

თ. იოსელიანი

ზოგადი ნეიროფიზიოლოგია

საქართველოს რესპუბლიკის განათლების სამინისტროს შიგარ
დამტკიცებელია სახელმძღვანელოდ უმაღლესი სასწავლებლების
სტუდენტებისათვის

თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა

თბილისი 1003

წიგნი გათვალისწინებულია კუნთოვანი და ნერვული ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგიის სახელმძღვანელოდ. მსგავსი შინაარსის ადრინდელ ქართულ წიგნებთან შედარებით მასში დამატებულია ახალი პარაგრაფები ცხოველთა მეხსიერების ტიპების, დასწავლის ფორმების და მათი შესაბამისი ქცევითი რეაქციების შესახებ; დახასიათებულია ემოციებისა და მოტივაციის როლი თანშობილი და შეძენილი ქცევების ფორმირებაში; აღწერილია ძილ-ღვიძილის ციკლის ფაზები და მათი ელექტროგრაფიული კორელატები. წინამდებარე სახელმძღვანელოში მოტანილი მასალა განხილულია ნეიროფიზიოლოგიის განვითარების თანამედროვე დონეზე და საეხებით შეესაბამება უმაღლესი სკოლების სასწავლო პროგრამას კუნთოვანი და ნერვული ქსოვილის ზოგად ფიზიოლოგიაში.

სახელმძღვანელო რეკომენდებულია ქართული უნივერსიტეტებისა და პედაგოგიური ინსტიტუტების ბიოლოგიის, ფსიქოლოგიის და ფილოსოფიის ფაკულტეტების, აგრეთვე სამედიცინო ინსტიტუტის სტუდენტებისათვის.

რედაქტორი: ბიოლ. მეცნ. დოქტორი თ. ნ ა ნ ე ი შ ვ ი ლ ი

რეცენზენტები: ბიოლ. მეცნ. დოქტორი, საქ. მეცნ. აკად-ის აკადემიკოსი,
პროფესორი თ. ო ნ ი ა ნ ი
მედ. მეცნ. დოქტორი, საქ. მეცნ. აკად-ის აკადემიკოსი,
პროფესორი ვ. ო კ ე ჯ ა ვ ა

© თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა, 1993

1910000000

И-----
608(06)-93

ISBN 5-511-00380-8

რ ე დ ა ქ ტ ო რ ი ს ა ბ ა ნ

საქართველოს უმაღლეს სასწავლებლებში ფიზიოლოგიური მეცნიერების საფუძვლები 1927 წლიდან ისწავლება სახელმძღვანელოთი — „კუნთოვანი და ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია“. აღნიშნული სახელმძღვანელო სხვადასხვა წლებში გადაშუშავებული სახით 5-ჯერ გამოიცა და ყოველ მოცემულ პერიოდში შეესაბამებოდა მეცნიერების განვითარების არსებულ დონეს. ამ სახელმძღვანელოს უკანასკნელი გამოცემიდან გავიდა 16 წელი. განვლილ პერიოდში ტექნიკის განვითარებასთან დაკავშირებით ახალი მეთოდური ხერხების გამოყენებით მოპოვებულ იქნა ორიგინალური ფაქტები. შესაბამისი ტრანსფორმაცია განიცადა ადამიანისა და ცხოველთა ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიაზე არსებულმა ზოგიერთმა ფუნდამენტურმა დებულებამ. ამიტომ არსებული სახელმძღვანელო მოძველდა და მეცნიერების განვითარების თანამედროვე დონეს აღარ შეესაბამება. სპეციალისტთა მომზადებაში ამ ნაკლოვანებათა შევსებისათვის საჭირო გახდა ახალი სახელმძღვანელოს შექმნა. წინამდებარე სახელმძღვანელო დაწერილია ახალი ფაქტებისა და მეცნიერული დებულებების გათვალისწინებით, რაც თანამედროვე სპეციალურ ლიტერატურაში წარმოდგენილი მასალის ათვისებისათვის კარგ საფუძველს შეუქმნის მკითხველს. სახელმძღვანელო ითვალისწინებს ქართული ფიზიოლოგიური სკოლის ტრადიციებს და შესაბამისად გამიზნულია ნეიროფიზიოლოგიის საფუძვლებით დაინტერესებული ახალგაზრდობის მოსამზადებლად. ახალი სახელმძღვანელო სტრუქტურითა და შინაარსით ძირეულად განსხვავდება არსებულისაგან. იგი იწყება კუნთოვანი ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგიის საფუძვლების გაშუქებით. კუნთოვანი სისტემის მაგალითზე ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების განხილვა მნიშვნელოვნად ადვილებს ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგიის საფუძვლების შეცნობას. მასალის ათვისების გაადვილების მიზნით მრავლადაა წარმოდგენილი ანატომიურ-მორფოლოგიური ცნობები ნერვული ერთეულებისა თუ სისტემის სხვადასხვა ნაწილების შესახებ. მრავლადაა განხილული ნერვულ ქსოვილში მიმდინარე ის იონური პროცესები, რომლებიც განსაზღვრავენ ნერვული სისტემის სტრუქტურული ერთეულის — ნეირონის — ფუნქციონირებას. ნათლად და კომპაქტურადაა წარმოდგენილი ზურგისა და თავის ტვინის მორტარული სისტემის კოორდინირებული მოქმედების ძირითადი კანონზომიერებანი. დიდი ადგილი ეთმობა ცენტრალური ნერვული სისტემის ცალკეული განყოფილებების მორფო-ფიზიოლოგიას, განხილულია ზურგის ტვინის, თავის ტვინის ღეროს, ნათხემის, შუამდებარე ტვინის და დიდი ჰემისფეროების სტრუქტურული და ფუნქციური თავისებურებანი, მათი ციტოარქიტექტონიკა, აფერენტული და ეფერენტული კავშირები. განხილულია ტვინის ქერქის ელექტრული აქტიუობა და მისი ნეირონული ორგანიზაცია. გამოიჩნულია ერთმანეთისაგან და გასაგებადაა განსაზღვრული მოტივაციისა და ემოციის მცნებები. გაშუქებულია ზოგიერთი მიზანდასახული ქცევითი აქტის ნეიროფიზიოლოგიური მექანიზმი და უმაღლესი ნერვული მოქმედების ძირითადი კანონზომიერებანი. თანამედროვე მოთხოვნების შესაბამისადაა განხილული მეხსიერების მექანიზმების ფუნქციონალური ორგანიზაციის კანონზომიერებანი. საილუსტრაციო მასალა შერჩეულია ტექსტის ადეკვატურად, შესრულებულია მაღალ დონეზე, რაც თვალსაჩინოს ხდის ნერვული სისტემის ანატომიის და

ამ სისტემაში მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესების კანონზომიერებების შესახებ წარმოდგენილ მასალას. მრავლადაა მოტანილი თანამედროვე ფიზიოლოგიურ ლიტერატურაში გაბატონებული ტერმინების ქართული შესატყვისები. სახელმძღვანელოს დაერთვის ფიზიოლოგიის განვითარების მოკლე ისტორია, მოცემულია საქართველოში ძველი დროიდან მე-19 საუკუნემდე არსებული ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობების მოკლე მიმოხილვა.

სახელმძღვანელო გათვალისწინებულია საქართველოს უნივერსიტეტების და პედაგოგიური ინსტიტუტების ბიოლოგიის, ფსიქოლოგიის და ფილოსოფიის ფაკულტეტების სტუდენტებისათვის, აგრეთვე სამედიცინო ინსტიტუტის სტუდენტებისათვის. სახელმძღვანელო დაეხმარება ნეიროფიზიოლოგიაში მომუშავე ასპირანტებსა და ახალგაზრდა მეცნიერებს.

შ ე ს ა ვ ა ლ ი

ფიზიოლოგია ბერძნული ტერმინია (ფიზის — ბუნება, ლოგოს — შესწავლა) და მეცნიერების იმ დარგს აღნიშნავს, რომლის მიზანია შეისწავლოს ცოცხალ ორგანიზმებში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესები, გარაკვიოს ცალკეული ორგანოების და ორგანოთა სისტემების ფუნქციები და დაადგინოს მათი სტრუქტურული საფუძვლები, გამოავლინოს ორგანოთა მოქმედების ერთმანეთთან დაკავშირებისა და შეთანხმების კანონზომიერებანი და ის მექანიზმები, რომელთა საფუძველზე ცხოველური ორგანიზმები ეგუებიან მათი სასიცოცხლო გარემოს მუდამ ცვლად პირობებს.

მრავალუჯრედიანი ცხოველების ორგანიზმი მრავალი ორგანოსაგან შედგება, რომელთა შეთანხმებული მოქმედება ქმნის ორგანიზმის საერთო რეაქციას, რთულ ქცევით აქტს. თითოეული ორგანოც რთული წარმონაქმნია და აგებულია ერთმანეთთან მჭიდრო სტრუქტურულ და ფუნქციურ კავშირში მყოფი ქსოვილებისაგან. თავის მხრივ ცალკეული ქსოვილებიც დიდი რაოდენობით შეიცავენ უჯრედებს და უჯრედშორის ნივთიერებას. აქედან ცხადია რა თეორიული ამოცანები უნდა იდგეს ფიზიოლოგიის, როგორც ცოცხალი ორგანიზმების შემსწავლელი მეცნიერების წინაშე.

ფიზიოლოგიის თეორიული ამოცანები. უპირველესად, ფიზიოლოგიამ უნდა შეისწავლოს ცალკეულ უჯრედებში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესები, გამოავლინოს უჯრედების სპეციფიკური ფუნქციები და დაადგინოს ამ ფუნქციების შესრულების კანონზომიერებები. ფიზიოლოგიის ამოცანაა აგრეთვე, უჯრედებს შორის იმ თავისებური კავშირების გარკვევა, რომელთა საფუძველზეც ეს უჯრედები ერთიანდებიან განსაზღვრულ ქსოვილებად და განაპირობებენ მათთვის დამახასიათებელ ფუნქციებს. ფიზიოლოგიის ამოცანაა, აგრეთვე, ცალკეული ორგანოების კოორდინირებული რეაქციების კანონზომიერებების დადგენა და ამ რეაქციებში შემადგენელი ქსოვილების ხვედრითი წილის გამოვლენა. ცნობილია, რომ მთლიანი ორგანიზმის რთული ქცევა, არ წარმოადგენს შემადგენელი ორგანოების მოქმედებათა უბრალო ჯამს. აქედან გამომდინარე, ფიზიოლოგიის ამოცანაა გამოავლინოს ის მექანიზმები, რომელთა საშუალებითაც ხდება ორგანოთა მოქმედების ერთმანეთთან კანონზომიერი შეთანხმება და ორგანიზმის გაერთმთლიანებული ქცევის სახით გამოვლენა. ფიზიოლოგიის ერთ-ერთი განყოფილება იკვლევს ცხოველური ორგანიზმების ჭგუფებად გაერთიანების კანონზომიერებებს და მათ ჭგუფურ ანუ სოციალურ ქცევებს.

ფიზიოლოგიის პრაქტიკული ამოცანები. ფიზიოლოგიას მრავალი პრაქტიკული ამოცანა გააჩნია, რომელთა შორის უპირველესია ადამიანის ჯანმრთელობის დაცვისათვის ხელშეწყობა. ნებისმიერ დაავადებას, პათოლოგიას საფუძველად უდევს ნორმალური ფიზიოლოგიური მოქმედების მოშლილობა. ორგანიზმის არანორმალური მდგომარეობის მართებულად შეფასება შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში თუ ზუსტადაა ცნობილი მისი ნორმალური ფიზიოლოგიური მახასიათებლები. ამ უკანასკნელების დადგენა კი ფიზიოლოგიის ამოცანაა. ფიზიოლოგია ეძიებს და ადგენს ორგანიზმზე ზემოქმედების გზებსა და საშუალებებს, რათა შესაძლებელი გახდეს შესაბამისი ორგანოს დარღვეული ფუნქციის ნორმალიზაცია. ამიტომ, რომ ფიზიოლოგიური მეცნიერების ახალ-ახალი მიღწევების

პარალელურად ვითარდება მედიცინა, უფრო ეფექტური ხდება ავადმყოფთა მკურნალობა. ასე მაგალითად, საკმლის მომწელებელი სისტემის დაავადებათა წარმატებით მკურნალობა შესაძლებელი გახდა მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ი ვ ა ნ ე პ ა ვ ლ ო ვ მ ა, მის მიერ შემუშავებული მეთოდებით, დაადგინა საკმლის მომწელებელი წვენების გამოყოფის კანონზომიერებანი და შეისწავლა მათი ფერმენტული მოქმედება. მაშასადამე, ფ ი ზ ი ო ლ ო გ ი ა წ ა რ მ ო ა დ გ ე ნ ს მ ე - დ ი ც ი ნ ის თ ე ო რ ი უ ლ ს ა ფ უ ძ ვ ე ლ ს.

ფიზიოლოგიის პრაქტიკული ამოცანაა აგრეთვე კვებისა და შრომის ჰიგიენა და რაციონალიზაცია. საკვებ ნივთიერებათა შერჩევა, მათი რაოდენობისა და პროპორციების განსაზღვრა, მათი შეთანხმება მუშაობის ხასიათთან და ინტენსივობასთან შესაძლებელია მოგვარდეს მხოლოდ ორგანიზმის ფიზიოლოგიური მახასიათებლების შესწავლის საფუძველზე. ფიზიოლოგიის ამოცანაა დაადგინოს მუშაობისათვის საჭირო ძალის, მუშაობის რიტმის და დასვენების ისეთი ურთიერთობა, რომლის დროსაც ყველაზე მეტია შრომის ნაყოფიერება და ორგანიზმიც არ განიცდის გადაღლას.

ფიზიოლოგიის მნიშვნელოვანი პრაქტიკული ამოცანაა ადამიანთა ფიზიკური აღზრდისათვის ხელშეწყობა. უდავოა, რომ ადამიანთა ჩაბმა სპორტში, საერთოდ ფიზიკური კულტურა მხოლოდ მაშინ არის სასარგებლო, მხოლოდ მაშინ ახდენს დადებით გავლენას ადამიანის ფიზიკურ და გონებრივ განვითარებაზე, თუ იგი სარგებლობს ფიზიოლოგიური გამოკვლევების მონაცემებით და მთლიანად ეყრდნობა მეცნიერულ საფუძველზე. ასე მაგალითად, ნებისმიერი ტიპის ვარჯიშის დანიშნვისას უნდა გაითვალისწინონ ორგანიზმის ფიზიკური შესაძლებლობანი, სქესი, ასაკი. ამის მიხედვით უნდა განისაზღვროს ვარჯიშის რიტმი და ხანგრძლივობა. ყოველივე ეს ფიზიოლოგიური კვლევის საშუალებებითაა შესაძლებელი.

ფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდები. ზემოთ აღნიშნული თეორიული ამოცანების გადაჭრა საკმაოდ დიდ ტექნიკურ სიძნელეებთანაა დაკავშირებული. ამიტომ ცხადია, რომ ფიზიოლოგიას თავისი მისიის შესრულებისათვის სჭირდება სათანადო მეთოდიკების (ექსპერიმენტული მიდგომის) დამუშავება. ეს უკანასკნელი მჭიდროდ უკავშირდება ჩვენს ცოდნას ცოცხალი ორგანიზმის სტრუქტურული და ფიზიოლოგიური თავისებურებების შესახებ, აგრეთვე ტექნიკის განვითარების დონეს. დღეისათვის მრავალი, სხვადასხვა სირთულის მეთოდიკა არსებობს, რომელიც გამოიყენება საკვლევი ობიექტის და კვლევის ამოცანის შესაბამისად. ასე მაგალითად, ფიზიოლოგიურ ცდებში ხშირად მიმართავენ რაიმე პროცესის მექანიკური ეფექტების რეგისტრაციას (კუნთების შეკუმშვის მექანოგრაფია, სუნთქვისა და გულის ავტომატური მოქმედების მექანოგრაფია და ა. შ.), სხვადასხვა სტრუქტურების ელექტრულ და ქიმიურ გაღიზიანებას, ამა თუ იმ სტრუქტურის სრულ ან ნაწილობრივ დაზიანებას და გამოწვეული ცვლილებების შესწავლას. მე-20 საუკუნის პირველ ნახევარში დამუშავეს ცოცხალი წარმონაქმნების ელექტრული აქტივობის აღრიცხვის ტექნიკა. ბოლო წლებში დიდი პოპულარობით სარგებლობს ორგანიზმის მიკროსკოპული ელემენტების იზოლირებულად შესწავლის ხერხები — ე. წ. მიკროელექტროდული ტექნიკა, რომელიც საშუალებას იძლევა უწყვილესი ელექტროდები შევიყვანოთ ცოცხალ უჯრედში ისე, რომ არ დაირღვეს მასში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესები და სპეციფიკური ფუნქციები.

მიუხედავად დიდი მრავალფეროვნებისა ფიზიოლოგიური მეთოდიკების კომ-

პლექსები, ექსპერიმენტის პირობების მიხედვით, შეიძლება გამოიყენებოდეს როგორც ან ალ ი ზ უ რ ი ან ს ი ნ თ ე ზ უ რ ი მეთოდები.

ანალიზურ მეთოდს გამოყენების დიდი ისტორია აქვს და მე-20 საუკუნემდე თითქმის ერთადერთი იყო. იგი ფართოდ გამოიყენება დღესაც. ანალიზური მეთოდის დროს, ჩვეულებრივ, მიმართავენ ამა თუ იმ ორგანოს, ქსოვილისა თუ უჯრედის რეაქციების ანალიზს. ამ მიზნით ხდება აღნიშნული სტრუქტურების მეტნაკლებად გამოცალკეება ორგანიზმიდან ვ ი ე ს ე ქ ე ც ი ი ს (ანუ ორგანიზმის ცოცხლად გაკვეთის) გზით და მათში მიმდინარე პროცესების შესწავლა სხვა სტრუქტურებთან ურთიერთობის გარეშე. მაგალითად, ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის შესასწავლად აღნიშნულ კუნთს ამოკვეთენ ორგანიზმიდან და აღრიცხავენ მის მექანოგრაფას.

ანალიზური მეთოდი ფართო შესაძლებლობას იძლევა ცალკეული ორგანოების ან მათი შემადგენელი ქსოვილების და უჯრედების აქტივობის შესასწავლად, მაგრამ ვერ იძლევა პასუხს ამ სტრუქტურების მოქმედების შესახებ ნორმალურ პირობებში, ე. ი. მთლიან ორგანიზმში, როცა მათი მოქმედება მუდმივი კონტროლის ქვეშაა და კარგეირდება სხვა სტრუქტურების მიერ.

სინთეზური მეთოდების გამოყენებისას შესასწავლ ორგანოს არ გამოაცალკეებენ ორგანიზმიდან. ზოგჯერ აუცილებელი ხდება მისი ნაწილობრივ გამოყოფა, მაგრამ ისე, რომ სრულყოფილად ქონდეს შენარჩუნებული სისხლით მომარაგება და ინერვაცია. სისხლის მიმოქცევა და ინერვაცია წარმოადგენენ იმ ორგანოების მექანიზმის საფუძველს, რომლის საშუალებითაც ქსოვილები და ორგანოთა სისტემები ფუნქციურ ზემოქმედებას ახდენენ ერთმანეთზე. ამიტომ ორგანო, რომელსაც შენარჩუნებული აქვს ნორმალური სისხლის მიმოქცევა და ნერვული კავშირები, ფაქტიურად არაა გამოთიშული ორგანიზმიდან. ასეთ შემთხვევაში მკვლევარს საშუალება ეძლევა ამა თუ იმ ფუნქციაზე დაკვირვება აწარმოოს ამ ფუნქციის ნორმალურად მიმდინარეობის პირობებში. სინთეზური მეთოდის მაგალითად შეიძლება დავასახელოთ მეთოდების მთელი კომპლექსი, რომელსაც ე. პ ა ვ ლ ო ვ ი იყენებდა საკმლის მომწელებელი მილის ფუნქციების შესასწავლად. სრულყოფილი სინთეზური მეთოდაა პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს უ რ ი მეთოდი, რომელიც დაამუშავა ი. პავლოვმა და რომელიც დიდი წარმატებით გამოიყენება დღესაც დიდი ტვინის ქერქის მოქმედების შესასწავლად.

ანატომია-ფიზიოლოგიის განვითარების მოკლე მიმოხილვა. ჩვენს ხელთ არსებული ძველი ეგვიპტური, ბერძნული, რომაული და სხვა წყაროებიდან ცნობილია, რომ ადამიანის ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის საიდუმლოება ძველთაგანვე აინტერესებდა კაცობრიობას. შეიძლება ითქვას, რომ ფიზიოლოგიური აზროვნების ელემენტები ადამიანთა განვითარების უძველეს პერიოდში ჩაისახა და განვითარების მეტად გრძელი და მრავალწახნაგოვანი გზა განვლო.

ისტორიული ცნობები უძველესი დროიდან აღორძინების ხანამდე. ფიზიოლოგიის წარმოშობა, ისევე როგორც ანატომიისა, თავიდანვე განაპირობა მედიცინის პრაქტიკულმა მოთხოვნილებებმა. ჯერ კიდევ უძველესი დროის მკურნალებს ესმოდათ, რომ დაავადებული ადამიანის მკურნალობისათვის აუცილებელია ორგანიზმის, მისი ცალკეული ორგანოების აღნაგობისა და ფუნქციების ცოდნა. მაგრამ იმდროინდელი რელიგიის მსახურნი სასტიკად კრძალავდნენ ადამიანთა გვამების გაკვეთას და ეს ძლიერ უშლიდა ხელს შექმნილიყო სწორი შეხედულება ადამიანის ორგანიზმის აგებულების შესახებ. ამიტომ იყო, რომ უძველეს დროში მედიცინა

ჯერ მ ა გ ი ა ს დაუკავშირდა, ხოლო შემდეგ ქურუმების ხელში გადავიდა.

ანტიკურ საბერძნეთში მდგომარეობა ერთგვარად შეიცვალა — მკურნალობამ თავი დააღწია ქურუმებს და გადავიდა ექიმების და ფილოსოფოსების ხელში. თანდათანობით გროვედობდა ცნობები ადამიანის სხეულის აგებულების შესახებ. მაგრამ ეს ცნობებიც მხოლოდ მიახლოებული თუ იყო სინამდვილესთან, რადგან მათი მიღება არ ხდებოდა ადამიანებზე უშუალო დაკვირვებით. მაშინდელი მკვლევრები ორგანიზმის აგებულებას შეისწავლიდნენ ცხოველებზე და გაკეთებული დასკვნები, გარკვეული შესწორებით, გადაჰქონდათ ადამიანებზე. ასე იმიტომ ხდებოდა, რომ რელიგია საბერძნეთშიც კრძალავდა ადამიანთა გვამების გაკვეთას.

ანტიკური პერიოდის ფილოსოფოსები ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს უკავშირებდნენ იმ ნივთიერებებს და ძალებს, რომლებთანაც მათ ყოველდღიურად ჰქონდათ საქმე. ასე მაგალითად, ბერძენ ფილოსოფოსთა აზრით ცოცხალი ორგანიზმის სხეული ოთხი ძირითადი ნივთიერებისაგან შედგება. ეს ნივთიერებებია: მიწა, წყალი, ჰაერი და ცეცხლი. მათი ერთმანეთთან შერევით წარმოიქმნება სხეულის მთავარი სითხეები: სისხლი, ლორწო, ყვითელი და შავი ნალველი. ბერძენი ფილოსოფოსები გარკვეულ მოსაზრებას აყენებდნენ ამ სითხეების წარმოშობის ადგილის შესახებაც. ასე მაგალითად, ყვითელი ნალველი წარმოიშობა ღ ე ვ ი ძ ლ შ ი, ხოლო შავი — ე ლ ე ნ თ ა შ ი. თუ ამ ნივთიერებების ნარევი გარკვეული წონასწორობაა და სხეულის შიგნით მოქმედ ძალთა შორის ჰარმონია სუფევს, მაშინ სხეული ჯანმრთელია. ბერძენი ექიმი-ფილოსოფოსის ჰ ი პ ო კ რ ა ტ ე ს (მე-5 საუკუნე ჩვ. წ აღ-მდე) აზრით სხეულის მაცოცხლებელ პრინციპს სითბო წარმოადგენს, რომელიც სხეულშია ჩანერგილი. ამ სითბოს დაცვა წარმოებს ჰაერით და მასში არსებული მაცოცხლებელი ს უ ლ ი თ. ჰიპოკრატეს რწმენით ესაა სუნთქვის უმთავრესი ამოცანა.

ჰ ი პ ო კ რ ა ტ ე დაავადების განვითარებას არ უკავშირებდა არაბუნებრივ ძალებს ან ღვთაებას. დაავადების მიზეზად იგი ასახელებდა თვითონ ადამიანის მიერ ნაწარმოებ დაზიანებებს, საკმლისა და სასმელის გავლენას, ადამიანის მემკვიდრეობას და ადამიანის გარემოს: ჰავას, წელიწადის დროს, ეპიდემიურ მოვლენებს. გარემო პირობები, ჰ ი პ ო კ რ ა ტ ე ს აზრით, იმის გამო იწვევენ სხეულის დაავადებას, რომ ცვლიან სისხლს, ლორწოს, შავ და ყვითელ ნალველს შორის არსებულ ნორმალურ ურთიერთობას.

ჰიპოკრატეს შემდეგ ანატომიასა და ფიზიოლოგიაში მნიშვნელოვანი ცვლილებები შეიტანეს დიდმა ბერძენმა ფილოსოფოსმა ა რ ი ს ტ ო ტ ე ლ ე მ (მე-4 საუკუნე ჩვ. წ აღ-მდე), ალექსანდრიელმა ჰ ე რ ო ფ ი ლ ე მ და სხვებმა.

არისტოტელე თავის ნაშრომებში „ცხოველთა ისტორია“ და „ცხოველთა ნაწილების შესახებ“, იმეორებს უკვე ცნობილ აზრს, რომ პირველყოფილი ელემენტისაგან — ეთერისაგან — წარმოიშობა: ორი აქტიური ნივთიერება (ცეცხლი და ჰაერი) და ორიც პასიური (წყალი და მიწა). გარდა ამისა, მისი აზრით არსებობს ოთხი ელემენტარული ძალა: სითბო, სიგრილე, სინესტე და სიმშრალე. მათი შეზავებით ან მათი ერთმანეთში უთანაბრო შერევით წარმოიშობა ცხოველთა სხეულის მთავარი შემადგენელი ნაწილები, როგორცაა სისხლი, შრატის, ტვინი, ხორცი (ყუნთი), რძე, კანი, ძვალი, ხრტილი და სხვა. ამ ნაწილთა შეერთება კი ქმნის სხეულის რთულ შემადგენელ ნაწილებს, როგორცაა ხელი, თავი, თვალი და სხვა.

არისტოტელემ დაუშვა უ ხ ე შ ი შეცდომა „ჩანერგილი სითბოს“ შემგვრძნები „სულის“ რაობისა და მისი ადგილმდებარეობის განსაზღვრის საქმეში. ჰიპო-

კრატესაგან განსხვავებით, არისტოტელე სულის სამყოფელ ადგილად გულს მიიჩნევდა და არა თავის ტვინს. მისი თეორიის მიხედვით — გულის სითბოთი „გაციოცხლებული“ და პნევმით „გასულიერებული“ სისხლი, მფეთქავი ძარღვებით, გადადის სხეულის ყველა ნაწილში და განაპირობებს მათ ცხოველმყოფელობას. აქედან გამომდინარე, არისტოტელეს აზრით, შეგვრძნება, მოძრაობა და აზროვნება გულის მთავარი ფუნქციაა და არა თავის ტვინის. თავის ტვინი მას მიჩნეული ჰქონდა, როგორც უგრძობელი სითხე (მსგავსად სისხლისა, ნალღლისა და სხვა). იგი თავის ტვინს მიაწერდა ლორწოს განვითარების ფუნქციას, აგრეთვე არსებით მნიშვნელობას ანიჭებდა მას გულის გაციებაში, რადგან მისი აზრით, ტვინი თავისი ბუნებით სხეულის გრილი ნაწილია.

არისტოტელეს მიერ ცხოველთა ორგანიზმისათვის თავის ტვინის მნიშვნელობის უარყოფა და ტვინის ფუნქციების სხვადასხვა ორგანოსათვის მიკუთვნება მათი „გასულიერების“ სახით (რომელსაც ეთომდა სისხლი აწარმოებს), კიპოკრატეს მოძღვრებასთან შედარებით, მნიშვნელოვან უკან დახევას წარმოადგენდა ფიზიოლოგიური აზროვნების განვითარებაში.

ძველი წელთაღრიცხვის უკანასკნელი საუკუნიდან ინტენსიურად ვაფართოებას იწყებს რომის იმპერია. ახალი წელთაღრიცხვის პირველ საუკუნეებში მან თანდათან შემოიერთა როგორც ევროპის, ისე მცირე აზიისა და ჩრდილოეთ აფრიკის სხვადასხვა ქვეყნები. ამას მოჰყვა აზიიდან, აფრიკიდან და ძველი საბერძნეთიდან პოლიტიკური ცენტრის გადასვლა რომში. ანატომია-ფიზიოლოგიის შემდგომი განვითარება დაკავშირებულია სწორედ რომის იმპერიასთან, ძირითადად ბერძენ ექიმთა შემწეობით. ამ ექიმთა შორის განსაკუთრებით აღსანიშნავია ექიმი-ფილოსოფოსი კლავდიუს გალენიუსი. გალენიუსი მოღვაწეობდა ჩვენი წელთაღრიცხვის მეორე საუკუნეში (131 — 201 წწ.). იგი იყო იმ დროის უდიდესი ექიმი, დიდად განსწავლული ფილოსოფოსი და მასთან პირველი ექსპერიმენტატორ-ფიზიოლოგი. მის ნაშრომში მოცემულია მრავალი ახალი ცნობა სხეულის აღნაგობის შესახებ, რომელიც მან პირადად მოიპოვა ცხოველთა სხეულების გაკვეთით. იგი დაკვირვებას ახდენდა აგრეთვე მაიმუნებზე და ადამიანებზე გლადიატორთა მკურნალობის დროს.

გალენიუსის ფიზიოლოგიური მოსაზრებანი არსებითად ემყარებოდა კიპოკრატეს თეორიას ელემენტების შესახებ. ორგანული წარმონაქმნების სიცოცხლეს ისიც პნევმის ანუ სულის მოქმედებას მიაწერდა. მაგრამ გალენიუსმა ახალი მიმართულება მისცა ამ თეორიას. სული მისი აზრით მოთავსებულია, ერთი მხრივ, ტვინსა და ნერვებში და განაპირობებს შეგვრძნებების და ნებითი მოძრაობების აღმოცენებას. ხოლო მეორე მხრივ, სული მოთავსებულია გულში და მასზე დამოკიდებულია სხეულის ყველა სასიცოცხლო ფუნქცია. ეს, გალენიუსის აზრით, ცხოველური პნევმაა. სულის განვითარების სხვადასხვა საფეხური ქმნის ცხოველურ არსებათა აღნაგობის და ფუნქციის მრავალსახეობას. ამასთანავე იგი თვლიდა, რომ ორგანოთა აღნაგობა ზუსტად შეესაბამება მათ ფუნქციებს. თითოეული ორგანოს მოქმედებას გალენიუსი განიხილავდა როგორც მასში არსებული სულიერი ძალის გარეგან გამოვლინებას.

გალენიუსმა ადამიანის ანატომია-ფიზიოლოგიაში ბევრი ღირსშესანიშნავი დებულება შეიტანა; მაგალითად, ანატომია გაამდიდრა მრავალი სწორი დეტალთ პერიოსტის, ტვინის გარსების, ხრტილების, იოგების, სახსრების, ხერხემლის აღნაგობის შესახებ. მან სწორად აღწერა კუნთებისა და მყესების მდებარეობა და დანიშნულება.

გ ა ლ ე ნ ი უ ს ი აღნიშნავდა, რომ ამოსუნთქვის დროს ფილტვებში წარმოებს სისხლის გასუფთავება მოუხმარებელი შემადგენელი ნაწილებისგან — „ჰეარტ-ლისაგან.“ ამასთან იგი სწორად აღნიშნავდა, რომ სისხლი ფილტვებში შედის ფილტვის არტერიით მარჯვენა პარკუჭიდან, ხოლო შესუნთქვის დროს ფილტვებში გადადის ატმოსფერული ჰაერი. შემდეგ ჰაერიდან ფილტვის ვენის საშუალებით მარცხენა პარკუჭში გადადის პნევმა — „სულიერი ძალის შემოქმედი“. შემდგომი ზუსტი გამოკვლევებით ცნობილი გახდა, რომ ეს „ჰეარტი“ ნახშირორჟანგია (CO_2), რომელიც ნივთიერებათა ჟანგვის მთავარი პროდუქტია, ხოლო პნევმა — ჟანგბადი (O_2), რომლითაც ჟანგვის პროცესი ხორციელდება და რომელიც, მართლაც, სიცოცხლის მთავარი ფაქტორია. საინტერესოა, რომ თვით შესუნთქვის მექანიკა, გ ა ლ ე ნ ი უ ს ს სწორად ჰქონდა გაგებულის, როგორც გულ-მკერდის გაგანიერების შემდეგ, რომელიც გულ-მკერდის კუნთებისა და დიაფრაგმის შეკუმშვით ხდება.

მრავალი ახალი დებულება მოგვცა გალენიუსმა ნერვული სისტემის შესახებ. მან გაკვეთილ ცხოველებზე დაწვრილებით გამოიკვლია თავის ტვინის, ზურგის ტვინისა და ნერვების აღნაგობა და დანიშნულება. ნერვებს იგი სამ ჯგუფად ყოფდა: ერთი ჯგუფი შეგრძნების ორგანოებიდან იწვება და გარემოს მიმღებლობას ემსახურება; მეორე ჯგუფი აღწევს კუნთებს და ორგანიზმის ნებით მოძრაობებს იწვევს; მესამე ჯგუფი სხვა დანარჩენ ორგანოებში თავდება და მათ კეთილდღეობას განაგებს. ამასთან გალენიუსი განასხვავებდა რბილ და მაგარ ნერვებს. რბილი ნერვებით წარმოებს შეგრძნება; ეს ნერვები თავის ტვინიდან გამოდიან. მაგარი ნერვებით ხდება მოძრაობის გამოწვევა; ეს ნერვები ზურგის ტვინიდან გამოდიან; არის აგრეთვე შერეული ნერვები, ასეთია მოგრძო ტვინის ნერვები. გალენიუსის შრომებში მოცემულია თავის ტვინის ნერვები, მათი დაწვრილებითი აღწერა და სახელწოდებები.

ზურგის ტვინის ნერვების ფუნქციების შესასწავლად გალენიუსი მიმართავდა ამ ნერვებისა და ზურგის ტვინის სხვადასხვა დონეზე გადაჭრას. მიღებული შედეგების საფუძველზე მან გამოიტანა დასკვნა, რომ ზურგის ტვინის ნერვები ემსახურება ტანის სხვადასხვა განყოფილებას.

თავის ტვინის ფუნქციების შესასწავლად იგი მიმართავდა ტვინის ფენობრივ გადაჭრას. ასეთი დაკვირვებებით მან მრავალი საინტერესო ფაქტი დაადგინა, მაგრამ სწორი ფიზიოლოგიური დასკვნების გაკეთებაში ხელს უშლიდა იმ დროისათვის გაბატონებული იდეალისტური მსოფლმხედველობა. გ ა ლ ე ნ ი უ ს ი „მა-ცოცხლებელი სულის“ ადგილსამყოფად თავის ტვინში გვერდით პარკუჭებს მიიჩნევდა. ისიც იმ ფილოსოფოსთა რიცხვს ეკუთვნოდა, რომლებსაც სჭეროდათ, რომ ეს სული მზადდება ტვინის პარკუჭებში არსებული სისხლძარღვების პნევმისაგან და შემდეგ ნერვული სისტემის მოქმედებას განაპირობებს. მათი აზრით თავის ტვინის გვერდითი პარკუჭებიდან სული გადადის მეოთხე პარკუჭში, ხოლო აქედან ნერვების საშუალებით ვრცელდება სხეულში საპირობისდა მიხედვით.

რომის იმპერიის დაცემის შემდეგ პოლიტიკური ცხოვრების ცენტრი ბიზანტიაში გადავიდა. ამრიგად მეოთხე-მეექვსე საუკუნეებში მეცნიერებათა გავრცელებასა და განვითარებაში პირველობა ისევ საბერძნეთს დაუბრუნდა. მეცნიერება აღორძინდა უმთავრესად მცირე აზიის ბიზანტიურ პროვინციებში და პირველ ყოვლისა ს ი რ ი ა შ ი. სირიელებმა უკვე წარსულ საუკუნეებში შეითვისეს ბერძნული კულტურა და ფილოსოფია, ახლა კი განვითარების დამოუკიდებელ გზას დაადგნენ. მეცნიერების ცენტრად საბერძნეთში ითვლებოდა ა თ ე ნ ი, ხოლო

სირიაში — ანტოქია და ედესი. ამ ხანის ექიმებიდან დიდი სახელი მოხვეჭა სარგისროშაინელმა (V საუკუნე). მან სირიულ ენაზე გადათარგმნა გალენიუსის მნიშვნელოვანი ანატომიური და ფიზიოლოგიური შრომები: „ძვლების შესახებ“, „კუნთების შესახებ“, „ნერვების შესახებ“, „სისხლძარღვთა შესახებ“, „წიგნი სხეულის ნაწილთა სარგებლობის შესახებ“ და სხვა.

ბიზანტიელ მოღვაწეთა შორის ღირსშესანიშნავნი იყვნენ აგრეთვე: ეპისკოპოსი ნემესიოს ემესელი, ბასილდიდი, მისიძმა — ეპისკოპოსი გრიგოლ ნოსელი და სხვები.

შუა საუკუნეში ბერძნული ფილოსოფია მკიდროდ დაუკავშირდა ქრისტიანულ სარწმუნოებას. არისტოტელესა და გალენიუსის შეხედულებანი ადამიანის ბუნებაზე თითქმის საეკლესიო დოგმად გამოცხადდა რომის პაპის მიერ. ამის ნადავზე ვანვითარდა სქოლასტიკური მიმართულება მეცნიერებაში, რაც გამოიხატებოდა იმაში, რომ მაშინდელი მეცნიერნი — უნივერსიტეტის მასწავლებლები და ექიმები — სწავლების მთავარ ამოცანად მიიჩნევდნენ არისტოტელესა და გალენიუსის ნაწარმოებთა შესწავლას, მათ ახსნა-განმარტებას საკუთარი დაკვირვების გარეშე. მეცნიერებათა სწავლების ასეთი მიმართულება კათოლიკურმა ეკლესიამ გააბატონა და ამით მან ყოველმხრივ შეზღუდა ახალ აზრთა განვითარება ადამიანის ბუნების შესახებ.

აღნიშნული მიზეზების გამო გალენიუსის შემდეგ მედიცინის განვითარება მრავალი საუკუნის განმავლობაში მეტისმეტად შეფერხდა. შეიძლება ითქვას, რომ მე-16 — 17 საუკუნეებამდე რამდენადმე ღირსშესანიშნავი ანატომიური და ფიზიოლოგიური გამოკვლევა არ წარმოებულა.

მე-12 საუკუნიდან ევროპაში გავრცელებას იწყებს არაბული მედიცინა. ამ მხრივ ყველაზე მნიშვნელოვანი იყო ტაჩიკი ექიმისა და ფილოსოფოსის ავიცენას (იბნ-სინას) განთქმული ხუთტომიანი საექიმო წიგნი, რომელიც წოდებული იყო „საექიმო ხელოვნების კანონად“.

ანატომია-ფიზიოლოგიის განვითარება ევროპაში მეცნიერების აღორძინების ეპოქიდან მე-20 საუკუნემდე. ანატომია-ფიზიოლოგიის შემდგომი განვითარება ევროპაში აღინიშნება მე-16 — 17 საუკუნიდან, როცა დაიწყო მეცნიერების აღორძინების ზოგადი პროცესი. ანატომიაში არსებითი წინსვლა მე-16 საუკუნის პირველ ნახევარში შეინიშნება. ბელგიელმა ანატომმა ანდრია ვეზალიუსმა გამოაქვეყნა ვრცელი დასურათებული შრომა ადამიანის სხეულის აღნაგობის შესახებ. ეს შრომა შესრულებული იყო მის მიერ ადამიანთა გვამების გაკვეთის საფუძველზე. ეს იყო ადამიანის სხეულის ორგანოების პირველი სრულყოფილი აღწერა. ვეზალიუსი იყო პირველი, რომელმაც გაბედა კათოლიკური ეკლესიის კანონის დარღვევა, გვამების ხელშეუხებლობის შესახებ. ამის გამო კათოლიკურმა სამღვდლოებამ დევნა დაუწყო მას და ბოლოს იგი ინკვიზიციას გადასცა, რომელმაც იგი აიძულა წასულიყო იერუსალიმს ცოდვების მოსანანიებლად. ამ მგზავრობის დროს ვეზალიუსი დაიღუპა.

ფიზიოლოგიას, როგორც ნამდვილ ექსპერიმენტულ მეცნიერებას, საფუძველი ჩაეყარა მე-17 საუკუნის პირველ ნახევარში. ეს მოხდა ინგლისელი მეცნიერის უილიამ ჰარვეის (1578—1657წ.წ.) გამოკვლევათა შედეგად. მან შეისწავლა ცხოველთა სისხლის მიმოქცევა და მოგვცა ზუსტი მოძღვრება ცოცხალი სხეულის ამ მეტად მნიშვნელოვან მოვლენაზე. ჰარვეიმ აღმოაჩინა სისხლის მიმოქცევის წრეები და ამასთან, ადამიანის-გვამის გაკვეთის შედეგად, განმარ-

ტა გულის. არტერიების და ვენების როლი სისხლის მიმოქცევის დიდსა და მცირე წრეებში.

პ ა რ ვ ე ი მ ფართოდ გამოიყენა ვივისექციის მეთოდი ფიზიოლოგიური კვლევა-ძიებისათვის. იგი იყო პირველი, რომელმაც სულის ცნების გარეშე განმარტა, რომ სხეულში სისხლის მოძრაობა ფიზიკურ კანონებს ემყარება.

მე-17 საუკუნეშივე ჩამოყალიბდა აზრი სხეულის რეფლექსური მოქმედების შესახებ. პირველად ეს აზრი ფილოსოფოსმა დ ე კ ა რ ტ მ ა გამოთქვა ტრაქტატში „ადამიანის სხეულის აღწერილობა“ (1648 წელს) და „სულის ვენებანი“ (1649 წ.). შემდეგ ეს შეხედულება უფრო განავითარა ადამიანის შესახებ ტრაქტატში, რომელიც მისი გარდაცვალების შემდეგ დაიბეჭდა (1662 წ.). ამ შრომაში ცხოველური ორგანიზმში განხილულია როგორც მანქანა. დ ე კ ა რ ტ ი ს აზრით, ცხოველთა და ადამიანის სხეული ფიზიკის კანონების თანახმად მოძრაობს და სხეულის ყოველგვარი მოძრაობა სხეულის სტრუქტურაზეა დამოკიდებული და ყველა ეს მოძრაობა შეიძლება აიხსნას ფიზიკის იმავე კანონებით, რომლებიც მანქანების მოძრაობებს განაგებენ. დ ე კ ა რ ტ ი ს აზრით განსხვავება მხოლოდ იმაშია, რომ მექანიკურ მანქანას ამოძრავებს ზამბარები ან საერთოდ რომელიმე გარეგანი ძალა (მაგალითად წყალი), ხოლო ცხოველისა და ადამიანის მანქანა მოძრაობაში მოდის მისთვის სპეციფიკური ძალით — „ცხოველური სულით“.

„ცხოველური სული“ დ ე კ ა რ ტ ი ს წარმოდგენით მეტად თხელი სითხეა, როგორც ჰაერი ან ალის მსგავსი რამ ნივთიერება, რომელიც ფიზიკურ კანონებს ექვემდებარება. იგი გამოიყოფა გულში სისხლისაგან და შემდეგ ტვინში გადადის, ხოლო მასალას, რომლისგანაც ეს „სული“ წარმოიშობა, უწვრილეს ნაწილებად დაქუცმაცებული საკმელი წარმოადგენსო. დ ე კ ა რ ტ ი ს აზრით, „სული“ სისხლიდან გამოყოფის შემდეგ გროვდება დიდი ტვინის ღრუებში — გვერდით პარაკუქებში; ეს ღრუები შეგრძნების ორგანოებსა და კუნთებს უერთდება ნერვებით, ნერვები კი თავის მხრივ უწვრილეს მილაკიან ბოჭკოებს შეიცავს; ამ ბოჭკოთა ერთი ბოლო თავის ტვინის ღრუებს უერთდება, ხოლო მეორე — კუნთებსა და შეგრძნების ორგანოებს. როდესაც შეგრძნების ორგანო აიგზნება გარე სამყაროს ზეგავლენით, ე. ი. როდესაც ბოჭკოები ერთგვარ ბიძგს განიცდის გარემოდან, ეს ბიძგი ანუ შერხევა ტვინამდე მიალწვევს; ამ დროს ტვინში გაიღება მილაკიანი ბოჭკოების პირი და „ცხოველური სული“ კუნთებისაქვე წარიმართება, ხოლო როდესაც „სული“ კუნთებს მიალწვევს, კუნთი იბერება და ეს იწვევს ცხოველის მოძრაობას.

დ ე კ ა რ ტ ი არ განასხვავებდა მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ნერვებს. მისი კონცეფციით ორივე ამ ფუნქციას ერთი და იგივე ნერვი ასრულებს. კუნთების ანტაგონისტური მოქმედება დ ე კ ა რ ტ ს შემდგენაირად ჰქონდა წარმოდგენილი — ტვინიდან „ცხოველური სული“ ზოგიერთ კუნთს მეტი რაოდენობით მიალწვევს და მაშინ ამ კუნთში არსებული სული ანტაგონისტურ კუნთებში გადადის; ამის გამო ეს უჯანასკნელი იბერება და მოკლდება, პირველი კი ღუნდება და გრძელდება. ასეთნაირად შეიძლება იყოს განმარტებული ცხოველის ყველა რეაქცია; აგრეთვე ადამიანის ყველა ავტომატური, უნებლიე რეაქცია, როგორცაა მაგალითად გულის პულსაცია, სუნთქვითი მოძრაობები, თავდაცვითი რეაქციები, ლოკომოცია, თვალის კაკლის მოძრაობანი და სხვა.

დ ე კ ა რ ტ ი ს შემდეგ 300 წლის განმავლობაში მრავალი მკვლევარი იზიარებდა იდეას ცხოველთა და ადამიანის მანქანისებური ბუნების შესახებ. ეს იდეა, და ამასთან ერთად წარმოდგენა, რომ ეს მანქანა გარემოს ზეგავლენით მოდის მოქმე-

დებაში, თანდათან გაბატონდა ფიზიოლოგიაში. ამაში გამოიხატებოდა ცხოველთა მოქმედების რეფლექსური გაგება, თუმცა თვითონ დეკარტი ტერმინ „რეფლექსი“ არ ხმარობდა.

დეკარტის მიერ ნერვული სისტემის შესახებ წამოყენებული ფიზიოლოგიური დებულებებიდან შეიძლება გამოიყოს შემდეგი: 1. ტვინი წარმოადგენს შეგრძნებათა, აზროვნების და ემოციების ორგანოს; 2. კუნთოვანი მოძრაობა ემყარება კუნთების ფორმის ცვლილებას, რომელიც დამოკიდებულია ერთგვარ გავლენაზე ნერვული სისტემის მხრიდან; 3. შეგრძნება ემყარება ნივთიერების ცვლილებას იმ ნერვში, რომელიც შეგრძნების ორგანოს უკავშირებს ტვინს; 4. მოძრაობითი რეაქცია შეიძლება წარმოიშვას უნებლიეთ, მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანებით და შეიძლება ნებას ეწინააღმდეგებოდეს კიდევ; 5. ამ სახის მოძრაობა, რომელსაც მგრძნობიარე ნერვი იწვევს ტვინის საშუალებით, ტვინში ტოვებს ერთგვარ „განწყობას“ ან მიდრეკილებას იმავე მოძრაობის განმეორებისადმი.

მე-18 საუკუნე აღინიშნა ახალი მიღწევებით ანატომიისა და ფიზიოლოგიის სფეროში. პირველყოვლისა აღსანიშნავია ჰალერის მრავალტომიანი ფიზიოლოგიის სახელმძღვანელო (დაიბეჭდა 1757 — 1766 წ.). ამ სახელმძღვანელოში, ერთ მხრივ, განხილულია თვით ჰალერის მიღებული ახალი ექსპერიმენტული მასალა, გარდა ამისა მოცემულია წინა საუკუნეებში დაგროვილი მასალის კრიტიკული განხილვა და ანალიზი. მართალია ჰალერი ვერ განთავისუფლდა იდეალისტური მსოფლმხედველობიდან და ამიტომ მრავალი ფიზიოლოგიური მოვლენის ასახსნელად იშველიებდა არამატერიალურ კატეგორიებს. ასე მაგალითად, ჰალერის აზრით, სხეულის მოძრაობის გამომწვევ ძალას „ცხოველური სული“ ანუ „ნერვული ფლუიდი“ წარმოადგენს. მიუხედავად ამისა, ჰალერს მრავალი დამსახურება გააჩნია ფიზიოლოგიის წინაშე. მნიშვნელოვანია მაგალითად მისი მოძღვრება გალიზიანებადობის და მგრძნობელობის შესახებ. მგრძნობელობა, მისი აზრით ახასიათებს თავის ტვინს, აგრეთვე კუნთებს და ყველა იმ ორგანოს, რომლებიც შეიცავენ ნერვებს. რაც შეეხება უფრო მარტივ ფუნქციას — გალიზიანებადობას — იგი დამახასიათებელი უნდა იყოს თვით კუნთოვანი წარმონაქმნებისათვის, როგორცაა: გული, დიაფრაგმა, ნაწლავები, ჩონჩხის კუნთები და სხვა. ჰალერის ეს დებულებები ემყარებოდა ექსპერიმენტის მონაცემებს, რომ ნერვების გადაჭრის შემდეგ ორგანიზმებს ეკარგებოდათ შეგრძნების უნარი, ხოლო კუნთები შემდეგაც ინარჩუნებდნენ შეკუმშვის ფუნქციას.

მე-18 საუკუნეში ყველაზე თვალსაჩინო ფიზიოლოგიური აღმოჩენები რობერტ უაიტს (1714—1766) ეკუთვნის. ცხოველებზე წარმოებული ექსპერიმენტების საფუძველზე მან ჩამოაყალიბა რეფლექსური მოქმედების მთავარი პრინციპები. უაიტმა დაადგინა რამდენიმე მნიშვნელოვანი ფაქტი ტვინის რეფლექსური მოქმედების შესახებ, თუმცა, დეკარტის მსგავსად, არც ის ხმარობდა ტერმინ „რეფლექსი“. ამ ტერმინმა გავრცელება ჰპოვა პროხასკას შრომების შემდეგ (1794). უაიტის მიერ დადგენილი ფაქტებიდან აღსანიშნავია შემდეგი:

1. რეფლექსური ტიპის მოქმედებისათვის საკმარისია ზურგის ტვინი ანდა მისი ერთი სეგმენტიც კი გულმკერდის ნაწილში.

2. უნებლიე მოძრაობისათვის აუცილებელია გალიზიანება.

3. ამ უნებლიე მოძრაობებს თავდაცვითი დანიშნულება აქვთ.

4. სხეულის კუნთები მუდმივ შეკუმშვას განიცდიან, მუდმივი ნერვული გავლენის გამო.

5. არსებობს ავტომატური მოძრაობები, რაც უნებლიე მოძრაობებს მიემსგავსება. მაგრამ სინამდვილეში მათი გამოწვევა ქვეზღურბლოვანი პროცესების ანუ ქვეზღურბლოვან გალიზიანებათა გავლენით ხდება.

6. მრავალჯერ განმეორების შემდეგ ნებიითი მოძრაობაც ავტომატდება. ამის შემდეგ მისი გამოწვევა გარეშე გალიზიანებითაც შეიძლება ისევე, როგორც უნებლიე მოძრაობისა. ამის მაგალითად უ ა ი ტ ს მოჰყავდა მშვიერი ადამიანის ნერწყვის დენა.

უ ა ი ტ ი ს მიერ ჩამოყალიბებული დებულებების დიდი ნაწილი მნიშვნელობას არ კარგავს დღესაც. ამიტომ შეიძლება ითქვას, რომ უ ა ი ტ ი იყო ერთ-ერთი პირველთაგანი, რომელმაც გამოავლინა რეფლექსური მოქმედების ზოგიერთი დამახასიათებელი ნიშნები.

1791 წელს იტალიელმა ექიმმა გალვანისიმ გამოაქვეყნა თავისი შრომა, რომელშიც აღწერა „ცხოველური ელექტროობის“ გამოვლენის ცდები. ამ საკითხთან დაკავშირებით მწვავე და ხანგრძლივი დისკუსია გაიმართა გალვანისა და ფიზიკოს ვოლტას შორის, რომლის შედეგად მრავალი ახალი ფაქტი გამოვლინდა და დადგინდა გალვანის ცდების სისწორე. დიუბუე რაიმონის გამოკვლევების შემდეგ კი საყოველთაოდ აღიარეს, რომ ცოცხალი ორგანიზმის აქტივობას ქვეშარტილად თან სდევს ელექტრული პოტენციალების აღმოცენება, რაც მნიშვნელოვან როლს უნდა თამაშობდეს ამა თუ იმ ორგანოს ფუნქციონირებაში.

გალვანის აღმოჩენამ ახალი მძლავრი იმპულსი მისცა ფიზიოლოგიის განვითარებას. ნიდერლანდელმა ფიზიოლოგმა ეინთჰოვენმა გამოიგონა სიმიანი გალვანომეტრი, რომლის დახმარებითაც შესაძლებელი შეიქმნა გულის ელექტრული პოტენციალების ანუ ელექტროკარდიოგრამის რეგისტრაცია ფოტოქალაღზე. რუსეთში ამ მეთოდის გამოყენების პიონერი გახდა ი. პავლოვისა და ი. სეჩენოვის მოწაფე ა. ფ. სამოილოვი, რომელიც ერთხანს ეინთჰოვენის ლაბორატორიაში მუშაობდა ქ. ლეიდენში.

ინგლისელმა ფიზიოლოგმა ედრიანმა დაიწყო ელექტრული გამაძლიერებლების გამოყენება ბიოპოტენციალების სარეგისტრაციოდ. ასეთი გამაძლიერებლების დახმარებით მოხერხდა თავის ტვინის პოტენციალების ჩაწერა (პრავდიჩ-ნემინსკი). გერმანელი ბერგერი იყო პირველი, რომელმაც აღრიცხა ადამიანის თავის ტვინის ელექტრული აქტივობა (ელექტროენცეფალოგრაფია — ეეგ) დაუზიანებელი თავის კანის ზედაპირიდან.

ბიოელექტრული პოტენციალების ობიექტური რეგისტრაციის მეთოდმა საფუძველი შეუქმნა ფიზიოლოგიის ერთ-ერთ უმნიშვნელოვანეს განყოფილებას — ელექტროფიზიოლოგიას.

ფიზიოლოგიური გამოკვლევების პარალელურად ძლიერდებოდა მორფოლოგიური კვლევაც. მე-17 და მე-18 საუკუნეების ერთ-ერთ უდიდეს აღმოჩენად ითვლება ქსოვილების და ორგანოების ნატიფი სტრუქტურის შესწავლა. იგი მოხერხდა მას შემდეგ რაც ვან ლევენჰუკმა დაამზადა საკმაოდ ძლიერი მიკროსკოპი. ამ მიკროსკოპის საშუალებით მოხერხდა სისხლის კაპილარების და ნერვ-კუნთოვანი სისტემის გამოკვლევა. ლევენჰუკმა დაადგინა, რომ: არტერიული კაპილარები უერთდებიან ვენურ კაპილარებს, რომ ჩონჩხის კუნთი შედგება მრავალი ბოჭკოსაგან, რომ გულის კუნთი სინციტიალური აგებულებისაა და რომ ნერვული ღერო შეიცავს ნერვულ ბოჭკოებს.

მომდევნო წლებში მიკროსკოპული ტექნიკის გაუმჯობესებასთან ერთად ფართოვდებოდა ცოდნა ცოცხალი სისტემების ნატიფი აგებულების შესახებ. მე-19

საუკუნის ანატომიკურადღებებს იქცევს უოლერი, გოლჯი, პისი, რემარკი, რამონკახალი და სხვათა გამოკვლევები. მათ შრომებში მოცემულია თავის ტვინის მიკროსკოპული აღნაგობის აღწერილობა ფილოგენეზური და ონტოგენეზური განვითარების სხვადასხვა სტადიაზე.

მიკროსკოპული გამოკვლევების საფუძველზე ნათელი გახდა, რომ ცოცხალი ორგანიზმის კუნთოვანი და ნერვული ელემენტების მოქმედება არაა განპირობებული „ცხოველური სული“ ან „ნერვული ფლუიდის“ არსებობაზე და ნერვებში მის მოძრაობაზე. ასე მაგალითად, დადგინდა, რომ ნერვები არ წარმოადგენენ მილაკებს, რომლებშიც მოძრაობა შეეძლებოდა სითხეს ან ალის მსგავს რაიმე ჰაეროვან ნივთიერებას. ამასვე ამტკიცებდა ის ფაქტიც, რომ სხეულიდან ამოკრილი გული, შინაგანი ორგანოები და ჩონჩხის კუნთები, მიუხედავად იმისა, რომ ალარ იყვნენ დაკავშირებული თავის ტვინთან, ერთხანს ინარჩუნებდნენ მოძრაობის უნარს.

მე-19 საუკუნის პირველ ნახევარში ექსპერიმენტული ფიზიოლოგიის მძლავრმა განვითარებამ საფუძველი გამოაცალა ვიტალისტურ მსოფლმხედველობას სასიცოცხლო მოვლენების ბუნებისა და წარმოშობის შესახებ. უკვე მე-19 საუკუნის მეორე ნახევრისათვის, 50 — 70-იან წლებში ფიზიოლოგია იქცა მეცნიერებად, რომელიც იძლევა ფიზიოლოგიურ მოვლენათა ექსპერიმენტულ ანალიზს, განსაზღვრავს ორგანიზმის იმ შინაგან და გარეგან პირობებს, რომელზეც ეს მოვლენები დამოკიდებულია; ადგენს ფიზიოლოგიურ პროცესთა მიმდინარეობისა და ცვალებადობის კანონებს, ამუშავებს თეორიულ წარმოდგენებს ფიზიოლოგიურ მოვლენათა მეცნიერული გაგებისათვის, რაც იმ დროს ამ მოვლენათა ელემენტარულ ფიზიკურ-ქიმიურ პროცესებამდე დაყვანაში მდგომარეობდა.

მე-20 საუკუნეში ელექტროფიზიოლოგიის განვითარების მნიშვნელოვან ეტაპს წარმოადგენს ფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტში ისეთი ელექტროდების გამოყენება, რომელთა წვერის დიამეტრი 1 მიკრომეტრზე (0,001 მმ) ნაკლებია. მინის კაპილარებისაგან დამზადებული ასეთი მიკროელექტროდით შესაძლებელია კუნთოვან და ნერვულ უჯრედებში შესვლა ისე, რომ არ დაირღვეს უჯრედში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესები და მისი სპეციფიკური ფუნქციები. მასასადამე ეს მეთოდი საშუალებას იძლევა შევისწავლოთ ცალკეულ უჯრედებში აღმოცენებული ელექტრული პოტენციალები და მათი გამომწვევი პროცესები ისე, რომ უჯრედი რჩებოდეს სხვა სტრუქტურებთან ნორმალურ კავშირში. აღნიშნული მეთოდის ფართო გამოყენებამ საფუძველი დაუდო ელექტროფიზიოლოგიის ახალ დარგს — მიკროფიზიოლოგიას.

ფიზიოლოგიური მეცნიერების არსიდან გამომდინარე მის ერთ-ერთ ძირითად პრაქტიკულ ამოცანად იქცა ადამიანის ჯანმრთელობის დაცვისათვის ხელშეწყობა. ამდენად ფიზიოლოგია საფუძველად დაედო მედიცინას; იგი მკვიდროდ დაუკავშირდა კლინიკას, ფიზიკური აღზრდის საქმეს და სპორტს.

რუსული ფიზიოლოგიური სკოლა. რუსეთში ფიზიოლოგიური მეცნიერების განვითარებაზე დიდი გავლენა მოახდინა გერცენი, პისარევი, დობროლიუბოვი და განსაკუთრებით ჩერნიშევსკის მატერიალისტურმა მსოფლმხედველობამ. მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში აქ შეიქმნა რამდენიმე მძლავრი ფიზიოლოგიური სკოლა, რომელთა აქტივობა დაკავშირებულია ი. ს. გ. ჩენოვის, ი. პავლოვისა და ნ. ვედენსკის სახელებთან. ამ სკოლებში აღიზარდა მრავალი ორიგინალური აზროვნების სპეციალისტი ფიზიოლოგი და მედიკოსი.



ი. სენენოვი

ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი (1829 — 1905 წწ.) მრავალი წლის განმავლობაში იკვლევდა სისხლის გაზთა ცვლას და ამავე დროს მეტად მნიშვნელოვან კვლევით მუშაობას ეწეოდა ცენტრალური ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიაში. სეჩენოვის ყოველ გამოკვლევას საფუძვლად ედო მატერიალისტური მსოფლმხედველობა. მისი მრავალმხრივი და ნაყოფიერი მოღვაწეობიდან განსაკუთრებით უნდა აღინიშნოს იმის მტკიცება, რომ ყოველი რეაქცია, რომელსაც ნებელობითს უწოდებენ, სინამდვილეში რეფლექსური წარმოშობისაა. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი ს ფუნდამენტური აღმოჩენის რიგს მიეკუთვნება შ ე კ ა ვ ე ბ ი ს პროცესის გამოვლენა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. ეს აღმოჩენა საფუძვლად დაედო ტვინის კოორდინაციული მოქმედების მეცნიერულ გაგებას. ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი იყო პირველი, რომელმაც გაბედა ადამიანის ქცევა წარმოდგინა ისეთ რეაქციად, რომელსაც საფუძვლად უდევს რეფლექსის პრინციპი ანუ უკვე ცნობილი ფიზიოლოგიური მექანიზმები. თავის ცნობილ წიგნში „თავის ტვინის რეფლექსები“ ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი წერდა, რომ რაგინდ რთული არ უნდა იყოს ადამიანის ფსიქიკური მოქმედების გარეგანი გამოვლენა, იგი ადრე თუ გვიან დაიყვანება კუნთურ მოძრაობამდე. ბავშვის აზროვნების ჩამოყალიბების პროცესის განხილვის შედეგად ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი მ ა აჩვენა, რომ ეს აზროვნება ფორმირდება გარემომცველი ფაქტორების ზეგავლენის შედეგად. ამრიგად ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი მ ა დეტერმინიზმის პრინციპი გაავრცელა ადამიანის სულიერ ცხოვრებაზეც.

ი. სეჩენოვის მოწაფეებიდან აღსანიშნავია ნ. ვ ე დ ე ნ ს კ ი, რომელიც პეტერბურგის უნივერსიტეტში მოღვაწეობდა, ი. თ ა რ ხ ნ ი შ ვ ი ლ ი და ვ. პ ა - შ უ ტ ი ნ ი — პეტერბურგის სამედიცინო - ქირურგიულ აკადემიაში, პ. ს პ ი - რ ო და ბ. ვ ე რ ი გ ო — ოდესის უნივერსიტეტში და მ. შ ა ტ ე რ ნ ი კ ო ვ ი — მოსკოვის უნივერსიტეტში.



ი. პავლოვი

ი. პ ა ვ ლ ო ვ ი (1849 — 1936), მართალია, არ იყო ი. ს ე ჩ ე ნ ო ვ ი ს პირდაპირი მოწაფე, მაგრამ მისი იდეების ძლიერი გავლენის ქვეშ იმყოფებოდა. ი. პ ა ვ ლ ო ვ ი თავიდანვე მატერიალისტურ აზრს დაადგა, რომ ორგანიზმის ყოველგვარი მოქმედება დეტერმინირებულია შინაგანი და გარეგანი გარემოს ურთიერთმოქმედებით.

დიდია პავლოვის დამსახურება სისხლის მიმოქცევისა და საკმლის მონელების ფიზიოლოგიაში. მან დაამუშავა მეთოდი, რომელმაც შესაძლებელი გახადა სხვადასხვა ჭირკვლების სეკრეტების სუფთა სახით მიღება და მის საფუძველზე სათანადო ჭირკვლოვანი წარმონაქმნების ფუნქციონირების კანონზომიერებათა დადგენა. ამ მუშაობისათვის ი. პავლოვს მიენიჭა ნობელის პრემია. ეს იყო პირველი შემთხვევა, როდესაც ნობელის პრემია მიენიჭა ბიოლოგიის სფეროში მომუშავე მეცნიერს. თავისი მოღვაწეობის 30 წელზე მეტი ი. პ ა ვ ლ ო ვ მ ა მიუძღვნა ცხოველთა უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესწავლას. თუ ი. სეჩენოვი თეორიული განჭვრეტით ცდილობდა ტვინის მოქმედების მექანიზმების დადგენას, ი. პ ა ვ ლ ო ვ მ ა დაიწყო ცხოველის ქცევის ობიექტური შესწავლა, ორგანიზმზე მოქმედი გალიზიანებებისა და საპასუხო რეაქციების ერთმანეთთან შეპირისპირების გზით. ასეთმა ობიექტურმა მეთოდმა შესაძლებელი გახადა მთელი რიგი კანონზომიერებების გამოვლენა, რომლებიც საფუძველად უდევს ორგანიზმის ქცევით რეაქციებს. მიღებული შედეგების საფუძველზე ი. პავლოვმა შექმნა ფიზიოლოგიის ახალი დარგი — უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგია. მეცნიერების ამ დარგმა დიდად შეუწყო ხელი ადამიანის ფსიქიკური მოქმედების მექანიზმების კვლევას.



ნ. ვედენსკი

ნ. ვედენსკი (1852 — 1922 წწ.) სეჩენოვის უშუალო მოწაფე და, მასწავლებლის მსგავსად, მატერიალისტური მსოფლმხედველობის მკვლევარი იყო. ნ. ვედენსკი თითქმის 40 წელი იკვლევდა ნერვ-კუნთის პრეპარატს. რის შედეგადაც გამოავლინა ნერვული მოქმედების მნიშვნელოვანი კანონზომიერებანი. მათ შორის ყურადღებას იპყრობს პესიზმალური და ოპტიმალური ეფექტების დადგენა და მათი დაწვრილებითი შესწავლა. აგრეთვე პარაბიოზის აღწერა და მისი გამოწვევის პირობების შესწავლა. ნ. ვედენსკის ფუნდამენტური შრომები აქვს მიძღვნილი აგრეთვე ცენტრალური ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიის შესწავლისადმი. მან ერთ-ერთმა პირველმა აღნიშნა, რომ ანტაგონისტური რეფლექსების ნერვული ცენტრები ერთმანეთთან შეუღლებულად არიან დაკავშირებული, რაც იმას ნიშნავს, რომ ერთი რეფლექსის გააქტივების დროს მეორე (ანტაგონისტი) შეკავებას განიცდის. ვედენსკის ეს სქემა ერთგვარ წინამორბედს წარმოადგენს რეციპროკული ინერვაციის, რომელიც შერინგტონმა ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების მიმართ აღწერა.

ვედენსკის ლაბორატორიაში აღიზარდა ახალგაზრდა ფიზიოლოგთა მთელი პლეადა, მათ შორის ქართული ფიზიოლოგიის ფუძემდებელი — ივანე ბერიტაშვილი.

ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები საქართველოში ძველი დროიდან მე-20 საუკუნემდე. საქართველოში. ჩვენი წელთაღრიცხვის დასაწყისიდან, ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები ადამიანის შესახებ სხვადასხვა საშუალებით მუშავდებოდა და ვრცელდებოდა. ერთი გზა იყო — სწავლა-განათლების მი-

ლება საზღვარგარეთ ბიზანტიის ჯერ საერო უმაღლეს სკოლაში, მაგალითად, ათენის აკადემიაში, ხოლო შემდეგ აქ დაარსებულ ქართველთა სამონასტრო სკოლებში (ათონის მთაზე, ბულგარეთის პეტრიწონში, შავ მთაზე ანტიოქიის მახლობლად, სინას მთაზე პალესტინაში). მსგავსი უმაღლესი სკოლები კოლხეთსა და იბერიაშიც იყო. ასე მაგალითად ფასიდის რიტორიკული სკოლა მე-4 საუკუნეში (ფრთის მახლობლად), გელათისა და იყალთოს აკადემიები მე-11 და მე-12 საუკუნეში. უფრო ადრე შატბერდის, ოშკის, პარხალის და სხვა სამონასტრო სკოლებში. სავარაუდოა, რომ ამ უძველეს სკოლებში ფილოსოფიასთან ერთად ანატომია - ფიზიოლოგიასაც შეისწავლიდნენ არისტოტელესა და აგრეთვე მე-4 საუკუნის ცნობილ მღვდელმთავრების გრიგოლ ნოსელისა და ნემესიოს ემესელის თხზულებათა მიხედვით. გრიგოლ ნოსელის თხზულებაში „კაცისა შექმნისათვის“ და ნემესიოს ემესელის „ბუნებისათვის კაცისა“ საქმარისად დაწერილებით არის მოცემული ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები ადამიანის შესახებ დიდ ბერძენ მეცნიერთა — პიპოკრატეს, არისტოტელეს და გალენიუსის — ნაშრომებიდან.

ზემოთ აღნიშნული მღვდელმთავართა თხზულებები ქართულ ენაზეც იყო გადმოთარგმნილი. ასე მაგალითად. გრიგოლ ნოსელის „კაცისა შექმნისათვის“ ითარგმნა ორჯერ (პირველად მე-8, მე-9 საუკუნეებში, ხოლო მეორე — მე-11 საუკუნეში) ცნობილი საეკლესიო მოღვაწის — გიორგი მთაწმინდელის მიერ. ნემესიოსის „ბუნებისათვის კაცისა“ თარგმანი იოანე პეტრიწმა გელათის აკადემიის ორგანიზატორმა და პირველმა რექტორმა მე-12 საუკუნეში.

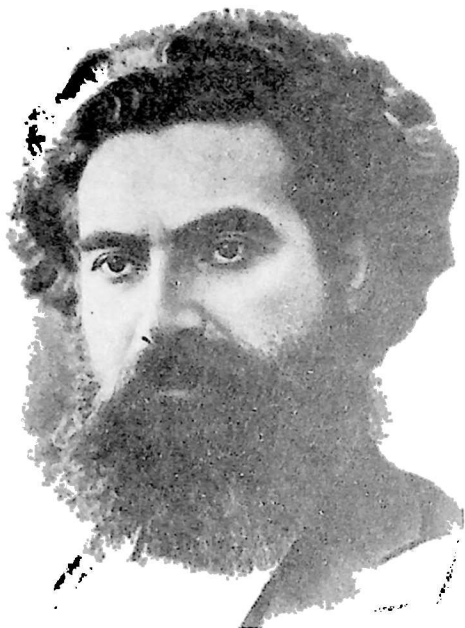
არსებულ მასალებში გვხვდება ცნობა იმის შესახებ, რომ იყალთოს აკადემიის ორგანიზატორი და რექტორი არსენ იყალთოელი ცნობილი ანატომიკ იყო.

ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები ჩვენში უნდა გავრცელებულიყო და განვითარებულიყო აგრეთვე საექიმო ხასიათის თხზულებების დაწერითა და გადმოთარგმნით. ჩვენამდე მოღწეულია მრავალი თხზულება საექიმო წიგნებისა და კარაბადინების სახელწოდებით. ერთი ასეთი შრომა შედგენილია X — XI საუკუნეში ქანანელის მიერ „უსწორო კარაბადინის“ სახელწოდებით. ამ შრომაში მოცემულია არა მარტო მრავალი ავადმყოფობის მკურნალობის წესების აღწერა, არამედ ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობებიც.

ასეთი შინაარსის წიგნები იწერებოდა მომდევნო საუკუნეებშიც. მაგალითად, ზაზა ფანასკერტელის სამკურნალო წიგნი (მე-15 საუკუნეში), „იადიგარ დაუდი“, შედგენილი დავით ბატონიშვილის მიერ (მე-16 საუკუნეში).

მე-19 საუკუნეში, ე. ი. რუსეთთან შეერთების შემდეგ, ქართველი ფიზიოლოგები მუშაობდნენ რუსეთის სხვადასხვა სამეცნიერო დაწესებულებებში და თავიანთი წვლილი შეჰქონდათ ფიზიოლოგიური მეცნიერების განვითარებაში. ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მიუძღვის ქართველ ფიზიოლოგებს ივანე თარხნიშვილს და ივანე ბერიტაშვილს.

ივანე თარხნიშვილმა (1846 — 1908 წწ.) უმაღლესი განათლება მიიღო პეტერბურგის სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემიაში, რომელიც დაამთავრა 1869 წელს. კვლევითი მუშაობა მან სტუდენტობიდანვე დაიწყო ი. სეჩენოვის ხელმძღვანელობით. მისი სადოქტორო დისერტაცია ეხებოდა სითბოს გავლენას ნერვებზე და ტვინზე. ამის შემდეგ იგი ორი წლის განმავლობაში მუშაობდა საზღვარგარეთ, ცნობილი ფიზიოლოგების ლაბორატორიებში. საზღვარგარეთიდან დაბრუნების შემდეგ ი. თარხნიშვილი მიიწვიეს სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემ-



• ივანე თარხნიშვილი

მიაში ჯერ პრივატ-დოცენტად, შემდეგ პროფესორად და ფიზიოლოგიის კათედრის გამგედ.

ი. თარხნიშვილი კვლევას აწარმოებდა ფიზიოლოგიის სხვადასხვა დარგში. სხვა პრობლემებთან ერთად, იკვლევდა ცენტრალური და პერიფერიული ნერვული სისტემის ბიოლოგიას. მის მნიშვნელოვან დამსახურებად ითვლება კანში ელექტრომაგნიტური ძალების აღმოჩენა, სხვადასხვა გალიზიანებისა და ფსიქიკური მოქმედების საპასუხოდ, რასაც მან ფსიქოგალვანური რეფლექსი უწოდა.

ი. თარხნიშვილის ხელმძღვანელობით მრავალი ახალგაზრდა მუშაობდა. მათ რიცხვს ეკუთვნის: ბ. ვერიგო (ოდესის უნივერსიტეტის პროფესორი), ნ. ციბულსკი (კრაკოვის უნივერსიტეტის პროფესორი), ვ. ჩაგოვეცი (კიევის უნივერსიტეტის პროფესორი), ვ. ვართანოვი (პეტერბურგის ქალთა სამედიცინო ინსტიტუტის პროფესორი) და სხვა.

ი. ბერიტაშვილი (1885 — 1975) ქართული ფიზიოლოგიური სკოლის ფუძემდებელი და მისი შეუცვლელი მეცნიერ-ხელმძღვანელი იყო.

კვლევითი მუშაობა ი. ბერიტაშვილმა პეტერბურგის უნივერსიტეტში ჯერ კიდევ სტუდენტმა დაიწყო. უნივერსიტეტის დამთავრების შემდეგ (1910) იქვე მუშაობდა (1910 — 1915) პროფ. ნ. ვედენსკის ხელმძღვანელობით. 1912 წელს მივლინებულ იქნა ქ. ყაზანში პროფ. ს. მ. ილოვთან, სადაც აითვისა ენთოპოვენის სიმიანი გალვანომეტრით ბიოპოტენციალების რეგისტრაციის მეთოდი. 1914 — 1915 წლებში მივლინებული იყო ქ. უტრახტში (ჰოლანდია) პროფ. მაგნუსის ლაბორატორიაში. აქ დაიწყო მან ცხოველთა ტონური რეფლექსების შესწავლა. 1915 — 1919 წლებში ოდესის უნივერსიტეტის პრივატ-დოცენტ-



ივანე ბერიტაშვილი

ტია. 1919 წელს იგი მოიწვიეს თბილისის ახლად დაარსებულ უნივერსიტეტში. სადაც ჩამოაყალიბა ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრა. ამ კათედრის ბაზაზე 1935 წელს შეიქმნა კვლევითი ინსტიტუტი, რომელიც 1941 წელს გამოეყო უნივერსიტეტს და შევიდა საქართველოს სსრ მეცნ. აკადემიის სისტემაში, როგორც ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი. 1951 წლიდან ი. ბერიტაშვილი ამ ინსტიტუტის დირექტორია. ბოლო 1951 წლიდან სიცოცხლის უკანასკნელ წუთამდე მისი მეცნიერებელმძღვანელი.

ი. ბერიტაშვილს ეკუთვნის მრავალი აღმოჩენა ფიზიოლოგიის დარგში. მან დაადგინა ზურგის ტვინის პროპრიოცეპტული და მოტორული ელემენტების როლი კიდურთა ფაზურ კოორდინირებულ რეაქციებში; ჩონჩხის კუნთების რეცპაროკული შეკავეების რიტმული ბუნება; კისრისა და ლაბირინთული ტონური რეფლექსების ნერვული მექანიზმები; ორმხრივი (წინქცევითი და უკუქცევითი) დროებითი კავშირების ფორმირება პირობითი რეფლექსის გამომუშავების პროცესში; ზოგადი შეკავეების მოვლენა; ცხოველთა ფსიქონერვული მოქმედება (შემდეგში ხატისმიერ ქცევად წოდებული). ბოლო წლებში იგი იკვლევდა ცხოველთა „გონივრულ“ ქცევას.

ი. ბერიტაშვილი არჩეული იყო ჩვენი ქვეყნის სამი აკადემიის ნამდვილ წევრად (აკადემიკოსად): სსრ მეცნ. აკადემიის (1939 წლიდან), საქ. სსრ მეცნ. აკადემიის (1941 წლიდან) და სსრ მედიცინის მეცნ. აკადემიის (1944 წლიდან). გარდა ამისა ი. ბერიტაშვილი საპატიო წევრი იყო ნიუ-იორკის მეცნ. აკადემიის, ამერიკის ელექტროფიზიოლოგთა საზოგადოების, ინგლისის ფიზიოლოგთა სამეფო საზოგადოების, თავის ტვინის კვლევის საერთაშორისო ორგანიზაციის (IBRO) და სხვა.

კუნთოვანი ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია

კუნთის აგებულების ზოგადი დახასიათება

კუნთების კლასიფიკაცია. კუნთის სახელწოდებით აღნიშნავენ მრავალუჯრედიანი ცხოველური ორგანიზმების ისეთ წარმონაქმნებს, რომლებიც შინაგანი თუ გარეგანი ფაქტორების ზემოქმედებას უპასუხებენ შეკუმშვით, რომლის დროსაც ვითარდება მექანიკური ენერგია. შეკუმშვის პროცესი ორი ფაზისაგან შედგება: კუნთის დამოკლების ანუ საკუთრივ შეკუმშვისა და დაგრძელების ანუ მოღუნების ფაზებისაგან.

ფილოგენეზის პროცესში კუნთების სპეციალიზირება მექანიკური მუშაობის შესასრულებლად სხვადასხვა მიმართულებით მიმდინარეობდა. განვითარების თანამედროვე ეტაპზე ხერხემლიანი ცხოველების კუნთოვანი ქსოვილი შეიძლება ორ დიდ ჯგუფად გაიყოს. ერთ ჯგუფში გაერთიანებულია ისეთი კუნთები, რომლებიც ემსახურებიან მთელი ორგანიზმის ან მისი ცალკეული ნაწილების სივრცეში გადაადგილებას, აგრეთვე ორგანიზმის მიერ გარკვეული პოზის მიღება-შენარჩუნებას. ამ ჯგუფის ყველა კუნთი ჩონჩხის ნაწილებს (ძვლებს ან ხრტილს) ემაგრება და ამიტომაც მათ ჩონჩხის კუნთებს ანუ სომატურ მუსკულატურას უწოდებენ. ჩონჩხის კუნთები სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს განივ დახაზულობას იჩენენ და მათი მოქმედება (შეკუმშვა-მოღუნება) ჩვენს ნება-სურვილზეა დამოკიდებული. ამის გამო მათ განივზოლიანი კუნთების სახელწოდებითაც აღნიშნავენ. მეორე ჯგუფში კი გაერთიანებულია ის კუნთები, რომლებიც მოთავსებულნი არიან შინაგანი ორგანოების: საჭმლის მომნელებელი მილის, სისხლძარღვების, ფილტვების, საპაერო გზების, შარდის ბუშტის, შარდსაწვეთის და სხვათა კედლებში და მათ მოძრაობას განაპირობებენ. ეს კუნთები შინაგან ორგანოთა კუნთების ანუ ვისცერალური მუსკულატურის სახელწოდებითაც ცნობილი. შინაგან ორგანოთა კუნთები არ იჩენენ განივ დახაზულობას და მათი მოქმედებაც ჩვენს ნება-სურვილზე არ არის დამოკიდებული. ამის გამო, მათ გლუვანუნებელი კუნთებსაც უწოდებენ.

განსაკუთრებულ ჯგუფს ქმნის გულის, შარდსადინარის სფინქტერის და საყლაპავის ზედა მესამედის კუნთები, რომლებიც განივი დახაზულობით ხასიათდებიან და ე. ი. სტრუქტურით ჩონჩხის კუნთებს მიემსგავსებიან. მაგრამ მათი მოქმედება ჩვენს ნება-სურვილს არ ემორჩილება და, მაშასადამე, ფუნქციურად ტიპიურ შინაგან ორგანოთა კუნთებს უფრო გვანან. ამრიგად, გულის, შარდსადინარის სფინქტერის და საყლაპავის ზედა მესამედის კუნთებს შუალედური მდგომარეობა უჭირავთ ჩონჩხისა და შინაგან ორგანოთა კუნთებს შორის.

ჩონჩხის კუნთის უჯრედული აგებულება. ჩონჩხის კუნთი რთული წარმონაქმნია და მრავალი (100-დან 1000-მდე), ერთმანეთთან გარკვეული წესით დაკავშირებული, ელემენტარული ერთეულისაგან არის აგებული. ჩონჩხის კუნთის მორფოლოგიურ ერთეულს, ანუ იმ უმცირეს ნაწილს, რომელსაც მთლიანი კუნთის თვისებები გააჩნია, წარმოადგენს განივზოლიანი კუნთოვანი ბოქკო.

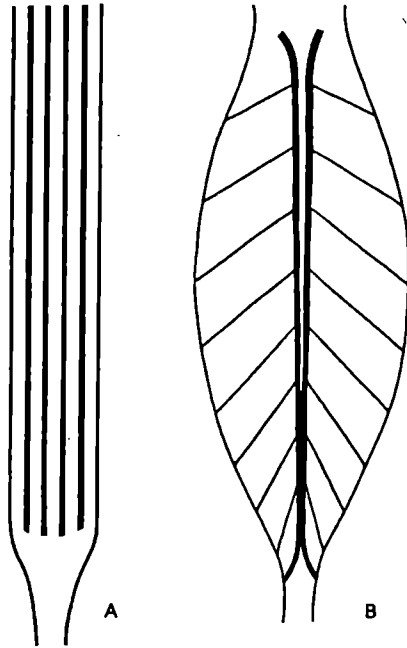
ჩონჩხის კუნთების აგებულება ერთნაირი არ არის. ისინი განსხვავდებიან მათი შემადგენელი ბოჭკოების ერთმანეთთან დაკავშირების წესით; მაგალითად, ზოგიერთ კუნთში, როგორცაა ბაყაყის თერძის კუნთი (*m. sartorius*), თითსტარა კუნთი (*m. semimembranosus*), დიდი და მცირე ნაზი კუნთები (*m. gracilis major et minor*), მკერდის კუნთის მუცლის ნაწილი (*m. pectoralis pars abdominalis*) და სხვ., კუნთოვანი ბოჭკოები კუნთის სიგრძივი ლერძის პარალელურად განეწყობიან და ამიტომაც ამ კუნთებს პარალელურ ბოჭკოებიანებს უწოდებენ (სურ. 1A). ასეთ კუნთებში ბოჭკოები შედარებით გრძელია და მთლიანი კუნთის სიგრძის ორ მესამედს ან ნახევარს მაინც აღწევს. სხვა კუნთებში, განსაკუთრებით კი მსხვილ კუნთებში, ბოჭკოები კუნთის ლერძის პარალელურად არ განეწყობა. კუნთის თითოეული ბოლოდან კუნთის სიღრმეში იჭრება მყესოვანი ფირფიტები, რომლებსაც კუნთოვანი ბოჭკოები უმაგრდება თითო ბოლოთი. ამრიგად, ცალკეული ბოჭკო მყესოვან ფირფიტასთან გარკვეული კუთხით არის დაკავშირებული. კუნთის განივ ანათალზე მყესოვანი ფირფიტა და მასთან დაკავშირებული ბოჭკოები ფრთისებრ სტრუქტურას ქმნის. ამიტომაც ასეთ კუნთებს ფრთისებრს უწოდებენ (სურ. 1B). ფრთისებრ კუნთებს მიეკუთვნება: ბაყაყში — ბარძაყის სამთავა კუნთი (*m. triceps femoris*), ძუძუმწოვრებში — ბარძაყის ოთხთავა კუნთი (*m. quadriceps femori*), თეძო-წვივის კუნთი (*m. ileofibularis*), ნახევრადმყესოვანი კუნთი (*m. semitendinosus*), კანჭის ტყუპი კუნთი (*m. gastrocnemius*), დიდი წვივის წინა კუნთი (*m. tibialis anterior*) და მცირე წვივის კუნთი (*m. peroneus*).

როგორც პარალელურ ბოჭკოებიან, ისე ფრთისებრ კუნთებში მეზობლად მდებარე ბოჭკოები გარკვეულ კონებს ქმნიან. ამ კონებს გარედან შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი ანუ ენდომიზიუმში იყრავს. მთლიან კუნთსაც აყრავს ირგვლივ ასეთივე შემაერთებელქსოვილოვანი გარსი, მას პერიმიზიუმში ეწოდება (სურ. 2).

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოების მიკროსკოპული აგებულება. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკო წერილია და წაგრძელებული. ფორმით იგი ძეხვს მოგვაგონებს (სურ.3). მისი სიგრძე სხვადასხვა კუნთში ერთი და იგივე არ არის და მერყეობს 6,3 — 12 სანტიმეტრის ფარგლებში. მოკლე კუნთებში ცალკეული ბოჭკოს სიგრძე შეიძლება ნაკლებიც იყოს. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს სიშსხო შესაძლოა 10 მიკრომეტრიდან (მკმ) 100 მიკრომეტრს აღწევდეს (მიკრომეტრი მილიმეტრის ერთი მეათასედი ნაწილია).

ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანი ბოჭკო გახვეულია ძალიან თხელ (0,1 მკმ) გამკვირვალე შემაერთებელქსოვილოვან გარსში, რომელსაც სარკოლემა ემაწოდება. სარკოლემადან გამოდის მრავალი შემაერთებელქსოვილიანი ძაფი — ფიბრილები, რომლებიც კუნთოვან ბოჭკოებს ფაშარად აკავშირებენ ერთმანეთთან და, აგრეთვე, ენდომიზიუმსა და პერიმიზიუმთან. კუნთოვანი ბოჭკოების ბოლოებთან ეს ფიბრილები ქმნის მყესოვან მორჩებს, რომლებიც შემდეგ ერთიანდება მყესებად და კუნთს ჩონჩხის ნაწილებთან აკავშირებს.

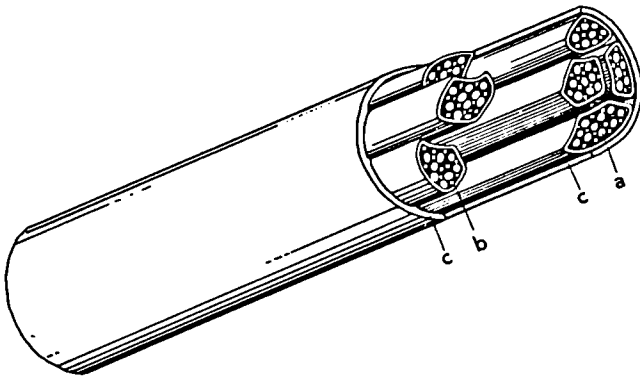
სარკოლემასაგან შექმნილი „პარკი“, რომელსაც წერილი და წაგრძელებული ფორმა აქვს, ამოვსებულია პროტოპლაზმური ნივთიერებით — სარკოპლასმით. თითოეული ბოჭკოს სარკოპლაზმა რამდენიმე ბირთვის შეიცავს, რომლებიც ადამიანისა და ძუძუმწოვართა კუნთოვან ბოჭკოებში პერიფერიულად, ე. ი. უშუალოდ სარკოლემის ქვეშ განეწყობა. თითოეულ ბირთვს გარს აყრავს სარკო-



სურ. 1. ჩონჩხის კუნთების აგებულების ორი ტიპი.

A — პარალელურბოჭკოებიანი კუნთი. ასეთ კუნთებში ბოჭკოები განლაგებულია კუნთის სიგრძივი ღერძის პარალელურად.

B — ფრთისებრი კუნთი. ბოჭკოები კუნთში ორიბადაა განლაგებული და სიგრძივი ღერძის მიმართ კუთხეს ქმნიან.



სურ. 2. ჩონჩხის კუნთში ბოჭკოების კონებად განლაგების სქემა.

a — ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკოების განივი ჭრილები.

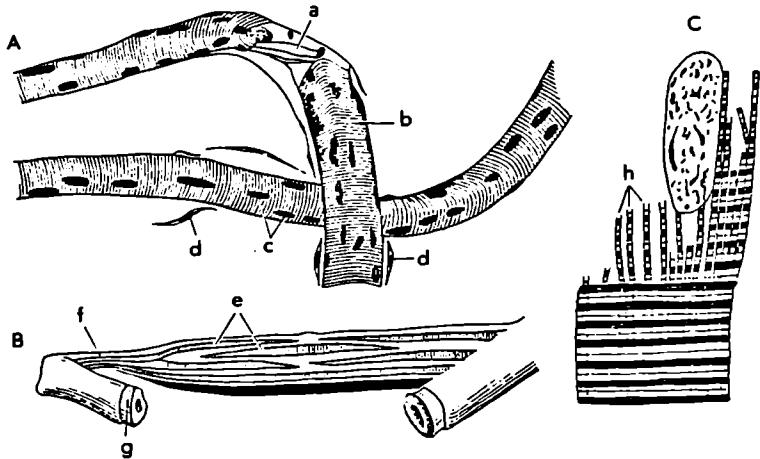
b — ენდომიზიუმი (გარსი, რომელიც გარს ეყრის რამდენიმე კუნთოვან ბოჭკოს და გამოყოფს მათ სხვა ბოჭკოებისაგან).

c — პერიმიზიუმი (გარსი, რომელიც გარს ეყრის მთლიან კუნთს).

პლაზმური ნივთიერება. ამფიბიების, ფრინველების და მწერების კუნთებში კი ბირთვები ბოქკოს შუაგულში მდებარეობს.

სარკოპლაზმა შეიცავს ძაფისმაგვარ წარმონაქმნებს — მიოფიბრილებს, რომლებიც განლაგებულია ბოქკოს სიგრძივი ღერძის პარალელურად.

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოქკოები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მიოფიბრილების შემკველობით. ზოგი ბოქკო შედარებით ნაკლები რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც თითქმის თანაბრადაა განაწილებული სარკოპლაზმის სის-



სურ. 3 ჩონჩხის კუნთის მიკროსკოპული აგებულება

A — ადამიანის ჩონჩხის კუნთიდან აღებული ორი ბოქკო. a — სარკოლემა, b — სარკოპლაზმა, c — ბირთვები, d — შემაერთებელქსოვილოვანი უჯრედები. სურათზე ჩანს, რომ ზედა ბოქკო შუაში გასრულია, რის შედეგადაც სარკოპლაზმა განდევნილია ორივე მხარეზე პერიფერიულად და დაზიანების ადგილს ჩანს გამჭვირვალე სარკოლემა.

B — ძვალთან კუნთის მიმაგრების სქემა. e — კუნთოვანი ბოქკოები, f — მყესი, g — ძვალი.

C — კუნთოვანი ბოქკოების მიოფიბრილები. h — ცალკეული მიოფიბრილები ნათელი და ბნელი უბნებით. (ლ ე ე ის მხიედვით მაქსიმოვიდან).

ქეში. ასეთი ბოქკოების სარკოპლაზმა მდიდარია მიოგლობინით (კუნთის პეოგლობინი) და ამიტომ მოწითალო შეფერილობას იღებს. ჩონჩხის კუნთებს, რომლებიც დიდი რაოდენობით შეიცავენ მოწითალო ბოქკოებს, სათანადოდ წითელ კუნთებს უწოდებენ. ასეთია, მაგალითად, ძუძუმწოვართა ქუსლის კუნთი (m. soleus), ბაყაყის მუცლის სწორი კუნთი (m. rectus abdominis). ამათგან განსხვავებით, ზოგიერთი კუნთოვანი ბოქკო დიდი რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც კონების სახით განეწყობა სარკოპლაზმაში. მიოფიბრილოვანი კონები ერთმანეთისგან გამოყოფილია სარკოპლაზმის თხელი შრით. ასეთ ბოქკოებში, ცხადია, შედარებით მცირეა სარკოპლაზმა და მასასადამე მიოგლობინიც. ამიტომ მათ მოთეთრო შეფერილობა აქვთ. კუნთებს, რომლებიც უმეტეს წილად, ან მარტო მოთეთრო ბოქკოებს შეიცავენ, შესაბამისად თეთრ კუნთებს უწოდებენ.

კუნთოვანი ბოჭკოების სარკოპლაზმა. გარდა ბირთვებისა, მიოფიბრილებისა და სხვა სტრუქტურული ნაწილებისა, შეიცავს სხვადასხვა ნივთიერებათა წყალხსნარებს და აგრეთვე წყალში გაუხსნელ ნივთიერებებს, როგორცაა გლიკოგენი, ლიპიდები და ცილები.

ჩონჩხის თეთრი და წითელი განივზოლიანი ბოჭკოები იმითაც განსხვავდება ერთმანეთისაგან, რომ თეთრ ბოჭკოს ძირითადად ერთი (იშვიათ შემთხვევაში — ორი) ნერვული ბოჭკო უკავშირდება, წითელ ბოჭკოებთან კი რამდენიმე ნერვული ბოჭკოა დაკავშირებული.

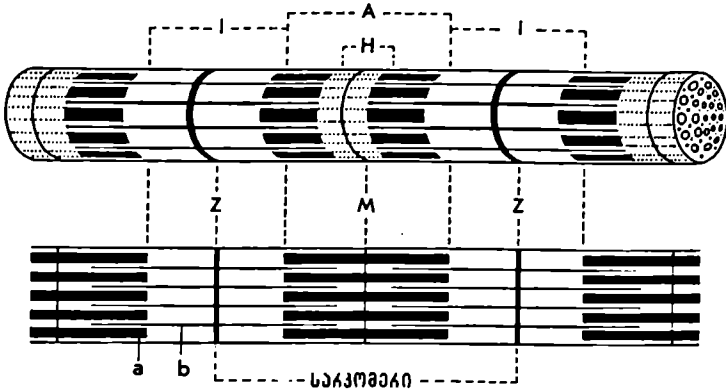
მიოფიბრილების მიკროსკოპული სტრუქტურა. მიოფიბრილები განლაგებულია კუნთოვანი ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე — ერთი ბოლოდან მეორემდე. ცალკეული მიოფიბრილის სიშსხო მეტად მცირეა და მერყეობს 1 — 1,9 მიკრომეტრის ფარგლებში. მიოფიბრილები ერთმანეთისაგან გამოყოფილია სარკოპლაზმის თხელი შრით, რომლის სისქე დაახლოებით 0,5 მიკრომეტრია.

მიოფიბრილებს რთული სტრუქტურა აქვს. თუ ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს დავათვალიერებთ სინათლის მიკროსკოპით, დავინახავთ, რომ თითოეული მიოფიბრილია შეიცავს მორიგეობით განლაგებულ ნათელ და ბნელ სეგმენტებს (სურ. 4). ნათელი და ბნელი სეგმენტების არსებობა გაპირობებულია მიოფიბრილის არათანაბარი ოპტიკური თვისებებით. ის უბნები, რომლებიც სუსტი ორმაგშუქმტეხობით ხასიათდება, სინათლის მიკროსკოპში ნათელია. ამ უბნებს იზოტროპულ სეგმენტებს (I — დისკებს) უწოდებენ. ხოლო ის უბნები, რომელთაც ძლიერი ორმაგშუქმტეხობა ახასიათებს, სინათლის მიკროსკოპში შედარებით მუქად ჩანს. მათ ანიზოტროპულ სეგმენტების (A-დისკების) სახელწოდებით აღნიშნავენ. ყოველი ნათელი ანუ იზოტროპული სეგმენტი თანაბარ ნაწილებად იყოფა ვიწრო მუქი ზოლის — Z - ფირფიტის — საშუალებით. ანეოტროპული (ბნელი) სეგმენტის შუა ნაწილი შედარებით ნათელია და კენზენის (H) უბნის სახელით არის ცნობილი. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ორად არის გაყოფილი მეტად ვიწრო — M - ზოლით. მიოფიბრილის მონაკვეთს, რომელიც ორ Z - ფირფიტას შორის არის მოთავსებული, სარკომერი ეწოდება. თბილისისხლიან ცხოველებში სარკომერის სიგრძე დაახლოებით 2 — 2,2 მკმ-ს უდრის (1 მკმ-1000 ნმ=10000 A)*. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებში მიოფიბრილები ისე ლაგდებიან, რომ მათი იზოტროპული და ანიზოტროპული სეგმენტები ზუსტად ერთ დონეზე თავსდება. ამიტომაც მთელი ბოჭკო განივ დახაზულობას იჩენს (სურ. 3).

შინაგან ორგანოთა კუნთოვან ბოჭკოებში მიოფიბრილების ოპტიკური თვისებები ერთნაირია: ისინი მთელ სიგრძეზე სუსტ ორმაგშუქმტეხობას ამჟღავნებენ. ასეთი კუნთები სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს განივდახაზულობას არ იჩენს და ამიტომაც გლუვია კუნთის სახელს ატარებს.

მიოფიბრილების ულტრასტრუქტურა. წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ Z - ფირფიტების საშუალებით მიოფიბრილია მრავალ სარკომერად იყოფა. ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, რომ თითოეული სარკომერი მრავალ უწვრილეს ძაფს ანუ ფილამენტს შეიცავს. შედარებით დიდი დიამეტრის მქონე ძაფები (მსხვილი ფილამენტები) განლაგებულია სარკომერის შუა ნაწილში — ანიზოტროპული დისკის ფარგალში (სურ. 4a). მათი სიგრძე 1600 ნმ-ია (1,6 მკმ), ხოლო სისქე — 12 ნმ (0,012 მკმ). უფრო მცირე დიამეტრის ძაფები (წვრილი ფილამენტები,

* ნმ — ნანომეტრი
A — ანგსტრები



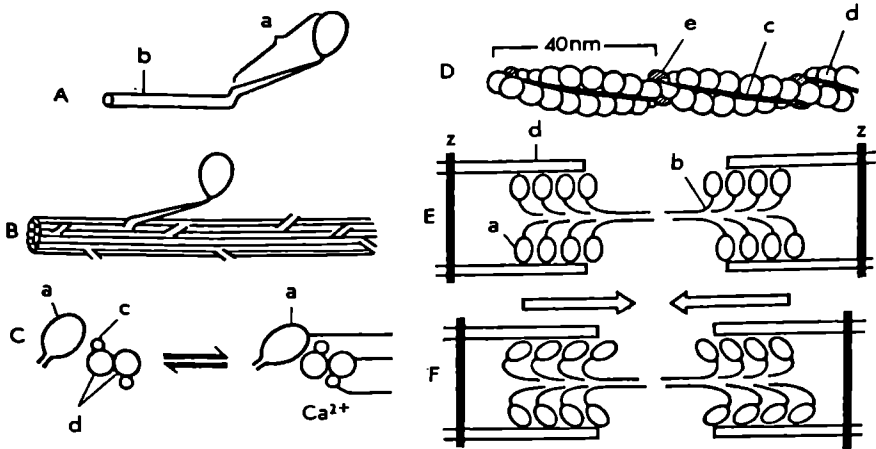
სურ. 4 მოფიბრილების მიკროსკოპული აგებულების სქემა.

მოცემულია სარკომერში მსხელი (a) და წვრილი (b) ფილამენტების ურთიერთგანლაგების პრინციპული სქემა და შესაბამისი ოპტიკური დისკები: A — ანიზოტროპული, I — იზოტროპული, Z — სარკომერის შემომაზღვრელი ფორფიტები, H — ჰენზენის ზოლი, M — ცენტრალური ზოლი.

რომელთა სიგრძე დაახლოებით 1100 ნმ-ია, ხოლო სისქე — 8 ნმ) ერთი ბოლოთი ემაგრება - ფირფიტას, ხოლო მეორე, თავისუფალი ბოლოთი შესულია მსხვილ ფილამენტებს შორის (სურ. 4 b). როცა კუნთოვანი ბოქკო მოსვენების მდგომარეობაშია, წვრილი ფილამენტები მხოლოდ ნაწილობრივ გადაფარავენ მსხვილ ფილამენტებს, რის გამოც A - დისკის ეს უბანი სინათლის მიკროსკოპში გაცილებით უფრო მუქია, ვიდრე წვრილი ფილამენტებისაგან თავისუფალი ცენტრალური ნაწილი, ანუ H - ზოლი.

მსხვილი ფილამენტი აგებულია ცილა მიოზინის მოლეკულებისაგან. თითოეულ ფილამენტში სულ 180 მოლეკულაა. მიოზინის მოლეკულა ასიმეტრიულია — ერთი ბოლო მსხვილია (4 ნმ) და მას თავის ნაწილს უწოდებენ. მეორე ბოლო კი — წვრილია (2 ნმ) და კუდის ნაწილს წარმოადგენს (სურ. 5). პროტეოლიზური ფერმენტის — ტრიპსინის მოქმედებით მიოზინის მოლეკულა ორ ნაწილად იხლიჩება: ერთი მათგანი მიოზინის მოლეკულის კუდის ნაწილს შეიცავს, უფრო მსუბუქია და ულტრაცენტრიფუგირებით ნელა სედიმენტირდება. მას მსუბუქ მერომიოზინს ანუ LMM-ს უწოდებენ (light meromyosin). მეორე მერომიოზინი შეიცავს ყელის ნაწილს და გამსხვილებულ თავს. ულტრაცენტრიფუგირების დროს იგი სწრაფად სედიმენტირდება და ამიტომაც მას მძიმე მერომიოზინს ანუ HMM-ს უწოდებენ (heavy meromyosin). HMM-ის თავი, ორი ნაწილისაგან შედგება: ერთს გააჩნია ატეფაზური აქტივობა (ადენოზინტრიფოსფატის, ანუ ატფ-ის, ფერმენტული დაშლის უნარი), ხოლო მეორეს — აქტინის რეცეპტორი, რომლის საშუალებითაც ამ უკანასკნელს შეუძლია მიიერთოს ცილა აქტინი და წარმოქმნას აქტო-მიოზინის კომპლექსი.

თუ მიოზინის დაუხლეჩავ მოლეკულებს მოვათავსებთ ფიზიოლოგიურ ხსნარში, ცალკეული მოლეკულები ერთმანეთთან აგრეგირდებიან გარკვეული წესით: კუდები მიმართული ექნებათ ერთი მიმართულებით, ხოლო თავები — მეორეთი, მაგრამ ისე, რომ თავები სხვადასხვა დონეზე თავსდება და გარეთაა, გაშვებული.



სურ. 5 სარკომერის ულტრასტრუქტურა.

- A — მიოზინის ერთი მოლეკულა: a — თავი და ყელი (მძიმე მეროპოზონი), b — კუდი (მსუბუქი მეროპოზონი).
 B — მიოზინის მოლეკულების სპირალური განლაგება მსხვილ ფილამენტში (მოლეკულები წარმოდგენილია, გარდა ერთისა, მხოლოდ კუდით და ყელის ნაწილით) (ვილკის მიხედვით)
 C — მიოზინის მოლეკულის თავის (a), ტროპოპოზონის (c) და აქტინის (d) მოლეკულების სივრცითი ურთიერთობა Ca^{2+} იონების არარსებობის და არსებობის პირობებში.
 D — წვრილი ფილამენტის ულტრასტრუქტურა. იგი შეიცავს: 1. ცილა აქტინს, რომელიც წარმოდგენილია აქტინის მოლეკულებისაგან შექმნილი აქტინის ორი ძაფის სპირალით (d). 2. ცილა ტროპოპოზონის (c) და 3. ცილა ტროპონინის (e).
 E — მიოზინის მოლეკულების განლაგება მსხვილ ფილამენტში და მათი ურთიერთობა წვრილ ფილამენტებთან მოსვენებულ კუნთში (პაქსლი).
 F — იგივე შეკუმშვის დასაწყისში.

ამრიგად მიიღება მიოზინის ფილამენტი, რომელშიც ცალკეული მოლეკულების თავები სპირალურად განლაგებულ განივ მორჩებს ქმნის (სურ. 5 B).

მიოფიბრილის დათვალეირება ელექტრონულ მიკროსკოპში გვიჩვენებს, რომ მსხვილი ფილამენტი ორი ნახევრისაგან შედგება, რომლებიც ერთმანეთს ებჯინება M - ზოლის უბანში. ფილამენტის თითოეულ ნახევარში მიოზინის მოლეკულები აგრეგირებულია ზემოთ აღწერილი წესის მიხედვით, თანაც ისე, რომ თავები პერიფერიულადაა განლაგებული და განივი მორჩების ექსტრიგან სპირალს ქმნის, ხოლო კუდები ცენტრალურად ანუ M - ზოლისაკენა მიმართული. ამიტომ არის, რომ მსხვილი ფილამენტის ორივე ბოლო შეიცავს სპირალურად განლაგებულ განივ მორჩებს, ხოლო ცენტრალური ნაწილი თავისუფალია ასეთი მორჩებისაგან. M-ზოლი წარმოადგენს საყრდენი ცილების ქსელს, რომელიც, როგორც ჩანს, ხელს უწყობს მიოზინის მოლეკულების ფიქსირებას ერთი კონის სახით.

სარკომერის წვრილი ფილამენტები შეიცავს ცილა აქტინს. აქტინის მოლეკულებს სფერული ფორმა აქვს (G-აქტინი), რომელთა დიამეტრი 5,5 ნმ-ია. G-აქტინის ეს სფერული მოლეკულები ერთმანეთს უკავშირდება მარგალიტის მძივების მსგავსად და F - აქტინის (ფიბრილარული აქტინის) საკმაოდ გრძელ რიგს ქმნის (1100 ნმ). წვრილი ფილამენტის ძირითად მასას ქმნის ერთმანეთზე გადა-

გრეხილი F - აქტინის ორი ძეწკვი. თითო ძეწკვი G - აქტინის 200-მდე სფერულ მოლეკულას შეიცავს (სურ. 5. A).

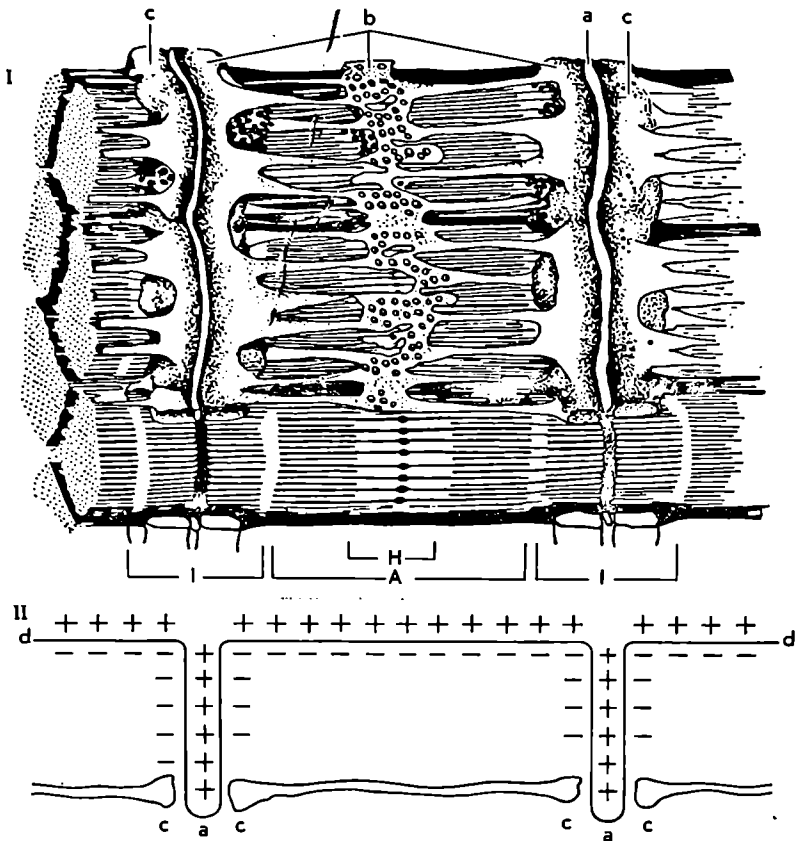
ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ წვრილი ფილამენტები ერთი ბოლოთი დამაგრებულია Z - ფირფიტაზე, ხოლო მეორე ბოლო თავისუფლად მთავრდება მიოზინის მსხვილ ფილამენტებს შორის. წვრილი ფილამენტები სარკომერში ისეთ მდებარეობას იკავებს, რომ აქტინის მოლეკულები კონტაქტს ამყარებს მიოზინის ფილამენტის სპირალურად განლაგებული თავების ერთ რიგთან. იმის გამო, რომ განივი მორჩები მიოზინის ფილამენტებზე ექვს რიგადაა განლაგებული, აქტინის ძაფები ქმნის ჰექსაგონალურ კონებს (სურ. 4 C). სარკომერის ის უბანი, რომელშიც აქტინი გადაფარავს მიოზინის ძაფებს ანიზოტროპულ ნაწილს წარმოადგენს. ხოლო ის უბანი, რომელიც აქტინის ძაფებს შეიცავს — იზოტროპულს.

აქტინის ფილამენტის დაკავშირება მიოზინთან, რის შედეგადაც იქმნება აქტომიოზინის კომპლექსი, ძლიერ ზრდის მიოზინის ატეფაზურ აქტივობას, რასაც შედეგად მოჰყვება ხოლმე ადენოზინტრიფოსფატის ფერმენტული დაშლა.

წვრილი ფილამენტი აქტინთან ერთად ცილა ტ რ ო პ ო მ ი ო ზ ი ნ ს ა ც შეიცავს, რომელიც მიოფიბრილების მთელი ცილების 10%-ს შეადგენს. ტროპომიოზინი ჩხირისებრი ფორმისაა, სიგრძით დაახლოებით 40 ნმ-ს (400 Å) აღწევს და მოთავსებულია აქტინის ერთმანეთზე დაგრეხილი ორი ძეწკვის მიერ შექმნილ ღარში (სურ. 5. D). ვარაუდობენ, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების მდგომარეობაში ტროპომიოზინს ისეთი მდებარეობა უჭირავს, რომ იგი ხელს უშლის აქტინის დაკავშირებას მიოზინის თავებთან. იქმნება ისეთი შთაბეჭდილება, რომ ტროპომიოზინი გზას „უკეტავს“ მიოზინის თავზე არსებულ რეცეპტორს აქტინისაკენ.

სარკომერის წვრილ ფილამენტებში კიდევ ერთი ცილა — ტ რ ო პ ო ნ ი ნ ი გვხვდება. ტროპონინი გლობულარულ ცილას წარმოადგენს და აქტინის ძაფში განლაგებულია ყოველი 40 ნმ-ის (400 Å) მანძილზე (სურ. 5. D). ვარაუდობენ, რომ იგი შედგება ფუნქციურად განსხვავებული ორი ცილისაგან: ტ რ ო პ ო ნ ი ნ ი A და ტ რ ო პ ო ნ ი ნ ი B. ტროპონინი A დაკავშირებულია ტროპომიოზინთან, ხოლო ტროპონინი B ადვილად უერთდება კალციუმის იონებს.

სარკოპლაზმის ულტრასტრუქტურა. სინათლის მიკროსკოპში ჩონჩხის კუნთის სარკოპლაზმას ბადისებრი სტრუქტურა აქვს. ამ სტრუქტურას ს ა რ კ ო პ ლ ა ზ მ ა ტ უ რ რ ე ტ ი კ უ ლ უ მ ს უწოდებენ. ელექტრონული მიკროსკოპით კუნთოვანი ბოჭკოს ულტრასტრუქტურის შესწავლამ ცხადყო, რომ აღნიშნული სარკოპლაზმატური რეტიკულუმი სინამდვილეში ერთი მთლიანი არ არის, არამედ შეიცავს ერთმანეთისაგან გათიშულ ორ სისტემას: 1. ე. წ. T-სისტემას და 2. საკუთრივ სარკოპლაზმატურ რეტიკულუმს (სურ. 6). T- სისტემა წარმოდგენილია წვრილი განივი მილაკებით (მიკროტუბულებით), რომელთა დიამეტრი დაახლოებით 50 ნმ-ია (500 Å). ყოველი მიკროტუბულა კუნთოვანი ბოჭკოს ზედაპირული შრის მილისებრი ჩანაზარდია, რომელიც სარკოპლაზმის სიღრმეში ეშვება და გარს ეხვევა თითოეულ მიოფიბრილას (სურ. 6. A). მილაკების განივი სანათური ბოჭკოს ზედაპირთან ღიაა და ამიტომ მისი შიგთავსის ქიმიური შედგენილობა ისეთივეა, რაც ბოჭკოს გარემომცველი სითხის. მაშასადამე, მიკროტუბულების კედელი, თავისი სტრუქტურითა და მოსაზღვრე სითხეების (სარკოპლაზმა, ქსოვილთა-მორის სითხე) ქიმიური შედგენილობით, იდენტურია კუნთოვანი ბოჭკოს ზედაპირული შრის.



სურ. 6. კუნთოვანი ბოჭკოს მონაცემის ულტრასტრუქტურა.

I — T მილაკების სისტემისა და სარკოლაზმატური რეტიკულუმის ურთიერთობის სქემა, რეკონსტრუირებული ელექტრონული მიკროსკოპის მონაცემების საფუძველზე (ლ. დ. პიჩის მიხედვით). a — T მილაკი, b — სარკოლაზმატური რეტიკულუმი, c — ცისტერნები.

II — სარკოლაზმატური „ტრიალები“.

ერთი T მილაკი (a), რომელიც ზედაპირული მემბრანის (d) გაგრძელებას წარმოადგენს, და ორი ცისტერნა (c) ქმნის სტრუქტურას, რომელსაც „ტრიადას“ უწოდებენ.

თბილისისხლიანი ცხოველების ჩონჩხის კუნთებში T მილაკები განლაგებულია ანიზოტროპული და იზოტროპული სეგმენტების საზღვარზე. მასასადამე, თითო სარკომერი ორ მიკროტუბულს იღებს. ბაყაყის კუნთოვან ბოჭკოში კი მიკროტუბულები გასდევნ Z ფირფიტებს. ამიტომ თითო სარკომერზე თითო მიკროტუბული მოდის.

სარკოლაზმის მეორე შემადგენელი ნაწილი — სარკოლაზმატური რეტიკულუმი წარმოდგენილია სიგრძივი მილაკებით. ელექტრონული მიკროსკოპით დათვალიერების დროს ჩანს, რომ სარკოლაზმატური რეტიკულუმი სარკომერის A დისკის შუაში მიოფიბრილის ირგვლივ წვრილად დაცხრილულ მანქეტისებრ სტრუქტურას ქმნის (სურ. 6, A). ასეთი მანქეტებიდან წვრილი მილები ორივე მხა-

რეს მიემართებიან I - დისკებისაკენ და აღწევენ მიკროტუბულებს. აქ სიგრძივი მილაკები ფართოვდება და წარმოქმნის ე.წ. ტერმინალური ცისტერნებს, ამრიგად, T-მილაკებისა და მათი მოსაზღვრე ორ-ორი ცისტერნისაგან იქმნება გარკვეული მორფო-ფუნქციური კომპლექსები, რომლებსაც ტრიადებს უწოდებენ (სურ. 6, A, B).

სარკოპლაზმატური რეტიკულუმის ღრუ, T სისტემისაგან განსხვავებით, არ არის დაკავშირებული კუნთოვანი ბოჭკოს გარემომცველ გარემოსთან და შედგენილობითაც განსხვავდება მისგან. სარკოპლაზმატური რეტიკულუმის ცისტერნები დიდი რაოდენობით შეიცავს Ca^{2+} -ის თავისუფალ იონებს, რომლის კონცენტრაცია აქ რამდენიმე ათასჯერ უფრო მაღალია, ვიდრე გარემომცველ სითხეში.

ჩონჩხის წითელ კუნთოვან ბოჭკოებში, ისევე როგორც გლუვ კუნთებში, T სისტემა არ არის განვითარებული. სუსტად არის წარმოდგენილი სარკოპლაზმატური რეტიკულუმიც.

აგზნააღოთა როგორც კუნთის მთავარი თვისება

აგზნებისა და აგზნებადობის ზოგადი ცნება. ცოცხალ ორგანიზმებს. ქსოვილებს და უჯრედებს არსებობა უხდება მუდამ ცვლად გარემოში. გარემო ფაქტორები, როგორცაა ტემპერატურა, წნევა. ელექტრობა, ტენიანობა და სხვ., სხვადასხვა ინტენსივობით იცვლება. თუ გარემო ფაქტორის ცვლილება გარკვეულ სიდიდეს აჭარბებს, იგი ზეგავლენას ახდენს ცოცხალ უჯრედზე და მასში სათანადო. ამ უჯრედისათვის დამახასიათებელ რეაქციას იწვევს. მაგრამ გარეგანი ფაქტორი უშუალოდ არ მოქმედებს ცოცხალი ქსოვილის (უჯრედის) იმ სტრუქტურულ წარმონაქმნზე, რომლებიც განაპირობებენ მათთვის დამახასიათებელი ფუნქციის გამოვლენას. გარეგანი აგენტის ზეგავლენით ცოცხალი უჯრედის შიგნით თავს იჩენს განსაზღვრული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებები. ძირითადად უჯრედის იმ უბანში, რომელზედაც გარეგანი აგენტი მოქმედებს უშუალოდ. ამ ცვლილებების შედეგად უჯრედში შეიძლება გაძლიერდეს ან შესუსტდეს ნივთიერებათა ცვლის პროცესი.

ცოცხალი უჯრედის რეაქციას, რომელიც გარეგანი აგენტების ზემოქმედების შემდეგ აღმოცენდება და განსაზღვრული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებებით გამოიხატება, ფიზიოლოგიაში გალიზიანება ეწოდება. მის გამომწვევ ზემოქმედებას ან უუნარს, რომ გარეგანი ზემოქმედებას გალიზიანებით უპასუხო, გალიზიანებადობას უწოდებენ.

გალიზიანებადობა ცოცხალი ქსოვილის ზოგადი თვისებაა. იგი გააჩნია ყველა ცოცხალ წარმონაქმნს. როგორც ცხოველურს, ისე მცენარეულს. როგორც მათ უმდაბლეს, ისე უმაღლეს ფორმებს. გალიზიანებადობა განსაკუთრებით კარგად არის გამოხატული ცხოველური ორგანიზმების კუნთოვან და ნერვულ ქსოვილებში. ამ უკანასკნელში გარეგანი აგენტის ზემოქმედება ხშირად არ მთავრდება მხოლოდ გალიზიანების განვითარებით. თუ გარეგანი ზემოქმედება საკმაოდ ძლიერია, მაშინ მის მიერ გამოწვეული გალიზიანება დასაწყისს აძლევს სხვა, უფრო რთულ ბიოლოგიურ პროცესს. რომელიც სწრაფად ვრცელდება გალიზიანების ადგილიდან (გარეგანი აგენტის ზემოქმედების უბნიდან) მთელ ერთეულში და შეიძლე-

ბა გადავიდეს მასთან დაკავშირებულ სხვა ერთეულშიც. ამრიგად ხდება ცალკეული უჯრედების ან უჯრედთა კომპლექსების ამოქმედება და სათანადო ფუნქციის შესრულება.

იმ ბიოლოგიურ პროცესს, რომელიც ცოცხალ ქსოვილში გალიზიანების შედეგად წარმოიშობა და რომელიც სპეციფიკური ფუნქციის გამოვლენას აპირობებს, ეწოდება აგზნება: ცოცხალი ქსოვილის აგზნების უნარს — აგზნებადობა: ცოცხალი ქსოვილის სტრუქტურას, რომელსაც აგზნებადობა გააჩნია — აგზნებადი სისტემა.

— გალიზიანების კანონი. გარეშე აგენტის მოქმედება კუნთზე ყოველთვის არ იწვევს ამ უჯანასკნელის აგზნებას. მაგალითად, თუ კუნთზე მოქმედი გალვანური დენის ინტენსივობა თანდათანობით და ნელა იზრდება. მაშინ კუნთი არ აიგზნება, რადგან კუნთში აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია, რომ მასზე მოქმედი გალვანური დენის ინტენსივობა სწრაფად იცვლებოდეს ერთი უმოქმედო ოდენობიდან დიდ ოდენობამდე. ამ ფაქტის საფუძველზე გერმანელმა მეცნიერმა დიუბუა-არაიმონმა ჩამოაყალიბა კანონი, რომელსაც გალიზიანებადობის კანონი ეწოდა. ამ კანონის არსი შემდეგში მდგომარეობს:

აგზნებას გამლიზიანებელი ძალის აბსოლუტური ოდენობა კი არ იწვევს, არამედ გამლიზიანებელი ძალის ცვლილება ერთი ოდენობიდან მეორემდე; ამავდროეს, გარეგანი აგენტის გამალიზიანებელი მოქმედება მით უფრო ძლიერი იქნება, რაც უფრო სწრაფად მოხდება აღნიშნული ცვლილება.

შემდეგში გალიზიანების კანონის სამართლიანობა სხვა ტიპის გამლიზიანებლების მიმართაც იქნა დადასტურებული, კერძოდ, მექანიკური და თერმული გამლიზიანებლების მიმართ. მაგ., კუნთის ერთი ბოლო ცხელ ფიზიოლოგიურ ხსნარში, რომ ჩაუშვით, კუნთი აიგზნება და შეიკუმშება. ხოლო თუ კუნთს მოვათავსებთ გრილ ფიზიოლოგიურ ხსნარში, რომელსაც თანდათან გავაცხელებთ, კუნთი შეიძლება ისე მოიხარშოს, რომ ერთხელაც არ აიგზნოს.

დიუბუა-რაიმონის გალიზიანების კანონი, ისევე როგორც თითქმის ყველა ბიოლოგიური კანონი, აბსოლუტური მნიშვნელობის არ არის. იგი სამართლიანია მხოლოდ გარკვეულ პირობებში, როცა გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობა არ აღემატება გარკვეულ მაქსიმუმს. მაგალითად, თუ მუდმივი დენის ინტენსივობა ზომიერია, კუნთი აიგზნება მხოლოდ დენის ჩართვის და ამორთვის მომენტში. მაგრამ თუ მუდმივი დენის ინტენსივობა ძალიან დიდია, მაშინ კუნთი იგზნება დენის მოქმედების მთელი პერიოდის განმავლობაშიც.

— გალიზიანების ზღურბლი. ცოცხალ ქსოვილში აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია გამლიზიანებელი ძალის სწრაფი ცვლილება, მაგრამ ცვალებადი აგენტის ყოველთვის არ იწვევს აგზნებას. მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე იმას, თუ როგორია გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობა ანუ რა ფარგლებში ხდება მისი ოდენობის სწრაფი ცვლა.

გამლიზიანებელი ძალის იმ მინიმალურ სიდიდეს, რომელიც იწვევს აგზნებას, საზურღვე ძალას ანუ ზღურბლს უწოდებენ.

ამა თუ იმ ქსოვილის გალიზიანების ზღურბლი მუდმივ სიდიდეს არ წარმოადგენს. იგი იცვლება იმის მიხედვით, თუ როგორია ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობა და როგორია მისი აგზნებადობის ხარისხი. გალიზიანების ზღურბლსა და

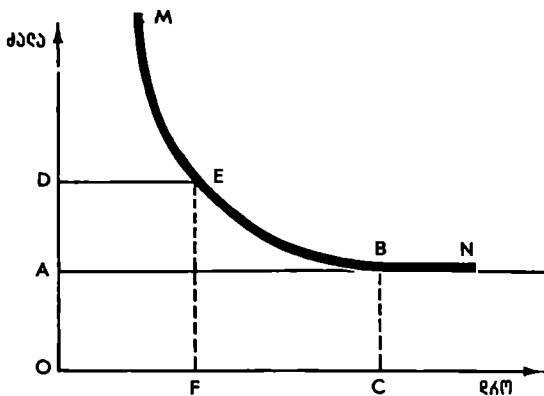
ქსოვილის აგზნებადობას შორის არსებობს უკუპროპორციული დამოკიდებულება. რაც უფრო მაღალია ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მცირე ინტენსივობის ძალა იქნება საჭირო აგზნების გამოსაწვევად. ასე მაგ., დალლილი კუნთის ზღურბლი უფრო მაღალია, ვიდრე დასვენებული კუნთის ზღურბლი. კუნთის გათბობა 38 — 40°-მდე ზღურბლის შემცირებას იწვევს. გაციება კი ზღურბლის ამალღებას და ა. შ. ამა თუ იმ ქსოვილის ზღურბლის დადგენით შეიძლება ერთგვარი წარმოდგენა ვიქონიოთ ამ ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობის შესახებ.

— მარგი დრო. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ცოცხალ ქსოვილში აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია, რომ მასზე მოქმედი გარეშე აგენტის ინტენსივობა იცვლებოდეს სწრაფად საზღურბლე ძალის ფარგლებში. მაგრამ ეს საკმარისი არ არის. საჭიროა, რომ გამღიზიანებელი ძალის მოქმედება ქსოვილზე გრძელდებოდეს გარკვეული დროის განმავლობაში. წინააღმდეგ შემთხვევაში გამღიზიანებელი ძალა ვერ გამოიწვევს აგზნებას. გერმანელი მეცნიერის გილდემისტერის განმარტებით: იმ უმცირეს დროს, რომელიც განმავლობაში უნდა გრძელდებოდეს გამღიზიანებელი ძალის მოქმედება ქსოვილზე, რომ მასში აგზნება გამოიწვიოს, მარგი დრო ანუ სასარგებლო დრო ეწოდება.

მარგი დრო მუდმივ სიდიდეს არ წარმოადგენს. იგი იცვლება როგორც ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობის, ე. ი. აგზნებადობის ხარისხის მიხედვით, აგრეთვე თვით გამღიზიანებელი ძალის ინტენსივობის მიხედვითაც. ასე მაგალითად, რაც უფრო უკეთესია ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობა, ე. ი. რაც უფრო მაღალია მისი აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მცირე დრო დასჭირდება გამღიზიანებელს მის ასაგზნებად. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ მით უფრო მცირე იქნება გაღიზიანების მარგი დრო. მეორე მხრივ, რაც უფრო დიდია გამღიზიანებელი ძალის ინტენსივობა, მით უფრო მცირე იქნება გაღიზიანების მარგი დრო. მუდმივი დენის შემთხვევაში გაღიზიანების ინტენსივობასა და მარგ დროს შორის ურთიერთობა შეიძლება გამოიხატოს გრაფიკულად (სურ. 7). თუ ორდინატზე გადავზომავთ გაღიზიანების ინტენსივობას (მუდმივი დენის ძალას), ხოლო აბსცისაზე — მარგ დროს, მაშინ გაღიზიანების ინტენსივობასა და მარგ დროს შორის ურთიერთობა გამოიხატება MN ჰიპერბოლით.

— ქრონაქსია. იმის გამო, რომ მარგ დროის ხანგრძლივობა გარკვეულად დამოკიდებულია ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხზე, მარგი დროის განსაზღვრით შეიძლება წარმოდგენა ვიქონიოთ ამა თუ იმ ქსოვილის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ფრანგმა მეცნიერმა ლაპიკმა შეიმუშავა სტანდარტული წესი ქსოვილების ფუნქციური მდგომარეობის შესაფასებლად ამ ქსოვილების გაღიზიანების მარგი დროის საფუძველზე. ამისათვის, პირველ ყოვლისა, უნდა განისაზღვროს ქსოვილის რეობაზე, ანუ მუდმივი დენის ის მინიმალური ინტენსივობა, რომელიც ქსოვილის აგზნებას იწვევს. შემდეგ რეობაზე ორჯერ მეტი ძალით ანუ ორმაგი რეობაზე განისაზღვრება ამ ქსოვილის გაღიზიანების მარგი დრო. ორმაგი რეობაზე განსაზღვრულ მარგ დროს ლაპიკმა ქრონაქსიად უწოდა. ქრონაქსია იმდენად კარგად გამოხატავს ქსოვილის ფუნქციურ მდგომარეობას, რომ ქრონაქსიმეტრიის მეთოდი ანუ ქრონაქსიის განსაზღვრის წესი კლინიკაშიც კი გამოიყენება ადამიანის დაავადებული კუნთისა და ნერვის ცხოველმყოფელობის განსაზღვრავად.

ფიზიოლოგიური ხსნარი. ცოცხალი კუნთების ფუნქციური მახასიათებლები შესასწავლად, მათზე სათანადო ექსპერიმენტების ჩატარების დროს ფიზიოლო-



სურ. 7. გამლზიანებელი ელექტრული დენის ინტესივობისა და მარგი დროის ხანგრძლივობის ურთიერთდამოკიდებულების მრული (MN).

აბსცისაზე გადაზომილია დრო, ორდინატაზე — მუდმივი დენის ძაბვა. BC — რეობაზა, EF — ორმაგი რეობაზა, OC — მარგი დრო, OF — ქრონაქსია.

გიურ ლაბორატორიებში ხშირად მიმართავენ ორგანიზმიდან მათ ამოკვეთას. თუ ექსპერიმენტის ხანგრძლივობა შედარებით დიდია, ცხადია, რომ ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთი, რომლის ირგვლივაც უკვე აღარ არის ქსოვილთა შორის სი-
 ოხე, ჰაერზე გამოშრობას განიცდის და თანდათან კარგავს მისთვის დამახასიათე-
 ბელ სასიცოცხლო თვისებებს. ყოველივე ამის თავიდან ასაცილებლად აუცილე-
 ბელია დროადრო კუნთის დასველება სითხით. ეს სითხე იზოტონური უნდა
 იყოს, ე. ი. ისეთივე კონცენტრაციით უნდა შეიცავდეს წყალში ხსნად მარილებს,
 როგორც ამ ორგანიზმის სისხლი ან ლიმფა. ასეთ სითხეებს ფიზიოლოგიურ ხსნა-
 რებს უწოდებენ. თუ ხსნარი სისხლთან შედარებით ჰიპერტონულია, მაშინ იგი
 კუნთიდან გამოიწოვს წყალს; კუნთში გაიზრდება მარილთა კონცენტრაცია, რაც
 უარყოფით გავლენას მოახდენს ცოცხალ კუნთზე. ცუდად მოქმედებს ჰიპოტო-
 ნურიც ხსნარიც, ე. ი. როცა მისი კონცენტრაცია უფრო დაბალია სისხლში მარი-
 ლთა კონცენტრაციაზე. ამ შემთხვევაში მისი ოსმოსური წნევა დაბალია; წყალი
 შედის კუნთში. ხდება კუნთის ზედმეტად გაჭირვლება წყლით და მისი ფუნქცი-
 ური მახასიათებლები ქვეითდება. ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთის ფუნქცი-
 ური მდგომარეობის მეტნაკლებად შენარჩუნებისათვის მნიშვნელობა აქვს არა
 მარტო აღნიშნული ხსნარის ოსმოსურ წნევას — მის იზოტონურობას სისხლთან,
 არამედ ქიმიურ შედგენილობასაც. ყველაზე მარტივ ფიზიოლოგიურ ხსნარად
 ითვლება სუფრის მარილის — ნატრიუმის ქლორიდის (NaCl) იზოტონური ხსნა-
 რი. ცივისხსლიანი ცხოველების და მათ შორის ბაყაყის ქსოვილებისათვის უმარტი-
 ვეს ფიზიოლოგიურ ხსნარს წარმოადგენს NaCl-ის 0,7%-იანი ხსნარი. თბილსი-
 სხლიანი ცხოველებისათვის კი მზადდება 0,9%-იანი ხსნარი. კუნთისა და საერთოდ
 ცოცხლი ქსოვილის ცხოველმყოფელობის უკეთ შენარჩუნებისათვის იზმარება
 ისეთი ხსნარები, რომლებიც მეტნაკლებად მიემსგავსება სისხლის პლაზმას არა-
 მარტო თავისი ოსმოსური თვისებებით, არამედ ქიმიური შედგენილობითაც. ცივ-
 სისხლიანი ცხოველებისათვის ასეთია რ ი ნ გ ე რ ის მიერ მომზადებული 0,7%

ხსნარი, რომელიც შეიცავს: 6,5 გ NaCl, 0,14 გ KCl, 0,12 გ CaCl₂ და 0,2 გ NaHCO₃ ერთ ლიტრ გამომხდელ წყალზე. თბილისისხლიანი ცხოველებისათვის ანალოგიური ხსნარი პირველად მოამზადა ლოკემ. ეს ხსნარი შეიცავს 9,0 გ NaCl, 0,42 გ. KCl, 0,25 გ CaCl₂, 0,1 — 0,3 გ NaHCO₃ და აგრეთვე 1 — 2 გრამ დექსტროზას ერთ ლიტრ გამომხდელ წყალზე.

— კუნთის შეკუმშვა

დღეისათვის კუნთში მიმდინარე აგზნების პროცესს ძირითადად შეისწავლიან იმ ელექტრული მოვლენების რეგისტრაციით, რომელიც თან სდევს კუნთის აგზნებას. მაგრამ წინათ, ცოცხალ ქსოვილებში ელექტრული დენის წარმოშობის აღმოჩენამდე და მისი რეგისტრაციის მეთოდების დამუშავებამდე, კუნთის აგზნების შესახებ მსჯელობდნენ კუნთის მექანიკური ეფექტის მიხედვით. ზოგჯერ ამ მეთოდს დღესაც მიმართავენ. ამიტომ მიზანშეწონილია თავდაპირველად კუნთის მექანიკური ეფექტების გაცნობა.

კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები. კუნთოვან ქსოვილს მოსვენების მდგომარეობაშიც გააჩნია გარკვეული მექანიკური თვისებები, რომლებსაც კუნთის პასიურ მექანიკურ თვისებებს უწოდებენ. კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები შეიძლება შევისწავლოთ თუ მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ კუნთს მოვდებთ გარკვეული სიდიდის ტვირთს და აღვრიცხავთ კუნთში აღმოცენებულ მექანიკურ ცვლილებებს: დატვირთვის საპასუხოდ მოსვენებული კუნთი დაგრძელდება და დაიძაბება. თუ ამგვარად გაკიმულ კუნთს მოვხსნით ტვირთს (ე. ი. გავათავისუფლებთ გამკვიმავი ძალისაგან), მაშინ იგი კვლავ დამოკლდება სწრაფად; გაკრება დაძაბულობაც. გაკიმვის დროს კუნთში დაძაბულობის განვითარება, ერთი მხრივ, ხოლო დატვირთვის მოხსნის შემდეგ კუნთის სწრაფი დამოკლება, მეორე მხრივ, კუნთის ელასტიკური თვისებითაა გაპირობებული. კუნთის ელასტიკურობა არ არის აბსოლუტური. რაც იქიდან ჩანს, რომ დატვირთვის მოხსნის შემდეგ კუნთი, მართალია, სწრაფად მოკლდება, მაგრამ მისი სიგრძე საწყის დონეს ზუსტად მაინც არ უბრუნდება: კუნთი რჩება მეტ-ნაკლებად დაგრძელებული ანუ დეფორმირებული. ასეთი ნარჩენი დეფორმაცია კუნთის მეორე პასიურ მექანიკურ თვისებას — პლასტიკურობას გამოხატავს; ამრიგად, კუნთი ელასტიკურ-პლასტიკური წარმონაქმნია.

ელასტიკური და პლასტიკური თვისებები ყველა კუნთში თანაბრად არ არის გამოხატული. ზოგში ჭარბობს ელასტიკურობა, ზოგში კი — პლასტიკურობა. ასე მაგალითად, ელასტიკური თვისება უკეთ არის გამოხატული ჩონჩხის თეთრ კუნთებში, რომელთა ბოჭკოებში მცირეა სარკოპლაზმა და მრავლად გვხვდება კონებად დალაგებული მიოფიბრილები. წითელ კუნთოვან ბოჭკოებში კი პლასტიკური თვისებები ჭარბობს.

საკუთარი ტონუსი. როგორი ძლიერიც არ უნდა იყოს კუნთის პლასტიკური თვისება, დატვირთვის მოხსნის შემდეგ კუნთი თანდათან თავისუფლდება ნარჩენი დეფორმაციისაგან და გარკვეული ხნის განმავლობაში სრულად აღიდგენს საწყის სიგრძეს.

კუნთის თვისებას — მოსვენების მდგომარეობაშივე გათავისუფლდეს ნარჩენი დეფორმაციისაგან და აღიდგინოს საწყისი სიგრძე — კუნთის საკუთარი ტონუსი ეწოდება.

საკუთარი ტონუსი მით უფრო ძლიერ ვლინდება, რაც უფრო კარგია კუნთის

ფუნქციური მდგომარეობა. კუნთის გათბობა 38 — 40°-მდე აძლიერებს საკუთარ ტონუსს. დასვენებული კუნთი უფრო სწრაფად თავისუფლდება ნარჩენი დეფორმაციისაგან და უფრო სწრაფად აღიღებს საწყის სიგრძეს. ყოველივე ეს მიუთითებს იმაზე, რომ საკუთარ ტონუსს საფუძვლად უდევს მოსვენებულ კუნთში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესი.

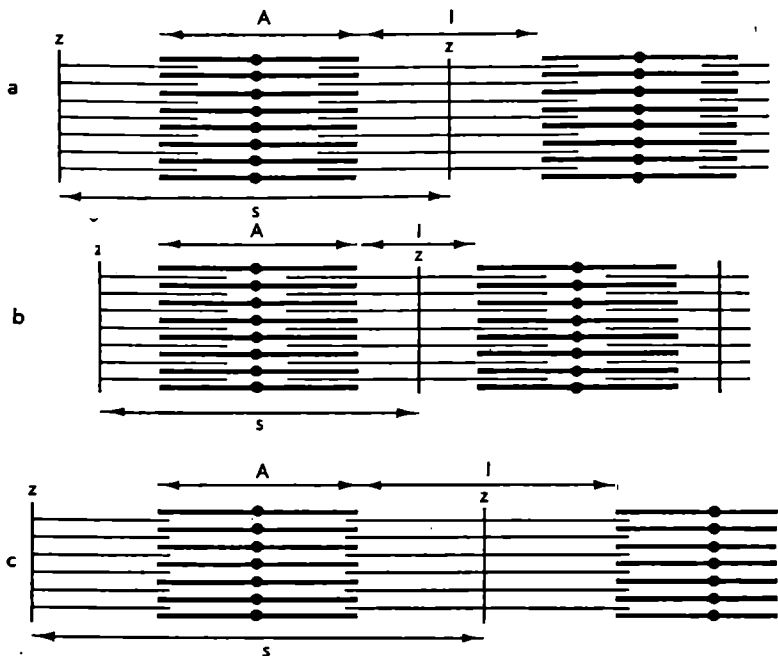
კუნთის მაკროსკოპული ცვლილებები შეკუმშვის დროს. ცოცხალი კუნთი ორგანიზმში, აგრეთვე ორგანიზმიდან ამოკვეთის შემდეგაც, აგზნების შედეგად ფორმას იცვლის — იგი მოკლდება და სქელდება. ამ დროს მას შეუძლია გადაადგილოს მასზე მოდებული ტვირთი ანუ შეასრულოს ერთგვარი მექანიკური მუშაობა. გარკვეული ხნის შემდეგ კუნთი ისევ წვრილდება და გრძელდება, ანუ უბრუნდება საწყის მდგომარეობას. აგზნების შედეგად კუნთის დროებით დამოკლებას და შემდეგ ისევ დაგრძელებას კუნთის შეკუმშვისას უწოდებენ. კუნთის შეკუმშვა გაპირობებულია მისი შემადგენელი ბოჭკოების შეკუმშვით. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, შეკუმშვის დროს მთელი კუნთის ფორმის ცვლილება ყველა ბოჭკოს ცვლილებების საერთო ჯამს წარმოადგენს.

კუნთის მაკროსკოპული ცვლილება შეკუმშვის დროს. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ფორმის ცვლილება — დამოკლება თუ დაგრძელება — გაპირობებულია ამ ბოჭკოში განლაგებული ძაფისმაგვარი წარმონაქმნების — მიოფიბრილების სიგრძის ცვლილებებით. სინათლის მიკროსკოპში კარგად ჩანს, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის დროს მიოფიბრილების ანიზოტროპული ნაწილები თითქმის არავითარ ცვლილებას არ განიცდის. ამისგან განსხვავებით მცირდება და შეიძლება მთლიანად გაქრეს მიოფიბრილის იზოტროპული ნაწილები და სარკომერების ცენტრში მოთავსებული ჰენზენის ზოლები (სურ. 8). კუნთოვანი ბოჭკოს გაკიშვის ანუ მიოფიბრილის დაგრძელების დროსაც, ანიზოტროპული ნაწილი უცვლელი რჩება, ხოლო იზოტროპული ნაწილები და ჰენზენის ზოლები კვლავ მატულობენ სიგრძეში.

კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს არა მარტო მიოფიბრილაში არსებულ ცილოვან ძაფებს, არამედ მაკროერგული ბმის შემცველ ადენოზინტრიფოსფატს, რომელიც უჩრდისათვის ენერჯის უნივერსალურ წყაროს წარმოადგენს. თუ კუნთოვანი ბოჭკოს სარკობლაზმა მაღალი კონცენტრაციით შეიცავს ატფ-ს, კუნთი მოდუნებულია. როცა კუნთოვან ბოჭკოში იწყება ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და მისი კონცენტრაცია მნიშვნელოვნად ქვეითდება, ხდება მიოფიბრილების დამოკლება ანუ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვა. შეკუმშვა ხორციელდება იმ ენერჯის ხარჯზე, რომელიც დიდი რაოდენობით თავისუფლდება კუნთოვან ბოჭკოში ატფ-ის ჰიდროლიზური დაშლის დროს.

დადგენილია, რომ ადენოზინტრიფოსფატის დაშლის უნარი ანუ ატფაზური აქტივობა თვით ცილა მიოზინს აქვს, კერძოდ, მძიმე მერომიოზინის (HMM) თავს. მაგრამ მოსვენებულ მდგომარეობაში მიოზინის ატფაზური აქტივობა ძალიან დაბალია და ამიტომ სარკობლაზმაში შენარჩუნებულია ატფ-ის მაღალი კონცენტრაცია.

მიოზინის ატფაზური აქტივობა იზრდება, როცა იგი დაუკავშირდება აქტინს და წარმოიქმნება აქტომიოზინის კომპლექსი. როგორც წინა პარაგრაფებში იყო აღნიშნული, ცილა აქტინი მოთავსებულია სარკომერის წვრილ ფილამენტებში, რომლებიც თავისუფალი ბოლოებით შეცურებულია მიოზინის ფილამენტებს შორის და მათ გვერდით მორჩებს (მიოზინის მოლეკულების „თავებს“) ეხება (სურ.



სურ. 8. მიოფიბრილების მსხვილი და წვრილი ფილამენტების ურთიერთობის სქემა კუნთის მოსვენებულ (a), შეკუმშულ (b) და გაკიშულ (c) მდგომარეობაში. A — ანიზოტროპული დისკი, I — იზოტროპული დისკი, Z — სააკომერის შემომსახურელი ფირფიტები, S — სააკომერი.

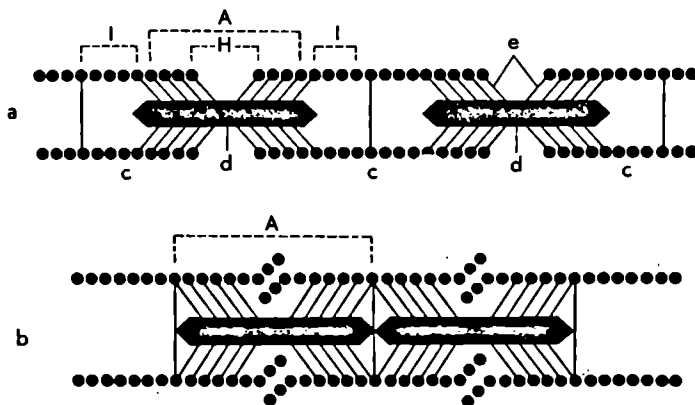
5 E). მოსვენების მდგომარეობაში, მიუხედავად აქტინისა და მიოზინის ტროპოგრადიული სიახლოვისა, მათ შორის ქიმიური კავშირი არ არის ძლიერი. ამ კავშირის წარმოქმნას ეწინააღმდეგება წვრილ ძაფებში არსებული ცილა ტროპომიოზინი (იხ. გვ. 29), რომელიც აქტინს გზას უკეტავს მიოზინისაკენ. აგზნების წარმოშობის დროს კუნთოვან ბოჭკოში იზრდება Ca^{2+} -ის იონების კონცენტრაცია. Ca^{2+} უკავშირდება წვრილ ფილამენტებში ტროპომიოზინის ბოლოებთან არსებულ ცილა ტროპონინს და ცვლის მის კონფიგურაციას (სურ. 5 c). ტროპონინის კონფიგურაციის შეცვლის გამო ჩხირისებური ტროპომიოზინი გადაადგილდება წვრილ ფილამენტში (იგი ჩაეშვება აქტინის ორმაგი სპირალის ღარში) აქტინს გაუთავისუფლებს გზას მიოზინის თავებისაკენ და წარმოიქმნება აქტომიოზინის კომპლექსი, რის შედეგადაც იზრდება მიოზინის ატფაზური აქტივობა. იგი იწყებს ატფ-ის ინტენსიურად დაშლას ატფ-დ და ფოსფორმეჩაეად, შემდეგ კი ატფ იშლება ადენოზინმონოფოსფორმეჩაეად (ამფ). გამოყოფილი ენერჯის ხარჯზე მიოზინის თავები ანუ ვანივი მორჩები იწყებენ წრიულ მოძრაობას, რის შედეგადაც მათთან დაკავშირებული წვრილი ფილამენტები შეცურდება მიოზინის ძაფებს შორის.

წვრილი ფილამენტები, რომლებიც ერთი ბოლოთი მიმაგრებულია Z ფირფიტებთან, ორივე მხრიდან შეცურდება მიოზინის ძაფებს შორის. ამის გამო ერთმანეთს უახლოვდება მეზობელი ფირფიტები და სააკომერის სიგრძე მცირდება.

ვინაიდან ასეთი პროცესი (წვრილი ფილამენტების შეცურება მიოზინის ძაფებს შორის და ე. ი. Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება) ყველა სარკომერში ხდება, ცხადია, ადგილი ექნება მთელი მიოფიბრილის სიგრძის მნიშვნელოვან დამოკლებას. უნდა აღინიშნოს, რომ ინტენსიური აზუნების დროს სარკომერში აქტინსა და მიოზინს შორის ურთიერთმოქმედება იმდენად ძლიერდება, რომ მიოზინის ძაფებს შორის ორი მხრიდან შეცურებული წვრილი ფილამენტები ერთმანეთს გადაფარავენ კიდევ. ამიტომაც კუნთოვანი ბოჭკო უფრო ინტენსიურად იკუმშება (სურ. 9).

განხილული თეორიის მიხედვით, კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას (ე. ი. მიოფიბრილების დამოკლებას) იწვევს არა ცილოვანი ფილამენტების სიგრძის ან ფორმის შეცვლა, არამედ ამ ფილამენტების ერთმანეთში შეცურება და ამის გამო Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება. ამიტომ არის, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის დროს სარკომერის ანიზოტროპული ნაწილები (A დისკები) უცვლელი რჩება, ხოლო იზოტროპული ნაწილები (I დისკები) და სარკომერის ცენტრალური H ზოლი მკირდება და შეიძლება სულ გაქრეს კიდევ. ცხადია, სარკომერის ამ უბნების შემცირების ხარისხი დამოკიდებულია შეკუმშვის ინტენსივობაზე. მაგალითად, თუ შეკუმშვა იმდენად ძლიერია, რომ წვრილი ძაფები ორივე მხრიდან ერთმანეთს შეეხება ან გადაფარავენ კიდევ ნაწილობრივ, მაშინ H ზოლი და იზოტროპული სეგმენტები (I დისკები) მთლიანად გაქრება. ეს იმიტომ, რომ სარკომერი მთელ სიგრძეზე ერთნაირი ოპტიკური თვისების გახდება.

შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ იწყება კუნთის მოდუნება: სარკოპლაზმატური რეტიკულუმის კედლებში არსებული „კალციუმის ტუმბო“ იწყებს Ca^{2+} -ის იონების დაბრუნებას ცისტერნებში; როცა სარკოპლაზმის ექსტრარეტიკულურ არეში Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია 10^{-8} მოლზე მეტად შემცირდება, აღდგება ტროპონინის ნორმალური კონფიგურაცია და ტროპომიოზინი დაუბრუნდება საწყის მდებარეობას; ამის გამო შესუსტდება კავშირი აქტინისა და მიოზინის ძაფებს შორის, დაეცემა მიოზინის ატფაზური აქტივობა და კუნთი მოდუნდება. „კალციუმის



სურ. 9. მსხვილი და წვრილი ფილამენტების განლაგება სარკომერში კუნთის მოსვენებულ (a) და ძლიერი შეკუმშვის (b) მდგომარეობაში.
c — წვრილი ფილამენტი, d — მსხვილი ფილამენტი, e — განივი ხიდაკები (დევისის მიხედვით).

ტუმბოს“ მოქმედება ენერჯის ხარკვით მიმდინარეობს, რომელიც თავისუფლდება ატმ-ის ჰიდროლიზური დაშლის შედეგად. მასასადამე შეიძლება დავაკენათ, რომ კუნთის მოღუნება, მსგავსად შეკუმშვისა, აქტიური პროცესია.

კუნთოვანი ბოკოს მოღუნების დროს აქტინის ძაფები ისევ გამოდის მიოზინის ფარგლებიდან და სარკომერებში აღდგება H ზოლსა და I დისკების საწყისი სიგრძეები.

კალციუმის ტუმბოს მოქმედება დიდ როლს თამაშობს კუნთის მოსვენებულ მდგომარეობაშიც. ტუმბოს მოქმედების შედეგია ის, რომ თავისუფალი კალციუმის უმეტესი ნაწილი რეტიკულუმის ცისტერნებშია მოთავსებული. ექსტრარეტიკულურ არეში კი მისი კონცენტრაცია არ აღემატება 10^{-8} მოლს. ამიტომ კუნთი მოღუნებული რჩება. კალციუმის ტუმბოს ასეთი მოქმედების გამო სარკოპლაზმატური რეტიკულუმის ცისტერნებს მ ო ღ უ ნ ე ბ ი ს ფ ა ქ ტ ო რ ს უ წ ო დებენ.

კუნთის გაჭიმვის დროს სარკომერების სიგრძე დიდდება, რადგან აქტინის ფილამენტები ნორმაზე მეტად გამოდის ანიზოტროპული სეგმენტის ფარგლებიდან და ერთმანეთს შორდება Z ფირფიტები. ძირითადად იზრდება I დისკებისა და H ზოლის სიგრძე; მიოზინის ფილამენტები (ე. ი. A დისკები) ამ შემთხვევაშიც უცვლელი რჩება.

მოსვენებულ კუნთში მიოზინისა და აქტინის ძაფებს შორის არსებული მცირე შეკიდულება იმ ძალას წარმოადგენს, რომელიც ეწინააღმდეგება ბოკოს დაგრძელებას გაჭიმვის დროს, ე. ი. ქმნის კუნთის ელასტიკურ თვისებას.

ატმ-ის როლი შეკუმშვის პროცესში. პირდაპირი ცდებით ნაჩვენებია, რომ კუნთის შეკუმშვისას ატმ ჰიდროლიზურად იშლება და მისგან წარმოიშობა ადენოზინდიფოსფატი და ფოსფორმეა. არც ერთი სხვა ენერგეტიკული რეაქცია (როგორცაა მაგალითად, ნახშირწყლების აერობული და ანაერობული დაშლა კარბატინფოსფატის დაშლა) არ წარმოადგენს ენერჯის პირდაპირ წყაროს კუნთის შეკუმშვისათვის, ამ რეაქციების შედეგად გამოყოფილი ენერჯია ჩვეულებრივ ხმარდება ატმ-ს სინთეზს — მაკროერგული ბმის წარმოქმნას.

მიოზინის მოლეკულის თავი შეიცავს აქტიურ ჯგუფს, რომელიც ადენოზინტიფოსფატის დაშლას იწვევს. მიოზინის ატმ-აზა აქტივდება ცილა აქტინის მიერ Mg^{2+} იონების თანაარსებობის დროს. ვარაუდობენ, რომ მიოზინის თავის წრიული მოძრაობის ერთ ციკლში განივი ხიდაკი შლის მხოლოდ ერთ მოლეკულა ატმ-ს. მასასადამე, რაც უფრო მეტი გვერდითი ხიდაკი იქნება გააქტივებული, მით უფრო მეტი ატმ დიშლება.

როგორ ხდება ატმ-ის ჩართვა გვერდითი ხიდაკების მოქმედებაში, ჯერ კიდევ უცნობია და ინტენსიური კვლევის საგანს წარმოადგენს. ვარაუდობენ, რომ მიოზინის მოლეკულის თავის ერთი ბრუნვის დამთავრებისას ატმ-ის ერთი მოლეკულა უკავშირდება გვერდით ხიდაკს. ამის შედეგად თავისუფლდება ენერჯია, რომელიც ხმარდება აქტინისა და მიოზინის ურთიერთდაცობას. მიოზინის თავი სცილდება აქტინს. შემდეგ ხდება ატმ-ის დაშლა, რასაც მოჰყვება გვერდითი ხიდაკის ხელახალი დაკავშირება აქტინთან და ეს ციკლი ისევ მეორდება.

მიოზინის მოლეკულის თავის რიტმული მოცილება და ხელახალი დაკავშირება აქტინთან, რაც კუნთოვანი ბოკოს შეკუმშვას იწვევს, შესაძლებელია მანამ, ვიდრე ადგილი აქვს ატმ-ის ჰიდროლიზურ დაშლას. საკმარისია შეწყდეს ეს პროცესი, რომ შეუძლებელი გახდება აქტინის დაკავშირება მიოზინთან. ამის შედეგად ეცემა მიოფიბრილების წინააღმდეგობა გაჭიმვისადმი და კუნთი ღუნდება.

წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ შეკუმშვის დროს კუნთი იყენებს უშუალოდ იმ ენერგიას, რომელიც თავისუფლდება მაკროერგული ნაერთის — ადენოზინტრიფოსფატის (ატფ) დაშლის შედეგად. ატფ-ი იშლება ადენოზინდიფოსფატად და ფოსფორმეჯად (ატფ → ადფ + H_3PO_4 ; 0,04 კალ.). კუნთი შეზღუდული რაოდენობით შეიცავს ატფ-ს (ბაყაყის 1 გ კუნთში დაახლოებით 5 მკმოლ ატფ-ია). ამიტომ ატფ-ს მარაგი საკმარისი იქნებოდა მხოლოდ რამდენიმე შეკუმშვისათვის, რომ კუნთში არ ხდებოდა მისი რესინთეზი ადფ-ის რეფოსფორილირების გზით. ადფ-ს რეფოსფორილირებისათვის საჭირო ფოსფორმეჯის და ენერჯის წყაროს კ რ ე ა ტ ი ნ ფ ო ს ფ ა ტ ი (კფ) და გლუკოზა წარმოადგენს. კრეატინფოსფატის დაშლით მიიღება: კრეატინი და ფოსფორმეჯა (კფ — კრეატინი + H_3PO_4 ; 0,17 კალ.). გლუკოზის გარდაქმნა კი ორ ეტაპად მიმდინარეობს. თავდაპირველად ხდება გ ლ ი კ ო ლ ი ზ ი ანუ გლუკოზის რძემეჯა დულოლი (გლუკოზა → რძემეჯა: 0,42 კალ.). გლიკოლიზი, ისევე როგორც ატფ-ს და ადფ-ს დაშლა ანაერობული პროცესია (ე. ი. არ საჭიროებს O_2 -ს). გლუკოზის გარდაქმნის მეორე ეტაპზე ხდება წარმოშობილი რძემეჯის 1/5-ის დაქანგვა, რის შედეგადაც დიდი რაოდენობით გამოიყოფა ენერჯია (რძემეჯა + O_2 → CO_2 ; 5,0 — 20 კალ.). ეს ენერჯია ხმარდება, ერთის მხრივ, ატფ-ისა და ადფ-ის რეფოსფორირებას, ხოლო მეორეს მხრივ, რძემეჯის დანარჩენ 4/5-ის აღდგენას გლუკოზად. შეკუმშვისათვის საჭირო ენერჯის წყაროს კუნთში მ ი ო გ ლ ო ბ ი ნ ი ს ენერჯიანი წარმოადგენს, რომლის მარაგის განახლება სუნთქვის დროს შეთვისებული ატმოსფერული O_2 -ის ხარჯზე ხდება. „დახარჯული“ გლუკოზის შეფარდება „დაქანგულ“ რძემეჯასთან, დაახლოებით, 5-ის ტოლია და მას მ ე ი ე რ კ ო ფ ი ს კ ო ე ფ ი ც ი ე ნ ტ ს უწოდებენ.

რძემეჯის გარდაქმნის ზემოაღწერილი პროცესი დამახასიათებელია არა მარტო კუნთისათვის, არამედ ლეიქოსათვისაც. ძლიერი ფიზიკური მუშაობის დროს კუნთში ქარბად წარმოშობილი რძემეჯა ვადადის ჯერ სისხლში და სისხლის საშუალებით ხვდება ლეიქოში. ლეიქოში რძემეჯის მცირე ნაწილი იჟანგება, ხოლო დიდი ნაწილი აღდგება გლიკოგენად, მარაგის სახით ინახება ლეიქოში და საჭიროების დროს ისევ მიეწოდება კუნთებს სისხლის შაქრის სახით.

დიდი ხნის განმავლობაში ითვლებოდა, რომ შეკუმშვას ხმარდებოდა ის ენერჯია, რომელიც თავისუფლდება გლუკოზის გარდაქმნის დროს. ასეთ შეხედულებას საფუძველი გამოეცალა მას შემდეგ, რაც დადგენილ იქნა, რომ: 1. რძემეჯის უმეტესი ნაწილი წარმოიქმნება მხოლოდ შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ, 2. შეკუმშვის უნარი გააჩნია ისეთ კუნთსაც, რომელიც საერთოდ არ შეიცავს გლიკოგენს, და 3. კუნთის დამუშავება მ ო ნ ო ი ო დ ა ც ე ტ ა ტ ი თ, რომელიც გლიკოლიზის ბლოკირებას იწვევს, არ უქარავს კუნთს შეკუმშვის უნარს.

სითბოს წარმოქმნა შეკუმშვის დროს. კუნთებში ჯერ კიდევ მოსვენების მდგომარეობაში ხდება სითბოს წარმოქმნა, რომელიც თბილისხლიან ცხოველებში ხმარდება სხეულის ტემპერატურის შენარჩუნებას. აგზნებისა და შეკუმშვის დროს კუნთში რამდენჯერმე ძლიერდება სითბოს წარმოშობა. ა.პ.ილი ს მიხედვით სითბოს წარმოქმნის ორ ფაზას არჩევენ: 1. ს ა წ ყ ი ს ი ს ი თ ბ ო ს ფ აზა; იგი შედარებით ხანმოკლეა და მოიცავს კუნთის შეკუმშვის პერიოდს; 2. დ ა გ ვ ი ა ნ ე ბ უ ლ ი ანუ ა ღ გ ე ნ ი თ ი ს ი თ ბ ო ს ფ აზა. იგი უფრო ხანგრძლივია, გრძელდება რამდენიმე წუთი და მოიცავს შეკუმშვის დამთავრების შემდგომ პერიოდს, ე. ი. როცა კუნთი უკვე მოდუნებულია.

მომდევნო წლებში, უფრო ნატიფი მეთოდოლოგიების გამოყენებით, დაზუსტებულ იქნა ის ენერგეტიკული რეაქციები, რომლებიც განაპირობებენ სითბოს წარმოქმნას. ამის საფუძველზე ს ა წ ყ ი ს ი ს ი თ ბ ო ს პროდუქციის ფაზა სამ ნაწილად

იქნა დაყოფილი: 1. აქტივაციის სითბო, რომელიც წინ უსწრებს შეკუმშვის დაწყებას და დაკავშირებული უნდა იყოს ავზნების შედეგად სარკოლაზმაში თავისუფალი Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის მომატებასთან; 2. დამოკლები სითბო. იგი გამოიყოფა კუნთის შეკუმშვის პროცესში. დამოკლების სითბოს რაოდენობა კუნთის დამოკლების პირდაპირპროპორციულია და არ იცვლება დაძაბულობის მიხედვით; 3. მოდუნების სითბო — წარმოიშობა კუნთის მოდუნების ფაზაში. მოდუნების სითბოს წარმოქმნა, როგორც ვარაუდობენ, იმ ენერჯის ხარჯზე უნდა ხდებოდეს, რომელიც ხმარდება დამოკლების ფაზაში კუნთის ელასტიკურობის დაძლევისას.

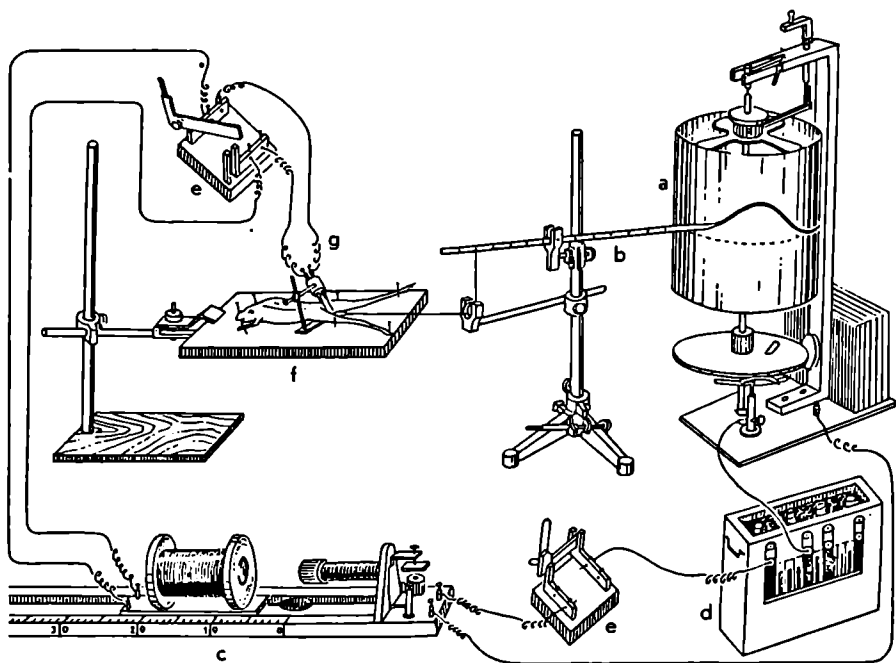
აღდგენითი სითბოს პროდუქცია ორ ეტაპად მიმდინარეობს. პირველ ეტაპზე სითბოს წარმოშობა ხდება ანაერობული პროცესების — კრეატინფოსფატის დაშლისა და გლიკოლიზის შედეგად. მეორე ეტაპზე კი სითბო წარმოიქმნება აერობული პროცესის გამო, როცა რძემჟავას $1/5$ იჟანგება და გათავისუფლებული ენერჯის ხარჯზე რძემჟავას დანარჩენი $4/5$ აღდგება გლუკოზად. უნდა აღინიშნოს, რომ აღდგენითი სითბოს უდიდესი ნაწილი (90%) წარმოიქმნება გლუკოზის გარდაქმნის აერობულ ფაზაში. ანაერობულ ფაზაში კი წარმოიქმნება აღდგენითი სითბოს მხოლოდ 10%.

კუნთის გათოშვა. ცხოველური ორგანიზმის სიკვდილის შემდეგ კუნთებში სწრაფად იშლება ატფ-ი და მისი კონცენტრაცია ეცემა გარკვეულ კრიტიკულ დონეზე დაბლა. ასეთ პირობებში აქტინისა და მიოზინის ფილამენტები ხისტად უერთდება ერთმანეთს და კუნთი მაგრდება — მყარდება გათოშვის მდგომარეობა (rigor mortis). გათოშვის მოხსნა, ე. ი. კუნთების ხელახალი დარბილება ხდება მხოლოდ მას შემდეგ, როცა დაიწყება საკუთრივ შემკუმშავი ცილების დაშლა ანუ ავტოლიზი.

კუნთის შეკუმშვის ფორმები. კუნთის შეკუმშვის პროცესის შესასწავლად, მისი მიმდინარეობის კანონზომიერებების დასადგენად, მიმართავენ შეკუმშვების გრაფიკულ ჩაწერას კიმოგრაფზე. ამისათვის ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთის ერთ ბოლოს ამაგრებენ ხისტად, ხოლო მეორე ბოლოს ძაფის საშუალებით უერთებენ მიოგრაფს. ეს უკანასკნელი თავისუფალი მხარით ეხება კიმოგრაფის ცილინდრს (სურ. 10). კუნთის შეკუმშვის შედეგად მიოგრაფის წვეტი იწყებს ვადადგილების და მოძრავ კიმოგრაფზე აღიბეჭდება მრუდი, რომელიც საკმაოდ ზუსტად ასახავს შეკუმშვის მიმდინარეობას დროში. საყურადღებოა, რომ რაც უფრო სწრაფად მოძრაობს კიმოგრაფი ლერძის ირგვლივ, მით უფრო გაშლილად იწერება შეკუმშვის მრუდი.

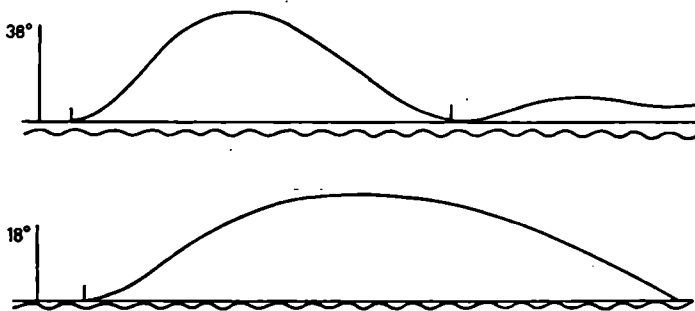
შეკუმშვის გრაფიკული ჩანაწერი, მისი კონფიგურაცია დამოკიდებულია არა მარტო კიმოგრაფის ბრუნვის სისწრაფეზე, არამედ გალიზიანების პირობებზეც. მაგალითად, თუ კუნთი ღიზიანდება ერთჯერადად, მაშინ აღმოცენდება შეკუმშვის ერთი ტალღა, რომლის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული გამლიზიანების ბუნებაზე. ერთი და იგივე სისწრაფით მბრუნავ კიმოგრაფზე ასეთი შეკუმშვა მუდამ ერთი და იგივე ფორმისაა. ასეთ სტაბილურ შეკუმშვას ერთხელობრივს უწოდებენ (სურ. 11). სურათიდან ჩანს, რომ კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა არ იწყება კუნთის გალიზიანებისთანავე, არამედ გადის გარკვეული დრო (რამდენიმე მილისეკუნდი) და მხოლოდ შემდეგ იწყება შეკუმშვა.

იმ დროს, რომელიც გადის გალიზიანების მომენტის დაშვების დაწყებამდე, შეკუმშვის ფარული პერიოდი ეწოდება.



სურ. 10. ჩონჩხის კუნთის ერთხელობრივი შვეუშეის სარეგისტრაციო ცდის სქემა.

a — კომოგრაფი, b — მიოგრაფი, c — ინდუქტორიუმი, d — აკუმულატორი, e — დიუბურაიმონის გასაღებები, f — კორპის ფორფიტაზე ფიქსირებული საცდელი ცხოველი, g — გამლიზიანებელი ელექტროდები.



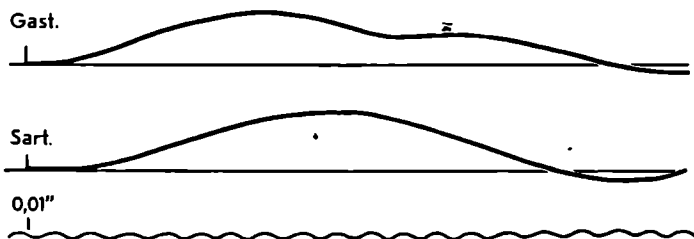
სურ. 11. ბაყაყის კანჭის ტყუპი კუნთის ერთხელობრივი შვეუშეის მრუდები.

მრუდები ჩაწერილია კუნთის სხვადასხვა ტემპერატურაზე: ზედა მრუდი 38° -ზე, ხოლო ქვედა მრუდი — 18° -ზე. ვერტიკალური ხაზები მიუთითებენ კუნთის გაღიზიანების მომენტებს. ზედა მრუდზე შვეუშეის ფარული პერიოდი 9 მს-ია, შვეუშეის ხანგრძლივობა — 90 მს. ქვედა მრუდზე: ფარული პერიოდი — 17 მს; შვეუშეის ხანგრძლივობა — 160 მს. შვეუშეის მრუდების ქვემოთ მოცემულია დროის კალიბრება. ერთი რხევა შეესაბამება 10 მს-ს. (ბერიტაშვილი).

ფარული პერიოდის შემდეგ კუნთი იწყებს შეკუმშვას ჭერ ნელა. შემდეგ სწრაფად და ბოლოს ისევ ნელა. კუნთის შეკუმშვაში არჩევენ ორ ფაზას: საკუთრივ შ ე კ უ მ შ ე ი ს ფაზას და მ ო ღ უ ნ ე ბ ი ს ფაზას.

ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ერთხელობრივი შეკუმშვის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული გამლიზიანების რაობაზე, მაგრამ იგი ცვალებადობს კუნთის ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით. მაგ., კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა მით უფრო ხანმოკლეა და ძლიერი, რაც უფრო დასვენებულია კუნთი, ან რაც უფრო მაღალია (არა უმეტეს 40°C) მისი ტემპერატურა (სურ. 11).

ერთხელობრივი შეკუმშვის ხანგრძლივობა და ინტენსივობა დამოკიდებულია აგრეთვე იმაზე, თუ როგორი კუნთი იკუმშება — წითელი თუ თეთრი. თეთრი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვები უფრო ხანმოკლეა, ვიდრე წითლისა. იმის გამო, რომ ზოგიერთი კუნთი შეიცავს როგორც თეთრ, ისე წითელ კუნთოვან ბოჭკოებს, მისი ერთხელობრივი შეკუმშვის მრუდი ორ შემადგენელს იძლევა. ერთი შეესაბამება თეთრი ბოჭკოების შეკუმშვას, ხოლო მეორე, უფრო მოგვიანო — წითელი ბოჭკოების შეკუმშვას (სურ. 12).

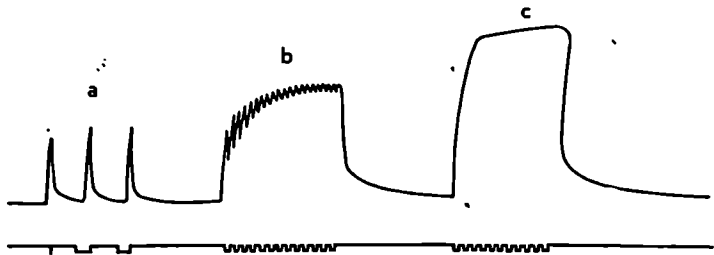


სურ. 12. სხვადასხვა შედგენილობის კუნთების ერთხელობრივი შეკუმშვის მრუდები.

ზედა მრუდი გამოხატავს ბაყაისი კანჭის ტუეპი კუნთის (იგი შეიცავს როგორც თეთრ, ისე წითელ კუნთოვან ბოჭკოებს) ერთხელობრივ შეკუმშვას. მრუდზე აღინიშნება ორი შემადგენელი პირველი შეესაბამება თეთრი ბოჭკოების შეკუმშვას, მეორე — წითელი ბოჭკოების შეკუმშვას.

ქვედა მრუდი გამოხატავს თერძის კუნთის (შეიცავს მხოლოდ თეთრ ბოჭკოებს) ერთხელობრივ შეკუმშვას, იგი ხასიათდება მხოლოდ ერთი შემადგენლობით. (ბერიტაშვილი).

ტიტანური შეკუმშვა. თუ კუნთი ღიზიანდება არა ერთჯერადად, არამედ რიტმულად, მაგრამ ისე, რომ ყოველი მომდევნო გაღიზიანება კუნთზე მოქმედებს წინა გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ, მაშინ კუნთი ყოველ გაღიზიანებას უპასუხებს ერთხელობრივი შეკუმშვებით (სურ. 13, a). სხვა სურათი მიიღება, თუ რიტმული გაღიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს ჭერ კიდევ მაშინ, როცა წინა გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვა დამთავრებული არ არის. ასეთ პირობებში, ყოველი მომდევნო გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვა შეერწყმის, დაემატება წინას და მიიღება გახანგრძლივებული შეკუმშვის მრუდი (სურ. 13 b, c). შთაბეჭდილება ისეთია, თითქოს მოხდა კუნთის გაშეშება შეკუმშულ მდგომარეობაში. ასეთ შეკუმშვას ტ ე ტ ა ნ უ რ შ ე ე კ უ მ შ ე ა ს, ანუ ტ ე ტ ა ნ უ ს ს უწოდებენ (ტ ე ტ ა ნ ო ს ბერძნულად გაშეშებას ნიშნავს).



სურ. 13. კუნთის შეკუმშვა გალიზიანების სხვადასხვა სიხშირეზე.

a — ერთხელობრივი შეკუმშვები, b — კბილოვანი ტეტანური შეკუმშვა, c — გლუვი ტეტანური შეკუმშვა. ქვედა ხაზზე აღნიშნულია კუნთის გალიზიანების მომენტები (ფერვორნი).

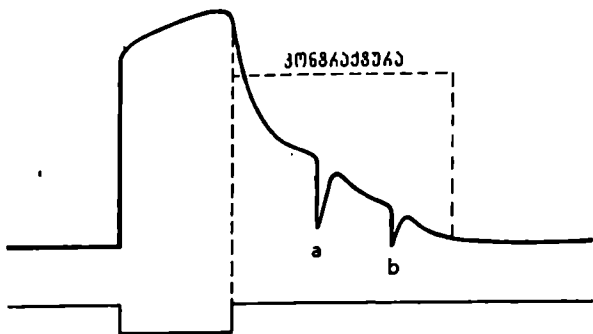
ტეტანური შეკუმშვის ხასიათი დამოკიდებულია გალიზიანების სიხშირეზე. თუ გალიზიანების სიხშირე შედარებით დაბალია და ყოველი მომდევნო კვეთება მოქმედებს კუნთზე მას შემდეგ, როცა წინა შეკუმშვამ თავის მაქსიმუმს უკვე მიაღწია და დაიწყო მოღუნება, მაშინ ყოველი ახალი გალიზიანება შეკუმშვის ახალ წვეტს გამოიწვევს. მიიღება ტეტანური შეკუმშვის დაკბილული მრუდი, ასეთ შეკუმშვას კ ბ ი ლ ო ვ ა ნ ტ ე ტ ა ნ უ ს ს უწოდებენ (სურ. 13, b). ხოლო თუ გალიზიანების სიხშირე ისეთია, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს ჯერ კიდევ იმ დროს, როცა წინა გალიზიანებით გამოწვეულ შეკუმშვას თავისი მაქსიმუმისათვის არ მიუღწევია, მაშინ ახალი შეკუმშვა უბრალოდ გააგრძელებს წინა შეკუმშვის პროცესს და მიიღება გლუვი ფორმის მრუდი. ასეთ ტეტანურ შეკუმშვას გ ლ უ ე ტ ე ტ ა ნ უ ს ს უწოდებენ (სურ. 13, b).

კონტრაქტურა. ჩონჩხის კუნთის ერთხელობრივ და ტეტანურ შეკუმშვებს მუდამ წინ უსწრებს აგზნების პროცესი. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, შეკუმშვის აღნიშნული სახეები კუნთის აგზნების შედეგს წარმოადგენს. მაგრამ არსებობს ჩონჩხის კუნთის განსაკუთრებული სახის შეკუმშვა, რომელიც გამოიწვევა აგზნების გარეშე. ასეთი შეკუმშვა შედარებით ხანგრძლივია.

ჩონჩხის კუნთის ისეთ შეკუმშვას, რომელიც შედარებით ხანგრძლივად მიმდინარეობს და გამოიწვევა აგზნების გარეშე, კონტრაქტურულ შეკუმშვას ანუ კონტრაქტურას უწოდებენ.

კონტრაქტურულ შეკუმშვას იწვევს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება, მაგალითად, ზოგიერთი მჟავა. ასეთი ნივთიერება დიფუზიით შედის კუნთოვან ბოჭკოებში და აგზნების გარეშე მოქმედებაში მოჰყავს შეკუმშვის მექანიზმები. ამგვარი შეკუმშვა შესწავლილ იქნა ტიგელიის მიერ, რომელმაც მას ქიმიური კონტრაქტურა უწოდა.

კონტრაქტურული შეკუმშვა შეიძლება გამოვლინდეს კუნთის შედარებით ძლიერი და ხანგრძლივი ელექტრული გალიზიანების პირობებშიც. ასეთი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კუნთი ხშირად მაშინვე არ ღუნდება, არამედ ერთხანს განაგრძობს შეკუმშვას. ეს ნარჩენი შეკუმშვა კონტრაქტურაა და არა კუნთის პასიური მექანიკური თვისების — პლასტიკურობის გამოვლენა. ამას ისიც ამტკიცებს, რომ თუ მიოგრაფის ბერკეტზე ხელის დაჭერით დაძვლევთ კუნთის პლასტიკურობას, გაკიმვის მოხსნის შემდეგ კუნთი ისევ დამოკლდება გარკვეული ხარისხით (სურ. 14).



სურ. 14. კონტრაქტურული შეკუმშვის გამოვლენა ძლიერი და ხანგრძლივი ტეტანუსის შემდეგ. შეკუმშვის მრუდის ქვეშ სწორი ხაზის ქვევით გადახრა შეესაბამება რეტმული გალიზიანების პერიოდს. სურათიდან ჩანს რომ გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კუნთი განაგრძობს კონტრაქტურულ შეკუმშვას. a და b — კუნთის ხანმოკლე გაქიშვის მომენტები.

კუნთის ელექტრული გალიზიანების შემდეგ კონტრაქტურის განვითარების მექანიზმი პრინციპულად არ განსხვავდება ქიმიური კონტრაქტურის მექანიზმისაგან. ხანგრძლივი და ძლიერი გალიზიანებისას შეკუმშვისათვის საჭირო ენერგეტიკული პროცესების შედეგად კუნთში დიდი რაოდენობით გამოიყოფა დაშლის პროდუქტები ანუ მეტაბოლიტები. იმის გამო, რომ ორგანიზმიდან ამოჭრილ კუნთში დარღვეულია სისხლის მიმოქცევა და არ ხდება მეტაბოლიტების გამოტანა კუნთიდან, ისინი დიდი რაოდენობით გროვდება სარკოლაზმაში, უშუალოდ მოქმედებს შემკუმშავ მექანიზმებზე და იწვევს მიოფიბრილების დამოკლებას.

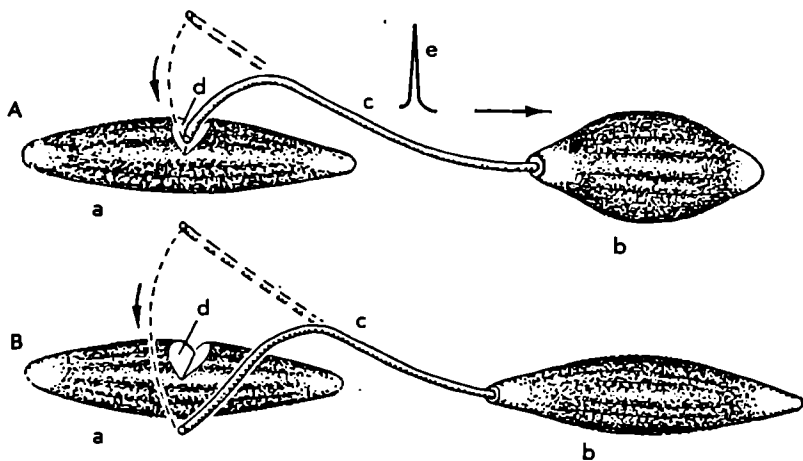
კუნთის იზოტონური და იზომეტრული შეკუმშვა. ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის გარეგნული გამოხატულება ცვალებადობს იმის მიხედვითაც, თუ რა რეჟიმში ხდება შეკუმშვის გრაფიკული ჩაწერა. თუ ორგანიზმიდან ამოჭრილი კუნთის ბოლოები არ არის ფიქსირებული მაგარ საგანზე, მაშინ კუნთის შეკუმშვა მთლიანად გამოიხატება კუნთის დამოკლებით (სიგრძის შემცირებით). ამგვარ პირობებში კუნთი იკუმშება ისე, რომ იცვლება მისი სიგრძე, მაგრამ უცვლელი რჩება დაძაბულობა — ტონუსი. ასეთ რეჟიმში მიმდინარე შეკუმშვას იზოტონურ შეკუმშვას უწოდებენ. ხოლო თუ ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთი მყარ საგანზე დამაგრებულია ორივე ბოლოთი და თანაც მაქსიმალურად გაშლილ მდგომარეობაში, მაშინ შეკუმშვის დროს კუნთის სიგრძე უცვლელი რჩება და იზრდება მხოლოდ კუნთის დაძაბულობა ანუ ტონუსი. ასეთ შეკუმშვას იზომეტრულ შეკუმშვას უწოდებენ.

მთლიან ორგანიზმში ჩონჩხის კუნთების შეკუმშვა თითქმის არასოდეს არ ხდება აბსოლუტურად იზოტონურ ან იზომეტრულ რეჟიმში. მათი შეკუმშვა, როგორც წესი, მუდამ შერეული ხასიათისაა.

უკვე აღნიშნული იყო, რომ თუ ცოცხალ კუნთზე მოქმედებს სათანადო ინტენსივობის გარეგანი აგენტი — გამლიზიანებელი ძალა — კუნთში აღიძვრება რთული ბიოლოგიური პროცესი — ა გ ზ ნ ე ბ ა.

აგზნების პროცესზე დაკვირვება შეუძლებელია შეუიარაღებელი თვალით. ამიტომ წინათ კუნთში მიმდინარე აგზნების, მისი დამახასიათებელი ნიშნებისა თუ კანონზომიერების შესახებ მსჯელობდნენ ამავე კუნთის შეკუმშვის მიხედვით, რომელიც როგორც წესი, თან სდევდა აგზნებას. მაგრამ ჩონჩხის კუნთის აგზნება გაცილებით უფრო სწრაფი პროცესია, ვიდრე შეკუმშვა. ამიტომ კუნთის მექანიკური ეფექტების რეგისტრაციის საფუძველზე მეტად ძნელი იყო სწორი დასკვნების გამოტანა აგზნების თავისებურებათა შესახებ. მდგომარეობა მნიშვნელოვნად შეიცვალა მას შემდეგ, როცა იტალიელმა ლუიჯი გალვანიმ პირველმა აღმოაჩინა (1791 წ.) ე. წ. „ცხოველური ელექტრობა“, ხოლო დიუბუა — რაიმონმა საბოლოოდ დაასაბუთა, რომ აგზნების პროცესს მუდამ თან ახლავს ელექტრული დენის აღძვრა.

ელექტრული დენი კუნთში შეიძლება წარმოიშვას კუნთის დაზიანების დროსაც (მათეუჩი, დიუბუა-რაიმონი); მაგალითად, თუ ცოცხალი კუნთის ერთ უბანს დავაზიანებთ (ჩაეჭვით სკალპელით), მაშინ დაზიანებულსა და დაუზიანებელ ადგილებს შორის აღიძვრება ელექტრული დენი. ამ დენს დაზიანების ან დემარკაციულ დენს უწოდებენ. დაზიანების დენის ნახვა ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიებში შესაძლებელია სპეციალური აპარატებით (გალვანომეტრით ან ოსცილოგრაფით), მაგრამ მის არსებობაში სულ მარტივადაც შეიძლება დავრწმუნდეთ. მაგალითად, თუ კუნთზე დაზიანების უბანში სწრაფად დავაგდებთ სხვა კუნ-

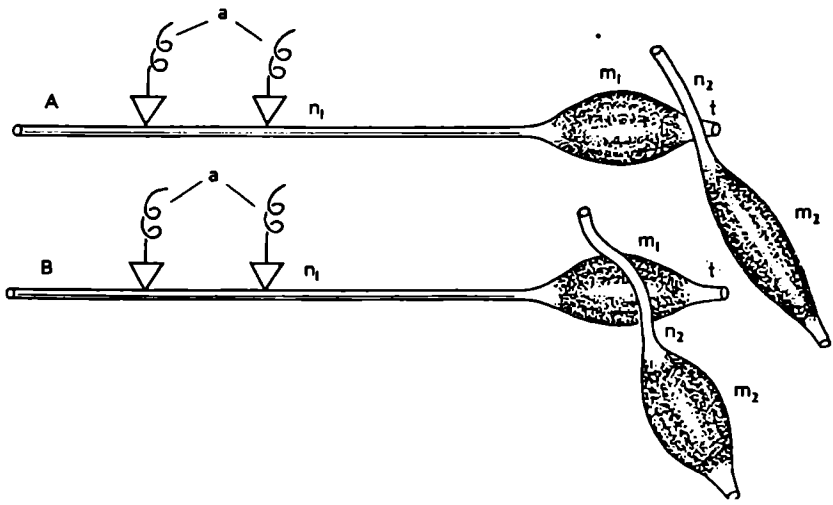


სურ. 15. ცლა დემარკაციული (დაზიანების) დენის გამოსაყენებად.

a — კუნთი დაზიანებული უბნით (d). b — ინტაქტური კუნთი, c — ნერვული დერო, A.—a კუნთის დაზიანებულ უბანზე c ნერვის სწრაფი დაგდება ამ უკანასკნელში იწვევს აგზნების დენის (e) აღძვრას. რის შედეგადაც კუნთი იკუმშება. B. c ნერვის დაგდება კუნთის დაუზიანებულ ნაწილზე არ იწვევს b კუნთის შეკუმშვას.

თის მამოძრავებელ ნერვს, ვნახავთ, რომ ამ ნერვთან დაკავშირებული კუნთი შეიკუმშება (სურ. 15). აღნიშნული კუნთის შეკუმშვა გამოწვეულია იმით, რომ დაზიანების უბანში ნერვზე იმოქმედა ელექტრულმა დენმა და გამოიწვია მისი აგზნება; ხოლო ნერვის აგზნებას თან მოჰყვა მასთან დაკავშირებული კუნთის შეკუმშვა. მართალია, განხილული ცდის შედეგი (მეორე, დაუზიანებელი კუნთის შეკუმშვა) შეიძლებოდა სხვანაირადაც აგვეხსნა, რომ კუნთზე სწრაფად დაგდების დროს ნერვი, თითქოს, მექანიკური გაღიზიანების გამო იგზნება. მაგრამ ასეთი მსჯელობის უმართებულობას ამტკიცებს ის ფაქტი, რომ თუ ნერვს ისეთივე სისწრაფით დავაგდებთ კუნთის დაუზიანებელ ნაწილზე, მაშინ ამ ნერვთან დაკავშირებული კუნთი არ შეიკუმშება.

ელექტრული დენი კუნთში აღიძვრება კუნთის აგზნების დროსაც. ამ დებულების სისწორეშიც შეიძლება დავრწმუნდეთ მარტივი ცდით, სპეციალური ელექტროგრაფული აპარატების გარეშეც (სურ. 16). თუ კუნთზე, რომლის მამოძრავებელი ნერვი მიერთებულია გამღიზიანებელ ელექტროდებთან, გადავდებთ მეორე ნერვ-კუნთის პრეპარატის ნერვს, ვნახავთ, რომ ნერვის ძლიერი ელექტრული გაღიზიანების შედეგად შეიკუმშება არა მარტო სათანადო კუნთი, არამედ მეორე პრეპარატის კუნთიც (რომლის ნერვი გადადებულია აგზნებულ კუნთზე). ამ ცდის შედეგი (ე. წ. კუნთის მ ე ო რ ა დ ი შ ე კ უ მ შ ვ ა) აიხსნება იმით, რომ აგზნების დროს კუნთში წარმოიშობა ელექტრული დენი, რომელიც გამღიზიანებლად მოქ-



სურ. 16. მათეუჩის ცდის სქემა.

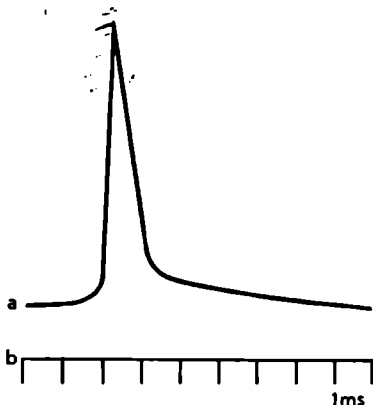
A — ერთი ნერვკუნთის პრეპარატის ნერვზე (n_1) მოთავსებულია გამღიზიანებელი ელექტროდები (ა). ხოლო მეყსზე (t) გადადებულია მეორე პრეპარატის ნერვი (n_2).
 B — მეორე პრეპარატის მამოძრავებელი ნერვი (n_2) გადადებულია პირველი პრეპარატის კუნთზე (m_1). გაღიზიანების ჩართვის საპასუხოდ A ცდაში იკუმშება მხოლოდ პირველი პრეპარატის კუნთი (m_1). B ცდაში გაღიზიანების საპასუხოდ იკუმშება მეორე პრეპარატის კუნთიც (m_2). (მეორადი შეკუმშვა).

მედებს მეორე პრეპარატის ნერვზე. ამ დასკვნის სისწორეს ის ფაქტი ადასტურებს, რომ მეორე პრეპარატის კუნთი არ შეიკუმშება, თუ მის მამოძრავებელ ნერვს

გადავდებთ არა კუნთზე, არამედ მყესზე, ე. ი. ისეთ სტრუქტურაზე, რომელიც არ იგზნება ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ.

ელექტრულ დენს, რომელიც კუნთში აგზნების დროს წარმოიშობა, პირობითად, მოქმედების ანუ აგზნების დენს (ზოგჯერ კი აგზნების პოტენციალსაც) უწოდებენ.

მოქმედების დენის ნახვა შეიძლება თუ კუნთზე მოვათავსებთ ორ ელექტროდს და ამ ელექტროდებს სათანადო წესით მივეუერთებთ კათოდურ ოსცილოგრაფს. იმის გამო, რომ კუნთის აგზნების ანუ მოქმედების დენი მეტად სუსტია, საჭიროა მისი წინასწარი გაძლიერება და ასეთი სახით მისი ოსცილოგრაფზე მიწოდება. ოსცილოგრაფის ეკრანზე მოქმედების დენი მახვილი პიკის სახით აღირიცხება (სურ. 17). ამიტომ მას პიკოვანი პოტენციალსაც უწოდებენ.



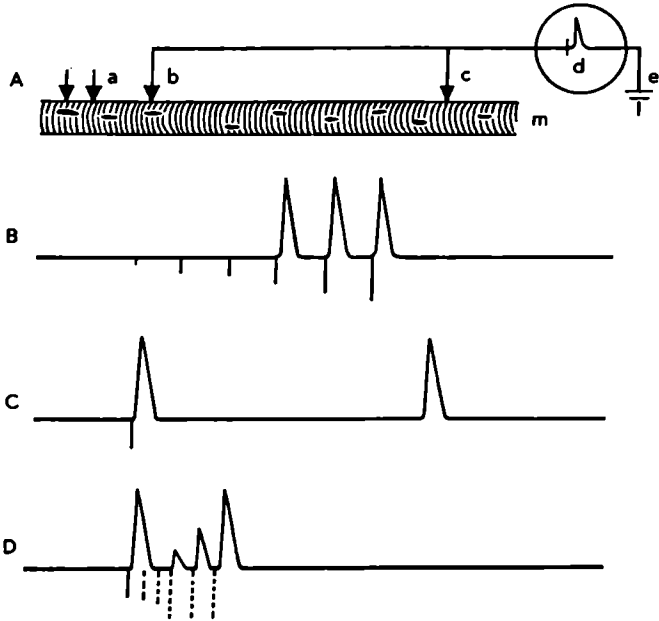
სურ. 17. ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანი ბოჭკოს მოქმედების დენი (ანუ პიკოვანი პოტენციალი). ქვედა ხაზზე მოცემულია დროის კალიბრება. თითო დანაყოფი 1 მს-ს შეესაბამება.

ჩონჩხის კუნთის აგზნების ანუ მოქმედების დენი მეტად ხანმოკლეა და ზუსტად ემთხვევა აგზნების პროცესის ხანგრძლივობას. ამიტომაც მისი რეგისტრაციის საფუძველზე შეიძლება ზუსტი წარმოდგენა შევიქმნათ აგზნების პროცესზე, მისი მიმდინარეობის კანონზომიერებებზე.

აგზნების კანონი. კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების დენის შესწავლით ირკვევა, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნება უცვლელ პირობებში მუდამ ერთი და იგივე ინტენსივობისაა. უკვე ზღურბლოვანი გალიზიანების დროს კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნება მაქსიმალურია და არ იცვლება (ანუ არ განიცდის გრადაციას) გამლიზიანებული ძალის შემდგომი ზრდის შესაბამისად. გარდა ამისა, ნაჩვენებია იქნა, რომ აგზნების პროცესი, წარმოიშობა რა გალიზიანების უბანში, მთელ კუნთოვან ბოჭკოში ვრცელდება შესუსტების გარეშე ანუ უდერეკემოდ (სურ. 18, B, C).

დადგენილია, რომ აგზნების მიმდინარეობის დროს კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნებადობა დაქვეითებულია. აგზნებადი სისტემის ასეთ მდგომარეობას რეფრაქტული პერიოდის უწოდებენ. რეფრაქტურულ პერიოდში კუნთის აგზნებადობა თანაბრად არ არის დაქვეითებული: დასაწყისში აგზნებადობა მთლიანად გამქრალია, ხოლო შემდეგ ხდება მისი თანდათანობითი აღდგენა ნორმამდე. რეფრაქტურული პერიოდის იმ მონაკვეთს, როცა კუნთი აბსოლუტურად აუგზნებადია — ე. ი.

განმეორებით ველარ იგზნება რაგინდ ძლიერიც არ უნდა იყოს გალიზიანება, ა ბ - ს ო ლ უ ტ უ რ რ ე ფ რ ა ქ ტ ე რ უ ლ ფ ა ზ ა ს უ წ ო დებენ. აგზნებადობის აღდგენის პერიოდს კი, რომელიც შედარებით უფრო ხანგრძლივია და რამდენიმე მილი-



სურ. 18. ეუნთოვანი ბოკოს აგზნება „სულ ან არაფრის“ კანონის შესაბამისად (სქემა).

A — ელექტროდების განლაგება განივზოლიან ეუნთოვან ბოკოებზე, m — ეუნთოვანი ბოკო. a — გამლიზიანებელი ელექტროდების წველი; c — პირველი აღმრიცხველი ელექტროდები, e — მეორე აღმრიცხველი ელექტროდი, რომელიც მიწასთანაა შეერთებული (რეგისტრაცია უნიპოლარულია).

B — ბოკო ღიზიანდება ერთხელობრივი ელექტრული კვებებებით, გალიზიანების მომენტები აღნიშნულია ქვემოთ მიმართული სწორი ხაზით, რომლის სიგრძე შესაბამება დენის ინტენსივობას. სურათიდან ჩანს, რომ მოკმედების დენი (ზევით მიმართული პიკი) წარმოიშობა მხოლოდ მაშინ, როცა გამლიზიანებელი დენის ძალა გარკვეულ (ზღურბლოვან) სიღღეს მიაღწევს. გალიზიანების შემდგომი გაძლიერება არ იწყებს აგზნების სათანადო გაძლიერებას (ე. ი. აგზნების პროცესი გრადაციას არ განიცდის).

C — ბოკოს ერთხეობრივი გალიზიანების საპასუხოდ მოკმედების დენის აღრიცხვა ხდება ორი უნიდან, როგორც b, ისე c — ელექტროდით (იხ. A) ჩანს, რომ აგზნების ინტენსივობა ორივე უბანში ერთი და იგივეა (ე. ი. აგზნება გავრცელდა უდრეაერევენტოდ).

D — ბოკოს ერთხელობრივი აგზნების შემდეგ ხდება მისი მეორეჯერ გალიზიანება (პირველი გალიზიანება აღინიშნება ქვემოთ მიმართული უწყვეტი ხაზით, მეორე გალიზიანება — წვეტილი ხაზებით). სურათიდან ჩანს, რომ თუ მეორე გალიზიანება მოხდება პიკოვანი პოტენციალის პერიოდში, ან მისი დამთავრებისთანავე, ეუნთი დამატებით არ აიგზნება (აბსოლუტური რეფრაქტერიული ფაზა), ხოლო თუ გალიზიანება მოხდება უფრო გვიან და უფრო ძლიერი ძალით, მაშინ აღმოცენდება შესუსტებული აგზნება, რომლის ამპლიტუდა მით მეტი იქნება, რაც უფრო გვიან მოხდება ბოკოს დამატებითი გალიზიანება, (ეს შეფარდებითი რეფრაქტერიული ფაზაა).

სეკუნდს გრძელდება, შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის სახელწოდებით აღნიშნავენ. იმის გამო, რომ შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში კუნთის აგზნებადობა თანდათანობით უბრუნდება საწყის დონეს, აგზნების განმეორებით გამოსაწვევად მით უფრო დიდი ძალაა საჭირო, ხოლო გამოწვეული აგზნება მით უფრო სუსტია, რაც უფრო ადრე ხდება კუნთოვანი ბოჭკოს განმეორებითი გალიზიანება (სურ. 18. D).

აგზნების პროცესის ზემოთ აღწერილი კანონზომიერება, კერძოდ ის, რომ ქვეზღურბლოვანი გალიზიანება არავითარ ეფექტს არ იწვევს, ხოლო უკვე ზღურბლოვან გალიზიანებაზე აგზნების პროცესი მაქსიმალური ინტენსივობისაა, პირველად გულის განივზოლიან კუნთზე იქნა დადგენილი ბოლდინის მიერ. ამ კანონზომიერებას მან „სულ ან არაფრის კანონი“ უწოდა. შემდგომში ნაჩვენები იქნა, რომ ნერვული ბოჭკოებისა და ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოების გააქტივებაც „სულ ან არაფრის კანონის“ თანახმად ხდება, რაც იმას ნიშნავს, რომ: ა) ზღურბლოვან გალიზიანებაზე აგზნება მაქსიმალური ინტენსივობისაა, ბ) მორფოლოგიური ერთეულის ფარგლებში აგზნება ვრცელდება უდევრემენტოდ და გ) აგზნების დროს მყარდება ჭერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა.

აგზნების იზოლირებული გატარება კუნთოვან ბოჭკოში. როცა ზღურბლოვანი გალიზიანების შედეგად ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს ერთ რომელიმე ნაწილში აგზნება წარმოიშობა, ეს აგზნება გავრცელდება, მაგრამ მხოლოდ ამ ბოჭკოს ფარგლებში; მეზობელ ბოჭკოებზე აგზნება არ გადადის. ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების ასეთი იზოლირებული გავრცელების გამო შესაძლებელია, რომ ერთი კუნთის ფარგალში იკუმშებოდეს ესა თუ ის ბოჭკო ან ბოჭკოთა კონა, ხოლო დანარჩენი ბოჭკოები არააქტიურ, მოღუწებულ მდგომარეობაში რჩებოდეს.

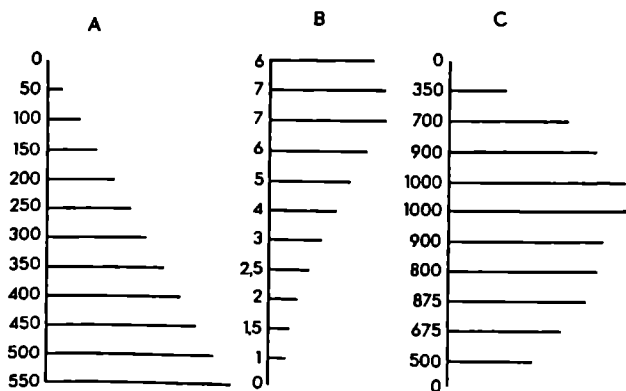
კუნთის მუშაობა

კუნთი შეკუმშვის დროს ასრულებს გარკვეულ მექანიკურ მუშაობას. მაგალითად, თუ კუნთის ერთ ბოლოზე მოდებულია რაიმე ტვირთი, მაშინ კუნთის შეკუმშვის დროს ეს ტვირთი გადაადგილდება სივრცეში. ისეთ მუშაობას, რომელსაც კუნთი ასრულებს ტვირთის გადაადგილებით სივრცეში დინამიური მუშაობა ეწოდება. დინამიური მუშაობის რაოდენობა განისაზღვრება კუნთის მიერ აწეული ტვირთის ოდენობის ნამრავლით ამ ტვირთის გადაადგილების მანძილზე.

მექანიკური მუშაობის შესრულების დროს კუნთი ერთ შესანიშნავ თვისებას ამჟღავნებს — დატვირთვის თანდათანობითი გადიდების პარალელურად იზრდება კუნთის მიერ შესრულებული მუშაობის რაოდენობა. ასე ხდება, ვიდრე ტვირთის სიდიდე გარკვეულ ოდენობას არ მიაღწევს. დატვირთვის შემდგომი გაზრდა კუნთის მიერ შესრულებული მექანიკური მუშაობის თანდათანობით შემცირებას იწვევს. სურ. 19 -ზე მოცემულია დიაგრამა (უოლერიის დიაგრამა), რომელიც გვიჩვენებს: დატვირთვის, კუნთის შეკუმშვის და შესრულებული მუშაობის რაოდენობის ურთიერთდამოკიდებულებას. დიაგრამის პირველ სვეტში მოცემულია კუნთის დატვირთვის გრაფიკული გამოხატულება. ციფრები აღნიშნავენ დატვირთვის რაოდენობას გრამებში. მეორე სვეტში გრაფიკულად გამოხატულია კუნთის შეკუმშვების სიდიდე დატვირთვის სხვადასხვა პირობებში (ციფრები აღნიშნავენ შეკუმშვის სიდიდეს მილიმეტრებში). მესამე სვეტში მოცემულია შეს-

რულებული მუშაობის მნიშვნელობები გრამმომიეტრებში (გრაფიკულად და ციფრობრივად). დიაგრამიდან ჩანს, რომ კუნთის დატვირთვის გადიდება ხდება პროგრესულად. ამის შესაბამისად კუნთის შეკუმშვები, ერთი და იგივე გალიზიანების საპასუხოდ, თავდაპირველად იზრდება, ხოლო შემდეგ, დაწყებული 150-გ-დან, შემცირებას იწყებს. შესრულებული მუშაობის რაოდენობაც, კუნთის დატვირთვის გადიდების პარალელურად, თავდაპირველად მატულობს, ხოლო შემდეგ — მცირდება. მაგრამ მუშაობის რაოდენობის შემცირება უფრო გვიან, ე. ი. უფრო დიდ ტვირთზე იწყება, ვიდრე კუნთის შეკუმშვების შესუსტება. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ მუშაობის რაოდენობა ორი სიდიდის (ტვირთის ოდენობა და ტვირთის გადაადგილების მანძილი) ნამრავლია და ამიტომ შეკუმშვების შემცირების პირველ ეტაპზე, როცა ტვირთის გაზრდა უფრო მეტად ხდება, ვიდრე შეკუმშვის შემცირება, შესრულებული მუშაობის რაოდენობა იზრდება. მუშაობის შემცირება მხოლოდ მას შემდეგ გამოვლინდება, როცა შეკუმშვების შესუსტება გადააჭარბებს ტვირთის გადიდებას.

კუნთის აბსოლუტური ძალა. თითოეულ კუნთს აქვს ტვირთის ადგილიდან დაძვრის სრულიად განსაზღვრული უნარი, რომელსაც კუნთის აბსოლუტური ძალა ს უწოდებენ. აბსოლუტური ძალა იზომება იმ მაქსიმალური ტვირთის სიდიდით, რომელიც გალიზიანებულ კუნთს შეუძლია დაძვრას ადგილიდან. აბსოლუტური ძალის სიდიდე დამოკიდებულია კუნთის შემადგენელი ბოჭკოების რიცხვზე. პარალელურბოჭკოებიან კუნთში, რომელშიც კუნთოვანი ბოჭკოები კუნთის ძირითადი ღერძის პარალელურადაა განლაგებული და მის 2/3-ზე ვრცელდება, ბოჭკოების რიცხვი განაპირობებს კუნთის დიამეტრს. მაშასადამე, შეიძლება გარკვეული თანაფარდობის დამყარება აბსოლუტურ ძალასა და განივკვეთის ფართობის შორის — რაც მეტია განივკვეთის დიამეტრი, მით მეტია კუნთის აბსოლუტური ძალა. მაგრამ ფრთისებრი კუნთების მიმართ ასეთი განსაზღვრება არ არის სამართ-



სურ. 19. უოლერის დიაგრამა.

- A — ბუაყის კანკის ტუპი კუნთის დატვირთვა გრამებში.
- B — კუნთის შეკუმშვის სიდიდე მილიეტრებში.
- C — მუშაობის რაოდენობა გრამმომიეტრებში.

ლიანი: ვინაიდან ამ კუნთებში განიკვეთის დიამეტრით არ შეიძლება წარმოდგენა ვიკონიოთ შემადგენელი ბოქკოების რიცხვზე. აქ კუნთის ძალა გარკვეულ თანაფარდობაშია კუნთის „ფიზიოლოგიურ“ განიკვეთთან, ანუ მისი ყველა ბოქკოს განივი კვეთის ფართობების ჯამთან — რაც უფრო მეტია ფრთისებრი კუნთის ფიზიოლოგიური განიკვეთით, მით უფრო მეტია ამ კუნთის ძალა.

კუნთის მუშაობის მარგი ეფექტი. ცოცხალი კუნთი, ისევე როგორც ნებისმიერი მანქანა, მექანიკურ მუშაობას ქიმიური ენერჯის ხარჯვის საფუძველზე ასრულებს. აღსანიშნავია, რომ კუნთის მუშაობის მარგი ეფექტი ჩვეულებრივ მეტია ნებისმიერი მანქანის მარგ ეფექტზე, რაც გამოწვეულია იმით, რომ არცერთ მანქანაში ქიმიური ენერჯია უშუალოდ მექანიკურ ენერჯიაში არ გადადის. მაგალითად, ოთქლის მანქანაში იგი ჯერ სითბურ, შემდეგ კი მექანიკურ ენერჯიად გარდაიქმნება. როცა რაიმე ენერჯია ერთი ფორმიდან მეორეში გადადის, უსათუოდ ხდება მისი ნაწილობრივი კარგვა. აქედან ცხადია, რომ მუშაობის პროცესში რაც უფრო მეტჯერ მოხდება ენერჯის ფორმის შეცვლა, მით უფრო მეტი იქნება ენერჯის დანაკარგი, ე. ი. მით ნაკლები იქნება მარგი ქმედების ეფექტი. ოპტიმალურ პირობებში კუნთის მიერ დახარჯული ენერჯის 1/3 მუშაობას ხმარდება, 2/3 კი გადადის სითბურ ენერჯიაში. მაშასადამე, „კუნთური მანქანის“ მარგი ქმედების ეფექტი ანუ შესრულებული მუშაობის შეფარდება დახარჯულ ენერჯიასთან, დაახლოებით, 30 — 35% -ს შეადგენს. მარგი ქმედების ასეთი მაღალი მაჩვენებელი გაპირობებულია იმით, რომ ცოცხალი კუნთის მიოფიბრილები ქ ი მ ი უ რ — დ ი ნ ა მ ი უ რ ი მანქანის პრინციპით მუშაობენ — ქიმიური ენერჯია უშუალოდ გადადის მექანიკურში, რის გამოც მცირეა ენერჯის დანაკარგი.

ვარჯიშის გავლენა კუნთის მუშაობაზე. ინტენსიური და ხანგრძლივი მუშაობა გავლენას ახდენს კუნთის ანატომიურ-ჰისტოლოგიურ აგებულებაზე: კუნთის ბოქკოები მსხვილდება, რასაც მოსდევს მთლიანი კუნთის გამსხვილებაც. მაგალითად, ადამიანის ზემო კიდურების მომხრელ კუნთებში, რომლებიც გამშლელზე უფრო მეტ მუშაობას ასრულებენ, კუნთოვანი ბოქკოები უფრო მსხვილდება, ვიდრე გაშლულ კუნთებში. ქვემო კიდურებში კი პირიქით: გამშლელები უფრო ინტენსიურ მუშაობას ასრულებენ და, ამის შესაბამისად, მათი ბოქკოები უფრო მსხვილია, ვიდრე მომხრელი კუნთების. სპორტსმენებში კუნთოვანი ბოქკოები და მთლიანი კუნთებიც გაცილებით უფრო მსხვილია, ვიდრე იგივე კუნთები და მათი შემადგენელი ბოქკოები, ისეთ ადამიანებში, რომლებიც ფიზიკურ ვარჯიშს არ ეწევიან.

ვარჯიშის შემდეგ კუნთოვან ბოქკოთა გამსხვილება მიოფიბრილების გამსხვილებაზე არ არის დამოკიდებული. ბოქკოს გამსხვილება ხდება უმთავრესად, საკოპლაზმის გაზრდის და ახალი მიოფიბრილების წარმოშობის გამო.

ვარჯიში გავლენას ახდენს აგრეთვე კუნთის ქიმიური პროცესების მსვლელობაზე. ნავარჯიშე კუნთში უფრო მეტი რაოდენობით ვითარდება ისეთი ნივთიერებები, რომლებიც ხელს უწყობს შეკუმშვას. ამგვარ კუნთში მეტი რაოდენობითაა გლიკოგენი, იზრდება კატალაზას რაოდენობა და ძლიერდება უანგვითი პროცესები. ვარჯიში გავლენას ახდენს აგრეთვე სინთეზურ პროცესებზე, ვინაიდან იგი ხელს უწყობს ფოსფატური ნაერთების სინთეზს კუნთში. ალბათ ამის გამოა, რომ ვაწვრთნილ, ვავარჯიშებულ კუნთში მუშაობის დროს რძის მჟავა არ გროვდება, ანდა გროვდება გაცილებით მცირე რაოდენობით, ვიდრე ვაუვარჯიშებულ კუნთში. ამრიგად, ვარჯიში, წვრთნა ზრდის კუნთის მუშაობის უნარიანობას, როგორც განსაზღვრული მორფოლოგიური ცვლილებების გამო, ისე განსაზღვრული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებების შედეგად.

სტატიკური ძალვა შრომის დროს. შრომის პროცესში კუნთები ხშირად ტვირთის მორიგეობით აწევ - დაწევას კი არ აწარმოებენ, არამედ ტვირთის ხანგრძლივად დაჭერას ერთ რომელიმე მდგომარეობაში. კუნთების ამგვარ მოქმედებას სტატიკურ ძალვას უწოდებენ.

სტატიკური ძალვის პირობებში კუნთის მიერ შესრულებული მუშაობა, ცხადია არ გაიზომება ტვირთის სიდიდისა და ტვირთის გადაადგილების მანძილის ურთიერთნამრავლით, ვინაიდან სტატიკური ძალვის დროს ტვირთის გადაადგილების მანძილი 0-ს ტოლია. „სტატიკური ძალვით“ შესრულებული მუშაობის რაოდენობას განსაზღვრავენ ტვირთის ოდენობის ნამრავლით იმ დროზე, რომლის განმავლობაში ხდებოდა ამ ტვირთის დაჭერა ერთ მდგომარეობაში.

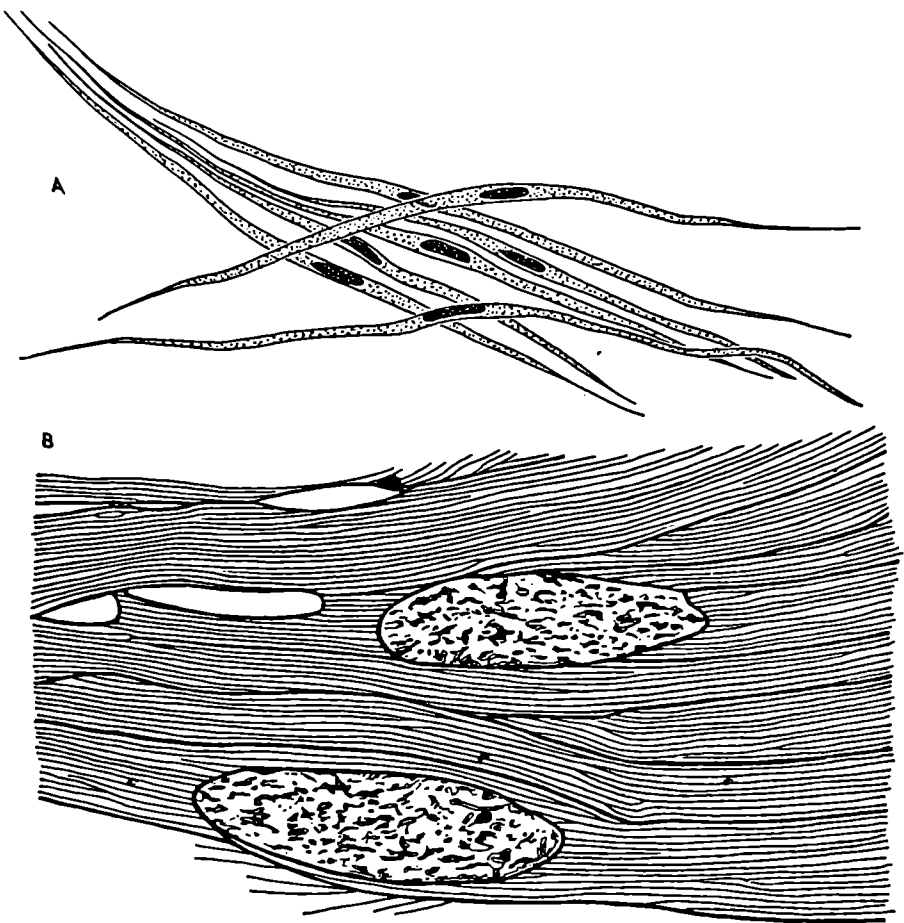
სტატიკური ძალვის დროს კუნთები შედარებით უფრო მცირე ხანს ინარჩუნებენ შრომის უნარიანობას, ვიდრე „დინამიური მუშაობის“ დროს, ე. ი. როცა მომუშავე კუნთები მორიგეობით ხან იკუმშებიან, ხან კი ღუნდებიან: სტატიკური ძალვის დროს მომუშავე კუნთების ხანგრძლივი შეკუმშვა გაპირობებულია იმით, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ამ კუნთებისაკენ განუწყვეტლივ მოედინება რიტმული ნერვული იმპულსები. ასეთი სიტუაციის გამო სტატიკური ძალვა ძირითადად სრულდება წითელი კუნთოვანი ბოქკოებით, რომლებსაც ნელი და ხანგრძლივი შეკუმშვა ახასიათებს. ამიტომაც ეს კუნთები ხანგრძლივ ტონურ შეკუმშვას უზარუნველყოფს ნერვული იმპულსების შედარებით დაბალ სიხშირეზეც. დინამიური მუშაობა კი, ძირითადად, თეთრი ანუ „ფაზური“ კუნთებით სრულდება. ფაზური კუნთები მუშაობის უნარს შედარებით დიდხანს ინარჩუნებს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, რომ დინამიური მუშაობის რეჟიმში კუნთების შეკუმშვა პერიოდულად იცვლება პასიური მდგომარეობით — მოღუწებით, რომლის დროსაც ხდება დახარჯული ენერჯის აღდგენა.

გლუვი კუნთის ფიზიოლოგია

გლუვი კუნთის მორფოლოგიურ ერთეულს გლუვი კუნთოვანი ბოქკო წარმოადგენს, რომელსაც მეტწილად თითისტარისებრი ფორმა აქვს: შუაში მსხვილია, ბოლოებზე კი თანდათანობით წვრილდება (სურ. 20). ზერხემლიან ცხოველებში გლუვი კუნთოვანი ბოქკოები ზომით უფრო მცირეა ჩონჩხის კუნთოვან ბოქკოებთან შედარებით. მათი სიგრძე მერყეობს 20 — 400 მკმ-ის ფარგლებში, ხოლო სიგანე არ აღემატება 2 — 10 მკმ-ს.

გლუვი ბოქკო გარედან დაფარულია ძალიან თხელი შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით, რომელსაც მიოლომა (ანუ სარკოლემა) უწოდებენ. მიოლემა საგან შექმნილი პარკი ამოყვებულია სარკოპლაზმით, რომელშიც მიოფიბრილებია სიგრძივად განლაგებული. ბირთვი ერთია და ბოქკოს ცენტრშია მოთავსებული. შედარებით მცირეა სარკოპლაზმა: იგი მხოლოდ ბირთვის გარშემო თავსდება მეტნაკლებად დიდი რაოდენობით, მიოფიბრილებს შორის კი უწვრილეს ფენებად არის წარმოდგენილი. უხერხემლო ცხოველებში გლუვი კუნთოვანი ბოქკო გაცილებით მეტი რაოდენობით შეიცავს სარკოპლაზმას, რომელშიც მიოფიბრილები პერიფერიულად, თითქმის უშუალოდ მიოლემის ქვეშ არის განლაგებული.

გლუვი კუნთოვანი ბოქკოს, ძირითადად, იგივე ფიზიოლოგიური მახასიათებლები აქვს, რაც ჩონჩხის კუნთს: ა) გააჩნია აგზნებადობა, თუმცა იგი უფრო დაბალია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში; ბ) აქტივდება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად; გ) წარმოშობილი აგზნება ვრცელდება მთელ მორფოლოგიურ ერ-



სურ. 20. გლუვი კუნთის ჰისტოლოგიური პრეპარატები.

A — კატის კუკის კედლიდან აღებული გლუვი კუნთის იზოლირებული ბოჭკოები.

B — ტრიტონის ნაწლავიდან აღებული გლუვი კუნთის ბოჭკოების მიკროსკოპული სურათი (ლევის მიხედვით მაქსიმოვიდან).

თელში (გავრცელების სიჩქარე მერყეობს 5 — 10 სმ/ს); დ) აგზნების დროს წარმოიშობა მოქმედების დენი, რომლის ამპლიტუდა ცალკეულ ბოჭკოში არ აღემატება 60 მვ-ს, ხოლო ხანგრძლივობა 1 — 2 სეკუნდს აღწევს.

პასიური შექანიკური თვისებები. პასიური მექანიკური თვისებებიდან გლუვი კუნთში ყველაზე მეტად პლასტიკურობაა გამოხატული. მცირე ტვირთი ცი, თუ ის საკმაოდ დიდ ხანს მოქმედებს გლუვი კუნთზე, მის მნიშვნელოვან დაგრძელებას იწვევს. მაგალითად, ორსულობის დროს საშვილოსნოს კედლის გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების სიგრძე 500 მკმ - მდე იზრდება. საყურადღებოა, რომ ბოჭკოების ასეთი ძლიერი დაგრძელების მიუხედავად, მათში დაძაბულობა არ ვითარდება. გლუვი კუნთის ამ თვისებას დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს. რადგან წინააღმდეგ შემთხვევაში ღრუ ორგანოებში, როგორცაა კუჭი, შარდის ბუშტი, საშვილოსნო, კედლების დაძაბულობა ძლიერ გაიზრდებოდა საკვების

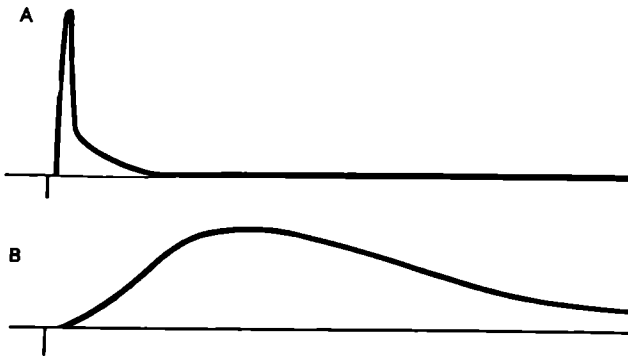
მიღების, შარდის დაგროვების და ორსულობის დროს, რაც მეტად არასასიამოვნო სუბიექტურ შეგრძნებას (ტყვილს) და ჩანასახის დალუქვასაც კი გამოიწვევდა.

შეკუმშვის მექანიზმი. აქტიური შეკუმშვის პროცესი გლუვ კუნთში, ძირითადად, ისეთივე მექანიზმით სრულდება, როგორც ჩონჩხის კუნთებში. გლუვი კუნთებიც შეიცავენ ცილა აქტინს და, უფრო მცირე რაოდენობით, მიოზინს. აქაც შეკუმშვა იწყება, როცა უჯრედშიდა არეში თავისუფალი Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია 10^{-8} მოლ-ს გადააჭარბებს. განსხვავება მხოლოდ იმაში მდგომარეობს, რომ გლუვ კუნთებში კალციუმის იონები უკავშირდებიან არა ტროპონინს, არამედ უშუალოდ მიოზინს. ამას მოჰყვება აქტინისა და მიოზინის ურთიერთობის გაძლიერება — წარმოიქმნება აქტო-მიოზინის კომპლექსი და იზრდება მისი ატვავური აქტივობა. ვარაუდობენ, რომ გლუვ კუნთებშიც მიოფიბრილების დამოკლებას (ე. ი. შეკუმშვას) საფუძვლად უდევს აქტინის ძაფების სრიალი მიოზინზე, რისთვისაც გამოიყენება ატფ-ის დაშლით გათავისუფლებული ენერგია.

დღეისათვის უცნობია — არსებობს თუ არა გლუვ კუნთში ისეთი მექანიზმი, როცა შეკუმშვის რეგულირება ხდება ტროპონინის მსგავსი ფაქტორით.

უნდა აღინიშნოს, რომ გლუვ კუნთოვან ბოჭკოებში ატფ-ის დაშლა და მიოფიბრილების ფილაგენტების ურთიერთ სრიალი დაახლოებით 100 — 1000-ჯერ უფრო ნელა ხდება, ვიდრე ჩონჩხის განივზოლიან ბოჭკოში. ამიტომაც გლუვ კუნთს გაცილებით უფრო ნელი, ტალღური შეკუმშვა ახასიათებს, რომელსაც პერიტალტიკულ შეკუმშვას უწოდებენ. (სურ. 21, 22).

გლუვი კუნთის ტიპები. აღნაგობის მიხედვით ადამიანისა და უმაღლეს ხერ-



სურ. 21. კანჯის ტუბი კუნთის (A) და გლუვი კუნთის (B) შეკუმშვის მრუდები ერთჯერადი გალიზიანების საპასუხოდ. მექანიზმებზე ქვემოთ მიმართული ხაზებით აღნიშნულია გალიზიანების მომენტები.

ხემლიან ცხოველებში გლუვი კუნთების სხვადასხვა ტიპს არჩევენ: სინციტიურს და დისკრეტულს. სინციტიური კუნთებით ამოფენილია სხეულის ღრუ ორგანოების უმრავლესობა. სინციტიურს უწოდებენ ისეთ კუნთებს, რომლებშიც ბოჭკოები მეტად მჭიდროდაა განლაგებული და ერთმანეთს პროტოპლაზმური ხიდაკებით უკავშირდება (სურ. 20). ასეთი ხიდაკები ზოგიერთ კუნთში კარგად ჩანს (მაგ., შარდის ბუშტისა და საშვილოსნოს კედლის კუნთები), ზოგიერთში კი ცუდად (მაგ., საკმლის მომნელებელი მილის კედლის კუნთები). სინციტიურ კუნთ-

ემში ავზნება. რომელიც წარმოიშობა ერთ ან რამდენიმე ბოქკოში. გადადის სხვა (მეზობელ) ბოქკოებზეც და შეუძლია მთელი კუნთი მოიკვას. სწორედ ავზნების ასეთი ფართო გავრცელება (მეზობელ ბოქკოებზე) განაპირობებს სინციტიური კუნთის მთლიან შეკუმშვას. მიუხედავად იმისა, რომ იგი ინერვირებულია მხოლოდ მცირე რაოდენობის ნერვული ბოქკოებით. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევების მიხედვით ასეთ კუნთებს სინციტიური შენება მხოლოდ ფიზიოლოგიური თვალთახედვით აქვს. სტრუქტურულად ისინი განცალკევებულნი არიან ერთმანეთისაგან და არ გააჩნიათ ქეშმარიტი პროტოპლაზმური განუწყვეტლობა. რაც შეეხება ავზნების ფართო გავრცელებას სინციტიურ კუნთში. ამას საფუძვლად უდევს მეზობელი ბოქკოების მჭიდრო განლაგება ურთიერთთან და მიოლემის ისეთი ფიზიკური თვისებები, რომლის შედეგადაც ავზნებული ბოქკოს მოქმედების დენი ალიზიანებს მეზობელ ბოქკოებს და მათ გააქტივებას იწვევს.



სურ. 22. ბელურის კუქიდან აღებული გლუვი კუნთის ტალღისებური (პერისტალტიკური) შეკუმშვები. კუნთი ვალზიანებულია 6-ჯერ, რის საპასუხოდაც აღმოცენდა შეკუმშვის ქვეს ტალღა (მაქსიმოდან).

დისკრეტული ტიპის კუნთებს ეკუთვნის თვალის ცილიარული და ფერადი გარსის რადიალური კუნთები. ამ კუნთებში ბოქკოები განცალკევებულია ერთმანეთისაგან არა მარტო სტრუქტურულად, არამედ ფუნქციურადაც. ამიტომაც ავზნება თითოეულ მათგანში იზოლირებულად ვრცელდება, რის გამოც ყველა ბოქკოს, ჩონჩხის კუნთის მსგავსად, საკუთარი ინერვაცია განუვითარდა.

გლუვი კუნთის ავტომატური მოქმედება. გლუვი კუნთის ერთ-ერთ დამახასიათებელ თავისებურებას, რომლითაც იგი განსხვავდება ჩონჩხის კუნთისაგან, წარმოადგენს სპონტანური, ავტომატური მოქმედების უნარი. სპონტანურ მოქმედებას ზოგიერთი გლუვი კუნთი ამჟღავნებს არა მარტო მთლიან ორგანიზმში (მაგ., კუჭის, ნაწლავების, შარდის ბუშტის, შარდსაწვეთის და სხვა ორგანოების კუნთები), არამედ ორგანიზმიდან ამოკრის შემდეგაც, თუ იგი მოთავსებული იქნება სათანადო პირობებში.

სპონტანური რიტმული მოქმედება საკუთრივ გლუვი კუნთოვანი ბოქკოების თვისებაა, რაც იმით მტკიცდება, რომ გლუვი კუნთიდან ამოკრილი ვიწრო ზოლი, ნერვული ელემენტების სრული მოცილების შემდეგაც კი, არ კარგავს ავტომატური მოქმედების უნარს. ამრიგად, გლუვი კუნთის ავტომატია მ ი ო გ ე ნ უ რ ი წარმოშობისაა და ნერვული ელემენტები მის რეგულაციას ახდენენ მხოლოდ. ავტომატური მოქმედების ხელშემწყობ ფაქტორებს წარმოადგენს: გარემომცველ არეში CO₂-ის სათანადო კონცენტრაცია, ერთვალენტური და ორვალენტური დადებითი იონების კონცენტრაციათა გარკვეული თანაფარდობა და ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერების ქოლინის არსებობა. ქოლინის დაწვეთების საპასუხოდ გლუვი კუნთში აღიძვრება ან ძლიერდება უკვე არსებული რიტმული შეკუმშვები.

გლუვი კუნთის სპონტანური მოქმედების ცალკეული კომპონენტები ერთხელობრივ შეკუმშვებს წარმოადგენენ, რომელთაც ყოველთვის უსწრებს წინ ავზნება და მოქმედების დენის წარმოშობა.

გლუვი კუნთის „ჩამკეტი“ მოქმედება. გლუვი კუნთის მეორე დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს ის, რომ ზოგიერთ კუნთს, გარკვეულ პირობებში, შეუძლია პასიურად (ე. ი. ავზნების გარეშე) დამოკლდეს და გამაგრდეს. გლუვი კუნთის ამგვარი რეაქცია, რომელსაც პირობით „ჩამკეტი“ მოქმედება შეიძლება ვუწოდოთ, კარგად აქვს გამოხატული ორსაგდულოანი მოლუსკის „დამხურავ“ კუნთს. ეს კუნთი ორი კონისაგან შედგება. ერთი მათგანი რუხია, ხოლო მეორე — თეთრი. რუხი კონის შეკუმშვა ნიჟარების დახურვას იწვევს. მაგრამ, ვინაიდან რუხი ბოქკოების შეკუმშვა აქტიური პროცესია (ე. ი. ავზნების ბაზაზე ხდება), მას არ შეუძლია დიდხანს დაიჭიროს ნიჟარები დახურულ მდგომარეობაში. ამ ფუნქციას დამხურავი კუნთის მეორე — თეთრი კონა ასრულებს. თეთრი ბოქკოები პასიურად მიძევება რუხი კონის შეკუმშვას, ხოლო როცა ნიჟარები დაიხურება, მაშინ თეთრი კუნთოვანი კონა სწრაფად მაგრდება. კუნთის გამაგრების მიზეზი, როგორც ვარაუდობენ, ბოქკოებში მოლეკულების თავისებური გადაადგილება უნდა იყოს.

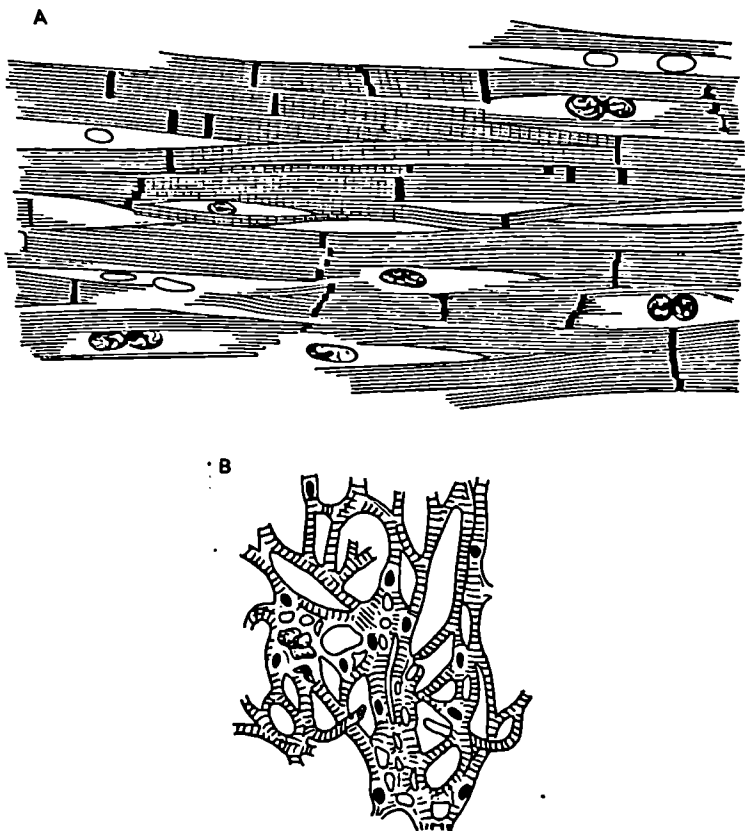
გლუვი კუნთის ზემოაღწერილი მექანიკური რეაქცია დამახასიათებლად განსხვავდება ჩვეულებრივი შეკუმშვისაგან, აგრეთვე ბოქკოს ვისკოზურ-პლასტიკური მდგომარეობისაგან და საკუთარი ტონუსისაგან. იგი ენერჯის დამატებით ხარჯვის გარეშე მიმდინარეობს და ამიტომ კუნთს დიდხანს შეუძლია დარჩეს დამოკლებული. ი. ა. ვ. ლ. ვ. ი. ს. მიხედვით პასიურად დამოკლებული კუნთის ხელახალი დარბილება და დაგრძელება ნერვული სისტემის გველენით ხდება.

ძუღუმწოვარი ცხოველების ორგანიზმშიც გვხვდება ისეთი გლუვი კუნთები, რომლებსაც, აქტიური შეკუმშვის გარდა, „ჩამკეტი“ მოქმედების უნარიც გააჩნია. ასეთი უნარით აღჭურვილია, მაგალითად, ის გლუვი კუნთები, რომლებიც კუჭის, შარდის ბუშტის და უკანა გასავლის სფინქტერებს ქმნის.

გულის კუნთის ზოგადი ფიზიოლოგია

გულის კუნთის ანატომიური თავისებურება. ხერხემლიანი ცხოველის გული ორი ტიპის კუნთოვან ბოქკოებს შეიცავს. ერთი ტიპის ბოქკოები გულის სქელ კუნთოვან შრეს ქმნის. ამ ბოქკოების შეკუმშვაზეა დამოკლებული მთლიანი გულის შეკუმშვა, რასაც შედეგად მოსდევს გულის ღრუების შევიწროება და სისხლის გადადენა სისხლძარღვებში. ამიტომაც გულის ამ შრეს მუშა მიოკარდი იუ მ ს უწოდებენ. მეორე ტიპის ბოქკოები გაბნეულია გულის სხვადასხვა განყოფილებებში, ხასიათდება სუსტი შეკუმშვით და ქმნის გულის გამტარ სისტემას. ამ ბოქკოებს სპეციფიკურ ბოქკოებს უწოდებენ.

მუშა მიოკარდისა და გამტარი სისტემის კუნთოვანი ბოქკოები სტრუქტურულადაც განსხვავდება ერთმანეთისაგან. მუშა მიოკარდის ბოქკოებს, ჩონჩხის კუნთების მსგავსად კარგად აქვს გამოხატული განივზოლიანობა, მაგრამ ისინი ჩონჩხის კუნთებისაგან განსხვავდებიან იმით, რომ მიოკარდიუმში მეზობელი ბოქკოები პროტოპლაზმური ხიდაკებით არიან ერთმანეთთან დაკავშირებული და სინციტიურ სტრუქტურას ქმნიან (სურ. 23). აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ მუშა მიოკარდიუმი, ზოგიერთი გლუვი კუნთის მსგავსად, ფუნქციურ სინციტიუმს უფრო წარმოადგენს, ვიდრე მორფოლოგიურს. ასეთი დასკვნა ემყარება ელექტრონული მიკროსკოპიის მონაცემებს, რომელთა მიხედვითაც ბოქკოების განტოტვის ადგი-



სურ. 23. გულის კუნთოვანი ქსოვილის ჰისტოლოგიური აგებულება.

A — წინაგულის კუნთოვანი ქსოვილი (მუშა მიოკარდიუმის ნაწილი) (ჰაიდენჰაინიდან); B — ატრიოვენტრიკულური კვანძის განაკვეთი (ტეარას მიხედვით).

ლები შეიცავენ განივად მოთავსებულ პრიალა ზოლებს, ეს ზოლები წარმოადგენენ ტიხრებს, რომლებითაც ერთმანეთისაგან გაყოფილია მეზობელი ბოჭკოების სარკოლაზმა. გულის გამტარი სისტემის სპეციფიკური ბოჭკოები მოკლებულია განივზოლიანობას, მათში სუსტადაა წარმოდგენილი შემკუმშავი მექანიზმი — მიოფიბრილები; სპეციფიკური ბოჭკოები მეტად წვრილია და ძლიერ ჰვავს ემბრიონულ კუნთოვან ბოჭკოებს.

გულის განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ფიზიოლოგიური მახასიათებლები. მუშა მიოკარდიუმის განივზოლიან ბოჭკოს, ჩონჩხის კუნთების მსგავსად, გააჩნია: ა გ ზ ე ბ ა დ ო ბ ა, შ ე კ უ მ შ ე ა დ ო ბ ა და გ ა მ ტ ა რ ე ბ ლ ო ბ ა.

გულის კუნთში ყველა ფიზიოლოგიური მახასიათებელი უფრო დაბალია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. ასე მაგალითად, შედარებით დაბალია აგზნებადობის ხარისხი; აგზნების პროცესი მიმდინარეობს უფრო ნელა. ნელა ხდება ბოჭკოების შეკუმშვა და მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია აგზნების გატარების სისწრაფე — დაახლოებით 0,8 — 1 მ/ს (გამტარი სისტემის სპეციფიკურ ბოჭკოებში აგზნე-

ბის გატარების სისწრაფე ოდნავ უფრო მაღალია — 2-4,2 მ/ს). გულის კუნთოვან ბოქვოში აგზნებისა და შეკუმშვის მიმდინარეობის სისწრაფე ისე მკირედ განსხვავდება ერთიმეორისაგან, რომ შეკუმშვის პროცესი თითქმის აგზნების პარალელურად მიმდინარეობს და მხოლოდ ოდნავ ჩამორჩება მას. ამიტომაც შეკუმშვაზე დაკვირვებით შეიძლება მეტნაკლებად სწორი წარმოდგენა ვიქონიოთ ბოქვოში მიმდინარე აგზნების პროცესზე. გულის კუნთოვან ბოქვოებში აგზნებისა და შეკუმშვის თითქმის თანადროულმა მიმდინარეობამ განაპირობა ის, რომ „სულ ან არაფრის კანონი“ პირველად გულზე იქნა აღმოჩენილი. აღნიშნული კანონის შესაბამისად, გულის კუნთში აგზნების პროცესი ერთეული ბოქვოს ფარგლებში არ განიცდის გრადაციას, ვრცელდება უდევრემენტოდ და შეიცავს აბსოლუტურ და შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზებს.

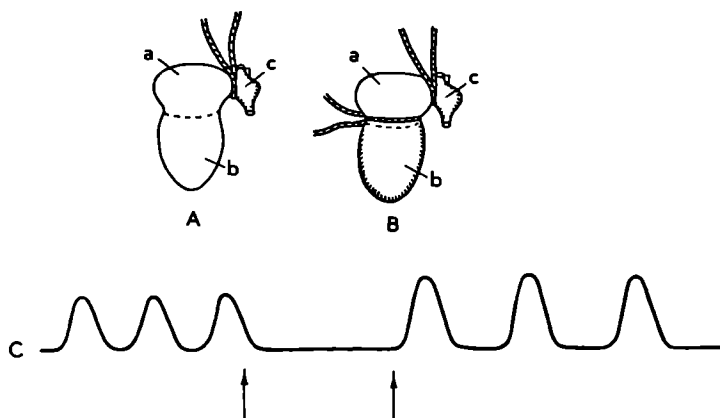
გულის კუნთის ავტომატური მოქმედება. გულის კუნთოვანი ბოქვოების ერთ-ერთ დამახასიათებელ თავისებურებას, რითაც იგი განსხვავდება ჩონჩხის კუნთისაგან და მიემსგავსება გლუვ კუნთს, ავტომატური მოქმედება წარმოადგენს. გულის ავტომატური მოქმედება, გლუვ კუნთთან შედარებით, უფრო მაღალი სიხშირისაა და გულის ფუნქციონირების ძირითად ფორმას წარმოადგენს: რიტმული მოქმედება გულში ჩნდება ემბრიონალური განვითარების ადრეულ სტადიაზე და გრძელდება მთელი ონტოგენეზის განმავლობაში გარდაცვალებამდე. გულის კუნთის ავტომატური მოქმედების შესწავლა ყველაზე ადვილია ცივისისხლიანი ცხოველის (ბაყაყის) ორგანიზმიდან ამოკვეთილ, იზოლირებულ გულზე. ბაყაყის იზოლირებული გული, თუ მას მოვათავსებთ რინგერის ხსნარში, მრავალი საათის განმავლობაში განაგრძობს რიტმულ მოქმედებას.

რიტმულ მოქმედებაზე დაკვირვება შეიძლება თბილისისხლიანი ცხოველის იზოლირებულ გულზეც, მაგრამ ამისათვის აუცილებელია გამოვიყენოთ ლ ა ნ გ ე ნ ო რ ფ ი ს მიერ მოწოდებული მეთოდიკა. ამ მეთოდიკის არსი შემდეგში მდგომარეობს: ამოკვეთილი გულის აორტაში ათავსებენ კანულას, რომელშიც ატარებენ გლუკოზითა და ქანგბადით გამდიდრებულ და 37° — 38°-მდე გამთბარ რინგერის ხსნარს. აორტაში განვითარებული წნევის გამო იხურება ნაშლისებრი სარქველები. ამიტომ ხსნარი ვერ შედის პარაკუტის ღრუში და გადადის გულის მკვებავ ვეირგვინოვან არტერიებში. ასეთ პირობებში თბილისისხლიანი ცხოველის გულს რამდენიმე საათის განმავლობაში შეუძლია ავტომატური რიტმული მოქმედება.

ავტომატური მოქმედების სუბსტრატი. წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ მთლიანი გული რიტმულ მოქმედებას განაგრძობს ორგანიზმიდან ამოკვეთის შემდეგაც, ე. ი. როცა მთლიანად გადაჭრილია მასთან დაკავშირებული ნერვული ღეროები. აქედან ცხადია, რომ გულის რიტმული მოქმედება არ არის ცენტრალური ნერვული სისტემით გაპირობებული. იგი საკუთრივ გულის თვისებაა და ცენტრალური ნერვული სისტემა მის რეგულაციას ახდენს მხოლოდ. უფრო მეტიც, გული რიტმულად მოქმედებს უკვე ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ე. ი. ჭერ კიდევ მაშინ, როცა ნერვული ელემენტები გულში არ არის დიფერენცირებული. მაშასადამე, გულის ავტომატური მოქმედება მი ო გ ე ნ უ რ ი ბუნებისაა.

გულის ავტომატური მოქმედების ცენტრები. თუ ბაყაყის გულს, მარჯვენა წინაგულისა და ვენტური სინუსის საზღვარზე (ვენური სინუსი ამფიბიების გულის დამახასიათებელი სტრუქტურაა, რომელსაც უერთდება ზედა და ქვედა ღრუ ვენები) მაგრად გადაუჭერთ ძაფს (სტანიუსის I ლიგატურა), გულის ავტომატური

მოქმედება შეწყდება (სურ. 24 A,C). ეს ცდა ნათლად მიუთითებს იმაზე, რომ ვენურ სინუსში უნდა არსებობდეს ის სტრუქტურა, რომელიც განაპირობებს მთლიანი გულის რიტმულ მოქმედებას. ასეთ სტრუქტურას წარმოადგენს ემბრიონალური სტრუქტურის მქონე კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შემდგარი კვანძი, რომელსაც სინოატრიოალურ კვანძს უწოდებენ. სინოატრიოალური კვანძის რიტმული აგზნება, ერთის მხრივ, გადაეცემა წინაგულს, ხოლო მეორეს მხრივ, წინაგულებისა და პარაკუტის საზღვარზე არსებულ კვანძს — ატრიოვენტრიკულურ კვანძს (ატრიუმში წინაგულია, ვენტრიკულუსს — პარაკუტი). ატრიოვენტრიკულური კვანძი ემბრიონალური კუნთოვანი ბოჭკოებიდან არის აგებული (თბილისისხლიან ცხოველებში მის ანალოგს აშოფ ტავარას კვანძი წარმოადგენს). ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან გამოდის სპეციფიკური კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შექმნილი კონა (პისისკონა), რომელიც პარაკუტის დონეზე იტოტება და უკავშირდება პარაკუტის კედლის ბოჭკოებს.



სურ. 24. სტანიუსის ცდა ბაყაყის გულზე.

A — პირველი ლიგატურა (ვენური სინუსისა და მარჯვენა წინაგულის საზღვარზე). B — მეორე ლიგატურა (წინაგულისა და პარაკუტის საზღვარზე), a — წინაგული, b — პარაკუტი, c — სინუსი (პელონის მიხედვით), C — გულის ავტომატური მოქმედების მექანოგრაფა (სქემა). პირველი ისარი აღნიშნავს პირველი ლიგატურის დადების მომენტს, მეორე ისარი — მეორე ლიგატურის მომენტს.

ავტომატური მოქმედების უნარი ატრიოვენტრიკულურ კვანძსაც გააჩნია. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ ბაყაყის შეჩერებულ გულში აღნიშნულ კვანძს გავალიზიანებთ ჩხვლეტით ან გულზე წინაგულებისა და პარაკუტის საზღვარზე ძაფის გადაკვანძით (სტანიუსის II ლიგატურა). ასეთი გალიზიანების საპასუხოდ გულის ავტომატური მოქმედება განახლდება, თუმცა შედარებით დაბალი რიტმით (სურ. 24 B,C). ატრიოვენტრიკულური კვანძი მეორე რიგის ავტომატიის ცენტრია.

გულის პარაკუტი ავტომატური მოქმედების უნარს მთლიანად არ კარგავს სინოატრიოალური და ატრიოვენტრიკულური კვანძების (ანუ I და II რიგის ავტომატიის ცენტრების) მოშორების შედეგად. ასე მაგალითად, თუ ბაყაყის გულიდან

ამოკვეთილ პარკუქს მოვათავსებთ რინგერის ხსნარით გაელენთილ ფილტრის ქალაღზე და გავალიზიანებთ ჩხვლეთით, პარკუქი რამდენჯერმე რიტმულად შეიკუმშება. ამ შეკუმშვების სიხშირე (რიტმი) კიდევ უფრო დაბალია, ვიდრე ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან გამოწვეული რიტმის.

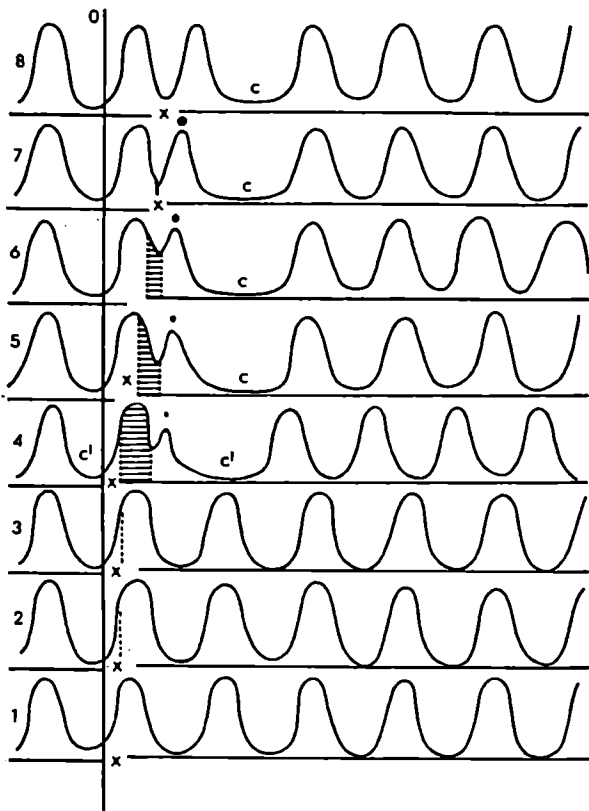
ზემოთ მოტანილი ფაქტები ადასტურებს, რომ ავტომატური მოქმედების უნარი გააჩნია გულის არა ერთ რომელიმე სტრუქტურას, არამედ გულის კუნთს მთლიანად. თუმცა რიტმული მოქმედების უნარი სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვაა. ყველაზე მაღალი რიტმით მოქმედებს სინოატრიალური კვანძი (I რიგის ცენტრი), შემდეგ — ატრიოვენტრიკულური კვანძი (II რიგის ცენტრი) და ბოლოს ყველაზე დაბალი რიტმი ახასიათებს მუშა მიოკარდიუმის კუნთოვან კომპლექსს.

ნორმალურ პირობებში მთლიანი გულის ყველა სტრუქტურული ერთეული ერთი და იგივე რიტმით მოქმედებს, კერძოდ იმ რიტმით, რომელიც წარმოიშობა სინოატრიალურ კვანძში. ამიტომაც ამ კვანძს გულის ავტომატური მოქმედების პეისმეიკერს (ე. ი. რიტმის წამყვანს) უწოდებენ.

გულის ავტომატური მოქმედების ხელშემწყობი ფაქტორები. წინათ გულის ავტომატური მოქმედების წარმოშობას სხვადასხვა შინაგან ფაქტორს მიაწერდნენ. დღეისათვის მტკიცედ არის დადგენილი, რომ ავტომატიის უნარი საკუთრივ გულის კუნთოვან ბოკოებს გააჩნია, განსაკუთრებით კი ატრიოვენტრიკულურ და სინოატრიალურ კვანძებში მოთავსებულ სპეციფიკურ ბოკოებს. ზუსტი ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ აღნიშნულ ბოკოებს პეისმეიკერული ბუნება აქვს, რომ მათში რეგულარული რიტმით ხდება აგზნების წარმოშობა, რომელიც შემდეგ ვრცელდება მთელ გულის კუნთზე. მაგრამ ეს არ ნიშნავს იმას, რომ გარემოს ფაქტორები არ ახდენს გავლენას გულის ავტომატიაზე. გულის რიტმული მოქმედების სიხშირეს და ინტენსივობას არეგულირებს არა მარტო ნერვული სისტემა, არამედ შინაგანი არის შედგენილობაც. მაგალითად, გულის ავტომატური მოქმედებისათვის გარკვეული მნიშვნელობა აქვს შინაგან არეში ერთვალენტური და ორვალენტური დადებითი იონების კონცენტრაციითა ურთიერთშეფარდებას. ეს აზრი, რომელიც პირველად ლიობმა გამოთქვა, ემყარება იმ დაკვირვებას, რომ ერთვალენტური იონები ჩონჩხის კუნთის აგზნებადობის გაზრდას და შეკუმშვას იწვევს, ხოლო ორვალენტური იონები — მის დაქვეითებას და შეკუმშვის მოხსნას. ლიობის თეორიას მხარი დაუჭირა რუსმა მეცნიერმა ლაზარევიამ, რომლის ერთ-ერთმა მოწაფემ აჩვენა, რომ რიტმული შეკუმშვის გამოწვევა შეიძლება ჩონჩხის კუნთებშიც, თუ მათზე მორიგეობით ვიმოქმედებთ ერთვალენტური და ორვალენტური იონების ხსნარებით.

შემდგომი გამოკვლევების მიხედვით გულის რიტმული მოქმედებისთვის დიდი მნიშვნელობა ენიჭება კალიუმის იონებს, აგრეთვე CO₂-ის გარკვეულ კონცენტრაციას სისხლში. სისხლში K⁺-ის და CO₂-ის კონცენტრაციითა გაზრდა გულის რიტმული მოქმედების გაზრდას იწვევს.

გულის ავტომატური მოქმედების რეგულირებისათვის განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა მიეწერება სპეციალურ ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც გამოიშვება თვით გულის კუნთში. ამ ნივთიერებას გულიის ჰორმონს უწოდებენ (პაბერლანდტი). გულის ჰორმონის წარმოშობა და მისი მოქმედების ეფექტი შემდეგნაირად აღმოაჩინეს: რამდენიმე ბაყაყის გულიდან ამოკვეთილი ვენური სისხულები მოათავსეს მკირე რაოდენობის რინგერის ხსნარში. რამდენიმე წუთის შემდეგ ამ ხსნარის დაწვეთება შეჩერებულ გულზე იწვევდა გულის რიტმული მოქმედების აღდგენას. რინგერის ხსნარის ქიმიურმა ანალიზმა აჩვენა, რომ იგი შეიცავ-



სურ. 25. ბაყაყის გულის მექანოგრაფია.

გულის ატრომატური მოქმედების ფონზე დროდადრო ხდება პარკუქის ერთხელობრივი გაღიზიანება. გაღიზიანების მომენტები აღინიშნება x-ით. მიოგრაშიდან ჩანს რომ სისტოლის პერიოდში პარკუქის გაღიზიანება არ იწვევს ახალ შეკუმშვას (1-3), ხოლო დიასტოლის პერიოდში გამოიწვევა პარკუქის დამატებითი შეკუმშვა (ექსტრასისტოლა), რომლის ამპლიტუდა მით მეტია, რაც უფრო გვიან ხდება გაღიზიანება (4-8). ექსტრასისტოლების შემდეგ მყარდება გახანგრძლივებული პაუზა — კომპენსაციური პაუზა (c) (მარჯვ).

და ახალ ნივთიერებას, რიმელიც მასტიმულირებელ გავლენას ახდენს გულის ატრომატურ მოქმედებაზე და რომელიც მხოლოდ ვენური სინუსიდან შეიძლება გადასულიყო რინგერის ხსნარში. მიღებულია, რომ გულის პორმონი, ძირითადად გამოიწვევდა გულის გამტარი სისტემის სპეციფიკურ ბოკკოებში.

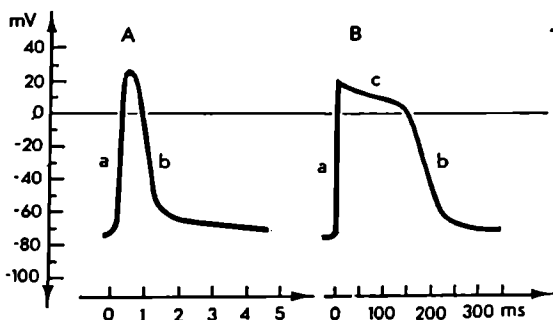
გულის რიტმული მოქმედების ფაზები და აგზნებადობის დინამიკა. გულის რიტმული მოქმედების პერიოდი სამ ფაზას შეიცავს: ს ი ს ტ ო ლ ა, დ ი ა ს ტ ო ლ ა და პ ა უ ზ ა (სურ. 25). სისტოლა წარმოადგენს კუნთოვანი ბოკკოების და მთელი გულის შეკუმშვის ფაზას, დიასტოლა შეესაბამება გულის კუნთის მოდუნებას, ხოლო პაუზა — მოსვენების ფაზაა მომდევნო სისტოლის წინ. შეკუმშვის პერიოდში გულის კუნთოვანი ბოკკო აგზნებულია და აბსოლუტურ რეფრაქტერულ მდგომარეობაში იმყოფება. ამიტომ, გულის კუნთის ელექტრული გაღიზიანება სისტოლის დროს არავითარ ეფექტს არ იწვევს (სურ. 25, 1 — 3). გულის მო-

დუნების პერიოდი ემთხვევა კუნთოვანი ბოქვების აგზნების თანდათანობით აღდგენას ანუ შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზას. ამიტომაც გულის კუნთის ელექტრული გაღიზიანება დიასტოლის დროს კუნთოვანი ბოქვების დამატებით შეკუმშვას ანუ ექსტრასისტოლას იწვევს. ექსტრასისტოლის ამპლიტუდა უფრო მცირეა ნორმალურ სისტოლასთან შედარებით, და მით უფრო მცირე, რაც უფრო ადრე ღიზიანდება გული დიასტოლის ფაზაში. (სურ. 25, 4 — 8).

ექსტრასისტოლის შემდეგ, როგორც წესი, მომდევნო პაუზის მნიშვნელოვანი გახანგრძლივება ხდება (სურ. 25, C). ასეთ პაუზას კომპენსაციურ პაუზას უწოდებენ. კომპენსაციური პაუზის წარმოშობა გაპირობებულია გულის რიტმული მოქმედებიდან ერთი ნორმალური სისტოლის ამოვარდნით. ეს იმიტომ ხდება, რომ ექსტრასისტოლის დროს კუნთოვანი ბოქვები ისევე აბსოლუტურ რეფრაქტერულ მდგომარეობაში გადადიან, რის გამოც გამტარი სისტემის გზით მოსული ნორმალური იმპულსი ვერ იწვევს ამ ბოქვების აგზნებასა და შეკუმშვას.

გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა. გულის კუნთოვან ბოქვებში ერთხელ აგზნების დროს აღიძვრება მოქმედების დენი, რომელიც ოსცილოგრაფის ეკრანზე პიკოვანი პოტენციალის სახით აღირიცხება. გულის კუნთში აგზნების პროცესი გაცილებით უფრო ნელა მიმდინარეობს, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში, ამიტომ მოქმედების დენიც უფრო ხანგრძლივია. იგი დაახლოებით 200 მს-ს და უფრო მეტსაც შეიძლება უდრიდეს (სურ. 26, B).

მოქმედების პოტენციალის დიდი ხანგრძლივობა, ძირითადად, გაპირობე-

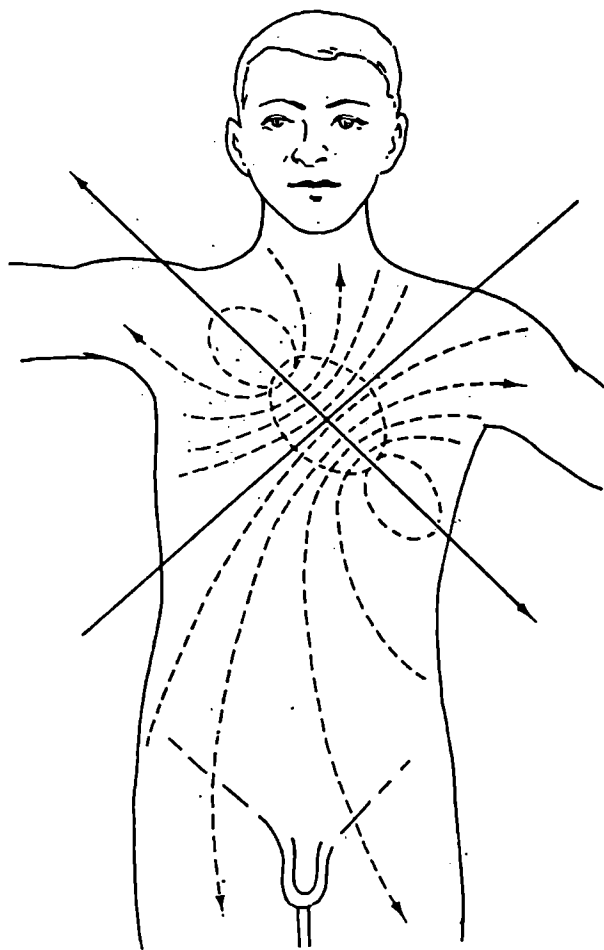


სურ. 26. ჩონჩხის კუნთის (A) და გულის კუნთის (B) ბოქვების აგზნების პოტენციალები. ორდინატზე გადაზომილია უჩრდელშიდა პოტენციალების ამპლიტუდა მილივოლტებში, აბსცისაზე — დრო მილისეკუნდებში. a — ამავალი მუხლი, b — დამავალი მუხლი, c — პლატო.

ბულია პოტენციალის დაღმავალ მუხლზე „პლატოს“ ვაჩენით.

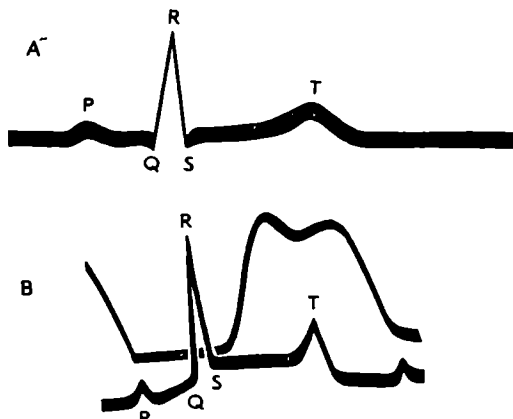
ელექტროკარდიოგრაფია. მთლიანი გულის ელექტრული აქტივობის სურათი საკმაოდ რთულია. იგი რამდენიმე კომპონენტს შეიცავს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ გულში მებობელი კუნთოვანი ბოქვები ანასტომოზებით უერთდებიან ერთმანეთს და ფუნქციონალურ სინციტიუმს წარმოქმნიან. მიოკარდიუმის ასეთი სტრუქტურა განაპირობებს აგზნების ფართო და სხვადასხვა მიმართულებით გავრცელებას. ამიტომაც ელექტრული აქტივობის სუმარული სურათი რთულდება.

ცხოველებში რიტმულად მოქმედი გულის ელექტრული აქტივობის ჩაწერა შემდეგნაირად ხდება: იხსნება გულმკერდის ღრუ და გულზე ათავსებენ ორ ელექტროდს. რომლებიც შეერთებულია სარეგისტრაციო აპარატთან. ცხადია, ადამიანში ასეთი მეთოდი არ გამოიყენება. მაგრამ იმის გამო, რომ გულში ელექტრული პოტენციალების წარმოშობის დროს, შესაბამისი ელექტრული ველი ვრცელდება მთელს ორგანიზმში. მათი აღრიცხვა შესაძლებელია სხეულის ზედაპირიდან (სურ. 27). ამისათვის საჭიროა ორი ელექტროდი მოვათავსოთ ორგანიზმის



სურ. 27. გულის ბიოდენის გავრცელება სხეულში (უოლერი).

ორ, ერთმანეთისაგან დაშორებულ უბანში. გულის სუმაჩული ელექტრული აქტივობის ჩანაწერს ელექტროკარდიოგრაფია ეწოდება (მკბ). ტიპური ელექტროკარდიოგრაფის ერთი პერიოდი, რაც გულის რიტმული მოქმედების ერთ პერიოდს (სისტოლა, დიასტოლა, პაუზა) შეესაბამება, ხუთ კომპონენტს (ანუ „კბილს“) შეიცავს:



სურ. 28. A ადამიანის ელექტროკარდიოგრაფია (ერთი პერიოდი).

P — შეესაბამება წინაგულების აგზნებას. Q, R, S, T — პარკუჭების აგზნებას.

B — ბაყაის გულის მექანოგრაფია (ზედა მრუდი) და ელექტროგრაფია (ქვედა მრუდი).

P კბილი წინაგულების აგზნებას ასახავს, QRS — პარკუჭების აგზნებას, ხოლო T — აგზნების დამთავრებას (სურ. 28).

სხეულის ზედაპირზე აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების მიხედვით არჩევენ მკბ-ის ჩაწერის რამდენიმე სტანდარტულ წესს ანუ განხრას. ა ინ თ კ ო ვ ე ნ ი ს მიერ მოწოდებული წესის მიხედვით ელექტროდები თავსდება კიდურებზე: ერთი ელექტროდი მარჯვენა ხელზე. მეორე — მარცხენაზე (I განხრა). ან მარჯვენა ხელზე და მარცხენა ფეხზე (II განხრა), ან კიდევ — მარცხენა ხელზე და მარცხენა ფეხზე (III განხრა). აღწერილ განხრებში გულის ელექტრული აქტივობა ბიპოლარულად რეგისტრირდება. ვ ი ლ ს ო ნ ი ს მიერ მოწოდებულია სხვაგვარი წესი, რომლის დროსაც გამოიყენება მონოპოლარული რეგისტრაციის მეთოდი. ასეთ შემთხვევაში ერთი ელექტროდი ინდიფერენტულია, ხოლო მეორე თავსდება გულმკერდის პროექციაში სხეულის ზედაპირის სხვადასხვა წერტილებში. სხეულის ზედაპირზე ელექტროდების განლაგების მიხედვით იცვლება ცალკეული კბილების ამპლიტუდა და ფორმა (პოლარობა). მაგრამ კარდიოგრაფის კომპონენტური შედგენილობა პრინციპულად იგივე რჩება.

თითოეულ განხრაში ელექტროკარდიოგრაფის კომპონენტური შედგენილობის და ცალკეული კბილების ფორმის სტაბილურობა საშუალებას იძლევა ელექტროკარდიოგრაფია გამოიყენონ კლინიკაში როგორც სადიაგნოსტიკო საშუალება. კარდიოგრაფის კბილების დამახასიათებელი ცვლილებების საფუძველზე შეიძლება დადგინდეს არა მარტო პათოლოგიური კერის არსებობის ფაქტი, არამედ განისაზღვროს პათოლოგიის ხასიათი, ინტენსივობა და ლოკალიზაცია გულის კუნთში.

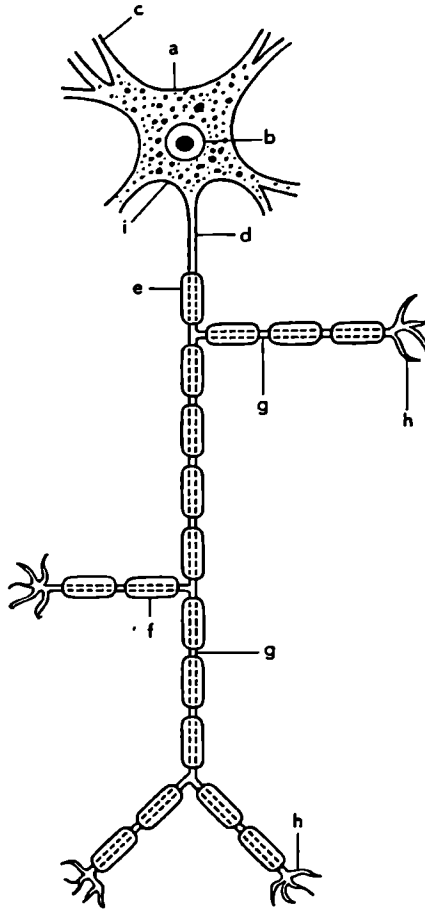
ნერვული სისტემის ფიზიოლოგია

ნერვული სისტემა ცოცხალი სამყაროს ფილოგენეზური განვითარების გარკვეულ საფეხურზე — მრავალუჯრედიან ცხოველურ ორგანიზმებში გაჩნდა. მისი ძირითადი ფუნქციაა ორგანიზმის გარეგანი და შინაგანი გარემოდან მომდინარე ინფორმაციის მიღება-გადამუშავება და სათანადო რეაქციების ორგანიზაცია, რომლებიც მიმართულია ორგანიზმის მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. ნერვული სისტემის უშუალო მონაწილეობით ხდება მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში სხვადასხვა ორგანოებისა და ქსოვილების მოქმედების ერთმანეთთან შეთანხმება და იმ სწრაფი და ნატიფი აქტების განხორციელება, რომლის საფუძველზეც ორგანიზმი უახლოვდება მისთვის სასარგებლო ფაქტორებს და განერიდება დამაზიანებელს. ამრიგად, ნერვული სისტემის დანიშნულებაა ცოცხალი ორგანიზმის უკეთ შეგუება სიცოცხლის ცვალებად პირობებთან.

ნერვული უჯრედის სტრუქტურა

ნერვული სისტემის მორფოლოგიური ერთეული. ნერვული სისტემის მორფოლოგიურ ერთეულს ნერვული უჯრედი ანუ ნეირონი ეწოდება (სურ. 29). ნეირონის ძირითად ნაწილს სომა ანუ ნერვული უჯრედის სხეული წარმოადგენს. უჯრედის სხეულის ზომა ძალიან დიდ ფარგლებში მერყეობს. ძუძუმწოვარ ცხოველებში იგი ცვალებადობს 4-დან 190 მიკრომეტრამდე, უხერხემლო ცხოველებში კი გაცილებით დიდ ოდენობას აღწევს. მაგალითად, მოლუსკებში ნერვული უჯრედის ზომა დაახლოებით 300 — 500 მიკრომეტრია. ნეირონის სომა ამოვსებულია პროტოპლაზმური ნივთიერებით, რომელსაც აქ ნეიროპლაზმას ეწოდებენ. ნეიროპლაზმა ჩვეულებრივ შეიცავს ბირთვის, ყველა უჯრედისათვის დამახასიათებელ (ტიპურ) ორგანოიდებს და ნეირონისათვის სპეციფიკურ ნისლის სუბსტანციასა და ნეიროფიბრილებს.

ნერვული უჯრედის სხეულიდან (ნეირონის სომიდან) გამოდის სხვადასხვა სიგრძისა და ფორმის პროტოპლაზმური მორჩები. ძირითადად არჩევენ მორჩების ორ ტიპს. ერთი ტიპის მორჩი შედარებით მოკლეა, სხეულიდან გამოდის კონუსივით და შემდეგ ხისმაგვარად იტოტება უფრო და უფრო მცირე დიამეტრის მორჩებად. ასეთი ტიპის მორჩს დენდრიტი ეწოდება. ნერვულ უჯრედს შეიძლება ჰქონდეს ერთი, ორი ან რამდენიმე დენდრიტი. მეორე ტიპის მორჩს ნეიტრიტი ანუ აქსონს ეწოდებენ. ზოგჯერ კი ნერვული ბოჭკოს სახელითაც აღნიშნავენ. აქსონი ნერვულ უჯრედს მხოლოდ ერთი აქვს. იგი უშუალოდ სომიდან არ იწყება, არამედ გამოდის სხეულის ერთგვარი შემადლებიდან — ბორცვიდან. აქსონი ჩვეულებრივ უფრო გრძელია, ვიდრე ამავე უჯრედის დენდრიტები. დიდი ტანის ცხოველებში ნერვული აქსონის სიგრძე შეიძლება 1 მ-ზე მეტიც იყოს. აქსონი თითქმის მთელ სიგრძეზე თანაბარი სიმსხისია. იგი არ განიცდის ხისმაგვარ დეტრიანებას, მხოლოდ გზადაგზა გამოიღებს გვერდით ტოტებს ანუ კოლატერალებს. კოლატერალები სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლებით არ განსხვავდება ძირითადი აქსონისაგან. ნეირონის აქსონი და მისი კოლატერალები სხვა უჯრედებთან მიახლოების დროს იტოტება მრავალრიცხოვან უწვრილეს ბოჭკოებად. ეს აქსონების ე. წ. ტერმინალური განშტოებაა. ზოგიერთი ნეირონის აქსონი, ისევე როგორც მისი კოლატერალები, თითქმის



სურ. 29. ნეირონის სქემატური სურათი.

a — სხეული, b — ბირთვი, c — დენდრიტი. d — აქსონი, e — მიელინის გარსი, f — კოლტერალეები, g — რანეივის შევიწროება. h — ტერმინალური განშტოებები, i — აქსონური ბოჯცი.

მთელ სიგრძეზე დაფარულია რთული აგებულების გარსით, რომელიც უხვად შეიცავს ცხიმის მსგავს ნივთიერებას მიელინს. ამიტომაც მას მიელინის გარსს უწოდებენ, ხოლო თვით აქსონებს — მიელინიან აქსონს ანუ მიელინიან ნერვულ ბოჯკოს. მიელინის გარსით, ძირითადად, მსხვილი ნერვული ბოჯკოებია დაფარული. წვრილი ბოჯკოების უმრავლესობა კი მოკლებულია მას. მიელინის გარსი მთელ სიგრძეზე არ ფარავს მსხვილ ბოჯკოს. მაგალითად, ნეირონის სხეულის ბორცვაკთან ახლოს აქსონის ნაწილი, ე. ი. აქსონის საწყისი სეგმენტი მოკლებულია მიელინის გარსს. ამ გარსს მოკლებულია აგრეთვე აქსონისა და მისი კოლტერალეების ტერმინალური განშტოებანი.

მიელინის გარსი ზემოდან დაფარულია მეორე უფრო თხელი გარსით, რომელიც შექმნილია ბირთვიანი უჯრედებისაგან (ე. წ. შ ვ ა ნ ი ს უჯრედები).

მიელინის გარსის სტრუქტურა. ნერვული ბოჭკოს მიელინის გარსს სპირალურად დახვეული მრავალშრიანი სტრუქტურა აქვს. ეს სტრუქტურა შემდეგნაირად წარმოიქმნება: ემბრიონალური განვითარების პერიოდში აქსონს მთელ სიგრძეზე უკავშირდება მრავალი შვანის უჯრედი. მიელინისაქსონის პროცესში თითოეული უჯრედი ჩერ ეხება აქსონს, შემდეგ შემოეხვევა მას და, კიდეების ერთმანეთთან შეხებით, წარმოქმნის სტრუქტურას, რომელსაც მეზაქსონს უწოდებენ (სურ. 30 c). მეზაქსონის ერთ მხარეზე დიდი რაოდენობით გროვდება ციტოპლაზმა, რის გამოც მეზაქსონი რულეტის მსგავსად ჩაეხვევა აქსონის გარშემო და მიიღება ზემოთ აღნიშნული სპირალური სტრუქტურა (სურ. 30, j). იმის გამო, რომ შვანის უჯრედები ერთმანეთს არ ერწყმიან და დამოუკიდებლად ქმნიან ზემოთ აღწერილ სპირალურ სტრუქტურას, მიელინის გარსი აქსონის გასწვრივ ყოველ 0,5 — 1,5 მილიმეტრზე წყდება და წარმოქმნის ბოჭკოს შევიწროებულ ადგილს ანუ რ ა ნ ვ ი ე ს სივიწროვეს (სურ. 30, i). მაშასადამე, რანვიეს სივიწროვე არის აქსონის ნაწილი, რომელიც მოთავსებულია ორ მეზობელ შვანის უჯრედს შორის და მოკლებულია მიელინის გარსს.

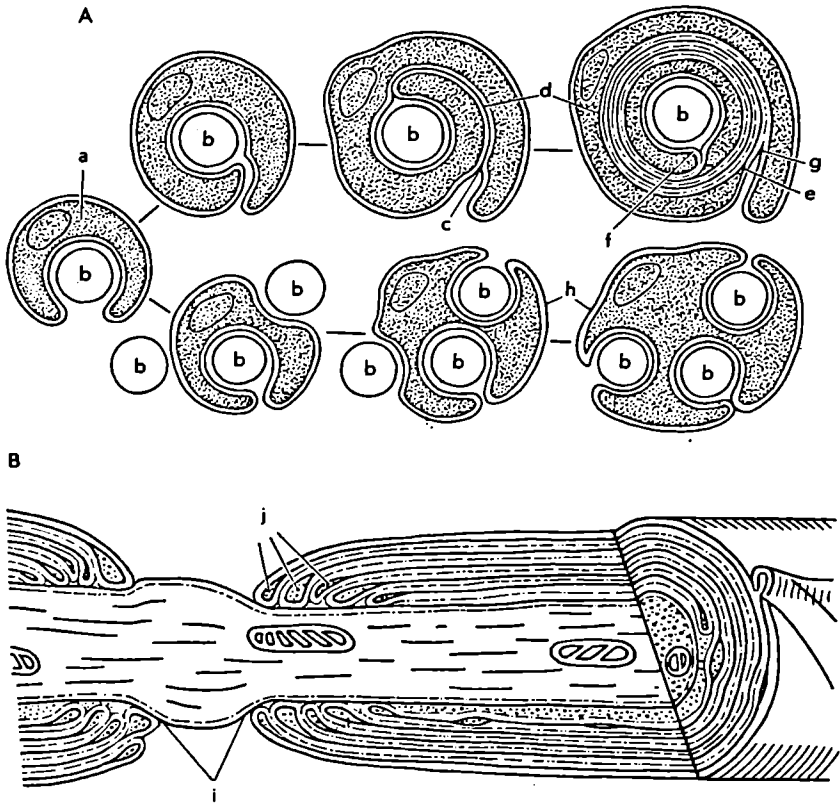
ნერვული უჯრედების ტიპები. ნერვული უჯრედის სხეულიდან გამოსული მორჩების რიცხვის მიხედვით განასხვავებენ ნეირონთა რამდენიმე სტრუქტურულ ტიპს (სურ. 31): უ ნ ი პ ო ლ ა რ უ ლ ს (როცა უჯრედს მხოლოდ ერთი მორჩი აქვს), ბ ი პ ო ლ ა რ უ ლ ს (ე. ი. ორმორჩიანს) და მ უ ლ ტ ი პ ო ლ ა რ უ ლ ს (როცა სხეულიდან რამდენიმე მორჩი გამოდის). განსაკუთრებულ ტიპს ქმნის ისეთი უჯრედი, რომლის სხეულიდან თავდაპირველად მხოლოდ ერთი მორჩი გამოდის, მაგრამ შემდეგ იგი იტოვება ორად. აქსონის ერთი ტოტი მიემართება პერიფერიაზე, ხოლო მეორე ტოტი შედის ზურგის ტვინში. მაშასადამე, ასეთი უჯრედი თავდაპირველად უნიპოლარულს წარმოადგენს, მაგრამ შემდეგ ბიპოლარულად იქცევა. ამიტომ მათ ფ ს ე ვ დ ო უ ნ ი პ ო ლ ა რ უ ლ ნეირონებს უწოდებენ. ასეთ ტიპს მიეკუთვნება, მაგალითად, უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების მგრძნობიარე ნეირონები, რომელთა სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის ფარგლებს გარეთ — ე. წ. მ ა ლ თ ა შ უ ა კ ვ ა ნ ძ შ ი.

ნერვული სისტემის ევოლუცია

ევოლუციის პროცესში ნერვული სისტემის სტრუქტურული ორგანიზაციის სამ ძირითად ეტაპს გამოყოფენ: დიფუზურს, კვანძოვანს და მილისებრს.

დიფუზური ნერვული სისტემა ყველაზე ძველია და გვხვდება ნაწლავ-ლრუიანებში (ჰიდრა). ასეთი ტიპისათვის დამახასიათებელია მეზობელ ნერვულ ელემენტებს შორის მრავლობითი კავშირების არსებობა, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ნ ე რ ვ უ ლ ი ბ ა დ ე (სურ. 32). ნერვულ ბადეში აგზნებას შეუძლია თავისუფლად გავრცელდეს ნებისმიერი მიმართულებით. მრავალმხრივი კავშირების არსებობა უზრუნველყოფს დიფუზური სისტემის ფუნქციონირების საიმედოობის მაღალ ხარისხს (მაღალი გარანტიის ფაქტორს). მაგრამ ნერვულ ბადეში აგზნება ნელა ვრცელდება და თანაც ყველა მიმართულებით, რის გამოც ცხოველის რეაქციები შედარებით ნელია და ნაკლებად ზუსტი.

ნაწლავლრუიანი ცხოველების ნერვულ სისტემაში შეიმჩნევა ნერვული უჯრედების ერთგვარი ფუნქციური დიფერენცირება. ნეირონების ერთი ნაწილი დაკავ-

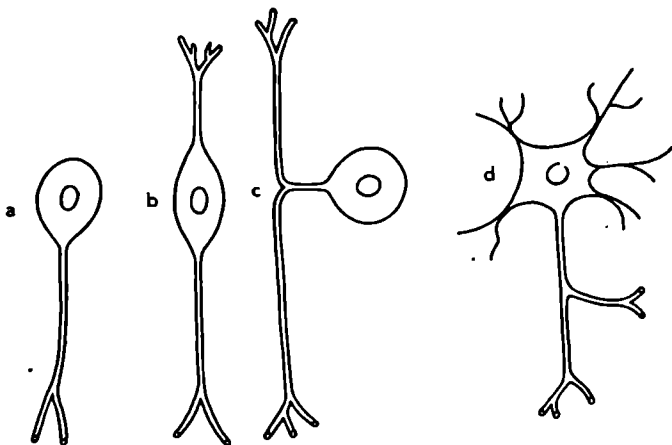


სურ. 30. ნერვული ბოკოს მიელინიზაციის სქემა.

A — ნერვული ბოკოს განვითარება. a — შეანის უჯრედი, რომელიც რკალივით ეხვევა აქსონს (b), c-მეზაქსონი, d — შეანის უჯრედის სპირალურად დახვეული ნაწილის შემზარანა, e — ციტოპლაზმა, f — ციტოპლაზმაში დაგროვილი მიელინი, g — მეზაქსონი, h — შეანის უჯრედი, რომელიც გარს ეხვევა სამ აქსონს.

B — მიელინიანი ბოკოს სივრცითი განაკვეთი. i — ჩანჩიეს სიფიროვე, j — მიელინის შემცველი შრეები.

შირებულაა შემკუმშავ ელემენტებთან — კუნთოვან უჯრედებთან. ასეთი ნეირონების აგზნების დროს მოქმედებაში მოდის კუნთები და ზორციელდება მოტორული რეაქცია. ამიტომაც ამ ნეირონებს მამოძრავებელ უჯრედებს ანუ მოტორულ ნეირონებს (მოტონეირონებს) უწოდებენ. უჯრედების მეორე ნაწილი უშუალოდ მიმდებლობს გარემო ფაქტორების (გამლიზიანების) ზემოქმედებას. მათ მგრძობიარე ანუ სენსორულ ნეირონებს უწოდებენ. მგრძობიარე ნეირონები მიღებულ ინფორმაციას გადასცემენ ნერვული ბადის შემქმნელ უჯრედებს, ანუ შუამდებარე ნეირონებს. ნერვულ ბადეში შემოსული ინფორმაცია გადამუშავდება შუამდებარე ნეირონების მიერ და შემდეგ გადაეცემა მოტონეირონებს.

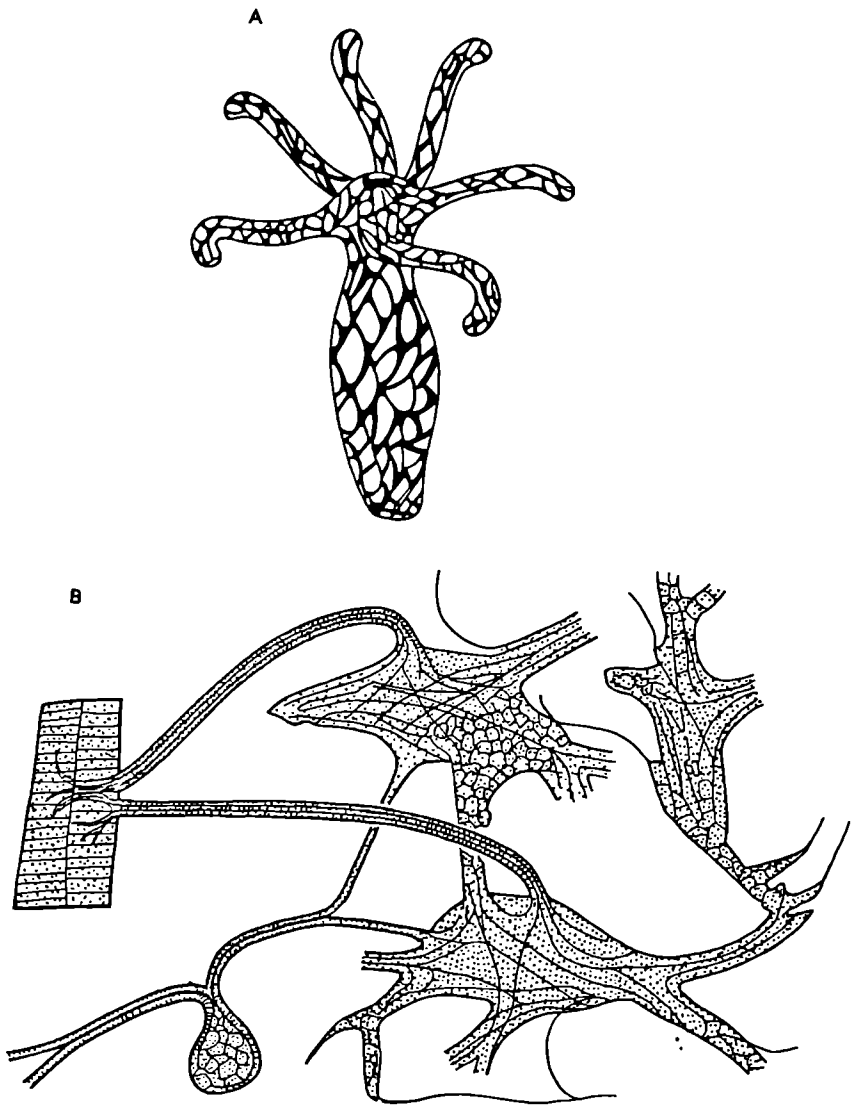


სურ. 31. ნერვული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები მორჩების რიცხვის მიხედვით. a — უნიპოლარული, b — ბიპოლარული, c — ფსევდოუნიპოლარული, d — მულტიპოლარული.

ნაწლავლურიანებში მგრძნობიარე ნეირონები სხვადასხვა ტიპის (მოდლობის) გამლიზიანებლებზე რეაგირებენ, ე. ი. პოლისენსორულ უჯრედებს წარმოადგენენ. განვითარების უფრო მაღალ საფეხურზე მყოფ ცხოველებში კი მგრძნობიარე ნეირონები დიფერენცირდნენ სპეციფიკურ უჯრედებად, რომლებიც მხოლოდ ერთი რომელიმე მოდალობის გამლიზიანებლის მიმართ იჩენენ მგრძნობელობას, ე. ი. ვალაიქენენ მონოსენსორულ უჯრედებად.

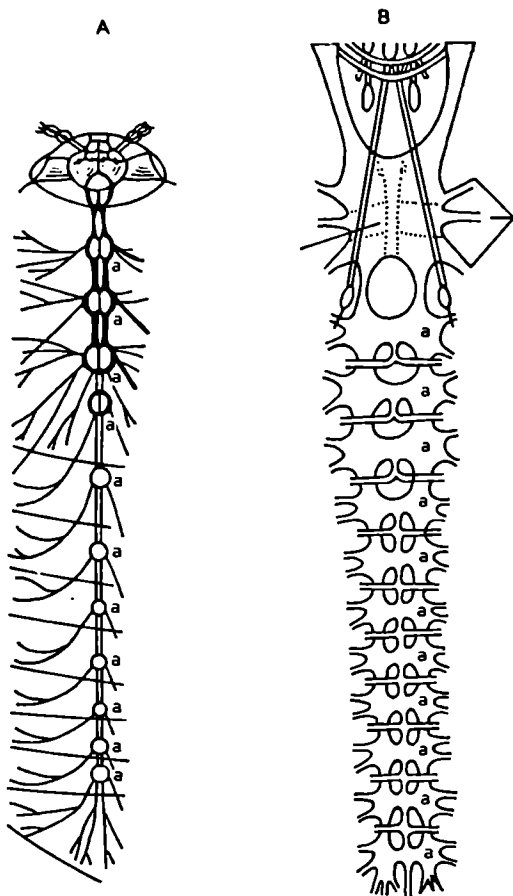
ევოლუციური განვითარების შემდგომ ეტაპზე ნერვულ უჯრედთა ფუნქციურ დიფერენცირებასთან ერთად მოხდა უჯრედების დაჯგუფება, მათი გაერთიანება სპეციალური ფუნქციების მქონე კომპაქტურ წარმონაქმნებად — ნერვულ კვანძებად (სურ. 33). ნერვულ კვანძებში ხდება პერიფერიიდან მიღებული ინფორმაციის გადამუშავება და ანალიზი. აგრეთვე საპასუხო ინფორმაციის გაგზავნა პერიფერიაზე. ამასთან ერთად ჩამოყალიბდა სპეციალური გამტარი სისტემები, რომლებსაც ინფორმაცია შინაგანი და გარეგანი არის შესახებ მიაქვთ პერიფერიიდან ნერვული კვანძებისაკენ, ხოლო საპასუხო ინფორმაცია — კვანძებიდან პერიფერიისაკენ. პირველს უწოდეს ცენტრისკენული ანუ აფერენტული სისტემა, ხოლო მეორეს — ცენტრიდანული ანუ ეფერენტული. ნერვული სისტემის დიფერენცირება ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად აღინიშნება როგორც ცენტრალიზაციის პროცესი.

ნერვული სისტემის კვანძოვანი ტიპი აქვთ: მწერებს, ჭიებს, მოლუსკებს, კიბოსნაირებს. ეს ტიპი ხასიათდება იმით, რომ ნერვულ უჯრედთა კავშირები ორგანიზებულია გარკვეული წესით — აგზნება ვრცელდება მკაცრად განსაზღვრული გზით. ასეთი ნერვული სისტემის საშუალებით ხორციელდება სწრაფი და ზუსტი რეაქციები, მაგრამ შედარებით დაბალია მისი საიმედოობის ხარისხი (გარანტიის ფაქტორი). ერთი რომელიმე კვანძის დაზიანება ჩვეულებრივ იწვევს ორგანიზმის გარკვეული ფუნქციების მთლიან მოშლას.



სურ. 32. A — ნაწლავდრუიანი ცხოველის დიფუზური ნერვული სისტემა.
 B — ნეიროფიბრილების განლაგება დიფუზურ ნერვულ სისტემაში (ბ ე თ ე).

ნერვული სისტემის მილისებრი ტიპი ახასიათებს ქორდიანებს. მილისებრს მას იმიტომ უწოდებენ, რომ ჩანასახის განვითარების სამფურცლოვან სტადიაზე (ექტოდერმა, მეზოდერმა, ენტოდერმა) გარეთა ფურცლის (ექტოდერმის) ნაწილის ჩაზნექვის შედეგად ჯერ წარმოიშობა ლარისებრი, ხოლო შემდეგ მილისებრი სტრუქტურა — ე. წ. ნერვული მილი (სურ. 34). ნერვული მილი და-

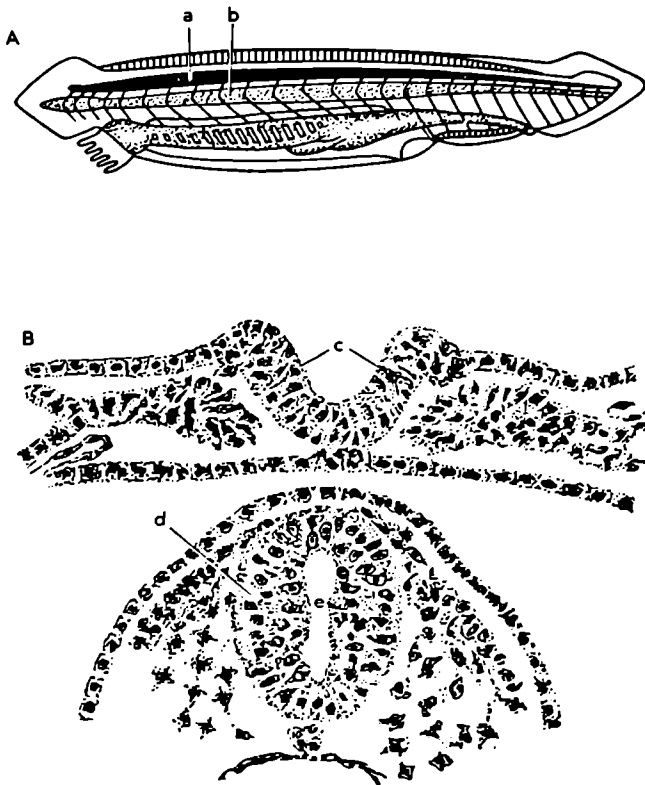


სურ. 33. კვანძოვანი ტიპის ნერვული სისტემა.

A — ნერვული „ქვეწკვი“, B — ნერვული „დოგელი“ (დოგელი).

საწყისის აძლევს მთელ ნერვულ სისტემას და ონტოგენეზის მთელ მანძილზე მილისებრ ფორმას ინარჩუნებს. ნერვული სისტემის მილისებრი ტიპი ყველაზე უფრო სრულყოფილია. მას ახასიათებს საიმედობის მაღალი ხარისხი (როგორც დიფუზურ ტიპს) და რეაქციითა ლოკალურობა, სიზუსტე და დიდი სისწრაფე (როგორც კვანძოვან ტიპს). გარდა ამისა მილისებრ ტიპს ევოლუციის პროცესში გამოუმუშავდა თვისობრივად ახალი ნიშნების მთელი რიგი.

ნერვული სისტემის ცეფალიზაცია. გარე სამყაროს მუდმივმა ზემოქმედებამ ცოცხალ ორგანიზმებზე განაპირობა მილისებრი ნერვული სისტემის უმდგომი განვითარება. პროგრესული მიმართულებით (წინა მიმართულებით) ცხოველების აქტიური მოძრაობის გამო ორგანიზმის სასიცოცხლო რეაქციების მარეგულირებელი სისტემები თავს იყრის, ძირითადად, ნერვული მილის წინა ნაწილში, ე. ი. ხდება ფ უ ნ ქ ც ი ა თ ა ც ე ფ ა ლ ი ზ ა ც ი ა. ფუნქციითა ცეფალიზაციის პარალელურად ხდებოდა ნერვული მილის წინა ნაწილის ზომაში გაზრდა და სტრუქ-



სურ. 34. მილისებრი ნერვული სისტემა.

A — ქორდიანების წარმოდგენელი. a — ნერვული მილი, b — ქორდა.

B — ნერვული მილის განვითარება. c — ნერვული ლარი. d — ნერვული მილის განიკვეთი. e — ცენტრალური არხის სანათური.

ტურის გართულება. საბოლოოდ იგი ჩამოყალიბდა როგორც თავის ტვინი. ნერვული მილის დანარჩენი (უღიდესი) ნაწილიდან კი განვითარდა ზურგის ტვინი.

ამრიგად, ხერხემლიან ცხოველებში თავისა და ზურგის ტვინი წარმოადგენს ნერვული სისტემის ცენტრალურ სტრუქტურას, რომლის ფუნქციაა მიღებული ინფორმაციის გადამუშავება, ანალიზი და საპასუხო ინფორმაციის გაგზავნა პერიფერიაზე. ნერვული სისტემის მეორე ნაწილი კი, რომელიც წარმოდგენილია პერიფერიული ნერვებით (აქსონებით), ემსახურება მხოლოდ ინფორმაციის გატარებას პერიფერიიდან ცენტრისაკენ და პირიქით. ამ ნაწილს პერიფერიულ ნერვულ სისტემას უწოდებენ.

ნერვული სისტემა რამდენიმე მილიარდი ნერვული უჯრედისაგან აგებულ ურთულეს ბადეს წარმოადგენს. ამ რთულ ბადეში ცალკეული უჯრედების ერთმანეთთან დაკავშირების საკითხი დიდი ხნის განმავლობაში სადავოდ რჩებოდა. ნერვული სისტემის აგებულების ზოგადი პრინციპის შესახებ, ძირითადად, ორი შეხედულება იყო წამოყენებული. ერთ-ერთ მათგანს ნერვული სისტემის განუწყვეტლობის თეორიას უწოდებენ, ხოლო მეორეს — ნეირონული თეორიას.

ნერვული სისტემის განუწყვეტლობის არსი. ნერვული სისტემის განუწყვეტლობის თეორიას საფუძვლად დაედო უხერხემლო ცხოველებზე ჩატარებული გამოკვლევები, ფიზიოლოგი ბეთე და ჰისტოლოგი აპათი თავიანთი გამოკვლევების საფუძველზე თვლიდნენ, რომ ნერვულ სისტემაში მგრძობიარე და მამოძრავებელ ნერვულ უჯრედებს შორის განუწყვეტელი ძაფისებრი წარმონაქმნები — ნეიროფიბრილები არსებობს. ნეიროფიბრილები, გამოდის რა ერთი უჯრედიდან, იტოტება და გაწყვეტის გარეშე შედის სხვა უჯრედში; აქედან გადადის შემდეგ უჯრედებში და ა. შ. ასე რომ ნერვული სისტემის შემადგენელი ყველა უჯრედი დაკავშირებულია ერთმანეთთან ნეიროფიბრილების განუწყვეტელი ქსელით და მათ შორის ფუნქციური ურთიერთობა სწორედ ნეიროფიბრილების ამ უწყვეტი ქსელით ხორციელდება. უწყვეტი ნეიროფიბრილებისაგან შექმნილ ბადეს ნეიროპილი უწოდეს. ნერვული სისტემის აგებულებაზე ამგვარი შეხედულები მხედვით ნეირონებს არამარტო ნეიროფიბრილები, არამედ ნეიროპლაზმაც საერთო აქვს და ამიტომ შეუძლებელია ნერვული უჯრედის გამოცალკეება ერთ დამოუკიდებელ სტრუქტურულ და ფუნქციურ ერთეულად.

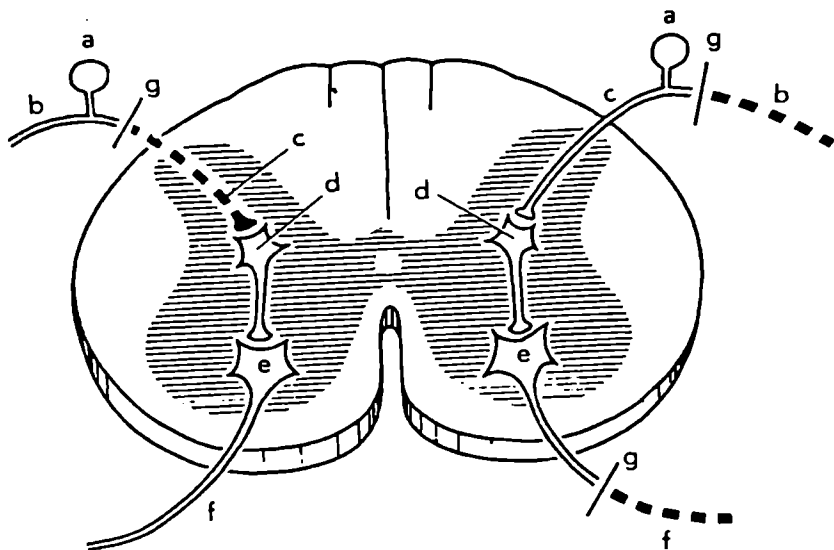
ნეირონული თეორია და მისი საფუძვლები. ნეირონული თეორიის ქვეშ იგულისხმება ჰისისა და ფორელის მიერ 1886 — 87 წლებში ფორმულირებული კონცეფცია, რომლის მიხედვითაც ნეირონი (ანუ ნერვული უჯრედი) არის ნერვული სისტემის მორფოლოგიური ერთეული. ნეირონი ამავე დროს ტვინის ელემენტარული ფუნქციური ერთეულიც არის, რომელშიც მიღებული ინფორმაციის გადაამუშავება და შენახვა ხდება. ნეირონული თეორიის მიმდევართა მიხედვით ნერვული სისტემის რთულ ბადეში უჯრედები მხოლოდ ფუნქციურადაა ერთმანეთთან დაკავშირებული; სტრუქტურულად კი იზოლირებული, ერთმანეთისაგან გამოცალკეებული რჩება.

ნეირონული თეორია, პირველ ყოვლისა ემყარებოდა ხერხემლიან ცხოველებზე შესრულებულ ანატომიურ გამოკვლევებს. მრავალი ჰისტოლოგის აზრით, თითოეული ნერვული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით ნერვული სისტემის სხვა ელემენტებისაგან სრულიად განცალკეებულად არსებობს, ე. ი. სხვა ნეირონთან მისი კავშირი მხოლოდ შეხებით შემოიფარგლება.

ნერვული სისტემის ერთეულად ნეირონის აღიარება ემყარება აგრეთვე იმ ფაქტებს, რომლებიც მიღებულ იქნა ნერვული სისტემის ემბრიონული განვითარების შესწავლით. რამონიკახალის დაკვირვებით თითოეული ნერვული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით ერთი ემბრიონული უჯრედიდან — ნეირობლასტიდან ვითარდება.

ნეირონული თეორია გარკვეულად ეყრდნობა ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტის შედეგებსაც. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ნეირონულ თეორიას ფიზიოლოგიური საფუძველიც გააჩნდა, თანაც საკმაოდ სარწმუნო. აღნიშნული ექსპერი-

მენტი ემყარებოდა იმ კარგად დადგენილ ფაქტს, რომ უცლებლივ ყველა ნეირონ-ში უჯრედის სხეული ტროფიკულ (მასაზრდოებელ) გავლენას ახდენს თავის მორჩებზე. აქედან ცხადია, რომ თუ დაირღვა რომელიმე მორჩის კავშირი სხეულთან, ეს მორჩი გადაგვარდება — განიცდის ე. წ. ვალერიის დეგენერაციას. მაგალითად, თუ ზურგის ტვინის ვენტრალურ ზედაპირთან გადაკვეთათ მამობრავებელ უჯრედთა აქსონებს, რომელთა სხეულები ზურგის ტვინშია მოთავსებული (სურ. 35), რამდენიმე დღის შემდეგ ეს აქსონები გადაგვარდება. ასევე გადაგვარდება მგრძნობიარე ნეირონების აქსონები, თუ მათ გადაკვეთათ მალთაშუა კვანძის პერიფერიულად (ამ აქსონების სხეულები მალთაშუა კვანძშია განლაგებული). ამ მონაცემების საფუძველზე ჩატარდა შემდეგი ცდა: ცოცხალ ცხოველში მალთაშუა კვანძის ზემოთ გადაკვეთეს მგრძნობიარე უჯრედის მორჩი, რომელიც ზურგის ტვინში შედის და შუამდებარე უჯრედებთან ამყარებს კავშირს. ამ ოპერაციის შედეგად ზურგის ტვინში შემავალ აქსონებს შეუწყდა ტროფიკული გავლენა თავიანთი სხეულების მხრიდან და რამდენიმე დღის შემდეგ ეს მორჩები გადაგვარდა. ამრიგად დამტკიცებულ იქნა, რომ მგრძნობიარე ნეირონების აქსონები



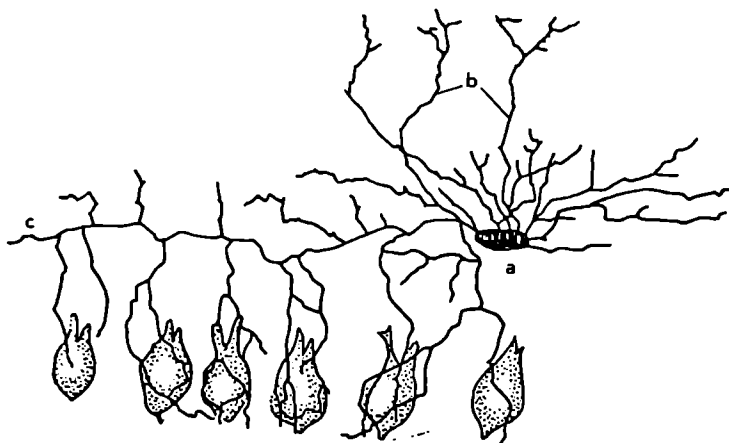
სურ. 35. ნეირონული თეორიის ფიზიოლოგიური საფუძველი.

a — მგრძნობიარე ნეირონის სხეული, b — მგრძნობიარე ნეირონის პერიფერიული მორჩი, c — მგრძნობიარე ნეირონის ცენტრალური მორჩი, d — შუამდებარე ნეირონი, e — მოტორ-ნეირონი f — მოტორული აქსონი, g — ნერვული ბოკოების გადაკვეთის ადგილები. წვეტილი ხაზებით აღნიშნულია აქსონების დეგენერირებული ნაწილები.

არ არის განუწყვეტლივ დაკავშირებული შუამდებარე ნეირონებთან. წინააღმდეგ შემთხვევაში ამ უკანასკნელთა სხეულები განახორციელებდნენ ტროფიკულ გავლენას ვადაქრილ აქსონებზე და ისინი არ გადაგვარდებოდნენ.

სინაპსი. ნეირონული თეორიის მიხედვით ნეირონები ერთმანეთთან მხოლოდ ფუნქციონალურ კავშირებს ამყარებენ და ამ კავშირების საფუძველს ნეირონთა

სტრუქტურული ელემენტების ერთმანეთთან შეხება, კონტაქტი წარმოადგენს. თავდაპირველად მიჩნეული იყო, რომ ერთი უჯრედის კავშირი მეორესთან ხორციელდება ამ უჯრედის აქსონის ან აქსონური კოლატერალების დაბოლოებების შეხებით მეორე უჯრედის სხეულთან ან დენდრიტებთან. ამიტომაც აღნიშნული კავშირების შესახებ ინფორმაცია, ძირითადად, ეხებოდა აქსონებისა და მათი კოლატერალების ურთიერთობას მეორე ნეირონის სხეულთან ან დენდრიტთან.



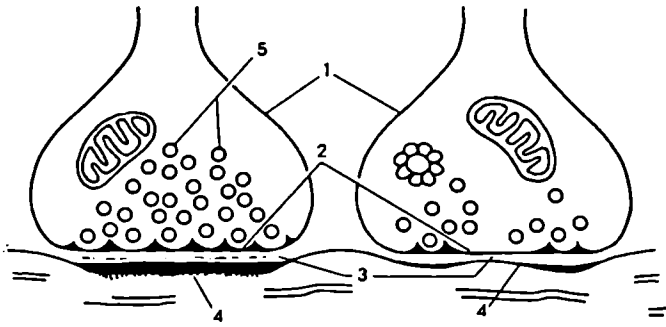
სურ. 36. თავის ტვინის უჯრედი კალათისებრი ტერმინალური განშტოებებით.

a — ნეირონის სხეული, b — დენდრიტები, c — აქსონი, რომლის კოლატერალები „კალათისებრ“ წნულებს ქმნიან მრავალი ნეირონის სხეულების ორგვლოვ.

სინათლის მიკროსკოპით ჩატარებული გამოკვლევების მიხედვით ნერვული დაბოლოების ფორმა და ოდენობა მრავალნაირია, მაგრამ მეტწილად ბუშტუკს ან მარყუჟს წააგავს. ისინი ხშირად აქსონებისა და კოლატერალების ჭეშმარიტი დაბოლოებებია. მაგრამ ზოგ შემთხვევაში აქსონი თავის სიგრძეზე რამდენჯერმე ეხება ერთ ან რამდენიმე უჯრედს, ვიდრე საბოლოოდ არ დამთავრდება მარყუჟის ან ბუშტუკის სახით. ზოგჯერ აქსონები და მათი კოლატერალები რთული წარმონაქმნებით — სპირალური ხვეულით ან კალათის მსგავსი სტრუქტურით მთავრდება სხვა ნერვული უჯრედების გარშემო (სურ. 36).

ნეირონების ურთიერთკავშირის ზემოთ აღწერილ სტრუქტურებს ინგლისელმა შეერინგტონმა 1897 წელს „სინაპსი“ უწოდა. „სინაპსი“ ლათინური სიტყვაა და ბალთას ნიშნავს. ეს ტერმინი წარმოდგება შერინგტონის იმ შეხედულებიდან, რომ ერთი ნეირონის აქსონი, უახლოვდება რა მეორე ნეირონის სხეულს, იძლევა ბალთისებრ გამსხვილებას, რომელიც უწყვეტად კი არ ერწყმის ამ უჯრედს, არამედ მხოლოდ ეხება მას.

სინაპსის ცნება დღეს გაფართოებულია და განიხილება როგორც სამკომპონენტური სტრუქტურა: 1. პრესინაპსი — ძირითადი აქსონის ან მისი კოლატერალების დაბოლოება, 2. პოსტსინაპსი — მეორე ნეირონის სხეულის ან მისი მორჩების ნაწილი, რომელსაც უშუალოდ ეხება პრესინაპსი და 3. სინაპსური ნაპრალი — რომელიც მოთავსებულია პრესინაპსისა და პოსტსინაპსის შორის (სურ. 37).



სურ. 37. ცენტრალური ნერვული სისტემის ორი ტიპის სინაპსი.

- 1 — ნერვული დაბოლოებები, 2 — პრესინაპსური მემბრანები, 3 — სინაპსური ნაპრალები, 4 — პოსტინაპსური მემბრანები, 5 — პრესინაპსური ბუშტუცები.

სინაპსის ულტრასტრუქტურა. სინაპსის ულტრასტრუქტურის შესწავლამ საბოლოოდ დაადასტურა ნეირონული თეორიის სისწორე, რომ ნერვულ სისტემაში ნეირონები განუწყვეტლივ კი არ არიან დაკავშირებული, არამედ მხოლოდ ეხებიან ერთმანეთს. ელექტრონულ მიკროსკოპში ნათლად ჩანს, რომ ნერვული დაბოლოება ვიწრო ნაპრალით არის გამოყოფილი პოსტინაპსური სტრუქტურისაგან (ნაპრალის სისქე დაახლოებით 10 — 50 ნმ-ია).

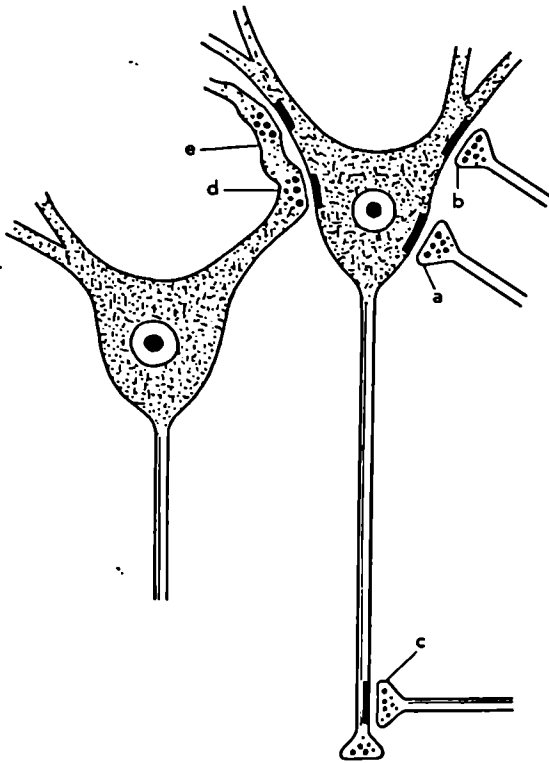
სინაპსს, რომელიც შექმნილია აქსონის დაბოლოების შეხებით პოსტინაპსური უჯრედის სხეულთან, აქსონსომატურ სინაპსს უწოდებენ. თუ აქსონი ან მისი კოლატერალი სინაპსურ კავშირს დენდრიტთან ამყარებს, მაშინ ასეთ სინაპსს აქსონდენდრიტულს უწოდებენ.

ბოლო წლების გამოკვლევებით დადგინდა, რომ სინაპსური კავშირები შეიძლება დამყარდეს ორი ნეირონის დენდრიტს შორის (დენდრო-დენდრიტული სინაპსი) ან კიდევ ერთი ნეირონის დენდრიტისა და მეორე ნეირონის სომას შორის (სომა-დენდრიტული სინაპსი). აღწერილია აგრეთვე აქსონური სინაპსი, როცა ერთი აქსონის დაბოლოება სინაპსურ კავშირს ამყარებს მეორე აქსონის დაბოლოებასთან (სურ. 38).

სინაპსური სტრუქტურების რაოდენობა სხვადასხვა ნეირონში სხვადასხვაა. ზოგჯერ მათი რიცხვი რამდენიმე ათასს აღწევს.

ნერვული სისტემის კლასიფიკაცია. განვითარების მაღალ საფეხურზე მყოფი ცხოველების ნერვულ სისტემას, პირობით, ორ ნაწილად ყოფენ: ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად. პერიფერიული სისტემის ფუნქცია შედარებით მარტივია. იგი, ერთის მხრივ, ინფორმაციას იღებს ორგანიზმის შინაგანი და გარეგანი არედან და, აფერენტული ბოჭკოების საშუალებით ატარებს მას ცენტრალური ელემენტებისაკენ, ხოლო მეორეს მხრივ, საპასუხო ინფორმაციას ეფერენტული ბოჭკოებით ატარებს ცენტრიდან პერიფერიაზე — მომუშავე ანუ ეფექტორული ორგანოებისაკენ. ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქცია გაცილებით უფრო რთულია. აქ ხდება პერიფერიიდან მოსული ინფორმაციის მიღება-გადამუშავება და, მისი ანალიზისა და სინთეზის საფუძველზე, საპასუხო რეაქციების ორგანიზაცია.

პერიფერიული ნერვული სისტემა თავის მხრივ, ორ ქვესისტემად იყოფა. ერთ-



სურ. 38. ნეონის სქემა მასზე განლაგებული სხვადასხვა ტიპის სინაპსებით
 a — აქსო-სომატური, b — აქსო-დენდრიტული, c — აქსო-აქსონური, d — დენდრო-სომატური, e — დენდრო-დენდრიტული სინაპსები.

ერთი მათგანის ეფერენტული ნაწილი დაკავშირებულია ჩონჩხის განივზოლიან კუნთებთან და მათ მოქმედებას განაპირობებს. პერიფერიული სისტემის ამ ნაწილს სომატურ სისტემას უწოდებენ. მეორე ქვესისტემის ეფერენტული ნაწილი დაკავშირებულია საკმლის მომწელებელი ტრაქტის, სისხლძარღვებისა და სხვა შინაგანი ორგანოების გლუვ კუნთებთან. ამიტომაც მას ვეგეტატიურ ეფერენტულ სისტემას უწოდებენ. ორივე ქვესისტემას, როგორც სომატურს, ისე ვეგეტატიურს, თავთავიანთი წარმომადგენლობა გააჩნია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

ხერხემლიან ცხოველთა ნერვული სისტემა ხასიათდება ფუნქციათა მრავალფეროვნებით, რაც განაპირობებს ამ სისტემის სტრუქტურის სირთულეს. ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიის განხილვა უმჯობესია დაეწყოთ მისი შედარებით მარტივი ნაწილის — პერიფერიული სისტემის გაცნობით. ამასთანავე, უნდა აღინიშნოს, რომ ნერვული მოქმედების ძირითად კანონზომიერებებს თავდაპირველად განვიხილავთ სომატური სისტემის აქსონებზე.

1. პერიფერიული ნერვული სისტემა

ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა და გამტარებლობა

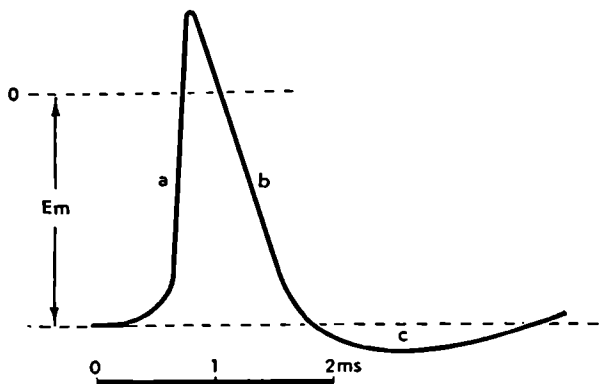
ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა. კუნთოვანი ქსოვილის მსგავსად, ნერვულ ქსოვილსაც გააჩნია აგზნების უნარი ანუ აგზნებადობა: გამლიზიანებელი აგენტის მოქმედების საპასუხოდ ცოცხალ ნერვულ ბოჭკოში წარმოიშობა აგზნება. ნერვული ქსოვილის გააქტივებაც დიუბუა-რაიმონის „გალიზიანების კანონის“ თანახმად ხდება — აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია, რომ: გამლიზიანებელი ძალის ოდენობა იცვლებოდეს სწრაფად, გალიზიანების ინტენსივობა არ უნდა იყოს „საზღვრბლეს ძალაზე“ მცირე, ხოლო ხანგრძლივობა — „მარგ დროზე“ ნაკლები.

ნერვული ბოჭკოს აგზნება არ არის ლოკალური პროცესი — იგი არ შემოიფარგლება წარმოშობის ანუ გალიზიანების უბნით, არამედ ვრცელდება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელების (გატარების) უნარს გამტარებლობას უწოდებენ, ხოლო გავრცელებადი აგზნების ტალღას — ნერვული იმპულსს.

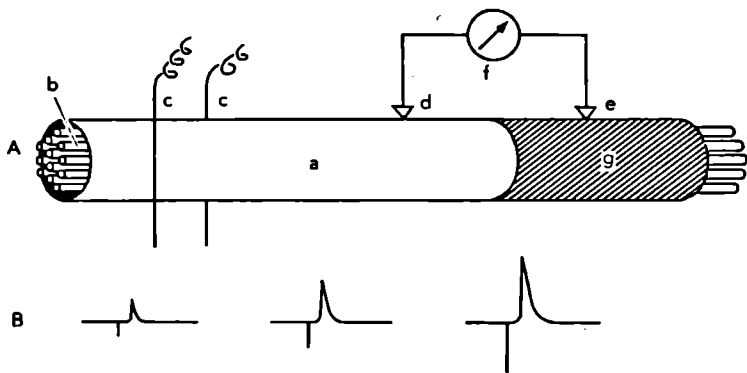
ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა და გამტარებლობა კუნთის ბოჭკოსთან შედარებით მნიშვნელოვნად უფრო მაღალია. ამიტომაც ნერვული ქსოვილის გასააქტივებლად ვაილებით უფრო ნაკლები ინტენსივობის გალიზიანება საჭირო, ხოლო აგზნების გავრცელების სიჩქარე, ზოგიერთ ნერვულ ბოჭკოში 120 მ/ს-ც კი აღწევს.

ნერვული ბოჭკოს აგზნების დენი. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების წარმოშობას უსათუოდ თან ახლავს ელექტრული დენის აღძვრა, რომელსაც, როგორც უკვე აღნიშნული იყო, მოქმედების ანუ აგზნების დენს (ან პოტენციალს) უწოდებენ (სურ., 39). მოქმედების დენი აქაც, ისევე როგორც კუნთოვან ბოჭკოებში, ზუსტად გამოხატავს აგზნების პროცესის განვითარებას დროში. ამიტომაც მოქმედების დენის რეგისტრაციისა და ანალიზის გზით შესაძლებელი გახდა აგზნების მთელი რიგი კანონზომიერების დადგენა: ა) ნერვულ ბოჭკოში აგზნების ხანგრძლივობა უფრო ნაკლებია, ვიდრე კუნთოვანში და მის ელექტროგრაფულ გამოხატულებას მცირე ხანგრძლივობის (0,5 — 2 მს) პიკოვანი პოტენციალი წარმოადგენს; ბ) ზღვრბლოვან გალიზიანებაზე მოქმედების დენი მაქსიმალურია და გრადაციას არ განიცდის გალიზიანების შემდგომი გაძლიერების დროს; გ) აგზნება ნერვულ ბოჭკოში ვრცელდება უდეკარემენტოდ; დ) აგზნების შედეგად ბოჭკოში მყარდება ჭერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეუფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა. ამრიგად შეიძლება დავასკვნათ, რომ აქსონის (ანუ ნერვული ბოჭკოს) გააქტივება ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად.

ნერვული ღეროს მოქმედების დენი. ცალკეული ბოჭკოებისაგან განსხვავებით, მთლიანი ნერვული ღეროდან აღრიცხული მოქმედების დენის სიდიდე დამოკიდებულია გალიზიანების ინტენსივობაზე. სუსტი გალიზიანების საპასუხოდ ნერვიდან მცირე ამპლიტუდის აგზნების პოტენციალი აღირიცხება; გალიზიანების გაძლიერების შესაბამისად იზრდება პოტენციალის ამპლიტუდაც (სურ., 40). გარკვეული ინტენსივობის გალიზიანებაზე მოქმედების პოტენციალი მაქსიმუმს აღწევს და აღარ იცვლება გალიზიანების შემდგომი გაძლიერების საპასუხოდ. გამლიზიანებელი ძალისა და ნერვის მოქმედების პოტენციალის ასეთი ურთიერთობა გაპირობებულია შემდეგი გარემოებით. მთლიანი ნერვული ღეროს მოქმედების პო-



სურ. 39. ნერვული უჯრედის მოქმედების დენი უჯრედშიდა რეგისტრაციით (სქემა).
 a — დეპოლარიზაციის ფაზა, b — რეპოლარიზაციის ფაზა, c — კვალის ჰიპერპოლარიზაცია.
 კვება ხაზზე აღნიშნულია დრო მილიწუთებში.



სურ. 40. A — ნერვული ღეროს მოქმედების დენის მონოპოლარული აღრიცხვა a — ნერვული ღერო. b — ნერვული ბოკოები, c — გაღიზიანებელი ელექტროდების წყვილი. d და e — აღმრიცხველი ელექტროდები. f — ელექტროგრაფული ხელსაწყო. g — ნერვის დაზიანებული უბანი.
 B — ნერვული ღეროს მოქმედების დენი სხვადასხვა ძალით გაღიზიანების დროს.

ტენციული წარმოადგენს შემადგენელი ბოკოების აგზნების პოტენცილების ალგებრულ ჯამს. მართალია, ცალკეული ბოკოების აგზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით ხდება, მაგრამ ნერვული ღეროს გაღიზიანების დროს არ ხდება ყველა ბოკოს გააქტივება: სუსტი გაღიზიანების საპასუხოდ იგზნება ბოკოების მცირე ნაწილი, უფრო ძლიერი გაღიზიანებისას — უფრო მეტი და ა. შ. ამიტომაც, სხვადასხვა ინტენსივობის გაღიზიანებაზე სხვადასხვაა გამოწვეული პოტენციალის სიდიდე.

ნერვული ბოკოების არათანაბარი გააქტივება სხვადასხვა ინტენსივობის გაღიზიანებაზე გამოწვეულია, ერთის მხრივ, იმიტომ, რომ ელექტრული დენი უფრო

მძლავრად მოქმედებს იმ ბოქკოებზე, რომლებიც უფრო ახლო გამლიზიანებელ ელექტროდებთან (ე. ი. უფრო ზედაპირულად განლაგებულ ბოქკოებზე), ხოლო მეორეს მხრივ, მნიშვნელობა აქვს იმას, რომ ნერვული ბოქკოები განსხვავდება ერთმანეთისაგან აგზნებადობის ხარისხით. აგზნებადობის ხარისხი კი გარკვეულად არის დაკავშირებული ნერვული ბოქკოების სიმსხოზე და მიეღლინიზაციის ხარისხზე. რაც უფრო მსხვილია ბოქკო და რაც უფრო ძლიერაა იგი მიეღლინიზირებული, მით მეტია აგზნებადობა.

ნერვული ღერო სხვადასხვა სიმსხოს ბოქკოებს შეიცავს, რომლებსაც მიეღლინიზაციის ხარისხის, განივკვეთის დიამეტრისა და ფუნქციის მიხედვით, სამ ძირითად ჯგუფად ყოფენ: A, B, C. თითოეულ მათგანში არჩევენ რამდენიმე ქვეჯგუფს.

A — ტიპის ბოქკოები იყოფა ოთხ ქვეჯგუფად: α , β , γ და Δ . ყველაზე მსხვილი ბოქკოები α ქვეჯგუფშია გაერთიანებული. მათი დიამეტრი მერყეობს 10 — 20 მკმ-ის ფარგლებში; აქვთ შედარებით სქელი მიეღლინის გარსი და ხასიათდებიან აგზნების გატარების საკმაოდ დიდი სიჩქარით: თბილისისხლიან ცხოველებში — 60 - 120 მ/ს, ხოლო ცივისსხლიანებში — 20 - 40 მ/ს. α — ბოქკოების ნაწილი აგზნებას ატარებს ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ (მამოძრავებელი აქსონები), ხოლო ნაწილი — პერიფერიიდან ზურგის ტვინისაკენ (მგრძნობიარე აქსონები).

ბეტა (β), გამა (γ) და დელტა (Δ) ქვეჯგუფებში შემავალი ბოქკოები შედარებით წვრილებია. მათი დიამეტრი მერყეობს 3 — 15 მკმ-ის ფარგლებში. ყველა მათგანი დაფარულია შედარებით თხელი მიეღლინის გარსით და აგზნებასაც შედარებით ნელა ატარებს. ამ ბოქკოებში აგზნება ვრცელდება, ძირითადად, პერიფერიიდან ზურგის ტვინისაკენ. გამონაკლისს შეადგენს მხოლოდ გამა (γ) აქსონები, რომლებშიც აგზნება ვრცელდება ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

B-ტიპის ბოქკოებს ყოფენ B₁ და B₂ ქვეჯგუფებად. ამ ტიპის ბოქკოების დიამეტრი მერყეობს 1 — 3 მკმ-ის ფარგლებში; აქვთ თხელი მიეღლინის გარსი; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილისისხლიანებში 3 — 15 მ/ს, ხოლო ცივისსხლიანებში — 2 — 6 მ/ს. აგზნება ვრცელდება, უპირატესად, ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

C - ტიპის ბოქკოებში არჩევენ C₁, C₂, C₃ ქვეჯგუფებს. ამ ჯგუფებში გაერთიანებულია ყველაზე მცირე დიამეტრის (0,3 — 1,5 მკმ) უმიეღლინო ბოქკოები; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილისისხლიანებში - 0,5 — 2 მ/ს, ხოლო ცივისსხლიანებში — 0,3 — 0,8 მ/ს. C-ტიპის ბოქკოების ერთ ნაწილში აგზნება ვრცელდება პერიფერიისაკენ, ხოლო მეორე ნაწილში — პერიფერიიდან ცენტრისაკენ.

ნერვული ღეროს შემადგენელი ბოქკოების სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლები უფრო დაწვრილებით იხილეთ ტაბულა №1-ში.

პერიფერიული ნერვის შემადგენლობაში სხვადასხვა ფიზიოლოგიური მახასიათებლების მქონე ბოქკოების არსებობით არის გამოწვეული ის, რომ ნერვული ღეროს მოქმედების ჯამურ პოტენციალს მარტივი პიკის ფორმა აქვს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ იგი აღირიცხება გალიზიანების უბნთან ახლოს. როცა აღმრიცხველი ელექტროდი დაშორებულია გალიზიანების უბნიდან, მაშინ მოქმედების პოტენციალს რთული ფორმა აქვს და წარმოდგენილია კლებადი ამპლიტუდისა და მზარდი ხანგრძლივობის მქონე რამდენიმე კომპონენტით (სურ. 41). პირველ კომპონენტს მცირე ხანგრძლივობის მახვილი პიკის ფორმა აქვს და A α -ბოქკოების აგზნებას გამოხატავს. მომდევნო კომპონენტები შეესაბამებიან: β , γ , Δ , B

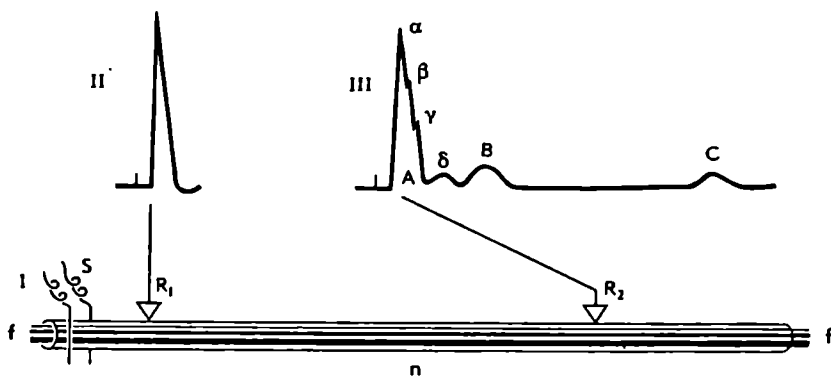
ტაბ. № 1. ხერხემლიან ცხოველთა სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოს
 მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები და ფუნქციები

ჩგუფი	ბოჭკოს განიკვეთის დიამეტრი მკმ-ში	მიულის გარსის სისქე	აგზნების გატარების სიჩქარე მ/ს.		ფუნქცია
			ცივისისხლანი ცხოველები 20°	თბილისხლანი ცხოველები 37	
A α	10 — 20	სქელი	20 — 40	60 — 120	მამოძრავებელი ბოჭკოები (ეფერენტები), აგრეთვე აფერენტები კუნთის რეცეპტორიდან
A β	7 — 15	უფრო თხელი	15 — 30	40 — 90	აფერენტები კანის შეხების რეცეპტორებიდან
A γ	4 — 8	"	8 — 15	30 — 45	ეფერენტები კუნთის ინტრაფუზალური ბოჭკოებისაკენ
A Δ	2.5 — 5	"	5 — 9	15 — 25	აფერენტები კანის, სითბოს, სიცივის და ტკივილის რეცეპტორებიდან
B	1 — 3	თხელი	2 — 6	3 — 15	პრეგანგლიური ვეგეტატიური ბოჭკოები
C	0.5 — 1.3	უმეილისო	0,3 — 0,5	0.5 —	სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოები

და C ბოჭკოების აგზნებას. მოქმედების პოტენციალის ამ რთულ სურათს შეიძლება აკლდეს ზოგიერთი კომპონენტი, რაც მიუთითებს იმაზე, რომ ან ეს ნერვული ღერო არ შეიცავს შესაბამისი ტიპის ბოჭკოებს, ან კიდევ გაღიზიანებამ არ გამოიწვია მათი აგზნება. მოქმედების პოტენციალის დანაწილება შემადგენელ კომპონენტებად, ცხადია, გამოწვეულია იმით, რომ სხვადასხვა ნერვული ბოჭკო სხვადასხვა სიჩქარით ატარებს აგზნებას. ამიტომ მოქმედების დენი პირველად აღირიცხება α -ბოჭკოებიდან, რომლებიც ყველაზე სწრაფად ატარებენ აგზნებას, შემდეგ β -ბოჭკოებიდან და ა. შ.

სხვადასხვა ტიპის ნერვული ბოჭკოები განსხვავებულ რეაქტიულობას იჩენენ არაბუნებრივი გარეშე ფაქტორების მიმართ. მაგალითად, უანგბადის (O_2) ნაკლებობის პირობებში ფუნქციონირებას წყვეტენ ჯერ B ტიპის ბოჭკოები, შემდეგ A ბოჭკოები და ბოლოს C ტიპის ბოჭკოები. ნერვულ ღეროზე ზომიერი მექანიკური დაწოლა ყველაზე ადრე გამოითიშავს მსხვილ A ბოჭკოებს. C ბოჭკოების გამოთიშვისათვის კი საჭირო ხდება დაწოლის ძალის გაძლიერება. შებრუნებული

სურათი მიიღება ნარკოტიკების (მაგ., კოკაინის) მოქმედების დროს: თავდაპირველად გამოითიშება წერილი C ბოჭკოები, ხოლო ყველაზე ბოლოს — A ბოჭკოები. ნარკოტიკების არაერთგვარი მოქმედება ნერვულ ბოჭკოებზე გამოიყენება მედიცინაში: ლოკალური ანესთეზიის დოზირებით შესაძლებელია ტყვილის გამტარი წერილი ბოჭკოების შერჩევითი ბლოკირება, ვინაიდან მსხვილ მამოძრავებელ აქსონებში გატარების ბლოკის დამყარებისათვის აუცილებელია ანესთეზიის უფრო დიდი დოზა.



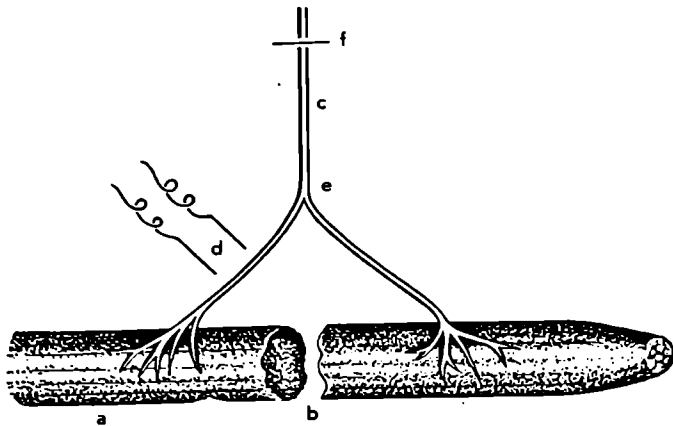
სურ. 41. ნერვული ღეროს აგზნების პოტენციალები.

I — ნერვულ ღეროზე გამლიზიანებული და სარეგისტრაციო ელექტროდების განლაგების სქემა. II — ნერვული ღერო, f — სხვადასხვა დიამეტრის ნერვული ბოჭკოები. S — გამლიზიანებული ელექტროდების წყვილი, R₁ და R₂ — სარეგისტრაციო ელექტროდები.

II. მარტივი, ერთკომპონენტური პოტენციალი. რომელიც აღირიცხება გამლიზიანებული ელექტროდების მახლობლად R₁ ელექტროდით.

III. რთული, მრავალკომპონენტური პოტენციალი. რომელიც აღირიცხება გამლიზიანებული ელექტროდებიდან შორს მდებარე R₂ ელექტროდით. მოქმედების პოტენციალის მრავალკომპონენტურობა განპირობებულია იმით, რომ ნერვული ღეროს შემადგენელი სხვადასხვა დიამეტრის ნერვული ბოჭკო. მართალია გლიზიანების დროს ერთდროულად კი აგზნება. მაგრამ აგზნებას სხვადასხვა სისწრაფით ატარებს. ამიტომაც დაშორებულ ელექტროდს აგზნება ჯერ მსხვილი A ბოჭკოებით აღწევს. შემდეგ B ბოჭკოებით და ბოლოს C ბოჭკოებით. იმის გამო, რომ A ჯგუფის ბოჭკოებიც განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან აგზნების გატარების სისწრაფით, აგზნების პოტენციალის პირველ (ე. ი. A) კომპონენტზე შესაბამისად აღინიშნება α , β , γ და δ შემადგენლები.

აგზნების ორმხრივი გატარება ნერვულ ბოჭკოში. მთლიან ორგანიზმში ნერვული ბოჭკოები აგზნებას ჩვეულებრივ მხოლოდ ერთი მიმართულებით ატარებს. მაგრამ ხელოვნური გლიზიანების პირობებში აგზნება შეიძლება ბოჭკოში გავრცელდეს ორივე მიმართულებით. ამაში აღვიღად დავრწმუნდებით, თუ ორგანიზმიდან ამოკრილ ნერვულ ღეროზე გამლიზიანებულ ელექტროდებს მოვათავსებთ შუაში, ხოლო ოსცილოგრაფთან შეერთებულ გამომყვან (აღმრიცხველ) ელექტროდებს — ნერვულ ღეროს ბოლოებზე ორივე მხრიდან. ასეთ პირობებში ნერვის გლიზიანებით გამოწვეული მოქმედების დენი ოსცილოგრაფის ეკრანზე აღირიცხება ორივე გამომყვანი ელექტროდით, რაც იმის დამადასტურებელია, რომ აგზნების პროცესი გლიზიანების ადგილიდან გავრცელდა ორივე მიმართულებით.



სურ. 42. კიუნეს ცდის სქემა.

a — თერძის კუნთი, b — კუნთის გადაკვეთის უბანი, c — მამოძრავებელი ნერვი, d — გამლიზიანებული ელექტროდების წყვილი, e — ნერვული ბოჭკოს განტოტვის ადგილი, f — ნერვული ღეროს გადაკვეთის ადგილი.

ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების ორმხრივი გატარების ფაქტი დადგენილ იქნა ჯერ კიდევ ოსცილოგრაფული ტექნიკის გამოყენებამდე, როცა ნერვის აგზნებაზე მსჯელობდნენ ამ ნერვთან დაკავშირებული კუნთის შეკუმშვის საფუძველზე. მაგალითად, ნერვულ ბოჭკოში აგზნების ორმხრივი გატარება შეიძლება ნაჩვენები იქნეს თერძის კუნთზე შემდეგი ცდით. ცნობილია, რომ თერძის კუნთთან დაკავშირებული ნერვული ბოჭკოები, უახლოვდება რა კუნთს, ორად იტოტება, რის შემდეგაც ეს ტოტები მიემართება კუნთის საწინააღმდეგო პოლუსებისაკენ (სურ. 42). თერძის კუნთი უნდა ამოიკვეთოს ორგანიზმიდან და ნერვული ბოჭკოების განტოტვის უბანში ორად გაიჭრას, რის შედეგადაც მიიღება თერძის კუნთის ორი ნახევარი. თითოეულ მათგანს უკავშირდება ორად გაყოფილი ნერვული ბოჭკოს თითო ტოტი. თუ გავლიზიანებთ ასეთი პრეპარატის ერთ-ერთ ნერვულ ტოტს, ვნახავთ, რომ შეიკუმშება არა მარტო კუნთის ის ნახევარი, რომელიც ამ ტოტთან არის უშუალოდ დაკავშირებული, არამედ მეორე ნახევარიც. ცხადია, ასეთი რამ შესაძლებელია მხოლოდ იმის დაშვებით, რომ ნერვის ერთ-ერთ ტოტში წარმოშობილი აგზნების ტალღა გავრცელდა არა მარტო უშუალოდ მასთან დაკავშირებული კუნთის მიმართულებით, არამედ საწინააღმდეგო მიმართულებითაც; შემდეგ იგი გადავიდა მეორე ტოტშიც, მიაღწია თერძის კუნთის მეორე ნახევარამდე და გამოიწვია მისი აგზნება და შეკუმშვა (კიუნე).

აგზნების ორმხრივი გატარების კარგი ილუსტრაცია მოგვცა ბ ა ბ უ ხ ი ნ მ ა ერთ-ერთი თევზის (ნილოსის ლოქოს) ელექტრული ორგანოს ნერვის მიმართ. ეს ორგანო ზურგის ტვინიდან ორ მსხვილ ნერვულ ბოჭკოს ღებულობს. ნერვული ბოჭკო მრავლად იტოტება და ელექტრულ ორგანოს უკავშირდება მთელ სიგრძეზე. ნერვული ბოჭკოს აგზნების საპასუხოდ მთელი ორგანო მოდის მოქმედებაში. იგი იძლევა მძლავრ ელექტრულ განმუხტვას, რომლის საშუალებითაც ეს თევზი ადამბლავებს თავის მსხვერპლს. ბ ა ბ უ ხ ი ნ მ ა გადაჭრა ნერვული ბოჭკო და ამ გზით ელექტრული ორგანო მოაცილა ცენტრალურ ნერვულ სისტემას (ზურგის

ტენს). შემდეგ გამოაცალკევა ერთი ტოტი და გააღიზიანა. ამის საპასუხოდ მთელი ელექტრული ორგანო მოვიდა მოქმედებაში, ეს იმიტომ, რომ აგზნება გაღიზიანებული ტოტით გატარდა ცენტრალური მიმართულებით და როცა ნერვული ბოჭკოს განტოტვის ადგილს მიაღწია, სხვა ტოტების გზით ისევ პერიფერიული მიმართულებით გავრცელდა და მთელი ორგანო აამოქმედა.

აგზნების გატარების შექანისში ნერვულ ბოჭკოში. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გატარების შექანისში შესახებ სხვადასხვა მოსაზრება არსებობდა. თავდაპირველად ფიქრობდნენ, რომ აგზნების წარმოშობა და მისი გატარება ბოჭკოში ნეიროპლაზმის საშუალებით ხდება. შემდეგ შეიცვალა ეს მოსაზრება და წამყვანი როლი აგზნების გატარებაში მიაწერეს ნეიროპლაზმაში არსებულ ძაფისებურ ჩანართებს — ნეიროფიბრილებს.

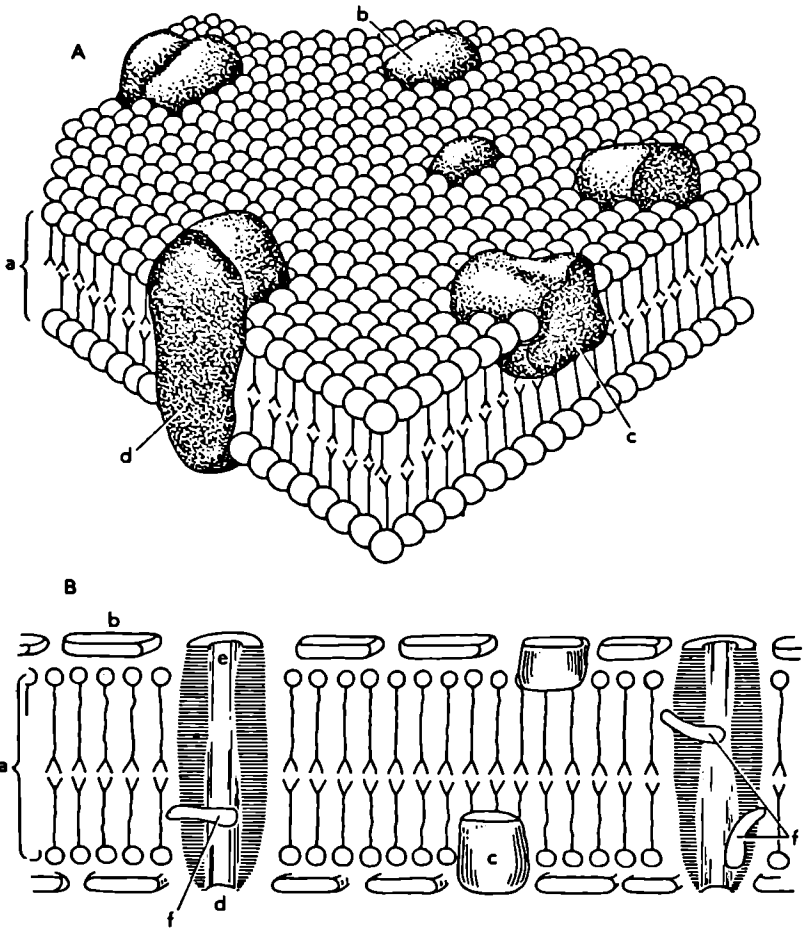
თანამედროვე გამოკვლევებით ნეიროფიბრილებისა და ნეიროპლაზმის როლი აგზნების გატარებაში უარყოფილია. პოჯინისა და ჰაქსლის ცდებით დამაჯერებლად არის ნაჩვენები, რომ არც ნეიროფიბრილები და არც ნეიროპლაზმის ძირითადი მასა არ არის გადამწყვეტი ნერვული იმპულსის გატარებაში. ამ ავტორებმა შემდეგნაირი ცდა ჩაატარეს. თავფეხიანი მოლუსკის ერთ-ერთი სახეობის (კალმარის) გიგანტური აქსონიდან, რომლის დიამეტრი 1 მმ-ს აღემატება, გამოდევნეს მთელი ნეიროპლაზმა თავისი ჩანართებით და დატოვეს მხოლოდ მისი ზედაპირული შრე ანუ ზედაპირული მე მ ბ რ ა ნ ა (სურ. 43). ზედაპირული მემბრანისაგან შემდგარი მილი შეავსეს ზღვის წყლთ, რომელიც ამ ცხოველისათვის ფიზიოლოგიურ (იზოტონურ) ხსნარს წარმოადგენს. გამოიკვია, რომ ასეთი მილი რამდენიმე საათის განმავლობაში ინარჩუნებდა აგზნების წარმოშობის და მისი გატარების უნარს. მას შეეძლო გაეტარებინა ათასობით აგზნების ტალღა. მართალია, გარკვეული ხნის შემდეგ აგზნების წარმოშობის და გატარების უნარი მცირდებოდა და ბოლოს ქრებოდა კიდევ, მაგრამ ეს გამოწვეული იყო იმით, რომ მილის შემქმნელი ზედაპირული მემბრანა თანდათან კარგავდა სასიცოცხლო თვისებებს. ამრიგად, ეს ცდები ნათლად მიუთითებენ, რომ ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გატარება ხდება არა ნეიროპლაზმის ან მისი რომელიმე ჩანართის, არამედ ზედაპირული მემბრანის მეშვეობით.

ცხადია, ზემოაღნიშნული არ გამოიციხავს ნეიროპლაზმის მნიშვნელობას ნერვული ბოჭკოს ფუნქციონირებისათვის. ნეიროპლაზმაში მიმდინარეობს უმნიშვნელოვანესი მეტაბოლური პროცესები; აქ ხდება სხვადასხვა ქიმიურად აქტიური ნივთიერებების ტრანსპორტი უჯრედის სხეულიდან აქსონის გასწვრივ ნერვულ დაბოლოებად და პირიქით; აქვე მიმდინარეობს მთელი რიგი მეტაბოლური პროცესები, რომლებიც ზედაპირულ მემბრანას სასიცოცხლო თვისებებს უნარჩუნებენ.

შემდგომი გამოკვლევებით დადასტურდა, რომ არა მარტო ნერვულ ბოჭკოებში, არამედ კუნთოვან ბოჭკოებშიც და საერთოდ ყველა აგზნებად ქსოვილში აგზნების პროცესი და მისი თანმდევი ელექტრული მოვლენები დაკავშირებულია ზედაპირულ მემბრანასთან.

ზედაპირული მემბრანის სტრუქტურა

ნერვული ბოჭკო ანუ აქსონი, ისევე როგორც ნერვული უჯრედის სომა და კუნთოვანი ბოჭკო გარედან დაფარულია ე. წ. ზედაპირული მემბრანით. ზედაპირული მემბრანა უჯრედის ის სტრუქტურაა, რომელიც ცოცხალი უჯრე-



სურ. 43. A — ზედაპირული მემბრანის სქემატური სურათი.

B — ზედაპირული მემბრანის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემა.

a — ფოსფოლიპიდების ბიმოლეკულური შრე. თითოეული მოლეკულის ჰიდროფობური კუდები მიმართულია მემბრანის სიღრმეში, ხოლო ჰიდროფილური თავები — გარეთ, b — სტრუქტურული ცილის მოლეკულა, c — სპეციფიკური ცილა, რომელიც ნაწილობრივ არის შეჭრილი მემბრანაში (ფოსფოლიპიდურ შრეში), d — მემბრანის გამჭოლავი სპეციფიკური ცილა, e — იონური არხი, f — იონური არხის ჩამკეტი მექანიზმი.

დების (და ბოჭკოების) შიგთავსს გამოყოფს გარემომცველი გარემოსაგან. კუნთოვან ბოჭკოებში ზედაპირული მემბრანა ელექტრონულ მიკროსკოპში იდენტიფიცირებულია როგორც მიოლემა ანუ სარკოლემა.

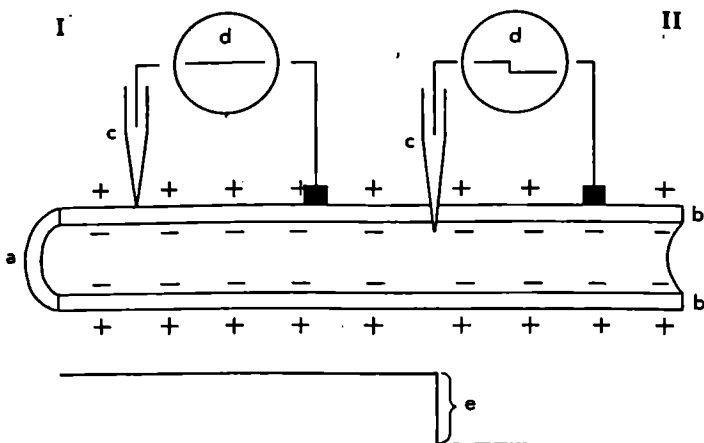
ზედაპირული მემბრანის სისქე დაახლოებით 6 — 7 ნმ-ია (60 — 70 Å). მის ძირითად ნაწილს ფოსფოლიპიდური შრე წარმოადგენს, რომელშიც მოლეკულები ორ რიგდაა დალაგებული, თანაც ისე, რომ მათი ჰიდროფილური ნაწილები — „თავები“ მიმართულია მემბრანის შიგა და გარეთა ზედაპირებისაკენ (სურ.43), ჰიდროფობური „კუდები“ — კი მემბრანის სიღრმეში, ერთმანეთისაკენ. მემბრა-

ნაში აღნიშნულ ფოსფოლიპიდურ შრესთან დაკავშირებულია ცილოვანი მოლეკულები. არჩევენ ცილოვანი მოლეკულების სამ ტიპს: ერთი ტიპის მოლეკულები ფოსფოლიპიდური შრის ორივე მხარეზე ზედაპირულადაა განლაგებული (სურ. 43). ისინი ემსახურებიან მემბრანის სტაბილიზაციას და მათ სტრუქტურულ ცილებს უწოდებენ. მეორე ტიპის ცილებიც ძირითადად მოთავსებულია ლიპიდური შრის ორივე ზედაპირზე და მხოლოდ ნაწილობრივ იჭრება ლიპიდური შრის სისქეში (სურ. 43). მესამე ტიპის ცილები გაივლის ლიპიდური შრის მთელ სისქეს და ორივე ზედაპირზე გამოდის. მეორე და მესამე ტიპის ცილებს სპეციფიკურ ცილებს უწოდებენ.

მემბრანული პოტენციალი და მოსვენების დენი. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ აგზნების წარმოშობა და მისი გავრცელება აქსონში მთლიანად არის დაკავშირებული ზედაპირულ მემბრანასთან. აქედან ცხადია, რომ აგზნების თანმხლები ელექტრული მოვლენებიც უნდა ვითარდებოდეს მემბრანასთან კავშირში. ამიტომ აგზნების მიმდინარეობის კანონზომიერებათა დასადგენად აუცილებელია ზედაპირული მემბრანის ელექტრული მახასიათებლების განხილვა.

ცოცხალი უჯრედების ზედაპირული მემბრანა, რომელიც ბოქკოს შიგთავსს თიშავს გარემომცველი სითხისაგან, ელექტრული თვალსაზრისით უბრალო (ნეიტრალურ) გამყოფს არ წარმოადგენს; იგი პოლარიზებულია. ამაში ადვილად შეიძლება დავრწმუნდეთ შემდეგი ცდით (სურ. 44). თუ კათოდურ ოსცილოგრაფთან დაკავშირებული ელექტროდების წყვილს („აღმრიცხველ“ ანუ „გამომყვან“ ელექტროდებს) მოვთავსებთ ნერვული ბოქკოს გარეთა ზედაპირზე, ვნახავთ, რომ ოსცილოგრაფში დენი არ გაივლის. ეს იმიტომ, რომ ნერვული ბოქკოს გარეთა ზედაპირის იმ უბნებს შორის, რომლებსაც ეხება გამომყვანი ელექტროდების წყვილი, პოტენციალთა სხვაობა არ არის. მაგრამ თუ ერთ-ერთი ელექტროდით (რომელსაც მეტად წამახვილებული წვეტი უნდა ჰქონდეს — დაახლოებით 1 მკმ-ის რიგის) გაეჩხვლეთ ზედაპირულ მემბრანას და მის წვეტს ნერვულ ბოქკოს სისქეში (ნეიროპლაზმაში) მოვთავსებთ, მაშინ ოსცილოგრაფში გაივლის დენი, რომელსაც ბოქკოს მოსვენების მდგომარეობაში სტაბილური სიდიდე ექნება. ამ დენს მოსვენების დენს უწოდებენ. მოსვენების დენი მცირე ინტენსივობისაა და ამიტომ მისი გამოვლენა ოსცილოგრაფით შესაძლებელია მხოლოდ სათანადო გაძლიერების შემდეგ. თუ ამ მიზნისათვის გამოვიყენებთ მუდმივი დენის გამაძლიერებელს, მაშინ კათოდური ოსცილოგრაფის ეკრანზე მოსვენების დენი აღრიცხება სხივის სწრაფი და სტაბილური გადახრით. რაც უფრო ინტენსიური იქნება მოსვენების დენი, მით უფრო მეტად გადაიხრება სხივი ოსცილოგრაფის ეკრანზე.

ამრიგად, მოსვენების დენის წარმოშობას საფუძვლად უდევს პოტენციალთა სხვაობა, რომელიც არსებობს ბოქკოს შიგნით მოთავსებულ მიკროელექტროდის წვეტსა და ბოქკოს გარეთ არსებულ ელექტროდს შორის. ნერვული ბოქკოს შიგნით მიკროელექტროდის შემდგომი გადაადგილება არ ცვლის პოტენციალთა სხვაობის სიდიდეს. ეს ფაქტი კი მიუთითებს იმაზე, რომ ამ წესით გამოვლენილი პოტენციალი, ფაქტურად ასახავს ზედაპირული მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირებს შორის არსებულ პოტენციალთა სხვაობას და ამიტომ მას მემბრანულ პოტენციალს უწოდებენ (E_m). მოსვენებული ბოქკოს მემბრანულ პოტენციალს კი მოსვენების პოტენციალის სახელწოდებით აღნიშნავენ. მოსვენების მემბრანული პოტენციალი პირველად კალმარის გიგანტურ აქსონში აღრიცხეს. ამისათვის ერთი ელექტროდი მოათავსეს ბოქკოზე, ხოლო მეორე ელექტროდი (წვრილი მავთული) შეიყვანეს აქსოპლაზმაში ნერვული



სურ. 44. მემბრანული პოტენციალის აღრიცხვის სქემა.

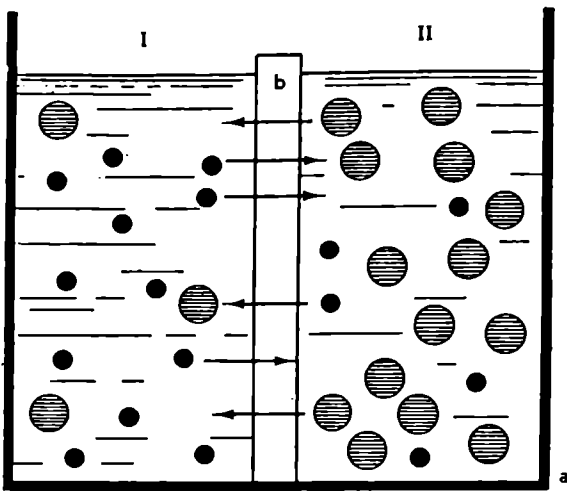
a — ნერვული ბოჭკოს სიგრძივი განაკვეთი, b — ზედაპირული მემბრანა, c — მიკროელექტროდი, d — ოსცილოგრაფის ეკრანი, e — მემბრანული პოტენციალის სიდიდე.

I. ორივე აღმრიცხველი ელექტროდი მოთავსებულია ბოჭკოს გარეთ. მათ შორის არ არის პოტენციალთა სხვაობა. ამიტომ სხივის გადახრა არ ხდება.

II. ერთ-ერთი ელექტროდი (მიკროელექტროდი) შეტანილია ბოჭკოს შიგნით. ელექტროდებს შორის თავს იჩენს პოტენციალთა სხვაობა (ე. წ. მოსვენების მემბრანული პოტენციალი), რის გამოც სხივი ოსცილოგრაფის ეკრანზე ქვევით (ე. ი. უარყოფითი მიმართულებით) გადაიხრება. ჩვეულებრივ, სხივის გადახრის ამპლიტუდა დამოკიდებულია მემბრანული პოტენციალის სიდიდეზე.

ბოჭკოს გადაკრილი ბოლოდან. გიგანტური აქსონის მოსვენების პოტენციალი დაახლოებით — 80 მვ-ია. სხვა ნერვული ბოჭკოების შემთხვევაში იგი შეიძლება მერყეობდეს — 60 მვ-დან — 80მვ-ის ფარგლებში. ნიშანი „მინუსი“ („-“) მიუთითებს, რომ მემბრანის შიდა ზედაპირი უარყოფითი პოტენციალის მატარებელია, გარეთა ზედაპირი კი — დადებითის.

ზედაპირული მემბრანის ნახევრად განვლადობა. ზედაპირული მემბრანის ორივე მხარეს, ე. ი. ნერვული ბოჭკოს შიგა არეში და ბოჭკოს გარემომცველ გარემოში დიდი რაოდენობით გვხვდება სხვადასხვა სახის თავისუფალი იონები. ჩვეულებრივ ეს იონები ასიმეტრიულად ანუ არათანაბრად არის განაწილებული უჯრედის შიგთავსსა და გარემომცველ არეში. თავისუფალი იონები ქაოტურ მოძრაობას ასრულებენ და დროდადრო ორივე მხრიდან ეჭახებთან ამ ორი არის გამყოფ მემბრანას. ცხადია, რაც უფრო მაღალია იონთა კონცენტრაცია რომელიმე არეში, მით უფრო მეტი იქნება მათი დაჭახებათა სიხშირე მემბრანის სათანადო ზედაპირზე. ასეთ პირობებში თუ გამყოფ მემბრანას გააჩნია არხები, რომლებიც იხსნება მის ორივე ზედაპირზე, მაშინ ის იონები, რომელთა დიამეტრი ნაკლებია არხის დიამეტრზე, იწყებს არხებში გასვლას თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით, ე. ი. მაღალი კონცენტრაციის მქონე გარემოდან ისინი გადადიან დაბალი კონცენტრაციის მქონე არეში (სურ. 45). თავისუფალი იონების გასვლა მემბრანაში მით უფრო ინტენსიურად ხდება, რაც უფრო დიდია ამ იონის კონცენტრაციული გრადიენტი, ანუ რაც უფრო მეტია კონცენტრაციითა განსხვავება ორ არეს შორის. ნერვული ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა მართ-



სურ. 45. თავისუფალი იონების მოძრაობა ნახევრად განვლად მემბრანაში (სქემა). ელექტროლიტის შემცველი ჭურჭელი (a) განყოფილია ნახევრად განვლად მემბრანით (b). ელექტროლიტი შეიცავს ორი სახის იონებს, რომლებიც პირობითად გამოხატული არიან შავი და დაშტრიხული რგოლებით. მაღალი კონცენტრაციის გამო „შავი“ იონები უფრო ჭარბად გადადიან I-დან II განყოფილებაში. „დაშტრიხული“ იონები კი პირიქით — II განყოფილებიდან I-ში.

ლაც შეიცავს ასეთ ტ რ ა ნ ს მ ე მ ბ რ ა ნ უ ლ (მემბრანის გამჟოლავ) არხებს. მათ შეიცავენ მემბრანის სპეციფიკური ცილოვანი მოლეკულები, რომლებიც გაივლიან ფოსფოლიპიდური შრის მთელ სისქეს და გადიან მის ორივე მხარეზე. მემბრანული არხების დიამეტრი სხვადასხვაა და ამის გამო მათ შეუძლიათ ზოგიერთი იონის გატარება, კერძოდ ისეთი იონების, რომელთა დიამეტრი ნაკლებია არხის დიამეტრზე. უფრო მსხვილი იონებისათვის მემბრანული არხები გაუვლია და ამიტომაც მემბრანა მათ არ ატარებს; ამრიგად, ნერვული ბოჭკოების ზედაპირული მემბრანები შერჩევით (სელექტურად) ატარებენ თავისუფალ იონებს. ამის გამო მათ ნ ა ხ ე ვ რ ა დ გ ა ნ ვ ლ ა დ მემბრანებსაც უწოდებენ.

თავისუფალ იონთა ახიმეტრიული განაწილება. ცხოველთა ორგანიზმებში ერთი კანონზომიერება შეიმჩნევა: თითქმის ყველა ქსოვილში უჯრედების გარემომცველ გარემოში დიდი რაოდენობით არის ნატრიუმის (Na^+) და ქლორის (Cl^-) იონები. უჯრედის გარეთ ნატრიუმის კონცენტრაცია დაახლოებით 10-ჯერ აღემატება ამ იონის კონცენტრაციას უჯრედის შიგნით, ხოლო ქლორისა — დაახლოებით 14-ჯერ. კალიუმის (K^+) თავისუფალი იონები კი, პირიქით, დაახლოებით 30-ჯერ მეტია უჯრედის შიგნით, ვიდრე გარეთ. უჯრედშიდა არეში, გარდა კალიუმისა, დიდი რაოდენობითაა ორგანული და არაორგანული მყავების რაღიკალების უარყოფითი იონები. ზოგადად მათ R^- -ით აღნიშნავენ. მოსვენების მდგომარეობაში თავისუფალი იონების ამგვარი განაწილების გამო, Na^+ -სა და Cl^- -ის დაჭახებათა რიცხვი მემბრანაზე გაცილებით მეტი იქნება გარედან, ხოლო K^+ -ისა და R^- იონთა დაჭახება — უჯრედის შიგნიდან. ცხადია, ტრანსმემბრანული არხების დიამეტრი რომ აღემატებოდეს ზემოთ აღნიშნულ იონთა დიამეტრს, მაშინ ყველა იონი თავისუფლად იმოძრაებდა ამ არხებში: Na^+ და Cl^- გარემომცველი გარემოდან გადავიდოდა უჯრედის შიგნით; K^+ და R^- იონები კი, პირი-

ქით. გამოვიდოდა უჯრედიდან გარეთ. ეს პროცესი გაგრძელდებოდა მანამ, სანამ არ მოხდებოდა თავისუფალ იონთა კონცენტრაციების გათანაბრება მემბრანის ორივე მხარეს. სინამდვილეში ეს ასე არ ხდება, რადგან ზედაპირული მემბრანა განვლადია მხოლოდ ზოგიერთი იონისათვის. მოსვენების მდგომარეობაში ნერვული და კუნთოვანი ბოქკოების მემბრანები შედარებით ადვილად ატარებს K^+ -ისა და Cl^- -ის იონებს. ცუდად ატარებს Na^+ იონებს, ხოლო საერთოდ არ ატარებს R^- იონებს. ზედაპირული მემბრანის განვლადობა რომელიმე იონის მიმართ აღინიშნება P_j სიმბოლოთი (ასე მაგ., PNa , PK^+ , PCl^- და ა. შ.).

უნდა აღინიშნოს, რომ თავისუფალი იონების ტრანსმემბრანული გადაადგილების ინტენსივობა განისაზღვრება არამარტო მემბრანის იონური განვლადობით. არამედ სხვა ფაქტორებითაც. ამიტომ, სხვადასხვა პირობებში მემბრანა, მიუხედავად ერთი და იგივე განვლადობისა, შეიძლება სხვადასხვა სიჩქარით ატარებდეს მოცემულ იონებს. მაშასადამე მემბრანის იონური განვლადობა (P_j), რომელიც საკუთრივ მემბრანის თვისებას წარმოადგენს, განსხვავდება მემბრანის გამტარებლობისაგან (G_j) ამავე იონის მიმართ.

ელემენტთა პერიოდული სისტემის მიხედვით კალიუმის იონის დიამეტრი მეტია. ვიდრე ნატრიუმის. მიუხედავად ამისა, ცოცხალი მემბრანა მოსვენების მდგომარეობაში ნატრიუმს ვაცილებით ცუდად ატარებს. ეს იმით არის გამოწვეული. რომ თავისუფალი ნატრიუმის იონი სუფთა სახით არ მოძრაობს. იგი შემორტყმულია წყლის მოლეკულებით ანუ გააჩნია ჰიდრატაციული გარსი. ჰიდრატაციულ გარსთან ერთად ნატრიუმის იონი ზომით უფრო დიდია, როგორც კალიუმის იონზე, ასევე მოსვენებული არხის დიამეტრზეც, რის გამოც მისი ტრანსმემბრანული მოძრაობა მეტად გაძნელებულია, ე. ი. PNa ძალიან მცირეა.

ნატრიუმის იონების მიმართ მემბრანის ცუდი განვლადობის გამო ეს იონები დიდი რაოდენობით რჩება უჯრედის გარეთ. ნატრიუმის ასეთი ასიმეტრიული განაწილება განაპირობებს კალიუმისა და ქლორის იონების ასიმეტრიასაც. მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ თითქმის ყველა უჯრედში თავისუფალ იონთა განაწილება ისეთია, რომ მათი ჯამური მუხტი მემბრანის გარეთ ქმნის დადებით პოტენციალს („+“), ხოლო უჯრედის შიგნით — უარყოფითს („-“). ამიტომ არის, რომ კუნთოვანი და ნერვული ბოქკოების ზედაპირული მემბრანა მოსვენებულ მდგომარეობაში პოლარიზებულია: გარეთ დადებითი პოლუსია, ხოლო შიგნით — უარყოფითი. აღნიშნულ პოტენციალთა სხვაობას, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, მოსვენების მემბრანული პოტენციალი ეწოდება.

მოსვენების პოტენციალის იონური მექანიზმი. იმისათვის, რომ ნათლად წარმოვიდგინოთ მოსვენების პოტენციალის იონური მექანიზმი, საჭიროა დავუშვათ მემბრანის ისეთი მდგომარეობის არსებობა, როცა იონები ასიმეტრიულადაა განაწილებული, მაგრამ ტრანსმემბრანულ პოტენციალთა სხვაობა ჯერ შექმნილი არ არის. დავუშვათ, რომ უჯრედის გარემომცველი გარემო წარმოდგენილია $NaCl$ -ის წყალხსნარით. იმის გამო, რომ ასეთი ხსნარი თანაბარი რაოდენობით შეიცავს Na^+ -ის დადებით და Cl^- -ის უარყოფით იონებს, მემბრანის გარეთა ზედაპირზე ჯამური პოტენციალი „ნულის“ (0) ტოლი იქნება. უჯრედშიდა არე შეიცავს KCl -ისა და KR -ის წყალხსნარებს. აქაც დადებითი და უარყოფითი იონების რაოდენობა თანაბარია და ამიტომ ჯამური პოტენციალი უჯრედის შიგნითაც „ნულის“ ტოლი იქნება. მაშასადამე, იონების ასეთი განაწილების დროს, მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირებს შორის პოტენციალთა სხვაობა არ არსებობს, ე. ი. არ არსებობს ელექტრული ველი (ელექტრული გრადიენტი), რომელიც აიძულებდა იონებს გადასულიყო ერთი გარემოდან მეორეში. მიუხედავად ამისა,

აღნიშნული იონები წონასწორულ მდგომარეობაში არ იმყოფება. ასიმეტრიული განაწილების გამო მათზე მოქმედებს ე.წ. ქიმიური ანუ კონცენტრაციული გრადიენტი, რომელიც თითოეული იონისათვის მიმართული იქნება მაღალი კონცენტრაციიდან, დაბლისაკენ, ე. ი. Na^+ -ისა და Cl^- -ისათვის გარედან უჯრედის შიგნით, ხოლო K^+ -ისა და R^- -ისათვის — უჯრედის შიგნიდან გარეთ. ზემოთ უკვე აღნიშნული იყო, რომ მოსვენების მდგომარეობაში ნატრიუმის იონები ვერ გაედინებიან და ამიტომ რჩება უჯრედის გარეთ. კალიუმის მიმართ კი მემბრანა განვლადია, რის გამოც K^+ (რომლის კონცენტრაციული გრადიენტი გარეთ არის მიმართული) იწყებს უჯრედიდან გამოსვლას, ამის შედეგად უჯრედის გარეთ შეიქმნება დადებითი იონების სიჭარბე. ამრიგად, მოხდება ზედაპირული მემბრანის პოლარიზაცია — გარედან იგი დაიშუბტება დადებითად, ხოლო შიგნიდან — უარყოფითად. შექმნილი პოტენციალთა სხვაობა გარკვეულ გავლენას მოახდენს თავისუფალ იონთა შემდგომ განაწილებაზე. უჯრედგარეთ არსებულ Na^+ -ის იონებზე ახლა იმოქმედებს არამართო ქიმიური, არამედ ელექტრული გრადიენტიც, რომელიც აგრეთვე უჯრედის შიგნით იქნება მიმართული. ამრიგად ძლიერდება Na^+ -ის იონების მისწრაფება უჯრედის შიგნით, მაგრამ მემბრანის ცუდი განვლადობის გამო ისინი მაინც გარეთ რჩებიან. უჯრედის გარეთ შექმნილი დადებითი პოტენციალი მოქმედებს კალიუმის იონებზეც და ერთგვარ წინააღმდეგობას უწევს უჯრედიდან მათ გამოსვლას. მაგრამ იონთა გადანაწილების პირველ ეტაპებზე ელექტრული გრადიენტი ბევრად უფრო სუსტია ქიმიურზე და ამიტომ კალიუმის იონები განაგრძობენ უჯრედიდან გამოსვლას და კიდევ უფრო ზრდიან მემბრანულ პოტენციალს. ამის შედეგად ძლიერდება იონებზე მოქმედი ელექტრული გრადიენტიც. ბოლოს და ბოლოს მიიღწევა მემბრანული პოტენციალის ის მნიშვნელობა, როცა კალიუმის იონებზე მოქმედი ელექტრული გრადიენტი გაუტოლდება ამ იონების ქიმიურ გრადიენტს და შეწყდება კალიუმის იონთა უჯრედიდან გარეთ გამოსვლა. უფრო სწორად, კალიუმის იონებისათვის დამყარდება მოძრავი წონასწორობა: ქიმიური გრადიენტის ზეგავლენით იმდენივე K^+ გამოდის უჯრედიდან, რამდენიც შედის უჯრედში ელექტრული გრადიენტის ზემოქმედებით. მემბრანული პოტენციალის იმ მნიშვნელობას, რომლის დროსაც K^+ -ის იონებისათვის მყარდება მოძრავი წონასწორობა, კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (E_K) უწოდებენ, ხოლო ზედაპირული მემბრანის იმ სტაბილურ მნიშვნელობას, რომელსაც ინარჩუნებს მემბრანა მოსვენების მდგომარეობაში მოსვენების მემბრანული პოტენციალი ეწოდება (E_m). გარკვეულ პირობებში მემბრანული პოტენციალის შექმნა სხვა იონებსაც შეუძლიათ, სახელდობრ, უჯრედში არსებული თავისუფალი იონებიდან მემბრანული პოტენციალის შექმნის უნარი შესწევს იმ იონს, რომლის მიმართაც მემბრანა შერჩევით განვლადია. ყველა ასეთი იონისათვის უნდა არსებობდეს სათანადო წონასწორობის პოტენციალი ($E_{Me} | E_{Cl} —$ და ა. შ.).

თავისუფალი იონის წონასწორობის პოტენციალის სიდიდე გარკვეულად არის დამოკიდებული ამ იონის უჯრედშიდა და უჯრედგარე კონცენტრაციების ურთიერთშეფარდებაზე და მემბრანაში იონის დიფუზიის სისწრაფეზე. ზოგადად იონთა წონასწორობის პოტენციალის გამოთვლა შეიძლება ნერნსტის ფორმულით:

$$E = \frac{RT}{zF} \cdot \ln \frac{K^o}{K^i}$$

სადაც E — ძაბვაა ვოლტებში, R — გაზის მუდმივაა, T — აბსოლუტური

ტემპერატურა, z — იონის მუხტი, F — ფარადის მუდმივა, K° — იონის უჯრედგარეთა კონცენტრაცია, K_i — უჯრედშიდა კონცენტრაცია.

თუ ამ ფორმულაში შევიტანთ გაზისა და ფარადის მუდმივთა რიცხვით მნიშვნელობას, ნატურალურ ლოგარითმებს გადავიყვანთ ათობითში, მაშინ 20° ტემპერატურის პირობებში ერთეულენტიანი იონების ხსნარისათვის ნერნსტის ფორმულა შემდეგ სახეს მიიღებს:

$$E = 58 \cdot \lg \frac{K^\circ}{K_i}$$

სადაც E — პოტენციალთა სხვაობა მილივოლტებში.

ქლორის იონების მნიშვნელობა მოსვენების პოტენციალისათვის. ზედაპირული მემბრანა განვლადია ქლორის იონებისათვისაც. საყურადღებოა, რომ ნერვულ უჯრედებში მემბრანის განვლადობა Cl^- -ისადმი გაცილებით ნაკლებია, ვიდრე K^+ -ისადმი. მაგრამ კუნთოვან ბოქოებში Cl^- -ისადმი განვლადობა მეტია. კალმარის გიგანტურ აქსონში გვაქვს იონთა განვლადობის (P_j) შემდეგი შეფარდება: $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,46$. ქლორის წონასწორობის პოტენციალს შეიძლება გაანგარიშებულ იქნეს ნერნსტის ფორმულით, მხოლოდ ამ შემთხვევაში z -ის მნიშვნელობა იქნება უარყოფითი.

ნატრიუმის იონების პასიური შესვლა მემბრანაში. წინა პარაგრაფებში აღნიშნული იყო, რომ უჯრედის მოსვენების მდგომარეობაში მემბრანული პოტენციალი შექმნილია K^+ -ის გამოსვლით უჯრედიდან და რომ მემბრანული პოტენციალის სიდიდე მით მეტია, რაც უფრო დიდი რაოდენობით გამოვა უჯრედიდან K^+ -ის იონები. K^+ -ის გამოსვლა უნდა გრძელდებოდეს მანამ, სანამ შექმნილი მემბრანული პოტენციალი არ გაუტოლდება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (E_K). ნერნსტის ფორმულის მიხედვით $E_K = -90$ მვ-ს და ამიტომ K^+ უჯრედიდან უნდა გამოდიოდეს მანამ, სანამ მემბრანის პოტენციალი არ მიაღწევს -90 მვ-ს. მაგრამ სინამდვილეში მოსვენების პოტენციალი (E_m) უფრო მცირეა და ზოგჯერ 30 მვ-ითაც კი ჩამორჩება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს. ამის მიზეზი ის არის, რომ მემბრანა Na^+ -ის იონებისთვის აბსოლუტურად გაუმტარი კი არ არის, არამედ ცუდად გამტარია. ამიტომ როცა კალიუმის იონები დიდი რაოდენობით გამოვა უჯრედიდან, მემბრანული პოტენციალი და ე. ი. ელექტრული გრადიენტიც ისეთ მნიშვნელობას მიაღწევს, რომ ნატრიუმის დადებითი იონები დაიწყებს მემბრანაში გასვლას (გაჟონვას) და შეამცირებს მემბრანულ პოტენციალს. ამის შემოწმება ადვილად შეიძლება შემდეგი ცდით: თუ უჯრედის გარემომცველ არეში Na^+ -ის იონებს შევცვლით უფრო დიდი ზომის იონებით, რომლებისთვისაც მემბრანა აბსოლუტურად გაუმტარი იქნება, მაშინ მოსვენების მემბრანული პოტენციალი უფრო დიდ მნიშვნელობას მიაღწევს და გაუტოლდება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (-90 მვ-ს).

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო. Na^+ -ისა და K^+ -ის დადებითი იონების ურთიერთსაწინააღმდეგო მოძრაობა მემბრანაში (პასიური ტრანსმემბრანული ტრანსპორტი) მოსვენების პოტენციალს შედარებით სტაბილურს ხდის. მაგრამ ცხადია, რომ ეს პროცესი ბოლოს და ბოლოს გამოიწვევდა ნატრიუმის ჰარბად შესვლას უჯრედში, ხოლო კალიუმის — უჯრედიდან გამოსვლას. ცოცხალ უჯრედში ჩვეულებრივ ეს ასე არ ხდება და ამის მიზეზია ზედაპირულ მემბრანაში სპეციფიკური მეტაბოლური პროცესის მიმდინარეობა, რომლის შედეგადაც Na^+ აქტიურად გამოიტანება უჯრედიდან გარეთ, ხოლო K^+ აქტიურად შეიტანება უჯრედში. ამ პროცესის აქტიურ ხასიათს ადასტურებს ის ფაქტი, რომ იგი მიმდინარეობს ენერ-

გვის ხარჯით და მისი სისწრაფე დიდად არის დამოკიდებული ტემპერატურაზე. ენერგიის წყაროს ადენოზინტრიფოსფატი წარმოადგენს. თუ უჯრედს მოვწამლავთ ე. წ. მემბრანული შხამით (ოუბაინით), რომელიც ადენოზინტრიფოსფატზას ბლოკირებას იწვევს, იონების აქტიური გადატანა შეწყდება.

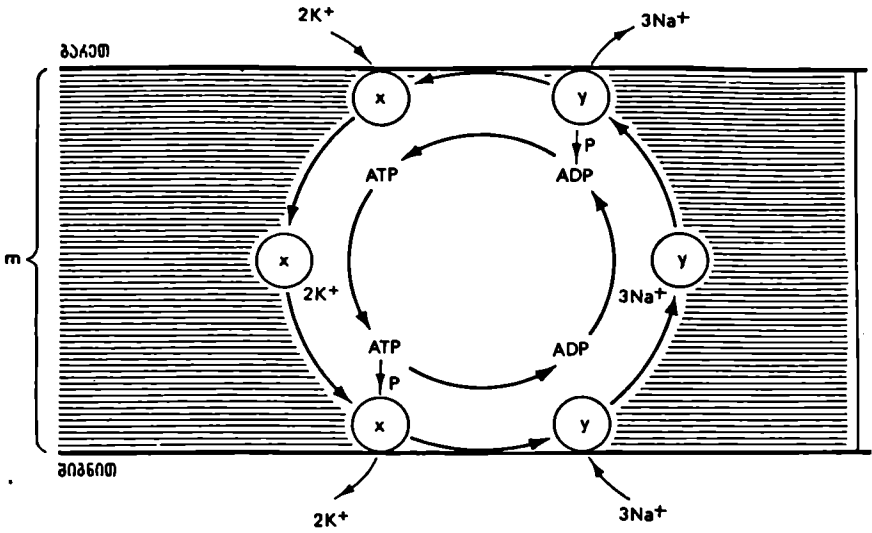
მეტაბოლურ პროცესს, რომლის შედეგადაც ხდება Na^+ -ისა და K^+ -ის აქტიური გადატანა მემბრანაში, ნ ა ტ რ ი უ მ — კ ა ლ ი უ მ ი ს ტ უ მ ბ ო ს უწოდებენ. ეს სახელწოდება გამართლებულია, რადგან მისი მოქმედების შედეგად ხდება უჯრედში პასიურად შესული ნატრიუმის იონების აქტიური „გამოტუმბვა“, ხოლო უჯრედიდან გამოსული კალიუმის იონების აქტიური გადაქაჩვა ისევ უჯრედში.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მოქმედება სქემატურად შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ (სურ. 46). მემბრანაში წრიულ მოძრაობას ასრულებს ნივთიერებათა ერთგვარი კომპლექსი — „გადამტანი“, რომელსაც შეუძლია მიიერთოს როგორც Na^+ , ასევე K^+ . უჯრედის გარეთა არეში არსებული ფიზიკურ-ქიმიური პირობების გამო „გადამტანის“ თვისობა (ანუ მიერთების ძალა) მეტია კალიუმის მიმართ. ამის შედეგად გადამტანს დაუკავშირდება K^+ -ის იონები, რომლებიც მასთან ერთად გააგრძელებს წრიულ მოძრაობას. ვიდრე ეს კომპლექსი არ მიაღწევს მემბრანის შიგა ზედაპირს. უჯრედში არსებული პირობების გამო გადამტანის თვისობა მეტია ნატრიუმის მიმართ. ამიტომ Na^+ -ის იონები გამოაძევებს კომპლექსიდან K^+ -ს, მიუერთდება გადამტანს და მასთან ერთად იწვევს წრიულ მოძრაობას მემბრანის გარეთა ზედაპირისაკენ. აქ ისინი ადგილს უთმობენ K^+ -ს. ხოლო თითონ რჩებიან უჯრედგარე არეში. ამრიგად, ტუმბოს აქტიური მოქმედებით ხდება მემბრანაში Na^+ -ისა და K^+ -ის პასიური გადაადგილების კომპენსაცია, რაც სტაბილურს ხდის იონთა სათანადო ასიმეტრიულ განაწილებას მოსვენების მთელ პერიოდში.

ელექტრონეიტრალური და ელექტროგენური ტუმბო. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო შეიძლება სხვადასხვა რეჟიმში მუშაობდეს. შესაძლებელია ტუმბოს გადამტანს მემბრანის გარეთ უკავშირდებოდეს იმდენივე K^+ რამდენი Na^+ -იც დაუკავშირდება მას უჯრედის შიგნით. ასეთ შემთხვევაში ტუმბოს საშუალებით იმდენივე კალიუმი შეიტანება უჯრედში, რამდენი ნატრიუმიც გამოიტანება უჯრედიდან. დადებითი იონების ასეთი თანაბარი გაცვლ უჯრედის შიგთავსსა და გარემომცველ გარემოს შორის, ცხადია, ვერავითარ გავლენას ვერ მოახდენს მემბრანის პოლარიზაციაზე და არ შეცვლის მემბრანული პოტენციალის სიდიდეს. ამიტომაც ასეთ რეჟიმში მომუშავე ტუმბოს ე ლ ე ქ ტ რ ო ნ ე ი ტ რ ა ლ უ რ ს უწოდებენ.

ტუმბო შეიძლება სხვა რეჟიმშიც მუშაობდეს. მაგ., შესაძლებელია, რომ გადამტანს უჯრედგარეთ K^+ -ის იონები უფრო ნაკლები რაოდენობით უერთდებოდეს, ვიდრე Na^+ —უჯრედშიგნით. ამ შემთხვევაში ტუმბოს მიერ უჯრედიდან მეტი დადებითი იონი გამოიტანება. ეს კი, ცხადია, გავლენას მოახდენს მემბრანულ პოტენციალზე და გაზრდის მის მნიშვნელობას. ასეთ ტუმბოს ე ლ ე ქ ტ რ ო გ ე ნ უ რ ს უწოდებენ.

ზედაპირულ მემბრანაში იონური ტუმბოს აღმოჩენის შემდეგ თავიდანვე ივარაუდეს მისი ელექტრონეიტრალურობა. უნდა ითქვას, რომ ზოგიერთი უჯრედის ზედაპირული მემბრანის იონური ტუმბო დღესაც განიხილება როგორც ელექტრონეიტრალური. მაგრამ ბოლო წლებში დაგროვდა მასალა, რომლის ახსნა ძნელია თუ დაუშვებთ, რომ ტუმბო ნეიტრალურ რეჟიმში მუშაობს. მაგალითად, ტემპერატურის დაქვეითების შედეგად, როცა უჯრედში ნელდება ყველა სახის მეტაბოლური პროცესები და მამასადაამე ტუმბოს მოქმედებაც, მოსვენების პოტენციალი



სურ. 46. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს ჰიპოთეტური მოდელი.

ზედაირულ მემბრანაში წრიულ მოძრაობას ასრულებს სპეციფიკური გადამტანი, რომელსაც მემბრანის გარეთ მეტი სწრაფვა აქვს კალიუმის თავისუფალ იონთან. ასეთი თვისების გამო, მას პირობითად, x გადამტანს უწოდებენ. გარე ზედაპირთან ახლოს იგი იკავშირებს K^+ -ს და მასთან ერთად განაგრძობს წრიულ მოძრაობას. მემბრანის შიდა ზედაპირთან გადამტანი გარდაიქმნება y-ფორმად, რომელსაც მეტი სწრაფვა აქვს ნატრიუმთან. ამის გამო იგი ათავისუფლებს K^+ -ის იონს და იკავშირებს Na^+ -ს, რომელთან ერთად განაგრძობს მოძრაობას მემბრანის გარე ზედაპირისაკენ. აქ იგი ისევ გარდაიქმნება x-ფორმად, გაათავისუფლებს Na^+ -ს და დაიკავშირებს K^+ -ს. გადამტანის გარდაქმნა x და y ფორმად შეულებულია ატფ-ის დაშლა-აღდგენასთან და ხორციელდება ამ დროს განთავისუფლებული ენერჯის ხარჯზე. გადამტანის როლს შეიძლება ასრულებდეს მ ე მ ბ რ ა ნ უ ლ ი ა ნ უ ს ა ტ რ ა ნ ს პ ო რ ტ ო ა ტ ფ - ა ზ ა .

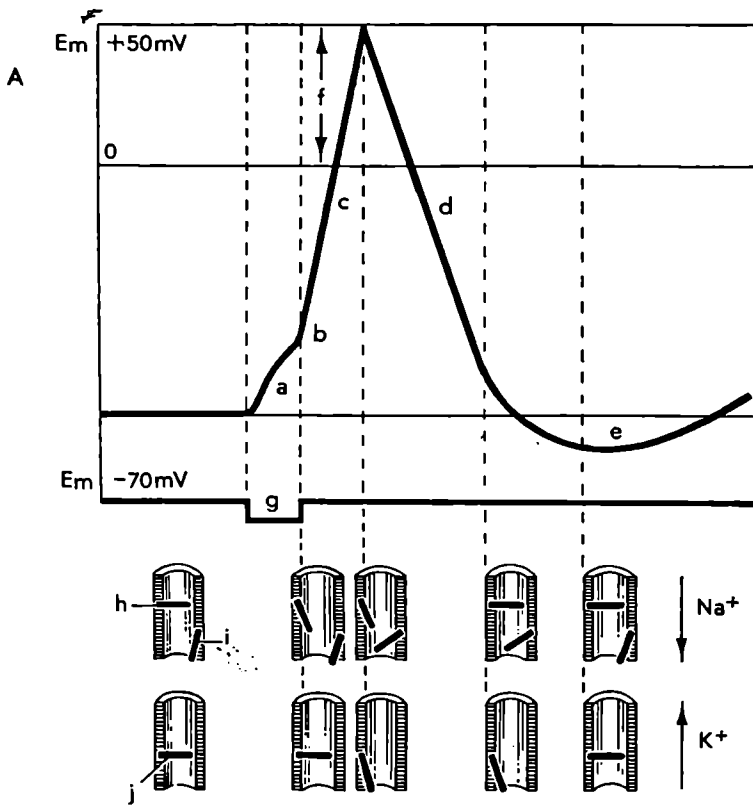
მკირდება. დაბალი ტემპერატურით ან მემბრანული შხამებით ტუმბოს მოქმედების ბლოკირება მოსვენების პოტენციალს დაახლოებით 30%-ით ამცირებს. მემბრანის მოსვენების პოტენციალი რომ მხოლოდ იონთა პასიური ტრანსპორტით (დიფუზიით) ყოფილიყო მთლიანად შექმნილი, მაშინ ტემპერატურის დაქვეითება და მემბრანული შხამები არ გამოიწვევდა მის შემცირებას, რადგან ეს ფაქტორები არ მოქმედებს იონთა პასიურ ტრანსპორტზე. დღეისათვის ფართოდ არის გავრცელებული აზრი, რომ მოსვენების პოტენციალის დაახლოებით 30% შექმნილია აქტიური მეტაბოლური პროცესით — ელექტროგენური ტუმბოს მოქმედებით.

მოქმედების დენის იონური შექანიში. უჭრედის მოსვენების მდგომარეობაში თავისუფალი იონების ასიმეტრიული განაწილება მემბრანის ორივე მხარეზე უზრუნველყოფილია, ერთის მხრივ, ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს აქტიური მოქმედებით, ხოლო მეორეს მხრივ, ზედაპირული მემბრანის მცირე განვლადობით ნატრიუმის პიდრატორებული იონებისათვის.

Na^+ -ის მიმართ მემბრანის განვლადობა დამოკიდებულია მემბრანის პოლარიზაციის ხარისხზე. მოსვენების პოტენციალის დროს მემბრანა ძლიერ ცუდად ატარებს ნატრიუმის იონებს. მაგრამ თუ მემბრანაზე მოქმედებს სათანადო ინტენსივობის გამლიზიანებელი აგენტი, მაგალითად, მულმივი დენის უარყოფითი პოლუსი (კათოდი), მაშინ მემბრანა დეპოლარიზაციის განიცილის და მისი განვლადობა

დობა Na^+ -ის მიმართ ძლიერ იზრდება. ვარაუდობენ, რომ ეს პროცესი გაპირობებულია მემბრანული არხების „გაფართოებით“ ისე, რომ მათი დიამეტრი უფრო დიდი ხდება ნატრიუმის ჰიდრატირებულ იონებზე და ეს უქანასკნელები იწყებენ ამ არხებში თავისუფალ გასვლას. მემბრანის დეპოლარიზაციის იმ მინიმალურ მნიშვნელობას, რომლის დროსაც ხდება იონური არხების სწრაფი გაფართოება, დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონეს ანუ დეპოლარიზაციის ზღურბლს უწოდებენ, ხოლო გამლიზიანებული აგენტის მოცემულ სიდიდეს — ზღურბლოვანი ძალას. უფრო მკირე ინტენსივობის გამლიზიანებული მემბრანულ პოტენციალს უმნიშვნელოდ ამცირებს. რომელიც ვერ აღწევს კრიტიკულ დონემდე და ამიტომ მემბრანის განვლადობა ნატრიუმის მიმართ არ იზრდება. ასეთი ინტენსივობის გამლიზიანებლებს, როგორც უკვე იყო აღნიშნული ქვე-ზღურბლოვანი ეწოდება. ამრიგად, ზღურბლოვანი ძალის მოქმედების დროს ხდება მემბრანის დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონემდე. რასაც თან სდევს მემბრანული არხების ძლიერი გაფართოება და მემბრანის განვლადობის გაზრდა Na^+ -ის იონების მიმართ. ეს უქანასკნელები სწრაფად გადაადგილებიან მემბრანაში თავიანთი ელექტრომიური გრადიენტის მიმართულებით. ე. ი. გარედან — უჯრედის შიგნით. Na^+ -ის იონების დიდი რაოდენობით შესვლა უჯრედში მემბრანის შემდგომ დეპოლარიზაციას იწყებს. უჯრედგარე არეში დიდი სიქარბის გამო, Na^+ -ის იონები უჯრედში შესვლას განაგრძობს მემბრანის სრული დეპოლარიზაციის შემდეგაც. ახლა ბოქკოს შიგნით იჩენს თავს დადებითი იონების სიქარბე, გარეთ კი უარყოფითი იონები აღმოჩნდება ქარბად. ე. ი. კვლავ შეიქმნება პოტენციალთა ტრანსმემბრანული სხვაობა. მხოლოდ შებრუნებული ნიშნით: გარეთა ზედაპირი დაიმუხტება უარყოფითად. ხოლო შიგნითა — დადებითად. ე. ი. მოხდება მემბრანული პოტენციალის რევერსია (სურ. 47). ასეთ პირობებში ისევე შეიქმნება ელექტრული გრადიენტი. რომელიც ნატრიუმისათვის ახლა შიგნითადაა გარეთ. ე. ი. ქიმიური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ იქნება მიმართული. ბოქკოს შიგნით Na^+ -ის დიდი რაოდენობით შესვლასთან ერთად იზრდება ელექტრული გრადიენტიც და როცა იგი გაუტოლდება კონცენტრაციულ გრადიენტს. მაშინ შეწყდება Na^+ -ის ტრანსმემბრანული გადასვლა გარედან შიგნით. უფრო სწორად, ნატრიუმის იონებისათვის დამყარდება დინამიური წონასწორობა. ამ მომენტისათვის Na^+ -ის გამტარი არხები იკეტება. ნატრიუმის არხების ჩაკეტვას. რომელიც ჩვეულებრივ თან სდევს მემბრანის ძლიერ დეპოლარიზაციას, ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაციას უწოდებენ. მემბრანული პოტენციალის იმ ახალ მნიშვნელობას, რომლის დროსაც ნატრიუმის იონებისათვის მყარდება დინამიური წონასწორობა, ნატრიუმის წონასწორობის პოტენციალი ეწოდება $E_{\text{Na}} \approx 45$ მვ.

აგზნების დროს მემბრანული პოტენციალის ცვლილება ოსცილოგრაფის ეკრანზე შემდეგნაირად აღირიცხება (სურ. 47). ზღურბლოვანი გალიზიანების შემდეგ მოსვენების პოტენციალის შემცირებას კრიტიკულ დონემდე (ე. წ. პასიური დეპოლარიზაცია) შეესაბამება კათოდური სხივის შედარებით ნელი. საწყისი გადახრა (სურ. 47, a); კრიტიკული დეპოლარიზაციის გამო, როგორც ცნობილია, მემბრანის განვლადობა იზრდება და აღიძვრება ბოქკოს შიგნით მიმართული Na^+ -ის იონური დენი, რომელიც მემბრანის შემდგომ, ძლიერ დეპოლარიზაციას იწყებს (აქტიური დეპოლარიზაცია). ამის შესაბამისად ოსცილოგრაფის ეკრანზე სხივი სწრაფად გადაკვეთს ნულოვანი პოტენციალის ხაზს და აღწევს E_{Na} -ის დონეს. პოტენციალის ცვლილებას მემბრანის სრული დეპოლარიზაციის დონედან N_{Na} -მდე (სურ. 47, f), რომელიც პოლარიზაციის რევერსიას შეესაბამება.



სურ. 47. ნერვული ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალის სქემა.

a — გაღიზიანებით გამოწვეული დეპოლარიზაცია, b — დეპოლარიზაციის ზღურბლოვანი დონე, c — მოქმედების დენის ამავალი ფაზა (მემბრანის დეპოლარიზაცია ნატრიუმის შესვლის გამო), d — დამავალი ფაზა (მემბრანის რეპოლარიზაცია კალიუმის გამოსვლის გამო), e — ევალის ჰიპერპოლარიზაცია (ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაციის ფონზე კალიუმის ქარბად გამოსვლის გამო), f — ოვერშუტი. ჰვემოდ ნაჩვენებია ნატრიუმისა და კალიუმის არხების მდგომარეობა მოქმედების პოტენციალის სხვადასხვა ფაზაში, h — ნატრიუმის აქტივაციური „კარი“, i — ნატრიუმის „ინაქტივაციური კარი“, j — კალიუმის „აქტივაციური კარი“, g — ნერვული ბოჭკოს ელექტრული გაღიზიანების მომენტი.

ო ვ ე რ შ უ ტ ს უწოდებენ.

მემბრანის ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის დროს, მემბრანის განვლადობა იზრდება არა მარტო Na^+ -ის, არამედ K^+ -ის იონების მიმართაც. აღსანიშნავია, რომ K^+ -ის მიმართ განვლადობა ოდნავ უფრო გვიან იწყებს გაზრდას, მაგრამ დიდხანს გრძელდება Na^+ -ის ინაქტივაციის შემდეგაც კი. ამის გამო K^+ -ის იონები სწრაფად გამოდის ბოჭკოდან ისეთი რაოდენობით, რომ აღადგენს მემბრანული პოტენციალის საწყის მნიშვნელობას ანუ მოსვენების პოტენციალს. ეს პროცესი კათოდური ოსცილოგრაფის ეკრანზე გამოისახება სხივის სწრაფი დაშვებით საწყის დონემდე (სურ. 47, d). ამრიგად, მიიღება მახვილი პიკის მსგავსი მრუდი, რომელიც წარმოადგენს დროში მოქმედების დენის განვითარების გრაფიკულ გა-

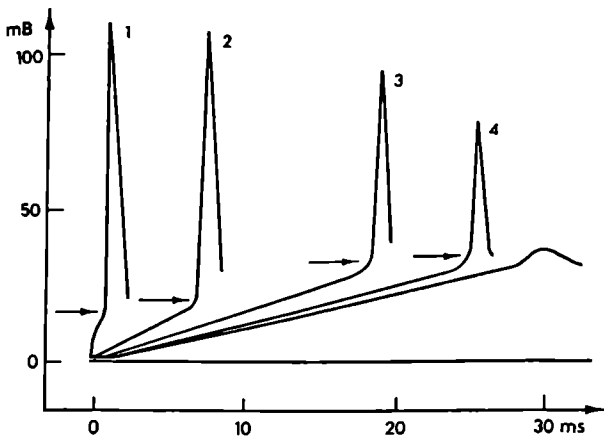
მოხატულებას. მაშასადამე, მოქმედების დენის (პიკოვანი პოტენციალის) აღმავალი მუხლი (დეპოლარიზაციის ფაზა) გაპირობებულია Na^+ -ის შესვლით ბოქვოში, ხოლო დაღმავალი მუხლი (რეპოლარიზაციის ფაზა) — K^+ -ის გამოსვლით ბოქვოდან.

კალიუმის იონების სათანადო რაოდენობით გამოსვლის შედეგად, მართალია აღდგება მოსვენების მემბრანული პოტენციალი, მაგრამ თავისუფალ იონთა საწყისი განაწილება დარღვეული რჩება: ბოქვოს შიგნით დიდი რაოდენობითაა შესული Na^+ , ხოლო გარეთ გამოსულია K^+ . იონების ასიმერიული განაწილების საწყისი დონის აღდგენა ხდება შედარებით მოგვიანებით, მემბრანული ტუმბოს მოქმედების შედეგად, რომელიც ენერჯის ხარჯვის საფუძველზე, ერთის მხრივ, უჯრედიდან აქტიურად გამოიტანს ჰარბად შესულ Na^+ -ს, ხოლო მეორე მხრივ, უჯრედში დააბრუნებს ჰარბად გამოსულ K^+ -ს. აღნიშნული იონების ტრანსმემბრანული გადატანა ტუმბოს საშუალებით გაცილებით ნელი პროცესია, ვიდრე ამავე იონების პასიური, დიფუზური მოძრაობა. ამიტომაც, ბოქვოს აგზნების შემდეგ იონების ასიმეტრული განაწილების საწყისი დონის აღდგენას შედარებით დიდი დრო სჭირდება. იგი დაახლოებით თანხვდება შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის ხანგრძლივობას.

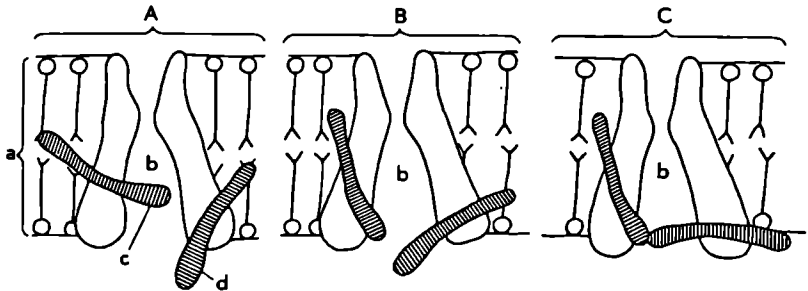
შედარებით სხვა სურათს ვხვდავთ გულის მუშამიოკარდში. გულის კუნთოვანი ბოქვოს მოსვენების პოტენციალი (E_m) კალიუმის წონასწორობის პოტენციალის (E_k) ტოლია და დაახლოებით — 90 მვ-ს აღწევს. მოქმედების დენის მაქსიმალური ამპლიტუდა დაახლოებით 120 მვ-ია.

მოქმედების პოტენციალის აღმავალი მუხლი, გულის კუნთშიც, გაპირობებულია Na^+ -ის შესვლით უჯრედში, ხოლო დაღმავალი მუხლი — K^+ -ის გამოსვლით უჯრედიდან. საყურადღებოა, რომ გულის განივზოლიან ბოქვოში აგზნების დროს მემბრანის განვლადობა იზრდება არამარტო Na^+ -სა და K^+ -ის მიმართ, არამედ Ca^{2+} -ის მიმართაც. კალციუმის დადებითი იონების ინტენსიური შესვლა ბოქვოს შიგნით ერთგვარ კომპენსაციას უკეთებს უჯრედიდან K^+ -ის გამოსვლის ეფექტს, ე. ი. შეფერხებას განიცდის მემბრანის რეპოლარიზაციის პროცესი, რაც პიკოვან პოტენციალში „პლატოს“ სახით გამოვლინდება.

აკომოდაცია. დიუბუა-რაიმონის კანონის განხილვის დროს (იხ. გვ.32) აღნიშნული იყო, რომ გარეგანი აგენტი მით უფრო ეფექტურად აღიზიანებს ცოცხალ ქსოვილს, რაც უფრო სწრაფად იცვლება მისი ინტენსივობა. მაშასადამე, გაღიზიანების ზღურბლი დამოკიდებულია გაღიზიანებელი ძალის ცვლილებების სისწრაფეზე: რაც უფრო ნაკლებია სისწრაფე, მით უფრო მაღალია ზღურბლი (სურ. 48). თუ გაღიზიანებელი აგენტის ინტენსივობა ძალიან ნელა იცვლება, აგზნება საერთოდ არ წარმოიშობა. ამ მოვლენას აკომოდაცია უწოდებენ (accommodation — ლათინური სიტყვაა და შეგუებას ნიშნავს). ელექტრული გაღიზიანების შემთხვევაში აკომოდაციის მექანიზმი შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვიდგინოთ. ზღურბლოვანი დენის მოქმედების საპასუხოდ კათოდის ფარგალში ხდება მემბრანის პასიური დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონემდე, რის შედეგადაც აღნიშნული უბნის Na^+ -ის არხებში აღიძვრება ორი, ურთიერთსაწინააღმდეგო პროცესი. ერთი მათგანი იწვევს არხების განვლადობის (P_{Na}) გაზრდას, რის გამოც მას, პირობითად, აქტივაციური კარს უწოდებენ (სურ. 49). მეორე პროცესი ამცირებს ნატრიუმის არხის განვლადობას. ამიტომაც იგი ინაქტივაციური კართან არის გაივივებული. ორივე პროცესის ინტენსივობა პროპორციულ თანაფარდობაშია მემბრანის დეპოლარიზაციის ხარისხთან. განს-



სურ. 48. მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდისა და ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის დონის დამოკიდებულება გამღიზიანებელი ძალის ზრდის სისწრაფეზე. დახრილი ხაზი გამოხატავს დენის ძალის ზრდას დროში, ისრებით ნაჩვენებია ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის დონე. (ხოდოროვის მიხედვით).



სურ. 49. ზედაპირული მემბრანისა და ნატრიუმის არხების სტრუქტურის სქემა.
 a — ნახევრად განვლადი მემბრანა, b — ნატრიუმის არხები, c — „აქტივაციური კარი“, d — ნატრიუმის „ინაქტივაციური კარი“.
 A — მოსვენების მდგომარეობა — დახურულია „აქტივაციური კარი“ და ღიაა „ინაქტივაციური კარი“.
 B — დეპოლარიზაციის ფაზა — სწრაფად იხსნება „აქტივაციური კარი“ და დახურვას იწყებს (შედარებით ნელა) „ინაქტივაციური კარი“.
 C — მემბრანის დეპოლარიზაცია აღწევს მაქსიმუმს — იხურება „ინაქტივაციური კარი“, რაც იწყებს ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაციას მიუხედავად იმისა, რომ აქტივაციური კარი ჯერ კიდევ ღიაა. (ხოდოროვის მიხედვით)

ხევაება მათ შორის ისაა, რომ აქტივაციური კარის გაღება გაცილებით უფრო სწრაფი პროცესია, მაგრამ ჩაირთვება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა პასიური დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონეს მიაღწევს. ინაქტივაციური კარი მართალია უფრო მგრძნობიარეა — იგი მოქმედებაში მოდის მემბრანის მინიმალური დეპოლარიზაციის საპასუხოდაც კი, მაგრამ ეს პროცესი უფრო ნელა მიმდინარეობს და არხები შედარებით გვიან იხურება.

ზემოთ თქმულიდან გამომდინარეობს, რომ მადეპოლარიზებელი დენის გამალიზიანებული ეფექტი განისაზღვრება დენის ცვლილების სისწრაფით: 1) თუ დენის ინტენსივობა სწრაფად იზრდება, მაშინ მემბრანის პასიური დეპოლარიზაცია სწრაფად აღწევს კრიტიკულ დონეს. Na^+ -ის არხებში სწრაფად იღება აქტივაციური კარები და Na^+ -ის იონები იწყებენ ბოქკოში შესვლას. ასეთ პირობებში, კალიუმის არხების ინერტულობის გამო, G_{Na} გადააქარბებს G_K -ს და მოხდება მემბრანის სწრაფი დეპოლარიზაცია ანუ განხორციელდება აგზნების პროცესი. 2) მაგრამ თუ გამალიზიანებული დენის ინტენსივობა შედარებით ნელა იზრდება, მაშინ ინაქტივაციური კარი ასწრებს გარკვეული ხარისხით დახურვას, რაც ამცირებს პასიური დეპოლარიზაციის სიღრმეს. ცხადია, ასეთ შემთხვევაში კრიტიკული დეპოლარიზაციის მისაღწევად უფრო ძლიერი დენის მოქმედება იქნება საჭირო, რაც ზღურბლის გაზრდაზე ანუ აგზნებადი ქსოვილის ნაწილობრივ აკომოდაციას მიუთითებს. ცხადია, აკომოდაციის ხარისხი მით მეტია, რაც უფრო დაბალია დენის ცვლილების სისწრაფე. 3) თუ გამალიზიანებული დენის ინტენსივობის ზრდა ისე ნელა ხდება, რომ ინაქტივაციის კარის სრული დახურვა ასწრებს კრიტიკული დეპოლარიზაციის დამყარებას, მაშინ აგზნება საერთოდ არ აღმოცენდება, ე. ი. გამოვლინდება ქსოვილის სრული აკომოდაცია.

კვალის ჰიპერპოლარიზაცია. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ნერვული და კუნთოვანი ბოქკოების აგზნების დროს წარმოშობილი მოქმედების დენი აღირიცხება მახვილი ანუ პიკოვანი პოტენციალის სახით, რომლის ამავალი მუხლი კაპრობებულია ბოქკოში Na^+ -ის სწრაფი შესვლით, დაღმავალი მუხლი კი ბოქკოდან K^+ -ის გამოსვლით. მაგრამ ნერვულ ბოქკოში საქმე ამით არ მთავრდება. ხშირად მოქმედების პოტენციალის დაღმავალ მუხლს თან სდევს შედარებით სუსტი, მაგრამ ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი, რაც მემბრანის პოლარიზაციის გაზრდას ანუ მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას შეესაბამება (სურ. 47, e). აღნიშნულ დადებით პოტენციალს აგზნების მიმყოფ ანუ კ ვ ა ლ ი ს ჰ ი პ ე რ პ ო ლ ა რ ი ზ ა ც ი ა ს უწოდებენ.

კვალის ჰიპერპოლარიზაციის იონური მექანიზმის შესახებ ერთიანი აზრი არ არსებობს. მკვლევართა ერთი ნაწილი თვლის, რომ აგზნების დროს ბოქკოდან K^+ უფრო მეტი რაოდენობით გამოდის ვიდრე Na^+ შედის. ასე იმიტომ უნდა ხდებოდეს, რომ აგზნების დამთავრების შემდეგ მემბრანის განვლადობა კალიუმის მიმართ გარკვეულ ხანს მომატებული რჩება, ამიტომ ეს იონები განაგრძობენ უჩრედეზიდან გამოსვლას. ნატრიუმის არხები კი ამ დროს დახურულია (ნატრიუმის სისტემა დროებით ინაქტივირებულია), რის გამოც Na^+ -ის იონები ვეღარ შედის ბოქკოს შიგნით (მემბრანაში „გაქონვის“ გზით) და ვერ ამცირებს K^+ -ის გამოსვლით შექმნილ პოტენციალს. ამის შედეგად, მემბრანის პოლარიზაცია იზრდება და მოსვენების პოტენციალი გარკვეული ხნით E_K -ის დონეს უახლოვდება. ეს პროცესი ოსცილოგრაფის ეკრანზე აღირიცხება როგორც კ ვ ა ლ ი ს დადებითი პოტენციალი.

მეორე ჰიპოთეზის მიხედვით, კვალის ჰიპერპოლარიზაციის შექმნაში წამყვანი მნიშვნელობა აქვს მემბრანის ტუმბოს, რომელიც ელექტროგენულ რეაქციაში მუშაობს. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, აგზნების დროს Na^+ -ის იონების ქარბად შესვლა ბოქკოს შიგნით და K^+ -ის გამოსვლა გარეთ, ააქტივებს ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს; იგი უფრო სწრაფად და ინტენსიურად იწყებს მოქმედებას და იწვევს მემბრანული პოტენციალის ნორმაზე მეტად გაზრდას, ანუ მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას.

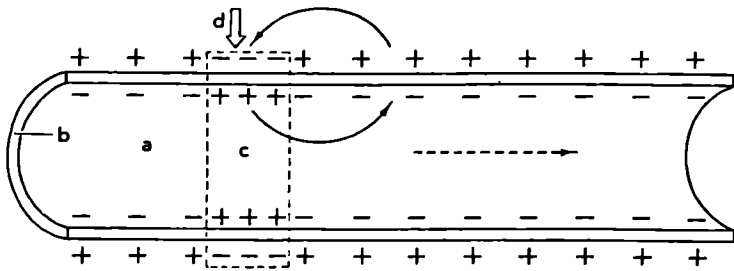
მემბრანის იონური არხების სელექტურობა. თავისუფალი იონების მოძრაობა ტრანსმემბრანულ არხებში განისაზღვრება ამ იონთა არამარტო ზომით, არამედ სხვა მაჩვენებლებითაც. ზუსტად არის დადგენილი, რომ მემბრანაში ცალკე არსებობს არხები როგორც ელექტრული მუხტით განსხვავებული იონებისათვის (მაგ., Cl^- და K^+). ასევე იმ იონებისათვის, რომლებსაც ერთი და იგივე ნიშნის მუხტი გააჩნია (მაგ., Na^+ და K^+).

Na^+ -სა და K^+ -ისათვის ცალკე არხების არსებობაში ადვილად დაერწმუნდებით, თუ ნახევრად განვლად მემბრანას დავამუშავებთ (მოვწამლავთ) ტ ე ტ რ ო - ლ ო ნ ტ ო კ ს ი ნ ი თ (შხამი, რომელიც გამოყოფილია ეკალმუცლიანი თევზის ერთ-ერთი წარმომადგენლისაგან — „telrodon-4“. ეს შხამი შერჩევითად მოქმედებს მხოლოდ Na^+ -ის არხებზე და მათ ბლოკირებას ახდენს. K^+ -ის არხები კი არ იცვლება. საპირისპირო მოქმედება აქვს ტ ე ტ რ ა ე თ ი ლ ა მ ო ნ ი უ მ ს (ტიპა). იგი მხოლოდ K^+ არხების ბლოკირებას ახდენს და არ მოქმედებს Na^+ -ის არხებზე.

ცალკე არხებით მოძრაობს აგრეთვე Ca^{2+} -ის იონები. კალციუმის არხების არსებობა დადგენილია იმ მემბრანებში, რომლებიც აქვთ კუნთის ენდოპლაზმური რეტისკულუმის ცისტერნებს, ნერვული უჯრედების ღენდრიტებს და აქსონების პრესინაპსურ დაბოლოებებს.

აგზნების გავრცელების შექანიზმი კუნთოვან და ნერვულ ბოქკოებში. 100 წელზე მეტია მას შემდეგ, რაც გერმანელმა მეცნიერმა ჰერმანმა ივარაუდა, რომ აგზნების დროს წარმოშობილი მოქმედების დენი წარმოადგენს იმ ფაქტორს, რომლის საშუალებითაც აგზნების პროცესი ვრცელდება მთელ ბოქკოში. ჰერმანის მიერ მოწოდებული თეორიის მიხედვით აგზნებადი ბოქკო განიხილება, როგორც კაბელი, რომლის გამტარ გულგულს შეესაბამება პროტოპლაზმა, ხოლო იზოლატორს — ზედაპირული მემბრანა. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ნერვული და კუნთოვანი ბოქკოები „ცუდ“ კაბელებს წარმოადგენს, რადგან ციტოპლაზმა დაახლოებით 10^7 -ჯერ უფრო ცუდად ატარებს დენს, ვიდრე ნამდვილი კაბელის მეტალური გული, ხოლო ზედაპირული მემბრანის წინალობა 10^6 -ჯერ ნაკლებია კაბელის იზოლატორის წინალობაზე. მიუხედავად ამისა, როგორც კუნთოვანი, ისე ნერვული ბოქკოები მართლაც ერთგვარ მსგავსებას იჩენს კაბელთან. ჰერმანის წარმოდგენით ბოქკოში დენი ვრცელდება იმის გამო, რომ ბოქკოს ერთი რომელიმე უბნის აგზნების შედეგად წარმოშობილი მოქმედების დენი გამაღიზიანებლად მოქმედებს და აგზნებს ბოქკოს მეზობელ უბანს.

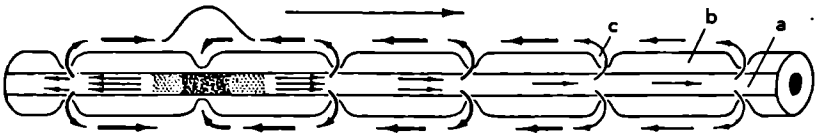
თანამედროვე წარმოდგენით კუნთოვან და უმიეღინო ნერვულ ბოქკოში აგზნების გავრცელება შემდეგნაირად ხდება, როგორც ცნობილია, ცოცხალი ბოქკოს მემბრანა მოსვენების მდგომარეობაში პოლარიზებულია: გარედან მასზე მოდებულია დადებითი პოტენციალი, ხოლო ბოქკოს შიგნიდან — უარყოფითი (სურ. 50). გამაღიზიანებელი აგენტის მოქმედების შედეგად წარმოიშობა აგზნება: გაღიზიანებული უბნის მემბრანა დეპოლარიზდება და მოსვენების პოტენციალი რევერსიას განიცდის. ახლა მემბრანა გარედან დაიმუხტება უარყოფითად, ხოლო შიგნიდან — დადებითად. მაშასადამე, ბოქკოს აგზნებულ უბანსა და მის მეზობელ უბნებს შორის შეიქმნება პოტენციალთა სხვაობა, რომლის ბაზაზე აღიძვრება ელექტრული დენი. მისი მიმართულება იქნება მაღალი (დადებითი) პოტენციალიდან დაბალისაკენ. ე.ი. ბოქკოს შიგნიდან დენი იმოძრაავებს აგზნებული უბნიდან აუგზნებელისაკენ. იმის გამო, რომ ზედაპირული მემბრანა არ წარმოადგენს აბსოლუტურ იზოლატორს, დენის ნაწილი გამოდის ბოქკოდან გარეთ და მიემართება (ე.ი. ბრუნდება) აგზნებული უბნისაკენ. ბოქკოს შიგნიდან გამოსული დენი მემბ-



სურ. 50. კუნთოვან და უმიელინო ნერვულ ბოქკოებში აგზნების გავრცელების პრინციპული სქემა. a — ბოქკოს სიგრძივი განაკვეთი, b — ნახევრად განვლადი მემბრანა, c — გალიზიანების შედეგად აგზნებული უბანი, d — გალიზიანებული ელექტროდების კათოდი. ჩაკლური ისრები აღნიშნავენ აგზნების დენის მოძრაობის პირობით მიმართულებას. წვეკტილი ისარი მიუთითებს აგზნების ტალღის გავრცელების მიმართულებას.

რანაზე გამალიზიანებლად მოქმედებს და იწვევს მის დეპოლარიზაციას კრიტიკულ დონემდე. ამას მოჰყვება მემბრანის ამ უბნის აგზნება ანუ ნატრიუმის იონების შესვლა და მემბრანის დეპოლარიზაცია. ახლა მემბრანის ეს ნაწილი დაიმუხტება გარედან უარყოფითად, ხოლო შიგნიდან — დადებითად. მაშასადამე, ისევ დამყარდება პოტენციალთა სხვაობა ამ ახალ აგზნებულ უბანსა და მის მეზობელ უბანს შორის. კვლავ აღიძვრება დენი, რომელიც ასეთივე წესით იმოქმედებს მეზობელ აუგზნებელ ნაწილზე და გამოიწვევს მის აგზნებას. ასე ხდება დეპოლარიზაციის ანუ აგზნების ტალღის გავრცელება ბოქკოს მთელ სიგრძეზე.

აგზნების გავრცელება მიელინთან ნერვულ ბოქკოში. მიელინთან ნერვულ ბოქკოში აგზნების გავრცელების მექანიზმი პრინციპულად იგივეა, რაც კუნთოვან და უმიელინო ნერვულ ბოქკოებში: ყოველი აგზნებული უბნის მოქმედების დენი გამალიზიანებლად იმოქმედებს და ააგზნებს მომდევნო მეზობელ უბანს, რის შედეგადაც აგზნების ტალღა გავრცელდება ბოქკოს მთელ სიგრძეზე. მიელინთან ბოქკოში აგზნების გავრცელების მექანიზმის ერთგვარი თავისებურება განპირობებულია მიელინის გარსით და რანეიეს შევიწროვებით. ეს უკანასკნელი, როგორც ცნობილია, ბოქკოს მთელ სიგრძეზე გვხვდება ყოველი 0.5 — 1,5 მმ-ის დაშორებით. საქმე ის არის, რომ მიელინის გარსში არსებულ ცხიმისებურ ნივთიერებას (მიელინს) დიდი წინააღმდეგობა აქვს ელექტრული დენის მიმართ. ამის გამო მიელინთან ბოქკოზე მიყენებული დენი აგზნებას იწვევს არა ზუსტად მისი მოქმედების უბანში, არამედ უახლოეს რანეიეს შევიწროვებაში. აქ აღძრული მოქმედების დენი ბოქკოს შიგნით იმოძრაავს აგზნებული რანეიეს სივიწროვედან აუგზნებლისაკენ (სურ. 51). მაგრამ მიელინის გარსის დიდი წინააღმდეგობის გამო დენი ვერ გამოდის ბოქკოდან, მანამ იგი არ მიადწევს მეზობელ შევიწროვებას. აქ ბოქკო მოკლებულია მიელინის გარსს, ამიტომ დენი გამოდის ბოქკოდან გარეთ, გამალიზიანებლად მოქმედებს მემბრანაზე და იწვევს მის აგზნებას. აქ წარმოშობილი მოქმედების დენიც მხოლოდ შემდგომ რანეიეს სივიწროვეში გამოიწვევს აგზნებას და ა. შ. ამრიგად, მიელინთან ნერვულ ბოქკოში აგზნების გავრცელების დროს ამოქმედდება არა ყოველი მეზობელი მონაკვეთი, არამედ მხოლოდ რანეიეს შევიწროვებები. სხვა სიტუაციით რომ ვთქვათ, მიელინთან ბოქკოში აგზნება გავრცელდება ერთი რანეიეს სივიწროვიდან მომდევნოზე გადახტომის გზით. აგზნების გავრცელების ასეთ მექანიზმს სალტატორული მექანიზმი ეწოდება.



სურ. 51. მიელინიან ნერვულ ბოქვოში აგზნების გავრცელების სქემა.

a — აქსონი, b — მიელინის გარსი, c — რანვიეს სივრცოვე (განმარტება ტექსტში).

მიელინიან ბოქვოში ერთი რანვიეს სივრცოვიდან მეორეზე აგზნების გადახტომის რეალურობა მტკიცდება შემდეგი ცდით: თუ მიელინიან ბოქვოში ერთ-ერთ რანვიეს შევიწროვებას მოეწამლათ, ხოლო ნერვის სხვა უბნებში შევინარჩუნებთ აგზნებადობის მაღალ დონეს, მაშინ ნერვის გალიზიანების შედეგად წარმოშობილი აგზნება გავრცელდება არამარტო მოწამლული რანვიეს სივრცოვემდე, არამედ მის შემდეგაც. ფიქრობენ, რომ მიელინის გარსი რანვიეს შევიწროვებებით აგზნების სწრაფ გატარებას უნდა ემსახურებოდეს და ამდენად მნიშვნელოვან შენაძენს უნდა წარმოადგენდეს ფილოგენეზური განვითარების პროცესში.

მოქმედების დენის ბიპოლარული და მონოპოლარული რეგისტრაცია. კუნთოვან და ნერვულ ქსოვილში ელექტრული მოვლენების აღრიცხვას წინათ სიმიანი გალვანომეტრით, ხოლო შემდეგ შლეიფიანი ოსცილოგრაფით ახდენდნენ. აღნიშნულ ხელსაწყოებში სარეგისტრაციო სისტემები ერთგვარი ინერციულობით ხასიათდება. ამიტომ ჩაწერილი მრუდი ზუსტად არ გამოხატავდა ელექტრული პოტენციალების განვითარების პროცესს დროში. ბოლო ხანებში ელექტრულ პოტენციალთა აღსარიცხად გამოიყენება კათოდური ოსცილოგრაფი, რომელიც პრაქტიკულად უინერციო სისტემას წარმოადგენს და ამიტომაც ჩაწერილი მრუდი თითქმის ზუსტად შეესაბამება საკვლევ პროცესს — აგზნებას.

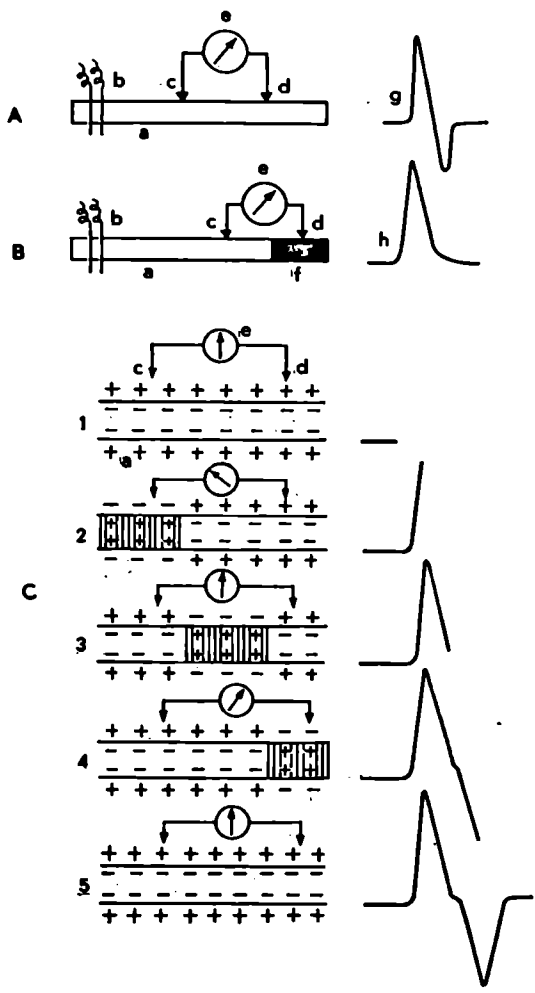
მოქმედების დენის აღსარიცხად ნერვულ (ან კუნთოვან) ბოქვოზე ათავსებენ ორ წყვილ ელექტროდს (სურ. 52). ელექტროდების ერთი წყვილი შეერთებულია დენის წყაროსთან და მათ გამლიზიანებელ ელექტროდებს უწოდებენ. მეორე წყვილი, სათანადო გამძლეობის საშუალებით, მიერთებულია ოსცილოგრაფთან. ეს „სარეგისტრაციო“ ანუ „გამომყვანი“ ელექტროდებია. დენის წყაროს ჩართვის შედეგად გამლიზიანებელ ელექტროდებში გაივლის სათანადო ინტენსივობის დენი, რომელიც იმოქმედებს ბოქვოებზე და გამოიწვევს მის აგზნებას. აგზნების ტალღა მოქმედების დენის საშუალებით გავრცელდება ბოქვოს სიგრძეზე, როცა აგზნება, ანუ დეპოლარიზაციის ტალღა მიადწევს პირველ გამომყვან ელექტროდს, მაშინ გამომყვან ელექტროდებს შორის შეიქმნება პოტენციალთა სხვაობა: პირველ ელექტროდთან მემბრანა გარედან დამუხტული იქნება უარყოფითად, ხოლო მეორე ელექტროდთან — დადებითად (როგორც ეს მოსვენების მდგომარეობისათვის არის დამახასიათებელი). ამ პოტენციალთა სხვაობის ხარჯზე აღიძვრება დენი, რომელიც გამომყვანი ელექტროდების საშუალებით გაივლის ოსცილოგრაფში და ეკრანზე კათოდური სხივი გადაიხრება ზევით (უარყოფითი გადახრა). თუ გამომყვან ელექტროდებს შორის მანძილი საკმაოდ დიდია, მაშინ აგზნების ტალღა შეიძლება გასცდეს პირველ ელექტროდს ისე, რომ ჯერ მიდწეული არ იყოს მეორე ელექტროდთან. ასეთ შემთხვევაში ელექტროდებს შორის პოტენციალთა სხვაობა მოისპობა. ამის შესაბამისად ხდება კათოდური სხივის დაშვება და ეკრანზე აღიბეჭდება მახვილი პიკის ფორმის ერთფაზიანი პოტენციალი (მოქ-

მედების პოტენციალი). აგზნების შემდგომი გავრცელების გამო დეპოლარიზაციის ტალღა მიაღწევს მეორე გამოძევან ელექტროდს და კვლავ შეიქმნება პოტენციალთა სხვაობა. მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ უარყოფითი პოლუსი იქნება მეორე ელექტროდის უბანში, ხოლო დადებითი — პირველ ელექტროდთან. კვლავ გაივლის ოსცილოგრაფში ელექტრული დენი, მაგრამ შებრუნებული მიმართულებით. მაშასადამე, ეკრანზე კათოდური სხივი გადაიხრება საწინააღმდეგო მხარეზე, ე. ი. ქვევით. საწყის მდგომარეობას სხივი დაუბრუნდება მხოლოდ მას შემდეგ, როცა აგზნება გასცდება ანუ დამთავრდება მეორე ელექტროდის ქვეშ.

ზემოთ აღწერილიდან ჩანს, რომ ნერვული (აგრეთვე კუნთოვანი) ბოქკოს მოქმედების გამომხატველი მრული რეგისტრაციის მოცემულ პირობებში ორფაზიანია. პირველი ფაზა (უარყოფითი გადახრა) შეესაბამება პირველი გამოძევანი ელექტროდის უბანში მიმდინარე აგზნებას, ხოლო მეორე ფაზა (დადებითი გადახრა) — აგზნების პროცესს მეორე ელექტროდის უბანში. სურ. 52-ზე მოყვანილი სქემის მიხედვით აგზნების პოტენციალის ორივე ფაზის მახასიათებლები ერთმანეთის იდენტურია. სინამდვილეში ნერვულ ბოქკოზე (მით უმეტეს კუნთოვან ბოქკოზე) განლაგებულ გამოძევან ელექტროდებს შორის მანძილი ისეთია, რომ მეორე ელექტროდთან დეპოლარიზაციის ტალღა აღწევს ჯერ კიდევ მაშინ, როცა პირველ ელექტროდთან აგზნება დამთავრებული არ არის. ამიტომაც რეგისტრირებული პოტენციალის ფაზები განსხვავდება ერთმანეთისაგან: როგორც წესი პირველი ფაზის ამპლიტუდა მეტია მეორეზე, ხოლო ხანგრძლივობა — ნაკლები (სურ. 52, ა).

ბიოპოტენციალების რეგისტრაციის აღწერილ წესს, რომლის დროსაც ორივე გამოძევანი ელექტროდი აქტიურია, ე. ი. როცა ორივე აღრიცხავს აგზნების პროცესს, ბიპოლარულ რეგისტრაციას უწოდებენ. მაგრამ თუ გამოძევან ელექტროდებს შორის დავარღვევთ ბოქკოს ფიზიოლოგიურ მთლიანობას (ბოქკოს გადაუჭკერთ ძაფს ან გაესრესთ), მაშინ აგზნების ტალღა მიაღწევს მხოლოდ პირველ გამოძევან ელექტროდს და ამიტომ ოსცილოგრაფის ეკრანზე მოქმედების დენი აისახება ერთფაზიანი მრულით, რომელიც შეესაბამება პირველი ელექტროდის უბანში მიმდინარე აგზნების პროცესს (სურ. 52.ბ). ბიოპოტენციალების აღრიცხვის ამ წესს მონობლარულ რეგისტრაციას უწოდებენ.

აგზნების კანონის იონური საფუძველი. მემბრანული თეორიის პოზიციიდან კარგად იხსნება „სულ ან არაფრის კანონის“ ყველა ასპექტი: ა) ნერვული (ასევე კუნთოვანი) ბოქკოს აგზნების ინტენსივობა მ ა ქ ს ი მ ა ლ უ რ ი ა უკვე ზღურბლოვანი გალიზიანების საპასუხოდ. ახსნა: აგზნების დროს ზედაპირული მემბრანა დეპოლარიზაციას განიცდის N_2^+ -ის წონასწორობის პოტენციალამდე (+45 მვ). აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს თუ როგორი ბუნების და რა ინტენსივობის აგენტით მოხდება ბოქკოს გალიზიანება. არც ერთ შემთხვევაში მემბრანის საპასუხო დეპოლარიზაცია არ ვალდაკარბებს ნატრიუმის წონასწორობის პოტენციალს. ე. ი. მოქმედების დენის ინტენსივობა მუდამ ერთი და იგივე — მოსვენების პოტენციალისა და N_2^+ -ის წონასწორობის პოტენციალის ჯამის ტოლი იქნება. ამიტომაც არის, რომ კუნთოვანი და ნერვული ბოქკოების აგზნება გრადიენტის არ განიცდის გამლიზიანების ინტენსივობის ცვლასთან დაკავშირებით. ბ) კუნთოვანი და ნერვული ბოქკოები აგზნების დროს რ ე ფ რ ა ქ ტ ე რ უ ლ მდგომარეობაში გადადის. ახსნა: პოჯინისა და ჰაქსლის თეორიის მიხედვით ამის მიზეზი ის უნდა იყოს, რომ მოქმედების დენის აღმავალ ფაზაში (დეპოლარიზაციის ფაზა) მემბრანის განვლადობა N_2^+ -ის იონებისადმი მაქსიმალურ-



სურ. 52. ბიოლარული და მონომოლარული რეგისტრაციის სქემა (განმარტება ტექსტში).

- A — ელექტრული პოტენციალების ბიოლარული რეგისტრაცია.
- B — მონომოლარული რეგისტრაცია. a — აგზნებადი ბოკო, b — გამლიზიანებული ელექტროდები, c — და d — აღმრიცხველი ელექტროდები, e — სარეგისტრაციო ხელსაწყო, f — ბოკოს დაზიანებული უბანი, g — მოქმედების დენი ბიოლარული რეგისტრაციის დროს, h — მოქმედების დენი მონომოლარული რეგისტრაციის დროს.
- C — ორფაზიანი მოქმედების დენის აღმოცენების სქემა ბიოლარული რეგისტრაციის დროს. 1 — მოსვენების მდგომარეობა, 2 — აგზნების ტალღა აღწევს I აღმრიცხველ ელექტროდს. 3 — აგზნების ტალღა ელექტროდებს შორის არის, 4 — აგზნება აღწევს II ელექტროდს, 5 — აგზნება დამთავრებულია. (ხოლოროვი).

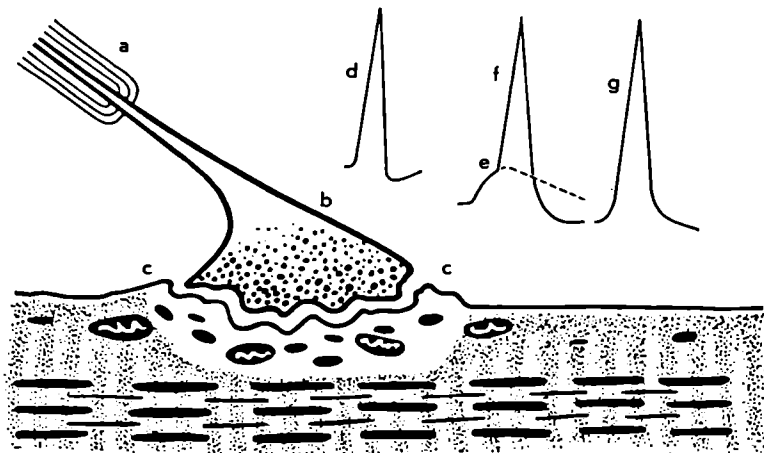
რია და მნიშვნელოვნად აღემატება K^+ -ისადმი განვლადობას. ამ პერიოდში ახალი გალიზიანება, რაგინდ ძლიერიც არ უნდა იყოს იგი, დამატებით ეფექტს ვერ გამოიწვევს, რადგან მემბრანა ისედაც მაქსიმალურად განვლადია ნატრიუმისათვის. მოქმედების დენის დაღმავალ ფაზაში (რეპოლარიზაციის ფაზა), ერთი მხრივ მემბრანა მაქსიმალურად განვლადი ხდება K^+ -ისადმი, ხოლო მეორეს მხრივ

ხდება ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაცია ანუ განვლადობის შემცირება სათანადო არხების დახურვის გამო. მაშასადამე, როგორი ინტენსივობითაც არ უნდა მოხდეს დამატებით გალიზიანება, ზედაპირული მემბრანის განვლადობა კალიუმისადმი მეტი იქნება, ვიდრე ნატრიუმისადმი. ამრიგად, აგზნების ეს პერიოდი, რომელიც მოქმედების დენის აღმავალ და დაღმავალ ფაზებს მოიცავს, აბსოლუტურ რეფრაქტერულ ფაზას შეესაბამება. მემბრანაში ნატრიუმის ინაქტივაციის მოხსნა და კალიუმისადმი განვლადობის ნორმალედ შემცირება თანდათანობით ხდება. ამის შესაბამისად თანდათანობით აღდგება ბოჭკოს აგზნებადობის ხარისხი და გამოწვეული აგზნების ინტენსივობაც. ეს შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზაა. გ) ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნება უ დ ე კ რ ე მ ე ნ ტ ო დ ვ რ ც ე ლ დ ე ბ ა. ახსნა: როცა ბოჭკოში ერთი რომელიმე უბანი აიგზნება, იქ წარმოშობილი მოქმედების დენი გამლიზიანებლად იმოქმედებს მეზობელი უბნის მემბრანაზე და გამოიწვევს მის დეპოლარიზაციას კრიტიკულ დონემდე. ამას მოჰყვება მემბრანის განვლადობის გაზრდა, Na^+ -ის ზევისებური შესვლა ბოჭკოში და მემბრანის შემდგომი დეპოლარიზაცია ნატრიუმის წონასწორობის პოტენციალამდე. იმის გამო, რომ ამ უბანშიც მემბრანის დეპოლარიზაციის დონე განისაზღვრება ნატრიუმის წონასწორობის პოტენციალით, აგზნების ინტენსივობა აქაც იგივე იქნება, რაც პირველად აღზნებულ უბანში. ეს კანონზომიერება მეორდება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე და ამიტომაც აგზნების გავრცელება დეკრემენტის გარეშე ხდება.

ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში (ე. ი. ქსოვილებში, რომლებიც იგზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით) გალიზიანების ზღურბლის არსებობა შემდეგი გარემოებით არის განპირობებული. მოსვენების მდგომარეობაში ზედაპირული მემბრანა უკეთ განვლადია K^+ -ისადმი. ვიდრე Na^+ -ისადმი. გამლიზიანებელი აგენტის მოქმედების შედეგად ხდება მოსვენების პოტენციალის შემცირება (მემბრანის პასიური დეპოლარიზაცია) და განვლადობის გაზრდა აღნიშნული იონების მიმართ. მაგრამ დასაწყისში უფრო სწრაფად იზრდება მემბრანის განვლადობა Na^+ -ის მიმართ (P_{Na}). მემბრანის პასიური დეპოლარიზაციის გარკვეულ დონეზე იგი შეიძლება გაუტოლდეს K^+ -სადმი განვლადობას (P_K) მაშინ მემბრანაში შეიქმნება არასტაბილური მდგომარეობა: საკმარისია ოდნავ გაღრმავდეს მემბრანის დეპოლარიზაცია, რომ P_{Na} გადააჭარბოს P_K -ს, რასაც მოჰყვება Na^+ -ის ზევისებრი შესვლა ბოჭკოში. მაშასადამე, მემბრანის დეპოლარიზაციის აღნიშნული დონე კ რ ი ტ ი კ უ ლ ს ანუ ზღურბლოვან დეპოლარიზაციას წარმოადგენს, ხოლო გალიზიანების ინტენსივობა — ზ ღ უ რ ბ ლ ო ვ ა ნ ს. თუ მემბრანის პასიურმა დეპოლარიზაციამ არ მიიღწია კრიტიკულ დონეს, მაშინ P_K — გაცილებით მეტია P_{Na} -ზე ამიტომ კალიუმი უკარბად გამოდის გარეთ და ისევ აღადგენს მოსვენების პოტენციალს. ე. ი. ბოჭკო არ აიგზნება. ასეთი გალიზიანება ქ ე ვ ზ ღ უ რ ბ ლ ო ვ ა ნ ი იქნება.

აგზნების ვალდაევა ნარკოზიდან კუნთში

ზოგადი ცნება ნეირო-მოტორულ ერთეულზე. მთლიან ორგანიზმში ჩონჩხის კუნთები, ჩვეულებრივ, იგზნება და იკუმშება მათთან მოსული ნერვული იმპულსების საპასუხოდ. ზურგის ტვინიდან გამოსული ნერვული ბოჭკოები (მოტონეირონების აქსონები) ჩონჩხის კუნთებთან მიახლოების დროს უხვად იტოტება და ამ კუნთებში შემავალ მრავალ განივზოლიან ბოჭკოს უკავშირდება. ამრიგად,



სურ. 53. ნერვუნთოვანი სინაპსის სქემატური სურათი.

a — მიელინინი ნერვული ბოჭკო, b — აქსონის დაბოლოება სინაპსური ბუშტუკებით, c — მამოძრავებელი ფირფიტა. d — აქსონის მოქმედების პოტენციალი, e — მამოძრავებელი ფირფიტის წელი პოტენციალი, f და g კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალები. ჩანს, რომ მამოძრავებელი ფირფიტის ახლოს აღირიცხება ოკოპოზონენტური პოტენციალი (ef), ხოლო დაშორებულ უბანში — ერთოპოზონენტური (g).

წარმოიქმნება მრავალი ნეირო-მოტორული ერთეული. ნეირო-მოტორული ერთეულის სახელწოდებით აღნიშნავენ ერთ მოტორულ აქსონს და ყველა იმ კუნთოვან ბოჭკოს, რომლებიც ამ აქსონთანაა დაკავშირებული (მსჯელობის გაადვილების მიზნით ნეირო-მოტორულ ერთეულად ჩვენ განვიხილავთ ერთ კუნთოვან ბოჭკოს და მასთან დაკავშირებულ მოტორულ აქსონს). არჩევენ: 1. თუ ახურ ნეირო-მოტორულ ერთეულებს, როცა აქსონებთან დაკავშირებულია სწრაფი ანუ თეთრი განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოები, და 2. ტონურ ნეირომოტორულ ერთეულებს, როცა აქსონთან დაკავშირებულია წელი ანუ წითელი კუნთოვანი ბოჭკოები.

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სტრუქტურა. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ის უბანი, რომელსაც უკავშირდება მოტორული ნერვული ბოჭკო, გარკვეულ სტრუქტურულ ცვლილებას განიცდის, აქ დიდი რაოდენობით გროვდება სარკოპლაზმა და ბირთვები, რის გამოც იგი ამოიბურცება ბოჭკოდან. თეთრ კუნთოვან ბოჭკოებში ეს ამოიბურცული ნაწილი ღილის ფორმისაა და მას მამოძრავებელ ფირფიტას (ზოგჯერ საბოლოო ფირფიტასაც უწოდებენ) სურ.53, C). ჩვეულებრივ, თეთრ კუნთოვან ბოჭკოებს ერთი მამოძრავებელი ფირფიტა გააჩნიათ, რომელიც მოთავსებულია ბოჭკოს შუა მესამედში. გამონაკლისის სახით, განსაკუთრებით გრძელ ბოჭკოებს, შეიძლება ორი ან სამი მამოძრავებელი ფირფიტაც ჰქონდეს.

მამოძრავებელ ფირფიტას, ისევე როგორც კუნთოვანი ბოჭკოს დანარჩენ ნაწილს, ზედაპირული მემბრანა გააჩნია. მემბრანა მამოძრავებელ ფირფიტაში მრავალ ჩაღრმავებას ქმნის (სურ. 53). მოტორული აქსონი კუნთოვანი ბოჭკოს მახლობლად კარგავს მიელინის გარსს, იტოტება და უწვრილეს ბადეს — ტერმინალურ განშტოებას ქმნის. ნერვული დაბოლოება დიდი რაოდენობით შეიცავს მიტოქონდრიებს. იგი იძლევა მრავალ ნაყევს, რომლებიც ზრდის მამოძრავებელ

ფირფიტასთან აქსონის კონტაქტის ფართს. ელექტრონულ მიკროსკოპში ნათლად ჩანს, რომ ნერვული დაბოლოების მემბრანა არ ერწყმის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას; ისინი ერთმანეთისაგან გამოყოფილია ვიწრო ნაპრალით. ამრიგად, ნერვუნთოვანი შეერთება ტიპურ სინაპსურ სტრუქტურას წარმოადგენს, სადაც პრესინაპსი შექმნილია ნერვული დაბოლოების მემბრანით, ხოლო პოსტინაპსი — მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანით. მათ შორის არსებული სინაპსური ნაპრალის სისქე დაახლოებით 10 ნმ-ია (100 Å).

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების პრესინაპსური ნაწილი, მიტოქონდრიების გარდა, დიდი რაოდენობით შეიცავს (300 — 400-მდე) მცირე ზომის (დაახლოებით 500 Å) ბუშტუკებს — ვ ე ზ ი კ უ ლ ე ბ ს, ამ ბუშტუკებში დაგროვილია ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება — ა ც ე ტ ი ლ ქ ო ლ ი ნ ი. თითოეული ბუშტუკი შეიცავს დაახლოებით 10000 მოლეკულა აცეტილქოლინს (სურ. 53,ბ).

მამოძრავებელი ფირფიტის აგზნება და მისი ელექტრული კორელატი. მამოძრავებელი ფირფიტა თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით განსხვავდება კუნთოვანი ბოჭკოს დანარჩენი ნაწილებისაგან, აგრეთვე ნერვული ბოჭკოებისაგან. იგი არ ემორჩილება „სულ ან არაფრის კანონს“: ა) მისი გააქტივება მუდამ ლოკალური აგზნების ხასიათს ატარებს, რომლის ინტენსივობა მით მეტია, რაც უფრო მძლავრად მოქმედებს მასზე გამღიზიანებელი აგენტი; ბ) აგზნების დროს მამოძრავებელ ფირფიტაში არ მყარდება რეფრაქტერული მდგომარეობა და ამიტომ მისი განმეორებითი აგზნება შეიძლება ჭერ კიდევ მაშინ, როცა წინამორბედი აგზნება დამთავრებული არ არის.

მამოძრავებელი ფირფიტის გააქტივებასაც თან სდევს ელექტროდენის წარმოშობა. მაგრამ ეს დენი დამახასიათებლად განსხვავდება ბოჭკოს დანარჩენი ნაწილის (ე. ი. უნერვო უბნების) აგზნების დენისაგან. განსხვავდება როგორც ინტენსივობის მხრივ, ისე ხანგრძლივობითაც. თბილისისხლიან ცხოველებში კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის გააქტივების დროს აღძრული დენის მაქსიმალური ოდენობა დაახლოებით 10-ჯერ მცირეა უნერვო ადგილის აგზნების დენის ოდენობაზე, ხანგრძლივობა კი მეტია: პოტენციალის აღმავალი ფაზა დაახლოებით 1 — 2 მს, ხოლო დაღმავალი — 4 — 5 მს-ს აღწევს. ცივისხლიან ცხოველებში მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი კიდევ უფრო ხანგრძლივია და შეიძლება 10 — 20 მს-ს გრძელდებოდეს. აღნიშნულის გამო მამოძრავებელი ფირფიტის აგზნების დროს აღრიცხულ ელექტრულ ენერჯის ნ ე ლ პ ო ტ ე ნ ც ი ა ლ ს უწოდებენ (სურ. 53,ე).

აგზნების დენის რეგისტრაცია კუნთოვანი ბოჭკოს ნერვიან და უნერვო უბნებში არაპირდაპირი გაღიზიანების დროს. კუნთის ბოჭკოს არაპირდაპირი (ანუ ნერვიდან) გაღიზიანების დროს მის ნერვიან და უნერვო უბნებში აღრიცხული მოქმედების დენი განსხვავდება ერთმანეთისაგან. თუ აგზნების დენის აღრიცხვა ხდება ელექტროდით, რომელიც მოთავსებულია მამოძრავებელ ფირფიტასთან ახლოს, (ე. ი. ნერვიან უბანში), მაშინ აგზნების დენს რთული ფორმა აქვს. იგი იწყება შედარებით ნელი გადახრით, რომელიც შემდეგ გადადის სწრაფ, პიკისებრ პოტენციალში (სურ. 53, ე1), ამ უკანასკნელის დაღმავალი ფაზა კვლავ ნელი პოტენციალით მთავრდება. უნერვო ადგილის აგზნების დენი კი მარტივი ფორმისაა: მისი აბსოლუტური ოდენობა და ხანგრძლივობა თითქმის იგივეა, რაც ნერვიანი უბნის სწრაფი პოტენციალის. ნერვიან უბანში აღრიცხული პოტენციალის საწყისი და საბოლოო ნელი გადახრა განიხილება როგორც მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების გამომხატველი დენი, ხოლო ამ პოტენციალის სწრაფი, მა-

ლალამპლიტუდიანი ნაწილი (აგრეთვე უნერვო უბნის მთელი პიკოვანი პოტენციალი) გამოხატავს კუნთოვანი ბოქკოს გავრცელებად აგზნებას, ე. ი. ისეთ აგზნებას, რომელიც „სულ ან არაფრის კანონის“ თანახმად მიმდინარეობს. აქედან ცხადია, რომ არაპირდაპირი გალიზიანების დროს თავდაპირველად მამოძრავებელ ფირფიტაში წარმოიშობა ლოკალური აგზნება, შემდეგ ბოქკოს მეზობელ უნერვო უბანში აღიძვრება „სულ ან არაფრის“ ტიპის აგზნება, რომელიც ვრცელდება ბოქკოს მთელ სიგრძეზე.

თბილისისხლიან ცხოველთა კუნთის ნერვიან ადგილებში მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი იმდენად მცირედ უსწრებს წინ კუნთის ბოქკოს აგზნებას. რომ მისი დანახვა ძნელია. მაგრამ თუ კუნთი მოწამლულია კ უ რ ა რ თ ი * (10^{-7} — 10^{-6} გ/მოლ.) და ამის გამო კუნთის ბოქკოში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა, მაშინ ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ აქაც აღიძვრება მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი ანუ ნელი პოტენციალი.

აგზნების გადაცემა ნერვიდან კუნთში. ნერვულ დაბოლოებასა და კუნთოვანი ბოქკოს მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანებს შორის სინაპსური ნაპარალის არსებობის გამო აგზნება ნერვიდან კუნთზე არ შეიძლება გადავიდეს იგივე მექანიზმით. რა მექანიზმითაც იგი ვრცელდება ნერვული და კუნთოვანი ბოქკოების ფარგლებში. ნერვკუნთოვან შეერთებაში სინაპსური ნაპარალის არსებობით შექმნილი სიძნელებები აუცილებლად მოითხოვს აგზნების გადაცემისათვის სპეციალური მექანიზმის არსებობას.

ჭერ კიდევ დიდი ხნის წინ დ ე ი ლ მ ა და მისმა თანამშრომლებმა, ერთის მხრივ, აღმოაჩინეს, რომ კუნთის ხანგრძლივი რიტმული გალიზიანების პირობებში კუნთიდან გამომავალი ვენური სისხლი დიდი რაოდენობით შეიცავს ა ც ე ტ ი ლ ქ ო ლ ი ნ ს; ხოლო მეორეს მხრივ დაადგინეს, რომ კუნთის არტერიაში აცეტილქოლინის შეყვანა ამ კუნთის აგზნებას და სათანადო შეკუმშვას იწვევს. ნერვკუნთოვან შეერთებაში აღმოჩენილ იქნა, აგრეთვე, აცეტილქოლინის დაშვლელი ფერმენტი — ა ც ე ტ ი ლ ქ ო ლ ი ნ ე ს თ ე რ ა ზ ა. ამ ფაქტების საფუძველზე გამოთქმულ იქნა მოსაზრება, რომ აგზნების პროცესი ნერვიდან კუნთში უნდა გადადიოდეს ქიმიური ნივთიერების — აცეტილქოლინის საშუალებით, ხოლო ქოლინესთერაზა შლის აცეტილქოლინს, ათავისუფლებს მისგან კუნთოვან ბოქკოს და ამით პირობებს ქმნის კუნთის ხელახალი და, ე. ი. რიტმული აგზნებისათვის.

მომდევნო წლებში ეს შეხედულება უარყოფილ იქნა იმ ცდების საფუძველზე, რომელთა მიხედვითაც: ა) მამოძრავებელი ფირფიტის ასაგზნებად აცეტილქოლინის გაცილებით მეტი რაოდენობაა საჭირო, ვიდრე იგი გამოიყოფა ნერვკუნთოვან შეერთებაში; ბ) ქოლინესთერაზას გავლენით აცეტილქოლინის ფერმენტულ დაშლას, *in vitro* ცდების თანახმად, საკმარის დიდი დრო სჭირდება. ამ პერიოდში შემუშავდა ახალი წარმოდგენა აგზნების გადაცემის მექანიზმის შესახებ, რომლის მიხედვითაც აგზნება ნერვული დაბოლოებიდან კუნთის მამოძრავებელ ფირფიტაზე უნდა გადადიოდეს ელექტრული დენის საშუალებით. აგზნების გადაცემაზე ასეთ შეხედულებას აგზნების ელექტრული გადაცემის თეორია ეწოდა.

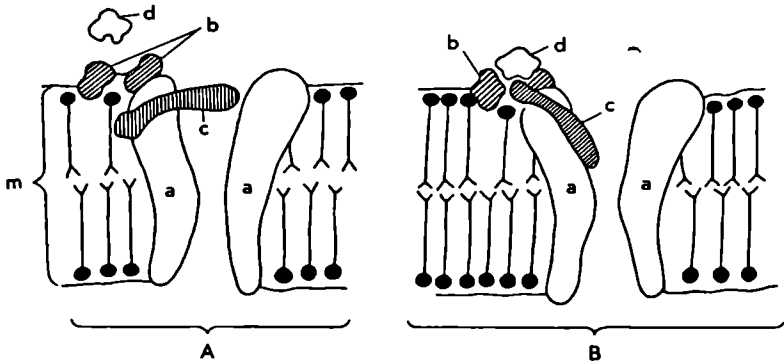
* კურარე — სინაპსური შხამი. კურარეს შემცველ მცენარულ ექსტრაქტს სამხრეთ-ამერიკის ინდიელები თავიანთი მტრების საწინააღმდეგოდ მშვილდისრის წვეტს უცხებდნენ, რომელიც ორგანიზმში მოხვედრისას იწვევდა სასუნთქი და სხვა კუნთების დაბლას და საბოლოოდ ორგანიზმის სიკვდილს.

აგზნების ელექტრული გადაცემის თეორია. ელექტრული თეორიის არსი შემდეგში მდგომარეობს: აქსონში წარმოშობილი „სულ ან არაფრის ტიპის“ აგზნების პროცესი მოქმედების დენის საშუალებით სწრაფად ვრცელდება მთელ ბოჭკოში და ნერვულ დაბოლოებას აღწევს. ნერვულ დაბოლოებაშიც აგზნების შედეგად წარმოიშობა დენი, რომელიც უშუალოდ მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრავებელ ფირფიტაზე და მის ლოკალურ აგზნებას ანუ მემბრანის ნელ დეპოლარიზაციას განაპირობებს. მამოძრავებელი ფირფიტის ნელი პოტენციალი გამლიზიანებლად მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მეზობელ, უნერვო უბნებზე და მათში გავრცელებად აგზნებას იწვევს.

აგზნების ელექტრული გადაცემის თეორია შემდეგში გავრცელდა ცენტრალური სინაპსების მიმართაც და სულ მოკლე დროში თითქმის საყოველთაოდ აღიარეს. მაგრამ მომდევნო წლებში ჩატარებული გამოკვლევებით დაგროვდა ისეთი ფაქტობრივი მასალა, რომელიც საეჭვოს ხდიდა ელექტრული თეორიის სისწორეს. ასე მაგალითად, ზუსტი გაზომვებით გამოიჩვენა, რომ სინაპსური ნაპარალის გამო ნერვული დაბოლოების აგზნების დენი იმდენად შესუსტებული აღწევს მამოძრავებელ ფირფიტას, რომ მის გააქტივებას ვერ გამოიწვევს. ამავე დროს აღმოჩნდა, რომ ნერვუთოვანი შეერთების სუბსინაპსური მემბრანა (ანუ მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანა) თითქმის აუგზნებადია ელექტრული დენის მიმართ. იგი სპეციფიკურ (მაღალ) მგრძობელობას იჩენს მხოლოდ გარკვეული ნივთიერების — აცეტილქოლინის მიმართ, რომელსაც შეიცავს პრესინაპსური ბუშტუკები. მნიშვნელოვანია ის ფაქტიც, რომ აცეტილქოლინის მცირე დოზები მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანის დეპოლარიზაციას იწვევს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ეს ნივთიერება მემბრანაზე გარედან მოქმედებს. ამ ფაქტებზე დაყრდნობით ისევ აღორძინდა შეხედულება, რომ აგზნება ნერვიდან კუნთზე ქიმიური ნივთიერების საშუალებით გადაიტანება.

აგზნების ქიმიური გადაცემის თეორია. აგზნების ქიმიური გადაცემის თანამედროვე თეორიის არსი შემდეგში მდგომარეობს. მოქმედების დენის საშუალებით აგზნება ვრცელდება ნერვული ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე და აღწევს ნერვულ დაბოლოებას. ნერვული დაბოლოების დეპოლარიზაციის შედეგად ზოგიერთი სინაპსური ბუშტუკი (ვეზიკულა) იხსნება და მისი შიგთავსი — აცეტილქოლინი გადმოიღვრება სინაპსურ ნაპარალში. აცეტილქოლინის მოლეკულები დიფუზიით აღწევს მამოძრავებელი ფირფიტის ზედაპირამდე, უერთდება აქ განლაგებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და ცვლის მათ კონფიგურაციას (სურ. 54). ამის შედეგად ხდება იონური არხების გახსნა და ასიმეტრულად განაწილებული იონები ტრანსმემბრანულ მოძრაობას იწვევს. ეს იწვევს სუბსინაპსური მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას (დაახლოებით 50 მვ-მდე). საყურადღებოა, რომ პრესინაპსური მემბრანის იონური განვლადობის გაზრდა პირდაპირდამოკიდებულებაშია პრესინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციის ინტენსივობასთან. მაშასადამე, რაც უფრო ძლიერი იქნება ნერვული დაბოლოების აგზნების პოტენციალი, მით უფრო მეტი აცეტილქოლინი გამოიყოფა მისგან.

მინიატურული პოტენციალები. მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოს დაბოლოებიდან აცეტილქოლინი გამოიყოფა არამარტო ნერვის აგზნების დროს, არამედ სპონტანურადაც, ე. ი. აგზნების გარეშეც. ეს მოვლენა პირველად ინგლისელმა მკვლევარებმა ფ ა ტ მ ა და კ ა ტ ც მ ა აღმოაჩინეს 1952 წელს. მოსვენებული კუნთოვანი ბოჭკოდან მათ აღრიცხეს მცირე ინტენსივობის, ხანმოკლე და არარეგულარული დეპოლარიზაციული პოტენციალები. მეტისმეტად მცირე ამპლიტუ-



სურ. 54. მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანისა („ქიმიური მემბრანის“) და მისი იონური არხების სქემატური სურათი.

„ქიმიურ მემბრანაში“ ისევე როგორც აქსონის (ანუ ელექტრულ) მემბრანაში იონური არხები შექმნილია ცილის მაკრომოლეკულებით, რომლებიც ფოსფოლიპიდური ბიომოლეკულური შრის (m) ორივე მხარეზე გამოდის (a). მემბრანის გარე ზედაპირზე არხთან ახლოს ქემორეცეპტორია მოთავსებული (b). მოსვენების მდგომარეობაში არხის კარი (c) დახურულია, როცა პრესინაპსიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინის მოლეკულა (d) უჯვშირდება ქემორეცეპტორულ მოლეკულას (b), იწვევს მისი კონფიგურაციის შეცვლას, რასაც მოყვება იონური კარის გაღება. (ხლოდროვი).

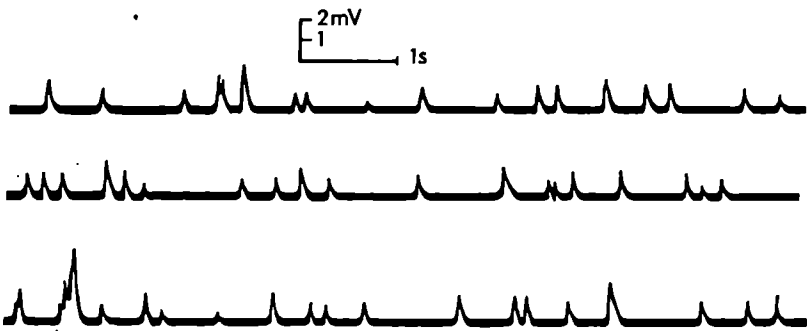
დის გამო მათ „მინიატურული პოტენციალები“ უწოდეს (სურ. 55).

სპონტანური „მინიატურული პოტენციალები“ ერთგვარ მსგავსებას ამჟღავნებენ მამოძრავებელი ფირფიტის ნელ პოტენციალთან, რომელიც გამოიწვევა ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ. მსგავსება იმაშია, რომ ორივე სახის პოტენციალი აღმოცენდება მხოლოდ სუბსინაპსურ მემბრანაში; თანაბარი სისწრაფით ხდება მათი ინტენსივობის ზრდა და შემცირება; ორივე პოტენციალი შეიძლება გამოვიწვიოთ ხელოვნურად, თუ აცეტილქოლინის სათანადოდ მცირე რაოდენობას დავაწვეთ მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას გარედან. აღნიშნული მსგავსების საფუძველზე დაასკვნეს, რომ „მინიატურული პოტენციალები“ პრინციპულად იგივე ბუნებისაა, რაც მამოძრავებელი ფირფიტის პოტენციალი (მ.ფ.პ.) და გამოიწვევა ნერვული დაბოლოებიდან მედიატორის (აცეტილქოლინის) სპონტანურად გათავისუფლების შედეგად.

„მინიატურული პოტენციალების“ ამპლიტუდა მუდამ ერთი და იგივეა, რაც გვაფიქრებინებს, რომ მედიატორის სპონტანურად გამოყოფა ერთი და იგივე რაოდენობით უნდა ხდებოდეს. მედიატორის ასეთ რაოდენობას კვანტი უწოდეს.

მამოძრავებელ ფირფიტაში ნერვული იმპულსის საპასუხოდ აღძრული ნელი პოტენციალის ამპლიტუდა მრავალჯერ აღემატება „მინიატურულ პოტენციალებს“. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ აგზნების დროს ნერვული დაბოლოებიდან აცეტილქოლინის მრავალი კვანტი გამოიყოფა სინქრონულად. მიღებულია, რომ ბაყაყის ნერვკუნთოვან შეერთებაში ერთჯერადი აგზნების დროს გამოიყოფა დაახლოებით 200-მდე კვანტი. ზოგიერთი სხვა სინაპსის მიმართ გამოანგარიშებულია 2000-მდე კვანტის გამოყოფა.

კალციუმის როლი მედიატორის გამოყოფის პროცესში. ნერვული დაბოლოებიდან მედიატორის გამოყოფისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს Ca^{2+} -ის იონების შემცველობას ნერვკუნთოვანი შეერთების გარემომცველ ხსნარში. რინგერის ხსნარში Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის დაქვეითების ფონზე მცირდება ნერვული და-



სურ. 55. სპონტანური „მინიატურული პოტენციალები“ მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანაში. უჭრედშიდა მიკროელექტროდით აღრიცხულია მცირე ამპლიტუდის ნელი პოტენციალები. რომლებიც სპონტანურად აღმოცენდებიან მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანაში როცა სინაპსური ქოლინესთერაზა ბლოკირებულია პროსტიგმინით. (ფატისა და კატის მიხედვით).

ბოლოებიდან აგზნების საპასუხოდ გამოყოფილი ქვანტების რიცხვი. ქვეითდება სპონტანური „მინიატურული პოტენციალების“ სიხშირეც. მათი ამპლიტუდა კი არ მცირდება. გამოანგარიშებულია, რომ აცეტილქოლინის ერთი კვანტის გამოსაყოფად აუცილებელია კალციუმის 4 იონი.

პრესინაპსურ სტრუქტურებში Ca^{2+} -ის მოქმედების მექანიზმი დღეისათვის უცნობია. გამოთქმულია ვარაუდი, რომ ნერვულ დაბოლოებაში მედიატორის შემცველი ვეზიკულები თავიანთი უარყოფითი („ —“) მუხტებით განიზიდება პრესინაპსური მემბრანის შიგნითა ზედაპირის უარყოფითი მუხტით. აგზნების დროს ნერვულ დაბოლოებაში შესული Ca^{2+} -ის იონები, თავიანთი ორი დადებითი მუხტით, შესაძლებლობას ქმნის, რომ ვეზიკულები მიუერთდეს პრესინაპსურ მემბრანას. ამის შედეგად ვეზიკულები იხსნება და მათი შიგთავსი (მედიატორი) გადმოიღვრება სინაპსურ ნაპარალში. ლიტერატურაში სხვაგვარი ჰიპოთეზური მოსაზრებაც გვხვდება, რომ Ca^{2+} -ის შესვლა პრესინაპსში აქტინის მსგავსი ცილის გადაადგილებას (შეკუმშვის მსგავს პროცესს) იწვევს, რის შედეგადაც ხდება მედიატორის გადმოღვრა სინაპსურ ნაპარალში.

აგზნებისა და შეკუმშვის კავშირი ჩონჩხის განივწოლიან კუნთებში. მთლიან ორგანიზმში ყველა ჩონჩხის კუნთი იკუმშება იმ ნერვული იმპულსის საპასუხოდ, რომელიც კუნთამდე აღწევს მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოს გზით. ცნობილია აგრეთვე, რომ ნერვული იმპულსის გავლენით კუნთოვან ბოჭკოში ჯერ აგზნება წარმოიშობა, ხოლო აგზნება შემდეგ დასაწყისს აძლევს შეკუმშვის პროცესს. მაგრამ აგზნების შედეგად შეკუმშვის გამოწვევის მექანიზმი ყველა კუნთში ერთნაირი არ არის. ამ მხრივ პრინციპული განსხვავება შეიმჩნევა ფაზურ (ე. ი. თეთრ) და ტონურ (ანუ წითელ) კუნთებს შორის, რაც გაპირობებულია ამ ბოჭკოების სტრუქტურული თავისებურებებით.

თეთრ კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების „გადასვლა“ შეკუმშვაში შემდეგნაირად ხორციელდება (სურ. 56). ნერვული დაბოლოების აგზნების შედეგად გამოყოფილი აცეტილქოლინი მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრავებელ ფირფიტაზე და იწვევს მის ლოკალურ აგზნებას — მამოძრავებელ ფირფიტაში აღიძვრება ნელი პოტენციალი (მშპ). ნელი პოტენციალი, თუ მისი ამპლიტუდა ზღურბლზე ნაკლები არ არის, გამღიზიანებლად იმოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მეზობელ უბანზე და მასში გავრცელებად აგზნებას გამოიწვევს. მოქმედებს დენის საშუ-

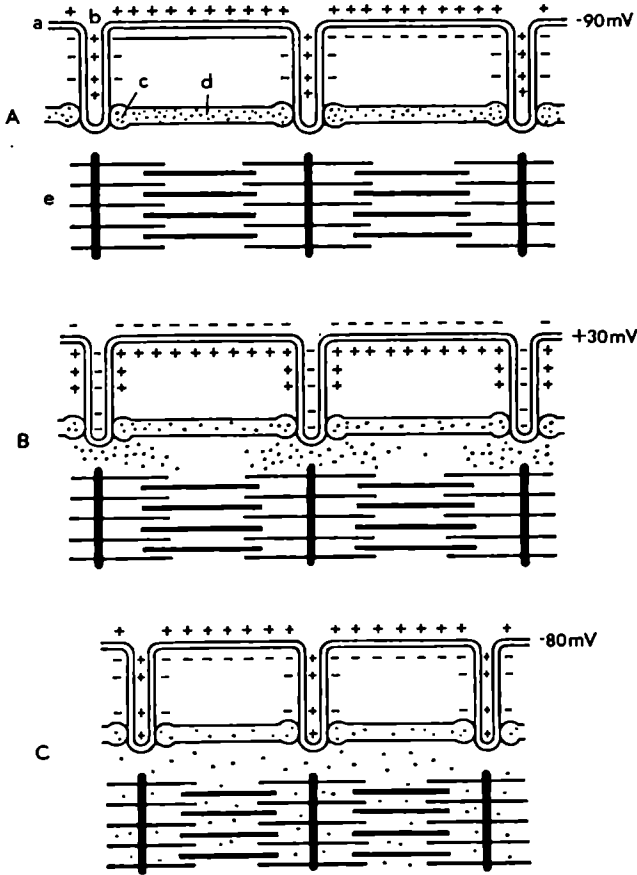
ალებით ეს აგზნება. ანუ დეპოლარიზაციული ტალღა, სწრაფად გავრცელდება მთელ ბოქკოში როგორც ზედაპირულად. ასევე, T მილაკების გზით, ბოქკოს სიღრმეშიც. აქ იგი იმოქმედებს სარკოლაზმატურ ცისტერნებზე და გამოიწვევს მათი მემბრანების განვლადობის გაზრდას Ca^{2+} -ის მიმართ. Ca^{2+} -ის იონები დიდი რაოდენობით გამოვა ცისტერნებიდან და კონტაქტში შევა მიოფიბრილებთან. როცა სარკოლაზმის ექსტრარეტიკულურ არეში Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია 10^{-7} მოლს გადააქარბებს, ამოქმედდება მიოფიბრილების შეკუმშვის ზემოაღწერილი მექანიზმი. Ca^{2+} დაუკავშირდება ტროპონინის მოლეკულებს და შეცვლის მათ კონფიგურაციას; ეს გამოიწვევს ტროპომიოზინის მოლეკულების გადაადგილებას სარკომერის წვრილ ფილამენტებში, რითაც გზა გაეხსნება აქტინის მოლეკულებს მიოზინისაკენ. აქტინი დაუკავშირდება მიოზინს და გაზრდის მის ატეფაზურ აქტივობას; ამის შედეგად დაიწყება ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე სარკომერის წვრილი ძაფები შეტურდება მსხვილ ძაფებს შორის. მშასადაამე მოხდება მიოფიბრილების დამოკლება ანუ კუნთოვანი ბოქკოს შეკუმშვა. აგზნების დამთავრებიდან გარკვეული ხნის შემდეგ სარკოლაზმატური რეტიკულუმის მემბრანის განვლადობა კალციუმის მიმართ ნორმას უბრუნდება. ცისტერნების მემბრანაში არსებული ტუმბო Ca^{2+} -ის იონებს ისევ გადატუმბავს ცისტერნებში და დაიწყება კუნთოვანი ბოქკოს მოდუნება: ტროპონინს მოცილდება Ca^{2+} -ის იონები; ტროპომიოზინი დაუბრუნდება თავის ადგილს; დაიშლება აქტომიოზინის კომპლექსი და დაქვეითდება მიოზინის ატეფაზური აქტივობა. ამის შედეგად აღდგება ატფ-ის კონცენტრაცია, აქტინის ძაფები „გამოტურდება“ მიოზინის ძაფებიდან და მოხდება მიოფიბრილების დაგრძელება ანუ ბოქკოს მოდუნება.

განხილული სქემიდან ჩანს, რომ ფაზური კუნთოვანი ბოქკოს შეკუმშვისათვის აუცილებელია გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა, რომლის ელექტროგრაფულ გამოხატულებას პიკოვანი პოტენციალი წარმოადგენს. თუ მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ ფაზურ კუნთოვან ბოქკოში პიკოვანი პოტენციალი არ წარმოიქმნა, კუნთოვანი ბოქკო არ შეიკუმშება.

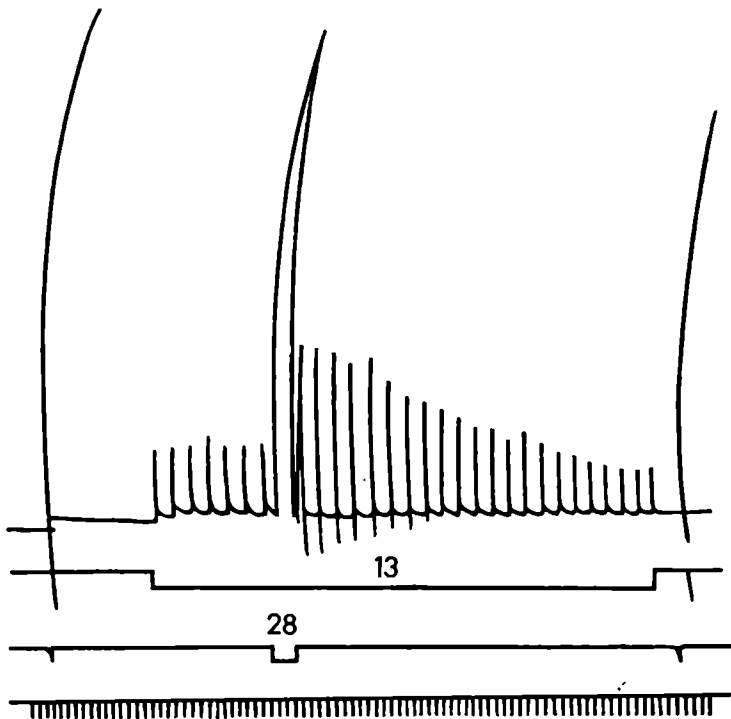
სხვაგვარია აგზნება-შეკუმშვის კავშირი ტონურ კუნთებში. წითელ კუნთოვან ბოქკოებს მრავლობითი ინერვაცია გააჩნია: თითოეულ მათგანს რამდენიმე ნერვული ბოქკო უკავშირდება და ამიტომ კუნთოვანი ბოქკო თითქმის მთლიანადაა დაფარული ნერვკუნთოვანი შეერთებებით, ხოლო მისი ზედაპირული მემბრანა წარმოდგენილია თითქმის მხოლოდ სუბსინაპსური ანუ ქიმიური მემბრანით. აქედან ცხადია, რომ წითელ ბოქკოებში გავრცელებადი აგზნება საერთოდ არ წარმოიქმნება, ე. ი. შეკუმშვაც დაკავშირებული არ არის მოქმედების დენის (პიკოვანი პოტენციალის) წარმოშობასთან. ასეთ კუნთებში აგზნების გადასვლა შეკუმშვაში უფრო მარტივი მექანიზმით ხდება: ნერვულ დაბოლოებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი წითელ კუნთოვან ბოქკოებში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს, რომელიც სუბსინაპსური მემბრანის ნელი პოტენციალების სახით ვლინდება. მემბრანის დეპოლარიზებული უბნებიდან ბოქკოს სიღრმეში დიფუზიით აღწევს თავისუფალი კალციუმის იონები, რომლებიც მიოფიბრილებთან კონტაქტის შემდეგ დასაწყისს აძლევენ შეკუმშვის პროცესს. ძირითადად იკუმშება მიოფიბრილების ის სარკომერები, რომელთა შესაბამისი უბნების დეპოლარიზაცია მოხდა ზედაპირულ მემბრანაში. წითელი ბოქკოების მთლიანი შეკუმშვა იმით არის უზრუნველყოფილი, რომ ყოველ კუნთოვან ბოქკოს მრავლობითი ინერვაცია გააჩნია, რის გამოც ბოქკოს თითქმის მთელი ზედაპირული მემბრანა განიცდის „ნელ“დე-

პოლარიზაციას. ასეთი მექანიზმის გამო წითელი ბოჭკოს შეკუმშვა ტონურ ხასიათს ატარებს — იწყება უფრო ნელა და მიმდინარეობს შედარებით უფრო ხანგრძლივად.

ჩონჩხის კუნთის პოსტტეტანური პოტენციაცია. მამოძრავებელი ნერვის ხანმოკლე რიტმული გალიზიანება სათანადო კუნთში შეკუმშვადობის ფუნქციის გაძლიერებას იწვევს. ე. ი. ტეტანური გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კუნთი გაცილებით უფრო ძლიერ იკუმშება ისეთი ინტენსივობის არაპირდაპირი გალიზი-



სურ. 56. ფაზურ კუნთში ავზნებისა და შეკუმშვის კავშირის სქემა.
 a — ზედაპირული მემბრანა, b — T მილაკი, c — ცისტერნა, d — რეტიკულუმის გასწვრივი მილაკი, e — მიოზინისა და აქტინის ძაფები მიფიბრილაში.
 A — მოსვენებული კუნთოვანი ბოჭკო პოლარიზებული მემბრანით. Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია ექსტრარეტულურ არეში 10^{-7} მოლ-ზე ნაკლებია.
 B — გავრცელებული ავზნების წარმოშობიდან 5 მს-ის შემდეგ. ზედაპირული მემბრანა და T მილაკი დეპოლარიზებულია. Ca^{2+} -ის იონები იწყებენ ცისტერნებოდან გამოსვლას.
 C — 20 მს-ის შემდეგ Ca^{2+} -ის ექსტრარეტულური კონცენტრაცია იზრდება და აღწევს 10^{-5} მოლ-ს. უკვეშირდება ტროპონინს და აქტინისა და მიოზინის ძაფები იწყებენ ერთმანეთში შეტერებას (კუნთოვანი ბოჭკო იკუმშება).



სურ. 57. თერძის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვების გაძლიერება ტეტანური შეკუმშვის შემდეგ. კუნთის ტეტანური შეკუმშვა გამოიწვევა წელის წნულის რიტმული გალიზიანებით (ქვედა სასიგნალო ხაზი), ერთხელობრივი შეკუმშვები გამოიწვევა უშუალოდ კუნთის გალიზიანებით (ზედა სასიგნალო ხაზი). სურათიდან ჩანს, რომ კუნთის ერთხელობრივი გალიზიანება ერთი და იგივე პარამეტრებით მნიშვნელოვნად უფრო ძლიერ შეკუმშვებს იწვევს ტეტანუსის შემდეგ ვიდრე მანამდე.

ანების საპასუხოდ, რომელიც მანამდე სუსტ შეკუმშვას იწვევდა (სურ. 57). ამ ეფექტს პოსტტეტანური პოტენციაცია (პტპ) უწოდებენ. პტპ-ს ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ნერვის გალიზიანების სიხშირეზე და ხანგრძლივობაზე და მერყეობს რამდენიმე მილისეკუნდიდან რამდენიმე ათეულ სეკუნდამდე. იგი შეიძლება რამდენიმე წუთსაც კი გაგრძელდეს.

პოსტტეტანური პოტენციაციის მიზეზად, ადრე, კუნთის ეგზალტაციის (აგზნების შემდეგ აგზნებადობის მომატებას) თვლიდნენ. მაგრამ, ეგზალტაციის ფაზა მეტად ხანმოკლეა და არ შეიძლება საფუძვლად ედოს პტპ-ს ხანგრძლივ პროცესს. დღეისათვის კარგად არის დასაბუთებული, რომ არაპირდაპირი გალიზიანების შედეგად კუნთის შეკუმშვადობის გაძლიერებას საფუძვლად უდევს ნერვიდან კუნთში აგზნების გადაცემის გააძვივება.

აგზნების გადაცემის პოსტპტეიაციური გააძვივების ხელშემწყობი პირობებიდან შეიძლება გამოვეყოთ სამი ძირითადი ფაქტორი:

1. ნერვული დაბოლოების (პრესინაპსის) კვალის ჰიპერპოლარიზაცია. პრესინაპსური მემბრანის კვალის ჰიპერპოლარიზაცია განსაკუთრებით ძლიერია რიტმული გალიზიანების შემდეგ. იგი შეიძლება გრძელდებოდეს რამდე-

ნიმე ათეული სეკუნდის განმავლობაში და, მაშასადამე, ემთხვევა პტპ-ს ხანგრძლივობას. მემბრანის პიპერპოლარიზაციის ფონზე ნერვული ბოჭკოს ერთხელობრივი გალიზიანება პრესინაპსში შედარებით უფრო ძლიერ აგზნებას და ე. ი. უფრო დიდი ამპლიტუდის მოქმედების დენს იწვევს, რასაც მოპყეება პრესინაპსიდან მედიატორის გამოყოფის გაძლიერება. დადგენილია, რომ პრესინაპსში აგზნების ინტენსივობის ცვლილებასა და გამოყოფილი მედიატორის რაოდენობას შორის ლოგარითმიური დამოკიდებულებაა. ამიტომ აგზნების ოდნავი გაძლიერებაც კი მედიატორის დიდი რაოდენობით გამოყოფას განაპირობებს.

2. მედიატორის მობილიზაცია. ბოლო წლების გამოკვლევების საფუძველზე ვარაუდობენ, რომ პრესინაპსში მედიატორის მხოლოდ მცირე ნაწილია „მობილიზებული“, რომელსაც აგზნების დროს შეუძლია გადმოვიდეს სინაპსურ ნაპრალში. მედიატორის დანარჩენი ნაწილი კი — „არამობილიზებულია“ და აგზნების გადაცემაში მონაწილეობას არ იღებს. პრესინაპსის რიტმული ან ერთხელობრივი გააქტივების დროს, მობილიზებული მედიატორის ნაწილის გამოყოფის პარალელურად ხდება არამობილიზებული მედიატორის დიდი რაოდენობით გადასვლა მობილიზებულ მდგომარეობაში. მაშასადამე, ყოველ მომდევნო ნერვულ იმპულსს პრესინაპსში მობილიზებული მედიატორის მეტი რაოდენობა ხვდება და ამიტომაც აგზნების გადაცემა უფრო ეფექტურად ხდება.

3. Ca^{2+} -ის იონების კონცენტრაციის გაზრდა პრესინაპსში. ნერვული დაბოლოების გააქტივების დროს უკრედეგარეთა არედან პრესინაპსში დიდი რაოდენობით შედის Ca^{2+} -ის იონები, რაც განაპირობებს მედიატორის გამოყოფას. ნერვის რიტმული გალიზიანების პერიოდში აგზნებათა შორის დროის ინტერვალის სიმცირის გამო Ca^{2+} ვერ ასწრებს უკრედეგარე არეში დაბრუნებას, ამიტომაც დიდი რაოდენობით გროვდება პრესინაპსში და ხელსაყრელ პირობებს ქმნის მედიატორის გამოსაყოფად.

და ლ ლ ა

ცოცხალი უკრედის, ქსოვილების, ორგანოების და მით უმეტეს მთელი ორგანიზმის ნორმალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მხოლოდ მათი ოპტიმალური დატვირთვის შემთხვევაში. თუ დატვირთვის ინტენსივობამ ან ხანგრძლივობამ ოპტიმუმს გადააჭარბა, მაშინ ირღვევა ფუნქციის ნორმალური მიმდინარეობა. ასე მაგალითად, ძლიერი და ხანგრძლივი კუნთური მუშაობის შედეგად კუნთების შეკუმშვის ინტენსივობა თანდათან მცირდება და შეიძლება მთლიანად გაქრეს. ეს შექცევადი მოვლენა და გარკვეული ხნით შესვენების შემდეგ კუნთების მუშაობის უნარი აღდგება. ხ ა ნ გ რ ძ ლ ი ე ი მ ო ქ მ ე დ ე ბ ი ს შ ე დ ე გ ა დ მ უ შ ა ო ბ ი ს უ ნ ა რ ი ა ნ ო ბ ი ს დ რ ო ე ბ ი თ დ ა ქ ე ე ი თ ე ბ ა ს დ ა ლ ლ ა ეწოდება.

მთლიან ორგანიზმში ფიზიკური მუშაობის შედეგად კუნთების შეკუმშვის უნარის დროებითი დაქვეითება, ერთის მხრივ, შეიძლება გაპირობებული იყოს ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მომხდარი ცვლილებებით ანუ ც ე ნ ტ რ ა ლ უ რ ი დ ა ლ ლ ი თ (ცენტრალური დაღლა უფრო ფართოდ იქნება განხილული შემდგომ თავში ზურგის ტვინის ფიზიოლოგიის საკითხებთან ერთად). მეორეს მხრივ, კუნთების შეკუმშვის შემცირების მიზეზი შეიძლება იყოს თვით პერიფერიული აპარატების — ნეირომომტორული ერთეულების დაღლა. ასეთ შემთხვევას პ ე რ ი ე ე რ ი უ ლ დ ა ლ ლ ა ს უწოდებენ.

პერიფერიული დაღლა. პერიფერიული დაღლის შესწავლა შეიძლება ორგანიზმიდან ამოჭრილი ნერვ-კუნთის პრეპარატზე. ასეთ პირობებში კუნთის შეკუმშვები, დამოუკიდებლად იმისა, შეკუმშვები გამოიწვევა კუნთის პირდაპირი თუ არაპირდაპირი გაღიზიანებით. ვაცილებით უფრო სწრაფად მცირდება, ვიდრე მთლიან ორგანიზმში. ორგანიზმიდან იზოლირებული კუნთის მუშაობის უნარიანობის შემცირება მისი ხანგრძლივი გაღიზიანების დროს ორი ძირითადი მიზეზით შეიძლება იყოს გაპირობებული. ერთის მხრივ, შეკუმშვების დროს კუნთში გროვდება ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები ანუ მეტაბოლიტები (მაგალითად, გლიკოგენის დაშლის პროდუქტი — რძის მჟავა), რომლებიც უარყოფითად მოქმედებენ კუნთის ბოქკოების შეკუმშვის უნარზე. ამასთანავე ჰარბად დაგროვილი მეტაბოლიტების ნაწილი, კალიუმის იონებთან ერთად, გამოდის ბოქკოდან გარეთ უჭრედშორის სივრცეში და დამორგუნველად მოქმედებს კუნთოვანი ბოქკოების ავზნებადობის ხარისხზეც. ამის დამტკიცება ადვილად შეიძლება ცდით. თუ დაღლილ კუნთში გავატარებთ რინგერის ხსნარს, კუნთს ნაწილობრივ დაუბრუნდება შეკუმშვის უნარი. ასე მოხდება იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც ხსნარი გახსნილი სახით არ შეიცავს არც ჟანგბადს და არც რაიმე საყუათო ნივთიერებას. ამ ცდიდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ დაღლილ კუნთში შეკუმშვის უნარის ნაწილობრივი აღდგენა გამოიწვია რინგერის ხსნარით მეტაბოლიტების გამოტანამ კუნთიდან. კუნთის დაღლის ისეთ შემთხვევას, რომელიც გამოწვეულია ჰარბად დაგროვილი მეტაბოლიტების უარყოფითი გავლენით ქ ე შ მ ა რ ი ტ და ღ ლ ა ს უწოდებენ.

მომუშავე კუნთის დაღლის მეორე ძირითადი მიზეზი ის არის, რომ ორგანიზმიდან ამოკვეთილ კუნთში გაბმული მუშაობის დროს სწრაფად მცირდება ჟანგბადისა და ენერგეტიკული მასალის მარაგი. ჟანგბადის უკმარისობის გამო ფერხდება შეკუმშვის პროცესში წარმოქმნილი რძის მჟავას ერთი ($\sim 1/5$) ნაწილის დაჟანგვა და გამოყოფილი ენერჯის ხარჯზე დანარჩენის ($\sim 4/5$) აღდგენა გლიკოგენად. გლიკოგენის შემცირების შედეგად ირღვევა ატფ-ის და კრეატინფოსფატის რეისინთეზი, რომელთა მონაწილეობა აუცილებელია კუნთის შეკუმშვისათვის. ამის გამო კუნთის შეკუმშვები სუსტდება და შეიძლება მთლიანადაც გაქრეს. ჟანგბადისა და ენერგეტიკული მასალის შემცირებით გამოწვეულ დაღლას განეცხას ანუ გამოფიტვას უწოდებენ.

ნეირომოტორული ერთეულების დაღლა. ნერვკუნთის პრეპარატი საკმაოდ რთული წარმონაქმნია და რამდენიმე რგოლისაგან შედგება: ნერვული ბოქკო, ნერვული დაბოლოება (პრესინაპსი), მამოძრავებელი ფირფიტის სუბსინაპსური მემბრანა, კუნთოვანი ბოქკოს ელექტროგენური მემბრანა, მიკროტუბულები, ენდოპლაზმური რეტკულუმში და მიოფიბრილების ცილოვანი კომპლექსები.

სათანადო ცდებით ნაჩვენებია, რომ ნერვული ბოქკოები, მეტ-ნაკლებად ხელსაყრელ პირობებში, ორგანიზმიდან ამოკვეთის შემდეგაც კი პრაქტიკულად დაუღლელია. ნ. ვ ე დ ე ს კ ი ს ცდებში ორგანიზმიდან ამოჭრილი ნერვი ავზნების წარმოშობისა და გატარების უნარს ჟანგბადიან არეში ინარჩუნებდა 7 — 8 საათზე მეტს. იგი უჟანგბადო არეშიც საკმაოდ დიდხანს ფუნქციონირებს და 2 — 3 საათის შემდეგ თუ იღლება. ნერვული ბოქკოს ტერმინალური განშტოებები შედარებით სწრაფად ვარდება დაღლის მდგომარეობაში. ეს იმიტომ, რომ კუნთში დაგროვილი მეტაბოლიტები ადვილად მოქმედებს აქსონის წვირს და გაშიშვლებულ ტოტებზე და აცუდებს მათ ფუნქციურ მდგომარეობას. ამის გამო ავზნების ტალღამ შეიძლება საერთოდ არ მიადწიოს ნერვულ დაბოლოებამდე. ასეთ შემთხვევას პ რ ე-

ს ი ნ ა პ ს უ რ ი დ ა ლ ლ ი ს სახელწოდებით აღნიშნავენ.

ჯანგბადის გამოლევის ან კუნთში ჰარბად დაგროვილი მეტაბოლიტების უარყოფითი მოქმედების შედეგად შეიძლება შეფერხდეს სინაპსური ვიზიკულების გახსნა და მედიატორის გამოყოფა. დალის ასეთ სახეს ს ი ნ ა პ ს უ რ დ ა ლ ლ ა ს უწოდებენ. ხანგრძლივი მოქმედების დროს ნერვული დაბოლოებიდან გამოყოფილმა მედიატორმა შეიძლება მამოძრავებელი ფირფიტის სუბსინაპსური მემბრანის მგრძობელობა დააქვეითოს აცეტილქოლინის მიმართ (აცეტილქოლინის მ ა - დ ე ს ე ნ ს ი ბ ი ლ ი ზ ე ბ ე ლ ი მოქმედება მემბრანაზე). ასეთ შემთხვევაში ლაპარაკობენ ს უ ბ ს ი ნ ა პ ს უ რ დალაზე.

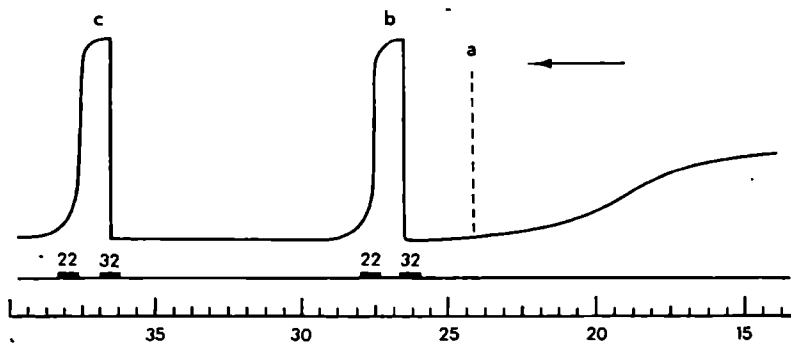
კუნთის შეკუმშვის შექცევადი შესუსტების მიზეზი შეიძლება იყოს ბოკყოების მიკროტუბულუმში — T მილაკებში ბლოკის დამყარება, რის გამოც დეპოლარიზაციის ტალღა ვერ მიალწვეს ენდოპლასმატური რეტკულუმის ცისტერნებს და შეკუმშვისათვის საჭირო რეაქციები შეწყდება.

ნარმ-კუნთის პრეპარატის პანისმალური და ოპტიმალური რეაქციები

აგზნების პესიმალური და ოპტიმალური ეფექტები. განივზოლიანი კუნთების მექანიკური ეფექტების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ თუ კუნთის რიტმული გალიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს წინა გალიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დამთავრებამდე, ხდება ცალკეული შეკუმშვების ერთმანეთთან შერწყმა და მიიღება ტეტანური შეკუმშვა. ტეტანური შეკუმშვის ამპლიტუდა მეტია ერთხელობრივისაზე და მით უფრო მეტი, რაც უფრო მაღალია გალიზიანების სიხშირე. მთლიანი კუნთის ტეტანური შეკუმშვის ინტენსივობა დამოკიდებულია არამარტო გალიზიანების სიხშირეზე, არამედ გალიზიანებელი კვეთებების სიძლიერეზეც. რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება, მით უფრო მძლავრად იკუმშება კუნთი. ეს გამოწვეულია იმით, რომ ძლიერი გალიზიანების დროს მოქმედებაში მოდის უფრო მეტი ნერვული და კუნთოვანი ბოკყო და კუნთის შეკუმშვის საერთო სიმძლავრე იზრდება.

რუსმა მეცნიერმა ნ. ვე დ ე ნ ს კ ი მ, რომელმაც დაწვრილებით შეისწავლა ნერვ-კუნთის პრეპარატის ფიზიოლოგია. შეამჩნია, რომ გარკვეულ პირობებში ზემოთ აღწერილი კანონზომიერება ირღვევა. ეგრძოდ მან ნახა, რომ თუ რიტმული გალიზიანების გახშირებამ. ან მისი ინტენსივობის გაზრდამ, გარკვეულ საზღვარს გადააჭარბა, მაშინ კუნთის შეკუმშვის გაძლიერების ნაცვლად მისი შემცირება ხდება (სურ.58). ასე მაგალითად, თუ ბაყაყის ნერვკუნთის პრეპარატის ნერვს ინდუქციური დენით წაშში 70 — 80-ჯერ გავალიზიანებთ, მაშინ საშუალო ინტენსივობის გალიზიანება უფრო მძლავრ ტეტანურ შეკუმშვას გამოიწვევს. ვიდრე ძლიერი გალიზიანება. ან კიდევ. თუ გალიზიანების ინტენსივობა უცვლელია. კუნთი შეიკუმშება უფრო მძლავრად, როცა გალიზიანების სიხშირე წაშში 50 ჰერცს უდრის, ხოლო უფრო სუსტად — როცა გალიზიანების სიხშირე 70-80 ჰერცია.

კუნთის შეკუმშვის იმ მძლავრ ეფექტს, რომელიც მიიღება შედარებით დაბალი სიხშირისა და ზომიერი ინტენსივობის გალიზიანებით, ნ. ვედენსკიმ ო პ ტ ი მ ა - ლ უ რ ი შეკუმშვა (ანუ ო პ ტ ი მ ე მ ი) უწოდა. ხოლო იმ სუსტ შეკუმშვას, რომელიც მიიღება მაღალი სიხშირისა და დიდი ინტენსივობის რიტმული გალიზიანე-



ს.კ. 58. გალიზიანების ინტენსივობის ცვლილებით გამოწვეული ოპტიმალური და პესიმალური ეფექტები.

ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. მრუდი იკითხება ისრის მიმართულებით. ჩანაწერი აღებულია იმ მომენტიდან, როცა შვეუშვის მრუდი დაეცა (a) ხანგრძლივი და ძლიერი ინდუქციური დენით (22 სმ) გალიზიანების შედეგად. პირველი სწორი ხაზი მექანოგრაფის ქვეშ აღნიშნავს გალიზიანების ძალის ცვლილების მომენტებს (ინდუქტორიუმის კოქთა შუა მანძილს სმ-ში), მეორე ხაზი — დროის კალიბრება სეკუნდებში (ვედენსკი). b და c — გალიზიანების შესუსტებას (32 სმ) კუნთი ოპტიმალური შვეუშვით უპასუხებს, ხოლო გალიზიანების გაძლიერების (22 სმ) — პესიმალური შვეუშვით.

ბით. მან პ ე ს ი მ ა ლ უ რ ი შვეუშვა (ანუ პ ე ს ი მ უ მ ი) უწოდა.

კუნთის პესიმალური შვეუშვის მიზეზს ნ. ვედენსკი ნერვ-კუნთოვანი შეერთების დაბალ ლაბილობაში ხედავდა. ლაბილობას ნ. ვედენსკი უწოდებდა აგზნებად სისტემაში მიმდინარე პროცესების ძვრადობას (სისწრაფეს). რაც უფრო სწრაფად ვითარდება აგზნების პროცესი, რაც უფრო სწრაფად ვრცელდება აგზნება სისტემაში და რაც უფრო დიდი სიხშირით შეიძლება აგზნების გამოწვევა, მით უფრო მაღალია ამ სისტემის ლაბილობა. აღნიშნული მაჩვენებლების მიხედვით კუნთის ლაბილობა უფრო დაბალია, ვიდრე ნერვის. ყველაზე უფრო დაბალი ლაბილობა კი ნერვ-კუნთოვან შეერთებას გააჩნია. ამიტომაც ნერვის გალიზიანების განშირებისა თუ გაძლიერების შედეგად კუნთის შვეუშვის პესიმალურ მდგომარეობაში გადასვლის მიზეზი, ნ. ვედენსკის აზრით ნერვ-კუნთოვან შეერთებაშია ლოკალიზებული. ამ ავტორის ვარაუდით ძლიერი და ხშირი ნერვული იმპულსები დაბალი ლაბილობის მქონე ნერვ-კუნთოვან შეერთებაზე დამაზიანებლად მოქმედებენ და ქმნიან თავისებურ ფუნქციურ მდგომარეობას, რომელსაც მან პ ა რ ა ბ ი ო ზ ი უწოდა (იხ. გვ. 123). აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ შემდგომი მონაცემებით პესიმალური შვეუშვის ვედენსკისეული ახსნა არ გამართლდა. ასე მაგალითად, ამჟამად კარგად არის ცნობილი, რომ ნერვული ბოჭკოები მოქმედებს „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით და მაშასადამე არც გალიზიანების განშირება და არც გამლიზიანებელი სტიმულების ინტენსივობის გაზრდა არ იწვევს ნერვული ბოჭკოების აგზნების გაძლიერებას. მაშასადამე, ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში გალიზიანების განშირების დროსაც ნორმალური ინტენსივობის იმპულსები მოდის და ამიტომ მათ არ შეუძლიათ ქსოვილის დაზიანება და პარაბოზის გამოწვევა.

დღეისათვის დადგენილია, რომ კუნთის არაპირდაპირი გალიზიანების დროს შვეუშვის პესიმალურ მდგომარეობაში გადასვლის მიზეზი შეიძლება ლოკალიზებული იყოს ნერვ-კუნთის პრეპარატის სამი სტრუქტურული კომპონენტიდან

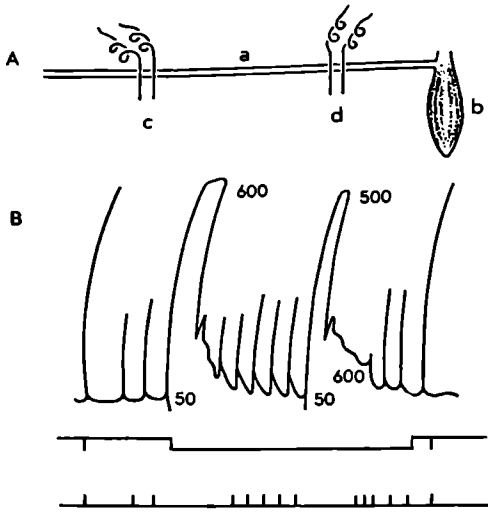
(მამოძრავებელი აქსონი, ნერვ-კუნთოვანი შეერთება, კუნთოვანი ბოჭკო) ერთ-ერთ ნებისმიერში. პესიმუმის დამყარების ადგილმდებარეობა დამოკიდებულია, ერთის მხრივ, ნერვკუნთის პრეპარატის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, ხოლო მეორეს მხრივ, გალიზიანების პარამეტრებზე.

პესიმალური ეფექტების წარმოშობა კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში. სპეციალური გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში პესიმალური აგზნების წარმოშობა ერთი და იგივე ფაქტორით არის გაპირობებული. ამის მიზეზი ის არის, რომ ამ ბოჭკოების ზედაპირული მემბრანები თავიანთი თვისებებით პრინციპულ მსგავსებას იჩენს ერთმანეთთან. მაგალითად, როგორც კუნთოვანი, ისე ნერვული ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა ელექტრულად აგზნებადია და მათი აგზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით მიმდინარეობს. აღნიშნული მსგავსების გამო პესიმუმის დამყარების მექანიზმიც ერთი და იგივეა ორივე ბოჭკოში. განსხვავება მხოლოდ იმაშია, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს ლაბილობა უფრო ნაკლებია და ამიტომ პესიმუმის მისაღებად რიტმული გალიზიანების ნაკლები სიხშირეა საჭირო, ვიდრე ნერვულ ბოჭკოში.

თუ კუნთოვანი ბოჭკო ისეთი სიხშირით ღიზიანდება, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის შემდეგ წარმოებს, მაშინ კუნთის თითოეული აგზნება მაქსიმალური ინტენსივობის იქნება. ამიტომაც კუნთი მძლავრად შეიკუმშება. თუ გალიზიანების განშირება ისე მოხდა, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში წარმოიშვა, მაშინ აგზნების ინტენსივობა ნორმაზე მცირე იქნება და მით უფრო მცირე, რაც უფრო დიდი იქნება გალიზიანების სიხშირე. აგზნების შესუსტება შეამცირებს შეკუმშვისათვის აუცილებელ პროცესებს, შესუსტდება ატფ-ის გარდაქმნაც და კუნთოვანი ბოჭკო უფრო ნაკლები ინტენსივობით შეიკუმშება. ე. ი. მივიღებთ პესიმალურ ეფექტს. თუ ამ ცდის ჩატარების დროს ერთდროულად აღვიცხავთ კუნთისა და ნერვის ბოჭკოების აგზნების პოტენციალებს, ვნახავთ, რომ გალიზიანების თანდათანობით განშირება 100 ჰერცამდე გამოიწვევს კუნთის შეკუმშვის და აგზნების პოტენციალების თანდათანობით შემცირებას ისე, რომ ნერვის პოტენციალები უცვლელად აღირიცხება.

ნერვულ ბოჭკოში პესიმალური აგზნების გამოწვევა იმავე მიზეზით ხდება როგორც კუნთოვან ბოჭკოში. თუ ნერვის გალიზიანების სიხშირე ისეთია, რომ ყოველი მომდევნო კვთება ნერვულ ბოჭკოზე მოქმედებს შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში, მაშინ მის მიერ გამოწვეული აგზნება შესუსტებულად იწარმოებს. ცხადია, რაც უფრო მაღალი იქნება რიტმული გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო მცირე იქნება ნერვული აგზნების ინტენსივობა.

ამრიგად, კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში პესიმალური აგზნება გამოიწვევა იმის გამო, რომ ამ ბოჭკოებში ყოველი აგზნების შემდეგ მყარდება რეფრაქტერული მდგომარეობა. შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა გაცილებით ხანმოკლეა ნერვულ ბოჭკოში, ამიტომაც ნერვში პესიმუმის გამოსაწვევად გალიზიანების უფრო მაღალი სიხშირეა საჭირო, ვიდრე კუნთში. ასე მაგალითად, ბაყაყის კუნთის პირდაპირი გალიზიანების დროს პესიმალური ეფექტი მიიღება, როცა გალიზიანების სიხშირე 100 — 150 ჰც-ის ტოლია, ნერვში კი პესიმუმში მიიღება მხოლოდ 300 — 400 ჰც-ის შემთხვევაში. აქაც, ისევე როგორც კუნთოვან ბოჭკოში, რაც უფრო მეტია „პესიმალური“ გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო ღრმავა პესიმუმში, ე. ი. მით უფრო მცირეა აგზნების ამპლიტუდა. ძალიან მაღალი სიხშირის დროს (მაგ., 500 — 600 ჰც) ორ გალიზიანებულ კვთებას შორის იმდენად

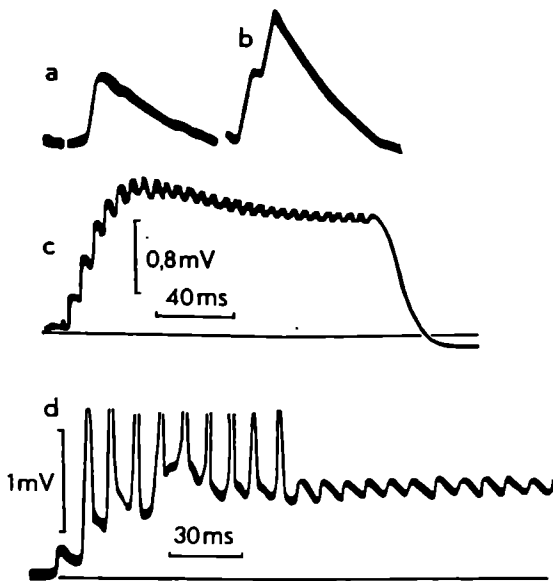


სურ. 59. ნერვის ლოკალური პესიმიზმი.

A — ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი; ნერვზე განლაგებულია გამლიზიანებული ელექტროდების ორი წყვილი. a — ნერველი ლერო, b — კუნთი. B — კუნთის შეკუმშვის მექანოგრამა. კუნთის შეკუმშვები იწერება ნერვის პროქსიმალური უბნის (იხ. A. c) ტეტანური გალიზიანების საპასუხოდ (გალიზიანების პერიოდს აღნიშნავს პირველი სასიგნალო ხაზი მექანოგრამის ქვეშ. რიტმული გალიზიანების სიხშირე მოცემულია მექანოგრამაზე). ნერვის დისტალური უბანი (იხ. A. d) დამატებითი აღიზანება ერთხელობრივი კვეთებებით (მეორე სასიგნალო ხაზი). სურათზე ჩანს, რომ თუ ნერვის პესიმალური მდგომარეობა გამოწვეულია მაღალი სიხშირით (600 ჰც). მაშინ დისტალური ნაწილის დამატებითი გალიზიანება კუნთის დამატებით ერთხელობრივ შეკუმშვებს იწვევს. ხოლო თუ პესიმიზმი გამოწვეულია უფრო დაბალი სიხშირით (500 ჰც). მაშინ პროქსიმალური უბნის გალიზიანება არ იწვევს კუნთის შეკუმშვებს.

მცირდება ინტერვალი, რომ ბაყაყის ნერვის შემთხვევაში ყოველი მომდევნო კვეთება ბოკსოზე მოქმედებს შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის დასაწყისში. ამის გამო აგზნების ინტენსივობა იმდენად მცირდება, რომ იგი შეიძლება ქვეზღურბლოვანიც კი გახდეს ბოკსოს მეზობელ უბანში გავრცელებადი აგზნების გამოსაწვევად. ამიტომაც აქ გამოწვეული აგზნება ლოკალურ ხასიათს იღებს და შეიძლება მხოლოდ რამდენიმე მილიმეტრის მანძილზე გავრცელდეს დიდი დეკრემენტით. ამის დამტკიცება ცდით შეიძლება (სურ. 59): ნერვის პროქსიმალური ნაწილის დამატებითი გალიზიანება ერთხელობრივი კვეთებებით არ იწვევს კუნთის შეკუმშვას, მაგრამ თუ ეს გალიზიანება მოქმედებს ნერვის დისტალურ უბანზე, მაშინ იგი იწვევს კუნთის დამატებით შეკუმშვას. ნერველი ბოკსოს პესიმალურ აგზნებას, რომელიც აღმოცენდება ძალიან დიდი სიხშირის გალიზიანებით და რომელიც მხოლოდ რამდენიმე მილიმეტრის ფარგალში ვრცელდება დეკრემენტით, შეიძლება ლოკალური პესიმიზმი ვუწოდოთ (იოსელიანი).

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების პესიმიზმი. ნერვის მაღალსიხშიროვანი რიტმული გალიზიანების დროს კუნთის პესიმალური შეკუმშვის მიზეზი, ძირითადად ლოკალიზებულია ნერვკუნთოვან შეერთებაში. დაუღლებლ პრეპარატში ნერველი დაბოლოების ლაბილობა დიდად არ განსხვავდება ნერველი ბოკსოს ლაბილობისაგან. ამიტომ კუნთის პესიმალური შეკუმშვა არ შეიძლება გამოწვეული იყოს ნერველი დაბოლოების რეფრაქტერული მდგომარეობით. მთავარი მნიშვნელობა ენი-



სურ. 60. ბაყაყის თერძის კუნთის ელექტრული პოტენციალები მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ.

a — კურარისებული კენტიდან ნერვის ერთჯერადი გალიზიანების დროს აღირიცხება მამოძრავებელი ფირფიტის ნელი პოტენციალი;

b — წვეილი გალიზიანების შემთხვევაში ხდება ნელი პოტენციალების შეჭამება — სუმაცია.

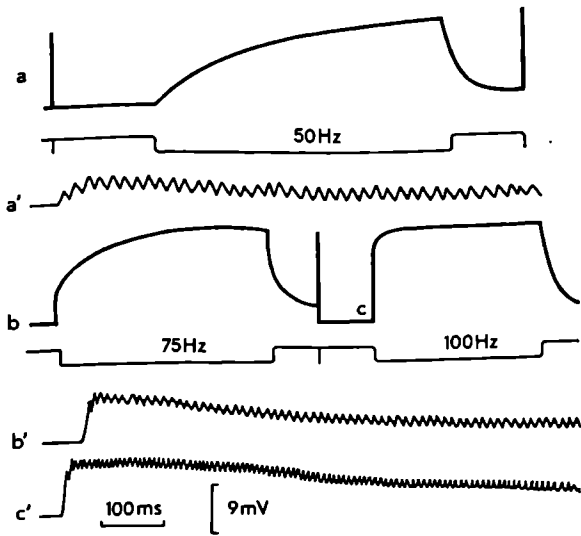
c — ნერვის რიტმული გალიზიანების საპასუხოდ ნელი პოტენციალების სუმაციის შედეგად კურარისებულ კუნთში წარმოიშობა მამოძრავებელი ფირფიტის ხანგრძლივი დეპოლარიზაცია (დეპოლარიზაციული პლატო). რომლის ფონზეც აღირიცხება შემოკრებული ნელი პოტენციალები. d — არაკურარისებულ კუნთში მამოძრავებელი ნერვის რიტმული გალიზიანების საპასუხოდ აღირიცხება მამოძრავებელი ფირფიტის დეპოლარიზაციული პლატო, რომელიც მხოლოდ დასაწყისში იწვევს რამდენიმე პიკოვან პოტენციალს ანუ კუნთოვანი ბოკოს გავრცელებად აგზნებას (ონიანი, იოსელიანი).

კება იმ ცვლილებებს, რომელიც მამოძრავებელ ფირფიტაში აღმოცენდება. მამოძრავებელი ფირფიტა, როგორც ცნობილია არ ფუნქციონირებს „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით, და ე. ი. აგზნების დროს მასში არ მყარდება რეფრაქტერობა, აქედან თავისთავად ცხადია, რომ პესიუმის დამყარების მიზეზი არ შეიძლება იყოს მამოძრავებელი ფირფიტის რეფრაქტერობა. აქ გადამწყვეტ როლს უნდა თამაშობდეს სუბსინაპსური მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია ანუ ე. წ. „დეპოლარიზაციული პლატო“. „დეპოლარიზაციული პლატოს“ წარმოშობის მიზეზი შემდეგია: როგორც ვიცით, ნერვული იმპულსი კუნთის მამოძრავებელ ფირფიტაში ნელი პოტენციალის აღძვრას იწვევს (სურ. 60, a). თუ ამ ნელი პოტენციალის ამპლიტუდა (ინტენსივობა) საკმაოდ დიდია, მაშინ იგი კუნთოვან ბოკოში გავრცელებად აგზნებას — მოქმედების დენს აღძრავს, რასაც მოჰყვება შეკუმშვის პროცესის დაწყება. ნერვის მაღალი სიხშირით გალიზიანების დროს, როცა ყოველი მომდევნო ნერვული იმპულსი მამოძრავებელ ფირფიტაზე ჯერ კიდევ წინა იმპულსით გამოწვეული ლოკალური აგზნების დამთავრებამდე მოქმედებს, ხდება ლოკალურ აგზნებათა ე. ი. ნელ პოტენციალთა შერწყმა ანუ სუმაცია

და მიიღება სუბსინანსური მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია („დეპოლარიზაციული პლატო“). რომლის ფონზეც შეიძლება შეიმჩნეოდეს ცალკეულ ლოკალურ აგზნებათა შესაბამისი მცირე ამპლიტუდის ნელი პოტენციალები (სურ. 60, ე). „დეპოლარიზაციული პლატო“ კუნთოვან ბოჭკოზე ისეთივე გავლენას ახდენს, როგორც მუდმივი დენი. ამიტომ იგი, დიუბუა რაიმონის კანონის თანახმად, გავრცელებად აგზნებას და ე. ი. პიკოვან პოტენციალს მხოლოდ დასაწყისში გამოიწვევს. რაც შეეხება დეპოლარიზაციულ პლატოზე განლაგებულ ნელ რხევებს, მათი ამპლიტუდა იმდენად მცირეა, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნება არ ხდება. ზემოთქმულიდან ცხადია, რომ ნერვის მაღალი სიხშირით გალიზიანების დროს, როცა მამოძრავებელ ფირფიტაში „დეპოლარიზაციული პლატო“ მყარდება და მის ფონზე ძლიერ კნინდება ცალკეული ნელი პოტენციალების ამპლიტუდა, კუნთოვან ბოჭკოში შეწყდება გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა. ამას მოჰყვება კუნთოვანი ბოჭკოს მოდუნება ანუ პესიმალური ეფექტი. რაც უფრო მაღალია ნერვის რიტმული გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო სწრაფად წარმოიშობა „დეპოლარიზაციული პლატო“ და მით უფრო სწრაფად დამყარდება პესიმუმი.

აქვე უნდა დავუმატოთ, რომ ზემოთ აღწერილი მექანიზმით შეკუმშვის პესიმუმი ვლინდება მხოლოდ ფაზურ ანუ თეთრ კუნთოვან ბოჭკოებში. ეს გაპირობებულია იმით, რომ ფაზურ ბოჭკოებში შეკუმშვისათვის აუცილებელია გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა, ამიტომ მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების დროს, შეწყდება რა გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა, შეწყდება კუნთის შეკუმშვა. სხვა სურათს ვხედავთ ტონურ ანუ წითელ კუნთებში. ტონურ კუნთოვან ბოჭკოებში გავრცელებადი აგზნება საერთოდ არ წარმოიშობა, აქ შეკუმშვის მიმდინარეობა დაკავშირებულია ბოჭკოების ზედაპირზე მრავლად არსებული სუბსინანსური მემბრანების მდგრად დეპოლარიზაციასთან. ამიტომაც ნერვის მაღალი სიხშირით გალიზიანების დროს, როცა კუნთის სუბსინანსური მემბრანების ნელი პოტენციალები ჯამდება და დეპოლარიზაციული პლატო წარმოიშობა, კუნთოვანი ბოჭკო განაგრძობს შეკუმშვას. ამიტომ არის, რომ ტონური კუნთის შეკუმშვა „პესიმუმი“ არ გადადის ნერვული ბოჭკოს საკმაოდ ხშირი გალიზიანების დროსაც. უფრო მეტიც, რაც უფრო მაღალია ნერვის გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო ძლიერია „დეპოლარიზაციული პლატო“ და მით უფრო ინტენსიურია ტონური შეკუმშვა (სურ. 61). ტონური კუნთის პესიმუმი შეიძლება გამოვიწვიოთ მხოლოდ ისეთი სიხშირის გალიზიანებით, როცა ნერვის აგზნება ლოკალურ ხასიათს იღებს (იხ. ლოკალური პესიმუმი) და ამიტომ ნერვული იმპულსები საერთოდ ვერ აღწევს კუნთამდე.

პესიმალური შეკუმშვის წარმოშობა გალიზიანების გაძლიერებით. კუნთის პესიმალური შეკუმშვის გამოწვევა შეიძლება არამარტო გალიზიანების გახშირებით, არამედ გამლიზიანებელი კვეთებების ინტენსივობის გაძლიერებითაც. ასეთი წესით გამოწვეულ პესიმალურ ეფექტს ნ. ვედენსკიმ ძ ა ლ ი ს პ ე ს ი მ უ მ ი უ უ რ და. ამ ტერმინს მხოლოდ პირობითი მნიშვნელობა აქვს, ვინაიდან ე. წ. „ძალის პესიმუმიც“ სინამდვილეში, გალიზიანების გახშირებით არის გამოწვეული. ნ. ვედენსკი ნერვკუნთის პრეპარატის ვასალიზიანებლად „ინდუქტორიუმს“ იყენებდა. „ინდუქტორიუმს“ მეორად წრედში ინდუქციური დენი აღიძვრება ორივე შემთხვევაში: პირველად წრედში დენის ჩართვის და ამორთვის დროს. ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ „ჩართვის“ ინდუქციური დენი (ე. ი. დენი, რომელიც აღიძვრება პირველადი წრედის ჩართვის დროს) უფრო სუსტ გამოლიზიანებულს წარმოადგენს, ვიდრე „ამორთვის“ ინდუქციური დენი. ამიტომაც ზელზურბლოვანი გა-



სურ. 61. ტონური კუნთის მექანიკური და ელექტრული ეფექტები მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ.

ნერვის შედარებით დაბალი სიხშირის (50 კვეთება წაშში) გალიზიანების დროს წელი პოტენციალების სუმატა ნაკლებად ეფექტურია და მამოძრავებელი ფორფიტის სუსტი დემოლარიზაცია აღმოცენდება (ა'); ამის შესაბამისად კუნთიც შედარებით წელი იკუმშება (ა); გალიზიანების სიხშირის გაზრდა 75-მდე მამოძრავებელი ფორფიტის უფრო მძლავრ დემოლარიზაციას იწვევს (ბ'); ძლიერდება კუნთის ტონური შეკუმშვა (ბ); კიდევ უფრო ძლიერი დემოლარიზაცია (ც') და შეკუმშვა (ც) აღმოცენდება, როცა გალიზიანების სიხშირე წაშში 100-ია (იოსელიანი, ონიანი).

ლიზიანების დროს ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნება გამოიწვევა მხოლოდ ამორთვის კვეთებებით, ჩართვის კვეთებები კი ქვეზღურბლოვანი იქნება. გამლიზიანებელი დენის გაძლიერების შემთხვევაში ჩართვის ინდუქციური კვეთებებიც ზღურბლზე მეტი ხდება და, მაშასადამე, გალიზიანების სიხშირე ორჯერ იზრდება, რაც ნერვუნთის პრეპარატისათვის შეიძლება პესიმალური აღმოჩნდეს.

პ ა რ ა ბ ი ო ზ ი

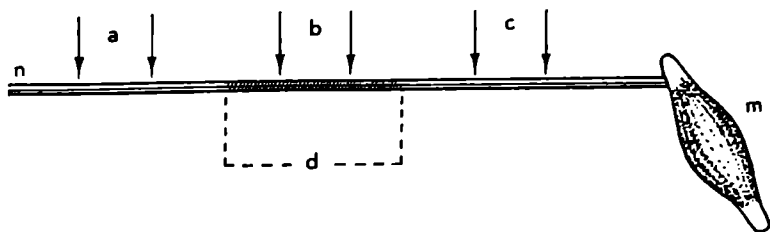
ცოცხალ ქსოვილებში სხვადასხვა გარეგანი აგენტის მეტნაკლებად ხანგრძლივი მოქმედების შედეგად თავს იჩენს გარკვეული ფიზიკურ-ქიმიური ძვრები, რომლის შედეგადაც ქვეითდება ამ ქსოვილების სასიცოცხლო თვისებები. ასეთ აგენტებს მიეკუთვნება: ნივთიერებები, რომლებიც არ შედის სისხლის შედგენილობაში ან განსხვავდება მისგან კონცენტრაციით, და ყველა ის ფაქტორი, რომელიც არღვევს ქსოვილში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის ნორმალურ პროცესს. ასეთებია: ნარკოზული ნივთიერებები (ეთერი, ქლოროფორმი, კოკაინი და სხვ.), ძლიერ მაღალი და დაბალი ტემპერატურა, მძლავრი ელექტროდენი, მაღალი კონცენტრაციის მჟავები, ტუტეები, მარილები და სხვ. მათი ძლიერი და ხანგრძლივი მოქმედების შემთხვევაში ქსოვილი ბოლოს და ბოლოს შეუქცევადად კარგავს სასიცოცხლო თვისებებს ანუ კვდება. კვდომის პროცესი, რომელი დამაზიანებელი

აგენტიც არ უნდა იყოს გამოწვეული. ერთ და იგივე ქსოვილში თვისებრივად ერთნაირად მიმდინარეობს. ეს მოვლენა პირველად ნერველ ლეროში აღმოაჩინა ნ. ვე დ ე ნ ს კ ი მ (1902 წ.) და პ ა რ ა ბ ი ო ზ ი უწოდა მას. პარაბიოზი შედგენილი სიტყვაა (ბერძ. para — ახლოს, bios — სიცოცხლე) და ქსოვილის ისეთ მდგომარეობას გულისხმობს, როცა მას მთლიანად აქვს დაკარგული მისი სპეციფიკური სასიცოცხლო თვისებები. მაგრამ მკვდარი არ არის. ეს იქიდან ჩანს, რომ პარაბიოზის გამომწვევი აგენტის მოცილების შემდეგ ქსოვილის სასიცოცხლო თვისებები აღდგება.

პარაბიოზის მოვლენა ვედენსკიმ დაწერილებით შეისწავლა ბაყაყის ნერველ-თის პრეპარატზე. მამოძრავებელი ნერვის ერთ-ერთ უბანზე იგი მოქმედებდა ისეთი ნივთიერებით. რომელიც ნერვის ამ მონაკვეთის დაზიანებას ანუ ა ლ ტ ე რ ა - ც ი ა ს იწვევდა (სურ. 62). დამაზიანებელი აგენტის მოქმედების მთელ პერიოდში ვედენსკი აღიზიანებდა ნერვის ალტერირებულ და ინტაქტურ (დაუზიანებელ უბნებს და გამოწვეული შეკუმშვის მიხედვით ცდილობდა დაედგინა ნერვის მოწამლულ უბანში მომხდარი ცვლილებები. ვედენსკის აზრით პარაბიოზის არსი ქსოვილის ლაბილობის დაქვეითება და საბოლოოდ სრული გაქრობაა.

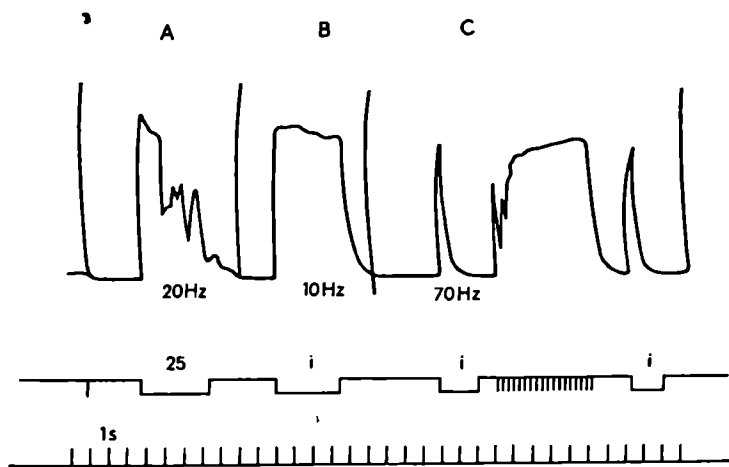
ნ. ვედენსკის მიხედვით, ნერველი ლერო პარაბიოზის განვითარების პროცესში 4 სტადიას გადის. პირველ სტადიას მან მ ო ს ა მ ზ ა დ ე ბ ე ლ ი (პროვიზორული) ანუ გ ა მ ა თ ა ნ ა ბ რ ე ბ ე ლ ი (ტრანსფორმაციული) უწოდა. ეს სტადია ხასიათდება იმით. რომ ნერვის სხვადასხვა ინტენსივობის რიტმული გალიზიანება, ნორმალური მდგომარეობისაგან განსხვავებით, კუნთის თანაბარ შეკუმშვებს იწვევს. მეორე სტადიაში, რომელსაც ვედენსკიმ პ ა რ ა დ ო ქ ს უ ლ ი უწოდა, ნერვის ნორმალური პროქსიმალური ნაწილის ძლიერი რიტმული გალიზიანება ან საერთოდ ეფექტის გარეშე რჩებოდა, ან კიდევ კუნთის მხოლოდ საწყის შეკუმშვას იწვევდა. ამავე უბნის სუსტი გალიზიანებით კი ნორმალური. ე. ი. უფრო ძლიერი ეფექტი მიიღებოდა (სურ. 63). ამ სტადიის „პარადოქსულობა“ კარგად ჩანს იქიდან, რომ ალტერირებული (მოწამლული) ნაწილის მაღალსიხშიროვანი გალიზიანება, რომელიც ნორმალურ პრეპარატზე პესიმალურ ეფექტს იწვევდა, ახლა ოპტიმალურ შეკუმშვას იწვევს, ხოლო მანამდე „ოპტიმალური“ გალიზიანება — პესიმალურს. პარაბიოზის მესამე სტადია ცნობილია შ ე მ - კ ა ვ ე ბ ე ლ ი სტადიის სახელწოდებით. ეს სახელი მან იმიტომ მიიღო, რომ ნერვის ნორმალური პროქსიმალური უბნის იზოლირებული გალიზიანება, მართალია, არავითარ ეფექტს არ იწვევს კუნთში, მაგრამ ამცირებს ან სრულიად აკაევებს იმ სუსტ შეკუმშვას, რომელიც პარაბიოზული ნაწილის გალიზიანებით მიიღება (სურ. 64). კედომის პროცესის კიდევ უფრო გაღრმავების შედეგად მიიღება ისეთი მდგომარეობა, როცა ნერველ ლეროს სრულიად დაკარგული აქვს როგორც აგზნებადობა, ისე გამტარებლობა, მაგრამ იგი ჯერ კიდევ მკვდარი არ არის: საკმარისია ნერვს მოვაცილოთ ალტერაციის გამომწვევი აგენტი, რომ მან დაიბრუნოს აგზნებადობაც და გამტარებლობაც. ამ სტადიას ვედენსკიმ საკუთრივ პ ა რ ა ბ ი ო ზ ი უწოდა, რაც ქსოვილის ისეთ ფუნქციურ მდგომარეობას გამოხატავს, რომელიც შუალედურია სიკვდილსა და სიცოცხლეს შორის.

პარაბიოზის სტადიების დამახასიათებელი ეფექტების წარმოშობა. ნ. ვე - დ ე ნ ს კ ი მრავალრიცხოვანი ცდების საფუძველზე იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ პ ა რ ა ბ ი ო ზ ი თავისებურ აგზნებას წარმოადგენს, რომელიც ჩვეულებრივი აგზნებისაგან რიგი თავისებურებებით განსხვავდება. ასე მაგალითად, ჩვეულებრივი აგზნებისაგან განსხვავებით პარაბიოზი არ ვრცელდება, მიმდინარეობს ხანგრძლი-



სურ. 62. გალიზიანებელი ელექტროდების განლაგების სქემა ნერვ-კუნთის პრეპარატზე პარაბიოზის შესასწავლად.

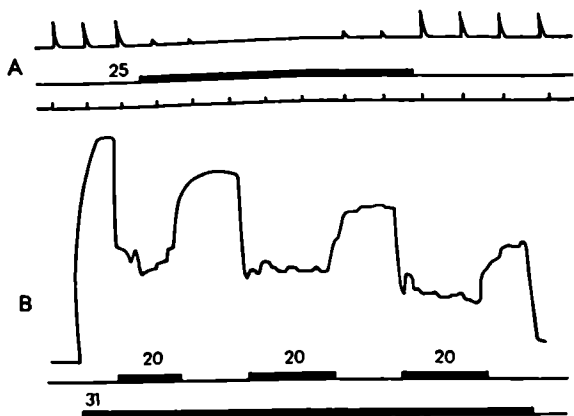
n — მამოძრავებელი ნერვი, m — კუნთი. გალიზიანებელი ელექტროდები მოთავსებულია ნერვის პროქსიმალურ (a), ალტერირებულ (b) და დისტალურ (c) უბნებში. d — ალტერირებული უბანი, სადაც გამოიწვევა პარაბიოზი.



სურ. 63. პარაბიოზის პარადოქსული სტადია.

ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. ნერვის ალტერაცია გამოწვეულია კოკაინის 0.5% ხსნარით ნერვის ცენტრალურ ნაწილში (იხ. სურ. 62). A-ცდამი ნერვი ღიზიანდება 20 ჰც-ის სიხშირით, B-ში 10 ჰც-ით, ხოლო C-ში 70 ჰც-ით. გალიზიანების ინტენსივობა ყველა ცდამი ერთი და იგივეა (25 სმ). C-ცდამი 70 ჰც-ით გალიზიანება კარგად გამოხატულ პესიმალურ ეფექტს იწვევს თუ რიტმული გალიზიანება უწყვეტად მიმდინარეობს. მაგრამ თუ ეს გალიზიანება დრო და დრო წყდება (სვეუნდში 3-4 წერ). მაშინ ეფექტი ოპტიმალური ხდება. რიტმული გალიზიანების პერიოდები ნაჩვენებია მექანოგრაფის ქვემოთ სასიგნალო ხაზზე. ციფრები მექანოგრაფზე — გალიზიანების სიხშირე ჰერცებში. ქვედა ხაზზე მოცემულია დროის კალიბრება სვეუნდებში (ვედენსკი).

ვად და ურიტმოდ მთელი იმ ხნის განმავლობაში, ვიდრე დამაზიანებელი აგენტი მოქმედებს ქსოვილზე. ვ ე დ ე ნ ს კ ი ს წარმოდგენით პარაბიოზული აგზნება ხასიათდება განუწყვეტელი რეფრაქტორული მდგომარეობით. თანაც სრული პარაბიოზის დაწყებამდე რეფრაქტორული მდგომარეობა შეფარდებითია, ხოლო სრული პარაბიოზის დროს — აბსოლუტური. ალტერირებული (პარაბიოზული) უბნის დამატებითი გალიზიანებით, ან კიდევ ნორმალური უბნიდან



სურ. 64. პარაბიოზის შემაკავებელი სტადია.

ბაყაის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. ალტერაცია გამოწვეულია კოკაინის 0,5% ხსნარით.

A — კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვები გამოიწვევა ალტერირებული უბნიდან (იხ. სურ. 62). ნერვის ნორმალური ნაწილის გალიზიანება პროქსიმალურ უბანში თავისთავად არ იწვევს კუნთის შეკუმშვას, მაგრამ აკაევს ალტერირებული უბნიდან გამომწვევ ერთხელობრივ შეკუმშვას (პროქსიმალური უბნის გალიზიანების მომენტი აღინიშნება სასიგნალო ხაზით).

B — ალტერირებული უბნის რიტმული გალიზიანებით გამოიწვევა კუნთის ტეტანური შეკუმშვა. რომელიც შეკაევს ვანიცილის პროქსიმალური უბნის გალიზიანების გავლენით. ალტერირებული ნაწილის გალიზიანების მომენტი — ქვედა სასიგნალო ხაზი, პროქსიმალური ნაწილის გალიზიანება — ზედა სასიგნალო ხაზი. ციფრები სასიგნალო ხაზებზე — გალიზიანების სიხშირე (ვედენსკი).

მოსული ძლიერი იმპულსების საპასუხოდ პარაბიოზული მდგომარეობა ძლიერდება, ღრმავდება. ასეთი თეორიული შეხედულების საფუძველზე ხსნიდა ვედენსკი პარაბიოზის სტადიებისათვის დამახასიათებელ ეფექტებს. ასე მაგალითად, პარადოქსულ სტადიას ვედენსკი იმით ხსნიდა, რომ მძლავრი გალიზიანება თითქოს აღრმავებს პარაბიოზს, რის გამოც ძნელდება ნერვის ალტერირებულ მონაკვეთში აგზნების გატარება. შემაკავებელი სტადიისათვის დამახასიათებელი ეფექტი კი იმითმ მიიღება, რომ ნორმალური უბნიდან მოსული მძლავრი აგზნების იმპულსები აღრმავებს რა ნერვის მოწამლულ უბანში პარაბიოზს, აკაევს ამ უბნის გალიზიანების ეფექტებს.

ნეიროფიზიოლოგიის განვითარების თანამედროვე ეტაპზე ნათელია, რომ პარაბიოზი არ შეიძლება განვიხილოთ როგორც თავისებური აგზნების პროცესი. მტკიცედ არის დადგენილი ისიც, რომ ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით მიმდინარეობს და ამიტომ სწორი არ არის იმის დაშვება, რომ თითქოს ძლიერი გალიზიანების საპასუხოდ ძლიერი აგზნება წარმოიშობა. აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ პარაბიოზისა და მისი სტადიების დამახასიათებელი ეფექტების ვედენსკისეული ახსნა არ არის მართებული. დღეისათვის ცნობილია, რომ ცოცხალ ქსოვილზე გარეგანი დამაზიანებელი აგენტების მოქმედების ეფექტები გაპირობებულია სასიცოცხლო პროცესების შენელებითა და შესუსტებით. პირველ რიგში ეს ელინდება აბსოლუტური და, განსაკუთრებით, შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზების გახანგრძლივებით. ამავე დროს რაც უფრო ღრმა პარაბიოზი, მით უფრო ხანგრძლივია რეფრაქტორული ფაზები და მით უფრო დაბალი სიხშირისა და მცირე ინტენსივობის გალიზიანება

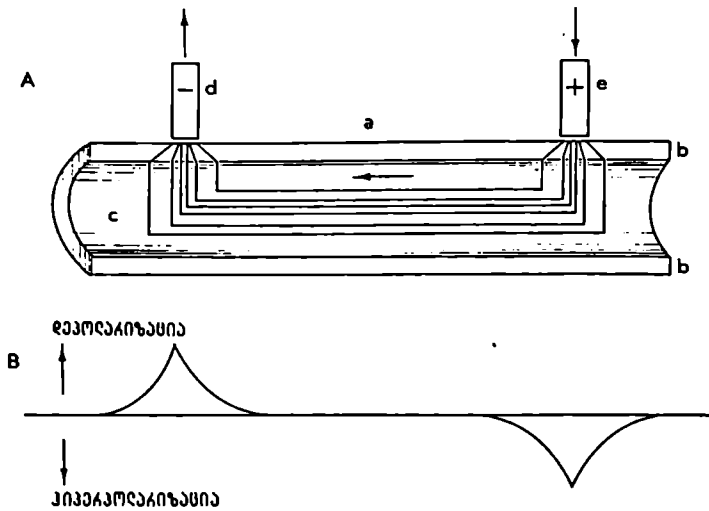
გამოიწვევს პესიმალურ ეფექტს. ასეთი შეხედულების თანახმად პარაბიოზი უწყვეტი პროცესია, რომლის დროს სასიცოცხლო თვისებები თანდათან ქვეითდება, პარაბიოზის ამა თუ იმ სტადიის დამახასიათებელი ეფექტების მიღება კი დამოკიდებულია გალიზიანების პარამეტრებზე.

ელექტრული დენის მოქმედება ცოცხალ ქსოვილზე

დიუბუა-რაიმონის გალიზიანების კანონის განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ მუდმივი დენი, ისევე როგორც ყველა სხვა გამლიზიანებელი ფაქტორი, ცოცხალი აგზნებადი სისტემის გააქტივებას იწვევს მხოლოდ მაშინ. თუ მისი ინტენსივობა სწრაფად იცვლება ერთი ოდენობიდან მეორემდე და მნიშვნელობა არა აქვს იმას, თუ რა მიმართულებით ხდება ეს ცვლილება: იზრდება დენის ინტენსივობა თუ მცირდება. უჯრედის ზედაპირული მემბრანის თვისებების და აგზნების იონური მექანიზმების განხილვის შემდეგ საჭიროა ელექტრული დენის მოქმედების კანონზომიერებების უფრო ეტალურად გაცნობა და დაზუსტება. აღნიშნული საკითხის განხილვა უმჯობესია ნერვ-კუნთის პრეპარატის მაგალითზე.

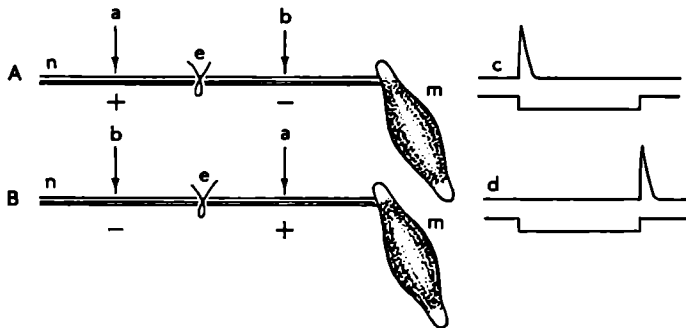
მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება. პირობით მიღებულია, რომ ელექტრული დენი მოძრაობს მაღალი პოტენციალიდან დაბალისაკენ ანუ დადებითად დამუხტული სხეულიდან უარყოფითისაკენ. ამ შეთანხმების მიხედვით თუ ნერვულ ლეროზე მოვითავსებთ ორ ელექტროდს, რომლებიც მიერთებულია მუდმივი დენის წყაროსთან — გალვანურ ელემენტთან, და წრედს ჩავრთავთ, ნერვში გაივლის მუდმივი დენი, რომლის მიმართულება იქნება დადებითი პოლუსიდან უარყოფითისაკენ. მაშასადამე, გალვანური წრედის ჩართვის დროს მუდმივი დენი ანოდთან შედის ნერვულ ლეროში, გაივლის ელექტროდებს შორის მოთავსებულ მონაკვეთს და კათოდთან ისევ გამოდის ნერვული ლეროდან (სურ. 65).

ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ჩატარებული ცდებით გამოირკვა, რომ ნერვში მუდმივი დენის გატარების დროს აგზნება თავდაპირველად წარმოიშობა არა ნერვის მთელ იმ მონაკვეთში, რომელშიც დენი გადის, არამედ მხოლოდ იმ უბნებში, რომლებიც უშუალოდ ეხება ელექტროდებს. აქედან კი აგზნება ვრცელდება ნერვული ლეროს მთელ სიგრძეზე. ამ კანონზომიერების სისწორეში აღვიღად დავრწმუნდებით მარტივი ცდით (სურ. 66). ნერვულ ლეროზე მოვითავსოთ მუდმივი დენის წყაროსთან მიერთებული ორი ელექტროდი, რომლებიც საკმაო მანძილით იქნება ერთმანეთისაგან დაშორებული. შეიძლება შეიჩხეს მუდმივი დენის ისეთი ინტენსივობა, რომ ამ ნერვთან დაკავშირებულმა კუნთმა შეკუმშვით უპასუხოს ელექტრული წრედის როგორც ჩართვას. ისე ამორთვას. თუ ამის შემდეგ ნერვს დავაზიანებთ ელექტროდებს შორის (გავსრესთ ან დავადებთ ლიგატურას), ვნახავთ, რომ კუნთის შეკუმშვას გამოიწვევს წრედის ან მხოლოდ ჩართვა, ან მხოლოდ ამორთვა და ეს დამოკიდებული იქნება მუდმივი დენის მიმართულებაზე. თუ წრედის უარყოფითი პოლუსი (კათოდი) მოთავსებულია კუნთის მხარეზე, ხოლო ანოდი — დაზიანების უბნის მიღმა (ასეთი მიმართულების დენს ჩ ა მ მ ა ვ ა ლ ს უწოდებენ), მაშინ კუნთის შეკუმშვა მოხდება მხოლოდ ჩართვის დროს. დენის ამორთვის საპასუხოდ კი კუნთი არ შეიკუმშება. პირიქით, თუ დენის მიმართულება ა მ მ ა ვ ა ლ ი ა (კუნთის მხარეზე მოთავსებულია ანოდი, ხოლო დაზიანების მიღმა — კათოდი) მაშინ კუნთი იკუმშება წრედის ამორთვის დროს და არ იკუმშება ჩართვის დროს. აღწერილი ცდის შედეგი მიუთითებს, რომ ნერვში ჩართვის დროს



სურ. 65. A — ნერეულ ბოქვოში ელექტრული დენის გავრცელების სქემა.

a — ნერეული ბოქვის სიგრძივი განაყვეთი, b — ბოქვის ზედაპირული მემბრანა, c — ბოქვის შიგთავსი, d — მუდმივი დენის კათოდი, e — ანოდი. წრედის ჩართვის დროს ანოდის ფარგალში დენი შედის ბოქვოში, პროტოპლაზმის გზით მიემართება კათოდისაკენ და გამოდის გარეთ. ისრებით აღნიშნულია დენის გავრცელების მიმართულება. ქვემოთ გრაფიკულად გამოხატულია. მემბრანის პოლარიზაციის ხასიათი დენის გავლის დროს: ანოდთან მემბრანის პოლარიზაცია იზრდება ანუ ხდება მემბრანის ქიპერპოლარიზაცია, ხოლო კათოდთან — დეპოლარიზაცია.



სურ. 66. მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება.

n — ნერეული ღერო, რომელიც ელექტროდებს შორის გადაყვანებულია ლიგატურით (e), m — კენთი, a — გაღვანური დენის ანოდი, b — კათოდი, c და d — მექანოგრაფა.

A — მუდმივი დენი ჩამავალია, კენთი იცუმება ელექტრული წრედის ჩართვის დროს და არ იცუმება წრედის ამორთვის დროს (c).

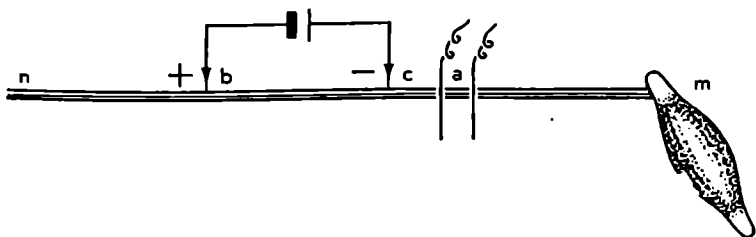
B — დენი ამავალია: კენთი არ იცუმება წრედის ჩართვის დროს და იცუმება ამორთვის დროს (d). მექანოგრაფის ქვეშ სასიგნალო ხაზი მიუთითებს გაღვანური წრედის ჩართვას (ხაზის დაწვეა) და ამორთვისას (ხაზის აწვეა).

აგზნება წარმოიშობა კათოდთან, ხოლო ამორთვის დროს ანოდთან. ამიტომ არის, რომ ჩამავალი დენის შემთხვევაში ჩართვის დროს აგზნება კათოდის უბნიდან დაუბრკოლებლად აღწევს კუნთს და იწვევს მის შეკუმშვას. ამორთვის დროს კი ანოდთან წარმოშობილი აგზნება ვერ გადის ნერვის დაზიანებულ მონაკვეთს და ვერ აღწევს კუნთამდე. პირიქით ხდება ამაველი დენის შემთხვევაში.

ნერვზე მუდმივი დენის მოქმედების აღნიშნული კანონზომიერება პირველად ფ. ლ. ი. უ. გ. რ. მ. ა. აღწერა და მანვე ჩამოაყალიბა იგი როგორც პოლუსური მოქმედების კანონი.

ფიზიოლოგიური ელექტროტონი. მუდმივი დენის ჩართვა და ამორთვა ნერვულ ღეროში აგზნებას იწვევს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ დენის ინტენსივობა ზღურბლზე მეტია. ქვეზღურბლოვანი დენი, მართალია, აგზნებას არ იწვევს არც ჩართვის და არც ამორთვის დროს, მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ მისი მოქმედება უკვალოდ რჩება. ფ. ლ. ი. უ. გ. რ. ი. ე. პირველი, რომელმაც აჩვენა, რომ მუდმივი დენის გატარების დროს ნერვში იცვლება აგზნებადობის ხარისხი. ამ მოვლენას მან ფ. ი. ზ. ი. ლ. ი. გ. ი. უ. რ. ი. ე. ლ. ე. ქ. რ. ო. ტ. ო. ნ. ი. უწოდა. მანვე აჩვენა, რომ აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილება თავს იჩენს დენის როგორც ჩართვის, ისე ამორთვის დროს, თანაც ურთიერთსაწინააღმდეგო ხასიათს ატარებს კათოდისა და ანოდის უბნებში. კერძოდ, ჩართვის დროს კათოდთან ახლოს (1 — 2 სმ-ის ფარგლებში) აგზნებადობა იზრდება. აგზნებადობის მატება მაქსიმალურია ნერვის იმ მონაკვეთში, რომელიც უშუალოდ კათოდის ქვეშაა მოთავსებული. აგზნებადობის ელექტროტონური მომატება გაპირობებული უნდა იყოს იმით, რომ კათოდის ფარგლებში ჩართვის დროს მუდმივი დენი გამოდის ნერვული ღეროდან და გამააქტივებლად მოქმედებს ნერვულ ბოჭკოებზე. აგზნებადობის ასეთ ცვლილებას კათოდურ ელექტროტონს ანუ კათელექტროტონს უწოდებენ. საწინააღმდეგო მოვლენა იჩენს თავს ანოდის ფარგალში. წრედის ჩართვის დროს ამ უბანში დენი შედის ნერვულ ღეროში და აგზნებადობის დაქვეითებას ანუ ანელექტროტონს იწვევს. აქაც აგზნებადობა მაქსიმალურად მცირდება უშუალოდ ანოდის ქვეშ. დიამეტრალურად საწინააღმდეგო მოვლენა ვითარდება დენის ამორთვის დროს: კათოდთან ახლოს (1 — 2 სმ-ის ფარგალში) აგზნებადობა მცირდება, ხოლო ანოდთან ახლოს — იზრდება.

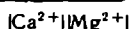
ფიზიოლოგიურ ელექტროტონზე დაკვირვება შეიძლება შემდეგი ცდით. ნერვკუნთის პრეპარატის გამოშრობის და ამის შედეგად აგზნებადობის შეცვლის თავიდან ასაცილებლად ცდას ატარებენ ე. წ. ნოტიოკამერაში. ნერვზე ათავსებენ ელექტროდების ორ წყვილს. როგორც ეს სურ. 67-ზეა ნაჩვენები. ელექტროდების ერთი წყვილი, რომლის პოლუსთაშორისი მანძილი საკმაოდ დიდია, შეერთებულია მუდმივი დენის წყაროსთან. ელექტროდების მეორე წყვილს ათავსებენ პირველი წყვილის ერთ-ერთ ელექტროდთან (პოლუსთან) და უერთებენ რიტმული სტიმულების გენერატორს (ამ ელექტროდებს პირობით გამოიზიანებელი ელექტროდები ვუწოდოთ). ნერვს აღიზიანებენ ისეთი ინტენსივობის რიტმული სტიმულებით, რომლებიც კუნთის შედარებით სუსტ შეკუმშვებს იწვევს. ასეთ პირობებში თუ მუდმივი დენის მიმართულება ჩამავალია, ე. ი. გამოიზიანებელ ელექტროდებთან მუდმივი დენის კათოდია მოთავსებული, მაშინ წრედის ჩართვის დროს კუნთის შეკუმშვები გაძლიერდება. ასე იმიტომ მოხდება, რომ დენის ჩართვის დროს კათოდის ფარგალში კათელექტროტონი დამყარდება, ე. ი. გაიზრდება ნერვულ ბოჭკოთა აგზნებადობის ხარისხი და რიტმული გაიზიანების საპასუხოდ მეტი ნერვული ბოჭკო აიგზნება. შესაბამისად გაიზრდება კუნთის შე-



სურ. 67. ელექტროდების განლაგება ნერვზე ფიზიოლოგიური ელექტროტონის შესასწავლად. n — ნერვული ლერო, m — კუნთი, a — ელექტროდების წველი ინდუქციური კვთებებისათვის. b — გაღვანური დენის ანოდი, c — კათოდი.

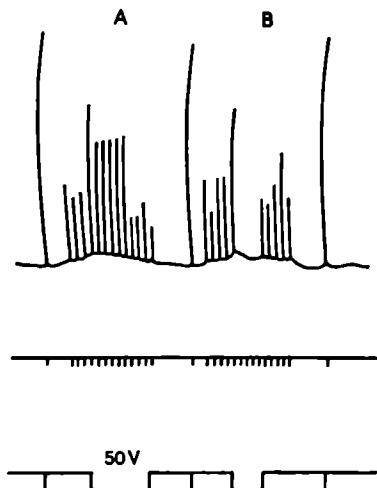
კუმშვებიც. თუ მუდმივი დენის მიმართულება ამავალია და ე. ი. გამლიზიანებელ ელექტროდებთან ანოლია მოთავსებული, მაშინ მუდმივი დენის ჩართვის საპასუხოდ კუნთის რიტმული შეკუმშვები შესუსტდება და შეიძლება მთლიანად გაქრეს (სურ. 68). ასე იმიტომ მოხდება, რომ დენის ჩართვა აგზნებადობის დაქვეითებას იწვევს ანოდის ფარგალში, რის გამოც რიტმული სტიმულები შეიძლება ქვზღურბლოვანი აღმოჩნდეს ნერვული ბოკკოებისათვის. სათანადოდ შემცირდება კუნთის შეკუმშვებიც.

მუდმივი დენის პოლუსებთან აგზნების წარმოშობას და აგზნებადობის ელექტროტონურ ცვლილებებს ხსნიდენ დენის მოქმედების შედეგად ქსოვილური სითხის იონურ შემადგენლობაში მომხდარი ცვლილებებით. ასეთი ახსნა ეყრდნობოდა იმ ფაქტს, რომ ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხი გარკვეულად დამოკიდებულია დადებითი იონების, პირველ ყოვლისა, ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმისა და მაგნიუმის იონების კონცენტრაციაზე. ცნობილია, რომ ერთვალენტიანი დადებითი იონების (Na^+ , K^+) ზეგავლენით ქსოვილის აგზნებადობა იზრდება. ხოლო ორვალენტიანი იონების (Ca^{2+} , Mg^{2+}) ზეგავლენით აგზნებადობა მცირდება. აქედან გამოდინარე ვარაუდობენ, რომ აგზნებადობის ხარისხი განისაზღვრება ერთვალენტიანი და ორვალენტიანი კათიონების კონცენტრაციათა ურთიერთშეფარდებით $|\text{Na}^+|\text{K}^+|$ ნერვში მუდმივი დენის გა-



ტარების შედეგად აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილება შემდეგნაირად იყო წარმოდგენილი. წრედის ჩართვის დროს ნერვულ ლეროში არსებული თავისუფალი იონები მოძრაობას იწყებენ სათანადო ელექტროდების მიმართულებით. კერძოდ, დადებითი იონები ანუ კათიონები, როგორც ერთვალენტიანი, ისე ორვალენტიანები, მიისწრაფიან კათოდისაკენ. ერთვალენტიანი იონების მეტი ძვრადობის გამო კათოდთან ახლოს შეიქმნება ერთვალენტიანი კათიონების სიჭარბე. ეს კი გამოიწვევს ნერვის ამ მონაკვეთში აგზნებადობის ხარისხის გაზრდას. ანოდთან ახლოს კი, პირიქით, ორვალენტიანი კათიონების სიჭარბე შეიქმნება და აგზნებადობის ხარისხი შემციირდება.

მუდმივი დენის ამორთვის დროს კათოდისა და ანოდის მიდამოებში ნერვის აგზნებადობის შეცვლა გამოწვეულია იმით, რომ წრედის ამორთვის შედეგად ელექტროდებს შორის აღიძვრება ე. წ. პოლარიზაციული დენი. პოლარიზაციულ დენს საწინააღმდეგო მიმართულება აქვს — კათოდიდან ანოდისაკენ. შესაბამისად შეიცვლება კათიონების მოძრაობის მიმართულებაც. პოლარიზაციული დენის გავლენით კათიონები მიისწრაფიან ანოდისაკენ. ამიტომაც



სურ. 68. მუღმივი დენის ელექტროტონური მოქმედება.

ელექტროდების განლაგება ნერველ ღეროზე ისეთივეა, როგორც სურ. 67-ში მოცემულ სქემაზე. ზედა მრული კუნთის შეკუმშვის მექანოგრამა. მექანოგრამის ქვეშ არსებული სასიგნალო ხაზებიდან ზედა აღნიშნავს ნერვის ერთხელობრივი გაღონანებების მომენტებს, ხოლო ქვედა — მუღმივი დენის მოქმედების პერიოდს. მუღმივი დენის წრედის ჩართვა, თუ დენის მიმართულება ჩამავალია (A), კუნთის შეკუმშვების გაძლიერებას იწვევს, ხოლო თუ მუღმივი დენი ამავალია (B) — ერთხელობრივი შეკუმშვების შესუსტებას და გაქრობასაც კი.

ერთვალენტიანი იონების სიჭარბე, ახლა, ანოდის ფარგალში შეიქმნება და აგზნებადობის ხარისხიც მოიმატებს. კათოდთან კი აგზნებადობა შემცირდება.

აგზნების მემბრანული თეორიიდან გამომდინარე, მუღმივი დენის პოლუსური მოქმედება შეიძლება შემდეგნაირად აიხსნას: ჩართვის დროს კათოდი (ე. ი. უარყოფითი პოლუსი) იწვევს ნერველი ბოკკოს მოსვენების პოტენციალის შემცირებას ანუ მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას. თუ მუღმივი დენის ინტენსივობა ზღურბლოვანია ან უფრო მეტი, მაშინ მემბრანის დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონეს აღწევს; სწრაფად იზრდება მემბრანის განვლადობა Na^+ -ის მიმართ და იწყება აგზნების პროცესი. ანოდის მიდამოში კი, პირიქით, დადებითი პოლუსის მოქმედების გამო მოსვენების პოტენციალი იზრდება კიდევ. ე. ი. ხდება მემბრანის არა დეპოლარიზაცია, არამედ ჰიპერპოლარიზაცია. ასეთ პირობებში, ცხადია, აგზნება არ წარმოიშობა.

გალვანური წრედის ამორთვის შედეგად აღძრული პოლარიზაციული დენი, რომელსაც საწინააღმდეგო მიმართულება აქვს, ნერვიდან გამოდის ანოდის უბანში და აქ იწვევს მემბრანის დეპოლარიზაციას და აგზნებას. კათოდის მიდამოში კი იგი შედის ნერვი და მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას განაპირობებს. ამიტომაც აქ აგზნება არ წარმოიშობა.

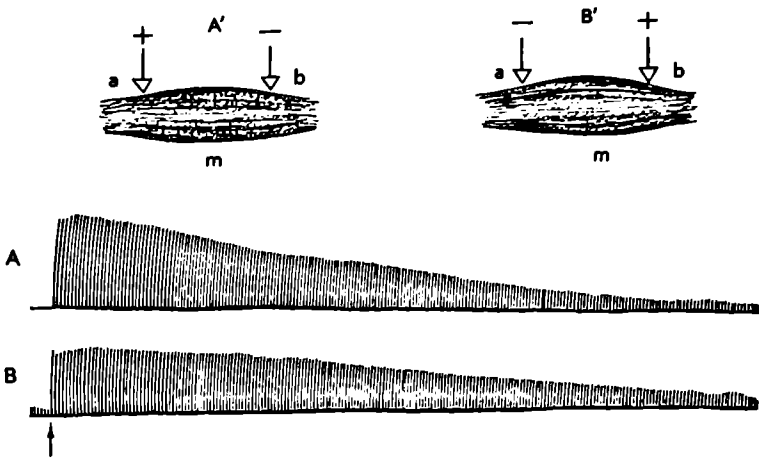
მუღმივი დენის ზეგავლენით აგზნებადობის ელექტროტონური ცვალებადობა შემდეგნაირად შეიძლება აიხსნას: ქვეზღურბლოვანი ინტენსივობის მუღმივი დენი კათოდის მიდამოებში მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას იწვევს. მართალია, დეპოლარიზაციის სიდიდე კრიტიკულ დონემდე ვერ აღწევს და აგზნება არ წარმოიშობა, მაგრამ მის ფონზე აგზნებადობის ხარისხი იზრდება, ეს იმიტომ, რომ ზედაპირული მემბრანა ნაწილობრივ უკვე დეპოლარიზე-

ბულა და კრიტიკული დონის მისაღწევად ნაკლები ინტენსივობის გაღიზიანებაა საკმარისი. სხვა სიტუაციებით რომ ვთქვათ, კათოდის მიდამოში მემბრანის ნაწილობრივი დეპოლარიზაციის შედეგად ქვეითდება აგზნების გამოწვევის ზღურბლი. ეს კი აგზნებადობის ხარისხის გაზრდაზე მიუთითებს. საპირისპირო ეფექტი. რომელიც ანოდის ფარგალში მიიღება, იმით არის გამოწვეული, რომ ანოდი ზრდის მოსვენების მემბრანულ პოტენციალს. ამის გამო დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონის მისაღწევად უფრო ძლიერი გაღიზიანებაა საჭირო. ეს კი აგზნებადობის დაქვეითებაზე მიუთითებს.

პერიელექტროტონი. ნ. ვე დ ე ნ ს კ ი ფიზიოლოგიური ელექტროტონის გამოკვლევის საფუძველზე იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ მუდმივი დენის მოქმედების დროს აგზნებადობის ხარისხი ცოცხალ ქსოვილში იცვლება არამართო „ელექტროტონურ უბნებში“, ე. ი. ელექტროდიდან 1-2 სმ-ის მანძილზე, არამედ ამ უბნების მიღმა. მხოლოდ აქ აგზნებადობის შეცვლა საწინააღმდეგო ხასიათს ატარებს. სახელობრ, მუდმივი დენის ჩართვის დროს კათოდიდან 2-3 სმ-ის ფარგალში აგზნებადობის ხარისხი ქვეითდება, ხოლო ანოდთან (2-3 სმ-ის დაშორებით) აგზნებადობის ხარისხი იზრდება. დენის ამორთვის დროს საწინააღმდეგო მოვლენა იჩენს თავს. მუდმივი დენის ჩართვისა და ამორთვის შედეგად ელექტროტონური უბნების მიღმა აგზნებადობის ასეთ კანონზომიერ ცვლას ვედენსკიმ პ ე რ ი ე ლ ე ქ ტ რ ო ტ ო ნ ი უწოდა.

გამოთქმული იყო მოსაზრება, რომ პერიელექტროტონური ცვლილებები უშუალოდ არის დაკავშირებული ფიზიოლოგიურ ელექტროტონთან. მაგრამ ეს მოსაზრება არ მართლდება, ვინაიდან აგზნებადობის პერიელექტროტონური ცვლილებები თავს იჩენს მაშინაც, როცა ნერვის ფიზიოლოგიური მთლიანობა დარღვეულია ელექტროტონური და პერიელექტროტონური უბნების საზღვარზე ნერვის მოწამელის ან ლიგატურის დადების გზით (გედევანიშვილი). მსგავსი ცდების საფუძველზე მიღებული იყო, რომ პერიელექტროტონური ცვლილებები დამოუკიდებლად აღმოცენდება სათანადო უბნებში და გამოწვეულია ამ უბნებზე მუდმივი დენის ელექტროტონური გავრცელების გამო.

შემინსკის მოვლენა. თუ კუნთზე გარკვეული ხნის განმავლობაში მოქმედებს ერთი და იგივე მიმართულების წყვეტილი ვალვანური (მუდმივი) დენი, მაშინ ძალიან მალე კუნთის საპასუხო შეკუმშვები თანდათან შემცირდება და შეიძლება მთლიანად გაქრეს (სურ. 69). კუნთის შეკუმშვების ასეთი სწრაფი შემცირება არ არის კუნთის დალით გამოწვეული: საკმარისია შეიცვალოს გაღიზიანებელი დენის მიმართულება, რომ კუნთის შეკუმშვები ისევ გაძლიერდება. კუნთის შეკუმშვების ასეთი მყისიერი აღდგენა, ცხადია, მიუთითებს, რომ კუნთი დალილი არ არის და რომ შეკუმშვების შემცირება სხვა მიზეზით ყოფილა გამოწვეული. საქმე ის არის, რომ კუნთის ბოჭკოზე ერთი მიმართულების წყვეტილი მუდმივი დენის მოქმედების დროს კათოდის უბანში, რიტმული აგზნების გამოწვევასთან ერთად ხდება ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალის თანდათანობით შემცირება ანუ მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია. როცა მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია გარკვეულ სიდიდეს მიაღწევს, მოხდება ნატრიუმის ინაქტივაცია სათანადო მემბრანული არხების „ჩაკეტვის“ გამო. ამის შედეგად კათოდურ უბანში გაძნელება გაღიზიანებელი დენის მოქმედების საპასუხოდ Na^+ -ის არხების გახსნა. ე. ი. აგზნება ან საერთოდ არ წარმოიშობა ან წარმოიშობა ისე შესუსტებულად, რომ არ გავრცელდება სხვა უბნებზე. ამ მოვლენას კ ა თ ო დ უ რ დ ე ქ რ ე ს ი ა ს უწოდებენ. დენის მიმართულების შეცვლისას მუდმივი



სურ. 69. მუდმივი დენის ლოკალური მოქმედება ქსოვილზე.

ბაყაყის კურაროზებული კუნთი ღიზიანდება კონდენსატორის მძლავრი განმუხტვებით (მქF). A — „დალის“ პირველი მექანოგრამა (დენის მიმართულება აღნიშნულია A-ზე) B A-ს გაკრძელება. შეკუმშვების ძლიერი შესუსტების ფონზე იცლება დენის მიმართულება (იხ. B). რის საპასუხოდაც კვლავ ძლიერი შეკუმშვები აღმოცენდება. (B) გარკვეული ხნის შემდეგ კუნთი ისევ „დაიღალა“ (შემისსკი).
 m — განივბოლიანი კუნთი, a და b — გავანური დენის ელექტროდები.

დენის კათოლი კუნთზე მოქმედებს იქ, სადაც წინათ ანოდური უბანი იყო. ი. ისეთ უბანში, რომელიც თავისუფალია კათოდური დეპრესიისაგან. ამიტომ კუნთის აგზნება და შეკუმშვებიც მაქსიმალურად ვლინდება.

ფლიუგერის შეკუმშვის კანონი. თუ კუნთის არაპირდაპირი გაღიზიანება მუდმივი დენის ჩართვით და ამორთვით ხდება, მაშინ ამ კუნთის საპასუხო რეაქცია მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული გამღიზიანებელი დენის მიმართულებასა და ინტენსივობაზე:

1. თუ მუდმივი დენის ინტენსივობა ზღურბლოვანია, მაშინ კუნთი იკუმშება ელექტრული წრედის მხოლოდ ჩართვის დროს და მნიშვნელობა არა აქვს იმას, ჩამავალია დენი თუ ამავალი.

2. საშუალო ანუ ზღურბლზედა ინტენსივობის დენის შემთხვევაში კუნთი შეკუმშვით უპასუხებს ელექტრული წრედის როგორც ჩართვას, ისე ამორთვას. აქაც, ისევე როგორც წინა შემთხვევაში, მნიშვნელობა არა აქვს დენის მიმართულებას — ჩამავალია იგი თუ ამავალი.

3. როცა ნერვზე მოქმედებს დიდი ინტენსივობის დენი, მაშინ მნიშვნელობა აქვს დენის მიმართულებასაც. ჩამავალი დენი კუნთის შეკუმშვას გამოიწვევს ელექტრული წრედის მხოლოდ ჩართვის დროს. ამავალი დენის შემთხვევაში კი კუნთი შეიკუმშება წრედის მხოლოდ ამორთვის საპასუხოდ.

აღწერილ მოვლენას საფუძვლად უდევს მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება და მისგან გამომდინარე ფიზიოლოგიური ელექტროტონი. ა) ცნობილია რომ მუდმივი დენის შემთხვევაში წრედის ჩართვა უფრო ძლიერი გამღიზიანებელია, ვიდრე ამორთვა. მაშასადამე, თუ ჩართვის კვეთება ზღურბლოვანია, მაშინ ცხადია, რომ ამორთვის კვეთება ქვეზღურბლოვანი იქნება. ამიტომაც ჩამა-

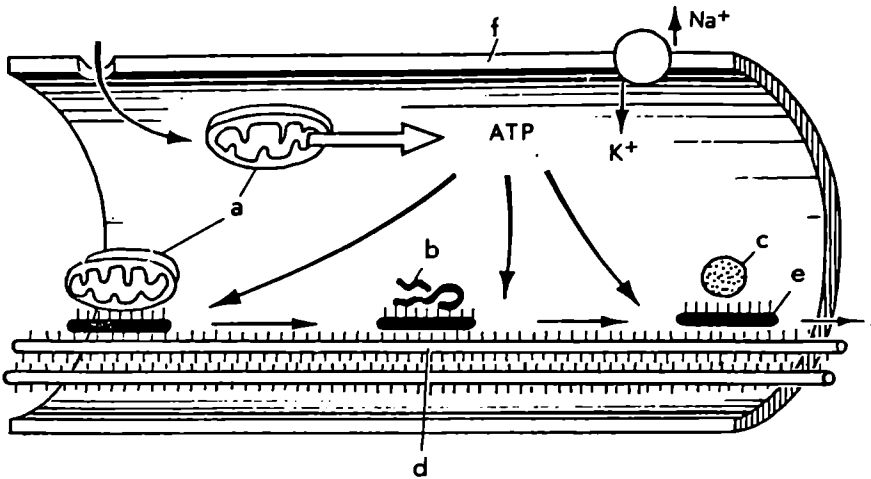
ვალი იქნება დენი თუ ამავალი, ნერვში აგზნებას გამოიწვევს ზღურბლოვანი დენის მხოლოდ ჩართვა და კუნთიც მხოლოდ ამ დროს შეიკუმშება. ბ) საშუალო ინტენსივობის დენის გამლიზიანებელი მოქმედება ზღურბლოვანზე მეტია როგორც ჩართვის, ისე ამორთვის დროს. ამიტომაც ნერვი ორივე შემთხვევაში აიგზნება და კუნთიც ორივე შემთხვევაში შეიკუმშება, დამოუკიდებლად იმისა ამავალია გამლიზიანებელი დენი თუ ჩამავალი. გ) ძლიერი გალიზიანების შემთხვევაში მნიშვნელობა აქვს დენის მიმართულებას. ასე მაგალითად, ჩამავალი დენის ჩართვის საპასუხოდ ნერვში აგზნება აღიძვრება კუნთის მხარეზე მდებარე კათოდთან. აქედან აგზნება დაუბრკოლებლად მიიღწევს კუნთს და მის შეკუმშვას გამოიწვევს. ჩამავალი დენის ამორთვის დროს კუნთი არ შეიკუმშება, ვინაიდან აგზნება, რომელიც კუნთიდან დაშორებულ, ანოდურ უბანში აღიძვრება, ვერ გავა კათოდის ფარგალს, რადგან აქ ძლიერაა დაქვეითებული აგზნებადობა. სხვა სურათი მიიღება ამავალი დენის შემთხვევაში, ე. ი. როცა კუნთის მხარეზე ანოდია. ძლიერი დენის ამორთვის დროს ანოდთან წარმოშობილი აგზნება დაუბრკოლებლად აღწევს კუნთს და მის შეკუმშვას იწვევს. ჩართვის დროს კი ანოდის ფარგალში ძლიერ ეცემა აგზნებადობა და კუნთიდან დაშორებული კათოდიდან წამოსული აგზნება ვერ გაივლის ამ უბანს. ე. ი. ძლიერი დენის ჩართვის დროს აგზნება ვერ აღწევს კუნთს და კუნთი არ იკუმშება.

ნივთიერებათა ტრანსპორტი აქსონში

ნერვული უჯრედის აქსონში (ნერვულ ბოჭკოში), აგზნების ტალღის გატარების გარდა, ხდება სხვადასხვა ნივთიერებების გადაადგილება (ტრანსპორტი) ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. ნივთიერებების გადატანა აქსონის სიგრძეზე ორივე მიმართულებით წარმოებს. უჯრედში სინთეზირებული ცილები, სინაპსის მედიატორული ნივთიერებები და სხვ. უჯრედულ ორგანოებთან, მაგ. მიტოქონდრიებთან ერთად, უჯრედის სხეულიდან მიემართება აქსონის ტერმინალური დაბოლოებებისაკენ. ხოლო აცეტილქოლინესთერაზა, აგრეთვე ვირუსები და ბაქტერიული ტოქსინები გადაადგილდება რეტროგრადულად — ტერმინალური დაბოლოებებიდან უჯრედის სხეულისაკენ. რეტროგრადული ტრანსპორტი უჯრედის სხეულში ცილების სინთეზის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. ამიტომ არის, რომ აქსონის გადაკვეთიდან რამდენიმე დღის შემდეგ უჯრედის სხეულში ქრომატიზი იწყება, რაც ცილის სინთეზის დარღვევაზე მიუთითებს.

აქსონური ტრანსპორტის სისწრაფე. რადიოაქტიური ნივთიერებების გამოყენებით ნაჩვენებია, რომ ბაყაყის ნერვულ ბოჭკოებში ნივთიერებები გადაიტანება დღე-ღამეში 4 მეტრის სისწრაფით. საყურადღებოა, რომ აქსონური ტრანსპორტის სისწრაფე ერთი და იგივე ცხოველებში დამოკიდებული არ არის აქსონის არც დიამეტრზე და ფუნქციაზე და არც გადასატანი ნივთიერებების ზომაზე — სხვადასხვა ნივთიერების დიდი და მცირე ნაწილაკები ერთი და იგივე სიჩქარით გადაადგილდება ბოჭკოს გასწვრივ. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგჯერ შემჩნეულია ნივთიერებების უფრო ნელი გადაადგილება აქსონში. ასეთი ტრანსპორტის შემთხვევაში თვით გადატანის მექანიზმი არ უნდა იყოს განსხვავებული, მაგრამ ნივთიერებები დროდადრო ზვდება უჯრედის ისეთ განყოფილებაში, რომლებიც მონაწილეობას არ იღებენ ტრანსპორტში.

ტრანსპორტის ენერგეტიკა. აქსონური ტრანსპორტი აქტიური პროცე-



სურ. 70. ნერველ ბოკოში სწრაფი აქსონური ტრანსპორტის პოთენციური მექანიზმი. *a* — მიტოქონდრიები, *b* — ცილის მოლეკულა, *c* — ვეზიკულა, *d* — მიკროტუბილი, *e* — სატრანსპორტო ფილამენტი, *f* — ზედაპირული მემბრანა.

ვარაუდობენ, რომ მიკროტუბულების (d) კედლები აგებულია ცილა ტუბულინით, რომელიც ვარკვეულ მსგავსებას იჩენს ცილა მიოზინთან. სატრანსპორტო ფილამენტები (e) შეიცავენ ცილა აქტინს. ტუბულინს აქვს ატმ-აზური აქტივობა. ატმ-ის დაშლის დროს გამოყოფილი ენერჯიის ხარჯზე მიკროტუბულების განივი მორჩები წრიულ მოძრაობას იწყებენ და სატრანსპორტო ფილამენტები, მათთან დაკავშირებულ წარმონაქმნებთან ერთად, გადაადგილდებიან აქსონის გასწვრივ. ატმ-ს სინთეზი ხდება მიტოქონდრიებში გლუჯოზის დაჟანგვის შედეგად. გლუჯოზა ბოკოში შედის ზედაპირული მემბრანის ფორების გზით (რკალური ისარი). ატმ-ს ენერჯიის ნაწილი გამოიყენება $Na^+ - K^+$ -ის ტუმბოს მოქმედებაში.

სია და ენერჯიის ხარჯვასთან არის დაკავშირებული. ენერჯიის წყაროს ამ შემთხვევაში ადენოზინტრიფოსფატი წარმოადგენს. ჟანგბადის უკმარისობის ან ტოქსინების მოქმედების შედეგად ატმ-ის შემცირება ნერველ ბოკოში აქსონური ტრანსპორტის შენელებას და სრულ ბლოკირებას იწვევს. ენერგეტიკული პროცესების განახლებასთან ერთად აღდგება აქსონური ტრანსპორტიც.

მიკროტუბულემა. აქსონები, ნეიროფიბრილებსა და რეტიკულური სტრუქტურების გარდა, შეიცავენ მეტად წვირლ მილაკებს (არხებს) — მიკროტუბულელებს. ასეთი მილაკები, რომელთა დიამეტრი დაახლოებით 25 ნმ-ია, ზოგჯერ უწყვეტად გასდევს აქსონს და მთელ სიგრძეზე ხშირ და რეგულარულ განივ მორჩებს იძლევა (სურ. 70). მიკროტუბულელების კედლები აგებულია ცილა ტუბულინისაგან, რომელსაც ატმ-ის აქტივობა გააჩნია.

პოთენცია სატრანსპორტო ძაფების შესახებ. ზოგიერთი ნეიროფიბრილა შედგება აქტინისაგან. კუნთოვან ბოკოში ცილა აქტინი მონაწილეობს შეკუმშვის პროცესში, სრიალებს რა სპეციფიკურ კუნთურ ცილაზე — მიოზინზე. ვარაუდობენ, რომ მიკროტუბულელები აქსონში ისეთივე ფუნქციას უნდა ასრულებდნენ, რასაც მიოზინი კუნთოვან ბოკოში. თანამედროვე შეხედულებით სწრაფი აქსონური ტრანსპორტის მექანიზმი შემდეგნაირად არის წარმოდგენილი: მიკროტუბულების განივი მორჩების შეხება ე. წ. „სატრანსპორტო ძაფებთან“ (აქტინის შემცველ ნეიროფიბრილოვან წარმონაქმნებთან) იწვევს ტუბულინის ატეფაზური აქტივობის გაზრდას, იშლება ატმ და გამოყო-

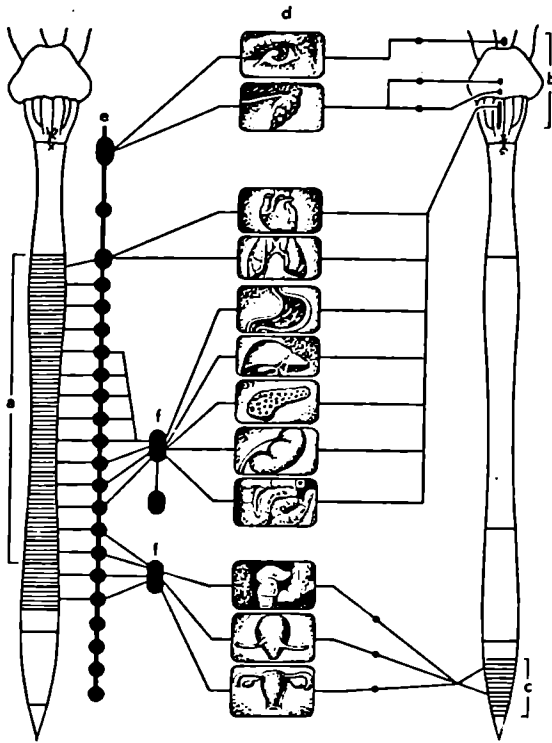
ფილი ენერჯის ხარჯზე სატრანსპორტო ძაფი სრიალებს მიკროტუბულის გასწვრივ. იმის გამო, რომ სატრანსპორტო ძაფები ერთნაირი სისწრაფით სრიალებს მიკროტუბულების გასწვრივ, მასთან დაკავშირებული ნივთიერებების და ორგანელების გადატანაც ნერვეულ ბოქოში ერთი და იგივე სისწრაფით მოხდება. აქსონური ტრანსპორტის მექანიზმის მსგავსება მიოფიბრილების შეკუმშვასთან იმიტაც ვლინდება, რომ ორივე პროცესისათვის აუცილებელია თავისუფალი Ca^{2+} -ის იონების თანაარსებობა.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა აერთიანებს პერიფერიულ ეფერენტულ ბოქოებს, რომლებიც დაკავშირებულია შინაგანი ორგანოების და სისხლძარღვების მუსკულატურასთან ან ჩირკვლოვან წარმონაქმნებთან. ნერვული უჯრედები, რომლებიც დასაწყისის აძლევენ ვეგეტატიურ სისტემას, განლაგებულია ცნს-ის სხვადასხვა განყოფილებაში (სურ. 71). არჩევენ სამ განყოფილებას: კრანიალურს (შუა ტვინი და მოგრძო ტვინი), თორაკოლუმბალურს (ზურგის ტვინში გულმკერდის პირველი სეგმენტიდან წელის მე-4 სეგმენტამდე) და საკრალურს (გავის განყოფილება). ადრე მთელ ვეგეტატიურ სისტემას ს ი მ პ ა თ ი კ უ რ ს უწოდებდნენ. შემდეგში ლ ე ნ გ ლ ი მ, ფარმაკოლოგიური და ფიზიოლოგიური მონაცემების საფუძველზე, ვეგეტატიური სისტემის დიფერენცირება მოახდინა. თორაკოლუმბალურ ნაწილს მან ს ი მ პ ა თ ი კ უ რ ი ს სახელწოდება დაუტოვა, ხოლო დანარჩენს, ე. ი. კრანიალურს და საკრალურს — პ ა რ ა ს ი მ პ ა თ ი კ უ რ ი უწოდა. ასეთი დიფერენცირება გამართლებულია იმით, რომ შინაგანი ორგანოების უმრავლესობა ორი ტიპის ვეგეტატიურ ნერვებს იღებს, რომელთაგან ერთი იწყება თორაკოლუმბალური განყოფილებიდან, ხოლო მეორე — კრანიალური ან საკრალური განყოფილებებიდან. მათი ფიზიოლოგიური მოქმედება ამა თუ იმ ორგანოზე თითქმის მუდამ ურთიერთსაწინააღმდეგო ხასიათისაა (ანტაგონისტურია).

ვეგეტატიური სისტემის ეფერენტული ნერვები სტრუქტურის მიხედვით მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან სომატურებისაგან. ეს განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ცნს-დან გამოსული სიმპათიკური თუ პარასიმპათიკური ბოქოები თითქმის არასოდეს არ აღწევენ ეფექტორულ ორგანოებს. ისინი სინაპსებით მთავრდებიან სხვა ნერვულ უჯრედებზე, რომელთა აქსონები უშუალოდ არიან დაკავშირებული სათანადო გლუვ კუნთებთან ან ჩირკვლებთან. ამ მხრივ გამოიყენება წარმოდგენს ის სიმპათიკური ნერვები, რომლებითაც ინერვირებულია თირკმელზედა ჩირკვლის ტვინოვანი შრე. მაშასადამე სიმპათიკური და პარასიმპათიკური გზები, როგორც წესი, ორ-ორი ნეირონისაგან შედგება. თითო მათგანის სხეული მოთავსებულია ცნს-ში, ხოლო მეორე ნეირონების სხეულები მოთავსებულია ცნს-დან გარეთ. მათი ერთობლიობა ვეგეტატიურ კვანძებს ანუ განგლიებს ქმნის. ამისდა მიხედვით პირველ ნეირონებს და მათ აქსონებს პ რ ე გ ა ნ გ ლ ი უ რ ე ბ ს უწოდებენ, ხოლო მეორეებს — პ ო ს ტ გ ა ნ გ ლ ი უ რ ე ბ ს.

სიმპათიკური სისტემა. სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონების სხეულები რუხი ნივთიერების გვერდით რქებშია მოთავსებული (სურ. 71). მათ წვრილი აქსონები აქვთ, რომელთა უმეტესობა მიელინიზირებულია. აგზნების გატარების სისწრაფე ამ აქსონებში შედარებით დაბალია 1-20 მ/ს. ეს აქსონები, ისევე როგორც სომატური სისტემის ეფერენტები, ზურგის ტვინიდან გამოდიან



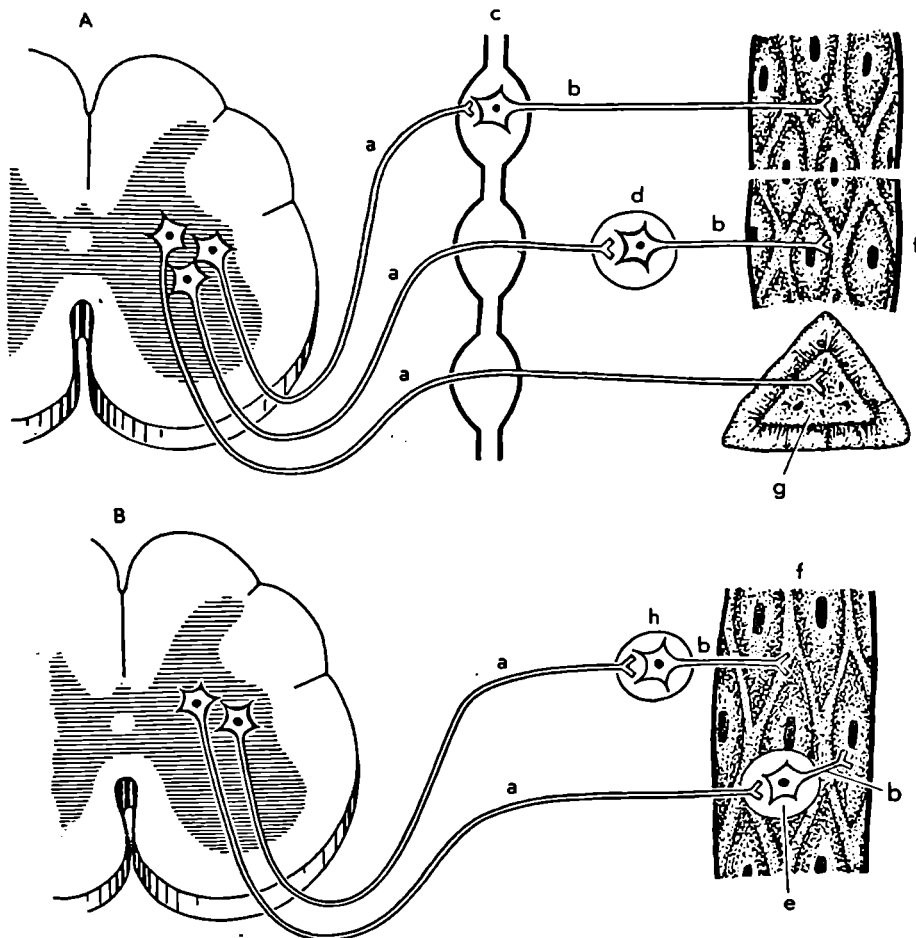
სურ. 71. ვეგეტატიური ნერვული სისტემა.

a — ზურგის ტვინის თორაკოლუმბალური განყოფილება, რომლიდანაც გამოდის სიმპათიკური ნერვები, b — კრანიალური განყოფილება და c — ზურგის ტვინის საკრალური განყოფილება, საიდანაც გამოდის პარასიმპათიკური ნერვები. d — შინაგანი ორგანოები, e — სიმპათიკური წველი, f — პრევერტებრალური კვანძი.

ვენტრალური ფესვების გზით. შემდეგ გაივლიან ე. წ. თეთრი შემაერთებელი ტოტების შემადგენლობაში და შედიან ხერხემლის ახლოს არსებულ ვეგეტატიურ კვანძებში — პარავერტებრალურ კვანძებში (სურ. 72). პარავერტებრალური კვანძები ხერხემლის ორივე მხარეზეა განლაგებული. ისინი ნერვული ბოჭკოებით არიან ერთმანეთთან დაკავშირებული და ქმნიან ე. წ. სიმპათიკურ წველს (სურ. 70). მაშასადამე, სიმპათიკური წველი წყვილადი წარმონაქმნია, რომელიც მოთავსებულია ხერხემლის ორივე მხარეზე დაწყებული ქალას ფუძიდან გავის განყოფილებამდე.

სიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოების უმეტესობა სიმპათიკურ წველში მთავრდება. მცირე ნაწილი კი მხოლოდ გაივლის წველს და ბოლოვდება ხერხემლის წინ განლაგებულ პარავერტებრალურ კვანძებში. პრევერტებრალური კვანძები, როგორც წესი, კენტი წარმონაქმნებია (სურ. 71, 72).

სიმპათიკური წველის სიახლოვე ზურგის ტვინთან განაპირობებს იმას, რომ სიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოების უმრავლესობა მოკლეა, პოსტგანგლიურის უმრავლესობა კი — გრძელი. პოსტგანგლიური ბოჭკოები სათანადო ორგა-



სურ. 72. ვეგეტატიური ნერვების დაკავშირება ეფექტორულ ორგანოებთან.

a — პრეგანგლიური ბოჭკოები, b — პოსტგანგლიური ბოჭკოები c — პარავერტებრალური კვანძები, d — პრევერტებრალური კვანძი, e — ინტრამურალური კვანძი, f — გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი, g — თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ქსოვილი. სქემაზე ნაჩვენებია, რომ სიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოები მთავრდება ან პარავერტებრალურ კვანძში ან პრევერტებრალურში. გამონაკლისის სახით პირდაპირ ეფექტორში. პარასიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოები ძირითადად მთავრდებიან უშუალოდ ეფექტორის კედელში არსებულ ინტრამურალურ კვანძში (e) ან მასთან ახლოს. (h).

ნოებს უახლოვდებიან სპეციალური ნერვების სახით, ან კიდევ სომატური ნერვების შემადგენლობაში. უკანასკნელ შემთხვევაში პოსტგანგლიური ბოჭკოები სომატურ ნერვებს უერთდებიან წვრილი ტოტებით — რუხი შემაერთებული ტოტებით. მათი რუხი ფერი იმით არის გაპირობებული, რომ პოსტგანგლიური ბოჭკოები არ არიან მიეღინით დაფარული.

სიმპათიკური სისტემის გავრცელება პერიფერიაზე მეტად ფართოა. იგი აინერვირებს: ყველა ორგანოს გლუვ კუნთებს, გულს, ჯირკვლებს. აგრეთვე კანჭვევა ცხიმოვანი ქსოვილის უჭრედებს, ლეიძლს და, შესაძლებელია, თირკმლის მილაკებსაც.

პარასიმპათიკური სისტემა. პარასიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნირონების სხეულები განლაგებულია ტვინის ლეროში და ზურგის ტვინის საკრალურ

განყოფილებაში (სურ. 71). მათი აქსონების ნაწილი მიელინიზირებულია. ნაწილი კი უმიელინო. ყოველი მათგანი ცნს-დან გამოსვლის შემდეგ მთავრდება ვეგეტატიურ (პარასიმპათიკურ) კვანძებში, რომლებიც მოთავსებულია შესაბამის ორგანოსთან ახლოს ან უშუალოდ ამ ორგანოს სისქეში. ამიტომაც ამ სისტემის პრეგანგლიური ბოჭკოების უმეტესობა გრძელია, ხოლო პოსტგანგლიური ბოჭკოების — მოკლე.

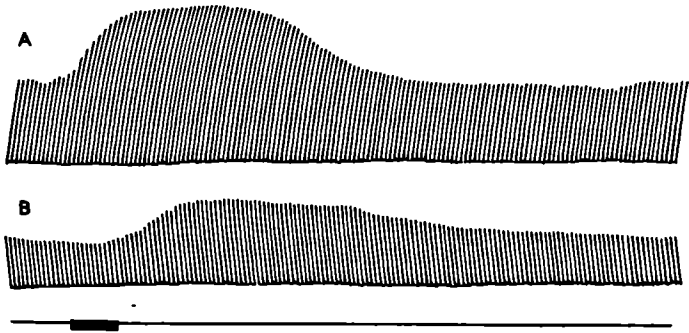
პარასიმპათიკურ სისტემაში პრეგანგლიური ბოჭკოების მხოლოდ მცირე ნაწილი მთავრდება ისეთ კვანძებში, რომლებიც შესაბამის ორგანოსთან მოშორებით მდებარეობენ. ეს ის პარასიმპათიკური ეფერენტებია, რომელთა პოსტგანგლიური ნეირონები დაკავშირებული არიან თავისა და მენჯის ორგანოებთან. სხვა პოსტგანგლიური ნეირონები გაბნეულია კუჭ-ნაწლავის ტრაქტის, გულის და ფილტვების ზედაპირზე ან მათ სისქეში და ამრიგად ქმნიან, ე. ი. ნ. ტ. ა. მ. უ. რ. კ. ვ. ა. მ. ე. ბ. ს. (სურ.71). პარასიმპათიკური სისტემის გავრცელება პერიფერიაზე, სიმპათიკურთან შედარებით, უფრო შეზღუდულია. იგი აინერვირებს: კუჭ-ნაწლავის ტრაქტის გლუვ კუნთებს, გამოყოფ და შარდსასქესო ორგანოებს, ფილტვებს, აგრეთვე წინაგულებსაც, საცრემლე და საწერწყვე ჩირკვლებს და თვალის კუნთებს.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების მოქმედება შინაგან ორგანოებზე. შინაგანი ორგანოების უმრავლესობას ორივე ტიპის ვეგეტატიური ინერვაცია აქვს: სიმპათიკური და პარასიმპათიკური. ვეგეტატიური ინერვაციის დანიშნულებაა შინაგან ორგანოებში ნივთიერებათა ცვლის დონის რეგულაცია, უჭრედთა აგზნებადობის და ავტომატური მოქმედების რეგულაცია. მაგრამ სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვების მოქმედება ერთი და იგივე ორგანოზე, უმეტეს შემთხვევაში, ურთიერთსაპირისპიროა ანუ ანტაგონისტური. ეს ანტაგონიზმი ხელოვნური გალიზიანების პირობებშიც ვლინდება. ასე მაგალითად: ელექტრული დენით სიმპათიკური ნერვის გალიზიანება გულის მოქმედების გაძლიერებას და გახშირებას იწვევს (სურ.73), ხოლო ც. თ. ო. მ. ი. ლ. ა. ნუ პარასიმპათიკური ნერვის გალიზიანება — გულის მოქმედების შესუსტებას (სურ. 47); კუჭ-ნაწლავის მოტორული და სეკრეციული რეაქციები ძლიერდება პარასიმპათიკური ნერვების გავლენით და სუსტდება სიმპათიკურის გავლენით; პარასიმპათიკური ნერვი თვალის გულის შევიწროებას განაპირობებს, ხოლო სიმპათიკური — გაფართოებას.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების „ანტაგონიზმი“ აბსოლუტური არ არის. ზოგჯერ ეს ორი სისტემა პერიფერიულ ორგანოზე ერთი მიმართულებით მოქმედებს. მაგალითად, საწერწყვე ჩირკვლების სეკრეციის გაძლიერებას იწვევს როგორც სიმპათიკური, ისე პარასიმპათიკური ნერვების გალიზიანება.

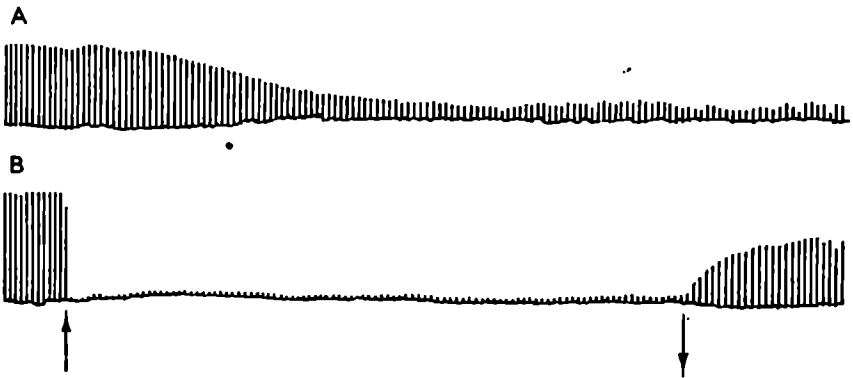
აგზნების გადაცემა ვეგეტატიურ სისტემაში. აგზნების გადაცემა ვეგეტატიური სისტემის სინაპსებში (ერთი მხრივ, პრეგანგლიური ბოჭკოდან პოსტგანგლიურ ნეირონზე, ხოლო მეორე მხრივ, პოსტგანგლიურიდან ეფექტორულ ორგანოზე) იგივე მექანიზმით ხორციელდება, როგორც სომატურ სისტემაში. კერძოდ, აგზნების დროს ნერვული ბოჭკოს დაბოლოებიდან (პრესინაპსიდან) გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება — მედიატორი. ეს მედიატორი, ჩაიღვრება რა სინაპსურ ნაპარალში, დაუკავშირდება პოსტსინაპსური მემბრანის ზედაპირზე არსებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და გამოიწვევს მემბრანის განვლადობის გაზრდას გარკვეული იონების მიმართ. ამას მოყვება მემბრანის დეპოლარიზაცია ან ჰიპერპოლარიზაცია, ე. ი. პოსტსინაპსური უჭრედის აგზნება ან შეკავება.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემის მედიატორული ნივთიერებები. ვეგეტატი-



სურ. 73. სიმპათიური ნერვის გამაძლიერებელი მოქმედება გულზე.

A — გულის ავტომატური მოქმედების მექანოგრამა. სურათზე ჩანს, რომ სათანადო სიმპათიური ნერვის ხანმოკლე რითმული გალიზიანება (გალიზიანების მომენტი აღნიშნულია სასიგნალო ხაზზე მექანოგრამების ქვეშ) ავტომატური მოქმედების მნიშვნელოვან და ხანგრძლივ გაძლიერებას იწვევს. B — მეორე გულის მექანოგრამა, რომელშიც ტარდება პირველი გულიდან გამოხული რინგერის ხსნარი. შეუძუმშვების გაძლიერება შეიმჩნევა მეორე გულშიც (ბოლდირევი).



სურ. 74. ცთომილი ნერვის შემკავებელი გავლენა გულზე.

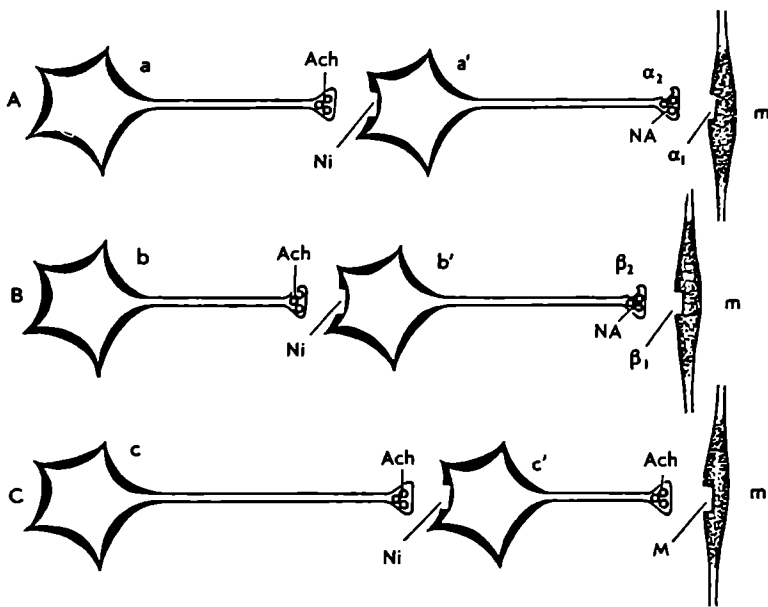
A — გულის ავტომატური მოქმედების მექანოგრამა. სურათზე ჩანს, რომ ცთომილი ნერვის რიტმული გალიზიანება ავტომატური მოქმედების შეკავებას იწვევს (გალიზიანების მომენტი აღნიშნულია სასიგნალო ხაზზე მექანოგრამის ქვეშ).

B — მეორე გულის მექანოგრამა, რომელშიც ტარდება პირველი გულიდან გამოხული რინგერის ხსნარი (სითხის გატარების დასაწყისი და დამთავრება აღნიშნულია მექანოგრამაზე ისრებით). ნათლად ჩანს, რომ გატარებული ხსნარის გავლენით მეორე გულის ავტომატური მოქმედებაუც კავდება გარკვეული ხნით. (ბაბსკის წიგნიდან).

ური ნერვული სისტემის პერიფერიულ ნაწილში მედიატორის როლს, ძირითადად, ორი ნივთიერება ასრულებს: აცეტილქოლინი და ნორადრენალინი. დღეისათვის მიღებულია, რომ აცეტილქოლინი წარმოადგენს პარასიმპათიური სისტემის როგორც პრეგანგლიური, ისე პოსტგანგლიური ნეირონების მედიატორს. ხოლო სიმპათიურ სისტემაში აცეტილქოლინს მხოლოდ პრეგანგლიური ნეირონები გამოყოფენ. პოსტგანგლიური ნეირონების მედიატორს კი, ძირითადად, ნორადრენალინი წარმოადგენს. გამონაკლისის სახით სიმპათი-

კურ სისტემაშიც გვხვდება ისეთი პოსტგანგლიური უჯრედები, რომელთა მედიატორი აცეტილქოლინია.

სათანადო ექსპერიმენტებით დადგენილია, რომ ვეგეტატიურ ნერვულ სისტემაში პრესინაპსური იმპულსის მოქმედების ეფექტი პოსტსინაპსურ მემბრანაზე დამოკიდებულია არამარტო მედიატორის ქიმიურ შედგენილობაზე, არამედ პოსტსინაპსური მემბრანის ქემორეცეპტორული მოლეკულების (რეცეპტორების) თავისებურებაზეც. ასე მაგალითად, მართალია პარასიმპათიკურ სისტემაში ორივე ეფერენტული ნეირონის მედიატორი აცეტილქოლინია, მაგრამ პოსტსინაპსურ მემბრანაზე პრეგანგლიური იმპულსის მოქმედების იმიტირება შეიძლება ნიკოტინით და არ შეიძლება მუსკარინით. ხოლო პოსტგანგლიური იმპულსის მოქმედების იმიტირება შეიძლება მუსკარინით და არ შეიძლება ნიკოტინით. აქედან წარმოიშვა შეხედულება, რომ ქოლინერგული რეცეპტორები, რომლებიც მოთავსებულია პოსტგანგლიური ნეირონების და ეფექტორული ორგანოების სუბსინაპსურ მემბრანებზე, განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ერთ-ერთს უწოდეს ნიკოტინური, ხოლო მეორეს — მუსკარინული რეცეპტორები (სურ. 75).



სურ. 75. ვეგეტატიური ნერვული ბოკოების მედიატორები.

a და b სიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონები. a' და b'-სიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონები. c — პარასიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონი, c' — პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონი. ორივე სისტემის პრეგანგლიური ბოკოების მედიატორია აცეტილქოლინი (ACh), რომელსაც მიმღებლობს პოსტგანგლიური ნეირონების ნიკოტინური ქოლინორეცეპტორები (Ni). სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოკოს მედიატორს ნორადრენალინი წარმოადგენს (NA), რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული ორგანოს (m) α₁ ან β₁ ადრენორეცეპტორები. პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ბოკოს მედიატორი ისევ აცეტილქოლინია (ACh), რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული უჯრედის (m) მუსკარინული ქოლინორეცეპტორი (M). α₂ და β₂ — პრესინაპსური ადრენორეცეპტორები.

ქიმიური ნივთიერებები, რომლებიც ისევე მოქმედებენ ეფექტორულ ორგანოებზე, როგორც აცეტილქოლინი და პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ბოჭკოები. პარასიმპათიკური იმეტიკები იწოდებიან ფარმაკოლოგიაში. ხოლო ის ნივთიერებები, რომლებიც ასუსტებენ აცეტილქოლინის მოქმედებას — პარასიმპათიკური იმეტიკები. ატროპინი წარმოადგენს ტიპურ პარასიმპათოლიტურ ნივთიერებას.

პარასიმპათიკური სისტემის ორივე ეფერენტულ უჯრედს ქოლინერგულს უწოდებენ. ვინაიდან მათი მედიატორი აცეტილქოლინია. სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონიც ქოლინერგულია. პოსტგანგლიური ნეირონი კი, რომლის მედიატორი ნორადრენალინია, ადრენერგული უჯრედი. საყურადღებოა, რომ თირკმელზედა ჭირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ქრომაფინური უჯრედები, რომლებიც აწარმოებენ პოსტგანგლიური სიმპათიკური ნეირონების კომოლოგიურია. გამოყოფენ ადრენალინს. ადრენალინი და ნორადრენალინი კატექოლამინებს წარმოადგენენ. არსებობს მთელი ჯგუფი ნივთიერებების, რომლებიც ისევე მოქმედებენ ცოცხალ ქსოვილზე, როგორც ადრენალინი ან ნორადრენალინი. ასეთ ნივთიერებებს სიმპათიკური იმეტიკები ეწოდება, ხოლო მათ საწინააღმდეგო მოქმედების ნივთიერებებს — ადრენოლიტები.

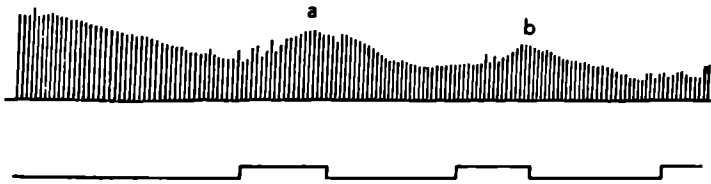
ადრენერგული რეცეპტორების ტიპები. ისევე როგორც აცეტილქოლინი, კატექოლამინებიც არაერთგვაროვან ეფექტებს იწვევენ სხვადასხვა სინაპსებში. მაშასადამე, ადრენერგული პოსტსინაპსური მემბრანებიც განსხვავებულ ტიპის ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს ანუ რეცეპტორებს უნდა შეიცავდნენ. დღეისათვის არჩევენ α- და β-ადრენორეცეპტორებს. ეს რეცეპტორები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან კატექოლამინების და ადრენოლიტების მიმართ მგრძობელობით. ამის მიხედვით კატექოლამინების მოქმედების დამთრგუნველი ნივთიერებებიდან გამოყოფენ α- და β-ადრენოლოკატორებს.

ვეგეტატიური სისტემის სინაპსებში გამოყოფილი აცეტილქოლინი და ნორადრენალინი მოქმედებენ არამართო პოსტსინაპსურ მემბრანებზე, არამედ პრესინაპსებზეც. ერთი და იგივე ტიპის პრესინაპსურ დაბოლოებაზე ნორადრენალინი ხშირად საპირისპირო ეფექტებს იწვევს, რაც იმას ადასტურებს, რომ პრესინაპსზე განლაგებული ადრენორეცეპტორებიც უნდა განსხვავდებოდეს ერთმანეთისაგან. პირობითად მიღებულია შემდეგი კლასიფიკაცია: პოსტსინაპსზე არსებულ რეცეპტორებს აღნიშნავენ როგორც α₁ და β₁ რეცეპტორებს, ხოლო პრესინაპსზე არსებულებს — α₂ და β₂ რეცეპტორებს. დადგენილია, რომ α₂ რეცეპტორის გააქტივების შედეგად ქვეითდება პრესინაპსიდან მედიატორის გამოყოფა. ხოლო β₂ რეცეპტორის გააქტივების შედეგად პირიქით, მედიატორის (ადრენალინის) გამოყოფა ძლიერდება.

ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოების ფუნქციური მაჩვენებლები. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის პერიფერიული ბოჭკოები თვისობრივად არ განსხვავდებიან სომატური ბოჭკოებისაგან. ვეგეტატიური ბოჭკოების გააქტივება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით ხდება: აგზნება არ განიცდის გრადაციას, ვრცელდება უდერკემენტოდ, აგზნების შედეგად ბოჭკოში მყარდება ჭერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტერიული ფაზა. პრინციპული მსგავსების მიუხედავად სომატური და ვეგეტატიური ბოჭკოების ფიზიოლოგიური მახასიათებლები მაინც განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. განსხვავება ძირითადად იმაში მდგომარეობს, რომ ყველა ფუნქციური მაჩვენებელი უფრო დაბალია ვეგეტატიურ ბოჭკოებში, ვიდრე სომატურში. ასე მაგალითად: დაბალია აგზნებადობის ხარისხი,

აგზნების გატარების სისწრაფე; დაბალია ლაბილობა და აგზნების უმაღლესი რიტმი, რადგან უფრო ხანგრძლივია აბსოლუტური და შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზები. ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ ყველა ზემოთ ჩამოთვლილი ფუნქციური მაჩვენებელი განსაკუთრებით დაბალია ვეგეტატიური სისტემის პოსტგანგლიურ ბოქკოებში.

სიმპათიკური სისტემის ადაპტაციური მოქმედება. სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოქკოები, მართალია, დაკავშირებულია ჩონჩხის კუნთებთან. მაგრამ განივზოლიანი კუნთოვანი ბოქკოების შეკუმშვას არ იწვევს. მიუხედავად ამისა, სიმპათიკურ ინერვაციას ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ჩონჩხის კუნთებისათვის. ვინაიდან მისი გავლენით ძლიერდება განივზოლიან კუნთებში ნიეთიერებათა ცვლის პროცესი და უმჯობესდება მათი ფუნქციური მდგომარეობა, იზრდება შრომისუნარიანობა. ამ მხრივ საინტერესოა გამოკვლევა, რომელიც ჩატარდა ლ. ორბელის ლაბორატორიაში. ცდის არსი შემდეგში მდგომარეობს: ლ. ორბელი და ა. გინეცისკი ზურგის ტვინის წინა ფესვების ხანგრძლივი რიტმული გალიზიანებით კანკის ტყუპი კუნთის დალას იწვევდნენ (სურ. 76). როცა კუნთი საკმაოდ დაი-



სურ. 76 ორბელ-გინეცისკის ფენომენი.

ზედა მრუდი — კანკის ტყუპი კუნთის ერთხლობრივი შეკუმშვების გექანოგრაფა, ქვევით — სასიგნალო ხაზი, რომლის ზევით აწევა ნიშნავს სიმპათიკური ნერვის რიტმულ გალიზიანებას. ჩანს, რომ დაღლის ფონზე სიმპათიკური ნერვის რიტმული გალიზიანება კუნთის შეკუმშვების გაძლიერებას იწვევს (ა, ბ)

ლუბოდა და შეკუმშვები მნიშვნელოვნად შემცირდებოდა. დამატებით რიტმულად აღიზიანებდნენ ამ კუნთთან დაკავშირებულ სიმპათიკურ ნერვს. ამის საპასუხოდ ხდებოდა დალლილი კუნთის შეკუმშვების ხელახლა თანდათანობით გაძლიერება. შთაბეჭდილება ისეთი იყო, რომ კუნთი დროებით გამოდიოდა დაღლის მდგომარეობიდან. სიმპათიკური სისტემა ასეთივე გავლენას ახდენს ცასზე და საზოგადოდ ყველა აგზნებად ქსოვილზე. აღნიშნული ფაქტების საფუძველზე ლ. ორბელმა ჩამოაყალიბა მოძღვრება სიმპათიკური სისტემის ადაპტაციურ-ტროფიკული გავლენაც უშუალოდ ხორციელდება მათზე. მაგრამ ამ შეხედულების სისწორის დადასტურება არ მოხერხდა მორფოლოგიური დაკვირვებით — ვერ იქნა ნანახი სიმპათიკური ბოქკოების დაბოლოებები უშუალოდ ჩონჩხის კუნთოვან ბოქკოებში. ამიტომ უფრო მისაღებია ის შეხედულება, რომლის მიხედვითაც სიმპათიკური ბოქკოების აგზნება ჩონჩხის კუნთებში სისხლძარღვების შევიწროვებას და სისხლის მიმოქცევის აჩქარებას იწვევს. რის შედეგადაც კუნთში ძლიერდება სისხლის ნაკადი. ამის გამო კუნთი, ერთი მხრივ, უფ-

რო ეფექტურად გათავისუფლდება დაგროვილი მეტაბოლიტებისაგან, ხოლო მეორე მხრივ, უკეთ მომაგრდება ჟანგბადითა და საყუათო ნივთიერებებით. გარდა ამისა სისხლი კუნთოვან ბოქკოსთან მიიტანს აქტიურ ნივთიერებას — სიმპათინს. რომელიც ავზნების დროს თავისუფლდება სიმპათიკური ბოქკოდან და გადადის სისხლში. ასეთი ახსნის შესაძლებლობას ადასტურებს თუნდაც ის ცდა, რომ კუნთში ფიზიოლოგიური ხსნარის მცირე რაოდენობით გატარებაც კი დალ-ლოლი კუნთის შეეკუმშვების კვლავ გაძლიერებას იწვევს.

სიმპათიკური სისტემის ჰომეოსტაზური ფუნქცია. სიმპათიკური სისტემის ერთ-ერთი ძირითადი ფუნქციაა ორგანიზმის შინაგანი არის მუდმივობის დაცვა, რაც აუცილებელია ორგანიზმის, ქსოვილების და უჯრედების ნორმალური მოქმედებისათვის. შინაგანი არის მახასიათებლებია: ტემპერატურა, ოსმოსური წნევა, რეაქცია და სხვა. სიმპათიკური სისტემის ამ ფუნქციას კ ე ნ ო მ ა ჰ ო მ ე ო ს - ტ ა ზ უ რ ი ფ უ ნ ქ ც ი ა უ წ ო დ ა. ჰომეოსტაზი ნიშნავს მდგომარეობის თანაბრობას. სიმპათიკური სისტემის ჰომეოსტაზური ფუნქციის საილუსტრაციოდ შეიძლება მოვიყვანოთ რამდენიმე მაგალითი:

1. ფიზიკური მუშაობის დროს კუნთები დიდი რაოდენობით მოიხმარს შაქარს, რის გამოც სისხლში ეცემა გლუკოზის რაოდენობა. შექმნილი მდგომარეობა აღიქმება ცნს-ის მიერ, რომელიც სიმპათიკური სისტემის საშუალებით იმოქმედებს თირკმელზედა ჯირკვალზე და გამოიწვევს ადრენალინის დიდი რაოდენობით გადასვლას სისხლში. სისხლის მიერ ადრენალინი მიიტანება ლეიძლთან, სადაც შაქრის დიდი მარაგია გლიკოგენის სახით. ადრენალინი ააქტივებს გლიკოგენს, რომელიც ინტენსიურად იწყებს დაშლას და წარმოშობილი გლუკოზა გადადის სისხლში, რის გამოც აღდგება გლუკოზის ნორმალური რაოდენობა სისხლში. კ ე ნ ო ნ ი ს გამოკვლევებით გაირკვა, რომ არამარტო ძლიერი ფიზიკური მუშაობა, არამედ სულ მცირე მანძილზე გასეირნებაც კი სიმპათიკურ — თირკმელზედა სისტემის გაძლიერებულ მოქმედებას იწვევს და ამით ხელს უწყობს კუნთის მუშაობას.

2. ფიზიკური მუშაობის დროს იზრდება სხეულის ტემპერატურაც. მაღალი ტემპერატურა კი სახიფათოა ორგანიზმს მოქმედებისათვის, განსაკუთრებით კი ტვინისათვის. ამ ხიფათის თავიდან აცილებას სიმპათიკური სისტემა ემსახურება. ეს მექანიზმი შემდეგნაირად მოქმედებს: კუნთის მუშაობა იწვევს სისხლძარღვთა სიმპათიკური ტონუსის ცენტრალურ შეკავებას. ამის შედეგად სისხლძარღვები განივრდებიან, რასაც მოსდევს სისხლის შიშოქცევის გაძლიერება და მისი გაცივება სითბოს გარეთ გამოყოფის გაზრდის შედეგად. გარდა ამისა, ძლიერდება ოფლის ჯირკვლების სიმპათიკური ცენტრების მოქმედება, რაც იწვევს ოფლის გაძლიერებულ გამოყოფას, რომლის აქროლებაც აგრეთვე აცივებს სხეულს.

3. დაბოლოს, კუნთური მუშაობის დროს იზრდება მოთხოვნილება ჟანგბადზე. მომუშავე ორგანიზმში ხდება სისხლძარღვების გაგანიერება, მაგრამ ეს ვერ უზრუნველყოფს ჟანგბადზე გაზრდილი მოთხოვნილების დაკმაყოფილებას — სისხლძარღვების სანათური განივრდება დაახლოებით 9-ჯერ, ხოლო მოთხოვნილება ჟანგბადზე იზრდება დაახლოებით 18-ჯერ. ამის გამო, ცხადია, შეიქმნება საშიშროება, რომ ორგანიზმში განვითარდება ჟანგბადის მწვავე უკმარისობა. აღნიშნული საშიშროების თავიდან აცილებაც სიმპათიკური სისტემის მოქმედებით ხორციელდება: ერთი მხრივ, იზრდება გულის ცემის სისხირე და ვიწროვდება შინაგან ორგანოთა სისხლძარღვები. ეს ორი ფაქტორი იწვევს სისხლის არტერიული წნევის მომატებას, რის გამოც ძლიერდება სისხლის ნაკადი მომუშავე კუნ-

თებში. მეორე მხრივ, სიმპათიური სისტემა მოქმედებს ელენთაზე და მის მძლავრ შეკუმშვას იწვევს. ამას მოჰყვება ელენტიდან ერთორციტებით მდიდარი სისხლის გადმოსვლა სისხლში, რაც აძლიერებს ორგანოების მომარაგებას ჟანგბადით.

პარასიმპათიური სისტემის ზოგადი ფუნქცია. პარასიმპათიურ სისტემას დაცვით ფუნქციას მიაწერენ. რისი ილუსტრირებაც შემდეგი მაგალითებით შეიძლება: ა) კაშკაშა სინათლით თვალის გაშუქების შემთხვევაში პარასიმპათიური ბოკკოები მოქმედებს თვალის ფერადი გარსის კუნთოვან ბოკკოებზე და გუგის შევიწროვებას იწვევს. ეს რეაქცია თავდაცვითი ხასიათისაა, ვინაიდან ინტენსიური განათების დროს სხივების მძლავრმა ნაკადმა შეიძლება დააზიანოს რეტიკულა (თვალის ბადურა). ამ საფრთხეს ორგანიზმი თავს აღწევს იმით, რომ გუგის შევიწროვება მნიშვნელოვნად ასუსტებს მასში გამავალი სხივების ნაკადს და ამიტომ რეტიკულა დაზიანება არ ხდება. ბ) როცა გულის გაძლიერებული მოქმედება არ არის საჭირო ორგანიზმისათვის და შეიძლება საზიანოც კი იყოს მისთვის, ასეთ პირობებში აღიძვრება ე. წ. დეპრესორული რეფლექსი, რომლის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ პარასიმპათიური ბოკკოების (ცთოშილინერჯის) გავლენით გულის მოქმედება ნელდება და სათანადო დონეს უთანაბრდება.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ტონური მოქმედება. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის მრავალი პრეგანგლიური და პოსტგანგლიური ნეირონი სხვადასხვა შინაგანი ფაქტორების ზეგავლენით სპონტანურ, მუდმივ აგზნებას განიცდის, რის გამოც მათი მოქმედება სათანადო შინაგან ორგანოებზე ტონურ ხასიათს ძლერებს. ტონური მოქმედების ინტენსიობა მუდამ თანაბარი არ არის — იგი ხან ძლიერდება და ხან სუსტდება. ვეგეტატიური სისტემის ტონური გავლენა კარგად ჩანს სისხლძარღვებზე და გულზე. ნორმალურ პირობებში სისხლძარღვები გარკვეული ხარისხით მუდამ შევიწროებულია სიმპათიური სისტემის ტონური მოქმედების გამო. ამიტომ არის, რომ თუ რომელიმე ორგანოს გადავუკრით სიმპათიურ ნერვს, ამ ორგანოს სისხლძარღვები მაშინვე გაფართოვდება. გულზე ტონურად მოქმედებს პარასიმპათიური სისტემა, რის შედეგადაც გულის ავტომატური მოქმედება შედარებით განელებულია. თუ გადავკრით ცთომილ ნერვს, მისი ტონური გავლენა მოიხსნება და გულის ცემა აჩქარდება.

ვეგეტატიური სისტემის ტონური მოქმედების მექანიზმი კარგად არ არის შესწავლილი. ცნობილია მხოლოდ, რომ იგი დამოკიდებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე. ცნს-ში არსებული ნერვული ბირთვების ნაწილი ვეგეტატიური რეაქციების რეგულაციას ახდენს და ამიტომ მათ ვეგეტატურ ცენტრებს უწოდებენ. მაგალითად, შეიძლება დავასახელოთ მოგრძო ტვინში არსებულ სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი, რომლის მოქმედებაზე დამოკიდებულია სისხლძარღვთა შევიწროვება-გაგანიერება. მაგრამ საყურადღებოა, რომ შინაგან ორგანოთა ტონური მდგომარეობა მთლიანად არაა დამოკიდებული ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე. ამის ილუსტრაციას შემდეგი დაკვირვება იძლევა: სათანადო სიმპათიური ნერვის გადაკრის შემდეგ სისხლძარღვები ფართოვდებიან, მაგრამ რამდენიმე ხნის შემდეგ ისევ აღდება მათი ტონური მდგომარეობა. აქედან ცხადია, რომ უნდა არსებობდეს სხვა ფაქტორები, რომლებიც ცნს-გან დამოუკიდებლად უნარჩუნებენ სისხლძარღვებს ტონურ მდგომარეობას. ასეთი ფაქტორების ერთობლიობას პერიფერიულ ტონუსს უწოდებენ. პერიფერიული ტონუსის გამომწვევ მნიშვნელოვან ფაქტორს პორმონები წარმოადგენენ, რომლებიც მუდამ წარმოიშვებიან შინაგანი სეკრეციის ჩირკვლებში. ეს პორმონები გამუდმებით მიიტანება სისხლის

მიერ შინაგან ორგანოებთან და მათ ტონურ მდგომარეობას განაპირობებს. ასე მაგალითად, თირკმელზედა ჯირკვალში წარმოიშობა ჰორმონი ადრენალინი, რომელიც სისხლის საშუალებით სწორედ ისე მოქმედებს სხვადასხვა ორგანოზე, როგორც სიმპათიკური ნერვული სისტემა: სისხლძარღვებს ავიწროვებს, გულის ცემას აჩქარებს და სხვა. ტონურ მოქმედებას ამქლავენებენ აგრეთვე კუნთის მუშაობის დროს წარმოშობილი დაშლის პროდუქტები: ავანიერებენ როგორც მომუშავე, ისე სხვა ორგანოთა სისხლძარღვებს. ნაწლავის კედელში წარმოიშობა ქოლინი, რომელიც პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის მსგავსად ნაწლავების გაძლიერებულ მოქმედებას იწვევს.

II. ცენტრალური ნერვული სისტემა ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესახებ

ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესწავლა უშუალოდ ტვინის მოქმედების აღრიცხვით ბოლო ხანებამდე შეუძლებელი იყო. მართალია, ცნობილი იყო, რომ ნერვული სისტემის მოქმედების დროს ელექტროდენი წარმოიშობა, მაგრამ ცენტრალური ნერვული მოქმედების კანონზომიერებათა დასადგენად მის რეგისტრაციას წინათ დიდი შედეგი არ მოჰქონდა. საქმე ისაა, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა (ც. ნ. ს.) მეტად რთული წარმონაქმნია. იგი შედგება რამდენიმე მილიარდი ნერვული უჯრედისაგან, რომლებიც, სათანადო დენდრიტებთან და აქსონებთან ერთად, მრავალ სხვადასხვა ფუნქციონალურ კომპლექსებს ქმნიან. ამავდროს, უჯრედების ჯგუფები და ბოქოთა კონები ისეა ერთიმეორეში გადახლართული, რომ ზუსტად განსაზღვრა იმისა, თუ ტვინის რომელ ნაწილს უნდა მივაკუთვნოთ აღრიცხული ელექტროდენი, წარსულში ძალიან ძნელ საქმეს წარმოადგენდა. ამიტომ ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედებას უმთავრესად გარეგანი ეფექტების მიხედვით შეისწავლიდნენ. ამ გარეგან ეფექტებს ეკუთვნის: კუნთის შეკუმშვა, ჯირკვლების მიერ სეკრეტის გამოყოფა, სისხლძარღვებში სისხლის წნევის ცვლილება და სხვა.

უკანასკნელი 30 — 40 წლის განმავლობაში ტვინის მოქმედების შესწავლის მდგომარეობა არსებითად შეიცვალა ოსცილოგრაფული ტექნიკის განვითარებასთან დაკავშირებით. ელექტროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდთა იმდენად გაუმჯობესდა, რომ დღეს ამ მეთოდით ინტენსიური კვლევის საგანს სწორედ ცენტრალური ნერვული სისტემა წარმოადგენს. დღეს ოსცილოგრაფულად შეისწავლიან არამარტო ტვინის ამა თუ იმ ნაწილის მოქმედებას, არამედ ტვინში არსებული ცალკეული ნეირონების ელექტრულ მოვლენებსაც.

რეფლექსის ცნება. ცენტრალური ნერვული სისტემის ამოქმედებას, პირველ ყოვლისა, ის ნერვული იმპულსები იწვევენ, რომლებიც ორგანიზმის გარეგან თუ შინაგან გაღიზიანებაზე აღმოცენდება და პერიფერიული ნერვების გზით ზურგის ან თავის ტვინს მიაღწევს. გარეგან გაღიზიანებას ეკუთვნის: კანის გაღიზიანება შე-

ხებით, წნევით, დაზიანებით, ტემპერატურით, თვალის გაღიზიანება სინათლის სხივით, ყურის გაღიზიანება ბგერით. შინაგან ფაქტორებს აკუთვნებენ: სისხლძარღვის კედლის გაღიზიანება სისხლის წნევის მომატებისას, საკმლის მომწვლელები მილის გაღიზიანება საკვები ნივთიერებებით, შარდის ბუშტის კედლის გაღიზიანება შარდით აესების დროს და სხვა.

გარეგან და შინაგან გაღიზიანებაზე ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია მუდამ ერთნაირი არ არის და დამოკიდებულია გაღიზიანების რაობაზე და ინტენსივობაზე: ზოგჯერ ამოქმედდება ერთი რომელიმე ორგანო, ზოგჯერ კი რამდენიმე.

ცენტრალური ნერვული სისტემის რეაქციას, რომელიც გარეგანი ან შინაგანი გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენდება და ერთი ან რამდენიმე ორგანოს ერთდროული ამოქმედებით გამოვლინდება, რეფლექსი ეწოდება.

სიტყვა „რეფლექსი“ არეკლას ნიშნავს. აღნიშნული ტერმინის შემოღებას საფუძვლად დაედო შემდეგი ფორმალური მსგავსება: როგორც სინათლის სხივი აირეკლება საარკიდან. ისე პერიფერიიდან ტვინში მოსული აგზნება „აირეკლება“ პერიფერიისაკენ მოძრაობის ან რაიმე სხვა რეაქციის გამოსაწვევად. ნერვული სისტემის რეფლექსური მოქმედების პრინციპი პირველად აღწერა ფრანგმა მეცნიერმა დეკარტემ 1662 წელს. ხოლო თვით ტერმინი „რეფლექსი“ შემოღებულ იქნა მე-18 საუკუნეში ჩეხი ფიზიოლოგის პაროხაზკას მიერ.

ავტომატური მოქმედება. თავისა და ზურგის ტვინის ნერვული უჯრედების კომპლექსები. ე. წ. ნერვული ცენტრები, ზოგ შემთხვევაში აგზნებას განიცდის არამართო ორგანიზმის გარეგანი ან შინაგანი გარემოდან მოსული ნერვული იმპულსების გავლენით. არამედ უშუალოდ ორგანიზმის შინაგანი არის ქიმიური შედგენილობის ზეგავლენით. შინაგანი არე. ე. ი. სისხლი. ლიმფა და ქსოვილთაშორისი სითხე, ისეთ ნივთიერებებს შეიცავს. რომელთა განსაზღვრული კონცენტრაცია ტვინის ნერვული ელემენტების ამოქმედებას იწვევს. ასეთ აგენტებს მიეკუთვნება: ერთვალენტიანი იონები. წყალბადის იონები. ორგანიზმის მიერ გამოთქმული ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები. ე. წ. ჰორმონები: ადრენალინი. აცეტილქოლინი. ჰისტამინი. სხვადასხვა სახის მეტაბოლიტი. ე. ი. ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტი და სხვა. ამ ნივთიერებების ზეგავლენით ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთი განყოფილება. გულის კუნთის მსგავსად. გამუდმებულ რიტმულ აგზნებას განიცდის. რომელსაც ავტომატურ მოქმედებას უწოდებენ. ცენტრალური ნერვული სისტემის ავტომატური მოქმედება განაპირობებს სხვადასხვა სახის გარეგანი რეაქციის გამოვლენას. მათ შორის აღსანიშნავია სუნთქვითი მოძრაობები. აგრეთვე ემბრიონისა და ახალშობილთა მრავალჯვარი მოძრაობა და სხვა.

ქცევის ცნება: ნორმალური ცხოველის საპასუხო რეაქცია გარეგან თუ შინაგან გაღიზიანებაზე, ჩვეულებრივ. არ შემოიფარგლება ერთი რომელიმე ორგანოს მარტივი რეფლექსური ამოქმედებით. ორგანიზმების რეაქციები რთულია და მიზანშეწონილი. მაგალითად. ჩვენ რომ ნორმალურ ბაყაყს უჯანა კიდურზე ვუჩხვლიტოთ ის მაშინვე გადახტება და გაშორდება ამ ადგილს. ბოლოს იგი სადმე ბნელ ადგილას შეიკოცდება ან წყალში შეეურდება. ეს რთული რეაქცია არ შეიძლება ჩაითვალოს თავდაპირველი გაღიზიანების საპასუხო რეფლექსად. შეიძლება დასაწყისში გაღიზიანებულ კიდურზე აღმოცენდეს მოხვრის რეაქცია, როგორც უშუალო პასუხი გაღიზიანებაზე, მაგრამ მას გადამწყვეტი მნიშვნელობა არა აქვს მომდევნო რთუ-

ლი რეაქციისათვის, რომლის მიმდინარეობაში თანაბრად მონაწილეობს ყველა კიდური, როგორც გალიზიანებული, ისე გაულიზიანებული. საგულისხმოა ისიც, რომ რეაქციის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული არც გალიზიანებულ უბანზე — ზუსტად ასეთივე რეაქცია აღიძვრება. კიდურის ნაცვლად ბაყაყის სხეულის სხვა ნაწილი რომ გაგველიზიანებინა. პრინციპული მნიშვნელობა არა აქვს აგრეთვე გალიზიანების ინტენსივობასაც, ბაყაყი განერიდება დამაზიანებელ აგენტს როგორი ინტენსივობისაც არ უნდა იყოს იგი. საბოლოოდ უნდა ითქვას, რომ ცხოველის მოძრაობის მიმართულდება ასეთ პირობებში სულაც არ არის დამოკიდებული გალიზიანებაზე. არამედ გაპირობებულია გარემო პირობებით. თუ ცხოველზე მოქმედებს არა დამაზიანებელი აგენტი, არამედ საკვები, მაშინ ცხოველის რეაქცია მიმართული იქნება გამლიზიანებისაკენ: ცხოველი უახლოვდება მას. დაყნოსავს და შექაშს კიდევ.

ორივე შემთხვევაში ცხოველის საპასუხო რეაქცია რთულ მოტორულ აქტს წარმოადგენს. იგი შედგება სხვადასხვა მარტივი რეფლექსების ჯაჭვისაგან და მიმართულია ორგანიზმის მოთხოვნილების დაკმაყოფილებისაკენ.

ორგანიზმის გაერთმთლიანებულ რეაქციას, რომლის საშუალებითაც ცხოველი უკეთ ეგუება გარემო პირობებს ან გარდაქმნის გარემო პირობებს მისი მოთხოვნილების უკეთ დასაკმაყოფილებლად, ქცევა ეწოდება.

ქცევის აქტების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ქცევა რეფლექსური ელემენტებისაგან შედგება, მაგრამ იგი არ არის რეფლექსთა უბრალო ჯამი. თითოეული ქცევის აქტი წარმოადგენს რეფლექსთა თავისებურ სისტემას, რომელშიც რეფლექსური შემადგენელი ნაწილები განსაზღვრულ ურთიერთობაში იმყოფებიან.

ინსტინქტური რეაქციები. ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთ-ერთ ფუნქციას ინსტინქტურ რეაქციების წარმოება შეადგენს. ინსტინქტს უწოდებენ ორგანიზმის რთული თანშობილი რეაქციების ერთობლიობას. რომელიც თითქმის უცვლელად აღმოცენდება გარეგანი და შინაგანი გალიზიანების საპასუხოდ.

ინსტინქტური ქცევა ხშირად ცხოველის „გონივრულ“ მოქმედებას ჰგავს, მაგრამ სინამდვილეში იგი შედგება თანშობილ რეფლექსთა ჯაჭვისაგან, რომელთა თანმიმდევრობა გენეტიკურად არის ფიქსირებული და ერთი რგოლის დასასრული მეორის დასაწყისია. ნათქვამის კარგ ილუსტრაციას იძლევა ერთ-ერთი მწერის ინსტინქტური ქცევა: საკვების დამარაგების დროს ეს მწერი მოპოვებულ საკვებს მიიტანს სოროსთან გარკვეულ მანძილზე, ტოვებს იქ. თვითონ შედის სოროში. შემდეგ ბრუნდება საკვებთან და შეაქვს სოროში. მწერის ასეთი ქცევა ერთი შეხედვით „გონივრულ“ მოქმედებას ჰგავს — საკვები მხოლოდ მას შემდეგ შეაქვს სოროში, როცა „დარწმუნდება“, რომ საკვებს იქ საფრთხე არ ელის. მაგრამ უბრალო ცდით აშკარა ხდება, რომ სინამდვილეში აქ ინსტინქტურ ქცევასთან გვაქვს საქმე: თუ გარეთ დატოვებულ საკვებს უფრო მეტად დაეაშორებთ სოროს, მაშინ სოროდან დაბრუნებული მწერი მოძებნის მას, მიიტანს ისევ ძველ ადგილას და თვითონ ისევ შევა სოროში. თუ ისევ გადავიტანთ საკვებს უფრო შორს, განმეორდება მწერის აღწერილი რეაქცია. მწერის ასეთი ერთფეროვანი მოქმედება განმეორდება იმდენჯერ, რამდენჯერაც გადავიტანთ საკვებს ახალ ადგილზე. ეს ცდა აშკარად ადასტურებს რომ მწერის ასეთი რეაქცია ინსტინქტური ქცევაა და არა „გონივრული“ მოქმედება.

რეფლექსთა კლასიფიკაცია. თავდაპირველად რეფლექსის სახელწოდებაში გულისხმობდნენ მხოლოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის თანშობილ რეაქციებს, რომლებიც ორგანიზმს მოცემული აქვს გენეტიკურად და არ საჭიროებს ცხოველის ინდივიდუალურ გამოცდილებას. დღეს რეფლექსებს უწოდებენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ისეთ საპასუხო რეაქციებსაც, რომლებიც უზნდებთ ცხოველებს ინდივიდუალური გამოცდილების ნიადაგზე. ი. პავლოვი მათ პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ს უწოდებდა, ვინაიდან ასეთი რეფლექსების გამოუმუშავება მხოლოდ გარკვეულ პირობებში ხდება. თანშობილ რეაქციებს კი პავლოვი უ პ ი რ ო ბ ო რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ს უწოდებდა.

იგივე შეიძლება ითქვას ქცევის მიმართ. შეიძლება გამოიყოს ისეთი ქცევითი რეაქციები, რომლებიც გენეტიკურად თან დაკვეება ცხოველს და მაშინ შეიძლება ლაპარაკი თანშობილ ანუ უპირობო ქცევით რეაქციებზე. ვარდა ამისა, ცხოველებს გარკვეულ პირობებში შეიძლება გამოუმუშავდეს რაიმე ახალი ქცევითი რეაქციები, რომლებიც გამოვლინდებიან მხოლოდ სათანადო პირობებში. მათ შექენილ ანუ პირობით ქცევებს უწოდებენ.

თანშობილ რეფლექსთა ონტოგენეზი. ყველა ცხოველი იბადება რეფლექსთა მარაგით, რომელიც განსაზღვრულ პირობებში მის არსებობას უზრუნველყოფს. მაგრამ ყველა თანშობილი რეფლექსი არ ვლინდება დაბადებისთანავე. დაბადება ეწოდება ემბრიონის განვითარების იმ მომენტს, როდესაც ორგანიზმი საზრდოს მიღებას გარეგანი არედან იწყებს. ეს მომენტი კი ორგანიზმის ემბრიონული განვითარების, მაშასადამე, ნერვული სისტემის და სხვა ქსოვილთა დიფერენცირების სხვადასხვა საფეხურზე დგება. ამის გამო ზოგიერთი თანშობილი რეფლექსი ორგანიზმის დაბადებისთანავე გამოქვლავნდება, ზოგი კი — შემდეგში, როდესაც ორგანიზმის განვითარება სათანადო საფეხურს მიაღწევს. მაგალითად, ძაღლის ლეკვი დგომისა და სიარულის უნარს დაბადებიდან რამდენიმე კვირის შემდეგ იჩენს. მიუხედავად ამისა, დგომა და სიარული ძაღლისათვის წმინდა თანშობილი აქტია და დასწავლა ანუ ინდივიდუალური გამოცდილება არ სჭირდება. თუკი ეს რეფლექსები ორგანიზმის დაბადებისთანავე არ ვლინდება. ეს მხოლოდ იმიტომ, რომ ამ ორგანიზმში დაბადებისას ნერვული და კუნთოვანი სისტემა საამისოდ არ არის განვითარებული. ქსოვილთა პისტოლოგიური შესწავლით დადგენილია, რომ ლეკვის დაბადებისას ნერვ - კუნთის ემბრიონალური განვითარება დასრულებული არაა. ფიზიოლოგიური გამოკვლევებიც ამას ადასტურებს: ახალდაბადებული ლეკვი გარეგან გალიზიანებას მხოლოდ საერთო შერხევით უპასუხებს. მას არ შეუძლია ფეხი მოხაროს და გაშალოს ისე, რომ დგომა და სიარული მოახერხოს. ძაღლის დგომა და სიარული რომ თანშობილი რეფლექსია და არა ინდივიდუალურად შექენილი, ამას ისიც ამტკიცებს, რომ დიდი ტენიის ამოჭრის შემდეგ დგომისა და სიარულის უნარი არ იკარგება, მაშინ როცა ინდივიდუალური გამოცდილებით შექენილი ყველა რეფლექსი საბოლოოდ ისპობა. არსებობენ ისეთი ცხოველებიც, რომლებიც სიარულის უნარს დაბადებისთანავე ამქვლავნებენ, ისევე როგორც მათი მშობლები. ასეთ ცხოველებს მიეკუთვნება: კვაცი, ჩოჩორი, გოქი და სხვა.

1. ზურგის ტვინი

ზურგის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა

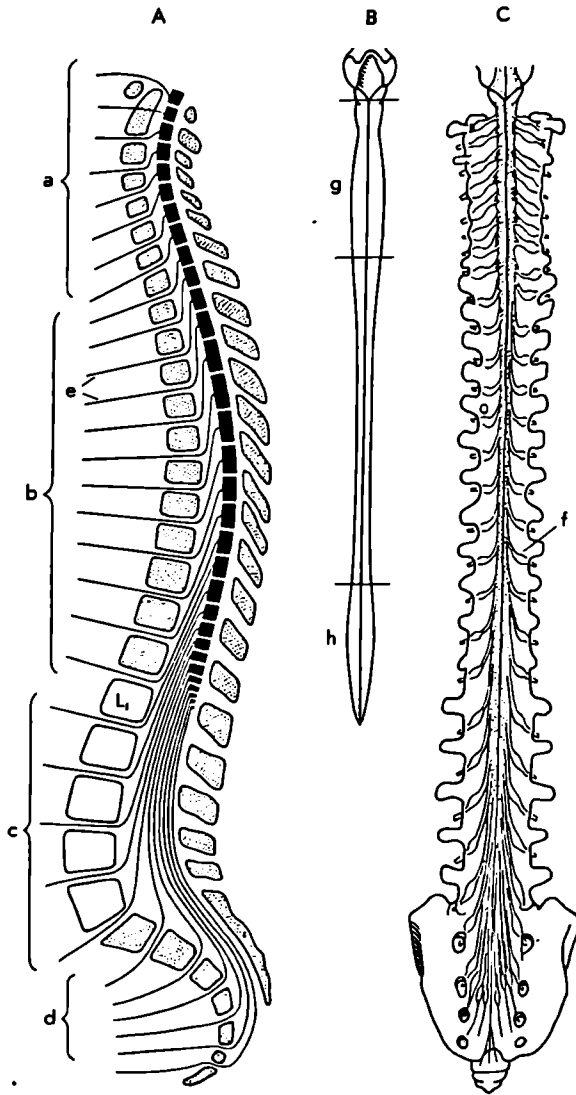
ზურგის ტვინის განვითარება ხდება ნერვული მილის უკანა (კაუდალური) ნაწილისაგან. ფუნქციების სიმრავლემ და მრავალფეროვნებამ, რომელსაც ზურგის ტვინი ასრულებს, განაპირობა მისი სტრუქტურის გართულება, შემადგენელი უჯრედების ფორმების სიმრავლე და ნერვული კავშირების სიუხვე.

ზურგის ტვინი მოთავსებულია ხერხემლის არხში, მაგრამ მისი სიგრძე ყოველთვის არ ემთხვევა ხერხემლის არხის სიგრძეს: ზოგიერთ ცხოველში (მაგალითად, თევზების უმრავლესობა, კუდიანი ამფიბიები, ქვეწარმავლები და ფრინველები) ზურგის ტვინი მთლიანად ავსებს ხერხემლის არხს, ხოლო უკუდო ამფიბიებში და ძუძუმწოვრებში — მხოლოდ ნაწილობრივ. ყველაზე მოკლე ზურგის ტვინი ნანახია დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიანებში. მაგალითად, სამხრეთ ამერიკული გომბეშოს (*pipa*) ზურგის ტვინი ხერხემლის მხოლოდ მესამე მალამდე აღწევს, ხოლო ერთ-ერთ ძვლოვან თევზში (*mola*) ზურგის ტვინი საერთოდ არ გამოდის ქალას ღრუდან, ხერხემლის არხი კი მხოლოდ ნერვულ ბოჭკოებს შეიცავს. პრიმატებში, მათ შორის ადამიანშიც, ზურგის ტვინი წელის განყოფილების პირველი მალის ზედა საზღვრამდე აღწევს (სურ. 77). აქ იგი კონუსის ფორმისაა, რომლისგანაც გამოდის ბოჭკოების კონა — დასასრული ძაფი (*filum terminale*).

ზრდასრული ცხოველის ზურგის ტვინს შენარჩუნებული აქვს სეგმენტური აგებულება და დაფარულია, ისევე როგორც ტვინის სხვა ნაწილები, სამი გარსით: 1) რ ბ ი ლ ი გ ა რ ს ი (უშუალოდ ეკვრის ზურგის ტვინის ზედაპირს), 2) სისხლძარღვოვანი გარსი და 3) მაგარი გარსი. ეს უკანასკნელი მალეების ძვლის საზრდელას დერივატს წარმოადგენს. იგი გარედან ეკვრის მთელ ცენტრალურ ნერვულ სისტემას და მისგან გამომდინარე ნერვებს. ზურგის ტვინის ყოველ სეგმენტს გააჩნია ორი წყვილი „ფესვი“ — ერთი წყვილი მუცლის ანუ ვენტრალურ მხარეზეა, ხოლო მეორე წყვილი — ზურგის ანუ დორსალურ მხარეზე (სურ. 78). მათ, სათანადოდ, ვ ე ნ ტ რ ა ლ უ რ და დ ო რ ს ა ლ უ რ ფესვებს უწოდებენ.

დორსალური ფესვი შეიცავს ნერვულ ბოჭკოებს (აქსონებს), რომლებიც პერიფერიაზე მიღებულ ინფორმაციას ნერვული იმპულსის სახით ატარებენ ზურგის ტვინისაკენ. ამიტომაც იმ ნერვულ უჯრედებს, რომელთაც ეს ბოჭკოები ეკუთვნით, მ გ რ ძ ნ ო ბ ი ა რ ე ნეირონებს უწოდებენ, ხოლო თვით ამ აქსონებს — მგრძნობიარე ანუ ა ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ბოჭკოებს. თითოეულ სეგმენტთან დაკავშირებული მგრძნობიარე ნეირონების სხეულები ზურგის ტვინის გარეთა თემოყრილი და ს პ ი ნ ა ლ უ რ კ ე ა ნ ძ ს ქმნის, რომელიც თავსდება ორი მეზობელი მალის განივი მორჩებისაგან შექმნილ ღრუში — მალთაშუა ნაპარალში (სურ. 78).

ვენტრალურ ფესვში გამავალი აქსონები ნერვულ იმპულსებს ატარებენ ზურგის ტვინიდან პერიფერიაზე და სათანადო კუნთების ამოქმედებას იწვევენ. ამიტომაც მათ მამოძრავებელ ან ე ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ბოჭკოებს უწოდებენ. მთლიანად უჯრედებს კი — მამოძრავებელ ანუ მოტორულ ნეირონებს. ვენტრალური და დორსალური ფესვები, ხერხემლის არხიდან გამოსვლის შემდეგ, სპინალურ კვანძთან ახლოს უერთდებიან ერთმანეთს და შერეული ნერვების სახით მიემართებიან პერიფერიაზე მომუშავე ორგანოებისაკენ (სურ. 78). ზურგის ტვინის ნერვების



სურ. 77. A — ადამიანის ხერხემლის საგრტალური განაკვეთი (სქემა).

a — კისრის განყოფილება და მისგან გამოშვებული 8 ნერვი.

b — გულმკერდის განყოფილება და მისი 12 ნერვი.

c — წელის განყოფილება და მისი 5 ნერვი.

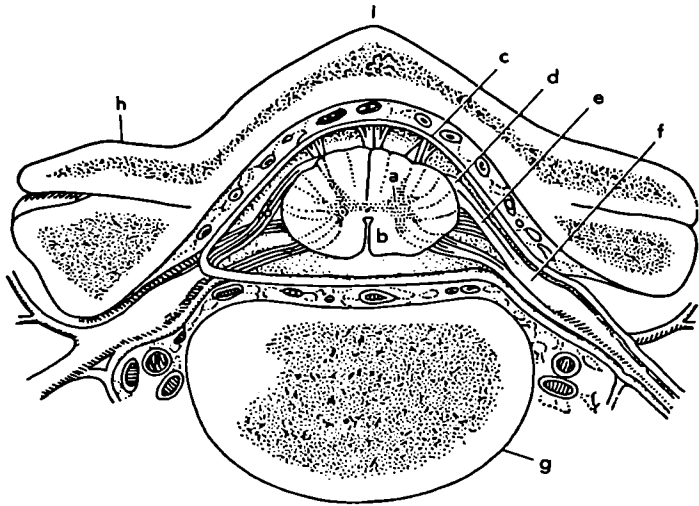
d — გავის განყოფილება და მისი 5 ნერვი.

ზურგის ტვინი (შავი სუბმენტები) მოთავსებულია ხერხემლის არხში და გრძელდება მხოლოდ წელის განყოფილების პირველ მალამდე (L₁). ზურგის ტვინიდან ნერვული ბოჭკოები (e) გამოდიან მალთაშუა ნაპარალის გზით.

C — ხერხემლის ფრონტალური განაკვეთი. ყოველი ორი მალის საზღვარზე ჩანს სპინალური კვანძების წყვილი (f).

B — იზოლირებული ზურგის ტვინი (სქემა).

გ — კისრის გამსხვილება, h — გავის გამსხვილება.



სურ. 78. ხერხემლის განივი განაკვეთი ერთ-ერთი მალის ღონეზე (სქემა).

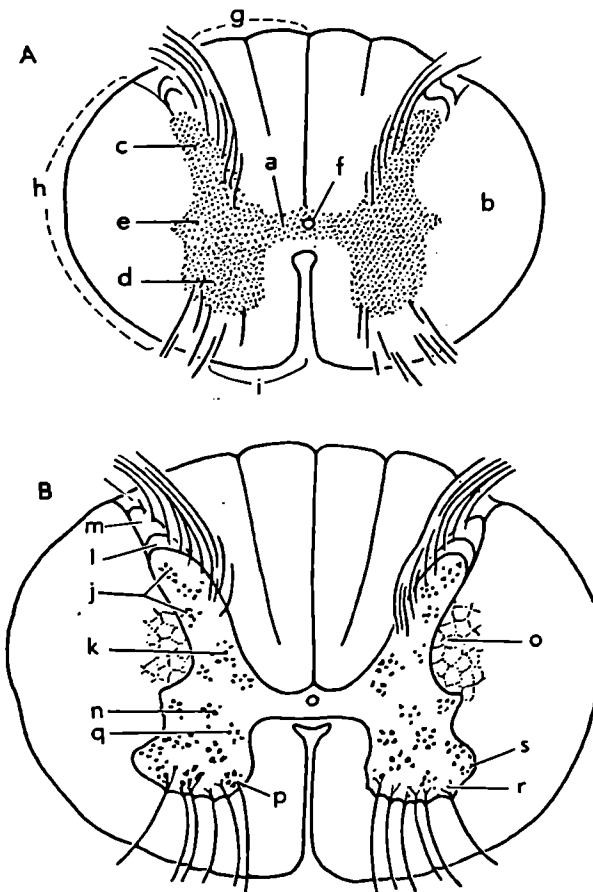
a — რუხი ნივთიერება, b — თეთრი ნივთიერება, c — მაგარი გარსი, d — დორსალური ფესვი, e — ვენტრალური ფესვი, f — სპინალური კვანძი, რომელიც მოთავსებულია მალთაშუა ნაპარალის ფოსოში; g — მალის სხეული, h — მალის განივი წანაზარდები, i — მალის რკალი.

რაოდენობა მერყეობს 10-დან (უკულო ამფიბიები) 500-მდე (ქვეწარმავლების ზოგიერთი წარმომადგენელი).

განივი განაკვეთზე ზურგის ტვინი ორგვარი ნივთიერებით არის წარმოდგენილი. ერთი მორუხო ფერისაა და ცენტრალური მდებარეობა უჭირავს. მეორე — თეთრი ფერისაა და გარს აკრავს რუხ ნივთიერებას (სურ. 79,). რუხ ნივთიერებას ფრთაგაშლილი პეპლის ფორმა აქვს და ცენტრში დართულია ხვრელით. იგი ნერვული მილის ცენტრალური არხის სანათურს წარმოადგენს. რუხ ნივთიერებას თითოეულ მხარეზე სამ-სამი წანაზარდი აქვს, რომლებსაც რუხი ნივთიერების რქებს უწოდებენ. არჩევენ: დორსალურ, ვენტრალურ, და ლატერალურ რქებს. მთლიან ტვინში ეს წანაზარდები სათანადო სახელწოდების სვეტებს ქმნიან. დორსალური რქა, თავის მხრივ, შეიცავს: საზღვროვან ზონას, ელატინისებრ ნივთიერებას და დორსალური რქის ფუძეს. დორსალურ და ვენტრალურ რქებს შორის გამოყოფენ ე. წ. შორისულ ანუ ინტერმედიალურ ზონას.

რუხი ნივთიერება შეიცავს მრავალ ნერვულ უჯრედს თავიანთი დენდრიტებით და აქსონებით. ნეირონების ნაწილი დიფუზურად არის გაფანტული რუხ ნივთიერებაში, ხოლო ნაწილი თავმოყრილია სხვადასხვა სიდიდის უჯრედულ გროვებად — ბირთვებად. ასე მაგალითად, ვენტრალურ რქაში მედიალური და ლატერალური ბირთვებია (სურ. 79, B). შორისურ ზონაში — ინტერმედიოლური და ინტერმედიოლატერალური ბირთვები; დორსალურ რქაში — კლარკისა და საკუთრივ დორსალური რქის ბირთვები.

რუხ ნივთიერებაში არსებული უჯრედები, თავიანთი ფუნქციის მიხედვით, ორ ჯგუფად იყოფა: მამოძრავებელი და შუამდებარე ნეირონები. მამოძრავებელი უჯრედების სხეულები ვენტრალურ და ლატერალურ რქებშია განლაგებული,

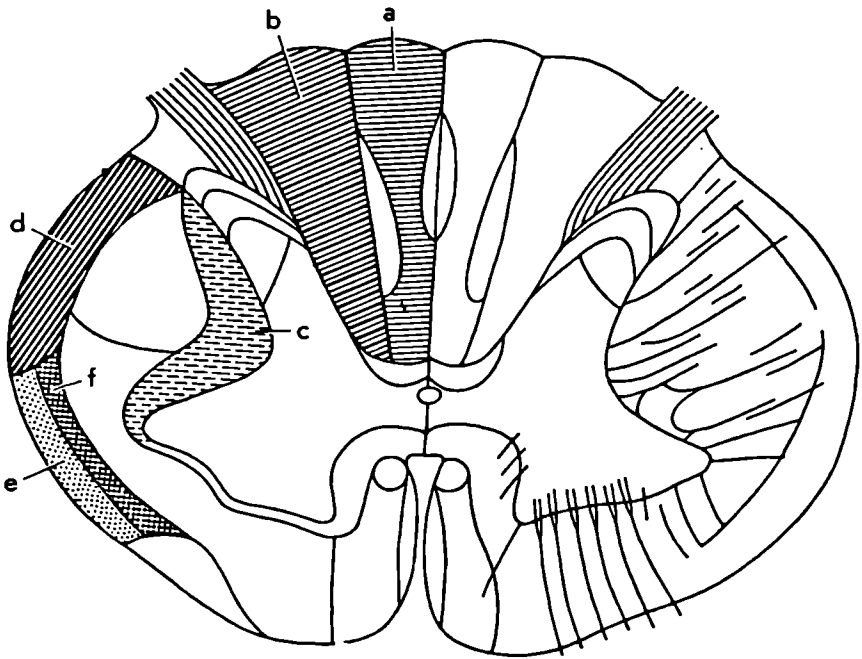


სურ. 79. ზურგის ტვინის განივი კრილი (სქემა).

A — ცენტრალური მდებარეობა უკაცია პეპლის ფორმის რუხ ნივთიერებას (a). გარედან მას აკრავს თეთრი ნივთიერება (b). რუხ ნივთიერებაში არჩევენ: დორსალურ რქას (c). ვენტრალურ რქას (d). ლატერალურ რქას (e). განივკვეთის ცენტრში არსებული ხერეული შეესაბამება ცენტრალური არხის სანათურს (f). თეთრ ნივთიერებაში არჩევენ: დორსალურ (g), ლატერალურ (h) და ვენტრალურ (i) ბაგირაკებს ანუ ლარებს.

B — ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების განივკვეთზე ნერვული უჯრედების სხეულების ბირთვებად განაწილების სქემა. j — საკუთრივ დორსალური რქის ბირთვი, k — დორსალური ანუ კლარკის ბირთვი, l — ეელატინოზური სუბსტანცია (როლანდო), m — ღრუბლისებრი სუბსტანცია (სუბსტანცია სპონგიოზა), n — ინტერმედიალური სუბსტანცია, o — რეტრაცულური ფორმაცია, p — ვენტრომედიალური ბირთვი, q — დორსომედიალური ბირთვი, r — ვენტრო-ლატერალური ბირთვი, s — დორსოლატერალური ბირთვი.

ხოლო აქსონები პერიფერიაზე უკავშირდებიან მომუშავე ანუ ეფექტორულ ორგანოებს (კუნთებს ან ჭირკვლებს). შუამდებარე ნეირონები სხვადასხვა ფორმისა და სიდიდისაა. მათი სხეულები გაფანტულია თითქმის მთელ რუხ ნივთიერებაში, ხოლო აქსონები უკავშირდებიან მოტონეირონებს ან სხვა შუამდებარე ნეირონებს.



სურ. 80. ძირითადი ამაველი გზების ლოკალიზაცია ზურგის ტვინის განივკვეთში (სქემა).

a — ნაზი კონა (გოლის), b — სოლისებრი კონა (ბურდახის), მათში გადის ამაველი ბოჭკოები, რომლებიც ატარებენ ტაქტილურ, სხეულის მდგომარეობის, პასიური მოძრაობის და ვიბრაციის შეგრძნებას.

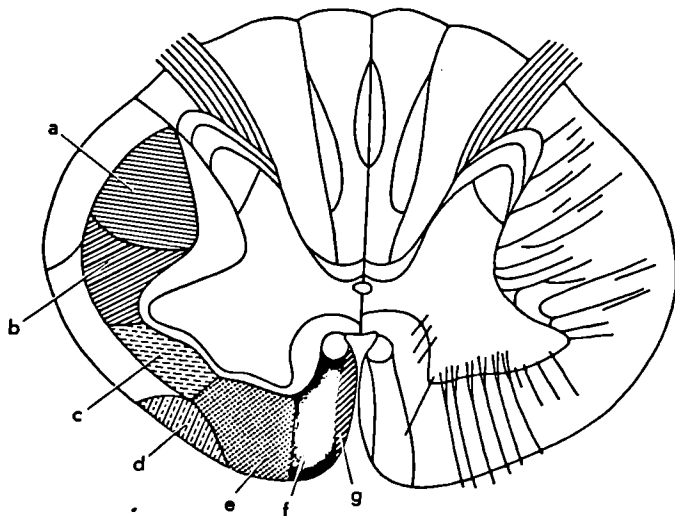
c — დორსოლატერალური კონა — ატარებს ტვინისა და თერმულ შეგრძნებას.

d — დორსალური სპინოცერებლარული (ფლექსივის) და e — ვენტრალური სპინოცერებლარული (პოვერსის) გზები — ატარებენ იმპულსებს კუნთის, მეცხის და სახსრების პროპრიოცეპტორებიდან, აგრეთვე ღრმა წნევისა და შეხების შეგრძნებას.

f — დორსალური სპინოთალამური გზა — ტვინისა და თერმულ შეგრძნებას.

ზურგის ტვინში, ისევე როგორც მთელ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, მრავლად გვხვდება განსაკუთრებული ტიპის უჯრედები, რომელთაც გლიოზური უჯრედებს უწოდებენ. ონტოგენეზში ნერვული და გლიური ქსოვილი ერთი და იგივე ჩანასახოვანი ფურცლიდან (ექტოდერმიდან) ვითარდება, მაგრამ მათი დიფერენცირება ჩანასახოვანი განვითარების ადრეულ სტადიაზე იწყება. ელექტრონული მიკროსკოპით თავის ტვინის ულტრასტრუქტურის შესწავლამ გამოავლინა, რომ ნეირონების ზედაპირის დიდი ფართობი დაფარულია გლიური უჯრედებით.

ზურგის ტვინის თეთრი ნივთიერება არ შეიცავს ნეირონის სხეულებს და წარმოდგენილია მხოლოდ ნერვული ბოჭკოებით. თეთრი ნივთიერების გარეთა ზედაპირზე შეიმჩნევა ორი წყვილი გასწვრივი ღარი, რომლებიც თეთრ ნივთიერებას ყოფენ: დორსალურ —, ლატერალურ — და ვენტრალურ ლარებად (ბაგირაკებად). ეს ღარები შეიცავენ გრძელ გამტარ გზებს, რომლებშიც გაივლიან თავის ტვინიდან ჩამომავალი ბოჭკოები (დამავალი ბოჭკოები) და თავის ტვინისაკენ მიმავალი ბოჭკოები (ამავალი ბოჭკოები). გარდა ამისა, თეთრი ნივთიერება შეიცავს შედარებით მოკლე ბოჭკოებსაც, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებენ ზურგის ტვინის



სურ. 81. ძირითადი ჩამავალი გზების ლოკალიზაცია ზურგის ტვინის განოვკვეთში (სქემა).

- a — ლატერალური კორტიკო-სპინალური (პირამიდული).
- b — რუბრო-სპინალური (მონაკოვი).
- c — დორსალური ვესტიბულოსპინალური.
- d — ოლივოსპინალური. (გელვეგი)
- e — ვენტალური ვესტიბულოსპინალური
- გ — ტექტოსპინალური.
- f — ვენტრალური კორტიკოსპინალური (წინა ლარში).

სხვადასხვა სეგმენტებში არსებულ ნეირონებს. ამიტომაც ამ შედარებით მოკლე გზებს პ რო პ რ ი ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ გზებს უწოდებენ.

ზურგის ტვინის ამაველი გზები. ამაველი ბოქკოების ერთი ნაწილი, რომელიც გაივლის თეთრი ნივთიერების უკანა ლარის (ბაგირაკის) შემადგენლობაში, შექმნილია აფერენტული ბოქკოების ამაველი კოლატერალებით (სურ.80). ამაველი კოლატერალები თეთრი ნივთიერების უკანა ლარის გზით მიემართებიან თავის ტვინისაკენ და სინაპსებით მთავრდებიან, ძირითადად, მოგრძო ტვინში — გ ო ლ ი ს ა და ბ უ რ და ხ ი ს ბირთვების ნერვულ უჯრედებზე.

ამაველი გზების უმეტესობა შექმნილია ისეთი ბოქკოებით, რომლებიც იწყებიან თვით ზურგის ტვინში არსებული ნერვული უჯრედებიდან. ასეთი ბოქკოები თავის ტვინისაკენ მიემართებიან თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გზით. ისინი სინაპსებით მთავრდებიან ტვინის ღეროს სხვადასხვა უბანში, ან კიდევ, გაივლიან რა განუწყვეტლად ტვინის ღეროს, აღწევენ შუამდებარე ტვინამდე. ასეთი ბოქკოების ერთობლიობას ს პ ი ნ ო -თ ა ლ ა მ უ რ გზას უწოდებენ.

თეთრი ნივთიერების ლატერალურ ლარში გაივლის აგრეთვე ნათხემისაკენ მიმავალი გზა — სპინო-ცერებელარული გზა. ეს გზა ორ კონას შეიცავს — დ ო რ ს ო -ლატერალურს და ვენტრო-ლატერალურს (სურ.80, d, e).

პროპრიოსპინალური გზები, რომლებიც ერთმანეთთან აერთებს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტებს, გაივლიან თეთრი ნივთიერების დორსალურ და ლატერალურ ლარებში. ვენტრალურ ლარში გაივლიან ის ბოქკოები, რომლებიც ემსახურებიან ტვინის შეგრძნების გატარებას.

ზურგის ტვინის დამავალი გზები. ზურგის ტვინის დამავალი გზებიდან ევოლუციურად ყველაზე უფრო ძველს ის გზები წარმოადგენენ, რომლებიც იწყებიან მოგრძო ტვინიდან. ასეთებია: რეტიკულო-სპინალური და ვესტიბულო-სპინალური გზები (სურ. 81). რეტიკულო-სპინალური ბოქკოები ზურგის ტვინს გაივლიან თეთრი ნივთიერების ვენტრალური და ლატერალური ლარების შემადგენლობაში და იმავე მხარის უჯრედებს უკავშირდებიან სინაპსურად. დაახლოებით ანალოგიური ლოკალიზაცია აქვთ ვესტიბულო-სპინალურ ბოქკოებსაც, რომლებიც, ძირითადად, ლატერალური ბირთვიდან ანუ დეიტერსის ბირთვიდან იწყებიან.

ევოლუციურად უფრო ახალგაზრდაა ე. წ. რუბრო-სპინალური გზა, რომელიც ძლიერ განვითარებას მხოლოდ ძუძუმწოვრებში აღწევს. რუბრო-სპინალური ბოქკოები, გამოდიან რა სათანადო ბირთვიდან (ე. წ. წითელი ბირთვი) გადაჯვარდინდებიან, ე. ი. გადადიან მეორე მხარეზე და ლატერალური ლარის გზით მიემართებიან ზურგის ტვინისაკენ. ამ ბოქკოების ნაწილი უშუალოდ მოტონიერონებს უკავშირდება.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს დამავალ გზას, რომელიც იწყება დიდი ტვინის ქერქიდან. ამ გზას კორტიკო-სპინალურს უწოდებენ. კორტიკო-სპინალური ბოქკოების უდიდესი ნაწილი მოგრძო ტვინის ქვედა საზღვართან გადაჯვარდინებას განიცდის და ზურგის ტვინის სეგმენტებს აღწევს ლატერალური ლარის გზით. კორტიკო-სპინალური ბოქკოების მცირე ნაწილი ზურგის ტვინში ჩამოდის იმავე მხარის ვენტრალური ლარის შემადგენლობაში და მხოლოდ სათანადო სეგმენტის დონეზე გადადის მეორე ანუ კონტრალატერალურ მხარეზე. ამრიგად, მთელი კორტიკო-სპინალური გზა გადაჯვარდინებული არის. კორტიკო-სპინალური ბოქკოების ერთი ნაწილი ადამიანში უშუალოდ მოტონიერონებს უკავშირდება.

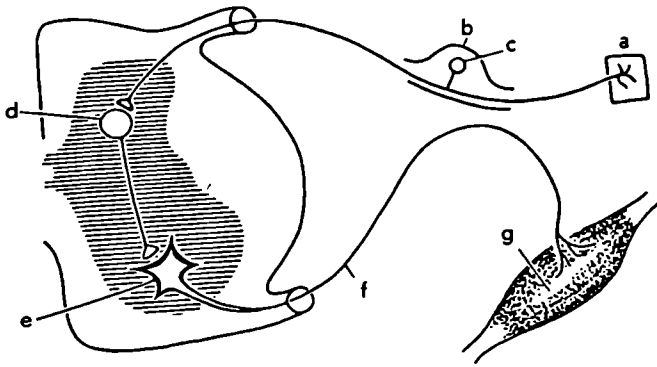
ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება

რეფლექსური რკალი. რეფლექსური რეაქციის არსი გულისხმობს გალიზიანების შედეგად პერიფერიაზე მიღებული ინფორმაციის გატარებას ნერვული იმპულსების სახით ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ (ცნს) და შემდეგ ისევ პერიფერიაზე მომუშავე ორგანოებისაკენ, როგორცაა განივზოლიანი და გლუვი კუნთები, აგრეთვე ჭირკვლები.

ნერვული ელემენტებისაგან შექმნილ ჭაქვს, რომელსაც აგზნების ტალღა ანუ ნერვული იმპულსი გაივლის რეფლექსის რეალიზაციის დროს, რეფლექსურ რკალს უწოდებენ.

რეფლექსური რკალი, ჩვეულებრივ, სამი ტიპის უჯრედებს (მგრძნობიარე, შუამდებარე და მამოძრავებელი) შეიცავს. მაგრამ სხვადასხვა რეფლექსის რკალები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან სიგრძით და ნეირონული შედგენილობით. ნებისმიერი რეფლექსის რკალი უსათუოდ შეიცავს თითო მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ნეირონს. შუამდებარე ნეირონების რიცხვი კი სხვადასხვაა და დამოკიდებულია რეფლექსური რკალის სიგრძეზე.

უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების უმარტივესი რეფლექსური რკალი შემდეგი აგებულებისაა: მგრძნობიარე ნეირონი ფსევდოუნპოლარულ უჯრედს წარ-



სურ. 82. ზურგის ტვინის რეფლექსური რკალის პრინციპული სქემა.

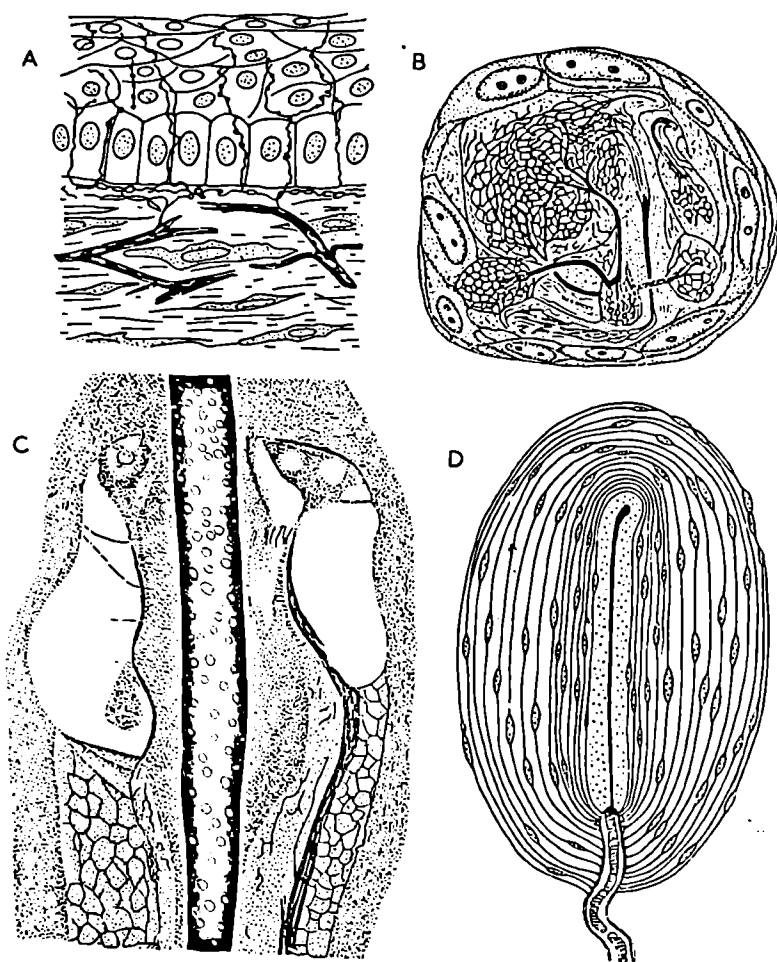
a — გრძობის ორგანო, b — სპინალური კვანძი, c — მგრძნობიარე ნეირონის სხეული, d — შუამდებარე ნეირონის სხეული, e — მამოძრავებელი ნეირონის სხეული, f — მამოძრავებელი ნეირონის აქსონი, g — ჩონჩხის კუნთი.

მოადგენს, რომლის სხეული სპინალურ კვანძშია მოთავსებული (სურ. 82). უჯრედის სხეულიდან გამოსული აქსონი იყოფა ორად. ერთი ტოტი პერიფერიაზე მიდის; კარგავს მიელინის გარსს და შედის სპეციფიკური ფუნქციის მქონე წარმონაქმნის შემადგენლობაში. ეს წარმონაქმნები ორგანიზმის მგრძნობიარე ელემენტებს წარმოადგენენ, რომლებიც პირველნი აღიქვამენ გარეშე აგენტების მოქმედებას (იხ. რეცეპტორები). მგრძნობიარე აქსონის მეორე ტოტი უჯანა ანუ დორსალური ფესვის შემადგენლობაში გაივლის და ზურგის ტვინში შედის. აქ იგი უახლოვდება რუხ ნივთიერებაში არსებულ უჯრედებს. შუამდებარე ნეირონებს და სინაპსურ კავშირებს ამყარებს მათთან. შუამდებარე ნეირონების აქსონები, უმეტეს შემთხვევაში, დაკავშირებულია ვენტრალურ ან ლატერალურ რქაში განლაგებულ მამოძრავებელი ნეირონების სხეულებთან ან დენდრიტებთან (e). მოტონეირონების აქსონები ტოვებენ ზურგის ტვინს, გამოდიან ვენტრალური ფესვის შემადგენლობაში, უახლოვდებიან სპინალურ კვანძს და შემდეგ მგრძნობიარე ნეირონის პერიფერიულ მორჩთან ერთად, შერეული ნერვის სახით, მიემართებიან პერიფერიისაკენ. აქ ეს აქსონები უკავშირდებიან სათანადო მომუშავე ანუ ეფექტორულ ორგანოებს.

რეცეპტორები. ყოველი რეფლექსი ხორციელდება ნერვულ რკალში არსებული ნეირონების მიმდევრობით აგზნების შედეგად. მაგრამ გარემოს ფაქტორები თითქმის არასდროს არ მოქმედებენ უშუალოდ რეფლექსური რკალის ნერვულ ელემენტებზე. ისინი, პირველყოვლისა, მოქმედებენ ორგანიზმის განსაკუთრებულ სტრუქტურებზე, რომლებიც მეტად მგრძნობიარე არიან მხოლოდ ზოგიერთი გამლიზიანების მიმართ (სურ. 83).

ორგანიზმის მაღალმგრძნობიარე წარმონაქმნებს, რომლებიც თავიანთი სპეციფიკური თვისებების გამო, პირველნი აღიქვამენ გარემომცველ არეში ან თვით ორგანიზმში მომხდარ ცვლილებებს და სათანადოდ რეაგირებენ მათზე, რეცეპტორებს უწოდებენ.

ამრიგად, ორგანიზმის გარეგანი თუ შინაგანი გალიზიანება პირველყოვლისა აქტივებს სათანადო რეცეპტორებს, რომლებიც მოქმედებენ მასთან დაკავშირე-



სურ 83. კანის რეცეპტორები.

A — თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები კროლიყის რქოვანას ეპითელში (კახალი),
 B — მეისნერის სხეულაყი ადამიანის თითის კანიდან (ბუყე), C — ზღვის გოჭის ტაქტილური რეცეპტორი (ტელლო). D — ჰაინის სხეულაყი ადამიანის კანიდან (კახალი).

ბულ მგრძნობიარე (აფერენტულ) ბოჭკოებზე და იწვევენ მათში გავრცელებადი აგზნების ტალღას. ეს უკანასკნელი ნერვული იმპულსის სახით ვრცელდება აფერენტულ ბოჭკოში და სათანადო ინფორმაცია მიაჭეს ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ, კერძოდ, ზურგის ტვინისაკენ.

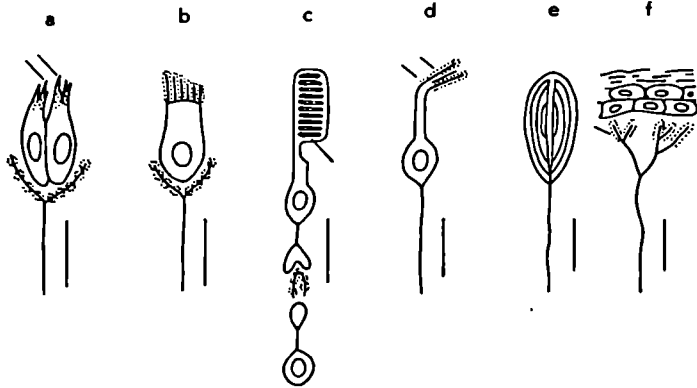
რეცეპტორების სპეციფიკურობა. ყველა რეფლექსის საკუთარი რეცეპტორული აპარატი გააჩნია, რომელსაც სტრუქტურისა და ფუნქციის სპეციფიკურობა ახასიათებს. რეცეპტორის ფუნქციური სპეციფიკურობა იმაში მდგომარეობს, რომ შეგრძნების ამა თუ იმ ორგანოს, ჩვეულებრივ, მხოლოდ ერთი რომელიმე თვისების (მოძალადობის) გამოიზიანებელი აამოქმედებს. მაგალითად, მხედველობის ორგანოს აღიზიანებს სინათლე; სმენის ორგანოს — ბგერები, გემოვნების ორგანოს — საყვები ან სხვა რამ ჭიმიური გამოიზიანებელი, კანს — შეხება, ტემპერატურული

ზემოქმედება, დამაზიანებელი გალიზიანება და ა. შ. აღნიშნული გამლიზიანებლების მოქმედებას სათანადო რეცეპტორზე ადექვატურ გალიზიანებას უწოდებენ. არაადეკვატური გალიზიანება რეცეპტორის გააქტივებას არ იწვევს. მაგალითად, თვალი და კანი არ ღიზიანდება ბგერით, ხოლო ყური არ ღიზიანდება სინათლით.

ყოველი რეცეპტორის ამოქმედება სპეციფიკურ ცენტრალურ ეფექტს იწვევს, რომელიც თვისობრივად განსხვავდება სხვა ტიპის რეცეპტორების ცენტრალური ეფექტებისაგან. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, გარკვეული ტიპის რეცეპტორების გააქტივება განსაზღვრული მოდალობის შეგრძნებას განაპირობებს. მაგალითად, კანზე ტემპერატურულ ზემოქმედებას ორგანიზმი სიცივის ან სითბოს სახით შეიგრძნობს, ბგერითი გამლიზიანებლის მოქმედებას კი — სხვადასხვა ტონის ან ხმაურის სახით აღიქვამს.

აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ განსაზღვრულ პირობებში რომელიმე შეგრძნების ორგანოზე არაადეკვატური გამლიზიანებლის მოქმედებამაც შეიძლება სათანადო ცენტრალური ეფექტი გამოიწვიოს. საყურადღებოა, რომ არაადეკვატური გალიზიანებით მიღებულ შეგრძნება პრინციპულად იგივე მოდალობისაა. როგორც ადეკვატური გალიზიანებით მიღებული შეგრძნება. მაგალითად, თვალის გალიზიანება ელექტრული დენით ან მექანიკურად — (ხელის ძლიერი დაჭერით), ადამიანში სინათლის შეგრძნებას იწვევს. სისხლის წნევის გაზრდა არასპეციფიკურად ააქტივებს სმენის ორგანოს და ადამიანი აღიქვამს მას როგორც ხმაურს. ძალღებში მხედველობის ნერვის ელექტრული ან მექანიკური გალიზიანება იწვევს თვალის, ზოგჯერ კი მთელი თავის მიბრუნებას გალიზიანებულ მხარეზე, აგრეთვე გუგის შევიწროებას, ე. ი. ისეთ რეაქციას, როგორც გამოიწვევა თვალის სინათლით გალიზიანების საპასუხოდ. ამრიგად, რეცეპტორებზე არასპეციფიკური გამლიზიანებლის მოქმედება, ხშირად, ისეთივე შეგრძნებას და მოძრაობას იწვევს, როგორც რეცეპტორების ადეკვატური გალიზიანება.

ზემოთ აღნიშნული არ ეწინააღმდეგება რეცეპტორთა სპეციფიკურობის პრინციპს. ზუსტი ცდებით დადგენილია, რომ არაადეკვატური გამლიზიანებელი ააქტივებს არა თვით რეცეპტორს. არამედ მასთან დაკავშირებულ მგრძნობიარე ნერვულ ბოკოს. ნერვული ბოკოები, როგორც ცნობილია, არ ხასიათდებიან სპეციფიკური მგრძნობელობით გარეგანი ფაქტორების მიმართ და იგზნებიან ნებისმიერი გალიზიანების საპასუხოდ. თუ გამლიზიანებელი აგენტი საკმაო ინტენსივობისაა და სწრაფად იცვლება ერთი ოდენობიდან მეორემდე (დიუბუა რაიმონის „გალიზიანების კანონის“ თანახმად). ამიტომაც, რომ მხედველობის ნერვი შეიძლება ავაგზნოთ თვალზე ხელის დაჭერით, სმენის ორგანო ავამოქმედოთ ელექტრული გალიზიანებით და ა. შ. რაც შეეხება ადეკვატური და არაადეკვატური გალიზიანებებით გამოწვეული ცენტრალური ეფექტების თვისებრივ მსგავსებას, იგი გაპირობებულია იმით, რომ შეგრძნების ორგანოზე არაადეკვატური გამლიზიანებლის მოქმედება ააქტივებს იმ მგრძნობიარე ნერვულ ბოკოებს. რომლებიც დაკავშირებულია აღნიშნული ორგანოს რეცეპტორებთან. აქედან ცხადია, რომ ნერვული იმპულსები, რომლებიც გაივლიან აღნიშნულ აფერენტულ ბოკოებს, დამოუკიდებლად იმისა აღიძვრებიან ისინი უშუალოდ ამ ბოკოების გალიზიანებით, თუ მათთან დაკავშირებული რეცეპტორების ადეკვატური გალიზიანებით. საბოლოოდ მიაღწევენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთი და იგივე ნეირონების კომპლექსს და მაშასადამე შეგრძნებაც ერთი და იგივე მოდალობის იქნება.



სურ 84. პირველადი და მეორადი რეცეპტორები (სქემა).
 პირველადი რეცეპტორები: ენოსის (d). პაჩინის სხეულაი (e), თავისუფალი დაბოლოება კანში (f).
 მეორადი რეცეპტორები: გემოვნების (a), სმენის (b), მხედველობის (c).

რეცეპტორების კლასიფიკაცია. უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების რეცეპტორები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან მრავალი ნიშნის მიხედვით: ორგანიზმში განლაგებით, სტრუქტურით, გამლიზიანებლების მიმართ მგრძნობელობით. ცენტრალური ეფექტებით და ა. შ. რეცეპტორთა კლასიფიკაცია სხვადასხვა სახეს ატარებს იმასთან დაკავშირებით, თუ რომელი მახასიათებლის მიხედვით მოხდება მათი დაჯგუფება. ორგანიზმში ლოკალიზაციის მიხედვით არჩევენ: 1. ექსტეროცეპტორებს, რომლებიც განლაგებული არიან სხეულის გარე ზედაპირზე და მიმღებლობენ გარეგან გალიზიანებას. 2) ინტეროცეპტორებს — მოთაყვებული არიან ორგანიზმის შიგნით და მიმღებლობენ შინაგან გალიზიანებას და 3) პროპრიოცეპტორებს — განლაგებული არიან კუნთებში, მყესებში და სახსრებში.

რეცეპტორები შეიძლება დავაჯგუფოთ იმ გამლიზიანებლების მიხედვით, რომელთა მიმართაც ისინი განსაკუთრებულ მგრძნობელობას იჩენენ. ამ პრინციპის მიხედვით არჩევენ: 1. ქემორეცეპტორებს — აქტივდებიან სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებების მოქმედებით, მექანორეცეპტორები აღიქვამენ გარეშე ფაქტორების მექანიკურ ზემოქმედებას. როგორცაა: შეხება, წნევა, გაჭიმვა, ვიბრაცია, ბგერითი ტალღის მოქმედება და ა. შ. 3. ფოტორეცეპტორები — იგზნებიან სინათლის სხივის მოქმედებით, 4. თერმორეცეპტორები — კანში და შინაგან ორგანოებში განლაგებული რეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ ტემპერატურულ ზემოქმედებას და იწვევენ სითბოს ან სიცივის შეგრძნებას, 5. ნოციოცეპტორი რეცეპტორები. რომელთა აგზნება ტყვილის შეგრძნებას განაპირობებს.

რეცეპტორთა უმრავლესობის ასამოქმედებლად აუცილებელია, რომ გამლიზიანებული უშუალოდ მოქმედებდეს მასზე. ასეთ რეცეპტორებს კონტაქტურს უწოდებენ. მაგრამ ზოგიერთი ექსტეროცეპტორი იმ შემთხვევაშიც აქტივდება, როცა გამლიზიანებული აგენტი დაშორებულია მისგან. ასეთია მაგალითად აკუსტიკური და ფოტორეცეპტორები. მათ დისტანტური რეცეპტორების ჯგუფში აერთიანებენ.

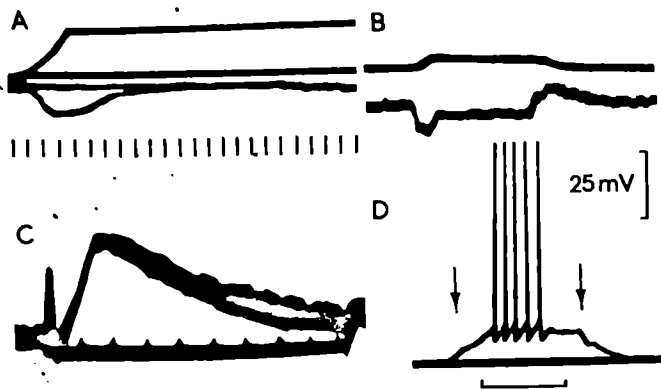
ყოველდღიურ ცხოვრებაში პრაქტიკულ საქმიანობასთან დაკავშირებით დიდი მნიშვნელობა აქვს რეცეპტორთა ფსიქოფიზიოლოგიურ კლასიფიკაციას, რომელიც ემყარება რეცეპტორთა დაჯგუფებას მათი გალიზიანების ცენტრალური ეფექტების (ანუ შეგრძნების ხასიათის) მიხედვით. ამ პრინციპის მიხედვით რეცეპტორები იყოფა: მხედველობის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხებისა და ა. შ. რეცეპტორებად.

რეცეპტორების ერთი ნაწილი (გემოვნების, მხედველობის, სმენის და სხვა) გარდა მგრძნობიარე ბოჭკოს უმიეღლინო დაბოლოვებისა, შეიცავს არანერვული წარმოშობის სპეციალურ უჯრედს — რეცეპტორულ უჯრედს, რომელიც მგრძნობიარე ნეირონთან სინაპსურად არის დაკავშირებული (სურ. 84). ასეთ რეცეპტორებში გალიზიანებული აგენტი მოქმედებს რეცეპტორულ უჯრედზე და მის გააქტივებას იწვევს. ეს უჯანასკნელი კი მიღებულ ინფორმაციას სინაპსური კავშირის გზით გადასცემს მგრძნობიარე ნეირონს. ასეთი ტიპის რეცეპტორებს მეორადს უწოდებენ.

პირველადი კი ისეთ რეცეპტორებს ეწოდება, რომელიც არ შეიცავს ე. წ. რეცეპტორულ უჯრედს და გალიზიანებული აგენტი უშუალოდ მგრძნობიარე ბოჭკოს უმიეღლინო დაბოლოებაზე მოქმედებს (სურ. 84). ასეთ რეცეპტორებს მიეკუთვნება: ყნოსვისა და შეხების რეცეპტორები და პროპრიოცეპტორები.

რეცეპტორთა გააქტივების ზოგადი კანონზომიერება. წინათ რეცეპტორების მოქმედების უშუალოდ შესწავლა გაძნელებული იყო. ამიტომ მათი მოქმედების კანონზომიერების დადგენა, ძირითადად, ხდებოდა ამ რეცეპტორებთან დაკავშირებული მგრძნობიარე ნერვების შესწავლის გზით. კერძოდ, აღრიცხავდნენ იმ ნერვულ იმპულსებს, რომლებიც, გატარდებოდნენ აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოში სათანადო რეცეპტორის ადეკვატური გალიზიანების საპასუხოდ. ასეთი არაპირდაპირი მეთოდით რეცეპტორების შესწავლამ შექმნა შთაბეჭდილება, რომ სხვადასხვა ტიპის რეცეპტორები (მაგ. კანის, კუნთის, ყურის, თვალის და სხვა), მართალია ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან გალიზიანებულების მიმართ მგრძნობელობით, მაგრამ აგზნების წარმოშობის მხრივ ერთგვარ მსგავსებასაც იჩენენ ერთმანეთთან. კერძოდ, ნებისმიერი რეცეპტორის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ მასთან დაკავშირებულ აფერენტულ ბოჭკოში რამდენიმე ნერვული იმპულსი გატარდება. რიტმული აგზნების სისშირე და ხანგრძლივობა დიდად არის დამოკიდებული ერთხელობრივი გალიზიანების ინტენსივობაზე: რაც უფრო ძლიერია რეცეპტორის ერთხელობრივი გალიზიანება, მით უფრო ხანგრძლივია ნერვული ბოჭკოს რიტმული აგზნება და მით უფრო მეტია მისი სისშირე. თითოეული იმპულსის ინტენსივობა კი ამ დროს უცვლელი რჩება. ამ მონაცემების საფუძველზე შეიქმნა აზრი, რომ რეცეპტორები ფუნქციონირებენ (აქტივდებიან) „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად და ერთხელობრივ ადეკვატურ გალიზიანებას სათანადო ხანგრძლივობისა და სისშირის რიტმული აგზნებით უპასუხებენ.

მომდევნო წლებში მიკროელექტროდული ტექნიკის და მიკროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდების განვითარებასთან დაკავშირებით შესაძლებელი გახდა რეცეპტორებში მიმდინარე პროცესების უშუალოდ აღრიცხვა, რამაც გამოიწვია ზოგიერთი დებულების შეცვლა. კერძოდ, დადგინდა, რომ რეცეპტორების გააქტივება არ ხდება აგზნების კანონის (სულ ან არაფრის კანონის) მიხედვით. ასე მაგალითად, მიკროელექტროდების საშუალებით ცალკეული რეცეპტორების ელექტრული აქტივობის აღრიცხვამ გამოავლინა, რომ წნევის რეცეპტორებში ერთ-



სურ. 85. რეცეპტორული პოტენციალები.

A და B — ბაჟაყის კუნთის თითოსტარიდან; ზედა ხაზი — კუნთის გაქიმვის მრული, ქვედა ხაზი — რეცეპტორული პოტენციალი (კატეტი); C — კატის პაჩინის სხეულაყიდან; ზედა ხაზის გადახრა მიუთითებს წნევის განვითარებაზე, ქვედა მრული — რეცეპტორული პოტენციალი (გრეი და სატო), D — მდინარის კიბოს გაქიმვის რეცეპტორიდან; ისრები მიუთითებენ გაქიმვის დაწყებასა და დამთავრებას. სურათიდან ჩანს, რომ ნელი რეცეპტორული პოტენციალის ფონზე აღმოცენდება პიკოვანი პოტენციალების ხანმოკლე რიტმი, რომელიც ასახავს ნერვულ ბოჭკოში გავრცელებადი აგზნების წამოშობას (კუფლერი და თანამშრომლები).

ჭერადი მექანიკური ზემოქმედების შედეგად ერთხელობრივი ნელი პოტენციალი ვითარდება, რაც რეცეპტორის ერთხელობრივ ლოკალურ აგზნებაზე მიუთითებს (სურ. 85).

აღნიშნული ნელი პოტენციალის გაჩენა გაპირობებულია მგრძნობიარე (აფერენტული) ბოჭკოს უმეილინი დაბოლოვების დეპოლარიზაციით, რომელიც შედის რეცეპტორში და მის ფუნქციურ და სტრუქტურულ ნაწილს წარმოადგენს. აფერენტული ბოჭკოს „რეცეპტორული დაბოლოვება“ — თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით მამოძრავებელ ფირფიტას მიემსგავსება: ერთჯერად გალიზიანებას უბასუხებს ერთხელობრივი, ლოკალური და გრადუალური აგზნებით. რეცეპტორის ნელი პოტენციალი აღიზიანებს აფერენტული ბოჭკოს მეზობელ მიელინიან მონაკვეთს და გავრცელებად აგზნებას იწვევს მასში. რეცეპტორის ნელი პოტენციალი გაცილებით მეტი ხანგრძლივობისაა, ვიდრე მიელინიანი მონაკვეთის გავრცელებადი აგზნება, ამიტომ იგი ნერვულ ბოჭკოში იწვევს არა ერთ, არამედ რამდენიმე იმპულსს, რის გამოც ცენტრალური ნერვული სისტემა (ზურგის ტვინი), შეგრძნების ორგანოს ერთჯერადი გალიზიანების საპასუხოდ, ყოველთვის რიტმული იმპულსების სერიას იღებს. საყურადღებოა, რომ რაც უფრო ძლიერია რეცეპტორის ადეკვატური გალიზიანება, მით უფრო ძლიერი და ხანგრძლივი ნელი პოტენციალი წარმოიშობა მასში. სათანადოდ გაიზრდება მიელინიანი აფერენტული ბოჭკოს რიტმული აგზნების სიხშირე და ხანგრძლივობა.

მსგავსი სურათი იქნა ნანახი მხედველობის რეცეპტორის მიმართაც: სინათლის სხივით ლიმულუსის (უხერხემლო ცხოველია) თვალის ერთჯერადი გალიზიანება მხედველობის რეცეპტორის ერთხელობრივ ხანგრძლივ დეპოლარიზაციას იწვევს. ამ დეპოლარიზაციის საპასუხოდ მგრძნობიარე ნერვის მეზობელ უბანში გავრცელებადი აგზნების ტალღა აღიძვრება. თუ თვალის გალიზიანება ძლიერი სინათლით ხდება, მაშინ მგრძნობიარე ნერვში წარმოიშობა არა ერთხელობრივი, არამედ რიტმული აგზნება, რომლის სიხშირე და ხანგრძლივობა მით უფრო მეტია, რაც

უფრო ინტენსიურია გალიზიანება და ე. ი. რაც უფრო ძლიერია და ხანგრძლივი მხედველობის რეცეპტორის ერთხელობრივი დეპოლარიზაცია.

ამრიგად, რეცეპტორები არ მოქმედებენ „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად. აღეკვადტური გამლიზიანებლის ერთჯერად შემოქმედებას რეცეპტორი ერთხელობრივი ლოკალური აგზნებით უპასუხებს, რაც, თავის მხრივ, სათანადო მგრძნობიარე ნერვულ ბოქკოში რიტმულ აგზნებას იწვევს, რომლის სიხშირე და საერთო ხანგრძლივობა იზრდება გამლიზიანებელი ძალის ზრდასთან დაკავშირებით.

სხვადასხვა ტიპის რეცეპტორების შემთხვევაში მგრძნობიარე ნერვულ ბოქკოებში აღძრული რიტმული იმპულსების ინტენსივობა და სიხშირე სხვადასხვაა. ყველაზე უფრო იშვიათი და სუსტი იმპულსები წარმოიშობა ტცივილის რეცეპტორების გალიზიანების დროს. მათი რიტმი არ აღემატება სეკუნდში 20-ს. შედარებით ხშირ იმპულსებს იძლევა შეხების რეცეპტორების გალიზიანება (250 — 300 იმპულსი. სეკ.). ხშირ იმპულსაციას იძლევა აგრეთვე კუნთის რეცეპტორების გააქტივება. ასე მაგალითად, კუნთის გაჭიმვისას ცივისისხლიან ცხოველებში ნერვის რიტმული აგზნების სიხშირე სეკუნდში 290-ს აღწევს, ხოლო თბილისისხლიანებში — 500-საც კი.

რეცეპტორული და გენერატორული პოტენციალები. მეორადი რეცეპტორების შემთხვევაში აღეკვადტური გამლიზიანებლები უშუალოდ რეცეპტორულ უჯრედებზე მოქმედებენ და მათ გააქტივებას იწვევენ. რეცეპტორული უჯრედების აგზნების დროს აღძრულ პოტენციალს რეცეპტორულ პოტენციალს უწოდებენ. გააქტივებული რეცეპტორული უჯრედის პრესინაპსური დაბოლოებიდან გამოიყოფა მედიატორი, რომელიც მასთან დაკავშირებულ მგრძნობიარე ნეირონში პოსტინაპსური მემბრანის ნელ დეპოლარიზაციას ანუ პოსტინაპსურ პოტენციალს იწვევს. აღნიშნულ პოსტინაპსურ პოტენციალს გენერატორულს უწოდებენ, ვინაიდან მისი გავლენით აფერენტულ ბოქკოში გენერირდება (აღმოცენდება) გავრცელებადი აგზნების რიტმული იმპულსები. პირველად რეცეპტორებში გამლიზიანებელი აგენტი მოქმედებს პირდაპირ მგრძნობიარე ნერვული ბოქკოს უმიელინო (რეცეპტორულ) დაბოლოებაზე და მის ნელ დეპოლარიზაციას იწვევს, რის შედეგადაც აფერენტული ბოქკოს მეზობელ მიელინთან ნაწილში აღიძვრება რიტმული იმპულსების სერია. მაშასადამე, პირველად რეცეპტორებში რეცეპტორული და გენერატორული პოტენციალები ერთი და იგივეა და შეესაბამება აფერენტული ბოქკოს უმიელინო დაბოლოების დეპოლარიზაციას.

რეცეპტორთა ადაპტაცია. აღეკვადტური გამლიზიანებლის ხანგრძლივად მოქმედების პირობებში მათ მიერ გამოწვეული რეცეპტორული პოტენციალები თანდათან სუსტდება და ბოლოს ისეთ მნიშვნელობას იღებს, რომ აფერენტულ ბოქკოში წყდება რიტმული იმპულსების გენერირება. ამ მოვლენას რეცეპტორთა ადაპტაცია ანუ შეგუება ეწოდება. გალიზიანებისადმი შეგუების სისწრაფის მიხედვით რეცეპტორები განსხვავდებიან ერთმანეთისგან. ერთი ნაწილი სწრაფად ეგუება გამლიზიანებლის მოქმედებას. ამიტომ მათ სწრაფად ადაპტირებად რეცეპტორებს უწოდებენ. ასეთია მაგალითად, პაჩინის სხეულები (სურ. 83, II), რომლებიც ვიბრაციას აღიქვამენ. ზოგიერთ რეცეპტორში, მაგ., თერმულ და ფოტორეცეპტორებში, ადაპტაცია ნელა მყარდება: რეცეპტორული პოტენციალი ნელა მცირდება და არასდროს არ ხდება ქვეზღურ-

ბლოვანი. ამიტომ ასეთი რეცეპტორების საშუალებით ც. ნ. ს. დიდი ხნის განმავლობაში იღებს ინფორმაციას (მართალია შესუსტებული სახით) არსებული გაღიზიანების შესახებ. ვესტიბულური რეცეპტორები და პროპრიოცეპტორები არადაპტირებად რეცეპტორებს მიეკუთვნება. მათი რეცეპტორული პოტენციალები, მართალია, ოდნავ მცირდება დასაწყისში, მაგრამ ისეთ ამპლიტუდას ინარჩუნებენ, რომ გაღიზიანების მთელ პერიოდში ც. ნ. ს. სტაბილურ იმპულსაციას, ე. ი. ადევკატურ ინფორმაციას იღებს არსებული გაღიზიანების შესახებ.

რეფლექსის მიმღები ფარგლები. ერთი და იგივე მოდალობის გაღიზიანების მიმღები რეცეპტორები, ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა (მაგ., მხედველობის სმენის, ყნოსვის), მეტნაკლებად დიფერენციალურად არის განაწილებული ორგანიზმში. მეორეს მხრივ, სხეულის ნებისმიერი უბანი მრავლად შეიცავს განსხვავებული ბუნების რეცეპტორებს, რომლებიც დასაწყისის აძლევენ სხვადასხვა ტიპის რეფლექსურ რეაქციებს. მიუხედავად ამისა ორგანიზმები მრავლად შეიცავენ ისეთ უბნებს, რომლებიდანაც უფრო ადვილად გამოიწვევა ესა თუ ის რეფლექსი. ეს კი იმაზე მიუთითებს, რომ ამ უბნებში ერთად არის თავმოყრილი ფუნქციურად მსგავსი რეფლექსური რეაქციების შესაბამისი რეცეპტორები.

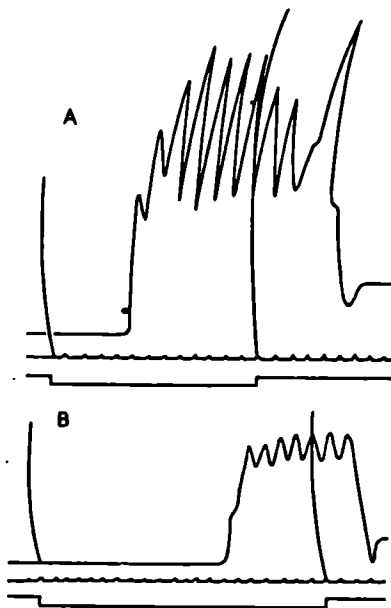
სხეულის იმ უბნებს, საიდანაც ადვილად გამოიწვევა ერთი რომელიმე რეფლექსი, ამ რეფლექსის მიმღებ ფარგალს ანუ რეცეპტორულ ველს უწოდებენ.

სხეულის ზედაპირზე ერთმანეთისაგან გათიშულად არსებობენ მოხრის, გაშლის, მოცილების და სხვა რეცეპტორული ველები. მაგრამ მთელ რიგ შემთხვევებში რეფლექსის მიმღები ფარგლები ურთიერთს გადაფარავენ.

ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციების ზოგადი მახასიათებლები

ზურგის ტვინის რეფლექსურ მოქმედებაზე დაკვირვება შეიძლება სათანადო კუნთების შეკუმშვების რეგისტრაციით. ამ მიზნით ცხოველს (მაგ. ბაყაყს) გადაუჭრიან ც. ნ. ს.-ს თავისა და ზურგის ტვინის საზღვარზე. ე. ი. ამზადებენ საზურგტვინო ანუ სპინალურ პრეპარატს (ეს იმით არის აუცილებელი, რომ თავიდან ავიცილოთ ცხოველის ნებითი მოძრაობები. წინააღმდეგ შემთხვევაში რეფლექსური მოქმედების გამოვლენა შეუძლებელი იქნება, ვინაიდან ინტაქტური ცხოველის ნებისმიერი გაღიზიანება მუდამ ერთი და იგივე ხასიათის ქცევით რეაქციას გამოიწვევს — ცხოველი გაერიდება გაღიზიანების ადგილს და სადმე მყუდრო ადგილას დაიმალება). სპინალური პრეპარატის დამზადების შემდეგ გამოაჩენენ რომელიმე კუნთს (მაგ. ნახევრადმეცხოვანს) და გადაკვეთენ მის დისტალურ მყესს. გადაკვეთილ მყესს (და ე. ი. კუნთსაც), ძაფით მიუერთებენ მიოგრაფს. ამასთან ერთად გამოაჩენენ სათანადო პერიფერიულ ნერვს (ნახევრადმეცხოვანი კუნთის შემთხვევაში ეს იქნება-მცირე წვივის ნერვი — n. peroneus, რომელსაც გადაკვეთენ დისტალურად და მოათავსებენ ელექტროდებზე გასაღიზიანებლად. მგრძნობიარე ნერვის რიტმული გაღიზიანება, თუ იგი საკმაოდ ინტენსიურია, რეფლექსურ რეაქციას აღძრავს, რის საპასუხოდაც კუნთი შეიკუმშება. ეს შეკუმშვა გადაეცემა მიოგრაფს და ნელა მოტრიალვ კიმოგრაფზე ჩაიწერება კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის მრუდი. ჩაწერილი მრუდის ანალიზი საშუალებას იძლევა დავადგინოთ რეფლექსური რეაქციების ზოგიერთი კანონზომიერება.

1. რეფლექსი აღმოცენდება ფარული პერიოდით. კუნთის მექანიკური ეფექტების და მგრძნობიარე ნერვის გაღიზიანების ერთდრო-



სურ. 86. ფარული პერიოდის ხანგრძლივობის დამოკიდებულება გალიზიანების ინტენსივობაზე. კანის გალიზიანების საპასუხოდ იწერება კიდურის რიტმული რეფლექსი.

A — კანის ძლიერი გალიზიანება — რიტმული რეფლექსი აღმოცენდება შედარებით მცირე ფარული პერიოდით. გალიზიანების დამთავრების შემდეგ რეფლექსური რეაქცია ერთ ხანს გრძელდება (რეფლექსური შემდეგმოქმედება).

B — სუსტი გალიზიანების შემთხვევაში ფარული პერიოდი უფრო ხანგრძლივია და გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ რეფლექსური რეაქცია შედარებით უფრო მალე მთავრდება.

მექანოგრაფების ქვეშ: პირველი ხაზი — დრო სცუნდებში, მეორე ხაზი — გალიზიანების ჩართვა (ხაზის დაწევა) და ამორთვა (ხაზის აწევა).

ული ჩაწერით ვლინდება, რომ კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის დაწყება ხდება ნერვის გალიზიანებიდან გარკვეული ხნის გასვლის შემდეგ (სურ. 86). დროს, რომელიც გადის გალიზიანების ჩართვიდან კუნთის შეკუმშვის დაწყებამდე რეფლექსის ფარული ანუ ლატენტური პერიოდი ეწოდება. რეფლექსის ლატენტური პერიოდი მოიცავს იმ დროს, რომელიც ხმარდება: ა) ნერვული იმპულსის გატარებას აფერენტულ ნერვში გალიზიანების ადგილიდან ზურგის ტვინამდე; ბ) აგზნების გატარებას თვით ზურგის ტვინში, გ) შემდეგ ნერვული იმპულსის გატარებას ზურგის ტვინიდან კუნთამდე, დ) აგზნების გადაცემას კუნთში და ე) შეკუმშვის დაწყებას.

ცხადია, რომ ლატენტური პერიოდის ხანგრძლივობა სხვადასხვა რეფლექსისათვის სხვადასხვაა და დამოკიდებულია რეფლექსური რკალის სიგრძეზე: რაც უფრო გრძელია რკალი, მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსის ფარული პერიოდი. მაგრამ საყურადღებოა, რომ ერთი და იგივე რეფლექსური რკალის შემთხვევაშიც კი ფარული პერიოდი ყოველთვის ერთი და იგივე არ არის, ეს იმიტომ, რომ ფარული პერიოდის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია გალიზიანების ინტენსივობაზე, ნერვული რკალის შემადგენელი ნეირონების ფუნქციურ მდგომარეობაზე და ა. შ. ეს გასაგებიცაა, ვინაიდან, რაც უფრო მაღალია ნერვული ელემენტების აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო სწრაფად გატარდება ნერვული იმპულსი

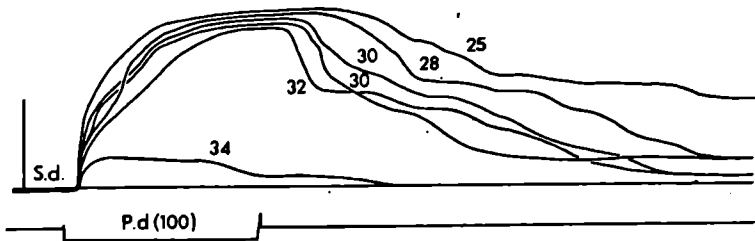
აფერენტულ და ეფერენტულ ბოქკოებში და მით უფრო სწრაფად მოხდება აგზნების გადაცემა სინაპსებში.

2. რ ე ფ ლ ე ქ ს ი გ ა ნ ი ც დ ი ს გ რ ა დ ა ც ი ა ს . ნერვული სისტემის ფუნქციურ მდგომარეობაზე და გალიზიანების პარამეტრებზე დიდად არის დამოკიდებული აგრეთვე რეფლექსური რეაქციის ამპლიტუდა და ხანგრძლივობა (სურ. 86). ამის მიზეზი ის არის, რომ რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება და რაც უფრო მაღალია ნერვული ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მეტი აფერენტული ბოქკოები აიგზნება გალიზიანების საპასუხოდ და მით უფრო მეტი ნეირონი მოვა მოქმედებაში, რაც, ცხადია, გავლენას იქონიებს რეფლექსური რეაქციის ინტენსივობასა და მიმდინარეობის ხასიათზე.

3. მ ა რ ტ ი ვ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს ი ს ს უ ფ თ ა ს ა ხ ი თ გ ა მ ო წ ე ვ ე ა შ ე უ ძ ლ ე ბ ე ლ ი ა . ყოველ რეფლექსურ რკალს საკუთარი რეცეპტორი გააჩნია, მაგრამ მთლიან ორგანიზმში ერთი რომელიმე მარტივი რეფლექსის სუფთა სახით გამოწვევა თითქმის შეუძლებელია. ინგლისელი მეცნიერის ჩ. შ ე რ ი ნ - გ ტ ო ნ ი ს ს ი ტ ყ ე ვ ბ ი თ , „მარტივი რეფლექსი ხელსაყრელი, თუმცა დაუჭერბელი ფიქციაა“. რეცეპტორული ფარგლის სუსტი გალიზიანებაც კი შედარებით რთულ რეფლექსს იწვევს. გალიზიანების გაძლიერების საპასუხოდ იზრდება გამოწვეული რეფლექსის სირთულე. ასე მაგალითად, საზურგტვინო ბაჟაყს თუ სუსტად გავულზიანებთ უკანა თათის ერთ-ერთ ფალანგას, ამოძრავდება მხოლოდ ეს ფალანგა. უფრო ძლიერი გალიზიანება მთელ თათს ამოქმედებს. გალიზიანების შემდგომ გაძლიერებას მოჰყვება მთელი კიდურის ამოძრავება და ბოლოს მეორე უკანა კიდურის და წინა კიდურების ამოქმედებაც კი. აღწერილი ცდა იმაზე მიუთითებს, რომ სხეულის ერთი რომელიმე რეცეპტორული ფარგლის ან ერთ-ერთი მგრძობიარე ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ აგზნების ტალღა (პროცესი) ვრცელდება არა მარტო სათანადო რეფლექსურ რკალში, არამედ იგი გადადის სხვა რეფლექსურ რკალებზე და შეიძლება გავრცელდეს მთელ ზურგის ტვინშიც. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების პროცესის გავრცელებას ერთი რომელიმე უბნიდან მეორეზე ა გ ზ ნ ე ბ ი ს ი რ ა დ ი ა ც ი ა ს უწოდებენ. ირადიაციის ანუ აგზნების გავრცელების საზღვრები მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ც. ნ. ს.-ის ფუნქციურ მდგომარეობაზე და გალიზიანების ინტენსივობაზე. რაც უფრო მაღალია ც. ნ. ს.-ის აგზნებადობის ხარისხი და რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება, მით უფრო ფართოა ირადიაციის ფარგლები.

4. რ ე ფ ლ ე ქ ს ს ა ხ ა ს ი ა თ ე ბ ს შ ე მ დ ე გ მ ო ქ მ ე დ ე ბ ა . მგრძობიარე ნერვის ან რეცეპტორული ფარგლის მეტნაკლებად ძლიერი გალიზიანების პირობებში კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა, ხშირად, არ მთავრდება აფერენტული გალიზიანების შეწყვეტისთანავე (სურ. 87), არამედ გრძელდება გარკვეული ხნის განმავლობაში. კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას, რომელიც ვლინდება აფერენტული გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ, რ ე ფ ლ ე ქ ს უ რ შ ე მ დ ე გ მ ო ქ მ ე დ ე ბ ა ს უწოდებენ. რეფლექსური შემდეგმოქმედების ხანგრძლივობა დამოკიდებულია, ერთი მხრივ, რეფლექსური რკალის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, ხოლო მეორე მხრივ, — გალიზიანების ინტენსივობაზე, რაც უფრო უკეთესია ზურგის ტვინის ფუნქციური მდგომარეობა და რაც უფრო ძლიერია აფერენტული გალიზიანება, მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსური შემდეგმოქმედება.

გახანგრძლივებული ფარული პერიოდის წარმოშობა. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ რეფლექსის ფარული პერიოდი მოიცავს იმ დროს, რომელიც ხმარდება ნერვული იმპულსის გავრცელებას: ა) აფერენტულ ბოქკოში გალიზია-



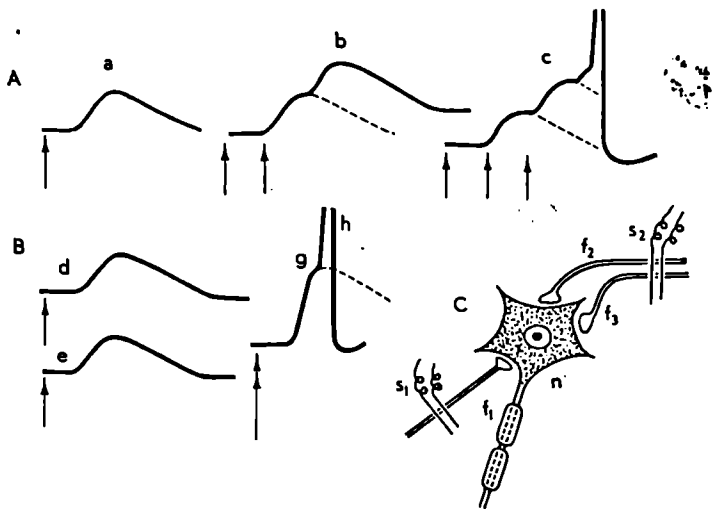
სურ. 87. ნახევრადმეცხოვანი კუნთის რეფლექსური შემდეგმოქმედება.

ლიზიანდება ბაჟაყის საზურგტვინო პრეპარატის მკირე წვივის ნერვი. სასიგნალო ზაზი აღნიშნავს გალიზიანების მომენტს. სულ წარმოებს ექვსი სხვადასხვა ინტენსივობის რიტმული გალიზიანება. ციფრები მრუდებზე აღნიშნავენ გალიზიანების ძალას — ინტექტორიუმის კოქთა შუა მანძილს სანტიმეტრებში. სურათიდან ნათლად ჩანს, რომ რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსური შემდეგმოქმედება.

ნების ადგილიდან ზურგის ტვინამდე, ბ) თვით ზურგის ტვინში, ბ) ეფერენტულ ბოქვოში ზურგის ტვინიდან კუნთამდე, შემდეგ კუნთის აგზნებას და შეკუმშვის დაწყებას. მაგრამ რეალურად რეფლექსური რეაქციის ფარული პერიოდი ყოველთვის უფრო მეტია, ვიდრე ზემოთ ჩამოთვლილ ნერვულ ელემენტებში აგზნების გატარებისათვის საჭირო დროთა თეორიული ჯამი. ასეთი განსხვავების ერთ-ერთი მიზეზი ის არის, რომ ყოველი რეფლექსური რკალი რამდენიმე სინაპსურ კავშირს მოიცავს, სადაც აგზნების გადაცემა ქიმიური მექანიზმით — მედიატორის საშუალებით ხდება. ეს კი აგზნების გატარებაში ერთგვარ შეყოვნებას იწვევს. მეორეს მხრივ. ფარული პერიოდის გახანგრძლივება იმით არის გაპირობებული, რომ ცალკეული პრესინაპსით მოსული ნერვული იმპულსი ზურგის ტვინის ნეირონებში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს, რომლის ამპლიტუდა ქვეზღურბლოვანია გავრცელებადი აგზნების გამოსაწვევად. იმისათვის, რომ წარმოიშვას გავრცელებადი აგზნება, საჭიროა რამდენიმე ლოკალური აგზნების შეჯამება ანუ სუმაციაცია.

ნერვულ უჯრედში ლოკალურ აგზნებათა შეჯამება შეიძლება მოხდეს ერთი და იგივე პოსტსინაპსურ უბანში, როცა უჯრედამდე ერთი და იგივე პრესინაპსით აღწევს შედარებით მაღალი სიხშირის რიტმული იმპულსების სერია. სუმაციის ასეთ ტიპს დროში სუმაციას უწოდებენ (სურ. 88, A). მაგრამ გავრცელებადი აგზნება შეიძლება წარმოიშვას იმ შემთხვევაშიც, როცა ხდება უჯრედის სხვადასხვა პოსტსინაპსურ უბნებში აღძრული ლოკალური პროცესების შეჯამება (სურ. 88). ამ მოვლენას სივრცით სუმაციას უწოდებენ. კარგად არის დადგენილი, რომ ზურგის ტვინში, იშვიათი გამონაკლისის გარდა (მაგ. პროპრიოცეპტული რეფლექსები), აფერენტული იმპულსები არასდროს არ აღწევენ ნერვულ უჯრედებამდე ზუსტად ერთი და იგივე დროს. ამიტომაც ლოკალური პროცესების სუმაციას და ე. ი. გავრცელებადი აგზნების წარმოშობას დრო სჭირდება, რაც ფარული პერიოდის დამატებით გახანგრძლივებას იწვევს.

აგზნების ირადიაციის სტრუქტურული საფუძველი. აგზნების ირადიაციას საფუძვლად უდევს ცენტრალური ნერვული სისტემის შემდეგი ანატომიური თავისებურება. ყოველი აფერენტული ბოქვო ზურგის ტვინში შესვლისას ორად იყოფა. (სურ. 89). ერთი ტოტი კრანიალურად მიემართე-



სურ. 88. სუმაციის მოვლენა ნერვულ უჯრედში (სქემა).

A — სუმაცია დროში: ერთი სინაპსით (იხ. C, f_1) მოსული იმპულსი უჯრედში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს (A.a). თუ იგივე სინაპსით მეორე იმპულსიც მოვა მცირე ინტერვალით, მოხდება ლოკალური პროცესის შეჭამება და აღმოცენდება უფრო დიდი ამპლიტუდის ნელი პოტენციალი (b). სამი იმპულსის შემთხვევაში სუმირებული პოტენციალი შეიძლება ზღურბლზედა აღმოჩნდეს და გამოიწვიოს გავრცელებადი აგზნება (c).

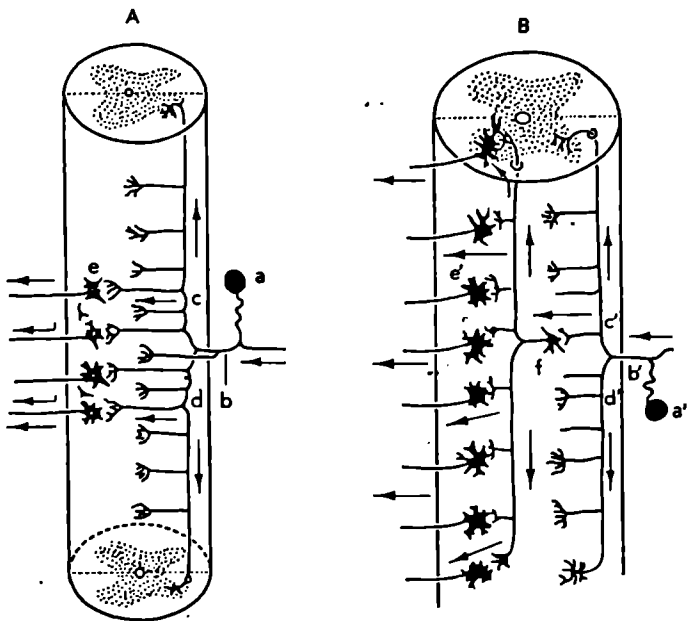
B — სიერკითი სუმაცია: თუ ორი ან რამდენიმე სინაპსით ერთდროულად მოდის იმპულსები უჯრედთან, ყოველი მათგანი, ლოკალურ აგზნებას იწვევს (d,e), მაგრამ ხდება რა მათი შეჭამება, მიიღწევა ზღურბლოვანი დონე (g) და უჯრედი განიმუხტება გავრცელებადი აგზნებით (h).

C — ნეირონის სხეული, f_2 და f_3 აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც ერთდროულად ღიზიანდებიან.

f_1 — აფერენტული ბოჭკო, რომელიც ღიზიანდება რიტმული სტიმულებით. s_1 და s_2 გამომავალი ელექტროდები.

ბა, მეორე კი — კაუდალურად. ორივე ტოტი გზადაგზა უხეად იძლევა კოლატერალებს, რომლებიც სინაპსებით უკავშირდებიან როგორც მეზობელ, ისე დაშორებულ სეგმენტებში განლაგებულ შუამდებარე ნეირონებს (სურ. 89). ამის გამო, აფერენტული ნერვული იმპულსები, რომლებიც დორსალური ფესვით შემოდიან ზურგის ტვინში, ამაგზნებლად მოქმედებენ არამარტო სათანადო სეგმენტის, არამედ სხვა სეგმენტების შუამდებარე

ნეირონებზეც. ცხადია, რაც უფრო ძლიერი იქნება აფერენტული იმპულსაცია და რაც უფრო მაღალი იქნება შუამდებარე ნეირონების აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მეტი შუამდებარე ნეირონი გააქტივდება და ე. ი. მით უფრო ფართოდ გავრცელდება აგზნება ზურგის ტვინში. თავის მხრივ, შუამდებარე ნეირონების აქსონებიც განიცდიან დატოტვას და სინაპსურად უკავშირდებიან არამარტო იგივე სეგმენტის მოტონეირონებს, არამედ სხვა სეგმენტების შუამდებარე და მოტონეირონებსაც (სურ. 89). ეს კიდევ უფრო ფართოებს აგზნების გავრცელების შესაძლებლობებს ზურგის ტვინში. უფრო მეტიც, ზოგიერთი აფერენტული ბოჭკო და შუამდებარე ნეირონის აქსონი თავის ტვინამდე აღწევს და აქაც კოლატერალებს იძლევა. ამრიგად, აფერენტული ბოჭკოების და შუამდებარე ნეირონების აქსონთა კოლატერალების სისტემა ერთმანეთთან აკავშირებს თავისა და ზურგის ტვინის რეფლექსურ რკალებს და ამით მორფოლოგიურ საფუძველს ქმნის ც. ნ. ს.-ში აგზნების ფართო ირადიაციისათვის.



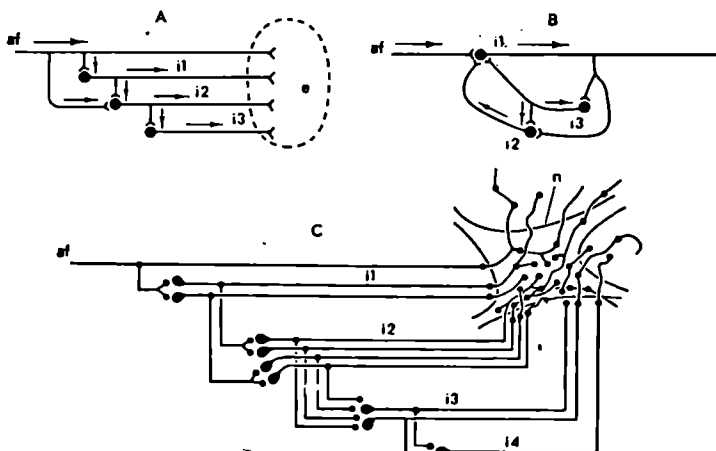
სურ. 89. მგრძობიარე ბოქოს კოლატერალების დაკავშირების სქემა შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებთან.

a — მგრძობიარე ნეირონის სხეული, b — მისი მორჩი, c — მგრძობიარე ბოქოს ამაველი კოლატერალი, d — დამავალი კოლატერალი, e — მოტონეირონი, a' — მგრძობიარე ნეირონის სხეული, b' — მისი მორჩი, c' — ამაველი კოლატერალი, d' — დამავალი კოლატერალი, f — შუამდებარე ნეირონის სხეული, e' — მოტონეირონი.

ზურგის ტვინში აგზნების ირადიაციას და რეფლექსური მოქმედების გაფართოებას ხელს უწყობს აგრეთვე ე. წ. მ ე ო რ ა დ ი პ რ ო პ რ ი ო ც ე პ ტ უ ლ ი გალიზიანება. ეს უკანასკნელი წარმოიშობა იმის გამო, რომ კუნთების რეფლექსური შეკუმშვის შედეგად აქტივდება კუნთის, მყესის და სახსრების მექანორეცეპტორები (პროპრიოცეპტორები). აღძრული აფერენტული იმპულსაცია შედის ზურგის ტვინში და დამატებით ააქტივებს აქ არსებულ ნერვულ უჯრედებს. ეს კი ხელს უწყობს აგზნების ირადიაციის გაფართოებას.

რეფლექსური შემდეგმოქმედების სტრუქტურული საფუძველი. ჩონჩხის კუნთების რეფლექსური შემდეგმოქმედება ძირითადად გაპირობებულია ზურგის ტვინის მეორადი პროპრიოცეპტული გალიზიანებით. მაგრამ მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე საკუთრივ ე. წ. ს.-ის აღზგობის თავისებურებას. ესპანელმა მეცნიერმა ლ ო რ ე ნ ტ ე დ ე ნ ო მ დაწვრილებით შეისწავლა ზურგის ტვინის სტრუქტურა და დაადგინა, რომ რეფლექსურ კალეებში ნერვული უჯრედები ერთმანეთთან დაკავშირებულია ორგვარი წესით. ერთ შემთხვევაში აფერენტული ბოქო მოტონეირონს უკავშირდება როგორც უშუალოდ, ისე შუამდებარე ნეირონის გზითაც. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ორგვარად უკავშირდება იგივე მოტონეირონს: უშუალოდ და შემდეგი შუამდებარე უჯრედის საშუალებით და ა. შ. (სურ. 90 A, C). აქედან ცხადია, რომ ერთჯერადი აფერენტული ზალპის დროს სათანადო მოტონეირონი ნერვულ იმპულსთა მთელ სერიას მიიღებს. ნერვულ უჯრედთა დაკავშირების ასეთ წესს ლორენტე დე ნომ მ რ ა ე ლ ო ბ ი თ ი

ჩაკვეური კავშირი უწოდა. ზურგის ტვინში უფრო გავრცელებულია უჩრდეთა დაკავშირების მეორე წესი, რომელსაც ლორენტე დე ნომ შეკრული ჩაკვეური კავშირი ანუ ნეირონული წრე უწოდა. ნეირონულ წრეში აფერენტული ბოჭკო სინაპსით მთავრდება შუამდებარე ნეირონზე, რომელიც ძირითად აქსონით მოტონეირონთან არის დაკავშირებული, ხოლო კოლატერალით — ისეთ შუამდებარე ნეირონებთან, რომლებიც ამავე ნეირონთან ამყარებენ უკუქცევით ამგზნებელ კავშირებს (სურ. 90, B). ამრიგად, მოცემული შუამდებარე ნეირონის გააქტივებას თან სდევს, ერთის მხრივ, მოტონეირონის აგზნება, ხოლო მეორე მხრივ — ნერვულ წრედში აგზნების „ტრიალი“, რაც შუამდებარე ნეირონის და ე. ი. მოტონეირონის მრავალჯერად რიტმულ აგზნებას განაპირობებს. აქედან ცხადია, რომ ჩონჩხის კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა შეიძლება გრძელდებოდეს აფერენტული გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგაც. თანაც რაც უფრო ღიბხანს გაგრძელდება აგზნების წრებრუნვა (რევერბერაცია) ნეირონულ წრედში, მით უფრო ხანგრძლივი იქნება რეფლექსური შემდეგმოქმედება.



სურ. 90. ნერვული კავშირების სქემა.

A და C — მრავლობითი ჩაკვეური კავშირი, სადაც მგრძობიარე ნეირონი მამოძრავებელს უკავშირდება როგორც უშუალოდ, ისე ერთი, ორი, ან რამდენიმე შუამდებარე ნეირონის საშუალებით.

B — ჩაკვეილი ჩაკვეური კავშირი (ნეირონული წრე): მგრძობიარე ბოჭკო უკავშირდება მოტონეირონს შუამდებარე ნეირონთა სხვადასხვა სირთულის წრეებით.

af — აფერენტული ბოჭკო, i — ინტერნეირონი (შუამდებარე ნეირონი), n — მოტონეირონი.

ზოგადი ცნება რეფლექსთა კოორდინაციის შესახებ

რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციული ხასიათი. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გულისხმობს არა მარტო ერთი ან რამდენიმე ორგანოს ერთდროულ ან მიმდევრობით ამოქმედებას, არამედ მათ შორის განსაზღვრული ურთიერთობის დამყარებას. ერთი ნებისმიერი რეცეპტორული ფარგლის გალიზიანების შემთხვევაშიც კი ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია არასდროს არ არის ერთი მარტივი რეფლექსით წარმოდგენილი, არამედ მეტ-ნაკლებად რთუ-

ლი აქტია, რომელიც განპირობებულია რამდენიმე რეფლექსური რკალის ერთდროული ან მიმდევრობითი გააქტივებით. შემადგენელი მარტივი რეფლექსები ისეა ერთმანეთთან შეთანხმებული, რომ მთლიანი რეაქცია მიზანშეწონილ აქტს წარმოადგენს და ემსახურება ორგანიზმის გარკვეული მოთხოვნილებების დაკმაყოფილებას. ასე მაგალითად, სპინალურ ბაყაყს (ც. ნ. ს. გადაკვეთილია თავისა და ზურგის ტვინის საზღვარზე) რომ უკანა კიდური ჩხვლეტით გავუღიზიანოთ, ეს კიდური მოიხრება, ხოლო მეორე უკანა კიდური შეიძლება გაიშალოს. უფრო რთული რეაქცია აღმოცენდება, თუ სპინალურ ბაყაყს გავუღიზიანებთ სხეულის გვერდით ზედაპირს: ტანი მოიხრება გაღიზიანების მხარეზე, იმავე მხარის კიდური მიიზიდება ტანთან და გაღიზიანებულ ადგილს დაუწყებს ხახუნს, მეორე მხარის უკანა კიდური კი გაიშლება. ამ რთულ რეაქციაში თითოეული კიდურის ნაწილების მოქმედება შეთანხმებულია ერთმანეთთან, ხოლო მთელი კიდურის მოქმედება — მეორე კიდურთან.

ც ე ა ტ რ ა ლ უ რ ნ ე რ ვ ე ლ ს ი ს ტ ე მ ა შ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს უ რ ი რ ე ა ქ ც ი ე ბ ი ს შე თ ა ნ ხ მ ე ბ უ ლ მი მ დ ე ნ ა რ ე ბ ა ს , რომ ლ ი ს ს ა ფ უ ძ ვ ე ლ ზ ე ს რ უ ლ დ ე ბ ა რომ ე ლ ი მ ე მი ზ ა ნ შე წ ო ნ ი ლ ი ა ქ ტ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს თ ა კ ო ო რ დ ი ნ ა ც ი ა ე წ ო დ ე ბ ა .

მიმღები ველისა და მალთაშუა კვანძის მნიშვნელობა კოორდინაციაში. ყოველი რეფლექსის მიმღები ველი (რეცეპტორული ფარგალი) უხვად შეიცავს განსხვავებული ტიპის რეცეპტორებს, რომლებიც სხვადასხვა რეფლექსურ რკალებთან არიან დაკავშირებული. რეცეპტორთა სპეციფიკურობის გამო განსხვავებული მოდალობის გამღიზიანებლები სხეულის ერთი და იგივე უბნიდან სხვადასხვა სახის რეფლექსებს იწვევენ და ყოველი მათგანი კოორდინაციულ ხასიათს ატარებს. აქედან გამომდინარე შეიძლება დაგვეშვა, რომ რეფლექსთა კოორდინაციაში გადაშფუყვტი მნიშვნელობა სწორედ რეცეპტორებს აქვთ. მაგრამ ამ დაშვებას შემდეგი ფაქტი ეწინააღმდეგება; თუ მიმღები ველიდან გამომავალ მგძნობიარე ნერვს გადავჭრით და მის ცენტრალურ მონაკვეთს გავაღიზიანებთ (ელექტრულად, თერმულად ან მექანიკურად), გამოწვეული რეფლექსური რეაქცია ისეთივე კოორდინირებული აქტი იქნება, როგორც თვით რეცეპტორული ფარგლის ადევკატური გაღიზიანების შემთხვევაში. აქედან გამომდინარე შეიძლება დავასკვნათ, რომ ადევკატური გაღიზიანების დროს რეცეპტორები, მართალია, განაპირობებენ გამოწვეული რეფლექსების რაობას, მაგრამ მათი კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვთ.

ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციის კოორდინაციული ხასიათი შენარჩუნებულია იმ შემთხვევაშიც, როცა რეფლექსური რკალიდან გამოთიშულია მგძნობიარე ნეირონის სხეული. ასე მაგალითად, თუ გადაკვეთთავთ ზურგის ტვინის დორსალურ ფესვს და ელექტრულად გავაღიზიანებთ მის ცენტრალურ მონაკვეთს, გამოწვეული რეფლექსური რეაქცია საესეებით კორდინირებული ხასიათის იქნება. მაშასადამე, ზურგის ტვინის რეფლექსების კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს არც მგძნობიარე ნეირონის სხეულებს, რომლებიც მალთაშუა კვანძებშია განლაგებული.

მამოძრავებელი და შუამღებარე ნერონების როლი რეფლექსის კოორდინაციაში. რეფლექსთა კოორდინაციაში მამოძრავებელი და შუამღებარე ნეირონების ხვედრითი როლის გარკვევა ადვილი იქნებოდა, შესაძლებელი რომ ყოფილიყო რეფლექსური რკალიდან მათი ცალ-ცალკე გამოთიშვა. მაგრამ ცოცხალი და შეუღებავი ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში პრაქტიკულად შეუძლებელია

არა მარტო ამ ნეირონების ოპერაციულად გათიშვა; არამედ გარჩევაც კი. ამიტომ მიმართავენ ისეთ ფარმაკოლოგიური ნივთიერებების გამოყენებას, რომლებიც იწვევენ ზურგის ტვინის უჯრედების ფუნქციური მდგომარეობის შეცვლას. ნერვული უჯრედების სხეულების თავისებური განლაგება რუხ ნივთიერებაში საშუალებას იძლევა, რომ ქიმიური ზემოქმედება მათზე იზოლირებულად განხორციელდეს. ასე მაგალითად, თუ ზურგის ტვინის დორსალურ ზედაპირზე მოვათავსებთ ფილტრის ქაღალდის პატარა ნაჭერს, რომელიც გაელენთილი იქნება სტრიქინინის 0,1% ხსნარით. მაშინ სტრიქინინი, შეაღწევს რა დიფუზიით რუხი ნივთიერების დორსალურ რქაში, პირველ რიგში იმოქმედებს მხოლოდ შუამდებარე ნეირონებზე, ამას თან მოყვება სათანადო რეფლექსის მნიშვნელოვანი გაძლიერება, მაგრამ მისი კოორდინაციული ხასიათი არ დაირღვევა. ხოლო თუ სტრიქინინით დასველებულ ქაღალდს მოვათავსებთ ზურგის ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე, მაშინ სტრიქინინი რუხი ნივთიერების ვენტრალურ რქამდე შეაღწევს და იმოქმედებს აქ განლაგებულ მოტორულ უჯრედებზე. ასეთ პირობებში არა მარტო გაძლიერდება სათანადო რეფლექსი, არამედ ის კუნთებიც შეიკუმშება, რომლებიც მანამდე არ იკუმშებოდნენ, მაშასადამე დაირღვევა კოორდინაცია.

ნერვულ სისტემაზე სტრიქინინის მოქმედების შესახებ ცნობილია, რომ იგი აძლიერებს ნერვული უჯრედების აქტივობას. აქედან გამომდინარე ზემოთ აღწერილი ცდის შედეგი შემდეგნაირ ახსნას იღებს: შუამდებარე ნეირონების აქტივობის გაძლიერება რეფლექსური რეაქციების გაძლიერებას იწვევს, მაგრამ მათი კოორდინაციული ხასიათი არ ირღვევა. მამოძრავებელი ნეირონების მოქმედების გაძლიერებას კი თან სდევს კოორდინაციის დარღვევა. ამრიგად შეიძლება დავასკვნათ, რომ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების კოორდინაცია არ არის მამოძრავებელი ნეირონების ფუნქცია და რომ წამყვანი როლი რეფლექსთა კოორდინაციაში შუამდებარე ნეირონებს ეკუთვნით.

შუამდებარე ნეირონების ერთობლიობას, რომელიც ერთი და იგივე რეფლექსის კოორდინაციას ემსახურება, მოცემული რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატს უწოდებენ.

საკოორდინაციო აპარატების სეგმენტური განლაგება ზურგის ტვინში. ყველა რეფლექსს საკუთარი საკოორდინაციო აპარატი გააჩნია, რომელსაც ზურგის ტვინში განსაზღვრული მდებარეობა უჭირავს. ჯერ კიდევ 1778 წელს იტალიელმა სპალანცანიმ აჩვენა, რომ გომბეშოს წინა კიდურის მოხრის რეფლექსი (ე. წ. თავდაცვის რეფლექსი) მაშინაც კი გამოიწვევა, როცა ეს კიდური ზურგის ტვინის მხოლოდ მესამე სეგმენტს უკავშირდება ე. ი. როცა ზურგის ტვინი გადაჭრილია მესამე სეგმენტის წინ და უკან.

პრინციპულად მსგავსი შედეგი იქნა მიღებული უკანა კიდურების მიმართაც: მათი რეფლექსური მოძრაობების გამოწვევა შესაძლებელი იყო ისეთ ბაყაებშიც, რომელთაც ზურგის ტვინი გადაჭრილი ჰქონდათ გულმკერდისა და წელის საზღვარზე. აღნიშნული რეფლექსები ქრებოდა მხოლოდ იმ შემთხვევაში თუ დაზიანებდნენ ზურგის ტვინის წელის განყოფილებას, ე. ი. იმ განყოფილებას, რომელთანაც დაკავშირებული იყო უკანა კიდურის ნერვები.

საკოორდინაციო აპარატების სეგმენტურ განლაგებას ადასტურებს ის ცდებიც, რომლებშიც შეისწავლებოდა სხვადასხვა ფარმაკოლოგიური ნივთიერებების მოქმედება ც. ნ. ს.-ზე. ეერძოდ ნაჩვენებია, რომ თუ სტრიქინინით მოვწამლავთ ზურგის ტვინის ერთ რომელიმე სეგმენტს, გაძლიერდება მხოლოდ

ის რეფლექსები, რომლებიც ამ სეგმენტდან გამოიწვევა. სხვა რეფლექსები კი თითქმის არაერთარ ცვლილებას არ განიცდიან.

ამრიგად დადგენილია, რომ ყოველი რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი მოთავსებულია ზურგის ტვინის იმ სეგმენტში (ან სეგმენტებში), სადაც შედის ამ რეფლექსის რეცეპტორული ფარგლიდან გამომავალი მგრძობიარე ნერვი.

ცენტრალური კოორდინაციის პროცესები. წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ საზურგტვინო ცხოველში სუსტი პერიფერიული გალიზიანებაკი მეტნაკლებად რთულ საპასუხო რეაქციას იწვევს, რომელიც რამდენიმე მარტივი რეფლექსისაგან შედგება. პერიფერიული გალიზიანებით გამოწვეული რეაქციების სირთულე დამოკიდებულია გალიზიანების ინტენსივობაზე, ვინაიდან რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება, მით უფრო მეტი რეფლექსური რკალი მოდის მოქმედებაში. ასე იმიტომ ხდება, რომ მგრძობიარე და შუამდებარე ნეირონების აქსონები უხვად იტოტებიან ზურგის ტვინში და კოლატერალების ფართო ქსელს ქმნიან, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს მრავალ რეფლექსურ რკალს და ამით ხელშეწყობს პირობას ქმნის აგზნების ირადიაციისათვის.

ამრიგად, კოლატერალური სისტემის არსებობა უზრუნველყოფს ც.ნ.ს.-ში აგზნების ფართო ვავრცელებას და იმ რეფლექსური რკალების გააქტივებას, რომლებიც აუცილებელია ცხოველის მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად. მაგრამ ირადიაციის გამო აგზნება აღწევს არა მარტო სინერგისტულ არამედ ანტაგონისტურ რეფლექსურ რკალებსაც. ამ უკანასკნელების გააქტივება კი კოორდინაციულ ხასიათს დაუკარგავდა რეფლექსურ რეაქციებს. ასე მაგალითად, თუ რაიმე დამაზიანებელი აგენტი მოქმედებს ცხოველის ერთ-ერთ კიდურზე, მაშინ აღიჭვრება მოხრის რეფლექსი. თუ გალიზიანება მეტნაკლებად ინტენსიურია, მაშინ აგზნების ირადიაციის გამო გააქტივდება არა მარტო ერთი სახსრის, არამედ ყველა სახსრის კუნთების შესაბამისი რკალები, რის გამო მოქმედებაში მოვა კიდურის ყველა სახსრის მომხრელი კუნთები და განხორციელდება ამ კიდურის საერთო მოხრა. ამ რეაქციის საშუალებით ცხოველი განარიდებს თავის კიდურს დამაზიანებელ აგენტს, ამიტომაც მას თავდაცვით რეფლექსს უწოდებენ. მაგრამ კოლატერალური სისტემის გზით აგზნება გაშლელი კუნთების საკოორდინაციო აპარატებთანაც აღწევს. ცხადია, გაშლელი კუნთების შეკუმშვა ხელს შეუშლიდა გალიზიანებული კიდურის მიზანშეწონილ მოხრას და ე.ი. დაირღვეოდა მოხრის რეფლექსი — ცხოველი ვერ განერიდებოდა დამაზიანებელი აგენტის მოქმედებას.

უკვე ამ მაგალითიდან ნათლად ჩანს, რომ კოლატერალური სისტემა და მასთან დაკავშირებული ირადიაციის მოვლენა დადებითი შენაძენია ფილოგენეზის პროცესში, რადგან სწორედ ირადიაციის გამოა შესაძლებელი ერთ გალიზიანებაზე სხვადსხვა რეფლექსური რკალების გააქტივება და მრავალი ორგანოს ამოქმედება, რაც მიმართულია ცხოველის მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად. მაგრამ განხილული მაგალითიდან ისიც კარგად ჩანს, რომ ყოველ ცალკეულ შემთხვევაში ირადიაციის მოვლენა საზიანოც შეიქმნებოდა, რომ ნერვულ ქსოვილში არ განვითარებულიყო აგზნებისაგან განსხვავებული მეორე, სპეციფიკური პროცესი. ეს პროცესი ფუნქციური მნიშვნელობით აგზნების საწინააღმდეგოა და მიმართულია იქით, რომ აგზნების პროცესი შემოფარგლოს იმ ნერვულ რკალებში, რომლებიც ემსახურებიან მიზანშეწონილი რეა-

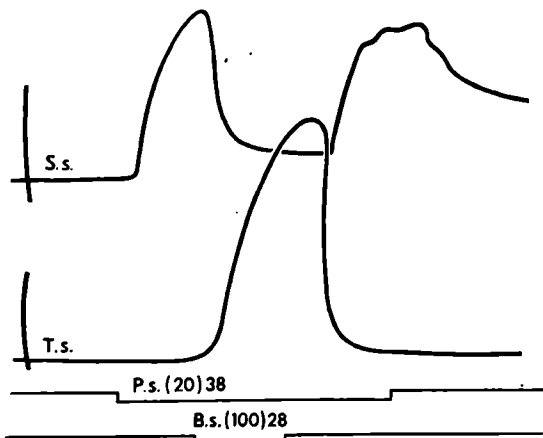
ქციის განხორციელებას. ამავ დროს იგი ნერვულ ცენტრებს იცავს შემთხვევითი და არამნიშვნელოვანი გალიზიანებებისაგან, რითაც სტაბილურ პირობებს ქმნის რეფლექსური აქტების კოორდინირებისათვის. ასეთ ნერვულ პროცესს შეკავებას უწოდებენ.

შეკავების მოვლენა პირველად აღმოჩენილი იქნა გულის კუნთში ძმები ვებერების მიერ 1845 წელს. მათ აჩვენეს, რომ ცთომილი ნერვის (n. vagus) რიტმული გალიზიანება გულის ავტომატური მოქმედების შენელებას და სრულ შეჩერებასაც იწვევდა. გალიზიანების შეწყვეტიდან გარკვეული ხნის შემდეგ კვლავ აღდგებოდა გულის რიტმული მოქმედება. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში უჩრედების შეკავების შესახებ საკითხი დაისვა ი. სეჩენოვის გამოკვლევების შემდეგ. სენენოვის ცდებში ბაყაყის მგძნობიარე ნერვის ძლიერი ელექტრული ან ქიმიური გალიზიანება მოძრაობითი რეაქციების გაქრობას იწვევდა. ეს ეფექტი არ იყო ც.ნ.ს.-ის დალლით ან გალიზიანების უმოქმედობით გამოწვეული, ვინაიდან გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ცხოველში ძლიერი მოტორული რეაქცია აღმოცენდებოდა. აქედან გამომდინარე გაკეთებული იქნა დასკვნა, რომ აღნიშნული გალიზიანება ც.ნ.ს.-ში იწვევდა ისეთ რეაქციას, რომელიც ეწინააღმდეგებოდა ნერვული უჩრედების აგზნებას და ამით ემსგავსებოდა იმ ფენომენს — შეკავებას, რომელსაც ცთომილი ნერვის გალიზიანება იწვევდა გულში.

ერთი სახსრის კუნთების კოორდინაციის პრინციპი. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების მიმართ დაწვრილებით იქნა შესწავლილი ჩ. შერინგტონის მიერ. ზუსტი ცდებით ჩ. შერინგტონმა დაადგინა, რომ თუ სათანადო პერიფერიული ნერვის გალიზიანებით მოხრის რეფლექსს გამოვიწვევთ და შემდეგ დამატებით გავალიზიანებთ ამავ სახსრის გაშლის რეფლექსის მგძნობიარე ნერვს, ვნახავთ, რომ გამშლელი კუნთი შეიკუმშება, ხოლო მომხრელი კუნთი მოდუნდება. დამატებით გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ გამშლელი კუნთი დუნდება, ხოლო მომხრელი კვლავ იწყებს რეფლექსურად შეკუმშვას (სურ. 91.) მაშასადამე, გაშლის რეფლექსის გამოწვევამ, განაპირობა მოხრის რეფლექსის შეკავება. ასეთივე შედეგი მიიღება თუ გაშლის რეფლექსის ფონზე ძლიერ გავალიზიანებთ მოხრის რეფლექსის მგძნობიარე ნერვს — მომხრელი კუნთი შეიკუმშება, ხოლო გამშლელი მოდუნდება.

ზემოთ აღწერილი შედეგების საფუძველზე ჩ. შერინგტონმა ჩამოაყალიბა ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი: ერთი ფუნქციური ჯგუფის კუნთების ცენტრალური აგზნება შეუღლებულია ანტაგონისტური ჯგუფის კუნთების ცენტრალურ შეკავებასთან.

ანტაგონისტური რეფლექსების კოორდინაციის ნერვული მექანიზმი. წინა პარაგრაფებში აღნიშნული იყო, რომ აფერენტული ბოკკოვები და შუამდებარე ნეირონების აქსონები ზურგის ტვინში უხვად იტოტებიან და კოლატერალთა ფართო ბადეს ქმნიან, რაც ხელს უწყობს აგზნების ირადიაციას ზურგის ტვინში. მაგრამ აფერენტულ ბოკკოვებს და შუამდებარე ნეირონთა აქსონებს ისეთი კოლატერალებიც აქვთ, რომლებიც არ მონაწილეობენ ირადიაციის პროცესში. ასეთი კოლატერალები დაკავშირებული არიან ისეთ შუამდებარე ნეირონებთან, რომლებიც არ იწვევენ სხვა ნეირონების აგზნებას. პირიქით, მათი გააქტივების დროს, ყველა ის უჩრედი, რომლებთანაც ისინი სინაპსურად არიან დაკავშირე-



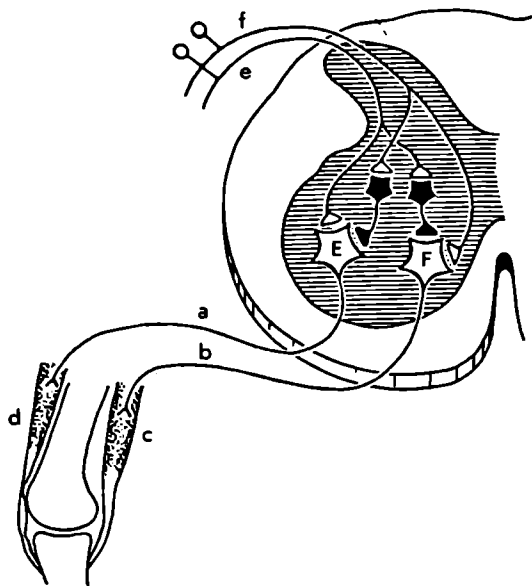
სურ. 91. ანტაგონისტური კუნთების რეციპროკული ინერვაცია. ბაყაყის სპინალური პრეპარატი. Ss — მუხლის სახსრის მომხრელი კუნთი (m. semitendinosus); Ts — გამშლელი კუნთი (m. triceps fem.). მცირე წვივის ნერვის (n. peroneus — Ps.) გალიზიანება იწვევს მოხრის რეფლექსს: ძლიერ იკუმშება მომხრელი კუნთი. ასეთ ფონზე მხრის ნერვის — (n. brachialis — B.s.) გალიზიანება იწვევს გამშლელი კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას, რომლის პარალელურად შეკავდება მომხრელის რეფლექსური შეკუმშვა. მხრის ნერვის გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ გამშლელი კუნთი დუნდება, ხოლო მომხრელი კვლავ იწვევს ძლიერ შეკუმშვას.

ბული, შეკავების მდგომარეობაში გადადის. ამიტომაც ასეთ უჯრედებს შემკავებელ ნეირონებს, უფრო სწორად, შემკავებელი ინტერნეირონებს უწოდებენ.

შემკავებელი ინტერნეირონები ზურგის ტვინის რეფლექსურ რკალში გარკვეული კანონზომიერებითაა ჩართული. ასე მაგალითად, ის ინტერნეირონი, რომელიც აქტივდება გაშლის რეფლექსის აფერენტული ბოჭკოთი ან შესაბამისი შუამდებარე ნეირონის აქსონით, სინაპსურად უკავშირდება მოხრის რეფლექსის შუამდებარე ან მამოძრავებელ ნეირონს და მათზე შემკავებელ გავლენას ახდენს. ხოლო ის ინტერნეირონები, რომლებიც აქტივდებიან მოხრის რეფლექსში, დაკავშირებული არიან გაშლის რეფლექსის შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებთან და მათ შეკავებას განაპირობებენ (სურ. 92). ამრიგად ნათელი ხდება, რომ გაშლის რეფლექსის გამოწვევის დროს ყოველთვის მოხდება მოხრის რეფლექსის შეკავება და, პირიქით, მოხრის რეფლექსი მუდამ შეკავებას გაშლის რეფლექსს.

ერთი სახსრის ანტაგონისტურ რეფლექსურ რკალებს შორის არსებულ ურთიერთ შემკავებელ ნერვულ კავშირებს ჩ. შერინგტონმა შეუღლებული ანუ რეციპროკული ინერვაცია უწოდა. ხოლო ნერვულ უჯრედთა შეკავებას, რომელსაც იწვევს ანტაგონისტური რეფლექსური რკალის გააქტივება, ანტაგონისტური ანუ რეციპროკული შემკავება ეწოდება.

ზოგადი შეკავების პრინციპი. ჩ. შერინგტონის მიერ მოწოდებული პრინციპი რეციპროკული ინერვაციის შესახებ საფუძვლად უდევს ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური რეაქციების კოორდინაციას. მაგრამ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გაცილებით უფრო რთულია და გულისხმობს



სურ. 92. რეციპროკული ინერვაციის სქემა.

F — ფლექსორული (მოხრის) რეფლექსის მოტონეირონი; E — ექსტენზორული (გაშლის) რეფლექსის მოტონეირონი. a, b — მოტონეირონების აქსონები, რომლებიც კუნთების შეკუმშვას იწვევენ; c — მომხრელი კუნთი, d — გამშლელი კუნთი, e — გაშლის რეფლექსის მგრძნობიარე ბოკო, f — მოხრის რეფლექსის მგრძნობიარე ბოკო. მუქი სინასები შემაკავებელი, ნათელი — ამგზნებელი. სქემიდან ჩანს, რომ მოხრის რეფლექსის მგრძნობიარე ბოკო F მოტონეირონის აგზნების პარალელურად E მოტონეირონის შეკავებას იწვევს შემაკავებელი (ბნელი) ინტერნეირონის გზით. ხოლო აფერენტული ბოკო, რომელიც E მოტონეირონს აგზნებს, შემაკავებლად მოქმედებს F მოტონეირონზე სათანადო შემაკავებელი ინტერნეირონის გზით.

თითქმის ყველა სახსრის კუნთების რეფლექსური მოქმედების ერთმანეთთან შეთანხმებას. ასე მაგალითად, სპინალურ კატას რომ გავუღიზიანოთ ერთ-ერთი დორსალური ფესვი, რომელიც კუდიდან გამოსულ მგრძნობიარე ბოკოებს შეიცავს, კული გადაიხრება გაღიზიანებული ფესვის მხარეზე. ამ რეფლექსის მიმდინარეობის პერიოდში, ცენტრალურ შეკავებას განიცდის არა მარტო კულის ის კუნთები, რომლებიც გაღიზიანების საწინააღმდეგო მხარეზეა, არამედ უკანა კიდურების მთელი მუსკულატურა. — როგორც მომხრელები, ისე გამშლელები. მსგავსი შედეგი მიიღება ყველა რეფლექსში. მაგალითად, ცნობილია, რომ ყლაპვისა და დეფეკაციის დროს ყველა კიდურის კუნთების მოქმედება მეტ-ნაკლებად შეკავებულია (უხტომსკი). თავზე კანის გაღიზიანება იწვევს თავის უკან გადახრას და ყველა კიდურის კუნთების შეკავებას.

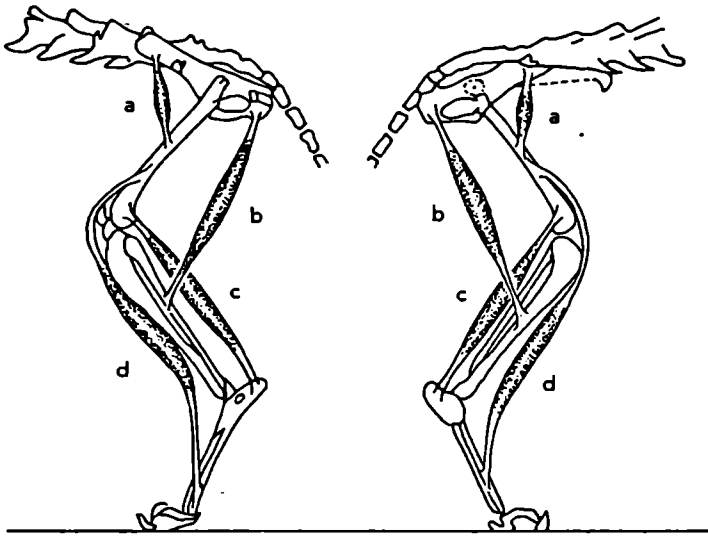
აღნიშნული ფაქტების საფუძველზე ი. ბერიტაშვილმა დაადგინა რეფლექსური მოქმედების შემდეგი კანონზომიერება, რომ ზურგის ტვინში რეფლექსური მოქმედების დროს გააქტივებას განიცდის მხოლოდ ის ნერვული რკალი (ან რკალები), რომლებიც უშუალოდ მონაწილეობენ მოცემული რეაქციის განხორციელებაში, ხოლო დანარჩენი რეფლექსური რკალები შეკავებულ მდგო-

მარეობაში გადადიან. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ნებისმიერი რეფლექსის დროს ზურგის ტვინში მყარდება ზოგადი შეკავება. ამრიგად, ი. ბერიტაშვილის მიხედვით ცენტრალური ნერვული სისტემის გაერთმთლიანებულ რეფლექსურ მოქმედებას საფუძვლად უდევს არა რეციპროკული, არამედ ზოგადი შეკავება. ე. ი. რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის უნივერსალური პრინციპის თანახმად ნებისმიერი რეფლექსური რეაქცია მიმდინარეობს ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგადი შეკავების ფონზე.

ორსახსრიანი კუნთების რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი. ჩ. შერინგტონის მიერ აღწერილი რეციპროკული ინერვაცია, ძირითადად ფუნქციონირებს საპირისპირო ფუნქციის მქონე კუნთების (მომხრელებისა და გამშლელების) საკოორდინაციო აპარატებს შორის. ამიტომ მნიშვნელობა აქვს იმის ცოდნას თუ როგორი კუნთები მიეკუთვნება მომხრელებს და როგორი გამშლელებს. ისეთი კუნთების შემთხვევაში, რომლებიც მხოლოდ ერთ სახსარს ემსახურებიან (ე. წ. ერთსახსრიანი კუნთები) საკითხი ადვილად წყდება: თუ კუნთს ისეთი მდებარეობა აქვს, რომ მისი შეკუმშვა სახსრის მოხრას იწვევს, იგი მომხრელი კუნთია. ხოლო თუ კუნთის შეკუმშვა სახსრის გაშლას იწვევს — იგი გამშლელი კუნთია. (მომხრელ კუნთებს ფლექსორებს უწოდებენ, ხოლო გამშლელებს — ექსტენზორებს). მაგრამ ხერხემლიან ცხოველებში კუნთების უმრავლესობა ისეა ჩონჩხის ნაწილებთან მიმაგრებული, რომ ორ ან რამდენიმე სახსარს ემსახურება და თუ მათი ფუნქცია ყველა სახსრის მიმართ იდენტური (ერთნაირი) არ არის, შეუძლებელი იქნებოდა ანატომიური ნიშნების (კუნთის მდებარეობის) მიხედვით იმის დადგენა ფლექსორია იგი თუ ექსტენზორი. ასეთი კუნთებია, მაგალითად, კანკის ტყუპი კუნთი, რომელიც პროქსიმალურ სახსარს (მუხლის სახსარს) ხრის, ხოლო დისტალურს (წვივტერფის სახსარს) — შლის (სურ. 93, c); ნახევრადმეცხვანის კუნთი — მენჯბარძაყის სახსარს შლის, ხოლო მუხლის სახსარს — ხრის. ამისგან განსხვავებით მუხლის ოთხთავა კუნთი მენჯ-ბარძაყის სახსარს ხრის, ხოლო მუხლის სახსარს შლის და ა.შ. ასეთი კუნთების შემთხვევაში ლაპარაკი შეიძლება მხოლოდ ფუნქციურ მომხრელებზე და ფუნქციურ გამშლელზე, იმისდა მიხედვით, თუ რომელ რეფლექსში ხდება მათი რეფლექსური შეკუმშვა. ზუსტი ცდებით არის ნაჩვენები, რომ კანკის ტყუპი კუნთი რეფლექსურად იკუმშება კიდურის საერთო გაშლის რეფლექსში, ხოლო შეკავებას განიცდის მოხრის რეფლექსში.

ნახევრადმეცხვანის კუნთი კი, პირიქით, იკუმშება კიდურის საერთო მოხრის რეფლექსში და კავდება გაშლის რეფლექსში. იგივე კანონზომიერება შეიმჩნევა სხვა ორსახსრიანი კუნთების მიმართ. ყველა მათგანი იკუმშება იმ რეფლექსში, როგორ ფუნქციონირებს ის ასრულებს დისტალური სახსრის მიმართ. მაშასადამე, მრავალსახსრიანი კუნთების ფუნქციური კლასიფიკაციისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს მათ დამოკიდებულებას დისტალურ სახსართან: თუ კუნთი დისტალურ სახსარს ხრის იგი ფუნქციონალური ფლექსორია, ხოლო კუნთი, რომელიც დისტალურ სახსარს შლის ფუნქციონალური ექსტენზორის წარმოადგენს.

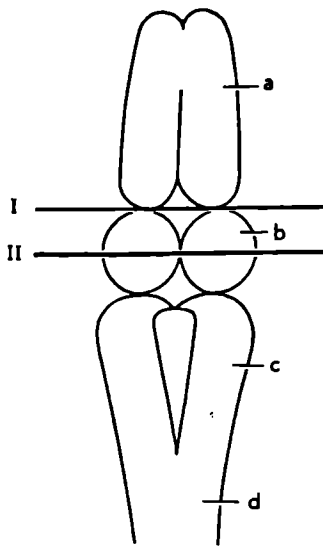
პროქსიმალური სახსრის მიმართ მრავალსახსრიანი კუნთების როლი იმაში მდგომარეობს, რომ იგი სახსრის ფიქსაციას ახდენს და ამით, ერთი მხრივ, არეგულირებს ანტაგონისტური რეაქციის ინტენსივობას, ხოლო მეორე მხრივ, იცავს სახსარს დაზიანებისაგან ანტაგონისტური რეფლექსის მეტისმეტად ძლიერად მიმდინარეობის შემთხვევაში.



სურ. 93. უჯანა კილურის ერთსახსრიანი და მრავალსახსრიანი კუნთების განლაგების სქემა.
 a — ერთსახსრიანი კუნთები.
 b — მუხლის სახსრის მომხრელი კუნთი.
 c — წვივ-ტერფის გამშლელი კუნთი.
 d — წვივ-ტერფის მომხრელი კუნთი.

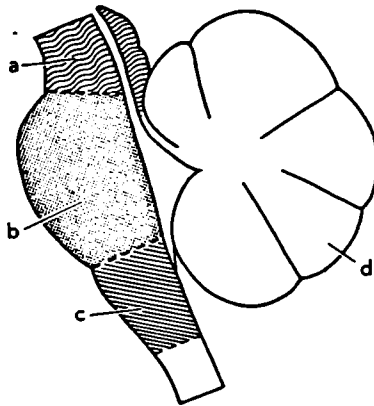
ზოგადი შეკავების ნერვული მექანიზმები. ჯერ კიდევ 1862 წელს ი. სეჩენოვმა აღმოაჩინა, რომ თავის ტვინის ზოგიერთი განყოფილების გალიზიანება ცხოველის რეფლექსური მოქმედების შეკავებას იწვევს. ი. სეჩენოვის ცდის არსი შემდეგში მდგომარეობდა: თუ ბაყაყს, რომელსაც თავის ტვინი გადაჭრილი აქვს მხედველობის ბორცვების დონეზე (სურ. 94), ერთ-ერთ უჯანა კილურს ჩავაყოფინებთ რომელიმე მკვავას სუსტ ხსნარში, გარკვეული ხნის გავლის შემდეგ ბაყაყი სწრაფად ამოიღებს ამ კილურს ხსნარიდან. ეს ტიპური თავდაცვის რეფლექსია, რომლის საშუალებითაც ცხოველის ცილდება მისთვის არასასიამოვნო გამლიზიანებელს — მკვავას. დროის ის მონაკვეთი, რომელიც გადის მკვავაში კილურის ჩაშვებიდან ამოღებამდე, რეფლექსის ფარულ (ლატენტურ) პერიოდს წარმოადგენს და მისი ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ამ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატის აგზნებადობაზე. თუ ამის შემდეგ მხედველობის ბორცვებზე სუფრის მარილის კრისტალს (NaCl) მოვათავსებთ და გავიმეორებთ ზემოთ აღწერილ ცდას, ვნახავთ, რომ თავდაცვის რეფლექსი ამ შემთხვევაში გაცილებით უფრო გვიან აღმოცენდება და უფრო ნელა გამოვლინდება. ფარული პერიოდის გახანგრძლივება იმის მაჩვენებელია, რომ ამ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატში აგზნებადობა დაქვეითდა. მსგავს შედეგს მივიღებთ, თუ მხედველობის ბორცვებს გავალიზიანებთ ელექტროდენით. ამგვარი ცდების საფუძველზე ი. სეჩენოვი იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ თავის ტვინის გარკვეულ უბნებში არის ისეთი ნერვული კომპლექსები, რომელთა გააქტივება ზურგის ტვინის რეფლექსების შეკავებას იწვევს.

შემდგომი გამოკვლევებით დაზუსტდა თავის ტვინში იმ უბნების ლოკალიზაცია, რომლებიც შემაკავებელ გავლენას ახდენენ ზურგის ტვინზე. 1944 წელს



სურ. 94. ბაყაყის თავის ტვინის სქემა.

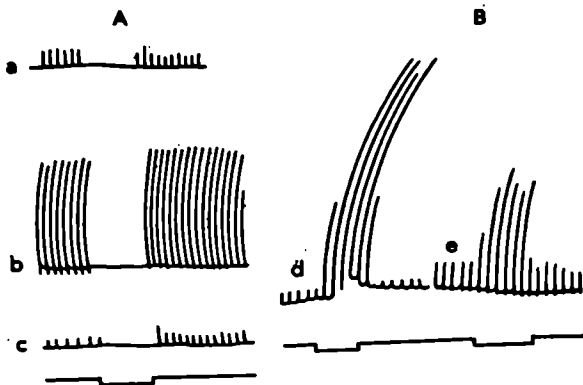
a — დიდი ტვინის კემისფერობი საყნოსავი წილებით; b — მხედველობის ბორცვები; c — მოგრძო ტვინი; d — ზურგის ტვინი. I და II — თავის ტვინის გადაკეთის დონეები. მარლის კრისტალის მოთავსება თავის ტვინის გადაკეთის ზედაპირზე (II) იწვევს რეფლექსების ფარული პერიოდის მკვეთრ გახანგრძლივებას (ი. სეჩენოვის მიხედვით).



სურ. 95. თავის ტვინის ლეროს სქემა.

c — მოგრძო ტვინი, b — ვაროლის ხიდი, a — შუა ტვინი, d — ნათხები.

მეგუნი და თანამშრომლების მიერ ნაჩვენები იქნა რომ თავის ტვინის ლეროს (მოგრძო ტვინი, ვაროლის ხიდი და შუა ტვინი) ცენტრალური ნაწილის გაღიზიანება ძლიერ ფუნქციურ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინზე (სურ. 95). ტვინის ლეროს ცენტრალურ ნაწილს რეტიკულურ ფორმაციას უწოდებენ, ვინაიდან ამ უბანში ნერვული უჯრედები მეტ-ნაკლებად დიფუზურად არის განაწილებული, რომელთა მორჩები (დენდრიტები და აქსონები) ისეა ერთმანეთში

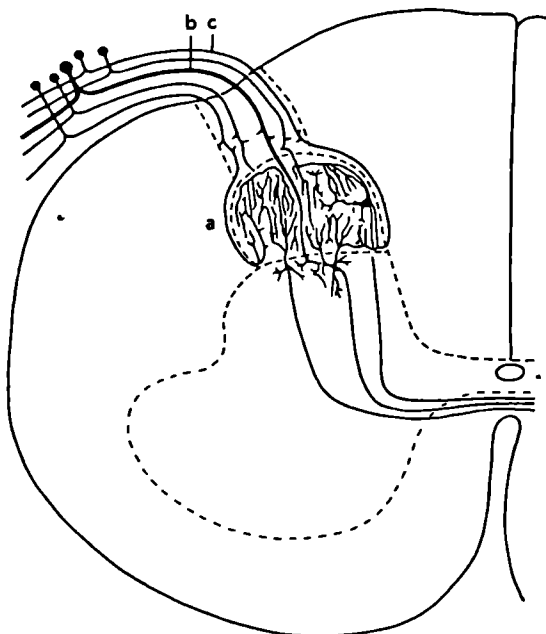


სურ. 96. ბადებრივი ფორმაციის სხვადასხვა უბნების გალიზიანების ეფექტები.
 A — ცდაში იწერება მუხლის სახსრის მომხრელის (a) გამშლელის (b) და ქუთუთოს
 დამხურავი (c) კუნთების ერთხელობრივი რეფლექსური შეკუმშვები. ბადებრივი ფორმაციის
 ვენტრომედიალური უბნის რიტმული გალიზიანება (სასიგნალო ხაზის ძირს დაშვება) რეფლექსური
 შეკუმშვების ზოგად შეკავებას იწვევს. B — ცდაში კუნთების რეფლექსური შეკუმშვები
 გამოიწვევა დიდი ტვინის ქერქის (d) და პერიფერიული ნერვის (e) გალიზიანებით. ბადებრივი
 ფორმაციის როსტრალატერალური უბნის გალიზიანება (სასიგნალო ხაზის ქვემოთ
 დაწვეა). რეფლექსური შეკუმშვების გაძლიერებას, გადავილებას იწვევს (მეგუნი).

გადახლართული, რომ ბადისებურ სტრუქტურას ქმნიან. ამ სტრუქტურის კაუდალური განყოფილება, რომელიც ვაროლის ხიდში და მოგრძო ტვინშია მოთავსებული, ზურგის ტვინის რეფლექსების შეკავებას განაპირობებს. ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ კაუდალური რეტყულური ფორმაციის ერთ რომელიმე წერტილში გალიზიანება აკნინებს (აკავებს) არა ერთ რომელიმე რეფლექსს, არამედ ზურგის ტვინის თითქმის ყველა მოტორულ რეაქციას, მაშასადამე, ვაროლის ხიდისა და მოგრძო ტვინის რეტყულური ფორმაციის გააქტივება დ ი ფ უ ზ უ რ ანუ ზ ო გ ა დ შ ე კ ა ვ ე ბ ა ს იწვევს ზურგის ტვინში (სურ. 96, A).

რეტყულური ფორმაციის როსტრალური განყოფილება, რომელიც შუა ტვინშია მოთავსებული, დიამეტრულად განსხვავებულ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინზე. შუა ტვინის (ანუ მეზენცეფალური) რეტყულური ფორმაციის გააქტივების ფონზე ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება ძლიერდება (სურ. 96, B). ამიტომაც რეტყულური ფორმაციის როსტრალურ ნაწილს სპინალური რეფლექსების ზ ო გ ა დ ი გ ა ა დ ვ ი ლ ე ბ ი ს სუბსტრატად მიიჩნევენ.

ფელატიური სუბსტანციის როლი ზოგად შეკავებაში. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების ზოგადი შეკავება აღწერილია სპინალურ ცხოველებშიც, რომელთა ც. ნ. ს. გადაკვეთილია თავისა და ზურგის ტვინის საზღვარზე. ცხადია, ასეთ ცხოველებში ზოგადი შეკავება არ შეიძლება გამოწვეული იყოს თავის ტვინის რეტყულური ფორმაციით, ვინაიდან თავის ტვინიდან მომავალი ყველა ნერვული ბოჭკო გადაკვეთილია ზურგის ტვინის პირველი სეგმენტის დონეზე. მაშასადამე, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში თავის ტვინის რეტყულური ფორმაციის გარდა კიდევ უნდა არსებობდეს ისეთი მექანიზმი, რომელიც რეფლექსური მოქმედების ზოგად შეკავებას იწვევს და თანაც ზურგის ტვინის ფარგლებშია მოთავსებული. ასეთ ნერვულ მექანიზმად მიჩნეულია ზურგის ტვინის ქ ე ლ ა ტ ი ნ უ რ ი ს უ ბ ს ტ ა ნ ც ი ა, რომელიც პირველად იტალიელმა მეცნიერმა რ ო ლ ა ნ დ ო მ აღწერა და ამიტომ მას რ ო ლ ა ნ დ ო ს ნ ი ვ თ ი ე რ ე ბ ა ს ა ც უწოდებენ (სურ.

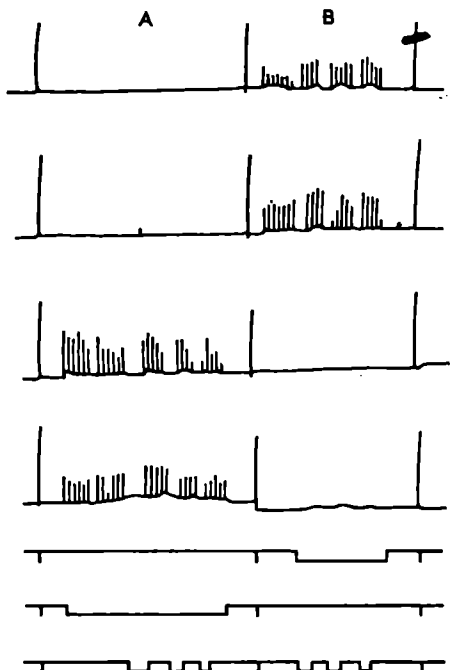


სურ. 97. ადამიანის ზურგის ტვინის განივი კრილი (სქემა).

a — ელვტინური სუბსტანცია, b — მსხვილი აფერენტული ბოკოები, რომლებიც გადიან ელვტინურ სუბსტანციას, c — წვრილი აფერენტული ბოკოები, რომლებიც სინაპსებით მთავრდებიან ელვტინურ სუბსტანციაში.

97). ელვტინური სუბსტანციის ზოგადშემკავებლური ფუნქციის შესახებ დასკვნა, თავდაპირველად, გამოტანილ იქნა არაპირდაპირი ცდების საფუძველზე, რომელთა მიხედვითაც სპინალურ ცხოველებში სხეულის ზედაპირის თერმული გაღიზიანება, ან კიდევ შინაგანი ორგანოების მექანიკური გაღიზიანება, მოტორული რეფლექსების შესუსტებას იწვევდა (ბერიტაშვილი). მორფოლოგიური გამოკვლევების თანახმად კი თერმორეცეპტორებიდან და შინაგანი ორგანოებიდან გამოსული მგრძობიარე ნერვები სინაპსებით მთავრდებიან ზურგის ტვინის ელვტინურ სუბსტანციის უჯრედებზე. მომდევნო წლებში ნაჩვენები იქნა, რომ სპინალურ და ლუმბალურ ცხოველებშიც კი ერთ-ერთი სეგმენტის ელვტინური სუბსტანციის გაღიზიანება აკავებს უკანა კიდურების კუნთების (როგორც მომხრელების, ისე გამშლელების) რეფლექსურ შეკუმშვებს (იოსელიანი). ამის კარგ ილუსტრაციას იძლევა (სურ. 98). საყურადღებოა, რომ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება კავდება არა მარტო გაღიზიანებულ მხარეზე, არამედ მოპირდაპირე მხარეზეც და არა მარტო იმავე სეგმენტში, არამედ დაშორებულ სეგმენტებშიც. მაშასადამე, ელვტინური სუბსტანციის გააქტივების შედეგად ზურგის ტვინში ვითარდება ზოგადი შეკავება, რომელიც ელვტინური სუბსტანციის თავისებური სტრუქტურის გამო მთელ ზურგის ტვინს მოიცავს.

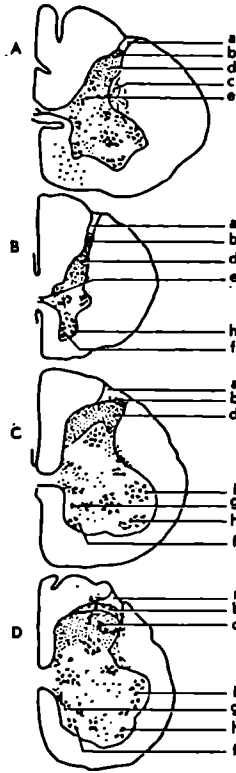
ელვტინური სუბსტანციის დოკალიზაცია და სტრუქტურა. ელვტინური სუბსტანცია მოთავსებულია ზურგის ტვინის დორსალურ ნახევარში და უკანა



სურ. 98. სპინალური რეფლექსების ზოგადი შეკვეთა ელატინური სუბსტანციის გალიზიანების ფონზე.

ცდა ჩატარებულია კატაზე ეთერის მსუბუქი ნარკოზით. ნახევრადმეცხიანი (ზედა მექანო-გრამა) და ოთხთავა (ქვედა მექანოგრამა) კუნთების ერთხელობრივი რეფლექსური შეკუმშვები გამოიწვევა წელის განუოფილების მარჯვენა (A) და მარცხენა (B) მხარის მე-7 ღორსალური ფესვის გალიზიანებით (გალიზიანების მომენტები აღნიშნულია პირველ და მეორე სასიგნალო ხაზზე). მესამე სასიგნალო ხაზი მიუთითებს ელატინური სუბსტანციის რიტმული გალიზიანების მომენტებს (გალიზიანების სიხშირე 50 კ). (იოსელიანი).

რქაზე ჩაჩვიითაა ჩამოცმული (სურ. 99). უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში — ძუძუმწოვრებში — იგი ზურგის ტვინის მთელ სიგრძეზე გვხვდება; მაგრამ ყველაზე უკეთ განვითარებულია კისრისა და გავა-წელის გამსხვილებებში. იგი შეიცავს, ძირითადად, მცირე ზომის ნერვულ უჯრედებს, თუმცა გვხვდება საშუალო და დიდი ზომის უჯრედებიც. ამ ნეირონების აქსონები წერილია და მოკლე. მათი უმრავლესობა უხვად იტოტება და სინაპსებით მთავრდება ისევე ელატინურ უჯრედებზე, ან შუამდებარე და მამოძრავებელი ნეირონების დენდრიტებზე, რომლებიც დიდი რაოდენობით შემოდიან ღორსალური რქიდან ელატინურ სუბსტანციაში. ზოგიერთ ელატინურ უჯრედს გრძელი აქსონი აქვს, რომელიც რუხი ნივთიერებიდან გამოდის თეთრი ნივთიერების გვერდით ლარში, იღებს აღმავალ; (კრანიალურ) ან დაღმავალ (კაუდალურ) მიმართულებას და 2-3 სეგმენტის ფარგლებში ისევე რუხ ნივთიერებაში შედის. აქ ისინი სინაპსებით უკავშირდებიან ისევე ელატინურ უჯრედებს. ამის შედეგად იკვრება სხვადასხვა სიგრძის ნერვული წრეები, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს სხვადასხვა სეგმენტის ელატინურ უჯრედებს. მათ პ რ ო კ რ ი ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ წ რ ე ე ბ ს უწოდებენ.

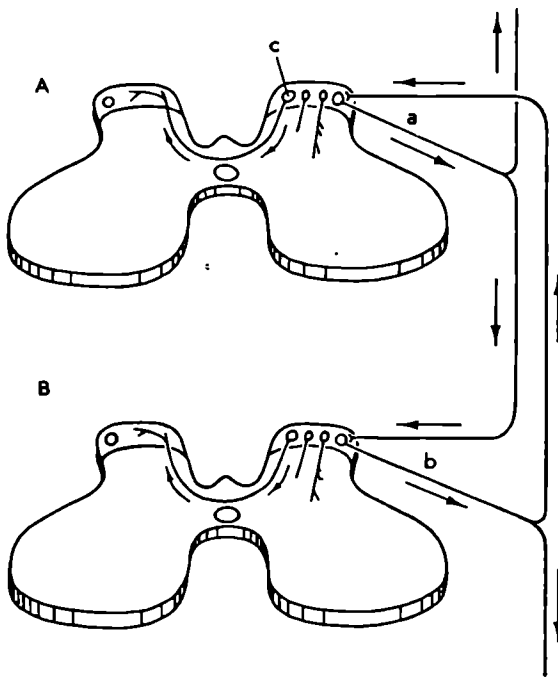


სურ. 99. ზურგის ტვინის სხვადასხვა განყოფილების განივი კრილი (სქემაზე წარმოდგენილია განვითარების ნახევარი).

A — კისრის განყოფილება, B — გულმკერდის განყოფილება, C — წელის განყოფილება, და D — გაეის განყოფილება, a — ლისაუერის ტრაქტი, b — ღრუბლოვანი ზონა, c — ბადებრივი წარმონაქმნი, d — ელატინური სუბსტანცია, e — კლარკის ბირთვი, f — ვენტრომედალური, g — დორსომედიალური, h — კენტრალატრალური, i — დორსოლატრალური ბირთვები.

სურათზე ჩანს, რომ ელატინური სუბსტანცია კარგად არის განვითარებული კისრისა და გა-წელის განყოფილებაში.

ელატინური უჯრედების აქსონების ნაწილი გაივლის რუხი ნივთიერების უკანა შუესართავს კომისურას (სურ. 100) და მეორე მხარეზე გადადის. ელატინური სუბსტანციის ასეთი ვრცელი კავშირების გამო აგზნება, რომელიც ერთ რომელიმე უბანში წარმოიშობა, პროპრიოსპინალური წრეების გზით გავრცელდება მეზობელ და დაშორებულ სეგმენტებზე, ხოლო გადაჯვარედინებული აქსონების გზით, საწინააღმდეგო მხარეზე გადავა და გაააქტივებს კონტრალატრალური მხარის ელატინურ უჯრედებს. ამრიგად, ამოქმედდება ელატინური სუბსტანციის თითქმის მთელი მასა, რაც ზურგის ტვინის ზოგად შეეკავება განაპირობებს (იოსელიანი).

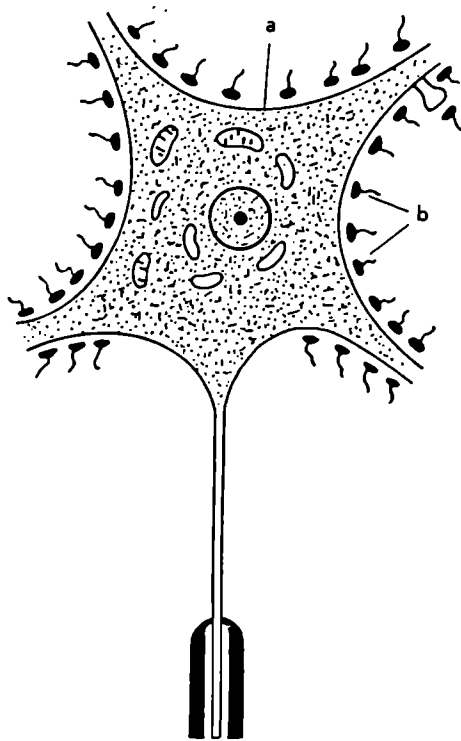


სურ 100. ზურგის ტვინის ელვტინური უჯრედებით შექმნილი პროპრიოსპინალური ნერვული წრის სქემა.

A — სეგმენტი. ელვტინური უჯრედის აქსონი (a) გამოდის თეთრი ნივთიერების ლატერალურ ლარში, იყოფა ორად და იღებს კრანიალურ და კუდალურ მიმართულებას. ეს უკანასკნელი B — სეგმენტის ღონეზე ისევ შედის რუხ ნივთიერებაში და სინაპსით მთავრდება ისევ ელვტინურ უჯრედებზე. B — სეგმენტის ელვტინური უჯრედის აქსონი (b) გამოდის თეთრი ნივთიერებაში, იყოფა ორად. მისი კრანიალური ტოტი A სეგმენტის ღონეზე სინაპსით მთავრდება აქ არსებულ ელვტინურ უჯრედებზე. ამრიგად იქმნება ზურგის ტვინის მოკლე პროპრიოსპინალური წრეები. ელვტინური სუბტანციის მედიალურ კიდესთან განლაგებული უჯრედების აქსონების ნაწილი გადადის უკანა კომისურის საშუალებით კონტრალატერალურ მხარეზე და უკავშირდება ამ მხარის ელვტინურ უჯრედებს.

ნერვულ უჯრედთა აგზნება და შებენება

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ცალკეული უჯრედების აგზნებისა და შეკავების ელექტრული კორელატების რეგისტრაცია და მათი იონური მექანიზმების შესწავლა შესაძლებელი გახდა მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ნეიროფიზიოლოგიური კვლევის პრაქტიკაში შემოვიდა მიკროელექტროდული ტექნიკა. ამჟამად დიდ სიძნელეს არ წარმოადგენს ისეთი მიკროელექტროდის დამზადება, რომელიც ნერვულ უჯრედში შესვლის დროს არ არღვევს ამ უჯრედში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებს. ზურგის ტვინის უჯრედებს შორის დღეისათვის ყველაზე უკეთ შესწავლილია მამოძრავებელი ნეირონები. ამის მიზეზი, ერთის მხრივ ის არის, რომ მამოძრავებელი უჯრედის სხეული ზომით ყველაზე დიდია (დიამეტრი 100 მკმ-ს აღწევს), ხოლო მეორე მხრივ, შედარებით ადვილია მისი იდენტიფიცირება ანუ იმის გარკვევა, რომ საქმე გვაქვს მართლაც მამოძრავებელი უჯრედით.



სურ. 101. ნერვული უჯრედის სხეულზე სინაპსების განლაგება.

a — ძალის ზურგის ტვინის ცენტრალური რქის მოტონეირონი სხედასხვა ფორმის სინაპსური დაბოლოებებით (კახალი). ნეირონის სხეული თითქმის მთლიანად, გარდა აქსონური ბორცვისა, დაფარულია სინაპსებით (b).

რავებელ ნეირონთან. ამიტომაც აგზნებისა და შეკავების კანონზომიერებებს მოტონეირონის მაგალითზე განვიხილავთ. ნორმალურ ორგანიზმებში მამოძრავებელი ნეირონის გააქტივება ხდება იმ ნერვული იმპულსების ზეგავლენით, რომლებიც მასზე მოქმედებენ: დორსალური ფესვის აფერენტული ბოჭკოებით, შუამდებარე ნეირონების აქსონებით ან კიდევ თავის ტვინიდან ჩამომავალი ბოჭკოებით. ყველა შემთხვევაში მოტონეირონის აგზნება, ძირითადად, ერთი და იგივე კანონზომიერებით ვითარდება. ამიტომ საკმარისია ერთ-ერთი შემთხვევის განხილვა.

მამოძრავებელი ნეირონების მთელ ზედაპირზე (გარდა აქსონური შემაღლებისა და თვით აქსონისა), განლაგებულია მრავალი სინაპსი (სურ. 101). დადგენილია, რომ თითოეულ მოტონეირონს დაახლოებით 6000-მდე აქსო-სომატური და აქსო-დენდრიტული სინაპსი აქვს. ზოგიერთი მათგანი უჯრედის აგზნებას იწვევს, ზოგი კი — შეკავებას. ელექტრონული მიკროსკოპით შესწავლის შედეგად გაირკვა, რომ ცენტრალური სინაპსების შემთხვევაშიც პრესინაპსური დაბოლოებები სინაპსურ ბუშტუცებს შეიცავს, ხოლო პოსტსინაპსური მემბრანები (იგივე ს უ ბ ს ი ნ ა პ ს უ რ ი მ ე მ ბ რ ა ნ ა) ელექტრულად აუგზნებადია, მაგრამ მალალ მგრძნობელობას იჩენს სპეციფიკური ქიმიური ნივთიერების მიმართ. მათი გააქტივება არ ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით, ე. ი. არ აქვთ

ზღურბლი, იგზნებიან ლოკალურად და გრადუალურად და არ გადადიან რეფრაქტორულ მდგომარეობაში. მაშასადამე, მოტონეირონების სუბსინაპსური მემბრანა, თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით, ძლიერ ჰგავს ჩონჩხის კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას და ე. ი. ტიპური „ქიმიური“ მემბრანაა.

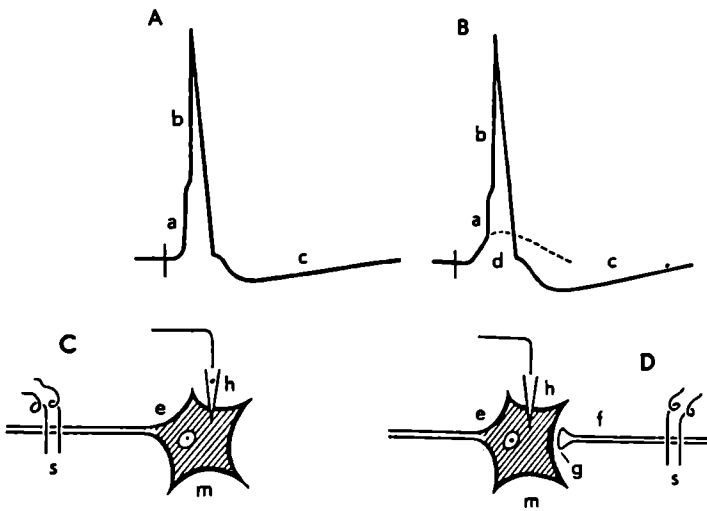
ბუნებრივ პირობებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ტრანსსინაპსურად ხდება და თანაც ქიმიური მექანიზმით: * პრესინაფსიდან გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება-მედიატორი, რომელიც მოქმედებს პოსტსინაპსურ უჯრედზე და სათანადო ეფექტს განაპირობებს. ცენტრალურ სინაპსებში მედიატორის როლს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება ასრულებს. იგი შეიძლება იყოს: აცეტილქოლინი, ნორადრენალინი, გლუტამინის მჟავა, გლიცინი, გამა-ამინო-ერბოს მჟავა და სხვა. ამიტომ ც. ნ. ს.-ში სინაპსური ეფექტების განხილვის დროს ლაპარაკი იქნებუ ზოგად მედიატორზე და არა რომელიმე კონკრეტულ ნივთიერებაზე.

მოსვენების მემბრანული პოტენციალი და აგზნების დენი. ზურგის ტვინის მამოძრავებელი ნეირონი ტიპიური მულტიპოლარული უჯრედია. მისი სხეული, ისევე როგორც აქსონი, გარედან დაფარულია ნახევრად განვლადი მემბრანით, რომელიც პოლარიზებულია. ამიტომ, თუ მიკროელექტროდით გავჩხველეთ ზედაპირულ მემბრანას, მიკროელექტროდთან დაკავშირებული ოსცილოგრაფი აღრიცხავს მემბრანულ პოტენციალს, რომლის სიდიდე მოსვენების მდგომარეობაში მერყეობს — 60 მვ-დან — 80 მვ-ის ფარგლებში (საშუალოდ — 70 მვ).

ექსპერიმენტის პირობებში მამოძრავებელი უჯრედების აგზნება შეიძლება გამოიწვიოს სათანადო სემგენტის როგორც დორსალური, ისე ვენტრალური ფესვის გაღიზიანებით. პირველ შემთხვევაში ნერვული იმპულსი მოტონეირონს მიადწევს მგრძნობიარე ან შუამდებარე ნეირონის აქსონით და სინაპსის საშუალებით იმოქმედებს მასზე. მოტონეირონის აგზნებას, რომელიც ასეთი გზით გამოიწვევა, ო რ თ ო დ რ ო მ უ ლ ს უწოდებენ. ვენტრალური ფესვის გაღიზიანების შემთხვევაში აგზნების ტალღა წარმოიშობა თვით მოტონეირონის აქსონში. აქედან იგი გავრცელდება როგორც პერიფერიულად — კუნთებისაკენ, ისე ნეირონის სხეულისაკენ. ვინაიდან უჯრედის სხეულის მემბრანა უწყვეტად გრძელდება აქსონის მემბრანაში, აგზნების ტალღა აქსონიდან უჯრედის სხეულზე გადავა იგივე მექანიზმით, როგორც ეს ხდება აქსონის მეზობელ უბნებს შორის, ე. ი. არასინაპსურად. მოტონეირონის აგზნების ამგვარ ტიპს ანტიდრომულს უწოდებენ.

მამოძრავებელ უჯრედში გავრცელებადი აგზნების წარმოშობის დროს აღიძვრება მოქმედების დენი, რომლის კონფიგურაცია გარკვეულად არის დამოკიდებული იმაზე, თუ რა გზით მოხდა უჯრედის გააქტივება. ანტიდრომული აგზნების დროს უჯრედშიდა მიკროელექტროდი (ე. ი. როცა მიკროელექტროდის წვერი უჯრედის შიგნით არის შეყვანილი) აღრიცხავს პოტენციალს, რომელიც ორი კომპონენტისაგან შედგება: (სურ. 102, A, C): პირველი კომპონენტი წარმოდგენილია შედარებით ნელი და მცირე ამპლიტუდის პოტენციალით, ხოლო მეორე კომპონენტი — მაღალ ამპლიტუდიანი პიკისებრი პოტენციალით. თუ რაიმე მიზეზით მოტონეირონის სხეულის აგზნებადობა დაქვეითებულია, მაშინ ანტიდრომულად გავრცელებული აგზნება შეიძლება ვერ შევიდეს სხეულში. ასეთ შემთხვევა-

* ბოლო წლებში გაჩნდა ცნობები, რომ ც. ნ. ს.-ში გვხვდება „ელექტრული სინაპსებიც“, სადაც აგზნების გადაცემა ბიოდენის საშუალებით ხდება.



სურ. 102. ზურგის ტვინის მოტონეირონის აგზნების ტიპები და მათი ელექტრული კორელატები. A — უჯრედშიდა პოტენციალი ანტიდრომული აგზნების დროს: a — აქსონის საწყისი სეგმენტის პოტენციალი (IS სპაიკი), b — სხეულისა და დენდრიტების ბაზალური ნაწილების პოტენციალი (SD სპაიკი), c — ევალის პიკერპოლარიზაცია. B — უჯრედშიდა პოტენციალი ორთოდრომული აგზნების დროს: a — IS სპაიკი. b — SD სპაიკი, c — ევალის პიკერპოლარიზაცია, d — პოსტსინაპსური პოტენციალი. C — მოტონეირონის ანტიდრომული და D — ორთოდრომული გალიზიანების სქემა: m — მოტონეირონის სხეული, e — აქსონის საწყისი სეგმენტი, s — გამლიზიანებელი ელექტროდები, f — აფერენტული ბოჭკო, g — მისი სინაპსი, h — უჯრედშიდა მიკროელექტროდები.

ში მიკროელექტროდი აღრიცხავს მხოლოდ პირველ კომპონენტს. ამგვარი ცდებით დამტკიცებულია, რომ ანტიდრომული აგზნების პირველი კომპონენტი აქსონის საწყისი სეგმენტის აგზნებას შეესაბამება, ხოლო მეორე კომპონენტი (მაღალამპლიტუდიანი პიკი) — სხეულისა და დენდრიტების აგზნებას. შესაბამისად მათ სს-სპაიკს და სდ-სპაიკს უწოდებენ (ს პ ა ი კ ი სინონიმი პიკოვანი პოტენციალის).

ორთოდრომული აგზნების შემთხვევაში მოტონეირონის მოქმედების დენი უფრო რთულია და სამ კომპონენტს შეიცავს: თავდაპირველად აღირიცხება დაბალი ამპლიტუდის ნელი გადახრა, ხოლო შემდეგ ის ორი კომპონენტი, რომელიც დამახასიათებელია ანტიდრომული აგზნებისათვის, ე. ი. (სს-სპაიკი და სდ-სპაიკი (სურ. 102, B, D)).

თუ ორთოდრომული გალიზიანება ქვეზღურბლოვანია, მაშინ მოტონეირონში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა და უჯრედშიდა მიკროელექტროდი აღრიცხავს მხოლოდ მცირე ამპლიტუდის ნელ პოტენციალს, რომელიც ფარული პერიოდის მიხედვით შეესაბამება ორთოდრომული აგზნების პირველ კომპონენტს (სურ. 102, B.). ეს ნელი პოტენციალი გრადუალურია და არ ახასიათებს რეფრაქტურობა. მაშასადამე, იგი უჯრედის პოსტსინაპსური მემბრანის ლოკალურ აგზნებას გამოხატავს. ამიტომაც, მას პოსტსინაპსური პოტენციალს უწოდებენ.

განხილულ სურათებში ყურადღებას იპყრობს ის ფაქტი, რომ ორთოდრომული აგზნების დროსაც აქსონის საწყისი სეგმენტის პოტენციალი (სს — სპაიკი) მუდამ წინ უსწრებს სომე-დენდრიტულ პოტენციალს (სდ — სპაიკს). ეს იმაზე

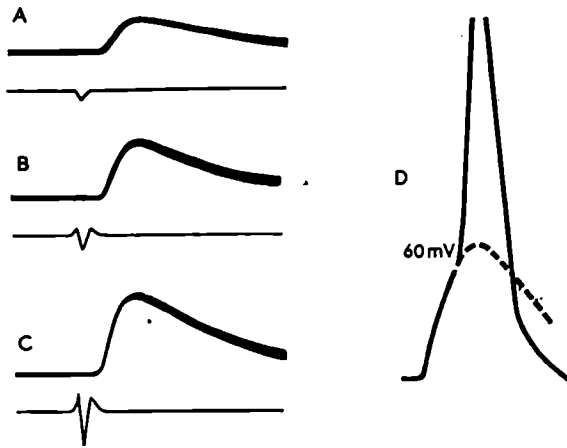
მიუთითებს რომ ტრანსსინაპსურად გააქტივების დროსაც კი მოტონეირონში გავრცელებადი აგზნება ჯერ აქსონის საწყის სეგმენტში წარმოიშობა და მხოლოდ შემდეგ ვრცელდება როგორც პერიფერიულად (აქსონის დაბოლოებისაკენ), ასევე ცენტრალურად — უჯრედის სხეულისაკენ.

მაპოძრავებელ ნეირონებში მოქმედების დენს ყოველთვის თან ახლავს საკმაოდ ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი. ეს დადებითი პოტენციალი მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას გამოხატავს, რომელიც გავრცელებადი აგზნების შემდეგ ვლინდება. ამიტომაც მას კვალის ჰიპერპოლარიზაციას უწოდებენ (სურ. 102, c). დადებითი პოტენციალის გაჩენა მოტონეირონებში აგზნებადობის დაქვეითებას იწვევს. რის გამოც კვალის ჰიპერპოლარიზაციის განმავლობაში გაძნელებულია უჯრედის განმეორებითი აგზნება. სწორედ ამიტომ არის, რომ ბუნებრივ პირობებში მოტონეირონების რიტმული აგზნების სისწორე შედარებით დაბალია.

მოტონეირონის ამაგზნებელი პოსტსინაპსური პოტენციალების იონური მექანიზმი. ამაგზნებელი სინაპსის გააქტივების დროს პრესინაპსიდან გამოიყოფა მედიატორი, რომელიც მოსვენების პერიოდში სინაპსურ ვეზიკულუმშია მოთავსებული. იგი დიფუზიით აღწევს პოსტსინაპსურ მემბრანას, უკავშირდება ზედაპირულად განლაგებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და ზრდის მემბრანის იონურ განვლადობას. ამის შედეგად თავისუფალი იონები (Ca^{2+}) გადაადგილებიან ტრანსმემბრანულად თავიანთი ელექტრო-ქიმიური გრადიენტების მიმართულებით და მოხდება პოსტსინაპსური მემბრანის ნაწილობრივი დეპოლარიზაცია, რასაც უჯრედშიდა მიკროელექტროდი ნელი პოსტსინაპსური პოტენციალის სახით აღრიცხავს (სურ. 103). ეს ნელი პოტენციალი მოქმედებს ნეირონის სხეულის დანარჩენ ნაწილებზე და თუ მისი ამპლიტუდა საკმარისია, უჯრედის განმუხტვას (ანუ გავრცელებად აგზნებას) გამოიწვევს. ამის გამო აღნიშნულ ნელ პოტენციალს ამაგზნებელ პოსტსინაპსურ პოტენციალს (აპსპ) უწოდებენ. აპსპ-ს აღმავალი ფაზა 2 მს-ს გრძელდება, ხოლო დაღმავალი ფაზა 10-15 მს-ს. თუ პერიფერიული გამლიზიანებელი მოქმედებს მსხვილ აფერენტულ ბოჭკოებზე, რომლებიც თანაბარი სისწრაფით ატარებენ აგზნებას, მაშინ გალიზიანების გაძლიერების საპასუხოდ იზრდება აპსპ-ს ამპლიტუდა, მაგრამ ხანგრძლივობა არ იცვლება. ამიტომ მიღებულია, რომ მოტონეირონების აპსპ. უმეტეს შემთხვევაში, ჯამური პოტენციალია და რამდენიმე პოსტსინაპსური პოტენციალის სივრცითი სუმაციის შედეგად მიიღება.

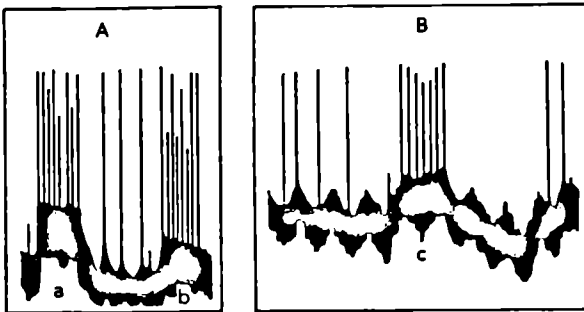
გავრცელებადი აგზნება, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თავდაპირველად აქსონის საწყის სეგმენტში აღიჭვრება, ვინაიდან ამ უკანასკნელის აგზნებადობა გაცილებით მაღალია, ვიდრე უჯრედის დანარჩენი ნაწილების. ასე მაგალითად, ძუძუმწოვრებში აქსონის საწყისი სეგმენტის აგზნებისათვის საკმარისია მემბრანის 9-10 მე-ით დეპოლარიზაცია, მაშინ, როცა უჯრედის სხეულში გავრცელებადი აგზნება წარმოიშობა მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მემბრანის დეპოლარიზაცია 30-40 მე-ს აღწევს.

შუამდებარე ნეირონების პოსტსინაპსური პოტენციალის იონური მექანიზმი. აფერენტული იმპულსების ზეგავლენით შუამდებარე ნეირონების გააქტივებაც ქიმიური მექანიზმით ხდება: პრესინაპსიდან თავისუფლდება მედიატორი, რომელიც იონური განვლადობის გაზრდის გზით პოსტსინაპსური მემბრანის ნელ დეპოლარიზაციას იწვევს. დეპოლარიზაციული პოსტსინაპსური პოტენციალი, შემდეგ, მოქმედებს ნეირონის სხვა ნაწილებზე და აქსონის საწყის სეგმენტში აღიჭვრება გავრცე-



სურ. 103. ამგზნებელი პოსტინაპსური პოტენციალები (აპსპ).

აფერენტული ბოჭკოს გალიზიანების საპასუხოდ მოტონეირონიდან უჩრდელშიდა მიკროელექტროდით გამოიყვანება უარყოფითი ნელი ანუ პოსტინაპსური პოტენციალი (აპსპ) A, B, C — მზარდი გალიზიანების ეფექტების სქემატური სურათი. სქემიდან ჩანს, რომ როცა აპსპ ზღვრული სიდიდის (60 მვ) ხდება უჩრდელში აღიძვრის პიკოვანი პოტენციალი (D). აპსპ-ს ქვემოთ — სათანადო დორსალური ფესვის მოქმედების დენი. ჩანს, რომ რაც უფრო მეტია დორსალური ფესვის პოტენციალი (ე. ი. რაც უფრო მეტი აფერენტული ბოჭკო იგზნება) მით უფრო მეტია აპსპ-ს ამპლიტუდა.



სურ. 104. ზურგის ტვინის შუამდებარე ნეირონის ჩგუფური განმუხტვა.

A და B შუამდებარე ნეირონის სპონტანური აქტივობის ფონზე დროდადრო ხდება სათანადო აფერენტული ბოჭკოს ერთხელობრივი გალიზიანება (ოსცილოგრამაზე აღინიშნება მცირე ზომის სწორი ხაზით, რომელიც ზემოთ არის მიმართული). გალიზიანების საპასუხოდ ნეირონში წარმოიშობა ნელი დემოლარიზაციული ტალღა, რომელზეც განლაგებულია შედარებით მაღალი სიხშირის ჩგუფური განმუხტვები (a, b, c).

ლებადი აგზნება. აპსპ-ს ხანგრძლივობა შუამდებარე ნეირონებში გაცილებით უფრო მეტია, ვიდრე მოტონეირონებში. ამის მიზეზი ის არის, რომ შუამდებარე ნეირონებთან დაკავშირებულია სხვადასხვა დიამეტრის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც აგზნებას სხვადასხვა სისწრაფით ატარებენ. ამიტომაც მგრძნობიარე ნერვის ერთხელობრივი გალიზიანების დროსაც კი აფერენტული იმპულსები სხვადასხვა დროს აღწევენ შუამდებარე ნეირონს, რის გამოც უფრო დიდი ხნით

ხდება იონური განვლადობის გაზრდა და შესაბამისად ხანგრძლივდება პოსტინ-ნაპსური პოტენციალი. მაშასადამე, შუამდებარე ნეირონებში აპს უფრო დიდი ხნის განმავლობაში მოქმედებს ნეირონის სხეულზე და აქსონის საწყის სეგმენტზე და ამ უკანასკნელის რიტმულ აგზნებას განაპირობებს (სურ. 104). უჯრედშიდა მიკროელექტროდების გამოყენებით ნაჩვენებია, რომ შუამდებარე ნეირონებში გავრცელებადი აგზნება აქსონის საწყისი სეგმენტიდან მხოლოდ პერიფერიულად ვრცელდება და არ შედის ნეირონის სხეულში. ამ ნეირონების ერთ-ერთ თავისებურებას წარმოადგენს კვალის ჰიპერპოლარიზაციის არ არსებობა, რის გამოც უჯრედს შეუძლია მაღალი სიხშირით აიგზნოს. ასე მაგალითად, ზოგიერთი შუამდებარე უჯრედის რიტმული აგზნების სიხშირე 1000-1500 ჰც-ის ტოლია.

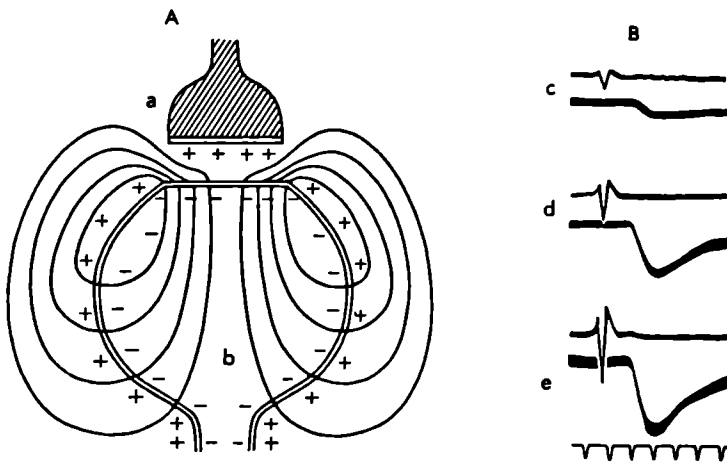
ნერვულ უჯრედთა შეკავების მექანიზმები

ცენტრალური შეკავების ბუნება. ნერვულ უჯრედთა შეკავება, აგზნებისაგან განსხვავებით, ლოკალური პროცესია და გავრცელებას არ განიცდის. ამიტომ პერიფერიაზე იგი შესაბამისი ორგანოს უმოქმედობით ვლინდება მხოლოდ. მიუხედავად ამისა, ცენტრალური შეკავება ისეთივე აქტიური პროცესია, როგორც აგზნება. შეკავების აქტიური ბუნების დასაბუთება შეიძლება შემდეგი მარტივი ცლით: თუ რომელიმე კუნთის ხანგრძლივი შეკავების ფონზე ისეთ მგრძნობიარე ნერვს გავალიზიანებთ, რომელიც ამ კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს, კუნთის საპასუხო შეკუმშვა მით უფრო ძლიერი იქნება, რაც უფრო გვიან მოხდება აღნიშნული ნერვის გალიზიანება. ამ ცდიდან აშკარად ჩანს, რომ ხანგრძლივად მიმდინარეობის დროს შეკავების პროცესი თანდათან სუსტდება, ე. ი. ილღება. ეს კი შეკავების აქტიურ ბუნებაზე მიუთითებს.

ე უ რ ვ ო რ ნ ი თვლიდა, რომ შეკავებასა და აგზნებას შორის პრინციპული განსხვავება არ არის; რომ შეკავება იგივე აგზნებაა, მაგრამ სუსტი აგზნება, რომელიც შემოფარგლულია წარმოშობის ადგილით, არ ვრცელდება პერიფერიაზე და მხოლოდ ამიტომ ვერ იწვევს მოტორულ ეფექტს. ამ შეხედულების მცდარობაზე მიუთითებს თუნდაც ის ფაქტი, რომ ზურგის ტვინის დორსალური ნახევრის მოწამვლა ს ტ რ ი ქ ნ ი ნ ი თ, რაც რეფლექსური რეაქციების და ე. ი. აგზნების პროცესის გაძლიერებას იწვევს, არ არღვევს კოორდინაციას. მაშასადამე ზურგის ტვინში გაძლიერებული აგზნების პარალელურად მოქმედებს შეკავებაც.

მამოძრავებელი ნეირონის პოსტინაპსური შეკავება. მამოძრავებელ ნეირონებში შემკავებელი სინაპსები განლაგებულია, ძირითადად, ნეირონის სომაზე და აქსონურ შემალღებაზე. შემკავებელი სინაპსი შეიძლება ცუთუნოდეს: მგრძნობიარე ან შუამდებარე ნეირონების აქსონებს, თავის ტვინიდან ჩამოშვალ გრძელ ნერვულ ბოქკოებს ან კიდევ ანტაგონისტური რეფლექსური რკალების კოლატერალებს. ყველა შეთხვევაში შემკავებელი იმპულსის ტრანსსინაპსური ზემოქმედება მოტონეირონზე ქიმიური მექანიზმით ხორციელდება: პრესინაპსიდან გამოიყოფა მედიატორი, რომელიც ჩაიღვრება სინაპსურ ნაპრალში და გარკვეულ ზემოქმედებას მოახდენს პოსტინაპსური უჯრედის სუბსინაპსურ მემბრანაზე. მაშასადამე, შემკავებელი და ამაგზნებელი სინაპსების მოქმედების ზოგადი პრინციპი ერთი და იგივეა, მაგრამ განსხვავება ის არის, რომ შემკავებელი პრესინაპსიდან ისეთი მედიატორი გამოიყოფა, რომელიც სუბსინაპსური მემბრანის განვლადობას მხოლოდ მცირე ზომის ანიონების და კათიონების მიმართ ზრდის.

ჟ. ეკლსმა უჯრედშიდა მიკროელექტროდების საშუალებით დეტალურად შეი-



სურ. 105. მოტონეირონის შემაკავებელი პოსტსინაპსური პოტენციალები (შსპ).

A — პოსტსინაპსური შეკავების სქემა. a — შემაკავებელი პრესინაპსი, b — პოსტსინაპსური უჯრედი.

წარმოდგენილი სქემის მიხედვით შემაკავებელი სინაპსის აგზნების შედეგად ხდება პოსტსინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაცია და დენი იწვევს მოძრაობას პოსტსინაპსური უბნიდან ნეირონის სხვა ნაწილებისაკენ (ისრების მიმართულებით). შედის ნეირონში და იწვევს უჯრედის აგზნებადობის ანელექტროტონურ დაქვეითებას (ეკსი).

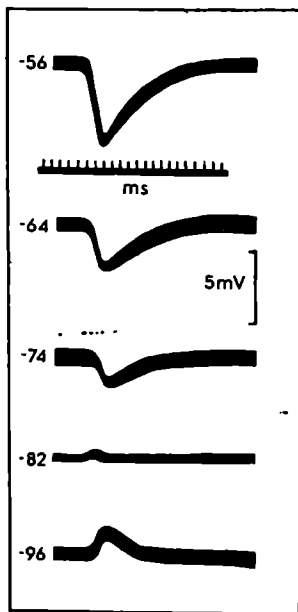
B — შემაკავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ მოტონეირონის უჯრედშია მიყროლე-ქტროლით გამოიყვანება დადებითი ნული ანუ პოსტსინაპსური პოტენციალი (შსპ), რომელიც აპსპ-ს სარკისებურ გამოსახულებას წარმოადგენს. რაც მგტია აგზნებული აფერენტული ბოკპოების რიცხვი, მით უფრო დიდია შსპ-ს ამპლიტუდა (კურტისი და ეკსი).

სწავლა ცენტრალური შეკავების პროცესები და დაადგინა, რომ მოტონეირონის შეკავებისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა Cl^- -სა და K^+ -ის თავისუფალ იონებს აქვთ. შემაკავებელი სინაპსის გააქტივების დროს პრესინაპსიდან გამოყოფილი მედიატორი ზრდის სუბსინაპსური მემბრანის განვლადობას Cl^- -ისა და K^+ -ის იონების მიმართ, ქლორის უარყოფითი იონები დიდი რაოდენობით შედიან უჯრედში; კალიუმის დადებითი იონები კი გამოდიან უჯრედიდან, რაც მოსვენების პოტენციალის გაზრდას ანუ მემბრანის პიპერპოლარიზაციას იწვევს (სურ. 105). ამის შემდეგ შემაკავებელი მედიატორი სწრაფად იშლება საციტალური ფერმენტის ზემოქმედებით, მკირდება მემბრანის იონური განვლადობა, უჯრედში შესული Cl^- -კვლავ გამოდის გარეთ, ხოლო K^+ შედის უჯრედში და მემბრანული პოტენციალიც საწყის სიდიდეს უბრუნდება. უჯრედში ჰიპერპოლარიზაციის წარმოშობას და მის გაქრობას ოსცილოგრაფი აღრიცხავს როგორც დადებით ნელ პოტენციალს, რომლის ზრდის ფაზა 1-2 მს-ია, ხოლო შემცირების ფაზა — 10-12 მს. ეს პოტენციალი თავისი ხანგრძლივობით და ფორმით ძალიან წააგავს აპსპ-ს და მის სარკისებურ გამოხატულებას წარმოადგენს (იხ. სურ. 103).

სუბსინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციის შედეგად დამყარდება პოტენციალთა სხვაობა სუბსინაპსურ უბანსა და ნეირონის სხვა უბნებს შორის, რის საფუძველზე აღიძვრება დენი, რომელსაც ამაგზნებელი დენის საწინააღმდეგო მიმართულება ექნება და ამიტომ უჯრედის აგზნებადობის დაქვეითებას ანუ შეკავებას გამოიწვევს. დადებით ნელ პოტენციალს, რომელსაც შემაკავებელი სინაპსის გააქტივება იწვევს, შემკავებელ პოსტსინაპსური პოტენ-

ციალს (შსპ) უწოდებენ. შსპ-ს შემკავებლურ მოქმედებას საფუძვლად უდევს შემდეგი ორი ფაქტორი: ა) აგზნებადობის დაქვეითება ზედაპირული მემბრანის პიერპოლარიზაციის გამო და ბ) სუბსინაპსური მემბრანის წინააღმდეგობის შემცირება იონური არხების გაფართოების გამო, რაც ამაგზნებელი დენის შუნტირებისათვის ხელშემწყობ პირობას ქმნის. იმის გამო, რომ ორივე ეს ფაქტორი ლოკალიზებულია პოსტსინაპსურ უჯრედში, შეკავების ასეთ მექანიზმს პოსტსინაპსურ შეკავებას უწოდებენ.

შემკავებელი სინაპსის რეპოლარიზაციული ბუნება. შემკავებელი სინაპსის გააქტიურების დროს K^+ -ისა და Cl^- -ის იონების ტრანსმემბრანული მოძრაობა გრძელდება მანამ, ვიდრე მემბრანული პოტენციალი არ მიიღებს ისეთ მნიშვნელობას, როდესაც აღნიშნული იონებისათვის მყარდება მოძრავი წონას-



სურ. 106. შსპ-ს ცლილება მოტონეირონის მემბრანული პოტენციალის შეცვლასთან დაკავშირებით. კატის მოტონეირონის შემკავებელი პოტენციალები, რომლებიც აღრიცხულია მემბრანული პოტენციალის სხვადასხვა მნიშვნელობის დროს. ჩანს, რომ რაც მეტია მოსვენების პოტენციალი (E_m) მით ნაკლებია შსპ-ს ამპლიტუდა. როცა E_m გაუტოლდება — 82 მვ-ს, შსპ რვეერსიას განიცდის, ე. ი. შემკავებელი გალიზიანების საპასუხოდ ხდება მემბრანის დეპოლარიზაცია, ნაცვლად პიერპოლარიზაციისა. რვეერსირებული შსპ უფრო დიდ ამპლიტუდას აღწევს, როცა $E_m = -96$ მვ-ს.

წორობა. ასეთ პოტენციალს შსპ-ს წონასწორობის პოტენციალს ($E_{აა}$) უწოდებენ. აქედან ცხადია, რომ, შსპ-ს ამპლიტუდა განისაზღვრება არა მარტო შემკავებელი გალიზიანების ინტენსივობით, არამედ მემბრანის მოსვენების პოტენციალისა (E_m) და შსპ-ს წონასწორობის პოტენციალის თანაფარდობით. როცა E_m -სა ნაკლებია, ვიდრე $E_{აა}$, მაშინ უჯრედის შეკავების დროს აღირიცხება დადებითი პოტენციალი (შსპ), რომლის ამპლიტუდა მით მეტი იქნება, რაც უფრო დიდია განსხვავება E_m -ისა და $E_{აა}$ -ს შორის (სურ. 106). თუ $E_m = E_{აა}$, მაშინ შემკავებელი სინაპსის გააქტივება არ გამოიწვევს მოს-

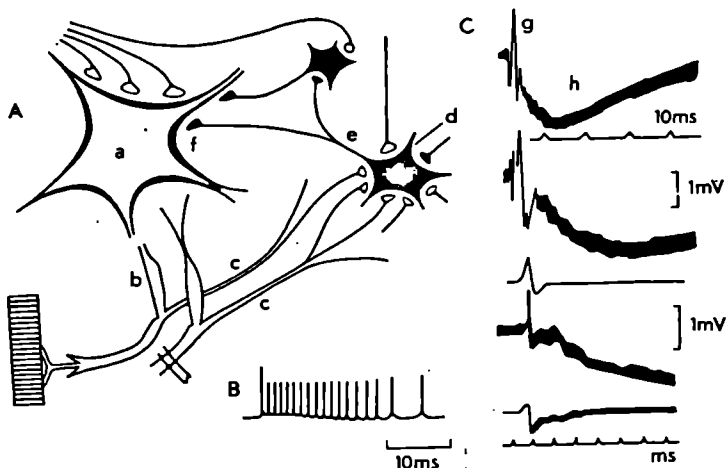
ვენების პოტენციალის შეცვლას, თუმცა ამ დროს ნეირონი შეკავებულია. მაგრამ თუ $E_m > E_{max}$, მაშინ შეკავების პერიოდში ზემოთ აღნიშნული იონების ტრანსმემბრანული მოძრაობა მიმართული იქნება თავიანთი ქიმიური გრადიენტების საწინააღმდეგოდ: Cl გამოვა გარეთ, K შევა უჯრედში. ამას კი მოჰყვება მოსვენების პოტენციალის შემცირება შეკავების წონასწორობის პოტენციალამდე ანუ მემბრანის დეპოლარიზაცია (სურ. 106,). მაშასადამე როცა $E_m > E_{max}$ შემკავებელი სინაპსით გამოწვეული პოტენციალი (შპსპ) რევერსიას განიცდის, დადებითი პოტენციალის ნაცვლად აღმოცენდება უარყოფითი პოტენციალი. მიუხედავად ამისა, ნეირონის გააქტიურება გაძნელებულია ამგვანებული სინაპსების ზემოქმედების საპასუხოდ.

ამრიგად, ნერვული უჯრედის პოსტსინაპსური შეკავების სათვის ძირითადი მნიშვნელობა აქვს არასუბსინაპსური მემბრანის პოტენციალის ცვლილებებს, არამედ ამ მემბრანის განვლადობის გაზრდას მცირე ზომის იონების მიმართ.

მამოკრავებელი ნეირონების პოსტსინაპსური შეკავების ფორმები:

1. მოტონეირონის პოსტსინაპსურ შეკავებას პირველ ყოვლისა იწვევს ანტაგონისტური რეფლექსის მგრძობიარე ნერვის გალიზიანება (რეციპროკული შეკავება). რეციპროკული შეკავების დროს შპსპ მოტონეირონში აღმოცენდება პირდაპირ ამ ნეირონის წინასწარი აგზნების გარეშე. მსგავსი შეკავება გამოიწვევა მოტონეირონში შესაბამისი კუნთის მყესში არსებული რეცეპტორების გალიზიანებით. პოსტსინაპსური შეკავების ასეთ სახეს პირდაპირ შეკავებას უწოდებენ (ლოიდი).

2. 1941 წელს ქართველმა ფიზიოლოგმა ი. ბერიტაშვილმა და ამერიკელმა რენშოუმ, ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად, აჩვენეს, რომ მოტონეირონების შეკავება შეიძლება არა მარტო ანტაგონისტური რეფლექსის გამოწვევით, არამედ ზურგის ტვინის შესაბამისი ვენტრალური ფესვის გალიზიანებითაც. ასეთ შემთხვევაში მოტონეირონების შეკავება ხდება მათი ანტიდრომული აგზნების შემდეგ. შეკავების ასეთ ფორმას შემდეგი მორფოლოგიური საფუძველი აქვს. თითქმის ყველა მოტონეირონის აქსონს, ზურგის ტვინიდან ვენტრალურ ფესვში გამოსვლის წინ, გამოეყოფა განსაკუთრებული კოლატერალი. იგი ბრუნდება რუხ ნივთიერებაში და ამგვანებული სინაპსებით მთავრდება ვენტრალურ რქაში განლაგებულ მცირე ზომის ინტერნეირონებზე (სურ. 107). ასეთი ინტერნეირონები ზურგის ტვინში პირველად აღწერილი იყო რენშოუს მიერ, ამიტომაც მათ რენშოუს უჯრედები უწოდეს, ხოლო მამოკრავებელი აქსონის კოლატერალს, რომელიც მათ აგზნებას იწვევს — უკუქცევათი კოლატერალი. რენშოუს უჯრედების აქსონები შემკავებელი სინაპსებით უკავშირდება შესაბამის მოტონეირონს. აქედან ცხადია, რომ ვენტრალური ფესვის ერთხელობრივი გალიზიანების დროს აქსონებში წარმოშობილი აგზნება ცენტრალური მიმართულებითაც ვრცელდება და მოტონეირონის ანტიდრომული აგზნების პარალელურად რენშოუს უჯრედების გააქტივებასაც იწვევს. რენშოუს უჯრედები განიმუხტებიან მაღალი სიხშირის რიტმული იმპულსებით, რასაც მოტონეირო-



სურ. 107. ზურგის ტერის მოტონეირონების ანტიდრომული შეკავება რენშოუს უჯრედების გზით. A — ანტიდრომული შეკავების ნერვული მექანიზმის სქემა: a — მოტონეირონი, b — მისი აქსონი, c — უქუქცევითი კოლატერალი, რომელიც ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება რენშოუს უჯრედზე (d), e — რენშოუს უჯრედის აქსონი, რომელიც შემაკავებელი სინაპსით (f) მთავრდება მოტონეირონის სხეულზე. B — რენშოუს უჯრედის მაღალსიხშიროვანი რიტმული განმუხტვა, C — მოტონეირონის ანტიდრომული უჯრედშიდა პოტენციალი. გ—SD სპაიკი, h — ჰიპერპოლარიზაციული პოტენციალი, რომელიც ვითარდება უჯრედში პიკოვანი პოტენციალის შემდეგ რენშოუს უჯრედების მოქმედების შედეგად. (ეკლ)

ნების ძლიერი შეკავება მოჰყვება. შეკავების ასეთ ფორმას რენშოუს შეკავებას ან უქუქცევით თვით შეკავებას უწოდებენ.

რენშოუს შეკავება ბუნებრივ პირობებშიც, ე. ი. მოტონეირონების ორთოდრომული აგზნების დროსაც წარმოიშობა. საქმე ის არის, რომ ყოველთვის როცა მოტონეირონი გავრცელებადი აგზნებით განიმუხტება აგზნების ტალღა უქუქცევითი კოლატერალის გზით რენშოუს უჯრედებსაც მიადწევს და მათ რიტმულ გააქტივებას გამოიწვევს. ამის შესაბამისად მოტონეირონში შეკავება მყარდება, რომლის ელექტროგრაფული გამოხატულება მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციაა. ზუსტი ცდებით დამტკიცებულა, რომ კვალის ჰიპერპოლარიზაცია, რომელიც სდსპაიკის შემდეგ აღირიცხება მოტონეირონებში (სურ. 107), ძირითადად რენშოუს შეკავებით არის გამოწვეული. სწორედ ასეთი შეკავება იმის მიზეზი, რომ ბუნებრივ პირობებში მოტონეირონებს არ შეუძლიათ მაღალი სიხშირით აგზნება. ამას ადასტურებს ის ფაქტი, რომ თუ ზურგის ტერის მოვწამლავთ სტრიქნინით, რომელიც აკნინებს რენშოუს შეკავებას, მოტონეირონების რიტმული აქტივობა უფრო მაღალი სიხშირით მოხდება.

3. რენშოუს უჯრედების ერთი ნაწილი შემაკავებელი სინაპსებით უკავშირდება არა იმავე მოტონეირონს, რომლის უქუქცევითი კოლატერალით აქტივდებიან თვითონ, არამედ სხვა მოტონეირონებსაც. ამიტომაც, თუ აგზნების ტალღა უქუქცევითი კოლატერალის გზით ასეთ ინტერნეირონებთან მოდის, მაშინ შეკავებას განიცდის არა შესატყვისი მოტონეირონი, არამედ სხვა, მეზობლად განლაგებული მოტონეირონები. უქუქცევითი შეკავების ასეთ ფორმას ლატერალური შეკავება ეწოდება.

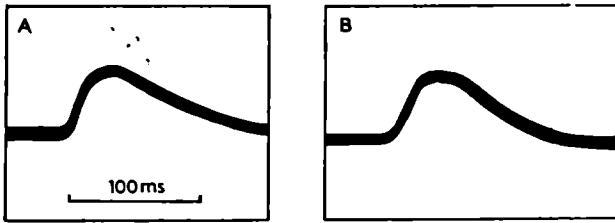
პოსტინაპსური შეკავება შუამდებარე უჭრედებში. პოსტინაპსური შეკავების მექანიზმი აღმოჩენილია არამართო მოტონეირონებში, არამედ შუამდებარე ნეირონებშიც, აგრეთვე თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილების ნერვულ უჭრედებში. ყველა შემთხვევაში ნეირონის შეკავებას საფუძვლად უდევს პოსტინაპსური უჭრედის სუბინაპსურ მემბრანაში მომხდარი ცვლილებები, რომლის ბაზაზე ვითარდება შპსპ. ც. ნ. ს. -ის სხვადასხვა ტიპის ნეირონები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან შპსპ-ს დროითი მახასიათებლებით და მათი გამომწვევი შემთავებელი მედიატორის ქიმიზმით. ზურგის ტვინში პოსტინაპსური შეკავების მედიატორს, ძირითადად, ამინომჟავა გლიცინი წარმოადგენს. თავის ტვინში შემთავებელი მედიატორი შეიძლება იყოს: გამა-ამინო-ერბოს მჟავა, ნორადრენალინი, სეროტონინი და სხვა.

ნერვული უჭრედების პრესინაპსური შეკავება. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული უჭრედის რეფლექსური მოქმედების შეკავება შეიძლება ისეთი მექანიზმითაც მოხდეს, როცა თვითონ უჭრედი შეკავებული არ არის. ასეთ შემთხვევებში შეკავების პერიოდში უჭრედშიდა მიკროელექტროდი არ აღრიცხავს მემბრანის არც პირეპოლარიზაციას და არც დეპოლარიზაციას. გარდა ამისა, თუ ამავე მიკროელექტროდის საშუალებით უჭრედში გავატარებთ დეპოლარიზაციის გამომწვევ დენს, ვნახავთ, რომ უჭრედის აგზნების ზღურბლი იგივე იქნება, როგორც იყო შეკავების გამოწვევამდე (ფრანკი და ფუორტესი). აქედან ცხადია, რომ რეფლექსური რეაქციის შეკავების მიზეზი არ არის ლოკალიზებული თვით ამ უჭრედის სხეულში. ზუსტი ცდებით იქნა ნაჩვენები რომ ასეთი შეკავების დროს გარკვეული ფუნქციური ძვრები ხდება ნეირონზე განლაგებულ ტერმინალურ დაბლოლებებში (პრესინაპსებში), რის გამოც ძნელდება აგზნების გადასვლა პრესინაპსიდან პოსტინაპსზე (ნერვულ უჭრედზე). ამიტომაც ასეთ შეკავებას პრესინაპსურ შეკავებას უწოდებენ (ეკლსი).

პრესინაპსური შეკავება, პოსტინაპსურისაგან განსხვავებით, დიდი ხანგრძლივობისაა: ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ ზურგის ტვინში იგი შეიძლება გრძელდებოდეს 150 — 200 მს-ის განმავლობაში, ხოლო თავის ტვინში კიდევ უფრო მეტ ხანს.

რეფლექსური მოქმედების პრესინაპსური შეკავება ადვილად შეიძლება ვნახოთ შემდეგი ცდით. თუ რეფლექსის გამომწვევი გალიზიანების წინ რომელიმე სხვა ნერვს გავალიზიანებთ, ვნახავთ. რომ ეს რეფლექსური რეაქცია საგრძნობლად იქნება შემცირებული, თუნდაც რომ დროის ინტერვალი ამ ორ გალიზიანებას შორის 100—150 მს-ს აღემატებოდეს. საყურადღებოა, რომ ასეთი ეფექტი აღმოცენდება როგორც ერთი და იგივე, ისე სხვადასხვა მხარის ნერვების გალიზიანების შემთხვევაში. ამავე დროს მნიშვნელობა არა აქვს, ეს ნერვები სინერგისტები თუ ანტაგონისტები. უფრო მეტიც, პრესინაპსური შეკავება მაშინაც აღმოცენდება, თუ ორივე გალიზიანება მოქმედებს ერთი და იგივე ნერვზე. მაშასადამე, რეფლექსური მოქმედების პრესინაპსური შეკავება ზოგადი ხასიათისაა.

პრესინაპსური შეკავების გამოწვევის დროს ზურგის ტვინის დორსალური ფესვიდან (აგრეთვე ტვინის დორსალური ზედაპირიდან) აღირიცხება ხანგრძლივი უარყოფითი პოტენციალი (სურ. 108). ამ პოტენციალის ფარული პერიოდი, მიმდინარეობა და საერთო ხანგრძლივობა თითქმის ისეთივეა, როგორც პრესინაპსური შეკავების. კერძოდ, ორივე ეს ფენომენი (პოტენციალი და შეკავება) აღმოცენდება პერიფერიული გალიზიანებიდან 5 მს-ის შემდეგ, მაქსიმუმს აღწევს დაახლოებით 20 მს-ის შემდეგ, ხოლო გრძელდება 150 — 200 მს-ს.

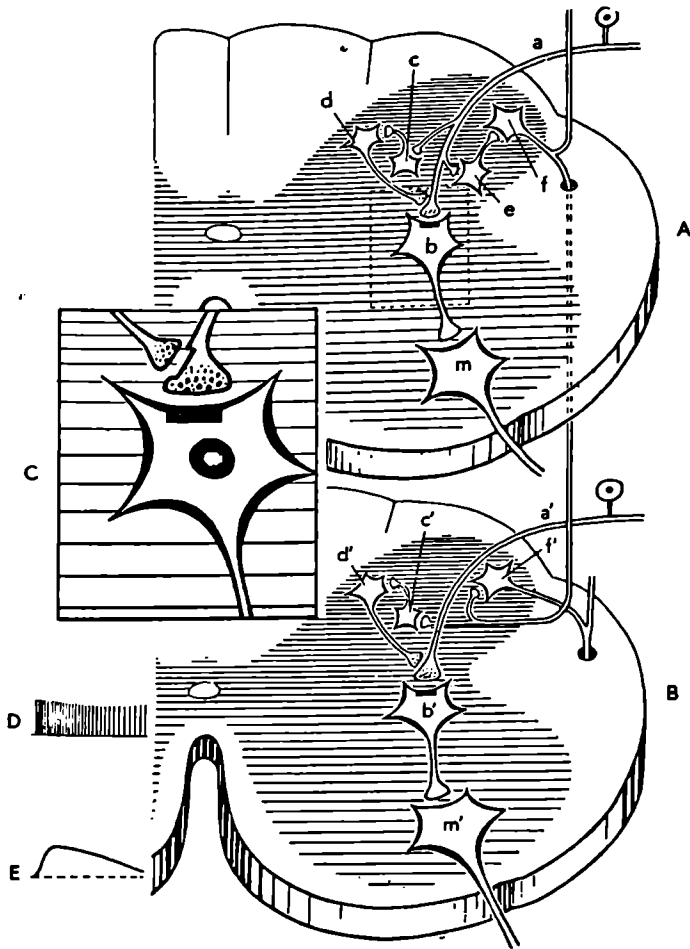


სურ. 108. დორსალური ფესვის ნელი პოტენციალები ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ. ცდა ჩატარებულია ნემბუტალით (40 მგ/კგ) დანარკოზებულ კატაზე. ორივე ოსცილოგრაფაზე აღრიცხულია წელის მე-6 სეგმენტის დორსალური ფესვის (L₆) პოტენციალი მეზობელი (L₇) დორსალური ფესვის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ. სწორი ხაზი მრუდის ქვეშ აღნიშნავს დროს — 100 მს.

ამიტომაც ითვლება, რომ რეფლექსური მოქმედების პრესინაპსური შეკავება დაკავშირებულია დორსალური ფესვის ნელ პოტენციალთან, რომელიც თავის მხრივ გამოხატავს აფერენტული ბოჭკოების დაბოლოებათა დეპოლარიზაციას.

პრესინაპსურ შეკავებას ჯ. გელსის მიხედვით შემდეგი ნერვული სუბსტრატები უდევს საფუძვლად (სურ. 109). აფერენტული ბოჭკო ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში იძლევა მრავალ კოლატერალს. ერთ-ერთი მათგანი უშუალოდ, ან შუამდებარე ნეირონის საშუალებით, უკავშირდება განსაკუთრებული ტიპის ინტერნეირონს — ე. წ. D-ნეირონს, რომელიც ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ მაღალი სიხშირის რიტმულ განმუხტვას იძლევა. D-ნეირონის აქსონები სინაპსურად უკავშირდებიან არა მამოძრავებელი ან შუამდებარე ნეირონის სომას ან დენდრიტს, არამედ აფერენტული ბოჭკოების ტერმინალურ დაბოლოებებს, ე. ი. ქმნიან აქსო-აქსონურ სინაპსებს (გრეი, სენტაგოტაი) (სურ. 109, c). ამ სქემის მიხედვით რეფლექსური რეაქციის პრესინაპსური შეკავება შემდეგნაირად ხდება: მგრძობიარე ბოჭკოებით მოსული იმპულსაცია ზურგის ტვინში, ერთი მხრივ, სათანადო რეფლექსს გამოიწვევს (სურ. 109, a, b), ხოლო მეორე მხრივ გაააქტივებს D-ნეირონს ეს უკანასკნელი განიმუხტება გავრცელებადი აგზნების მაღალსიხშიროვანი რიტმით, რაც აქსო-აქსონური სინაპსით აფერენტული ბოჭკოს ტერმინალური დაბოლოების ხანგრძლივ დეპოლარიზაციას და ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაციას გამოიწვევს. ნატრიუმის სისტემა ინაქტივირებული რჩება, მანამ ვიდრე გრძელდება დეპოლარიზაცია (ე. ი. 150 — 200 მს). ამიტომაც მთელი ამ ხნის განმავლობაში ტერმინალური დაბოლოების აგზნება, რომელსაც განმეორებით მოსული აფერენტული იმპულსი იწვევს, შესუსტებულია. სათანადოდ მცირდება პრესინაპსიდან მედიატორის გამოყოფა. როგორც ცნობილია, პრესინაპსის აგზნების ინტენსივობასა და გამოყოფილი მედიატორის რაოდენობას შორის ლოკალური დამოკიდებულებაა (იხ. გვ. 107), ე. ი. აგზნების ოდნავ მომატების შემთხვევაშიც კი ძლიერ იზრდება მედიატორის გამოყოფა. ხოლო აგზნების შესუსტება ძლიერ ამცირებს მედიატორის გამოყოფას. მაშასადამე, D-ნეირონების ზემოქმედების შედეგად პრესინაპსური დაბოლოების ხანგრძლივი დეპოლარიზაცია ხდება, ქვეითდება მედიატორის გამოყოფის უნარი, რაც აგზნების ტრანსსინაპსური გადაცემის შეფერხებას და რეფლექსური რეაქციის შეკავებას განაპირობებს დიდი ხნით.

ზურგის ტვინში პრესინაპსური შეკავების გამოიწვევი D-ნეირონების ფუნქციური რაობა ჭერჭეროვანად დაბოლოვდა და დღევანელი არ არის. არსებობს მოსაზ-



სურ. 109. პრესინაპური შვავების ნერვული მექანიზმის სქემა.

A, B — ზურვის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის განივი განაკვეთები. a — სამნეირონიანი რეფლექსური რკალის აფერენტული ბოჭკო, რომელიც სინაპსურად უკავშირდება შუამდებარე ნეირონს (b), ხოლო კოლატერალით სხვა ტიპის შუამდებარე ნეირონებს (c, e); c — ნეირონი ამავზნებელი სინაპსით დაკავშირებულია ნეირონთან (d), რომლის აქსონი მთავრდება აფერენტული ბოჭკოს ტერმინალურ დაბოლოებაზე და ქმნის აქსო-აქსონურ სინაპსს, m — მოტონეირონი. a ბოჭკოს გალიზიანების შედეგად A სეგმენტში სათანადო რეფლექსური რეაქციის გამოწვევის პარალელურად მოხდება c ნეირონის ავზნებაც, რომელიც თავის მხრივ გააქტივებს d ნეირონს. ეს უცნასკენელი განიმუხტება მაღალი სიხშირის რიტმული იმპულსებით (D), რაც აქსო-აქსონური სინაპსით გამოიწვევს ტერმინალური დაბოლოების ხანგრძლივ დემოლარიზაციას (E). e ნეირონის ავზნების შედეგად აქტივდება f — ნეირონი, რომლის აქსონი გამოდის რუხი ნოვითიერიდან. იტოტება და იძლევა ამაველ და დამავალ კოლატერალებს, რომლებიც ქმნიან პროპრიოსპინალურ ნერვულ წრეებს და აქტივებენ სხვა სეგმენტის ველატინოზურ უჯრედებსაც. C — აქსო-აქსონური სინაპსის სქემა. D-d ტიპის ნეირონის მაღალსიხშიროვანი განმუხტვა ერთხელობრივი გალიზიანების დროს, E — აფერენტული ბოჭკოს ტერმინალური დაბოლოების ხანგრძლივი დემოლარიზაცია d ნეირონის ზეგველენით.

რება, რომ ეს უჯრედები უნდა ეკუთვნოდეს ზურგის ტვინის ევლათინურ სუბსტანციას (ულოი), ხოლო ამ შეკავების ზოგადი (ანუ დიფუზური) ხასიათი გაპირობებული უნდა იყოს აგზნების გავრცელებით პროპრიოსპინალურ ნერვულ წრეებში, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის ევლათინურ უჯრედებს.

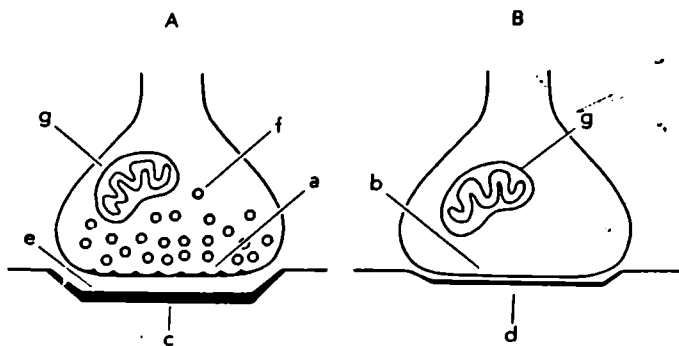
პრესინაპსურ შეკავებას გარკვეული უპირატესობა ენიჭება რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციაში. ეს უპირატესობა იმაში მდგომარეობს, რომ პრესინაპსური მექანიზმით შესაძლებელია მოხდეს ნერვული უჯრედის რომელიმე ერთი შესასვლელის (სინაპსის) შერჩევით შეკავება, მაშინ, როცა სხვა სინაპსები შეიძლება ნორმალურად ფუნქციონირებდნენ. პოსტსინაპსური შეკავების დროს შერჩევითობა თითქმის გამორიცხულია, ვინაიდან ამ დროს თვითონ უჯრედი შეკავებული და ყველა შესასვლელი უმოქმედო ხდება.

პრესინაპსურ შეკავებაზე არ მოქმედებს სტრიქინინი, მაგრამ ძლიერ დამაკინებელ გავლენას ახდენს ბ ი კ უ კ უ ლ ი ნ ი. ეს შხამი კონკურენტულ ანტაგონისტად ითვლება გამა-ამინო-ერბოს მჟავას (გაემ) მიმართ, ამიტომ ფიქრობენ, რომ პრესინაპსური შეკავების მედიატორს გ ა ე მ-ი წარმოადგენს.

ა ლ ე ქ ბ რ უ ლ ი ს ი ნ ა პ ს ე ბ ი

სინაპსური სტრუქტურების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ სინაპსური ნაპრალი დაახლოებით 20 ნმ-ის სისქისაა. ამის გამო პრესინაპსური დაბოლოების აგზნების დენი შუნტირებას განიცდის და იმდენად შესუსტებული აღწევს პოსტსინაპსურ მემბრანას, რომ ამ უკანასკნელის მხოლოდ უმნიშვნელო დეპოლარიზაცია (0,1 მვ-ით) შეუძლია გამოიწვიოს. აქედან ცხადია, რომ ასეთ სინაპსებში აგზნების ტრანსსინაპსური გადაცემის აუცილებელ პირობას მედიატორის გამოყოფა, ე. ი. ქიმიური მექანიზმი წარმოადგენს. მაგრამ ზოგჯერ მეზობელ უჯრედებს შორის ძალიან მკიდრო მორფოლოგიური კონტაქტი არსებობს. ასე მაგალითად, გულის კუნთში (აგრეთვე ზოგიერთ გლუვ კუნთში) უჯრედები ისე მკიდროდ არის ერთმანეთთან დაკავშირებული, რომ მიოკარდი სინციტიალურ წარმონაქმნს ემსგავსება, რომელშიც აგზნებას შეუძლია ნებისმიერი მიმართულებით გავრცელდეს. მაგრამ ეს ფუნქციური სინციტიუმი უფროა, ვიდრე მორფოლოგიური. ვინაიდან უჯრედების შიგთავსი გათიშულია ერთმანეთისაგან მათ შორის ჩადგმული ე. წ. განივი ფირფიტებით. ელექტრული მახასიათებლების მიხედვით ეს განივი ფირფიტები არ განსხვავდებიან ციტოპლაზმისაგან. ამიტომ მოქმედების დენი ადვილად გადის განივ ფირფიტას ორივე მიმართულებით და აგზნების გავრცელებას იწვევს.

ზემოთ აღნიშნული მკიდრო მორფოლოგიური კონტაქტები ნერვულ უჯრედებს შორისაც არის აღმოჩენილი. ასე მაგალითად, კიბოსნაირებში და ოქროს თევზებში ცენტრალური ნერვული სისტემა, გარდა ტიპური ქიმიური სინაპსებისა, ისეთ კონტაქტებსაც შეიცავს, რომელთა შორის ნაპრალი არ აღემატება 2 ნმ-ს (ნაცვლად 20 ნმ-ისა). ასეთი კავშირებისათვის დამახასიათებელი ის არის, რომ არც ერთი შემადგენელი კომპონენტი არ შეიცავს სინაპსურ ვერტიკალებს, მიუხედავად ამისა აგზნების გადაცემა ერთი კომპონენტიდან მეორეზე მაინც ხდება. ასეთ სტრუქტურებს ე ლ ე ქ ბ რ უ ლ ს ი ნ ა პ ს ე ბ ა დ მიიჩნევენ (სურ. 110, B).



სურ. 110. ქიმიური (A) და ელექტრული (B) სინაპსების სქემა.

a და b — პრესინაპსური მემბრანები, c და d — პოსტინაპსური მემბრანები, e — სინაპსური ნაპრალი, f — სინაპსური ვეზიკულები, g — მიტოქონდრიები. ქიმიური სინაპსი ხასიათდება: ვეზიკულების არსებობით პრესინაპსში, დიდი სინაპსური ნაპრალით, სქელი პოსტინაპსური მემბრანით.

ელექტრული სინაპსები გაცილებით ცოტაა ძუძუმწოვრების ც. ნ. ს.-ში. ზოგიერთ მათგანს კარგად აქვს გამოხატული ე. წ. გამჭარტვლი თვისება, რაც იმას ნიშნავს, რომ ასეთ სტრუქტურებში მოქმედების დენის გატარება, და ე. ი. აგზნების გადაცემა, უფრო ადვილად ხდება ერთი რომელიმე მიმართულებით. ასეთ შემთხვევაში იმ სტრუქტურულ კომპონენტს, საიდანაც აგზნება გადადის, შეიძლება პრესინაპსი ვუწოდოთ, ხოლო იმ სტრუქტურულ კომპონენტს, რომელზეც გადადის აგზნება — პოსტინაპსი. ელექტრული სინაპსები, ძირითადად, ამაგზნებელი ბუნებისაა, მაგრამ გარკვეული მორფოლოგიური თავისებურების შემთხვევაში, შეუძლიათ შეკავებაც გამოიწვიონ.

აგზნების ეფაქტური გადაცემა. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ზოგჯერ ნერვული ბოკკოები ისე ახლოს გადიან ერთმანეთთან ან უკრედის სხეულთან, რომ ერთ-ერთი მათგანის აგზნების დროს წარმოშობილ დენს შეუძლია გარკვეული ზეგავლენა მოახდინოს მეორეზე. ასეთ ურთიერთ-გავლენას გარკვეული ფუნქციური მნიშვნელობა შეიძლება ჰქონდეს ნერვული ელემენტების აქტივობის სინქრონიზაციისათვის (ერთდროული აგზნებისათვის). ნერვული ელემენტების ასეთ კავშირებს ეფაქსებს უწოდებენ, ხოლო აგზნების გადაცემის ტიპს — ეფაქტურ გადაცემას.

პროპრიოცეპტორული რეფლექსები

ზოგადი ცნება. პროპრიოცეპტორულ რეფლექსებს უწოდებენ ც.ნ.ს.-ის ისეთ რეაქციებს, რომლებიც კუნთების, მყესების და სახსრების რეცეპტორთა გაღიზიანებით გამოიწვევა. ამ რეცეპტორების სტრუქტურა და განლაგება ორგანიზმში ისეთია, რომ ნორმალურ პირობებში მათი გააქტივება მოძრაობის დროს ხდება: კუნთების და მყესების გაკივით, კუნთების შეკუმშვით, სახსართა ზედაპირების ხახუნით. პროპრიოცეპტორების გაღიზიანებით გამოწვეული რეაქციების მნიშვნელობა, ძირითადად, იმ რეფლექსების გაძლიერებასა და გახანგრძლი-

ვებაში მდგომარეობს, რომლებსაც გარეგანი გალიზიანება გამოიწვევს. გარდა ამისა, პროპრიოცეპტორები იმ მგრძობიარე აპარატებს წარმოადგენენ, რომლებიც გამუდმებით აგზავნიან ც. ნ. ს.-ში ინფორმაციას კუნთებისა და სახსრების მდგომარეობის შესახებ.

მყესის რეფლექსი. პროპრიოცეპტორულ რეფლექსებს შორის განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ე. წ. მყესის რეფლექსი. ასე ეწოდება კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას, რომელსაც გამოიწვევს კუნთის მყესზე რაიმე ბლავი საგნის ერთჯერადი დარტყმა. ასე მაგალითად, მუხლის სახსარში კვირისტაის ქვეშ მყესზე ჩაქუჩის მსუბუქი დარტყმა მუხლის სახსრის გამშლელი კუნთის (ოთხთავე კუნთის) სწრაფ რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს. ეს რეაქცია მყესის რეფლექსის ტიპს მიეკუთვნება. მას მუხლის ან პატელარულ რეფლექსს უწოდებენ. ეს რეფლექსი, ზურგის ტვინის ნორმალური აგზნებადობის დროს, ისე ერთგვაროვნად მიმდინარეობს, რომ კლინიკაში მას დიაგნოსტიკურ საშუალებადაც კი იყენებენ. მყესის რეფლექსს უმეტესად გამშლელ კუნთზე აკვირდებიან, მაგრამ მისი გამოწვევა შესაძლებელია მომხრელი კუნთების მყესების მექანიკური გალიზიანებითაც.

მყესის რეფლექსს რამდენიმე თავისებურება ახასიათებს:

ა) რეფლექსურად იკუმშება მხოლოდ ის კუნთი, რომლის მყესზეც ხდება მექანიკური ზემოქმედება;

ბ) კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა ერთხელობრივი შეკუმშვის სახეს ატარებს;

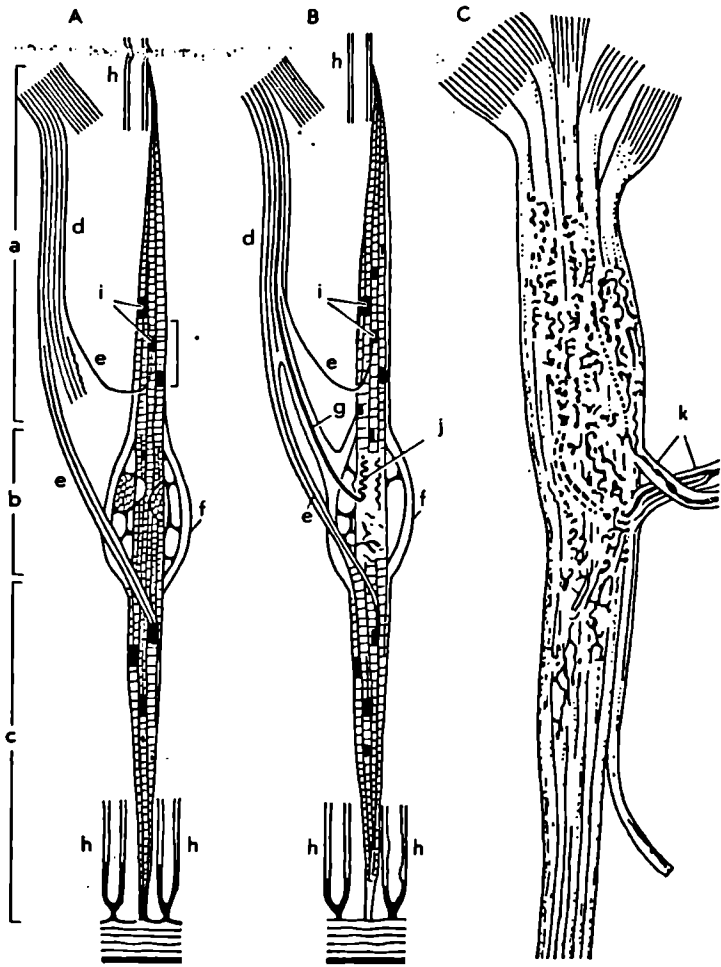
გ) მყესის რეფლექსს მეტად მცირე ფარული პერიოდი აქვს.

მყესის რეფლექსის ფარული პერიოდი იმდენად მცირეა, რომ ერთ დროს მკვლევარებს ეკვიცი ეპარებოდათ მის ცენტრალურ ანუ რეფლექსურ წარმოშობაში და მას პერიფერიულ ეფექტად თვლიდნენ. კერძოდ, ფიქრობდნენ, რომ მყესზე მექანიკური ზემოქმედების შედეგად ხდებოდა უშუალოდ კუნთის აგზნება და შეკუმშვა. მაგრამ ამ რეაქციის რეფლექსურ ხასიათს უდავოდ ადასტურებს ის ფაქტი, რომ დორსალური ფესვების გადაკვეთის შემდეგ შეუძლებელი ხდება მყესის რეფლექსის გამოწვევა.

მიოტატური რეფლექსი. ჩონჩხის კუნთებში პროპრიოცეპტორული რეფლექსები შეიძლება გამოვიწვიოთ არა მარტო მყესზე მექანიკური ზემოქმედებით, არამედ თვით ამ კუნთის გაჭიმვითაც. ამ შემთხვევაშიც რეფლექსურად იკუმშება იგივე კუნთი, რომლის გაჭიმვაც ხდება, დანარჩენი კუნთები კი ცენტრალურ შეკავებას განიცდიან. ასეთ რეფლექსს მიოტატური რეფლექსი ეწოდება (შერინგტონი). მიოტატურ რეფლექსში კუნთის შეკუმშვა, მყესის რეფლექსისაგან განსხვავებით, ტეტანური ხასიათისაა, რადგან იგი ც. ნ. ს.-დან მრავალ ნერვულ იმპულსს იღებს. მიოტატური რეფლექსიც, ძირითადად გამშლელ კუნთზე მიიღება, მაგრამ იგი შეიძლება გამოწვეული იყოს მომხრელ კუნთზედაც.

მყესისა და მიოტატური რეფლექსების თავისებურებათა გასაგებად აუცილებელია განვიხილოთ ჩონჩხის კუნთის რეცეპტორული აპარატების სტრუქტურა და რეფლექსური რეაქციების მორფოლოგია.

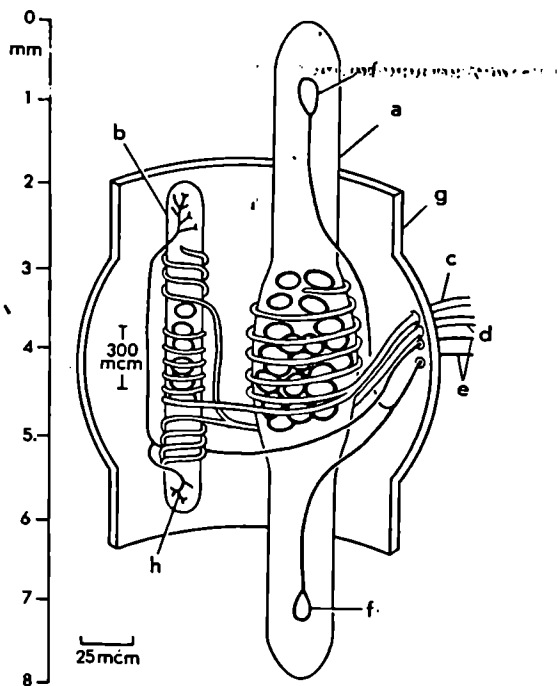
კუნთისა და მყესის რეცეპტორების სტრუქტურა. ნებისმიერი ჩონჩხის კუნთი ორი ტიპის კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. ერთი ტიპის ბოჭკოებს შედარებით დიდი სიგრძე და დამეტრი აქვთ. ასეთი ბოჭკოები კუნთის ძირითად მასას შეადგენენ და კუნთის საერთო დამოკლება მათ შეკუმშვაზე დამოკიდებული (სურ. 3, A); კარგად აქვთ გამოხატული აგზნებადობა და შეკუმშვადობა. მეორე ტიპის ბოჭ-



სურ. 111. კუნთოვანი თითისტარა და მუცის რეცეპტორი.

A და B — კუნთოვანი თითისტარები. a — თითისტარას პროქსიმალური ნაწილი, c — დისტალური ნაწილი, b — ცენტრალური ნაწილი, d — შეჩეული ნერვული ღერო, რომელიც შედის კუნთში, e — მამოძრავებელი ბოჭკოები, რომლებიც უკავშირდებიან ინტრაფუნალურ ბოჭკოებს f — კაფსულა, g — პირველადი აფერენტული ბოჭკო, h — ექსტრაფუნალური ბოჭკოების მონაკვეთები i — მამოძრავებელი ფორფიტები, j — ანულოსპირალური რეცეპტორი. C — მუცის რეცეპტორები, k — აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც დაკავშირებულია მუცის (გოლჯის) რეცეპტორებთან (გოლჯის მიხედვით).

კოები გაცილებით წვრილებია და სუსტად აქვთ გამოხატული განივი დახაზულობა. ასეთი ბოჭკოები კონებად არის განლაგებული შემეარებელ ქსოვილოვან კაფსულაში, რომელთაც თითისტარისებრი ფორმა აქვთ (სურ. 111). ამიტომაც ამ ბოჭკოებს ინტრაფუნალურ ბოჭკოებს უწოდებენ (ლათინურიდან *fusus* — თფისტარა), ხოლო მსხვილ ბოჭკოებს, რომლებიც თითისტარის გარეთ არიან — ექსტრაფუნალურს.



სურ. 112. კუნთის თითისტარას შემადგენელი ელემენტების სქემა.

a — ინტრაფუზალური ბოქო ბირთვული ჩანთით, b — ბოქო ბირთვული ძეწკვით, c — IA ჭგულის აფერენტი, d — II ჭგულის აფერენტი, e — გამა ეფერენტები (მამოძრავებელი ბოქოები), f — გამა მამოძრავებელი ფირფიტა, g — კაფსულა, h — გამა ეფერენტის ბუჩქისებრი დაბოლოება.

ყოველი ინტრაფუზალური ბოქო რამდენიმე ბირთვს შეიცავს, ზოგიერთ ბოქოში ბირთვები იკავებენ ცენტრალურ უბანს და ერთ რიგად არიან განლაგებული, მათ უწოდებენ ბოქოებს ბირთვული ძეწკვით (სურ. 112, b). სხვა ბოქოებში ბირთვები შეჭგუფულნი არიან მკიდრო გროვებად, რომლებიც თითქმის მთლიანად ავსებენ ბოქოს ცენტრალური ნაწილის სანათურს. ეს არის ბოქოები ბირთვული ჩანთით (სურ. 112, a). ასეთი ბოქოები დაახლოებით ორჯერ უფრო მსხვილია და გრძელი, ვიდრე ბოქოები ბირთვული ძეწკვით. სავარაუდოა, რომ ისინი განსხვავებულ ფუნქციას უნდა ასრულებდნენ. ინტრაფუზალური ბოქოების ბოლოები მიმაგრებულნი არიან ექსტრაფუზალური ბოქოების პერიმიზიუმთან წერილი შემეაერთებელ ქსოვილოვანი ძაფებით.

ინტრაფუზალურ ბოქოებს შემდეგი თავისებურება გააჩნიათ — მათი ცენტრალური ნაწილები მოკლებულია აგზნებადობას და შეკუმშვადობას. პერიფერიულ ნაწილებს კი ორივე ეს თვისება აქვთ, მაგრამ გაცილებით უფრო სუსტად გამოხატული, ვიდრე ექსტრაფუზალურ ბოქოებს.

ინტრაფუზალური ბოქოების აფერენტული ინერვაცია. ჩონჩხის კუნთის ყოველ თითისტარაში სისხლძარღვთან ერთად შედის რამდენიმე აფერენტული ნერვული ბოქო, რომლებიც მგრძნობიარე ნეირონების პერიფერიულ მორჩებს წარ-

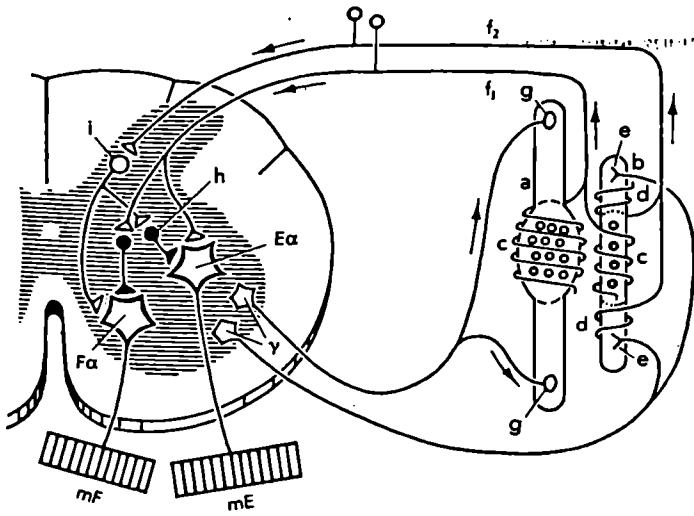
მოადგენენ (სურ. 112). თითისტარაში შესვლის წინ ყოველი მათგანი კარგავს მიეღწევი წარსს. ამ ბოქოებს შორის ერთ-ერთი ყველაზე მსხვილია (10 — 20 მკმ). თითისტარაში იგი უხვად იტოტება. მსხვილი აფერენტული ბოქკოს თითო ტოტი სპირალურად ეხვევა ინტრაფუზალური კუნთოვანი ბოქკოს ცენტრალურ (არააგზნებად) ნაწილს და ანუ ლო ს პ ი რ ა ლ უ რ ა ნ უ პ ი რ ვ ე ლ ა დ დაბოლოებას ქმნის. აფერენტული ბოქკოს ამგვარ დაბოლოებას IA-ჯგუფის მიაკუთვნებენ, ხოლო მასთან დაკავშირებულ მსხვილ აქსონს IA-ბოქკოს უწოდებენ. მორფოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ თითო თითისტარაში მხოლოდ ერთი IA-ბოქკო შედის, რომელიც განტოტვის შემდეგ პ ი რ ვ ე ლ ა დ დაბოლოებას ქმნის ორივე ტიპის ინტრაფუზალურ ბოქკოებზე (ბოქკოები ბირთვული ჩანთით და ბირთვული ძეწკვით).

სხვა ნერვული ბოქკოები, რომლებიც თითისტარაში შედიან, უფრო წვრილებია (4 — 12 მკმ) და დიამეტრის მიხედვით მათ II ჯგუფის აფერენტებს მიაკუთვნებენ. II ჯგუფის აფერენტები უკავშირდებიან მხოლოდ ისეთ ბოქკოებს, რომლებიც ხასიათდებიან ბირთვული ძეწკვით (სურ.112,d). II-დი აფერენტებიც სპირალურად ეხვევიან ინტრაფუზალურ ბოქკოებს და პირველადი დაბოლოებების მეზობლად ორივე მხარეზე მეორად დაბოლოებას ქმნიან (სურ. 112,). გარდა ამისა, ისინი იძლევიან მრავალ განშტოებებს, რომლებიც ქმნიან მტევე ისებურ დაბოლოებას. IA ბოქკოებისაგან განსხვავებით თითო II აფერენტი ორ ან რამდენიმე თითისტარას უკავშირდება.

ინტრაფუზალური ბოქკოების ეფერენტული ინერვაცია. ინტრაფუზალურ კუნთოვან ბოქკოებთან დაკავშირებულია ეფერენტული (ანუ მამოძრავებელი) ნერვული ბოქკოებიც (სურ. 112,e). მათ ფუზიომოტორულ ბოქკოებს უწოდებენ. დიამეტრის სიძირის გამო (2 — 8 მკმ) ეს ბოქკოები A γ — ჯგუფს მიეკუთვნება, ამიტომაც მათ უ-ბოქკოებსაც უწოდებენ. ზურგის ტვინის ვენტრალურ რქაში არსებულ მცირე ზომის ნეირონებს, (30 — 40 მკმ), რომელთა აქსონები უ-ბოქკოებს წარმოადგენენ, უ-მოტონეირონებს უწოდებენ (სურ. 113) ექსტრაფუზალური კუნთოვანი ბოქკოების მსხვილი ეფერენტები A α — ჯგუფს მიეკუთვნება. ამიტომ მათ α ბოქკოებს უწოდებენ, ხოლო შესაბამის უჯრედებს α -მოტონეირონებს.

უ-ბოქკოები, შედიან რა თითისტარაში, იტოტებიან ორად და უკავშირდებიან ინტრაფუზალური ბოქკოების პერიფერიულ (აგზნებად) ნაწილებს. აქ ისინი ორგვარ დაბოლოებას ქმნიან: მამოძრავებელ ფირფიტას (თუ კუნთოვანი ბოქკო ბირთვული ჩანთითაა) და ბუჩქისებურ დაბოლოებას (თუ ბოქკო ბირთვული ძეწკვითაა). ყოველი უ-აქსონი მხოლოდ ერთი ტიპის დაბოლოებას იძლევა: მამოძრავებელ ფირფიტას ან ბუჩქისებურ სტრუქტურას.

მყესის რეცეპტორის აგებულება. თბილისისხლიან ცხოველებში ყოველი ჩონჩხის კუნთის მყესი შეიცავს რეცეპტორულ წარმონაქმნებს. მათ მყესის რეცეპტორებს ან გოლჯის სხეულაკებს უწოდებენ. (სურ. 111, C). გოლჯის სხეულაკი წარმოადგენილია წვრილი მყესოვანი ძაფებით, რომელთაც გარსს აკრავს თითისტარის ფორმის შემაერთებელქოვილოვანი კაფსულა. გოლჯის სხეულაკებთან დაკავშირებულია ორი მსხვილი (10 — 20 მკმ) მიელინისანი აფერენტული ბოქკო, რომლებიც კაფსულაში შესვლის წინ კარგავენ მიელინის გარსს, იტოტებიან უხვად და მრავალრიცხოვან დაბოლოებებს იძლევიან მყესოვან ძაფებს შორის.



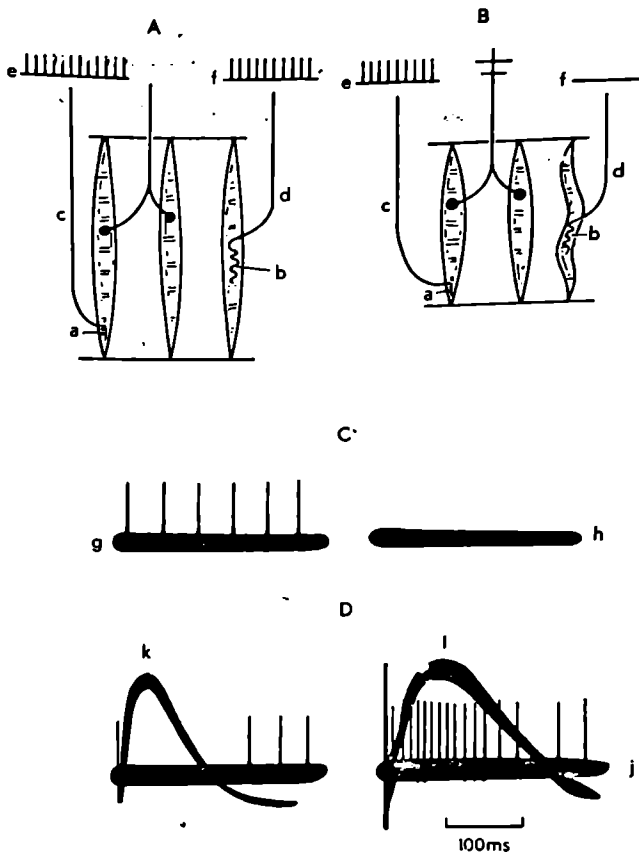
სურ. 113- კუნთოვანი თითისტარას რეცეპტორების ცენტრალური კავშირები.

a — ინტრაფუზალური ბოჭკო ბირთვული ჩანთით, b — ინტრაფუზალური ბოჭკო ბირთვული ძეწკვით, c — ანულოსპირალური (პირველადი) რეცეპტორები, d — მეორადი რეცეპტორები, e — ყ ეფერენტის ბუჩქისებრი დაბოლოება, f_1 — IA ჯგუფის აფერენტი, f_2 — II ჯგუფის აფერენტი, g — ყ აფერენტის მამოძრავებელი ფირფიტა, h — შემაკავებელი ინტერნეირონი, i — შემდგებარე ნეირონი, F — მომხრელი კუნთის ალფა მოტონეირონი, E — გამშლელი კუნთის მოტონეირონი, γ — გამა ნეირონი, mF — მომხრელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო, mE — გამშლელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო.

ამ ბოჭკოებს IB ტიპის აფერენტებს აკუთვნებენ.

ინტრაფუზალური ბოჭკოების I-დი *და II-დი დაბოლოებები, აგრეთვე მეესში არსებული გოლჯის სხეულაკები, მგრძნობიარე არიან კუნთის გაჭიმვისადმი, ე. ი. მექანორეცეპტორებს წარმოადგენენ. მათ შორის განსხვავება აგზნებადობის ხარისხშია: ყველაზე უფრო მგრძნობიარეა ანულოსპირალური რეცეპტორი, შემდეგ — II-დი დაბოლოებები, ხოლო ყველაზე დაბალი აგზნებადობა გოლჯის სხეულაკებს აქვთ. ამიტომაც კუნთის სუსტი გაჭიმვისას (1 — 2 გ) პირველად აქტივდება ანულოსპირალური რეცეპტორი, ხოლო შემდეგ II-დი დაბოლოება. მეესის რეცეპტორების გააქტივებისათვის საჭიროა კუნთის ძლიერი გაჭიმვა (100 — 200 გ).

კუნთის თითისტარების პირველადი რეცეპტორები აღიქვამენ არა მარტო კუნთის გაჭიმვას ანუ სიგრძის ცვლილებას, არამედ გაჭიმვის სისწრაფესაც. მაშასადამე, ანულოსპირალური რეცეპტორები აღიქვამენ გაჭიმვის როგორც სტატიკურ, ისე დინამიკურ პარამეტრებს, ე. ი. წარმოადგენენ პ რ ო პ ო რ ც ი უ ლ — დ ი ფ ე რ ე ნ ც ი ა ლ უ რ რ ე ც ე პ ტ ო რ ე ბ ს (პლ-რეცეპტორებს). კუნთის მეორადი რეცეპტორები, აგრეთვე გოლჯის სხეულაკები, აღიქვამენ გაჭიმვის მხოლოდ სტატიკურ პარამეტრებს (სიგრძის ცვლილების სიდიდეს), ე. ი. პ რ ო პ ო რ ც ი უ ლ რ ე ც ე პ ტ ო რ ე ბ ს (პ - რეცეპტორებს) წარმოადგენენ. აქვე უნდა დაზუსტდეს, რომ გაჭიმვის სტატიკური პარამეტრის მიმართ მგრძნობიარეა ინტრაფუზალური ბოჭკო ბირთვული ძეწკვით, ხოლო დინამიკური პარამეტრის მიმართ — ბოჭკო ბირთვული ჩანთით.



სურ. 114. A და B — კუნთისა და მყესის რეცეპტორების მდგომარეობა შეეუშვის პროცესში. სქემაზე აღნიშნულია, რომ მყესის რეცეპტორი (a) მიმდევრობითაა დაკავშირებული კუნთთან ბოკოსთან, ხოლო თითისტარა (b) — პარალელურად, რაც განაპირობებს მათ რეაქციების ხასიათს კუნთის შეეუშვა-გაქიშვის დროს. A — კუნთის გაქიშვის შედეგად ორივე რეცეპტორი იჭიმება და აქტივდება. რის გამოც მათთან დაკავშირებულ აფერენტებში (c და d) რიტული იმპულსაცია აღიძვრება (e და f). B — კუნთის აქტიური შეეუშვის დროს მყესის რეცეპტორი იჭიმება, ხოლო კუნთის ღუნდება, რის გამოც c აფერენტში რიტული იმპულსაცია აღიძვრება, ხოლო d აფერენტში ფონური აქტივობაც კი ჭრება. C და D — თითისტარისა და მყესის რეცეპტორების აქტივობა კუნთის მოსვენებისა და აქტიური შეეუშვის დროს. C — მოსვენების მდგომარეობაში შეინიშნება კუნთის რეცეპტორის სპონტანური მოქმედება (g), მყესის რეცეპტორში სპონტანური მოქმედება არ არის (h), აქტიური ძლიერი შეეუშვის შემთხვევაში თითისტარას სპონტანური მოქმედება ჭრება (i), ხოლო მყესის რეცეპტორებში (რომელიც გაქიშვას განიცდის) აღმოცენდება ძლიერი რიტული განმუხტვა (j). k, l — კუნთის შეეუშვის მექანოგრამა. ქვემოთ დრო 100 მს.

კუნთისა და მყესის რეცეპტორები კუნთში განლაგების მიხედვით პრინციპულად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. კერძოდ, კუნთის თითისტარები ექსტრაფუზალური ბოკკოების პარალელურად არიან, ხოლო გოლჯის სხეულაკები — მიმდევრობით. ასეთი განლაგების გამო კუნთის რეცეპტორები აღიქვამენ ექსტრა-

ფუნალორი ბოქოების სიგრძის ცვლილებას; მათი აქტივობა იზრდება ვაკუუმის საპასუხოდ. ხოლო მცირდება კუნთის შეკუმშვის დროს. გოლჯის სხეულები კი აღიქვამენ მყესში განვითარებულ დაძაბულობას და აქტივდებიან კუნთის როგორც მძლავრი ვაკუუმის, ისე მძლავრი შეკუმშვის საპასუხოდ (სურ. 114).

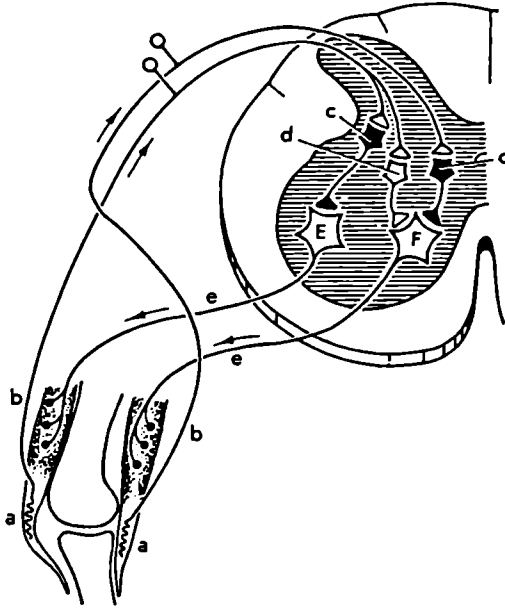
პროპრიოცეპტორების ვაქტივების კანონზომიერებიდან გამომდინარეობს, რომ იზომეტრული შეკუმშვის შემთხვევაში უნდა აქტივდებოდეს გოლჯის სხეულები. ხოლო თითისტარების აქტივობა არ უნდა იცვლებოდეს. მაგრამ სინამდვილეში კუნთის რეცეპტორების აქტივობა ქვეითდება იზომეტრული შეკუმშვის პერიოდშიც. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ასეთ რეჟიმში, მართალია, კუნთის საერთო სიგრძე არ იცვლება, მაგრამ თვით ექსტრაფუნალორი ბოქოები მოკლდებიან; ამასთან ერთად ხდება კუნთის ელასტიკური სტრუქტურების დაგრძელება. რაც კუმშვადი ელემენტების დამოკლების კომპენსაციას ახდენს. ცხადია, რომ ექსტრაფუნალორი ბოქოების შეკუმშვა გამოიწვევს ფონური დაჭიმულობის მოხსნას თითისტარებში და მათი აქტივობა დაქვეითდება.

კუნთისა და მყესის რეცეპტორების ცენტრალური კავშირები. IA — გუფის აფერენტული ბოქო, რომელიც კუნთის პირველადი ანუ ანულოსპირალური რეცეპტორიდან გამოდის, მგრძობიარე ნეირონის პერიფერიული მორჩია. ამ ნეირონის სხეული, როგორც ცნობილია, მოთავსებულია მალთაშუა კვანძში, ხოლო ცენტრალური მორჩი, დორსალური ფესვის გზით, შედის ზურგის ტვინში და ამგზნებელი სინაპსით უკავშირდება უშუალოდ მამოძრავებელ უჯრედს (სურ. 113). ეს უჯრედი დიდი ზომის (90 — 100 მკმ) α-მოტონეირონია, რომლის აქსონი იგივე კუნთის ექსტრაფუნალორ ბოქოებში მთავრდება. გარდა ამისა, IA აფერენტი კოლატერალებს იძლევა, რომლებიც შემაკავებელი ნეირონების საშუალებით უკავშირდებიან ანტაგონისტური კუნთების α-მოტონეირონებს.

მეორადი რეცეპტორებიდან გამოსული ბოქოები (II-დი აფერენტები) მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან თავიანთი ცენტრალური კავშირებით IA-აფერენტებისაგან. მართალია ისინი ამგზნებელი სინაპსებით უშუალოდაც უკავშირდებიან შესაბამის-მოტონეირონებს, მაგრამ ძირითადად მთავრდებიან შუამდებარე ნეირონებზე და შედიან იმ რეფლექსური რკალების შემადგენლობაში, რომლებიც მოცემული კიდურის თითქმის ყველა მოძრავი კუნთის შეკუმშვას, ხოლო გამშლულების — ცენტრალურ შეკავებას იწვევენ (სურ. 113). ამრიგად, II-დი აფერენტები, I-დი აფერენტებისაგან განსხვავებით, მონაწილეობენ არა ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეციპროკულ კოორდინაციაში, არამედ მთელი კიდურის საერთო რეაქციებში.

II-დი აფერენტების გალიზიანებით გამოწვეული მოხრის რეფლექსის ნერვული რკალი შეიცავს არა ერთს, არამედ, სულ მცირე, ორ სინაპსს მაინც. პირველ სინაპსს თვით აფერენტული ბოქო ქმნის შუამდებარე ნეირონზე, ხოლო მეორე სინაპსს — შუამდებარე ნეირონის აქსონი მოტონეირონზე.

მყესის რეცეპტორებთან დაკავშირებული მსხვილი ბოქო (IB აფერენტი) გაცივლის რა დორსალური ფესვის შემადგენლობაში, შედის ზურგის ტვინში და ამგზნებელი სინაპსით მთავრდება მცირე ზომის ინტერნეირონზე, რომლის აქსონიც შემაკავებელი სინაპსით უკავშირდება იგივე მოტონეირონს (სურ. 115). მაშასადამე, მყესის რეცეპტორის ვაქტივება შესაბამისი კუნთის ცენტრალურ შეკავებას (ე. წ. ა ე ტ ო გ ე ნ უ რ შე კ ა ვ ე ბ ა ს) იწვევს. გარდა ამისა, IB-ბოქო ისეთ კოლატერალსაც იძლევა, რომელიც შუამდებარე ნეირონის საშუალებით ანტაგონისტური კუნთის მოტონეირონის ვაქტიურებას იწვევს.



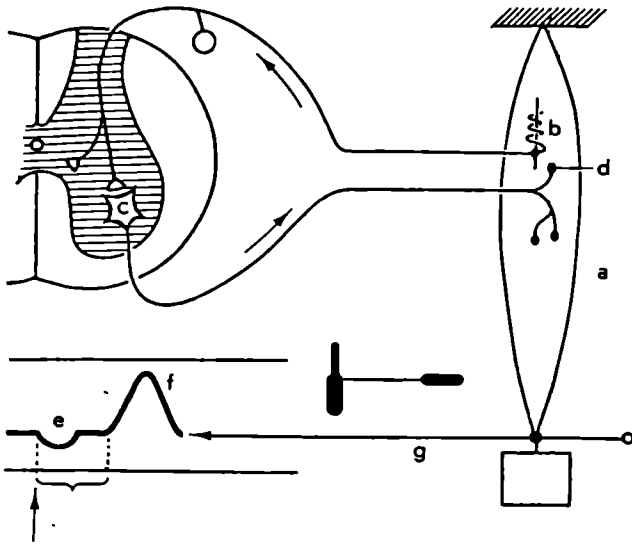
სურ. 115. მყესის რეცეპტორების ცენტრალური კავშირები (სქემა).

a — მყესის (გოლჯის) რეცეპტორები, b — მყესის რეცეპტორებიდან გამოშვებული 1B ჭკუფის აფერენტები, c — შემაჯავებელი ინტერნეირონები, d — შუამდებარე ნეირონი, E — გამშვლი კუნთის α მოტონეირონი, F — მომხრელი კუნთის α მოტონეირონი, e — მოტორული აქსონები (დანარჩენი განმარტება ტექსტში).

მიოტატური რეფლექსის ნერვული მექანიზმი. ინტრაფუზალური ბოქკოები ოდნავ გაჭიმულ მდგომარეობაში არიან ფიქსირებული ექსტრაფუზალურ კუნთთან ბოქკოებს შორის. ამიტომ კუნთის მოსვენების მდგომარეობაშიც კი ანულოსპირალური რეცეპტორი მეტ-ნაკლებად გააქტივებულია და ამიტომ შესაბამისი IA-აფერენტიდან აღირიცხება დაბალი სიხშირის არარეგულარული იმპულსაცია.

კუნთის საერთო გაჭიმვის დროს, ცხადია, იჭიმება ინტრაფუზალური ბოქკოებიც (ე. ი. მათი ცენტრალური ნაწილები) და ანულოსპირალური რეცეპტორები იწყებენ რიტმული იმპულსებით განმუხტვას. ეს იმპულსები ზურგის ტვინში აქტივებენ სათანადო α-მოტონეირონებს და პერიფერიაზე გამოვლინდება მოცემული კუნთის მიოტატური რეფლექსი. რაც უფრო ძლიერია გაჭიმვა, მით უფრო მაღალია ანულოსპირალური რეცეპტორის რიტმული განმუხტვის სიხშირე და მით უფრო ინტენსიურია მიოტატური რეფლექსი. მაგრამ თუ გაჭიმვის ინტენსივობა გარკვეულ მაქსიმუმს აჭარბებს, მაშინ რეფლექსის გაძლიერების ნაცვლად მისი შესუსტება ხდება. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ძლიერი გაჭიმვის შედეგად მოქმედებაში მოდის მყესის მაღალზღურბლოვანი რეცეპტორებიც. ეს კი α-მოტონეირონების შეკავებას გამოიწვევს.

მყესის რეფლექსის ნერვული მექანიზმი. მყესზე ბლაგვი საგნის დარტყმით გამოწვეული რეფლექსის მიზნად მიაჩნდათ მყესში არსებული რეცეპტორების გააქტივება მექანიკური ზემოქმედებით. მაგრამ, როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ,



სურ. 116. ვაკუუმის რეფლექსის მონოსინასური რეფლექსური რკალის სქემა.

a — გამშლელი კენთი, b — კენთის თითისტარა, c — ალფა მოტონეირონი, d — ალფა მოტონეირონი აქსონის დაბოლოება ექსტრაფუზალურ ბოკოებში, e — ბერკეტზე (g) ჩაქუჩის დარტყმის ეფექტი, f — კენთის შვეუშვის მრული. ჩაქუჩის დარტყმა ბერკეტზე იწვევს კენთის სწრაფ გაქიმვას, რის გამოც აქტივდება ამ კენთის ანულოსპირალური რეცეპტორი. აღძრული აფერენტული იმპულსები მოქმედებენ ალფა მოტონეირონზე (c) და იწვევენ მის აგზნებას, რასაც მოჰყვება კენთის სწრაფი და მცირე ლატენციის ერთხელობრივი შვეუშვა (f) (შვილი).

გოლჯის სხეულაკების გააქტივება შემკავებელი ინტერნეირონების გზით, α-მოტონეირონის შეკავებას გამოიწვევს და არა აგზნებას (ეს ე. წ. ავტოგენური შეკავება). ამიტომაც ტერმინი „მყესის რეფლექსი“ ტრადიციით არის შემორჩენილი და გამოხატავს მხოლოდ ამ რეფლექსის გამოწვევის მეთოდს — ბლაგვი საგნის მყესზე დარტყმას. სინამდვილეში მყესზე სწრაფი მექანიკური ზემოქმედების დროს ხდება კენთების და ე. ი. ინტრაფუზალური ბოკოების სწრაფი გაქიმვა, რასაც მოჰყვება ანულოსპირალური რეცეპტორების გააქტივება და იგივე კენთის რეფლექსური შვეუშვა ზემოთ აღწერილი მექანიზმით (სურ. 116).

მყესის რეფლექსის დამახასიათებელი თავისებურებანი გაპირობებულია სათანადო რეფლექსური რკალის მორფოლოგიით: ა) მყესის რეფლექსის ფარული პერიოდი მცირეა, ვინაიდან შესაბამისი რეფლექსური რკალი შეიცავს მხოლოდ ორ ნეირონს, რომელთა შორის მხოლოდ ერთი სინასური კავშირია. ე. ი. მყესის რეფლექსი ტიპური მონოსინასური რეფლექსია. ბ) მყესის რეფლექსი, რომელიც მყესზე ერთჯერადი დარტყმით გამოიწვევა, ერთხელობრივი შვეუშვის სახით ვლინდება. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ანულოსპირალური რეცეპტორებიდან გამოდიან მსხვილი IA-ჯგუფის აფერენტული ბოკოები, რომლებიც აგზნებას ერთნაირი სისწრაფით ატარებდნენ ც.ნ.ს.-კენ. ამიტომ ყველა ეს აფერენტული იმპულსი α-მოტონეირონებამდე ერთი და იგივე დროს აღწევს და მათი აგზნებაც ერთდროულად ხდება, რასაც კენთი ერთხელობრივი შვეუშვით უპასუხებს. ბ) რეფლექსურად იკუმშება იგივე კენთი, რომლის მყესიც

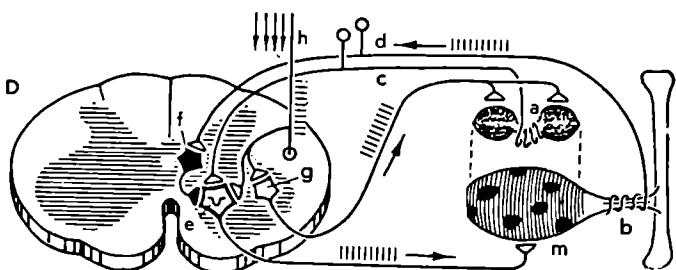
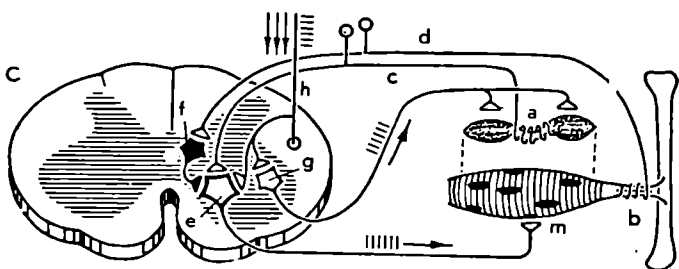
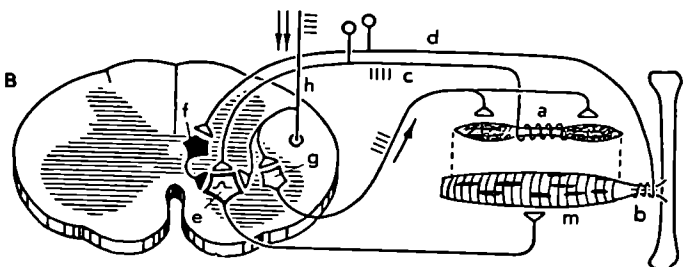
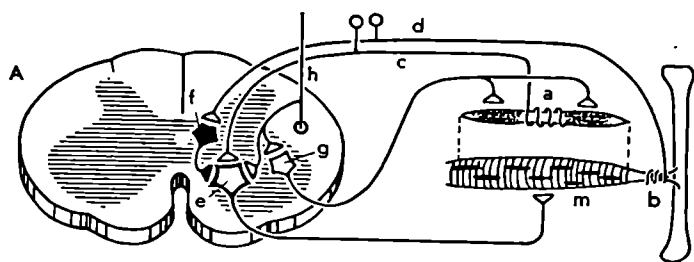
ლიზიანდება მექანიკურად. ასე ხდება იმიტომ, რომ ინტრაფუზალური ბოკოებიდან გამოსული აფერენტები სინაპსებით მთავრდებიან მხოლოდ და მხოლოდ ისეთ α -ნირონებზე, რომელთა აქსონები იგივე კუნთის ექსტრაფუზალურ ბოკოებს აინერვირებენ.

კუნთის რეცეპტორების რეაქცია კუნთის შეკუმშვაზე. ბუნებრივ პირობებში კუნთის შეკუმშვის დროს პროპრიოცეპტორების რეაქციის ხასიათი ღიდად არის დამოკიდებული იმაზე, თუ როგორი იმპულსაცია მოდის კუნთთან. თუ მაოდრავებელი ნერვული იმპულსები კუნთთან მხოლოდ α -აქსონების გზით მოდის, მაშინ იკუმშებიან მხოლოდ ექსტრაფუზალური ბოკოები. ამ უკანასკნელების დამოკლების შედეგად ინტრაფუზალურ ბოკოებში იხსნება „ფონური“ გაქიმვა და შეწყდება ანულოსპირალურ რეცეპტორებში „სპონტანური“ განმუხტვები — შესაბამის IA აფერენტებში დროებით გაქრება არარეგულარული დაბალსიხშიროვანი იმპულსები, ე. ი. დამყარდება „მოსვენების პაუზა“.

იმ შემთხვევაში, როცა აგზნების იმპულსები კუნთთან γ -აქსონებით მოდის, მაშინ გააქტივება იწყებენ ინტრაფუზალური კუნთების პერიფერიული ნაწილები, მაგრამ ამ უკანასკნელების აგზნება და შეკუმშვა არ ცვლის ინტრაფუზალური ბოკოს სიგრძეს. ამის ნაკვლად ხდება მათი ცენტრალური ნაწილების გაქიმვა, ანულისპირალური რეცეპტორები აქტივდებიან და წარმოშობილი აფერენტული იმპულსაცია სათანადო კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს.

კუნთის მონოსინაპსური რეფლექსის გამოწვევა ელექტრული გაღიზიანებით. კუნთების ერთჯერადი რეფლექსური შეკუმშვა შეიძლება გამოვიწვიოთ არა მართო სათანადო მყესზე ბლავი საგნის დარტყმით, არამედ სათანადო მგრძობიარე ნერვის ერთხელობრივი ელექტრული გაღიზიანებით. ამ შემთხვევაშიც ნერვული იმპულსები მსხვილი აფერენტული IA-ბოკოების საშუალებით ერთდროულად მიღწევენ α -მოტონეირონებს და მათი ერთჯერადი ამოქმედებით გამოიწვევენ კუნთის მონოსინაპსურ რეფლექსურ შეკუმშვას. რომელიც თავისი მიმდინარეობით არ განსხვავდება მყესის რეფლექსისაგან. ამ მეთოდით გამოწვეულ მონოსინაპსურ რეფლექსს ჩრეფლექსს უწოდებენ. ხლო მყესზე მექანიკური ზემოქმედებით გამოწვეულ რეფლექსს — T-რეფლექსი ეწოდება (Tendon — ლათინურად მყესს ნიშნავს).

პროპრიოცეპტორების როლი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის რეგულაციაში. ჩონჩხის კუნთებში პროპრიოცეპტორების არაერთნაირი განლაგება და მათი ცენტრალური კავშირების თავისებურება მნიშვნელოვნად განაპირობებს პროპრიოცეპტორების როლს მოტორულ რეფლექსთა რეგულაციაში (სურ. 117). ასე მაგალითად, როცა რეფლექსური რეაქცია სუსტია და ექსტრაფუზალური ბოკოები არასაკმარისად იკუმშებიან, მაშინ ვლინდება ანულოსპირალური რეცეპტორების დადებითი გავლენა რეფლექსზე. კერძოდ, γ — ბოკოებით მოსული იმპულსები გააქტივებენ ინტრაფუზალურ ბოკოებს, რასაც მოჰყვება ანულოსპირალური რეცეპტორების აგზნება. წარმოშობილი რიტმული იმპულსები აფერენტული ბოკოების გზით მიღწევენ α -მოტონეირონებს, იმოქმედებენ მათზე ამაგზნებლად და გააძლიერებენ კუნთების რეფლექსურ შეკუმშვას. პირიქით ხდება, როცა რეფლექსური რეაქცია მეტისმეტად ძლიერია. α -მოტონეირონების მეტისმეტად ძლიერი განმუხტვის გამო ექსტრაფუზალური ბოკოები ისე მძლავრად იკუმშება, რომ შეიძლება კუნთის ან მყესის დაზიანება გამოიწვიოს. ჩვეულებრივ ეს ასე არ ხდება, ვინაიდან კუნთების ინტენსიური შეკუმშვა მყესის



სურ. 117. კენტის რეცეპტორების როლი რეფლექსური რეაქციის რეგულაციაში. a — ანულოსპირალური რეცეპტორი, b — მყესის რეცეპტორი, c — IA აფერენტი, d — IB აფერენტი, e — მოტონეირონი, f — შემაკავებელი ინტერნეირონი, g — γ მოტონეირონი, h — აფერენტული ბოჭკოს დამავალი კოლატერალი, m — ჩონჩხის კენტის ექსტრაფუზალური ბოჭკო, რომელიც დაკავშირებულია ძვალთან.

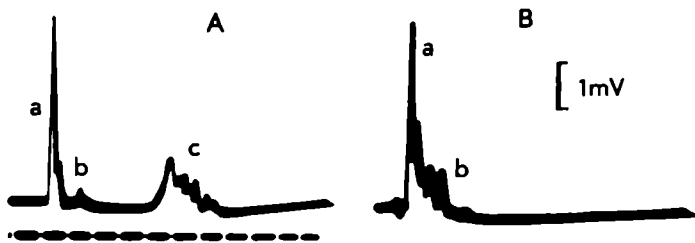
A — მოსვენების მდგომარეობა.
 B — h კოლატერალით მოტონეირონებთან მოდის შედარებით სუსტი იმპულსაცია.
 C — h კოლატერალით ზომიერი იმპულსაცია მოქმედებს α და γ მოტონეირონებზე.
 D — h კოლატერალის გზით ძლიერი იმპულსაცია მოქმედებს α და γ მოტონეირონებზე.

ძლიერ გავიძვეს გამოიწვევს. ამის გამო გააქტივდება მყესის რეცეპტორებიც (გოლჯის სხეულაკები), რომლებიც შემკავებელი ინტერნირონების საშუალებით შეასუსტებენ α -მოტონირონების აქტივობას.

ამრიგად, კუნთისა და მყესის პროპრიოცეპტორები სათანადო აფერენტული ბოქკოებით ტიპიურ „დადებით“ და „უარყოფით“ უწყვეტით კავშირებს ქმნიან ზურგის ტვინთან. ამ კავშირების გზით პროპრიოცეპტორები ასუსტებენ. ან აძლიერებენ კუნთების რეფლექსურ შეკუმშვებს და ამით მოტორული რეაქციების რეგულაციას ახდენენ.

პოლისინაპსური მამოძრავებელი რეფლექსები. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების გამოწვევა შეიძლება არა მარტო კუნთის თითისტარების პირველადი და მეორადი რეცეპტორების გალიზიანებით, არამედ ყველა სხვა სომატოსენსორული რეცეპტორების გალიზიანებითაც. ასეთებია, მაგალითად, კანის სხვადასხვა ტიპის რეცეპტორი, სახსრების რეცეპტორები, კუნთებში არსებული თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები, რომლებიც ეკუთვნიან III და IV ჩვეულის წერილ აფერენტებს. აღნიშნული რეცეპტორებიდან გამოსული აფერენტული ბოქკოები სხვადასხვა დიამეტრისაა და უშუალოდ არ არიან დაკავშირებული მოტონირონებთან. ისინი, როგორც წესი, მთავრდებიან შუამდებარე ნეირონებზე. მაშასადამე, რეფლექსური რკალი, რომელიც ასეთი ტიპის რეცეპტორიდან იწყება, სულ ცოტა 3 ნეირონს, და ე. ი. ორ სინაპსს, მინც შეიცავს. ამიტომაც შესაბამის რეფლექსებს პოლისინაპსურს უწოდებენ.

მონო-და პოლისინაპსური რეფლექსური რკალების ნერვული ელემენტები განლაგებულია ზურგის ტვინის იმ სეგმენტებში, რომლებთანაც დაკავშირებულია სათანადო აფერენტული ბოქკოები. ზურგის ტვინი რომ ცალკეულ სეგმენტებად დავეყოთ ისე, რომ მათ შეუნარჩუნდეს კარგი ფიზიოლოგიური მდგომარეობა, თითოეული სეგმენტიდან შესაძლებელი იქნება მისთვის დამახასიათებელი მონო-და პოლისინაპსური რეფლექსების გამოწვევა (სურ. 118). ამიტომ ასეთ რეფლექსებს ზურგის ტვინის სეგმენტურ რეაქციებს უწოდებენ.



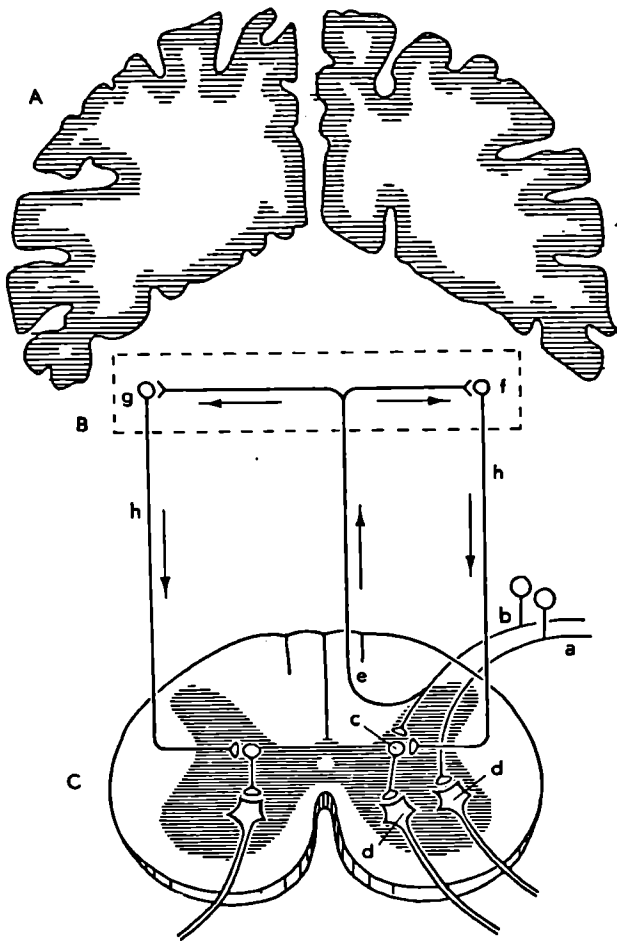
სურ. 118. ზურგის ტვინის ვენტრალური ფესვის პოტენციალები მგრძობიარე ნერვის (ან დორსალური ფესვის) ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ.

A. ქლორალოზით დანარკოზებული (30 მგ/კგ) კატა. ღობიანდება დორსალური L₇ ფესვი; L₇ ვენტრალური ფესვიდან აღირიცხება სამკომპონენტანი რთული პოტენციალი:

a — მცირე ლატენტობის და დიდი ამპლიტუდის პიკოვანი პოტენციალი (მონოსინაპსური რკალის რეფლექსური განმუხტვა).

b — მცირე ამპლიტუდის პოტენციალები (სეგმენტური პოლისინაპსური რკალის განმუხტვა) და c — დიდი ლატენტობის (დაახლოებით 22 მს) პოტენციალი.

B — გალიზიანებისა და რეგისტრაციის იგივე პირობები, მხოლოდ ზურგის ტვინი გადაყვითლია კისრის სეგმენტების დონეზე. ვენტრალური ფესვის პოტენციალი არ შეიცავს მოვნიანო (c) კომპონენტს, რაც იმს დამადასტურებელია, რომ შესაბამისი რეფლექსური რკალი გადის თავის ტვინის დონეზე (იოსელიანი).



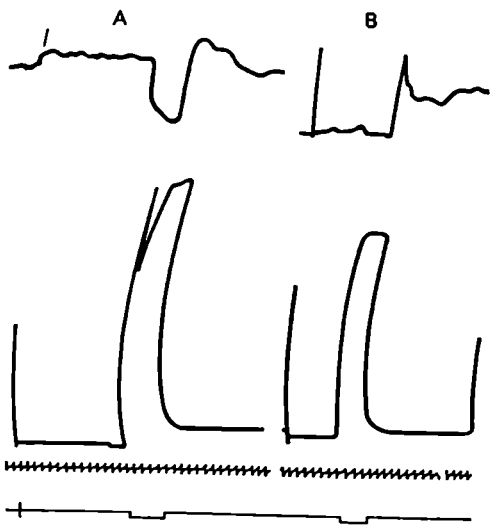
სურ. 119. ზურგის ტვინის რთული რეფლექსური განმუხტვების ნერვული მექანიზმის სქემა.

A — დიდი ტვინის ქერქი, B — მოგრძო ტვინი, C — ზურგის ტვინის ერთი სეგმენტი. a — მონოსინაპსური რეფლექსის აფერენტი, b — პოლისინაპსური რეფლექსის აფერენტი, c — შუამდებარე ნეირონი, d — მოტონეირონები, e — აფერენტული ბოჭკოს ამაველი კოლატერალი და ამაველი კოლატერალის განტოტვა ტვინის ლეროში. ერთი ტოტი უკავშირდება იპსილატერალურად მდებარე ნეირონს (f), ხოლო მეორე ტოტი მთავრდება კონტრალატურალურად (g), h — დამაველი ბულბო-სპინალური გზები, რომლებიც ზურგის ტვინში უკავშირდებიან შუამდებარე ნეირონებს (c).

ზურგის ტვინის პოლისინაპსური რეფლექსების ნაწილი შეიძლება გამოვიწვიოთ გრძელი ნერვული გზების გააქტივებით, რომლებიც გადიან თავის ტვინის დონეზე. ასეთი რეფლექსური რკალების აფერენტულ ნაწილს ქმნის მგრძობიარე ნეირონის ცენტრალური აქსონი თავისი კრანიალური კოლატერალებით. ეს უკანასკნელები გადიან ზურგის ტვინის თეთრი ნივთიერების დორსალური ლარის შემადგენლობაში (სურ. 119), მიაღწევენ თავის ტვინის რომელიმე განყოფილებას და იქ გადაერთვებიან შუამდებარე ნეირონებზე. ეს უკანასკნელები დაკავ-

შირებულნი არიან ისეთ ნეირონებთან, რომელთა აქსონები ქმნიან ზურგის ტვინში ჩამავალ მოტორულ გზებს. ასეთი პოლისინაპსური რეფლექსები აღმოცენდებიან დიდი ლატენტური პერიოდით, მიმდინარეობენ შედარებით ხანგრძლივად და მოქმედებაში მოჰყავთ მრავალი კუნთი.

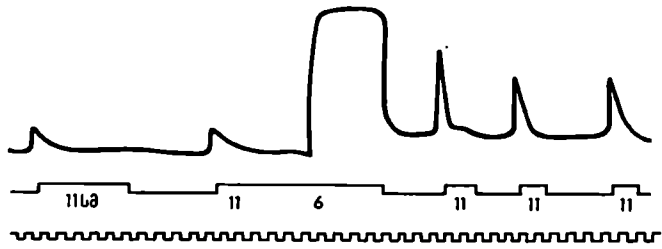
აგზნებადობის ცვლილება უჯრედის შეკავების შემდეგ. ც. ნ. ს.-ში ნერვულ უჯრედთა აგზნება და შეკავება ხშირად საპირისპირო პროცესით იცვლება. ასე მაგალითად, მოტონეირონის სხეულში გავრცელებადი აგზნების შემდეგ აგზნებადობის დაქვეითება ხდება, რაც ელექტროგრაფულად კვალის ჰიპერპოლარიზაციის სახით გამოვლინდება. ამ შემთხვევაში აგზნებადობის დაქვეითება, ძირითადად, გაპირობებულია რენსოუს უჯრედების შემკავებლური მოქმედებით მოტონეირონზე. მაგრამ მოტონეირონებში აგზნებადობის დაქვეითება ლოკალური აგზნების შემდეგაც შეიმჩნევა, რაც რენსოუს უჯრედების მოქმედებით არ არის გამოწვეული, არამედ იმით, რომ დეპოლარიზაციული პოტენციალი (აპსპ) თავისთავად გადადის ჰიპერპოლარიზაციაში (ეკლსი). პრინციპულად მსგავსი მოვლენა შეიმჩნევა შემაკავებელი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ: აგზნებადობის ხარისხი იზრდება იმ ნერვულ უჯრედებში, რომლებიც გალიზიანების დროს შეკავებული იყვნენ. უჯრედის აგზნებადობის მგვარ მატებას მიმყოფა ააღვილებას უწოდებენ. მიმყოფი გაადვილება მით უფრო ძლიერია, რაც უფრო ინტენსიურია წინამორბედი შეკავება და რაც უფრო სწრაფად ხდება შეკავების შემცირება, ე. ი. რაც უფრო სწრაფად მცირდება შპსპ. თუ შპსპ-ს შემცირება ძალიან ნელა ხდება, მაშინ მიმყოფი გაადვილება შეიძლება საერთოდ არ აღმოცენდეს.



სურ. 120. „უჯუცემული შეკუმშვა“ დეცერებრივ კატაზე. მოცემულია იდაყვის გამშლელი კუნთის (ზემო მრუდი) და მომხრელის (ქვედა მრუდი) მექანიკური ეფექტები სათანადო მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანებისას. A — ცდაში გამშლელი კუნთი ტონურად არის შეკუმშული, ხოლო B ცდაში — მოსვენების მდგომარეობაშია. სათანადო მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანება (სასიგნალო ხაზის დაწევა) ორივე ცდაში მომხრელი კუნთის შეკუმშვას იწვევს. პარალელურად ხდება გამშლელი კუნთის ტონური შეკუმშვის მოხსნა. (A) გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ორივე ცდაში ვითარდება გამშლელის მძლავრი ტონური „უჯუცემული შეკუმშვა“. უშუალოდ მექანოგრაფების ქვეშ აღირიცხება დრო სეკუნდებში.

ცენტრალურ უჯრედებში მიმყოლი გაადვილება შეიძლება იმდენად ძლიერი იყოს, რომ გავრცელებადი აგზნებაც კი გამოიწვიოს მათში. ი. ს ე ჩ ე ო ვ ი იუ პირველი, რომელმაც შეამჩნია, რომ ძლიერი შემაკავებელი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ გარკვეული კუნთები, რომლებიც მანამდე შეკავებულნი იყვნენ, შეკუმშვას იწყებდნენ. შემდეგ ეს მოვლენა შე რ ი ნ გ ტ ო ნ მ ა შეისწავლა დაწვრილებით და მას „უკუემული შეკუმშვა“ ანუ „რებაუნდი“ უწოდა (სურ.120). შერინგტონის მიხედვით უკუემულ შეკუმშვას საფუძვლად უდევს შემდეგი კანონზომიერება, რომ ცენტრალურ ნერვულ უჯრედებში აგზნება და შეკავება თავისთავად იცვლება საპირისპირო პროცესით. ნერვული უჯრედების ამ თვისებას შერინგტონმა „მიმყოლი ინდუქცია“ უწოდა. უდავოა, რომ უკუემული შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს უჯრედების გაადვილებას ანუ აგზნებადობის აღმატებას, მაგრამ აუცილებელია აგრეთვე ფონური ქვეზღურბლოვანი იმპულსაციის არსებობა, რომელიც ზღურბლოვანი გახდება უჯრედების გაადვილების შემდეგ და მათ აგზნებას გამოიწვევს.

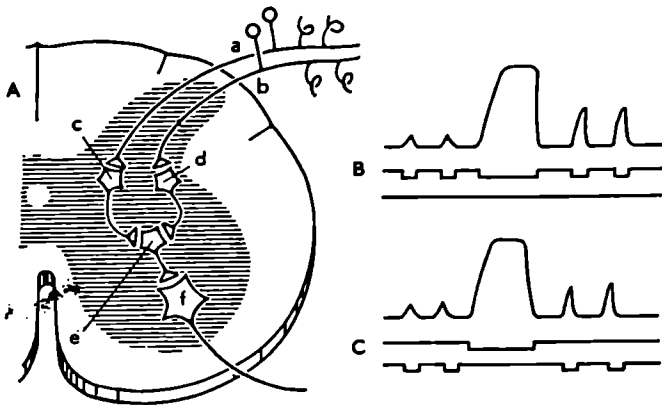
ხინალური რეფლექსების პოსტტეტანური პოტენციაცია. რეცეპტორული ფარგლების ან მათგან გამომავალი მგრძობობიარე ნერვების მეტ-ნაკლებად ძლიერი გალიზიანება, რომელიც მოტორულ რეაქციას იწვევს, გარკვეული ხნით აძლიერებს ც. ნ. ს.-ის რეფლექსური მოქმედების უნარს. ამიტომ არის, რომ შედარებით სუსტი პერიფერიული გალიზიანების საპასუხოდ ჩონჩხის კუნთები უფრო მძლავრად იკუმშებიან იმ შემთხვევაში, თუ ეს გალიზიანება მოქმედებს ხანმოკლე, მაგრამ ძლიერი რეფლექსური რეაქციის შემდეგ (სურ. 121). ამ მოვლენას რეფ-



სურ. 121. რეფლექსური პოსტტეტანური პოტენციაცია. ძალის საზურგტეინო პრეპარატი. იწერება უკანა ფეხის რეფლექსური მოძრაობა. ინდუქციური კვეთებით ღიზიანდება კანი მოხრის მიძლები ველის ფარგლებში. თავდაპირველად კანი ორჯერ ღიზიანდება მცირე ინტენსივობით — 11 სმ; შემდეგ წარმოებს მძლავრი გალიზიანება — 6 სმ. ამის შემდეგ ხელახლა მცირე ინტენსივობის გალიზიანება გამოიყენება (11 სმ). სურათიდან ჩანს, რომ ძლიერი გალიზიანების შემდეგ, სუსტი გალიზიანება უფრო დიდ ეფექტს (ილურის მოხრას) იწვევს, ვიდრე მანამდე. ქვემო ხაზი აღნიშნავს დროს სეკუნდებში.

ლექსური მოქმედების პ ო ს ტ ტ ე ტ ა ნ უ რ ი პ ო ტ ე ნ ც ი ა ც ი ა ეწოდება და მას საფუძვლად უდევს ის ცვლილებები, რომლებიც თავს იჩენენ სინაპსებში რიტმული აგზნების შემდეგ. ეს ცვლილებებია: პრესინაპსების ჰიპერპოლარიზაცია, სინაპსური მედიატორის მობილიზაცია და Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის გაზრდა პრესინაპსებში.

აღნიშნული ცვლილებები თავს იჩენენ მხოლოდ იმ სინაპსებში, რომლებიც აქტივდებიან რიტმულად. აქედან ცხადია, რომ პოსტტეტანური პოტენციაცია ჰომოსინაპსური ფენომენია და უნდა გამოვლინდეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა ორივე გალიზიანება (ძლიერი რეფლექსის გამომწვევი და საცდელი) ერთი



სურ. 122. რეფლექსების პეტეროსინაპსური პოსტტეტანური პოტენციალის ნერვული მექანიზმის სქემა.

A — ზურგის ტვინის მრავალნეირონანი რეფლექსური რჯალის სქემა.

a, b — ერთი და იგივე რეფლექსის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც სხვადასხვა მგრძობიარე ნერვში გადიან; c, d — შუამდებარე ნეირონები, რომლებიც სინაპსებით უკავშირდებიან ერთსა და იმავე შუამდებარე ნეირონს (e). f — ენტრალური რქის მამოძრავებელი ნეირონი. B და C — ზედა მრედი კუნთის რეფლექსური შვეუშვების მექანოგრაფა. მექანოგრაფის ქვეშ გაღობიანების სასიგნალო ხაზები: ზედა — a აფერენტის გაღობიანება, ქვედა — b აფერენტის გაღობიანება. სქემიდან ჩანს, რომ ერთ-ერთი მგრძობიარე ნერვის (მაგ., a ბოჭკოს) რიტმული გაღობიანების შემდეგ შეიძლება გაძლიერდეს არამარტო იმავე ნერვის ერთხელობრივი გაღობიანების ეფექტები (იხ. B), არამედ მეორე ნერვის გაღობიანების ეფექტებიც (იხ. C); ეს იმით არის გამოწვეული, რომ a — ბოჭკოს წინასწარი რიტმული გაღობიანება გამაადვილებლად იმოქმედებს არამარტო სათანალო შუამდებარე ნეირონის (c) სინაპსურ დაბოლოებაზე (ჰომოსინაპსური პოსტტეტანური პოტენციალი), არამედ საერთო შუამდებარე ნეირონის (e) სინაპსურ დაბოლოებაზეც. რის შედეგადაც შეიძლება გამოვლინდეს არა მარტო ჰომოსინაპსური, არამედ „პეტეროსინაპსური“ პოსტტეტანური პოტენციალიც (იხ. C). ორივე ცდაში ზედა სასიგნალო ხაზის დაწვევა აღნიშნავს a ბოჭკოს გაღობიანების მომენტებს. ხოლო ქვედა სასიგნალო ხაზს — b ბოჭკოს გაღობიანების მომენტებს.

და იგივე მგრძობიარე ნერვზე მოქმედებს. მაგრამ ზოგჯერ პოსტტეტანური გაძლიერება იმ შემთხვევაშიც შეინიშნება, როცა წინასწარი ძლიერი გაღობიანება სხვა აფერენტულ ბოჭკოებზე მოქმედებს (სურ. 122,). ასეთი „პეტეროსინაპსური“ პოტენციალი შეიძლება მიღებულ იქნას ისეთ რეფლექსებში, როცა სხვადასხვა აფერენტული ბოჭკოები მოტონეირონების პოლისინაპსურ გააქტივებას ერთი და იგივე შუამდებარე ნეირონებით იწვევენ. პოსტტეტანურ გაძლიერებას აქ საფუძვლად უდევს იმ სინაპსების ფუნქციური ცვლილებები, რომლებსაც საერთო შუამდებარე ნეირონები ქმნიან მოტონეირონებზე (სურ. 122, I).

საინალური შოკი. ზურგის ტვინის სრული გადაკვეთა რეფლექსური მოქმედების დაქვეითებას იწვევს. სუსტდება ზურგის ტვინის როგორც მოტორული, ისე ვეგეტატიური რეფლექსები. ასეთ მოვლენას სპინალური შოკი ეწოდება. შოკური მდგომარეობა ვითარდება ზურგის ტვინის იმ განყოფილებაში, რომელიც გადაკვეთის ქვემოთ (კაუდალურად) არის.

საინალური შოკი შექცევადი მოვლენაა და გარკვეული ხნის შემდეგ ქრება. მისი ინტენსივობა და რეფლექსური რეაქციების აღდგენის პერიოდი ერთნაირი არ არის ევოლუციური კიბის სხვადასხვა საფეხურზე მდგომ ხერხემლიან ცხოვე-

ლებში. შოკური მდგომარეობა უფრო ძლიერია და უფრო დიდხანს გრძელდება ისეთ ხერხემლიან ცხოველებში, რომლებსაც უკეთ აქვთ გამოხატული ე ნ ც ე ფ ა - ლ ი ზ ა ც ი ა . ე . ი . უკეთ აქვთ განვითარებული თავის ტვინი და მისი ფუნქციები. ასე მაგალითად. ბაყაყში შოკური მდგომარეობა გრძელდება მხოლოდ რამდენიმე წუთს: ფრინველებში შედარებით უფრო დიდხანს. მტაცებლებში ზურგის ტვინის გადაჭრა რამდენიმე საათით იწვევს რეფლექსური მოქმედების დათრგუნვას. მაიმუნებში სპინალური შოკი რამდენიმე დღე ან კვირა გრძელდება, ხოლო ადამიანებში — რამდენიმე თვეც კი.

სპინალური შოკის მსგავსი მდგომარეობა გამოიწვევა ზურგის ტვინის „ფუნქციური გადაკვეთითაც“, როცა ერთ-ერთი სეგმენტი თანდათან ცივდება იმ დონემდე, რომ ამ სეგმენტში წყდება აგზნების გატარება. ამის შედეგად ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გაცივებული სეგმენტის ქვემოთ ძლიერ კნინდება. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ზურგის ტვინის სეგმენტებში შოკის ძირითადი მიზეზი ის არის, რომ ამ სეგმენტებს სცილდება თავის ტვინის გავლენა. ასეთი დასკვნის სისწორეს ადასტურებს ის ფაქტი, რომ რეფლექსების აღდგენის შემდეგ, ზურგის ტვინის განმეორებითი გადაკვეთა პირველი კვეთის ქვემოთ არ იწვევს შოკის ხელახალ განვითარებას.

სპინალური შოკის მექანიზმი დაზუსტებული არ არის. ვარაუდობენ, რომ მას საფუძვლად უნდა ედოს ზურგის ტვინის α - და γ - მოტონეირონების, აგრეთვე შუამდებარე ნეირონების, აგზნებადობის დაქვეითება. ამის მიზეზი კი ის უნდა იყოს, რომ ზურგის ტვინის გრძელი გამტარი გზების გადაკვეთის გამო, აღნიშნული ნერვული უჯრედები აღარ იღებენ თავის ტვინიდან გამაადვილებელ (ამაგზნებელ) იმპულსებს. გარდა ამისა, ამ სეგმენტების შემკავებელი ინტერნეირონები თავისუფლდებიან თავის ტვინიდან ჩამომავალი შემკავებელი იმპულსაციისაგან, რის გამოც ძლიერ იზრდება მათი აქტივობა და ღრმავდება რეფლექსური მექანიზმების შეკავება.

ცენტრალური დაღლა. ხანგრძლივი პერიფერიული გალიზიანების პირობებში ზურგის ტვინის ნებისმიერი რეფლექსი თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. ამ მოვლენას ცენტრალურ დაღლას უწოდებენ. ისევე როგორც კუნთის შემთხვევაში რეფლექსური რკალების დაღლის მიზეზი შეიძლება იყოს, ერთი მხრივ, ნივთიერებათა ცვლის პროლუქტების (მეტაბოლიტების) ჰარბად დაგროვება და მათი მოშხამეული მოქმედება სინაპსურ წარმონაქმნებზე, ხოლო მეორე მხრივ, ენერგეტიკული მასალის გამოლევა. ამის მიხედვით გერმანელი მეცნიერი ფერკორნი ცენტრალური დაღლის ორ ფორმას არჩევდა: „ნამდვილი დაღლა“ (მეტაბოლიტების დაგროვება) და „განლევა“ (ენერგეტიკული მასალის გამოლევა).

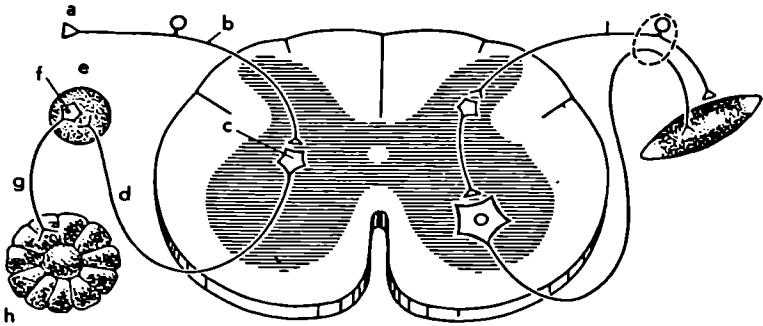
შეკავების როლი ცენტრალურ დაღლაში. ხანგრძლივი გალიზიანების შედეგად რეფლექსური რეაქციების სრული გაქრობა ყოველთვის არ მიუთითებს რეფლექსური მექანიზმების აბსოლუტურ დაღლაზე. ზოგჯერ იგი შეიძლება გამოწვეული იყოს ცენტრალური შეკავებით. ცნობილია, რომ ყოველი რეფლექსური რკალის ნერვული უჯრედები ორგვარ იმპულსაციას იღებენ: ამაგზნებელს და შემაკავებელს. მგრძობიარე ნერვის გალიზიანების დროს სათანადო საკოორდინაციო აპარატში, ბუნებრივია, ჰარბობს ამაგზნებელი იმპულსაცია. ამიტომ ეს საკოორდინაციო აპარატი იგზნება და პერიფერიაზე შესაბამისი რეფლექსი ვლინდება. მეტ-ნაკლებად გახანგრძლივებული გალიზიანების პირობებში რეფლექსური მექანიზმები იღლება, უჯრედების აგზნებადობა ქვეითდება. ამის გამო

ძნელდება მათი აგზნება და ადვილდება შეკავება. დალოს გარკვეულ სიღრმეზე ნერვული უჯრედების აგზნებადობა იმდენად ქვეითდება, რომ შემაკავებელი იმპულსაცია საკმარისი აღმოჩნდება მათ შესაკავებლად. ამას მოჰყვება რეფლექსური რეაქციის შეწყვეტა.

ვეგეტატიური რეფლექსის ზოგადი ცნება, სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების პრე-და პოსტგანგლიური ნეირონების მოქმედება არ არის დამოკიდებული მხოლოდ ც.ნ.ს.-ში არსებული ვეგეტატიური ცენტრების სპონტანურ მოქმედებაზე. მათი გააქტივება ხშირად რეფლექსურადაც ხდება. ასეთი რეფლექსების ნერვული მექანიზმი შემდეგნაირია: როცა რაიმე გამლიზიანებელი შინაგან ორგანოზე მოქმედებს, აქტივდება აქ არსებული ინტერორეცეპტორები და მათთან დაკავშირებული მგრძნობიარე ბოქკოები. ამ უკანასკნელების საშუალებით აგზნება გატარდება ც.ნ.ს.-კენ და მოქმედებაში მოიყვანს სათანადო ვეგეტატიურ ცენტრს. საბოლოოდ პრეგანგლიური და პოსტგანგლიური ვეგეტატიური ნერვების გზით აგზნება აღწევს პერიფერიაზე და ამრიგად შინაგან ორგანოებში ვლინდება ერთი ან რამდენიმე ვეგეტატიური რეფლექსური რეაქცია: იცვლება გულის ცემის სიხშირე, ვიწროვდება ან ფართოვდება სისხლძარღვების სანათური, ძლიერდება ან სუსტდება საჭმლის მომნელებელი ჭირკვლების სეკრეცია და ა. შ.

შინაგან ორგანოებთან დაკავშირებულ მგრძნობიარე ბოქკოებს ჩვეულებრივ, არ მიაკუთვნებენ ვეგეტატიურ სისტემას. მათ „ვისცერალურ აფერენტებს“ უწოდებენ. ვისცერალური აფერენტები ძირითადად ვეგეტატიური ნერვების შემადგენლობაში გაივლიან და სომატური სისტემის აფერენტებთან ერთად დორსალურ ფესვების გზით შედიან ზურგის ტვინში. მათი აფერენტული ნეირონების სხეულებიც მალთაშუა სპინალურ კვანძებშია მოთავსებული. გულმკერდისა და მუცლის ღრუს ორგანოებიდან გამოსული ვისცერალური აფერენტები ცთომილი ნერვის შემადგენლობაში გაივლიან და მისივე საშუალებით შედიან მოგრძო ტვინში. ვისცერალური აფერენტები ც.ნ.ს.-ში შესვლის შემდეგ სინაპსებით მთავრდებიან სათანადო პრეგანგლიურ ნეირონებზე (ზურგის ტვინში პრეგანგლიური ნეირონები, როგორც წესი, განლაგებული არიან რუხი ნივთიერების გვერდით რქებში). ამრიგად, უმარტივესი ვეგეტატიური რეფლექსის ნერვული რკალიც, სულ ცოტა, ორ სინაპსს შეიცავს (სურ.123): ვისცერალური აფერენტის სინაპსი პრეგანგლიურ ნეირონზე და პრეგანგლიური აქსონის სინაპსი პოსტგანგლიურ ნეირონზე.

ცნება აქსონ-რეფლექსზე. პერიფერიულ გალიზიანებაზე ვეგეტატიური რეაქციების აღძვრა ყოველთვის არ არის დაკავშირებული ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედებასთან. მაგალითად, ზურგის ტვინის დორსალური ფესვების გადაჭრის შემთხვევაში ტკივილის რეცეპტორებთან დაკავშირებული წვრილი ნერვული ბოქკოების გალიზიანება იწვევს სისხლძარღვების ვაფართოებას და კანის იმ უბნის გაწითლებას, რომელსაც ეს ბოქკოები აინერვირებენ. ეს ეფექტი იმ შემთხვევაშიც კი გამოიწვევა, როცა ზურგის ტვინი მოცილებულია და კანის სისხლძარღვების სიმპათიკური ბოქკოები დეგენერირებულია. მიუხედავად ამისა აღწერილი რეაქცია არ არის გამოწვეული გამლიზიანებელი აგენტის უშუალო მოქმედებით ეფექტორულ ორგანოზე. ამას ადასტურებს შემდეგი დაკვირვება: თუ დავაზიანებთ კანის რეცეპტორებიდან გამოსულ წვრილ აფერენტულ ბოქკოებს, მაშინ აღწერილი ეფექტი აღარ გამოიწვევა. ასეთ ფაქტებზე დაყრდნობით გამოითქვა მისაზრება, რომ წვრილ აფერენტულ ბოქკოებს უნდა გააჩნდეთ კოლატერალები, რომლებიც დაკავშირებული არიან კანის სისხლძარღვებთან და



სურ. 123. ზურგის ტვინის სეგმენტის რეფლექსური რკალები. მარცხნივ მოცემულია ვეგეტატიური რეფლექსური რკალის პრინციპული სქემა, მარჯვნივ — სომატური რეფლექსის სამწირო-ნიანი რკალი, a — ინტეროცეპტორი, b — ვისცელარული აფერენტი, c — პრეგანგლიური ნეირონი, d — პრეგანგლიური ბოკო, e — ვეგეტატიური კვანძი, f — პოსტგანგლიური ნეირონის სხეული, g — პოსტგანგლიური ბოკო, h — შინაგანი ორგანო (ნაწლავი).

მათი სანათურის შეცვლას აპირობებენ. მაშასადამე ვარაუდობენ, რომ ზოგიერთ აფერენტულ ბოკოს გამოყვოფა „ეფერენტული“ ტოტი, რომელსაც შეუძლია გარკვეული ვეგეტატიური რეაქციის გამოწვევა, ასეთი ტიპის რეაქციას აქსონ-რეფლექსს უწოდებენ.

უნდა ითქვას, რომ მოსაზრება აქსონ-რეფლექსის შესახებ მეტ-ნაკლებად ჰიპოთეტურია, რადგან იგი ეყრდნობა არაპირდაპირ ფიზიოლოგიურ ცდებს. მორფოლოგიური კვლევის შედეგად კი ვერ მოხერხდა სათანადო სტრუქტურის დადგენა. ამიტომ არ არის გამორიცხული რომ ზემოთ აღწერილ ვეგეტატიურ რეაქციას სხვა მექანიზმი ედოს საფუძვლად. მაგალითად, შესაძლებელია, რომ კანში ტკივილის რეცეპტორებთან დაკავშირებული ბოკოების გააქტივების დროს მათგან თავისუფლდება სისხლძარღვთა გამათვართოვებელი ნივთიერება, რომელიც სისხლძარღვის სანათურის ცვლილებას იწვევს. ასეთი მექანიზმის შემთხვევაში, ცხადია, არ არის საჭირო იმის დაშვება, რომ აფერენტულ ბოკოებს გამოეყოფათ ეფერენტული ტოტები.

თანზოგილი რეფლექსების ცვალებადობა

ზოგადი ცნება რეფლექსთა ცვალებადობის შესახებ. საზურგტვინე ცხოველებში როგორც მოტორული, ისე ვეგეტატიური რეფლექსები თანზოზილ რეაქციებს მიეკუთვნება, რომელთა მორფოლოგიურ საფუძველს გენეტიკურად განმტკიცებული ნერვული რკალები წარმოადგენენ. ამიტომ არის, რომ ერთი და იგივე პირობებში ასეთი რეფლექსები სტაბილურ ხასიათს ატარებენ და სტერეოტიპულად ვლინდებიან. მიუხედავად ამისა, თანზოზილ რეფლექსთა სტაბილურობა აბსოლუტური არ არის და ორგანიზმის შინაგანი არის მეტნაკლებად შეცვლა მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მათ მიმდინარეობაზე და ზოგჯერ დიამეტრულადაც კი ცვლის რეფლექსის ხასიათს. ზოგიერთი თანზოზილი რეფლექსის ცვალებადობა აღწერილი იყო ჭერ კიდევ მე-19 საუკუნეში (კიურ-შნერი, 1841; ფლუგერი, 1853) დღეისათვის კი ცნობილია, რომ ეს კანონზო-

მიერება საერთოა ყველა თანშობილი რეაქციისათვის:

1) მაგალითად, ცნობილია, რომ უკანა კიდურის გალიზიანება მოხრის რეფლექსის რეცეპტორულ არეში, ამ კიდურის მოხრას იწვევს. მაგრამ თუ ასეთი გალიზიანება იმ დროს ხდება, როცა ცხოველს (მაგ., კატას) თავი ქვევით აქვს დახრილი გარკვეული კუთხით, მაშინ ზემოთ აღნიშნული გალიზიანების საპასუხოდ კიდური გაიშლება მოხრის ნაცვლად. ე. ი. ერთი და იგივე გალიზიანების მიუხედავად, მოხრის რეფლექსი შეიცვალა გაშლის რეფლექსით. დიამეტრალურად საწინააღმდეგო ეფექტი მიიღება, როცა ცხოველს თავი ზევით აქვს აწეული. ასეთ შემთხვევაში უკანა კიდურზე გაშლის რეცეპტორული ველის გალიზიანებაც კი მოხრის რეფლექსს გამოიწვევს.

2) ძალღებში კანის გალიზიანება ზურგის მიდამოში ფხანის რეფლექსს აღძრავს: თანამოსახელე მხარზე უკანა კიდური მოიხრება, თათი შეეხება გალიზიანებულ უბანს და განხორციელდება რიტმული მოტორული აქტი — ტიპური ფხანის რეაქცია. მაგრამ თუ ცხოველი წევს მაგარ საყრდენზე, მაშინ იმავე მხარის გალიზიანება ფხანის რეფლექსს არ იწვევს. მხოლოდ ძლიერი გალიზიანების შემთხვევაში აღიძვრება ფხანის რეფლექსი მაგრამ, სხეულის საწინააღმდეგო მხარეზე.

რეფლექსთა ცვალებადობის ნერვული მექანიზმი. თანშობილ რეფლექსთა ცვალებადობის ნერვული მექანიზმის განხილვა ხელსაყრელია იმ ცდის მაგალითზე, რომელიც აღწერა ი. სეჩენოვმა. ამ ცდის არსი შემდეგში მდგომარეობს: სპინალურ ბაყაყზე უკანა კიდურის გალიზიანება მოხრის რეცეპტორულ არეში, ნორმალურად, ამ კიდურის მოხრას იწვევს. მაგრამ თუ იგივე გალიზიანება მოხდება კიდურის წინასწარ პასიურად მოხრის ფონზე, მაშინ ეს კიდური გაიშლება ნაცვლად მოხრისა. მაშასადამე, კიდურის პასიურმა მოხრამ თანშობილი რეაქციის შეცვლა განაპირობა — მოხრის რეფლექსის ნაცვლად გამოვლინდა გაშლის რეფლექსი.

აღწერილი მოვლენის მექანიზმი შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ: კიდურის პასიური მოხრის დროს ხდება სათანადო სახსრების გამშლელი კუნთების გაჭიმვა და მათი რეცეპტორების მეტნაკლებად გააქტივება. წარმოშობილი აფერენტული იმპულსაცია აღწევს ზურგის ტვინს და გაშლის რეფლექსის ცენტრალურ მექანიზმებში აგზნებადობის მომატებას იწვევს. მოხრის რეფლექსურ რკალში კი აგზნებადობა ქვეითდება რეციპროკული შეკავების გამო. ასეთ ფონზე ნებისმიერი პერიფერიული გალიზიანება კიდურის გაშლას გამოიწვევს, ვინაიდან აგზნების ირადიაციის შედეგად პირველ რიგში გააქტივდება აღმატებული აგზნებადობის მქონე ნერვული მექანიზმი ანუ გაშლის რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი.

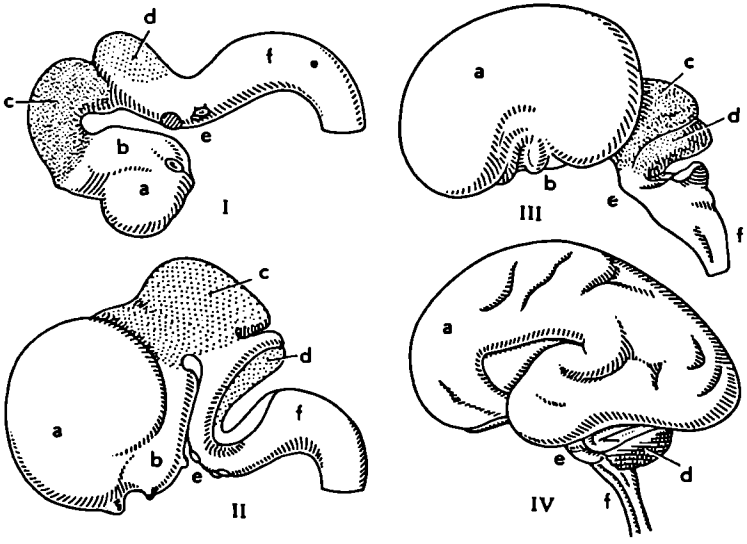
ზურგის ტვინის რეფლექსურ მოქმედებაში საკოორდინაციო აპარატების აგზნებადობის დიდ მნიშვნელობაზე მიუთითებს შემდეგი ცდა: თუ წინა კიდურების საკოორდინაციო აპარატებს დავამუშავებთ სტრიქინით და ამით მალლა აწვევთ მათ აგზნებადობას, მაშინ უკანა კიდურზე ნებისმიერი მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანება რეფლექსურ რეაქციებს, პირველ რიგში, წინა კიდურებზე გამოიწვევს.

თავის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა

ნერვული სისტემის ფილოგენეზის პროცესში განსაკუთრებით ძლიერ განვითარდა ნერვული მილის წინა ნაწილი, რომლიდანაც საბოლოოდ ჩამოყალიბდა თავის ტვინი. ევოლუციური კიბის სხვადასხვა საფეხურზე მდგომი ხერხემლიანი ცხოველების ნერვული სისტემის ურთიერთშედარებიდან ჩანს, რომ თავის ტვინმა განვითარების მეტად რთული გზა განვლო. ამ ხანგრძლივი პროცესის წარმოდგენა, ერთგვარი მიახლოებით, შესაძლებელია ნერვული სისტემის ჩანასახოვანი განვითარების შესწავლით.

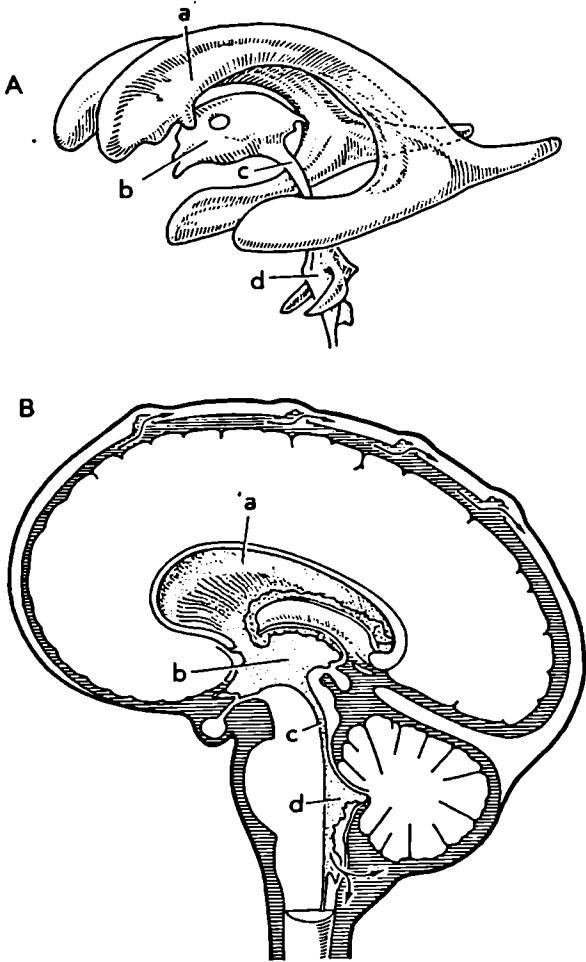
ჩანასახოვანი განვითარების გარკვეულ სტადიაზე ნერვული მილის წინა ნაწილი კარგავს მისთვის დამახასიათებელ სეგმენტურ სტრუქტურას. ეს იმიტომ ხდება, რომ ნერვული მილის აღნიშნული უბანი ინტენსიურად იზრდება სისქეში და ორ ადგილას გადაიზონრება ნაკეებით. ამგვარად ჩამოყალიბდება თავის ტვინის პირველადი სამი ბუშტი (სურ. 124), რომლებიდანაც შემდეგ ვითარდება თავის ტვინის სამი ძირითადი განყოფილება: წინა ტვინი (prosencephalon); შუა ტვინი (mesencephalon) და უკანა ანუ რომბისებრი ტვინი (rhombencephalon).

ჩანასახოვანი განვითარების უფრო მოგვიანო სტადიაზე ხდება წინა და უკანა ბუშტების ხელახალი გადაზონრვა. მაშასადამე განვითარების ამ ეტაპზე თავის ტვინი ხუთი ბუშტით არის წარმოდგენილი (სურ. 124). თავის ტვინის საბოლოო დიფერენცირების შედეგად ყალიბდება ზრდასრული ტვინის შემდეგი ანატომიური განყოფილებები: მეხუთე ბუშტიდან-მოგრძო ტვინი (myelen-



სურ. 124. თავის ტვინის ემბრიონალური განვითარება. მოცემულია თავის ტვინის სქემატური სურათი ოთხი სხვადასხვა სივრცის ებრიონში. I — 10 მმ-ის, II — 27 მმ-ის, III — 53 მმ-ის, IV — 33 სმ-ის. a, b — წინა ტვინი (a — საბოლოო ტვინი, b — შუამდებარე ტვინი), c — შუა ტვინი, d, e, f — უკანა ანუ რომბისებრი ტვინი (d — ნათხემი, e — ხიდი, f — მოგრძო ტვინი).

cephalon ანუ medulla oblongata); მეოთხე ბუშტიდან-უკანა ტვინი, რომლის ვენტრალური ნაწილი დიფერენცირდება როგორც ვაროლის ხიდი (pons voroli), ხოლო დორსალური ნაწილი როგორც ნათხემი (cerebellum); მესამე ბუშტი შედარებით სუსტად ვითარდება და გვადლევს შუა ტვინს (mesencephalon), რომლის ვენტრალური კედლიდან დიფერენცირდება ტეგმენტუმი და ტვინის ფეხები, ხოლო დორსალურიდან-ოთხგორაკი; მეორე ბუშტიდან დიფერენცირდება შუამდებარე ტვინი (diencephalon). მას აღრევე გამოყოფა თვალის ბუშტუკები. განსაკუთრებით ძლიერ განვითარებას კი გვერდით კედლები აღწევს, რომლებიდანაც იქმნება მხედველობის ბორცვები ანუ თალამუსი. ნერვული მილის პირველი ბუშტიდან ფორმირდება საბო-



სურ. 125. ზრდასრული ცხოველის თავის ტვინის პარაკეები.
 A. a — გვერდითი პარაკეები (მოთავსებულია ნახევარსფეროებში), b — მესამე პარაკეი.
 c — სილიის წყალსადენი, d — მეოთხე პარაკეი. B — თავის ტვინის სავიტალური განაკეთის სქემა.

ლოოტვინი (telencephalon). იგი დასაწყისში ტვინის ყველა დანარჩენი ნაწილების წინ არის მოთავსებული, მაგრამ ენერგიული ზრდის გამო თანდათან ზევით და შემდეგ უკან იწევს, გადაფარავს ტვინის სხვა ნაწილებს და ქმნის დიდი ტვინის ფართო და დამახასიათებელი ფორმის სტრუქტურას — ლართს (pallium). თავდაპირველად დიდი ტვინი კენტი წარმონაქმნია, მაგრამ შემდეგ, იყრფა რა ღრმა გასწვრივი ნაპარალით ორ ნაწილად, წარმოიშობა მარჯვენა და მარცხენა ჰემისფეროები.

ნერვული მილის კედლების ზრდა-განვითარებასთან ერთად, დიფერენცირდება ცენტრალური არხის შესაბამისი უბანიც. მეოთხე და მეხუთე ბუშტების ფარგალში არხი ფართოვდება და ქმნის ერთიან ღრუს, რომელსაც, მეოთხე პარაკუქს უწოდებენ (სურ. 125, B). შუა ტვინის საზღვრებში ცენტრალური არხი არ ფართოვდება. მას სილვიის წყალსადენს უწოდებენ და მეოთხე და მესამე პარაკუქების შემაერთებელ არხს წარმოადგენს. მესამე პარაკუქი ვიწრო ნაპარალის სახით არის წარმოდგენილი და მოთავსებულია შუამდებარე ტვინში მხედველობის ბორცვებს შორის. ცენტრალური არხის უკიდურესი წინა ბოლოდან, რომელიც საბოლოო ტვინის ფარგლებშია, თავდაპირველად ვითარდება ერთი პარაკუქი. მაგრამ შემდეგ, გასწვრივი ნაპარალის გაჩენის გამო, მისგან ორი პარაკუქი წარმოიქმნება. ერთი მათგანი ერთ ჰემისფეროშია მოთავსებული, ხოლო მეორე — მეორე ჰემისფეროში (სურ. 125, A).

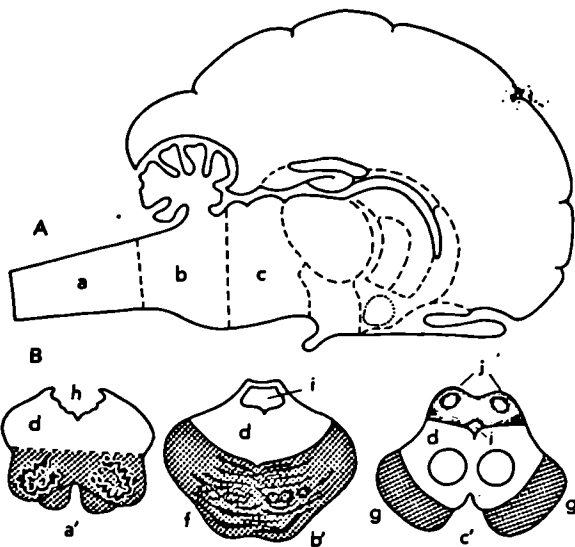
თავის ტვინის ყველაზე ქვედა განყოფილება, მოგრძო ტვინი, კაუდალური მიმართულებით უშუალოდ გადადის ზურგის ტვინში, ხოლო მეოთხე პარაკუქი გრძელდება ზურგის ტვინის ცენტრალურ არხში.

ფუნქციონალური ორგანიზაციის მიხედვით თავის ტვინი შემდეგ მორფო-ფუნქციონალურ განყოფილებებს შეიცავს: ტვინის ღერო, ნათხემი (ანუ მცირე ტვინი), შუამდებარე ტვინი (ანუ თალამუსი) და დიდი ტვინი (რომელიც წარმოდგენილია ორი ჰემისფეროთი და ბაზალური ბირთვებით).

ტვინის ღერო

თავის ტვინის ღერო სამი განყოფილებისაგან შედგება: მოგრძო ტვინი, ვაროლის ხიდი და შუა ტვინი (სურ. 126). ღეროს განივ განაკვეთზე ორ ნაწილს არჩევენ. დორსალურად მოთავსებულია ფილოგენეზურად ყველაზე ძველი სტრუქტურა — ტეგმენტუმი (ქართულად მას სახურავსაც უწოდებენ) (სურ. 126, d). ტეგმენტუმი მთელ სიგრძეზე (ე. ი. სამივე განყოფილებაში) გასდევს ტვინის ღეროს და დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეულებს, რომლებიც გროვებად ანუ ბირთვებად არიან შეჯგუფებული. ტვინის ღეროს ვენტრალური ნაწილი შეიცავს საბოლოო ტვინიდან ჩამომავალ გრძელ ნერვულ ბოჭკოებს (კორტიკო-სპინალურ გზებს). ეს ბოჭკოები მოგრძო ტვინში ქმნიან ე. წ. პირამიდებს (სურ. 126, e), ვაროლის ხიდში — ხიდის ფეხს (სურ. 126, f), ხოლო შუა ტვინში — თავის ტვინის ფეხებს (სურ. 126, g).

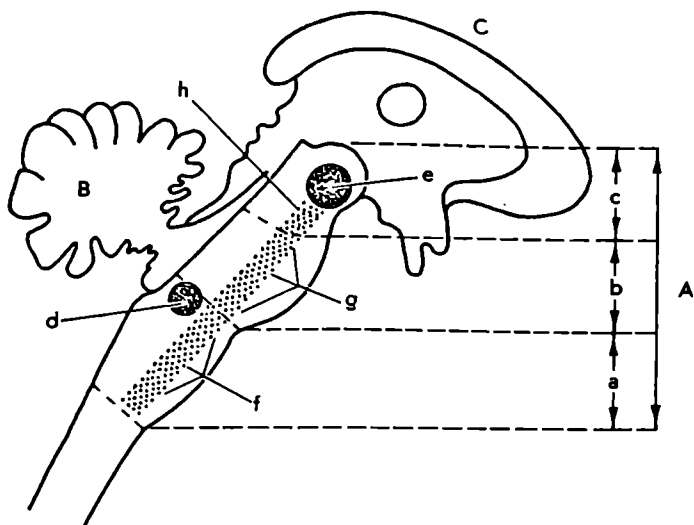
ტეგმენტუმი მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდის ფარგლებში ზემოდან ფარავს ნათხემი, ხოლო შუა ტვინის ფარგალში-თხელი ტვინოვანი ფირფიტა ე. წ. ტეგმენტუმი. ტეგმენტუმი ზემოდან ორი წვეილი შემადგენელია აქვს, რომელსაც ოთხგორაკს უწოდებენ (სურ. 126, j).



სურ. 126. A — თავის ტვინის ღეროს სამი განყოფილება საგიტალურ კრილში: მოგრძო ტვინი (a) ვაროლის ხიდი (b) და შუა ტვინი (c). B — ტვინის ღეროს აგებულება ფრონტალურ კრილში. მოგრძო ტვინის ფრონტალურ კრილში ვარჩევთ დორსალურად არსებულ ტეგმენტუმს (d), სადაც თავმოყრილია დიდი რაოდენობით სხვადასხვა ფუნქციის უჯრედთა სხეულები, და ენტრალურ პირამიდებს (e), რომლებშიც გადიან კორტიკოსპინალური გზის ბოჭკოები; მეოთხე პარკუქის ძირს (h). ვაროლის ხიდში (b') გაიჩევა: დორსალური ტეგმენტური (d) ნერვულ უჯრედთა სხეულებით და ენტრალური ტვინის ფენი (f), რომლის ძირითადი მასა წარმოდგენილია ნერვული ბოჭკოებით. ტეგმენტუმი აქავე ქმნის მეოთხე პარკუქის ძირს. შუა ტვინში (c'): ძირითადი ნაწილი ტეგმენტუმი (d), ტვინის ფეხები (g) და სილიის წყალსადენის სანათური (i). დორსალური ნაწილი შექმნილია სახურავით (ტეკტუმი), რომელზედაც გაიჩევა ოთხი შემაღლება (ოთხგორაკი). ფრონტალურ კრილში ჩანს ოთხგორაკის მხოლოდ ორი ბორცვი (j).

ტვინის ღეროს მამოძრავებელი ცენტრები. ტვინის ღერო დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს, რომლებიც სხვადასხვა სასიცოცხლო ფუნქციებს ემსახურებიან. მაგრამ ამ პარაგრაფში განხილული იქნება მხოლოდ ის ძირითადი ნერვული სტრუქტურები, რომლებიც უშუალოდ მოქმედებენ ზურგის ტვინის მოტორულ რეაქციებზე. ტვინის ღეროში სამი სტრუქტურის გამოყოფა შეიძლება: წითელი ბირთვი, დეიტერსის ბირთვი (ანუ ლატერალური ვესტიბულური ბირთვი) და რეტიკულური ფორმაცია.

წითელი ბირთვი მოთავსებულია შუა ტვინში ოთხგორაკის დონეზე (სურ. 127, e). ამ ბირთვის ნეირონების გრძელი აქსონები, გამოდიან რა ბირთვის ფარგლებიდან, მაშინვე გადადიან მეორე მხარეზე (ანუ კონტრალატერალურად) და თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გზით აღწევენ ზურგის ტვინის სათანადო სეგმენტებს. ამრიგად, ეს აქსონები ქმნიან მძლავრ გადაჯვარედინებულ მოტორულ გზას წითელი ბირთვიდან ზურგის ტვინამდე — რ უ ბ რ ო ს პ ი ნ ა - ლ უ რ ტ რ ა ქ ტ ს (სურ. 81, ნ). რუბროსპინალური ტრაქტის ბოჭკოები ზურგის ტვინში სინაპსებით მთავრდებიან შუამდებარე ნეირონებზე, რომლებიც თავის მხრივ, დაკავშირებული არიან მომხრელი კუნთების α- და წ-მოტონეირონებთან. მაშასადამე, წითელი ბირთვის ნეირონების გააქტივება იწვევს მომხრე-



სურ. 127. მოტორული სტრუქტურების განლაგების სქემა ტეინის ღეროში. A — ტეინის ღერო, B — ნახემი, C — საბოლოო ტეინი. a — მოგრძო ტეინი, b — ვაროლის ხიდი, c — შუა ტეინი. d — ვესტიბულური ბირთვების კომპლექსი (დეიტერსის ბირთვი, ბეზტერების, შვალბეს და როლერის ბირთვები). e — წითელი ბირთვი, რეტყულური ფორმაცია, რომელიც სამ ნაწილად იყოფა: მოგრძო ტეინის (f), ვაროლის ხიდის (g) და შუა ტეინის ანუ მეზენცეფალური რეტყულური ფორმაცია (h).

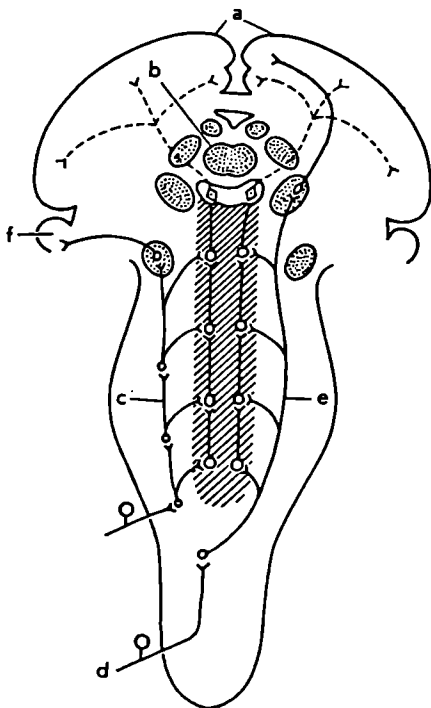
ლი კუნთების შეკუმშვას. ამავე სახსრის გამშლელი კუნთები ამ დროს ცენტრალურ შეკავებას განიცდიან.

დეიტერსის ბირთვი. მოგრძო ტეინში ვაროლის ხიდის საზღვარზე განლაგებულია ვესტიბულური ბირთვების ჯგუფი, რომლის წინა ნაწილი მცირედ იჭრება ხიდის ფარგლებში (სურ. 127, d). ვესტიბულურ ბირთვებს შორის არჩევენ: ზედა. ანუ ბეზტერის ბირთვს, ლატერალურ ანუ დეიტერსის ბირთვს, მედიალურ ანუ შვალბეს ბირთვს და ქვედა ანუ როლერის ბირთვს. ზურგის ტეინის მამოძრავებელი რეაქციებისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს დეიტერსის ბირთვს, რომლის ნეირონების გრძელი აქსონები, ბირთვიდან გამოსვლის შემდეგ, ეშვებიან იმავე მხარეზე ქვევით და თეთრი ნივთიერების ვენტრომედიალური ლარის გზით აღწევენ ზურგის ტეინის სეგმენტებს. ეს არის იპსილატერალური ვესტიბულო-სპინალური ტრაქტი, რომლის ბოჭკოები სინაპსებით უკავშირდებიან (ნაწილობრივ მონოსინაპსურად) გამშლელი კუნთების α- და γ-მოტორეირონებს. დეიტერსის ბირთვის გააქტივება გამშლელი კუნთების მძლავრ შეკუმშვას, ხოლო მომხრელების — ცენტრალურ შეკავებას იწვევს.

რეტყულური ფორმაცია. რეტყულური ფორმაცია მთელ სიგრძეზე გასდევს ტეინის ღეროს და მის ცენტრალურ ნაწილშია მათავსებული (სურ. 127, h). უჭრედული ელემენტები წარმოდგენილია სხვადასხვა ფორმისა და ზომის ნეირონებით, რომლებიც არ ქმნიან მკვეთრად შემოსაზღვრულ გროვებს და მეტ ნაკლებად თანაბრად არიან განაწილებული მთელ სტრუქტურაში. ამ უჭრედების აქსონები და დენტრიტები ისე არიან ერთმანეთში გადახლართული, რომ ბადისებრ სტრუქტურას ქმნიან. აქედან მისი სახელწოდება — ბადებრივი ანუ რეტყულური ფორმაცია.

რეტიკულური ფორმაცია მრავლად შეიცავს გრძელ ნერვულ ბოჭკოებს. ამ ბოჭკოების ერთი ნაწილი იწყება ც.ნ.ს.-ის სხვა განყოფილებებში და მთავრდება რეტიკულური ფორმაციის უჯრედებზე. სხვა ბოჭკოები, პირიქით, იწყებიან რეტიკულური უჯრედებიდან და მთავრდებიან ც.ნ.ს.-ის სხვა ზონებში. გვხვდება ე. წ. ტ რ ა ნ ზ ი ტ უ ლ ი ბ ო ჭ კ ო ე ბ ი ც, რომლებიც იწყებიან სხვა სტრუქტურებში, გაივლიან რეტიკულურ ფორმაციას და მთავრდებიან სადმე სხვაგან.

რეტიკულურ ფორმაციას არ აქვს საკუთარი რეცეპტორული ფარგალი. ამიტომ მისი გააქტივება არ ხდება რომელიმე ერთი მოდალობის გაღიზიანებით. მორფოფიზიოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ყველა აღმავალი გზა, რომელიც თავის ტვინისაკენ მიემართება და რომელიმე მოდალობის გაღიზიანებით აქტივდება, რეტიკულური ფორმაციის დონეზე კოლატერალებს იძლევა. ეს კოლატერალები შედიან რეტიკულურ ფორმაციაში და ამავანებელი სინაპსებით მთავრდებიან აქ არსებულ უჯრედებზე (სურ. 128). აქედან ცხადია, რომ ნებისმიერი მოდალობის გაღიზიანება, იქნება ეს მექანიკური გაღიზიანება, თერ-



სურ. 128. რეტიკულური ფორმაციისა და მისი აფერენტული კავშირების სქემა. რეტიკულური ფორმაცია მოთავსებულია ტვინის ლეროში ცენტრალურად (დაშტრიხულია). ხოლო შუა ტვინისა და შუამდებარე ტვინის ბირთვები წერტილებითაა შეესებული. a — თავის ტვინის ქერქი, b — შუამდებარე ტვინის დორსომედიალური ბირთვი, c — სმენის პირდაპირი აფერენტული გზა, d — აფერენტული გზები კანკუნთოვანი რეცეპტორებიდან, რომლებიც საკლამო ნერვში გაივლიან; e — კანკუნთოვანი შეგრძნების პირდაპირი აფერენტული გზა. სქემიდან ჩანს, რომ კანკუნთოვანი შეგრძნების და სმენის პირდაპირი აფერენტული გზები იძლევიან კოლატერალებს, რომლებიც უკავშირდებიან რეტიკულური ფორმაციას (ფრენჩი, ვერკეანი და მეგუენის მიხედვით).

მული. ქიმიური, მხედველობითი თუ სხვა, რეტიკულური ფორმაციის გაქტივებასაც გამოიწვევს.

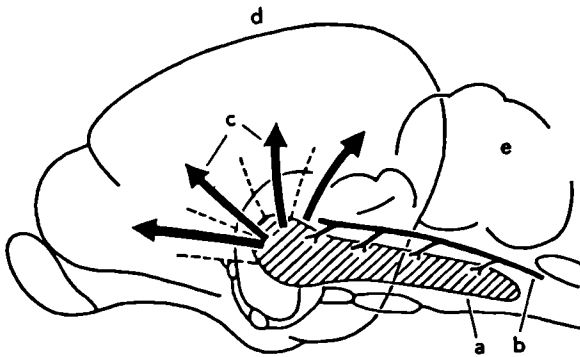
რეტიკულური ფორმაციიდან გამომავალი ეფერენტული ბოჭკოები ვრცელდებიან როგორც ამაველი მიმართულებით, ე. ი. თავის ტვინის უფრო მაღალი განყოფილებებისაკენ. ისე დამავალი მიმართულებით — ზურგის ტვინისაკენ. ეს ბოჭკოები უკავშირდებიან ც.ნ.ს.-ის არა რომელიმე ერთ უბანს, არამედ სხვადასხვა უბნებს და ზოგადი ხასიათის ზემოქმედებას ახდენენ მათზე. ამიტომაც რეტიკულურ ფორმაციას არასპეციფიკურ, დიფუზურ სისტემას მიაკუთვნებენ.

ტვინის ღეროს ნაწილების შესაბამისად რეტიკულურ ფორმაციაშიც არჩევენ სამ ნაწილს: მოგრძო ტვინის, ხიდის და შუა ტვინის (ანუ მეზენცეფალურ) რეტიკულურ ფორმაციას. იმის გამო, რომ რეტიკულური ფორმაციის სხვადასხვა უბანი არაერთგვარ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინის მოტორულ რეაქციებზე რეტიკულურ ფორმაციაში ორ ფუნქციურ ნაწილს გამოყოფენ: კაუდალურს, რომელიც მოთავსებულია მოგრძო ტვინსა და ვაროლის ხიდში, და როსტრალურს, რომელიც შუა ტვინის ფარგლებშია მოთავსებული. ამერიკელი პ. მ. ე. გუნი იყო პირველი მკვლევარი, რომელმაც ექსპერიმენტულად აჩვენა, რომ კაუდალური რეტიკულური ფორმაციის რიტმული გაღიზიანება რომელიმე ერთ წერტილში, სპინალური რეფლექსების შეკავებას იწვევს. ცენტრალურ შეკავებას განიცდიან არა ერთი რომელიმე სახსრის კუნთები, არამედ ყველა სახსრის მომხრელი და გამწელი კუნთები (სურ. 96, A). მაშასადამე, მოგრძო ტვინისა და ხიდის რეტიკულური ფორმაციის გაქტივება დიფუზურ, ზოგად შეკავებას იწვევს ზურგის ტვინში.

დიამეტრალურად საწინააღმდეგო შედეგი მიიღება შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის რიტმული გაღიზიანებით: გაღიზიანების ფონზე ძლიერდება ყველა სახსრის მომხრელი და გამწელი კუნთების რეფლექსური შეკუმშვები. მაშასადამე, მეზენცეფალური რეტიკულური ფორმაცია დიფუზურ, ზოგად გამაადვილებელ გავლენას ახდენს სპინალურ რეფლექსებზე (სურ. 96, B).

ვაროლის ხიდიდან გამოსული რეტიკულო-სპინალური ბოჭკოები გადაჯვარედინებას არ განიცდიან და თეთრი ნივთიერების მედიალური ლარის გზით აღწევენ ზურგის ტვინის იპსილატერალური მხარის უჯრედებს. ეს მედიალური რეტიკულო-სპინალური გზაა (სურ. 81). მოგრძო ტვინიდან გამოსული რეტიკულო-სპინალური ბოჭკოების ნაწილი გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე, იღებს კაუდალურ მიმართულებას და თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გზით აღწევს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის უჯრედულ ელემენტებს. ეს ლატერალური რეტიკულო-სპინალური გზაა (სურ. 81).

რეტიკულური ფორმაციის უჯრედები აქსონებს აგზავნიან არა მარტო დამავალი, არამედ ამაველი მიმართულებითაც, ე. ი. თავის ტვინის იმ განყოფილებებისაკენ, რომლებიც ტვინის ღეროს როსტრალურად მდებარეობენ. ამაველი ბოჭკოების ერთი ნაწილი იმ უჯრედების აქსონებს წარმოადგენენ, რომლებიც მოგრძო ტვინისა და ხიდის კაუდალურ უბნებშია განლაგებული. ეს ბოჭკოები გაივლიან შუა ტვინს და შუამდებარე ტვინის საზღვართან მარაოსავით იშლებიან (სურ. 129). ამ აქსონების დიდი ნაწილი მთავრდება შუამდებარე ტვინის ფარგლებში: თალამუსში, ჰიპოთალამუსში და სხვა. მცირე ნაწილი კი, როგორც ვარაუდობენ, პირდაპირ დიდი ტვინისაკენ უნდა მიემართებოდეს.



სურ. 129. რეტყულური ამაველი გამაქტივებელი სისტემის სქემა. a — ტყინის ღეროს რეტყულური ფორმაცია (ღამტრისხული), b — ამაველი სენსორული გზა, რომელიც კოლატერალბს იღლვეა რეტყულურ ფორმაციისაკენ. c — ამ უკანასკნელდან გამოსული ამაველი ბოქკოები მაროსავით იშლებიან და უკავშირდებიან ქერქის სხვადასხვა უბანს. d — ღილი ტყინის ქერქი. e — ნათხემი.

რეტყულური ფორმაციის ამაველი ბოქკოებიდან განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ის ბოქკოები, რომლებიც იწყებიან შუა ტყინიდან ანუ მეზენცეფალური რეტყულური ფორმაციიდან. მეზენცეფალური რეტყალური ფორმაციის ბოქკოები ორ ჭგუფად იყოფა: ერთი ჭგუფის ბოქკოები უშუალოდ ქერქისაკენ მიემართება; მეორე ჭგუფის ბოქკოები კი სინაპსურად გადაერთეება თალამუსის ბირთვებში არსებულ უჭრედებზე, რომელთა აქსონები დაკავშირებულა თავის ტყინის ქერქის თითქმის ყველა უბანთან და ზოგად გავლენის ახდენენ აქ არსებულ ნერველ უჭრედებზე. ამერიკელმა ჰ. მეგუნმა და იტალიელმა ჯ. მორუციმ 1949 წელს აჩვენეს, რომ შუა ტყინის რეტყულური ფორმაციის რიტმული, მაღალსიზმროვანი, გალიზიანება (100 — 200 ჰც) ქერქული უჭრედების ტონუსის ამალებას, აგზნებაღობის ზოგად მომატებას იწყევს. ასეთი გალიზიანების საპასუხოდ მძინარე ცხოველი იღვიძებს. საწინააღმდეგო ეფექტი მიიღება შუა ტყინის რეტყულური ფორმაციის დაზიანების, ან მისგან გამომდინარე ამაველი გზის გადაკვეთის შედეგად: ეცემა თავის ტყინის ტონუსი და ცხოველი ძილოს მდგომარეობაში გადაღის. აღნიშნული ფუნქციის გამო შუა ტყინის რეტყულურ ფორმაციას განიხილავენ თავის ტყინის ამაველი გამაქტივებელი სისტემის მნიშვნელოვან ნაწილად.

ტყინის ღერო, ზემოთ აღნიშნული მოტორული სტრუქტურების გარდა, მრავალ უჭრედულ გროვებს შეიცავს, რომლებიც ამა თუ იმ სპეციფიკურ ფუნქციას ემსახურება და ღილი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის არსებობისათვის. ასეთებია, მაგალითად, სუნთქვის ცენტრი, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი და სხვა. გაკვრით აღვნიშნავთ მხოლოდ ზოგიერთ ისეთ ბირთვს, რომლებიც ჩართული არიან ორგანიზმის ზოგად რეაქციებში.

შავი სუბსტანცია-ღილი მნიშვნელობა აქვს უნებლიე მოტორული რეაქციებისათვის. იგი მოთავსებულა შუა ტყინში (სურ. 127, 1) და შედგება ორი ნაწილისაგან: 1. კომპაქტური ნაწილი, რომლის უჭრედები მუქი ფერის პიგმენტს-მელანინს შეიცავენ და ამიტომ მოშავო ფერი აქვთ. ამ

უჯრედებში ხდება დოფამინის სინთეზი, რომელიც უჯრედის აგზნების დროს გამოიყოფა აქსონის დაბოლოებიდან და მედიატორის როლს ასრულებს; 2. რეტოკულუარი ნაწილი. მას მოწითალო ფერი აქვს, რადგან მისი უჯრედები დიდი რაოდენობით შეიცავენ რკინას.

ლურჯი ლაქა (locus coeruleus) — მოთავსებულია ვარლის ხიდის ტემენტუმში. მისი უჯრედები შეიცავენ ფერად პიგმენტს, რომელიც მათ მოციხვრო ფერს აძლევს. ლურჯი ლაქა ყველაზე დიდი ბირთვია თავის ტვინში, რომელიც ნორადრენალინს გამოიმუშავებს. ასეთ უჯრედებს ნორადრენეგულებს უწოდებენ. ლურჯ ლაქას ფართო ნერვული კავშირები აქვს როგორც თავის ტვინის მრავალ განყოფილებასთან, ისე ზურგის ტვინთანაც.

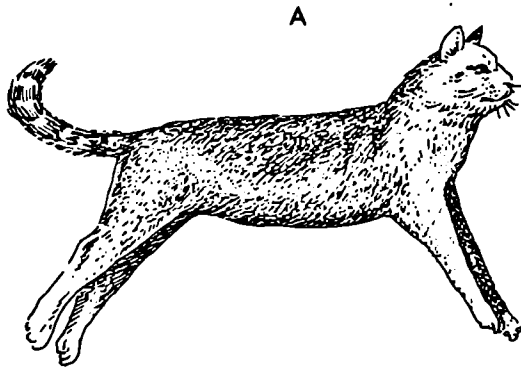
ნაკერის ბირთვები (nn. raphae) ეს კომპლექსი რამდენიმე ბირთვს შეიცავს. რომლებიც ძეწვისებურად არიან განლაგებული ტვინის ლეროს მთელ სიგრძეზე. ეს სახელწოდება იქიდან მოდის, რომ ამ ბირთვების პროექციები ტვინის ლეროს შუა ხაზს ემთხვევა. როსტრალურად განლაგებული ბირთვები დიდი რაოდენობით შეიცავენ სეროტონინერგულ უჯრედებს, ანუ ისეთ უჯრედებს, რომლებშიც ხდება სეროტონინის სინთეზი. სეროტონინი ამ უჯრედების მედიატორს წარმოადგენს.

ლურჯი ლაქა და ნაკერის ბირთვები ფართოდ არიან ჩართული თავის ტვინის ინტეგრაციულ მოქმედებაში. ვარაუდობენ, რომ ორივე სტრუქტურა აქტიურად მონაწილეობს ცხოველთა ძილ-ღვიძილის ციკლის რეგულაციაში.

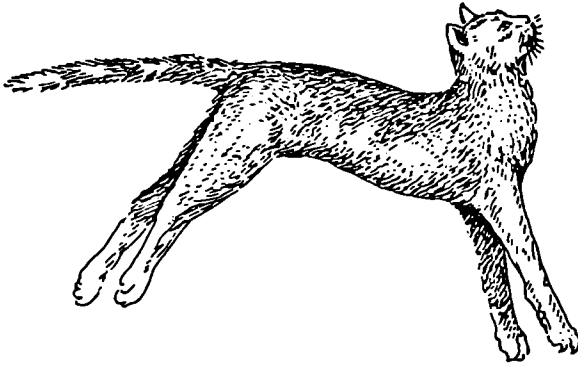
დეცერებრაციული რიგილობა. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში (კატები, ძაღლები, მაიმუნები) ც. ნ. ს.-ის გადაჭრით შუა ტვინის დონეზე, ისე რომ ჰრილმა გაიაროს ოთხგორაკის წინა და უკანა ბორცვებს შორის (ე. წ. ინტერკოლიკულური გადაკვეთა), მიიღება ცხოველი, რომელსაც მოცილებული აქვს დიდი ტვინი (ცერებრუმი). ასეთ ცხოველებს დეცერებრები უწოდებენ. ტვინის გადაჭრის დროს ცხოველი დანაკრავებული უნდა იყოს, წინააღმდეგ შემთხვევაში განვითარდება ძლიერი შოკი. ნაკრავის გავლის შემდეგ გამოვლინდება დეცერებრაციის შედეგი: ოთხივე კიდური გაიშლება ყველა სახსარში, თავი აიწევა ზევით, ზურგი ამოიბურცება და კუდიც ზევით აიპრინება (სურ. 130). თუ შევეცდებით რომელიმე კიდურის მოხრას, გარკვეულ წინააღმდეგობას წაუწყდებით. ისეთი შთაბეჭდილება იქმნება, თითქოს კიდურები გამაგრებულია გაშლილ მდგომარეობაში. ამიტომაც ამ ფენომენს დეცერებრაციული რიგილობა უწოდებენ. საყურადღებოა, რომ რაც უფრო მეტად შევეცდებით კიდურის მოხრას, მით უფრო მეტ წინააღმდეგობას გავიწევეს იგი, ასე გრძელდება გარკვეულ დრომდე. მაგრამ როცა კიდურის პასიური მოხრა გარკვეულ დონეს მიაღწევს, მაშინ გაქრება წინააღმდეგობა და კიდური სწრაფად მოიხრება. ასეთ რეაქციას „ჩიბის დანის რეფლექსი“ უწოდებენ.

დეცერებრაციული რიგილობის ნერვული მექანიზმი. ზემოთ აღწერილი მეთოდით დეცერებრაციის დროს შუა ტვინის ჰრილი გაივლის წითელი ბირთვების კაუდალურად (სურ. 131) და ამიტომ ზურგის ტვინს მოსცილდება ამ ბირთვების გავლენა. ასეთ პირობებში, ბუნებრივია, ცალმხრივად გამოვლინდება დეცერების ბირთვის მოქმედება ზურგის ტვინის რეფლექსურ მექანიზმებზე, რადგან იგი არ იქნება გაწონასწორებული წითელი ბირთვიდან მოსული იმპულსაციით. ამის გამო გააქტივდება α და γ-ექსტენზორული მოტონეირონები და გამშლელი კუნთები შეიკუმშებიან.

„ჩიბის დანის რეფლექსის“ თავისებურება შემდეგნაირად შეიძლება აიხ-



B

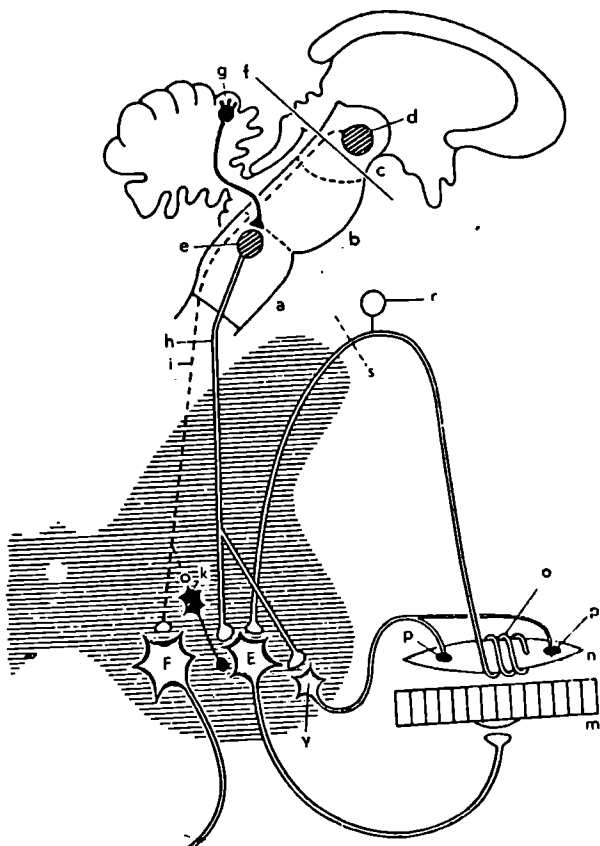


სურ. 130. დეცერებრივებული კატა ექსტენზორული რიგიდობის მდგომარეობაში.

A — ტვინის ლერო გადაკვეთილია ოთხგორაკის დონეზე წინა და უკანა ბორცვებს შორის. შედეგი: ოთხივე კიდური გაშლილია. კული აჩრებლია, თავი უკან არის გადახრილი. B — დეცერებრაციას დაემატა ნათხემის დაზიანება. შედეგი: გაძლიერდა ექსტენზორული ტონუსი.

სნას. როცა ვცდილობთ დეცერებრივებულ ცხოველს ძალის გამოყენებით მოვახრევივით გაშლილი კიდური, ამით გაშლული კუნთების გაჭიმვას ვიწვევთ. გაჭიმვის შედეგად აქტივდება ანულოსპირალური რეცეპტორები; აღიძვრება რიტმული იმპულსაცია, რომელიც IA ჯგუფის აფერენტებით ამაგზნებლად მოქმედებს იგივე კუნთის ა-მოტონეირონებზე. ამას მოჰყვება გაშლული კუნთების შეკუმშვის გაძლიერება, რასაც ჩვენ მოხერხისადმი წინააღმდეგობის გაზრდით შევიგრძნობთ. მაგრამ როცა კიდურის პასიური მოხრა გარკვეულ საზღვარს გადააჭარბებს, მაშინ კუნთის გაჭიმვა ისეთ ძალას აღწევს, რომ მოქმედებაში მოდის მუცლის მაღალზღურბლოვანი რეცეპტორული აპარატი — გოლჯის სხეულაკები. აქ აღძრული იმპულსები IB ჯგუფის აფერენტების გზით აღწევენ ზურგის ტვინის სათანადო სეგმენტს, ააქტივებენ შემკავებელ ინტერნეირონებს და გაშლული კუნთების ა-მოტონეირონების შეკავებას იწვევენ. ამის შედეგად მოცემულ კიდურზე იხსნება გაშლის ტონუსი და კიდური სწრაფად იხრება.

იშემიური დეცერებრაცია. დეცერებრაციული რიგიდობა შეიძლება გამოვიწვიოთ საძილე არტერიების გადაკვანძითაც. ეს სისხლძარღვები უმაღლეს



სურ. 131. დეცერებრაციული რიგიდობის ნერვული მექანიზმის სქემა.

სურათზე სხვადასხვა მასშტაბითაა წარმოდგენილი თავის ტვინის ღეროს საგიტალური განაკეთი და ზურგის ტვინის რუხი ნოტიიერების განაკეთი.

a — მოგრძო ტვინი, b — ეაროლის ხიდი, c — შუა ტვინი, d — წითელი ბირთვი, რომელიც რუბროსპინალური ამაგზნებელი გზით (i) დაკავშირებულია მომხრელი კუნთის ალფა მოტონეირონთან (F), ხოლო კოლატერალით გაშლელი კუნთის α მოტონეირონის (E) შემაკავებელ ინტერნეირონთან (k). e — დეცერესის (ვესტიბულური) ბირთვი, რომელიც ვესტიბულო სპინალური გზით (h) ამაგზნებელ კავშირს ამყარებს გაშლელი კუნთის ალფა (E) და გამა (γ) მოტონეირონებთან. g — ნათხემის ნეირონი, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს დეცერესის ბირთვზე. m — გაშლელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკოები, n — გაშლელი კუნთის ინტრაფუზალური ბოჭკო p — გამა აქსონების მამოძრავებელი ფირფიტები ინტრაფუზალური ბოჭკოს პერიფერიებზე, o — ანულოსპირალური რეცეპტორი, r — მგრძნობიარე ნეირონი, რომელიც პერიფერიული მორჩით დაკავშირებულია ანულოსპირალურ რეცეპტორთან (o), ხოლო ცენტრალური მორჩით — გაშლელი კუნთის მოტონეირონთან (E). I — თავის ტვინის გადაკრის დონე (კრილი გადაის ოთხგორაკის წინა და უკანა ბორცვებს შორის). რუბროსპინალური გზის გადაკვეთის გამო მომხრელი კუნთების მოტონეირონები აღარ იღებენ ამაგზნებელ იმპულსაციას წითელი ბირთვიდან, ხოლო გაშლელის მოტონეირონები — შემაკავებელ იმპულსაციას. ამიტომ პერიფერიაზე გამოვლინდება გაშლის ტონუსი. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

ძღუძმწოვრებში სისხლით ამარაგებენ თავის ტვინის წინა ნაწილს. ამიტომ მათი ხანგრძლივად გადაკვანძის შედეგად დიდ ტვინში იშემიური მდგომარეობა ვითარდება: ტვინოვან ქსოვილს აკლდება ენგზბადი, ენერგეტიკული მასალა; ნერვული უჯრედების აგზნებადობა თანდათან ეცემა და საბოლოოდ დიდი ტვინი მთლიანად კარგავს ფუნქციას — ცხოველი ემსგავსება დეკერებრიკებულს. იმის გამო, რომ წინა ტვინის იშემიის დროს წითელი ბირთვებიც ზიანდება, ზურგის ტვინში თავს იჩენს დეიტერსის ბირთვის ცალმხრივი მოქმედება: გააქტივდება გამშლელი კუნთების α- და γ-მოტონეირონები და პერიფერიაზე გამოვლინდება გაშლის ტონუსი ანუ იშემიური წარმოშობის დეცერებრაციული რიგიდობა.

პროპრიოცეპტორული იმპულსაციის მნიშვნელობა რიგიდობისათვის. თავის ტვინის ინტერკოლიკულური გადაკვეთის დროს დეცერებრაციული რიგიდობის გამოვლენისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს პროპრიოცეპტორული იმპულსების მოქმედებას ზურგის ტვინზე. ამას ადასტურებს ის ფაქტი, რომ ზურგის ტვინის სრული დეაფერენტაცია, ანუ ყველა დორსალური ფესვის გადაკვეთა, რის გამოც აფერენტული იმპულსები ვეღარ აღწევენ ზურგის ტვინს, რიგიდობის მოხსნას (ექსტენზორული ტონუსის გაქრობას) განაპირობებს. დეაფერენტაციის ასეთი შედეგი გაპირობებულია შემდეგი გარემოებით. დეიტერსის ბირთვიდან ჩამოშვებული იმპულსაცია ზურგის ტვინში მოქმედებს გამშლელი კუნთების როგორც α, ისე γ-მოტონეირონებზე, მაგრამ ჩვეულებრივ ეს იმპულსაცია არ არის ძლიერი და ამიტომ α-მოტონეირონებში გავრცელებად აგზნებას არ იწვევს. მცირე ზომის γ-მოტონეირონები კი იგზნებიან. ამის შედეგად იკუმშებიან ინტრაფუნალური ბოქკოები, აქტივდებიან ანულოსპირალური რეცეპტორები და რიტმული იმპულსები IA ჯგუფის აფერენტებით აღწევენ იგივე გამშლელი კუნთების α-მოტონეირონებს. აქ ხდება მათი ამაგზნებელი მოქმედების სუმატია ვესტიბულოსპინალურ იმპულსაციასთან და α მოტონეირონები აქტივდებიან. ამის შედეგად პერიფერიაზე გამოვლინდება გამშლელი კუნთების შეკუმშვა ანუ ექსტენზორული ტონუსი აღნიშნულიდან ნათელია, რომ თუ ზურგის ტვინი სრულიად დეაფერენტირებულია, მაშინ პროპრიოცეპტორული იმპულსები ვერ მიადწევენ მოტონეირონებს, არ მოხდება მათი სუმატია ვესტიბულოსპინალურ იმპულსაციასთან და α-მოტონეირონებში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა. ასეთ შემთხვევაში, ცხადია, გამშლელი კუნთები არ შეიკუმშება.

პროპრიოცეპტორული იმპულსების ასეთი როლის აღიარებას, ერთი შეხედვით, ეწინააღმდეგება ის ფაქტი, რომ იშემიური დეცერებრაციის შემთხვევაში, რიგიდობა არ იხსნება ზურგის ტვინის სრული დეაფერენტაციის შემდეგ. მაგრამ ამის მიზეზი ის არის, რომ საძილე არტერიების ხანგრძლივი გადაკვანძის შედეგად დიდ ტვინთან ერთად ზიანდება ნათხემის წინა ნაწილიც, რომელიც, ჩვეულებრივ, შემაკავებლად მოქმედებს დეიტერსის ბირთვზე. ნათხემის შემაკავებლური მოქმედებისაგან გათავისუფლებული ვესტიბულური უჯრედები უფრო მძლავრად იგზნებიან და ვესტიბულოსპინალური იმპულსაცია იმდენად ძლიერდება, რომ იგი, პროპრიოცეპტორულ იმპულსებთან სუმაციის გარეშეც, იწვევს გამშლელი კუნთების α-მოტონეირონების აგზნებას. ამიტომ არის, რომ ტვინის იშემიით გამოწვეული დეცერებრაციული რიგიდობა ვლინდება ზურგის ტვინის სრული დეაფერენტაციის ფონზეც.

ტონური რეფლექსის არსი და მნიშვნელობა. ზურგის ტვინისა და ტვინის ღეროს ერთ-ერთ სპეციფიკურ ფუნქციას ტონური რეფლექსური მოქმედება წარმოადგენს. ტონურ რეფლექსს უწოდებენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ისეთ რეაქციას, რომელიც დაღლის გარეშე მიმდინარეობს დიდი ხნის განმავლობაში (ზოგჯერ რამდენიმე საათსაც კი). ასეთი რეაქციებია, მაგალითად, ფეხზე დგომა. თავის ვერტიკალურად დაქვერ და სხვა. ტონური რეფლექსების საშუალებით ცხოველი, ერთის მხრივ, ეწინააღმდეგება სიმძიმის ძალით დაცემას, ხოლო მეორეს მხრივ, იღებს და ინარჩუნებს ამა თუ იმ პოზას. ყველა ეს რეაქცია თანშობილი ნერვული მექანიზმებით ხორციელდება. ამიტომ არის, რომ დიდი ტვინის მოცილების შემდეგაც ცხოველი არ კარგავს ფეხზე დგომის უნარს.

ტონური რეფლექსის ნერვული რკალი. ნებისმიერი ტონური რეაქციის რეფლექსური რკალი იწყება რეცეპტორული წარმონაქმნით და შეიცავს სულ ცოტა სამ ნეირონს: მგრძნობიარე, შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს.

ერთი სახის ტონური რეაქციის გამომწვევი რეცეპტორები მეტნაკლებად ერთად არიან შეგუფვრული და ტონური რეფლექსების რეცეპტორულ ველებს ქმნიან. ტონური რეფლექსების რეცეპტორული ველები, ძირითადად, ორგანიზმის შიგნით არის განლაგებული. შუამდებარე ნეირონების სხეულები საკოორდინაციო აპარატებს ქმნიან, რომლებიც განლაგებული არიან ც. ნ. ს.-ის იმ უბნებში, სადაც სათანადო აფერენტული ბოკკოები შედიან. ტონური რეფლექსური რკალები მთავრდებიან მამოძრავებელი უჯრედებით, რომელთაც ტონურ ან-ნეირონებს უწოდებენ. მათი სხეულები ლოკალიზებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების ცენტრალურ რქებში.

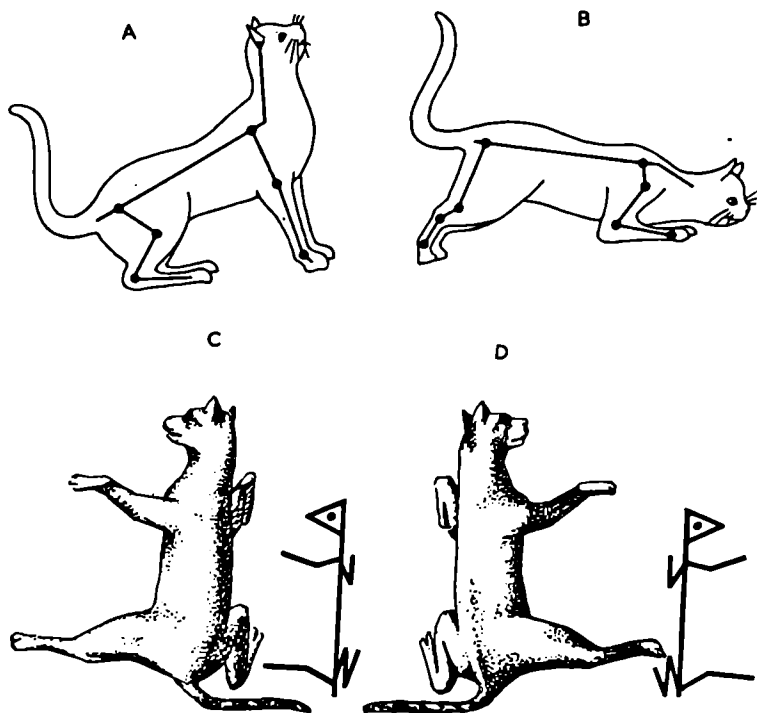
ტონურ რეფლექსებზე დაკვირვება ექსპერიმენტში მოსახერხებელია დეცერებრირებულ ან ე.წ. მ ე ზ ე ნ ც ე ფ ა ლ უ რ ცხოველებზე, რომლებსაც შეზღუდული აქვთ ნებიითი მოძრაობები.

ჯდომის ტონური რეფლექსი. მოსვენების მდგომარეობაში დეცერებრირებული შინაური კურდღლის უკანა კიდურები ისეა მოხრილი, რომ ცხოველი ჯდომის პოზას იღებს. ასეთი პოზა ცხოველს დიდ ხანს შეუძლია შეინარჩუნოს დაღლის ნიშნების გარეშე, რაც მის ტონურ ხასიათს ადასტურებს. ბაყაყის შემთხვევაში ჯდომის პოზა გამოვლინდება სპინალურ პრეპარატზეც კი, ე. ი. როცა ცხოველს ც. ნ. ს. გადაკვეთილი აქვს თავისა და ზურგის ტვინის საზღვარზე. ორივე შემთხვევაში ცხოველის პოზა გაპირობებულია ცენტრალური ანუ რეფლექსური მექანიზმებით, რაც იმით დასტურდება, რომ უკანა კიდურის მგრძნობიარე ნერვების გადაკვეთის შემდეგ დეცერებრირებული ცხოველი არ იღებს ჯდომის პოზას.

კისრისა და ლაბირინთის ტონური რეფლექსები. დამახასიათებელი ტონური რეაქციები აღმოცენდება ცხოველში, როცა იცვლება თავის მდებარეობა სივრცეში. დეცერებრირებულ ცხოველში თავის გადახრა ნებისმიერ მხარეზე (ე. ი. თავის აწევა, დაწევა ან გვერდზე გადახრა) იწვევს კუნთური ტონუსის სათანადო განაწილებას, რის შედეგადაც ცხოველი იღებს შესაბამის პოზას. საყურადღებოა, რომ ფეხზე მდგომი ცხოველის თავის გადაწევის შედეგად თავის მდებარეობა იცვლება არა მარტო სივრცეში, არამედ სხეულის მიმართაც. აქედან ცხადია, რომ კუნთური ტონუსის განაწილება შეიძლება გაპირობებული იყოს შიგნითა ყურის ლაბირინთიდან მოსული იმპულსებით, რომლებსაც ინფორმაცია მოაქვთ სივრცეში თავის მდგომარეობის შესახებ, ან კიდევ იმ იმპულსებით, რომლებიც მოდიან

კისრის რეცეპტორებიდან და ინფორმაცია მოაქვთ სხეულის მიმართ თავის მდგომარეობის შესახებ. პირველ შემთხვევაში საქმე გვაქვს ლაბირინთულ ანუ ვესტიბულურ ტონურ რეფლექსთან, ხოლო მეორე შემთხვევაში — კისრის ტონურ რეფლექსთან. ორივე რეფლექსი მიეკუთვნება პოზის ტონური რეფლექსების ჯგუფს, ვინაიდან მათი საშუალებით მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი ცხოველი იღებს და ინარჩუნებს გარკვეულ პოზას.

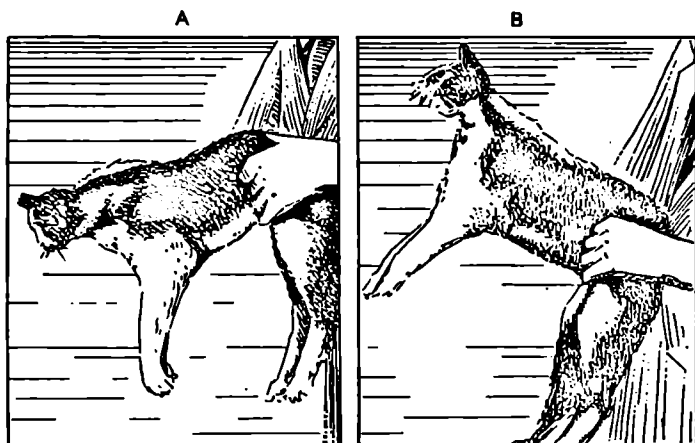
კისრის ტონური რეფლექსები კიდურებზე. დეცერებრივებულ ცხოველში, რომელსაც დანგრეული აქვს ლაბირინთები, თავის უკან გადაწევა კუნთური ტონუსის შემდეგნაირ გადაწეობას გამოიწვევს: გაშლელი კუნთების ტონუსი უკანა კიდურებზე შემცირდება, ხოლო წინა კიდურებზე — მოიმატებს. ამის შესაბამისად უკანა კიდურები იხრება, წინა კიდურები კი — იშლება (სურ. 132). დიამეტრალურად საპირისპირო სურათი ვლინდება თავის დახრის შემთხვევაში: ახლა უკანა კიდურებზე გაიზრდება გაშლელი კუნთების ტონუსი და კიდურები გაიშლება, ხოლო წინა კიდურებზე ტონუსი მცირდება და კიდურები იხრება. სხვაგვარი ტონური რეფლექსი ვითარდება თუ დეცერებრივებულ და ლაბი-



სურ. 132. კისრის ტონური რეფლექსი კიდურებზე თავის აწევა-დაწევისას. ინტექტური კატა. A — საქმლის ზემოდან ჩვენების დროს უკანა კიდურები მოხრილია, წინა კიდურები — გაშლილი. B — საქმლის ქვევლიდან ჩვენება: უკანა კიდურები გაშლილია, ხოლო წინა კიდურები — მოხრილი. C — თავი გადახრილია მარცხნივ: მარცხენა კიდურები გაშლილია, მარჯვენა — მოხრილი; D — თავი გადახრილია მარჯვნივ: მარჯვენა კიდურები გაშლილია, მარცხენა — მოხრილი

რინთებდანგრეულ ცხოველს გვერდზე გადაუხრით თავს: გაშლის ტონუსი გაძლიერდება იმავე მხარეზე. ასეთი ტონური რეფლექსის მნიშვნელობა ორგანიზმისათვის იმაში მდგომარეობს, რომ თავის გვერდზე გადახრის დროს ხდება სიმძიმის ცენტრის გადაწევა, ამის შედეგად ირღვევა ცხოველის წონასწორობა და იქმნება ცხოველის წაქცევის საფრთხე. ასეთ სიტუაციაში თავის გადახრის მხარეზე ტონუსის გაძლიერება და კიდურების გაშლა ორგანიზმის საკომპენსაციო რეაქციას წარმოადგენს, რომელიც აღადგენს ცხოველის წონასწორობას.

ლაბირინთული ტონური რეფლექსები კიდურებზე. ლაბირინთული ტონური რეფლექსების სუფთა სახით გამოსავლენად, აუცილებელია კისრის რეცეპტორებიდან მომდინარე იმპულსაციის სრული გამორიცხვა. ამის მიღწევა შეიძლება თუ დეცერებრირებულ ცხოველში მოვახდენთ სხეულის მიმართ თავის მდებარეობის ფიქსაციას. ასეთ სიტუაციაში ცხოველის მდებარეობის შეცვლა სივრცეში კუნთური ტონუსის სხვაგვარ გადანაწილებას გამოიწვევს: ოთხივე კიდურზე გამშლელი კუნთების ტონუსი გაიზრდება, ან შემცირდება იმის მიხედვით თუ როგორი მდებარეობა აქვს თავს სივრცეში (სურ. 133). როდესაც თავის მდებარეობა



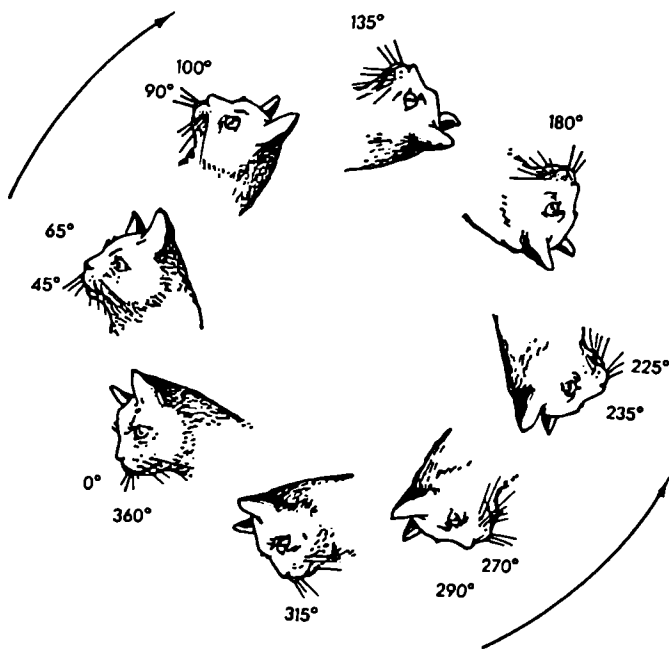
სურ. 133. ლაბირინთული ტონური რეფლექსები დეცერებრირებულ კატაზე.

A — თავის ნორმალური მდებარეობა.

B — თავი აწეულია 85° -ით. რაც მიღწეულია სხეულის ბრუნვით განივი ლერძის ირგვლივ. თავის მდებარეობა სხეულის მიმართ არ არის შეცვლილი (თავის ფიქსაციის გამო). ოთხივე კიდურზე განვითარებულია ექსტენზორული ტონუსი (ჩადემიკერი და პლუგერვერფი).

ისეთია, რომ ქვედა ყბა ქვევითაა მიმართული და პირის ღრუს სიბრტყე პორიზონტალურ სიბრტყესთან 45° -იან კუთხეს ქმნის, მაშინ ყველაზე მცირეა კიდურების გაშლის ტონუსი. თუ ცხოველს ვატრიალებთ განივი ლერძის ირგვლივ ქვევიდან ზევით (სურ. 134) გაშლის ტონუსი თანდათან იზრდება და მაქსიმუმს აღწევს, როცა აღნიშნული კუთხე დაახლოებით $65-100^{\circ}$ -ია. შემდეგ გაშლის ტონუსი ისევ მცირდება და მინიმალური ხდება, როცა კუთხე დაახლოებით 180° -ია. მეორე მაქსიმუმს გაშლის ტონუსი აღწევს $255-275^{\circ}$ -ზე. ყველა შემთხვევაში კიდურების გაშლის ტონური რეფლექსი შიგნითა ყურის ლაბირინთებიდან მოსული იმპულსებით არის გაპირობებული.

ლაბირინთის ტონური გავლენა კისრის კუნთებზე. შიგნითა ყურის ლაბირინთები ტონურ გავლენას ახდენენ არა მარტო კიდურებზე, არამედ კისრის კუნთებ-

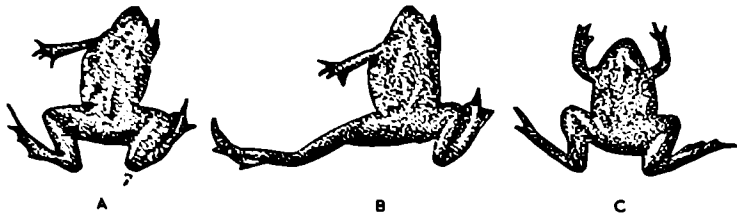


სურ. 134. კატის თავის სხვადასხვა მდებარეობა სივრცეში.

როცა თავის მდებარეობა 360° (ანუ 0°) და 180°-ის ფარგლებშია, მაშინ ექსტენზორული ტონუსი მინიმალურია. ხოლო როდესაც თავის მდებარეობა 65° — 100°-ს ან კიდევ 235°-290°-ის ფარგლებშია, მაშინ მაქსიმალურია ექსტენზორული ტონუსი (რადემაკერი და ჰოუგერვერდი).

ზეც. კიდურებისაგან განსხვავებით კისრის კუნთებზე ლაბირინთის გავლენა ცალმხრივია და თანაც გადაჯვარედინებული. მაშასადამე, ერთი ლაბირინთის რეცეპტორების გააქტივება კისრის კუნთების ტონურ შეკუმშვას მხოლოდ კონტრალატერალურ, ე. ი. გალიზიანებულ ლაბირინთის საწინააღმდეგო მხარეზე იწვევს. ცხოველის მოსვენების მდგომარეობაში, ჩვეულებრივად, ორივე ლაბირინთის რეცეპტორებია თანაბრად გააქტივებული, რის გამოც კისრის კუნთები ორივე მხარეზეა ტონურად შეკუმშული და ამის გამო თავს ნორმალური მდებარეობა აქვს. თუ ცხოველს ერთ-ერთ მხარეზე დაუნგრევთ ლაბირინთს (ან გადავჭრით მისგან გამოსულ მგრძნობიარე ნერვს), მაშინ ამ ლაბირინთის ტონური გავლენა მოიხსნება კონტრალატერალური მხარის კისრის კუნთებზე: ეს კუნთები მოდუნდება და თავი გადაიხრება დაზიანებული ლაბირინთის მხარეზე (სურ. 135).

ცალი ლაბირინთის დანგრევის შედეგად იცვლება არა მარტო თავის მდებარეობა სივრცეში, არამედ კიდურებისაც. კერძოდ, წინა კიდური დაზიანებული ლაბირინთის მხარეზე იხრება, ხოლო მოპირდაპირეზე იშლება. საყურადღებოა, რომ წინა კიდურების ასეთი არასიმეტრიული მოქმედების უშუალო მიზეზი ლაბირინთის დანგრევა და ამის გამო აფერენტული იმპულსაციის შეწყვეტა არ არის. იგი იმ ტონური გავლენის შედეგია, რომელსაც კისრის რეცეპტორები ახდენენ კიდურებზე. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ ცხოველის თავს ფრთხილად გავასწორებთ. როგორც კი თავი ნორმალურ მდებარეობას მიიღებს, წინა კიდურები სიმეტრიულ მდგომარეობაში მოვლენ. საკმარისია თავმა შეიცვალოს ტანის მიმართ მდებარეობა, რომ ისევ გამოვლინდება კიდურების ასიმეტრულობა.



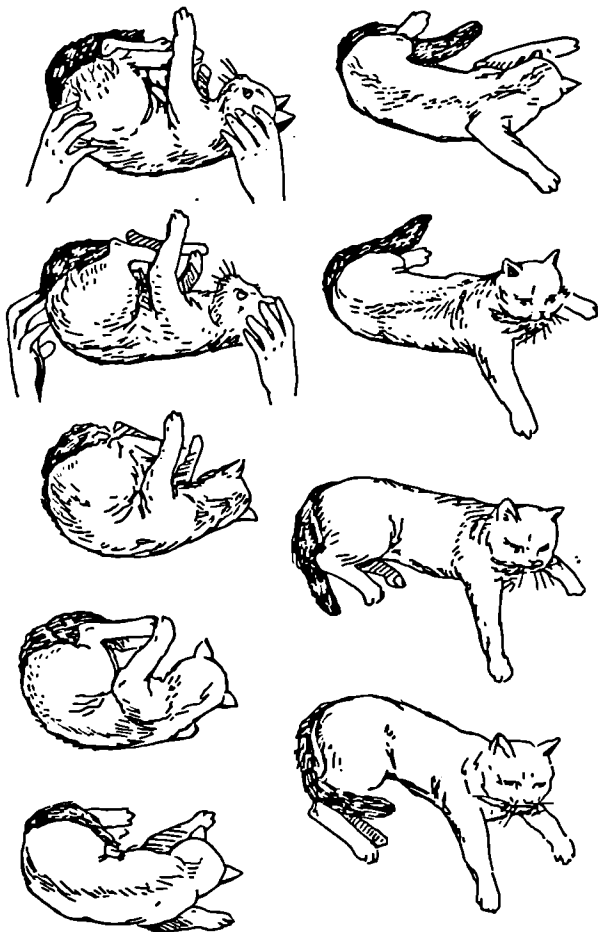
სურ. 135. ტონური რეფლექსები დეცერებრივულ ბაყაყზე VIII ნერვის გადაჭრის შემდეგ.
 A — ტიპური მდებარეობა, რომელსაც ბაყაყი იღებს, როდესაც გადაჭრილია VIII ნერვი;
 B — იგივე ბაყაყი კიდურის მექანიკური გალიზიანების შემდეგ — ტონური რეფლექსი გაძლიერებულია; C — ცხოველის თავი მოყვანილია ნორმალურ მდებარეობაში, რასაც მოჰყვება კიდურების დაბრუნება ნორმალურ მდგომარეობაში (ბერიტაშვილს მიხედვით).

მდებარეობის რეფლექსი. ყველა ნორმალურ ცხოველს ტიპური მდებარეობა აქვს სივრცეში. ასე მაგალითად, ადამიანისათვის ტიპურია ვერტიკალური დგომა პირისახით და მუცლით წინ, ხოლო კეფით და ზურგით უკან. ხმელეთზე მოსიარულე ოთხფეხა ცხოველების მდებარეობა ისეთია, რომ მათი მუცელი და პირისახე მიმართულია ქვევით, ხოლო კეფა და ზურგი — ზევით. თუ ცხოველი რაიმე გარეშე მიზეზით გამოვიდა მისთვის დამახასიათებელი მდებარეობიდან, მაშინვე აღიძვრება სათანადო მოტორული აქტები და ცხოველი დაუბრუნდება ჩვეულ მდგომარეობას. ეს მოტორული რეაქციები რეფლექსური წარმოშობისაა და მათ ერთობლიობას მ დ ე ბ ა რ ე ო ბ ი ს რ ე ფ ლ ე ქ ს ს უწოდებენ (მაგნუსი). მდებარეობის რეფლექსი რთული რეაქციაა და შედგება რამდენიმე მარტივი რეფლექსისაგან: თავდაპირველად ნორმალურ მდებარეობას იღებს ცხოველის თავი, შემდეგ მას მიყვება ტანის წინა ნახევარი და ბოლოს უკანა ნახევარიც და ცხოველი ნორმალურ, ტიპურ მდებარეობას უბრუნდება. მდებარეობის რეფლექსების ჭკვეური მიმდინარეობის გამო გარკვეული სიმაღლიდან ვარდნის დროს ცხოველები (კატა, ძაღლი, მაიმუნი) ბურღისებურ მოძრაობას ასრულებენ და მიწაზე ნორმალურად, ე. ი. ფეხებით ეშვებიან (სურ 136).

ამრიგად, მდებარეობის რეფლექსი შეიძლება აღიძვრას სხვადასხვა რეცეპტორების გააქტივებით, მაგრამ მისი დანიშნულება ყოველთვის ერთი და იგივეა — დაუბრუნოს ცხოველს მისთვის დამახასიათებელი ძირითადი მდებარეობა.

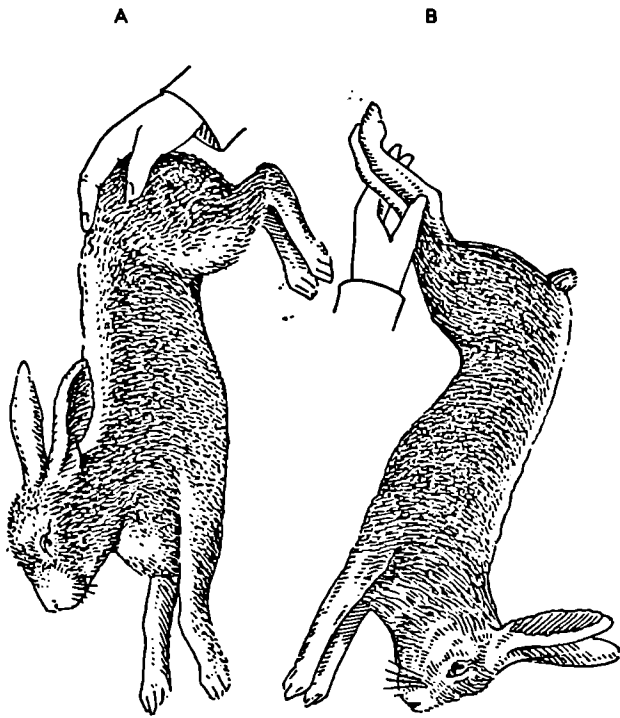
მდებარეობის რეფლექსი ლაბირინთიდან თავზე. თუ ნორმალურ ცხოველს (კატას, ძაღლს, მაიმუნს, შინაურ კურდღელს) არაბუნებრივ მდებარეობას მიეცემთ ჰაერში (მაგ., დავკიდებთ ვერტიკალურად), მისი თავი სწორ მდებარეობას მიიღებს სივრცეში — კეფით ზემოთ და პირისახით ქვემოთ. (სურ. 137). ეს რეაქცია არ ირღვევა არც იმ შემთხვევაში როცა ცხოველს ორივე თვალი ახვეული აქვს, ე. ი. როცა გამოთიშულია მხედველობის რეცეპტორების მოქმედება, მაგრამ საკმარისია თვალახვეულ ცხოველს დაუზნარივით შიგნითა ყურის ლაბირინთები ორივე მხარეზე, რომ მან დაკარგოს თავის გასწორების უნარი. აქედან ცხადია, რომ მხედველობის გამოთიშვის შემდეგ თავის მიერ ნორმალური მდებარეობის მიღება ხორციელდება იმ რეაქციის შედეგად, რომელიც აღიძვრება ლაბირინთის რეცეპტორებიდან. ამიტომაც ასეთ რეაქციას უწოდებენ მდებარეობის რეფლექსს ლაბირინთიდან თავზე.

მდებარეობის რეფლექსი ტანიდან თავზე. გარკვეულ პირობებში მდებარეობის რეფლექსი თავზე შეიძლება გამოწვეულ იქნეს იმ რეცეპტორების გააქ-



სურ. 136. კატის გადატრიალება ჰაერში თავისუფლად ვარდნის დროს. კინემატოგრაფიული სურათი. კატას ხელი გაუშევეს ისეთ დროს, როცა მისი ზურგი ქვემოთ იყო მიმართული. ვარდნის პროცესში ჭერ თავი მოტრიალდა და ნორმალური მდებარეობა მიიღო, შემდეგ ტრიალებს ტანის წინა ნაწილი, შემდეგ უკანა. ამასთან ერთად წინა კიდურები გაიშალა, როგორც ეს ხდება ხტუნვისათვის მომზადების დროს (მკვნი).

ტივებით, რომლებიც გაბნეულია ცხოველის ტანის ზედაპირზე. ასე მაგალითად, თუ თვალახვეულ და ლაბირინთებდანგრეულ ძალს დაეაწვენთ რაიმე მაგარ საყრდენზე (იატაკზე ან მაგიდაზე), ცხოველის თავი ნორმალურ მდებარეობას მიიღებს. ცხადია ამ რეფლექსის გამოწვევა უნდა ხდებოდეს კანის რეცეპტორების გააქტივებით. თანაც მნიშვნელობა აქვს ტანის ზედაპირის ასიმეტრულ გაღიზიანებას. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ მწოლიარე ცხოველს ტანის მეორე მხარეზე დავადებთ ფიცარს. ამ შემთხვევაში კანის რეცეპტორები სიმეტრულად ანუ ტანის ორივე მხარეზე ღიზიანდება და დაირღვევა მდებარეობის რეფლექსი — ცხოველი ვეღარ გაასწორებს თავს. ასეთი ტიპის რეაქციას უწოდებენ მდებარეობის რეფლექსს ტანიდან თავზე.



სურ. 137. მდებარეობის რეფლექსები შინაურ უდიდტინო კურდღელზე.

A.— ცხოველს ლაბირინთები არა აქვს დანგრეული. დაკიდებულია ჰაერში ფეხებით; თავი აწეული აქვს ზევით და ზურგთან სწორ კუთხეს ქმნის; კეფა ზემოთაა, პირი ქვევით. თავის ნორმალური მდებარეობა განპირობებულია მდებარეობის რეფლექსით რომელიც ამ შემთხვევაში გამოიწვევა ლაბირინთებიდან.

B — იგივე ცხოველი ორივე მხარეზე ლაბირინთების დანგრევის შემდეგ; თავი არ არის ზევით აწეული. მდებარეობის რეფლექსის დარღვევა გამოწვეულია ლაბირინთების დანგრევით (მაგნუსი).

მდებარეობის რეფლექსი თვალიდან თავზე. თავის ნორმალური მდებარეობის მისაღებად დიდი მნიშვნელობა აქვს მხედველობის რეცეპტორებსაც. ამაში ადვილად დაერწმუნდებით, თუ ლაბირინთებდანგრეულ ცხოველს ავუხელთ თვალებს. როცა ცხოველს თვალები ახელილი აქვს, მაშინ რა მდგომარეობაშიც არ უნდა იყოს იგი (დგას ფეხზე, დაწოლილია თუ დაკიდებულია ჰაერში ვერტიკალურად) მისი თავი დაბრკოლების გარეშე იღებს ნორმალურ მდებარეობას. თვალების ხელახალი ახვევა ანუ მხედველობის ფუნქციის გამოთიშვა, ისევე აბრკოლებს მდებარეობის რეფლექსს — ცხოველი ვეღარ ასწორებს თავს. აღწერილ რეაქციას ჩვეულებრივ განიხილავენ, როგორც მდებარეობის რეფლექსს თვალიდან თავზე.

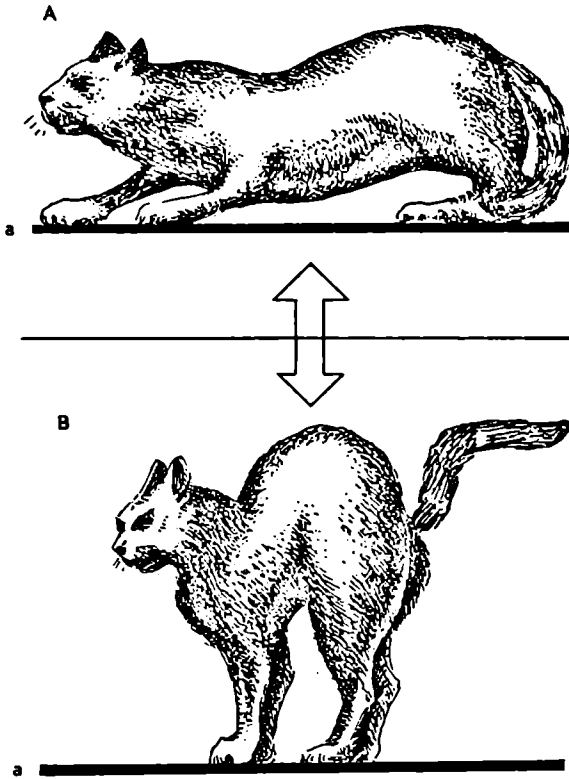
ტონურ რეაქციებს, რომელთა საშუალებითაც ცხოველი ნორმალურ მდებარეობას ან სხვადასხვა პოზას იღებს, სტატისტიკური რეფლექსებს უწოდებენ. სტატისტიკური რეფლექსები ემსახურება, ძირითადად, წონასწორობის შენარჩუნებას ცხოველის მშვიდი დგომის, ჯდომის ან წოლის მდგომარეობაში. გარდა ამისა მეზენცეფალურ და ნორმალურ ცხოველებს, ისეთი ტონური რეფლექსების განხორციელებაც შეუძლიათ, რომლებიც აღმოცენდებიან მოძრაობის შედეგად და მოძრაობითვე გამოვლინდებიან. ასეთ ტონურ რეაქციებს სტატისტიკური რეფლექსებს უწოდებენ.

მრავალი სტატისტიკური რეფლექსი აღმოცენდება ვესტიბულური (ლაბირინთული) რეცეპტორების გააქტივებით. მათ შორის ფართოდ არის ცნობილი თავისა და თვალების მობრუნების რეფლექსი. ამ რეფლექსის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ თუ ცხოველი ზის ბაქანზე და ეს ბაქანი იწვევს ტრიალს, მაშინ თავი და თვალები მობრუნდებიან ცხოველის წრიულად გადაადგილების საწინააღმდეგო მხარეზე. ამ რეაქციას კომპენსატორული ხასიათი აქვს, ვინაიდან მის საფუძველზე საგნის გამოხატულება, მიუხედავად ტრიალისა, უფრო დიდხანს რჩება თვალის ბადურის ფარგლებში. ბაქნის ტრიალის შეწყვეტის შემდეგ თავს იჩენს ერთ-ერთი სტატისტიკური რეფლექსი, რის შედეგადაც თავი და თვალები უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას, თუმცა თვალებზე მცირე ხნით შეიმჩნევა ნისტაგმი.

სტატისტიკური ბუნებისაა ის რეფლექსიც, რომელიც აღმოცენდება ბაქანზე მყოფი ცხოველის აწევის ან დაწევის დროს. თუ ბაქანს ვამოძრავებთ ქვევიდან ზევით, მაშინ გაშშლელი კუნთების ტონუსი შემცირდება ოთხივე კიდურზე და ცხოველი თითქმის გაეკვრება ბაქანს. პირიქით მოხდება თუ ბაქანს ცხოველითურთ სწრაფად დაუშვებთ ქვევით — ამ შემთხვევაში გაშშლელი კუნთების ტონუსი იზრდება და ოთხივე კიდური გაიშლება, რის გამოც ცხოველის ტანი აიწევს ზევით (სურ. 138).

აღწერილი რეაქციები, რომლებიც ცხოველის ტრიალის ან აწევ-დაწევის საპასუხოდ აღმოცენდება, ცენტრალური, რეფლექსური ბუნებისაა. ამას მოწმობს ის ფაქტი, რომ კიდურების დენერვაციის შემდეგ ბაქანის ტრიალი ან მისი ვერტიკალურად გადაადგილება ვერ იწვევს ამ რეაქციებს.

ტვინის ღეროს მნიშვნელობა ტონური რეფლექსებისათვის. ტვინის ღეროს გადაკვეთა სხვადასხვა დონეზე შესაბამის დარღვევებს იწვევს ამა თუ იმ ტონური რეაქციის გამოვლენაში. მეზენცეფალური ცხოველები კი, რომელთაც ტვინის ღერო დაუზიანებელი აქვთ (რადგან ქრილი გადის შუა ტვინის ზედა საზღვარზე) ტონური რეფლექსების მიმდინარეობის მიხედვით, არაფრით არ განსხვავდებიან ნორმალური ცხოველებისაგან. ეს მონაცემები აშკარად მიუთითებენ, რომ ტონური რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატები, ძირითადად, ტვინის ღეროშია მოთავსებული. ცხადია, ტვინის ღეროს ბირთვები მონაწილეობენ არა მარტო ტონურ რეაქციებში, არამედ მიზანმიმართულ მოტორულ აქტებშიც. ეს უკანასკნელი, როგორც ჩანს, მიიღწევა იმ მრავალრიცხოვანი ნერვული კავშირებით, რომელსაც ტვინის ღერო ამყარებს დიდი ტვინის ქერქის სხვადასხვა უბანთან და ნათხემთან.



სურ. 138. სტატოკინეტიკური რეფლექსის ერთ-ერთი ტიპი.

A — ცხოველის რეაქცია ბაჟნის (ა) აწევაზე. ორივე კიდური იხრება და ცხოველი თითქმის წეება ბაჟანზე.

B — ცხოველის რეაქცია ბაჟნის (ა) დაწევაზე. ორივე კიდური იშლება, ზურგი ამოიბურცება, კუდიც ზემოთ აიპრიხება, სურათებს შორის ისრები მიუთითებს ბაჟნის მოძრაობის მიმართულეობაზე.

ლოკომოცია

ზოგადი ცნება. ლოკომოცია ეწოდება ორგანიზმის მიერ ადგილგადანაცვლებას სივრცეში. ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთ-ერთ ფუნქციას სწორედ ლოკომოციის წარმართვა და კოორდინაცია შეადგენს. ლოკომოციის რამდენიმე ტიპი არსებობს: სიარული, სირბილი, ხტუნვა, ცურვა, ფრენა, ხოხვა და სხვა. ყველა ცხოველს ლოკომოციის გარკვეული ტიპი ახასიათებს, რომელიც ძირითადია მისთვის; თუმცა გარკვეულ პირობებში იგი სხვა ტიპის ლოკომოციის უნარსაც შეიძლება ამჟღავნებდეს. მაგალითად, ფრინველებისათვის ტიპიურია ფრენა, მაგრამ მათ უმრავლესობას ხმელეთზე სიარული და ხტუნვაც შეუძლია; ხმელეთზე მოსიარულე ძუძუმწოვრებიდან ზოგიერთი კარგი მოცურავეც არის და ა. შ.

ლოკომოცია ყველა ცხოველისათვის თანშობილი აქტია და ინდივიდუალურ გამოცდილებას ანუ დასწავლას არ საჭიროებს. ცხადია, ეს ეხება ცხოველისათვის ლოკომოციის დამახასიათებელ, ძირითად ტიპს. ამის დამადასტურებელია, მაგალითად, ის, რომ ძაღლები და სხვა უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველები დიდი ტვინის ამოჭრის შემდეგაც არ კარგავენ ლოკომოციის უნარს. მრავალი ცხოველი დაბადებისთანავე ამქლავნებს ლოკომოციის უნარს. ასეთებია კვიცი, ხბო და სხვა. მართალია ადამიანებს და ძუძუმწოვრების ზოგიერთ სხვა წარმომადგენელს დაბადების შემდეგ დიდხანს არ შეუძლიათ სიარული, მაგრამ ამის მიზეზი ის არის, რომ მათ ე. წ. ს.-ში შედარებით გვიან ხდება სათანადო ნერვული ცენტრების დიფერენცირება; ლოკომოციისათვის შედარებით მოუზადებელია ძვალ-კუნთოვანი ქსოვილიც. აღნიშნული სისტემების ჰომოწიფების შემდეგ ეს ორგანიზმებიც, ყოველგვარი სწავლების გარეშე, იწყებენ სიარულს.

ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველების ლოკომოცია საკმაოდ რთულია. იგი ოთხი ძირითადი ელემენტისაგან შედგება. ესენია: 1. კიდურების ფაზური მოძრაობა, 2. გაშლის სტატეკური ტონუსი, 3. მდებარეობის რეფლექსი და 4. წონასწორობის რეფლექსი.

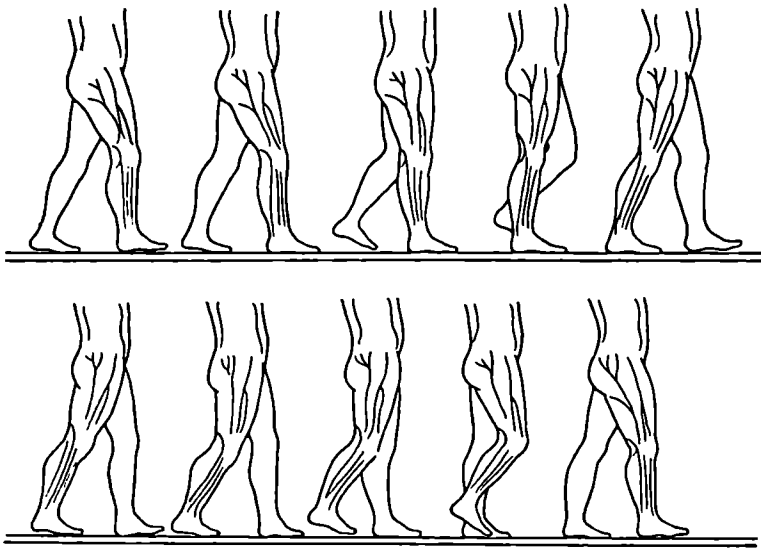
კიდურების ფაზური მოძრაობა. ლოკომოციის დროს თითოეული კიდურის მოძრაობა ორი ფაზისაგან შედგება: მოხრისა და გაშლის ფაზებისაგან. სხვადასხვა კიდურებს შორის ფაზების ურთიერთობა დამოკიდებულია ლოკომოციის თავისებურებაზე. ასე მაგალითად, ადამიანებში სიარულის დროს, როცა ერთი ფეხი გაშლის ფაზაშია, მაშინ მეორე კიდური იხრება და პირიქით (სურ. 139). ხტუნვის დროს მოხრისა და გაშლის ფაზები ორივე ფეხზე სინქრონულად აღმოცენდება.

კიდურების მოძრაობის ფაზები განსხვავებულ ფუნქციას ასრულებენ ლოკომოციაში. გაშლის ფაზის დროს ხდება სხეულის სიმძიმის ცენტრის წინ წაწევა. მოხრის ფაზა კი ემსახურება ერთი კიდურის გადატანას წინ, ისე რომ სიმძიმის ცენტრის და ე. წ. სხეულის წინ წაწევა არ ხდება. აქედან ცხადია, რომ თუმცა ორივე ფაზა (კიდურის გაშლა და მოხრა) აუცილებელია ლოკომოციისათვის, მაგრამ ორგანიზმის გადაადგილებისათვის პრინციპული მნიშვნელობა გაშლის ფაზას აქვს.

კიდურების ფაზური მოძრაობების კოორდინაცია ზურგის ტვინში მიმდინარეობს. წინა კიდურებისათვის საკოორდინაციო აპარატი მოთავსებულია კისრისა და გულ-მკერდის განყოფილებაში, ხოლო უკანა კიდურების საკოორდინაციო აპარატი — წელის განყოფილებაში.

გაშლის სტატეკური (ანუ დგომის) ტონუსი. ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველები, როგორც წესი, ფეხზე მდგარი გადაადგილებიან სივრცეში. მაშასადამე, ასეთ ცხოველებში ლოკომოციისათვის აუცილებელია, რომ ყველა კიდური გარკვეული ხარისხით გაშლილი იყოს. წინააღმდეგ შემთხვევაში ცხოველი ვერ დადგებოდა ფეხზე და ლოკომოციის განხორციელება შეუძლებელი იქნებოდა. სტატეკური ტონუსის ინტენსივობა დამოკიდებულია ლოკომოციის სისწრაფეზე: რაც უფრო სწრაფად წარმოებს ლოკომოცია, მით უფრო ძლიერია გაშლის ტონუსი. ეს კარგად ჩანს შემდეგ მაგალითზე: სწრაფად მობრუნალი ცხენების კიდურები უფრო ძლიერ იშლებიან, ხოლო თავი და კუდი უფრო ძლიერ იწეეს მაღლა, ვიდრე ამას ადგილი აქვს ნელა მოსიარულე ცხენებში.

მდებარეობის რეფლექსი. ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველებს სივრცეში გადაადგილება შეუძლიათ მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მათ ნორმალური მდებარე-



სურ. 139. კიდურების ფაზური მოძრაობა სიარულის დროს.
 სურათიდან ჩანს, რომ კიდურის გაშლის ფაზაში ხდება სხეულის სიმძიმის ცენტრის გადა-
 ნაცვლება წინ. ხოლო მოხრის ფაზა (ძვრითადად) ემსახურება კიდურის გადატანას.

რეობა აქვთ. აქედან გამომდინარე, ლოკომოციის ერთ-ერთ აუცილებელ კომპო-
 ნენტს მდებარეობის რეფლექსი წარმოადგენს. თუ ცხოველს მოესპო ნორმალუ-
 რი მდებარეობის მიღების საშუალება, იგი წაიქცევა და ვერ შეძლებს სივრ-
 ცეში გადაადგილებას. მდებარეობის რეფლექსის კანონზომიერებები განხილული
 იყო წინა პარაგრაფში (იხ. გვ. 236 — 238).

წონასწორობის რეფლექსი. მშვიდად დგომის პირობებში ხმელეთზე მოსია-
 რულე ცხოველები ადვილად ინარჩუნებენ წონასწორობას იმიტომ, რომ მათი
 სხეულის სიმძიმის ცენტრიდან დაშვებული პერპენდიკულარი არ გამოდის
 საყრდენი ფართის ფარგლებიდან გარეთ. კიდურების ფაზური მოძრაობის გან-
 ხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ გაშლის ფაზაში ადგილი აქვს სიმძიმის
 ცენტრის გადანაცვლებას და იგი გამოდის საყრდენი ფართიდან გარეთ. ამის
 გამო ცხოველს შეიძლება დაერღვას წონასწორობა და წაიქცეს კიდეც. მაგრამ,
 ჩვეულებრივ, ეს ასე არ ხდება, რადგან ასეთ სიტუაციაში ორგანიზმში აღიძვრე-
 ბა სათანადო მოტორული რეფლექსური რეაქცია, რომლის შედეგადაც გადანა-
 ცვლებული სიმძიმის ცენტრი ისევ საყრდენი ფართის ფარგლებში აღმოჩნდე-
 ბა. ასეთ მოტორულ რეაქციას წონასწორობის რეფლექსის უწოდებ-
 ნენ. წონასწორობის რეფლექსს დიდი მნიშვნელობა აქვს ლოკომოციისათვის.
 ამ რეფლექსის გარეშე ცხოველთა მოძრაობა ძლიერ შეზღუდული და სახიფა-
 თოც იქნებოდა.

წონასწორობის რეფლექსში ორგანიზმის კომპენსაციურ მოძრაობას ტანის
 მუსკულატურის შინაგანი პროპრიოცეპტორული გალიზიანებები იწვევს. ტანის
 ცალ გვერდზე გადახრა გამოიწვევს მეორე გვერდის მუსკულატურის გაკიშვას,
 რასაც მისი რეცეპტორების გალიზიანება მოჰყვება. სწორედ ეს გალიზიანება
 აღძრავს ზემოთ აღნიშნულ კომპენსატორულ მოძრაობას. წონასწორობის რეფ-

ლექსის კოორდინაცია თავის ტვინში ხდება. უმაღლეს ქუთუმიწვრებში (ძალი, კატა) მხედველობის ბორცვების უკანა ორი მესამედის მოცილება წონასწორობის რეფლექსის დარღვევას იწვევს. იგივე ხდება შინაურ კურდღლებში ვაროლის ხიდის წინა ორი მესამედის დაზიანების შემდეგ. ყველა ამ შემთხვევაში ცხოველებს შენარჩუნებული აქვთ კიდურების ფაზური მოძრაობა და სტატოკურ ტონუსი.

ლოკომოციის მიმართულება. ლოკომოციის მიმართულება დიდად არის დამოკიდებული თავის მდებარეობაზე. როცა თავი ზუსტად მედიალურად არის, მაშინ ცხოველის მოძრაობა პირდაპირ არის მიმართული. თუ ცხოველს თავი მარჯვნივ აქვს მიბრუნებული, მაშინ იგი მოძრაობის დასაწყისშივე მარჯვნივ მიბრუნდება და ა. შ. თავის მდებარეობის მნიშვნელობა ლოკომოციის მიმართულებისათვის კარგად ვლინდება ისეთ ცხოველებში, რომელთაც მოცილებული აქვთ დიდი ტვინის ჰემისფეროები.

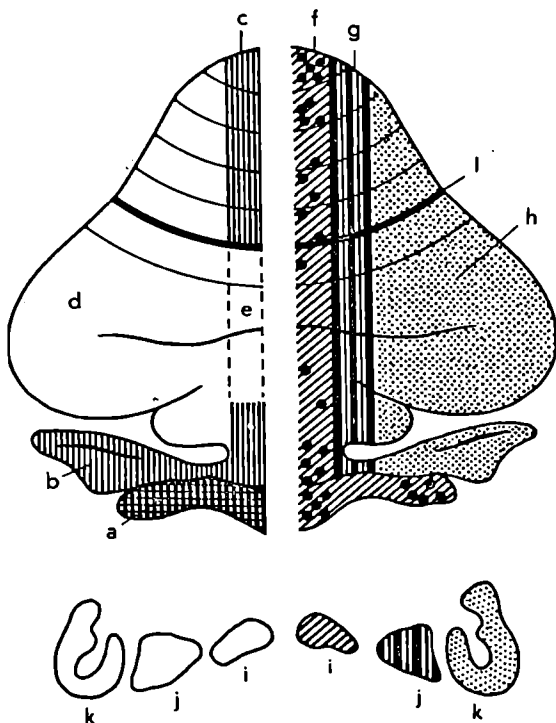
ლოკომოციის კოორდინაცია. ლოკომოციის სხვადასხვა ელემენტების კოორდინაცია ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში წარმოებს. კიდურების ფაზური მოძრაობის კოორდინაცია ზურგის ტვინში ხდება. დგომის რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატიც ამავე განყოფილებაში მდებარეობს. მდებარეობის რეფლექსები ლოკომოციის დროს თავის ტვინის შუა ნაწილებში კოორდინირდება. აქვე ხორციელდება წონასწორობის რეფლექსი. გარდა ამისა შუამდებარე ტვინში არსებობს სპეციალური ცენტრი, რომელიც უზრუნველყოფს ყველა ელემენტის ერთმანეთთან შეთანხმებულ მოქმედებას და ამდენად ლოკომოციის საერთო ცენტრს წარმოადგენს.

ნათხემი

ნათხემი ანუ პატარა ტვინი (cerebellum) ფილოგენეზის პროცესში დიფერენცირდება უკანა ტვინის დორზალური ნაწილიდან. იგი ზრდასრულ ცხოველებში მოთავსებულია დიდი ნახევარსფეროების უკან, მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდის ზემოთ. ნათხემი პირველად მრგვალპირიანებში ჩნდება, ხოლო განსაკუთრებულ განვითარებას ქუთუმიწვრებში და ადამიანში აღწევს.

მაკროსკოპული დათვალიერებით ნათხემში შემდეგი ნაწილები შეიმჩნევა: ცენტრალურად მდებარე „ქია“, დიდი ზომის ორი ჰემისფერო, რომლებიც „ქიის“ ლატერალურადაა ლოკალიზებული, და ორი წყვილადი წარმონაქმნი პარაფლოკულარული და ფლოკულონოფლოკულარული წანაზარდები (სურ. 140).

ნათხემი, ისევე როგორც ზურგის ტვინი და ტვინის ღერო, ორგვარ ნივთიერებას შეიცავს: რუხს და თეთრს. განსხვავება ის არის, რომ ნათხემში ცენტრალური მდებარეობა თეთრ ნივთიერებას უჭირავს, ზედაპირულად კი რუხი ნივთიერებაა. ამ უკანასკნელს ნათხემის ქერქის უწოდებენ. რუხ ნივთიერებაში დიდი რაოდენობითაა ნერვული უჯრედების სხეულები; თეთრი ნივთიერება კი, ძირითადად, წარმოდგენილია ნერვული ბოქვოებით. ნერვული უჯრედების სხეულები თეთრი ნივთიერების სისქეშიც გვხვდება. აქ ისინი შეგჯუფებულნი არიან და ნათხემის ბირთვებს ქმნიან. ასეთი ბირთვების სამი წყვილია ცნობილი: მედიალურად მდებარე ფასტიგიალური ბირთვები (სურ. 140, i); ლატერალურად მდებარე დაცბილული ბირთვები (ანუ დენტატუსი) და მათ შორის მოთავსებული ჩართული ბირთვები (k, j).



სურ. 140. ნათხემის ფუნქციონალური ანატომიის სქემა.

მარცხენა მხარეზე მოცემულია ნათხემის დაყოფა სამ განყოფილებად ევოლუციური ასაკის მიხედვით: 1. არქიეტერებელში შეიცავს ფლოკულონოდულარულ წილს (ა), 2. პალეოცერებელში შეიცავს: პარაფლოკულარულ წანაზარდს (ბ) და ქიის პირველი ნაპრალის წინ (ც) და 3. ნეოცერებელში შეიცავს: ნახევარსფეროების ქერქს (დ) და ქიის ნაწილს, პირველი ნაპრალის უკან (ე).

მარჯვნივ მოცემულია ნათხემის დანაწილება სამ სოგრძივ ზონად, რომლებიც პროეცირდებიან ნათხემის სხვადასხვა ბირთვზე: 1. ფლოკულონოდულარული წილი და ქია (ი) პროეცირდება ფასტიგიალურ ბირთვზე (ი). 2. ინტერმედიალური ზონა (გ), პროეცირდება ჩართულ ბირთვზე (ჯ) და 3. ნახევარსფეროები (ჰ) პროეცირდება დაკბილულ ბირთვზე (კ). (იანსენისა და ბროდაის მიხედვით).

ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბანი განსხვავებული ასაკისაა. ევოლუციურად ყველაზე ძველია ფლოკულონოდულარული ნაწილი. მას უძველესი ნათხემი ანუ არქიეტერებელში უკვე (სურ. 140). ნათხემის პარაფლოკულარული წანაზარდები და „ქიის“ როსტრალური ნაწილი (ე. წ. პირველადი ღარის წინ არსებული წილი) ძველ ნათხემს ანუ პალეოცერებელში უკვე უკმნიან. ახალი ნათხემი ანუ ნეოცერებელში მოიცავს ნახევარსფეროებს და კუთვალურ „ქიას“ (ქიის ნაწილი, რომელიც პირველადი ღარის უკან არის მოთავსებული).

არქიეტერებელში აფერენტულ ბოკოებს მოგრძო ტვინიდან (ვესტიბულური ბირთვებიდან) იღებს. ამიტომ მას ვესტიბულოცერებელში უწოდებენ. პალეოცერებელში, ძირითადად, მთავრდება ზურგის ტვინიდან მომავალი აფერენტები. ამიტომ იგი სპინოცერებელში ის სახელსაც

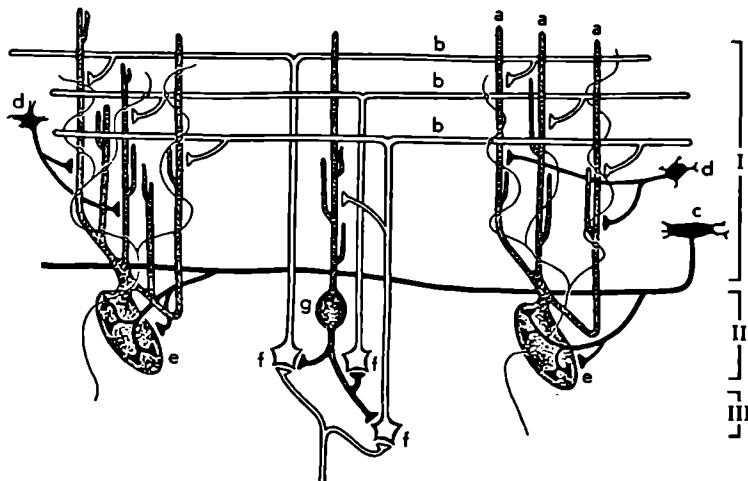
ატარებს. ნეოცერებელში კი აფერენტაციას იღებს ვაროლის ხიდიდან. მაშასადამე, იგი პონტოცერებელშია.

ზოგჯერ ნათხემის ქერქის დანაწილებას ეფერენტული პროექციების მიხედვით ახდენენ. ასეთ შემთხვევაში ქერქის სამ გასწვრივ ზონას გამოყოფენ (სურ. 140): 1. „პიის“ ქერქი, რომელიც ეფერენტულ სიგნალებს აგზავნის ფასტიგიალურ ბირთვებში; 2. ქერქის შორისული ანუ ინტერმელიალური ზონა, რომელიც დაკავშირებულია ჩართულ ბირთვებთან და 3. ნახევარსფეროების ქერქი. ეფერენტული ბოჭკოებით იგი უკავშირდება დაკბილულ ბირთვებს.

ნეირონული ორგანიზაცია. ნათხემის ქერქი სხვადასხვა ფორმის ნერვულ უჯრედებს შეიცავს, რომლებიც შეიძლება 5 ძირითად ტიპად დაიყოს:

1. პუკინიეს უჯრედები. მათ დამახასიათებელი ფორმა აქვთ — მსხლისებრი სხეული დართულია უხვად დატოტვილი დენდრიტებით (სურ. 141, ა);
2. კალათისებრი უჯრედები. თითოეულ მათგანს ერთი გრძელი აქსონი აქვს, რომლის კოლატერალები კალათისმაგვარ წნულებს ქმნიან პურკინიეს უჯრედების სხეულების ირგვლივ (სურ. 141, ც);
3. გრანულარული ანუ მარცვალა უჯრედები. მათი აქსონები მიემართებიან ქერქის ზედაპირულ შრისაკენ, იტოტებიან ორად (ლათინური T-ს მსგავსად) და განლაგებიან ერთიმეორის პარალელურად ტანგენციალური მიმართულებით, ასეთი განლაგების გამო მათ პარალელურ ბოჭკოებს უწოდებენ; 4. ვარსკვლავისებრი უჯრედები და 5. გოლჯის ტიპის უჯრედები.

ნერვული ელემენტების განაწილების მიხედვით ნათხემის ქერქში სამ შრეს არჩევენ: მოლეკულურს, განგლიოზურს და გრანულარულს (სურ. 141). 1. მოლეკულური შრე ქერქის ზედაპირულ ფენას წარმოადგენს.



სურ. 141. ნათხემის ქერქის შრეები და ნერვულ უჯრედთა განაწილება მათში.

1. მოლეკულური შრე შეიცავს: პურკინიეს უჯრედების დენდრიტულ მასას (ა), „პარალელურ აქსონებს“ (ბ), კალათისებრი უჯრედების სხეულებს (ც) და მცირე რაოდენობით ვარსკვლავისებურ უჯრედებს (დ); II. განგლიოზური შრე, შეიცავს პურკინიეს უჯრედების სხეულებს (ე); III. გრანულარული შრე შეიცავს: დიდი რაოდენობით მარცვალა უჯრედებს (ფ), გვხვდება აგრეთვე გოლჯის უჯრედები (გ).

იგი შეიცავს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტულ მასას, მარცვალა უჯრედების პარალელურ აქსონებს, კალათისებრი უჯრედების სხეულებს (რომლებიც ამ შრის ქვედა ზონაშია განლაგებული) და მცირე რაოდენობით ვარსკვლავისებრ უჯრედებს. 2. განგლიოზური შრე, ძირითადად, წარმოდგენილია პურკინიეს უჯრედების სხეულებით. 3. გრანულარული ანუ მარცვლოვანი შრე დიდი რაოდენობით შეიცავს მარცვალა უჯრედებს. გვხვდება აგრეთვე გოლჯის ტიპის უჯრედები.

ნათხემის ქერქის აფერენტული და ეფერენტული პროექციები. ნათხემის ქერქი მხოლოდ ორი ტიპის აფერენტულ ბოჭკოებს იღებს: მ ც ო ც ა ვ და ხ ა ვ ს ი ს ე ბ უ რ ბოჭკოებს (სურ. 141.). თითო მცოცავი აქსონი ნათხემის ქერქში დაკავშირებულია მხოლოდ ერთ პურკინიეს უჯრედთან. ეს აქსონი რამდენჯერმე ეხება დენდრიტის განშტოებებს და ამავგზნებელი ტიპის სინაპსებს ქმნის მათზე. ამიტომ არის, რომ მცოცავი ბოჭკო ძლიერ გავლენას ახდენს პურკინიეს უჯრედზე — ერთხელობრივი აფერენტული იმპულსი უჯრედის რიტმულ აგზნებას იწვევს.

ხავისებურ აფერენტებს უფრო ფართო პროექციები აქვთ ნათხემის ქერქში. ეს ბოჭკოები იტოტებიან და ამავგზნებელი სინაპსებით უკავშირდებიან მრავალ ჩართულ უჯრედს. ყოველი ხავისებური ბოჭკო დაკავშირებულია დაახლოებით 20-მდე მარცვალა უჯრედთან, რომელთა პარალელური აქსონები ამავგზნებელი სინაპსებით მთავრდებიან პურკინიეს უჯრედების დენდრიტებზე. გარდა ამისა ხავისებური ბოჭკოები უკავშირდებიან კალათისებრ, აგრეთვე ვარსკვლავისებრ და გოლჯის ტიპის უჯრედებს. ეს უჯრედები შემაკავებელ ინტერნეირონებს წარმოადგენენ. ორი მათგანი (კალათისებრი და ვარსკვლავისებრი) შემაკავებლად მოქმედებს პურკინიეს უჯრედებზე, ხოლო გოლჯის ტიპის ნეირონები — მარცვალა უჯრედებზე.

ნათხემის ქერქის ნეირონებს შორის ზომით ყველაზე დიდი პურკინიეს უჯრედია. ფიზიოლოგიური მოქმედების მიხედვით იგი შემაკავებელი ნეირონია. ნათხემის ქერქში მხოლოდ პურკინიეს უჯრედებია, რომელთა აქსონები გამოდიან ქერქის ფარგლებიდან და სინაპსებით მთავრდებიან ნათხემის ბირთვებში ან ტვინის ღეროს სტრუქტურებში. მაგალითად, ნათხემის ქერქის წინა პოლუსის პურკინიეს უჯრედები შემაკავებელი სინაპსებით მთავრდებიან დ ე ი ტ ე რ ს ის ბირთვში (ლატერალური ვესტიბულური ბირთვი). ამიტომ არის, რომ ნათხემის ქერქის აღნიშნული უბნის დაზიანება აძლიერებს დეცერებრაციული რიგილობისთვის დამახასიათებელ ექსტენზორულ ტონუსს.

ნათხემის ფუნქციები. ნათხემი არ ეკუთვნის ისეთ ორგანოთა რიცხვს, რომლებიც აუცილებელია სიცოცხლისათვის: ადამიანები, რომელთაც დაბადებითვე არა აქვთ ნათხემი, ცოცხლობენ და ვითარდებიან მეტ-ნაკლებად ნორმალურად. ნათხემის ფუნქციები, ძირითადად, დაკავშირებულია ორგანიზმის მოძრაობასთან. მაგრამ აქვე უნდა ითქვას, რომ ტვინის ამ განყოფილების სრული დაზიანებაც კი არ იწვევს რომელიმე მოტორული აქტის მთლიან გამოვარდნას. უნათხემო ადამიანებში არ შეიმჩნევა მოძრაობების ისეთი სერიოზული დარღვევები, რომ შეუძლებელი გახდეს ყოველდღიურ შრომით საქმიანობაში მათი მონაწილეობა. ნათხემის სპეციფიკურ ფუნქციას მოტორული აქტების ნატიფი რეგულაცია წარმოადგენს. ცხოველთა მრავალფეროვან მოძრაობებში შეიძლება სამი ჯგუფი გამოვყოთ, რომელთა რეგულაცია დაკავშირებულია ნათხემის სამ სხვადასხვა განყოფილებასთან:

1. პოზისა და კუნთური ტონუსის რეგულაციას ნათხემის „ქ ი ა“ და ფას-

ტიგიალური ბირთვები ემსახურება.

2. ნელი ნებითი მოძრაობების ნატიფი კორექცია (შესწორება) და მათი კოორდინაცია პოსტურალურ რეფლექსებთან ხდება ქერქის შორისული ზონისა და ინტერმედიალური ბირთვების მონაწილეობით.

3. სწრაფი მიზანმიმართული მოძრაობების რეგულაცია კი დაკავშირებულია ნათხემის ჰემისფერობთან და დაკბილულ ბირთვებთან.

ნათხემის დაზიანების ეფექტები. ნათხემის მოცილების შედეგად ცხოველებს უვითარდებათ: ტრემორი, ატაქსია, ასინერგია, ატონია და ა. შ.

ტ რ ე მ ო რ ი ანუ კიდურების და სხეულის კანკალი — არ შეიძინევა მოსვენების მდგომარეობაში. იგი ძირითადად ვლინდება მიზანმიმართული მოძრაობის დროს, განსაკუთრებით ძლიერ — მოძრაობის დასაწყისსა და დასასრულს.

ა ტ ა ქ ს ი ა — დაკარგულია კიდურის მოძრაობის მართვის უნარი: მიზანმიმართული მოძრაობები ან მეტისმეტად ძლიერია ან არასაკმარისი, რის გამოც გაძნელებულია მოძრაობის მიზნის მიღწევა.

ა ს ი ნ ე რ გ ი ა — დარღვეულია შეთანხმებულობა სხვადასხვა მოტორულ ცენტრებს შორის, რაც აძნელებს კიდურთა მოძრაობების თანმიმდევრულ მიმდინარეობას.

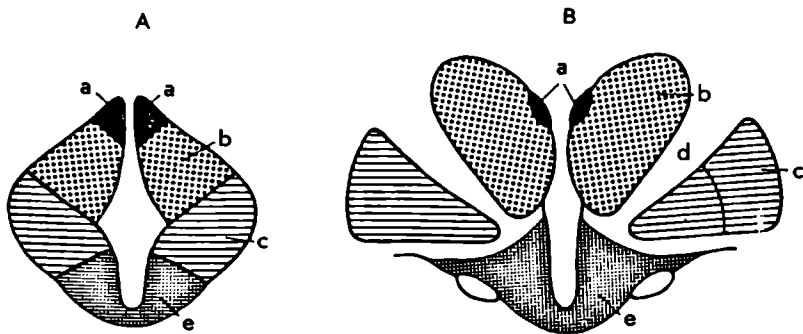
ა ტ ო ნ ი ა — შეცვლილია კუნთური ტონუსი, რაც ძირითადად ტონუსის დაკვეთებით ვლინდება. თუმცა ზოგჯერ ტონუსის ზედმეტ გაძლიერებამაც აქვს ადგილი.

შუამდებარე ტვინი

შუამდებარე ტვინი დიფერენცირდება ხუთბუშტუკოვანი ნერვული მილის მეორე ბუშტუკიდან, რომელიც სამბუშტუკოვან სტადიაზე პ რ ო ზ ე ნ ც ე ფ ა - ლ ო ნ ის შემადგენლობაში შედიოდა. ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზევე შუამდებარე ტვინში ოთხი ნაწილი გაირჩევა (სურ. 142); 1. ზედა ნაწილი — ე პ ი თ ა ლ ა მ უ ს ი (შემდეგში მისგან თალი და ტვინის ზედა დანამატი — ე პ ი ფ ი ზ ი ანუ ჭალღუხისებრი სხეული ვითარდება), 2. დორსო-ლატერალური ნაწილები (მათგან მხედველობის ბორცვები ანუ საკუთრივ თ ა ლ ა მ უ ს ი ფორმირდება), 3. ვენტრო-ლატერალური ნაწილები (ჩანასახოვანი განვითარების გარკვეულ სტადიაზე ე. წ. კაფსულა ინტერნას საშუალებით ხდება შუამდებარე ტვინიდან მათი გამოყოფა. მოგვიანებით მათგან ს უ ბ თ ა ლ ა მ უ რ ი და მ კ რ თ ა ლ ი ბ ი რ თ ვ ე ბ ი დიფერენცირდება) და 4. ქვედა განყოფილება, რომლიდანაც ვითარდება პ ი პ ო თ ა ლ ა მ უ ს ი. ჰიპოთალამუსიდან ქვევით მიმართულია ძაბრისებრი სტრუქტურა, რომელიც მთავრდება გირჩის მსგავსი წარმონაქმნით. ეს უკანასკნელი ტვინის ქვედა დანამატის ნაწილია და ნ ე ი რ ო - პ ი პ ო ფ ი ზ ი ს სახელს ატარებს.

თალამუსი. მხედველობის ბორცვებს ანუ თალამუსს ხშირად დიდი ტვინის ქერქის კ ა რ ი ბ ჰ ე ს უწოდებენ. ეს იმიტომ, რომ ნებისმიერი ინფორმაცია, რომელსაც ორგანიზმი სხვადასხვა გრძნობის ორგანოებით იღებს (გარდა ყნოსვისა), დიდი ტვინის ქერქს მხოლოდ თალამუსის გავლით აღწევს.

თალამუსი დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს — ბირთვებს. სულ 40-ზე მეტ ბირთვს არჩევენ, რომლებსაც ტოპოგრაფიული განაწილების მიხედვით ხუთ ჯგუფად ყოფენ: წინა, უკანა, ლატერალური, მედიალური და შუა ხაზის ბირთვები. ამ ბირთვებში არსებული ნერვული უჯრედები



სურ. 142. შუამღებარე ტეინის ონტოგენეზური დიფერენცირების ორი ეტაპი. (სქემა).

A — შუამღებარე ტეინის განივი ქრილი დიფერენცირების ადრეულ ეტაპზე. არჩევენ ოთხ ნაწილს:

1. დორსალურს (a), რომლიდანაც შემდეგ ვითარდება ეპითელამუსი ქალღუზისებრი სხეულით.
2. დორსალატერალურს (b) — ვითარდება საკუთრივ თალამუსი, 3. ვენტროლატერალურს (c), მოგვიანო ეტაპზე იგი შიგნითა კაპულით (d) გამოეყოფა შუამღებარე ტეინს და დიფერენცირდება მკრთალ ბირთვად და 4. ვენტრალურს (e) — მისგან დიფერენცირდება სპოთალამუსი.

ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან როგორც ფუნქციებით, ისე აფერენტული და ეფერენტული კავშირებით. ამის მიხედვით თალამუსში ოთხი ტიპის ბირთვებს გამოყოფენ: სპეციფიკურს, არასპეციფიკურს, ასოციაციურს და ლიმბურს.

სპეციფიკური ბირთვების სახელით ისეთებს აღნიშნავენ, რომელთა უჯრედებიც აქტივდებიან მხოლოდ გარკვეული ტიპის რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ და თავიანთ აქსონებს აგზავნიან დიდი ტეინის ქერქის რომელიმე განსაზღვრულ უბანში. ასეთი უჯრედები უშუალოდ არიან ჩართული იმ ნერვულ გზებში, რომლებიც ემსახურებიან რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნების (მხედველობის, სმენის და სხვა) გატარებას. ამიტომაც არის, რომ ასეთი უჯრედების შემცველ ბირთვს სპეციფიკურს უწოდებენ, ხოლო თვით უჯრედებს, რომელთა საშუალებითაც ხდება სათანადო რეცეპტორებიდან მოსული იმპულსაციის გაგზავნა ქერქისაკენ, სარელეო ანუ გადამრთველი ნეირონების სახელით აღნიშნავენ. სპეციფიკური ბირთვების ერთობლიობა ქმნის თალამუსის სპეციფიკურს სისტემას.

სპეციფიკური ბირთვები განლაგებულია, ძირითადად, თალამუსის უჯანა და ლატერალურ განყოფილებებში. ასე მაგალითად, უჯანა ბირთვებს ეკუთვნის გარეთა და შიგნითა დამუხლული სხეულები, რომლებიც მხედველობისა და სმენის სარელეო უჯრედებს შეიცავენ. ლატერალურ განყოფილებაში მოთავსებულია ბირთვები, რომლებიც ქერქისაკენ ატარებენ კანკუნთოვან შეგრძნებას, აგრეთვე თერმულ და ტკივილის შეგრძნებას და ა. შ.

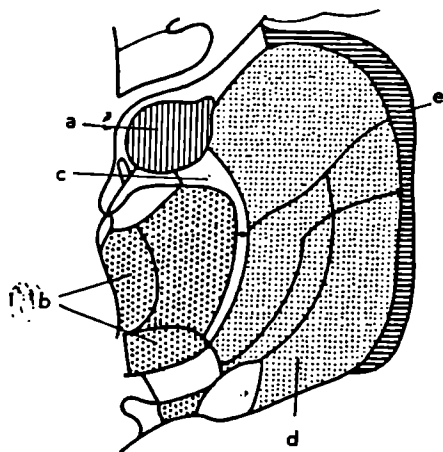
თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების უჯრედები უშუალოდ არ ემსახურებიან რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნების გატარებას, არამედ მონაწილეობენ ორგანიზმის ზოგად რეაქციებში. ასეთი უჯრედების გააქტივება ხდება ნებისმიერი მოდალობის გაღიზიანებით, ვინაიდან თითქმის ყველა სპეციფიკური გზა (გარდა ყნოსვისა) თალამუსის დონეზე კოლატერალს იძლე-

ვა. ასეთი კოლატერალები სინაპსებით უკავშირდებიან არასპეციფიკური ბირთვების უჯრედებს და მათ აგზნებას იწვევენ. არასპეციფიკური უჯრედები თავმოყრილია თალამუსის შუა ხაზზე განლაგებულ ბირთვებში, ხოლო მათი კორტიკოპეტალური აქსონები დიფუზურად პროეცირდება დიდი ტვინის ქერქში. არასპეციფიკური ბირთვების ერთობლიობა თალამუსის არასპეციფიკურ სისტემას ქმნის.

ასოციაციური ბირთვებში აერთიანებენ თალამუსის ისეთ უჯრედულ გროვებს, რომელთა აქსონები პროეცირდება ქერქში არა დიფუზურად, არამედ განსაზღვრულ ზონებში. მაგრამ, სპეციფიკური ბირთვებისაგან განსხვავებით, პერიფერიაზე მათ არა აქვთ საკუთარი რეცეპტორები. ასეთ ბირთვებში არსებული უჯრედები აქტივდებიან თალამუსის სხვა ბირთვებიდან, აგრეთვე თავის ტვინის სხვა განყოფილებებიდან მოსული იმპულსების საპასუხოდ. ერთ-ერთი დიდი ასოციაციური ბირთვი, რომლის კორტიკოპეტალური აქსონები დაკავშირებულია ქერქის წინა პოლუსთან, მოთავსებულია თალამუსის მედიალურ განყოფილებაში. მას მედიო-ორსალურ ბირთვს უწოდებენ.

ლიმბური ბირთვები ლოკალიზებულია თალამუსის წინა განყოფილებაში და სხვა ბირთვებიდან გამოყოფილია ე. წ. შინაგანი ფირფიტის (ლამინა ინტერნა) განშტოებით. ეს ბირთვები მკიდროდ არის დაკავშირებული თავის ტვინის ლიმბურ სისტემასთან. ამიტომ სავარაუდოა, რომ ისინი უნდა მონაწილეობდნენ ცხოველის ემოციურ რეაქციებში

სტრუქტურული და ფუნქციური მარჯვენალებით განსხვავებულ ბირთვს წარმოადგენს ე. წ. რეტიკულური ბირთვი, რომელიც უჯრედების თხელი შრის სახით თითქმის მთლიანად ფარავს თალამუსის ლატერალურ ზედაპირს (სურ. 143). რეტიკულური ბირთვი იწყება თალამუსის ორალური პოლუსიდან (აქ იგი ყველაზე განიერია) და კაუდალური მიმართულებით აღწევს უკანა ჭგუფის ბირთვებამდე: პულვინარამდე და ლატერალურ დამუხლულ სხეულამდე. წინათ მას არასპეციფიკური ბირთვების ჭგუფს მიაკუთვნებდნენ და თვლიდნენ, რომ სხვა



სურ. 143. თალამუსის განივი განაკვეთი (სქემა).

a — წინა ბირთვები, b — მედიალური ბირთვები, c — ინტრალამინარული ბირთვები. d — ლატერალური ბირთვები, e — რეტიკულური ბირთვი.

არასპეციფიკური ბირთვებიდან გამოსული ბოქვები უკლებლივ მთავრდება რეტყულური ბირთვის უჯრედებზე, რომელთა კორტიკოპეტალური აქსონები დიფუზურად პროეცირდება დიდი ტვინის ქერქის მრავალ უბანში. აღნიშნული შეხედულება არ დასტურდება მორფოლოგიური გამოკვლევებით. კერძოდ ნაჩვენებია, რომ რეტყულურ ბირთვსა და ქერქს შორის არსებული ნერვული ბოქვების გადაკვეთის (ან ქერქული უბნების ექსტირპაციის) შედეგად რეტყულურ ბირთვში შეინიშნება არა რ ე ტ რ ო გ რ ა დ უ ლ ი, არამედ ტ რ ა ნ ს ნ ე ი რ ო ნ უ ლ ი დეგენერაცია, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ რეტყულური ბირთვი იღებს კორტიკოფუგალურ ბოქვებს, მაგრამ თვითონ არ აგზავნის ქერქისაკენ პირდაპირ ბოქვებს. დადგენილია ისიც, რომ რეტყულური ბირთვის ორალური ზონა კორტიკოფუგალურ აქსონებს იღებს ფრონტალური ქერქიდან, შუა ზონა — ტემპორალური ქერქიდან, ხოლო კაუდალური ზონა — ოქციპიტალური ქერქიდან.

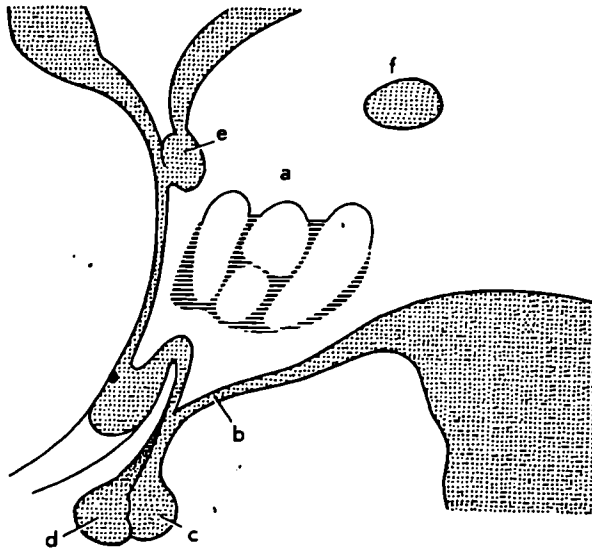
რეტყულური ბირთვის ფუნქციური დანიშნულება ჭერჭერობით ზუსტად არ არის დადგენილი. ცნობილია მხოლოდ, რომ იგი უხვად იღებს აქსონთა კოლატერალებს თითქმის ყველა თალამური ბირთვიდან და თავის მხრივაც უგზავნის აქსონებს ამ ბირთვებს. ელექტროფიზიოლოგიური ცდების მიხედვით, ამ ბოქვების უმეტესობა შემაკავებულ გავლენას ახდენს სხვა თალამურ უჯრედებზე, რის საფუძველზეც ვარაუდობენ, რომ რეტყულური ბირთვი ერთ-ერთ ძირითად რგოლს უნდა წარმოადგენდეს თალამური უჯრედების ანტიდრომული შეკავების მექანიზმში.

ჰიპოთალამუსი. შუამდებარე ტვინის მეორე უმნიშვნელოვანეს განყოფილებას ჰიპოთალამუსი წარმოადგენს. იგი მოთავსებულია უშუალოდ თალამუსის ვენტრალურად (სურ. 144), წინიდან შემოსაზღვრულია ე. წ. ტერმინალური ფირფიტით და მხედველობის ჭვარედინით (ქიაზმით), ხოლო უკნიდან — შუა ტვინით. ფილოგენეზურად ჰიპოთალამუსი საკმაოდ ძველი წარმონაქმნია და ალბათ ამიტომაცაა, რომ მისი სტრუქტურა ხმელეთის სხვადასხვა ხერხემლიან ცხოველებში თითქმის ერთი და იგივეა.

ჰიპოთალამუსის კავშირები და ფუნქციური დიფერენციაცია. ჰიპოთალამუსში, პირობითად, სამ ნაწილს გამოყოფენ: პ ე რ ი ვ ე ნ ტ რ ი კ უ ლ უ რ, მ ე დ ი ა ლ უ რ და ლ ა ტ ე რ ა ლ უ რ ნაწილებს. თითოეული მათგანი რამდენიმე ბირთვს შეიცავს, რომლებიც აფერენტული და ეფერენტული გზებით დაკავშირებული არიან თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებების როგორც სომატურ, ისე ვეგეტატურ ცენტრებთან, აგრეთვე შინაგანი სეკრეციის ჩირკვლებთან. ასეთი მრავალრიცხოვანი კავშირების გამო ჰიპოთალამუსი ორგანიზმის სომატური, ვეგეტატური და ენდოკრინული ფუნქციების მნიშვნელოვან ინტეგრაციულ ცენტრს წარმოადგენს.

აფერენტული გზები, რომლებსაც ინფორმაცია მოაქვთ ორგანიზმის გარეგანი თუ შინაგანი გაღიზიანების შესახებ, გაივლიან ზურგის ტვინს და ჰიპოთალამუსში შედიან თალამუსის გზით ან უშუალოდ შუა ტვინიდან. ეფერენტული კავშირები კი წარმოადგენილია პოლისინაპსური გზებით, რომლებიც, ძირითადად, გაივლიან შუა ტვინის რეტყულურ ფორამაციას.

ჰიპოთალამუსი მრავალ ნერვულ კომპლექსს შეიცავს, რომლებიც ჩართულია ამა თუ იმ ფუნქციის მარეგულირებელ მექანიზმში. ეს ფუნქციური კომპლექსები ერთმანეთისაგან მეტ-ნაკლებად იზოლირებულად არის ლოკალიზებული. ამიტომ



სურ. 144. ჰიპოთალამუსი თავის ტვინის სავიტალურ განაკვეთზე.

a — ჰიპოთალამური ბირთვები, b — ტვინის ძაბრი, c — ნეიროჰიპოფიზი, d — ადენოჰიპოფიზი, e — წინა კომისურა, f — ინტერმედიალური ნივთიერება.

არის, რომ ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბნების დაზიანება ან ელექტრული გალიზიანება პრინციპულად განსხვავებულ ეფექტებს იწვევს. ასე მაგალითად, ლატერალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ზონის დაზიანება ცხოველებში აფაგია განაპირობებს. აფაგია ნიშნავს საკვების მიღებაზე უარის თქმას. ნორმალურ ცხოველებში ამ ზონების ელექტრული გალიზიანების საპასუხოდ კვებითი რეაქციები აღმოცენდება. ამის გამო ლატერალური ჰიპოთალამუსის აღნიშნულ ზონების ერთობლიობას განიხილავენ როგორც „შიშშის ცენტრს“. საპირისპირო ეფექტი მიიღება მედიალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი უბნის დაზიანების შემთხვევაში — ცხოველებს უვითარდებათ ჰიპერფაგია (ცხოველი იწყებს გაძლიერებულ კვებას). ამ უბნების ელექტრული გალიზიანება კი კვებითი რეაქციების დათრგუნვას განაპირობებს. მედიალური ჰიპოთალამუსის ამ უბნებს აერთიანებენ „სიმამლის ცენტრის“ სახელწოდებით.

მედიალურ ჰიპოთალამუსში გვხვდება ისეთი ნერვული კომპლექსებიც, რომელთა უჭრედები აღიქვამენ სისხლისა და თავზურგტვინის სითხის უმნიშვნელოვანეს პარამეტრებს: ტემპერატურას, წყლისა და ელექტროლიტების შემცველობას და ა. შ. მაშასადამე ეს ნეირონები აკონტროლებენ ორგანიზმის შინაგანი არის მუდმივობას (ჰომეოსტაზს).

მედიალური ჰიპოთალამუსი მჭიდროდ არის დაკავშირებული ჰიპოფიზთან. ნერვული კავშირებით იგი არეგულირებს მისი უკანა ნაწილის — ნეიროჰიპოფიზის მოქმედებას, ხოლო ჰორმონების საშუალებით — წინა ნაწილის ანუ ადენოჰიპოფიზის მოქმედებას. ამრიგად, მედიალური ჰიპოთალამუსი შორისულ რგოლს წარმოადგენს ნერვულ და ენდოკრინულ სისტემებს შორის.

ფუნქციონალური მახასიათებლების მიხედვით ჰიპოთალამუსში ორ ნაწილს გამოყოფენ: კრანიალურს და კაუდალურს. კრანიალური ნაწილი უფრო მჭიდროდაა დაკავშირებული პარასიმპათიკურ სისტემასთან. ამიტომ მისი გააქტივების საპასუხოდ, ხშირად, პარასიმპათიკური სიმპტომები გამოვლინდება, რაც დაკავშირებულია: საკმლის მონელებასთან, გამოყოფასთან, ორგანიზმის რეზერვების აღდგენასა და შენახვასთან. ასეთ რეაქციებს ტ რ ო ფ ო ტ რ ო პ უ ლ ს უწოდებენ. კაუდალური ჰიპოთალამუსის აგზნებისას კი სიმპათიკური სისტემა აქტივდება, რაც ორგანიზმში ენერჯის მობოლიზებას და ფიზიკური დატვირთვის უნარიანობის გაზრდას განაპირობებს. ასეთ ეფექტებს ე რ გ ო ტ რ ო პ უ ლ რ ე ა ქ ი ე ბ ს უწოდებენ. საყურადღებოა, რომ ჰიპოთალამუსის კაუდალური ნაწილის მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების შედეგად მძინარე ცხოველი იღვიძებს.

ბაზალური ბირთვები

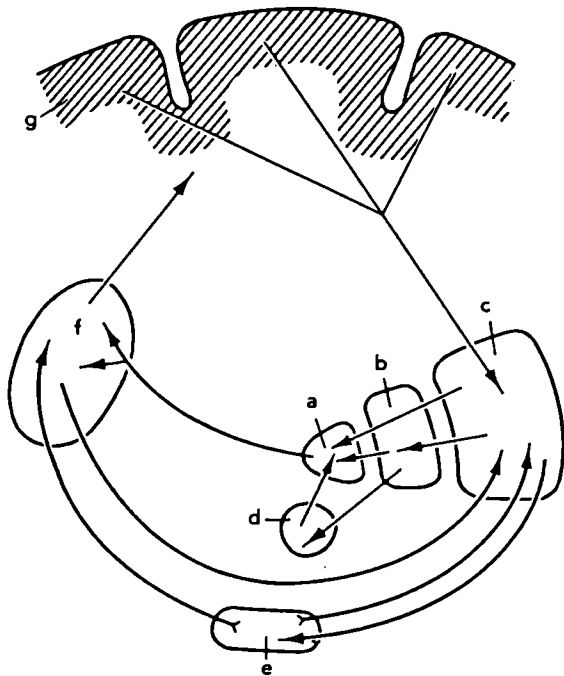
ბაზალური ბირთვები, რომლებიც განლაგებულია თავის ტვინის წინა განყოფილებაში, წარმოდგენილია, ძირითადად, სამი წყვილი ბირთვით: კ უ დ ი ა ნ ი ბ ი რ თ ვ ი (n.caudatus), ჩ ე ნ ჩ ო (putamen) და მ კ რ თ ა ლ ი ბ ი რ თ ვ ი (globus pallidus) (სურ. 145). კუდიანი ბირთვი და ჩენჩო ფილოგენეზურად ახალი წარმონაქმნებია. ისინი უჩრდელული აგებულებითაც ჰგვანან ერთმანეთს. ამიტომაც ამ ორ ბირთვს ერთიან სისტემაში აერთიანებენ, რომელსაც ზ ო ლ ი ა ნ ს ხ ე უ ლ ს ანუ ს ტ რ ი ა ტ უ მ ს უწოდებენ. მკრთალი ბირთვი უფრო ძველი წარმონაქმნია. იგი დიფერენცირდება მეორე ჩანასახოვანი ბუშტის სუბთალამური ნაწილიდან (იხ. სურ. 142), რომელიც ონტოგენეზური განვითარების პრენატალურ სტადიაზე გამოეყოფა დიენცეფალონს, უახლოვდება ჩენჩოს, ნერვულ კავშირებს ამყარებს სტრიატუმთან და იქცევა ბაზალური ბირთვების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კომპონენტად. სუბთალამუსის დანარჩენი ნაწილიდან დიფერენცირდება ს უ ბ თ ა ლ ა მ უ რ ი ბ ი რ თ ვ ი (სურ. 145, d). სუბთალამური ბირთვი ინარჩუნებს მორფოლოგიურ და ფუნქციურ კავშირებს მკრთალ ბირთვთან, რის გამოც მას ბაზალური სისტემის ფუნქციურ ნაწილად მიიჩნევენ.

ბაზალური ბირთვების ნერვული კავშირები. ბაზალურ ბირთვებს ორმხრივი ნერვული კავშირები აქვთ თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებთან. ბაზალურ ბირთვებთან მომავალი აფერენტული იმპულსების უმრავლესობა ზოლიან სხეულში შედის. ეს იმპულსები დასაწყისს იღებენ: 1. დიდი ტვინის ქერქის სხვადასხვა უბნიდან, 2. თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან და 3. შავი სუბსტანციიდან.

ეფერენტული ბოჭკოები ზოლიანი სხეულიდან მიემართება მკრთალი ბირთვისაკენ და შავი სუბსტანციისაკენ (სურ. 145). აქ ისინი სინაპსებით გადაერთვიან სხვა ნეირონებს, რომელთა აქსონები ქმნიან ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან ეფერენტულ გზას თალამუსისა და შუა ტვინის ტეგმენტუმისაკენ.

ბაზალური ბირთვების გალიზიანებისა და დაზიანების ეფექტები. კუდიანი ბირთვის ელექტრული გალიზიანებით სხვადასხვა სახის მოტორული რეაქცია გამოიწვევა. ასე მაგალითად, თავისა და ტანის მიბრუნება გალიზიანების საწინააღმდეგო მხარეს, კიდურის კუნთების, აგრეთვე სალექი და მიმიკური კუნთების შეკუმშვები.

ზოლიან სხეულში ისეთი უბნებიც არის აღმოჩენილი, რომელთა გააქტივება



სურ. 145. ბაზალური ბირთვების ნერვული კავშირები (სქემა).

a და b — მკრთალი ბირთვი, c — ზოლიანი სხეული (სტრიატუმი), რომელიც შედგება ორი ნაწილისაგან: კუდიანი ბირთვი და ჩენჩო. d — სუბთალამური ბირთვი, e — შავი სუბსტანცია, f — თალამუსი, g — ქერქი. ისრებით აღნიშნულია წარმოდგენილი სტრუქტურების ეფერენტული და აფერენტული კავშირები.

მოტორული რეაქციების შეკავებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ამ უბნების გალიზიანების პერიოდში სენსორული სისტემებიც კავდება. ასეთი ვარაუდი ადამიანებზე ჩატარებულ დაკვირვებას ემყარება. ცნობილია, რომ კუდიანი ბირთვის გააქტივების პერიოდში პაციენტები წყვეტენ ნებით მოძრაობებს, გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კი მათ წარმოდგენა არა აქვთ რა ხდებოდა გალიზიანების დროს, რაც უდავოდ ცნობიერების გამოთიშვაზე, შეკავებაზე მიუთითებს.

ცხოველებში კუდიანი ბირთვის ორმხრივი ანუ ბილატერალური დაზიანების შედეგად ვითარდება დამახასიათებელი ცვლილებები — ე. წ. ე მ ო ც ი უ რ ი ს ი ჩ ლ უ ნ გ ე, რომელიც დროდადრო იცვლება დღე-ღამური მოტორული ჰიპერაქტიურობით. მცირდება ძილის პერიოდის ხანგრძლივობა და ცხოველი იწყებს უმიზნოდ მოძრაობას დახურულ სივრცეში.

მკრთალი ბირთვი ორგვარ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინის α-მოტონეირონებზე. მათი დაზიანება მოტორული რეაქციების მოშლასთან ერთად სხვა მოვლენებსაც განაპირობებს: აფაგიას, ადიპსიას, სენსორული გალიზიანებების მიმართ მგრძობელობის გაზრდას და ა.შ.

ბაზალური ბირთვების დაზიანებით გამოწვეული ცვლილებებიდან ყველაზე უფრო ცნობილია ე. წ. პ ა რ კ ი ნ ს ო ნ ი ს ი ნ დ რ ო მ ი. პაციენტებს ეცვლებათ სახის გამომეტყველება, უძნელდებათ სიარული და უვითარდებათ ხელის კა-

ნკალი. აღნიშნული დაავადება ძირითადად გაპირობებულია შავი სუბსტანციის დაზიანებით. დღეისათვის დადგენილია, რომ შავი სუბსტანცია შეიცავს ნერვულ უჯრედებს. რომელთა მედიატორს დოფამინი წარმოადგენს. ეს დოფამინერგული უჯრედები სინასებით მთავრდებიან კუდიანი ბირთვის უჯრედებზე და მათ შეკავებას განაპირობებენ. შავი სუბსტანციის დოფამინერგული უჯრედების დაზიანების შემთხვევაში კუდიანი ბირთვი თავისუფლდება შემაკავებელი გავლენისაგან. რასაც მოყვება ზემოთ აღნიშნული მოტორული რეაქციები. დოფამინის წინამორბედის — L- დოფას ინექცია ორგანიზმში დროებით ამსუბუქებს პარკინსონიზმის სიმპტომებს. უკანასკნელ წლებში განხორციელდა ტრანსპლანტაციის (ქსოვილთა გადანერგვის) უნიკალური ოპერაციები. პარკინსონიზმით დაავადებულ ადამიანებს გადაუნერგეს თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი შრის ქსოვილი (ან კიდევ ჩანასახოვანი თავის ტვინის ის უბანი, რომლიდანაც ვითარდება შავი სუბსტანცია). ოპერაციის შედეგად პაციენტებს მნიშვნელოვნად შეუმსუბუქდათ პარკინსონის დაავადების სიმპტომები.

8. დიდი ტვინის ქერქის ზოგადი ფიზიოლოგია

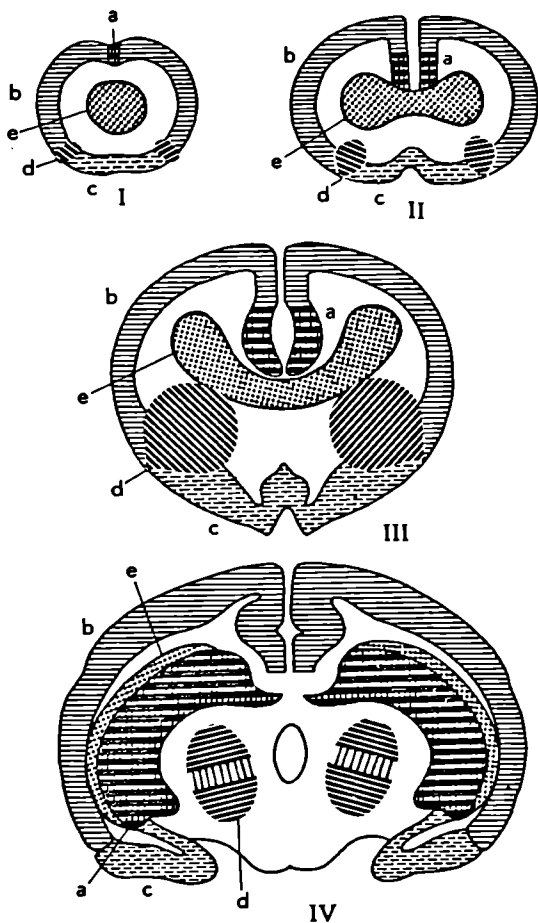
ქერქის განვითარების ისტორია. თავის ტვინის ჩანასახოვანი ბუშტუკებიდან ყველაზე მეტად 1 ბუშტუკი ანუ ტელენცეფალონი ვითარდება. ფილოგენეზის პროცესში ხერხემლიან ცხოველთა ქცევების გართულების პარალელურად ხდებოდა ტელენცეფალონის ძლიერი ზრდა და დიფერენცირება, რაც დასრულდა დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის გაჩენით. ჰემისფეროების დიფერენცირების პროცესი თანაბრად არ მიმდინარეობდა, რის გამოც უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში დიდი ტვინის ქერქული უბნები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან ასაკით. ევოლუციური ასაკის მიხედვით გამოყოფენ: პალეოკორტექსს (უძველესი ქერქი). არქეკორტექსს (ძველი ქერქი) და ნეოკორტექსს (ახალი ქერქი).

უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველის ემბრიონალურ ტვინში 1 ბუშტუკის კედელი (პალიუმი) ოთხ განყოფილებას შეიცავს, რომლებიდანაც ვითარდება ევოლუციურად განსხვავებული ასაკის სტრუქტურები. ამის მიხედვით არჩევენ: პალეოპალიუმს, სტრიატუმს, არქიპალიუმს და ნეოპალიუმს.

პალეოპალიუმი ჰემისფეროს უძველესი ნაწილია. მისი ჩანასახი პირველად თევზებში ჩნდება საყნოსავი ბოლქვების სახით. უმაღლეს ხერხემლიანებში იგი ჰემისფეროს ფუძეს ქმნის და შეესატყვისება ე. წ. საყნოსავ ტვინს (Rhynencephalon). მის შემადგენლობაში შედის: საყნოსავი ბოლქვები და მიმდებარე ქერქული უბანი — პალეოკორტექსი (სურ. 146).

ჩანასახოვან ბუშტუკში პალეოპალიუმის ზემოთ მოთავსებულია სტრიატუმი. იგი ჩანასახოვანი ბუშტუკის კედლის ნაწილია, მაგრამ განვითარების პროცესში თანდათან ტვინის სიღრმეში გადაინაცვლებს. მაქსიმალურ განვითარებას უმაღლეს რეპტილებში და ფრინველებში აღწევს. ამ ეტაპზე იგი ჰემისფეროს ძირითად მასას ქმნის და ზოლიანი სხეულის სახელს ატარებს. ზოლიანი სხეულის შემადგენლობაში შედის: კუდიანი ბირთვი და ჩენჩო (Putamen).

დიდი ჰემისფეროს მედიალური კედელი განვითარებულია არქიპალიუმში.



სურ. 146. საბოლოო ტვინის ონტოგენეზური დიფერენცირების ოთხი სტადია.

a — არქეპალიუმი, b — ნეოპალიუმი, c — პალეოპალიუმი, d — სტრიატუმი, e — ცენტრალური არხი, რომლიდანაც დიფერენცირდება ჰემისფეროების გვერდითი პარეუქები.

მ ი დ ა ნ (სურ. 146, a). შემდეგში მისგან დიფერენცირდება ძველი ქერქი ანუ არქიკორტექსი. ევოლუციური განვითარების პროცესში არქიკორტექსი გადაინაცვლებს უკან და ქვევით და დამახასიათებელ ფორმას იღებს. არქიკორტექსის ძირითად ნაწილს ჰიპოკამპუსი (ზღვის ცხენის ფეხის ხეული) ანუ ამონის რქა წარმოადგენს.

პალიუმის გვერდით კედელს ნეოპალიუმი ქმნის. ევოლუციის მოგვიანო ეტაპზე მისგან დიფერენცირდება ახალი ქერქი ანუ ნეოკორტექსი. ნეოკორტექსი პირველად ძუძუმწოვრებში ჩნდება და შემდეგ განვითარებას განიცდის. ასე მაგალითად მწერიკამიებში ახალ ქერქს ნახევარსფეროების მთელი ზედაპირის მხოლოდ 1/3 უჭირავს; მღრღნელებში-1/2, ხოლო მტაცებლებში ახალი ქერქი თითქმის მთლიანად ფარავს დიდი ტვინის ჰემისფეროებს. მტაცე-

ბელ ცხოველებში ქერქის ფართობის ასეთმა ინტენსიურმა ზრდამ (მაშინ როცა ქალას ღრუს მოცულობა შედარებით ნაკლებად გადიდდა) ქერქის დანაოქება გამოიწვია: გაჩნდა მრავალი სხვადასხვა ფორმის ხვეულები და ღარები. დადგენილია, რომ ადამიანებში დიდი ტვინის ყველა ხვეულის ზედაპირების ჯამი ქერქის საერთო ფართის 1/3-ია; 2/3 კი დაფარულია ღარების სიღრმეში. ადამიანის ქერქის საერთო ზედაპირი დაახლოებით 2000-2200 სმ²-ის ფარგლებში მერყეობს.

ზოგადი ცნობები დიდი ტვინის მოქმედების შესახებ

დიდი ტვინის ჰემისფეროებს, ანტიკური პერიოდიდან დაწყებული, განიხილავენ როგორც გონების, ინტელექტის ორგანოს; კეთდებოდა სხვადასხვა სპეკულაციური დაშვებები; იქმნებოდა დიაგრამები, რომელთა მიხედვითაც დიდი ტვინის ჰემისფეროების ამა თუ იმ ნაწილს მიაწერდნენ გარკვეული ტიპის აზროვნების უნარს, სხვადასხვა ნიქს და ა. შ. ზოგიერთი ჰიპოთეზის თანახმად აზროვნების პროცესები, ფსიქიკა დაკავშირებული უნდა ყოფილიყო ტვინის პარაკუქებთან. მაგრამ მომდევნო წლებში, კერძოდ, მე-17 საუკუნეში ნევროლოგების მიერ საბოლოოდ იქნა დადგენილი, რომ ცნობიერება თვით ტვინის ნივთიერების ფუნქციაა და არა პარაკუქების.

დღევანდელი წარმოდგენით თავის ტვინის ქერქი პირველ ყოვლისა წარმოადგენს რეფლექსური მოქმედების უმაღლეს დონეს. ამიტომ მის ერთ-ერთ ძირითად ფუნქციას შეადგენს იმ გარეგანი ფაქტორების მიმღებლობა, რომლებიც მოქმედებენ შეგრძნების ორგანოებზე ანუ რეცეპტორებზე. ზუსტი გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ ქერქი მიმღებლობს ექსტეროცეპტულ (შხედველობის, სმენის, გემოვნების, ყნოსვის, კანის რეცეპტორების), პროპრიოცეპტულ (კუნთის, მყესის და სახსრის რეცეპტორების) და ინტეროცეპტულ (შინაგან ორგანოთა რეცეპტორების) გალიზიანებებს. ყოველი შეგრძნება, რომელსაც გარეგანი გალიზიანება იწვევს ორგანიზმში, საბოლოოდ დიდი ტვინის ქერქს აღწევს. აქ ხდება ამ შეგრძნებათა ინტეგრაცია (ანალიზი და სინთეზი) და დასაწყისი ეძლევა სათანადო მოტორულ ან სეკრეტორულ რეაქციებს. დიდი ტვინის ქერქს ეკუთვნის აგრეთვე მთავარი როლი ე. წ. საორიენტაციო რეფლექსების წარმოებაში.

უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში დიდი ტვინი ემსახურება ინდივიდუალურად შეძენილ რეფლექსურ რეაქციებს, ანუ პირობით რეფლექსებს. დაბოლოს, დიდი ტვინის ქერქის ფუნქციას შეადგენს ფსიქიკური პროცესების წარმოება, როგორცაა შეგარძნება, წარმოდგენა, აზროვნება და სხვა. ყველა ამ თავისებურებათა გამო, დიდი ტვინის ქერქი ითვლება ორგანიზმის მთლიანი მოქმედების მთავარ რეგულატორად. მისი საშუალებით წარმოებს როგორც ყველა შინაგანი ფუნქციის გაერთიანება, ისე ორგანიზმის მოქმედების შეგუება გარემო პირობებთან. ეს უკანასკნელი ვლინდება სხვადასხვა სირთულის ქცევითი აქტების სახით.

დიდი ტვინის ამოკვეთა (ექსტირპაცია) უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში ყველა ზემოთ აღნიშნული ფუნქციის მოსპობას, ან კიდევ მათ მნიშვნელოვან შესუსტებას იწვევს. მაგრამ იგივე არ ითქმის დაბალ საფეხურზე მდგომი ცხოველების მიმართ. ამ ცხოველებში დიდი ტვინის ქერქი ისე სუსტადაა განვითარებული, რომ შესამჩნევ გავლენას არც კი ახდენს სასიცოცხლო ფუნქციებზე. ამიტომაც მისი ამოკვეთა უმნიშვნელოდ ცვლის დაბალი განვითარების ხერხემ-

ლიანთა ქცევებს და მით უფრო ნაკლებად, რაც უფრო დაბალ საფეხურზე დგას ეს ცხოველი. ასე მაგალითად, თევზებში წინა ტვინის (ანუ საყნოსავი ბოლქვების) ამოკრა არსებით გავლენას არ ახდენს გამლიზიანებელთა მიმღებლობაზე, არც ცხოველის ურთიერთობაზე გარემოსთან. თითქმის უცვლელი რჩება თევზისათვის დამახასიათებელი ქცევები: საკვების ძებნა და მიღება, სხვა თევზებთან ურთიერთობა და ა. შ. მაგრამ ეს ისე არ უნდა გავიგოთ, თითქოს თევზებში საბოლოო ტვინი საერთოდ არ ასრულებს არავითარ ფუნქციას. ცნობილია, რომ საყნოსავი ბოლქვების დაზიანების შემდეგ თევზი კარგავს ყნოსვითი გალიზიანების მიმღებლობის უნარს; ირლევა ამ გალიზიანებაზე გამომუშავებული პირობითი რეფლექსებიც.

დაახლოებით ასეთივე შედეგს იძლევა დიდი ტვინის ამოკვეთა ამფიბიებშიც. უდიდტვინო ბაყაყი ნორმალურივით იჭერს მწერებს; ზამთარში მიწაში ეფლობა და ძილს მიეცემა; გაზაფხულზე იღვიძებს; დაბრკოლებას გარს უვლის ან გადაახტება მას, რაც იმის მაჩვენებელია, რომ უდიდტვინო ბაყაყს შენარჩუნებული აქვს მხედველობის უნარი. საკმარისია ბაყაყს დაუზიანდეს შუამდებარე ტვინი, რომ მისი ნორმალური ქცევები დაირღვევა.

შედარებით უფრო შესამჩნევ ცვლილებებს იწვევს დიდი ტვინის მოცილება რეპტილიებში და ფრინველებში. თუმცა ეს ცხოველებიც მხოლოდ ნაწილობრივ კარგავენ მათთვის დამახასიათებელ ფუნქციებს. ასე მაგალითად, დეკორტიკაციის ანუ დიდი ტვინის ქერქის მოცილების შემდეგ მტრედი არ კარგავს გამრავლებასთან და საკვების მიღებასთან დაკავშირებულ ქცევებს. მას შენარჩუნებული აქვს მხედველობა და ამიტომ დაბრკოლებებს არ ეჯახება, კენკავს საკენკს, დღისით დადის, ღამით სძინავს. მაგრამ უდიდტვინო მტრედი ვეღარ სცნობს საკუთარი ბარტყის ხმას, აღარ ეშინია კატის. ასეთ მტრედს შეიძლება გამოვუშუშავოთ კვებითი და დაცვითი პირობითი რეფლექსები, მაგრამ ეს რეფლექსები ნაკლებად მდგრადი იქნება — რამდენიმე დღით დასვენებაც კი საკმარისია, რომ უდიდტვინო მტრედში გაქრეს გამომუშავებული პირობითი რეფლექსი.

დრამატულ ცვლილებებს იწვევს დიდი ტვინის ამოკვეთა ძუძუმწოვარ ცხოველებში. პირობით-რეფლექსური მოქმედების დარღვევასთან ერთად ისინი საბოლოოდ კარგავენ მხედველობითი, სმენითი და ყნოსვითი გალიზიანებების მიმღებლობის უნარს. უდიდტვინო ძალს ღიბხანს (რამდენიმე წელიწადი) შეუძლია იცოცხლოს, მაგრამ მისი ქცევები ძლიერ შეცვლილია: მეტწილად სძინავს, იღვიძებს მხოლოდ ფიზიოლოგიური მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად. დაბრკოლებას ვერ უვლის გვერდს და ა. შ. ასეთი ძალე ვერც საკმელს ლებულობს დამოუცილებლად. კიდევ უფრო ძლიერია დარღვევები მაიმუნებში. დიდი ტვინის მოშორების შემდეგ მაიმუნები ძალიან ცოტა ხანს ცოცხლობენ. ასე მაგალითად, მაგნუსის ცდებში ისინი ცოცხლობდნენ არაუმეტეს 26 დღისა. უდიდტვინო მაიმუნები არ კარგავენ თავის მოძრაობის, ფეხზე დგომის და ჭდომის უნარს, მაგრამ მნიშვნელოვნად უქვეითდებათ ლოკომოციის (სივრცეში გადაადგილების) უნარი.

მსგავსი დაკვირვება ჩატარებულია ახალშობილ ბავშვებზე, რომლებსაც დიდი ტვინი დაბადებითვე არ გააჩნდათ. ასეთი ბავშვები, ჩვეულებრივ, ღიბხანს ვერ ცოცხლობენ. აღწერილია ერთადერთი შემთხვევა, როცა უდიდტვინო ბავშვმა 3, 5 წელიწადი იცოცხლა. ამ ბავშვის დიდი ტვინის ჰემისფეროები თხელკედლებიან ბუშტს წარმოადგენდა. ძლიერ შეზღუდული იყო მისი რეფლექ-

სური მოქმედება. მას თავიდანვე ჰქონდა წოვის უნარი, უმეტესად ეძინა, შიმშილიც კი არ აღვიძებდა. საცვების მისაღებად საჭირო იყო ძალად გაღვიძება. თავდაპირველად კიდურები სრულიად უმოძრაო ჰქონდა. დაბადებიდან მეოთხე კვირას კრუნჩხვითი რეაქციები განუვითარდა: ორივე ფეხი გაშლილ მდგომარეობაში გაუშეშდა, ორივე ხელი კი — მოხრილში. ბავშვი ვერაფერს ხედავდა. მხოლოდ მძლავრი სინათლე იწვევდა ქუთუთოების დახურვას. ძლიერ დაქვეითებული ჰქონდა სმენის ფუნქცია. მხოლოდ მძლავრი ხმაური იწვევდა საერთო თრთოლვას. კანის მტკივნეულ გაღიზიანებას არ გრძნობდა. სხეულის მდებარეობას თავისით არ იცვლიდა. პირველ ხანს სულ არ იღებდა ხმას, შემდეგ კი ტირილის უნარი გამოაჩნდა. ამრიგად, უდიდტვინო ბავშვი გაცილებით ნაკლებ აქტივობას იჩენდა, ვიდრე უდიდტვინო მაიმუნი და კიდევ უფრო ნაკლებს ვიდრე უდიდტვინო ძაღლი.

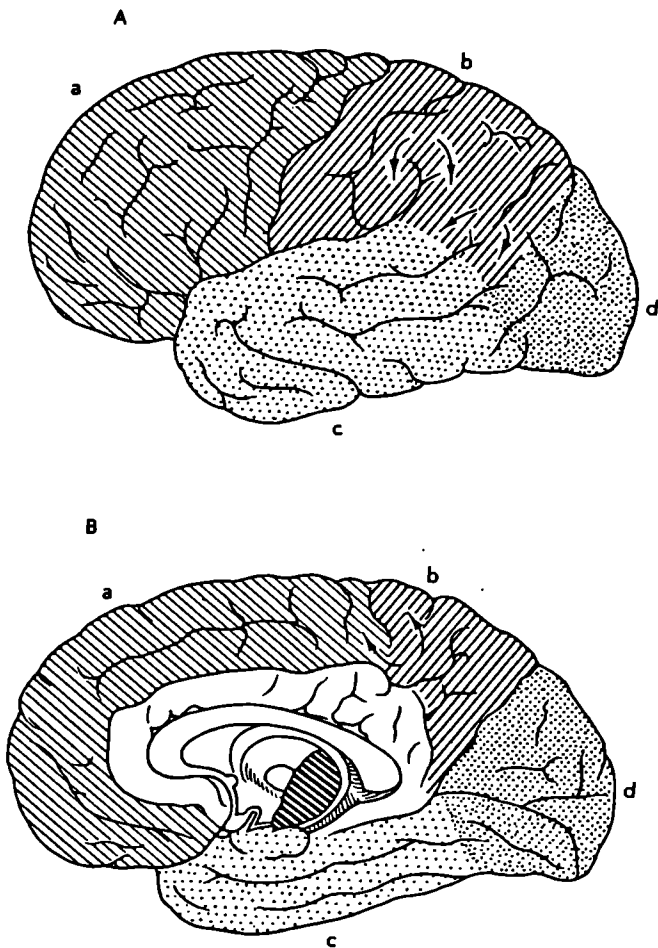
დიდი ტვინის ქერჩის ზოგადფუნქციონალური აღნაწილვა

დიდი ტვინის ქერჩი, რომელიც უზრუნველყოფს ადამიანისა და ცხოველთა მიზანმიმართულ ქცევას, სქემატურად შეიძლება დაიყოს ორ ფუნქციონალურ ნაწილად: ახალ ქერჩად და ლიმბურ ქერჩად. ქცევით რეაქციებში ახალი ქერჩის აქტივობა საფუძვლად უდევს ორგანიზმის დროით და სივრცით ურთიერთობებს გარემომცველ სამყაროსთან, ადამიანის ფორმალურ-ლოგიურ აზროვნებას და სტერეოგნოსტიკულ შესაძლებლობებს. ლიმბური ქერჩი კი, ძირითადად, უზრუნველყოფს ადამიანისა და ცხოველთა ემოციურ განწყობას და მოთხოვნილებებს მოქმედებისადმი (ანუ ემოციას და მოტივაციას), აგრეთვე დასწავლისა და მეხსიერების პროცესებს. ორგანიზმის შინაგანი და გარეგანი სამყაროდან მოსულ ინფორმაციას ლიმბური ქერჩი აძლევს იმ განსაკუთრებულ მნიშვნელობას, რომელიც ამ ინფორმაციას აქვს ცოცხალი ორგანიზმისათვის და ამით განსაზღვრავს მის მიზანმიმართულ მოქმედებას.

ახალი ქერჩი

დიდი ტვინის ქერჩის აღნაგობა. დიდი ტვინის ქერჩი ჰემოსფეროების გარეთა შრეს წარმოადგენს, რომლის სისქე სხვადასხვა უბნებში მერყეობს 1,5-4,5 მმ-ის ფარგლებში. იგი, გარდა დენდრიტებისა და აქსონებისა, დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეულებს. ამიტომ მას მორუხო ფერი აქვს. მაღალ საფეხურზე მდგომ ძუძუმწოვრებში დიდი ტვინის ქერჩი მრავალ ნაოქს ქმნის, რომლებიც ერთმანეთისაგან ღარებით არიან გამოყოფილი. ერთი და იგივე კლასის ცხოველებში ქერჩის ხვეულებსა და ღარებს მეტ-ნაკლებად ერთნაირი, ტიპური განლაგება აქვთ, რის გამოც ისინი საიმედო ორიენტირის როლს ასრულებენ ქერჩის ანატომიურ დანაწილებაში. ასე მაგალითად, როლანდის ღარის წინ არსებულ ნაწილს შუბლის წილის სახელით აღნიშნავენ (სურ. 147, ა). ქერჩის იმ უბანს, რომელიც მოსაზღვრულია როლანდისა და სილვიის ღარებით, თხემის წილს უწოდებენ (ბ). სილვიის ღარის ქვემოთ მოთავსებულია საფეთქლის წილი (ც), ხოლო კეფის განივი ღარის უკან — კეფის წილი (დ). ადამიანებში განსაკუთრებით ძლიერაა განვითარებული შუბლისა და თხემის წილები.

დიდი ტვინის ქერჩი დაახლოებით 10^9 - 10^{10} ნეირონს და კიდევ უფრო მეტ

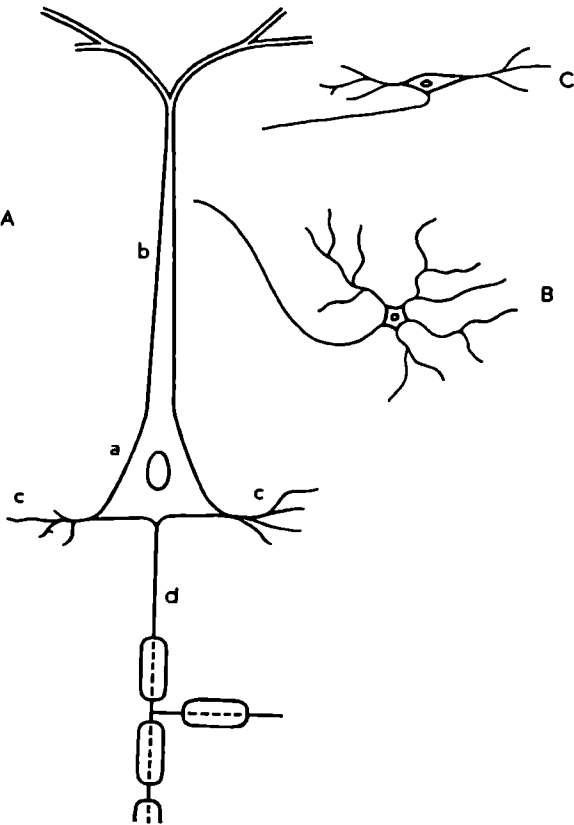


სურ. 147. დიდი ქემისფეროს წილები.

A — ქემისფეროს გვერდითი ზედაპირი, B — მედიალური ზედაპირი საგიტალურ განაკვეთზე.
 a — შუბლის წილი, b — თემის წილი, c — საფეთქლის წილი, d — კეფის წილი.

გლიურ უჯრედს შეიცავს. ნერვული უჯრედების მრავალფეროვნებიდან ქერქისათვის დამახასიათებელია ნეირონების 3 სტრუქტურული ტიპი: პირამიდული, ვარსკვლავისებრი და თითისტარისებრი უჯრედები (სურ. 148).

პირამიდული ნეირონების სხეული კონუსისებურია, რომლის მწვერვალი, ჩვეულებრივ, მიმართულია ქერქის ზედაპირისაკენ. განივ განაკვეთზე მას სამკუთხედის ფორმა აქვს (სურ. 148, a). სხეულის მწვერვალიდან (აპიკს) გამოდის მძლავრი დენდრიტი, რომელსაც აპიკალური დენდრიტს უწოდებენ. იგი მიემართება ქერქის ზედაპირისაკენ და ბოლოს ორად იტოტება (სურ. 148, b). პირამიდულ უჯრედს სხვა ტიპის დენდრიტებიც გააჩნია. მათი დიამეტრი უფრო მცირეა, გამოდის სხეულის ფუძიდან და უხვად იტოტებიან. მათ ბაზალურ დენდრიტებს უწოდებენ (სურ. 148, c). სხეულის



სურ. 148. დიდი ტვინის ქერქის ნეირონთა ზოგადი ტიპები.

A — პირამიდული ნეირონი, B — ვარსკვლავისებრი ნეირონი, C — თითისტარისებრი ანუ ქორიზონტალური ნეირონი.

a — პირამიდული ნეირონის სომა, b — აპიკალური დენდრიტი, c — ბაზალური დენდრიტები, d — აქსონი მიელების გარსით.

ფუძიდანვე გამოდის საკმაოდ გრძელი აქსონი.

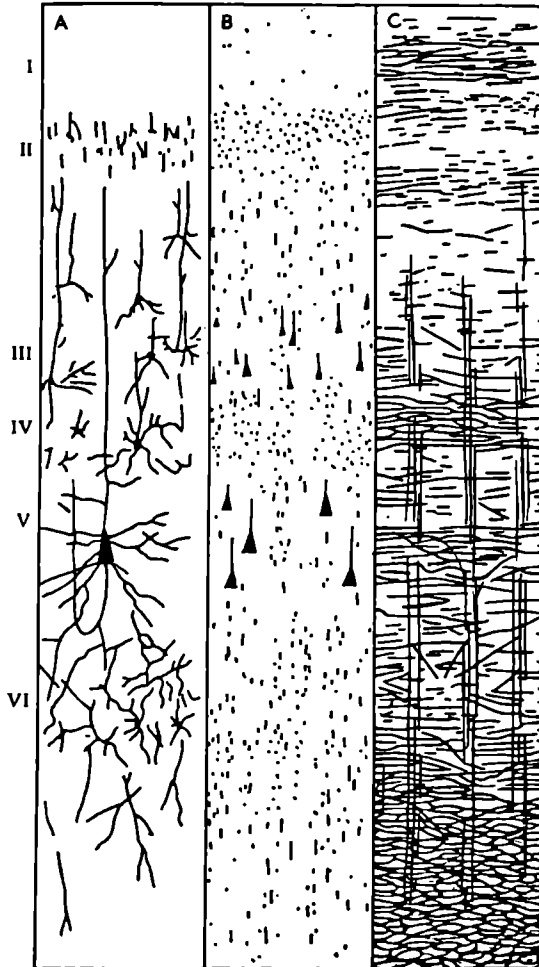
ვარსკვლავისებურ უჯრედებს მცირე ზომის სხეული გააჩნიათ. არჩევენ ორ ტიპს (გოლჯის I და II ტიპი), რომლებიც ერთმანეთისაგან განხვავდებიან აქსონის სიგრძით და გავრცელებით. I ტიპის უჯრედის აქსონი შედარებით უფრო გრძელია და სინაპსურ კავშირებს ამყარებს სხვა უჯრედებთან. II ტიპის უჯრედის აქსონი მოკლეა, არ შორდება უჯრედის სხეულს და სინაპსურად დაკავშირებულია ამავე უჯრედის დენდრიტებთან.

თითისტარისებრი უჯრედების სხეულები მოგრძო ფორმისაა, რომლის პოლუსებიდანაც გამოდის სხვადასხვა ფორმის მორჩები: დენდრიტები და აქსონი. ასეთი უჯრედების სხეულები ქერქის ზედაპირის მხების პარალელურად არიან განლაგებული და ამიტომ მათ ტანგენციურ ანუ ქორიზონტალურ უჯრედებსაც უწოდებენ (სურ. 148, C).

დიდი ტვინის ქერქში ერთი და იგივე სტრუქტურული ტიპის უჯრედები

ძირითადად ერთ დონეზე არიან განლაგებული და შრეებს ქმნიან. რის გამოც ქერქის განივ განაკვეთზე ზოლიანი სტრუქტურა შეიმჩნევა. ახალი ქერქის უმეტეს ნაწილში უჯრედების განლაგების 6 შრეს არჩევენ (სურ. 149):

1. მოლეკულური (იგივე პლექსიფორმული) შრე. მოლეკულური შრე, ძირითადად. შეიცავს ნერვულ ბოჭკოებს და პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტების განშტოებებს. გვხვდება პორიზონტალური უჯრედების სხეულებიც, მაგრამ მათი რიცხვი შედარებით მცირეა.



სურ. 149. ადამიანის დიდი ტვინის ქერქის ვერტიკალური შრეები ბროდმანის მიხედვით.

A — პრეპარატი ვერცხლის იმპრეგნაციით, B — ნისლით შეღებილი პრეპარატი, ჩანს მხოლოდ უჯრედების სხეულები; C — შეღებილია მიეღინის გარსი, რის გამოც ჩანს მხოლოდ მიეღინის ბოჭკოები. I — მოლეკულური შრე, II — გარეთა მარცვლოვანი შრე, III — პირამიდული შრე მცირე და საშუალო ზომის პირამიდული უჯრედებით (ანუ გარეთა პირამიდული შრე), IV — შიგნითა მარცვლოვანი შრე, V — განვლიოზური შრე დიდი ანუ ბეცეს პირამიდული უჯრედებით (შიგნითა პირამიდული შრე), VI — პოლიფორმული უჯრედების შრე (ზოგჯერ მას ფუზიფორმული უჯრედთა შრეს უწოდებენ).

2. გ ა რ ე თ ა მ ა რ ც ვ ლ ო ვ ა ნ ი შ რ ე. ძირითადად წარმოდგენილია ვარსკვლავისებრი უჯრედებით. მცირე რაოდენობით გვხვდება მცირე ზომის პირამიდული ნეირონებიც.

3. გ ა რ ე თ ა პ ი რ ა მ ი დ უ ლ ი შ რ ე. სხვაგვარად მას მცირე და საშუალო ზომის პირამიდული უჯრედების შრესაც უწოდებენ. სახელწოდება მიუთითებს, რომ ეს შრე დიდი რაოდენობით შეიცავს ისეთ პირამიდულ უჯრედებს, რომელთაც მცირე ან საშუალო ზომის სხეულები აქვთ.

4. შ ი გ ნ ი თ ა მ ა რ ც ვ ლ ო ვ ა ნ ი შ რ ე. ეს შრეც წარმოდგენილია ვარსკვლავისებრი უჯრედებით, თუმცა მცირე რაოდენობით პირამიდული უჯრედებიც გვხვდება.

5. შ ი გ ნ ი თ ა პ ი რ ა მ ი დ უ ლ ი ა ნ უ დ ი დ ი პ ი რ ა მ ი დ ე ბ ი ს შ რ ე. ეს შრე შეიცავს დიდი ზომის პირამიდულ უჯრედებს, რომელთა აპიკალური დენდრიტები მოლეკულურ შრემდე აღწევენ, ხოლო აქსონები გამოდიან ქერქის საზღვრებიდან და უჯვშირდებიან ან ისევ ქერქის სხვა უბნების ნეირონებს, ან კიდევ ეშვებიან ქვევით და კონტაქტს ამყარებენ ტვინის ლეროს ან ზურგის ტვინის ნეირონებთან.

6. პ ო ლ ი მ ო რ ფ უ ლ ი უ ჯ რ ე დ ე ბ ი ს შ რ ე. ზოგჯერ მას ფ უ ზ ი ფ ო რ - მ უ ლ (თითისტარისებრი უჯრედების) შრესაც უწოდებენ. ამ შრეში სხვადასხვა ფორმის უჯრედები გვხვდება, მაგრამ გარკვეულად დომინირებენ თითისტარისებრი უჯრედები.

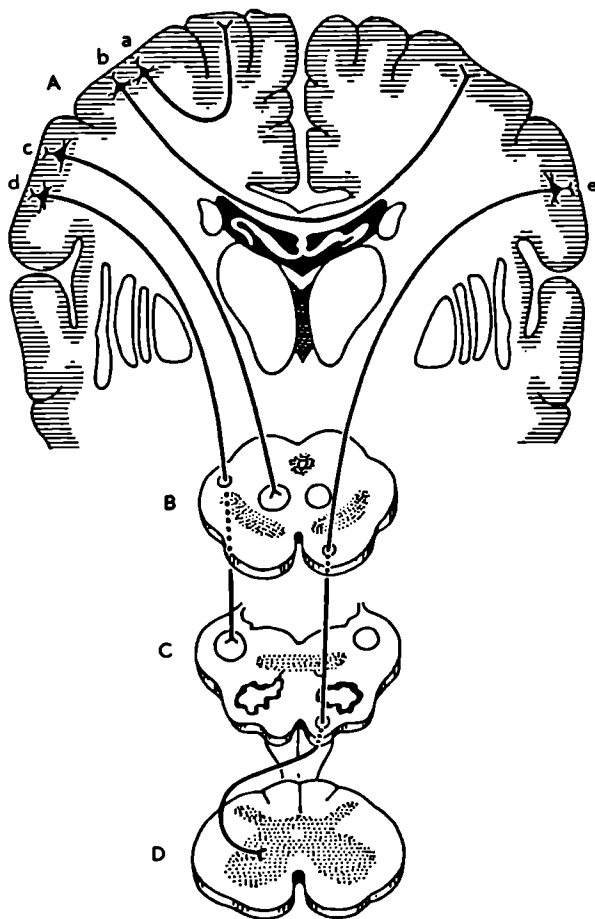
დიდი ტვინის ქერქის უმეტეს ნაწილს (დაახლოებით 90%) ზემოთ აღწერილი 6 შრიანი სტრუქტურა აქვს. ასეთი ქერქი პირველად ძუძუმწოვრებში გაჩნდა და მას იზოკორტექსს უწოდებენ. მართალია იზოკორტექსს ტიპიურად 6 შრიანი სტრუქტურა აქვს, მაგრამ უჯრედთა შრეობრივი განლაგება სხვადასხვა უბნებში ვარირებს. უჯრედთა შრეობრივი განლაგების ანუ ციტოარქიტექტონიკული მაჩვენებლების მიხედვით ქერქში მრავალ ველეებს გამოყოფენ. ასე მაგალითად, ბროდმანის ქერქს ყოფდა 50 ციტოარქიტექტონიკულ ველად. სხვა ავტორები კიდევ უფრო მეტ ველს აღნიშნავენ. საყურადღებოა, რომ ქერქის დანაწილება ციტოარქიტექტონიკულ ველებად (ანუ ჰისტოლოგიური პრინციპით დანაწილება) ემთხვევა ქერქის დანაწილებას ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით. ეს იმას ნიშნავს, რომ თითოეული ციტოარქიტექტონიკული ველი სპეციფიკურ ფუნქციას უნდა ემსახურებოდეს.

დიდი ტვინის ქერქის დანაწილება ველებად შეიძლება სხვა პრინციპითაც განხორციელდეს. მას შეიძლება საფუძვლად დაედოს: ნერვული ბოკკოების, სინაპსების, სისხლძარღვების, ან გლიური უჯრედების განლაგება ქერქში. ასეთ საფუძველზე გამოყოფილია: მიელოარქიტექტონიკული, სინაპტოარქიტექტონიკული, ანგიოარქიტექტონიკული და გლიოარქიტექტონიკული ველები.

პ ი რ ა მ ი დ უ ლ ი ნ ე ი რ ო ნ ე ბ ი ს ტ ი პ ე ბ ი. აქსონების გავრცელების მიხედვით დიდი ტვინის ქერქის პირამიდულ უჯრედებს ყოფენ: პროექციულ, კომისურულ და ასოციაციურ პირამიდებად. პროექციულს უწოდებენ ისეთ პირამიდულ ნეირონებს, რომელთა აქსონები გამოდიან რუხი ნივთიერებიდან, ეშვებიან ქვევით და უჯვშირდებიან ქერქქვეშა სტრუქტურებისა ან ზურგის ტვინის ნერვულ უჯრედებს. პროექციული პირამიდების სხეულები, ძირითადად, ქერქის მე-5 შრეშია განლაგებული. კომისურულს უწოდებენ ისეთ პირამიდებს, რომელთა აქსონები გამოდიან რარუხი ნივთიერებიდან, კორძიანი სხეულის საშუ-

ალებით გადადიან მეორე ჰემისფეროში და უკავშირდებიან იქ არსებულ ნეირონებს (კორძიანი სხეული წარმოადგენს იმ ძირითად სტრუქტურას, რომელიც ერთმანეთთან აკავშირებს დიდი ტვინის ორ ჰემისფეროს) (სურ. 150). ასოციაციური სკისეთ პირამიდულ უჯრედებს უწოდებენ, რომელთა აქსონები დაკავშირებული არიან იმავე ჰემისფეროს სხვადასხვა სხეულის ნეირონებთან. ასოციაციური ნეირონებს შორის ცალკე ტიპად გამოყოფენ ისეთ პირამიდულ უჯრედებს, რომელთა აქსონები არ გამოდიან რუხი ნივთიერების ფარგლებიდან, არამედ იქვე იტოტებიან და უკავშირდებიან სხვა ნერვულ უჯრედებს. მათ ჩართულ ნეირონებს უწოდებენ.

ახალი. ქერქის ნერვული კავშირები. უმაღლეს ხერხემლიან



სურ. 150. პირამიდული ნეირონების ტიპები აქსონთა პროექციების მიხედვით.

A — ჰემისფეროების ფრონტალური განაკვეთი, B — შუა ტვინის განივი კვეთი, C — მოგრძო ტვინის განივი კვეთი, D — ზურგის ტვინის განივი კვეთი.

a — ასოციაციური ნეირონი, b — კომისურული ნეირონი, c, d, e — პროექციული ნეირონები.

ცხოველებში ორგანიზმთა რთული და მრავალფეროვანი ქცევების უმაღლეს რეგულატორს ახალი ქერქი წარმოადგენს. ამიტომ არის, რომ იგი მკიდროდ არის დაკავშირებული ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებასთან. ახალი ქერქის ფუნქციური ურთიერთობაც. ც.ნ.ს.-ის ნებისმიერ განყოფილებასთან უზრუნველყოფილია ორმხრივი ნერვული კავშირებით, რომელსაც საფუძვლად უდევს ქერქის ეფერენტული და აფერენტული გზების არსებობა. ეფერენტულ გზებს დასაწყისს აძლევს კორტიკოფუგალური ბოჭკოები, რომლებიც პირაობითად სამ ძირითად ჯგუფად შეიძლება დაიყოს: პ რო ე ქ ც ი უ ლ ი, კ ო მ ი ს უ რ უ ლ ი და ასოციაციური ბოჭკოები.

პ რო ე ქ ც ი უ ლ ი ბ ო ჭ კ ო ე ბ ი წარმოდგენილია პროექციული პირამიდების აქსონებით, რომლებიც გამოდიან რა ახალი ქერქის მე-5 და მე-6 შრებიდან, ეშვებიან ქვევით და სინაპსებით მთავრდებიან ც.ნ.ს.-ის ქვედა განყოფილებებში. კორტიკოფუგალური ბოჭკოები, რომლებიც მთავრდებიან თალამუსში, კ ო რ ტ ი კ ო -თ ა ლ ა მ უ რ გზას ქმნიან. ის ბოჭკოები, რომლებიც უკავშირდებიან შუა ტვინის რეტიკულურ ფორმაციას, კ ო რ ტ ი კ ო -რ ე ტ ი კ უ ლ უ რ გზას ქმნიან. კ ო რ ტ ი კ ო -ს პ ი ნ ა ლ უ რ ი გზა კი წარმოდგენილია ისეთი პროექციული ბოჭკოებით, რომლებიც სინაპსებით მთავრდებიან ზურგის ტვინში.

კ ო მ ი ს უ რ უ ლ ი ბ ო ჭ კ ო ე ბ ი ც მე-5 და მე-6 შრის დიდი პირამიდებიდან იღებენ დასაწყისს. ისინი, როგორც წესი, გადადიან თავის ტვინის მეორე მხარეზე და უკავშირდებიან ქერქის სიმეტრიულ უბნებში განლაგებულ ნეირონებს. კომისურული ბოჭკოების უმეტესობა კონტრალატერალურ ჰემისფეროს აღწევს კორძიანი სხეულის გზით. კორძიანი სხეული (ანუ corpus callosum) ძირითადი კომისურაა, რომელიც ერთმანეთთან აკავშირებს დიდი ტვინის ორ ჰემისფეროს.

ასოციაციური ბოჭკოები პირამიდული უჯრედების ისეთი აქსონებია, რომლებიც იტოტებიან და სინაპსებით მთავრდებიან იგივე ნახევარსფეროს ქერქში. მაშასადამე, ასოციაციური ბოჭკოები ერთმანეთთან აკავშირებენ ერთი და იგივე ჰემისფეროს სხვადასხვა ხვეულებს.

აფერენტული კავშირები. ახალი ქერქის აფერენტული ანუ კორტიკოპეტალური გზები, პირველ ყოვლისა, წარმოდგენილია ქერქული წარმოშობის ასოციაციური და კომისურული ბოჭკოებით. ამ ბოჭკოებს ინფორმაცია ქერქთან ისევე ქერქული უბნებიდან მოაქვთ. ასოციაციურს — იგივე ჰემისფეროს სხვა ხვეულებიდან, ხოლო კომისურულს — კონტრალატერალური ჰემისფეროდან. მაშასადამე, ასოციაციური და კომისურული ბოჭკოები ქერქის ერთი უბნისათვის ეფერენტებს წარმოადგენენ, ხოლო მეორისათვის — აფერენტებს.

ახალი ქერქის აფერენტაციის მესამე ჯგუფს ის ბოჭკოები ქმნიან, რომლებიც პერიფერიული გალიზიანებით მიღებული ინფორმაციის გატარებას ემსახურებიან. უკვე აღნიშნული იყო, რომ პერიფერიული გალიზიანებით გამოწვეული ნებისმიერი ინფორმაცია გრძელი ნერვული გზების საშუალებით ტარდება თავის ტვინისაკენ. მაგრამ არც ერთი აფერენტული ბოჭკო, რომელიც რეცეპტორიდან გამოდის, ვერ აღწევს უშუალოდ ახალ ქერქს. თითქმის ყოველი მათგანი (გამონაკლისს ამ მხრივ წარმოადგენს ყნოსვის რეცეპტორების აფერენტები) თალამუსის დონეზე სინაპსურად გადაერთვება სარეღო ნეირონებს, რომელთა აქსონები შემდეგ უშუალოდ უკავშირდებიან ქერქს. ტვინის ლეროს არასპეციფიკური გზებიც თალამუსის საშუალებით უკავშირდება ქერქს. დასკვნის სახით უნდა

ითქვას, რომ ახალი ქერქის აფერენტაციის ძირითადი ნაწილი წარმოდგენილია თ ა ლ ა მ ო - კ ო რ ტ ი კ ა ლ უ რ ი ბ ოჭკოებით, რომლებიც იწყებიან თალამუსის სპეციფიკური, არასპეციფიკური და ასოციაციური ბირთვების უჯრედებიდან.

ლიტერატურაში გვხვდება მონაცემები, რომლის მიხედვითაც შუა ტვინის რეტკულური ფორმაციის აღმავალი გზების ერთი ნაწილი არ უნდა მთავრდებოდეს თალამუსში, არამედ უშუალოდ უნდა აღწევდეს ახალი ქერქის უჯრედებამდე. მაშასადამე, ამ მონაცემების მიხედვით მეზენცეფალურ რეტკულურ ფორმაციას და ახალ ქერქს შორის ექსტრათალამური კავშირიც უნდა არსებობდეს და იგი უნდა ხორციელდებოდეს რეტკულო-კორტიკალური ბოჭკოებით. მაგრამ რეტკულო-კორტიკალური გზების არსებობა არ არის საყოველთაოდ აღიარებული და შემდეგ დასაბუთებას მოითხოვს.

აფერენტული სისტემების სინაპსების ვერტიკალური განაწილება ახალ ქერქში. კორტიკოპეტალური ბოჭკოების ვერტიკალურ განაწილებაში გარკვეული კანონზომიერება შეიმჩნევა. ის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც იწყებიან თალამუსის სპეციფიკური ბირთვიდან და ინფორმაცია მოაქვთ ამა თუ იმ მოდალობის შეგრძნების შესახებ, უხვად იტოტებიან და სინაპსებით მთავრდებიან IV შრის ვარსკვლავისებრ უჯრედებზე. ქერქის სხვა შრეები მოკლებულია ბოჭკოების კოლატერალებს და სინაპსურ დაბოლოებებს.

თალამო-კორტიკალური აქსონების მეორე ნაწილი, რომელიც დასაწყისს იღებს თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვიდან, ქერქის მთელ სისქეს გადის, გზადაგზა მრავალ კოლატერალს იძლევა და საბოლოოდ სინაპსებით მთავრდება ქერქის პირველ ანუ მოლეკულურ შრეში, პირამიდული ნეირონების აპიკალურ დენდრიტებზე.

ქერქის მთელ სისქეს გადის მე-3 ჯგუფის კორტიკოპეტალური ბოჭკოებიც ასოციაციური და კომისურული აქსონები. მაგრამ არასპეციფიკური თალამო — კორტიკალურ ბოჭკოებისაგან განსხვავებით ისინი სინაპსურ კავშირებს უპირატესად ქერქის პირველ ოთხ შრესთან, განსაკუთრებით II და IV შრესთან ამყარებენ.

ქერქში კორტიკოპეტალური სინაპსების ამგვარი განაწილების გამო ფიქრობენ, რომ აფერენტული სიგნალების აღქმა და გადაამუშავება ქერქში უნდა ხორციელდებოდეს ზედა ოთხი შრის ნეირონებით. ამ თავსაზრისით განსაკუთრებულ ყურადღებას IV შრე იპყრობს, ვინაიდან მისი უჯრედების ერთობლიობა წარმოადგენს საბოლოო პუნქტს, საითაც მიემართება კორტიკოპეტალური სიგნალების უმეტესობა.

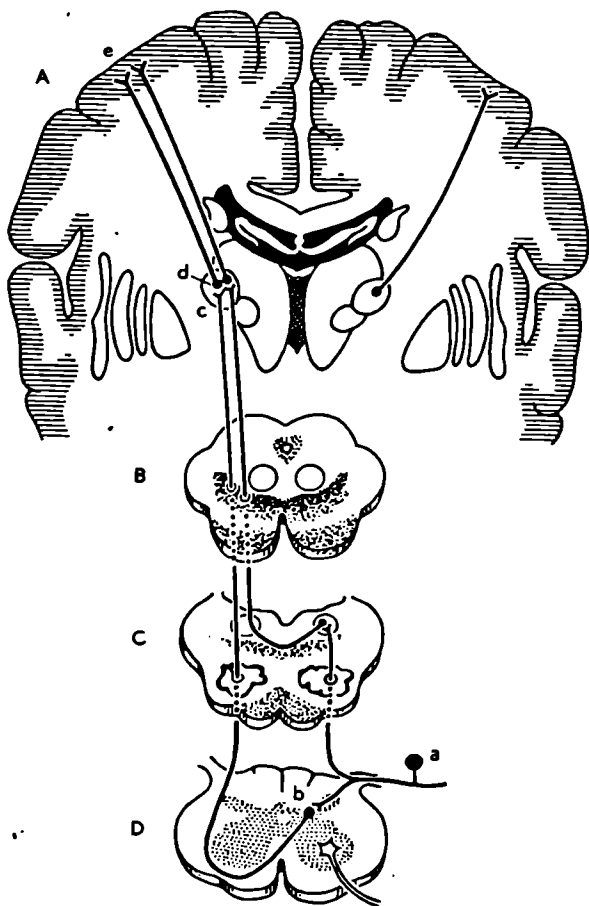
ნეირონული „სვეტები“ ახალ ქერქში. უკანასკნელ წლებში გამოვლენილი იქნა ახალი ქერქის თავისებური სტრუქტურა, რაც იმაში მდგომარეობს, რომ იგი წარმოადგენს ჰისტოლოგიურად შემოსაზღვრული ნეირონული სვეტების ერთობლიობას. მოწოდებული სქემის თანახმად, ერთმანეთის ზემოთ განლაგებული პირამიდული და ჩართული უჯრედები მეტ-ნაკლებად დამოუკიდებელ ნერვულ წრეებს ქმნიან, რომლებიც ქერქის ზედაპირის პერპენდიკულარულად არიან განლაგებული, ასეთი ნერვული წრეები ერთ გარკვეულ ფუნქციას უნდა ემსახურებოდნენ. გარდა ამისა ნაჩვენებია, რომ მსგავსი ფუნქციის ნერვული წრეები ერთმანეთის გვერდით არიან მოთავსებული. ამრიგად, იქმნება გარკვეული ფუნქციის მქონე ნეირონული სვეტები, რომელთა დიამეტრი 30 მკმ-ფარგლებში მერყეობს.

ადამიანში და ყველა უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში სხვადასხვა მოდლობის პერიფერიულ გალიზიანებზე დიდი ტვინის ქერქიც რეაგირებს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ნებისმიერი სენსორული (მგრძნობიარე) გზა, რა ტიპის რეცეპტორიდან არ უნდა იწყებოდეს იგი, ერთი ან რამდენიმე სინაპსური გადართვის შემდეგ საბოლოოდ ქერქიც სათანადო უბანს აღწევს. მაგალითად ყნოსვის რეცეპტორებიდან გამოსული აფერენტული ბოჭკოები გვერდს უვლიან ტვინის ღეროს და პირდაპირ ძველი ქერქისაკენ მიემართებიან. მხედველობისა და სმენის სენსორული გზა ჯერ თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვებს და შუა ტვინის ორთხორაკს გაივლის, ხოლო საბოლოოდ ახალი ქერქის სათანადო ველებში მთავრდება. კინესთეზური რეცეპტორებიდან (როგორცაა კანის, კუნთის, სახსრის რეცეპტორები) გამოსული აფერენტული ბოჭკოები ზურგის ტვინის საკორდინაციო აპარატებს უერთდებიან, მაგრამ მათი ამავალი კოლატერალები თალამუსის გზით ისევ ქერქს აღწევენ.

დიდი ტვინის იმ უბნებს, რომლებიც უშუალოდ მიმდებლობენ გარკვეული მოდლობის მგრძნობიარე გზას პირველად სპეციფიკური ბირთვების უწოდებენ. ქერქის საპროექციო ზონებში ხდება სპეციფიკური სენსორული გზებით მოსული ინფორმაციის აღქმა და საბოლოო ანალიზი. ი. პავლოვის აზრით გარეშე გალიზიანებით მიღებული ინფორმაციის ანალიზი იწყება ჯერ კიდევ რეცეპტორიდან, გრძელდება ქერქქვეშა სარელეო ბირთვებში და მთავრდება ქერქის საპროექციო ზონებში. ამიტომაც ი. პავლოვი ამავალ სისტემას, რეცეპტორებიდან დაწყებული ქერქის საპროექციო ზონამდე, რომელიც ემსახურება რომელიმე ერთი მოდლობის შეგრძნებას, ანალიზატორს უწოდებდა. ქერქის პირველად საპროექციო ზონას კი განიხილავდა, როგორც ანალიზატორის ქერქულ კომპონენტს.

საპროექციო ზონებს დიდი ტვინის ქერქში განსაზღვრული მიდამოები უჭირავთ, რომლებმაც დიფერენცირება განიცადეს ფილოგენეზის პროცესში. დაბალ საფეხურზე მყოფ ძუძუმწოვრებში (შინაური კურდღელი, კატა, ძაღლი), ერთი ფუნქციის საპროექციო ზონა ნაწილობრივ გადაფარავს მეორე ფუნქციის ზონას. მაიმუნებში ეს ზონები გამოცალკევებულია ერთმანეთისაგან. მათ შორის მოთავსებულ ველებს, დღეისათვის არსებული მონაცემებით, რაიმე სპეციფიკური ფუნქცია არ უნდა ჰქონდეთ. მათ „ასოციაციურ“ ველებს უწოდებენ. უმაღლეს მაიმუნებში ასოციაციურ ველებს დიდი ტვინის ქერქის საერთო ფართის ერთი მესამედი უჭირავს. კიდევ უფრო კონცენტრირებულად არის წარმოდგენილი საპროექციო ზონები ადამიანის ქერქში. მათი საერთო ფართი ჩამორჩება ასოციაციური ველების ფართს, რომელსაც მთელი ქერქის 2/3 უჭირავს.

კან-კუნთოვანი შეგრძნების ანალიზატორი იწყება კანისა და კუნთის, აგრეთვე მყესებისა და სახსრების რეცეპტორებიდან. მგრძნობიარე გზა შედის ზურგის ტვინში; ამავალი კოლატერალების სახით გაივლის ზურგის ტვინის თეთრი ნივთიერების უკანა სვეტებს და მოგრძო ტვინის საზღვართან ერთ-ერთად სინაპსური გადართვით აღწევს თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვს — უკანა ვენტრალური ბირთვის მედიალურ და ლატერალურ ნაწილებს (VPM, VPL). აქედან სარელეო ნეირონების კორტიკოპეტალური აქსონები მიემართებიან ახალი ქერქისაკენ და სინაპსებით მთავრდებიან: ადამიანში — როლანდის ღარის უკან მდებარე პოსტცენტრალურ ხეულში (სურ. 151), ხოლო მტაცებლებში (კატა,



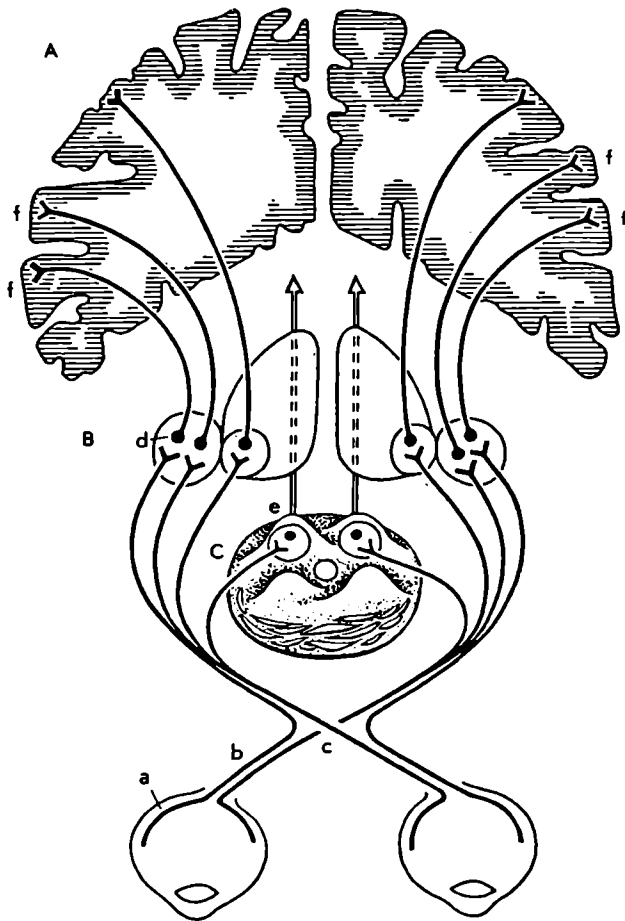
სურ. 151. კანკუნთოვანი შვერძნების გამტარი სისტემა (სქემა).

A — ქემისფერობის ფრონტალური განაკვეთი, B — შუა ტვინი, C — მოგრძო ტვინი, D — ზურგის ტვინის სეგმენტი.

a — მგრძობიარე ნეირონი, b — ნეირონი, რომლის ამავალი აქსონი ქმნის სპინო-თალამურ გზას, c — თალამუსის სპეციფიკური ბირთვი (VPL), d — ნეირონი, რომლის აქსონი ქმნის თალამო-კორტიკალურ გზას, e — კანკუნთოვანი შვერძნების საპროექციო ზონა ქერქში.

ძალი), ჭვარედინი ღარის ირგვლივ მდებარე სიგმოიდურ ზეუღლში ქერქის აღნიშნულ უბნებს სომატოსენსორულ ზონებს უწოდებენ.

მხედველობის ანალიზატორი იწყება თვალის ბადურაში განლაგებული რეცეპტორებიდან. ბადურის განგლოზური ნეირონების აქსონები ქმნიან მხედველობის ტრაქტს, რომელიც აღწევს თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვს — გარეთა დამუხლულ სხეულს (GL), აგრეთვე შუა ტვინის წინა ორგორაკს და გადაერთვება სარელეო ნეირონებს (სურ. 152). ამ უკანასკნელების კორტიკოპეტალური აქსონები მთავრდებიან ახალი ქერქის კეფის წილში ანუ მხედველობის პირველად საპროექციო ზონაში (მე-17 ველი ბროდმანის მიხედვით).



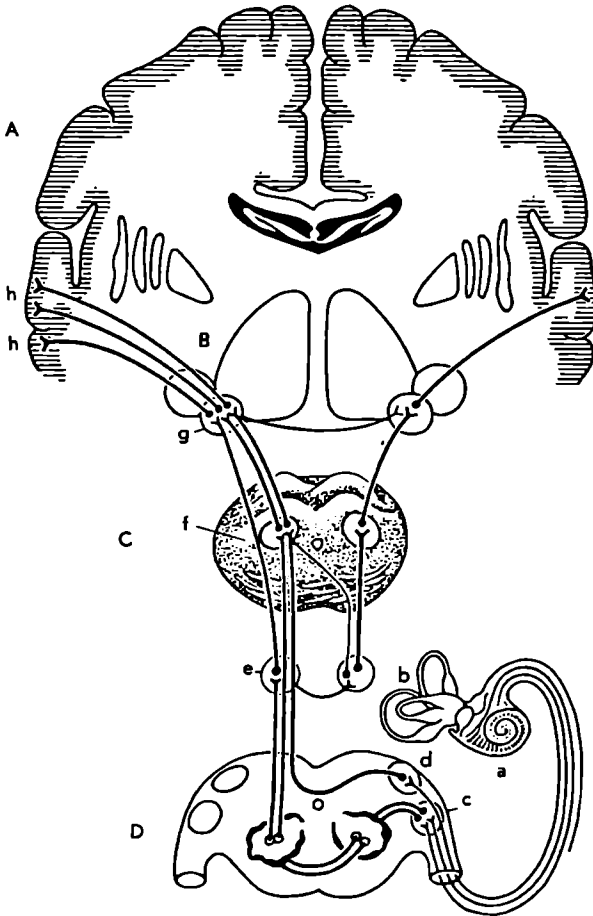
სურ. 152. მხედველობის ანალიზატორის სქემა.

A — ჰემისფეროების ფრონტალური განაკვეთი, B — შუამდებარე ტვინი, C — შუა ტვინი.
 a — თვალის ბაღურა, b — მხედველობის ნერვი, რომლის ერთი ნაწილი განიცდის გადაჯვარედინებას (c), მეორე ნაწილი კი გადაჯვარედინების გარეშე აღწევს თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვის — გარეთა დამუხლულ სხეულს (d), e — ოთხგორაკის წინა ბორცვები, f — მხედველობის საპროექციო ზონა ქერქში.

პრიმატებში, მათ შორის ადამიანებშიც და სხვა ძუძუმწოვრებში მხედველობის ტრაქტის აფერენტული ბოქკოების ნაწილი გადაჯვარედინებას განიცდის. ასე რომ ერთი თვალის ბაღურა მხედველობით ინფორმაციას ორივე ჰემისფეროს ქერქს უგზავნის. გადაჯვარედინებული ბოქკოები თავის ტვინის ფუძეზე მხედველობის ჯვარედინს — ქიაზმას ქმნიან (სურ. 152). ფრინველებში და უფრო დაბალ საფეხურზე მდგომ ცხოველებში მხედველობის აფერენტები სრულ გადაჯვარედინებას განიცდიან. მაშასადამე ამ ცხოველებში თითოეული თვალი მხოლოდ საწინამდებარე მხარის თალამუსს და ჰემისფეროს აწვდის მხედველობით ინფორმაციას.

ს მ ე ნ ი ს ა ნ ა ლ ი ზ ა ტ ო რ ი შიგნითა ყურის სმენის რეცეპტორებიდან

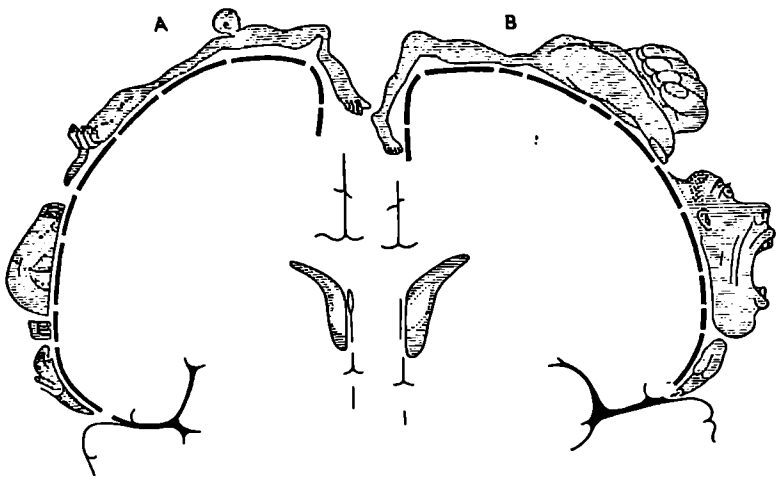
იწყება, მგრძნობიარე გზა გაივლის თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვს—მედიალურ დამუხლულ სხეულს (GM), აგრეთვე შუა ტვინის ქვედა ორგორაკს და შემდეგ სარელეო უჯრედების კორტიკოპეტალური აქსონებით მთავრდება სმენის პირველად საპროექციო ზონაში, რომელიც მოთავსებულია: ადამიანებში ზემო საფეთქლის ხეულში და ჰემლუს ხეულში, ხოლო მტაცებლებში — სილეის ღარის წინ და უკან (სურ. 153). სმენის აფერენტული გზა თითქმის მთლიანად გადაჯვარედინებულია. ამიტომაც, ერთ მხარეზე ქერქის საპროექციო ზონის დაზიანება სიყრუეს იწვევს მეორე მხარეზე.



სურ. 153. სმენის ანალიზატორის სქემა.

A — ჰემისფეროების განივი განაკვეთი, B — შუამდებარე ტვინი, C — შუა ტვინი, D — უკანა ტვინი.

a — სმენის რეცეპტორების განლაგების ადგილი შიგნითა ყურში, b — ვესტიბულური აპარატის ნახევარკალოვანი არხები, c და d — კოხლეარული ბირთვი და ზედა ოლივია, e — ლემნისკალური ბირთვი, f — ოთხგორაკის უკანა ბირთვი, g — თალამუსის სპეციფიკური ბირთვი — მედიალური დამუხლული სხეული, h — სმენის საპროექციო ზონა ქერქში.



სურ. 154. დიდი ტვინის ქერქის სენსორული და მოტორული ზონების სომატოტოპიური ორგანიზაცია.
 A — სენსორული ფუნქციების წარმომადგენლობა უკანა ცენტრალურ ხეულში.
 B — მოტორული ფუნქციების წარმომადგენლობა წინა ცენტრალურ ხეულში.
 პომენჯელუსის სხეულის ნაწილები შეესაბამება მოცემულ ფუნქციათა ლოკალიზაციას ქერქში (პენფილდის მიხედვით).

გემოვნების ანალიზატორი მოიცავს ენისა და რბილი სასის რეცეპტორებს, იმათგან გამომდინარე აფერენტულ ბოჭკოებს, სოლიტარიუსის ტრაქტის ბირთვის, გაივლის თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვზე (კუდალური ცენტრალური ბირთვი) და მთავრდება ახალ ქერქში სილვიის ღარის წინ, სმენის საპროექციო ზონის ქვეშ.

ყნოსვის ანალიზატორი ცხვირის ღრუს რეცეპტორებიდან იწყება და ერთდერტ ანალიზატორს წარმოადგენს, რომელიც არ მოიცავს არც ტვინის ღეროს და არც თალამურ ბირთვებს. პირველად საპროექციო ზონას პალეოკორტიკალური (პრეპირიფორმული და პერიამიგდალური) ველები უჭირავს.

დიდი ტვინის ქერქის მოძრაობითი ფუნქცია

დიდი ტვინის ქერქი არა მარტო მიმღებლობს პერიფერიულ ინფორმაციას აფერენტული იმპულსების სახით, არამედ, მათი გადაამუშავების საფუძველზე, საპასუხო „ღირეტივებსაც“ უგზავნის ც. ნ. ს.-ის ქვედა განყოფილებებს ამა თუ იმ მოტორული ან სეკრეტორული რეაქციების განსახორციელებლად. ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში აჩვენეს ფრიტცმა და გიტციგმა (1870) და ფერიემ (1873), რომ ძუძუმწოვრებში ქერქის გარკვეული უბნების ლოკალური გაღიზიანება მოძრაობებს იწვევს კონტრალატერალურ კიდურზე. სხვა ავტორების გამოკვლევებით ზოგიერთი ქერქული უბნის ლოკალური დაზიანება ცხოველის მოტორიკის შესაბამის დარღვევებს იწვევდა. ასეთი ზონების ერთობლიობას მოტორული ქერქის სახელწოდებით აღნიშნავენ.

უფრო მოგვიანებით კანადელი ნევროლოგის, პენფილდის და მისი თანამშრომლების გამოკვლევებით ცნობილი გახდა, რომ ახალი ქერქის ზოგიერ-

თი ფარგლის ლოკალური გაღიზიანება ადამიანებში იწვევს კონტრალატერალურ კი დ უ რ ე ბ ი ს ამოქმედებას*. კლინიკური გამოკვლევებით კი დადგინდა, რომ როცა ეპილეფსიით შეპყრობილ პაციენტებს ახალი ქერქის ზოგიერთ უბანს აცილებდნენ (ეპილეფსური კერების ამოკვეთის მიზნით), ხშირად ადგილი ჰქონდა მათი მოტორიკის დამახასიათებელ დარღვევებს. დღეისათვის საყოველთაოდ მიღებულია, რომ ქერქის ძირითადი მოტორული ზონა მოთავსებულია: ადამიანებში — როდანდის ღარის წინ, პ რ ე ე ნ ტ რ ა ლ უ რ ხეულში (მე-4, მე-6 ველები ბროდმანის მიხედვით), ხოლო მტაცებლებში — შუბლის წილში ჯვარედინი ღარის წინ.

ბუნებრივ პირობებში მოტორული ქერქის უჯრედების ამოქმედება, ძირითადად, იმ იმპულსაციის გავლენით ხდება, რომელიც გამომუშავდება ქერქის სომატოსენსორულ ზონაში თალამუსიდან მოსული ინფორმაციის გადამუშავების საფუძველზე. მაგრამ თალამო-კორტიკალური აფერენტების ნაწილი უშუალოდ მოტორულ ქერქს უკავშირდება, რაც აშკარად მიუთითებს, რომ მოტორული ქერქი ნაწილობრივ სენსორულ ფუნქციასაც ასრულებს. ამიტომაც უფრო სამართლიანად მიიჩნევენ, რომ ქერქის აღნიშნულ უბანს ს ე ნ ს ო მ ო ტ ო რ უ ლ ი ზ ო ნ ა ეწოდოს.

ახალი ქერქის მამოძრავებელი ფუნქციის დეტალური შესწავლით დადგინდა მოტორული ქერქის ორი კანონზომიერება: 1. ს ო მ ა ტ ო ტ ო პ უ რ ი ო რგანიზაცია და 2. მ რ ა ვ ლ ო ბ ი თ ი წ ა რ მ ო მ ა დ გ ე ნ ლ ო ბ ა.

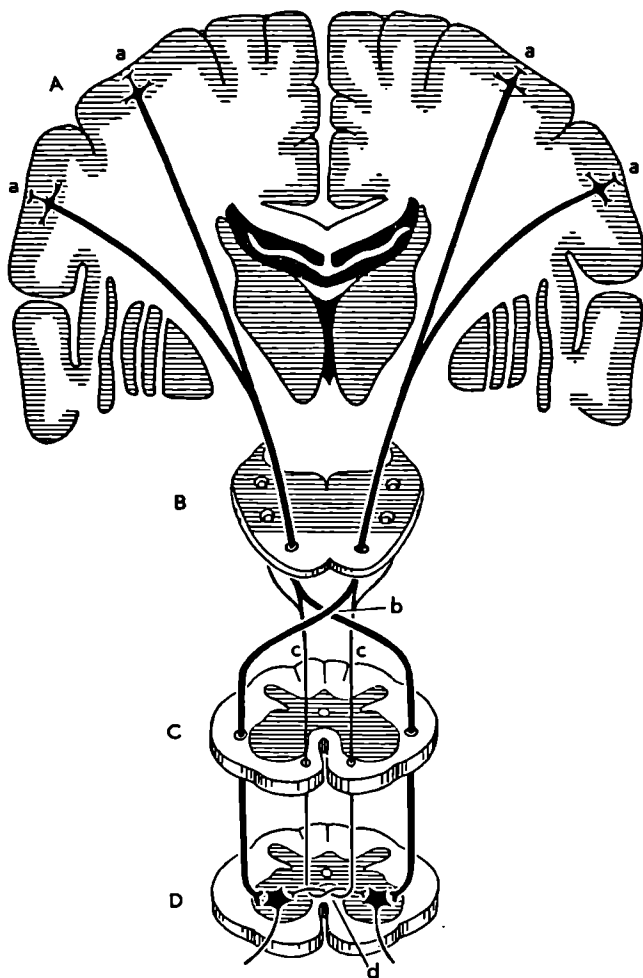
სომატოტოპური ორგანიზაცია გულისხმობს, რომ მოტორულ ქერქში ყველა ორგანოს თავისი პროექცია აქვს და რომ ამ პროექციების ტოპოგრაფიული განაწილება შეესაბამება სხეულის ნაწილების სივრცით ურთიერთობებს (სურ. 154). საყურადღებოა, რომ რაც უფრო რთულ და ნატიფ ფუნქციას ემსახურება ორგანო, მით უფრო დიდი ფართობი უჭირავს მის პროექციას ქერქში, თუნდაც ეს ორგანო მოცულობით მცირე იყოს.

მრავლობითი წარმომადგენლობის პრინციპი კი იმაში მდგომარეობს, რომ დიდი ტენის ქერქში, ძირითადი მოტორული ზონის გარდა, არსებობს დამატებითი უბნები, რომელთა ლოკალური გაღიზიანება აგრეთვე მოტორულ რეაქციებს იწვევს. ქერქის ასეთ უბნებს მ ე ო რ ა დ მოტორულ ზონებს უწოდებენ (ძირითად ზონას, შესაბამისად, პირველადი ეწოდება). ადამიანის ქერქში მეორადი მოტორული ზონები ჰემისფეროების მედიალურ ზედაპირებზეა მოთავსებული. პირველად და მეორად საპროექციო ზონებს სხვა ანალიზატორების ქერქული კომპონენტებიც შეიცავენ.

მოტორული რეაქციების გამოწვევა შეიძლება სენსორული საპროექციო ზონების უშუალო გაღიზიანებითაც. ნებისმიერ სენსორულ ზონაში შეიძლება მოიძებნოს წერტილები, რომელთა ლოკალური გაღიზიანება ისეთივე მოძრაობებს გამოიწვევს, როგორიც აღმოცენდება ხოლმე ამ ზონის ანექვატური, ბუნებრივი გაღიზიანების საპასუხოდ. ასე მაგალითად, სმენის პირველადი საპროექციო ზონის ზოგიერთი წერტილის გაღიზიანებას მოჰყვება თავის მიბრუნება, ყურების მოძრაობა და სხვა. სენსორული ზონების ასეთ წერტილებს მ ა მ ო ძ რ ა ვ ე ბ ე ლ წ ე რ ტ ი ლ ე ბ ს უწოდებენ.

ჩამავალი მოტორული გზები. კვლევის ფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური მეთოდების გამოყენებით გამოვლენილია ორი ტიპის გზა, რომლითაც ხორ-

*-ადამიანებში დიდი ტენის ქერქის ელექტრულ გაღიზიანებას ახდენდნენ ნეიროქირურგიული ოპერაციების დროს, როცა ხდებოდა ქალას ახდა.



სურ. 155. პირამიდული გზები.

A — ჰემისფერების განივი განაკვეთი, B — მოგრძო ტვინის განივეკვეთი, C და D — ზურგის ტვინის სეგმენტები.

a — დიდი პირამიდული ნეირონების სხეულები, b — პირამიდული ჭვარდიანი, რომლის საშუალებითაც ხდება პირამიდული ბოჭკოების უმრავლესობის გადასვლა კონტრალატერალურ მხარეზე, c — პირამიდული ბოჭკოები, რომლებიც ზურგის ტვინის სათანადო სეგმენტს აღწევენ ისილატერალურად, d — პირამიდული ბოჭკოების გადაჭვარდინება ზურგის ტვინის სეგმენტის ღონეზე.

ციელდება მოტორული ქერქის ზეგავლენა ზურგის ტვინის მოტონეირონებზე. ერთი გზის საშუალებით ქერქი უშუალოდ არის დაკავშირებული ზურგის ტვინთან. ამიტომ მასში შემავალ ეფერენტულ ბოჭკოებს კორტიკო-სპინალურს უწოდებენ (სურ. 155). კორტიკო-სპინალური ბოჭკოები სენსომოტორული ქერქის ყველა უბნიდან იწყება და V შრის დიდი პირამიდული ნეირონების (ე.წ. ბეცეს უჭრედების) აქსონებს წარმოადგენენ. ქერქიდან გამოსვლის შემდეგ ისინი გადიან შიგნითა კაფსულას, შუა ტვინის ფეხებს,

ვაროლის ხიდს და მოგრძო ტვინის პირამიდებს (ვენტრალურ ზედაპირზე არსებული ამობურცულობები). მოგრძო ტვინის ქვედა საზღვართან ამ ბოქ-
კოების უმრავლესობა (75-90%) გადაჯვარედინებას განიცდის და პ ი რ ა მ ი -
დ უ ლ ჯ ვ ა რ ე დ ი ნ ს ქმნის. გადაჯვარედინებული ბოქკოები ზურგის ტვინში
ეშვებიან თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გავლით; გადაუჯვარედინე-
ბელი ბოქკოები კი — წინა მედიალური ლარის გავლით. სათანადო სეგმენტის
დონეზე ამ ბოქკოების დიდი ნაწილიც გადადის მეორე მხარეზე, რითაც მნიშვნე-
ლოვნად იზრდება გადაჯვარედინებული ბოქკოების რიცხვი. მთელ ამ მოტორულ
გზას პ ი რ ა მ ი დ უ ლ ს უწოდებენ.

აღმიაწში და უმაღლეს პრიმატებში პირამიდული გზის ნაწილი უშუალოდ
მოტონეირონებზე მთავრდება. დანარჩენი ბოქკოები. ისევე როგორც სხვა ძუ-
ძუქმწოვრებში მთელი პირამიდული გზა, მოტონეირონებს უკავშირდებათ შუა-
მდებარე უჯრედების საშუალებით.

მეორე ტიპის გზა, რომელსაც ექსტრაპირამიდულს უწოდებენ,
გაწყვეტის გარეშე არ აღწევს ზურგის ტვინს (სურ. 156). ასეთი
გზის ეფერენტული ბოქკოები ქერქის სხვადასხვა ზონებიდან გამოდიან და
სინაპსებით მთავრდებიან რომელიმე ქერქქვეშა ბირთვის (მაგ., წ ი თ ე ლ ი
ბ ი რ თ ვ ი ს) უჯრედებზე. ამ უკანასკნელთა აქსონები კი დაკავშირებულია
სპინალურ ნეირონებთან. ექსტრაპირამიდული გზა შეიძლება უფრო რთულა-
დაც იყოს წარმოდგენილი და სინაპსურ გადართვას რამდენიმე ქერქქვეშა ბირ-
თვში განიცდიდეს.

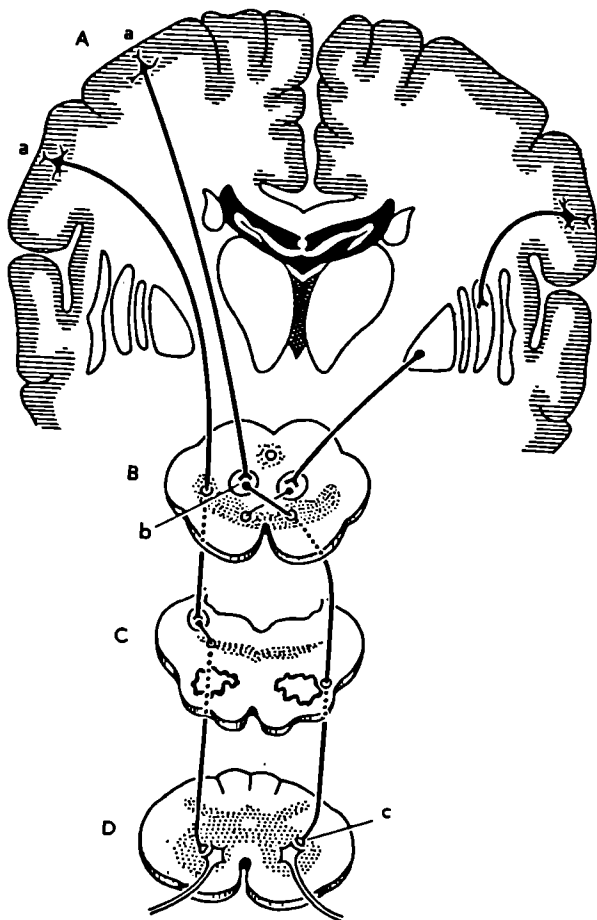
კორტიკოსპინალური გზების ფიზიოლოგიური ეფექტის შესახებ მიღებულია,
რომ მათი საშუალებით დიდი ტვინის ქერქი აადვილებს მომხრელი კუნთების
α-მოტონეირონებს და აკავებს გამშლელებს.

ქერქის „ასოციაციური“ ველები

უმაღლეს ძუძუქმწოვრებში საპროექციო ზონებს დიდი ტვინის ქერქის მხო-
ლოდ ნაწილი აქვთ დაკავებული. მათ შორის არსებული ქერქული ველები უშუა-
ლოდ არ იღებენ ამავალ სენსორულ აფერენტებს. არც მოტორულ გზებს აძლევენ
დასაწყისს. მათი აფერენტული კავშირები, ძირითადად, წარმოდგენილია
ინტრაკორტიკალური და არასპეციფიკური თალამო-კორტიკალური ბოქკოებით.
ქერქის ასეთმა ზონებმა ძლიერი განვითარება განიცადეს ფილოგენეზის პრო-
ცესში. აღმიაწებში მათ დიდი ტვინის ქერქის უდიდესი ფართობები უჭირავთ.
ასეთი ველები მოთავსებულია ქერქის პარიეტო-ოქციპიტალურ, ტემპორალურ და
პრეფრონტალურ წილებში. მათი ფუნქციის შესახებ მცირე რამ არის ცნობილი.
ჩერ კიდევ მე-19 საუკუნეში ვარაუდობდნენ, რომ ამ ზონებში ხდება სხვადა-
სხვა მოდალობის გაღიზიანებით მიღებული ინფორმაციების თავმოყრა, ერთმა-
ნეთთან დაკავშირება და აღქმული ობიექტის ან მისი რომელიმე ნაწილის
მთლიანი ხატის შექმნა. ამიტომაც ასეთ ველებს ასოციაციური უწოდეს.
თანამედროვე გამოკვლევებით ეს შეხედულება არ მართლდება, მაგრამ ასეთ
ველებს დღესაც ტრადიციულად ასოციაციურს უწოდებენ.

თანამედროვე ეტაპზე ამა თუ იმ ასოციაციური ველის ფუნქციაზე მსჯელო-
ბენ ცხოველთა ქცევების იმ ცვლილებებით, რომლებიც აღმოცენდება ქერქის
მოცემული ზონის ოპერაციული ან პათოლოგიური დაზიანებით. აღმიაწში ასეთ
ცვლილებებს მიეკუთვნება: ა გ ნ ო ზ ი ა, ა პ რ ა ქ ს ი ა, ა ფ ა ზ ი ა.

აგნოზია ისეთი პათოლოგიაა, როცა გაძნელებულია ობიექტის ცნობა. ასე



სურ. 156. ექსტრაპირამიდული გზები.

A — ქემისფერობის განივი განაკვეთი, B — შუა ტვინი, C — მოგრძო ტვინი, D — ზურგის ტვინის სეგმენტი.

a — დიდი პირამიდული ნეირონის სხეული, b — პირამიდული აქსონის სინაპსური დაბოლოება ექსტრაპირამიდული გზის მეორე ნეირონის სხეულზე, რომლის აქსონი მთავრდება ზურგის ტვინში (c).

მაგალითად ოპტიკური აგნოზიის დროს პაციენტი ხედავს საგანს, მაგრამ ვერ ცნობს მას. ვერბალური „ბრძანების“ შემთხვევაში მას შეუძლია ხელით აარჩიოს ფანქარი სხვა საგნებიდან და დაწეროს გარკვეული სიტყვები, მაგრამ თვალთ ის ფანქარს ვერ ცნობს.

არსებობს ოპტიკური, აკუსტიკური და სხვა სახის აგნოზიაც.

დიდი ტვინის ქერქის ელემენტური აპტივობა

დიდი ტვინის ქერქი რამდენიმე მილიარდ ნეირონს შეიცავს, რომელთა ფუნქციონირების მახასიათებლებს წარმოადგენს: აგზნება, შეკავება, აგზნების გატარება და ა. შ. აქედან ცხადია, რომ ქერქის ნერვული უჯრედების მოქმედებას თან

უნდა ახლდეს ელექტრული დენების აღძვრა, რომელთა აღრიცხვისა და ანალიზის საშუალებით შეიძლება დადგინდეს ქერქის ამა თუ იმ ფარგლის ფუნქციები და მოქმედების კანონზომიერებანი. ცხოველთა თავის ტვინის ელექტრული აქტივობა პირველად კ ე ტ ო ნ მ ა აღწერა ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში (1875 წ.), ხოლო მისი დაწერილებითი შესწავლა მე-20 საუკუნის 30-იანი წლებში დაიწყო.

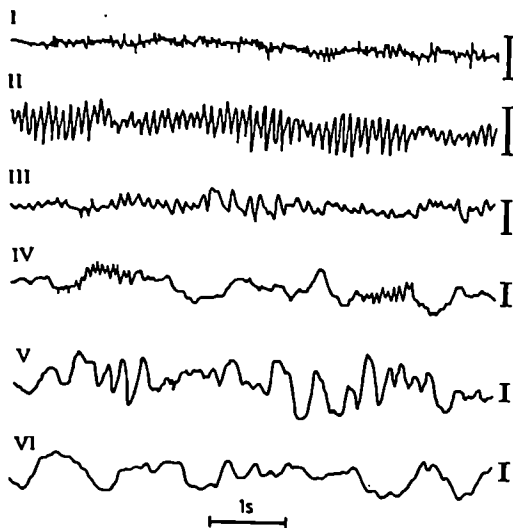
ქერქის ელექტრული აქტივობის რეგისტრაცია ისეთივე წესით ხდება, როგორც ნებისმიერი ცოცხალი ქსოვილის: უშუალოდ ქერქის ზედაპირზე სხვადასხვა წერტილებში ათავსებენ ორ ელექტროდს, რომლებიც სპეციალური გამაძლიერებლების საშუალებით მიერთებულია სარეგისტრაციო აპარატთან (ოსცილოგრაფთან, გალვანომეტრთან და ა. შ.). ელექტროდების ასეთი განლაგების დროს, ორივე ელექტროდი აქტიურია ანუ რ ე ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ი, რაც იმას ნიშნავს, რომ ნებისმიერი მათგანი აღრიცხავს მის ქვეშ მდებარე უბნის პოტენციალს მეორე ელექტროდის მიმართ. რეგისტრაციის ასეთ რეჟიმს, როგორც ცნობილია, ბ ი - პ ო ლ ა რ უ ლ ს უწოდებენ. ქერქის ელექტრული აქტივობის ჩაწერა მ ო ნ ო პ ო - ლ ა რ უ ლ ა დ ა ც შეიძლება, როცა ერთი ელექტროდი (რეფერენტული) მოთავსებულია უშუალოდ ქერქის ზედაპირზე, ხოლო მეორე (ი ნ დ ი ფ ე რ ე ნ ტ უ - ლ ი) ქერქისაგან დაშორებით, მაგალითად, ქალას დაშორებულ წერტილში.

დიდი ტვინის ქერქიდან ელექტრული პოტენციალები მაშინაც აღირიცხება, როცა ცხოველი მაქსიმალურად მოსვენებულ მდგომარეობაშია და მასზე არავითარი გაღიზიანება არ მოქმედებს. ეს ქერქის სპონტანური აქტივობაა. ელექტრული პოტენციალების ჩანაწერს, რომელიც მიიღება ქერქის ზედაპირზე მოთავსებული ელექტროდების საშუალებით ე ლ ე ქ ტ რ ო კ ო რ ტ ი კ ო გ რ ა მ ა ს (მპობ) უწოდებენ. იგი წარმოადგენს ქერქის ზედაპირული პოტენციალების არარეგულარულ რხევას, რომელიც სხვადასხვა ამპლიტუდის (10-100 მკვ) და სიხშირის (1-50 ჰც) ტალღებს შეიცავს (სურ. 157).

ადამიანებში დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობის შესწავლა პირველ ხანებში გაძნელებული იყო, ვინაიდან მპობ-ს რეგისტრაცია შესაძლებელია მხოლოდ გარკვეული ნეიროქირურგიული ოპერაციების დროს, როცა ხდება ქალას ტრეპანაცია (ახდა) და ქერქის ზედაპირის გამოჩენა. გერმანელი ჰ ა ნ ს ბ ე რ გ ე რ ი იყო პირველი, რომელმაც მაღალმგრძნობიარე სიმიანი გალვანომეტრის გამოყენებით შეძლო ადამიანის ქერქის ელექტრული რხევების რეგისტრაცია ინტაქტური თავის კანიდან. ამ შემთხვევაში ლაპარაკობენ ე ლ ე ქ ტ რ ო - ე ნ ც ე ფ ა ლ ო გ რ ა მ ა ზ ე (ემზ). ემზ-ს ჩაწერაც შეიძლება განხორციელდეს ბიპოლარულად (როცა ორივე ელექტროდი რეფერენტულია). ან მონოპოლარულად. უკანასკნელ შემთხვევაში ერთი ელექტროდი მოთავსებულია სხეულის მოშორებულ უბანში, რომელიც ორგანიზმის არანერვული სტრუქტურების მიმართ იზოპოტენციალურია. უმეტეს შემთხვევაში ინდიფერენტულ ელექტროდს ათავსებენ ყურის ბიბლიოზე.

ემზ იგივე წარმოშობისაა ჰ ა ე მპობ და არც შემადგენელი კომპონენტებით განსხვავდება მისგან პრინციპულად. მთავარი განსხვავება, რაც მათ შორის აღინიშნება, იმაში მდგომარეობს, რომ ემზ-ს ჩაწერის დროს თვითონ ქალას ძვალი და მის ზემოთ არსებული კანი დამატებით წინააღმდეგობას ქმნიან სარეგისტრაციო წრედში, რის გამოც ძნელდება პოტენციალის სწრაფი რხევების აღრიცხვა. ამიტომ არის, რომ ერთი და იგივე პირობებში ჩაწერილი ემზ შედარებით უფრო დაბალსიხშიროვანია, ვიდრე მპობ. მკრეა ცალკეული რხევების ამპლიტუდაც.

მპობ-სა და ემზ-ს კომპონენტური შედგენილობა დიდად არის დამოკიდებული: აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგებაზე, ცხოველის სახეობაზე, აგრე-



სურ. 157. დიდი ტენის ქერქის ელექტრული აქტივობა (ეკოგ) ცხოველის სხვადასხვა ფუნქციურ მდგომარეობაში.

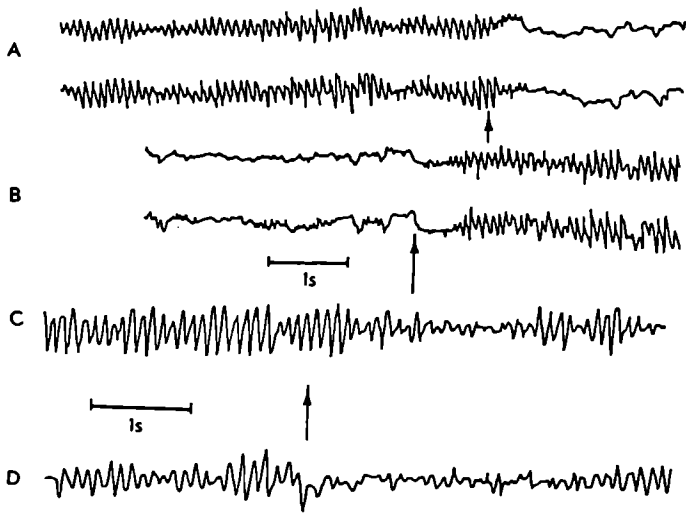
I — აქტიური მდგომარეობა, II — მოსვენება, III — თვლემა, IV — ჩაძინება, V — ღრმა ძილი, VI — კომა (პენვილიდისა და ჭასპერის მიხედვით).

თვე მის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ასე მაგალითად, მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი ადამიანის ემბ, როცა მას თვალები დახუჭული აქვს და ელექტროდები განლაგებულია კეფის ფარგალში, წარმოდგენილია საკმაოდ რეგულარული რიტმით. რომლის სიხშირე 8-12 ჰც-ის ფარგლებში მერყეობს. ეს რიტმი პირველად ჰ ა ნ ს ბ ე რ გ ე რ მ ა აღწერა და ალფა (α) რიტმი უწოდა (ზოგჯერ მას ბერგერის რიტმის სახელითაც აღნიშნავენ). თვალის გახელის ან გონებრივი დატვირთვის შედეგად ემბ-ში ქრება α ტალღები (ამ მოვლენას α რიტმის ბლოკადას უწოდებენ) და მათ ნაცვლად ვლინდება უფრო მაღალი სიხშირის (12-30 ჰც), მაგრამ მცირე ამპლიტუდის რხევები. ეს ბეტა (β) რიტმია (სურ. 158).

არსებობს უფრო დაბალი სიხშირისა და დიდი ამპლიტუდის რხევები, რომლებიც ქერქის ამა თუ იმ სტრუქტურისთვისაა დამახასიათებელი ადამიანის გარკვეული ფუნქციური მდგომარეობის დროს. ასეთებია, თ ე ტ ა (Θ) რიტმი (4-8 ჰც) და დ ე ლ ტ ა (δ) რიტმი (1 — 4 ჰც). ჩვეულებრივ პირობებში ზრდასრული ადამიანის ემბ იშვიათად შეიცავს δ -ტალღებს. იგი დამახასიათებელია მხოლოდ ღრმა ძილის მდგომარეობისათვის. ბავშვებისა და მოზარდების ემბ კი უფრო დაბალი სიხშირის არარეგულარული რიტმებით ხასიათდება. δ -რიტმი მათში, ზოგჯერ, ლეიძილის დროსაც კი აღირიცხება.

ემბ-სა და ეძობ-ს კომპონენტური შედგენილობით უმაღლესი ხერხედიანი ცხოველები (ძუძუმწოვრები) დიდად არ განსხვავდებიან ადამიანებისაგან. აქაც, ელექტროდების განლაგების და ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით, სხვადასხვა სიხშირის რხევები აღირიცხება. ადამიანისა და ცხოველთა თავის ტენის ელექტრულ აქტივობაში სიხშირის მიხედვით, პირობით, გამოყოფენ 5 ძირითად რიტმს (სურ. 159)-

1. δ რიტმი (1-4 ჰც);
2. Θ რიტმი (4-8 ჰც);

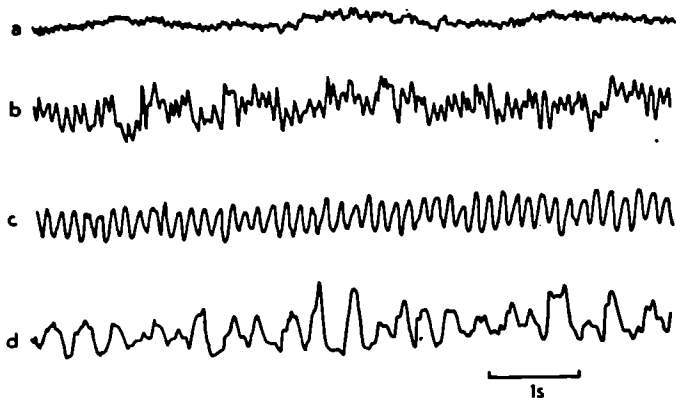


სურ. 158. α რიტმის ბლოკადა გონებრივი დატვირთვისა და პერიფერიული გალიზიანების დროს. A და B — ადამიანის ელექტროენცეფალოგრამა აღირიცხება ერთდროულად მარჯვენა (ზედა ოსცილოგრამა) და მარცხენა (ქვედა ოსცილოგრამა) ჰემისფეროების კეფის წილებიდან, როცა საკვლევ პირს თვალები დახუჭული ჰქონდა. ორივე ჰემისფეროს მ. მ. ზ. წარმოდგენილია α რიტმით. A ჩანაწერზე ჩანს, რომ თვალების გახელვა (აღნიშნულია ისრით) იწვევს რიტმის გაქრობას — ბლოკადას. თვალების ხელახლა დახუჭვა (აღნიშნულია ისრით B ჩანაწერზე) რიტმის აღდგენას იწვევს. C-ზე მოცემულია ერთი ჰემისფეროს მ. მ. ზ. კარგად გამოხატული α რიტმით. ცდის პირს მიეცა ზეპირი არითმეტიკული ამოცანა (ამოცანის მიცემის მომენტი აღნიშნულია ისრით), რომლის გადაწყვეტის პროცესში α რიტმი ისევ ბლოკირებულია. D — α რიტმის ბლოკადა ტაქტოლური გალიზიანების შედეგად.

3. β რიტმი (8-12 ჰც);
4. β₁ რიტმი (12-20 ჰც);
5. β₂ რიტმი (20-30 ჰც).

ორგანიზმის გარკვეული ფუნქციური მდგომარეობის დროს ქერქის ამა თუ იმ უბანში შეიძლება უპირატესად გამოვლინდეს ერთ-ერთი ამ რიტმთაგანი. მაშინ მ. მ. ზ. და მ. მ. ზ. შედარებით რეგულარული ხასიათისაა. ჩვეულებრივ კი ქერქის სპონტანური აქტიუობა ამ რიტმების კომპლექსს წარმოადგენს. რაც განაპირობებს მ. მ. ზ.-ს და მ. მ. ზ.-ს არარეგულარულ ხასიათს.

გამოწვეული პოტენციალები. პოტენციალის რყევას დიდი ტენიის ქერქში, რომელიც აღმოცენდება რეცეპტორების, მგრძნობიარე ნერვების, ან სათანადო ქერქქვეშა ბირთვების ერთგვარი გალიზიანების საპასუხოდ, ქერქის გამოწვეული პოტენციალი (ან პასუხი) ეწოდება. გამოწვეული პოტენციალის კონფიგურაცია გარკვეულად არის დამოკიდებული პერიფერიული გალიზიანების მოდლობაზე, ინტენსივობაზე, ქერქის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, აღირიცხვის უბანზე და ა. შ. იგი შეიძლება შეიცავდეს ერთ ან რამდენიმე რხევას, რომელთაგან, ზოგადად ორს, ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელ კომპონენტს განარჩევენ. პირველი კომპონენტი მცირე ფარული პერიოდით აღირიცხება და მას ქერქის პირველად პასუხს უწოდებენ. მეორე კომპონენტი შედა-

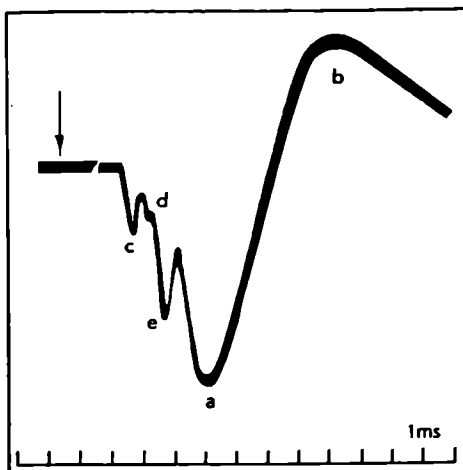


სურ. 159. თავის ტვინის სპონტანური ელექტრული აქტივობის ტიპები.
 a — β რიტმი, b — γ რიტმი, c — θ რიტმი, d — δ რიტმი.

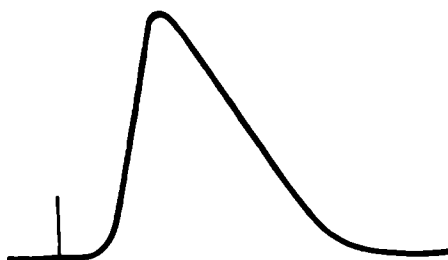
რებით დიდი ფარული პერიოდით აღმოცენდება და მეორადი პასუხის სახელწოდებით აღნიშნავენ.

ქერქის გამოწვეული პასუხების მახასიათებლები. პირველადი პასუხი, როგორც წესი, დადებითი გადახრით იწყება და ერთფაზიანი (დადებითი) ან ორფაზიანი (დადებით-უარყოფითი) პოტენციალებით არის წარმოდგენილი (სურ. 160). მისი გამოწვევა შეიძლება სათანადო რეცეპტორების ადეკვატური გალიზიანებით, ან კიდევ ამ რეცეპტორებიდან გამომავალი მგრძნობიარე ტრაქტის ან თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის ელექტრული გალიზიანებით. ერთი მოდალობის გალიზიანების საპასუხოდ პირველადი პასუხი აღმოცენდება არა ყველგან, არამედ ახალი ქერქის მკაცრად შემოსაზღვრულ ზონაში. ასე მაგალითად, მხედველობითი გალიზიანება პირველად პასუხს იწვევს კეფის წილში ანუ მხედველობის პირველად საპროექციო ზონაში; ბგერითი გალიზიანება კი — საფეთქლის წილში ანუ სმენის საპროექციო ზონაში და ა. შ. ეს იმით არის გაპირობებული, რომ მხედველობის რეცეპტორებიდან მომავალი მგრძნობიარე ბოქკოები აღწევენ თალამუსს და სინაპსებით უკავშირდებიან სათანადო სპეციფიკური ბირთვის (ვარეთა დამუხლული სხეულის) სარელეო ნეირონებს. ამ უკანასკნელთა კორტიკოპეტალური აქსონები კი მხედველობის საპროექციო ზონისაკენ ანუ ქერქის კეფის წილისაკენ მიემართებიან. იგივე ითქმის სხვა მოდალობის გალიზიანებით გამოწვეული პირველადი პასუხების შესახებ.

მეორადი პასუხები აღიარებებიან ახალი ქერქის სხვადასხვა უბნებში და ვლინდებიან ერთფაზიანი (უარყოფითი) ჩხეკების სახით (სურ. 161). საყურადღებოა, რომ პირველად საპროექციო ზონაში მეორადი პასუხი თან სდევს პირველადს, ხოლო სხვაგან იგი იზოლირებულად აღიარებება. თავდაპირველად ფიქრობდნენ, რომ ქერქის გამოწვეული პოტენციალების ეს ორი ტიპი კაუზალურად (მიზეზ-შედეგობრივად) არიან ერთმანეთთან დაკავშირებული და რომ მეორადი პასუხის გამოსაწვევად აუცილებელია პირველადის არსებობა. ეს კავშირი შემდეგნაირად იყო წარმოდგენილი: საპროექციო ზონაში სპეციფიკური სისტემის გზით მოსული აფერენტული იმპულსები აქტივებენ აქ არსებულ პირამიდულ ნეირონებს და პირველად პასუხს იწვევენ. აქედან აგზნება ასოციაციური და კომისურული



სურ. 160. პირველადი სენსორული პასუხი კატის დიდი ტვინის ქერქის სამხედველო ზონიდან. პოტენციალი ჩაწერილია მხედველობის ნერვის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ (გალიზიანების მომენტი აღნიშნულია ისრით). პირველადი პასუხი წარმოადგენს რთულ პოტენციალს, რომელიც შეიცავს 2 ფაზას: დადებითს (a) და უარყოფითს (b). დადებითი ფაზის დამთავალ მუხლზე არსებული დამატებითი სწრაფი რხევები (d, c, e) უნდა ასახავდეს სხვადასხვა დიამეტრის აფერენტული ბოქკოების გზით მხედველობის ქერქთან მოსულ აგზნების ტალღებს (შალი, კრუგერი).



სურ. 161. დიდი ტვინის ქერქის მეორადი პასუხი (სქემა). მეორადი პასუხი ტიპობრივად ერთფაზიანია და წარმოდგენილია უარყოფითი პოტენციალით. ევრტიკალური ზაზი პირობითად აღნიშნავს მგრძნობიარე ნერვის ერთხელობრივ ელექტრულ გალიზიანებას.

ბოქკოების საშუალებით ფართოდ ვრცელდება ახალ ქერქში და მეორად პასუხებს იწვევს არამარტო იმავე საპროექციო ზონაში, არამედ ქერქის დაშორებულ უბნებშიც. მომდევნო წლებში შეიცვალა ეს შეხედულება, ვინაიდან გამოიჩვენა, რომ პერიფერიული გალიზიანება მეორად პასუხებს იწვევს სათანადო პირველადი საპროექციო ზონის სრული ექსტირპაციის (ამოკვეთის) შემდეგაც. დღეისათვის დადგენილია, რომ შედარებით დიდი ლატენტური პერიოდის მქონე მეორადი პასუხები გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გალიზიანებით.

მეორადი პასუხების ფართო გავრცელება გაპირობებულა იმით, რომ თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან გამოსული კორტიკოპეტალური აქსონები მარაოსავით იშლებიან და სინაპსურად მთავრდებიან ახალი ქერქის სხვადასხვა უბანში.

პირამიდული ნეირონების ფიზიოლოგიური მახასიათებლები. უჯრედშიდა მიკროელექტროდის გამოყენებით პირამიდული ნეირონების შესწავლამ გამოავლინა, რომ ისინი ბიოფიზიკური მახასიათებლებით არ განხვავდებიან ც. ნ. ს.-ის დანარჩენი განყოფილებების მამოძრავებელი უჯრედებისაგან: პირამიდული ნეირონების ზედაპირული მემბრანის მოსვენების პოტენციალი (Em) მერყეობს-60 მვ-სა 80 მვ-ის ფარგლებში; მოქმედების დენის ხანგრძლივობა დაახლოებით 0,5 — 2 მს-ია, ხოლო ამპლიტუდა 60 — 100 მვ; გავრცელებადი აგზნება აქაც ჯერ აქსონური ბორცვკის უბანში წარმოიშობა, ხოლო შემდეგ, ერთის მხრივ, იჭრება ნეირონის სომაში და დენდრიტებში, ხოლო მეორე მხრივ, ვრცელდება აქსონის მთელ სიგრძეზე; ზედაპირული მემბრანის ხელოვნური, ან ტრანსსინაპსური დეპოლარიზაცია პირამიდულ უჯრედშიც რიტმულ აგზნებას იწვევს, რომლის სიხშირე დამოკიდებულია დეპოლარიზაციის ხარისხზე.

პირამიდულ ნეირონებს შედარებით ხანგრძლივი პოსტსინაპსური პოტენციალები ახასიათებს. მაგალითად, აპსპ-ს ამაველი ფაზა რამდენიმე მილისეკუნდს შეიძლება აღწევდეს. დამავალი ფაზის ხანგრძლივობა კი დაახლოებით 10 — 30 მს-ია. განსაკუთრებით ხანგრძლივია შემაკავებელი ნელი პოტენციალები (70 — 150 მს).

ქერქულ ნეირონებში აღწერილია პოსტსინაპსური პოტენციალების სუმაციის (სივრცითი და დროითი) მოვლენა, რის შედეგადაც წარმოიშობა მაღალი ამპლიტუდისა და დიდი ხანგრძლივობის დეპოლარიზაციული ან ჰიპერპოლარიზაციული ნელი პოტენციალები.

პირამიდული ნეირონების მოქმედების დენის აღრიცხვა, მათი მცირე ხანგრძლივობის გამო, არ ხერხდება ქერქის ან ქალას ზედაპირზე მოთავსებული მსხვილი ელექტროდების საშუალებით. მაშასადამე, ნებისმიერ ემპ, ეპოზ და ქერქის გამოწვეული პასუხები, ძირითადად, პოსტსინაპსური პოტენციალების შეჯამებულ ეფექტებს წარმოადგენენ.

ქერქული პოტენციალების ნერვული მექანიზმები. ახალი ქერქის ელექტრული ეფექტების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ მეორადი პასუხი ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალია და გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების ერთჯერად გაღიზიანებით. მისი უარყოფითი მუხტი იმით არის გამოწვეული, რომ მეორადი პასუხი პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტების ზედაპირულ ჯამურ აპსპ-ს წარმოადგენს. ზემოთ ნათქვამიდან გამომდინარე, მეორადი პასუხის გენერირების მექანიზმი შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვიდგინოთ: თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვის ერთჯერადი გაღიზიანებით აღძრული იმპულსები კორტიკოპეტალური ბოჭკოების გზით მიემართებიან ახალი ქერქის სხვადასხვა უბნებისაკენ, აღმავალი მიმართულებით გაივლიან მთელ ქერქს, აღწევენ მოლეკულურ შრემდე და იწვევენ აპიკალური დენდრიტების განშტოებების ტრანსსინაპსურ დეპოლარიზაციას-აპსპ-ს. ეს დეპოლარიზაცია ზედაპირული ელექტროდით აღირიცხება როგორც უარყოფითი მეორადი პასუხი.

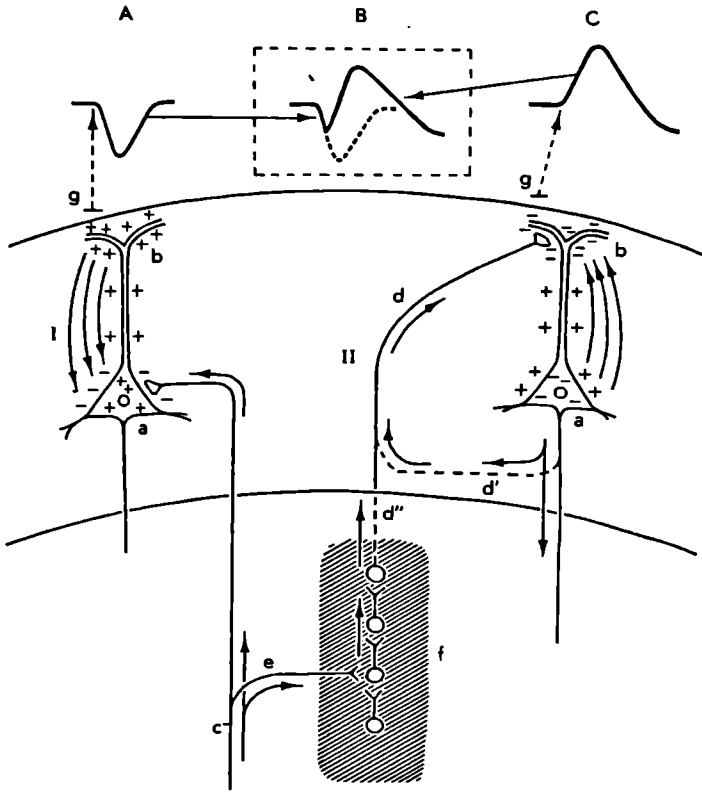
შედეგებით უფრო რთულია პირველადი პასუხის გენერირების ნერვული მექანიზმი. თალამუსის სპეციფიკური ბირთვების კორტიკოპეტალური ბოჭკოები, როგორც ცნობილია, მიემართებიან უპირატესად სათანადო პირვე-

ლადი საპროექციო ზონებისაყენ და სინაპსებით მთავრდებიან მე-3 და მე-4 შრის ნეირონების სხეულებზე. უჭრედთა სხეულების ტრანსსინაპსური დეპოლარიზაციის (ე.ი. აპსპ-ს) შედეგად პირამიდულ უჭრედებში „დიპოლები“ წარმოქმნება, რომელთა უარყოფითი პოლუსი ნეირონის სომებზეა მოთავსებული, ხოლო დადებითი პოლუსი—აპიკალური დენდრიტების განშტოებებზე (სურ. 162). აღნიშნულის გამო, ქერქის ზედაპირული ელექტროდი დადებით („+“) პოტენციალს აღრიცხავს, რაც სინამდვილეში წარმოადგენს ნეირონის სხეულის დეპოლარიზაციის (აპსპ-ს) ანარეკლს. პირველადი პასუხის მეორე („—“) ფაზა ამავე ზონის აპიკალური დენდრიტების დეპოლარიზაციის შედეგია, რომელსაც იქვე მდებარე ზედაპირული ელექტროდი აღრიცხავს როგორც ქეშმარიტ უარყოფით გადახრას.

პირველადი პასუხების გენერირების ნერვული მექანიზმის შესახებ, ლიტერატურაში ორგვარი მოსაზრება არსებობს. ერთის მიხედვით პირამიდული უჭრედის განმუხტვის შემდეგ აგზნების ტალღა, რომელიც აქსონის მთელ სიგრძეზე ვრცელდება, ამაველი კოლატერალის საშუალებით მიადწევს მოლკულურ შრეს და გამოიწვევს როგორც ამავე ნეირონის, ისე მეზობელი ნეირონების აპიკალური დენდრიტების დეპოლარიზაციას (ანუ აპსპ-ს). ისევე შეიქმნება დიპოლები, რომელთა უარყოფითი პოლუსი ამჟამად დენდრიტებზეა, ხოლო დადებითი — სომებზე. ცხადია ასეთ პირობებში ზედაპირული ელექტროდი უარყოფით („—“) პოტენციალს აღრიცხავს (სურ. 162). არსებობს სხვაგვარი მოსაზრებაც, რომლის მიხედვითაც პერიფერიული გალიზიანების საპასუხოდ აფერენტული იმპულსები თალამუსის დონეზე აქტივებენ არა მარტო სათანადო სპეციფიკურ ბირთვს. არამედ არასპეციფიკურ სისტემასაც. კორტიკოპეტალური იმპულსები არასპეციფიკური სისტემის გზით შედარებით უფრო გვიან აღწევენ ქერქის მოლკულურ შრეს და ამიტომ დენდრიტების აპსპ უფრო დიდი ლატენტური პერიოდით აღმოცენდება. ამრიგად, მეორე შეხედულების თანახმად, პირველადი პასუხის მეორე (უარყოფითი) ფაზის აღძვრა სავსებით იზოლირებულად ხდება და არ არის დამოკიდებული პირამიდულ ნეირონებში გავრცელებადი აგზნების წარმოშობაზე.

ამრიგად, პირველადი პასუხის ორივე ფაზა ერთი და იგივე ნერვული უჭრედის (პირამიდული ნეირონის) სხვადასხვა სტრუქტურული ნაწილების ლოკალურ აგზნებას გამოხატავს. პირველი ფაზა სხეულის დეპოლარიზაციას შეესაბამება, ხოლო მეორე — აპიკალური დენდრიტების დეპოლარიზაციას. თუ ქერქის პოტენციალების აღრიცხვა ზედაპირული ელექტროდით ხდება, მაშინ პირველი ფაზა მუდამ დადებითი გადახრით არის წარმოდგენილი. მეორე კი უარყოფითით (სურ. 162, B). იმ შემთხვევაში კი, როცა აღმრიცხველი ელექტროდი ქერქის სიღრმეშია, დაახლოებით პირამიდული უჭრედების სხეულების დონეზე, მაშინ პირველი ფაზა უარყოფითია, მეორე კი დადებითი.

ქერქული პოტენციალების პოლარობის დამოკიდებულება ელექტროდის მდებარეობაზე ნათლად მიუთითებს, რომ თავის ტვინის ქერქს მოცულობითი გამტარის თვისებები აქვს. მოცულობითი გამტარის თვისებებზე იმაში მდგომარეობს, რომ თუ მისი მოგრძო სტრუქტურული ერთეულის რომელიმე ზონაში ლოკალურად შეიცვალა პოტენციალი, მაშინ მისგან დაშორებული ელექტროდი ამ ცვლილებას შეგრუნებული ნიშნით აღრიცხავს (ე.ი. უარყოფითს — დადებითად, დადებითს — უარყოფითად), ხოლო უშუალოდ მასთან არსებული ზონის პოტენციალს — თანამოსახელე ნიშნით (უარყოფითს—



სურ. 162. ორფაზიანი პირველადი სენსორული პასუხის წარმოშობის სქემა.

a — პირამიდული ნეირონის სხეული, b — აპიკალური დენდრიტის განშტოება, c — კორტიკოპეტალური აფერენტული ბოჭკო, რომელიც მთავრდება პირამიდული ნეირონის სხეულზე, ხოლო კოლატერალი (e) მთავრდება არასპეციფიკური სისტემის (f) ნეირონებზე, d — ნერვული ბოჭკო, რომელიც სინაპსით მთავრდება აპიკალური დენდრიტის განშტოებაზე, g — ქერქის ზედაპირზე მოთავსებული აღმრიცხველი მონომოლარული ელექტროდი.

I სტადია. აფერენტული იმპულსი აღწევს პირამიდული ნეირონის სხეულს (a) და იწვევს მის დეპოლარიზაციას. ამის შედეგად წარმოიქმნება დიპოლი, რომლის დადებითი პოლუსი მოთავსებულია აპიკალური დენდრიტის განშტოებაზე, ხოლო უარყოფითი პოლუსი — ნეირონის სხეულზე. აღიძვრება ელექტრული ველი, რომლის მიმართულება აღნიშნულია ისრებით. აღნიშნულ მდგომარეობას ზედაპირული ელექტროდი (g) აღრიცხავს როგორც დადებით პოტენციალს (A).

II სტადია. აგზების ტალღა d ბოჭკოს გზით აღწევს აპიკალური დენდრიტის განშტოებას და იწვევს მის დეპოლარიზაციას. ისე აღიძვრება დიპოლი, მაგრამ საწინააღმდეგო პოლუსებით: დადებითი პოლუსი ნეირონის სხეულზე, ხოლო უარყოფითი — დენდრიტის განშტოებაზე (ელექტრული ველის მიმართულება გამოხატულია ისრებით). ამ მომენტს ზედაპირული ელექტროდი (g) აღრიცხავს როგორც უარყოფით პოტენციალს (C). იმის გამო, რომ ეს პოტენციალი აღიძვრება დადებითი პოტენციალის ფონზე, მიიღება ორფაზიანი პირველადი პასუხი (B). პირველადი პასუხის მეორე ფაზა შეიძლება გამოწვეული იყოს ორნაირად: ერთ შემთხვევაში d ბოჭკო შეიძლება იყოს პირამიდული ნეირონის ამჟებელი კოლატერალი (d¹). მეორე შემთხვევაში იგი შეიძლება დასაწყისის იღებდეს თავის ტვინის არასპეციფიკური სისტემის უჯრედებიდან (d¹¹)

უარყოფითად, დადებითს — დადებითად).

მპობ-ს და მმბ-ს გენერაციის მექანიზმები. ზემოთ უკვე აღნიშნული იყო, რომ თავის ტვინიდან მპობ და მმბ შეიძლება აღირიცხოს ორგანიზმის სრული მოსვენების მდგომარეობაშიც ყოველგვარი გალიზიანების გარეშე. ასეთ აქტივობას სპონტანურს უწოდებენ. მაგრამ ეს სახელწოდება, გარკვეული აზრით, პირობითია, რადგან ორგანიზმის მოსვენების მდგომარეობაში ახალი ქერქის ნერვული უჯრედები მუდამ აქტივდებიან იმ იმპულსების გავლენით, რომლებიც მათთან მოედინება ქერქქვეშა სტრუქტურებიდან. აფერენტული იმპულსაციის ძირითადი წყარო ქერქისათვის თ ა ლ ა მ ო - კ ო რ ტ ი კ ა ლ უ რ ი სისტემაა. ეს უჯანასკნელი კი, თავის მხრივ, განუწყვეტლივ იღებს იმპულსებს ავტომატურად მოქმედი ნერვული კომპლექსებისაგან, როგორცაა: სუნთქვის ცენტრი, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი და სხვა. ამიტომ არის, რომ თუ გადავჭრით ყველა კორტიკოპეტალურ აფერენტულ ბოჭკოს (ასეთ ქერქს „ნეირონულად იზოლირებულს“ უწოდებენ) ახალი ქერქის „სპონტანური“ აქტივობა გაქრება.

მპობ-სა და მმბ-ს რეგისტრაციის დროს ზედაპირული ელექტროდი აღირიცხავს პოტენციალის რხევას ქერქის მოლეკულურ შრეში. მაგრამ ამ პოტენციალების უშუალო გენერატორი შეიძლება მოთავსებული იყოს, არა მოლეკულური შრის აპიკალურ დენდრიტებზე ან ჰორიზონტალურ უჯრედებზე, არამედ ქერქის ღრმა შრეებში — პირამიდული უჯრედების სხეულებზე. აქედან ცხადია, რომ ზედაპირული უარყოფითი პოტენციალები შეიძლება არეკლავდნენ როგორც დენდრიტების და ჰორიზონტალური უჯრედების დეპოლარიზაციას (აპს), ისე (მოცულობითი გამტარის თვისებების გამო) ღრმა შრეებში უჯრედის სხეულების ჰიპერპოლარიზაციას (შპს). ასევე, ზედაპირული დადებითი პოტენციალი შეიძლება შეესაბამებოდეს ზედაპირული აპიკალური დენდრიტების ჰიპერპოლარიზაციას, ან კიდევ ღრმად მდებარე სხეულების დეპოლარიზაციას.

ახალი ქერქი არამარტო იღებს თალამუსიდან აფერენტულ იმპულსაციას, არამედ თავადაც მოქმედებს თალამუსის ბირთვებზე. მაშასადამე, ქერქისა და თალამუსის ურთიერთობა ორმხრივი კავშირებითაა წარმოდგენილი: ამავალი — თალამო-კორტიკალური ბოჭკოებით და დამავალი — კორტიკო-თალამური ბოჭკოებით. ამრიგად, თალამუსისა და ქერქის უჯრედები წარმოქმნიან ნერვულ წრეებს, რომლებშიც ხდება აგზნების წრებრუნვა ანუ რ ე ვ ე რ ბ ე რ ა ც ი ა. ასეთი მექანიზმი ხელს უწყობს ქერქის ზედაპირზე რიტმული პოტენციალების აღმოცენებას, რადგან ყოველი წრებრუნვის დროს აგზნება ამავალი კოლატერალით აღწევს აპიკალურ დენდრიტებს და აპს-ს იწვევს მათში.

ახალი ქერქის რიტმული აქტივობის სიხშირე დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენჯერ შემოივლის აგზნება მოცემულ წრეში ერთი სეკუნდის განმავლობაში. ეს კი, თავის მხრივ, განსაზღვრულია ნერვული წრის სიგრძით და აგზნების გატარების სისწრაფით. ნერვული წრეები, რომელთა შემოვლას აგზნება 1/10 სეკუნდს ანდომებს α -რიტმის გენერატორს წარმოადგენს. უფრო გრძელი წრეების გააქტივება θ -რიტმს ან δ -რიტმს აღძრავს. უფრო მოკლე წრეები — β -რიტმებს. სხვადასხვა სიგრძის ნერვული წრეების თანადროული გააქტივება მპობ-ს არარეგულარულ ხასიათს განაპირობებს. როცა ქერქში ნერვული წრეების მოქმედება გარკვეული ხარისხით შეზღუდულია და გააქტივებას განიცდის მხოლოდ თანაბარი ნეირონული შედგენილობის წრეები, მაშინ მპობ-ს მეტ-ნაკლებად რეგულარული ხასიათი აქვს.

ქერქის სინქრონიზაცია და დისინქრონიზაცია. მპობ-ს ცალკეული პოტენ-

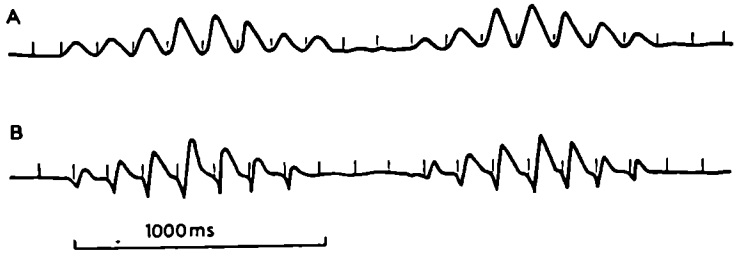
ციალების ამპლიტუდის სიდიდე დამოკიდებულია თანადროულად ანუ სინქრონულად აგზნებული უჯრედების რაოდენობაზე — რაც მეტია სინქრონულად აგზნებული უჯრედების რიცხვი, მით მეტია პოტენციალის ამპლიტუდა. ამიტომაც თუ მძობ-ში დომინირებენ კარგად გამოხატული მაღალამპლიტუდიანი პოტენციალები. მას ქერქის სინქრონულ აქტივობას უწოდებენ. პირობით მიღებულია, რომ რაც უფრო დაბალი სისწორის და მაღალი ამპლიტუდის ტალღებითაა წარმოდგენილი ქერქის ელექტრული აქტივობა, მით მეტია სინქრონიზაციის ხარისხი. როცა რაიმე მიზეზის გამო მძობ-ში ქრება ნელი აქტივობა და მის ადგილს იკერს მცირე ამპლიტუდის მაღალსიხშიროვანი რხევები, ლაპარაკობენ ქერქული აქტივობის დესინქრონიზაციასზე.

ჩართვისა და ზრდის რეაქციები ქერქში. დამახასიათებელი ეფექტი გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების დაბალსიხშიროვანი (6-8 ჰც) გალიზიანებით: ყოველი კვებების შესაბამისად ქერქში აღმოცენდება ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალი, რომლის ამპლიტუდა ყოველ მომდევნო გალიზიანებაზე იზრდება. გარკვეული მაქსიმუმის მიღწევის შემდეგ გამოწვეული პასუხები კვლავ იწყებენ შემცირებას (სურ. 163, A). მიიღება თითისტარის ფორმის განმუხტვა, რომელშიც ორ ფაზას გამოყოფენ: გაძლიერების და შესუსტების ფაზებს.

რიტმული გალიზიანების პერიოდში ცალკეული პოტენციალების თანდათანობითი გაძლიერება გამოწვეულია ახალ-ახალი უჯრედების ჩართვით აქტიურ მდგომარეობაში, რაც თავის მხრივ მათი აგზნებადობის ამაღლებით უნდა იყოს გაპირობებული. როცა ქერქული პოტენციალები მაქსიმალურ სიდიდეს მიაღწევენ, როგორც ჩანს, ამოქმედდება შემკავებელი მექანიზმი. მისი გავლენა თანდათან ძლიერდება, რასაც გამოწვეული პასუხების შემცირება მოჰყვება. აღწერილ მოვლენას (თითისტარის ფორმის განმუხტვებს) ჩართვის რეაქციას უწოდებენ.

მსგავსი ეფექტი მიიღება თალამუსის სპეციფიკური ბირთვებიდანაც, თუ მათ დაბალი სისწორით (6-8 ჰც) გავალიზიანებთ. ამ შემთხვევაშიც აღირიცხება თითისტარის ფორმის განმუხტვები გაძლიერებისა და შესუსტების ფაზებით. ასეთ აქტივობას ზრდის რეაქციას უწოდებენ (სურ. 163, B). ზრდის რეაქციის თითისტარისებრი ფორმაც იმით არის გაპირობებული, რომ თავდაპირველად ხდება აგზნებული უჯრედების რაოდენობის თანდათანობითი ზრდა, ხოლო შემდეგ — შემცირება. განსხვავება ჩართვისა და ზრდის რეაქციებს შორის ის არის, რომ ჩართვის რეაქცია გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გალიზიანებით, აღირიცხება ახალი ქერქის მრავალ უბანში და წარმოდგენილია ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალებით. ზრდის რეაქცია კი გამოიწვევა სპეციფიკური ბირთვების გალიზიანებით, აღირიცხება მხოლოდ შესაბამის პირველად საპროექციო ზონაში და წარმოდგენილია ორფაზიანი (დადებით-უარყოფითი) პოტენციალებით.

საყურადღებოა, რომ ახალ ქერქში თითისტარისებრი განმუხტვები შეიძლება აღმოცენდეს არა მარტო თალამუსის ბირთვების დაბალსიხშიროვანი ელექტრული გალიზიანებით, არამედ სპონტანურადაც. მაგალითად, სპონტანური „თითისტარები“ პერიოდულად ჩნდება ქერქში, როცა ცხოველი გადადის თვლემის მდგომარეობაში ან კიდევ თუ ცხოველის ორგანიზმში შევიყვანთ სათანადო დოზით ბარბიტურატს (სანარკოზო ნივთიერებაა). ზუსტი ცდებით არის ნაჩვენები, რომ სპონტანური თითისტარებიც თალამუსის განსაკუთრებული



სურ. 163. დიდი ტვინის ქერქის ჩართვისა და ზრდის რეაქციები.

A — ჩართვის რეაქცია, რომელიც გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვის დაბალ-სიხშიროვანი (6—8 ჰც) გალიზიანებით, ქერქში აღირიცხება დიფუზურად და წარმოდგენილია ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალებით.

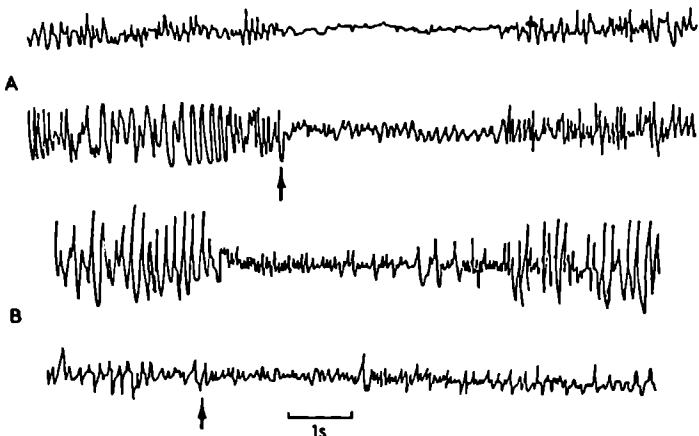
B — ზრდის რეაქცია, რომელიც გამოიწვევა თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის დაბალ-სიხშიროვანი (6 — 8 ჰც) გალიზიანებით, აღირიცხება მხოლოდ სათანადო სპაროექტო ზონიდან და წარმოდგენილია ორფაზიანი (დადებით-უარყოფითი) პოტენციალებით.

ვერტიკალური ხაზებით აღინიშნება თალამური ბირთვის გალიზიანების მომენტები. ქვემოთ მოცემულია დროს კალიბრება — 1000 მს.

უჭრედების (პეისმეიკერული ნეირონების) აქტივობით არის გაპირობებული. არასპეციფიკური სისტემის მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების ეფექტი ქერქში. არასპეციფიკური სისტემის (თალამუსის შუა ხაზის ბირთვის, მეზენცეფალური რეტაკალური ფორმაციის) მაღალსიხშიროვანი გალიზიანება (30-100 ჰც-ის ფარგლებში) ახალი ქერქის ელექტრული აქტივობის მნიშვნელოვან ცვლილებას იწვევს — მთლიანად ქრება ხანგრძლივი, მაღალამპლიტუდიანი პოტენციალები და მათ ადგილს მცირე ინტენსივობისა და მაღალი სიხშირის რხევები იჭერენ. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, ქერქის სინქრონული აქტივობა იცვლება დ ე ს ი ნ-ქ რ ო ნ ი ზ ა ც ი ი თ (სურ. 164). ქერქის ელექტრული აქტივობის დესინქრონიზაციას სხვაგვარად გამოვლინებენ (arousal) ან გა ა ა ქ ტ ი ე ე ბ ი ს რეაქციასაც უწოდებენ. ეს სახელწოდებები იქედან წარმოსდგება, რომ არასპეციფიკური სისტემის, განსაკუთრებით მეზენცეფალური რეტაკალური ფორმაციის, მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების დროს, ახალი ქერქის დესინქრონიზაციასთან ერთად ხდება მძინარე ცხოველის გამოღვიძება, ხოლო მღვიძარი ცხოველის — კიდევ უფრო გააქტივება. გარდა ამისა ცნობილია, რომ ცხოველის ბუნებრივად გამოღვიძების დროს ახალი ქერქის სინქრონული აქტივობა სწრაფად იცვლება დესინქრონიზაციით.

ლინგუარი სისტემა

ტერმინი „დიდი ლიმბური წილი“ ბ რ ო კ ა ს ეკუთვნის. თავდაპირველად ამ ტერმინის ქვეშ გულისხმობდნენ ქერქის იმ უბნებს, რომლებიც ორივე ჰემისფეროში რგოლურადაა განლაგებული ახალი ქერქის საზღვარზე და გამოპყოფს მას ტვინის ლეროდან და ჰიპოთალამუსიდან („ლიმბუს“ — ლათინური სიტყვაა და „არშის“ ნიშნავს). ასეთ უბნებს მიეკუთვნება: ს ა რ ტ ყ ლ ი ს ე ბ რ ი და ჰ ი პ ო კ ა მ პ ა ლ უ რ ი ხვეულები, აგრეთვე ის უბნები, რომლებიც ლოკალიზებულია საყნოსავი ბოლქვებიდან გამომავალი ბოქვების გვერდით (სურ. 165). ძველი ქერქის აღნიშნულ სტრუქტურებს, წინათ, ყნოსვის ფუნქციას მიაწერდნენ.



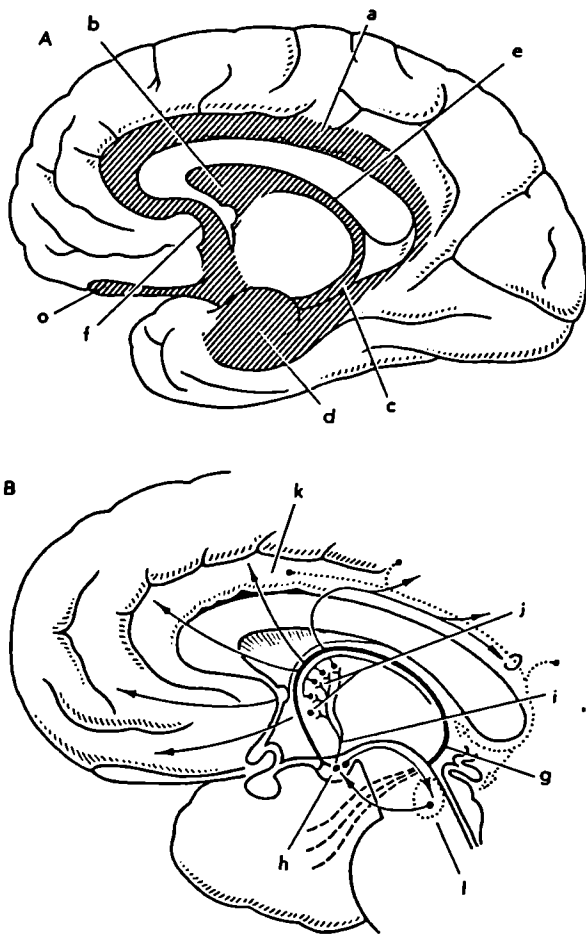
სურ. 164. ქერქის მორტორული და მხედველობითი ზონების ელექტროენცეფალოგრამა. სენსორული გზებით გალიზიანება (გალიზიანების მომენტი აღინიშნება ისრით) იწვევს ემბ-ს დესინქრონიზაციას ანუ ქერქის გააქტივებას (A). ასეთივე გააქტივება აღინიშნება რეტოკულური ფორმაციის ხანმოკლე ელექტრული გალიზიანების (ისარი) საპასუხოდ (B).

ამიტომაც მათ ერთობლიობას საყნოსავ ტვინს ანუ რინენცეფალონს უწოდებდნენ. უფრო გვიან მაკ-ლინმა ბროკას მიერ აღწერილი სტრუქტურების ერთობლიობას ლიმბური სისტემა უწოდა.

ლიმბური სისტემის ელემენტები. ლიმბურ სისტემაში ორ ნაწილს არჩევენ: ქერქულ და ქერქქვეშა განყოფილებებს. ქერქული ნაწილი (ანუ ლიმბური ქერქი) ძირითადად წარმოდგენილია ფილოგენეზურად ძველი სტრუქტურებით (არქიპალეოკორტექსით), როგორცაა: ჰიპოკამპი (ამონის რქა, დაკბილული ფასცია და ჰიპოკამპის ფუძე ანუ სუბიკულუმი), პარაჰიპოკამპალური ხვეული (ენტორინალური უბანი და პრესუბიკულუმი), სარტყლისებრი ხვეული (სუბკალოზალურ ხვეულთან ერთად) და საყნოსავი ტვინის სტრუქტურები (საყნოსავი ბოლქვები, ბორცვაკები და ნუშისებრი კომპლექსის ზემოთ მოთავსებული ქერქული უბნები).

ლიმბური სისტემის ქერქქვეშა ნაწილს მიეკუთვნება: ნუშისებრი კომპლექსი (corpus amygdaloideum), გამკვირვალე ძგიდე (septum pellucidum) და თალამუსის წინა ბირთვები. ზოგიერთი ავტორი ლიმბურ სტრუქტურებად მიიჩნევს აგრეთვე ჰიპოთალამუსსა და მამილარულ (დვრილისებრ) სხეულებს.

ლიმბურ სისტემას ნერვული კავშირები აქვს ახალი ქერქის ორ მნიშვნელოვან უბანთან — საფეთქლისა და შუბლის წილებთან. გავრცელებული შეხედულების თანახმად სწორედ საფეთქლის წილების გზით ხდება ინფორმაციის გადაცემა ახალი ქერქიდან (მხედველობის, სმენის და სომატოსენსორული ზონებიდან) ნუშისებრ კომპლექსზე და ჰიპოკამპზე. შუბლის წილი კი უნდა წარმოადგენდეს ახალი ქერქის იმ განყოფილებას, რომელიც არეგულირებს ლიმბური სისტემის შემადგენელი კომპონენტების ურთიერთმოქმედებას. ჭერ კიდევ მაკ-ლინი თვლიდა, რომ ლიმბური სისტემის ქერქული და ქერქქვეშა სტრუქტურები ქმნიან ერთიან ფუნქციურ კომპლექსს, რომელიც ემსახურება ემოციური რეაქციების წარმოშობას და გამოვლენას.



სურ. 165. თავის ტვინის ლიმბური სტრუქტურები.

A — დიდი ტვინის საგიტალური განაკვეთი. დაშტრიხულია ლიმბური სტრუქტურები: სარტელისებრი ხვეული (a), გამჭვირვალე მგლე ანუ სექტუმი (b), ჰიპოკამპალური ფორმაცია (c), პარაჰიპოკამპალური ხვეული (d), საყნოსავი ბოლქვები (o), სუბკალოზალური ზონა (l), e — თალი.

B — დიდი ტვინის საგიტალურ განაკვეთზე სქემატურად გამოხატულია ლიმბური სტრუქტურებით შექმნილი ე. წ. პ ა პ ე ც ის წ რ ე: ჰიპოკამპის ეფერენტული ბოჭკოები (g) თალის გავლით აღწევენ დერილისებრ (მაილარულ) სხეულებს (h). აქ ისინი გადაერთვებიან ნეირონებზე, რომელთა აქსონები ქმნიან ვიკ დ'აზირის კონას (i) და აღწევენ თალამუსის წინა (ლიმბურ) ბირთვებს (j). თავის მხრივ თალამუსის წინა ბირთვების ნეირონები ბოჭკოებს აგზავნიან სარტელისებრი ხვეულისაკენ (k), ამ ხვეულის ეფერენტული ბოჭკოები ისევ ჰიპოკამპში ბრუნდება. დერილისებრი სხეულები ორმაგი კავშირებით არის დაკავშირებული აგრეთვე შუა ტვინის ტემენტუმთან (l) (აკერტისა და ჰუმელის მიხედვით).

ემოციის მნიშვნელობა და არსი. ბუნებრივ პირობებში ცხოველური ორგანიზმები კვებითი ჭაჭკებით ისეა ერთმანეთთან დაკავშირებული, რომ ზოგიერთი მათგანი საკვებად იყენებს სხვა ცხოველს, ე.ი. მტაცებელია, ან თვითონ წარ-

მოდგენს სხვისთვის საკვებს ანუ მსხვერპლს. თავისთავად ცხადია, რომ არსებობისათვის ბრძოლაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება იმ რთულ, კომპლექსურ რეაქციებს, რომელთა საფუძველზეც ცხოველი თავს ესხმის მსხვერპლს ან განერიდება მტაცებელს. ორივე ტიპის ქცევა სრულდება სათანადო მოტორული, ვეგეტატიური და ენდოკრინული რეაქციების საფუძველზე. ამიტომაც აგრესიისა და განრიდების ქცევების წარმატებით განხორციელებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს იმას, თუ რამდენად ეფექტურად შეუძლია ცხოველს აღნიშნული რეაქციების მობილოზება. ეს კი თავის მხრივ, დიდად არის დამოკიდებული ორგანიზმის სპეციფიკურ ფუნქციურ მდგომარეობაზე, რომელსაც ე მ ო ც ი უ რ მდგომარეობას უწოდებენ.

ემოციის ზოგადი ცნება. ემოცია ფრანგული სიტყვაა, რომელიც ლათინურიდან მოდის (emovere- აღლევება). სხვადასხვა ემოციური მდგომარეობა ყველა ადამიანს აქვს განცდილი და ამიტომ კარგად ესმის მისი არსი. მიუხედავად ამისა ემოციის ზუსტი მეცნიერული განმარტება საკმაოდ ძნელია. გამარტივებული სახით იგი შეიძლება ასე ჩამოვყალიბოთ:

ემოცია არის ადამიანისა და ცხოველთა სუბიექტური რეაქციების ერთობლიობა, რომელიც გამოიწვევა შინაგანი და გარეგანი გამღიზიანებლების მოქმედებით და ორგანიზმის მიერ აღიქვება როგორც სიამოვნება ან უსიამოვნება, სიხარული, შიში, შიშმილი და სხვა.

სხვადასხვა სახის ემოციურ მდგომარეობას დამახასიათებელი სომატური და ვეგეტატიური გამოვლენა აქვს. მაგალითად, როცა კატა აგრესიულად არის განწყობილი და მზად არის თავს დაესხას მსხვერპლს, მას ბალანი აშლილი აქვს, კლანკები—გამოჩენილი, გუგები—გაფართოებული. თუ კატის ასეთ მდგომარეობას საკუთარ განცდებს შევადარებთ, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ კატა განრისხების ემოციას უნდა განიცდიდეს. განსხვავებულ გარეგნულ ეფექტებს ავლენს კატა კეთილგანწყობის მდგომარეობის დროს: იგი კრუტუნებს, ეხახუნება პატრონის ფეხებს, დამახასიათებელ პოზას იღებს სავარძელში და სხვა. ინტროსპექციის (თვითდაკვირვების) საფუძველზე შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ასეთ შემთხვევაში ცხოველი სიამოვნების ემოციას განიცდის.

ემოციური განცდების დროს ტიპიურად იცვლება ვეგეტატიური მაჩვენებლებიც. თუ ადამიანი საინტერესო ფილმს უყურებს, მალა იწვევს მისი არტერიული წნევა, ხშირდება გულის ცემა, ძლიერდება ოფლის გამოყოფა, იზრდება კატექოლამინების შემცველობა სისხლში.

მართალია, ამა თუ იმ ემოციური მდგომარეობის შეგრძნება მხოლოდ ინტროსპექციის გზით ხერხდება, მაგრამ მათი თანმხლები სომატური, ვეგეტატიური და ენდოკრინული რეაქციები შეიძლება ობიექტურად აღირიცხოს. მათი ანალიზი კი საშუალებას იძლევა შეფასდეს ემოციის გამოვლენის ხარისხი.

ემოციის თეორიები. ემოციების წარმოშობის შესახებ მრავალი ჰიპოთეტური შეხედულება არსებობს. მათ შორის განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება ჯ ი მ ს - ლ ა ნ გ ი ს თეორიას. ამ თეორიის მიხედვით ემოციური მდგომარეობა შემდეგნაირად ვითარდება: გარეშე სტიმულები მოქმედებენ სათანადო სენსორულ რეცეპტორებზე და მათ აგზნებას იწვევენ. აქედან ნერვული იმპულსები მიემართება ქერქის შესაბამის საპროექციო უბნებისაკენ, სადაც ხდება მათი აღქმა და ანალიზი. საპასუხო სომატური და ვეგეტატიური სიგნალები ეშვება ჩონჩხის კუნთებისაკენ და შინაგანი ორგანოებისაკენ, რასაც მოყვება ისეთი ფიზიოლოგიური ეფექტები, როგორცაა: კუნთის დაძაბულობა, სისხლის წნევისა

და გულის ცემის სიხშირის ცვლილებები და სხვა. თავის მხრივ ეს ცვლილებები გაააქტივებენ სათანადო ინტეროცეპტორებს, რომლებიდანაც იმპულსები ისევ უზრუნდება თავის ტვინს, მაგრამ ამჯერად ლიმბური სისტემის ქერქულ და ქერქქვეშა სტრუქტურებს. აღნიშნული ინტეროცეპტული იმპულსაცია ემოციურ შეფერილობას აძლევს თავდაპირველად აღქმულ სტიმულებს.

ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ემოციოგენურ ფაქტორს ორგანიზმის შინაგანი არის მულმივობის (პოლიემოტიუზი) დარღვევა წარმოადგენს, რომელიც მუდამ იჩენს თავს ორგანიზმში მიმდინარე ენერგეტიკული პროცესების შედეგად. ემოციების ცენტრალურ მექანიზმებში მთავარ სტრუქტურად მიჩნეულია პიტუიტარია. ჯერ კიდევ 1928 წელს პეტროსიანი მიერ ნაჩვენები იყო, რომ კატებში ჰიპოთალამუსის ელექტრულმა გაღიზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს აგრესიული ქცევა განრისხების გარეგნული გამოვლენით, ან კიდევ — თავდაცვითი რეაქცია შიშის გამოხატულებით. ემოციებში სხვა ცენტრალური სტრუქტურების როლის შესაფასებლად მხედველობაში უნდა იქნეს მიღებული ის, რომ ემოციურ რეაქციას ორი მხარე აქვს: სუბიექტური განცდა და გარეგნული გამოხატვა.

ემოციის სუბიექტური განცდისათვის აუცილებელია ჰიპოთალამუსის კავშირი წინა ტვინთან. თუ ეს კავშირი გაწყვეტილია (თავის ტვინის გადაჭრის შედეგად) ჰიპოთალამუსიდან გამოიწვევა აგრესიული ქცევა, მაგრამ იგი არაკოორდინირებულ ხასიათს ატარებს და არ არის მიმართული რაიმე კონკრეტული ობიექტისაკენ. ამიტომაც ასეთ რეაქციას „ცრუ განრისხებას“ უწოდებენ.

ემოციის გარეგნული გამოვლენისათვის კი აუცილებელია ჰიპოთალამუსის კავშირი შუა ტვინთან. თუ ეს კავშირი გადაკვეთილია, მაშინ ჰიპოთალამუსიდან აღარ ხერხდება „ცრუ აგრესიის“ გამოვლენაც კი. თვითონ შუა ტვინის ელექტრული გაღიზიანებით კი შესაძლებელია „ცრუ განრისხების“ ცალკეული კომპონენტების გამოწვევა. მსგავსი ცდებით დადგენილია, რომ აგრესიული ქცევის მორტორული მექანიზმები განლაგებულია შუა ტვინში, ვაროლის ხიდში და ზურგის ტვინში. ჰიპოთალამუსი კი კონტროლს უწევს ამ რეაქციების ჩართვას და კოორდინაციას.

რა ნერვული მექანიზმით ხდება სუბიექტური განცდის და ემოციის გარეგნული გამოვლენის ერთმანეთთან დაკავშირება ჯერჯერობით გარკვეული არ არის. ერთადერთი მწყობრი ჰიპოთეზა იმ ნერვული ქსელის შესახებ, რომელიც საფუძვლად უდევს ემოციურ რეაქციებს, მოგვცა პაპესისმა (აშშ) ჯერ კიდევ 1937 წელს. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით ჰიპოთალამუსის „ემოციოგენური“ ნეირონების აქსონები სინაპსებით მთავრდებიან თალამუსის წინა ვენტრალური ბირთვის ისეთ უჯრედებზე, რომელთა აქსონები დაკავშირებულია სარტყლისებრი ხვეულთან. პაპესის აზრით, სწორედ ეს ხვეული წარმოადგენს გაცნობიერებული ემოციური განცდების ნერვულ სუბსტრატს. სარტყლისებრი ხვეულიდან ნერვული გზები მიემართება ჰიპოკამპისაკენ. პაპესის ვარაუდით ჰიპოკამპში ხდება სარტყლისებრი ხვეულიდან და სხვა სტრუქტურებიდან მიღებული ინფორმაციის ინტეგრირება და გადამუშავებული ინფორმაცია ეგზავნება ისევ ჰიპოთალამუსს, კერძოდ, მამილარულ სხეულს. ამრიგად იკვრება ე.წ. „პაპესისის წრე“, რომელიც უზრუნველყოფს ემოციური განცდების დაკავშირებას ჰიპოთალამუსის დაღმავალ ემოციოგენურ იმპულსაციასთან. პაპესის წრე თავისი სტრუქტურული შედგენილობით ძლიერ ჰავს ბოკაის

„დიდ ლიბერალ წილს“.

მომდევნო გამოკვლევებში მრავალჯერ დადასტურდა ჰიპოთალამუსისა და სარტყლისებრი ხვეულის როლი ემოციებისათვის, მაგრამ ჰიპოკამპის მონაწილეობა ამ რეაქციებში არ მართლდება. გამოირკვა აგრეთვე, რომ ემოციური რეაქციების გამოწვევა სხვა სტრუქტურებიდანაც შეიძლება, რომელთა შორის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანია ნ უ შ ი ს ე ბ რ ი კ ო მ პ ლ ე ქ ს ი.

მოტივაცია და დრაივი. ჰომეოსტაზის დარღვევის შემთხვევაში ცხოველი არა მარტო ემოციურ აგზნებას განიცდის, არამედ მას უჩნდება სათანადო მოტივაცია (ობიექტური მოთხოვნილება ჰომეოსტაზისათვის საჭირო ფაქტორის მიღებაზე). ემოციური და მოტივაციური ცენტრების აგზნების შედეგად ც.ნ.ს.-ში გააქტივდება სპეციფიკური ნერვული კომპლექსები, რომელთა ერთობლიობა ადევკატური ქცევის გაშვებ მქვანის ანუ დ რ ა ი ვ ს წარმოადგენს. შექმნილი დრაივი უზრუნველყოფს სათანადო ვეგეტატიური და მოტორული აქტივის განხორციელებას და ამ გზით აღდგება დარღვეული ჰომეოსტაზი.

აღნიშნულის საილუსტრაციოდ შემდეგი მაგალითის განხილვა შეიძლება: მძიმე ფიზიკური მუშაობის ან მაღალი ტემპერატურის გავლენით ორგანიზმში კარგავს წყლის დიდ რაოდენობას. წყლის დეფიციტის შედეგად ირღვევა ჰომეოსტაზი და იქმნება საჭიროება (ინგლისურად — need) დამატებით წყალზე. ეს თავის მხრივ ორგვარ ეფექტს იწვევს: 1) სუბიექტურს — წყურვილის ემოციის სახით და 2) ობიექტურს — წყლის მიღების მოტივაციის სახით. წყურვილის ემოციისა და წყლის მიღების მოტივაციის გავლენით თავის ტვინში იქმნება დრაივი, რომლის საფუძველზეც ცხოველი განხორციელებს წყლის მოპოვებისა და დაღუვის ქცევას. ამრიგად, გაქრება წყლის დეფიციტი და აღდგება დარღვეული ჰომეოსტაზი, ე. ი. ცხოველი დაიკმაყოფილებს თავის მოთხოვნილებას.

თავის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება

I. დასწავლა და მეხსიერება.

ევოლუციური განვითარების მაღალ საფეხურზე მყოფი ხერხემლიანი ცხოველები დაბადებიდანვე აღჭურვილი არიან მრავალი სახის რეფლექსებით, რომლებიც გარემოსთან ორგანიზმის ურთიერთობის პროცესში ერთიანდებიან კოორდინირებულ აქტებად და ვლინდებიან გარკვეული ქცევების სახით. მაგრამ ხერხემლიანი ცხოველების ქცევების მრავალფეროვნება არ ამოიწურება იმ რეაქციებით, რომლებიც ცხოველებს დაბადებიდანვე დაპყვებათ. ონტოგენეზის პოსტნატალურ პერიოდში ცხოველები მდიდარ გამოცდილებას იღებენ, რის საფუძველზე მათ ახალი რეფლექსები უვითარდებათ. ახლად შექმნილი რეფლექსებით კიდევ უფრო მრავალფეროვანი ხდება ცხოველის ქცევა, რაც აადვილებს მის შეგუებას გარემოს მუდამ ცვლად პირობებთან.

ქცევის შეგუებით ცვლილებას, რომელიც გაპირობებულია ცხოველის ინდივიდუალური გამოცდილებით, დასწავლა ეწოდება.

დასწავლის პროცესთან მჭიდრო კავშირშია მეხსიერება. სწორედ მეხსიერების საშუალებით გროვდება წარსული გამოცდილება, რომელიც შემდეგ ქცევის შეგუებით ცვლილებების წყაროდ იქცევა. აღნიშნული ფუნქციის გამო მეხსიერებას შემდეგნაირად განმარტავენ:

მეხსიერება არის წარსული გამოცდილების შესახებ ინფორმაციის შენახვა და ამოკითხვა.

დასწავლა და მეხსიერება, ისევე როგორც ნებისმიერი ფსიქიური პროცესი, დაკავშირებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან. ც.ნ.ს.-ში ნეირონთა ფუნქციური კომპლექსები სპეციფიკურ ნერვულ წრეებს ქმნიან, სადაც ნერვული უჯრედები სინაპსებით არიან ერთმანეთთან დაკავშირებული. ნეიროფიზიოლოგთა უმეტესობის ვარაუდით სწორედ ამ სინაპსების პლასტიკური (ფუნქციონალური და სტრუქტურული) ცვლილებები უნდა ედოს საფუძველად დასწავლასა და მეხსიერებას.

მეხსიერების არხი და ფორმები. მრავალი საგანი ან მოვლენა ისე შემოინახება მეხსიერებაში, რომ ვერც კი ვგრძნობთ მას. ჰიპნოზის გზით ან რაიმე სხვა ზემოქმედებით ზოგჯერ ხერხდება ისეთი მოვლენების გახსენება, რომელიც დიდი ხნის დავიწყებული იყო. ასეთი ფაქტები დაედო საფუძველად ე. წ. მეხსიერების კვალის თეორიას. ამ თეორიის მიხედვით გარეშე ობიექტის აღქმა თავის ტვინში იწვევს სპეციფიკურ ცვლილებებს, რომლებიც შემოინახება აღქმული ობიექტის „კვალის“ სახით. სათანადო ნერვული მექანიზმებით თავის ტვინს შეუძლია ამ ცვლილებების ხელახლა გამოწვევა, რის შედეგადაც „კვალი“ გაცნობიერებულ მეხსიერებად იქცევა. აღნიშნულ „კვალს“ ანუ ენგრამას ხშირად ადარებენ ჩანაწერს მაგნიტურ ფირზე, რომლის რეპროდუქცია შესაძლებელია სურვილისამებრ.

მეხსიერების პროცესი რთულია. იგი შეიძლება სამ ეტაპად (ბლოკად) დაიყოს: 1. კვალის ფიქსაცია (როცა ხდება „კვალის“ გამყარება ანუ კონსოლიდაცია), 2. რეტენცია (შენახვა) და 3. რეპროდუქცია (ამოკითხვა).

ცხოველები გარეშე საგნებს და მოვლენებს სხვადასხვა პირობებში აღიქვამენ. ამიტომ მათი კვალის დაფიქსირების მოლეკულური საფუძველი და რეტენციის ხანგრძლივობა შეიძლება განსხვავებული იყოს. ამის მიხედვით ავტორები მეხსიერების ფორმების სხვადასხვა კლასიფიკაციას იძლევიან. იმის გამო, რომ ამ საკითხის ირგვლივ ერთიანი აზრი არ არსებობს, მიზანშეწონილია მეხსიერების მხოლოდ იმ ორი ფორმის განხილვა, რომელმაც საყოველთაო აღიარება პპოვა: მოკლევადიანი და გრძელვადიანი მეხსიერება.

მოკლევადიან მეხსიერებაზე ლაბარაკობენ ისეთ შემთხვევაში, როცა აღქმული ობიექტის კვალი მცირე ხანს ინახება და მისი ამოკითხვა შესაძლებელია მხოლოდ რამდენიმე სეკუნდის ან წუთის განმავლობაში.

გრძელვადიანია მეხსიერება, როცა კვალის შენახვა ხდება ნებისმიერად დიდი დროით.

მეხსიერების მოლეკულური საფუძველი ჭერ დადგენილი არ არის. ვარაუდობენ, რომ მოკლევადიანი მეხსიერება დაკავშირებული უნდა იყოს ნერვულ წრეებში სინაპსების ხანმოკლე გაადვილებასთან. გრძელვადიანი მეხსიერების საფუძველს კი უნდა წარმოადგენდეს ნერვულ უჯრედებში განსაკუთრებული ცილების სინთეზი.

დასწავლის ფორმები. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე გამოვლენილია დასწავლის რამდენიმე ფორმა, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან არა მარტო დასწავლის მიმდინარეობით, არამედ მიღებული შედეგითაც ანუ ათვისებული ქვეყების ნაირგვარობით. დღეისათვის დასწავლის შემდეგი ფორმებია ცნობილი: 1. იმპრინტიინგი (შთაბეჭდვა), 2. ლატენტური (ფარული), 3. ვიკარული (სხვაზე დაკვირვების გზით) და 4. ასოციაციური.

იმპრინტიინგი (შთაბეჭდვა)

იმპრინტიინგი ვლინდება მხოლოდ ადრეული პოსტნატალური ონტოგენეზის გარკვეულ მონაკვეთში. თუ ამ კრიტიკულ პერიოდში არ განხორციელდა შთაბეჭდვა, მაშინ სათანადო ქვეყის შემდგომი განვითარება მეტნაკლებად ირღვევა. იმპრინტიინგი დიდ როლს თამაშობს ინდივიდის სიცოცხლეში. მასზე დამოკიდებული მშობლებთან მიჯაჭვის ბიოლოგიური მოვლენა. იმპრინტიინგის გზით ახლადდაბადებული ორგანიზმების მიჯაჭვა შეიძლება მოხდეს არაცოცხალ საგნებთანაც კი, თუ ეს საგნები ფორმის მიხედვით მსგავსებას იჩენენ მშობელ ინდივიდებთან. მაგალითად, თუ ახლად გამოჩევილი წიწილის მხედველობის არეში ბურთი მოძრაობს, ხდება წიწილას მიჯაჭვა მასთან. ამის შემდეგ იგი ისევე დასდევს ბურთს, როგორც ჩვეულებრივ პირობებში კრუხს.

იმპრინტიინგი შეიძლება განხორციელდეს იქნეს არა მარტო მხედველობითი, არამედ სმენითი, ყნოსვითი და სხვა ანალიზატორების საშუალებითაც. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენს მგალობელი ფრინველების მიერ გალობის დასწავლა. თუ ეს დასწავლა დროზე არ მოხდა ბარტყობის პერიოდში, მაშინ ფრინველი ვეღარ ითვისებს მისი სახეობისათვის სპეციფიკურ გალობას.

ლ ა ტ ე ნ ტ უ რ ი (ფარული) დასწავლა

დასწავლის თავისებური ფორმა ვლინდება, როცა ცხოველს (მაგ. თაგვს) ათასებენ ლაბირინთში. ასეთ პირობებში, ბუნებრივია, თავი იწყებს ლაბი-

რინთიდან გამოსვლას და ბოლოს ახერხებს კიდევ. მთელ ამ პერიოდში არ მელაენდება არავითარი ნიშნები დასწავლისა. მაგრამ, როგორც ირკვევა, ცხოველის ტვინში ხდება გარკვეული ცვლილებები, რომელიც ფარული დასწავლის ხასიათს ატარებს. ამას ამტკიცებს ის ფაქტი, რომ თუ ამ ცხოველს შემდეგში ისევ მოვათავსებთ ანალოგიურ ლაბირინთში, იგი უფრო ადვილად გადაწყვეტს მის წინ დასმულ ამოცანას — გაცილებით უფრო მალე დააღწევს თავს ლაბირინთს.

მ ი კ ა რ უ ლ ი (დაკვირვების გზით) დასწავლა

რაიმე მარტივი რეაქციის ან რთული ქცევის დასწავლა შეიძლება განხორციელდეს არა მარტო საკუთარი გამოცდილების ბაზაზე, არამედ სხვის მოქმედებაზე დაკვირვებითაც. დასწავლის ეს ფორმა ღიდად ეფექტურია ადამიანებში, გაცილებით უფრო ძნელად ვლინდება უმაღლეს ძუძუმწოვრებში და საერთოდ არ ახასიათებთ დაბალ ხერხემლიანებს და უხერხემლო ცხოველებს.

ასოციაციური დასწავლა

ასოციალურ დასწავლას საფუძვლად უდევს ცხოველზე ორი გამლიზიანებლის მოქმედების შეუღლება, რაც სპეციფიკურ ცვლილებებს იწვევს თავის ტვინის შესაბამის უბნებში. თავის მხრივ ასოციაციური დასწავლაც არ არის ერთგვაროვანი. მასში სამ ქვეტიას გამოყოფენ: 1. პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს უ რ ი, 2. ხ ა ტ ი ს მ ი ე რ ი და 3. უ ა რ ყ ო ფ ი თ ე მ ო ც ი უ რ ი (ანუ ავერსიული) დასწავლა.

პირობითრეფლექსური დასწავლა ორგვარად შეიძლება მიმდინარეობდეს. დასწავლის ერთი ფორმა, რომელსაც რ ე ს პ ო ნ დ ე ნ ტ უ ლ ს უ წ ო დ ე ბ ე ნ, აღმოჩენილ იქნა მე-20 საუკუნის დასაწყისში ი. პ ა ვ ლ ო ვ ი ს მიერ. ასეთი დასწავლის შედეგად ცხოველებს უმუშავდებათ ახალი ტიპის რეფლექსი, რომელსაც კ ლ ა ს ი კ უ რ პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს ს უ წ ო დ ე ბ ე ნ.

პირობითრეფლექსური დასწავლის მეორე ფორმა ო პ ე რ ა ნ ტ უ ლ ი ს სახელით არის ცნობილი, ვინაიდან მასში ცხოველი აქტიურად მონაწილეობს იგი ეჩვევა გარკვეული მოტორული აქტის შესრულებას, რომლის დახმარებითაც წყვეტს მის წინ დასმულ ამოცანას. ასეთ პირობებში გამოუმუშავებულ რეაქციას ი ნ ს ტ რ ა უ მ ე ნ ტ ა ლ უ რ ი პ ი რ ო ბ ი თ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს ი ე წ ო დ ე ბ ა.

კლასიკური პირობითი რეფლექსი ცხოველს, რომელსაც მოცილებული აქვს ღიდი ტვინის ქერქი, შეუძლია განახორციელოს მხოლოდ ისეთი რეფლექსური აქტები, რომლებსთვისაც ნერვული მექანიზმები მას დაბადებდნენ აქვს მოცემული და რომლებიც ცხოველთა მოცემულ სახეობას გამოუმუშავდა ფილოგენეზური განვითარების პროცესში. ასეთი რეფლექსების გამოვლენისათვის სრულიად არ არის საჭირო ინდივიდის პირადი გამოცდილება. ამიტომ მათ თ ა ნ შ ო ბ ი ლ რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ს ანუ ი. პ ა ვ ლ ო ვ ი ს ტერმინოლოგიით, უ პ ი რ ო ბ ო რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ს უ წ ო დ ე ბ ე ნ. თანშობილი რეფლექსები შედარებით მცირერიცხოვანია და, ცხადია, ვერ უზრუნველყოფს ორგანიზმების შეგუებას გარე სამყაროს მრავალფეროვან და მუდამ ცვალებად პირობებთან. გარემო პირობებთან ორგანიზმის შეგუების საქმეში ძირითადი მნიშვნელობა ენიჭება იმ მრავალგვარ რეფლექსურ აქტებს, რომლებიც დამატებით გამოუმუ-

შავდებათ ცხოველურ ორგანიზმებს პირადი გამოცდილების საფუძველზე და, რომლებსაც პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ს (პავლოვი) ან ინდივიდუალური გამოცდილებით შეძენილ რეფლექსებს (ბერიტაშვილი) უწოდებენ.

საორიენტაციო რეფლექსი. ნებისმიერი მოძალობის უჩვეულო, მაგრამ არადამაზიანებელი გაღიზიანება ცხოველში დამახასიათებელ რეაქციას იწვევს, რაც გამოიხატება: ცხოველის დაყურადებით, ყურებისა და ნესტოების მოძრაობებით, თავის. თვალებისა და ზოგჯერ მთელი ტანის მიბრუნებით გამღიზიანებლებისაკენ. ეს რეაქცია თავდაცვითი ხასიათის არ არის, რადგან გაღიზიანება დამაზიანებელი არ იყო. ცხოველიც არავითარ აგრესიულ მოძრაობას არ ამჟღავნებს. პირიქით, იგი შეიძლება მიუახლოვდეს კიდევ გამღიზიანებელს, დაყნოსოს ან შეეხოს მას. მაშასადამე, ცხოველი არ გაუბრბის გაღიზიანებას, არამედ ცდილობს უკეთ აღიქვას იგი და „გაერკვას“ მის რაობაში. ასეთ რეაქციას **ს ა ო რ ი ე ნ ტ ა ც ი ო რ ე ფ ლ ე ქ ს ს** უწოდებენ. ი. პავლოვი მას, ხატონად „არ არის“ რეფლექსს უწოდებდა, იმის აღსანიშნავად, რომ ცხოველის ქცევა მიმართულია გაღიზიანების არსის გამოსაკვლევად.

ძუძუმწოვარ ცხოველებში თითქმის ყველა საორიენტაციო რეფლექსი დიდი ტინის ქერქის მონაწილეობით წარმოებს. ცნობილია, რომ დეკორტიკაციის შემდეგ ძალღებსა და კატებს უქრებათ საორიენტაციო რეფლექსები. შედარებით დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიან ცხოველებში, რომელთაც დიდი ტინის ქერქი სუსტად აქვთ განვითარებული, საორიენტაციო რეფლექსი შეიძლება აღმოცენდეს დეკორტიკაციის შემდეგაც. უფრო დაბალ ხერხემლიან ცხოველებს კი, როგორცაა თევზები და ამფიბიები, საერთოდ არ გააჩნიათ საორიენტაციო რეფლექსები.

საორიენტაციო რეფლექსის თავისებურება. უჩვეულო გაღიზიანებით გამოწვეული საორიენტაციო რეფლექსი სწრაფად შესუსტდება და გაქრება კიდევ თუ ეს გაღიზიანება ზედიზედ რამდენჯერმე განმეორდება. გარკვეული ხნის შემდეგ იგივე გაღიზიანება კვლავ გამოიწვევს საორიენტაციო რეაქციას, მაგრამ ამ შემთხვევაში იგი კიდევ უფრო მალე გაქრება გაღიზიანების გამეორების საპასუხოდ. ასე ხდება მუდამ, თუ საორიენტაციო რეაქციას თან არ სდევს ცხოველისთვის ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი: საკვების მიღება, დამაზიანებელი აგენტისაგან განრიდება და სხვა. იმ შემთხვევაში კი, როცა უჩვეულო გაღიზიანება, საორიენტაციო რეფლექსთან ერთად, ორგანიზმისათვის სასარგებლო ეფექტს იწვევს, მაშინ საორიენტაციო რეფლექსი ძლიერდება და მომდევნო სუსტ გაღიზიანებაზე ცხოველი მძლავრად რეაგირებს.

უჩვეულო გაღიზიანება ადამიანებშიც იწვევს საორიენტაციო რეფლექსს, რომელიც სუსტდება და ქრება ამ გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად. საყურადღებოა, რომ ჩაქრობას განიცდის საორიენტაციო რეფლექსის ყველა კომპონენტი, როგორც სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, ისე ელექტროგრაფული კორელატები. მაგალითად, ცნობილია, რომ მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი მღვიძარი ადამიანის ელექტროენცეფალოგრამა (ემებ), ძირითადად, წარმოდგენილია α -აქტივობით (8-12 ჰც). უჩვეულო, მოულოდნელი გაღიზიანება საორიენტაციო რეაქციას იწვევს მასში, რაც გამოვლინდება: უნთური ტონუსის ამაღლებით, გულის ცემის განშირებით, ხოლო ემებში α -ტალღების გაქრობითა (ალფა-ბლოკადა) და მათ ნაცვლად β -აქტივობის (14-30 ჰც) გაჩენით. გაღიზიანების რამდენჯერმე გამეორების შედეგად სუსტდება და ქრება არა მარტო სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, არამედ ელექტროგრაფული ეფექტიც — გაღიზიანება აღარ იწვევს ალფა-ბლოკადას. ისეთი შთაბეჭ-

დილება იქმნება, რომ ადამიანი შეეჩვიო მოცემული გამლიზიანების მოქმედებას.

გალიზიანების მიმართ შეჩვევის ზემოთ აღწერილ მოვლენას **პ ა ბ ი ტ უ ა - ც ი ა ს უჭოდებენ**. ზოგიერთი მკვლევარი ჰაბიტუაცის „უარყოფით დასწავლასთან“ აიგივებს, რადგან, მათი აზრით, ცხოველი სწავლობს, რომ ამ გალიზიანებას მისთვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს.

„უპირობო“ და „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებლები. ტერმინი „უპირობო გამლიზიანებელი“ ი. პ ა ვ ლ ო ვ ს ეკუთვნის. იგი ამ ტერმინს აბსოლუტური მნიშვნელობით არ ხმარობდა. ნებისმიერი გალიზიანება მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ შეიძლება იყოს „უპირობო“. მაგალითად, ელექტრული დენის მოქმედება კიდურზე „უპირობო“ გალიზიანებაა დაკვითი რეფლექსისათვის. საკვების მოხვედრა პირის ღრუში „უპირობო“ კვებითი რეაქციებისათვის; კაშკაში სინათლე — გუვის რეფლექსისათვის და ა. შ.

ამრიგად, ნებისმიერი რეფლექსის მიმართ „უპირობო გამლიზიანებელი“ ეწოდება ისეთ გარეშე აგენტს, რომელიც ამ რეფლექსს იწვევს თანშობილი ნერვული მექანიზმებით — წინასწარი გამოცდილების გარეშე.

ფარდობითი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ტერმინს — „ინდიფერენტული გამლიზიანებელი“. თავისთავად ცხადია, რომ აბსოლუტურად ინდიფერენტული გალიზიანება არ არსებობს. ვინაიდან, თუ გარეშე აგენტი არავითარ ეფექტს არ იწვევს ორგანიზმში, იგი არც არის „გამლიზიანებელი“. გალიზიანება შეიძლება ინდიფერენტული იყოს მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ. მაგალითად, თავდაცვის რეფლექსის გამომწვევი მტკივნეული გალიზიანება ინდიფერენტულია კვებითი რეაქციების მიმართ. პირიქით, საკვების მიღება „ინდიფერენტულია“ დაკვითი რეფლექსისათვის და ა. შ.

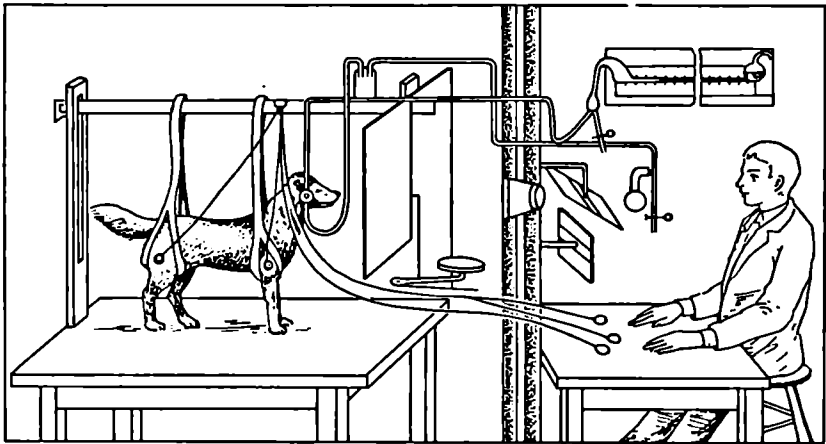
მაშასადამე, ნებისმიერი რეფლექსისათვის „ინდიფერენტული“ ეწოდება ყველა იმ გამლიზიანებლებს, რომელიც არ იწვევს ამ რეფლექსს ცხოველის წინასწარი გამოცდილების გარეშე.

კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავება. როცა უჩვეულო გამლიზიანების რამდენჯერმე მოქმედებას თან სდევს ცხოველისათვის რაიმე ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი, მაშინ არა მარტო გაძლიერდება საორიენტაციო რეაქცია, არამედ გამომუშავდება სათანადო ახალი რეაქცია, რომელსაც ი. პავლოვმა პირობითი რეფლექსი უწოდა. მაგალითად, ელექტროზარის ხმა ცხოველში ჩვეულებრივ არ იწვევს კვებით რეაქციებს: ლოკვას, ნერწყვის გამოყოფას და ა. შ. ზარის ხმა, ისევე როგორც ყველა სხვა უჩვეულო გამლიზიანებელი, მხოლოდ საორიენტაციო რეფლექსს აღძრავს, რომელიც გამლიზიანების ხშირი განმეორების შემდეგ თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. მაშასადამე, ელექტროზარი კვებითი რეფლექსის მიმართ „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებელია. მაგრამ თუ ელექტროზარის მოქმედებას მოჰყვება ცხოველის კვება, ე. ი. „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებელი შეუღლდება „უპირობო“ გალიზიანებას (ანუ კვებას), მაშინ ამ გამლიზიანებელთა რამდენჯერმე შეუღლების შემდეგ მარტო ელექტროზარიც აღძრავს კვებითი რეფლექსისათვის დამახასიათებელ რეაქციებს: ლოკვას, ნერწყვის გამოყოფას და სხვა. მაშასადამე, „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებელი პირობითი რეფლექსის გამომწვევის უნარს იძენს, ანუ გადაიქცევა **პ ი რ ო ბ ი თ გ ა მ ლ ი ზ ი ა ნ ე ბ ლ ა დ**.

მსგავსი პირობითი რეფლექსის გამომუშავება შეიძლება სხვაგვარ „ინდიფერენტულ“ გამლიზიანებლებზეც, როგორცაა: მეტრონომის ხმაური, მუსიკალური

ტონი. ელექტრონათურის ანთება. კანზე შეხება და სხვა.

ინდიფერენტული და უპირობო გალიზიანებათა შეუღლების საფუძველზე შესაძლებელია გამოვიმუშაოთ არა მარტო კვებითი პირობითი რეფლექსი, არამედ თავდაცვითი ხასიათის პირობითი რეფლექსიც. ასე ხდება იმ შემთხვევაში, როცა „უპირობო“ გალიზიანებად გამოყენებულია ცხოველის მტკივნეულო გალიზიანება. მაგალითად, თუ მეტრონომის ხმაურს რამდენჯერმე შევაუღლებთ ძალის ერთ-ერთ კიდურზე ელექტროდენის მოქმედებასთან, რაც ამ კიდურის მოხრას იწვევს, გამომუშავდება თავდაცვის პირობითი რეფლექსი — ნეტრონომის ხმაურზე ცხოველი მოხრის სათანადო კიდურს. სურ. 166-ზე სქემატურად ნაჩვენებია კვებითი და თავდაცვითი პირობითი რეფლექსების შესწავლის მეთოდიკა.



სურ. 166. კვებითი პირობითი რეფლექსების საკვლევი კაბინის სქემა ი. პავლოვის მიხედვით.

ხელოვნური და ბუნებრივი პირობითი რეფლექსები. ზემოთ აღწერილ შემთხვევებში პირობითი რეფლექსების გამომუშავება ხელოვნურად ხდებოდა. ამიტომ მათ ხ ე ლ ო ვ ნ უ რ პირობით რეფლექსებს უწოდებენ. მაგრამ თითქმის ყველა ხერხემლიან ცხოველს მრავალი პირობითი რეფლექსი უშუალოდ ბუნებრივ პირობებში, ექსპერიმენტატორის ჩარევის გარეშე. მაგალითად, საკვების სუნს ან მის ფერს თავისთავად არავითარი კავშირი არა აქვს თანშობილ კვებით რეაქციასთან. ამიტომ არის, რომ რაგინდ შშიერი არ უნდა იყოს ძალლი, რომელსაც არასოდეს უჭამია ხორცი, არც ხორცის სუნი და არც მისი ჩვენება შორიდან არ გამოიწვევს მასში კვებითი რეაქციისათვის დამახასიათებელ მოვლენებს. მაგალითად, ნერწყვის გამოყოფას. ასეთ ცხოველებში ნერწყვის გამოყოფისა და ლოკვის რეაქციები აღმოცენდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა ხორცის ნაჭერი მოხვდება პირის ღრუში და უშუალოდ იმოქმედებს იქ არსებულ გემოვნების რეცეპტორებზე. მაგრამ საკმარისია ძალღმა ერთხელ შეჭამოს ხორცი, რომ ამის შემდეგ ხორცის სუნი ან მისი ჩვენება შორიდან შშიერი ძალში ნერწყვის გამოყოფას და ლოკვით რეაქციას გამოიწვევს. მამასადამე, აქაც საქმე გვაქვს პირობით რეფლექსთან, რომელიც გამომუშავდება ბუნებრივ პირობებში უპირობო გალიზიანებელთან (კვება) ინდიფერენტული გალიზია-

ნებლების (ხორცის სუნი, ფერი და ა. შ.) შეუღლების გამო. ასეთი რეფლექსებს ბუნებრივ ანუ ნატურალურ პირობით რეფლექსებს უწოდებენ.

პირობითი რეფლექსების გამომუშავების პირობები. კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავების ერთ-ერთი აუცილებელი პირობა იმაში მდგომარეობს, რომ ინდიფერენტული გამლიზიანებლის მოქმედება რამდენადმე წინ უნდა უსწრებდეს უპირობო გალიზიანებას.

მეორე აუცილებელ პირობას წარმოადგენს სათანადო მოტივაციის არსებობა. მაგალითად, კვებითი პირობითი რეაქციების გამომუშავებისათვის აუცილებელია, რომ ცხოველს ჰქონდეს კვებითი მოტივაცია და შიმშილის შეგრძნება (ანუ შიმშილის ემოცია). მაძლარ ცხოველზე კვებითი პირობითი რეფლექსი არ მუშავდება. სათანადო მოტივაციის არსებობა აუცილებელია თავდაცვითი პირობითი რეფლექსების გამომუშავებასათვის. მაგრამ ასეთი მოტივაცია (ე. ი. დამაზიანებელი აგენტისათვის თავის არიდების მოთხოვნილება) ნორმალურ ცხოველებს ყოველთვის აქვთ. მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა რაიმე მიზეზის გამო დაქვეითებულია სათანადო ემოციისა და მოტივაციის გამომწვევი ნერვული ცენტრების აქტივობა, საკმაოდ ძნელდება და შეუძლებელიც კი ხდება თავდაცვითი პირობითი რეფლექსების გამომუშავება. მაგალითად, ნარკოზის ან ბუნებრივი ძილის დროს პირობითი რეფლექსის გამომუშავება ჩვეულებრივ არ ხდება.

დროებითი კავშირის ზოგადი ცნება. პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას საფუძვლად უდევს თავის ტვინში ინდიფერენტული და უპირობო გალიზიანებათა მიმღებ ნერვულ კომპლექსებს შორის ახალი ფუნქციური ნერვული კავშირების დამყარება, რომელსაც დროებით ვეშვირებ ს უწოდებენ. ეს სახელწოდება იქიდან წარმოდგება, რომ აღნიშნული ნერვული კავშირები ცხოველებს დაბადებითვე არ გააჩნიათ და იგი უვითარდებით მხოლოდ პირადი გამოცდილების საფუძველზე — ინდიფერენტული გამლიზიანებლის და სასიცოცხლო მნიშვნელობის რომელიმე გამლიზიანებლის რამდენჯერმე გეგმაზომიერი შეუღლების შედეგად. ცხოველებს ასეთი კავშირები ენახებათ გარკვეულ ხნის განმავლობაში. თუ შემდგომი შეუღლება არ მოხდა, დროებითი კავშირი შესუსტდება და ბოლოს გაქრება. მაშასადამე, დროებითი კავშირების ხანგრძლივი უმოქმედების შედეგად პირობითი რეფლექსი იშლება. ამას რეფლექსის ჩაქრობას უწოდებენ. პირობითი რეფლექსის ჩაქრობა მნიშვნელოვნად ჩქარდება და ხშირად ერთი საცდელი დღის განმავლობაში მიიღწევა, თუ პირობითი გამლიზიანებელი სისტემატურად მოქმედებს უპირობო გალიზიანებასთან შეუღლების გარეშე.

დროებითი კავშირის სტრუქტურის, მისი გამომუშავების ნატიფი მექანიზმის შესახებ ერთიანი აზრი არ არსებობს და ცოტა რამ არის ცნობილი.

ბაპოთეზები დროებითი კავშირების სტრუქტურის შესახებ. ი. პელოვის მიხედვით დროებითი კავშირი მყარდება ინტრაკორტიკალურად-ინდიფერენტულ და უპირობო გალიზიანებათა ქერქულ საპროექციო ზონებს შორის. დროებითი კავშირის ჩართვის მექანიზმი ი. პელოვს ასე წარმოედგინა: პერიფერიული გალიზიანების საპასუხოდ სათანადო ქერქულ საპროექციო ზონაში ვითარდება აგზნების პროცესი, რომელიც არ შემოიფარგლება ამ ზონით, არამედ განიცდის ირადიაციას, ე. ი. ვრცელდება ქერქის მეზობელ უბნებზეც. ორი ანალიზატორის სინქრონული აგზნების შემთხვევაში ადგილი აქვს ორი ქერქული კერიდან ირადირებელი აგზნების ერთმანეთთან შეხვედრას, რაც განაპირობებს ამ ორ კე-

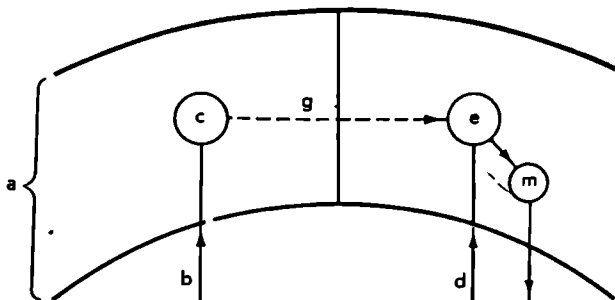
რას შორის ნერვული კავშირის გაჩენას — დროებითი კავშირის ჩართვას (სურ. 167). დროებითი კავშირი მით უფრო მტკიცეა და ნატიფი, რაც უფრო მეტჯერ მოხდება აღნიშნული ქერქული ზონების სინქრონული აგზნება, ე. ი. რაც უფრო მეტჯერ შეუღულდება პირობითი გალიზიანება უპირობოს. მტკიცე დროებითი კავშირის ფორმირება უზრუნველყოფს პირობითი რეფლექსის რეალიზაციას: პირობითი გამლიზიანებელი აქტივებს შესაბამის საპროექციო ზონას, საიდანაც აგზნება დროებითი კავშირის საშუალებით, გავრცელდება უპირობო გალიზიანების მიმღებ ზონისაკენ და მისი გააქტივების გზით გამოიწვევს სათანადო რეფლექსს — გამოვლინდება გამომუშავებული პირობითი რეფლექსი.

ამრიგად, ი. პავლოვის სქემის თანახმად დროებითი კავშირის პრინციპული სტრუქტურა ორკომპონენტია და მოიცავს პირობითი და უპირობო გალიზიანებების ქერქულ საპროექციო ზონებს.

თანამედროვე ჰიპოთეზების მიხედვით დროებითი კავშირების სტრუქტურა უფრო რთული და სულ ცოტა სამ კომპონენტს მაინც შეიცავს. პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის საჭირო ფაქტორების განხილვის დროს ხაზგასმული იყო, რომ პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია სათანადო მოტივაციის არსებობა. მაგალითად, კვებითი პირობითი რეფლექსის გამომუშავება შესაძლებელია მხოლოდ ცხოველის მშვიერ მდგომარეობაში, როცა მას საკვების მიღების (ანუ კვების) მოტივაცია და შიმშილის ემოცია აქვს. ასეთ ცხოველში საკვების მოხვედრა პირის ღრუში, უპირველეს ყოვლისა, იმ ნერვულ კომპლექსების აქტივობის გაზრდას გამოიწვევს, რომლებიც განაპირობებენ შიმშილის ემოციის გამოვლენას. ასეთი ნერვული კომპლექსების ერთობლიობას, პირობითად, კვების ცენტრს უწოდებენ. გაძლიერებული შიმშილის ემოციისა და კვებითი მოტივაციის ბაზაზე შეიქმნება დრაივი, რომელიც ჩართავს მოტორულ და ვეგეტატიურ რეაქციასა გარკვეულ ჯაჭვს საკვების მისაღებად, ე. ი. გამოვლინდება კვებით-მოდრაობითი უპირობო რეფლექსი. თუ უპირობო რეაქციას წინ უსწრებს რაიმე ინდიფერენტული გალიზიანება, მაგალითად, ელექტროზარის მოქმედება, და ეს კომბინაცია რამდენჯერმე მეორდება, მაშინ ელექტროზარის მოქმედება სიგნალურ მნიშვნელობას იძენს და პირობითი გამლიზიანებლად გადაიქცევა — ე. ი. სმენის ქერქულ ანალიზატორსა და შიმშილის ქერქვეშა (ჰიპოთალამურ) ცენტრს შორის მყარდება დროებითი კავშირი (სურ. 168). ამის შემდეგ ზარის იზოლირებულად მოქმედებაც გააქტივებს შიმშილის ცენტრს, რასაც მოყვება კვებითი რეაქციების გამოვლენა ზემოთ აღწერილი მექანიზმით. უნდა აღინიშნოს, რომ საწყის ეტაპზე პირობითი გამლიზიანებლით გამოწვეული კვებით-მოდრაობითი რეაქციები შედარებით ზოგად ხასიათს ატარებენ. რეფლექსის გამომუშავების უფრო მოგვიანო ეტაპზე დროებითი კავშირი მყარდება უშუალოდ ქერქულ ანალიზატორებს შორისაც, კერძოდ სმენისა და მოტორულ ზონებს შორის, რის გამოც პირობითი რეფლექსი უფრო მტკიცე და დახვეწილი ხდება.

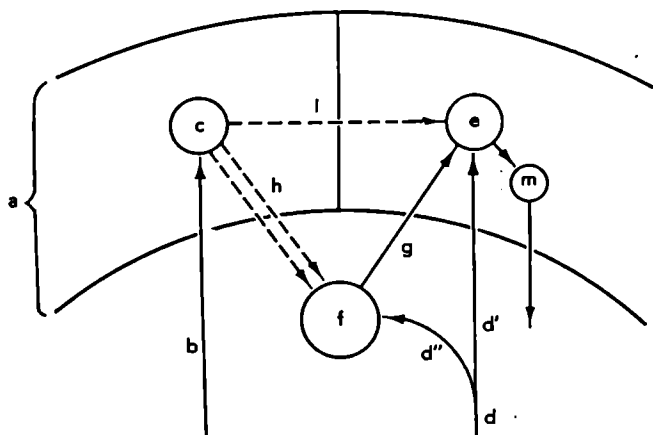
ზოგადი ცნება შინაგან შეკავებაზე. თუ პირობითი გამლიზიანებლის მოქმედება არ უშუალებდა უპირობო გალიზიანებას, მაშინ იგი თანდათან კარგავს პირობითი რეფლექსის გამოწვევის უნარს ანუ, როგორც ი. პავლოვი აღნიშნავდა, ხდება პირობითი რეფლექსის ჩაქრობა.

პირობითი რეფლექსის ჩაქრობის მექანიზმი პავლოვს შემდეგნაირად ჰქონდა წარმოდგენილი. მისი აზრით, პირობითი რეფლექსის გამომუშავება-განმტკიცებისათვის აუცილებელია ქერქულ ანალიზატორთა სინქრონული ორმხრივი აგზნება, კერძოდ, „უპირობო ანალიზატორი“ იგზნებაკერძო მხრივადეკვატური აფერენ-



სურ. 167. ორკომპონენტანი დროებითი კავშირის სქემა.

a — დიდი ტენის ქერქი, b — „ინდიფერენტული“ გაღიზიანებით გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, c — „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d — „უპირობო“ გაღიზიანებით გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, e — „უპირობო“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, m — სათანადო მოტორული უბანი ქერქში, g — დროებითი კავშირი, რომელიც მყარდება „ინდიფერენტულ“ და „უპირობო“ საპროექციო ზონებს შორის.



სურ. 168. სამკომპონენტანი დროებითი კავშირის სქემა.

a — დიდი ტენის ქერქი, b — „ინდიფერენტული“ გაღიზიანებით გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, c — „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d — „უპირობო“ გაღიზიანებით გამოწვეული აფერენტული იმპულსაცია, d' — აფერენტული იმპულსაცია, რომელიც აღწევს ქერქულ საპროექციო ზონას, d'' — აფერენტული იმპულსაცია, რომელიც აღწევს ჰიპოთალამუსის სათანადო სტრუქტურებს, e — „უპირობო“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, l — „უპირობო“ გაღიზიანების მიმღები სტრუქტურა ჰიპოთალამუსში, g — ნერვული კავშირი ჰიპოთალამუსსა და „უპირობო“ გაღიზიანების საპროექციო (ქერქულ) ზონას შორის, h — დროებითი კავშირი „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო (ქერქულ) ზონასა და ჰიპოთელამუსს შორის, i — დროებითი კავშირი „ინდიფერენტული“ და „უპირობო“ საპროექციო ზონებს შორის. m — მოტორული უბანი ქერქში.

ტაციით. ხოლო მეორე მხრივ, დროებითი კავშირებით. პირობითი ანალიზატორი კი სათანადო აფერენტული იმპულსაციით, ხოლო მეორეს მხრივ-უპირობო ანალიზატორის უკუმოქმედებით. როცა ორგანიზმზე მხოლოდ პირობითი გალიზიანება მოქმედებს, მაშინ, პავლოვის აზრით, ადგილი აქვს ანალიზატორთა ცალმხრივ აგზნებას. რის გამოც სუსტდება პირობითი სიგნალის მიმღებ საპროექციო ზონაში აგზნების პროცესი და ბოლოს იგი იცვლება შეკავებით. ამის შემდეგ პირობითი გალიზიანება სათანადო ანალიზატორში აგზნების ნაცვლად, შეკავებას იწვევს, რის გამოც პირობითი რეფლექსი აღარ ვლინდება, ე.ი. ხდება მისი ჩაქრობა. შეკავების ამ ფორმას, რომელიც ვითარდება ქერქში პირობითი გალიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად, როცა მას არ უშუღდება უპირობო გალიზიანება, ი. პავლოვმა შ ი ნ ა გ ა ნ ი ა ნ უ პ ი რ ო ბ ი თ ი შე კ ა ვ ე ბ ა უწოლა.

პირობითი რეფლექსების გენერალიზაცია და დიფერენციაცია. პირობითი რეფლექსის გამომუშავების საწყის ეტაპზე რეფლექსს იწვევს არა მარტო პირობითი გამლიზიანებელი (ანუ ის გამლიზიანებელი, რომელსაც უშუალოდ ვაუღლებთ უპირობო გალიზიანებასთან), არამედ ყველა სხვა გამლიზიანებელი, რომელიც თავისი ბუნებით მეტნაკლებად ახლოა პირობით გამლიზიანებელთან. მაგალითად, თუ ცხოველის კვებასთან რამდენჯერმე შევაუღლებთ 200 ჰც-ის სიხშირის ტონს, გამომუშავდება კვებით პირობითი რეფლექსი, რომელსაც გამოიწვევს არა მარტო 200 ჰც-ის სიხშირის პირობითი ტონი, არამედ სხვა ტონებიც (300 ჰც 500 ჰც და ა. შ.). ამ მოვლენას პირობითი რეფლექსის გ ე ნ ე რ ა ლ ი ზ ა ც ი ა ს უწოდებენ.

პირობითი რეფლექსის გენერალიზაცია დროებითი მოვლენაა, რომელიც მუშაობის პროცესში თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. რეფლექსის გამოწვევის უნარს თავდაპირველად კარგავენ ის გამლიზიანებლები, რომლებიც უფრო დაშორებულნი არიან პირობითი გამლიზიანებლისაგან (მაგ., ტონი 500 ჰც). შემდეგ უმოქმედო ხდება ახლო გამლიზიანებლები (400 ჰც, 300 ჰც და ა. შ.) და ბოლოს მიღწეული იქნება ისეთი მდგომარეობა, როცა რეფლექსი გამოიწვევა მხოლოდ პირობითი გამლიზიანებლის მიერ (200 ჰც). პირობითი რეფლექსის გენერალიზაციის საპირისპირო პროცესს რეფლექსის დ ი ფ ე რ ე ნ ც ი ა ც ი ა ს უწოდებენ.

ამრიგად, პირობითი რეფლექსის ფორმირების პროცესს ი. პავლოვი ორ ფაზად ყოფდა: გენერალიზაციის და დიფერენციაციის ფაზებად.

პირობითი რეფლექსის დიფერენციაცია ყოველთვის მიიღება პირობითი გამლიზიანებლის მრავალჯერადი შეუღლებით უპირობო გალიზიანებასთან. მაგრამ ეს პროცესი შედარებით ნელა მიმდინარეობს და მეტნაკლებად სრული დიფერენციაციის მისაღწევად ზოგჯერ რამდენიმე კვირის მუშაობაა საჭირო. რეფლექსთა დიფერენციაცია გაცილებით უფრო სწრაფად ხდება იმ შემთხვევაში, თუ პირობითი გამლიზიანებლის (ზემოთ აღწერილ შემთხვევაში-200 ჰც) მოქმედების უპირობო გალიზიანებასთან რეგულარულად შეუღლების პარალელურად, დროდადრო ვცდით სხვა გამლიზიანებლის (400 ჰც, 300 ჰც) მოქმედებას უპირობო გალიზიანებასთან შეუღლების გარეშე. ცდის ასეთ პირობებში პირობით რეფლექსის დიფერენციაციის დაჩქარება გამოწვეულია იმით, რომ ამ გარეშე გამლიზიანებლებზე მუშავდება შინაგანი შეკავება, რომელსაც ს ა დ ი ფ ე რ ე ნ ც ი ა ც ი ა ს უწოდებენ.

გარეგანი შეკავების ცნება. პირობითი რეფლექსის გამოვლენისათვის მეტ-

ნაკლებად სტაბილური პირობებია საჭირო. ზოგჯერ გარემომცველი სიტუაციის შეცვლა კი დამაკნინებლად მოქმედებს მასზე. თუ პირობითი გამლიზიანებლის მოქმედებას წინ უსწრებს (ან მასთან თანადროულად მოქმედებს) რაიმე უჩვეულო ძლიერი გალიზიანება, ადგილი აქვს პირობითი რეაქციის შესუსტებას, ან იგი საერთოდ არ გამოვლინდება. ე. ი. უჩვეულო გალიზიანება პირობითი რეფლექსის შეაკვებას იწვევს. ვინაიდან ასეთი შეაკვება გამოიწვევა უჩვეულო გალიზიანების პირველივე მოქმედებით, ე. ი. არ საჭიროებს წინასწარ გამომუშავებას, ი. პავლოვმა მას გა რ ე გ ა ნ ი შ ე კ ა ვ ე ბ ა უწოდა. გარეგანი შეაკვების მექანიზმი მას შემდეგნაირად ჰქონდა წარმოდგენილი, რომ უჩვეულო ძლიერი გალიზიანება ქერქის სათანადო უბანში ინტენსიური ავზნების ეერას ქმნის, რომელიც შემაკვებლად მოქმედებს პირობითი რეფლექსის ნერველ მექანიზმებზე.

პირობითი რეფლექსების ტიპები. თუ პირობითი რეფლექსის გამომუშავება ისეთი წესით ხდება, რომ პირობითი გამლიზიანებლის მოქმედებას ძალიან მალე, რამდენიმე წამის შემდეგ, თან ერთვის უპირობო გალიზიანება, მაშინ ვითარდება ე.წ. თ ა ნ ა დ რ ო უ ლ ი პირობითი რეფლექსი. თანადროული რეფლექსი იმით ხასიათდება, რომ იგი პირობითი გალიზიანების დაწყებიდან მცირე ფარული პერიოდით ვლინდება. მაგრამ თუ უპირობო გალიზიანება მაშინვე არ ერთვის თან პირობით გალიზიანებას, არამედ გარკვეული ხნის (მაგალითად, 50 — 60 წამის) შემდეგ, მაშინ გამომუშავდება პირობითი რეფლექსი, რომელიც პირობითი გალიზიანებიდან შედარებით დიდი ფარული პერიოდით (50-60 სეკ) ვლინდება. ასეთ პირობით რეფლექსს მ ო გ ვ ი ა ნ ო რ ე ფ ლ ე ქ ს ი უწოდეს. საყურადღებოა, რომ აღნიშნული წესით მუშაობის დროსაც თავდაპირველად თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი ვლინდება და მხოლოდ შეუღლებათა მრავალჯერადი განმეორების შემდეგ ყალიბდება მოგვიანო რეფლექსი.

შესაძლებელია ისეთი ტიპის პირობითი რეფლექსისი გამომუშავებაც, როცა რეფლექსური რეაქცია იწყება არა პირობითი გალიზიანების პერიოდში. არამედ მისი შეწყვეტიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ. ასეთ რეფლექსს მ ი მ ყ ო ლ ა ნ უ კ ვ ა ლ ი ს პირობით რეფლექსს უწოდებენ. კვალის რეფლექსი გამომუშავდება იმ შემთხვევაში, თუ ყოველი შეუღლების დროს უპირობო გამლიზიანებელი ცხოველზე მოქმედებს პირობითი გალიზიანების დამთავრებიდან გარკვეული ხნის შემდეგ. აქაც მუშაობის პირველ სტადიაზე თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი მიიღება, რომელიც გალიზიანებათა მრავალჯერადი შეუღლების შემდეგ გადაიქცევა მიმყოლ ანუ კვალის რეფლექსად.

უარყოფითი პირობითი რეფლექსი. პირობითი რეფლექსის გამტკიცების შემდეგ თუ პირობითი და უპირობო გალიზიანების შეუღლებათა სერიაში დროდადრო (ზოგჯერ) რაიმე უჩვეულო გამლიზიანებელს ვამოქმედებთ პირობით გალიზიანების წინ იმ პირობით, რომ ამ კომბინაციას არ მოჰყვება განმტკიცება, მაშინ ეს ინდიფერენტული გალიზიანება თანდათან შეიძენს პირობითი რეფლექსის დამაკნინებელ, შემაკვებელ თვისებას. უფრო მეტიც, ეს გამლიზიანებელი შემაკვებლად იმოქმედებს ნებისმიერ სხვა პირობით რეფლექსზე. აღნიშნული მოვლენა შესწავლილი იყო ი.პავლოვის ლაბორატორიაში და მას პ ი რ ო ბ ი თ ი შ ე კ ა ვ ე ბ ა უწოდეს. ი.ბერიტაშვილი მას განიხილავდა, როგორც უ ა რ ყ ო ფ ი თ პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ე ქ ს ს.

ინსტრუმენტალური პირობითი რეფლექსი. ინსტრუმენტალური პირობითი რეფლექსი გამომუშავდება ისეთ შეთხვევაში, თუ ცხოველი მის წინაშე დასმული ამოცანის გადასაწყვეტად იძულებულია შეასრულოს რაიმე აქტიური

მოქმედება: კიდურის მოხრა, ბერკეტზე თათის დაჭერა, გალიიდან გაქცევა და ა. შ. ნათქვამის საილუსტრაციოდ შეიძლება შემდეგი მაგალითის განხილვა. ექსპერიმენტის გეგმის თანახმად „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებლის მოქმედებას თან უნდა სდევდეს „უპირობო“ მტკივნეული გალიზიანება (ძლიერი ელექტრული დენის მოქმედება ერთ-ერთ კიდურზე). მაგრამ თუ გალიზიანებათა შორის ინტერვალში ცხოველი გარკვეულ კიდურს მოხრის, მაშინ მტკივნეული გალიზიანება არ ხდება. ცხადია. ექსპერიმენტის პირველ ეტაზე ცხოველი არ ხრის კიდურს და ამიტომ ყოველთვის იღებს მტკივნეულ გალიზიანებას, რასაც იგი შიშის ემოციით და ზოგადი მოძრაობით პასუხობს. რამდენიმე შეუღლების შემდეგ ცხოველს უმუშავდება შიშის პირობითი რეფლექსი—პირობითი სიგნალის იზოლირებული მოქმედებაც შიშის ემოციას და ზოგად მოტორულ რეაქციას იწვევს. თანდათან ცხოველი სწავლობს კიდურის მოხრას და სათანადოდ ზილდოვდება იმით, რომ არ იღებს ელექტრულ გალიზიანებას. მაშასადამე, პირობითი სიგნალის შემდეგ კიდურის მოხრა ძალისხმევით ერთგვარ იარაღს — ინსტრუმენტს წარმოადგენს, რომლითაც იგი თავიდან იცილებს მტკივნეულ გალიზიანებას. ამიტომაც უწოდეს ასეთი ტიპის პირობით რეფლექსს „ინსტრუმენტალური“.

შესაძლებელია უფრო რთული ინსტრუმენტალური რეაქციების გამომუშავებაც. ცდას ატარებენ მცირე გალიაში, რომლის ძირი (იატაკი) ელექტროფიცირებულია. წრედის ჩართვა ხდება გარედან ექსპერიმენტატორის მიერ, ხოლო გამორთვა შეუძლია ცხოველსაც (მაგ. კატას). გალიაში არსებულ ბერკეტზე თათის დაჭერით. „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებლის (მაგ. ზარის) მოქმედებიდან გარკვეული ინტერვალის შემდეგ ყოველთვის ხდება ელექტრული წრედის ჩართვა და ცხოველი იღებს ელექტრულ გალიზიანებას. გალიაში სირბილის დროს იგი შემთხვევით აჭერს თათს ბერკეტზე, რაც ელექტრული გალიზიანების შეწყვეტას იწვევს და ცხოველი თავისუფლდება არასასიამოვნო ფაქტორისაგან. რამდენჯერმე ასეთი კომბინაციის ჩატარების შემდეგ ცხოველი სწავლობს მიზანდასახულად წრედის ამორთვას — „პირობითი“ ზარის მოქმედებისთანავე მირბის ბერკეტთან და თათს აჭერს მას. ამით თავიდან იცილებს მტკივნეულ გალიზიანებას.

ინსტრუმენტალური პირობითი რეაქციების გამომუშავება შეიძლება კვებითი რეაქციების საფუძველზეც — ე. წ. ალიმენტარული ინსტრუმენტალური რეფლექსები.

ხატისმიერი დასწავლა. ხატისმიერ დასწავლას საფუძვლად უდევს ცხოველის მიერ გარეშე ობიექტების ერთჯერადი აღქმა და მათი ერთმანეთთან დაკავშირება. ი.ბერიტაშვილის კონცეფციის მიხედვით, რაიმე საგნის ან მოვლენის აღქმის დროს თავის ტვინის სტრუქტურებში შემოინახება საგნის ფიზიკური მახასიათებლების კომპლექსური კვალი. გარკვეულ სიტუაციაში შეიძლება მოხდეს ამ კვალის რეპროდუქცია გაცნობიერებული ხ ა ტ ი ს სახით, რომელიც ისევე წარმართავს ცხოველის ქცევას, როგორც თვით ეს საგანი აღქმის პერიოდში. ამიტომაც ასეთ ქცევას ი. ბერიტაშვილი „ხატით წარმართულ ქცევას“ უწოდებდა.

უარყოფით ემოციური ანუ ავერსიული დასწავლა. ავერსიული დასწავლის არსი მდგომარეობს რაიმე ფაქტორზე (მაგ. საკვებზე) განრიდების რეაქციის გამომუშავებაში. მას საფუძვლად უდევს ამ ფაქტორის ერთჯერადი შეუღლება არასასიამოვნო ემოციის გამომწვევ გალიზიანებასთან. მაგალითად, თუ ჯამიდან

საკვების მიღების მომენტში კატაზე იმოქმედებს ძლიერი მტკივნეული გაღიზიანება (დიდი ინტენსივობის ელექტრული დენი), ცხოველს გამოუმუშავდება ტიპური განრიდების რეაქცია — იგი დიდი ხნის განმავლობაში აღარ მიეკარება აღნიშნულ ჯამს; ჯამთან ძალით მიყვანის შემთხვევაში უარს ამბობს საკვების მიღებაზე.

ავერსიული დასწავლის საინტერესო შემთხვევა იქნა აღწერილი ვირთაგვებზე. გარკვეული შედეგნილობისა და სუნის საკვები ხსნარის მიღების შემდეგ ცხოველები დაასხივეს რენტგენის აპარატით. გარკვეული ხნის შემდეგ ვირთაგვები დაავადდნენ, რადგან რენტგენის სხივებმა გამოიწვიეს ამ ცხოველების ნაწლავების დაზიანება. გამოჩანმრთელების შემდეგ დასხივებულ ვირთაგვებს განუეთარდათ ძლიერი განრიდების რეაქცია მოცემულ საკვებზე — ისინი შვიერ მდგომარეობაშიც კი თავს არიდებდნენ ისეთ საკვებს, რომელსაც აღნიშნული ხსნარის სუნი და გემო ჰქონდა. საყურადღებოა, რომ ასეთი ტიპის ავერსიული დასწავლა შეიძლება წარმატებით განხორციელდეს იმ შემთხვევაშიც კი, როცა ცხოველის დასხივება ხდება საკვების მიღებიდან რამდენიმე საათის შემდეგ.

II. ძილის ფიზიოლოგია

ზოგადი ცნება ბიოლოგიურ რიტმებზე. ცხოველურ ორგანიზმებში (უმარტივესებიდან დაწყებული ადამიანამდე) მრავლად არის წარმოდგენილი ორგანოთა სისტემები, რომელთა ფუნქციონირება რიტმულ რყევას განიცდის. ასეთ რიტმულ რეაქციებს ზოგადად „ბიოლოგიურ რიტმებს“ უწოდებენ. ბიოლოგიური რიტმების ერთი ნაწილი გეოფიზიკური ფაქტორების მოქმედებითაა გაპირობებული და ორგანიზმის უშუალო რეაქციას წარმოადგენს გარემოს რიტმულად ცვლად პირობებზე. მეორე ნაწილი, როგორცაა მაგალითად გულის ცემა, სუნთქვის სიხშირე და სხვა (ანუ ფიზიოლოგიური რიტმები), გეოფიზიკურ ფაქტორებთან შედარებით დამოუკიდებლობას იჩენენ და მთლიანად ემყარებიან ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიკურ-ქიმიურ პროცესთა მკაცრ პერიოდულობას. ბიოლოგიური რიტმები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან სიხშირითაც. ზოგიერთი რიტმის ერთი პერიოდი წლის ხანგრძლივობას ემთხვევა, ზოგი კი სეზონურია ან მთვარის პერიოდის ტოლი. ადამიანებში დაახლოებით 100-მდე პარამეტრია აღმოჩენილი, რომელთა პერიოდულობა დღე-ღამურ ციკლს ემთხვევა. მათ ცირკადულ რიტმებს უწოდებენ. ყველაზე კარგად გამოხატული ცირკადული (ანუ დღე-ღამური) რიტმი ძილ-ღვიძილის ციკლია, რომელიც ღვიძილისა და ძილის ფაზების კანონზომიერ მორიგეობას წარმოადგენს.

ღვიძილისა და ძილის ზოგადი დახასიათება. ღვიძილის მდგომარეობაში ცხოველური ორგანიზმები აქტიურ ურთიერთობაში იმყოფებიან გარემოსთან — ადევკატურად პასუხობენ გარეშე ფაქტორების ზემოქმედებას; მაღალია მათში კუნთური ტონუსი და ცნობიერება. ძილის დროს მნიშვნელოვნად სუსტდება ორგანიზმის კავშირი გარემოსთან; ქვეითდება კუნთური ტონუსი და ცნობიერება; დაქვეითებულია ნერვული სისტემის მგრძობელობა. ამიტომაც საპასუხო რეაქციების გამოწვევა დაძინებულ ცხოველში მხოლოდ ძლიერი გაღიზიანებითაა შესაძლებელი, ხოლო ზოგიერთი რეაქცია საერთოდ არ გამოიწვევა, თუ არ მხნდა ცხოველის წინასწარი გამოღვიძება.

ძილის მდგომარეობა აბსოლუტურად აუცილებელია უმაღლესი ხერხემლი-

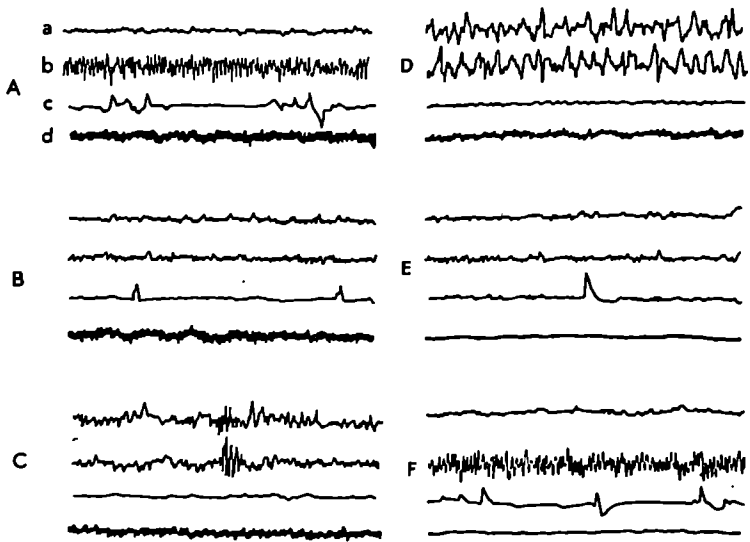
ანი ცხოველებისათვის. ამაზე მიუთითებს თუნდაც ის, რომ ნორმალური ადამიანის სიცოცხლის 1/3 ძილში გადის. ძილის სრული გამოთიშვა მძიმე ფუნქციურ დარღვევებს იწვევს როგორც ადამიანებში, ისე სხვა უმაღლეს ძუძუმწოვრებში.

ძილის ფაზაში ორგანიზმის კავშირი გარემოსთან ძლიერ შესუსტებულია, მაგრამ მთლიანად მოხსნილი არ არის. მაგალითად, ღრმა ძილში მყოფი დედა არ რეაგირებს სხვადასხვა მოდალობის ძლიერ გამღიზიანებლებზე (მაგ. ძლიერი ხმაური), მაგრამ მაშინვე იღვიძებს შეილის ტირილზე ან კვნესაზე. ძილის პერიოდში ორგანიზმის მგრძობელობა ფაქტორების მიმართ ერთნაირი არ არის. ამის მიხედვით არჩევენ ზერელე და ღრმა ძილს. ძილის სიღრმის მაჩვენებლად ითვლება გაღიზიანების ზღურბლოვანი ძალა, რომელიც საჭიროა ცხოველის გამოსაღვიძებლად, ანუ „გამოღვიძების ზღურბლი“. რაც უფრო მაღალია გამოღვიძების ზღურბლი, მით უფრო ღრმაა ძილი.

ძილ-ღვიძილის ციკლის ფაზები და მათი ელექტროგრაფული კორელატები. ძილისა და ღვიძილის პერიოდებში დამახასიათებლად იცვლება თავის ტვინის ელექტრული აქტივობის სურათი. ღვიძილის დროს დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობა მეტნაკლებად დესინქრონიზირებულია: მძობ-ში ქარბობს დაბალამპლიტუდიანი და მცირე ხანგრძლივობის (ანუ „სწრაფი“) პოტენციალები — β ტალღები. ნაკლებდაა წარმოდგენილი შედარებით მაღალი ამპლიტუდისა და დიდი ხანგრძლივობის θ -ტალღები. მღვიძარ ცხოველებში მაღალ დონეზეა, აგრეთვე, ჩონჩხის კუნთების ტონუსი, რაზედაც მიუთითებს კარგად გამოხატული ელექტრომიოგრაფია (ემგ) (სურ. 169). როცა ცხოველი ძილის მდგომარეობაში გადადის, ხდება თავის ტვინის ელექტრული აქტივობის სინქრონიზაცია — მძობ-ში დომინირებენ მაღალამპლიტუდიანი ნელი პოტენციალები. ელექტრული აქტივობის სინქრონიზაციის პარალელურად ქვეითდება ჩონჩხის კუნთების ტონუსი.

ბ რ ე მ ე რ ი ს შრომების შემდეგ საყოველთაოდ იყო აღიარებული, რომ ცხოველის ღვიძილის მდგომარეობას შეესაბამება თავის ტვინის ელექტრული აქტივობის დესინქრონიზაცია; ხოლო ძილის მდგომარეობას — სინქრონიზაცია. თანაც რაც უფრო ღრმაა ძილი, მით უფრო მეტია მძობ-ს სინქრონიზაციის ხარისხი. მაგრამ ბოლო წლებში აღმოჩენილი იქნა, რომ ძილის პერიოდი ელექტრული აქტივობის მიხედვით ჰომოგენური არ არის და რომ კარგად გამოხატული სინქრონიზაციის ფონზე დროდადრო ქერქული აქტივობის დესინქრონიზაცია ხდება. საყურადღებოა, რომ ასეთ პერიოდებში ქერქის ელექტრული აქტივობა ღვიძილის მდგომარეობას მოგვაგონებს, მაგრამ ცხოველი არ იღვიძებს. უფრო მეტიც — ცხოველს უფრო ღრმად უნდა ეძინოს, რადგან მისი გაღვიძებისათვის უფრო ძლიერი გაღიზიანებაა საჭირო. ძილის გაღრმავებაზე მიუთითებს კუნთური ტონუსის ძლიერი დაცემა (სურ. 169). ელექტროკორტიკოგრაფიისა და გამოღვიძების ზღურბლის ურთიერთსაპირისპირო მახასიათებლების გამო ძილის ასეთ პერიოდს **პ ა რ ა დ ო ქ ს უ ლ ი ფ ა ზ ა** (ყუვე) უწოდეს. ზოგჯერ მას სხვა სახელითაც აღნიშნავენ: სწრაფტალღოვანი ანუ სწრაფი ძილი, რემძილი (ინგლ. REM-Rapid Eye Movements — თვლების სწრაფი მოძრაობები), დესინქრონიზებული ძილი და ა. შ. ამისაგან განსხვავებით, ძილის ისეთ მდგომარეობას, როცა მძობ წარმოდგენილია მაღალამპლიტუდიანი ნელი ტალღებით, ორთოდოქსალურ ძილს ან კიდევ ნელტალღოვან ანუ ნელ ძილს უწოდებენ.

ცხოველებში ძილ-ღვიძილის ელექტროგრაფული შესწავლის დროს ცალკეული ფაზების დიფერენცირებისა და დახასიათებისათვის, ძირითადად, გამოიყენება შემდეგი ოთხი პარამეტრი: 1) ახალი ქერქის, 2) ჰიპოკამპის, 3) თვალის



სურ. 169. ძილ-ლვიძილის სხვადასხვა სტადიის ელექტროგრაფული კორედატები.

A — აქტიური ლვიძილი. B — შვიდი ლვიძილი. C — თელემა. D — ძილის ნელტალღოვანი ფაზა, E — ძილის სწრაფტალღოვანი ფაზა (ემოციური შეფერვის გარეშე). F — ძილის სწრაფტალღოვანი ფაზა (ემოციური შეფერვით). ელექტრული პოტენციალები აღრიცხულია შემდეგი სტრუქტურებიდან: a — ახალი ქერქი. b — ჰიპოკამპი. c — თვალის მამოძრავებელი კუნთი. d — კისრის კუნთები. ჩანს, რომ აქტიური ლვიძილის დროს (A) ქერქის ელექტრული აქტივობა დესინქრონიზებულია. ჰიპოკამპი კი აღრიცხება თე ტა რიტმი; თვალის მამოძრავებელი კუნთი დროდადრო ძლიერ ავზნებას განიცდის, რაც მიუთითებს თვალის სწრაფ მოძრაობებზე, კისრის კუნთების ტონუსი საკმაოდ მაღალია. შვიდი ლვიძილის დროს (B) ჰიპოკამპში ქრება თე ტა აქტივობა და მის ადგის დესინქრონიზაცია იქერს. შედარებით იშვიათდება თვალების სწრაფი მოძრაობებიც. კისრის კუნთების ტონუსი საკმაოდ მაღალია. ჩამინების (ანუ თელემის) პერიოდში (C) დამახასიათებელია ახალ ქერქში და ჰიპოკამპში წელი აქტივობის გაჩენა და დროდადრო თითოთარისებრი პოტენციალებს აღმოცენება. შემდეგ სტადიაზე (წელი ძილი) (D) ახალ ქერქში და ჰიპოკამპში დომინირებენ მაღალპლიტუდინი წელი ტალღები. თვალების სწრაფი მოძრაობები ქრება და შედარებით ტყეითდება კუნთური ტონუსი. არაემოციური სწრაფი ძილის (E) დროს თვის ტერნის ელექტრული აქტივობა დესინქრონიზებულია. დროდადრო აღმოცენდება თვალების სწრაფი მოძრაობები. კუნთური ტონუსი დაკვითებულია. ემოციური სწრაფი ძილის (F) განმავლობაში ისე ჩნდება ჰიპოკამპის თე ტა რიტმი, ხშირდება თვალების სწრაფი მოძრაობები. კუნთური ტონუსი ძლიერ დაკმულია.

მამოძრავებელი კუნთების და 4) კისრის კუნთების ელექტრული აქტივობის სურათი. აღნიშნული პარამეტრების დინამიკის საფუძველზე გაირკვა, რომ სხვადასხვა საფეხურზე მდგომ ქუთუმიწოვრებში ძილ-ლვიძილის ფაზების ხანგრძლივობა და მორიგეობის სისშირე ერთნაირი არ არის. მტაცებლებში (კატის) ძილ-ლვიძილის ფაზების და მათი ელექტროგრაფული კორელატების მორიგეობის ზოგადი სქემა შემდეგნაირია:

1. ლვიძილის პერიოდი. ლვიძილის დროს ცხოველის აქტივობის დონე ყოველთვის ერთნაირი არ არის. ამის მიხედვით ზოგადად არჩევენ: შვიდ და აქტიურ (ანუ ემოციურ) ლვიძილს. აქტიური ლვიძილის ფაზაში ახალი ქერქის

აქტივობა მაქსიმალურადაა დესინქრონიზირებული (სურ. 169, A). ჰიპოკამპში კი სწორად რეგულარული თეტა რიტმი აღირიცხება. შესაბამისად, მაღალია ჩონჩხის კუნთების ტონუსი. მშვიდი ლეიძლის ფაზაში დიდი განსხვავება არ შეიმჩნევა ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრულ აქტივობაში: ორივე სტრუქტურა მეტნაკლებად დისინქრონიზირებულია (სურ. 169, B); მაღალია კუნთური ტონუსი.

2. თვლემის ფაზა. ახალი ქერქში და ჰიპოკამპში დროდადრო ჩნდება ე. წ. თითისტარისებრი განმუხტვები (სურ. 169, C), რომელთა სიხშირე ჯერ თანდათან იზრდება. ხოლო შემდეგ მცირდება და მათ ადგილს იკავებენ ნელი პოტენციალები.

3. ორთოდოქსალური ანუ ნელი ძილი. იგი პირობითად ორ ქვეფაზად იყოფა: ზედაპირული ნელი ძილი და ღრმა ნელი ძილი. ზედაპირული ძილის ფაზაში ახალი ქერქის და ჰიპოკამპის ელექტრული აქტივობა სინქრონიზირებულია და წარმოდგენილია შედარებით მაღალამპლიტუდიანი და ნელი რხევებით (სურ. 169 D). კუნთური ტონუსი მცირედაა დაქვეითებული. თვლების მამოძრავებელი კუნთები არააქტიურ მდგომარეობაშია. ღრმა ძილის ფაზაში იზრდება თავის ტვინის სინქრონიზაციის ხარისხი: ახალ ქერქში და ჰიპოკამპში დომინირებენ დიდი ამპლიტუდის დელტა ტალღები. მნიშვნელოვნად დაქვეითებულია კისრის კუნთების ტონუსი, თუმცა იგი მაინც მკაფიოდ აღირიცხება.

4. პარადოქსული ანუ სწრაფი ძილი. პარადოქსული ძილიც, ზემოთ აღნიშნული პარამეტრების მიხედვით, ორგვარი შეიძლება იყოს: ერთ შემთხვევაში ახალი ქერქის დესინქრონიზაციის პარალელურად დესინქრონიზირებულია ჰიპოკამპიც. ძლიერ ეცემა კისრის კუნთების ტონუსიც (სურ. 169, E). თვალის მამოძრავებელი კუნთები კი მოსვენების მდგომარეობაშია. მეორე შემთხვევაში ახალი ქერქის დესინქრონიზაციის პარალელურად ჰიპოკამპში აღირიცხება კარგად გამოხატული თეტა-რიტმი. კისრის კუნთების ტონუსის დაქვეითების ფონზე დროდადრო აღმოცენდება თვალის მამოძრავებელი კუნთების განმუხტვები (თვალის სწრაფი მოძრაობები). იმის გამო, რომ პარადოქსული ძილის პერიოდში ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრული აქტივობა მეტნაკლებად მიემსგავსება ამავე სტრუქტურების აქტივობას მშვიდი და ემოციური ლეიძლის პერიოდებში ვარაუდობენ, რომ პარადოქსული ძილიც უნდა შეიცავდეს მშვიდ და ემოციურ ფაზებს.

ცხოველის ძილის ერთ პერიოდში რამდენჯერმე დგება პარადოქსული ფაზა. მათი ხანგრძლივობა სხვადასხვაა და საშუალოდ 6 — 10 წუთის ფარგალში მერყეობს (კატაში). ნელი ძილის ცალკეული ეპიზოდი კი 10-20 წუთი გრძელდება.

ორთოდოქსალური ძილი ევოლუციურად უფრო ძველი ფორმაა. პარადოქსული ძილი კი ფილოგენეზის მოგვიანო ეტაპზე გაჩნდა. თევზებსა და ქვეწარმავლებს იგი არა აქვთ, ფრინველებში პარადოქსული ფაზა ძალიან ხანმოკლეა და მთელი ძილის მხოლოდ 1%-ს შეადგენს. ცალკეული ეპიზოდები კი მხოლოდ რამდენიმე სეკუნდს გრძელდება. ძუძუმწოვრებში პარადოქსული ძილის ხანგრძლივობა იზრდება და ადამიანში მთელი ძილის 20%-საც აღწევს.

სხვაგვარია ძილის ფაზების თანაფარობა ცხოველთა ონტოგენეზში. მაგალითად, ადამიანებში პარადოქსული ძილის ხანგრძლივობა გაცილებით მეტია ახალშობილებში, ვიდრე ზრდასრულ ორგანიზმებში.

ძილის თეორიები. ძილის მოვლენა დიდი ხანია მკვლევართა ყურადღებას იპყრობს და დღესაც ინტენსიური კვლევის საგანს წარმოადგენს. მიუხედავად

ამისა, ცოტა რამ არის ცნობილი ძილის არსის ან მისი გამოწვევის მექანიზმის შესახებ. დღეისათვის დამტკიცებულად შეიძლება ჩაითვალოს, რომ თუმცა ძილი მთლიანი ორგანიზმის ფუნქციურ მდგომარეობას გამოხატავს, წამყვანი როლი იმ პროცესებს მიეკუთვნება, რომლებიც მიმდინარეობენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. მაგრამ რა არის ძილის რეგულარულად გამოწვევის მიზეზი და რა ნერვული მექანიზმით ხორციელდება იგი საბოლოოდ გადაწყვეტილი არ არის.

ი. პავლოვის მიხედვით ძილის პროცესი თავისი ბუნებით იგივე მოვლენაა, რაც შინაგანი ანუ პირობითი შეკავება. მათ შორის მხოლოდ რაოდენობრივი განსხვავებაა: შინაგანი შეკავება მოიცავს რომელიმე ერთ ნერვულ კომპლექსს, მაშინ როცა ძილის დროს შეკავება ფართოდ ვრცელდება თავის ტვინში და მოიცავს არამარტო დიდი ტვინის ქერქს, არამედ ქერქქვეშა სტრუქტურებსაც. ი. პავლოვი ძილის ორ ფორმას არჩევდა: აქტიურს და პასიურს. აქტიური ძილის მიზეზად მას შემკავებელი გაღიზიანებლების ხანგრძლივი მოქმედება მიაჩნდა. პასიური ძილის საფუძვლად კი ისეთ შეკავებას თვლიდა, რომელიც ქერქში მყარდება აფერენტული იმპულსაციის შემცირების გამო.

მომდევნო წლებში ელექტროენცეფალური კვლევის საფუძველზე დადგინდა იქნა, რომ ცხოველის ჩაძინება ბუნებრივ პირობებში თუ ექსპერიმენტში (ტვინის სხვადასხვა დონეზე გადაკვეთა) ემთხვევა მძობ-ს სინქრონიზაციას, რაც ჩვეულებრივ განიხილება როგორც ქერქული უჯრედების აქტიუობის დაქვეითება. მაგრამ რა იწვევს ქერქის სინქრონიზაციას და ქერქული უჯრედების აქტიუობის დაქვეითებას საბოლოოდ გარკვეული არ არის. არსებული ჰიპოთეზების საფუძველზე შეიძლება გამოიყოს ორი შეხედულება, რომლებიც ძილის დამყარების პრინციპულად განსხვავებულ მექანიზმს აღიარებენ.

ერთ-ერთი შეხედულება ემყარება იმ ფაქტს, რომ ახალი ქერქის დესინქრონიზაცია და ცხოველის ღვიძილის მდგომარეობა შენარჩუნებულია შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის გამააქტივებელი ზემოქმედებით ახალ ქერქზე. ამ შეხედულების თანახმად როცა რაიმე მიზეზის გამო მკვეთრად ეცემა შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის აქტიუობა და მნიშვნელოვანდ სუსტდება რეტიკულო-კორტიკალური იმპულსაცია, ქერქული უჯრედების ტონუსი (აქტიუობა) თანდათან ქვეითდება და საბოლოოდ ძილის მდგომარეობა მყარდება. ამ ჰიპოთეზის ერთ-ერთ მძლავრ არგუმენტად ითვლებოდა ის ფაქტი, რომ თავის ტვინის გადაკვეთა ვაროლის ხიდის დონეზე არ არღვევდა ძილ-ღვიძილის ციკლს, ხოლო რეტიკულო-კორტიკალური გზების გადაკვეთა სწრაფად იწვევდა ცხოველში ძილის მსგავს მდგომარეობას. ამრიგად, განხილული და მისი მსგავსი ჰიპოთეზების მიხედვით ძილის დამყარება ხდება პასიურად — გამააქტივებელი კორტიკალური იმპულსაციის მკვეთრი შესუსტების შედეგად.

მეორე შეხედულება, მართალია არ უარყოფს გამააქტივებელი რეტიკულარული ფორმაციის მნიშვნელობას ცხოველის ღვიძილისათვის, მაგრამ ძილს განიხილავს, როგორც აქტიური შეკავების შედეგს. აღნიშნული ჰიპოთეზის თანახმად ზოგიერთი ქერქქვეშა სტრუქტურა მძლავრ შემკავებელ გავლენას ახდენს ახალ ქერქზე და მის სინქრონიზაციას და შეკავებას იწვევს. ასეთ ზონებს პირობითად „ჰიპნოგენურ ზონებს“ უწოდებენ. ამგვარი შეხედულების არგუმენტად იმ ფაქტს თვლიან, რომ „ჰიპნოგენური სტრუქტურების“ დაბალსინქრონიზაციის გაღიზიანება ცხოველის დაძინებას იწვევს. საყურადღებოა, რომ ასეთი გაღიზიანებით გამოწვეული ქცევა ძლიერ ემსგავსება ბუნებრივი ჩაძინების ქცევას —

ცხოველი ეძებს მყუდრო ადგილს. იღებს სათანადო პოზას და საბოლოოდ იძინებს (კ ე ს ი).

ძილის გამოწვევის უშუალო მიზეზის შესახებად არ არსებობს ერთიანი აზრი. ამ მხრივ ყურადღებას იპყრობს შეხედულება, რომლის მიხედვითაც ძილის გამოწვევა დაკავშირებულია ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლის განსაკუთრებული პროდუქტის (ე. წ. ძილის ფაქტორის) პერიოდულ დაგროვებასთან. ძილის ფაქტორი გროვდება ლეიძილის დროს და როცა იგი გარკვეულ კონცენტრაციას მიაღწევს მოქმედებს სათანადო ნერვულ ელემენტებზე და ძილის განვითარებას იწვევს. ძილში ხდება ამ ფაქტორის დაშლა ან ორგანიზმიდან გამოყვანა, რის გამოც ცხოველი ისევ ლეიძილის მდგომარეობაში გადადის.

ეს ჰიპოთეტური მექანიზმი საკმაოდ მომხიბლველია და საშუალებას იძლევა აიხსნას ძილთან დაკავშირებული ზოგიერთი მოვლენა, მაგრამ დიდ სიძნელეს აწყდება ს ი ა მ ი ს ტყუპების შემთხვევაში. როგორც ცნობილია. სიამის ტყუპებს ერთმანეთისაგან გათიშული ც. ნ. ს, მაგრამ საერთო სისხლის მიმოქცევა აქვთ. მაშასადამე, თუ რომელიმე მათგანში დაგროვდებოდა „ძილის ფაქტორი,“ იგი ერთნაირად იმოქმედებდა ორივე ორგანიზმის თავის ტვინზე და გამოიწვევდა მათ ერთდროულ ჩაძინებას. სინამდვილეში კი სიამის ტყუპებში ძილ-ლეიძილის ციკლი დამოუკიდებლად მიმდინარეობს — როცა ერთ ორგანიზმს ძინავს, მეორეს შეიძლება ეღვიძოს.

ბოლო წლებში დაგროვდა ფაქტობრივი მასალა, რომლის მიხედვითაც ძილ-ლეიძილის ციკლის რეგულაციაში მნიშვნელოვან როლს უნდა თამაშობდეს თავის ტვინის მონოამინერგული სისტემა. ცხოველებზე ჩატარებული ცდებით დადგენილია, რომ ტვინის ლეროში არსებული ნ ა კ ე რ ი ს ბირთვები დიდი რაოდენობით შეიცავს ს ე რ ო ტ ო ნ ი ნ ე რ გ უ ლ უჯრედებს, რომელთა დაზიანება ცხოველებში უძილობას იწვევს. საყურადღებოა. რომ ქრება როგორც ნელი, ისე სწრაფი ძილის ფაზები. მეორე მონოამინერგული ბირთვი, ე. წ. ლურჯი ლაქა, რომელიც ვაროლის ხიდის ტემგენტუმშია მოთავსებული, შეიცავს ნორადრენერგულ უჯრედებს. ამ ბირთვების ბილატერალური დაზიანების შედეგად ქრება ძილის პარადოქსული ფაზა (სწრაფი ძილი), მაგრამ არ იცვლება ნელი ძილის ხანგრძლიობა. სეროტონინისა და ნორადრენალინის სრული ბლოკის შემთხვევაში ქრება ძილის ორივე ფაზა. ამის შემდეგ 5 - ჰიდროქსიტრიპტოფანის (სეროტონინის პრეკურსორი ანუ წინამორბედია) შეყვანა აღადგენს ძილის ნელ ფაზას, მაგრამ არა სწრაფ ძილს. აღნიშნული ფაქტებიდან გამომდინარე ვარაუდობენ, რომ სეროტონინი სპეციფიკურად მნიშვნელოვანია ნელი ძილისათვის, ხოლო ნორადრენალინი — სწრაფი ანუ პარადოქსული ძილისათვის.

შინაარსი

რედაქტორისაგან შესავალი	3 5
კუნთოვანი კსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია	22
კუნთის აგებულების ზოგადი დახასიათება	22
აგზნებადობა, როგორც კუნთის მთავარი თვისება	31
კუნთის შეკუმშვადობა	35
ელექტრული მოვლენები კუნთებში	46
კუნთის მუშაობა	50
გლუვი კუნთის ფიზიოლოგია	53
გულის კუნთის ზოგადი ფიზიოლოგია	57
ნერვული სისტემის ფიზიოლოგია	66
ნერვული უჯრედის სტრუქტურა	66
ნერვული სისტემის ევოლუცია	68
ნერვული სისტემის აგებულების ზოგადი პრინციპი	74
I. პერიფერიული ნერვული სისტემა	79
ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა და გამტარებლობა	79
ზედაპირული მემბრანის სტრუქტურა	85
აგზნების გადაცემა ნერვიდან კუნთში დალა	105 115
ნერვ-კუნთის პრეპარატის პესიმალური და ოპტიმალური რეაქციები — აგზნების პესიმალური და ოპტიმალური ეფექტები პარაბიოზი	117 123
ელექტრული დენის მოქმედება ცოცხალ ქსოვილზე ნივთიერებათა ტრანსპორტი აქსონში	127 134
ვეგეტატიური ნერვული სისტემა	136
II. ცენტრალური ნერვული სისტემა	146
ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესახებ	146
1. ზურბის ტვინი	150
ზურგის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა	150
ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება	156
ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციების ზოგადი მახასიათებლები	164
ზოგადი ცნება რეფლექსთა კოორდინაციის შესახებ	170
ნერვულ უჯრედთა აგზნება და შეკუმშვა	184
ნერვულ უჯრედთა შეკუმშვის მექანიზმები	190
მამოძრავებელი ნეირონების პოსტსინაპსური შეკუმშვის ფორმები	193
ელექტრული სინაპსები	198
პარამრიოცებტორული რეფლექსები	199
თანშობილი რეფლექსების ცვალებადობა	218

2. თაჰვის ტჰინი	220
თავის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა	220
ტვინის ღერო	222
ტონური რეფლექსები	232
სტატიკური და სტატოკინეტიკური რეფლექსები	239
ლოკომოცია	240
ნათხები	243
შუამდებარე ტვინი	247
ბაზალური ბირთვები	252
3. დიდი ტვინის ქერქის ზოგადი ფიზიოლოგია	254
ზოგადი ცნობები დიდი ტვინის მოქმედების შესახებ	256
დიდი ტვინის ქერქის ზოგადფუნქციონალური დანაწილება	258
ახალი ქერქი	258
დიდი ტვინის ქერქის მიმღებლობითი ფუნქცია	266
დიდი ტვინის ქერქის მოძრაობითი ფუნქცია	270
ქერქის „ასოციაციური“ ველები	273
დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობა	274
ლიმბური სისტემა	285
თაჰვის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება	291
1. დასწავლა და შესიერება	291
იმპრინტინგი	292
ლატენტური დასწავლა	292
ეიკარული დასწავლა	293
ასოციაციური დასწავლა	293
კლასიკური პირობითი რეფლექსი	303
II. ძილის ფიზიოლოგია	303
ზოგადი ცნება ბიოლოგიურ რიტმებზე	303
ლეიძლისა და ძილის ზოგადი დახასიათება	303
ძილ-ლეიძლის ციკლის ფაზები და მათი ელექტრული კორელატები	304

გამომცემლობის რედაქტორი ზ. გიორგაძე
გარეკანი — მხატვარი ო. ვარვარაძე
სამხატვრო რედაქტორი ი. ჩიქვინიძე
ტექნიკური რედაქტორი ფ. ბუღალაშვილი
კორექტორი ქ. გაჩეჩილაძე
სბ 1653

გადაეცა წარმოებას 3. 10. 90 წ. ხელმოწერილი დასაბუქდად 22. 04. 92 წ.
საბუქდი ქალაქი 70X 108¹/16 პირობითი ნაბუქდი
თბაზი 27, 3 სააღრ-საგამომც. თბაზი 23, 08
ტირაჟი 2800 შეკეთის № 1502

ფაზი ხახელშეკრულებო

თბილისის უნივერსიტეტის გამომცემლობა,
თბილისი, 380028, ი. ქავეკავაძის პროსპექტი, 14.
Издательство Тбилисского университета,
Тбилиси, 380028, пр. И. Чавчавадзе, 14.

ქართუელთს რესპუბლიკის ბეკდვითი სიტყვის დეპარტამენტის ილია ქავეკავაძის სახელობის
თბილისის წიგნის ფაბრიკა, გრ რობაკიძის გამზირი № 7

Тбилисская книжная фабрика им. И. Чавчавадзе Департамента печати Республики Грузия,
пр. Гр. Робакидзе № 7.