (стрелка билан кўрсатилган), ҳаракат потенциални вужудга келтирган (Ж).

173-расм. расм. Иккита кучсиз афферент таъсирот турли интервал билан кетма-кет берилганда орқа миyanинг мотонейронида қўзғатувчи постсинаптик потенциалларнинг қўшилиши. Афферент таъсиротларнинг ҳар бири фақат бўсағадан паст постсинаптик потенциални вужудга келтирган. Таъсиротлар ўртасидаги интервал қисқартилганда қўшилган постсинаптик потенциал критик даражага етиб (стрелка билан кўрсатилган), ҳаракат потенциални вужудга келтирган (Ж. Экклсдан).



Нерв марказларидаги қўзғалишларнинг қўшилиш механизми куйидагидан иборат. Нейронда ҳаракат потенциали юзага чиқиши учун нерв ҳужайрасидаги постсинаптик мембрана деполяризацияси муайян критик даражага етиши керак. Нерв охиридан ажралиб чиқадиган қўзғатувчи медиатор таъсирида постсинаптик мембрана шундай деполяризацияланади. Аммо якка импульсга жавобан ҳар бир айрим нерв охиридан отилиб чиқадиган медиатор порцияси жуда кам, шу сабабли якка синапсда юзага чиқадиган қўзғатувчи постсинаптик потенциал бўсага миқдоридан 8—10 баравар камроқ. Шунинг учун тарқалувчи қўзғалиш вужудга келиши учун бир ҳужайрадаги кўп синапслар бир вақтда қўзғалганда ёки бир синапсга калта интервал билан кетмакет нерв импульслари серияси келганда мембрана деполяризацияси критик даражага етиши мумкин. Бир нерв ҳужайрасидаги кўп синапслар қўзғалганда ҳам, бир синапсга калта интервал билан кетмакет нерв импульслари келганда ҳам постсинаптик потенциаллар ўзаро қўшилади. Тафовут фақат шундаки, ёнмаён ётган бир неча синапс бир вақтда қўзғалганда постсинаптик потенциаллар масофада қўшилади, бир синапс кетмакет қўзғалганда эса постсинаптик потенциаллар вақт бирлигида қўшилади (173-расм).



174-расм. Таъсирот турли узунликда бўлганда оёқни букиш рефлексининг узунлиги (Ч. Шеррингтондан).

### **Кузғалишлар ритмининг узгариши(трансформация)**

Нерв марказлари ўзига келувчи импульслар ритмини ўзгартира олади (*трансформация*). Шу сабабли марказий нерв системасидан ишловчи органга келадиган импульслар частотаси таъсиротлар частотасига нисбатан мустақилдир. Нерв марказлари якка стимуллар билан таъсирланганда кўзғалишлар ритмининг трансформацияси айниқса яққол кўринади. Афферент нервга якка стимул берилганига жавобан, нерв марказлари ишловчи органга эфферент нерв толалари орқали муайян ритм билан кетма-кет боровчи бир қанча импульсларни юборади. Образли қилиб айтганда, милтиқдан битта ўқ отилганига нерв марказлари пулемётдан ўққа тутиш билан жавоб қайтаради.

Кўзғалишлар ритмининг ўзгариш (трансформация) сабаблари бир нечта. Биринчи сабаби шуки, кўзғатувчи постсинаптик потенциал жуда узун бўлиб, биринчи ҳаракат потенциали тамом бўлгандан кейин иккинчи ҳаракат потенциалини вужудга келтиради ва ҳоказо (169-расм, А ва В). Хужайрага якка кўзғалиш тўлкини келганда бир талай импульслар разрядининг келиб чиқишига иккинчи сабаб — мембрана потенциалининг из тебранишларидир. Ҳаракат потенциалининг негатив из потенциали катта бўлса, у мембрана деполяризациясининг критик даражасига етиши ва иккинчи импульсни юзага чиқариши мумкин ва ҳоказо.

### Фаолият қолдиғи

Рефлектор актлар уларни юзага чиқарган таъсирот тўхташи билан бир вақтда тамом бўлмай, орада бир қадар, баъзан бирмунча узун давр ўтади. Бу ҳодиса рефлектор фаолият қолдиғи деб аталди. Фаолият қолдиғининг узунлиги таъсирот узунлигидан кўп марта ортиқ бўлиши мумкин. Таъсирот қанча кучли бўлиб, рецепторларга қанча узоқ таъсир этган бўлса, рефлектор фаолият қолдиғи одатда ўшанча узун бўлади.

Кучи бир хил таъсиротнинг узунлиги ҳар хил (0,1 секунддан 0,45 секундгача) бўлганда ит оёғини букиш рефлексларидан бештасининг кимографик ёзуви 174-расмда келтирилган. Таъсиротнинг бошланган ва тамомланган вақти эгри чизикда тикка чизикча-лар билан кўрсатилган. Таъсирот узайган сайин рефлектор фаолият қолдиғининг узун-лиги ошиб бориши кўриниб турибди.

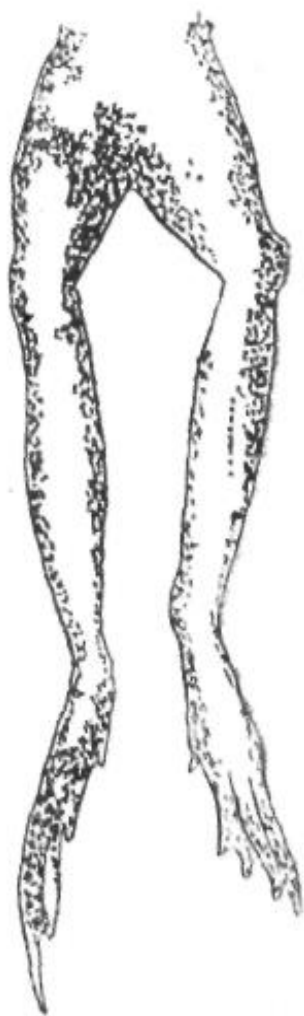
Фаолият қолдиғига сабаб бўлувчи иккита асосий механизм электрофизиологик тадқиқотларда аниқланди.

Биринчи механизм ритмик узоқ таъсиротдан кейин нейрон мембранасининг из деполяризациясига боғлиқ. Афферент нерв толалари (ёки рецепторлар)нинг ритмик таъсирланиш вақтида нейроннинг постсинаптик мембранаси деполяризацияланади, таъсирот тўхтатилгандан кейин эса деполяризация дарҳол йўқолмаган тақдирда нерв ҳужайраси бир неча ўн миллисекунд давомида импульсларнинг ритмик разрядини бераверади, лекин деполяризация сусайган сайин бу импульслар тобора

сийраклашиб қолади.

Аммо, из деполяризацияси фаолият қолдиғининг фақат қисқа муддатли эффектини юзага чиқариши мумкин. Рефлектор фаолият қолдиғининг узоқ давом этиши рефлектор марказнинг берк нейрон занжирларида *нерв импульсларининг айланиб юриши (циркуляцияси)га* боғлиқ дейишади. *Нейронларнинг шундай берк занжири* 175-расмда схема шаклида кўрсатилган. Нейронлар шу тариқа уланганда бирининг кўзғалиши иккинчисига (ёки бошқаларига) ўтади, аксонларининг коллатераллари орқали эса яна нерв ҳужайрасига қайтиб келади ва ҳоказо. Шундай ҳалқа боғланишлар борлиги туфайли, синапслардан бири чарчамагунча ёки тормозловчи импульс келиб нейронлар активлиги тўхтамагунча кўзғалиш нерв марказида узоқ айланиб юриши мумкин.

175-рasm.нepв мapкaзидaгu нeйpoнлapнuнг xэлкa бoғлaнuшu



176-рasm. Opкa илдuзлap бuр тaмoнлaмa ктpкuб куйuлгaндaн кeйuн бaкa oғuдaгu мyскyллap тoнyсuнu йyкoлuшu.



## Нерв марказларининг чарчаши

Нерв толаларидан фаркли ўлароқ, нерв марказлари дарров чарчайди. *Нерв марказининг чарчаши* афферент нерв толалари узоқ таъсирланганда рефлектор жавобнинг секин-аста камайишида ва пировардида бутунлай тўхтаб қолишида намоён бўлади. Бу ҳолда даставвал нерв маркази чарчабини исбот этмоқ учун марказий нерв системасидан мускулга боровчи эфферент (ҳаракатлантирувчи) нерв толаси таъсирланади. Бундай таъсиротга жавобан мускул қисқариш билан реакция кўрсатиши мумкин, ҳолбуки бу пайтда афферент нерв толасининг таъсирланиши мускулни қисқартирмайди.

Ҳозирги вақтда нерв марказларининг чарчаши аввало нейронлараро синапсларда кўзғалиш ўтишининг бузилишига боғлиқ деб ҳисоблашади. Нерв охирларида синтезланган медиатор запасларининг кескин даражада камайганлиги, нерв ҳужайрасидаги постсинаптик мембрананинг медиаторга сезгирлиги камайганлиги, нерв ҳужайраси энергетик ресурсларининг камайганлиги натижасида нейронлараро синапсларда кўзғалиш ўтиши шундай бузилиб қолиши мумкин.

Рефлектор актларнинг ҳаммаси нерв марказларини бир хилда ва бирдай тезликда чарчата бермайди. Баъзи рефлекслар узоқ давом этгани ҳолда нерв марказлари чарчамаслиги мумкин. Бундай рефлексларга тоник рефлекслар киради, бу рефлексларда мускул тонуси узоқ вақт, баъзан кўп соатлаб сақланиб туради.

## Нерв марказларининг тонуси

Электрофизиологик тадқиқотларнинг кўрсатишича, рефлекснинг юзага чиқишидагина эмас, нисбий тинчлик ҳолатида ҳам нерв марказларидан периферияга — тегишли орган ва тўқималарга нерв импульсларининг разрядлари бориб туради.

Тафовут фақат шундаки, таъсиротга жавобан рефлектор реакция юзага чиқишида бу разрядлар катта частотали (масалан, кучли ихтиёрий ҳаракатларда ҳаракатлантирувчи нерв толаларида секундига 50 импульсдан 100 импульсгача) бўлиб, бир талай эфферент толалар орқали озми-кўпми бир вақтда юборилади, тинчликда эса разрядлар частотаси ва бир вақтда ишлаётган бирликлар сони жуда кам бўлади.

Нерв марказларидан периферияга узлуксиз келувчи сийрак импульслар скелет мускулларининг тонусини, ичак силлиқ мускуллари тонусини, томирлар тонусини вужудга келтиради. Нерв марказларининг шундай доимий кўзғалиши *нерв марказларининг тонуси* деб аталади. Бу тонуснинг сақланишида периферик рецепторлардан марказий нерв системасига келувчи афферент импульслар ҳам, ҳар хил гуморал таъсиротлар (гормонлар,  $\text{CO}_2$  ва б.) ҳам иштирок этади. Нерв марказлари тонусининг сақланишида афферент импульсларнинг роли Бронджестнинг куйидаги тажрибасида яққол кўринади. Бақа орқа миясининг сезувчи илдизлари қирқилса (бақанинг кейинги оёқлари шу илдизлардан иннервацияланади), ҳаракатлантирувчи нервлар қирқиб қўйилганда мускуллар тонусиқандай камайса, бунда ҳам деярли ўшандай камаяди (176-расм). Бу тажриба кўрсатадики, мускуллар тонуси нерв марказларининг тонусига боғлиқ, нерв марказлари тонусини эса ўз навбатида мускул рецепторларидан ва бошқа периферик рецепторлардан келувчи афферент импульслар сақлаб туради.

Узунчоқ мия, ўрта мия ва оралик мия марказларининг тоник таъсири айниқса сезиларли. Мушук бош мияси тўрт тепалик олдинги дўмбоқлари соҳасидан қирқиб қўйилганда, яъни *децеребрацияда* (куйига қаралсин, ) ёзувчи барча мускуллар тонуси худди мушук тикка тургандагидек кескин даражада ошиб кетади. Децеребрация операциясидан кейин мускуллар таранглиниб қолади: оёғи зўрға букилади. Зўрлаб букилган оёқ тез аслига қайтади, яъни максимал даражада ёзилади.

Мускулларнинг доимо бир даражада барқарор турадиган ва кам ўзгарадиган таранглиги билан давом этувчи тоник қисқариш *тетаник, контрактил*, ёки *кискартувчи тонус* деб аталади. Тонуснинг бу формасида, худди тетанусдаги каби, импульсларнинг тез-тез ритмик

разрядлари аниқланади.

Оралик мияни бутун қолдириб, мия ярим шарлари олиб ташлангандан сўнг, яъни бош мия юқориқроқдан қирқиб қўйилганда (таламик ҳайвонларда) тонуснинг бошқа формаси кузатилади. Бу ҳолда мускулларнинг махсус ҳолати вужудга келади — улар «мумга ўхшаб» қолади: оёқларини истаган вазиятга солиш осон бўлади, оёқлар бу вазиятни узоқ вақт, баъзан соатлаб ўзгартирмасдан сақлаб туради. Мускулларнинг бундай ҳолатини *пластик тонус* дейилади. Марказий нерв системаси бутун бўлгани ҳолда баъзи заҳарлардан заҳарланиш натижасида, нерв системасининг касалликларида, шунингдек, гипноз таъсирида ҳам пластик тонус келиб чиқади. Одамда пластик тонус нерв системасининг *каталепсия* ёки *мумсимон ригидлик* деган махсус ҳолатига характерли. Бу ҳолатда одам қандай бўлмасин ғайри табиий позада бир неча вақт қотиб қолади ва бу позани узоқ вақтгача ўзгартирмайди. Қонтрактил тонус каби, пластик тонус ҳам рефлеке йўли билан келиб чиқади. Оёқ афферент иннервациядан маҳрум қилинган, яъни *деафферентациядан* кейин шу оёқ мускулларининг контрактил ва пластик тонус белгилари йўқолади.

Тоник рефлекслар ҳар қандай ҳаракат актининг муқаррар йўлдоши ҳисобланади. Фазода гавдани ҳаракатлантиришда, яъни *локомоцияда* тоник рефлексларнинг аҳамияти айниқса катта.

### **Нерв марказларининг функциялари, уларнинг кислород билан таъминланишига боғлиқ эканлиги**

Нерв ҳужайралари кислородни шиддатли истеъмол қилиши билан фарқ қилади. Масалан, ит бош миясининг 100 г тўқимаси тинч турган 100 г мускул тўқимасига нисбатан 22 баравар, 100 г жигарга нисбатан 10 баравар кўпроқ кислород ютади. Одам мияси минутига тахминан 40—50 мл кислород ютади, бу тинчлик ҳолатида бутун гавда истеъмол қиладиган жами кислороднинг тахминан 1/6-1/8 қисмини ташкил этади.

Нерв ҳужайралари кислород кўп истеъмол қилар экан, кислород танқислигига ниҳоятда сезгир бўлади. Шу сабабли марказий нерв системасига кислород етказиб берилиши камайганда нерв марказларининг функциялари бузилади. Мияда қон айланиши тўла ёки қисман тўхтаб қолганда (масалан, тромбозда) ёки қон томири ёрилганда нерв системаси фаолиятининг каттиқ бузилиши ва нерв элементларининг нобуд бўлиши шу билан изоҳланади. Мияда қон айланиши ҳатто қисқа вақт тўхтаб қолганда ёки қон томирларидаги босим қисқа вақт кескин пасайиб кетганда ҳам одам дарҳол ҳушдан кетади. Қон келишининг тўхтаб қолиши бош мия катта яримшарлар пўстлогининг ҳужайраларига айниқса ёмон таъсир қилади: улар 5—6 минутдан кейиноқ асли ҳолига қайтмайдиган ўзгаришларга учрайди ва нобуд бўлади. Мия стволининг марказлари кислород танқислигига камроқ сезгир бўлади, қон келишн тамомила тўхтагач ҳатто 15—20 минутдан кейин ҳам бу марказлар функцияси тикланади. Орқа мия марказлари янада кўпроқ чидамли бўлади, қон келиши батамом тўхтагач ҳатто 20—30 минутдан кейин ҳам орқа мия марказларининг функцияси тикланиши мумкин.

Гавда температураси сунъий йўл билан пасайтирилганда, яъни *гипотермияда* организмдаги моддалар алмашинуви сусаяди, шу билан бирга марказий нерв системаси кислород етишмаслигига узоқроқ бардош беради.

### **Баъзи заҳарларнинг марказий нерв системасига специфик таъсири**

Нерв ҳужайралари ва синапслар баъзи заҳарларга нисбатан танлаб сезувчан бўлади. Шунинг учун бу заҳарларни *нерв заҳарлари* деб аташади. Уларга химиявий тузилиши ҳар хил бўлган жуда кўп моддалар: стрихнин, морфин, фенамин, кардиазол, наркотик моддалар (эфир, хлороформ, барбитуратлар ва ҳоказо), алкоголь ва бошқа кўпгина моддалар қиради.

Баъзи моддаларнинг кўпинча маълум нерв марказларига таъсир этиши амалий жиҳатдан ғоят муҳим. Масалан,

апоморфин қушиш марказига, лобелин эса нафас марказига кўпроқ таъсир этади. Ганглийларда кўзғалишнинг ўтишига кўпроқ таъсир этадиган моддалар (*ганглиоблокаторлар*) бор.

Физиологик экспериментда кўп қўлланиладиган стрихнин тормозловчи синапслар функциясини блокада қилиб қўяди, шу сабабли марказий нерв системасининг, айниқса орқа миyanинг кўзғалувчанлигини кескин даражада оширади. Стрихниндан захарланган ҳайвонларнинг ҳар қандай таъсиротга жавобан барча скелет мускулларини шиддатли рефлексор қисқартиш билан реакция кўрсатишига сабаб шу.

Марказий нерв системасининг айрим соҳаларидаги нейронлар ва синапсларнинг баъзи захарларга нисбатан танлаб сезувчанлиги, афтидан, уларда кечадиган химиявий процессларнинг ўзига хослигини кўрсатади.

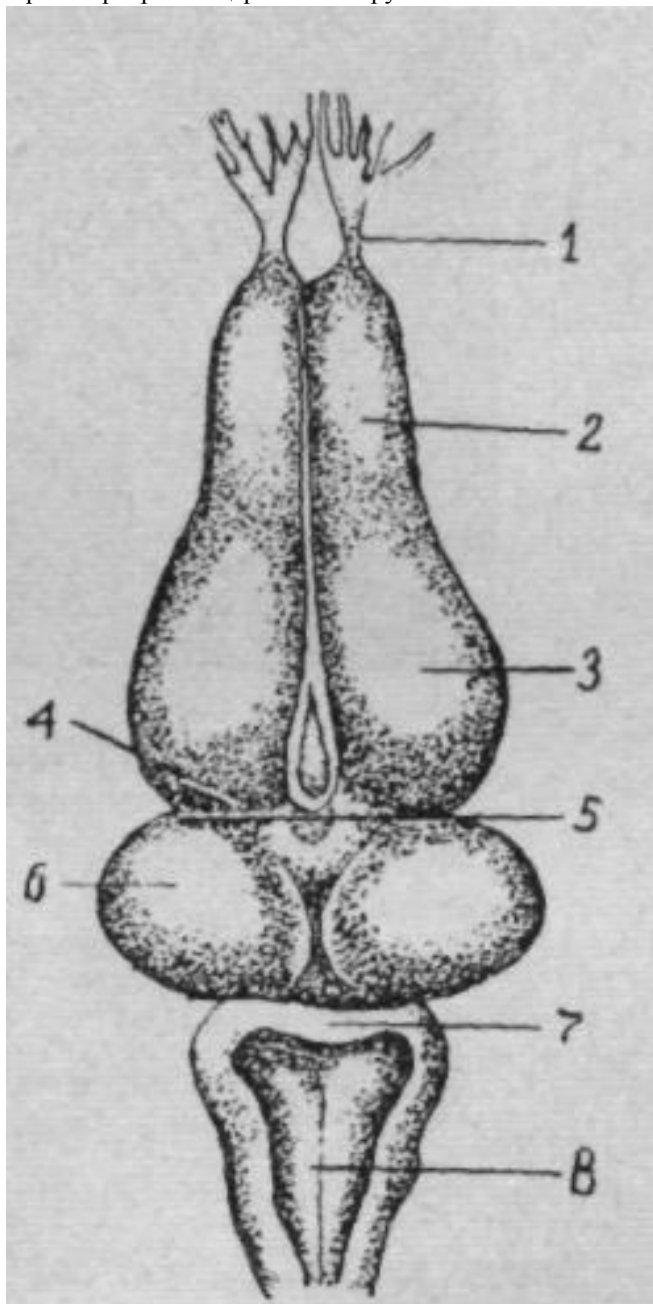
Катта яримшарларнинг айрим соҳаларига таъсир этадиган захарлар бор, масалан, кардиазол катта яримшарларнинг ҳаракатлантирувчи зонасига танлаб таъсир этади, мескалин (Мексика кактусидан ажратиб

олинган алкалоид) бош миyanинг кўрув марказларига таъсир этади.

Сўнгги йигирма йил ичида олий нерв фаолиятига кўпроқ таъсир этувчи моддалар аниқланди. Уларни фармакологиянинг махсус соҳаси — *психофармакология* ўрганади.

### **Марказий нерв системасидаги тормозланиш**

Марказий тормозланиш ҳодисасини И. М. Сеченов 1862 йилда кашф этган. И. М. Сеченовнинг асосий тажрибаси қуйидагича эди. Бақа бош миyаси кўрув дўмбоқлари соҳасидан тилиниб, катта яримшарлари олиб ташланди. Шундан сўнг бақанинг кейинги оёқларини сульфат кислота эритмасига ботириб, шу оёқларни тортиб олиш рефлексининг вақти ўлчанди (Тюрк методикаси). Ана шу рефлекс орқа мия марказларида юзага чиқади, бу рефлекс вақти нерв марказларининг кўзғалувчанлигини кўрсатиб беради. Кўрув



177-расм. Бақа бош миyаси ва И.М.Сеченов тажрибасида бош миyанинг кесиш чизиги.

1-хидлов нерви.2- хидлов булаги. 3-катта ярим шарлар. 4-курив думбоги.5-бош миyани кесиш чизиги. 6-Икки тепалик. 7-миyча. Узунчок мия ва ромбсимон чуқурча.

дўмбоқларининг қирқилган жойига (177-расм) ош тузи кристали қўйилса ёки миyанинг шу соҳасига кучсиз электр токи билан таъсир этилса, рефлекс вақтининг кескин даражада узайиб кетишини И. М. Сеченов аниқлади. Шу фактга асосланиб, И. М. Сеченов бақа бош миyасининг таламус соҳасида орқа мия рефлексларини тормозловчи нерв марказлари бор, деган хулосага келди.

И. М. Сеченов ўзи кашф этган марказий тормозланиш ҳодисасининг муҳим аҳамияти борлигига тўғри баҳо берди ва назарий асарларида одам хулқ-атворининг физиологик механизмларини тушунтириш учун шу ҳодисадан фойдаланди.

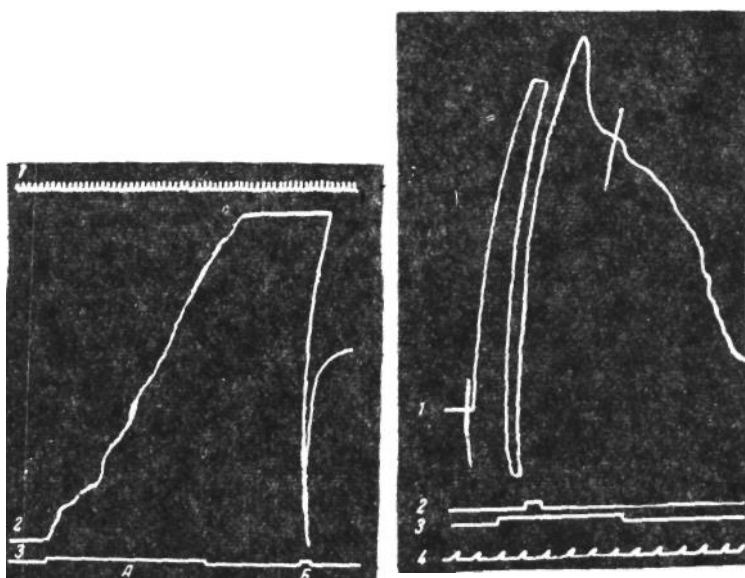
Марказий нерв системасидаги тормозланиш ҳодисасини исботлаб берадиган янги фактлар

тез орада топилди. Бақанинг кейинги оёғини кислота эритмасига ботиришга жавобан ўша оёқни тортиб олиш рефлексини тўхтатиб қўйиш учун иккинчи оёқни бир вақтнинг узида механик йул билан таъсирлаш, масалан пинцет билан мумкинлигини ҳам ф. Гольц аниқлади.

Ф. Гольц бақаларнинг таламус соҳаси олиб ташлангандан кейин ҳам орқа мия рефлексларининг тормозланишини кузатди ва шу сабабли мия стволида тормозловчи махсус марказлар бор деган тасаввурга қарши чиқди. Турли рефлексларни юзага чиқарадиган икки ёки бир неча таъсирот ўзаро дуч келганда марказий нерв системасининг ҳар қандай бўлимида тормозланиш ҳодисаси келиб чиқиши мумкин, деб ҳисоблади Гольц.

Тормозланиш ҳодисаси марказий нерв системасидаги барча бўлимлар фаолиятида муҳим роль ўйнашини Ч. Шеррингтон, Н. Е. Введенский, А. А. Ухтомский ва бошқа кўпгина тадқиқотчилар кўрсатиб беришди.

Сутэмизувчи ҳайвонларнинг орқа миясида қўзғалиш ва тормозланиш процессларининг ўзаро таъсир этиш қонуниятларини ҳар томонлама ўрганган Ч. Шеррингтон асарларидан марказ ичидаги тормозланиш ҳодисасининг баъзи мисолларини келтираимиз.



178-расм. N. popliteus тақрор таъсирланганда (чапда) ва бир номли томоннинг териси қаттиқ таъсирланганда (ўнгда) m. vastus cruris қисқаришининг рефлекс йўли билан тормозланиши (Ч. Шеррингтондан).

Чап расмда: 1 — вақт белгиси; 2 — мускул қисқариши; 3 — n. popliteus-га таъсир этиш белгиси, шу таъсирот натижасида мускул рефлекс йўли билан қисқарган (A) ва бу қисқариш рефлекс йўли билан тормозланган (B). Ўнг расмда: 1 — мускул қисқаришининг ёзуви; 2 — бир номли томоннинг оёқ терисига таъсир этиш белгиси; 3 — қарама-қарши томоннинг оёқ терисига таъсир этиш белгиси; 4 — вақт белгиси ( $1/5$  секунд).

Катта яримшарлари олиб ташланган мушукда N. popliteus-нинг марказий учига таъсир этилганда қарама-қарши оёқ тиззасини ёзувчи мускул — m. vastus cruris рефлекс йўли билан қисқаради (178-расм). Бу рефлекс фаолият қолдиғи узок давом этади. Шу рефлекс вақтида ўша N. popliteus иккинчи марта таъсирланса, илгари юзага чиққан рефлекс тормозланиб, мускул бўшаши.

Тиззани ёзувчи мускул рефлекс йўли билан қисқариши учун қарама-қарши томоннинг оёқ терисига таъсир этиш ҳам мумкин (*кесишувчи ёзиш рефлекс*). Бир номли томоннинг оёқ териси қаттиқ таъсирланса, марказларда тормозланиш ҳодисаси келиб чиққани сабабли шу мускул рефлекс йўли билан бўшашиб қолади (178-расм). Бир номли томоннинг нервига таъсир этиб, мушук оёғида юзага чиқарилган букиш рефлекс симметрик томоннинг нерви ёки териси таъсирланганда тормозланиб қолади.

Рефлектор тормозланиш интенсивлиги нерв марказини қўзғатувчи ёки тормозловчи таъсиротларнинг куч нисбатига боғлиқ.

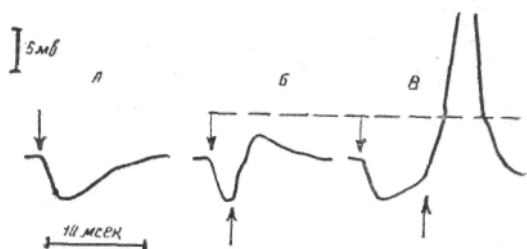
Рефлексни юзага чиқарадиган таъсирот кучли бўлса-ю, тормозловчи таъсирот суст бўлса, тормозланиш интенсивлиги кам бўлади. Бу таъсиротларнинг куч нисбати қарама-қарши бўлса, рефлекс батамом тормозланади.

Нерв марказини тормозловчи бир неча кучсиз таъсирот нервга берилса, тормозланиш кучайиб қолади, яъни *тормозловчи таъсирлар бир-бирига қўшилади* (суммация).

Бош мия катта яримшарлари пўстлоғидаги тормозланиш ҳодисасини Н. Е. Введенский кузатган. Унинг тажрибаларида бир яримшар пўстлоғидаги ҳаракатлантирувчи зонанинг маълум бир нуқтасига таъсир этиб туриб (шунинг натижасида гавданинг қарама-қарши томондаги оёқлардан бири букилган), иккинчи яримшар пўстлоғининг симметрик нуқтасига таъсир этилган. Натижада биринчи таъсирот эффекти тормозланган (букилган оёқ ёзилган).

Шартли рефлексларнинг тормозларини ўрганган ва олий нерв фаолияти билан организм ҳуқ-атворининг ҳамма кўринишларида тормозланиш ҳодисасининг муҳим аҳамияти борлигини кўрсатиб берган И. П. Павлов марказий тормозланиш ҳақидаги таълимотга жуда катта ҳисса қўшди.

Марказий тормозланиш механизми ҳақидаги масалада сиртдан қарашда пойма-пой туйиладиган ҳар хил фикрлар баён қилиниб келган эди. Баъзи тадқиқотчилар марказий нерв системасида тормозланиш функциясига ихтисослашган алоҳида структуралар бор, деб фараз қилар ва тормозланиш физик-химиявий табиати жиҳатидан кўзғалишга қарама-қарши деб ўйлар эдилар. Бошқа тадқиқотчилар марказий нерв системасидаги тормозланиш бир неча кўзғалишнинг конфликти натижасида ёки ҳаддан ташқари кучли ва узоқ кўзғалиш («ўта кўзғалиш»)



179-расм. Тормозловчи постсинаптик потенциал (ТПСП) ва уни кузгатувчи постсинаптик потенциал (КПСП) билан узаро таъсири.

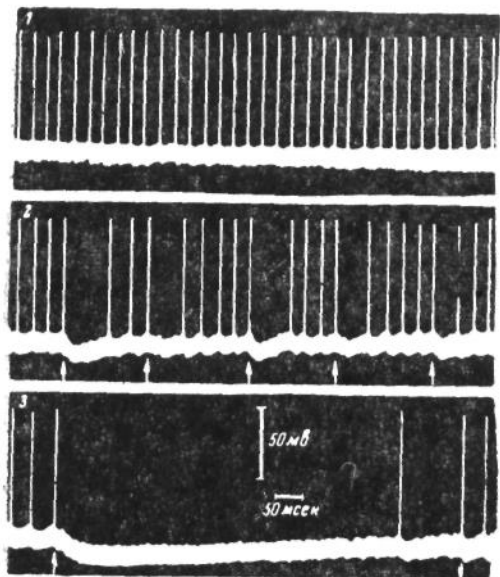
натижасида рўй беради, яъни Введенский пессимум механизмига мувофиқ таркиб топади деб ҳисоблашарди.

Ж.Экклс, Д.Пурпура, П.Г.Костюк ва бошқа тадқиқотчилар замонави электрофизиологик текширувлари тадқиқотчиларнинг икала гуруппаси ҳам бир қадар ҳақли эканлигини аниқлашга имкон берди, чунки марказий нерв системасида тормозланишнинг бир неча тури бор, бу турлар табиати ва локализацияси жиҳатдан ҳар хил бўлади.

**Постсинаптик тормозланиш.** Орқа миёдаги каби, бош миёанинг турли бўлимларида ҳам кўзғатувчи нейронлар билан бирга *тормозловчи нейронлар* ҳам борлиги ҳозир аниқ. Бу нейронларнинг аксонлари кўзғатувчи ҳужайраларнинг таналарида ва дендритларида нерв охирларини ҳосил қилади, булардан эса тормозловчи махсус медиатор ишланиб чиқади, ана шу медиаторнинг табиати узил-кесил аниқланган эмас (баъзи тадқиқотчиларнинг фикрича, тормозловчи медиатор *гаммаамин-мой кислота*дан иборат). Тормозловчи нейронлар кўзғалганда пайдо бўладиган нерв импульслари одатдаги кўзғатувчи нейронларнинг ҳаракат потенциалларидан фарқ қилмайди. Аммо тормозловчи нейронларнинг нерв охирларида аксон орқали келувчи импульс таъсирида медиатор ажралиб чиқади, бу медиатор эса постсинаптик мембранани деполяризацияламай, балки аксинча, гиперполяризациялайди. Ана шу гиперполяризация *тормозловчи постсинаптик потенциал* деган мусбат электр зарядли тўлқин шаклида қайд қилинади (179-расм). Кўзғатувчи потенциаллар каби, айрим синапсларда юзага келадиган тормозловчи потенциаллар ҳам масофада ва кетма-кет ўзаро қўшилиши мумкин; шунинг учун нерв марказларини тормозлайдиган таъсиротлар кучи ошганда тормозловчи потенциал ҳам ошади.

Ҳар бир нерв ҳужайрасида кўзғатувчи ва тормозловчи синапслар кўп бўлиб, бир-бирига зич

тақалиб туради. Бу эса синапсларнинг ўзаро таъсир этиши учун шароит туғдиради. Тормозловчи постсинаптик потенциал қўзғатувчи потенциални сусайтиради ва, шу тариқа, тарқалувчи қўзғалиш вужудга келиши учун зарур шартнинг муҳайё бўлишига, яъни мембрана деполяризациясининг критик даражага етишига тўсқинлик қилади (179-расм). Шу сабабли бирон афферент нервни таъсирлаб тормозланиш ходисасини юзага чиқарадиган таъсирот қўзғатувчи



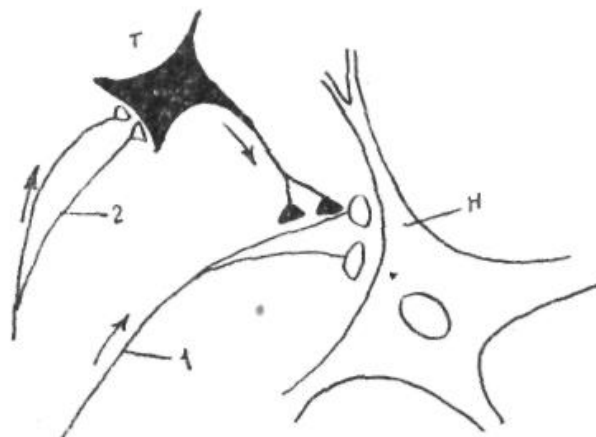
180-расм. Тормозловчи нерв таъсирланганда якка мотонейронлардаги спонтан ритмик разрядларнинг тухтаб қолиши

стимулдан вақт эътибори билан бирмунча илгари келса, нерв хужайрасида ҳаракат потенциали юзага чиқмайди. Тормозловчи таъсирот қўзғалиш бошланган вақтда, яъни нерв импульсларининг ритмик разрядлари юзага чиққан пайтда кулланилса, бу импульслар сийракланиб қолади ёки такка тухтайди. (180-расм)

Ҳужайранинг тормозланиш эффективлиги қўзғатувчи потенциал билан тормозловчи потенциал миқдорлари ўртасидаги нисбатга ва реакцияга тортилган қўзғатувчи синапслар билан тормозловчи синапслар сонига боғлиқ.

Қўзғатувчи потенциал бўсагадан юқори миқдорда бўлса-ю, тормозловчи потенциал кам бўлса, қўзғатувчи потенциал сусайишига қарамай, нейрон мембранасининг критик деполяризацияси ва тарқалувчи қўзғалиш келиб чиқиши учун барибир етарли бўлиб чиқиши мумкин. Тормозловчи потенциал кучайганда нейрон мембранасининг деполяризацияси қўзғатувчи стимул таъсирида критик даражага ета олмайди.

Тормозловчи постсинаптик потенциал миқдори вақт эътибори билан тез камаяди (якка таъсиротда бу потенциал узунлиги 10 мсек дан ошмайди), шу сабабли қўзғатувчи ва тормозловчи стимуллар ўртасидаги интервал ошганда тормозланиш эффекти камаяди.



Рефлекс қанча кучли бўлса, яъни шу рефлекснинг юзага чиқишида қанча кўп нерв хужайраси қатнашса, бундай рефлексни сусайтириш учун тормозловчи таъсирот ўшанча кучли бўлиши керак.

Тормозланишнинг ҳозир кўздан кечирилган тури *постсинаптик тормозланиш* деб аталади,

чунки у постсинаптик мембрана гиперполяризациясидан келиб чиқади. Постсинаптик тормозланишнинг фарқ қиладиган хусусиятларидан бири шуки, у тормозловчи синапсларни блокада қиладиган стрихнин таъсирида барҳам топади.

181-расм. Аксонларнинг пресинаптик тармоқларида тормозловчи синапсларнинг жойлашуви.

**Пресинаптик тормозланиш.** Тормозланишнинг иккинчи тури — *пресинаптик тормозланиш* — марказий нерв системасида яқингинада кашф этилди, шу сабабли у постсинаптик тормозланишга нисбатан камроқ ўрганилган.

Пресинаптик тормозланиш, номидан кўриниб турганидек, пресинаптик элементларда, яъни аксонларнинг нерв охирига ўтишидан олдинги энг майда тармоқларида юзага чиқади. Бошқа нерв хужайраларининг охирлари аксонларнинг шу тармоқларида — пресинаптик терминалларда — жойлашади. Бошқа нерв хужайраларининг охирлари бу ерда алоҳида тормозловчи синапсларни ҳосил қилади (181-расм). Бу тормозловчи синапслардан ажралиб чиқадиغان медиаторлар терминаллар мембранасини деполяризациялаб, уларни Веригонинг катодик деппрессиясига ухшаш ҳолат утказди. Шунинг натижасида нерв охирларига нерв импульслари ўтиши қисман ёки бутунлай тўхтаб қолади (блокада).

Пресинаптик тормозланиш марказий нерв системасида кенг тарқалган.

**Нерв марказларидаги пессимал тормозланиш.** Нерв хужайрасининг фаолияти тормозловчи махсус структураларнинг иштирокисиз тормозланиши ҳам мумкин. Бу ҳолда постсинаптик мембранага нерв импульсларининг ҳаддан ташқари тез-тез келиб туриши туфайли шу мембрананинг қаттиқ деполяризацияланиши натижасида қўзғатувчи синапсларда тормозланиш ҳам авж олади.

Нерв-мускул бирлашмасидаги Введенский пессимуми шундай тормозланишнинг прообразини ҳисобланади. Орқа мианинг оралиқ нейронлари, ретикуляр формация нейронлари ва бошқа баъзи хужайралар *пессимал тормозланишга* айниқса мойил бўлади, уларда постсинаптик мембрана деполяризацияси тез-тез ритмик таъсиротда шу қадар интенсив ва барқарор бўладики, хужайрада Веригонинг катодик деппрессиясига ўхшаш ҳолат рўй беради.

**Қўзғалишдан кейинги тормозланиш.** Нерв хужайрасининг қўзғалиши тўхтагандан кейин унда авж оладиган тормозланиш махсус турдаги тормозланиш ҳисобланади. Хужайрадаги тормозланиш тамом бўлгач, мембрананинг кучли из гиперполяризацияси авж олса, шундай тормозланиш келиб чиқади. Қўзғатувчи постсинаптик потенциал бундай шароитда мембрананинг критик деполяризацияси учун камлик қилади ва тарқалувчи қўзғалиш келиб чиқмайди.

## РЕФЛЕКТОР ПРОЦЕССЛАР КООРДИНАЦИЯСИ

Ҳар бир рефлекс бутун марказий нерв системасининг реакцияси бўлиб, унинг шу пайтдаги ҳолатига, нерв марказлари ўртасидаги нисбатлар ва ўзаро таъсирларнинг жами йиғиндисига боғлиқ бўлади. Марказий нерв системасида нейронларнинг ўзаро таъсири, бинобарин, нерв процессларининг ўзаро таъсири ҳам, марказий нерв системасининг келишиб, уйғун ишлашини таъминлайди, ана шу ўзаро таъсир *координация* деб аталади.

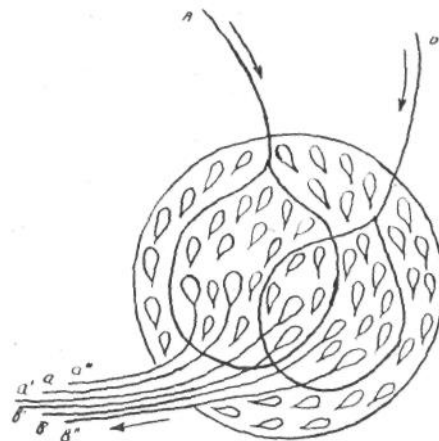
Ҳар бир рефлектор актни анализ қилганда координация ходисаларини учратамиз. Улар ҳар қандай нерв марказида, марказий нерв системасининг барча бўлимларида юз беради.

Координация мускул ҳаракатларининг аниқ бажарилишини таъминлайди, турли ташқи

вазиятларга мослашган рефлектор актларни юзага чиқаради, бу рефлектор актлар ҳаракатлантирувчи, секретор, томир ва бошқа компонентлардан таркиб топади.

### Конвергенция ва окклюзия

Марказий нерв системасига турли афферент толалар орқали келувчи импульслар оралик ва эффе́ктор нейронларга тушиб йиғилиши (конвергенцияланиши) мумкин. Бу факт Ч. Шеррингтон аниқлаган конвергенция принципига асос бўлди. Нерв импульсларининг конвергенцияси шу билан изоҳланадики, марказий нерв системасида ҳар бир нейроннинг танаси ва дендритларида бошқа бир талай нерв хужайраларининг аксонлари тугайди. Орқамия билан узунчоқ миёда конвергенция бир қадар чекланган бўлади: фақат бир хил рефлекс рецептив майдонининг турли қисмларида юзага келадиган афферент импульслар киритма ва мотор нейронларда конвергенцияланади. Бундан фарқли ўлароқ, турли рецептив зоналарда келиб чиқадиган импульслар марказий нерв системасининг олий бўлимларида —пўстлоқ остидаги ядроларда ва катта яримшарлар пўстлоғида конвергенцияланади. Шу сабабли бир нейронни эшитув рецепторлари ҳам, кўрув рецепторлари ҳам, тери рецепторлари ҳам таъсирланганда юзага келувчи импульслар кўзгата олади.



182-расм. Окклюзия ходисасини тушинтириб берадиган схема. Доира ичида куп мотонейронлар жойлашган.

Конвергенция кўзғалишларнинг масофада кушилишини ва окклюзия ходисасини тушинтириб берди. Окклюзия (тикилиб қолиш)нинг мозияти шундаки, афферент толаларнинг группалардан ҳар бири мускулнинг рефлекс йўли билан қаттиқ қисқаришига сабаб бўлади) келиб чиқувчи эффект миқдор жиҳатдан алоҳида олинган шу рефлекслар миқдорининг арифметик йиғиндисидан камроқ бўлиб чиқади. Масалан, итдаги *nn.plantares* дан бири (унда афферент тола бор) максимал даражада таъсирланганда т. *Mm.tibialis anticus* рефлекс йўли билан қисқаради, бу мускулнинг таранглиги 1,57 кг га тенг, шу оёқдаги иккинчи *plantares* таъсирланганда эса ўша мускул таранглиги 1,58 кг га етади. Иккала нерв бир вақтда таъсирланганда мускул таранглиги ағиги 1,81 кг ни ташкил этади. Бу миқдор эса мазкур рефлекслардаги тарангланишларнинг арифметик йиғиндисидан анча кам. Бундай аффе́ктнинг конвергенцияга боғлиқ эканлиги 182-расм кўздан кечирилганда тушунарли бўлиб қолади. Афферент толалар (А ва В) нинг икки группасидан импульс олувчи мотонейронлар 182-расмда келтирилган. Шу группалардан ҳар бири алоҳида максимал таъсирланганда кўзғалиш 4 тадан нейронни ўз ичига олади. А ва В толалар бир вақтда таъсирланганда эса 8 нейрон эмас, фақат 6 нейрон кўзғалади, чунки 2 нерв хужайраси конвергенция туфайли нерв толаларининг иккала группасидан иннервация олади. Шу сабабли А ва В толаларининг биргаликда таъсирланиши туфайли келиб чиққан рефлектор жавоб алоҳида юзага чиқарилган шу рефлексларнинг арифметик йиғиндисидан камроқ бўлади. Нерв марказлари нормал ишлаб турганда кўзғалишларнинг масофада қўшилиши ва окклюзия доимо бир-бири билан навбатланиб туради, улар ўзаро таъсир этувчи афферент таъсиротларнинг кучига қараб гоҳ кўпроқ, гоҳ камроқ сезилади:



таъсиротлар кучсиз бўлса, қўзғалишларнинг бир-бирига қўшилиши устун келади, кучли таъси-ротларда эса окклюзия биринчи ўринда туради.

### Қўзғалиш иррадиацияси

Кучли ва узоқ таъсиротда марказий нерв системасига келувчи импульслар шу рефлектор марказ нейронларинигина эмас, бошқа нерв марказларининг нейронларини ҳам қўзғата олади. Марказий нерв системасида қўзғалишнинг шу тариқа тарқалиши *иррадиация* деб аталади.

Қўзғалишларнинг тарқалишини яққол кўрсатиш учун қуйидаги тажриба натижаларини келтирамиз. Мушукнинг мия стволини қирқиб, бош миянинг юқориқоқдаги бўлимлари (масалан, катта яримшарлар) пастроқдаги бўлимлардан ажратиб қўйилгач кейинги оёқ кафтига кучсиз таъсирот берилса, фақат шу оёқ болдир панжа бўғимидан букилади. Таъсиротни кучайтириш натижасида оёқ, бундан ташқари, тизза бўғимидан ҳам букилади, таъсирот янада кўпроқ кучайтирилганда оёқ чанок-сон бўғимидан ҳам букилади. Янада кучлироқ таъсирот берилса, шу оёқнинг юқорида айtilган букиш ҳаракатларидан ташқари, қарама-қарши томондаги кейинги оёқ ёзилади. Таъсирот кучайтирилаверса, бир номли томоннинг олдинги оёғи ёзилади ва, ниҳоят, симметрик олдинги оёқ букилади.

Турли нерв марказларини бир-бирига бирлаштирувчи нерв хужайраларининг ўсиқлари (аксонлари ва дендритлари) дан чиққан кўпгина тармоқлар ва киритма нейронларнинг занжирлари марказий нерв системасида қўзғалишларнинг ёйилишига сабаб бўлиши морфологик ва электрофизиологик тадқиқотларда кўрсатилди. Қўзғалишнинг тарқалиш механизмида ретикуляр формация алоҳида роль ўйнайди.

Ҳар хил рефлектор марказлар таркибига кирувчи бир талай тормозловчи нейронлар ва синапслар қўзғалиш иррадиациясига тўсқинлик қилади.

Марказий нерв системасидаги тормозловчи синапсларни блокада қилувчи ва, шу тариқа, постсинаптик тормозланишни бартараф этувчи стрихнинни ҳайвон организмига киритиш тажрибаси қўзғалиш иррадиациясининг чекланишида тормозланишнинг аҳамиятини яққол кўрсатиб беради. Бақа терисининг остига 0,1 процентли стрихнин эритмаси юборилса, бир неча минутдан кейин оқ марказий нерв системасининг жуда каттик умумий қўзғалишини келтириб чиқариш учун (бунда ҳамма скелет мускуллари тортишиб қискаради) бақа оёғига тегиш ёки ҳатто бақа ётган столни тақиллатиш кифоя қилади. Тормозловчи синапсларнинг блокадаланиши сабабли марказий нерв системасида қўзғалиш кенг тарқалишини тажриба кўрсатиб турибди.

Тормозловчи синапсларни блокада қиладиган столбняк токсини организмга киритилганда ҳам шунга ўхшаш ҳодиса кузатилади.

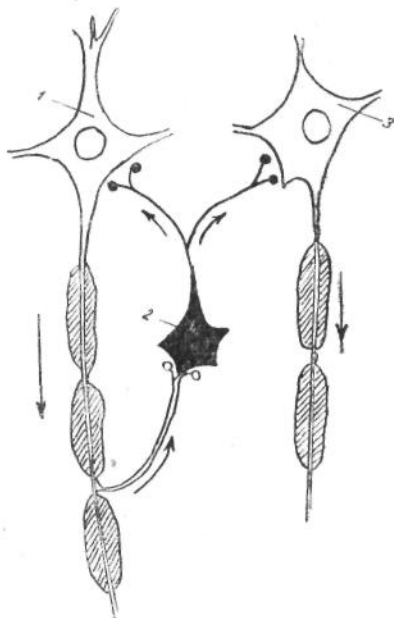
Б. Реншоу орқа мияда кашф этган *нерв хужайралари* қўзғалиш иррадиациясининг чекланиш механизмида катта аҳамиятга эга. Мотонейронларнинг аксонлари орқа миядан чиқиш олдида кўпинча битта ёки бир неча коллатерал беришини Б. Реншоу кўрсатиб ўтди. Бу коллатераллар Реншоу хужайраларида тугайди, ана шу хужайраларнинг аксонлари орқа миянинг шу сегментидаги мотонейронларда тормозловчи синапсларни ҳосил қилади (183-расм). Мотонейронда юзага чиқадиган қўзғалиш шу туфайли периферияга тўппа-тўғри йўл олиб, скелет мускулига тарқалади, коллатераллар орқали эса, мотонейрон қўзғалишини сусайтирадиган тормозловчи хужайрани активлаштиради. Мотонейроннинг қўзғалиши қанча кучли бўлса, ва, бинобарин, периферияга юбориладиган импульслар частотаси қанча катта бўлса, мотонейрон активлигини тормозлайдиган Реншоу хужайраси ўшанча кучлироқ қўзғалади.

Шундай қилиб, нерв хужайраларини ҳаддан ташқари қўзғалишдан автоматик равишда муҳофаза қилувчи механизм бор.

Реншоу хужайраларининг иштирокида юзага чиқадиган тормозланиш *кайтар тормозланиш* деб аталади. Ж. Эклс ва бошқа тадқиқотчиларнинг яқин вақтдаги текширишларига қараганда, марказий нерв системасидаги барча бўлимларнинг фаолиятида кайтар тормозланишнинг аҳамияти бор.

### Реципрок (пайваста) иннервация

Бош мия катта яримшарлари пўстлоғининг ҳаракатлантирувчи зона-идан бир қисмига таъсир этиб, қарама-қарши томондаги олдинги оёқни букувчи мускуллар қисқарганда шу оёқни ёзувчи мускуллар бўшашувини ва айнаи вақтда таъсирланган

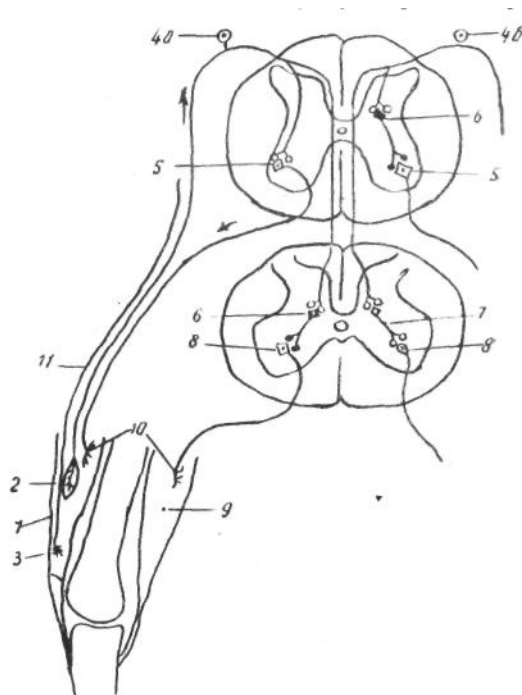


183-расм. Мотонейронлар билан Реншоу ҳужайралари уртасидаги боғланишларнинг схематик тасвири.

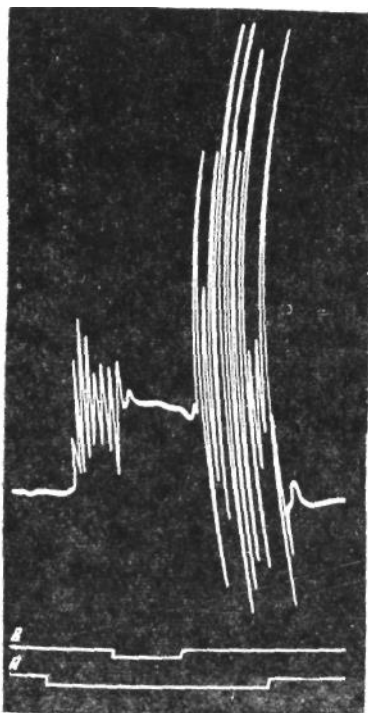
томондаги олдинги оёқни ёзувчи мускуллар қисқаришини Н. Е. Введенский 1896 йилда кузатган. Бу ҳодисаларнинг сабаби шуки бир оёқни букувчи мускуллар маркази кузғалганда ўша оёқни ёзувчи мускуллар маркази тормозланади ва иккинчи оёқни ёзувчи мускуллар маркази кузғалади.

Ч. Шеррингтон орқа мияси бошмиясидан ажратилган (спинал) ҳайвонда букувчи мускуллар билан ёзувчи мускулларнинг марказлари ўртасидаги шунга ўхшаш муносабатларни аниқлаган. Масалан, спинал мушукнинг оёқ терисига электр токи билан таъсир этилса, *букиш ре-лекси* келиб чиқади; оёқни букувчи мускуллар қисқаради ва ёзувчи мускуллар бўшашади. Айнаи вақтда қарама-қарши томондаги оёқни ёзувчи мускуллар қисқариб,

184-расм. Мускул дугига (чапдан) ёки пайдаги голжи таначасига (унгда) таъсир этиш натижасида келиб чиқадиган рефлексларни рецепрок тормозланишни тушунтириб берувчи схема.

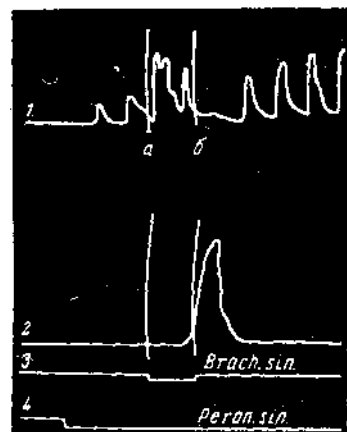


букувчи мускуллар бўшаши (*кесими ёзиш рефлекси*). Бу ходисаларнинг сабаби шуки, бир оёқнинг букилишига сабаб бўлувчи марказ қўзғалганда шу оёқни ёзувчи мускуллар маркази тормозланади. Айти вақтда иккинчи (симметрик) оёқни ёзувчи мускуллар маркази қўзғалиб, букувчи мускуллар маркази тормозланади. Шу тариқа, кўпгина ҳаракат актларини бажаришда антагонистлар — букувчи ва ёзувчи мускулларнинг марказлари қарама-қарши ҳолатда бўлади. Фақат шундагина оёқни букиш ёки ёзиш ҳаракати аниқ бажарилиши мумкин. Бундай ходисаларни анализ қилиш натижасида *антагонист мускулларнинг реципрок (пайваста) иннервацияси* тўғрисидаги тасаввур майдонга келди. Бу тасаввурга кўра, мускуллардан бир группасининг маркази қўзғалганда антагонист мускуллар



группасининг маркази реципрок тормозланади.

Орқа миёдаги ҳаракатлантирувчи марказларнинг реципрок тормозланиш механизми яқингинада Ж. Экклс ва ҳамкорларининг тадқиқотларида аниқланди (184-расм). Спинал ганглийдаги биполяр хужайраларнинг узун ўсиқлари — афферент нерв толалари орқа миёда тармоқланади, шу тармоқлардан баъзилари букувчи мускулларни иннервацияловчи мотонейронларни қўзғатади,



бошқалари эса ёзувчи мускулларни иннервациялайдиган мотонейронларда тормозловчи синапсларни ҳосил қиладиган нейронларни қўзғатади. Шундай қилиб, афферент тола таъсирланганда букувчи мускуллар маркази қўзғалиш билан бир вақтда ёзувчи мускуллар маркази тормозланади.

Бошқа мураккаб рефлексларнинг реципрок тормозланиши ҳам шундай механизмга асосланган, деб фараз қилишди: тормозловчи оралик нейронлар орқали шу рефлектор марказларни қўзғатадиган афферент стимул бошқа марказларни фаолиятини сусайтиради. Масалан, ҳайвонларда ва одамларда бирор рефлектор акт (овқаланиш ва бошқалар) юзга чиқаётганда бошқа рефлекслар одатда сусаяди ва ҳатто бутунлай тормозланиб қолади. Масалан, овқат ейиш вақтида оғритадиган каттиқ таъсирот муҳофафзаниш реакциясини юзга чиқаради ва овқат марказини тормозлайди. Оч қолган ҳайвонда овқат марказининг кучли қўзғалиши эса, аксинча, муҳофафзаниш рефлекси марказларининг қўзғалувчанлигини камайтиради, шунинг натижасида ҳайвон оғритувчи кучсиз таъсиротларга камроқ сезгир бўлиб қолади.

Рефлексларнинг реципрок тормозланишга асосланган ўзаро кучайтирувчи таъсирларни кўпинча *бир вақтдаги манфий индукция* деб аташади.

Ҳар хил марказлар ўртасидаги реципрок муносабатлар мутлақо доимий муносабатлар эмаслигини ўқтириб ўтмоқ керак. Масалан, оёқни букиш ва ёзиш спинал (орқа миёдаги) марказларининг юқорида тасвир этилган ўзаро муносабатлари фақат бош миёсидан жудо қилинган ҳайвонда рўй-рост аниқланиши мумкин. Бутун

организмдаги нормал физиологик шароитда эса спинал марказлар ўртасидаги реципрок муносабатлар, И. С. Беритов кўрсатганидек, лабиринт ва бўйин проприоцептив рефлексларининг таъсирида ўзгариши ва сусайиши мумкин, бу рефлексларнинг марказлари эса бош миyanинг ствол қисмида бўлади. Бу марказлар координацияси ўз навбатида пўстлоқ остидаги тузилмалардан ва бош мия катта яримшарларининг пўстлоғидан келувчи таъсирларга бўйсунди. Шу туфайли реакциялар жуда ўзгарувчан бўла олади, модомики шундай экан, нормал хайвонда реципрок иннервация принципи нуктаи назаридан мос келмайдиган ҳаракатлар бўлиши мумкин, масалан, симметрик оёқлар бир вақтнинг ўзида букилиши ва ёзилиши мумкин.

### **Кетма-кет индукция ҳодисалари**

Кўзғатувчи ёки тормозловчи таъсирот тўхтагандан кейин нерв марказининг ҳолатида рўй берадиган контраст ўзгаришлар рефлексор фаолиятнинг координация механизмларида муҳим роль ўйнайди.

«Тормозланишдан кейинги кўзғалиш» — кетма-кет мусбат индукция ва «кўзғалишдан кейинги тормозланиш» — кетма-кет манфий индукция ҳодисалари шундай ўзгаришларга қўшилади.

Тормозловчи таъсирот тўхтатилгач нерв марказида кўзғалиш келиб чиқишини И. М. Сеченов биринчи булиб баён этган. Итнинг ён терисига электр токи билан таъсир этилса, қашиниш рефлекси тормозланишини кейинчалик Ч. Шеррингтон кузатган. Аммо, тормозловчи таъсирот тўхтатилгач, қашиниш рефлекси кескин даражада кучаяди.

А. А. Ухтомский тасвир этган қуйидаги ҳодиса кўзғалишдан кейинги тормозланишга мисол бўла олади: нервга ритм билан таъсир этиб, бақа оёғини букиш рефлекси юзага чиқарилган вақтда иккинчи нерв ҳам таъсирланади, бунинг натижасида ҳам букиш рефлекси келиб чиқди. Иккинчи таъсирот тўхтатилганда рефлекс дастлаб кузатилганига нисбатан кескин даражада камаяди.

Индукция ҳодисалари марказий нерв системасидаги барча бўлимларнинг фаолиятида кузатилиши мумкин. Бош мия катта ярим шарларининг пўстлоғида рўй берувчи индукция ҳодисаларини И. П. Павлов кашф этди.

### **«Отдача» феномени ва ритмик рефлекслар**

**«Отдача» (алмашиниш) феномени.** Бу феномен бир рефлекснинг ўрнига қарама-қарши иккинчи рефлекснинг тез пайдо бўлишидан иборат. Масалан, қаттиқ букиш рефлексига сабаб бўлган таъсирот тўхтатилгач, букилган оёқ бирданига ёзилади. Бунинг сабаби шуки, оёқ букилганда уни ёзиш маркази реципрок тормозланиш ҳолатида бўлади; бироқ шу марказга бўшашган ва чўзилган мускулдан кўзғатувчи кучсиз импульслар узлуксиз келиб туради. Рефлекс йўли билан букилиш тамом бўлиб, ёзувчи мускуллар марказининг тормозланиши тўхтаган ҳамона ёзувчи мускуллар қаттиқ кўзғалади (186-расм). Бунга сабаб шуки, чўзилган ёзувчи мускуллардан, тўғриси шу мускулларнинг рецепторларидан импульслар оқими келади.

Шундай механизм борлиги туфайли бир рефлекс кетидан қарама-қарши иккинчи рефлекс рўй бериши мумкин, иккинчи рефлекс кетидан учинчи, унинг кетидан эса тўртинчи ва ҳоказо рефлекс келиб чиқади.

**Занжирли ва ритмик рефлекслар.** Мураккаб рефлексор актларда бир рефлекс иккинчи рефлекснинг келиб чиқишига сабаб бўлади ва у билан алмашинади. Бундай рефлексор актлар *занжирли рефлекслар* деб аталади. Кўпинча занжирли рефлексларда бир хил айрим оддин рефлексор актлар муайян тартибда навбатланади, ритм билан такрорланади. Бундай рефлексларни *ритмик рефлекслар* дейишади. Уларга қадам босиш, қашиниш ва шунга ўхшаш типдаги рефлекслар киради. Спинал хайвонларда ҳам рўй бера оладиган бу рефлексларда бир ёки бир неча оёқни букиш ва ёзиш ҳаракатлари муайян ритмда тартиб билан алмашинади. Ритмик занжирли рефлекснинг айрим фазаларини ташкил этувчи ҳаракатлар кетма-кет индукция туфайли, шунингдек ишлаётган мускуллардан марказга интилувчи иккиламчи импульслар келиб туриши туфайли алмашинади.

## Қайтар боғланиш принципи

Бирор афферент таъсирот берилиши билан юзага чиқадиган ҳар қандай ҳаракат актида мускуллар, пайлар ва бўғим халталарининг рецепторлари — проприорецепторлар қўзғалади. Нерв импульслари бу рецепторлардан марказий нерв системасига боради. Одам қилаётган ҳаракатини кўзи билан кўриб назорат қилиб турса, проприорецептив импульсларга кўрув сигналлари ҳам қўшилади. Ҳаракат натижасида бирон товуш чиқса (масалан, рояль клавишига бармоқ босилганда) марказий нерв системасига эшитув сигналлари ҳам келади.

Орган ва тўқималар фаолияти натижасида организмда келиб чиқадиган бундай афферент импульслар шу рефлектор актни биринчи марта юзага чиқарган импульслардан фарқ қилиб, *иккиламчи афферент импульслар* деб аталади.

Координация механизмларида иккиламчи афферент импульсациянинг аҳамияти жуда катта. Хайвонлар оёғининг барча сезувчи нервларини қирқиб қўйиш устидаги тажрибалар ҳам, сезувчанликнинг бирон туридан маҳрум бўлган беморларни клиникада кузатиш ҳам шундан гувоҳлик беради. Масалан, проприорецептив сезувчанлиги зарарланган беморларда ҳаракатлар, айниқса юриш уйғун ва аниқ бўлмай, фавқулодда пала-партиш, омонат бўлиб, силташ ёки кескин туртки тусини олади. Бунинг сабаби шуки, марказий нерв системаси ҳаракатларни назорат қилолмай қолади. Иккиламчи афферент импульслар ҳаракат аппаратининг ҳолати ҳақида нерв марказларига узлуксиз сигнал бериб туради, бу сигналларга жавобан марказий нерв системасидан мускулларга янги ҳаракат импульслари келади, ана шу импульслар ҳаракатнинг навбатдаги фазасини ўз ичига олади ёки ҳаракатни фаолият шароитига қараб ўзгартиради.

Афферент нервларни қирқиб қўйиш оқибатида тормозланиш камайиб, нерв импульсининг иррадиацияси кучаяди. *Деафферентация* деган бу операция вояга етган хайвонлар орқа миясининг орқа илдизларини қирқиб қўйиш йўли билан бажарилади, бу илдизларда марказга интилувчи толалар бор. Нормал иннервацияли оёқ жавоб қайтармайдиган таъсиротларга деафферентация қилинган оёқ реакция кўрсатади. Масалан, сезувчанликдан маҳрум бўлган оёқ нафас олиш ритмига мос келувчи ритмик ҳаракатларни бажаради; ит овқат еяётганда деафферентация қилинган оёғини узлуксиз қимирлатаверади. Текширилаётган оёқни иннервация қилувчи марказлар бошқа нерв марказларининг юзага чиқарадиган реакцияларига тортилади. Л. А. Орбелининг фикрича, бу ходисаларнинг сабаби шуки, иккиламчи афферент импульслар келмагани учун, марказий нерв системасида тормозланиш процесси сусайиб, қўзғалиш иррадиацияси кучаяди.

Шундай қилиб, техникада «*қайтар боғланиш*» деб номланган функцияни иккиламчи афферент импульслар юзага чиқаради. Нерв марказлари билан ишловчи органлар ўртасида шу қайтар боғланиш мавжудлиги туфайли нерв марказидаги нейронларнинг турли группаларининг қўзғалиш интенсивлиги ва нерв марказидаги турли элементларнинг тартиб билан қўшилиши ишловчи органдаги эффектга, яъни мускул ҳаракатига қатъиян мувофиқ, уйғун бўлиб қолади.

Одам ва хайвонлардаги ҳаракат актларини идора этиш ва бошқариш механизмларида қайтар афферент импульсларнинг ролини И. М. Сеченов, Ч. Шеррингтон, Н. А. Бернштейн, П.-К. Анохин ва бошқа тадқиқотчилар текширишган.

Иккиламчи афферент импульслар (қайтар боғланишлар) вегетатив функцияларнинг, яъни қон айланиши, нафас олиш, овқат ҳазм қилиш, чиқариш функцияларининг идора этилишида ҳам аҳамиятга эга. Артериал босимни доимо бир даражада сақлашда томирларнинг рефлексоген зоналаридаги прессорецепторларда келиб чиқувчи афферент импульсларнинг ролини, нафас олиш ва чиқаришнинг идора этилишида ўпка рецепторларидан келувчи импульсларнинг ролини ва чиқариш процессларида осморецепторлардан келувчи импульсларнинг аҳамиятини кўрсатиб ўтамыз.

## Умумий охирги йўл принципи

Бир рефлектор ҳаракатни турли рецептор аппаратларига таъсир этувчи бир талай ҳар хил таъсиротлар юзага чиқариши мумкин. Масалан, мушук танасининг ён териси таъсирланганда, қашиниш рефлексиди, проприорецепторларнинг таъсирланиши туфайли мускуллар чўзилганда, шу оёқни букиш рефлексининг рецептив майдони ёки қарама-қарши оёқни ёзиш рефлексининг рецептив майдони таъсирланганда оёқни букувчи мускуллар рефлекс йўли билан қисқариши мумкин. Ниҳоят, товуш ёки кўрув таъсироти оёқ букиш рефлексиди билан бир вақтда қўлланилган бўлса, шу таъсирот оёқни букиш рефлексини юзага чиқара олади (шартли букиш рефлексиди). Буларнинг ҳаммаси бир мотор нейроннинг ўзи кўпгина рефлектор дугалар таркибига киришини кўрсатади. Эффектор нейронлар келиб чиқиш жиҳатдан хилма-хил рефлексларнинг *умумий охирги йўлини* ҳосил қилади ва организмнинг ҳар қандай рецептор аппаратлари билан боғлана олади. Рецептор нейронлардан аксарисининг аксонлари тугайдиган оралик нейронлар шу боғланишни юзага чиқаради. Рецептор нейронларнинг умумий сони эффектор нейронларга нисбатан 5 барабар ортиқ.

Дугалари умумий охирги йўлга қўшиладиган рефлексларни *иттифокдош*, ёки *аҳил* ва *антагонистик* рефлексларга ажратиш расм бўлиб кетган. Иттифокдош рефлекслар бир-бирини мустаҳкамлайди, кучайтиради, антагонист рефлекслар эса умумий охирги йўлни эгаллаш учун рақобат қилгандай бир-бирига тормозловчи таъсир кўрсатади.

Ит ён терисининг бир-биридан бир неча сантиметр масофадаги икки қисмига таъсир этиб, юзага чиқариладиган оёқ букиш рефлекслари аҳил рефлексларга мисол бўла олади. Ён териси икки жойидан шу тариха таъсирланганда букиш рефлексиди кучаяди. Табиат эътибориди билан ҳар хил рецепторларга таъсир этилганда ҳам, рефлекслар бир-бирини кучайтирганини кўриш мумкин. Масалан, оғиз бўшлиғидаги тактил рецептор (босим таъсирида кўзғалади) билан там билиш рецептори (химиявий рецептор) бир вақтда таъсирланганда бир талай сўлак ажралади, бу эффект шу таъсиротлардан ҳар бирини алоҳида қўлланиш эффектидан анча ортиқ бўлади.

Рефлексларнинг бир-бирини кучайтиришига сабаб шуки, мазкур рефлексларни юзага чиқарувчи афферент импульслар бир хил оралик ва эффектор нейронларда конвергенцияланади. Шунга кўра кўзғалишлар бир-бирига қўшилиб кетади.

Оғритувчи таъсиротга жавобан итнинг оёғини букиш рефлексиди билан қашиниш рефлексининг муносабати антагонист рефлексларга мисол бўла олади. Қашиниш рефлексининг юзага чиқишида қатнашадиган оёқ териси шу рефлекс вақтида оғрийдигани даражада қаттиқ таъсирланса, оёқ букиш рефлексиди келиб чиқади, қашиниш рефлексиди эса букиш рефлексига йўл беради. Бу иккала рефлекснинг умумий охирги йўли бор (бу йўл букувчи мускулларни иннервациялайдиган мотонейронлардан иборат), лекин уларнинг афферент ва оралик нейронлари ҳар хил; муҳофааланиш маркази кўзғалганда қашиниш рефлексиди қатнашувчи оралик нейронлар тормозланади. Бундан англашиладики, антагонист рефлексларда афферент импульсларнинг умумий охирги йўл учун ўзаро «кураши» реципрок тормозланиш механизмига биноан юзага чиқади, реципрок тормозланиш эса умумий охирги йўлни ёт афферент таъсирлардан гуё муҳофаза қилиб туради.

Антагонист рефлекслар ўртасидаги «кураш» натижаси берилган таъсиротларнинг кучига ва нерв марказларининг функционал ҳолатига боғлиқ. Физиология жиҳатдан алоҳида муҳим роль ўйнайдиган баъзи таъсиротлар — оғриқ, очлиқ, жинсий актни юзага чиқарадиган таъсиротлар реакцияларни осонроқ вужудга келтириб, устун бўлиб чиқади.

## Доминанта принципи

*Доминанта принципини* А. А. Ухтомский нерв марказларининг асосий иш принципи деб таърифлаган эди. Унинг фикрича, организм яшайдиган табиий шароитда нерв системасининг яхлит бир бутун бўлиб ишлаши учун доминант, яъни устун кўзғалиш ўчоқларининг борлиги характерлидир, бу кўзғалиш ўчоқлари бошқа ҳамма нерв

марказларининг ишини ўзгартиради ва гўё ўзига бўйсундиради.

А. А. Ухтомский турли ҳаёт шароитида ҳайвонлар ва одамнинг феъл-атворидаги ўзгаришларни кузатиш натижасида ва экспериментларга асосланиб, шундай хулосага келган эди.

Экспериментда аниқланган доминантлардан иккита мисол келтирайлик: дефекация актидан илгари ҳайвон катта яримшарлар пўстлогининг ҳаракатлантирувчи нуқталарига таъсир этилса (бу нуқталар қўзғалганда олдинги оёқ букилади) бу шароитда оёқ қимирламайди, бунинг ўрнига дефекация тезлашади ва кучаяди. Мушуккатта яримшарлари пўстлогининг шу нуқталари овқат ютиш рефлекси вақтида таъсирланса, шу рефлекс кучаяди, лекин оёқ букилмайди.

Бу фактлар кўрсатадики, дефекация ва овқат ютиш марказларининг рефлекс йўли билан қўзғалиши марказ ичидаги муносабатларни тубдан ўзгартириб юборади. Орқа миянинг мотонейронлари (уларга катта яримшарлар пўстлогидан импульслар келади) тормозланган бўлиб чиқади, аynи вақтда овқат ютиш марказларидаги ҳужайралар қўзғалувчанлиги шу қадар ошадики, улар ўзлари учун ёт қўзғалишга жавоб қайтара бошлайди.

Нерв марказининг қўзғалувчанлигини оширадиган химиявий моддаларни шу марказга бевосита таъсир эттириш йўли билан шунга ўхшаш натижани олиш мумкин. Масалан, кичкина қоғоз парчасини стрихнин эритмасига ҳўллаб, бақадаги қашиниш рефлексининг орқа миядаги марказларига тегизилса, тормозловчи синапсларнинг блокада қилиниши натижасида ўша марказлар қўзғалувчанлиги ошади, шу сабабли гавда юқори қисмларининг хилма-хил таъсирланиши одатда ҳеч қачон артиш рефлексини юзага чиқармагани ҳолда энди бир неча вақтгача шу рефлексни юзага чиқарадиган бўлиб қолади, нормал шароитда юзага чиқарадиган реакцияларини энди вужудга келтирмайди.

Стрихнинни (И. С. Беритов ва бошқалар) ёки ўзгармас ток анодини (В. С. Русинов) ҳаракатлантирувчи бирон марказга қўйиб, катта яримшарлар пўстлогидида ҳам шундай доминант қўзғалиш ўчоғини сунъий йўл билан вужудга келтириш мумкин.

Ҳайвонлар ва одам яшайдиган табиий шароитда доминанта рефлексларнинг катта системаларини ўз ичига олади, овқат, жинсий, мудофааланиш ва бошқа доминанталар шу тарика келиб чиқади.

Доминантага ўхшайдиган ҳодисалар клиника практикасида ҳам учрайди. Масалан, нерв стволлари шикастланганда ярадор қўл-оёқ баъзан ачишиб оғрийди (каузальгия), бу оғриқ турли ёт таъсиротларда, масалан, баданнинг ҳар қандай жойига текканда, қаттиқ товушда ва шу кабиларда кучаяди.

А. А. Ухтомскийнинг маълумотларига кўра, доминант қўзғалиш ўчоғи қуйидаги асосий хоссалари билан характерланади: 1) *ошган қўзғалувчанлик*; 2) *қўзғалишнинг турғунлиги*; 3) *қўзғалишларни қўйиш қобилияти*; 4) *инерция*, яъни стимул тамом бўлгач қўзғалишни узоқ ушлаб туриш қобилияти.

Бирор марказда доминант қўзғалиш ўчоғи вужудга келганда ҳамиша бошқа нерв марказлари бир қадар реципрок тормозланади.

Доминанта шаклланишининг конкрет механизми ҳозирча тўла аниқлангани йўқ. Марказий нерв системасидаги ҳар қандай қўзғалиш жуда кенг, амалда чексиз иррадиацияга мойил бўлмаганда доминанта келиб чиқа олмаган бўлур эди. Бу ўзи-ўзидан равшан. Аммо нормал шароитда, яъни тормозловчи механизмлар бекам-қўст ишлаб турганда турли рефлекс марказларни мустақил равишда активлик ҳолатига келтир-моқ учун иррадиацияланувчи қўзғалиш, афтидан камлик қилса керак (яъни у қўзғалган синапсларнинг фақат озгина қисмини ўз ичига олади). Бирор марказнинг қўзғалувчанлиги ошгандагина иррадиацияланувчи қўзғалиш шу марказ учун бўсага қўзғалиш бўлиб қолади ва у амалга оширадиган рефлексларни вужудга келтира ёки кучайтира олади.

Ҳозирги вақтда марказий нерв системасида қўзғалишнинг шунга ўхшаш кенг ирра-диациясида бош миянинг ретикуляр формацияси муҳим роль ўйнайди, деб фараз қилинмоқда.

Рефлектор дугалар — нерв импульсларини ўтказадиган, бир-биридан яккаланган йўллардир ва нерв марказлари ўртасидаги координацион муносабатлар стабил (барқарор) деган

тасаввурлар классик физиологияда ҳукм сурган эди, доминанта ҳодисаларининг кашф этилиши бу тасаввурлар шартли эканлигини кўрсатиб берди. Нейронлар ўртасида сон-саноксиз контактлар борлиги ва оралиқ контакт нейронлар системаси мавжудлиги туфайли бутун нерв системаси ўз фаолиятининг ҳар қандай пайтида бир бутун яхлит бўлиб ишлашини ҳозир исбот этилган деса бўлади. Нерв марказлари ўртасидаги координацион муносабатлар уларга келувчи афферент импульслар таъсирида ўзгариши мумкин.

### **Нерв марказларининг пластиклиги.**

#### **Компенсатор мосланишлар**

Нерв марказларининг мосланувчанлиги ва функционал аҳамиятининг ўзгарувчанлигини А. Бете *пластиклик* деб атади.

Нерв марказларининг пластиклиги нерв системасидаги турли операцияларда, жумладан нерв стволларини кесишма тикиш тажрибаларида жуда яққол кўринади. Ҳар хил иккита нерв стволи қирқилиб, биттасининг марказий учи иккинчисининг периферик учига тикиб қўйилади. Нерв толаларининг қирқилиши натижасида уларнинг периферик учлари дегенерацияланади, лекин кейин регенерация рўй беради: нервнинг марказий учидан периферияга нерв толалари ўсиб чиқади, қирқилган нервнинг периферик учи илгари қайси органга борган бўлса, ўша органда янги нерв толаларидан яна нерв охирлари вужудга келади. Айни вақтда периферияда янгидан ҳосил бўладиган нерв охирлари шу нерв толаси учун эмас, балки нерв стволи ўсиб кирадиган орган учун специфик бўлади. Масалан, скелет мускулининг нерви билан бирлашган ва шу мускул ичига ўсиб кирадиган сайёр (адашган) нерв, ҳар қандай ҳаракатлантирувчи нерв каби, охирги пластинкалар чиқаради, симпатик нерв стволига ўсиб кирганда эса симпатик нерв учун характерли нерв охирларини ҳосил қилади.

Нервлар шу тариқа улангач маълум вақт (одатда бир неча ой) дан кейин нерв марказлари қайта тузилиб, илгари ўзларига хос бўлмаган янги функцияларни касб этади.

Масалан, тил мускулларини иннервациялайдиган тил ости нервининг марказий учи диафрагма нервининг периферик учига улангач тил ости нервининг ядросидаги нерв хужайралари диафрагмага импульсларнинг ритмик разрядларини юборадиган бўлиб қолади, шунинг натижасида диафрагманинг нафас функциялари тикланади. Бошқача айтганда, бу нерв хужайралари функционал жиҳатдан нафас марказининг таркибига киради. П. Қ. Анохин адашган нервни олдинги оёқнинг нерв стволларига киритиб улаганда ит оёғининг ҳаракатлари ва сезувчанлиги тикланганини кузатган.

Медицина кўрсатмалари бўлганда, масалан юз нерви фалаж бўлганда функционал аҳамияти ҳар хил нервлар одамда ҳам операция қилиб уланган. Айни вақтда фалаж бўлган юз нервининг периферик учи қўш-ни нервлардан биронтасининг марказий учига киритиб уланган.

Операция натижасида юз мускулларининг нормал иннервацияси тикланган.

Бузилган функция марказий нерв системасининг айрим қисмлари емирилгач ёки олиб ташлангач ҳам тикланади (*компенсация*) Масалан, мияча батамом ёки қисман олиб ташлангач, бош миянинг айрим қисмлари олиб ташлангач ёки лабиринтлар емирилгач ҳайвонларнинг дастлабки вақтда жуда ҳам издан чиққан ҳаракатлари нерв марказларининг пластиклиги туфайли бир қадар вақтдан кейин маълум даражада тикланиши мумкин. Одатда, бундай тикланиш учун кўп ойлар керак.

Юксак даражадаги ҳайвонлар ва одамда нерв марказларининг шикастланишга ва функционал қайта тузилишга компенсатор мосланиш ҳодисаларида шартли рефлексор



алоқалар органи — бош мия катта яримпарлари пўстлоғининг ғоят катта аҳамияти бор. Хайвон операция қилишиб, оёғининг ҳар хил нервлари улангач ёки оёқлари кесиб ташлангач, ки мияча олиб ташлангач шикастланишга мослашиб ҳаракат функциялари тикланган даврда бош мия ярим шарларининг пўстлоғи олиб ташланса, илгари қилинган операция учун характерли ҳодиса — ҳаракатларнинг бузилиши яна намоён бўлишини Э. А. Асратян кўрсатиб берди. Марказий нерв системасининг энг ёш ва мукамал бўлими — катта ярим шарлар пўстлоғи, афтидан, максимал даражада пластик орган бўлиб, шикастланишдан кейинги янги шароитга, янги функционал шароитга бошқа ҳамма бўлимларнинг мосланишини таъминлайди.

### **Нерв системасининг трофик функцияси**

Нерв системасининг трофик функцияси тўқима ва органлардаги моддалар алмашинувини, шу тўқима ва органларнинг озиқланишини бошқаришида намоён бўлади.

Нерв системасининг трофик функцияси ҳақидаги дастлабки маълумотлар нервларни қирқиб қўйиш тажрибаларининг натижаларига асосланган эди, нервлари қирқиб қўйилган тўқималар функцияси турли даражада бузилиб қоларди. Бу фактлар беморларнинг нервлари ва нерв марказлари зарарланганда баъзан тери, суяклар ва ички органларда рўй берадиган патологик ўзгаришлари клиникада кўп кузатиш натижаларига тўла мос келади (187-расм). Патологларнинг маълумотлари билан бир қаторда нормал организмни текширувчи физиологлар ҳам нерв системасининг трофик функцияси ҳақида маълумотлар тўплашди.

Масалан, сўлак безининг симпатик нервлари таъсирланганда органик моддаларга бой ёпишқоқ,



187-расм. Қуимич нерви шикастлангандан кейин оёқ панжасининг бош бармоғида пайдо буладиган трофик яра.

куюқ сулак чиқишини Р. Геиденгайн аниқлади ва симпатик нерв толалари сўлак беzi хўжайраларининг озиқланишини (трофикасини) идора этганлиги учун шундай бўлади, деб изоҳлади.

Нерв истемасининг трофик функцияси ҳақидаги таълимотни И. П. Павлов ривожлантирган. У юрак мускулининг қисқаришларини кучайтирадиган ва сусайтирадиган нервларни кашф этиб, шу соҳадаги тасаввурларга асос солди. Бу нервлар юрак мускулидаги моддалар алмашинувига ва юрак мускулининг асосий физиологик хоссаларига таъсир этиб, унинг қисқаришини кучайтиради ва сусайтиради деб тушунтирди. Кейинчалик И. П. Павлов юракгина эмас, бошқа ҳамма орган ва тўқималарнинг ҳам «ҳаёт химизми»га таъсир этадиган трофик нервлари борлигига амин бўлди. Бу нервлар трофик рефлексларнинг эффектор йўллари бўлиб, импульсларни периферик органларга ўтказди.

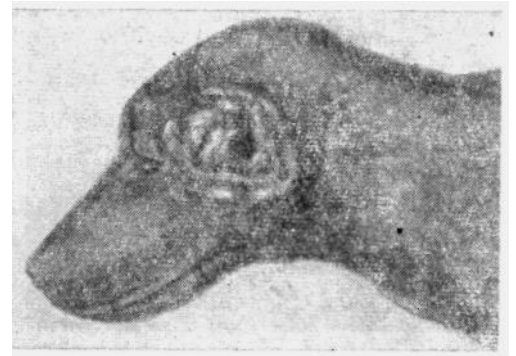
Трофик нервлар моддалар алмашинувига таъсир этиб, шу билан тўқималарнинг асосий физиологик хоссалари: кўзгалувчанлиги, ўтказувчанлиги, иш қобилиятини ўзгартиради.

Тажрибалар нерв системасининг трофик таъсир кўрсатишидан гувоҳлик беради. Бу тажрибаларда симпатик нервларга таъсир этиш мускулдаги оксидланиш-қайтарилиш процессларига, тўқималарнинг нафас олишига, мускул тўқимасининг физик-химиявий, жумладан эластик ёпишқоқлик хоссаларига, ферментатив активлигига ва мускул қисқаришининг химиявий динамикасида ғоят муҳим роль ўйнайдиган аденозинтрифосфат кислотанинг алмашинувига таъсир этади.

Тўқималарга трофик таъсир кўрсатишда афферент нерв толалари ҳам муҳим роль ўйнайди.

Учлик нервни қирқиб қўйиш ёки Гассер тугунини емириш тажрибалари (ўсиқлари учлик нервни ҳосил қиладиган рецептор нейронларнинг таналари ўша тугунда бўлади) шу тўғрида равшан гувоҳлик беради. Бундай тажрибалар натижасида кўзнинг денервация қилинган шох пардаси яраланиб қолади.

А. В. Лебединскийнинг тадқиқотларига қараганда, учлик нерв қирқиб қўйилгач шох парданинг яраланиш сабаби шуки, регенерация процесси бузилади, бу эса ҳужайралар митотик активлигининг тормозланишига боғлиқ, шунинг оқибатида ҳужайраларнинг доимо емирилиши янги ҳужайра



188-расм. Ит калласининг асосидаги турк эгарига шиша шарча қўйилгандан кейин лунч туқималарининг трофик яралари.

ҳосил булиши билан қопланмайди. Тўқима денервация қилинган дарҳол митотик активликнинг тормозланиши ҳужайралардаги моддалар алмашинувининг чуқур ўзгаришига, жумладан нуклеин бирикмаларнинг парчаланишига асосланганлигини гистохимиявий тадқиқотлар кўрсатиб берди. Рецептор нейронларнинг трофик таъсир этиш механизмлари ҳозирча равшан эмас, рецепторлар соҳасида ишланиб чиқадиган қандайдир биологик актив моддалар мавжуд бўлса керак, деб фараз қилишади.

Нерв системасининг трофик ролини ва трофик рефлекслар мавжудлигини А. Д. Сперанскийнинг кўпдан-кўп тадқиқотлари яққол кўрсатиб берди. Қўймич нерви қирқилиб, унинг марказий бўлагига таъсирловчи моддалар, масалан, ўт (сафро) ёки кучсиз формалин эритмаси киритилса, тегишли оёқдагина эмас, балки кўпинча, баданнинг зарарланган нервдан иннервация олмайдиган узоқ бўлакларида, масалан, меъда ва ичакда ҳам узоқ тузалмайдиган яралар пайдо бўлишини ва тўқималар гангренага ўхшаш парчаланишини А. Д. Сперанский кўрсатиб берди.

Нерв системасининг организмга трофик таъсир кўрсатишида марказий нерв системасининг ҳар бир бўлими қатнашади, лекин гипоталамус ва бош мия катта яримшарлари пўстлоғи алоҳида муҳим роль ўйнайди. Моддалар алмашинувини бошқарадиган марказлар гипоталамусда бўладц.

А. Д. Сперанскийнинг кўпгина тажрибалари гипоталамуснинг ролини яққол кўрсатади. Масалан, калладаги асосий суякнинг турк эгарига нўхатдай шиша шарча қўйиб, оралиқ мия ядролари (гипоталамус) узоқ таъсирланса, терида ва меъда-ичак йўлида оғир трофик яралар пайдо бўлади (188-расм).

Гипоталамуси зарарланган беморларни клиникада кузатиш тажриба маълумотларини тасдиқлайди ва айни вақтда тўқималардаги моддалар алмашинуви бузилишини (*дистрофия*) ва тўқималар билан органлар структураси бузилишини кўрсатади.

Бош мия катта яримшарлари пўстлоғи олиб ташланган ҳайвонларда ҳам трофик функция бузилади (Э. А. Асратян ва бошқалар). Тўқималар трофикасида катта яримшарлар пўстлоғининг аҳамияти борлигини М. К Петрова кўрсатиб берди. М. К- Петрова ҳайвон олий нерв фаолиятини атайлаб қийин шароитга қўйган ва бунда трофик функция бузилганини қайд қилган эди.

## 14 ТАЪСИРОТЛАР РЕЦЕПЦИЯСИ

### УМУМИЙ ҚИСМ

Марказий нерв системаси таъсиротларни қабул қилишга ихтисос лашган *рецепция органларидан* ташқи олам ва организмнинг ички ҳолати ҳақида ахборот (информация) олиб туради. Кўпгина рецепция органларини *сезги органлари* деб аташади, чунки бу органларнинг таъсирланиши ва улардан импульслар келиши туфайли бош мия катта яримшарларида сезгилар, идроклар, тасаввурлар, яъни ташқи олам ҳиссий инъикосининг турли формалари юзага чиқади.

Рецепция органлари ахборот етказиб бериши туфайлигина оддий рефлекслар, шунингдек, хулқ-атворнинг ҳар хил актлари ва психик фаолият ҳам юзага чиқади. Бунини философлар ва физиологлар аллақачон кўрсатиб ўтишган. И. М. Сеченов «Бош мия рефлекслари» деган классик асарида «психик акт онгда ташқи, ҳиссий кўзғалишдан ташқари ҳозир бўла олмайди», деб ёзган эди.

Таъсиротларни қабул қиладиган нерв охирлари ёки ташқи муҳитдаги муайян ўзгаришларга реакция кўрсатадиган — ихтисослашган нерв ҳужайралари рецепторлар ҳисобланади.

Импульслар рецепторлардан афферент нерв толалари орқали марказий нерв системасига боради. Кўзғалиш бир рецептор нейрондан иккинчи, сўнгра учинчи нейронга ўтади (учинчи нейрон таламусда бўлади) ва бош мия катта яримшарлари пўстлоғига етиб боради. Бу нейронлар занжирининг ҳамма звенолари қабул қилинган таъсиротларни анализ қилишда қатнашади. Анализнинг олий формалари катта яримшарлар пўстлоғида юзага чиқади.

Таъсиротларни қабул қилишда ва кўзғалишларни ўтказишда қатнашадиган нейронларнинг бутун мажмуасини, шунингдек бош мия катта яримшарлари пўстлоғининг сенсор ҳужайраларини И. П. Павлов ягона система ҳисоблади ва уни «*анализатор*» деб атади. Рецепторлар — *а-лизаторнинг периферик звеносидир*. Афферент нейронлар ва ўтказувчи йўллар *анализаторнинг ўтказувчи бўлимини* ташкил этади. Катта яримшарлар пўстлоғининг рецепторлардан кўзғалишни қабул қиладиган қисмлари *анализаторларнинг марказий охирлари* ҳисобланади.

Морфологик дифференциалланиши ва физиологик ихтисосланганлиги жиҳатидан фарқ қиладиган кўпгина рецептор аппаратлар бор.

Бу бобда проф. Н. К. В е р е ш ч а г и н ёзган текстдан қисман фойдаланилди.

Рецепторларнинг *морфологик дифференциалланиши* структура тафовутида ва рецепторлардан кўпчилигининг ихтисослашган кўп ҳужайрали органлар — рецепция органларида эканлигида намоён бўлади. Рецепция органлари таъсиротларни рецептор ҳужайраларга ёки нерв охирларига ўтказишга мослашгандир. *Рецепторларнинг ихтисослашганлиги* шунда кўринадики, биринчидан, улар таъсиротларнинг муайян тури — ёруғлик, товуш, химиявий, механик, иссиқ, совуқ ва шунга ўхшаш таъсиротларни қабул қилишга мослашган, иккинчидан, улар жуда юксак даражада кўзгалувчан бўлади, яъни минимал микдордаги ташқи таъсирот энергияси билан кўзгала олади.

### Рецепция органларининг классификацияси

Рецепторлар ички ва ташқи рецепторлар деб иккита катта гурпуага бўлинади. Ички

рецепторлар — *интерорецепторлар* — юборадиган импульслар ички оргаиларнинг ҳолати ҳақида (*висцерорецепторлар*) ва гавда ҳамда ундаги айрим қисмларнинг фазодаги вазияти, ҳаракати тўғрисида (*вестибулорецепторлар ва проприорецепторлар*) сигнал бериб туради. Ташки рецепторлар — *экстерорецепторлар* — ташки оламдаги нарса ва ҳодисаларнинг хоссалари, уларнинг организмга таъсири тўғрисида сигнал бериб туради.

Рецепторлар таъсирловчиларнинг физик табиатига яраша классификация қилиниши мумкин. Рецепторлар шу тарика қайси таъсирловчиларга кўпроқ сезгир бўлса, ўша таъсирловчилар турига қараб қуйидаги турларга ажратилади: *фонорецепторлар, фоторецепторлар, механорецепторлар, терморецепторлар, хеморецепторлар, барорецепторлар*.

Бундан ташқари, рецепция органлари таъсирланганда келиб чиқадиган сезгилар характерига қараб классификация қилиниши мумкин. Бу психофизиологик классификацияга мувофиқ, рецепция органлари: *кўрув, эшитув, ҳид билиш, там билиш, туйғу, иссиқ ва совуқни сезиш, гавда вазиятини билиш ва оғриқ сезиш органларига* бўлинади.

Баъзи рецепторлар организмдан анча олисдаги нарсалардан келувчи таъсиротларни қабул қила олади. Бундай рецепторлар *дистант* рецепторлар деб аталади. Уларга кўрув, эшитув, ҳид билув рецепторлари киради. Бошқа — *контакт* — рецепторлар фақат бевосита ўзига тегиб турган, яъни рецептор аппаратга яқин ётган нарсалардан келувчи таъсиротларни қабул қила олади.

### Рецепторларнинг қўзғалувчанлиги

Рецепторлар *адекват таъсиротларга*, яъни қайси таъсиротларни сезишга махсус мослашган бўлса, ўша таъсиротларга нисбатан жуда юксак даражада сезувчанлиги билан фарқ қилади. Қўзғалиш рўй бериши учун зарур бўлган минимал микдордаги энергияга, яъни таъсирот бўсағасига қараб рецепторларнинг қўзғалувчанлиги ҳақида фикр юритилади. Рецепторларнинг адекват таъсиротларга нисбатан қўзғалувчанлик бўсағаси жуда кичкина. Масалан, фоторецепторлар ёруғликнинг якка квантлари билан қўзғалиши мумкин. Кортий органининг тукли ҳужайралари товуш тебранишларининг  $1 \cdot 10^{-9} \frac{\text{эрг}}{\text{см}^2 \cdot \text{сек}}$  га тенг энергияси

таъсир этганда реакция кўрсатади. Шундай қилиб, бир қанча рецепция органларининг сезувчанлиги энг мукаммал замонавий физик асбоблар сезувчанлигига тенглаша олади.

Рецепторлар *ноадекват таъсирловчилар* таъсирида ҳам қўзғалиши мумкин. Масалан, қўзга электр токи ёки механик куч (зарб) таъсир этганда ёруғлик сезгиси келиб чиқади («қўзим чакнаб кетди» деган ибора шундан олинган), шу таъсирловчилар қулоққа таъсир этганда товуш сезгиси пайдо бўлади («қулоғим шанғиллаб кетди»). Лекин ноадекват таъсирловчилар таъсир этганда рецепторлар қўзғалувчанлиги кўп марта камроқ бўлиб чиқади ва масалан, қўзга механик куч таъсир этганда ёруғлик сезилиши учун унинг кучи адекват таъсирловчи кучига нисбатан миллиард-миллиард марта ортиқроқ бўлиши керак.

Рецепторлар қўзғалувчанлиги доимо бир хилда турмайди. У бевосита рецепторлар ҳолати ўзгарганда, шунингдек марказий нерв системасидан (бош мия пўстлоғи ва ретикуляр формациядан) келувчи импульслар таъсирида ҳам ўзгариши мумкин, булар рецепторларнинг сезувчанлик даражасини («созланишини») ўзгартиради.

### Рецепторларнинг қўзғалиш механизми

Рецепторлар таъсирланганда уларда нерв импульслари келиб чиқади, яъни рецепторлар гўё таъсиротни қўзғалишга айлантиради (трансформация). Шунга асосланиб, рецепторларни кўпинча техникада ишлатиладиган ўзгартирувчи датчикларга ўхшатишади. Датчикларга ташқи куч таъсир этганда электр токи ёки кучланиш вужудга келади ёки уларнинг электр характеристикалари ўзгаради. Бу ғоят шартли ўхшатишдир. Ўзгартирувчи датчиклар уларга таъсир этувчи энергиядан фойдаланиб ишлайди, бундай датчикларда рўй берувчи

процессларга карама-қарши ўларок, рецепторларда таъсирот энергияси кўзғалиш процессига айланади, бунинг учун рецепторларга ташқи энергия берилмайди, балки рецепторлар ўзидаги моддалар алмашинуvidан энергия олади. Рецепторларда кўзғалишнинг вужудга келиш механизми анчагина мураккаб.

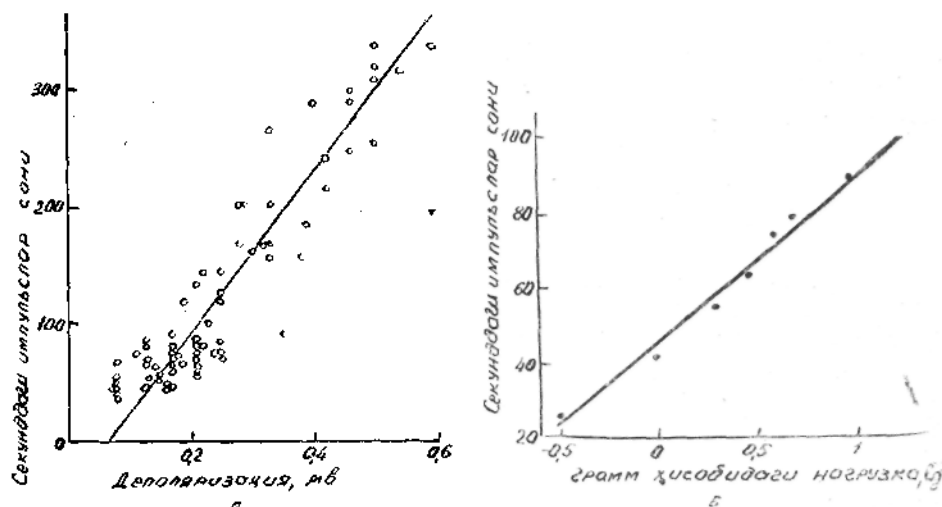
Ташқи стимул рецепторга таъсир этиб, унинг ташқи мембранасини деполяризациялайди. Хоссалари билан локал жавобга ўхшайдиган бу деполяризацияни *рецептор потенциали* ёки *генератор потенци-ли* деб юритишади. Рецептор потенциали «бор ёки йўқ» қонунига бўйсунмайди, балки таъсироткучига боғлиқ бўлиб, кетма-кет тез келувчи таъсиротлар қўлланилганда қўшила олади ва нерв толаси бўйлаб тарқалмайди.

Рецептор потенциалининг фарқ қилувчи хусусиятларидан бири шуки, у узок давом этади: баъзи рецепторларда потенциал неча минутлаб (стимул таъсир этиб турган вақт мобайнида) ўзгармай тураверади; каротид синуснинг прессорецепторларида (улар артериал босимнинг кўтарилишидан таъсирланади) бир неча соат давом этувчи рецептор потенциаллари қайд қилинган. Мембрана деполяризациясининг бунчалик узок давом этиши модда алмашинуvi натижасида бўшаб чиқадиган энергиянинг сарф қилинишига боғлиқ; модомики шундай экан, ҳужайра ичидаги оксидлакиш процессларини бузадиган процесслар таъсирида рецептор потенциаллари йўқолиб кетади.

Рецептор таъсирланиб, унда ацетилхолин бўшаб чиқиши натижасида рецептор потенциали пайдо бўлади: ацетилхолин мембрананинг ион ўтказувчанлигини ўзгартириб, унинг деполяризацияланишига сабаб бўлади, деган маълумотлар бор. Рецепторлар жойлашган соҳага ацетилхолин киритилганда ҳам шундай натижа олинган.

Фоторецепторларда генератор потенциалининг вужудга келиши кўрув пурпурининг парчаланиш реакциясига боғлиқ. Бир қанча рецепторларда ташқи мембранага таъсиротлар бевосита (оралиқ химиявий звенодан ташқари) келиб мембрана хоссалари ўзгариши сабабли рецептор потенциали пайдо бўлиши мумкин.

Рецептор потенциали муайян — *критик* — миқдорга етгач рецептор билан боғланган нерв толасида афферент импульслар разрядини вужудга келтиради. Бу разряд рецепторга яқин турган биринчи Ранвье бўғилмасида пайдо бўлади. Рецепторлар сезувчанлигини йўқ қилиб ташлайдиган новокаин рецептор потенциалига таъсир этмайди-ю, лекин нерв толаларида афферент импульслар разрядининг вужудга келишини тўхтатади.



189-расм. Бақа мускул дугининг рецептори мембранасидаги деполяризация билан импульслар частотаси ўртасидаги нисбат (Б. Катцдан) (А) ва мускул дугидаги импульслар частотаси билан мускулга таъсир этувчи юк логарифми ўртасидаги нисбат (Меттьюсдан) (Б). Айрим тажрибаларнинг натижалари тўғаракчалар билан кўрсатилган.

Нерв толаларидаги афферент импульслар частотаси рецептор мембранасининг деполяризацияланиш миқдорига, яъни рефлексор потенциалининг миқдорига тўғри пропорционал эканлиги баъзи бир объектларда, масалан, бақа мускулининг дугларида ўтказилган тажрибаларда бевосита ўлчаб аниқланган (189-расм, А). Шу билан бирга нерв

толасидаги афферент разрядлар частотаси таъсирот кучининг логарифмига пропорционалдир (189-расм, Б).

Бу фактларни таққослаш шуни кўрсатадики, таъсирот кучи билан рецептор потенциалининг микдори ўртасида тўғри пропорционаллик эмас, балки логарифмик боғланиш бор. Бу электрофизиологик кузатишлар Вебер қонунининг Г. Фехнер таклиф этган математик ифодасига мос келади.

### Вебер — Фехнер қонуни

Таъсиротнинг ўсиши сезиларли даражада бўлиши учун у илгариги таъсиротдан муайян қисмича ортиқроқ бўлиши керак, деган қонунни 1834 йилда Э. Вебер таърифлаб берди. Вебер ўз тажрибаларида қўл терисига муайян вазнли юк қўйди. Илгари таъсир этган юкнинг вазнидан муайян микдорда ортиқ бўлган қўшимча юк қўйилгандагина босим сезгиси кучаяди. Масалан, одам қўл терисини 100 г вазнли қадок тош босиб турса, шу босим сезгисини кучайтириш учун 3 г вазнли қадок тош қўшиш керак. Терини 200 г вазнли қадок тош босаётган бўлса, босим ошганлигининг минимал сезгиси келиб чиқиши учун 6 г вазнли қадок тош қўшиш керак, терига 600 г вазнли қадок тош таъсир этаётган бўлса, 18 г юк қўшилади.

Вебер аниқлаган боғланишни қуйидаги тенглама билан ифодалаш мумкин:

$$\frac{\Delta I}{I} = K,$$

бу ерда  $I$  — таъсирот,  $\Delta I$  — таъсиротнинг ўсиши;  $K$  — доимий микдор. Таъсиротни кучайтириш билан сезгининг кучайиши ўртасидаги муносабатларни Вебер ва бошқа тадқиқотчилар эшитув, кўрув, мускул сезгиси ва бошқа рецепторларни текшириб исбот этишган. Айни вақтда Вебер қонуни фақат маълум даражада тўғри эканлиги кўрсатиб берилди: ҳаддан ташқари кучли ва ҳаддан ташқари кучсиз таъсирловчилар қўлланилганда  $K$  микдор ўзгаради. Рецептор аппаратнинг ҳолати, жумладан адаптацияси (мосланиши) ўзгарганда ҳам  $K$  микдор ўзгаради.

Г. Фехнер сезги таъсирот кучига боғлиқ эканлигини қўшимча текшириб ва олинган маълумотларни математик анализ қилиб, Вебер қонунини бир оз бошқачароқ ифодаладиган ушбу формулани чиқарди:

$$S = a \log R + b,$$

бу ерда:  $S$  — сезги микдори,  $R$  — таъсирот микдори,  $a$  ва  $b$  доимий микдорлар. Шундай қилиб, Фехнер формуласига мувофиқ, сезги таъсирот кучининг логарифмига пропорционал равишда ошиб боради.

### Рецепторлар адаптацияси

*Адаптация*, яъни таъсирот кучига мослашиш деярли барча рецепторларнинг умумий хоссасидир. Адаптация доимо таъсир этиб турган таъсирловчига нисбатан сезгирликнинг камайишида намоён бўлади. Доимий таъсирловчи — ҳид, шовқин, кийим-бош босими ва шунга ўхшашлар таъсирига «ўрганиб қолиш» адаптациянинг субъектив намоён бўлишидир. Тамаки чекилган бинога кирганда одам тамаки ҳидини дарров сезади, лекин шу бинода бир неча минут тургач тамаки ҳидини сезмайдиган бўлиб қолади. Худди шунингдек, одам кийимнинг босимини ёки ўрганиш бўлиб қолган шовқинни «сезмайди». Одам қоронғи бинодан ташқарига чиққач равшан офтобда кўзи «жимиллашиб» кетади, аммо бир неча

вақтдан кейин кўз ёруғлик таъсирига мослашиб, аввалгидай кўрадиган бўлиб қолади. Адаптацияда генератор потенциалининг миқдори ва афферент нерв орқали ўтувчи импульслар частотаси камайди. Тери рецепторларидан бошланган афферент толаларнинг электр активлигини қайд этган Э. Эдриан тажрибалари шуни кўрсатиб берди. Терига игна учи билан таъсир этилганда афферент толаларда нерв импульсларининг пайдо бўлиши 190-расмда кўрсатилган. Рецепторларга таъсир этаётган таъсирловчининг кучи ўзгармаслигига қарамай, афферент толалардаги импульслар частотасининг секин-аста камайиб бориши ўша расмдан кўриниб турибди.

Деярли барча рецепторларда бир қадар адаптация қобиляти бор. Вестибулорецепторлар билан проприорецепторлар бундан мустаснодир.

Доимий таъсирловчининг таъсири тўхтаса, шу таъсирловчи таъсирида келиб чиққан адаптация секин-аста йўқолиб, рецепторлар сезувчанлиги ошади. Одам турган бинодаги тақир-туқир ва шовқин тўхтаган вақтда ички кулоқ рецепторларининг шу чокқача эшитилмаган товушларга сезгирлиги шу сабабли ошади. Одам ёруғ бинодан қоронғу жойга ўтганда кўз рецепторлари сезувчанлигининг ортиш сабаби ҳам шу (бу ҳодисани «қоронғи адаптацияси» деб аташ унчалик тўғри эмас).

### Нерв системасида информациянинг кодга солиниши

Рецепторларга таъсир этувчи таъсиротлар ташқи муҳитда ва орта низмининг ички ҳолатида рўй берадиган ўзгаришларнинг чексиз хилма-хиллиги ҳақида организмга информация берувчи манбалардир. Рецептор-олган ахборот сўнгра марказий нерв системасига ўтказилиб, бу ерда қайта ишланади ва анализ қилинади. Информация афферент нерв толалари орқали нерв импульслари оқими шаклида ўтади. Сезги органлари ҳоҳ товуш ёки ёруғлик, ҳоҳ химиявий ёки механик таъсирот, ҳоҳ иссиқ ёки совуқни сезмасин, булар тўғрисидаги ахборот марказий нерв системасига бир хил сигналлар шаклида етиб боради. Организм оладиган информация қандай қилиб нерв импульсларининг монотон бир хиллигига ўхшаб кўринадиган «кодга солинади», «шифрга олинади», деган савол туғилиши табиий. Электрофизиологиянинг муваффақиятлари, алоқа техникасининг ривожланиши ва информация назариясининг ишлаб чиқирилиши назарий жиҳатдан муҳим ва мароқли шу қизиқ масалани тушунишга яқинлаштиради.

Рецептордан бир афферент тола орқали марказий нерв системасига келадиган сигналларни электрофизиология нуктаи назаридан анализ қилиш шуни кўрсатадики, таъсиротлар тўғрисидаги информация импульсларнинг айрим группадари—«залплари» тариқасида берилади. Бир толадан ўтадиган айрим импульсларнинг амплитудаси ва узунлиги бир хил, залпдаги импульсларнинг частотаси ва сони эса ҳар хил бўлиши мумкин. Бундан англашиладики, ҳар бир кичик вақт интервали мобайнида нерв толаси импульсни ё ўтказди ё ўтказмайди, яъни у икки ҳолатдан бирида: қўзғалган ёки қўзғалмаган ҳолатда бўлади. Шунга асосланиб, импульслар нерв толаси орқали иккилик кодда: импульс бор — им-пульс йўқ деган кодда ўтказилади.

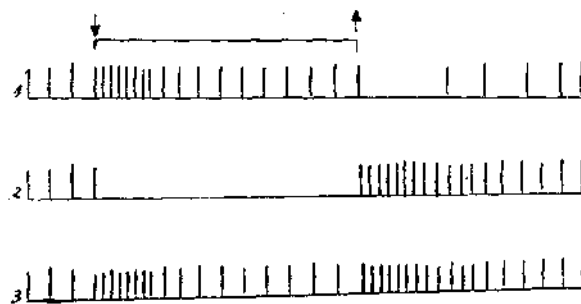
Ахборотнинг шартли форма кодга айлантирилиши *кодлаштириш (кодга солиш)* деб аталади. *Иккилик* код ноль ва бир рақамларининг турли комбинациялари шаклида электрон рақамли ҳисоблаш машинасига информация беришда қўлланилади. Бу код машинага турлитуман ҳодиса ва воқеалар ҳақида жуда кўп информация киритишга имкон, беради. Вақт бирлигида ўтказиш мумкин бўлган информация ҳажми *икки-лик бирликлар*, ёки *биталар* сенига боғлиқ.

Нерв толаси бир секундда нечта импульс ўтказа олишини билиб, ахборот ўтказувчи ҳар бир каналнинг сигимини ўлчаса бўлади. Нерв толаси секундига 100 импульсни гавдалантирса, ҳар бир 0,01 секундда ахборотнинг 1 иккилик бирлиги (1 импульс ва уни навбатдаги импульсдан ажратиб турувчи битта пауза) ўтишини билдиради; бинобарин, бу ҳолда бир нерв толаси 1 секундда 100 *бита* ахборот ўтказди. Залпдаги

импульслар группаси таъсирот характерига ва рецепторнинг хоссаларига қараб ҳар хил бўлади, шунини ҳисобга олиб, ҳатто бир нерв толаси ҳам рецепторга таъсир этган таъсирловчининг хоссаларини ажратишда катта имкониятга эга бўла олади.

Сигналлар характери периферик рецепторлардаёқ бир қадар ажратилади (фарқ қилинади), чунки улар фақат муайян сигналларни сезишга «созланган», бу сигналлар периферик рецепторлар учун адекват ҳисобланади ва периферик рецепторлар шу сигналларга нисбатан айниқса сезгир бўлади.

Баъзи сезги органларида, масалан, кўзда таъсиротга ва таъсиротнинг тўхташига турлича реакция кўрсатадиган рецепторлар бор (191-расм). Бир хил рецепторлар таъсиротнинг фақат бошида (таъсиротнинг қўшилишига реакция кўрсатувчи рецепторлар), иккинчи хил рецепторлар таъсиротнинг тўхташ пайтида (таъсиротнинг узилишига реакция кўрсатувчи рецепторлар), учинчи хил рецепторлар



191-расм. Курув нервнинг уч турли толасидаги фон импульсацияси ва ёругликка курсатадиган реакцияси. Ёруглик таъсирини бериш ватухтатиб куйиш стрелкалар билан белгиланади.

1-рецептор ёруглик таъсирининг берилишига реакциясини курсатади; 2—рецептор ёругликнинг тухтатилиши таъсирига реакциясини курсатади. 3-рецептор ёругликнинг берилишига ҳам, тухтатилишига ҳам курсатади.

таъсиротнинг бошида ҳам, охирида ҳам (таъсирловчининг «уланишига» ҳам, узилишига ҳам реакция кўрсатувчи рецепторлар) қўзғалади. Узлуксиз импульсация («фонимпульсацияси») манбаи бўлиб хизмат қиладиган рецепторлар бор, бу импульсация органларнинг ишга тайёргарлик ҳолати (тонуси) ва организм ҳолати ҳақида ахборот беради. Таъсирловчилар таъсир этиб турган пайтда ўша рецепторлар импульсацияни тезлаштириш ёки, аксинча, сийраклатиш ва тўхтатиш билан реакция кўрсата олади.

Сезги органларига таъсир этувчи таъсирловчининг кучига қараб озми-кўпми рецепторлар қўзғалиб, улардан импульслар озми-кўпми эфферент нерв толаларга ўтади. Бир сезги органи ёки рефлекснинг рецептив майдони доирасидаги турли рецепторлар қўзғалувчанлиги билан фарқ қилиши мумкин, шу сабабли кучсиз таъсиротда фақат кўпроқ қўзғалувчан рецепторлар қўзғалади; кучли таъсиротда эса қўзғалувчанлиги паст рецепторлар ҳам қўзғалади. Таъсиротларнинг қайси йиғиндиси таъсир кўрсатаётганига қараб, қўзғалган рецепторларнинг фазода ўрнашуви — топографияси, ҳар-хил бўлишини ҳам айтмоқ керак. Масалан, икки хил пейзаж кўздан кечириляётганда ёки икки хил музыка тингланаётганда рецепторларнинг турли группалари қўзғалади ва нерв импульсларининг частотаси ва сони билан фарқ қиладиган залплари турли афферент толалар орқали марказий нерв системасига келади. Бу импульслар турлича жойлашган бир талай нейронларни қўзғатиб, улар учун ғоятда кенг информация манбаи бўлиб қолади. Шу информациянинг қаммаси марказий нерв системасида ва унинг олий бўлими — катта яримшарлар пўстлоғида анализ қилинади.



## ОҒРИҚ РЕЦЕПЦИЯСИ

Оғриқ рецепторларининг бошқа ҳамма рецепторлардан фарқи шуки, қандай бўлмасин адекват таъсирловчиси йўқ. Ҳаддан ташқари кучли ҳар қандай таъсирот таъсирида оғриқ сезгиси ёки ноцицептив сезгилар келиб чиқиши мумкин. Ҳаддан ташқари кучли таъсиротлар тўқималарга шикаст етказгани учун уларнинг таъсирида келиб чиқадиган оғриқ сезгилари муҳим биологик аҳамиятга эгадир. Улар организмга хавф хатар ҳақида сигнал бериб, оғриққа сабаб бўлаётган таъсиротни бартараф қилиш мақсадида ҳимояланиш рефлексларини юзага чиқаради. Худди шунинг учун бундан 200 йилдан зиёд илгари француз философи Вольтер: «оғриқ ҳамма хавф-хатарларимиз ичида содиқ посбондир, оғриқ бизга: эҳтиёт бўлинг, ҳушёр бўлинг, ҳаётингизни сақланг» деб баралла ва узлуксиз таъкидлайди, деб ёзган эди.

Оғриқ сезгилари касалликнинг кўпинча дастлабки белгиларидан бири, баъзан эса бирдан-бир белгиси бўлади, врач шу белгига қараб диагноз қўяди, касалликнинг оғирлигини ва зарур даво чораларини аниқлайди. Аммо касалликнинг оғирлиги ҳамиша оғриқ сезгисининг интенсивлигига мос келавермайди. Кўпинча ички органларнинг жиддий касалликлари оғриқ сезгиси билан давом этмайди ва, аксинча, арзимас ва хавфсиз касалликларда кўпинча жуда қаттиқ оғриқ сезилиб, касалликнинг асосий сабаби ҳисобланади.

### Оғриқни сезувчи рецептор аппаратлар

Оғриқ қайси нерв структуралари билан сезилади, деган масала ҳали ҳал қилингани йўқ. Баъзи тадқиқотчиларнинг фикрича, оғриқ сезадиган махсус рецепторлар йўқ, чунки ҳар қандай рецепторлар ва нерв стволларининг ҳаддан ташқари таъсирланиши оғриқ сезгисига сабаб бўлади. Бошқа тадқиқотчиларнинг фикрича, оғритувчи таъсиротни «оғриқ» нерв толаларининг эркин охирлари сезади.

Қуйидаги фактлар иккинчи фикрнинг асосий далиллари ҳисобланади. 1. *Анальгезия* деган ҳолатда оғриқ сезилмайди, лекин тегиш сезгиси сақланади (ҳар қандай наркозда, шунингдек орқа миянинг баъзи касал-ликларида шундай ҳолат келиб чиқади), шундан кейин терининг қирқилиши тегиш ва босим сифатида сезилади-ю, лекин оғриқ бўлиб сезилмайди. 2. Терида махсус оғриқ нуқталари бор: терининг турли қисмларига жуда ингичка игна санчилса, игна санчилиши билан олдин тегиш сезилмай, дарров оғриқ сезиладиган нуқталарни топиш мумкин. Кўз шох иардасининг ўртасида туйғу нуқталари йўқ, лекин оғриқ нуқталари бор; кўз шох пардасининг ўртасида сезувчи нервларнинг фақат яланғоч шохчалари тармоқланади-ю, ҳеч қандай махсус туйғу таначалари йўқ. 3. Нерв қирқилиб улангач нерв толаларининг регенерация процессида аввало оғриқ сезувчанлик тикланади, фақат кейинчалик, анчагина вақт ўтгач, сезувчанликнинг бошқа турлари тикланади. Фақат оғриқ сезув-чанлик тикланганда терининг ҳар қандай таъсирланиши — унга тегиш, уни силаш, босиш кўпинча чидаб бўлмайдиган оғриқ сезгисини юзага келтиради. Сезувчанликнинг бошқа турлари (тактил, иссиқ, совуқ сезув-чанлик) тикланганда ҳаддан ташқари оғриқ сезгилари йўқолади ва оғ-риқ ҳисси одатдаги тусни олади. Нерв шикастлангандан кейин сезгиларнинг шундай изчил тикланиши шикастланган нерв стволлари ва рецепторларнинг регенерациясидаги муайян морфологик босқичларга мос келиши муҳимдир. Нерв толалари регенерациясининг турли босқичларида миелин пардасига эга бўлмай, эркин нерв охирлари (яланғоч ўқ цилиндрлар) дан иборат бўлади. Худди ана шу даврда ҳар қандай таъсирот оғриқ бўлиб сезилади. Миелин пардаси вужудга келиб, рецепторлар структураси тикланган сайин терининг одатдаги сезувчанлиги майдонга келади, ҳаддан ташқари оғриқ сезгилари эса йўқолиб кетади.

### Оғриқ импульсларини ўтказувчи толалар

Оғритувчи таъсиротларда нерв стволлари ва толаларининг афферент импульсациясини электрофизиологик методлар билан текшириш шуни кўрсатдики, оғриқ сезгисини юзага

чиқарадиган импульсларни икки типдаги афферент толалар ўтказди. Бу толалардан баъзилари А<sub>о</sub> груп-пасига мансуб, миелинли ингичка толалар бўлиб, қўзғалишни секундига 5—15 м тезлик билан ўтказди. Бошқалари — миелинсиз ингичка толалар С группасига мансуб бўлиб, қўзғалишни секундига 1—2 м тезлик билан ўтказди. Оғриқ импульсларининг турли тезлик билан тарқалишига, бинобарин, импульсларнинг марказий нерв системасига турли вақтда етиб боришига қараб, оғритувчи таъсиротлар гўё қўшалок сезгига сабаб бўлади — дастлаб оғриқ аниқ локализацияланган, лекин унча кучли бўлмаган бир лаҳзалик сезги бўлиб, кейин сидирға сирқиратувчи, субъектив равишда ғоятда нохуш, кучли оғриқ сезгиси билан алмашинади.

Бир вақтнинг ўзида жуда кўп афферент толаларда синхрон нерв разрядлари пайдо бўлганда оғриқ ҳисси келиб чиқади, деган тахмин бор. Бу тахмин нерв толаларининг регенерациясида ҳали миелин пардаси шаклланмаган вақтда тери рецепторларининг ҳар қандай таъсиротни оғритувчи таъсирот деб сезиш фактини тушунишга ёрдам беради. Миелин пардасининг йўқлиги бир йўла бир талай нерв толаларининг қўзғалиш процессига қўшилишини осонлаштиради.

### **Оғриқ рецепторларининг адаптацияси**

Оғриқ рецепторларининг адаптациясини қуйидаги тажрибада аниқлаш мумкин: терида игна санчилса-ю, у силжитилмаса, игна санчишдан келиб чиққан нерв импульслари ва оғриқ сезгиси тўхтайди. Игна қимир-латилиши билан яна нерв импульслари ва оғриқ сезгиси пайдо бўлади, чунки айна вақтда игна силжиб, адаптацияланмаган янги оғриқ рецепторлари таъсирланади (190-расм).

### **Оғриқ рефлекслари**

Оғритувчи таъсиротлар турли-туман рефлектор реакцияларга сабаб бўлади. Уларнинг характерли хусусияти шуки, рефлектор актнинг юзага чиқишида гавданинг кўп органлари иштирок этади.

Оғриқ рефлексларида мускул тонуси ортади, юрак уриши ва нафас олиш тезлашади, қон томирлари тораяди, артериал босим кўтарилади, сийдик ажралиши ва ҳазм шираларининг секрецияси камаяди, тер кўпроқ чиқади, ичакнинг ҳаракат фаолияти тормозланади, қонда қанд кўпаяди, гликоген кўпроқ парчаланади, қорачиклар тораяди ва бошқа бир қанча ходисалар рўй беради. Юқорида санаб ўтилган реакциялардан кўплари симпатик нерв системасининг қўзғалиши, буйрак усти безларидан адреналин ва гипофизнинг орқа бўлагидан гормонларнинг кўпроқ чиқиши оқибатида рўй беради. Кортикостероидлар секрецияси ҳам ошади. Оғриқ рефлексларининг юқорида санаб ўтилган ҳамма вегетатив компонентлари организм кучларини сафарбар этиш учун муҳим. Ҳаёт учун хавфли вазиятда тўқималар шикастланиб, оғриқ сезгиси келиб чиқаётган вақтда организм кучлари сафарбар этилиши керак.

### **Оғритувчи таъсиротлар локализациясини аниқлаш ва акс этган оғриқлар**

Одам тери сиртининг оғриқли (безиллаб турган) бўлакларини яхши билади. Шу билан бирга ички органларда оғриқ турганда оғритувчи таъсиротнинг жойини аниқлаш қобилияти кўпинча етарли равшан бўлмайди. Ички органларнинг касалликларида оғриқ касалланган жойда сезилмай, гавданинг бошқа қисмларида, масалан, тери юзасида сезилиши мумкин. Бундай оғриқларни *акс этган оғриқлар* дейишади.

Стенокардия тутган вақтда, яъни юракнинг тож томирлари қисилганда юрак устидагина эмас, кўпинча чап қўл ва чап куракда, бўйин ва бошнинг чап ярмида ҳам оғриқ сезилиши бунга мисол бўла олади. Акс этган ана шу оғриқ сезгилари юрак устидаги оғриққа нисбатан кучлироқ бўлиши мумкин. Бошқа ички органларнинг касалликларида ҳам терининг муайян нуқталарида акс этган оғриқлар кузатилади. Муайян ички орган зарарланганда терининг оғрийдиган бўлаги Захарьин—Гед зонаси деб аталади.

Тери таъсирланганда келиб чиқадиган оғриқ сезгиси мукамалроқ локализацияси билан таърифланади. Терининг оғриқ нуқталари билан бир вақтда тактил рецепторлар ҳам таъсирланиши (буларнинг локализациясини одам аниқ билади) шунга сабаб бўлса керак.

### **Қичик (кичишув)**

Тери рецепторлари таъсирланганда ўзига хос нохуш сезги — *қичик* пайдо бўлади, шу туфайли баданни қашиш рефлектор реакцияси рўй беради. Қичик сезишни эпидермис остидаги оғриқ рецепторларига боғлашади. Тактил сезувчанликдан маҳрум бўлиш кичикнинг йўқолиши билан давом этмайди, маҳаллий оғриқсизлантирувчи моддалар (масалан, кокаин) таъсирида оғриқ сезувчанликдан маҳрум бўлиш эса кичикни тўхтатади. Бу факт оғриқ рецепторларининг ролини кўрсатиб турибди.

Эпидермис остидаги эркин нерв охирлари миелинсиз ингичка нерв толалари билан боғланган, улар таъсирланиб кичикни юзага чиқарувчи рецепторлар ҳисобланади.

Қичикнинг келиб чиқишида рецепторларга таъсир этувчи баъзи химиявий бирикмаларнинг терида ҳосил бўлиши аҳамиятли. Баъзи тадқиқотчилар гистаминни шундай моддаларга қўшишади. Гистамин жуда озгина мукдорда тери остига киритилса, бадан каттик кичишади, айни вақтда капиллярлар кенгайиб, пайса тошади. Полипептидларни парчаловчи ферментлар — пептидазалардан баъзилари гистаминдан ҳам активрок. Уларни тери ичига жуда оз киритиш чидаб бўлмайдиган даражада кичикка сабаб бўлади. Бу моддалар специфик таъсир этади деб ҳисоблашади, чунки уларнинг таъсирида кичик пайдо бўлади-ю, капиллярлар кенгаймайди, яллиғланиш рўй бермайди, пайса тошмайди.

### **ВИСЦЕРОРЕЦЕПЦИЯ**

Ички органлар ва томирлар улардаги рецепторлар иштирокида рефлекс йўли билан идора этилади. Бу рецепторлар ички муҳитнинг энг нозик ўзгаришларини сезади ва афферент импульслар манбаи ҳисобланади, бу импульслар эса рефлектор реакцияларнинг юзага чиқишига сабаб бўлади.

И. М. Сеченовнинг ўзиёқ, бу рецепторларнинг аҳамияти бўлса керак деб кўрсатиб ўтган эди. Сеченов одамнинг хулқ-атвори ва психик ҳолатини идора этишда ички органлар сезувчанлигининг ролини таъкидлаб кўрсатган эди.

Ички органлар ва қон томирлардаги рецепторлар интерорецепторлардан бўлиб, *висцерорецепторлар* деб аталади. Улар организмда жуда кўп бўлади.

Висцерорецепторларни ҳайвонлар устидаги тажрибада текшириш учун уларга таъсир этилиб, келиб чиқадиган рефлектор реакциялар ўрганилади, афферент нерв толаларида ва марказий нерв системасида юзага чиқадиган биоэлектр потенциаллари қайд қилинади (ёзиб олинади).

Ички органларнинг рецепторларини ўрганиш учун В. Н. Черниговский ва ҳамкорларининг татбиқ этган методикаси муҳим аҳамиятга эгадир. Бу методикада марказий нерв системасига афферент ва эфферент нервлар орқали боғланиши зарарланмай яккаланган органлар перфузия қилинади. Ажратиб олинган томирларга баъзи моддалар киритиш, орган томирларидан ўтказиладиган Рингер-Локк эритмасининг температурасини ёки босимини ўзгартириш натижасида нафас олиш, қон айланиш ва бошқа функциялар рефлекс йўли билан ўзгаради. Бу тажрибаларда перфузияланувчи эритма умумий қон оқимида кўшилмаслиги ва шу тариқа унинг организмга гуморал таъсирини бартараф қилиш учун зарур чоралар кўрилади. Перфузияланувчи органга боровчи нервлар қирқиб қўйилгандан кейин текшириладиган реакциялар йўқолса, улар рефлекс йўли билан келиб чиқади, деб фикр юритишади.

Интерорецепцияни текшириш учун К. М. Биков ва ҳамкорлари ички органларнинг таъсирланишига жавобан шартли рефлекслар ҳосил қилиш методини татбиқ этди. К. М. Биков тажрибаларида висцерорецептив таъсирот қандай бўлмасин шартсиз таъсирот билан бирга давом этди ва шартли рефлекс сигнали бўлиб қолди. Бундай тажрибалар ички органлар мия катта яримшарлари пўстлоғи билан боғланганлигини исбот этди, Мия катта яримшарлари эса организм функцияларини бошқарувчи олий марказ ҳисобланади.

Ички органларнинг рецепторлари мураккаб ва нозик сезувчанликка эга эканлиги, жуда кўп таъсиротларга специфик реакция кўрсатиши шу методлар билан кўрсатиб берилди.

Баъзи висцерорецепторлар учун босим ўзгариши, иккинчи хил рецепторлар учун механик

таъсирот, учинчи хил рецепторлар учун орган-ларда модда алмашинуви натижасида ҳосил бўладиган ёки қонда айланиб юрадиган химиявий моддалар, тўртинчи хил рецепторлар учун температура ўзгаришлари адекват таъсирловчилар ҳисобланади. Ички органларда ва томирларда прессорецепторлар, механорецепторлар, хеморецепторлар ва терморецепторлар борлиги шундан англашилиб турибди.

Висцерорецепторларнинг физиологик роли асосан ички органларнинг ишлашини бошқаришдир; висцерорецептив импульслар туфайли органлар рефлекс йўли билан ўзаро боғланади. Бундай регуляция мисоллари аввалги бобларда организм айрим системаларининг физиологияси баён қилинганда келтирилган эди. Типик висцерорецептив реф-лексларга: нафас олиш актини ўзўзидан бошқарувчи Геринг ва Брейер рефлeksi, каротид синусдаги ва каротид таначадаги прессорецепторлар билан хеморецепторлардан бошланувчи рефлекслар, меъда ширасининг рефлекс йўли билан чиқиши, сийдик чиқариш ва дефекация рефлектор актлари, рефлекс йўли билан йўталиш, рефлекс йўли билан қусиш ва шу кабилар мисол бўла олади.

Баъзи висцерорецепторлар таъсирланганда муайян тарзда анланувчи сезгилар келиб чиқиши мумкин. Масалан, қовуқ ва тўғри ичак деворлари чўзилганда шу органлардаги висцерорецепторларнинг таъсирланиши натижасида сийги қисташ ва дефекацияга тааллуқли характерли сезгилар пайдо бўлади. Висцерорецептив импульслар бутун организм ҳолатини акс эттирувчи баъзи сезгиларнинг келиб чиқишида аҳамиятли; масалан, очлик ва чанқов сезгилари шундай.

Кўпгина ички органлар (юрак, жигар, буйрак, талок, бачадон ва бошқалар), шунингдек томирлардаги висцерорецепторларнинг таъсирланиши аксари англанидиган сезгиларни юзага чиқармайди. Аммо, баъзи патологик процессларда интерорецепторлардан келувчи импульслар марказий нерв системасига кенг ёйилиб, номуайян «қоронғи» сезгиларни келтириб чиқара олади. Бу сезгилар эса кўпинча кучли оғриқ билан давом этади.

Гавда бўшлиқларининг сероз пардалари рўй-рост сезувчанлиги билан фарқ қилади. Операцияда, жароҳатланишда, ёки яллиғланиш процессида шу сероз пардаларнинг таъсирланиши ғоят оғриқли бўлади.

Шартли рефлекслар ҳосил қилиш устидаги тажрибаларга асосланиб, висцерорецептив импульслар хулқ-атворнинг мураккаб актларида аҳамиятли деб айтиш мумкин. Ички органларнинг касалликларида шу органлар ҳолатининг ўзгариши билан бирга кўпинча беморнинг руҳияти, кайфияти ва хулқ-атвори ҳам ўзгариши юқорида айтилган импульсларнинг таъсири билан изоҳланади.

## ТАКТИЛ РЕЦЕПЦИЯ ВА ТЕМПЕРАТУРА РЕЦЕПЦИЯСИ

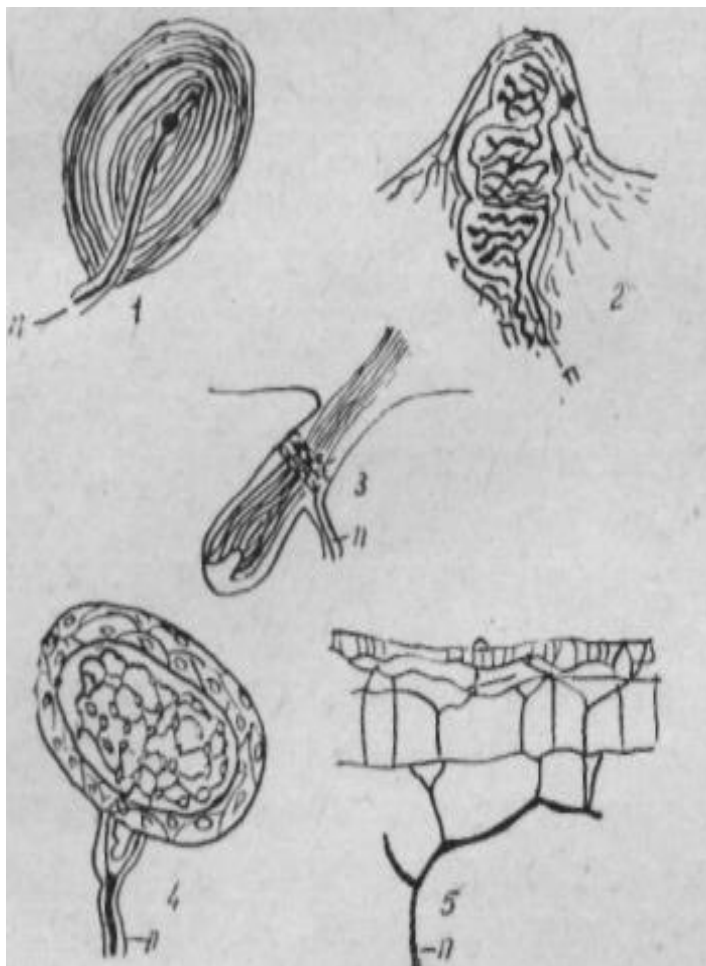
### Температура рецепцияси

Гавда температурасини бошқариш процесслари учун ташқи муҳит температураси ҳақидаги ахборот зарур. Теридаги, шунингдек кўзнинг шох пардаси ва шиллиқ пардалардаги *терморецепторлар* температурани сезади.

Терморецепторлар 2 гурппага бўлинади: 1) *совуқни сезувчи терморецепторлар* ва 2) *иссиқни сезувчи терморецепторлар*. Температура таъсиротини айнан қайси рецепторлар сезади, деган масала етарлича равшан эмас. Терининг совуқ ёки иссиқни кўпроқ сезадиган қисмларини гистологик методлар билан текширишга асосланиб, Руффини таначалари — иссиқни сезувчи рецепторлар, Краузе колбачалари эса — совуқни сезувчи рецепторлар деб ҳисоблашади (192-расм). Аммо терининг совуқ ёки иссиқни сезувчи баъзи қисмларида Краузе колбачалари ҳам, Руффини таначалари ҳам йўқ. Шунинг назарда тутиб, афферент нерв толалаининг яланғоч охирилари ҳам иссиқ ва совуқни сезадиган рецепторлар бўла олади деб тахмин қилишади.

Совуқ ва иссиқ сезувчи рецепторлар турли чуқурликда: совуқни сезувчи рецепторлар тери юзидан 0,17 мм пастда, иссиқни сезувчи рецепторлар эса 0,3 мм пастда ётади. Совуқ таъсирига кўрсатиладиган реакциялар иссиқ таъсирига кўрсатиладиган реакциялардан кўра қисқароқ эканлиги шу билан изоҳланади.

Температура рецепторлари терининг муайян нуқталарига тўпланган. Тегишли нуқталарнинг локализациясини аниқлаш учун терининг турли қисмларига совуқ ёки иситилган нарсанинг учи тегизилади.



Бутун гавда сиртидаги совуқ сезувчи нуқталарнинг умумий сони тахминан 250 000 тача, иссиқ сезувчи нуқталар эса фақат 30000та.

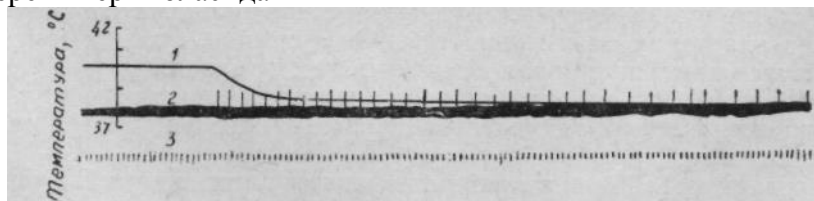
Температура рецепторларини ноадекват таъсирловчилар ҳам кўзғатиши мумкин. Масалан, совуқни сезувчи рецепторлар иссиқ таъсирида кўзғалиши мумкин. Иссиқ таъсир этганда совуқ сезилишидан иборат парадоксал ҳодисанинг келиб чиқиши шу билан, шунингдەк совуқ ва иссиқ рецепторларининг турли чуқурликда ётиши билан изоҳланади.

192-расм. Тери рецепторларининг хар-хил турлари. 1-Пачини таначаси. 2- Майснер таначаси 3—соч халтачасидаги нерв чигали. 4-Краубезе колбачаси. 5-шоҳ пардадаги нерв чигали. n- нерв толаси

Масалан, иситилган ингичка кумуш пластинка териға тақалса, совуқ сезгиси келиб чиқади. Пластинка иссиқлик сифими кам бўлгани учун терининг фақат юза қаватларидаги температурани оширади, шунга кўра нуқул совуқ рецепторлари таъсирланади. Совуқ рецепторлари юзада ётгани учун, таъсирловчи фақат шу рецепторларни кўзғатади-ю, иссиқ рецепторларини кўзғатмайди. Одам кўпинча иссиқ сувға тушганда дастаб совуқ сезиши каби парадоксал ҳодиса руй беради.

Миелинли ингичка толалар температура рецепторларидан импульсларни ўтказиши И. Цоттерманнинг электрофизиологик тадқиқотларида аниқланди.

Температураларнинг муайян диапазолида совуқ рецепторлари ҳам, иссиқ рецепторлари ҳам импульсларнинг доимий разрядини беради. Масалан, тилнинг совуқ рецепторидан бошланган афферент нерв толасида



193-расм. Температура 40 дан 38°гача пасайганда тилнинг совуқ сезувчи рецепторларидан келадиган якка толалардаги импульсация (Г. Хензел ва И. Цоттермандан).

1 — температура эгри чизиги; 2 — потенциаллар ёзуви; 3 — вақт белгиси (0,02 секунд).

ги ҳаракат потенциалларини қайд қилиш тажрибаси  $38^{\circ}$  да импульслар частотаси секундига 5 эканлигини кўрсатди.  $30^{\circ}$  температурада импульслар частотаси секундига 10—12 га тенг бўлади. Пастроқ температурада импульслар частотаси камаяди ва  $10^{\circ}$  да совуқ рецепторларидан афферент импульслар келиши тўхтайди. Иссиқ рецепторларидан бошланувчи толаларда импульслар частотаси  $37,5—40^{\circ}$  температурада секундига 1,5—3,5 га тенг. Терморегуляцияда температура рецепторларидаги импульсларнинг доимий разрядлари аҳамиятли бўлса керак.

Тери ёки тил юзаси тезлик билан  $2^{\circ}$  совуганда ( $40$  дан  $38^{\circ}$  га тушганда) совуқ рецепторидан келувчи нерв толасидаги импульслар частотаси секундига 50—140 импульсга етиши мумкин, бу частота кейинчалик сийракланиб қолади (193-расм). Қаттиқ иситишда иссиқ рецепторидан импульс ташувчи толада ҳам импульсларнинг тез-тез разрядлари вужудга келади, адаптация туфайли бу разрядлар тез сийракланиб, мунтазам бўлмай қолади. Иситиш тўхтатилгач иссиқ рецепторида яна қисқа муддатли тез-тез разрядлар пайдо бўлади (узилиш эффекти).

Температура сезгиларининг интенсивлиги бир қанча сабабларга, жумладан таъсирланиш жойига, таъсирланувчи юзанинг катталигига ва теварак-атрофдаги температурага боғлиқ. Масалан, қўлни  $27^{\circ}$  гача иситилган сувга тикиб,  $24—25^{\circ}$  температурали сувга кўчирилса совуқ сезгиси келиб чиқади. Қўл  $34^{\circ}$  гача иситилган сувда турган бўлса,  $31^{\circ}$  гача иситилган сув совуқ бўлиб туйилади (*температура контрасти*).

### **Тегиш (тақалиш) ва босим рецепцияси**

Тактил рецепторлар (тегиш ва босим рецепторлари) тери юзасида ётади.

Тери сўргичларидаги Мейснер таначалари, бармоқларнинг учларида ва лабда айникса кўп бўладиган Меркель дисклари тегиш рецепторлари деб аталади. Тукли теридаги соч (жун) тегишга айникса сезгир бўлади. Бунинг сабаби шуки, соч (жун) илдизи нерв чигали билан ўра-лади ва жунга тегиш ўша чигалга ўтиб, уни кўзғатади. Жунни қириш натижасида терининг тегишга сезувчанлиги жуда ҳам камаяди. Пачини таначалари босим рецепторлари деб ҳисобланади.

Миелинли йўғон толалар тактил рецепция ўтказгичлари бўлиб хизмат қилади. Тактил рецепторлар жуда қисқа вақт таъсирланганда ҳам, уларда бир импульс эмас, балки импульс разрядларининг бутун бир серияси зужудга келиши ҳаракат потенциалларини электрофизиологик методда қайд қилиб аниқланди.

**Тактил рецепторлар адаптацияси.** Тактил рецепторлар тез адаптациялана олади, шу сабабли босимнинг ўзи эмас, балки фақат ўзгариши сезилади. Мушук оёқ кафтининг ястикчасига юк қўйилса, рецепторда нерв импульслари вужудга келади, уларнинг частотаси секундига 250—300 импульсга етиши мумкин. Бу импульсация бир неча секундга чўзилади ва адаптация бошланиши туфайли тўхтайди. Одамда импульслар частотаси камайиши билан сезги кучи ҳам камаяди.

Теридаги ҳар хил рецепторларнинг адаптация тезлиги ҳар хил. Соч (жун) илдизи атрофидаги рецепторлар ва Пачини таначалари тезроқ адаптацияланади.

Адаптация туфайли одам кийимни фақат кийган вақтда ёки юрганда терисига кийим ишқаланган вақтда унинг босимини сезади.

**Тактил сезгиларнинг локализацияси.** Тегиш ва босим сезгиларининг ҳаммаси терининг муайян жойига тегишли эканлигини одам жуда аниқ кўрсатиб беради. Тактил (туйғу) сезгиларнинг локализацияси тажрибада бошқа сезги органларининг, асосан кўрув органлари ва мускуг сезгиси органларининг назорати асосида вужудга келади. Аристотелнинг қуйидаги машҳур тажрибасини далил қилиб келтириш мумкин: ишора бармоғи билан ўрта бармоқни чалиштириб кичкина бир шарчага тегизилса, икки шарчага тегилгандек сезги пайдо бўлади, чунки ишора бармоғининг ички томонига ва ўрта бармоқнинг ташқи томонига бир вақтда фақат иккита айрим шарча тегиши кундалик

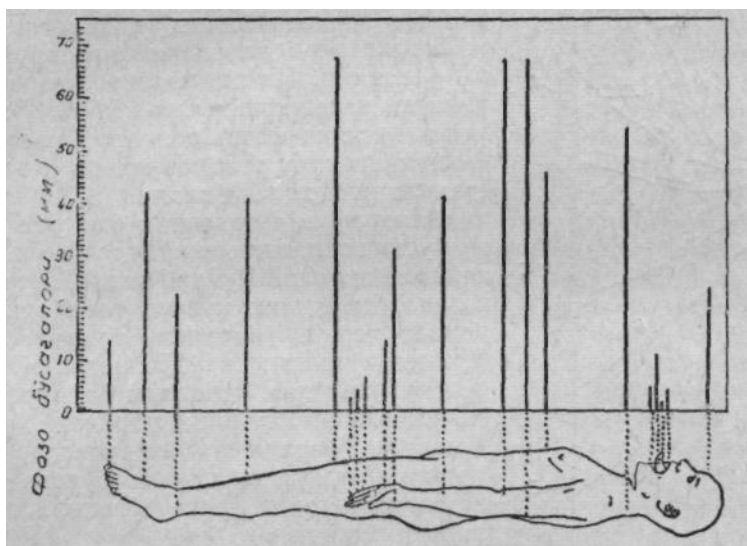
тажрибадан маълум.

**Тактил сезувчанликни ўлчаш.** Тактил сезувчанлик терининг турли қисмларида турлича тараққий этган. Тактил сезувчанлик *Фрей эстезиометри* билан ўлчанади. Рецепторларнинг таъсирланиши ва сезги келиб чиқиши учун зарур босим кучини шу асбобда аниқлашади.

Терининг энг сезувчан қисмларида таъсирот бўсағаси 50 мг, энг кам сезувчан қисмларида эса 10 г- Лаблар, бурун, тил сезувчанлиги ор-тиқроқ, орқа, оёқ кафти, қорин сезувчанлиги камроқ.

**Масофа бўсағалари.** Терининг икки нуқтасига баравар тегилганда икки нарса тегаётгани ҳамиша сезилавермайди: шу икки нуқта бир-би-рига яқин турган бўлса, фақат битта нарса тегаётгандек сезилиши мумкин. Терининг таъсирланганда икки нарса тегаётгандек сезилаётган икки нуқтаси ўртасидаги энг кичик оралиқ *масофа бўсағаси* деб аталади.

*Масофа бўсағалари Вебер эстезиометри*, ёки *циркули* билан ўлчанади. У циркул оёқчалари ўртасидаги масофани миллиметр ҳисобида белгилайдиган шкалали асбобдир. Терининг турли жойларида фазо бўсағалари ҳар хил, яъни циркул оёқчалари турли масофада турганда икки нарса тегаётгандек сезилади (194-расм).



194-расм. Одам гавдасининг турли қисмларидаги масофа (фазо) бўсағаларининг миқдорлари.

Масофа бўсағалари бармоқларнинг учида, лабларда ва тилда минимал (1—2,5 мм га тенг), сон, елка ва орқада максимал (60 мм дан ортик) бўлади.

Масофа бўсағалари периферияда афферент нерв толаларининг нечоғлик тармоқланганига ва бир нерв толасининг қанча рецептордан импульс олишига қисман боғлиқ. Электрофизиологик кузатишларга қараганда, гавданинг турли қисмларида бир афферент толадан иннервацияланадиган тери юзаси ҳар хил бўлиб, бир неча квадрат миллиметрдан 2—3. см<sup>2</sup> гача боради ва ундан ҳам ошади.

### МУСКУЛ-БУҒИМ РЕЦЕПЦИЯСИ (ПРОПРИОРЕЦЕПЦИЯ)

Гавданинг фазодаги ўрни ва мускуллардан ҳам бирининг нечоғлик қисқаргани ҳақида ахборот олиш нормал мускул фаолияти учун зарур шартдир.

Бу ахборот марказий нерв системасига вестибуляр аппарат, кўз, тери рецепторларидан, шунингдек бўғим-мускул рецепторлари (*проприорецепторлар*) дан боради. Мускул толалари орасидаги *мускул дуглари*, найларнинг ичида ётган *Гольжи таначалари* ва мускулларни қопловчи фасциялар, бойламлар ва периост ичидаги *Пачини таначалари* проприорецепторларга киради. Бу рецепторларнинг ҳаммаси механорецепторлар группасига қўшилади. Мускул дуглари ва Гольжи таначалари чўзилганда қўзғалади. Пачини таначалари эса босим таъсирида қўзғалади.

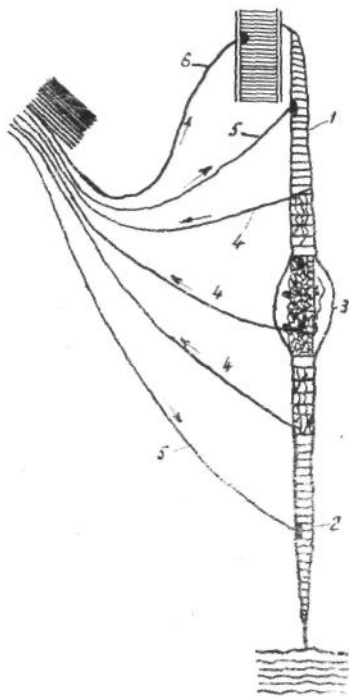
Мускулга боровчи ҳар қандай нервдаги толаларнинг 30—50 проценти

проприорецепторлардан импульсация олиб келувчи афферент толалар эканлиги мускуллардаги афферент иннервациянинг муҳимлигини кўрсатади. Юқорида қайд қилинганидек, мускулларнинг афферент иннервацияси узиб қўйилганда, масалан, орқа миянинг орқа илдизлари қирқиб қўйилганда мускулларнинг ҳаракат иннервацияси сақланишига қарамай координацияланган мускул фаолияти бузилади.

*Мускул дуглари* юксак даражада дифференциаллашган рецептор тузилмалар бўлиб, афферент ва эфферент нерв толалари бор. Ҳар бир дуг *интрафузал* кўндаланг тарғил *мускул толалари* деган бир нечта ингичка толадан иборат (195-расм). Якка тола марказий *кисм* — *ядро халтаси* ва қисқара оладиган иккита қисмдан иборат. Ядро халтасидаги рецепторлар миелин пардаси билан қопланган йўғон афферент нерв толаларининг спиралсимон охирларидир. Интрафузал толанинг қисқарадиган қисмлари *гамма-эфферент толалар* деган ингичка мотор толалар билан иннервацияланган, бу толалар майда охириги пластинкаларни ҳосил қилади.

Интрафузал толанинг бир учи одатдаги мускул толасига, иккинчи учи эса мускул пайига ёпишади. Шундай қилиб, интрафузал голалар кўпчилик мускул толаларига параллел ҳолда, уларнинг орасида ётади. Мускул чўзилган ёки бўшашган бўлса, мускул дуглари ҳам чўзилади ва ядро халтасининг рецепторларида марказий нерв системасига борадиган импульслар пайдо бўлади. Мускул қисқарган бўлса, мускул дугларининг таранглиги бўшашиб, импульсация тўхтайд.

Проприорецепторларнинг иккинчи тури — *Гольжи таначалари* — пайларда бўлади. Мускул қисқарганда Гольжи таначалари чўзилиб, нерв импульслари вужудга



195-расм. Кўн мускул дугини схематик тасвири.

келади. Бу импульслар Гольжи таначалаидан нерв марказларига боради. Пай рецепторлари мускул дугларига нисбатан камроқ кузгалувчан бўлади.

Шундай қилиб, мускул толалари чўзилганда кузгалувчи рецепторлар – мускул дуглари ва мускул толалари қисқаршанда кузгалувчи рецепторлар- Гольжи таначалари ҳаракат аппаратида мавжуд.

Мускул дугларидан марказий нерв системасига боровчи импульслар шу мускулда рефлекс реакциянинг вужудга келишини осонлаштиради ва антагонист мускулнинг қисқаришини тормозлайди. Пай рецепторлари — Гольжи



таначаларидан келувчи импульслар қарама-қарши рефлектор реакцияларни юзага чиқаради (180-расм).

Р. Гранит кўрсатганидек, мускул дугларидан бошланувчи импульсация махсус регулятор механизм ёрдамида ўзгариши мумкин. Бундан механизм интрафузал толанинг ядро халтасидан икки томонда ётган қисқарувчи элементлардан тузилган. Шу элементларнинг қисқариши натижасида ядро халтаси чўзилади ва дуг рецепторлари таъсирланади. Шундай қилиб, кўндаланг тарғил мускул ҳатто озгина қисқарганда ёки бўшашганда ҳам, бу рецепторлардан марказий нерв системасига интенсив импульсация бораверади.

Дугдаги қисқарувчи элементларнинг қисқариш даражасини гамма-эфферент нерв толалари бошқаради, бу толалар эса орқа миёдаги гамма-мотонейронларнинг ўсиқларидан иборат. Гамма-эфферент толалар орқали келувчи импульслар интрафузал мускул толаларини қисқартирди, натижада ядро халтасининг чўзилаётган рецепторларидан афферент импульслар кўпроқ боради. Гамма-мотонейронлар активлигини ўрта миёнинг ретикуляр формацияси бошқаради.

Мускул дугларининг қисқарувчи элементлари ҳамиша бир қадар тонус ҳолатида бўлади, чунки уларга марказий нерв системасидан гамма-эфферент толалар орқали импульслар узлуксиз келиб туради. Шу туфайли мускул дугларидан орқа миёга афферент импульслар боради, бу импульслар эса ўз навбатида орқа миёнинг мотонейронларини тонус ҳолатига келтиради. Бу, скелет мускуллари рефлектор тонусининг сабабларидан биридир.

Проприорецепторларнинг фарқ қиладиган хусусияти шуки, буларда адаптацияланиш қобилияти кам, шунга кўра, марказий нерв система-си скелет мускулларининг ҳолати ҳақида узлуксиз сигнал олиб ва ҳаракат актларини узлуксиз бошқариб тура олади.

*Кинестетик сигналлар*, яъни гавданинг айрим қисми ҳаракати тўғрисидаги сигналлар организмда идрокнинг тараққий этишида ғоят муҳим роль ўйнайди. Улар бошқа сезги органларининг, масалан кўрув органининг асосий контроли ҳисобланади. Масалан, бирор нарсанинг қанча узоқда эканлиги мускул сезгисининг ёрдамида кўз билан кўриб билинади. Нарсани ушлаганда ёки нарсага яқинлашганда мускуллар қисқариши муносабати билан келиб чиқадиган кўзғалишлар кўрув сезгиларига кўшилиб кетади ва нарсанинг қанча узоқда эканлиги ҳақида фикр юритиш учун энг муҳим критерий (мезон) бўлиб хизмат қилади.

### **ВЕСТИБУЛЯР АППАРАТ. ГАВДА ВАЗИЯТИ ВА ҲАРАКАТИ РЕЦЕПЦИЯСИ**

Вестибуляр аппарат рецепторлари гавданинг фазодаги вазияти ва ҳаракати тўғрисида ахборот етказиб беради. Вестибуляр аппарат рецепторларидан марказий нерв системасига импульслар бориб туриш сабабли гавда мувозанатини сақлаш учун зарур рефлекслар майдонга келади. Шу рефлекслар натижасида скелет мускулларининг мураккаб координацияланган тоник қисқаришлари рўй беради, шулар ёрдамида гавда вазияти тўғриланади ва мувозанат сақланади.

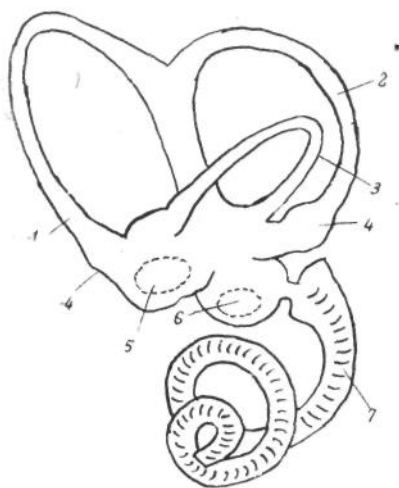
Чакка суягининг пирамидасида ички кулоқ, ёки *лабиринт* бор, у чиғаноқ билан вестибуляр аппаратдан иборат. Вестибуляр аппаратга *дахлиз* (vestibulum) ва *учта ярим доира канал* (canales semicirculares) киради. Тўғри шаклдаги камбар йўллардан иборат ярим доира каналлар унчалик аниқ бўлмаса-да, учта ўзаро тик текисликда жойлашган. Юқоридаги ёки олдинги канал фронтал текисликда, орқадаги канал сагиттал текисликда, ташқи канал эса горизонтал текисликда ётади. Ҳар бир каналнинг бир учи қолба шаклида кенгайган бўлиб, *ампула* деб аталади.

Суяк лабиринт ичида унинг шаклини деярли аниқ такрорлайдиган парда лабиринт бор. Парда лабиринт дахлиз соҳасида иккита халтачага бўлинади: бири — *sacculus* суякнинг сферик ботиқ қисмида бўлиб, чиғаноққа яқин туради, иккинчиси — *utricle* суякнинг эллипс шакли-даги ботиқ жойида бўлиб, ярим доира каналларга яқинроқ ётади (196-расм).

Суяк билан парда лабиринт орасида *перилимфа* номли суюқлик билан тўла кичкина камгак бор. Парда лабиринт ичидаги суюқлик *эндолимфа* деб аталади; унинг ёпишқоқлиги сувникига нисбатан 2—3 барабар ортиқ.

Даҳлиз халтачалари — sacculus. билан utriculus-да *отолит аппарат* бор, у мураккаб тузилган.

Ҳар бир халтачада доғлар — macula sacculi билан macula utriculi деган тепачалар бор, улар рецептор ҳужайраларнинг тўпламларидан иборат. Ҳар бир рецептор ҳужайранинг бир ярми цилиндр шаклида, иккинчи ярми торайган бўлиб, ҳаракатчан битта туки ва ҳаракатланмайдиган, бир-бирига ёпишиб кетган 60—80 та туки бор (197-расм). Рецептор ҳужайраларнинг туклари кигизга ўхшаш тўр тўқима ичига киради, бу тўқима дирилдоқ консистенцияли бўлиб, maculae ни қоплаб туради. Ана шу дирилдоқ массанинг қовузлоқларида бир талай микроскопик кристалл тузилмалар бор, улар кальций фосфаткарбонат органик бирикмасидан иборат бўлиб, узунчоқ олти бурчакли шаклдадир. Ана шу тузилмалар *отолитлар* деб аталади. Отолит



196-расм. Сут эмизувчи хайвон чап лабиринтининг схемаси.

1,2 ва 3-ярим доира каналлар 4-каналларнинг амплитудаси; даҳлиз(vestibulum), у икки халтача :utriculus (5) ва sacculus(6)га бўлинади. Эшитув доғлари –macula utriculi ва macula sacculi пункт чизиқлари билан кайт килинган. 7- чиганок

қавати, ёки отолит мембрана қолган тўқимадан

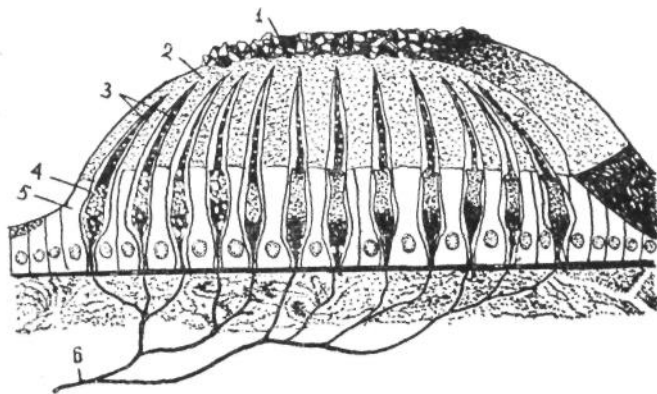
огирроқ бўлиб, рецептор ҳужайраларнинг тукларига механик босим кўрсата олади. Парда лабиринтнинг ярим доира каналларида пецептор ҳужайралар фақат ампулаларда булиб crista ampularis деган туқималарни ҳосил қилади. Бу рецептор ҳужайраларнинг узун туклари бор. Гавда айланганда каналлар эндолимфаси ҳаракатга келади, шу пайт рецептор ҳужайраларнинг туклари букилиши мумкин.

Ganglion scarpaе-ни ҳосил қилувчи биполяр ҳужайраларнинг ўсиқларидан иборат бўлган нерв толалари вестибуляр аппаратнинг рецептор ҳужайраларига келади. Рецептор ҳужайра билан биполяр ҳужайра дендрити ўртасида синапс бор, бу синапс қўзғалишни ацетилхолин деган медиатор ёрдамида ўтказди. Биполяр нейронларнинг иккинчи ўсиқлари Ganglion scarpaе-дан чиқишда эшитув нерви (бош мия нервлари VIII жуфти)нинг вестибуляр тармоғини ҳосил қилади.

Гавданинг тезланган ё секинланган *айланма* ёхуд *тўғри чизиқли ҳ-ракати* вестибуляр аппаратнинг адекват таъсирловчилари ҳисобланади. Бестибуляр аппарат рецепторлари фақат *ҳаракат тезлигининг ўзгаришидан* таъсирланади. Тезланмаган ёки секинланмаган текис ҳаракат рецепторларга таъсир этмайди.

Аллақачон аниқланган шу фактларни электрофизиологик тадқиқотлар тасдиқлади. Вестибуляр аппаратдан бошланган афферент нерв толалари орқали марказий нерв системасига доимо, ҳатто тинчлик шароитида ҳам сийрак импульслар бориб туради. Айланма ҳаракатнинг бошларида ва охирида импульслар частотаси кескин даражада ошади.

Импульсларнинг тез-тез залплари айна вақтда 25 секунд чамаси давом этади. Айланма ҳаракат текис бўлса, ярим доира каналлардан бошланган афферент нерв толаларида импульсация бўлмайди.



197-рasm. Отолит аппаратнинг тузилиш схемаси (Кольб-дан).  
1 — отолитлар; 2 — отолит мембранаси; 3—рецептор ҳужайралар-  
нинг туклари; 4 — рецептор ҳужайралар; 5 — таянч ҳужайралар;  
6 — нерв толалари.

Ҳаракат характериға қараб, отолит рецепторлари ёки ярим доира каналларнинг рецепторлари кўпроқ таъсирланиши мумкин.

Гавданинг тезланувчи ёки секинланувчи тўғри чизиқли ҳаракати, шунингдек силкиниш, тебраниш ва гавда ёки бошни бир томонга энгаштириш *отолит аппаратнинг таъсирловчилари* ҳисобланади, булар таъсирида рецептор ҳужайралар тукига отолит мембрананинг босими ўзгаради.

Бир назария — Брейер назариясига мувофиқ, отолит мембрана ўз оғирлик кучи билан ёки бош ҳаракатларининг таъсирида дахлиз ичига сурилиб, рецептор ҳужайраларнинг тукларини таранглаштиради, отолит аппарат рецепторлари таъсирланади. Иккинчи назарияга мувофиқ, отолит мембрана ўша сабабларга кўра рецептор ҳужайраларнинг тукларини босганда рецептор ҳужайралар таъсирланади.

Тўғри чизиқли ҳаракатда отолит аппарат рецепторлари  $2\text{—}20\text{ см/сек}^2$  га тенг тезланишни сезишга имкон беради (*тезланишни фарқ қилиш бўсағаси*). Бош бир томонга энгашганини фарқ қилиш бўсағаси қарийб  $1^\circ$ , олдинга ва орқага энгашганини фарқ қилиш бўсағаси қарийб  $1,5\text{—}2^\circ$ . йўл-йўлакай таъсиротлар бўлганда бу бўсаға анча ортиши, яъни бош энгашганини фарқ қилиш қийинлашуви мумкин. Масалан, самолётлардаги вибрация бош олдинга ва орқага энгаштирилганда бу бўсағани  $5^\circ$  гача оширади ва бош ён томонга энгаштирилганда бу бўсағани  $10^\circ$  гача оширади.

Бирон текисликдаги тезланган ёки секинлашган айланма ҳаракат *ярим доира каналлардаги рецепторларнинг таъсирловчиси* ҳисобланади. Марказдан қочувчи айланма тезланиш ёки секинланиш характериға қараб, турли ярим доира каналлардаги рецепторлар турлича таъсирланади: айланиш йўналиши билан бир текисликда ётган канал рецепторлари бошқа каналларнинг рецепторларига нисбатан каттикроқ таъсирланади.

*Айланишни фарқ қилиш бўсағаси* ўрта ҳисобда  $2\text{—}3^\circ/\text{сек}^2$  бурчак тезланишга тенг.

Эндолимфа ҳаракати ярим доира каналлардаги рецепторларнинг таъсирловчиси ҳисобланади. Бу, Эвальднинг куйидаги тажрибаларида исбот этилган. Эвальд нозик операция қилиб, ҳайвоннинг доира каналларидан бирига «пневматик болғача» киритган, бу болғача ҳаракатлантирилганда эндолимфани силжита оларди. Ҳайвон тегишли томонга айлантирилганда қандай рефлектор ҳаракатлар кузатилса, бунда ҳам ўшандай рефлектор ҳаракатлар келиб чиқишини тажриба кўрсатиб берди.

### Лабиринтларни емириш оқибатлари

Лабиринт аппаратни емириш, шикастлаш ва таъсирлаш натижалари ўрганилганда унинг аҳамияти равшан бўлиб қолади.

Лабиринтларни икки томонлама бузишга алоқадор ҳодисалар одам қулоғи шикастланишдан кейинги дастлабки ойлардагина аниқланади. Бундай ҳодисаларга бош айланиши, кўнгил айнаши, статиканинг бузилиши, гавдани тикка тутолмаслик ва шу кабилар киради. Бир неча вақт-дан кейин нормал статика тикланади ва лабиринтларнинг зарарланиш симптомлари йўқолади.

Бир томондаги лабиринт олиб ташлангандан кейин қарама-қарши томондаги лабиринт рецепторларининг бир томонлама кўзғалиши сабабли бош операция қилинган томонга бурилади. Бунинг натижасида эса бўйин мускулларининг проприорецепторлари таъсирланади, шу сабабли мускул тонуси қайта тақсимланади: операция қилинган томондаги оёқни ёзувчи мускуллар тонуси ва қарама-қарши томондаги оёқни букувчи мускуллар тонуси ошади. Зўрма-зўраки айланиш ҳаракатлари вужудга келади ва гавда кўпинча операция қилинган томонга ағдарилиб тушади.

Ҳайвонлар ва одамнинг бир томондаги лабиринтлари шикастланганда вестибуляр аппарат функцияси икки томондаги лабиринтнинг зарарланишига нисбатан оғирроқ бузилади.

Вестибуляр аппарат шикастлангандан кейин бузилган функциялар проприорецепция ва кўриш рецепцияси натижасида тикланади.

Вестибуляр аппаратнинг шикастланиш оқибатлари отолитлар билан боғланган рецепторларнинг ишламай қўйишига, шунингдек ярим доира каналлар функциясининг бузилишига боғлиқ. Денгиз чўчкачаларини центрифугада минутига **1000** марта айлантириб отолит аппаратнинг ёлғиз ўзи шикастлантирилган. Центрифуга шундай тезлик билан айланганда отолит мембрана узилиб кетган. Бу ҳолда тўғри чизикли ҳаракат тезланишига тааллуқли реакциялар йўқолган, лекин бурчак тезланишига тааллуқли реакциялар (ярим доира каналларнинг рецепторларига боғлиқ реакциялар) сақланиб қолган.

Ҳайвоннинг (масалан, каптарнинг) горизонтал каналлари шикастланганда у бошини горизонтал текисликда узлуксиз равишда ожизона тебратади. Вертикал ёки фронтал каналлар емирилганда ҳайвон бошини тегишли текисликда тебратади. Ҳамма каналлар емирилгач ҳайвон операциядан кейинги дастлабки вақтда қандай бўлмасин ҳаракатлар бажариш ва мувозанат сақлашга бутунлай ожиз бўлади. Операциядан бир неча вақт кейин ҳаракатлар кўз билан кўриб контроль қилиниши мумкин; бузилган ҳаракат функцияси компенсацияланади.

### **Вестибуляр аппаратнинг таъсирланиш эффектлари**

Гавдани айлантириш натижасида вестибуляр аппарат таъсирланишининг энг характерли эффектларидан бири кўз *нистагмидир*. Нистагм шундан иборатки, кўзлар ритмик ҳаракатларни бажаради; ҳар бир ҳаракатда кўзлар аввало айланиш йўналишига қарамақарши томонга се-кин ҳаракатланади, сўнгра эса айланиш йўналишига мос келувчи томон-га жуда тезлик билан ҳаракатланади. Баъзан гавданинг айланиши натижасида бошнинг зарбсимон тебранма ҳаракатлари — *бош нистагми* ҳам келиб чиқади.

Ярим доира каналларнинг таъсирланиши айланма нистагмнинг келиб чиқишида катта аҳамиятга эгадир (бу каналлардаги эндолимфа айланма ҳаракатда ўрнидан силжийди); бошнинг айланган вақтда оғишидан таъсирланадиган отолит аппарат бунда бир қадар роль ўйнайди.

Гавда ёки бош ҳаракатларида вестибуляр аппарат таъсирланиб, скелет мускуллари тонуси қайта тақсимланади ва тоник рефлекслар келиб чиқади. Бу реакцияларнинг кўпчилиги отолит аппарат функцияси билан изоҳланади. Отолит аппаратдаги рецептор хужайралар таъсирланганда, бўйин, тана ва қўл-оёқнинг тоник рефлексор ҳаракатлари келиб чиқади.

Скелет мускулларининг юқорида айтилган ҳамма рефлексор реакциялари (*вестибуло-мотор рефлекслар*) дан ташқари, вестибуляр рецепторлар таъсирланганда, айниқса уларнинг кўзғалувчанлиги ошганда, бош характерли равишда айланади (*вестибуло-сенсор реакция*). Бу сезги ташқи оламда йўл топиш (ориентировка) нинг ўзига хос бузилиши бўлиб,

теварак атрофдаги нарсалар айланаётгандай туйилади.

Ҳайвонлар ва одамнинг вестибуляр аппарати таъсирланганда вегетатив нерв системасидан иннервацияланадиган органларнинг рефлектор реакциялари ҳам пайдо бўлади. Бунинг сабаби шуки, вестибуляр аппарат рецепторларида келиб чиқадиган импульслар вегетатив нерв марказларига ёйилиб, *вестибуло-вегетатив рефлекслар* комплексини вужудга келтиради. Бу рефлекслар юрак ритмининг ўзгаришида, томирларнинг торайиши ёки кенгайишида, артериал босимнинг пасайишида, меъда ва ичак ҳаракатларининг кучайишида, қусишда ва шунга ўхшашларда намоён бўлади.

Соғлом одамларда таъсирот кучи вестибуло-мотор рефлекслардагига нисбатан каттароқ бўлганда вестибуло-вегетатив рефлекслар, жумладан кўзни ҳаракатлантириш рефлекслари вужудга келади. Бунинг сабаби шуки, вегетатив рефлекслар марказларининг қўзғалувчанлиги мотор рефлекслар марказларининг қўзғалувчанлигига нисбатан камроқ. Баъзи бир касалликларда вестибуляр аппаратнинг кам кучли таъсирот билан қўзғалишида ҳам вестибуло-вегетатив рефлекслар намоён бўлади.

Вестибуляр аппарат таъсирланганда рўй берувчи бошқа реакцияларга ўхшаш, вестибуло-вегетатив рефлекслар айланма ёки тўғри чизикли ҳаракат фақат тезланганда ёки секинлангандагина келиб чиқади; текис ҳаракатда бундай рефлекслар бўлмайди. Лабиринтлар емирил-гандан кейин вестибуло-вегетатив рефлексларнинг йўқолиши бу рефлекслар вестибуляр аппаратнинг таъсирланишига боғлиқ эканлигини кўрсатувчи далилдир.

Баъзи кишиларда рўй-рост вестибуло-вегетатив рефлекслар мавжудлиги уларнинг денгиз флотида, авиация, транспортда хизмат қили-шига тўсқин бўла олади. Аммо, кишиларни айланувчи креслода кўп марта айлантириш ёки махсус беланчакларга ётқизиб, секин-аста машқ қилдириш йўли билан вестибуляр аппаратнинг таъсиротга чидамани бир мунча ошириш мумкин. Вестибуляр аппаратнинг юксак даражада қўзғалувчанлиги сабабли учувчиликка яроксиз деб топилган кишиларни шундай машқ қилдириб, улардан учувчилар тайёрлаш мумкин.

**Денгиз касаллиги.** Вестибуляр аппарат ва у билан боғланган нерв марказларининг қўзғалувчанлиги ортик бўлса, пароходда юрган вақтда — денгиз тўлқинланган шароитда денгиз касаллиги деган патологик ҳолат осонгина рўй беради. Бу ҳолат қуйидаги: симптомлар билан таърифланади: кишининг ранги ўчади, пешонасига совуқ тер чиқади, боши айланади ва кўнгли айнайди, сўнгра мувозанат сақлай олмайди, сўлаги оқади, нафас олиши тезлашади, артериал босими пасаяди, юрак уриши аввалига тезлашади, сўнгра сийраклашади, киши қусади. Касаллик оғир ўтганда марказий нерв системасининг умумий сусайиш ҳолати авж олади. Денгиз касаллигининг симптомлар комплексида вестибуло-вегетатив ва вестибуло-сенсор реакциялар катта аҳамиятга эгадир. Бу реакциянинг келиб чиқишида вестибуляр аппарат рецепторлари асосий роль ўйнайди; проприорецепция ва кўрув сезгилари (жумладан нистагм натижасида кўрув функциясининг бузилиши) ҳам бир қадар роль ўйнайди.

Денгиз касаллигига ўхшаш патологик ҳолатлар самолётда учган вақтда (учувчилар касаллиги), поездда ва автомашинада юрган вақтда ҳам кузатилади.

## **ҲИД БИЛИШ ВА ТАЪМ БИЛИШ РЕЦЕПЦИЯСИ**

Ҳид билиш ва таъм билишникўпинча «*химиявий сезгилар*» деб аташади, чунки улар химиявий таъсирловчиларнинг рецепторларга таъсир этиши натижасида келиб чиқади.

### **Ҳид билиш рецепцияси**

Ҳид билиш рецепторлари бурун бўшлиғининг юқори қисмида, ғалвир суякдаги *lamina perforata* остида бўлади.

Ҳид билув эпителийси асосий нафас йўлидан ён томонда ётади. Нафас билан олинадиган ҳаво бу эпителийга диффузия йўли билан, яъни бирмунча секинроқ ёки уйирма ҳаракатлар йўли билан тезроқ кириши мумкин. Одам «ҳидлаганда», яъни бурни орқали тез-тез калта нафас олганда шундай уйирма ҳаракатлар вужудга келади, бундай ҳаракатларда бурун катаклари кенгайди ва нафасга олинаётган ҳаво бурун бўшлиғининг юқори қисмига — ҳидлов рецепторларига осонроқ киради.

Ҳид билиш рецепторлари ёки ҳид билиш ҳужайралари қарийб 5—10 мк диаметрли биполяр нейронлардан иборат, улар цилиндр шаклидаги таянч ҳужайралар атрофида ётади. Итда 125 млн., одамда эса 60 млн. ҳид билиш ҳужайралари бор. Ҳар бир ҳид билиш ҳужайрасининг юзасида бир талай ингичка киприклар ёки ўсиқлар борлиги электрон микроскопияда аниқланди. Шундай ҳар бир киприкчанинг диаметри 0,1 мк, баландлиги эса 1—2 мк. Шу киприкчалар борлигидан ҳидли модда ўзи таъсир этаётган рефлектор ҳужайрага тегиб турадиган сатҳни кескин даражада оширади. Масалан, одамда ҳид билиш зонасининг сатҳи қарийб  $5 \text{ см}^2$ ; ҳидлов ҳужайраларидаги киприкчаларнинг йиғинди сатҳи эса 100—150 баравар ортиқ.

Ҳид билиш органларининг сезувчанлиги танг қоларли даражада катта. Бунинг учун ҳидли ҳар хил моддаларнинг одам учун ҳаводаги бўсага концентрациялари кейинги бетдаги жадвалда келтирилган.

Ҳид билув сезгиси айниқса кўп ривожланган ҳайвонлар, масалан, итларда сезувчанлик янада юқори.

Жадвалда келтирилган рақамлар ҳид билув ҳужайраларининг сезувчанлигини тўлиқ таърифлаб бермайди, чунки бурунга кирадиган ҳаводаги ҳидли модда молекулаларининг фақат 2 проценти ҳид билув ҳужайраларига етиб боради. Стюйвернинг ҳисобларига қараганда, одамдаги бир ҳид билув ҳужайрасининг бўсага кучида таъсирланиши учун 8 та меркаптан молекуласи кифоя. Бошқа ҳисобларга қараганда, ҳид сезиш учун камида 40 рецептор ҳужайра кўзғалиши керак, рецептор ҳужайраларнинг ҳар қайсисига ҳидли модданинг атиги битта молекуласи таъсир этади.

Ҳид билув ҳужайраларига<sup>a</sup> турли моддаларнинг таъсир этиш механизми ҳозирча равшан эмас. Ҳид билув ҳужайраларининг таъсирланиши баъзи атом группаларининг химиявий таъсирига боғлиқ деб фараз қилишмоқда. Аммо структураси ёки химиявий хоссалари билан бир-бирига яқин турадиган моддаларнинг бутунлай ҳар хил ҳидли эканлиги химиявий гипотезаларга зид келади.

Ҳид билиш сезгисининг интенсивлиги ҳидли модданинг химиявий структурасига, ҳаводаги концентрациясига ва бурундан ўтиш тезлигига, шунингдек ҳид билиш рецепторининг физиологик ҳолатига боғлиқ. Ҳидли модда таралган ҳавонинг бурунга кириш тезлиги қанча катта бўлса, ҳид билиш сезгиси ўшанча кучли бўлади.

Ҳидли модданинг ҳаводаги концентрацияси бир хил бўлса, у ҳид билув ҳужайраларига таъсир этаётган дастлабки пайтдагина ҳид билиш сезгисининг интенсивлиги максимал бўлади. Кейинчалик ҳид билиш сезгиси сусаяди. Бунинг сабаби шуки, рецепторлар адаптацияси тез тараққий этади, шунга кўра рецепторларнинг сезувчанлиги пасаяди. Шу сабабли ҳидли модданинг ҳаводаги концентрацияси катта бўлган бинода бир неча вақтгача бўлган одам ҳид сезмайдиган бўлиб қолади. Ҳидли модда узлуксиз таъсир этса, ҳид билув аппарати тезроқ адаптациялана-ди; ҳидли модда ритм билан нафасга олинса ва нафас чиқарилса, яъни ҳид билув рецепторларига дапқир-дапқир таъсир этса, адаптация секинроқ келиб чиқади. Бунинг сабаби шуки, ҳидлов рецепторида им-пульслар фақат нафас олиш фазасида, бурундан ҳаво ўтган пайтдагина пайдо бўлади. Нафас чиқариш фазасида, ҳаво тескарига ҳаракатланган-да ҳидлов рецепторларида импульсация пайдо бўлмайди, чунки нафас чиқариш фазасида ҳаво бурундан ҳидлов соҳасига кирмай, калта йўл билан чиқиб кетади. Ҳидли модда таралган ҳаво бурунга кириб, ҳара-катланмаса (навбатдаги нафас олиш фазаларида ҳаво оғиздан олинса), ҳид билув ҳужайраларидаги импульсация фақат дастлабки пайтда ке-либ чиқади, сўнгра адаптация туфайли импульсация тез тўхтаб қолади. Адаптация бир неча секунд ёки минут ичида авж олади.

Ҳид билув рецепторларининг сезувчанлик даражасини ва адаптация тезлигини симпатик нерв системаси идора этади; симпатик нерв то-лалари кўзгалганда ҳид билув нервдаги импульсация ҳид таъсирида кескин даражада ошади, бу эса симпатик нерв системаси адаптацион функцияни ўтайди, деган Л. А. Орбели назариясига мос келади.

Бошқа ҳидлар сезилавергани ҳолда бир ҳидга тез ўрганиш (адаптация) мумкин. Бу ҳол ҳид

билув ҳақидаги мавжуд назариялардан бирига асос бўлди. Ҳар хил ҳидларни таратувчи моддалар турли рецепторларга таъсир этади, деб фараз қилинади. Бошқа ҳидли моддаларга нисбатан сезувчанлик юксак даражада сақлангани ҳолда бир ҳидга адаптацияланиш мумкинлиги шу назария билан изоҳланади (*қисман аносмия* деган бундай ҳодисалар баъзи дори моддалар таъсир этганда ва бурун шиллиқ пардасининг баъзи касалликларида кузатилади). Ҳо-зир баён этилган назарияга мувофиқ, ҳид билув рецепторларининг ҳар хил турлари кўп.

Иккинчи назарияга қараганда, ҳид билув рецепторларининг ҳар хил турлари бирмунча кам; ҳидли моддалар рецепторларнинг турли группаларига турли комбинацияларда таъсир этганлиги сабабли ҳид билиш сезилари турли-туман бўлиб чиқади.

Ҳидларни классификация қилиш йўлидаги кўпгина уринишлар унча муваффақиятли чиқмади. Мисол учун Хенинг классификациясини келтирайлик. Хенинг доривор, гул, ҳўл мева, смола ҳидларини, куйган ва чириган ҳидларни тафовут қилади. Цваардемакер 9 та асосий ҳидни ажратади; улардан еттitasi фақат ҳид билув нервининг охирларига, иккитаси эса n. trigeminus ва n. glossopharyngeus охирларига ҳам таъсир этади.

Электрофизиологик тадқиқотлар ҳид билув трактининг толаларидаги узлуксиз импульсациядан гувоҳлик беради. Ҳидларнинг таъсири шу импульсация характери (сериядаги импульслар частотаси ва групи-ровкасини) ўзгартиради ва ҳид билув ахбороти худди шу йўл билан ўтади.

### **Таъм билиш рецепцияси**

Таъм билиш рецепторлари овқат билан оғизга кирган моддалар характери тўғрисида ахборот беради. Таъм билиш рецепторларининг таъсирланиши ҳазм органларини ишга соладиган кўпгина шартсиз рефлексларнинг кўзгатувчиси ҳисобланади.

Таъм билиш рецепторлари — *таъм билиш куртаклари* — тил сўрғичларида, шунингдек ҳалқум (ютқин) нинг орқа деворида, юмшоқ танглайда, муртак безларида ва ҳиқилдоқ усти тоғайи (эпиглоттис) да жойлашган. Тилнинг учиди, четларида ва орқа қисмида таъм билиш рецепторлари кўпроқ; тил ўртасида ва унинг остки юзасида таъм билиш рецепторлари йўқ. Таъм билиш куртаклари пиёзга шаклан ўхшайди; улар бир-биридан таянч хужайралар билан ажралган дугсимон таъм билиш хужайраларидан иборат. Таъм билиш куртаклари шиллиқ парда юзасига етмай, ундан кичик чуқурчалар — таъм билиш тешиклари билан ажралган. Тешик юзасига қараган таъм билиш рецептор хужайрасининг охирида микроворсинкалар (микроскопдагина кўринадиган штифтчалар) бор. Таъм билиш куртакларининг умумий сони 2000 га яқин. Ҳар бир куртакка 2—3 афферент нерв толаси келиб, шу куртакнинг таъм билиш хужайраларида тугайди. Тилнинг олдинги учдан икки қисмини n. lingualis толалари, орқадаги учдан бир қисмини n. glossopharyngeus толалари иннервация қилади. Ҳиқилдоқ усти тоғайи (эпиглоттис) олдидаги кичик бир қисми n. vagus-дан сезувчи толалар олади. Шу нервлар қирқиб қўйилганда таъм билиш сезгиси йўқолади. Одамда n. lingualis шохчаларини электр токи билан таъсирлаб, таъм билиш сезгисини юзага чиқариш мумкин.

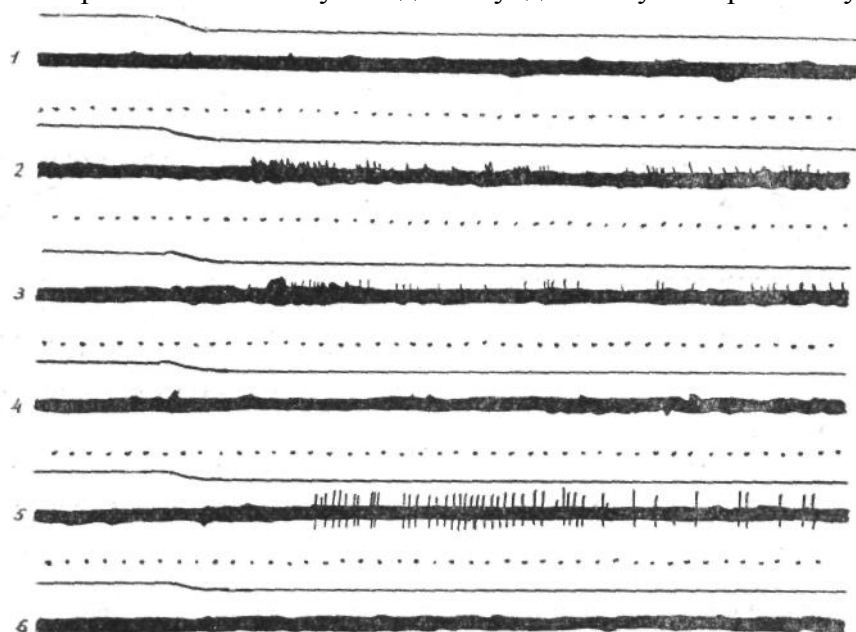
Турмушда қандай бўлмасин бирон модданинг таъми деб аталадиган нарсга фақат таъм билиш рецепторларининггина эмас, балки оғиз ва бурун бўшлиғида бўладиган бошқа бир қанча рецепторларининг ҳам таъсирланишига боғлиқ. Таъм билиш сезгиси келиб чиқиши учун таъм билиш рецепторларидан ташқари ҳид билув рецепторлари ҳам, шунингдек, оғиз бўшлиғидаги тактил, оғриқ ва температура рецепторлари ҳам таъсирланиши керак. Улар «ўювчи», «ловиллатувчи», «буриштирувчи» ёки чучмал таъм сезгисини юзага чиқаради.

Модданинг номи	Модданинг ҳа- водаги бўсаға концентрацияси (мг/м <sup>3</sup> )	Таъм билиш сезгилари асосан тўрт хил бўлади: <i>тахир (аччиқ), ширин, нордон ва шўр.</i> Тилнинг айрим сўрғичларига турли моддаларни нуқта шаклида тегизиб, айрим сўрғичлар таъсирланганда фақат ширин сезгиси, бошқа сўрғичлар таъсирланганда эса фақат тахир (аччиқ) сезгиси келиб чиқиши ва шу кабилар аниқланди. Аммо, таъсирланганда иккитадан ёки учтадан ҳар хил таъм билиш сезгиларини юзага чиқарувчи сўрғичлар бор. Тилнинг олдинги қисми таъсирланганда асосан ширин сезгиси келиб чиқади, тилнинг асоси таъсирланганда асосан тахир (аччиқ) сезгиси юзага келади. Турли химиявий таъсирларда кўпинча муайян турдаги таъм билиш сезгиси бузилади.
Этил-меркаптан . . .	0,00004	
Йодоформ .....	0,06	
Ванилин	0,0005	
Хлорфенол ....	0,004	
Скатол.....	0,0004	
Тринитробутилтолуол	0,000005	

Масалан, тилга гимнем кислота эритмаси сурилганда нордон ва шўр сезгиси сақлангани ҳолда, тахир (аччиқ) ва ширин сезгиси йўқолади.

Эркин водород ионлари борлигидан нордон маза сезилиши кўрсатиб берилди. Баъзи тузлар шўр мазасини беради. Турли-туман структурали моддалар тахир ва ширин сезгисини беради. Масалан, қанд-шакаргина эмас, сахарин таъсирида ҳам ширин сезгиси келиб чиқиши мумкин. Шундай қилиб, модданинг химиявий тузилиши билан у юзага чиқарадиган таъм сезгиси ўртасида қонуний боғланиш борлигини аниқлаш ҳамиша мумкин бўлавермайди.

Таъм билиш рецепцияси тилдан бошланувчи афферент нервлардаги импульсларни қайд қилиш йўли билан объектив равишда текширилади. Маймунда *chorda tympani* толаларининг ингичка тутамидаги шундай импульсларнинг ёзуви 198-расмда кўрсатилган.



198-расм. Макака деган маймун тилига турли эритмалар томизилганда *Chorda tympanica*-дан бошланувчи толаларнинг ингичка тутамидаги импульслар (И. Цоттермандан).

1—суг; 2 — шакар; 3 — сахарин; 4— натрий хлорид; 5— сирка кислотаси; 6 — хинин. Нуқталар— вақт белгиси (10 секунд).

Таъм билиш сезгиларини текширганда муайян бир таъмга рўйрост мосланиш (адаптация)



кузатилади; фақат тахир (аччик) ёки ширин сезгисини юзага чиқарадиган таъсирловчиларга нисбатан ҳам адаптация бўлиши мумкин. Тилнинг афферент нервларидаги ҳаракат потенциалларини электр билан ёзиб олишда ҳам таъм билиш рецепторларининг адаптацияси қайд қилинган. Тил юзасига хинин ёки туз эритмаси тегизилгач 0,1 секунд кейин бот-бот импульслар кузатилади, булар секин-аста сийракланиб, деярли тамомила тўхтаб қолади.

Таъм билиш сезгисини юзага чиқарувчи бир неча таъсирловчи бир вақтда ёки кетма-кет қўлланилганда, таъм билиш контрасти ва таъмларнинг аралашиб кетиш феноменлари аниқланган. *Таъм билиш контрасти* шундан иборатки, таъм билиш сезгисини юзага чиқарувчи бошқа бир таъсирловчи таъсирида қандай бўлмасин бир таъмни сезиш ўткирлашади: масалан, ширин сезгисини юзага чиқарган таъсирловчи таъсирида нордон сезгисини билиш кескинлашади. Таъм билиш сезгисини юзага чиқарадиган икки ёки уч таъсирловчи бир вақтда таъсир этганда баъзан янги таъм сезгисининг келиб чиқиши *таъмларнинг аралашиб кетиши* деб аталади; янги таъм билиш сезгиси ўз компонентларига ўхшамайди.

### ЭШИТУВ РЕЦЕПЦИЯСИ

Эшитув рецепторлари чакка суягининг пирамидасидаги ички кулоқ чиғаноғида бўлади. Товуш тебранишлари махсус тузилмаларнинг бутун бир системаси: ташқи эшитув йўли, кулоқ пардаси, эшитув суякчалари, лабиринт суюклиғи ва чиғаноқнинг асосий пардаси орқали эшитув рецепторларига ўтади. Бу ҳолда рецепторлар ёрдамчи тузилмалар билан «ўралади», шунга кўра товуш ҳодисалари мукамалроқ ва нозикроқ сезилади.

#### Ташқи ва ўрта кулоқ функциялари

**Ташқи кулоқ ва товуш йўналишини аниқлаш.** Ташқи эшитув йўли товуш тебранишларини кулоқ пардасига (ноғора пардага) ўтказди. Е томондан келаётган ҳар қандай товуш бир кулоққа иккинчисига нисбатан миллисекунднинг бир неча бўлагича кечикиб киради. Унг ва чап кулоққа сезиладиган товуш тўлқинларининг етиб келиш вақтидаги тафовут кишига товуш йўналишини анча аниқ (3—4° гача аниқлик билан) билишга ёрдам беради. Бу қуйидаги тажрибада исбот этилади: текширилаётган кишининг иккала қулоғига турли узунликдаги найлар орқали алоҳида-алоҳида товуш берилади. Найларнинг узунлигидаги фарққз қараб, товушнинг турлича йўналиши сезилади. Товуш манбаидан қарама-қарши томондаги кулоқ товушни сустроқ сезиши ҳам товуш йўналишини аниқлаш учун аҳамиятлидир. Ҳар бир кулоққа турли интенсивликдаги бир товуш таъсир этса, икки хил товуш эмас, балки бир товуш келаётгандек сезилади, у кучлироқ товуш томонидан келаётгандек туюлади.

Шундай қилиб, товуш йўналишини аниқлаш *бинаурал эшитув*, яъни иккала кулоқ билан эшитув мавжудлигига боғлиқ. Бир қулоғи эшитмайдиган киши фақат бошини айлантириб, қулоғини товуш келаётган томонга тўғрилайди.

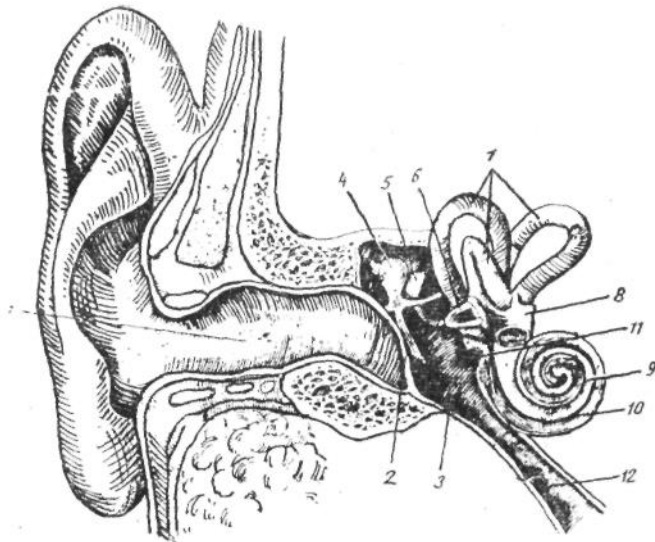
Ташқи кулоқни ноғора бўшлиғидан (ўрта кулоқ бўшлиғидан) ажратиб турадиган ноғора парда 0,1 мм қалинликдаги юпка парда бўлиб, турли йўналишда ётган толалардан тўқилганга ўхшайди. Ноғора парда (кулоқ парда) ичкарига ботиқ воронкани эслатади. Парданинг ўртасидан ички томонига болғача дастаси сукилиб кирган.

Ноғора пардага ташқи эшитув йўли томонидан товуш тебранишлари келганда бу парда тебрана бошлайди. Ноғора парда нотўғри шаклда бўлиб, турли қисмлари турлича таранг эканлиги туфайли ўзининг тебранишлар даври йўқ, ноғора парда ҳар қандай товуш келганда шу то-вуш тўлқинининг узунлигига қараб тебранади. Ноғора парданинг бу хоссаси жуда муҳим, чунки акс ҳолда парданинг ўз тебраниш даврига мос келадиган товушлар қаттикроқ эшитилган бўлур эди.

**Урта кулоқ.** Урта кулоқнинг энг муҳим қисми болғача, сандон ва узанги деган суякчалардир, бу суякчалар ноғора парданинг тебранишларини ички кулоққа ўтказди (199-

рaсм). Ана шу суякчалардан бири — болгача дастаси ноғора пардасига сукилиб кирган, болгачанинг иккинчи томони сандонга бирлашган.

Ноғора парданинг тебранишлари болгача дастаси билан сандон ўсиғидан тузилган ричагнинг узунчоқ дастасига ўтади, шу сабабли товуш тебранишлари амплитудаси камайиб, кучи ошган ҳолда узангига келади. Узангининг овал дарча мембранасига тақалиб турадиган юзаси  $3,2 \text{ мм}^2$  га тенг. Ноғора парданинг юзаси  $70 \text{ мм}^2$ . Ноғора парда билан узанги юзасининг нисбати 1:22, шу туфайли товуш тўлқинлари овал дарча мембранасини тахминан 22 барабар ортиқроқ куч билан босади. Бунинг муҳим аҳамияти бор, чунки ноғора пардага келадиган кучсизроқ товуш тўлқинлари овал дарча мембранасининг қаршилигини енга олади ва чиғанокдаги суюқлик (перилимфа ва эндолимфа) қатламини ҳаракатга келтира олади.



199-рaсм. Қулоқнинг тузилиш схемаси.

1 — ташқи эшитув йўли; 2 — қулоқ пардаси; 3 — ўрта қулоқ бўшлиғи (ноғора бўшлиғи); 4 — болгача; 5 — сандон; 6 — узанги; 7 — ярим доира каналлар; 8 — дахлиз; 9 — вестибуляр нарвонча; 10 — ноғора нарвонча; 12 — овал дарча; 12 — Евстахий найи.

Ҳаволи муҳитда ёйиладиган товуш тебранишлари эшитув суякчалари орқали овал дарчага ўтиб, эндолимфа деган суюқликнинг тебранишларига айланади.

Урта қулоқни ички қулоқдан ажратиб турган деворчада овал дарчадан ташқари, эркин юмалоқ дарча ҳам бор. Чиғанок эндолимфасининг овал дарча ёнида вужудга келадиган ва чиғанок йўллари орқали ўтган тебранишлари сўнмасдан юмалоқ дарчага етиб келади. Юмалоқ дарча бўлмаса суюқлик қисилмаслиги сабабли қулоқ парда тебрана олмаган бўлур эди.

Урта қулоқда *m.tensor tympani* билан *t. stapedius* деган иккита мускул бор. Улардан биринчиси қисқариб, ноғора пардани таранглайди ва, шу тариқа, қаттиқ товуш келганда ноғора парда тебранишларининг амплитудасини чеклайди, иккинчиси узангини маҳкам ушлаб туради ва шу билан унинг ҳаракатларини чеклайди.

Товуш тебранишларининг амплитудаси ўзгарганда боя айтилган мускулларнинг қисқариш даражаси ўзгаради ва, шу тариқа, ички қулоқ-қа эшитув суякчалари орқали келадиган товуш энергиясининг микдорини автоматик равишда идора этиб, ички қулоқни ҳаддан ташқари тебранишдан ва емирилишдан сақлайди. Кучли товушлар қулоққа таъсир этгач 10 миллисекунддан кейиноқ *m.tensor tympani* ва *m.stapedius* рефлекс йўли билан қисқаради. Бу рефлекснинг дугаси мианинг ствол бўлмлари соҳасида туташади.

Кучли товуш бир лаҳза таъсир этганда (зарб товуши келганда, портл ш рўй берганда ва шу кабиларда) бу ҳимоя механизм ишга тушиб улгурмайди. Шу сабабли илгари қозончилар

эски технологияга кўра кавак қозон ичида туриб, шу қозон деворига болға урганларида ўрта кулоқ билан ички кулоқнинг товуш ўтказувчи ва товуш сезувчи аппаратлари емирилиб, бир неча вақтдан кейин қар бўлиб қолар эдилар.

Урта кулоқ бўшлиғини бурун-ҳалқумга туташтирувчи Евстахий найи борлигидан ўрта кулоқ бўшлиғидаги босим атмосфера босимига барабар бўлади, шу тариқа кулоқ парданинг тебранишлари учун қулайроқ шароит вужудга келади.

**Товушларнинг суяк орқали ўтиши.** Товуш ҳаво, кулоқ парда ва эшитув суякчалари орқали ўтишдан ташқари, калла суяклари орқали ҳам ўта олади. Бош тепасига ёки чакка суягининг сўрғичсимон ўсиғига камертон оёқчаси қўйилса, ташқи эшитув йўли ҳатто ёпиқ турганда ҳам товуш эшитилаверади. Афтидан, товуш чиқарувчи жисм калла суякларини тебратиради, бу суяклар эса эшитув аппаратини ҳам тебратади. Бош тепасига камертон қўйишдан ташқари, эшитув йўлига товуш чиқарувчи иккинчи камертон яқинлаштирилса, фазалари тўғри келмайдиган тўлқинлар интерференцияси туфайли эшитув сезгисининг сусайиши шунга кўрсатади. Шунга асосланиб, товушларнинг ҳаво орқали, шунингдек суяк орқали ўтиши бир субстратга таъсир этади, деб хулоса чиқариш мумкин.

### **Ички кулоқ ва товушларни сезиш**

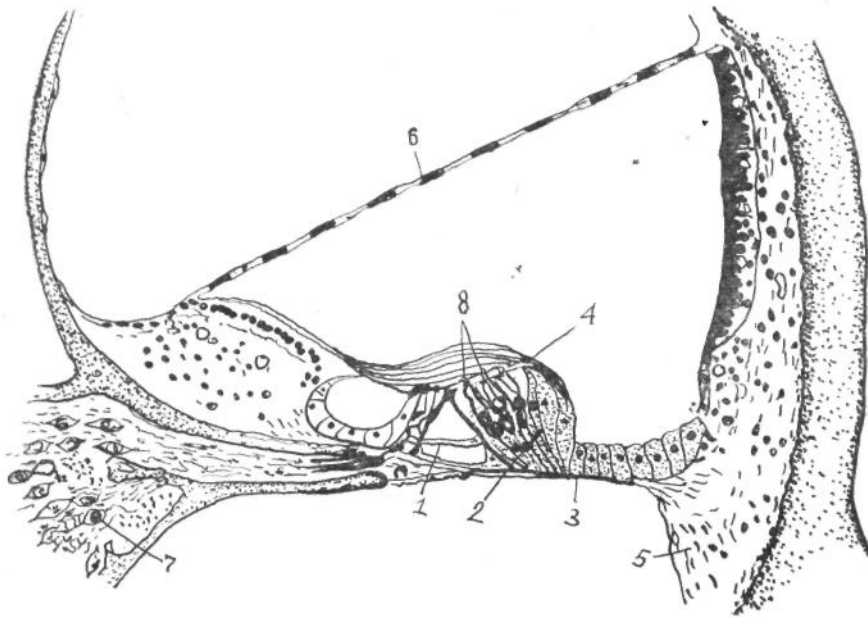
Ички кулоқда, функцияси юқорида айтилган даҳлиз ва ярим доира каналлардан ташқари чиғаноқ ҳам бор. Чиғаноқ эшитув анализатори-нинг товуш сезадиган қисмидир.

**Чиғаноқнинг тузилиши.** Чиғаноқ суякдан тузилган спирал канал бўлиб, секин-аста кенгайиб боради-да, одамда 2,5 ўрам ҳосил қилади. Суяк каналнинг диаметри чиғаноқ асосида 0,04 мм, чиғаноқ учида эса 0,5 мм. Суяк канал бошидан охиригача, чиғаноқнинг деярли учигача иккита парда билан ажралган: юқароқ парда *вестибуляр мембрана* ёки *Рейснер мембранаси*, зичроқ ва майинроқ парда эса *асосий мембрана* деб аталади. Чиғаноқнинг учида иккала мембрана ўзаро бирлашади, уларнинг *helicotrema* деган тешиги бор. Вестибуляр мембрана билан асосий мембрана чиғаноқнинг суяк каналини учта тор йўл: юқори, ўрта ва пастки каналларга ажратиб туради (200-расм).

Чиғаноқнинг юқори канали ёки *вестибуляр нарвонча* (*scala vestibuli*) овал дарчадан бошланиб, чиғаноқ учигача давом этади, бу ерда тешик орқали чиғаноқнинг пастки канали — *ноғора нарвонча* (*scala tympani*) га туташади, ноғора нарвонча эса юмалоқ дарча соҳасида бошланади.

*helicotrema* орқали туташувчи юқори ва пастки каналларни овал дарчадан бошланиб юмалоқ дарча билан тугайдиган ягона канал деса бўлади. Чиғаноқнинг юқори ва пастки каналлари *перилимфа* билан тўла, орқа мия суюқлиғи (*liquor*) га таркиб жихатдан ўхшайди. Овал дарча билан юмалоқ дарча мембраналари каналлар перилимфасини ўрта кулоқнинг ҳаволи бўшлиғидан ажратиб туради.

Юқори канал билан пастки канал ўртасида, яъни вестибуляр мембрана билан асосий мембрана орасида ўрта канал — *парда канал* (*scala media*) бор. Бу канал бўшлиғи чиғаноқнинг бошқа каналлари бўшлиғига туташмайди ва эндолимфа билан тўла туради. *Эндолимфани* парда каналнинг ташқи деворидаги *stria vascularis* деган махсус томирли тузилма ишлаб чиқаради. Эндолимфа калий ионларининг тахминан 30 барабар кўпроқ ва натрий ионларининг 20 барабар камроқ эканлиги билан перилимфадан фарқ қилади. Эндолимфа таркиби перилимфадан шу тариқа тафовут қилгани учун эндолимфа перилимфага нисбатан мусбат зарядли ҳисобланади.



200-расм. Чиғаноқ ўрамининг қўидаланг кесиги (схема).

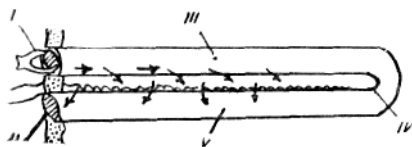
1 — эшитув нервнинг толалари; 2 — Кортий органи; 3 — асосий мембрана; 4 — қопловчи мем-брана; 5 — спирал бойлам; 6 — Рейснер мембранаси; 7 — спирал ганглий; 8 — тукли ҳужайралар.

Чиғаноқнинг ўрта канали ичида, асосий мембранада товуш сезувчи аппарат — *кортий органи* жойлашган, бу органда *тукли рецептор ҳужайралар* бор. Ана шу ҳужайралар товуш тебранишларини нерв қўзғалиши процессига айлантиради (трансформация).

**Товуш тебранишларининг чиғаноқ каналлари орқали ўтиши.** Товуш тебранишлари узанги орқали овал дарча мембранасига ўтиб, чиғаноқнинг юқори ва пастки каналларидаги, яъни вестибуляр нарвонча билан ноғора нарвончадаги перилимфани тебраниради. Перилимфанинг тебранишлари юмалоқ дарчага етиб бориб, юмалоқ дарча мембранасини ташқарига (ўрта кулоқ бўшлиғига томон) силжитади. Юқори канал перилимфасининг тебранишлари чиғаноқ учидан геликотрема орқалигина эмас, вестибуляр мембрана, парда канал эндолимфаси ва чиғаноқ каналларининг бошидан охиригача асосий мембрана орқали ҳам пастки канал перилимфасига ўтиши мумкин.

Вестибуляр мембрана жуда юпқа парда бўлиб, юқори канал перилимфасининг тебранишлари шу парда орқали ўрта канал эндолимфасига бемалол ўта олади. Шу тариқа, юқори ва ўрта каналлардаги суюқлик тебранишларни шундай ўтказадик, суюқлик мембрана билан тўсилмагандай ва иккала канал ягона умумий каналдай туюлади.

Ана шу гуё умумий бўлган юқори канални пастки каналдан ажратиб турувчи эластик элемент асосий мембранадир. Юқори канал билан ўрта каналнинг перилимфасида ва эндолимфасида тарқалувчи товуш тебранишлари асосий мембранани ҳаракатга келтиради ва шу мембрана орқали пастки каналнинг перилимфасига ўта олади (201-расм).



201-расм. Чиганок каналидаги тебранишларнинг тарқалиш схемаси. Соддалаштириш учун чиганок ёзиб кўрсатилган. Тулқинсимон чизик Кортий аъзосини тасвирлайди.

I-узанги ва овал дарча. II-дарча. III-scala vestibuli. IV- membrana basilaris V-scala tympani

Паст частотали товуш тебранишлари чиганокқа таъсир этганда чиганокнинг юқори канали пастки каналнинг бошдан охиригача жами суюқлик ҳам тебранишини Г. Бекеши яқингинада ўлган одамнинг ички кулоғи устидаги тажрибада кўрсатиб берди. Паст частотали товуш тебранишлари юқори каналдан пастки каналга асосий мембрананинг ҳаммаси ва геликотрема орқали ўтади. Бунинг боиси шуки, чиганокнинг юқори канали билан пастки каналини тўлдирувчи суюқлик узун устунининг ўз тебранишлари частотаси нисбатан кичкина бўлади, шу сабабли у паст частотали тебранишларни (800—1000 герц дан кам) аниқ гавдалантиради. Юқори частотали товуш тебранишлари таъсир этганда чиганок каналларидаги суюқлик устунининг ҳаммаси эмас, балки овал дарчага яъни чиганок каналларининг бош қисмига яқин турган булагига тебранади, холос. Товуш тебранишларининг частотаси қанча юқори бўлса, тебраниш процессига тортиладиган суюқлик устунининг узунлиги ўшанча калта бўлади ва асосий мембрананинг тебранишларни юқори каналдан пастки каналга ўтказадиган қисми овал дарчага ўшанча яқин туради.

**Кортий органидаги рецептор хужайраларнинг жойлашуви ва структураси.** Асосий мембранада рецептор хужайралар икки қават бўлиб ётади. Уларнинг ички қавати бир қатор рецептор хужайралардан тузилган, парда каналнинг бошидан охиригача бундай хужайраларнинг умумий миқдори 3500 га боради. Ташқи қават 3—4 қатор хужайралардан иборат, буларнинг умумий миқдори 12 000—20 000 га етади. Кортий органининг ҳар бир рецептор хужайраси чўзиқроқ шаклда бўлади. Хужайранинг бир қутби асосий мембранага таяниб туради; иккинчи қутби чиганок парда каналининг бўшлиғида туради. Рецептор хужайранинг ана шу иккинчи қутби учидан 60—70 та тук бор, ҳар бирининг узунлиги 4 мк бўлган бу тукларни парда канал эндолимфаси ўраб туради.

Рецептор хужайраларнинг туклари устида парда каналнинг бошидан охиригача *қопловчи пластинка* (membrana tectoria) ётади.

Товушлар таъсир этганда асосий мембрана тебрана бошлайди ва рецептор хужайраларнинг туклари қопловчи пластинкага тегиб, деформацияланади, яъни шаклини ўзгартиради. Шу туклар деформацияси рецептор хужайраларнинг қўзғалишига сабаб бўлади.

**Чиганокдаги электр ҳодисалари.** Г. Девис ва бошқа тадқиқотчилар чиганокнинг турли қисмларидаги электр потенциалларини қайд қилишда 5 та турли электр феноменини аниқлашди. Улардан икkitаси — эшитув рецептор хужайрасининг мембрана потенциали ва эндолимфа потенциали — товуш таъсирига боғлиқ эмас (улар товуш таъсир этмаганда ҳам кузатилади). Электр ҳодисаларидан учтаси — чиганокнинг микрофон потенциали, йиғинди потенциали ва эшитув нервининг потенциали — товуш таъсирида келиб чиқади.

*Эшитув рецептор хужайрасининг мембрана потенциали* хужайрага микроэлектрод киритилганда қайд қилинади. Бошқа нерв хужайралари ёки рецептор хужайралардаги каби,

эшитув хужайралари мембранасининг ички юзаси ташқи юзасига нисбатан манфий зарядлидир; уларнинг ўртасидаги потенциаллар фарқи 70 мв га боради.

*Эндолимфа потенциали*, ёки *кохлеар потенциал* парда каналга бир электродни киритиб, иккинчи электрод юмалоқ дарчага яқинлаштирилганда қайд қилинади. Эндолимфанинг перилимфага ва тевакатрофдаги тўқималарга нисбатан мусбат заряди бор, у 80 мв га тенг. Эндолимфа потенциали ундаги ионларнинг хусусиятларига боғлиқ. Бу потенциални томирли чигал (*stria vascularis*) нинг ҳаёт фаолияти сақлаб туради. Эндолимфа потенциали оксидланиш процессларининг интенсивлигига боғлиқ. Нафас олиш функцияси бузилганда ёки цианидлардан заҳарланиш сабабли тўқималардаги оксидланиш процесслари сусайганда эндолимфа потенциали камаяди ёки бутунлай йўқолади. Асосий мембрана тебранганда эндолимфа потенциали ўзгаради.

Эшитув рецептор хужайраларининг тукларини эндолимфа ўраб туради (бу суюқлик рецептор хужайраларнинг ташқи муҳити ҳисобланади), шу сабабли хужайралар мембранасининг ички юзаси билан тукларнинг ташқи юзаси ўртасида потенциаллар фарқи вужудга келади, бу фарқ  $70 + 80 = 150$  мв га тенг. Эшитув рецептор хужайраларининг туклари юзасида мембрана потенциали шу қадар катта бўлишининг аҳамияти ҳозирча аниқ эмас; товуш тебранишларининг сезилишини осонлаштиради, деб фараз қилинади.

Чиганокқа электродларни киритиб, усилителга ва радио карнайига улагач товуш билан таъсир этилса, радио карнайи товушни аниқ гавдалантиради. Масалан, экспериментатор мушук қулоғига яқин келиб, бирон жумлани айтса, чиганокқа киритилган электродларга улоғлиқ радио карнайи иккинчи хонада экспериментаторнинг айтган сўзларини гавдалантиради. 1930 йилда Уивер ва Брей кашф этган шу фактдан англашиладики, чиганок товуш тебранишларини аниқ мос келувчи частотали электр тебранишларига айлантириб, микрофон каби ишлайди. Шу туфайли юқорида тасвир этилган ҳодиса *чиганокнинг микрофон эффекти* деб аталди, қайд қилинадиган электр потенциалига эса *кохлеар микрофон потенциали* деб ном берилди. Бу потенциални тукли хужайра юзаси ишлаб чиқаради ва туклар деформацияси микрофонлардаги пьезоэлектр кристалларининг деформациясидаги каби потенциаллар фарқини вужудга келтиради, деб фараз қилишади. Кохлеар микрофон потенциалларининг частотаси товуш тебранишларининг частотасига мос келади, бу потенциаллар амплитудаси эса қулоққа таъсир этувчи товуш интенсивлигига бир қадар пропорционал бўлади.

Микрофон потенциаллари рецептор хужайраларнинг фаолият кўрсаткичлари деб аталади.

Жуда кучли товушда ва товуш тебранишларининг частотаси катта бўлганда (баланд тонларда) кохлеар микрофон потенциаллари қайд қилинганда электр тебранишларининг ёзувидаги нуль чизиғининг барқарор ўзгариши, яъни потенциаллар фарқининг ўзгариши кузатилади. Бу ҳодиса *йигинди потенциал* деб аталади. Йигинди потенциал микдори товуш босимининг интенсивлигига ва рецептор хужайраларнинг тукла-рини қопловчи мембрана билан босилиш интенсивлигига пропорционал.

Эшитув нервининг толалари электрофизиологик метод билан текоширилганда қулоққа таъсир этувчи тоннинг баландлигига қараб частотаси ўзгарадиган импульслар ёзиб олинади. Қулоққа таъсир этувчи товуш тебранишларининг частотаси пастроқ тонларда бўлиб, секундига 1000 дан ошмаса, эшитув нервида тегишли частотали импульслар вужудга келади. Қулоққа баландроқ тонлар таъсир этганда нерв толаларидаги импульслар частотаси товуш тебранишларининг частотасига нисбатан анчагина паст бўлади. Эшитув нервида гавдаланадиган импульслар частотасининг юқори чегараси рефлектор даврнинг узунлигига боғлиқ, бу давр қарийб 1 мсек га тенг.

И. Тасаки эшитув нервининг айрим толаларидан электр тебранишларини қайд қилиб, паст тонларда нерв толаларининг кўпчилигида импульсация рўй беришини, баланд тонларда эса нерв толаларининг озгинасида импульсация келиб чиқишини аниқлади.

Тукли рецептор хужайраларнинг кўзгалиши, уларда микрофон потенциали билан йигинди потенциалнинг вужудга келиши туфайли эшитув нервида импульслар ҳосил бўлади. Бу импульслар ички қулоққа таъсир этувчи товушлар тўғрисидаги ахборотни марказий нерв

системасига ўтказди.

**Тонлар баландлигининг сезилиши.** Турли баландликдаги (тебранишлар частотаси ҳар хил) товушларнинг сезилиш механизмини тушунириб берган Г. Гельмгольцнинг *резонанс назариясини* (1863) узоқ вақт мобайнида кўпчилик эътироф қилиб келди. Асосий пардани ҳосил қилувчи ва кўндалангига йўл олувчи зич толаларнинг узунлиги ҳар хил эканлигига Гельмгольц эътибор берган эди. Чиғаноқ асосидаги толалар калтароқ (узунлиги 0,04 мм), чиганоқ учидаги толалар эса узунроқ (0,5 мм) бўлади. Гельмгольц асосий парда толалари арфа деган чолғу асбобининг торлари сингари тортилган бўлиб, қайси тебранишлар частотасига резонанс берса, ўшандай тебранишлар частотасига згадир, деб фараз қилди. Товуш таъсир этганда шу тебранишлар частотасига резонанс бўлиб «созланган», яъни шу частотани гавдалантира оладиган тола кўпроқ тебрана бошлайди. Асосий мембрана толаларидан ҳар бирининг тебранишини кортий органининг худди шу толадаги рецептор ҳужайралари сезади. Шундай қилиб, Гельмгольцнинг назариясига кўра, ҳар бир баландлик тони учун ўзига яраша индивидуал рецептор бор.

Бир қанча фактлар Гельмгольц назариясидан воз кечишга мажбур этди. Аввало, асосий мембрана толалари арфа торлари каби таранг туради, деган фараз тасдиқланмади. Сўнгра, муайян баландликдаги тонлар таъсир этганда асосий мембрананинг қандай бўлмасин бир толаси эмас, балки кенгроқ қисми тебранади. Бундан ташқари, паст тонлар товуш чиқарганда эшитув нервининг айрим толаларида эмас, балки бир талай толаларида импульслар рўй беради, ҳолбуки Гельмгольц назариясига кўра, эшитув нервининг фақат айрим толаларида импульслар келиб чиқади, деб фараз қилиш керак эди.

Эшитув назариясининг иккинчиси *Резерфорднинг телефон назари-сидир* (1880), бу назарияга кўра турли баландликдаги товушлар сезилганда эшитув нервидаги потенциалларнинг тебраниш частоталари сезиладиган товушларнинг частоталарига мос келади, товушлар телефон орқали узатилганда телефон кабелида худди шундай ҳодиса рўй беради. Чиғаноқнинг микрофон эффекти кашф этилгач, бу ҳодиса телефон назариясини тасдиқлайдигандек туюлди. Аммо баланд (секундига 1000 даи ортик тебранадиган) товушлар таъсир этганда эшитув нервидаги импульслар частотаси товуш тебранишларининг частотасига мос келмаслиги тез орада аниқланди. Ҳатто тез ўтказувчи нерв толаларининг рефрактер даври ҳам 1 мсек дан кам бўлмайди, модомики шундай экан, қулоққа таъсир этаётган баланд тонлар ҳақидаги ахборот марказий нерв системасига потенциалнинг товушга синхрон тебранишлари шаклида, яъни телефонда фойдаланиладиган принципга мувофиқ ўта олмайди. Баланд частотали товуш тебранишлари ҳақида ахборот бериш учун уни (ахборотни) ўзгартиш зарур.

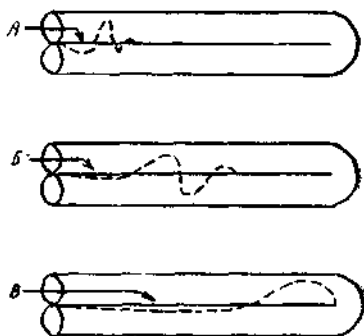
Ҳозир турли баландликдаги товушларнинг сезилиш механизми ойдинлаштирилган деб ҳисобласа бўлади. Резонанс ва телефон назариясига асос бўлган баъзи тасаввурлар тўғри чиқди.

Юқорида айтилганидек, баланд частотали товуш тебранишлари чиғаноқдаги юқори ва пастки каналлар перилимфасини, яъни вестибуляр нарвонча билан ногора нарвончани шу каналларнинг бошидан охиригача тебрантирмайди. Овал дарча мембранасига ўтадиган тебранишлар фақат овал дарча яқинидаги озгина масофада суюқлик устунини. (перилимфа ва эндолимфани) тебрантиради. Юқори канал перилимфасининг тебранишлари чиғаноқнинг бош қисмидан муайян масофада асосий мембрана орқали пастки канал перилимфасига ўтади. Чиғаноққа таъсир этувчи тон қанча баланд бўлса, бу масофа ўшанча кам бўлади, бинобарин, тебранишларнинг юқори каналдан пастки каналга ўтадиган жойи овал ва юмалоқ дарчага ўшанча яқин туради.

Чиғаноқда резонанс ҳодисаси рўй беради. Аммо асосий парданинг Гельмгольц фараз қилганча муайян толасида эмас, балки муайян узунликдаги суюқлик устунисида резонанс рўй беради. Г. Бекешининг маълумотларига қараганда, қулоққа сезиладиган тебранишлар частотаси қанча катта бўлса, яъни товуш қанча баланд бўлса, чиғаноқ каналларидаги суюқликнинг тебранувчи устуниси ўшанча калтароқ бўлади ва тебранишнинг максимал амплитудали жойи чиғаноқ асосига ва овал дарчага ўшанча яқин келади. Паст частотали

товушлар таъсир этганда суюкликнинг тебранувчи устуни узаяди ва тебранишнинг максимал амплитудали жойи чиғаноқ учига томон сурилади (202-расм). Чиғаноқ каналларидаги суюклик тебранганда асосий мембрана ҳам тебранади, шу билан бирга мембрананинг айрим толалари эмас, озми-кўпми (узунлик жиҳатидан) қисмлари тебраниш процессига тортилади. Албатта, ўша мем-бранадаги рецептор хужайралардан турли миқдори кўзғалади.

Паст частотали товушлар таъсирида асосий мембрананинг бошидан охиригача барча рецептор хужайралар кўзғалади, юксак тонлар таъсир этганда эса камроқ хужайралар — асосий мембрананинг чиғаноқ асосига яқин ётганларигина кўзғалади.



202-расм. Баланд (А), урта (Б) ва паст (В) товушларда асосий мембрананинг тебраниш схемаси.

Ҳар хил баландликдаги товушларни сезиш учун кортий органининг кўзғаладиган рецептор хужайралари локализацияси муҳим аҳамиятга эгадир. Бу купгина физиологик экспериментларда исбот этилади.

И. П. Павлов лабораториясида Л. А. Андреев итда ҳар хил баландликдаги тонларга шартли рефлексларни ҳосил қилган, сўнгра бир қулоқнинг кортий органини емириб, иккинчи қулоқдаги кортий органининг турли қисмларига ингичка игна билан шикаст етказган. Чиғаноқнинг асосидаги биринчи ўрами зарарланган бўлса, баланд тонларга ҳосил қилинган шартли рефлекслар йўқолар эди; чиғаноқ учига яқин шикастланган бўлса, паст тонларга ҳосил қилинган шартли рефлекслар йўқоларди; чиғаноқнинг фақат ўрта ўрами емирилганда ўрта диапазондаги тонлар сезилмасди.

Денгиз чўчқачаларининг чиғаноғи 4,5 ўрамли бўлади, Г. Девис шу ҳайвонлар устида тажриба қилиб, чиғаноқ асосидан электр потенциалларини ажратиб олишда барча товуш частоталарида микрофон эффекти рўй беришини аниқлади, чиғаноқнинг учига яқин қисмларидан электр потенциаллари ёзиб олинганда эса фақат паст товушлар таъсирида микрофон эффекти рўй беришини кузатди.

Келтирилган фактлардан шундай хулоса чиқариш мумкин: турли баландликдаги тонлар, яъни ҳар хил частотали товуш тебранишлари таъсир этганда чиғаноқда товуш информацияси *масофада кодларга солинади*. Тебранаётган асосий мембрана қисмининг муайян узунлиги ва юқори канал перилимфасининг тебранишларини пастки канал перилимфасига ўтказадиган муайян жойи тоннинг ҳар бир баландлигига мос келади. Шунга кўра, кўзғаладиган рецепторларнинг муайян миқдори, шунингдек таъсирланиш кучи кўпроқ бўладиган рецепторларнинг муайян группаси тоннинг ҳар бир баландлигига мос келади. Секундига 100—150 марта тебранаётган товуш частоталарида асосий мембранадаги тебранишларнинг максимал амплитудали қисми мембрананинг чиғаноқ учига қисмига етиб бормайди ва юқори каналдаги перилимфа тебранишлари асосий мембрана орқали пастки каналга ўтади. Пастроқ товуш частоталарида перилимфа тебранишлари геликотрема орқали ўтади, бунинг натижасида эшитув рецептор хужайраларининг ҳаммаси



таъсирланади. Бу ҳолда товуш ахбороти масофада кодларга солина олмай қолади. Аммо у ҳолда паст частотали тебранишлар эшитув нервнинг толаларида бехато гавдаланиши мумкин, шунинг учун бунда товуш информациясининг кодларга солинишига эҳтиёж қолмайди. Товуш частотасининг электр тебранишлари телефон кабели орқали ўтгани каби, бу ҳолда тон баландлиги ҳақидаги ахборот эшитув нервдан ўтувчи импульсларнинг тегишли частотаси билан етказиб берилиши мумкин.

Шу тариқа, тонлар баландлигини ажратишнинг иккита механизми бор. Паст тонлар таъсир этганда улар ҳақидаги информация эшитув нервнинг толалари орқали импульслар шаклида ўтади, бу импульсларнинг частотаси чиғаноқда сезиладиган товуш тебранишларининг частотасига мос келади. Баланд тонлар таъсир этганда эса, ахборот масофада кодларга солинади.

Секундига 1000 тебранишгача частотали (баъзи маълумотларга қараганда, бирмунча юқорироқ частотали) ўртача баландликдаги тонларнинг муайян диапазонида товуш информациясини кодга солувчи иккала система ишлаши мумкин: бир система частотаси таъсирот частотасига мос келадиган импульсларни ўтказишга, иккинчи система эса, қўзғалган рецептор ҳужайраларнинг ҳар хил жойлашганлигига ва турли миқдорда эканлигига асосланади.

**Товушлар интенсивлигини сезиш.** Рецепторларнинг таъсирланиш интенсивлиги одатда афферент нервлар орқали марказий нерв системасига ўтказиладиган импульслар частотаси билан кодга солинади. Таъсирот кучини кодга солишнинг бундай усули эшитув нервида татбиқ этилиши мумкин эмас, чунки паст ва ўртача баландликдаги тонлар эшитув рецепторларига таъсир этганда частотаси товуш тебранишларининг частотасига мос келадиган импульслар эшитув нервлари орқали марказий нерв системасига етиб боради. Товушдан таъсирланиш кучи ҳақидаги ахборотни ўтказишда кортий органининг рецептор ҳужайраларидаги ички ва ташқи қаватларнинг таъсирланиш бўсағаси ҳар хил эканлиги аҳамиятли, деб фараз қилинади. Ички қаватдаги эшитув рецептор ҳужайралари кучлироқ товуш таъсирида қўзғалади. Ички ва ташқи қаватдаги қўзғалган ҳужайраларнинг нисбати товушнинг таъсирот интенсивлигига қараб ҳар хил бўлса керак.

## Товуш сезгилари

Товушларни сезиш диапазони. Одам секундига 16дан 20 000гача тебраниш частотасига эга бўлган товушларни сезади. Бу диапазон 10— 11 октавага мос келади. Сезиладиган товушларнинг юқори чегараси ёшга боғлиқ: киши қанча кекса бўлса, бу чегара ўшанча паст бўлади; қариб қолган кишилар кўпинча баланд тонларни, масалан, чирилдоқ қурт товушини эшитмайди. Кўпгина ҳайвонларда товуш эшитувнинг юқори чегараси анча баланд: масалан, одам эшитмайдиган жуда баланд товушларга итда шартли рефлекслар ҳосил қилиш мумкин.

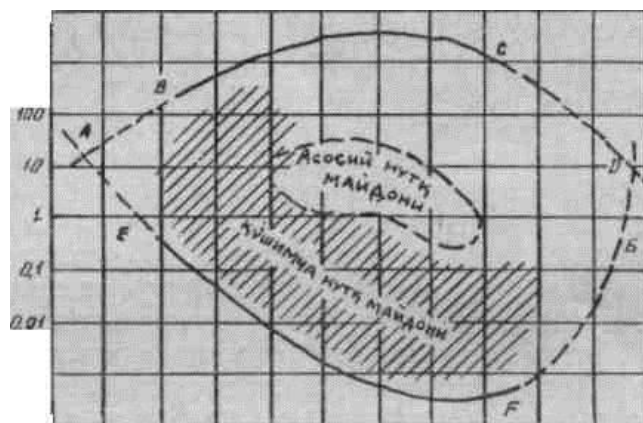
**Эшитув органининг сезувчанлиги.** Эшитув органининг сезувчанлигини аранг эшитиладиган товуш кучи билан ўлчаса бўлади, шу билан бирга товуш тебранишлари энергиясини  $\text{эрг/см}^2\text{-сек}$  шаклида ифодалаш мумкин. Товуш баландлигига қараб эшитув органи сезувчанлигининг анча ўзгариши ана шундай ўлчаш асосида аниқланган.

Секундига 1000 дан 3000 гача тебранадиغان товушларни одам қулоғи максимал даражада сезади. Шу частоталар доирасида фақат  $1 \times 10^{-9} \text{ эрг/см}^2\text{-сек}$  энергияли товуш эшитилади. Секундига 1000 гача ва 3000 дан ортиқ тебранишларда эшитув органининг сезувчанлиги кескин даражада камаяди: масалан, секундига 20 тебранишда ва 20 000 тебранишда товуш энергияси  $1 \text{ эрг/см}^2\text{-сек}$  бўлиши керак. 203-расмнинг пастки қисмидаги EFG эгри чизиги бу маълумотларни акс эттиради.

Товуш баландлиги ўзгармагани ҳолда товуш кучини шундай ошириш мумкинки, унда товуш қулоқда босим ва ҳатто оғриқ сезгиси каби нохуш сезгини юзага чиқаради. Бундай кучдаги товушлар эшитилишнинг юқори чегарасини ҳосил қилса керак.

Эшитиш юқори чегарасининг эгри чизиги бўсаға эгри чизигини икки жойдан — А ва D дан

(секундига 16 ва 20 000 тебранишда) кесиб ўтади ва у билан бирга эшитув сезгисининг майдонини чегаралайди. Бу майдон 203-расмда кўрсатилган.



203-расм. Товушларни идрок этиш майдони.

Абсциссада –секундадаги тебранишлар сони, ординатада – тоушнинг кучи 1 см<sup>2</sup> га дина хисобида ифодаланган. (кулоқ пардасига тушадиган босим)

**Товушнинг жарангдорлигини (қаттиқлигини) сезиш.** Товушнинг эрг/см<sup>2</sup>-сек билан ифодаланадиган объектив интенсивлигидан товушнинг жарангдорлигини сезиш каби субъектив сезгини ажратиш керак. Товушнинг жарангдорлигини субъектив равишда сезиш товуш интенсивлигининг ортишига параллель бормайди.

Товуш жарангдорлигининг ҳозир кенг тарқалган бирлиги — *бел* — таъсир этувчи товуш интенсивлиги нинг бўсага интенсивлиги  $I_0$  га нисбатининг ўнлик логарифмидан иборат. Практикада аксари *децибел*, яъни 0,1 бел, бошқача айтганда  $10 \lg_{10} I/I_0$  жарангдорлик бирлиги сифатида қўлланилади.

1 децибел жарангдорликка эга бўлмоқ учун, яъни  $10 \lg_{10} I/I_0 = 1$  бўлиши учун  $10 \lg_{10} I/I_0 = 0,1$  га тенг бўлиши керак. Бундан англашиладики, 1 децибел жарангдорликка  $I/I_0$  нисбати 1,26 га тенг бўлиши лозим. чунки  $\lg_{10} 1,26 = 0,1$ . Демак, 1 децибел жарангдорликка эга бўлмоқ учун 1 товуш бўсага интенсивлигидан 26% ортиқ интенсивликка эга бўлиши керак.

1 товуш кучи  $I_0$  дан 10 баравар ортиқ бўлса ( $\lg_{10} 10 = 1$ ), 10 *децибелга* тенг жарангдорликни  $I$  ва  $I_0$  товушларнинг куч нисбати 1000 000 га тенг бўлса ( $\lg_{10} 10^6 = 6$ ), 60 *децибелга* тенг жарангдорликни худди шу йўл билан топиш мумкин.

Товушнинг бўсага интенсивлиги ва товуш кучайганда товуш жарангдорлигини сезишнинг ошиб бориши товуш баландлигига қараб ҳар хил бўлади.

Товушларнинг жарангдорлик даражасини децибеллар билан аниқлашда ҳар хил баландликдаги товушларни таққослаш учун текшириладиган товушлар секундига 1000 тебранишли бир хилдаги субъектив жарангдорлик товушига солиштириб қўрилади.

Товуш жарангдорлигининг максимал даражасида товуш оғриқ сезгисига айланади, бу максимал даража 130—140 *децибелга* баравар (товуш кучи бўсага кучидан  $10^{13}$ — $10^{14}$  баравар ортиқ).

**Эшитув ўткирлигини аниқлаш.** Клиника практикасида муайян субъектдаги эшитув ўткирлигининг пасайиш даражасиш аниқлаш муҳим. Эшитув ўткирлигининг пасайишини децибелда ифодалаш мумкин. Бўсага эшитилишнинг юкори чегарасидан 140 *децибел* фарқ қилади, шунинг учун тўла қарликда эшитув ўткирлиги 140 *децибел* пасаяди.

Товушларнинг баландлиги ва кучини идора этишга имкон берадиган товуш генераторлари — *аудиометрлар* эшитув ўткирлигини аниқлаб беради. Текшириладиган кишининг «эшитаяпман» ёки «эшитмаяпман» деган сўзига, ёхуд жавоб реакцияларига қараб, унинг товуш сезгиси ҳақида фикр юритилади. Товуш таъсирида тери-гальваник рефлексининг пайдо бўлишига қараб товуш сезишни аниқлаш усулини Г. В. Гершуни ишлаб чиқди.

**Адаптация.** Қулоққа жуда кучли товуш узоқ таъсир этса, эшитув сезгилари пасаяди. Эшитув апаратининг адаптацияси шунда намоён бўлади. Товуш кучи қанча катта бўлса, қулоқнинг узил-кесил сезувчан-лиги адаптация туфайли ўшанча кам бўлиши аниқланган. Шундай қи-либ, субъектив жарангдорлик ошиб боровчи товуш интенсивлигига қарамай

фақат маълум чегарагача етиши мумкин.

Адаптация ҳодисаларининг механизми ҳали етарли ўрганилган эмас. Товуш анализаторининг марказий звеноларида рўй берувчи процесслардан ташқари, рецептор аппарат «созланиши»нинг муайян даражаси ҳам бир қадар аҳамиятли. М. Tensor tympani билан т. М. stapedis қисқарганда чиғаноққа ўтадиган товуш энергиясининг миқдори ўзгариши мумкин, деб юқорида айтилган эди.

Урта мия ретикуляр формациясининг муайян нуқталари таъсирланса, кохлеар ядро ва бош мия пўстлоғининг доимий кучдаги товуш (ши-қиллаш) таъсирида вужудга келган электр активлиги сусайишини Десмет аниқлади. Ретикуляр формация ўзидан чиғаноққа ва эшитув анали-заторидаги оралиқ нейронларга бориб, Расмуссен тутамини ҳосил қилувчи толалар орқали эшитув рецептор ҳужайраларининг сезувчанлигини идора эта олади

## КУРУВ РЕЦЕПЦИЯСИ

Кўрув рецепцияси органи — кўзга тўр пардадаги рецептор аппаратва ёруғлик нурларини бир фокусга келтириб, нарсаларнинг кичрайган ва тескари аниқ тасвирини тўр пардада ҳосил қиладиган оптик система киради.

### Кўзнинг оптик системаси

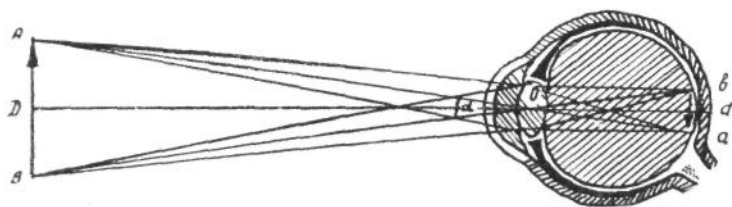
Кўзга кирадиган ёруғлик нурлари тўр пардага тушишдан олдин нур синдирувчи бир неча юзалар — шох парда, гавҳар ва шишасимон тананинг олдинги ва орқа юзаларидан ўтади.

Нурларнинг ўтадиган йўли шох парда, гавҳар ва шишасимон тана юзасининг нур синдириш кўрсаткичларига ва эгрилик радиусига боғлиқ. Кўз оптик системасининг *нур синдирувчи кучини* диоптриялар билан ифодалаш мумкин.

Бир *диоптрия (D)* — фокус масофаси 100 см бўлган линзанинг нур синдирувчи кучидир. Нур синдирувчи куч ошганда фокус масофаси камаёди. Фокус масофаси 50 см бўлганда линзанинг нур синдирувчи кучи 2 D га, фокус масофаси 25 см бўлганда нур синдирувчи куч 4 D га тенг ва ҳоказо.

Узоқдаги нарсаларга қараганда кўз оптик системасининг нур синдирувчи кучи умуман 59D чамасида ва яқиндаги нарсаларга қараганда 70,5D чамасида бўлади. Шох парданинг нур синдирувчи кучи 43,05D гавҳарнинг нур синдирувчи кучи узоқдаги нарсаларга қараганда 19,11D ва яқиндаги нарсаларга қараганда эса 33,06D га тенг.

Кўз муҳитларининг нур синдириш коэффициенти ва кўздаги сферик тузилмаларнинг эгрилиги ҳар хил, шунинг учун тўр пардадаги тасвир катталигини аниқлаш қийин. Шунинг назарда тутиб, бир қанча тадқиқотчилар *редукцияланган кўз* деган содда моделдан фойдаланишни таклиф этишди. Бундай соддалаштирилган моделда нур синдирувчи ҳамма муҳитларнинг нур синдириш кўрсаткичи бир хил ва сферик юзаси битта шох пардадан иборат бўлади; бу моделда гавҳар йўқ. Редукцияланган кўз моделини яшашда бир-биридан бир оз (0,3 мм) нарида ётувчи иккита нуқта (кўзнинг узел нуқталари) ўрнига шох парда учидан 7,15 мм орқада ва тўр пардадан 15 мм олдинда ётувчи битта узел нуқта бўлиши мумкин, деб ҳисобланади. Тўр пардада тасвир ҳосил қилмоқ учун кўздан кечирилаётган нарсанинг учларидан узел нуқтага чизиқ тортиш ва бу чизиқни тўр парда билан кесишгунча давом эттириш керак. Айни вақтда нарсанинг ҳақиқий, кичрайган ва тескари тасвири тўр пардага тушади (204-расм).



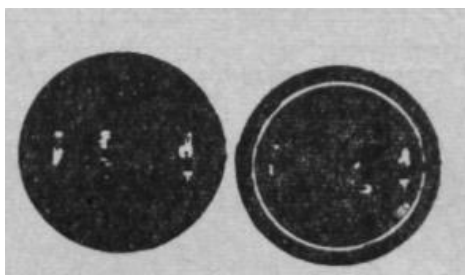
204-расм. Тасвирнинг тузилиши.  $AB$  — нарса;  $ab$  — унинг тасвири;  $o$  — узел укта.

Тасвирни тўр пардага туширмоқ учун нарсанинг катталигини ва шох пардадан қанча масофада турганлигини билиш керак. 204-расмдаги ўхшаш  $ABO$  ва  $abo$  учбурчагидан кўринадики,  $ab/AB = do/DO$  яъни буюм билан кўз орасидаги масофа ( $DO$ ) дан қанча кичик бўлса ( $15\text{ мм}$ ) тасвир ( $ab$ ) нарсанинг ўзи ( $AB$ ) дан ўшанча кичик бўлади.

### Аккомодация

Нарсани равшан кўриш учун унинг ҳар бир нуқтасидан келувчи нурлар тўр пардада бир нуқтага йиғилиши, яъни фокусланиши керак (205-расм).

Узоққа қаралса, яқиндаги нарсалар равшан кўринмай, чаплашиб кетади. Бунинг сабаби шуки, яқин нуқталардан келувчи нурлар тўр парда орқасида тўпланади, тўр пардада эса ёруғликни сочиш доиралари ҳосил бўлади. Кўздан турлича масофадаги нарсаларни бир вақтда бир хил равшан кўриш мумкин эмас. Тўр пардадан етарлича узоқдаги китобни доқа тўр орқали ўқиб, шунга ишониш осон. Бу ҳолда ё китоб



207-расм. Пуркене-Сансон образлари.

**Аккомодация механизми.** Гавҳарнинг қабариклигини ўзгартирадиган киприксимон мускулларнинг қисқариши кўзнинг аккомодация механизмида муҳим роль ўйнашини Г. Гельмгольц кўрсатиб берди. Гавҳар капсулага ўралган, бу капсула четлари киприксимон тана (*corpus ciliare*) га ёпишувчи Цинн бойламининг толаларига ўтади. Цинн бойламлари ҳамиша таранг туради ва уларнинг таранглиги гавҳарни қисиб яссилайдиган капсулага ўтади. Киприксимон танада силлиқ мускул толалари бор. Бу толалар қисқарганда Цинн бойламлари солқиланиб қолади, демак, гавҳарни камроқ қисади. Гавҳар эластик бўлгани учун қабарик шаклга киради. Шундай қилиб, киприксимон мускуллар *аккомодацион мускуллардир*. Улар ҳаракатлантирувчи нервнинг парасимпатик толаларидан иннервация олади. Кўзга атропин алкалоиди томизилганда бу мускулга кўзғалиш ўтмай қолади, бинобарин, кўз яқиндаги нарсаларни кўришга аккомодациялана олмайди. Аксинча, парасимпатомиметик моддалар — пилокарпин ва эзерин таъсирида киприксимон мускул қисқаради.

Ёш одамнинг нормал кўзи учун равшан кўришнинг узок нуқтаси чексизликда 207-расм. Пуркине—Сансон бўлади. У узокдаги нарсаларни аккомодаразлари.цияга зўр бермасдан, яъни киприксимон мускулни қисқартирмасдан кўраверади. Равшан кўришнинг энг яқин нуқтаси кўздан 10 см масофада бўлади. 10 см дан яқинроқ турган нарсаларни 20 яшар киши ҳатто киприксимон мускулни максимал қисқартирганда, яъни аккомодацияга максимал зўр берганда ҳам равшан кўра олмайди. Аккомодация кучи диоптрияларда ифодаланиши мумкин.

Одам кўзи билан равшан кўришнинг энг яқин нуқтаси киши кўзидан 10 см масофада бўлса, фокус оралиғи 10 см, яъни кучи 10Д бўлган линза равшан кўринадиган энг яқин нуқтадан келувчи нурларни параллель нурларга айлантиради. Бинобарин, аккомодация зарурати линза ёрдамида бартараф қилинади. Шу сабабли одам кўзи олдига кучи 10 /> бўлган линза қўйиб, аккомодацияга максимал зўр бериш заруриятида халос қилиш мумкин. Аккомодациянинг максимал кучи 10 Д га тенг эканлиги шундан англашилади.

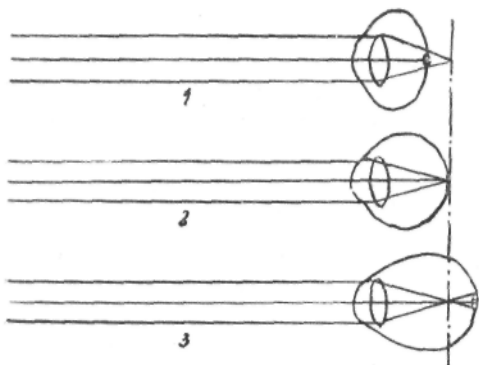
**Қарилик даврида узокдан кўриш.** Ёш улғайган сайин аккомодация кучи камаяди, равшан кўришнинг энг яқин нуқтаси шу сабабли кўздан узоклашади. Чунки ёш улғайган сайин гавҳар эластиклиги камаяди ва Цинн бойламлари бўшашганда гавҳар қабариклиги ё ўзгармайди, ёки салгина ошади. Бу ҳолат *қарилик даврида узокдан кўриш* ёки *пресбиопия* деб аталади. Шу сабабли, кексайган кишилар китоб ўқитаётганда уни кўзларидан узокроқ ушлайдилар ёки, бунинг ҳам фойдаси бўлмаса, икки ёклама қабарик кўзойнак тутиб, аккомодация камчилигини тузатадилар.

### Кўз рефракциясининг аномалиялари

Кўзда нур синиши *рефракциянинг* иккита аномалияси: *яқиндан кўриш* — *миопия* ва *узокдан кўриш* — *гиперметропия* мавжуд. Бу аномалиялар одатда нур синдирувчи муҳитларнинг камчилигига боғлиқ бўлмай, кўз соққасининг аномал узунлигидан келиб чиқади (208-расм).

**Яқиндан кўриш.** Кўзнинг бўйлама ўқи ҳаддан ташқари узун бўлса, асосий фокус тўр пардада эмас, унинг олдида, шишасимон танада бўлади. Бу ҳолда параллель нурлар тўр пардада эмас, балки унга яқинроқ бир нуқтада учрашади ва тўр пардада нуқта ўрнига ёруғ сочиш доираси вужудга келади. Бундай кўз яқиндан кўрувчи — миопик кўз деб аталади. Яқиндан кўрувчи кишида равшан кўришнинг узок нуқтаси чексизликдан охириги (ва анчагина яқин) масофага келади. Яқиндан кўрувчи киши узокни равшан кўриши учун ботиқ кўзойнак тақиши керак. Ботиқ кўзойнак гавҳарнинг нур синдирувчи кучини камайтиради ва тасвири тўр пардага туширади.

**Узокдан кўриш.** Яқиндан кўришнинг тескараси узокдан кўриш — гиперметропиядир. Узокдан кўрувчи кўзнинг бўйлама ўқи калта, шу сабабли узокдаги нарсалардан келаётган параллель нурлар тўр парда орқасида тўпланади. Тўр пардада эса ёруғ сочиш доираси вужудга келади, яъни нарса тасвири ноаниқ, ёйилиб тушади. Рефракциянинг бу камчилигини бартараф қилиш учун аккомодацияга зўр бериш, яъни гавҳар қабариклигини ошириш зарур. Шу сабабли узокдан кўрувчи киши фақат яқинга қараганда эмас, балки узокка қараганда ҳам аккомодацион мускулларига зўр беради.



208-расм. Узокдан курувчи (1), нормал (2) ва яқиндан курувчи (3) куздаги рефракцияси

Узоқдан кўрувчи кишиларда равшан кўришнинг энг яқин нуқтаси кўздан нормал кишилардагига нисбатан узоқроқ туради.

Шу сабабли яқиндаги нарсаларга қараганда аккомодацияга зўр бериш камлик қилади. Натижада узоқдан кўрувчи кишилар китоб ўқиши учун икки томони қабарик кўзойнак тақишади, бу кўзойнак нурларнинг синишини кучайтиради.

Гиперметропияни қарилик давридаги узоқдан кўришга аралаштирмаслик керак. Бу икки камчиликнинг умумий белгиси фақат шундан иборатки, уларда кишилар икки томони қабарик кўзойнак тутишади.

**Астигматизм.** Турли йўналишларда (масалан, горизонтал ва вертикал меридианлар бўйича) нурларнинг турлича синиши, яъни *астигматизмни* ҳам рефракция аномалияларига қўшмоқ керак.

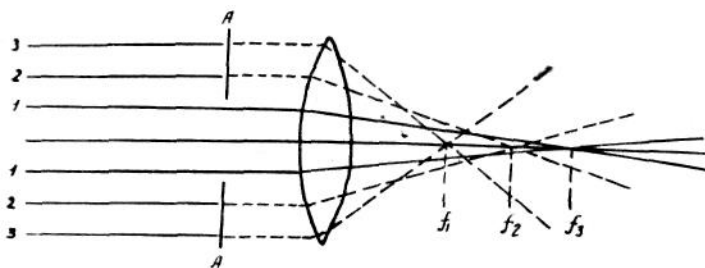
Барча кишилар бир қадар астигматик ҳисобланади, шу сабабли астигматизмни оптик система бўлган кўз тузилишининг такомиллашмаганлигига йўймоқ керак.

Астигматизмнинг сабаби шуки, кўзнинг шох пардаси том маънодаги сферик юза эмас. Шох парданинг турли йўналишлардаги эгрилик радиуси турлича. Астигматизмнинг кучли даражаларида бу юза цилин-дрик юзага ўхшаб кетади, натижада тўр пардадаги тасвир бузилади. Кўзга махсус цилиндрик кўзойнак тутиб, астигматизм тuzатилади. Масалан, шох парда нурни вертикал йўналишда камроқ синдирса, кўзойнак нурни шу йўналишда кўпроқ синдириши керак.

### Қорачиқ ва унинг рефлекси

Кўз ичига тушадиган ҳамма ёруғлик нурларини рангдор парда марказидаги тешиқ ўтказди, шу тешиқ *қорачиқ* деб аталади. Қорачиқ фақат марказий нурларни ўтказиб ва сферик абберрацияни бартараф қилиб, тўр пардага нарсаларнинг равшан тасвири тушишига ёрдам беради.

*Сферик абберрация* шундан иборатки, гавҳарнинг периферик қисмларига тушган нурлар марказий нурларга нисбатан кучлироқ синади (209-расм). Шу сабабли, периферик нурлар бартараф қилинмаса, тўр пардада ёруғлик сочиш доиралари пайдо бўлиши керак.



209-расм. Сферик абберрация схемаси.

Марказдаги 1—1 нурлар тўр пардадаги  $f_3$  фокусда тўпланади; чеккадаги 2—2 ва 3—3 нурлар тўр парда олдидаги  $f_2$ — $f_3$  фокусларда тўпланади. Гавҳар олдидаги тик  $A$ — $A$  чизиқлар чеккадаги нурларни ўтказмайдиган рангдор пардани кўрсатади, бу эса тасвирларнинг равшан бўлишига ёрдам беради.

Рангдор парда мускуллари қорачиқ диаметрини ўзгартира олади ва кўзга ёруғлик киришини шу йўл билан идора эта олади. Кўзни беркитиб, ёруғлик туширилмаса, сўнгга кўз очилса, қоронғида кенгайган қорачиқ рефлекс йўли билан тез тораяди.

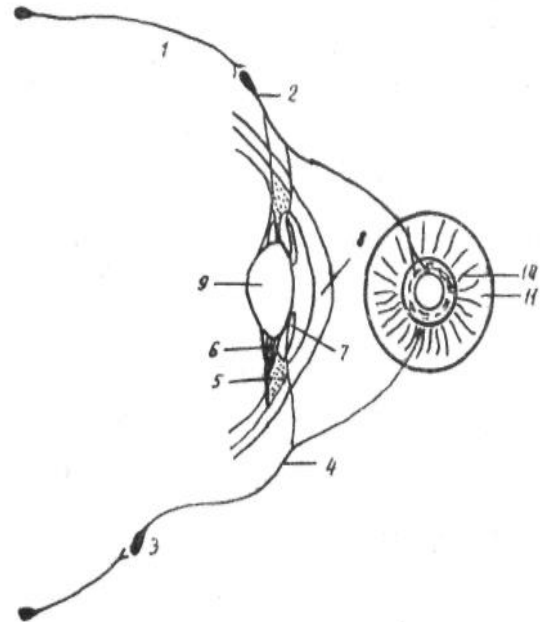
Рангдор пардада қорачикни ўраб турувчи мускул толаларининг икки тури бор, бир тури — ҳалқасимон мускуллар (*m.sphincter iridis*) кўзни ҳаракатлантирувчи нервнинг парасимпатик толаларидан иннервация олади, иккинчиси — радиал мускуллар (*m.dilatator iridis*) симпатик нервлардан иннервацияланади (210-расм). Ҳалқасимон мускуллар қисқарганда қорачик тораяди, радиал мускуллар қисқарганда эса, қорачик кенгаяди. Шунга яраша, адреналин қорачикни кенгайтиради, ацетилхолин билан эзерин эса, қорачикни торайтиради. Парасимпатик нерв системасининг кўзғалиши билан давом этадиган эмоциялар (кўркув, ғазаб, оғрик)да қорачиклар кенгаяди.

Қорачиклар асфиксияда ҳам кенгаяди. Шу сабабли чуқур наркозда қорачикларининг кенгайиши асфиксия бошланаётганини кўрсатади ва наркозни камайтириш зарурлишдан гувоҳлик берувчи мудҳиш белги ҳисобланади.

Соғлом одамнинг иккала кўз қорачиғи бир хилда кенгайган ёки торайган бўлади. Бир кўзга ёруғ туширилганда иккинчи кузни қорачиғи ҳам тораяди; бундай реакция ҳамжихатлик реакцияси дейилади.

Яқиндан нарсаларга қаралганда ҳам қорачик тораяди, аккомодация руй беради ва иккала кузнинг курув уқлари бир нуктада учрашади.(конвергенция)

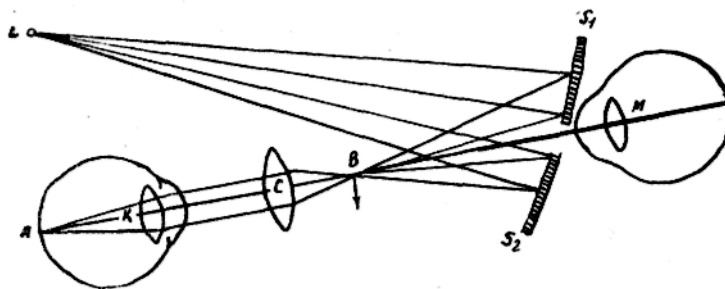
Баъзан иккала кўз қорачиқлари катта-кичик бўлади (*анизокория*). Бир томондаги симпатик нервнинг зарарланиши натижасида қорачик тораяди (*миоз*) ва айни вақтда кўз ёриғи ҳам тораяди (*Горнер симптоми*). N. oculomotorius-нинг фалаж бўлиши ёки n.sympathicus -нинг таъсирланиши натижасида бир кўз қорачиғи кенгайиши мумкин (*мидриаз*).



## Офтальмоскопия

Қорачикқа тўппа-тўғри қараб туриб, кўзнинг ички юзасини — тўр-пардани кўриб бўлмайди, чунки барча нурлар кўзга қайси йўналишда кирган бўлса, кўз уларни ўша йўналишда акс эттиради, яъни қайтаради. Ёруғлик манбаидан келган нур ўша манбага қайтади ва кузатувчининг кўзига тушмайди. Кўзимизни шу нурлар йўлига қўйсақ, ёруғлик манбаини тўсиб қўямиз. Шу сабабли қорачик ҳамиша бизга қора бўлиб туюлади.

Гельмгольц кўзнинг ички юзасини кўриш учун кўз кўзгуси ёки *офтальмоскопи* таклиф этди, унда нурларнинг ўтадиган йўли 211-расмда кўрсатилган. Текшириладиган кўз (*K*) равшан ёруғлик манбаи (*L*) нинг кўзгу (*S1—S2*) дан акс этган нурлари билан ёритилади. Бу нурлар кўздан тескари томонга бора туриб, яна кўзгудан қайтади ва ёруғлик манбаи (*L*)га қайтиб келади. Аммо ёруғлик нурлари текшириладиган кўздан қайта туриб, икки томони қабарик линза (*C*) да тўпланади ва кесишади; улардан бир қисми кўзгудаги кичкина тешикдан ўтиб, кузатувчининг кўзи (*M*)га тушади. Шундай қилиб, тадқиқотчи кўз тубининг тескари тасвири (*A*)ни кўради. Линза билан кўзгу ўртасидаги *B* нуктада тасвир ҳосил бўлади ва кузатувчи киши ўз кўзини тегишлича аккомодациялаб, ўша нуктага қараб туриши керак. Текшириладиган кўзнинг бевосита тасвирини олиш усуллари ҳам бор.



211-расм. Гельмгольц кўзгусининг схемаси.

S1-S2 — тешикли кўзгу; C — линза; L — ёруғлик манбаи; A — текшириладиган K- кўзнинг туби;

**М** — текширувчининг кўзи.

Кўзнинг ёритилган кўз пардаси — кўз тубини офтальмоскоп ёрдамида кўриш мумкин. Кўз туби текширилганда кўрув нервининг кўз соққасига кирган жойи — *кўрув нервининг сўргичи* кўринади. Нерв билан бирга кўзга қон томирлари ҳам киради, улар яхши кўриниб туради. Ёруғлик фильтрини тутиб, қизил нурлардан маҳрум қилинган оч-яшил ёруғликда кўз туби текширилса, тўр парданинг энг яхши кўрадиган жойи — *сарик доғ* ҳам яхши кўринади.

### **Тўр парда айрим қаватларининг структураси ва функциялари**

Тўр парда кўзнинг ички пардаси бўлиб, унда ёруғлик нурларини сезадиган *фоторецепторлар* — *таёқчалар билан колбачалар* ҳамда кўзнинг ўз нерв аппаратини ташкил этувчи нерв хужайралари ва уларнинг кўпдан-кўп ўсиқлари бор.

Тўр парданинг энг ташқи қавати пигментли эпителийдан тузилган, унда *фусцин* деган пигмент бор. Бу пигмент, фотоаппарат ички деворларининг қора рангига ўхшаш ёруғликни ютиб, унинг қайтишига ва сочилишига тўсқинлик қилади ва шу билан кўрув сезгисининг равшан чиқишига имкон беради.

Баъзи *тунги ҳайвонларда* фоторецепторлар билан пигмент хужайралар ўртасида ёруғликни акс эттирувчи қават бор, бу қават махсус кристаллардан ёки иплардан тузилган. Улардан ёруғлик қайтиши тунги ҳайвонлар кўзининг ташқи ёруғда нур сочишига сабаб бўлади. Ёруғликни қайтарадиган қават борлигидан тикка ёруғлик нурларигина эмас, қайтган ёруғлик нурлари ҳам фоторецепторларга таъсир этади, бу эса ёруғлик кам шароитда ёруғлик сезиш имкониятини оширади.

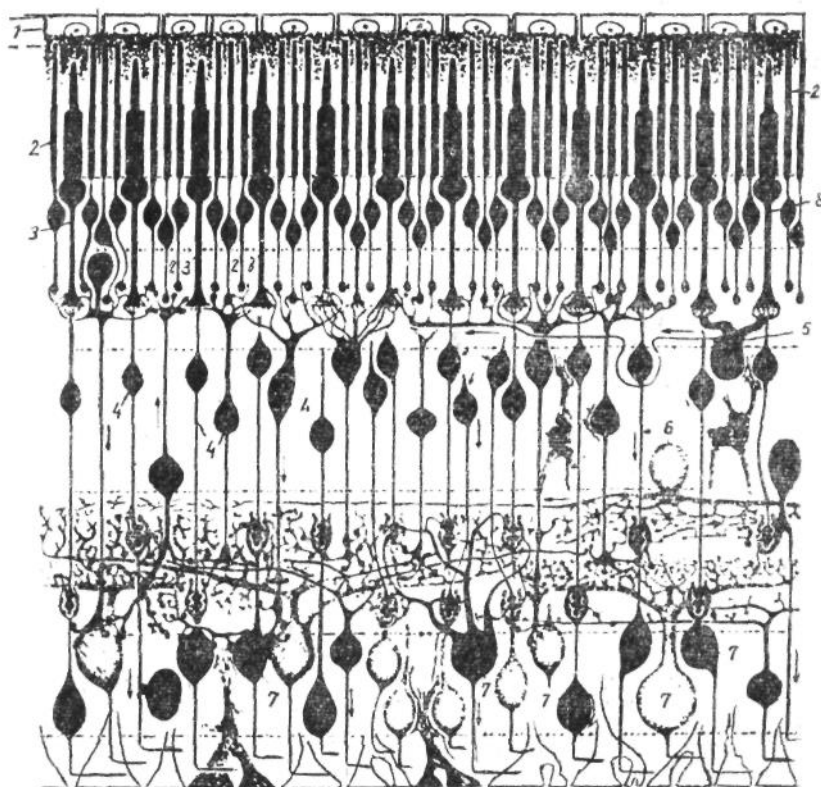
Тўр парданинг ички томонидан пигментли эпителий қаватига фоторецепторлар қавати тақалиб туради. Фоторецепторларнинг ёруғ сезувчи бўғимчалари ёруғликка қарама-қарши томонга қараган.

Таёқча ва колбачаларнинг ёруғ сезувчи бўғимчаларини ўз ўсиқлари билан ўраб турувчи пигментли хужайралар фоторецепторлардаги модда алмашинувида ва кўрув пигментларининг синтезида қатнашса керак. Пигментли эпителий хужайраларида бир талай микроворсинкалар борлиги электрон микроскопда текшириб аниқланган. Пигментли хужайраларнинг таёқча ва колбачаларга тегиб турадиган юзасини оширадиган бу микроворсинкалар борлиги фоторецепторлар билан пигментли эпителий хужайралари ўртасидаги боғланишни кўрсатади.

Ҳар бир таёқча ёки колбача ёруғликни сезадиган ва кўрув пигментида эга бўлган ташқи бўғимчадан ва фоторецептор хужайрада энергетика процессларини таъминловчи митохондриялари билан ядроси бўлган ички сегментдан иборат.

Ҳар бир таёқчанинг бўғимчаси пластинкалардан тузилганлиги электрон микроскопда текшириб аниқланди. Бу пластинкалар ёки дисклар устма-уст тахланган бўлиб, 400—800 тагача боради. Дисклар диаметри қарийб 6 *мк*. Ҳар бир диск икки қават мембранадан иборат, бу мембрана икки қават оқсил молекулалари орасида турувчи липидларнинг иккита мономолекуляр қаватидан тузилган. Кўрув пигменти — *родопсин* (қуйига қаралсин) таркибига кирувчи ретинен оқсил молекулалари билан боғланган. Хужайра юзасининг мембранасидаги кўпгина бурмалардан, яъни мембрананинг фоторецептор бўғимчаси ичига ботиб кирган жойларидан дисклар ҳосил бўлади, деб фараз қилишади.



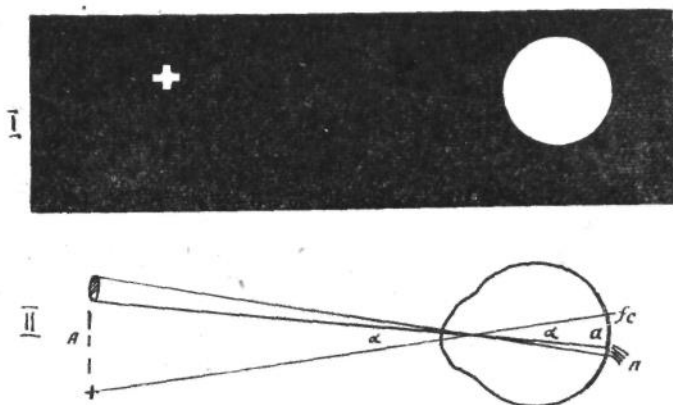


212-расм. Кўз тўр пардасининг тузилиш схемаси (С. Полякдан).

1 — пигментли қават; 2 — таёқчалар; 3 — колбачалар; 4—биполяр нейронлар; 5 — горизонтал хужайра; 6—амакрин хужайра; 7 — ганглиоз хужайралар. Тўр парда қаватлари пунктир чизик билан ажратилган.

Нур йўналиши таёқча ёки колбачанинг узун ўқиға мос келган тақдирда ёруғлик рецепторни кўпроқ кўзғатишини Стайлс ва Кроуфорд аниқлашди. Таёқча ёки колбачанинг кўндалангига йўналган ёруғлик нури рецепторни камроқ кўзғатади. Бу ҳодиса *дирекционал эффект* (нурларнинг йўналиш эффекти) деб аталади. Бу, ёруғлик нури ташқи сегмент ўқи бўйлаб йўналганда ҳар бир фотон фоторецепторнинг барча дисклари орқали кетма-кет ўтиб, кўпроқ эффект беришига боғлиқ, деб фараз қилса бўлади.

Фоторецептор хужайранинг ташқи ва ички сегментлари мембраналар билан ажратилган, шу мембраналар орқали 16—18 та ингичка фибриллалар тутами ўтади. Ички сегмент ўсимтали бўлади, фоторецептор хужайра эса кўзғалишни ўзи билан контактланувчи биполяр хужайрага ўша ўсимта орқали ўтказди.



213-Расм. Мариот тажрибасини

утказиш учун расм(І) ва шу тажрибада нурлар йулини схемаси.(І)

II-расмдаги штрихланган овал ёруғ дарчадан иборат. Унг куз крестчага тикилса, доира тасвири курув нервнинг (n) кирган жойидаги турдоққа тушади. Крестча тасвири марказий чуқурчага(fc) га тушади.

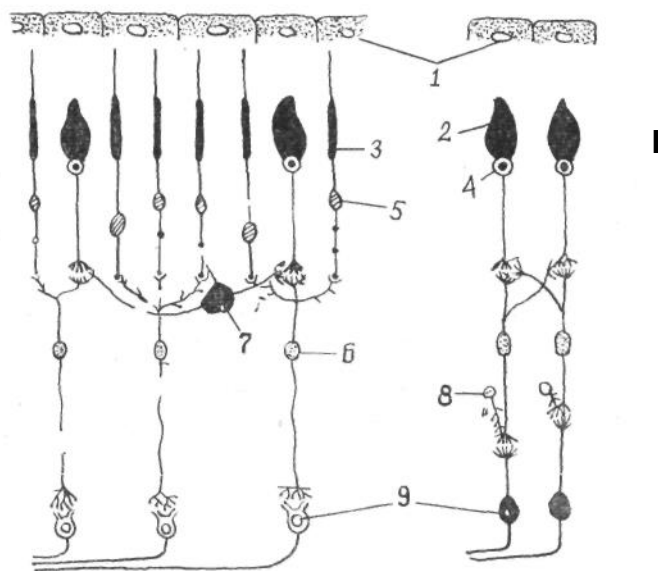
Одам кўзида қарийб 6—7 млн. колбача ва 110—125 млн. таёқча бор. Таёқча ва колбачалар тўр пардада бир текис тақсимланмаган.

Тўр парданинг марказий чуқурчаси (*fovea centralis*) да фақат колбачалар бор (бу ерда 1 мм<sup>2</sup> сатҳга 140 мингтача колбача тўғри келади). Тўр парда перифериясига томон колбачалар камайиб, таёқчалар шунга яраша кўпаяди; тўр парда перифериясида нукул таёқчалар бўлади.

Кўрув нервнинг кўз соққасига кирган жойи — кўрув нервнинг сўрғичида фоторецепторлар мутлақо йўқ, шу сабабли бу жой ёруғликни сезмайди: у кўр доғ деб аталади. Кўр доғ борлигига *Мариотт тажрибаси*да ишониш мумкин. Чап кўзни юмиб, 213-расм, I да кўрсатилган крестга ўнг кўз билан тикилиб турилса, сурат кўздан маълум (тахминан 25 см чамаси) масофада турганда доира йўқолади, чунки унинг тасвири кўр доғга тушади (213-расм, II).

Кўр доғнинг катталиги бир қанча физиологик шароитларга қараб узгариши мумкин. П. Г. Снякин ана шу ҳодисани анализ қилиб, функционал мобиллик деб атади.

Фоторецептор ҳужайралар қаватидан ичкари томонда *биполяр нейронлар* қавати бор, бу нейронларга ичкари томондан *ганглиоз нерв ҳужайралари* қавати тақалиб туради (212 ва 214-расмлар). Таёқча ва колбачалар ташқи қаватда ётганлиги, ганглиоз ҳужайралар эса тўр пар данинг ички (шишасимон танага тақалиб турган) қаватини ҳосил қилганлиги учун ёруғлик шисасимон тана орқали тўр пардага тушганда фоторецепторларга етишдан олдин тўр парданинг ҳамма қаватларидан ўтиши керак.



214-расм. Таёқчалар ва колбачалардаги нерв алоқаларининг содалаштирилган схемаси.

1 — пигментли қават; 2 — колбачалар; 3 — таёқчалар;  
4 — колбачаларнинг ядролари; 5 — таёқчаларнинг ядролари;  
6 — биполяр ҳужайралар; 7 — горизонтал ҳужайралар;  
8 — амакрин ҳужайралар; 9 — ганглиоз ҳужайралар.

Ганглиоз ҳужайраларнинг ўсиқлари кўрув нервнинг толаларини ташкил этади. Шундай қилиб, ёруғлик таъсирида фоторецепторда вужудга келган қўзғалиш иккита нерв ҳужайраси — биполяр ва ганглиоз ҳужайралар орқали кўрув нервнинг толаларига ўтади. Ана шу нерв

хужайраларининг контактланган жойларида синапслар бор.

Биполяр хужайра билан ганглиоз хужайра ўртасидаги синапсларда холинэстераза борлиги гистохимиявий методлар билан текширишда аниқланди; бир нерв хужайрасидан иккинчи нерв хужайрасига импульс ўтганда ацетилхолин ажралиб чиқиши қисман шундан кўриниб турибди. Кўзғалишнинг фоторецептор хужайрадан биполяр хужайрага ўтиш механизми равшан эмас.

Ганглиоз хужайраларнинг ўсиқлари ҳисобланадиган кўрув нервининг толаларидан атиги 1 миллионтаси тахминан 130 млн. фоторецептор хужайрага тўғри келади. Импульслар жуда кўп фоторецепторлардан бир ганглиоз хужайрага конвергенцияланиши ҳозир келтирилган рақамлардан кўриниб турибди. Дарҳақиқат, битта биполяр нейрон кўпгина таёқчаларга ва бир неча колбачага боғланганлигини, бир ганглиоз хужайра эса, ўз навбатида, кўпгина биполяр хужайраларга боғланганлигини Поляк кўрсатиб берди. Шундай қилиб, ҳар бир ганглиоз хужайра бир талай фоторецепторларда рўй берувчи кўзғалиш процесслари учун охирги умумий йўл ҳисобланади. Тўр парданинг фақат марказида, унинг марказий чуқурчасида ҳар бир колбача калта биполяр хужайра деган битта хужайрага бирлашган, калта биполяр хужайрага ҳам фақат битта ганглиоз хужайра туташган.

Бир ганглиоз хужайрага бирлашган фоторецепторлар *ганглиоз хужайранинг рецептив майдонини* ҳосил қилади. Турли ганглиоз хужайраларнинг рецептор майдонлари бири-бирини ёпиб ўтади ва ўзаро боғланади. Бунинг асосий сабаби шуки, тўр пардада *горизонтал* (юлдузсимон) ва *амакрин хужайралар* бор, улардан тармоқланувчи ўсиқлар чиқади, бу ўсиқлар биполяр ва ганглиоз хужайраларни горизонтал чизик бўйича бирлаштиради (212 ва 214-расмлар). Шу сабабли битта ганглиоз хужайра бир неча ўн минг фоторецептор билан боғланиши мумкин.

Марказга интилувчи толалардан ташқари, кўзда марказдан қочувчи нерв толалари ҳам топилган, бу толалар марказий нерв системасидан кўз тўр пардасига импульс олиб келади. Марказий нерв системаси тўр парда нейронлари ўртасидаги синапсларнинг ўтказувчанлигини ўша (марказдан қочувчи) толалар ёрдамида ўзгартира олади ва кўзғалиш процессига тортилган нейронлар сонини шу тариқа бошқара олади, деб ҳисоблашади. Тўр пардадаги марказдан қочувчи нерв толаларининг иккинчи типи — томир ҳаракатлантирувчи толалардан иборат. Марказий нерв системаси тўр парда томирларининг диаметрини шу толалар ёрдамида ўзгартира олади.

Тўр парданинг ўзига хос мураккаб нерв аппарати кўрув ахборотини анализ қилиш ва қайта ишлаб чиқишда қатнашади. Кўз тўр пардаси фоторецепторлар жойлашган анчайин бир жой эмас; у марказий нерв системасининг гўё периферияга чиқариб қўйилган бир қисми ҳамдир.

**Икки ёқламалик назарияси.** Таёқчалар ғира-ширада ёруғлик нурларини сезадиган рецепторлар ҳисобланади, колбачалар эса равшан ёруғликда ишлайди ва рангни сезади, бир қанча факторлар шундан гувоҳлик беради. Таёқча ва колбачаларнинг турли функциялари ҳақидаги тасаввур *икки ёқламалик назариясига* асос бўлди. Бу назарияни тасдиқлайдиган бир талай фактлар бор.

Тунги ҳайвонлар, масалан бойқуш ва кўршапалак тўр пардасида таёқчалар кўпроқ бўлса, кундузги ҳайвонлар — каптар, товук, калтакесак кўзининг тўр пардасида колбачалар ортиқроқ.

Ёруғлик нурлари марказий чуқурчага таъсир этганда (бу чуқурчада деярли нукул колбачалар бор) ҳар хил ранглар яхшироқ сезилиши тўр парданинг турли қисмларига ингичка ёруғлик тутамини тушириб аниқланди. Тўр парда марказидан узоклашган сайин ранг сезиш тобора қийинлашади. Тўр парданинг перифериясида нукул таёқчалар бор, шу сабабли у рангларни сезмайди. Тўлқин узунлиги ҳар хил бўлган нурлар тўр парданинг периферик қисмларига таъсир этганда рангсиз ёруғлик сезгиси пайдо бўлади. Таёқчаларнинг сезувчанлигига нисбатан колбачалар сезувчанлиги кўп марта кам. Шу сабабли ғира-ширада, «қош қорайган» вақтда тўр парда марказидаги колбачалар билан кўриш кескин даражада сусайиб, тўр парда перифериясидаги таёқчалар билан кўриш устун туради. Таёқчалар рангларни сезмагани учун ғира-ширада одам рангларнинг фарқига бормайди («тунда мушукларнинг ҳаммаси ҳам кул ранг бўлади» деган рус матали шундан келиб чиққан).

Таёқчалар функцияси бузилганда (масалан, овқатда витамин А етишмаганда шундай бўлади) ғира-ширада кўриш функцияси бузилади — *шапқўрлик* келиб чиқади; бундай одам кундузи бемалол кўради-ю, ғира-ширада, қош қорайганда кўзи ҳеч нарсани кўрмайди. Колбачалар зарарланганда эса, аксинча, *ёруққа қараб бўлмайди* — бундай одам хира ёруғда яхши кўради-ю, равшан ёруғда кўзи ҳеч нарсани кўрмайди. Бу ҳолда

## Тўр парда рецепторларидаги фотохимиявий реакциялар

Ёруғлик тўр пардага таъсир этганда таёқча ва колбачаларнинг ташқи бўғимларидаги пигментларда химиявий ўзгаришлар рўй беради. Фо-тохимиявий реакция натижасида тўр парда фоторецепторлари кўзгалади.

Утган асрнинг 70-йиллари охиридаёқ ҳайвонлар кўзининг тўр пардасида *ёруғликка сезгир пигментлар* кашф этилган ва бу моддалар «руғда рангсизланиб қолиши кўрсатиб берилган эди. Одам ва бошқа кўпгина ҳайвонлар тўр пардасининг таёқчаларида *кўрув пурпури* ёки *родопсин* пигменти бор, бу модданинг таркиби, хоссалари ва химиявий ўзгаришлари сўнгги ўн йилларда мукамал ўрганилди (Уолд ва бошқалар). Кушлар тўр пардасининг колбачаларида *йодопсин* пигменти топилди. Колбачаларда ёруғликни сезадиган яна бошқа пигментлар ҳам бўлса керак. Қолбачаларда *хлоролаб* ва *эритролаб* пигментлари борлигини Раштон кўрсатиб берди; хлоролаб спектрнинг яшил қисмига, эритролаб эса қизил қисмига мос келадиган нурларни ютади.

Родопсин витамин А альдегиди — *ретинен* ва *опсин* оксидидан таркиб топган юксак молекулали бирикмадир. Ёруғлик таъсирида шу модда бир қанча химиявий ўзгаришларга учрайди. Ретинен ёруғликни ютиб, ўзининг геометрик *изомериға* ўтади. Бу изомернинг характерли белгиси шуки, унинг ён занжири тўғриланиб, ретинен билан опсин ўртасидаги алоқа узилади. Айни вақтда аввал баъзи оралик моддалар — люмиродопсин ва метародопсин ҳосил бўлади, сўнгра ретинен опсиндан ажралиб кетади. *Ретинен редуктазаси* деган фермент таъсирида ретинендан витамин А ҳосил бўлади, бу витамин таёқчаларнинг ташқи қалта бўғимларидан пигментли қават хужайраларига ўтади.

Кўз қоронғилатилганда кўрув пурпури регенерацияланади, яъни родопсин ресинтез қилинади. Бунинг учун тўр пардага витамин А нинг цисизомери керак, ретинен эса шу изомердан ҳосил бўлади. Организмда витамин А бўлса, родопсин ҳосил бўлиши кескин даражада бузилиб, юқорида баён этилган шапқўрлик рўй беради. Витамин А дан ретинен ҳосил бўлиши фермент система иштирокида рўй берувчи оксидланиш процессидир. Сут эмизувчи ҳайвонлар кўзининг тўр пардасида оксидланиш процесслари бузилган бўлса, родопсин қайта ҳосил бўлмайди.

Тўр пардадаги фотохимиявий процесслар ғоят тежамли бўлади, яъни ҳатто жуда равшан ёруғ таъсир этганда ҳам таёқчалардаги родопсиннинг фақат озгина қисми парчаланади. Масалан, Уолд маълумотларига қараганда, 100 *люкс* интенсивликдаги ёруғлик таъсир этганда 5 секунддан кейин ҳар бир таёқчадаги 18 млн. родопсин молекуласидан атиги 1200 таси парчаланади, яъни кўрув пурпурининг қарийб 0,005 проценти емирилади.

Родопсиннинг ёруғлик ютиши ва парчаланиши унга таъсир этувчи ёруғлик нурларининг тўлқин узунлигига боғлиқ. Одам кўзининг тўр пардасидан ажралиб чиқадиган родопсин тўлқин узунлиги қарийб 500 *ммк* бўлган ёруғлик нурларини, яъни спектрнинг яшил қисмидаги нурларни максимал даражада ютади. Қоронғида худди ана шу нурлар равшанроқ туйилади. Тўлқин узунлиги ҳар хил бўлган ёруғлик таъсирида родопсиннинг нур ютиб, рангсизланиш эгри чизиги қоронғида ёруғлик равшанлигини субъектив баҳолаш эгри чизигига солиштириб кўрилса, уларнинг бир-бирига мос эканлиги аниқланади (215-расм).

Кўз тўр пардаси аччиқтош эритмаси билан дориланса, яъни қотириб қўйилса, родопсин энди парчаланмайди ва сал олдин кўз кўрган нарсанинг тасвирини (*оптограммани*) тўр пардада кўриш мумкин.

Йодопсиннинг структураси родопсинга ўхшайди. Йодопсин ҳам колбачаларда ҳосил бўладиган опсин билан ретинендан иборат, бу опсин таёқчалар опсинидан фарқ қилади. Родопсин ва йодопсин ёруғликни турлича ютади. Йодопсин тўлқин узунлиги қарийб 560 *ммк* бўлган нурларни, яъни спектрнинг сариқ қисмидаги нурларни кўпроқ ютади.

### Кўз тўр пардаси ва кўрув нервидаги электр ҳодисалари

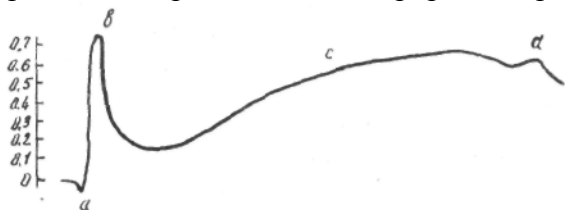
Таёқча ва колбачалардаги кўрув пигментларининг фотохимиявий ўзгаришлари ёруғлик таъсирида кўрув рецепторларининг кўзгалиш ҳодисалари занжиридаги бошланғич звено

ҳисобланади. Кўрув рецепторларида, сўнгра кўрув нервида ҳам фотохимиявий реакциялар рўй бергач кўзнинг мураккаб рецептор аппарати қузғалиб, электр тебранишлари келиб чиқади.

**Электроретинограмма.** Электроретинограммалар деб аталадиган электр тебранишларини зарарланмаган кўзга ёки бевосита тўр пардага ёруғлик билан таъсир этиб, электр потенциаллари фарқини ажратиб олишда аниқланса бўлади.

Тажрибада электроретинограммани қайд қилиш учун ажратиб олинган кўзнинг шох пардасига бир электрод, кўз сокқасининг қарама-қарши қисмига эса иккинчи электрод қўйилади. Бир электродни шох парда юзасига жойлаб, иккинчи электродни эса бурунга киритиб ёки юз терисининг кўз яқинидаги қисмига қўйиб, электроретинограммани олиш мумкин.

Электроретинограмманинг вужудга келиши таёкча ва колбачалардаги фотохимиявий процессларга боғлиқ эканлиги шу билан исбот этиладики, кўзнинг электр реакциялари онтогенезда ёруғликни сезувчи рецепторлар — таёкчалар ва колбачаларнинг тараққий этиши ва уларда кўрув пигментларининг вужудга келиши билан бир вақтда рўй беради. Кўрув пигментларининг микдори электроретинограмма тўлқинларининг амплитудасига қараб ўзгаради. Кўрув пигментларининг парчаланиши натижасида хужайра мембраналарининг қандай қилиб ўзгариши, шунинг натижасида электр потенциалларининг фарқи қандай вужудга келиши ҳозирча равшан эмас. Фотохимиявий процесслар билан электр процесслари ўртасида ферментатив реакциянинг қандайдир оралиқ звеноси мавжуд бўлса керак. Аксари ҳайвонлар кўзига 1—2 секунд ёруғлик туширилганда электроретинограмма олинади, бу ретинограмма характерли бир неча тўлқинга бўлинади (216-расм). Биринчи тўлқин — **a** тўлқин амплитуда жиҳатдан кичик манфий электр тебраниши бўлиб, тинчлик потенциалининг камайганлигидан гувоҳлик беради. Бу тебраниш тез ортадиган ва секин камайдиган мусбат электр тўлқини — в тўлқинга ўтади, бу тўлқиннинг амплитудаси каттароқ бўлади, **в** тўлқиннинг пасайиш фонида кўпинча мусбат электр тўлқини — суст **с** тўлқин қузатилади. Ёруғлик таъсир этиши тўхтаган пайтда яна бир мусбат электр тўлқини — **d** тўлқин майдонга келади. Одамнинг электроретинограммаси ҳам шунга ўхшашшаклда, фақат шу билан фарқ қиладики, унда **a** тўлқин билан в тўлқин ўртасида қисқа муддатли **x** тўлқин қайд қилинади. Ёруғлик турлича таъсир этганда электроретинограмма шаклини мукаммал анализ



216-расм. Электроретинограмма (Р. Гранитдан).

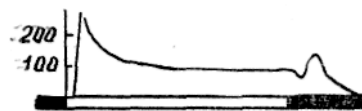
қилган Р.Гранит электроретинограмманинг характерли тўлқинлари уч турли компонентнинг қўшилишидан вужудга келади, деб хулоса чиқарди. Р. Гранитнинг фикрича, с тўлқин шаклида қайд қилинадиган компонент таёкчалар билан кўришга боғлиқ. Шу сабабли кўзнинг тўр пардасида таёкчалар бўлмайдиган ҳайвонлар (масалан, тошбақа) электроретинограммасида с тўлқин йўқ. с тўлқин таёкчалар билан кўришга боғлиқ эканлиги шу билан ҳам исбот этиладики, фақат колбачаларга таъсир этадиган қизил ёруғлик кўзга туширилганда электроретинограммада с тўлқин бўлмайди.

Электроретинограмма шаклида қайд қилинадиган электр тебранишлари тўр парданинг қайси структураларида рўй беради, деган масала ҳали ҳал қилингани йўқ. Бу масалани ойдинлаштирмоқ учун тўр парданинг турли қаватларидан электр потенциалларини микроэлектродлар ёрдамида ажратиб олиш методикаси қўлланилди. Шунда поймаланган маълумотлар олинди. Баъзи тадқиқотчиларнинг фикрича, биполяр хужайраларда электроретинограмманинг характерли тўлқинлари келиб чиқади. Бошқа

тадқиқотчиларнинг фикрича, электроретинограммадаги а тўлқин фоторецепторларнинг ташқи бўғимларида рўй берувчи процессга боғлиқ, в тўлқин ташқи ядро қаватида, с тўлқин эса пегментли эпителийда келиб чиқади. Электроретинограммадаги в тўлқин амплитудаси ёруғлик кучининг логарифмига пропорционал равишда ошиб боради; кўзга ёруғлик таъсир этишидан олдин узоқ вақт қоронғида турилганда ҳам, в тўлқин амплитудаси ошади. d тўлқин чироқ ўчирилганда тўр пардада рўй берувчи реакцияларни акс эттиради; кўзга ёруғлик қанча узоқ таъсир этган бўлса, чироқ ўчириш пайтида d тўлқин амплитудаси ўшанча катта бўлади.

**Кўрув нервидаги ҳаракат потенциаллари.** Кўзга ёруғлик таъсир этганда электроретинограмма шаклида қайд қилинадиган электр потенциалларининг султ тебранишлари тўр парданинг ганглиоз ҳужайраларида ҳаракат потенциалларининг вужудга келиши билан давом этади (кўрув нервнинг толалари ўша ганглиоз ҳужайралардан бошланади). Кўрув нервидаги ҳаракат потенциалларини 1927 йилда Э. Эдриан ва Б. Метьюс денгиз илон балиғи устидаги тажрибаларда биринчи марта қайд этишган. Тажриба учун денгиз илон балиғи танлаб олинганлигига сабаб шуки, унинг кўрув нерви озроқ бирмунча узун толалардан иборат. Ёруғлик таъсир этмаганда — қоронғида ҳаракат потенциаллари келиб чиқмаслиги ёки камдан-кам рўй бериши тажрибада аниқланди. Кўзга ёруғлик туширилгач 0,1—0,5 секунддан кейин тез-тез импульс активлиги келиб чиқди, шу билан бирга дастлабки пайтда потенциаллар частотаси жуда юқори бўлди, кейин эса ёруғлик таъсири давом эттирилишига қарамай, потенциаллар частотаси камайди

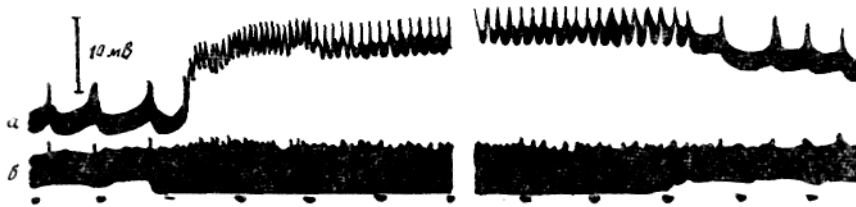
**(217-расм).** Ёруғлик таъсири тўхтагач, кўрув нервида яна қисқа муддатли импульслар частотаси вужудга келди.



**217-расм.** Кўзга ёруғлик туширилганда кўрув нервидаги импульслар частотасининг ўзгариши расмининг пастки қисмида кўзга ёруғлик туширилиш пайти қайд қилинган

Фоторецептордаги мембрана потенциалининг ўзгариши билан афферент нерв толасидаги импульслар оқими ўртасидаги боғланишни Хартлайн найзадум (*Limulus*) деган ҳайвон устидаги тажрибаларда

ўрганди. Бу ҳайвон кўзи ёруғликни сезадиган айрим тузилмалар — *омматидиялардан* иборат, ҳар бир омматидияда биттадан нерв ҳужайраси бор, шу ҳужайрадан нерв толаси бошланади. Хартлайн омматидияда ва нерв толасида рўй берувчи электр потенциалларини микроэлектрод билан қайд қилиб турди. Кўзга ёруғлик туширилганда секин электр тебраниши — *рецептор потенциал* рўй бериб, у 50 мв га тенг бўлди, шундан кейин. нерв толасида тез-тез ритмик импульслар пайдо бўлаверди (218-расм). Ёруғлик қанча интенсив бўлса, нервдаги рецептор потенция микдори ва импульслар частотаси ўшанча юқори булди. Кўзга ёруғлик узоқ таъсир этганда нерв толасидаги рецептор потенциал ва импульслар частотаси камайд.



218-расм. *Limulus* кўзининг ёруғлик тушишига кўрсатадиган электр реакцияси (Хартлайндан).

*а* — якка омматидиядаги потенциалларни микроэлектрод ёрдамида қайд қилиш; *б* — омматидиядан келувчи нерв толаларидаги электр активлигининг айна вақтдаги ёзуви.

Кейинчалик, умуртқали ҳайвонларда ҳам кўрув нервнинг айрим толаларидаги электр активлиги қайд қилинди. Айна вақтда толаларнинг уч турли группаси борлиги аниқланди. Биринчи группа толаларда тез-тез импульс активлиги фақат ёруғлик билан таъсир эта бошлаш пайтида рўй бериб, тез сусаяди, иккинчи группа толаларда тез-тез импульслар кўзга ёруғлик таъсир этиши тўхтаган пайтда пайдо бўлади, учинчи группа толаларда эса кўзга ёруғлик таъсир эта бошлаган пайтда ҳам, ёруғлик таъсири тўхтаган пайтда ҳам пайдо бўлаверади (191-расмга қаралсин). Афтидан биринчи группа толалар ёруғликнинг таъсир этишига реакция кўрсатувчи рецепторлардан, иккинчи группа толалар ёруғлик таъсирининг тўхтатилишига реакция кўрсатувчи рецепторлардан бошланади, учинчи группа толалар эса ёруғликнинг таъсир эта бошлашига ҳам, ёруғлик таъсирининг тўхташига ҳам реакция кўрсатувчи рецепторлардан импульс олади.

Якка нерв толасидан ҳаракат потенциалларини ажратиш олишда ёруғлик нурларининг камбар (қарийб 0,1 мм диаметрли) тутами билан нукта-нукта қилиб таъсир этиш методикасини татбиқ этиш тўр парданинг фоторецепторлар билан банд бўлган майдонини аниқлашга имкон берди. Шу фоторецепторларнинг стимул олиши натижасида ҳадеб бир ганглиоз ҳужайра кўзгалаверади. Тўр парданинг ана шу майдони мазкур ганглиоз ҳужайранинг рецептив майдони ҳисобланади. Бу майдоннинг диаметри тахминан 1 мм га тенг. Шундай қилиб, бир ганглиоз ҳужайра кўпгина биполяр ва горизонтал нейронлар орқали (212-расмга қаралсин) минглаб фоторецепторларга боғланган. Бу тўр парданинг структураси ҳақидаги гистологик маълумотларга ва 130 млн. таёкча билан колбачага кўрув нервнинг қарийб 1 млн. нерв толаси тўғри келишига мувофиқдир. Рецептив майдоннинг ўртаси (диаметри марказий чуқурча соҳасида қарийб 0,2 мм ва тўр парданинг перифериясида қарийб 0,6 мм) максимал даражада сезгир бўлади. Бир ганглиоз ҳужайра рецептив майдонининг четлари эса камроқ сезгирдир.

Камбар 2 ёруғлик нури бўсагадан паст интенсивликда бир рецептив майдонга таъсир этса, рецептор потенциаллар бирбирига қўшилади ва ганглиоз ҳужайрада импульсация рўй беради, у кўрув нервнинг толасида қайд қилинади.

Камбар 2 ёруғлик нури бўсагадан юксак интенсивликда тўр парданинг турли ганглиоз ҳужайраларига тегишли ҳар хил рецептив майдонларга таъсир этса, тормозланиш ҳодисаси кузатилади; бир рецептив майдон кўзгалганда иккинчи рецептив майдоннинг таъсирот бўсағаси ортади. Шундай қилиб, нерв марказларига қандай ҳодисалар характерли бўлса, тўр парда нейронларига ҳам ўша ҳодисалар (қўшилиш, тормозланиш) характерлидир. Шунга асосланиб, кўз тўр пардасининг нейронлари марказий нерв системасининг периферияга олиб чиқилган қисми, деб ҳисобланади.

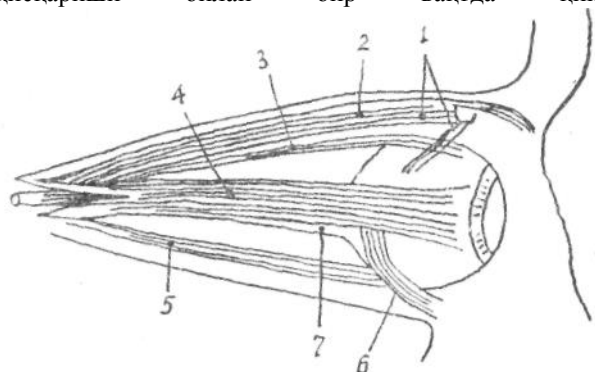
### Кўришда кўз ҳаракатларининг роли

Хоҳ яқиндаги, хоҳ узоқдаги ҳаракатсиз ва ҳаракатдаги нарсаларни кўришда кўз ҳаракатлари муҳим роль ўйнайди.

Кўзнинг айланиш маркази орқали ўтувчи ҳар қандай ўқ теварагида одам кўзи бурила олади, кўзнинг айланиш маркази кўз марказидан ўрта ҳисобда 1,3 мм орқароқда.

Кўз тўппа-тўғри олдинга қараб турганда, бошланғич ҳолатидан ташқарига 42°, ичкарига 45°, юқорига 54° ва пастга 57° бурила олади.

Кўзга унинг экваторига нисбатан бирмунча олдинроқдан ёпишувчи 6 мускул кўзни ҳаракатга келтиради. Улар 2 та қийшиқ мускул ва 4 та тўғри мускул — ташқи, ички, юқори ва пастки мускуллардир (219-расм). Булардан фақат ташқи тўғри мускул кўзни тўппа-тўғри ташқарига, ички тўғри мускул кўзни тўппа-тўғри ичкарига буради. Юқори ва пастки тўғри мускуллар кўзни юқорига ёки пастга буришдан ташқари, пича ичкарига ҳай. буради; модомики шундай экан, кўзни тўппа-тўғри юқорига ёки пастга бурмоқ учун тўғри мускуллар қисқариши билан бир вақтда қийшиқ мускуллар ҳам қисқариши керак.



219-расм. Кўз мускуллари.

1—юқоридаги қийшиқ мускул; 2 — ковокни кўтарувчи мускул. 3 — юқоридаги тўғри мускул; 4 — ташқи тўғри мускул; 5 — пастки тўғри мускул; 6 — пастки қийшиқ мускул; 7—кўрув нерви.

Иккала куз хамиша ҳамжихат ҳаракатланади, яъни курув уклари хамиша бир нарсага йуналган булади. Куздан бир масофадаги нарсаларга қарашда иккала кўз барабар ҳаракатланади. Яқинроқдаги нарсаларни кўришда — кўрув ўқларини яқинлаштириш, узокроқдаги нарсаларни кўришда эса — кўрув ўқларини бир-биридан узоклатиш керак. Яқиндаги нарсаларни кўришда иккала томондаги ички гўғри мускуллар тарангланиб, кўрув ўқлари бир-бирига яқинлаштирилади, бу *конвергенция* деб аталади. Ташқи тўғри мускуллар ёрдамида курув ўқлари бир-биридан узоклаштирилади, бу эса *дивергенция* деб юритилади. Кўрув процессида кўз ҳаракатларининг муҳим роли аввало шу билан белгиланадики, тўхтовсиз равишда кўрув ахбороти олиш учун тўр пардадаги тасвир ҳаракатда бўлиши керак. Ёруғлик таъсири уланган ва узиб қўйилган пайтдагина кўрув нервида импульслар келиб чиқиши электрофизиологик тадқиқотларда аниқланди. Ёруғлик кўрув рецепторига узлуксиз таъсир этганда кўрув нервининг тегишли толаларидаги импульсация тез тўхтаб, ҳаракатсиз кўзларда кўрув сезгиси йўқолади. Буни А. Л. Ярбус куйидаги тажрибада исбот этди. Таъсир этувчи ёруғлик манбаи (кўзгу) ўрнатилган сўрғич кўзнинг шох пардасига бириктириб қўйилади, бу ёруғлик манбаи кўз ҳаракатланганда у билан шундай силжийдики, ёруғлик тўр парданинг ҳадеб бир хил элементларига таъсир этади. Бу ҳолда текшириладиган киши фақат ёруғлик улан гандан кейин 1—2 секундгача ёруғликни кўриб туради.

А. Л. Ярбус кўзгули сўрғичдан фойдаланиб ва бу кўзгу ҳаракатлаг рини фотографик суратга олиб, ҳар қандай нарсага қараганда, кўз одамга сезилмайдиган даражада узлуксиз сакраб туришига ишонди. Кўз узлуксиз сакраб турганлигидан тўр пардадаги тасвир узлуксиз равишда бир нуқтадан иккинчи нуқтага силжийди, айти вақтда янгидан-янги фоторецепторларга таъсир этади ва, шу тарика, ганглиоз хужайраларда ҳамда улардан бошланувчи нерв толаларида яна импульсацияни вужудга келтиради. Ҳар бир айрим сакрашнинг узунлиги секунднинг юздан бир бўлагига барабар келади, катталиги эса 20° дан ортмайди. Сакраш тезлиги секундига 200° дан 400° гача бўлади. Айрим сакрашлар ўртасидаги интерваллар узунлиги, яъни кўрилаётган нарсага ёки нур сочаётган нуқтага қарашда кўз тикиш узунлиги ўрта ҳисоб билан 0,2— 0,5 секундни ташкил этади, аммо у 10 барабар ортиқ бўлиши ҳам мумкин.

Кўз кўраётган объект қанча мураккаб бўлса, кўз ҳаракатларининг эгри чизиги ўшанча мураккаб бўлади. Одам кўзи тасвирнинг бирон сабаб билан алоҳида эътиборни тортадиган қисмларга тўхталиб ва яна шу қисмларга қайтиб, ўша тасвир контурларини гўё



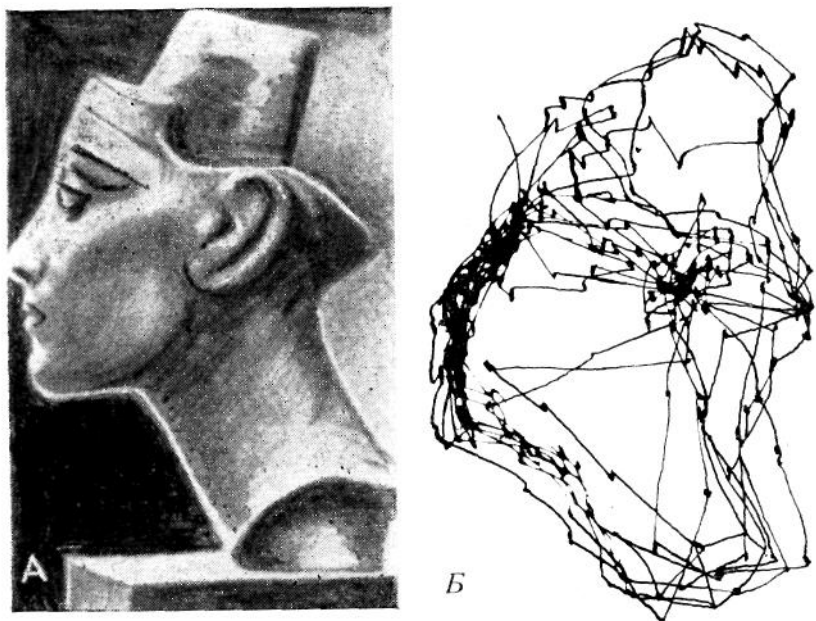
тимискилайди. Шундай қилиб, одам тасвир деталлари тўғрисида мукамалроқ ахборот олади. Хайкал портретни кўздан кечириш пайтидаги кўз ҳаракатларининг эгри чизиқлари 220-расмда келтирилган.

Ҳаракатдаги ва яқинроқ нарсаларга қарашда кўз айланиш бурчаги тез сакрашдагига нисбатан каттароқ бўлиб ҳаракатланади. Шундай ҳаракатлар туфайли ва кўз мускулларининг проприорецепторларидан импульслар келиши туфайли нарсалар ҳаракати идрок қилинади, шунингдек уларнинг қанча масофада эканлиги ҳам қисман билинади.

### Кўзнинг ёруғ сезувчанлиги

**Кўзнинг абсолют сезувчанлиги.** Кўрув сезгиси вужудга келиши учун ёруғлик манбаида бир қадар муайян энергия бўлиши керак. Кўрув сезгисининг вужудга келиши учун зарур бўлган минимал энергия миқдори кўз *абсолют сезувчанлигининг* кўрсаткичи бўлиб хизмат қилади. Секундига эрглار ҳисобида ўлчанадиган бўсаға энергияси миқдори қулай шароитда жуда кам бўлиб,  $1 \times 10^{-10} — 1 \times 10^{-11}$  эрг/сек ни ташкил этади.

Қоронғида қолган кўзда кўзғалиш вужудга келиши учун зарур бўлган минимал ёруғлик квантлари сони 8 дан 47 гача эканлигини С. И. Вавилов кўрсатиб берган эди. Тўр пардага туширилган ёруғлик нурлари рецепторларнинг биттасига эмас, балки бутун бир группасига таъсир этгани учун бир рецепторни атиги 1—2 ёруғлик кванти кўзғата олади. деб ҳисоблашади. Шундай қилиб, ёруғлик идрок қилинадиган қулай шароитда (кўз қоронғида максимал адаптацияланганда; қуйига қаралсин) кўзнинг сезувчанлиги физика нуқтаи назаридан чегара сезувчанликка яқин келади.



220-расм. Миср маликаси Нефертитининг скульптура портретидан олинган фотографияга (А) 2 минут қараб турилганда кўз ҳаракатларининг ёзуви (Б) (А.Л. Ярбусдан).

Кўз тўр иардасидаги турли қисмларнинг абсолют сезувчанлиги ҳар хил. Кундузги рангли кўришда тўр парданинг марказий чуқурчаси — сариқ доғ максимал даражада сезувчан бўлади. Гира-ширада кўрганда, яъни нуқул таёкчалар ишлаб турганда тўр парда марказининг сезув-чанлиги перифериясининг сезувчанлигидан анча кам бўлади.

**Адаптация.** Кўз сезувчанлиги бошланғич ёритилиш даражасига, яъни одам ёки ҳайвоннинг равшан ёритилган ёхуд қоронғи бинода турганлигига боғлиқ.

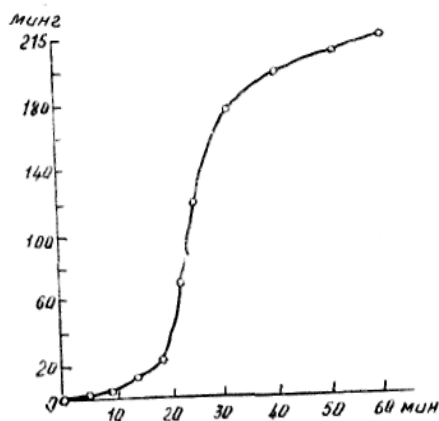
Қоронғи бинодан ёруққа чиқилганда аввал кўз ҳеч нарсани кўрмай қолади. Кўз сезувчанлиги секин-аста камаёди; кўз ёруғликка адаптацияланади. Кўзнинг равшан ёритилиш шароитига шундай мослашуви *ёруғлик адаптацияси* деб аталади. Ёруғ бинода кўзнинг ёруғликка сезувчанлиги жуда ҳам ўтмаслашган бўлади. Ёруғ бинодан чиқиб,

қоронғи бинога кирилганда тескари ҳодиса кузатилади. Одам қоронғи би-лога кирган вақтда кўзининг қўзғалувчанлиги камайганлигидан ҳеч нарсани кўрмайди. Секин-аста нарсаларнинг контурлари пайқала бошлайди, сўнгра уларнинг деталлари ажратила бошлайди; тўр парданинг қўзғалувчанлиги секин-аста ошади. Кўз сезувчанлигининг қоронғида шу тариқа ортиши кўзнинг ёруғлик кам шароитга мослашуvidан иборат бўлиб, *қоронғи адаптацияси* деб аталади.

Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда кўрув нервидаги импульсларни ёки электроретинограммани қайд қилиб турилса, ёруғликка адаптацияланиш ёруғлик таъсири бўсағасининг ортишида (фоторецепторлар аппарати қўзғалувчашшгининг пасайишида) ва кўрув нервидаги ҳаракат потенциаллари частотасининг сийракланишида намоён бўлади.

Кундузги, табиий ёруғликда ёки тунги, сунъий ёруғликда доимо мавжуд бўладиган ёруғлик адаптацияси, яъни кўз тўр пардаси сезувчанлигининг пасайиши қоронғида секин-аста йўқолади, шу туфайли тўр парданинг максимал сезувчанлиги тикланади; бинобарин, қоронғида, яъни ёруғ таъсир этмаганда кўрув аппарати қўзғалувчанлигининг ортишини, яъни қоронғи адаптациясини ёруғлик адаптациясининг секин аста барҳам топиши, деб ҳисоблаш мумкин.

Қоронғида турганда тўр парда сезувчанлигининг қандай ортиб бориши 221-расмда кўрсатилган. Дастлабки 10 минутда кўз сезувчанлиги 50—80 баравар ортади, сўнгоа бир соат мобайнида бир неча ўн мкнг марта ошади. Қоронғида кўз сезувчанлигининг ортиб бориш механизми мураккаб. П. П. Лазарев назариясига мувофиқ, кўрув пигментларининг тикланиши бу ҳодисада муҳим аҳамиятга эгадир. Колбачалар йодопсини қоронғида таёқчалар родопсинига нисбатан тезроқ тикланади, шу сабабли қоронғида туришнинг дастлабки минутларида адаптация



221-расм. Абсциссада – қоронғида туриш вақти, ординатада – кўзнинг нисбий сезувчанлиги кўрсатилган. Кўзга равшан ёруғлик туширилгандан кейин шундай эгри чизик олинади

колбачаларда рўй берувчи процессларга боғлиқ бўлади. Адаптациянинг бу биринчи даври умуман кўз сезувчанлигининг айтарли ўзгаришига сабаб бўлмайди, чунки колбачаларнинг абсолют сезувчанлиги жуда кам. Адаптациянинг кейинги даври родопсиннинг тикланишига боғлиқ. Бу процесс секин боради ва қоронғида туришнинг фақат биринчи соати охирига яқин тугайди. Родопсин тикланаётганда тўр парда таёқчаларининг ёруғ сезувчанлиги кескин даражада ошади. Қоронғида узоқ тургандан

кейин таёқчаларнинг ёруғ сезувчанлиги кескин ёритиш ша-роитидагига нисбатан 100 000—200 000 баравар ортиқроқ бўлиб қолади. Қоронғида узок тургандан кейин таёқчалар максимал даражада сезувчан бўлади, модомики шундай экан, сал-пал ёритилган нарсалар кўрув майдонининг марказидан ташқарида бўлгандагина, яъни нарсалар тўр парданинг периферик қисмларига таъсир этгандагина улар кўринади. Кучсиз ёруғлик манбаига тикка қаралса кўринмайди, чунки тўр парда марказидаги колбачалар сезувчанлиги қоронғи адаптацияси туфайли кам интенсивликдаги ёруғлик таъсирини қабул қиладиган даражада ошмайди.

Ёруғлик ва қоронғи адаптацияси ходисаларида кўрув пурпурининг парчаланиши ва тикланиши аҳамиятли, деган тасаввур баъзи бир эътирозларга учрамоқда. Бунинг боиси шуки, кўзга жуда равшан ёруғлик тушганда родопсин салгина камайиб, ҳисобларга қараганда, кўз тўр пардасининг сезувчанлиги ёруғлик адаптациясидаги каби пасаймайди. Шу сабабли ҳозир адаптация ходисалари ёруғликни сезувчи пигментларнинг парчаланишига ва тикланиши (ресинтез) га боғлиқ эмас, балки бошқа сабабларга, жумладан турпарданинг нерв элементларидан руй берувчи процессларга боғлиқ, деб ҳисоблаш мумкин.

Ёритилиш шароитига адаптацияланишида фоторецепторларнинг ганглиоз хужайраларига уланиши усуллари ҳам аҳамиятли булса эҳтимол. Қоронғида ганглиоз хужайра рецептив майдонининг ортиши, яъни бир ганглиоз хужайрага купрок фоторецепторлар улана олиши аниқланди. Қоронғида тур парданинг горизантал нейронлари – Догелнинг юлдузсимон хужайралари ишлай бошлайди, деб фараз қилишади.(бу хужайранинг усиклари купгина фоторецепторларда тугайди). Шунга кура, бир фоторецепторларнинг узи турли биполяр ва ганглиоз хужайраларига уланиши мумкин, ҳар бир биполяр ва ганглиоз хужайра эса купрок фоторецептор билан боғланиб қолади. Модомики шундай экан, жуда кучсиз ёруғликка рецептор потенциал суммация (кушилиш) процесслари туфайли ошиб, ганглиоз хужайраларда ва курув нервининг толаларида импульслар зарядини вужудга келтиради. Горизантал хужайралар ёруғликда ишламай қуяди. Шундан кейин фоторецепторлар ганглиоз хужайралар билан камрок боғланади, бинобарин ёруғлик таъсир этганда ганглиоз хужайраларни камрок фоторецепторлар кузгатади. Горизантал хужайраларнинг тикланишини марказий нерв системаси идора этса керак. Куз сезувчанлиги марказий нерв системасига боғлиқ эканлиги бир канча физиологик экспериментларда исбот этилди. Бош мия стволидаги ретикуляр формацияни баъзи бир қисмларига таъсир этилса, бирдай интенсивликдаги ёруғлик таъсирида курув нервининг толаларидаги импульс частотаси ортиши Р.Гранит курсатиб берди.

Тур парданинг ёруғликка адаптацияланишига марказий нерв системасининг таъсири С.В. Кравковнинг кузатишларидан маълум. Бир кузга ёруғлик туширилганда иккинчи(ёруғлик туширилмаган) куз сезувчанлигини кескин даражада ортишини С.В.Кравков аниқлади. Бошқа сезги органларининг таъсирланиши, масалан кучсиз ва уртача кучли товуш сигналлари, хид билиш ва там билиш таъсирлари ҳам шунга ухшаш натижа беради. қоронғига адаптацияланган кузга ёруғлик таъсир этиши билан бир вақтда канча булмасин индифферент таъсирловчи, масалан, кун-

ғироқ товуши берилса, бир неча марта такрорлашдан кейин қўнғироқ товушининг ўзи тўр парда сезувчанлигининг илгари фақат чироқ ёқишда кузатилгандай пасайишига сабаб бўлади. Адаптация процессларини шартли рефлекс йўли билан бошқариш, яъни бош миёна пўстлоғининг бошқарувчи таъсирига бўйсундириш мумкинлиги (А. В. Богословский) юқоридаги тажрибадан кўриниб турибди.

Тўр парданинг адаптацияланиш процессларига симпатик нерв системаси ҳам таъсир этади. Одамнинг бир томондаги бўйин симпатик ганглийлари олиб ташланса, симпатик толалардан маҳрум бўлган кўзнинг қоронғига адаптацияланиш тезлиги пасаяди. Қонга адреналин юборилганда тескари натижа олинади.

**Ёруғлик контрасти.** Электрофизиологик тадқиқотларда тўр парданинг якка ганглиоз ҳужайрасидан потенциаллар ажратиб олинди ва унга камбар ёруғлик тутамлари билан таъсир этилди. Бир ганглиоз ҳужайранинг рецептив майдонига таъсир этилганда иккинчи ганглиоз ҳужайранинг тормозланиши ўша тадқиқотларда аниқланди. Бу ҳодиса бир вақтдаги манфий индукция феноменига (431-бет) ўхшайди. Тўр парданинг нерв ҳужайралари ўзаро таъсир этганлигидан шундай ҳодиса рўй беради.

Тўр парданинг турли рецептив майдонларига мансуб ҳужайраларнинг ўзаро тормозланиши *ёруғлик контрасти* деган феноменга сабаб бўлади. Қора фонда ётган бир парча кул ранг қоғоз ёруғ фонда ётган шундай кул ранг қоғозга нисбатан очроқ кўриниши ёруғлик контрастига мисол бўла олади.

**Ёруғликнинг кўзни қамаштирадиган даражада равшанлиги.** Ҳаддан ташқари равшан ёруғлик кўз қамашувчи каби нохуш сезгига сабаб бўлади. Равшанликнинг кўзни қамаштирадиган юқори чегараси кўзнинг дастлабки адаптациясига боғлиқ; кўз қоронғига қанча кўпроқ адаптацияланган бўлса, ёруғликнинг ўшанча кам равшанлиги кўзни

қамаштиради. Бу равшанлик қуйидаги формуладан топилиши мумкин:  $g = 8\sqrt{B}$ , бу ерда  $g$  — кўзни қамаштирувчи равшанлик,  $B$  — кўз қайси майдонга адаптацияланган бўлса, ўша майдоннинг равшанлиги. Формуладан кўриниб турибдики,  $B$  ошганда  $g$  ҳам ошадди, лекин улар ўртасидаги нисбат ( $g/B$ ) тобора камаяди. Бир қадар равшанликда нур сочувчи майдоннинг ўзи кўзни қамаштиради, бинобарин, кўз бу майдонга адаптациялана олмайди. Кўзни қамаштирувчи бундай майдоннинг равшанлиги 22,5 стильба, яъни ёзги чошгоҳда офтоб тушиб турган бир варақ қоғознинг равшанлигига нисбатан тахминан 7 барабар ортиқ бўлади.

**Сезгир кўзнинг фарқ қилиш айирмаси.** Кўз олдида ёритилган қандайдир юза турган (унинг равшанлигини  $I$  билан белгилаймиз), сўнгра ўша юза қўшимча равишда бир қадар  $\Delta I$  билан ёритилган бўлса, Вебер қонунига мувофиқ, одам  $\Delta I$  билан  $I$  нинг муайян нисбатидагина ёритилиш даражасидаги фарқни сезади. Ёритилиш даражаси кам бўлганда ( $I$  миқдори кам бўлганда) кичик тафовутлар сезилади ( $\Delta I$  кам бўлади); ёритилиш даражаси кучли бўлганда ( $I$  миқдори катта бўлганда), у сезилиши учун равшанликни кучайтириш керак ( $\Delta I$  катта бўлади). Буни математик усулда қуйидагича ифодалаш мумкин:  $\Delta \Sigma = K \frac{\Delta I}{I}$ , бу ерда қўзғалишнинг ўсиши ( $\Delta \Sigma$ ) ёритилиш даражасининг ўсиши ( $\Delta I$ ) билан дастлабки ёритилиш даражаси ( $I$ ) нинг нисбатига пропорционалдир ( $K$  — пропорционаллик коэффициент).

$\Delta I/I$  миқдори *кўз сезувчанлигининг айирма бўсағаси* деб аталади, у тахминан  $\frac{1}{60} - \frac{1}{100}$  га тенг. Демак, икки юзанинг ёритилиш даражасидаги фарқни идрок қилмоқ учун шу юзалардан бири иккинчисига нисбатан  $\frac{1}{60} - \frac{1}{100}$  қадар ортиқ ёритилиши лозим.  $\Delta I/I$  нисбати фақат ўртача ёритилиш даражасида доимий миқдор ҳисобланади. Кучли ва айниқса кучсиз ёритилиш даражасида бу нисбат бирмунча ўзгаради.

**Кетма-кет образлар.** Таъсирот берилганда кўрув сезгилари бир лахзада келиб чиқмайди. Мия пўстлоғининг кўрув соҳасида кўзғалиш келиб чиққунча тўр пардада, нерв толаларида ва пўстлок остидаги кўрув нерв марказларида бир қанча физик ва физиологик процесслар рўй бериши керак. Кўрув сезгисининг келиб чиқиши учун зарур вақт ўрта ҳисобда 0,1 секунд. Худди шунингдек, таъсирот тўхтагандан кейин сезги дарров йўқолмай, яна бир неча вақт туради-да, секин-аста йўқолади. Оддий тажрибада бунга ишониш осон. Қоронғида лаққа чўғни ҳавода айлантурсак, ҳаракатдаги нуқтани эмас, балки сидирға чизикни кўрамиз. Кинематография кўзнинг ана шу хоссасига асосланади: биз айрим кадрлар ўртасидаги ораликларни кўрмаймиз; кўрув сезгиси бир кадр кетидан иккинчи кадр пайдо бўлгунча давом этади, шунинг натижасида ҳаракат узлуксиз давом этаётгандай туюлади (иллюзия).

Таъсирот тўхтагач давом этадиган сезгилар *кетма-кет образлар* деб аталади.

Чирокқа қараб олиб, кўз юмилса, чирок яна бир неча вақтгача кўриниб туради. Ёритилган нарсага узоқ тикилиб тургандан кейин ёруғ экранга қаралса, бу нарсанинг негатив тасвири бир неча вақтгача сезилиб туради, яъни ёруғроқ қисмлари қорамтирроқ бўлиб, қорамтир қисмлари эса ёруғроқ бўлиб туюлади. Бу ҳодиса *манфий кетма-кет образ* деб аталади. Кўзни ёритилган нарсага тикиш тўр пардадаги муайян қисмларнинг ҳолатини ўзгартиради: шундан кейин бир текис ёритилган экранга қаралса, ундан акс этган ёруғлик тўр парданинг кўзгалмаган қисмларига кучлироқ кўзгатувчи таъсир кўрсатади.

**Милтиллашларнинг қўшилиб кетиши.** Сезги бир лахзада келиб чиқмайди ва бир лахзада йўқолиб кетмайди, балки сезгининг ошиб бори-ши ва камайиши учун бир қадар вақт керак. Модомики шундай экан, кетма-кет тез келувчи ёруғлик таъсиротлари қўшилиб, битта йиғинди сезгига айланади. Қора ва оқ рангли секторлар тасвирланган доира айлантирилса, катта тезликда доира бир текис кул ранг қилиб бўялгандай кўринади.

Бу кул ранг тоннинг равшанлиги оқ ранг умумий миқдорининг қора ранг умумий миқдорига бўлган нисбатига боғлиқ. Қора ранг оқ ранг билан алмашинадиган минимал тезликда айрим таъсиротлар узлуксиз фон бўлиб қўшилиб кетади. Қора ранг оқ ранг билан алмашинадиган шу минимал тезлик *милтиллашларнинг критик частотаси* деб аталади. Таъсирот равшанлиги қанча ортиқ бўлса, бу частота ўшанча катта бўлади.

Ёритилиш интенсивлиги жуда кам бўлганда ҳатто сийрак милтиллашлар ҳам узлуксиз ёруғлик сезгисини бера олади. Бу қисман шунга боғлиқки, сустр интенсивликдаги ёруғликни таёқчалар сезади, таёқчаларда эса фоторецепциянинг ғоятда сезгир, лекин шу билан бирга инерт родопсин механизми бор.

## Ранг кўриш

Турли нарсалардан сочиладиган ёки қайтадиган, тўлқин узунлиги 400 дан 800 *ммк* гача борадиган ёруғлик нурларини одам кўради. Тўлқин узунлиги ҳар хил бўлган нурлар ҳар хил рангли нурлар деб идрок қилинади. Тўлқин узунлиги 800 *ммк* дан ортиқ (инфрақизил) ва 400 *ммк* дан кам (ультрабинафша) нурлар кўзга кўринмайди. Оқ ранг бир талай рангларнинг аралашishi натижасидир; уларнинг йиғиндисида айрим компонентлар фарқ қилинмайди. Бу рангларни аралаштириш тажрибасида яққол кўринади.

*Рангларни* турли усуллар билан, масалан айланувчи доира (Максвелл диски) ёрдамида аралаштириш мумкин. Доирага ранг-баранг қоғозчалар шундай ёпиштириладики, ҳар бир ранг истаган миқдордаги секторни эгаллайди. Доира етарли тезлик билан айлантирилганда қандайдир бир рангга текис бўялгандай туюлади. Шундай доирага спектрнинг барча ранглари сурилса, доира айлантирилганда кул ранг бўлиб кўринади (бўёқлар одатда бир қадар ифлос бўлгани учун оқ кўринмай, кул ранг бўлиб туюлади). Спектрдаги барча рангларнинг йиғиндиси бўёқсиз сезгисини беради.

Бўёқсиз сезгисини ҳосил қилмоқ учун спектрнинг барча ранглариини қўшишнинг ҳожати йўқ; кўрсатилган ранглардан истаган бир жуфтини олиш кифоя: 1) қизил, яшил ва ҳаво ранг; 2) зарғалдоқ ва ҳаво ранг; 3) сариқ ва кўк; 4) сариқ, яшил ва бинафша; 5) яшил ва қизил.

Шу ранглардан ҳар бир жуфти аралаштирилганда оқ ёки кул ранг бўлиб кўринади. Шу сабабли улар бир-бирини тўлдирувчи ранглар деб-айтилади. Юқорида кўрсатилган ранглардан истаган бир жуфтини аралаштириб, ҳосил қилинган кул ранг юзага келтирадиган сезгиси жиҳатидан бошқа икки рангни аралаштириб олинган рангдан ҳеч фарқ қил-майди. Турли жуфтлардан олинган рангларни аралаштириб, оралиқ ранглардан ҳар қандайини олиш мумкин. Асосий рангларнинг нисбатига қараб, йиғинди ранг гоҳ бир асосий рангга, гоҳ иккинчи асосий рангга ўхшаб кетади.

**Ранг сезиш назариялари.** Ранг сезиш ҳақида турли-туман назариялар бор. *Уч компонентли назария* пича тан олинади. Бу назария кўз тўр пардасида ранг сезадиган ҳар хил фоторецепторлар — колбачаларнинг уч типи бор, деб фараз қилади.

Ранг сезишнинг уч компонентли механизми борлигини М. В. Ломоносов ҳам айтиб ўтган эди. Бу назарияни кейинчалик Т. Юнг ва Г. Гельмгольц таърифлаб берган эди. Бу назарияга кўра, колбачаларда ёруғликни сезадиган ҳар хил моддалар бор. Баъзи колбачаларда қизил рангни сезадиган модда, иккинчи хил колбачаларда яшил рангни сезадиган модда, учинчи хил колбачаларда бинафша рангни сезадиган модда бор. Ҳар бир ранг колбачалардаги ранг сезувчи элементларнинг учала турига турлича таъсир кўрсатади. Ранг сезувчи моддаларнинг парчаланиши натижасида нерв охирлари таъсирланади. Мия пўстлоғига етиб борган кўзғалишлар бир-бирига қўшилиб, сидирға бир ранг сезгисини беради.

Уч компонентли назария сўнгги вақтда электрофизиологик тадқиқотларда тасдиқланди. Р. Гранит ҳайвонлар устидаги тажрибаларда тўр-пардани спектрнинг турли ранглари билан ёритиб, тўр парданинг якка ганглиоз ҳужайраларидан импульсларни микроэлектродлар ёрдамида ажратиб олди. Кўринадиган ёруғлик спектрининг нурлари тўлқин узун-лигидан қатъий назар таъсир этган нейронларнинг кўпчилигида электр активлиги вужудга келар экан. Тўр парданинг реакция кўрсатувчи бун-дай элементлари *доминаторлар* деб аталади. Тўр парданинг бошқа ганглиоз ҳужайраларида эса тўлқин узунлиги фақат муайян миқдорда бўлган нурлар туширилгандагина импульслар келиб чиқади. Тўр пар-данинг *модуляторлар* деган элементлари шундай реакция кўрсатди. Р. Гранитнинг фикрича, тўлқин узунлиги ҳар хил (400 дан 600 *ммк* гача) бўлган нурларга реакция кўрсатувчи 7 модулятор бор. Р. Гранитнинг фикрича, ранг сезишнинг Т. Юнг ва Г. Гельмгольц фараз қилган 3 компоненти модуляторлар спектрал сезувчанлигининг эгри чизикларидан ўртачасини чиқариш натижасида олинади. Улар спектрнинг учта асосий қисмига яраша кўкбинафша, яшил ва зарғалдоқ группаларга бўлиниши мумкин.

Э. Геринг таклиф этган иккинчи назарияга мувофиқ, тўр пардада ёруғликни сезадиган учта гипотетик модда бор: 1) оқ-қора, 2) қизил-яшил, 3) сариқ-кўк. Ёруғлик нурлари таъсирида шу моддалар парчаланиб (диссимилияция), нерв охирларига таъсир этади ва оқ, қизил ёки сариқ ранг сезгиси вужудга келади. Бошқа ёруғлик нурлари ўша гипотетик моддалар синтезига (ассимиляциясига) сабаб бўлади. шу туфайли қора, яшил ва кўк ранг сезгиси келиб чиқади.

Э. Геринг назариясига мувофиқ, спектрнинг муайян қисмига мос келувчи нурлар қизиляшил ёки сариқ-кўк модданинг ассимиляциясига ёки диссимилияциясига ва айни вақтда оқ-қора модда диссимилияциясига сабаб бўлади. Юқорида кўрсатилган 4 ранг комбинациясидан бошқа ҳамма рангларни ҳосил қилиш мумкин. Қандай бўлмасин 2 ранг бир вақтнинг ўзида бир модданинг ассимиляциясига ҳам, диссимилияциясига ҳам бир даражада сабаб бўлса, иккала процесс бир-бирини мувозанатлаб, фақат оқ-қора модда диссимилияцияси қолса керак. Шунинг натижасида оқ ранг сезгиси келиб чиқади.

Г. Хартриж яқинда полихроматик назарияни илгари сурди. Бу назарияга кўра тўр пардада турли рангларга реакция кўрсатадиган рецепторларнинг 7 типи бор. Хартриж фараз қилаётган рецепторлар сони Гранит тасвир этган модуляторлар сонига мос келади, лекин бу рецепторларнинг спектр нурларига муносабати Гранит модуляторларининг ёруғлик нурларини ютиш эгри чизикларига аниқ мос келмайди.

Уч компонентли назария кўпроқ эътироф қилинади. Номи айтилган бошқа назариялар каби, бу назария ҳам, ранг кўриш физиологияси ва патологиясига тааллуқли кўп фактларни

изоҳлаб беради. Лекин баъзи фактларни бу назарияларнинг ҳаммаси қаноатланарли изоҳлаб беролмайди. Аввало, *рангларнинг бинокуляр аралашиб кетишини* олайлик. Масалан, бир кўзга ёруғликни тўсадиган қизил филтёр тутиб, иккинчи кўз билан яшил филтёр орқали қаралса, монокуляр аралашишдаги каби оқ ранг сезгиси эмас, сариқ ранг сезгиси келиб чиқади. Сариқ ва кўк ранглар монокуляр аралашишдаги каби, бинокуляр аралашишда ҳам, рангсизлик сезгисини беради. Ранг сезгисини белгилаб берадиган процесслар кўз тўр пардасидагина эмас, марказий нерв системасида ҳам рўй берса керак. Шу муносабат билан баъзи тадқиқотчилар тўр пардада рўй берувчи процесслардан ташқари нерв марказларида рўй берувчи процессларни ҳам эътиборга олиб, ранг сезишнинг мураккаброқ назарияларини яратишди.

**Кетма-кет ранг образлари.** Бўялган нарсаларга узок тикилиб, кейин оқ юзага қаралса, ўша нарсанинг ўзи кўшимча рангга бўялгандай кўринади.

Гельмгольц назариясига мувофиқ, одам бирон рангга узок тикилиб турганда ранг сезиш компонентларидан қандай бўлмасин биронтаси чарчайди; шу сабабли тегишли ранг навбатдаги оқ рангдан айрилиб қолади; натижада кўшимча ранг сезгиси келиб чиқади. Геринг назариясига мувофиқ, рангсиз фон кўзга таъсир эта бошлаганда ранг сезувчи моддалардан биронтаси зўр бериб парчаланиш (диссимилиация) ўрнига зўр бе-риб синтезланади (ассимиляция).

**Ранг кўрлик** (ранг ажратолмаслик). Кишиларнинг бирон рангни ажратолмаслик ҳодисалари маълум. Бундай аномалия *дальтонизм* деб аталади. Барча эркаклардан 8 процентидан бир қадар дальтонизм бор. Аёллар уртасида дальтонизм камроқ — 0,5%.

Дальтонизм эркакларнинг жинсни белгилаб берадиган тоқ Х-хромосомасида муайян генлар йўқлигидан келиб чиқади.

Дальтонизм бор-йўқлигини билмоқ учун текшириладиган кишига ҳар хил рангли жун ипларни рангига қараб танлаб олиш буюрилади. Дальтонизмли киши қизил ип билан бирга яшил иппи ҳам ажратади ёки аксинча. Ранг кўриш одатда махсус жадваллар ёрдамида текширилади.

Дальтонизм бор-йўқлигини текшириш касб танлашда муҳим. Дальтонизмли кишилар транспортни ҳайдай олмайди, чунки бу касб эгалари қизил ва яшил рангларни бир-биридан ажрата билиши керак.

Ранг ажратолмасликнинг икки тури — *протанопия* ва *дейтеранопия* кўпроқ учрайди. Аслида қизил рангни ажратолмайдиган кишилар — протанопларни дальтониклар деб аташади, уларнинг назарида спектр қизил томонидан қисқарган, тўлқин узунлиги 490 нм бўлган қисми (кўк-ҳаво ранг нурлар) эса рангсиз туюлади.

Яшил рангни ажратолмайдиган кишилар — дейтераноплар яшил рангларни тўққизил, кул ранг, сариқ рангларга аралаштириб юборишади; ҳаво рангни бинафша рангдан ажратишолмайди. Уларнинг назарида спектр қисқарган эмас, балки рангсиз нуқта спектрнинг қизил томонига яқин бўлади (500 нм га яқин).

Бинафша рангни ажратолмайдиган кишилар — *тританопларга* спектр бинафша томонидан қисқарган туюлади. Лекин тританопия кам учрайди.

Тамомила ранг ажратолмаслик ҳам учрайди, бунда нарсалар худди рангсиз фотографияга ўхшаш кул рангнинг фақат турли тусларида кўринади.

Э. Геринг назарияси дальтонизмни тўр пардада тегишли модда йўқлиги билан изоҳлайди, аммо унинг турлари — протанопия ва дейтеранопияни тушунтириб беролмайди. Юнг—Гельмгольц назариясига мувофиқ, ранг кўрлик ҳодисалари қизил, яшил ёки бинафша рангга реакция кўрсатадиган тегишли элементлар тўр пардада йўқлиги билан изоҳланади.

## Фазони идрок қилиш

Кўриш ўткирлиги (кўз қуввати). Кўриш ўткирлиги кўз пайҳай оладиган икки нуқта ўртасидаги энг кичик масофа билан белгиланади.

Нуқталар ўртасидаги масофани фарқ қила билиш қобилияти ўша нуқталарнинг қай бурчак остида кўринишига боғлиқ. Нормал кўз 60 секундлик бурчак остидаги икки нуқтани ажратади.

Сариқ доғнинг кўриш ўткирлиги максимал даражада бўлади. Сариқ доғдан периферияга

томон кўриш ўткирлиги камайиб боради.

Кўриш ўткирлиги (кўз қуввати) махсус жадваллар ёрдамида аниқланади. Бу жадваллар бир неча қатор ҳарфлардан ёки катта-кичик чала (камбут) ҳалқалардан таркиб топган. Ҳар бир қатордаги ҳарф ёки шаклларни нормал кўз қанча масофадан фарқ қила олса, ўша масофа ҳар бир қаторнинг рўпарасига метр ҳисобида ёзиб қўйилади.

Жадвалга қараб аниқланадиган кўриш ўткирлиги одатда нисбий миқдорларда ифодаланади, шу билан кўзнинг нормал ўткирлиги 1 деб олинади. Текширилаётган киши рўпарасига 8 рақами ёзилган қаторни 8 м дан эмас, фақат 4 м дан кўрса, унинг кўриш ўткирлиги нормал ўткирликнинг ярмига тенг бўлади ва ҳоказо.

**Кўриш майдони.** Кўз бирон нуқтага тикилса, шу нуқтанинг тасвири сариқ доғга тушади, бу ҳолда биз нуқтани *марказий кўрув* билан кўрамыз. Тўр парданинг қолган жойларига тасвири тушадиган нуқталарни *периферик кўрув* билан кўрамыз.

Кўзни бир нуқтага тиккан вақтда кўринадиган нуқталар йиғиндиси *кўрув майдони* деб аталади.

Периферик кўрув майдонининг чегаралари *периметр* деган асбоб билан ўлчанади.

Рангсиз нарсаларни кўриш майдонининг чегаралари 70° пастроқда, 60° юқорида ва 90° ташқарида бўлади. Одамнинг иккала кўз билан кўриш майдонлари бир-бирига қисман мос келади, бу эса фазони идрок қилиш учун катта аҳамиятга эгадир.

Ҳар хил ранглارни кўриш майдони бир хил эмас, рангсиз нарсаларни кўриш майдони ҳаммадан каттароқ. Кўк ва сариқ рангларни кўриш майдони кичикроқ, қизил рангни кўриш майдони янада кичик, яшил рангни кўриш майдони эса фақат 20—30—40° атрофида.

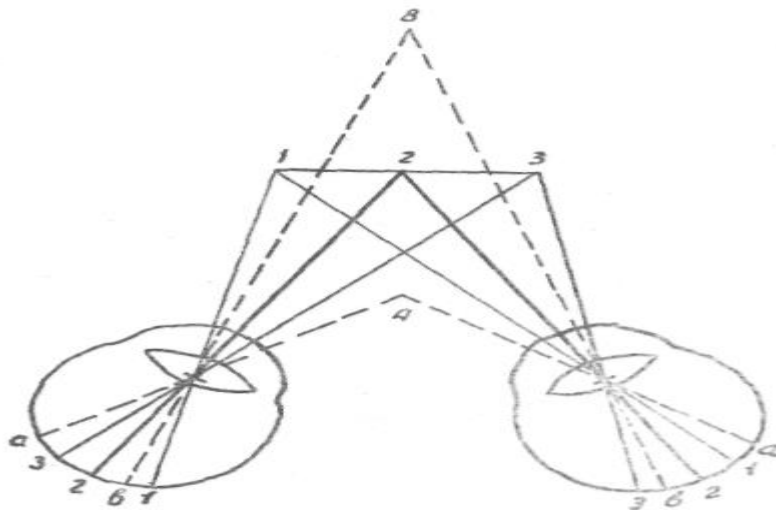
**Масофани билиш.** Чуқурликни идрок этиш, бинобарин, масофани билиш бир кўз билан кўриш (*монокуляр кўриш*) да ҳам, икки кўз билан кўриш (*бинокуляр кўриш*) да ҳам мумкин. Икки кўз билан (бинокуляр) кўришда масофа аниқроқ билинади. Монокуляр кўришда масофани баҳолаш учун аккомодация ҳодисасининг бир қадар аҳамияти бор. Яқиндаги нарсаларга қараганда киприксимон мускулга зўр келади; бу мускул таранглигининг сезилиши (проприорецепция) нарсанинг қанча масофада турганлигини билишга ёрдам беради.

Нарса қанча яқинроқ бўлса, тасвири тўр пардага ўшанча каттароқ тушади. Масофани билиш учун бунинг ҳам аҳамияти бор.

Масофани ва рельефни билишда икки кўз билан кўришнинг аҳамияти жуда катта.

**Икки кўз билан кўриш.** Одам бирон нарсани икки кўз билан кўрганда иккала кўз тўр пардасига иккита тасвир тушишига қарамай, икки нарса деган таассурот ҳосил бўлмайди. Икки кўз билан кўрганда барча нарсаларнинг тасвирлари тўр парданинг тегишлича *мос ёки идентик* қисмларига (223-расмдаги 1, 2, 3 нуқталар) тушади ва одамнинг тасаввурида бу икки тасвир қўшилиб, битта бўлиб қолади. Бир кўзни ён томондан салгина босиб, нега шундай бўлишига бемалол ишониш мумкин; бир кўз ён томондан озгина босилганда тўр пардалардаги мослик бузилганлиги учун нарса кўзга «иккита» бўлиб кўрина бошлайди. Яқиндаги нарсага кўзни конвергенция қилиб қаралса, узоқроқдаги (*В*) нуқтанинг тасвирлари тегишли нуқталарга ҳеч бир тушолмайди (223-расм). Улар мос бўлмаган, яъни бошқача айтганда *диспарат* нуқталарга (лотинча *disparatus* — бўлинган, яккалангансўзидан) тушади, шу сабабли тасвир иккита бўлиб туюлади. Иккита қалам турли масофада кўз олдида ушланиб, яқин ушланганига қаралса, узоқроқ ушлангани иккита бўлиб туюлади. Айнч вақтда чап тасвирни чап кўз, ўнг тасвирни ўнг кўз идрок этади. Бу ҳодиса *бир номли диспарация* деб аталади. Узоқдаги нарсага қаралса, яқиндаги нарса (*А*) «иккита» бўлиб туюлади. Бу ҳолда ўнг тасвир чап кўз билан идрок этилади ва аксинча. Бу ҳодиса *ҳар хил номли диспарация* деб аталади.





223-расм. Икала куз тур пардасидаги идентик ва диспарат нукталарнинг жойлашуви.

Куздан шунингдек кимирлатмай куйилган 2 нуктадан бир хил масофадаги 1 ва 3 нукталарнинг тасвирлари тур парданинг идентик жойлашувига тушади. (1, 2 ва 3). Бир-биридан турли масофадаги А ва Б нукталарнинг а ва в тасвирлари тур парданинг диспарат кисмига тушади, шу сабабли биз А ва Б нарсаларни кушалок курамыз.

Масофани билишда, бинобарин, чуқурлик, рельефни кўришда диспарация катта роль ўйнайди. Бир номли диспарация билан кўриладиган ҳар қандай нарса турисида одам узи кўриб турган нарсага нисбатан узоқроқ нарса деган таассурот олади. Аксинча, ҳар хил номли диспарация кўпроқ яқинроқ деган таассурот беради.

Рельеф чуқурлигини билиш учун конвергенция билан бир вақтда кискарадиган мускул таранглигининг сезилиши ҳам аҳамиятли, аммо масофани идрок қилишнинг асосий сабаби тўр пардадаги тасвирларнинг диспарация йўли билан ажралиб кетишидир.

**Нарсанинг катталигини баҳолаш.** Нарсанинг катталиги ўзгарувчан икки микдор: 1) тўр пардадаги тасвир катталиги ва 2) нарсадан кўзгача бўлган масофа функцияси сифатида билинади. Буни 204-расм кўрсатиб турибди: АВ (нарсанинг катталиги) бутунлай ав ва ОД орқали белгиланади.

Нарса рельефлиги етарли бўлмагани учун унғача бўлган масофани билиш қийин бўлса ёки нарсани бир кўз билан кўрганда нарса катталигини аниқлашда қўпол хатолар рўй бериши мумкин.

### ***Кўз соққасининг ҳимоявий мосланишлари ва озиқланиши***

Кўз соққасини асосан юқори ва пастки қовоқлар ҳимоя қилади.

Қовоқларнинг юмилиши равшан ёруғда, шох парда ё конъюнктива, ёки киприклар таъсирланганда рефлекс йўли билан рўй берувчи ҳимоявий актдир. Рефлекс дугасининг марказга интилувчи қисми n.trigemenus бўлиб, рефлекс маркази узунчоқ миёда.

Кўз қовоқларини вақт-бавақт юмиб ва очиб туриш — *кўзни пириллатиш* — бундан ташқари, шох парда олдинги юзасининг намланиши учун аҳамиятлидир.

**Кўз ёшининг ажралиши.** Орбита (кўз косаси) ташқи чеккасининг юқори қисмида ётган кўз ёши безларидан

ишланиб чиққан суюқлик — кўз ёши кўзни намлаб туради. Кўз ёши конъюнктива юзасидан оқиб тушиб, кўзнинг ички бурчагидаги кўз ёши лаку-наларига тўпланади. Бу ердан кўз ёши нуқталари орқали кўз ёши каналчалари бўйлаб, кўз ёши — бурун каналига киради. Кўз ковокларининг очилиб-юмилиб туриши кўз ёшининг сурилишига имкон беради, чунки ковоклар юмилганда кўз ёши халтаси кенгайиб, кўз ёшини сўриб олади; кўз ковоклари очилганда эса кўз ёши халтаси қисилиб, ичидаги суюқликни бурунга томон итаради.

Кўз ёши суюқлиги шох парда ва конъюнктивани намлаб, ёт зарраларини чиқариб юборади. Кўз ёшида қарийб 99% сув ва 1% тузлар (асосан NaCl) бор. Кўз ёши суюқлигидаги *лизоцим* бактерицид (бактерияларни ўлдирувчи) модда ҳисобланади.

Баъзан кўз шу қадар кўп ёшланадики, кўз ёши бурун бўшлиғига ўтиб улгурмай, ковоклар четидан оқиб тушади. Баъзи бир эмоционал кечинмаларда, конъюнктива механик ёки химиявий йўл билан таъсирланганда, кучли ёруғлик, совуқ таъсир этганда, бурун шиллик пардаси таъсирланганда, оғриқда шундай бўлади. Кўз ёши ажратиш маркази узунчоқ мияда. Секретор толалар п. (n. facialis -дан бошланиб, n. trigeminus-нинг тармоғи бўлмиш . n. lacrimalis-га қўшилади.

**Кўзнинг қон билан таъминланиши ва сувсимон намлик.** Кўз соққаси а. corotis interna дан бошланувчи а. ophthalmica-дан кўпроқ қон олади. Шу билан бирга тўр пардага махсус тармоқ—а. Centralis retinae -дан қон келади.бу артерия кўрув нервининг бағрида кўз соққасининг ичига киради. Кўз туби текширилганда шу артериянинг шохчалари кўриниб туради. Кўзнинг тиник муҳитлари томирсиз бўлиб, кўз ичидаги махсус суюқлик — *сувсимон намликдан* озиқланади.

Сувсимон намликнинг келиб чиқиши ва циркуляцияси орқа мия суюқлиги ҳақида берилган маълумотларга ўхшайди. Сувсимон намликда 1%дан ортиқроқ қуруқ моддалар бор, буларнинг кўпчилиги аорганик тузлардир. Сувсимон намлик асосан киприксимон танада секрецияга ўхшаш процесс йўли билан ҳосил бўлади. Унинг миқдори артериал босимнинг ўзгаришига яраша кўпаяди ва камаяди, аммо артериал босим миқдори билан сувсимон намлик ўртасида тўлиқ параллелизм йўқ. Баъзан томирлар ўтказувчаилиги ошганда (масалан, оғритувчи таъсиротда) сувсимон намликка кўпроқ суюқлик сизиб ўтади. Шу билан бирга унда талайгина қанд, оксил, шунингдек, одатда унда учрамайдиган антителолар топилади.

Сувсимон намлик қорачик орқали кўзнинг олдинги камерасига ўтади ва рангдор парда четларидан Шлемм канали орқали чиқиб кетади. Сувсимон намлик тахминан бир хил тезлик билан ҳосил бўлади ва чиқиб кетади, шу туфайли кўз соққаси ичидаги босим унча ўзгармайди.

Кўз ичидаги босим одатда симоб устуни ҳисобида 18—26 мм га тенг бўлиб, суткалик периодикаси бор; эрталаб ҳаммадан ортиқ бўлиб, кечга яқин симоб устуни ҳисобида 2—3 мм камаяди.

Сувсимон намлик ортиқча ҳосил бўлса ёки бемалол чиқиб кета олмаса кўз ичидаги босим ошади. Оғритувчи таъсиротда намлик кўпроқ ҳосил бўлгани учун кўз ичидаги босим симоб устуни ҳисобида 50 мм гача етиши мумкин. Қорачик кенгайганда сувсимон намликнинг чиқиб кетиши вақтинча камаяди, чунки рангдор парда қисқариб суюқликнинг Шлемм канали орқали чиқиб кетишига тўсқинлик қилади.

## 15 МАРКАЗИЙ НЕРВ СИСТЕМАСИНING СЕНСОР ФУНКЦИЯЛАРИ ВА ҲАРАКАТЛАРНИНГ БОШҚАРИЛИШИ

Марказий нерв системаси ягона ва пухта механизм бўлиб ишлайди. Шу туфайли одатдаги физиологик шароитда турли таъсиротларга жавобан организм кўрсатадиган реакциялар хулқ-атвор (юриш-туриш)нинг интеграцияланган яхлит бутун актларига ўхшайди. Шундай ҳар бир актда уч компонент: *сенсор (сезувчи)*, *мотор (ҳаракатлантирувчи)* ва *вегетатив* компонентларни ажратиш мумкин. Рецепторлардан марказий нерв системасига импульслар келиши *сенсор компонентни* таъминлайди, *мотор компонентни* скелет мускуллари юзага чиқаради ва мотонейронларнинг импульслари бошқаради, *вегетатив компонент* ички органлар фаолияти, томирлар диаметри, моддалар алмашинуви ва гавда тўқималари функциялари ҳолатининг бошқарилишидан иборат. Организмнинг сенсор ва мотор функциялари кўпинча-бирлаштирилиб, *соматик функциялар* деб аталади (573-бет).

Бу бобда биз гавда ҳаракатларининг бажарилишини ва марказий нерв системасининг сенсор

функцияларини кўздан кечирамиз. Бизнинг баёнимизда марказий нерв системасининг анатомияда орқа мия, узунчоқ мия, Варолий кўприги, ўрта мия, миёча, оралиқ мия ва катта ярим шарларга бўлинишига амал қиламиз.

## **МАРКАЗИЙ НЕРВ СИСТЕМАСИНИНГ ФУНКЦИЯЛАРИНИ ТЕКШИРИШ МЕТОДЛАРИ**

### **Олиб ташлаш (экстирпация) ва қирқиб қўйиш**

Марказий нерв системасининг турли қисмларини олиб ташлаш (*экстирпация*) ва *қирқиб қўйиш* методикалари экспериментал-физиологик тадқиқотларда қадимдан қўлланиб келаётган усуллардир. Улар бош мия билан орқа миёдаги ҳар хил бўлимларнинг функционал аҳамияти тўғрисида бир қадар маълумот беради ва ўткир тажрибаларда ҳам, хроник тажрибаларда ҳам қўлланаверади. Шу усуллардан фойдаланиб, физиолог операциядан кейин марказий нерв системасининг қайси функциялари йўқолишини ва қайси функциялари сақланишини билиб олади.

Орқа мия турли босқичда қирқиб қўйилади. Орқа миёни ёки мия стволини кўндалангига тўла қирқиб қўйиш марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимларини пастроқдаги бўлимларидан ажратиб қўяди ва бош мия билан орқа миёнинг қирқиб қўйилган жойдан пастдаги марказий томонидан юзага чиқариладиган рефлектор реакцияларни ўрганишга имкон беради. Марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимларидан келувчи импульслар шу системадаги бирон бўлим фаолияти учун қандай аҳамияти борлигини ҳам шу йўл билан ўрганса бўлади.

Қирқиш методикаси *спинал ҳайвон* (бунинг учун орқа мия юқори сегментлар рўпарасидан қирқилади), *бульбар ҳайвон* (узунчоқ мия ўрта миёдан кўндалангига кесиб ажратилади), *мезэнцефал ҳайвон* (ўрта мия билан оралиқ мия ўртаси қирқиб қўйилади), *диэнцефал ҳайвон* (оралиқ мия юқорироғидан кесилиб, катта ярим шарлардан ажратилади) олиш имконини беради.

Миёни кўндалангига қирқиб марказий нерв системасининг юқорироқдаги қисмлари функцияси ҳам ўрганилади. Масалан, марказий нерв системасининг пастроқдаги бўлимларидан ажратилган (узунчоқ мия соҳасидан қирқилган) бош миёнинг электр активлигини ва ажратилган (оралиқ мия соҳасидан қирқиб қўйилган) катта ярим шарларнинг электр активлигини Ф. Бремер ўрганган.

Олиб ташлаш ва қирқиб қўйиш методикалари — марказий нерв системасидек мураккаб ва нозик тузилган механизмга таъсир этишнинг ғоят қўпол усуллари. Экспериментатор бу методикани татбиқ этганда бир қанча ҳодисаларга дуч келади, ана шу ҳодисалар операциядан кейин кузатиладиган натижаларни баҳолашда тўсқинлик қилади. Дастлабки кунларда операцион жароҳат (тўқималарнинг кесилиши, яллиғланиши, оғрик) марказий нерв системасининг функцияларини сусайтиради. Кейинчалик миёнинг қирқилган ёки олиб ташланган жойида ямоқ тўқимаси ўсиб, теварак-атрофдаги нерв тўқимасига салбий таъсир кўрсатади. Масалан, катта ярим шарларнинг айрим қисмлари олиб ташланганда ямоқ ҳосил бўлиши ва унинг салбий таъсир кўрсатиши сабабли баъзан тутқаноқ (эпилепсия) тутади.

Миёнинг катта қисмларини олиб ташлаш билан бир қаторда нерв марказларига локал (чекланган) шикаст етказиш ҳам қўлланилади. Илгари шу мақсадда игна санчиш ёки скальпель уриш каби механик. шикастлар етказиларди. Ҳозир нерв марказларига шикаст етказиш учун миёга ингичка электродлар киритилиб, ўзгармас ток берилади ва тўқималар шу тариқа электролиз йўли билан емирилади. Шунингдек, миёнинг турли бўлаклари музлатиб қўйилади ёки термокоагуляция қилинади. Марказий нерв системасининг кичик бир қисмига шикаст етказиш узун, яна ташқаридан кучли физик омил аниқ йўналтирилади, шу омил таъсирида нерв системаси емирилади.

Марказий нерв системасининг муайян қисмларини емириш учун рентген нурлари ёки ультратовуш тебранишлари бир неча камбар қалин тутам қилиниб, бир нуктага йўналтирилади. Шу мақсадда рентген трубкалари ёки ультратовуш генераторлари ҳайвон боши тепасида шундай жойлаштириладики, улардан чиқаётган электр нурлари ёки ультратовуш тебранишлари қувватли бўлиб ва тор бир нуктага йўналиб, миёнинг муайян бир нуктасида тўпланади. Мия тўқимасининг бир куб миллиметр ва ҳатто ундан ҳам

кичикроқ бўлагига шу тариқа шикаст етказиш мумкин.

Ультратовуш таъсирига миелин пардалари кўпроқ сезгир бўлади, шу сабабли нерв йўлларига шундай таъсир этиладигани, унда нерв ҳужайралари шикастланмайди.

Марказий нерв системасининг аниқ муайян қисмларини емириш учун кучли син-хроциклотрон ёрдамида олинган протон нурланишининг камбар тутамлари ҳам қўлланилган (тутамнинг диаметри қилдай ингичка бўлиши мумкин). Протон нурланиши маълум интенсивликда бўлганда тери ва суяк тўқимаси шикастланмагани ҳолда шу нурланишга анчагина сезгир нерв тўқимаси емирилаверади.

Миянинг турли қисмларини олиб ташлаш, нерв йўллари қирқиб қўйиш ва айрим нерв марказларининг ёлғиз ўзини емириш методлари ҳайвонлар устидаги тажрибадагина эмас, одамда нейрохирургия клиникасида даволаш тадбирлари сифатида ҳам қўлланилади. Бундай операциянинг натижалари кўпинча физиология учун ҳам муҳим маълумотлар беради.

### **Таъсир этиш методикаси**

**Электр билан таъсир этиш.** Электр билан таъсир этиш методикаси марказий нерв системасининг функцияларини текширишда асосий усуллардан бири ҳисобланади. Бош мия катта ярим шарлари пўстлогининг муайян қисмларига кучсиз электр токи берилганда ҳайвонларнинг турли ҳаракат реакциялари юзага чиқишини 1870 йилда Фритч билан Гитциг, сўнгра В. Я. Данилевский, В. М. Бехтерев ва бошқа кўп тадқиқотчилар кўрсатиб беришди. Катта ярим шарларнинг муайян қисмига таъсир этиш йўли билан айрим мускул группаларини қискартириш ва ҳатто бир мускулнинг якка қисқаришларини юзага чиқариш мумкин.

Электр билан таъсир этиш методикаси ҳайвонлар устидаги тажрибада синаб кўрилгач, одамдаги нейрохирургия операцияларида ҳам татбиқ этилди. Хирург шу методикадан фойдаланиб, бош мия пўстлогининг турли қисмлари қандай функционал роль ўйнашини аниқлайди. Бундай операциялар вақтида бемор маҳаллий оғриқсизлантириш шароитида бўлиб, эс-ҳуши сақлангани учун электр билан таъсир этиш вақтида қандай сезгилар келиб чиқаётганини айтиб бера олади. Электродлар катта ярим шарлар пўстлогининг қайси қисмига қўйилишига қараб, одам гавдасининг турли қисмларида иссиқ, совуқ, санчиш, жимирлаш сезгиларини, шунингдек ёруғлик, товуш, ҳид сезгиларини пайқай олади. Сезги характери — *модаллиги* миянинг таъсирланадиган жойига боғлиқ.

Таъсир этиш методикаси мия стволининг пўстлоқ остидаги структуралари ва орқа мия фууқцияларини текширишда ҳам қўлланилади. Уткир тажрибадагина эмас, хроник тажрибада ҳам электр токи билан таъсир кўрсатилади. Шу мақсадда миянинг турли структураларига электродлар қўйиб, калла суякларига тиш цементи ёрдами билан маҳкамлаб қўйилади. Стимулятордан келган симларни электродларга улаб, муайян нерв марказларига кўп ойлар мобайнида электр токи билан таъсир этиш ва шунда келиб чиқадиган функционал ўзгаришларни ўрганиш мумкин. Электр токи марказий нерв системасининг муайян даражада чекланган (масалан, бир неча куб миллиметрлик) қисмига таъсир этиши учун ингичка электродлар ва бўсаға кучига яқин микдордаги ток қўлланилади. Айни вақтда электродни миянинг текшириладиган қисмига аниқ қўйиш ғоят муҳим, шу мақсадда стереотаксис техникасидан фойдаланилади.

**Химиявий таъсир этиш.** Марказий нерв системасининг функцияларини ўрганиш учун химиявий таъсир этиш методикасини биринчи марта И. М. Сеченов ўзининг классик тажрибасида татбиқ этган ва кўрув дўмбоқлари соҳасига NaCl кристаллини қўйиб таъсир этилганда спинал рефлекслар тормозланишини исбот этган.

Орқа мия билан бош миянинг турли қисмларига химиявий таъсир этиш учун кўп тадқиқотларда ҳар хил моддалар, масалан, тириштирадиган моддалар, наркотиклар ва шу кабиларнинг маҳаллий таъсиридан фойдаланилади. Нейрофизиологик тадқиқотларда локал стрихнизация методикаси айниқса кенг қўлланилади.

Шу мақсадда сатҳи бир неча квадрат миллиметр келадиган бир парча филтёр қоғозини стрихнин эритмасига ҳўллаб, миянинг очилган юзасига қўйилади ёки шу эритмадан бир

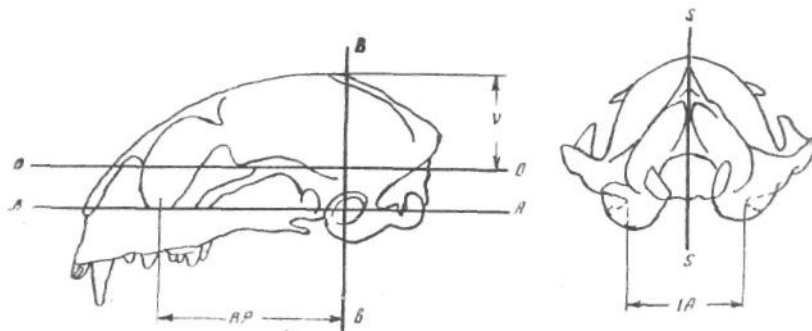
томчиси пўстлоқ остидаги ядроларга ёки мия стволига киритилади. Стрихнин тормозловчи синапсларни захарлаб қўяди, шунга кўра афферент импульсларга жавобан рефлексор реакциялар кескин даражада ошади. Дюссер-де-Баренн сенсор функциялар локализациясини аниқлаш учун *стрихнизация методикасини* татбиқ этган. Катта ярим шарлар пўстлогининг муайян бир қисми захарланганда ёки стрихнин эритмаси кўрув дўмбоқларининг турли қисмларига киритилганда миянинг стрихниндан захарланган қисмларига импульс юборадиган тери бўлакларида тактил сезгирлик ошади.

Сўнгги йилларда марказий нерв системасига турли моддаларни киритиш учун *электрофорез микроинъекцияси* деган усул қўлланилмоқда. Текшириладиган нерв марказига шу мақсадда текшириладиган эритма тўлдирилган жуда ингичка микропипетка киритилади. Пипетка тешиги жуда тор бўлгани учун юза тортиш кучлари эритманинг қайтиб чиқишига тўсқинлик қилади; шу сабабли моддани тўқимага киритиш учун электрофорез методи қўлланилади. Микропипетканинг кенгрок ташки учига бир электрод киритилади, пипетканинг иккинчи учи эса гавда юзасига тақалади. Кучсиз ўзгармас токни электродлардан ўтказиб, пипеткага тўлдирилган модда эритмаси тўқимага киритилади. Бу модда катион бўлса, микропипеткадаги электрод анодга уланган тақдирдагина у (модда эритмаси) тўқимага киради. Модда анион бўлса, микропипетка ичидаги электрод катодга уланган тақдирдагина у (модда эритмаси) тўқимага киради.

### Стереотаксис техникаси

Электродлар, микропипеткалар, миниатюра ҳолидаги термопаралар ва бошқа микроасбобларни ичкарида ётган мия структураларига аниқ киритиш учун стереотаксис техникаси татбиқ этилади. У нейрофизиологик тадқиқотларнинг имкониятларини анча кенгайтириб юборди.

Стереотаксис методикаси бош миядаги турли структураларнинг калладаги муайян қисмларга нисбатан жойлашувини батафсил анатомик текширишга асосланади. Мия структураларининг локализацияси уч координатали махсус системада ифодаланади, шу системадан фойдаланиб, айрим нерв марказларининг фазодаги ўрни аниқланади. Методиканинг номи грекча стереос (ҳажмли) ва таксис (жойлашув) сўзларидан олинган. Методикани анатом Д. М. Зернов биринчи марта 1889 йилдаёқ таклиф этган, сўнгра уни нейрохирург В. Хорслей ва инженер Р. Кларк, улардан кейин эса С. Ренсон мукамал ишлаб чиққан.



224-расм. Мушук калласини Хорслей—Кларк методада стереотаксис асбобига ўрнатиш схемаси.

**Чизиқлар:** асосий горизонтал текислик —  $AA'$  га; нулевой горизонтал текислик —  $OO'$  га; нулевой фронтал текислик —  $BB'$  га; нулевой сагиттал текислик —  $SS'$  га;  $V$  — тепа суякдан нулевой горизонтал текисликкача бўлган масофа;  $AP$  — кўз косасининг пастки чеккасидан ташқи этишув йўлининг марказигача бўлган масофа;  $IA'$  — қулоқ туткичларнинг учлари ўртасидаги масофа.

Стереотаксис методикасидан фойдаланганда ҳайвоннинг боши махсус аппаратда маҳкам ушлаб турилади, айти вақтда ташқи эшитув йўллариининг марказлари ва кўз косалари четларининг пастки нуқталари орқали ўтувчи горизонтал текислик стереотаксис асбобининг ўқиға параллел бўлади. Бу текислик стереотаксис координаталарини ҳисоблаб берадиган асосий горизонтал текислик, деб аталади. Кўпинча, амалий мулоҳазалар билан, ҳисобларда асосий текисликдан 10 мм юқорироқдаги нулевой горизонтал текисликдан фойдаланишади.

(224-расм). Нулевой фронтал текислик ташқи эшитув йўллариининг марказларини бирлаштирувчи чизиқ бўйлаб горизонтал текисликка қатъиян тик равишда ўтади. Нулевой сагиттал текислик калланинг ўрта сагиттал чизиғи бўйлаб горизонтал ва фронтал текисликларга тик равишда ўтади.

Турли ҳайвонлардаги миёя структураларининг координаталари махсус стереотаксис атласларида аниқ кўрсатилган. Шу координаталарга мувофиқ, электрод ёки бошқа микроасбобни мустаҳкамлаб турувчи манипулятор ёрдамида микрометрик винтлардан фойдаланиб миёянинг текширилаётган нуқтасига киритилади.

Стереотаксис техникаси ҳозир нейрохирургия клиникасида операция вақтида ҳам қўлланилади. Бу операцияда бемор бош миёясининг муайян қисмидаги патологик очағни емириш учун электродлар киритишга тўғри келади.

## Электрофизиология методлари

Марказий нерв системасидаги турли бўлимларнинг ҳолати ва фаолиятини ўрганишда биоэлектр ҳодисаларини қайд қилиш йўли билан аниқсана қимматли натижалар олинган. Бундай тадқиқотлар ҳайвонлар устидаги ўткир тажрибаларда ҳам, хроник тажрибаларда ҳам, шунингдек одамдаги нейрохирургия операцияларида ва диагностик процедураларда ҳам ўтказилади. Буларнинг ҳаммасида электродлар татбиқ этилади. Улар бош терисига ёки бош миёя ёки орқа миёядаги бирон бўлимнинг очилган юзасига қўйилади. Ичкарироқдаги нерв марказларига электродлар стереотаксис аппаратлари ёрдамида яқинлаштирилади.

Тадқиқотнинг вазифасига қараб электродлар размери ва шакли ҳар хил бўлиши мумкин. Электр потенциалларини ҳужайраларнинг чекланган бир группасидан ажратиб олиш керак бўлса, қалинлиги бир неча микрон келадиган металл ёки шиша электродлар қўлланилади. Металл электродлар учидан ташқари ҳамма қисми лок қопланган ингичка симдан иборат; шиша электродлар КС1 нинг уч моляр эритмаси тўлдирилган микропипеткалардир. Электр потенциаллари монополяр, шунингдек биполяр йўл билан ажратиб олинади. Монополяр йўлда бир электрод марказий нерв системасининг текшириладиган қисмига яқинлаштирилади, иккинчи — каттароқ электрод эса биринчи электроддан узокқа, одатда тери юзасига жойлаштирилади. Биполяр йўлда иккала электрод марказий нерв системасининг текшириладиган қисмига қўйилади.

Марказий нерв системасининг ҳолатини текшириш учун унинг баъзи касалликларида ҳозир бемор миёясининг турли қисмларига бир талай ингичка олтин ёки платина симлар — электродлар киритилади, бу электродларнинг учлари калла юзасига чиқариб қўйилади. Шу йўл билан миёянинг турли қисмларидаги электр активлигининг характерига қараб, патологик очаг локализацияси ҳақида фикр юритилади (Грей Уолтер, Н. П. Бехтерева). Шундан кейин миёянинг зарарланган қисмига сим электрод киритиб, ўзгармас кучли ток берилади ва патологик очаг шу тариқа электролиз йўли билан емирилади.

Марказий нерв системаси электрофизиологик методлар билан текширилганда фон ёки спонтан электр активлиги қайд қилинади ва унинг турли афферент таъсиротлар билан ўзгариши аниқланади. Периферияга импульс олиб борадиган, марказдан қочувчи нервларда ёки марказий нерв системасининг бир бўлагидан бошқа бўлақларига импульс ўтказувчи марказ ичидаги ўтказувчи йўлларда электр импульсацияси ҳам ўрганилади.

Ташқаридан бирон таъсирот бўлмаганда ҳам марказий нерв системасининг ҳамма бўлимларида *фон электр активлиги* кузатилади. Шу сабабли бу электр активлигини кўпинча *спонтан электр активлиги* деб аташади. У доимо рўй берувчи ритмик электр тебранишларида намоёни бўлади. Бақанинг узунчоқ миёясида электр потенциалларини ажратиб олган И. М. Сеченов шу спонтан тебранишларни биринчилардан бири бўлиб аниқлаган эди. Частотаси секундига 10 дан 40 гача бўлган ва амплитудаси ҳужайрадан ташқарига электрод қўйишда 100 мкВ келадиган электр потенциаллари айирмасининг тебранишлари нерв марказларининг спонтан активлиги учун характерлидир. Марказий нерв система-сининг ҳолатига қараб, тебранишлар частотаси ва амплитудаси ўзгаради. —

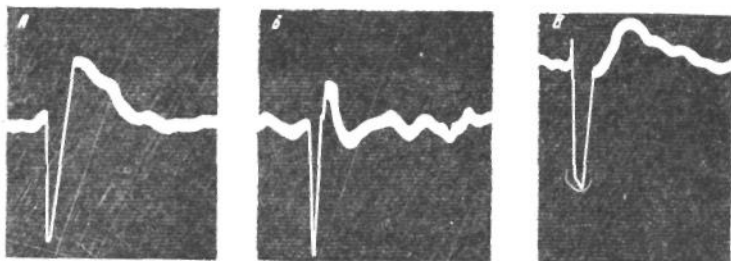
Тўлқинсимон электр активлиги — нейронлар ва синапсларда рўй берувчи ҳар хил электр процессларининг йиғинди ифодасидир. Шунинг учун электр активлигини текширишга асосланиб, миёянинг текширилаётган структурасидаги интим процессларни аниқ тасаввур қилиб бўлмайди.

30-йиллардан бошлаб, Э. Эдриан ишларидан кейин, рецепторлар ёки афферент нервлар

таъсирланганда рўй берувчи афферент импульсларга жавобан марказий нерв системасининг муайян қисми — орқа мия, мияча, кўрув дўмбоклари, катта ярим шарлар нўстлогининг турли қисмларида келиб чиққан электр реакцияси кенг тадқиқ этилмоқда. Бу электр реакцияси *юзага чиқарилган потенциал*, деб аталади. Юзага чиқарилган потенциалларни қайд қилиб, миянинг турли структураларига ахборот ўтадиган йўллари ва таъсиротни қабул қилувчи сенсор системалар локализациясини етарлича аниқ текшириш мумкин.

Рецепторларнинг муайян группасидан афферент импульслар оладиган нерв марказларида юзага чиқарилган потенциаллар амплитудаси каттароқ, латент даври эса калтароқ бўлади.

Шу нерв марказларида юзага чиқарилган потенциаллар *бирламчи жавоблар*, деб аталади. Афферент нервга яқка электр стимули берилганда турли нерв марказларида рўй берган бирламчи жавобларнинг эгри чизиқлари 225-расмда кўрсатилган. Харақтерли бирламчи жавоб,



225-расм. Катта ярим шарлар пўстлогиди (А), кўрув дўмбогининг ортки вентрал ядросида (Б), орқа мияда (В) юзага чиқарилган потенциаллар (бирламчи жавоблар)нинг эгри чизиқлари (Р. А. Дуриняннан).

қоида ўлароқ, 400—600 мкв амплитудали икки фазали потенциалдан иборат. Аввал 10—12 мсек узунликдаги мусбат тебраниш қайд қилинади; шундан кейин 15—20 мсек узунликдаги манфий тебраниш рўй беради. Бирламчи потенциаллар муайян зонага тарқалади, муайян сенсор сигналлар келадиган зонани шу туфайли аниқ билиш мумкин. Уша зонадан (*максимал активлик фокусидан*) узоқлашган сайин ажратиб олинadиган потенциаллар харақтери ўзгаради: жавобнинг латент даври узаяди, айрим фазаларнинг амплитудаси камаяди, узунлиги ошади, қўшимча тебранишлар келиб чиқади.

Афферент нерв турли вақт интервалида кетма-кет икки электр стимули билан таъсирланганда бирламчи жавобларни қайд қилиб, бирламчи жавоб ажратилadиган нейронлардаги рефрактер давр узунлигини ўлчаш мумкин. Турли нервлар ёки рецепторлар турли изчиллик билан таъсирланса, нейронларнинг бир группасига ҳар хил импульслар келишини аниқлаш, яъни афферент йўллар конвергенцияси бор-йўқлигини билиш мумкин. Ҳар хил афферент сигналларни қабул қилувчи нейронларнинг ўзаро таъсирини ҳам шу усулда ўрганса бўлади.

Калтароқ латент давр билан рўй берувчи бирламчи жавоблардан ташқари, нерв марказларида, жумладан катта ярим шарлар пўстлогининг турли соҳаларида *иккиламчи жавоблар* деб аталadиган кечроқ рўй берувчи бир қанча жавоблар кузатилади. Иккиламчи жавоблар, қоида ўлароқ, мураккаброқ конфигурацияси ва узунроқ латент даври билан бирламчи жавоблардан фарқ қилади. Улар наркоз берилмаган ҳайвонларда айниқса равшан қайд қилинади.

Айрим нейронлар активлигини ва синапсдан импульс ўтиш механизмини ўрганиш учун ҳужайра ичидаги потенциалларни микроэлектродлар ёрдамида ажратиб олиш усули (334-бет) қўлланилади.

## ОРҚА МИЯ

Орқа мия иккита асосий функцияни: *рефлектор функция* ва *ўтказувчи йўл функциясини*

бажаради. Орқа мияга тери юзасидаги экстерорецепторлардан, тана билан кўл-оёқнинг нроприорецепторларидан ва висцерорецепторларидан импульслар келиб туради (адашган нервлар орқали марказий нерв системасига келувчи висцерорецептив импульслар бундан мустасно). Орқа мия барча скелет мускулларини иннервациялайди, бош мия нервларидан иннервацияланадиган бош мускулларигина бундан мустасно. Орқа мия гавдадаги барча мураккаб ҳаракат реакцияларини юзага чиқаришда қатнашади. Улардан кўплари орқа миянинг рефлексор функцияни бажариш натижаси бўлиши мумкин, бошқа реакциялар эса марказий нерв системасининг юқориқдаги бўлимлари юзага чиқарадиган рефлекслар натижасида келиб чиқади. Бу ҳолда орқа мия фақат импульсларни ўтказувчи йўл ҳисобланади.

Рецепторлардан орқа мияга келувчи ахборот орқа миянинг орқа ва ён қисмларидаги кўпгина ўтказувчи йўллар орқали мия стволининг марказларига ўтади ва мияча ҳамда катта ярим шарлар пўстлогига етиб боради. Марказий нерв системасининг юқориқдаги бўлимларидан орқа мияга эса импульслар олдинги ва ён устунларнинг ўтказувчи йўллари орқали келади; бу импульслар орқа миянинг оралик ва мотор нейронларини қўзғатади ёки тормозлайди, натижада скелет мускуллари ва ички органларнинг фаолияти ўзгаради. *Орқа миянинг ўтказувчи йўл функцияси* муҳим функция бўлиб, периферик рецепторлардан бош мияга ва ундан эффектор аппаратларга импульс ўтказишда катта роль ўйнайди.

### **Орқа мия илдизларининг функциялари**

Орқа мия илдизларидан ўтувчи нерв толалари орқа мияни периферия билан боғлайди. Афферент импульслар ўша илдизлар орқали орқа мияга киради ва ундан периферияга эфферент импульслар кетади. Орқа миянинг иккала томонида 31 жуфтдан олдинги ва орқа илдизлар бор.

Орқа мия илдизларининг функциялари қирқиб қўйиш ҳамда таъсир этиш методлари билан аниқланган ва биоэлектр потенциалларини қайд қилиш йўли билан тасдиқланган. Орқа миянинг олдинги илдизларида марказдан қочувчи, эфферент толалар, орқа илдизларида эса марказга интилувчи, афферент толалар бор. Бу факт *орқа мия илдизларида афферент ва эфферент толаларнинг тақсимланиши қонуни* ёки *Мажанди қонуни*, деб аталган (тегишли мушоҳидани физиолог Мажанди биринчи марта тасвир этган).

Бақа ёки бошқа ҳар қандай ҳайвоннинг барча олдинги илдизлари бир томонлама қирқиб қўйилгач, гавданинг тегишли томонидаги рефлексор ҳаракатлар йўқолади-ю, аммо сезувчанлиги сақланади. Орқадаги илдизларни қирқиб қўйишдан кейин ҳаракат қобиляти йўқолмайди, аммо тегишли илдизлардан иннервацияланадиган гавда қисмларида сезувчанлик йўқолади.

Олдинги ва орқадаги илдизларнинг функционал ролини И. Мюллер яққол исбот этган. У бақа орқа миясининг бир томондаги олдинги илдизларини, иккинчи томондаги орқа илдизларини (кейинги оёқлар шу илдизлардан иннервацияланади) қирқиб қўйди. Гавданинг олдинги илдизлар қирқиб қўйилган томонидаги оёқ шалвираб қолди, шу оёққа таъсир этилганда эса гавданинг бошқа қисмлари, жумладан қарама-қарши оёқ ҳаракатланаверди. Орқадаги илдизлар қирқиб қўйилган иккинчи томондаги оёқ эса гавданинг бошқа қисмларига таъсир этилганда ҳаракатга келди-ю, ўзига таъсир этилганда қимирламай тураверди, чунки ундаги сезувчанлик батамом йўқолган эди.

Скелет мускулларининг мотор нервларидан ташқари, бошқа эфферент нерв толалари: томирларни ҳаракатлантирувчи ва секретор толалар, шунингдек силлиқ мускулларга боровчи толалар олдинги илдизлардан ўтиши кейинчалик кўрсатиб берилди. Уларнинг ҳаммаси эфферент толалар бўлгани учун бу толаларнинг мавжудлиги Мажанди қонунига зид келмайди.

Олдинги илдизларга таъсир этилганда кўпинча оғриқ сезилиши юзаки қарашда парадоксал фактга ўхшайди. Аммо бу факт Мажанди қонунига зид келмайди, чунки орқадаги илдизлардан ўтувчи толалардан бир қисми олдинги илдизларга бурилиб, орқа мия пардаларига боради ва уларни сезувчи нерв охирилари билан таъминлайди. Бошқа ҳамма афферент нервлар каби, улар ҳам орқа мияга унинг орқадаги илдизлари орқали киради. Орқадаги илдизлардан бир нечасини қирқиб қўйиб ва шундан кейин тегишли олдинги илдизларга



таъсир этиб, бунга ишониш мумкин: айна вақтда *кайтар-сезувчанлик* деган оғриқ сезгилари кузатилмайди.

Олдинги илдизлар таркибига кирадиган толалар олдинги шохладаги мотор хужайраларнинг, шунингдек орқа миянинг кўкрак сегменти билан бел сегментидаги ён шохларда жойлашган ва вегетатив нерв системасига кирадиган хужайраларнинг аксонларидан иборат. Орқадаги илдизларни ҳосил қилувчи толалар умуртқааро спинал ганглийлардаги биполяр хужайраларнинг ўсиқларидир.

Орқа мия илдизларидан ўтувчи толалар ўзидан бошланадиган нейронларнинг таналари қаерда ётганлиги қуйидаги тажрибалар билан аниқланади: орқа мия илдизлари қирқиб қўйилади ёки кул ранг моддасининг маълум бир қисмига шикаст етказилади, бир неча кундан кейин эса гистологик препаратлар тайёрлаб, нерв толаларининг айнангалиги (дегенерацияси) қайд қилинади.

Орқа миянинг орқа илдизи орқа мия тугунининг пастрогидан қирқиб қўйилса, периферияга боровчи толалар айнаиди, ўша тугуннинг юкорирогидан қирқилганда эса орқа мияга кировчи толалар айнаиди. Орқа мия тугуни соҳасидаги нерв толалари айнамайди, бу орқа илдизларнинг толалари ўзидан бошланадиган нерв хужайраларининг таналари шу ерда эканлигидан гувоҳлик беради. Олдинги илдизларнинг толалари қайси босқичда қирқиб қўйилишидан қатъи назар, шу қирқилган жойдан периферияга томон айнаиди, олдинги ёки ён шохларга шикаст етказилганда ҳам бу толалар айнаиди. Бу, олдинги илдизлардан ўтувчи толалар ўзидан бошланадиган нейронларнинг таналари олдинги ёки ён шохларда жойлашганлигини кўрсатади.

Орқа мия илдизларида импульсларни турлича тезлик билан ўтказувчи ҳар хил (йўгон-ингичка) нерв толалари бор.

Орқа илдизлардаги йўгон (12—22 *мк*) толалар А.а типга мансуб бўлиб, мускул дугларининг ядро ҳалтасидан (456-бет) ва пайлардаги Гольджи таначаларидан келадиган афферент импульсларни ўтказувчи йўллар ҳисобланади. Шу толалардан ўтувчи импульслар мускулнинг чўзилишига жавобан рўй берувчи миотатик рефлексларни юзага чиқаради. Уртача йўгонликдаги (5—12 *мк*) толалар А.а типга мансуб бўлиб, орқадаги илдизлардан ўтади, улар тактил рецепторлардан ва ядро ҳалтасидан четдаги (перифериядаги) мускул дугларининг рецепторларидан бошланади. Бундай толаяр кавак ички органлар (қовуқ, меъда, ингичка ва йўгон ичак, тўғри ичак ва ҳоказо)нинг рецепторларидан ҳам бошланади. Ар ва А-*1* типдаги афферент толалар механорецепторлардан импульс олиб келади. Бу толалар орқа мияга киргач, орқа устунларга ўтиб орқа миянинг юкорироқ ва пастроқ сегментларидаги кул ранг моддада жойлашган К№-ритма (комиссурал) нейронларга коллатераллар беради. Бу группанинг озгина афферент толаларидан ўтувчи импульслар орқа миянинг бир талай нейронларини кўзғата олади. Рецепторлардан маълум бир миқдори таъсирланганда, масалан, бармоққа игна санчилганда мускулларнинг катта бир группаси шу тариқа қисқариб, қўл ёки оёқнинг букилишига сабаб бўлади. Орқадаги илдизларнинг энг ингичка (диаметри 2—5 *мк*) толалари А.д типга мансуб бўлиб, терморецепторлардан ва оғриқ рецепторларидан импульслар олиб келади. Оғриқ рецепторларидан келувчи импульслар С типга мансуб толалар (миелинсиз ингичка толалар) орқали ҳам орқа мияга киради.

Олдинги илдизлардан ҳам турли типдаги эфферент нерв толалари ўтади. Уларда шундай толалар бор: 1) йўгон толалар (диаметри ўрта ҳисобда 16 *мк*) А.а типга мансуб бўлиб, скелет мускулларига импульслар олиб келади; 2) ингичка толалар (диаметри ўрта ҳисобда 8 *мк*) А.а типга мансуб бўлиб, мускул дугининг қисқарувчи элементларини иннервациялайди ва 3) преганглионар симпатик толалар, В типга мансубдир.

Орқа илдизлар қирқиб қўйилгач, сезувчанлик йўқолиши билан бир қаторда, ҳаракат функцияси ҳам бузилади. Орқа миянинг барча орқа илдизларини иккала томондан қирқиб қўйиб (улар итнинг кейинги оёқларини иннервациялайди), олдинги илдизлари бешикаст қолдирилса, ҳайвон операциядан кейинги дастлабки вақтда шу оёқлари билан юра олмайдиган бўлиб қолади. Бир неча вақт ўтгач сезувчанликдан маҳрум бўлган кейинги оёқлар яна ҳаракатга келади-ю, бу ҳаракат анормал: шарт-шурт, кескин бўлади; кейинги оёқлар ҳаддан ташқари қаттиқ букилиб, ёзилади. Бундай ҳаракатлар *атактик ҳаракатлар* деб аталади. Улар одам орқа миясининг кўтарилувчи йўллар шикастланадиган касалликларида ҳам учрайди (*орқа мия атаксияси*).

Аввало ҳаракат апаратининг рецепторларидан, яъни проприорецепторлардан, шунингдек терининг экстерорецепторларидан мияга афферент импульслар келмай қолиши сабабли ҳаракатлар координацияси бузилади. Ҳаракатнинг ҳар бир муайян пайтида ҳаракат апаратининг ҳолати ҳақида ахборот келмай қолиши шунга сабаб бўладики, мия ҳаракатни контроль (назорат) қилиш, ҳаракат характерини баҳолаш ва ҳаракат актининг барча босқичларида унга тузатишлар киритиш қобилиятидан маҳрум бўлади. Гарчи эфферент импульслар миядан мускулларга бориб, уларни қисқартира олса ҳам, бу процесс контроль қилин-майди ва. бошқарилмайди, чунки *кайтар боғланиш* йўқ, бусиз эса ҳаракатларни

бошқариш, аниқ ва текис ҳаракатларни бажариш мумкин бўлмайди. Шунинг учун ҳам қўл терисига совуқ таъсир этгач ёки рецепторларни фалаж қиладиган захар — кокаин тери ичига киритилгач сезувчанликнинг камайиши ёки йўқолиши, яъни анестезиядан кейин қўлнинг аниқ ҳаракатларини талаб этадиган ҳаракат актлари, масалан пианино чалиш ёки хат ёзиш бузилади. Сезувчанликнинг йўқолиши, бундан ташқари, мускул тонусининг сусайишига сабаб бўлади.

### **Олдинги ва орқа илдизлар толаларининг периферияда тақсимланиши**

**Ч.** Шеррингтон илдизларни кесиб қўйиб ўтказган тажрибаларида кўрсатиб берганидек, орқа миянинг ҳар бир сегментидан ҳар томонда биттадан орқа илдиз бошланади, шу сегмент гавданинг учта кўндаланг бўлаги—метамерини иннервациялайди (бир метамер орқа миянинг сегментига мос келади, иккинчиси унинг устида, учинчиси остида ётади). Ҳар бир метамер орқа миянинг устма-уст ётувчи учта илдизидан сезувчи толалар олади. Шу сабабли бир илдиз қирқиб қўйилганда ҳайвоннинг тегишли метамеридаги сезувчанлик тўла йўқолмайди. Борди-ю, барча орқа илдизларининг биттасидан бошқа ҳаммаси орқа мия бўйлаб қирқиб қўйилса, сезувчанлик бир метамерда змас, учта метамерда сақланади, шу билан бирга ўрта метамердаги сезувчанлик деярли ўзгармай тураверади, қўшни метамердаги сезувчанлик эса бирмунча пасаяди.

Бу маълумотлар шундан гувоҳлик берадики, периферияда афферент нерв толаларининг тарқалиш зоналари бир-бирини ёпиб ўтади. Бу, сўнгги вақтда электрофизиологик тадқиқотларда исбот этилди. Гавданинг ёнма-ён учта метамеридаги терига таъсир этилганда ҳадеб бир орқа илдизда афферент импульслар оқими кузатилиши ўша тадқиқотларда кўрсатиб берилди.

Одам терисидagi сегментар сезувчанлик иннервациясининг тақсимланиш схемаси 226-расмда кўрсатилган.

Ҳаракат системасига келганда, сегментар иннервация фақат қовурғааро мускуллар учун исбот этилган. Қолган мускуллар бир неча метамерга мансуб бўлиб, бир неча илдиздан ўтувчи толадан иннервацияланади.

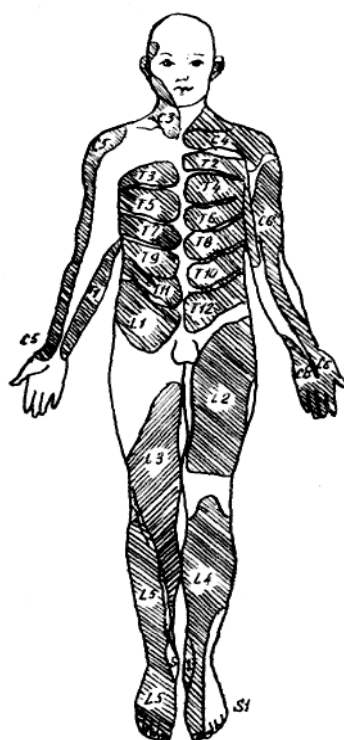
### **Спинал шок**

Ҳайвонлар устидаги тажрибаларда орқа мияни турли босқичларда тўла ёки қисман қирқиб қўйиб, унинг рефлектор функцияси ўрганилади.

Сутэмизувчи ҳайвонларда орқа мияни мумкин қадар юқоридан қирқиб қўйиб (4—5-бўйин сегментининг рўпарасидан қирқиб қўйиш

мумкин), ҳайвоннинг узоқ вақт омон қолишига эришса бўлади. Орқа мияни бу сегментларнинг юқорисидан қирқиб қўйиш натижасида нафас олиш тўхтаб, ҳайвон ўлиб қолади, чунки бу ҳолда диафрагма нервларининг орқа миядаги (спинал) ядроларига нафас марказидан импульслар келмай қолади. Орқа мия 4-бўйин сегментининг пастроғидан қирқиб қўйилса, диафрагмал типдаги нафас олиш сақланиб қолади (диафрагма нерви 3—4-бўйин сегментидан бошланади), шу сабабли ўпка вентиляцияси етарли ҳажмда рўй бериши мумкин. Орқа мия юқорироқдан қирқиб қўйилганда фақат сунъий нафас олдириш йўли билан ҳайвонни ўлимдан сақлаб туриш мумкин.

Орқа мия кўндалангига тўла қирқиб қўйилгач спинал шок келиб чиқади. *Спинал шок* шундан иборатки, орқа миянинг қирқиб қўйилган жойидан пастроқдаги барча нерв марказларининг қўзғалувчанлиги жуда ҳам пасаяди ва рефлектор функциялари сусаяди. Орқа миянинг қирқиб қўйилган жойидан юқорироқдаги нерв марказлари эса ишлайверади.



226-расм. Одам орка миясидаги орка илдизлар нерв толаларининг таксимланиш схемаси.

Масалан, орқа мия диафрагма нервнинг чиққан жойидан салгина пастрокдан қирқиб қўйилса, шу жойдан пастдаги нерв марказлари юзага чиқарадиган спинал рефлекслар (орқа мия рефлекслари) сусаяди. Шу билан бирга диафрагманинг нафас ҳаракатлари давом этаверади. Афтидан, шунинг учун давом этадики, узунчоқ миёдаги нафас маркази диафрагмани иннервацияловчи мотонейронларга ритмик импульслар юборишни давом эттиради. Ит орқа миёси бўйин сегментларининг рўпарасидан қирқиб қўйилгач, тана ва қўлоёқнинг таъсирланишига жавобан рўй берувчи барча ҳаракат рефлекслари йўқолади, шунингдек, сийдик чиқариш ва дефекация каби рефлектор актлар ҳам юзага чиқмайди, томирларнинг кенгайиши сабабли артериал босим пасайиб кетади, бу, орқа миёдаги томир ҳаракатлантирувчи марказларнинг шок бўлиш натижасидир. Операция қилинган итда скелет мускулларининг рефлектор қисқаришлари бир неча соатдан кейин тиклана бошлайди; артериал босим бир неча кундан кейин нормал даражага келади; сийдик чиқариш ва дефекация рефлекслари бир неча ҳафтадан кейин тикланади; оғритувчи таъсиротга жавобан артериал босимнинг кўтарилишидан иборат томир торайтирувчи рефлекслар пайдо бўлади. Худди шунингдек, одамнинг пичоқланиши ёки ўқ тегиши натижасида (теккан ўқ ёки металл парчалари ва суяк бўлаклари орқа мия каналига кириб кетади) орқа миёси узилиб қолганда ёки кўндалангига кесилганда ҳам, бир неча ҳафта ва ойлардан кейин орқа миёнинг баъзи рефлекслари тикланади.

Шок ҳодисаларининг оғирлиги ва рефлектор функцияларнинг қанчалик бузилиши, уларнинг қанча давом этиши турли ҳайвонларда турлича бўлади. Шок ҳодисалари одам ва маймунларда яққолроқ кўринади. Масалан, маймун орқа миёси кўкрак умуртқалари рўпарасидан қирқиб қўйилгач, тизза рефлeksi бир сутка ва ундан кўпроқ вақт мобайнида юзага чиқмайди, ҳолбуки, куёнда бу рефлекс атиги 15 минут юзага чиқмай туради. Демак, ҳайвоннинг марказий нерв системаси қанча юқори босқичда турса, орқа миёнинг рефлектор фаолиятини марказдан контроль қилиш механизми ўшанча кўпроқ ривожланган бўлади.

Спинал шок феноменининг моҳиятини тушунмоқ учун иккита фактнинг принципиал аҳамияти бор: биринчидан, орқа миёнинг қирқилган жойидан пастрокдаги нерв марказларидагина шок келиб чиқади, иккинчидан, орқа мия биринчи марта қирқиб қўйилган жойининг пастроғидан орқа мия функцияларининг тикланиш даврида иккинчи марта қирқилса, одатда спинал шок ҳодисалари такрор вужудга келмайди. А. Шварц билан Ч. Шеррингтон шу фактларга асосланиб, спинал шок феноменини марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимларидан орқа миёга импульслар келмай қолиши билан изоҳлашди. Мия стволининг ретикуляр формациясидаги нейронлардан орқа миёга келиб, уни активлаштирувчи импульсларнинг йўқолиши спинал шокнинг келиб чиқишида катта аҳамиятга эгадир.

Орқа миёни қирқиб қўйиш узоқ давом этувчи кучли таъсирот бўлиб, спинал реф-лексларнинг тормозланишига сабаб бўлади, спинал шок эса шунинг оқибатида келиб чиқади, деган фараз кўп марта баён қилинди. Рефлектор функциянинг тикланиш даврида орқа миёни такрор қирқиб қўйишнинг бу функцияга таъсир этмаслиги ҳозиргина айтилган фаразни рад этади. Бундан ташқари, орқа миёнинг бир ёки бир неча сегментини совутиш (совуқ билан қирқиб қўйиш) тажрибалари орқа миёни қирқиб қўйиш билан боғланган таъсирот оқибатида спинал шок келиб чиқади, деган тасаввурга қарши сўзлайди. Орқа миёнинг бир ёки бир неча сегменти совутилганда шикастланмагани ҳолда спинал шок келиб чиқаверади.

Спинал шок ҳодисалари йўқолгач, узоқ вақтдан кейин *гиперрефлексия* кузатилади, яъни рефлектор фаолият кескин даражада кучайиб қолади. Масалан, орқа миёси шикастланган кишида оммавий рефлекслар деган рефлекслар қайд қилинган: бир оёқ панжасига таъсир этилганда киши иккала оёғини тортиб олган, унда терлаш, сийдик чиқариш ва дефекация рефлекслари юзага чиққан. Орқа мия қирқиб қўйилгач бош миёдан тормозловчи таъсирлар келмай қолиши, жумладан ретикуляр формациядан орқа миёни тормозловчи импульслар келмай қўйиши оқибатида гиперрефлексия келиб чиқади. Тормозловчи таъсирларнинг келмай қолишига алоқадор эффектлар спинал шок ҳодисалари секинаста йўқолгандан кейингина юзага чиқиши мумкин.

## Орқа мия рефлекслари (спинал рефлекслар)

Терининг оғритилишига, масалан, игна санчилишига жавобан рўй берувчи *букиш рефлекслари (флексор рефлекслар)* орқа мия кўндалангига тўла қирқиб қўйилгач бошқа рефлекслардан эртароқ тикланади. Букиш рефлекси тўла тикланганда оёқни букувчи мускуллар қисқариш билан бир вақтда реципрок (пайваста) тормозланиш натижасида ёзувчи мускуллар бўшашади. Айни вақтда қарама-қарши — *контралатерал* — оёқни ёзувчи мускуллар қисқариб, букувчи мускуллар бўшашади. Терининг турли қисмларига таъсир этиб, букиш рефлексини юзага чиқариш мумкин. Айни вақтда жавоб реакциясининг характери ҳар хил бўлиши, яъни унда турли мускул группалари қатнашуви мумкин. Бир рефлектор актнинг таъсирот жойига боғлиқ бўлган хусусиятлари рефлекснинг *локал белгилари* деб аталади.

Спинал ҳайвонда оёқ панжаларининг кафт ястикчалари сал-пал босилганда *ёзиш рефлексини*, тананинг ён юзасига таъсир этилганда *қашиш рефлексини*, шунингдек, мускул пайига урилганда шу мускулнинг чўзилишига жавобан бир қанча *миотатик рефлексларни* ҳам кузатиш мумкин. Айрим ҳолларда кучли таъсиротга жавобан алмашиниш (отдача) феномени келиб чиқиши туфайли (кучли таъсирот букиш рефлексини юзага чиқаради) оёқнинг ритмик ҳаракатлари вужудга келади. Спинал итнинг танаси осиб қўйилганда оёқларидан бирининг панжаси босилса тўрттала оёқни босиб қадамлаш типига рефлектор ҳаракатлар келиб чиқади (*Филиппсон рефлекси*). Ички органларнинг баъзи рефлекслари: сийдик чиқариш, дефекация, томир ҳаракатлантириш рефлексларини ҳам орқа мия марказлари юзага чиқаради.

Орқа мия юқорироқдан қирқиб қўйилиб, марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимларидан ажратиб қўйилгач боя айтилган рефлексларнинг ҳаммаси сақланиб тургани учун бу рефлексларнинг марказлари орқа мианинг қирқилган жойидан пастроқда, деган хулоса чиқиши табиий. Орқа мианинг кўпчилик қисми юқоридаги кўкрак сегментларидан бошлаб пастдаги бел сегментларигача умуртқа поғонасининг каналидан сиқиб чиқарилгач орқа мианинг барча рефлекслари йўқолади. Орқа мианинг муайян қисмлари емирилганда ёки уларга мос келувчи орқа мия илдизлари қирқиб қўйилганда ҳам муайян рефлекслар йўқолади.

Одамнинг орқа мияси узилгач бир неча вақтдан кейин букиш рефлексларидан ташқари, *тизза рефлекси* ва *ахилл рефлекси* яққол кўринади. Тизза рефлекси шундан иборатки, сон тўрт бошли мускулининг пайига урилганда оёқ тизза бўғимидаи ёзилади, ахилл рефлекси шундан иборатки, ахилл пайига урилганда оёқ болдирпанжа бўғимидан ёзилади. Бу рефлекслар «спинал» одамда айниқса кучайган бўлади. Одам орқа мияси тўла узилгандан кейин бир неча вақт ўтгач *сийдик чиқариш* ва *дефекация рефлекслари* тикланади, қовуқ ва тўғри ичак маълум даражада чўзилгач шу рефлекслар юзага чиқади. Эракнинг жинсий олати таъсирланганда *рефлектор эрекция* ва *эйякуляция* келиб чиқиши, яъни жинсий олат бўртиб, уруғ отиши мумкин.

Орқа мияси узилган одамда кўзғалиш процесси орқа мияга кенг ёйилгани сабабли барча спинал рефлекслар нормал чегараланганлик ва локализацияланганлик хусусиятларидан маҳрум бўлади. Бу, мия стволининг тормозловчи таъсири келмаганлиги сабабли рефлектор реакциялар координацияси жуда бузилганлигини кўрсатади. Ҳар қалай, орқа миядаги координация ҳайвондагига нисбатан одамда камроқ ривожланган, чунки марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимларида рўй берувчи координация процесслари каттароқ роль ўйнайди.

Одам орқа миасининг чекли айрим қисмлари зарарланганда шу қисмларнинг локализациясига қараб турли рефлекслар йўқолишини кузатса бўлади: Масалан, орқа мианинг кўкрак сегментларидан бир нечтаси зарарланганда кўкрак ва кориннинг тегишли метамерларида тери сезувчанлиги йўқолиб, тер ажратиш ва томир ҳаракатлантириш реакциялари юзага чиқмайди, шунингдек айрим мускул группаларининг ҳаракат фалажи рўй беради. Бундай кўпгина мушоҳидалар орқа мия марказларининг нисбий сегментар тартибда жойлашганлигидан гувоҳлик беради.

Орқа миёдаги бир қанча марказларнинг сегментар локализациясини қайд қилар эканмиз, бутун орқа миёнинг функционал бутунлигини таъминлайдиган сегментлар аро алоқалар орқа миёда кўп эканлигини таъкидлаб ўтмоқ керак.

Одамнинг клиник практикада текшириладиган энг муҳим спинал рефлекслари, уларни юзага чиқариш усуллари, кузатиладиган реакция характери ва орқа миё марказларининг, яъни ўша рефлексларни юзага чиқаришда қатнашувчи нейронлар группаларининг локализацияси қуйидаги жадвалда келтирилган.

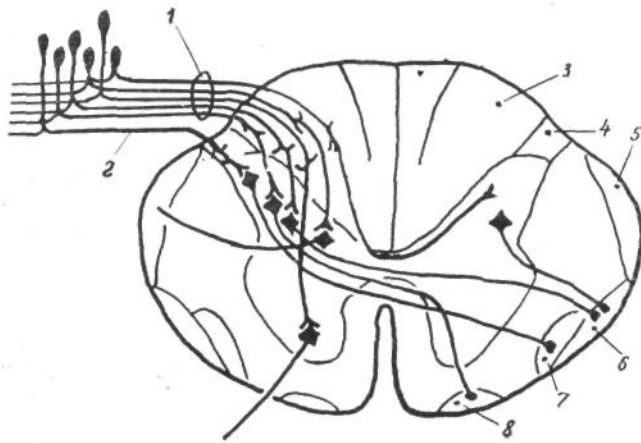
### Одамлардаги орқа миё рефлекслари

Рефлексларнинг номи	Кулланиладиган таъсиротлар	Рефлектор реакция характери	Рефлексда катнашувчи нейронларни локализацияси
Тирсак рефлeksi	m.biceps brahii пайига болгача уриш (кул тирсакдан салгина букилган)	m.biceps brahii кискаради ва кул букилади.	C-5-6
Тизза рефлeksi	m.quadriceps пайига patilla пастидан болгача урилади.	m.quadriceps кискаради ва болдир ёзилади.	L-2-4
Ахилл рефлeksi	Ахилл пайига болгача урилади	Оёк панжаси кафт тамонга букилади.	Sac-1-2
Юкори корин рефлeksi	Пастки кувургаларга параллел килиб	кискаради	Th-8-9
Урта корин рефлeksi	Киндик дамида	кискаради	Th9-10
Пастки корин рефлeksi	Чов бурмасига параллел килиб	кискаради	
Мояк кремастеррефлeksi	Соннинг ички юзасига штрих билан таъсир этиш ёки санчиш	m.cremaster кискариб моякни кутаради.	L-1-2
Анал рефлeksi	Анус якинига штрих билан таъсир этиш ёки санчиш	Тугри ичак сфинктери кискаради	Sac-4-5
Оёк кафти рефлeksi	Оёк кафтига штрих билан сал таъсир килиш Оёк кафтига кучлирок таъсир этиш	Оёк панжалари ва бормоклари букилади	Sac-1-2
		Оёк бармоклари ёзидади ва оёк букилади	

Вегетатив нерв системасига мансуб бўлган бир қанча эффектор марказлар: кўз мускулларининг спинал маркази, томир ҳаракатлантириш ва тер ажратиш марказлари, сийдик-таносил органлари билан тўғри ичак функцияларини бошқариш марказлари ва ҳоказолар ҳам орқа миёда. Бу марказларнинг локализацияси (жойланиши) вегетатив функцияларнинг бошқарилиши ҳақидаги бобда (590-бет) кўздан кечирилади.

### Орқа миё ўтказувчи йўллариининг функциялари

Орқа миё марказий нерв системасининг юқорироқдаги бўлимлари (миё стволи, миёча ва катта ярим шарлар) га кўтарилиувчи ва тушувчи ўтказувчи йўллар орқали боғланади. Рецепторлар оладиган ахборот кўтарилиувчи йўллар орқали ўтади.



227.-расм Орқа миёда орқа илдизлар тодаларининг йўлини кўрсатувчи схема (Ренсон билан Кларкдан).

1 — орқадаги илдизнинг йўғон тодалари; 2 — орқадаги илдизнинг ингичка тодалари; 3 — орқадаги устунлар; 4 — орқадаги латерал тизимча (Лиссауер тракти); 5 — орқа миё билан миёча ўртасида Пидорсал тракт; 6 — орқа миё билан миёча ўртасидаги вентрал тракт; 7 — орқа миё билан таламус ўртасидаги латерал тракт; 8 — орқа миё билан таламус ўртасидаги вентрал тракт.

Импульслар мускул, пай ва бойламларнинг проприорецепторларидан марказий нерв системасининг юқориқоқдаги бўлимларига қисман орқа миёнинг орқа устунларидаги Голль ва Бурдах тутамларининг тодалари орқали, қисман ён устунлардаги Говерс ва Флексиг йўллари (орқа миё билан миёча ўртасидаги йўллар) нинг тодалари орқали ўтади. Голль ва Бурдах тутамлари рецептор нейронларнинг ўсиқларидан ҳосил бўлади, бу нейронларнинг таналари орқа миё ганглийларида ётади (227-расм). Ана шу ўсиқлар орқа миёга киргач юқорига кўтарилади, айни вақтда орқа миёнинг бирмунча юқорида ва пастда ётган сегментларидаги кулранг моддага калта шохчалар беради. Шу шохчалар орқа миё рефлексор дугаларининг таркибига кирувчи оралик ва эффе́ктор нейронларда синапслар ҳосил қилади. Голль ва Бурдах тутамлари узунчоқ миё ядроларида тугайди, афферент йўлнинг иккинчи нейрони шу ядролардан бошланади ва кесишгандан кейин таламусга боради; таламусда учинчи нейрон бор, унинг ўсиқлари афферент импульсларни катта ярим шарлар пўстлоғига ўтказиши (228-расм).

Голль ва Бурдах тутамларининг таркибига кирувчи тодалар узилмасдан узунчоқ миёга боради. Орқа илдизларнинг шулардан бошқа ҳамма афферент нерв тодалари орқа миёнинг кул ранг моддасига кириб, шу ерда узилади, яъни турли нерв хужайраларида синапслар ҳосил қилади. Орқа миёнинг орқа шохидидаги устун ёки кларк хужайраларидан ва қисман орқа миёнинг комиссурал ёки битишма хужайраларидан Говерс ва Флексиг тутамларининг нерв тодалари бошланади.

Орқа миё билан миёча ўртасидаги йўллар (Говерс ва Флексиг йўллари) дан афферент импульслар ўтмай қолиши натижасида мураккаб ҳаракатлар бузилади, миёча зарарлангандаги каби, бунда ҳам мускул тонуси бузилади ва атаксия ҳодисалари кузатилади.

Импульслар проприорецепторлардан катта (140 мсек гача) тезлик билан ўтказувчи, орқа миё билан миёча ўртасидаги йўлларни ҳосил қилувчи А типдаги миелинли йўғон тодалар орқали ва Голль ҳамда Бурдах тутамларининг секинроқ (70 м/сек гача), ўтказувчи тодалари орқали тарқалади. Мускул, бўғим ва пай рецепторларидан импульсларнинг катта тезлик билан ўтказилиши, афтидан, ҳаракат актининг бажарилиш характери тўғрисида организм учун муҳим ахборотнинг тез олинишига боғлиқ, бу эса ҳаракатнинг узлуксиз контроль қили-нишини таъминлайди.

Оғриқ ва температура рецепторларидан импульслар орқа миёнинг орқа шохлари-даги хужайраларга боради; бу ерда афферент йўлнинг иккинчи нейрони бошланади. Бу нейрон ўсиқлари шу сегмент рўпарасида (нерв хужайрасининг танаси шу ерда) қарама-қарши томонга ўтиб, ён устунларнинг оқ моддасига киради ва орқа миё билан таламус ўртасидаги латерал йўлнинг таркибида (227-расмга қаралсин) кўрув дўмбоғига боради, импульсларни катта ярим шарлар пўстлоғига ўтказувчи учинчи нейрон эса шу ердан бошланади. Оғриқ ва температура рецепторларидан импульслар орқа миё кулранг моддасининг орқа шохлари бўйлаб юқорига кўтарилувчи тодалар орқали ҳам қисман ўтади. Оғриқ ва температура рецепторларидан келувчи импульсларни ўтказувчи йўллар Ад типдаги миелинли ингичка тодалардан ва кўзғалишни секинроқ ўтказадиган, миелинсиз тодалардан иборат.

Орқа миёнинг баъзи касалликларида фақат оғриқ сезувчанлик ёки фақат темпе-ратура сезувчанлиги бузилиши мумкин. Бунинг устига, фақат иссиқни ёки фақат совуқни сезиш бузилиши мумкин. Тегишли рецепторлардан келувчи импульслар орқа миёда турли нерв тодаларидан ўтиши шу билан исбот этилади.

Терининг тактил рецепторларидан келувчи импульслар орқа шохларнинг хужайраларига келади (бу хужайраларнинг ўсиқлари кулранг модда бўйлаб бир неча сегмент қадар кўтарилади), орқа миёнинг қарама-қарши томонига ўтиб, оқ моддага киради ва импульсларни орқа миё билан таламус ўртасидаги вентрал йўл таркибида кўрув дўмбоқларининг ядроларига олиб боради, бу ердаги учинчи нейрон ўзи олган ахборотни ярим шарлар пўстлоғига ўтказиши. Теридидаги тегиш ва босим рецепторларидан келувчи импульслар қисман Голль ва Бурдах тутамларидан ҳам ўтади.

Голль ва Бурдах тутамларининг толалари ва орқа мия билан таламус ўртасида йўлларнинг толалари етказиб берадиган ахборот характерида, шунингдек ўша толаларда импульсларнинг тарқалиш тезлигида муҳим тафовутлар бор. Тегиш рецепторларидан келувчи импульслар орқа устунларнинг кутарилиувчи йўллари орқали утади ва таъсирот жойининг аниқ локализациясини курсатиб беради. Рецепторларга вибраци таъсир этганда келиб чиқадиган катта частотали импульсларни ҳам шу йўлнинг толалари ўтказди. Босим рецепторларидан келувчи импульслар ҳам шу ердан утади нинг нозик тутами ридан келувчи импульслар орқа устунлар-

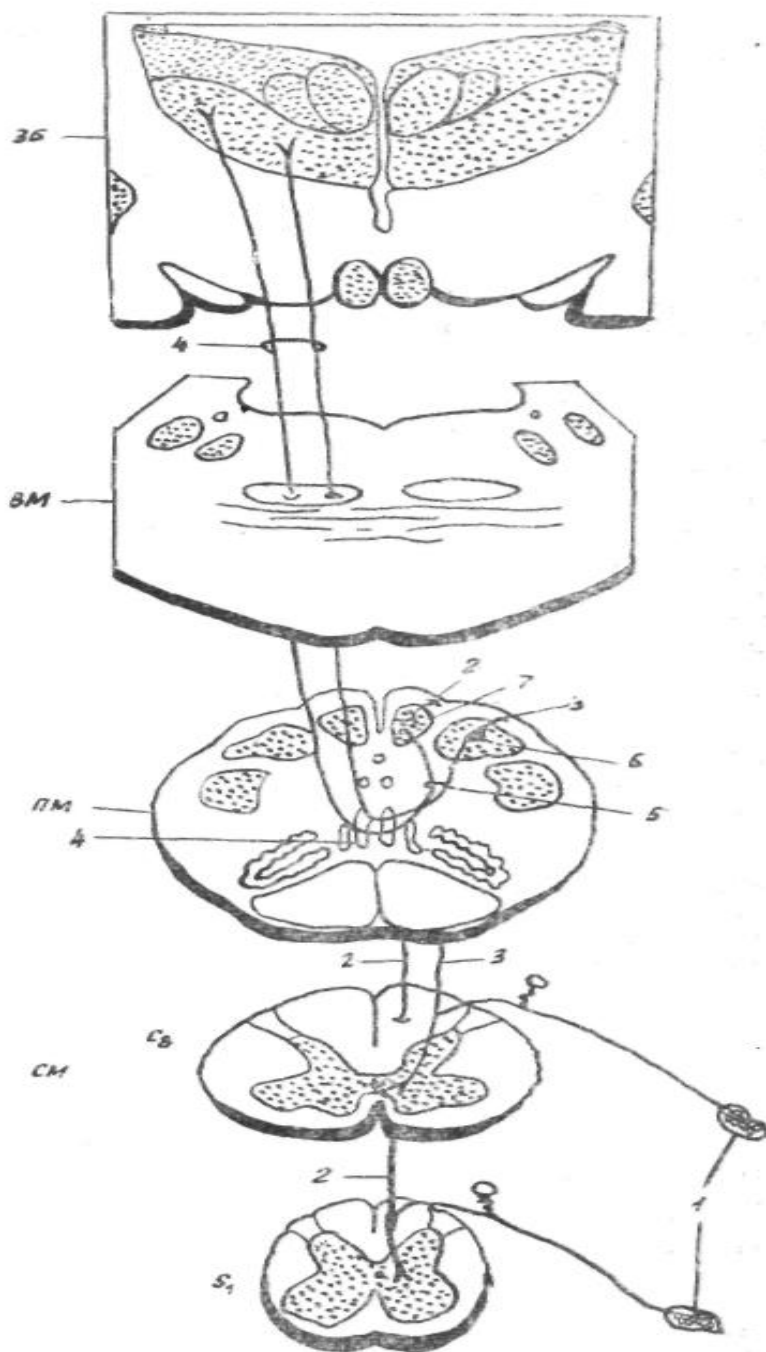
Нинг кутарилиувчи йўллари орқали утади, бу импульслар таъсиротнинг интенсивлигини аниқ билишга имкон беради. Тегиш, босим рецепторларидан, шунингдек температура ва оғрик рецепторларидан келувчи импульслар орқа мия билан таламус ўртасидаги йўллардан ўтади, лекин бу импульслар таъсиротнинг локализацияси ва интенсивлигини (шиддатини) аниқ ажратишга имкон бермайди.

Голль ва Бурдах тутамларининг таркибида боровчи толалар таъсиротлар ҳақида дифференциалланган (ажратилган) ахборотни етказиб беради, импульсларни катта тезлик билан ўтказди, шу билан бирга бу импульслар частотаси анчагина доирада ўзгариши мумкин. Орқа мия билан таламус ўртасидаги йўлларнинг толалари импульсларни секин ўтказди; таъсирот кучи ҳар хил бўлганда бу толалардан ўтувчи импульслар частотаси кам ўзгаради.

Афферент йўллардан ўтувчи импульслар, қоида ўлароқ, қўзғалувчи постсинаптик потенциални вужудга келтиради, бу потенциал кўтарилиувчи афферент йўлнинг навбатдаги нейронида тарқалувчи импульсни вужудга келтириш учун етарлича кучли бўлади. Аммо, шу пайтда марказий нерв системаси бошқа афферент йўллар орқали организм учун муҳимроқ бирор ахборот олаётган бўлса, бир нейрондан иккинчи нейронга ўтувчи импульслар тормозланиши мумкин.

Орқа миянинг тушувчи йўллари орқали унга юқоридаги эффектор марказлардан импульслар келиб туради. Орқа мия бош мия марказларидан тушувчи йўллар орқали импульслар олиб ва уларни ишловчи органларга ўтказиб туради, шу тариқа *ўтказиш-иҷро этиш* вазифасини бажаради.





Орка миянинг олдинги ва ён устунлари орқали ўтувчи *кортикоспинал* ёки *пирамидал йўллар* орқали орка мияга катта ярим шарлар пўстлоғидаги йирик пирамидал хужайраларнинг бевосита ўзидан импульслар келиб туради. Пирамидал йўлларнинг толалари оралик ва мотор нейронларда синапслар ҳосил қилади (фақат одам билан маймунларда пирамидал нейронлар мотонейронларга бевосита боғланган). Кортико-спинал йўллар таркибида бир миллионга яқин нерв толаси бор, улардан 3% га яқини йўғон (диаметри 16 мк), А<sub>α</sub> типга кирувчи толалар бўлиб, кўзғалишни катта (120— 140 м/сек гача) тезлик билан ўтказди. Бу толалар катта ярим шарлар пўстлоғидаги йирик пирамидал хужайраларнинг ўсикларидир. Қолган толалар диаметри 4 мк га яқин бўлиб, кўзғалишни камроқ тезлик билан ўтказди. Бу толалардан талайгинаси импульсларни вегетатив нерв системасининг спинал нейронларига етказиб беради.

Ён устунларнинг кортикоспинал йўллари узунчоқ миянинг пастдаги учдан бир қисми рўпарасида кесишади. Олдинги устунларнинг кортикоспинал йўллари (тўғри пирамидал йўллар деб аталади) узунчоқ мияда кесишмайди; улар қайси сегментда тугаса, ўша сегмент яқинида қарама-қарши томонга ўтади. Кортикоспинал йўллар шу тарика кесишгани учун бир ярим шарнинг мотор марказлари зарарланганда гавданинг қарама-қарши томонидаги мускуллар фалаж бўлади.

Пирамидал нейронлар ёки кортикоспинал йўлнинг ўша нейронлардан бошланувчи нерв толалари шикастлангандан бир неча вақт ўтгач баъзи *патологик рефлекслар* келиб чиқади. Пирамидал йўллар зарарланишининг типик симптоми шундан

иборатки, *сохталанган Бабинский рефлекси (оёқ кафти терисининг рефлекси)* юзага чиқади. Бу рефлекс шундан иборатки, оёқ кафтининг терисига штрих билан таъсир этилса, бош йармоқ ёзилиб, қолган бармоқлар елпигич шаклида ёйилиб кетади; янги туғилган болаларда пирамидал йўллар ҳали ривожланиб улгурмагани учун уларда ҳам шундай рефлекс юзага чиқади. Вояга етган соғлом кишиларнинг оёқ кафт терисига штрих билан таъсир этиш бармоқларнинг рефлекс йўли билан букилишига сабаб бўлади.

Кортикоспинал йўлнинг толаларидан ҳосил бўлган синапсларда кўзгалувчи, шу-нингдек тормозловчи постсинаптик потенциаллар вужудга келиши натижасида мотонейронлар кўзгалиши ёки тормозланиши мумкин.

Пирамидал ҳужайраларнинг кортикоспинал йўлларни ҳосил қилувчи аксонлари-дан коллатераллар чиқади, бу коллатераллар тарғил тана, гипоталамус ядроларида, кизил ядро, миёчада, миё стволининг ретикуляр формациясида тугайди. Юқорида санаб ўтилган барча ядролардан импульслар *экстракортикоспинал ёки экстрапирамидал йўллар* деган тушувчи йўллар орқали орқа миёнинг киритма нейронларига келади. Бу тушувчи йўллардан энг асосийлари *ретикулоспинал, рубро-спинал, текто-спинал* ва *вестибуло-спинал трактлардир*. Рубро-спинал тракт (*Монаков тутами*) орқали миёчадан, тўрт тепаликдан ва пўстлоқ ости марказларидан орқа миёга импульслар келади. Шу йўлдан ўтувчи импульслар ҳаракатлар координациясида ва мускуллар тонуси-нинг бошқарилишида аҳамиятли. Вестибуло-спинал тракт узунчоқ миёдаги вестибулар ядролардан орқа миёнинг олдинги шох ҳужайраларига боради. Ана шу йўлдан келувчи импульслар гавда вазиятининг тоник рефлексларини юзага чиқаради. Ретикуло-спинал йўллар ретикуляр формациянинг активлаштирувчи ва тормозловчи таъсирларини орқа миё нейронларига ўтказди. Улар мотор нейронларга ҳам, оралик нейронларга ҳам таъсир кўрсатади. Юқорида айтилган барча тушувчи узун йўллар (орқа миёнинг оқ моддасида) дан ташқари, юқориқандаги сегментларни пастроқдаги сегментларга боғловчи калта йўллар ҳам бор.

## УЗУНЧОҚ МИЯ ВА ВАРОЛИЙ КЎПРИГИ (КЕЙИНГИ МИЯ)

Узунчоқ миё билан Варолий кўприги *кейинги миё* деган умумий ном билан бирлаштирилади. Улар ўрта миё билан бирга *миё стволини* ҳосил қилади. Миё стволининг таркибига бир талай ядролар ҳамда кўтарилувчи ва тушувчи йўллар киради. Миё стволдаги тўрсимон тузилма — *ретикуляр формация* нинг муҳим функционал аҳамияти бор.

Миё стволни анатомик ва функционал жиҳатдан орқа миё, миёча ва катта яримшарлар билан боғланган. Мураккаб координацияли кўпгина ҳаракат рефлексларининг дугалари (ёйлари) миё стволда туташади. Нафас олиш, юрак фаолияти, томирлар тонусини бошқарадиган ҳаёт учун муҳим марказлар миё стволдадир. Ҳазм органлари ва бошқа бир қанча органларнинг функцияларини идора этувчи марказлар ҳам миё стволда.

Миё стволининг физиологиясини экспериментал йўл билан ўрганишда учрайдиган катта қийинчилик шундан иборатки, ҳайвонларнинг миё стволни қирқиб қўйилганда турли функциялар бузилади, чунки ҳайвонларнинг ҳар хил турларида миёнинг шунга мос келувчи бўлимлари турлича роль ўйнайди. Модомики шундай экан, одам миё стволининг физиологиясини тушунмоқ учун турли касалликларда функциялар бузилишини клиникада кузатиш муҳим аҳамиятга эгадир. Турли касал-ликларда миё стволдаги ядролар ёки ўтказувчи йўллар зарарланади.

### Кейинги миёнинг ўтказувчи йўллари

Орқа миёдан бош миёга ва бош миёдан орқа миёга борадиган барча нерв импульслари Варолий кўприги билан узунчоқ миёдан ўтади. Бу импульслардан баъзилари кейинги миёда янги нейронга киради, бу нейрон эса импульсларни марказий нерв системасининг юқориқандаги бўлимларига ўтказди. Голль ва Бурдах тутамларидан ўтадиган импульслар шундай бўлади. Бир қанча ўтказувчи йўллар, масалан, латерал кортикоспинал тракт, Голль ва Бурдах ядроларидан бошланувчи афферент йўллар кейинги миёда кесишади (узунчоқ миёнинг кўтарилувчи йўллари медиал қовузлоқ соҳасида кесишади). Ўтказувчи йўллардан баъзиларининг толалари киритма ва мотор нейронларда синапс ҳосил қилиб, кейинги миёда тугайди. Масалан, импульсларни катта ярим шарлар пўстлоғидан бош миё нервларининг ҳаракатлантирувчи ядроларига ўтказувчи *кортико-бульбар тракт* кейинги миёда тугайди (229-расм). Орқа миё нейронларининг ҳолатини ва фаолиятини ўзгар-тирувчи импульсларни орқа миёга ўтказадиган баъзи тушувчи йўллар кейинги миёдан бошланади. Масалан кортико-спинал йўллар ва вести-було-спинал тутам шундай.

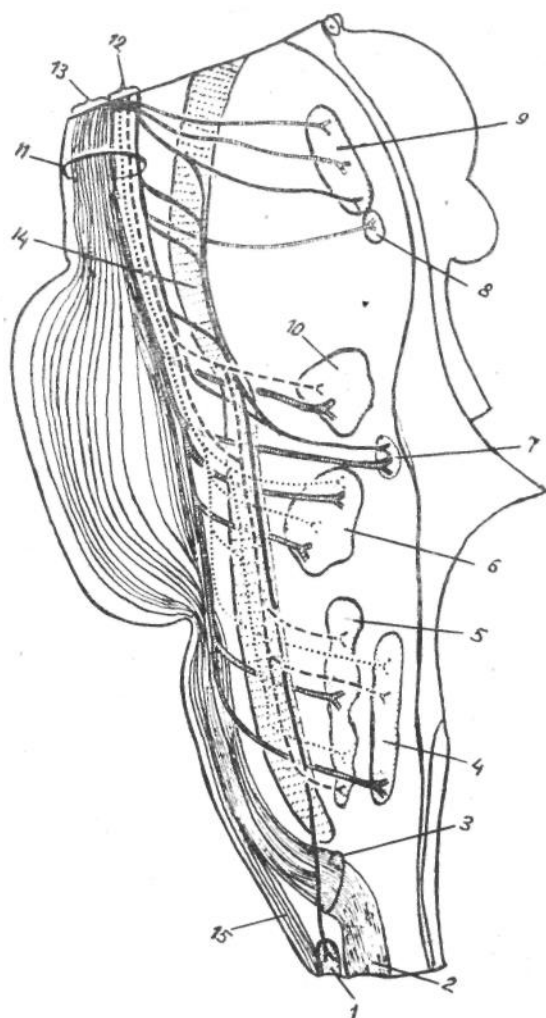
Ўтказувчи йўлларнинг кейинги миёдаги йўлини билиш кейинги миёнинг турли қисмлари шикастланганда функцияларнинг бузилиш механизми ҳақида тасаввур олишга имкон беради. Кейинги миёнинг бир томонлама зарарланганини кўрсатувчи характерли белги *альтерна-цияловчи фалажлардир*. Бу фалажлар шундан иборатки, кейинги миёнинг

зарарланган томонидаги бир ёки бىр неча церебрал нерв (бош мия нерви) нинг ҳаракат фалажи билан бир қаторда гавданинг қарама-қарши томонидаги мотор функциялар ва сезувчанлик ҳам бузилади. Бунинг сабаби шуки, спинал йўллар ё орқа миянинг ўзида, ёки кейинги мияда кесишади, бош мия нервлари эса бу ерда кесишмайди.

V—XII церебрал нервларнинг ядролари билан боғланган рефлектор дугалар кейинги мияда туташади. Шу бош мия нервлари орқали келувчи афферент импульслар кейинги мияда киритма ва мотор нейрон-ларга ўтади.

### Узунчоқ мия функциялари

Узунчоқ мияда оддийроқ, шунингдек мураккаброқ рефлексларнинг марказлари бор, бу рефлексларнинг юзага чиқишида ҳар хил мускул группалари, томирлар ва кўпгина ички органлар қатнашади. Бу рефлекслар орқа миядан, шунингдек тил-ҳалқум, эшитув, вестибуляр,



229расм. Пирамидал (кортикоспинал) тракт билан мия стволининг мотор ядролари ўртасидаги боғланишлар схемаси.

1 — қўшимча нерв ядроси; 2 — латерал кортикоспинал тракт; 3 — унинг кесишган жойи; 4 — тил ости нервнинг ядроси; 5 — қўшалоқ ядро (пицеиз атМииз); 6 — юз нервнинг ядроси; 7 — узоклаштирувчи нерв ядроси; 8 — ғалтак нерв ядроси; 9 — қўзни ҳаракатлантирувчи нерв ядроси; 10 — учлик нерв ядроси; 11 — пирамидал тракт; 12 — кортикобульбар тракт; 13 — кортикоспинал тракт; 14 — медиал ковузлок (сенсор йўл); 15 — вентрал кортикоспинал тракт.

учлик нерв ва адашган нервнинг рецептор системаларидан келувчи импульсларга жавобан келиб чиқади. Дугалари кейинги мия орқали ўтадиган рефлекслар орқа мия рефлексларига

нисбатан мукаммалроқ ва мураккаброқ координацияланган рефлекслардир. Бунга, масалан гавда вазиятининг тоник рефлекслари киради. Кейинги миянинг кўпгина мураккаб рефлектор фаолиятини бажаришида турли нейронлар муайян тартибда қўзғалиб қатнашади. Ютиш ва акса уриш рефлекслари бундай рефлексларга мисол бўла олади.

*Узунчоқ.* мия нафас олиш, юрак фаолияти, томирлар ҳолати, терлаш, ҳазм органлари функцияларини идора этишда муҳим аҳамиятга эгадир. Шу барча функцияларнинг марказлари узунчоқ мияда. Баъзи марказлар — нафас маркази, юрак фаолиятини идора этувчи марказ, томир ҳаракатлантирувчи марказнинг хусусияти шуки, уларни перифериядан келувчи нерв импульслари ҳам, марказларга бевосита таъсир этувчи химиявий таъсирловчилар ҳам рефлекс йўли билан қўзғатади.

Бу ерда биз асосан скелет мускулларининг фаолияти билан боғланган узунчоқ мия марказлари ва рефлексларини кўздан кечирамиз. Вегетатив нерв системасидан иннервацияланадиган ички органлар ва томирларнинг бошқарилишида узунчоқ миянинг қандай роль ўйнашини қуйида кўриб ўтамыз.

*Нафас маркази* узунчоқ миянинг турли қисмларидаги нейронларнинг бир неча группасидан вужудга келиб, ягона функционал система ҳисобланади. Нафас маркази Варолий кўпригининг юқори чегараси билан узунчоқ миянинг пастки қисми ўртасида ретикуляр формацияга тегишли соҳада жойлашган. Нафас марказини айрим ядрога ўхшаш мустакил анатомик тузилма деб ҳисоблаш керакми ёки нафас ҳаракатларини идора этишга ихтисослашган ретикуляр формация бўлаги деб қараш керакми, бу тўғрида ҳануз яқдил фикр йўқ. Умуман олганда, нафас марказининг энг муҳим қисмлари *пневмотаксис*, *экспиратор* ва *инспиратор* марказлардир, бу марказларнинг функциялари юқорида кўздан кечирилган эди. Импульслар нафас марказидан орқа миянинг диафрагмани ва қовурға аро мускулларни иннервацияловчи мотонейронларига келади. Худди шунинг учун ҳам орқа мияни 4-бўйин сегментининг юқорисидан қирқиб қўйиш натижасида нафас олиш тўхтайди (орқа миянинг 4-бўйин сегментидан юқоридаги нейронларнинг ўсиқлари диафрагма нервини ҳосил қилади).

Нафас марказининг ритмик фаолияти узунчоқ мия билан орқа миядаги бошқа марказлар ҳолатига таъсир этади. Юрак фаолиятини идора этувчи марказ билан нафас маркази ўртасидаги боғланиш айниқса яққол кўринади. *Нафас олиш-юрак рефлeksi*, ёки *нафас аритмияси* шу боғланиш натижасидир. Бу рефлекс шундан иборатки, нафас чиқаришнинг охирида навбатдаги нафас олишдан олдин юрак фаолияти тўғри: даврийлик билан секинлашади. Орқа мия марказлари билан нафас маркази ўртасидаги боғланиш Л. А. Орбели билан К. И. Кунтсман тажрибасида кўрсатиб берилди. Итнинг бир оёқ панжаси *деафферентациялангач*, яъни шу оёқдан орқа мияга импульс ўтказувчи орқа илдизлар қирқиб қўйилгач, кейинги оёқ итнинг нафас олиш ритмига мувофиқ ҳаракатланганини Л. А. Орбели билан К. И. Кунтсман кузатишган.

Деафферентация орқа миянинг тегишли қисмларидаги тормозланиш процессларини издан чиқарган, шунга кўра орқа миянинг мотор марказлари нафас марказидан ретикулоспинал йўллар орқали ўзига келувчи импульсларга қўзғалиш билан реакция кўрсатган.

Упка, нафас йўллари ва нафас мускулларининг рецепторларидан нафас марказига келувчи афферент импульслар ретикуляр формация активлигини муайян даражада саклашда аҳамиятли; бинобарин, нафас олишни идора этишдагина эмас, ретикуляр формация активлаштирувчи таъсир этгани учун бутун марказий нерв системасининг фаолиятида ҳам аҳамиятлидир.

Узунчоқ мия ядролари овқат чайнаш, эмиш (сўриш), ютиш, қусиш, акса уриш, йўталиш, кўзни учиритиш ва бошқа рефлектор актларни бажаришда қатнашади. Бу рефлекслар бош миясининг катта қисми бўлмай туриб туғилган болалар (анэнцефаллар) да ҳам кузатилади.

*Эмиш (сўриш) ҳаракатлари* янги туғилган боланинг лабига тегилганда намоён бўлади. Бу рефлекс учлик нервнинг сезувчи охирлари таъсирланганда юзага чиқади, қўзғалиш учлик нервдан узунчоқ мияда юз нерви билан тил ости нервининг мотор ядроларига ўтади.

*Овқат чайнаш* оғиз бўшлиғидаги рецепторларнинг таъсирланишига жавобан рефлекс

йўли билан юзага чиқадиган ҳаракат акти бўлиб, пастки жағнинг юқори жағга нисбатан силжишидан иборат. Р. Магнуснинг маълумотларига қараганда, овқат чайнаш маркази узунчоқ миёда, шунинг учун бульбар ҳайвонларда овқат чайнаш рефлексини юзага чиқариш мумкин. Таламус ва миё пўстлогининг мотор зоналари бутун бўлгандагина овқат чайнаш акти нозикроқ бошқарилади.

*Овқат ютиш* мураккаб координацияланган рефлексор акт бўлиб, унинг юзага чиқишида оғиз бўшлиғи, ҳалқум ва қизилўнгач бош қисмининг кўпгина мускуллари қатнашади. Овқат ютиш акти икки фазадан иборат: 1) овқат луқмаси шаклланиб, ҳалқум бўшлиғига яқинлаштирилади ва 2) овқат ютилиб, ҳалқум мускуллари қисқаради, айна вақтда танглай пардаси кўтарилади, ҳиқилдоқ усти тоғайи (эпиглоттис) эса пастга тушади. Бу механизмнинг биринчи қисми ихтиёрий равишда, иккинчи қисми ихтиёрсиз — шартсиз рефлекс йўли билан бошқарилади.

Овқат ютиш актида учлик нерв, тилҳалқум нерви ва адашган нервнинг афферент системалари қатнашади. Овқат ютиш маркази шу рефлексор актни юзага чиқарувчи кўпгина ядроларнинг функционал бирлашмасидан иборат.

*Қусиш* ҳалқум ва меъда рецепторлари таъсирланганда, шунингдек вестибулорецепторлар ва бошқа баъзи рецепторлар таъсирланганда келиб чиқувчи рефлексор актдир. Шу рецепторлардан афферент толалар орқали узунчоқ миёга келувчи импульслар узунчоқ миёдаги, шунингдек орқа миёдаги кўпгина эффе́ктор нейронларга боради.

Рефлекс йўли билангина эмас, узунчоқ миёнинг қисмларига ўсма, яллиғланиш процессининг таъсир этиши ёки калла ичидаги босимнинг ошиши натижасида ҳам киши қусиши мумкин. Қонда эриган моддалар, масалан, микроб токсинлари ва тери остига киритилганда кустирувчи баъзи дорилар (апоморфин) қусиш марказига гуморал йўл билан таъсир этиши ҳам мумкин.

Қусиш вақтида меъдага кириш йўли очилади, ичак мускуллари ва меъда деворлари қисқаради, қорин пресси ва диафрагма мускуллари, ҳалқум, ҳиқилдоқ, тил ва оғиз мускуллари қисқаради, сўлак ва кўз ёши чиқади.

Қусиш вақтида марказий нерв системасидаги кўпгина марказларнинг ҳолати ўзгаради, чунки унда миё стволининг ретикуляр формацияси ҳам қатнашади. Ретикуляр формация кўп марказлар билан боғлангани учун узунчоқ миё билан орқа миёнинг турли қисмларидаги нейронлар фаолиятини функционал жиҳатдан бирлаштиради ва келиштиради, юқориқандаги марказларнинг ҳолатини ўзгартиради.

*Акса уриш* рефлекс йўли билан нафас чиқаришдан иборат мураккаб акт бўлиб, учлик нервнинг бурундаги рецепторлари таъсирланганда келиб чиқади. Акса уриш бошланганда юмшоқтанглай кўтарилиб, буруннинг ички тешигини беркитади; сўнгра нафас чиқариш мускуллари қисқариб, кўкрак бўшлиғидаги босимни оширади, шундан сўнг бурун тешиги тўсатдан очилади ва бутун ҳаво бурун орқали зўр бериб чиқиб, бурун шиллиқ пардасига таъсир этаётган моддани олиб кетади. Акса

уриш актида тилҳалқум нерви, адашган нерв, тил ости нерви ва баъзи спинал нервларнинг афферент толалари қатнашади.

Акса уриш каби, *йўтал* ҳам ҳимоявий нафас рефлекси бўлиб, ҳиқилдоқ, кекирдак (трахея) ва бронхларнинг шиллиқ пардаси таъсирланганда келиб чиқади. Акса уришга қарама-қарши ўларок, йўталда бурун тешиги беркилмайди, балки овоз ёриғи юмилади. Упкада зарур босим вужудга келгач, овоз ёриғи тўсатдан очилади ва таъсир этаётган моддани кучли ҳаво оқими олиб чиқади. Йўталиш актида, акса уриш актидаги каби, афферент толалар қатнашади, афферент сигналлар эса адашган нерв толалари орқали ўтади.

*Кўзни учиритиш* ҳам ҳимоя рефлекси бўлиб, кўзнинг шох пардаси билан конъюнктиваси таъсирланганда келиб чиқади, бу пардалар учлик нервнинг афферент толаларидан иннервацияланади. Улардан келувчи импульслар узунчоқ миёда юз нервининг

ҳаракатлантирувчи ядросига ўтади (юз нервнинг толалари кўзнинг доиравий мускулини иннервациялайди); натижада кўз қовоқлари юмилади.

Юқорида санаб ўтилган барча рефлектор актлардан ташқари, узунчоқ мия тевааракатрофдаги оламда йўл топиш (ориентировка) га ва мускуллар тонусини бошқаришга имкон берадиган рефлектор механизмларда қатнашади. Тегишли рефлексларни юзага чиқарадиган афферент импульслар V—XII церебрал нервлар (жумладан, вестибуляр нервлар) орқали, шунингдек, юз, бўйин, қўлоёқ ва тана мускулларининг рецепторларидан импульс ўтказувчи спинал нервлар (орқа мия нервлари) орқали келади.

Шу тариқа, узунчоқ миёси билан Варолий кўприги бутун қолган бульбар ҳайвон ташқи таъсирларга жавобан спинал ҳайвондан мураккаброқ реакцияларни юзага чиқара олади. Бу ҳайвонларда барча асосий ҳаётий функциялар мукамалроқ марказ билан бирлашган ва кўпроқ координацияланган.

## УРТА МИЯ

Урта миёда тўрт тепалик ядролари (улар Сильвий сув йўлининг устида қопқоқ — tectum соҳасида жойлашади), қизил ядро (nucleus ruber), кўзни ҳаракатлантирувчи ва ғалтак нервларнинг ядролари (улар Сильвий сув йўлининг остида, ўрта миёнинг марказий қисмида) ва қора субстанция — substantia nigra (ўрта мия асосида) бор. Таламусга, катта ярим шарларга ва миёчага импульс олиб борадиган барча кўтарилишчи йўллар ва узунчоқ мия билан орқа миёга импульс етказиб берадиган тушувчи йўллар ўрта мия орқали ўтади. Узунчоқ миёдаги каби, ўрта миёда ҳам ретикуляр формация нейронлари бор.

### Урта мия ядроларининг функциялари

Урта мия ядролари бир қанча муҳим рефлектор функцияларни бажаради.

*Тўрт тепаликнинг олдинги дўмбоқлари бирламчи кўрув марказлари* бўлиб, ёруғлик таъсирига жавобан баъзи рефлексларнинг юзага чиқишида қатнашади. Бу рефлексларга кўриб *чамалаш* (ориентировка) *рефлекслари* киради. Бу рефлекслар шундан иборатки, ҳатто ярим шарлардан маҳрум бўлган, аммо ўрта миёси бутун қолган ҳайвон ёруғлик таъсирига жавобан кўз ва тана ҳаракатлари билан реакция кўрсатади. Кўз мускулларига кўзни ҳаракатлантирувчи ва ғалтаксимон нервларнинг йирик хужайрали ядроларидан импульслар келиб туриши туфайли кўз рефлекс йўли билан ҳаракатланади. Тўрт тепаликнинг олдинги дўмбоқлари қорачиқ рефлексининг юзага чиқишида қатнашади. Урта миёнинг бирламчи кўрув марказлари билан алоқадор рефлекслар га кўз аккомодацияси ва кўрув ўқларининг бир нуқтага келиши — конвергенция киради..

*Тўрт тепаликнинг орқа дўмбоқлари бирламчи эшитув марказлари* бўлиб, товуш келаётган томонни чамалаб билиш рефлексларининг юзага чиқишида: ҳайвонларнинг қулоғини динг қилишида, боши ва гавдасини янги товуш келаётган томонга буришида қатнашади.

Урта миёси бутун қолган ҳайвондаги чамалаш рефлексларида ҳаракат реакциялари билан бир қаторда баъзи вегетатив рефлекслар ҳам кузатилади; юрак фаолияти ритмининг ўзгариши, артериял босимнинг ўзгариши ва ҳоказолар шу жумладандир.

Тўрт тепалик ядролари «соқчилик» рефлексининг юзага чиқишида қатнашади. Бу рефлекснинг организм учун аҳамияти шуки, у организмни тўсатдан янги таъсиротга реакция кўрсатишга тайёрлайди. Бу мураккаб рефлекснинг муҳим компоненти шуки, мускул тонуси қайта тақсимланади — буқувчи мускуллар тонуси ошиб, ҳайвоннинг қочиш кетишига ёки ҳужум қилишига ёрдам беради. Тўрт тепалик соҳаси зарарланган киши беҳос таъсиротга жавобан тез реакция кўрсата олмайди.

Қора субстанция (substantia nigra) овқат ютиш ва чайнаш рефлекслари каби мураккаб актларнинг координацияланишига бевосита дахлдор. Қора субстанцияга электр токи билан таъсир этилганда овқат ютиш ҳаракатлари юзага чиқиб, нафас олиш тегишлича ўзгаради. Қора субстанция пластик тонусни бошқаришда қатнашади ва қўл бармоқларининг жуда аниқ бажариладиган майда ҳаракатларини юзага чиқаришда ва, бинобарин, тонуснинг нозик

бошқарилишида роль ўйнайди, деган кўрсатмалар ҳам бор.

Бошқа ҳайвонларга нисбатан одамда қора субстанция кўпроқ ривожланганлигини, афтидан, шу билан тушунтирса бўлар. Урта миянинг шу қисми (қора субстанция) зарарланганда мускуллар тонуси ошиб кетади, яъни гипертонус рўй беради. Аммо, бу гипертонусни фақат қора субстанциянинг роли билан изохлаб бўлмайди, чунки у шикастланган тақдирда мускуллар тонусининг бошқарилишига бевосита дахлдор бўлган қизил ядро ва ретикуляр формация билан алоқаси узилади.

Урта мияси бутун турган *мезэнцефал ҳайвон* бульбар ҳайвондан фарқ қилиб, мускуллар тонуси нормал тақсимланган бўлади, бундай (мезэнцефал) ҳайвон нормал позасини (вазиятини) тиклай ва сақлай олади. Бу, асосан, ўрта миядаги қизил ядро ва ретикуляр формациянинг функцияларидан келиб чиқади.

### **Децеребрацион ригидлик**

Мушук ёки куённинг мия стволи узунчоқ мия юқорисидан қирқилиб, қизил ядролар шу чизикдан юқорида қолдирилса (бундай операция *децеребрация* деб аталади), гавда мускулларининг *децеребрацион ригидлик* деган махсус ҳолати вужудга келади (Ч. Шеррингтон). Бу ҳолат ёзувчи мускуллар тонусининг кескин даражада ортиши билан таърифланади. Ҳайвон кўлоёқларини расо узатиб, бошини орқасига қайиради, думи кўтарилиб туради (230расм). Ҳайвоннинг оёқларини бўғимларидан букмоқ учун анчагина куч сарфлаш керак бўлади. Оёқларни зўрлик билан букиш тўхтатилгач, улар яна ёзилади. Децеребрацион ригидлик ҳолатидаги ҳайвонни тикка турғазиб қўйиш мумкин. Гавда оғирлик марказининг проекцияси таянч текислигининг ўрта нуқтасидан ўтса, ҳайвон оёқларини чўзиб, кимирламай тикка тураверади.

Яқин вақтларгача decyzеребрацион ригидликнинг келиб чиқишини фақат қизил ядронинг зарарланишига ва ундан мускуллар тонусини идора этадиган орқа миянинг сегментар аппаратларига бошқарувчи таъсирот бормай қўйишига боғлашарди. Децеребрацион ригидликнинг келиб чиқишида қизил ядродан ташқари узунчоқ мия билан ўрта миянинг ретикуляр формацияси ҳам муҳим роль ўйнаши эндиликда кўрсатиб берилди. *Қизил ядролар* катта ярим шарлар пўстлоғидан, пўстлоқ остидаги ядролардан ва миячадан импульслар олиб туради. Улар экстракорткоспинал йўлнинг оралиқ станцияларидан бири бўлиб, орқа миянинг нейронларига руброспинал тракт орқали тузатувчи импульслар юбориб туради. Қизил ядролар мия стволининг ретикуляр формациясига кўп томонлама боғланган бўлиб, шу формация билан биргаликда мускуллар тонусини идора этади. Узунчоқ миянинг юқори қисмидаги ретикуляр формация билан қизил ядро ўртасидаги боғланишнинг бузилиши, афтидан, decyzеребрацион ригидликнинг келиб чиқишига асосий сабабдир. Узунчоқ мия ромбсимон чуқурчанинг пастки чегараси рўпарасидан қирқиб



**Орасм. Мушукдаги decyzеребрацион ригидлиги**

кўй илгач децеребрацион ригидлик йўқолади, бу эса децеребрацион ригидликда мия стволининг шу қисмидаги ретикуляр формация роль ўйнашини кўрсатади.

Децеребрациядан кейин мускуллар тонуси рефлекс йўл билан ортади. Буни шундан билиш мумкинки, кейинги оёқлардан бирини иннервацияловчи орқа илдизлар қирқиб қўйилгач, шу оёқ мускулларининг ригидлиги йўқолади.

Кейинги оёқ мускулларида ригидлик келиб чиқишида шу мускул проприорецепторларидан келувчи импульслар катта аҳамиятга эгадир. Бўйин мускулларининг проприорецепторларидан ва вестибулорецепторлардан марказий нерв системасига импульслар келиши натижасида олдинги оёқлар ригидлиги келиб чиқади. Шу рецепторлардан келувчи импульслар тоник рефлексларда айниқса муҳим роль ўйнаши кўйида кўрсатиб берилади.

Одамнинг ўрта мияси шикастланмасдан мия стволининг юқорироқдаги қисмлари ва пўстлоқ остидаги ядролар зарарланганда кўпинча ригидлик пайдо бўлади. Одам қўлининг ригидлиги мушук ёки итдаги каби ёзувчи мускуллар эмас, балки букувчи мускуллар тонусининг ошганлигида намоён бўлади.

### **Мия стволининг тоник рефлекслари**

Мия стволининг — бульбар бўлимнинг ва айниқса мезэнцефал бўлимнинг — энг муҳим функцияси шуки, у гавданинг фазодаги вазиятига қараб *мускуллар тонусини қайта тақсимлайди*. Мускуллар тонуси рефлекс йўли билан қайта тақсимланиб, гавда мувозанатининг сақланишини таъминлайди.

Р. Магнус хилма-хил тоник рефлексларнинг жами йиғиндисини иккита группага бўлди: 1) гавданинг фазодаги муайян вазиятини тақоза қиладиган *статик рефлекслар* ва 2) гавданинг сурилиши билан юзага *чиқадиган статокинетик рефлекслар*. Статик рефлексларнинг ўзи иккита катта группага ажратилади. Биринчи группаси гавданинг муайян вазиятини ёки позасини таъминлайди ва *вазият рефлекслари*, ёки *позатоник рефлекслар* деб аталади. Иккинчи группа гавданинг ғайри табиий вазиятдан нормал вазиятга қайтишини таъминлайди ва *установка*, ёки *ростлаш рефлекслари* деб аталади.

Вазият рефлексларида тонус қайта тақсимланади, масалан қўл ёки оёқнинг ёзувчи мускуллар тонуси камайиб, букувчи мускуллар тонуси ошади. Бундай рефлексларни *узунчоқ мия марказлари* юзага чиқаради. Гавда вазияти рефлексларининг келиб чиқишида вестибуляр аппарат рецепторларидан ва бўйин мускулларининг проприорецепторларидан келувчи афферент импульслар катта аҳамиятга эга.

**Узунчоқ миянинг тоник рефлексларида лабиринтларнинг иштироки.** Тоник рефлексларда лабиринтларнинг аҳамияти борлигини Р. Магнус билан А. деКлейн қуйидаги тажрибада кўрсатиб беришди. Децеребрацияланган ҳайвоннинг бўйнига гипсли бойлам шундай кийгизилдики, ҳайвон боши танасига нисбатан доимо бир вазиятда тураверди ва, шу тарика, бўйин мускулларининг проприорецепторлари таъсирлана олмайдиган қилиб қўйилди. Сўнгра ҳайвон иккала чаккасидан ўтувчи ўқ теварагида айлантириб турилди. Ҳайвон орқа томонини гтастга қаратиб ётса, ёзувчи мускуллар тонуси максимал даражага етди; ҳайвон орқасини юқорига қилиб ётса, ёзувчи мускуллар тонуси камайди. Бу ҳолда гавдадаги ҳамма қисмларнинг нисбий вазияти ўзгармагани ҳолда фақат огирлик кучининг гавдага нисбатан йўналиши ўзгарди, бундан англашиладики, тоник рефлекс ернинг тортиш йўналишининг ўзгаришига сезгир рецепторларда, яъни вестибуляр аппарат рецепторларида бошлана олар эди.

Дарҳақиқат, бу тажрибалар децеребрацияланган, лабиринтлари емириб қўйилган ҳайвонлар устида қилинса, улар айлантирилганда тонус тақсимои ҳеч бир ўзгармайди.

**Узунчоқ миянинг тоник рефлексларида бўйин мускуллари проприорецепторларининг иштироки.** Лабиринти емирилган ҳайвонлар бошининг вазияти танасига нисбатан ўзгартирилса, тоник рефлексларни аниқлаш мумкин. Бошнинг танага нисбатан вазияти



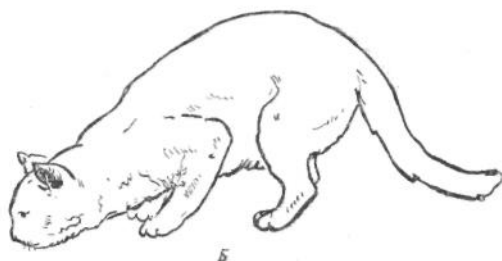
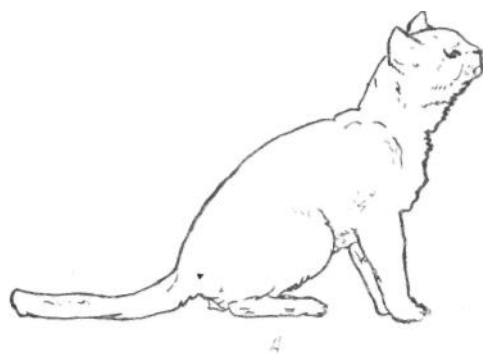
ўзгарганда бўйин мускулларининг проприорецепторлари таъсирланади, шу сабабли ҳар хил мускул группаларидаги тонус рефлекс йўли билан қайта тақсимланади. Бош орқага энгаштирилганда олдинги оёқларни ёзувчи мускуллар тонуси ошиб, кейинги оёқларни ёзувчи мускуллар тонуси камаяди. Бош кўкрак қафасига энгаштирилганда олдинги ва кейинги оёқлардаги мускуллар тонусининг тескари ўзгаришлари рўй беради. Бош бурилганда мускуллар тонуси қуйидагича ўзгаради: бош қай томонга бурилган бўлса, ўша томондаги олдинги оёқни ёзувчи мускуллар тонуси ва қарама-қарши томондаги оёқни букувчи мускуллар тонуси ошади. Бундай рефлекслар бўйин мускулларининг проприорецепторларига боғлиқ; орқа мия бўйин сегментларининг орқа илдизлари қирқиб қўйилса, тонус қайта тақсимланмайди.

Юқорида тасвир зтилган тоник рефлекслар децеребрацияланган ҳайвонларда яхшироқ кўринади, уларда миянинг юқоридаги бўлимларидан келувчи импульслар манзарани мураккаблаштирамайди. Янги туғилган болаларда миянинг юқоридаги бўлимлари касалланган, масалан, мияга қон қуйилган ёки бош истисқоси келиб чиққан бўлса, ҳақиқий децеребрация намоён бўлади, бундай ҳолларда юқоридагича рефлекслар кузатилган. Миясига қон қуйилиб, гавдасининг ярми фалажланган, яъни *гемиплегия* бўлган катта ёшли кишиларда ҳам баъзан шундай рефлекслар кузатилади.

Операция қилинмаган нормал ҳайвонда ҳам мускуллар тонуси юқорида айtilганга ўхшаш қайта тақсимланади. Мушук боши тепасида бир парча гўшт ушлаб турилса, бошини кўтаради, айна вақтда олдинги оёқлари ёзилади, кейинги оёқлари букилади ва мушук сакраш учун қулай вазиятни олади (231расм, А). Мушукнинг боши олдида тарелкада сут қўйилса, у бошини энгаштиради, шунга кўра олдинги оёқлари пича букилади ва кейинги оёқлари пича ёзилади; мускуллар тонусининг шундай қайта тақсимланиши натижасида мушук сўтни ича бошлайди (231расм, Б). Сичқон қитир-қитир қилганда мушук бошини ўнгга бурса, шу ҳаракат туфайли мушук гавдасининг ўнг томонидаги ёзувчи мускуллар тонуси ошиб (бу эса энг яхши таянч беради), қарама-қарши томондаги ёзувчи мускуллар тонуси камаяди. Тонусининг бундай қайта тақсимланиши чап томондаги оёқларнинг янада ҳаракатланишига ва, бинобарин тананинг ўнгга, яъни сичқон ўтаётган томонга бурилишига имкон беради.

Магнус аниқлаган қонуниятлар одам спорт ва гимнастика машқларини бажарган вақтда ҳам кузатилади; бу қонуниятларни тўғри татбиқ этиш кўпроқ рационал машқ қилиш учун аҳамиятли. Спорт физиологиясининг «бошнинг етакчи роли принципи» деган принципи ўша қонуниятларга асосланади. Бу принципга мувофиқ, гавда ҳаракатларидан илгари бош тегишлича ҳаракатланса, гавда ҳаракатлари осонлашади. Бош тегишлича ҳаракатланганда тана ва қўл-оёқ мускулларининг тонуси муайян ҳаракатни бажариш учун энг мақбул тарзда тақсимланади. Масалан, коньки учганда югуриш йўлкаларида бурилиш вақтида бош тегишли томонга бурилиши лозим. Штангани силтаб кўтарганда штанга кўтарувчи қўлни ён томонга буриш ва бошни бирмунча орқага энгаштириш ҳаракатни осонлаштиради. Физиология нуқтаи назаридан бош нотўғри вазиятда бўлса, баъзи гимнастика машқлари қийинлашади ва ҳатто бажариш мумкин бўлмай қолади.

**Ростлаш рефлекслари.** Тоник ростлаш ёки тўғрилаш рефлексларини ўрта мия юзага чиқаради ва, бинобарин, бульбар ҳайвонларда бундай рефлекслар бўлмайди. Мияни тўрт



тепалик юко

кейин хайвон бир неча вақт ўтгач бошини, сўнгра эса бутун танасини ҳам кўтариб, оёққа туради, яъни табиий вазиятини олади. Бундай рефлекслар фақат ўрта мияси бутун хайвонларда кузатилади. Бу рефлексларнинг юзага чиқишида лабиринтлар, бўйин мускуллари ва гавданинг тери юзасидаги рецепторлар иштирок этади.

Хайвон ёндама ётган бўлса, бошини кўтаради ва бош тепаси юқорига қараган табиий вазиятни олади. Оғирлик кучининг ғайри табиий. йўналиши туфайли вестибуляр аппарат рецепторларининг таъсирланиши натижасида хайвон боши рефлекс йўли билан кўтарилиб, табиий вазиятни олади. Аммо вестибуляр аппарат емирилган тақдирда гавда бирор қаттиқ юзада ёндама ётса, бош ростланади, айна вақтда фақат бир томондаги тери рецепторлари таъсирланади. Бу ҳолда бир томондаги терининг таъсирланишига жавобан бош рефлекс йўли билан ростланади. Бунда бир томондаги тери нервларининг таъсирланиши қуйидагича исбот этилади: ёндама ётган хайвон устига озгина юкли тахта қўйилса, иккала томондаги тери нервлари симметрик равишда таъсирланиб, бош яна пастга тушади. Тахта олиб қўйилгач ва бир томондаги тери яна таъсирлангач бош тагин рефлекс йўли билан кўтарилади.

Бошнинг кўтарилиши ростлаш рефлексларининг фақат биринчи фазасини ташкил этади. Иккинчи фазаси бошдан кейин тананинг рефлекс йўли билан ростланишидан иборат. Бу рефлекс ҳам икки томонлама бошланади: бўйин мускулларидаги проприорецепторларнинг ва тана терисидаги рецепторларнинг таъсирланишидан келиб чиқади.

Децеребрацияланган хайвон ёндама ётганда биринчи фаза туфайли бошини кўтарса, бўйин мускулларининг проприорецепторлари таъсирланади ва шунга жавобан танани ростловчи мускуллар қисқаради. Шундай қилиб, аввал бош кўтарилади, кейин бошнинг кўтарилиши оқибатида тана кўтарилади ва хайвон нормал вазиятни олади.

Хайвон ётганича бошини боғлаб, ростланишига имкон берилмаса, танаси барибир ростланаверади, энди бўйин мускулларидаги проприорецепторларнинг таъсирланишидан қатъи назар, хайвон гавдасининг қайси томонида ётган бўлса, ўша томонидаги терининг бир ёқлама таъсирланиши туфайли тана ростланади. Буни юқорида айтилган тажрибага ўхшаш тажриба билан исбот этиш мумкин: хайвон устига тахта қўйилса, иккала томондаги терининг таъсирланиши туфайли танани ростлаш рефлекси юзага чикмайди.

Шундай қилиб, бошни ҳам, танани ҳам ростлайдиган иккита механизм бор: биринчи механизмда вестибуляр аппарат рецепторлари ва тери рецепторлари таъсирланса, иккинчи механизмда бўйин мускулларининг проприорецепторлари ва тана терисидаги рецепторлар таъсирланади. Бу тоник рефлексларнинг марказлари ўрта мияда бўлиб, уларнинг юзага

чиқишида қизил ядро актив иштирок этади.

Вестибуляр аппарат рецепторларидан ва бўйин мускулларининг проприорецепторларидан келувчи импульслар бошнинг турли вазиятларида кўзнинг бурилишига ҳам сабаб бўлади.

**Статокинетик рефлекслар.** Гавда айлантирилганда ёки гавданинг айрим аъзолари бирига нисбатан силжиганда статокинетик рефлекслар келиб чиқади.

Гавда айлантирилганда бошнинг куйидаги ҳаракатлари кузатилади: бош аввало гавданинг айланаётган томонига қарама-қарши томонга қараб мумкин қадар секинаста айланади, сўнгра тез ҳаракатланиб, танага нисбатан нормал вазиятни олади; шундан кейин бош қарама-қарши йўналишда тағии секин айланади ва яна тез бурилади ва ҳоказо. Бошнинг бундай ҳаракатлари *бош нистагми* деб аталади.

Гавда айлантирилганда кўз шунга ўхшаш реакция кўрсатади, яъни гавда қарама-қарши томонга секинаста бурилади ва тезлик билан бошланғич вазиятга келади (*кўз нистагми*).

Гавда ҳаракатларида айрим аъзолар вазияти ўзгариб, тана ва қўл-оёқлардаги мускуллар тонуси қайта тақсимланади. Масалан, ит бир оёғини кўтарса, қолган уч оёғидаги тонус кучаяди, шу туфайли ит тикка турганда гавда вазияти барқарор бўлиб қолади.

Ҳайвонларда статокинетик рефлекслар ўрта мия ядроларининг муқаррар иштироки билан юзага чиқади.

## МИЯ СТВОЛИНИНГ РЕТИКУЛЯР ФОРМАЦИЯСИ

Мия стволининг марказий қисмида турли типдаги каттакичик хужайраларнинг диффуз тўпламларидан таркиб топган тузилма анатомия нуктаи назаридан ажратилади, улардаги хужайралар турли йўналишда ётган бир талай толалар билан қалин ўралади. Бу соҳадаги нерв тўқимасининг микроскопдаги ташки кўриниши тўрға ўхшайди, шунинг учун уни тузилишини ўтган асрнинг иккинчи ярмида биринчи марта тасвир этган О. Дейтерс *тўрсимон формация*, ёки *ретикуляр формация* деб атади. Ретикуляр формациянинг тузилишини В. М. Бехтерев билан Рамон-Кахал мукамал тасвир этишган. Структураси жиҳатдан ретикуляр формацияга яқин турадиган ядролар таламусда ҳам бор; бу ядролардан мия пўстлоғига боровчи нерв толалари ғайри махсус (носпецифик) йўллари ҳосил қилади.

Ретикуляр формациянинг физиологик аҳамияти яқиндагина аниқланди, бунинг учун ретикуляр формациянинг турли қисмларини тажрибада емириб ёки таъсирлаб ва улардан бошланувчи нерв йўллари қиркиб қўйиб, катта ярим шарлар ва орқа миёдаги электр активлигининг ўзгаришлари текшириб кўрилди. Ретикуляр формациянинг турли қисмларига таъсир этиш учун энг ингичка электродлар қўлланилади ва бу электродларни киритиш учун стереотаксис методикасидан фойдаланилади.

Марказий нерв системасининг ҳамма бўлимларидаги тонус ва қўзғалувчанликни бошқаришда ретикуляр формациянинг катта аҳамияти борлиги аниқланди. Ретикуляр формация тушувчи ретикулоспинал йўллар орқали орқа миёнинг рефлектор фаолиятини активлаштира олади, шунингдек тормозлай олади, кўтариловчи йўллар орқали эса катта ярим шарлар пўстлоғини активлаштира олади, ретикуляр формациядан ва таламуснинг носпецифик ядроларидан келувчи импульслар катта ярим шарлар пўстлоғини тийрак ҳолда сақлаб туради. Ретикуляр формация таъсирида рефлектор реакциялар кучлироқ ва аниқроқ бўлиб қолади..

Ретикуляр формациянинг кўтариловчи ва тушувчи йўллар орқали таъсир этишига имкон берадиган активлигига сабаб шуки, унга ҳар хил афферент йўллари коллатераллари орқали импульслар келиб туради (234расм). Шу туфайли рецепторларнинг турлитуман таъсирланиши ретикуляр формация ҳолатига таъсир этади. Уни ҳосил қилувчи нейронлар, бундан ташқари, ҳар хил химиявий моддалар — гормонларга ва модда алмашинувида ҳосил бўладиган баъзи бир моддаларга юксак даражада сезувчан. Ретикуляр формацияга миёча ва катта ярим шарлар пўстлоғининг эффектор марказларидан ҳам импульслар келиб туради.

Кўтариловчи афферент импульслар ҳам, тушувчи эфферент импульслар ҳам ретикуляр формация соҳасида ўзаро таъсир этади. Импульслар берк халқа нейрон занжирлари орқали ҳам айланиб юриши мумкин. Шундай қилиб, ретикуляр формация нейронлари доимо кўзгалиш ҳолатида бўлади, шу туфайли марказий нерв системасининг турли қисмлари тонус ва фаолиятга муайян даражада тайёр бўлиб туради.

Ретикуляр формациянинг муҳим роль ўйнашини қайд қилиш билан бирга, унинг кўзгалиш даражасини катта ярим шарлар пўстлоғи идора этишини уқтирмақ керак. Катта ярим шарлар пўстлоғидан келувчи импульслар ретикуляр формациянинг активлигини контроль қила олади.

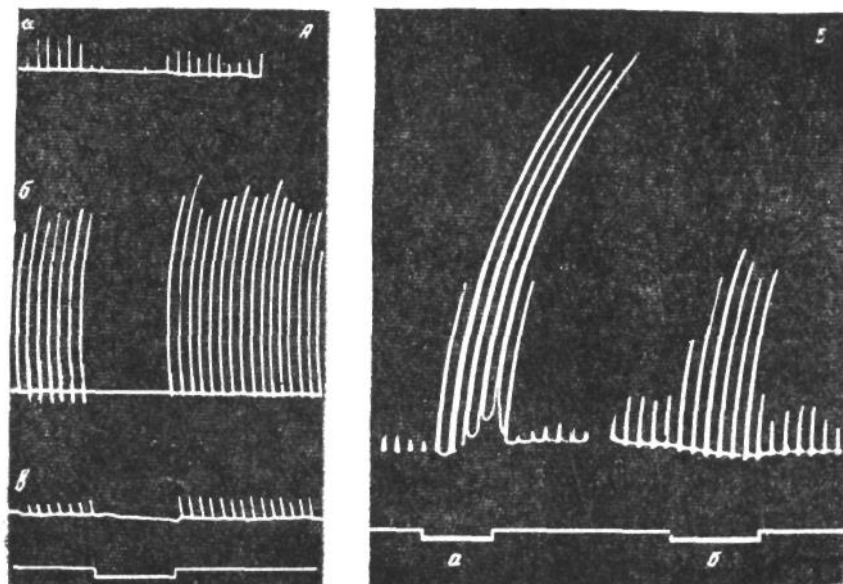
### **Ретикуляр формациянинг орқа миёга ва проприорецепторларга таъсири**

Кўрув дўмбоқларига ош тузининг кристаллари билан таъсир этилса, орқа миёя рефлекслари (4 сусайишини И. М. Сеченов бақалар устидаги тажрибада кўрсатиб берганига 100 йилдан ошди. И. М. Сеченов ўз тажрибаларига асосланиб, иккита катта кашфиёт қилди. Булардан бири — тормозланиш процессининг кашф этилиши дарров эътироф қилинди. Иккинчиси — ретикулоспинал таъсирларнинг кашф этилиши фақат сўнгги 20 йилда Г. Мэгун ва ҳамкорларининг ишларидан кейин кенг эътироф этилди.

Ҳайвон узунчоқ миёясидаги ретикуляр формация бўлакларига электр токи билан таъсир этилса, орқа миёя рефлекслари тормозланишини (232рasm, А), ҳайвон децеребрация қилингандан кейин эса мускуллар ригидлиги камайишини Г. Мэгун ва Р. Рейнис кўрсатиб беришди. Бир томондаги ретикуляр формацияга кучсиз ток билан таъсир этилганда орқа миёянинг фақат ўша томондаги нейронлари тормозланади. Кучлироқ ток билан таъсир этилганда орқа миёянинг иккала томонидаги нейронлар тормозланади; букиш рефлекслари, шунингдек ёзиш рефлекслари текширилганда тормозланиш процесси кузатилади. Узунчоқ миёянинг вентромедиал қисми таъсирлангандагина шундай натижа келиб чиқади. Миёя стволининг бошқа қисмларига таъсир этилганда бундай ходисалар рўй бермайди.

Орқа миёянинг ўтказувчи йўллари кичиб қўйиш ретикуляр формация нейронларидан келиб орқа миёя рефлексларини сусайтирадиган толаларнинг йўлини аниқлашга имкон берди. Бу толалар Реншоу ҳужайраларига таъсир этиб, уларнинг мотонейронларга тормозловчи эффектини кучайтиради. Бундан ташқари, ретикуляр формациядан келувчи импульслар мотонейронларнинг активлигини бевосита тормозлай олади ҳам.

Ретикуляр формация бўлакларига қисқа вақт таъсир этилгач, орқа миёянинг рефлексор фаолияти осонлашади. Шунга асосланиб, ретикуляр



232расм. Ретикуляр формациянинг турли қисмларига таъсир этиш эффектлари: орқа миёнаги тормозловчи (А) ва активлаштирувчи (Б) эффект(Г.Мэгундан).

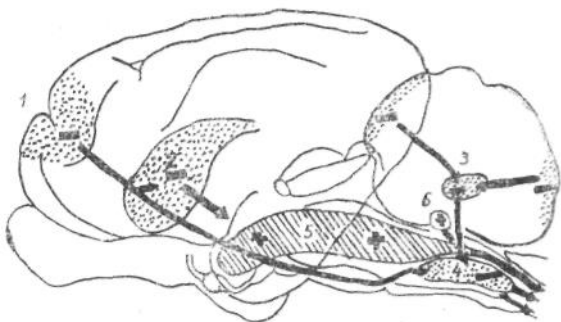
А расмда — букиш (а), тизза (б) ва кўз пириллатиш (в) рефлексларида мускулларнинг қисқариш ёзуви. В расмда — катта ярим шарлар пўстлогининг таъсирланишига жавобан (а) ва тизза рефлексига (б) мускулларнинг қисқариш ёзуви. Иккала расмнинг пастиди — ретикуляр формацияга таъсир этиш белгиси.

формацияда орқа миёнаги нерв хужайраларини активлаштирувчи нейронлар бор деб фараз қилишди. Миёнаги стволнинг турли қисмларига таъсир этиш устидаги тажрибалар бу фаразни тасдиқлади. Орқалиқ миёнада — гипоталамусда, ўрта миёна билан Варолий кўприги қопқоғининг кул ранг моддасида ва узунчоқ миёнада ретикуляр формациянинг таъсирланиб орқа миёнаги рефлексларини тормозлайдиган қисмларидан периферик томонда орқа миёнаги рефлексор функциясини кучайтирадиган нейронлар бор экан (233расм). Ретикуляр формациянинг шу қисмларига таъсир этилса, катта ярим шарлар пўстлогининг таъсирланшии туфайли юзага чиққан орқа миёнаги рефлекслари ва скелет мускулларининг қисқариши кучаяди (232расм, Б). Орқа миёнаги нейронларини активлаштирувчи импульслар ўтадиган йўллари кўздан кечириш уларнинг ретикулоспинал тракт толалари эканлигини кўрсатди. Айни вақтда активлаштирувчи ва тормозловчи толалар ҳар хил эканлиги аниқланди. Ретикуляр формациянинг активлаштирувчи толалари рефлексор дугаларнинг киритма нейронларида тугайди. Реншоу хужайраларининг тормозловчи разрядлари камайиб, мотонейронлар кўзгалувчанлиги ошганлиги туфайли ретикуляр формация таъсирида орқа миёнаги рефлексларининг осонлашуви эҳтимол.

Ретикуляр формация рефлексор ҳаракатларга (*фазик рефлексларга*) таъсир этиш билангина қолмай, скелет мускулларининг тонусига (*тоник рефлексларга*) ҳам таъсир этади.

Орқа миёнаги юқорироқдан қирқиб қўйилганда ретикуляр формация активлаштирувчи ва тормозловчи таъсир кўрсата олмайди, бу эса спинал шокнинг ва кейинроқ рўй берадиган гиперрефлексиянинг сабабларидан бири бўлса керак.

Децеребрацион ригидликнинг келиб чиқишида ретикуляр формациянинг роли тажрибада исбот этилган. Миёнаги стволни узунчоқмиёна юқорисидан қирқиб қўйилса, бульбар ретикуляр формациянинг орқа миёнаги марказларини тормозловчи нейронлари активлигини сусайтирадиган импульслар келмай қолади (233расмга қаралсин). Айни вақтда Варолий кўпригининг қопқоғи соҳасидаги активлаштирувчи нейронларга вестибуляр ядролардан ва орқа миёнадан афферент импульслар келаверади. Шундай қилиб, ретикуляр формациянинг тормозловчи ва активлаштирувчи импульслари ўртасидаги мувозанат бузилиб, активлаштирувчи импульслар ортиб кетади. Натижада скелет мускулларининг, айниқса ёзувчи мускулларнинг тонуси кескин даражада ошиб қолади. Варолий кўприги қопқоғи соҳасидаги активлаштирувчи ретикуляр формация бўлаклари емирилганда децеребрацион ригидлик рўй бермайди.



233-расм .Мушук миёнасининг схематик тасвири.миёнаги стволдаги ретикуляр формациянинг

осонлаштирувчи (+) ва тормозловчи(-) зоналари.

Тормозловчи йўллар—1 кортикоретикүляр йўл 2 — каудатоспинал йўл 3— миячаретикүляр йўл 4 — ретикүлоспинал йўл.

Осонлаштирувчи йўллар- 5-ретикүлоспинал йўл 6-вистибүлоспинал йўл

Урта миянинг баъзи қисмлари шикастланганда асосан букувчи мускуллар ригидлиги рўй беради. Урта миянинг ретикүляр формацияси озгина зарарланганда фақат бир оёқ ригидлиг келиб чиқиши мумкин

Ретикүляр формациянинг мускул тонусига таъсир этиш механизми таъсир этиш механизми

Р. Гранит ишлари туфайли маълум бўлиб қолди. Орқа миянинг гаммамотонейронлари активлиги ретикүляр формация таъсирида ўзгаришини Р. Гранит кўрсатиб берди. Гаммамотонейронлар мускул дугларининг периферик қисмларидаги мускул толаларини иннервациялайди. Уларнинг шундай ном билан аталганига сабаб шуки, гаммаэфферентлар деган аксонлари А<sub>у</sub> типдаги ингичка толалар бўлиб, кўзғалишни скелет мускулларининг мотор толаларига нисбатан секинроқ ўтказди.

Юқорида айтилганидек, гаммаэфферентлар мускул дугларидаги мускул толаларининг қисқаришига сабаб бўлиб, уларни таранглайди ва мускул дугларининг ядро халтасидаги рецелторлардан афферент импульслар келишини шу тариқа кучайтиради. Мускул дугларидан афферент импульслар орқа мияга доимо киравериb, альфамотонейронларни кўзғатади, бу эса мускуллар тонусининг сабаби ҳисобланади. Орқа миянинг орқа илдизлари қирқиб қўйилганда мускул тонусининг йўқолиши мускул тонусида афферент импульсларнинг роли борлигини кўрсатади. Мускул дугларидан афферент импульслар келиб туришини эса ўз навбатида гаммамотонейронлар идора этади.

Шундай қилиб, орқа мия нейронлари билан скелет мускуллари ўртасида мураккаб ўзаро муносабатлар ва қайтар алоқалар бор. Бу ўзаро муносабатларни ретикүляр формация идора этади, у гаммамотонейронларга таъсир этиб, мускул дугларидан келувчи афферент импульслар оқимини ўзгартиради ва шу билан мускуллар тонусига таъсир этади.

Мускуллар тонусини ўрта мия қопқоғи иккита ретикүлоспинал йўл — тез ўтказувчи ва секин ўтказувчи йўллар орқали идора этади. Илдам ҳаракатларни контроль қилувчи импульслар биринчи (тез ўтказувчи) йўлдан, суст тоник қисқаришларни контроль қилувчи импульслар эса иккинчи (секин ўтказувчи) йўлдан ўтади.

Ретикүлоспинал механизмларни бош мия катта ярим шарлари пўстлоғи ва мияча доимо контроль қилиб туради.

### **Ретикүляр формация билан катта ярим шарлар пўстлоғи ўртасидаги (ретикүлокортикал) муносабатлар**

Катта ярим шарлар пўстлоғида рўй берадиган биоэлектр процессларини текшириш шуни кўрсатдики, тийраклик ҳолати учун характерли бўлган паст вольтли тезтез электр тебранишлари эшитув, кўрув, тактил ва бошқа турлитуман рецепторлар таъсирланганда кучаяди ёки ҳатто юзага чиқади. Бундай эффект *активация реакцияси* деб аталади. Катта ярим шарлар пўстлоғининг тегишли рецепторлардан импульслар олиб турадиган сенсор соҳасидагина эмас, ҳамма қисмида активация реакцияси рўй беради ва таъсир тўхтагандан кейин ҳам бир неча вақт давом этаверади. Шу фактларга асосланиб, бутун пўстлоқ активлигини оширадиган ва уни муайян кўзғалиш ҳолатида сақлайдиган марказий механизм бор, деган хулоса чиқарилди.

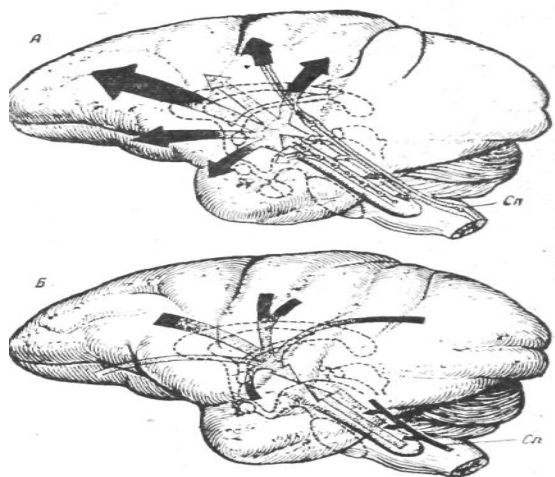
Мия стволи узунчоқ мия пастидан ёки Варолий кўпригининг пастроғидан қирқиб қўйилган мушукнинг катта ярим шарлар пўстлоғидаги электр потенциалларини Ф. Бремер қайд этган. Мия стволи юқоридагича қирқиб қўйилганда тийраклик ҳолати учун характерли электр активлиги сақланиб тураверди. Мия стволи ўрта мия рўпарасидан қирқиб қўйилганда, катта ярим шарлар пўстлоғида ўйку ҳолати учун характерли бўлган юксак вольтли суст электр тебранишлари юзага келди. Бу, катта ярим шарлар пўстлоғига ўрта миянинг

активлаштирувчи таъсир кўрсатишидан гувоҳлик беради. Г. Мэгун ва Г. Моруцци мия стволининг турли қисмларига микроэлектродларни стереотаксис аппаратлари ёрдамида киритиб, ретикуляр формацияга таъсир этганда катта ярим шарлар пўстлоғида уйғониш ва табиий тийраклик ҳолатлари учун характерли электр активлигининг ўзгаришини 1949 йилда аниқлашди. Таламуснинг носпецифик ядроларига ва гипоталамуснинг дорсал бўлимига таъсир этиб, шунга ўхшаш реакцияни юзага чиқариш мумкин. Мия стволининг юқори бўлимларидаги ретикуляр формация емирилганда катта ярим шарлар пўстлоғининг сенсор соҳаларига специфик ўтказувчи йўллар орқали афферент импульслар келиб туришига қарамай, ҳайвон чуқур уйку ҳолатига қиради. Бундай операциядан кейин ҳайвон узлуксиз ухлаб, ташқи таъсирларга реакция кўрсатмайди деса бўлади. Катта ярим шарлар ва пўстлоғининг нормал ишлаши мия стволининг ретикуляр формацияси ва таламуснинг носпецифик ядроларидан тонусловчи, активлаштирувчи импульслар келишига анчагина боғлиқ эканлиги шу билан исбот қилинади.

Бир қанча маълумотлар шундан далолат берадики, ҳар хил афферент таъсиротларда ретикуляр система ҳужайраларининг турли группалари активлик ҳолатига келади, шу туфайли ретикуляр формация катта ярим шарлар пўстлоғига бир хилда активлаштирувчи таъсир кўрсатмайди. Масалан, овқат рефлексларида ретикуляр формация ва катта ярим шарлар пўстлоғининг электр реакциялари ҳайвоннинг ҳимояланиш реакциясида кузатиладиган электр реакцияларидан катта фарқ қилиши П. К. Анохин лабораториясида кўрсатиб берилди.

Кўтариловчи, активлаштирувчи ретикуляр формациянинг фаолияти (234расм) организмнинг ҳамма рецепторларидан келувчи импульслар сақлаб туради, чунки таламусга импульс етказиб берадиган афферент толалардан ретикуляр формацияга бир талай коллатераллар чиқади. Бундан ташқари, ретикуляр формацияга миячадан, пўстлоқ остидаги ганглийлардан, лимбик системадан ва катта яримшарлар пўстлоғидан импульслар келиб туради. Ретикуляр формация катта яримшарлар пўстлоғига катта таъсир кўрсатиш ва унинг активлик даражасини сақлаб туриш билан бирга, ўзини ҳам мия пўстлоғидан келувчи импульслар доимо идора этиб туради (234расм, Б).

Ретикуляр формация пўстлоқ остидаги ядроларга ва гипоталамусга чамбарчас боғлиқ. Ретикуляр формациянинг ўртамиядаги баъзи қисмларига таъсир этилганда, худди шунингдек,



234расм. Кортикоретикуляр боғланишлар

А -ретикуляр формациянинг каттаярим шарлар пўстлоғига кутариловчи активлаштирувчи таъсирларнинг тарқалиш йўлларини таъсирловчи схемаси. Б-катта ярим шарлар пўстлоғидан

ретикуляр формацияга тушувчи йуларнинг схематик тасвири. Бу йуларнинг специфик афферент йулар коллестераллари билан конвергенция курсатилган. Сп- ярим шар пустлогига борадиган ва ретикуляр формацияга коллестерал берадиган специфик афферент йулар.

гипоталамуснинг дорсал қисми, пўстлок ости ядролари ва лимбик система таъсирланганда хайвоннинг хулк-атвориға бевосита алоқадор булган баъзи ухшаш эффектлар келиб чиқиши бунинг далилидир. Камушлар бош миясининг турли соҳалари — гиппокамп, гипоталамуснинг дорсал қисми ва ўрта мияға электродларни сурункасига киритиб қўйган Ж. Олдс тажрибалари фавқулудда ибратлидир. Электродлар стимуляторға улаб қўйилган. Каламуш ричағни оёқ панжаси билан босиб стимуляторни ишға сола оларди. Каламуш ричағни тасодифан босиб миянинг муайян структураларида қиска муддатли электр тебранишини вужудға келтиргач, ричағни мунтазам босиб, ўз миясининг марказларига таъсир эта бошлаганлиги экспериментда маълум бўлди (235-расм). Электродлар гипоталамуснинг дорсал қисми ёки ўрта миянинг ретикуляр формациясига яхши жойлаштирилган бўлса, каламуш бошқа ҳар қандай фаолиятдан воз кечиб ва овқат билан иши бўлмай ричағни соатига 8000 мартагача босаверди. Электродлар бош миянинг юқориқандаги бўлимларига жойлаштирилганида ўзигаўзи таъсир этиш частотаси камайди. Бу тажрибаларға асосланиб, хайвон миясининг муайян структураларига таъсир этилганда қандайдир мусбат реакциялар келиб чиқади, уларни шартли равишда «қаноат» ёки «роҳат реакциялари» деб аташади.

Электродлар гипоталамуснинг медиал қисмида турган бўлса, ўзига ўзи таъсир этиш частотаси хайвоннинг тажрибадан олдин оч бўлганиға ёки мириқиб овқат еганиға қараб ўзгарди. Электродлар гипоталамуснинг латерал қисмиға киритилган бўлса, ўзига ўзи таъсир этиш частотаси жинсий гормонлар киритилгач кучайиб, кастрация(бичиш)дан кейин камайди. Узига ўзи таъсир этиш тажрибаларида юзаға чиқадиган реакциялар овқат рефлексларига ёки шартсиз жинсий рефлексларға боғлиқ эканлиги юқоридаги маълумотлардан



235-расм. Уз-узига таъсир этиш тажрибаларида мияға электрод жойлаб қўйилган каламуш. А- каламуш панжаси ричағ устида турибди. Б- каламуш ричағни босиб ,уз миясига таъсир этмокда.

қўриниб турибди. Бу рефлекслар катта яримшарларнинг лимбик системаси (563бет), пўстлок остидаги ядролар, ретикуляр формация ва гипоталамус (592бет) иштирокида юзаға чиқади. Электродлар оралиқ миянинг дорсал қисмиға ёки гипоталамуснинг вентромедиал ядросига



киритиб кўйилганда бошқача реакциялар рўй берди. Бу ҳолда ҳайвон бир марта ўзигаўзи таъсир этгач ричагга тегмайдиган бўлиб қолди. Бундай таъсирот салбий эмоцияларга сабаб бўлди. Мушук миясининг шу соҳасига таъсир этилганда у ғазабга келиб, ёнидаги ҳайвонларга човут солаверди.

Ретикуляр формация оралиқ мия марказлари, пўстлоқ ости ядролари ва лимбик система билан биргаликда ҳулқатворнинг шартсиз рефлексор, инстинктив реакцияларини юзага чиқаришда қатнашуви юқоридаги тажрибалардан кўриниб турибди. Бу реакцияларнинг юзага чиқиши натижасида организмнинг ҳаёт учун муҳим эҳтиёжлари қондирилади, бу эҳтиёжлар зса ҳайвонлар ҳулқатворининг рағбатлантирувчи (мотивация) сабаблари сифатида муҳимдир. Аммо пўстлоқ остидаги ядроларга ёки мия стволига таъсир этиш устидаги тажрибаларга миянинг шу бўлимлари ҳулқатворда ҳал қилувчи роль ўйнашини исбот этадиган далил деб қараш ярамайди, чунки марказий нерв системасининг пастроқдаги бўлимлари юзага чиқарадиган реакцияларини катта ярим шарлар пўстлоғи контроль қилиб туради.

Одамда мураккаб нерв функциялари ката ярим шарлари пўстлоғига кучганда, яъни **к о р т и к а л и з а ц и я** руй берганлиги туфайли пўстлоқ остидаги тузилмалар, оралиқ мия ретикуляр формация фаолияти катта ярим шарлари пўстлоғига ҳайвонлардагига нисбатан купрок бўйсинади

## МИЯЧА

Мия стволи ва марказий нерв системасининг олий бўлимлари — лўстлоқ остидаги ядролар ва бош мия катта ярим шарлари пўстлоғининг рефлексор реакцияларини юзага чиқаришда мияча муҳим роль ўйнайди. У организмдаги ҳамма мураккаб ҳаракат актларини, шу жумладан ихтиёрий ҳаракатларни уйғунлаштириш (координация) да қатнашади.

### Анатомияга доир маълумотлар

Мияча (cerebellum) ўрта қисми — чувалчанг (vermis) ва унинг икки ёнидаги иккита ярим шар ва иккита ён бўлак (lobi flocculonodulares) дан иборат. Филогенетик жиҳатдан энг қадимги тузилмалар — флокулонодуляр бўлақлар қадимги мияча ҳам деб аталади. Мияча ярим шарлари олдинги ва орқадаги бўлак деб иккига ажратилади; орқадаги бўлак яна икки қисмга бўлинади. Миячанинг филогенетик жиҳатдан энг ёш тузилмаси — орқадаги бўлакнинг олдинги қисми янги мияча деб аталади; у одамда ва юксак даражадаги маймунларда энг кўп тараққий этади.

Мияча ярим шарларининг юқри юзаси 1 мм дан 2,5 мм гача қалинликдаги *мияча пўстлоғи* деган кул ранг моддадан иборат. Мияча пўстлоғи уч қаватюза, ёки молекуляр қават, Пуркине хужайралари қавати ва ичкигрануляр қаватга ажратилади.

Миячанинг асосий массасини ташкил этадиган оқ моддасида кул ранг модда тўплamlари — *мияча ядролари* бор. Миячанинг ҳар бир ярим шарида бу ядролар учтадан; тишсимон ядро (nucleus dentatus), пробкасимон ядро (nucleus embiformis) ва шарсимон ядро (nucleus globosus) бўлади. Миячанинг ўрта қисми (vermis) да 2 та чодир ядроси (nucleus fastigii) бор.

Мияча марказий нерв системасининг бошқа бўлимларига бир талай нерв толалари орқали боғланади, бу толалар *миячанинг пастки, ўрта ва юқори оёқчалари* деган учта қалии тутамни ҳосил қилади.

Орқа мия билан мияча ўртасидаги тутамлар (Флексиг тутамлари) ҳамда Голль ва Бурдах тутамларининг узунчоқ миядаги ядроларидан, шунингдек, проприорецепторлар билан вестибулорецепторлардан импульс олиб келувчи вестибуляр ядро толалари миячанинг пастки оёқчалари орқали ўтади. Катта ярим шарлар пўстлоғидан (асосан прецентрал пуштадан) миячага импульс олиб келадиган толалар ўрта оёқчалар (миячадан Варолий

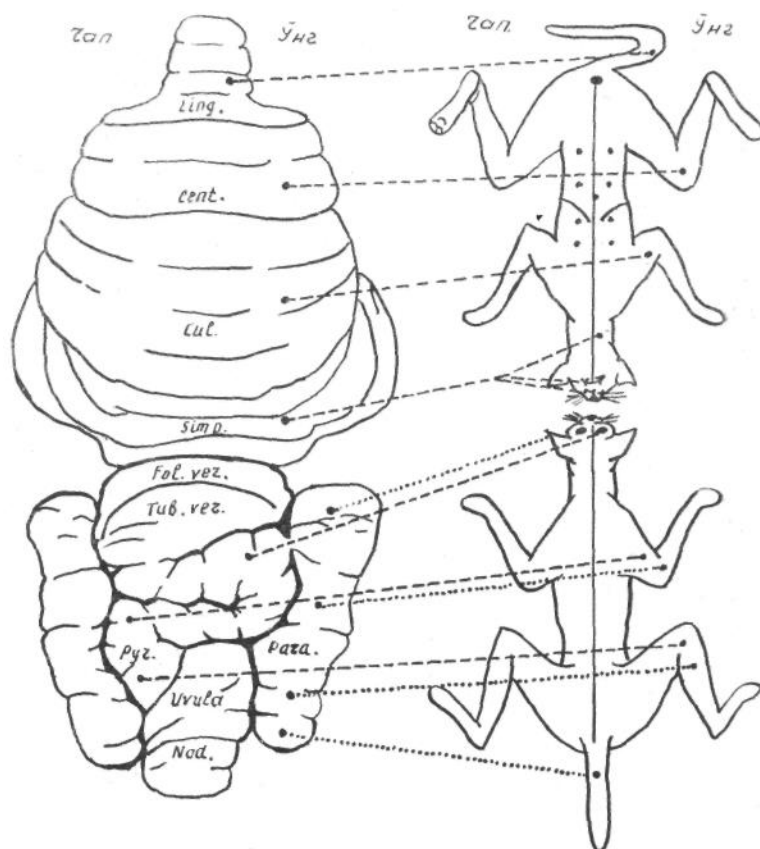
кўпригига боровчи оёқчалар) орқали ўтади. Говерснинг орқа мия тутамлари ва олдинги тўрт тепаликдан бошланган толалар миёчага юқори оёқчалар орқали киради.

Миёчадан келувчи эфферент толалар миёчанинг марказий ядроларидан бошланиб, миёчанинг асосан юқори оёқчалари орқали ўтади ва ўрта миёанинг қизил ядросида, таламуе ва гипоталамус ядроларида, мия стволининг ретикуляр формациясида — пўстлоқ остидаги ядроларда ва узунчоқ миёда (кесишиб) тугайди. Миёчадан таламусга келадиган импульслар шу ерда янги нейронга ўтади, бу нейрон эса катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор (ҳаракатлантирувчи) зонасида тугайди. Қизил ядрога келувчи им.пульслар орқа миёга боровчи руброспинал тутамни ҳосил қиладиган нейронларга ўтади. Шундай қилиб, миёча марказий нерв системасининг ҳамма бўлимларига афферент ва эфферент толалар орқали боғланган.

### **Миёчанинг электр активлиги**

Миёча юзасидан электр потенциаллари ажратиб олинганда ҳар хил: секундига 150—200 ва 8—12 частотали электр тебранишлари қайд қилинади. Миёча тўла ажратиб қўйилгандан кейин ҳам тез-тез тебранишлар давом этади; миёчани катта ярим шарлар пўстлоғига боғлайдиган йўллар қирқиб қўйилганда суст тебранишлар йўқолади. Шу сабабли миёчада электр тебранишларнинг суст ритмлари катта ярим шарлар пўстлоғининг таъсирида келиб чиқади, деб ҳисоблашади.

Мускуллар, пайлар ва бойламларнинг проприорецепторлари, шуингдек, тери, кўз ва қулоқ экстерорецепторлари таъсирланганда миёча пўстлоғининг турли қисмларида юзага чиққан потенциаллар қайд қилинади. Баъзи ички органларнинг интерорецепторлари таъсирланганда ҳам миёча пўстлоғида юзага чиққан потенциаллар пайдо бўлиши яқинда кўрсатиб берилди. Тадқиқотчилар терининг айрим қисмларига ёки айрим афферент ўтказгичларга таъсир этиб ва миёча пўстлоғида юзага чиқарилган потенциалларни қайд қилиб, миёчанинг биринчи галда электр активлиги пайдо бўладиган қисмларини, яъни таъсирланувчи рецепторлардан импульслар биринчи марта келадиган қисмларини аниқлашди. Миёча пўстлоғининг юзасида рецептор аппаратлар проекциясининг тақсимланишини кўрсатадиган топографик карталар шу тариқа тузилди, миёча пўстлоғининг юзасига кўрув, эшитув, тактил, мускул-бўғим ва вестибуляр аппарат рецепторларидан, шунингдек интерорецепторлардан сигналлар келиб, туради.



236расм. Мушук миёчасининг пўстлоғида турли рецептор системаларнинг вакиллиги.

Ling.-lingula; cent.-centralis; Cul.-culmen; simp.-simplex; Fol Ver.-folium vermis; Tub ver.- tuber vermis; Pyr.-pyramis; Nod- nodulus; Para- parafloculus

Э. Эдриан ва Р. Снайдер билан А. Стоуэлнинг маълумотларига қараганда, тактил, мускулбўғим, ёруғлик ва товуш рецептор системаларининг проекциялари миёча ярим шарлари юзасида қуйидагича тақсимланади: олдинги томонда — кейинги оёқларнинг, ундаи орқада — тананинг, унинг орқасида — олдинги оёқларнинг, сўнгра — бошнинг вакиллик зонаси бор, миёча пўстлоғидаги шу зоналарнинг орқасида эшитув зонаси, бу зонадан медиал томонда эса кўрув зонаси бор (236расм). Снайдер билан Стоуэл тажрибаларида маймун оёқлари ва юзининг тактил рецепторлари таъсирланганда тери ва мускул сезувчанлигининг яна бир вакиллик зонаси аниқланган, у миёчанинг орқадаги бўлағида жойлашган.

#### Миёчанинг турли қисмларига таъсир этиш эффектлари

Миёчанинг турли қисмларига электр токи билан таъсир этилганда катта ярим шарлар пўстлоғининг муайян қисмларидаги нейронлар, оралик миё, ўрта ва узунчоқ миё ҳамда ретикуляр формация ядроларининг электр активлиги ўзгаради. Миёча юзасига ёки ундаги айрим ядроларга кучли электр токи билан таъсир этилганда кўз, бош ва қўлоёқ ҳаракатга келади. Миёча таъсирланганда рўй берувчи ҳаракатлар катта ярим шарлар пўстлоғи таъсирланганда келиб чиқувчи ҳаракатлардан фарқ қилиб, суст ва тоник характерда бўлади. Таъсир этиш эффекти узоқ вақт сақланади.

Миёчанинг турли қисмлари ҳар хил мускул группаларининг қисқаришини бошқаришда қатнашади. Шу сабабли децеребрацион ригидлик мавжуд бўлганда миёчанинг олдинги бўлағига таъсир этилса ёзувчи мускуллар тонуси пасаяди, орқа миёянинг кесишма ёзиш рефлекслари камаяди ва катта ярим шарлар пўстлоғидаги мотор зона бўлақларига электр

токи билан таъсир этиш туфайли келиб чиқадиган мускул қисқаришлари сусаяди. Миячанинг орқадаги бўлагига таъсир этилганда кўз ҳаракатлари қайд қилинади ва катта ярим шарлар пўстлоғидаги мотор зонанинг кўзгалувчанлиги ўзгаради. Миячанинг шарсимон ядроси таъсирланганда ўша томондаги оёқлар букилади, чодир ядролари таъсирланганда эса иккала олдинги оёқ букилади.

Мия катта ярим шарлари пўстлоғининг муайян қисмлари таъсирланганда мияча пўстлоғида юзага чиққан электр потенциалларини қайд қилиш ёки, аксинча, мияча пўстлоғининг турли қисмлари таъсирланганда мия катта ярим шарлари пўстлоғида юзага чиққан потенциалларни қайд қилиш уларнинг муайян қисмлари ўзаро икки томонлама боғланганлигини кўрсатди. Масалан, олдинги оёқларнинг мияча пўстлоғидаги вакиллик зонаси олдинги оёқларнинг катта ярим шарлар пўстлоғидаги вакиллик зонасига боғлиқ. Миячанинг кўрув зонаси катта ярим шарлар пўстлоғининг кўрув зонасига, миячанинг эшитув зонаси эса катта ярим шарлар пўстлоғининг эшитув зонасига боғлиқ. Мияча билан катта ярим шарлар ўртасида реципрок характердаги шундай боғланишлар борлигидан, организмдаги ҳаракат системаларини бошқарувчи механизмлар. жуда нозик корреляция қилинади (уйғунлаштирилади).

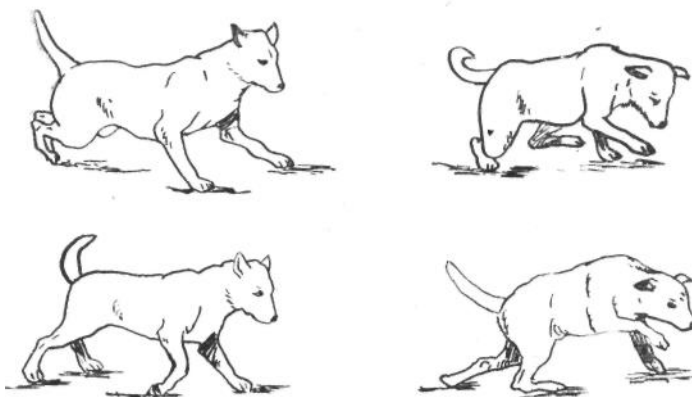
### Миячани олиб ташлаш натижалари

Миячани олиб ташлаш ёки шикастлаш натижасида статик ва статокинетик рефлекслар бузилади; айниқса ихтиёрий ҳаракатлар издаи чиқади. Бундан англашиладики, мияча, биринчидан, гавда вазиятининг тоник рефлексларига ва установка рефлексларига (бу рефлексларни мия стволининг марказлари юзага чиқаради), иккинчидан, катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонасига ва у билан боғланган нерв марказларига таъсир этади.

Миячанинг бир ярми олиб ташлангач тегишли томондаги оёқ ёзилиб қолади: ҳайвон ўрнидан турмоқчи бўлиб бурилганда ёнбошлаб йиқилади ёки операция қилинган томонга доира бўйлаб ҳаракатлана бошлайди (*манеж ҳаракатлари*). Кейинчалик, дастлабки оғир ходисалар ўтиб кетгач, ҳайвон ўрнидан тура ва юра бошлайди, лекин операция қилинган томондаги ҳаракатларнинг беўхшовлик ва бузилиш элементлари умрбод сақланади.

Мияча бутунлай олиб ташланганда янада оғир ходисалар рўй беради. Операциядан кейинги дастлабки кунларда ҳайвон тамомила ожиз. бўлади; унинг оёққа туришга уриниши муваффақиятсизлик билан тугайди. Ҳаракатлар секинаста тикланадию тартибсизлигича қолаверади. Ҳайвон гандраклайди, йиқилиб тушади, боши ва оёқлари бир талай ортиқча ҳаракатлар қилади; бу ҳаракатлар бекиёс катта ва ноаниқ бўлади (237расм). Ҳайвон тикка турганда мувозанатни сақлаш учун оёқларини кенг қўйишга мажбур бўлади.

Одамнинг миячаси зарарланган тақдирда кўзини очиб тикка турса роса гандраклайди, кўзини юмиб олса, йиқилади, энтактентак юради, ҳаракатлар уйғунлашмаган бўлади, мускулларнинг антагонистик группалари билан тез ҳаракат қилиш имконияти, масалан, қўлни қаторасига бир неча марта букиш ва ёзиш имконияти бузилади (бу симптом *адиадохокинез* деб аталади).



Ҳайвонларнинг миячасини олиб ташлашдан кейин ҳаракат аппаратининг бузилиш симптомларини биринчи марта Л. Лючиани мукаммал тасвир этган (1893) уч симптом: атония, астения ва астазия келиб чиққанини кузатган. Кейинчалик яна бошқа симптомлар: атаксия, дезэквilibрация ва дисметрия ҳам тасвир этилган.

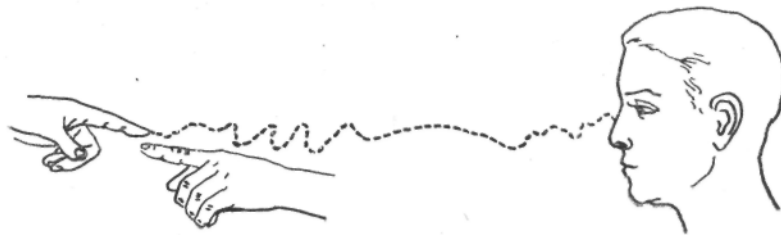
*Дезэквilibрация* мувозанатнинг бузилишидан иборат. Маймунлар миячасининг флокуланодуляр бўлаги олиб ташланганда шу симптом кузатилади, чунки бу бўлак узунчоқ миянинг вестибуляр ядролари билан чамбарчас боғлангандир. Бундай операциядан кейин гавда вазияти рефлекслари ва ихтиёрий ҳаракатлар айтарли бузилмасдан туриб мувозанат рўйроқ бузилади. Операция қилинган маймун ётса, унда ҳаракат бузилиши ҳеч бир қайд қилинмайди. Ҳайвон овқатни қўли билан олиб оғзига яқинлаштира олади, ўтира олади, лекин бунинг учун деворга суянишга мажбур бўлади, тикка туришга эса қурби етмайди. Ҳайвон юрганда қафас деворларига ёпишишга мажбур бўлади.

Мускуллар тонусининг йўқолиши, яъни *атония* мияча олиб ташлангач бир неча кундан кейин рўй беради (операциядан кейинги дастлабки вақтда мускуллар тонуси, айниқса ёзувчи мускуллар тонуси кескин даражада ошган бўлади). Л. А. Орбелининг кузатишларига қараганда, баъзи мускул группаларининг тонуси узоқ муддатдан кейин ошиб қолиши мумкин. Шу сабабли миячани олиб ташлаш мускуллар тонусининг йўқолишида, яъни атонияда эмас, балки мускуллар тонусининг бошқарилмай қолишида, яъни *дистонияда* намоён бўлади, деб айтиш тўғрироқдир. Миячанинг орқа бўлагидаги олдинги қисм ва тишсимон ядро мускул тонусининг бошқарилишида алоҳида аҳамиятга эга.

*Астазия* шундан иборатки, мускуллар сидирға тетаник қисқариш хоссасидан маҳрум бўлади. Натижада ҳайвоннинг боши, танаси ва оёқлари узлуксиз қалтираб ёки тебраниб туради. Ҳайвон биронта ихтиёрий ҳаракат қилгандан кейин бу ҳодисалар айниқса яққол кўринади.

*Астения* шундан иборатки, моддалар алмашинуви кучайганлигидан организм салга чарчайди. Ҳаракатлар тежамсиз бажарилганлиги, уларда бир талай мускуллар иштирок қилганлиги туфайли моддалар алмашинуви кучайса керак.

*Атаксия* ҳаракатларнинг чала уйғунлаштирилишидан ва ҳаракатлар кучи, катталиги, тезлиги ва йўналишининг бузилиши (*дисметрия*) дан иборат. Атаксия маст кишига ўхшаб гандираклаб юришда ўз ифодасини топади. Оёқ ва қўл ҳаракатлари юриш вақтида омонат, ҳаддан ташқари кучли, кенг амплитудали бўлади. Одамнинг миячаси бир томонлама зарарланганда ҳаракат берилган йўналишдан оғади. Миячаси зарарланган беморларда қўл ҳаракатларининг бузилиши яққолроқ кўринади. Масалан, бемор қўли билан аниқ ҳаракат қила олмайди. Масалан, у кўрсаткич бармоғини бирон нарсага ёки ўз бурнига тегизмоқчи бўлса, бармоқ ҳаракати мураккаб траектория бўйлаб бажарилади ва бармоқ мўлжалланган жойга тўғри келмайди (238расм).



238расм. Миячаси зарарланган бемор бармоғини бурнига тегизмоқчи бўлганда қўл ҳаракатларининг траекторияси (Пуллердан).

Ҳаракатлар бузилиши мияча олиб ташлангач узоқ вақтдан кейин бирмунча камаяди, аммо бир неча йил ўтгандан кейин ҳам тўла барҳам топмайди. Э. А. Асратян кўрсатиб берганидек, мияча олиб ташлангач бузилган функциялар мия катта ярим шарлари пўстлоғида янги шартли рефлектор алоқалар вужудга келиши туфайли компенсацияланади.

Миячаси олиб ташланган итда ҳаракат функцияларининг нисбий компенсацияланиш даврида мия ярим шарлар пўстлогининг мотор зонаси олиб ташланса, ҳаракат аппарати ҳолатининг бузилиши, миячани олиб ташлашдан кейин дастлабки вақтда кузатилганидек, рўйрост кўринади.

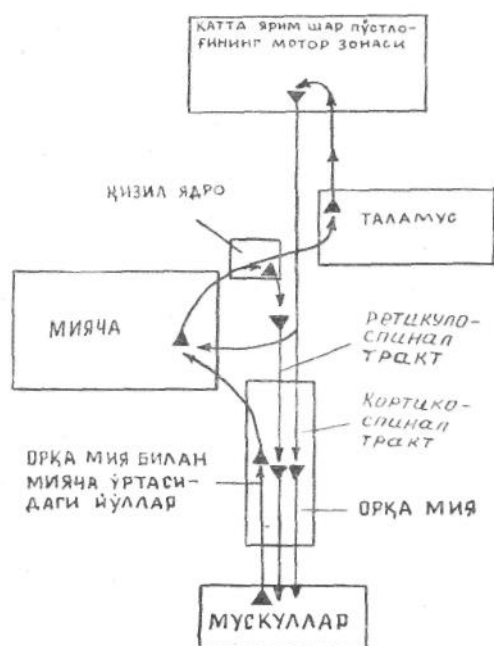
### Организмнинг ҳаракат функцияларига миячанинг таъсир кўрсатиш механизми

Миячага таъсир этиш ва уни емириш эффектларини таққослаб кўриш ҳамда ҳозирги замон электрофизиологик тадқиқотларининг маълумотлари миячанинг организмдаги аҳамияти тўғрисида муайян тасаввур ҳосил қилишга имкон беради.

Миячани олиб ташлаш натижасида рефлексор реакциялар йўқолиб кетмайди, жумладан, мия стволининг тоник рефлекслари сақланиб тураверади, Шу билан бирга мускуллар тонуси бир қадар ўзгаради ва рефлексор ҳаракатларнинг аниқлиги ҳамда уйғунлашганлиги бузилади.

Гавда ҳаракатланган вақтда таъсирланувчи барча рецепторлардан «қайтар алоқа» каналлари орқали марказий нерв системасига келувчи афферент импульслар миячага боради. Миячага проприорецепторлардан

ва вестибулорецепторлардан. шунингдек, кўрув, эшитув ва тактил рецепторлардан импульслар келиб туради. Мияча шу тариқа ҳаракат аппаратининг ҳолати ҳақида ахборот олиб, мускуллар тонусини бевосита бошқарувчи қизил ядрога ва мия стволининг ретикуляр формациясига таъсир кўрсатади (239-расм). Узунчоқ мия ретикуляр формациясининг муайян қисмларига микроэлектродлар киритиб, миячага таъсир, этиш тажрибалари миячанинг ретикуляр формацияга таъсир кўрсатишидан гувоҳлик беради. Бу тажрибаларда ретикуляр формация нейронларининг спонтан электр активлиги ўзгаргани қайд қилинган. Миячанинг қайси қисми таъсирланишига қараб, электр активлигининг ўзгариш характери ҳар хил бўлиши мумкин. Узунчоқ



239-расм. Мияча билан қизил ядро, таламус, катта ярим шарлар пўстлоги ва орқа мия уртасидаги боғланишлар, мияча шу боғланишлар туфайли ҳаракатларни контроль қилади

миянинг ретикуляр формациясига миачанинг таъсир кўрсатиши яна шундан билинадики, миачанинг олдинги бўлагига таъсир этилса, ёзувчи мускуллардаги децеребрацион ригидлик камаяди.

Миачанинг ретикуляр формацияга кўрсатадиган таъсири баъзан катта ярим шарлар пўстлогининг таъсирига тескари бўлади. Масалан, кузатишларга қараганда миача таъсирланганда ретикуляр формациядаги айрим нейронларнинг разрядлари сусайган, катта ярим шарлар пўстлогининг матор зонасига электр билан таъсир этилганда эса ўша нейронлардаги разрядлар кучайган.

Мускуллар тонусига миачанинг таъсир кўрсатиш механизмида орқа миянинг гаммотонейронларидаги разрядларнинг ўзгариши муайян роль ўйнайди. Миача олдинги бўлагининг баъзи қисмларига таъсир этилганда мускул дугининг гаммаафферент толаларидан ўтувчи разрядлар сусайишини, шу сабабли мускул тонуси рефлекс йўли билан камайишини Р. Гранит кузатган. Миача олдинги бўлагининг бошқа қисмлари таъсирланганда эса мускул дугининг рецепторларидаги импульслар кўпайган, шу туфайли мускул тонуси ошган.

Миача ядроларидан келувчи эфферент импульслар проприорецептив (миотатик) рефлексларни тормозлайди. Ҳар бир мускул қисқариши проприорецепторларга таъсир этиб, янги рефлексни вужудга келтира олади. Одатда оддий рефлекс шу йўл билан мураккаб занжирли рефлексга айланмайди, чунки рефлекслар занжирини узадиган тормозловчи механизм бор. Миача олиб ташланганда кузатиладиган астазия учун характерли ҳодисалар — мускулларнинг титраши, гандираклаш ва тебраниш — тормозланмаган проприорецептив рефлексларга боғлиқ бўлса керак.

Шундай қилиб, миача организмнинг ҳаракат реакцияларини тўғрилайди, бошқача айтганда, уларни тегишлича тузатиб, аниқ қилиб қўяди. Миачанинг бу роли ихтиёрий ҳаракатларнинг юзага чиқишида айниқса яққол кўринади. Миачанинг асосий функцияси ҳаракат актларининг илдам (*фазик*) ва секин (*тоник*) компонентларини уйғунлаштиришдир.

Миача ва катта ярим шарлар пўстлоғи ўзаро икки томонлама боғланганидан, шунингдек, мия стволининг ретикуляр формацияси орқали миача ихтиёрий ҳаракатларга таъсир кўрсатади.

Миача катта ярим шарлар пўстлоғидаги нейронларнинг активлик ҳолатини бошқаради. Миача пўстлогининг муайян қисмларига таъсир этилса, катта ярим шарлар пўстлоғидаги ҳаракатлантирувчи марказлар қўзғалувчанлигининг ўзгариши шундан гувоҳлик беради. Г. Морущининг маълумотларига қараганда, миачанинг баъзи қисмларига таъсир этиш катта ярим шарлар пўстлогининг таъсирланиш эффектларини сусайтиради, бошқа қисмларига таъсир этиш эса бу эффектларни осонлаштиради. Миачадан чиқиб таламус орқали катта ярим шарлар пўстлоғига кирадиган импульслар бош мия катта ярим шарлар пўстлогининг нейронларига тўғридантўғри таъсир кўрсата олади. Миачадан келувчи импульслар катта ярим шарлар пўстлоғига ретикуляр формация ҳолатини ўзгартириш йўли билан ҳам таъсир ўтказади. Шу сабабли миача таъсирланганда ёки емирилганда катта ярим шарлар пўстлоғидан кортикоспинал йўллар орқали келадиган импульслар характери ўзгаради. Миача олиб ташланганда ёки шикастланганда ихтиёрий ҳаракатларнинг кортикал механизми бу ҳаракатлар ҳажмини талаб қилинган миқдорга етказа олмайди. Шунинг оқибатида атаксия ва дисметрия келиб чиқади; ҳаракатлар аниқ бўлмай, кенг амплитудали, поймапой бўлиб қолади. Нормда иштирок этмайдиган мускуллар ҳаракат актларининг юзага чиқишида қатнашади. Ҳаракат актларининг миача томонидан бошқарилмаётганини кўрсатадиган характерли симптомлардан бири шуки, ихтиёрий ҳаракатлар суст бошланиб, охирига яқин кучаяди.

Катта ярим шарлар пўстлогининг таъсирида юзага чиқадиган ҳаракат актларини

бошқаришда миячанинг филогенетик жиҳатдан энг ёш бўлими — орқадаги бўлагининг олдинги қисми алоҳида муҳим роль ўйнайди.

## ОРАЛИҚ МИЯ ВА ПУСТЛОҚ ОСТИДАГИ ЯДРОЛАР

Оралик мия (diencephalon) анатомия нуқтаи назаридан мия стволининг бир бўлимидир. Аммо, ўрта мия билан узунчоқ мияга қарама-қарши ўлароқ, оралик мия эмбриогенез процессида миянинг олдинги пуфагидан катта ярим шарлар билан бирга шаклланади.

Оралик миянинг асосий тузилмалари кўрув дўмбоқлари — thalami optici ва дўмбоқ остидаги соҳа — hypothalamus-дан иборат. Унинг функцияси организмдаги вегетатив процессларни бошқаришдан иборат бўлиб, қуйида кўздан кечирилади (592бет).

### Таламус функциялари

Таламус катта ярим шарларга боровчи барча (ҳидлов йўлларида ташқари) афферент (сенсор) йўллар коллектори ҳисобланади. Таламус катта ярим шарлар пўстлоғига олиб боровчи йўлда бамисоли бир дарвоза бўлиб, ташқи муҳитдан ва организмнинг ички муҳитидан таъсирот қабул қилувчи рецепторлардан келадиган бутун ахборот ўша дарвоза орқали ўтади. Таламусдаги баъзи ядролар чекли шикастланганда катта ярим шарлар пўстлоғи бирон (кўрув, эшитув, таъм билув, тактил ва ҳоказо) ахборотдан маҳрум бўлиши мумкин.

Мия анатомияси ўрганила бошлаган вақтда фақат кўрув йўллари таламус орқали ўтади деб ҳисоблашарди. «Кўрув дўмбоқлари» деган эски ном шундан келиб чиқади. Кўрув дўмбоқларини ҳозир «сезув дўмбоқлари» деб аташ тўғрироқ бўларди, чунки ҳамма сезув йўллари таламусда тўпланган.

Таламус оқ модда қатламлари билан олдинги, латерал ва медиал соҳалар деган уч соҳага бўлинади. Ҳар бир соҳа бир қанча ядроларнинг тўпламидан иборат. Ҳозир таламуснинг 40 тага яқин ядроси тафовут қилинади.

Р. Лоренте дено таламуснинг барча ядроларини функционал жиҳатдан *специфик* ва *носпецифик ядролар* деган иккита катта гурӯҳга ажратишни таклиф этди. Бунда таламус ядроларидан катта ярим шарлар пўстлоғига боровчи толалар охириларининг морфологик характеристикаси ва шу ядролар таъсирланганда ярим шарлар пўстлоғидаги электр активлиги ўзгаришларининг электрофизиологик характеристикаси асос қилиб олинди. Специфик ядролардан бошланувчи толалар — *таламуснинг специфик йўллари* катта ярим шарлар пўстлоғининг 3—4 қаватида тугаб, сенсор ва ассоциатив зоналарнинг чекли миқдордаги хужайраларида синапслар ҳосил қилади. Носпецифик ядролардан бошланувчи толалар — *таламуснинг носпецифик йўллари* катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларида бир талай тармоқлар беради ва ярим шарлар пўстлоғидаги бир талай нейронларни кўзғалиш процессига тортади. Таламуснинг специфик ядролари катта ярим шарлар пўстлоғининг муайян қисмларига бевосита боғланган. Таламуснинг носпецифик ядролари эса сигналларни кўпинча пўстлоқ остидаги ядроларга ўтказди, бу ядролардан эса импульслар ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларига бир йўла киради.

Морфологик маълумотларга яраша ўтказилган электрофизиологик тадқиқотлар шуни кўрсатдики, специфик ядролар таъсирланганда катта ярим шарлар пўстлоғининг фақат чекланган қисмларидаги электр активлиги ўзгаради, яъни бирламчи жавоблар келиб чиқади (Г. Жаепер). Носпецифик ядроларнинг таъсирланиши эса электр активлигига таъсир этади, яъни катта ярим шарлар пўстлоғининг кенг соҳаларида «активация реакцияси»ни (554бет) вужудга келтиради.

Таламуснинг специфик ядролари таъсирланганда катта ярим шарлар пўстлоғида юзага чиқарилган потенциалнинг майдонга келадиган латент даври атиги 1—6 *м/сек*, ҳолбуки таламуснинг носпецифик ядролари таъсирланганда ярим шарлар пўстлоғидаги электр активлиги ўзгарадиган латент давр 10—50 *м/сек*. Бу ҳолда латент даврнинг шундай узок давом этиши таламуснинг носпецифик ядроларидан катта ярим шарлар пўстлоғига



борадиган йўлда кетмакет уланган нейронлар ва синапслар кўплигидан гувоҳлик берувчи салмоқли далил ҳисобланади.

**Таламуснинг специфик ядролари.** Таламус ядроларининг бу функционал системаси иккита гурппага: *кўчирувчи ядролар* (таламус релелари)<sup>1</sup> ва *ассоциатив ядроларга* бўлинади. Бу гурппалар ўртасидаги тафовут шундан иборатки, кўчирувчи ҳар бир ядро (реле)га муайян сенсор тракт (кўрув, эшитув, лемниск, спиноталамик ва бошқа трактлар) дан импульслар келади. Ассоциатив ядроларга эса нерв системасининг бошқа бўлимларидан бевосита эмас, балки таламуснинг кўчирувчи ядроларидан импульслар келади. Шундай қилиб, таламуснинг ўзида қайта ишланган ахборот ассоциатив ядроларга киради.

Асосий *кўчирувчи ядролар* олдинги (дорзал, вентрал ва медиал), вентролатерал, ортқи вентрал (латерал ва медиал) ҳамда тиззасимон (латерал ва медиал) таналардан иборат.

*Латерал тиззасимон тана* кўрув сигналларини кўчирувчи ядродир. Бу ядронинг нейронларига олдинги тўрт тепаликнинг бирламчи кўрув марказларидан импульслар келади. Латерал тиззасимон тана нейронларининг ўсиқлари катта ярим шарлар пўстлоғининг кўрув зонасига боради.

*Медиал тиззасимон тана* эшитув йўлининг кўчирувчи ядросидир. Бу ядронинг нейронларига орқадаги тўрт тепаликнинг бирламчи эшитув. марказларидан импульслар келади. Медиал тиззасимон тана нейронларининг ўсиқлари катта ярим шарлар пўстлоғининг эшитув зонасига боради.

Узунчоқ миёдаги Голль ва Бурдах ядроларидан бошланган толалар (лемниск йўллари) ва орқа миё билан таламус ўртасидаги йўл орқали, шунингдек учлик нерв ядроларидан бошланувчи толалар орқали таламусга келувчи импульслар тери, юз, тана ва қўлоёқ рецепторларидан, проприорецепторлардан ахборот олиб келади. Бу ахборот таламуснинг *ортқи вентрал ядросига келади*. Бу ядронинг нейронлари оладиган ахборотини катта ярим шарлар пўстлоғининг орқадаги марказий пуштаси — соматосенсор зонасига кўчиради. Ортқи вентрал ядрога таъм билиш рецепторларидан ҳам импульслар келади. Висцерорецепторлардан келадиган импульслар ҳам ортқи медиал вентрал ядрога киради. Бу, адашган нерв, қорин ва чанок нервлари таъсирланганда ортқи вентрал ядрога юзага чиқарилган потенциалларни текшириб аниқланган (Р. А. Дуринян). Миёчадан импульслар вентролатерал ядрога киради, у ердан катта ярим шарлар пўстлоғининг олдинги марказий пуштасига, яъни мотор зонасига боради. Баъзи маълумотларга қараганда, *таламуснинг олдинги ядроларига* висцерорецепторлардан ва қисман хид билув рецепторларидан ҳам импульслар келади. Импульслар таламуснинг олдинги ядроларидан катта ярим шарларнинг лимбик соҳасига боради.

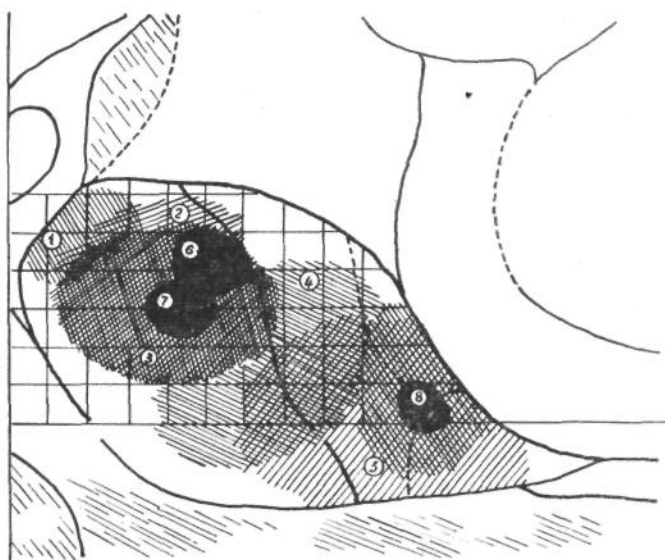
Рецепторларнинг муайян гурппаларидан импульс олувчи нейронларнинг таламус ядроларидаги локализацияси турли методлар билан текширилган.

Ж Дюссер деБаррен маймунлар устида тажрибалар қилиб, таламус ядроларининг айрим қисмларига стрихнин эритмасини ингичка игнада юборди ва шундан кейин гавданинг тери юзасидаги турли қисмларда сезувчанлик ўзгаришини текширди. Стрихнин эритмаси қайси жойга юборилишига қараб, гоҳ юз соҳасида, гоҳ олдинги ёки кейинги оёқлар соҳасида сезувчанлик ортишини (*гиперестезия* келиб чиқишини) аниқлади. Сезувчанлик гавданинг айниқса қарама-қарши томонида кўпроқ бузилади. В. Маунткастл ва Э. Хеннеман таламус ортқи вентрал ядросининг турли қисмларига юпқа электродлар киритиб, гавданинг турли қисмлари таъсирланганда юзага чиқарилган потенциалларни қайд қилишди. Гавданинг турли соҳаларидаги рецепторлардан келувчи импульслар ортқи вентрал ядронинг турли қисмларига кириши мушук, қуён ва маймунлар устидаги тажрибаларда кўрсатиб берилди (240расм). Бошнинг юз қисми ва олдинги оёқлар, айниқса дистал қисмлари (маймунларнинг бармоқлари) сезувчанлигининг таламусдаги вакиллик соҳаси тана ва кейинги оёқлар сезувчанлигининг вакиллик соҳасига қараганда кенгроқ. Бунинг маъноси шуки, юз ва олдинги оёқларнинг рецепторларидан импульс оладиган нейронлар тана ва кейинги оёқларнинг рецепторларидан ахборот олувчи нейронларга қараганда анча кўпроқ. Гавда айрим қисмларининг ядродаги вакиллик соҳалари қатъиян чегараланган майдонлар бўлмай,

қисман бир-бирини қоплайди. Гавданинг тегишли қисмидаги экстерорецепторлардан сигнал оладиган нейронлар ядронинг қайси қисмларида бўлса, висцерорецепторлардан импульс олувчи зоналар ҳам ўша қисмларида эканлиги юзага чиқарилган потенциаллар методи билан кўрсатиб берилди.

Экстерорецепторлар билан висцерорецепторлардан келувчи импульслар шу туфайли ўзаро таъсир этиши мумкин. *Акс этган оғриқлар* ҳам шу билан изоҳланса керак. Бу оғриқлар шундан иборатки, муайян ички органдаги патологик процессда висцерорецепторлардан келувчи импульслар оқими ўша орган устидаги тери юзасида сезувчанликнинг бузилишига сабаб бўлади.

Гавданинг турли қисмлари таъсирланаётгани ҳақидаги сигналларни қабул қилувчи таламик нейронлардан импульслар катта ярим шарлар пўстлоғидаги соматосенсор зонанинг турли қисмларига киради, бу зонада тери ва мускулбўғим рецепциясининг вакиллиги ҳам муайян фазода тақсимланган бўлади.



**240расм. Мушук таламусининг ортки вентрал ядросида афферент системалар вакиллигининг схематик картаси (Р. А. Дуриняннан).**

Вакиллик соҳалари; 1 — дум ва думғаза; 2 — кейинги оёқ; 3 — тана; 4 — олдинги оёқ; 5 — бош; 6 — чанок нерви; 7 — қорин нерви; 8 — адашган (сайёр) нерв. Юзага чиқарилган потенциалларни текшириб тузилган карта.

Кўз тўр пардасининг турли қисмларидаги рецепторлардан импульс олувчи нейронларнинг фазода бир қадар чегараланганлиги латерал тиззасимон танада ҳам қайд қилинади. Кортий органининг турли қисмларидаги рецепторлардан импульс олувчи нейронларнинг фазода худди шунингдек бир қадар чегараланганлиги медиал тиззасимон танада ҳам кузатилади.

*Таламуснинг ассоциатив ядролари* унинг асосан олдинги қисмида бўлиб, таламуснинг кўчирувчи ядроларидан импульслар олади ва уларни мия пўстлоғининг ассоциатив зоналарига ўтказди. Ассоциатив ядроларга латерал ядролар, медиодорсал ва ёстиксимон (рiуlупаг) ядролар киради. Таламуснинг ассоциатив ядролари, шунингдек (янада кўпроқ) катта ярим шарлар пўстлоғидаги ассоциатив зоналар филогенез процессида катталашиб боради. Одам таламусидаги ассоциатив ядролар айниқса яхши ривожланган.

Таламуснинг латерал ядролари импульсларни катта ярим шарлар пўстлоғининг тепа соҳасига ўтказди. Ёстиксимон ядронинг латерал қисми энса бўлагидаги кўрув ассоциатив зонасига, рiмпагнинг медиал қисми эса катта ярим шарлар пўстлоғининг чакка бўлагидаги эшитув ассоциатив зонасига импульс ўтказди.

Медиодорсал ядро катта ярим шарлар пешона бўлагининг пўстлоғига, лимбик системага, шунингдек гипоталамусга боғлиқ.

Ярим шарлар пўстлоғининг ассоциатив зоналари билан таламус ядролари ўртасида, шунингдек ярим шарлар пўстлоғининг сенсор зоналари билан кўчирувчи ядролар ўртасида қайтар алоқалар бор, мия пўстлоғига ўтказиладиган ва ундан олинадиган импульслар шу қайтар алоқалар орқали доира бўйлаб ўзаро таъсир этиши мумкин.

**Таламуснинг носпецифик ядролари.** Таламуснинг носпецифик ядроларига баъзи физиологлар ретикуляр формациянинг диэнцефалик қисми деб қарашади. Аммо таламуснинг носпецифик' ядролари морфологик структураси ва функциясига кўра мия стволининг ретикуляр формациясидан фарқ қилади. Г. Жаспер электрофизиологик экспериментларга асосланиб таламуснинг носпецифик системаси ярим шарлар пўстлоғининг тез ва қисқа муддатли активациясида қатнашади, деган хулосага келди. Мия стволининг ретикуляр формацияси эса суст ва узоқ активацияни вужудга келтиради.

Урта миянинг ретикуляр формацияси бутун мия пўстлоғининг тонусини сақлаб туради, мия пўстлоғининг қайси структуралари конкрет рефлектор реакцияларнинг юзага чиқишида қатнашса, фақат ўша структураларни таламуснинг носпецифик ядролари активлаштиради. Жумладан, таламуснинг носпецифик ядролари тийрак организмда диққатэтибор процессларини ташкил этишда қатнашади.

Ретикуляр формация орқали мия пўстлоғига кирадиган афферент импульслар одамда муайян сезгиларни вужудга келтирмайди, аммо улар специфик сенсор йўллар орқали келувчи импульсларга жавобан мия пўстлоғининг реакцияларини кучайтиради.

Таламуснинг носпецифик ядролари билан кўчирувчи ва ассоциатив ядролар ўртасида, шунингдек таламус билан пўстлок остидаги тузилмалар ўртасида ўзаро кенг алоқалар бор. Таламуснинг носпецифик ядроларидан фақат иккитаси — олдинги вентрал ядро билан ретикуляр ядро бевосита катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларига тола беради.

**Сезгиларнинг шаклланишида таламуснинг иштироки.** Таламус сезгиларнинг келиб чиқишида қатнашади, чунки у турли рецепторлар таъсирланганда келиб чикувчи импульсларни катта ярим шарлар пўстлоғига ўтказишдан ташқари, олинган ахборот таламус ядроларида қайта ишланади, шунинг натижасида сезгилар характери ўзгаради.

Кўпгина тадқиқотчилар (Г. Гед ва бошқалар)нинг фикрича, таламус оғриқ сезувчанликнинг олий марказидир. Бу фикр қуйидаги далилларга асосланади. Одамдаги нейрохирургия операцияларида бош мия катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларига бевосита таъсир этилса, оғриқ ҳисси жуда камданкам пайдо бўлади. Таъсир этувчи электродлар таламусга қўйилганда эса, рўйрост оғриқ реакциялари ва ноҳуш сезгилар рўй беради. Шунга кўра, таламуснинг баъзи бир касалликларида азобли оғриқ сезгилари пайдо бўлишини невропатологклиницистлар қадимдаёқ пайқашган. Салгина таъсирот — терига тегиш, булавкани салгина босиш, товуш ёки ёруғлик таъсири бундай беморларда энг оғир оғриқ тутишига сабаб бўлади. Баъзан эса таламус зарарланганда оғриқ сезгиларини идрок этиш бузилади, анальгезия ҳолати рўй беради, бунда оғритувчи таъсиротлар оғриқ сезгиларини

юзага чиқармайди. Ниҳоят, организмнинг одатда оғриқ ҳисси билан давом этадиган типик реакцияларини ҳайвонлар устидаги тажрибада катта ярим шарлар пўстлоғини олиб ташлагандан кейин (таламик ҳайванларда) юзага чиқариш мумкин.

Мия стволининг ретикуляр формацияси оғриқ реакцияларининг' келиб чиқишида муҳим роль ўйнаши сўнгги вақтдаги тадқиқотларда аниқланди. Баъзи наркотик моддалар, масалан барбитуратларни киритиш йўли билан ретикуляр формация ишдан чиқарилганда ва, шу тариқа, бош мия ярим шарлар пўстлоғига ретикуляр формациянинг кўтарилувчи, активлаштирувчи таъсири тўхтатиб қўйилганда оғриқ реакциялари сусаяди.

Аммо, келтирилган фактларнинг ҳаммаси оғриқ сезгиларининг шаклланишида катта ярим шарлар пўстлоғининг иштирок этишини тўла инкор этолмайди. Мия пўстлоғининг аҳамияти шу билан исбот этиладики, оғритувчи таъсиротларда сенсор зоналарда юзага чиқарилган потенциаллар қайд қилинади, бинобарин, оғриқ рецепторларидан мия

пўстлоғига импульслар етиб боради. Оғриқ сезгилари ишонтириш йўли билан сусайтирилиши мумкин (туғруқни оғриқсизлантиришда шу фактдан фойдаланилади). Мия пўстлоғининг сенсор зоналари зарарланганда оғритувчи таъсир берилган жойни аниқ билиб бўлмайди.

### Оқимтир ядро функциялари

*Оқимтир ядро ёки паллидум (globus pallidus)* опалик мияга тақалиб туради ва катта ярим шарлардаги ясимксимон ядро (*nucleus lentiformis*) таркибига киради, ички капсуласи билан таламусдан ажралиб туради.

Паллидум ҳаракатлантирувчи ядродир. У таъсирланганда асосан қарама-қарши томондаги бўйин, қўлоёқ ва бутун тана мускуллари қисқариши мумкин.

Оқимтир ядро таламусдан келадиган ва таламопаллидар рефлектор дугасини туташтирадиган толалар орқали афферент импульслар олиб туради.

Оқимтир ядро ўрта мия ва кейинги мия марказларига эффектор толалар орқали боғлангани учун шу марказларнинг ишини бошқаради ва уйғунлаштиради. Пастроқдаги ядроларни, асосан ўрта миянинг қизил ядросигиш тормозлаш оқимтир ядронинг функцияларидан биридир. Шу сабабли одатда оқимтир ядро зарарланганда скелет мускулларининг тонуси ошиб кетади (*гипертонус*), чунки қизил ядро оқимтир ядронинг тормозловчи таъсиридан қутилади.

Қатта ярим шарлар пўстлоғидаги мотор зонанинг таъсирланишига жавобан скелет мускулларининг қисқариши оқимтир ядрога электр токи билан таъсир этилганда тормозланади. Бу эффектлар ҳам ўрта миядаги оқимтир ядро билан қизил ядронинг ўзаро боғланганлигидан келиб чиқади.

Таламусгипоталамуспаллидум системаси юксак даражадаги хай«онларда шартсиз мураккаб рефлекслар — ҳимояланиш, ориентировка, ввқатланиш, жинсий рефлексларнинг юзага чиқишида қатнашади. Бу рефлексларнинг ҳаммаси *паллидар ҳайвонда* бўлиб, дугалари одамда ҳам оқимтир ядро орқали ўтади.

Оқимтир ядроси зарарланган беморларда мураккаб рефлектор актлардан кўпчилиги юзага чиқмайди; масалан, уларда тўсатдан кучли товуш ёки ёруғлик таъсирига жавабан ҳимояланиш реакциялари рўй бермайди.

Ҳар қандай мураккаб ҳаракатга йўлдош бўладиган *ёрдамчи ҳаракатларнинг* рефлектор дугалари паллидар снстема орқали ўтади. Одам бирон ҳаракатни бажарганда шу ҳаракатни юаага чиқарувчи мускуллардан ташқари, бирон бўғимни ушлаб турад»

ган ёки бошқа бўғимларни ҳаракатга келтирадиган бир қанча мускулларни ҳам таранглайди, шунга кўра асосий ҳаракат мукамалроқ ва бир текис бўлиб чиқади. Масалан, одам юрганда қўлларининг кимирилаши ва гавда вазияти ўзгарганда бир қанча ёрдамчи ҳаракатларнинг бажарилиши шунга киритилса бўлади. Паллидум зарарланганда ҳаракатлар беўхшов, бир хил бўлиб қолади; ҳаракат актларига ёрдамчи ҳаракатлар қўшилмайди (*гипокинез*). Шу сабабли паллидар беморлар турки ўзгармай, юзи кимириламай туради (*ниқобсимон юз*)— бу беморларни биринчи қарашдаёқ шу симптомдан таниб олинади.

### Тарғил тана функциялари

Охирги миянинг пўстлоқ остидаги марказларидан тарғил тана (*corpus striatum*)нинг аҳамияти каттароқ.

Сут эмизувчи ҳайвонларда ярим шарлар пўстлоғидан келадиган ва ички капсула деб аталадиган нерв толалари тутами тарғил танани икки қисмга: думли ядро (*nucleus caudatus*) ва пўчокқа (*putamen*) ажратиб туради.

Тарғил танага асосан таламусдан, қисман пўстлоқдан афферент импульслар келади, афферент импульслар эса тарғил танадан асосан оқимтир ядрога боради. Тарғил танага мустақил ҳаракат функцияларини ўтамайдиган, аммо филогенетик жиҳатдан қадимгирок

ҳаракат ядроси — паллидум функцияларини назорат қиладиган эффектор ядро деб қарашади. Тарғил тана оқимтир ядронинг шартсиз рефлексор фаолиятини бошқаради ва қисман тормозлайди, яъни оқимтир ядро қизил ядрога қандай таъсир этса, тарғил тана оқимтир ядрога ўшандай таъсир этади.

Думли ядрога паст частотали электр токи билан таъсир этилса, ҳайвоннинг ҳулқатвори ўзгариши, яъни ҳайвон мудраб уйқуга кетиши ва катта ярим шарлар пўстлоғидаги нейронларнинг реакция вақти узайиши яқингинада кўрсатиб берилди. Бу натижалар таламуснинг носпецифик ядроларига думли ядронинг таъсир этишига боглиқ; таламуснинг бу ядролари бош мия пўстлоғини активлаштиради.

Одамнинг тарғил танаси зарарланганда *атетоз* (кўлоёқларнинг стереотип ритмик ҳаракатлари) ва *хорея* (ҳеч қандай тартиб ва изчиллик билан давом этмайдиган кучли ва нотўғри ҳаракатлар деярли ҳамма мускулларни ўз ичига олади, — «авлиё Витт ракси) кузатилади. Атетоз ҳам, хорея ҳам тарғил тананинг оқимтир ядрога тормозловчи таъсир кўрсатмай қўйиши натижасидир, деб ҳисобланади.

Тарғил тана зарарланганда ҳимояланиш, ориентировка ва шу каби шартсиз рефлекслар ҳам хийла кучаяди. Ҳар бир асосий ҳаракатга йўлдош бўладиган ёрдамчи ҳаракатлар ҳам анча кучаяди (ёрдамчи ҳаракатларнинг кучайиши *гиперкинез* деб аталади). Айни вақтда мускуллар тонуси ўзгаради, одатда эса пасаяди (*гипотонус*). Бунинг сабаби шуки, тарғил тана зарарланганда паллидум тормозланиш процессидан кутилади. Тарғил тана зарарланганда кузатиладиган ҳодисалар (гиперкинез ва гипотонус)га оқимтир ядро зарарланганда кузатиладиган ҳодисалар (гипокинез ва гипертонус) карама-қаршидир.

Ҳозир тарғил танани ҳаракат аппаратининг пўстлоқ остидаги олий бошқарувчи координацион маркази, деб ҳисоблашади.

Баъзи экспериментал маълумотларга қараганда, модда алмашинуви иссиқлик ҳосил бўлиши ва чиқарилиши, томир реакциялари ни идора этувчи олий вегетатив координацион марказлар ҳам тарғил танада экан. Жумладан, тарғил тананинг таъсирланиши натижасида бир қанча ички органлар функциясининг ўзгаришини кузатган В. Я Данилевскийнинг эски маълумотлари шундан гувоҳлик беради. Шартсиз рефлексор ҳаракатларни ва вегетатив реакцияларни интеграциялайдиган, уларни ҳулқатворнинг ягона бутун акти қилиб бирлаштирадиган марказлар тарғил танада бўлса керак. Тарғил тана гипоталамус билан боғлангани туфайли, вегетатив нерв системасидан иннервацияланадиган органларга таъсир этади.

## **БОШ МИЯ КАТТА ЯРИМ ШАРЛАРИ ПУСТЛОҒИ**

Бош мия катта ярим шарлари пўстлоғи — марказий нерв системасининг кечроқ ривожланган, структураси ва функциялари айниқса мураккаб бўлган олий бўлимидир.

Қатта ярим шарлар ва пўстлоғининг аҳамияти уларни операция қилиб олиб ташлаш, яъни экстирпация қилиш тажрибаларида яққол кўринади.

### **Қатта ярим шарларни олиб ташлаш ва бунинг оқибатлари**

XIX асрнинг биринчи чорагидаёқ Флуранс қушлар бош миясининг катта ярим шарларини биринчи марта олиб ташлаган (экстирпация қилган). Қейинчалик кўпгина тадқиқотчилар сут эмизувчи ҳайвонларнинг катта ярим шарларини ёки уларнинг пўстлоғини олиб ташлашди.

Қатта ярим шарларни ёки уларнинг пўстлоғини олиб ташлаш тажрибалари операциядан кейин ҳайвоннинг қайси функциялардан маҳрум бўлишини ва қайси функциялари сақланиб қолишини билиш мақсадида қилинади.

Қуш бош миясининг катта ярим шарлари олиб ташлангач ҳавога улоқтирилганда уча олади, кафасда турганда итарилса юриб кетади. Операция қилинган қушларга таъсир этилмаса, улар кўп соатлаб кимираммай тураверади. Улар эшитув ва кўрув таъсирларига реакция кўрсатиш қобилиятидан тўла маҳрум бўлмай, кескин соя берувчи тўсиқларни четлаб ўта билади. Фазода гавда вазиятининг ўзгаришига жавобан нормал реакция кўрсатади. Қушлар бош миясининг катта ярим шарлари олиб ташлангач рўй берадиган характерли ўзгаришлар шундан иборатки, ҳулқатворнинг индивидуал турмуш тажрибасида касб этилган мураккаб ҳаракатлари бузилади. Операция қилинган қушлар ўзича овқат топиб ея олмайди; уларни сунъий йўл билан боқишга ва сув бериб туришга тўғри келади. Ҳайвон қўлга ўрганиш қобилиятидан ҳам маҳрум бўлади.

Сут эмизувчилар бош миясининг катта ярим шарлари олиб ташлангач ҳулқатвор янада баралла бузилади. Бош мия катта ярим шарларининг пўстлоғи олиб ташланган итда операция оқибатлари йўқолиб, жароҳат тузалгач ит ҳаракатлана олади, айни вақтда ётарлича аниқ уйғун ҳаракатлар қила олади. Бунинг сабаби шуки,

хайвоннинг фазодаги вазияти ва ҳаракатланиши ўрта мия, кўрув дўмбоқлари ва тарғил тана функцияларига боғлиқ, операция вақтида эса мианинг бу бўлаклари авайлаб бешикаст қолдирилади. Бундай хайвоннинг юриштуриши кузатилганда фақат ҳаракатлар чаққонлиги, текислиги ва аниқлиги камайганлиги қайд қилинади, холос.

Катта ярим шарлар пўстлоғидан маҳрум қилинган итларда жинсий инстинкт жуда сусаяди. Ўйқу ва тийраклик нормал равишда алмашинади; ит узоқроқ ухлайди.

Сенсор функциялар кескин даражада бузилади. Ит операциядан кейин кўр ва қисман карга ўхшаб қолади. Тўсиқларга келиб урилади, эгасини танимайди, лакабини айтиб чақирилганда индамайди, олдига овқат қўйилса яқин келмайди, хиднинг фарқига бормайди; терининг кучсиз таъсирланишига жавобан рўй берадиган реакциялар анча сусаяди. Шу билан бирга, катта ярим шарлар пўстлоғи олиб ташлангач итнинг баъзи кўрув ва эшитув сезгилари сақланиб қолади. Масалан, бошига жуда равшан ёруғлик туширилса, бошини бура олади; қорачиқ рефлекси қайд қилинади. Катта ярим шарлар пўстлоғи олиб ташлангач таъм билиш сезгилари сақланиб туради: овқатга биронта аччиқ нарса қўшилса, хайвон овқатни туфлаб ташлаб, тумшугини буриштиради.

Катта ярим шарлар пўстлоғидан маҳрум қилинган ит умрини чўзиш учун экспериментатор итнинг оғзига овқат солиб ва сув қуйиб, уни сунъий йўл билан боқиб туради. Г. П. Зеленийнинг тажрибаларига қараганда, операция қилинган ит овқат ютганда меъда ширасининг нормал рефлектор секрецияси юзага чиқади.

Ит бошли маймунлар (*Macacus rhesus*)нинг катта ярим шарлар пўстлоғи олиб ташлангач янада кескин ўзгаришлар рўй беради. Бундай маймунлар операцияга чидаш бермай, тез нобуд бўлади. Индивидуал ҳаёт даврида турли таъсирларга жавобан келиб чиққан реакциялар йўқолиб кетади. Операция қилинган маймунда ҳаракат аклари рўйроқ бузилади. Унда ихтиёрий ҳаракатлар мутлақо юзага чиқмайди, мимика ва жестикуляция йўқолади. Ташқи таъсирларга жавобан бажариладиган ҳаракатлар суст ва бўш бўлади. Катта ярим шарлар пўстлоғидан маҳрум қилинган маймунга таъсир этилмаса, у кимир этмай тураверади; кўпроқ ухлайди.

Бош мия катта ярим шарлари пўстлоғидан маҳрум бўлиб туғилган болалар (*анэнцефаллар*) да ҳулкатвор чуқур ўзгаради. Анэнцефаллар одатда атиги бир неча кун яшайди. Лекин 1913 йилда бир анэнцефал боланинг 3 йил —у 9 ой яшаганини тасвир этилган эди. Шу бола жасади ёриб қурилганда ката ярим шарлари пўстлоғи урнида иккита юпка деворли пуфак топилган ;марказий нерв системасининг пастки бўлимларига утказувчи пирамидал йўллар булмаган; курув думбоқлари чала тараккий этган.мияча,турт тепалик ва оралик мия узгармаган. Анэнцефал бола ҳаётининг биринчи йилида тинмай ухлаган. Онаси эмизганда ёки оғзига сургич солганда тугри суриш ҳаракатларини бажарган. Товуш ёки ёруғликка жавобан ҳеч қандай онгли реакция курсатмаган, аммо баъзи рефлектор ҳаракатлар қайт қилинган : кузига ёруғлик тушганда ковокларини юмган.

Хайвонларнинг ҳар хил турларида бош мия катта ярим шарлари ёки уларнинг пўстлоғини олиб ташлаш натижалари шундан гувоҳлик берадики, марказий нерв системасининг олий бўлимлари филогенетик тараккиёт процессида тобора кўпроқ аҳамият касб этиб боради. Катта ярим шарлар пўстлоғи бошқа нерв тузилмаларидан анча устун бўлиб, тобора катта аҳамиятга эга бўлади. Бош мия катта ярим шарларини ёки уларнинг пўстлоғини олиб ташлашдан кейин тубан даражадаги хайвонларга нисбатан юксак даражадаги хайвонларда кескин ва чуқур ўзгаришлар рўй бериши шуни кўрсатади. Бунинг сабаби шуки, мураккаб нерв функциялари марказий нерв системасининг кечроқ ривожланадиган олий бўлими — катта ярим шарлар пўстлоғига кўчиб ўтган,' яъни *функциялар кортикализацияси* рўй берган.

Мураккаброқ нерв функциялари марказий нерв системасининг тарихан ёшроқ бўлимларига кўчиб ўтганлиги шу система тараккиётининг энг муҳим ва характерли фактларидан биридир. Масалан, балиқлар ёки сувда ҳамда қуруқда яшовчилар миясининг катта ярим шарлари олиб ташлангач кўрув сезгилари деярли ўзгармайди, итларда эса катта ярим шарлар пўстлоғининг ўзи олиб ташлангандаёқ мураккаб кўрув сезгилари бутунлай йўқолади. Сўнгра, бақа ёки тошбақа катта ярим шарлари олиб ташлангач шартли рефлекслар ҳосил бўлиши мумкин, бу хайвонларда шартли рефлексларни оралик мия ва ўрта мия, юзага чиқара олади; итлар ярим шарлар пўстлоғининг ўзи олиб ташланганда эса индивидуал ҳаёт даврида касб этилган эскидан бор ҳамма шартли рефлекслар йўқолади, янги шартли рефлекслар вужудга кела олмайди.

Одамнинг катта ярим шарлар пўстлоғи шикастланганда айникса катта ўзгаришлар рўй беради. Одамнинг гавдасини тикка тутиши ва меҳнат фаолияти билан боғланган мураккаб ҳаракатларни юзага чиқариши учун нерв процессларининг бош мия катта ярим шарлар пўстлоғига боғлиқ бўлган ғоят мукамал координацияси талаб қилинади. Тараккиёт процессида *катта ярим шарлар пўстлоғи* ҳаракат сферасини — кўндалангтарғил

мускулларни, шунингдек вегетатив процессларни *контроль киладиган* бўлиб қолади.

### **Катта ярим шарлар пўстлогининг хужайра структураси (цитоархитектоника)**

Катта ярим шарлар пўстлогининг структура элементлари нерв хужайраларь ва улардан чиққан ўсиклар — аксонлар ва дендритлар ҳамда нейроглия хужайраларидан иборат.

Катта ярим шарларнинг бутун юзаси пўстлоқ билан қопланган; пўстлоқнинг қалинлиги 1,5 мм дан 3 мм гача боради. Вояга етган одамда иккала ярим шар пўстлогининг умумий юзаси 1450 дан 1700 см<sup>2</sup> гача. Катта ярим шарлар пўстлоғида 12 миллиарддан 18 миллиардгача нейрон бор.

Катта ярим шарлар пўстлогининг тузилиш хусусияти шуки, нерв хужайралари устмауст бир неча қават бўлиб ётади (241-расм). Бу қаватлар қуйидаги хусусиятлари билан фарқ қилади.

Молекуляр қават деган I қ а в а т нерв хужайралари кам бўлиб, асосан нерв толаларининг чигалидан таркиб топган.

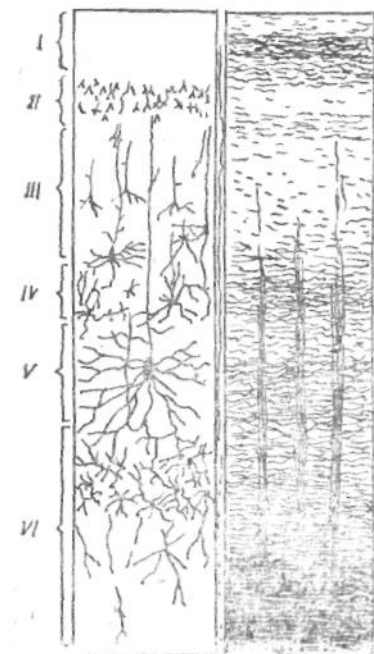
II қ а в а т микроскопик препаратларда юмалоқ, учбурчак ва кўп бурчак доналар. шаклидаги майда (диаметри 4—8 мк) хужайралар қалин жойлашганидан ташқи донадор қават деб аталади.

III қ а в а т дастлабки икки қаватга нисбатан қалинроқ бўлиб, унда каттакичик пирамидал хужайралар бор.

IV қ а в а т ички донатор қават деб аталади. Иккинчи қават каби, бу қават ҳам майда хужайралардан тузилган. Вояга етган организм катта ярим шарлар пўстлогининг

баъзи қисмларида бу қават бўлмаслиги мумкин; масалан, явим шаолар пўстлогининг мотор зонасида бу қават йўқ.

V қ а в а т Бецнинг катта пирамидал хужайраларидан иборат. Бу хужайраларнинг юкори қисмидан йўгон ўсик — дендрит чикиб. пўстлоқнинг юза қаватларида кўп марта шохлайди. Иккинчи узун ўсик — аксон катта пирами



**241-расм. Катта яримшарлар пўстлогтда нейронлар ва нерв толаларининг жойлашуви.**

дал хужайралардан оқ модда ичига кириб, пўстлоқ остидаги ядроларга ёки орқа мияга йўл олади.

VI қ а в а т мультиформ қават бўлиб, учбурчак ва дугсимон хужайралардан иборат.

Катта ярим шарлар пўстлогининг нейронларики функционал

жиҳатдан урта асосий гурппага ажратса бўлади. Специфик афферент йўллarning учинчи нейронларидан чиқадиган аксонлар қайси хужайраларда тугаса, ўша хужайраларбиринчи гурппага киради. Бу хужайралар кўрув дўмбоқларининг ядроларидан катта ярим шарлар пўстлоғига келувчи афферент импульсларни қабул қилгани учун *сенсор хужайралар* деб аталса бўлади. Асосан юлдузсимон нейронлар шундай функцияни ўтайди, бундай нейронлар пўстлок сенсор соҳаларининг III ва IV қаватларида айниқса кўп.

Миянинг	пастрокдаги	бўлимларига	—	пўстлок
остидаги	ядроларга,	стволга	ва	орқа
импульс	юбуровчи	хужайралар	иккинчи	гурппага
киради.	Бу	катта	<i>пирамидал</i>	<i>нейронлар</i>
уларни	биринчи	марта	В.	А.
вир	этган.	Улар	ярим	шарлар
241расм.	Катта	ярим шар	зонанинг асосан V қаватида тўпланган .	
лар	пўстлоғида	нейронлар	ва Бу	нейронларни
нерв	толаларининг	жойлашуви.	деб	хисоблашади.
”	Чапдаги	рақамлар	пўстлок	кават
Чапдаги	рақамлар	пўстлок	кават	ларнинг тартиб рақамларини кўр
катнашади.				баъзи

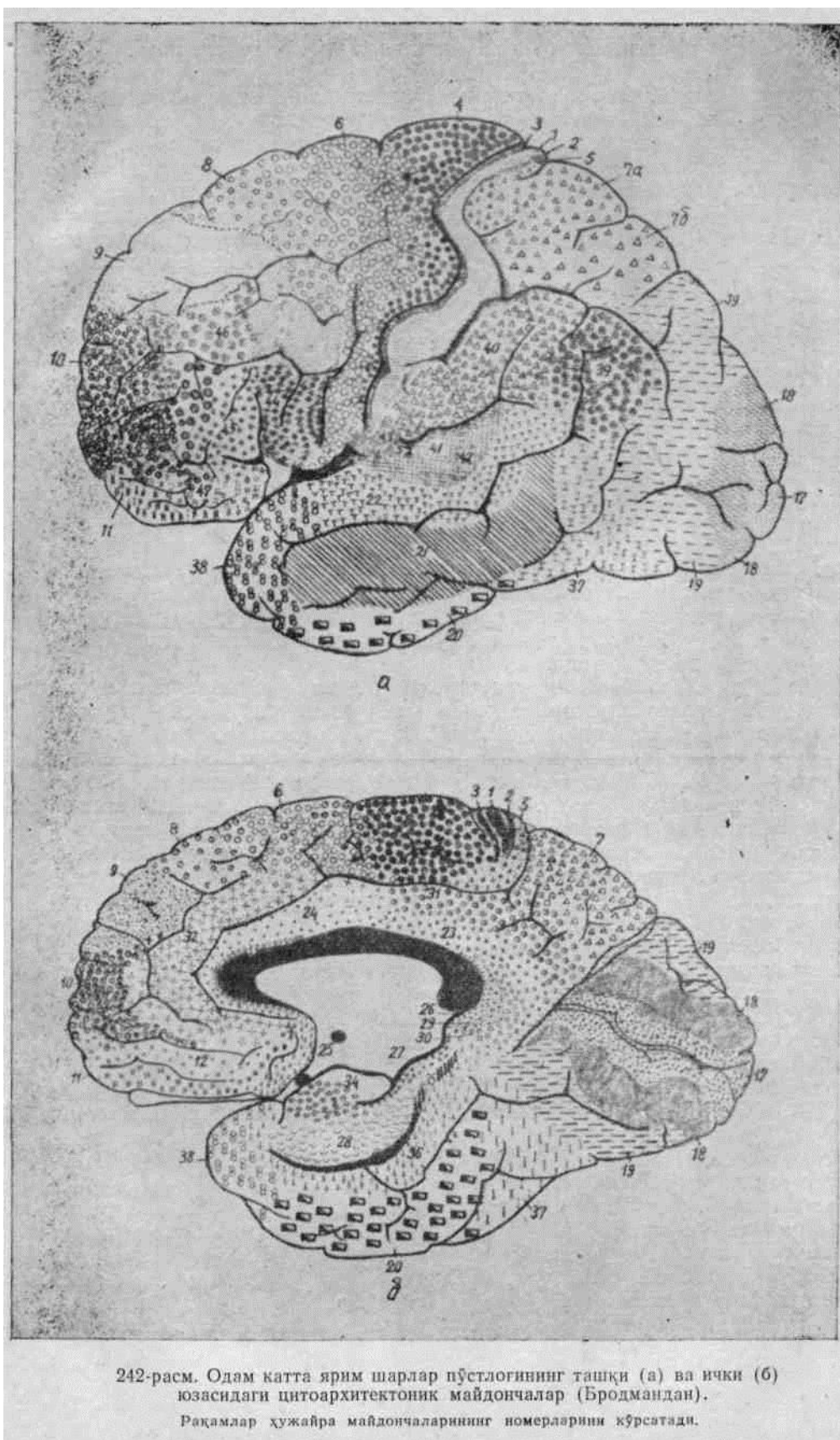
сатади. Ярим шарлар пўстлоғининг бир ёки турли зоналаридаги ҳар хил нейронларни ўзаро боғлайдиган хужайралар учинчи гурппага киради. Улар контакт ёки оралик нейронлар, деб аталади. Майда ва ўртача пирамидал нейронлар билан дугсимон хужайралар шу жумладандир.

Катта ярим шарлар пўстлоғи олти қават хужайралардан тузилиши билан бирга нерв толаларининг структураси ҳам мураккаб. Ярим шарлар пўстлоғида унинг турли қисмларини бирлаштирувчи горизонтал толалар ва кул ранг моддани оқ моддага боғловчи радиал толалар бор. Нерв толалари ҳам 6 қават бўлиб ётади. Уларнинг структураси ва ўзаро муносабатлари хужайра қаватларининг структурасидан ҳам мураккаброқ ва ўзгарувчандир.

Ярим шарлар пўстлоғи хужайра структурасининг юқорида келтирилган тасвири бир қадар схематик тасвирдир, чунки пўстлокнинг турли соҳаларида қаватларнинг ривожланиш даражаси анчагина тафовут қилади.

Катта ярим шарлар пўстлоғи хужайралар таркиби ва тузилиш хусусиятларига қараб, *пўстлок майдончалари* деган бир қанча участкаларга бўлинади. Одамда 52 хужайра майдончасини тасвир этган Бродманнинг цитоархитектоник картаси халқаро микёсда кенг эътироф этилади '(242расм). Хужайра майдончаларининг батафсилроқ классификациясини СССР Медицина фанлари академиясининг Мия институти таклиф этган.





## Катта ярим шарлар пўстлоғидаги электр ҳодисалари

Катта ярим шарлар пўстлоғининг юзасига ёки бош терисига иккита электрод қўйиб, усилителга (кучайтиргичга) уланса, электр потенциалларининг шакли, амплитудаси ва частотаси турлича бўлган узлуксиз тебранишларини қайд қилса бўлади. Бу тебранишлар ёзуви *электроэнцефалограмма* деб, текшириш методининг ўзи эса *электроэнцефалография* (encephalon — мия сўзидан) деб аталади. Электроэнцефалограммани В. В. Правдич-Неминский 1913 йилда торли гальванометр ёрдамида биринчи марта ҳайвонларда қайд қилган. Кейинчалик Г. Бергер электрон усилитель техникасини татбиқ этиб, одамнинг шикастланмаган бош териси орқали электроэнцефалограмма олиш мумкинлигини кўрсатиб берди. Бу метод ўша вақтдан буён экспериментал ва клиник тадқиқотларда кенг расм бўлди.

Электроэнцефалограммани ажратиб олишнинг иккита методи: *биполяр* ва *монополяр* усуллари бор. Биполяр методда катта ярим шарлар пўстлоғига ёки бош терисининг тегишли бўлакларига ажратувчи иккита электрод қўйилади. Бу ҳолда ярим шарлар пўстлоғининг электродлар остидаги қисмлари ўртасида электр потенциаллари айирмасининг тебранишларини электроэнцефалограф деган асбоб қайд қилади.

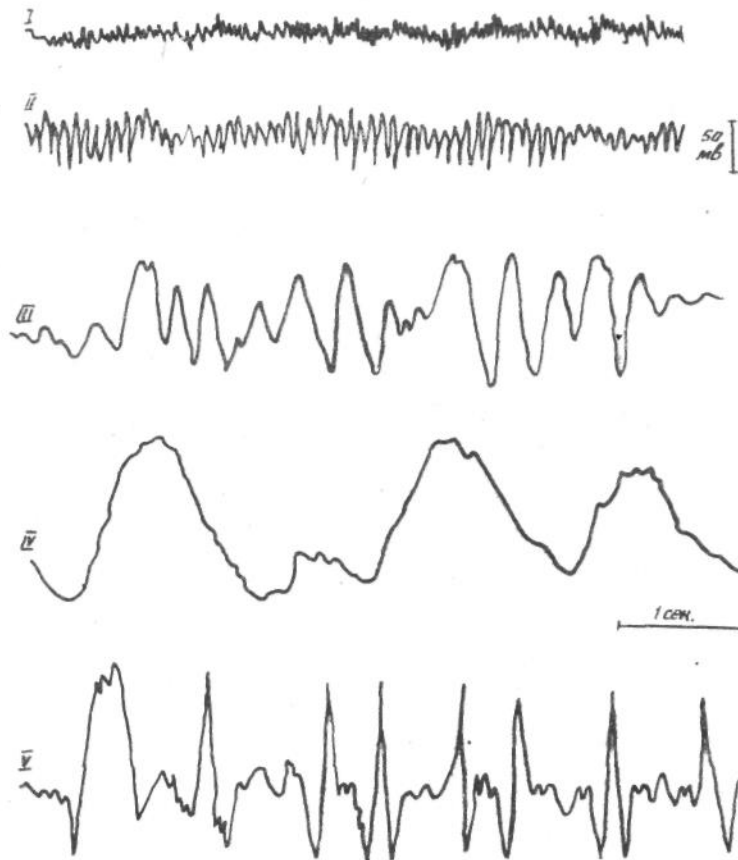
Монополяр методда бир электрод (*актив электрод*) пўстлоқ соҳасига қўйилади, (иккинчи (*индиффгрент*) электрод одам кулоғининг юмшоғига ёки ҳайвоннинг бурун суягига жойлаштирилади. Бу усулда актив электрод остидаги потенциалларнинг тебранишлари қайд қилинади. Одам бош терисидан ажратиб олинadиган потенциаллар амплитудаси 5—10 дан 200—300 мкв гача, частотаси секундига 0,5 дан 70 тебранишгача ва ундан ортиқ бўлади.

Ярим шарлар пўстлоғи ва пўстлоқ остидаги тузилмаларнинг турли қисмларида электр потенциалларининг тебранишлари ўртасидаги ўзаро муносабатлар электроэнцефалография методи билан ўрганилади. Бу-нинг учун кўп каналли электроэнцефалографлар ишлатилади, бу асбоб-лар миянинг 4 дан 32 тагача нуктасидаги электр активлигини бир йўла қайд қилишга имкон беради. М. Н. Ливанов ва В. М. Ананьев таклиф этган *электроэнцефалоскопия* методикаси бу жиҳатдан янада катта имкониятлар очиб беради. Улар ясаган асбоб — электроэнцефалоскоп ярим шарлар пўстлоғининг 50 та ва ҳатто 100 та бўлагидаги электр активлигини ёриб ва равшанлигини узлуксиз ўзгартириб турадиган нукталар шаклида қайд қилади. Шу нукталарнинг ҳаммасидаги потенциал-лар тебраниши ўртасида мавжуд муносабатларни анализ қилиш учун электрон-ҳисоблаш машиналаридан фойдаланилади.

**Электроэнцефалограмма ритмлари.** Электр тебранишларининг час-тотаси, амплитудаси ва физиологик характеристикалари жиҳатидан электроэнцефалограммада тўртта асосий тип тафовут қилинади (243-расм).

*Альфа-ритм* потенциалнинг деярли синусоидал шаклдаги, секундига 8—13 частотали, 50 мкв гача амплитудали ритмик тебранишларидан иборат. Текширилаётган киши жисмоний ва ақлий тинчлик шароитида — ётиб ёки кулай креслода ўтириб, мускулларни бўшаштирган ва кўзлари-ни юмган ҳолда ташқаридан таъсир олмаётган бўлса, альфа-ритм рўй-рост сезилади. Аксари тадқиқотчиларнинг фикрича, ярим шарлар пўст-лоғининг альфа-ритм кўпроқ доимийлиги билан таърифланадиган ва амплитудаси каттароқ бўладиган иккита соҳаси бор: шулардан бири энса бўлагида, иккинчиси тепа бўлакда. *Энса бўлагидаги альфа-ритм* ярим шарлар пўстлоғининг кўрув зонасида вужудга келади; қоида ўла-роқ, кўрларда бўлмайди ёки сустрелинади. *Тепа бўлакдаги альфа-ритм* Роланд ритми деб аталади, чунки у проприорецептив (ҳаракат) анализаторнинг мия пўстлоғидаги учини ўз ичига олган Ро-ланд соҳасининг активлигига боғлиқ.

Одамдаги альфа-ритмга ўхшайдиган тебранишлар шунга ўхшаш шароитда лаборатория ҳайвонларида ҳам қайд қилинади ва альфа-симон ритмлар деб



аталади.

243-расм. Электроэнцефалограмманинг асосий ритмлари схемалаштирилган).

I — бета-ритм; II — альфа-ритм; III — тета-ритм; IV — дельта-ритм; V — тутқанок разрядлари.

*Бета-ритм* секундига 13 дан ортиқ тебранишли ва 20—25 мкв гача амплитудали частоталар билан таърифланади. Бу ритм ярим шарлар пўстлоғининг пешана бўлимларида кўпроқ ва тепа бўлимларида бирмун-ча камроқ сезилади. Ҳар хил таъсиротлар берилганда, айниқса ёруғлик туширилганда, аклий ишда, масалан, арифметик масала ечилганда, эмоционал кўзғалишда ва шунга ўхшаш ҳолларда ярим шарлар пўст-лоғининг энса соҳасида альфа-ритм тезда бета-ритм билан алмашинади. Аклий фаолиятда диққат-эътиборга қанча кўпроқ зўр берилса ёки рецепторлар қанча кучлироқ таъсирланса, альфа-ритм шунча тезроқ бета-ритм билан алмашинади. Турли таъсиротлар берилганда Роланд ритми ҳам бета-ритм билан алмашинади, лекин қўл-оёқ ҳаракатланганда вужудга келадиган проприорецептив таъсиротлар бу ритмга айниқса кучли таъсир кўрсатади.

*Тета-ритм* потенциалларнинг секундига 4—8 частотали, 100—150 мкв амплитудали тебранишларидан иборат. Уйку вақтида ва турли патологик шароитда: гипоксияда ва ўртача чуқур наркозда шундай ритм кузатилади.

*Дельта-ритм* потенциалларнинг секундига 0,5—3,5 частотали, 250—300 мкв амплитудали секин тебранишлари билан таърифланади. Чуқур уйку вақтида, чуқур наркозда, гипоксияда ва катта ярим шарлар пўст-лоғидаги турли патологик процессларда дельта-тўлқинлар қайд қилинади.

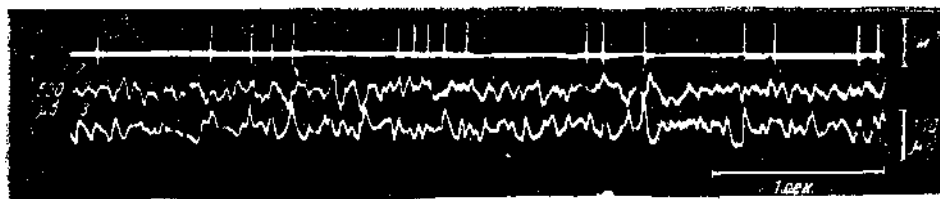
Электроэнцефалограмма тўлқинларининг келиб чиқиш масаласи ҳали тўла ҳал этилгани йўқ. Марказий нерв системасининг бошқа бўлимларидаги хужайралар каби, ярим шарлар пўстлоғининг нейронлари ҳам таъсирланганда ёки уларга бошқа нерв хужайраларидан импульслар келганда ҳаракат потенциалларини вужудга келтира олиши хужайра ичига киритиладиган ёки хужайра сиртга қўйиладиган микроэлектродлар ёрдамида текшириб аниқланди. Катта ярим шарлар пўстлоғидаги кўпгина синапсларда, бундан ташқари, ҳаракат потенциалларидан олдин постсинаптик (кўзғатувчи ва тормозловчи) потенциаллар пайдо бўлади ва улар анча секинроқ ўтади.

Электроэнцефалограмманинг сушт тўлқинлари асинхрон ишлаётган якка нейронлардан кўпчилигидаги ҳаракат потенциалларининг алгебра-ик йиғиндисидан иборат, деб фараз қилинарди. Аммо Э. Эдриан илгари сурган бу фикр ҳозир эътироф этилмай қўйди, чунки якка нейронлар-нинг импульс активлиги билан электроэнцефалограмма тўлқинлари ўртасида қандайдир боғланиш йўқлиги исбот этилди (244-расм). Баъзи бир таъсиротларда электр активлигининг бу икки тури бутунлай тарқа-либ кетиши мумкин. Масалан, эфир наркозида ярим шарлар пўстлоғининг хужайралари ҳаракат потенциалларини вужудга келтира олмайдиган бўлиб қолади, айна вақтда электроэнцефалограмма потенциалларининг сушт тебранишлари қайд қилинаверади ва кучайиб қолади.

Аксари тадқиқотчиларнинг фикрича, электроэнцефалограмма тўлқинларининг келиб чиқиши постсинаптик потенциалларнинг алгебраик йиғиндисига боғлиқ. Катта ярим шарлар пўстлоғига марказий нерв системасининг бошқа бўлимларидан импульслар келишига қараб, постсинаптик потенциалларнинг йиғинди натижалари ҳар хил бўлади.

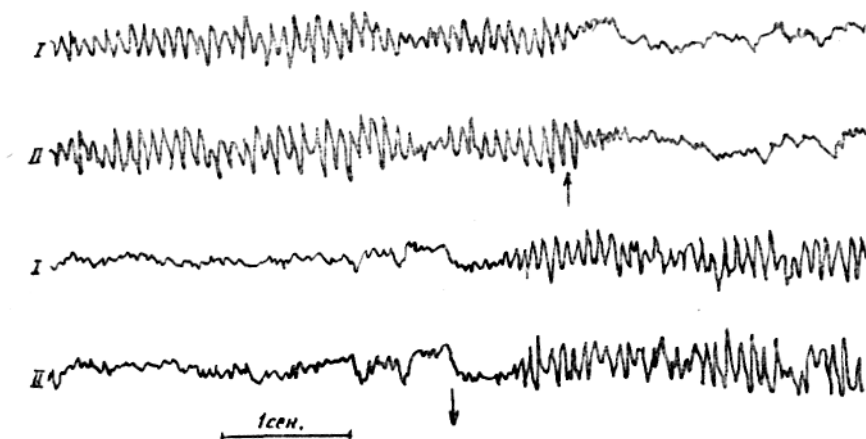
Катта ярим шарлар пўстлоғидаги ва хужайраларининг катта группаси синхрон кўзгалганда постсинаптик потенциалларнинг қўшилиши (йиғилиши) натижасида ажратиб олувчи электродларда электроэнцефалограмманинг юксак амплитудали, сушт, альфасимон ёки дельтасимон тўлқинлари қайд қилинади. Катта ярим шарлар пўстлоғига афферент импульслар камроқ келганда (одам кўзини юмганда, тинч ва қоронғи-латилган бинода турганда), шунингдек уйку ва наркоз вақтида шундай ҳолат кузатилади. Ярим шарлар пўстлоғига афферент импульслар келиб турса, электрод остидаги турли хужайраларда постсинаптик потенциал-лар бир вақтда вужудга келмай, электроэнцефалограммада потенциалларнинг бета-ритм типидagi паст амплитудали тез-тез тебранишлари қайд қилинади. Уйкудан уйғониш вақтида ва тийракликда электроэнцефалограмма шундай ўзгаради. Мия стволининг ретикуляр формациясига таъсир этилганда электроэнцефалограммада сушт ритм-лар тез ритмларга айланади. Бу ҳодиса *десинхронизация* ёки *актива-ция реакцияси* деб аталади (Г. Жаспер). Одам кўзини очганда альфа-ритмнинг бета-ритм билан алмашилиши активация реакциясининг ву-жудга келиш мисолларидан биридир (244-расм, А).

Ярим шарлар пўстлоғини тилиш тажрибалари электроэнцефало-грамма ритмларининг вужудга келиши ва давом этишида афферент импульсациянинг етакчи роль ўйнашдан гувоҳлик беради. Ярим шарлар пўстлоғининг кичик бир қисмига пўстлоқ остидаги ядролардан ке-лувчи барча нерв толалари қирқиб қўйилса-ю, шу қисмнинг томирлар билан боғланиши сақлаб қолинса (ярим шарлар пўстлоғининг яккалан-



**244-расм.** Мушук мия пўстлоғидаги айрим нейроннинг импульс активлиги (микроэлектрод билан ажратиб олишда) (1) ва мия пўстлоғининг ичкарисидан (2) ҳамда юзасидан (3) ажратиб олинган электроэнцефалограмманинг бир йўла ёзуви (В. Б. Головчинскийдан),

ган «хошияси» препарати), шу қисмдаги электр активлиги батамом тўхтади. Аммо шу қисмга электр токи билан бевосита таъсир этилса, унда потенциалларнинг секин-аста сўнувчи тебранишлари серияси яна пайдо бўлади.



244-расм А. Кўз очилганда (юкорига қараган стрелка) мия пўстлоғи энса соҳасидан олинган электроэнцефалограммининг ўзгаришлари альфа-ритмдан бета-ритмга ўтишни кўрсатади. Кўз юмилганда альфа-ритмнинг тикланиши (пастга қараган стрелка).

**Катта ярим шарлар пўстлоғига таъсир этишнинг баъзи турларида электроэнцефалограмма ритмларининг ўзгаришлари**

**Юзага чиқарилган потенциаллар.** Тажрибада ҳар қандай рецептив майдоннинг рецепторларига таъсир этилганда ёки эфферент нерв толалари бевосита таъсирланганда электроэнцефалограммада характерли *юзага чиқарилган потенциаллар* бирламчи ёки иккиламчи жавоблар шаклида пайдо бўлади (225-расм, А).

Катта ярим шарлар пўстлоғининг турли бўлимларидан ажратиб олишда қайд қилинадиган бирламчи жавобларни анализ қилиш шундай хулосага олиб келди: биринчи — мусбат тебраниш ярим шарлар пўст-лоғининг I—IV қаватларидаги пирамидал хужайраларнинг кўзғолиши-га боғлиқ; иккинчи — манфий тебраниш ярим шарлар пўстлоғидаги I—II қаватларнинг кўзғолишини акс эттиради, бу, эҳтимол, I—II қаватлардаги апикал (уч томондаги) дендритларнинг синхрон деполяризациясига боғлиқ бўлса керак.

Юзага чиқарилган потенциалларни қайд қилиш методикаси анализаторларнинг мия пўстлоғидаги вакиллик карталарини тузишда, мия-нинг турли бўлимлари ўртасидаги боғланишни аниқлашда, ҳар хил системаларнинг ўзаро таъсирини ўрганишда ва фармакологик препаратларнинг таъсирини текширишда кенг қўлланилади.

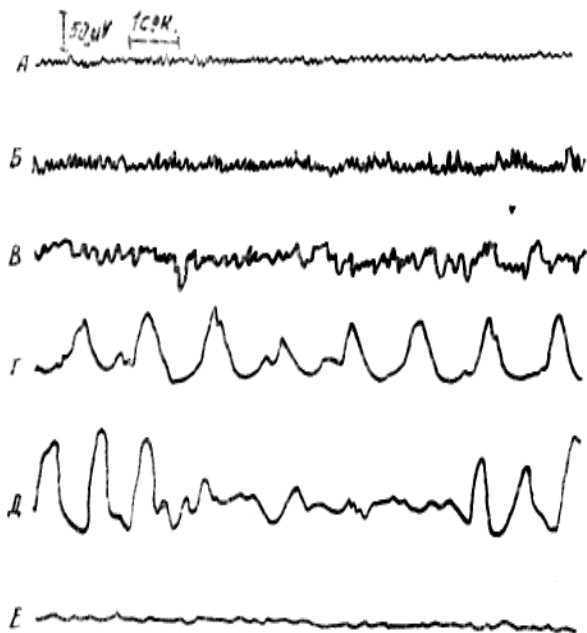
Наркоз. Наркозда электроэнцефалограмма

характерли равишда ўзгаради. Бу ўзгаришлар бериладиган наркотик модданинг турига қараб фарқ қилади. Эфир буглари нафасга олинганда ярим шарлар пўстлоғидаги ритмлар анча тезлашади — бета-ритм пайдо бўлади. Ҳаракат ва нуткнинг кўзғолиши наркознинг шу фазасига тўғрикелади. Наркоз чуқурлашган сайин бета-ритм тета-ритм билан алмашинади. Тета-тўлқинлар тез орада дельта-тўлқинлар

Пировард натижада, эфир буглари таъсир этав ерганда электр активлиги батамом сусаяди (245-расм). Наркоз-дан чиқиш даврида электроэнцефалограмма тескари тартибда ўзгаради. Барбитуратлар билан юзага чиқариладиган нар

245-расм. Эфир наркозида электроэнцефалограммининг ўзгариши

А — наркоздан илгари; б — наркознинг бошланғич стадияси .в-чуқур наркоз-тета тўлқинлар купрок булади. Г- чуқур наркоз — юкори амплитудали бета тўлқинлар стадияси . Д-наркознинг янада чуқурлашуви-сукут даврлврнинг майдонга келиши. Е-Наркознинг агонал стадияси- электив активлиги батамом сусайган



Стадияси — электр активлигининг батамом сусайиши. Ишпи чиради. Сиупдша 14—16 частотали, юксак амплитудали (150 — мкв гача) ритмик тебранишлар авжга чиқади. Булар барбитурат дуглари деб аталади. Наркоз янада чуқурлашганда барбитурат дуглари йўқолиб, ўр-нига тета-тўлқинлар, сўнгра эса дельта-тўлқинлар вужудга келади; тўлқинлар орали-ғида ярим шарлар пўстлоғининг сукут интерваллари ошади.

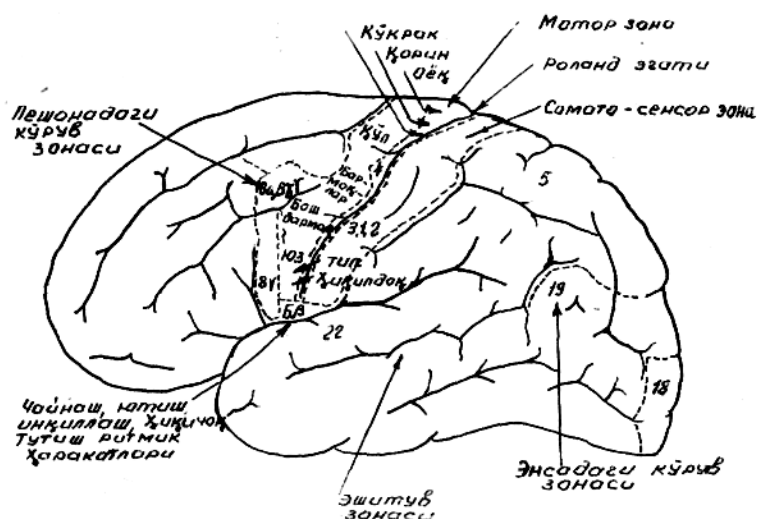
Наркозда катта ярим шарлар пўстлоғининг ҳолатини электроэнцефалография ме-тоди билан контроль қилиш хирургия клиникасида катта амалий аҳамиятга эга бўлиб, наркотик модда беришни бошқаришга ва наркозни зарур даражада чуқур сақлашга имкон беради.

**Гипоксия.** Нафас олишнинг тўхташи ёки соф азотни нафасга олиш сабабли келиб чиқадиган гипоксияда ҳам электроэнцефалограмма характерли равишда ўзгаради. Гипоксиянинг дастлабки даврида альфа-ритм ўрнига секундига 15—40 тебранишлар частотасига эга бўлган бета-ритм пайдо бўлади. Бета-ритм сўнгра дельта-тўлқинлар билан алмашинади. Одамда дельта-тўлқинларнинг пайдо бўлиши эс-хушнинг йўқолиши билан бир вақтга тўғри келади. Гипоксия давом этаверса, ярим шарлар лўстлоғидаги электр активлигининг қайд қилиниши тўхтаб қолади. Борди-ю, шу пайт яна кислород берилса, электроэнцефалограмма тескари тартибда ўзгаради.

**Тутқанок тутиши.** Тириштирувчи моддаларнинг таъсир этиши ёки ярим шарлар пўстлоғида ёхуд пўстлоқ остидаги тузилмаларда патологик очаг, масалан, ямок, ўсма ва шунга ўхшашлар мавжудлиги сабабли тутқанок (эпилепсия) тутганда электроэнцефалограмма типик равишда ўзгаради. Бунда электроэнцефалограмманинг характерли ўзгаришлари шундан иборатки, пича вақт давом этадиган юксак амплитудали чўққи ва ундан кейин кичик амплитудали ва узоқ давом этадиган суст тўлқиндан иборат комплекслар пайдо бўлади. Юксак амплитудали якка тебранишлар — тутқанок чўққи-лари камроқ кузатилади (243-расм, Уга қаралсин). Тутқанок чўққилари кўпинча скелет мускулларининг тириштируви билан давом этади.

### **Катта ярим шарлар пўстлоғининг сенсор зоналари**

Катта ярим шарлар пўстлоғига организмнинг барча рецепторларидан афферент импульслар келиб туради. Бу импульсларни ярим шарлар пўстлоғига бевосита узатадиган станция таламус ядролари ва унга та-қалиб турган тузилмалардир (ҳидлов рецепторларидан келувчи импульс-лар бундан мустасно). Афферент йўлларнинг учинчи нейронлари (541 - бет) шу станцияда ётади. Ярим шарлар пўстлоғининг асосан аф-ферент импульслар келадиган қисмларини И. П. Павлов анализаторлар-нинг марказий бўлимлари деб атади. Кўпгина *анализаторларнинг*, масалан, тери, бўғим-мускул (кинестетик), висцерал анализаторларнинг марказий бўлимлари, бошқача айтганда, *мия пўстлоғидаги вакиллиги* фазода бир-бирига мос келади ва қисман бир-бирини қоплайди. Ана-лизаторларнинг марказий бўлимлари жойлашган пўстлоқ соҳаларини катта ярим шарлар *пўстлоғининг сенсор зоналари* деб аташ расм бўлган (246-расм). Бу зоналар периферик рецептор майдонларнинг ярим шар-лар пўстлоғидаги проекциясидан иборат.



246-расм. Одам катта ярим шарлари пўстлоғидаги баъзи сенсор ва мотор зоналарнинг жойлашуви (схемалаштирилган).

### Соматик ва висцерал сезувчанликнинг ярим шарлардаги вакиллиги.

Ҳар бир ярим шарда *соматик* (тери ва бўғим-мускул) ва *висцерал* сезув-чанлик вакиллигининг икки зонаси бор, бу зоналар шартли равишда ярим шарлар пўстлоғининг I ва II соматосенсор зоналари деб аталади. Ярим шарлар пўстлоғининг *биринчи соматосенсор зонаси* орқадаги мар-казий пуштада бўлиб, иккинчи зонага қараганда каттароқ. Гавданинг қарама-қарши томонидаги тери (тактил ва температура), бўғим-мускул ва висцерал рецепторлар оладиган ахборотни етказиб берувчи таламус-нинг орқадаги вентрал ядросидан афферент импульслар биринчи сомато-сенсор зонага киради.

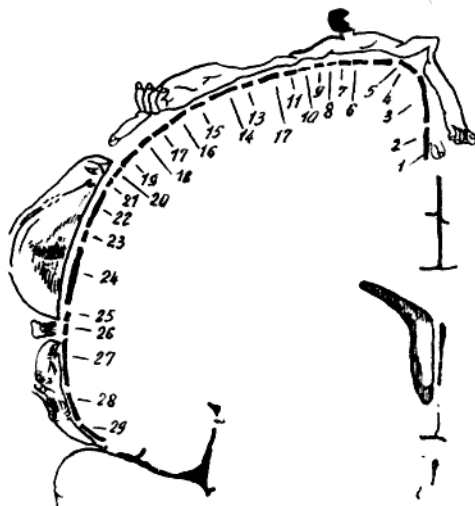
Одам гавдаси турли қисмларининг проекциялари шу зонада қандай жойлашганлиги 247-расмда кўрсатилган. Қўл панжаси рецепторлари, овоз аппарати ва юзнинг мия пўстлоғидаги вакиллиги каттароқ майдон-ни, тана, сон ва болдирнинг вакиллиги эса кичикроқ майдонни эгалла-ши расмдан кўриниб турибди.

Мия пўстлоғидаги проекция майдоний бирон рецептор майдондантаъ-сиротларни қабул қилишда қатнашувчи пўстлоқ нерв хужайраларининг сонига боғлиқ. Пўстлоқда нерв хужайралари қанча кўп бўлса, перифе-рик таъсиротлар анализи ўшанча кўпроқ дифференциалланади. Висце-рал афферент системалар (ҳазм йўли, чиқариш аппарати, юрактомир-

лар системаси) рецепторларининг мия пўстлоғидаги проекциялари гавданинг тегишли қисмларидаги тери рецепторларининг вакиллиги соҳасида жойлашган.

Иккинчи соматосенсор зона Роланд эгатининг остида бўлиб,, Сильвий эгатининг юқори чекка-сига ёйилади; бу зонага ҳам аф-ферент импульслар таламуснинг орқадаги вентрал ядросидан ке-лади.

**Кўрув рецепциясининг вакил-лиги.** Кўрув анализаторининг мия пўстлоғидаги учлари (кўрув зо-налари деб аталади) иккала ярим шардаги энса бўлаклари-нинг ички юзасида —



пих эгат ва

247-расм. Одам гавдасидаги турли лашган. "Кўрув зоналари кўз тўғқисмлар проекцияларининг катта ярим

1-жинсий органлар; 2-бармоқлар; 3 – оёқ-товон 4 — болдир; 5 — сон; 6 — тана; 7 — бўйин; в — бош; 9 — елка; 10 — тирсак бўғими; 11 — тирсак; 12 — билак; 13 — кафт усти; 14 — қўл панжаси; 15 — қўл жимжилоғи; 16 — номсиз бармоқ; 17 — ўрта бармоқ; 18 — ишора бармоқ; 19 — бош бармоқ 20-кўз; 21 — бурун; 22 — юз (бет); 23 — юқори лаб; 24- тишлар; 25 - пастки лаб;

26 - тишлар, милклар ва жағ; 27 — тил; 28 — ҳалқум (ютқин); 29 — ички органлар.

Гавда қисмларининг катталиги сенсор вакиллик катталигига мос келади.

шарлар пўстлоғидаги соматосенсор зона- пардасининг проекциясидан ибодда жойлашуви (у. пенфилд билан рас- рат. бу соҳага афферент им- муссендаи). пульслар кўрув йўлининг учинчи

нвийронлари (543-бет) жойлашган

тиоэосишш то-иа ттаптсчг ир.

тэшқи тиззэсимон тэналардан кв-

лзди

"

~

эшитув рецепциясининг вя-

; ,,,,,,, й.пит,,п аиипочатппн

киллиги. гшштув анэлизатори-

ри лаб; ншг мия пўстлогидэги учлэпи > > г

биринчи чэккэ пуштэсида вэ

гавда қисмларининг катталиги сенсор вакил- гпг гткнинг иппяпянг оягея ппш

лик катталигига мос келадн. а ешльнинг кундаланг чакка пуш-

тасида жойлашган. афферент им-пульслар бу зонага нчкн тиззасимон таналарнинг хужайраларидан (эшитув йўлининг учинчи нейронлари) келади ва ички қулоқ чиғано-ғининг эшитув рецепторларидан ахборот ташиб туради. ҳар хил ба-ландликдаги тонлар эшитилганда чиғаноқ рецепторларида вужудга келувчи импульслар эшитув зонасидаги хужайраларнинг турли груп-паларига келади.

Таъм билиш рецепциясининг вакиллиги. Таъм билиш анализатори-нинг мия пўстлоғидаги учлари, Пенфилднинг маълумотларига қараган-да, одамнинг чакка бўлагиди. Сильвий эгати билан циркуляр эгат яки-нида, мия пўстлогининг таъсирланиб сўлак ажраттирадиган қисмига ёнма-ён жойлашган. Афферент импульслар таъм билиш зонасига тала-муснинг орқадаги пастки ядросидан келади.

Ҳид билув рецепциясининг вакиллиги. Ҳид сезувчанликнинг йўлла-ри кўрув дўмбоқларининг ядролари орқали ўтмайдиган ягона афферент йўллардир. Уларнинг биринчи нейронлари — ҳид билув хужайралари бу-рун шиллиқ пардасида, иккинчи нейронлари эса ҳид билув пиёзида жойлашган.



Иккинчи нейронларнинг ўсиқлари ҳид билув трактини ҳосил қила-ди, бу тракт ноксимон бўлакнинг олдинги қисмидаги хужайраларга етиб

•лади (А. Бродал), ҳид билув анализаторининг мия пўстлоғидаги уч» шу ерда бўлади.

**Одам мия пўстлоғидаги сенсор зоналарни таъсирлаш ва емириш эффектлари.** Одам мия пўстлоғидаги сенсор зоналарнинг локализацияси асосан мия операциялари вақтида пўстлокнинг турли нукталари-га электр токи билан таъсир этиб ўрганилган. Операциялар маҳаллий анестезия билан қилинган учун, қандай сезгилар келиб чиқаётганини бемор аниқ айтиб тура олади. Пенфилд ва бошқаларнинг ўтказган му-камал текширишлари бу сезгиларнинг ҳамиша элементар характерда бўлишини кўрсатади. Масалан, одамнинг кўрув зонаси таъсирланганда ёруғлик, қоронғулик ва турли рангларнинг сезгилари келиб чиқади. Бу соҳа таъсирланганда ҳеч қандай мураккаб кўрув галлюцинациялари кузатилмайди. Мия пўстлоғининг эшитув зонаси таъсирланганда ҳар хил товушлар сезгиси келиб чиқади, бу товушлар баланд ва паст, қат-тиқ ва секин бўлиши мумкин, аммо электр билан таъсир этишда бемор. ҳеч қачон нутқ товушларини идрок қилмайди. Соматосенсор зона таъсирланганда тегиш, санчйш, эт увишиш сезгилари, баъзан сушт температура ёки оғриқ сезгиси келиб чиқади. Рўй-рост оғриқ сезгилари деярли ҳеч қачон кузатилмайди. Ҳид билув ёки таъм билиш зоналари таъсирланганда ҳар хил ҳид ёки таъм (кўпинча ноҳуш) сезгилари келиб чиқади.

Одам мия пўстлоғининг сенсор зоналари емирилганда гавданинг зарарланиш очагига қарама-қарши томонида сезувчанликнинг шу тури аксари қаттиқ бузилади. Кўрув зоналари икки томонлама зарарланган-да киши кўр бўлади, эшитув зоналари олиб ташланганда эса қулоқ қар бўлиб қолади. Одам миясига қон қуйилганда, ўсма пайдо бўлганда, жароҳатланганда сенсор зоналарнинг функциялари ҳайвонлардагига нисбатан кўпроқ бузилиб, ҳадеганда компенсацияланмайди. И. П. Павлов катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларини олиб ташлаб, итлар устида қилган тажрибаларига асосланиб, ҳар бир анализатор-нинг пўстлокдаги учиди марказий қисм ёки *ядрони* ва *тарқоқ элемент-ларни* ажратиш керак, деб ҳулоса чиқарган эди. Қенг соҳада жойлашган **ва** анализатор ядросидаги каби рецепторлардан импульслар оладиган нерв хужайраларини И. П. Павлов тарқоқ элементлар деб атаган эди. Анализатор ядроси емирилганда функциялар тарқоқ элементлар борли-ги туфайли компенсацияланади. Анализаторларнинг мия пўстлоғидаги учларида нерв хужайралари сенсор зоналарда кўпроқ тўплангани учун бўлса керак, одамда функциялар компенсацияси ҳам камроқ бўлади.

### **Катта ярим шарлар пўстлоғининг ассоциатив зоналари**

Юзага чиқарилган потенциалларни қайд қилиш шуни кўрсатдики, афферент импульслар таламус ядралоридан сенсор зоналаргагина эмас, балки шу билан бир вақтда ёндош соҳаларга ҳам киради. Катта ярим шарлар пўстлоғининг шу соҳалари *ассоциатив зоналар* деб аталади (улар юқорида кўздан кечирилган бирламчи сенсор зоналардан фарқ қилиниб, *иккиламчи сенсор зоналар* деб ҳам аталади).

Ассоциатив зоналар сенсор зоналарнинг чеккаси бўйлаб жойлаша-ди ва улардан ҳамма томонга 1—5 см чамасида ёйилади.

Ассоциатив зоналардаги хужайраларнинг муҳим хусусияти шуки, улар турли рецепторларнинг периферик таъсиротларига реакция кўрса- -та олади. Масалан, мушукнинг иккиламчи эшитув зонасида шундай қисмлар топилганки, уларда товуш таъсир этгандагина эмас, ёруғлик таъсир этганда ёки терига электр токи таъсир этганда ҳам юзага чиқа-рилган потенциаллар пайдо бўлади. Ҳар хил рецептор системаларидан импульс олиб келувчи афферент йўллар иккиламчи сенсор зоналарнинг

пўстлокдаги хужайраларида конвергенцияланиши шундан гувоҳлик беради.

Ассоциатив зоналарни олиб ташлаш натижасида сезувчанликнинг шу тури йўқолмайди, лекин айнаи вақтда кўпинча таъсиротнинг аҳамия-тини тўғри баҳолаш қобиляти бузилади. Масалан, одамда иккиламчи кўрув зонаси ҳисобланадиган 18-ва 19-майдонлар (Бродман

бўйича) емирилганда бемор ҳеч қачон кўр бўлиб қолмайди, аммо кўрган нарса-сини баҳолаш қобилиятидан маҳрум бўлиб қолади. Шу жумладан, бемор ўқиётганда сўзларнинг маъносига тушунмайди.

Ярим шарлар пўстлоғининг чакка соҳасидаги иккиламчи эшитув зонаси емирилса, бемор кўпинча эшитган сўзларининг маъносини ту-шунмайдиган бўлиб қолади.

Бу фактларнинг ҳаммаси шуни кўрсатадики, катта ярим шарлар пўстлоғида таъсиротларни анализ ва синтез қилиш процессларида ассо-циатив зоналар муҳим роль ўйнайди. Эволюцион тараққиёт процессида катта ярим шарлар пўстлоғидаги ассоциатив зоналарнинг эгаллаган майдони тобора ортиб борганлиги ва одамда энг катта микдорга етган-лиги ҳам шундан гувоҳлик беради.

Одамда ассоциатив зоналарнинг сенсор зоналардан фарқ қилади-ган муҳим хусусияти шуки, улар емирилганда муайян функциялар фа-кат қисқа вақт бузилади. Ярим шарлар пўстлоғининг қолган қисмлари кейинчалик емирилган ассоциатив зоналар функциясини ўз зиммасига олади ва шикастланиш компенсацияланади.

### **Катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зоналари**

Юқорида кўрсатилганидек (549-бет), катта ярим шарлар пўстлоғи-да марказий нерв системасининг пастроқдаги бўлимларига — пўстлоқ остидаги ядроларга, мия стволига, орқа мияга аксони борадиган нерв хужайралари мавжуд. Бу нейронларнинг кўпчилик қисми олдинги мар-казий пуштада, Роланд эгатидан олдинда тўпланган. Бу соҳа *мотор зона* деб аталди. Ана шу зонани ҳосил қилган хужайраларнинг харак-терли хусусияти шуки, Бецнинг гигант пирамидал хужайралари бор, бу хужайраларнинг узун ўсиқлари пирамидал йўл таркибида орқа мия-нинг оралик ва ҳаракатлантирувчи нейронларига етиб боради.

Одамда мотор зонанинг фазода жойлашуви 246 ва 248-расмларда кўрсатилган. *Ҳаракатлантирувчи нуқталар* (яъни ярим шарлар пўстло-ғининг таъсирланиб, муайян мускулларни ҳаракатга келтирадиган нуқ-талари) пўстлоққа бир текис жойлашмаганлиги расмдан кўриниб туриб-ди. Бу нуқталарнинг олдинги марказий пуштада жойлашиши сенсор вакилликнинг орқадаги марказий пуштада жойлашишига мос келади (247-расм).

Оёқнинг ҳаракат нуқталари бошқа ҳамма нуқталардан юқори-да; бу нуқталардан пастда тана мускулларини ҳаракатлантирувчи нуқ-талар, улардан пастроқда қўлни ҳаракатлантирувчи нуқталар, ҳаммадан пастда эса бош мускулларини ҳаракатлантирувчи нуқталар жойлаш-ган. Тушувчи ҳаракатлантирувчи йўллар кесишгани учун юқорида айтил-ган ҳамма нуқталарнинг таъсирланиши гавданинг қарама-қарши томо-нидаги мускулларни қисқартиради.

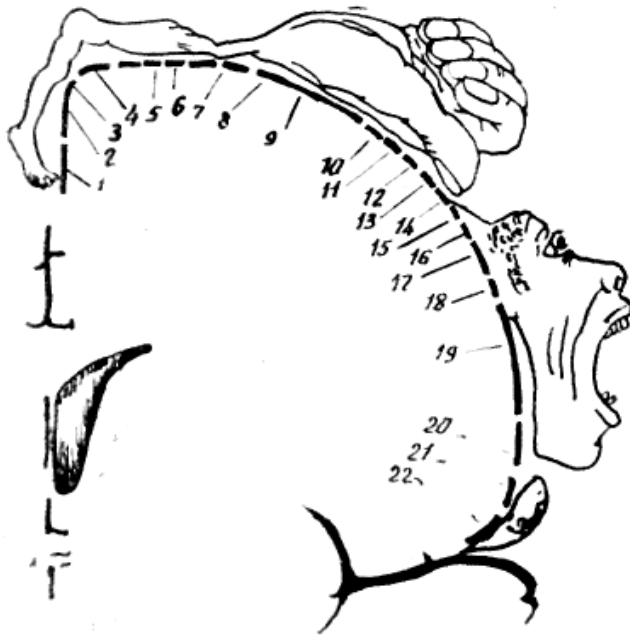
Сенсор зона каби, мотор зонада ҳам қўл панжаси, юз, лаб, тил мускулларининг вакиллиги кўпроқ майдонни, тана ва оёқ мускуллари-нинг вакиллиги эса камроқ майдонни эгаллайди. Гавданинг шу қисми-даги ҳаракатларнинг аниқ ва нозик бошқарилиши катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонасидаги ҳаракатлантирувчи нуқталарнинг эгал-лаган майдонига мос келади.

Одам катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонасига қўл бармоқ-ларини ҳаракатлантирувчи нуқта соҳасидан электр токи билан таъсир этилса, бир қанча ҳолларда айрим мускуллар ва ҳатто айрим мотор бирликлар қисқаради. Бунга қарама-қарши ўлароқ, ҳамма мускуллар-ни ҳаракатлантирувчи нуқталар таъсирланса", 30—50 синергист мускул бир йўла қисқаради.

Олдинги ва орқадаги марказий пушталарни ажратиб турадиган Роланд эгати мотор зона билан сенсор зонанинг фақат шартли чегараси ҳисобланади. Гистологик тадқи-қотларнинг кўрсатишича, мотор зонада бир талай сезувчи эле-ментлар бор; худди шунингдек, сенсор хужайрада гигант пирами-дал хужайралар топилади.

Пенфилднинг маълумотлари-га қараганда, одамнинг олдинги марказий пуштасига электр

токи билан таъсир этилганда 25% ҳолларда ҳаракат билан бир қаторда ёки ҳаракат ўрнида сезгилар ке-либ чиқади. Орқадаги марказий пуштага шунга ўхшаш таъсир этилса, 20% ҳолларда сезги ўрни-га ёки сезги билан бир вақтда ҳа-ракат ҳам юзага чиқади. Мотор зона



248-расм. Одам катта ярим шарлар пўстлогининг мотор зонасида ҳаракат нукталарининг жойлашуви

1— бармоқлар; 2 —тўпик; 3 — тизза; 4 — сон; 5 —тана; 6 — елка; 7 — тирсак; 8—кафт усти; 9қўл панжаси; 10 — қўл жимжилоғи; 11 — номсиз бармоқ; 12 - ўрта бармоқ; 13 — ишора бармоқ; 14-бош бармоқ; 15 - бўйин; 16 - қош; 17 — қовоқ ва кўз сокқаси; 18 — юз; 19 — лаблар; 20 — жар; 21 — тил; 22 - ҳиқилдоқ.

билан сенсор зо-нанинг бир-бирини қоплаши одамдан кўра ҳайвонларда кўп-  
248-расм. Одам катта ярим шарлар пўст- Р°Қ кўринади.

логининг мотор зонасида ҳаракат нукта- Ярим шарлар пўстлоғидаги  
ларининг жойлашуви (У. Пенфилд билан шу ИККИ зонанинг функционал  
Расмуссендан). яқинлигини назарда тутиб, ; *свнсомотор зона* дегэн  
Лмгтач йппгаштнпи.

умумии ном оилан оирлэштири-

И. П. Павлов бу зонага >

. Гавда қисмларининг катталиги расмда ҳаракат вакиллигн-личятппи'1 пинг  
мияипнг катталигига мос келади.анализатори) нинг мия пўстлоғи  
даги учи деб қараган эди.

Одам мияси катта ярим шар-лар пўстлогининг мотор зонасига шикаст етказиш

**оқибатлари.** Ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонаси жароҳатланганда ёки шу соҳада қон айланиши бузилганда (масалан, қон қуйилганда) одам гавдасининг қарама-қарши ярмидаги мускуллар тўла ёки қисман фалаж бўлади (*гемиплегия*). Фалаж симптомлари жуда секинлик билан йўқолиб, ҳара-катлар тикланади. Одам мия пўстлоғининг мотор зонаси зарарланганда айрим майда ҳаракатларни, масалан, қўл ёки оёқ бармоқларининг ҳа-ракатларини бажариш кўпроқ қийинлашади. Қўл-оёқ мускулларининг иштирокида юзага чиқадиган мураккаб ҳаракатлар тезроқ тикланади, операцияда зарарланган ярим шарга қарама-қарши томондаги қўл-оёқ-нинг айрим ҳаракатлари эса узоқроқ вақт мобайнида бузилганича қола-ди, бузилганда ҳам кўпроқ бузилади,

**Мотор зонанинг тушувчи йўллари.** Мотор зонадаги пирамидал хужайраларнинг ўсиқларидан бир қисми *кортикоспинал трактни* (518-бет) ҳосил қилади. Тушувчи нерв толаларининг иккинчи қисми, асосан коллатераллари мотор зонадан пўстлоқ остидаги структураларга бориб, икки турли йўлни ҳосил қилади. Улардан баъзилари мотор зона хужайраларини тарғил танага, қизил ядрога, қора субстанцияга боғ-лайди. Варолий кўприги орқали келадиган тушувчи толалар эса мотор зонани мияча билан боғлаб, *понт-церебелляр трактни* ҳосил қилади.

Катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонаси шу йўллар орқали марказий нерв системасининг пастроқдаги бўлимларига импульслар юбориб, организмдаги ҳаракат апаратининг фаолиятини бошқаради.

Катта ярим шарлар пўстлоғидаги мотор зонанинг тушувчи толала-ридан бир қисми, бундан ташқари, ретикуляр формация ва гипоталамус хужайраларига бевосита боради, шу туфайли ҳаракат зонасининг таъ-сирланишига жавобан кўпинча томир реакциялари келиб чиқади.

**Ярим шарлар пўстлоғининг премотор зонаси.** Катта ярим шарлар пўстлоғининг ҳаракат (мотор) зонасидан олдинги томонда премотор зона бор, бу зона Бродман бўйича 6- ва 8-майдонларни эгаллайди (242-расм). Премотор зонада ҳам пирамидал хужайралар жуда кўп. Бу хужайраларнинг ўсиқлари спинал нейронларга ҳам, тарғил танага, думли ядрога, қизил ядрога, қора субстанцияга ва шу кабиларга ҳам боради. Қўзғалишлар шу ердан ретикуло-спинал, текто-спинал, рубро-спинал ва вестибуло-спинал йўллар орқали орқа миянинг оралик ва ҳа-ракатлантирувчи нейронларига киради.

6-майдоннинг айрим қисмларига электр токи билан таъсир этилган-да бош ва тана таъсир этилаётган ярим шарга қарама-қарши томонга ҳаракатланади. Бу ҳаракатлар координацион характерда бўлиб, мус-куллар тонусининг ўзгариши билан давом этади. 6-майдон қисмларидан бирининг таъсирланишига жавобан овқат ютиш ҳаракатлари, нафас олишнинг кескин даражада ўзгариши ва чинқириш ҳодисалари келиб чиқади.

Одам мия пўстлоғининг премотор зонасидаги кичик бўлақлар ней-рохирургия операцияларида олиб ташланса, қўлнинг нозик ҳаракатлари сақлангани ҳолда ҳаракат кўникмалари бузилади.

Катта ярим шарлар пўстлоғидаги премотор зонанинг баъзи қисмлари олиб ташланса, вояга етган соғлом одамга хос бўлмаган рефлекслар ке-либ чиқади. Масалан, мия пўстлоғининг премотор зонасидан қўл ҳара-катларини бошқарувчи бўлаги олиб ташлангач, зўр бериб чангаллаш рефлекси рўй беради: энгилгина тактил таъсирот (кафтга тегиш) натижа-сида ҳаракат келиб чиқади. Бу ҳаракат янги туғилган болаларда пирамидал йўл функционал жиҳатдан етилгунча ўтадиган даврдаги чангаллаш рефлексини эслатади.

Вояга етган кишилар мия пўстлоғининг мотор ёки премотор зона-сида оёқ мускулларининг вакиллиги жойлашган соҳа олиб ташланса, Бабинский рефлекси (518-бет) пайдо бўлади.

**Қўшимча мотор соҳа.** Қўшимча мотор соҳа катта ярим шарларнинг медиал соҳасида бўлиб, диаметри 1—2 см дан ошмайди. Гавданинг ҳам-ма қисмидаги мускуллар вакиллиги шу зонада эканлиги унинг турли қисмларига таъсир этиб кўриб аниқланади.

Қўшимча мотор соҳага таъсир этилганда поза ўзгаради, айнаи вақт-да оёқ ва тананинг икки томонлама ҳаракатлари рўй беради. Кўпинча шу соҳага стимул берилганда ҳар хил вегетатив реакциялар келиб чиқа-ди — қорачиқлар кенглиги ўзгаради, юрак уриши тезлашади ва ҳоказо. Қўшимча мотор зона одам позасини бошқаришда ёрдамчи роль ўйнай-

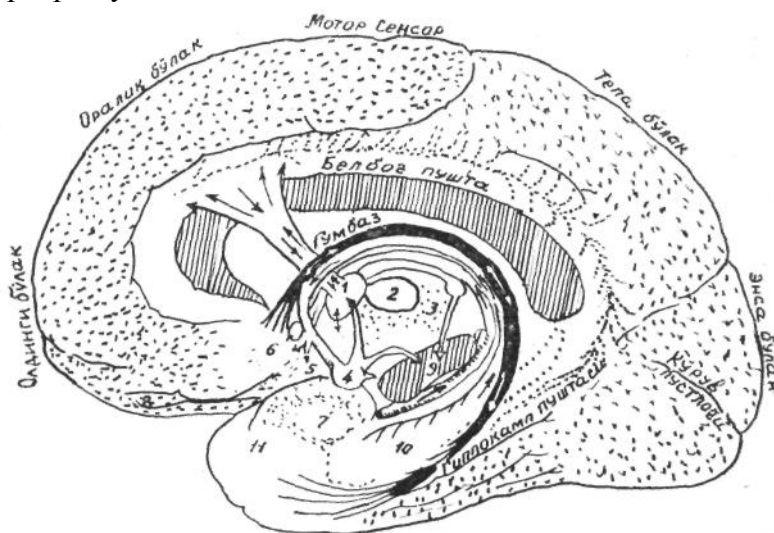
ди, деб фараз қилишади (одам позасини мотор ва премотор зоналар бошқаради).

**Мия пўстлоғининг кўз ҳаракатларини бошқарадиган қисмлари.** 19- ва 8-майдонларнинг турли нуқталарига таъсир этилганда иккала кўзнинг координацияланган ҳаракатлари рўй беради. Ярим шарлар пўстлоғининг энса бўлагидаги 19-майдондан бошланувчи йўллар мия

стволига тўппа-тўғри бориб, кўзнинг қаралаётган нарсага тикилишини таъминлаши кўрсатиб берилди. Энса бўлагидаги 19-майдонга қарама-қарши ўлароқ, пешона бўлагидаги 8-майдон кўзнинг ихтиёрий ҳаракат-ларига алоқадор.

### **Лимбик система функциялари**

Белбоғ пушта (гиппокамп пуштасига ўтади), асли гиппокамп, тишли фасция, гумбаз ва бодомсимон ядро лимбик системага киради (249-расм). Бу тузилмаларниш ҳаммаси ярим шарлар пўстлоғининг



249-расм. Одам миясида пўстлоқ остидаги тузилмаларнинг лимбик система билан асосий боғланишлар схемаси (У. Пенфилддан).

Катта ярим шарнинг ички юзаси кўрсатилган.

1,2,3- таламус ядролари; 4 — мамилляр тана; 5 — гипоталамус; 6 — хидлов пиёзи атрофидаги соҳа; 7— бодомсимон ядро; 8 — хидлов пиёзи; 9— мия стволи; 10 — гиппокамп; 11 — илмоксимон пушта.

тепа, кўрув, чакка, эшитув ва бошқа соҳалари билан кўп томонлама боғланганлигидан, афферент таъсиротларни синтез қилиш процесслари-да лимбик система муҳим роль ўйнайди. Бир қанча экспериментал маъ-лумотлар (таъсир этиб, потенциалларни ажратиб олиш тажрибалари) ва клиник кузатишлар шундан гувоҳлик берадики, ҳайвон ёки одамнинг бирон таъсиротга ижобий ёки салбий муносабатини изҳор қиладиган эмоционал реакцияларида лимбик система ва айниқса гиппокамп бево-сита қатнашади. Бу реакцияларда ретикуляр формация ва бодомсимон ядролар жуда муҳим роль ўйнайди, улар билан гиппокамп ўртасида икки томонлама нерв алоқалари кўп. Юқорида айтилган тузилмалар-нинг ҳаммаси биргалашиб ишлаб, қидириш, жинсий, ҳимояланиш ва бошқа мураккаб биологик реакцияларнинг бошқарилишини таъ-минлайди.

### **Пўстлоқдаги ва пўстлоқ остидаги нерв структураларининг ҳалқасимон ўзаро таъсири**

**Катта ярим шарлар пўстлоғининг сенсор зоналари билан таламус-нинг специфик ядролари ўртасидаги икки томонлама боғланишлар.**

Ярим шарлар пўстлоғининг аксари соҳалари таламуснинг специфик ядроларига икки томонлама — афферент ва эфферент йўллар орқали боғланган. Афферент импульслар кўтарилиб йўллар орқали перифериядан катта ярим шарлар пўстлоғининг сенсор зоналарига киради. Бу зоналарнинг ҳужайралари эса ўз навбатида таламуснинг ўша специ-фик ядроларига тушувчи толалар юборади. Таламус ядролари орқали ярим шарлар

пўстлоғига афферент сигналлар ўтишини ўзгартира ола-диган импульслар шу тушувчи толалар орқали келади. Рецепторлар-нинг таъсирланишига жавобан таламусда юзага чиқарилган потенциал-лар локал совутишда тормозланади, бундай совутиш ярим шарлар пўстлоғининг сенсор зонасидаги тегишли қисмларнинг функционал активлигини йўқотади. Муайян афферент системанинг пўстлоқдаги проекциясини ишламайдиган қилиб қўйиш натижасида ўша проекцияга таламус ядролари орқали кирувчи афферент сигналлар ўтмай қолиши шундан гувоҳлик беради. Катта ярим шарлар пўстлоғининг чекли бир қисми совутилганда бошқа афферент системалардан таламус ядролари орқали сигналлар келиши бузилмайди. Шундай қилиб, катта ярим шар-лар пўстлоғи ўзига келувчи афферент импульсларни гўё филтрлаб, улар-нинг оқимига таъсир этади: Тушувчи, кортико-фугал импульслар тала-муснинг носпецифик ядроларига ҳам, специфик ядроларига ҳам, шунинг-дек тиззасимон таналарга ва узунчоқ миёдаги Голль ҳамда Бурдах ядро-ларига ҳам таъсир эта олишини кўрсатувчи маълумотлар яқинда олин-ди. Катта ярим шарлар пўстлоғи шу туфайли сенсор трактлардан аффе-рент сигналлар ўтишини бошқара олади: шу пайтда муҳимроқ бўлган ахборотни ўтказиши, иккинчи даражали ахборотни ўтказмай туради. «Дикқат-эътиборни ташкил этиш», яъни муайян таъсиротларни идрок қилишга жалб этиш механизмларидан бири шундан иборат бўлса керак.

Ярим шарлар пўстлоғининг хужайралари билан таламус хужайра-лари ўртасида икки томонлама боғланишлар борлигидан ҳалқасимон ўзаро таъсир қарор топади. Таламокортикал ҳалқа орқали импульслар-нинг айланиб юриши (циркуляция) — таъсирот изларини катта ярим шарлар пўстлоғида ушлаб турувчи муҳим механизмлардан бири, деб фарз қилинади. Масалан, катта ярим шарлар пўстлоғининг юзасига қисқа, аммо етарлича кучли стимул берилганда ярим шарлар пўстлоғи билан таламус ўртасида потенциалларнинг паст частотали тебранишлар-и узоқ вақт айланиб юриши кўрсатиб берилди.

Катта ярим шарлар пўстлоғи билан ретикуляр формация ўртасида-ги икки -томонлама боғланишлар. Ярим шарлар пўстлоғи билан миё стволнинг ретикуляр формацияси ўртасида мураккаб ўзаро таъсир мавжуд: ретикуляр формация катта ярим шарлар пўстлоғининг тонуси-ни оширади, катта ярим шарлар пўстлоғи эса ретикуляр формацияга тушувчи — қўзғатувчи ва тормозловчи импульслар юбориб, ретикуляр формациянинг қўзғалувчанлигини ошира ёки камайтира олади. Катта ярим шарлар пўстлоғи ретикуляр структураларга кўпинча тормозловчи таъсир кўрсатади. Ретикуляр формация ярим шарлар пўстлоғига актив-лаштирувчи таъсирини кучайтириб, ярим шарлар пўстлоғининг қарама-қарши — тормозловчи таъсир этадиган механизмини ишга солади, бу механизм кортико-ретикуляр қайтар алоқа воситасида ретикуляр фор-мацияни тормозлаб туради. Миё механизмларининг активлиги шундай ўз-ўзидан бошқарилиш туфайли доимо бир даражада туради.

Ярим шарлар пўстлоғи билан ретикуляр формация ўртасида им-пульсларнинг айланиб юриши туфайли миёнинг тетик ҳолати муттасил бир хилда туради. Фармакологик препаратлар юбориш йўли билан ўша ҳалқасимон ўзаро таъсир бузилганда кўтариловчи — активлаштирувчи таъсирлар тўхтаб, миё наркотик уйқу ҳолатига (625-бет) киради.

## **ҲАРАКАТ РЕАКЦИЯЛАРИНИНГ КАТТА ЯРИМ ШАРЛАР ПЎСТЛОҒИДА КОНТРОЛЬ ҚИЛИНИШИ (КОРТИКАЛ КОНТРОЛЬ)**

Одам ва юксак даражадаги ҳайвонлар бош миёсининг катта ярим шарлар пўстлоғи бутун организмдаги барча ҳаракат актларини бошқариб туради. Вояга етган сут эмизувчи ҳайвонларнинг аксарисида ҳара-катлар (масалан, юриш, югуриш) ярим шарлар пўстлоғининг иштиро-кидан ташқари юзага чиқа олади ва ярим шарлар пўстлоғи олиб ташлангандан кейин сақланиб қолади, маймунларда ва айниқ-са одамда ҳаракатлар катта ярим шарлар пўстлоғининг муқаррар иштирокида юзага чиқади. Функцияларнинг кортикализация феномени шунда намоён бўлади. Одам катта ярим шарлар пўстлоғининг мотор зонаси ҳатто озгина зарарланганда (масалан, тромбозда ёки қон қуйил-ганда) ҳам гавданинг қарама-қарши томонида тўла ҳаракат фалажи ке-либ чиқади.

Ҳаракат актларини катта ярим шарлар пўстлоғи шунинг учун кон-троль қила оладик, пўстлокнинг мотор, премотор, ва- бошқа зоналари-даги нейронлар орқа мияга (унинг оралик ва мотор нейронларига) ҳам, экстракортикоспинал системанинг ядроларига (тарғил тана, қизил ядро, •қора субстанция ва ҳоказо) ҳам эфферент импульслар юборади. Ҳар бир муайян пайтда гавда рецепторлари — кўрув, вестибуляр, бўғим-мускул, тактил (туйиш) рецепторларидан катта ярим шарлар пўстлоғи-га афферент импульслар келиб, бажарилаётган ҳаракатнинг бориши (йўналиши, кучи, амплитудаси ва шунга ўхшашлар) ва унинг натижа-лари ҳақида ахборот етказиб бериши кортикаль контролнинг муқаррар зарур шартидир.

Шундай қилиб, ярим шарлар пўстлоғи билан ҳаракат аппарати ўртасида доиравий ўзаро таъсир мавжуд: ярим шарлар пўстлоғи ҳара-катни юзага чиқарувчи афферент импульсларни юборади ва ҳаракат натижасида келиб чиқадиган қайтар афферент импульсларни олиб туради. Шу тариқа ҳаракат унинг юзага чиқадиган шароитига (ўзгарув-чан шароитга) аниқ мосланади ва ҳаракат реакцияси олинадиган нати-жаларга қараб йўл-йўлакай қайта қурилади.

Катта ярим шарлар пўстлоғи бошқарадиган ҳаракат реакциялари-нинг характерли хусусияти шуки, улар индивидуал ҳаёт тажрибаси натижасида, машқ қилиш процессида вужудга келади.

Муайян ҳаракатлар йиғиндийни кўп марта такрорлаш, яъни машқ қилиш уларнинг автоматлашувига сабаб бўлади, шунта кўра ҳаракат-лар аниқроқ, зарур даражада чакқон, куч ва амплитудаси шу ҳаракат актини бажаришда ҳал қилинадиган вазифага мувофиқ бўлиб қолади. Ортиқча ҳаракатлар машқ қилиш процессида барҳам топади.

Одамнинг юриши, югуриши, тикка туриши ва меҳнат процессида бажарадиган кўп ҳаракатлари автоматлашган ҳаракат актлари ҳисоб-ланади.

### **Одам ҳаракатларини ўрганиш методикаси**

Одам юрганда, югурганда,. сакраганда, шунингдек ишлаб туриб ҳар хил ҳаракат-ларни бажарганда гавданинг айрим қисмлари бир-бирига нисбатан шундай тез сурила-дики, уларни моментал фотография ёки кинематографияни татбиқ этмасдан туриб батафсил кузатиб бўлмайди.

Ҳаракатлар кинога олинганда кетма-кет келувчи кадрлардан ҳар бири гавданинг фақат айрим позасини қайд қилади, бу ҳол бутун ҳаракат актининг қандай ўтишини анализ қилишни қийинлаштиради. Шу сабабли кинематография билан бир қаторда ҳа-ракатларни қайд қилишнинг *циклография* усули ҳам ишлаб чиқилди. Циклографияда ҳаракатдаги (ёки қўл-оёғидан бирини қимирлатаётган) кишининг кетма-кет келувчи поза-лари битта фотографик пластинкада қайд қилинади. Текширилувчи кишига шу мақсад-да хира қора матодан тикилган костюм кийгизилади. Гавдасининг бўғимларга тегишли жойларига ва бошқа баъзи нуқталарига кичкина электр лампочкалар маҳкамлаб қўйи-лади. Текширилаётган кишининг қимирлаши ёки сурилиши фотопластинкада из қолди-ради. Айни вақтда ёниб турган ҳар бир лампочкага пластинкада чизик шаклидаги тегишли ёруғлик траекторияси мос келади.

Гавданинг айрим қисмларидаги ҳаракатлар тезлигини аниқлаш учун фотокамера олдида бир ёки бир неча тешикли айланма диск ўрнатилади. Диск фотокамера объекти-ви олдида бир маромдаги тезлик билан айланиб, лампочкаларнинг ёруғлик траектория-ларини бир-биридан бирдай вақт интервали билан ажралган айрим нуқталарга бўлиб ташлайди.

Циклограммани Н. А. Бернштейн методидида ишлаб чиқиб, одам гавдаси ва айрим қисмларининг фазо ҳамда вақтдаги ҳаракатларини мукамал анализ қилиш мумкин. Бу эса гавда ва айрим қисмларининг ҳақиқий ва нисбий силжишларини аниқлаш би-лан бир қаторда бу силжишларнинг узунасига, шунингдек тикка тушувчи чизиклар бўйича тезлигини ва тезланишини аниқлашга ҳам имкон беради.

Циклография методининг камчилиги шуки, олинадиган маълумотларни ишлаб чиқиш кўп вақт ва меҳнатни талаб қилади. Шу сабабли ҳаракатнинг бутун бир манза-расини берадиган

циклография методи билан бир қаторда юриш ва бошқа ҳаракат актларини ўрганиш учун ҳаракатнинг айрим элементларини (масалан, тизза, тирсак ва бошқа бўғимлардаги бурчак силжишларини; меҳнат ҳаракатларида иш асбобига сарф қилинадиган кучни; қадамнинг узунлигини ҳамда фазаларининг давомийлигини ва шу кабиларни) қайд қиладиган турли методикалар ҳам қўлланилади.

Ҳаракат актини юзага чиқаришда турли мускулларнинг иштирок этишини ўрган-моқ учун уларнинг электр активлиги текширилади, яъни *электромиография* методи қўлланилади. Ажратиб олувчи электродлар шу мақсадда одам терисининг тегишли мускул устидаги қисмига қўйилади. Қўп каналли электромиографлардан фойдаланиб, бир неча мускулнинг электр активлиги бир вақтда қайд қилинади.

## Юриш

Скелет, тана ва қўл-оёқ мускулларининг мураккаб координация-ланган фаолияти туфайли одам Юради. Бу **КООРДИМЦИЯ** б(М2Да СеКИН-аста, бир ёшидан бошлаб вужудга келади ва кейинги тараққиёт про-цессидида автоматлашиб қолади.

Вояга етган одам юрган вақтда оёқларининг кетма-кет қандай ҳаракатланиши 250-расмда кўрсатилган. Одам юрган вақтда навбаг билан гоҳ ўнг оёғига, гоҳ чап оёғига таянади (*бир таянчли давр*). Таянган ўнг оёқ гавдани кўтариб турган пайтда бўш чап оёқ олдинга узатилади. Олдинга узатилган чап оёқ товони ерга теккан вақтда ўнг оёқ ҳали ердан узилмай тана бир неча вақтгача иккала оёққа таяниб туради (*икки таянчли давр*). Сўнгра гавда вазни бутунлай олдиндаги чап оёққа тушади, бу оёқ энди таянч бўлиб қолади. Таянч бўлиб қол-ган чап оёқ товонидан учигача юмалоқланиб, танани олдинга қараб юргизади, айна вақтда ўнг оёқ эса олдинга узатилиб, гавда вазнини ўз зиммасига олиш учун товонини ерга тегизади. Юриш акти айрим ком-понентларининг жуда аниқ такрорланиши билан фарқ қилади, бу ком-понентлардан ҳар бири ўзининг аввалги қадамдаги аниқ копиясидан иборат. Юриш актида одам қўллари ҳам актив қатнашади: ўнг оёқ олдин-га узатилганда ўнг қўл орқага ҳаракатланади, чап қўл эса олдинга узатилади. Чап оёқ олдинга узатилганда эса, аксинча, чап қўл орқага қараб, ўнг қўл олдинга қараб ҳаракатланади. Бошқача айтганда, одам юрганда қўл-оёқлари қарама-қарши йўналишда ҳаракатланади.

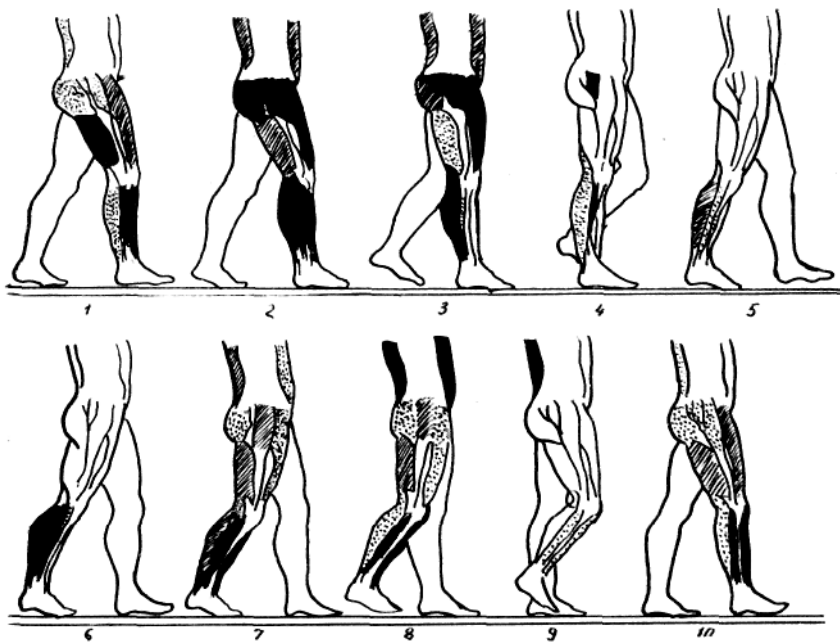
Эркин оёқнинг айрим звенолари (сон, болдир ва панжа)нинг ҳаракати фақат мускулларнинг қисқаришигагина боғлиқ бўлиб қолмай, инерцияга ҳам боғлиқ. Звено тана-га қанча яқин бўлса, инерцияси ўшанча камроқ бўлиб, танага ўшанча эртароқ эргаша олади. Масалан, эркин оёқ сони ҳаммадан эртароқ олдинга сурилади, чунки у чанокқа ҳаммадан кўра яқин. Болдир чанокдан узоқ бўлгани учун кейинда қолади, шу сабабли оёқ тиззадан букилади. Худди шунингдек, оёқ панжасининг болдирдан кейинда қолиши сабабли оёқ болдир-панжа бўғимидан букилади.

Одам юрганда мускулларнинг кетма-кет ишга тортилишини ва қисқаришларининг аниқ координациясини марказий нерв системаси

**аа асосан** бош мия ярим шарлари пўстлоғи таъминлайди. Юриш акти нерв механизми жиҳатидан *автоматлашган занжирли рефлексдир*, бу рефлексда афферент импульсация ҳаракатнинг аввалги ҳар бир эле-ментига ҳамроҳ бўлиб, навбатдаги элементнинг бошланиши учун сиг-нал бўлиб хизмат қилади.

**Югуриш.** Одам югурганда орқадаги оёқ кучли равишда ёзилиб, иккинчи (олдинга узатилган) оёқ ерга тегиб улгурмасдан эртароқ ердан узилади, шунга кўра одам юр-„ганда гавдаси бир неча вақт ерга таянмай муаллақ туради. Шунинг натижасида бутун тана тиккасига (юқорига ва пастга) анча силжийди.





**250-расм. Юрганда (икки кадам кўйганда) оёқнинг кетма-кет вазиятлари (В. С. Гурфинкелдан). Оёқларни ҳаракатлантиришда турли мускулларнинг иштирок этиши кўрсатилган.**

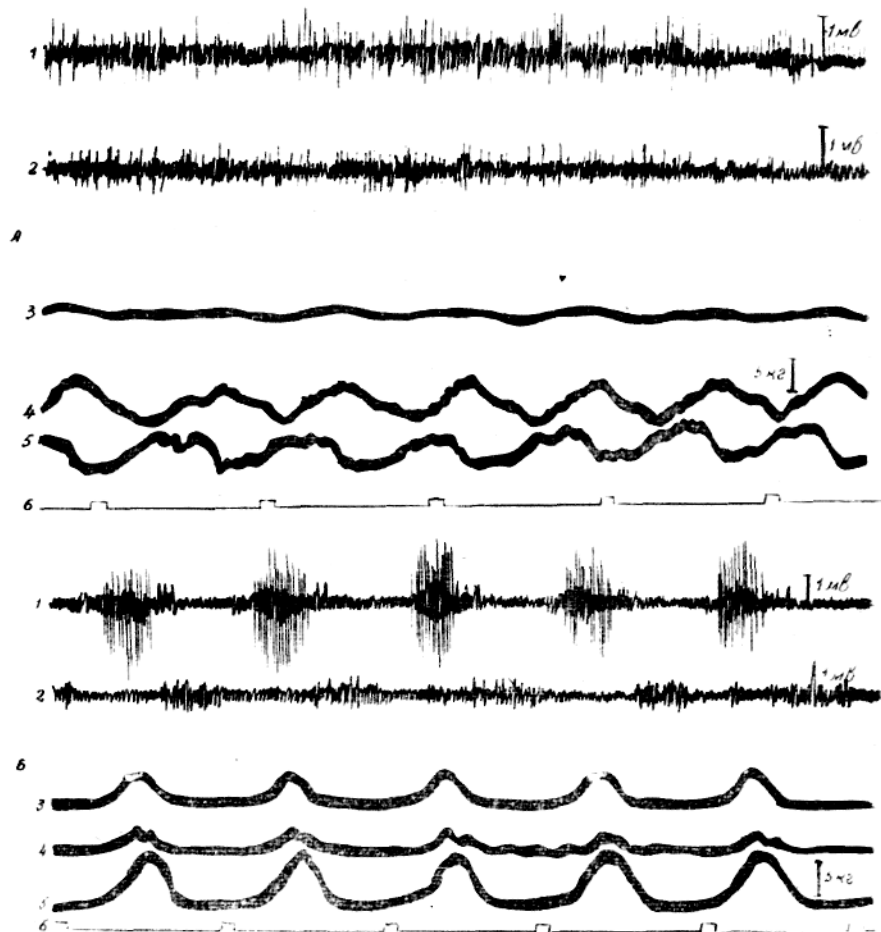
1 ва 2- биринчи кадамнинг икки таянчли даври; 6 ва 7 — иккинчи кадамнинг икки таянчли даври; 3, 4, 5 ва 8, 9, 10 — бир таянчли даврлари. Мускуллардаги штрихларнинг қалинлиги уларнинг қисқариш кучига мос келади.

### **Ҳаракатларга турли шароитнинг таъсири**

Ҳар бир ҳаракат вақтида шу ақтни ташкил этувчи ҳаракатлар зан-жири эмас, балки ҳаракат ақтининг охириги эффекти организм учун муҳимдир. Бир натижага турли усуллар билан эришиш мумкинлигини циклография методикаси кўрсатиб беради. Тажрибасиз ишчи меҳнат ҳаракатларини бажарганда ҳаракат аппаратининг айрим звенолари тежамли ва аниқ ҳаракат қиладиган тажрибали ишчидагига нисбатан бошқача нисбатда бўлади.

Бу 251-расмдан яхши кўриниб турибди. Бу расмда арралаш каби циклик меҳнат ҳаракатида одам қўл мускулларининг ҳаракатлари ва электр активлигининг ёзуви келтирилган. Арралашда билак ритмик равишда букилади ва ёзилади. Текшириладиган киши ўргангунча унинг ҳаракатлари етарлича уйғунлашмаган бўлиб, силтоққа ўхшайди. Елка икки бошли ва уч бошли мускулларининг электромиограммалари шуни кўрсатадики, билак ритмик равишда букилиб ва ёзилиб туришига қара-май, букувчи ва ёзувчи мускуллар узлуксиз кўзгалган ҳолатда бўлади.

Текширилиувчи киши ўргатилгач унинг ҳаракатлари кўпроқ уйғунлаша-ди, кучни бир текис сарфлайди, айрим цикллар кўпроқ стандарт бўлиб қолади. Электромиограммада тинчлик даврлари пайдо бўлади, букув-чи ва ёзувчи мускулларнинг кўзғалиш даврлари эса равшан чегарала-ниб туради.



251-расм. Ишчи арралаётганда унинг ҳаракатлари ва электромиограммаси-нинг қайд қилингани (Р. С. Персондак).

А — ишчи ўргатилгунча. Б — икки ҳафта ўргатилгандан кейин. 1— елка уч бошли муску-лнинг электромиограммаси; 2— елка икки бошли мускулининг электромиограммаси; 3, 4, 5 — мускулларнинг пастга, ёнга ва олдинга зўр беришлари ёзуви; 6 — вақт белгиса (1 секунд).

Ҳаракат актларидаги айрим звеноларнинг ўзгарувчанлик далилла-рини одамнинг кундалик ҳаётида кўп учратиш мумкин. Нотекис йўлда юриш ёрқин мисолдир: ҳаракат характери йўлнинг барча баланд, паст ва ғадир-будир жойларига мослашади, чунки юриш актида катнашув-чи мускуллардан ҳар бирининг ишга тушиш вақтини, шунингдек қисқа-риш даражаси ва узунлигини марказий нерв системаси тегишлича ўзгар-тиб туради. Одам чарчаганда марказий нерв системаси ҳаракат актини бошқаролмайди, натижада ҳаракат акти аввалгидан кўра кўпроқ мус-кулларнинг иштирокида бажарила бошлайди.

### Тикка туриш акти

Скелет мускуллари бош мия катта ярим шарлари пўстлоғининг иштирокида келишиб ишлайди (координация), бу эса мураккаб ҳаракат актларини бажаришдагина эмас, одамнинг бирон позани сақлаб туришида ҳам намоён бўлади. Тикка туриш актини мисол тариқасида кўриб чиқайлик. Мувозанат сақлаш тикка туриш учун зарур шартдир; бутув гавданинг оғирлик маркази гавданинг таянч текислиги устида, яъни оёқ қафтларининг полга тегиб туриш майдони билан чегараланган текислик устида тургандагина» (252-расм) мувозанат сақлаш мумкин.

252-расм. Киши бемалол тикка турганда оёқларнинг таянчлар текислиги.



Одам тинчгина тикка турганда гавдаси фронтал текисликда ҳам, сагиттал текисликда ҳам муттасил тебраниши (253-расм) махсус тадқиқотларда аниқанди. Бир тебранишлар одам тикка турганда гавда мувозанатининг бекарор эканлигидан гувоҳлик беради. Одамнинг тикка туриши аслида гавданинг йиқила бошлаши билан тезда мувозанат тикланишининг узлук сиз такрорланишидан иборат. Гавданинг йиқилишига сабаб шуки, гавда қисмларининг оғирлик кучи таъсири да чанок-сон ва тизза бўғимлари ёзилади. Болдир-панжа бўғимлари эса букилади. Шу сабабли қисқариб, оғирлик кучига қарши таъсир этадиган мускул катнашгандаги мувозанат ҳолатини узок саклаб туриши мумкин. Гавдада оғирлик марказининг тебранишларини ёзиш билан бир вақтда турли мускулларнинг электр активлиги қайд қилинса, гавда вертикал ўқдан оғган пайтда, яъни гавда йиқила бошлаганда мускулларнинг қисқаришига ишонса бўлади (254-расм). Мускуллар рефлекс йўли билан қисқариб, гавданинг тикка вазиятга қайтишини таъминлайди. Одам тикка турганда мускулларнинг рефлекс йўли билан қисқаришида вестибуло-рецепторлар, проприорецепторлар ва кўрув рецепторлари муҳим роль ўйнайди. Одам тикка турганда гавдагининг тебраниши Е. Б. Бабский ва ҳамкорлари ишлаб чиққан стабиллограф билан қайд қилинади. Бу асбоб датчикларга маҳкамлаб қўйилган, пўлат майдончадан иборат бўлиб, унга текшириладиган киши тикка турғизиб қўйилади. Стабиллограф гавданинг умумий оғирлик маркази қанча силжиганини аниқлашга, имкон беради. Соғлом кишида умумий оғирлик марказининг тебранишлар амплитудаси 12 мм дан ошмайди. Марказий нерв системасининг баъзи касалликларида (масалан, орқа миyanинг проприорецепторлардан импульс ўтказувчи орқа устунлари зарарланганда — орқа сухоткасида, шунингдек миёча ўсмаларида) гавда нормадагига нисбатан кўпроқ тебранади ва айниқса кўз юмилганда барқарор тикка туриб бўлмайди. Одамнинг тикка туриш актида катта ярим шарлар пўстлоғикянг иштирок этиши шу билан исбот этиладики, сенсомотор зона зарарланганда одам тикка туrolмайдиган бўлиб қолади. Бола (шунингдек ҳаракат-таянч аппарати зарарланган катта ёшли киши) узок машқ қилиш натижасида гавдасини барқарор тикка тутадиган бўлиб қолади.

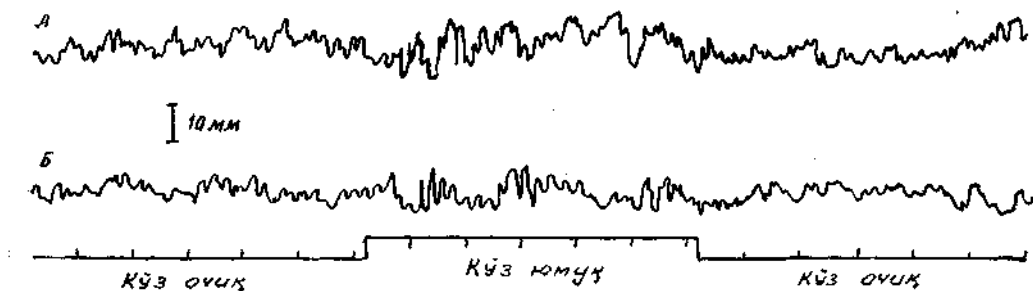
## МИЯНИНГ ҚОН БИЛАН ТАЪМИНЛАНИШИ ВА ЛИКВОР

### Миянинг қон билан таъминланиши

Бош мия виллизий даврасини ҳосил қиладиган иккита уйку артериясидан ва иккита умуртқа поғонаси артериясидан қон олади; мия тўқимасини қон билан таъминлайдиган артериал тармоқлар виллизий даврасидан чиқади.

Бош миянинг қон билан узлуксиз таъминланиши — нормал фаолият учун муҳим шартдир. Қон келмай қўйганда ёки қон келиши жуда камайганда бошқа ҳар қандай ҳужайра ўз фаолиятини нерв ҳужайраларидан тез тўхтатмайди; миянинг вақтинча қонсираши ҳушдан кетишга сабаб бўлади. Мия кислородга, озик моддаларга, жумладан глюкозага эҳтиёжи катта бўлганлиги учун қон таъминотида жуда сезгир бўлади, яъни қоннинг камроқ келиши

мияга жуда тез таъсир этади.



253-расм. Одам тикка турганда гавдасининг сагиттал (А) фронтал (Б) текисликларда тебранишлари ёзуви (стабилограммалар). Вақт белгиси 5 секунд.



254-расм. Одам тикка туриб гавдаси олдинга энгашган пайтда болдир мускуЯдаги электр активлигининг вужудга келиши (В. С. Гурфинкелдан).

1-гавданинг сагиттал текисликда тебранишлари ёзуви; 2 - болдир мускулининг электромиограм-масы. Пастда — вақт белгиси (1/50 секунд).

Бош мия катта ярим шарлари пўстлоғи зўр бериб ишлаганда мия томирлари кенгайиб, қон кўпроқ келади. Жумладан, арифметик масалаларни ечишда, китоб ўқишда ва шунга ўхшаш ҳолларда мия кўп қон олади. Калла суяги жароҳатланиб тешилган кишилар устида шундай кузатишлар ўтказилган. Мия пульсациясини ва миянинг қон билан таъминланишини калла суягидаги ўша тешик орқали қайд қилса бўлар эди. Калла суягига шикаст етказмасдан туриб мияда қон айланишини текширишга имкон берадиган замонавий электрон асбоблар (реоплетизмографлар ва ҳоказо) ёрдамида ҳам шундай кузатишлар ўтказилган (45-расмга қаралсин).

### Ликвор

Миянинг ичида ва пардалари остида *ликвор*, ёки бош мия билан орқа мия ўртасидаги суюқлик (*liquor cerebrospinalis*) билан тўлган катта камгаklar бор. Ликвор мия қоринчаларини, орқа миянинг марказий каналини, бош мия билан орқа миянинг ўргумчакуясимон парда остидаги камгаги (*cisterna subarochneoidalis*)ни тўлдирди.

Қоринча ликвори ва ўргумчакуясимон парда остидаги ликвор узунчоқ мия соҳасидаги жуфт *foramina magandi* ва тоқ *foramina Luschka* орқали ўзаро туташади.

Одамдаги ликвор 120—150 мл, шу билан бирга кўпроқ ликвор ўргумчакуясимон парда остидаги камгаklarда ва фақат 20—40 мл ликвор қоринчаларда бўлади.

Ликвор тиник ва рангсиз. Солиштира оғирлиги 1,005—1,007, реакцияси сал-пал яшқорий; pH қонниқига яқин (7,4). Ликворда жуда озгина лимфоцит хужайралар бор (1 мм<sup>3</sup> да 1 дан 5 тагача). Ликвор оксилларнинг камлиги билан қон ва лимфадан фарқ қилади (оксима? қонда 7—8% га яқин, лимфада 0,3—0,5%, ликворда эса фақат 0,02%). Анорганик тузлар қонда қанча бўлса, ликворда ҳам тахминан ўшанча. Ликворда ферментлар ва иммун жисмлар (антителолар) йўқ.

Қоринчаларнинг томирлар чигалини қопловчи хужайраларнинг актив секрецияси натижасида ликвор ҳосил бўлишини бир қанча маълумотлар кўрсатиб турибди.

Ликвор миқдори бир қадар доимий бўлиб, узлуксиз ҳосил бўлиб туради, шунинг учун ликвор доим сўрилиб туриши ҳам керак. Ликвор қисман лимфа системасига сўрилади, лекин асосан ўргумчакуясимон парда остидаги камгаklarдан веноз системага киради. Бунда пахион грануляциялари роль ўйнайди, деб ҳисоблашади.

Ликвор миянинг ўзига хос ички муҳити бўлиб, унинг тузлар таркибини ва осмотик босимини бир хилда сақлаб туради. Бундан ташқари, ликвор миянинг гидравлик ёстиқчаси бўлиб, нерв хужайраларини механик шикастлардан яхши сақлайди.

Ликвор циркуляцияси бузилганда марказий нерв системасининг фаолияти бузилади. Ликворнинг аҳамияти шундан иборатки, у миянинг маълум даражада озиқлантирувчи муҳити ҳисобланади. Мия қоринчаларининг ликворидаги қант ўргумчакуясимон парда остидаги камгак ликворидагига нисбатан кўп эканлиги шундан далолат беради (мия қоринчаларида ликвор ҳосил бўлади, ўргумчакуясимон парда остидаги камгакда эса ликвор сўрилиб кетади). Ликворнинг яна бир аҳамияти шуки, мия тўқималарида модда алмашинуvidан ҳосил бўладиган ташланди моддалар ликвор ёрдамида миядан кетиб, қонга кўшилади.

### **Гемато-энцефалик барьер**

Ликворнинг таркиби *гемато-энцефалик барьернинг* (Л. С. Штерн) хоссаларига кўп жиҳатдан боғлиқ. Қон билан ликворни бир-биридан ажратиб турадиган капиллярлар девори ва, эҳтимол, баъзи нейроглия хужайралари (астроцитлар) шундай тўсиқ ҳисобланади. Бир қанча фактлар, жумладан қон ва ликвор таркибининг фарқ қилиши гемато-энцефалик барьер борлигидан гувоҳлик беради. Қонда бўладиган ёки қонга сунъий йўл билан киритиладиган кўпгина моддалар ликворда мутлақо йўқ, ҳолбуки химиявий тузилиш жиҳатдан уларга ўхшайдиган бошқа моддалар қонда ҳам, ликворда ҳам бир хил ёки деярли барабар концентрацияда учрайди. Афтидан, қон билан ликворни бир-биридан ажратиб турадиган мембраналар моддаларни танлаб ўтказса керак.

Бундан ташқари, мия хужайралари билан ликвор ўртасида ҳам барьер борлиги эҳтимолга яқин. Аммо гемато-ликвор барьер, бошқача айтганда, гемато-энцефалик барьер кўпроқ аҳамиятли бўлса керак.

Йод бирикмалари, нитратлар (нитрат кислота тузлари), салицилатлар (салицилат кислота тузлари), метилен кўки, барча коллоидлар, иммун жисмлар, антибиотиклар (пенициллин ва стрептомицин) нормада қондан ликворга ўтмайди ва, бинобарин, барьерда ушланиб қолади. Алкоголь, хлороформ, стрихнин, морфин, қоқшол (столбняк) токсини барьер орқали ликворга бемалол ўтади (бу моддалар қонга ўтгач нерв системасига тезроқ таъсир этиши ҳам шу билан изоҳланади).

Кўпгина дори моддалар ликворга ўтмайди ва шунинг учун нерв марказларига таъсир этмайди. Л. С. Штерн гемато-энцефалик барьерни четлаб ўтиб, бевосита ликворга дори қуйишни тавсия этган эди. Шу мақсадда игна энса суяги остидан ёки белдан санчилиб, дори моддалар эритмаси ликворга қуйилади.

Миянинг баъзи бир инфекция қасалликларини даволашда дори моддалар, масалан, антибиотиклар гемато-энцефалик барьер орқали ўтмаса, шунингдек марказий нерв системасининг активлигини ўзгартириш учун унга баъзи химиявий моддалар билан бевосита таъсир этиш зарур бўлса, дори моддаларни организмга шу йўл билан кири-тишган.

Баъзи моддалар қонга ёки ликворга киритилганда бутунлай бошқача таъсир эти-ши мумкин. Гемато-энцефалик барьер орқали ўтмайдиган модда қонга киритилса, организмнинг шунга жавобан кўрсатадиган реакцияси периферик органларнинг шу моддага кўрсатадиган реакциясига боғлиқ бўлади. Борди-ю, ўша модда бевосита лик-ворга киритилса, бунга жавобан рўй берадиган реакция аввало модданинг нерв марказ-ларига таъсир этишига боғлиқ. Масалан, қуйидаги факт шу билан изоҳланади: адено-зинтрифосфат кислота қонга киритилса, артериялар ва артериолалар кенгайиши сабабли артериал босим пасайиб кетади; энса суягининг остидан игна санчиб, шу модданинг ўзи ликворга бевосита киритилса, артериал босим кўтарилади, чунки аденозинтрифосфат кислота узунчоқ миядаги томир ҳаракатлантирувчи марказни кўзгатади.

## 16 ВЕГЕТАТИВ ФУНКЦИЯЛАРНИНГ НЕРВ СИСТЕМАСИ ТОМОНИДАН БОШҚАРИЛИШИ (НЕРВ РЕГУЛЯЦИЯСИ)

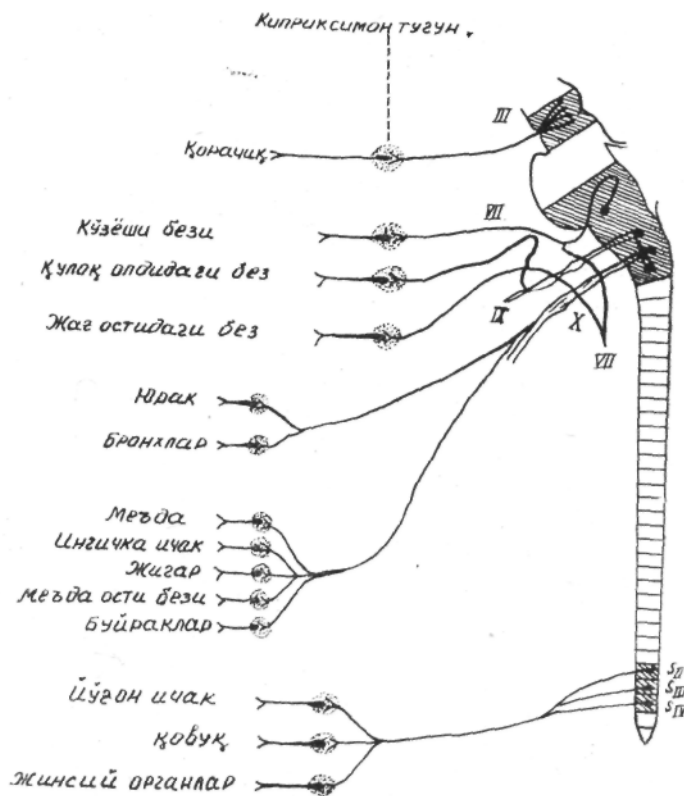
Француз физиологи Ф. К. Биш замони — XIX аср бошлариданоқ организм функцияларини *анимал (соматик) ва вегетатив* функцияларга ажратиб келишади. Скелет мускулларининг таъсиротларни қабул қилиш ва ҳаракат реакцияларини анимал (соматик) функцияларга киритишади. Модда алмашинуви ва бутун организмда юзага чиқадиган функциялар (овқат ҳазм қилиш, қон айланиши, нафас чиқариш), шунингдек ўсиш ва кўпайиш (урчиш) вегетатив функциялар деб аталади. Функциялар шу тариқа бўлинганига яраша нерв системаси соматик ва вегетатив нерв системаларига бўлинади. *Соматик нерв системаси* орга-низмнинг сенсор ва мотор функцияларини таъминлайди. *Вегетатив нерв системаси* барча ички органлар, томирлар ва тер безларининг эфферент иннервациясини, шунингдек скелет мускуллари, рецепторларнинг ва қисман нерв системасининг трофик иннервациясини таъминлайди.

Вегетатив функциялар регуляциясини ажратиш билан бирга, организмнинг бутун реакцияларида сенсор, мотор ва вегетатив компонентлар юқорида айтганимиздек, ўзаро чамбарчас боғланганлигини қайд қилиб ўтмоқ керак.

Организм реакцияларининг скелет мускуллари томонидан юзага чиқариладиган соматик компонентлари вегетатив функциялардан фарқ қилиб, ихтиёрий равишда юзага чиқарилиши, кучайтирилиши ёки тормозланиши мумкин; уларни реакциянинг бошидан охиригача бош мия катта ярим шарлари контроль қилиб туради. Вегетатив компонентлар эса, кўпинча, ихтиёрий равишда контроль қилинмайди. Баъзи тадқиқотчилар шунга асосланиб, вегетатив нерв системасини *автоном* (Ж. Ленгли) ёки *ихтиёрдан ташқари* (Г. Гаскелл) дел аташди. Аммо марказий нерв системасининг олий бўлимларидан мустақил — «автоном» вегетатив нерв системаси ҳақидаги тасаввур ғоятда шартлидир.

### ВЕГЕТАТИВ НЕРВ СИСТЕМАСИНING УМУМИЙ ТУЗИЛИШИ ВА АСОСИЙ ФИЗИОЛОГИК ХОССАЛАРИ

Вегетатив нерв системасининг марказлари мия стволида ва орқамияда жойлашган. 1. Урта мияда *парасимпатик нерв системасининг мезэнцефал бўлими* бор; ундан вегетатив толалар кўзни қаракатлантирувчи нерв таркибида кетади. 2. Узунчоқ мияда *парасимпатик нерв системасининг бульбар бўлими* бор; ундан эфферент толалар юз, тил-ҳал-қум нервлари ва адашган (сайёрч) нерв таркибида чиқади. 3. Орқа миянинг кўкрак ва бел сегментларида (биринчи кўкрак сегментидан иккинчи — тўртинчи бел сегментигача) *вегетатив нерв системасининг симпатик (торако-люмбал) бўлими* бор; ундан вегетатив толалар тегишли орқа мия сегментларининг олдинги илдизлари орқали орқа мия нейрон-ларининг ўсиқлари билан бирга чиқади. 4. Орқа миянинг думғаза сегментларида *парасимпатик нерв системасининг сакрал бўлими* бор, толалар ундан чанок нерв таркибида



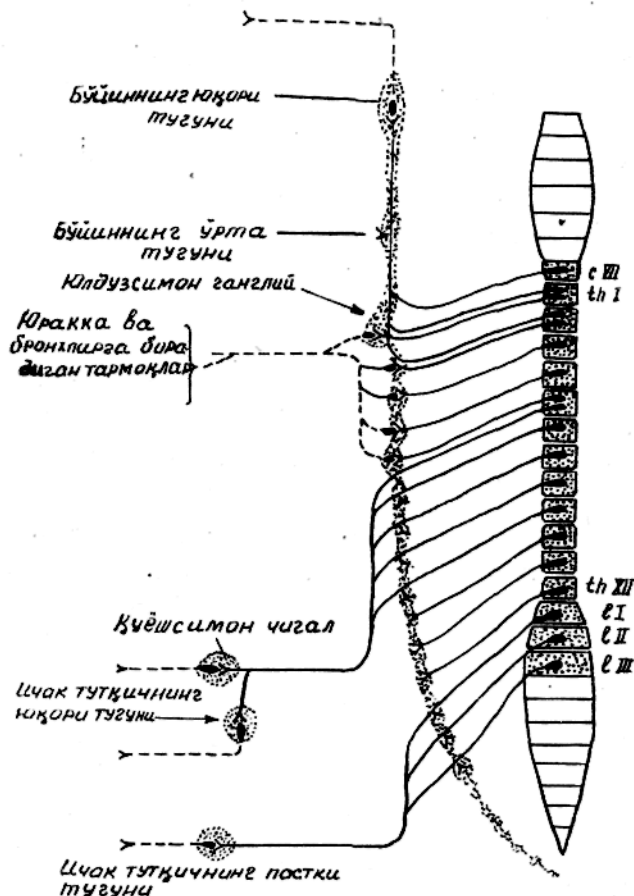
чиқади.

255-расм. Парасимпатик нерв системасининг схемаси (Виллигердан).

Штрихлангани: ўрта мия, ундан бошланувчи парасимпатик толалар кўзни ҳаракатлантирувчи нерв (III) таркибида боради; узунчоқ мия, ундан бошланувчи парасимпатик толалар юз (VII), тил-ҳалқум (IX) нервлари ва сайёр нерв (X) таркибида кетади; умуртқа поғонасининг думғаза бўлими, бундан чанок нерви (n.pelvicus) бошланади.

Шундай қилиб, марказий нерв системасининг тўртта бўлимида вегетатив нерв системасининг марказлари жойлашган. Мезенцефал, бульбар ва сакрал бўлимлардаги ядролар вегетатив нерв системасининг парасимпатик қисмини, торако-люмбал бўлимдаги ядролар эса вегетатив нерв системасининг симпатик қисмини ҳосил қилади.

Вегетатив нерв системасининг барча бўлимлари оралиқ миядаги (гипоталамус ва тарғил танадаги) олий вегетатив марказларга бўйсунди. Бу марказлар организмдаги кўпгина орган ва системаларнинг функцияларини уйғунлаштиради. Ана шу марказлар ўз навбатида катта ярим шарлар пўстлоғига бўйсунди. Қатта ярим шарлар пўстлоғи соматик ва вегетатив функцияларни ҳулқ-атворнинг ягона актлари қилиб бирлаштириб, организмнинг бутун бир реакция кўрсатишини таъминлайди.



256-рasm. Симпатик нерв системасининг схемаси (Виллигердан). Преганглионар толалар сидирға чизиклар билан, постганглионар толалар эса узук-узук чизиклар билан кўрсатилган.

Орқа миyanинг кўкрак-бел қисми (VII бўйин сегментидан III бел сегментигача) штрихланган, преганглионар симпатик толалар шу ердан бошланади.

Парасимпатик нерв системаси толаларининг тарқалиши 255-рasmда кўрсатилган. Парасимпатик толалар кўп органларга сайёр нерв таркибида боради. Бронхлар, юрак, қизилўнғач, меъда, ингичка ичак, меъда ости беzi, буйрак усти безлари, буйраклар, талок, йўғон ичакнинг бир қисми сайёр (адашган) нервдан иннервацияланади.

Симпатик нерв системаси толаларининг тарқалиши 256-рasmда кўрсатилган. Вегетатив нерв системаси симпатик бўлимининг юқори сегментларидан бўйиннинг юқори симпатик тугуни орқали бош органларига толалар боради; навбатдаги сегментлардан эса пастроқдаги симпатик тугунлар орқали кўкрак бўшлиғи органларига ва қўлга толалар боради; сўнгра бир қанча кўкрак сегментлари келади, булардан қуёшсимон чигал ва ичак тутқичининг юқори тугуни орқали қорин бўшлиғи органларига толалар боради; ниҳоят, бел сегментларидан ичак тутқичининг пастки тугуни орқали асосан кичик чанок органларига ва оёққа толалар боради.

### Вегетатив нервларнинг икки нейронли структураси

Барча симпатик ва парасимпатик нерв йўлларининг периферик қисми кетма-кет ётган икки нейрондан иборат. Биринчи нейроннинг хужайра танаси марказий нерв системасида бўлади, аксони периферияга бориб, бирон нерв тугунида тугайди. Иккинчи нейроннинг хужайра танаси шу тугунда бўлади, унда биринчи нейроннинг аксони синаптик охирларни ҳосил қилади. Иккинчи нейроннинг аксони периферияга бо-риб, тегишли органни



иннервациялайди. Биринчи нейрон толалари *преганглионар толалар* деб, иккинчи нейрон толалари эса *постганглионар толалар* деб аталади.

Вегетатив нерв системасининг биринчи нейрони каерда тугаши ва иккинчи нейрон каердан бошланиши иккита метод — морфологик ва фармакологик метод билан аниқланади.

*Морфологик метод* шунга асосланганки, аксонларнинг ўз хужайра таналаридан ажратилган периферик қисмлари ва охирлари 6—14 кундан кейин айнийди (дегенерация). Преганглионар тола қиркиб қўйилса, дегенерация фақат қирқиш жойидан преган-глионар нейрон билан постганглионар нейронни бир-бирига туташтирувчи синапсларгача тарқалади, холос. Борди-ю, постганглионар тола қиркиб қўйилса, нерв толалари вегетатив нервларнинг мускул ёки бездаги охирги тармоқларигача айнийди. Шундай қилиб, нерв толаларининг айнишига қараб, бу толаларнинг тамом бўлган жойи аниқ тасаввур қилинади ва узилганлиги аниқланади.

Ж. Ленгли таклиф этган *фармакологик метод* шундан иборатки, хайвоннинг қон томирига *никотин* эритмаси юборилади ёки текшириладиган вегетатив йўлнинг бирон қисмига шу эритма сурилади. Никотин таъсир эта бошлаган пайтда вегетатив нерв йўлларининг нейронлараро синапсларини қўзғатади, сўнгра эса фалаж қилиб қўяди. Нерв ганглийси никотиндан заҳарланиши сабабли, шу ганглийда узиладиган преганглионар толанинг таъсирланиши ундан иннервацияланадиган периферик органга таъсир ўтказмай қўяди. Никотиндан заҳарланмаган бошқа бирон ганглийда узилган ва никотин сурилган нерв узелида узилмай ўтадиган преганглионар толага таъсир этиш натижасида таъсирланувчи нерв учун одатдаги эффект келиб чиқади.

Вегетатив нерв толаларининг узилган жойлари морфологик ва фармакологик методларни татбиқ этиб мунтазам текширишда аниқланган. Вегетатив нервлар марказий нерв системасидан чиққач йўлда нерв толаси ҳамиша фақат бир жойдан узилади, яъни периферик нейронлар ўртасида фақат битта синапс бўлади. Вегетатив нерв системасининг нерв толаси бир неча периферик нерв ганглийсидан кетма-кет ўтса, бир ганглийдан бошқа ҳамма ганглийларда узилмасдан ўтади, бир ганглийда эса преганглионар тола тугаб, постганглионар тола бошланади.

Кўпинча биринчи парасимпатик нейроннинг аксони ундан иннервацияланадиган органга узилмай боради, иккинчи нейрон эса бутунлай иннервацияланадиган органда бўлади. Юракнинг парасимпатик иннервацияси мисол бўла олади: биринчи нейрон аксони сайёр нерв ядросидан (яъни узунчоқ миядан) бошланиб, юракка боради ва унинг деворидаги иккинчи нейрон танасида тугайди. Периферик нерв стволнинг йўлида кетма-кет боғланган икки нейрон борлиги вегетатив нервларнинг сома-тик нервлардан фарқ қиладиган типик белгисидир. Соматик нерв толалари марказий нерв системасидан чиқишда перифериядаги бирон жой-да ҳам узилмай, қўндаланг тарғил мускул хужайраларида тугайди ва сарколемма остида охирги тармоқларни ҳосил қилади.

### **Вегетатив ганглийлар (тугунлар) классификацияси**

Вегетатив ганглийлар (тугунлар) локализациясига қараб умуртқа (вертебрал), умуртқадан олдинги (превертебрал) ва орган ичидаги (интрамурал) ганглийлар деган учта гурпуга ажратилиши мумкин.

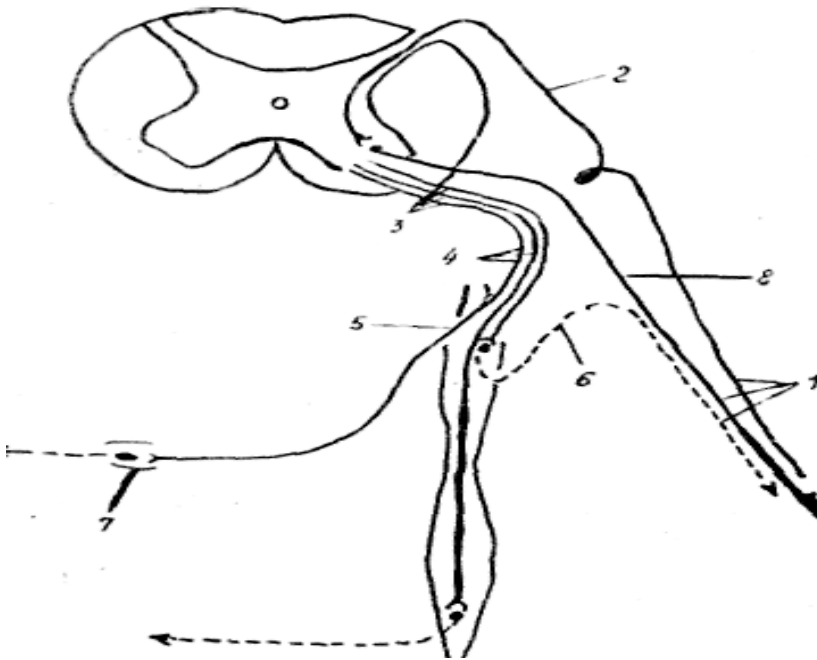
*Вертебрал ганглийлар* симпатик нерв системасига мансуб бўлиб, умуртқа поғонасининг икки томонида ётади ва иккита *чегара стволни* ҳосил қилади (уларни симпатик занжирлар деб ҳам юритишади). Вертебрал ганглийлар орқа мияга толалар билан боғланган, бу толалар бирлаштирувчи оқ ва кул ранг тармоқларни ҳосил қилади. Симпатик нерв системасининг преганглионар толалари бирлаштирувчи оқ тармоқлар — *rami communicantes albae*— орқали тугунларга боради. Постганглионар симпатик нейронларнинг толалари тугунлардан ё мустақил нерв йўллари орқали, ёки симпатик нервлар таркибида периферик органларга боради. Кейинги ҳолда чегара стволларнинг тугунларидан бирлаштирувчи

ингичка кул ранг тармоқчалар — *rami communicantes grisei* шаклида соматик нервларга боради (уларнинг кул ранги постганглионар симпатик толаларда миелин пардалар йўқлигига боғлиқ). Бу толаларнинг йўлини 258- расмдан кўриш мумкин.

Аксари симпатик преганглионар нерв толалари чегара ствол тугунларида узилади; бу толаларнинг озгина бир қисми чегара стволда узилмай ўтиб, превертебрал ганглийларда узилади.

Превертебрал ганглийлар умуртқа поғонасидан чегара ствол ганглийларига нисбатан узокроқ масофада жойлашади, шу билан бирга ўздан иннервация олувчи органлардан ҳам бир қадар узок туради. Превертебрал ганглийларга киприксимон тугун, бўйиннинг юқори ва ўрта симпатик тугунлари, қуёшсимон чигал, ичактутқичнинг юқори ва пастки тугунлари киради. Чегара ствол тугунларида узилмай келган симпатик преганглионар толалар киприксимон тугундан бошқа ҳамма тугунларда узилади. Кўз мускулларини иннервациялайдиган парасимпатик преганглионар толалар эса киприксимон тугунда узилади.

*Орган ичидаги ганглийларга* ички органлардаги чигаллар киради, нерв хужайраларига бой бўлган чигаллар



258-расм. Чегара стволнинг орқа миёна ганглийлар) ва спинал нерв билан боғланиши (Мейер ва Готлибдан. Дрезель ўзгаришлари билан.

1-спинал нерв (орқа миёна нерви); 2- Орқа илдиз 3— олдинги илдиз 4-*ramus communicans albus*. 5— чегара ствол ганглийси. 6 *ramus communicans griseus* 7-превертебрал ганглий 8- мотонейронлардан бошланувчи нерв толалари. Сидирга чизик преганглионар толаларни, узук-узук чизик постганглионар толаларни кўрсатади.

(интрамурал чигаллар) қўшунча ички органларнинг, масалан, юрак, бронхлар, кизилунгачнинг учларидан бир қисми билан пастдан бир қисми, меъда, ичак, ут пуфаги, ковокнинг мускуллари деворларида, шунингдек ички ва ташқи секреция безларида бор. Б.И. Лаврентьев ва бошқа тадқиқотчиларнинг гистологик текширишларига қараганда,

парасимпатик толалар ўша нерв чигалларининг хужайраларида узилади.

### **Вегетатив ганглий (тугун)ларнинг функциялари**

Вегетатив ганглийлар ўзидан ўтувчи нерв импульсларининг тақсимланиши ва тарқалишида анчагина роль ўйнайди. Ганглийлардаги нерв хужайраларининг сони ганглийга келувчи преганглионар толалар сонига нисбатан бир неча баравар ортиқ (бўйиннинг юқори симпатик тугунида 32 баравар, киприксимон тугунда 2 баравар ортиқ). Шу толалардаи ҳар бири ганглийнинг кўп хужайраларида синапслар ҳосил қилади. Шу сабабли преганглионар тола орқали ганглийга келган нерв импульслари бир талай постганглионар нейронларга ва, бинобарин, иннервацияланадиган органнинг янада кўпроқ мускул ва без хужайраларига таъсир эта олади. Шу тариқа, преганглионар толаларнинг таъсир кўрсатадиган доираси кенгаяди.

Преганглионар толалар орқали келувчи нерв импульслари нечоғли кенг тарқалишини қуйидаги факт кўрсатиб турибди: итнинг қорин бўшлиғидаги бир неча йирик орган — меъда ости беzi, ингичка ичак, буйрак усти безлари ва буйракларга сайёр (адашган) нервнинг ўрта ҳисобда 70 га яқин толаси келади. Сайёр нерв толаларининг бу чекли микдори орган ичидаги нерв тугунлари ва чигалларга синапс орқали боғланиб, юқорида айtilган ҳамма ички органларнинг парасимпатик иннервациясини таъминлайди.

Кўпгина преганглионар толалардан ҳосил бўлган синапслар ҳар бир постганглионар нейронда бор. Нерв импульсларининг *фазода қўшилиши* ҳодисаси шу билан боғланган. Преганглионар бир толага бўсагадан паст кучдаги стимул билан таъсир этилса, постганглионар толаларда ҳаракат потенциаллари вужудга келмайди. Бир неча преганглионар тола бир толага таъсир этиш учун қўлланилган кучдаги стимуллар билан таъсирланса, постсинаптик қўзғатувчи потенциалларнинг фазода — масофада қўшилиши сабабли постганглионар толаларда ҳаракат потенциаллари қайд қилинади.

Симпатик нерв тугунларида айрим преганглионар толаларнинг таъсир зоналари қисман бир-бирини қоплайди. Шу сабабли преганглионар толаларнинг икки тутамига бир йўла таъсир этилганда окклюзия ҳодисаси қайд қилинади: преганглионар толаларнинг икки -гутамига бўсагадан юқори куч билан бир йўла таъсир этиш эффекти шу толаларнинг тутамларига алоҳида-алоҳида таъсир этиш эффектларининг арифметик йигиндисига нисбатан ҳаммаша камроқ чиқади.

Преганглионар нерв толаларига таъсир этилганда нерв импульсларининг *вақтда қўшилиши* ҳодисаси ҳам равшан кўринади. Якка стимул, ҳатто таъсирот кучи катта бўлганда ҳам, эффект бермайди (вегетатив нерв системасининг нейронлари ва марказий нерв системасининг кўпгина нейронлари якка стимуллар таъсирида қўзғала олмайди, бу хусусиятни *итеративлик* деб аташади). Бунга қарама-қарши ўлароқ, преганглионар толаларнинг ритмик стимуллар билан таъсирланишига жавобан постганглионар нейронларда қўзғалиш процесси келиб чиқади, чунки қўзғатувчи постсинаптик потенциаллар вақтда қўшилади.

Нейронлараро синапсларда нерв импульсларининг бир томонлама ўтиши, тугунга кирувчи айрим преганглионар толалар таъсир кўрсатадиган зоналарнинг бир-бирини қоплаши, постсинаптик потенциалларнинг вақтда ҳам фазода қўшилиши ва окклюзия шуни кўрсатадики, марка-зий нерв системасидаги нейронлар ва синапсларнинг тузилиши ва хоссалари қандай бўлса, вегетатив нерв системаеидаги нейронлар ва ганглий синапсларининг тузилиши билан хоссалари ҳам ўшандай.

Вегетатив нерв системаси нейронларининг характерли хусусияти шуки, уларда вужудга келадиган импульслар бирмунча сийрак ритмли бўлиб, секундига 10—15 дан ошмайди. Масалан, томир торайтирувчи нерв толалари орқали ўтадиган импульсларнинг максимал ритми кўпинча секундига 6—8 дан ошмайди. Преганглионар толаларнинг қўзғалишлар частотаси вегетатив нерв системасининг нейронларида вужудга келадиган табиий импульслар частотасидан ошиб кетса, синапсларда қисман ушланиб қолади (блокада) ва постганглионар нейрон сийракроқ ритмда қўзғалади. Шундай қилиб, нерв импульсларининг

ритми ўзгартирилади. Стимуляциянинг секундига 100 дан ортиқ частотаси қўзғалишларнинг синапс орқали ўтишини батамом тўхтатиб (блокада қилиб) қўяди. Вегетатив мерв системасининг ганглийлари рефлектор марказларми, яъни рефлектор дугалар шу ганглийларда туташадими? Бу савол кўп марта муҳокама қилинган бўлса-да, ҳануз узил-кесил ойдинлаштирилгани йўқ. Баъзи органлардаги нерв чигалларида, жумладан меъда ва ичакдаги Ауэрбах чигалида тузилиши билан бир-биридан фарқ қиладиган ва ўзаро контактланадиган икки типдаги нерв ҳужайралари борлиги (бу ҳужайраларни А. С. Догель топган) вегетатив нерв системасининг ганглий ва чигалларида рефлектор дугаларнинг туташуви мумкинлигини кўрсатади. Аммо вегетатив нерв системасининг ганглий ва тугунларида рецепторлардан қўзғалиш олиб келувчи ва импульсларни шу ердаёқ эффектор нейронларга ўтказувчи рецептор нейронлар борлигини кўрсатадиган етарлича ишонарли далиллар келтирилгани йўқ.

### Аксонрефлекслар

Вегетатив нервлар таъсирланганда *аксонрефлекслар*, ёки *псевд-рефлекслар* деган ғалати реакциялар қайд қилинган. Уларнинг рефлекслардан фарқи шуки, аксонрефлексларда қўзғалиш рецептор нейрондан эффектор нейронга ўтмайди. Преганглионар ёки постганглионар нейронларнинг аксонлари тармоқланганда бир тармоғи бир органга ёки органнинг бир қисмига иннервация бериб, иккинчи тармоғи бошқа органни ёки шу органнинг бошқа қисмини иннервацияласа, аксонрефлекслар келиб чиқиши мумкин. Аксоннинг шундай тармоқланиши туфайли бир тармоқнинг таъсирланиши натижасида қўзғалиш иккинчи тармоққа ҳам ёйилиши, шунга кўра таъсирот жойидан узоқдаги орган реакция кўрсатиши мумкин.

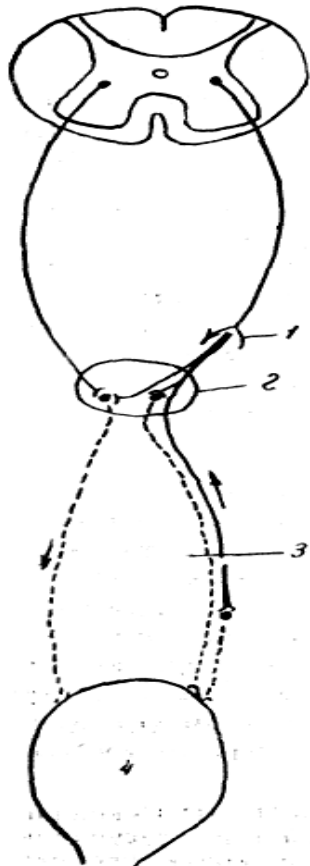
Аксонрефлекснинг классик мисолини ўтган асрнинг 70-йилларида Н. М. Соковнин қовуқ иннервациясини ўрганиб тасвирлаган эди. Ичактутқичнинг пастки тугунидан қовуққа борувчи бир қорин нервнинг марказий учига таъсир этилса, қовуқ рефлекс йўли билан қисқаришини Соковнин кузатган. Қўзғалиш иккинчи қорин нерви орқали қовуққа ўтиши оқибатида реакция келиб чиқади. Бир томондаги қорин нервнинг марказий учига таъсир этилса, ичактутқичнинг пастки тугунини марказий нерв системасига боғловчи преганглионар толалар қирқиб қўйилган тақдирда ҳам қовуқ қисқараверади. Бу ҳолда марказий нерв системаси орқали бўладиган одатдаги рефлекс юзага чиқмайди, балки қирқилган қорин нервдан ичактутқичнинг пастки тугуни орқали иккинчи (қирқилмаган) қорин нервига ва ундан кейин қовуққа нерв импульслари ўтади.

Преганглионар толанинг тармоқланиши туфайли қўзғалишнинг бир қорин нервдан иккинчи қорин нервига ўтишини Ленгли ва бошқаларнинг тадқиқотлари тушунтириб берди. Қорин нерви шохчаларининг кўпчилик қисми ичактутқичнинг пастки тугунидаги ганглиоз ҳужайраларда тугайди; шу тармоқлардан бир қисми эса тугунда узилмай, қорин нервнинг таркибида келиб, ичак тутқичдан периферияда, қовуқ асосида ётган ганглиоз ҳужайраларда тугайди (259-расм). Қирқилган қорин нервнинг марказий учига таъсир этилганда келувчи преганглионар толалар қўзғалади. Қўзғалиш ўша толаларнинг тармоқланган жойигача боради, сўнгра ичактутқичнинг пастки тугунидаги ганглиоз ҳужайраларга киради ва бу тугундан иккинчи қорин нервнинг толалари орқали қовуққа тарқалади. Преганглионар толаларнинг аҳамияти шу билан исбот этиладики, преганглионар толалар қирқиб қўйилганда айнийди, шу қирқилган 8—10 кун кейин қирқилган қорин нервнинг марказий учига таъсир этилса, иккинчи қорин нерви бутун туришига қарамай, таъсирот қовуққа етиб бормади. Худди шунингдек, преганглионар нейрон синапсларида қўзғалиш ўтишини тўхтатиб қўядиган никотин нерв тугунига сурилгандан кейин ҳам, қорин нервнинг марказий учига таъсир этиш натижа бермайди.

### Вегетатив марказлар тонуси

Вегетатив нерв системасининг кўпгина марказлари муттасил тонус ҳолатида бўлади, улардан иннервацияланадиган органлар қўзғатувчи ёки тормозловчи импульсларни шунга кўра узлуксиз олиб туради. Илгари кўздан кечирилган икки мисол билан тушунтирайлик. Итнинг иккала сайёр нерви бўйнидан қирқиб қўйилса, юрак қисқаришлари тезлашади, чунки сайёр нервларнинг тонус ҳолатидаги ядролари юракка доимо кўрсатадиган тормозловчи таъсирини шу нервлар қирқиб қўйилгандан кейин кўрсатмайди. Куённинг бир томондаги симпатик нерви бўйнидан қирқиб қўйилса, шу нерв қирқилган томондаги қулоқ томирлари кенгаяди, чунки томирлар вазоконстриктор тонусдан маҳрум бўлади. Қирқилган нервнинг периферик учига секундига 1—2 стимул билан ритмик таъсир этилса, юрак қисқаришларининг сайёр нервлар қирқиб қўйилгунча мавжуд бўлган ритми ёки қулоқ томирларининг симпатик нерв бутун вақтдаги торайиш даражаси тикланади.

Вегетатив марказларга ички органларнинг рецепторларидан ва қисман экстерорецепторлардан афферент нерв импульслари келиб туриши, шунингдек қон ва ликвордаги химиявий моддаларнинг таъсир этиши туфайли вегетатив марказлар тонуси сақланади. Масалан, сайёр нерв ядросининг нерв хужайраларидан юракка импульслар келиб туради, биринчидан шу нерв хужайраларига артериялар деворининг барорецепторларидан келувчи нерв им-



259-расм. Лангли аксонрефлексини тушунтириб берадиган схема (Дрезелдан). Сидирга чизик преганглионар толаларни, узук-узук чизик постганглионар толалари кўрсатади.

1 — преганглионар толаларнинг қирқиладиган жойи; 2 — нечактутқичнинг пастки тугуни; 3 — тола қирқиб қўйилгач таъсир этиш жойи; 4 — қовуқ. Аксоннинг бир тармоғидан иккинчи тармоғига қўзғолиш ўтадиган жой стрелка билан кўрсатилган.

пульслари, иккинчидан, гуморал факторлар (адреналин, кальций) мазкур хужайралар тонусини сақлаб туради.

### Вегетатив нерв системаси толаларининг хоссалари

Вегетатив нерв йўллариининг соматик нерв йўлларида фарқ қиладиган морфологик хусусиятлари шуки, улар икки нейрондан тузилган, нерв йўли нерв тугунларида узилади, марказий нерв системасидан ғуж бўлиб чиқади, периферияда сегментар типда тақсимланмайди ва диаметри кичик бўлади. Преганглионар толалар В типга киради; диаметри 2—3,5 ва баъзан 5 мк бўлиб, юпқа миелин пардаси бор. Постганглионар толалар С типга мансуб бўлиб, диаметри 2 мк дан ошмайди, кўпчилигининг миелин пардаси йўқ.

Вегетатив толалар, айниқса постганглионар толалар бирмунча кам қўзғалувчанлиги билан фарқ қилади, улар скелет мускулларини иннервация қиладиган мотор толаларга таъсир этиш учун керак бўлганидан кўпроқ кучланишли электр токи билан таъсир этишни талаб қилади.

Вегетатив толаларда нерв импульсларининг тарқалиш тезлиги ҳам камроқ; сут эмизувчилардаги преганглионар толаларда 3 дан 20 м/сек гача, постганглионар толаларда 1 дан 5 м/сек гача. Вегетатив толаларнинг умумий қонуниятлари характерли: ушбу тола қанча ингичка бўлса, реобазаси ва хронаксияси ўшанча ортиқ (яъни қўзғалувчанлиги камроқ), рефрактер даври узокроқ ва импульсларни ўтказиш тезлиги камроқ.

Симпатик ва парасимпатик нерв толаларидаги ҳаракат потенциаллари узок давом этиши билан фарқ қилади (айрим чўққи потенциаллари 150 мсек гача давом этиши, яъни соматик нерв толаларидаги чўққи потенциалига нисбатан тахминан 100 баравар узокроқ бўлиши мумкин). Симпатик толаларда ҳаракат потенциаллари вужудга келганда гиперполяризация узок (0,5 секундгача) давом этади.

### Вегетатив нерв системасининг синапсларида импульсларнинг ўтиши

Вегетатив нерв охирилари таъсирланганда уларда медиаторлар ҳосил бўлиши ҳақидаги маълумотлар қон айланиши ва овқат ҳазм қилишга бағишланган бобларда келтирилган эди.

Бу фактни 1921 йилда О. Леви ажратилган юрак устидаги тажрибаларда кашф этган. Ана шу тажрибаларда сайёр ва симпатик нервларга таъсир этилган, сўнгра бошқа органлар устидаги тажрибаларда ҳам шунга ўхшаш маълумотлар олинган. Тер безларини иннервациялайдиган барча парасимпатик ва симпатик нервларнинг охирларида медиаторлардан *ацетилхолин*, тер безларининг нервларидан ташқари барча постганглионар симпатик нервларнинг охирларида эса *норадреналин* (бир метил группасидан маҳрум этилган адреналин) ҳосил бўлади.

Қуйидаги фактлар ҳар хил нервларнинг охирларида нерв импульсларининг химиявий йўл билан ўтишини кўрсатувчи асосий далиллардир: 1) ажратилган орган томирларидан ўтувчи суюқликда ёки органдан оқиб кетувчи қонда муайян нерв таъсирланган вақтда ацетилхолин ёки норадреналин борлиги (жуда оз миқдорда ҳосил бўладиган, лекин жуда катта физиологик активликка эга бўлган медиаторларни аниқламоқ учун текшириладиган суюқлик ацетилхолин ёки адреналинга ғоятда сезгир биологик объектларга таъсир эттирилади); 2) орган томирларига киритиладиган ацетилхолиннинг таъсири парасимпатик нервни таъсирлаш эффектига ўхшайди ёки норадреналин таъсири ва симпатик нервга таъсир этиш эффекти бир хил бўлади; 3) ацетилхолинни парчалайдиган холинэстераза ферменти парасимпатик медиаторни парчалаб ташлайди ва адреналинни ҳам, норадреналинни ҳам парчалайдиган аминоксидаза ферменти симпатик медиаторни парчалаб юборади; 4) баъзи заҳарлар специфик таъсир кўрсатади: эзерин ва простигмин парасимпатик нервга таъсир этиш эффектини кучайтиради, бу моддалар холинэстеразани сусайтириб, ацетилхолиннинг парчаланишига тўсқинлик қилади; органнинг ацетилхолинга реакция кўрсатиш қобилиятини йўқ қиладиган модда — атропин парасимпатик нервга таъсир этиш эффектини бартараф қилади; тўқиманинг адреналин ва норадреналин таъсирига сезгирлигини оширадиган модда — кокаин симпатик нервга таъсир этиш эффектини кучайтиради.

Медиаторлар вегетатив нерв системасининг ганглийларидаги преганглионар синапсларда ҳам ҳосил бўлади. Бунини 1933 йилда А. В. Кибяков мушук бўйнининг юқори симпатик тугуни томирларидан Рингер-Локк эритмасини ўтказиб қилган тажрибаларида биринчи марта исбот этди, у преганглионар симпатик толалар таъсирланганда тугундан оқиб кетувчи эритмада адреналинсимон модда борлигини аниқлади. Преганглионар толаларнинг синапсларидаги қўзғатувчи медиатор ацетилхолин эканлигини кейинчалик В. Фельдберг ва Ж. Гаддум кўрсатиб берди. В. М. Шевелеванинг тажрибаларига қараганда адреналин симпатик ганглий нейронларининг активлигини камайтирадиган медиатор экан. Адреналинсимон модда ҳосил бўладиган тормозловчи толалар постганглионар толалар бўлиб, тугунни иннервациялайди ва унинг функционал ҳолатини ўзгартиради деб тахмин қилинади.

Ганглийларнинг синапсларида ацетилхолиннинг таъсир этиш хусусияти шуки, таъсир эффектлари тугун атропиндан заҳарлангач йўқолмайди, аммо никотиндан заҳарлангач йўқолади. Шунга асосланиб, ацетилхолинга сезувчан структураларнинг икки тури бор, деб ҳисобланади; уларнинг бир тури атропин таъсирида, бошқа тури эса никотин ва бошқа баъзи бир моддалар — *ганглиоблокаторлар* (гексоний ва бошқалар) таъсирида ацетилхолинга сезувчанлигидан маҳрум бўлади.

Ацетилхолин ва адреналин ёки норадреналин охириги аппаратлардагина эмас, парасимпатик ва симпатик нерв толаларида ҳам топилган. Масалан, сайёр нерв толаларига электр токи билан таъсир этилганда ацетилхолин топилди, симпатик нервларда эса адреналинсимон модда (норадреналин бўлса керак) борлиги аниқланди.

Г. Дейл нерв толаларининг охирларида қандай медиатор ҳосил бўлишига қараб, бу толаларни *холинергик* ва *адренергик* толаларга ажратишни таклиф этди. Барча парасимпатик нервлар, преганглионар симпатик толалар, шунингдек постганглионар симпатик толалар (булар тер безларини иннервациялаб, мускулларнинг томирларини кенгайтиради) *холинергик толалар* ҳисобланади. Уларнинг нерв охирларида ацетилхолин ҳосил бўлади. Юксак температурада тер чиқартирадиган ва скелет мускулларининг томирларини кенгайтирадиган толалардан бошқа постганглионар симпатик толаларнинг ҳаммаси *адренергик толалар* ҳисобланади. Адренергик толаларнинг охирларида норадреналин ҳосил бўлади.

Нервлардан маҳрум бўлган органларнинг тегишли медиаторларга сезувчанлиги вегетатив

нервлар қирқилгач ва айниб қолгач ошиб кетади. Симпатик нерв системасидан иннервацияланган ҳар бир орган: юрак, меъда, ичак, томирлар, кўзнинг рангдор пардаси ва шу кабилар симпатик нервлардан маҳрум қилинса (десимпатизация), адреналинга ва норадреналинга ортиқ даражада сезувчан бўлиб қолади. Худди шунингдек, орган парасимпатик нервлардан маҳрум қилинса, ацетилхолинга ортиқ даражада сезувчан бўлади. Нервдан маҳрум қилинган (денервацияланган) тўқималарнинг ортиқ даражада сезувчанлик сабабларидан бири шуки, тўқималарда адреналинни парчалайдиган фермент (аминооксидаза) ёки ацетилхолинни парчалайдиган фермент (холинэстераза) камаяди.

## **ТУҚИМА ВА ОРГАНЛАРНИНГ ВЕГЕТАТИВ ИННЕРВАЦИЯСИ**

### **Вегетатив иннервациянинг аҳамияти**

Вегетатив нерв системасининг вазифаси периферик органлардаги, шунингдек марказий нерв системасидаги модда алмашинуви, қўзғалувчанлик ва автоматияни бошқаришдан иборат. Вегетатив нерв системаси тўқима ва органларнинг физиологик ҳолатини бошқариб ва ўзгартириб, уларни бутун бир организмнинг шу пайтдаги фаолиятига мослаштиради. Органларнинг ишлаш шароитига қараб, уларга вегетатив нерв системаси тузатувчи ёки ишга туширувчи таъсир кўрсатади. Орган автоматияли бўлиб, узлуксиз ишласа, симпатик ёки парасимпатик нервлар орқали келувчи импульслар эса орган фаолиятини фақат кучайтирса ёки сусайтирса тузатувчи (*коррекцияловчи*) таъсир кўрсатди, деб айтишади. Орган узлуксиз ишламаса ва унга симпатик ёки парасимпатик нервлар орқали келувчи импульслар органни қўзғатса, бунда вегетатив нерв системаси *ишга солувчи* таъсир кўрсатди, деб айтишади.

### **Қўшалок вегетатив иннервация**

Вегетатив нерв системасидан иннервацияланган органларнинг аксариси шу системанинг икки бўлимига— симпатик ва парасимпатик нерв системасига бўйсунди. Органларга вегетатив нервлар орқали келувчи импульслар таъсирида шу органлар фаолиятининг ўзгариши ҳақидаги маълумотлар қуйидаги жадвалда келтирилган. Симпатик ва парасимпатик бўлимлар кўпгина органларга қарама-қарши таъсир кўрсатади, яъни функционал антагонистлар ҳисобланади. Нерв системасининг шу икки бўлими ўртасидаги *функционал антагонизм* яна шунда кўриладики, улардан бири организм ҳолатини бир йўналишда ўзгартирувчи ички секреция безини иннервациялай олади, иккинчиси эса организм ҳолатини қарама-қарши йўналишда ўзгартирувчи бошқа безни иннервациялайди. Масалан, симпатик нервлар буйрак усти безининг мағиз қаватини иннервациялаб, адреналин чиқишини кучайтиради ва, шу тариқа, қондаги қандни кўпайтиради, яъни гипергликемияга сабаб бўлади, парасимпатик нервлар (n. vagus) меъда ости безининг Лангерганс оролчаларини иннервациялаб, инсулин чиқишини кучайтиради, бунинг оқибатида эса қондаги қанд камаяди, яъни гипогликемия рўй беради.

Симпатик ва парасимпатик системалар таъсирида организмда рўй берувчи функционал ўзгаришлар йиғиндисини анализ қилиш шуни кўрсатадики, симпатик нерв системаси

## Симпатик ва парасимпатик нервларнинг органларга таъсири

Орган	Парасимпатик таъсири	Симпатик нервлар таъсири
Юрак	Секинроқ уриб, риш кучи камаяди	Тезроқ уриб, кучи ошади
Тери томирлари		Тораяди
Ички органларнинг мирлари		Тораяди
Тил ва сўлак безлари-нинг томирлари	Кенгаяди	Тораяди
Жинсий мирларй	Кенгаяди	Тораяди
Кўз	Қорачиғи тораяди дор парданинг мон мускуллари	Қорачиғи кенгаяди дор парданинг мускуллари
Бронхлар	Тораяди	Кенгаяди
Сўлак безлари	Сўлак чиқаради	Сўлак чиқаради
Меъда безлари	Шира чиқаради	Шира чиқиши
Меъда ости ташки секреция	Шира чиқаради	—
Меъда ости		
Лангерганс оролчалари	Инсулин чиқаради	—
Буйрак усти мағиз қавати	—	Адреналин чиқаради
Тери силлиқ		Қисқаради
Меъда-ичак силлиқ куллари	Қисқаришлари тонуси ошади	Қисқаришлари тонуси камаяди
Ҳомиласиз силлиқ мускуллари	—	Бўшашади
Ҳомилали силлиқ мускуллари	—	Қисқаради
Қовуқ силлиқ лари	Қисқаради	Бўшашади
Қовуқ сфинктери лик мускуллари	Бўшашади	Қисқаради

организм кучларига зўр беришини талаб қиладиган шароитда унинг интенсив ишлашига имкон берса, парасимпатик нерв системаси, аксинча, ўша зўр бериб ишлаш пайтида организм йўқотган ресурсларнинг тикланишига ёрдам беради. Дарҳақиқат, симпатик нерв системаси кўзғолганда юрак тезроқ уриб, қисқариш кучи ошади, қоннинг артериал босими кўтарилади, жигардаги гликоген парчаланиб, қонда глюкоза кўпаяди, скелет мускулларининг иш қобилияти ортади; парасимпатик нерв системаси кўзғалганда эса,



аксинча, юрак секинроқ уриб, қисқариш кучи камаяди, қон босими пасаяди, инсулин кўпроқ ишланиб чиқиб, гликогеннинг тўпланишига ва қондаги глюкозанинг камайишига имкон беради, меъдадан ва меъда ости безидан шира чиқиши кучайиб, овқат ҳазми осонлашади. Организмнинг шошилиш иш кўришини талаб қиладиган ҳар хил шароитда симпатик нерв системаси тонусининг ошиб кетиши, уйқу вақтида, аксинча, парасимпатик нерв системаси тонуси ошиб кетишининг аҳамияти шундан тушунарли.

### **Вегетатив нервлар таъсирланиш эффектининг иннервацияланадиган орган ҳолатига боғлиқ эканлиги**

Вегетатив нерв системасининг иштирокида юзага чиқадиган реакциялар нерв марказларининг тонусига, шунингдек периферик органларнинг ҳолатига — қўзғалувчанлигига ва модда алмашинувига қараб анча ўзгариши мумкин. Нервларга таъсир этиш интенсивлиги ва таъсир этиш эффектининг характери шу пайтдаги ва илгари қўлланилган таъсиротларнинг кучига ва қанча давом этишига қараб бутунлай бошқача бўлиши мумкин. Симпатик ва парасимпатик нервларнинг таъсир кўрсатиш характери ҳамда улар ўртасидаги антагонизм, шу тариқа, мутлақо доимий ва ўзгармас бир нарса эмас.

Турли таъсиротларга жавобан реакция ўзгарувчанлигини XVIII аср охиридаёқ А. Гумбольд кўрсатиб ўтган эди: «Ҳар қандай агент ўзи таъсир этаётган органнинг қандай ҳолатда эканлигига қараб, сусайтирувчи ёки қўзғатувчи таъсир кўрсатади». Организм, унинг органлари ва тўқималарининг реакция кўрсатиш характери ва интенсивлигини белгилаб берадиган функционал ҳолати уларнинг *реактивлиги* деб аталади.

Сайёр (адашган) нерв таъсирланган пайтда меъда ва ингичка ичак мускуллари тонусининг қандай эканлигига қараб, шу органлар ҳаракатининг ҳар хил характерда ўзгариши орган реактивлигининг аҳамиятига мисол бўла олади. Одатдаги шароитда сайёр нерв меъда ва ингичка ичак ҳаракатини қўзғайди. Меъда ва ичак мускуллари тонуси кескин даражада ошган пайтда шу нерв таъсирланса, бу органларнинг автоматик қисқаришлари кучайиш у ёқда турсин, балки сусаяди (тормозланади). Юрак реактивлигига калий ва кальций ионларининг таъсири мисол бўла олади: калий ионлари ортиқча бўлганда юракнинг симпатик нервларига таъсир этиш юрак фаолиятини кучайтирмайди, балки сусайтиради, кальций ионлари ошганда сайёр нервнинг таъсирланиши юрак фаолиятини сусайтирмай, балки кучайтиради. Вегетатив нерв таъсирланиш эффектининг шундай ўзгариши «функционал сохталик» ёки «парадоксал таъсир» деб аталади. Бу ҳодисаларнинг сабаби ҳали етарлича ўрганилган эмас.

### **Тер безлари ва қон томирларининг иннервацияланиш хусусиятлари**

Тер безлари фақат симпатик нерв толаларидан иннервацияланган. Аксари постганглионар симпатик толалар охирларининг хусусияти шуки, тер безларида норадреналин эмас, балки ацетилхолин ҳосил бўлади. Шу сабабли тер безлари ҳужайраларининг ацетилхолинга реакция кўрсатиш қобилиятини йўқ қила оладиган атропин киритилса, ташқи муҳит температураси юксак бўлганда тер ажралиши таққа тўхтайд.

Одам гавдасининг баъзи жойларида, масалан, қўл қафтларида тер ажралиши учун тери остига ацетилхолин киритишгина эмас, балки адреналин киритиш ҳам тер ажралишига сабаб бўла олади. Афтидан, тер ажралишининг икки тури — температура ва эмоционал турлари бор (одам қаттиқ қўрққанда совуқ тер босиши). Температура кўтарилганда тер чиқартирувчи импульслар тер безларига симпатик нервларнинг холинергик охирлари орқали, эмоционал тер чиқартирувчи импульслар эса симпатик нервларнинг адренергик охирлари орқали ўтади.

Артериялар ва артериолаларда асосан томир торайтирувчи симпатик нервларнинг толалари бор. Организмнинг фақат чекли қисмларида, масалан сўлак безларида, тилда, жинсий олатнинг ғорсимон таналарида қўшалок (томир торайтирувчи ва кенгайтирувчи) иннервация бор. Организмнинг шу қисмларидаги томирлар томир торайтирувчи симпатик нервлардангина эмас, томир кенгайтирувчи парасимпатик нервлардан ҳам иннервация олади. Скелет мускулларидаги артериялар иннервациясида баъзи бир ўзига хос хусусиятлар бор, бу артериялар томир торайтирувчи адренергик симпатик толалар ва томир кенгайтирувчи холинергик симпатик толалар билан таъминланган (холинергик симпатик толалар мускуллар ишлаган вақтда

томирларни кенгайтурса керак).

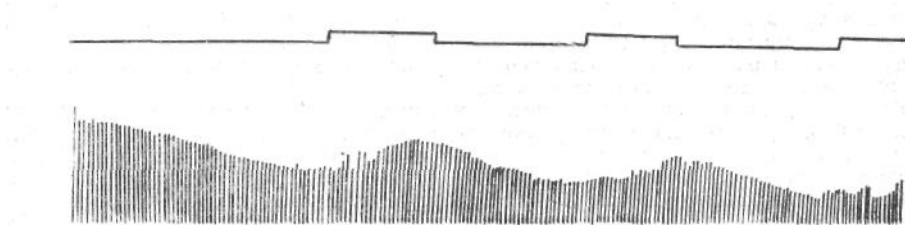
Утган асрнинг 70-йилларидаёқ Штрикер тажрибаларида олинган ва бошқа тадқиқотчилар томонидан тасдиқланган натижалар физиологияга доир адабиётда бир талай мунозарага сабаб бўлди. Уша тажрибаларда орқа миyanинг кейинги илдиэларини киркиб қўйиб, периферик учларига таъсир этилганда (афферент толалар ўша илдиэлардан ўтади) гавданинг тегишли сегментидаги томирлар кенгайиши кузатилган. Шунга асосланиб, орқа илдиэларнинг толалари перифериядан марказий нерв системасига импульслар ўтказиш билан бирга марказий нерв системасидан периферияга ҳам импульслар ўтказди, деган фикр билдирилди. Шу эфферент импульслар махсус нерв толалари орқали ўтадими ёки афферент нерв импульсларини ўтказувчи толалар орқали ўтадими, — бу тўғрида яқдил фикр йўқ. В. Бейлис ва Л. А. Орбели назариясига мувофиқ, орқа илдиэларнинг бир хилдаги толалари импульсларни икки томонлама ўтказаверади. Ҳар бир толанинг бир шохчаси рецепторга, иккинчи шохчаси қон томирига боради. Таналари орқа мия тугунларида ётган рецептор нейронлар икки ёқлама функцияни ўтади: улар афферент импульсларни орқа мияга ўтказиб, рецептор нейронлар функциясини бажаради, импульсларни тескари — антидром йўналишда томирларга ўтказиб, томир кенгайтирувчи нервлар функциясини ўтади. Бошқа ҳамма нерв толалари каби, афферент толалар ҳам икки томонлама ўтказувчан бўлгани учун импульслар икки томонлама ўта олади.

Иккинчи назарияга мувофиқ, рецептор нерв охирида ацетилхолин ва гистамин ҳосил бўлиб, тўқималарга диффузияланиб ўтганлиги ва яқин орадаги томирларни кенгайтирганлиги туфайли, орқа илдиэлар таъсирланганда тери томирлари кенгайди.

Одамдаги томир реакцияларини текшириш учун клиникада бир неча проба (синов усули) қўлланилади. Шулардан бири — *дермография* дегани шундан иборатки, ўтмас бугам билан терига чизик тортиб, механик таъсир кўрсатилади. Кўпгина соғлом кишилар шу усул билан текширилганда артериолалар рефлекс йўли билан тораяди, натижада терининг таъсирланаётган қисми қисқа вақт рангсизланиб туради (*ок дермография*). Сезувчанлик каттароқ бўлса, терининг кенгайган томирлари қизил йўл бўлиб кўринади. бу йўл торайган томирларнинг рангсиз йўллари билан ўралган бўлади (*қизил дермография*), сезувчанлик жуда юқори бўлса, тери бўртади, яъни шишади. Гистамин ва адреналин пробалари (яъни гистамин ёки адреналиннинг кучсиз эритмасини тери ичига киритиш усули) ҳам қўлланилади. Бу ҳолда терининг эритма киритилган жойида қизил (гистамин) ёки рангсиз (адреналин) доғ пайдо бўлади, шу доғнинг катталигига ва қанча туришига қараб тери томирларининг реактивлиги ҳақида фикр юритишади. Реактивлик жуда юқори бўлса, терининг гистамин киритилган жойи қизариш билан бирга шишади ҳам.

### **Скелет мускуллари, марказий нерв системаси ва рецепторларнинг симпатик иннервацияси**

Чарчаган скелет мускулининг симпатик нервлари таъсирланса, иш қобиляти тикланади. Орқа миyanинг тегишли олдинги илдиэларига узоқ вақт ритмик таъсир этилганда болдир мускулининг қисқаришини Л. А. Орбели ва А. Г. Гинецинский қайд этишган. Мускул чарчаган сайин қисқаришлар амплитудаси секинаста камайган. Қисқаришлар жуда камайгач, олдинги илдиэларга ритмик таъсир давом эттирилиши билан бирга, симпатик занжирга боровчи преганглионар симпатик толаларнинг болдир мускулига симпатик иннервация берадиган қисми қисқа вақт таъсирланган. Анчагина узоқ—бир неча ўн секунд вақтдан кейин ҳаракатлантирувчи илдиэларнинг ритмик таъсирланишига жавобан мускулнинг қисқаришлар амплитудаси секин-аста оша бошлаган ва баъзан бошланғич амплитудасига етган (260-расм).



**260-расм.** Бақанинг ажратиб олинган болдир мускулининг чарчаш эгри чизигига симпатик толаларга стимул беришнинг таъсири (Гинецинскийдан).

Чарчаган мускул қисқаришлари ҳаракатлантирувчи нерв толаларига ритмик (минутига 30 марта) таъсир этиб, юзага чиқарилади. Симпатик нервга таъсир этиш пайтлари сигнал чизикнинг кўтарилган жойлари билан қайд қилинган.

Шу тажрибаларга суяниб, симпатик нервларнинг мускул толаларига бевосита таъсир этиши эмас, балки мускулдаги қон томирларига таъсир этиши, яъни мускулга кислород ва озик моддалар кўпроқ келиши натижасида мускулнинг иш қобиляти тикланади, деб фараз қилинди. Аммо мускул томирларига суюқ

вазелин тўлдириб қилинган тажрибалар бу эътирозни рад этди: чарчаган мускулнинг симпатик нервлари таъсирланганда унинг иш қобилияти барибир тикланаверди.

Симпатик нерв системаси сезги органларига ва марказий нерв системасига ҳам таъсир этаверади. Масалан, Л. А. Орбели ҳамкорларининг кузатишларига қараганда ҳайвонларнинг тери рецепторлари қўзғалувчанлигини симпатик нерв системаси ўзгартиради. Одамнинг бўйин симпатик тугунлари олиб ташлангач вестибуляр аппарат билан кўруз аппаратининг қўзғалувчанлиги пасаяди; айни вақтда қоронғи адаптацияси кескин даражада камаяди; тери остига адреналин юбориш тескари таъсир кўрсатади (Е. Б. Бабский).

Симпатик йўллар орқали ўтадиган импульслар марказий нерв системасига, жумладан, узунчоқ мия билан ўрта миянинг рефлексор функциясига ҳам таъсир этиши экспериментал тадқиқотларда аниқланди. Э. А. Асратян, С. И. Гальперин ва Б. В. Павловнинг маълумотларига қараганда, ит бўйнининг юқори симпатик тугунлари олиб ташлангач шартли рефлексор фаолият бузилади, бу эса қисман томирлар тонусининг ўзгаришига, қисман бош мия катта ярим шарлари пўстлоғидаги нерв хужайраларига симпатик нервларнинг таъсир этмай қолишига боғлиқ бўлса керак. Симпатик нервга бўйиндан таъсир этилганда катта ярим шарлар пўстлоғидаги нейронларнинг электр активлиги ўзгариши ва хронаксиянинг ортиши ҳам катта ярим шарлар пўстлоғига симпатик нерв системасининг таъсир этишини кўрсатадиган далилдир.

Л. А. Орбелининг симпатик нерв системаси адаптацион-трофик функцияни ўтайди, деган назарияси ана шу фактларнинг йиғиндисига асосланади. Бу назарияга мувофиқ, симпатик нерв системаси модда алмашинуви, гавдадаги барча орган ва тўқималар трофикасини ва қўзғалувчанлигини бошқаради. Адаптация-трофик функциянинг биологик аҳамияти шуки, у организмнинг фаолиятга муайян равишда созланишини таъминлайди.

## **ВЕГЕТАТИВ ФУНКЦИЯЛАРНИ БОШҚАРУВЧИ МАРКАЗЛАР ВА ВЕГЕТАТИВ РЕФЛЕКСЛАР**

### **Вегетатив рефлекслар**

*Вегетатив рефлекслар* деган кўпгина рефлексор реакцияларнинг тозага чиқишида вегетатив нерв системасининг нейронлари қатнашади. Экстерорецепторлар таъсирланганда ҳам, интерорецепторлар таъсирланганда ҳам вегетатив рефлекслар юзага чиқади. Бу рефлексларда импульслар марказий нерв системасидан периферик органларга симпатик ёки парасимпатик нервлар орқали ўтади.

Турли вегетатив рефлекслар жуда кўп. Медицина практикасида висцеро-висцерал, висцеро-кутан ва кутан-висцерал рефлексларнинг аҳамияти катта. Таъсирланганда рефлексларни юзага чиқарадиган рецепторларнинг ва охириги реакциянинг вужудга келишида қатнашувчи эффекторлар (ишловчи органлар)нинг локализациясига қараб, бу рефлекслар бир-биридан фарқ қилади.

*Висцеро-висцерал рефлекслар* ички органлардаги рецепторларнинг таъсирланиши натижасида вужудга келадиган ва ички органлар фаолиятининг ўзгариши билан тугайдиган реакциялардир. Аорта, каротид синус ёки ўпка томирларидаги босимнинг ортиши ёки камайиши натижасида юрак фаолияти, томирлар тонуси, талокқа қон тўлишининг рефлексор ўзгаришлари; қорин бўшлиғидаги органлар таъсирланганда юракнинг рефлекс йўли билан тўхтаб қолиши; қовуқ ичидаги босим ошганда қовуқ силлиқ мускулларининг рефлекс йўли билан қисқариши ва қовуқ сфинктерининг бўшашуви ва бошқа кўп

рефлекслар висцеро-висцерал рефлексларга киради.

*Висцеро-кутан рефлекслар* шундан иборатки, ички органлар таъсирланганда гавданинг чекли қисмларида тер ажралиши, терининг электр қаршилиги (электр ўтказувчанлиги) ва тери сезувчанлиги ўзгаради. Масалан, ички органларнинг зарарланишига алоқадор бўлган баъзи бир касалликларда терининг муайян қисмларидаги сезувчанлиги ошади ва электр қаршилиги камаيда. Қайси органнинг зарарланишига қараб, терининг бундай қисмлари топографияси ҳар хил бўлади.

*Кутан-висцерал рефлекслар* шундан иборатки, терининг муайян қисмлари таъсирланганда томир реакциялари рўй беради ва муайян ички органлар фаолияти ўзгаради. Баъзи шифобахш процедуралар, масалан, ички органлар оғриганда терининг маълум бир қисмини иситиш ёки совутиш шунга асосланган.

Амалий медицинада вегетатив нерв системасининг ҳолати ҳақида фикр юритиш учун бир қанча вегетатив рефлекслардан фойдаланилади (*вегетатив функционал пробалар*). Буларга *Ашнернинг кўз-юрак рефлекси* (кўз сокқаларига бармоқ босилганда юрак уришининг қисқа вақт сийракланиши), *нафас олиш-юрак рефлекси*, ёки *нафас аритмияси* (навбатдаги нафас олишдан олдин, нафас чиқариш охирида юрак уришининг сийракланиши), *ортостатик реакция* (ётган ҳолатдан тикка турганда юрак уришининг тезлашуви ва артериал босимнинг кўтарилиши) ва бошқа рефлекслар киради.

### **Организм реакцияларида вегетатив нерв системасининг иштироки**

Вегетатив нервлардан иннервацияланган органлар фаолиятининг рефлекс йўли билан ўзгариши хулқ-атвордаги ҳамма мураккаб актлар— организмдаги барча шартсиз ва шартли рефлектор реакцияларнинг доимий бир қисмидир. Хулқ-атворнинг турли-туман актлари мускуллар фаолиятида, актив ҳаракатларда намоён бўлиб, ҳамиша ички органлар, яъни қон айланиш, нафас олиш, овқат ҳазм қилиш, чиқариш, ички секреция органлари функциясининг ўзгариши билан давом этади.

Юқорида айтилган органлар функциясининг ўзгариши туфайли мускуллар узоқ вақт максимал даражада самарали ишлай олади. Мускуллар қонни кўп олиб, уларда модда алмашинуви кучайгандагина шундай яхши ишлай олади. Дарҳақиқат ҳар қандай мускул ишида юрак тезроқ уриб, қисқариш кучи ошади, турли органлардан ўтувчи қон қайта тақсимланади (ички органларнинг томирлари тораяди, ишлаётган мускулларнинг томирлари кенгаяди), қон деполаридан қон чиқиши ҳисобига томирларда қон кўпаяди, нафас олиш кучаяди ва чуқурлашади, деполардаги қанд қонга чиқади ва ҳоказо. Мускуллар фаолиятига ёрдам берадиган шу ва бошқа кўп мосланиш реакциялари марказий нерв системасидаги олий бўлимларнинг вегетатив нерв системаси орқали таъсирида юзага чиқади.

Ташқи муҳитнинг ва организм ички ҳолатининг турли ўзгаришларида организм ички муҳитининг нисбий доимийлигини сақлашда вегетатив нерв системасининг иштироки муҳим аҳамиятга эгадир. Куйидаги ҳодисалар бунга мисол бўла олади. Ҳаво температураси кўтарилганда рефлекс йўли билан тер чиқади, периферик томирлар рефлекс йўли билан кенгайиб, иссиқлик чиқиши кучаяди, шунинг натижасида гавда температураси доимо бир даражада туриб, организм қизиб кетмайди. Кўп қон йўкотилганда юрак тезроқ уради, томирлар тораяди, талокда йиғилиб турган қон томирларга чиқади. Гемодинамикадаги шу ўзгаришлар туфайли қон босими бирмунча юқори даражада туради ва органлар озми-кўпми нормал миқдорда қон олади.

Бутун организмнинг умумий реакцияларида вегетатив нерв системасининг иштироки ва мослаштирувчи роли организм ҳаётига хавф таҳдид солганда: масалан, душман ҳужум қилганда, оғритувчи шикастларда, бўғилиб қолишда ва шунга ўхшаш ҳолларда айниқса яққол кўрилади. Бундай вазиятда таранглик реакциялари (стресс) ва эмоционал ҳолатлар (ғазаб, кўркиш) рўй беради. Улар шу билан таърифланадики, бош миёна катта ярим шарлар пўстлоғи ва бутун марказий нерв системасида қўзғалиш кенг ёйилиб, мускуллар фаолияти

кучаяди ва вегетатив реакцияларнинг мураккаб комплекси юзага чиқади. Вегетатив реакциялар рўй бериши натижасида организмнинг ҳамма кучлари тахдид солаётган хавфни бартараф қилишга сафарбар этилади. Вегетатив нерв системасининг иштироки одамнинг эмоционал реакцияларини сабабидан қатъи назар физиологик анализ қилишда ҳам намоён бўлади. Одам хурсанд бўлганда юрагининг тезроқ уриши, тери томирларининг кенгайиши, юз кизариши, қўрққанда эса терининг рангсизланиши («ранги ўчиши»), тер ажралиши, терининг ғарғиша бўлиши, меъдадан шира чиқмай қолиши ва ичак перистальтикасининг ўзгариши, ғазабланиш пайтида қорачиқларнинг кенгайиши ва шунга ўхшашларни мисол қилиб кўрсатайлик. Эмоционал ҳолатларнинг бу ҳамма физиологик кўринишлари шу билан изоҳланадики, қўзғалиш марказий нерв системасига ёйилганда вегетатив нерв системаси ҳам реакцияларни юзага чиқаришда қатнашади.

Эмоционал қўзғалиш пайтида вегетатив нерв системаси иштироки билан келиб чиқадиган рефлектор актга *психогальваник рефлекс*, ёки *тери-гальвани рефлeksi* мисол бўла олади. Бу рефлексни ўрганиш учун тер безлари кўпроқ бўлган терига электродларни маҳкамлаб қўйиб гальванометрга уланади. Эмоционал қўзғалишга сабаб бўлувчи турли таъсиротлар: терига игна санчиш, электр токи бериш, ҳаяжонлантирувчи ҳикоя эшиттириш натижасида гальванометр стрелкаси оғади. Биринчи марта И. Р. Тарханов тасвир этган бу ҳодисанинг сабаби шуки, теридаги потенциаллар фарқи ўзгариб, электр қаршилиги камаяди ва бу ҳодиса асосан тер безларининг фаолиятига боғлиқ.

Эмоционал ҳолатларнинг физиологик кўринишлари асосан симпатик нерв системасининг қўзғалишига боғлиқ. Аммо бунда парасимпатик нерв системаси ҳам қўзғалиши мумкин. Эмоцияларда, масалан, мушук вовуллаётган кучукни қўрганда сайёр нервлар орқали келувчи импульслар таъсирида инсулин чиқиши кучаяди.

У. Кенноннинг маълумотларига қараганда, эмоционал ҳолатларнинг кўпгина физиологик кўринишлари вегетатив нервларнинг бевосита таъсирида, шунингдек адреналин таъсирида келиб чиқади. Эмоционал ҳолатларда симпатик импульслар таъсири билан қондаги адреналин кўпаяди.

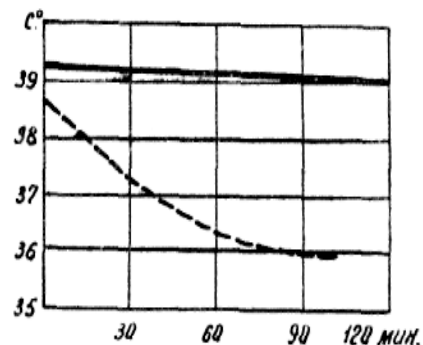
Организмнинг оғриқ туфайли келиб чиққан баъзи умумий реакцияларида вегетатив нерв системасининг олий марказлари қўзғалиши натижасида гипофизнинг орқадаги бўладиган вазопрессин гормони кўпроқ чиқади, бу гормон томирларни торайтиради ва сийдик чиқишини тўхтатади.

Юқорида келтирилган мисолларда рефлектор дуганинг эффектор қисмига гуморал звено қўшилган. Марказий нерв системаси органларга нерв импульсларини юбориб таъсир кўрсатиш билан бирга, нерв импульслари таъсирида ички секреция безларида гормонлар ишланиб чиқиб, қонга қўшилади, улар кўп органлар ҳолатини ва фаолиятини ўзгартиради.

Турмушдаги турли-туман шароитга организмнинг мосланишида симпатик нерв системасининг роли шу системани батамом олиб ташлаш тажрибаларида яққол кўрсатилади. У. Кеннон мушукларнинг иккала чегара симпатик стволини ва барча симпатик ганглийларни батамом кесиб олган. Бундан ташқари, бир буйрак усти безини олиб ташлаган ва иккикчи буйрак усти безини нервдан маҳрум этган (муайян таъсиротларда симпатомиметик таъсир этувчи адреналиннинг қонга ўтишига йўл қўймаслик учун шундай қилган). Операция қилинган ҳайвонлар тинч қўйилганда нормал ҳайвонлардан деярли ҳеч бир фарқ қилмаган.

Аммо, организмнинг зўр беришини талаб қиладиган турли шароитда — мускуллар қаттиқ ишлаганда, организм қизиқ кетганда, совуганда, қон йўқотганда, эмоционал қўзғалишда — симпатик ствол ва ганглийлар

261-расм. Суний йул билан совитилган нормал мушук(узлуксиз чизик) ва симпатик нервлардан махрум қилинган мушук (узук-узук чизиклар)ларнинг гавда температураси.(У.Каннондан)



олиб ташланган ҳайвонлар чидами камайган. Масалан, нормал ҳайвонлар гавда температурасининг пасайишига сабаб бўлмаган ташқи муҳит температурасида симпатик нервлардан махрум қилинган ҳайвонлар гавдаси тезроқ совуб қолган (261-расм).

Симпатик нерв системасини *иммунологик «экстирпация қилиш»* (олиб ташлаш) йўли билан шунга ўхшаш маълумотлар олинди. Бу метод 1958 йилда ишлаб чиқилди. С.Коэн сичконларнинг сўлак безларида симпатик нерв ҳужайраларининг ўсишига ёрдам берадиган оксил моддани топди. Ана шу моддани бошқа ҳайвонларга юбориш йўли билан қон зардоби тайёрланди, симпатик нейронларнинг ўсишига ёрдам берадиган моддани ўша қон зардобидоги иммун жисмлар боғлаб олади. Симпатик нерв системаси тараққий этиб улгурмаган ёш ҳайвонларга шундай зардоб юборилганда симпатик нерв системаси тараққий этмай, симпатик нерв ҳужайралари емирилиб кетади.

### Орқа мия, узунчоқ мия ва ўрта миyanинг вегетатив функцияларни бошқарувчи марказлари

Юқорида кўрсатилганидек, вегетатив нерв системасининг эффектор нейронлари кўзни ҳаракатлантирувчи нервнинг ўрта миёдаги ядроларида, юз нерви, тил-ҳалқум нерви ва сайёр нервнинг узунчоқ миёдаги ядроларида, орқа мия кўкрак ва бел сегментларининг ён шохларида ва думғаза сегментларининг олдинги шохларида жойлашган. Бир қанча вегетатив рефлексларнинг дугалари ҳам марказий нерв системасининг шу бўлимларида туташади. Бунинг сабаби шуки, вегетатив нерв системасининг эффектор нейронлари кўпгина экстерорецепторлар билан висцерорецепторлардан келувчи импульслар таъсирида кўзгалувчи оралик нейронлардан импульслар олади. Шу сабабли вегетатив функцияларни рефлекс йўли билан бошқарадиган тубан марказлар орқа мия сегментларида, узунчоқ миёда ва ўрта миёда деб ҳисоблаш мумкин. Марказий нерв системасининг юқориқроқдаги бўлимларидан, жумладан мия стволининг ретикуляр формациясидан, гипоталамусдан, миёчадан, пўстлоқ остидаги ядролардан ва катта ярим шарла-р пўстлоғидан ўша марказларга импульслар келиб туради.

**Вегетатив функцияларни бошқарадиган спинал (орқа миёдаги) марказлар.** Орқа миyanинг сўнгги бўйин сегменти ва юқоридаги иккита кўкрак сегменти рўпарасида ётган нейронлар кўзнинг учта силлиқ мускулига: қорачиқни кенгайтирадиган мускул (*m. dilatator pupillae*), кўз доира мускулининг кўз косасига тегишли қисми (*pars orbitalis m. orbicularis oculii*) ва юқори қовоқ мускулларидан бири (*m. palpebralis tertus*) ни иннервациялайди. Орқа миyanинг шу мускулларга нерв берадиган қисми *Будге маркази*, ёки *centrum cilioresnale* деб аталди. Орқа миyanинг шу қисмидан бошланган нерв толалари симпатик нерв таркибида бўйиннинг юқоридаги симпатик тугунига боради, иккинчи нейрон шу ердан бошланиб, кўз мускулларида тугайди. Ана шу толалар таъсирланганда қорачиқ кенгайди (*мидриаз*), кўз ёриғи очилади ва кўз соққаси чакчаяди (*экзофтальм*). Орқа миyanинг юқорида айtilган сегментлари зарарланганда ёки симпатик нервлар қирқиб қўйилганда *Горнер симптоми* келиб чиқади: қорачиқ тораяди (*миоз*), кўз ёриғи тораяди ва кўз соққаси

ичичига тушиб кетади (*энофтальм*).

Орқа миянинг юқоридаги бешта кўкрак сегментида жойлашган симпатик нейронлар юракни ва бронхларни иннервациялайди. Бу нейронлардан келадиган импульслар юрак уришини тезлатади ва кучайтиради, бронхларни кенгайтиради.

Орқа миянинг барча кўкрак сегментларида ва юқоридаги бел сегментларида симпатик нерв системасининг томирларга ва тер безларига иннервация (толалар) берадиган нейронлари бор. Айрим сегментлар зарарланса, симпатик нервлардан маҳрум бўлган гавда қисмларида томирлар тонуси йўқолади ва турли таъсиротларга жавобан томир реакциялари рўй бермайди, тер чиқмай қўяди.

Сийдик чиқариш, дефекация, эрекция (жинсий олатнинг бўртиши) ва эякуляция (уруғ отиш) рефлексларининг спинал марказлари орқа миянинг думғаза бўлимида жойлашган. Ҳозиргина айтилган марказлар емирилганда жинсий заифлик келиб чиқади, сийдик ва ахлатни тўхтатиб бўлмайди. Қовуқ ва тўғри ичак сфинктерлари фалаж бўлиши натижасида сийдик чиқариш ва дефекация бузилади.

**Вегетатив функцияларни бошқарадиган бульбар ва мезенцефал марказлар.** Сайёр нерв, тил-ҳалқум нерви, юз нерви ва кўзни ҳаракат-лантирувчи нерв таркибида ўтувчи парасимпатик толалардан иннервацияланган органлар фаолиятини бошқарувчи марказлар ўрта мия билан узунчоқ мияда. Нерв системасининг бу бўлимларида рецептор, киритма ва эффектор нейронларнинг группалари бор. Булар кўпгина вегетатив рефлексларнинг дугаларини ҳосил қилади.

Юрак уришини сусайтирадиган, кўздан ёш оқизадиган, сўлак, меъда ва меъда ости беzi секретиясини кўзгайдиган, ўт пуфаги ва ўт йўлидан ўт чиқартирадиган, меъда ва ингичка ичак қисқаришларига сабаб бўладиган нерв марказлари узунчоқ мияда. Орқа миянинг кўкрак ва бел сегментларида жойлашиб, периферияга томир торайтирувчи импульсларни юборадиган симпатик нерв системаси нейронларининг фаолиятини уйғунлаштирувчи ва интегралловчи *вазомотор (томир ҳаракатлантирувчи) марказ* узунчоқ миянинг ретикуляр формациясида.

Узунчоқ миядаги томир ҳаракатлантирувчи марказнинг ва сайёр нерв ядросининг юрак фаолиятини сусайтирувчи нейронлари доимо тонус ҳолатида бўлади, натижада артериялар ва артериолалар ҳамиша бирмунча торайиб, юрак уриши эса бирмунча секинлашиб туради, бу — томир ҳаракатлантирувчи марказнинг ва сайёр нерв, ядроси нейронларининг характерли хусусиятидир.

Сайёр нерв ядросининг нейронлари иштирокида юракка тааллуқли ҳар хил рефлекслар, жумладан, Гольц рефлекси, кўз-юрак рефлекси (Ашнер рефлекси), нафас олиш-юрак рефлекси, синокаротид ва аортал рефлексоген зоналарнинг рецепторларидан бошланувчи рефлекслар юзага чиқади. Юракнинг кўпгина рефлексор реакциялари томирлар тонусининг ўзгариши билан бир вақтда рўй беради. Бунинг сабаби шуки, юрак фаолиятини бошқарувчи нейронлар томир, ҳаракатлантирувчи марказнинг нейронларига боғланган.

Томир ҳаракатлантирувчи марказда прессор ва депрессор зоналар, бор. Прессор зоналар томирларни рефлекс йўли билан торайтирса, депрессор зоналар томирларни рефлекс йўли билан кенгайтиради. Томирларга иннервация берувчи симпатик нерв системасининг спинал нейронларига импульслар томир ҳаракатлантирувчи марказдан ретикулоспинал йўллар орқали келади. Томир ҳаракатлантирувчи марказнинг томир кенгайтирувчи рефлекслари одатда регионар характерда, яъни гавданинг муайян қисми билан чекланган бўлади; томир торайтирувчи рефлекслар эса гавданинг кенгроқ қисмларини ўз ичига олади.

Юрак фаолияти ва томирлар тонусини бошқарувчи марказларга гарчи мия катта ярим шарларининг пўстлоғи таъсир этиб турса ҳам, улар нафас марказидан фарқ қилиб, ўз ихтиёрича кўзгала олмайди ёки тормозлана олмайди.

Узунчоқ миянинг ҳазм органлари фаолиятини бошқарадиган рефлексор марказлари сўлак безларига тил-ҳалқум ва юз нервлари таркибида боровчи парасимпатик нерв толалари орқали меъда, меъда ости беzi, ингичка ичак, ўт пуфаги ва ўт йўлларига — сайёр нерв таркибида боровчи парасимпатик нерв толалари орқали таъсир кўрсатади. Рефлексор

импульслар юз нервнинг шохчаси (n. lacrimalis) орқали кўз ёши безига боради.

Урта миёда — тўрт тепаликнинг олдинги дўмбоқларида *қорачиқ рефлексининг маркази* билан кўз аккомодацияси маркази бор.

Организмнинг вегетатив функцияларини бошқарувчи марказлар орқа миёда, узунчоқ миёда ва ўрта миёда бўлиб, бу марказлар фаолиятини гипоталамуснинг юксак вегетатив марказлари интеграллайди.

### Гипоталамус функциялари

*Гипоталамус (дўмбоқ ости)* таламусдан пастроқда бўлиб, 32 жуфт ядронинг йиғиндисидан иборат, бу ядроларни олдинги, ўрта ва орқадаги группалар деган уч группага ажратиш мумкин. Гипоталамус ядролари нерв толалари орқали таламусга, лимбик системага (бодомсимон ядро, гиппокамп, гумбаз пуштасига), шунингдек, пастроқдаги тузилмаларга, жумладан миёя стволнинг ретикуляр формациясига боғланган. Гипоталамус билан гипофиз ўртасида кенг нерв ва томир боғланишлари бор, шу туфайли кўпгина органлар функциясининг нерв ва гормонал регуляцияси интегралланади. Гипоталамус ва гипофизнинг кўпинча ягона *гипоталамус-гипофиз системаси* деб бирлаштирилишига ҳам сабаб шу. Гипоталамус ядролари мўл-кўл қон олиб туради; гипоталамус капилляр шохобчасининг тармоқлари марказий нерв системасининг бошқа бўлимларидаги капиллярларга нисбатан бир неча марта ортиқ. Гипоталамус капиллярларининг хусусиятларидан бири шуки, улар марказий нерв системасининг бошқа капиллярларига нисбатан кўпроқ қон ўтказди. Гемато-энцефалик барьер орқали доянинг бошқа қисмларига киролмайдиган баъзи йирик молекулали бирикмалар гипоталамуснинг нерв ҳужайраларига таъсир эта олиши шунга боғлиқ.

Гипоталамус ядроларига таъсир этиш ва уларни емириш тажрибаларига асосланиб, юрак-томир системасига, ҳазм органларига, терморегуляцияга, сув-туз, углевод, ёғ ва оксиллар алмашинувига, сийдик ажралишига, ички секреция безларининг функцияларига гипоталамус ядроларининг таъсир этиши аниқланган.

Гипоталамусга таъсир этилганда кузатиладиган эффектлар қисман ретикуляр формация билан симпатик ва парасимпатик системаларнинг марказлари билан боғланганлигига, қисман эса организмнинг кўп функцияларига бошқа ички секреция безлари орқали («Ички секреция» бобига қаралсин) ёки бевосита таъсир этувчи гипофиз гормонларининг кўпроқ ишланиб чиқишига алоқадор. Шундай қилиб, гипоталамус таъсирланганда мураккаб реакциялар келиб чиқади, бу реакцияларнинг нерв компонентида гормонал компонент кўшилади.

Гипоталамуснинг баъзи ядролари уларга таламусдан ва миёянинг бошқа бўлимларидан нерв импульслари келиши натижасида, шунингдек гипоталамуснинг баъзи ҳужайралари физик-химиявий таъсирларга сайланма сезувчан бўлганлиги туфайли кўзғалади. Гипоталамусда ички муҳит осмотик босимининг ўзгаришига юксак даражада сезувчан ҳужайралар — *осморецепторлар* ва қон температурасининг камайишига эмас, балки ортишига сезувчан ҳужайралар — *терморецепторлар* бор.

*Гипоталамуснинг орқадаги ядролари* таъсирланганда қорачиқлар ва кўз ёриғи кенгаяди, юрак уруши тезлашади, томирлар тораяди ва артериал босим кўтарилади, меъда ва ичакларнинг мотор функцияси тормозланади, қонда адреналин ва норадреналин кўпаяди, глюкоза концентрацияси эса ошади. Бу ҳодисалар симпатик нервлар қирқиб қўйилгач йўқолади. Гипоталамуснинг орқадаги ядроларида симпатик нерв системасининг олий марказлари борлиги шундан англашилади.

*Гипоталамуснинг олдинги ядролари* таъсирланганда қорачиқлар ва кўз ёриқлари тораяди, юрак уриши сийракланади, артериялар тонуси пасаяди ва артериал босим камаёди, меъда безларининг секрецияси, меъда ва ичакларнинг мотор фаолияти кучаяди, инсулин кўпроқ ишла-ниб чиқади, шунинг натижасида қондаги глюкоза камаёди, сийдик ажралади ва дефекация рўй беради. Юқорида айтилган ҳодисаларнинг ҳаммаси гипоталамуснинг олдинги ядроларида парасимпатик нерв системасининг олий марказлари борлигига алоқадор.



Гипоталамуснинг ўрта ядролари — *кул ранг дўмбоқ* деган соҳаси таъсирланганда ёки емирилганда модда алмашинуви турлича ўзгаради. Кул ранг дўмбоқ зарарланганда бутун гавдани ёғ босиши ва жинсий инфантилизм келиб чиқиши мумкин. Ҳайвонларнинг кул ранг дўмбоғи сурункасига таъсирланганда қонда липидлар кўпайган ва аортада атеросклеротик ўзгаришлар рўй берган. Маймунларда гипоталамуснинг баъзи ядролари бир неча ой таъсирланганда меъда ва ўн икки бармоқ ичак яраси пайдо бўлади. Бу тажрибалар трофик функцияларнинг бошқарилишида гипоталамус ядроларининг қатнашувини кўрсатади.

Гипоталамуснинг олдинги, ўрта ва орқадаги ядролари терморегуляцияда биргаликда қатнашади. Гипоталамуси емирилган ҳайвон гавда температурасини доимо бир даражада сақлай олмайдиган (пойкило-терм) бўлиб қолади. Кул ранг дўмбоққа механик куч ёки электр токи билан таъсир этилганда баъзан гавда температураси кўтарилиб, ҳа деганда тушмайди.

Гипоталамус ядроларига электр токи билан таъсир этиш мураккаб гормонал ўзгаришларга сабаб бўлади. Натижада гипофизнинг олдинги бўлагидан адренкортикотроп, тиреотроп ва гонадотроп гормонлар, шуингдек гипофизнинг орқадаги бўладиган гормонлар чиқиши кучаяди. Гипофизнинг олдинги бўлагидан гормонлар чиқишига гипоталамуснинг қайтар алоқа принципадаги таъсири қондаги шу ва бошқа гормонлар миқдори билан идора этилади. Бунини ҳалқасимон ўзаро таъсирнинг қуйидаги мисо-лида кўрсатиш мумкин. Гипоталамусга таъсир этилганда гонадотроп гормон кўпроқ ишланиб чиқади, натижада жинсий безларнинг ички секрецияси кучаяди. Жинсий гормонлар концентрацияси ошганда эса гипоталамуснинг гонадотроп гормон чиқишини кўзғайдиган ядроси тормозланади. Ургочи куённинг кул ранг дўмбоғига эстроген кристали киритилса, гипоталамус гонадотроп гормон чиқишини кўзгамай қўяди ва тухумдонлар атрофияланади. Эраккитлар гипоталамусининг кул ранг дўмбоғига тестостерон кристали киритилса, гипофиз гонадотроп гормон ишлаб чиқармайди, натижада мойлар атрофияланади. Гипоталамуснинг жинсий гормонларга нисбатан махсус сезувчанлиги шу билан исбот этиладики, гипоталамусга гормонлар киритилганда рўй берадиган ўзгаришлар миянинг бошқа қисмларига гормонлар киритилганда рўй бермайди.

Гипофизнинг орқадаги бўлагидан гормонлар чиқишига гипоталамуснинг таъсири ҳам қайтар алоқа принципада қоннинг осмотик босими билан бошқарилади. Гипоталамуснинг олдинги ядролари емирилганда буйрақлар кўпроқ сийдик чиқаради, бу ядролар таъсирланганда эса антидиуретик гормон кўпроқ чиқиши сабабли диурез кескин даражада камаяди.

Гипоталамуснинг турли қисмлари таъсирланганда рўй берувчи жавоб реакцияларининг хусусияти шуки, уларда гавданинг кўпгина органлари иштирок этади. Бу реакциялар комплекс, интегралланган реакциялардир. Гипоталамус ядролари умумий, ҳулқ-атвор реакция-ларининг аксарисида қатнашади. Гипоталамус таламусдан, оқимтир ядродан ва ретикуляр формациядан импульслар олиб, овқатга муносабат реакцияларида қатнашади. Гипоталамус ядроларидан бири — вентромедиал ядро таъсирланганда ҳайвон аллақачонлардан бери берилмай қўйган тансиқ овқатдан ҳам воз кечади, шу ядро емирилганда эса овқатни кўпроқ ейди. Гипоталамуснинг иккинчи — паравентрикуляр ядроси таъсирланганда чанқов пайдо бўлиб, сувга эҳтиёж ошиб кетади. Гипоталамус жинсий рефлексда ва агрессив-ҳимояланиш реакцияларида ҳам қатнашади. Мушук гипоталамусининг вентромедиал ядросига нуктасимон таъсир этилса, агрессив рефлекс рўй-рост юзага чиқади, бу сохта узаб реакцияси деб аталади.

Шундай қилиб, гипоталамус симпатик ва парасимпатик нерв системаларининг функцияларини ва эндокрин безларнинг секретор функцияларини бошқариб, организмдаги барча мураккаб реакцияларининг вегетатив компонентини таъминлайди. Гипоталамус фаолиятини ўз навбатида марказий нерв системасининг олий бўлимлари — пўстлоқ остидаги ядролар, мияча ва катта ярим шарлар пўстлоғи контроль қилиб туради, уларга гипоталамус бевосита нерв йўллари орқали ҳам, мия стволининг ретикуляр формацияси орқали ҳам боғланган.

**Вегетатив функцияларнинг бошқарилишида ретикуляр формация, мияча ва пўстлоқ ости ядроларининг аҳамияти**

**Ретикуляр формациянинг аҳамияти.** Ретикуляр формация марказий нерв системасининг турли бўлимларига активлаштирувчи ва тормозловчи таъсир кўрсатиб, организмнинг

вегетатив функцияларини бошқарувчи нерв марказларининг активлигини ҳам муайян даражада сақлайди. Ретикуляр формация нерв марказларига ҳам тонусловчи таъсир кўрсатади. Ретикуляр формациянинг ихтисослашган тузилмаси бўлмиш томир ҳаракатлантирувчи бульбар марказ функциялари мисол бўла олади. Бу марказ орқа миёдаги сегментар томир ҳаракатлантирувчи марказлар фаолиятини интеграллайди ва тонусини сақлайди.

Ретикуляр формациянинг активлаштирувчи функцияси симпатик нерв системасининг адаптацион-трофик функциясига асос эътибори билан ўхшаш эканлигини уқдириб ўтмоқ керак. Ретикуляр формация организмни «фаолиятга созлайди» ва марказий нерв системасининг актив тийрак ҳолатини таъминлайди, симпатик нерв системаси эса периферик органларнинг, шу жумладан скелет мускуллари ва рецептор аппаратларнинг фаолият учун зарур ҳолатини вужудга келтиради. Шунга кўра, симпатик нерв системасига ретикуляр формация билан функционал жиҳатдан бир деб қаралиши мумкин. Бу система ретикуляр формациянинг периферияга таъсирини ўтказувчи тузилма ҳисобланади. Ретикуляр формацияда адреналин (ёки норадреналин) ҳосил бўлиши аниқланганлиги ретикуляр формация билан симпатик нерв системасининг ўзаро боғланганлигини кўрсатади. Ретикуляр формацияда адреналин нерв импульсларининг медиатори сифатида роль ўйнаса керак (П. К. Анохин). Адреналин киритилганда ретикуляр формация тонуси ошади, натижада катта ярим шарларга ретикуляр формациянинг активлаштирувчи таъсири кучаяди. Эмоционал ҳолатларда буйрак усти безларидан ажралиб чиқадиган адреналин ретикуляр формацияга таъсир этиб, симпатик нерв системасининг кўзғалиш эффектларини оширади ва узайтиради.

**Вегетатив функцияларнинг бошқарилишида миёчанинг аҳамияти.** Вегетатив нерв системасига ва ундан иннервацияланадиган органларга миёча ҳам таъсир этади. Миёча олиб ташлангач ёки таъсирлангач ички органларнинг турли функциялари бузилиши, жумладан юрак фаолиятининг ва томирлар тонусининг ўзгариши шундан гувоҳлик беради. Миёча олиб ташланганда вегетатив нерв системасининг ҳолатидаги ўзгаришлар Л. А. Орбели лабораториясида айниқса мукаммал текширилган. Бу лабораторияда миёча олиб ташлангач ҳазм йўлининг мотор фаолияти, жумладан периодик фаолияти, меъда ва ичак безларининг секретор функцияси сусайиши, шунингдек симпатик нерв системасининг ҳолати ўзгарганлигидан гувоҳлик берувчи бошқа бир қанча эффектлар пайдо бўлиши кўрсатиб берилди. Шунга асосланиб, Л. А. Орбели ихтиёрий ва рефлексор ҳаракатларни уйғунлаштиришдагина эмас, вегетатив функцияларни уйғунлаштиришда ҳам миёча қатнашади, деб ҳисоблади. Вегетатив нерв системасидан иннервацияланадиган органларга миёча ретикуляр формация ва гипоталамус орқали таъсир кўрсатади.

**Вегетатив функцияларнинг бошқарилишида пўстлоқ остидаги тузилмаларнинг роли.** Пўстлоқ остидаги ядролар, жумладан тарғил тана (*corpus striatum*) организмнинг мураккаб шартсиз рефлексор реакцияларида қатнашади, бу реакцияларда вегетатив ва соматик компонентлар ҳаммаша мавжуд бўлади. Пўстлоқ остидаги ядролар кўзғалганда вегетатив реакциялар рўй бериши мумкин, чунки бу ядролар миёя стволининг ретикуляр формациясига ва гипоталамусга бевосита боғлиқ. *corpus striatum*-га таъсир этилганда кўпгина ички органлар функцияси ўзгаришини В. Я. Данилевский аниқлаган. Бу факт тарғил тананинг вегетатив нерв системасига таъсир этишини кўрсатадиган далилдир. Гипоталамуснинг симпатик ядроларига ҳам, парасимпатик ядроларига ҳам таъсир этадиган нейронлар группаси тарғил танада бўлса керак.

#### **Вегетатив функцияларнинг бошқарилишида миёя катта ярим шарлари пўстлоғининг роли**

Ит миёяси ярим шарлари пўстлоғининг баъзи қисмларига таъсир этилса, нафас, юрак уриши, томирлар тонусининг ўзгаришини В. Я. Данилевский 1874 йилда кўрсатиб берган эди. Катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларига таъсир этилганда кўпгина вегетатив функциялар ўзгаришини кейинчалик В. М. Бехтерев, Н. А. Миславский, Ж.

Фултон ва бошқа тадқиқотчилар — физиологлар ва нейрохирурглар кузатишган. Ж. Фултоннинг фикрича, вегетатив функцияларнинг бош-қарилишида ярим шарлар пўстлоғининг пешона бўлаклари айниқса катта роль ўйнайди. Пешона бўлакларига таъсир этилганда нафас, овқат ҳазм қилиш, қон айланиши, жинсий функция ўзгаради, шунинг учун вегетатив нерв системасининг олий марказлари катта ярим шарлар пўстлоғининг олдинги бўлимларида деб ҳисоблашади.

Вегетатив функцияларнинг бошқарилишида катта ярим шарлар пўстлоғининг ролини тушунмоқ учун электрофизиологик тадқиқот усуллари ҳамда шартли рефлекслар методининг ишлаб чиқилиши ва қўлла-нилиши туфайли ғоят қимматли натижалар олинди.

Юзага чиқарилган потенциалларни тадқиқ қилиш тажрибалари афферент импульслар ички органларнинг рецепторларидан катта шарлар пўстлоғига биринчи ва иккинчи соматосенсор зоналар орқали келишини кўрсатди (В. Н. Черниговский, Р. А. Дуринян). Одам мияси катта ярим шарлар пўстлоғининг айрим нукталарига Роланд эгатининг орқасидан ёки Сильвий эгатининг яқинидан таъсир этилса, ички органлар билан боғланган баъзи сезгилар келиб чиқади, масалан, кўнгил айнийди ва дефекацияга интилиш пайдо бўлади. Ярим шарлар пўстло-ғининг бошқа бир қанча нукталарига асосан пешона бўлаги билан тепа бўлакка таъсир этилса, вегетатив реакциялар рўй беради: юрак фаолияти, артериал босим миқдори ва нафас ритми ўзгаради, сўлак оқади, ичак ҳаракатга келади, киши қусади.

Кўп тадқиқотчиларнинг фикрича, лимбик система, ёки *висцерал мия* деган системанинг таркибига кирувчи нерв тузилмалари: гиппокамп, белбоғ пушта, бодомсимон ядролар ички органлар фаолиятининг бошқарилишида муҳим роль ўйнайди. И. П. Павлов мактаби катта ярим шарлар пўстлоғининг ички органлар функциясини бошқаришда қатнашадиган нейронларига *интерорецептив анализаторнинг* пўстлоқдаги учлари деб қарайди.

Катта ярим шарлар пўстлоғининг шу эффектор таъсир кўрсатиш йўллари яқинда электрофизиологик ва морфологик тадқиқотларда аниқланди.

Ҳайвонлар ва одамнинг катта ярим шарлар пўстлоғида мия стволининг ретикуляр формациясига тушувчи йўллар орқали боғланган бир қанча зоналар борлиги аниқланди. Бу зоналар сенсомотор пўстлоқда, пешонанинг ўз ҳаракатлантирувчи майдончасида, белбоғ пуштада, чакканинг юқори пуштасида ва энса атрофидаги соҳада жойлашган. Импульслар ярим шарлар пўстлоғининг шу зоналаридан пастга тушувчи (кортикофугал) йўллар орқали ретикуляр формацияга киради, ундан эса гипоталамусга ва гипофизга ўтади.

Вегетатив функцияларнинг бош мия пўстлоғи томонидан бошқарилиш механизмларида пешона бўлагидан ва пўстлоқнинг белбоғ пуштасидан гипоталамусга боровчи тўғри йўллар ҳам муҳим роль ўйнайди.

Вегетатив функцияларни катта ярим шарлар пўстлоғи контроль қилишига имкон берадиган толалардан бир қисми пирамидал йўллар орқали ўтади. Бу толалар қирқиб қўйилганда гавда температураси пасаяди, мия пўстлоғининг баъзи қисмлари таъсирланганда артериал босим ўзгаришлари йўқолади ёки камаяди.

Вегетатив нерв системасидан иннервацияланадиган органлар функциясининг бошқарилишида бош мия катта ярим шарлари пўстлоғининг аҳамияти ва катта ярим шарлар пўстлоғидан периферик органларга импульслар ўтказишда вегетатив нерв системасининг роли тажрибада ички органлар фаолиятининг ўзгаришига доир шартли рефлекслар ҳосил қилишда яққол кўринади. Кўпгина тадқиқотларга қараганда, ҳайвонлар ва одамда вегетатив нервлардан иннервацияланадиган барча органлар фаолиятини шартли рефлекс методи билан ўзгартиш мумкин.

Одамни гипноз қилиб ишонтириш устидаги тажрибалар ҳам кўпгина ички органларга бош мия пўстлоғининг таъсир этишини кўрсатувчи далиллар беради. Ишонтириш йўли билан юрак уришини тезлатиш ёки сийраклатиш, томирларни кенгайтириш ёки торайтириш, буйрақларнинг сийдик ажратишини кучайтириш, тер чиқартириш, модда алмашинуви процессларининг интенсивлигини 20—30% ўзгартиш мумкин.

Катта ярим шарлар пўстлоғининг таъсири шу қадар равшан кўриндики, одам юрак уришини ихтиёрий равишда тезлата олди, гавдаси совуганда кузатилгани каби сочини тикка қила

олди, терисини буриштира олди, қорачиқларнинг диаметрини ихтиёрий равишда ўзгартира олди (қорачиқлар диаметри кўз рангдор пардасининг силлиқ мускуллари тонусига боғлиқ). Бундай ҳодисалар маълум.

## 17 ОЛИЙ НЕРВ ФАОЛИЯТИ

Бош мия катта ярим шарлар пўстлоғи ва унга яқин тузилмалар (пўстлоқ остидаги тузилмалар) марказий нерв системасининг олий бўлими бўлиб, организмнинг хулқ-атвори бу бўлимнинг ишлашига боғлиқ. Организм хулқ-атвори *олий нерв фаолияти* ҳисобланади, шу фаолият натижасида организм билан ташқи муҳит нисбати ўзгаради.

Олий нерв фаолиятига қарама-қарши ўлароқ, қуйи нерв фаолияти организм ичидаги функцияларни бирлаштирадиган, интеграллайдиган реакцияларнинг йиғиндисидан иборат. Олий нерв фаолияти катта ярим шарлар пўстлоғи ва унга яқин тузилмалар (пўстлоқ остидаги тузилмалар)нинг муқаррар иштироки билан юзага чиқадиган мураккаб рефлексор реакцияларда намоён бўлади.

Бош мия фаолиятининг рефлексор характери ҳақидаги тасаввурни биринчи марта ватанимиз физиологиясининг асосчиси И. М. Сеченов «Бош мия рефлекслари» («Рефлексы головного мозга») деган китобида кенг ва мукамал ривожлантирган. Бу классик асарнинг ғоявий ўрнатилган қадриятининг зўри билан ўзгартирилган дастлабки номи — «Психик процессларга физиологик асослар киритиш йўлидаги уриниш»да ўз ифодасини топган. И. М. Сеченовга қадар физиологлар ва неврологлар психик процессларни объектив равишда, нуқул физиология нуқтаи назаридан анализ қилиш мумкин деган масалани ўртага қўйишга журъат этмаган эдилар. Психик процесслар бутунлай субъектив психологияга қарам бўлиб қолган эди.

И. М. Сеченов идеялари И. П. Павловнинг ажойиб асарларида порлоқ равишда тараққий топди. И. П. Павлов катта ярим шарлар пўстлоғининг функцияларини объектив экспериментал метод билан текшириш йўллари топди ва *олий нерв фаолияти ҳақида мунтазам таълимот* яратди.

Марказий нерв системасининг қуйи бўлимларида — пўстлоқ остидаги ядролар, мия стволи, орқа мияда — рефлексор реакциялар ирсият йўли билан мустаҳкамланган туғма нерв йўллари орқали юзага чиқса, катта ярим шарлар пўстлоғида нерв алоқалари ҳайвонлар билан одамнинг индивидуал ҳаёт процессида, организмга сон-саноксиз шароитлар таъсир этиши натижасида вужудга келишини И. П. Павлов кўрсатиб берди.

Бу фактнинг кашф этилиши организмда рўй берувчи ҳамма рефлексор реакцияларни шартсиз ва шартли рефлекслар деган иккита асосий гурӯҳга ажратишга имкон берди.

### КАТТА ЯРИМ ШАРЛАР ПЎСТЛОҒИНИНГ ШАРТЛИ РЕФЛЕКСОР ФАОЛИЯТИ

#### Шартли ва шартсиз рефлексларнинг тафовути

*Шартсиз рефлекслар* — организмнинг *ирсият йўли билан ўтадиган туғма* реакцияларидир.

*Шартли рефлекслар* — организмнинг индивидуал тараққиёт процессида «турмуш тажрибаси» асосида касб этадиган реакцияларидир.

*Шартсиз рефлекслар турга тааллуқли*, яъни шу турнинг ҳамма вакилларида ҳосилдир.

*Шартли рефлекслар индивидуал бўлади*: бир турнинг баъзи вакилларида бўлиши, бошқаларида эса бўлмаслиги мумкин.

*Шартсиз рефлекслар бирмунча доимий*; *шартли рефлекслар эса доимий бўлмай*, муайян шароитга қараб ҳосил бўлиши, мустаҳкамланиши ёки йўқолиши мумкин; уларнинг бу хоссаси номидан ҳам кўриниб турибди.

Шартсиз рефлекслар муайян бир рецептив майдонга қўйилган адекват таъсирловчиларга

жавобан юзага чиқади. Шартли рефлекслар эса турли рецептив майдонларга қўйилган турли-туман таъсиротларга жавобан юзага чиқа олади.

I Катта ярим шарлар пўстлоғи жуда ривожланган ҳайвонларда *шар-ли рефлекслар мия пўстлогининг функциясидир*. Катта ярим шарлар пўстлоғи олиб ташлангач шартли рефлекслар йўқолиб, фақат шартсиз рефлекслар қолади. Бундан англашиладики, шартли рефлексларга карама-қарши ўларок, шартсиз рефлексларнинг юзага чиқишида марказий нерв системасининг қуйи бўлимлари — пўстлоқ остидаги ядролар, мия стволи ва орқа мия етакчи роль ўйнайди. Аммо, функциялар юксак даражада кортикаллашган одам ва маймунларда кўпгина мураккаб шартсиз рефлекслар катта ярим шарлар пўстлогининг муқаррар иштирокида юзага чиқишини қайд қилиб ўтмоқ керак. Приматларда катта ярим шарлар пўстлогининг зарарланиши натижасида шартсиз рефлексларнинг патологик равишда бузилиши ва баъзиларининг йўқолиб кетиши шундан гувоҳлик беради.

Шартсиз рефлексларнинг ҳаммаси ҳам дарров туғилиш пайтигача ҳозир бўлавермаслигини таъкидлаб ўтмоқ керак. Кўпгина шартсиз рефлекслар, масалан, локомоция, жинсий актга тааллуқли рефлекслар одам ва ҳайвон туғилгандан кейин узоқ вақт ўтгач юзага чиқади, лекин улар нерв системаси нормал тараққий этгандагина намоён бўлади. Шартсиз рефлекслар филогенез процессида мустаҳкамланган ва ирсият йўли билан ўтадиган рефлектор реакциялар фондига қўшилади.

*Шартли рефлекслар шартсиз рефлекслар асосида вужудга келади*. Шартли рефлекс ҳосил бўлиши учун ташқи муҳит ёки организм ички ҳолатининг бирон ўзгариши катта ярим шарлар пўстлоғига сезилиб, бирон шартсиз рефлекснинг юзага чиқиши билан бир вақтга тўғри келиши керак. Фақат шундагина ташқи муҳит ёки организмнинг ички ҳолати ўзгариши, шартли рефлекснинг таъсирловчиси — *шартли таъсирловчи*, ёки *сигнал* бўлиб қолади. Шартсиз рефлексга сабаб бўлувчи таъсирот — *шартсиз таъсирот* шартли рефлекснинг вужудга келишида шартли таъсиротга йўлдош бўлиши, уни мустаҳкамлаши керак.

Ошхонада пичоқ ва вилканинг жаранглаши ёки итга овқат бериладиган идишнинг тақиллаши сўлак чиқартириши учун бу товушлар овқат билан такрор бир вақтга тўғри келиши — сўлак чиқариш учун дастлаб индифферент бўлган таъсирловчилар овқат билан, яъни сўлак безларининг шартсиз таъсирланиши билан мустаҳкамланиши керак. Худди шунингдек, итнинг кўз олдида электр лампочкасини ёндириш ёки кўнғироқ чалиш оёқ терисига электр токини таъсир эттириш билан бир вақтга тўғри келтирилса (ҳар гал оёқ терисига электр токи таъсир эттирилганда оёқ букиш шартсиз рефлeksi келиб чиқади), фақат шундагина оёқ букиш шартли рефлексини вужудга келтира олади. Худди шунингдек, шамни лоақал бир марта кўриш бадан куйиш сезгиси билан тўғри келгандан кейингина ёш бола ёнаётган шамдан қўлини тортиб олиб йиғлаши мумкин. Юқорида келтирилган ҳамма мисолларда аввалига нисбий индифферент бўлиб кўринган ташқи таъсиротлар — идиштовокнинг тақиллаши, ёниб турган шамни кўриш, электр лампочкасининг ёниши, кўнғироқ товуши шартсиз таъсиротлар билан мустаҳкамлангандагина шартли таъсирловчи бўлиб қолади. Ташқи оламнинг дастлаб индифферент бўлган сигналлари фақат шундагина фаолиятнинг муайян тури учун таъсирловчи бўлиб қолади.

Шартли рефлекслар ҳосил қилиш учун *вақтинча алоқа* вужудга келиши зарур. Бошқача айтганда, шартли таъсиротни сезувчи пўстлоқ ҳужайралари шартсиз рефлекс дугасининг таркибига кирувчи пўстлоқ нейронларига вақтинча *боғланиши* керак.

Шартли ва шартсиз таъсиротлар бир вақтга тўғри келганда ва бирга таъсир этганда катта ярим шарлар пўстлоғидати турли нейронлар бир-бири билан боғланади.

## **Шартсиз ва шартли рефлекслар классификацияси**

Шартсиз рефлекслар ва улар асосида вужудга келган шартли рефлексларнинг ҳаммасини функционал аҳамиятига қараб бир қанча гурупларга ажратиш расм бўлган. Энг асосий

группалар овқатланиш, ҳимояланиш, жинсий, статокинетик ва локомотор, ориентировка, гомеостазни сақловчи ва бошқа баъзи группалардир. *Овқатланиш рефлексларига* овқат ютиш, чайнаш, эмиш, сўлак ажратиш, меъда ва меъда ости беzi секретцияси ва бошқа рефлектор актлар киради. Шикаст етказувчи ёки оғритувчи таъсиротларни бартараф қиладиган реакциялар *ҳимояланиш рефлекслари* ҳисобланади. Жинсий актни юзага чиқаришга алоқадор рефлексларнинг ҳаммаси *жинсий рефлекслар* группасига киради; наслни боқиш ва парвариш қилишга алоқадор *ота-оналик рефлексларини* ҳам ўша группага қўшса бўлади. Гавданинг муайян вазиятини ва фазодаги ҳаракатини сақлайдиган рефлектор реакциялар *стато-кинетик* ва *локомотор рефлекслар* ҳисобланади. *Гоме-стазни сақловчи* рефлексларга терморегуляция, нафас, юрак рефлекслари, артериал босимни бир даражада сақлашга ёрдам берадиган томир рефлекслари ва бошқа баъзи рефлекслар киради.

Шартсиз рефлекслар орасида синаш (*ориентировка*) *рефлекси* алоҳида ўрин тутди. Янгиликка тааллуқли рефлексдир. Теварак-атрофдаги муҳитнинг етарлича тез ўзгаришига жавобан келиб чиқадиган бу рефлекс янги товушга хушёр бўлиб кулоқ солиш, ҳидлаб кўриш, кўз ва бошни, баъзан эса бутун гавдани ёруғ тушаётган томонга қаратиш ва шунга ўхшашлардан иборат. Синаш рефлексининг юзага чиқиши таъсиротнинг яхшироқ сезилишини таъминлайди ва мосланишда муҳим роль ўйнайди. И. П. Павлов синаш реакциясига «бу нима?» рефлекси деб образли ном берган эди. Бу реакция туғма бўлиб, ҳайвонларнинг катта ярим шарлар пўстлоғи тўла олиб ташланганда йўқолмайди; катта ярим шарлари етилмаган болаларда — анэнцефалларда ҳам кузатилади. Синаш рефлексининг бошқа шартли рефлекслардан фарқи шуки, бир таъсирот такрор қўлланилаверса, тезроқ сўниб қолади. Синаш рефлексининг бу хусусияти унга катта ярим шарлар пўстлоғининг таъсир этишига боғлиқ.

Рефлектор реакцияларнинг юқорида келтирилган классификацияси турли инстинктларнинг классификациясига жуда ўхшайди. Инстинктлар ҳам овқатланиш, жинсий, ота-оналик, ҳимояланиш инстинктларига бўлинади. Бу тушунарли ҳам, чунки И. П. Павловнинг фикрича, инстинктлар — мураккаб шартсиз рефлекслардир. Инстинктларнинг фарқ қиладиган хусусиятлари шуки, реакциялар узлуксиз характерда бўлиб (бир рефлекснинг охири иккинчисининг қўзғатувчиси бўлиб хизмат қилади), гормонал ва метаболик факторларга боғлиқ. Масалан, жинсий инстинкт билан ота-оналик инстинктининг келиб чиқиши жинсий безлар фаолиятидаги циклик ўзгаришларга, овқатланиш инстинкти эса модда алмашинувининг овқат йўқ вақтдаги ўзгаришларига боғлиқ. Инстинктив реакцияларнинг хусусиятларидан яна бири шуки, улар доминантанинг кўп хоссалари билан характерланади.

### **Шартсиз ва шартли рефлексларнинг компонентлари**

Шартсиз рефлексларнинг аксариси бир неча компонентдан тузилган мураккаб реакциялардир. Масалан, ит оёғига электр токи билан таъсир этиб юзага чиқариладиган шартсиз ҳимояланиш рефлексига ҳимоя ҳаракатлари билан бир қаторда нафас кучаяди ва тезлашади, юрак тезроқ уради, овоз реакциялари пайдо бўлади (ит ғиншийди, вовуллайди), қон таркиби ўзгаради (лейкоцитоз, тромбоцитоз ва ҳоказо рўй беради). Овқатланиш рефлекси ҳам ҳаракат (овқатни ямлаш, чайнаш, ютиш), секретор, нафас, юрак — томир ва бошқа компонентларга бўлинади.

Шартли рефлекслар, одатда, шартсиз рефлекс структурасини гавдалантиради, чунки шартсиз таъсирот қайси нерв марказларини қўзғатса, шартли таъсирот ҳам ўша нерв марказларини қўзғатади. Шу сабабли шартли рефлекс компонентлари таркиби шартсиз рефлекс компонентлари таркибига ўхшайди.

Шартли рефлекс компонентлари рефлексларнинг шу тури учун специфик асосий компонентларга ва носпецифик, иккинчи даражадаги компонентларга бўлинади. Ҳимояланиш рефлексига ҳаракат, овқатланиш рефлексига эса ҳаракат ва секретор компонентлар асосий ҳисобланади.

Асосий компонентларга йўлдош бўладиган ўзгаришлар — нафас, юрак уриши, томирлар тонусининг ўзгаришлари ҳам ҳайвоннинг таъсиротга яхлит реакция кўрсатиши учун ҳам муҳим, лекин улар, И. П. Павлов айтганидек, «соф хизматкорлик ролини» ўйнайди. Масалан, ҳимояланиш шартли таъсирловчиси туфайли нафас тезлашуви ва кучайиши,

юракнинг тез-тез уриши, томирлар тонусининг ортиши скелет мускулларида модда алмашинувини кучайтириб, химоя ҳаракат реакцияларини юзага чиқариш учун оптимал шароит туғдиради.

Экспериментатор шартли рефлексларни текширганда асосий компонентлардан биронтасини кўрсаткич сифатида танлаб олади. Шунинг учун ҳам шартли ва шартсиз ҳаракат ёки секретор ёки вазомотор рефлекслар деб айтишади. Аммо, улар организм бутун реакциясининг фақат айрим компонентлари эканлигини назарда тутмоқ керак.

### Шартли рефлексларнинг ҳар хил турлари

Шартсиз рефлексларнинг ҳар қандайини асос қилиб олиб шартли рефлекслар вужудга келтириш мумкин.

*Шартли секретор рефлекслар.* Сўлак ажратиш шартли рефлекслари бошқалардан кўра яхшироқ ва мукаммал ўрганилган. *Сўлак ажратиш шартли рефлексларининг* кўпроқ текширилганига сабаб шуки, мия фаолиятининг бу ташқи кўринишларини И. П. Павлов лабораторияси итлар устидаги тажрибаларда мукаммал текширди ва сўлак ажратиш реакциясини тажрибада анализ қилиб, шартли рефлексларнинг барча энг муҳим қонуниятлари аниқланди. Н. И. Красногорский шу рефлексларни одамларда, жумладан болаларда ўрганди.

Овқатланиш шартли рефлекслари меъданинг ва меъда ости безининг секрециясини текширишда ҳам аниқланса бўлади. Ҳазм безларига тааллуқли бу шартли рефлексларнинг организм учун физиологик аҳамияти — организмга овқат кирмасданок уни ҳазм қилиш учун энг яхши шароит туғдиришдан иборат.

**Ҳаракат шартли рефлекслари.** Турли тадқиқотчилар овқатланиш ва химояланиш ҳаракат шартли рефлексларини ўрганишган. *Овқатланиш ҳаракат шартли рефлекслари овқатни* ямлаш, чайнаш, ялаш, ютиш, сўриш, эмишда намоён бўлади.

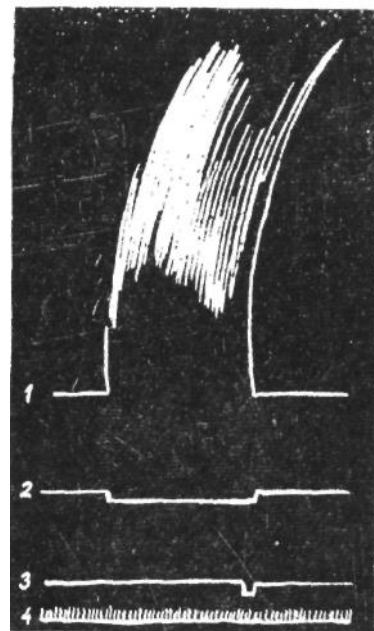
Оёқ терисига электр токи билан таъсир этиб шартли сигналларни мустаҳкамлаганда (бундай таъсир натижасида оёқ букиш рефлeksi келиб чиқади) *химояланиш ҳаракат шартли рефлекслари осонроқ* ҳосил бўлади (262-расм).

Химояланиш шартли рефлексларининг биологик аҳамияти шундан иборатки, емирувчи таъсирот организмга тегмай туриб, баъзан ҳалокатли ва касаллантирувчи таъсир этмай туриб, организм шу таъсиротдан шартли бир сигнал таъсирида узоқлашади.

**Юрак шартли рефлекслари.** Одамда *юрак* фаолиятини ўзгартирадиган *шартли рефлекслар* ҳосил қилинган. Шу мақсадда бирон шартли таъсирот кўз соққасини босиб туриш билан бир вақтга тўғри келади, кўз соққаси босилганда юрак уриши рефлекс йўли билан (вагуснинг кўзғалиши туфайли) сийраклашади — *Ашнер рефлeksi* деб шуни айтилади. Шунга ўхшаш бир қанча тажрибалар натижасида шартли рефлекс келиб чиқади. Энди биргина шартли таъсиротни қўлланиш юрак уришини сийраклата олади.

262-расм. Химояланиш ҳаракат шартли рефлексининг кимограммаси.

1-ит ҳаракатининг ёзуви. 2-шартли таъсир белгиси. 3-терига электр токи билан шартсиз таъсирот белгиси. 4-белгиси (1 секундда)





**Нафаснинг ва газлар алмашинувининг шартли рефлекс йўли билан ўзгариши.** Хайвонларда ҳам, одамда ҳам нафаснинг шартли рефлекс йўли билан ўзгариши мумкинлиги В. М. Бехтерев лабораториясида аллақачон кўрсатиб берилган. Фақат шартли таъсиротнинг қўлланилиши билан бир вақтда бир неча тажриба мобайнида мускул иши бажарилганлиги натижасида ўпка вентиляциясининг шартли рефлекс йўли билан ортиши ва кислороднинг купрок ютилишини Р.П.Ольнянскаякузатган.

Мускуллар ишлашига алоқадор бўлган бу шартли рефлекснинг физиологик аҳамияти организмни ишга тайёрлашдан иборат. Иш бошлашдан олдинок газлар алмашинувининг кучайиши ва ўпка вентиляциясининг ортиши мускул фаолияти вақтида организмнинг кўпроқ чидамли бўлишига ва иш қобилиятининг яхшиланишига ёрдам беради.

**Бошқа ички органлар фаолиятининг шартли рефлекс йўли билан ўзгариши.** Турли сигналларни шартсиз таъсиротлар билан бирга қўлланиб, кўпгина ички органлар фаолиятини ўзгартирадиган шартли реф-лексларни вужудга келтирса бўлади. Талоқнинг қисқариши, томирларнинг торайиши, буйракларда сийдик ажралишининг камайиши ва шунга ўхшашларда намоён бўладиган шартли рефлекслар шу тариқа вужудга келтирилган. Шартли рефлекслар туфайли организмда рўй берувчи гормонал ўзгаришларни бир қанча тадқиқотчилар аниқлашган. Масалан, оғритувчи таъсиротнинг шартли сигнали қондаги адреналинни кўпайтиради.

**Фармакологик препаратлар таъсирига доир шартли рефлекслар.** Морфин таъсирига шартли рефлекс ҳосил қилиш мумкинлиги И. П. Павлов лабораториясида кўрсатиб берилган эди. Ит организмга морфин гоборилгач бир неча минутдан кейин организм функциялари мураккаб равишда ўзгаради; сўлак ажралиши, қусиш, дефекация, нафаснинг ўзгариши, гандираклаш, уйқу босиши ва, ниҳоят, уйқу рўй беради. Бир вақтда ва бирдай шароитда кўп марта (8—17 кун мобайнида) морфин юборилса, юқорида тасвирланган физиологик ҳодисалар (сўлак ажралиши, қусиш, нафаснинг ўзгариши, гандираклаш) да ифодаланадиган шартли рефлекс тажриба шароитининг таъсирида, морфин юборишга тайёргарлик кўриш ёки тери остига физиологик эритма юборишнинг ўзидаёқ келиб чиқади. Морфиндан захарланишга характерли симптомлар шартли рефлексда организмга морфиннинг бевосита таъсир этиши-дагига нисбатан сустроқ кўринади.

Бошқа кўп моддалар мия пўстлоғининг марказларига бевосита ёки рефлекс йўли билан таъсир этса, уларга доир шартли рефлексларни вужудга келтириш мумкин. Масалан, А. О. Долин индифферент таъсиротни тери остига бульбокапнин юбориш билан бирга қўлади. Бу таъсирловчи 10—12 марта такрорлангач бульбокапниндан захарланиш манзарасини шартли рефлекс йўли билан гавдалантира оладиган бўлиб қолди. Хайвонда каталепсия ҳолати рўй беради, бульбокапниннинг ўзи таъсир этгандаги каби, каталепсия ҳолатида оёқлар гўё мумга ўхшаб қолади, истаган вазиятда шундай қотиб қоладики, итни турлитуман вазиятга киритса бўлади.

Бу тажрибаларнинг ҳаммаси шуни исбот этадики, шартли рефлекс ҳосил бўлиши натижасида фаолиятини ўзгартирмайдиган — қўзғал-майдиган ёки тормозланмайдиган — биронта ҳам орган йўқ. Организмнинг ҳар бир функциясини шартли рефлектор таъсиротлар билан юзага чиқариш ёки тормозлаш мумкин. Ҳозирги тадқиқотлар бош мия катта ярим шарларининг пўстлоғида функцияларни бошқариш имкониятлари катта эканлигини кўрсатиб берди.

### **Шартли рефлексларни ҳосил қилиш қоидалари**

И. П. Павлов лабораториясида ўтказилган кўпгина тадқиқотлар шуни кўрсатдики, шартсиз таъсирот бошланишдан олдин индифферент (бўлажак шартли) сигнал таъсир эта бошлагандагина шартли рефлекс ҳосил қилиш мумкин. Шартли ва шартсиз таъсиротлар бошқача қўлланилса, яъни иккала таъсирловчи бир вақтда берилса ёки шартсиз таъсирот бошлангани ҳолда шартли сигнал қўшилса шартли рефлекс вужудга келмайди, бордию вужудга келган бўлса, жуда заиф бўлиб, тез сўниб қолади.

Кейинги тадқиқотлар бу қоида ни бирмунча ойдинлаштиришга имкон берди. Шартли

сигнални шартсиз таъсиротдан бир қадар минимал вақт илгари бера бошлаш керак экан. Ҳимояланиш ҳаракат шартли рефлекслари учун бу минимал вақт 0,1 секундга тенг экан. Интервал бундан калтароқ бўлса, шартли рефлекс вужудга келмайди.

Шартли рефлекслар ҳосил қилишнинг муқаррар шарти шуки, мия катта ярим шарлари нормал актив ҳолатда бўлиши, организмда пато-логик процесслар бўлмаслиги, текширилаётган шартли ва шартсиз реф-лекслардан ташқари ориентировка рефлексини ёки висцерал рефлексларни вужудга келтирувчи қандайдир ёт таъсиротлар ҳам бўлмаслиги керак.

### Шартли рефлексларни ўрганиш методикаси

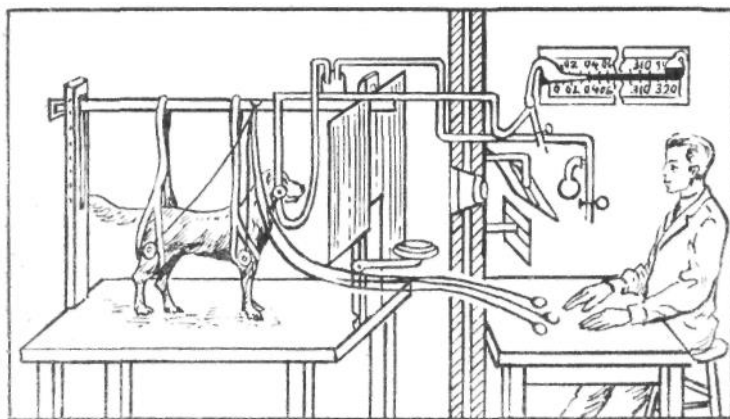
Шартли рефлексор фаолиятнинг қонуниятларини текшириш учун сўлак ажратиш ва ҳимояланиш ҳаракат шартли рефлексларини ўрганиш махсус фазилатларга эгадир. Бу рефлексларни ўрганишнинг фази-яатлари реакцияларни содда ва аниқ қайд қилиш, реакцияларнинг тез бошланиши, реакция характерининг стереотиплиги, шунингдек шартли рефлексларнинг бирмунча осон ҳосил бўлиши ва сўнишидан иборат.

И. П. Павлов шартли рефлексларни ўрганиш учун оригинал тадқиқот методикасини ишлаб чиқди. Текшириладиган ҳайвон ёки одам экспе-риментатордан ва тажриба учун кераксиз ёт ташқи таъсирлардан яққалаб қўйилади. Шартли рефлексларнинг ғоятда ўзгарувчанлиги ва турли ташқи таъсирларга боғлиқ эканлигидан шу шартга риоя қилинади. Тажриба қилинадиган ҳайвон ёки текшириладиган одам махсус камера-га қўйилади, бу камерага ёт товуш, ҳид, температура ва ёруғлик кирмайди.

Шартли ва шартсиз таъсиротлар учун зарур асбобларнинг ҳаммаси камера ичида туради. Одатда ҳуштак, қўнғирок, ҳар хил тонлар, метроном товуши, ёруғлик сигналлари, турли шаклларнинг экрандаги тасвирлари, механик таъсирот, баданни совутиш ёки иситиш ва шунга ўхшашлар шартли таъсиротлар бўлиб хизмат қилади.

Итлар устидаги тажрибаларда шартсиз таъсирот учун автоматик равишда очиладиган кормушка (овқат катаклари) дан овқат берилади, лунжга маҳкамланган ороситель ёрдамида оғизга турли эритмалар қўйилади ёки ўзгармас ёки ўзгарувчан электр токи териға қадалган электродлар орқали берилади.

Экспериментатор, шартли ва шартсиз таъсиротлар учун зарур асбобларни ишга соладиган механизмлар, шунингдек ҳаракат, секретор, томир шартли рефлексларини қайд қилиш ва микдорий ҳисобга олиш аппаратлари камерадан ташқарида тўради (263-расм).



263-расм. Овқатланиш шартли рефлекслари текшириладиган шароитнинг схематик тасвири (И. П. Павловдан).

Болаларда шартли рефлексларни текшириш усулларини А. Г. Иванов-Смоленский ишлаб чиқди. У шартли сигналларни овқатланиш, нутқ ёки ориентировка реакцияларига сабаб бўлувчи таъсиротлар (расмлар кўрсатиш) билан мустаҳкамлади. Овқатланиш ҳаракат рефлекслари текширилганда бола шартли таъсирот берилган пайтда қўли-даги резинка баллонни қисиб, конфет (овқат) олади. Баллонни қисиш овқатланиш шартли рефлексини қайд қиладиган усул ҳамдир.

Шартли рефлекслар ҳосил қилишда шартсиз таъсиротдан одатда 1—5 секунд илгари сигнал берилади. Тажрибалар шундай қилишганда шартсиз таъсирот таъсири билан деярли бир вақтга тўғри келадиган шартли рефлекс пайдо бўлади. Бу рефлекс вужудга келиб мустаҳкамлангач, шартли таъсиротнинг бошланиши билан шартсиз таъсиротнинг бошланиши ўртасидаги интервал узайтирилади: шартсиз таъсирот шартли таъсиротнинг бошланишидан «кейинда қолдирилади». Овқатланиш рефлексларини ҳосил қилишда бундай кечикиш одатда 20—30 секундни ташкил этади, ҳимояланиш ҳаракат рефлексларини ҳосил қилишда терига электр токи билан таъсир этиш — 8—10 секунд кейинда қолдирилади. Шартли таъсиротнинг шартсиз таъсиротдан кейинда қолдирилиши шартли рефлекс миқдорини ўлчашга имкон беради.

Сўнгги йилларда М. Н. Ливанов, А. Б. Коган, А. И. Ройтбак ва бошқа тадқиқотчилар Павловнинг шартли рефлексларни ўрганиш учун яратган классик методикаси билан бир қаторда катта ярим шарлар пўстлогининг турли соҳалари ва пўстлоқ остидаги структураларнинг фаолиятини текшириш учун электрофизиологик усуллардан ҳам фойдаланмоқдалар. Шу мақсадда, шартли рефлекслар ҳосил қила бош-лашдан анча вақт илгари ҳайвон миясининг турли структураларига электродлар жойлаб қўйилади, тажриба вақтида эса бу электродлар электроэнцефалографга уланади. Бу шартли рефлекснинг юзага чиқишида қатнашаётган ҳар хил тузилмаларнинг, яъни мия бўлимларининг электр активлиги қанчалик ўзгарганини кузатишга имкон беради (264-расм).



264-расм. Товуш таъсирида келиб чиққан ҳимояланиш шартли ҳаракат рефлeksi вақтида итнинг мия пўстлогидagi ҳаракатлантирувчи зонанинг III ва V қаватларида электр активлигининг ўзгариши (М. Я. Рабиновичдан). Шартли сигналнинг қўшилиши стрелка билан қайд қилинган.

Маймунда шартли рефлексларни юзага чиқарган вақтда катта ярим шарлар пўстлогидagi айрим ҳужайраларнинг электр активлигини қайд қилиш методикаси Жаспер лабораториясида ишлаб чиқилди. Ҳайвон махсус ясалган станокка қимирламайдиган қилиб ётқизилди. Катта ярим шарлар пўстлогининг турли чуқурлигига микроэлектрод киритиш имконини берадиган қурилма калла суягига жойланди. Тажриба вақтида ярим шарлар пўстлогининг айрим ҳужайраларидан таъсир беришдан олдин ва ҳар хил шартли таъсирловчиларни қўлланиб, ҳаракат потен-циаллари ажратиб олинди.

### Шартли рефлекс сигналлари

Ташқи муҳитнинг ёки организм ички ҳолатининг ҳар қандай ўзгариши муайян интенсивликка етиб, катта ярим шарлар пўстлогидa идрок этилгач, шартли таъсирловчи бўлиб қола олади.

Табиати жиҳатидан турли-туман таъсирлар — товушлар (тонлар ва шовқинлар), ёруғлик интенсивлиги, ёритилган нарсаларнинг контуралари, ранглар, ҳидлар, таъмли моддалар, терига тегиш, босим, иссиқ ва совуқ таъсири, мускулларнинг тарангланиш даражаси, қисқариши ва бўшашуви, гавданинг фазодаги вазияти, ички органлар ҳолати, шиллиқ пардасининг таъсирланиши, шунингдек организмда модда ва энергия алмашинувининг ўзгаришлари шартсиз таъсиротлар билан бирга қўлланилганда улар шартли рефлексларнинг сигналларига айланади. Шундай қилиб, экстерорецептив, висцерорецептив ва проприорецептив таъсиротларнинг ҳаммаси Шартли рефлекс сигналлари бўлиб қолиши мумкин.

Дастлаб индифферент бўлган таъсиротларгина эмас, одатда организмнинг бирон бир реакцияларини, жумладан шартсиз рефлексларни юзага чиқарадиган таъсиротлар ҳам шартли сигналларга айланиши мумкин. Қандай бўлмасин шартсиз рефлексни юзага чиқарадиган таъсирот бошқа шартсиз таъсирот билан бирга қўлланилганда баъза иккинчи (ўз табиатига кўра бошқа) шартсиз рефлекснинг шартли сигнали бўлиб қолади.

Павлов лабораториясида ўтказилган тажрибаларда кучли ҳимояланиш шартсиз рефлексини вужудга келтирадиган таъсиротлар овқатланиш рефлексининг шартли сигналларига айлантирилган эди. Шу мақсадда ҳайвоннинг оёқ панжасидан электр токи ўтказиш билан бир вақтда овқат бериб ҳам турилди. Шунга ўхшаш бир қанча тажри-баларда ҳайвон оёғидан электр токи ўтказиш йўли билан овқатланиш шартли рефлекс-лари, жумладан сўлак ажратиш рефлекс вужудга келтирилди. Ҳимояланиш шартсиз рефлекс — оёқ букиш рефлекс секин-аста сусайиб, овқатланиш шартли рефлекс мустаҳкамланадиган пайтгача бутунлай йўқолди, тормозланди.

Бу ҳолда нерв процесси бир шартсиз рефлекс марказидан бошқа нерв марказларига ўтди, нерв марказлари ўртасида вақтинча алоқа вужудга келиши туфайли ҳимояла-ниш шартсиз рефлексини юзага чиқарувчи таъсирот овқатланиш шартли рефлексининг сигналига айланди.

Из шартли рефлекслари. Ҳар хил ташқи сигналларнинг таъсир этишигина эмас, балки таъсир этмай қўйиши, масалап, ёритилган хонанинг қоронғилатиши, тониинг жа-рангламай қўйиши, шовқиннинг тўхташи ҳам из шартли рефлексининг сигнали бўлиб қолиши мумкин.

Из шартли рефлексини (масалан, овқатланиш рефлексини) вужудга келтирмоқ учун шартсиз рефлексни сигнал таъсир этаётган вақтда эмас, балки унинг таъсири тўхтаганидан кейин муайян вақт (1—3 минут) ўтгач қўлланиш зарур. Бу ҳолда сигналнинг ўзи шартли рефлексни вужудга келтира олмайди, аммо у тўхтагач сўлак ажратиш шартли рефлекс вужудга келади. Бунинг маъноси шуки, шартли сигналнинг катта ярим шарлар пўстлоғидаги изи ҳайвон учун сигнал аҳамиятини касб этди.

Вақтга доир шартли рефлекслар. Вақтга доир махсус шартли рефлекслар мавжуд-лигини И. П. Павлов исбот этиб берди. Итга ҳар 10 минутда овқат бериб турилса, шарт-ли рефлекс вужудга келади. Бу рефлекс шундан иборатки, итга аввалги сафар овқат берилгач 10 минут охирига яқин сўлаги оқа бошлайди ва овқат идиши сари ҳаракат-ланиш реакцияси рўй беради. Итларда муайян вақт бўлагига доир оёқ букиш — ҳимоя-ланиш шартли рефлексини худди шу йўл билан вужудга келтириш мумкин. Бунинг учун тажриба вақтида итнинг оёғига муттасил бир хил вақтдан кейин, масалан, ҳар 5 минутда электр токи билан таъсир этиш зарур.

Узоқроқ вақтга доир шартли рефлексларни ҳам вужудга келтирса бўлади. Маса-лан, итга ҳар куни муайян соатда овқат берилса, ўша соатга яқин ҳали овқат берил-масдан туриб, меъда шираси чиқа бошлайди.

Меҳнат ва турмуш режими доимо бирдай турганда — муайян соатларда ишлаганда, муайян вақтда овқатланганда, ҳар куни маълум вақтда ётиб ухлаганда — вақтга доир ҳар хил шартли рефлекслар одамда ҳам кузатилади.

Узоқроқ вақтга доир шартли рефлексларни вужудга келтириш механизмлари ҳар хил. Минутлар ҳисобидаги қисқа вақтда нерв марказларининг ҳолатига қўзғалувчанлигининг ўзгаришига, муайян даражасига, аввалги таъсирот изига доир шартли рефлекслар ҳосил бўлади. Узоқроқ вақтга доир шартли рефлексларни бутун организм ҳолатига, хусусан, модда алмашинуви, ҳазм органлари фаолиятининг ҳолати ва интенсивлигига доир реакциялар деб тушуниш мумкин.

### **Шартли рефлекс миқдори шартсиз ва шартли таъсиротлар кучига боғлиқ эканлиги**

Бирдай шароитда ҳайвондаги шартли рефлекс миқдори унинг вужудга келиши учун асос бўлган шартсиз рефлекс кучига, шунингдек шартли таъсирот кучига боғлиқ. Масалан, товуш билан таъсир этиб туриб, итнинг оёқ терисига жуда кучсиз электр токи билан ҳам таъсир-этилса, вужудга келтириляётган шартли рефлекс заиф, омонат бўлиб чиқади. Борди-ю, шартсиз таъсирот кучи оширилса, кучлироқ ва барқарор ҳимояланиш рефлекс вужудга келади.

Шартли рефлекс миқдори шартсиз таъсирот кучига боғлиқ эканлигини текшириб, шартсиз стимулнинг абсолют кучи эмас, балки шу сти-мул туфайли юзага чиқадиган қўзғалиш интенсивлиги ҳал қилувчи роль ўйнаши аниқланди. Масалан, тажрибадан олдин тўйғизилган итда овқатланиш шартсиз рефлекслари сусайган бўлиб, шартли рефлекс миқдори шунга яраша камаяди.

Шартсиз таъсирот кучи доимо бир хилда турганда шартли рефлекс миқдори сигнал таъсиротнинг жисмоний кучига боғлиқ. Бу куч қанча ортиқ бўлса, шартли рефлекс ўшанча кучли бўлади.

И. П. Павлов шу маълумотларга асосланиб, куч нисбатлари қонунини таърифлаб берди. Бу қонун шартли рефлекс миқдори шартли таъ-сирот кучига тўғридан-тўғри боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Аммо, «куч қонуни» фақат муайян доирада амал қилади — ҳар қан-дай шартли таъсирот учун куч чегараси бор, бу чегарадан ўтгач таъси-ротни кучайтириш шартли реакциянинг сусайишига сабаб бўлади.

## Иккинчи ва учинчи тартибдаги шартли рефлекслар

Шартли рефлексни шартсиз рефлекс асосидагина эмас, илгари вужудга келтирилган бошқа шартли рефлекслар негизида ҳам ҳосил қилиш мумкин. Айни вақтда тажрибалар қуйидагича ўтказилади. Шартсиз таъсирот, масалан, овқат бериш билан бир вақтда қандайдир ташқи индифферент сигнал ҳам қўлланилади. Шу сигналга, масалан, қўнғироқ товушига доир шартли рефлекс вужудга келтирилгач ва мустақамлангач, қўнғироқ товушига янги индифферент сигнал ҳам қўшилади, масалан, териси қашилади. Бу ҳолда аввал терини бир неча секунд қашиб турилади, сўнгра қўнғироқ товуши қўшилади. Шу иш бир неча марта такрорланади. Илгари тери қашилганда ҳеч овқат берилмай, фақат бошқа шартли сигнал қўлланилган бўлса, энди терини қашиш шартли рефлексни вужудга келтира бошлайди.

Сигнални шартсиз таъсирот билан бирга қўлланиш орқали вужудга келтирилган шартли рефлекслар *биринчи тартибдаги шартли рефлекслар* деб аталади. Ташқи индифферент сигнал (мисолимизда — терини қашишни) илгари биринчи тартибдаги барқарор шартли рефлексни вужудга келтирган шартли сигнал (қўнғироқ товуши) билан бирга қўлланиш асосида ҳосил қилинган шартли рефлекслар эса *иккинчи та-тибдаги шартли рефлекслар* деб аталади.

Иккинчи тартибдаги шартли рефлексни вужудга келтирмоқ учун шу шартли рефлексни юзага чиқарадиган сигнал биринчи тартибдаги шартли сигналдан камида 10—15 секунд илгари таъсир этиши зарур.

Индифферент сигнални иккинчи тартибдаги шартли сигнал (таъсирловчи) билан бирга қўлланиб, итда учинчи тартибдаги шартли рефлексни вужудга келтириш мумкин. Ҳайвон оёғига электр токи билан таъсир этиб, химояланиш ҳаракат рефлексларини вужудга келтириш тажрибаларида учинчи тартибдаги шартли рефлексни ҳосил қилиш мумкин бўлди. Итда тўртинчи тартибдаги шартли рефлексларни вужудга келтириб бўлмайди. Болаларда олтинчи тартибдаги шартли; рефлекслар тасвир этилган.

## Вақтинча алоқа структураси ва вужудга келиш механизми

Катта ярим шарлар пўстлоғидаги икки группа хужайралар: шартли таъсиротни идрок этувчи хужайралар билан шартсиз таъсиротни идрок этувчи хужайралар ўртасида вақтинча алоқа вужудга келиши асосида шартли рефлекс ҳосил бўлади. И. П. Павловнинг бу тасаввурини ҳозир ҳамма эътироф этади. Катта ярим шарларнинг пўстлоғи ичидан ва оқ моддасидан ўтувчи горизонтал нерв толалари (ассоциатив ва комиссурал толалар) боя айтилган хужайралар ўртасида қўзғалишни ўтказди, деб фараз қилишарди илгари.

Катта ярим шарлар пўстлоғидаги турли соҳаларнинг ўзаро таъсир этиш механизмларида пўстлоқ — пўстлоқ ости — пўстлоқ йўллари ҳам муҳим роль ўйнаши кейинчалик аниқланди. Шартли қўзғалишнинг ўтиши учун бу йўлларнинг қандай аҳамияти борлигини қуйидаги фактлар яққол кўрсатади. Ит миясининг кулранг моддасини кесиб, ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмлари ажратиб қўйилса, шу қисмлардаги хужайралар ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келаверади (Э. А. Асратян). Одам миясининг орқадаги марказий пуштаси (биринчи соматосенсор зона) олдинги марказий пушта (мотор зона) дан ажратиб қўйилса, шу соҳалар ўртасидаги барча горизонтал нерв алоқалари батамом узилганига қарамай, ҳаракат малакалари бузилмайди. Қадоқсимон. тана қиркиб қўйилганда ҳам, одамнинг ҳаракат малакалари жиддий равишда бузилмайди (У. Пенфилд). Буларнинг ҳаммасида ярим шарлар пўстлоғининг турли соҳалари қуйидагича ўзаро таъсир этади. Шарт-ли сигнал таъсирида келиб чиққан афферент импульслар таламус ва ретикуляр формация орқали мия пўстлоғининг сенсор зонасига боради; импульслар шу ерда қайта ишлангач, тушувчи йўллар орқали пўстлоқ остидаги специфик ва носпецифик тузилмаларга қайтади, бу ердан эса яна мия пўстлоғига — шартсиз рефлекснинг пўстлоқдаги вакиллик зонасига боради.

Ҳозир аксари тадқиқотчилар шартли рефлекснинг вужудга келиш механизмида доминанта

ходисаси муҳим роль ўйнайди, деб фараз қилишади. Шартсиз таъсирот вақтида тегишли анализаторнинг пўстлоқдаги ҳужайралари қўзғалувчанлиги кескин даражада ошиб кетади, шу туфайли бу ҳужайралар мия пўстлоғидаги бошқа соҳаларнинг қўзғалишига реакция кўрсатадиган бўлиб қолади. Натижада индифферент ва шартсиз таъсиротлар бирга қўлланилса, улар юзага чиқарадиган қўзғалишлар ўзаро қўшилади, И. П. Павлов таъбири билан айтганда, суммация рефлекси рўй беради.

Марказий нерв системасининг барча бўлимларида доминанта ва қўзғалишларнинг қўшилиш ходисалари рўй бериб туради, лекин пўстлоқ остидаги ва орқа мия марказларидаги суммация рефлекси тез ўтиб кетувчи ходиса бўлса, катта ярим шарлар пўст-лоғида бу рефлекс из қолдиради, мустаҳкамланади, шартли рефлекс ҳамшу туфайли ҳосил бўлади.

И. П. Павлов турли таъсирловчилар бирга қўлланилган пайтда қўзғалишлар ўзаро қўшилади, деб тахмин қилган эди. Бир қанча авторларнинг электрофизиологик методлари татбиқ этиб ўтказган экспериментал тадқиқотлари И. П. Павловнинг бу тахминини тасдиқлади. Катта ярим шарлар пўстлоғида, таламус ядроларида ва ретикуляр формацияда бир талай нерв ҳужайралари борлиги аниқланди.

Турли рецепторлар — кўрув, эшитув, тактил, температура, мускул рецепторлари ва шу каби рецепторлардан келувчи афферент импульслар ўша нерв ҳужайраларига кон-вергенцияланади. Вақтинча алоқаларнинг вужудга келишида худди ана шу ҳужайралар актив қатнашади, деган фикр туғилиши табиий эди.

Таъсирловчилар бирга қўлланилган пайтда нерв ҳужайраларининг ўзаро таъсири катта ярим шарлар пўстлоғида қандай из қолдиради, деган масала ҳал қилинмаган асосий масала бўлиб келди ва ҳамон шундай бўлиб турибди.

Баъзи тадқиқотчилар шартли ва шартсиз таъсирловчи билан қўзғалган пўстлоқ ҳужайралари доиравий ритмик активликка тортилади ва берк нейрон занжирларида қўзғалишларнинг айланиб юриши туфайли вақтинча алоқалар ҳосил бўлади, деб фараз қилишган эди. Аммо чуқур наркоздан кейин, мия ҳаддан ташқари совутилгач, тутқаноқ тутгач ва мия пўстлогининг активлигини деярли батамом сусайтирадиган бошқа таъсиротлардан кейин илгари вужудга келтирилган шартли рефлекслар йўқолмаслигини махсус тажрибалар кўрсатиб берди. Аини вақтда қўзғалувчанлик ритмлари ва ўзга-ришларининг айланиб юриш узлуксизлиги бузилади-ю, вақтинча алоқалар сақланиб қолади.

Шу сабабли ҳозир таъсирловчиларни бирга қўлланишда рўй берувчи функционал ўзгаришлар катта ярим шарлар пўстлоғида таъсиротларнинг фақат қисқа вақт из қолди-риши учун аҳамиятли бўла олади («қисқа вақтли хотира»), дегаи тасаввур эҳтимолга кўпроқ яқиндир. Вақтинча алоқаларнинг узок ушланиб туриши («узок вақтли хотира») синапсларда ва ҳатто катта ярим шарлар пўстлогининг нерв ҳужайраларида рўй берувчи қандайдир молекуляр, пластик ўзгаришларга асосланади. Бу пластик ўзгаришларнинг моҳияти ҳақида турли фаразлар баён қилинмоқда. Улардан бирига қараганда, ҳужайрага импульслар ҳадеб бир хил ҳужайралардан тез-тез келиб турганда пресинаптик терминаллар ўсиб кетади ва нерв синапсларининг сони кўпаяди. Бошқа тахминга қараганда, импульслар синапс орқали такрор ўтганда, нерв охиридаги энзиматик системаларда барқарор ўзгаришлар рўй беради, натижада қўзғалишнинг ўтиши осонлашади. Нерв ҳужайраси қўзғалганда ундаги нуклеин кислоталар миқдорининг ортиши яқинда кашф этилган, сўнгги йилларда бу фактга каата аҳамият берилмоқда. Ҳужайранинг аввалги қўзғалишларидан из қолиши рибонуклеин кислота структурасининг ўзгаришига боғлиқ, деб фараз қилишади. Рибонуклеин кислота структураси ўзгарганда ҳужайра протоплазмаси, ўсиқларида ва синапсларда оксиллар синтези ўзгаради. Муайян нерв ҳужайраларидаги синапслар эҳтимол, шунинг натижасида ўсиб кетади.

### **Шартли рефлексларнинг биологик аҳамияти**

Шартли рефлекслар организмнинг мосланиши учун жуда катта аҳамиятга эгадир. Улар организмнинг ҳаёт процессида ташқи муҳитга мосланишини таъминлайди ва ўзгарувчан ҳаёт шароитида организмнинг мукамалроқ ориентировкаси учун зарур бўлади. Шартли рефлекслар ҳосил бўлиши натижасида организм бевосита шартсиз таъсиротларгагина эмас, шу таъсиротларнинг организмга таъсир этиш имкониятига ҳам реакция кўрсатади; реакциялар шартсиз таъсиротдан бир неча вақт илгари пайдо бўлади. Организм шу вазиятда қиладиган иш-ҳаракатларига шартли рефлекслар ёрдамида олдиндан тайёрланади. Шартли рефлекслар овқат топишга, хавф-хатардан барвақт қутилишга, зарарли таъсиротларни бартараф этишга ёрдам беради ва шунга ўхшаш.

П. С. Купалов ва Б. И. Ходоровларнинг маълумотларига қараганда, организмнинг мосланишида шартли рефлексларнинг аҳамияти яна шунда намоён бўладики, шартсиз таъсиротдан илгари шартли сигналнинг таъсир этиши шартсиз рефлексни кучайтиради ва унинг ривожланишини тезлатади. Масалан, овқат ейишдан илгари овқат шартли сигналнинг таъсир этиши овқатланишни тезлатади, яъни ҳаракат реакцияларини кучайтиради ва сўлак ажратиш шартсиз рефлексининг тезлигини оширади. Ҳайвоннинг оёқ терисига кучсиз электр токи блан таъсир этиб вужудга келтирилган ҳимояланиш шартсиз ҳаракат рефлекси ундан олдин таъсир этадиган шартли сигнал туфайли кескин даражада кучаяди. Бунинг сабаби шуки, шартли ва шартсиз

таъсирловчиларнинг эф-фектлари ўзаро қўшилиб кетади, чунки иккаласи ҳам шу шартсиз рефлекс (овқатланиш, ҳимояланиш, жинсий ва бошқа рефлекслар) марказини қўзғатади.

### **Шартли рефлексларнинг ташқи (шартсиз) тормозланиши**

Ҳар хил ёт таъсирловчилар шартли рефлексларни осонгина тормозлайди. Масалан, овқатланиш шартли рефлексидан олдин беҳос ёт товуш келса ёки қандайдир ёт хид сезилса, ёки ёритилиш шароити кескин даражада ўзгарса, шартли рефлекс сусаяди ва ҳатто бутунлай йўқолади. Бунинг сабаби шуки, ҳар қандай янги таъсирловчи итда ориентировка рефлексини вужудга келтиради, бу рефлекс эса шартли реакцияни тормозлайди.

Ҳайвон ёки одамда бошқа нерв марказларининг фаолияти билан боғланган, яъни ёт рефлектор реакцияларни вужудга келтирадиган таъсиротлар ҳам шартли рефлексларни тормозлайди. Масалан, ҳайвоннинг оёқ терисига электр токи билан таъсир этиб оғритилса ёки шу тўғрида сигнал берилса, овқатланиш шартли рефлекслари кескин даражада тормозланади. Ички органлардан келувчи таъсиротлар ҳам шундай эффект бера олади. Қовуқнинг тўлиб кетиши, қусиш, жинсий қўзғалиш, бирон органдаги яллиғланиш процесси овқатланиш шартли рефлексларини сусайтиради.

Тормозланишнинг бу турлари ўртасидаги умумий хусусият шуки, улар янги рефлектор реакцияни вужудга келтирадиган сигналлар таъсирида келиб чиқади.

И. П. Павлов бундай тормозланишни *ташқи тормозланиш* деб атади ва бош мия катта ярим шарлари пўстлоғида шундай тормозланишнинг келиб чиқиш механизмининг бир вақтдаги манфий индукция ҳодисаси билан изоҳлади.

Ташқи тормозланишнинг юзага чиқишида ретикуляр формациянинг муайян структуралари қатнашувини энг янги электрофизиологик тадқиқотлар кўрсатиб берди. Таъсирловчилар таъсир этиб турган пайтда шу структураларнинг нейронларида вужудга келувчи нерв импульслари рефлекс дугасининг эффектор қисмларигагина эмас, сенсор қисмларига ҳам кучли тормозловчи таъсир кўрсатади. Буни мушук устида қилинган қуйидаги тажриба яққол тушунтириб беради. Афферент эшитув йўлининг турли қисмларидан потенциалларни ажратиб олиш учун кохлеар ядро, тиззасимон таналар, пўстлоқнинг эшитув зонасига электродлар жойлаштирилди. Товуш таъсир этишига жавобан, бу тузилмаларнинг ҳаммасида юзага чиқарилган потенциаллар қайд қилинади. Сўнгра мушукка сичқон кўрсатилади, шу таъсирловчига доир кучли ориентировка ва овқат топиш реакцияси келиб чиққан пайтда яна ўша товуш билан таъсир этилади. Буларга жавобан юзага чиқарилган реакциялар пўстлоқдагина эмас, кохлеар ядрога, яъни эшитув йўлининг иккинчи нейрони рўпарасида ҳам кескин даражада суст бўлади. Сичқон қўздан ғойиб бўлгач, товуш таъсирига жавобан рўй берувчи реакциялар бата-мом тикланади (265-расм).

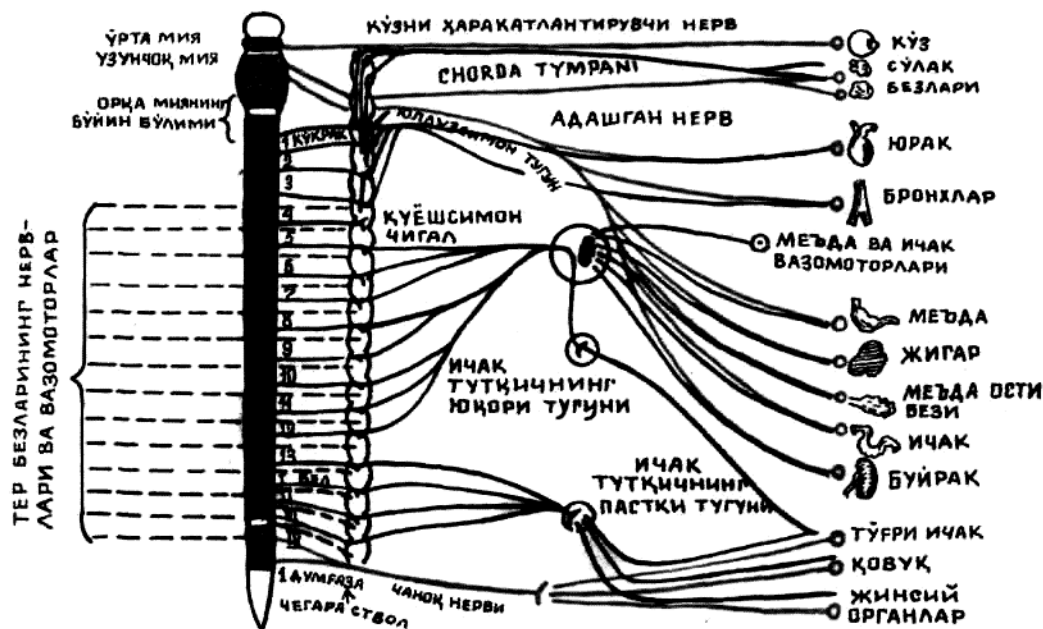
**Чегарадан ташқари тормозланиш.** Шартли таъсирловчининг кучини ҳаддан ташқари ошириш йўли билан ҳам шартли рефлексни тормозлаш мумкин. Тормозланишнинг бу турини И. П. Павлов чегарадан ташқари тормозланиш деб атаган.

*Чегарадан ташқари тормозланиш* аслида ташқи тормозланишнинг бир кўриниши, тур хилидир. Фаолиятнинг қандай бўлмасин янги турини юзага чиқарувчи стимуллар таъсирида ташқи тормозланиш пайдо бўлади, чегарадан ташқари тормозланишда эса стимулнинг ҳаддан ташқари кучи фаолиятнинг янги турини вужудга келтирадиган агент ролини ўйнайди.

Ташқи тормозланиш ҳам, чегарадан ташқари тормозланиш ҳам нерв системасининг туғма хоссаларига боғлиқ, шу сабабли И. П. Павлов уларни *шартсиз тормозланиш* группасига қўшган.

### **Ички (шартли) тормозланиш**

И. П. Павлов вақтинча нерв алоқаларини ўрганишга асосланиб, марказий нерв системасининг барча бўлимларига хос шартсиз тормозланиш билан бир қаторда мия пўстлоғига хос бўлган тормозланишни кашф этди, у *ички*, ёки *шартли тормозланиш* деб аталди.



257-расм. Вегетатив (автоном) нерв системасининг умумий тузилиш схемаси (Мейер ва Готлибдан).

Шартсиз (ташқи ва чегарадан ташқари) тормозланиш таъсирловчи биринчи марта қўлланилгандаёқ келиб чиқса, шартли тормозланишни вужудга келтириш, ҳосил қилиш керак.

Қандай бўлмасин сигнални шартсиз таъсирловчи билан мустаҳкам-ламай туриб қўлланиш — ички тормозланишни вужудга келтиришнинг асосий усулидир. Айни вақтда ички тормозланиш дарров юзага чиқмайди. Мустаҳкамланмайдиган сигнални одатда кўп марта қўлланишга тўғри келади.

Ички тормозланишнинг жуда омонатлиги, шикастланишга мойиллиги унинг хусусиятидир. Ҳар хил касалликлар, ўта чарчаш, ўта зўриқиш биринчи галда ички тормозланишни ўзгартиради, айни вақтда ички тор-мозланиш қоида ўлароқ анча сусаяди.

Катта ярим шарлар пўстлоғида ички тормозланишни вужудга келтирмоқ учун шартли рефлексни сўндириш, шартли таъсирловчиларни дифференциаллаш, шартли тормозни вужудга келтириш, кечикувчи шартли рефлексни ҳосил қилиш каби бир неча усул бор.

**Шартли рефлекснинг сўниши.** Шартли сигнал шартсиз таъсирловчи билан бирга қўлла-нилаверса, шартсиз таъсирловчи билан мустаҳкамланиб борса шартли рефлекс сақланиб қолаверади. Борди-ю шартли сигнал якка қўлланилса, шартсиз таъсирот билан мустаҳкамланмаса, бир неча марта шундай якка қўлланилгач, илгари ҳосил қилинган мустаҳкам шартли рефлекс секин-аста сусаяди ва пиравардида батамом сўниб қолади.

Шартли рефлекслар канчалик кучли булса, шартли сигнал шартсиз таъсирот билан бирга канча куп қўлланилган булса шартли рефлектор реакциянинг батамом сўниши ушанча кийин. Яқингинада ҳосил қилинган кучсиз шартсиз рефлекслар эса аксинча тез сўниб қолади.



Шартли сигнал шартсиз таъсурот билан янада мустахкамланса шартли рефлекс тикланади.

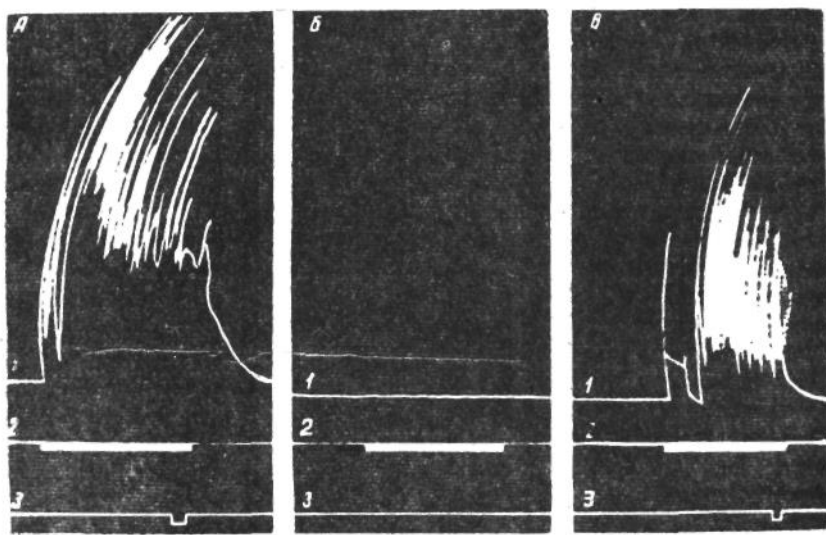
Шартли сигнал (таъсирловчи) бир неча вақт кулланилмаса, сунгра шартли рефлекс узусидан тикланиши мумкин. Шартли сигналга қандайдир ёт таъсурот (кучсиз ориентировка рефлексини вужудга келтирадиган таъсирот) қушилса, сунгра шартли рефлекс шунда ҳам тиланиши мумкин. Айни вақтда мия пустлогининг кузгалувчанлиги ортади, натижада ички тормозланиш вақтинча йуқолади. Бундай ҳодисани тормозланишдан қутилиш дейилади.

**Шартли таъсирловчиларни дифференциаллаш.** Қандай бўлмасин таъсирловчига, масалан, 1000 гц тонга овқатланиш шартли рефлекс вужудга келтирилса, шу тонга ўхшайдиган бошқа товушлар, масалан, 900—800—700 гц тонлар, шунингдек, 1100 ва 1200 гц тонлар ҳам шартли реакцияни вужудга келтира олади. Бундай ҳодиса шартли рефлекснинг *генерализацияси* деб аталади.

Ҳеч қандай махсус чора қўрилмаса, шартли рефлекс ўз генерализациясини узоқ сақлайди. Шартли рефлексни аниқ ихтисослаштириш учун бир сигнал (масалан, 1000 гц тон) ни шартсиз таъсирот билан доимо мустахкамлаш, унга яқин бошқа сигналларни эса мустахкамламасдан қўлланиш керак. Шунда бошқа сигналларга доир рефлекслар секин-аста сўнади, мустахкамладиган сигнал (мисолимизда 1000 гц тон)га доир рефлекс эса сақланиб қолади (266-расм)

И. П. Павлов бундай процессни *таъсирловчиларни дифференциаллаш*, ёки *дифференцировка* деб атаган. Дифференциаллаш катта ярим шарлар пўстлоғида шартли тормозланишнинг келиб чиқишига асосланган.

Физик хоссалари билан бир-бирига ўхшайдиган икки сигнални фарқ қилиш дифференциаллашнинг махсус формасидир. Шу икки сигналдан бири шартсиз таъсирот масалан, овқат билан, иккинчиси эса шартсиз бошқа таъсирот, масалан, ҳимояланиш шартсиз таъсироти билан бирга қўлланилади. Генерализация процесси туфайли таъсирловчилардан ҳар бири дастлаб иккиёклама, сигнал аҳамиятини касб этади; ҳам овқатланиш, ҳам ҳимояланиш шартли рефлексларини вужудга келтиради. Бир сигнал шартсиз бир таъсирот билан, иккинчи сигнал эса шартсиз бошқа таъсирот билан кўп марта қўлланилгандан кейингина биринчи сигналга жавобан фақат овқатланиш шартли рефлекс, иккинчи сигналга жавобан эса фақат ҳимояланиш шартли рефлекс келиб чиқади. Бунинг боиси шуки, овқатланиш шартли рефлексининг сигнали билан ҳимояланиш рефлексининг марказлари ўртасидаги ва ҳимояланиш шартли рефлексининг сигнали билан овқатланиш рефлексининг марказлари ўртасидаги вақтинча алоқа тормозланади. Натижада шартли таъсирловчилардан ҳар бирининг сигнал аҳамияти дифференциалланади.



266-расм. Шартли рефлексда (А ва В) ва дифференцировкада (Б) оёқ ҳаракатларининг кимограммалари.

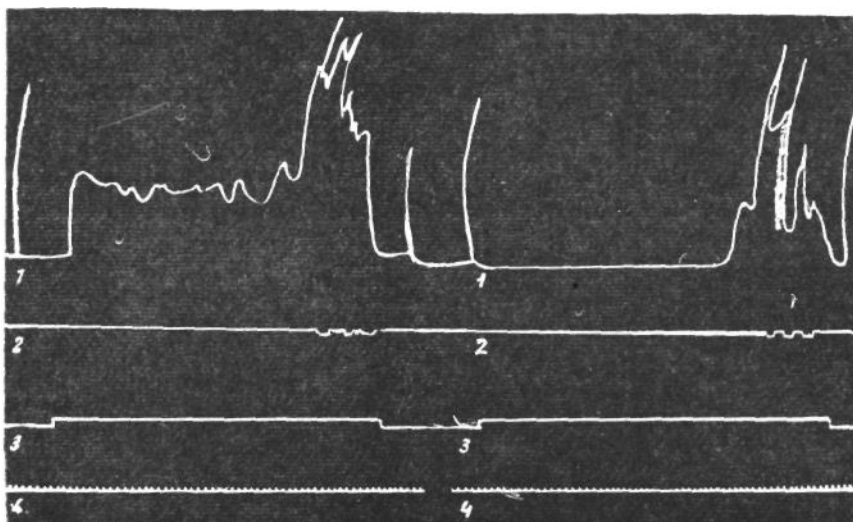
1— оёқ ҳаракатларининг ёзуви; 2 — шартли таъсирот белгиси; 3 — шартсиз таъсирот белгиси.

**Шартли тормоз.** Ички тормозланиш шартли тормозни ҳосил қилишда ҳам вужудга келтирилади. А сигнал (масалан, метроном товуши) шартсиз таъсирот билан доимо мустахкамланса-ю, Б + А сигналлар комбинацияси (масалан, кўнғирок товуши билан метроном товуши) ҳеч қачон шартсиз таъсирот билан бирга қўлланилмаса, *шартли тормозни* вужудга келтирса бўлади. Б + А сигналлар комбинацияси аввалига ёлғиз А сигнални қўлланишда вужудга келадиган шартли рефлексни юзага чиқаради. Кейинчалик Б + А сигналлар комбинацияси ижобий сигнал аҳамиятидан маҳрум бўлади; шартли А сигнал

эса якка қўлланилганда шартли рефлекс ҳосил қилиш қобилятини сақлаб қолади. А сигналга доир шартли рефлексни тормозлайдиган Б сигнални И. П. Павлов шартли тормоз деб атаган.

Шартли тормозни вужудга келтирмоқ учун Б сигнал А сигналдан илгари эмас, балки бир вақтда таъсир этиши зарур (Б сигнал А сигналдан илгари таъсир этса Б сигналга доир иккинчи тартибдаги шартли рефлекс ҳосил бўлиши мумкин).

**Шартли рефлексларнинг кечикиши.** Шартли сигнал таъсир эга бошланган шартсиз таъсирловчи (масалан, овқат) қисқа вақт оралиғида (1—5 секунддан кейин) берилса, шартли рефлекс реакция (масалан, сўлак ажралиши) дарҳол юзага чиқади. Шартли сигнал таъсир эга бошлагач шартсиз таъсирот билан мустаҳкамлаш секин-аста 2—3 минут кечиктирилса, шартли рефлекс реакция тобора кўпроқ кечика бошлайди. Натижада шартли рефлекс 1—2 минутгача кечикади, шу тариқа бу рефлекс шартли сигналнинг таъсир этиб бўлишига яқин, шартсиз таъсиротдан сал илгари намоён бўлади (267-расм). Шартли рефлекснинг



267-расм. Кечикувчи рефлекс ҳосил қилишнинг турли босқичларида ҳимояланиш шартли ҳаракат рефлексининг кимограммалари (И. С. Беритовдан).

Чап томондаги кимограмма кечикувчи рефлексни ҳосил қила бошлашда олинган; шартли таъсирот берилга бошлагач 3—4 секунддан кейин кечикувчи рефлекс вужудга келади. Унг томондаги кимограмма шунга ўхшаш тажрибаларнинг 11- кунда олинган. Кечикувчи рефлекс якқол кўринади; 1 — ит оёқ ҳаракатларининг ёзуви; 2 — шартсиз таъсирот белгиси; 3 — шартли таъсирот белгиси; 4 — вақт белгиси.

кечкикиши ҳам ички тормозланиш механизмига асосланган. Ички тор-мозланишнинг келиб чиқиш сабаби шуки, шартли сигналнинг таъсири дастлабки минутларда шартсиз таъсирот билан мустаҳкамланмайди. Шунинг учун таъсирловчи дастлабки минутларда тормозловчи сигнал аҳамиятига ва шундан кейингина ижобий сигнал аҳамиятига эга бўлади.

**Ички тормозланишнинг аҳамияти.** Ички тормозланишнинг кашф этилиши барча шартли сигналларни икки категорияга: шартли реакция-ни вужудга келтирувчи, ижобий шартли сигналлар ва шартли тормоз-ланишни вужудга келтирувчи, салбий шартли сигналларга ажратиш имконини берди.

Организмнинг мосланиш фаолиятида шартли тормозланишнинг аҳамияти жуда катта. Ички тормозланиш келиб чиқмаган тақдирда, шартсиз таъсирловчилар билан мустаҳкамланмай қўйилган ёки ҳеч қачон мустаҳкамланмаган, аммо мустаҳкамланувчи таъсирловчиларга ўхшайдиган ҳар хил таъсиротларга жавобан организм бир талай ортиқча, биологик жиҳатдан номақбул реакцияларни юзага чиқарган бўлур эди.

Тормозланиш туфайли организм реакциялари ташқи шароитга анча яхшироқ мос келади, организм муҳитга мукамалроқ мослашади. Ягона нерв процессининг намоён бўладиган икки формаси — қўзғалиш ва тормозланишнинг биргалиги ва ўзаро таъсир этиши организмнинг ҳар хил мураккаб вазиятда йўл топа билиши (ориентировка) га имкон беради, таъсиротларни анализ ва синтез қилиш шартлари ҳисобланади.

### **Катта ярим шарлар пўстлоғида таъсиротларнинг анализ ва синтез қилиниши**

Таъсиротларни анализ ва синтез қилиш — бош миё катта ярим шарлари пўстлоғининг энг муҳим функцияларидир.

*Таъсиротларни анализ қилиш* миё пўстлоғининг турли нейронлари ва нейрон грушалари ўртасида қарор топадиган ўзаро таъсир туфайли катта ярим шарлар пўстлоғининг турли қисмларида рўй берувчи қўзғалишларни ўзаро боғлаш, якунлаш ва бирлаштиришдан иборат. Ҳар қандай шартли рефлексни ҳосил қилишга асос бўладиган вақтинча алоқанинг вужудга келиши миё пўстлоғидаги синтетик фаолият белгисидир.

*Таъсиротларни анализ қилиш* организмга таъсир этувчи ҳар хил сигналларни (таъсиротларни) фарқ қилиш, ажратиш, дифференциаллашдан иборат.

Таъсиротлар рецептор аппаратдаёқ анализ қилина бошлайди, бу аппаратнинг турли элементлари характер эътибори билан ҳар хил таъсиротларга реакция кўрсатади; нерв системасининг тубан бўлимлари ҳам анализ қилади. Аммо, анализ процесслари катта ярим шарлар пўстлоғида юксак даражада тараққий этади.

Миё пўстлоғидаги сенсор зоналарнинг структураси ва нерв йўллари шундайки, рецепторларнинг ҳар бир туридан импульслар пўстлоқдаги нерв хужайраларининг муайян группаларига боради. Бундан ташқари, реакцияга тортиладиган хужайралар сони ва ҳар бир хужайрадаги импульслар частотаси таъсирловчининг кучига, узунлигига ва ортиб бориш тиклигига қараб катта фарқ қилади. Шу сабабли ҳар бир периферик таъсиротга қўзғалишнинг ўз фазо-вақт нақшини, И. П. Павлов таъбири билан айтганда, ўзига хос «динамик структура комплекси» ни мос келтирувчи шароит вужудга келади. Ўз хоссаларга кўра яқин таъсирловчилар бир-биридан шундай қилиб фарқланади.

Анализнинг катта ярим шарлар пўстлоғига специфик формаси таъсирловчиларни сигнал аҳамиятига қараб фарқ қилиш — дифференциаллашдан иборат, ички тормозланишнинг вужудга келиши эса шунга имкон беради.

Анализ ва синтез бир-бирига чамбарчас боғлиқ. Организмга айрим-айрим икки таъсирловчи таъсир этганда анализ ва синтезнинг энг оддий формаларини кўрамиз. Бир қанча компонентларни ўз ичига олувчи комплекс таъсиротларни анализ қилишга асосланиб, миё пўстлоғидаги аналитик-синтетик фаолиятнинг мураккаброқ формалари тўғрисида фикр юритиш мумкин.

Шу мақсадда муайян тартиб билан кетма-кет келувчи бир неча сигнал шартли таъсирловчи сифатида қўлланилади; шу сигналларнинг ўзи эса шартсиз таъсирот билан мустаҳкамланмай, бошқа тартибда қўлланилади. Таъсиротлар дифференциалланадиган бўлса, бу, катта ярим шарлар пўстлоғи сигналларнинг ҳар бирини алоҳида эмас, уларнинг фақат йиғиндисинигина эмас, балки қўлланиш тартибини, изчиллигини ҳам идрок этаётганлигини кўрсатади.

Анализ ва синтезнинг мураккаб формаларининг текшириш учун А. Г. Иванов-Смоленский тўртта:  $A+B+B+G$  товушнинг кетма-кет қўлланилишига доир мустаҳкам шартли рефлекс вужудга келтирган. Сўнгра товушларнинг юқоридаги тартибини уларнинг бошқа ( $A+B+B+G$ ) тартибидан фарқ қилишга

(дифференциаллашга) 5 ой уриниб кўришган. Итнинг бу мураккаб таъсировчиларни тўла фарқ қилишига муваффақ бўлинмади. Бундай вазифага итнинг қурби етмайди. Дифференциалланадиган комбинация ўрта ҳисоб билан 7-мартга қўлланилганда одам бундай вазифани бемалол уддалайди.

Кўпгина ҳайвонларда анализнинг оддий формалари одамдагига нисбатан яхшироқ ривожланган. Масалан, итнинг ҳид билиши ҳаммага маълум, ит ҳидларни одамга нисбатан бекиёс аниқроқ ва яхшироқ ажратади. Худди шунингдек, ит товуш таъсиротларини ҳам юксак даражада дифференциаллайди. Бир товуш шартсиз таъсирот билан мустаҳкамланса-ю, иккинчи товуш мустаҳкамланмаса, ит 1/8 тон қадар фарқ қилувчи икки товушни бир-биридан ажратганини кузатиш мумкин. Одам қулоғи сезмайдиган баландликдаги товушларни ит қулоғи эшитади.

Шундай қилиб, айрим қўлланилган таъсиротларни фарқ қилиш, яъни кортикал анализнинг қуйи формаси одамга нисбатан ҳайвонда яхшироқ ривожланган бўлиши мумкин. Аммо таъсиротларни анализ ва синтез қилишнинг олий формалари ҳийла юк-сак ривожланганлиги билан одам ҳайвондан олдинда туради. Ф. Энгельснинг таъбири билан айтганда, «бургут одамга қараганда анча узокни кўради, лекин одамнинг кўзи буюмларда бургут кўзига қараганда анча кўп нарсани ажратади».

Одамдаги катта ярим шарлар пўстлоғининг синтетик фаолият процессларида шартли ва шартсиз таъсирловчиларнинг пўстлоқ вакиллиги хужайралари ўртасидаги вақтин-ча алоқаларгана эмас, индифферент таъсиротлар йиғиндисини идрок этишда қатнашуви нерв хужайраларининг группалари ўртасида вужудга келадиган вақтинча алоқалар ҳам муҳим роль ўйнайди. Масалан, бирон куй товушлари эшитилганда эшитув анализаторининг пўстлоқдаги тегишли хужайралари перифериядан келувчи таъсиротлар билан муайян тартибда кўзғолади ва шу хужайралар ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келади. Куйни эса қолдириш — эшитув анализаторида вақтинча алоқаларнинг вужудга келиши демакдир. Бошланғич бир неча нотанинг жаранглаши бутун куйни эса тушириш учун кифоя қилиши вақтинча алоқалар вужудга келишдан гувоҳлик беради. Бирон сурат ёки нарсани кўздан кечирганда кўз тўр пардасидан ва кўз мускул-ларидан афферент импульслар кўрув анализатори билан проприорецептив анализатор-нинг пўстлоқдаги хужайраларига муайян тартиб билан боради, шу туфайли мазкур хужайралар ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келади. Натижада кўрув образи из қолдиради.

Таъсирловчи қанча мураккаб бўлса, яъни қанча кўп компонентлардан тузилган бўлса, мия пўстлоғининг идрок этувчи хужайралари ўртасида ўшанча кўп вақтинча алоқалар вужудга келиши керак.

Таъсиротларни анализ ва синтез қилиш учун физиологик процесслари — олий формалари одамда ҳодиса ва тушунчаларни логик анализ ва синтез қилишнинг сифат жиҳатидан ўзига хос процесслари вужудга келиши учун асос ҳисобланади.

### **Катта ярим шарлар пўстлоғининг ишлашидаги системалилик**

Мия пўстлоғидаги синтетик фаолиятнинг мураккаб формалари *динамик стереотип*, ёки *системалилик* тушунчалари билан ифодаланади-ган ҳодисаларда яққол кўринади.

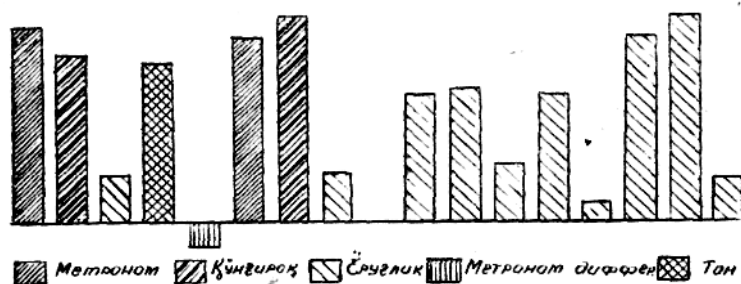
Ит устидаги тажрибада куч жиҳатдан ҳар хил шартли рефлексларни вужудга келтирадиган ҳар хил шартли таъсирловчилар кун сайин қатъиян муайян тартибда қўлланилса, ҳайвоннинг катта ярим шарлар пўстлоғида таъсиротларнинг бутун шу системасига кўрсатиладиган реакцияларнинг муайян стереотипи вужудга келади. Қандайдир тажрибада шартли таъсирловчилардан фақат биронтасини такрор таъсир эттириб, бунга ишониш мумкин. Шартли таъсирловчи кучли, кучсиз ёки тормоз-ловчи таъсирловчи ўрнида ҳўлланилишига қараб, эффекти куч жиҳатидан ҳар хил бўлади (268-расм). Мия пўстлоғи сигналга муайян андаза билан, ҳосил бўлган динамик стереотипга яраша реакция кўрсатади. Шартли сигнал яқка таъсирловчи сифатида эмас, балки муайян сигнал-лар системасининг аввалги ва кейинги таъсиротлар билан боғланган бир элементи сифатида идрок этилади.

### **Мия пўстлоғининг бир фаолиятдан иккинчи фаолиятга шартли рефлекс йўли билан кўчиши**

Организм яшайдиган табиий шароитда таъсиротларни мия пўстлоғида анализ ва синтез қилиш процессларида мия пўстлоғининг бир фаолиятдан иккинчи фаолиятга шартли рефлекс йўли билан кўчиши муҳим роль ўйнашини Э. А. Асратян аниқлади. Бунинг моҳияти шундан иборатки, шартли таъсирловчининг эффекти шу таъсирловчи қўлланилаётган шароитга муайян даражада боғлиқ бўлиб қолиши мумкин.

Масалан, товуш чиқарувчи бирон агент, масалан, минутига 120 марта тебранадиған метрономни жаранглатиш билан бирга эрталаб ҳайвонга овқат берилса, кундузи эса оёғига электр токи билан таъсир этилса, бундай таъсирловчи шартсиз таъсирот билан бир неча

марта мустаҳкамлангач, кун вақтига (эрталабки ёки кундузига) қараб ҳар хил сигнал аҳамиятини касб этади — эрталаб овқатланиш шартли реакциясини, кундузи эса ҳимояланиш реакциясини вужудга келтиради. Кун вақтн шартли реакция характерини белгилаб берувчи, мия пўстлоғини бир фаолиятдан иккинчи фаолиятга кўчирувчи омил бўлиб чиқади.



268-расм. Стереотип билан қилинган тажрибада (чапда) ва фақат битта таъсирловчинини қўлланиб қилинган тажрибада (унда) шартли рефлексларнинг миқдорлари. Фақат бир таъсирловчи—ёруғлик қўлланилганда шартли рефлексор фаолиятнинг стереотипияси мустаҳкам бўлиб вужудга келади (Э. А. Асратянйай).

Устунчалар баландлиги шартли рефлекс миқдорига мос келади.

Эксперимент шароити ёки экспериментаторнинг ўзига алоқадор турли-туман таъсирловчилар шундай кўчирувчи омиллар (переключателлар) бўла олиши тажрибалардан маълум. Переключателлар қандай бўлмасин рўй-рост эффектни юзага чиқармайди, улар мия пўстлоғининг ҳолатини фақат специфик равишда ўзгартиради: баъзи вақтинча алоқаларни тормозлайди ва бошқа вақтинча алоқаларнинг кўзгалувчанлигини оширади. Тадқиқотнинг турли шароитида бир таъсирловчининг ўзи (масалан, гудок товуши) гоҳ шартли сигнал бўлиб, гоҳ тормозловчи сигнал бўлиб таъсир этиши мумкин. Мия пўстлоғи бир фаолиятдан иккинчи фаолиятга кўча олгани учун организм муттасил ўзгарувчи ташқи муҳитга мукамалроқ мослашади.

Одамнинг олий нерр фаолиятида мия пўстлоғининг бир фаолиятдан иккинчи фаолиятга кўчиши айниқса катта аҳамиятга эгадир. Одам уйида, ишхонасида, меҳмондорчиликда, театрда, йўлда ва бошқа жойларда эканлигига қараб, бир хил таъсирловчиларга (бир сўзнинг ўзига, бир нарсанинг ўзига) турлича реакция кўрсатиш мисоллари кундалик ҳаётда сон-саноксиз.

## Катта ярим шарлар пўстлоғида кўзғалиш ва тормозланишнинг ўзаро муносабатлари

### Кўзғалиш ва тормозланиш иррадиацияси ҳам концентрацияси.

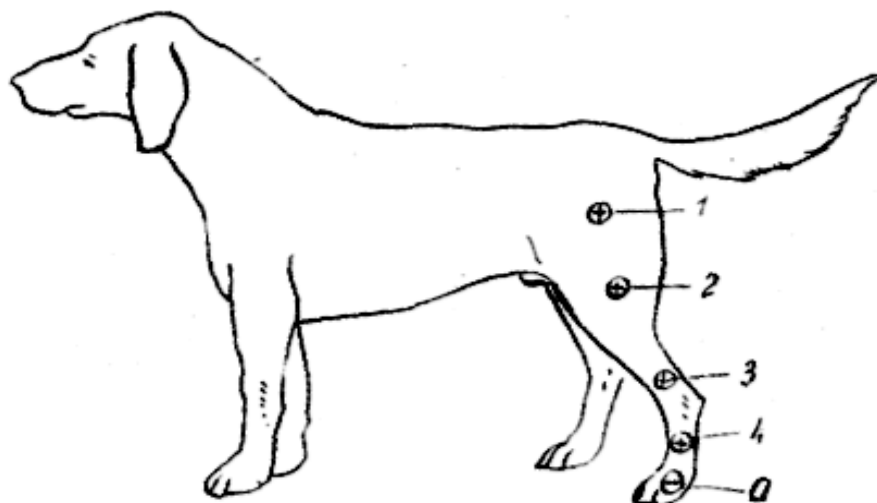
Шартли рефлекс ҳосил қилишда кузатиладиган шартли рефлекс генерализациясини И. П. Павлов шундай изоҳлаган эди: шартли сигнал ҳар тал таъсир этганда кўзғалиш мия пўстлоғининг бевосита таъсирланадиган ҳужайраларидан қўшни ҳужайраларга ёйилиб (иррадиация), уларни вужудга келаётган вақтинча алоқага тортади.

Мия пўстлоғининг сенсор зоналарида, айниқса ассоциатив зоналарида кўпгина нерв йўллари (горизонтал толалар) борлигини, ёнма-ён ётган нерв ҳужайралари шу горизонтал толалар орқали боғланишини ҳозирги замондаги гистологик ва электрофизиологик тадқиқотлар кўрсатиб берди.

Бироқ кўзғалиш мия пўстлоғининг бир қисмидан иккинчи қисмига ўтганда, яъни кўзғалиш иррадиациясида боя айтилган горизонтал йўллар билан бир каторда вертикал йўллар: пўстлоқ—пўстлоқ ости—пўстлоқ йўллари, айниқса мия стволининг ретикуляр формацияси орқали ўтувчи йўллар ҳам муҳим роль ўйнаса керак. Масалан, мия пўстлоғининг бир қисмига стрихнин эритмаси билан ҳўлланган қоғоз қўйиб, юзага чиқарилган нерв импульсларининг разрядлари иккала ярим шар пўстлоғини бирлаштирувчи кадоксимон тана қирқиб қўйилганига қарамай, қарама-қарши ярим шарга ҳам тарқалади. Фармакологик модда — аминазин (хлорпромазин) ретикуляр формация функцияларини сусайтирганда

импульслар бир ярим шардан иккинчи ярим шарга ўтмай кўяди.

Таъсирловчиларни дифференциаллаш процессида ички тормозланиш кўзғалиш иррадиациясини чеклаб, нейронларнинг муайян группаларида кўзғалиш концентрациясига ёрдам беради.



И. П. Павлов шартли рефлексларга тормозловчи сигналларнинг таъсирини текшириб, кўзғалишгина эмас, тормозланиш ҳам иррадиацияга ва концентрацияга қодир, деган хулоғага келди.

269-расм. Тери анализаторида дифференциалловчи тормозланишнинг иррадиациясига тааллуқли Н. И. Красногорский тажрибаси (схема).  
Эффекти кескин даражада ўзгарган: терининг яқин қисмига таъсир этиш шарт-

Тормозланиш иррадиацияси Н. И. Красногорскийнинг қуйидаги тажрибасида кўрсатиб берилган. Итнинг кейинги оёғи бўйлаб 5 та касалка (суйканчик) бириктирилган, булар терининг турли бўлакларида; механик таъсир кўрсатган (269-расм). Юқоридаги тўртта касалка ижобий шартли сигналлар сифатида қўлланилган: уларнинг таъсирида итда сўлак ажратиш шартли рефлекс юзага чиққан. Пастдаги касалка терига таъсир этганда овқат берилмаган, бу таъсирот тормозловчи эффект берган. Тажрибаларнинг кўрсатишича, пастдаги касалка қўлланилгач, терининг бош қа қисмларига таъсир этишларига таъсир этиш кучсиз эффект берди, фақат энг юқоридаги касалка таъсирида кучли шартли рефлекс вужудга келди. Тормозловчи агент таъсиридан қисқа вақт (масалан, 1 минут) кейин ижобий таъсирловчилар қўлланилганда ҳам, шундай натижа олинади. Узокроқ муддатдан кейин рефлекснинг тормозланиши сусаяди ва шартли рефлекслар тикланади.

И. П. Павлов бу маълумотларни шундай изохлади: тормозловчи шартли сигнал таъсир этганда шу таъсиротни идрок этувчи пўстлоқ хужайраларида тормозланиш процесси рўй беради; бу процесс аввал пўстлоққа ёйилади (иррадиация), сўнгра бошланғич нуктада тўпланади (концентрация). Тормозланиш иррадиацияси турли итларда тезлик билан — 20 секунддан 5 минутгача вақт ичида авж олади. Тормозланиш концентрацияси эса 4—5 барабар секинроқ рўй беради.

Ички тормозланиш иррадиациясининг табиати ҳозирча равшан эмас.

**Катта ярим шарлар пўстлоғидаги кўзғалиш ва тормозланиш индукцияси.** Тормозловчи агент қўлланилгач (масалан, дифференциаллангандан кейин) бир неча секунд мобайнида шартли таъсиротлар эффекти бир қанча ҳолларда анча кучайиб қолиши шартли рефлексларга доир тажрибаларда пайқалган эди. Худди шунингдек, ижобий шартли таъсирловчилардан кейин дифференциалланувчи агентнинг тормозловчи таъсири кучаяди. Бу марказий нерв системасининг бошқа бўлимларига ҳам хос бўлган мусбат ва манфий

кетма-кет индукция натижасидир (тормозланишдан кейин қўзғалиш процесси рўй беради, қўзғалишдан кейин эса тормозланиш процесси бошланади). Тормозловчи агент таъсир этиб бўлгач фақат дастлабки секундларда мусбат индукция ҳодисалари рўй беради (тормозловчи агент таъсир этгандан кейин ижобий рефлекснинг кучайиши), сўнгра мусбат индукция ҳодисалари ўрнига шартли рефлекслар сусаяди. Шунга асосланиб, тормозланиш иррадиациясидан олдин индукция ҳодисалари рўй беради, деб ҳулоса чиқарилди. Тормозловчи агент пўстлоғида концентрланган тормозланиш процессини вужудга келтиргандагина индукция ҳодисаси рўй беради. Мусбат ёки манфий индукция феноменлари контраст ҳодисаларига кўп жиҳатдан ўхшайди, булар рецепция органларини текширишда тасвир этилган эди.

### **Нерв системасининг типлари**

Шартли рефлектор фаолият нерв системасининг индивидуал хоссаларига боғлиқ. Олий нерв фаолиятининг характериани анчагина белгилаб берувчи шу хоссалар йиғиндиси ҳар бир индивидуумнинг ирсий хусусиятларига ва аввалги ҳаёт тажрибасига боғлиқ бўлиб, нерв системасининг типи деб аталади. Бир турга кирадиган турли ҳайвонларда шартли рефлексларнинг бирдай шароитда вужудга келиш тезлиги, миқдори ва мустаҳкамлиги, ички ва ташқи тормозланиш интенсивлиги, нерв процессининг тез ёйилиши (иррадиация) ва тўпланиши (концентрация), индукцияга лаёқатлилиги, олий нерв фаолиятида патологик ҳолатни вужудга келтирувчи ҳар хил таъсиротларга озми-кўпми мойиллик нерв системасининг типига боғлиқ.

Олий нерв фаолиятидаги индивидуал хусусиятларни бутун комплексини текширишга асосланиб, нерв системасининг асосий типлари аниқланди ва ҳар бир организмнинг қайси типга кириши — мансублиги билинади. И. П. Павлов итдаги шартли рефлексларни лабораторияда кўп йиллар мобайнида текшириш натижаларига суяниб, типларни классификация қилишда нерв системасининг бир неча хоссасига катта аҳамият берди, нерв системасининг шу хоссаларини нерв активлигининг энг пухта кўрсаткичлари деб ҳисоблади. Биринчидан, қўзғалиш ва тормозланиш процессларининг кучи, иккинчидан, уларнинг ўзаро мувозанатланганлиги, бошқача айтганда, қўзғалиш кучи билан тормозланиш кучининг нисбати, учинчидан, уларнинг ҳаракатчанлиги, яъни қўзғалишнинг тормозланиш билан алмашиниш тезлиги ва аксинча, тормозланишнинг қўзғалиш билан алмашиниш тезлиги шундай кўрсаткичлардан ҳисобланади.

Экспериментал практикада тўртта асосий тип учрайди: 1) кучли, аммо мувозанатланмаган тип — қўзғалиш процессининг тормозланиш процессидан устунлиги билан таърифланади; 2) кучли, мувозанатланган, ҳаракатчан тип — нерв процессларининг жуда ҳаракатчанлиги билан таърифланади (жуда серҳаракат тип); 3) кучли, мувозанатланган, кам ҳаракат тип — нерв процессларининг камроқ ҳаракатчанлиги билан таърифланади («ювош», кам ҳаракат, ёки инерт тип); 4) нимжон тип — қўзғалиш процессининг ҳам, тормозланиш процессининг ҳам ғоят суст авж олиши билан таърифланади; тез чарчаб, меҳнат қобилиятидан маҳрум бўлиш шу типга характерлидир.

И. П. Павловнинг фикрича, нерв системасининг юқорида айtilган ва ҳайвонлар ўртасидаги тажрибаларда аниқланадиган тўртта типи одамларнинг Гиппократ томонидан аниқланган тўртта темпераментга мос келади. Қўзғалиш процессининг устунлиги билан таърифланадиган кучли, мувозанатланмаган тип холерик темпераментга; кучли, мувозанатланган, ҳаракатчан тип сангвиник темпераментга; кучли, мувозанатланган, камҳаракат тип флегматик темпераментга ва, ниҳоят нимжон тип меланхолик темпераментга мос келади.

Нерв системасининг турли типларига мансуб ҳайвонлар теvarак-атрофдаги муҳитнинг турли таъсирларига мосланганлиги ва касаллик туғдирувчи агентларга чидамлилиги билан бир-биридан фарқ қилади. Масалан, нерв системаси кучли, мувозанатланган типга мансуб ҳайвонларда олий нерв фаолиятининг патологик ҳолати — неврозни ёки, И. П. Павлов айтгандек, нерв процессларининг тўкнашувини юзага чиқариш ғоятда қийин. Нерв системаси нимжон ёки кучли типга кирадиган, аммо мувозанатланмаган ҳайвонлар эса

шартли рефлектор фаолиятнинг турли-туман тарзда бузилишларига кўпроқ мойил бўлади. Нерв системасининг нимжон типда неврозларнинг ҳар хил турлари ва нерв процессларининг тўқнашуви айниқса кўп учрайди. Нерв системаси шу типга кирадиган индивидуумларда турмушдаги қийин шароит, сигналларни дифференциаллашнинг мураккаб вазифалари, емирувчи кучли таъсиротлар ва шунга ўхшашлар таъсирида олий нерв фаолиятининг сурункали бузилиши айниқса осон.

## Шартли рефлектор фаолиятининг патологик бузилиши

И. П. Павлов шартли рефлектор фаолиятнинг асосий қонуниятларини аниқлаб, бу фаолиятнинг бузилишини ҳам ўрганди. Олий нерв фаолиятининг экспериментал патологияси асослари шу тарика яратилган, бу эса психиатрия ва клиник неврология учун айниқса муҳимдир.

Кўпгина заҳарлардан бирданига ёки сурункасига заҳарланиш, юқумли касалликлар, турли органлар функциясининг бузилиши, жумладан, қон айланиши, нафас, овқат ҳазм қилиш, чиқариш органлари фаолиятининг бузилиши, оғритувчи таъсиротлар, эндокрин безлар фаолиятининг ўзаришлари ва шунга ўхшашлар олий нерв фаолиятининг патологиясига сабаб бўла олади.

Экспериментал неврозлар деган патологик ҳолатлар алоҳида диққатга сазовор. Улар катта ярим шарлар пўстлогининг патологик ҳолати бўлиб, нерв системаси ёки организмнинг бошқа органлари шикастланмасдан туриб вужудга келиши мумкин. Экспериментал невроз олий нерв фаолиятининг функционал бузилишидан иборат. Бош мия фаолияти қийинлашганда, нерв процессларини ўта зўриқтирадиган шароитда экспериментал невроз рўй бериши мумкин. Масалан, жуда кучли шартли ва шартсиз таъсиротлар қўлланилганда, мураккаб ва нозик дифференцировкалар ҳосил қилинганда (бир-бирига яқин икки тонни ёки бир-бирига ўхшайдиган икки шаклни дифференциаллаш), тормозловчи сигналлар узок (бир неча минут) қўлланилганда ва тормозловчи таъсиротдан шартли таъсиротга тез ўтилганда кўпинча экспериментал неврозлар кузатилган.

Олий нерв фаолиятининг патологик ҳолати кўпинча ҳаётга хавф туғдирувчи вазият рўй бериши натижасида келиб чиққан. А. Д. Сперанский кузатган экспериментал невроз шу жиҳатдан ибратлидир. Ленинграддаги катта тошқин вақтида сувдан зарар кўрган итда нормал шартли рефлектор фаолият бузилган: шартли рефлексларни текшириш тажрибаси вақтида ит овқат емай қўйган ва барча шартли рефлекслари йўқолиб кетган. Олий нерв фаолияти фақат 1/2 ойдан кейин бирмунча нормал ҳолатга келган. Аммо, тажриба хонасига сув оқимини қўйиш биланоқ шартли рефлекслар яна бузилаверган. Жилдираётган сувнинг товуши ва полдаги халқобни кўриш тошқин вақтида ҳайвонга таъсир этган шартсиз таъсирловчиларнинг шартли сигналлари бўлиб қолган ва шу сабабли патологик ҳолатнинг такрорланишига сабаб бўлган.

Экспериментал неврозлар ё тормозланишнинг сусайишида, ё қўзғалишнинг сусайишида ёки иккала процесс ҳаракатчанлигининг ўзгаришида намоён бўлади. Тормоз-ланиш процессининг кучи камайганда таъсиротларни дифференциаллаш бузилади, шартли рефлекслар сўнади ва кечикади; қўзғалиш процесси сусайганда эса шартли рефлекслар миқдори камаяди. Нерв процесслари ҳаракатчанлигининг ўзгариши ўларнинг ё инертлиги (фаолиятсизлиги) да, ёки ҳаддан ташқари ҳаракатчанлигида, анчагина иррадиацияга мойиллигида намоён бўлади.

Экспериментал неврозларда шартли сигналлар кучи билан шартли рефлекс миқдори ўртасидаги нисбатлар кўпинча характерли равишда ўзгаради.

Невроз ҳолати авж олабошлаганда *бараварловчи фаза* кузатилади: турли кучдаги таъсирловчилар тахминан тенг рефлектор жавобни юзага чиқара бошлайди. Бу фазадан кейин *парадоксал фаза* келади; унда шартли сигнал кучи билан шартли рефлекс миқдори ўртасидаги нормал нисбат бузилади: кучли шартли сигналлар кучсиз эффектни, кучсиз шартли сигналлар эса кучли эффектни юзага чиқаради. Невроз ҳолати янада авж олганда кучли, шунингдек, кучсиз шартли сигналларнинг эффектлари жуда ҳам сусаяди (наркотик фаза). Ниҳоят, муайян ҳолларда *ультрапарадоксал фазани* кўзатиш мумкин. Бу фазанинг характерли белгиси шуки, ижобий шартли сигналлар тормозловчи эффект беради, тормозловчи шартли сигналлар эса, аксинча, ижобий шартли реакцияга сабаб бўлади.

Бараварловчи, парадоксал ва ультрапарадоксал фазалар кўп кунлар ва ҳатто ҳафталар давом этиши мумкин. Баъзан невроз ҳолати барқарор бўлганда шартли сигналлар кучи билан шартли рефлекс миқдори ўртасидаги аномал нисбатлар сурункали (хроник) тус олади.

Тийрақлик ҳолатидан уйқуга ўтишда экспериментал невроз бўлмаганда ҳам баъзан шунга ўхшаш ҳодисалар учрайди. Айни вақтда итлар устидаги тажрибаларда кўпинча шундай ҳолатлар кузатиладики, овқатланиш шартли рефлексининг секретор компонентни сақлангани ҳолда ҳаракат компоненти тормозланади: шартли сигналнинг таъсирига жавобан сўлак чиқади-ю, ҳайвонга ҳатто овқат берилгандан кейин ҳам, у овқат идиши сари ҳаракатланмайди. Мураккаб реакциядаги айрим компонентларнинг шундай ажралиб қолиши гипнозда ҳам қайд қилинади. И. П. Павлов гипнозга бутун мия пўстлогини эмас, балки унинг катта бўлагини ўз ичига олган жузъий (парциал) уйқу деб қараган эди.

Юқорида санаб ўтилган фазалар Н. Е. Введенский кашф этган парабиоз фазаларига ўхшаш эканлиги эътиборни жалб этади. Аммо, бу ўхшашлик фақат юзаки ўхшаш-ликми ёки шартли тормозланиш билан Н. Е.



Введенский тасвир этган парабийотик тормозланишнинг табиати асос эътибори билан бирлигидан келиб чиқадими, бу масала ҳали равшан эмас.

Невроз ҳолатлари ё бутун ярим шарлар пўстлоғини ёки унинг ўта зўриққан ва функционал жиҳатдан сусайган айрим қисмларини ўз ичига олиши мумкин. Мия пўстлоғидаги айрим қисмларнинг функцияси бузилган тақдирда олий нерв фаолиятининг ўзгаришлари кўрув ёки эшитув, ёки терининг муайян рецепторларига таъсир этилгандагина аниқланиши мумкин.

М. К- Петрованинг кузатишларига қараганда, чуқур невроз ҳолатлари соматик бузилишларга, масалан, терининг экзематоз зарарланишига, баъзи умумий касалликларнинг ёмонлашувига ва зўриқишига сабаб бўлиши мумкин.

Олий нерв фаолиятининг бузилиши бир неча кун ва ҳафталардан кўп йилларгача кузатилиши мумкин. Мия пўстлоғидаги патологик ҳолатнинг чуқурлиги ва қанча давом этиши унинг сабабига ва ҳайвоннинг индивидуал хусусиятларига — нерв системасининг типига боғлиқ.

Нерв процессларининг ўта зўриқиши сабабли ҳайвонда келиб чиққан патологик ҳолатларни бартараф қилиш учун дам берилади, яъни шартли рефлекс тажрибалари бир неча ҳафта ёки ойлаб тўхтатиб қўйилади ва тажриба шароити енгиллаштирилади (бунинг учун невроз ҳолатини вужудга келтирган таъсиротлар қўлланилмай туради). Шартли рефлектор фаолиятнинг бузилишини тузатмоқ учун бром ва кофеин тузлари дори моддалар сифатида ишлатилиб, яхши натижалар олинади. Натрий бромид тормозланиш процессларини, кофеин эса қўзғалиш процессларини кучайтиради.

## **ҲАРАКАТ МАЛАКАЛАРИНИ ҲОСИЛ ҚИЛИШ ФИЗИОЛОГИК МЕХАНИЗМЛАРИ**

Қатта ярим шарлар пўстлоғида вақтинча алоқаларнинг вужудга келиши ва мустаҳкамланиши машқ қилиш натижасида автоматлашган ҳаракат актларини, яъни *ҳаракат малакаларини* ҳосил қилишга асосланади. Одамнинг ҳаёт ва фаолият даврида ҳосил қиладиган малакалари жуда кўп. Тикка туриш ҳам, юриш ҳам, югуриш ҳам, меҳнат ва спортдаги ҳар хил ҳаракатлар ҳам ҳаракат малакаларига киради.

Малакаларни ҳосил қилишда мия пўстлоғининг эффе́ктор — пирамидал нейронлари билан ҳаракат анализатори ва бошқа анализаторларнинг пўстлоқдаги сенсор хужайралари ўртасида нейронлараро вақтинча алоқалар вужудга келади.

Бундай алоқаларнинг вужудга келиш механизмини қуйидагича тасаввур этиш мумкин.

Одам ва юксак даражадаги ҳайвонларда мия пўстлоғидаги пирамидал нейронларнинг шартли ёки шартсиз рефлекс йўли билан қўзғалиши оқибатида ҳаракат вужудга келади. Шу билан бирга ҳар бир ҳаракат вақтида мия пўстлоғига ҳаракат аппаратининг проприорецепторларидан, шунингдек, мазкур ҳаракат натижаларини, яъни иш эффе́ктларини идрок этишда қатнашувчи кўпгина гавда рецепторларидан аффе́рент импульслар оқими келиб туради.

Мия пўстлоғидаги мотор зона нейронлари билан бошқа турли зоналардаги нейронларнинг қўзғалиши такрор қўшилавергач (ҳаракат ва унинг натижасида келиб чиқадиган аффе́рент импульслар турли зоналарга боради), вақтинча алоқалар вужудга келади. Бу алоқалар *ихтиёрий ҳаракатларни*, яъни муайян натижага эришиш йўлидаги ҳаракатларни бажариш имкониятини туғдиради.

Ҳайвоннинг ҳаракати, масалан, оёғини кўтариши ёки ричағни оёғи билан босиши натижасида у овқат еса ва бу эффе́кт бир неча марта такрорланса, ҳаракат анализаторининг пўстлоқдаги хужайралари (скелет мускуллари, бўғимлар ва бойламларнинг рецепторларидан аффе́рент импульслар оладиган пўстлоқ хужайралари) билан овқатланиш марка-зининг хужайралари ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келади (Ю. М. Конорский). Шу алоқалар вужудга келиши туфайли ҳайвон мия пўстлоғининг овқатланиш маркази қўзғалганда у ҳар гал оёғини кўтаради ёки ричағни оёғи билан босади. Ҳайвонга одатда қандай шароитда овқат берилса, ўша шароит таъсирида ёки илгари шартсиз овқатланиш таъсироти билан мустаҳкамланган ҳар хил шартли сигналлар таъсирида шундай ҳолатни итда тажриба йўли билан юзага чиқариш мумкин. Худди шунингдек, одам кўлининг ҳаракати — кнопкани босиши натижасида хонада чироқ ёнса, ҳаракат анализатори билан кўрув анализаторининг нейронлари ўртасида, яъни ўша ҳаракат ва унинг натижаларини идрок этувчи нейронлар ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келади. Шунинг учун ҳам одам қоронғи хонага кирганда чироқни ёқиш учун ви́ключатель кнопкасини босади ва шунга ўхшаш.

Ҳайвонлар ва одам яшайдиган табиий шароитда ҳаракат малакалари кўпинча *синаб кўриши*

*ва янглишиши методи* билан, яъни синаб қидириш ҳаракатлари натижасида ҳосил бўлади.

Қуйидаги тажрибани кўздан кечирайлик. Оч ит қафасга қамаб қўйилган, қафаснинг эшиги фақат лўкидонини оёқ билан босиб очилиши мумкин. Экспериментатор қафас олдидан бирмунча нарига бир парча колбаса қўяди, шунга кўра ҳайвоннинг мия пўстлоғидаги овқатланиш маркази шартли рефлекс йўли билан қаттиқ қўзғалади. Ит қафас чивиклари орасидан тумшугини сукиб колбасани олишга уринади. Муддаосига етолмайди. Шундан кейин у оёқларидан бирини колбасага яқинлаштирмоқчи бўлиб, қафас чивикларининг орасига суқади. Бу ҳам натижа бермайди. Ҳайвон қаттиқ қўзғалади, кейинги оёқлари билан тикка туриб, эшикчани бутун гавдаси билан итаради, айти вақтда ит тасодифан лўкидонни босади, лўкидон бурилиб, эшикча очилади ва ит колбасага етишади. Бундай тажрибалар такрорланганда ҳайвон овқатга етишиш учун зарур ҳаракатни дарров бажаради.

Бундай ҳаракат малакасининг вужудга келиш механизми қуйидагича. Овқатни кўриш ва ҳидини сезиш овқатланиш марказига қаттиқ таъсир этганда қўзғалиш овқатланиш марказидан ярим шарлар пўстлоғининг сенсомотор зонасига (ҳаракат анализаторининг пўстлоқдаги учига) иррадиацияланади, шу туфайли ҳар хил қидириш ҳаракат-лари вужудга келади. Ит бажарадиган кўп ҳаракатлардан фақат биттаси изланган натижани беради, яъни овқатга етиштиради. Бу ҳолда лўкидонни очиш (ҳаракат реакцияси) билан боғланган проприорецептив таъсиротлар ва кўрув таъсиротлари шартсизовқатланиш таъсироти билан бирга бўлгани учун ҳаракат ҳамда кўрув анализаторининг хужайралари билан овқатланиш марказининг хужайралари ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келади, булар эса ҳайвоннинг кейинчалик шу ҳаракат вазифасини дарров ҳал қилишига ёрдам беради.

Ғоят муҳими шуки, ҳайвон ҳар бир янги вазифани ҳал қилишда аввало илгари ҳосил қилган ҳаракат малакаларидан ёки уларни ташкил этувчи айрим компонентларидан фойдаланади. Юқорида кўздан кечирилган мисолда қафас эшикчасини очиш усули ўзгартирилса, масалан лўкидони уни босиш йўли билан эмас, балки кўтариш йўли билан очиладиган қилиб қўйилса, ит аввало оёқ билан босишдан иборат эски усулни татбиқ этиб кўради, фақат кейинчалик, бир неча беҳуда уринишдан кейингина, яъни аввалги шартли рефлекс ҳаракат реакцияси такрор мустаҳкамланмагач, бошқа синов ҳаракатларини бажара бошлайди.

Одамда ҳам кўпгина ҳаракат малакалари синаш-қидириш ҳаракатлари ёрдамида вужудга келади. Болада ҳаракатларнинг ривожланишини кўздан кечириб, бунга бемалол ишониш мумкин.

Бола ҳаётининг 4—5-ойида буюмни, масалан, кўз олдида осиб қўйилган равшан рангли ўйинчоқни ушлаб олишга уринади. Дастлаб бу уринишлар хаотик, бетартиб бўлади, чунки боланинг мия пўстлоғида кўз ва қўл ҳаракатларини уйғунлаштирадиган вақтинча алоқалар ҳали йўқ. Бола ўйинчоққа тикилади, қўлини узатади, кўп марта қўли етмайди ва кафти ўйинчоққа тегиб, уни ушлаб олмагунча шу аҳвол давом этади. Бундай ҳаракатларда дастлаб бутун гавда ва юз мускуллари қатнашади.

Бола машқ қилган сайин ҳаракатлари тобора аниқ бўлиб қолади. У янглиш ҳаракатларни камроқ қилиб, ўйинчоққа қўлини тегизади ва ниҳоят, бола буюмга биринчи галдаёқ қўл тегизишга ўрганади. Аммо буюмни ушлаш учун кафт ва бармоқларни ўша буюмга нисбатан тўғри ушлаш керак. Аммо, болада бундай маҳорат ҳали йўқ. Бу гал ҳам зарур ҳаракат малакаси вужудга келмагунча синов-қидирув ҳаракатларининг яна бир бутун серияси намоён бўлади. Қичкина буюмларни бош бармоқ билан ишора бармоқни қарама-қарши қўйиб ушлаб олиш қобилияти болада кечроқ тараққий этади.

Боланинг барқарор тикка туриш, юриш, югуриш ва шунга ўхшаш ҳаракат малакаларини ҳосил қилишида ҳам, синов-қидирув ҳаракатларини бажариш йўли билан вақтинча алоқалар ҳосил қилиш механизми муҳим роль ўйнайди. Гавда мувозанатини ёки унинг фазода силжишини таъминлайдиган ҳаракатлар мустаҳкамланиб қолади, гавда мувозанатига ҳалал берадиган ёки гавданинг силжишига ёрдам бермайдиган ҳаракатлар эса тормозланади.

Ҳаракатнинг ўзи ёки натижаси вужудга келтирадиган афферент импульслар шартли қўзғалишни автоматик равишда мустаҳкамлаб ту-рар экан, вақтинча алоқалар сақланаверади.

Ҳаракат бирон сабаб билан аввалгидай фойдали натижа бермаса, яъни шартли қўзғалиш шартсиз таъсирот билан мустаҳкамланмаса, фақат шундагина вақтинча алоқалар тормозланади.

Ҳар хил ихтиёрий ҳаракатларни анализ қилиш шундай ҳулосага олиб келади: ҳаракатнинг исталган натижаси олинганда афферент импульслар борадиган пўстлоқ ҳужайраларининг комплекти ихтиёрий ҳаракатларнинг ҳар бири бошланишидан шартли рефлекс йўли билан қўзғалади. Ҳужайраларнинг шу комплекси П. К. Анохин ҳаракат акцептори, деб ном берган.

Ҳаракат акцептори ҳужайраларининг шартли рефлекс йўли билан қўзғалишига ҳаракат натижасини олдиндан билиб берадиган, келажакни олдиндан кўрсатадиган физиологик механизм деб қараш мумкин. Ҳаракат натижаси олинганда ҳаракат акцептори ҳужайраларига афферент импульслар келиши эса қаноатланиш, рағбатланиш, мақсадга етиш эмоцияларининг физиологик асосини ташкил этади. Бу ҳолда эмоционал-ижобий реакцияларни юзага чиқариш билан боғланган муайяк пўстлоқ ости структуралари ҳам реакцияга тортилади.

## УЙҚУ

Уйқу юксак даражадаги ҳайвонлар организмнинг қайтариб бўлмайдиган эҳтиёжидир. Одам умрининг учдан бир қисми даврий уйқу ҳолатида ўтади.

### Уйқу вақтидаги физиологик ўзгаришлар

Нерв системаси, жумладан бош мия катта ярим шарлар пўстлоғи активлигининг камайиши, теварак-атрофдаги воқеликдан алоқа узилиши уйқунинг энг доимий вamuҳим белгиларидир. Организмнинг ташқи олам билан алоқаси одатда тез, гўё тўсатдан узилади ва худди шундай зудлик билан тийракликка алмашинади, яъни нерв системасининг активлиги ва унга алоқадор адекват контакт — организмнинг теварак-атрофдан муҳит билан алоқаси тикланади. Уйқу вақтида олий нерв фаолиятида ва сенсомотор сферада айниқса кескин ўзгаришлар рўй беради.

Уйқу вақтида олинган электроэнцефалограмма ўзгаришлари характерлидир. Тийраклик ҳолатидан уйқуга ўтганда, қоида ўлароқ пўстлоқ ритмлари секинлашади, электроэнцефалограммада тийраклик ҳолатига хос бўлган Илдам бета-ритм ўрнига юксак амплитудали альфа-, тета-ва дельта-тебранишлар пайдо бўлади. Аммо сўнгги вақтда чуқур уйқунинг шундай формалари тасвир этилдики, унда электроэнцефалограммада секин ритмлар ўрнига паст амплитудали, юксак частотали тебранишлар пайдо бўлади, бу тебранишлар эса тийраклик вақтидаги тебранишларга ўхшайди. Бу, туш кўришга боғлиқ, деб фараз қилишади.

Чуқур уйқу вақтида мускул тонусининг пасайганлиги яққол кўринади. Ухлаб ётган кишининг аксари мускуллари тамомилан бўшашган бўлади. Утирган ҳолда ухлаб қолган кишининг уйқудан илгари қўлида ушлаб турган нарсалари қўлидан тушиб кетишига, боши кўкрагига энгашиб қолишига, танаси эса пастга тушишига сабаб шу.

Аммо мускулларнинг бўшашуви ва тонусининг пасайиши уйқунинг доимий ва муқаррар компонентлари эмас, ҳатто нормал уйқу вақтида турли ҳаракатлар бажарилиши мумкин, масалан, ўтириб ухлаб қолганда муайян поза узоқ сақланиши мумкин. Гипнотик уйқу (гипноз уйқуси)нинг баъзи формаларида, масалан, каталептик уйқуда мускуллар тонуси ҳатто кескин даражада ошиб кетади. Сезувчанликнинг ҳамма турлари— кўрув, эшитув, таъм билиш, ҳидлаш ва тери сезувчанлиги жуда ҳам пасаяди. Ухлаётган кишида бирон реакцияни юзага чиқармоқ учун тийраклик давридагига нисбатан кучлироқ таъсиротни қўлланиш талаб қилинади.

Уйқу вақтида рефлектор функция кескин даражада сусайганлиги қайд қилинади. Шартли рефлекслар тормозланган, шартсиз рефлекслар анча сусайган бўлади. Бу рефлексларнинг таъсирот бўсағалари анча ошади, латент даври узаяди. Уйқу манзарасида сенсомотор ўзгаришлар вегетатив функцияларнинг ўзгаришига нисбатан устун бўлиб чиқади.

Тинч чуқур уйқу вақтида нафас олиш хийла сийрак, текисроқ бўлади; газлар алмашинуви ва асосий алмашинув бирмунча сусаяди; юрак уриши сийраклашади; артериал босим пасаяди;

буйракларда сийдик қамроқ ҳосил бўлади.

Тунги уйқу вақтида одамнинг гавда температураси пасаяди. Аммо бу, уйқунинг қандай бўлмасин тўғридан-тўғри специфик таъсирга бевосита боғлиқ эмас. Одам гавда температурасининг суткалик ўзгаришлари — кечаси пасайиши ва кундузи кўтарилиши (суткалик минимал температура тахминан соат 3 дан 5 гача, максимал температура соат 16 дан 18 гача кузатилади) уйқу келмаганда ёки тартиби бузилганда, яъни одам кундузи ухлаб, кечаси ухламаганда кузатилади.

### Уйқу турлари

Уйқунинг бир неча тури бор: 1) даврий суткалик уйқу; 2) даврий, мавсумий уйқу (хайвонларнинг қишки ёки ёзги уйқуси); 3) турли химиявий ёки физик агентлар таъсирида келиб чиқадиган наркотик уйқу; 4) гипнотик уйқу; 5) патологик уйқу. Уйқунинг дастлабки икки тури — физиологик уйқу турлари, қолган уч тури эса организмга махсус нофизиологик таъсирлар оқибати ҳисобланади. Масалан, *наркотик уйқу* эфир ёки хлороформ буғларини нафасга олиш, организмга алкоголь, морфин ва бошқа кўпгина заҳарларни киритиш, электр токи билан узлуксиз таъсир этиш (электронаркоз) ва бошқа кўпгина таъсирлар натижасида юзага чиқиши мумкин. *Патологик уйқу* этиологияси ва белгилари жиҳатидан бир неча тур хилларга ажратилиши мумкин. Мия анемиясида, яъни унинг қон таъминоти етарли бўлмаганда, мия қисилганда, катта ярим шарларда ўсма пайдо бўлганда ёки мия стволининг баъзи қисмлари зарарланганда патологик уйқу рўй беради. Кўпинча патологик уйқу узоқ вақт — кўп кунлар, ҳафталар, ойлар ва ҳатто йиллар мобайнида кузатилиши мумкин. Патологик уйқу вақтида мускул-лар тонуси пасайиши, шунингдек кўтарилиши мумкин.

*Гипнотик уйқу* катта диккатга сазовор бўлиб, вазиятниш гипнозловчи, ухлатувчи таъсирида ва уйқуга эҳтиёж борлигини ишонтирадиган гипнозчининг ҳаракатлари таъсирида вужудга келиши мумкин. Гипнотик уйқу вақтида киши теварак-атрофдаги олам билан қисман алоқа қилиб, сенсомотор фаолият сақлангани ҳолда мия пўстлогининг ихтиёрий активлиги йўқолиши мумкин. Гипнотик уйқу вақтида мускуллар системасининг нерв марказлари ҳаддан ташқари сусайиш, тормозланиш ҳолатида, шунингдек кўзгалиш ҳолатида бўла олади.

**Даврий суткалик уйқу.** Вояга етган одамда уйқунинг монофазали типи (суткасига бир марта) ёки камдан-кам ҳолларда дифазали (сут-касига икки марта) типи кузатилади; болада уйқунинг полифазали типи учрайди.

Янги туғилган боланинг суткалик уйқуси ҳаммаси бўлиб 21 соатгача боради; бола олти ойликдан бир ёшигача суткада 14 соатча, 4 ёшида 12 соат, 10 ёшида 10 соат ухлайди. Вояга етган киши бир суткада ўрта ҳисоб билан 7—8 соат ухлайди. Кексалик даври яқинлашган сайин уйқу бирмунча камаяди.

Узоқ вақт — 3—5 сутка мобайнида тамомила уйқудан қолиш туфайли уйқуга эҳтиёж туғилади, бу уйқу истагини ихтиёрий равишда қайтариб бўлмайди: фақат оғритувчи кучли таъсиротлар, масалан, игна санчиш ёки электр токини таъсир эттириш йўли билангина уйқу келишига тўсқинлик қилиши мумкин. Одам 60—80 соат уйқудан қолганда психик реакциялар тезлиги камаяди, ақлий ишдан тез чарчайди ва бу ишни аниқ бажара олмайди. Сурункали уйқусизликда вегетатив функциялар айтарли ўзгармайди, гавда температураси фақат озгина камаяди ва томир уриши пича секинлашади. 40—80 соат уйқудан қолишда физио-логик ёки объектив психологик методлар билан қайд қилинадиган озгина ўзгаришларга қарамай, субъектив сезгилар жуда оғир бўлиши мумкин.

Организмнинг уйқу вақтидаги реакцияларини ва уйғониш учун қўлланиладиган таъсиротнинг куч бўсағасини текшириб, уйқунинг турли пайтларидаги чуқурлигини тасаввур қилиш мумкин.

Уйқу чуқурлиги дастлабки 2—3 соатда максимал даражада бўлиб, кейин секин-аста камаяди. Баъзи кишиларда уйқунинг 6—7 соатида уйқу чуқурлиги яна кучаяди.

Турли таъсиротларга жавобан рўй берувчи реакцияларни ва уйку чукурлигини кузатиш шуни кўрсатдики, нормал даврий уйку вақтида муайян таъсиротларга жавобан рўй берувчи реакциялар ва пўстлоқ фаолиятининг баъзи турлари сақланиши мумкин. Бу ҳодиса жузъий тийраклик деб аталади.

Организм реактивлиги қайси таъсиротларга жавобан сақланса ва қайси таъсиротлар уйғонишни тез вужудга келтирса, муайян индиви-диум учун қандай бўлмасин махсус диққатга сазовор сигналлар ўша таъсиротга киради. Уйку вақтида мия пўстлоғининг жузъий тийраклик мисолларини бола салгина инграши билан уйғонадиган, аммо кучлироқ бошқа товушларга парво қилмайдиган онада, телефон жириглаши би-лан уйғонадиган навбатчида, сигнал трубасида «тўпланинг» куйи чалинганда унинг товушини эшитиш биланок сакраб турувчи ҳарбий хизматчида кузатиш мумкин.

## Уйку назариялари

И. П. Павлов уйкунинг мунтазам назариясини ишлаб чиқди. Бу назарияга мувофиқ, уйку ва ички тормозланиш — иккаласи бир процессдир. Павлов таълимотига кўра, уйку катта ярим шарлар пўстлоғини эгаллаган ва пўстлоқ остидаги тугунларга, оралик мияга, ўрта мияга тушган, кенг тарқалган, иррадиацияланган тормозланишдир.

Ҳар хил шартли тормозловчи таъсиротлар такрор қўлланилганда ит мудраб қолиб, бир қанча ҳолларда чуқур уйкуга кетишини, айни вақтда мускуллар тўла бўшашувини кўрсатиб берган тажрибалар шундай ҳулосага олиб келди.

Физиологик уйку вақтида ва шартли тормозланишда электрбэнцефалограмманинг ўзгаришларини таққослаб кўриш бу процессларнинг табиати бир деган тахминнинг тўғрилигини тасдиқлади.

Физиологик уйкуда ҳам, шартли тормозланишда ҳам мия пўстлоғининг ишлаш ритми анча сусаяди. Тафовут фақат шундаки, шартли тормозланишда мия пўстлоғининг шу шартли рефлексни юзага чиқаришга бевосита алоқадор бўлган муайян соҳаларидаги ритмлар сусаяди, уйку вақтида эса сушт тўлқинлар активлиги бутун ярим шарлар пўстлоғини эгаллайди.

Уйку нерв ҳужайраларини толиктирувчи таъсирлардан сақлаб, муҳим муҳофаза ролини ўйнайди. Мия пўстлоғининг нерв ҳужайраларида шундай муҳофазага зарурат келиб чиқишининг сабаби шуки, улар узлуксиз равишда активлик ҳолатида бўлиб, айни вақтда энергияга бой фосфорли бирикмалар, оксиллар ва аминокислоталар пар-чаланади. Ҳаракат активлиги натижасида ионлар мувозанати ўзгаради (протоплазмада  $\text{N}8'$  ионлари тўпланиб,  $\text{K}'$  ионлари йўқолади), бунинг оқибатида тинчлик потенциали, қўзғалувчанлик даражаси, синаптик потенциаллар амплитудаси, ҳаракат потенциаллари ва шунга ўхшашлар ўзгаради.

Даврий уйку, яъни катта ярим шарлар пўстлоғи ва унинг остидаги олий нерв мар-казларининг сидирға торозланиши уларнинг келгуси фаолияти тикланишини таъминлайди.

Ҳайвонлар ва одамда тормозловчи шартли сигналлар таъсирида келиб чиқадиған уйкуни И. П. Павлов актив уйку деб атади, уни катта ярим шарлар пўстлоғига афферент импульслар келмай қўйиши ёки жуда кам келиши натижасида келиб чиқадиған пассив уйкуга қарши қўйди.

Тийраклик ҳолатининг давом этишида афферент импульсациянинг аҳамиятини И. М. Сеченовнинг ўзиёқ тўла кўрсатган. У сезги органларининг кўп қисми зарарланган беморларда узок уйкунинг бошланишини кўрсатувчи мисолларни клиник практикадаи келтириб, ҳозиргина айтилган фактни асослаб берган. Масалан, Штрюмпель клиникаси-да бир беморнинг ҳамма сезги органларидан фақат бир кўзи билан бир қулоғи ишлар-ди. Кўзи кўриб, қулоғи эшитиб турганда бемор ухламасди. Аммо врачлар беморнинг ташқи олам билан алоқа қиладиган бирдан-бир йўли — бир кўзи билан бир қулоғини ёпиб қўйишган ҳамоно у ухлаб қолар эди. С. П. Боткин клиникасида кузатилган бир беморнинг ҳамма сезги органларидан фақат бир қўлининг туйғу рецепторлари ва мус-кул сезгиси рецепторлари ишларди. Шу бемор сутканинг аксари вақтида ухлаб ётар ва қўлига тегилгандагина уйғониб кетар эди.

Учта асосий анализатор: кўрув, эшитув ва хид билув анализаторларининг перифе-рик бўлимлари операция қилиниб емирилса, ҳайвонлар ҳам ухлаб қолиши кейинчалик кўрсатиб берилди. В. С. Галкин итнинг кўрув ва хид билув нервларини қиркиб қўйди ва ички қулоқнинг иккала чиғаноғини емириб ташлади. Ит шундай операцимдан кейини» суткасига 23 соатдан ортиқ ухлаб ётди. Қорни очганда ёки тўғри ичак билан қовуқ рецепторларидан импульслар келгандагина қисқа вақт уйғониб турди.

Баъзи клиницистлар ва физиологлар томонидан илгари сурилган *уйку маркази назарияси* И. П. Павлов назариясига қарши қўйилди. Мушук миясидаги ствол қисми-нинг олдинги бўлимларига электр токи билан таъсир этиб, муайян нуқталарнинг таъ-сирланиши натижасида уйку келишини аниқлаган В. Гесснинг кузатишлари уйку мар-кази назариясининг асосий далилидир. В. Гесс калла суягини тешиб, катта ярим шарлар орқали оралик миянинг орқадаги қисмига ингичка электродлар киритган. Кўпгина тажрибаларда электр токи билан таъсир этиш натижасида мушук ухлаб қолар, бу уйку нормал уйкудан ҳеч бир фарқ қилмас эди. Ҳайвон бир неча минут айланиб юриб, ётгани жой танлар ва нормал мушук сингари хуриллаб туриб,

ухлаб қолар эди. Таъсирот тўхтагач, уйқу яна бир неча вақт давом этарди. Нт кучли таъсиротлар уйқуни буза олар ва оралик миёга қўйилган электродлар орқали ўтказилган электр токи яна уйқу келтирар эди.

Гесснинг маълумотлари невропатологларнинг кузатишларига ва летаргик энцефалитдан ўлган кишиларнинг бош миясини гистологик методлар билан текшириш натижаларига тўла мос тушар эди. Уйқу бузилиши, яъни кўп кунлик патологик уйқу ёки патологик тийраклик летаргик уйқу касаллигига характерлидир. Бош мия зарарланишининг гистологик манзарасини текширган Экономо патологик уйқу билан давом этувчи. энцефалитда мия III қоринчасининг орқа деворида ва Сильвий сув йўлининг деворларида, яъни оралик мия билан ўрта мия чегарасидаги соҳада рўй берган ўзгаришларни аниқлаган. Экономонинг фикрича, уйқуни бошқарувчи марказ худди шу соҳада жойлашган. Уйқу марказидан олдинги томондаги соҳани Экономо тийраклик маркази деб ҳисоблаган. Бу марказ зарарланганда патологик, тийраклик ҳолати рўй беради.

Ретикуляр формациянинг функционал аҳамияти ойдинлаштирилгач ва катта ярим шарлар пўстлоғи билан ретикуляр формация ўртасидаги ўзаро таъсир аниқлангач, юқорида айtilган фактларнинг ҳаммаси янгича изоҳланди. Урта миянинг ретикуляр формацияси ва таламуснинг нспецифик ядролари орқали катта ярим шарлар пўстлоғига келадиган афферент импульслар пўстлоқ нейронларини активлаштиради ва мия пўстлоғида актив тийраклик ҳолатини сақлаб қолади. Ретикуляр формацияни, емяриш ёки баъзи наркотик моддалар, масалан, барбитуратлар билан таъсир этиб, ретикуляр формацияни захарлаб қўйиш натижасида афферент импульслар келмай қолиши сабабли чуқур уйқу келиб чиқади. Мия стволининг ретикуляр формациясини эса, ўз навбатида, катта ярим шарлар пўстлоғи узлуксиз тонус ҳолатига келтиради.

Қатта ярим шарлар пўстлоғи билан ретикуляр формация ўртасида доиравий боғланиш борлиги, афтидан, нормал уйқунинг келиб чиқиш механизмида муҳим роль ўйнайди. Дарҳақиқат, катта ярим шарлар пўстлоғининг ретикуляр формацияни тонус ҳолатига келтирувчи қисмларида тормозланиш процессининг авж олиши туфайли ретикуляр формациянинг кўтарилиувчи активлаштирувчи таъсири сусайиши мумкин, бунинг натижасида эса бутун мия пўстлоғининг активлиги камаёди. Шундай қилиб мия пўстлоғининг чекланган бир соҳасида келиб чққан тормозланиш процесси бутун катта ярим шарлар пўстлоғида тормозланиш ҳолатини вужудга келтира олади.

Одамнинг нормал физиологик уйқуси ҳамиша ярим шарлар пўстлоғида тормозланиш процессининг рўй беришига боғлиқ. Пўстлоқ ҳужайраларининг узок ишлаб чарчаши, шунингдек теварак-атрофдаги шароитнинг бир хиллиги, яъни бир хил таъсирлов-чиларнинг узок вақт монотон таъсир этиши мия пўстлоғининг тормозланишига сабаб бўла олади. Одам ўрнига ётганда ҳаракат активлигининг камайиши ҳам уйқунинг келиб чиқишида муҳим роль ўйнайди. Одам ўрнига ётганда ретикуляр формацияни ва мия пўстлоғини активлаштирувчи афферент импульсация камаёди.

Таламуснинг баъзи бир нспецифик ядроларидаги нейронларнинг махсус группалари уйқунинг келиб чиқишида муҳим роль ўйнаши сўнгги йилларда кўрсатиб берилди. Бу нейронларнинг кўзғалиши сабабли пўстлоқ ритмлари сусайиб (синхрон бўлиб) қолади, ритмларнинг сусайиши эса тийраклик ҳолатидан уйқуга ўтиш учун характерлидир. Таламус ретикуляр формациясининг ана шу нейронлари ўрта миянинг кўтарилиувчи активлаштирувчи ретикуляр формацияси билан антагонистик муносабатда бўлади, чунки ўрта миянинг ретикуляр формацияси пўстлоқ ритмларини десинхронизация қилиб, уйғонишга сабаб бўлади. Гесс тажрибаларида таламус ретикуляр формациясининг юқорида айtilган нейронлари кўзғалганлиги оқибатида ҳайвонлар ухлаб қоларди.

## **ОДАМ ОЛИЙ НЕРВ ФАОЛИЯТИНИНГ ХУСУСИЯТЛАРИ**

### **Биринчи ва иккинчи сигнал системалари**

Шартли рефлексор фаолиятнинг юқорида тасвир этилган барча қонуниятлари юксак даражадаги ҳайвонлар ва одам учун умумий қонуниятлардир. Экстерорецепторларнинг ёки интерорецепторларнинг ҳар хил таъсирланниши билан бирга шартсиз ёки шартли рефлексларни юза га чиқарувчи қандай бўлмасин таъсиротлар ҳам бўлса, одамда ҳам ташқи оламнинг ёки организм ички ҳолатининг турли сигналларига доир шартли рефлекслар вужудга келади. Тегишли шароитда ташқи (шартсиз) ёки ички (шартли) тормозланиш процесси одамда ҳам келиб чиқади. Кўзғалиш ва тормозланиш иррадиацияси ва концентрацияси, индукция, динамик стереотипия ва шартли рефлексор фаолиятнинг бошқа характерли белгилари одамда ҳам кузатилади.

Ташқи оламнинг бевосита сигналларини анализ ва синтез қилиш ҳайвонлар учун ҳам, одам учун ҳам умумий хусусиятдир, бу сигналлар воқеликнинг *биринчи сигнал системасини* ташкил этади. И. П. Павлов шу ҳақда қуйидагиларни айтган эди: «Деярли нуқул кўрув, эшитув рецепторлари ва организмнинг бошқа рецепторларидаги махсус ҳужайраларга бевосита келувчи таъсиротлар ва уларнинг катта ярим шарлардаги излари ҳайвонга воқелик ҳақида сигнал беради. Теварак-атрофдаги ташқи табиат — умуман табиат, шунингдек социал табиатимиздан таассурот, сезги ва тасаввурлар шаклида оладиганимиз шунинг

ўзгинасидир (эшитадиган ва кўрадиган сўзимиз бундан мустасно). Бу воқеликнинг биринчи сигнал системаси бўлиб, биз билан ҳайвонларда умумийдир».

Одамнинг социал тараққиёт процессида, меҳнат фаолияти натижасида миянинг ишлаш механизмларига фавқулодда кўшимча кўшилди. Нутқ сигналлари, нутқ билан боғланган *иккинчи сигнал системаси* шундай кўшимча бўлиб қолди. Сигнал беришнинг бу юксак даражада мукамал системаси эшиттириб ёки эшиттирмасдан айтиладиган, эшитиладиган ёки ўқиганда кўриладиган сўзларни идрок этишдан иборат. Иккинчи сигнал системасининг тараққий этиши одамнинг олий нерв фаолиятини мисли кўрилмагани даражада кенгайтириб ва сифат жиҳатидан узгартириб юборди. Нутқ сигналларининг келиб чиқиши катта ярим шарлар фаолиятига янги принцип киритди. «Теварак-атрофдаги оламга доир сезги ва тасаввурларимиз, — деган эди И. П. Павлов, — биз учун воқеликнинг биринчи сигналлари, конкрет сигналлар бўлса, нутқ, аввало нутқ органларидан мия пўстлоғига боровчи кинестетик таъсиротлар иккинчи сигналлардир, сигналларнинг сигналидир. Улар воқеликдан йироқлашиш бўлиб, умумлаштиришга йўл қўяди, бу эса биз-нинг ортиқча, фақат одамга хос бўлган олий тафаккуримизни ташкил этади, бу тафаккур аввал умуман инсоният эмпиризмини, пироварида эса одамнинг теварак-атрофдаги оламда ва ўзида йўл топиши (ориенти-ровка)га ёрдам берадиган олий қуроли — фанни вужудга келтиради».

Одам ўз рецепторлари ёрдамида идрок қиладиган нарсаларнинг ҳаммасини сўздан иборат сигналлар билан ифодалайди. «Сигналлар сигнали» бўлган сўз конкрет нарса ва ҳодисалардан йироқлашишга имкон беради. Нутқ сигналларининг тараққий этиши умумлаштириш ва йироқлашишни мумкин қилиб қўйди, булар эса одамнинг тушунчаларида ўз ифодасини топади. «Ҳар қандай сўз (нутқ) нинг ўзиёқ умумлаштиради. Сезгилар реалликни кўрсатиб беради; фикр ва сўз — умумий нарсадир» — деб ёзган эди В. И. Ленин. Иккинчи сигнал системаси одамнинг социал ҳаётига чамбарчас боғлиқ бўлиб, индивидуум билан унинг атрофидаги ижтимоий муҳит ўртасида мавжуд бўлган мураккаб ўзаро муносабатлар натижасидир. Нутқ сигналлари, нутқ, тил кишиларнинг алоқа воситалари бўлиб, коллектив меҳнат процессида тараққий этган. Шундай қилиб, иккинчи сигнал системаси жамият тақозаси билан желиб чиқади.

Жамиятдан ташқарида — бошқа кишилар билан алоқа қилмаган тақдирда иккинчи сигнал системаси тараққий этмайди. ЁВВОЙИ ҳайвонлар олиб қочган болаларнинг йиртқичлар уясида омон қолиб, вояга етиш ҳодисалари тасвир этилган. Улар нутқни тушунмаган ва сўзлай билмаган. Ёшликда одамлардан неча ўн йиллаб яккаланиб қолган кишиларнинг нутқни унутиб юборганликлари ҳам маълум; уларда иккинчи сигнал системаси ишламай қўйган.

Олий нерв фаолияти ҳақидаги таълимот иккинчи сигнал системасининг ишлаш қонуниятларини очишга имкон берди. Қўзғалиш ва тормозланишнинг асосий қонунлари биринчи ва иккинчи сигнал системалари учун умумий қонуниятлар эканлиги аниқланди. Одам катта ярим шарлар пўстлоғининг ҳар бир пуктаси нутқни эшитиш ва ифодалаш зоналари, яъни нутқнинг сенсор ва мотор марказлари билан боғланган ҳолда қўзғалади. А. Г. Иванов-Смоленский ва ҳамкорларининг болалар устидаги тажрибалари шунга тааллуқли далиллар беради.

Қандай бўлмасин товуш ёки ёруғлик сигналига, масалан, қўнғироқ товушига ёки қизил чироқнинг ялт этиб ёнишига доир шартли рефлекс вужудга келгач, шартли сигналнинг сўздан ибозат ифодаси, яъни «қўнғироқ», «қизил» сўзлари шартсиз таъсирловчи билан бирга қўлланилмасдан туриб шартли рефлексни дарров юзага чиқаради. Тажриба тескарича олиб борилганда — сўздан иборат сигналга доир шартли рефлекс ҳосил қилинганда, яъни «қўнғироқ» ёки «қизил чироқ» сўзлари шартли сигнал бўлганда илгари ҳеч қачон шартсиз таъсирот билан бир-га қўлланилмаган қўнғироқ товуши ёки қизил чироқнинг ёниши таъсирловчи сифатида биринчи марта қўлланиши биланок шартли рефлекс кузатилади.

Л. И. Қотляревскийнинг баъзи тажрибаларида кўзни қоронғилатиш (қорачиқнинг

кенгайишига сабаб бўлди) шартсиз таъсирловчи сифатида қўлланилди. Айни вақтда қўнғироқ товуши шартли таъсирловчи бўлди. Қўнғироқ товушига доир шартли рефлекс ҳосил бўлгач, «қўнғироқ» сўзи айтилиши биланоқ шартли рефлекс вужудга келаверди. Бунинг устига, текшириладиган кишининг ўзи шу сўзни айтганда ҳам қорачиқнинг торайиш ёки кенгайиш шартли рефлекси юзага чиқаверди. Кўз соққасини босиш (юрак уришининг рефлекс йўли билан сийракланишига сабаб бўлди) шартсиз таъсирловчи сифатида қўлланилганда ҳам шундай ҳодисалар кузатилди.

Шундай шартли рефлектор реакцияларнинг келиб чиқиш механизми шунга боғлиқки, нутқ ўрганиш процессида, тажрибалардан анча олдин мия пўстлоғининг турли буюмлардан келувчи сигналларни идрок қилувчи нукталари билан буюмларнинг сўзлардан иборат ифодаларини идрок этувчи нутқ марказлари ўртасида вақтинча алоқалар вужудга келган. Шундай қилиб, одамнинг мия пўстлоғида вақтинча алоқалар ҳосил бўлишида нутқ марказлари қатнашади. Юқорида тасвир этилган тажрибаларда биз *электив иррадиация* ҳодисасини кўрамиз. Электив иррадиация шундан иборатки, биринчи сигнал системасининг қўзғалиши иккинчи сигнал системасига ва иккинчи сигнал системасидан биринчи сигнал системасига ўтади. Электив иррадиация иккинчи сигнал системасининг фаолиятида намоён бўладиган ва унинг биринчи сигнал системаси билан муносабатини таърифлаб берадиган бутунлай янги физиологик принципдир.

Одам сўзни айрим товуш ёки товушлар йиғиндиси сифатида эмас, балки муайян тушунча сифатида идрок этади, яъни унинг маъносини тушунади. Буни Л. А. Шварц тажрибалари исбот этади. Л. А. Шварц бирор сўзга, масалан, «сўқмоқ» сўзига шартли рефлекс ҳосил қилгач, бу сўзни унинг синоними, масалан, «йўл» сўзи билан алмаштирган.

Шартли рефлекс қайси сўзга ҳосил қилинган бўлса, ўша сўз («сўқмоқ») каби, синоним («йўл» сўзи) ҳам худди ўшандай шартли рефлектор реакцияни юзага чиқарди. Шартли сигнал бўлиб хизмат қилган сўз текшириладиган кишига таниш ажнабий сўз билан алмаштирилганда ҳам шунга ўхшаш ҳодиса кузатилади. «Нейтрал» сўзлар, яъни шартли рефлекс ҳосил қилиш учун ишлатилмаган сўзлар реакцияни юзага чиқармаганлиги жуда муҳимдир. Эшитилиш жиҳатдан бир-бирига яқин сўзлар, масалан, «тутун» сўзи шартли рефлексда «тугун» сўзи билан алмаштирилганда фақат дастлабки вақтда шартли рефлексни юзага чиқариб турди. Жуда яқин орада бундай сўзлар дифференциалланадиган (ажратиладиган) бўлиб қолди ва улар шартли рефлексларни юзага чиқармай қўйди.

Ўқиш ва ёзиш актларида, таълим процессида қатнашувчи марказлар билан мия пўстлоғининг турли қисмлари ўртасида ҳам вақтинча алоқалар вужудга келади. Худди шу сабабларга кўра қўнғироқ товушига шартли рефлекс ҳосил бўлгач, «қўнғироқ» ёзувининг ўзи ўқишни биладиган кишида шартли рефлектор реакцияни вужудга келтиради.

Одам устидаги тажрибаларда нутқ сигналлари шартли таъсирловчини мустаҳкамлайдиган сигнал сифатида муваффақият билан қўлланилиши мумкин. Шу мақсадда шартли таъсирловчи, масалан, қўнғироқ товуш қўлланиши билан бирга сўзлар шаклида йўл-йўриқ берилади: «калитни босинг», «ўрнингиздан туринг», «қўлингизни тортиб олинг» дейилади ва ҳоказо. Шартли таъсирловчи сўзлар шаклидаги йўл-йўриқ билан бир неча марта такрорланиш натижасида (мисолимизда — қўнғироқ товушига) шартли рефлекс ҳосил бўлади, бунинг характери йўл-йўриққа мос келади. Сўз ғоят мустаҳкам шартли рефлексларни ҳосил қилишга асос бўла оладиган шартли сигнални мустаҳкамловчи кучли таъсиротдир.

Биринчи ва иккинчи сигнал системалари бир-биридан ажралмас системалардир. Одамнинг ҳамма идрок ҳамда тасаввурлари ва сезгиларининг кўпчилиги сўзлар билан ифодаланади. Бундан англашиладики, теварак-атрофдаги дунёда мавжуд буюм ва ҳодисалардан келувчи кон-крет сигналлар биринчи сигнал системасини қўзғатади, бу қўзғалиш эса иккинчи сигнал системасига ўтади.

Бола нутқни эгаллагунча, яъни тилга киргунча биринчи сигнал системаси иккинчи сигнал системасининг иштирокидан ташқари, яқка ишлаши мумкин (патология ҳодисалари бундан мустасно).



## **Болада сигнал системаларининг тараққий этиши**

Етук туғилган бола бош миясининг катта ярим шарлари пўстлоғида биринчи сигнал системасининг вақтинча алоқаларни шакллантириш қобилияти туғилишдан бир-неча кун кейинок намоён бўлади. 7—10 кунлик болада дастлабки шартли рефлексларни ҳосил қилиш мумкин. Бола эмзила бошлагач, оғзига эмчак солишдан илгариеқ лабларининг тамшаниш (сўриш) ҳаракатлари юзага чиқади. Ҳаётининг бирипчи оий охирига яқин товуш сигналларига, иккинчи оийда эса ёруғлик сигналларига ҳам шартли рефлекслар ҳосил қилиш мумкин.

Етилмасдан чала туғилган болаларда шартли рефлекслар кечроқ, етилиб туғилган боланинг тахминан бир ҳафталик бўладиган даврига мос вақтда ҳосил бўлади (Н. И. Қасаткин, А. А. Волохов). Афтидан, факат шу муддатга келиб, мия вақтинча алоқалар ҳосил бўладиган даражадаги тараққийёт босқичига етади.

Шартли рефлексларнинг ҳосил бўлиш тезлиги ҳаётнинг дастлабки ойлари мобайнида тез ошиб боради. Масалан, бола бир ойлик бўлганда шартли рефлекс ҳосил қилиш учун шартли ва шартсиз таъсиротларни неча ўн мартаб бирга қўлланиш керак; 2—4 ойлигида шартли рефлекс ҳосил қилиш учун шартли ва шартсиз таъсиротларни атиги бир неча марта бирга қўлланиш кифоя. Болада шартли тормозланиш кечроқ — 2—4-ойда ҳосил бўлади; айни вақтда тормозланишнинг ҳар хил формалари бир хилда тезлик билан вужудга келавермайди. Дифференциалловчи тормозланиш эртароқ, кечикувчи тормозланиш эса кечроқ пайдо бўлади. Бола ривожланган сайин ички тормозланишнинг ҳар хил турлари тобора осонроқ ва тезроқ вужудга келади.

**Бола умрининг биринчи ярим** йилида теваарак-атрофдаги кишиларнинг нутқ товушлари унга алоҳида аҳамиятли бўлмайди; бошқа ҳар қандай товушлар каби бу товушлар ҳам эшитув анализаторларининг таъсирловчилари ҳисобланади. Иккинчи сигнал системаси тараққий этаётганлигининг дастлабки белгилари бола ҳаётининг иккинчи ярим йилида пайдо бўлади.

Иккинчи сигнал системаси алоқаларининг шаклланиши учун кишилар ва буюмларнинг сўзлар шаклидаги ифодаси уларнинг конкрет образлари билан бирга қўлланилиши зарур. Қандай бўлмасин киши ёки буюм кўп марта тилга олинса ва кўрсатилса, тегишли сўз айтилиши билан бола реакция кўрсатади. Масалан, «момо» сўзи айтилганда бола онасига ялт этиб қарайди. Кейинчалик, бола баъзи сўзларни таний бошлагач, буюмларнинг номини айта бошлайди. Ниҳоят, янада кечроқ, бола бошқа кишиларга таъсир ўтказиш учун ўзи билан сўзлар запасидан фойдалана бошлайди. Масалан, кўнғирокни олгиси келса-ю, қўли етмаса, то олиб берилмагунча тобора қаттикроқ овоз билан айтаверади. Иккинчи сигнал системаси боланинг бошқа кишилар билан актив алоқа қилиш воситаси бўлиб хизмат қила бошлайдиган даражада тараққий этганлиги шундан кўриниб туради.

Одамнинг иккинчи сигнал системаси таълим процессида узлуксиз ривожланиб ва такомиллашиб боради. Ҳар қандай таълим ва ҳар қандай ижодий фаолият иккинчи сигнал системасининг узлуксиз такомиллашувига боғлиқ. Иккинчи сигнал системаси табиат ва жамият қонунларини билиш процессида тараққийётнинг юксак босқичига кўтарилади.

## **Иккинчи сигнал системасининг функцияларида мия пўстлоғидаги турли зоналарнинг аҳамияти**

«Динамикани структурага тўғри келтириш», бошқача айтганда, марказий нерв системаси фаолиятининг муайян кўринишларида ҳар хил нерв структураларининг аҳамиятини аниқлаш физиологиянинг муҳим вазифаларидан бири деб ҳисоблаган эди И. П. Павлов. Бу вазифани ҳал этиш иккинчи сигнал системасига келганда ғоятда муҳим вазифадир. Бу масалада бир неча нуқтаи назар бор. Бир чекка нуқтаи назар — психоморфологик оқим тарафдорларининг фараз қилишича, одам интеллекти билан боғланган олий нерв функцияларининг турли кўринишлари миянинг муайян қисмларида жойлашган. Масалан, баъзи авторлар яқиндагина бош мия пўстлоғининг «функционал карталари»ни тузишган ва психик фаолиятининг «актив тафаккур», «сон тасаввурлари» каби кўринишларини ва ҳатто «шахсий, социал ва диний «Мен» ларини мия пўстлоғининг турли қисмларига жойлаштиришган эди. Иккинчи чекка нуқтаи назар олий нерв фаолиятининг энг мураккаб кўринишларини ва иккинчи сигнал системасининг функцияларини муайян нерв структураларига боғлаш мутлақо мумкин эмас дейди. Бу тасаввурга кўра, хулқатворнинг ҳар қандай мураккаб актида умуман бутун мия пўстлоғи қатнашади.

Иккала нуқтаи назар хатодир. Аввало, иккинчи сигнал системасининг функцияларида бош мия чап ва ўнг ярим шарларининг аҳамияти бирдай эмаслигини кўрсатиб ўтмоқ керак. Аксари кишилар (ўнақайлар)да бош миянинг чап ярим шари устун туради ва муайян қисмлари шикастланганда, жароҳатланганда, қон қуйилганда ёки ўсмадан зарарланганда нутқ функциялари, таниб олиш ва мақсадга мувофиқ иш кўриш функциялари, яъни одамга хос, иккинчи сигнал системаси билан боғланган функциялар бузилади. Чапақайлар миясининг ўнг ярим шари чап ярим шаридан устун бўлади, уларнинг ўнг ярим шари

шикастланганда юқоридаги каби ҳодисалар кузатилади. Бу фактлар икки ёклама диққатга сазовордир; биринчидан, улар иккинчи сигнал системасининг функцияларида бир ярим шарнинг аҳамияти каттароқ эканлигини кўрсатади; иккинчидан, улар бир ярим шарнинг кўпроқ аҳамиятга эга эканлиги меҳнат фаолиятида катта роль ўйнайдиган қўлга қандайдир боғлиқ эканлигини кўрсатади.

Иккинчи сигнал системаси нормал ишлаши учун миё пўстлоғининг кенг зоналари керак. Аммо, иккинчи сигнал системасининг фаолиятида янинг баъзи қисмлари каттароқ роль ўйнаши шубҳасиз. Нутқ, сўзларнинг маъносини тушуниш, уларни айтиш, буюмларни таниб, мақсадга мувофиқ иш кўриш, иш натижасини олдиндан билиш билан боғланган мураккаб функциялар юзага чиқиши учун динамик жиҳатдан вужудга келувчи мураккаб нерв структуралари, яъни миё пўстлоғининг биргалашиб ишловчи кўп аппаратлари керак. Ана шу аппаратлар жуда кўп нейронлар ва уларнинг занжирларидан иборат «буржларни», яъни функционал системаларни ҳосил қилади.

Миё катта ярим шарлари пўстлоғида фақат биринчи ёки фақат иккинчи сигнал системаларига тааллуқли нерв элементлари анатомия нуқтаи назариядан бир-биридан чегараланмаганлигини назарда тутмоқ керак.

Одамда буюмни таниб олиш, мақсадга мувофиқ иш кўриш ва нутқ функциялари кўпроқ бузилади, уларни анатомия-клиника нуқтаи назардан кузатиш иккинчи сигнал системаси нерв структураларининг локализациясини аниқлашда асосий метод ҳисобланади.

**Агнозия.** Билиш функциясининг бузилиш агнозия (грекча гнозис — билиш сўзидан) деб аталади. Агнозиянинг бир қанча турли формалари, масалан, кўрув, эшитув, тактил агнозиялар бор.

*Кўрув агнозияси* буюмни танимасликда намоён бўлади. Кўрув агнозияси (оптик агнозия) бўлган одам буюмларни кўради, қоқилмасдан уларни айланиб ўтади-ю, аммо танимайди; у буюмни танимоқ учун пайпаслаб текшириши ёки товушини эшитиши керак. Оптик агнозия кўпинча миё энса бўлақларининг зарарланишига боғлиқ.

*Эшитув агнозияси* буюмларни чиқарадиган товушидан танимасликда намоён бўлади. Бемор товушни эшитади-ю, уни товуш чиқарувчи муайян жисмга боғламайди. Эшитув агнозияси бўлган бемор бонг товушини ёки шалдираб тушаётган сув товушини танимаслиги мумкин, аммо бонгни ташқи кўринишига қараб, сувни унга қўл ботириб ҳис қиладиган сезгисига қараб дарров танийди. Эшитув агнозияси одатда миёнинг чакка бўлаги зарарланганда кузатилади. Эшитув агнозиясида нутқни идрок этиш функцияси бузилади.

*Тактил агнозия* буюмнинг тегиб турганини бемор ҳис қилгани ҳолда уни пайпаслаб танимаслигида намоён бўлади, бинобарин, тактил агнозияда беморнинг оддий тактил сезгилари сақланиб туради. Унг ярим шарнинг эмас, балки кўпинча чап ярим шарнинг юқоридаги тепа бўлаги зарарланганда тактил аптозия кузатилади.

**Апраксия.** *Апраксия* (грекча праксис — иш, ҳаракат сўзидан) муайян мақсад йўлида иш кўриш, масалан, ирода билан муайян ҳаракат қилишнинг бузилишида намоён бўлади. Масалан, апраксия бўлган бемор кўпинча гугурт чақа олмайди, қўлини қимирлатиб, саломлаша олмайди, нон кесолмайди ва ҳоказо. Айни вақтда қўли фалаж бўлмай, айрим оддий ҳаракатларни бажара олади — қўлини истаган бўғимидан бука ва ёза олади. Бемор қиладиган иш-ҳаракатини тушуниши, аммо шу билан бирга мақсадга мувофиқ ҳаракатни бажара олмаслиги апраксияга характерли. Апраксияда ҳаракат қилиш ташаббуси кескин даражада сусаяди, шунинг оқибатида ихтиёрий ҳаракатлар камаяди.

**Афазия.** Агнозия ва апраксиялар кўпинча нутқ бузилиши билан бирга кузатилади, баъзан соф формада ҳам учраб, нутқ бузилишидан ташқари, буюмни таниш ва ҳаракат функцияларининг бузилиши билан давом этмайди. Нутқ бузилиши *афазия* деб аталади. Унинг бир неча тури бор. *Ҳаракат (мотор) ёки пешона афазияси* ёки *Брок афазияси* бошқа турлардап эртароқ тасвир этилган. Бунда бемор нутқни тушуниши мумкин, лекин ўзининг нутқи ғоят қийинлашган ёки бутунлай гапира олмайдиган бўлади., Брок афазияси оғир бўлса, бемор та-та, не, ни ва шунга ўхшаш айрим товушларни қичкириб ва секин айта олади-ю, бирон сўзни ҳам бемалол айта олмайди.

Мотор афазия билан бир вақтда хат ёзиш бузилади (*аграфия*) ва хатни овоз чиқариб ўқиб бўлмайди, лекин бемор ўқиган нарсасини тушуниши мумкин. Мотор афазия чап ярим шарнинг пастдаги пешона пуштаси зарарланганда келиб чиқади; озгина кишиларда (чапақайларда) ўнг ярим шарнинг тегишли қисми зарарланган бўлиши мумкин.

Нутқ функцияси бузилишининг иккинчп формаси — *сенсор* ёки *чакка афазияси*, ёки *Вернике афазияси* нутқ идрок этишнинг бузилиши билан таърифланади. Сенсор афазияли бемор нутқни тушунмайди, айрим сўзларни эшитмайди, сўзлаш қобилияти сақланиш билангина қолмай, ҳатто сергапликда намоён бўлади. Сенсор афазияда бемор ўз нутқини идрок эта олмаслиги туфайли сўзларни кўпинча бузиб айтади ва унинг узлуксиз нутқи мутлақо тушунилмайдиган бўлиши мумкин. Сенсор афазия билан бир вақтда *алексия* (яъни овоз чиқармасдан ёки овоз чиқариб ўқиш қобилиятининг бузилиши) ва *амузия* (яъни музикани идрок этиш қобилиятининг бузилиши) ҳам учрайди.

Унақайларда чап ярим шарнинг биринчи чакка пуштаси зарарланганда сенсор афазия келиб чиқади. Афазиянинг махсус тури- *амнезия* ёки *тепа амнезияси*, *амнестик афазия* айрим сўзларни, кўпинча от, номларни унутиб қўйиш билан таърифланади. Амнезия бўлган бемор нима ҳақида гапирмоқчи эканлигини билади-ю, кўпинча зарур сўзни эсига туширолмайди ва буюмнинг номини аташ учун уни узундан-узоқ тасвирлашга мажбур бўлади. Афазиянинг бу формасида чап томондаги пастки тепа пушта зарарланган бўлади. Бу пушта зарарланганда кўпинча агнозия ва апраксияларнинг бошқа симптомлари, жумладан, санай олмаслик—*акалькулия* ҳам кузатилади.

Бир қанча кузатишларга асосланиб, буюмни таниш, мақсадга мувофиқ иш кўриш ва нутқ процессларида тепа соҳасининг орқадаги қисми ва пешананинг олдинги пуштаси махсус роль ўйнайди, деб фараз қилинади.

Мия пўстлоғидан баъзи қисмларининг зарарланиши иккинчи сигнал системасининг функцияларига айниқса кўп таъсир этади, гарчи шундай бўлса ҳам, миянинг ҳатто бир-биридан анча узоқдаги кўп қисмлари зарарланганда ҳар қандай мураккаб функция (таниш, мақсадга мувофиқ иш кўриш, нутқ, ёзиш, ўқиш, санаш) бузилиши мумкинлигини А. Р. Лурия ва бошқа тадқиқотчилар кўрсатиб беришган. Шу билан бирга мия пўстлоғидан бирор қисмининг зарарланиши оқибатида аксари битта функция эмас, балки бир қанча функциялар бузилади. Шундай қилиб, иккинчи сигнал системаси муайян функцияларининг марказлари ҳақида жуда шартли қилиб гапириш мумкин, холос.

### **Биринчи ҳамда иккинчи сигнал системалари билан пўстлоқ ости тузилмаларининг ўзаро муносабати**

Одам хулқ-атворининг ҳар бир актида нейронлараро алоқаларнинг уч группаси: 1) шартсиз рефлектор алоқалар; 2) биринчи сигнал системасининг вақтинча алоқалари; 3) иккинчи сигнал системасининг вақтинча алоқалари иштирок этади. Шу алоқаларнинг ҳаммаси шаклланадиган нерв структуралари доимо ўзаро таъсир этувчи учта инстанцияни ташкил этади. Одамнинг хулқ-атвори иккала сигнал системаси ҳамда пўстлоқ ости тузилмаларининг биргалашиб ишлаш натижаси эканлиги хулқ-атворнинг физиологик механизмларини анализ қилишда маълум бўлади.

Иккинчи сигнал системаси, И. П. Павлов сўзлари билан айтганда — «одам хулқ-атворининг олий регулятори» биринчи сигнал системасидан устун бўлиб, уни бир қадар босиб туради. Шу билан бирга биринчи сигнал системаси иккинчи сигнал системасининг фаолиятини бир қадар контроль қилади.

Иккинчи сигнал системасининг вужудга келиши биринчи сигнал системасини сифат жиҳатидан ўзгартиради. Иккинчи сигнал системасининг социал тақозаси борлиги биринчи сигнал системасига ҳам таъсир этади: одамда биринчи сигнал системасининг реакциялари ҳам социал муҳитга анчагина боғлиқ.

Биринчи ва иккинчи сигнал системаларининг фаолияти практикада текширилади. Шартли рефлектор реакциялар организм яшаб турган ташқи шароитга мувофиқ бўлмаса, бу ҳол реакцияларнинг қайта қурилишига сабаб бўлади, вақтинча алоқалар ўзгаради, муайян шартли рефлекслар тормозланади. Иккинчи сигнал системасининг функцияларида практика контроли айниқса муҳим. Сўз иш билан мустаҳкамла-ниши лозим, деган маълум ибора шундан келиб чиққан.

Иккала сигнал системасининг фаолияти, умуман мия ярим шарлари пўстлоғининг фаолияти пўстлоқ остидаги тузилмалар билан мураккаб муносабатда бўлади. Одам ўзининг шартсиз рефлектор реакцияларини ихтиёрий равишда тормозлай олади, ўз инстинктлари ва эмоцияларининг кўпгина кўринишларини тўхтатиб тура олади. Одам оғритувчи таъсиротларга жавобан келиб чиқадиган ҳимояланиш рефлексларини, овқатланиш ва жинсий рефлексларни тўхтатиб тура олади. Шу билан бирга пўстлоқ остидаги ядролар, мия стволининг ядролари ва ретикуляр формация мия пўстлоғининг нормал тонусини сақлаб тура-диган импульсларнинг манбалари ҳисобланади.

Мия пўстлоғи билан пўстлоқ ости тузилмаларининг ўзаро муносабатини нотўғри тушуниш баъзи олимларнинг одам тафаккурларида гўё мия пўстлоғи эмас, балки гўё пўстлоқ ости

тузилмалари етакчи роль ўйнайди, яъни одамнинг онгли фаолият органи эмас, балки инстинктив фаолият марказлари етакчи роль ўйнайди, деган бутунлай нотўғри хулосаларга олиб келди.

Одамнинг психик ҳаётида онгсиз инстинктив майллар гўё етакчи роль ўйнайди, деган нотўғри тасаввурни асримизнинг бошларида австриялик психиатр З. Фрейд баён қилган эди. Унинг фикрича, онгсиз биологик майллар (шу жумладан Фрейд алоҳидг аҳамият берган жинсий инстинкт) одам психикасини анчагина белгилаб беради. Фрейднинг фикрича, ана шу майллар социал ахлоқ талабларига зид бўлиб, улар билан муроса қилолмайди. Жамият аъзоси бўлган одам социал ахлоқ талабларига бўйсунишга мажбур. Жинсий инстинктни тўхтатиб туриш зарурати, Фрейднинг фикрича, «сублимацияга» олиб келади, яъни одам жамият манфаатларига мос келувчи активликнинг бошқа формаларига: ишлаб чиқаришдаги меҳнатга, бадий ва илмий ижодиётга, ижтимоий фаолиятга ўтади. Фрейд бу тасаввурларга биологик томон билан социал томон ўрта-сидаги конфликт идеясини асос қилиб олади. Шунга таяниб, Фрейд кишиларда нормал хулқ-атворнинг турли ўзгаришларини изоҳлаб берди. Фрейднинг хатоси шуки, у табиий, туғма инстинктларнинг ролини ҳаддан ташқари ошириб юборади, одамнинг ижтимоий тарбияси билан вужудга келадиган онгли тафаккурнинг аҳамиятига етарли баҳо бермайди, социал томон билан биологик томонни нотўғри қарши қўяди. Патологик шахсларда онгли томон билан инстинктив томоннинг нормал бирлиги (онг бирламчи эканлигига асосланган бирлик) бузилганлиги одам хулқ-атворини изоҳлашга асос қилиб қўйилиши мумкин эмас. Фрейд таълимоти одам хулқ-атворининг онгли инстинктив компонентлари ўртасидаги муносабатларни физиологик норма асосида эмас, балки патология асосида таъбирлашга беҳуда уринишдир. Иккинчи сигнал системаси етакчи роль ўйнагани ҳолда биринчи ва иккинчи сигнал системалари ўзаро боғлиқ деган Павлов концепцияси, мия пўстлоғи етакчи роль ўйнагани ҳолда мия пўстлоғи билан пўстлоқ ости тузилмаларининг ўзаро таъсири ҳақидаги концепция Фрейднинг тасаввурлари илмий жиҳатдан асоссиз эканлигини кўрсатиб, уларни рад этади.

Пўстлоқ ости тузилмаларининг ролини ошириб юборишнинг яна бир формаси У. Пенфилднинг «марказий — энцефалик назария» сидир. Мия стволининг ретикуляр формацияси баъзи фармакологик препаратлар билан захарлаб қўйилса, бу формация мия пўстлоғига активлаштирувчи таъсир этмай қўяди ва онг (хуш) йўқолиб, мудроқ босади ва уйку келади. Шунга асосланиб, Пенфилд бош мияда тафаккур ва онг ҳар хил локализацияга эга: тафаккур катта ярим шарлар пўстлоғининг функцияси, онг эса бош мия стволдаги «марказий — энцефалик система» нинг функциясидир, деб хулоса чиқаради. Пенфилд ўз назариясининг асоссиз эканлигига ишониб, ундан воз кечган бўлса-да, бу назариянинг барибир ўз тарафдорлари бор. Бу «назария» нинг хатоси, биринчидан, шундан иборатки, у онгни тафаккурдан сунъий равишда ажратиб қўяди. Иккинчидан, ретикуляр формациядан мия пўстлоғига активлаштирувчи импульслар келмаганда онг (хуш) нинг йўқолиши унинг ретикуляр формация функцияси эканлигидан мутлақо гувоҳлик бермайди. Уйку артериялари қисилганда ҳам бош мия пўстлоғининг қонга ёлчимай қолиши натижасида онг (хуш) йўқолади, аммо шунга асосланиб, онг уйку артерияларига боғлиқ ёки қонда жойлашган, деб хулоса чиқариш ҳеч мумкин эмас. Онг, тафаккур катта ярим шарлар пўстлоғининг функцияларидир, бу функциялар юзага чиқиши учун мия пўстлоғи, пўстлоқ ости тузилмалари ва рецептор аппаратларнинг жами йиғиндиси нормал муносабатда бўлиши керак, бу эса организм билан ташқи муҳитнинг адекват ўзаро таъсир этишини таъминлайди.

### Сезгилар ва идрокларнинг тўғрилиги

Сезги органлари ташқи оламнинг объектив реаллигини тўғри акс эттирувчи ахборотни марказий нерв системасига етказгандагина инсон ташқи муҳит билан адекват ўзаро таъсир этиши ва ташқи муҳитга яраша фаолият кўрсатиши мумкин. Бу ахборотнинг тўғрилиги, сезги ва идрокларнинг тўғрилиги проблемаси материалистик дунёқараш билан идеалистик дунёқараш ўртасидаги кескин кураш объекти бўлиб келди. Бу проблемани ечишга физиология маълумотлари ҳам жалб қилинди.

**Сезги органлари специфик энергияси қонуни ва физиологик идеализм.** Рецепторларга адекват таъсирловчилар, шунингдек ноадекват таъсирловчилар таъсир этса, худди шу рецепторнинг қўзғалишига хос сезги келиб чиқишини ўтган асрнинг бошларида И. Мюллер аниқлаган, Кўзга уриш ёки электр токи билан таъсир этиш натижасида ёруғликнинг ялт этиш (чақнаш) сезгиси келиб чиқади, тилга электр токи билан таъсир этилса, нордон маза сезилади, совуқ сезувчи нукталар ҳатто иссиқдан таъсирланганда фақат совуқ сезилади ва ҳоказо. И. Мюллер шу фактларга асосланиб, сезги органларининг специфик энергияси қонуни деган қонунни таърифлаб берди. Бу қонунга кўра «ҳар қандай адекват, шунингдек ноадекват таъсиротга жавобан сезги органи фақат унинг ўзига хос сезгиларни беради». Бу даъво ноадекват таъсирловчиларнинг адекват таъсирловчилардек сифат жиҳатдан турли-туман ва нозик сезгиларни вужудга келтирмаслигини назарга олмайди.

И. Мюллер ўзи аниқлаган фактларга идеалистик таъбир берди. У сезги органлари ташқи оламни билишимизга ёрдам беролмайди деб даъво қилди, чунки ҳар қандай таъсирот одам организмда таъсиротни идрок этувчи органга хос бўлган ва таъсирловчининг хоссаларига боғлиқ бўлмаган процессларни юзага чиқаради, дейди у.

Мюллернинг фикрича, «реакция характери аслида таъсирловчига эмас, балки ҳайвон организмга жо бўлган энергияга боғлиқ». Шу сабабли биз бирор нарсани сезаётганимизда фақат ўзимизни сезамиз ва сезгиларга асосланиб, ташқи оламнинг хоссалари тўғрисида қандай бўлмасин ҳулоса чиқаришга мутлақо ҳаққимиз йўқ. «Ёруғлиқ, қоронғулик, товушлар, иссиқ, совуқ, ҳар хил ҳидлар ва таъмлар, ҳуллас, беш сезги аъзоларимиз билан сезадиганимиз ҳамма нарса — конкрет нарсаларнинг ҳақиқий хоссалари эмас, балки сезгиларимизнинг сифатларидир», — дейди Мюллер ва ташқи оламни билиш мумкинлигини ва идрокларимиз тўғрилигини шу тариқа инкор этади.

Бошқа баъзи физиологлар Мюллернинг шу қарашларини қувватлаган эдилар, бу қарашлар Л. Фейербах томонидан «физиологик идеализм» деб аталган философик оқимнинг пайдо бўлишига олиб келди.

Бу оқимнинг намояндалари сохта гносеологик позицияларда туриб, ўзларнинг идеалистик тасаввурларини физиологик фактлар билан асослашга уриндилар.

**Г. Гельмгольцнинг қарашлари ва «символлар назарияси».** XIX асрнинг энг йирик тадқиқотчиси Г. Гельмгольц ҳам боя айтилган қарашларни қисман қувватлаган эди. Гельмгольц материалист бўлсада, изчил материалист эмас эди. Ленин айтганидек агностицизмга ва кантчиликка мойил бўлган символ материализм, ёки ярим материализмнинг намояндаси эди. Гельмгольц куйидагиларни ёзган эди: «Мен сезгиларни ташқи ҳодисаларнинг *символлари* деб белгиларим ва бу символларнинг улар тимсол қилиб кўрсатадиган нарсаларга қандай бўлмасин ўхшашлигини рад қилдим.... Сезги-ларимизнинг сифати бу сезгини туғдирган ташқи таъсирнинг хоссаларини бизга билди-риб турганлигидан, сезги таъсирнинг тасвири эмас, балки белгиси деб ҳисобланиши мумкин, чунки тасвир акс эттирилувчи буюмга бир қадар ўхшаш бўлмоғи керак. Белгининг эса белгиланган буюмга ўхшаш бўлиши мутлақо шарт эмас».

Шу билан бирга Гельмгольц материалист философларга эргашиб, ташқи оламнинг реал объектив мавжудлигини эътироф этиб чиқди ва «тушунча ва тасаввурларимиз ўзимиз кўрадиган ёки тасаввуримизга келтирадиган буюмларнинг нерв системасига ва онгимизга кўрсатадиган *таъсирларидир*», деб *ҳисобланади*.

И. Мюллернинг қарашларини ва символлар, ёки шартли белгилар назариясини материалист философлар ҳаққоний равишда қаттиқ танқид қилишди.

**Сезгиларни ташқи оламнинг объектив реаллиги инъикоси сифатида материалистик тушуниш.** Сезги изчил материализм нуқтаи назаридан объектив оламнинг субъектив образидир. «Сезги, — деб ёзган эди В. И. Ленин, — онгнинг ташқи олам билан ҳақиқатан бевосита боғланишидир, ташқи таъсирланиш энергиясининг онг фактига айланишидир» Объектив реаллик — ҳаракатдаги материя онгимизга боғлиқ бўлмаган ҳолда мавжуддир. Рецепция органлари етказиб берадиган ахборот туфайли бу материянинг хоссалари онгимизда акс этади.

«Сезгиларимиз объектив реалликни, яъни инсониятга ва инсон сезгиларига боғлиқ бўлмаган ҳолда мавжуд бўлган нарсани акс эттиради» (В. И. Ленин). Сезгилар қандайдир абстракт символлар ёки белгилар эмас. Улар нарсаларнинг объектив хоссаларини акс эттиради, уларнинг бир қадар аниқ суратларини, тасвирларини беради. В. И. Лениннинг фикрича, «сурат ҳеч қачон модель билан тўла-тўқис тенглаша олмаслиги шубҳасиздир, аммо сурат бир масала-ю, символ, «*шартли белги*» бошқа масаладир. Сурат бўлган ерда «сурати акс эттирилувчи» нарсанинг заруран ва муқаррар равишда объектив реаллиги бўлмоғи керак. «Шартли белги», символ, иероглиф мутлақо керак бўлмаган агностицизм элементини туғдирувчи тушунчалардир»<sup>1</sup>.

Фаннинг бутун тарихи ва одамзоднинг бутун практикаси агностицизмни, яъни оламни билиш мумкинлигини инкор этишни рад қилади ва оламни билиш мумкинлигини тасдиқлайди.

**Практика — сезги ва идрокларимиз тўғрилигини кўрсатувчи критерий.** Инсон ўз рецепторлари билан дунё ҳақида ахборот олиб, уни анализатор аппаратларнинг жами йиғиндиси, асосан бош миёна катта ярим шарлари пўстлоғи билан қайта ишлаб олинаётган ахборотнинг тўғрилигини ўз фаолияти, ҳаёт практикаси билан текшириб, дунёни билиб олади. Рецепторнинг таъсирланиши ва марказий нерв системаси олий бўлимларининг қўзғалиши натижасида келиб чиққан сезгилар ва идрокларнинг тўғрилигини практика (одамда — ижтимоий практика) контроли таъминлайди.

Сезги ва идрокларнинг тўғрилигини таъминлаш учун бир рецепция органларининг кўрсатишларини иккинчи рецепция органларининг кўрса-тишлари билан таққослаш катта аҳамиятга эгадир. Масалан, буюмларнинг катталиги, қанча масофада эканлиги, уларнинг ҳаракати ёки тинч турганлиги кўрув, туйғу ва мускул сезгиси органларидан бир вақтда импульслар келиб туриши туфайли идрок этилади. Бола ўзи оладиган ахборотнинг

тўғрилигини ёшлигидан ўз фаолияти билан текшириб, бир бутун қилиб бирлаштиради, катта ёшли одам ташқи олам ҳақидаги идрокларнинг тўғрилигига шунинг учун маҳкам ишонади. Сизги орган-лари етказиб берадиган ахборотни баҳолашда практиканинг ролини шу билан кўрсатиш мумкин: кўзнинг оптик системаси тўр пардада тўнка-рилган тасвир берса ҳам, биз уни тўппа-тўғри идрок этамиз. Бунинг сабаби шуки, «юқори» ва «паст» тушунчаси кўз етказиб берадиган ахбо-ротни оғирлик кучининг таъсири, гавданинг фазодаги вазияти ва шу кабиларни сезадиган бошқа рецепторларнинг етказиб берган ахбороти-га солиштириб кўриш натижаси ҳисобланади. Кўрув сезгиларини тўғри баҳолаш имкониятини белгилаб қўядиган асосий мезон одамнинг ама-лий фаолиятидир.

Страттон 8 кунгача кўзойнак таққан, бу кўзойнак ташқи буюмлар-ни тўнтариб кўрсатган, яъни уларнинг тасвири тўр пардага тўппа-тўғ-ри тушган. Экспериментатор аввал «юқори» ни «паст» билан аралаш-тириб юборган, лекин кейинчалик унда янги практика туфайли секин-аста тўғри идрок вужудга келган, пастдаги ёки юқоридаги буюмларнинг тасвири тўр пардага гарчи тўппа-тўғри тушса ҳам, улар яна тўғри идрок этила бошлаган. Кўзойнак олиб қўйилгандан кейин ҳам бир неча вақт яна тўнтарилган олам сезгиси пайдо бўлган.

Шундай қилиб, мияга ҳамма афферент йўллар орқали келувчи сигналларнинг ўзаро таъсир этиши теварак-атрофдаги оламнинг аниқ идрок қилинишини, унинг комплекс (йиғинди ҳолида) тасаввур қили-нишини таъминлайди. Айни вақтда марказий нерв системасининг олий бўлимларида — бош мия пўстлоғида — афферент импульслар шу пайт-да мия пўстлоғига келувчи бошқа афферент импульслар билангина эмас, балки илгариги таъсиротларнинг излари, яъни организмга таъсир этган таъсирловчиларнинг марказий нерв системасида қолган излари билан ҳам ўзаро таъсир этади. Бу ўзаро таъсир фазодагина эмас, вақт-да ҳам рўй берувчи ҳодисаларга баҳо берилишини таъминлайди. Шу тариқа теварак-атрофдаги воқеаликнинг мияда тўғри акс этиши учун шарт-шароит вужудга келади. Табиат ва жамиятни билиш ҳамда ўзгар-

ггиришда одамзоднинг эришган муваффақиятлари, фан ва техника ютуқлари одамнинг сезги органлари ёрдамида оладиган ва бош мия катта ярим шарлар пўстлоғида анализ қилинадиган ахбороти тўғрили-гини, аниқлигини, объектив реалликка мослигини тасдиқловчи энг яхши далил бўлиб хизмат қилади.

### **Олий нерв фаолияти ҳақидаги таълимот ва психология**

И. П. Павлов 1902 йилда олий нерв фаолиятини тажрибада текши-ра бошлаганда шу фаолиятнинг қонуниятлари ҳайвонларда (Павлов тажрибаларида — итларда) аниқлангач, одамнинг олий нерв фаолият-ини тушуниш учун ўша қонуниятлардан фойдаланишни мақсад қилиб юлган эди. И. П. Павлов 1903 йилдаёқ Мадриддаги халқаро медицина конгрессида шартли рефлексларга бағишлаб қилган биринчи доклади-да ўша вақтда ғоят узок туйилган шу мақсад тўғрисида гапирган эди: «Олинган объектив маълумотларни фан ташқи белгиларнинг ўхшаш-лиги ёки аҳамиятига асосланиб, субъектив оламга ҳам эртами-кечми олиб ўтади . . . , деган эди. Айни вақтда И. П. Павлов одам психик фаолиятининг ғайри табиий табиати ҳақидаги "идеалистик тасаввурни дадил рад этди. «Натуралист учун,— деган эди, у,—ҳамма гап метод-да, қақшамас даражада мустаҳкам ҳақиқатни топиш имкониятларида-дир. Унинг ўзи учун мажбурий бўлган факат шу нуқтаи назардан жон натуралистик принцип сифатида натуралистга керак бўлиш у ёқда тур-син, унинг дадил ва чуқур анализини беҳуда чеклаб, унинг ишига хатто зарарли таъсир кўрсатган бўлур эди. Бу фикр В. И. Лениннинг фикр-ларига батамом мос келади. 1894 йилда В. И. Ленин ёзганидек, психик процессларни ўрганиш процесси «жоннинг нималиги тўғрисидаги умумий назария ва куруқ фалсафин муҳокамаларни йиғиштириб қўйиб, бирон психик процессга оид бўлган ҳодисаларни илмий асосда текшириб билишдан иборат бўлмоғи керак». В. И. Ленин «олим пси-холог жон нималиги тўғрисидаги фалсафий назарияларни йиғишти-риб қўйиб, тўғридан-тўғри психик ҳодисаларнинг моддий субстратини, •бирон

психик процессни ёки муайян психик процессларни анализ қилиб ва тушунтириб берганлиги<sup>1</sup> ни табриклаган эди.

Ҳозирги замон физиологияси В. И. Лениннинг ўша кўрсатмасига тўла амал қилиб, тафаккур қилиш фаолиятининг негизини ташкил этувчи нерв процессларининг табиатини энг оддий кўринишларидан тортиб энг олий кўринишларигача қатъиян объектив методлар билан ючишга интилоқда. Ташқи оламнинг объектив реаллигини онгда акс эттирадиган физиологик механизмларни очиб бериш физиологиянинг вазифасидир.

Воқеликни акс эттириш формалари тараққиётнинг турли босқичларида турличадир. Сезгилар, идроклар, тасаввурларда ўз ифодасини лопадиган *конкрет-ҳиссий инъикос* соддароқдир. Ташқи оламнинг *абст-ракт*— *умумлаштирилган инъикоси* беқиёс мураккаб бўлиб, логик тафаккурда, яъни одам миясининг абстрактловчи иши асосида вужудга келадиган тушунча, муҳокама, ҳулосаларда ўз ифодасини топади.

Олий нерв фаолиятини ўрганиш ташқи оламнинг мияда акс этишига ёрдам берадиган кўпгина физиологик механизмларни билиб олиш имкониятини туғдирди.

Ташқи олам ва организмнинг ҳолати биринчи сигнал системаси ту-драйли конкрет-ҳиссий инъикос этади, яъни сезгилар, идроклар, тасав-вурлар ҳосил бўлади. Нерв системаси бўлган ҳайвонларда рецептор-

ларнинг қўзғалиши, нерв марказларига нерв импульсларининг ўтиши ва нерв марказларининг қўзғалиши *сезгиларнинг* физиологик негизи ҳисоб-ланади. Айни вақтда организм рецепторларига таъсир этувчи буюм ва ҳодисаларнинг айрим хоссалари тўғрисида сигналлар олиб туради. Нерв системасининг ривожланиш процессида сезгиларнинг механизми мураккаб-лашади, шу билан бирга сезгиларнинг ўзи мураккаб ҳамда нозик ва аниқ бўлиб қолади. Воқеликни акс эттиришнинг бошқа ҳамма формалари, жумладан идрок ва тасаввурлар сезгилар асосида келиб чиқади.

Сезгиларга қарама-қарши ўлароқ, *идрок* бутун буюмни хоссаларнинг йиғиндиси сифатида акс эттиришдан иборат. Нарса яхлит, бир бу-тун ва шу билан бирга бир қадар бўлинган ҳолда идрок этилади. Бу кат-та ярим шарлар пўстлоғининг аналитик-синтетик фаолиятига муқаррар боғлиқ. Буюм ва ҳодисаларнинг турли хоссалари идрок этилганда мия пўстлоғининг кўп нуқталари бир йўла қўзғалади. Шунинг натижасида ана шу нуқталар ўртасида вақтинча алоқа вужудга келади. Вақтинча алоқалар ҳосил қилиш имконияти нерв системасининг эволюцион тараққиёт процессида келиб чиққан бўлиб, ташқи оламни акс эттиришнинг сифат жиҳатидан янги формасини нишонлайди. *Вақтинча алоқа* — энг муҳим *физиологик* ҳодиса, шу билан бирга *психик* ҳодиса ҳамдир, пси-хологияда *ассоциация* деб аталадиган ҳодисанинг ўзгинасидир. Бир буюм ёки ҳодисанинг ўзидан кўп марта сигналлар олиш асосида вақтинча алоқалар вужудга келади, шунинг натижасида бутун буюм ёки ҳоди-санинг ўзига қандай реакция кўрсатилса, ўшандай реакция келиб чиқи-ши учун буюм ёки ҳодисанинг хоссаларидан бир қисмини сезиш кифоя. Бу мия пўстлоғида қўзғалишнинг ёйилиш (генерализация) оқибатидир. Кейинги идроклар процессида буюмнинг айрим хоссалари дифференциалланади — бир-биридан ажратилади. Мураккаб идроклар шу пайтда организмга таъсир этиб турган комплекс таъсиротларнинг анализ ва синтез қилинишига боғлиқ.

Воқеликни конкрет-ҳиссий акс эттиришнинг мукамалроқ формаси *тасаввурлардир*. Бу ҳолда илгари организмга таъсир этган буюм ва ҳо-дисаларнинг конкрет образлари вужудга келади. *Тасаввур* — буюм ёки ҳодисани фазо-вақт боғланишида таърифлаб, образли акс эттириш демакдир. Тасаввурнинг келиши — илгари таъсир этган сигналлардан ярим шарлар пўстлоғида қолган изларни анализ ва синтез қилиш нати-жасидир. Тасаввурларнинг шаклланиши учун физиологик анализ ва син-тезнинг юксак кўринишлари зарур. Воқеликни акс эттиришнинг бу фор-маси системалилик асосида, бошқача айтганда, динамик стереотипия (614-бет) асосида вужудга келади. Тасаввурлар ассоциацияларга ва уларнинг занжирларига, яъни мураккаброқ вақтинча алоқаларга асос-ланади.

Шуни айтиб ўтмоқ керакки, конкрет-ҳиссий инъикосга тааллуқли баъзи процесслар одамдан кўра ҳайвонларда яхшироқ ривожланган бўлиши мумкин ... Айрим таъсиротлар —

товуш, хид таъсиротлари ҳайвонларда одамдагидан мукаммалроқ анализ қилинади. Ҳайвонлар, масалан, ит бу таъсиротларни одамдан кўра яхшироқ дифференциаллай-ди, яъни бир-биридан ажратади (614-бет).

Шу билан бирга таъсиротларни анализ ва синтез қилишнинг юксак формалари — комплекс таъсиротларни анализ ва синтез. қилиш одамдан-кўра итда камроқ ривожланганлигини А. Г. Иванов-Смоленский ва Л. Г. Воронин кўрсатиб бердилар. Ҳайвонларда, ҳатто юксак даражада-ги ҳайвонларда конкрет ҳиссий, образли инъикоснинг фақат турли фор-малари бор. Ҳайвон бевосита воқеликдан йироқлаша олмайди; абстрак-ция қила олмайди. Буюм ва ҳодисаларнинг моҳияти ҳақида тушунчаси бўлмайди.

И. П. Павлов маймунларда шартли рефлекслар ҳосил қилиш тажри-баларининг кўп вариантларига асосланиб, баъзи қулай шароитда шим-панзе кўрув образларини анализ қила олади, бу — маймунлардаги элементар тафаккурнинг ниҳоясидир, деб ҳисобланади.

И. П. Павловнинг шимпанзе устида қилган классик тажрибаси юксак даражадаги маймунларда тафаккурнинг чегараланганлигига мисол бўла олади. Маймунхонага яшчикда банан қўйилди. Яшиқ тешигининг олдига ўт ёқиб қўйилди. Маймун бананни влиш учун кружкага ёнидаги бакдан сув тўлдириб, ўтга сепиши керак эди. Бу иш май-мунга бир неча марта кўрсатилгач, у ана шу малакани тез эгаллади. Бу тажриба кейин-чалиқ ҳовуз ўртасида турган ҳолда ҳам такрорланди. Сувли бак шу солга эмас, қўшни еолга қўйилди. Маймун ўтни ўчириб, бананни олиш учун не машаққатлар билан қўшни солга ўтиб, ундаги бакдан сув олди. Сол атрофидаги сувдан фойдаланиш гарчи осон-роқ бўлса ҳам, маймуннинг тасаввурида ўтни ўчириш фақат бакдан сув олишга боғ-лиқ эди. Маймунда сув ва унинг хоссалари ҳақида тушунча йўқ. Маймун абстракт ва умумлаштирилган тафаккурга кодир эмас. Унинг тафаккури бошқа сут эмизувчи ҳай-вонларга нисбатан гарчи мукаммалроқ бўлса-да, фақат образли тафаккурдир,. бу та-факкур теvarак-атрофдаги оламнинг айрим, якка буюм ва ҳодисалари ҳақидаги тасав-вурлар билан чегараланган.

Одам психикаси ҳайвонларнинг примитив психикасидан асосан шу билан фарқ қиладики, одам ўйлаб топилган, айтшъган ёки ёзилган сўз-лар билан ифодаланувчи абстракт (мавҳум) тушунчалар билан фикрлай олади. Иккинчи сигнал системасининг ривожланиши ташқи оламни абстракт-умумлаштириб акс эттиришга имкон берди. Инъикоснинг бу формаси одамга табиат ҳодисаларини билиш ва улардан фойдаланишда ҳайвонларга нисбатан жуда катта фазилатлар беради. Одамнинг воқе-ликни абстракт-умумлаштириб акс эттиришининг моддий негизи — иккинчи сигнал системаси одамни И. П. Павлов таъбири билан айтганда, «воқелик эгаси» қилиб қўяди.

Олий нерв фаолиятининг асосий физиологик қонуниятларини аниқлаш туфайли физиологик ва психологик тадқиқотларни бирлаштириш ҳақида масала қўйиш мумкин бўлди.

Икки сигнал системаси тўғрисидаги таълимот воқеликнинг одам онгида акс этиш физиологик асосларини очиб беради.



Суз боши	
Физиологиянинг предмети ва методи	4
физиологиянинг ривожланиш тарихи хақида қисқача маълумот	9
<b>физиологиянинг умумий қонуниятлари ва асосий тушунчалари</b>	<b>21</b>
организм функциялари	21
организм ва ташқи муҳит	24
модда ва энергия алмашинуви- организмнинг муҳим функциялари	27
Биологик реакциялар	31
<b>Кон</b>	<b>39</b>
кон таркиби, миқдори ва физик-химиявий хоссалари	39
Коннинг шаклли элементлари	49
кон ишланиши ва кон системасининг бошқарилиши.	58
<b>кон айланиши</b>	<b>60</b>
Юрак ишини бошқарилиши	83
кон томирлари	90
томирлардаги кон ҳаракатининг бошқарилиши	100
юрак ва улкада кон айланиши	108
лимфа ва унинг айланиши	111
<b>нафас</b>	<b>115</b>
ташқи нафас	115
газларнинг қонда ташилиши	124
Упка ва туқималарда газлар алмашинуви	132
Нафасни бошқарилиши	136
Турли шароитлардаги нафас ва қислород билан таъминланиши хусусиятлари.	146
<b>овқат ҳазм қилиш</b>	<b>149</b>
овқат ҳазм қилишнинг аҳамияти	149
Ҳазм йули функциялари урганиш методикаси	150
Меъдада овқатни ҳазм бўлиши	158
12 бармоқли ичакда овқатни ҳазм бўлиши	172
Ингичка ичакда овқатни ҳазм бўлиши	177
Йугон ичакда овқатни ҳазм бўлиши	181
Сурилиш	183
Очлик ва чанкок ҳислари	188
<b>модда ва энергия алмашинуви.Овқатланиш.</b>	<b>193</b>
оксиллар алмашинуви	193
липидлар алмашинуви	198
углеводлар алмашинуви	200
минераллар ва сув алмашинуви	202
витами́нлар	205
Энергия узғаришлари ва умуман моддалар алмашинуви	214
Овқатланиш	223
Терморегуляция	225
<b>чиқарув процесслари</b>	<b>232</b>
буйрак функцияси	232
сийдик чиқариш	249
тер ажралиши	251
тери ёғи ва сўт ажралиши.	253
<b>ички секреция</b>	<b>255</b>
асосий тушунчалар	255
текшириш усуллари	256
калконсимон без ички секрецияси	257
Паратиреоиднинг без ички секрецияси	261
меъда ости беzi ички секрецияси	263
Буйрақусти беzi ички секрецияси	266
Жинсий беzi ички секрецияси	271
Гипофиз беzi ички секрецияси	278

Эпифиз без ички секрецияси	285
тукима гармонлари	286
<b>кузгалувчан тукималарнинг умумий физиологияси</b>	<b>287</b>
биоэлектрик ходисаси	287
таъсир этиш конуни	295
кузгалишнинг утиши	305
кузгалувчанлик	306
кузгалишда моддалар алмашинуви	313
<b>мускулларни кискариши</b>	<b>315</b>
силлик мускуллар	331
<b>нерв импульсларини утиши ва нерв-мускул бирлашмаларини утказилиши</b>	<b>335</b>
нерв импульсларининг утиши	335
кузгалишни нервдан мускулга утиши	346
<b>марказий нерв системасининг умумий физиологияси</b>	<b>353</b>
нейронлар ва уларнинг бирлашмалари	353
Нерв системасининг рефлексор фаолияти	358
нерв марказининг хоссалари	364
Рефлекс процесслар координацияси	378
нерв системасининг трофик функцияси	388
<b>Таъсиротлар рецепцияси</b>	<b>390</b>
умумий кисм	390
огрик рецепцияси	396
висцерорецепция	398
тактил рецепция ва температура рецепцияси	399
вистибуляр аппарат. Гавда вазияти ва ҳаракат рецепцияси.	404
хид билиш ва там билиш рецепцияси	408
эшитув рецепцияси	412
курув рецепцияси	422
<b>марказий нерв системасининг сенсор функциялари ва ҳаракат бошқарилиши</b>	<b>445</b>
марказий нерв системасининг функцияларини текшириш методлари	446
орка мия	450
узунчок мия ва варолий куприги	461
урта мия	465
мия стволининг ретикуляр формацияси	470
мияча	476
оралик мия ва пустлок ости ядролари	483
бош мия катта ярим шарлари пустлоги	488
ҳаракат реакцияларининг катта ярим шарлари пустлогига контроль қилиниши	505
юриш	507
миянинг кон билан таъминланиши ва ликвор	510
вегетатив функцияларнинг нерв системаси томонидан бошқарилиши	513
вегетатив нерв системасининг умумий тузилиши ва асосий физиологик хоссалари	513
тукима ва органларнинг вегетатив иннервацияси	522
вегетатив функцияларнинг бошқарувчи марказлар ва вегетатив рефлекслар.	526
<b>олий нерв фаолияти</b>	<b>536</b>
катта ярим шарлар пустлогининг шартли рефлекслар фаолияти	536
ҳаракат малакаларини ҳосил қилиш физиологик механизми	556
уйку	558
одам лойий нерв фаолиятининг хусусиятлари	561





