

# ÜMUMİ HİSTOLOGİYA

Orqanlar aid olduqları sistemlərdən asılı olmayaraq müxtəlif növ toxumalardan təşkil olunurlar. Ona görə histologiyanın toxumalardan bəhs edən şöbəsini **ümumi histologiya** adlandırırlar. Ayrı-ayrı toxumaların təsvirinə keçməmişdən əvvəl son Beynəlxalq Histoloji Nomenklaturaya (BHN) daxil edilmiş, istər orqanların normal quruluşunun və onların yaş xüsusiyyətlərinin, istərsə də patoloji proseslərin şərh zamanı tez-tez rast gəlinən terminlərin lüğəti mənaları haqqında qısa məlumatların verilməsi məqsədə-uyğundur.

**Parenxima** termini orqanların yalnız onlara xas olan funksiyalarının yerinə yetirilməsində iştirak edən strukturları göstərmək üçün istifadə edilir. Məs.: beyində sinir hüceyrələri və ya neyronlar, ürəkdə ürək əzələ hüceyrələri – kardiomyositlər, skelet əzələlərində eninəzolaqlı əzələ lifləri – ağciyərlərdə ağciyər alveolları yerləşən törəmələr (terminal bronxiollar, tənəffüs bronxiolları, alveol axacaqları və alveol kisəcikləri), böyrəklərdə nefronlar, mədəaltı vəzidə asinuslar və Langerhans adacıqları, dalaqda limfoid follikullar və s.

**Stroma** termini ilə (yunanca *stroma* "yataq, döşək") ayrı-ayrı hüceyrə, toxuma və üzvlər üçün istinad rolunu oynayan, əksərən kövşək birləşdirici toxuma elementlərindən təşkil olunmuş törəmələr göstərilir.

**Kapsul** parenxima elementləri üstünlük təşkil edən orqanları xaricdən örtən sıx birləşdirici toxuma səfhəsinə deyilir. Kapsuldan baş layan atmalar parenximatöz orqanların daxilində onları paylara, seqmentlərə və paycığlara bölürlər.

**Bazal zar** – yalnız epitel toxuması ilə əlaqəli olmadığını nəzərə alaraq son BHN-da onu ümumi terminlər sırasına daxil edilib. Son vaxtlara qədər yalnız dərslərdə deyil, elmi məqalələrdə də bazal zar və bazal səfhə terminləri demək olar ki, sinonim kimi işlədilirdi. Qeyd etmək lazımdır ki, hal-hazırda ancaq elektron mikroskopu vasitəsi ilə aşkar edilən epitel, əzələ, sinir toxumaları, piy hüceyrələri və perisitləri ətraf birləşdirici toxuma elementlərindən ayıran, açıq (şəffaf) və tünd qatlardan təşkil olunmuş törəmələri bazal səfhə adlandırmaq qəbul olunmuşdur. Əgər yuxarıda göstərilən qatlarla yanaşı bazal səfhə fibroretikulyar qat (lövhəcik) vasitəsi ilə qalınlıqlaşsın və ya iki bazal səfhə bir-biri ilə birləşsə, xüsusi üsullarla rəngləndikdən sonra (Şiff-yod turşusu reaksiyası – ŞYT; PAS; ШЙК) işıq mikroskopunda da aşkar edilə bilən strukturu - bazal zarı əmələ gətirirlər. Bazal səfhənin qatları onların əhatə etdiyi hüceyrələrin özləri tərəfindən sintez olunduğu halda, fibroretikulyar qat (lövhəcik) birləşdirici toxuma hüceyrələri, əlverişli fibroblastlar tərəfindən sintez olunurlar. Qeyd olunduğu kimi, bazal səfhə açıq və tünd qatlardan təşkil olunmuşdur. Qatların adı onlara elektron mikroskopunda tədqiq etmək üçün ultranazik kəsiklərin rənglənməsində istifadə olunan ağır metallarla (qurğuşun və osmium) birləşmə qabiliyyətindən asılı olaraq verilmişdir. Belə ki, açıq qatın təşkilində iştirak edən molekullar ağır metallarla birləşmədiyində elektron mikroskopunda şəffaf, əksinə tünd qatı təşkil edən molekullar ağır metallarla birləşdiyində tünd zolaq şəklində görünürlər. 40-120 nm qalınlığında olan bazal səfhə tərkibində laminin, perlekan (heparan sulfat, proteoqlikan-2) və entaktin (nidogen-1) ilə yanaşı laminin molekulları üçün reseptor rolunu oynayan, integrin ailəsinə daxil olan zülallar və distroqlikan aşkar edilmişdir. Sonuncular hüceyrə zarlarının bazal səfhəyə söykənən hissələrində yerləşən integrin zülallara aid olub sitoplazmatik ucları sitoskelet elementləri, xarici ucları isə laminin vasitəsi ilə bazal səfhənin tərkibinə daxil olan digər molekullarla birləşirlər. Beləliklə, bazal səfhə hüceyrələri ətraf birləşdirici toxuma elementləri ilə birləşdirməklə yanaşı, qəbul olunmuş siqnalları iki istiqamətdə daşıyan molekulyar əlaqələrin yaradılmasında iştirak edir.

Müəyyən edilmişdir ki, bazal səfhənin formalaşmasının ilk mərhələsində laminin molekullarının  $Ca^{+2}$  asılı polimerizasiyası nəticəsində torşəkilli struktur əmələ gətirməklə yanaşı, onlar integrin və distroqlikan molekulları ilə əlaqə yaradaraq hüceyrə zarı ilə birləşirlər. Demək olar ki, eyni zamanda üç ədəd IV tip kollagen molekullarının bir-birinin ətrafına dolanaraq (superqıvrım) spiral şəkilli məftil əbənzər liflər əmələ gətirirlər. Digər lifli quruluşa malik kollagen liflərindən fərqli olaraq onlar sintez olunduqdan sonra COOH uclarının bir hissəsini itirmirlər və qıvrımları bir-birinə möhkəm birləşdirən hər üçüncü təkrar olunan molekulun qlisin amin turşusu qalıqı olmur. Nəticədə IV tip kollagen lifləri yan-yanə yox, baş-başə əlaqələr yaratmaqla yanaşı, gedişi boyu 20- yə qədər dizəbənzər əyriliklər əmələ gətirirlər. Sadalanan xüsusiyyətlər nəticədə IV tip kollagen fibrillər submikroskopik ölçüyə malik məsamələri olan təbəqəşəkilli tor əmələ gətirir. Qeyd etmək lazımdır ki, bazal səfhənin tərkibinə daxil

olan zülalların orta hesabla 50%-ni təşkil edən IV tip kollagenə bazal səfənin tünd hissəsinin əsas kütləsi formalaşır.

**Hüceyrə qütblülüyü** termini son zamanlara qədər əsasən epitel hüceyrələrində apikal və bazolateral səthlərini örtən plazmolemmaların tərkibində (bir-birindən sıx əlaqələr vasitəsilə ayrılmı ş) lipid və zülal molekullarının müxtəlif tərkibə malik olmalarını və hərəkətli hüceyrələrin daxilində sitoskelet elementlərinin yerləşmələrində olan müxtəliflikləri göstərmək üçün işlədilir. Ancaq son 20 il ərzində molekulyar biologiya sahəsində istifadə olunan müasir metodların köməkliyi ilə müəyyən edilmişdir ki, istər tək, istərsə də çoxhüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrələrin tərkibinə daxil olan komponent və strukturlar asimmetrik vəziyyətdə yerləşərək, onların polyarlığını təmin edirlər. Polyarlıq nəticəsində hüceyrələrin normal fəaliyyətləri üçün vacib olan proseslər (siqnalların qəbulu və nəqli, zarlı strukturların dövriyyəsi, sitoskelet elementlərinin dinamikliyi və s.) hüdsüz dəqiqliklə tənzimlənir.

**Aplaziya** (yunanca *a* - inkar; *plasis* – “qəlibləmək, formalaşmaq”) termini toxuma və ya orqanların anadangəlmə olmamasını və ya inkişaf pozulmalarını göstərmək üçün istifadə edilir. Məs.: dəri aplaziyaları – yenidoğulmuşlarda əsasən kəllə qapağında, nadir hallarda isə bədənin digər hissələrində 0,5 sm-dən 10 sm-ə qədər ölçüdə dəri örtüyünün olmamasıdır; süd vəzişi aplaziyası – süd vəzişinin bütövlükdə, döş məməcüyünün və məməcükətrafi meydançanın bir və ya ikitərəfli anadangəlmə inkişaf etməməsidir.

**Atrofiya** (yunanca *atrophos* sözündən götürülüb *a* - inkar; *trephein*-“qidalanma”) – hüceyrə, toxuma və ya bütöv orqanın həcmə kiçilməsi deməkdir. Bu zaman hüceyrə səviyyəsində onların ümumi sayının və ya tərkib hissələrinin azalması baş verir. Atrofiya prosesi inkişaf pozğunluğu nəticəsində orqanların normal ölçülərə qədər böyüməməsi, hüceyrələrin ölümü və reabsorbsiyası (sorulması), proliferasiyanın azalması, oksigen və qida çatışmamazlığı, hormonal dəyişikliklər, orqanların sinir elementləri təchizatının tam, ya da hissəvi pozulması və s. nəticəsində inkişaf edir. Atrofiya normal (fizioloji) və patoloji olaraq 2 qrupa bölünür. Birincilərə timusun uşaqlarda cinsi yetişkənlik dövründən sonra, badamcıqların isə yaşlı şəxslərdə atrofiyaya məruz qalmasını göstərmək olar. Qeyd etmək lazımdır ki, orqanlar öz funksiyalarını lazımi səviyyədə yerinə yetirə bilmədikdə də atrofiyaya uğrayırlar. Məs.: müxtəlif mənşəli ifliclər zamanı skelet əzələləri yığıla bilmədiklərindən onların ölçüləri kəskin şəkildə azalır (patoloji atrofiya).

**Hiperplaziya** – (yunanca *hyper* – hədsiz, çoxlu; *plasis* – “qəlibləmək, formalaşmaq”) toxuma və orqanların tərkibinə daxil olan hüceyrələrin, eləcə də hüceyrədaxili ultrastruktur orqanellərin ümumi sayının artmasıdır. Əgər hüceyrələrin sayının artması müəyyən təsirlərin nəticəsində (məs.: peşə və idmanla əlaqədar) baş verirsə və orqanizmin ümumi tənzimləyici mexanizmlərinin nəzarətindən kənara çıxmırsa, buna **fizioloji (normal) hiperplaziya** deyilir. Əksinə, sayı artmış hüceyrələr onlara məxsus spesifik siqnallara cavab vermirsə və genetik olaraq qeyri-normal hüceyrələrin proliferasiyası ilə nəticələnirsə (məs.: bədxassəli şişlərin inkişafı zamanı), buna **patoloji hiperplaziya** deyilir.

**Hipertrofiya** - (yunanca *hyper* - “hədsiz, çoxlu”; *trephein* – “qidalanma”) hipertrofiyanın əksinə olaraq struktur elementlərinin sayının deyil, onların ölçülərinin artmasına, həcmə böyüməsinə deyilir. Bu isə toxuma və orqanların ümumi həcm (eninə zolaqlı əzələ liflərinin qalınlaşması) və kütlələrinin artması ilə nəticələnir. Qeyd etmək lazımdır ki, hamiləlik zamanı uşaqlığın həcmünün və kütləsinin artması əsasən say əzələ hüceyrələrinin eyni zamanda həm saylarının çoxalması (hiperplaziya), həm də ölçülərinin (hipertrofiya) artması hesabına baş verir.

Hipertrofiya həqiqi və yalançı olmaqla 2 qrupa bölünür. Yalançı hipertrofiya zamanı orqanların ölçü və çəkili piy toxumasının, həqiqi hipertrofiya isə onların təşkilində işi tərək edən hüceyrələrin hesabına artır. Həqiqi hipertrofiyaya fiziki işlə və idmanla məşğul olan şəxslərdə əzələlərin güclü inkişafını misal göstərmək olar.

**Hipoplaziya** – (yunanca *hypo*- “az”; *plasis* – “qəlibləmək, formalaşmaq”) aplaziyanın nisbətən yüngül formasıdır. Bu zaman anadangəlmə olaraq hüceyrəvi elementlərin saylarını nisbətən azaldıran faktorlar nəzərəcarpacaq dərəcədə azalması nəticəsində toxuma və orqanların tam inkişaf etməməsi və ya inkişaf pozğunluğu aşkar edilir.

Hipoplaziya əlamətlərinə demək olar ki, orqanizmin təşkilində iştirak edən bütün toxuma növlərində və orqanlarda rast gəlinir. Məs.: diş emalının, süd vəzişinin, yumurtalıqların, xayaların, timusun, beyinciyin, görmə sinirinin, oma sümüyünün, barmaqların və s. hipoplaziyaları. Bu hipoplaziyaların hər

biri anadangəlmə inkişaf pozğunluqları ilə müşahidə olunan sindromların bir əlaməti kimi təsvir olunurlar.

**Hipotrofiya** – (yunanca *hypo-* “az”, *trephein* - “qidalanma”) bədən çəkisinin azalması və proporsional inkişafını pozulması ilə nəticələnən xroniki qidalanma pozğunluğu olmaqla 2 qrupa bölünür: anadangəlmə və qazanılmış. Anadangəlmə hipotrofiyaların inkişafına səbəb olan faktorlar içərisində əsasən ananın xəstə olmasının, döldə oksigen azlığının (hipoksiyanın) və müxtəlif genetik mutasiyaların əsas rol oynadıqları qeyd olunur. Qazanılmış hipotrofiyalar ana südünün az olması, süni qidalanma rejiminin pozulması, mədə-bağırsaq sistemində olan inkişaf pozğunluqları və xroniki iltihabi proseslər, mərkəzi sinir sistemi xəstəlikləri, irsi olaraq maddələr mübadiləsinin pozulması və s. səbəblər nəticəsində meydana çıxırlar.

**İnvolyusiya** – (latınca, *involutio* - “kicilmək, yığılmaq”) orqanların təşkilində iştirak edən hüceyrələrin ölçülərinin kiçilməsini və ya ilkin ölçülərinə qayıtmasını göstərmək üçün işlədilir. Məs.: doğuşdan sonra uşaqlığın, süd mərhələsindən sonra süd vəzilərinin, cinsi yetişmə dövründən başlayaraq timusun ölçülərinin kiçilməsi.

**Metaplaziya** – (yunanca *metaplasia* – “formanın dəyişməsi”) müəyyən toxumanın tərkibinə daxil olan yetkin hüceyrə tipinin həmin toxuma üçün xas olmayan digər hüceyrə tipinə çevrilməsinə göstərmək üçün işlədilir. Metaplaziya zamanı qeyri-adekvat qıcıqların təsirinə davam gətirə bilməyən hüceyrə tipləri həmin təsirlər ətrafında hüceyrələrlə əvəz olunurlar. Məs.: siqaret çəkən insanlarda tənəffüs yollarını örtən təkqatlı kəpikli epitelin yastı epitellə, turşuluğu yüksək olan mədə şirəsinin təsirindən yemək borusunun ağı 1/3 hissəsində çoxqatlı yastı epitelin təkqatlı silindirik epitelə əvəz olunması. Qeyd etmək lazımdır ki, metaplaziyaya səbəb olan təsirlər aradan qaldırılırsa hüceyrələr özlərinin ilkin normal vəziyyətinə qayıda bilirlər. Əksinə, patogen təsirlər davamlı olduqda isə metaplaziyaya uğramış nahiyyələrdə bədxassəli şişlər inkişaf edə bilər.

## TOXUMALAR HAQQINDA TƏLİM. ÜMUMİ MƏLUMAT

Mürəkkəb orqanizmlərdə hüceyrə və qeyri-hüceyrəvi toxuma strukturları toxuma adlanan xüsusi sistemlərin tərkibinə daxildir. Toxumalar bütün orqanların quruluş əsasını təşkil edir. Toxuma tarixi inkişaf prosesində meydana çıxmış eyni quruluş planına, vəzifəyə və mənsəyə malikdir. Hər bir toxuma müəyyən funksiyanın icrası üçün ixtisaslaşmışdır, belə ki, canlı orqanizmdə müəyyən funksiyanın icra olunması ayrı-ayrı hüceyrələrdən deyil, ümumi quruluşa malik və vəhdət təşkil edən xüsusi sistemlərdən – toxumalardan asılıdır. Deməli, toxuma orqanizmin integrativ sistemidir, onun vəhdətini təmin edir.

Toxumalar canlılar aləmində filogenetik inkişafın müəyyən mərhələsində meydana çıxmış, tədricən diferensiasiya edərək təkmilləşmiş və tam orqanizmlərdə müəyyən funksiyaların icra olunmasına uyğunlaşmışdır. Orqanizmlərin tarixi inkişafının divergent (getdikcə fərqlənən) istiqamətdə getməsi nəticəsində çox miqdarda yeni heyvan növlərinin, cinslərinin, ailələrinin və s. meydana çıxmasını nəzərə alsaq, toxumalar bu külli miqdar müxtəlif heyvanların orqanizmində hər hansı bir vəzifənin icrası üçün öz quruluş planlarını müəyyən qədər saxlaya bilmiş və nəticədə növlərinin miqdarı məhdud olmuşdur. Beləliklə, toxuma təkamülünə tam orqanizmlərin filogenezinin xüsusi təzahürüdür. Diferensiasiya dedikdə embriogenezdə toxumaların inkişafı zamanı ilk, eynicinsli quruluşa malik hüceyrələrin ixtisaslaşması ilə əlaqədar olaraq onlarda progressiv mübadilə və struktur dəyişikliklərinin baş verməsi düşünülür. Mübadilə prosesindəki dəyişikliklərlə əlaqədar olaraq, morfoloji strukturların kimyəvi tərkibi də dəyişir. Diferensiasiya dörd əsas dövrü: ootipik, blastomer, rüşeym və toxuma diferensiasiyası ayırılır.

**Ootipik diferensiasiya** orqanizmin inkişafında ən ilk mərhələdir. Gələcək rüşeym mayasının maddəsi döllənmiş yumurta-hüceyrə sitoplazmasının müəyyən nahiyyəsinə yerləşir. Belə nahiyyələr prezumptiv, yəni ehtimali və ya müvəqqəti nahiyyələrdir. Məs.: amfibiyanın gələcək xorda-mezodermasının maddəsi boz orağın sitoplazmasında yerləşir.

**Blastomer diferensiasiyası** blastomerlərin tədricən spesifik xüsusiyyətlər əldə etməsidir. Döllənmiş yumurta-hüceyrənin bölünməsi nəticəsində meydana çıxan blastomerlər gələcək toxumaların mayasını təşkil edir. Ayrı-ayrı nahiyyələrin blastomerləri arasında fərqə, artıq blastula mərhələsində təsadüf olunur.

**Rüşeym, yaxud maya diferensiasiyası** zamanı rüşeym və ya əqəl ərinin eynicinsli hüceyrə materialının ayrı-ayrı nahiyyələrində, gələcək orqanlarının inkişafı ilə əlaqədar olaraq, struktur

dəyişikliklər baş verir. Məs.: ektodermanın arxa səthində sinir borusunun əmələ gəlməsi, və ya mezodermanın dorzal hissəsinin seqmentlərə bölünməsi və s.

**Toxuma diferensiasiyası** rüşeymin inkişafı zamanı ilk toxuma mayalarından xüsusi toxumaların əmələ gəlməsi, və ya ilk toxuma mayasının definitiv toxumaya çevrilməsi prosesinə deyilir. Bu zaman toxuma mayasının hüceyrəvi və qeyri-hüceyrəvi törəmələri müxtəlif istiqamətlərdə ixtisaslaşaraq hər bir toxuma üçün səciyyəvi olan struktur elementlərinə diferensiasiya edir və habelə müvafiq fizioloji və kimyəvi xüsusiyyətlər kəsb edir. Toxuma diferensiasiyasının əsasında kimyəvi diferensiasiya durur ki, bu da inkişafda olan toxumada maddə ər mübadiləsi prosesindəki müxtəliflikdən asılıdır. Bunun nəticəsində həm morfoloji, həm də fizioloji dəyişikliklər baş verir. Diferensiasiya prosesi getdikcə toxuma determinasiya edir, yəni spesifiklik əldə edir. Belə toxuma adətən başqa toxumaya çevrilə bilmir.

**Toxuma determinasiyası** (latınca *determinare* – “müəyyənləşdirmə”) rüşeymin toxuma strukturalarının yalnız müəyyən istiqamətdə inkişaf etmək xüsusiyyətidir. Nəticədə toxuma quruluşlarının spesifikliyi meydana çıxır. Determinasiya irsi və xarici mühit amillərinin qarşılıqlı təsiri əsasında baş verir. Lakin bununla yanaşı xarici və daxili amillərin təsiri altında (məs.: eksperimental şəraitdə) rüşeymin yeni xüsusiyyətlər əldə etməsi də mümkündür.

**İnteqrasiya** (latınca *integer* – “tam”, *integratio* – “bərpa”) orqanizmin bütün hissələrinin birləşərək onun tamlığını təmin etməsinə deyilir. Tarixi inkişaf prosesində toxumaların meydana çıxması mürəkkəb orqanizmlərin inteqrasiyasını daha da möhkəmləndirir. Sinir toxumasının meydana çıxması orqanizmin yüksək inteqrasiyasına imkan yaratmışdır. Tam orqanizm inteqrasiyası əsasında onun strukturlarının inteqrasiyası baş verir: məs.: hüceyrələrin inteqrasiyası, yəni onların tam bir sistemdə birləşməsi, aralarında qarşılıqlı rabitənin yaranması. Belə xüsusiyyətlər tam orqanizmin vəhdətinə müvafiq olaraq inkişaf prosesində meydana çıxır.

Beləliklə, toxumalar istər filogenetik inkişaf prosesində və istərsə də embriogenez prosesində müəyyənləşmiş və tam orqanizmə uyğunlaşmışdır. Bütün bu proseslər tam orqanizmin onu əhatə edən ətraf mühitlə qarşılıqlı rabitəsi şəraitində baş vermişdir. Deməli, toxumaların inkişafı (histogenezi) prosesi orqanizmlərin tarixi (təkamülü) inkişafı ilə əlaqədardır.

Deyənlərə yekun vuraraq toxumaya belə tərif vermək olar: toxuma tarixi inkişaf prosesində (filogenetik olaraq) meydana çıxmış ümumi quruluşa malik hüceyrəvi və qeyri-hüceyrəvi strukturlardan ibarət sistem olub, müəyyən funksiyaları icra etmək üçün ixtisaslaşmışdır.

## TOXUMALARIN TƏSNİFATI

Orqanizmin əsas funksiyalarına müvafiq olaraq, habelə quruluş və inkişaf xüsusiyyətlərinə görə aşağıdakı toxuma tipləri ayırılmalıdır: epitel toxumaları, qan və limfa, birləşdirici toxumalar, əzələ toxumaları və sinir toxuması.

**Epitel toxumasında** hüceyrələr bir-birinə sıx yerləşərək laylar təşkil edir. Epitel toxuması orqanizmlə xarici mühit arasında mübadilə prosesində iştirak edir. O habelə, mühafizə, sorulma, sekresiya və ekskresiya vəzifələrini yerinə yetirir. Epitel toxuması hər üç rüşeym vərəqələrindən (entoderma, mezoderma və ektodermadan) inkişaf edir.

**Qan və limfa.** Birləşdirici toxumaların bütün növləri sayə əzələ toxuması kimi mezenximdən inkişaf edir. Bunu və bir sıra ümumi morfoloji və fizioloji xüsusiyyətləri nəzərə alaraq qan, limfa və bütün birləşdirici toxumaları bəzən mezenxim toxumaları da adlandırırlar. Qan və limfa maye toxumalarıdır, belə ki, onların hüceyrəarası maddəsi maye şəklində olub, içərisində hüceyrə elementləri üzür. Qan və limfa orqanizmin normal tənzim fəaliyyətinin əsasını təşkil edir. Bu toxumalar başlıca olaraq trofik funksiya daşıyır, qida maddələrini və oksigeni bütün orqanlara aparır.

**Birləşdirici toxumalar** hüceyrəarası maddənin güclü inkişaf etməsi ilə xarakterizə olunur. Buraya əsil birləşdirici toxumalar, qığırdaq və sümük toxumaları aiddir. Bunlar trofik, plastik, mühafizə və istinad vəzifələrini yerinə yetirir. Bəzən qan, limfa və birləşdirici toxumaları mezenxim toxumaları adlandırmaqla yanaşı, onlara daşdıqları vəzifələrə görə **istinad – trofik toxumalar** da deyilir.

**Əzələ toxumaları** yığılmaq qabiliyyətinə malik olub iki növdür: sayə və enin əzələli əzələ toxumaları. Sayə əzələ toxuması işəkili hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur, yığılmaları qeyri-iradidir. Eninəzələli əzələ toxuması simplast xarakterli əzələ liflərindən əmələ gəlmiş, yığılması (ürək

əzələsində ən başqa) iradidir. Səya əzələlər mezenximdən, eninəzolaqlı əzələlər isə mezodermadan inkişaf etmişdir.

**Sinir toxuması** oyanmaq və oyanmanın nəql etmək qabiliyyətinə malikdir; bunların əsas morfo-funksional elementləri sinir hüceyrələri (neyronlar), habelə onlarla sıx surətdə bağlı qliya (neyroqliya) adlanan ara maddədir. Qliya trofik, mexaniki və mühafizə vəzifələrini yerinə yetirir. Sinir toxuması ektodermadan inkişaf edir.

## TAM ORQANİZMDƏ TOXUMALARIN QARŞILIQLI RABİTƏSİ

Adətən orqanizmi təşkil edən orqanların tərkibində bir deyil, bir neçə növ toxuma olur, məs.: ağciyərlər, bağırsaqlar, böyrəklər və s. tərkibində epitel, birləşdirici, əzələ və sinir toxumaları vardır. Hər bir orqanın fəaliyyəti neyrohumoral təsirlərlə yanaşı onların təşkilində iştirak edən toxumaların qarşılıqlı əlaqələri vasitəsi ilə tənzim olunur.

Ayrı-ayrı orqanların tərkibinə müxtəlif toxuma növlərinin daxil olmasına baxmayaraq, adətən, bu toxumalardan biri üstünlük təşkil edir və həmin orqanların həm morfoloji, həm də fizioloji mahiyyətini, yəni spesifikliyini müəyyənləşdirir. Orqanın spesifikliyini xarakterizə edən toxuma onun parenximasını əmələ gətirir. Digər toxumalar həmin orqanın spesifikliyinə uyğunlaşaraq yardımçı fəaliyyət daşıyır. Bunlarla yanaşı hər bir orqanda onun parenximası üçün istinad vəzifəsi görən birləşdirici toxuma həmin orqanın stromasını təşkil edir.

## TOXUMALARIN REGENERASIYASI

**Regenerasiya** (latınca *regeneratio* – “dirçəlmə, yenidən əmələ gəlmə”) bu və ya digər səbəbdən aradan çıxmış toxuma quruluşlarının bərpa olunması prosesinə deyilir. Fizioloji və reperativ regenerasiya ayırılmalıdır. Orqanizmin bütün ömrü boyu toxumalarda hüceyrəvi elementlər köhnəlik aradan çıxdıqda (fizioloji degenerasiya) yeniləri ilə əvəz olunur ki, buna da **fizioloji regenerasiya** deyilir. Ayrı-ayrı toxumalarda bu proses eyni deyildir. Məs.: məhv olmuş qan hüceyrələrinin yeniləri ilə əvəz olunması və ya dərinin çoxqatlı epitelinin (epidermisin), habelə bağırsaqlar epitelinin və s. yeniləşməsi prosesi müxtəlifdir.

Tərkibində az diferensiasiya etmiş hüceyrələr olan toxumaların fizioloji regenerasiya qabiliyyəti yüksək olur. Belə hüceyrələr A.A.Zavarzin kambial hüceyrələr adlandırılır (latınca *cambium* – “əvəz və mübadilə”). Bu hüceyrələr mitozla bölünüb artaraq diferensiasiyaya uğrayır və ixtisaslaşmış hüceyrələrə çevrilə bilər. Epitel və birləşdirici toxumalar kambial hüceyrələrə malik olduğundan onlarda regenerasiya prosesi güclü olur. Əksinə eninəzolaqlı əzələ və sinir toxumasında kambial hüceyrələr adətən olmur, onlar yüksək diferensiasiya etmiş toxumalar hesab edilir, ona görə fizioloji regenerasiya prosesini zahirən müəyyən etmək olmur.

Zədələnmiş toxuma hissəsinin bərpa olunması prosesinə isə **reparativ regenerasiya** deyilir. Belə regenerasiya qabiliyyəti bütün toxumalara xasdır. Lakin burada da epitel, birləşdirici və səya əzələ toxuması regenerasiyanın sürəti və keyfiyyəti cəhətdən digər toxumalardan öz üstünlüyü ilə fərqlənir. Yüksək inkişaf etmiş onurğalılarda eninəzolaqlı əzələ toxuması yalnız xüsusi şəraitdə regenerasiya etmək qabiliyyətinə malikdir; sinir toxumasında isə sinir lifləri öz tamlıqlarını bərpa edə bilər. Neyron bütövlükdə zədələndikdə isə yenidən bərpa olmur.

## EPİTEL TOXUMASI (*TEXTUS EPİTHELİALİS*)

Epitel toxuması və ya epitel, əsas toxuma növlərindən biridir. Bu toxuma orqanizmin daxili və xarici mühiti arasında hədd təşkil etdiyindən **hüddüdi toxuma** da adlanır. Belə ki, epitel toxuması orqanizmin xarici səthini, seroz boşluqların, habelə bütün boşluqlu orqanların daxili səthini örtür. Epitelin bu növü çox vaxt **örtük epiteli** də adlanır. Bunlardan əlavə epitel toxuması vəzilərin quruluş əsasını təşkil edir. Həmin epitelə isə **vəzi epiteli** də deyilir.

Epitel toxuması epitel hüceyrələrindən təşkil olunmuş və aşağıdakı morfoloji xüsusiyyətləri ilə digər toxumalardan fərqlənir: 1) epitel hüceyrələri bir-birinə çox sıx yerləşərək lay əmələ gətirir; 2) epitel hüceyrələri əsas zar və ya bazal zar üzərində yerləşir; 3) epitel hüceyrələri polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malikdir, belə ki, bu hüceyrələrin əsas zara təmas edən proksimal (bazal) hissəsi onun digər distal (apikal) hissəsindən quruluşca fərqlənir; buna görə də onların əmələ gətirdiyi laylar da polyarlıq

qabiliyyətinə malik olur; 4) epitel toxumasında qan damarlar ı yoxdur və qidalanması əsas zərin altındakı kövsək birləşdirici toxuma hesabına olur; 5) epitel toxuması daima mexaniki və kimyəvi təsirlərə məruz qaldığından yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir.

Epitel vasitəsi ilə orqanizmlə mühit arasında mübadilə prosesləri gedir. Bu toxuma mühafizə, sorulma, sekresiya və ekskresiya vəzifələrini də görür. Mühafizə və sorulma vəzifələrini örtük epiteli, sekresiya vəzifəsini isə vəzi epiteli icra edir.

Mə nşə cəhətdən ektodermal, entodermal və mezodermal epitel, morfo-funksional cəhətdən isə dəri, bağırsağ və böyrək epiteli, selomik və endodermal epitel ayırd edilir. Epitelin qeyd olunan hər növü özünəməxsus quruluş xüsusiyyətinə malik olur. Belə ki, o daşdığı spesifik funksiyaya uyğunlaşmışdır. Məsələn, dəri epiteli mühafizə vəzifəsi daşdığından çoxqatlı quruluşa malikdir, əksinə sorulma prosesinə uyğunlaşan bağırsağ epiteli birqatlıdır. Epitel toxumasının müasir təsnifatı başlıca olaraq onun quruluş xüsusiyyətlərinə əsaslanır. Bu cəhətdən birqatlı və çoxqatlı epitel, habelə sonuncunun bir növü olan keçid epiteli ayırd edilir. Birqatlı və çoxqatlı epitel bir-birindən ayıran başlıca xüsusiyyət onların hüceyrələrinin əsas zər topoqrafik münasibətidir. Əgər epitelin bütün hüceyrələri əsas zərə təmas edərsə, ona **birqatlı epitel** deyilir [1, s. 87, şəkl. 11.1]. Çoxqatlı epiteldə hüceyrələrin yalnız bir aşağı qatı bilavasitə əsas zər üzərində yerləşir. Qalan hüceyrə qatları əsas zərdən altındakı qatın hüceyrələri vasitəsi ilə ayrılır. Bundan əlavə, epitel toxuması hüceyrələrinin formalarına görə də müxtəlif qruplara bölünür. Epitel hüceyrələri başlıca olaraq yastı, kubabənzər və silindrik formada ola bilər. Sonunculara bəzən prizmatik hüceyrələr də deyilir. Birqatlı epiteldə hüceyrələrin forması çox vaxt eyni olur, məsələn, birqatlı yastı epiteldə bütün hüceyrələr yastı olur, birqatlı silindrik epiteldə isə hüceyrələrin hamısı silindrik şəkildə olur. Lakin birqatlı epiteldə hüceyrələr müxtəlif formada da ola bilər. Belə halda onların nüvələri eyni səviyyədə yerləşmir və nəticədə nüvələr bir neçə sıra əmələ gətirir. Bu növ epitelin bütün hüceyrələri əsas zərə təmas etmədiyindən birqatlı adlansa da, nüvələrin əmələ gətirdiyi sıralara görə çoxsıralı adlanır. Buna görə birqatlı epitel birsıralı və çoxsıralı qruplara bölünür. Birqatlı birsıralı epiteldə bütün hüceyrələr eyni formada və nüvələri eyni səviyyədə olduğundan onlar **izomorf epitel** də adlanır (yunanca *isos* – “eyni”). Birqatlı çoxsıralı epitelə isə **anizomorf epitel** də deyilir (burada *an* - inkar mənasındadır). Çoxqatlı epiteldə isə hüceyrələr eyni formada olmur, adətən aşağı qatın hüceyrələri silindrik və ya kubabənzər formada olur, yuxarı qatlara doğru hüceyrələrin hündürlüyü azalır və səthi qat hüceyrələri çox vaxt yastı olur. Belə halda çoxqatlı epitel formaca təsnif olunarkən səthi qatın hüceyrələri əsas götürülür. Məs.: çoxqatlı epitelin səthi qatı yastı hüceyrələrdən təşkil olunduğundan ona **çoxqatlı yastı epitel** deyilir. Bədənin müxtəlif yerlərində çoxqatlı epitelin səthi qat hüceyrələri keyfiyyətcə bir-birindən fərqlənir. Bəzi yerlərdə həmin qatın hüceyrələri buynuzlaşmaya uğrayır, hüceyrə şəklini itirərək yastı pulcuqlara çevrilir. Belə epitelə **çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel** deyilir. Səthi qatın hüceyrələri buynuzlaşmaya uğramayan epitelə isə **çoxqatlı buynuzlaşmayan epitel** deyilir. Özünün quruluş xüsusiyyətinə görə digər çoxqatlı epiteldən fərqlənən, müxtəlif şəraitdə öz zahiri görünüşünü dəyişərək, gah yastılaşıb, gah da hündürləşən çoxqatlı epitelin digər forması **keçid epiteli** adlanır. Keçid epiteli öz həcmi dəyişən orqanlarda (məs.: sidiklikdə) təsadüf olunur, çünki belə orqanın divarı onun üzərinə düşən təzyiqdən asılı olaraq müxtəlif dərinlikdə dartılır, nəticədə epitel qatın forması dəyişir. Formasından asılı olmayaraq epitel toxumasının əsas struktur elementi onun hüceyrələridir. Bu toxumada hüceyrələrin arasında demək olar ki, ara maddə olmur. Bunu nəzərə alaraq epitel toxumasının təsvirinə onun hüceyrələrini öyrənməklə başlayırıq.

### EPİTEL HÜCEYRƏLƏRİ (*EPİTHELİOCYTI*)

Epitel hüceyrələri hər bir adi hüceyrə kimi sitoplazmadan və nüvədən ibarətdir. Bu hüceyrələrdə adətən bir nüvə olur, lakin epitel toxumasının bəzi növlərində (məs.: seroz qişaları örtən epiteldə, qaraciyərdə və s.) iki və daha artıq nüvəyə malik hüceyrələrə təsadüf olunur. Nüvənin forması müxtəlif olur: girdə, oval, diskşəkilli və s. Çox vaxt bu formalar hüceyrənin öz formasından asılı olur. Belə ki, girdə nüvələrə kubabənzər, oval formalı nüvələrə silindrik və diskşəkilli nüvələrə isə yastı epitel hüceyrələrində təsadüf olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, nüvənin böyük ölçüsü, bir qayda olaraq, hüceyrənin öz böyük ölçüsünə müvafiq gəlir. Məs.: silindrik hüceyrələrdə oval nüvələr hüceyrənin boyu istiqamətində yerləşir. Nüvələr yerləşmələrinə görə fərqlənir. Kubabənzər hüceyrələrdə onlar

sitoplazmanın ortasında, silindrik hüceyrələrdə isə onun əsasına yaxın yerləşir. Nüvənin vəziyyəti hüceyrənin fizioloji halından asılı olaraq dəyişə bilər (məs.: sekretor hüceyrələrdə).

Sitoplazmada orqanellər yaxşı nəzərə çarpır, lakin epitelin müxtəlif növlərində, onların daşdığı vəzifədən asılı olaraq, ayrı-ayrı orqanellərin inkişaf dərəcəsi eyni olmur; məs.: zülal ifraz edən vəziyyətində dənəli endoplazmatik şəbəkə daha zəngindir, sekretor fəaliyyətə malik digər hüceyrələrdə Holci kompleksi güclü inkişaf edir [1, s. 47, şəkl. 6.9]. Mitoxondrilərin miqdarı epitel hüceyrələrində adətən çox olur, onlar işıq mikroskopunda qısa sapa, və ya çöpə bənzər əyir. Hüceyrə mərkəzi çox vaxt diplosom (iki sentriollu) şəklində olur və nüvənin üstündə yerləşir. Bəzi birtəpəl epitelin silindrik hüceyrələrində sentrasom hüceyrənin sərbəst ucuna yaxın yerləşir, çünki o, bir sıra xüsusi strukturların (kirpiklərin, qamçıların və s.) əmələ gəlməsində iştirak edir. Lizosom epitel hüceyrələrinin bəzi növlərində (məs.: qaraciyər hüceyrələrində) təsadüf olunur.

Epitel hüceyrələrinin sitoplazmasında ümumi orqanellərdən əlavə xüsusi orqanellərə də rast gəlmək olur. Bunlara sitoplazmada olan tonofibrillər, hüceyrənin azad səthindəki kirpiklər, qamçıları submikroskopik xovlar, sorucu və fırçalı haşiyə aiddir. Tonofibrillər fibrilyar zülal molekullarından təşkil olunub, incə saplar şəklində bəzi epitel hüceyrələrində (məs.: epidermisdə) olur [1, s. 249, şəkl. 20.11]. Tonofibrillərin istinad vəzifə daşdığı ehtimal olunur.

Kirpiklər adətən ehtizazlı epitel hüceyrələrinin azad səthində olur və mayenin hərəkətinə səbəb olur. Belə epitelə tənəffüs sisteminin havadaşdırıcı yollarını örtən selikli qişada, habelə uşaqlıq borusunda və s. təsadüf olunur. Ehtizazlı epitelin kirpikli hüceyrələri maye ilə birlikdə toz hissəciklərini, hüceyrəni və s. hərəkətə gətirirlər. Kirpiklərin incə quruluşu haqqında "Sitologiya" dərsliyinin orqanellər şöbəsində ətraflı məlumat verilmişdir [2, s. 103-107].

Qamçılar da quruluşca kirpiklərə bənzəyir və insanda yalnız kişi cinsi hüceyrəsində olur [2, s. 106, şəkl. 32].

Submikroskopik xovlar, və ya mikrokovcuqlar (*microvilli*) sapşəkilli incə sitoplazmatik çıxıntılar olub, bəzi epitel hüceyrələrinin azad səthini örtür. Uzunluğu təxminən 1-1,5 mikron, eni isə 0,05-0,1 mikrona bərabərdir. Mikrokovcuqlar hüceyrənin fəal səthini genişləndirir. Bu kovcuqların miqdarı bəzən bir epitel hüceyrəsində 3000-ə qədərdir. Xaricdən üzəri sitolemma ilə örtülmüş, daxildə hialoplazma olur. Mikrokovcuqlarda mürəkkəb birləşmələri parçalayan fermentlərə (fosfotaza, lipaza və s.) rast gəlinir. Mikrokovcuqlar elektron mikroskopu ilə müayinə edilir [1, s. 402, şəkl. 25.43].

Fırçalı haşiyə sorucu haşiyə kimi güclü sorulma prosesində iştirak edən epitel hüceyrələrinin azad səthini örtür. Elektron mikroskopu onların da küllü miqdar mikrokovcuqlardan təşkil olunduğunu müəyyən etmişdir. Sorucu haşiyə mikrokovcuqlarından fərqli olaraq, buradakı mikrokovcuqlar daha uzun olur (3 mikrona qədər). Fırçalı haşiyə böyrəkdə nefronun proksimal şöbəsində (birinci dərəcəli qıvrım borucuqlarda) və öd kisəsinin selikli qişasını örtən epitelə təsadüf olunur. Epitel hüceyrələrinin sitoplazmasında çox vaxt müxtəlif növ əlavələrə (trofik, sekretor, pigment və s.) rast gəlmək olur.

Epitel hüceyrələrinin üzərindəki sitolemma onun ayrı-ayrı növlərində eyni deyildir, belə ki, sorulma proseslərində iştirak edən hüceyrələrdə sitolemma sitoplazmaya doğru büküşlər əmələ gətirir. Sitolemma habelə mikrokovcuqları örtür.

Epitel hüceyrələri polyarlıq (qütblük) xüsusiyyətinə malikdir, onlarda əsas zara təmas edən proksimal və ya əsas (bazal) hissə, epitelin azad səthinə baxan apikal (zirvə) və ya distal hissə ayrılır. Proksimal hissə distal hissədən istər quruluş və istərsə də vəzifəcə fərqlənir. Nüvə və dənəli tor, adətən proksimal şöbədə, digər orqanellər və əlavələr isə distal şöbədə yerləşir. Epitel hüceyrələrinin qütblərinin bir-birindən fərqlənməsi sinin əsas səbəbi onların müxtəlif şəraitdə olmalarıdır. Hüceyrənin distal şöbəsi, adətən daha mürəkkəb quruluşla malik olur.

Qeyd olunduğu kimi, epitel hüceyrələri əsas (bazal) zar üzərində yerləşir və sonuncu hüceyrələr üçün istinad vəzifəsini görür. Əsas zar epitel toxumasını onun altında yerləşən kövşək birləşdirici toxumadan ayırır, lakin mübadilə prosesində fəal iştirak edərək qida maddələrini kövşək birləşdirici toxumanın qan damarlarından epitel toxumasına ötürür. Bu zar eyni zamanda epitel hüceyrələrinin mübadilədən sonrakı məhsullarını əks istiqamətdə kövşək birləşdirici toxumaya ötürür. Əsas zar, habelə epitel hüceyrələrinin kövşək birləşdirici toxumaya doğru artmasına mane olur və beləliklə, bəzi vəzifəsini görür. Əsas zar incə fibrillərdən və amorf maddədən təşkil olunmuşdur. Bu fibrillər birləşdirici



toxumanın retikulyar liflərinə bənzəyir. Əsas zərin amorf maddə sində çoxlu qlikozaminoqlikanlar olur. Bu zərin əmələ gəlməsində həm epitel, həm də birləşdirici toxama iştirak edir.

Epitel toxumasında ara maddə olmadığından hüceyrələr bir-birinə çox yaxın olur, lakin bütün hallarda hüceyrələr arasında çox incə, işıq mikroskopunun seçə bilmədiyi yarıqlar olur. Onların eni 15-20 nm-ə çatır. Həmin yarıqlarda hüceyrəarası maye cərəyan edir. Bununla bərabər epitel hüceyrələri arasında möhkəm rabitə mövcuddur. Epitel hüceyrələri bir-biri ilə müxtəlif üsullarla birləşir, burada əsas rolu **desmosom** (yunanca *desmos* – “rabitə, birləşmə” və *soma* – “cisimcik”) görür. Desmosom hüceyrələri bir-biri ilə birləşdirən sitoplazmatik çıxıntılar arasında olan sıx dənələrdir. Desmosomlar bir-birinə təmas edən sitoplazmatik zərlərin xüsusi strukturları olub, hüceyrələri bir-birinə rəbt edir. Bunların tərkibində fosfolipidlərin və neytral mukopolisaxaridlərin olduğu ehtimal olunur. Bəzi nahiyələrdə epitel hüceyrələri (məs.: epidermisin tikanlı hüceyrələri) arasında rabitə daha möhkəm olur, belə ki, həmin nahiyələrdə desmosomlara tonofibrillər bağlanır.

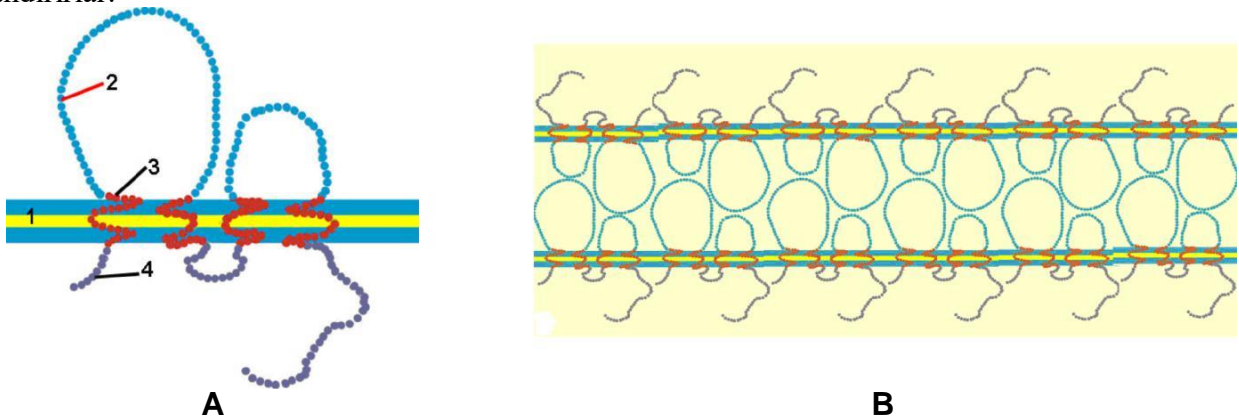
Epitel hüceyrələrinin ikinci rabitə üsulu invaginasiya yolu ilə olur, yəni qonşu hüceyrələrdən birinin çıxıntısı o birinin müvafiq girintisinə daxil olur. Belə halda hüceyrələr arasında "qıfıla" bənzər rabitə yaranır.

## HÜCEYRƏARASI ƏLAQƏLƏR

Epitel hüceyrələrinin bir-birinə baxan, bayır səthlərində təsadüf edilən ixtisaslaşmış struktur elementlər əsasən hüceyrəarası əlaqələrin tərkibinə daxil edirlər. Üç növ hüceyrəarası əlaqə olduğu qeyd olunur: sıx (qapayıcı), bağlayıcı (yapışdırıcı, adheziv) və kanaləmələgətirici (birləşdirici, kommunikasiya). Sadəliklə əlaqə formalarının hamısı onlara məxsus olan xüsusi zülallarla iştirakı ilə formalaşır. Hüceyrəarası əlaqələr haqqında ətraflı məlumatlar nazik bağırsaqların selikli qişasının tədqiqatı silindirik bənzər epitelinin nümunəsində verilməkdir.

Elektron mikroskopik olaraq sıx əlaqələr səviyyəsində qonşu hüceyrələr arasında plazmolemmaların xarici qatları, ancaq öpüşmə nöqtələri (*kissing points*) adlandırılan yerlərdə, xüsusi zülalların vasitəsi ilə bir-birləri ilə fasiləsiz olaraq tam bitişirlər.

Nəzərə alınmalıdır ki, sıx əlaqələrin formalaşmasında iştirak edən zülal molekullarının yan-yanı düzülərək əmələ gətirdikləri sıx əlaqə sapları hüceyrələrin bayır səthlərini hər tərəfdən əhatə edirlər. Ona görə də silindirik və kubabənzər hüceyrələrin zirvəsi yaxınlığında, yastı hüceyrələrdə (məs. endotel və perinevral hüceyrələrdə) isə onların bayır səthlərini bütövlükdə hər tərəfdən əhatə edən zolaqşəkilli (kəmərsəkilli) hüceyrəarası əlaqə formalaşır. Ona görə də onları **qapayıcı zona** (*zonula occludens* - ZO) adlandırırlar.



**Şəkil 1.** Sıx əlaqə zülallarının hissələrinin (A) və iki qonşu hüceyrələrin plazmolemmalarını bir-birinə birləşdirən zəncirbəndin (B) sxematik şəkilləri.

Bu əlaqələrin formalaşmasında iştirak edən zülalların hamısının amin və korboksil sonluqları sitoplazmada yerləşmək (şək.1A 4) şərti ilə hüceyrəyə daxil (şək.1A 3) və 2 ədəd hüceyrəarası sahədə yerləşən ilgək şəkilli hissələri (şək.1A 2) vardır. Sonuncular bir-biri ilə zəncirbənd kimi (ing. *fermuar*, rusca – *застежка, молния*) birləşirlər (şək.1B). Bu zaman qonşu hüceyrələrin plazmolemmalarının xarici qatları zülal molekullarının yerləşdiyi yerlərdə, yuxarıda qeyd olunduğu kimi, fasiləsiz olaraq bir-biri ilə bitişirlər.

Six əlaqələrin təşkilində iştirak edən inteqral zülallardan JAM -dən başqa, yerdə qalanların hamısı okkuludin (1993) və klaudin (1998) məşhur yapon alimi Tsukita Shoichironun rəhbərlik etdiyi Kioto universitetinin əməkdaşları tərəfindən kəşf edilmişdir. Bisellular əlaqələrdə sıx əlaqə lifləri klaudin və okkuludin zülallarının qarşılıqlı əlaqələri sayəsində formalaşırlar. Klaudin zülalının yaratdığı özül (əsas) üzərində okkuludin zülalının molekulları polimerizasiyaya məruz qalaraq qonşu hüceyrələrin hər birinin yan səthlərində sıx əlaqə liflərini əmələ gətirirlər. Müəyyən edilmişdir ki, sıx əlaqə ərin formalaşmasında əsas məqam isə təsvir olunan sıx əlaqə lifləri “cütlüyünün” formalaşmasıdır. Bu zaman okkuludin və klaudin zülallarının hüceyrəarası sahədə yerləşən ilgəkləri zəncirbəndəbənzər şəkildə bir-biriləri ilə birləşərək sıx əlaqə lifləri cütlüklərini əmələ gətirirlər. Bir daha qeyd etmək lazımdır ki, təsvir olunan cütlüklər səviyyəsində hüceyrəyanı (*parasellular*) sahələr tam qapandıqlarına görə ekzotel və endotel hüceyrələri bioloji sədd funksiyasını yerinə yetirmə imkanı əldə edirlər.

**Adheziya** zolağının (kəmərinin) formalaşması zamanı qonşu hüceyrələr arasında 20 nm-dən artıq sahə qaldığından onlar bioloji sədd rolunu oynaya bilməyə r də qonşu hüceyrələrin sitoskletini təşkil edən strukturlar arasında molekulyar əlaqələr formalaşırlar. Bu əlaqələrə başlanğıc verən periferik hissələri hüceyrəarası sahələrdə yerləşən epitelial kadherin (E-kadherin) zülallarıdır. İnteqral qrup zülallara aid olan kadgerinlərin hüceyrəarası sahədə yerləşən hissələri  $Ca^{2+}$  ionlarının iştirakı ilə homofilik üsulla bir-biriləri ilə birləşirlər. E-kadherin zülalının sitoplazmada yerləşən hissələri katenin, vinkilin, -aktinin zülallarının vastəsi ilə sitoskeletonin tərkib hissəsi olan aktin filamentləri birləşirlər. Beləliklə, qonşu hüceyrələrin sitoskeletonlərini bir-biri ilə birləşdirən sıx molekulyar əlaqələr yaranır.

**Desmosomlar** (Yun.: *desmos* – birləşmə, rabitə və *soma* cisimcik) mövcud ədəbiyyatlarda adheziya ləkəsi (Lat.: *macula adhaerens*) və ya nöqtəvi desmosom (İng.: *spot desmosome*) kimi də təsvir olunurlar. Hüceyrələrin yan səthlərini bir-birinə daha sıx (məhkəm) birləşdirən, diametri 0,5 mkm olan, adheziv əlaqə formasıdır.

Desmosomlar da digər adheziv əlaqələr kimi inteqral qrup zülalların vasitəsi ilə formalaşırlar. Hüceyrəarası qalınlaşmanın tərkibində inteqral desmoqlerin və desmokollin qlipoproteinləri yerləşirlər. Onların hüceyrəxarici hissələri  $Ca^{2+}$  ionlarının iştirakı ilə homofilik üsulla bir-biriləri ilə birləşərək [1, s. 94, şəkl. 11.11] hüceyrəarası sıx xətti əmələ gətirirlər, sitoplazmaya baxan ucları isə desmosomal lövhəciklərin xarici zonasının təşkilində iştirak edən plakoqlöbulin və plakofillinlə birləşirlər. Sonuncular desmosomal lövhəciklərin daxili zonasının təşkilində iştirak edən desmoplakin zülalının vasitəsi ilə hüceyrələrin sitoskeletoninin tərkib hissəsi olan ara filamentlərlə molekulyar əlaqəyə girirlər. Beləliklə, desmosomlar vasitəsi ilə qonşu hüceyrələrin ara filamentləri bir-biriləri ilə molekulyar əlaqəyə girərək fasiləsiz tor əmələ gətirirlər. Qeyd etmək lazımdır ki, epitel hüceyrələrində ara filamentlər keratin, əzələ hüceyrələrində isə desmin zülallarından təşkil olunurlar.

**Kanal yaradıcı əlaqələr.** Qonşu hüceyrələrin sitoplazmalarını bilavasitə bir-biriləri ilə birləşdirən kommunikasiyaları **kanal yaradıcı əlaqələr** adlandırırlar. Bitki hüceyrələrində belə əlaqələrə plazmodesmaları, heyvan hüceyrələrində isə yarıqlı əlaqələri aid edirlər. Yarıqlı əlaqələr mövcud ədəbiyyatlarda müəlif adlarla – neksuslar, kommunikasiya ləkələri, qovuşmaz sinapslar, elektrik sinapsları və s. adlarla təsvir olunurlar. Buna baxmayaraq çox zaman **yarıqlı əlaqələr** (ing.: *gap junctions*; rus.: *целевые контакты*) termini istifadə olunur.

Yarıqlı əlaqələrin bilavasitə təşkilində molekulların çəkilişi 26 ilə 62 kDa arasında təbəddüd edən konneksin zülalları (ing.: *connexins* – *Cxs*) iştirak edirlər. Bu zülalların 6 monomeri diametri 2-4 nm olan (su ilə dolu – hidrofily) kanalın ətrafında dairəvi olaraq bir-biriləri ilə birləşərək yarımqanal rolunu oynayan konneksionları əmələ gətirirlər. Sonra qonşuluqda olan hüceyrənin plazmolemmaları daxilində yerləşən iki ədəd konneksionların hüceyrəarası hissələri birləşərək, 12 subvahid konneksin zülallarından təşkil olunmuş yarıqlı əlaqə kanalı kompleksini formalaşıdırırlar. Yarıqlı əlaqələri formalaşdıran zülallar orqanizmin təşkilində iştirak edən tam diferensiasiya etmiş, yetkin eninəzolaqlı əzələ liflərindən, eritrositlərdən və spermatozoidlərdən başqa digər hüceyrə tiplərinin hamısında ekspressiya olunurlar. Ona görə də toxumaların formalaşması zamanı eyni və ya müxtəlif tip hüceyrələrin funksional olaraq birliyinin təmin edilməsində yarıqlı əlaqələrin aparıcı rollardan birini oynadığı həmişə ön plana çəkilir.

Yarıqlı əlaqələrin çox hüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrələrin fəaliyyətində sinxronluq, diferensiasiya, böyümə və metabolik koordinasiya kimi fizioloji proseslərin tənzimində iştirak edirlər. Göstərilənlərin əsasında qeyri-üzvü ionların ( $Na^+$ ,  $K^+$ ,  $Ca^{2+}$ ,  $Cl^-$ ), ikincili vasitəçilərin [(s)AMF, sQMP, inozitol trifosfat

(IP<sub>3</sub>)] və molekulyar çəkilişi 1000 kDa-dan kiçik olan metabolitlərin (qlükoza, amin turşuları) yarıqlı əlaqələrlə diffuziya yolu ilə, qonşu hüceyrələrin birindən digərinin sitoplazmasına sərbəst daxil ola bilmələridir. Son zamanlar tam dəqiqləşdirilmişdir ki, yarıqlı əlaqələr sadəcə passiv keçirici kanal rolunu oynamırlar. Belə ki, hər hansı bir hüceyrənin sitoplazmasında pH aşağı düşdükdə, Ca<sup>2+</sup> ionlarının konsentrasiyası artdıqda, hüceyrələrin arasında gərginlik (voltage) fərqləri yarandıqda yarıqlı əlaqə kanalları qapalı vəziyyətə düşürlər.

## **EPİTEL TOXUMALARININ NÖVLƏRİ. BİRQATLI EPİTEL** **(EPITHELIUM UNİSTRİFİCATUM)**

Qeyd olunduğu kimi, birqatlı (təqatlı) epitel birsıralı və çoxsıralı olur. Birqatlı birsıralı epitel hüceyrələrinin formalarına görə birqatlı yastı, kubabənzər və silindrik (prizmatik) epitelə bölünür.

Birqatlı yastı epitelin tipik nümayəndəsi mezoteldir [1, s. 87, şəkl. 11.1].

Bu epitel seroz qişaların – plevranın, perikardın və peritonun azad səthlərini örtür və çox vaxt yastı epitel hüceyrələrindən təşkil olunur. Həmin hüceyrələr mezodermanın ventral hissəsindən inkişaf etdiyindən **mezotel** adlanır. Mezotel seroz qişaların səthini hamar və daima nəm saxlayır, bununla o, müvafiq orqanların rahat hərəkəti üçün yaxşı şərait yaradır və həmin orqanların ətraf törəmələrlə bitişməsinə imkan vermir. Bəzi nahiyələrdə, məsələn, qaraciyəri və dalağı örtən peritonda mezotel hüceyrələri formasını dəyişib kubabənzər şəkil ala bilər. Mezotelin digər yastı epitelərdən fərqi ondadır ki, o xarici mühitlə bilavasitə rəhbərliyi itirmişdir. Bunun nəticəsində mezotel hüceyrələri polyarlıq xüsusiyyətinə malik deyil.

Bütöv lövhəli preparatlarda mezotel hüceyrələri poliqonal (çoxbucaqlı) şəkildə olur, gümüşlənmiş preparatlarda bunların kənarları girintili-çıxıntılı olur. Mezotel hüceyrələri bir, iki və bəzən üçnövü şəkildə təsadüf olunur. Sonuncular amitozun və ya bitməmiş mitozun nəticəsidir.

Elektron mikroskopu ilə mezotelin azad səthində submikroskopik xovların olduğunu müəyyən edilmişdir. İltihab prosesinə uğradıqda mezotel hüceyrələri bəzən əsas zardan qopur və nəticədə həmin yerlərdə **stomata** adlanan dəliklər əmələ gəlir.

Birqatlı kubabənzər epitel qaraciyərin, mədəaltı vəzinin kiçik axacaqlarını, ağciyərdə kiçik bronxları, habelə böyrəkdə sidik kanalcıqlarını daxildən örtür. Bunlardan böyrək epiteli mənşəcə mezodermal, qalan orqanların epiteli isə entodermal epitelidir. Bu hüceyrələrin eni və hündürlüyü, adətən eyni ölçüdə olur və nüvə sitoplazmanın mərkəzində yerləşir. Bəzən kubabənzər epitelin sərbəst səthində (məs.: kiçik bronxlarda) ehtizazlı kirpiklərə təsadüf olunur.

Birqatlı silindrik və ya prizmatik epitel hüceyrələrinin hamısı bir formada olduğundan bunların nüvələri eyni səviyyədə, yəni bir sırada yerləşir. Əsas zər üzərində yerləşən bu epitel hüceyrələrinin hündürlüyü enindən çoxdur. Birqatlı silindrik epitel mədənin, bağırsaqların, ödlüyün, qaraciyər və mədəaltı vəzi axacaqlarının, uşaqlıq borularının və bəzi böyrək kanalcıqlarının daxili səthini örtür. Bəzi yerlərdə (məs.: bağırsaqlarda) silindrik epitelə, habelə qədəhbənzər hüceyrələrə də təsadüf olunur. Qədəhbənzər hüceyrələr birhüceyrəli vəzilərdəndir və epitelin üzərinə selik ifraz edir. Bu sekret epiteli mexaniki və kimyəvi zədələnmədən qoruyur. Sorulma prosesi güclü olan yerlərdə epitelin sərbəst səthində xüsusi sorucu haşiyəyə və ya dəriciyə təsadüf olunur. Belə epitelə **birqatlı silindrik haşiyəli epitel** deyilir. Uşaqlığı və ya uşaqlıq borularını örtən silindrik epitelin sərbəst səthində ehtizazlı kirpiklərə təsadüf olunur. Mədənin daxili səthini örtən silindrik epitel hüceyrələri sekretor fəaliyyətə malik olduğundan bu epitelə birqatlı silindrik vəzi (sekretor) epiteli deyilir. Beləliklə, birqatlı silindrik epitel haşiyəli, ehtizazlı və vəzi epitelinə bölmək olar. Bu epitel də kubabənzər epitel kimi entodermadan və mezodermadan inkişaf edir. Sonunculara uşaqlıq, uşaqlıq borusu və böyrəyin yığıcı borucuqlarının epiteli aiddir. Qeyd olunan orqanların digərlərində isə (mədədə, bağırsaqlarda, ödlükdə, habelə qaraciyər və mədəaltı vəzi axacaqlarında) epitel entodermal mənşəyə malikdir.

Çoxsıralı epitel birqatlı epitelin bir növüdür. Əsas zər üzərində yerləşən hüceyrələr eyni formaya və böyüklüyə malik olmadığından bunların tünd boyanan nüvələri preparatda bir neçə sıra (adətən 3 sıra) əmələ gətirir. Bu epitelin sərbəst səthində ehtizazlı kirpiklərə təsadüf olunur, ona görə belə epitelə ehtizazlı epitel də deyilir. Çoxsıralı ehtizazlı epitelə üç tip hüceyrə ayırmaq olar: ehtizazlı hüceyrələr, qısa ara hüceyrələr və uzun ara hüceyrələr. Ehtizazlı hüceyrələr bu epitelin başlıca hüceyrələri olub tipik formaya malikdir. Onların əsas zərə təmas edən proksimal ucları dardır, distal ucları isə əksinə geniş olub

üzərində çoxlu (250-ə qədər) kirpiklər olur. Nüvə hüceyrələrin distal hissəsində olduğundan əsas zardan xeyli aralı yerləşir. Bu hüceyrələrin geniş distal hissələri yanlardan bir-birinə təmas edərək üzəri kirpiklərlə örtülmüş ümumi ehtizazlı səth əmələ gətirir. Qısa ara hüceyrələrin əsas zara təmas edən proksimal ucları genişdir və burada onların nüvəsi yerləşir. Beləliklə, bu hüceyrələrin nüvələri əsas zara çox yaxın olur. Qısa ara hüceyrələrin distal ucları isə epitelin sərbəst səthindən xeyli aralı ehtizazlı hüceyrələrin distal ucları arasında qurtarır. Bu hüceyrələr bazal hüceyrələr də adlandırılırlar, mitotik aktivliyə malik olub kambial hüceyrə rolunu oynayırlar. Uzun ara hüceyrələr şəkildə çox vaxt qısa ara hüceyrələrə bənzəyir, lakin onlardan xeyli hündür olur. Bəzən bu hüceyrələr iy şəklində olur və nazik distal ucları demək olar ki, epitelin sərbəst səthinə çatır. Bu hüceyrələrin nüvəsi orta səviyyədə (ikinci sırada) yerləşir.

Ehtizazlı çoxsıralı epitelə tənəffüs yollarında, cinsiyyət aparatının bəzi yerlərində təsadüf olunur. Tənəffüs yollarını örtən ehtizazlı epitelə həmişə selik ifraz edən qədohəbənzər hüceyrələrə də rast gəlmək olur. Bu hüceyrələr topoqrafik olaraq ehtizazlı hüceyrələr kimi yerləşir və nüvələri çox vaxt ikinci sırada olur. Çoxsıralı ehtizazlı epitelin əsas fəaliyyət göstərən hüceyrələri ehtizazlı hüceyrələrdir; qısa ara hüceyrələr isə əksinə vəzifə cəhətdən az diferensiasiya etmişdir, epitelin regenerasiyasını təmin edirlər. Tənəffüs orqanlarının birqatlı ehtizazlı epitelini rüşeymin ön bağırsağın epitelindən, cinsiyyət sisteminin eyni epitelini isə mezodermadan inkişaf edir.

### **ÇOXQATLI EPİTEL (*EPİTHELIUM MİLTİSTRATİFİCATUM*)**

Çoxqatlı epitel başlıca olaraq mühafizə və zifəsini görür və buna müvafiq bədənin xarici təsirlərə daha çox məruz qalan yerlərində olur. Bu epitel də rinin xarici qatını təşkil edir və beləliklə, orqanizmin bütün xarici səthini örtür. Çoxqatlı epitel həmçinin ağız boşluğunun, udlağın, yemək borusunun, uşaqlıq yolunun selikli qişasının azad səthini, habelə göz almasını ön tərəfdən (buynuz qişa) örtür. Çoxqatlı epitelin xüsusi forması olan keçid epitelinə isə böyrək kasalarının, böyrək ləyəninin, sidik axarlarının, sidikliyin və qismən sidik kanalının daxili səthində təsadüf olunur.

Çoxqatlı epitel təşkil edən hüceyrələr bir neçə qatda yerləşir və bunlardan yalnız biri (ən dərin qat) əsas zarla bilavasitə rəhbərlik edir. Dərin qatı əmələ gətirən hüceyrələr bu epitelin daha cavan və əksinə, onun səthi qatını təşkil edən hüceyrələr isə yüksək diferensiasiyaya uğramış ən qocma hüceyrələrdir. Çoxqatlı epitel üç formada təsadüf olunur: çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitel, çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel və keçid epitel. Bunlardan çoxqatlı yastı epitelin hər iki növü başlıca olaraq ektodermadan inkişaf edir, lakin əlavə etmək lazımdır ki, ağız boşluğu, udlaq və yemək borusu epitelini ön bağırsağın inkişaf edir və sonuncunun formalaşmasında prexordal lövhənin də iştirakı vardır. Prexordal lövhə mənşə cəhətcə bir neçə rüşeym büküşləri ilə əlaqədardır və o, ön bağırsağı əmələ gətirir. Ön bağırsağın isə həm də rüşeym sisteminin proksimal şöbəsi, həm də tənəffüs sistemi inkişaf edir. Çoxqatlı epitelin növlərindən biri olan keçid epitelini mezodermadan inkişaf edir.

**Çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitel.** Çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitel buynuz qişanı, ağız boşluğu və yemək borusu selikli qişalarını səthi qatını əmələ gətirir. Bu epitelin səthi qatını təşkil edən hüceyrələr buynuzlaşmaya uğramır [1, s. 242, şəkl. 20.2].

Çoxqatlı buynuzlaşmayan epitelə üç qat ayrılır: əsas (bazal) qat, tikanlı hüceyrələr qatı və səthi yastı hüceyrələr qatı. Əsas qat hüceyrələri silindr şəklində olub, əsas zara üzərində yerləşir. Bunların distal ucları sivriləşmişdir. Əsas qat hüceyrələri mitoz üsulu ilə bölünüb artaraq səthi qata doğru miqrasiya edir.

Tikanlı qatın hüceyrələri 1-2 ədəd qısa tikanabənzər çıxıntıya malikdir. Bu qatın hüceyrələrinə əvvəllər **qanadlı hüceyrələr** də deyilirdi, çünki bunların proksimal hissələri əsas qat hüceyrələrinin distal ucları arasında keçir və öz formalarını dəyişərək qanada bənzəyir. Tikanlı qatın əsas qata təmas edən hüceyrələri onun sonrakı hüceyrələrinə nisbətən hündür olur. Bunların da distal ucları sivriləşdiyindən, sonra gələn qat hüceyrələri də qanadabənzər olur. Tikanlı qat hüceyrələri epitelin səthinə doğru yastılaşırlar. Bu qatın hüceyrələri də bölünmək qabiliyyətinə malikdir, burada mitozla yanaşı amitoza da təsadüf olunur. Əsas və tikanlı qat hüceyrələrinin bölünüb artmaq qabiliyyətini nəzərə alaraq bunlara birlikdə **çoxalma** (maya), ya **Malpigi qatı** da deyirlər. Bu qatın hesabına səthi qatın ölüb qopan hüceyrələri əvəz olunur. Tikanlı qatın hüceyrələri əsas qatda olduğu kimi hüceyrəarası körpülər vasitəsi ilə bir-birilə rəhbərlik edir. Körpülərdə qonşu hüceyrələrin sitoplazmatik çıxıntıları bir-birinə təmas etdiyi yerdə

desmosomlar müşahidə olunur. Əsas və tikanlı qat hüceyrələrinin sitoplazmasında nazik sapşəkilli tonofibrilər də vardır [1, s. 265, şək. 21.1].

Səthi qatı yastı hüceyrə lər təşkil edir və onlar çox vaxt çoxbucaqlı lövhəyə bənzəyir. Bu hüceyrələrin kənarları düz olur və buna görə onlar bir-birinə sıx söykənir. Bu hüceyrələrin sitoplazması xarici mühitlə bilavasitə rəbitədə olduğundan dəyişikliyə uğramış, sıxlaşmışdır. Onların nüvələri və orqanelləri isə çox vaxt reduksiya uğrayır. Səthi qatın hüceyrələri inkişaf dövrünü bitirdikcə ölüb qopur.

**Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel.** Bu epitel xarakterizə edən əsas xüsusiyyət onun səthi qatında buynuzlaşma prosesinin getməsi və nəticədə həmin qat hüceyrələrinin buynuz pulcuqlarına çevrilməsidir. Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitel dərinin xarici təbəqəsini əmələ gətirir və **epidermis** adlanır [1, s. 241-244, şəkl. 20.1-20.4]. Epidermis məməlilərdə, o cümlədə insanada ən yüksək inkişaf dərəcəsinə çatmışdır. Daima xarici mühitin mexaniki təsirlərinə məruz qalan yerlərdə (ovucda və ayaq altında) bu epitel daha mürəkkəb quruluş kəsb edir, qatlarının sayı hətta 100-ə qədər çatır. Beləliklə, bədənin müxtəlif yerlərində epidermisin qalınlığı eyni deyildir; bəzi yerlərdə o, çox nazik olur, ovucda və ayaqaltında isə ən yüksək qalınlığa çatır. Çoxqatlı yastı buynuzlaşan epitelə, çoxqatlı yastı buynuzlaşmayan epitelin daha yüksək diferensiasiya forması kimi də baxırlar.

Epidermisi təşkil edən hüceyrə qatlarının sayından asılı olmayaraq morfofunkcional cəhətdən burada 4 ya 5 qat ayırılır. 5 qatlı epidermis yalnız ovucda və ayaqaltında təsadüf olunur, bu qatlara aiddir: əsas (bazal) qat, tikanlı hüceyrələr qatı, dənəli, parlaq və buynuz qatlar. Bədənin digər yerlərində əsasən parlaq qat, bəzi yerlərdə isə dənəli qat olur; həmin yerlərdə epidermis çox nazik olur. Burada da əsas və tikanlı qatın hüceyrələri çoxalma qabiliyyətinə malikdir, buna görə də bu iki qata birlikdə bəzən **çoxalma** (maya), ya **Malpigi qatı** da deyilir. Həmin qatlar quruluşca çoxqatlı buynuzlaşmayan epitelə olduqı kimidir.

Dənəli qat yastı hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur; bu hüceyrələrin sitoplazmasında buynuzlaşma prosesinin başlanması ilə əlaqədar olaraq keratohialin dənələri müşahidə olunur. Keratohialin maddəsi fibrilyar zülallara aiddir.

Parlaq qat homogen zolaq şəklində olur [1, s. 244, şəkl. 20.4]. və onun hüceyrələri arasında heç bir hədd müəyyən edilmir. Lakin bu qat da yastı hüceyrələrdən təşkil olunmuş və onların sitoplazmasında keratohialindən əmələ gəlmiş xüsusi zülal maddə – **eleidin** olur.

Buynuz qat buynuz pulcuqlarından təşkil olunmuşdur, bunlar keratin (buynuz maddə) və hava qovucuqları ilə dolu olur. Buynuz pulcuqları parlaq qatın yastı hüceyrələrinin məhv olması nəticəsində əmələ gəlir. Bu zaman həmin hüceyrələrin sitoplazma və nüvəsi dağılır və onların yerində keratin maddəsi toplanır. Epidermis 4 qatdan ibarət olan yerlərdə buynuz maddəsi (keratin) keratohialin dənələrindən əmələ gəlir. Ən səthi qatda buynuz pulcuqları daima qopub düşürlər və onların əvəzinə çoxalma qatı hesabına yeniləri əmələ gəlir. Dəri epitel xarici təsirlərə daha çox məruz qalır, buna görə burada da xüsusi mühafizə strukturları olan hüceyrəarası körpülər, tonofibrillər və buynuz qat meydana çıxmışdır. Buynuz qat istiliyi pis keçirir.

**Keçid epitel (*Epithelium transitorium*)** – çoxqatlı epitelin bir növü hesab edilir. Bu epitel, divarları tez-tez gərilməyə məruz qalan orqanlar (böyrək kasacıqları və ləngəni, sidik axarlar, sidik kisəsi və qismən sidik kanalı) üçün xarakterikdir. Həmin orqanların dolu və ya boş olmasından asılı olaraq keçid epitel bir formadan digər formaya keçir. Bu epitelə üç qat ayırılır: bazal zərin üzərində yerləşən oval nüvəyə malik kiçik hüceyrələrdən ibarət bazal qat, poliqonal formalı hüceyrələrdən təşkil olunmuş ara qat, iri həcmli, əksər hallarda ikinüvəli hüceyrələrdən ibarət olan örtük qat.

Orqanın divarı dartıldıqda epitelin əsas qatı həm kiçik yastı tünd rəngə boyanan və bir-birindən aydın surətdə ayrılan hüceyrələrdən, həm də nisbətən böyük və açıq rəngli çoxbucaqlı və ya girdə hüceyrələrdən ibarət olur. Sonuncuların nüvələri bir qədər yuxarıda yerləşir, yastı hüceyrələrin nüvələri isə əsas zərə daha yaxın olur. Örtük qat bu zaman çox böyük və girdə nüvəli azacıq yastılaşmış hüceyrələrdən ibarət olur.

Orqan boş olduqda onun divarı yığılır, keçid epitel hündürləşir, bu zaman əsas qatın hüceyrələri müxtəlif səviyyələrdə yerləşərək xarakter çoxsıralı şəkil alır, lakin həmin hüceyrələr əsas zərə rəbitəni

itirmir. Örtük qat hüceyrələri isə hündürləşib armud şəklini alır və artıq eyni səviyyədə yerləşir [1, s. 446, şəkl. 26.23].

## EPİTELİN REGENERASIYASI

Epitel toxuması yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Belə xüsusiyyət təkamül prosesində qazanılmış və epiderminin əsas mühafizə vəzifəsi ilə bilavasitə bağlıdır. Topoqrafik vəziyyətdən asılı olaraq epitel toxuması xarici təsirlərə daha çox məruz qalır, belə ki, o, orqanizmlə xarici mühit arasında bilavasitə hədd təşkil edir. Digər tərəfdən bu toxuma orqanizmlə mühit arasında gedən mübadilə prosesində çox mühüm rol oynayır.

Qeyd etmək lazımdır ki, epitelin bütün növlərində regenerasiya eyni prinsiplə gedir. Lakin bütün hallarda regenerasiya zamanı epitel öz histotipik xüsusiyyətini saxlayır, yəni hər epitel növü yalnız özünə bənzər epitel yaradır, məs.: çoxqatlı epitel həmişə çoxqatlı, birqatlı epitel isə birqatlı epitel əmələ gətirir. Ancaq ehtizazlı epitel bu işdə xüsusiyyət təşkil edir, belə ki, regenerasiya zamanı (reparativ regenerasiyada) ehtizazlı epitel əvəzində çox vaxt dəri epiteli meydana çıxır. Bu, çoxqatlı və çoxsıralı epitelin bir-birinin yaxın formaları olduğunu bir daha sübut edir.

Yeni epitel hüceyrələrinin əmələ gəlməsi başlıca olaraq mövcud epitelə gedən mitoz bölünmənin nəticəsidir. Lakin çoxqatlı epitel ilə birqatlı epitel arasında regenerasiya prosesində bir qədər fərq müşahidə edilir. Birqatlı epitelə onun bütün hüceyrələri bölünməyə qadirdir, halbuki, çoxqatlı epitelə yalnız əsas və qismən tikanlı qatın hüceyrələri bölünür. Sonra gələcək qatların (parlaq və buynuz qatların) bərpası isə əvəz etmə yolu ilə gedir.

Epitelin fizioloji regenerasiyası onun reparativ regenerasiyasını təmin edir. Epitel zədələnən zaman onun bərpa olunması yara kənarında epitel hüceyrələrinin güclü bölünməsi vasitəsilə icra olunur. Cavan hüceyrələr əmələ gəldikcə, bunlar zədələnmə nəhiyələrinə doğru keçərək tədricən zədə yerini nazik qatla örtür. Sonra həmin qat diferensiasiyaya uğrayır və definitiv formasını alır. Reparativ diferensiasiya prosesində epitelin altında olan birləşdirici toxumanın böyük rolu vardır. Zədə nəhiyəsində yeni epitel qatı meydana çıxmadan əvvəl onun əsasını təşkil edən cavan birləşdirici toxuma qatı (qranulyasiya toxuması) əmələ gəlir. Bu toxuma qan damarları ilə çox zəngin olur.

## EPİTELİN SEKRETOR FƏALİYYƏTİ

Hüceyrələrin mübadilə məhsullarını ifraz etmək qabiliyyətinə sekresiya deyilir. Belə hüceyrələrə isə sekretor və ya vəzi hüceyrələri, ya da qlandulositlər deyilir. Qeyd etmək lazımdır ki, orqanizmin digər hüceyrələri də öz əsas vəzifələri ilə yanaşı bu və ya digər dərəcədə ifrazat fəaliyyəti görür. Lakin vəzi hüceyrələri üçün ifrazat vəzifəsi əsas vəzifədir. Sekretor fəaliyyət icra edən vəzi hüceyrələri bəzən müstəqil olur, çox vaxt isə onlar xüsusi orqanların quruluş əsasını təşkil edir. Belə orqanlara **vəzilər** deyilir. Vəzilərin ifraz etdiyi məhsul başlıca olaraq iki növdür: sekret və ekskret.

Sekret, vəzi hüceyrələrinin sintez yolu ilə hazırladığı mürəkkəb spesifik maddədir. Vəzilərdə hazırladığı sekreti çox vaxt epitel örtüyünün üzərinə ifraz edir, bəzən isə sekret bilavasitə qana və limfaya ifraz olunur. Sonuncu halda ona **inkret** (daxili sekret), ya **hormon** deyilir. Sekretin orqanizm üçün əhəmiyyəti vardır. Çoxhüceyrəli orqanizmlərdə hüceyrələrin ifraz etdiyi seliyəbənzər maddələr (musin və mukoidlər) toxumaları mexaniki və kimyəvi qıcıqlanmalardan qoruyur, zülal sekret mübadilə prosesində fəal iştirak edir. Zülal tərkibli məhsullara həzm sisteminin müxtəlif fermentləri və hormonlar aiddir. Bəzi hüceyrələrdə əmələ gələcək sekret dənələrinin və onlarda olan sekret kanalcıqlarının hüceyrədaxili tor aparatla rəbitədə olduğu müəyyən edilmişdir. Zülal ifraz edən hüceyrələrdə dənəli endoplazmatik tor (erqastoplazma) və mitoxondrilər güclü inkişaf edir. **Ekskret** katabolizm (üzvü maddələrin mübadilə zamanı parçalanması) nəticəsində meydana çıxan və hüceyrədən xaric olunmalı məhsul deyilir. Məs.: karbon qazı, süd turşusu, sidik turşusu, sidik cövhəri və s. ekskretor məhsullardır.

## VƏZİLƏR (GLANDULAE)

Qeyd olunduğu kimi vəzilər sekretor fəaliyyətə malik epitel törəmələridir. Vəzilər başlıca olaraq iki qrupa bölünür: xarici sekresiya vəziləri, və ya ekzokrin vəzilər, daxili sekresiya vəziləri və ya endokrin vəzilər. Xarici sekresiya vəziləri eləcə vəzilərə deyilir ki, onlar hazırladığı sekreti epitel örtüyünün üzərinə,

daha doğrusu bu vəzilər öz məhsullarını bilavasitə orqanizmin xarici səthinə, ya epidermisin üzərinə ya da borulu orqanların epitellə örtülü boşluqlarına ifraz edir. Daxili sekresiya və zilər öz məhsullarını (hormonlarını) bilavasitə qana və limfaya ifraz edir. Hormonlar qan, ya limfa ilə orqanizmin hər yerinə yayılaraq digər orqanların ya bütöv orqanizmin funksiyalarını (məs.: böyüməni, inkişafı, maddələr mübadiləsi proseslərini və s.) tənzim edir. Bədənimizdə olan endokrin vəzilərə epifiz, hipofiz, qalxanabənzər vəzi, qalxanə trafi vəzilər, timus vəzi, böyrəküstü vəzilər, mədəaltı vəzilərin adacıqları, habelə cinsiyyət vəzilərinin daxili sekresiya elementləri aiddir. Daxili sekresiya vəziləri öz təsirini orqanizmə mayələr (qan, limfa) vasitəsi ilə həyata keçirdiyindən bunların əmələ gətirdiyi sistemə **humoral sistem** (latınca *humor* – maye) də deyilir. Ancaq bu sistem üçün daha geniş yayılmış termin endokrin sistem terminidir. Humoral sistem orqanizmin əsas tənzimədiçi sistemlərindən biridir. Lakin humoral sistemin bu fəaliyyəti sinir sisteminin nəzarəti altında həyata keçirilir. Sonuncu isə orqanizmin başlıca tənzimədiçi sistemidir. Bununla yanaşı endokrin sistemi də sinir sisteminə müəyyən dərəcə təsir edə bilər. Beləliklə, bir-biri ilə qarşılıqlı rəhbərlikdə olan bu iki sistem orqanizmdə çox mühüm tənzimədiçi və onun fəaliyyətini koordinasiya edən neyro-humoral sistemi əmələ gətirir. Endokrin vəzilər haqqında ətrafı məlumat xüsusi histologiya bəhsində verilir.

### EKZOKRİN VƏZİLƏR (*GLANDULAE EXOCRINA*)

Ekzokrin və ya xarici sekresiya vəziləri orqanizmdə daha geniş yayılmışdır, bunlar bəzən müstəqil orqanlar əmələ gətirir (məs.: ağız suyu vəziləri, qaraciyər, mədəaltı vəzi və s.). Bu vəzilərin öz məhsullarını xüsusi axacaqlar vasitəsi ilə müvafiq epitel örtüyü üzərinə ifraz edir və bununla da, onlar axacaqları olmayan endokrin vəzilərdən fərqlənir. Bədənimizdə olan egzokrin vəzilərin çoxu isə ayrı-ayrı orqanların tərkibinə daxil olaraq quruluşca onların ayrılmaz hissəsini təşkil edir (məs.: mədə vəziləri, bağırsağın vəziləri və s.).

Ekzokrin vəzilər olduqca müxtəlifdir, bunlar bir-birindən məqsəyə, quruluşca, topoqrafik cəhətdən, sekresiya mexanizminə görə və sekretin tərkibinə görə fərqlənir. Bütün bunları nəzərə alaraq egzokrin vəzilər müxtəlif qruplara təsnif olunur. Məqsəyə cəhətdən entodermal, mezodermal və ektodermal vəzilər ayrılır. Entodermal vəzilərə mədə və bağırsağın vəziləri, mezodermal vəzilərə-sidik-cinsiyyət sistemi vəziləri (məs.: sidik axarları vəziləri, sidik kanalı soğanağı vəziləri, xaya, yumurtalıq və s.) və ektodermal vəzilərə ağız suyu vəziləri, dəri vəziləri və s. aiddir. Quruluş və topoqrafik cəhətdən vəzilərin təsnifatı mövcuddur [1, s. 96, şəkl. 11.13].

**Ekzokrin vəzilər.** Ekzokrin vəzilərin əksəriyyəti ekzoepitelial vəzilərdir. İnsanda yalnız bir növ endoepitelial vəziyə təsadüf olunur. Bunlar qədəhəbənzər hüceyrələrdir.

Bu hüceyrələr eyni zamanda, yeganə birhüceyrəli vəzilərdir. **Qədəhəbənzər hüceyrələr** çoxlu miqdarda bağırsağın, xüsusilə yoğun bağırsağın divarında [1, s. 97, şəkl. 11.14], habelə tənəffüs yollarının selikli qişanın epitelində yerləşir [1, s. 337, şəkl. 24.9]. Bunlar selik ifraz edərək selikli qişanın mexaniki və kimyəvi təsirlərdən qoruyur. Qədəhəbənzər hüceyrələrin apikal (zirvə) hissəsi daha geniş olur. Burada vəzinin sekretini topladıqca. Nüvə və orqanellər hüceyrənin əsas (bazal) hissəsində yerləşir. Ümumiyyətlə, qədəhəbənzər hüceyrə armuda bənzəyir. Elektron mikroskopu ilə onun azad səthində submikroskopik xovların olduğunu müəyyən edilmişdir. İnsanın bütün digər egzokrin vəziləri ekzoepitelial və çoxhüceyrəli vəzilərdir.

Hər bir egzokrin çoxhüceyrəli vəzinin iki əsas hissəsi vardır: sekretor, və ya uc (son) hissəsi və axacaq hissəsi. Bəzi vəzilərin (məs.:mədənin xüsusi (fundal, ya mədə dibi) vəziləri) axacaqları çox qısa olur. Belə axacaq vəzinin **boynu** adlanır. Sekretor şöbə başlıca olaraq sekretor hüceyrələrdən təşkil olunur, bunların ifraz etdiyi məhsul sekretor şöbənin boşluğuna tökülür [1, s. 390, şəkl. 25.31]. Sekretor şöbə adətən boru, və ya alveol formasında, ya da qarışıq – həmişə boru, həmişə də alveol formasında olur və bunun daxili səthi bir qat vəzi (sekreter) hüceyrələri ilə örtülür [1, s. 365, şəkl. 25.8]. Bəzi vəzilərin (məs.: piy vəziləri) sekretor şöbəsində vəzi hüceyrələri bir neçə qatda yerləşir. Belə vəzilər məqsəyə cəhətdən çoxqatlı epitelin törəməsidir. Bu qismdən olan digər vəzilərin, məsələn, ağız suyu vəzilərinin sekretor şöbəsində vəzi hüceyrələrindən əlavə yığılmaq qabiliyyətinə malik olan xüsusi mioepitelial hüceyrələrə (mioepiteliositlərə) təsadüf olunur. Bu hüceyrələr vəzi hüceyrələrinə bilavasitə təmas edir. Mioepitelial elementlər yığılaraq vəzi hüceyrələrini sıxır və onlardan məhsulun çıxarılmasına kömək edir. Məqsəyə cəhətdən mioepitelial hüceyrələr də epitelin törəmələridir və onların sitoplazmasında xüsusi yığılma

fibrilləri vardır. Bu hüceyrələrin yığılma qabiliyyəti nə zərər alaraq onlara mioepitelial (yunanca *myos-* "əzələ") adı verilmişdir, çünki yığılma qabiliyyəti əzələ hüceyrələri üçün xasdır. Bunlardan əlavə bəzi vəzilərin sekretor şöbəsində əsas vəzi hüceyrələri ilə yanaşı əlavə vəzi hüceyrələrinə (əlavə qlandulositlərə) təsadüf olunur. Bu hüceyrələr morfofunksional xüsusiyyətlərinə görə həmin vəzinin digər funksional hüceyrələrindən fərqlənir.

## SEKRETOR HÜCEYRƏLƏR VƏ SEKRESİYA PROSESİ

Sekretor və ya vəzi hüceyrələri müxtəlif formada olur: silindrik, girdə, konusabənzər, armudabənzər və s. Bu hüceyrələr sekresiya prosesi ərzində öz formalarını dəyişərək, bir formadan digərinə keçir. Məsələn, qədəhəbənzər hüceyrələr sekretlə dolu olduqda armuda, boşaldıqda isə silindrə bənzəyir. Sekretor hüceyrələrdə nüvə böyük olur, çox vaxt nüvə qişası üzərində girinti və çıxıntılar olduğundan onun forması müəyyən şəkildə olur. Nüvənin nüvəciyi də böyük olur. Sekresiya fazasından asılı olaraq nüvə proksimal şöbəyə doğru öz yerini dəyişir. Sitoplazmanın quruluşu vəzinin funksiyasından, yəni hansı növ sekret (zülal, selik) ifraz etməsindən asılı olaraq ayrı-ayrı vəzi hüceyrələrində eyni olur. Məsələn, zülal ifraz edən vəzi hüceyrələrində, dənəli sitoplazmatik tor yaxşı nəzərə çarpır, RNT-nin miqdarı artıq olur və s. Selikli vəzi hüceyrələrində isə dənəli sitoplazmatik tor, əksinə zəif, dənəsiz sitoplazmatik tor isə güclü inkişaf etmiş olur. Bunlardan əlavə, zülal ifraz etməyə nə digər sekretor hüceyrələrdə sitoplazmada lipidlər və steroidlər sintez olunur. Digər orqanellərdən vəzi hüceyrələri üçün xarakter olan mitoxondrilərin çoxluğu da vardır. Onlar, adətən, sekretin hasil olduğu yerdə toplanır. Sekresiya prosesi ilə bilavasitə rəhbərliyi olan Holci kompleksi də vəzi hüceyrələrində yaxşı inkişaf etmişdir. Sekretor hüceyrələrdə bəzən məhsulun daşınması üçün xüsusi incə şaxəli borular sistemi olur, bunlara **hüceyrədaxili sekretor kapillyarlar** deyilir. Hüceyrədaxili sekretor kapillyarlara mədənin xüsusi vəzilərinin bürüyücü hüceyrələrində təsadüf olunur. Bu borucuqlar sitoplazmatik zarla əhatə olunaraq xaricdə hüceyrəarası sekretor kapillyarlara açılır. Hüceyrədaxili sekretor kapillyarlar hüceyrənin hazırladığı sekretin bayıra çıxarılmasında xüsusi rol oynayır.

Vəzi hüceyrələrin sitoplazmasında həmişə zülal dənələri, yağ damlları, qlikogen qaymaqcıqları və s. kimi əlavələrə təsadüf olunur. Onların miqdarı sekresiya fazalarından asılıdır.

Vəzi hüceyrələri də bir-birinə təmas edir, lakin onların arasında incə hüceyrəarası yarıqlar qalır. Hüceyrələrin bir-birinə təmas edən səthlərində hər iki hüceyrənin sitolemması arasında desmosomlara və qapayıcı lövhələr (uc atmalar) təsadüf olunur. Qapayıcı lövhələr hüceyrənin apikal hissəsini əhatə edərək, hüceyrəarası yarıqları bədənin boşluğundan ayırır.

Bəzi vəzilərin sekretor hüceyrələri arasında (məs.: ağız suyu vəzilərinin zülal ifraz edən hüceyrələri və ya mədənin xüsusi vəzilərinin sekretor hüceyrələri arasında) xüsusi kanalcıqlar müşahidə olunur, bunlara **hüceyrəarası sekretor kapillyarlar** deyilir. Bu kapillyar bir tərəfdən hüceyrədaxili kapillyarlarla, digər tərəfdən isə sekretor şöbənin öz boşluğu ilə rəhbərliyə ədə olur. Hüceyrəarası sekretor kapillyar yanlardan sitolemma (plazmatik zarla) əhatə olunur. Bunlar sekretin axması üçündür. Vəzi hüceyrələrinin əsas səthində bəzən sitolemma çoxlu miqdar büküklər əmələ gətirir (məs.: ağız suyu vəzilərində); apikal səthdə isə adətən submikroskopik xovlar müşahidə olunur. Qeyd olunan strukturlar bu hüceyrələrin polyarlılığını müəyyən edir və sekresiya istiqamətinə müvafiq gəlir.

Kimyəvi tərkibcə sekret dörd cür olur: zülal, selik, zülal-selik (qarışıq) və piy. Bunlara müvafiq olaraq ekzokrin vəzilər də aşağıdakı kimi təsnif olunur: zülal vəzilər, selikli vəzilər, qarışıq vəzilər və piy vəziləri. Bunların içərisində qarışıq vəzilərin xüsusi yer tutur. Belə ki, həmin vəzilərdə iki növ sekretor hüceyrələr olur – zülal və selik ifraz edən hüceyrələr. Selik ifraz edən hüceyrələr **mukosit**, zülal sekret hasil edən hüceyrələr **serositlər** adlanırlar.

Sekresiya mürəkkəb proses olub dörd əsas mərhələdən ibarətdir. Birinci mərhələdə sekretor hüceyrə sekret hazırlamaq üçün lazım gələn maddələri, o cümlədən suyu, qeyri-üzvi duzları, amin turşuları, monosaxaridləri və s. qandan və limfadan alır. Bu maddələr hüceyrənin əsas səthindən onun sitoplazmasına keçir.

Sekresiyanın ikinci mərhələsində sekret sintez olunur və sitoplazmada toplanır. Sekretin əmələ gəlməsi üçün yaradılan ilk mürəkkəb üzvi maddələr, əvvəlcə sitoplazmatik torda sintez olunur, sonra bunlardan əmələ gələn sekret dənələri Holci kompleksində toplanır və daha sonra onlar öz yerlərindən qoparaq sekret qovucuqlarına çevrilir. Üçüncü mərhələdə sonuncular, vəzin apikal hissəsindən sekretor



şöbənin boşluğuna ifraz olunur. Dördüncü mərhələdə sekret ifraz edən hüceyrələr öz tamlığını yenidən bərpa edir və yeni sekresiyaya hazırlaşır.

Üçüncü mərhələdə baş verən sekretin ifrazı mexanizminə görə üç tip sekresiya ayırd edilir: merokrin, apokrin və holokrin sekresiyalar [1, s. 101, şəkl. 11.19].

Merokrin tipli sekresiya məməlilər üçün daha səciyyəvi sekresiya tipidir. Belə sekresiya zamanı apokrin və holokrin tipli sekresiyalardan fərqli olaraq sekretor hüceyrə dağılmır. Sekret hüceyrənin daxilində sintez olunaraq, dənələr və ya damlalar şəklində qovuqcuqlarda toplanır və sonra sitoplazmadan xaricə çıxarılır. Sekret hüceyrədən iki yolla çıxarılır; birinci halda içərisi sekretdə dolu olan qovuqcuq sitolemmaya yaxınlaşır, onunla bitir, sonra onların bitiş yeri dəlinir və sekret bayıra çıxır. İkinci halda sekret hüceyrənin qışasını dağıtmır və diffuz yolu ilə ondan keçir.

İnsan orqanizmində vəzilərin çoxu, o cümlədən ağız suyu vəziləri, qədəhəbənzər hüceyrələr, mədəaltı vəzi, qaraciyər və s. hamısı merokrin tipli vəzilərdir. Apokrin tipli sekresiya zamanı sekretor hüceyrələrin apikal (zirvə) hissələri dağılır və sitoplazmanın bu hissəsi ayrı-ayrı olaraq əmələ gələn sekretin tərkibinə daxil olur. Sonra hüceyrənin apikal hissəsi yenidən bərpa olunur. Beləliklə, apokrin tipli sekresiya, hüceyrələrin qismən dağılması ilə səciyyəvidir. Belə sekresiya süd və bəzi tər vəziləri üçün (apokrin) xasdır. Bu tip sekresiya **makroapokrin sekresiya** adlanır. Bundan əlavə **mikroapokrin sekresiya** da ayırd edilir. Bu zaman hüceyrənin apikal hissəsi tamamilə deyil, qismən, yəni submikroskopik xovların zirvələri dağılır.

Holokrin tipli sekresiya zamanı sekretor hüceyrələr özləri məhv olur. Sekret dağılmış hüceyrələr və orada sintez olunmuş maddələr hesabına əmələ gəlir. Hüceyrələrin dağılması prosesi müəyyən mərhələlərlə gedir. Sekretor hüceyrələr diferensasiya edib sekret topladıqca onların sitoplazması degenerasiya edir, nüvə bütünlüyü dağılır və nəhayətə sonuncu mərhələdə hüceyrə tamamilə dağılır. Qeyd etmək lazımdır ki, bu vəzilərdə olan az diferensiasiya etmiş hüceyrələrin mitotik aktivliyi nəticəsində yeni hüceyrələr yaranır və vəzin tamlığı saxlanılır. İnsanda yalnız dərinin piy vəziləri holokrin tipli sekresiyaya malikdir.

Ekzokrin vəzilərin ikinci mühüm quruluş hissəsi onların axacaq hissəsidir. Sekretor şöbədən fərqli axacaq hissə əksər hallarda sekretin əmələ gəlməsinə iştirak etmir. Lakin bəzi vəzilərin axacaqlarında da sekret ifraz oluna bilər. Ağız suyu və tər vəziləri belə vəzilərdəndir. Adətən entodermal mənşəli vəzilərin axacaq hissəsinin divarı bir qat epitel hüceyrələri ilə örtülüdür. Əgər vəzi çoxqatlı epitelin törəməsidirsə (ektodermal mənşəlidirsə) onun axacağı da, bir qayda olaraq, çoxqatlı quruluşa malik olur, yəni epitel hüceyrələri axacağın divarında bir neçə qat əmələ gətirir. Hüceyrələrin formasına gəlinəndə divarı birqatlı olan axacaqlarda onlar silindrik, kubabənzər və ya yastı olur.

Axacaq hissə sadə və mürəkkəb vəzilərdə eyni quruluşlu deyildir. Sadə vəzilərdə onlar şaxələnmiş və bəzi vəzilərdə (məs.: mədə çıxacağı vəzilərinə) onlara çoxlu sekretor şöbələr açılır, digər qrup vəzilərdə isə (məs.: tər vəziləri) bu axacaqlar yalnız bir sekretor şöbə ilə rəbitədə olur. Bunlardan birinci vəzilər şaxələnmiş, ikincilər isə şaxələnməmiş vəzilər adlanır. Mürəkkəb vəzilərin axacaqları ağac kimi şaxələnir və hər bir şaxəyə bir neçə müxtəlif formalı sekretor şöbə açıla bilər. Ağız suyu vəziləri bu tip vəzilərdəndir. Mürəkkəb vəzilər həmişə paycıqlı quruluşa malik olur. Hər bir paycıq axacağın şaxələrinə açılan bir qrup sekretor şöbəni əhatə edir. Qeyd etmək lazımdır ki, mürəkkəb şaxələnmiş vəzilərdə axacaq sistemi yaxşı inkişaf edir, belə vəzilərdə paycıqdaxili və paycıqarası axacaqlar olur. Ektodermal mənşəli mürəkkəb şaxələnmiş vəzilərdə onların divarına uyğun olaraq paycıqdaxili axacaqlarda birqatlı, paycıqarası axacaqlarda isə əvvəl ikiqatlı, sonra getdikcə çoxqatlı epitel ilə örtülüdür.

## **BİRLƏŞDİRİCİ TOXUMA (TEXTUS CONJUNCTIVUS) ÜMUMİ ANLAYIŞ**

Orqanizmdə ən geniş yayılmış toxuma olub, onun daxili mühitinin əsasını təşkil edir. Buna görə də bəzi müəlliflər birləşdirici toxumaları daxili mühit toxumaları adlandırırlar. Bu toxuma xarici mühitlə bilavasitə rəbitədə deyil və bununla da o epitel toxumasından fərqlənir. Birləşdirici toxumanın belə xüsusiyyəti onun quruluşunda bilavasitə əks olunmuşdur. Bu toxuma və onun hüceyrə elementləri əri polyarlıq xüsusiyyətinə malik deyildir. Hüceyrələrin bütün səthi daxili mühit içərisindədir, ona görə də bu hüceyrələrin hər yerində mübadilə prosesi eyni xarakter daşıyır. Daxili mühit toxuması adı bir də onunla bağlıdır ki, bu toxuma orqanların həm daxilində, həm də aralarında yerləşərək onları yeganə sistemdə

birləşdirir və mübadilə prosesinin getməsi üçün ümumi şərait yaradır. Həmin toxumanın orqanizmdə belə vəziyyəti onun bütün quruluş strukturlarının bir-birilə arasıkəsilməz sıx qarşılıqlı rəbitədə olması nı təmin etmişdir. Bu da daxili mühit toxumalarının əsas quruluş xüsusiyyətlərindən biridir. Birləşdirici toxuma hüceyrə elementlərinə rindən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmuşdur. Bu toxuma hüceyrəarası maddənin güclü inkişafı ilə digər toxuma növünə ərindən fərqlənir. Ara maddə miqdarca hüceyrəli elementlərdən çoxdur. Hüceyrəarası maddə müxtəlif növlü birləşdirici toxumalarda eyni konsistensiyada olmur. O, maye halından başlayaraq, sümük kimi sərt hala qədər çatır. Birləşdirici toxumanın ayrı-ayrı növlərində ara maddənin fiziki və kimyəvi xassələri həmin toxumaların funksional xüsusiyyətlərini müəyyənləşdirir. Ara maddəsi maye halında olan qan və limfa başlıca olaraq trofik və mühafizə (bioloji mühafizə) funksiyası da şıyır. Belə ki, mühit mübadilə proseslərinin getməsi və qida maddələrinin daşınması üçün əlverişli şərait yaradır. Ara maddəsi yarım-maye halında olan digər növ birləşdirici toxumada (kövşək birləşdirici toxuma) bu funksiyalar əsas yer tutur. Ara maddə sıxlaşdıqca (sıx birləşdirici toxumada) trofik və bioloji mühafizə funksiyaları zəifləyir və əksinə, yeni funksiya – mexaniki istinad funksiyası meydana çıxır. Birləşdirici toxumanın bəzi növlərində (məs.: qığırdaq toxumasında) ara maddə daha da sıxlaşır, sümük toxumasında isə o kirəclə əşərək tamamilə sərtləşir. Belə toxumalarda, mexaniki funksiyalar (istinad funksiyası) xeyli güclənir və eyni zamanda mexaniki mühafizə funksiyası meydana çıxır. Trofik funksiya əksinə, xeyli zəifləyir. Toxumada ara maddənin fiziki və kimyəvi xassələri dəyişdikcə onun hüceyrə elementlərinin həyat şəraiti də dəyişir. Belə ki, ara maddə sıxlaşma artdıqca hüceyrələrin mütəhərrikliliyi azalır və nəhayət (qığırdaq və sümük toxumalarında) tamamilə itir. Birləşdirici toxumanın müxtəlif növlərində qeyd olunan funksional xüsusiyyətləri nəzərə alaraq, bəzən bunlara **istinad - trofik toxumalar** da deyilir. Lakin bu toxumaların ən çox işlədilən adı "birləşdirici toxumadır". Bu toxuma doğrudan da orqanizmdə bütün digər toxumaları, tam orqanlarda və sistemlərdə bir-biri ilə birləşdirir. Beləliklə, bütün orqanlarda müxtəlif toxumalar bir-biri ilə yalnız birləşdirici toxuma vasitəsi ilə rəbitəyə girir, deməli müəyyən mənada bir toxuma digərindən birləşdirici toxuma qatı vasitəsi ilə ayrılır. Birləşdirici toxuma növlərinin funksional əhəmiyyətindən danışarkən, onların orqanizmdə qanyaradıcı vəzifə də (retikulyar toxuma) daşdığı nı qeyd etmək lazımdır. Birləşdirici toxumanın hüceyrə elementləri də olduqca müxtəlifdir, ara maddəsi maye və yarım-maye halında olan toxuma növləri üçün bu xüsusiyyət daha xarakterikdir. Bütün bunlarla yanaşı birləşdirici toxumanın hər növündə əsasən iki tip hüceyrə vardır: inkişafda olan cavan hüceyrələr və son inkişaf dərəcəsinə çatmış hüceyrə formaları. Bunlardan birincilər yüksək metabolizm xüsusiyyətinə malik olub, **blast hüceyrələri** (yunanca *blastos* – "maya") adlanır (məs.: eritroblast, fibroblast, osteoblast və s.). İkinci qrup hüceyrələrin isə metabolizm fəallığı zəifləmiş olur (məs.: eritrosit, fibrosit, osteosit və s.). Bu iki qrup hüceyrələrin bir-birinə olan miqdarı nisbəti həmin toxumanın funksional halını əks etdirir. Birləşdirici toxumanın hüceyrə formaları içərisində sütun hüceyrələri xüsusi yer tutur. Onlar cavan olub, az diferensiasiya etmələrinə baxmayaraq zəif metabolik və mitoz fəallığına malik olur. Quruluş cəhətdən bu hüceyrələr kiçik və orta limfositlərə bənzəyir; funksional cəhətdən isə bunlar gələcəkdə yüksək diferensiasiya etmiş müxtəlif formalı hüceyrələr üçün ehtiyat kambial hüceyrə rolunu oynayır. Birləşdirici toxumanın bütün növlərini xarakterizə edən xüsusiyyətlərindən biri də onların yüksək plastikliyi və regenerasiya fəallığıdır. Buna görə də birləşdirici toxuma dəyişilmiş ətraf mühitə tezliklə uyğunlaşır və deməli, yüksək adaptasiya qabiliyyətinə malikdir. Birləşdirici toxumanın bütün növləri rüşeymi inkişafın lap erkən dövründə meydana çıxan mezenximdən, daha doğrusu rüşeymi birləşdirici toxumadan inkişaf edir. Beləliklə, rüşeymdə mezenxim bütün toxumalardan əvvəl əmələ gəlir. Onurğalı heyvanlarda mezenximin ilk mayasını, başlıca olaraq mezoderma təşkil edir. Mezenxim mezodermanın həm dorzal seqmentlərindən (sklerotomdan və dermatomdan), həm də onun ventral şöbəsindən, yəni splanxnotomdan inkişaf edir. Splanxnotomdan da dorzal mezodermada olduğu kimi mezenximin iki mayası meydana çıxır. Bunların biri splanxnotomun parietal lövhəsindən, ikincisi isə visseral lövhəsindən əmələ gəlir. Sonra bütün bu dörd mayanın mezenximi birləşərək ümumi kütlə şəklində rüşeymin digər mayaları arasında yerləşir.

### MEZENXİMİN QURULUŞU

Mezenxim quruluşca mezenxim hüceyrələrindən və onların arasındakı sahəni tutan hüceyrəarası maddədən (maye və ya yarım-maye həlim şəklində) ibarətdir. Mezenxim hüceyrələri bir-biri ilə rəbitə vasitəsi ilə bir-biri ilə birləşərək torabənzər şəkil alır. Əvvəllər bu sinsiti adlanırdı (yunanca *syn* - birgə və *cytus* –

“hüceyrə”). Sinsiti adı altında hüceyrələrin xüsusi sitoplazmatik çıxıntılar vasitəsi ilə bir-biri ilə sıx qarşılıqlı rabitəyə girərə rək tor quruluş kəsb etməsi düşünülürdü; çünki işıq mikroskopunda bir hüceyrənin sitoplazmatik çıxıntısının hüdudsuz olaraq digər hüceyrənin müvafiq çıxıntısına keçdiyini görünürdü. Lakin elektron mikroskopu ilə aşkar olunmuşdur ki, sitoplazmatik çıxıntılar arasında hüdud vardır, belə ki, bu çıxıntıların müstəqil plazmatik zarı (sitolemması) vardır və onlar bir-birinə yalnız sıx təmas edir və beləliklə, əsil sinsiti əmələ gəlmir. Mezenxim hüceyrələri, mezenximositlər (*mezenchymocyti*) iy ya ulduz şəklində olur. Onların çoxu tor quruluş un meydana çıxmasında iştirak edir. Lakin bunlardan əlavə, mezenximdə həmişə sərbəst, mütəhərrik mezenxim hüceyrələri də vardır. Mezenxim hüceyrələrində endoplazmatik tor yaxşı nəzərə çarpır və onlarda çoxlu mitoxondrilər olur.

Mezenxim yarandı ğı vaxtdan başlayaraq toxuma kimi fəaliyyət göstərir. Bununla o, rüş eymin digər mayalarından fərqlənir. Mezenxim başlıca olaraq trofik funksiya daşıyır; onun i arisi ilə orqanizmin sür  tl  inkişafını təmin ed n qida madd ləri h r yer  daşınır. Bu v zif  il   laq dar olaraq mezenxim  ox tez diferensiasiyaya uĝrayaraq h r şeyd n  vv l qanı v  qan damarlarını  m l  g tirir. Daha sonra o, m xt lif istiqam td  diferensiasiya edir v  birl şdirici toxumanın ayrı-ayrı n vl rini, habel  saya  z  l  toxumasını yaradır.  mumiyy tl , mezenximd n aşaĝıdakı toxuma n vl   ri diferensiasiya edir: qan v  limfa,  sil birl şdirici toxuma, qı ĝırdaq v  s m k toxumaları v  saya  z l  toxuması. Buna g r  d  h min toxumalar m nş c  **mezenxim toxumaları** adlanır. Qeyd olunan toxumalar i arisd  saya  z l  toxuması x susi yer tutur v  ad t n mezenxim toxumaları il  deyil,  z l  toxumaları il  birlikd  t svir edilir. M nş  c h td n mezenximl   bilavasit  rabit d  olmasına baxmayaraq, saya  z l  toxuması morfo-funksional c h td n enin zolaqlı  z l  toxumasına  ox yaxındır v  bunlar birlikd   z l  toxumaları b hsində qeyd olunur. Bel  likl , t dris kitablarında mezenxim toxumaları adı altında geniş m nada birl şdirici toxumanın b t n n vl ri t svir edilir. Bu baxımdan birl şdirici toxumalar aşaĝıdakı qruplara b l n r:

1. Qan v  limfa
2.  sil birl şdirici toxuma
3. Qıĝırdaq toxuması
4. S m k toxuması
5. Spesifik xass li birl şdirici toxumalar

Birl şdirici toxumanın b t n n vl ri qeyd olunan ardıcılıqla aşaĝıda t svir edilir.

## QANIN  MUMİ S CİYY Sİ. FUNKSİYALARI

Qan h ceyr  elementlərindən v  h ceyr arası madd d n - plazmadan t şkil olunmuşdur.

H ceyr arası madd nin maye şəklində olması h ceyr lərin qan damarları il  h r k tini təmin edir. H ceyr arası kontaktlar olmadığı   n qan h ceyr ləri izoliz  olunmuş ş kild  sərb st yerl şirl r. Qanın s tun – kambial, inkişaf etməkd  olan h ceyr ləri il  yetkin h ceyr ləri bir-birindən t  crit olunmuş ş kild  yerl şirl r, bel  ki, hemopoez, y ni yeni qan h ceyr l  rinin yaranması, qanyaradıcı orqanlarda bař verir, yetkin h ceyr l r is  qan d vranında sirkulyasiya edir, h m d  birl şdirici toxumaya miqrasiya ed  bilirl r.

Qanyaradıcı orqanlarda qan h ceyr  populyasiyası daim tamamlanır, bel likl , qan d vranında olan h ceyr  populyasiyası t rkibi daim sabit saxlanılır.

Qan h yat   n vacib olan n qliyyat, trofik, t n ff s, homeostatik v  m dafie funksiyaları yerinə yetirir. Orqanizm  qida il  daxil olan m badil  m hsulları v  ba řqa kimy vi madd l r qan vasit si il  daşınır (n qliyyat v  trofik funksiya). Aĝciy rl  rd n toxumalara O<sub>2</sub> v   ksin , toxumalardan CO<sub>2</sub> qan vasit sil  daşınır (t n ff s funksiyası). Su- duz m badil si v  elektrolit m badil sinin sabitliyi qan vasit si il  saxlanılır (homeostatik funksiya). Qanın m dafie funksiyası h ceyr  v  humoral immunitetin h yata ke irilm si il   laq dardır. Qan endokrin v  sinir sistemləri il  birlikd  orqanizmin daxili m hitinin sabitliyinin, h  m nin immun homeostazın təmin olunmasında iştirak edir. Qan vasit sil  hormonlar v  bioloji aktiv madd l r daşınır.

Qan h ceyr arası madd d n – plazmadan v  formalı elementl rd n - eritrosit, leykosit v  trombositl rd n t şkil olunmuşdur. Qanın  mumi h cminin 55-60%-ni plazma, 40-45% -ni formalı elementl r t şkil edir. Orqanizmin  mumi   kisinin 5-9%-ni qan t şkil edir. 70 kq   kid  olan insan orqanizmind  5,0-5,5 l qan olur.

Qanın plazması nın 90-93%-i su, 7-10%-i quru maddədə n ibarətdir. Quru maddənin 6,6-8,5%-ni zülallar, 1,5-3,5%-ni başqa üzvi və mineral birləşmələr təşkil edir. Plazmanın əsas zülalları albumin, qlobulin və fibrinogenidir. Qanda cərəyan edən antitellər qanın qlobulin fraksiyası zülallarına daxildir, buna görə də onları immunoqlobulinlər də adlandırırlar. Qanın plazmasının pH-ı 7,36-dır.

Qanın ümumi həcmnin müəyyən hissəsini formalı elementlər təşkil edir. Onların həcmnin faizlə miqdarının ifadəsi **hematokrit** adlanır. Orta yaşlı kişilərdə bu ədəd 44-46%, qadınlarda isə 41-43% ola bilər. Ümumiyyətlə, sağlam şəxslərdə bu göstərici 36%-dən 48%-ə qədər ola bilər.

Qanın formalı elementləri qan yaxması nda öyrənilir. Qan yaxmasını metanolda fiks ə etdikdə n sonra Romanovski üsulu ilə boyayırlar. Bu üsulla boyamada 2 boyaqdan istifadə olunur: azur II (əsas boyaq) və eozin (turş boyaq)

## QANIN FORMALI ELEMENTLƏRİ

**Eritrositlər** – qırmızı qan cisimcikləri filogenez və ontogenez prosesində nüvəsini və bir çox orqanellərini itirmiş nüvəsiz hüceyrələrdir (posthüceyrə strukturları hesab edilirlər). Eritrositlərin əsas funksiyası  $O_2$  və  $CO_2$  daşınması, yəni qazlar mübadiləsinin təmin olunmasıdır. Bu funksiyanın təmin olunması eritrositlərdə tərkibində dəmir olan spesifik zülal olan hemoqlobinlə əlaqədardır. Bundan başqa eritrositlər aminturşuları, antitelləri, toksinləri və bir sıra dərman maddələrini sitolemmasının səthinə adsorbsiya etməklə onların daşınmasında da iştirak edir.

Eritrositlərin miqdarı yetkin orqanizmdə kişilərdə 1 litrdə  $3,9 \times 10^{12}$ -dən  $5,5 \times 10^{12}$ , qadınlarda  $3,7 \times 10^{12}$ -dən  $4,9 \times 10^{12}$ -dək olur. Eritrositlərin miqdarı yaş, hormonal fon, emosional və əzələ gərginliyi, həmçinin ekoloji faktorlardan asılı olaraq dəyişə bilər. Eritrositlərin miqdarının artması eritrositoz, azalması isə anemiya kimi xarakterizə olunur. Normada eritrositlər iki tərəfi basıq disk formasında olur, diskositlər adlanırlar. Qocalmış eritrositlər formalarını dəyişirlər. Ona görə də, eritrositlərin ümumi miqdarının 80-85%-ni diskositlər, 15-20%-ni isə qeyri-düzgün formalar - sferosit, planosit, exinositlər təşkil edir. Qeyri-düzgün formaları n qanda miqdarının çoxalması **poykilositoz** adlanır. Eritrositlər qan kapilyarından keçərkən formalarını çox dəyişirlər. Eritrositlərin diametri 7,1-7,8 mkm ölçüdədir. Normal qanda 75% eritrositlər bu ölçüdə olur və **normositlər** adlanırlar. Diametri 8 mkm-dan böyük eritrositlər **makrosit** adlanır, 12,5% təşkil edir, 6 mkm-dan kiçik olanlar **mikrositlər** adlanır, 12-12,5% təşkil edir. Makrosit və mikrositlərin ümumi miqdarının 25%-dən çox olması **anizositoz** adlanır.

Eritrositin ümumi həcmnin 45%-i hemoqlobin təşkil edir. Hemoqlobin qazlar mübadiləsində iştirak edərək oksigenin ağ ciyərlərdən toxumalara, toxumalardan ağ ciyərlərə daşınmasını təmin edir. Eritrositin sitoplazmasında əsas zülallardan biri də karboanhidraza fermentidir. Bu ferment  $CO_2$ -nin cox hissəsinin nəqliyyat üçün əlverişli formaya –  $HCO_3^-$  (hidrokarbonat ionuna) və əksinə çevilməsini katalizə edir.

İnsan orqanizmində eritrositlərdə 2 tip hemoqlobin ola bilər:

1) HbF embrion üçün xarakterikdir və **fetal hemoqlobin** adlanır. İnkişafın 8-36-cı həftələrində eritrositlərdə olur və dölün hemoqlobinin 90-95%-ni təşkil edir. Doğuşdan sonra bu miqdar tədricən azalır və 8 aylıq uşaqda 15% təşkil edir.

2) HbA yetkin orqanizm üçün xarakterikdir. Hemoqlobinin bu tiplərinin zülal hissələri aminturşu ardıcılığına görə fərqlənilir. Yetkin orqanizmdə isə HbA - 98%, HbF - 2% təşkil edir. Qeyd etmək lazımdır ki, Hb F-in oksigenə həssaslığı HbA-dan yüksəkdir.

Eritrositin tərkibindəki hemoqlobində olan dəmir qana qırmızı rəng verir. Qan preparatlarını boyayarkən eritrositlər oksifil olurlar. Periferik qanda normada diskosit formasında olan 1-5% cavan eritrositlər – **retikulositlər** olur ki, bunlar da yetkin eritrositlərə diferensiasiya edirlər. Retikulositlərdə hemoqlobin nisbətən az olur, sitoplazmada dənəvər strukturlar aşkar edilir. Elektron mikroskopu vasitəsilə müəyyən edilmişdir ki, dənəvər-torlu strukturlar tərkibində ribosom olan endoplazmatik şəbəkənin qalıqlarıdır. Güman edilir ki, retikulositlərdə az miqdarda zülal sintezi (qlobin) həyata keçir.

Eritrositin sitoplazmasında hemoqlobindən başqa müəyyən funksiyaları yerinə yetirən fermentlər (məs.: karboanhidraza fermenti) də vardır. Bu fermentlər qazlar mübadiləsi, hüceyrə formasının saxlanması və s. funksiyalar üçün çox vacibdir. Karboanhidraza fermenti eritrositin sitoplazmasının əsas zülallarından biri olmaqla,  $CO_2$ -nin nəqliyyat üçün əlverişli olan hidrokarbonat ionuna (toxumalarda) və əksinə çevilməsini (ağciyər kapilyarlarında) təmin edir.

Eritrositlərin həyat dövrü 120 gündür. İnsan orqanizmində eritrosit ömrünü başa vurduqdan sonra hemoqlobin qlobin və hemin qrupuna parçalanır. Hemin qrupundan azad olmuş dəmir qismən yeni

eritrositlərin yaranması na sərf olunur. Eritrositlər qocalarkən onlarda bəzi fermentlərin aktivliyi və bununla əlaqədar qazlar mübadiləsi funksiyası zəifləyir.

Eritrositin hüceyrə membranı çox plastiki, bu da ona deformasiya etməyə, nazik kapilyarlardan (4-5 mkm) keçməyə imkan verir. Bu proseslər kortikal sitoplazma və sitoskelet elementlərinin iştirakı ilə təmin olunur. Eritrosit membranının əsas transmembran zülalları zolaq 3 zülalı və qlikoforinlərdir. Spektrin isə kortikal sitoplazma zülalları qrupuna daxil olub membranı n daxili səthində yerləşir. Spektrin sitosketin aktin zülalları ilə birləşir və spektrin-aktin kompleksi əmələ gətirir ki, bu da membranın zolaq 3 zülalları ilə ankrin zülalı vasitəsi ilə əlaqələndirir. Bu birləşmə membranı daxilə doğru dartaraq, eritrositə ikitərə fibasıq disk formasını verir. zolaq 3 zülalı – membranda qlükoza daşıyıcısı rolunu oynayır, həm də  $Cl^-$  və  $HCO_3^-$  anionlarının nəqliyyatında iştirak edir (bu haqda əlavə məlumat üçün bax: [2], s.76).

Qlikoforinlər – membran qlikoproteidləridir. Onun karbohidrat zəncirində Ag-determinantları yerləşir (A və B aqqlütinogenləri). Rezus faktor antigenləri də eritrosit zarında yerləşən membran qlikoproteidləridir.

Eritrositlərin ölümü hüceyrədaxili faktorlar, həm də mikromühit faktorlarının təsiri ilə həyata keçirilir. Belə ki, eritrositdə fermentlərin sintezi mümkün olmadığı üçün, tədricən sitoplazmada mübadilə prosesləri zəifləyir, hüceyrənin forması dəyişir, zülallarda deqradasiya baş verir, yeni antigenlər yaranır. Belə qocalmış eritrositlər makrofaqlar tərəfindən tanınır və faqositoza uğradılır. Beləliklə, plazmatik membranın səthində görünən qocalıq antigenləri qocalmış eritrositlərin tapılmasına və kənarlaşdırılmasına səbəb olur. Bu antigen eritrosit zarında zolaq 3 zülalının deqradasiyası nəticəsində yaranır.

Hemolitik anemiyalarda, malyariya xəstəliyi zamanı da eritrositlərin elliminasiya prosesi bu mexanizmlə baş verir.

**Leykositlər** (onlara ağ qan cisimcikləri də deyilir) çox hərəkətliliyi, morfoloji xüsusiyyətlərinin və funksional əhəmiyyətinin müxtəlifliyi ilə xarakterizə olunurlar. Müəyyən qrup leykositlər müdafiə funksiyalarında iştirak edərək mikrobların, yad cisimlərin və onların parçalanma məhsullarının faqositozunu təmin edir, həmçinin humoral və hüceyrə immunitetinin təşkilində də iştirak edirlər.

Leykositlər şarabənzər formada olurlar. Yetkin insanda qanın 1 litrində miqdarı  $4,8 \times 10^9 - 9,0 \times 10^9$  olur. Onların miqdarı qida qəbulu, fiziki və əqli gərginlik, həmçinin xəstəliklər zamanı dəyişə bilər. Leykositlərin miqdarının artması **leykositoz**, azalması isə **leykopeniya** adlanır. Leykositlər psevdopodilər əmələ gətirməklə aktiv hərəkət edə bilirlər, bu zaman onların formaları da kəskin dəyişir. Leykositlər kapilyarların endotel hüceyrələri arasından birləşdirici toxumanın ara maddəsinə, həmçinin bazal membranlardan hüceyrələr arasına keçə bilirlər. Onların hərəkət sürəti müxtəlif şərtlərdən asılıdır: mühitin konsistensiyası, pH, temperatur və s. Leykositlərin hərəkət istiqaməti də müəyyən faktorlarla müəyyən olunur ki, bunların içərisində də xemotaksis mühüm rol oynayır (yəni müəyyən kimyəvi qıcıqlandırıcıların təsiri, məsələn, toxumanın parçalanma məhsulları).

Hüceyrələrin qarşılıqlı əlaqəsi prosesində leykositlərin plazmolemmasında olan spesifik reseptorların mühüm əhəmiyyəti vardır. Qan cərəyanı ilə leykositlər bütün orqanizmə yayılır, toxuma və orqanlarda məskunlaşaraq aktivlik göstərir.

Leykositlər şərti olaraq 2 böyük qrupa bölünürlər: dənəli leykositlər, yaxud qranulositlər və dənəsiz leykositlər, yaxud aqranulositlər. Qranulositlər adətən seqmentləşmiş nüvənin və sitoplazmada spesifik dənələrin olması ilə xarakterizə olunurlar.

Romanovski-Gimza metodu ilə boyama zamanı bəzi leykositlərdə dənələr turş boyaqlara (eozin) həssaslıq göstərirlər ki, belə leykositlər **eozinofil leykositlər** adlanır. Bəzi leykositlərdə isə sitoplazmadakı dənələr əsasi boyaqlara həssaslıq göstərirlər, bunlar **bazofil leykositlər** adlanırlar. Digər qrup leykositlərdə olan dənələr həm turş, həm də əsasi boyaqlara həssaslıq göstərdikləri üçün belə leykositlər **neytrofil leykositlər** adlanırlar.

Aqranulositlərin nüvəsi sferik, oval ya paxlaşəkili olurlar, paycılara bölünmür, sitoplazmada spesifik dənələr olmur. Onlar 2 qrupa bölünürlər: limfositlər və monositlər.

### **QRANULOSİTLƏR (dənəli leykositlər)**

**Neytrofil** qranulositlər, yaxud neytrofillər, dairəvi olub, diametri 7-9 mkm-dur. Leykositlərin ümumi miqdarının 65-75 %-ni təşkil edirlər.

Neytrofillərin sitoplazması zəif oksifildir, orada kiçik də nəciklər aşkar edilir, Romanovski-Gimza metodu ilə boyama zamanı bu dənələr çəhrayı-bənövşəyi rəng alır. Sitoplazmanın səthi-periferik hissəsi qatı homogenidir, dənələr yoxdur, burada nazik filamentlər yerləşirlər. Bu qat neytrofillərin amöbvari hərəkətində, psevdopadilərin yaranmasında əsas rol oynayır. Qeyd edildiyi kimi, leykositlər öz funksiyalarını yerinə yetirmək üçün iltihab ocağına və ya zədələnmiş toxumalara miqrasiya edirlər. Strukturuna və kimyəvi tərkibinə görə neytrofil leykositlərin sitoplazmasındakı qranullar 2 tipə ayrılır: azurofil qranullar və neytrofil qranullar. Azurofil qranullar neytrofillərin diferensiasiya prosesində daha əvvəl yaranır, onlara **birincili qranullar** da deyirlər. Onların tərkibində lizosomlar üçün xarakterik hidrolitik fermentlərin aşkar olunması sübut edir ki, bu qranullar əslində birincili lizosomların bir formasıdır.

Spesifik neytrofi I dənələr isə neytrofillərin inkişaf prosesində sonradan yaranırlar və onlar **ikincili qranullar** da adlanır. Onların miqdarı hüceyrənin diferensiasiya prosesində artır. Kimyəvi tərkibcə bu qranullarda antibakterial aktivliyə malik maddələr (lizosim, laktoferrin) aşkar olunmuşdur. Neytrofillərin sitoplazmasında orqanellər zəif inkişaf etmişdir; az miqdarda mitoxondri, kiçik Holci kompleksi, hüceyrə mərkəzi, reduksiyaya uğramış endoplazmatik şəbəkə aşkar edilir, bunlardan başqa sitoplazmada qlikogen, lipid və s. əlavələrin olması xarakterikdir. Neytrofi I leykositlərin nüvəsinə sıxlaşmış xromatin periferiyada yerləşir, nüvə çik zəif aşkar edilir. Nüvənin forması müxtəlifdir. Yetkin neytrofillər 2-3 və daha çox paycıqdan ibarət seqmentləşmiş nüvəyə malikdirlər (seqmentnüvəli neytrofil leykositlər). Onlar neytrofil leykositlərin əsas hissəsini (47-72%) təşkil edir. Çöpnüvəli neytrofil qranulositlər 1-6% təşkil edir. Onların nüvəsi nal və ya «S» hərfi formasında olur. Paxlaformalı nüvəyə malik olan cavan neytrofillər isə 0,5-1% təşkil edir. Bu 3 növ neytrofillərin miqdar nisbəti klinikada böyük diaqnostik əhəmiyyətə malikdir. Məsələn, cavan və çöpnüvəli qranulositlərin miqdarının artması ya qanıtirmə, yaxud iltihab ocağının olması üzündən qanyaranmanın sürətlənməsindən xəbər verir. Klinikada cavan və çöpnüvəli neytrofillərin miqdarının artması **sola meyilli neytrofilyoz**, seqmentnüvəli neytrofillərin miqdarının artması isə **sağa meyilli neytrofilyoz** adlanır. Neytrofillərin yüksək faqositoz qabiliyyətinə malikdirlər. İ.İ. Meçnikov onları mikrofaqlar adlandırmışdır. Bakteriya və digər hissəciklər udulduqdan sonra faqosom yaranır. Faqosom əvvəlcə spesifik qranullarla, sonra birincili qranullarla birləşir, beləliklə, faqolizosom yaranır, faqositə olunmuş mikroorqanizmlər hidrolitik fermentlərin köməyi ilə parçalanır.

Müəyyən edilmişdir ki, yetkin neytrofillər keylonlar deyilən spesifik maddələr ifraz edirlər. Bu maddələr isə qranulositopoetik sıranın hemopoetik hüceyrələrində DNT sintezini ləngidərək leykositlərin proliferasiya və diferensiasiya proseslərinə tənzimləyici təsir göstərirlər.

Neytrofillərin həyat dövrü təxminən 8 sutkadır. Qan dövrəsinə 8-12 saat dövr etdikdən sonra onlar birləşdirici toxumaya keçir və orada maksimal funksional aktivlik göstərirlər.

Vacib zülalların sintezinə lazım olan orqanellərin sayı çox az olduğu üçün neytrofil leykositlər uzun müddət fəaliyyət göstərə bilmirlər və bir dəfə funksional faqositar aktivlik göstərdikdən sonra məhv olurlar. İrin kütləsini belə ölmüş neytrofillər təşkil edir. İrinin tərkibinə həmçinin makrofaq, bakteriyalar, toxuma mayesi daxildir.

**Eozinofillər** – neytrofillərdən ölçücə nisbətən iridir, diametri 9-10 mkm-dur, nüvəsi adətən ikiseqmentli olur. Periferik qanda ümumi leykositlərin miqdarı 0,5-5%-ni təşkil edir. Qırmızı sümük iliğinde yaranırlar, bir neçə gün burada qalıb sonra qanla 3-8 saat sirkulyasiya edir, xarici mühitlə kontaktda olan toxumalara miqrasiya edirlər (tənəffüs, sidik-cinsiyyət yollarının, bağırsaqların selikli qişalarına). Qanda sirkulyasiya edəndə eozinofilin ölçüsü 12 mkm çatır, birləşdirici toxumaya keçdikdən sonra ölçüsü 20 mkm-ə qədər ola bilər. Eozinofillərin həyat dövrü 8-14 gündür. Sitoplazmada yaxşı inkişaf etmiş dənəli endoplazmatik şəbəkə, ribosom, mitoxondri və çoxlu qlikogen də aşkar edilir. Sitoplazmada oval və ya poliqonal formada spesifik oksifil qranulların olması ilə xarakterizə edirlər. Qranulların oksifilliyi tərkibində argininlə zəngin əsas zülalların olması ilə əlaqədardır. Bu zülal antiparazitar (antihelmint) və antibakterial təsirə malikdir. Eozinofil qranulların tərkibində həmçinin histaminaza, bir sıra hidrolitik lizosomal fermentlər də aşkar edilmişdir. Eozinofillərin sitoplazmasında orqanellər zəif inkişaf etmişdir. Nüvəsinin formasına görə seqmentnüvəli, çöpnüvəli, cavannüvəli formalar aşkar edilmişdir. Eozinofillər deqranulyasiyadan sonra apoptoza uğrayırlar.

Eozinofillər neytrofillərə nisbətən zəif hərəkətlidir, onlar qan dövrəsinə toxumaya keçərək qıcıqlanma mənbəyinə doğru hərəkət edə bilirlər. Histamin, limfokinlər, immun komplekslər (antigen-

antitel kompleksi) və s. maddələr eozinofillə rə müsbət xemotaksis təsir göstərirlər. Müəyyən edilmişdir ki, antigen-antitel reaksiyası gedən iltihab ocaqlarında eozinofillərin qırmızı 1 sümük iliyindən qan dövranına, oradan isə toxumalara keçməsinə stimula edən maddələr sintez olunur.

Eozinofillərin faqositar aktivlik qabiliyyəti neytrofillərə nisbətən zəifdir. Eozinofillər orqanizmin yad zülallara qarşı müdafiə reaksiyalarında və allergik reaksiyalarda iştirak edirlər. Orqanizmə yad zülal daxil edilərsə, eozinofillərin miqdarı artır – **eozinofiliya** mü şəhidə olunur. Eozinofillər bazofil və tosqun hüceyrələr tərəfindən ifraz edilən histamini faqositə edərək onun metabolizmində iştirak edir. Həmçinin eozinofillər hər bazofillərdən və tosqun hüceyrələrdən histaminin xaric olunmasını tormozlayan spesifik faktor da sintez edirlər. Eozinofillər antiparazitar funksiya yerinə yetirirlər. Parazitar xəstəliklər zamanı (helmintozlar, şistosomoz və s.) eozinofillərin sayı artır. Eozinofillər parazitlərin sürfələrini məhv edirlər. Qanda adrenalinin, hipofizin adrenokortikotrop hormonunun və qlükokortikoidlərin miqdarının artması eozinofillərin sayının azalmasına - **eozinopeniyaya** səbəb olur. Eozinofillərin qanda dövretmə müddəti 3-8 saatdır, sonra onlar birləşdirici toxumaya keçərək orada fəaliyyət göstərirlər.

**Bazofil** qranulositlərin diametri 9 mkm-dir, insan qanında ümumi leykositlərin 0,5-1% -ni təşkil edir. Bazofillər kövşək lifli birləşdirici toxumanın tosqun hüceyrələrinə çox oxşayırlar. Lakin buna baxmayaraq, onlar arasında bir sıra morfoloji və funksional fərqlər mövcudur. Onlar həm qırmızı 1 sümük iliyində, həm qan dövranında ola bilərlər. 1-2 sutka qanda sirkulyasiya edir, sonra zəif amöbvari hərəkətli kapilyar divarından toxumaya – kövşək toxumaya miqrasiya edirlər. Bazofillərin sitoplazmasında iri, oval və ya poliqonal formalı spesifik bazofil dənələri aşkar edilir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu qranullar metaxromaziya qabiliyyətinə malikdirlər, yəni toluidin abası ilə rəngləmə zamanı boyağın rəngini dəyişirlər (qırmızı 1 və ya bənövşəyi rəngə). Bu qranullarda heparin, histamin, serotonin və s. aşkar edilir. Spesifik bazofil dənələrdən başqa bazofilərin sitoplazmasında azurofil dənələr də aşkar edilir (lizosomlar). Bazofillərin nüvəsi adətən az segmentləşmiş, bəzən sferik olur, neytrofillərin və eozinofillərin nüvəsinə nisbətən az intensiv boyanır. Sitoplazmada bütün əsas orqanellər aşkar edilir.

Bazofillər heparin və histamin metabolizmində iştirak edir. Bazofil qranulositlər heparin və histamin ifraz edərək qanın laxtalanma proseslərinin və qan damarı divarının keçiriciliyinin tənzimində, yerli iltihabi reaksiyaların gedişində, həm də allergik xarakterli immunoloji reaksiyalarda iştirak edirlər. Müəyyən olunmuşdur ki, bazofillərin zarında IgE reseptorları, həmçinin qanın bəzi komplement zülallarının reseptorları vardır. Allergen təsiri olduqda qranullardakı möhtəviyyət in ekzositozu baş verir (deqranulyasiya). Deqranulyasiya IgE molekulları ilə vasitələnir. Belə ki, bazofil leykositlərin plazmolemmasında IgE reseptorları yerləşirlər. Bu zaman histamin və başqa vazoaaktiv maddələr xaric olur ki, bunlar da allergik reaksiyanın inkişafına səbəb olur. Məs.: allergik rinit, bronxial astma, anafaktik şok və s. Yad zülallar bazofilləri deqranulyasiyaya uğradaraq histamin ifrazına, o isə öz növbəsində qan damarlarının kəskin genişlənməsinə, ödemlərin əmələ gəlməsinə səbəb olur. Bazofillərin faqositar aktivliyi zəifdir.

### **AQRANULOSİTLƏR (dənəsiz leykositlər)**

**Limfositlər.** Leykositlərin ümumi miqdarının 20-45%-ni təşkil edirlər. Virus və xroniki infeksiyalar zamanı, adətən limfositlərin sayının artması – limfositoz müşahidə olunur. Limfositlər immunoloji reaksiyalarda əsas rol oynayırlar. Qanda sirkulyasiya edən limfositlər funksional və metabolik qeyri-aktiv vəziyyətdə olurlar. Qan – limfositlər üçün limfoid sistem orqanları və başqa toxumalar arasında sirkulyasiya etmək üçün mühit təşkil edir. Spesifik siqnallara cavab olaraq limfositlər qan damarı divarından birləşdirici toxumaya miqrasiya edirlər. Onlar, həmçinin epitel toxumasına da miqrasiya edə bilərlər (məs.: bağırsağın selikli qişasının epitelinə). Ölçülərinə görə kiçik (4,5-6 mkm), orta (7-10 mkm) və iri limfositlər (10-18 mkm) ayırılır. Funksional təsnifata görə limfositlərin əsas 3 tipi müəyyən edilmişdir: B-limfositlər, T-limfositlər və NK- hüceyrələr. Kiçik limfositlərin kondensləşmiş xromatinə malik iri nüvəsi var. Sitoplazma nüvə ətrafında nazik həlqə şəklində görünür. Qanda cərəyan edən limfositlər əsasən kiçik limfositlərdir. Onlar qanın limfositlərinin 85-90% -ni təşkil edirlər. İri limfositlər qanda sirkulyasiya edən limfositlərin 3%-ni təşkil edirlər. Nüvə iri və nisbətən sıxdır. Sitoplazmada az miqdarda lizosom, mitoxondri, rudimentləşmiş Holci kompleksi, endoplazmatik tor, çoxlu sərbəst ribosomlar aşkar edilir. İri və orta limfositlər əsasən antigenlə aktivləşmiş B-limfositlər qrupunu təşkil edirlər. NK-hüceyrələr də iri limfositlərdir.

**B-limfositlər** qanın limfositlərinin 30%-ni təşkil edir. Bu hüceyrələr ilk dəfə quşlarda Fabricius kisəsi (*bursa of Fabricius*) deyilən limfoid orqanda aşkar olunmuşdur. B-limfositlərdə n effektor hüceyrələr – immunoqlobulinlər – Ig(antitellər) sintez edən plazmositlər yaranırlar. Plazmatik hüceyrələr isə konkret antigenə qarşı antitel sintez edirlər.

B-limfositlər, plazmatik hüceyrələr humoral immunitetə cavabdehdir. Onları n sintez etdikləri antitellər qana və orqanizmin başqa maye mühitlərinə ifraz olunurlar. Hədəfin – antigenin məhvi antitellərin iştirakı ilə gedir. B-limfositlərin plazmolemması nda çoxlu sayda immunoqlobulin Ig reseptorları olur (ən çox IgM, IgD sinifləri). Hər bir B-limfosit 105 sayda belə reseptorlara malik olur. Antigeni B-limfosit bu reseptorların köməyi ilə tanıyır. Reseptor antigenlə birləşdikdə, yəni antigen stimulyasiyası nəticəsində B-limfosit aktivləşir və proliferasiya edir, plazmatik hüceyrəyə diferensiasiya edir.

**T-limfositlər.** T-limfositlərin səl əfləri qırmızı sümük iliyində yaranaraq qanla timusa gətirilir və T-limfositlərin diferensiasiyası timusda baş verir. B-limfositlərdən fərqli olaraq T-limfositlərin immun reaksiyalarda iştirakı antigeni bilavasitə tanımaqla yox, başqa hüceyrələrin membranındakı histouyğunluq molekullarını tanıması ilə bağlıdır. Yetkin T-limfositlər timusu tərk edir, periferik qanda, limfoid orqanlarda təsadüf edirlər. Səthi diferensiasiya antigenlərinə görə T-limfositlərin iki tipi ayırılır:  $CD^{4+}$  və  $CD^{8+}$  limfositlər.

$CD^{4+}$ -limfositlər T-helper limfositlərdir. Bu hüceyrələr B-limfositlərin proliferasiyasını və Ig sintezini stimule edirlər, IL-2, IL-3, IL-4, IL-5, IL-6 sintez edirlər.

$CD^{8+}$ -limfositlər isə sitotoksik T-limfositlər (və ya killerlər) və T-supressorlardır – (Tc və Ts). Sitotoksik T-limfositlər immun cavab zamanı antigeni Ag-histouyğunluq molekulları (MHC -I sinif) ilə tanıyır, bilavasitə Ag-ni məhv edirlər. T-supressorlar (onları T-requlyatorlar da adlandırılır) isə immun sistemin digər hüceyrələrinin aktivliyini azaldır. Sitotoksik T-limfositlər və ya T-killerlər əsasən hüceyrə immunitetində iştirak edir, transplantantın hüceyrələrinin məhv edilməsi, Ag-un bilavasitə məhv edilməsi proseslərində iştirak edirlər. Sitotoksik T-limfositlər hədəf hüceyrəni (yadı) tanıyır, onunla birləşir və lizisə uğradır. Onların sitoplazmasında spesifik sitolitik qranullar aşkar edilmişdir. Bu qranullarda perforin zülalı vardır, onun köməyi ilə killerlər hədəf hüceyrəni məhv edirlər. Hədəf hüceyrə rolunu virusla infeksiyalaşmış hüceyrələr də oynaya bilər.

**NK-hüceyrələr.** T- və B-limfositlərdən fərqli olaraq membran səthində səthi determinantlara malik deyillər. Bütün sirkulyasiya edən limfositlərin 5-10%-ni təşkil edirlər. Tərkibində perforin zülalı olan sitolitik qranullara malikdirlər, bu yolla da infeksiyalaşmış hüceyrələri, yad hüceyrələri məhv edirlər. İnterlekinlərin təsiri altında NK hüceyrələr proliferasiya edirlər. Aktivləşmiş NK hüceyrələrin plazmatik membranında CD69 qlipoproteini meydana çıxır.

T- və B-limfositlər arasında morfoloji fərqlər tam aydınlaşdırılmamışdır. Tədqiqatlar göstərir ki, B-limfositlərdə dənəli endoplazmatik tor güclü inkişaf etmişdir, T-limfositlərdə isə lizosomlar nisbətən çoxdur.

T- və B-limfositlər, onların populyasiyaları immunoloji metodlarla aşkar edilirlər. Bu isə onların membran səthində spesifik reseptorların olmasına əsaslanır.

Antigenlə qarşılıqlı təsir nəticəsində T- və B-limfositlərin effektor formaları ndan başqa, T- və B-yaddaş hüceyrələri də yaranır. Bu hüceyrələr eyni antigenlə təkrar qarşılaşdıqda, orqanizmdə daha tez sürətli immun cavabı təmin edirlər. Limfositlərin həyat dövrü bir neçə həftədən bir neçə ilədək davam edə bilər. Periferik qandakı limfositlərin çox hissəsini uzun ömürlü (aylarla və illərlə) resirkulyasiya edən T-limfositlər, az hissəsini isə qısa ömürlü (həftə və aylarla) B-limfositlər təşkil edir. Resirkulyasiya halları, yəni qandan toxumaya, toxumalardan limfa yolları ilə yenidən qana qayıdış daha çox T-limfositlər üçün xarakterlidir. Bu yolla onlar bütün orqan və toxumalarda immunoloji nəzarəti həyata keçirirlər.

Müəyyən olunmuşdur ki, qanda sirkulyasiya edən və qırmızı sümük iliyindən bura miqrasiya edən qanın sütün hüceyrələri də kiçik limfositlərlə eyni morfoloji əlamətlərə malikdirlər.

**Monositlər** leykositlərin ümumi sayının 3-11%-ni təşkil edirlər, sərbəst hərəkət edə bilərlər. Qanda 10-12 saat sirkulyasiya etdikdən sonra toxumalarda məskunlaşırlar. Toxumalarda bu hüceyrələrin həyat dövrü 1 ayadək ola bilər. Qan yaxmasında monositlər dairəvi formada olub diametri 20 mikrometrə çatır. Nüvə oval və ya paxla şəkillidir, 1-2 nüvəciyi var. Limfositlərə nisbətən monositlərin nüvəsində xromatin az kompaktlaşmışdır. Sitoplazma zəif bazofildir. Sitoplazmada kiçik, az sayda qeyri-spesifik azurofil



dənələr (lizosomlar) aşkar edilir. Monositlər üçün barmaqşəkilli sitoplazmatik çıxıntılar və faqositar vakuolların olması xarakterikdir. Sitoplazmada çoxlu pinositoz qovuqlar, dənəli endoplazmatik şəbəkə kanalçıqları, kiçik mitoxondrilər vardır. Toxumalarda onlar makrofaqlara çevrilirlər. Monositlər orqanizmin makrofagik sistemə və ya mononuklear faqositar sistemə daxildirlər. Bu sistemə daxil olan hüceyrələrdə qırmızı sümük iliyinin promonositlərindən törəyirlər. Onlar aktiv pinositoz və immun faqositoz qabiliyyətinə malikdirlər. Onların membranında immunoqlobulin reseptorları, komplement zülallara məxsus reseptorlar olur. Mononuklear faqositlərin sitoplazmasında sitoplazmatik fermentlər: qeyri-spesifik esteraza, lizosim, peroksidaza, 5-nukleotidaza fermentlərinin olması xarakterikdir.

Toxumalarda məskunlaşan monosit makrofaqa çevrilir. Bütün orqanların makrofaqları monositlərdən törəyirlər. Mononuklear faqositar sistemə qanın monositləri, müxtəlif orqanların makrofaqları daxildir. Bu makrofaqlara ağciyər alveol makrofaqları, qırmızı sümük iliyi makrofaqları, limfa düyünlərinin, dalağın, seroz boşluqların, birləşdirici toxumanın makrofaqları, qara ciyərin ulduzşəkilli makrofaqları, mikroqliya, osteoklastlar, epidermal makrofaqlar aiddir. Monositdən makrofaq yetişən zaman hüceyrələrin ölçüsü böyüyür, lizosom və mitoxondrilərin miqdarı artır, zülal sintezi, faqositar aktivlik yüksəlir, membranda immunoqlobulin reseptorları formalaşır. Makrofaqlar bakteriyaları, antigen-antitel komplekslərini, ölmüş hüceyrələri, yad cisimcikləri faqositə edirlər. Faqositoz ya bilavasitə, ya da antitellə vasitələnməmiş ola bilər. Antitellə vasitələnməmiş faqositoz zamanı antitellə əhatələnməmiş antigen makrofaqın uyğun reseptorunun köməyi ilə makrofaqın membranına fiksə olur, sonra işə udulur. Udulmuş antigen bəzi hallarda axıra qədər parçalanmır. Belə ki, antigen fraqmentləri uzun müddət makrofaqın membranında II sinif histouyğunluq molekulları ilə birləşərək makrofaqın səthində qala bilər. T-limfositlər məhz belə təqdim olunan antigeni tanıyırlar, buna görə də makrofaqlara antigen təqdim edən hüceyrələr də deyilir. Makrofaqlardan başqa belə xüsusiyyətlərə dendrit hüceyrələr, timusun epiteloretikulosit hüceyrələri də malikdirlər. Faqositoz və antigen təqdim etmək funksiyalarından başqa makrofaqlar qanyaranmaya, leykositlərin aktivliyinə, iltihabi proseslərin gedişinə təsir göstərə bilən bir sıra maddələrdə sintez edirlər. Məs.: koloniyastimuləedici faktor (KSF), interleykin-1, interferon, lizosim, kollagenaza, fibronektin və s.

**Trombositlər.** Trombositlər qırmızı sümük iliyinin gicant hüceyrələri olan meqakariositlərin sitoplazmatik fraqmentləridirlər, diametri 2-3 mkm olan diskəbənzər cisimciklərdir. 1 qanda miqdarı  $180-320 \times 10^9$  olur. 8-11 sutka qan cərəyanında fəaliyyət göstərir. Trombositlər qanın laxtalanmasında iştirak edir, kapillyar divarının keçiriciliyini azaldır, öz membranları səthində antitelləri daşıya bilirlər. Boyanmış qan yaxmasında mərkəzi hissəsi tünd, periferik hissəsi açıq olan solğun mavi cisimciklər şəklində görünürlər. Açıq hissə **hialomer**, tünd hissə **qranulomer** adlanır. Qranulomer hissədə olan dənələr bazofildirlər. Ultramikroskopik müayinədə hialomer hissə bircinsli çox zərif dənəli görünür, burada dənəli endoplazmatik torun hissələri sayılan sıx kanalçıqlar, periferik hissələrdə mikroborucuqlar, aktin filamentləri aşkar edilir. Plazmolemma daxilə doğru invaginasiyalar əmələ gətirir ki, bu da açıq kanalçıqlar sistemini təşkil edir. Güman olunur ki, bu kanalçıqlarla kiçik hissəciklər, qranulomer hissənin dənələrinin möhtəviyyəti,  $Ca^{2+}$  ionları və s. daşınırlar. Bundan başqa, trombositlərdə mitoxondri, ribosomlar, qlükogen əlavələri aşkar edilir.

Qranulomer hissədə lizosom təbiətli I tip  $\alpha$ -qranullar (0,2-0,3 mkm) müəyyən edilir. Bu dənələrin tərkibində əsasən makromolekulyar maddələr – qanın bəzi laxtalanma faktorları (əsasən XIII faktor), böyümə faktorları və bir sıra fermentlər – turş fosfotaza, katepsin, trombokinaza,  $\beta$ -qlükorinidaza və s. aşkar edilir. II tip  $\delta$ -qranullar – sıx cisimciklər adlanır. Tərkibində biogen aminlər serotonin və histamin,  $Ca^{2+}$  ionları, ATF, ADF, aşkar edilmişdir.

Trombositlər trombemələ gəlmə prosesində iştirak edir. Damar divarında defekt əmələ gəldikdə zədələnmiş toxumalardan bəzi maddələr ifraz olunur ki, bu maddələr **xarici laxtalanma faktorları** adlanırlar və trombositlərin adheziyasına – yapışmasına səbəb olurlar. Adheziya prosesi nəticəsində trombositlər aktivləşir, sıx – II tip dənələrində olan maddələr xaric olur ki, bu da trombositlərin aqreqasiyasına (bir-birinə yapışmasına) səbəb olur, bu da tromb kütləsinin yaranması ilə nəticələnir. Adheziya nəticəsində trombositlər aktivləşirlər. Aktivləşmiş trombositlərdən xaric olunan maddələr **qanın daxili laxtalanma faktorları** adlanırlar. Hər iki faktor, xarici və daxili laxtalanma faktorları qan plazmasının protrombin zülalını aktivləşdirir və protrombindən trombin əmələ gəlir. Trombin, plazmanın digər zülalına fibrinogenə təsir göstərir və fibrin əmələ gəlir. Bu proses **laxtalanma** (koagulyasiya)

prosesi adlanır. Fibrin liflər trombositar kütlənin ətrafında toplanır və burada həmçinin eritrositlər də toplanmağa başlayır, beləliklə, qırmızı tromb formalaşır. Son olaraq  $\alpha$ -qranullardan xaric olan laxtalanma faktoru yumşaq tromb kütləsinin bərkiməsinə (fibrin liflər arasında köndələn əlaqələr yaratmaqla) səbəb olur.

Trombositlərin çox olması trombyaranmaya, az olması isə laxtalanma prosesinin pozulmasına - qanaxmaya səbəb ola bilər. Qocalmış trombositlər dalaqda makrofaqlar tərəfindən fagositə uğrayırlar. İmmun reaksiyalar zamanı trombositlər aktivləşir, iltihabi proseslərdə iştirak edən bəzi böyümə faktorları, laxtalanma faktorları, vazoaktiv amillər və lipidlər, neytral və turş hidrolazalar sekresiya edirlər.

Sağlam adamlarda qanın formalı elementləri müəyyən miqdar nisbətində olur ki, buna da **hemoqramma**, yaxud **qanın formulası** deyilir.

Orqanizmin vəziyyətinin səciyyələnməsində leykositlərin diferensial hesablanması mühüm rol oynayır. Leykositlərin ayrı-ayrı növlərinin müəyyən faiz nisbətləri **leykositər formula** adlanır.

### LEYKOSİTAR FORMULA (%)

| QRANULOSİTLƏR |           |              |            |                |          |         |
|---------------|-----------|--------------|------------|----------------|----------|---------|
| Bazofil       | Eozinofil | Neytrofillər |            |                | Limfosit | Monosit |
|               |           | Cavan nüvəli | Çöp nüvəli | Segment nüvəli |          |         |
| 0,5-1         | 0,5-5     | 0,5-1        | 1-6        | 47-72          | 19-37    | 3-11    |

### QANIN YAŞ DƏYİŞİKLİKLƏRİ

Eritrositlərin miqdarı doğuş anında və həyatın ilk saatlarında, yaşlı adamlara nisbətən yüksək olur,  $6,0-7,0 \times 10^{12}$ -ə çatır, 10-14-cü sutkalarda isə yaşlı orqanizmdəki qədər olur. Sonrakı 3-6 ay müddətində eritrositlərin miqdarı minimuma enir (fizioloji anemiya). Cinsi yetişkənlik dövründə eritrositlərin miqdarı yaşlı orqanizmdə olduğu miqdarda olur. Yenidoğulmuşların qanında makrositlərin üstünlüyü ilə olan anizositoz (müxtəlif formalı eritrositlər), retikulositlərin miqdarının artması, həmçinin az miqdarda eritrositlərin nüvəli sələflərinə də rast gəlmək olur.

Yenidoğulmuşlarda leykositlərin miqdarı çox olur, bir litrdə  $10-30 \times 10^9$ -ə çatır. Yalnız 14-15 yaşlarında yaşlı orqanizmdə olan miqdarda olur. Yenidoğulmuşlarda neytrofillərlə limfositlərin nisbəti böyüklərdə olduğu kimidir. Sonrakı sutkalarda limfositlərin miqdarı artır, neytrofillər isə azalır, beləliklə, 4-cü sutkada bu leykositlərin miqdarı bərabərləşir (birincili fizioloji kəşimə). Sonra limfositlərin miqdarı artır, neytrofillər isə azalır. 1-2 yaşlı uşaqlarda limfositlər 65%, neytrofillər 25% olur. 4-5 yaşlı uşaqlarda limfositlərin miqdarı azalır, neytrofillərin miqdarı isə artmış olur (ikinci fizioloji kəşimə). Cinsi yetişkənlik dövründə tədricən limfositlərin miqdarı azalır, neytrofillərin miqdarı isə artır və yaşlı orqanizmdə olduğu nisbətə çatır.

### LEYKOSİTAR FORMULANIN UŞAQLARDA DƏYİŞİKLİYİ (%)

| Leykositlər  | YAŞ   |       |       |       |        |
|--------------|-------|-------|-------|-------|--------|
|              | 1 gün | 5 gün | 1 yaş | 5 yaş | 14 yaş |
| Neytrofillər | 64    | 45    | 25    | 45    | 60     |
| Limfositlər  | 24    | 45    | 65    | 45    | 28     |

### LİMFA (LYMPHA)

Limfa (latınca *lympa* nəm, təmiz su deməkdir) mezenxim mənşəli toxumaların bir növüdür, hüceyrəarası maddəsi qanda olduğu kimi maye şəklindədir. Limfa toxuma kimi hüceyrəli elementlərdən və ara maddədən, və ya limfoplazmadan ibarətdir. Limfanın hüceyrəli elementlərinə başlıca olaraq dənəsiz leykositlər, daha doğrusu limfositlər və monositlər aiddir. Bunlardan əlavə limfada çox az miqdarda qanın digər formalı elementləri də (dənəli leykositlər və hətta eritrositlər) təsadüf olunur. Hüceyrəli elementlər limfa mayesi içərisində sərbəst asılmışdır.

Limfoplazma tərkibcə qan plazmasına çox yaxındır, lakin zülal hissəciklərinin miqdarı burada xeyli azdır. Mineral duzların, habelə mübadilə nəticəsində əmələ gələn azotlu və azotsuz birləşmələrin miqdarı

təxminən qan plazmasında olduğu kimidir. Zülal fraksiyaları içərisində albuminlər qlobulinlərə nisbətən çoxdur. Limfa zülalları na habelə bir sıra fermentlər – diastaza, lipaza və qlikolitik fermentlər aiddir. Limfaplazmada, habelə fibrinogen və protrombin vardır, lakin bunların miqdarı azdır və ona görə də limfanın laxtalanmaq qabiliyyəti qana nisbətən zəifdir. Limfa laxtası qan laxtasından kövsək olur. Zülalların az olması (2,9-7,3%) ilə əlaqədar olaraq limfanın yapışqanlıq dərəcəsi də zəif olur. Limfaplazmada neytral yağlar və sadə şəkərlər də vardır. Burada olan mineral duzlara NaCl, Na<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> və bir sıra digər birləşmələr aiddir. Sonuncuların tərkibinə kalsium, maqnezium, dəmir və s. daxildir. Mineral duzların miqdarından asılı olaraq limfa qələvi reaksiyaya malikdir, onda pH 9-a bərabərdir. Osmotik təzyiq isə qanda olduğundan yüksəkdir.

Limfa mayesinin bədənimizdə əmələ gəlməsi qan kapilyarlarından qanın sulu hissəsinin toxumaların hüceyrəarası sahələrinə keçməsi ilə bilavasitə əlaqədardır. Meydana çıxan toxuma mayesi damarlarda olan limfa mayesinin başlanğıcını təşkil edir. Lakin orqanizmin ayrı-ayrı yerlərində və orqanlarda əmələ gələn limfa mayesinin tərkibi eyni deyildir. Məs.: bağırsaqların divarından axan limfa mayesi yağlarla (3-4%), zülallarla (5%) və şəkərlə zəngin olur. Bu limfa südə bənzəyir ki, buradan başlanan limfa damarları da **süd damarları** adlanır.

Məlum olduğu kimi, toxumalardan limfa mayesi əvvəlcə limfa kapilyarlarına, sonra limfa damarlarına axır, bunlar isə limfa düyünlərindən keçərək daha böyük limfa damarları ilə axır və nəhayət limfa axacaqları vasitəsi ilə qan damarlarına (venalara) tökülür. Limfa mayesi periferik damarları n ayrı-ayrı hissələrinə axdıqca onun tərkibi də yığılır və bunlara müvafiq olaraq 3 növ limfa mayesi ayır-ayır edilir: periferik limfa (limfa sistemində limfa düyünlərinə qədər olan maye), ara limfa (limfa düyünlərindən sonra) və mərkəzi limfa (başlıca olaraq döş axacağında olan limfa mayesi).

Qanyaranma prosesi (hemopoez) haqqında ətraflı məlumatlar "Xüsusi histoloji" dərslər vəsaitində verilmişdir. Burada ancaq mielopoezə aid materiallar verilmişdir [3].

## MİELOPOEZ

Mielopoez eritrositopoez, qranulositopoez və trombositopoezdən ibarətdir. Sütun hüceyrələrinin morfoloji xüsusiyyətləri tam dəqiqləşdirilmədiyindən, burada mielopoezin bütün formaları hemositoblast mərhələsindən başlayaraq təsvir edilir.

Hemositoblastlar insanda və onurğalı heyvanlarda qanı n müxtəlif formalı elementlərini əmələ gətirən hüceyrə formasıdır. Doğulduqdan sonra bu hüceyrələrə yalnız qanyaradıcı orqanlarda və başlıca olaraq sümük iliyyində təsadüf olunur. Bunlar qanın adi formalı elementlərinə nisbətən böyük olur, diametrləri bəzən 15 mikrona çatır. Onların nüvələri iri, girdə, və ya oval formada olur. Xromatin burada incə dənələr şəklində olub nüvədə yayılmışdır, buna görə nüvəciklər aydın görünür. Hemositoblastların sitoplazması halqa kimi nüvəni əhatə edir, zəif bazofillik xarakterinə malikdir. Hemositoblastlar tək-tək və kiçik qruplar şəklində yerləşir. Onlar mitoz bölünmə qabiliyyətinə malikdir və bölünmədən sonra meydana çıxan qız hemositoblastlar nisbətən kiçik olur. Yetişmiş hemositoblastlar fəal amöbvari hərəkət qabiliyyətinə malik olduğu halda, qız hemositoblastlar belə fəal hərəkətə qadir deyildir. Sonuncuların sitoplazmasında bazofillik güclü olur, çünki RNT-nin miqdarı artıqdır.

**Eritrositopoez.** Sümük iliyyində eritrositlərin inkişafı hemositoblastlardan başlayır. Hemositoblastlar birdən-birə eritrositlərə çevrilmir, bu proses uzun çəkir və onlar bir neçə mərhələlər keçirir. Nəticədə hemositoblastların ölçüləri kiçilir, nüvələri kiçilib sıxlaşır və nəhayət aradan çıxır, sitoplazmada bazofillik tədricən zəifləyir, çünki RNT-nin miqdarı azalır və orada hemoqlobin toplanmağa başlayır. Hemoqlobinin miqdarı artdıqca sitoplazmada oksifillik güclənir. Qeyd olunan dəyişikliklərlə əlaqədar olaraq eritrositin inkişaf prosesində aşağıdakı hüceyrə formaları müəyyən edilir:

**hemositoblast → bazofil eritroblast, ya proeritroblast → polixromatofil eritroblast → oksixromatofil eritroblast → normoblast → retikulosit → eritrosit.**

Proeritroblastlar, yaxud bazofil eritroblastlar hemositoblastların mitoz bölünməsi nəticəsində əmələ gəlir. Bunların diametri 10-12 mikrona bərabərdir, hərəkətsiz olur, formaları girdədir. Nüvələri girdə şəkildə olur, güclü boyanır, nüvəcikləri aydın görünür, sitoplazmada bazofillik daha şiddətli olur. Elektron mikroskopunun köməyiylə proeritroblastların sitoplazmasında azca mitoxondrilər aşkar olunmuşdur, ribosomlar sərbəst şəkildə hər tərəfə yayılmışdır, endoplazmatik tor bir neçə qovucuqlardan

ibarətdir. Proeritroblastlar güclü bölünmək qabiliyyətinə malikdir. Onlar bölündükcə ölçüləri kiçilir və nisbətən xırda formalı, yeni hüceyrə ə nəsli əmələ gəlir. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında tədricən hemoqlobin meydana çıxır, buna görə onların bazofilliyi zəifləyir. İndi həmin hüceyrələr həm əsas, həm də turş boyaqqlar ilə rənglənməyə başlayır. Bunu nəzər ə alaraq meydana çıxan yeni eritroblastlara **polixromatofil eritroblastlar** deyilir. Onların diametri 8- 10 mikrona yaxındır. Nüvələri interfaza mərhələsində müəyyən dəyişikliyə uğrayır, nüvəciklər adətən itir, xromatin böyük qaymacıqlar şəklində diffuz olaraq yayılır. Polixromatofil eritroblastlar bölündükcə onların sitoplazmasında oksifillik güclənir və dəfələrlə bölündükdən sonra nəhayət tam oksifil boyanan yeni formalar meydana çıxır. Bunlara **oksixromatofil eritroblastlar** deyilir.

Oksixromatofil eritroblastlar gələcəkdə iki istiqamətdə diferensasiya edir; onların bir qismi bölünərək artır və nəticədə daha kiçik hüceyrə forması əmələ gəlir ki, bunlara da **normoblastlar** deyilir. Sonuncular ölçüləri cəhətdən definitiv eritrositlərdən bir o qədər fərqlənmir. Oksifil eritroblastların digər qismi isə bölünür, ehtiyat halında sümük iliyinin retikulyar toxumasında qalır və müvafiq şəraitə düşdükdə yeni normoblastlar əmələ gətirir.

Normoblastlar ölçüləri cəhətdən eritrositlərə bənzəyirsə də, bir sıra xüsusiyyətləri ilə onlardan fərqlənir. Əvvəla bunların hələ nüvələri vardır və onlar eksentrik yerləşir. Normoblastlar əvvəllər mitoz üsulu ilə bölünə bilər, lakin tezliklə bu xüsusiyyətlərini itirir və daha bölünür, çünki nüvələri getdikcə degenerasiyaya uğrayır. Sitoplazmalarında tək-tək mitoxondrilərə təsadüf olunur, bunlar adətən reduksiya mərhələsində olur.

Normoblastlarda nüvələr dağılmağa başladığıda, onların xromatinləri nüvə zarına yaxınlaşır və itiləri ilə mərkəzə yönəlir. Nəticədə nüvə mili çarxa bənzəyir. Sonra nüvə sıxlaşır onun forması dəyişir və tədricən parçalanaraq kiçik hissəciklər şəklini alır. Daha sonra bu hissəciklər əriyir, bəzən isə sitoplazmadan kənar edilir. Nəhayət normoblast nüvəsini itirərək retikulositə çevrilir. Retikulosit adı eritrositdən fərqlənir, onun sitoplazmasında dənəli-saplı maddə olur, hemoqlobinin miqdarı isə çatışmır. Dənəli-saplı maddə sitoplazmanın ribosomlu torunun, mitoxondrilərin və nüvənin qalıdır. Retikulositlər qeyd olunan qalıqlarını tamamilə itirdikdən sonra yetişmiş eritrositlərə çevrilir. Onlarda hemoqlobinin miqdarı daha çox olur.

Normal halda eritrositlər və qismən retikulositlər (cavan eritrositlər) sümük iliyindən qana keçir. Bu prosesdə sümük iliyinin geniş əhəmiyyətli kapillyarları (sinusoidləri) əhəmiyyətli rol oynayır. Burada eritrositlər sinusoid kapillyarların endotel hüceyrələri ilə təmasa gələrək, onların arasından kapillyarların içərisinə keçir. Prosesi asanlaşdırmaq üçün eritrositlər psevdopodilər buraxır.

Qeyd etmək lazımdır ki, yaşlı adamda sümük iliyində eritrositlərin əmələ gəlməsi adətən ehtiyat halında olan polixromatofil eritroblastlardan başlayır. Buna **homoplastik eritropoez** deyilir. Əgər orqanizmin eritrositlərə olan ehtiyacı artarsa (məsələn: qan itirdikdə) eritropoezə tələbat artır və bu işə hemositoblastlar da qoşulur. Sonuncular isə sütun hüceyrələrinin bölünməsi nəticəsində meydana çıxır. Eritrositlərin əmələ gəlməsində göstərilən hüceyrələrin də iştirak etməsi prosesinə homoplastik eritropoezdən fərqli olaraq, **heteroplastik eritropoez** deyilir.

Bəzi xəstəliklər zamanı qırmızı sümük iliyində qanyaranma prosesi güclənir, hemositoblastların və proeritroblastların mitoz bölünməsi sürətlənir, nəticədə nisbətən böyük ölçülü eritrositlər əmələ gəlir. Əgər sümük iliyi vəzifəsinin öhdəsində qalmırsa, qana keçən yetişmiş eritrositlərin miqdarı kifayət deyilsə, qana tamamilə cavan formalar, hətta iri yetişməmiş eritroblastlar (meqaloblastlar) keçə bilər. Qranulositopoez, və ya dənəli leykositlərin inkişafı sümük iliyində gedir. Bunların da başlanğıc formalarını hemositoblastlar təşkil edir. Lakin hemositoblastlardan dənəli leykositlərə qədər bir sıra keçid mərhələlər müşahidə edilir:

**hemositoblast → promielosit → mielosit → metamielosit → yetişmiş qranulosit**

Hemositoblastlar mitoz yolu ilə bölünərək üç müxtəlif istiqamətdə diferensasiya edir və üç növ mielosit – neytrofil, asidofil (eozinofil) və bazofil mielosit hasil edir. Bu mielositlərin hər biri gələcəkdə müvafiq leykosit yaradır. Yetişmiş leykosit əmələ gəldikcə hüceyrənin ölçüləri kiçilir, sitoplazmada spesifik dənələr meydana çıxır.

Bu və ya digər növ mielosit yaranmadan əvvəl promielosit meydana çıxır. Beləliklə, promielosit qranulopoez zamanı hemositoblastlardan sonra əmələ gələn birinci hüceyrə generasiyasıdır. Bunlar adətən

hemositoblastlardan böyük olur. Promielositlərin sitoplazması azca bazofil xassəyə malikdir, burada yetişmiş dənəli leykositlərə xas olan spesifik dənə lər hələ çox zəif nəzərə çarpır və ya heç olmur. Nüvələri çox vaxt girdə ya oval şəklində olur, açıq rəngli görünür, içərisində isə bir neçə nüvəcik olur. Nüvənin yanında sentrosom yerləşir.

Promielositlər mitoz üsulu ilə bölünür və onların sitoplazmasında spesifik dənələr meydana çıxır, nəhayət mielositlər əmələ gəlir. Bunlar üç növ olur: neytrofil, asidofil və bazofil mielositlər. Beləliklə, bu mərhələdən başlayaraq ayrı-ayrı dənəli leykositlərin (neytrofillərin, asidofillərin və bazofillərin) spesifik inkişaf yolu müəyyənləşir.

Neytrofil mielositlər yetişmiş neytrofil ə nisbətən böyük hüceyrələrdir, onların diametri 12-18 mikrona çatır. Sitoplazma asidofil xüsusiyyət kəsb edir və içərisində spesifik neytrofil dənələr meydana çıxır və onları nə miqdarı getdikcə artaraq sitoplazmanın demək olar ki, hər yerini tutur, əvvəllər açıq rəngli olan girdə və ya oval şəkilli nüvələri bölünmə davam etdikcə tünd boyanmağa başlayır və nüvəciyi itir. Elektron mikroskopu vasitəsilə bu hüceyrələrin sitoplazmasında hər cür orqanel olduğu müəyyən edilmişdir (lakin mitoxondrilərin miqdarı azdır). Endoplazmatik tor qovucular şəklindədir, onların ətrafında ribosomlar olur, bunlardan əlavə sərbəst ribosomlar da müşahidə edilir. Spesifik dənələrin ətrafında incə zar müəyyənləşdirilmişdir, dənələr özləri isə elektron-sıxdır, buna görə tünd görünür. Mielositlər mitoz üsulu ilə dəfələrlə bölünür, yaranan hüceyrələrin nüvəsi formasını dəyişərək nal şəklini alır. Bunlar **metamielositlər** adlanır və artıq bölünür. Metamielositlərdə yetişmə prosesi getdikcə daha da dəyişir, nüvələri əyilmiş çöp şəklini alır və bunlar **cavan neytrofilləri** (çöpnüvəli neytrofilləri) əmələ gətirir. Daha sonra nüvələr bir qədər dəyişir və nəhayət **segmentnüvəli neytrofillər** meydana çıxır. Asidofil və bazofil mielositlərin diferensiasiyası da analogi yolla gedir. Asidofil mielositlərin diametri təxminən 14-16 mikrona bərabərdir. Elektron mikroskopu vasitəsilə sitoplazmanın spesifik dənələrinin xarakter lövhəli silindr quruluşuna malik olduğunu aşkar edilmişdir. Mielositlərdə bölünmə davam etdikcə nüvələrin forması dəyişir, onlar nal şəklini alır və asidofil metamielositlər meydana çıxır. Daha sonra nüvə yenə də dəyişir, iki (nadir hallarda üç) paycıqlı şəkil alır və bu qayda ilə yetişmiş asidofil leykositlər əmələ gəlir. Bazofil mielositlər böyüklərə görə əvvəlki mielositlərdən bir o qədər də fərqlənir. Bunların sitoplazmasında müxtəlif ölçüdə spesifik, bazofil və metaxromatik dənələrə təsadüf olunur. Dənələr suda asanlıqla əriyir. Mielositlərin digər növlərindən fərqli olaraq bazofil mielositlərin nüvələri nisbətən kövsək olur, onların incə strukturları aydın görünür və nüvəciklər olmur. Bunlar da bölünərək nəhayət bazofil metamielositlərə və sonuncular getdikcə yetişərək definitiv bazofillərə diferensiasiya edir. Beləliklə, dənəli leykositlərin hər üç forması qırmızı sümük iliyyində inkişaf edir və sinusoidşəkilli kapillyarların divarından qana keçir. Qeyd etmək lazımdır ki, sümük iliyyində normal orqanizmdə ehtiyat halda çoxlu miqdarda hazır mielositlər olur. Bunların hesabına dənəli leykositlər əmələ gəlir və orqanizmin ehtiyacını ödəyir. Belə qranulopoez **homoplastik qranulopoez** adlanır. Lakin bəzi xəstəliklərdə orqanizmin dənəli leykositlərə tələbatı artdıqda mielositlər bunun öhdəsindən gələ bilmir və prosesə hemositoblastlar və hətta sütun hüceyrələri qoşulur. Belə qranulopoezə **heteroplastik qranulopoez** deyilir.

**Trombositopoez.** Qan lövhəcikləri də qırmızı sümük iliyyində inkişaf edir. Bunların da başlanğıc formasını hemositoblast təşkil edir və inkişaf aşağıdakı mərhələlərlə gedir:

**hemositoblast → meqakarioblast → meqakariosit → hemolamella (trombosit)**

Meqakarioblastlar da hemositoblastlardan bölünmə yolu ilə əmələ gəlir, lakin bunlar onları yaradan hemositoblastlara nisbətən böyük olur. Nüvələri xarakterik tor quruluşuna malikdir, xarici səthində girinti və çıxıntılara təsadüf olunur. Sitoplazması bazofildir. Meqakarioblastlar diferensiasiya edərək meqakariositlərə çevrilir, bu zaman onların nüvəsi böyüyür və segmentləşir. Sitoplazma bölünmədiyindən miqdarı get-gedə artır. Nəticədə meqakariositlər nəhəng ölçüyə (40 mikrona qədər) çatır. Sitoplazmada çoxlu sentriollar və digər orqanellər olur. Burada həmçinin bazofil xassəli, habelə polixromatofil kiçik dənələr vardır. Sitoplazma əvvəl psevdopodilər buraxır, sonra yalançı ayaqlar qopub müstəqilləşərək qan lövhəciklərini əmələ gətirir.

**Limfositopoez** (və ya **limfoid qanyaranma**, bəzən **limfositlərin inkişafı**) limfopoetik orqanlarda – limfa düyünlərində, dalaqda, badamcıqlarda və s. gedir. Bu orqanların limfoid toxumasında

olan limfoblastlar artaraq, əvvəlcə böyük və orta limfositləri, bunlar da artaraq nəhayət, kiçik limfositləri əmələ gətirir. Beləliklə limfopoez aşağıdakı mərhələlərdən ibarətdir:

**limfoblast (hemositoblast)→böyük limfosit→orta limfosit→kiçik limfosit**

Limfoid sırasından olan qan hüceyrələri, yəni başlıca olaraq limfositləri əmələ gətirən hemositoblastlara, bəzən **limfoblastlar** da deyilir. Bəzi müəlliflər limfoblastların digər qan hüceyrələri əmələ gətirən hemositoblastlardan fərqli olduğunu göstərir. Beləliklə, limfoblastlar cavan limfositlər olub nisbətən böyük ölçülərə malikdir. Hemositoblastlarla müqayisədə limfoblastların nüvəsinin quruluşunda, mitoxondrilərdə və s. cüzi fərq müşahidə olunur. Gələcəkdə limfoblastlardan kiçik limfositlər inkişaf edir. Böyük və orta limfositlər daha fəal metabolik qabiliyyətə malikdir, bunlar eyni zamanda progressiv dəyişikliklərə qadirdir. Bəzi kiçik limfositlər, qanyaradıcı orqanlardan və qan damarlarından çıxaraq birləşdirici toxuma hüceyrələrinə və qanın digər formalı elementlərinə çevrilə bilər. Sütun hüceyrələrinin kiçik limfositlərdən əmələ gəldiyi ehtimal olunur.

**Monositopoez**, ya monositlərin inkişafı, ümumi hemopoezin, daha doğrusu aqranulositopoezin bir növüdür. Monositlərə bütün qanyaradıcı orqanlarda təsadüf olunur, lakin dəqiq olaraq onların harada və hansı ilk hüceyrələrdən inkişaf etməsi haqqında mübahisə hələ də davam edir. Unitar nəzəriyyəyə görə monositlər sütun hüceyrələrdən inkişaf edir və bu proses ehtimal ki, dalaqda, sümük ilişində və s. yerlərdə gedir.

### **ƏSL BİRLƏŞDİRİCİ TOXUMALAR (TEXTUS CONJUNCTI VUS SENSU STRICTO)**

Birləşdirici toxumanın digər növləri (qılgırdaq və sümük toxumaları) kimi əsl birləşdirici toxuma da hüceyrələrdən və yüksək inkişaf dərəcəsinə çatmış hüceyrəarası maddədən ibarətdir. Bununla yanaşı əsl birləşdirici toxumanın özünəməxsus morfoloji və funksional xüsusiyyətləri vardır. Bu toxuma orqanizmdə geniş yayılmışdır, deməkdir ki, bütün orqanların tərkibinə daxildir. Lakin orqanizmin müxtəlif yerlərində və ayrı-ayrı orqanlarda əsl birləşdirici toxuma quruluş xüsusiyyətləri və dağıdıcı vəzifə cəhətdən fərqlənir.

Birləşdirici toxumalar hüceyrəvi elementlərlə zənginliyindən, ara maddənin inkişaf dərəcəsi və fiziki-kimyəvi xassələrindən asılı olaraq müxtəlif vəzifələr daşıyır. Hər şeydən əvvəl bu toxuma trofik vəzifə daşıyır, belə ki, o bütün toxuma hüceyrələrinin qidalanması üçün əlverişli şərait yaradır. Əsl birləşdirici toxuma eyni zamanda orqanların əksəriyyətinin istinadını (stromasını) təşkil edir, onların quruluş hissələrini bir-biri ilə birləşdirir və bunlarla da həmin orqanlar üçün mexaniki vəzifə icra edir. Bu toxuma, habelə mühafizə funksiyası yerinə yetirir ki, bu da onun hüceyrəvi elementlərinin faqositoz qabiliyyətinə malik olmasından və immun cisimciklər yaratmasından asılıdır. Yaraları sağaltması, zədələnmələrin bərpası (regenerasiyası) da həmin toxumanın fəal iştirakı ilə gedir, bu isə onun plastik funksiyasını göstərir. Nəhayət əsl birləşdirici toxuma qanyaradıcı orqanlarını stromasını təşkil edərək, qanyaratma funksiyasında bilavasitə iştirak edir.

Təbii ki, belə geniş və qarışıq vəzifələr ifadə edən əsl birləşdirici toxumanın quruluşu da çox müxtəlifdir. Buna görə də əsl birləşdirici toxuma xüsusi növ ərnəsnif olunur. Bu təsnifatın əsasında başlıca olaraq həmin toxumanın morfoloji xüsusiyyətləri durur, lakin bununla yanaşı toxumanın vəzifəsi də nəzərə alınır. Əsl birləşdirici toxumalar əsasən iki qrupa bölünür: lifli birləşdirici toxuma və spesifik xassəli birləşdirici toxumalar. Lifli birləşdirici toxuma öz növbəsində kövşək və sıx lifli birləşdirici toxumalara bölünür. Kövşək birləşdirici toxuma həmişə formalaşmayan şəkildə olduğu halda, sıx birləşdirici toxuma həm formalaşmayan həm də formalaşan quruluşa malikdir. Əsl birləşdirici toxumanın növləri aşağıdakı sxemdə aydın əks olunur.

### **KÖVŞƏK LİFLİ FORMALAŞMAMIŞ BİRLƏŞDİRİCİ TOXUMA (TEXTUS CONJUNCTIVUS FIBROSUS LAXUS)**

Kövşək birləşdirici toxuma orqanizmdə ən geniş yayılmış birləşdirici toxuma növüdür, o, deməkdir ki, bütün orqanların tərkibinə daxildir, adətən qan damarlarını hətta kapilyara qədər müşayiət edir. Beləliklə, kövşək birləşdirici toxuma orqanların daxili mühitini təşkil edərək, qida maddələrini həmin

orqanın quruluş elementlərinə və əksinə, sonunculardan müxtəlif metabolitləri qan və limfa kapilyarlarına keçirir.

Kövşək birləşdirici toxuma müxtəlif quruluşa və vəzifəyə malik çoxlu miqdar hüceyrəvi elementlərdən və hüceyrəarası maddən ibarətdir. Hüceyrəarası maddəni müxtəlif istiqamətli kövşək yerləşən liflər və əsas amorf maddə təşkil edir [1, s. 103, şəkl. 12.1]. Orqanın daşdığı vəzifədən asılı olaraq bu toxumanın hüceyrəvi elementləri və ara maddəsi miqdarca bu və ya digər istiqamətdə dəyişə bilər. Bəzən ayrı-ayrı orqanların kövşək birləşdirici toxuması xeyli spesifiklik əldə edir. Məs.: əsl dərinin məməcikli qatını təşkil edən kövşək birləşdirici toxuma ilə borulu orqanların selikli qişasının xüsusi qatını təşkil edən eyniadlı toxuma arasında nəzərə çarpan fərq müəyyən edilir. Belə spesifikliyi digər orqanlarda da görmək olar.

### **Kövşək birləşdirici toxumanın hüceyrəvi elementləri (*desmocyti*)**

Qeyd olunduğu kimi birləşdirici toxumanın hüceyrəvi elementləri çox müxtəlifdir. Onların tərkibində fibroblastlar, az diferensiasiya etmiş (kambial) hüceyrələr, makrofaqlar (o cümlədən histiositlər), tosqun hüceyrələr, plazmatik hüceyrələr, piy hüceyrələri, piqmentli hüceyrələr, retikulyar hüceyrələr və endotel hüceyrələr daxildir [1, s. 87, şəkl. 11.2]. Bunlardan əlavə birləşdirici toxumada həmişə bu və ya digər miqdarda köçəri xarakterli qan hüceyrələri – leykositlər olur. Leykositlər insanın kövşək lifli birləşdirici toxuması üçün az xarakterikdir, plazmatik hüceyrələr isə çox vaxt infeksiyalar zamanı müşahidə edilir. Birləşdirici toxumanın hüceyrə tərkibi yaşdan asılı olaraq dəyişir. Hüceyrəvi elementlərin tərkibinə və miqdarına, habelə toxumanın morfoloji və funksional halı təsir edir. Nəhayət, birləşdirici toxumanın hüceyrəvi elementləri sabit deyil, belə ki, onlar müxtəlif inkişaf səviyyəsində olur və daim təzələnilir.

Kövşək birləşdirici toxumada leykositlərin təsadüf olunması həmin toxumanın qanla sıx rəbitədə olduğunu bir daha sübut edir. Leykositlərdən burada çox vaxt limfositlərə və neytrofillərə təsadüf olunur. İnsanda bəzi yerlərdə (süd vəzilərində, ağ ciyərlərdə, piylikdə və s.) hətta xeyli eozonofillərə rast gəlmək olur. Digər yerlərin kövşək birləşdirici toxumasında isə eozonofillər nadir hallarda görünür. Ona görə burada kövşək birləşdirici toxumanın hüceyrələrində fibroblastlar, az diferensiasiya etmiş hüceyrələr, makrofaqlar, tosqun hüceyrələr, plazmatik hüceyrələr, piy piqmentli və endotel hüceyrələri təsvir edilir.

### **FİBROBLASTLAR**

Fibroblastlar insanda və məməlilərdə birləşdirici toxumanın ən çox təsadüf olunan hüceyrə formalarıdır. Fibroblastların birləşdirici toxuma üçün çox böyük əhəmiyyəti vardır, belə ki, onlar toxumanın hüceyrəarası maddəsinin, daha doğrusu kollagen liflərin və əsas maddənin əmələ gəlməsində bilavasitə iştirak edir. Fibroblast (latınca *fibra* – “lif” və yunanca *blastos* – “maya”) termini də buradan alınmışdır. Ehtimal edirlər ki, fibroblastlar qlikozaminoqlikanlar, bəzi fermentlər ifraz edir. Bunlar da hüceyrəarası maddənin tərkibinə daxildir, yaralar sağalarkən çapıq toxumasının əmələ gəlməsində, habelə yad cisimlər ətrafında kapsulun yaranmasında mühüm rol oynayır.

Fibroblastlar adi kəsiklərdə çox vaxt uzunsov şəkilli hüceyrələrdir. Bunlar hüdudsuz olaraq əsas maddəyə keçir və ona görə də onların hüdudunu müəyyən etmək çox çətindir [1, s. 111, şəkl. 12.14]. İşıq mikroskopunda fibroblastların sitoplazması zəif bazofil boyanır, nüvələri adətən aydın görünür, iri olur, ellipsə bənzəyir, içərisində çox vaxt 1-2 nüvəcik olur. İncə xromatin dənələri nüvədə bərabər paylanır. Dəmirli hematoksilində boyanmış pərdəşəkilli preparatlarda fibroblastlar çıxıntılı olur və sitoplazmasında iki məntəqə nəzərə çarpır: bilavasitə nüvəni əhatə edən endoplazma və periferik hissə ektoplazma. Endoplazma adətən dənəli quruluşa malik olur və tünd boyanır, ektoplazma isə homogen olub, çox pis boyanır, içərisində iri vakuollar görünür. Diplazmatik quruluşa malik fibroblastlarla yanaşı daha cavan monoplazmatik (ancaq endoplazmaya malik) formalı hüceyrələr də təsadüf olunur. Endoplazmada hüceyrə mərkəzi, Holci kompleksi, mitoxondrilər, açıq rəngli vakuollar və dənələr aşkar edilir. Endoplazmada bazofilliyyənin artıqlığı orada RNT-nin toplanması ilə əlaqə dardır. Dənələrdə qlikozaminoqlikanlar, sadə zülallar, qələvi fosfataza və s. müəyyən eilmişdir. Qeyd etmək lazımdır ki, son illərin tədqiqatı, xüsusilə elektron mikroskopu ilə aparılan tədqiqatlar, sitoplazmanın iki məntəqədən ibarət olduğunu göstərmir.

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, fibroblastların sitoplazmasında Holci kompleksi və dənəli tipli sitoplazmatik tor yaxşı inkişaf etmişdir, mitoxondrilər azdır, lizosomlar, xüsusilə cavan formalarda tez-tez təsadüf olunur [1, s. 105, şəkl.12.3 və 12.4]. Sitoplazmatik torun kanalları çox vaxt genişlənərək mitsellalarla dolu sisternalar əmələ gətirir. Sitoplazmada, habelə incə fibrillyar strukturlar və mikroborucuqlar tapılmışdır.

Histokimyəvi tədqiqatlar sitoplazmada qlikogen, qlikozaminoqlikanlar, ribonukleoproteidlər və fermentlər aşkar etmişdir. Fermentlərdən kollagenaza, turş fosfotaza və qlikolitik fermentlər daha fəaldır. Fibroblastlar sürüşmə tipli cüzi hərəkət qabiliyyətinə malikdir. Onlar mitoz və amitoz üsulu ilə bölünüb, arta bilər. Belə homoplastik (yəni az diferensiasiya etmiş fibroblastlardan) artma ilə yanaşı, fibroblastlar heteroplastik yolla da çoxalır. Bu zaman sütun hüceyrələrindən, az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdən və s. mənbələrdən əmələ gələ bilər. İnkişaf dövrünü bitirmiş fibroblastlar fibrositlər adlanır.

Orqanizmdə fibroblastların şəkildəyişmələrinə də təsadüf olunur. Fibroblastlar orqanlarda involyusiya zamanı meydana çıxırlar. Faqositoz yolu ilə hüceyrəarası maddəni lizisə uğradırlar.

Miofibroblastlar regenerasiya proseslərində meydana çıxaraq yaraların sağalmasını təmin edirlər. Onlar hüceyrəarası maddənin komponentlərini sintez etməklə yanaşı, sitoplazmada miofilamentlərinin aktiv sintez olunması nəticəsində təqəllüs funksiyasını da yerinə yetirirlər.

### MAKROFAQLAR

Makrofaqlar anlayışını histologiyaya İ.İ. Meçnikov daxil etmişdir. Bu ad altında birləşdirici toxumanın başlıca olaraq faqositoz qabiliyyətinə malik olan hüceyrələri düşünülür. Makrofaqlar udduqları hissəcikləri həzm edir; onlar ətraf mühətdə kolloid hissəciklərini udaraq onları sitoplazmada dənələr şəklində toplayır. Makrofaqlar iki qrupa bölünür: oturaq makrofaqlar, ya histiositlər və sərbəst makrofaqlar, ya poliblastlar. Histiositlər kövşək birləşdirici toxumanın daimi hüceyrəvi elementləridir, sərbəst makrofaqlar isə iltihab nəticəsində və ya digər qıcıqlandırıcı təsirlərdən birləşdirici toxumada meydana çıxır (ətraflı məlumat üçün bax: [5]).

Makrofaqların orqanizm üçün böyük mühafizə əhəmiyyəti vardır, belə ki, onlar mikroorqanizmləri, yad cisimləri, ölmüş hüceyrə hissəciklərini udaraq öz sitoplazmalarında əridib həzm edir, zəhərli maddələri neytrallaşdırır. Makrofaqlar habelə immun reaksiyaların gedişində iştirak edirlər, antigeni udub parçalamaqla yanaşı onun fraqmentlərini öz zərindəki reseptorlara düzməklə limfositlərə təqdim edirlər. Makrofaqlar T- və B-limfositlərin aktivatorlarını, antivirus, antibakterial və sitolitik təsirli maddələr sintez edərək immun müdafiə reaksiyalarının gedişində iştirak edirlər. Bununla da orqanizmin infeksiyaya da davamlılığını təmin edilir. Makrofaqlar, eyni zamanda digər müdafiə proseslərində də fəal iştirak edir. Onlar orqanizmin daxili mühitini təmizləyir, qandan birləşdirici toxumaya keçən zülal molekullarını udub parçalayır və onları amin turşularına çevirir. Makrofaqlar quruluşca çox dəyişkəndir; onlar müxtəlif formada (girdə, uzun və s.) olur [1, s. 107, şəkl.12.8]. Ölçüləri fibroblastlara nisbətən kiçikdir, lakin həddləri çox aydın və girintili-çıxıntılıdır. Nüvə adətən bir ədəd, girdə və ya oval, ya da paxla şəklində olur, tünd boyanır, xromatin dənələri sıx yerləşir və buna görə də nüvəcik aydın seçilir. Sitoplazma bazofil xarakterlidir, içərisində çoxlu dənələr və qovuquqlar, o cümlədən pinositoz qovuquqları olur.

Elektron mikroskopu vasitəsilə makrofaqların sitoplazmasında kifayət qədər mitoxondrilər, sitoplazmatik torun və Holci kompleksinin zərli strukturları müəyyən edilmişdir. Lizosomlar çox olur, xeyli faqosom (həzm qovuquqları) nəzərə çarpır [1, s. 107, şəkl.12.8]. Hüceyrə qişası üzərində dərin büküşlər mikroxovcuqlar görünür. Histokimyəvi tədqiqat sitoplazmada ribonukleoproteidlər, qlikogen, qlikozaminoqlikanlar, oksidləşdirici və hidrolitik fermentlər aşkar etmişdir. Fermentlərdən turş fosfataza və esterazalar daha fəal olur.

Makrofaqlar amöbvari hərəkət qabiliyyətinə malikdir. Lakin müxtəlif fiziki-kimyəvi şəraitdə onların hərəkət sürəti eyni deyildir. Zədələnmələr və iltihab zamanı makrofaqlar fəal surətdə həmin nahiyələrə yaxınlaşır; onların sitoplazmasında qlikogenin miqdarı artır, bunlar makrofaqlar üçün əsas enerji mənbəyidir, belə ki, parçalandıqca güclü enerji hasil olur. Bu enerji faqositoz prosesində sərf olunur. Faqositoz zamanı lizosomlarda olan turş fosfatazanın fəallığı daha da artır, çünki bunlar bilavasitə udulan hissəciklərin həzmində iştirak edir.



Makrofaqlar qan damarları və piy hüceyrələri çox olan yerlərdə, habelə müxtəlif orqanların stroma və kapsulunda daha artıq təsadüf olunur. Onlar ya tək-tək, ya da kiçik qruplarla yerləşir və bir qayda olaraq digər hüceyrələrdən təcrid olunur.

### **Tosqun hüceyrələr (*labrocyti*)**

Tosqun hüceyrələr kövşək birləşdirici toxumanın daimi hüceyrə lərindəndir, xarici görünüşə ə qanın bazofillərini xatırlatdıqları üçün **toxuma bazofilləri** də adlandırılırlar. Bunlar müxtəlif formalarda – oval, uzun, çıxıntılı və s. olur. Tosqun hüceyrələr amöbvarı hərəkət edə bilir, bu zaman onların forması və ölçüsü dəyişir. İnsanda bu hüceyrələrin uzunluğu 22 mikrona, eni isə 14 mikrona çatır.

Tosqun hüceyrələrin sitoplazmasında spesifik bazofil dənələr rin olması səciyyəvidir [1, s. 108, şəkl.12.9]. Dənələr istər böyüklük və istərsə də miqdar cəhətdən dəyişkəndir. Bunlar metaxromatik boyanmaq qabiliyyətinə malikdir. Həmin dənələrdə histokimyəvi cəhətdən heparin, histamin, turş mukopolisaxaridlər (hialuron turşusu, A və C tipli xondroitin sulfat turşuları), bəzən isə serotonin aş kar edilmiş dir. Heparinin burada çox olduğunu nəzərə alaraq tosqun hüceyrələrə bəzən heparinositlər də deyilir. Orqanellər zəif nəzərə çarpır. Sitoplazmanın ə sas maddəsində fermentlərdən turş və qələvi fosfatazalar, lipaza, histidindekarboksilaza, peroksidaza, sitoxromoksidaza, adenozin-tri-fosfataza və s. habelə mukopolisaxaridlər, lipoidlər və qlikoproteidlər vardır. Tosqun hüceyrələrin nüvəsi kiçik, girdə, ya oval şəkildə, xromatinlə zəngin olur. Nadir hallarda hüceyrənin iki nüvəsi olur. Elektron mikroskopu vasitəsilə dənələrin 0,3-1 mikron böyüklükdə sıx cisimcik olduğunu müəyyənləşdirilmişdir [1, s. 108, şəkl.12.9], bunların maddəsi tor, və ya lövhəli quruluş a malik olur. Ehtimal edirlər ki, tosqun hüceyrələr heparin ifraz edərkən dənələrini itirib deqranulyasiya edir, digər maddələr, məs.: histamin ifrazı zamanı isə hüceyrənin dənəli quruluşu dəyişir.

Heparin, histamin xaric edə n bu hüceyrələr yerli homeostazın t əmin olunmasında iştirak edirlər. Müəyyən olunmuşdur ki, tosqun hüceyrələri qanın bazofil leykositlərində olduğu kimi IqE reseptorları və bura adsorbsiya olunmuş IgE olur. Antigen bu IgE ilə əlaqə yaratdıqda tosqun hüceyrələrdən histamin xaric olur ki, bu da ətraf damarları genişləndirir, keçiriciliyi artırır. Nəticədə toxumada iltihabi allergik reaksiya inkişaf edir.

Tosqun hüceyrələrin mənşəyi haqqında müxtəlif fikirlər vardır; bunların nadir hallarda mitoz və amitoz yolu ilə də çoxalmaları, habelə digər hüceyrə formalarından (sütun hüceyrələrindən və s.) əmələ gəlməsi ehtimal olunur.

Tosqun hüceyrələr çox vaxt kiçik qan və limfa damarları ətrafında qruplarla yerləşir. İnsanda timus vəzində, mədə sistemində, badamlarda, uşaqlıqda, süd vəzində və s. bu hüceyrələr daha çox təsadüf olunur. Hamiləlik zamanı uşaqlıqda və süd vəzilərində, şiddətli həzm vaxtı mədədə, bağırsaqlarda və qaraciyərdə bunların miqdarı xeyli artır.

Qeyd etmək lazımdır ki, qanda bazofilləri az olan heyvanlarda (məs.: siçanlarda) birləşdirici toxumada tosqun hüceyrələrin miqdarı çox olur və əksinə, qanda bazofilləri çox olan heyvanlarda (məs.: dovşanlarda) birləşdirici toxumada tosqun hüceyrələr az olur.

Tosqun hüceyrələr heparin, histamin və serotonin kimi fizioloji fəal maddələr sintez edir. Bu hüceyrələrin birləşdirici toxumanın əsas maddəsinin əmələ gəlməsində, qanın laxtalanmasının qarşısını almasında və s. rolu vardır. Heparin qanda lipidləri azaldır, beləliklə, arteriyaların divarında xolesterin və lipidlərin toplanmasına mane olaraq ateroskleroz prosesinin qarşısını alır. Tosqun hüceyrələrin birləşdirici toxumada hüceyrəarası maddənin tərkibini tənzim etdiyi haqqında da fikir vardır.

### **Plazmatik hüceyrələr (*plasmocyti*)**

Plazmatik hüceyrələr kövşək birləşdirici toxumanın hüceyrələrində n olub girdə, oval, ya çoxbucaqlı şəkildə, nisbətən kiçik hüceyrələrdir; diametrləri təxminən 6-9 mikrona bərabərdir. Qeyd etdiyimiz kimi plazmatik hüceyrələr antigen stimulyasiyası nəticəsində qanın B-limfositlərindən yaranaraq immunoqlobulinlər (antitellər) sintez edirlər. Nüvələri girdə, və ya ovalşəkilli, çox vaxt ləkəli görünür ya da milləri olan çarxı xatırladır [1, s. 109, şəkl.12.10]. Bu isə tünd rəngli, bəzən üçbucaq şəkili kobud xromatin qaymacıqların şüa istiqamətində yerləşməsindən asılıdır. Nüvə, adətən tən eksentrik vəziyyətdə olur və yanında sitoplazmanın açıq rəngli perinuklear sahəsi müəyyən edilir. Bu sahə çox vaxt mərkəzi vəziyyət alır və böyüklüyünə görə nüvəyə yaxınlaşır. Bu sahəyə, adətən **hüceyrənin həyəti** və ya **sferası**

deyilir. Burada sentriollar və yaxşı inkişaf etmiş lövhəli kompleks yerləşir. Sitoplazmaların kəskin bazofil xüsusiyyətlə malikdir ki, bu da orada çoxlu miqdar RNT-nin toplanması ilə əlaqədardır. Onun periferik hissəsində çoxlu kiçik vakuollar olur. Sitoplazmada habelə qlikozaminoqlikanlar müəyyən edilir.

Elektron mikroskopu plazmatik hüceyrələrdə az miqdar kürəşəkilli mitoxondrilər, çoxlu ribosomlar və dənələrlə zəngin sitoplazmatik tor aşkar etmişdir. Bəzi plazmatik hüceyrələrdə dənəli sitoplazmatik tor paralel yerləşən zarlardan və onların arasında yarıqşəkilli sahə lərdən ibarətdir. Bunlar yeti şmiş formalı hüceyrələrdir. Cavan plazmatik hüceyrələrdə sitoplazmatik tor yaxşı inkişaf edib, mənəfi qovuqşəkilli geniş sahələrdir. Bu sahələrdə zülallar toplanır.

Plazmatik hüceyrələrə sümük iliyində, limfa düyünlərində, mədə-bağırsağın selikli qişasının xüsusi qatında, piylikdə, süd, ağız suyu və digər vəzilərin ara birləşdirici toxumasında və s. təsadüf olunur. İltihab zamanı bu hüceyrələrin miqdarı artır. Plazmatik hüceyrələrin orqanizmdə əhəmiyyətli rolu vardır. Onlar əksisimlərin və qan plazması qlobulinlərinin əmələ gəlməsində iştirak edir.

### **Piy hüceyrələri (*lipocyt*)**

Piy hüceyrələri kövşək birləşdirici toxuma hüceyrələrinə aid olub, sitoplazmaları nda ehtiyat halında piy toplamaq qabiliyyətinə malikdir. Qeyd etmək lazımdır ki, bu toxumanın bəzi digər hüceyrələrində də, məs.: makrofaqların, fibroblastların sitoplazmasında piy əlavələrinə təsadüf olunur, lakin bu hüceyrələr piyi ehtiyat şəklində toplaya bilmir və həmin əlavələri ətraf mühətdən udaraq sitoplazmada həzm edir, belə hüceyrələrə piy hüceyrələri deyil, **lipofaqlar** deyilir.

Piy hüceyrələri adətən kürəşəklində olur, sitoplazmalarında piy çoxaldıqca onlar böyüyür, bəzən diametrləri 100-120 mikrona çatır. Belə hüceyrələrdə piy kürəşəklində hüceyrənin bütün mərkəzi hissəsini tutur, sitoplazma nazik qişə kimi onu əhatə edir və yalnız nüvə yerləşən hissəsi bir qədər qalın olur [1, s. 114, şəkl.13.3 və 13.4]. Orqanellərdən az miqdarda çöp, və ya sapşəkilli mitoxondrilərə təsadüf olunur, bunlar nüvə yaxınlığında yerləşir, sitoplazmatik tor, Holci kompleksi reduksiyaya uğramışdır. Nüvə yastılaşaraq mərciyə bənzəyir.

Cavan piy hüceyrələrində piy yığıntıları çox ola bilər, ayrı-ayrı çox vaxt 2-5 kiçik damlalar şəklində sitoplazmanın müxtəlif yerlərində görünür. Piy başlıca olaraq neytral yağlardan ibarətdir, orada habelə xolesterin, fosfolipidlər, yağ turşuları, fermentlərdən qələvi fosfotaza, esteraza və s. olur. Lipidlər sudan boyaqları ilə qırmızı-narıncı rəngə və osmium turşusu ilə qara rəngə boyanır. Orqanizmin müxtəlif fizioloji halından və xüsusilə qidalanmadan asılı olaraq piy hüceyrələrinin sayı və piy yığıntısının miqdarı dəyişir, yəni orqanizm uzun müddət pis qidalandıqda, ac qaldıqda bu hüceyrələr azalır, piyin çox hissəsi aradan çıxır. Belə hüceyrələrdə mitoxondrilər artır. Piy hüceyrələri birləşdirici toxumada bir qayda olaraq, mezenximdə, kötik hüceyrələrdən inkişaf edir. Piy hüceyrələri, adətən qruplarla və nadir hallarda tək-tək yerləşir, qan damarları ətrafında toplanır. Bu hüceyrələr toplandıqda toxumanın digər hüceyrələri aradan çıxır və nəticədə piy toxuması əmələ gəlir.

### **Piqmentli hüceyrələr (*pigmentocyt*)**

Sitoplazmasında tünd rəngli piqment maddələri (melanin) toplanan hüceyrələrə piqmentli hüceyrələr deyilir. İnsanda və digər məməlilərdə piqment sitoplazmada kiçik dənələr və ya çöplər şəklində toplanır. Piqmentli hüceyrələr adətən müxtəlif formalı qısa çıxıntılara malik uzunsov hüceyrələrdir. Belə hüceyrələr insanda çox vaxt dərinin müəyyən yerlərində - anus ətrafında, xayalıda, süd vəzisi məməciyi ətrafında və s., habelə çoxlu miqdarda göz almasının damarlı və qüzhəli qişasında təsadüf olunur. Piqmentin harada əmələ gəlməsi hələ mübahisəlidir. Ehtimal edirlər ki, bir çox piqmentli hüceyrələr məs.: əsl dərinin səthi qatında olanlar faqositlərdir və piqment maddəsini epiteləndən udur. Bunlara dermal xromatoforlar və ya melanoforlar deyilir. Bəzi hüceyrələr isə, məs.: epidermin piqmentli hüceyrələri piqment maddəsini özləri hasil edir və melanoblastlar adlanır. Belə hüceyrələr damarlı qişada çox olur.

### **Endotel hüceyrələr (*endotheliocyt*)**

Endotel hüceyrələr qan və limfa damarlarının və ürək kameralarının daxili səthini bütöv bir qat kimi örtür. Bunlar yastı hüceyrələr olub, epitelə çox oxşayır və damarlar boyu istiqamətdə uzanır. Endotel hüceyrələr epitel hüceyrələri kimi əsasən zar üzərində yerləşərək polyarlıq (qütblük) xasiyyətlərinə malikdir. Bunları nəzərə alaraq bəzi müəlliflər endoteli epitelin xüsusi növü hesab edirlər. Digər müəlliflər endotelin müstəqilliyini qəbul edərək ona epitelə birləşdirici toxuma arasında keçid forma

kimi baxırlar. Əslində isə endotel mezenximdən inkişaf edib. Endotel hüceyrələrinin kənarları hamar deyil, girintili-çıxıntılı olur və onlar bir-birinə sıx təmas edir. Bir, iki, nadir hallarda isə üç nüvəyə malik olur. Elektron mikroskopu ilə endotel hüceyrələrinin sitoplazmasında müxtəlif orqanellər müəyyən edilir, lakin onlar zəif nəzərə çarpır [1, s. 120, şəkl.14.3]. Sitoplazmada vakuollar, pinositoz qovucuqlar və bəzilərinə isə nazik saplar (filamentlər) aşkar edilmişdir. Hüceyrələrin bir-birinə üç növ təmas etdiyi müəyyən edilmişdir; bunlar ya desmosomlarla birləşir, ya qıfıl tipli birləşmə əmələ gətirir, ya da kənarları ilə bir-birinin üzərində oturur. Hüceyrə qışasının sərbəst səthində mikrooxucuqlar müəyyən edilmişdir.

Bəzi yerlərdə, məsələn, böyrək yumaqcığı kapilyarlarında, endotel hüceyrələrinin sitoplazmasında diametri təxminən 0,1 mikrona çatan çoxlu kiçik dəliklər müəyyən edilir. Bunlara pəncərəli endotel hüceyrələri deyilir.

Nüvə adətən, hüceyrənin mərkəzi hissəsini tutur və bu nahiyə nisbətən qalın olur, bir neçə mikrona çatır. Hüceyrənin periferik hissəsi əksinə, çox nazik olub 20-80 nm-ə bərabərdir. Endotel hüceyrələri isə mitoz və amitoz üsulu ilə çoxalır. Bunlar yüksək regenerasiya qabiliyyətinə malikdir.

Endotel hüceyrələri bütöv qat əmələ gətirilməklə qan ilə ətraf toxuma arasında bioloji baryer vəzifəsini görür və mübadilə prosesində fəal iş tirək edir. Bəzi orqanların kapilyarlarında endotel hüceyrələri faqositoz rolunu ifa edir, məsələn, qaraciyər paycığındakı ulduzabənzər (Kupfer) hüceyrələr.

## HÜCEYRƏARASI MADDƏ (*SUBSTANTIA INTERCELLUARIS*)

Birləşdirici toxumada hüceyrələrin arasındakı sahəni tutan canlı maddəyə hüceyrəarası maddə deyilir. Ara maddə struktursuz amorf ya əsas maddədən və lifli, ya fibrilyar strukturlardan habelə toxuma mayesindən ibarətdir. Lifli strukturlara retikulyar, kollagen və elastikli liflər aiddir.

### Əsas maddə (*Substantia fundamentalis*)

Əsas maddə kövşək birləşdirici toxumanın mühüm komponenti olub, çox vaxt həliməbənzər konsistensiyaya malikdir, zəif rənglənilir. Bu maddənin əsas vacib kimyəvi komponenti qlikozaminqlikanlardır: buraya uzunzəncirli hialuron turşusu və sulfatlaşmış qlikozaminqlikanlar (xondroitinsulfat turşuları) aiddirlər. Qlikozaminqlikanlar adətən zülallarla kompleks – **proteoqlikanları** əmələ gətirirlər. Bu maddələr kövşək toxumada fibroblastlar tərəfindən sintez olunurlar. Amorf maddənin tərkibində həmcinin:

- qlikoproteinlər ((oligosaxaridlərlə zülal kompleksləri)-fibroblastlar tərəfindən sintez olunurlar)
- qanın plazmasından keçmiş olan albuminlər, qlobulinlər;
- digər metabolitlər;
- qeyri üzvi ionlar ola bilər.

Proteoqlikanlar əsas maddənin tərkibinə daxil olan su ilə rəbitəlidir. Bunlardan əlavə əsas maddədə həmişə müəyyən qədər qandan alınmış və qana, habelə limfaya keçməli olan xüsusi maddələr olur. Qeyd olunan maddələr mübadilə prosesinin şiddətindən asılı olaraq geniş miqyasda dəyişir.

Qlikozaminqlikanlara çox mühüm kimyəvi birləşmə hialuron turşusu, A, B və C tipli xondroitin – sulfat turşuları aiddir. Burada az miqdarda heparin də olur. Göstərilən kimyəvi birləşmələr başlıca olaraq fibroblastların, tosqun hüceyrələrin, qismən histiositlərin və endotel hüceyrələrin məhsuludur. Əsas maddənin konsistensiyası və morfofunksional xüsusiyyətləri bu maddədən və onlarla zülalların əmələ gətirdiyi birləşmələrdən asılıdır. Əsas maddənin həlməşiyəbənzər konsistensiyası bu toxumada molekulların, hətta hüceyrələrin yerdəyişməsi üçün imkan yaradır. Qlikozaminqlikanların polimerləşmə dərəcəsi əsas maddənin fiziki-kimyəvi xassəsini və hər şeydən əvvəl onun yapışqanlılığını təmin edir. Sonuncu, toxumanın turqoru və qida maddələrinin diffuziyası üçün olduqca vacibdir.

Əsas maddənin fiziki və kimyəvi halı və onun quruluş prinsipi müxtəlif amillərdən asılıdır. Bu baxımdan hialuronidaza fermentinin mühüm rolu vardır; həmin fermentin təsirində əsas maddə depolimerləşir, onun yapışqanlılığı azalır, əksinə keçiricilik qabiliyyəti artır və nəticədə o, fizioloji baryer xassəsini itirir. Əsas maddənin jelatinliyi askorbin turşusu ilə əlaqədardır. Belə ki, bu turşu (C vitamini) çatışmadıqda əsas maddə suda həll olmaq qabiliyyətini əldə edir və keçiriciliyi artır. Əsas amorf

maddənin orqanizmin müxtəlif yerlərində kimyəvi tərkibi və sıxlığı eyni deyildir. Kapilyarlar və kiçik qan damarları ətrafında, piy və retikulyar toxuma toplanan yerlərdə əsas maddə az olur, lakin digər toxumalarla həddəndən yerlərdə, məsələn, epitelə təmas edən yerdə, onun miqdarı və sıxlığı artır və o, retikulyar liflərdə birlikdə əsas zərər əmələ gətirir. Əsas maddənin qatılığı azaldıqda əsas zərər lifli strukturlar aydın görünür, əks vəziyyətdə isə onun qatılığı artdıqda əsas zərər homogen xarakter alır. Əsas maddənin vəziyyəti yaşdan da asılıdır. Yenidöğülmuşlərdə və körpələrdə əsas maddədə su çox və əksinə polimerlik dərəcəsi az olur. Qocalıqda isə bu vəziyyət əksinə olur, həmçinin əsas maddədə onlarda hialuron turşusu azalır, xondroitinsulfatlar isə çoxalır.

Əsas maddə mübadilə məhsullarının qan ilə toxuma arasında daşınmasında iştirak edir. O, fizioloji bəyər vəzifəsini görür, su və mineral maddələr mübadiləsində, habelə hüceyrəarası maddənin lifli strukturlarının əmələ gəlməsində iştirak edir.

### **Retikulyar liflər (*fibrae reticulares*)**

Kövşək birləşdirici toxumanın strukturlarındandır, gümsüsləmə metodu ilə aşkar edilir, ona görə də bunlar bəzən **argirofil liflər** (yunanca *argyros* - gümsü) də adlanır. Belə preparatlarda retikulyar liflər müxtəlif istiqamətdə gedən və incə tor əmələ gətirən qara nazik liflər şəklində görünür [1, s. 116, şəkl.13.7]. Retikulyar liflər başlıca olaraq qanyaradıcı orqanlarda, qan damarları, xüsusilə kapilyarların ətrafında, habelə əzələ və sinir lifləri, piy hüceyrələri, ağciyər alveolları ətrafında və əsas zərdə təsadüf olunur.

Əsl retikulyar liflərdən əlavə argirofil liflər qrupuna bir də prekollagen liflər aiddir. Əsl retikulyar liflər definitiv xarakterli sabit liflərdir, digər liflərə çevrilmir. Prekollagen liflər isə gələcəkdə kollagen liflərə çevrilir, deməli bu liflər müvəqqəti (provizor) xarakter daşıyır. Prekollagen liflər başlıca olaraq birləşdirici toxumanın inkişafı və degenerasiyası zamanı müşahidə edilir.

Kimyəvi cəhətdən retikulyar liflər kollagen liflərin bir növü olub, III tip kollagenə təşkil olunurlar. Retikulyar liflərdə lipidlər, doymamış yağ turşuları, qliko və mukoproteid tipli polisaxaridlər daha çoxdur. Qlikozaminoqlikanlardan, yalnız B tipli xondroitinsulfat turşusu olur. Retikulyar liflər zəif turşulara və qələvilərə qarşı davamlıdır, tripsinin təsirindən ərimir. Cox şaxələnilər, bir-biri ilə anastomozlaşır. Tipik kollagen liflərindən fərqli olaraq, nisbətən nazikdirlər, suda şişmə qabiliyyəti yoxdur.

Elektron mikroskopu vasitəsilə retikulyar liflərin əsasının köndələn cizgili mikrofibrillərdən ibarət olduğunu müəyyənləşdirilmişdir, bu fibrillərin cizgiləri arasındakı məsafə 64 nm-ə bərabərdir, onların diametri isə 40 nm-dir. Köndələn cizgili mikrofibrillər bir-biri ilə fibronektin (matriks) vasitəsi ilə çox möhkəm bitişir. Sementləyici maddə elektron mikroskopunun göstərdiyi ikinci komponentdir.

### **Kollagen liflər (*fibrae collagenae*)**

Birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddəsinin lifli strukturları içərisində ən geniş yayılmış kollagen liflərdir. Sıx birləşdirici toxumada mexaniki vəzifənin üstünlüyü ilə əlaqədar olaraq, bu liflər daha güclü inkişaf etmişdir. Kövşək birləşdirici toxumada kollagen liflər müxtəlif istiqamətdə gedən rəkdir, ya qıvrım zolaqlara bənzəyir [1, s. 103, 104, şəkl. 12.1 və 12.2]. Bunların qalınlığı 1-3 mikron və daha artıq olur. Kollagen liflər boylama istiqamətdə gedən və bir-biri ilə fibronektin ilə birləşən daha nazik (0,05-0,1 mikron) fibrillərdən ibarətdir; sonuncuların qalınlığı 0,3-0,5 mikrona bərabərdir. Hər bir fibril isə öz növbəsində olduqca nazik (təxminən 10 nm qalınlığında) bir neçə potofibrillərdən əmələ gəlir. Prototofibrillər isə tropokollagen adlı zülal molekulları yığıntısından ibarətdir. Tropokollagen molekulunda çoxlu miqdarda qlisin, prolin, oksiprolin, qlütamin və asparagin adlı amin turşuları müəyyən edilmişdir. Burada kükürtlü amin turşuları azdır, sistin və triptofan isə heç yoxdur. Kollagenə əldə edilən kollagen molekulları tropokollagen adlanır. Bu molekullar xeyli uzundur (2800 qədər), lakin çox nazikdir. (1,4 nm). Tropokollagen triplet adlı üç polipeptid zəncirindən təşkil olunmuşdur. Hər zəncirin tərkibində 1000-ə qədər amin turşuları qalıqları olur ki, bunun da 33%-ə qədərini qlisin və 25%-ə qədərini isə prolinlə oksiprolin təşkil edir. Polipeptid zənciri spirallar əmələ gətirir ki, bunların da qıvrımlarının təkrar olunma dövrü 2,86 nm-ə bərabərdir. Spirallar ümumi ox ətrafında birləşərək triplet əmələ gətirir.

Kollagen fibrilləri köndələn cizgili xarakterlidir ki, bunların da təkrarlanma dövrü 54-70 nm-dir [1, s. 107, şəkl.12.7].

Bu cizgilər birincili tiplidir, çünki bunların tərkibində eni 3,0-4,0 nm olan ikincili zolaqlar müəyyən edilmişdir. Kollagen molekulu haqqı nda digər mülahizə də vardır. Kollagen liflərin tərkibindəki fibril dəstələrinin sementləyici maddəsində mukopolisaxaridlərin əhəmiyyətli rolu qeyd olunur.

İsti suyun və bəzi kimyəvi birləşmələrin, məsələn, zəif qələvilərin və turşuların təsirindən kollagen liflər şişir və həll olaraq kollagen (yunanca *kola* – “yapışqan”, *genos* – “növlər”) adlı yapışqana çevrilir. Kollagen turşu mühitdə pepsin fermentinin təsirindən asanlıqla əriyir. Kollagen liflər çox davamlı və möhkəmdir, onlar az dartılır, lakin qırılmaz. Bunun nəticəsində toxuma möhkəmiyyət kəsb edir, lakin elastiklik dərəcəsi az olur. Kollagen liflər suda şişərək 1,5 dəfə qalınlaşır, zəif turşu və qələvi məhlullarında isə daha çox, məsələn, vətərdə 10 dəfəyə qədər qalınlaşır. Bu zaman onların uzunluğu 1/3 dəfə qısaldır. Cavan liflər daha çox şişir. Liflərin suya hərisliyini təmin edən prolin, oksiprolin və qlisindir. Kollagen liflər heç vaxt şaxələnmir və turşu boyaqlarla yaxşı rənglənir.

### **Elastik liflər (fibrae elasticae)**

Elastik liflər kövşək birləşdirici toxumada kollagen liflərin arasında yerləşərək, şaxələnmələri və turşu boyaqlarla pis rənglənmələri ilə fərqlənir. Onlar xüsusi boyaqlarla (orsein, rezorsin-fuksin, rezorsin-safranin və s.) rənglənir və kövşək birləşdirici toxuma preparatında bir-biri ilə anastomozlaşaraq enli ilgəkli tor əmələ gətirir [1, s. 103, 104, şəkl. 12.1 və 12.2]. Liflər homogen görünür. Elastik liflər kollagen liflərdən fərqli olaraq asanlıqla dartılır. Lakin möhkəmlikləri xeyli azdır. Onlar kollagen liflər üçün başlıca olaraq amortizator vəzifəsinə ifadə edərək, toxumanın elastikliyinə təminatçıdır. Elastik liflər zəif turşu və qələvi məhlullarına qarşı çox möhkəmdir, bu maddələrin təsirindən şişmir və qaynatdıqda ərimir. Lakin pepsin və tripsinin təsirindən asanlıqla əriyir.

Elastik liflər elastin və fibrillin zülallarından təşkil olunurlar. Yetkin elastik liflərin əsasını 90%-elastin adlı zülal təşkil edir. **Elastin zülalı** qlöbulyar zülaldır, dartılma qabiliyyəti vardır. Elastin molekulları bir-biri ilə əlaqələndirərək elastin protofibrilini əmələ gətirirlər. Protofibrillər də birləşərək elastik lifin əsasında duran homogen amorf komponenti təşkil edirlər.

Elastik liflərin tərkibində olan **fibrillin** isə qlikoproteindir, elastik mikrofibrilləri təşkil edərək elastik lif üçün karkas əmələ gətirir. Elastik liflərin yetkinlik dərəcəsi tərkibindəki mikrofibrillinin miqdarından asılıdır. Belə ki, oksitalan liflər yalnız mikrofibrillindən təşkil olunurlar. Elastin zülallarının lifin tərkibinə toplanması nəticəsində əvvəlcə tərkibində 50% elastin olan elaunin lifləri, sonra isə elastinin miqdarı artdıqca (90%) yetkin elastik liflər formalaşır.

Elastinin tərkibində qlikozaminoqlikanlardan 0,5-2,0%-ə qədər xondroitinsulfat turşuları vardır. Elastin molekulları pərakəndə yerləşərək xüsusi orientasiyaya malik deyildir.

Elektron mikroskopu elastik liflərin olduqca nazik fibrillərdən (protofibrillərdən) təşkil olunduğunu müəyyən etmişdir. Bunların qalınlığı 3,0-4,0 nm-ə bərabərdir. Bu protofibrillər bəzən qıvrımlar əmələ gətirərsə də, köndələn cizgiliyə malik deyildir.

### **Hüceyrəarası maddənin inkişafı**

Hüceyrəarası maddənin inkişafında birləşdirici toxumanın hüceyrələri və qanın plazması iştirak edir. Bu hüceyrələr içərisində başlıca rol oynayan fibroblastlardır. Embrional dövrdə hüceyrəarası maddəni cavan fibroblastlar, ya desmoblastlar yaradır; bu hüceyrələr isə öz növbəsində mezenxim hüceyrələrindən diferensiasiya edir. Yaşlı adamlarda hüceyrəarası maddənin əmələ gəlməsində fibroblastlarla yanaşı, turşu mukopolisaxaridlər sintez edən digər hüceyrələr (makrofaqlar və tosqun hüceyrələr) və qanın plazması iştirak edir. Müəyyən edilmişdir ki, hüceyrəarası maddənin əmələ gəlməsi prosesi bir neçə mərhələdə, həm də, əvvəlcə hüceyrə sitoplazmasının daxilində gedir. Hüceyrəarası maddənin inkişafı üçün lazım olan amin turşuları qan plazması vasitəsilə əvvəlcə hüceyrəarası sahələrə daşınır, sonra müvafiq hüceyrələrin sitoplazmasına keçir. Daha sonra sitoplazmatik torun ribosomlarında amin turşularından polipeptid zəncirlər (qısa ya alfa zəncirlər) əmələ gəlir. Bu zəncirlərin tərkibindəki lizin və apralin qalıqları hidrksilləşir (vitamin C-nin iştirakı ilə), daha sonra Holci kompleksinə daşınaraq orada qlikozilləşir və bir-birinə sarılıraq triplet şəklində tropokollagen molekullarını əmələ gətirir. Bu molekullar Holci kompleksində qablaşdırılaraq hüceyrəarası sahəyə çıxarılır. Protofibrillərin və fibrillərin əmələ gəlməsi prosesi artıq hüceyrədən xaricdə gedir. Bu zaman tropokollagen molekulları mukopolisaxaridlərin iştirakı ilə polimerləşməyə uğrayaraq protofibrilləri əmələ gətirir. Daha sonra

adenozin-trifosfatın (ATF) köməyi ilə protofibrillər də stələr şəklində yan-yana yığılaraq fibronektin vasitə si ilə bir -birinə birləşib fibrilləri əmələ gətirir. Bu fibrillərdən isə birləşdirici toxumanın müvafiq lifləri yaranır. Qeyd etmək lazımdır ki, kollagen və elastik liflərin əmələ gəlməsində başlıca olaraq fibroblastlar, retikulyar liflərin əmələ gəlməsində isə əsasən, retikulyar hüceyrələr (qanyaradıcı orqanlarda) və ya ulduzabənzər Kupfer hüceyrələri (qaraciyərdə) iştirak edir.

Hüceyrəarası maddə daima, orqanizmin bütün ömrü boyu əmələ gəlir, lakin ayrı-ayrı orqanlarda və müxtəlif yaşlarda eyni deyildir.

### **Sıx lifli birləşdirici toxuma**

Sıx lifli birləşdirici toxuma əsl birləşdirici toxumalara aid olub başlıca olaraq mexaniki vəzifə görür; bu toxumanın iki növü vardır: sıx formalaşmayan lifli birləşdirici toxuma və sıx formalaşan lifli birləşdirici toxuma. Bunlar əsas etibarlı ilə birləşdirici toxuma liflərinin və hər şeydən əvvəl kollagen liflərin yerləşməsinə görə bir-birindən fərqlənir.

Sıx formalaşmayan lifli birləşdirici toxumada hüceyrəarası maddə başlıca olaraq müxtəlif istiqamətə və qalınlığa malik kollagen liflər dəstələrinə [1, s. 111, şəkl.12.14] və qalın elastik liflərin torundan ibarətdir. Bunlar bir-biri ilə çarpazlaşaraq quruluşca keçəni xatırladır; kollagen liflər dəstələri arasındakı sahə çox vaxt rəng bənzəyir. Həmin sahələrdə birləşdirici toxumanın hüceyrə elementləri və hüceyrəarası amorf maddə olur. Kövşək birləşdirici toxumaya nisbətən burada istərsə hüceyrə elementləri və istərsə də amorf maddə xeyli az olur. Hüceyrə elementlərinə fibroblastlar (əsasən fibrositlər) və çox az miqdarda makrofaqlar (histositlər) aiddir. Sıx formalaşmayan lifli birləşdirici toxumadan insanda əsil dərinin torlu qatı təşkil olunmuşdur.

Sıx formalaşan lifli birləşdirici toxumada kollagen liflər dəstələri müəyyən nizamla yerləşir, onlar daha qalın olur, hüceyrə elementləri çox az və əsas etibarlı ilə fibroblastlardan ibarət olur. Bu toxumada hüceyrəarası amorf maddə olduqca azdır. Kollagen liflər dəstələrinin nizamla düzülüşü sıx lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunan orqanın mexaniki fəaliyyət şəraitindən asılıdır. Bu toxumadan vətərlər, bağlar və lifli zərflər təşkil olunmuşdur; həmin toxumaya habelə lövhəli və elastik toxumalar da aiddir.

### **Vətərlər**

Vətərlər qalın və sıx yerləşən kollagen liflər dəstələrindən ibarətdir; həmin dəstələr vətərin bağlandıqı ucları istiqamətdə bir-birinə paralel gedir [1, s. 109, 110, şəkl. 12.11 və 12.12]. Bu dəstələrin arasında zərif elastik liflər toru olur. Kollagen dəstələri arasında cüzi miqdarda kiçik sahələr qalır; o sahələrdə homogen amorf maddə və kollagen liflərlə rəng bənzərliyi olan fibrositlər yerləşir. Amorf maddə qlükoproteinlə zəngindir və ona eyni zamanda, kollagen dəstələrin daxilində liflərin arasında təsadüf edilir. Bu maddə lifləri bir-biri ilə yapışdırır.

Fibrositlər vətərlərdə yeganə hüceyrə formasıdır. Bunlar kollagen dəstələr arasında paralel sıralarda (sütun şəklində) yerləşərək xüsusi formaya malikdir, lövhə şəkilli nazik çıxıntıları vardır. Bu hüceyrələrə vətər hüceyrələri (*cellulae tendineae*) deyilir. Boylama kəsiklərdə hüceyrə sütununun bəzi yerlərində qonşu hüceyrə nüvələrinin bir-birinin yaxınlığında qoşa yerləşdiyi görünür. Bunun amitoz bölünmənin nəticəsi olduğunu ehtimal edirlər. Beləliklə, kollagen liflər dəstələri bir-birindən hüceyrə sütunları vasitəsi ilə ayrılır, bunlara 1-ci dərəcəli vətər dəstələri deyilir. Bir qrup 1-ci dərəcəli vətər dəstələri nazik kövşək birləşdirici toxuma qatı ilə əhatə olunaraq 2-ci dərəcəli vətər dəstələrini və bunlar da öz növbəsində 3-cü dərəcəli vətər dəstələrini əmələ gətirir. Sonuncular daha qalın birləşdirici toxuma qatı ilə əhatə olunur. Bəzən 3-cü dərəcəli dəstə vətərin özünü təşkil edir. Vətər böyük olduqda 4-cü dərəcəli dəstəyə də təsadüf olunur.

Vətəri xaricdən əhatə edən sıx birləşdirici toxuma qişasına peritenon deyilir. Vətərin daxilində 2-ci dərəcəli dəstələri ayıran birləşdirici toxuma qatları isə endotenon adlanır. Bu qişalarla vətərin içərisinə qan damarları və sinirlər daxil olur. Damarlar ətrafında az diferensiasiya etmiş hüceyrələrə təsadüf olunur ki, bunların da vətərin regenerasiyasında böyük əhəmiyyəti vardır.

### **Bağlar, fassiyalar və lifli zərflər**

Bağlar, fassiyalar və lifli zərflər də əsasən vətər kimi qurulmuşdur. Onlar da kollagen dəstələrdən təşkil olunmuşdur, lakin fassiyalarda və lifli zərflərdə (aponevrozlar, diafraqmanın vətər mərkəzi, bəzi orqanların kapsulları, sklera, xayanın və yumurtalığın ağıl qişaları və s.) kollagen dəstələri adi vətərdə

olduğu kimi bir-biri ilə sadəcə birləşmir və onların yerləşməsi həmin fassiya və lifli zarın olduğu mexaniki şəraitdən asılıdır. Aponevrozlarda, fassiyalarda, diafraqmanın vətər mərkəzində və onların arasında yerləşən fibrositlər bir-birinin üzərində bir neçə qat əmələ gətirir. Hər qatın kollagen dəstələri müəyyən bir istiqamətdə və bir-birinə paralel yerləşir. Müxtəlif qatlarda kollagen dəstələrin istiqaməti isə eyni deyildir. Bəzi dəstələr bir qatdan digərinə keçərək onları bir-biri ilə birləşdirir. Kollagen dəstələrdən əlavə lifli zarlarda və fassiyalarda elastik liflər toruna təsadüf olunur. Sonuncunun inkişaf dərəcəsi ayrı-ayrı zarlarda eyni deyildir.

### **Lövhəli lifli birləşdirici toxuma**

Lövhəli birləşdirici toxumada hüceyrəarası maddə lövhələr şəklində olur, onlar çox sıx konsentrik qatlar əmələ gətirir və aralarında yastılaşmış fibrositlər, bir qədər fibroblastlar, makrofaqlar (histiositlər) yerləşir. Lövhələrin əsas maddəsində nazik kollagen liflər, başlıca olaraq boylama, bəzən isə köndələ n və ya pərakəndə istiqamətdə gedir. Bir sıra lövhələrdə nazik elastik liflər toruna və ya retikulyar liflərə rast gəlmək olur.

Lövhəli birləşdirici toxumaya sinir dəstələrinin ətrafında (perinevrium) qıvrım toxuma borucuqlarının divarında, habelə lövhəli hissi sinir cisimciklərinin (Fater-Paçini cisimciklərinin) qişasında təsadüf olunur.

### **Elastik birləşdirici toxuma**

Elastik birləşdirici toxuma da sıx lifli birləşdirici toxumanın bir növüdür. Bunun əsasını silindrşəkilli yoğun, bəzən isə yastılaşmış çox sayda elastik liflər təşkil edir. Bu liflər çox vaxt şaxə lənir, iti bucaq altında bir-birində n aralanaraq tor əmələ gətirir. Elastik liflər bəzən kiçik dəstələr r təşkil edir, bunların arasında isə nazik kövşək birləşdirici toxuma qatları yerləşir. Elastik toxumadan bəzi bağlar, məsələn, sarı bağ, boyunardı bağı, səs bağları və s. təşkil olunmuşdur. Bəzi boşluqlu orqanların (aorta, traxeya, bronxlar və s.) divarında elastik toxumanın əsasını zarlar təşkil edir. Aortada elastik zar pəncərəli şəkildədir (membrana fenestrata), onlar bir neçə qatda yerləşir.

### **Spesifik xassəli birləşdirici toxumalar**

Qeyd olunduğu kimi bu toxumalara retikulyar, piy, selikli və piqmentli toxumalar aiddir. Retikulyar birləşdirici toxuma (textus conjunctivus reticularis) retikulyar hüceyrələrdən və retikulyar liflərdən təşkil olunmuşdur. Bu toxuma qanyaradıcı orqanların stomasını əmələ gətirir, buna eyni zamanda bağırsaqların selikli qişasında və bir sıra digər orqanlarda təsadüf olunur. Retikulyar hüceyrələr çıxıntılara malikdir; həmin çıxıntılar vasitəsi ilə hüceyrələr bir-biri ilə birləşərək, tor və ya retikulum əmələ gətirir [1, s. 115, 116, şəkl. 13.5 və 13.7]. Lakin retikulyar hüceyrələr arasında əsil sinsiti əmələ gəlmir, belə ki, elektron mikroskopu vasitəsilə çıxıntıların bir-birinə birləşdikləri yerdə hüceyrə qişalarının aydın hüdudları müəyyən edilmişdir.

Retikulyar hüceyrələrin bir qismi müxtəlif qıvcıqları n təsirindən çıxıntılı şəkillərini dəyişərək girdələşir və sərbəst makrofaqlara çevrilir. Bu hüceyrələr faqositoz qabiliyyətinə malikdir. Bunların sitoplazması nisbətən şişkin görünür və içərisində tünd boyanan nüvə olur. Retikulyar hüceyrələrin digər qismi az diferensiasiya etmişdir və faqositoz qabiliyyətinə malik deyildir. Belə retikulyar hüceyrələrin sitoplazması zəif bazofilliyə malik olur, içərisində əlavələr təsadüf olunmur. Bu hüceyrələrdə orqanellərdən hüceyrə mərkəzinə, Holci kompleksinə və mitoxondrilə rə təsadüf olunur, sitoplazmatik tor zəif nəzərə çarpır. Orqanellər, adətən, nüvənin yaxınlığında yerləşir. Az diferensiasiya etmiş retikulyar hüceyrələrin nüvəsi açıq rəngli görünür, çünki xromatin azdır və o, narın dənələr kimi səpəlmişdir. Nüvə oval şəkildir və onun nüvəcikləri aydın görünür. Bu hüceyrələr birləşdirici toxumanın digər növ hüceyrələrinə, məsələn, müxtəlif qanyaradıcı hüceyrələrə, fibroblastlara, sərbəst makrofaqlara çevrilə bilər; bunlar habelə onların yüksək diferensiasiya etmiş digər qismi retikulyar hüceyrələrə də çevrilir.

Retikulyar toxumada olan retikulyar liflər müxtəlif istiqamətdə gedərək tor əmələ gətirir, onlar retikulyar hüceyrələrlə sıx rabitədədir, bəzən sitolemmaya möhkəm təmas edərək onu sitoplazmanın içərisinə doğru basır.

### **Piy toxuması (textus adiposus)**

Bu toxumanın əsasını piy hüceyrələri təşkil edir. Əgər birləşdirici toxumada piy hüceyrələri çox toplanarsa orada piy toxuması meydana çıxır [1, s. 114, şəkl. 13.3.].

Piy toxuması paycıqlı quruluşa malikdir. Paycıqlar müxtəlif formada və ölçüdə olub, köv şəkl birləşdirici toxuma qatı ilə bir-birindən ayrılır. Paycıqlar ın daxilində piy hüceyrələri bir-birinə çox sıx yerləşir və buna görə öz formasını dəyişərək çoxbucaqlı şəkil alır. Piy hüceyrələri arasında birləşdirici toxumanın digər növ hüceyrələrinə də təsadüf olunur. Bunlara fibroblastlar, limfositlər, tosqun hüceyrələr və s. aiddir. Bu hüceyrələr də sıxılaraq şəkillərini dəyişir. Paycıqların daxilində nazik kollagen, elastik və retikulyar liflərə rast gəlmək olur. Retikulyar liflər piy hüceyrələri ilə daha sıx rəbitədə olur və qan kapilyarları ilə birlikdə onlar piy hüceyrələrini səbət kimi əhatə edir. Limfa kapilyarları isə paycıqlar arasında təsadüf olunur. Belə quruluşa malik olan piy toxuması, adətən, **ağ piy toxuması** adlanır. İnsanda bu toxuma dəri altında, xüsusilə kürək sümükləri arasında və onların altında, qarnın ön divarının aşağısında, sağrı və bud nahiyələrində, habelə piylikdə, müsariqədə və periton arxasında toplanır.

Piy toxumasının digər növü tünd, ya **boz (qonur) piy toxuması** adlanır. Belə toxuma yenidən doğulmuş uşaqlarda, habelə gəmiricilərdə və s. olur. Uşaqlarda, adətən o boyun nahiyə sində, kürəkdə, döş arxasında və s. yerlərdə təsadüf olunur. Burada piy hüceyrələri nisbətən kiçik olur, sıx qan kapilyarları toru ilə əhatə olunur. Bu hüceyrələrin sitoplazmasında piy bütöv damla şəklində deyil, çox miqdarda ayrı-ayrı hissələr (əlavələr) kimi olur. Burada mitoxondrilər xeyli çoxdur. Piy hüceyrələrinin boz rəngi onun mitoxondrilərdə olan sitoxrom adlı dəmirli pigmentlərdən asılıdır. Mitoxondrilərin burada çox olması hüceyrələrin oksidləşdirici fəaliyyətinin artıq olması ilə əlaqədardır. Nəticədə hüceyrələr ətraf mühitə güclü enerji verir. Beləliklə, boz piy toxuması termogenezi (istilik əmələ gətirmək) prosesində çox əhəmiyyətlidir. Burada istiliyin meydana çıxması kimyəvi çevrilmələrin nəticəsidir. Təsadüfi deyildir ki, qış yuxusuna yatan heyvanlar üçün belə piy toxuması səciyyəvidir.

Aclıq zamanı piy toxuması adətən azalır, lakin belə hal ağ piy toxuması üçün daha xarakterikdir. Lakin yadda saxlamaq lazımdır ki, ağ piy toxumasının bütün hüceyrələri mübadilə prosesində fəal iştirak etmir. Buna görə də bəzi yerlərdə, məsələn, ovucda və ayaqaltısında, habelə, gözyuvasında ən güclü aclıq zamanı belə piy toxuması itmir. Çox güman ki, bu yerlərdə ağ piy mübadilə funksiyası deyil, daha çox mexaniki vəzifə ifa edir. Ağ piy eyni zamanda suyun artıq üçün depo vəzifəsi daşıyır. Bədənə fiziki termoregulyasiyada bu piyin xeyli əhəmiyyəti vardır. Ağ piy habelə amortizator rolunu ifa edir.

### **Selikli toxuma (*textus mucosus*)**

Selikli, və ya həliməbənzər toxuma yaşlı adamda və məməlilərdə olur, ancaq embrional dövrdə təsadüf olunur, məsələn, göbək ciyəsinin həliməbənzər toxuması. Bu toxumanın hüceyrə elementləri, başlıca olaraq, xüsusi fibroblastlardan və ya selikli hüceyrələrdən (mukositlərdən) ibarətdir, az miqdarda makrofaqlara, habelə limfoid elementlərə də təsadüf olunur.

Hüceyrəarası maddə fiksasiya olunmamış təzə toxumada həliməbənzər və homogen olur. Fiksasiyadan sonra isə orada çoxlu kiçik dənələrə və fibrillərə rast gəlinir; onlar əsas boyuqlarla rənglənir. Histokimyəvi cəhətdən həlimin tərkibində çoxlu qlikozaminoqlikanlar, xüsusilə hialuron turşusu olur ki, bu da boyanma zamanı bazofilliyə səbəb olur. Daha sonralar selikli toxumanın hüceyrəarası maddəsi çoxalır və orada kollagen fibrillər meydana çıxır. Selikli birləşdirici toxuma rüşeymi birləşdirici toxuma deyildir, əksinə birləşdirici toxumanın yetişmiş formalarından biridir. Toxuma göbək ciyəsi düşənə qədər mövcud olur.

### **Piqmentli toxuma (*textus conjunctivus pigmentosus*)**

Birləşdirici toxumanın bu növündə çoxlu miqdarda pigment hüceyrələri, yəni melanositlər olur. Bu toxumaya süd məməciklərinin, xayalığın və anusun ətrafındakı dəridə, habelə gözün qüzehli qişasında təsadüf olunur.

### **Makrofaqlar sistemi (retikuloendotelial sistem)**

Birləşdirici toxumanın ayrı-ayrı növlərinin təsviri göstərdi ki, orqanizmin bu və ya digər növ birləşdirici toxumasına aid olan müəyyən qrup hüceyrələr fagositoz qabiliyyətinə malikdir, yəni onlar hüceyrənin ətraf mühitində n kolloid hissəciklərini tutub sitoplazmalarında dənələr şəklində toplamağa, habelə mikroorqanizmləri, yad cisimləri, ölmüş hüceyrə hissəciklərini udmağa qabildir. Mübadilə prosesində fəal iştirak edən bu hüceyrələr orqanizmdə, eyni zamanda mühüm mühafizə əhəmiyyəti daşıyır. Mezenxim mənşəli toxumalara mənsub olan bütün bu hüceyrələrin cəminə **makrofaqlar sistemi**, və ya **retikuloendotelial sistem** deyilir. Makrofaqlar sistemi terminini ilk dəfə İ.İ.Mecnikov təklif



etmişdir; daha sonra alman patoloqu Aşorf bu sistemə retikuloendotelial sistem adı vermişdir. Birinci termin bu sistemə aid olan hüceyrələrin fəaliyyətinə əsaslanaraq, ikinci termin isə morfoloji prinsipə əsaslanaraq həmin hüceyrələrin mənsub olduğu toxuma növlərini bildirir.

Makrofaqlar sisteminə kövşək birləşdirici toxumanın makrofaqları, qanyaradıcı orqanların faqositoz qabiliyyətinə malik retikulyar hüceyrələri, qaraciyər kapilyarlarının ulduzabənzər (Kupfer) hüceyrələri, qanyaradıcı orqanların sinusoid tipli qan kapilyarlarını örtən hüceyrələr (sahil hüceyrələri), böyrəküstü vəzi və hipofiz kapilyarlarının endotel hüceyrələri, ağciyərin "toz" hüceyrələri aiddir. Makrofaqlar sistemi orqanizmin həm ümumi və həm də yerli mühafizə reaksiyalarında çox böyük rol oynayır; belə ki, onlar orqanizmə düşən mikroorqanizmləri və digər yad cisimləri, zəhərli maddələri və s. zərərsizləşdirir. Makrofaqlar immuntetin yaranmasında bilavasitə iştirak edir.

### **Qan və birləşdirici toxuma hüceyrələrinin qarşılıqlı münasibəti**

Qan və birləşdirici toxuma arasında nəinki mənşə vəhdətliyi vardır, onlar həm də fəaliyyət cəhətdən də bir-birinə çox yaxındır. Hər iki toxumanın hüceyrə elementləri öz dəyişkən təbiəti ilə fərqlənir və mövcud olduqları şəraitin dəyişilməsinə tez və asanlıqla reaksiya verir. Lakin bu iki toxuma arasındakı qarşılıqlı münasibət sağlam orqanizmdə bir o qədər nəzərə çarpmır, patoloji dəyişikliklər və eksperimental şəraitdə bunlar daha qabarıq şəkildə təzahür edir. İltihab zamanı bu qarşılıqlı münasibət asanlıqla aşkar olur. İltihab orqanizmin bu və ya digər zəhərli agentlərə qarşı verdiyi mühafizə reaksiyasıdır. Həmin reaksiya orqanizmdə həm ümumi şəkildə (temperatur yüksəkliyi, qanın tərkibinin dəyişilməsi və s.), həm də yerli olaraq təzahür edir. Yerli reaksiya bilavasitə iltihab ocağında baş verir, orada morfoloji, biokimyəvi, fiziki-kimyəvi və funksional dəyişikliklər müşahidə olunur. Eksperimental şəraitdə prosesi yaratmaq üçün müxtəlif üsullar vardır. Çox geniş istifadə olunan aspetik (mikrobsuz) iltihab formasıdır. Belə iltihab yaratmaq üçün heyvanın dərialtı birləşdirici toxumasına steril (mikrobsuzlaşdırılmış) yad cisim (məs.: şüşə, selloidin, infuzor torpaq və s.) yeridilir. Bu zaman həmin toxuma zədələnir və zədə yerində tədricən iltihab dəyişiklikləri baş verir. Qan və birləşdirici toxuma hüceyrələri tərəfindən müşahidə olunan morfoloji dəyişiklikləri üç mərhələyə bölmək olar: leykositlər mərhələ, makrofaqlar mərhələsi və fibroblastlar mərhələsi.

Leykositlər mərhələ zamanı (iltihabın birinci saatlarından başlayaraq) iltihab nahiyəsinin kapilyarları və digər kiçik damarları genişlənir, onların divarından qan plazması toxumaya sızır. Bununla yanaşı iltihab ocağında müşahidə olunan kimyəvi dəyişikliklərə cavab olaraq neytrofillər qandan oraya keçir. Onlar yad cisimi hər tərəfdən əhatə edərək leykosit lövhəsi yaradır. Birinci günün axırında həmin lövhə xeyli qalınlaşır və neytrofillərin keçməsi dayanır. Sonra leykositlər lövhəsinin neytrofilləri dağılmağa başlayır, lizosomun fermentləri iltihab ocağına tökülür və tədricən ölmüş hüceyrə hissəciklərini əridir. Nəticədə orada süd turşusu toplanır, toxumanın turşuluğu artır (pH-7,0-6,8-ə qədər enir) və makrofaqların yaranması üçün şərait yaranır; bununla ikinci mərhələ başlayır.

Makrofaqlar mərhələsində qandan toxumaya keçən monositlərin makrofaqlara çevrilməsi ilə yanaşı toxumanın öz hüceyrələri də, başlıca olaraq histiositlər və az diferensasiya olmuş hüceyrələr bölünüb artaraq makrofaqlara diferensasiya edir. Makrofaqlar iltihab nahiyəsində olan hüceyrələrə və toxuma qırıntılarını fəal surətdə udaraq, regenerasiya prosesinin getməsi üçün xüsusi maddələr ifraz edir.

Üçüncü mərhələdə fibroblastlar fəaliyyətə başlayır. Bunlar bir tərəfdən bölünüb artır, digər tərəfdən isə az diferensasiya olmuş adventisial və retikulyar hüceyrələrdən yaranır. Fibroblastlar iltihab ocağına keçərək orada paralel sıralarla toplanır və tədricən kollagen əmələ gətirmə fəaliyyətinə başlayır. Beləliklə, yad cisim ətrafında prekollagen lifləri toplanaraq kapsul əmələ gətirir; bununla da dağılmış toxuma bərpa olunur.

Birləşdirici toxuma ilə qan arasında müşahidə olunan belə sıx qarşılıqlı rabitə başqa şəraitlərdə də müşahidə olunur; məs.: orqanizmdən xaricdə qanı xüsusi mühitdə əkdikdə onun hüceyrələrinin (limfositlər və monositlər) fibroblastlara və makrofaqlara çevrildiyini, habelə hüceyrəarası maddənin əmələ gəldiyini asanlıqla izləmək olar. Qanyaranma bəhsində qeyd olunan ekstramedulyar mielopoez də qan və birləşdirici toxuma hüceyrələri arasındakı qarşılıqlı münasibəti açıq-aşkar nümayiş etdirir.

### **Qığırdaq toxuması**

Qığırdaq toxuması birləşdirici toxumanın başlıca olaraq mexaniki fəaliyyət ifadə edən növlərindən biridir. Ümumi quruluş prinsipi, yəni hüceyrədən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmaq burada da

gözlənilməmişdir. Lakin hüceyrəarası maddə burada daha güclü inkişaf etmiş, miqdarı artmış və daha çox sıxlaşmışdır. Bu maddədə 70-80%-ə qədər su, 10-15% üzvi maddələr və 4-7% mineral duzlar vardır. Üzvi maddələr, əsasən, proteoqlikanlardan, qlikoproteinlərdən ibarətdir.

Hüceyrəarası maddənin quruluş xüsusiyyətindən asılı olaraq qığı rdaq toxumasının üç əsas növü ayırd edilir: hialin qığı rdaq [1, s. 128, şə.k.15.2], elastik qığı rdaq [1, s. 129, şə.k.15.4] və kollagen lifli qığı rdaq [1, s. 129, şə.k.15.5].

Qığı rdaq toxumasının hüceyrəarası maddəsi kollagen tipli xondrin liflərindən və əsas amorf maddədə n təşkil olunmuşdur. Kimyəvi tərkib cəhətdən xondrin lifləri birləşdirici toxumanın kollagen liflərinin eynidir və fibrilyar zülaldan əməl ə gəlmişdir (qığı rda gın müxtəlif növlərində kollagenin tipi fərqlidir, əsasən II tip, az miqdarda IX, XI, nadir hallarda X tip kollagen). Amorf maddə isə əsas etibarilə qeyri-fibrilyar zülal molekulları ilə qlikozaminqlikanların birləşməsində ən ibarət proteoqlikanlardan və qlikoproteinlərdən təşkil olunmuşdur. Bu birləşmələr ara maddənin bazofilliyini müəyyən edir. Qığı rdağın fiziki-kimyəvi xassələri, yəni onun yapışqanlılığı, sıxlığı və gərginliyi də proteoqlikanlardan asılıdır.

Xondrin lifləri adi histoloji preparatlarda görünür, çünki onun şüa sındırma qabiliyyəti, amorf maddədə olduğu kimidir. Bu lifləri xüsusi metodlarla (gümüşləmə, tripsin təsiri və s.) hazırlanan nazik histoloji kəsiklərdə görmək olur.

Hüceyrəarası maddə hüceyrə qruplarını əhatə edən yerdə konsentrik cizgilər şəklində görünür və daha güclü şüa sındırma xassəsi kəsb edir.

Qığı rdaq hüceyrələri və ya **xondrositlər** - (*chondrocyti*) qığı rdaq toxumasının əsas hüceyrə formasıdır. Adətən qığı rdaqda 2 növ xondrosit müəyyən olunur: cavan xondrositlər – qığı rdağın səthində, qığı rdaüstlüyünün altında yerləşərək bölünmə qabiliyyətini saxlayırlar; yetkin xondrositlər daha dərinliklərdə yerləşərək bölünmərlər, lakin hüceyrəarası maddənin komponentlərini aktiv olaraq sintez edirlər. Bunlar xüsusi boşluqlarda tə k-tə k, və ya qruplarla yerləşir; sonuncular **izogen qruplar** adlanır. İzogen qruplardakı hüceyrələr, vaxtı ilə bir hüceyrədən bölünmə yolu ilə əmələ gəlir. Xondrositlər adi preparatlarda oval, girdə, bə zən isə çoxbucaqlı şəkildə görünür. Forma müxtəlifliyinə əsas maddənin fiziki-kimyəvi halı təsir edir; məs.: həmin maddədə su və xondromukoid çox olduqda, hüceyrələr girdə görünür. Bel ə forma cavan qığı rdaq üçün daha xarakterikdir. Xondrositlər, adətən, birnövəli hüceyrələrdir, bəzən ikinövəli şəkildə də olur. Nüvədə bir, və ya iki nüvəcik görünür. Sitoplazma zəif bazofildir və içərisində bütün orqanellər müəyyən edilir. Mitoxondrilər cavan hüceyrələrdə çox olur; onlarda habelə Holci kompleksi və sitoplazmatik tor daha aydın görünür. Hüceyrənin xarici səthində mikroovcuqlara təsadüf olunur. Histokimyəvi cəhətdən xondrositlərdə qlikogen, qələvi fosfataza, oksidaza və lipaza tapılmışdır. Cavan hüceyrələrdə qlikogenin miqdarı artıq olur.

İkinci növ qığı rdaq hüceyrələri **xondroblastlar** adlanır. Bunlar yetişməmiş, yastı, daha cavan hüceyrələr olub qığı rdaqüstlüyünün hüceyrəli qatında, qığı rdağın periferik hissəsində, yəni qığı rdaqüstlüyünün yaxınlı gında müş ahidə olunur. Bölünmə qabiliyyətlidirlər, həmçinin hüceyrəarası maddənin komponentlərini sintez edə bilirlər. Xondroblastlar bazofil boyanır, çünki RNT ilə zəngindir. Bu hüceyrələr qığı rdağın inkişafında və onun böyüməsində bilavasitə iştirak edir və yetişmiş qığı rdaq toxumasında xondrositlərə çevrilirlər.

### Hialin qığı rdaq toxuması

Hialin, ya şüşəyəbənzər qığı rdaq əsas qığı rdaq toxuması növü olub, başlıca olaraq hüceyrəarası maddənin morfoloji və fiziki-kimyəvi xüsusiyyətlərinə görə digər qığı rdaq toxumalarından fərqlənir. Adi histoloji preparatlarda hialin qığı rdaq toxumasının hüceyrəarası maddəsi yarı şəffaf, tamamilə, homogen görünür, şüşəyə bənzəyir [1, s. 128, şə.k.15.2] və hüceyrələr ətrafında kapsullar əmələ gətirir. Ara maddənin tək-tək hüceyrələri və izogen qrupları əhatə edən hissəsi toxumanın periferiyasında oksifil boyanır və qığı rdağın mə rkəzinə doğru getdikcə onların ətrafında oksifil zonadan başqa bazofil zona da müş ahidə olunur. Cavan hüceyrələr ətrafında ara maddə yalnız oksifil olur. Ara maddədə bazofilliyin meydana çıxması qığı rdaq hüceyrələrinin qlikozaminqlikanları, proteoqlikanları çox ifraz etməsi ilə əlaqədardır. Hüceyrə kapsulundan uzaqlaşdıqca bazofillik yenidən zəifl əyir. Yaşa dolduqca xondrositlərin və ara maddədəki xondroitinsulfat turşularının miqdarı azalır, bunların əvəzində isə ara maddəyə, adətən, kalsium duzları çökür. Sonuncular əsasən amorf maddədə olur. Xüsusi üsulla hazırlanmış preparatlarda

əsas maddə də II tip kollagen fibrillər yerləşdiyi görünür. Onlar lif əmələ gətirmir, eninəzolaqlılığa malikdirlər, lakunaların kapsulunu təşkil edirlər.

Hialin qığırdağın möhkəm olmasının səbəbi ara maddədəki kollagen lifi gərginliyi isə proteoqlikanları n, proteoqlikan aqreقاتlarının çox olması ilə əlaqədardır. Proteoqlikan aqreقاتlarının (PQA) əsasında hialuron turşusunun uzun zənciri və onunla birləşmiş çoxlu sayda proteoqlikanlar durur, PQA-nın təşkilində birləşdirici qlobulyar zülallar, peptid zəncirlər də iştirak edir. Proteoqlikan aqreقاتları özünə çoxlu miqdarda su molekulları birləşdirməklə yüksək hidrofiliyyət xassəsi göstərirlər ki, bu da qığırdağın gərginliyini təmin edir. Bütün bunlarla yanaşı PQA kiçik molekullu metabolitlər üçün keçiriciliyini saxlayır.

Hialin qığırdağının periferik hissəsində qığırdaq hüceyrələri nisbətən tən cavan olur və iy şəklində görünür; bunlar, adətən n, tək-tək yerləşir. Qığırdağın mərkəzinə doğru getdikcə hüceyrənin forması dəyişir, o oval ya girdə şəkil alır. İzogen qruplarda 2-4 hüceyrə yerləşir və bunlara qığırdağın mərkəzində daha çox təsadüf olunur.

Hialin qığırdağı insanda və digər məməlilərdə çox yayılmışdır. Onun miqdarı yaşdan asılıdır. Belə ki, embrional dövrdə skeletin hələ sümükləşməmiş hissələri hialin qığırdağından təşkil olunur. Yaşlılarda hialin qığırdağı oynaq səthlərdə, qabarıqlarda, tənəffüs yollarında və s. təsadüf olunur.

### **Elastik qığırdaq**

Elastik qığırdaq hialin qığırdağa bənzəyir, lakin şəffaf deyil, təzə halda sarı rəngdə olur. Sıxılıqda və dartılıqda elastiklik xüsusiyyəti təzahür edir. Hialin qığırdaqdan onun əsas morfoloji fərqi ondadır ki, bu qığırdağın əsas maddəsində çoxlu elastik liflərə təsadüf olunur. Elastik liflər orsein boyası ilə tünd rənglənərək aydın görünür. Elastik liflər 1-4 mikron qalınlığında olub, şaxələnərək tor əmələ gətirir. Qığırdağın mərkəzi hissədə elastik liflərin qalın, periferik hissədə isə nazik olur və qığırdaqüstlüyünə keçir. Elastik liflər toru o qədər sıx olur ki, əsas maddə aydın görünür [1, s. 128, şəkl.15.3]. Bunu nəzərə alaraq elastik qığırdağa bəzən torlu qığırdaq da deyirlər, hüceyrələr ətrafında bəzən bu tor daha sıx olur. Hüceyrəarası maddədə az miqdarda kollagen fibrillər (II tip), proteoqlikan aqreقاتları olur. Elastik qığırdağın ara maddəsində xondroitinsulfat turşuları, hüceyrələrdə isə qlikogen və lipidlər azdır. Bu toxuma əvvəl hialin qığırdaq kimi inkişaf edir, sonra əsas maddədə elastik liflər əmələ gəlir. Elastik qığırdaqdan insanda və digər məməlilərdə qulaq seyvanının, xarici eşitmə keçəcəyinin və eşitmə borusunun qığırdaqları, habelə qırtlaq qapağı, buyuzabənzər və pazabənzər qığırdaqlar təşkil olunmuşdur. Müəyyən olunmuşdur ki, elastik qığırdaqda kollagen az olduğu üçün qığırdağın qidalanması pozulduğu hallarda belə kirəcləşmə getmir (Ca duzları ara maddədə cökmür).

### **Kollagen lifli qığırdaq toxuması**

Kollagen lifli qığırdaq və ya birləşdirici toxuma qığırdağı sıx lifli birləşdirici toxumanın, məsələn, vətərin, bağların hialin qığırdağa keçən yerlərində olur. Beləliklə, kollagen lifli qığırdaq, içərisinə xaricdən kollagen liflər daxil olan hialin qığırdağıdır. Bu qığırdaqdan onurğaarası (fəqərəarası) disklər təşkil olunmuşdur; buna habelə qasıq birləşməsində, gicgah-çənə və döş-körpücük oynaqlarında (oynaq qığırdaqları) təsadüf olunur.

Kollagen lifli qığırdağın hüceyrəarası maddəsi sıx lifli birləşdirici toxumanın hüceyrəarası maddəsinə bənzəyir, lakin burada sıx və paralel gedən kollagen liflər dəstəsi tədricən kövsəkləşərək hialin qığırdağın ara maddəsinə keçir. Ara maddədə I tip kollagen lifləri olur.

Bu toxumada da hüceyrələr ya tək-tək, ya da izogen qruplar şəklində xüsusi boşluqlarda (lakunalarda) yerləşir. Həmin hüceyrələrin sitoplazmasında çox vaxt vakuollar olur. Hüceyrə boşluqlarını əhatə edən ara maddə (perisellülar matriks) bazofil boyanır.

Kollagen lifli qığırdaq toxuması birləşdirici toxuma ilə qığırdaq toxuması arasında sıx rəhbərlik olduğunu əyani surətdə nümayiş etdirir. Lakin sıx lifli formalaşan birləşdirici toxumaya çox oxşasa da, ondan fərqli olaraq ara maddəsində mineral birləşmələr nisbətən çoxdur və bu toxumada nazik birləşdirici toxuma arakəsmələri, qan damarları olur.

### **Qığırdaqüstlüyü**

Qığırdaqüstlüyü sıx lifli birləşdirici toxuma olub, qığırdağı xaricdən örtür. Xarici, nisbətən səthi qatda hüceyrəvi elementləri fibroblastlara çox bənzəyir, iy şəklində olur. Hüceyrəarası maddədə isə

kollagen və elastik liflər daha sıx yerləşir, daxili və ya xondrogen (və ya hücerəli qat) qatda liflər bir qədər seyrək olur, burada xondroblastlar yerləşir. Xondrogen qatın kollagen və bəzən elastik lifləri bilavasitə qığırdağın daxilinə keçir. Bu qatın hesabına qığırdaq toxuması artır. Qığırdaqüstlüyü qan damarları və sinirlərlə zəngindir, lakin qığırdağın öz daxilində qan damarları yoxdur. Beləliklə, qan maddələri qığırdağa, qığırdaqüstlüyü damarlarından diffuz yolla keçir.

Oynaq qığırdaqları nahiyəsində qığırdaqüstlüyü olmur və həmin qığırdaqlar oynaq boşluğunun sinovi mayesi hesabına qidalanır.

Qığırdağın daxilində qan damarları olmadığından onun qidalanması, xüsusilə onun mərkəzi hissəsində zəifdir. Buna görə qığırdağın qidalanması asanlıqla pozula bilər, bu zaman orada kalsium duzları toplanır ki, bunun da nəticəsində qığırdaq kirecləşir, şəffaflığını itirir və bulanıq görünür.

### **Qığırdağın inkişafı və histogenezi**

Qığırdaq inkişafında iki mərhələ keçirir; ilk qığırdaq toxuması, ya prexondral toxuma mərhələsi və əsil qığırdaq. Prexondral toxuma mezenximdən inkişaf edir. Mezenximdə sıxlaşma prosesi baş verir. Bu zaman mezenxim hüceyrələri çıxıntılarını itirib girdələşir, bir-birinə yaxınlaşır və mitoz üsulu ilə bölünüb artır. Belə nahiyələr **skeletogen maya** və ya **skeletogen** toxuma adlanır.

Skeletogen mayanın ilk qığırdağa çevrilməsi xondroblastların meydana çıxması ilə əlaqədardır, bunlar skeletogen toxumanı təşkil edən mezenxim hüceyrələrindən diferensiasiya edir. Sonra mərkəzdə yerləşən xondroblastların arasında kollagen fibrillər tədricən nazik təbəqələr əmələ gətirir, buna **ilk qığırdaq toxuması**, ya **prexondral toxuma** deyilir.

Əsl qığırdağın inkişafı xondroblastların fəaliyyəti ilə başlayır. Bunlar hüceyrəarası maddənin lifli zülallarını və qlikozaminoqlıqları sintez edərək hüceyrələrin arasına ifraz edir. Beləliklə, həmin hüceyrələr ətrafında bazofil məntəqələr yaranır. Sonra qlikozaminoqlıqlar zülallarla birləşərək proteoqlıqları əmələ gətirir ki, bunlar da əsas maddəyə və kollagen liflərə hopur. Nəticədə sonuncular adi preparatlarda görünür. Daha sonra sitoplazma ətrafındakı hüceyrəarası maddədən qığırdaq hüceyrələrinin kapsulları əmələ gəlir. Kapsulun inkişafı ilə yanaşı hüceyrəarası maddə getdikcə çoxalır və yeni-yeni kollagen liflər yaranmağa başlayır. Bu mərhələdə qığırdaq hüceyrələrinin hərə biri bölünüb artır və bu proses həm mitoz, həm də amitoz üsulu ilə gedir. Meydana çıxan iki qız hüceyrə əvvəlcə ümumi boşluqda yerləşir, sonra hər birinin öz kapsulu əmələ gəlir. Əgər belə hüceyrələr ümumi boşluqda qalarsa, onda izogen qruplar əmələ gəlir. İzogen qrupların getdikcə artması nəticəsində qığırdaq daxilindən böyüməyə başlayır; bu növ böyüməyə **interstisial böyümə** ya **intussussepsiya üsulu ilə böyümə** deyilir (latınca *intus* – “daxildə”, *suscipio* – “saxlamaq”). Qığırdağın belə böyüməsi erkən yaşlar üçün daha səciyyəvidir.

Bununla yanaşı, skeletogen mayanı əhatə edən mezenximdən yeni qığırdaq toxuması inkişaf etməyə başlayır, nəticədə qığırdaq xaricdən böyüyür. Belə böyümə xondroblastların hesabına baş verir və **appozision böyümə** (latınca *appositio* – “üstünə gəlmə”) adlanır. Appozision böyümə bütün embrional dövrdə, regenerasiya zamanı müşahidə olunur. Əmələ gələn qığırdağın xarici səthində qalan mezenximdən qığırdaqüstlüyü inkişaf edir.

**Qığırdağın regenerasiyası.** Yaşlı məməlilərdə hialin qığırdağı zədələnsə bu zaman qığırdaqüstlüyü hesabına əvvəlcə cavab olaraq birləşdirici toxuma (qranulyasiya toxuma) hasil olur. Sonra həmin toxuma fibroblastları girdələşir və tədricən qığırdaq hüceyrələrinə diferensiasiya edir. Hüceyrəarası maddə homogenləşərək qığırdağın hüceyrəarası maddəsinə çevrilir.

### **SÜMÜK TOXUMASI (TEXTUS OSSEUS)**

Sümük toxuması birləşdirici toxumanın digər növlərindən hüceyrəarası maddənin sərtliyi və olduqca güclü inkişafı ilə fərqlənir. Bu isə həmin toxumanın yüksək mexaniki fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Skeletin əsas tərkib hissəsini təşkil edərək sümüklər istinad, mühafizə və hərəkət funksiyasını icra edir. Bunlardan əlavə sümük toxuması fəal bioloji funksiya daşıyır belə ki, o, mübadilə prosesində xüsusilə mineral duzlar mübadiləsində iştirak edir. Sümüklər kalsium və fosfor birləşmələri üçün depo vəzifəsini icra edir; həmin maddələr müvafiq şəraitdə digər toxumalara keçə bilər. Sümüklər habelə qanyaradıcı fəaliyyət görən sümük iliği üçün tutacaq vəzifəsini ifa edir.

Sümüyün sərtliyi onun hüceyrəarası maddəsinə əhəng duzlarının ilə hopması nəticəsində əldə edilmişdir. Sümük möhkəm sərtliyə malik olub, sıxılmağa, gərilməyə və sınımağa qarşı yüksək müqavimət göstərir.

Sümük toxumasının tərkibində iki növ kimyəvi birləşmə əl vardır: üzvi və qeyri-üzvi birləşmələr. Üzvi maddələr sümüyün təxminən 1/3-ni təşkil edərək, başlıca olaraq kollagen tipli osseindən və qeyri-kollagen makromolekulyar birləşmələrdən əmələ gəlir. Ossein kimyəvi cəhətdən 95% I tip kollagendən əmələ gəlir və qaynadıldıqda yapışqan xarakter alır, buna görə də bəzən bu maddə **osseokollagen** adlanır. Sümük toxumasının bütün lifli strukturları osseindən təşkil olunmuşdur. Hüceyrəarası əsas maddənin qeyri-kollagen makromolekulyar birləşmələrinin tərkibində fosfoproteinlər, proteoqlikanlar, qələvi fosfataza, osteonektin və xondriotinsulfat turşusu vardır, lakin bunun miqdarı qığırdaqda olduğundan azdır. Burada habelə, lipidlər, albumoid birləşmələr və s. də vardır.

Qeyri-üzvi duzların əsas hissəsini (96%-ə qədər) kalsium duzları təşkil edir, bu duzların əksəriyyəti kalsium fosfatdan ibarətdir. Ümumiyyətlə, mineral duzlar ossein lifləri arasında əsas maddəyə çökərək mürəkkəb quruluşa malik hidroksiapatitə çox yaxın submikroskopik kristallar əmələ gətirir. Bu kristallar iynəyə bənzəyir, uzunluqları 150 nm və qalınlıqları 1,5-7,5 nm-dir. Yaş artduqca qeyri-üzvi duzların miqdarı artır (72%-ə qədər), əksinə üzvi birləşmələrin miqdarı isə azalır. Qeyri-üzvi duzlardan sümüyün kövrəkliyi asılıdır, buna görə qocaların sümüyü tez sınırlır. Üzvi maddələr sümüyə elastiklik verir. Uşaqlarda bu maddələr artaraq 41%-ə çatır, buna görə onların sümükləri sınımağa qarşı nisbətən davamlı olur. Qeyd olunan üzvi və qeyri-üzvi birləşmələrdən əlavə təzə sümükdə 50%-ə qədər su və 15,7%-ə qədər lipidlər vardır.

Sümük toxuması canlı dinamik toxumadır, orada arası kəsilmədən mübadilə prosesləri gedir və onun tərkibi daima yeniləşir.

### Sümük toxumasının quruluşu

Sümük toxuması da birləşdirici toxumanın digər növləri kimi hüceyrələrdən və hüceyrəarası maddədən təşkil olunmuşdur. Burada hüceyrə elementlərinin miqdarı olduqca azdır, buna görə də qaynadılıb qurudulmuş (maserasiya edilmiş) adi sümük həmin toxumanın yalnız hüceyrəarası maddəsindən ibarət olur.

Sümük toxumasının iki əsas növü vardır: kobud lifli sümük toxuması və lövhəli sümük toxuması. Qeyd etmək lazımdır ki, bəzi müəlliflər bu iki toxuma arasında üçüncü növ – paralel lifli sümük toxuması da ayırd edirlər. Sümük toxumasının bütün növləri bir-birindən əsas etibarlı ilə hüceyrəarası maddənin quruluşu və fiziki xassələrinə görə fərqlənir. Hüceyrəvi elementlər isə həmin toxuma növlərinin hamısında oxşar quruluşa malikdir.

### Sümük toxumasının hüceyrəvi elementləri

Sümük toxuması hüceyrələri 3 növdür: sümük hüceyrələri və ya **osteositlər**, sümükyaradan hüceyrələr, və ya **osteoblastlar** və sümükdəğidən hüceyrələr və ya **osteoklastlar**.

**Osteoblastlar**, ya sümükyaradan hüceyrələr (yunanca *osteon* – sümük, *blastos* – maya) sümüyün inkişafı və onun regenerasiyası zamanı sümük maddəsini əmələ gətirir. Bunlar iri hüceyrələrdir, diametri 15-20 mikrona çatır; kubabənzər, piramid şəkilli və çoxbucaqlı formada olur. Nüvələri girdə və ya oval olur, çox vaxt eksentrik vəziyyətdə yerləşir, içərisində 1 və ya 2 nüvəcik vardır. Sitoplazmada dənəli sitoplazmatik tor, Holci kompleksi və mitoxondrilər yaxşı nəzərə çarpır. Burada çoxlu RNT vardır, qələvi fosfataza yüksək fəallığa malikdir. Dənəli sitoplazmatik torda ossein (kollagen) sintez olunur və bundan (kollagen lifləri) ossein lifləri əmələ gəlir.

Osteoblastlar, adətən, formalaşmış sümük dağıldıqda və sümüyün bərpası zamanı daha çox təsadüf olunur. Sümük əmələ gələrkən osteoblastlar bütöv qat kimi həmin sümüyün tirlərini örtür. Definitiv halda bu hüceyrələr sümüklüylüyünün daxili qatında və endostda müşahidə olunur. Osteoblastlar diferensiasiya edərək onların sitoplazmasında polisaxarid-zülal dənələri və qlikogenə təsadüf olunur. Lakin fosfataza fəallığı artdıqda qlikogen itir. Sümük toxuması yarandıqdan və hüceyrəarası maddə əmələ gəldikdən sonra osteoblastlar osteositlərə çevrilir.

**Osteositlər** yüksək diferensiasiya etmiş sümük hüceyrələri olub yetişmiş sümük toxumasında təsadüf olunur. Bunlar sümük əmələ gətirmək qabiliyyətinə malik deyildir, formalaşmış sümüyün

hüceyrə arası maddəsi içərisində yerləşir, nisbətən kiçik və ç ıxıntılı hüceyrələrdir. Sitoplazmaları zəif bazofil, nüvələri isə sıx olur və tünd boyanır. Sitoplazmada azca mitoxondrilər vardır, tor və Holci kompleksləri zəif inkişaf etmişdir, sentrosomlar müəyyən edilmir. Osteositlər bölünmür. Osteositlər xüsusi boşluqlarda (lakunalarda), çıxıntıları isə xüsusi kanalcıqlarda yerləşir. Lakunaların uzunluğu 22-55 mikron, eni isə 6-14 mikrondur. Kanalcıqlar bir-biri ilə və sümükiçi perivaskulyar sahələrlə rəbitəlidir, belə quruluş mübadilə prosesinə kömək edir.

Lakunaların və kanalcıqların divarları **hüddüdi yataq** adlanır və quruluşca qığırdaq boşluqları kapsuluna bənzəyir. Bunların əsasının prekollagenədən təşkil olunduğu ehtimal olunur.

**Osteoklastlar**, və ya sümükdəğidən hüceyrələr çoxnüvəli və iri hüceyrələrdir. Bunlarda nüvələrin sayı onlarla ola bilər. Hüceyrənin diametri isə 90 mikrondan da artıq olur. Sitoplazmaları zəif bazofil və bəzən oksifil görünür, içərisində müxtəlif ölçüdə dənələr nəzərə çarpır. Hüceyrənin kənarları dişli görünür. Elektron mikroskopu vasitəsilə sitolemma üzərində çoxlu büküşlər müəyyən edilmişdir. Mitoxondrilər, vakuollar və lizosomlar olduqca çoxdur. Sitoplazmatik tor, xüsusilə dənəli tor zəifdir. Osteoklastlar inkişaf zamanı kirəclənmiş qığırdağı və sümüyü də ğıdaraq, sonuncunun formalaşmasında iştirak edir. Bu hüceyrələr xüsusi hidrolitik fermentlər ifraz edərək kirəclənmiş maddənin əriməsinə səbəb olur. Osteoklastlar monositar mənşəli olub orqanizmin makrofaq sisteminə daxildir.

### **Kobud lifli sümük toxuması (*textus osseus rudifibrous*)**

Kobud lifli sümük toxumasının hüceyrəarası maddəsində ossein lifləri müxtəlif lif istiqamətdə gedən və preparatda aydın nəzərə çarpan qalınlıq, kobud dəstələr əmələ gətirir. Bunlar əsas maddə vasitəsilə bir-biri ilə birləşir. Əsas maddədə azca xondrotinsulfat turşusu vardır. Sümük hüceyrələri pərakəndə vəziyyətdə ossein lifləri arasında, ovalşəkilli xüsusi boşluqlarda yerləşir. Hüceyrə çıxıntılarına məxsus kanalcıqlar uzun olur.

Kobud lifli sümük toxuması aşıq sinif onurğalılar (balıqlar, amfibilər) üçün xarakterikdir, ali onurğalılarda, o cümlədən insanda bu toxuma başlıca olaraq embrional dövrdə, habelə körpə uşaqlarda təsadüf olunur. Yaşlılarda bəzi yerlərdə, məs.: kəllə sümüklərində tikişlər nahiyəsində və vətərlərin sümüklərə bağlanan yerində bu toxumaya rast gəlmək olur.

### **Lövhləli sümük toxuması (*textus osseus lamellosus*)**

Lövhləli, ya zərif lifli sümük toxuması kobud lifli sümük toxumasına nisbətən daha mütəşəkkil sümük toxumasıdır. Bu toxumanın hüceyrəarası maddəsini sümük lövhələri (*lamellae osseae*) təşkil edir, bunların arasında xüsusi boşluqlarda sümük hüceyrələri yerləşir. Sümük lövhələrini bir-birinə paralel müəyyən nizamla düzülən nazik ossein lifləri dəstələri əmələ gətirir. Ayrı-ayrı lövhələrdə ossein liflərin istiqaməti bir-birinə çox vaxt perpendikulyar olur ki, bu da toxumanın möhkəmliyini təmin edir. Lövhəli sümük toxumasında fibrilyar maddə osseomukoidə nisbətən çox olur, bununla da o, kobud lifli toxumadan fərqlənir. Bu sümük toxuması daha möhkəm toxumadır. Skeletin bütün sümüklərinin sıx və süngəri maddəsi bu toxumadan təşkil olunmuşdur.

Lövhləli sümük toxumasında olan lövhələr müxtəlif vəziyyətə, formaya və qalınlığa (4-12 mikrona) malikdir. Bunlardan ən xarakterikləri konsentrik (Havers) sümük lövhələridir. Borulu sümüklərdə bu lövhələr bir-birinə geydirilərək osteon adlanan sütunlar təşkil edir. Hər sütunda adətən 5-20 silindrşəkilli konsentrik sümük lövhəsi olur. Osteonun içərisində qan damarlarına məxsus kanal (əvvəllər bu Havers kanalı adlanırdı) olur. Osteonlar sümüyün quruluş vahididir. Bunlar borulu sümüklərin kompakt maddəsi üçün xarakterikdir.

Borulu sümüklərin diafizində konsentrik sümük lövhələrindən əlavə xarici və daxili ümumi sümük lövhələri və ara lövhələr müəyyən edilir. Osteonlar adətən bir-birinə təmas etmir, onların arasında sementlə yicə əsas maddə vardır. Osteonların arasında habelə ara (interstisial) sümük lövhələri mövcuddur. Diafizdə osteonlar bir qayda olaraq boylama istiqamətdə, sümüyün uzununa paralel yerləşir. Osteon kanalları bir-biri ilə köndələn kanallar vasitəsilə anastomozlaşır. Hər osteon kanalından bir ya iki qan damarı - kapillyar ya postkapillyar, vena və onları müşayiət edən birləşdirici toxuma keçir. Bu damarlar köndələn kanallar vasitəsilə bir-biri ilə və eyni zamanda sümüküstlüyü və sümük iliği damarları ilə anastomozlaşır.

Borulu sümüklərin diafizi xaricdə n və sümük iliyi boşluğu tərəfdən müvafiq ümumi sümük lövhələri ilə örtülmüşdür. Xarici ümumi lövhələr diafiz ətrafında bütöv halda gətirmir, belə ki, onlar digər ümumi lövhələrlə örtülür. Bu lövhələrin arasında dəlicə kanallar vardır ki, bunların vasitəsi ilə sümüküstlüyündən qan damarları diafizin müxtəlif dərinliyinə keçir. Buna görə həmin kanallar **qidalandırıcı kanallar** (əvvəllər bunlara Folkman kanalları deyirdilər) adlanır. Bu kanalların xüsusi divarları yoxdur. Qeyd olunan kanallarla yanaşı xarici ümumi lövhələrin arasından sümüküstlüyündən ayrılan dəlicə liflər keçir.

Dəlicə liflər (əvvəllər Şarpey lifləri adlanırdı) sümüküstlüyünü sümüyə möhkəm birləşdirir. Bu liflər bəzən çox dərinə, orta osteonlar qatına keçir, lakin heç vaxt lövhələrin içərisinə keçmir. Dəlicə liflər cavan yaşlarda aydın görünür, qocalarda isə onlar kirecləşdiyindən preparatda seçilmir. Daxili ümumi lövhələr yalnız sıx maddənin sümük iliyi kanalını bilavasitə əhatə etdiyi yerlərdə yaxşı nəzərə çarpır. Sıx maddənin süngəri maddəyə keçdiyi yerlərdə bu lövhələr süngəri maddənin atmalarına keçir.

Sümüyün daxilində osteonlar pərakəndə vəziyyətdə deyil, qanunauyğun və ziyyətdə yerləşir. Bunların vəziyyəti başlıca olaraq sümüyə təsir edən amillərdən asılıdır; bunlara ağırlıq, gərilmə və dartma qüvvələrinin təsiri vardır. Nəhayət üçüncü növ sümük toxuması **paralel lifli sümük toxumasıdır**; bu toxuma kobud lifli sümük toxuması ilə lövhəli sümük toxuması arasında keçid təşkil edir və əsas morfoloji xüsusiyyəti hüceyrəarası maddədə ossein liflərinin nizamlı bir-birinə paralel yerləşməsidir.

### **Sümüküstlüyü (*periost*) və endost (*periosteum et endosteum*)**

Bütün sümüklər xaricdən onların oynaq səthlərindən başqa sümüküstlüyü ilə örtülmüşdür. Sümüküstlüyü lifli birləşdirici toxumadan təşkil olub iki qatdan ibarətdir: xarici adventisiya qatı ya lifli qat (*stratum fibrosum*) və daxili kambial qat (*stratum cambiale*).

Xarici qat kobud kollagen liflərdən ibarət sıx lifli birləşdirici toxumadan qurulmuşdur. Burada çoxlu qan damarları və sinirlər vardır. Və tərələr və bağlar sümüklərə sümüküstlüyü vasitəsi ilə bağlanır və bu zaman onların kollagen lifləri xarici qatın liflərinə keçir. Sümüküstlüyünün daxili kambial qatı isə nazik kollagen və boylama gedən elastik liflərdən təşkil olunmuşdur. Bu qatda da kiçik qan damarlarına təsadüf olunur; burada habelə çoxlu yastı sümükyaradan hüceyrələr (osteoblastlar) vardır. Osteoblastlar sınımış sümüyün bərpa olunmasında fəal iştirak edir. Ona görə də bu qata bəzən **osteogen qat** da deyilir. Endost borulu sümüklərdə sümük iliyi boşluğunu örtür, çox nazik və zərif birləşdirici toxuma qişasıdır. Burada da osteogen lifləri sümük iliyinin retikulyar stromasına keçir.

Sümüküstlüyünün sümük üçün böyük əhəmiyyəti vardır; bu sümüyün qidalanmasında, eninə (appozision) böyüməsində və regenerasiyasında iştirak edir.

### **Sümüyün inkişafı (*osteohistogenesis*)**

Qeyd olunduğu kimi, sümük mənşə cəhətcə mezenxim hüceyrələrinə aiddir. Lakin mezenximdən sümüyün inkişafı skeletin ayrı-ayrı yerlərində eyni deyil və müxtəlif vaxtlarda icra olunur. Bəzi yerlərdə mezenxim bilavasitə sümük toxumasına diferensasiya edir, digər yerlərdə və həm də skeletin çox hissəsində mezenximdən əvvəlcə qığırdaq toxuması hasil olur və sonra həmin qığırdaq əsasında sümük inkişaf edir. Lakin sonuncu halda da sümüyün mayasını yenə mezenxim təşkil edir. Skeleti təşkil edən bütün sümüklər mezenxim hüceyrələrinin törəməsi olan sümükyaradan hüceyrələrdən, yəni osteoblastlardan inkişaf edir. Osteoblastlar sümük toxumasının həm hüceyrəarası maddəsini, həm də sümük hüceyrələrini (osteositləri) yaradır.

İnkişaf gedişinə görə iki növ osteogenezi müəyyən edilir: zarlı osteogenezi (*osteogenesis membranacea*), yəni zar sümüyün (*os membranaceum*) inkişafı və qığırdaq osteogenezi (*osteogenesis cartilaginea*), yəni qığırdaq sümüyün (*os cartilagineum*) inkişafı.

### **Sümüyün bilavasitə mezenximdən inkişafı (düz osteogenezi)**

Bu növ osteogenezi **desmal**, ya **endesmal osteogenezi** də adlanır. Belə osteogenezi zamanı sümüyün ilk modeli zardan (membrandan) ibarət olur. Sonra bu zarın müəyyən yerində mezenxim hüceyrələri bölünərək çoxalır, sıx yerləşir; bu yolla osteogen adacıq əmələ gəlir. Adacığın mərkəzindəki hüceyrələr tədricən osteoblastlara diferensasiya etməyə başlayır və bu hüceyrələr arasında sıx kollagen fibrillərlə

yana şı oksifil maddə meydana çıxır. İnkişafı n bu mərhələsi osteoid mərhələ adlanır. Həmin mərhələdə əsas maddədə osseomukoid birləşmələr hasil olur və onlar fibrilləri bir-birinə rəbt etməyə başlayır. Ara maddədə kollagen liflər və osseomukoid maddə artdıqca, onlar osteoblastları hər tərəfdən əhatə edir. Daha sonra bu hüceyrələr bölünmək qabiliyyətini itirərək osteositlərə çevrilir. Bunlarla yanaşı osteoid məntəqələr ətrafında mezenximdən yeni osteogen nahiyələr əmələ gəlir və mezenxim hüceyrələri osteoblastlara diferensasiya edərək yuxarıdakı proses təkrar olunur.

Üçüncü mərhələdə hüceyrəarası maddə mineralizasiyaya uğrayır, yəni kirəcləşir. Kollagen liflər şişərək homogenləşir, onlara və əsas maddəyə kalsium duzları çökür və kirəcləşmə prosesi baş verir. Bu zaman osteoblastlar fosfataza fermenti ifraz edir; həmin ferment qanda olan qliserofosfatları şəkər və fosfor tuşusuna parçalayır. Sonuncu kalsium xloridlə reaksiyaya girərək hüceyrəarası maddənin əsas mineral hissəsi kalsium fosfatı əmələ gətirir. Bunlar kalsium karbonatla birlikdə incə mineral kristallar yaradır. Bu yolla rüşeymi inkişafın əvvəlində meydana çıxan ilk sümük kobudlifli sümük toxumasından ibarət olur. Buna ilk zar sümük deyilir. Həmin sümüyə xaricdən təmas edən mezenximdən isə, lifli birləşdirici toxuma, daha doğrusu sümüküslüyü əmələ gəlir.

İnkişafın daha sonrakı, dördüncü mərhələsində əvvəlki zar sümük ikincili zar sümüklə (yaşlıların zar sümüyü ilə) əvəz olunur. Bu sümük artıq lövhəli sümük toxumasından təşkil olunur. Lövhəli sümük toxumasının meydana çıxması, bir tərəfdən kobudlifli sümük toxumasına qan damarlarının ətraf mezenximlə birlikdə daxil olması ilə və digər tərəfdən sümük dağıdan hüceyrələrin (osteoklastları n) fəaliyyəti ilə əlaqədardır. Sümük maddəsi dağıldıqda qan damarlarının ətrafındakı mezenximdən əmələ gələn osteoblastların hesabına lövhəşəkilli yeni sümük maddəsi inkişaf edir. Lövhələr qan damarlarını silindr kimi hər tərəfdən əhatə edərək bir-birinə geydirilmiş konsentrik sümük lövhələrindən ibarət osteonları təşkil edir. Bundan sonra kobudlifli sümük toxuması əmələ gəlir və o, lövhəli sümüklə əvəz olunur. Qeyd etmək lazımdır ki, kobudlifli sümük toxumasının inkişafı zamanı hüceyrəarası maddənin lifli strukturları əvvəlcə prekollagen, sonra isə kollagen liflər şəklində əmələ gəlir. Bu proses çox tez gedir və fibrilyar strukturlar, adətən n, nizamda düzülür və pərakəndə yerləşir. Lövhəli sümüyün inkişafı zamanı isə hüceyrəarası maddənin lifli strukturları birdən-birə kollagen liflər şəklində meydana çıxır və prekollagen mərhələsi olmur. Kollagen liflər burada nizamla və sıx yerləşir. Sümüyü örtən sümüküslüyünün osteoblastları isə ümumi sümük lövhələrini yaradaraq sümüyün qalınlaşmasına səbəb olur. Bu üsulla, adətən, kəllənin örtük sümükləri və bir sıra digər yastı sümüklər inkişaf edir.

### Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı (Qeyri-düz osteogenez)

Sümüyün qığırdaq əsasında inkişafı (qığırdaq osteogenez) borulu sümüklər üçün çox xarakterdir. Bu sümüklərin mayasını təşkil edən mezenximdən əvvəl müvəqqəti hialin qığırdaq yaranır. Gələcək sümüklərin modelini əmələ gətirən bu qığırdaq sümüklərində artıq iki epifiz və bir diafiz müəyyən edilir. Sümüyün inkişafı ilk dəfə diafizin ortasında başlayır və bu proses qığırdaqüstlüyü ilə əlaqədardır. Diafizi əhatə edən qığırdaqüstlüyünün daxili kambial qatında əvvəlki tipik osteoblastlar meydana çıxır. Sonra bunlar zar osteogenezdə olduğu kimi ilk kobudlifli sümük toxumasını əmələ gətirməyə başlayır. İlk sümük halqa (silindr) kimi qığırdaq modelin diafizini əhatə edir. Beləliklə, ilk sümük qatı perixondral üsulla əmələ gəlir. Osteogenezin bu mərhələsinə **perixondral sümükləşmə** (ossifikasiya) də deyilir. İlk sümük qatı diafizin qığırdaq modelini qığırdaqüstlüyündən ayırır və nəticədə qığırdağın qidalanması pozulur. Diafizin mərkəzi hissəsində qığırdaq distrofiyaya (qidalanmanın pozulması) uğrayır, onun hüceyrələri şişkinləşir, nüvələri büzülür və hüceyrəarası maddəsinə kalsium duzları çökməyə başlayır. Beləliklə, qığırdaq kirəcləşməyə uğrayır və bu proses diafizin mərkəzindən onun epifizlərinə doğru yayılır.

Diafizin ilk sümük qatını örtən qığırdaqüstlüyü tədricən sümüküslüyünə çevrilir və bu andan sümükləşmə prosesi **periostal sümükləşmə** adlanır. Periostun mezenximlə əhatə olunmuş qan damarları ilk sümüyün dəliklərindən kirəcləşmiş qığırdaq keçir. Burada mezenxim hüceyrələri proteolitik fermentlər ifraz edərək kirəcləşmiş qığırdağı əridir (xondroliz). Nəticədə diafiz qığırdağı dağılır və onun yerində boşluq əmələ gəlir. Bununla yanaşı mezenxim hüceyrələrindən diferensiasiya etmiş osteoblastlar, kirəcləşmiş qığırdaq nahiyəsində diafizin daxilində sümük maddəsi yaratmağa başlayır. Bu sümükləşmə **endoxondral**, ya **enoxondral sümükləşmə** adlanır. Lakin meydana çıxan bu sümükdə hələ qığırdağın hüceyrəarası maddəsinin qalına təsadüf olunur. Quruluşca bu sümük toxuması lövhəli xarakterli olur.



Histoloji preparatda kəskin bazofilliyyə malik olan qığırdaq qalıqları, oksifil boyanan sümük maddəsi içərisində asanlıqla aşkar edilir. Daha sonra mezenxim hüceyrələrindən diferensiasiya edən osteoklastlar (sümük dağıdan hüceyrələr) endoxondral üsulla əmələ gələn sümük lövhələrini tədricən dağıdır və onun yerində ilk sümük iliyi boşluğu meydana çıxır. Bu boşluğa keçən mezenxim toxuması orada olan qan damarları ilə birlikdə gələcəkdə sümük iliyinə çevrilir.

Endoxondral osteogenezlə yanaşı periostal sümükləşmə də getdikcə güclənir. Lakin periostal sümükləşmə perixondral sümükləşmədən fərqlənir. Belə ki, dağılan kobudlifli sümüyün əvəzinə bu üsulla lövhəli sümük toxuması yaranır. Bu zaman periostun qan damarları ilk sümük qatı üzərində iliyə boylama istiqamətdə yayılır və onların ətrafında osteoblastlar silindrik lövhələr əmələ gətirir. Beləliklə, ilk osteonlar meydana çıxır. Daha sonra sümüklüylüyü xarici ümumi sümük lövhələri yaratmağa başlayır və tədricən periostal sümük endoxondral sümükləşmə birləşərək bütöv borulu sümüyü əmələ gətirir. Epifiz nahiyəsində sümükləşmə prosesi əvvəlcə endoxondral üsulla gedir. Belə ki, burada qığırdaq əvvəl kirəcləşməyə uğrayır və onun yerində sümükləşmə prosesi gedir. Lakin epifizin daxilində kobudlifli sümük toxuması inkişaf edir. Beləliklə, epifizin daxilində osteonlar əmələ gəlmir.

Epifizlə diafiz arasında olan hialin qığırdaq qatı uzun müddət (18-20 yaşına qədər) dağılmır və buna **metaepifizar qığırdaq** deyilir. Bu qığırdaq qatı hesabına gələcəkdə borulu sümüklərin uzununa böyüməsi baş verir.

Sümükləşmə zamanı baş verən histokimyəvi dəyişikliklər aşağıdakılardan ibarətdir. Osteoblastlarda çoxlu qələvi fosfataza fermenti vardır. Bu fermentlər üzvi fosfor birləşmələrini parçalayır və nəticədə fosfor turşusu qalıqları hasil olur. Bunlar kalsium ionları ilə reaksiyaya girərək kalsium fosfat əmələ gətirir. Sonuncu isə kiçik kristallar (sümük apatiti) şəklində hüceyrəarası maddəyə çökür. Sümüyün qığırdaq modeli toxumasında çoxlu qlikogen olur. İlk sümükləşmə nöqtələrində qlikogen qığırdaq hüceyrələrindən hüceyrəarası maddəyə keçir. Osteoblastların ifraz etdiyi fosforilaza fermenti qlikogenlə fosfor ionları arasında reaksiyanı sürətləndirərək qlükozomonofosfatların yaranmasına səbəb olur. Bunlar qələvi fosfotaza təsirindən kalsium ionları ilə birləşərək sümük apatitini əmələ gətirir. Bu işdə qlikozaminoqlikanlar və xüsusilə xondroitin sulfat turşusu mühüm rol oynayır.

Sümükləşmə prosesi bir sıra faktorlardan asılıdır. Bu prosesdə normal qidalanmanın böyük əhəmiyyəti vardır. Uşağın yeməyində kalsium və fosforun çatışmaması sümükləşməni zəiflədir və hətta dayandıra bilər. Sümük maddəsinin əmələ gəlməsinə baxmayaraq, o, kirəcləşə bilmir və yumşaq halda qalır. Nəticədə sümüklər əyilir və deformasiyaya uğrayır. Bu, uşaqlarda raxit xəstəliyi üçün çox xarakterikdir. Raxit xəstəliyi bəzən yeməkdə kifayət qədər kalsium olduqda belə baş verə bilər. Bunun səbəbi D vitamininin çatışmazlığıdır (avitominoz); bu zaman uşağın yeməklə qəbul etdiyi kalsium qana sorula bilmir. C vitamininin çatışmazlığı zamanı kollagen liflərin əmələ gəlməsi zəifləyir. Osteoblastlarda fosfataza fəallığı enir, nəticədə sümük maddəsi əmələ gəlmir və kirəcləşmə baş vermir. Sümükləşmə prosesi endokrin vəzlərin fəaliyyətindən də asılıdır. Qalxanətrafi vəzilərin hormonu çox ifraz olunduqda sümük dağıdan hüceyrələrin (osteoklastların) miqdarı artır, buna görə sümükdə rezorbsiya (sorulma) baş verir, əvəzində isə lifli toxuma meydana çıxır.

### Sümük toxumasının regenerasiyası

Sümük toxuması yaxşı regenerasiya qabiliyyətinə malikdir. Sümük sındıqda, adətən, sümüklüylüyünün də təmiri pozulur və nəticədə orada olan hüceyrə elementləri baş verən qıcıqlanmalara qarşı reaksiya verir; onlar törəyib artaraq zədə yerinə doğru yerlərini dəyişir və sınıq sümük uclarını bir-biri ilə birləşdirir. Bununla yanaşı sümüklüylüyündə çoxlu qan damarları və onları əhatə edən osteoblastlar meydana çıxır. Həmin hüceyrələr sümük lövhələri yaratmağa başlayır və getdikcə bunların miqdarı artır. Nəhayət, həftə yarım və ya iki həftə müddətində, sınıq yeri hər tərəfdən yeni sümük toxuması ilə əhatə olunur və bu toxuma sümük ucları arasına keçərək onları bir-birinə bərk bitişdirir. Yeni sümük nahiyəsi nisbətən qalın olur və **sümük döyü** adlanır. Döyünək nahiyəsində əvvəlcə osteonlar olmur, sonra tədricən sümüyün formalaşması ilə əlaqədar olaraq osteonlar yarana bilər. Sümüyün regenerasiyasında endost da iştirak edir.

### Sümüyün ektopik inkişafı

Sümüyün ektopik (yunanca *ek* – “kənar, xaric” və *topos* – “yer”) inkişafı skeletdən kənar, orqanizmin sümük üçün qeyri-adi yerlərində, məs.: böyüklərdə qalxanabənzər vəzidə, iri damarların

divarında, göz alması qışalarında və s. yerlərdə sümük toxuması nın meydana çıxması na deyilir. Belə hal patoloji şəraitdə baş verir, lakin bunu eksperimentdə də əldə etmək mümkündür. Heyvanda böyrək arteriyasını bağladıqda və ya dərialtına sidiklik epitelini köçürdükdə həmin yerlərdə sümük toxuması əmələ gəlir. Belə hallarda az diferensiasiya etmiş birləşdirici toxuma hüceyrələri dəyişir, qələvi fosfataza fəallıq əldə edir, onlarda RNT və qlikogenin miqdarı artır və nəhayət, bu hüceyrələr osteoblastlara diferensiasiya edir. Daha sonra (10-12 gündən sonra) kərəcləşən sümük parçaları əmələ gəlir. Bəzi müəlliflər bunu əsil sümük toxuması hesab etmirlər.

## ƏZƏLƏ TOXUMALARI

Əzələ toxumalarına aktiv yığılma qabiliyyətinə malik olan, mənşəyinə və quruluşuna görə müxtəlif olan toxumalar aiddir. Bu toxumalar orqanizmin bütövlükdə fəzada yerdəyişməsinə və ya ayrı-ayrı hissələrinin hərəkətinə, daxili orqanlarda hərəkəti təmin edir.

Canlı orqanizmin bütün hüceyrələrinin sitoplazmasında təqəllüs mikrofilamentləri vardır. Lakin ixtisaslaşmış əzələ sistemlərində bu filamentlər daha yaxşı inkişaf etmişdir və bu sistemlərdə aktin-miozin kompleksi elə inkişaf səviyyəsinə çatır ki, o, mexaniki işi yaradır.

Əzələ toxumalarının ayrı-ayrı növləri bir-birindən quruluş xüsusiyyətlərinə görə fərqlənirlər. Əzələ toxuması elementlərinin xarakter ümumi morfoloji əlamətləri olur: əvvəla iyyari formaya malikdirlər; təqəllüsü təmin edən spesifik orqanellərə - boylama yerləşmiş miofibril və miofilamentlərə malikdirlər; mitoxondrilər təqəllüs elementlərinin yanında yerləşirlər; sitoplazmada qlikogen, lipid əlavələri və mioqlobin olur. Miofilamentlər ya miofibrillər təqəllüsü təmin edirlər. Bu miofilamentlər aktin və miozin fibrilyar zülalları ndan təşkil olunmuşlar. Fibrilyar zülalların qarşılıqlı təsiri mütləq  $Ca^{2+}$  ionlarının iştirakı ilə gedir ki, bu da təqəllüsə səbəb olur. Mitoxondrilər bu prosesi enerji ilə təmin edir. Qlikogen və lipidlər enerji mənbəyi ehtiyatı rolunu oynayır. Mioqlobin zülaldır, oksigeni özünə birləşdirir, əzələ yığılarkən qan damarları sıxıldığı üçün əzələyə  $O_2$  daxil olması kəskin azaldığı şəraitdə oksigen ehtiyatı mənbəyi rolunu oynayır.

**Təsnifat.** Əzələ toxumaları morfofunksional və histogenetik prinsip əsasında təsnif edilir. Morfofunksional təsnifata görə iki növ əzələ toxumaları ayırılır:

1. Eninəzolaqlı əzələ toxumaları. Bu toxumalara skelet (somaik) və ürək əzələ toxuması aiddir.

2. Səya əzələ toxumaları. Müxtəlif orqanların divarında olan əzələ toxumaları (bronx, mədə, bağırsaqlar, uşaqlıq, uşaqlıq boruları, sidik axarları, sidik kisəsi, damarların divarında) bu cür toxumadır.

Histogenetik olaraq əzələ toxumaları müxtəlif embrional mayalardan inkişaf edə bilirlər:

– səya əzələ toxuması – mezenximdən inkişaf edir, daxili orqanların, damarların divarında yerləşir;

– skelet əzələləri miotomlardan inkişaf edir;

– eninəzolaqlı ürək əzələ toxuması splanxnotomun visseral vərəqinin mioepikardial səhvəsindən inkişaf edir;

– neyral mənşəli əzələlər – göz bəbəyini daraldan və genəldən əzələlər sinir borusundan inkişaf edirlər;

Bundan başqa orqanizmdə toxuma təşkil etməyən mioepitelial hüceyrələr – epidermal mənşəli təqəllüs qabiliyyətli hüceyrələr də aşkar edirlər ki, onlar da ektodermadan və prexordal lövhədən inkişaf edir.

## SKELET ƏZƏLƏ TOXUMALARI

**Histogenezi:** Eninəzolaqlı skelet əzələ toxumalarının inkişaf mənbəyi somitlərin dorzomedial hissələrinin miotom hüceyrələridir. Bu hüceyrələr miogenez istiqamətində determinasiya olunaraq gələcək əzələ qruplarının yerləşəcəyi yerlərə miqrasiya edir, mitoz yolla bölünürlər. Proliferativ aktiv olan bu hüceyrələr **mioblastlar** adlanırlar.

Mioblastların bölünməsi nəticəsində miosimplastlar əmələ gəlirlər. Əvvəlcə, bölünmüş hüceyrələr zəncir şəklində yerləşərək, uc nahiyələrdə bir-biri ilə qarışır, simplast strukturu – miotubulu əmələ gətirirlər. Miotubullarda – əzələ borucuqlarında nüvələr mərkəzdə, yaranan miofibrillərsə periferiyada yerləşirlər. Qeyd etmək lazımdır ki, miotubulların bir qismi normal inkişaf gedişi zamanı apoptoz mexanizmi ilə məhv olurlar. Miotubullarda miofibrillər diferensiasiya etməyə başladığı üçün, dənəli endoplazmatik tor yaxşı inkişaf edir. Miofibrillər diferensiasiya etdikcə miotubullarda nüvələr

periferiyaya sıxışdırılır. Hüceyrə mərkəzi və mikroborucuqlar itir. Dənəli endoplazmatik tor reduksiyaya uğrayır. Belə difinitiv strukturlar **miosimplast** adlanır. Əzələ simplastları histogenezin ilk mərhələlərindən motoneyronların aksonları ilə əlaqəyə girirlər. Bu isə əzələ lifinin sonrakı inkişafına və diferensiasiyasına səbəb olur. Beləliklə, skelet əzələ toxumasının histogenezinə aşağıdakı mərhələlər müəyyən edilir:

- 1) mioblastik mərhələ;
- 2) miotubul mərhələsi;
- 3) miosimplastik mərhələ.

Miosimplastik mərhələ əzələ lifinin formalaşması ilə nəticələnir.

Mioblastların bir qismi simplastların yaranmasında iştirak etmir, sərbəst hüceyrələ r şəklində əzələ liflərinin periferik hissələrində (bazal membranla miosimplastın arasında) yerləşirlər. Bu hüceyrələr **miosatellit** adlanırlar. Miosatellit hüceyrələr az diferensiasiya etmiş hüceyrələrdir, onlar skelet əzələ toxumasında kambial elementlər rolunu oynayırlar.

Skelet əzələ toxumaları iradi əzələlər olmaqla orqanizmdə ən çox yayılmış toxuma növüdür. Uşaqlarda ümumi bədən çəkisinin 25%-i, böyüklərdə 35-40%-i, qoca yaşlılarda 30% təşkil edir.

Skelet əzələ toxumasının struktur-funksional vahidi eninə zolaqlı əzələ lifidir. İnsanın skelet əzələlərində 300 mln-dək əzələ lifi vardır. Əzələ lifi üzəri bazal membranla örtülmüş əsas strukturu sayılan miosimplastdan və miosatellit hüceyrələrdən təşkil olunmuşdur. Miosimplastın plazmolemması və bazal membran birlikdə sarkolemmanı təşkil edir.

**Skelet əzələ lifinin quruluşu.** Əzələ lifinin diametri 10-100 mkm (50 mkm - orta hesabı), uzunluğu müxtəlifdir, 10-30 sm-ə çata bilər. Əzələ lifləri bir-birinə paralel yerləşərək dəstələr əmələ gətirirlər. Əzələ lifinin diametri müxtəlif şərtlərdən asılı olaraq müxtəlif olur. Məs.: yerləşdiyi əzələdən (göz hərəkəti əzələlərində nazik, arxanın enli əzələlərində enli), cinsin növündən, yaş xüsusiyyətindən, qidalanma dərəcəsiindən, əzələnin funksional vəziyyətindən (hipertrofiya və ya atrofiya) asılı olaraq əzələ liflərinin diametri müxtəlifdir. Denervasiya olmuş əzələlərdə atrofiya nəticəsində əzələ lifinin diametri kiçilir.

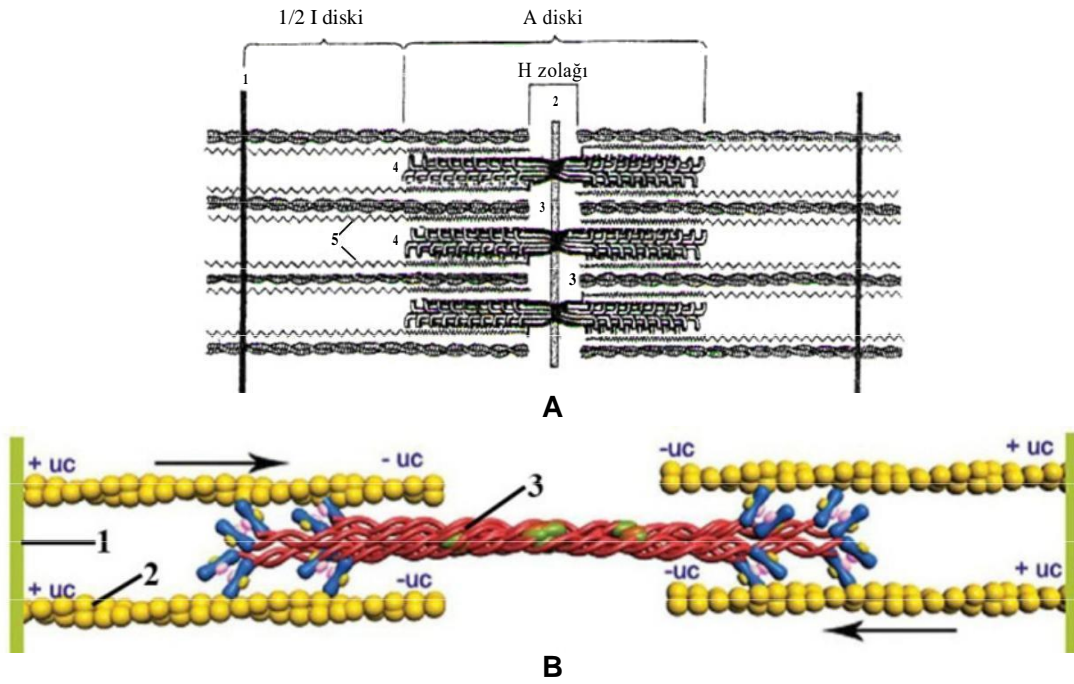
Qeyd etdiyimiz kimi, əzələ lifinin əsasında duran struktur miosimplastdır. Miosimplastda çoxlu sayda (yüzlərlə) nüvə ola bilər. Nüvələr yastı, oval şəkildə olurlar, sarkolemmanın altındadır, lif boyunca bir-birindən 5 mkm məsafədə yerləşirlər. Qırmızı əzələ liflərində nüvələrin sayı ağ liflərə nisbətən çoxdur.

Miosimplastın sarkoplazmasında bütün ümumi orqanellər (sentriondan başqa), bəzi xüsusi orqanellər, həmçinin əlavələr vardır.

Əzələ lifinin təqəllüs aparatını miofibrillər təşkil edir. Onlar sarkoplazmanın mərkəzi hissəsində boylama şəkildə yerləşərək, bir-birindən mitoxondrilərlə, sarkoplazmatik torun sisternaları ilə ayrılırlar. Miofibrillər diametri 1-2 mkm olan saplardır, lif boyunca uzanırlar. Sarkomer – miofibrilin quruluş vahididir. Hər bir miofibril qeyri-bərabər işığı sındırma əmsalına malik olan tünd və açıq köndələn disklərdən təşkil olunur (anizotrop A və izotrop İ diskləri). Yoğun filamentlər tünd disklərdə (A diski) yerləşirlər, açıq disklərdə nazik filamentlər nizamlı yerləşirlər, açıq diskin mərkəzində Z-xətti durur. Miofibrilin qonşu Z-xəttlər arasında qalan hissələri **sarkomer** adlanır (şək.2). Beləliklə, sarkomer 1 bütün A diskindən və 2 yarımçıq İ diskindən təşkil olunur.

Yoğun miofilamentlər A diskinə təşkil edir. Nazik filamentlər hissəvi olaraq yoğun filamentlərin arasına keçir. A diski bircinsli deyil, belə ki, onun periferik hissəsində nazik, həm də yoğun filamentlər yerləşsə də, yalnız yoğun filamentlər olan hissəsi A diskinin ortasını – H-zonanı təşkil edir. H-zonanın mərkəzindən M-xətti keçir. İ diski iki qonşu sarkomerin tərkibinə daxil olur. İ diskində yalnız nazik filamentlər olur.

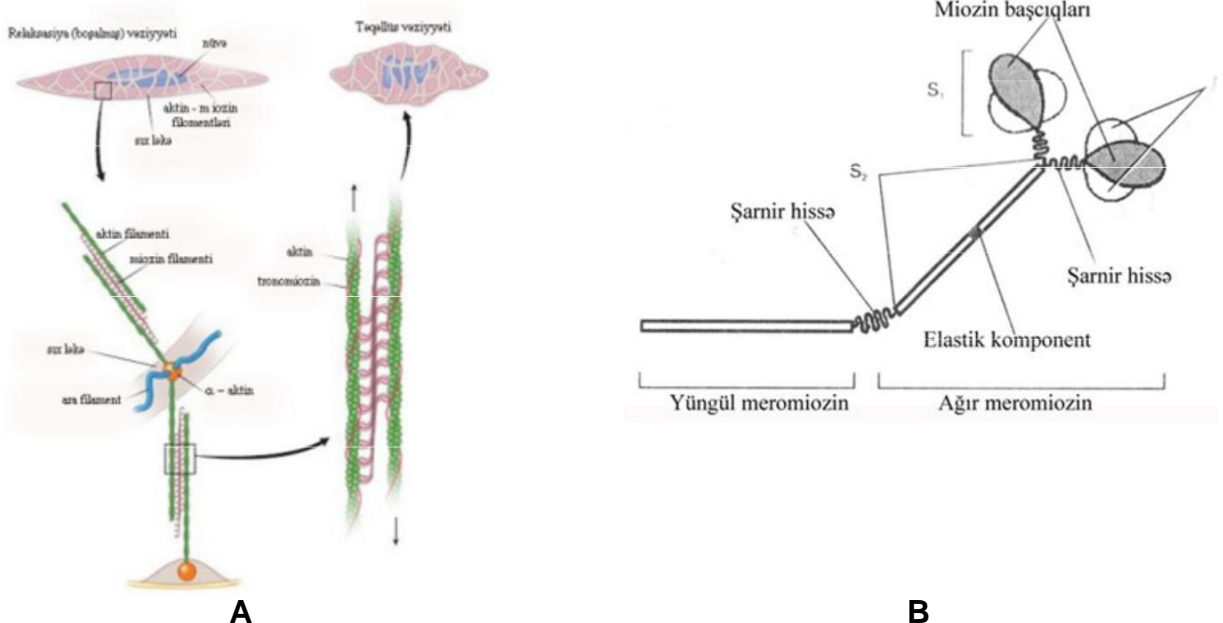
Z xətti şəkildə görünən telofraqma fibrilyar zülal molekullarından ibarət tordan təşkil olunmuşdur ki, bunun da əsasında  $\alpha$ -aktinin zülalı durur (Z xəttində desmin və vimentin zülalları da var). Aktin filamentlərinin (nazik filamentlərin) ucları bu Z xətti zülallarına birləşir. Z-xətlərdən aktin filamentləri sarkomerin mərkəzinə doğru istiqamətlənirlər, ancaq mərkəzə çatmırlar. Aktin filamentləri Z-xətlərlə nebulin zülalları vasitəsi ilə birləşirlər. Tünd diskin ortasında miomezin zülalından ibarət tor yerləşir, bu da M-xəttini əmələ gətirir. M-xəttinə miozin filamentləri birləşir. Miozin filamentlərinin sərbəst ucları isə Z-xətlərə tərəf yönəlir, aktin filamentləri arasında yerləşirlər, lakin Z-xəttinə çatmırlar (şək.2). Miozin saplarının sərbəst ucları Z-xətti ilə titin zülal molekulları vasitəsi ilə əlaqələnilirlər.



Şəkil 2. **A** - Sarkomerin quruluşu: 1 - Z-xətti; 2 - mezofraqma; 3 - aktin filamenti; 4 - miozin filamenti; 5 - titin fibril.  
**B** - Aktin-miozin kompleksinin boşalmış vəziyyətinin sxemi: 1 - Z-xətti; 2 - mezofraqma - meomiozin; 3 - miozin II minifilamenti

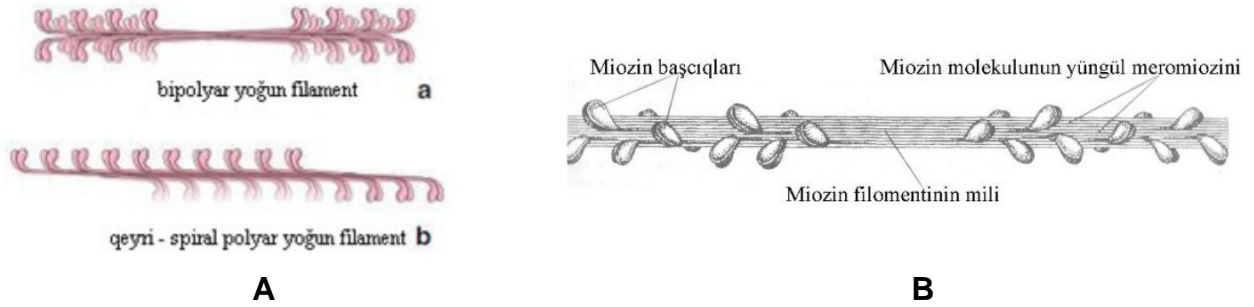
Beləliklə, sarkomerin strukturunda nazik (aktin) və yoğun (miozin) sapları – filamentlər nizamlı yerləşirlər. Yoğun saplar mezofraqma ilə birləşərək A-diskini, nazik saplar telofraqmaya birləşərək İ-diskini əmələ gətirir ki, bu da hissəvi olaraq A-diskinə daxil olur. Sarkomerdə yüzlərlə yoğun filamentlər olur ki, hər bir yoğun filament 6 nazik filamentlə əhatə olunur, nazik filamentlər sayca üstünlük təşkil edirlər.

**Miozin filamentini** təşkilədən miozin molekullarında ağır və yüngül meromiozin hissələr ayrılır. Ağır meromiozin 2 subfraqmentdən ( $S_1$ ,  $S_2$ ) təşkil olunmuşdur.  $S_1$ -subfraqmenti miozinin qlobulyar başcıqlarını təşkil edir,  $S_2$  isə elastik komponent olub  $S_1$ -fraqmentinin hərəkətini təmin edir. Yüngül meromiozin miozin molekulunun uc quyruq sapını əmələ gətirir (uzunluğu 100 nm). Miozin molekulunun, onun öz konformasiyasını dəyişməyə imkan verən 2 şarnir hissələri vardır. Birinci şarnir hissə ağır və yüngül meromiozinin arasında, o biri isə  $S_1$ - $S_2$  birləşməsində yerləşir (şək. 3).



Şəkil 3. Səya əzələ hüceyrəsinin təqəllüsü sxemi (A) və miozin molekulunun quruluş sxemi (B)

Miozin molekullarının yüngül meromiozin hissələri yoğun sapların əsasını - milini təşkil edir, ağır meromiozin isə (şarnir hissələr hesabına) yoğun sapın üzərində yerləşir (şəkl. 4).

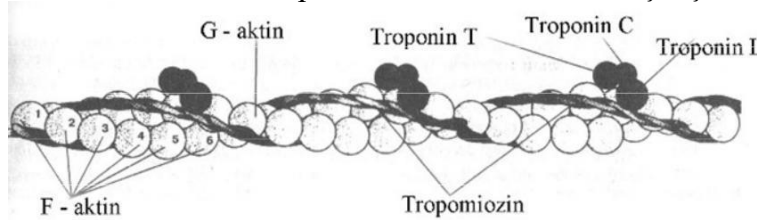


Şəkil. 4. Səy əzələ və skelet toxumasında miozin saplarının müqayisəsi (A) və miozin filamentinin (yoğun sap) sxemi (B)

Miozin molekullarının başcıqları ATF-ə aktivliyinə malikdir.

**Nazik filamentlər.** Nazik filamentlər aktin zülalından və iki rəqulyator zülaldan – troponin və tropomiozin zülallarından təşkil olunmuşdur. Məhz bu rəqulyator zülalların olması onu sitoplazmatik mikrofilamentlərdən fərqləndirir.

Aktin molekulu diametri 4-5 nm olan qlobulyar subvahidlərdən (G-aktin) təşkil olunmuşdur. Aktin molekulunun miozina birləşə bilən aktiv mərkəzləri vardır. G-aktin polimerləşərək F-aktini, yəni fibrilyar aktini əmələ gətirir. Nazik filament spiral şəkildə burulmuş iki F-aktin zəncirindən ibarətdir. Tropomiozin – fibrilyar zülaldır, spiral şəkildə yerləşmiş iki polipeptid zəncirdən ibarətdir, F-aktin zəncirinə sarılmışdır. Troponin – qlobulyar zülaldır, 3 subvahiddən təşkil olunmuşdur: TnC – kalsium  $Ca^{2+}$  ionu ilə birləşən hissə; TnT - tropomiozina birləşən; TnI - miozina aktinin birləşməsinə blokada edən subvahidlər. Troponin 40 nm interval ilə tropomiozin molekuluna birləşmiş olur (şəkl. 5).



Şəkil. 5. Aktin filamentinin (nazik sap)

### Sarkoplazmatik tor

Skelet əzələ toxumasında hamar endoplazmatik tor **sarkoplazmatik tor** adlanır. Hər bir miofibril rəqulyar olaraq təkrarlanan sarkoplazmatik tor elementləri ilə - anastomozlaşan membran borucuqlar və terminal sisternlərlə əhatə olunmuşdur. Tünd və açıq disklərin sərhəddində 2 qonşu terminal sisternlər (L-lateral sisternlər) T-borucuqlarla əlaqələndərək **triadalar** əmələ gətirirlər. Sarkoplazmatik tor – hamar endoplazmatik şəbəkə  $Ca^{2+}$  deposu rolunu oynayır. Sarkoplazmatik torun içərisində  $Ca^{2+}$  birləşdirici zülal - kalsekvestrin yerləşir. Əzələ lifi təqəllüsü prosesində  $Ca^{2+}$ -ionları kalsium kanalları vasitəsi ilə depolardan sarkoplazmaya çıxır. Əzələ boşalarkən  $Ca^{2+}$ -ATF-azası iştirakı ilə  $Ca^{2+}$ -ionları yenidən sarkoplazmadan depolara qayıdır.

**T-borucuqlar** – əzələ lifinin sarkolemması daxil ə doğru çoxlu miqdarda köndələn borucuqlar şəkildə çökəkliklər əmələ gətirir, onlar sarkoplazmatik torun terminal sisternlərini arasında yerləşərək triadaları əmələ gətirirlər. Triadaların T-borucuqlarında dehidropiridin reseptorları yerləşir. bu reseptorlar membran potensialı dəyişikliklərini qeydə alır (əzələyə impuls verildikdə membran potensialı dəyişir) və sarkoplazmatik torun rianodin reseptorlarını aktivləşdirirlər,  $Ca^{2+}$  kanalları açılır. Nəticədə  $Ca^{2+}$  ionları sarkoplazmatik tordan sarkoplazmaya keçir.

### ƏZƏLƏ TƏQƏLLÜSÜNÜN MEXANİZMİ

Sürüşən saplar modeli ilk dəfə 1957-ci ildə Xyu-Xakslı tərəfindən təklif olunmuşdur. Nazik sapların yoğun saplar üzərində nisbi sürüşməsi nəticəsində Z-xəttləri arasında məsafə qısalmır, bu da lifin

qısalmasına səbəb olur (çünki lif boyu bütün sarkomerlərdə bu sürüşmə baş verir). Təqəllüs zamanı sarkomerin ümumi eni azalsa da A diskinin ölçüsü dəyişmir, İ yarımdiski isə kiçilərək demək olar ki, itir. A diskinin ortasındakı nisbi açıq görünən H zonanın da eni çox azalır.

İmpuls hərəkəti neyronların aksonları ilə sinir-əzələ sinapsına verildikdə əzələ lifi təqəllüs edir. Bu təqəllüs sinir-əzələ sinaptik keçiriciliyi ilə vasitələnir. Əzələ lifi təqəllüsü yoğun və nazik sapların qarşılıqlı əlaqəsi nəticəsində baş verir.

Əzələ lifi sakitlik halında olanda yoğun və nazik saplar əlaqədə ola bilmir, çünki aktinin aktiv səthləri (miozinlə birləşə bilən) tropomiozinlə ə blokada olunmuş vəziyyətdə olur. Sarkoplazmada  $Ca^{2+}$  ionlarının konsentrasiyası yüksəldikdə (əzələ lifinə impuls verildikdə), bu ionlar TnC ilə birləşir, onda tropomiozinin konformasiyasını dəyişir, nəticədə də aktinin miozinlə birləşən aktiv mərkəzləri açılır. Miozin başcıqları aktinlə birləşir, öz konformasiyasını dəyişir, dartıcı qüvvə yaradır. Nazik saplar yoğun sapların arasında sürüşməyə başlayır. Miozin başcıqları yenidən ATF-lə birləşdikdə ATF molekulunun ADF və fosfata parçalanması baş verir ki, nəticədə miozin başcıqı aktində ayrılır və yenidən aktinlə birləşmək üçün aktiv vəziyyətə düşür. Bu qarmaqvari hərəkət təkrarlandığıca aktin sapları ilə miozin daha çox bir-birinə qarşı sürüşür.

Əzələ lifi boşalarkən sarkoplazmatik torda olan  $Ca^{2+}$ -ATF-aza fermenti  $Ca^{2+}$  ionlarını sarkoplazmadan sistemlərə – depolara qovur və burada  $Ca^{2+}$  ionları kalsekvestrinlə birləşir. Sarkoplazmada  $Ca^{2+}$  ionlarının konsentrasiyası azaldıqda, tropomiozin yenidən aktinin miozinlə birləşən aktiv mərkəzlərini qapayır və aktinlə miozinin qarşılıqlı əlaqəsinə imkan vermir. Ölüm baş verdikdə əzələ liflərində ATF miqdarının sintezi getmədiyi üçün azalır, miozin başcıqları nazik saplarla möhkəm birləşmiş olaraq qalır.  $Ca^{2+}$ -ATF-aza nasosu da fəaliyyət göstərmədiyi üçün sitozolda  $Ca^{2+}$  ionlarının miqdarı çoxalır. Ona görə də nazik və yoğun filamentlər bir-biri ilə əlaqəli şəkildə qalırlar və aktin-miozin körpüləri ayrılma bilmədiyindən əzələlər gərgin vəziyyətdə olurlar – bu **meit qatması** adlanır. Yalnız bir neçə saatdan sonra autoliz başladıqda əzələlər boşalmağa başlayır.

Skelet əzələləri və onu əmələ gətirən əzələ lifləri bir çox parametrlərinə görə – təqəllüsün sürətinə, gücünə, rənginə görə və s. fərqlənirlər. Əzələnin rəngi bir sıra səbəblərdən asılıdır: mitoxondrilərin sayından, mioqlobinin miqdarından, qan kapillyarlarının sıxlığından və s. Bir qayda olaraq qırmızı və ağ, həmçinin gec və tez yığılan əzələ lifi tipləri ayırd edirlər. Hər bir əzələnin tərkibində müxtəlif tip əzələ lifləri olur. Əzələnin tipi də çoxluq təşkil edən əzələ lifi tipindən asılıdır.

Əzələ lifi tiplərinin təsnifatında əsas götürülən kriteriyalar bunlardır: təqəllüsün xarakteri, təqəllüsün sürəti, oksidləşmənin tipi. Histokimyəvi olaraq əzələ liflərinin tipləri miozin-ATF-aza və SDH aktivliyi ilə müəyyən edilir.

Təqəllüsün xarakterindən asılı olaraq fazalı və tonik liflər ayırd edilir. Fazalı liflər daha çox enerjili möhkəm təqəllüsü, tonik liflər isə statik gərginliyi, tonusu təmin edən liflərdir. Fazalı əzələ lifləri demək olar ki, bütün skelet əzələlərinin əsasında durur, tonik əzələ liflərinə yalnız xarici qulaq və xarici göz əzələlərində rast gəlmək olar.

Təqəllüsün sürəti miozinin tipi ilə müəyyən edilir. Yüksək təqəllüs sürətini təmin edən miozin izoformu – **tez miozin** (yüksək ATF-aza aktivliyi xarakterdir), az təqəllüs sürətini təmin edən miozin izoformu – **gec miozin** (ATF-aza aktivliyi azdır) adlanır. Deməli, miozin ATF-aza aktivliyi skelet əzələlərinin təqəllüs sürətini səciyyələndirir. Yüksək ATF-aza aktivliyinə malik olan əzələ lifləri tez sürətlə, az ATF-aza aktivliyinə malik olan əzələ lifləri gec, yavaş təqəllüs edirlər. İnsanda elə əzələ yoxdur ki, yalnız tez və ya gec liflərdən ibarət olsun, adətən, əzələlərdə həm tez, həm də gec yığılan liflər olur.

Əzələ liflərində ATF sintezi ya oksidləşmə, ya da qlikolitik proseslərlə baş verir. Aerob oksidləşmə zamanı 1 mol qlükozadan 38 mol ATF və su, karbon qazı yaranır (bu tip mübadilə qırmızı liflər qrupuna xarakterdir). Anaerob tip mübadilədə isə 1 molekul qlükozadan 2 mol ATF, həmçinin süd turşusu yaranır (bu tip mübadilə ağ liflər üçün xarakterdir).

Qırmızı əzələ liflərinin diametri kiçikdir, çoxlu mioqlobini var, külli miqdarda kapilyar toru ilə əhatə olunurlar. Sarkoplazmada mitoxondrilərin sayı çoxdur və oksidləşdirici fermentlərin (məs.: SDH) aktivliyi yüksəkdir.

Ağ əzələ liflərinin diametri böyükdür, sarkoplazmada çoxlu qlikogen ehtiyatı olur, mitoxondrilərin sayı nisbətən azdır. Oksidləşdirici fermentlərin aktivliyi azdır, əksinə, qlikolitik fermentlərin aktivliyi

yüksəkdir. Ağ əzələ liflərində yaranan süd turşusu hüceyrəarası sahəyə çıxır. Aralıq tip lifl ərdə oksidləşmə və qlikolitik proseslər nisbətən bərabər səviyyədə gedir, SDH aktivliyi orta dərəcədə olur.

Ağ əzələ liflərindən fərqli olaraq qırmızı əzələ lifləri az intensivlikli, lakin uzunmüddətli yığılma qabiliyyətinə malikdirlər. Ağ əzələ lifləri isə yüksək intensivliklə və qısa müddətli yığılırlar.

## **SKELET ƏZƏLƏSİ - ORQAN KİMİ**

Skelet əzələsi birləşdirici toxma komponentlə ri ilə əzələ lifi dəstələrindən təşkil olunmuşdur. Əzələnin birləşdirici toxuma komponentlərinə epimiz, perimiz və endomiz aiddir.

**Epimiz** – sıx lifli birləşdirici toxumadan təşkil olunmuşdur, əzələni kisə şəklində xaricdən əhatə edir.

**Perimiz** – epimizdə n əzələnin daxilinə doğru ayrılan nazik birləşdirici toxuma arakəsmələridir. Əzələ lifi dəstələrini əhatə edir (10-100-ə qədər).

**Endomiz** – perimizdən ayrılan çox nazik birləşdirici toxuma arakəsməsi olub, hər bir əzələ lifini xaricdən əhatə edir.

### **Skelet əzələ toxumasının qan təchizatı**

Skelet əzələ toxumasına daxil olan arteriyalar birləşdirici toxuma arakəsmələri ilə daxilə doğru keçir (epimiz, perimiz), şaxələnir, bir-biri ilə çoxlu sayda anastomozlar əmələ gətirirlər. Endomizdə olan nazik kapilyarlar sıx tor əmələ gətirirlər. Təqəllüs zamanı əzələlərin kapilyarları spiralşəkilli burulur. Ümumiyyətlə, əzələlər yüksək dərəcədə vaskulyarizasiya olunan toxumadır. Bir əzələ lifinə orta hesabla 3-4 kapilyar düşür.

### **Skelet əzələ toxumasının innervasiyası**

Skelet əzələ əri efferent (hərəkəti) və afferent (hissi) innervasiyaya malikdir. Hərəkəti sinirlər (efferent innervasiya) əzələ lifləri ilə ixtisaslaşmış sinir-əzələ sinapsları əmələ gətirirlər. Bu isə oyanmanın sinir uclarından əzələ lifinə ötürülməsini təmin edir. Bir motoneyron müxtəlif sayda əzələ lifini innervasiya edə bilər. Bir motoneyronla innervasiya olunan əzələ lifləri birlikdə **sinir-əzələ vahidi** və ya hərəkəti vahid adlanır. Adətən bir sinir-əzələ vahidinə aid olan əzələ lifləri digərləri arasında mozaik yerləşir.

Sinir-əzələ vahidində olan əzələ liflərinin sayı müxtəlif olur. Daha dəqiq və zərif hərəkətləri yerinə yetirən kiçik əzələlərdə hərəkəti vahidə düşən əzələ liflərinin sayı az olur. Məs.: insanın göz əzələlərində 1 hərəkəti vahiddə 2-6-dan 20-yə qədər, falanqa əzələlərində 15-20-dən 100-300-dək əzələ lifi ola bilər. Gövdə əzələlərində isə əzələ liflərinin sayı 1 hərəkəti vahiddə 1500-2000 ola bilər.

Afferent innervasiya **sinir-əzələ əri** vasitəsi ilə təmin olunur. Hissi sinir ucları skelet əzələsində şaxələnərək kapsulalı sinir ucları əmələ gətirərək intrafuzal əzələ liflərini əhatə edirlər. Sinir-əzələ iyi əzələ liflərinin gərilmə reseptorlarıdır.

Skelet əzələlərinin struktur-funksional təşkilinin pozğunluqları bir sıra xəstəliklər şəklində təzahür edir. Skelet-əzələ sistemi pozğunluqları klinik əhəmiyyətinə görə 2 qrupa bölünür: birinci qrup xəstəliklərdə (əsasən irsi xarakter daşıyır) birincili olaraq əzələ liflərinin struktur və funksional pozğunluqları əsas yer tutur (məs.: Dyüşən distrofiyası). İkinci qrup xəstəliklərdə əzələ liflərinin innervasiya pozğunluqları baş verir.

**Dyüşən əzələ distrofiyası** – nisbətən geniş yayılmış, irsi xarakter daşıyan xəstəlikdir. Xəstəlik adətən, kiçik və orta yaşlı oğlan uşaqlarında özünü göstərir və getdikcə artan əzələ zəifliyi cavan yaşda ikən ölümə səbəb olur. Xəstəliyin səbəbi distrofin zülalının sintezinə nəzarət edən genin funksiyasının pozulmasıdır. Belə ki, müəyyən olunmuşdur ki, distrofin zülalı miofibrillərlə hüceyrəarası maddə elementləri arasında əlaqəni təmin edir. Bu zülal olmadıqda əzələ lifləri arasında əlaqə möhkəm olmur, əzələ lifləri asanlıqla zədələnir, məhv olurlar. Məhv olmuş əzələ liflərinin yerində birləşdirici toxuma inkişaf edir.

**Bədxassəli miasteniyə** (*myastenia gravis*) innervasiya pozğunluqları nəticəsində baş verən əzələ patologiyasıdır (ikinci qrup). Bu xəstəliyin patogenezində autoimmun proseslər əsas yer tutur. Müəyyən olunmuşdur ki, belə xəstələrin qanında asetilxolin reseptorlarının antitəlləri yaranır. Bu antitəllərin asetilxolin reseptorları ilə birləşməsi nəticəsində əzələ lifinin funksiyası pozulur. Miasteniyə zamanı

progressiv olaraq artan əzələ zəifliyi müşahidə olunur. Botulizm (kəskin qida zəhərlənməsi) xəstəliyi zamanı *Clostridium botulinum* bakteriyalarının toksinləri əri neyromediator olan asetilxolinin sinir-əzələ sinapsında xaric olmasını pozur. Ona görə də bu xəstəlik skelet əzələlərinin iflici ilə müşayiət olunur.

### Skelet əzələ toxumasının regenerasiyası

Skelet toxumasında fizioloji regenerasiya prosesləri fasiləsiz olaraq gedir. Normal şəraitdə əzələ lifinin sarkoplazma orqanellərinin və başqa struktur komponentlərinin vaxtaşırı yenilənməsi ilə özünü göstərir.

Əzələ lifinin **hipertrofiyası** (idmanla, gərgin fiziki işlə məşğul olan adamlarda) zamanı sarkoplazmada gedən anabolik proseslər katabolik proseslər üzərində üstünlük təşkil etdiyindən sarkoplazma komponentlərinin miqdarı artır, sarkoplazmanın və lifin həcmi böyüyür.

Əzələ liflərinin **atrofiyası** – aclıq, hərəkətsizlik (həmçinin denervasiya nəticəsində baş verən hərəkətsizlik) zamanı baş verir, əzələ liflərinin diametri kiçilir, miofibrilyar aparatın zülalları dağılır. Bu ən çox ağ əzələ liflərində özünü göstərir.

**Əzələ distrofiyaları.** Distrofiyalar zamanı əzələ toxumasında fizioloji regenerasiya prosesləri pozulur. Bu zaman distrofin sintezi çox azalır, bu da distrofin-distroqlikan komplekslərinin azalmasına və sitoskeletin hüceyrəarası matrikslə əlaqələrinin pozulmasına gətirib çıxarır. Əzələ lifləri struktur təmliğini itirir, məhv olur, əzələ toxuması piy toxuması ilə əvəz olunur.

Skelet əzələ toxumasında reparativ regenerasiya zədələnmədən sonra baş verir, embrional miogenezdə olduğu kimi gedir. Miosatellit hüceyrələri bölünüb çoxalır, sonrakı diferensiasiya mərhələlərində miosimplastı əmələ gətirirlər.

### Ürək əzələ toxuması

Eninəzolaqlı ürək əzələ toxuması ürəyin əzələ qışasını - miokardı təşkil edir. Onun əsas histoloji elementi – **kardiomiositdir**. Eninəzolaqlı ürək əzələ toxuması rüşeymin boyun hissəsində olan splanxiotomun visseral səhvəsindən – mioepikardial səhvədən inkişaf edir. Bu səhvədən həmçinin epikardın mezotel hüceyrələri diferensiasiya edir.

Bir neçə dəfə davam edən mitotik bölünmələrdən sonra G<sub>1</sub>- mioblastlarda təqəllüs və köməkçi zülalların (spesifik zülallar) sintezi başlayır və onlar diferensiasiya edərək kardiomiositləri yaradırlar. Skelet-əzələ toxuması ndan fərqli olaraq kardiomiogenezdə kambial rezerv yaranmır, bütün kardiomiositlər hüceyrə tsiklinin G<sub>0</sub>-fazasında daimi olaraq qalırlar.

Kardiomiositlərin əsasən 3 növü ayırd edilir: işçi kardiomiositlər, atipik və sekretor kardiomiositlər. **İşçi kardiomiosit** – ürək əzələ toxumasının morfofunktional vahididir, silindrik, iyvari, nisbətən şaxələnməmiş formaya malikdir. Diametri 15 mkm, uzunluğu 70-100 mkm-dir. Kardiomiositlər zəncirşəklində biri-biri ilə birləşirlər, **funksional əzələ lifini** əmələ gətirirlər. Qonşu kardiomiositlər kontakt nahiyələrdə qondarma disklər əmələ gətirirlər.

Kardiomiositlər şaxələnə bilirlər. Onların səthi bazal zarla örtülür, bu zara retikulyar və kollagen liflər qarışır. Kardiomiositin nüvəsi (bəzən 2 ola bilər) oval formaya malikdir, adətən poliploiddir, hüceyrənin mərkəzi hissəsində yerləşir. Nüvənin kənar hissələrində, hüceyrənin qütblərində, hamar endoplazmatik tor və mitoxondrilərdən başqa, qalan ümumi əhəmiyyətli orqanellər yerləşir. Təqəllüsü təmin edən spesifik orqanellər **miofibrillər** adlanır. Miofibrillər kardiomiositin həcmnin 40%-ni təşkil edirlər. Onların quruluşu eninəzolaqlı skelet əzələ simplastında olduğu kimidir. Mitoxondrilər sarkomer boyunca miofibrillər arasında yerləşirlər. Mitoxondrilərlə yanaşı sitoplazmada çoxlu mioqlobin və lipid damlaları olur. Qırmızı əzələ liflərində olduğu kimi kardiomiositlərdə, əsasən, aerob parçalanma prosesləri baş verir. Lakin oksidləşmə üçün əsas substrat rolunu yağ turşuları və onların parçalanma məhsulları olan keton cisimcikləri oynayır. Yaşla əlaqədar olaraq kardiomiositlərdə qocalıq piqmenti sayılan lipofussin toplanır. Plazmolemma səthindən daxilə doğru köndələn T-borucuqlar keçir ki, bunlar da Z xətti nahiyəsində yerləşir. T-borucuqların membranları hamar endoplazmatik (sarkoplazmatik) torun membranları ilə əlaqə yaradır. Endoplazmatik torun kanalcıqları miofibrillər boyunca uzanaraq lateral genişlənmələr əmələ gətirirlər (L-sistem), bunlar da T-sistem borucuqları ilə birlikdə triadaları və ya diadaları təşkil edirlər. Kardiomiositin sitoplazmasında çoxlu qlikogen, lipid əlavələri, mioqlobin vardır. Kardiomiositin təqəllüs mexanizmi skelet əzələsində miosimplastda olduğu kimidir.



Kardiomyositlər kənar ucları ilə bir-biri ilə birləşərək **qondarma diskləri** əmələ gətirirlər. İşıq mikroskopunda qondarma disklər nazik səhvə şəklində görünür. Lakin əslində kardiomyositlərin kənarları hamar deyil, girintili-çıxıntılıdır. Bu kənarların köndələn hissələrində qonşu hüceyrələr bir-biri ilə interdigitasiya və desmosomlarla birləşirlər. Hər desmosoma sitoplazma tərəfdən miofibrillər yaxınlaşır ki, onlar da ucları ilə desmoplakin kompleksinə birləşirlər. Beləliklə, təqəllüs zamanı təqəllüsün gücü bir kardiomyosiddən o birinə verilir. Kardiomyositlər hüceyrə kənarının yan-boylama hissələri ilə neksuslarla (yarıqlı kontakt) birləşirlər. Neksuslar vasitəsi ilə oyanma impulsu hüceyrədən-hüceyrəyə ötürülür, sinxron təqəllüs baş verir.

Qulaqcıq kardiomyositləri arasında yaxşı inkişaf etmiş Holci kompleksinə və sekretor danələrə malik olan kardiomyositlər yerləşirlər. Bu sekretor danələrdə atriopeptin maddəsi aşkar olunmuşdur. **Atipik kardiomyositlər** ürəyin aparıcı sistemini təşkil edirlər. Onlar içərisində ritmi yaranan və ötürən hüceyrələr ayırd edilir. Atipik kardiomyosidlərdə spontan depolyarizasiya etmək qabiliyyəti vardır. Kardiomyositlərin bu növləri haqqında geniş məlumat xüsusi histologiya bölməsində (Ürək-qan damar sistemi) veriləcəkdir

### **Ürək əzələsinin regenerasiya qabiliyyəti**

Uzun müddət davam edən gərgin iş (məs.: daim yüksək arterial təzyiq şəraitində) kardiomyosidlərdə işçi hipertrofiya baş verir. Ürək əzələsində sütun hüceyrələr, kambial hüceyrələr olmadığı üçün məhv olmuş kardiomyositlər bərpa olunmur (məs.: miokard infarktında). Belə hallarda yalnız birləşdirici toxumadan ibarət çapıq toxuma yaranır.

## **SAYA ƏZƏLƏ TOXUMASI**

Saya əzələ toxumasının əsas histoloji elementi saya əzələ hüceyrəsidir. Saya əzələ toxuması borulu orqanların, boşluqlu orqanların əzələ qişasını təşkil edir, onların motorikasına və mənfəzinin ölçüsünə nəzarət edir. Saya əzələ hüceyrələrinin təqəllüs aktivliyi vegetativ innervasiya və humoral faktorlarla tənzim olunur. Saya əzələ hüceyrələrində eninəzolaqlılıq yoxdur, çünki miofilamentlər – nazik (aktin) və yoğun (miozin) saplar sakitlik halında miofibril əmələ gətirmirlər.

Qeyd etdiyimiz kimi, saya əzələ toxuması mezenxim mənşəlidir. Diferensiasiya prosesində əvvəl mezenxim hüceyrələri ərindən sütun hüceyrələr, ondan isə ardıcıl olaraq yarımşütun hüceyrələri, sonra mioblastlar, yetkin saya əzələ hüceyrələri yaranır. Mezenxim mənşəli saya əzələ hüceyrələri diferensiasiya edərək təqəllüs zülallarını, həmçinin matriks komponentlərini və bazal membranın kollagen, elastin zülalını sintez edirlər. Müəyyən olunmuşdur ki, yetkin orqanizmdə saya əzələ toxumalarında olan saya əzələ hüceyrələri proliferasiya qabiliyyətinə malikdirlər və hüceyrə tsiklinin G<sub>1</sub>-fazasında olurlar.

**Saya əzələ hüceyrəsi – miosit.** Saya əzələ hüceyrələri iyvari, bəzən çıxıntılı formada olub, qonşu hüceyrələrlə birləşərək saya əzələ dəstələrini, dəstələr də öz növbəsində birləşərək əzələ qatlarını təşkil edir. Miositlər və əzələ dəstələri arasında olan kövşək lifli birləşdirici toxuma arakəsmələrində sinirlər, qan damarları, limfa damarları keçir. Saya əzələ hüceyrələri orqanların divarında boylama, köndələn, sirkulyar, çəp və s. dəstələr təşkil edirlər. Tək-tək yerləşən saya əzələ hüceyrələrinə də rast gəlmək olur. (məs.: damarların subendotel qatında)

Saya əzələ hüceyrəsinin uzunluğu 20 mikrometrdən 1 millimetərə qədər ola bilər. Oval nüvə mərkəzdə yerləşir. Sarkoplazmada nüvə yaxınlığında Holci kompleksi, çoxlu sayda mitoxondriyalar, sərbəst ribosomlar, sarkoplazmatik tor yerləşmişdir. Sitoplazmada yaxşı inkişaf etmiş dənəli endoplazmatik tor aşkar edilir, bu da onunla əlaqədardır ki, bu hüceyrələr təqəllüs filamentləri ilə yanaşı sintetik funksiya da yerinə yetirirlər. Belə ki, fibroblastlar kimi onlar da hüceyrəarası maddənin komponentlərini – proteoqlikanlar, kollagen, elastin və s. sintez edirlər. Xüsusən, damar divarında olan saya əzələ hüceyrələrində bu funksiya daha çox nəzərə cəlb edilir. Saya əzələ hüceyrələrində skelet əzələ lifləri üçün xarakter olan membran strukturları (T-borucuqlar, L-kanalcıqlar) yoxdur. Bildiyimiz kimi, təqəllüsün baş verməsi üçün sitozolda Ca<sup>2+</sup> ionlarının miqdarı artmalıdır, bu ionlar isə saya əzələ hüceyrəsində sitozola hamar endoplazmatik şəbəkədən və hüceyrəxarici mühitdən daxil olurlar. Ca<sup>2+</sup> ionlarının depolanmasında və transportunda həmçinin plazmolemmanın əmələ gətirdiyi çox sayda **kaveolalar** iştirak edirlər. Bundan

ba şqa, saya əzələ hüceyrəl ərinin plazmolemmasında  $Ca^{2+}$  ionlarının nəqliyyatı üçün oyanma zamanı, ya da membran reseptorlarına müəyyən requlyatorların təsiri olduqda açıla bilən  $Ca^{2+}$  kanalları olur.

Aktin miofilamentləri miositin boylama oxu boyunca üçölçülü tor şəklində yerləşirlər. Saya əzələ hüceyrəsini əhatə edən bazal membranda proteoqlikanlar, III, IV tip kollagen aşkar olunur. Bazal membran komponentləri, hüceyrəarası maddədəki elastin saya əzələ toxuması nda tək saya əzələ hüceyrələri tərəfindən yox, həm də birləşdirici toxumanın fibroblastları tərəfindən də sintez olunur.

Сайа язяля тохумасында sakitlik halında nazik вя yoğun filamentlər енинязолоаглы язялялярдя mövcud olan миофибриллә ri ямяля эятирмир. Сайа язяля щцъейряляриндя nazik filamentlər yalnız aktindən təşkil olunurlar və onun tərkibində troponin, tropomiozin kimi tənzimləyici zülallar yoxdur. Bu filamentlər сайа язяля hüceyrəsinin əsasən бойлама оху бойунъа истигамятлянмиш, **сых ьисимьикляря** бирляшмиш стабил актин сапларыни təşkil edirlər. Актин филаментлярі плазмолемма иля хцуси нюв **тикян** зцлалларла (-актинин) бирляширляр. Elektron mikroskopik şəkillərdə bu sahələr **sıx cisimcik** kimi görünürlər. Sıx cisimciklər saya əzələ hüceyrələrində sitoskelet elementlərinin iştirakı ilə formalaşan spesifik strukturlardır. Sıx cisimciklər əsasən plazmolemmada, həm də sitoplazmada yerləşirlər. Sitoplazmada yerləşən sıx cisimciklər ara filamentlərin iştirakı ilə sitoplazmada fiksə olunurlar. Sıx cisimcikləri eninəzolaqlı əzələ toxumasındakı aktin filamentlərinin fiksə olduğu telofraqmanın analoqu hesab etmək olar. Aktin filamentlərinin istər plazmolemmada, istərsə də sitoplazmadakı sıx cisimciklərdə fiksasiyasında -актинин zülalları iştirak edir. Aktin filamentlərinin bir ucu sıx cisimciklərə fiksə olunur, o biri ucu isə sərbəst qalır.

Miozin monomerləri sitozolda sərbəst olaraq aktin filamentləri yanında yerləşirlər, fiksə olunmurlar, təqəllüs zamanı polimerləşərək miozin filamentini əmələ gətirirlər. Miozin filamentinin formalaşması, aktin və miozin saplarının qarşılıqlı əlaqəsi  $Ca^{2+}$  kalsium ionlarının iştirakı ilə gedir.

Saya əzələ hüceyrələrində hamar endoplazmatik torun uzun borucuqları və sarkolemmanın əmələ gətirdiyi çoxlu sayda qovuqlar (kaveolalar) kalsium ionları üçün depo rolunu oynayırlar. Bu strukturların membranında kalsium ionlarının nəqliyyatını təmin edən stukturlar olur:  $Ca^{2+}$ -ATF-aza fermenti  $Ca^{2+}$  ionlarını sitoplazmadan depolara qovur,  $Ca^{2+}$  kanalları vasitəsi ilə isə kalsium depolardan sitoplazmaya çıxır.

Digər əzələ toxumalarında olduğu kimi, saya əzələ toxumasında da aktin-miozin kimyəvi-mexaniki çeviricisi fəaliyyət göstərir. Lakin saya əzələ toxumasında miozinin ATF-aza aktivliyi, eninəzolaqlı əzələ toxumasındakı miozinin ATF-aza aktivliyindən çox azdır. Aktin-miozin körpüləri gec əmələ gəlir və gec dağıldığı üçün saya əzələ toxuması gec təqəllüs edir və təqəllüs vəziyyətini uzun müddət saxlayır.

Saya əzələ toxumasında saya əzələ hüceyrələri arasında neksuslar mövcuddur. Saya əzələ hüceyrələri çox da nəzərə çarpmayan hüceyrəarası sahələrdə yerləşirlər. Miositlər bazal membranla əhatə olunur. Bəzi nahiyələrdə bazal zarda “pəncər ələri” olur ki, bu da qonşu hüceyrələrin membranlarının yaxınlaşmasına səbəb olur. Neksuslar məhz bu hissələrdə yaranır ki, bu da hüceyrələr arasında metabolik əlaqəni də təmin edir. Bazal zarın üzəri ilə yerləşən retikulyar və elastiki liflər saya əzələ hüceyrələrini birləşdirərək vahid toxuma kompleksi yaradırlar. Oyanma impulsu bu kontaktlar vasitəsi ilə hüceyrədən hüceyrəyə verilir.

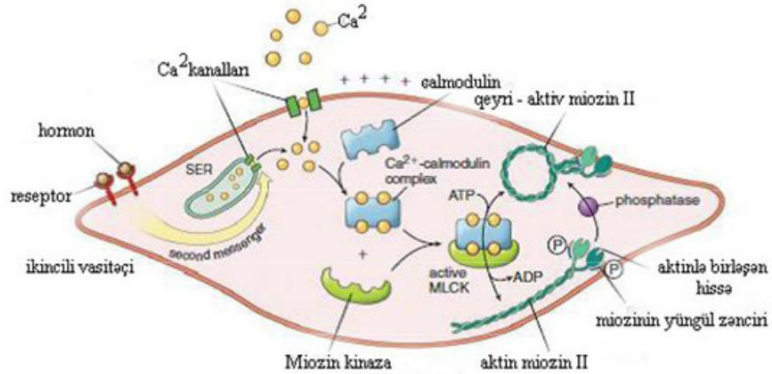
## SAYA ƏZƏLƏ HÜCEYRƏLƏRİNİN TƏQƏLLÜSÜ

Hüceyrəyə impuls verildikdə, həmçinin aqonistlər (neyromediator, hormonlar) plazmolemmadakı reseptorları ilə qarşılıqlı əlaqəyə girdikdə saya əzələ hüceyrəsinin membran potensialı dəyişir. Bu zaman membranın  $Ca^{2+}$  kanalları açılır, kalsium sitozola daxil olur, sitoplazmada  $Ca^{2+}$  konsentrasiyası artır. Sitozolda miqdarı artan  $Ca^{2+}$  kalsium depolarının rianodin reseptorlarını aktivləşdirir. Liqandlar (məs. noradrenalin, histamin) plazmolemmadakı reseptorları ilə birləşdikdə isə fosfolipaza C aktivləşir və nəticədə sitoplazmada ikincili vasitəçi olan inozitol trifosfat yaranır. İnozitol trifosfat  $Ca^{2+}$  depolarının İP<sub>3</sub> asılı kalsium kanallarını aktivləşdirir, sitoplazmada  $Ca^{2+}$  ionlarının konsentrasiyası yüksəlir.

Beləliklə,  $Ca^{2+}$  depolarında rianodin və inozitol trifosfat reseptorlarının aktivləşməsi  $Ca^{2+}$  kanallarını açır, sitoplazmaya çıxan  $Ca^{2+}$  **kalmodulinlə** birləşir.

Qeyd etmək lazımdır ki, kalmodulin eninəzolaqlı əzələ toxumasındakı troponinin analoqu hesab edilir. Kalmodulin+ $Ca^{2+}$  kompleksi **miozinkinazanı** aktivləşdirir: kalmodulin miozinin yüngül zəncirinin kinazası ilə əlaqəyə girir, miozin molekullarını fosforlaşmasına səbəb olur. Nəticədə miozin monomerləri

bir biri ilə birləşərək miozin filamentini təşkil edirlər, miozin aktin sapları ilə qarşılıqlı əlaqədə olur, aktin-miozin körpüləri yaranır. Beləliklə, yenicə formalaşan yoğun miozin filamentləri aktin filamentləri ilə əlaqəyə girərək müvəqqəti mövcud olan miofibril əmələ gətirirlər. Miofilamentlər ATF hidrolizi, aktin-miozin körpülərinin yaranması və dağılması nəticəsində bir-birinə qarşı sürüşürlər. Aktin və miozin saplarının qarşılıqlı əlaqəsi nəticəsində sıx ləkələr bir-birinə yaxınlaşır, bu isə öz ardınca plazmolemmayı çəkir, beləliklə, dartıcı qüvvə plazmolemmaya verilir, hüceyrə qısalır (şəkil 6).



Şəkil 6. Səy əzələ hüceyrəsində miozin sapının təşkili.

Səy əzələ hüceyrələrində boşalma prosesi də nisbətən gec gedir. Bu proses kalsium nasoslarının köməyi ilə kalsium ionlarının sitozoldan kənarlaşdırılması nəticəsində baş verir. Bu zaman səy əzələ hüceyrələrində **miozinfosfatazanın** aktivliyi yüksəlir. Miozin defosforlaşır, tədricən miozin filamentləri yenidən fraqmentlərə parçalanır və səy əzələ hüceyrəsi boşalır.

Təqəllüsün gücü və davamlılığı təqəllüs zamanı sitoplazmadakı sərbəst  $Ca^{2+}$  miqdarından asılıdır. Səy əzələ hüceyrələri uzun müddət yorulmadan təqəllüs vəziyyətində qala bilirlər. Bu onunla izah olunur ki, aktin-miozin körpülərinin bəziləri miozinin defosforlaşmasından sonra da qala bilirlər.

Səy əzələ hüceyrələri simpatik və hissəvi olaraq parasimpatik sinir lifləri ilə innervasiya olunur. Sinir uclarından xaric olan neyromediatorlar səy əzələ hüceyrələrinin təqəllüsünə, yəni boşalmasına səbəb olur. Qeyd etmək lazımdır ki, səy əzələ hüceyrələrinin hamısına sinir ucları çatmır. Ona görə də belə səy əzələ hüceyrələri əsasən neksuslar vasitəsi ilə hüceyrədən hüceyrəyə oyanma impulsunu qəbul edirlər. Effektor sinir ucları bir-biri ilə necə miositlə əlaqə yarada bilər. Əksər hallarda (məs.: bağırsaqda, uşaqlıq divarında) səy əzələ hüceyrələri qruplar təşkil edərək dəstələr əmələ gətirirlər. Belə qruplar **miositar kompleks** adlanırlar. Hər bir miositar kompleksdə 10-12 miosit olur. Bir kompleksə daxil olan miositlər də neksus tipli kontaktların köməyi ilə impulsu bir-birinə ötürürlər. Qeyd etmək lazımdır ki, neksuslar səy əzələ hüceyrələri arasında yeganə kontakt növüdür.

Səy əzələ toxumasının humoral tənzimi çox mühüm əhəmiyyətə malikdir. Səy əzələ hüceyrələrinin plazmolemmasında çoxlu reseptorlar vardır. Bu reseptorlara asetilxolin, histamin, atriopentin, angiotenzin, adrenalin, noradrenalin, vazopressin və s. reseptorları misal göstərmək olar. Aqonistlər öz reseptorları ilə birləşdikdə səy əzələ hüceyrəsinin təqəllüsünə, yaxud boşalmasına səbəb olurlar. Müxtəlif orqanların səy əzələ hüceyrələri eyni liqanda qarşı müxtəlif cür (təqəllüs və ya boşalma) cavab verirlər. Bu onunla izah olunur ki, müxtəlif orqanlarda eyni liqandın müxtəlif tip reseptorları vardır.

Histamin səy əzələ hüceyrələrinə  $H_1$  və  $H_2$  reseptorları vasitəsi ilə təsir göstərir: Bronxial astma zamanı tosqun hüceyrələrin deqranulyasiyası nəticəsində xaric olan histamin bronx və bronxiolların divarındakı səy əzələ hüceyrələrinin  $H_1$ -reseptorları ilə əlaqəyə girir, onların təqəllüsünə səbəb olur – bronxospazm baş verir.

Anafilaktik şok zamanı toxuma bazofillərindən xaric olan histamin arteriolaların divarındakı səy əzələ hüceyrələrinin  $H_2$ -tip reseptorları ilə əlaqəyə girir, onların boşalmasına səbəb olur, arterial qan təzyiqi kəskin aşağı düşür (kollaps).

Noradrenalin simpatik sinir uclarından ifraz olunur, müxtəlif orqanların səy əzələ hüceyrələrinin - və -adrenoreseptorları ilə əlaqəyə girir. Noradrenalin arteriolaların səy əzələ hüceyrələrinin - adrenoreseptorları ilə əlaqəyə girdikdə, səy əzələ hüceyrələrinin təqəllüsünə səbəb olur, vazokonstriksiya

nəticəsində qan təzyiqi qalxır. Adrenalin və noradrenalin bağırsaqların peristaltikasını azaldır, belə ki, onlar bağırsağın divarındakı sayə əzələ hüceyrələrinin -adrenoreseptorlarına təsir göstərərək, əzələ hüceyrələrinin boşalmasına səbəb olurlar.

Saya əzələ hüceyrələrinin liqand təsirindən boşalması aşağıdakı mexanizmlə baş verir. Liqand (atriopeptin, bradikinin, histamin, VIP) plazmolemmada öz reseptoru ilə birləşir, bu zaman G-zülal aktivləşir, o da, öz növbəsində, adenilatsiklazanı aktivləşdirir. Adenilatsiklazanın tsiklik AMP yaranmasını katalizə edir. Tsiklik AMP -  $Ca^{2+}$  kalsium nasosunun işini aktivləşdirir, kalsium depolarə qovulur. Sarkoplazmada kalsiumun konsentrasiyası aşağı düşür və sayə əzələ hüceyrəsi boşalır.

**Saya əzələ toxumasının regenerasiyası.** Adı hallarda yeni sayə əzələ hüceyrələri yaranır, sayə əzələ hüceyrələri ərində regenerasiya prosesləri subhüceyrə, molekulyar səviyyədə gedə bilər. Lakin funksional yük zamanı (məs.: hamiləlikdə uşaqlıq divarında) və patoloji hallarda orqanın divarında sayə əzələ toxumasını həcmi artırırlar. Bu adətən ya hipertrofiya (miositlərin həcmində artması) ya da hiperplaziya (miositlərin miqdarının artması) nəticəsində baş verir. Bəzi müəlliflər belə hesab edirlər ki, hiperplaziya toxumada olan az diferensiasiya etmiş hüceyrələri hesabına gedir. Əksər müəlliflərin fikrincə isə müəyyən stimulyedici faktorların təsirindən yetkin sayə əzələ hüceyrələri yenidən bölünmə qabiliyyəti əldə edirlər.

### **Epidermal mənşəli təqəllüs qabiliyyətli hüceyrələr**

Mioepitelial hüceyrələr epidermal mayadan inkişaf edirlər. Vəzilərin sekretor hüceyrələri ilə eyni mənşəyə malik olan bu hüceyrələri ərə təz vəzilərinə, süd və ağız suyu vəzilərinə, göz yaşları vəzilərinə rast gəlinir. Mioepitelial hüceyrələri də epitelin bazal qatına təmas edirlər. Mioepitelial hüceyrələr ulduz şəkillidir, bəzən onlara səbatəbənzər hüceyrələr də deyirlər, onların çıxıntıları sekretor şöbələri və kiçik axacaqları əhatə edir. Hüceyrənin cismində nüvə və ümumi əhəmiyyətli orqanlar, çıxıntılarda isə mezenxim mənşəli sayə əzələ hüceyrələrində olduğu kimi təqəllüs aparatı yerləşir. Bəzi mülahizələrə görə, mioepitelial hüceyrələr epitel toxumalarına aid edilir. Belə ki, immunhistokimyəvi olaraq onların sitoplazmasında keratin aşkar olunmuşdur.

### **Neyral mənşəli əzələ toxumaları**

Bu toxumanın miositləri neyral mayadan inkişaf edirlər. Bu hüceyrələri ərə çıxıntılı hüceyrələri ərdir, onların cisimləri qüzehlə qışanın epitel qatında yerləşirlər. Çıxıntılar isə qüzehlə qışanın qalınlığında onun səthinə paralel yerləşirlər. Çıxıntılarda təqəllüs aparatı yerləşir. Çıxıntıların istiqamətindən asılı olaraq (bəbəyin kənarlarına paralel və ya perpendikulyar) bu əzələ hüceyrələri 2 cür əzələ əmələ gətirirlər: bəbəyi daraldır və genəldən əzələlər. Bu hüceyrələr də vegetativ sinir sistemi ilə innervasiya olunurlar və hərəkətli sinir ucları hər bir hüceyrə ilə əlaqə yaradır.

### **SİNİR TOXUMASI (*TEXTUS NERVOSUS*)**

Sinir toxuması orqanizmin ən yüksək ixtisas dərəcəsinə çatmış toxuması olub spesifik oyanmaq, oyanmanı sinir impulsuna çevirmək və bu impulsu nəql etmək qabiliyyətinə malik olması ilə başqa toxumalardan fərqlənir. Sinir toxuması sinir sisteminin quruluş əsasını təşkil edir. Sinir sistemi orqanizmin əsas integrativ sistemi olub onun vəhdətliyini təmin edir (integrativ funksiya), yəni orqanizmin bütün orqan və toxumalarını vahid sistemdə birləşdirir, onların arasında qarşılıqlı əlaqə yaradır (korrelyativ funksiya), orqanizmi onu əhatə edən mühitlə əlaqələndirir və onu xarici mühitin dəyişən şəraitinə daima uyğunlaşdırır (adaptasiya funksiyası), eyni zamanda orqanizmin bütün orqan və sistemlərinin fəaliyyətini tənzim edir (reqlulyator funksiya) və onların işini koordinasiya edir (koordinasiya funksiyası).

Sinir toxuması sinir hüceyrələrindən və qliya, ya da neyroqliya adlanan elementlərdən ibarətdir [1, s. 152, şəkl. 17.4]. Sinir hüceyrələri toxumanın spesifik funksiyalarını icra edir, neyroqliya isə sinir hüceyrələri ilə sıx rəbitədə olub, onlar üçün istinad, trofik, mühafizə və ayırıcı fəaliyyət görür.

### **SİNİR HÜCEYRƏLƏRİ (*NEUROCUTİ*)**

Sinir hüceyrəsi çıxıntılı hüceyrədir və o, öz çıxıntıları ilə birlikdə **neyron** (*neuronum*), və ya neyron, ya da **neyrosit** (*neurocytus*) adlanır. Neyron, sinir toxumasının əsas quruluş və funksional vahididir.

Neyronda hüceyrə cismindən əlavə çıxıntılar ayırd edilir [1, s. 154-157, şəkl. 17.5-17.8]. Sinir hüceyrəsinin çıxıntıları iki növdür: neyrit, ya, **akson** (*neuritum*) və **dendrit** (*dendritum*). Neyrit, və ya akson (latınca *axis* – “ox”) sinir impulsunu hüceyrə cismindən (perikariondan) işçi orqanlara (əzələlərə, vəzilərə) və ya digər neyronlara aparır, dendritlər isə əksinə impulsu periferiyadan perikariona doğru aparır. Hər bir yetişmiş sinir hüceyrəsinin bir neyriti olub, bir ya bir neçə dendriti ola bilər. Beləliklə, çıxıntıların ümumi miqdarı ayrı-ayrı neyronlarda eyni deyildir və bundan asılı olaraq üç növ neyron [1, s. 151, şəkl. 17.3] ayırd edilir: birçixıntılı, və ya unipolyar neyron (*neurocytus unipolaris*), ikiçixıntılı və ya biopolyar neyron (*neurocytus bipolaris*) və çoxçixıntılı, və ya multipolyar neyron (*neurocytus multipolaris*). Bunlardan əlavə, bir də psevdounipolyar və ya yalan birçixıntılı (*neurocytus pseudounipolaris*) hüceyrələr müəyyən edilir. Bu neyronların cismindən bir çıxıntı başlayır və tezliklə "T" hərfi kimi ikiyə bölünür. Deməli, psevdounipolyar hüceyrələr əslində ikiçixıntılıdır, lakin başlanğıcda bu çıxıntılar bir-biri ilə birləşmiş olur. Psevdounipolyar neyronların çıxıntılardan biri dendritə, digəri isə neyritə uyğundur. İnsanda defintiv halda əsil unipolyar sinir hüceyrəsinə təsadüf olunmur. Unipolyar neyronda olan cəmi bir çıxıntı neyritdən ibarətdir, onun dendriti olmur. Embrional dövrdə unipolyar neyronlar olur, lakin insanda embrional inkişafın sonrakı mərhələlərində bunlar tezliklə iki ya, çoxçixıntılı neyronlara diferensiasiya edir. Bu onunla izah olunur ki, rüşeym dövründə inkişaf etmədə olan sinir hüceyrəsində əvvəl neyrit meydana çıxır, dendritlər isə daha sonra əmələ gəlir.

Bipolyar və ya ikiçixıntılı neyronların çıxıntılarından biri dendrit, digəri isə neyritdir və onlar adətən hüceyrənin əks qütblərindən başlayır. İnsanda əsil ikiçixıntılı sinir hüceyrələrinə çox az təsadüf olur. Bunlara gözün tor qişasındakı ara neyronlar, qoxu neyronları və spinal qanqlionun (eşitmə orqanında) neyronları aiddir. Qeyd olunduğu kimi bipolyar neyronlara bir də psevdounipolyar neyronları aid etmək olar. Bunlara isə əksinə insanda çox təsadüf olunur, belə ki, onurğa beyni qanqlionlarını təşkil edən neyronlar başlıca olaraq psevdounipolyar hüceyrələrdir.

Multipolyar sinir hüceyrələrinin çıxıntıları üç və ya daha çox olur, lakin bunlardan yalnız biri neyrit olub, qalanları isə dendritlərdir. Multipolyar neyronlar insanda və digər məməlilərdə sinir hüceyrəsinin ən geniş yayılmış formasıdır. Onlara onurğa beynin ön buynuzlarının neyronlarını tipik misal kimi göstərmək olar. Bu neyronların neyriti adətən çox uzun olub, insanda bəzən bir metrədən də artıq olur. Belə neyrona **uzun aksonlu multipolyar neyron** (*neurocytus multipolaris longi axonicus*) deyilir.

**Aksonları qısa olan multipolyar neyronlar** da (*neurocytus multipolaris brev axonicus*) vardır.

Dendritlər (yunanca *dendron* – “ağac”) çox vaxt qısa çıxıntılardır və bunlar bir qayda olaraq ağac kimi şaxələnir. Onların uzunluğu bəzən mikronlarla ölçülür, lakin psevdounipolyar hüceyrələrdə dendritlər çox uzun çıxıntılardır və insanda uzunluqları hətta bir metrə qədər çatır. Dendritlər hüceyrə cismi yaxınlığında nisbətən qalın olur və oradan uzaqlaşdıqca nazikləşir. Neyrit nazik çıxıntıdır və bütün uzunluğu boyu öz qalınlığını dəyişməmişdir. Lakin başlanğıcda neyrit konusa bənzəyir, buna neyrit və ya **akson əsası** (*basis axonis*) ya **akson təpəciyi** deyilir. Dendritlərin şaxələri üzərində dendrit tikanları (*spinula dendriti*) adlanan çıxıntılara rast gəlmək olur. Dendrit periferik ucunda adətən şaxələnmir, bir sıra təsadüflərdə həmin şaxələr üzərində spesifik quruluşlu xüsusu qəbul edici aparatlara və ya hissi sinir uclarına (reseptorlara) təsadüf olunur. Neyritlər isə effektor adlanan uc aparatla işçi orqanlarında qurtarır, digər təsadüflərdə isə neyritin ucları başqa neyronla sinaptik rabitələrlə təmasa gəlir.

Neyronlar morfofizioloji quruluşundan əlavə (çixıntıların sayına görə) həmçinin funksional cəhətdən təsnif olunur. Bu cəhətdən hissi (afferent və ya affektor, ya da reseptor) neyronlar, ara (assosiativ) neyronlar və hər əki (efferent, və ya effektor, ya da motor) neyronlar ayırd edilir. Hissi neyronlar reseptorlar vasitəsi ilə qəbul olunmuş qıcıqları sinir impulsu şəklində mərkəzi sinir sisteminə doğru aparır. Assosiativ neyronlar müxtəlif neyronlar arasında rabitələr yaradır. Hərəki neyronlar mərkəzi sinir sistemindən oyanmanı işçi orqanlara ötürür.

Sinir hüceyrələrinin cismi müxtəlif formaya və ölçülərə malikdir. Formaca girdə, çoxbucaqlı, piramidəbənzər, armudşəkilli, iyəbənzər və s. hüceyrələr müəyyən edilir. Adətən, insanda hissi sinir hüceyrələrinin cismi girdə olur, hərəki neyronlar isə sinir sisteminin ayrı-ayrı nahiyələrində eyni olmayıb spesifik formaya malik olur; məs.: beyin qabığının hüceyrələri çox vaxt piramidəbənzəyir, beyincik qabığında isə armudşəkillidir. Bir qayda olaraq insanın onurğa beyninin ön buynuzundakı hərəki hüceyrələr multipolyar və ya çoxbucaqlı şəkildə olur. Sinir hüceyrələri cisminin ölçüləri də ayrı-ayrı yerdə müxtəlif olur, bu ölçülər çox geniş diapazonda tərəddüd edir (4-30 mikron). Ən böyük hüceyrələrə

insanın beyin qabığında, ən kiçik hüceyrələrə isə beyincik qabığına rast gəlmək olur (dənə-sinir hüceyrələri). Lakin qeyd etmək lazımdır ki, beyin qabığına, əksinə, kiçik hüceyrələrə və beyincik qabığına böyük hüceyrələrə (armudabənzər hüceyrələr) də təsadüf olunur.

### Sinir hüceyrəsinin daxili quruluşu

Sinir hüceyrəsi cismində neyroplazma (perikarion), nüvə, ümumi və spesifik orqanellər ayırd edilir [1, s. 155, şəkl. 17.6]. İnsanın sinir hüceyrəsi əsasında adətən bir nüvə olur, çox nadir hallarda isə iki və hətta çox nüvəyə rast gəlmək olur. Çoxnüvəli sinir hüceyrələri (vegetativ sinir hüceyrələri) vegetativ sinir sisteminin bəzi nahiyələrində, məsələn, intramural sinir qanqlionlarında (uşaqlıq boynunda, prostat vəzində və s.) müşahidə olunur. Həmin yerlərdə hüceyrə nüvələrinin sayı bəzən 15-ə qədər çata bilər. Nüvə çox vaxt girdə olub, qovuqucuğa bənzəyir və hüceyrənin mərkəzində yerləşir, eksentrik və ziyyətdə olan nüvəyə az təsadüf olunur. Xromatin az olduğundan nüvə açıq boyanır və onun içərisində nüvəcik aydın nəzərə çarpır. Nüvəcik adətən tənir və bir ədəd olur, bəzən iki ya üç nüvəciyə də təsadüf edilir. Nüvəcik RNT ilə zəngindir. Nüvə və nüvəciyin böyüklüyü neyronun funksional halından asılıdır; fəallıq artdıqca onlar böyüyür, nüvəcik miqdarca çoxala bilər.

Elektron mikroskopu vasitəsilə sinir hüceyrəsi nüvəsinin ətrafında tipik iki zar aşkar edilmişdir, həmin zarların arasındakı məsafə 20 nm-ə bərabərdir. Nüvə zarı üzərində dəliklər vardır.

Sinir hüceyrəsinin sitoplazmatik maddəsi, və ya neyroplazma onun həm cismində, həm də çıxıntılarında paylanmışdır; hüceyrə cismində o **perikarion** (*pericaryon*) adlanır, aksonun plazmasına **aksoplazma**, dendritdə isə ona **dendroplazma** deyilir. Neyroplazmada ümumi xarakterli orqanellərdən (lövhəli kompleks, mitoxondriyalar, hüceyrə mərkəzi, sitoplazmatik top, ribosomlar) əlavə spesifik orqanellər də (bazofil maddə və neyrofibrillər) vardır; həm də onlar neyroplazmanın müxtəlif yerlərində miqdarca və quruluşca fərqlənir.

Lövhəli kompleks sinir hüceyrələrində çox yaxşı nəzərə çarpır və heç də təsadüfi deyildir ki, o ilk dəfə Holci tərəfindən 1989-cu ildə məhz bu hüceyrələrdə kəşf olunmuşdur. İşıq mikroskopunda lövhəli kompleks bəzi sinir hüceyrələrində nüvə ətrafında yerləşən səbətə bənzəyir, digər hüceyrələrdə, o ayrı-ayrı hüceyrələrə bölünərək neyroplazmanın demək olar ki, bütün hissəsini (periferik hissədən başqa) tutur. Bəzi müəlliflərin fikrincə lövhəli kompleksin hissələrə bölünməsi hüceyrənin zədələnməsinin nəticəsidir.

Neyroplazmada mitoxondriyalar çoxdur, onlar həm perikarionda, həm də akson və dendroplazmada təsadüf olunur. Akson əsasında və sinir çıxıntılarının uclarında, xüsusilə, neyronarası sinapslar nahiyəsində mitoxondriyalar daha çox olur. İşıq mikroskopunda bunlar dənələr, saplar və çöplər şəklində görünür.

Hüceyrənin mərkəzi sinir sisteminin demək olar ki, hər yerində perikarionda müşahidə edilmişdir. Əvvəllər bu orqanel yalnız bəzi neyronlarda, o cümlədən beyinciyin bir sıra hüceyrələrində aşkar edilmişdi; beyin qabığına, habelə onurğa beyni hüceyrələrində hüceyrə mərkəzinin olmadığı zənn edilirdi. Hal-hazırkı dövürdə bu fikir özünü doğrultmamışdır. İnkişaf etməkdə olan sinir hüceyrələrində hüceyrə mərkəzi adətən neyritin meydana çıxdığı nahiyədə yerləşir. Definitiv sinir hüceyrələrində isə buna dendritlərlə nüvə arasında təsadüf olunur, həm də onlar nüvəyə daha yaxın olur.

Sitoplazmatik tor iki konturlu dənəli zarlardan təşkil olunmuş sisternlər, qovuqucuqlar və kanalcıqlar sisteminə bərabər olub, bir-biri ilə rəbətəlidir. Bu strukturların diametri sitoplazmatik torun ayrı-ayrı yerlərində müxtəlif olub 30-20 nm arasında təbəddüd edilir. Onurğa beyni neyronlarında kanalcıqlar və sisternlər müəyyən nizamla düzülmüşdür, digər neyronlarda isə bunlar nisbətən pərakəndə yerləşir. Hüceyrənin fizioloji halından asılı olaraq sitoplazmatik torun forması və lokalizasiyası dəyişir. Sinir hüceyrələrinin hamısı ribosomlarla zəngindir. Onlar dənələr şəklində olub, diametrləri 15-35 nm-ə bərabərdir. Ribosomlarda çoxlu miqdarda RNT və onunla bağlı əsas zülallar vardır. Diferensiasiya etməmiş sinir hüceyrələrində, yəni neyroblastlarda ribosomların çoxu sərbəst halda olur, bunlar ya tək-tək, ya da kiçik qruplarla (poliribosomlar şəklində) yerləşir. Yetişmiş sinir hüceyrələrində isə ribosomların xeyli hissəsi sərbəst deyil, dənəli sitoplazmatik torun tərkibinə daxildir.

**Bazofil maddə** (*substantia basophila*) sinir hüceyrəsinin daimi spesifik strukturdur. Bu maddə ədəbiyyatda müxtəlif adlarla məşhurdur: tiqroid və ya pələngvari maddə, Nisel qaymacıqları, ya da maddəsi və xromatofil maddə [1, s. 154, şəkl. 17.5]. Bazofil maddə perikarionda, habelə dendritlərdə

müşahidə olunur, heç vaxt neyritdə və onun əsasında təsadüf olunmur. İşıq mikroskopunda bu maddə əsasən boyaqlarla (metilen abı s<sub>1</sub>, tionin və s) rənglənmiş preparatlarda aşkar edilir və dənələr, ya onların qaymacı q şəklində toplantıları kimi görünür. Belə mənərə neyroplazmaya ləkəli şəkil verə rək onu pələng dərisinə oxşadır ki, buradan da **tiqroid** (rusca *tiqr* – “pələng” və yunanca *eidōs* – “bənzər”) maddə termini yaranmışdır.

Bazofil maddə haqqında əsl təsəvvür elektron mikroskopunun tətbiqindən sonra yaranmışdır və müəyyən edilmişdir ki, bu maddə digər hüceyrələrin dənəli sitoplazmatik toruna müvafiqdir [1, s. 155, şəkl. 17.6]. Neyroplazmanın bazofil maddəsi aşkar edilən yerləri ribosomlarla zəngin olan nahiyələrdir, buna əsasən də, bazofil maddə qaymacıqları toplanan nahiyələrdə zülalın fəal sintez olunduğunu düşünmək olar. Həmin zülal neyronun spesifik funksiyası ilə əlaqədardır. Beləliklə, bazofil maddə nahiyəsində histokimyəvi cəhətdən RNT-dən əlavə, əsas zülalların olduğu aşkarlanmışdır, burada bəzən (məsələn, hərəkət neyronlarında) qlikogen də aşkar edilir.

Müxtəlif neyronlarda bazofil maddənin morfoloqiyası eyni deyildir. Məsələn, onurğa beyinin hərəkətli sinir hüceyrələrində bazofil maddə böyük qaymacıqlar şəklində olur və bilavasitə nüvə ətrafında daha sıx yerləşir. Periferiyada və dendritlərdə bazofil maddə kiçik dənələr şəklində olub bir-birindən aralı yerləşir. Onurğa beyinin hissi neyronlarında isə bu maddənin dənələri daha narın olur və bərabər sürətdə bütün perikarionda (onun periferik ensiz hissəsindən başqa) paylanır. Vegetativ sinir hüceyrələrində də bazofil maddə narın dənələr şəklində olur, lakin onlar bərabər paylanmır və görünüşcə tora bənzəyir. Belə mənərəyə simpatik qanqlionların çoxunda təsadüf olunur. Günəş kəlf qanqlionu hüceyrələrində, habelə ulduzabənzər qanqlionda əksinə, bazofil maddə kobud qaymacıqlar şəklində nəinki perikarionda, habelə dendritlərdə də olur.

Bazofil maddənin morfofizioloqiyası sinir hüceyrələrinin funksional halından asılı olaraq dəyişir. Hüceyrənin spesifik fəaliyyəti optimal dərəcədə artdıqda, neyroplazmanın bazofil maddə olan yerləri daha intensiv boyanır və qaymacıqlar yaxşı nəzərə çarpır. Lakin sinir hüceyrələrinin həddən artıq gərgin fəaliyyəti zamanı, travma şəraitində (məs.: sinir hüceyrəsi çıxıntıları kəsildikdə), zərər zamanı, oksigen açlığı olduqda və s. şəraitdə bazofil maddə qaymacıqları parçalanır, onların miqdarı azalır və tədricən əriyib yoxa çıxır. Belə halda **xromatoliz**, ya **tiqroliz** deyilir. Bu zaman bazofil maddə əvvəlcə dendritlərdən, sonra isə perikariondan itir. Xromatoliz prosesində nüvə bir qayda olaraq, eksentrik vəziyyət alır. Əgər bu hadisəyə səbəb olan amillər aradan götürülsə bazofil maddə yenidən bərpa olunur. Beləliklə, bu maddənin miqdarı, forması və yerləşmə xüsusiyyətləri neyronun funksional halını əks etdirir.

Neyroplazmada dənəsiz sitoplazmatik tora da təsadüf olunur. O, dar borucuqlar və qovucuqlar şəklində görünür.

Sinir hüceyrələrinin xarakterizə edən digər spesifik orqanellərə işıq mikroskopunda xüsusi üsulla (gümüşləmə) hazırlanmış preparatlarda aşkar edilən **neyrofibrillər** (*neurofibrilli*) aiddir. Neyrofibrillər hüceyrənin həmişə cismində, həm də çıxıntılarda müşahidə olunur. Hüceyrənin cismində, habelə dendritlərin başlanğıcında neyrofibrillər müxtəlif istiqamətlərdə gedərək çox sıx və incə tor təşkil edir; neyrit və dendritlərin periferik hissəsində isə onlar boylama istiqamətdə bir-birinə paralel yerləşir. Neyrofibrillər neyroplazmanın xətti istiqamətdə düzülən zülal molekullarından ibarətdir. Bunlar çox mütəhərrikdir və sinir hüceyrəsinin oyanma halı dəyişdikdə neyrofibrillər də dəyişir; güclü oyanmalar zamanı onlar hətta itə bilər. Qış yuxusuna gedən heyvanlarda sinir hüceyrələri cismində neyrofibrillər tor şəklində deyil, ayrı-ayrı dəstələr şəklində yerləşir.

Qeyd etmək lazımdır ki, neyrofibrillər yalnız optik mikroskopda görünür, elektron mikroskopunda isə bunların əvəzində çox nazik saplar – **neyrofilamentlər** (*neurofilamenti*) və borucuqlar – **neyroborucuqlar** (*neurotubuli*) aşkar edilir [1, s. 39, şəkl. 5.15]. Neyrofilamentlərin qalınlığı 6,0-10 nm neyroborucuqların diametri isə 20-300 nm-dir. İşıq mikroskopu üçün hazırlanan preparatda fiksasiya zamanı saplar və borucuqlar bir-birinə çox yaxın olduğundan onlar bütöv və nisbətən qalın dəstələr şəklində müşahidə edilir və gümüşlə boyadıqda qara rəng alır.

Neyrofibrillərin funksional əhəmiyyəti dəqiq müəyyən edilməmişdir. Mövcud olan mülahizələrdən birinə görə neyrofibrillər oyanmanın nəql olunmasında bilavasitə iştirak edir. Bəzi müəlliflərin fikrincə neyrofibrillər istinad vəzifəsini icra edərək, sinir hüceyrəsinin skeletini (sitoskeleti) əmələ gətirir. Sinir hüceyrəsinin histokimyəvi tədqiqi göstərmişdir ki, onun hialoplazmasında qlikogen, lipidlər, C vitamini,

müxtəlif amin turşular ı və s. vardır. Bunlarla yanaşı hialoplazmada və neyrop plazmanın zarlı strukturlarında müxtəlif fermentlər (oksidaza, peroksidaza, fosfataza, fosforilaza, xolinesteraz və s.) müəyyən edilmişdir. Sinir hüceyrələrində piqment əlavələri də aşkar edilmişdir. Bunlar iki növdür: melanin və lipofussin. Melanin qara rəngdə olub, müxtəlif ölçülü dənələr şəkilində sinir sisteminin yalnız bəzi yerlərində (azan sinirin dorzal qanqlionunda, beynin qara maddəsinin və göy yerin neyronlarında) təsadüf olunur; bu hüceyrələr neyromelanositlər adlanırlar. Lipofussin sarı piqment olub, tərkibində lipoid maddələr vardır və ona kiçik dənələr şəkilində, demək olar ki, bütün sinir hüceyrələrində rast gəlmək olur. Əvvəllər lipofussin qoca yaşlar üçün xarakter olduğu etiraf olunurdu, indi isə müəyyən edilmişdir ki, bu piqmentə uşaqlarda da (7 yaşından sonra) təsadüf olunur.

## NEYROSEKRETOR HÜCEYRƏLƏR

**Neyrosektor hüceyrə**, və ya **sekretor neyrosit** (*neurocytus secretorius*) sekretor fəaliyyətə malik sinir hüceyrəsinə deyilir. Onlar nisbətən böyük multipolyar sinir hüceyrələridir, perikarionda bazofil maddənin miqdarı azdır və onlar adətən, periferik hissədə yerləşir. Nüvələri çox vaxt qeyri düzgün formaya malik olur ki, bu da onların yüksək funksional fəallığını göstərir. Perikarionda və neyritdə müxtəlif ölçülü sekret dənələrinə təsadüf olunur. Bunlar zülaldan, lipoidlərdən və polisaxaridlərdən təşkil olunur. Neyrosekret dənələri spirtə və suda həll olmur. Neyrosekretor hüceyrələr hipotalamusun (görmə qabaraltının) başlıca olaraq iki növündə – görməüstü və mədəciyanı nüvələrdə olur. Burada hasil olan neyrosekret neyritlər vasitəsi ilə hipofizin arxa payına və boz qabar nahiyəsinə çataraq, orada kapilyarlara ifraz olunur, həmin sekretlərin tərkibində antidiuretik hormon, oksitosin və vazopressin müəyyən edilmişdir. Müəyyən olunmuşdur ki, hipotalamusun ventromedial, dorsomedial və arkuat nüvələrində də kiçik neyrosekretor hüceyrələr yerləşirlər. Bu hüceyrələr tərəfindən liberin və statinlər sintez olunurlar.

## NEYROQLİYA (NEUROGLİA)

**Neyroqliya**, ya **qliya** (yunanca *glia* – yapışqan deməkdir) neyronlarla birlikdə sinir toxumasını təşkil edir. Spesifik sinir fəaliyyətini icra edən neyronlardan fərqli olaraq, neyroqliya yardımçı vəzifə daşıyır. Buraya istinad, trofik, ayrıcı (hüddüdi), sekretor və mühafizə vəzifələri aiddir. Neyroqliya, müxtəlif formaya, vəzifəyə və mənşəyə malik çoxlu hüceyrə elementlərindən ibarətdir. Bu hüceyrələr iki qrupa bölünür: qliositlər, və qliya makrofaqları.

**Qliositlər** (*gliocyti*) əvvəllər makroqliya, **qliya makrofaqlar ı** (*macrophagus*) mikroqliya adlanırdı. Qliositlər sinir borusunun spongioblast adlanan hüceyrələrindən, qliya makrofaqları isə mezinximdən inkişaf edir. Qliositlər üç növdür: astrositlər, endimositlər və oliqodendroqliositlər. Astrositlər (*astrocyti*) çoxlu çıxıntılara malik xırda ulduzşəkilli (yunanca aster-ulduz) hüceyrələrdir. Çıxıntılar şüa kimi hər tərəfə yayılır [1, s. 153-156, şəkl. 17.4 və 17.7]. Nüvələri girdə ya oval şəkildə olur və onlarda nüvəcik müəyyən edilmir. Sitoplazmada adi hüceyrələrdə müşahidə olunan orqanellərə təsadüf olunur. Lakin sitoplazmatik tor aparat zəif nəzərə çarpır. Çıxıntılarının forma və quruluşundan asılı olaraq, əsasən iki növ astrosit **lifli astrositlər** (*astrociti fibrosi*) və **plazmatik astrositlər** (*astrociti plazmatici*). müəyyən edilir;

Lifli ya uzunşüalı astrositlərin çıxıntıları uzun, hamar və zəif şaxəli olur. Bunlar bir- biri ilə çarpazlaşaraq sıx tor əmələ gətirir ki, bu da beynin üçün istinad vəzifəsini görür. Lifli astrositlər başlıca olaraq beynin ağ maddəsində yerləşir. Qan damarları ətrafında çıxıntılar genişlənərək hüddüdi zar təşkil edir və onlara **qliyavaskulyar zar** deyilir.

Plazmatik astrositlər beynin boz maddəsi üçün daha xarakterlidir. Bunların çıxıntıları nisbətən qısa, qalın və çoxşaxəli olur. Sitoplazmada mitoxondrilər çoxdur, buna görə həmin astrositlər istinad vəzifəsi ilə yanaşı mübadilə prosesində də iş tirək edir. Bunlar çox sıx yerləşir, çıxıntılar çarpazlaşaraq keçəşəkilli zəif struktur əmələ gətirir; bunların ilgəklərində neyronlar yerləşir. Plazmatik astrositlər iri, girdə və az xromatinli nüvəyə malikdir. Qeyd olunan formalardan əlavə bəzi astrositlər keçid forma təşkil edərkən lifli **plazmatik astrositlər** (*astrocyti fibroplazmatici*) adlanırlar. Beləliklə, astrositlər mərkəzi sinir sistemi üçün istinad, trofik və hüddüdi funksiya daşıyır.

Endimositlər və ya endim hüceyrələri (*ependimociti*) bir-biri ilə sıx təmas edərək endim qatı şəkilində beynin bütün mədəciklərini və onurğa beyni kanalını daxildən ötürür [1, s. 153, şəkl. 17.4]. Aşağı



sinif onurğalılarda ependim daha yaxşı inkişaf etmişdir; insanda və digər ali onurğalılarda ependimositlər inkişafın erkən mərhələlərində böyüklərə nisbətən daha yaxşı nəzərə çarpır.

Ependim hüceyrələri polyarlı q xüsusiyyətinə malikdir, beləki onların apikal və bazal hissələri birbirindən fərqlənir. Yeni doğulmuş uşaqlarda hüceyrənin apikal səthində çoxlu kirpiklərə təsadüf olunur, yaşa dolduqca onlar aradan çıxır və yalnız bəzi yerlərdə, məsələn, orta beynin su yolunda qalır. Ependim hüceyrələrinin bazal tərəfindən uzun çıxıntılar başlayır, onlar şaxələnərək sinir borusunun bütün qalınlığını keçir və onun xarici səthində hüduzi zar (membrana limitans glialis externa) əmələ gətirir. Erkən yaşlarda ependim hüceyrələri silindrik olur, yaşa dolduqca onlar yastılaşıaraq kubabənzər şəkildə alır. Ependim hüceyrələri həm istinad, həm də hüduzi (ayrıcı) vəzifə icra edir. Lakin yaşa dolduqca bunların istinad vəzifəsi zəifləyir. Bu hüceyrələrin bəziləri sekretor fəaliyyət göstərir, yəni onlar bilavasitə beyin maddəciklərinə və həyata qana fəal maddələr ifraz edir. Ependimositlər serebrospinal mayenin əmələ gəlməsində də iştirak edir.

Elektron mikroskopu vasitəsilə, ependim hüceyrələrinin bazal səthində sitolemma çoxsaylı və dərin büküşlər əmələ gətirməsi, apikal səthində isə kirpiklər əvəzində sitoplazmatik çıxıntılar olur. Sitoplazmada iri mitoxondriyalar və müxtəlif əlavələr (lipidlər, pigmentlər) təsadüf olunur.

Oliqodendroqliostlar və ya oliqodendroqliya hüceyrələri (*oliqodendroqliocyti*) neyroqliyanın ən çox yayılmış hüceyrələri olub, həm mərkəzi, həm də periferik sinir sistemində müşahidə edilir. Onlar boz maddədə əsasən neyronun cismi ətrafında yerləşir, ağ maddədə və periferik sinirlərdə neyronun çıxıntılarını xaricdən əhatə edərək sinir liflərini əmələ gətirir və nəhayət qeyri-sərbəst sinir uclarının əmələ gəlməsində iştirak edir. Boz maddədə olan oliqodendroqliya hüceyrələri xırda olub, qısa və zəif şaxəli çıxıntılara malikdir; çıxıntılarının qısalığı və azlığı ilə onlar astrositlərdən fərqlənir. Adətən, hüceyrələrin cismi oval ya çoxbucaqlı şəkildə olur. Periferik sinir düyünlərində onlar qanqlioz hüceyrələri hər tərəfdən əhatə edir və **manti hüceyrələri** (satellitlər) adlanırlar.

Elektron mikroskopu vasitəsilə oliqodendroqliya hüceyrələrində yaxşı nəzərə çarpan sitoplazmatik tor müəyyən edilmişdir, bu isə, həmin hüceyrələrin zülal və lipid sintezində iştirak etdiyini göstərir. Sitoplazmanın elektron sıxlığına görə oliqodendroqliya hüceyrələri sinir hüceyrələrinə çox oxşayır, lakin neyrofilamentlərin olmaması ilə onlardan fərqlənir.

Oliqodendroqliya sinir toxuması üçün mühüm əhəmiyyətə malikdir. Onlar trofik fəaliyyətlə yanaşı sinir liflərində ayrıcı (hüduzi) və istinad vəzifələrini görür, həmin liflərin regenerasiya prosesində iştirak edir. Sinir uclarında oliqodendroqliya hüceyrələri qıcıqların qəbul edilib sinir impulsuna çevrilməsində və onun sinir lifinə ötürülməsində də iştirak edir. Həmçinin, bu hüceyrələrdə zülal və lipidlərin sintezi baş verir.

Qliya makrofaqları və ya mikroqliya, ya mezoqliya, ya da Horteq hüceyrələri, qeyd olunduğu kimi, mezenxim mənşəli olması ilə bütün digər qliya hüceyrələrindən fərqlənir. Bunlar girdə və ya ovalşəkilli hüceyrələr olub, 2 ya 3 qısa çıxıntılara malikdir. Çıxıntılar iki və ya üç sıra şaxələrlə bölünür. Nüvələri çox vaxt girdə görünür, xromatin az olduğundan açıq rəngə boyanır və nüvəciklər aydın nəzərə çarpır. Qliya makrofaqları faqositoz qabiliyyətinə və amöbvarı hərəkətə malikdir. Faqositoz prosesində və qıcıqlanmalar zamanı çıxıntılar hüceyrəyə doğru dartılır və nəticədə girdələşərək **dənəli kürələr** adlanırlar. Qliya makrofaqları toxumanın dağılımı elementlərini və müxtəlif yad maddələri udur.

### SİNİR LİFLƏRİ (*NEUROFİBRAE*)

Mərkəzi sinir sisteminin ağ maddəsinin və bütün periferik sinirlərin əsas quruluş və funksional elementini sinir lifləri təşkil edir. Sinir lifinin əmələ gəlməsində sinir hüceyrəsinin çıxıntıları (akson və uzun dendritlər) və qliya elementləri (oliqodendroqliya) iştirak edir. Sinir hüceyrəsinin çıxıntısı hər bir sinir lifinin əsasını təşkil edir və **ox silindr** (*cylindraxis*) adlanır; oliqodendroqliya hüceyrələri ox silindri qısa kimi əhatə edir **lemmositlər** (*lemmocyti*) adlanırlar. Əvvəllər lemositlərə Şvann hüceyrələri və onların əmələ gətirdiyi qışaya Şvann qışası deyilirdi. Beləliklə, sinir hüceyrəsinin çıxıntısı onu örtən qışalarla birlikdə sinir lifi adlanır. Sinir sisteminin müxtəlif nahiyələrində sinir lifini örtən qliya qışasının quruluşu eyni deyildir, bəzi yerlərdə o sadə, digər yerlərdə isə çox mürəkkəb quruluşa malikdir. Buna müvafiq olaraq sinir lifləri başlıca olaraq iki qrupa bölünür: mielinli və mielinsiz sinir lifləri. Sinir liflərinin quruluşu haqqında daha düzgün təsəvvür elektron mikroskopunun tətbiqindən sonra əldə edilmişdir.

### Mielinsiz sinir lifləri (*neurofibra amyelinta*)

Mielinsiz sinir lifi ox silindrdən və yalnız bir qişadan nevrilemmadan ibarətdir. Nevrilemma ox silindr boyu bir-birinə sıx söykənmiş lemmitlərin sitoplazmatik uzantısıdır. Onların nüvələri uzununa dartılmış oval şəkildə bir-birindən müəyyən məsafədə ox silindr boyu yerləşir [1, s. 160-162, şəkl. 17.11-17.13]. Mielinsiz sinir lifləri adətən poliaksial liflər olur. Poliaksial sinir lifində bir neçə, bəzən 20-yə qədər silindr müəyyən edilir. Bu liflərin quruluşunu elektron mikroskopunda onların köndələn kəsiyində daha aydın görmək olar. Qeyd etmək lazımdır ki, ox silindr heç vaxt lemmitin sitoplazmasının içərisindən keçmir və onun qişasına yalnız xaricdən təmas edir [1, s. 161-162, şəkl. 17.12-17.13]. İnkı şaf prosesində ox silindr sitolemma ilə birlikdə lemmitin içərisinə doğru basılır və bu zaman sitolemma ox silindri hər tərəfdən əhatə edərək iki qatdan ibarət müsariqəşəkilli büküş əmələ gətirir. Bu büküşə **mezakson**, ya **akson çözü** (müsariqəsi) deyilir. Beləliklə, mezakson (*mesaxon*) ikiqat sistolemmadan əmələ gələrək bayır ucunda lemmitin xarici səthinə keçir, içəridə isə ox silindri əhatə edir. Mezaksonun, sitolemmının iki qat büküşü olduğuna baxmayaraq işıq mikroskopunda görünmür, çünki sitolemma submikroskopik qalınlığa malikdir. Nəticədə lemmitlərin sitoplazmatik uzantısı olan mielinli sinir lifinin qişası homogen zolaq kimi müəyyən edilir. Sinir lifi xaricdən əsas və ya bazal zarla örtülmüşdür. Poliaksial mielinli sinir lifində hər bir lemmitin içərisinə doğru bir neçə ox silindr basılır və nəticədə onların miqdarı qədər mezakson əmələ gəlir. Belə mielinli sinir lifləri kabel tipli liflər adlanır.

Ali onurğalılarda lemmitlər birnüvəlidir, onların sitoplazması nda dənəli sitoplazmatik tor və lövhəli kompleks yaxşı nəzərə çarpır, çoxlu mitoxondrilər vardır. Bu orqanellərin mövcudluğu həmin hüceyrələrin yüksək metabolik fəallığa malik olmasını göstərir. Mielinsiz sinir lifləri vegetativ sinir sistemi üçün daha xarakterlidir. Bu lifləri ilk dəfə 1838-ci ildə Remak müşahidə etmişdir və buna görə həmin liflər əvvəllər Remak lifləri adlanırdı. Uşaqlarda erkən yaşlarda mielinli sinir liflərinin miqdarı çox olur, bunlara hətta animal sinir sistemində də təsadüf olunur. Yaşa dolduqca həmin liflər tədricən mielinləşmə prosesinə məruz qalır.

### Mielinli sinir lifləri (*neurofibra myelinata*)

Ali onurğalılarda sinir liflərinin əksəriyyəti mielinli sinir lifləridir. Animal və vegetativ sinirlərin xeyli qismi mielinli sinir liflərindən təşkil olunmuşdur.

Mielinli sinir lifi daha mürəkkəb quruluşa malikdir. Burada da lifin əsasını ox silindr təşkil edir, lakin onun üzərinə xaricdən yalnız nevrilemma ilə deyil, həm də mielin qatı (*stratum myelini*) ilə örtülmüşdür [1, s. 163-165, şəkl. 17.15-17.18]. Mielin qatı vasitəsilə ox silindri örtülür, nevrilemma isə mielinli xaricdən əhatə edir. Mielinli sinir lifləri daha yoğun olur, bunların diametri çox vaxt 1-15 mikron arasında təbəddüd edir. Yoğunluğundan asılı olaraq mielinli sinir liflərini nazik (diametri 1-3 mikron), orta (diametri 3,1-5 mikron), yoğun (diametri 5,1-10 mikron) və çox yoğun (diametri 10 mikrondan çox olanlar) liflərə bölürlər. Lifin yoğunluğu bir tərəfdən ox silindrin özünün nisbətən yoğun olması, digər tərəfdən isə mielin qatının qalınlığı hesabınadır.

Mielinli sinir lifləri mielinli sinir liflərinə nisbətən yüksək diferensiasiya etmişdir, sinir impulsunu daha sürətlə ötürür. Lakin ayrı-ayrı mielinli sinir liflərinin impulsu ötürmə sürəti eyni deyildir. Müəyyən edilmişdir ki, yoğun mielinli sinir lifləri impulsu böyük sürətlə (5-120 metr/san), nazik liflər isə nisbətən kiçik sürətlə (1-2 metr/san) ötürür. İnkışaf prosesində mielinli sinir lifləri mielinli sinir liflərindən sonra meydana çıxır. Buna görə də kiçik uşaqlarda mielinli sinir liflərinin miqdarı az olur və yaşa dolduqca mielinli sinir liflərinin mielinləşməsi hesabına onların miqdarı artır.

Mielinli sinir lifləri həmişə monoaksial olur, belə ki, bu liflərdə bir ox silindr olur. Mielin qatının əmələ gəlməsi mezaksonun getdikcə uzanması ilə əlaqəlidir. Mezakson uzandıqca ox silindrin ətrafında dolanır və nəticədə onun üzərində konsentrik lövhələr əmələ gətirir [1, s. 164, şəkl. 17.17]. Ox silindr ətrafında mezakson hər dəfə dolandıqca bir konsentrik lövhə meydana çıxır, getdikcə lövhələrin miqdarı artır və onlar ox silindr ətrafında sıx qat əmələ gətirir ki, buna da **mielin qatı** deyilir. Beləliklə, mielin qatı mezakson hesabına əmələ gəlir, mezakson isə sitolemmının iki qatlı törəməsi olduğu üçün mielinin kimyəvi tərkibi sitolemmının tərkibi ilə eynidir. Lakin burada lipid və zülal molekulları qatlarının sayı daha da artır. Elektron mikroskopu vasitəsilə sitolemmının xarici və daxili tünd zülal molekulları qatları

və onların arasındakı yerləşən açıq rəngli lipid molekulları qatlarından ibarət olması aşkarlanmışdır. Mezaksonda isə sitolemma büküş şəkildə olduğundan onların xarici zülal molekulları qatı bir-biri ilə birləşir və nəticədə mezaksonun mərkəzində zülal molekullarının tünd rəngli, qalın iki qatı əmələ gəlir. Qalın mərkəzi zülal qatının hər tərəfində isə əvvəlcə açıq rəngli lipidlər qatı, sonra isə zülal molekullarının tünd rəngli nazik bir qatı yerləşir. Mielin qatının hər lövhəsi mezakson olduğundan həmin lövhənin quruluşu yuxarıda qeyd olunmuş şəkildə görünür. Beləliklə, elektron mikroskopunda mielin qatı bir-birinin üzərini örtən tünd və açıq rəngli konsentrik laylar kimi nəzərə çarpır. Osmium turşusunun iştirakı ilə hazırlanmış preparatlarda mielin qatı lipoproteinlərdən təşkil olunmuş adi hüceyrə qişası kimi tünd boyanır. Nevrilemma, ya Şvan qisası mielinli liflərin xarici qatını təşkil edir və bu, lemmitlərin sitoplazmasından və nüvələrindən əmələ gəlmiş üçün osmium turşusu ilə hazırlanmış preparatlarda açıq görünür. Işıq mikroskopunda xüsusi metodla hazırlanmış mielinli sinir lifi tünd rəngli uzun silindrə bənzəyir və onun mərkəzi ox silindrə müvafiq olaraq açıq rəngdə görünür [1, s. 163, şəkl. 17.14]. Belə preparatda mielinli sinir lifi müəyyən məsafələrdən sonra birdən-birə xeyli nazikləşir; bu yerlərə **düyün boğazı** ya **daralması** (*isthmus nodi*) deyilir. Əvvəllər bu nahiyələr Ranvye daralmaları adlanırdı. Düyün boğazı lemmitlərin hüdudlarına müvafiqdir. Sinir lifinin iki düyün boğazı arasında qalan hissəsi bir lemmitin uzunluğuna müvafiq gələrək **düyünarası seqment** (*segmentum internodale*) ya **mielin seqmenti** adlanır. Hər düyünarası seqmentin müəyyən yerlərində çəp istiqamətdə gedən açıq rəngli yarıqlar görünür, bunlara **mielin çərtikləri** (*incisio myelini*) deyilir. Əvvəllər bunlar Şmidt-Lanterman çərtikləri adlanırdı. Elektron mikroskopu vasitəsi ilə aparılan tədqiqatlar düyün boğazı və mielin çərtikləri haqqında mövcud təsəvvürləri daha da genişləndirdi. Müəyyən edildi ki, boğaz nahiyəsində mielin lövhələrinin hamısının kənarları bilavasitə ox silindrə təmas edir. Bunun səbəbi odur ki, mielinləşmə prosesi zamanı yeni mielin lövhələri əmələ gəldikcə ox silindr və lemmitlər böyümə ilə əlaqədar olaraq uzanır və beləliklə də, yeni lövhənin ox silindrə bitişən yeri əvvəlkindən bir qədər aralı olur. Nəticədə boğaz nahiyəsində ən dərin yerləşən lövhələr kənarları bir-birindən səthdə yerləşən lövhələrin kənarlarına nisbətən daha aralı olur. Belə ki, ox silindrə bilavasitə təmas edən dərin lövhələr ən qısa lövhələrdir. Boğaz nahiyəsində iki qonşu lemmitlər barmağabənzər çıxıntılar əmələ gətirir. Bunların uzunluğu müxtəlif olur, diametri isə təxminən 50 nm təşkil edir. Bu çıxıntılar bir-birinə hörülərək ox silindr ətrafında yaxa şəkilini alır və buna **boğaz yaxası** (*focale isthmi*) deyilir. Yüngün mielin liflərində düyün boğazı qısa olduğu üçün yaxa qalın olur, nazik liflərdə isə əksinə yaxa nazik, boğaz isə uzun olur. Sonuncu halda ox silindrin xarici təsirlərə daha çox məruz qala bilməsi ehtimal olunur.

Mielin çərtikləri nahiyəsində mielin lövhələri arasında sahə genişdir və həmin genişliklərdə sitoplazmanın miqdarı çoxdur. Osmium turşusu ilə hazırlanmış preparatda, təbiidir ki, sitoplazma nahiyələrini pis boyandıqından açıq rəngdə qalır və işıq mikroskopunda bunlar çərtiklər kimi görünür. Mielinli sinir lifləri də xaricdən əsasən zar ilə örtülür. Bu zarı təşkil edən sıx nazik kollagen saplar lifin boyu istiqamətdə gedərək düyün boyunca kəsilir.

Mielinli sinir lifinin əsasını ox silindr təşkil edir. Ox silindr isə neyroplazmadan (aksoplazmadan və ya dendroplazmadan) və sitolemma davamı olan aksolemmadan ibarətdir. Aksoplazmada və dendroplazmada neyrofilamentlər və neyborucuqlar (ışıq mikroskopunda isə neyrofibrillər) bir-birinə paralel və lif boyunca istiqamətdə yerləşir. Neyroplazmada həmçinin mitoxondrilər, dənəli sitoplazmatik zarlar və ribosomlar vardır. Düyün boğazları və sinir ucları nahiyələrində mitoxondrilər daha çox olur. Aksolemma sinir impulsunun daşınmasında mühüm əhəmiyyətə malikdir. Belə ki,  $\text{Na}^+$  ionları ox silindrə keçərək aksolemmanın daxili səthində elektrik yükünü müsbətləşdirir, bu da  $\text{K}^+$  ionlarını onun xarici səthinə çıxararaq yerli depolyarizasiyaya səbəb olur. Bu isə sinir impulsunun daşınmasını təmin edir.

### **Sinir ucları (*terminationes nervorum*)**

Sinir liflərinin uclarında olan müxtəlif quruluşa və formaya malik aparatlara **sinir ucları** deyilir. Bunlar üç qrupa bölünür: hissi sinir ucları, hərəkətli sinir ucları və sinaptik sinir ucları. Hissi və hərəkətli sinir ucları sinir toxuma rabitələrini, sinaptik sinir ucları isə neyronarası rabitələri təmin edir. Birinci halda sinir ucları digər toxumalarla, yəni epitel, birləşdirici və əzələ toxumaları ilə rabitə yaradır. Epitel və birləşdirici toxumada olan sinir ucları əsas etibarilə hissi sinir uclarıdır, bunlar müxtəlif qıcıqları qəbul edir və onları sinir impulsuna çevirir. Buna görə həmin sinir ucları reseptorlar da adlanır. Hissi sinir ucları impulsu mərkəzi sinir sistemində doğru aparıcı afferent sinir lifləri ilə bilavasitə rabitədədir və çox vaxt

**afferent sinir ucları** da adlanır. Əlavə etmək lazımdır ki, afferent sinir ucları orqanizmin bütün toxumalarında təsadüf olunur. Hərəkət sinir ucları başlıca olaraq əzələ toxuması ilə rəbitəlidir və sinir impulsunu həmin toxumaya ötürür. Bu sinir uclarına **effektor sinir ucları** da deyilir. Qeyd etmək lazımdır ki, effektor sinir ucları, həmçinin, vəzi epitelilə rəbitədə ola bilər.

### Hissi sinir ucları

Hissi, və ya afferent sinir ucları, ya da reseptorlar orqanizmdə çox geniş yayılmışdır, belə ki, bu sinir ucları orqanizmin bütün sistem və orqanlarında, o cümlədən bütün toxumalarda təsadüf olunur. Lakin bədənin ayrı-ayrı yerlərində olan hissi sinir ucları çox müxtəlif olur. Bu sinir uclarının başlıca quruluş xüsusiyyəti ondadır ki, bunlar sinir hüceyrəsinin dendritləri ilə rəbitəlidir. Hissi sinir ucları bir-birində nəinki topoqrafik cəhətdən, hətta morfoloji və funksional cəhətdən də fərqlənir və prinsiplərə əsasən hissi sinir ucları təsnif olunur.

Topoqrafik cəhətcə eksteroreseptor və interoreseptor sinir ucları ayırılır. Eksteroreseptor sinir ucları orqanizmin xarici örtükləri və duyğu orqanları ilə rəbitədə olub qıcıqları orqanizmi əhatə edən xarici mühitdən qəbul edir. Interoreseptor sinir ucları daxili orqanlarda, habelə orqanizmin divarlarında və ətraflarda olan əzələlərdə, vətərlərdə, sümüklərdə, oynaqalarda və s. yerləşirək qıcıqları orqanizmin daxili mühitindən qəbul edir. Daxili orqanlarda olan reseptorlar **əsl interoreseptorlardır**, digər yerlərdə olan interoreseptorlar isə **proprioseptorlar** adlanır. Reseptorların funksional təsnifatı onların qəbul etdiyi qıcıqların spesifikliyinə əsaslanır. Bu cəhətdən mexanoreseptorlar, yəni mexaniki qıcıqları (təmas, təzyiç, ağrı, vibrasiya və s.) qəbul edən reseptorlar, temperatur (istilik və soyuqluq) qıcıqlarını qəbul edən termoreseptorlar, kimyəvi qıcıqları qəbul edən xemosseptorlar, işıq qıcıqlarını qəbul edən fotoreseptorlar, səs qıcıqlarını qəbul edən fonoreseptorlar və s. ayırılır. Mexanoreseptorların özləri də bir sıra digər, məsələn, baroreseptorlara (təzyiç hissini qəbul edən reseptorlara), nosisseptorlara (ağrı qıcıqlarını qəbul edən reseptorlara) və s. bölünür. Morfoloji cəhətdən bütün hissi sinir ucları iki əsas qrupa bölünür: sərbəst və qeyri-sərbəst hissi sinir ucları. Sərbəst hissi sinir ucları yalnız ox silindrin uc şaxələrindən ibarətdir; bunların əmələ gəlməsində əqliya elementləri və birləşdirici toxuma iştirak etmir [1, s. 167, şəkil 17.20]. Qeyri-sərbəst sinir uclarını əmələ gəlməsində isə sinir lifinin bütün komponentləri, yəni həm ox silindr, həm də əqliya elementləri iştirak edir. Bəzi qeyri-sərbəst sinir ucları qeyd olunan komponentlərdən əlavə xaricdən birləşdirici toxuma kapsulla əhatə olunur. Bu növ qeyri-sərbəst sinir ucları kapsullu sinir ucları adlanır. Birləşdirici toxuma iştirak etməyən qeyri-sərbəst sinir uclarına isə kapsulsuz sinir ucları deyilir. Sərbəst sinir ucları istər mielinli və istərsə də mielinsiz sinir lifləri hesabına əmələ gəlir. Bunlar çox vaxt mielinli afferent sinir liflərinin uc aparatını təşkil edir. Belə halda mielinli sinir lifi uc nahiyədə öz mielinini itirir, incə şaxələrlə bölünərək müxtəlif formal – diffuz tor, şaxəli ağac, yumaqcıq və kolcuqlar şəkilli uc aparatlar əmələ gətirir. Diffuz sinir uclarında çox vaxt bir neçə sinir lifi iştirak edir. Sərbəst sinir uclarına dəridə, seroz qişalarda, cinsiyyət orqanlarında və s. yerlərdə rast gəlmək olur. Epitel və birləşdirici toxumada sərbəst sinir ucları daha çox yayılmışdır.

Epitel toxumasında sərbəst sinir ucları bəzən lamisə meniskləri və ya Merkel hüceyrələri (meniscus tactus) adlanan xüsusi quruluşlu epitel hüceyrələri [1, s. 242, şəkil 20.2] ilə rəbitədə olur. Bu epitel hüceyrələrinə nüvə yastılaşmış tünd rəngdə, sitoplazma isə açıq rəngdə olur. Uc sinir şaxələri adətən lamisə menisklərinin ətrafında zərif tor əmələ gətirir.

Qeyri-sərbəst kapsulsuz sinir uclarına birləşdirici toxumada təsadüf olunur, çox vaxt onlar kolcuqlara bənzəyir. Bu kolcuqların əmələ gəlməsində ox silindrin uc şaxələrindən əlavə, onları müşayiət edən lemmitlər də iştirak edir.

Qeyri-sərbəst kapsullu sinir ucları orqanizmin ayrı-ayrı nahiyələrində müxtəlif quruluşa və formaya malik olur. Belə reseptorların tərkibinə ox silindrin uc şaxələri və onları müşayiət edən əqliya elementləri daxildir, xaricdən isə onlar birləşdirici toxuma kapsulu ilə əhatə olunur. Qeyri-sərbəst kapsullu sinir ucları na lamisə cisimciyi, lövhəli cisimcik, soğanabənzər cisimcik, cinsiyyət (genital) cisimciyi və uc kolba aiddir.

**Lamisə cisimciyi** (*corpuseulum tactus*) əvvəllər Meysner cisimciyi adlanırdı. Uzunsov şəkilli bu cisimciyin uclarından birinə adətən bir mielinli sinir lifi yaxınlaşaraq mielinini itirir və cisimciyə daxil olur [1, s. 168, şəkil 17.21]. Cisimciyin daxilində çılpac ox silindr lövhəşəkilli geniş şaxələrlə bölünür: həmin şaxələr cisimciyin daxilində olan oliqodendroqliya hüceyrələrinə təmas edir. Bu hüceyrələr,

adətən, cisimciyin boynuna perpendikulyar yerləşir. Xaricdən isə uc aparat nazik birl əşdirici toxuma kapsulu ilə örtülərək lamisə cisimciyini əməl ə gətirir. Kapsul başlıca olaraq kollogen liflərdən təşkil olunur. Bəzən lamisə cisimciyinə mielin lifi ilə yanaşı mielinsiz sinir lifi də yaxınlaşır və şaxələnərək əsas ox silindrin şaxələrini əhatə edir.

Lamisə cisimcikləri dərinin məməcikli qatında yerləşir, onlar temperatur hissiyatını qəbul edir. **Lövhləli cisimcik** (*corpuscium lamellosum*) əvvəllər Fater-Paçini cisimciyi adlanırdı. Bu cisimciklər nisbətən böyük olur, ölçüləri bəzən 3 mm-ə çatır və adi gözlə aydın görünür. Belə lövhəli cisimciklərə müsariqədə təsadüf olunur [1, s. 167, şəkl. 17.20]. Lövhəli cisimciklər oval şəklində olub xaricində çoxlu miqdarda (30-a qədər) konsentrik birləşdirici toxuma lövhələrinə ibarət kapsul vardır. Cisimciyin içərisində dəyişilmiş qliya hüceyrələrinin əməl ə gətirdiyi daxili kolba yerləşir. Mielinli afferent sinir lifi cisimciyə yaxınlaşaraq mielinini itirir və daxili kolbanın içərisinə girir. Orada ox silindr nazik uc şaxələrə bölünür.

Elektron mikroskopu ilə müəyyən edilmişdir ki, daxili kolba 60- a qədər bir-birinə təmas edən nazik sitoplazmatik lövhələrdən ibarətdir. Hər lövhə oraşəkilli hüceyrədir və onun periferik hissəsində nüvə yerləşir. Beləliklə, daxili kolba simmetrik quruluşa malikdir. Ox silindrin şaxələri daxili kolbanın lövhələrinə təmas edir və orada eniləşir. Şaxələrin həmin hissəsində diametri 50 nm olan çoxlu qovucuqlara və mitoxondrilərə təsadüf olunur. Daxili kolbanın lövhələrində xeyli miqdar turş və qələvi fosfatazalar, adozin-trifosfataza, xolinesteraza və suksinatdehidrogenaza fermentləri müəyyən edilmişdir. Xarici lövhələrdə də həmin fermentlər az miqdarda təsadüf olunur. Lövhəli cisimciklərə əlin və ayağın dərialtı təbəqəsində, böyük qan damarlarının xarici qişasında, sümüküstlüyündə, vətərlərdə, fassiyalarda və s. yerlərdə təsadüf olunur. Bu cisimciklər təzyiq hissiyatını qəbul edir.

Soğanabənzər cisimcik (*corpusculum bulboideum*) əvvəllər Holci-Matsoni cisimciyi adlanırdı. Bu cisimcik də daxili kolbadan və kapsuldan ibarətdir, lakin lövhəli cisimcikdən xeyli kiçikdir. Kapsul nisbətən nazikdir və qatlı quruluşa malikdir. Ox silindrin kolbaya daxil olan ucu daha şaxəli quruluşa malikdir və bəzən çoxşaxəli kolcuğa, və ya yumaqcığa bənzəyir. Bu reseptorlar da birləşdirici toxumada olur və adətən oynaq bağları nahiyəsində yerləşir.

**Uc kolba** (*clava terminalis*) əvvəllər Krauze kolbası adlanırdı. Burada da daxili kolba müəyyən edilir və bu qliya quruluşuna malikdir, içərisində ox silindrin uc şaxələri daxil olur, üzəri isə nazik qişa ilə örtülüdür. Kolbaya yaxınlaşdıqda afferent mielinli sinir lifi mielinini itirir və kolba içərisində fibriliyar uc genişliklər əməl gətirir. Bu kolbalara üzəri çox qatlı epitellə örtülü olan selikli qişaların xüsusi lövhələrində (qatında), dərinin birləşdirici toxumasında və bəzən dilin əzələ lifləri arasında təsadüf olunur. Bu reseptorun da temperatur duyğusu üçün olduğu güman edilir. Daxili kolbada sinir şaxələri ətrafında çoxlu ferment fəallığı aşkar edilmişdir.

**Cinsiyyət cisimcikləri** (*corpuscula genitalia*) xarici cinsiyyət orqanları (penisin başında, klitorda), süd məməciklərində və s. yerlərdə təsadüf olunur. Bunlar nisbətən iri, girdə və bir neçə (2-3) mielinli sinir lifinə malik üzəri kapsulla örtülü yumaqcıqdan ibarətdir. Kapsulun altındakı qliya hüceyrələri üzərində ox silindr çoxlu şaxələrə bölünərək yumaqcıq əməl gətirir. Kapsullu hissi sinir uclarına sinir-vətər və sinir - əzələ iyləri də aiddir.

**Sinir -vətər iyi** (*fusus neurotendineus*) içərişindən bir neçə və tər dəstələri keçən uzun kapsuldan ibarətdir. İyini daxilində xüsusi maye olur, bunun içərisində mielinini itirmiş ox silindr çoxlu uc şaxələrə bölünür və kolcuqlar kimi vətər lifləri dəstələrinə təmas edir.

**Sinir-əzələ iyi** (*fusus neuromuscularis*) də üzəri kapsulla örtülü bir neçə **iydaxili əzələ liflərindən** (*myofibra intrafusalis*) ibarətdir. İydaxili əzələ lifləri xarakter eninəzolaqlılığa malik deyildir, bunların dənəli sarkoplazmasında çox girdə nüvələr yerləşir. Nüvələr lifin hər yerində, ya mərkəzində təsadüf olunur. Mielinini itirmiş ox silindr uc şaxələrə bölünərək spiral kimi bir ya bir neçə intrafuzal əzələ lifini əhatə edir. Burada da iyini daxilində kapsulun altında maye olur. Sinir-əzələ iyi əzələ liflərinin gərilmə reseptorları hesab edilir.

Elektron mikroskopu göstərmişdir ki, ox silindrin uc şaxələri xüsusi genişliklərlə qurtarır, burada çoxlu mitoxondrilər və kiçik qovucuqlar olur. Aksolomma sarkolemmaya sıx təmas edir, lakin aksoplazma və sarkoplazma heç vaxt bir-birinə qarışmır.

Skelet əzələlərində qeyd olunan kapsullu sinir-əzələ iyindən əlavə çılpaq sinir-əzələ reseptoruna da təsadüf olunur. Mielinini itirmiş ox silindrin uc şaxələri bir və ya bir neçə əzələ lifini spiral kimi əhatə edir.

### Effektor sinir ucları

Effektor sinir ucları və ya effektorlar (*effectores*) animal və vegetativ sinir sistemi efferent hüceyrələri neyritlərinin uc aparatlarına deyilir. Bunlar iki növdür: hərəkəti sinir ucları və sekretor sinir ucları. Hərəkəti və ya motor sinir ucu vasitəsilə sinir impulsu neyritdən əzələ toxumasına (saya əzələ hüceyrələrinə və eninəzolaqlı əzələ liflərinə) ötürülür. Sekretor sinir ucları isə impulsu vəziyyət hüceyrələrinə ötürür. Sekretor sinir ucları quruluşca çox sadədir və saya əzələ hüceyrələri üzərində ki hərəkəti sinir uclarına bənzəyir. Bunların hər ikisini vegetativ postqanqlionar mieliniz sinir lifi əmələ gətirir. Həmin sinir lifləri həm də saya əzələ hüceyrələri həm də vəziyyət hüceyrələri arasında uc şaxələrə bölünür. Bu şaxələr qalınlaşmalar şəklində hüceyrələrin üzərində qurtarır. Elektron mikroskopu vasitəsilə müəyyən edilmişdir ki, uc şaxələrin qalınlaşmaları öz plazmatik zarları (aksolemmaları) vasitəsi ilə hüceyrələrin sitoplazmatik zarına (sitolemmalara) bilavasitə təmas edir. Bu nahiyədə uc aparatda mitoxondrilər və sinaptik qovucuqlar aşkar edilmişdir.

Eninəzolaqlı əzələ lifi üzərində olan hərəkəti sinir ucu isə mürəkkəb olub, **akson – əzələ sinapsı** (*synapsis axomuscularis*) adlanır, əvvəllər buna hərəkəti, ya **motor düymə əcik** deyilirdi. Akson-əzələ sinapsında iki qütb ayırılmalıdır: **sinir qütbü** (*polus nervosus*) və **əzələ qütbü** (*polus muscularis*). Mielinli sinir lifi əzələ lifinə çatdıqda mielin qişasını itirir və uc şaxələrdə bölünərək sinir qütbünü əmələ gətirir. Bu şaxələr sarkolemma içəriyə doğru basaraq onunla birlikdə əzələ lifinə yaxınlaşır [1, s. 170, şəkl. 17.23]. Əvvəllər düşünülüyü kimi sinir lifi heç vaxt sarkolemma altına, yəni sarkoplazmanı bilavasitə içərisinə keçmir, belə ki, sarkolemma əlcək kimi sinir lifinin şaxələrini əhatə edir [1, s. 171, şəkl. 17.24]. Həmin nahiyədə olan əzələ lifində eninəzolaqlar olmur və sarkoplazma xarakter dənəli quruluşa malik olur. Dənəli sarkoplazmada girdə və ovalşəkilli çoxlu nüvələr vardır. Bunlar hamısı birlikdə sinapsın əzələ qütbünü əmələ gətirir. Sarkoplazmanın dənələrini mitoxondrilər əmələ gətirir.

Sinir lifi şaxələrini əhatə edən sarkolemma ilə onların aksolemması arasında yarıqşəkilli sahə qalır, buna birincili sinaptik sahə deyilir. Burada aksolemma presinaptik, sarkolemma isə postsinaptik zarları təşkil edir. Birincili sinaptik yarıqlar radial istiqamətdə sarkolemmadan əmələ gələn ikincili sinaptik yarıqlarla rabitəli olur. Birincili və ikincili sinaptik yarıqlar homogen maddə ilə dolu olur. Sinir qütbünü təşkil edən uc şaxələrin aksoplazmasında çoxlu mitoxondrilər və sinaptik qovucuqlar vardır [1, s. 171, şəkl. 17.24]. Qovucuqlar adətən asetilxolinlə dolu olur. Dənəli sarkoplazmanın mitoxondriləri quruluşca aksoplazmanın mitoxondrilərindən fərqlənir, belə ki, aksoplazmanın mitoxondrilərində daraqlar köndələn deyil, boylama istiqamətdə gedir.

Sinaptik zarların tərkibində mukopolisaxaridlər, əzələ qütbündə isə yüksək fəallığa malik qələvi və turş fosfatazalar, xolinesteraza və suksinatdehidrogenaza fermentləri aşkar edilmişdir. Akson-əzələ sinapsı nahiyədə sində aksonu əhatə edən nevrilemmaın birləşdirici toxuma hissəsi (əsas zar) sarkolemmaın xarici vərəqəsinə keçir.

### SİNAPS (SYNAPSİS)

Sinaps adı altında adətən neyronlar arasındakı rabitə forması düşünülür. Sinaps yunan sözü olub təmas, rabitə deməkdir. Bu termini 1897-ci ildə Ç.Şerrinqton təklif etmişdir. Sinaps vasitəsi ilə oyanma bir neyronun digərinə verilir. Neyronun onun innervasiya etdiyi toxuma (əzələ və ya vəziyyət epiteli) arasındakı rabitə də sinaps adlanır (əzələ və *akso* – epitel sinapsları).

Neyronarası sinapslar bir neçə növ olur: akson-somatik, akso-dendritik, akso-aksonal və dendro-dendritik sinapslar. Akso-somatik sinapsda bir neyronun aksonunun uc şaxələri digər neyronun hüceyrə cismi ilə rabitəyə girir. Əgər aksonun uc şaxələri digər neyronun dendritləri ilə rabitəyə girirsə buna **akson-dendritik sinaps** deyilir. Bəzi iki neyronun aksonları arasında rabitə müşahidə edilir ki, bu da **akso-aksonal sinaps** adlanır. İki neyronun dendritləri arasında da sinaptik rabitə (**dendro-dendritik sinaps**) ola bilər. Birinci neyronun aksonunun uc şaxələri müxtəlif sinapslarda eyni quruluşa malik deyildir. Bəzi yerlərdə bu şaxələrdə nazik saplar şəklində digər neyronun cisminin və ya dendritlərinin üzərinə səpilir, digər sinapslarda uc şaxələri müxtəlif formalı qalınlaşmalar (düymə, halqa, kolba, kasacıq

və s. şəkildə) əmələ gətirir. Bəzən uc şaxənin qalınlaşması digər neyronun cismi üzərində xüsusi basıqlara daxil olur, buna **invaginasion sinaps** deyilir.

Hər sinapsda iki hissə ayırılmalıdır, **presinaptik qütb** (*polus presynapticus*) və **postsinaptik qütb** (*polus postsynapticus*). Presinaptik qütbü aksonun uc şaxələri əmələ gətirir [1, s. 158, şəkl. 17.9]. Postsinaptik qütbü isə ikinci neyronun cismi, ya dendriti təşkil edir. Elektron mikroskopu ilə aparılan tədqiqat zamanı sinaps nahiyəsində hər iki neyronun həddləri aydın nəzərə çarpır. Burada iki zar müəyən edilir: **presinaptik zar** (*membrana presynaptica*) və **postsinaptik zar** (*membrana postsynaptica*). Bu zarlar bir-birindən 20-30 nm eninə malik **sinaptik yarıqla** (*fissura synaptica*) ayrılmışdır. Presinaptik zar akson qışasının (*aksolemma*) ardındır, postsinaptik zarı isə ikinci neyronun sitolemması təşkil edir. Presinaptik qütb adətən daha böyük biokimyəvi fəallığa malikdir. Burada çoxlu mitoxondriolər və təxminən eyni ölçülü (30-50 nm) sinaptik qovucuqlar aşkar edilmişdir. Qovucuqlar iki rəngdə görünür: açıq (parlaq) və tünd (sıx) qovucuqlar. Açıq rəngli qovucuqlarda asetilxolin və tünd qovucuqlarda noradrenalin adlı maddələr (mediatorların) olduğu ehtimal edilir. Bu maddələr impulsu presinaptik qütbdən postsinaptik qütbə ötürür.

Sinaps nahiyəsində oyanma (impuls) yalnız bir istiqamətdə aksondan ikinci neyrona tərəf nəql olunur. Belə polyarlı q xüsusiyyəti elektron mikroskopu vasitəsilə də təsdiq edilmişdir. Belə ki, postsinaptik qütbə nə mitoxondriolər, nə də sinaptik qovucuqlar olmur.

Sinaps nahiyəsində impulsun ötürülməsi sürətlənib, və ya ləngiyə bilər. Bu neyromediatorun təbiətindən asılıdır:  $\gamma$ -aminoyag turşusu, dofamin, qlisin, noradrenalin bir qayda olaraq tormozlayıcı neyromediatorlardır; asetilxolin, serotonin isə sinapslarda oyanmanın nəql olunmasını təmin edir. Akson-aksonal sinapslarda impulsun nəql olunması deyil, əksinə, digər sinapslardan alınan impulsların tormozlanması baş verdiyi ehtimal olunur.

## REFLEKS QÖVSÜ

Sinir sistemi öz fəaliyyətini başlıca olaraq reflekslər vasitəsi ilə həyata keçirir. Refleks fəaliyyətinin meydana çıxmasında periferik və mərkəzi sinir sistemi iştirak edir. Mərkəzi sinir sistemi orqanizmin hər bir orqanı və nahiyəsi ilə periferik sinirlər vasitəsi ilə rəhbərlik edir. Orqanizmin onu əhatə edən xarici mühitdən və onun daxili mühitindən qəbul etdiyi müxtəlif qıcıqlar sinir impulsuna çevrilərək afferent sinirlər vasitəsi ilə mərkəzi sinir sistemində (onurğa və ya baş beyinə) daşınır və mərkəzi sinir sisteminin cavab reaksiyaları efferent sinirlərlə işçi orqanlara ötürülür. Sinir sisteminin bu fəaliyyəti reflektor fəaliyyət adlanır; refleksin icra olunduğu sinir yoluna isə refleks qövsü deyilir. Beləliklə, refleks qövsü orqanizmin müxtəlif nahiyələrində reseptorlarla başlayır, afferent sinirlərlə mərkəzi sinir sistemində çatır və orada efferent sinirlərlə effektorlara gəlir və onların vasitəsi ilə işçi orqanlarda (əzələdə və vəzilərdə) qurtarır.

Histoloji cəhətdən refleks qövsü neyronlar silsiləsindən ibarətdir. Ən sadə reflekslərin meydana çıxması üçün azı iki neyron (afferent və efferent) tələb olunur. Lakin reflekslərin əksəriyyətinin meydana çıxmasında afferent və efferent neyronlar arasında bir də assosiativ və ya ara neyron olur [1, s. 192, şəkl. 18.20]. Ali onurğalılarda mərkəzi sinir sisteminin yüksək inkişafı ilə əlaqədar olaraq ara neyronların miqdarı artır. Onurğa beyininə sadə üç neyronlu refleks qövsündə aşağıdakı mikroskopik strukturlar iştirak edir; reseptor dendrit, reseptor hüceyrənin cismi, onun neyriti, neyronarası sinaps, ara neyronun dendriti və cismi və ya bilavasitə cismi, ara neyronun neyriti, neyronarası sinaps, efferent neyronun dendriti və cismi və ya bilavasitə cismi, onun neyriti, effektor.

## SİNİR TOXUMASI ELEMENTLƏRİNİN İNKİŞAFI VƏ REGENERASİYASI

Sinir toxuması xarici rüşeym vərəqəsindən, yəni ektodermadan inkişaf edir. Məlum olduğu kimi, ektoderma rüşeymi inkişafın lap əvvəllərində iki hissəyə differensiasiyaya edir; dəri ektoderması və sinir ektoderması və ya neyroektoderma. Dəri ektodermasından dərinin epitel qatı (epidemis) və bu qatın törəmələri (tər vəzləri, piy vəzləri, tüklər və dırnaqlar), sinir ektodermasından isə sinir sisteminin hissələri inkişaf edir. Sinir ektoderması xarici rüşeym vərəqəsinin dorzal hissəsi olub kranio-kaudal istiqamətdə yerləşir. Bu nahiyə tezliklə qalınlaşaraq ektodermanın digər hissəsindən fərqlənir və **sinir lövhəsi** (*lamina neuralis*) adlanır. Sonra sinir lövhəsi daha da inkişaf edərək içəriyə doğru basılır (bükülür) və üzərində boylama istiqamətdə şırım əmələ gəlir. Buna **sinir şırımı** (*sujcus neuralis*) deyilir. Sinir şırımı getdikcə

dərinləşir və nəhayət onun kənarları bir-birinə çataraq bitirir, beləliklə, sinir şırımını qapanaraq sinir borusuna (tubs neuralis) çevrilir. Daha sonra sinir borusu dəri ektodermasından ayrılır və onun altında qalır, belə ki, dəri ektoderması arxadan onun üzərini örtür [1, s. 81, şəkl. 10.11]. Bu üsulla meydana çıxan sinir borusu rüşeymin arxa tərəfində kəllə-quyruq istiqamətdə uzanır. Sinir borusundan mərkəzi sinir sisteminin bütün hissələri (baş və onurğa beyinləri), habelə periferik sinir sisteminin hərəkət hissəsi inkişaf edir. Sinir sisteminin digər hissələri – hissi qanqlionlar və sinirlər habelə vegetativ sinir sistemi qanqlion lövhədən inkişaf edir. Sinir şırımını dərinləşdikcə onun sağ və sol kənarları hündürləşərək hər tərəfdə **sinir yastığını və ya darağını** (*crista neuralis*) əmələ gətirir. Sinir şırımını qapanıb sinir borusuna çevrilən zaman, bir qrup hüceyrələr ayrılaraq sinir daraqları ilə ektoderma arasında bütöv bir qat təşkil edir ki, buna da **qanqlioz lövhə** deyilir. Sonra qanqlioz lövhənin hüceyrələri miqrasiya edərək sinir borusunun yan tərəflərində qanqlioz yastıqlar şəklində yerləşir. Həmin yastıqlar seqmentlərə bölünür ki, bu seqmentlər də gələcəkdə kəllə-onurğa beyni qanqlionlarını (*ganglia craniospinalis*) təşkil edir. Daha sonra bunlardan önə doğru miqrasiya edən hüceyrələr vegetativ sinir sisteminin qanqlionlarını (*ganglia autonmica*) əmələ gətirir. Hüceyrələrin bir qismi isə xromoffin hüceyrələrə çevirilir. Sinir borusunun kranial və kaudal ucları qapalı olur: gələcəkdə borunun kranial hissəsindən baş beyin, yerdə qalan hissəsindən isə onurğa beyni inkişaf edir. Sinir borusunun divarları rüşeymi inkişafı nəvəllərində bir qat silindrik hüceyrələrdən təşkil olunur. Sonra bu hüceyrələr mitoz üsulu ilə bölünərək şiddətlə çoxalırlar və nəticədə sinir borusunun divarı qalınlaşır. İnkişafın bu mərhələsində sinir borusunun divarında üç qat ayrılma edilir: **daxili ependim qatı** (*statum ependymale*), **orta manti qatı** (*statum pallidale*) və **xarici kənar qatı** (*statum marginale*). Daxili qatın hüceyrələri gələcəkdə onurğa beyni kanalını və beyin mədəciklərinin daxildən ortən silindrik epndim hüceyrələrinə diferensiasiya edir. Bu qatın hüceyrələri mitoz üsulu ilə fəal bölünmə qabiliyyətinə malikdir; neyrolasiya prosesinin (rüşeymdə sinir sistemi mayasının meydana çıxmasının) nəvəllərində epndim qatı hüceyrələrinin bölünüb artması daha şiddətli olur və həmin hüceyrələr hesabına manti qatı əmələ gəlir. Manti qatı hüceyrələri fəal mitotik bölünmə qabiliyyətini davam etdirərək iki istiqamətdə diferensiasiya edir. Bunların bir qismi neyroblastlarla (*neyroblasti*) və digər qismi spongioblastlara (*spongioblasti*) çevirilir. Neyroblastlardan gələcəkdə yetişmiş sinir hüceyrələri, yəni neyronlar inkişaf edir, spongioblastlar isə neyroqliya elementlərinə (astrocittlərə və oliqodendroqliostlərə) diferensiasiya edir.

Neyroblastlar əvvəllər girdə olur, çıxıntıları olmur, bölünmə qabiliyyətinə malik olur. Tədricən onlar dəyişilərkən armud şəklini alır, sitoplazmalarında submikroskopik dəyişikliklər baş verir. Çoxlu miqdar geniş sisternalardan və nisbətən dar kanalcıqlardan ibarət sitoplazmatik tor müəyyən edilir. ribosomların miqdarı artır, lövhəli kompleks yaxşı nəzərə çarpır. Neyroblastların sinir hüceyrələrinə diferensiasiya etməsi üçün onların sitoplazmasında işıq mikroskopunda aydın görünən neyrofibrillərin meydana çıxması ilk əlamətlərdən sayılır. Neyrofibrillər əvvəl yoğun olur. Daha sonra hüceyrənin ilk çıxıntısı -neyrit toppuz kimi görünməyə başlayır və o, sürətlə uzanır, neyroqliya içərisinə soxulur. Çıxıntıların bir qismi kənarı qatdan keçərək beyin ağ maddəsinə daxil olur, digər qismi isə beyindən çıxaraq periferik sinirlərin əmələ gəlməsində iştirak edir. Dendritlər bir qədər sonra meydana çıxır, adətən onlar bir o qədər uzanmır və hüceyrə cismi yaxınlığında ağac kimi şaxələnir. Bu qayda ilə neyrit və müxtəlif miqdar dendritə malik neyron əmələ gəlir. Lakin yadda saxlamaq lazımdır ki, çıxıntıların miqdarından asılı olmayaraq əvvəlcə bütün neyronlar birçıxıntılı (unipolyar) olur və bu çıxıntı yalnız neyritdən ibarət olur. Sonra bipolyar və multipolyar neyronlar inkişaf edir. İnkişaf prosesində sinir çıxıntıları hüceyrə cismindən uzaqlaşdıqca qliya elementləri ilə örtülərək sinir lifinə çevrilir. Daha sonra mielinləşmə prosesinin getməsi ilə əlaqədar olaraq mərkəzi sinir sisteminin ağ maddəsi əmələ gəlir. Bazofil maddənin hüceyrə cismində meydana çıxması çıxıntıların tədricən uzanması ilə əlaqədardır. Neyroblastlar neyronlara çevrildikcə onların sitoplazması artır ki, bunun da hesabına çıxıntılar yaranır. Nəhayət, neyronda sitoplazmanın miqdarı əvvəlki səviyyəsindən xeyli bəzən 2000 dəfə və daha çox artır. Kənarı məntəqə başlıca olaraq epndim və manti qatlarının hüceyrə elementlərinin çıxıntıları hesabına əmələ gəlir. Daha sonra oraya manti qatlarından bir qədər qliya hüceyrələri keçir.

Qanqlioz lövhənin diferensiasiyası da beyin borusunda olduğu kimidir. Burada da hüceyrə əvvəlcə iki istiqamətdə diferensiasiya edərək neyroblastlara və spongioblastlara çevirilir. Neyroblastlardan tezliklə iki çıxıntılı (bipolyar) neyronlar əmələ gəlir. Aşağı sinif onurğalılarda belə neyronlar heyvanın bütün



ömrü boyu dəyişmir. Ali onurğalılarda isə bipolyar neyronların çıxıntıları gələcəkdə hüceyrə cismi yaxınlığında bir-biri ilə birləşərək psevdounipolyar neyronlara çevirilir.

İnki şaf prosesində bütün neyroblastlar neyronlara çevrilir və beləliklə orqanizmdə gələcəkdə yeni neyronlar əmələ gətirə biləcəklə neyroblastlar qalmır. Buna görə ehtimal olunur ki, neyronların ömrü orqanizmin öz ömrünə bərabər olur, belə ki, onlar artıq bölünür. Lakin bununla yanaşı bir sıra müəlliflərin fikrincə postembrional dövrdə belə (müəyyən şəraitdə) bəzi neyronların bölünməsi mümkündür. Qliya hüceyrəsi isə bölünmə qabiliyyətini itirmir, lakin onlar heç vaxt neyroblastlara çevirilmir. Sinir toxumasının regenerasiyası məsələsinə gəlicə qeyd etmək lazımdır ki, bu proses neyronun yalnız çıxıntılarında müşahidə edilir. Belə ki, neyronun çıxıntısı zədələnsə, onun həmin nahiyədən aşağıda qalan hissəsi degenerasiyaya uğurayaraq dağılır. Müəyyən vaxtdan sonra isə çıxıntının zədələnən nahiyədə nroksimal tərəfdə qalan, yəni hüceyrə cismi ilə əhatədə olan hissi tədricən uzanaraq çıxıntının dağılmış hissəsinə yenidən bərpə edir. Həmin proses periferik sinirlərdə müşahidə edilir və bunu eksperimentdə asanlıqla izləmək olar.

**QEYD** - İnternetə daxil edilmiş bu məlumatların əksəriyyəti prof. M.S. Abdullayev və dos. H.S. Əbiyevin muəllifi olduqları “Ümumi histologiya” dərsliyindən götürülmüşdür. Əlavələr prof. E.K. Qasimov və dos. T.Ə. Suntanova tərəfindən edilmişdir.

Bundan başqa aşağıdakı mənbələrdən də istifadə olunmuşdur:

1. Qasimov E.K. Sitologiya. Dərslük. Bakı: Time Print, 2013, 277 s
2. Кузнецов С.Л., Мушкамбаров Н.Н. Гистология, цитология и эмбриология. Учеб. для мед.ВУЗов. М.: ООО “МИА”, 2012, 600 с.
3. Terminologia Histologica. Международные термины по цитологии и гистологии человека с официальным списком русских эквивалентов / под. Ред. В.В.Банина и В.Л.Быкова. – М.: ГЭОТАР-Медиа, 2009. – 272 с.
4. Sadler T.W. Langman’s Medical Embryology. 11-th edition, 2009, 385 p.

