

512(075.8)

ი-72.

თეიმურაზ იოსელიანი

აღამიანის ფიზიოლოგია

კუნთოვანი და ნერვული
სისტემები

612(045.8) + 612.8

ი-72

თეიმურაზ იოსელიანი

ადამიანის ფიზიოლოგია

კუნთოვანი და ნერვული სისტემები

რეკომენდებულია ივანე ჯავახიშვილის სახელობის
თსუ მეთოდსაბჭოს მიერ სახელმძღვანელოდ მედიცინის,
ბიოლოგიის, ფსიქოლოგიისა და ფილოსოფიის ფაკულტეტების
სტუდენტებისათვის



გამომცემლობა „ოცდამეერთე“

თ ბ ი ლ ი ს ი
2001

წიგნში განხილულია ადამიანის კუნთოვანი და ნერვული სისტემების ზოგადი ფიზიოლოგია. მსგავსი შინაარსის ადრინდელ ქართულენოვან წიგნებთან შედარებით ყველა პარაგრაფი გადამუშავებულია ნეიროფიზიოლოგიისა და ელექტროფიზიოლოგიის განვითარების თანამედროვე დონის შესაბამისად. ფართოდ არის გაშუქებული თავის ტვინის სენსორული და ინტეგრაციული უწყვეტები. წინამდებარე წიგნში მოტანილი მასალა და მისი ინტერპრეტაცია სავსებით შეესაბამება უმაღლესი სკოლების სასწავლო პროგრამას კუნთოვანი და ნერვული სისტემების ზოგად ფიზიოლოგიაში.

წინამდებარე წიგნი რეკომენდებულია სახელმძღვანელოდ ივანე ჯავახიშვილის სახელობის თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის, თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტის, აგრეთვე სხვა უმაღლესი სასწავლებლების სამედიცინო, ბიოლოგიის, ფილოსოფიის და ფსიქოლოგიის ფაკულტეტების სტუდენტებისათვის.

მეცნიერ-რედაქტორი: საქართველოს მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი, მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი პროფესორი გურამ ბექაია

რეცენზენტები: საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი, საქართველოს მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი, მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი, პროფესორი ვაჟა ოკუჯავა

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი, საქართველოს მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი, ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი პროფესორი თენგიზ ონიანი

-95362-

© თ.ო.სელიანი

© გამომცემლობა „ოცდამეერთე“

ISBN 99928-0-146-8



რედაქტორისაგან

1993 წლის შემდეგ, როდესაც გამოიცა აკადემიკოს თეიმურაზ იოსელიანის ფართოდ ცნობილი და სპეციალისტების მიერ აღიარებული სახელმძღვანელო კუნთოვანი და ნერვული სისტემების ფიზიოლოგიაში („ზოგადი ნეიროფიზიოლოგია“, თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა), მრავალი მნიშვნელოვანი, ახალი ფაქტი იქნა აღმოჩენილი ამ დარგში. ამიტომ საკვებით გამართლებულია თანამედროვე ფიზიოლოგიური მეცნიერებათა უახლესი მიღწევების გათვალისწინებით განახლებული, კარგი ქართულით დაწერილი სახელმძღვანელოს გამოცემა.

ისიც აღსანიშნავია, რომ პირველი გამოცემა, მიუხედავად სოლიდური ტირაჟისა (2500) ბიბლიოგრაფიული იშვიათობა გახდა. ავტორმა მნიშვნელოვნად გადაამუშავა სახელმძღვანელო, განაახლა მთელი რიგი თავები და ამოიღო ზოგიერთი მოძველებული შეხედულებანი. ამავე დროს დაუმატა მეტად მნიშვნელოვანი თავი – სენსორული ფიზიოლოგია, გაამდიდრა სახელმძღვანელო ახალი და დემონსტრაციული ილუსტრაციებით.

მისასალმებელია აგრეთვე სახელმძღვანელოში მოცემული ზოგიერთი ნორმიდან გადახრის (პათოლოგიის) წარმოქმნის პირობები.

სახელმძღვანელოს ნიშანდობლივ თვისებას წარმოადგენს ფიზიოლოგიური მეცნიერების უკანასკნელი მიღწევების მკაფიო და თანმიმდევრული, ამასთან მარტივი და გასაგები ენით გადმოცემა.

ავტორმა, რომელსაც აქვს უდიდესი მეცნიერული და პედაგოგიური გამოცდილება, შესძლო გადაეჭრა რთული ამოცანა – გადმოეცა ძირითადი მონაცემები და თანამედროვე წარმოდგენები ნერვული და კუნთოვანი ფიზიოლოგიის დარგში ერთიანი ფორმისა და სტილის შენარჩუნებით. აღსანიშნავია, რომ სახელმძღვანელო დასახელებით „აღამიანის ფიზიოლოგია“ ქართულ ენაზე პირველად გამოდის.

სახელმძღვანელო გათვალისწინებულია არა მარტო ბიოლოგიისა და მედიცინის პროფილის სტუდენტებისათვის, არამედ ეჭვსგარეშეა სარგებლობას მოუტანს ასპირანტებსა და მეცნიერ თანამშრომლებს, რომლებიც მოღვაწეობენ ფიზიოლოგიაში და ბიოლოგიისა და მედიცინის მომიჯნავე დარგებში.

გურამ ბექაია

საქართველოს მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი,
მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი, პროფესორი

წინამდებარე წიგნში განხილულია კუნთოვანი და ნერვული ქსოვილის ზოგადი მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები, ზურგისა და თავის ტვინის ნეირონული კომპლექსების ურთიერთკავშირები და მათი ურთიერთმოქმედების კანონზომიერებები; აგრეთვე დიდი ტვინის ქერქის სენსორული, მოტორული და ინტეგრაციული ფუნქციები. ამდენად ეს წიგნი წარმოადგენს, ქართულ ენაზე ადრე დასტამბულ სახელმძღვანელოებთან შედარებით, შევსებულ, უახლესი ექსპერიმენტული მასალის საფუძველზე გადამუშავებულ და ახლებურად გააზრებულ სახელმძღვანელოს. მასალის განხილვის თანმიმდევრობით (განსაკუთრებით პირველ სამ თავში) იგი პრინციპულად განსხვავდება რუსულ, გერმანულ და ინგლისურ ენოვანი ანალოგიური სახელმძღვანელოებისაგან. კარპოდ, I და II თავებში, უჯრედული ფიზიოლოგიისა და აგზნება-შეკავების იონური მექანიზმების ნაცვლად, აღწერილია სხვადასხვა ფჯკუფის კუნთების შეკუმშვების თავისებურებები და კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების შედეგად აღმოცენებული ელექტრული მოვლენები. კუნთის შეკუმშვების ფენომენოლოგიური მახასიათებლების ცოდნა სტუდენტებისათვის აუცილებელია პრაქტიკულ მეცადინეობებზე სათანადო ცდების ჩატარების დროს, რადგან სწორედ კუნთის შეკუმშვებზე დაკვირვებით იღებს სტუდენტი პირველად ინფორმაციებს აგზნების პროცესის წარმოშობისა და მიმდინარეობის შესახებ. კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში აღძრული სუპარული ელექტრული ეფექტების გაცნობით კი შესაძლებელი ხდება აგზნების პროცესის ზუსტი დახასიათება და ე.წ. „სულ ან არაფრის კანონის“ არსის გაგება.

III თავში ზედაპირული მემბრანის ულტრასტრუქტურისა და მისი იონური განვლადობის შესწავლის საფუძველზე შესაძლებელი ხდება უკვე ცნობილი ფიზიოლოგიური ფენომენების: გალიზიანების ზღურბლის, აგზნების აგრადუალობისა და უდეკრემენტო გავრცელების იონური საფუძველის ნათლად წარმოდგენა.

ზემოთ აღნიშნულის საფუძველზე შეიძლება გამოვთქვათ რწმენა, რომ ნერვკუნთოვანი სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგიის განხილვა ზემოთ აღწერილი სტრატეგიით, ინიშენლოვნად გაუადვილებს სტუდენტებს მიწოდებული მასალის გაგებასა და ათვისებას, და ამიტომ გამართლებულია პედაგოგიურად.

თეიმურაზ იოსელიანი

ბიოლოგიურ მეცნიერებათა დოქტორი, პროფესორი;
 საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი,
 ნიუ იორკის (აშშ) მეცნიერებათა აკადემიის ნამდვილი წევრი,
 საქართველოს მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი,
 საქართველოს საბუნებისმეტყველო მეცნ. აკადემიის აკადემიკოსი,
 საქართველოს ეკოლოგიურ მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსი.

კუნთის აგებულების ზოგადი დახასიათება

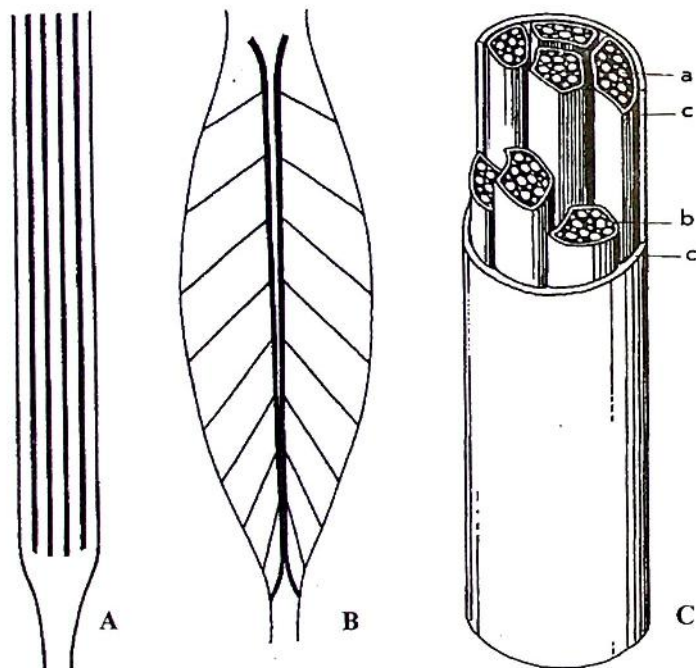
კუნთების კლასიფიკაცია. კუნთის სახელწოდებით აღნიშნავენ მრავალუჯრედოვანი ცხოველური ორგანიზმების ისეთ წარმონაქმნებს, რომლებიც შინაგანი თუ გარეგანი ფაქტორების ზემოქმედებას უპასუხებენ შეკუმშვით. შეკუმშვის პროცესი ორი ფაზისაგან შედგება: კუნთის დამოკლების ანუ საკუთრივ შეკუმშვისა და დაგრძელების ანუ მოდუნების ფაზებისაგან.

ფილოგენეზის პროცესში კუნთების სპეციალიზირება მექანიკური მუშაობის შესასრულებლად სხვადასხვა მიმართულებით მიმდინარეობდა. განვითარების თანამედროვე ეტაპზე ხერხემლიანი ცხოველების კუნთები შეიძლება ორ დიდ ჯგუფად დაიყოს. ერთ ჯგუფში გაერთიანებულია ისეთი კუნთები, რომლებიც ემსახურება მთელი ორგანიზმის, ან მისი ცალკეული ნაწილების, სივრცეში გადაადგილებას, აგრეთვე ორგანიზმის მიერ გარკვეული პოზის მიღება-შენარჩუნებას. ამ ჯგუფის ყველა კუნთი ჩონჩხის ნაწილებს (ძვლებს ან ხრტილებს) ემაგრება და ამიტომაც მათ ჩონჩხის კუნთებს ანუ სომატურ მუსკულატურას უწოდებენ. ჩონჩხის კუნთები სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს განივ დახაზულობას იჩენს და მათი მოქმედება (შეკუმშვა-მოდუნება) ჩვენს ნება-სურვილზეა დამოკიდებული. ამის გამო მათ განივზოლიანი და ნებითი კუნთების სახელწოდებითაც აღნიშნავენ. მეორე ჯგუფში კი გაერთიანებულია ის კუნთები, რომლებიც მოთავსებულია შინაგან ორგანოებში, კერძოდ, საჭმლის მომნელებელი მილის, სისხლძარღვების, ფილტვების, სასუნთქი გზების, შარდის ბუშტის, შარდსაწვეთის და სხვათა კედლებში. ეს კუნთები შინაგან ორგანოთა კუნთების, ანუ ვისცერალური მუსკულატურის, სახელწოდებითაა ცნობილი. შინაგან ორგანოთა კუნთები არ იჩენს განივ დახაზულობას და მათი მოქმედებაც ჩვენს ნება-სურვილზე არ არის დამოკიდებული. ამის გამო მათ გლუვ ან უნებლიე კუნთებსაც უწოდებენ.

განსაკუთრებულ ჯგუფს ქმნის გულის, შარდსადინარის სფინქტერის და საყლაპავის ზედა მესამედის კუნთები. ეს კუნთები განივი დახაზულობით ხასიათდება და ამით ჩონჩხის კუნთებს მიემსგავსება. მაგრამ მათი მოქმედება ჩვენს ნება-სურვილს არ ემორჩილება და ფუნქციურად შინაგან ორგანოთა კუნთებს უფრო გავს. ამრიგად, გულის, შარდსადინარის სფინქტერისა და საყლაპავის ზედა მესამედის კუნთებს შუალედური მდგომარეობა უჭირავს ჩონჩხისა და შინაგან ორგანოთა კუნთებს შორის.

ჩონჩხის კუნთის უჯრედული აგებულება. ჩონჩხის კუნთი რთული წარმონაქმნია და მრავალი (100-დან 1000-მდე) ელემენტარული ნაწილაკისაგან ანუ მორფო-ფუნქციური ერთეულისაგან არის აგებული. ჩონჩხის კუნთის მორფო-ფუნქციურ ერთეულს, ანუ იმ უმცირეს ნაწილს, რომელსაც მთლიანი კუნთის სპეციფიკური თვისებები გააჩნია, წარმოადგენს განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკო.

ჩონჩხის კუნთების აგებულება ერთნაირი არ არის. ისინი განსხვავდებიან მათი შემაღგენელი ბოჭკოების განლაგების წესით. ასე მაგალითად, ზოგიერთ კუნთში, როგორცაა თერძის კუნთი (*m.sartorius*), თითისტარა კუნთი (*m.semi-*



სურ. 1 ჩონჩხის კუნთების ბოჭკოვანი სტრუქტურის ტიპები (სქემა).

A - პარალელურბოჭკოებიანი კუნთი. ბოჭკოები განლაგებულია კუნთის სიგრძივი ღერძის პარალელურად.

B - ფრთისებრი კუნთი. ბოჭკოები ირიბადაა განლაგებული და სიგრძივი ღერძის მიმართ კუთხეს ქმნის.

C - ჩონჩხის კუნთში ბოჭკოების კონებად განლაგების სქემა.

a - ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკოების განივი ჭრილები, b - ენდომიზიუმი, რომელიც გარს ეკვრის რამდენიმე კუნთოვან ბოჭკოს, c - პერიმიზიუმი, რომელიც გარს ეკვრის მთლიან კუნთს.

membranosus), დიდი და მცირე ნაზი კუნთები (*m.gracilis major et minor*), მკერდის კუნთის მუცლის ნაწილი (*m.pectoralis pars abdominalis*) და სხვა, ბოჭკოები კუნთის სიგრძივი ღერძის პარალელურადაა განლაგებული და ამიტომაც

ამ კუნთებს პარალელურ ბოჭკოიანებს უწოდებენ (სურ. 1, A). ასეთ კუნთებში ბოჭკოები შედარებით გრძელია და მთლიანი კუნთის ორ მესამედს ან ნახევარს მაინც აღწევს. სხვა კუნთებში, განსაკუთრებით კი მსხვილ კუნთებში, ბოჭკოები კუნთის ღერძის პარალელურად არ განეწყობა. კუნთის თითოეულ ბოლოდან კუნთის სიღრმეში იჭრება მყესოვანი ფირფიტები, რომლებსაც კუნთოვანი ბოჭკოები გარკვეული კუთხით ემაგრება თითო ბოლოთი. მეორე ბოლო კი უერთდება კუნთის ზედაპირზე არსებულ შემაერთებელ ქსოვილს. კუნთის განივ ანათალზე მყესოვანი ფირფიტა და მასთან დაკავშირებული ბოჭკოები ფრთისებრ სტრუქტურას ქმნის. ამიტომაც ასეთ კუნთებს ფრთისებრს უწოდებენ (სურ. 1, B). ფრთისებრ კუნთებს მიეკუთვნება: ბაყაყში - ბარძაყის სამთავა კუნთი (*m. triceps femoris*), ძუძუმწოვრებში - ბარძაყის ოთხთავა კუნთი (*m. quadriceps femoris*), თეძო-წვივის კუნთი (*m. ilcofibularis*), ნახევრად-მყესოვანი კუნთი (*m. semitendinosus*), კანჭის ტყუპი კუნთი (*m. gastrocnemius*), წვივისწინა კუნთი (*m. tibialis anterior*), წვივის მცირე კუნთი (*m. peroneus*) და სხვა.

როგორც პარალელურ ბოჭკოებიან, ისე ფრთისებრ კუნთებში მეზობლად მდებარე ბოჭკოები გარკვეულ კონებს ქმნის. ამ კონებს გარედან შემაერთებელ-ქსოვილოვანი გარსი ანუ ენდომიზიუმში აკრავს. მთლიანი კუნთის ირგვლივ არსებულ შემაერთებელ-ქსოვილოვან გარსს კი პერიმიზიუმში ეწოდება (სურ. 1, C).

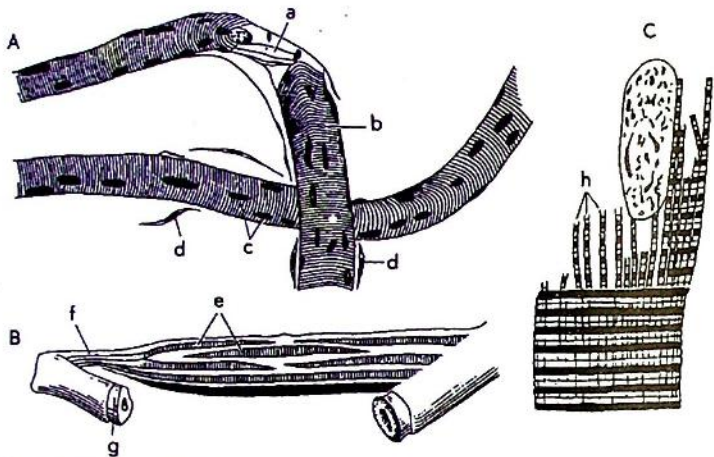
ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოების მიკროსკოპული აგებულება. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო წვრილია და წაგრძელებული. ფორმით იგი ძეხვს მოგვაგონებს (სურ. 2). მისი სიგრძე ადამიანის სხვადასხვა კუნთში ერთი და იგივე არ არის და მერყეობს 6,3 - 12 სანტიმეტრის ფარგლებში. მოკლე კუნთებში ცალკეული ბოჭკოს სიგრძე შეიძლება ნაკლებიც იყოს. სიგანეში ჩონჩხის კუნთის ბოჭკო შესაძლოა 10 მიკრომეტრიდან 100 მიკრომეტრს (მკმ-ს) აღწევდეს (მკმ მილიმეტრის ერთი მეათასედი ნაწილია).

ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანი ბოჭკო გახვეულია ძალიან თხელ (0,1 მკმ) გამჭვირვალე შემაერთებელ-ქსოვილოვან გარსში. ეს სარკოლემაა. სარკოლემიდან გამოდის მრავალი შემაერთებელ-ქსოვილოვანი ძაფი, რომლებიც კუნთოვან ბოჭკოებს ფაშარად აკავშირებს ერთმანეთთან, აგრეთვე, ენდომიზიუმთან და პერიმიზიუმთან. კუნთოვანი ბოჭკოების ბოლოებთან ეს ძაფები ქმნის მყესოვან მორჩებს, რომლებიც შემდეგ ერთიანდება მყესებად და კუნთს ჩონჩხის ნაწილებთან აკავშირებს.

სარკოლემისაგან შექმნილი „პარკი“, რომელსაც წვრილი და წაგრძელებული ფორმა აქვს, ამოვსებულია პროტოპლაზმური ნივთიერებით - სარკოპლაზმით. თითოეული ბოჭკოს სარკოპლაზმა რამდენიმე ბირთვს შეიცავს. ეს ბირთვები ადამიანისა და ძუძუმწოვართა კუნთოვან ბოჭკოებში პერიფერიულადაა განლაგებული. ამფიბიების, ფრინველებისა და მწერების კუნთებში კი - ცენტრალურად.

სარკოპლაზმა, გარდა ბირთვებისა, შეიცავს ძაფისმაგვარ წარმონაქმნებს - მიოფიბრილებს. მიოფიბრილები ბოჭკოში განლაგებულია სიგრძივი ღერძის პარალელურად.

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მიოფიბრი-



სურ. 2. ჩონჩხის კუნთის მიკროსკოპული აგებულება.

A - ადამიანის ჩონჩხის კუნთიდან აღებული ორი ბოჭკო.

a - სარკოლემა, b - სარკოპლაზმა, c - ბირთვები, d - შემაერთებელქსოვილოვანი უჯრედები. სურათზე ჩანს, რომ ზედა ბოჭკო შუაში გასრულია, რის შედეგადაც სარკოპლაზმა განდევნილია ორივე მხარეზე პერიფერიულად და დაზიანების ადგილას ჩანს გამჭვივრვალე სარკოლემა.

B - ძვალთან კუნთის მიმაგრების სქემა. e - კუნთოვანი ბოჭკოები, f - მყესი, g - ძვალი.

C - კუნთოვანი ბოჭკოს მიოფიბრილები. h - ცალკეული მიოფიბრილები ნათელი და ბნელი უბნებით (ლ ე ე ს მიხედვით მაქსიმოვიდან).

ლების შემცველობით. ზოგიერთი ბოჭკო შედარებით ნაკლები რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც თითქმის თანაბრადაა განაწილებული სარკოპლაზმის სისქეში. ასეთი ბოჭკოების სარკოპლაზმა მდიდარია მიოგლობინით (კუნთის ჰემოგლობინით) და ამიტომ მოწითალო ფერისაა. ჩონჩხის კუნთებს, რომლებიც დიდი რაოდენობით შეიცავს მოწითალო ბოჭკოებს, წითელ კუნთებს უწოდებენ. ასეთებია, მაგალითად, ძუძუმწოვრებში ქუსლის კუნთი (m. soleus), ბაყაყში მუცლის სწორი კუნთი (m. rectus abdominalis). ამათგან განსხვავებით, ზოგიერთი კუნთოვანი ბოჭკო დიდი რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც კონების სახით განეწყობა სარკოპლაზმაში. მიოფიბრილოვანი კონები ერთიმეორისაგან გამოყოფილია სარკოპლაზმის თხელი შრით. ასეთ ბოჭკოებში, ცხადია, შედარებით მცირეა სარკოპლაზმა და მიოგლობინი. ამიტომ მათ მოთეთრო შეფერილობა აქვთ. კუნთებს, რომლებიც უმეტეს წილად, ან მხოლოდ, მოთეთრო ბოჭკოებს შეიცავს, შესაბამისად თეთრ კუნთებს უწოდებენ.

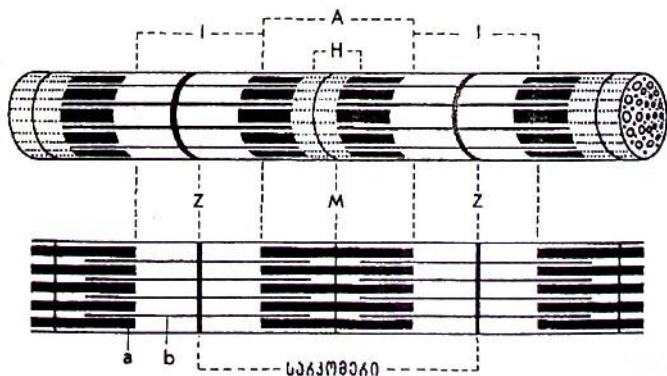
კუნთოვანი ბოჭკოების სარკოპლაზმაში, გარდა ბირთვების, მიოფიბრილების და სხვა სტრუქტურული ნაწილებისა, გვხვდება სხვადასხვა ნივთიერებათა

წყალხსნარები, აგრეთვე, წყალში გაუხსნელი ნივთიერებები, 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 დიამეტრი მეტად მცირეა და მერყეობს 1-1,9 მკმ-ის ფარგლებში.

მიოფიბრილების სტრუქტურა რთულია. სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს მიოფიბრილში გაირჩევა მორიგეობით განლაგებული ნათელი და ბნელი სეგმენტები (სურ. 3). ნათელი და ბნელი სეგმენტების არსებობა განპირობებულია მიოფიბრილის არათანაბარი ოპტიკური თვისებებით. ის უბნები, რომლებიც სუსტი ორმაგშუქმტეხობით ხასიათდება, სინათლის მიკროსკოპში ნათელია. ამ უბნებს იზოტროპულ სეგმენტებს (I დისკოებს) უწოდებენ. ხოლო ის უბნები, რომელთაც ძლიერი ორმაგშუქმტეხობა ახასიათებს, სინათლის მიკროსკოპში მუქად ჩანს. მათ ანიზოტროპული სეგმენტების (A დისკოების) სახელწოდებით აღნიშნავენ. ყოველი ნათელი ანუ იზოტროპული სეგმენტი თანაბარ ნაწილებად იყოფა ვიწრო მუქი ზოლის Z ფირფიტის საშუალებით. ანიზოტროპული (ბნელი) სეგმენტის შუა ნაწილი შედარებით ნათელია და ჰენზენის (H) ზოლის სახელით არის ცნობილი. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ორად არის გაყოფილი ვიწრო M ზოლით. მიოფიბრილის მონაკვეთს,



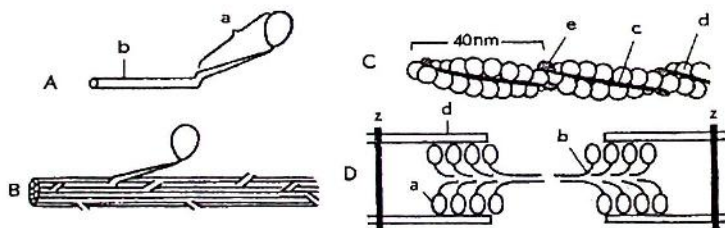
სურ. 3. მიოფიბრილების მიკროსკოპული სტრუქტურის სქემა.

a - მსხვილი ფილამენტი, b - წვრილი ფილამენტი, Z - საკომპლექსო შედარებით ნათელი ფირფიტები, A - ანიზოტროპული სეგმენტი, I - იზოტროპული სეგმენტი, H - ჰენზენის ზონა, M - ცენტრალური ზოლი.

რომელიც ორ Z ფირფიტას შორის არის მოთავსებული, სარკომერი ეწოდება. თბილსისხლიან ცხოველებში სარკომერის სიგრძე დაახლოებით 2-2,2 მკმ-ს უდრის. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებში მიოფიბრილები ისეა განლაგებული, რომ მათი იზოტროპული და ანიზოტროპული სეგმენტები ზუსტად ერთ დონეზე თავსდება. ამიტომაც მთელი ბოჭკო განივ დახაზულობას იჩენს (სურ. 3).

მიოფიბრილების ულტრასტრუქტურა. წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ Z ფირფიტების საშუალებით მიოფიბრილი მრავალ სარკომერად იყოფა. ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, რომ თითოეული სარკომერი მრავალ უწყვილეს ძაფს ანუ ფილამენტს შეიცავს. შედარებით დიდი დიამეტრის მქონე ძაფები (მსხვილი ფილამენტები) განლაგებულია სარკომერის შუა ნაწილში - ანიზოტროპული დისკოს ფარგალში (სურ. 3). მათი სიგრძე 1,6 მკმ ანუ 1600 ნანომეტრია (6მ), ხოლო სისქე - 0,012 მკმ ანუ 12 ნმ. უფრო მცირე დიამეტრის ძაფები (წყვილი ფილამენტები), რომელთა სიგრძე დაახლოებით 1100 ნმ-ია, ხოლო სისქე 8 ნმ, ერთი ბოლოთი ემაგრება Z ფირფიტას, ხოლო მეორე, თავისუფალი, ბოლოთი შესულია მსხვილ ფილამენტებს შორის (სურ. 3, b). როცა კუნთოვანი ბოჭკო მოსვენების მდგომარეობაშია, წვილი ფილამენტები მხოლოდ ნაწილობრივ გადაფარავს მსხვილ ფილამენტებს, რის გამოც A დისკოს ეს უბანი სინათლის მიკროსკოპში გაცილებით უფრო მუქია, ვიდრე წვილი ფილამენტებისაგან თავისუფალი ცენტრალური ნაწილი ანუ H ზოლი.

მსხვილი ფილამენტი აგებულია ცილა მიოზინის (მოლ. წონა 500 000)



სურ. 4. სარკომერის ულტრასტრუქტურა.

A - მიოზინის ერთი მოლეკულა: a - თავი და ყელი, b - კუდი.

B - მიოზინის მოლეკულების სპირალური განლაგება მსხვილ ფილამენტში. მოლეკულები, გარდა ერთისა, წარმოდგენილია მხოლოდ კუდით და ყელის ნაწილით (ვილკის მიხედვით).

C - წვილი ფილამენტის ულტრასტრუქტურა. იგი შეიცავს სამეჯარ ცილას: 1. აქტინს, რომელიც წარმოდგენილია სფეროსებრი მოლეკულებისაგან შექმნილი ძაფისებრი აქტინის ორი სპირალით (d), 2. ტროპომიოზინს (c) და 3. ტროპონინს (e).

D - მიოზინის მოლეკულების განლაგება მსხვილ ფილამენტში და მათი ურთიერთობა წვილ ფილამენტებთან კუნთის მოსვენებულ მდგომარეობაში (ჰაქსლი).

მოლეკულებისაგან (სურ. 4, A). თითოეულ ფილაპენტში 180 მოლეკულაა. მიოზინის მოლეკულა ასიმეტრიულია: ერთი ბოლო მსხვილია (4 ნმ) და მას „თავის“ ნაწილს უწოდებენ (სურ. 4, a); მეორე ბოლო კი წვრილია (2 ნმ) და „კუდის“ ნაწილს წარმოადგენს (სურ. 4, b). პროტეოლიზური ფერმენტის ტრიპსინის მოქმედებით მიოზინის მოლეკულა ორ ნაწილად იხლიჩება: ერთი მათგანი მიოზინის მოლეკულის „კუდს“ შეიცავს. მეორე მეროპიოზინი კი შეიცავს „ყელის“ ნაწილს და გამსხვილებულ „თავს“. თავში ორ ლოკუსს არჩევენ: ერთს გააჩნია ატეფაზური აქტივობა (ანუ ადენოზინტრიფოსფატის ფერმენტული დაშლის უნარი), ხოლო მეორეს რეცეპტორის თვისება აქვს, რომელსაც შეუძლია მიიერთოს ცილა აქტინი და წარმოქმნას აქტომიოზინის კომპლექსი.

მიოფიბრილის დათვალიერება ელექტრონულ მიკროსკოპში გვიჩვენებს, რომ მსხვილი ფილაპენტი ორი ნახევრისაგან შედგება, რომლებიც ერთიმეორეს ებჯინება M ზოლის უბანში. ფილაპენტის თითოეულ ნახევარში მიოზინის მოლეკულები აგრეგირებულია ისე, რომ თავები პერიფერიულადაა განლაგებული, ხოლო კუდები – ცენტრალურად და მიმართულია M ზოლისაკენ. ამიტომ არის, რომ მსხვილი ფილაპენტის ორივე ბოლო შეიცავს განივ მორჩებს, ხოლო ცენტრალური ნაწილი თავისუფალია ასეთი მორჩებისაგან (სურ. 4, D). ხაზი უნდა გაესვას, რომ მიოზინის მოლეკულების თავები სხვადასხვა სიბრტყეშია მოთავსებული, თანაც ისე, რომ იქმნება 6 რიგიანი სპირალი. M ზოლი წარმოადგენს საყრდენი ცილების ქსელს, რომელიც, როგორც ჩანს, ხელს უწყობს მიოზინის მოლეკულების ფიქსირებას ერთი კონის სახით.

სარკომერის წვრილი ფილაპენტები უფრო რთული შედგენილობისაა და შეიცავს სამ სხვადასხვა ცილას: აქტინს, ტროპომიოზინს და ტროპონინს. აქტინის მოლეკულებს სფერული ფორმა აქვს, რომელთა დიამეტრი 5,5 ნმ-ია. ეს G აქტინია (მოლეკულური წონა 42 000). G აქტინის სფერული მოლეკულები ერთიმეორეს უკავშირდება მარგალიტის მძივების მსგავსად და ფიბრილარული აქტინის (ანუ F-აქტინის) საკმაოდ გრძელ რიგს ქმნის (1100 ნმ). წვრილი ფილაპენტის ძირითადი მასა წარმოადგენილია ერთმანეთზე გადაგრეხილი F-აქტინის ორი ძეწკვით. თითო ძეწკვი G აქტინის 200-მდე სფერულ მოლეკულას შეიცავს (სურ. 4, C).

ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ წვრილი ფილაპენტები ერთი ბოლოთი დამაკრებულია Z ფირფიტაზე, ხოლო მეორე ბოლო თავისუფლად მთავრდება მიოზინის მსხვილ ფილაპენტებს შორის. წვრილი ფილაპენტები სარკომერში ისეთ მდებარეობას იკავებს, რომ აქტინის მოლეკულები კონტაქტს ამყარებს მიოზინის ფილაპენტის სპირალურად განლაგებული თავების ერთ რიგთან. სარკომერის ის უბანი, რომელშიც აქტინი გადაფარავს მიოზინის ძაფებს, ანიზოტროპულ ნაწილს წარმოადგენს, ხოლო ის უბანი, რომელიც მხოლოდ აქტინის ძაფებს შეიცავს, – იზოტროპულს.

ტ რ ო პ ო მ ი ო ზ ი ნ ი (მოლ.წონა 70 000) წვრილი ფილაპენტის 10 %-ს შეადგენს. იგი ჩხირისებრი ფორმისაა. სიგრძით, დაახლოებით, 40 ნმ-ს ანუ 400 ანგსტრემს (Å) აღწევს და მოთავსებულია აქტინის ერთმანეთზე დაგრეხილი

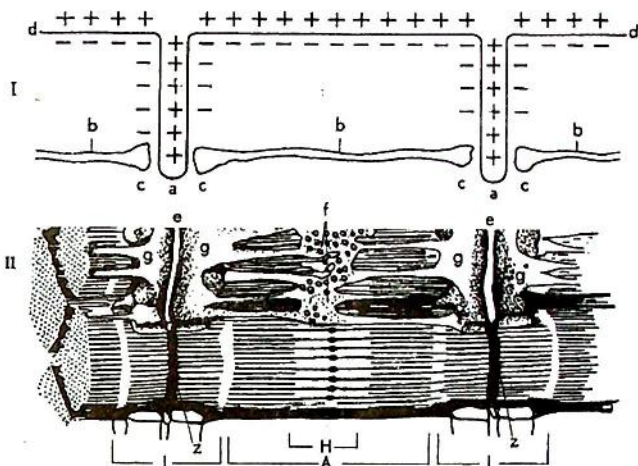
ორი ძეწკვის მიერ შექმნილ დარში (სურ. 4, C). ვარაუდობენ, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების მდგომარეობაში ტროპომიოზინის ისეთი მდებარეობა აქვს, რომ იგი ხელს უშლის აქტინის დაკავშირებას მიოზინის თავებთან. იქმნება ისეთი შთაბეჭდილება, რომ ტროპომიოზინი გზას „უკეტავს“ მიოზინის თავზე არსებულ რეცეპტორს აქტინისაკენ.

სარკომერის წვრილ ფილამენტებში კიდევ ერთი ცილა - ტ რ ო პ ო ნ ი ნ ი გზავდება. ტროპონინი გლობულარულ ცილას წარმოადგენს და აქტინის ძაფში განლაგებულია ყოველი 40 ნმ-ის მანძილზე (სურ. 4, C). ვარაუდობენ, რომ იგი შედგება ფუნქციურად განსხვავებული სამი სუბერთეულისაგან. ერთი სუბერთეულით ტროპონინი დაკავშირებულია აქტინთან, მეორეთი - ტროპომიოზინთან, ხოლო მესამეს შეუძლია დაიკავშიროს კალციუმის თავისუფალი იონები, ე.ი. გააჩნია Ca^{2+} -ის რეცეპტორი.

სარკოპლაზმის ულტრასტრუქტურა. სინათლის მიკროსკოპში ჩონჩხის კუნთის სარკოპლაზმას ბადისებრი სტრუქტურა აქვს. ამ სტრუქტურას ს ა რ კ ო პ ლ ა ზ მ უ რ რ ე ტ ი კ უ ლ უ მ ს უწოდებენ. ელექტრონული მიკროსკოპით კუნთოვანი ბოჭკოს ულტრასტრუქტურის შესწავლამ ცხადყო, რომ აღნიშნული სარკოპლაზმური რეტიკულუმი, სინამდვილეში, ერთი მთლიანი არ არის, არამედ შეიცავს ერთიმეორისაგან გათიშულ ორ სისტემას: T სისტემას და საკუთრივ სარკოპლაზმურ რეტიკულუმს (სურ. 5). T სისტემა წარმოდგენილია წვრილი განივი მილაკებით (მიკროტუბულებით), რომელთა დიამეტრი დაახლოებით 50 ნმ-ია (500 Å). ყოველი მიკროტუბული კუნთოვანი ბოჭკოს ზედაპირული შრის მილისებრი ჩანაზარდია, რომელიც სარკოპლაზმის სიღრმეში ეშვება და გარს ეხვევა თითოეულ მიოფიბრილს (სურ. 5, a). მილაკების განივი სანათური ბოჭკოს ზედაპირთან ღიაა და ამიტომ მისი შიგთავსის ქიმიური შედგენილობა ისეთივეა, რაც ბოჭკოს გარემომცველი სითხის. მიკროტუბულის კედელი კი, თავისი სტრუქტურით, იდენტურია ბოჭკოს ზედაპირული შრის.

თბოლისხლიანი ცხოველების ჩონჩხის კუნთებში T მილაკები განლაგებულია ანიზოტროპული და იზოტროპული სეგმენტების საზღვარზე. მაშასადამე, თითო სარკომერი ორ მიკროტუბულს იღებს. ბაყაყის კუნთოვან ბოჭკოში კი თითო T მილაკი გასდევს Z ფირფიტას. ამიტომ თითო სარკომერზე თითო მიკროტუბული მოდის.

სარკოპლაზმის მეორე შემადგენელი ნაწილი, სარკოპლაზმური რეტიკულუმი, წარმოდგენილია სიგრძივი მილაკებით. ელექტრონული მიკროსკოპით დათვალიერების დროს ჩანს, რომ სარკოპლაზმური რეტიკულუმი სარკომერის A დისკოს შუაში წვრილად დაცხრილულ მანქეტისებრ სტრუქტურას ქმნის, რომელიც გარშემო ეხვევა მიოფიბრილებს (სურ. 5, II, f). ასეთი მანქეტებიდან წვრილი მილები ორივე მხარეს მიემართება I დისკოებისაკენ და აღწევს მიკროტუბულს. აქ სიგრძივი მილაკები ფართოვდება და წარმოქმნის ე.წ. ტ ე რ მ ი - ნ ა ლ უ რ ც ი ს ტ ე რ ნ ე ბ ს. ამრიგად, T მილაკებისა და მათი მოსაზღვრე ორორი ცისტერნისაგან იქმნება თავისებური მორფო-ფუნქციური კომპლექსები, რომლებსაც ტ რ ი ა დ ე ბ ს უწოდებენ (სურ. 5, I, cac, II, geg).



სურ.5. კუნთოვანი ბოჭკოს ულტრასტრუქტურის სქემა.

I – სარკოპლაზმური ტრიადები. T მილაკები (a) და ორი-ორი ტერმინალური ცისტერნა (c) ქმნის სტრუქტურებს, რომლებსაც „ტრიადებს“ უწოდებენ. b - რეტიკულუმის პორიზონტალური მილაკები, d - ზედაპირული მემბრანა.

II – T მილაკების და სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ურთიერთობის სქემა, რეკონსტრუირებული ელექტრონული მიკროსკოპიის მონაცემების საფუძველზე (პიჩის მიხედვით): e - T მილაკები, რომელთა პროექციები ემთხვევა Z ფირფიტებს, f - სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ცენტრალური (დაცხრილული) უბნები, g - ტერმინალური ცისტერნები.

სარკოპლაზმური რეტიკულუმის დრუ, T სისტემისაგან განსხვავებით, არ არის დაკავშირებული კუნთოვანი ბოჭკოს გარემომცველ გარემოსთან და იონური შედგენილობითაც განსხვავდება მისგან. მოსვენებულ მდგომარეობაში სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ცისტერნები დიდი რაოდენობით შეიცავს Ca^{2+} -ის თავისუფალ იონებს, რომელთა გადატუმბვა სარკოპლაზმიდან ხდება რეტიკულუმის მემბრანებში მოქმედი აქტიური მექანიზმის (კალციუმის ტუმბოს) საშუალებით. ჩონჩხის წითელ კუნთოვან ბოჭკოებში, ისევე როგორც გლუვ კუნთებში, T სისტემა არ არის განვითარებული.

კუნთის აგზნებადობა

ჩონჩხის კუნთის გაღიზიანება და გაღიზიანებადობა. ცოცხალ ორგანიზმებს, ქსოვილებსა და უჯრედებს არსებობა უხდება მუდამ ცვლად გარემოში.

გარემო ფაქტორები, როგორცაა: ტემპერატურა, ატმოსფერული წნევა, ელექტრობა, ტენიანობა და ა.შ. სხვადასხვა ინტენსივობით იცვლება. თუ გარემო ფაქტორის ცვლილება გარკვეულ სიდიდეს აჭარბებს, იგი ზეგავლენას ახდენს ცოცხალ უჯრედზე და მასში სათანადო ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებებს იწვევს. ეს ცვლილებები, ძირითადად, შემოიფარგლება ქსოვილის იმ უჯრედებით, რომელზეც იმოქმედა ცვლადმა გარემო ფაქტორმა. ამ ცვლილებების საფუძველზე ცოცხალ უჯრედში შეიძლება გაძლიერდეს ან შესუსტდეს ნივთიერებათა ცვლის პროცესი.

ცოცხალი უჯრედის რეაქციას, რომელიც გარეგანი აგენტის ზემოქმედების შედეგად აღმოცენდება და განსაზღვრული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებებით გამოვლინდება, გალიზიანება ეწოდება. ცოცხალი უჯრედის თვისებას, რომ გარეგანი აგენტის ზემოქმედებას გალიზიანებით უპასუხოს, გალიზიანებადობას ეწოდებენ, ხოლო ამ აგენტს - გამლიზიანებელს.

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 ქსოვილში. 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 მთელ კუნთოვან ბოჭკოში.

იმ ბიოლოგიურ პროცესს, რომელიც ცოცხალ კუნთში გალიზიანების საფუძველზე წარმოიშობა და სპეციფიკური ფუნქციის გამოვლენას განაპირობებს, აგზნება ეწოდება, ხოლო ცოცხალი ქსოვილის აგზნების უნარს - აგზნებადობა.

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

აგზნებას გამლიზიანებელი ძალის აბსოლუტური ოდენობა კი არ იწვევს, არამედ გამლიზიანებელი ძალის ცვლილება ერთი ოდენობიდან მეორემდე. ამავდროს, რაც უფრო სწრაფად მოხდება აღნიშნული ცვლილება, მით უფრო ადვილად გამოიწვევა აგზნება.

გალიზიანების კანონის სამართლიანობა, მოგვიანებით, სხვა ტიპის გამლიზიანებლების მიმართაც იქნა დადასტურებული, კერძოდ, მექანიკური და თერმული გამლიზიანებლების მიმართ. მაგალითად, ცოცხალი კუნთის ერთი ბოლო ცხელ ფიზიოლოგიურ ხსნარში რომ ჩავეშვათ, კუნთი აიგზნება და შეიკუმშება. მაგრამ თუ კუნთს მოვათავსებთ გრილ ფიზიოლოგიურ ხსნარში, რომელსაც

თანდათან გავაცხელებთ, კუნთი შეიძლება ისე მოიხარშოს, რომ ერთხელაც არ აიგზნოს.

დიუბუა რაიმონის გალიზიანების კანონი სამართლიანია მხოლოდ გარკვეულ პირობებში, როცა გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობა არ აღემატება გარკვეულ მაქსიმუმს. ასე მაგალითად, თუ მუდმივი დენის ინტენსივობა ზომიერია, კუნთი აიგზნება მხოლოდ დენის ჩართვისა და ამორთვის მომენტებში. მაგრამ თუ დენის ინტენსივობა ძალიან დიდია, მაშინ კუნთი იგზნება დენის მოქმედების მთელი პერიოდის განმავლობაში.

გალიზიანების ზღურბლი. ცოცხალ კუნთში აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია, მაგრამ არა საკმარისი, გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობის სწრაფი ცვლილება. სწრაფად ცვალებადი აგენტიც ყოველთვის ვერ იწვევს აგზნებას. მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე იმას, თუ როგორია გამლიზიანებელი აგენტის ინტენსივობა ანუ რა ფარგლებში ხდება მისი ოდენობის სწრაფი ცვლა.

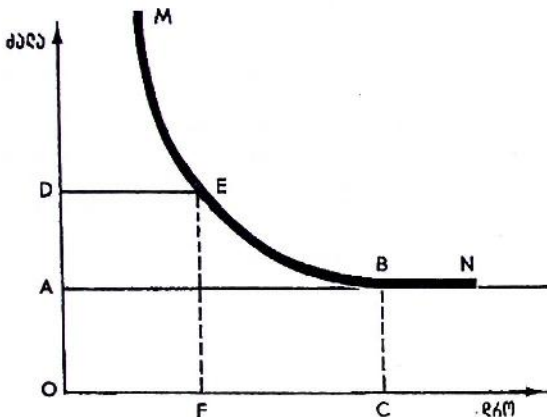
გამლიზიანებელი ძალის იმ მინიმალურ სიდიდეს, რომელიც იწვევს აგზნებას, საზღურბლე ძალას ანუ ზღურბლს უწოდებენ.

ამა თუ იმ ქსოვილის გალიზიანების ზღურბლი მუდმივ სიდიდეს არ წარმოადგენს. იგი იცვლება იმისდა 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 დაბალია მისი ზღურბლი და მით უფრო მცირე ინტენსივობის ძალა იქნება საჭირო აგზნების გამოსაწვევად. ასე მაგალითად, დაღლილი კუნთის ზღურბლი უფრო მაღალია, ვიდრე დასვენებული კუნთის ზღურბლი. კუნთის გათბობა 38° - 40° -მდე ზღურბლის შემცირებას იწვევს, გაცივება კი - ზღურბლის ზრდას და ა.შ. ამა თუ იმ ქსოვილის ზღურბლის დადგენით შეიძლება ერთგვარი წარმოდგენა ვიქონიოთ ამ ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობაზე.

მარგი დრო. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ ცოცხალ ქსოვილში აგზნების გამოსაწვევად აუცილებელია, რომ მასზე მოქმედი გარეშე აგენტის ინტენსივობა იცვლებოდეს სწრაფად ზღურბლოვანი ძალის ფარგლებში. მაგრამ ეს საკმარისი არ არის. საჭიროა, რომ გამლიზიანებელი ძალის მოქმედება ქსოვილზე გრძელდებოდეს გარკვეული დროის განმავლობაში. წინააღმდეგ შემთხვევაში აგზნება არ გამოიწვევა. გერმანელი მეცნიერის გილდემაისტერი ს განმარტებით: იმ უმცირეს დროს, რომლის განმავლობაში უნდა გრძელდებოდეს გამლიზიანებელი 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 გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობის მიხედვითაც. ასე მაგალითად, რაც უფრო უკეთესია ქსოვილის ფუნქციური მდგომარეობა, ე.ი. რაც უფრო მაღალია მისი აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მცირე დრო დასჭირდება გამლიზიანებელს მის ასაგზნებლად. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, მით უფრო მცირე იქნება გალიზიანების მარგი დრო. მეორე მხრივ, რაც უფრო დიდია გამლიზიანებელი ძალის ინტენსივობა, მით უფრო მცირე იქნება გალიზიანების მარგი დრო. მუდმივი დენის შემთხვევაში გალიზიანების ინტენსივობასა და მარგ დროს შორის ურთიერთობა შეიძლება გამოიხატოს გრაფიკულად (სურ. 6).

თუ ორდინატაზე გადავზომავთ გალიზიანების ინტენსივობას (მუდმივი დენის ძალას), ხოლო აბსცისაზე - მარგ დროს, მაშინ გალიზიანების ინტენსივობასა და მარგ დროს შორის ურთიერთობა გამოიხატება MN ჰიპერბოლით.



სურ. 6. გამლიზიანებელი ელექტრული დენის ინტენსივობისა და მარგი დროის ხანგრძლივობის ურთიერთდამოკიდებულების მრუდი (MN).

აბსცისაზე გადაზომილია დრო; ორდინატაზე - გალვანური დენის ძაბვა.
BC - რეობაზა; EF - ორმაგი რეობაზა; OC - მარგი დრო; OF - ქრონაქსია.

ქრონაქსია. იმის გამო, რომ „მარგი დროს“ ხანგრძლივობა გარკვეულად დამოკიდებულია ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხზე, მარგი დროს განსაზღვრით შეიძლება წარმოდგენა ვიქონიოთ ამა თუ იმ ქსოვილის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ფრანგმა მეცნიერმა ლ ა პ ი კ მ ა შეიმუშავა სტანდარტული წესი ქსოვილების ფუნქციური მდგომარეობის შესაფასებლად ამ ქსოვილების გალიზიანების მარგი დროს საფუძველზე. ამისათვის, პირველ ყოვლისა, უნდა განისაზღვროს ქსოვილის რ ე ო ბ ა ზ ა, ანუ მუდმივი დენის მინიმალური ინტენსივობა, რომელიც ქსოვილის აგზნებას იწვევს. შემდეგ, რეობაზაზე ორჯერ მეტი ძალით ანუ ორმაგი რეობაზით განისაზღვრება ამ ქსოვილის გალიზიანების მარგი დრო. ორმაგი რეობაზით განსაზღვრულ მარგ დროს ლაპიკმა ქ რ ო ნ ა ქ ს ი ა უწოდა. ქრონაქსია იმდენად კარგად გამოხატავს ქსოვილის ფუნქციურ მდგომარეობას, რომ ქ რ ო ნ ა ქ ს ი მ ე ტ რ ი ის მეთოდი (ქრონაქსიის განსაზღვრის წესი) კლინიკაშიც კი გამოიყენება ადამიანის დაავადებული ქსოვილების ცხოველმყოფელობის განსაზღვრავად.

ფიზიოლოგიური ხსნარი. ცოცხალი კუნთების ფუნქციური მახასიათებლების შესასწავლად, ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიებში ხშირად მიმართავენ ორგანიზმიდან მათ ამოკვეთას. თუ ექსპერიმენტის ხანგრძლივობა შედარებით დიდია, ცხადია, რომ ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთი ჰაერზე გამოშრობას განიცდის და თანდათან კარგავს მისთვის დამახასიათებელ სასიცოცხლო თვი-

სუბებს. ყოველივე ამის თავიდან ასაცილებლად საჭიროა დროდადრო კუნთის დასველება სითხით. ეს სითხე იზოტონური უნდა იყოს, ე.ი. ისეთივე კონცენტრაციით უნდა შეიცავდეს წყალში ხსნად მარილებს, როგორც ამ ორგანიზმის სისხლი და ლიმფა. ასეთ სითხეს ფიზიოლოგიური ხსნარს უწოდებენ. თუ ხსნარი სისხლთან შედარებით ჰიპერტონულია, მაშინ იგი კუნთიდან გამოიწოვს წყალს; კუნთში გაიზრდება მარილთა კონცენტრაცია, რაც უარყოფითად იმოქმედებს ცოცხალ კუნთზე. ცუდად მოქმედებს ჰიპოტონური ხსნარიც, ე.ი. როცა მისი კონცენტრაცია უფრო დაბალია სისხლის კონცენტრაციასზე. ამ შემთხვევაში მისი ოსმოსური წნევა უფრო დაბალი იქნება, ვიდრე უჯრედშიდა სითხის, ამიტომაც წყალი ჰიპოტონური ხსნარიდან შევა უჯრედში; უჯრედი გაჯირჯვლდება ზედმეტი წყლით და მისი ფუნქციური მაჩვენებლები დაქვეითდება.

ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთის ფუნქციური მდგომარეობის შესანარჩუნებლად მნიშვნელობა აქვს ხსნარის არამარტო ოსმოსურ წნევას, კერძოდ მის იზოტონურობას სისხლთან, არამედ მის ქიმიურ შედგენილობასაც. ყველაზე მარტივ ფიზიოლოგიურ ხსნარად ითვლება სუფრის მარილის (NaCl) იზოტონური ხსნარი. ცივისსხლიანი ცხოველის - ბაყაყის ქსოვილებისათვის გამოიყენება NaCl-ის 0,7 %-ანი ხსნარი. თბილსისხლიანი ცხოველებისათვის კი მზადდება 0,9 %-ანი ხსნარი. კუნთის, და საერთოდ ცოცხალი ქსოვილის, ცხოველმყოფელობის უკეთ შენარჩუნებისათვის გამოიყენება ისეთი ხსნარები, რომლებიც მეტ-ნაკლებად მიემსგავსება სისხლის პლაზმას არამარტო თავისი ოსმოსური მაჩვენებლებით, არამედ ქიმიური შედგენილობითაც. ცივისსხლიანი ცხოველებისათვის ასეთია რინგერი-ლოკის მიერ მომზადებული ხსნარი, რომელიც შეიცავს: 6,5 გ NaCl-ს, 0,14 გ KCl-ს, 0,12 გ CaCl₂-ს და 0,2 გ NaHCO₃-ს ერთ ლიტრ გამოხდილ წყალზე. თბილსისხლიანი ცხოველებისათვის ანალოგიური ხსნარი დაამზადა ლოკი-მ. ეს ხსნარი შეიცავს: 9,0 გ NaCl-ს, 0,45 გ KCl-ს, 0,25 გ CaCl₂-ს, 0,1 - 0,3 გ NaHCO₃-ს და 1-2 გ დექსტროზას ერთ ლიტრ გამოხდილ წყალზე და რინგერი-ლოკის ხსნარად იწოდება.

ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვადობა

კუნთში მიმდინარე აგზნების პროცესს, ძირითადად, შეისწავლიან იმ ელექტრული მოვლენების რეგისტრაციით, რომელიც თან სდევს კუნთის აგზნებას. მაგრამ წინათ, ცოცხალ ქსოვილებში ელექტრული დენის 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.

ჩონჩხის კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები. კუნთთან ქსოვილს მოსვენების მდგომარეობაშიც გააჩნია გარკვეული მექანიკური თვისებები, რომლებსაც კუნთის პასიურ მექანიკურ თვისებებს უწოდებენ. კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები შეიძლება შევსწავლოთ თუ მოსვენების მდგომარეობაში მყოფ კუნთს მოვდებთ გარკვეულ ძალის ტვირთს და

აღვრიცხავთ კუნთში აღმოცენებულ მექანიკურ ცვლილებებს. დატვირთვის საპასუხოდ მოსვენებული კუნთი დაგრძელდება და დაიძაბება, ტვირთის მოხსნის შემდეგ კი კვლავ დამოკლდება სწრაფად; გაქრება დაძაბულობაც. გაჭიმვის დროს კუნთში დაძაბულობის განვითარება და ტვირთის მოხსნის შემდეგ კუნთის სწრაფი დამოკლება, კუნთის ელასტიკური თვისებითაა განპირობებული.

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, ჩონჩხის კუნთი ელასტიკურ-პლასტიკური წარმონაქმნია.

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

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

კუნთის თვისებას, მოსვენების მდგომარეობაშივე განთავისუფლდეს ნარჩენი დეფორმაციისაგან და აღიდგინოს საწყისი სიგრძე კუნთის საკუთარი ტონუსი ეწოდება.

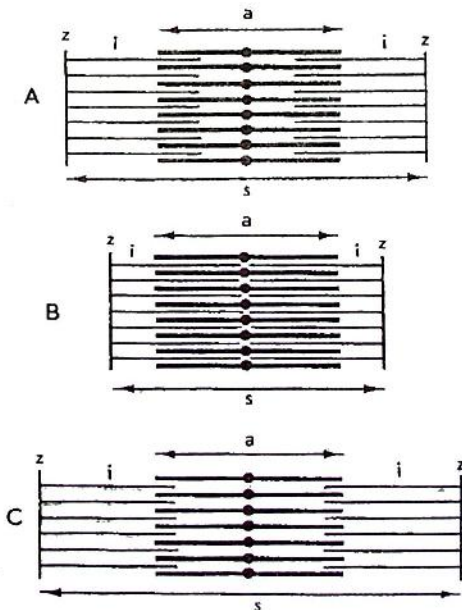
საკუთარი ტონუსი მით უფრო ძლიერ ვლინდება, რაც უფრო კარგია კუნთის ფუნქციური მდგომარეობა. კუნთის გათბობა 38 - 40^o -მდე აძლიერებს საკუთარ ტონუსს. დასვენებული კუნთი უფრო სწრაფად თავისუფლდება ნარჩენი დეფორმაციისაგან და უფრო სწრაფად აღიდგენს საწყის სიგრძეს. ყოველივე ეს მიუთითებს იმაზე, რომ საკუთარ ტონუსს საფუძვლად უდევს მოსვენებულ კუნთში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესი ანუ მეტაბოლიზმი.

კუნთის მაკროსკოპული ცვლილებები შეკუმშვის დროს. ცოცხალი კუნთი ორგანიზმში, აგრეთვე ორგანიზმიდან ამოკვეთის შემდეგაც, აგზნების შემდეგად 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 შემდეგ კუნთის დროებით დამოკლებას და შემდეგ ისევ დაგრძელებას კუნთის შეკუმშვას უწოდებენ. კუნთის შეკუმშვა განპირობებულია მისი შემადგენელი ბოჭკოების შეკუმშვით. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, შეკუმშვის დროს მთელი კუნთის ფორმის ცვლილება ყველა ბოჭკოს ცვლილებების საერთო ჯამს წარმოადგენს.

კუნთის მიკროსკოპული ცვლილებები შეკუმშვის დროს. აგზნებული კუნთოვანი ბოჭკოს დამოკლება - დაგრძელებას საფუძვლად უდევს ამ ბოჭ-

კოში განლაგებული ძაფისმაგვარი წარმონაქმნების (მიოფიბრილების) სიგრძის ცვლილებები. სინათლის მიკროსკოპში კარგად ჩანს, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის დროს მიოფიბრილების ანიზოტროპული ნაწილები თითქმის არაერთარ ცვლილებას არ განიცდის. ამისგან განსხვავებით მცირდება და შეიძლება მთლიანად გაქრეს მიოფიბრილის იზოტროპული ნაწილები და სარკომერის ცენტრში მოთავსებული ჰენზენის ზოლები (სურ. 7). კუნთოვანი ბოჭკოს გაჭიმვის ანუ მიოფიბრილის დაგრძელების დროსაც, ანიზოტროპული ნაწილები უცვლელი რჩება, ხოლო იზოტროპული ნაწილები და ჰენზენის ზოლები კვლავ მატულობს სიგრძეში.

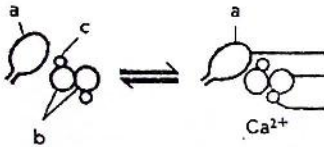
ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს არამარტო მიოფიბრილებში განლაგებულ ცილოვან ძაფებს (მსხვილ და წვრილ ფილამენტებს), არამედ მაკროერგული ბმების შემცველ ადენოზინტრიფოსფატს (ატფ-ს). როცა კუნთოვან ბოჭკოში არ მიმდინარეობს ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და სარკოპლაზმა მას მალალი კონცენტრაციით შეიცავს, კუნთი მოდუნებულია. ატფ-ის ინტენსიური დაშლა კი მიოფიბრილებისა და კუნთოვანი ბოჭკოს დამოკლებას და შეკუმშვას იწვევს.



სურ. 7. მიოფიბრილების მსხვილი და წვრილი ფილამენტების ურთიერთობის სქემა კუნთის მოსვენებულ (A), შეკუმშულ (B) და გაჭიმულ (C) მდგომარეობაში. z - სარკომერის შემოქმადველი ფირფიტები, S - სარკომერები; a - ანიზოტროპული სეგმენტები, i - იზოტროპული სეგმენტები.

ატფ-ის დაშლის უნარი (ანუ ატეფაზური აქტივობა) თვით ცილა მიოზინს გააჩნია, კერძოდ კი, მის განივ მორჩებს. კუნთის მოსვენებულ მდგომარეობაში მიოზინის ატეფაზური მოქმედება ძალიან დაბალია და, ამიტომ, სარკოპლაზმაში შენარჩუნებულია ატფ-ის მაღალი კონცენტრაცია. მიოზინის ატეფაზური აქტივობა მნიშვნელოვნად იზრდება მხოლოდ მაშინ, როცა იგი უკავშირდება ცილა აქტინს.

წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ აქტინი წვრილი ფილამენტების ძირითად მასას ქმნის; წვრილი ფილამენტები თავისუფალი ბოლოებით შეცურებულია მიოზინის ძაფებს შორის ისე, რომ აქტინი თითქმის ეხება მიოზინის განივ მორჩებს. აქტინისა და მიოზინის ტოპოგრაფიული სიახლოვის მიუხედავად, მოსვენებულ მდგომარეობაში, მათ შორის არ არის ძლიერი კავშირი. ასეთი კავშირის დამყარებას ეწინააღმდეგება წვრილ ფილამენტებში არსებული ტროპომიოზინ-ტროპონინის კომპლექსები, რომლებიც გზას „კეტავს“ აქტინსა და მერომიოზინის თავებს შორის (სურ. 8). აგზნების დროს სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ტერმინალური ცისტერნებიდან დიდი რაოდენობით გადმოდის Ca^{2+} -ის იონები, რის გამოც კუნთოვან ბოჭკოში იზრდება თავისუფალი კალციუ-



სურ. 8. ტროპომიოზინის (c) და აქტინის (b) მოლეკულების სივრცითი ურთიერთობა, a - მიოზინის მოლეკულის თავი Ca^{2+} -ის თავისუფალი იონების არსებობის და არარსებობის პირობებში.
სრული განმარტება ტექსტში.

მის კონცენტრაცია. Ca^{2+} უკავშირდება ცილა ტროპონინს და იწვევს მის დეფორმაციას. ტროპონინის დეფორმაციის გამო, მასთან დაკავშირებული ჩხირის ფორმის ტროპომიოზინი გადაადგილდება და უფრო ღრმად ჩაეშვება აქტინის ორმაგი სპირალის ღარში. ამით თავისუფლდება გზა აქტინსა და მიოზინს შორის; აქტინი დაუკავშირდება მიოზინს; წარმოიქმნება აქტო-მიოზინის კომპლექსი, რომელიც იწყებს ატფ-ის ინტენსიურ დაშლას ადენოზინდიფოსფატად (ადფ-დ) და ფოსფორმეჟავად. გამთყოფილი ენერგია ხმარდება განივი მორჩების მოხრას, რის შედეგადაც, მათთან დაკავშირებული წვრილი ფილამენტები უფრო ღრმად შეცურდება მიოზინის ძაფებს შორის; ამას მოჰყვება მეზობელი Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება და სარკომერის სიგრძის შემცირება. ვინაიდან ასეთი პროცესი (წვრილი ფილამენტების შეცურება და Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება) ყველა სარკომერში და ყველა მიოფიბრილში ხდება, ცხადია, ამას მოჰყვება ყველა მიოფიბრილისა და მთელი ბოჭკოს დამოკლება ანუ შეკუმშვა. უნდა აღინიშნოს, რომ კუნთის ძლიერი შეკუმშვის პირობებში Z ფირფიტები იმდენად უახლოვდება ერთიმეორეს, რომ წვრილი ფილამენტები ნაწილობრივ გადაფარავს კიდევ ერთმანეთს (იხ. სურ. 7).

განხილული თეორიის მიხედვით, კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას (ე.ი. მიოფიბრილების დამოკლებას) იწვევს არა ცილოვანი ფილამენტების სიგრძის ან ფორმის შეცვლა, არამედ ამ ფილამენტების ერთმანეთში შეცურება და Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება. ამიტომ არის, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვის დროს სარკომერის ანიზოტროპული ნაწილები (A დისკოები) უცვლელი რჩება, ხოლო იზოტროპული ნაწილები (I დისკოები) და H ზოლი მცირდება. ცხადია, სარკომერის ამ უბნების შემცირების ხარისხი დამოკიდებულია შეკუმშვის ინტენსივობაზე. მაგალითად, თუ შეკუმშვა იმდენად ძლიერია, რომ სარკომერის ორი ბოლოდან შეცურებული წვრილი ძაფები ერთმანეთს ეხება ან გადაფარავს კიდევ ნაწილობრივ, მაშინ H ზოლი და იზოტროპული სეგმენტები მთლიანად გაქრება.

შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ იწყება კუნთის მოდუნება: სარკოპლაზმური რეტიკულუმის კედლებში არსებული კალციუმის ტუმბო იწყებს Ca^{2+} -ის იონების დაბრუნებას ტერმინალურ ცისტერნებში. როცა სარკომერის ექსტრარეტიკულურ არეში Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია 10^{-8} მოლ-ზე მეტად შემცირდება, ტროპონინს ჩამოცილდება კალციუმის იონები და აღდგება მისი ნორმალური კონფიგურაცია; ტროპომიოზინი დაუბრუნდება საწყის მდებარეობას; შესუსტდება კავშირი აქტინსა და მიოზინის ძაფებს შორის; დაეცემა მიოზინის ატეფაზური აქტივობა. ეს უკანასკნელი გამოიწვევს ატფ-ის კონცენტრაციის გაზრდას და კუნთი მოდუნდება. კალციუმის ტუმბოს მოქმედებისათვის საჭირო ენერჯიაც ატფ-ის დაშლის შედეგად გამოიყოფა. მაშასადამე, კუნთის მოდუნებაც აქტიური პროცესია.

კუნთოვანი ბოჭკოს მოდუნების დროს აქტინის ძაფები ნაწილობრივ ისევ გამოდის მიოზინის ფარგლებიდან და სარკომერში აღდგება H ზოლისა და I დისკოების 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 მოდუნებული რჩება. კალციუმის ტუმბოს ასეთი მოქმედების გამო, სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ცისტერნებს მოდუნების ფაქტორს უწოდებენ.

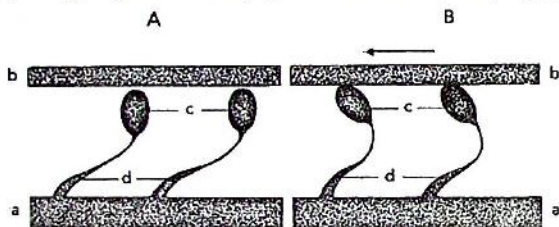
კუნთის გაჭიმვის დროს სარკომერის სიგრძე დიდდება, რადგან აქტინის ფილამენტები ნორმაზე მეტად გამოდის ანიზოტროპული სეგმენტის ფარგლებიდან და ერთმანეთს შორდება Z ფირფიტები. ძირითადად იზრდება I დისკოებისა და H ზოლის სიგრძე. მიოზინის ფილამენტები კი (ე.ი. A დისკოები) ამ შემთხვევაშიც უცვლელი რჩება.

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

ატფ-ის როლი შეკუმშვის პროცესში. პირდაპირი ცდებითაა ნაჩვენები, რომ კუნთის შეკუმშვისათვის საჭირო ენერჯია მიიღება ატფ-ის ჰიდროლიზურად დაშლის შედეგად. არცერთი სხვა ენერგეტიკული რეაქცია (როგორცაა

მაგალითად, ნახშირწყლები აერობული და ანაერობული დაშლა, კრეატინფოსფატის დაშლა) არ წარმოადგენს ენერგიის პირდაპირ წყაროს კუნთის შეკუმშვისათვის. ამ რეაქციების შედეგად გამოყოფილი ენერგია, როგორც წესი, ხმარდება კრეატინფოსფატისა და, რაც მთავარია, ატფ-ის რესინთეზს, კერძოდ, მაკროერგული ბმების წარმოქმნას.

როგორ ხდება ატფ-ის ჩართვა მიოზინის გვერდითი ხიდაკების მოქმედებაში, ჯერ კიდევ დაზუსტებული არ არის. ვარაუდობენ, რომ მოსვენების ფაზაში ატფ-ის თითო მოლეკულა უკავშირდება მსხვილი ფილამენტების განივ მორჩებს (მერომიოზინის თავებს) და იწვევს მათ დეფორმაციას. ამ დეფორმაციის შედეგად მერომიოზინის თავები პერპენდიკულარულ მდებარეობას იღებს წვრილი ფილამენტების მიმართ (სურ. 9), თუმცა მათ შორის მტკიცე კავშირი არ მყარდება ტროპომიოზინის თავისებური მდებარეობის გამო (იხ. წინა პარაგრაფი). აგზნების პროცესში, როცა სარკობლასმაში გადმოსული თავისუფალი Ca^{2+} დაუკავშირდება ტროპონინს და ტროპომიოზინი ღრმად ჩაეშვება აქტინის



სურ. 9. შეკუმშვის პროცესში მსხვილი ფილამენტის მიმართ წვრილი ფილამენტის გადაადგილების ჰიპოთეზური მექანიზმი. a - მიოზინის მოლეკულებისაგან აგებული მსხვილი ფილამენტი, b - წვრილი ფილამენტი, c - მიოზინის მოლეკულის თავი, d - მიოზინის მოლეკულის ყელი.

A - კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნებამდე. B - აგზნების შემდეგ. სრული გამართება ტექსტში.

ორმაგი სპირალის ღარში, მერომიოზინის თავები დაუკავშირდება აქტინს და წარმოიშობა აქტო-მიოზინის კომპლექსები. ამ უკანასკნელთა მოქმედებით იშლება ატფ და გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე მერომიოზინის თავები იხრება თავიანთი კუდების მიმართულებით, ხოლო მათთან დაკავშირებული წვრილი ფილამენტები გადაადგილდება სარკომერის ცენტრისაკენ. ამის შემდეგ ატფ-ის დაუშლელი მოლეკულები იკავებს დაშლილი ატფ-ის ადგილებს, რის შედეგადაც წყდება კავშირი აქტინისა და მიოზინის შორის; განთავისუფლებული განივი მორჩები უბრუნდება საწყის მდგომარეობას და უკავშირდება აქტინის ახალ უბნებს. ე.ი. კვლავ წარმოიქმნება აქტო-მიოზინის კომპლექსები; კვლავ დაიშლება ატფ-ის მოლეკულები; კვლავ გამოიყოფა ენერგია, რომელიც მოხმარდება განივი მორჩების მოხრას და ა.შ.

მერომიოზინის თავების რიტმული მოცილება და ხელახალი დაკავშირება აქტინთან (რაც კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას იწვევს) შესაძლებელია მანამ, ვიდრე გრძელდება ატფ-ის ჰიდროლიზური დაშლა. საკმარისია შეწყდეს ეს

პროცესი, რომ შეუძლებელი გახდება აქტივის დაკავშირება მიოზინთან. ამის შედეგად დაეცემა მიოფიბრილების წინააღმდეგობა გაჭიმვისადმი და კუნთი მოღუნდება.

კუნთი შეზღუდული რაოდენობით შეიცავს ატფ-ს (ბაყაყის კუნთოვანი ქსოვილის 1გ-ში დაახლოებით 5 მკმოლ ატფ-ია). ამიტომ ატფ-ის მარაგი საკმარისი იქნებოდა მხოლოდ რამდენიმე შეკუმშვისათვის, რომ კუნთში არ ხდებოდეს მისი რესინთეზი ადფ-ის რეფოსფორირების გზით. ადფ-ის რეფოსფორირებისათვის საჭირო ფოსფორმჟავა ენერგია კი მიიღება კ რ ე ა ტ ი ნ ფ ო ს ა ტ ი ს ა და გლუკოზის დაშლის შედეგად. კრეატინფოსფატი იშლება კრეატინად და ფოსფორმჟავად. გლუკოზის გარდაქმნა კი ორ ეტაპად მიმდინარეობს. თავდაპირველად ხდება გ ლ ი კ ო ლ ი ზ ი ანუ გლუკოზის რქმეჟავადუღილი. გლიკოლიზი, ისევე როგორც ატფ-ისა და ადფ-ის დაშლა, ანაერობული პროცესია. გლუკოზის გარდაქმნის მეორე ეტაპზე ხდება წარმოშობილი რქმეჟავის 1/5-ის დაჟანგვა, რის შედეგადაც დიდი რაოდენობით გამოიყოფა ენერგია. ეს ენერგია ხმარდება ერთი მხრით, ატფ-ისა და ადფ-ის რეფოსფორირებას, ხოლო მეორე მხრით, რქმეჟავის დანარჩენი 4/5-ის აღდგენას გლუკოზად. დახარჯული გლუკოზის შეფარდება დაჟანგულ რქმეჟავასთან, დაახლოებით, 5-ის ტოლია და მას მ ა ი ე რ ჰ ო ფ ი ს კ ო ე ფ ი ც ი ე ნ ტ ს უწოდებენ. შეკუმშვისათვის საჭირო ჟანგბადის წყაროს კუნთში მ ი ო გ ლ ო ბ ი ნ ი ს ჟანგბადი წარმოადგენს, რომლის მარაგის განახლება სუნთქვის დროს შეთვისებული O_2 -ის ხარჯზე ხდება.

სითბოს წარმოქმნა შეკუმშვის დროს. კუნთებში ჯერ კიდევ მოსვენების მდგომარეობაში ხდება სითბოს წარმოქმნა, რომელიც თბილისისხლიან ცხოველებში ძირითადად ხმარდება სხეულის ტემპერატურის შენარჩუნებას. აგზნებისა და შეკუმშვის დროს სითბოს წარმოქმნის პროცესი რამდენჯერმე ძლიერდება. ჰ ი ლ ი ს მიხედვით ეს პროცესი ორ ფაზას შეიცავს: 1. ს ა წ ყ ი ს ი ს ი თ ბ ო ს ფ ა ზ ა. იგი შედარებით ხანმოკლეა და მოიცავს კუნთის შეკუმშვის პერიოდს; 2. და გ ვ ი ა ნ ე ბ უ ლ ი ანუ აღდგენითი სითბოს ფაზა. მეორე ფაზა უფრო ხანგრძლივია; გრძელდება რამდენიმე წუთს და მოიცავს შეკუმშვის დამთავრების შემდგომ პერიოდს, ე.წ. როცა კუნთი უკვე მოღუნებულია.

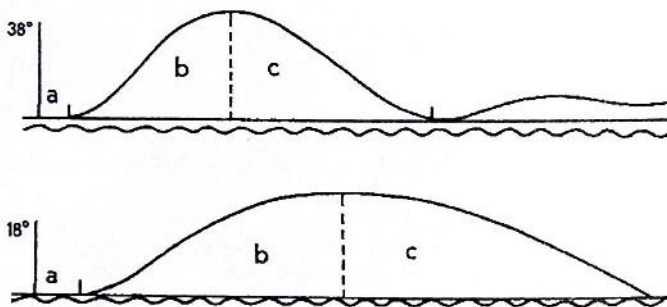
უფრო გვიან დაზუსტებულ იქნა ის ენერგეტიკული რეაქციები, რომლებიც განაპირობებენ სითბოს წარმოქმნას. ამის საფუძველზე ს ა წ ყ ი ს ი ს ი თ ბ ო ს სამ კომპონენტად ყოფენ: 1. ა ქ ტ ი ვ ა ც ი ი ს ს ი თ ბ ო, რომელიც წინ უსწრებს შეკუმშვის დაწყებას და დაკავშირებული უნდა იყოს აგზნების შედეგად სარკობლაზმაში თავისუფალი Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის მომატებასთან; 2. და მ ო კ ლ ე ბ ი ს ს ი თ ბ ო. იგი გამოიყოფა კუნთის შეკუმშვის პროცესში. დამოკლების სითბოს რაოდენობა კუნთის დამოკლების პირდაპირ პროპორციულია და არ იცვლება დამბუბლობის მიხედვით; 3. მ ო ლ უ ნ ე ბ ი ს ს ი თ ბ ო, რომელიც წარმოიშობა კუნთის მოღუნების ფაზაში.

აღდგენითი სითბოს პროდუქცია ორ ეტაპად მიმდინარეობს. პირველ ეტაპზე სითბოს წარმოშობა ხდება ანაერობული პროცესების: კრეატინფოსფატის დაშლისა და გლიკოლიზის შედეგად. მეორე ეტაპზე კი სითბო წარმოიქმნება აერობული პროცესების საფუძველზე, როცა რქმეჟავას 1/5 იჟანგება და განთავისუფლებული ენერგიის ხარჯზე რქმეჟავას დანარჩენი 4/5 აღდგება გლუკოზად. აღდგენითი სითბოს უდიდესი ნაწილი (90%) წარმოიქმნება

გლუკოზის გარდაქმნის აერობულ ფაზაში. ანაერობულ ფაზაში კი აღდგენითი სითბოს მხოლოდ 10% წარმოიქმნება.

კუნთის გათოშვა. ცხოველური ორგანიზმის სიკვდილის შემდეგ კუნთებში სწრაფად იშლება ატფი და მისი კონცენტრაცია ეცემა გარკვეულ კრიტიკულ დონეზე დაბლა. ასეთ პირობებში აქტივისა და მიოზინის ფილამენტები ხისტად უერთდება ერთიმეორეს და კუნთი მაგრდება. ასეთ მოვლენას გათოშვა (rigor mortis) უწოდებენ. გათოშვის მოხსნა, ე.ი. კუნთების ხელახალი დარბილება, ხდება მას შემდეგ, როცა დაიწყება საკუთრივ შეკუმშავი ცილების დაშლა ანუ ავტოლიზი.

კუნთის შეკუმშვის ფორმები. კუნთის შეკუმშვის პროცესის შესასწავლად, მისი მიმდინარეობის კანონზომიერებების დასადგენად, მიმართავენ შეკუმშვის გრაფიკულ ჩაწერას კიმოგრაფზე (იხ. სურ. 10).



სურ. 10. კანჭის ტყუპი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის მექანოგრამები.

a - ფარული პერიოდი, b - საკუთრივ შეკუმშვის ფაზა, c - მოდუნების ფაზა. ზედა მრუდი ჩაწერილია 38°-ზე, ხოლო ქვედა მრუდი 18°-ზე. სინუსოიდური ხაზი - დროის კალიბრება: ერთი რხევა შეესაბამება 10 მს-ს (ბერიტაშვილი).

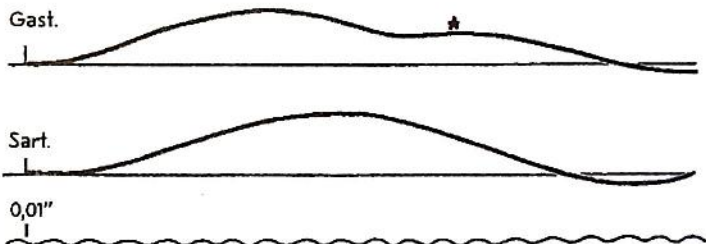
შეკუმშვის გრაფიკული ჩანაწერი, მისი კონფიგურაცია დამოკიდებულია არა მარტო კიმოგრაფის ბრუნვის სისწრაფეზე, არამედ გალიზიანების პირობებზეც. მაგალითად, თუ კუნთი ღიზიანდება ერთჯერადად, მაშინ აღმოცენდება შეკუმშვის ერთი ტალღა, რომლის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული გამღიზიანებლის ბუნებაზე. ერთი და იგივე სისწრაფით მბრუნავ კიმოგრაფზე ასეთი შეკუმშვა მუდამ ერთი და იგივე ფორმისაა. ასეთ სტაბილურ შეკუმშვას ერთხელობრივს უწოდებენ (სურ.10). სურათიდან ჩანს, რომ კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა არ იწყება კუნთის გალიზიანებისთანავე, არამედ გადის გარკვეული დრო (რამდენიმე მილისეკუნდი) და მხოლოდ შემდეგ იწყება შეკუმშვა. დროის იმ მონაკვეთს, რომელიც გადის გალიზიანების მომენტიდან შეკუმშვის დაწყებამდე, შეკუმშვის ფარული პერიოდი ეწოდება (სურ. 10, a). ფარული პერიოდის შემდეგ კუნთი იწყებს შეკუმშვას, რომელიც ორ

ფაზას შეიცავს: დამოკლების ანუ საკუთრივ შეკუმშვის ფაზას და დაგრძელების ანუ მოდუნების ფაზას.

ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ერთხელობრივი შეკუმშვის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული გამლიზიანებლის რაობაზე, მაგრამ იგი ცვალებადობს კუნთის ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით. ასე მაგალითად, კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა მით უფრო ძლიერია და ხანმოკლე, რაც უფრო დასვენებულია კუნთი, ან რაც უფრო მაღალია (არა უმეტეს 40°C) მისი ტემპერატურა (სურ. 10).

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. 11).

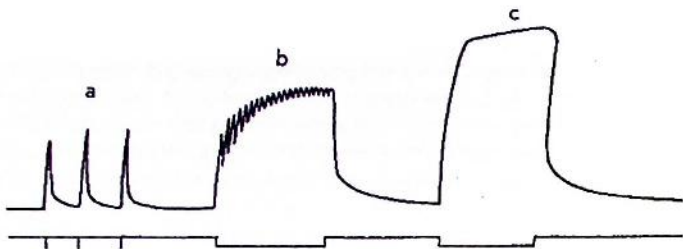


სურ. 11. სხვადასხვაგვარი ბოჭკოების შემცველი კუნთების ერთხელობრივი შეკუმშვები.

ზედა მრუდი – ბაყაყის კანჭის ტყუპი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა. მრუდზე აღინიშნება ორი შემადგენელი: პირველი შეესაბამება თეთრი ბოჭკოების შეკუმშვას, ხოლო მეორე – წითელი ბოჭკოების შეკუმშვას.

ქვედა მრუდი – თეთრი ბოჭკოების შემცველი თერძის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა (ბერიტაშვილი).

ტეტანური შეკუმშვა. თუ ჩონჩხის 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 შეკუმშვით (სურ. 12, a). სხვა სურათი მიიღება, თუ რიტმული გაღიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს ჯერ 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. 12. კუნთის შეკუმშვები გალიზიანების სხვადასხვა სიხშირეზე.

a - ერთხელობრივი შეკუმშვები, b - დაბალი სიხშირის რიტმული გალიზიანებით გამოწვეული კბილოვანი ტეტანური შეკუმშვა, c - შედარებით მაღალი სიხშირის რიტმული გალიზიანებით გამოწვეული გლუვი ტეტანური შეკუმშვა. ქვედა ხაზზე აღნიშნულია კუნთის გალიზიანების მომენტები (ფერვორნი).

(სურ. 12, b, c). შთაბეჭდილება ისეთია, თითქოს მოხდა კუნთის გაშეშება შეკუმშულ მდგომარეობაში. ასეთი შეკუმშვა ტეტანური შეკუმშვის, ანუ ტეტანუსის სახელს ატარებს (ტეტანოს ბერძნულად გაშეშებას ნიშნავს).

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 კბილოვან ტეტანუსს უწოდებენ (სურ. 12, 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 გლუვ ტეტანუსს უწოდებენ (სურ. 12, c).

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

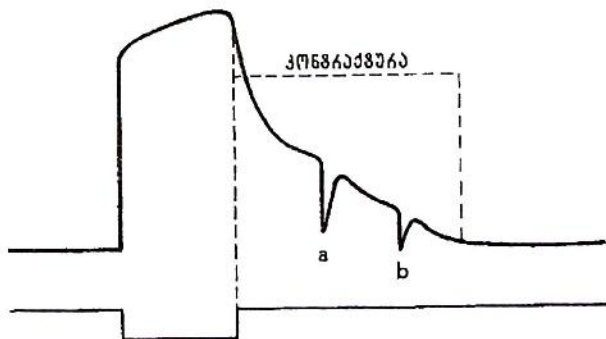
ჩონჩხის კუნთის ისეთ შეკუმშვას, რომელიც შედარებით ხანგრძლივად მიმდინარეობს და გამოიწვევა აგზნების გარეშე, კონტრაქტურულ შეკუმშვას ანუ კონტრაქტურას უწოდებენ.

კონტრაქტურულ შეკუმშვას იწვევს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება, მაგალითად, ზოგიერთი მყავა. ასეთი ნივთიერება დიფუზიით შედის კუნთოვან ბოჭკოებში და, აგზნების გარეშე, მოქმედებაში მოჰყავს შეკუმშვის მექანიზმი.

ამგვარი შეკუმშვა შესწავლილი იქნა ტიგელის მიერ, რომელმაც მას ქიმიური კონტრაქტურა უწოდა.

კონტრაქტურული შეკუმშვა შეიძლება გამოვლინდეს კუნთის შედარებით ძლიერი და ხანგრძლივი ელექტრული გაღიზიანების პირობებშიც. ასეთი გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კუნთი ხშირად მაშინვე არ დუნდება, არამედ ერთხანს განაგრძობს შეკუმშვას. ეს ნარჩენი შეკუმშვა კონტრაქტურაა და არა კუნთის პასიური მექანიკური თვისების - პლასტიკურობის გამოვლენა. ამას ისიც ადასტურებს, რომ თუ მიოგრაფის ბერკეტზე ხელის დაჭერით დავძლევთ კუნთის პლასტიკურობას, გაჭიმვის მოხსნის შემდეგ კუნთი ისევ დამოკლდება გარკვეული ხარისხით (სურ. 13).

კუნთის ელექტრული გაღიზიანების შემდეგ განვითარებული კონტრაქტურის მექანიზმი პრინციპულად არ განსხვავდება ქიმიური კონტრაქტურის მექანიზმისაგან. საქმე ის არის, რომ ხანგრძლივი და ძლიერი გაღიზიანებისას შეკუმშვისათვის საჭირო ენერგეტიკული პროცესების შედეგად კუნთში ინტენსიურად ზდება დაშლის პროდუქტების ანუ მეტაბოლიტების წარმოქმნა.



სურ. 13. კონტრაქტურული შეკუმშვის გამოვლენა ძლიერი და ხანგრძლივი ტეტანუსის შემდეგ.

a და b - კუნთის ხანმოკლე გაჭიმვის მომენტები.

ორგანიზმიდან ამოჭრილ კუნთში დიდი რაოდენობით გროვდება მეტაბოლიტები, რადგან, სისხლის მიმოქცევის დარღვევის გამო, არ ზდება მათი გამოტანა გარეთ. დიდი რაოდენობით დაგროვილი მეტაბოლიტები კი უშუალოდ მოქმედებს შეკუმშვაზე და მიოფიბრილებს შეკუმშულ მდგომარეობაში იჭერს.

კუნთის იზომეტრული და იზოტონური შეკუმშვა. ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის გარეგნული გამოხატულება ცვალებადობს იმის მიხედვითაც, თუ რა რეჟიმში ზდება შეკუმშვის გრაფიკული ჩაწერა. თუ ორგანიზმიდან ამოჭრილი კუნთის ბოლოები არ არის დაფიქსირებული მაგარ საგანზე, მაშინ კუნთის შეკუმშვა მთლიანად გამოვლინდება კუნთის დამოკლებით (სიგრძის შემცირე-

ბით). ამგვარ პირობებში კუნთი იკუმშება ისე, რომ იცვლება მისი სიგრძე, მაგრამ უცვლელი რჩება დამაბულობა ანუ ტონუსი. ასეთ რეჟიმში მიმდინარე შეკუმშვას იზოტონურ შეკუმშვას უწოდებენ. ხოლო თუ ორგანიზმიდან ამოკვეთილი კუნთი მყარ საგანზეა დამაგრებული ორივე ბოლოთი მაქსიმალურად გაშლილ მდგომარეობაში, მაშინ შეკუმშვის დროს კუნთის სიგრძე უცვლელი რჩება და იზრდება კუნთის მხოლოდ დამაბულობა. 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.

ჩონჩხის კუნთის ელექტრული ეფექტები

უკვე აღნიშნული იყო, რომ თუ ცოცხალ კუნთზე მოქმედებს სათანადო ინტენსივობის გარტანნი აგენტი (გამლიზიანებელი ძალა) კუნთში აღიძვრება რთული ბიოლოგიური პროცესი - აგზნება.

აგზნების პროცესზე დაკვირვება შეუძლებელია შეუიარაღებელი თვალით. ამიტომ წინათ, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, კუნთში მიმდინარე აგზნების, აგრეთვე მისი დამახასიათებელი ნიშნებისა თუ კანონზომიერებების შესახებ მსჯელობდნენ იმავე კუნთის შეკუმშვების 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 (1791 წ.) აღმოაჩინა ე.წ. „ცხოველური ელექტრობა“, ხოლო დიუბუა რაიმონმა საბოლოოდ დაასაბუთა, რომ აგზნების პროცესს მუდამ თან ახლავს ელექტრული დენის აღძვრა.

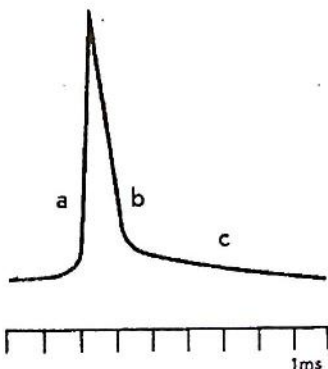
ელექტრული დენი კუნთში შეიძლება წარმოიშვას კუნთის დაზიანების დროს (მათეუჩი, დიუბუა რაიმონი). ასე მაგალითად, თუ ცოცხალი კუნთის ერთ უბანს დავაზიანებთ (ჩაჭრით სკალპელით), მაშინ დაზიანებულსა და დაუზიანებელ ადგილებს შორის აღიძვრება ელექტრული დენი. ასეთ დენს დაზიანების ან დემარკაციულ დენს უწოდებენ.

ელექტრული დენი კუნთში აღიძვრება აგზნების დროსაც. ელექტრულ დენს, რომელიც კუნთში აგზნების დროს წარმოიშობა, პირობით, მოქმედების ანუ აგზნების დენს (ზოგჯერ კი აგზნების პოტენციალსაც) უწოდებენ მოქმედების დენის ნახვა შეიძლება თუ კუნთზე მოვათავსებთ ორ ელექტროდს და ამ ელექტროდებს სათანადო წესით მიუერთებთ კათოდურ ოსცილოგრაფს. იმის გამო, რომ კუნთის აგზნების ანუ მოქმედების დენი მეტად სუსტია, საჭიროა მისი წინასწარი გაძლიერება და ასეთი სახით ოსცილოგრაფზე მიწოდება. ოსცილოგრაფის ეკრანზე ჩონჩხის კუნთის მოქმედების დენი მახვილი პიკის სახით აღირიცხება (სურ. 14). ამიტომ მას პიკოვან პოტენციალსაც უწოდებენ. სურათიდან ჩანს, რომ ჩონჩხის კუნთის პიკოვანი პოტენციალი

3 კომპონენტისაგან შედგება: მაღალი ამპლიტუდის სწრაფი ამავალი ფაზა (a), სწრაფი დამავალი ფაზა (b) და დაბალი ამპლიტუდის ნელი დამავალი ფაზა (c). სწრაფი ფაზების საერთო ხანგრძლივობა, ჩვეულებრივ, მცირე ფარგლებში მერყეობს და დაახლოებით 2 მილისეკუნდის (მს) ტოლია. დაბალამპლიტუდიანი ნელი ფაზა შედარებით ხანგრძლივია და 7-8 მს-ს აღწევს. მაშასადამე, ჩონჩხის კუნთის აგზნების პოტენციალის ხანგრძლივობა დაახლოებით 10 მს-ის ტოლია.

კუნთის აგზნების ანუ მოქმედების დენი თითქმის 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



სურ. 14. ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანი ბოჭკოს მექმედების დენი.

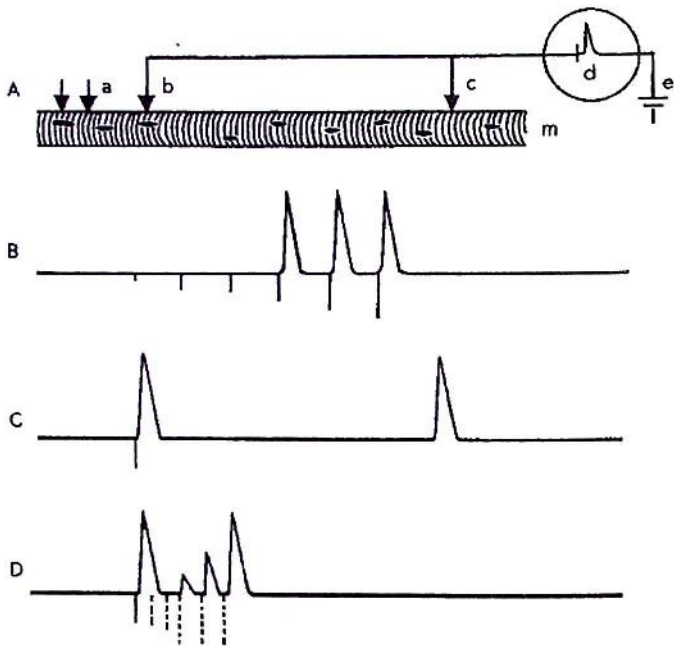
a - დეპოლარიზაციის ფაზა, b - რეპოლარიზაციის ფაზა,

c - „კვალის“ დეპოლარიზაცია.

ქვედა ხაზი - დროის კალიბრება: თითო დანაყოფი შეესაბამება 1 მს-ს.

იგივე ინტენსივობისაა. უკვე ზღურბლოვანი გალიზიანების დროს კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნება მაქსიმალურია და არ იცვლება (ანუ გრადაციას არ განიცდის) გამლიზიანებელი ძალის შემდგომი ზრდის შესაბამისად (სურ. 15, B). გარდა ამისა, ნაჩვენები იქნა, რომ აგზნების პროცესი, წარმოიშობა რა გალიზიანების უბანში, მთელ კუნთოვან ბოჭკოში ვრცელდება შესუსტების გარეშე ანუ უ დ ე კ რ ე მ ე ნ ტ ო დ (სურ. 15, C).

დადგენილია, რომ აგზნების მიმდინარეობის დროს კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნებადობა დაქვეითებულია. აგზნებადი სისტემის ასეთ მდგომარეობას რ ე ფ რ ა ქ ტ ე რ უ ლ ს უწოდებენ. რეფრაქტერულ პერიოდში კუნთის აგზნებადობა არათანაბრად დაქვეითებული: დასაწყისში აგზნებადობა მთლიანად გამქრავ



სურ. 15. ჩონჩხის განივზოლიანი ბოჭკოს აგზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად (სქემა).

A – a - გამღიზიანებელი ელექტროდების წყვილი, b და c - აღმრიცხველი ელექტროდები, e - „მიწასთან“ მიერთებული მეორე აღმრიცხველი ელექტროდი (უნიპოლარული რეგისტრაცია).

B – კუნთოვანი ბოჭკო ღიზიანდება მზარდი ამპლიტუდის ერთხელობრივი ელექტრული კვებებებით. ჩანს, რომ ზღურბლოვან გაღიზიანებაზე აგზნების პოტენციული მაქსიმალური ინტენსივობისაა.

C – ბოჭკოს ერთჯერადი გაღიზიანება ზეზღურბლოვანი ელექტრული კვებებებით. b და c ელექტროდებით აღრიცხული აგზნების პოტენცი-ალები თანაბარი ინტენსივობისაა, რაც აგზნების უდეკრემენტო გავრცე-ლებას ადასტურებს.

D – ბოჭკოს გაღიზიანება წყვილი სტიმულებით, რომელთა შორის ინტერ-ვალი პროგრესულად იზრდება. მცირე ინტერვალის შემთხვევაში მეორე სტიმული უეფექტოა (აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა). ინტერვა-ლის თანდათანობით გაზრდის პარალელურად იზრდება მეორე სტიმულის ეფექტიც (შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა).

ლია. ხოლო შემდეგ ხდება მისი თანდათანობით აღდგენა ნორმამდე. რეფრაქტერული პერიოდის იმ მონაკვეთს, როცა კუნთი აბსოლუტურად აუგზნებადია, ე.ი. განმეორებით ველარ იგზნება რაგინდ ძლიერიც არ უნდა იყოს გალიზიანება, აბსოლუტურ რეფრაქტერულ ფაზას უწოდებენ. აგზნებადობის აღდგენის პერიოდს კი, რომელიც შედარებით ხანგრძლივია და რამდენიმე მილისეკუნდს 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. 15, D).

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

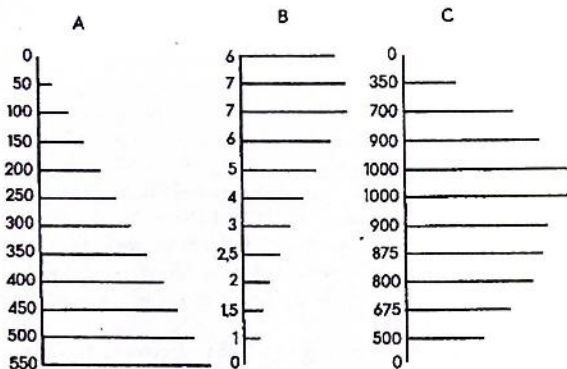
აგზნების იზოლირებული გატარება კუნთოვან ბოჭკოში. როცა ზღურბლოვანი გალიზიანების შედეგად ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს ერთ რომელიმე ნაწილში აგზნება წარმოიშობა, ეს აგზნება ვრცელდება, მაგრამ მხოლოდ ამ ბოჭკოს ფარგლებში; მეზობელ ბოჭკოებზე აგზნება არ გადადის. ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების იზოლირებული გატარების გამო შესაძლებელია, რომ ერთი კუნთის ფარგალში იკუმშებოდეს ესა თუ ის ბოჭკო ან ბოჭკოთა კონა, ხოლო დანარჩენი ბოჭკოები არააქტიურ, მოდუნებულ 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, დინამიკური მუშაობა ეწოდება. დინამიკური 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 იზრ-

დება 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. 16-ზე მოცემულია დიაგრამა (უოლერის 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



სურ. 16. უოლერის დიაგრამა.

დიაგრამაში გრაფიკულად წარმოდგენილია სამი სიდიდე:

A - კანჭის ტყუბი კუნთის დატვირთვა გრამებში;

B - კუნთის შეკუმშვის სიდიდე მილიმეტრებში;

C - შესრულებული მუშაობის რაოდენობა გრამ-მილიმეტრებში.

სრული განმარტება ტექსტში.

პირობებში (ციფრები აღნიშნავენ შეკუმშვის სიდიდეს მილიმეტრებში). მესამე სვეტში მოცემულია შესრულებული მუშაობის მნიშვნელობები გრამ-მილიმეტრებში (გრამიკულად და ციფრობრივად). დიაგრამიდან ჩანს, რომ კუნთის დატვირთვის გადიდება ხდება პროგრესულად. ამის შესაბამისად კუნთის შეკუმშვები, ერთი და იგივე გადიზიანების საპასუხოდ, თავდაპირველად იზრდება, ხოლო შემდეგ, დაწყებული 150 გ-დან, შემცირებას იწყებს. შესრულებული მუშაობის რაოდენობაც, კუნთის დატვირთვის გადიდების პარალელურად, თავდაპირველად მატულობს, ხოლო შემდეგ - მცირდება. მაგრამ შესრულებული მუშაობის რაოდენობის შემცირება უფრო გვიან ე.ი. უფრო დიდ ტვირთზე იწყება, ვიდრე კუნთის შეკუმშვების შესუსტება.

კუნთის აბსოლუტური ძალა. ვველა კუნთს აქვს ტვირთის ადგილიდან დაძვრის სრულიად განსაზღვრული უნარი, რომელსაც კუნთის აბსოლუტური ძალა უწოდებენ. აბსოლუტური ძალა იზომება იმ მაქსიმალური

ტვირთის სიდიდით, რომელიც გაღიზიანებულ კუნთს შეუძლია დაძრას ადგილიდან. აბსოლუტური ძალის სიდიდე დამოკიდებულია კუნთის შემადგენელი ბოჭკოების რიცხვზე. პარალელურბოჭკოებიან კუნთში, რომელშიც კუნთოვანი ბოჭკოები კუნთის სიგრძივი ღერძის პარალელურადაა განლაგებული და მის 2/3-ზე ვრცელდება, ბოჭკოების რიცხვი განაპირობებს კუნთის დიამეტრს. მაშასადამე, შეიძლება გარკვეული თანაფარდობის დამყარება აბსოლუტურ ძალასა და განივკვეთის ფართს შორის – რაც მეტია განივკვეთის დიამეტრი, მით მეტია კუნთის აბსოლუტური ძალა. მაგრამ ფრთისებრი კუნთების მიმართ ასეთი განსაზღვრა არ არის სამართლიანი. ვინაიდან ასეთ კუნთებში განივკვეთის დიამეტრით არ შეიძლება წარმოდგენა ვიქონიოთ შემადგენელი ბოჭკოების რიცხვზე. აქ კუნთის ძალა გარკვეულ თანაფარდობაშია კუნთის „ფიზიოლოგიურ“ განივკვეთთან, ანუ მისი ყველა ბოჭკოს განივი კვეთის ფართობების ჯამთან – რაც უფრო მეტია ფრთისებრი კუნთის ფიზიოლოგიური განივკვეთი, მით მეტია ამ კუნთის ძალა.

კუნთის მუშაობის მარგი ეფექტი. ცოცხალი კუნთი მექანიკურ მუშაობას ქიმიური ენერჯიის ხარჯვის საფუძველზე ასრულებს. აღსანიშნავია, რომ კუნთის მუშაობის მარგი ეფექტი, ჩვეულებრივ, მეტია ნებისმიერი ორთქლის მანქანის მარგი ეფექტზე, რაც გამოწვეულია იმით, რომ არცერთ ორთქლის მანქანაში ქიმიური ენერჯია უშუალოდ მექანიკურ ენერჯიაში არ გადადის. ორთქლის 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 ენერჯიის ფორმის შეცვლა, მით უფრო მეტი იქნება ენერჯიის დანაკარგი, ე.ი. მით ნაკლები იქნება მარგი ქმედების ეფექტი. ოპტიმალურ პირობებში კუნთის მიერ დახარჯული ენერჯიის 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 განპირობებულია იმით, რომ ცოცხალი კუნთის მიოფიბრილები ქიმიურ-დინამიკური მანქანის პრინციპით მუშაობს, რომელშიც ქიმიური ენერჯია უშუალოდ გადადის მექანიკურში და ამიტომ მცირეა ენერჯიის დანაკარგი.

ვარჯიშის გავლენა კუნთის მუშაობაზე. ინტენსიური და ხანგრძლივი მუშაობა გავლენას ახდენს კუნთის ანატომიურ-პისტოლოგიურ აგებულებაზე: კუნთის ბოჭკოები მსხვილდება, რასაც მოსდევს მთლიანი კუნთის გამსხვილება. მაგალითად, ადამიანის ზედა კიდურების მომხრე კუნთებში, რომლებიც გამშლელზე მეტ მუშაობას ასრულებენ, კუნთოვანი ბოჭკოები უფრო მსხვილია, ვიდრე გამშლელ კუნთებში. ქვედა კიდურებში კი პირიქით: გამშლელები უფრო ინტენსიურ მუშაობას ასრულებენ და მათი ბოჭკოები უფრო მსხვილებია, ვიდრე მომხრელი კუნთების ბოჭკოები. სპორტსმენებში კუნთოვანი ბოჭკოები და მთლიანი კუნთებიც უფრო მსხვილია, ვიდრე ანალოგიური კუნთები და მათი შემადგენელი ბოჭკოები ისეთ ადამიანებში, რომლებიც ფიზიკურ ვარჯიშს არ ეწევიან.

ვარჯიშის შედეგად კუნთოვან ბოჭკოთა გამსხვილება მიოფიბრილების გამსხვილებაზე არ არის დამოკიდებული. ბოჭკოს გამსხვილება ძირითადად

ხდება სარკობლაზმის გაზრდის და ახალი მიოფიბრილების წარმოშობის გამო.

ვარჯიში გავლენას ახდენს აგრეთვე კუნთში ქიმიური პროცესების მსვლელობაზე. ნავარჯიშებ კუნთში უფრო მეტი რაოდენობით წარმოიშობა 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 განვჯირონილ, გავარჯიშებულ კუნთში მუშაობის დროს რძემჟავა არ გროვდება, ან გროვდება გაცილებით მცირე რაოდენობით, ვიდრე გაუვარჯიშებულ კუნთში. ამრიგად, ვარჯიში, წვერთნა ზრდის კუნთის მუშაობის უნარს, როგორც მორფოლოგიური ცვლილებების გამო, ისე განსაზღვრული ფიზიკური ქიმიური ცვლილებების შედეგად.

სტატიკური ძალვა შრომის დროს. შრომის პროცესში კუნთები ხშირად ტვირთის მორიგეობით აწვევ-დაწვევას კი არ აწარმოებს, არამედ ტვირთის ხანგრძლივად დატვირას ერთ რომელიმე მდგომარეობაში. კუნთების ამგვარ მოქმედებას სტატიკური ძალვა უწოდებენ.

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

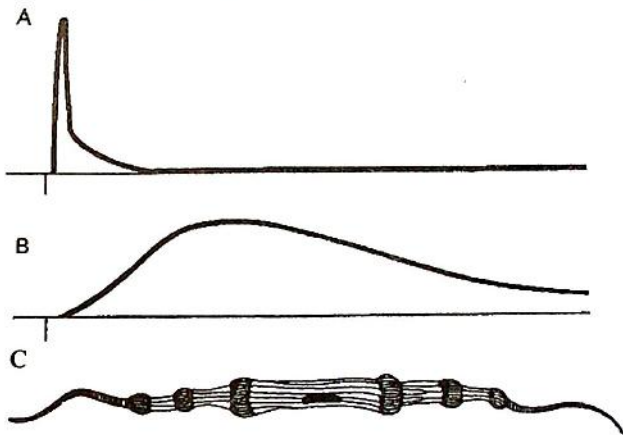
გლუვი კუნთის მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები

გლუვი კუნთის მორფო-ფუნქციურ ერთეულს გლუვი კუნთოვანი ბოჭკო წარმოადგენს, რომელსაც მეტწილად თითისტარისებრი ფორმა აქვს: შუაში მსხვილია, ბოლოებზე კი თანდათან წვრილდება (სურ. 17, A). ხერხემლიან ცხოველებში გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოები ზომით უფრო მცირეა ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებთან შედარებით. მათი სიგრძე მერყეობს 20-400 მკმ-ის ფარგლებში, ხოლო სიგანე არ აღემატება 2 - 10 მკმ-ს.

გლუვი ბოჭკო გარედან დაფარულია ძალიან თხელი შემაერთებელქსოვილოვანი გარსით, რომელსაც მიოლოქმა (ანუ სარკოლემას) უწოდებენ. მიოლოქმისაგან შექმნილი პარკი ამოვსებულია სარკობლაზმით. სარკობლაზმაში გვხვდება ენ. მკვრივი სხეულები, რომლებიდანაც დიდი რაოდენობით გამოდის აქტინის შემცველი წვრილი ფილამენტები (სურ. 17, B). ორი მეზობელი მკვრივი სხეულიდან გამოსული წვრილი ფილამენტებისაგან იქმნება თითისტარისებრი კომპლექსი, რომლის ცენტრშიც მოთავსებულია მიოზინის მსხვილი ფილამენტი დამახასიათებელი გვერდითი მორჩებით. ამრიგად გლუვი კუნთში მკვრივი სხეულებს იგივე ფუნქცია აქვს, რაც ჩონჩხის კუნთებში Z ფირფიტებს.

მათ შორის მრავლად გვხვდება ე.წ. ნაპრალოვანი კავშირები (ინგ. gap junctions), რომელთა საშუალებითაც აგ ზნების პროცესი ერთი ბოჭკოდან თავი-¹ სუფლად გადადის მეზობელ ბოჭკოებზე და შეუძლია მოიცვას მთელი კუნთი. სწორედ აგ ზნების ფართო გავრცელება განაპირობებს სინციტიური კუნთის მთლიან შეკუმშვას, მიუხედავად იმისა, რომ იგი ინერვირებულია მხოლოდ მცირე რაოდენობის ნერვული ბოჭკოებით. ამრიგად, აღწერილი სტრუქტურის გლუვი კუნთი ფუნქციური სინციტიუმი და არა მორფოლოგიური.

დისკრეტული ტიპის კუნთებს ეკუთვნის თვალის ცილიარული და ფერადი გარსის რადიალური კუნთები. ამ კუნთებში ბოჭკოები განცალკევებულია ერთიმეორისაგან არა მარტო სტრუქტურულად, არამედ ფუნქციურადაც, ამი-



სურ. 18. ჩონჩხისა და გლუვი კუნთების შეკუმშვები.

A - კანჭის ტყუპი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა.

B - გლუვი კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვა.

C - ბელურის კუჭიდან აღებული გლუვი კუნთის პერისტალტიკური შეკუმშვები. კუნთი გაღიზიანებულია ნ-ჯერ, რის საპასუხოდაც აღმოცენდა შეკუმშვის 6 ტალღა (მაქსიმოვიდან).

ტომაც აგ ზნება თითოეულ მათგანში იზოლირებულად ვრცელდება, რის გამოც ყველა ბოჭკოს, 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 არამარტო მთლიან ორგანიზმში (მაგ., კუჭის, ნაწლავის, შარდის ბუშტის, შარდსაწვეთის და სხვა ორგანოების კუნთები), არამედ ორგანიზმიდან ამოჭრის შემდეგაც, თუ იგი მოთავსებული იქნება სათანადო პირობებში.

სპონტანური რიტმული მოქმედება საკუთრივ გლუვი კუნთოვანი ბოჭკო-

ების თვისებაა, რაც იმით მტკიცდება, რომ გლევი კუნთიდან ამოჭრილი ვიწრო ზოლი ავტომატური მოქმედების უნარს არ კარგავს ნერვული ელემენტების სრული მოცილების შემდეგაც კი. ამრიგად, გლევი კუნთის ავტომატია მიოგენური წარმოშობისა და ნერვული ელემენტები მის რეკულაციას ახდენს მხოლოდ. ავტომატური მოქმედების ხელშეწყობა ფაქტორებს წარმოადგენს: გარემომცველ არეში Ca^{2+} -ის სათანადო კონცენტრაცია, ერთვალენტოვანი და ორვალენტოვანი დადებითი იონების კონცენტრაციათა გარკვეული თანაფარდობა და ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერების (ქოლინის) არსებობა. ქოლინის დაწვეთების საპასუხოდ გლევი კუნთში აღიძვრება ან ძლიერდება უკვე არსებული რიტმული შეკუმშვები.

გლევი კუნთის სპონტანური მოქმედების ცალკეული კომპონენტები ერთხელობრივ შეკუმშვებს წარმოადგენს, რომელთაც ყოველთვის უსწრებს წინ აგზნება და მოქმედების დენი.

გლევი კუნთის ჩამკეტი მოქმედება. გლევი კუნთის მეორე დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს ის, რომ ზოგიერთ კუნთს, გარკვეულ პირობებში, შეუძლია პასიურად (ე.ი. აგზნების გარეშე) დამოკლდეს და გამაგრდეს. გლევი კუნთის ამგვარი რეაქცია, რომელსაც „ჩამკეტი“ მოქმედება შეიძლება ვუწოდოთ, კარგად აქვს გამოხატული ორსაგდულიანი მოლუსკის დამხურავ კუნთს. ეს კუნთი ორი კონისაგან შედგება. ერთი მათგანი რუხია, ხოლო მეორე – თეთრი. რუხი კონის შეკუმშვა ნიჟარების დახურვას იწვევს მაგრამ ვინაიდან რუხი ბოჭკოების შეკუმშვა აქტიური პროცესია (ე.ი. აგზნების შედეგად გამოიწვევა) მას არ შეუძლია დიდხანს დაიჭიროს ნიჟარები დახურულ მდგომარეობაში. ფეკრობენ, რომ ნიჟარების დიდი ხნით დახურვის ფუნქციას დამხურავი კუნთის მეორე კონა ასრულებს: თეთრი ბოჭკოები პასიურად მიყვება რუხი კონის შეკუმშვას, ხოლო როცა ნიჟარები დაიხურება, მაშინ თეთრი კუნთოვანი კონა სწრაფად მაგრდება.

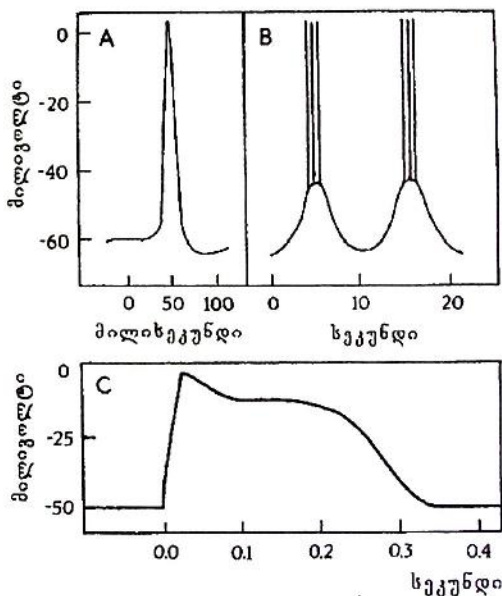
აღმნიანის ორგანიზმშიც გვხვდება ისეთი გლევი კუნთები, რომლებსაც, აქტიური შეკუმშვის გარდა, „ჩამკეტი“ მოქმედების უნარიც გააჩნია. ასეთი უნარით აღჭურვილია, მაგალითად, ის გლევი კუნთები, რომლებიც კუჭის, შარდის ბუშტის და უკანა გასაჯლის სფინქტერებს ქმნის.

აღნიშნული კუნთების „ჩამკეტი“ მექანიზმის შესახებ სხვადასხვა მოსაზრება იყო გამოთქმული, რომელთა შორის ყველაზე უფრო ლოგიკურია და მისაღები შემდეგი: გლევი კუნთის შეკუმშვის საწყის ეტაპზე მიოზინ კინაზასა და მიოზინ ფოსფატაზას აქტივობა მაღალია, რის გამოც აქტინის ძაფებთან მიოზინის თავების მიერთება-მოცილების ციკლი სწრაფად მიმდინარეობს და შეკუმშვაც შედარებით სწრაფია. მაგრამ შემდეგ, აღნიშნული ფერმენტების აქტივობის დაქვეითებასთან ერთად, თანდათან ნელდება აქტინისა და მიოზინის ციკლური რეაქცია და ბოლოს, აღარ იშლება რა ატფ-ი, მიოზინის თავი მიერთებული რჩება აქტინთან. ასეთ სიტუაციაში გლევი კუნთი, ენერჯის ხარჯვის გარეშე, დიდხანს რჩება შეკუმშულ მდგომარეობაში და სფინქტერიც ჩაკეტილია.

მოსვენების პოტენციალი და აგზნების პოტენციალი. მოსვენების პოტენციალის სიდიდე ცვალებადობს გლევი კუნთის ტიპის მიხედვით. აგრეთვე, ამ კუნთების ფუნქციური მდგომარეობის შესაბამისად. ნორმალურ პირობებში იგი მერყეობს -50 მვ-სა და -60 მვ-ის ფარგლებში. მაშასადამე იგი 30 მვ-ით

ნაკლებია ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალზე.

გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნების პოტენციალი (ანუ მოქმედების დენი) სხვადასხვა ფორმით შეიძლება გამოვლინდეს. სინციტიური ბოჭკოების უმრავლესობაში მოქმედების დენი პიკისებრი პოტენციალის ფორმით ვლინდება, რომლის ხანგრძლივობა დაახლოების 10 – 50 მს-ის ტოლია (სურ. 19. A). სხვა ბოჭკოებში აგზნების პოტენციალის დამავალ მუხლზე (ე.ი. რეპოლარიზაციის ფაზაში) აღირიცხება კარგად გამოხატული პლატო (სურ. 19. C). ამ უკანასკნელის ხანგრძლივობა მერყეობს რამდენიმე ასეულიდან – ათას მილისეკუნდამდე. ვარაუდობენ, რომ აგზნების პოტენციალის პლატო განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ისეთი გლუვი კუნთებისათვის, რომლებსაც შედარებით ხანგრძლივი შეკუმშვა ახასიათებს.



სურ. 19. გლუვი კუნთის მოქმედების პოტენციალები.

A – გლუვი კუნთის მოქმედების პოტენციალი, რომელიც გამოიწვევა ერთჯერადი გარეგანი გაღიზიანებით.

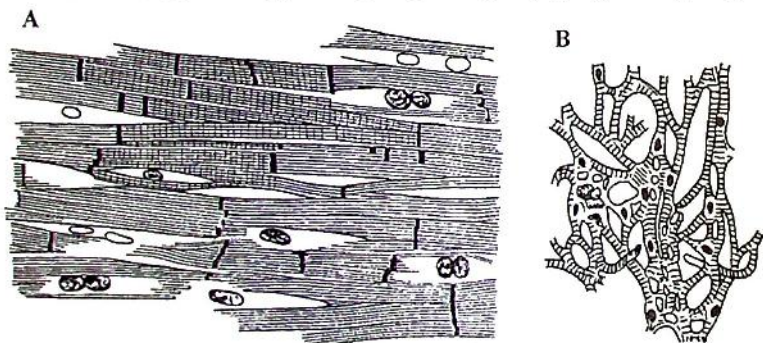
B – ნაწლავის რიტმული პოტენციალები, რომლებიც რეგისტრირდება ნელი ელექტრული ტალღების ფონზე.

C – საშვილოსნოს კედლიდან აღებული გლუვი კუნთის ტიპური მოქმედების პოტენციალი „პლატოთი“.

გულის კუნთის მორფო-ფუნქციური დახასიათება

გულის კუნთის ანატომიური თავისებურება. უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველის, მათ შორის ადამიანის გული ორი ტიპის კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. ერთი ტიპის ბოჭკოები გულის სქელ ბოჭკოებს შეიცავს. ერთი ტიპის ბოჭკოები გულის სქელ კუნთოვან შრეს ქმნის. ამ ბოჭკოების შეკუმშვაზე დამოკიდებული მთლიანი გულის შეკუმშვა, რასაც შედეგად მოსდევს გულის ღრუების შევიწროება და სისხლის გადაღენა სისხლძარღვებში. ამიტომაც გულის ამ შრეს მუშამიოკარდიუმს უწოდებენ. მეორე ტიპის ბოჭკოები გაბნეულია გულის სხვადასხვა განყოფილებებში, ხასიათდება სუსტი შეკუმშვით და ქმნის გულის გამტარ სისტემას. მათ სპეციფიკურ ბოჭკოებს უწოდებენ.

მუშამიოკარდიუმისა და გამტარი სისტემის კუნთოვანი ბოჭკოები სტრუქტურულადც განსხვავდება ერთმანეთისაგან. მუშამიოკარდიუმის ბოჭკოებს, ჩონჩხის კუნთების მსგავსად, კარგად აქვს გამოხატული განივზოლიანობა, მაგრამ ისინი ჩონჩხის კუნთებისაგან განსხვავდებიან იმით, რომ მუშამიოკარდიუმის მსხვილი განივზოლიანი ბოჭკოები ერთმანეთთან დაკავშირებულია ანასტომოზებით (სურ. 20, A). იქმნება ისეთი შთაბეჭდილება, რომ გულის კუნთი სინციტიური აგებულებისაა. ამ შთაბეჭდილებას აძლიერებს ის ფაქტი, რომ გულის კუნთში აგზნების პროცესი ვრცელდება არა მარტო აგზნებული ბოჭკოს ფარგლებში, არამედ შეუფერხებლად გადადის მეზობელ ბოჭკოებზეც. სინათლის მიკროსკოპით გულის კუნთის დათვალიერების დროს ანასტომოზებში გაირჩევა განივი მუქი ზოლები. ეს ზოლები ფაქტიურად წარმოადგენს ტიხრებს, რომლებიც შექმნილია ორი მეზობელი ბოჭკოს სარკოლემის და რომლიც ერთი ბოჭკოს სარკოპლაზმას გამოყოფს მეორისაგან. აგზნე-



სურ. 20. გულის კუნთოვანი ქსოვილის ჰისტოლოგიური აგებულება.

A - წინაგულის კუნთოვანი ქსოვილის - მუშამიოკარდიუმის ნაწილი (ჰაიდენჰაინიდან).

B - ატრიოვენტრიკულური კვანძის განაკვეთი (ტავარას მიხედვით).

ბის შეუფერხებელი გადასვლა ერთი ბოჭკოდან მეორეზე კი განპირობებულია იმით, რომ ეს ტიხრები შეიცავს ისეთ უბნებს, რომლებშიც ადვილად გადის აგზნების პროცესი. ასეთ უბნებს ნ ე კ ს უ ს უ ბ ს უწოდებენ. მაშასადამე შეიძლება დაეასკვნათ, რომ გულის კუნთი ფუნქციური სინციტიუმია და არა მორფოლოგიური.

მუშამიოკარდიუმისაგან განსხვავებით, გულის გამტარი სისტემის სპეციფიკური ბოჭკოები მოკლებულია განივ ხოლიანობას; მათში სუსტადაა წარმოდგენილი შემკუმშავი მექანიზმი – მიოფიბრილები. სპეციფიკური ბოჭკოები მეტად წვრილია და ძლიერ წააგავს ემბრიონულ კუნთოვან ბოჭკოებს (სურ. 20, B).

მუშამიოკარდიუმის კუნთოვანი ბოჭკოს ფუნქციური მახასიათებლები. მუშამიოკარდიუმის განივხოლიან ბოჭკოს, ჩონჩხის კუნთების მსგავსად, გააჩნია: ა გ ზ ნ ე ბ ა დ ო ბ ა , გ ა მ ტ ა რ ე ბ ლ ო ბ ა და შე კ უ მ შ ვ ა დ ო ბ ა .

გულის კუნთში ყველა ფუნქციური მახასიათებელი უფრო დაბალია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. ასე მაგალითად, შედარებით დაბალია აგზნებადობის ხარისხი; უფრო ნელია აგზნების პროცესი; ნელა ხდება ბოჭკოების შეკუმშვა და მნიშვნელოვნად დაბალია აგზნების გატარების სისწრაფე. იგი დაახლოებით 0,8 - 1/მ/ს უდრის (გამტარი სისტემის სპეციფიკურ ბოჭკოებში აგზნების გატარების სისწრაფე ოდნავ უფრო მაღალია და მერყეობს 2 - 2,4 მ/ს ფარგლებში). გულის კუნთოვან ბოჭკოში აგზნებისა და შეკუმშვის მიმდინარეობის სისწრაფე ისე მცირედ განსხვავდება ერთიმეორისაგან, რომ შეკუმშვის პროცესი თითქმის აგზნების პარალელურად მიმდინარეობს და მხოლოდ ოდნავ ჩამორჩება მას. ამიტომ შეკუმშვაზე დაკვირვებით შეიძლება მეტნაკლებად სწორი წარმოდგენა ვიქონიოთ ბოჭკოში მიმდინარე აგზნების პროცესზე. გულის კუნთოვან ბოჭკოში აგზნებისა და შეკუმშვის თანადროულმა მიმდინარეობამ განაპირობა ის, რომ „სულ ან არაფრის კანონი“ პირველად გულზე იქნა აღმოჩენილი. აღნიშნული კანონის შესაბამისად, გულის კუნთში აგზნების პროცესი ცალკეული ბოჭკოების ფარგლებში არ განიცდის გრადაციას, ვრცელდება უდეკრემენტოდ და შეიცავს აბსოლუტურ და შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზებს.

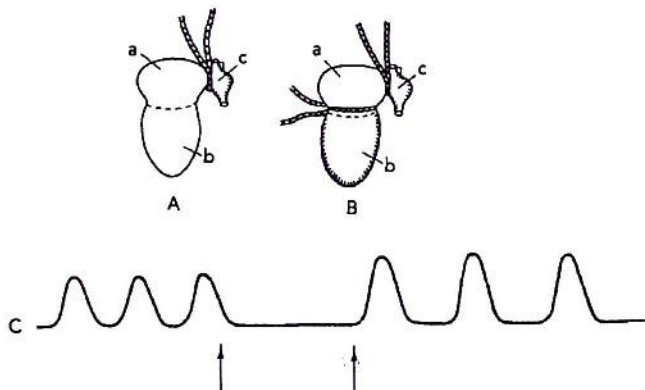
გულის კუნთის ავტომატური მოქმედება. გულის კუნთოვანი ბოჭკოს ერთ-ერთ დამახასიათებელ თავისებურებას, რითაც იგი განსხვავდება ჩონჩხის კუნთისაგან და მიემსგავსება გლუვ კუნთს, ავტომატური მოქმედება წარმოადგენს. გულის ავტომატური მოქმედება, გლუვ კუნთთან შედარებით, უფრო მაღალი სიხშირისა და გულის ფუნქციონირების ძირითად ფორმას წარმოადგენს: რიტმული მოქმედება გულში ჩნდება ემბრიონული 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 დ ო რ ფ ი ს მიერ მოწოდებული მეთოდიკა. ამ მეთოდიკის არსი შემდეგში მდგომარეობს: ამოკვეთილი გულის აორტაში ატარებენ გლუვკოზითა და ყანგბადით გამდიდრებულ და 37 - 38 - მდე გამთბარ რინგერის ხსნარს. აორტაში განვი-

თარებული წნევის შედეგად იხურება ნამკლისებრი სარქველები, რის გამოც ხსნარი ვერ შედის პარაკუჭის ღრუში და გადადის გულის მკვებავ გვირგვინოვან არტერიებში. ასეთ პირობებში თბილისისხლიანი ცხოველის გულს რამდენიმე საათის განმავლობაში შეუძლია ავტომატური რიტმული მოქმედება.

ავტომატური მოქმედების სუბსტრატია წინა პარაკრაფში აღნიშნული იყო, რომ მთლიანი გული რიტმულ მოქმედებას განაგრძობს ორგანიზმიდან ამკვეთის შემდეგაც, ე.ი. როცა მთლიანად გადაჭრილია მასთან დაკავშირებული ნერვული ღეროები. აქედან ცხადია, რომ გულის რიტმული მოქმედება არ არის ცენტრალური ნერვული სისტემით (ცნს) განპირობებული. იგი საკუთრივ გულის კუნთის თვისებაა და ცნს-ი მის რეგულაციას ახდენს მხოლოდ. უფრო მეტიც, გული რიტმულად მოქმედებს უკვე ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზე, ე.ი. ჯერკიდევ მაშინ, როცა ნერვული ელემენტები გულში არ არის დიფერენცირებული. მაშასადამე, გულის ავტომატური მოქმედება მი-ოგენური ბუნებისაა.

გულის ავტომატური მოქმედების ცენტრები. თუ ბაყაყის გულს, მარჯვენა წინაგულისა და ვენური სინუსის საზღვარზე*) მაგრად გადავუჭერთ ძაფს (ეს სტანიუსის I ლიგატურაა), გულის რიტმული მოქმედება შეწყდება (სურ. 21, A, C). ეს ცდა ნათლად მიუთითებს იმაზე, რომ ვენურ სინუსში უნდა



სურ. 21. გულის ავტომატური რიტმული მოქმედება.

A - სტანიუსის პირველი ლიგატურა ვენური სინუსისა და მარჯვენა წინაგულის საზღვარზე.

B - სტანიუსის მეორე ლიგატურა წინაგულებისა და პარაკუჭის საზღვარზე. a - წინაგული, b - პარაკუჭი, c - სინუსი (ჰედონის მიხედვით)

C - გულის ავტომატური მოქმედების მექანოგრაფი (სქემა).

პირველი ისარი აღნიშნავს პირველი ლიგატურის დადების მომენტს, მეორე ისარი - მეორე ლიგატურის დადების მომენტს.

*) ვენური სინუსი ამფიბიების გულის დამახასიათებელი სტრუქტურაა, რომელსაც უერთდება ზედა და ქვედა ღრუ ვენები.

არსებობდეს ის სტრუქტურა, რომელიც განაპირობებს მთლიანი გულის რიტმულ მოქმედებას. ასეთ სტრუქტურას წარმოადგენს სპეციფიკური კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შემდგარი კვანძი, რომელსაც სინუსურ კვანძს (ზოგჯერ სინოატრიალურ კვანძსაც) უწოდებენ. სინოატრიალური კვანძის რიტმული აგზნება, ერთი მხრით, გადაეცემა წინაგულს, ხოლო მეორე მხრივ, მრავლენა წინაგულისა და პარაკუჭის საზღვარზე არსებულ ატრიოვენტრიკულურ კვანძს (ატრიოში წინაგულია, ვენტრიკულუსი კი - პარაკუჭი). ატრიოვენტრიკულური კვანძიც ემბრიონული კუნთოვანი ბოჭკოებიდან არის აგებული. ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან გამოდის სპეციფიკური კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან შექმნილი კონა (კონის კონა), რომელიც პარაკუჭის ღონეზე ორად იტოტება და უკავშირდება მარჯვენა და მარცხენა პარაკუჭების კედლებს ბოჭკოებს.

ავტომატური მოქმედების უნარი ატრიოვენტრიკულურ კვანძსაც გააჩნია. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ ბაყაყის შეჩერებულ გულში აღნიშნულ კვანძს გავალიზიანებთ ქინძისთავის ჩხვლეტით ან წინაგულებისა და პარაკუჭის საზღვარზე ძაფის გადაკვანძვით (ეს სტანიუსის II ლიგატურაა). ასეთი გალიზიანების საპასუხოდ გულის ავტომატური მოქმედება განახლდება, თუმცა შედარებით დაბალი რიტმით (სურ. 21, B, C).

გულის პარაკუჭი ავტომატური მოქმედების უნარს მთლიანად არ კარგავს სინუსური და ატრიოვენტრიკულური კვანძების მოშორების შემდეგაც. ასე მაგალითად, თუ ბაყაყის გულიდან ამოკვეთილ პარაკუჭს მოვათავსებთ რინგერის ხსნარით გაჟღენთილ ფილტრის ქაღალდზე და გავალიზიანებთ ქინძისთავის ჩხვლეტით, პარაკუჭი რამდენიმეჯერ რიტმულად შეიკუმშება. ამ შეკუმშვების სიხშირე კიდევ უფრო დაბალია, ვიდრე ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან გამოწვეული რიტმის სიხშირე.

ზემოთ მოყვანილი ფაქტები ადასტურებს, რომ ავტომატური მოქმედების უნარი გააჩნია გულის არა ერთ რომელიმე სტრუქტურას, არამედ გულს მთლიანად. თუმცა უნდა აღინიშნოს, რომ რიტმული მოქმედების უნარი სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვაა. ყველაზე მაღალი რიტმით მოქმედებს სინოატრიალური კვანძი (I რივის ცენტრი), შემდეგ - ატრიოვენტრიკულური კვანძი (II რივის ცენტრი) და ბოლოს, ყველაზე დაბალი რიტმი ახასიათებს პარაკუჭებში განლაგებულ სპეციფიკურ ბოჭკოებს - ე.წ. პურკინიეს ბოჭკოებს.

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 (რიტმის წამყვანს) უწოდებენ.

გულის ავტომატური მოქმედების ხელშემწყობი ფაქტორები. გულის ავტომატურ მობმედებაზე გარკვეულ გავლენას ახდენს გარემოს სხვადასხვა ფაქტორი. რიტმის სიხშირეს და ინტენსივობას არეგულირებს არა მარტო ნერვული სისტემა, არამედ შინაგანი არის შედგენილბაც. მაგალითად, გულის ავტომატური მოქმედებისათვის გარკვეული მნიშვნელობა აქვს შინაგან არეში ერთვალენტოვანი და ორვალენტოვანი დადებითი იონების კონცენტრაციათა ურთიერთშეფარდებას. ეს აზრი, რომელიც პირველად ლიოპმა გამოთქვა, ემყარება იმ დაკვირვებას, რომ ერთვალენტოვანი იონები ჩონჩხის კუნთის აგზნებადობის გაზრდას და შეკუმშვას იწვევს, ხოლო ორვალენტოვ-

ნები - მის დაქვეითებას და შეკუმშვის მოხსნას.

შემდგომი გამოკვლევების მიხედვით გულის რიტმული მოქმედებისათვის დიდი მნიშვნელობა ენიჭება K^+ -ის იონებს, აგრეთვე CO_2 -ის გარკვეულ კონცენტრაციას სისხლში.

გულის რიტმული მოქმედების ფაზები და აგზნებადობის დინამიკა. გულის რიტმული მოქმედების ერთი პერიოდი ორ ფაზას შეიცავს: სისტოლას და დიასტოლას.

სისტოლა გულის განივზოლიანი ბოჭკოების შეკუმშვის შედეგია და განაპირობებს წინაგულებისა და პარაკუჭების მოცულობის შემცირებას. წინაგულების სისტოლა წინ უსწრებს პარაკუჭების სისტოლას და შედარებით ხანმოკლეა (0,2 ს).

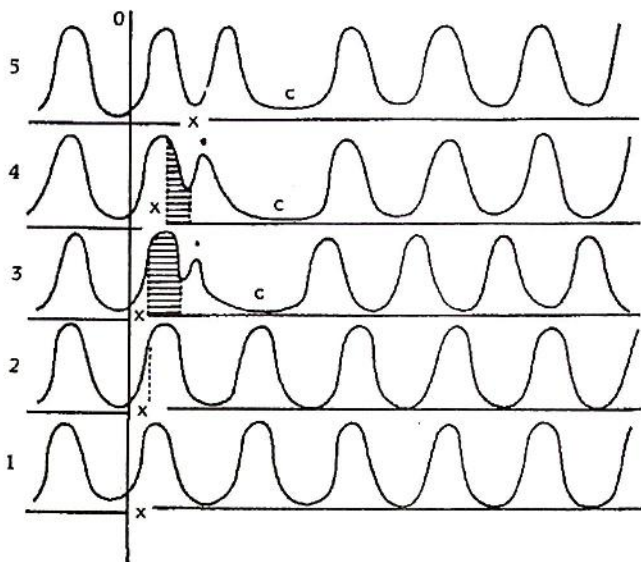
დიასტოლა კუნთოვანი ბოჭკოების მოდუნების შედეგია და მოიცავს წინაგულებისა და პარაკუჭების მოცულობის გაზრდის ფაზას. დიასტოლის ფაზაში ხდება წინაგულებისა და პარაკუჭების აგზნება სისხლით.

რიტმული მოქმედების ერთ პერიოდში კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობის ცვლილების გამოსავლენად მიმართავენ პარაკუჭების დამატებით ელექტრულ გალიზიანებას. სისტოლის ფაზაში, როცა პარაკუჭების მსხვილი ბოჭკოები აგზნებულია, პარაკუჭების დამატებითი გალიზიანება არავითარ ეფექტს არ იწვევს, რაც მიუთითებს, რომ სისტოლის დროს მუშაშიოკარდიუმის ბოჭკოები აბსოლუტურ რეფრაქტერულ მდგომარეობაშია (სურ. 22). დიასტოლის ფაზაში პარაკუჭების დამატებითი გალიზიანება ეფექტური ზდება და იწვევს დამატებით სისტოლას ანუ ექსტრასისტოლას, თანაც ისე, რომ დიასტოლის რაც უფრო ადრეულ სტადიაზე მოხდება დამატებითი გალიზიანება, მით უფრო მცირე ამპლიტუდის იქნება ექსტრასისტოლა. მაშასადამე, დიასტოლის ფაზაში კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობა თანდათან იზრდება და საბოლოოდ ნორმალურ სიღრმეს უბრუნდება. მაშასადამე, დიასტოლა მოიცავს აგზნებული კუნთების შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზას.

ექსტრასისტოლის შემდეგ, როგორც წესი, აღმოცენდება ე.წ. კომპენსაციური პაუზა (სურ. 22, C). კომპენსაციური პაუზის წარმოშობა განპირობებულია გულის რიტმული მოქმედებიდან ერთი ნორმალური სისტოლის ამოვარდნით. ეს იმიტომ ხდება, რომ ექსტრასისტოლის პერიოდში კუნთოვან ბოჭკოებში ისევ აბსოლუტური რეფრაქტერული მდგომარეობა მყარდება, რის გამოც გამტარი სისტემის გზით მოსული ნორმალური იმპულსი ვეღარ იწვევს ამ ბოჭკოების აგზნებასა და შეკუმშვას.

გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა. გულის კუნთოვან ბოჭკოში ერთხელობრივი აგზნების დროს აღიძვრება მოქმედების დენი, რომელიც ოსცილოგრაფის ეკრანზე ბიკოვანი 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 შეიძლება უფრო მეტსაც აღწევდეს (სურ. 23). მოქმედების პოტენციალის დიდი ხანგრძლივობა, ძირითადად განპირობებულია პოტენციალის დამავალ მუხლზე „პლატოს“ გაჩენით.

ელექტროკარდიოგრამა. მთლიანი გულის ელექტრული აქტივობის სურათი საკმაოდ რთულია. იგი რამდენიმე კომპონენტს შეიცავს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ გულში მეზობელი კუნთოვანი ბოჭკოები ანასტომოზებით



სურ. 22. გულის რიტმული მოქმედების მექანოგრაფია.

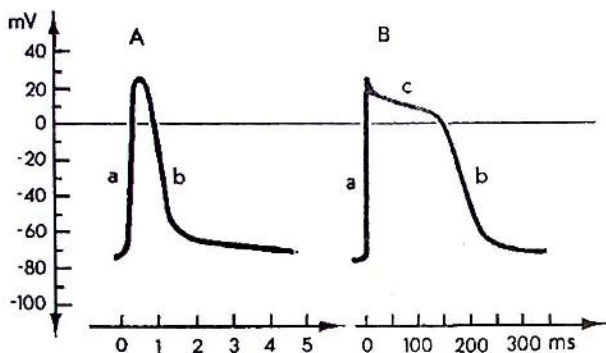
გულის რიტმული მოქმედების ფონზე დროადადრო ხდება პარკუჭის ერთ-ზელობრივი გაღიზიანება. გაღიზიანების მომენტები აღინიშნება x - ით. მიოგრაფიდან ჩანს, რომ სისტოლის პერიოდში პარკუჭის გაღიზიანება არ იწვევს ახალ შეკუმშვას (1,2), ხოლო დიასტოლის პერიოდში გამოიწვევა პარკუჭის დამატებითი შეკუმშვა - ექსტრასისტოლა, რომლის ამპლიტუდა მით მეტია, რაც უფრო გვიან ხდება გაღიზიანება (3,4,5). ექსტრასისტოლის შემდეგ მყარდება კომპენსაციური პაუზა (c) (მარეი).

უერთდება ერთმანეთს და ფუნქციურ სინციტიუმს წარმოქმნის. მიოკარდიუმის ასეთი სტრუქტურა განაპირობებს აგზნების ფართო და სხვადასხვა მიმართულებით გავრცელებას. ამიტომ ელექტრული აქტივობის სურათი რთულდება.

ცხოველებში რიტმულად მოქმედი გულის ელექტრული აქტივობის ჩაწერა შემდეგნაირად ხდება: იხსნება გულმკერდის ღრუ და გულზე თავსდება ორი ელექტროდი, რომლებიც შეერთებულია სარეგისტრაციო აპარატთან. ცხადია, ადამიანის შემთხვევაში ასეთი მეთოდი არ გამოიყენება. მაგრამ იმის გამო, რომ გულში ელექტრული პოტენციალების წარმოშობის დროს, შესაბამისი ელექტრული ველი ვრცელდება მთელს ორგანიზმში, მათი აღრიცხვა შესაძლებელია სხეულის ზედაპირიდან (იხ.სურ. 24). ამისათვის საჭიროა ორი ელექტროდი მოვათავსოთ ორგანიზმის ორ, ერთმანეთისაგან დაშორებულ უბანში. გულის სუპარული ელექტრული აქტივობის ჩანაწერს ელექტროკარდიოგრაფია ეწოდება (ეკგ). ტიპური ელექტროკარდიოგრაფიის ერთი

პერიოდი, რაც გულის რიტმული მოქმედების ერთ პერიოდს შეესაბამება, ხუთ კომპონენტს (ანუ „კბილს“) შეიცავს (სურ. 24, B).

პკბილი წინაგულეების აგზნებას ასახავს, QRS - პარკუჭების აგზნებას, ხოლო T - აგზნების დამთავრებას.

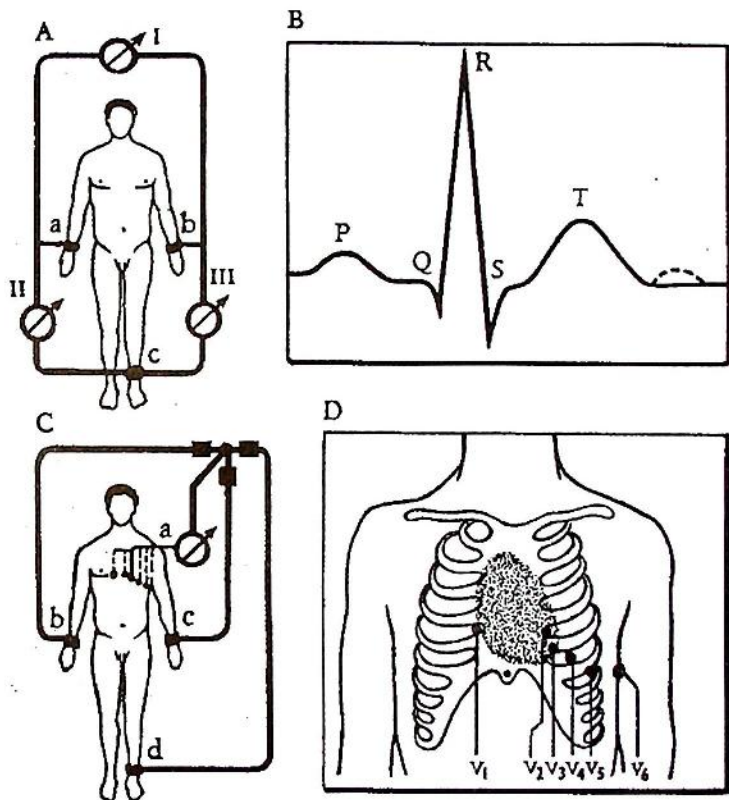


სურ.23. ჩონჩხისა (A) და გულის (B) კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნების პოტენციალები. ორდინატზე გადაზომილია უჯრედშიდა პოტენციალების ამპლიტუდა მილივოლტებში; აბსცისაზე - დრო მილისეკუნდებში. a - დეპოლარიზაციის ფაზა, b - რეპოლარიზაციის ფაზა, c - პლატო.

სხეულის ზედაპირზე აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების მიხედვით არჩევენ ეკგ-ს 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 (სურ. 24, A). ვ ი ლ ს ო ნ ი ს მიერ მოწოდებულია სხვაგვარი წესი, რომლის დროსაც გამოიყენება მონოპოლარული რეგისტრაციის მეთოდი (სურ. 24, C). 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, მაგრამ კარდიოგრამის კომპონენტური შედგენილობა პრინციპულად იგივე რჩება.

თითოეულ განხრაში ელექტროკარდიოგრამის კომპონენტური შედგენილობის და ცალკეული კბილების ფორმის სტაბილურობა საშუალებას იძლევა ელექტროკარდიოგრაფია გამოიყენონ კლინიკაში როგორც სადიაგნოსტიკო საშუალება. კარდიოგრამის კბილების დამახასიათებელი ცვლილებების საფუძ-

ველზე შეიძლება დადგინდეს არა მარტო პათოლოგიის ფაქტი, არამედ განისაზღვროს პათოლოგიის ხასიათი, ინტენსივობა და ლოკალიზაცია გულის კუნთში.



სურ. 24. ელექტროკარდიოგრაფიის მეთოდები.

A - ეკგ-ს ბიპოლარული რეგისტრაციის 3 განხრა აინთოპოვენის მიხედვით. I განხრა - რეფერენტული ელექტროდები მოთავსებულია მარჯვენა (a) და მარცხენა (b) ხელზე; II განხრა - ელექტროდები მოთავსებულია მარჯვენა ხელზე (a) და მარცხენა ფეხზე (c); III განხრა - ელექტროდები მოთავსებულია მარცხენა ხელზე (b) და მარცხენა ფეხზე (c). B - ტიპური ელექტროკარდიოგრაფია. C - ეკგ-ს უნიპოლარული რეგისტრაცია ვილსონის მიხედვით: a - რეფერენტული ელექტროდი; b, c, d - ერთმანეთთან დაკავშირებული ინდიფერენტული ელექტროდები. D - გულმკერდის უბნები (V₁ ... V₆), რომლებსაც ეხება რეფერენტული ელექტროდი უნიპოლარული რეგისტრაციის დროს.

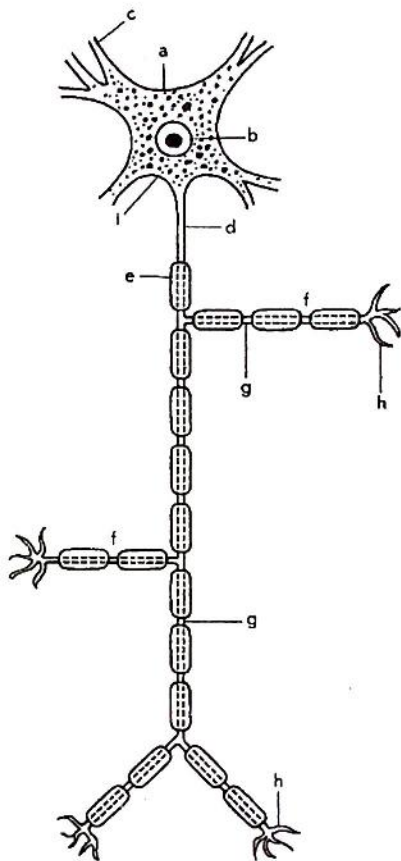
II თავი. ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია

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 გარემოს ცვალებად პირობებთან.

ნერვული უჯრედის სტრუქტურა

ნერვული სისტემის მორფო-ფუნქციური ერთეული. ნერვული სისტემის მორფო-ფუნქციურ ერთეულს ნერვული უჯრედი ანუ ნეირონი ეწოდება (სურ. 25). ნეირონის ძირითად ნაწილს სომა ანუ ნერვული უჯრედის სხეული წარმოადგენს (სურ. 25,ა). უჯრედის სხეულის ზომა ძალიან დიდ ფარგლებში მერყეობს. ძუძუმწოვრებში იგი ცვალებადობს 4-190 მკმ-ის ფარგლებში. უხერხემლო ცხოველებში კი გაცილებით დიდ ოდენობას აღწევს. ასე მაგალითად, მოლუსკებში ნერვული უჯრედის ზომა დაახლოებით 300 - 500 მკმ-ია. ნეირონის სომა ავსებულია პროტოპლაზმური ნივთიერებით, რომელსაც ნეიროპლაზმა უწოდებენ. ნეიროპლაზმა შეიცავს ბირთვს (სურ. 25, ბ), ყველა უჯრედისათვის დამახასიათებელ ორგანოიდებს და ნეირონისათვის სპეციფიკურ ნივთიერებებს, რომლებსაც ნეიროფიბრილებს.

ნერვული უჯრედის სხეულიდან 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 (სურ. 25, ც). ნერვულ უჯრედს შეიძლება ჰქონდეს ერთი, ორი, რამდენიმე ან მრავალი დენდრიტი. მეორე ტიპის მორჩს ნეირიტს ანუ აქსონს უწოდებენ (სურ. 25, დ). ზოგჯერ კი ნერვული ბოჭკოს სახელითაც აღნიშნავენ. აქსონი უჯრედს მხოლოდ ერთი აქვს. იგი არ იწყება უშუალოდ სომიდან, არამედ გამოდის სხეულის შემადგენელიდან - ბორცვაკიდან (სურ. 25, ი). აქსონი, როგორც წესი, უფრო გრძელია, ვიდრე ამავე



სურ.25. ნეირონის სქემატური სურათი.

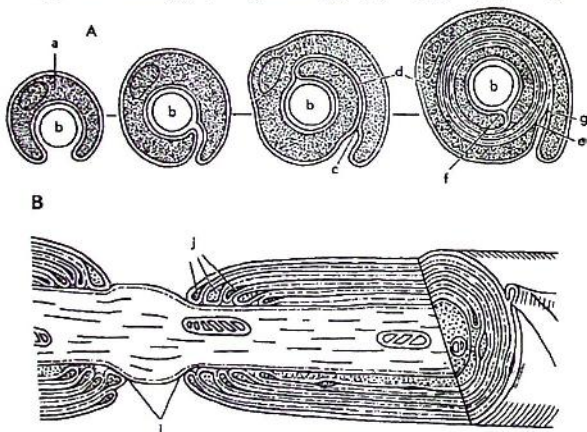
a - სხეული, b - ბირთვი, c - დენდრიტები, d - აქსონი, e - მიელინის გარსი, f - კოლატერალები, g - რანვიეს შვეიწროვება, h - ტერმინალური განშტოებები, i - აქსონური ბორცვი.

უჯრედის დენდრიტები. დიდი ტანის ცხოველებში ნერვული აქსონის სიგრძე შეიძლება 1 მ-ზე მეტიც იყოს. აქსონის დიამეტრი თითქმის მთელ სიგრძეზე თანაბარია. იგი არ განიცდის ხისმაგვარ დატოტიანებას, მხოლოდ გზადაგზა გამოიღებს გვერდით ტოტებს ანუ კოლატერალებს (სურ. 25, f). კოლატერალები სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლებით არ განსხვავდება ძირითადი აქსონისაგან. ნეირონის აქსონი და მისი კოლატერალები სხვა

უჯრედებთან მიახლოების დროს იტოტება მრავალრიცხოვან უწვრილეს ბოჭკოებად. ეს ტერმინალური განშტოებებია (სურ. 25, h). ზოგიერთი ნეირონის აქსონი, ისევე როგორც მისი კოლატერალები, თითქმის მთელ სიგრძეზე დაფარულია რთული აგებულების გარსით, რომელიც უხვად შეიცავს ცხიმის მსგავს ნივთიერებას – მიელინს. ამიტომაც მას მიელინის გარსს უწოდებენ (სურ. 25, e), ხოლო თვით აქსონს – მიელინიან აქსონს ანუ მიელინიან ნერვულ ბოჭკოს. მიელინის გარსით, ძირითადად, მსხვილი ნერვული ბოჭკოებია დაფარული. წვრილი ბოჭკოების უმრავლესობა კი მოკლებულია მას. მიელინის გარსი მთელ სიგრძეზე არ ფარავს მსხვილ ბოჭკოს. მაგალითად, ნეირონის სხეულის ბორცვაკთან ახლოს აქსონის ნაწილი, ე.ი. აქსონის საწყისი სეგმენტი, მოკლებულია მიელინის გარსს. ამ გარსს მოკლებულია აგრეთვე აქსონისა და მისი კოლატერალების ტერმინალური განშტოებები.

მიელინის გარსი ზემოდან დაფარულია თხელი შრით, რომელიც შექმნილია ბირთვიანი უჯრედებისაგან – შვანის უჯრედებისაგან.

მიელინის გარსის სტრუქტურა. ნერვული ბოჭკოს მიელინის გარსს სპირალურად დახვეული მრავალშრიანი სტრუქტურა აქვს. ეს სტრუქტურა შემდეგნაირად წარმოიქმნება: ემბრიონული განვითარების პერიოდში აქსონს მთელ სიგრძეზე უკავშირდება მრავალი შვანის უჯრედი (სურ. 26, A). მიელინიზაციის პროცესში თითოეული შვანის უჯრედი ჯერ ეხება აქსონს, შემდეგ



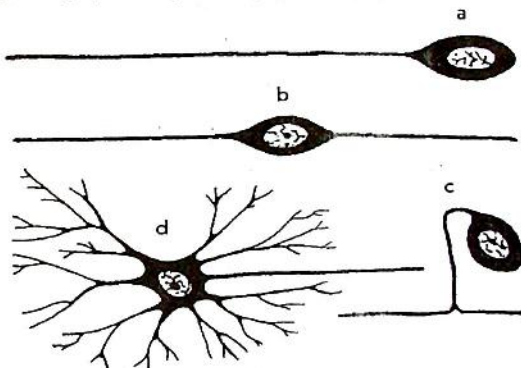
სურ. 26. ნერვული ბოჭკოს მიელინიზაციის სქემა.

A – ნერვული ბოჭკოს განიკვეთი. a - შვანის უჯრედი, რომელიც რკალივით ეხვევა აქსონს, b - აქსონის განიკვეთი, c - მეზაქსონი, d - შვანის უჯრედის სპირალურად დახვეული ნაწილის მემბრანა, e - ციტოპლაზმა, f - ციტოპლაზმაში დაგროვილი მიელინი, g - მეზაქსონი.

B – მიელინის ბოჭკოს სიგრძივი განაკვეთი. i - რანვიეს სივნიროვე, j - მიელინის შემცველი შრეები.

შემოეხვევა მას და, კიდევების ერთმანეთთან შეხებით, წარმოქმნის სტრუქტურას, რომელსაც მეზაქსონს უწოდებენ (სურ. 26, A, c). მეზაქსონის ერთ მხარეზე დიდი რაოდენობით გროვდება ციტოპლაზმა, მეორე მხარე კი თხელდება, რულეტის მსგავსად ჩაეხვევა აქსონის გარშემო, მიიღება ზემოთ აღნიშნული სპირალური სტრუქტურა, რომელშიც გროვდება ცხიმის მსგავსი ნივთიერება - მიელინი (სურ. 26, A, B, j). იმის გამო, რომ შეანის უჯრედები ერთმანეთს არ ერწყმის და დამოუკიდებლად ქმნის ზემოთ აღწერილ სპირალურ სტრუქტურას, მიელინის გარსი აქსონის გასწვრივ ყოველ 0,5 - 1,5 მმ-ზე წყდება. ასეთ ადგილებში, მიელინის გარსის არ არსებობის გამო, ნერვული ბოჭკო შევიწროვებული ჩანს და მას რანვიეს სივიწროვეს უწოდებენ (სურ. 26, B, i).

ნერვული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები. ნერვული უჯრედის სხეულიდან გამოსული მორჩების რიცხვის მიხედვით განასხვავებენ ნეირონთა



სურ. 27. ნერვული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები მორჩების რიცხვის მიხედვით.

- a - უნიპოლარული, b - ბიპოლარული, c - ფსევდოუნიპოლარული, d - მულტიპოლარული.

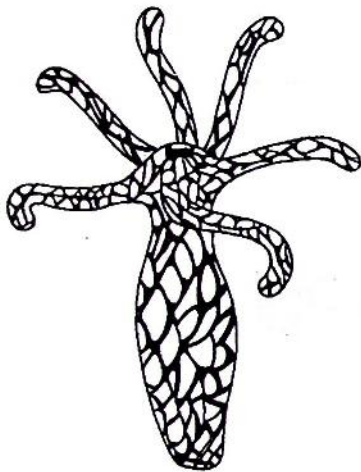
რამდენიმე სტრუქტურულ ტიპს (სურ. 27): უნიპოლარულს (როცა უჯრედს მხოლოდ ერთი მორჩი აქვს), ბიპოლარულს (ერთი მორჩიანი) და მულტიპოლარულს (როცა უჯრედის სხეულიდან რამდენიმე ან მრავალი მორჩი გამოდის).

განსაკუთრებულ ტიპს ქმნის ისეთი უჯრედი, რომლის სხეულიდან თავდაპირველად მხოლოდ ერთი მორჩი გამოდის, მაგრამ შემდეგ იგი იტოტება ორად. ერთი ტოტი მიემართება პერიფერიაზე, ხოლო მეორე ტოტი შედის ზურგის ტვინში. მაშასადამე, ასეთი უჯრედი თავდაპირველად უნიპოლარულია, მაგრამ შემდეგ ბიპოლარულად იქცევა. ამიტომ მათ პსევდოუნიპოლარულ ნეირონებს უწოდებენ. ასეთ ტიპს მიეკუთვნება, მაგალითად, უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების მგრძნობიარე ნეირონები, რომელთა სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის ფარგლებს გარეთ - მალთაშუა კვანძებში.

ნერვული სისტემის ევოლუცია

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

დიფუზური ნერვული სისტემა ყველაზე ძველია და გვხვდება ნაწლავ-ლრუიანებში (მაგ., ჰიდრაში). ასეთი ტიპისათვის დამახასიათებელია მეზობელ ნერვულ ელემენტებს შორის მრავლობითი კავშირების არსებობა, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ნერვული ბადე (სურ. 28). ნერვულ ბადეში აგზნებას შეუძლია თავისუფლად გავრცელდეს ნებისმიერი მიმართულებით. მრავალმხრივი კავში-



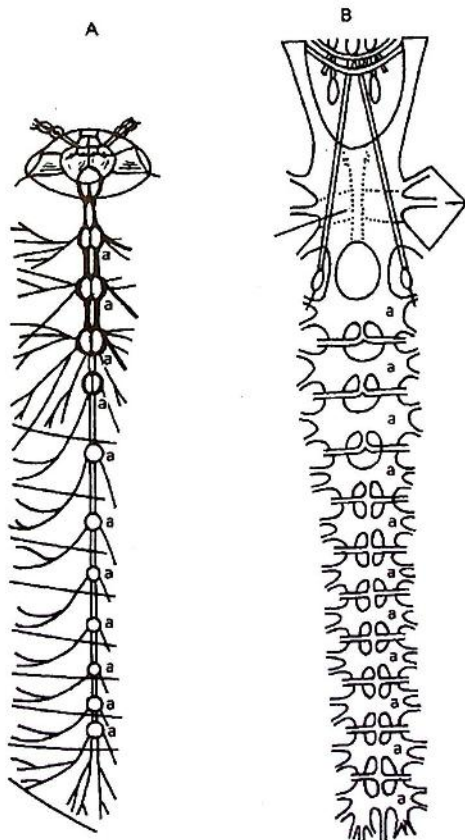
სურ. 28. ნაწლავლრუიანი ცხოველის დიფუზური ნერვული სისტემა (ბეთე)

რების არსებობა უზრუნველყოფს დიფუზური სისტემის ფუნქციონირებაში 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 დაკავშირებულია შემკუმშავ ელემენტებთან – მიოპითელურ უჯრედებთან. ასეთი ნეირონების აგზნების დროს მოქმედებაში მოდის შემკუმშავი ელემენტები და ხორციელდება მოტორული რეაქცია. ამიტომაც მათ მამოძრავებელ უჯრედებს ანუ მოტორონებს უწოდებენ. ზოგიერთი უჯრედი უშუალოდ მიმღებლობს გარემო ფაქტორების (გამლიზიანებლების) ზემოქმედე-

ბას. მათ მგრძნობიარე ანუ სენსორულ უჯრედებს უწოდებენ. მგრძნობიარე უჯრედები მიღებულ ინფორმაციას გადასცემს ნერვული ბადის შემქმნელ უჯრედებს ანუ შუამდებარე ნეირონებს. ნერვულ ბადეში შემოსული ინფორმაცია გადამუშავდება შუამდებარე ნეირონების მიერ და შემდეგ გადაეცემა მოტონეირონებს.

ვეოლუციური განვითარების შემდგომ ეტაპზე ნერვულ უჯრედთა ფუნქციურ დიფერენცირებასთან ერთად მოხდა უჯრედების დაჯგუფება, მათი გაერთიანება რომელიმე ფუნქციის მქონე კომპაქტურ წარმონაქმნებად – ნერვულ კვანძებად (სურ. 29). ნერვულ კვანძებში ხდება პერიფერიიდან მიღებული



სურ. 29. კვანძოვანი ტიპის ნერვული სისტემა.

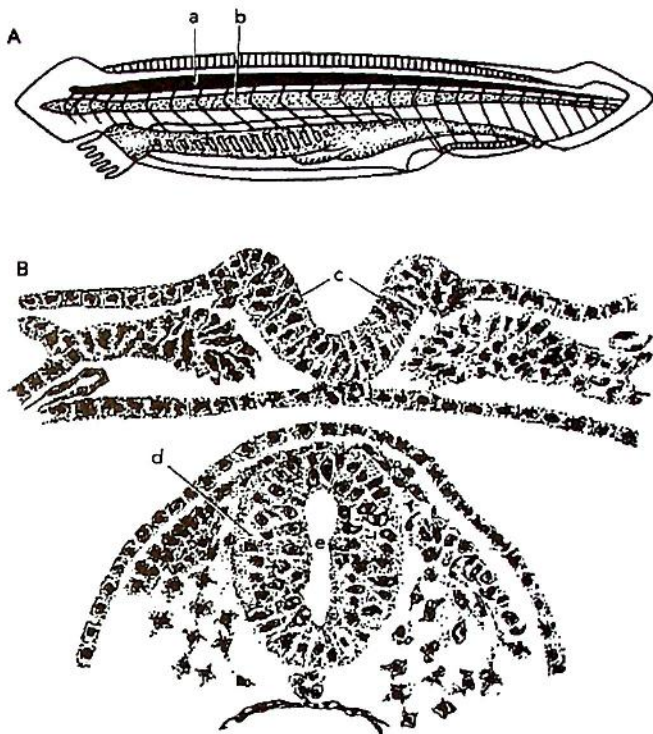
A – ნერვული „ბეწკვი“. B – ნერვული „კიბე“.

ინფორმაციის გადამუშავება და ანალიზი. აგრეთვე საპასუხო ინფორმაციის გაგზავნა პერიფერიაზე. ამასთან ერთად ჩამოყალიბდა სპეციალური გ ა მ ტ ა რ ი ს ი ს ტ ე მ ე ბ ი, რომლებსაც ინფორმაცია შინაგანი და გარეგანი გარემოს შესახებ მიაქვს პერიფერიიდან ნერვული კვანძებისაკენ, ხოლო საპასუხო ინფორმაცია – კვანძებიდან პერიფერიისაკენ. პირველს უწოდებს ცენტრისკენული ანუ ა ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ი სისტემა, ხოლო მეორეს – ცენტრიდანული ანუ ე ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ი. ნერვული სისტემის დიფერენცირება ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად აღინიშნა როგორც ც ე ნ ტ რ ა ლ ი ზ ა ც ი ა ს ი ს პ რ ო ც ე ს ი. ნერვული სისტემის კ ვ ა ნ ძ ო ვ ა ნ ი ტ ი ბ ი ა ქ ვ ს: მწერებს, ჭიებს, მოლუსკებს, კობოსნაირებს. ეს ტიპი ხასიათდება იმით, რომ ნერვულ უჯრედთა კავშირები ორგანიზებულაა გარკვეული წესით: აგზნება ვრცელდება მკაცრად განსაზღვრული გზით. ასეთი ნერვული სისტემის საშუალებით ხორციელდება სწრაფი და ზუსტი რეაქციები, მაგრამ შედარებით დაბალია მისი საიმედოობის ხარისხი: ერთი რომელიმე კვანძის დაზიანება ორგანიზმის გარკვეული ფუნქციის მთლიან მოშლას იწვევს.

ნერვული სისტემის მ ი ლ ი ს ე ბ რ ი ტიპი ახასიათებს ქორდიანებს. მილისებრს მას იმიტომ უწოდებენ, რომ ჩანასახის განვითარების სამფურცლოვან სტადიაზე გარეთა ფურცლის (ექტოდერმის) ნაწილის ჩაზნექვის შედეგად ჯერ წარმოიშობა ღარისებრი, ხოლო შემდეგ მილისებრი სტრუქტურა – ე.წ. ნ ე რ ე უ ლ ი მ ი ლ ი (სურ. 30). ნერვული მილი დასაწყისს აძლევს მთელ ნერვულ სისტემას და მისი უდიდესი ნაწილი ონტოგენეზის მთელ მანძილზე მილისებრი ფორმას ინარჩუნებს. ნერვული სისტემის მილისებრი ტიპი ყველაზე უფრო სრულყოფილია. მას ახასიათებს საიმედოობის მაღალი ხარისხი (როგორც დიფუზური ტიპს) და რეაქციათა ლოკალურობა, სიზუსტე და დიდი სისწრაფე (როგორც კვანძოვან ტიპს). გარდა ამისა მილისებრ ტიპს ევოლუციის პროცესში განუვითარდა თვისობრივად ახალი ნიშნების მთელი რიგი.

ნერვული სისტემის ცეფალიზაცია. ცოცხალ ორგანიზმებზე გარე სამყაროს მუდმივმა ზემოქმედებამ განაპირობა მილისებრი ნერვული სისტემის შემდგომი განვითარება. პროგრესული მიმართულებით (წინა მიმართულებით) ცხოველის აქტიური მოძრაობის გამო, ორგანიზმის სასიცოცხლო რეაქციების მარეგულირებელმა სისტემებმა თავი მოიყარა, ძირითადად, ნერვული მილის წინა ნაწილში ანუ მოხდა ფუნქციათა ცეფალიზაცია. ამან გამოიწვია ნერვული მილის წინა ნაწილის ზომაში გაზრდა და მისი სტრუქტურის გართულება. საბოლოოდ იგი ჩამოყალიბდა როგორც თ ა ვ ი ს ტ ვ ი ნ ი. ნერვული მილის დანარჩენი (უდიდესი) ნაწილიდან კი განვითარდა ზ უ რ გ ი ს ტ ვ ი ნ ი.

ამრიგად, აღამიანში და სხვა ზერხემლიან ცხოველებში თავისა და ზურგის ტვინი წარმოადგენს ნერვული სისტემის ცენტრალურ სტრუქტურას, რომლის ფუნქციასა მიღებული ინფორმაციის გადამუშავება, ანალიზი და საპასუხო ინფორმაციის გაგზავნა პერიფერიაზე. ნერვული სისტემის მეორე ნაწილი კი, რომელიც წარმოადგენილია პერიფერიული ნერვებით და ნერვული კვანძებით, ემსახურება მხოლოდ ინფორმაციის გატარებას ცენტრისაკენ და პირიქით. ამ ნაწილს პერიფერიულ ნერვულ სისტემას უწოდებენ.



სურ.30. მილისებრი ნერვული სისტემა.

A—ქორდიანების წარმომადგენელი. a - ნერვული მილი, b - ქორდა.

B—ნერვული მილის განვითარება: c - ნერვული ღარი; d - ნერვული მილის განივკვეთი; e - ცენტრალური არხის სანათური.

ნერვული სისტემის აგებულების ზოგადი პრინციპი

ნერვული სისტემა ურთულეს ბაღეს წარმომადგენს, რომელიც რამდენიმე მილიარდი უჯრედისაგან არის შექმნილი. ამ რთულ ბაღეში ცალკეულ უჯრედთა ერთმანეთთან დაკავშირების საკითხი დიდი ხნის განმავლობაში რჩებოდა

სადავოდ. ნერვული სისტემის აგებულების ზოგადი პრინციპის შესახებ ორგვარი შეხედულება იყო წარმოდგენილი. ერთ-ერთ მათგანს განუწყვეტლობის თეორიას უწოდებენ, ხოლო მეორეს - ნეირონულ 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 დაფისებრი წარმონაქმნები (ნეიროფიბრილები) არსებობს. ნეიროფიბრილები, გამოდის რა ერთ უჯრედიდან, იტოტება და შედის სხვა უჯრედებში. ამათგან გამოსული ნეიროფიბრილები შედის სხვა უჯრედებში და ა.შ. მასასადამე, ნერვული სისტემის შემადგენელი ყველა უჯრედი დაკავშირებულია ერთმანეთთან ნეიროფიბრილების განუწყვეტელი ქსელით და მათ შორის ფუნქციური ურთიერთობა ნეიროფიბრილების ამ უწყვეტი ქსელით ხორციელდება. უწყვეტი ნეიროფიბრილებისაგან შექმნილ ბადეს ნეიროპილი უწოდეს. ნერვული სისტემის აგებულებაზე ასეთი შეხედულების თანახმად ნეირონებს არამარტო ნეიროფიბრილები, არამედ ნეიროპლაზმაც საერთო აქვს, რის გამოც შეუძლებელია ნერვული უჯრედის გამოცალკეება ერთ დამოუკიდებელ სტრუქტურულ და ფუნქციურ ერთეულად.

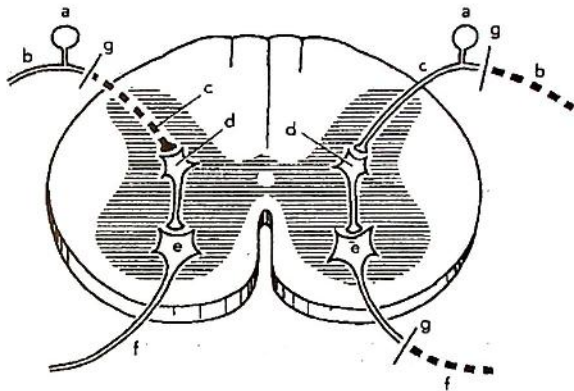
ნეირონული თეორია და მისი საფუძვლები. ნეირონული თეორიის ქვემოთი უფროსი ნაწილია და ფორელის მიერ 1886-1887 წლებში ფორმულირებული კონცეპცია, რომლის მიხედვითაც ნეირონი (ანუ ნერვული უჯრედი) ნერვული სისტემის მორფოლოგიური ერთეულია. ნეირონული თეორიის მიმდევართა მიხედვით ნერვული სისტემის რთულ ბადეში უჯრედები მხოლოდ ფუნქციურადაა ერთმანეთთან დაკავშირებული; სტრუქტურულად კი იზოლირებული, ერთმანეთისაგან გამოცალკეებული რჩება.

ნეირონული თეორია, უპირველეს 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 მორფო-ფუნქციურ ერთეულად ნეირონის აღიარება ემყარებოდა აგრეთვე იმ ფაქტებს, რომლებიც მიღებულ იქნა ნერვული სისტემის ემბრიონული განვითარების შესწავლით. რამონიკახალის დაკვირვებით თითოეული ნერვული უჯრედი თავისი მორჩებით 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 ექსპერიმენტი ემყარებოდა კარგად დადგენილ ფაქტს, რომ უკლებლივ ყველა ნეირონი 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. აღწერილი მონაცემების საფუძველზე ჩატარდა შემდეგი ცდა: ცოცხალ ცხოველში მალთაშუა კვანძის ზემოთ გადაკვეთის მგრძობიარე უჯრედის მორ-

ჩი, რომელიც ზურგის ტვინში შედის და შუამდებარე უჯრედებთან ამყარებს კავშირს. ასეთი ოპერაციის შედეგად ზურგის ტვინში შემაჯალ აქსონებს შეუწყდა ტროფიკული გავლენა თავიანთი სხეულების მხრიდან და რამდენიმე დღის შემდეგ ეს მორჩები გადაგვარდა (სურ. 31). ამრიგად დამტკიცებულ იქნა,



სურ. 31. ნეირონული თეორიის ფიზიოლოგიური საფუძველი.

a - აფერენტული ნეირონის სხეული, რომელიც მოთავსებულია მალთა-შუა კვანძში; b - აფერენტული ნეირონის პერიფერიული მორჩი; c - აფერენტული ნეირონის ცენტრალური მორჩი; d - შუამდებარე ნეირონი; e - მოტონეირონი; f - მოტორული აქსონი; g - ნერვული ბოჭკოების გადაკვეთის ადგილები. წყვეტილი ხაზებით აღნიშნულია აქსონების დეგენერირებული ნაწილები.

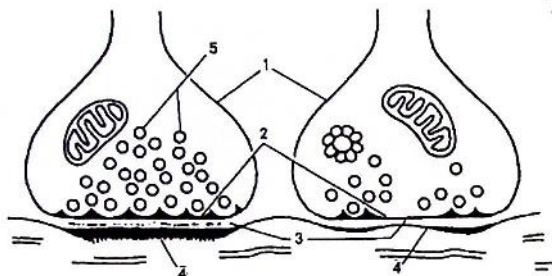
რომ მგრძობიარე ნეირონების აქსონები არ არის განუწყვეტლად დაკავშირებული შუამდებარე ნეირონებთან. წინააღმდეგ შემთხვევაში ამ უკანასკნელთა სხეულები განახორციელებდა ტროფიკულ გავლენას გადაჭრილ აქსონებზე და არ მოხდებოდა მათი გადაგვარება.

სინაპსი. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ნეირონული თეორიის მიხედვით ნეირონები ერთმანეთთან მხოლოდ ფუნქციურ კავშირს ამყარებს და ამ კავშირის საფუძველს ნეირონთა სტრუქტურული ელემენტების ერთმანეთთან კონტაქტი წარმოადგენს. თავდაპირველად მიჩნეული იყო, რომ ერთი უჯრედის კავშირი მეორესთან ხორციელდება ამ უჯრედის აქსონის ან აქსონური კოლატერალების დაბოლოებათა შეხებით მეორე უჯრედის სხეულთან ან დენდრიტებთან. ამიტომაც აღნიშნული კავშირების შესახებ ინფორმაცია, ძირითადად, ეხებოდა აქსონებისა და მათი კოლატერალების ურთიერთობას მეორე ნეირონის სხეულთან ან დენდრიტთან.

ნეირონთა ურთიერთ კავშირის ზემოთ აღწერილ სტრუქტურებს ინგლისელმა შერიინგტონმა 1897 წელს სინაპსი უწოდა. სინაპსი ლათინური სიტყვაა და ბალთას ნიშნავს. ეს ტერმინი წარმოდგება შერიინგტონ-

ნის იმ შეხედულებიდან, რომ ერთი ნეირონის აქსონი, უახლოვდება რა მეორე აქსონის სხეულს, იძლევა ბალთისებრ გამსხვილებას, რომელიც უწყვეტად კი არ ერწყმის ამ უჯრედს, არამედ მხოლოდ ეხება მას.

სინაპსის ცნება დღეს გაფართოებულია და განიხილება როგორც საკომპონენტური სტრუქტურა: 1. პ რ ე ს ი ნ ა პ ს ი - ძირითადი აქსონის ან მისი კოლატერალების დაბოლოება, 2. პ ო ს ტ ს ი ნ ა პ ს ი - მეორე ნეირონის სხეულის ან მისი მორჩების ნაწილი, რომელსაც უშუალოდ ეხება პრესინაპსი და 3. ს ი ნ ა პ ს უ რ ი ნ ა პ რ ა ლ ი, რომელიც მოთავსებულია პრესინაპსსა და პოსტინაპსს შორის (სურ. 32).



სურ.32. ცენტრალური ნერვული სისტემის ორი ტიპის სინაპსი.

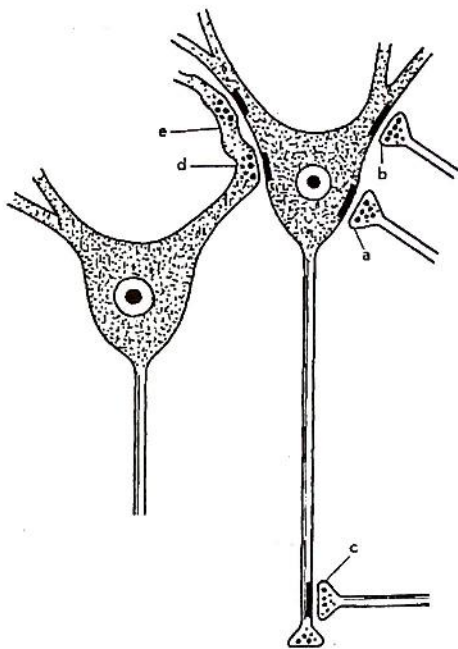
1. ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებები; 2. პრესინაპსური მემბრანები; 3. სინაპსური ნაპრალები; 4. პოსტინაპსური მემბრანები; 5. პრესინაპსური ბუშტუკები.

სინაპსის ულტრასტრუქტურა. სინაპსის ულტრასტრუქტურის შესწავლამ საბოლოოდ დაადასტურა ნეირონული თეორიის სისწორე, რომ ნერვულ სისტემაში ნეირონები განუწყვეტლად კი არ არის დაკავშირებული, არამედ მხოლოდ ეხება ერთიმეორეს. ელექტრონულ მიკროსკოპში კარგად ჩანს, რომ ნერვული დაბოლოება ვიწრო ნაპრალით არის გამოყოფილი პოსტინაპსური სტრუქტურისაგან (ნაპრალის სიგანე დაახლოებით 10-50 ნმ-ია).

სინაპსს, რომელიც შექმნილია აქსონის დაბოლოების შეხებით პოსტინაპსური უჯრედის სხეულთან, აქსო-სომატურ სინაპსს უწოდებენ. თუ აქსონი ან მისი კოლატერალი სინაპსურ კავშირს დენდრიტთან ამყარებს, მაშინ ასეთ სინაპსს აქსო-დენდრიტულს უწოდებენ.

მოგვიანებით დადგინდა, რომ სინაპსური კავშირი შეიძლება დამყარდეს ორი ნეირონის დენდრიტს შორის (დენდრო-დენდრიტული სინაპსი) ან კიდევ, ერთი ნეირონის დენდრიტსა და მეორე ნეირონის სომას შორის (სომა-დენდრიტული სინაპსი). აღწერილია აგრეთვე აქსო-აქსონური სინაპსი, როცა ერთი აქსონის დაბოლოება სინაპსურ კავშირს ამყარებს მეორე აქსონის დაბოლოებასთან (სურ. 33).

სინაპსური დაბოლოებების რაოდენობა სხვადასხვა ნეირონზე სხვადასხვაა. ზოგჯერ მათი რიცხვი რამდენიმე ათასს აღწევს.



სურ.33. ნეირონზე განლაგებული სხვადასხვა ტიპის სინაპსები (სქემა)

a - აქსო-სომატური, b - აქსო-დენდრიტული, c - აქსო-აქსონური, d- დენდრო-სომატური და e - დენდრო-დენდრიტული სინაპსები.

ნერვული სისტემის კლასიფიკაცია. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ განვითარების მაღალ საფეხურზე მყოფი ცხოველების ნერვულ სისტემას, პირობით, ორ ნაწილად ყოფენ: ცენტრალურ და პერიფერიულ ნაწილებად.

ცენტრალური ნაწილის ანუ ცენტრალური ნერვული სისტემის (ცნს) სტრუქტურა რთულია. კიდევ უფრო რთული და მრავალფეროვანია მისი ფუნქციები. ზოგადად შეიძლება ითქვას, რომ ცნს-ის მიერ ხდება პერიფერიიდან ინფორმაციის მიღება, მათი ანალიზი და სინთეზი და ბოლოს საპასუხო ინფორმაციის ორგანიზება და პერიფერიაზე მისი გავზავნა.

პერიფერიული ნერვული სისტემის სტრუქტურა გაცილებით უფრო მარტივია. იგი შეიცავს ნეირონთა აქსონებს თავისი კოლატერალებითა და დაბოლოებებით და იმ ნეირონთა სომებს, რომლებიც ლოკალიზებულია ცნს-ის გარეთ ორგანიზმის სხვადასხვა ნაწილში განლაგებულ ნერვულ კვანძებში. შედარებით მარტივია პერიფერიული ნერვული სისტემის ფუნქციაც. იგი პერიფერიაზე მიღებულ ინფორმაციას, აფერენტული ნერვული ბოჭკოებით, აგზავნის

ცენტრალური ელემენტებისაკენ, ხოლო ცნს-დან მიღებულ ინფორმაციას, ეფერენტული ბოჭკოებით – პერიფერიაზე, მომუშავე ანუ ეფექტორული ორგანოებისაკენ. ამრიგად, პერიფერიული ნერვული სისტემა ორ ნაწილს შეიცავს: აფერენტულს და ეფერენტულს.

პერიფერიული ნერვული სისტემის ეფერენტული ნაწილი, თავის მხრივ, ორ ქვესისტემად იყოფა. ერთი მათგანი უკავშირდება ჩონჩხის განივზოლიან კუნთებს ანუ სომატურ მუსკულატურას. ამიტომ მას სომატურ ნერვულ სისტემას უწოდებენ. ეფერენტული ბოჭკოების მეორე ნაწილი კი დაკავშირებულია საჭმლის მომწელებელი ტრაქტის, სისხლძარღვებისა და სხვა შინაგანი ორგანოების გლუვ კუნთებთან. ასეთი ეფერენტული ბოჭკოების ერთობლიობას ვეგეტატიური ნერვული სისტემის სახელით აღნიშნავენ. ორივე ქვესისტემას (როგორც სომატურს, ისე ვეგეტატიურს) თავთავიანთი წარმომადგენლობა გააჩნია ცნს-ში.

მომდევნო პარაგრაფებში ნერვული მოქმედების კანონზომიერებები თავდაპირველად განხილული იქნება სომატური სისტემის აქსონებზე.

III თავი. პერიფერიული ნერვული სისტემა

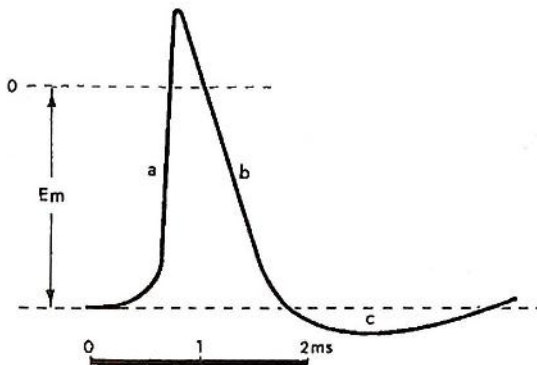
ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა და გამტარებლობა

ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობა. კუნთოვანი ქსოვილის მსგავსად, ნერვულ ქსოვილსაც გააჩნია აგზნებადობა, რაც იმას ნიშნავს, რომ გამღიზიანებელი აგენტის მოქმედების საპასუხოდ ცოცხალ ნერვულ ბოჭკოში აღიძვრება აგზნების პროცესი. ნერვული ქსოვილის გააქტივებაც დიუბუა რაიმონის „გალიზიანების კანონის“ თანახმად ხდება: ნერვული ქსოვილის ასაგზნებად აუცილებელია, რომ გამღიზიანებელი ძალის ოდენობა იცვლებოდეს სწრაფად, გაღიზიანების ინტენსივობა არ უნდა იყოს „საზღურბლე ძალაზე“ მცირე, ხოლო გაღიზიანების ხანგრძლივობა არ უნდა იყოს „მარჯ დროზე“ ნაკლები.

ნერვული ბოჭკოს აგზნება არ არის ლოკალური პროცესი. იგი არ შემოიფარგლება გაღიზიანების უბნით, არამედ ვრცელდება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელების უნარს გამტარებლობას უწოდებენ, ხოლო თვით გავრცელებადი აგზნების ტალღას – ნერვულ იმპულსს.

ნერვული ბოჭკოს აგზნებისა და აგზნების გატარების უნარი მნიშვნელოვნად უფრო მაღალია, ვიდრე კუნთოვანი ბოჭკოსი. ამიტომაც ნერვული ქსოვილის გასააქტივებლად გაცილებით უფრო ნაკლები ინტენსივობის გაღიზიანებაა საჭირო, ხოლო აგზნების გატარების სიჩქარე ზოგიერთ მსხვილ ნერვულ ბოჭკოში 120 მ/ს-ს აღწევს.

ნერვული ბოჭკოი აგზნების დენი. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების წარმოშობას უსათუოდ თან ახლავს ელექტრული დენის აღძვრა, რომელსაც, როგორც უკვე აღნიშნული იყო, მოქმედების ანუ აგზნების დენს (ან აგზნების პოტენციალს) უწოდებენ (სურ. 34). მოქმედების დენი აქაც, ისევე რო-

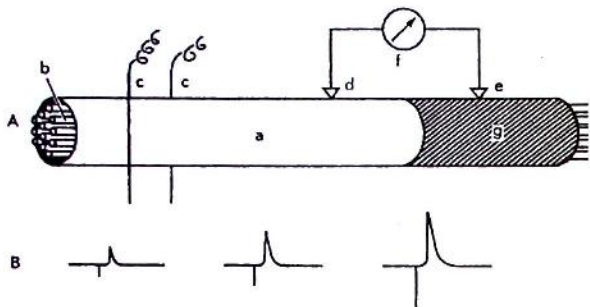


სურ. 34. ნერვული ბოჭკოს აგ ზნების უჯრედშიდა პოტენციალი (სქემა)

a - დეპოლარიზაციის ფაზა, b - რეპოლარიზაციის ფაზა, c - პიპერპოლარიზაცია. ქვედა ხაზზე აღნიშნულია დრო მილისეკუნდებში.

გორც კუნთოვან ბოჭკოში, ზუსტად გამოხატავს აგ ზნების პროცესის განვითარებას დროში. ამიტომაც მოქმედების დენის რეგისტრაციისა და ანალიზის გზით შესაძლებელი გახდა აგ ზნების მთელი რიგი კანონზომიერების დადგენა: ა) ნერვულ ბოჭკოში აგ ზნების ხანგრძლიობა უფრო ნაკლებია, ვიდრე კუნთოვანში და მის ელექტროგრაფულ გამოხატულებას მცირე ხანგრძლიობის (0,5-2 მს) პიკოვანი პოტენციალი წარმოადგენს; ბ) ზღურბლოვან გალიზიანებაზე მოქმედების დენი მაქსიმალურია და გრადაციას არ განიცდის გალიზიანების შემდგომი გაძლიერების დროს; გ) აგ ზნება ნერვულ ბოჭკოში ვრცელდება უდეკრემენტოდ; დ) აგ ზნების შედეგად ბოჭკოში მყარდება ჯერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა. ამრიგად, შეიძლება დავასკვნათ, რომ აქსონის (ანუ ნერვული ბოჭკოს) გააქტივება ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად.

ნერვული ღეროს მოქმედების დენი. ცალკეული ბოჭკოსაგან განსხვავებით, მთლიანი ნერვული ღეროდან აღრიცხული მოქმედების დენის სიდიდე დამოკიდებულია გალიზიანების ინტენსივობაზე. სუსტი გალიზიანების საპასუხოდ ნერვიდან მცირე ამპლიტუდის აგ ზნების პოტენციალი აღირიცხება; გალიზიანების გაძლიერების შესაბამისად იზრდება პოტენციალის ამპლიტუდაც (სურ. 35). გარკვეული ინტენსივობის გალიზიანებაზე მოქმედების პოტენციალი მაქსიმუმს აღწევს და აღარ იცვლება გალიზიანების შემდგომი გაძლიერების საპასუხოდ. გამლიზიანებელი ძალისა და მოქმედების პოტენციალის ასეთი ურთიერთობა განპირობებულია შემდეგი გარემოებით. მთლიანი ნერვული ღეროს მოქმედების პოტენციალი წარმოადგენს შემაღენელი ბოჭკოების აგ ზნების პოტენციალების ალგებრულ ჯამს. მართალია, ცალკეული ბოჭკოების აგ ზნება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით ხდება, მაგრამ ნერვული ღეროს გალიზიანება არ იწვევს ყველა ბოჭკოს გააქტივებას: სუსტი გალიზიანების საპასუხოდ



სურ. 35. A - ნერვული ღეროს აგზნების პოტენციალის მონოპოლარული რეგისტრაცია.

a - ნერვული ღერო, b - ნერვული ბოჭკოები, c - გამაღიზიანებელი ელექტროდების წყვილი, d და e - აღმრიცხველი ელექტროდები, f - ელექტროგრაფიული ხელსაწყო, g - ნერვის დაზიანებული უბანი.

B - ნერვული ღეროს აგზნების პოტენციალი სხვადასხვა ძალით გაღიზიანების დროს.

იგზნება ბოჭკოების მცირე ნაწილი, უფრო ძლიერი გაღიზიანებისას - უფრო მეტი და ა.შ. ამიტომაც, სხვადასხვა ინტენსივობის გაღიზიანებაზე სხვადასხვა გამოწვეული პოტენციალის სიდიდე.

ნერვული ბოჭკოების არათანაბარი გააქტივება სხვადასხვა ინტენსივობის გაღიზიანებაზე გამოწვეულია, ერთი მხრივ იმით, რომ ელექტრული დენი უფრო მძლავრად მოქმედებს იმ ბოჭკოებზე, რომლებიც უფრო ახლოსაა ელექტროდებთან (ე.ი. უფრო ზედაპირულად განლაგებულ ბოჭკოებზე), ხოლო მეორე მხრივ, მნიშვნელობა აქვს იმას, რომ ნერვული ბოჭკოები განსხვავდება ერთმანეთისაგან აგზნებადობის ხარისხით. აგზნებადობის ხარისხი კი გარკვეულად არის დაკავშირებული ნერვული ბოჭკოების სიმსხოზე და მიეღინიზაციის ხარისხზე. რაც უფრო მსხვილია ბოჭკო და რაც უფრო ძლიერაა იგი მიეღინიზირებული, მით მეტია აგზნებადობა.

ნერვული ღერო სხვადასხვა სიმსხოს ბოჭკოებს შეიცავს, რომლებსაც მიეღინიზაციის ხარისხის, განივკვეთის დიამეტრისა და ფუნქციის შიხედვით სამ ჯგუფად ყოფენ: A, B და C ჯგუფებად. თითოეულ მათგანში არჩევენ რამდენიმე ქვეჯგუფს. A ჯგუფის ბოჭკოები იყოფთ ოთხ ქვეჯგუფად: α, β, γ და δ. ყველაზე მსხვილი ბოჭკოები α ქვეჯგუფშია გაერთიანებული. მათი დიამეტრი მერყეობს 10-20 მკმ-ის ფარგლებში; აქვს შედარებით სქელი მიეღინის გარსი და ხასიათდება აგზნების გატარების საკმაოდ დიდი სიჩქარით: თბილისისხლიან ცხოველებში - 60-120 მ/ს, ხოლო ცივისხლიანებში - 20-40 მ/ს. α ბოჭკოების ნაწილი აგზნებას ატარებს ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ (მამოძრავებ-

ლი აქსონებია), ხოლო ნაწილი – პერიფერიიდან ზურგის ტვინისაკენ (მგრძობიარე აქსონები).

ბეტა (β), გამა (γ) და დელტა (δ) ქვეჯგუფში შემაჯავლი ბოჭკოები შედარებით წვრილებია. მათი დიამეტრი მერყეობს 3-15 მკმ-ის ფარგლებში. ყველა მათგანი დაფარულია შედარებით თხელი მიეღინის გარსით და აგზნებასაც შედარებით ნელა ატარებს. ამ ბოჭკოებში აგზნება ვრცელდება, ძირითადად, პერიფერიიდან ზურგის ტვინისაკენ. გამონაკლისს შეადგენს მხოლოდ γ აქსონები, რომლებშიც აგზნება ვრცელდება ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

B ტიპის ბოჭკოებს ყოფენ B₁ და B₂ ქვეჯგუფებად. ამ ტიპის ბოჭკოების დიამეტრი მერყეობს 1-3 მკმ-ის ფარგლებში; აქვს თხელი მიეღინის გარსი; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილისის ხლიანებში - 3 - 15 მ/ს, ხოლო ცივის ხლიანებში - 2 - 6 მ/ს. აგზნება ვრცელდება, უპირატესად, ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

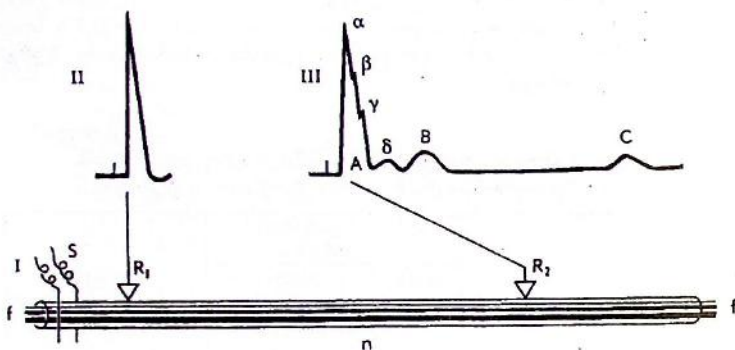
ცხრილი 1.

ხერხემლიან ცხოველთა სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოს მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები და ფუნქციები

ჯგუფი	ბოჭკოს განიკვეთის დიამეტრი	მიეღინის გარსის სისქე მკმ-ში	აგზნების გატარების სიჩქარე მ/ს		ფუნქცია
			ცივის ხლიანი ცხოველები 20°	თბილის ხლიანი ცხოველები 37°	
Aα	10 - 20	სქელი	20 - 40	60 - 120	ეფერენტული ბოჭკოები აფერენტები კუნთის რეცეპტორებიდან
Aβ	7 - 15	შედარებით თხელი	15 - 30	40 - 90	აფერენტები კანის შეხების რეცეპტორებიდან
Aγ	4 - 8	“	8 - 15	30 - 45	ეფერენტები კუნთის ინტრაფუზალური ბოჭკოებისაგან
Aδ	2,5 - 5	“	5 - 9	15 - 25	აფერენტები, კანის სითბოს, სიცივის და ტკივილის რეცეპტორებიდან
B	1 - 3	თხელი	2 - 6	3 - 15	პრეანგლიური ვეგეტატიური ბოჭკოები
C	0,5 - 1,3	უმეღინო	0,3 - 0,5	0,5	სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოები

C ტიპის ბოჭკოებში არჩევენ C_1, C_2, C_3 , ქვეჯგუფებს. ამ ჯგუფებში გაერთიანებულია ყველაზე მცირე დიამეტრის (0,3 - 1,5 მკმ) უმიელინო ბოჭკოები; აგ ზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილისისხლიანებში - 0,5-2 მ/ს, ხოლო ცივისხლიანებში - 0,3-0,8 მ/ს. C ტიპის ბოჭკოების ერთ ნაწილში აგ ზნება ვრცელდება პერიფერიისაკენ, ხოლო დანარჩენებში - პერიფერიიდან ცენტრისაკენ.

ნერვული ღეროს შემადგენელი ბოჭკოების სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლები უფრო დაწვრილებით იხილეთ ცხრილი N 1-ში.



სურ. 36. ნერვული ღეროს აგ ზნების პოტენციალები.

I - ნერვულ ღეროზე გამდიზიანებული და სარევისტრაციო ელექტროდების განლაგების სქემა. n - ნერვული ღერო, f - სხვადასხვა დიამეტრის ნერვული ბოჭკოები, s - გამაღიზიანებელი ელექტროდების წვეილი, $R_1 - R_2$ - სარევისტრაციო ელექტროდები. II - მარტივი, ერთკომპონენტური პოტენციალი, რომელიც გამოიყვანება R_1 ელექტროდით. III - რთული, მრავალკომპონენტური აგ ზნების პოტენციალი, რომელიც აღირიცხება R_2 ელექტროდით. პოტენციალი მრავალკომპონენტურია, რადგან სხვადასხვა დიამეტრის ნერვულ ბოჭკოებში სხვადასხვა სისწრაფით ტარდება აგ ზნების ტალღა.

პერიფერიული ნერვის შემადგენლობაში სხვადასხვა ფიზიოლოგიური მახასიათებლების მქონე ბოჭკოების არსებობით არის გამოწვეული ის, რომ ნერვული ღეროს მოქმედების ჯამურ პოტენციალს მარტივი პიკის ფორმა აქვს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ იგი აღირიცხება გაღიზიანების უბანთან ახლოს. როცა აღმრიცხველი ელექტროდი დაშორებულია გაღიზიანების უბნიდან, მაშინ მოქმედების პოტენციალს რთული ფორმა აქვს და წარმოდგენილია კლებადი ამპლიტუდისა და მზარდი ხანგრძლიობის მქონე რამდენიმე კომპონენტით (სურ. 36). პირველ კომპონენტს მცირე ხანგრძლიობის მაკვილი პიკის ფორმა აქვს და A_α ბოჭკოების აგ ზნებას გამოხატავს. მომდევნო კომპონენტები შეესა-

ბამება: A_6, A_7, A_8, B და C ბოჭკოების აგზნებას. ზოგ შემთხვევაში მოქმედების პოტენციალის ასეთ რთულ სურათს შეიძლება აკლდეს რომელიმე კომპონენტი, რაც შეიძლება გამოწვეული იყოს იმით, რომ ან ეს ნერვული ღერო არ შეიცავს შესაბამისი ტიპის ბოჭკოებს, ან კიდევ გაღიზიანებამ არ გამოიწვია მათი აგზნება. მოქმედების პოტენციალის დანაწილება შემადგენელ კომპონენტებად, ცხადია, იმის შედეგია, რომ სხვადასხვა ნერვული ბოჭკო სხვადასხვა სიჩქარით ატარებს აგზნებას. ამიტომ მოქმედების დენი პირველად აღირიცხება α ბოჭკოებიდან, რომლებიც ყველაზე სწრაფად ატარებს აგზნებას, შემდეგ β ბოჭკოებიდან და ა.შ.

სხვადასხვა ტიპის ნერვული ბოჭკოები განსხვავებულ რეაქტიულობას იჩენს გარეშე ფაქტორების მიმართ. მაგალითად, ჟანგბადის (O_2) ნაკლებობის პირობებში ფუნქციონირებას წყვეტს ჯერ B ტიპის ბოჭკოები, შემდეგ A ტიპის 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 წვრილი C ბოჭკოები, ხოლო ყველაზე ბოლოს - A ბოჭკოები. ნარკოტიკების არაერთგვარი მოქმედება ნერვულ ბოჭკოებზე გამოიყენება მედიცინაში: ლოკალური ანესთეზიის დოზირებით შესაძლებელია ტკივილის გამტარი წვრილი ბოჭკოების შერჩევითი ბლოკირება, ვინაიდან მსხვილ მამოძრავებელ აქსონებში გატარების ბლოკის დამყარებისათვის აუცილებელია ანესთეზიის უფრო ღრმა დონე.

აგზნების ორმხრივი გატარება ნერვულ ბოჭკოში. მთლიან ორგანიზმში ნერვული ბოჭკოები აგზნებას როგორც წესი მხოლოდ ერთი მიმართულებით ატარებს. მაგრამ ხელოვნური გაღიზიანების პირობებში აგზნება შეიძლება ბოჭკოში გავრცელდეს ორივე მიმართულებით. ასე მაგალითად, თუ გამოიზიანებული ელექტროდების წყვილს მოვათავსებთ ორგანიზმიდან ამოჭრილი ნერვული ღეროს შუა უბანში, ხოლო აღმრიცხველი ელექტროდების თითო წყვილს - ნერვული ღეროს ორივე ბოლოზე, ნერვის გაღიზიანებით გამოწვეული მოქმედების დენი ოსცილოგრაფის ეკრანზე აღირიცხება ორივე გამომყვანი ელექტროდით.

აგზნების გატარების სუბსტრატის ნერვულ ბოჭკოში. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გატარების სუბსტრატის შესახებ სხვადასხვა მოსაზრება არსებობდა. თავდაპირველად ფიქრობდნენ, რომ აგზნების წარმოშობა და მისი გატარება ნერვულ ბოჭკოში ნეიროპლაზმის საშუალებით ხდება. მომდევნო ეტაპზე შეიცვალა ეს მოსაზრება და წამყვანი როლი აგზნების გატარებაში მიაწერეს ნეიროპლაზმაში არსებულ ძაფისებრ ჩანართებს - ნეიროფიბრილებს.

თანამედროვე გამოკვლევებით ნეიროფიბრილებისა და ნეიროპლაზმის როლი აგზნების გატარებაში უარყოფილია. ჰოჯკინისა და ჰაქსლის ცდებით დამაჯერებლად არის ნაჩვენები, რომ არც ნეიროფიბრილები და არც ნეიროპლაზმის ძირითადი მასა არ არის გადამწყვეტი ნერვული იმპულსის გატარებაში. ამ ავტორებმა თავფეხიანი მოლუსკის ერთ-ერთი სახეობის (კალმარის) გიგანტური აქსონიდან, რომლის დიამეტრი 1 მმ-ს აღემატება, გამო-

დევნეს მთელი ნეიროპლასმა თავისი ჩანართებით და დატოვეს მხოლოდ მისი ზედაპირული შრე ანუ ზედაპირული მემბრანა. ზედაპირული მემბრანისაგან შექმნილი მთლი შუაგულს ზღვის წყლით, რომელიც ამ ცხოველისათვის ფიზიოლოგიურ (იზოტონურ) ხსნარს წარმოადგენს. გამოირკვა, რომ ასეთი მთლი რამდენიმე საათის განმავლობაში ინარჩუნებდა ავზნების წარმოშობისა და მისი გატარების უნარს. მართალია, გარკვეული ხნის შემდეგ ავზნების წარმოშობისა და გატარების უნარი მცირდებოდა და ბოლოს ქრებოდა კიდევ, მაგრამ ეს გამოწვეული იყო იმით, რომ მთლის შემქმნელი ზედაპირული მემბრანა თანდათან კარგავდა სასიცოცხლო თვისებებს. ამრიგად, ეს ცდები აშკარად მიუთითებს, რომ ნერვულ ბოჭკოში ავზნების გატარება ხდება არა ნეიროპლასმის ან მისი რომელიმე ჩანართის, არამედ ზედაპირული მემბრანის მეშვეობით.

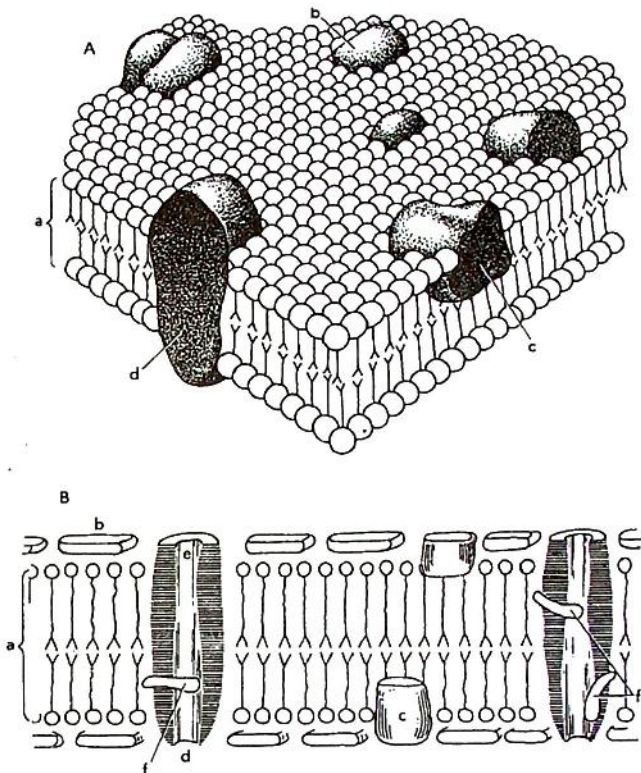
ცხადია, ზემოთ აღნიშნული არ გამოირიცხავს ნეიროპლასმის მნიშვნელობას ნერვული ბოჭკოს ფუნქციონირებისათვის. აქ ხდება სხვადასხვა ქიმიურად აქტიური ნივთიერებების ტრანსპორტი უჯრედის სხეულიდან აქსონის გასწვრივ ნერვულ დაბოლოებამდე და პირიქით; აქვე მიმდინარეობს მთელი რიგი მეტაბოლური პროცესები, რომლებიც ზედაპირულ მემბრანას სასიცოცხლო თვისებებს უნარჩუნებს.

შემდგომი გამოკვლევებით დადასტურდა, რომ არამარტო ნერვულ ბოჭკოებში, არამედ კუნთოვან ბოჭკოებშიც ავზნების პროცესი და მისი თანმდევი ელექტრული მოვლენები დაკავშირებულია ზედაპირულ მემბრანასთან.

ზედაპირული მემბრანის სტრუქტურა და ფიზიოლოგიური მახასიათებლები

ნერვული ბოჭკო, ისევე როგორც ნერვული უჯრედის სომა და კუნთოვანი ბოჭკო, აგრეთვე ყველა ცოცხალი უჯრედი, გარედან დაფარულია ზედაპირული მემბრანით. ზედაპირული მემბრანა ის სტრუქტურაა, რომელიც ცოცხალი უჯრედის 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 რიგადაა დალაგებული, თანაც ისე, რომ მათი ჰიდროფილური „თავები“ მიმართულია მემბრანის შიდა და გარეთა ზედაპირებისაკენ (სურ. 37), ჰიდროფობური „კულები“ კი - მემბრანის სიღრმეში, ერთმანეთისაკენ. აღნიშნულ ფოსფოლიპიდურ შრესთან დაკავშირებულია ცილოვანი მოლეკულები. არჩევან ცილოვანი მოლეკულების სამ ტიპს: ერთი ტიპის მოლეკულები ფოსფოლიპიდური შრის ორივე მხარეზე ზედაპირულადაა განლაგებული (სურ. 37, b). მეორე ტიპის ცილებიც, ძირითადად, მოთავსებულია ლიპიდური შრის ორივე ზედაპირზე და მხოლოდ ოდნავ იჭრება ლიპიდური შრის სისქეში (სურ. 37, c). პირველი და მეორე ტიპის ცილოვანი მოლეკულები მემბრანის სტაბილიზაციას ემსახურ-



სურ. 37. A - ზედაპირული მემბრანის სქემატური სურათი.

B - ზედაპირული მემბრანის მოლეკულური ორგანიზაციის სქემა.

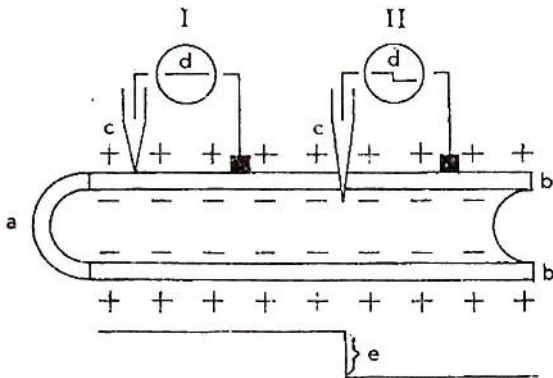
a - ფოსფოლიპიდების ბიმოლეკულური შრე. მოლეკულების ჰიდროფობური კუდები მიმართულია მემბრანის სიღრმეში, ხოლო ჰიდროფილური თავები - გარეთ. b - სტრუქტურული ცილის მოლეკულა, c - სპეციფიკური ცილა, რომელიც ნაწილობრივ არის შეჭრილი ფოსფოლიპიდურ შრეში, d - მემბრანის გამჭოლავი სპეციფიკური ცილა, e - იონური არხი, f - იონური არხის ჩამკეტი მექანიზმები.

რება და მათ სტრუქტურულ ცილებს უწოდებენ. მესამე ტიპის მოლეკულები გაივლის ლიპიდური შრის მთელ სისქეს და მემბრანის ორივე ზედაპირზე გამოდის (სურ. 37, d). 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 ავზნების თანმხლებელი ელექტრული მოვლენებიც უნდა ვითარდებოდეს მემბრანასთან კავშირში. ამიტომ ავზნების მიმდინარეობის კანონზომიერებათა დასადგენად აუცილებელია ზედაპირული მემბრანის ელექტრული მახასიათებლების განხილვა.

ცოცხალი უჯრედის ზედაპირული მემბრანა, რომელიც ბოჭკოს შიგთავსს გამოყოფს გარემომცველ სითხისაგან, ელექტრული თვალსაზრისით უბრალო გამოყოფს არ წარმოადგენს; იგი პოლარიზებულია. ამაში ადვილად შეიძლება დავრწმუნდეთ შემდეგი ცდით: თუ კათოდურ ოსცილოგრაფთან დაკავშირებული ელექტროდების წვეილს („აღმრიცხველ“ ანუ „გამომყვან“ ელექტროდებს) მოვათავსებთ ნერვული ბოჭკოს გარეთა ზედაპირზე (სურ. 38), ვნახავთ, რომ ოსცილოგრაფში დენი არ გაივლის. ეს იმითომ, რომ ნერვული ბოჭკოს გარეთა ზედაპირის იმ უბნებს შორის, რომლებსაც ეხება გამომყვანი ელექტროდების წვეილი, პოტენციალთა სხვაობა არ არის. მაგრამ თუ ერთ-ერთი ელექტროდით (რომელსაც ძლიერ წამახვილებული წვეტი უნდა ჰქონდეს, დაახლოებით 1 მკმ დიამეტრით) გაგზავლეთ ზედაპირულ მემბრანას და მის წვეტს ნერვული ბოჭკოს შიგნით ნეიროპლაზმაში მოვათავსებთ, მაშინ ოსცილოგრაფში გაივლის დენი, რომელსაც ბოჭკოს მოსვენებულ მდგომარეობაში სტაბილური სიდიდე ექნება. მას მოსვენების დენს უწოდებენ. მოსვენების დენი მცირე ინტენსივობისა და ამიტომ მისი გამოვლენა ოსცილოგრაფით შესაძლებელია მხოლოდ



სურ. 38. მემბრანული პოტენციალის აღრიცხვის სქემა.

a - ნერვული ბოჭკოს სივრცითი განივკვეთი, b - ზედაპირული მემბრანა, c - მიკროელექტროდი, d - ოსცილოგრაფის ეკრანი, e - მემბრანული პოტენციალის ინტენსივობა.

I - აღმრიცხველი ელექტროდები მოათავსებულია ბოჭკოს გარეთ. მათ შორის არ არის პოტენციალთა სხვაობა, რის გამოც არ ხდება სხივის გადახრა.

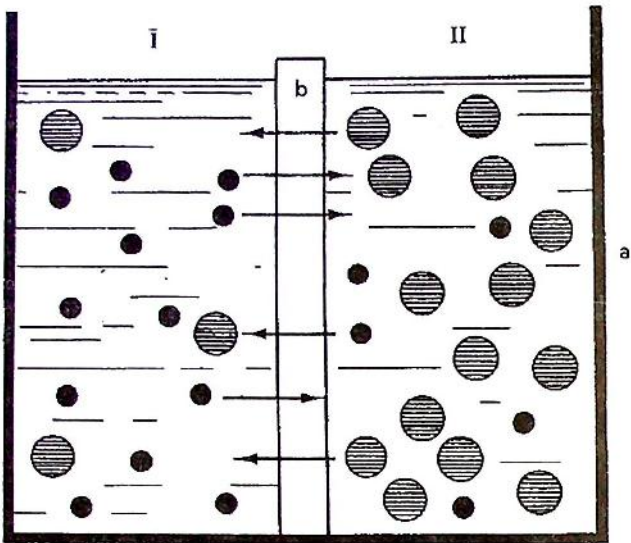
II - მიკროელექტროდის წვეტი შეტანილია ბოჭკოს შიგნით. ელექტროდებს შორის თავი იჩინა პოტენციალთა სხვაობამ, რის გამოც სხივი გადაიხრა ქვედა მიმართულებით. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

სათანადო გაძლიერების შემდეგ. თუ ამ მიზნისათვის გამოვიყენებთ მუდმივი დენის გამაძლიერებელს, მაშინ კათოდური ოსცილოგრაფის ეკრანზე მოსვენების დენი აღირიცხება სხვიის სწრაფი და სტაბილური გადახრით (სურ. 38, ე). რაც უფრო ინტენსიური იქნება მოსვენების დენი, მით უფრო მეტად გადაიხრება სხვი ოსცილოგრაფის ეკრანზე.

ამრიგად, მოსვენების დენის წარმოშობას საფუძვლად უდევს პოტენციალთა სხვაობა, რომელიც არსებობს ბოჭკოს შიგნით მოთავსებულ მიკროელექტროდის წვეტსა და ბოჭკოს გარეთ არსებულ ელექტროდს შორის. ნერვული ბოჭკოს შიგნით მიკროელექტროდის შემდგომი გადაადგილება არ ცვლის პოტენციალთა სხვაობის სიდიდეს. ეს ფაქტი კი იმაზე მიუთითებს, რომ ამ წესით გამოვლენილი პოტენციალი, ფაქტიურად, ასახავს მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირებს შორის არსებულ პოტენციალთა სხვაობას და ამიტომ მას მე მ ბ რ ა ნ უ ლ ი პ ო ტ ე ნ ც ი ა ლ ი ს სახელწოდებით აღნიშნავენ (Em).

მოსვენების მემბრანული პოტენციალი პირველად კალმარის გიგანტურ აქსონში აღირიცხეს. ამისათვის ერთი ელექტროდი მოათავსეს ბოჭკოზე, ხოლო მეორე ელექტროდი (წვრილი მავთული) შეიყვანეს აქსონლანხაში ბოჭკოს გადაჭრილი ბოლოდან. გიგანტური აქსონის მოსვენების პოტენციალი დაახლოებით -80 მვ-ია. სხვა ნერვული ბოჭკოების შემთხვევაში იგი შეიძლება მერყეობდეს -60 - -80 მვ-ის ფარგლებში. ნიშანი „მინუსი“ (-) მიუთითებს, რომ მემბრანის შიდა ზედაპირი უარყოფითი პოტენციალის მატარებელია, გარეთა კი - დადებითი.

ზედაპირული მემბრანის ნახევრად განვლადობა. ზედაპირული მემბრანის ორივე მხარეს, ე.ი. ნერვული ბოჭკოს შიგნით და ბოჭკოს გარემომცველ არეში, დიდი რაოდენობით გვხვდება სხვადასხვა სახის თავისუფალი იონები. ჩვეულებრივ ეს იონები ასიმეტრიულად ანუ არათანაბრად არის განაწილებული უჯრედის შიგთავსსა და გარემომცველ არეში. თავისუფალი იონები ქაოტურ მოძრაობაში იმყოფება და დროდადრო ორივე მხრიდან ეჯახება ამ ორი არის გამყოფ მემბრანას. ცხადია, რაც უფრო მაღალია იონთა კონცენტრაცია რომელიმე არეში, მით უფრო მეტი იქნება მათი დაჯახებათა სიხშირე მემბრანის სათანადო ზედაპირზე. ასეთ პირობებში, თუ გამყოფ მემბრანას გააჩნია არხები, რომლებიც იხსნება მის ორივე ზედაპირზე, მაშინ ის იონი, რომლის დიამეტრი ნაკლებია არხის დიამეტრზე, იწყებს არხებში გასვლას კონცენტრაციული გრადიენტის მიმართულებით, ე.ი. მაღალი კონცენტრაციის მქონე გარემოდან ასეთი იონები გადადის დაბალი კონცენტრაციის მქონე არეში (სურ. 39). თავისუფალი იონების გასვლა მემბრანაში მით უფრო ინტენსიური იქნება, რაც უფრო დიდია ამ იონის კონცენტრაციული გრადიენტი, ანუ რაც უფრო მეტია კონცენტრაციათა განსხვავება ორ არეს შორის. ნერვული ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა მართლაც შეიცავს ასეთ ტ რ ა ნ ს მ ე მ ბ რ ა ნ უ ლ (მემბრანის გამჭოლავ) არხებს. კერძოდ მათ შეიცავს მემბრანის სპეციფიკური ცილოვანი მოლეკულები, რომლებიც ფოსფოლიპიდური შრის გავლით გამოდის მემბრანის ორივე მხარეზე. მემბრანული არხების დიამეტრი სხვადასხვაა, რის გამოც მხოლოდ ზოგიერთ იონს შეუძლია მათში გასვლა, კერძოდ ისეთ იონს, რომლის დიამეტრი ნაკლებია ამ არხის დიამეტრზე. უფრო მსხვილი იონებისათვის მემბრანული არხები გაუვალა და ამიტომაც მემბრანა მათ არ ატარებს. ამრიგად, ცოცხალი



სურ.39. თავისუფალი იონების მოძრაობა ნახევრად განვლად მემბრანაში.

a - ელექტროლიტის შემცველი ჭურჭელი, b - ნახევრად განვლადი მემბრანა. მაღალი კონცენტრაციის გამო დიდი ზომის „დაშტრიხული“ იონების დაჯახება მემბრანასთან მეტია II განყოფილებაში, ხოლო მცირე ზომის „შავი“ იონების დაჯახება უფრო ხშირია I განყოფილებაში.

უჯრედების, მათ შორის ნერვული ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა შერჩევით (სელექტურად) ატარებს თავისუფალ იონებს ე.ი. ნ ა ხ ე ვ რ ა დ გ ა ნ ვ ლ ა დ მემბრანას წარმოადგენს.

თავისუფალ იონთა ასიმეტრიული განაწილება. ცხოველთა ორგანიზმებში შემდეგი კანონზომიერება შეინიშნება: თითქმის ყველა ქსოვილში უჯრედების გარემომცველ გარემოში დიდი რაოდენობით არის ნატრიუმისა (Na^+) და ქლორის (Cl^-) იონები. უჯრედის გარეთ ნატრიუმის კონცენტრაცია დაახლოებით 10-ჯერ აღემატება ამ იონის კონცენტრაციას უჯრედის შიგნით, ხოლო ქლორის – დაახლოებით 15-ჯერ. კალიუმის თავისუფალი იონები კი, პირიქით, დაახლოებით 35-ჯერ მეტია უჯრედის შიგნით, ვიდრე გარეთ. უჯრედშიდა არეში, გარდა კალიუმისა, დიდი რაოდენობითაა ორგანული და არაორგანული მჟავების რადიკალთა უარყოფითი იონები. ზოგადად მათ R^- -ით აღნიშნავენ. მოსვენების მდგომარეობაში თავისუფალი იონების ამგვარი განაწილების

გამო, Na^+ -ისა და Cl^- -ის დაჯახებათა რიცხვი მემბრანაზე გაცილებით მეტია გარედან, ხოლო K^+ -ისა და R^- -ის იონთა დაჯახება – უჯრედის შიგნიდან. ცხადია, ტრანსმემბრანული არხების დიამეტრი რომ ალემატებოდეს ზემოთ აღნიშნულ იონთა დიამეტრს, მაშინ ყველა იონი თავისუფლად იმოძრაებდა ამ არხებში: Na^+ და Cl^- გარემომცველი გარემოდან გადავიდოდა უჯრედის შიგნით; K^+ და R^- კი, პირიქით, გამოვიდოდა უჯრედიდან გარეთ. ეს პროცესი გაგრძელდებოდა მანამ, ვიდრე არ მოხდებოდა თავისუფალ იონთა კონცენტრაციების გათანაბრება მემბრანის ორივე მხარეს. სინამდვილეში ეს ასე არ ხდება, რადგან ზედაპირული მემბრანა ამ იონებიდან მხოლოდ ზოგიერთს ატარებს. მოსვენების მდგომარეობაში ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების მემბრანები შედარებით ადვილად ატარებს K^+ -სა და Cl^- -ს; ცუდად ატარებს Na^+ -ს და საერთოდ არ ატარებს R^- იონებს. ზედაპირული მემბრანის განვლადობა რომელიმე იონის მიმართ აღინიშნება P_j სიმბოლოთი (ასე მაგ., P_{Na} , P_{K} , P_{Cl} 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 ამავე იონის მიმართ. მემბრანის გამტარებლობას აღნიშნავენ G_j სიმბოლოთი.

ელემენტთა პერიოდული სისტემის თანახმად, კალიუმის იონის დიამეტრი მეტია, ვიდრე ნატრიუმისა. მიუხედავად ამისა, ცოცხალი მემბრანა მოსვენების მდგომარეობაში ნატრიუმს გაცილებით ცუდად ატარებს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ თავისუფალი ნატრიუმის იონი შემორტყმულია წყლის მოლეკულებით ანუ გააჩნია ჰიდრატაციული გარსი. ჰიდრატაციულ გარსთან ერთად ნატრიუმის იონი ზომით უფრო დიდია, როგორც კალიუმის იონზე, ისე მოსვენებული არხის დიამეტრზეც, რის გამოც მისი ტრანსმემბრანული მოძრაობა მეტად გაძნელებულია, ე.ი. P_{Na} 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 ბოჭკოების ზედაპირული მემბრანა მოსვენებულ მდგომარეობაში პოლარიზებულია: გარეთ დადებითი პოლუსია, ხოლო შიგნით – უარყოფითი. აღნიშნულ პოტენციალთა სხვაობას, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, მოსვენების მემბრანულ პოტენციალს უწოდებენ.

მოსვენების პოტენციალის იონური მექანიზმი. იმისათვის, რომ ნათლად წარმოვიდგინოთ მოსვენების პოტენციალის იონური მექანიზმი, საჭიროა დავუშვათ მემბრანის ისეთი მდგომარეობის არსებობა, როცა იონები ასიმეტრიულადაა განაწილებული, მაგრამ ტრანსმემბრანული პოტენციალთა სხვაობა

ჯერ შექმნილი არ არის. დაკუშვით, 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 0-ის ტოლი იქნება. უჯრედშიდა არე შეიცავს KCl -ისა და KR -ის წყალხსნარებს. აქაც დადებითი და უარყოფითი იონების რაოდენობა თანაბარია და ამიტომ ჯამური პოტენციალი უჯრედის შიგნითაც 0-ის ტოლი იქნება. მაშასადამე, იონების ასეთი განაწილების დროს, მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირებს შორის პოტენციალთა სხვაობა არ არსებობს, ე.ი. არ არსებობს 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 დაბალისაკენ, ე.ი. Na^+ -ისა და Cl^- -ისათვის გარედან უჯრედის შიგნით, ხოლო K^+ -ისა და R^- -ისათვის – უჯრედის შიგნიდან გარეთ.

ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ მოსვენების მდგომარეობაში ნატრიუმის იონები ვერ გადის მემბრანას და ამიტომ რჩება უჯრედის გარეთ. კალიუმის მიმართ კი მემბრანა განვლადია, რის გამოც K^+ -ის იონები (რომლის კონცენტრაციული გრადიენტი გარეთ არის მიმართული) იწყებს უჯრედიდან გამოსვლას. ამის შედეგად უჯრედის გარეთ შეიქმნება დადებითი იონების სიჭარბე, ე.ი. მოხდება ზედაპირული მემბრანის პოლარიზაცია: გარედან იგი დაიმუხტება დადებითად, ხოლო შიგნიდან – უარყოფითად. შექმნილი პოტენციალთა სხვაობა გარკვეულ გავლენას მოახდენს თავისუფალ იონთა შემდგომ განაწილებაზე. უჯრედგარე Na^+ -ზე ახლა იმოქმედებს არამარტო ქიმიური, არამედ ელექტრული გრადიენტიც, რომელიც აგრეთვე უჯრედის შიგნით იქნება მიმართული. ამრიგად, ძლიერდება Na^+ -ის იონების მისწრაფება უჯრედის შიგნით, მაგრამ მემბრანის ცუდი განვლადობის გამო ნატრიუმი მაინც გარეთ რჩება. უჯრედის გარეთ შექმნილი დადებითი პოტენციალი კალიუმის იონებზეც მოქმედებს და ერთგვარ წინააღმდეგობას უწევს უჯრედიდან მათ გამოსვლას. მაგრამ იონთა გადაანწილების პირველ ეტაპზე ელექტრული გრადიენტი ბევრად უფრო სუსტია ქიმიურზე და ამიტომ კალიუმის იონები განაგრძობს უჯრედიდან გამოსვლას და კიდევ უფრო ზრდის 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 გამოსვლა უჯრედიდან გარეთ. უფრო სწორად, კალიუმის იონებისათვის დამყარდება მოძრავი წონასწორობა, რაც იმას ნიშნავს, რომ ქიმიური გრადიენტის ზეგავლენით იმდენივე K^+ გამოვა უჯრედიდან, რამდენიც შევა უჯრედში ელექტრული გრადიენტის ზემოქმედებით. მემბრანული პოტენციალის იმ მნიშვნელობას, რომლის დროსაც K^+ -ის იონებისათვის მყარდება მოძრავი წონასწორობა, კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (E_K) უწოდებენ.

გარკვეულ პირობებში მემბრანული პოტენციალის შექმნა სხვა იონებსაც შეუძლიათ, სახელდობრ, უჯრედში არსებული თავისუფალი იონებიდან მემბრანული პოტენციალის შექმნის უნარი შესწევს იმ იონს, რომლის მიმართ მემბრანა განვლადია. ყველა ასეთი იონისათვის უნდა არსებობდეს სათანადო წონასწორობის პოტენციალი (E_{Na} , E_{Cl} და ა.შ.).

ამა თუ იმ იონისათვის წონასწორობის პოტენციალის სიდიდე გარკვეულად არის დამოკიდებული ამ იონის უჯრედშიდა და უჯრედგარე კონცენტრაციების ურთიერთშეფარდებაზე და მემბრანაში იონის დიფუზიის სისწრაფეზე. ზოგადად იონთა წონასწორობის პოტენციალის გამოთვლა შეიძლება ნერსტის ფორმულით:

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

სადაც E — ძაბვა მილივოლტებში, R — გაზის მუდმივა, T — აბსოლუტური ტემპერატურა, z — იონის მუხტი, F — ფარადეის მუდმივა, C^o — იონის უჯრედგარეთა კონცენტრაცია, C^i — იონის უჯრედშიდა კონცენტრაცია.

ნერსტის ფორმულის მიხედვით ადვილად გამოითვლება ნატრიუმისა და კალიუმის იონებისათვის წონასწორობის პოტენციალი (ისევე როგორც მემბრანაში გამავალი ყველა ერთვალენტოვანი იონისათვის, თუ ცნობილია მისი უჯრედშიდა და უჯრედგარეთა კონცენტრაციები).

ნატრიუმის იონებისათვის:

$$E_{Na} = \frac{RT}{zF} \cdot \ln \frac{Na^o}{Na^i},$$

სადაც E_{Na} — ნატრიუმის მოსვენების პოტენციალი,

Na^o — ნატრიუმის უჯრედგარეთა კონცენტრაცია,

Na^i — ნატრიუმის უჯრედშიდა კონცენტრაცია,

z — იონის მუხტის მაჩვენებელი.

თუ ზემოთ მოყვანილ ფორმულაში შევიტანთ ნატრიუმის იონის ელექტრული მუხტის მაჩვენებელს, გაზისა და ფარადეის მუდმივათა რიცხვით მნიშვნელობებს და ნატურალურ ლოგარითმს გადავიყვანთ ათობითში, მაშინ სხეულის ნორმალური ტემპერატურის პირობებში ($37^{\circ}C$) იგი შემდეგ სახეს მიიღებს:

$$E_{Na} = +61 \cdot \lg \frac{Na^o}{Na^i}$$

ვინაიდან $37^{\circ}C$ Na^o ათჯერ მეტია Na^i -ზე, ამიტომ $\lg \frac{Na^o}{Na^i} = 1$

აქედან

$$E_{Na} = +61 \text{ მვ}$$

კალიუმის იონებისათვის:

$$E_K = +61 \cdot \lg \frac{K^o}{K^i}$$

$$\text{რადგან } K^{\circ} < K^i, \quad \text{ცხადია } \lg \frac{K^{\circ}}{K^i} = -\lg \frac{K^i}{K^{\circ}} = -1,54$$

$$\text{აქედან } E_K = +61 \cdot (-1,54) = -94$$

$$\text{ამრიგად } E_K = -94 \text{ მვ}$$

ზედაპირული მემბრანა განვლადია ქლორის იონებისთვისაც. ვინაიდან ქლორის იონებისათვის Z უარყოფითია, ამიტომ ნერნსტის ფორმულა, მუდმივთა რიცხვითი მნიშვნელობების შეტანისა და ათობით ლოგარითზე გადასვლის შემდეგ, ასეთ სახე მიიღებს

$$E_{Cl} = -61 \cdot \lg \frac{Cl^{\circ}}{Cl^i}$$

ნერვეულ უჯრედებში მემბრანის განვლადობა Cl^- -ისადმი გაცილებით ნაკლებია, ვიდრე K^+ -ისადმი. კუნთოვან ბოჭკოებში კი Cl^- -ისადმი განვლადობა მეტია. კალმარის გიგანტურ აქსონში გვაქვს იონთა განვლადობის შემდეგი შეფარდება: $P_K : P_{Na} : P_{Cl} = 1 : 0,04 : 0,46$.

მიუხედავად ამისა, მოსვენების პოტენციალის სიდიდენს განსაზღვრავს არამარტო კალიუმის, არამედ ნატრიუმისა და ქლორის იონებიც. ამიტომ უჯრედის მოსვენების მდგომარეობაში მემბრანული პოტენციალი გამოიანგარიშება გოლდმან-ჰოჯკინ-კატცის განტოლებით

$$E_m = -61 \cdot \frac{C_{Na^i} \cdot P_{Na} + C_{K^i} \cdot P_K + C_{Cl^{\circ}} \cdot P_{Cl}}{C_{Na^{\circ}} \cdot P_{Na} + C_{K^{\circ}} \cdot P_K + C_{Cl^i} \cdot P_{Cl}}$$

ნატრიუმის იონების პასიური შესვლა მემბრანაში. წინა პარაგრაფებში აღნიშნული იყო, რომ უჯრედის მოსვენების მდგომარეობაში მემბრანული პოტენციალი შექმნილია K^+ -ის გამოვლით უჯრედიდან და რომ მემბრანული პოტენციალის სიდიდე მით მეტია, რაც უფრო დიდი რაოდენობით გამოვა უჯრედიდან K^+ -ის იონები. კალიუმის გამოვლა უნდა გრძელდებოდეს მანამ, სანამ შექმნილი მემბრანული პოტენციალი არ გაუტოლდება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (E_K). ნერნსტის ფორმულის მიხედვით $E_K = -94$ მვ-ს და ამიტომ K^+ უჯრედიდან უნდა გამოდიოდეს მანამ, სანამ მემბრანის პოტენციალი არ მიაღწევს -94 მვ-ს. მაგრამ სინამდვილეში მოსვენების პოტენციალი უფრო მცირეა და ზოგჯერ 30 მვ-თაც კი ჩამორჩება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს. ამის მიზეზი ის არის, რომ მემბრანა Na^+ -ის იონებისათვის აბსოლუტურად გაუმტარი კი არ არის, არამედ ცუდად გამტარია. ამიტომ, როცა კალიუმის იონები დიდი რაოდენობით გამოვა უჯრედიდან და სათანადოდ გაიზრდება მემბრანული პოტენციალი, ნატრიუმის იონები დაიწყებს მემბრანაში გასვლას (გაჟონვას) და შეაჩერებს მემბრანული პოტენციალის შემდგომ ზრდას. ამის შემოწმება ადვილად შეიძლება შემდეგი ცდით: თუ უჯრედის გარემომცველ

არეში Na^+ -ის იონებს შევცვლით უფრო დიდი ზომის იონებით, რომლებსაც თვისაც მემბრანა აბსოლუტურად გაუმტარი იქნება, მაშინ მოსვენების მემბრანული პოტენციალი უფრო დიდ მნიშვნელობას მიიღწევს და თითქმის გაუტოლდება კალიუმის წონასწორობის პოტენციალს (-94 მვ-ს).

დიდი ზომის ჩონჩხის კუნთებში მოსვენების პოტენციალის სიდიდე თითქმის იგივეა, რაც მსხვილ ნერვულ ბოჭკოებში და დაახლოებით -90 მვ-ს აღწევს.

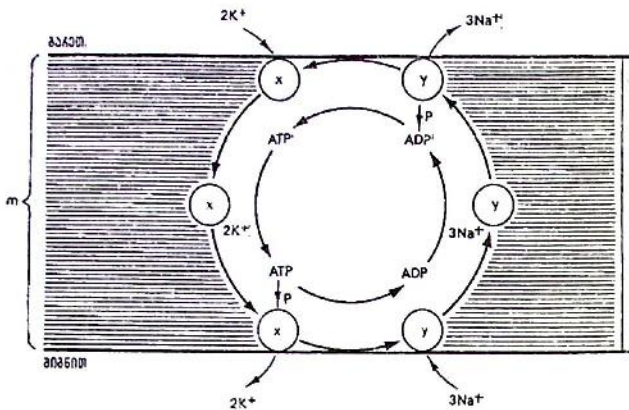
მოსვენების პოტენციალი შედარებით მცირეა გლუვ კუნთოვან ბოჭკოებში. მისი სიდიდე -50 მვ — -60 მვ-ის ფარგლებში მერყეობს.

კუნთოვან ქსოვილში მოსვენების მემბრანული პოტენციალი ყველაზე მაღალია გულის კუნთში: მუშაშიოკარდიუმის მსხვილ განივზოლიან ბოჭკოებში მოსვენების პოტენციალი დაახლოებით -85 მვ-დან — 95 მვ-მდეა. სპეციფიკურ ბოჭკოებში კი -90 მვ-დან — 100 მვ-მდე აღწევს.

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 ჭარბად 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 ენერგიის ხარჯვით და მისი სისწრაფე დიდად არის დამოკიდებული ტემპერატურაზე. ენერგიის წყაროს ამ შემთხვევაშიც აღენოზინტრიფოსფატი წარმოადგენს. თუ უჯრედს მოვწყადავთ მემბრანული შხამით (მაგ., ოუბაინით), რომელიც ატფ-აზას 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, ერთი მხრივ ხდება უჯრედში პასიურად შესული ნატრიუმის იონების აქტიური „გამოტუმბვა“ ხოლო, მეორე მხრივ, უჯრედიდან გამოსული კალიუმის იონების აქტიური გადაქაჩვა ისევე უჯრედში.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მოქმედება სქემატურად შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ (სურ. 40) მემბრანაში წრიულ მოძრაობას ასრულებს ნივთიერებათა ერთგვარი კომპლექსი, როლმელსაც შეუძლია მიიერთოს როგორც Na^+ , ასევე K^+ . ასეთ კომპლექსს „გადამტანს“ უწოდებენ. უჯრედის გარეთა არეში არსებული ფიზიკურ-ქიმიური პირობების გამო „გადამტანის“ თ ვ ი ს ო ბ ა (ანუ მიერთების ძალა) მეტია კალიუმის მიმართ. ამის შედეგად გადამტანს დაუკავშირდება K^+ -ის იონები, რომლებიც მასთან ერთად გააგრძელებს წრიულ მოძრაობას, ვიდრე ეს კომპლექსი არ მიიღწევს მემბრანის შიდა ზედაპირს. უჯრედში არსებული პირობების გამო გადამტანის თვისობა მეტია ნატრიუმის მიმართ; ამიტომ Na^+ -ის იონები გამოაძევენ K^+ -ს, მიუერთდება გადამტანს და მასთან ერთად დაიწყებს წრიულ მოძრაობას მემბრანის გარეთა



სურ. 40. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს კიპოთეზური მოდელი.

x - მემბრანაში წრეზე მოძრავი და K^+ -თან დაკავშირებული ცილოვანი გადამტანი, y - Na^+ -თან დაკავშირებული ცილოვანი გადამტანი. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

ზედაპირისაკენ. აქ Na^+ ადგილს უთმობს K^+ -ს, ხოლო თვითონ რჩება უჯრედ-გარე 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 „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 გაცვლა უჯრედის შიგთავსსა და გარემომცველ გარემოს შორის, ცხადია, ვერავითარ გავლენას ვერ მოახდენს მემბრანის პოლარიზაციაზე და არ შეცვლის მემბრანული პოტენციალის სიდიდეს. ამიტომაც ასეთ რეჟიმში მომუშავე ტუმბოს ელექტრონეიტრალურს უწოდებენ.

ტუმბო შეიძლება სხვა რეჟიმშიც მუშაობდეს. მაგალითად შესაძლებელია, რომ გადამტანს უჯრედის გარეთ 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 ელექტროგენურს უწოდებენ.

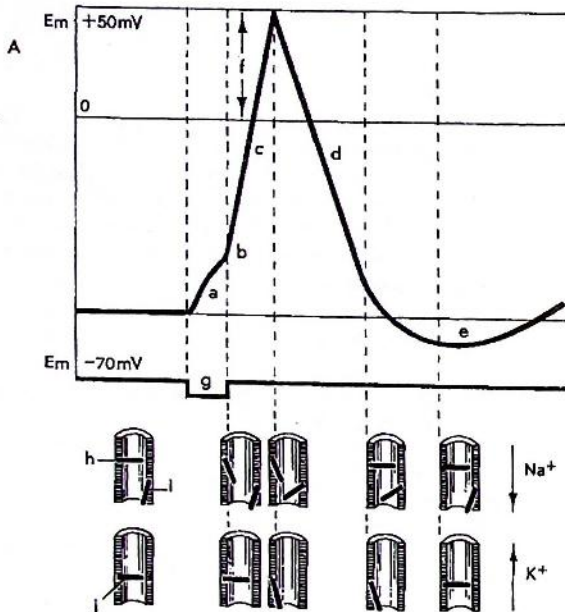
ზედაპირულ მემბრანაში იონური ტუმბოს აღმოჩენისას თავიდანვე ივარაუდეს მისი ელექტრონეიტრალურობა. უნდა ითქვას, რომ ზოგიერთი უჯრედის იონური ტუმბო დღესაც განიხილება როგორც ელექტრონეიტრალური. მაგრამ ბოლო წლებში დაგროვდა მასალა, რომლის ახსნა ძნელია თუ დავუშვებთ, რომ ტუმბო ნეიტრალურ რეჟიმში მუშაობს. მაგალითად, ტემპერატურის დაქვეითების შედეგად, როცა უჯრედში ნელდება ყველა სახის მეტაბოლური პროცესი და მასასადამე ტუმბოს მოქმედებაც, მოსვენების პოტენციალი მცირდება. დღეისათვის ფართოდ არის გავრცელებული აზრი, რომ უმეტეს შემთხვევაში მოსვენების მემბრანული პოტენციალის დაახლოებით 30% შექმნილია აქტიური მეტაბოლური პროცესით – ელექტროგენური ტუმბოს მოქმედებით.

მოქმედების დენის იონური მექანიზმი. უჯრედის მოსვენების მდგომარეობაში თავისუფალ იონთა ასიმეტრიული განაწილება მემბრანის ორივე მხარეზე უზრუნველყოფილია, ერთი მხრივ, ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს აქტიური მოქმედებით, ხოლო მეორე მხრივ, ზედაპირული მემბრანის ცუდი განვლადობით ნატრიუმის ჰიდრატირებული 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 მუდმივი დენის უარყოფითი პოლუსი (ე.ი. კათოდი), მაშინ მემბრანა დეპოლარიზაციას განიცდის და მისი განვლადობა ნატრიუმის მიმართ ძლიერ იზრდება. ვარაუდობენ, რომ ეს პროცესი განპირობებულია მემბრანული არხების „გაფართოებით“ იმ დონემდე, რომ მათი დიამეტრი უფრო დიდი ხდება ნატრიუმის იონებზე და ეს უკანასკნელები იწყებს ამ არხებში თავისუფლად გასვლას. ამიტომ უწოდებენ ნატრიუმის არხებს „პოტენციალდამოკიდებულს“.

მემბრანის დეპოლარიზაციის იმ მინიმალურ მნიშვნელობას, რომლის დროსაც ხდება იონური არხების სწრაფი გაფართოება, დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონეს ანუ დეპოლარიზაციის ზღურბლს უწოდებენ, ხოლო გამლიზიანებელი აგენტის მოცემულ სიდიდეს – ზღურბლოვანი ძალას. უფრო მცირე ინტენსივობის გამლიზიანებელი უმნიშვნელო დეპოლარიზაციას იწვევს, რომელიც ვერ აღწევს კრიტიკულ დონემდე და ამიტომ მემბრანის განვლადობა ნატრიუმის მიმართ არ იზრდება. ასეთი ინტენსივობის გამლიზიანებელს, როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ქვეზღურბლოვანი ეწოდება. ამრიგად, ზღურბლოვანი ძალის მოქმედების დროს ხდება მემბრანის დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონემდე, რასაც თან სდევს მემბრანული არხების ძლიერი გაფართოება და მემბრანის განვლადობის გაზრდა ნატრიუმის იონების მიმართ. ეს უკანასკნელები სწრაფად გადაადგილდება ტრანსმემბრანულად მათი ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით, ე.ი. გარედან უჯრედის შიგნით. ნატრიუმის იონების დიდი რაოდენობით შესვლა უჯრედში მემბრანის შემდგომ დეპოლარიზაციას იწვევს. ნატრიუმის იონები უჯრედში შესვლას განაგრძობს მემბრანის სრული დეპოლარიზაციის შემდეგაც. აქედან დაწყებული უჯრედშიდა არეში თავს იჩენს დადებითი იონების სიჭარბე. უჯრედგარე არეში კი უარყოფითი იონები აღმოჩნდება ჭარბად. ე.ი. კვლავ შეიქმნება პოტენციალთა ტრანსმემბრანული სხვაობა, მხოლოდ შებრუნებული ნიშნით:

მემბრანის გარეთა ზედაპირი დაიმუხტება უარყოფითად, ხოლო შიგნითა – დადებითად, ე.ი. მოხდება მემბრანის პოლარიზაციის რევერსია (სურ. 41). ასეთ პირობებში ისევ წარმოიშობა ელექტრული გრადიენტი, რომელიც ნატრიუმისათვის ახლა გარეთ იქნება მიმართული. ბოჭკოს შიგნით Na^+ -ის დიდი რაოდენობით შესვლასთან ერთად იზრდება ელექტრული გრადიენტიც და, როცა იგი გაუტოლდება კონცენტრაციულ გრადიენტს, შეწყდება ნატრიუმის ტრანსმემბრანული გადასვლა გარედან შიგნით. ამ მომენტისათვის Na^+ -ის გამტარი არხები იკეტება. ნატრიუმის არხების ჩაკეტვას, რომელიც ჩვეულებრივ თან სდევს მემბრანის ძლიერ დეპოლარიზაციას, ნატრიუმის სისტემის ინაქტივაციას უწოდებენ.



სურ. 41. ნერვული ბოჭკოს აგზნების პოტენციალის სქემა.

a - გაღიზიანებით გამოწვეული „პასიური დეპოლარიზაცია“, b - დეპოლარიზაციის ზღურბლოვანი დონე, c - აქტიური დეპოლარიზაცია (Na^+ -ის შესვლა ბოჭკოში), d - რეპოლარიზაციის ფაზა (K^+ ის გამოსვლა ბოჭკოდან), e - კვალის ჰიპერპოლარიზაცია, f - ოვერშუტი, h - ნატრიუმის აქტივაციური „კარი“, i - ნატრიუმის „ინაქტივაციური კარი“, j - კალიუმის „აქტივაციური კარი“, g - ნერვული ბოჭკოს ელექტრული გაღიზიანების მომენტი.

აგზნების დროს მემბრანული პოტენციალის ცვლილება ოსცილოგრაფის ეკრანზე შემდეგნაირად აღირიცხება (იხ. სურ. 41). ზღურბლოვანი გალიზიანების შედეგად მოსვენების პოტენციალის შემცირებას კრიტიკულ დონემდე (რასაც პასიურ დეპოლარიზაციას უწოდებენ) შეესაბამება კათოდური სხივის შედარებით ნელი, საწყისი გადახრა (სურ. 41, a); როცა დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონეს მიაღწევს მემბრანის განვლადობა იზრდება და აღიძვრება ბოჭკოს შიგნით მიმართული Na^+ -ის იონური დენი, რომელიც მემბრანის ძლიერ დეპოლარიზაციას იწვევს (ეს ე.წ. აქტიური დეპოლარიზაციაა). ამის შესაბამისად ოსცილოგრაფის ეკრანზე სხივი სწრაფად გადაკვეთს ნულოვანი პოტენციალის ხაზს და აღწევს E_{Na} -ის დონეს. პოტენციალის ცვლილებას მემბრანის სრული დეპოლარიზაციის დონედან E_{Na} -მდე (სურ. 41, f) ოვერშუტს უწოდებენ.

მემბრანის ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის დროს, მემბრანის განვლადობა იზრდება არამარტო ნატრიუმის, არამედ კალიუმის იონების მიმართაც. აღსანიშნავია, რომ K^+ -ის მიმართ განვლადობა ოდნავ უფრო გვიან იწყებს გაზრდას, მაგრამ გრძელდება ნატრიუმის 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. 41, d). ამრიგად, მიიღება მახვილი პიკის მსგავსი მრუდი, რომელიც წარმოადგენს მოქმედების დენის გრაფიკულ გამოხატულებას. მაშასადამე, მოქმედების დენის აღმაავალი მუხლი (დეპოლარიზაციის ფაზა) განპირობებულია Na^+ -ის შესვლით ბოჭკოში, ხოლო დაღმავალი მუხლი (რეპოლარიზაციის ფაზა) - K^+ -ის გამოსვლით ბოჭკოდან.

კალიუმის იონების სათანადო რაოდენობით გამოსვლის შედეგად აღდგება მოსვენების პოტენციალი, მაგრამ თავისუფალ იონთა საწყისი განაწილება დარღვეული რჩება: ბოჭკოს შიგნით დიდი რაოდენობითაა შესული Na^+ , ხოლო გარეთ გამოსულია K^+ . იონთა ასიმეტრიული განაწილების საწყისი დონის აღდგენა ხდება შედარებით გვიან მემბრანული ტუმბოს მოქმედების შედეგად, რომელიც, ერთი მხრივ, უჯრედიდან აქტიურად გამოიტანს ჭარბად შესულ ნატრიუმს, ხოლო მეორე მხრივ, უჯრედში დააბრუნებს ჭარბად გამოსულ კალიუმს. აღნიშნული იონების ტრანსმემბრანული გადატანა ტუმბოს საშუალებით გაცილებით ნელი პროცესია, ვიდრე ამავე იონების პასიური ტრანსმემბრანული გადაადგილება. ამიტომაც, ბოჭკოს აგზნების შემდეგ იონების ასიმეტრიული განაწილების საწყისი დონის აღდგენას მეტი დრო სჭირდება. იგი დაახლოებით თანხვდება შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის ხანგრძლივობას.

შედარებით სხვა სურათს ვხედავთ გულის მუშამიოკარდიუმში. გულის კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალი (E_m) კალიუმის წონასწორობის პოტენციალის (E_k) ტოლია და დაახლოებით - 94 მვ-ს აღწევს. მოქმედების დენის მაქსიმალური ამპლიტუდა კი დაახლოებით 105 მვ-ია

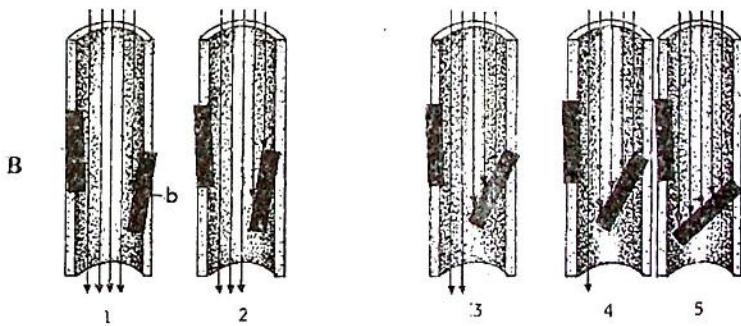
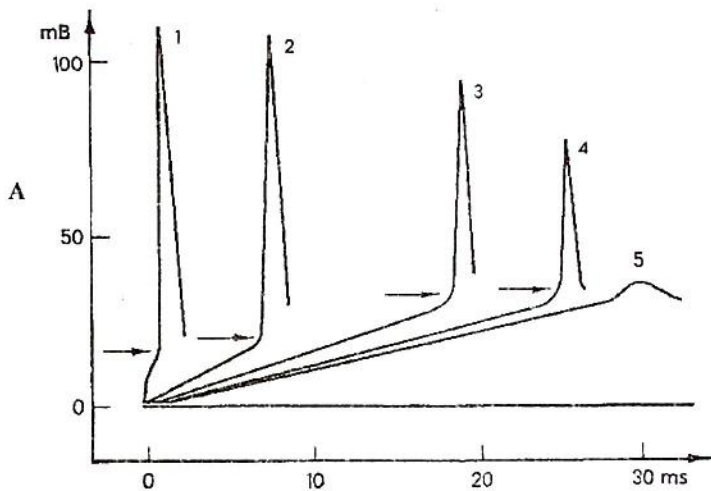
მოქმედების დენის აღმაავალი მუხლი, გულის კუნთშიც, განპირობებულია ნატრიუმის შესვლით უჯრედში, ხოლო დაღმავალი მუხლი - კალიუმის გამოსვლით უჯრედიდან. საყურადღებოა, რომ გულის განივზოლიან ბოჭკოში, ისევე

როგორც ზოგიერთ გლუკ კუნთში, აგზნების დროს მემბრანის განვლადობა იზრდება არამარტო ნატრიუმისა და კალიუმის მიმართ, არამედ კალციუმის მიმართაც. Ca^{2+} -ის იონების ინტენსიური შესვლა ბოჭკოს შიგნით ერთგვარ კომპენსაციას უკეთებს უჯრედიდან K^+ -ის გამოსვლის ეფექტს, ე.ი. შეფერხებას განიცდის მემბრანის რეპოლარიზაციის პროცესი, რაც პიკოვან პოტენციალში „პლატოს“ სახით გამოვლინდება (იხ. სურ. 23, A).

აკომოდაცია. დიუბუა რაიმონის კანონის განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ რაც უფრო სწრაფად იცვლება გარეგანი აგენტის ინტენსივობა მით უფრო ეფექტურად აღიზიანებს იგი ცოცხალ ქსოვილს. მაშასადამე, გაღიზიანების ზღურბლი დამოკიდებულია გამღიზიანებელი ძალის ცვლილების სისწრაფეზე: რაც უფრო ნაკლებია სისწრაფე, მით უფრო მაღალია ზღურბლი. თუ გამღიზიანებელი აგენტის ინტენსივობა ძალიან ნელა იცვლება, აგზნება საერთოდ არ წარმოიშობა. ამ მოვლენას აკომოდაციას 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 ნატრიუმის არხებში აღიძვრება ორი ურთიერთსაწინააღმდეგო პროცესი. ერთი მათგანი იწვევს ნატრიუმის არხის განვლადობის გაზრდას, რის გამოც მას აქტივაციური კარს უწოდებენ (სურ. 42). მეორე პროცესი ამცირებს ნატრიუმის არხის განვლადობას. ამიტომაც იგი ინაქტივაციურ კარს ეწოდება არის გაიგივებული. აქტივაციური კარის გაღება სწრაფი პროცესია, მაგრამ ჩაერთვება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა პასიური დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონეს მიაღწევს. ინაქტივაციური კარი, მართალია უფრო მგრძობიარეა (იგი მოქმედებაში მოდის მემბრანის მინიმალური დეპოლარიზაციის საპასუხოდაც კი), მაგრამ დახურვა მიმდინარეობს უფრო ნელა და არხი შედარებით გვიან იკეტება.

ზემოთ თქმულიდან გამომდინარეობს, რომ გაღიზიანების ეფექტი დიდად არის დამოკიდებული იონური არხის აქტივაციურ და ინაქტივაციურ კართა სისტემის მოქმედებაზე. ასე მაგალითად: 1) თუ დენის ინტენსივობა სწრაფად იზრდება, მაშინ მემბრანის პასიური დეპოლარიზაცია სწრაფად აღწევს კრიტიკულ დონეს; ნატრიუმის არხში სწრაფად იღება აქტივაციური კარი და იწყება Na^+ -ის იონების შესვლა ბოჭკოში (სურ. 42, B, a). ასეთ პირობებში ინაქტივაციური კარი ვერ ასწრებს ადგილიდან დაძვრასაც კი. ამიტომ Na^+ -ის იონები დიდი რაოდენობით გადის არხში და აგზნების (პიკოვანი) პოტენციალიც ნორმალური ამპლიტუდისაა (სურ. 42, A, 1). 2) თუ გამღიზიანებელი დენის ინტენსივობა შედარებით ნელა იზრდება, მაშინ ინაქტივაციური კარი ასწრებს გარკვეული ხარისხით დახურვას (სურ. 42, A, 2), რის გამოც არხის სანათური შედარებით ვიწროვდება, ნაკლები რაოდენობით გადის მასში ნატრიუმის იონები და აგზნების პოტენციალის ამპლიტუდა მცირეა (სურ. 44, B, b). ასეთი შედეგი განიხილება როგორც მემბრანის ნაწილობრივი აკომოდაცია. ცხადია, აკომოდაციის ხარისხი მით მეტი იქნება, რაც უფრო მცირეა გამღიზიანებელი დენის ზრდის სისწრაფე. 3) თუ გამღიზიანებელი დენის ინტენსივობის ზრდა ისე ნელა



სურ.42. A - აგზნების პოტენციალის ზღურბლისა და ამპლიტუდის დამოკიდებულება გამლიზიანებელი ძალის ზრდის სისწრაფეზე. დაზრილი ხაზი სპაიკების წინ გამოხატავს გამლიზიანებელი დენის ზრდას დროში; ისრებით ნაჩვენებია ზღურბლოვანი დეპოლარიზაციის დონე (ხოდოროვის მიხედვით).

B - ნატრიუმის ინაქტივაციური კარის რეაქცია მემბრანის დეპოლარიზაციის სხვადასხვა სისწრაფეზე.

ზდება, რომ კრიტიკული დეპოლარიზაციის დამყარებისათვის ინაქტივაციური კარი მთლიანად დაიხურება, მაშინ აგზნება საერთოდ არ აღმოცენდება, ე.ი. გამოვლინდება მემბრანის სრული აკომოდაცია (სურ. 42, A, 5).

კვალის ჰიპერპოლარიზაცია. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნების დროს წარმოშობილი მოქმედების დენი აღირიცხება მახვილი ანუ პიკოვანი პოტენციალის სახით, რომლის ამავალი მუხლი განპირობებულია ბოჭკოში Na^+ -ის სწრაფი შესვლით, დაღმავალი მუხლი კი - ბოჭკოდან K^+ -ის გამოსვლით. ნერვულ ბოჭკოში საქმე ამით არ მთავრდება. ხშირად მოქმედების პოტენციალის დაღმავალ მუხლს თან სდევს სუსტი, მაგრამ შედარებით ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი, რაც მემბრანის პოლარიზაციის გაზრდას ანუ მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას შეესაბამება (იხ. სურ. 34, ე). აღნიშნულ დადებით პოტენციალს აგზნების მიმყოფ ანუ კვალის ჰიპერპოლარიზაციას უწოდებენ.

კვალის ჰიპერპოლარიზაციის იონური მექანიზმის შესახებ ერთიანი აზრი არ არსებობს. მკვლევართა ერთი ნაწილი თვლის, რომ აგზნების დროს ბოჭკოდან K^+ უფრო მეტი გამოდის, ვიდრე შედის Na^+ . ასე იმიტომ უნდა ხდებოდეს, რომ აგზნების დამთავრების შემდეგ მემბრანის განვლადობა კალიუმის მიმართ გარკვეულ ხანს მომატებული რჩება, ამიტომ ეს იონები განაგრძობს უჯრედებიდან დიდ რაოდენობით გამოსვლას. ნატრიუმის არხები კი ამ დროს დახურულია, რის გამოც Na^+ -ის იონები ვეღარ შედის ბოჭკოში „გაჟონვის“ 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 კვალის დადებითი პოტენციალი.

მეორე ჰიპოთეზის მიხედვით, კვალის ჰიპერპოლარიზაციის შექმნაში წამყვანი მნიშვნელობა აქვს მემბრანის ტუმბოს, რომელიც ელექტროგენურ რეჟიმში მუშაობს. ამ ჰიპოთეზის თანახმად, აგზნების დროს Na^+ -ის იონების ჭარბად შესვლა ბოჭკოს შიგნით და K^+ -ის გამოსვლა გარეთ, ააქტივებს ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს; იგი უფრო სწრაფად და ინტენსიურად იწყებს მოქმედებას და იწყებს 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 გააჩნიათ (მაგ., Na^+ და K^+).

Na^+ -ისა და K^+ -ის იონებისათვის ცალკე არხების არსებობაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ ნახევრად განვლად მემბრანას დავამუშავებთ ტეტრონდონით (შხამი, რომელიც გამოყოფილია ეკალმუცლიანი თევზის ერთ-ერთი წარმომადგენლისაგან - „tetradon-4“). ეს შხამი შერჩევითად მოქმედებს მხოლოდ Na^+ -ის არხებზე და მათ ბლოკირებას ახდენს. K^+ -ის არხები კი არ იცვლება. საპირისპირო მოქმედება აქვს ტეტრაეთილამონიუმს (ტეა). იგი მხოლოდ K^+ -ის არხების ბლოკირებას ახდენს და არ მოქმედებს Na^+ -ის არხებზე.

კალციუმის ტუმბო და არხები. თითქმის ყველა უჯრედის მემბრანა შეიცავს კალციუმის ტუმბოს, რომლის მოქმედების პრინციპი იგივეა, რაც ნატრიუმის ტუმბოსი. კალციუმის ტუმბოს მოქმედებით Ca^{2+} -ის იონები უჯრედშიდა გარემოდან გადის უჯრედის გარეთ (განივზოლიან კუნთებში იგი გადადის, აგრეთვე, სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ტერმინალურ ცისტერნებში). ამის შედეგად შეიქმნება კალციუმის კონცენტრაციული გრადიენტი. ეს უკანასკნელი მიმართულია უჯრედის შიგნით და მისი რიცხვითი მნიშვნელობა, დაახლოებით, 10000-ის ტოლია (უჯრედშიდა კონცენტრაცია ტოლია 10^{-7} , ხოლო უჯრედგარეთა - 10^{-3} მოლის).

უჯრედში კალციუმის კონცენტრაციული გრადიენტის არსებობა გარკვეულ გავლენას ახდენს მოსვენების პოტენციალზე. ზოგიერთ შემთხვევაში მას მნიშვნელობა აქვს, აგრეთვე, აგზნების დენის გენერირებისათვის. ეს უკანასკნელი განპირობებულია იმით, რომ ზოგიერთი უჯრედის მემბრანა შეიცავს კალციუმის არხებს, რომელთა გაფართოვება-შევიწროვება, ნატრიუმის არხების მსგავსად, დამოკიდებულია მემბრანის პოტენციალის სიდიდეზე. ამიტომაც მათ კალციუმის პოტენციალდამოკიდებულ არხებს უწოდებენ. მოსვენების მდგომარეობაში ეს არხები ცუდად ატარებს Ca^{2+} -ის იონებს. მემბრანის დეპოლარიზაციის შედეგად არხები ფართოვდება და კალციუმში დიდი რაოდენობით შედის უჯრედში, რაც სწრაფად აღრმავებს მემბრანის დეპოლარიზაციას და აღიძვრება პიკოვანი პოტენციალი. Ca^{2+} -ის იონები 10-20 ჯერ უფრო ნელა გადის სათანადო არხებს, ვიდრე ნატრიუმის იონები. ამიტომაც კალციუმის არხებს განიხილავენ, როგორც ნელ არხებს.

კალციუმის პოტენციალდამოკიდებული არხები განსაკუთრებით დიდი რაოდენობითაა გულისა და გლუვ კუნთებში. ზოგიერთი ტიპის გლუვ კუნთში საერთოდ არ არის ნატრიუმის პოტენციალდამოკიდებული არხები და მოქმედების დენის გენერაციას ემსახურება ზემოთ აღნიშნული კალციუმის ნელი არხები.

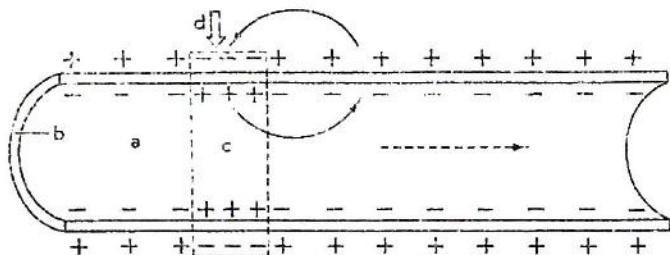
კალციუმის დეფიციტის გავლენა მემბრანის იონურ განვლადობაზე. კალციუმის იონების დეფიციტი უჯრედგარეთა არეში გავლენას ახდენს ნატრიუმის არხების განვლადობაზე. კალციუმის დეფიციტის პირობებში ზედაპირული მემბრანის უფრო მცირე დეპოლარიზაციაა საკმარისი, რომ მოხდეს ნატრიუმის არხების აქტივაციური კარის გაღება და აღიძვრას მოქმედების დენი. აქედან გამომდინარე გასაგებია, თუ რატომ იზრდება ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობის ხარისხი კალციუმის უჯრედგარე კონცენტრაციის შემცირებისას, თანაც ზოგჯერ იმდენად, რომ ბოჭკოები იწყებენ სპონტანურ რიტმულ აგზნებას.

საყურადღებოა, რომ თუ კალციუმის უჯრედგარეთა კონცენტრაცია დაეცა 50 %-ით, პერიფერიული ნერვების დიდი რაოდენობა იწყებს ისეთი სიძლიერის სპონტანურ აგზნებას, რასაც შეიძლება მოჰყვეს ორგანიზმის დაღუპვა სასუნთქი კუნთების ხანგრძლივი ტეტანური შეკუმშვის გამო.

აგზნების გავრცელების მექანიზმი კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში. 100 წელზე მეტია მას შემდეგ, რაც გამოითქვა ვარაუდი, რომ აგზნების დროს წარმოშობილი მოქმედების დენი უნდა წარმოადგენდეს იმ ფაქტორს, რომლის საშუალებითაც აგზნების ტალღა ვრცელდება მთელ ბოჭკოში. ამ ჰიპოთეზის მიხედვით აგზნებადი ბოჭკო განიხილება, როგორც კაბელი, რომლის

გამტარ გულგულს შეესაბამება პროტოპლაზმა, ხოლო იზოლატორს - ზედაპირულ მემბრანა. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოები „ცუდ კაბელებს“ წარმოადგენს, რადგან ციტოპლაზმა დაახლოებით 10⁻ჯერ უფრო ცუდად ატარებს დენს, ვიდრე სამდვილო კაბელის მეტალური გულგული, ხოლო ზედაპირული მემბრანის წინააღობა 10⁶-ჯერ ნაკლებია კაბელის იზოლატორის წინააღობაზე. მიუხედავად ამისა როგორც კუნთოვანი, ისე ნერვული ბოჭკოები მართლაც ერთგვარ მსვავსებას იწევენ კაბელთან. ზემოთ აღნიშნული გარაუდით ბოჭკოში დენი ვრცელდება იმის გამო, რომ ბოჭკოს ერთი რომელიმე უბნის აგზნების შედეგად წარმოშობილი მოქმედების დენი გამაღიზიანებლად მოქმედებს და აგზნებს ბოჭკოს მეზობელ უბანს.

თანამედროვე წარმოდგენით კუნთოვან და უმიეღინო ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელება შემდეგნაირად ხდება. როგორც ცნობილია, ცოცხალი ბოჭკოს მემბრანა მოსკენების ძველიმართობაში პოლარიზებულია: გარედან მასზე პოლარულია დადებითი პოტენციალი, ხოლო ბოჭკოს შიგნიდან - უარყოფითი (სურ. 43). განიზიანებული აგზნების მოქმედების შედეგად წარმოიშობა აგზნება, გადამსვლელი უნდა შემბრანა დეპოლარიზდება და მოსკენების პოტენციალი რვეერსიას განიცდის. ახლა მემბრანა გარედან დაიშუხტება უარყოფითად, ხოლო შიგნიდან - დადებითად. მასასადამე, ბოჭკოს აგზნებულ უბანსა და მის მეზობელ უბნებს შორის შეიქმნება პოტენციალის სხვაობა, რომლის ბაზაზე აღიძვრება ელექტრული დენი. მისი მიმართულება იქნება მაღალი (ე.ი. დადებითი) პოტენციალიდან დაბალიაკენ (ანუ უარყოფითაკენ). ამრიგად, ბოჭკოს ძიგნით დენი იმობრავებს აგზნებული უბნიდან აუგზნებლისაკენ. იმის გამო, რომ ზედაპირული მემბრანა არ წარმოადგენს აბსოლუტურ იზოლატორს, დენის ნაწილი გამოდის ბოჭკოდან გარეთ და მიემართება (ე.ი. ბრუნდება) აგზნებული უბნისაკენ ბოჭკოს შიგნიდან გამოსული დენი მემბრანაზე გამაღიზიანებლად მოქმედებს და იწვევს მის დეპოლარიზაციას კრიტიკულ დონემდე. ამას მოჰყვება მემბრანის ამ უბნის აგზნება ანუ ნატრიუმის იონების შესვლა და მემბრანის

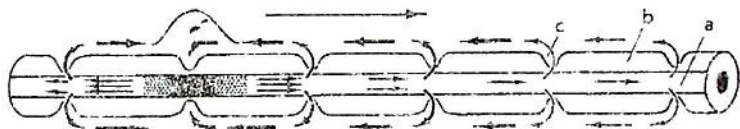


სურ.43. კუნთოვან და უმიეღინო ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების გავრცელების პრინციპული სქემა.

a - ბოჭკოს სივრცითი განაკვეთი, b - ნახევრადგანვლადი მემბრანა, c - განიზიანების შედეგად აგზნებული უბანი, d - ვალვანური წრედის კათოდი. რკალური ისრები აღნიშნავენ აგზნების დენის მოძრაობის პირობით მიმართულებას. წყვეტილი ისარი მიუთითებს აგზნების ტალღის გავრცელების მიმართულებას.

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 მოქმედებს მეზობელ აუგზნებელ ნაწილზე და გამოიწვევს მის აგზნებას. ასე ხდება დეპოლარიზაციის ანუ აგზნების ტალღის გავრცელება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე.

აგზნების გავრცელება მიეღინიან ნერვულ ბოჭკოში. მიეღინიან ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელების მექანიზმი პრინციპულად იგივეა, რაც კუნთოვან და უმიეღინო ნერვულ ბოჭკოებში: ყოველი აგზნებული უბნის მოქმედების დენი გამოიზიანებლად მოქმედებს და აგზნებს მომდევნო მეზობელ უბანს, რის შედეგადაც აგზნების ტალღა ვრცელდება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. მიეღინიან ბოჭკოში აგზნების გავრცელების მექანიზმის ერთგვარი თავისებურება განპირობებულია მიეღინის გარსით და რანვიეს სივიწროვებით. ეს უკანასკნელი, როგორც ცნობილია, ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე გვხვდება ყოველი 0,5 - 1,5 მმ-ის დაშორებით. მიეღინის გარსში არსებულ ცხიმისებრ ნივთიერებას (მიეღინს) დიდი წინააღმდეგობა აქვს ელექტროდენის მიმართ. ამის გამო მიეღინიან ბოჭკოზე მიყენებული დენი აგზნებას იწვევს არა ზუსტად მისი მოქმედების



სურ. 44. მიეღინიან ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელების სქემა.

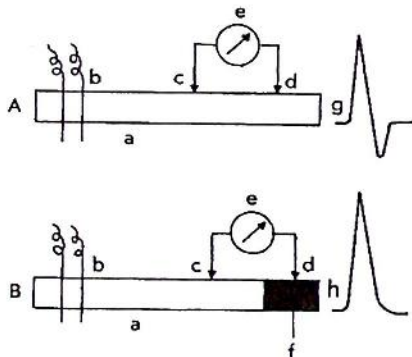
ა - აქსონი, ს - მიეღინის გარსი, ც - რანვიეს სივიწროება (განშარტება ტექსტში).

უბანში, არამედ უახლოეს რანვიეს სივიწროვეში. აქ აღძრული მოქმედების დენი ბოჭკოს შიგნით იმოძრაავებს აგზნებული რანვიეს სივიწროვედან აუგზნებლისაკენ (სურ. 44). მაგრამ მიეღინის დიდი წინააღმდეგობის გამო დენი ვერ გამოვა ბოჭკოდან, მანამ იგი არ მიაღწევს მეზობელ რანვიეს სივიწროვეს. აქ ბოჭკო მოკლებულია მიეღინის გარსს, ამიტომ დენი გამოვა ბოჭკოდან გარეთ, გააღიზიანებს მემბრანას და გამოიწვევს მის აგზნებას და ა.შ. ამრიგად, მიეღინიან ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელების დროს მოქმედება მემბრანის არა ყოველი მეზობელი მონაკვეთი, არამედ მხოლოდ რანვიეს სივიწროვეები. ამრიგად, მიეღინიან ბოჭკოში აგზნების ტალღა ვრცელდება ერთი რანვიეს სივიწროვედან მეორეზე გადახტომის გზით. აგზნების გავრცელების ასეთი ფორმას სალტატორული გავრცელება ეწოდება.

მოქმედების დენის ბიპოლარული და მონობოლარული რეგისტრაცია. გავრცელებადი აგზნების გამოშსატველი პოტენციალის ფორმა დამოკიდებულია პოტენციალის აღრიცხვის რეჟიმზე. თუ ნერვული ან კუნთოვანი ბოჭკოდან პოტენციალების აღრიცხვა ხდება ოსცილოგრაფთან მიერთებული ელექტროდების ისეთი წყვილით, სადაც ორივე ელექტროდი „აქტიურია“ (ე.ი. თითოეული ელექტროდი აღრიცხავს მის ქვეშ არსებულ პოტენციალს), ასეთ რეჟიმს

ბიპოლარული რეგისტრაცია ეწოდება. ხოლო თუ აღმრიცხველი ელექტროდებიდან მხოლოდ ერთია „აქტიური“, მეორე კი „მიწასთან“ არის მიერთებული, მაშინ საქმე გვაქვს რეგისტრაციის მონოპოლარულ რეჟიმთან, სადაც პოტენციალის აღრიცხვა მხოლოდ ერთი (ე.წ. აქტიური) ელექტროდით ხდება.

ბიპოლარული რეგისტრაციის დროს გავრცელებადი აგზნების გამომხატველი პოტენციალი, ჩვეულებრივ, ორფაზიანია. ეს გამოწვეულია იმით, რომ გავრცელებადი აგზნების ტალღა ჯერ პირველ გამოძვევან ელექტროდს აღწევს (იხ. სურ. 45, A) და ბოჭკოების ზედაპირული მემბრანების დეპოლარიზაციას იწვევს. ამის შედეგად პირველ (c) და მეორე (d) ელექტროდებს შორის შეიქმნება პოტენციალთა სხვაობა. პოტენციალთა სხვაობის საფუძველზე აღმოცენდება დენი, რომელიც გაივლის ოსცილოგრაფში და გამოიწვევს სხივის სწრაფ გადახრას ზევით (შეთანხმების ძალით პოტენციალი, რომელიც ოსცილოგრაფის სხივს ზევით გადახრის, მიჩნეულია უარყოფით პოტენციალად). ეს აგზნების პოტენციალის პირველი ფაზაა. აგზნების გავრცელების მომდევნო ეტაპზე, დეპოლარიზაციის ტალღა გაცდება c ელექტროდს და მიაღწევს მეორე (d) ელექტროდს. კვლავ შეიქმნება პოტენციალთა სხვაობა, ოღონდ შებრუნებული ნიშნით; კვლავ აღიძვრება მოქმედების დენი, რომელიც უკუმიმართულებით



სურ. 45. აგზნების პოტენციალის კონფიგურაციის დამოკიდებულება რეგისტრაციის რეჟიმზე (სქემა).

A – ელექტრული პოტენციალების ბიპოლარული რეგისტრაცია.

B – მონოპოლარული რეგისტრაცია.

a – აგზნებადი ბოჭკო, b – გამლიზიანებული ელექტროდების წყვილი, c და

d – აღმრიცხველი ელექტროდების წყვილი, e – სარეგისტრაციო აპარატი,

f – ბოჭკოს დაზიანებული უბანი, g – აგზნების პოტენციალი ბიპოლარული

რეგისტრაციის რეჟიმში, h – აგზნების პოტენციალი მონოპოლარული რეგისტრაციის რეჟიმში.

გაივლის ოსცილოგრაფში და გამოიწვევს სხვიის გადახრას ქვეით. ეს აგზნების პოტენციალის მეორე (დადებითი) ფაზაა.

ნერვულ ან კუნთოვან ბოჭკოში აგზნების პოტენციალების მონოპოლარული რეგისტრაციის მიზნით, ბოჭკოს ფიზიოლოგიურ მთლიანობას არღვევენ ლიგატურის დადებით ან ბოჭკოს დისტალური მონაკვეთის დაზიანებით (იხ. სურ. 45, B). პირველ აღმრიცხველ ელექტროდს (C) ათავსებენ ბოჭკოს პროქსიმალურ ნაწილზე, ხოლო მეორე (D) ელექტროდს – ლიგატურის მიღმა ან დაზიანებულ მონაკვეთზე. ორივე შემთხვევაში D ელექტროდი „მიწასთან“ არის მიერთებული. რეგისტრაციის ასეთ რეჟიმში, დეპოლარიზაციის ტალღა მხოლოდ პირველ ელექტროდს აღწევს და ამიტომ აღრიცხული პოტენციალი ერთფაზიანია (სურ. 45).

აგზნების კანონის იონური საფუძველი. მემბრანული თეორიის პოზიციიდან კარგად იხსნება „სულ ან არაფრის კანონის“ ყველა ასპექტი. ასე მაგალითად:

ა) „ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნების ინტენსივობა მაქსიმალურია უკვე ზღურბლოვანი გალიზიანების საპასუხოდ“.

ცნობილია, რომ აგზნების პროცესში ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა დეპოლარიზაციას განიცდის E_{Na^+} -მდე, რასაც დროში ემთხვევა ნატრიუმის არხის ინაქტივაციური კარის სრული დახურვა. აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ როგორი ინტენსივობისაც არ უნდა იყოს ზეზღურბლოვანი გალიზიანება, გამოწვეული პოტენციალის ამპლიტუდა ვერ გადააჭარბებს E_{Na^+} -ის აბსოლუტურ მნიშვნელობას.

ბ) „აგზნების შედეგად ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში მყარდება ვერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა“.

ნაჩვენებია, რომ აგზნების პოტენციალის აღმავალ ფაზაში ზედაპირული მემბრანა მაქსიმალურად განვლადია ნატრიუმის იონებისათვის და ამიტომ ხელახალი გალიზიანება, როგორი ძლიერიც არ უნდა იყოს იგი, დამატებით ეფექტს ვერ გამოიწვევს. განმეორებითი გალიზიანება უეფექტო იქნება პოტენციალის დამავალ ფაზაშიც, რადგან ამ პერიოდში ნატრიუმის ინაქტივაციური კარი ყველა არხში ბოლომდეა დახურული. ამრიგად, აგზნებული მემბრანის დეპოლარიზაციისა და რეპოლარიზაციის ფაზები ემთხვევა აბსოლუტურ რეფრაქტორულ ფაზას. მომდევნო ეტაპზე ნატრიუმის ინაქტივაციური კარი თანდათან იღება, რასაც დროში ემთხვევა ბოჭკოს აგზნებადობის აღდგენა.

გ) „ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების ტალღა ვრცელდება უდეკრემენტოდ“.

ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების გავრცელებას საფუძველად უღვევს მოქმედების დენის გამაღიზიანებელი ზემოქმედება მეზობელი უბნებზე და მათი ზედაპირული მემბრანის განვლადობის მაქსიმალურად გაზრდა ნატრიუმისათვის. იმის გამო, რომ ბოჭკოს ნებისმიერ აგზნებულ უბანში Na^+ -ის ზვავისებური შესვლა ბოჭკოში გრძელდება მხოლოდ ნატრიუმის წონასწორობის პოტენციალამდე, ცხადია, რომ გავრცელებადი აგზნების ამპლიტუდა ერთი და იგივე იქნება ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. ეს კი აგზნების უდეკრემენტოდ გავრცელებას ნიშნავს.

ავზნების გადაცემა ნერვიდან კუნთში

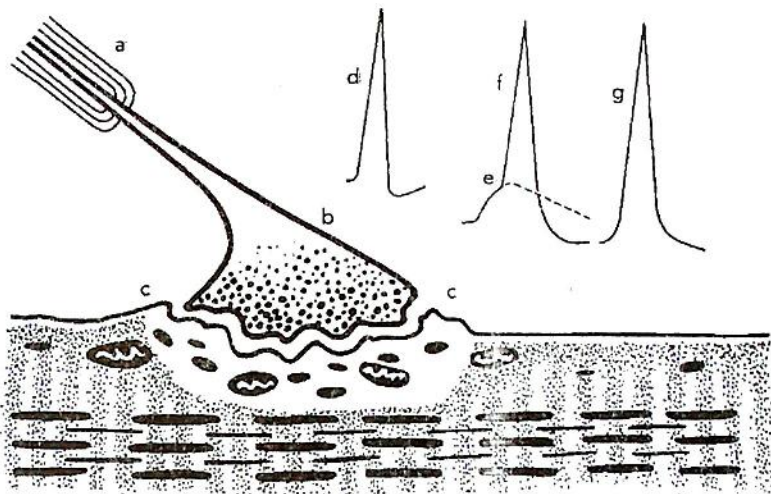
ზოგადი ცნება ნეირო-მოტორულ ერთეულზე. მთლიან ორგანიზმში ჩონჩხის კუნთები იგზნება და იკუმშება მათთან მოსული ნერვული იმპულსების საბასუხოდ. ზურგის ტვინიდან გამოსული ნერვული ბოჭკოები (მოტონეირონების აქსონები) ჩონჩხის კუნთებთან მიახლოების დროს უხვად იტოტება და ამ კუნთებში არსებულ მრავალ განივზოლიან ბოჭკოს უკავშირდება. ამრიგად წარმოიქმნება მრავალი ნეირომოტორული ერთეული. ნეირო-მოტორული ერთეულის სახელწოდებით აღნიშნავენ ერთ მოტორულ აქსონს და ყველა კუნთოვან ბოჭკოს, რომლებიც ამ აქსონთანაა დაკავშირებული (მსჯელობის გაადვილების მიზნით ნეირო-მოტორულ ერთეულად შემდეგში განიხილება ერთი კუნთოვანი ბოჭკო და მასთან დაკავშირებული მოტორული აქსონი). არჩევენ: 1. ფაზურ ნეირო-მოტორულ ერთეულებს, როცა აქსონი დაკავშირებულია თეთრ ანუ ტეტანურ კუნთოვან ბოჭკოსთან და 2. ტონურ ნეირო-მოტორულ ერთეულებს, როცა აქსონი დაკავშირებულია წითელ ანუ ტონურ კუნთოვან ბოჭკოსთან.

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სტრუქტურა. განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ის უბანი, რომელსაც უკავშირდება მოტორული ნერვული ბოჭკო, ვარკვეულ სტრუქტურულ ცვლილებას განიცდის. აქ დიდი რაოდენობით გროვდება სარკოპლაზმა და ბირთვები, რის გამოც იგი ამოიბურცება ბოჭკოდან. თეთრ ბოჭკოებში ეს ამობურცული ნაწილი დილის ფორმისაა და მას მამოძრაავებელ (ზოგჯერ საბოლოო) ფირფიტას უწოდებენ (სურ. 46, C). თეთრ კუნთოვან ბოჭკოებს, უმეტეს შემთხვევაში, ერთი მამოძრაავებელი ფირფიტა გააჩნია, რომელიც მოთავსებულია ბოჭკოს შუა მესამედში. გამონაკლისის სახით, განსაკუთრებით გრძელ ბოჭკოებს, შეიძლება ორი ან სამი მამოძრაავებელი ფირფიტა ჰქონდეს. წითელი კუნთოვანი ბოჭკო კი, როგორც წესი, რამდენიმე ნერვულ დაბოლოებას იღებს

თეთრი კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრაავებელი ფირფიტა, ისევე როგორც კუნთოვანი ბოჭკოს დანარჩენი ნაწილი, დაფარულია ზედაპირული მემბრანით. მემბრანა მამოძრაავებელ ფირფიტაში მრავალ ჩაღრმავებას ქმნის (სურ. 46). მოტორული აქსონი კუნთოვანი ბოჭკოს მახლობლად კარგავს მიეღინის გარსს, იტოტება და უწვრილეს ბადეს – ტერმინალურ განშტოებას წარმოქმნის. ნერვული დაბოლოება დიდი რაოდენობით შეიცავს მიტოქონდრიებს. იგი იძლევა მრავალ ნაკეცს, რომლებიც ზრდის მამოძრაავებელ ფირფიტასთან აქსონის კონტაქტის ფართს. ელექტრინულ მიკროსკოპში ნათლად ჩანს, რომ ნერვული დაბოლოების მემბრანა არ ერწყმის მამოძრაავებელი ფირფიტის მემბრანას; მათ შორის ვიწრო ნაპრალია. ამრიგად, ნერვ-კუნთოვანი შეერთება ტიპიურ სინაპსურ სტრუქტურას წარმოადგენს, სადაც პრესინაპსი შექმნილია ნერვული დაბოლოების მემბრანით, ხოლო პოსტსინაპსი – მამოძრაავებელი ფირფიტის მემბრანით. მათ შორის არსებული სინაპსური ნაპრალის სიფართო დაახლოებით 10 ნმ-ია.

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების პრესინაპსური ნაწილი, მიტოქონდრიების გარდა, დიდი რაოდენობით შეიცავს (300-დან – 400-მდე) მცირე ზომის (დაახლო-

ებით 500 Å) ბუშტუკებს ანუ ვეზიკულებს (სურ. 46, b). ამ ბუშტუკებში დაგროვილია ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება – აცეტილქოლინი. თითოეულ ბუშტუკში დაახლოებით 10 000 მოლეკულა აცეტილქოლინი.



სურ. 46. ნერვკუნთოვანი სინაპსის სქემატური სურათი. a - მიკლინიანი ნერვული ბოჭკო, b - აქსონის დაბოლოება სინაპსური ბუშტუკებით, c - მამოძრავებელი ფირფიტა, d - აქსონის აგზნების პოტენციალი, e - მამოძრავებელი ფირფიტის ნელი პოტენციალი, f და g - კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნების პოტენციალები. სურათზე ჩანს, რომ მამოძრავებელი ფირფიტის მახლობლად აღირიცხება ორკომპონენტური პოტენციალი (ef), ხოლო დაშორებულ უბანში – ერთკომპონენტური (g).

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“, რაც იმას ნიშნავს, რომ: 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 რეფრაქტორული მდგომარეობა და ამიტომ მისი განმეორებითი გაღიზიანება ეფექტს იძლევა ჯერ კიდევ მაშინ, როცა წინამორბედი აგზნება დამთავრებული არ არის.

მამოძრავებელი ფირფიტის გააქტივებასაც თან სდევს ელექტრული დენის წარმოშობა. მაგრამ ეს დენი დამახასიათებლად განსხვავდება ბოჭკოს დანარჩენი ნაწილის (ე.ი. უნერვო უბნების) აგზნების დენისაგან. განსხვავდება, როგორც

ინტენსივობით, ისე ხანგრძლივობითაც. თბილისისხლიან ცხოველებში კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის გააქტივების დროს აღძრული პოტენციალის მაქსიმალური ოდენობა დაახლოებით 10-ჯერ მცირეა უნერვო უბნის აგზნების პოტენციალზე, ხანგრძლივობა კი მეტია: პოტენციალის ამავალი ფაზა დაახლოებით 1-2 მს-ს, ხოლო დამავალი ფაზა 4-5 მს-ს აღწევს. ცივისხლიან ცხოველებში მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი კიდევ უფრო ხანგრძლივია და შეიძლება 10-20 მს-მდე გრძელდებოდეს. აღნიშნულის გამო მამოძრავებელი ფირფიტის აგზნების დროს აღრიცხულ ელექტრულ ეფექტს ნ ე ლ პ ო ტ ე ნ ც ი ა ლ ს უწოდებენ (სურ. 46, e).

კუნთოვანი ბოჭკოს ნერვიანი და უნერვო უბნების აგზნების პოტენციალები. კუნთის ბოჭკოს არაპირდაპირი (ანუ ნერვიდან) გალიზიანების 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 პოტენციალს რთული ფორმა აქვს. იგი იწყება შედარებით ნელი გადახრით, რომელიც შემდეგ გადადის სწრაფ, პიკისებრ პოტენციალში (სურ. 46, e, f). ამ უკანასკნელის დამავალი ფაზა კვლავ ნელი პოტენციალით მთავრდება. უნერვო უბნის აგზნების პოტენციალი კი მარტივი ფორმისაა და წარმოდგენილია პიკოვანი პოტენციალით. ნერვიანი უბნის პოტენციალის საწყისი ნელი გადახრა განიხილება, როგორც მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების გამომხატველი ელექტრული ეფექტი, ხოლო პოტენციალის სწრაფი, მაღალამპლიტუდიანი ნაწილი (აგრეთვე უნერვო უბნის მთელი პიკოვანი პოტენციალი) გამოხატავს კუნთოვანი ბოჭკოს გავრცელებად აგზნებას, ე.ი. ისეთ აგზნებას, რომელიც მიმდინარეობს „სულ ან არაფრის კანონის“ თანახმად. აქედან ცხადია, რომ არაპირდაპირი გალიზიანების დროს თავდაპირველად მამოძრავებელ ფირფიტაში წარმოიქმნება ლოკალური აგზნება; შემდეგ ბოჭკოს მეზობელ უნერვო უბანში აღიძვრება „სულ ან არაფრის“ ტიპის აგზნება, რომელიც ვრცელდება ბოჭკოს მთელ სივრცეზე.

თბილისისხლიან ცხოველთა კუნთის ნერვიან უბნებში მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი იმდენად მცირედ უსწრებს წინ კუნთის ბოჭკოს აგზნებას, რომ ოსცილოგრაფის ეკრანზე მისი გარჩევა თითქმის შეუძლებელია. მაგრამ თუ კუნთი მოწამლულია კ უ რ ა რ ე თ ი^{*)} (10^{-7} - 10^{-6} გ/მოლ) და ამის გამო კუნთში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა, მაშინ ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ აქაც აღრიცხება მამოძრავებელი ფირფიტის ლოკალური აგზნების დენი ანუ ნ ე ლ ი პ ო ტ ე ნ ც ი ა ლ ი.

აგზნების გადაცემა ნერვიდან კუნთში. ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში სინაპსური ნაპრალის არსებობა გარკვეულ პრობლემას ქმნის ნერვიდან კუნთში აგზნების გადასასვლელად. აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში აგზნების გადასაცემად უნდა არსებობდეს სპეციალური მექანიზმი.

^{*)} კურარე - სინაპსური შხამი. კურარეს შემცველ მცენარულ ექსტრაქტს სამხრეთ ამერიკის ინდიელები (თავიანთ მტრებთან ბრძოლის დროს) შშვილდისრის წვეტს უცხებდნენ. ასეთი ისრით დაჭრის შედეგად ორგანიზმში მოხვედრილი კურარე სასუნთქი კუნთების დამბლას და საბოლოოდ ადამიანის სიკვდილს იწყვედა.

ჯერ კიდევ დიდი ხნის წინ დ ე ე ლ მ ა და მისმა თანამშრომლებმა, ერთი მხრივ აღმოაჩინეს, რომ კუნთის ხანგრძლივი რიტმული გაღიზიანების პირობებში კუნთიდან გამოძავალი ვენური სისხლი დიდი რაოდენობით შეიცავს ა ც ე ტ ი ლ ქ ო ლ ი ნ ს, ხოლო მეორე მხრივ დაადგინეს, რომ კუნთის არტერიაში აცეტილქოლინის შეყვანა ამ კუნთის აგზნებას და სათანადო შეკუმშვას იწვევს. ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში აღმოჩენილ იქნა, აგრეთვე, აცეტილქოლინის დამშლელი ფერმენტი - ა ც ე ტ ი ლ ქ ო ლ ი ნ ე ს თ ე რ ა ზ ა. ამ ფაქტების საფუძველზე ივარაუდეს, რომ აგზნების პროცესი ნერვიდან კუნთში უნდა გადადიოდეს ქიმიური ნივთიერების - აცეტილქოლინის საშუალებით, ხოლო ქოლინესთერაზა შლის აცეტილქოლინს, ათავისუფლებს მისგან კუნთოვან ბოჭკოს და ამით პირობას ქმნის კუნთის ხელახალი აგზნებისათვის.

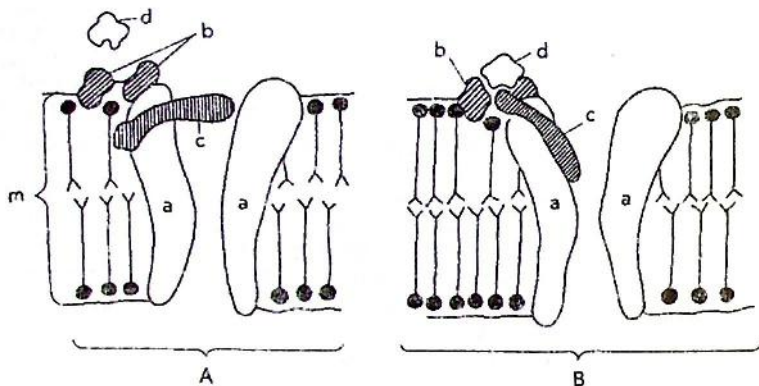
მომდევნო წლებში ეს შეხედულება უარყოფილ იქნა იმ ცდების საფუძველზე, რომელთა მიხედვითაც: ა) მამოძრავებელი ფირფიტის ასაგზნებად აცეტილქოლინის მეტი რაოდენობაა საჭირო, ვიდრე იგი გამოიყოფა ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში; ბ) ქოლინესთერაზას გავლენით აცეტილქოლინის ფერმენტულ დაშლას, *in vitro* ცდების თანახმად, საკმაოდ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

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. აგზნების შედეგად ნერვულ დაბოლოებაშიც წარმოიშობა დენი, რომელიც უშუალოდ მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრავებელ ფირფიტაზე და მის ლოკალურ აგზნებას ანუ მემბრანის ნელ დეპოლარიზაციას განაპირობებს. მამოძრავებელი ფირფიტის ნელი პოტენციალი გამაღიზიანებლად მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მეზობელ, უნერვო უბნებზე და მათში გავრცელებად აგზნებას აღძრავს.

აგზნების ელექტრული გადაცემის პრინციპი შემდეგში გაავრცელეს 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 გამოირკვა, რომ სინაპსური ნაპრალის გამო ნერვული დაბოლოების აგზნების დენი იმდენად შესუსტებული აღწევს მამოძრავებელ ფირფიტას, რომ მის გააქტივებას ვერ გამოიწვევს. ამავე დროს აღმოჩნდა, რომ ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სუბსინაპსური მემბრანა (ანუ მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანა) აუგზნებადია ელექტრული დენის მიმართ. იგი სპეციფიკურ 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 გარედან მოქმედებს მემბრანაზე. ამ ფაქტებზე

დაყრდნობით ისევ აღორძინდა შეხედულება, რომ აგზნება ნერვიდან კუნთში ქიმიური ნივთიერების საშუალებით გადაიტანება.

აგზნების ქიმიური გადაცემის თეორია. აგზნების ქიმიური გადაცემის თანამედროვე თეორიის არსი მდგომარეობს შემდეგში: მოქმედების ღენის საშუალებით აგზნება ვრცელდება ნერვული ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე და აღწევს ნერვულ დაბოლოებას. ნერვული დაბოლოების დეპოლარიზაციის შედეგად ზოგიერთი სინაპსური ბუშტუკი (ანუ ვეზიკულა) იხსნება და მისი შიგთავსი (აცეტილქოლინი) გადმოიღვრება სინაპსურ ნაპრალში. აცეტილქოლინის მოლეკულები დიფუზიით აღწევს მამოძრავებელი ფირფიტის ზედაპირამდე, უერთდება აქ განლაგებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და ცვლის მათ კონფიგურა-



სურ. 47. მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანისა (ე.წ. ქიმიური მემბრანის) და მისი იონური არხების სქემატური სურათი.

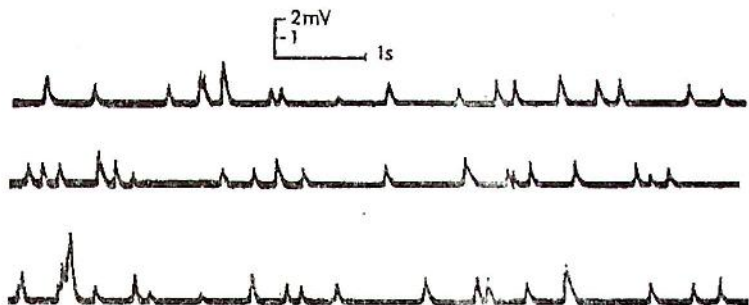
A - კუნთის მოსვენების მდგომარეობა, B - კუნთის არაპირდაპირი გაღიზიანება.

a - ქიმიური მემბრანის იონური არხები, b - მოლეკულური ქემორეცეპტორები, c - იონური არხის აქტივაციური კარი მოსვენებისა (A) და გააქტივების პირობებში (B), d - აცეტილქოლინის მოლეკულა.
სრული განმარტება ტექსტში (ხოდოროვი).

ციას (სურ. 47). ამის შედეგად ხდება იონური არხების გახსნა და ეს იწვევს სუბსინაპსური მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას (დაახლოებით 50 მვ-ით). საყურადღებოა, რომ პრესინაპსური მემბრანის იონური განვლადობის გაზოდა დამოკიდებულია პრესინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციის ინტენსივობაზე: რაც უფრო ძლიერია პრესინაპსური პოტენციალი, მით უფრო მეტი აცეტილქოლინი გამოიყოფა ნერვული დაბოლოებიდან და მით უფრო გაიზრდება სუბსინაპსური მემბრანის იონური განვლადობა.

მინიატიურული პოტენციალები. მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოს დაბოლოებიდან აცეტილქოლინი გამოიყოფა არამარტო ნერვის აგზნების დროს, არამედ სპონტანურადაც, ე.ი. აგზნების გარეშეც. მოსვენებული კუნთის ბოჭკო-

ებიდან ზოგჯერ აღირიცხება მცირე ინტენსივობის, ხანმოკლე და არარეგულარული დეპოლარიზაციული პოტენციალები. მეტისმეტად მცირე ამპლიტუდის გამო მთ „მინიატიურული პოტენციალები“ უწოდეს (სურ. 48).



სურ. 48. მამოძრავებელი ფირფიტის „მინიატიურული პოტენციალები“ (ფატიხა და კატცის მიხედვით).

სპონტანური მინიატიურული პოტენციალები ერთგვარ მსგავსებას იჩენს მამოძრავებელი ფირფიტის ნელ პოტენციალიან, რომელიც გამოიწვევა ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ. მსგავსება იმაშია, რომ ორივე სახის პოტენციალი აღმოცენდება მხოლოდ სუბსინაპსურ მემბრანაში; თანაბარი სისწრაფით სდება მათი ინტენსივობის ზრდა და შემცირება; ორივე პოტენციალი შეიძლება გამოვიწვიოთ ხელოვნურად, თუ აცეტილქოლინის სათანადოდ მცირე რაოდენობას გარედან დავაწვეთებთ მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას. აღნიშნული მსგავსების საფუძველზე დაასკვნეს, რომ მინიატიურული პოტენციალები პრინციპულად იგივე ბუნებისაა, რაც მამოძრავებელი ფირფიტის პოტენციალი (მ.ფ.პ.) და გამოიწვევა ნერვული დაბოლოებიდან ტრანსმიტერის (აცეტილქოლინის) სპონტანურად გამოყოფის შედეგად.

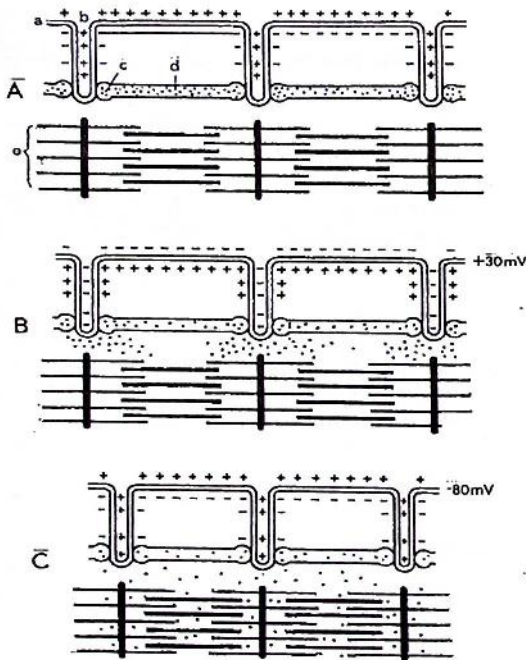
მინიატიურული პოტენციალების ამპლიტუდა უმეტესად ერთი და იგივეა, რაც გვაფიქრებინებს, რომ ტრანსმიტერის სპონტანურად გამოყოფა ერთი და იგივე რაოდენობით უნდა ხდებოდეს. ტრანსმიტერის ასეთ რაოდენობას კვანტი უწოდეს. თუ ნერვული დაბოლოებიდან სპონტანურად ორი ან სამი კვანტი გამოიყო, მაშინ მინიატიურული პოტენციალის ამპლიტუდაც, შესაბამისად, მინიმალურზე 2-3 ჯერ მეტი იქნება.

კალციუმის როლი მედიატორის გამოყოფაში. ნერვული დაბოლოებიდან ტრანსმიტერის გამოყოფისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს Ca^{2+} -ის იონების შემცველობას ნერვ-კუნთოვანი შეერთებას გარემომცველ არეში. კალციუმის კონცენტრაციის დაქვეითების ფონზე მცირდება ნერვული დაბოლოებიდან აგზნების საპასუხოდ გამოყოფილი კვანტების რიცხვი. ქვეითდება სპონტანური მინიატიურული პოტენციალების სიხშირეც. მათი ამპლიტუდა კი არ მცირდება. აგზნების გადაცემის ქიმიური თეორიის თანახმად პრეხინაპსის გააქტივების შემთხვევაში ჯერ Ca^{2+} შედის პრეხინაპსში და მხოლოდ ამის შემდეგ ხდება

ტრანსმიტერის გამოყოფა. გამოანგარიშებულია, რომ აცეტილქოლინის ერთი კვანტის გამოსაყოფად აუცილებელია კალციუმის 4 იონი.

აგზნებისა და შეკუმშვის კავშირი ჩონჩხის განივზოლიან კუნთებში. მთლიან ორგანიზმში ყველა ჩონჩხის კუნთი იკუმშება იმ ნერვული იმპულსის საპასუხოდ, რომელიც კუნთამდე აღწევს მამოძრავებელი აქსონის გზით. ცნობილია აგრეთვე, რომ ნერვული იმპულსის გავლენით კუნთოვან ბოჭკოში ჯერ აგზნება წარმოიშობა, რაც შემდეგ დასაწყისს აძლევს შეკუმშვის პროცესს. მაგრამ აგზნების შედეგად შეკუმშვის გამოწვევის მექანიზმი ყველა კუნთში ერთნაირი არ არის. ამ მხრივ პრინციპული განსხვავებაა ფ ა ზ უ რ და ტ ო ნ უ რ კუნთებს შორის.

ფაზურ კუნთოვან ბოჭკოში აგზნების „გადასვლა“ შეკუმშვაში შემდეგნაირად ხორციელდება (იხ.სურ. 49): ნერვული დაბოლოების აგზნების შედეგად



სურ. 49. ფაზურ კუნთში აგზნების პროცესით შეკუმშვის ინიცირების სქემა. A - მოსვენების მდგომარეობა, B - კუნთის აგზნება, C - კუნთის შეკუმშვა.

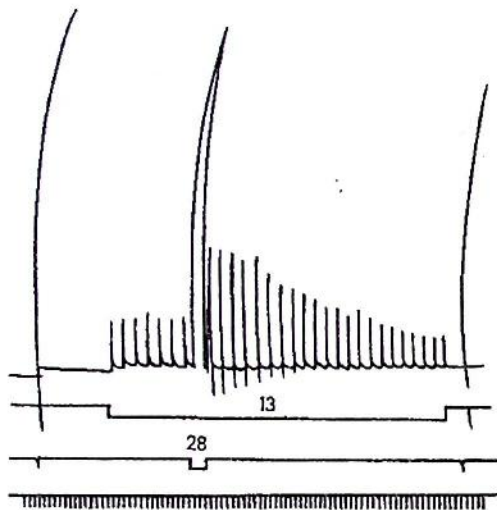
a - ზედაპირული მემბრანა, b - T მილაკი, c - ტერმინალური ცისტერნა, d - რეტიკულუმის გასწვრივი მილაკი, e - მიოზინისა და აქტინის ფილამენტები მიოფიბრილაში.

გამოყოფილი აცეტილქოლინი მოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრავებელ ფირფიტაზე და იწვევს მის ლოკალურ აგზნებას, რის შედეგადაც აღმოცენდება მ.ფ.პ. ეს უკანასკნელი, თუ მისი ამპლიტუდა ზღურბლზე ნაკლები არ არის, გამოიზიანებლად იმოქმედებს კუნთოვანი ბოჭკოს მეზობელ უბანზე და მასში გავრცელებად აგზნებას გამოიწვევს. მოქმედების დენის საშუალებით ეს აგზნება, ანუ დეპოლარიზაციული ტალღა, სწრაფად გავრცელდება მთელ ბოჭკოში როგორც ზედაპირულად, ისე T მილაკების გზით ბოჭკოს სიღრმეშიც. აქ იგი იმოქმედებს სარკობლასტურ ცისტერნებზე და გამოიწვევს მათი მემბრანების განვლადობის გაზრდას Ca^{2+} -ის მიმართ. კალციუმის იონები დიდი რაოდენობით გამოვა ცისტერნიდან და კონტაქტში შევა მიოფობრილებთან. როცა ექსტრარეტიკულურ არეში Ca^{2+} -ის კონცენტრაცია 10^{-7} მოლს გადააჭარბებს, ამოქმედდება მიოფობრილების შეკუმშვის ცნობილი მექანიზმი.

განხილული სქემიდან ჩანს, რომ ფაზური კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისათვის აუცილებელია კუნთში გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა, რომლის ელექტროგრაფულ გამოხატულებას პიკოვანი პოტენციალი წარმოადგენს. თუ მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ ფაზურ კუნთოვან ბოჭკოში პიკოვანი პოტენციალი არ წარმოიშვა, კუნთოვანი ბოჭკო არ შეიკუმშება.

სხვაგვარია აგზნება-შეკუმშვის კავშირი ტონურ კუნთებში. ტონურ კუნთოვან ბოჭკოებს მრავლობითი ინერვაცია გააჩნია: თითოეულ მათგანს რამდენიმე ნერვული ბოჭკო უკავშირდება და ამიტომ კუნთოვანი ბოჭკო თითქმის მთლიანადაა დაფარული ნერვ-კუნთოვანი შეერთებებით, ხოლო მისი ზედაპირული მემბრანა წარმოდგენილია მხოლოდ სუბსინაპსური ანუ ქიმიური მემბრანით. აქედან ცხადია, რომ ტონურ (ე.ი. წითელ) ბოჭკოებში გავრცელებადი აგზნება საერთოდ არ წარმოიქმნება, ე.ი. შეკუმშვაც არ არის დაკავშირებული მოქმედების დენის წარმოშობასთან. ასეთ კუნთებში აგზნების შედეგად შეკუმშვის გამოწვევა უფრო მარტივი მექანიზმით ხდება: ნერვული დაბოლოებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი ტონურ კუნთოვან ბოჭკოებში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს, რომელიც სუბსინაპსური მემბრანის ნელი პოტენციალების სახით ვლინდება. მემბრანის დეპოლარიზებული უბნის გავლით ბოჭკოს სიღრმეში დიფუზიით შედის Ca^{2+} -ის იონები, რომლებიც მიოფობრილებთან კონტაქტის შემდეგ დასაწყისს აძლევს შეკუმშვის პროცესს. ასეთი მექანიზმის გამო წითელი ბოჭკოს შეკუმშვა ტონურ ხასიათს ატარებს: იწყება უფრო ნელა და მიმდინარეობს შედარებით უფრო ხანგრძლივად.

ჩონჩხის კუნთის პოსტტეტანური პოტენციალი. 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 გალიზიანებით, რომელიც მანამდე სუსტ შეკუმშვას იწვევდა (სურ. 50). ასეთ ეფექტს პოსტტეტანური პოტენციალი (პტპ) უწოდებენ. პტპ-ს ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ნერვის გალიზიანების სიხშირესა და ხანგრძლივობაზე. იგი მერყეობს რამდენიმე სეკუნდიდან რამდენიმე ათეულ სეკუნდამდე. იშვიათ შემთხვევაში კი შეიძლება რამდენიმე წუთსაც გაგრძელდეს.



სურ. 50. თერძის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვების გაძლიერება ხანმოკლე ტეტანური გალიზიანების შემდეგ.
 ზედა მრუდზე კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვები ტეტანური გალიზიანებამდე და გალიზიანების შემდეგ. მეორე მრუდზე – კუნთის დაბალსიხშიროვანი (13 იმპ/სეკ) გალიზიანების პერიოდი; მესამე მრუდზე – კუნთის მაღალსიხშიროვანი (28 იმპ/სეკ) ხანმოკლე გალიზიანების პერიოდი.

პტპ-ს მიზეზად, ადრე, კუნთის ეგზალტაციას (ანუ აგზნებადობის მომატებას) თვლიდნენ. დღეისათვის ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ არაპირდაპირი გალიზიანების შედეგად კუნთის შეკუმშვადობის გაძლიერებას (პტპ-ს) საფუძვლად უდევს ნერვიდან კუნთში აგზნების გადაცემის გაძლიერება (ანუ გაძლიერება). აღსანიშნავია, რომ ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში აგზნების გადაცემის გაძლიერება, ზოგჯერ, წინამორბედი ერთჯერადი გალიზიანებითაც ხდება.

წინამორბედი გალიზიანებით აგზნების გადაცემის გაძლიერების (ანუ პოსტაქტივაციური პოტენციაციის) ხელშემწყობი პირობებიდან შეიძლება გამოვყოთ სამი ძირითადი ფაქტორი:

1) ნერვული დაბოლოების (პრესინაპსის) კვალის ჰიპერპოლარიზაცია. პრესინაპსური მემბრანის კვალის ჰიპერპოლარიზაცია განსაკუთრებით ძლიერია რიტმული გალიზიანების შემდეგ. იგი შეიძლება გაგრძელდეს რამდენიმე ათეული სეკუნდის განმავლობაში და, მაშასადამე, ემთხვევა პტპ-ს ხანგრძლივობას. მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციის ფონზე ნატრიუმის პოტენციალდამოკიდებული არხების ინაქტივაციური კარი კიდევ უფრო იღება, რის

გამოც ნერვული ბოჭკოს ერთხელობრივი გალიზიანება პრესინაპსში შედარებით უფრო ძლიერ ავზნებას იწვევს. ამას მოჰყვება პრესინაპსიდან ტრანსმიტერის გამოყოფის გაძლიერება. დადგენილია, რომ პრესინაპსში ავზნების ინტენსივობის ცვლილებასა და გამოყოფილი მედიატორის რაოდენობას შორის ლოგარითმული დამოკიდებულებაა. ამიტომ ავზნების ოდნავი გაძლიერებაც კი მედიატორის დიდი რაოდენობით გამოყოფას განაპირობებს.

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

3) Ca^{2+} -ის იონების კონცენტრაციის გაზრდა პრესინაპსში. ნერვული დაბოლოების გააქტივების დროს უჯრედგარეთა არედან პრესინაპსში დიდი რაოდენობით შედის Ca^{2+} , რაც განაპირობებს ვეზიკულების გახსნას და მედიატორის გამოყოფას. ნერვის რიტმული გალიზიანების შემთხვევაში ავზნებათა შორის დროის ინტერვალის სიმცირის გამო Ca^{2+} ვერ ასწრებს უჯრედგარე არეში დაბრუნებას. ამიტომაც იგი დიდი რაოდენობით გროვდება პრესინაპსში და ხელსაყრელ პირობებს ქმნის მედიატორის გამოსაყოფად.

ნერვ-კუნთოვანი აპარატის დაღლა

ცოცხალი უჯრედის, ქსოვილის, ორგანოებისა 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 მოვლენაა და გარკვეული ხნით შესვენების შემდეგ კუნთის მუშაობის უნარი აღდგება. ხანგრძლივი მოქმედების შედეგად მუშაობის უნარიანობის დროებით დაქვეითებას დაღლა ეწოდება.

მთლიან ორგანიზმში ფიზიკური მუშაობის შედეგად შეკუმშვის უნარის დროებითი დაქვეითება, ერთი მხრივ, შეიძლება განპირობებული იყოს ცნს-ში მომხდარი ცვლილებებით ანუ ცენტრალური დაღლით. მეორე მხრივ, კუნთების შეკუმშვის შემცირების მიზეზი შეიძლება იყოს თვით პერიფერიული აპარატის - ნეირომოტორული ერთეულების დაღლა. ასეთ შემთხვევას პერიფერიულ დაღლას უწოდებენ.

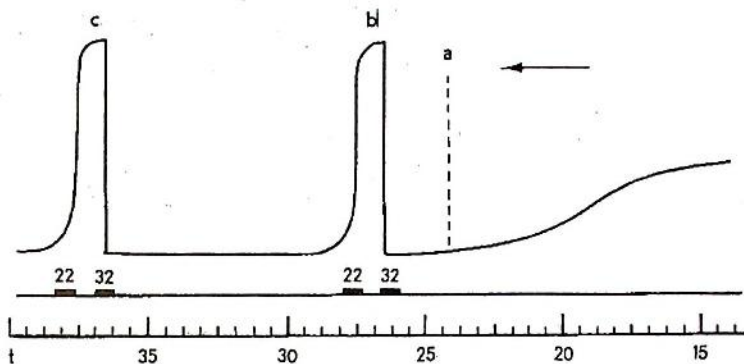
პერიფერიული დაღლა. პერიფერიული დაღლა ორი მიზეზით შეიძლება იყოს განპირობებული. ერთი მხრივ, შეკუმშვების დროს კუნთში გროვდება ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები ანუ მეტაბოლიტები (გლიკოგენის დაშლის პროდუქტი - რემეჟავა), რომლებიც უარყოფითად მოქმედებს კუნთის ბოჭკოს აგზნებადობაზე. თუ დაღლილ კუნთში გავატარებთ რინგერის 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 გარეთ. დაღლის ასეთ შემთხვევას ჭეშმარიტ დაღლას უწოდებენ.

მომუშავე კუნთის დაღლის მეორე ძირითადი მიზეზი ის არის, რომ ორგანიზმიდან ამოკვეთილ კუნთში გაბმული მუშაობის დროს სწრაფად მცირდება ჟანგბადისა და სხვა ენერგეტიკული მასალის მარაგი. ჟანგბადის უკმარისობის გამო ფერხდება შეკუმშვის პროცესში წარმოქმნილი რემეჟავას 1/5 ნაწილის დაჟანგვა და გამოყოფილი ენერგიის ზარჯზე დანარჩენი 4/5-ის აღდგენა გლიკოგენად. გლიკოგენის შემცირების შედეგად ირღვევა ატფ-ის და კრეატინფოსფატის რეგისტოზი, რომელთა მონაწილეობა აუცილებელია კუნთის შეკუმშვისათვის. ამის გამო კუნთის შეკუმშვები სუსტდება და შეიძლება მთლიანადც მოისპოს. ჟანგბადისა და სხვა ენერგეტიკული მასალის შემცირებით გამოწვეულ დაღლას განსაკუთრებით უწოდებენ.

ნერვ-კუნთის პესიმალური და ოპტიმალური რეაქციები

პესიმალური და ოპტიმალური ეფექტები. განივზოლიანი კუნთების მექანიკური ეფექტების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ თუ კუნთის რიტმული გაღიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს წინა გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დამთავრებაამდე, ხდება ცალკეული შეკუმშვების ერთმანეთთან შერწყმა და მიიღება ტეტანური შეკუმშვა. ტეტანური შეკუმშვის ამპლიტუდა მეტია, ვიდრე ერთხელობრივის და მით უფრო მეტი, რაც უფრო მაღალია გაღიზიანების სიხშირე. მთლიანი კუნთის ტეტანური შეკუმშვის ინტენსივობა დამოკიდებულია არამარტო გაღიზიანების სიხშირეზე, არამედ გამღიზიანებელი კვეთებების სიძლიერეზეც. რაც უფრო ძლიერია გაღიზიანება, მით უფრო მძლავრად იკუმშება კუნთი. ეს იმიტომ, რომ ძლიერი გაღიზიანების დროს მოქმედებაში მოდის უფრო მეტი ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკო და კუნთის შეკუმშვის საერთო სიმძლავრე იზრდება.

ვედენსკიმ ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში შეამჩნია, რომ გარკვეულ პირობებში ზემოთ აღწერილი კანონზომიერება ირღვევა. კერძოდ მან ნახა, რომ თუ რიტმული გაღიზიანების სიხშირის ან ინტენსივობის გამძლიერებამ გარკვეულ საზღვარს გადააჭარბა, მაშინ კუნთის შეკუმშვები, გამძლიერების ნაცვლად, შემცირებას განიცდის (სურ. 51).



სურ. 51. გალიზიანების ინტენსივობის ცვლილებით გამოწვეული ოპტიმალური და პესიმალური შეკუმშვები. (მრუდი იკითხება ისრის მიმართულებით).

მეორე ხაზზე ციფრები აღნიშნავს მანძილს ინდუქტორიუმის I და II კოჭებს შორის.

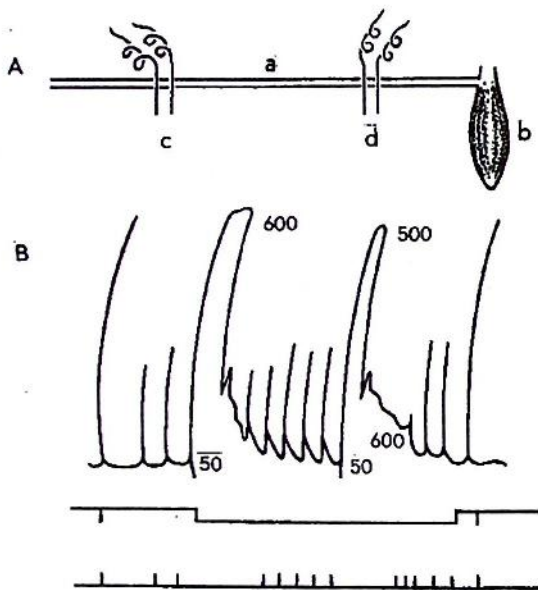
ჩანაწერი აღებულია იმ მომენტიდან (a), როცა შეკუმშვის მრუდი დაეცა ძლიერი ინდუქციური დენის მოქმედების შედეგად. სურათზე ჩანს, რომ გალიზიანების შესუსტებას (b და c) კუნთი ძლიერი (ოპტიმალური) შეკუმშვით პასუხობს. გალიზიანების სწრაფი გაზრდა კვლავ შეკუმშვის შესუსტებას (პესიმუმს) იწვევს (ვედენსკი).

კუნთის შეკუმშვის იმ მძლავრ ეფექტს, რომელიც მიიღება შედარებით დაბალი სიხშირისა და ზომიერი ინტენსივობის გალიზიანებით, ვედენსკიმ ოპტიმალური შეკუმშვა უწოდა, ხოლო იმ სუსტ შეკუმშვას, რომელიც მიიღება მაღალი სიხშირისა და დიდი ინტენსივობის გალიზიანებით – პესიმალური შეკუმშვა (პესიმუმი) უწოდა.

დღეისათვის ექსპერიმენტულად ნაჩვენებია, რომ კუნთის არაპირდაპირი გალიზიანების პირობებში, პესიმალური შეკუმშვის მიზეზი შეიძლება ლოკალიზებული იყოს: მამოძრავებელ აქსონში, ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში ან კუნთოვან ბოჭკოში.

პესიმალური ეფექტების წარმოშობა კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში. სპეციალური გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში პესიმალური აგზნების წარმოშობა ერთი და იგივე ფაქტორით არის განპირობებული. 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 კუნთოვან ბოჭკოში პესიმუმის მისაღებად რიტმული გალიზიანების ნაკლები სიხშირეა საჭირო, ვიდრე ნერვულ ბოჭკოში.

თუ კუნთოვანი ბოჭკო ისეთი სიხშირით ღიზიანდება, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის შემდეგ გამოიწვევა, მაშინ კუნთის თითოეული აგზნება მაქსიმალური ინტენსივობის იქნება. ამიტომაც კუნთი მძლავრად შეიკუმშება. თუ გაღიზიანება ისე გახშირდა, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში წარმოიშვა, მაშინ აგზნების ინტენსივობა ნორმაზე მცირე იქნება და მით უფრო მცირე, რაც უფრო დიდი იქნება გაღიზიანების სიხშირე. აგზნების შესუსტება შეამცირებს შეკუმშვისათვის აუცილებელ პროცენტებს; შესუსტდება ატფ-ის გარდაქმნაც და კუნ-



სურ. 52. ნერვის ლოკალური პესიმუმი.

A - ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. a - ნერვული ღერო, b - კანჭის ტყუპი კუნთი, c და d - გამღიზიანებელი ელექტროდების ორი წვეკილი.

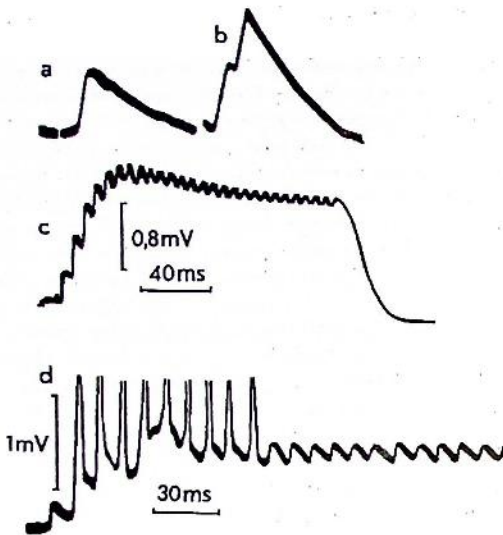
B - კუნთის შეკუმშვები ნერვის დისტალური უბნის (d) ერთხელობრივი გაღიზიანებისა (ქვედა სასიგნალო ხაზზე) და პროქსიმალური უბნის (c) სხვადასხვა სიხშირის რიტმული გაღიზიანების (ზედა სასიგნალო ხაზი) საპასუხოდ. ციფრები მექანოგრამაზე - რიტმული გაღიზიანების სიხშირე. სურათზე ჩანს, რომ მაღალი სიხშირის (600 ჰც) პესიმუმის ფონზე დისტალური უბნის გაღიზიანება კუნთის დამატებით შეკუმშვებს იწვევს, დაბალი სიხშირის (500 ჰც) პესიმუმის ფონზე კი - არა. დანარჩენი განმარტება ტექსტში (იოსელიანი).

თოვანი ბოჭკო უფრო ნაკლები ინტენსივობით შეიკუმშება, ე.ი. მიიღება პესიმალური ეფექტი.

პესიმალური აგზნების გამოწვევა ნერვულ ბოჭკოშიც იმავე მიზეზით ხდება, როგორც კუნთოვან ბოჭკოში. თუ ნერვის გალიზიანების სიხშირე ისეთია, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება ნერვულ ბოჭკოზე მოქმედებს შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში, მაშინ მის მიერ გამოწვეული აგზნება შესუსტებული იქნება. ცხადია, რაც უფრო მაღალი იქნება რიტმული გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო მცირე იქნება ნერვული ბოჭკოების 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. ძალიან მაღალი სიხშირის დროს ორ გამლიზიანებელ კვეთებას შორის იმდენად მცირდება ინტერვალი, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება ბოჭკოზე იმოქმედებს შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის დასაწყისში. ამის გამო აგზნების ინტენსივობა იმდენად შემცირდება, რომ იგი შეიძლება ქვეზღურბლოვანიც კი გახდეს მხოლოდ უბანში აგზნების გამოსაწვევად (სურ. 52). ნერვული ბოჭკოს პესიმალურ აგზნებას, რომელიც აღმოცენდება ძალიან დიდი სიხშირის გალიზიანებით და რომელიც მხოლოდ რამდენიმე მილიმეტრის ფარგალში ვრცელდება დეკრემენტით, შეიძლება ლოკალური პესიმუმი ეწოდოს (იოსელიანი).

ნერვ-კუნთის შეერთების პესიმუმი. ნერვის მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების პირობებში კუნთის პესიმალური შეკუმშვის მიზეზი, ძირითადად ლოკალიზებულია ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში. მამოძრავებელი ფირფიტა, როგორც ცნობილია, არ ემორჩილება „სულ ან არაფრის კანონს“. ე.ი. აგზნების დროს მასში არ მყარდება რეფრაქტერობა. აქედან თავისთავად ცხადია, რომ პესიმუმის დამყარების მიზეზი არ შეიძლება იყოს მამოძრავებელი ფირფიტის რეფრაქტერობა. აქ გადამწყვეტ როლს უნდა თამაშობდეს სუბსინაპსური მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია ანუ დეპოლარიზაციული პლატო. დეპოლარიზაციული პლატოს წარმოშობის მიზეზი შემდეგია: ცნობილია, რომ ნერვული იმპულსი კუნთის მამოძრავებელ ფირფიტაში ნელი პოტენციალის აღძვრას იწვევს (სურ. 53, a). ნერვის ისეთი სიხშირით გალიზიანების დროს, როცა ყოველი მომდევნო ნერვული იმპულსი მამოძრავებელ ფირფიტაზე ჯერ კიდევ წინა იმპულსით გამოწვეული ლოკალური აგზნების დამთავრებამდე მოქმედებს, ხდება ლოკალურ აგზნებათა შეჯამება ანუ სუმაცია და მიიღება სუბსინაპსური მემბრანის მდგრადი დეპოლარიზაცია (დეპოლარიზაციული პლატო). მის ფონზე ზოგჯერ შეიმჩნევა ცალკეული ლოკალური აგზნებების შესაბამისი მცირე ამპლიტუდის ნელი პოტენციალები (სურ. 53, c). დეპოლარიზაციული პლატო კუნთოვან ბოჭკოზე პრინციპულად ისეთივე გავლენას ახდენს, როგორც მუდმივი დენი. ამიტომ იგი, დიუბუა რაიმონის კანონის თანახმად, გავრცელებად აგზნებას მხოლოდ დასაწყისში გამოიწვევს. რაც შეეხება „პლატოზე“ განლაგებულ ნელ რხევებს, მათი ამპლიტუდა იმდენად მცირეა, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნებას ვერ იწვევს. ამის შედეგად კუნთოვანი ბოჭკო დუნდება ანუ გადადის პესიმალურ მდგომარეობაში.

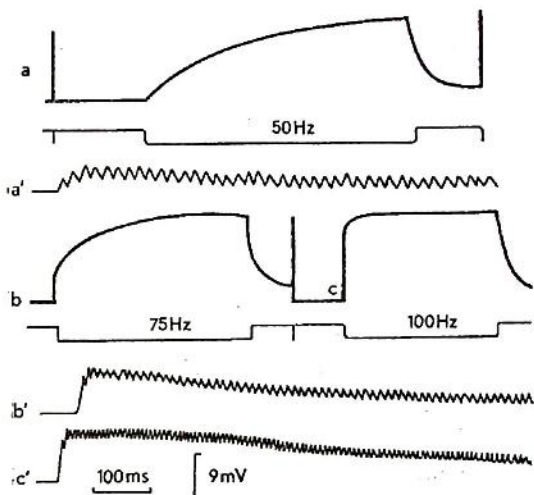


სურ. 53. ბაყაყის თერძის კუნთის ელექტრული ეფექტები მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების სიპასუხოდ.

a - კურარიზებული კუნთიდან ნერვის ერთჯერადი გალიზიანების სიპასუხოდ აღირიცხება მამოძრავებელი ფირფიტის ერთხელობრივი ნელი პოტენციალი. b - მცირე ინტერვალით წყვილად გალიზიანების სიპასუხოდ აღირიცხება სუმირებული პოტენციალი. c - სათანადო სიხშირით ნერვის რიტმული გალიზიანების შედეგად მამოძრავებელ ფირფიტაში გამოიწვევა დეპოლარიზაციული პლატო. d - მამოძრავებელი ნერვის მაღალი სიხშირით გალიზიანების სიპასუხოდ არაკურარიზებულ კუნთშიც წარმოიშობა დეპოლარიზაციული პლატო, რომელიც მხოლოდ დასაწყისში იწვევს რამდენიმე პიკოვან პოტენციალს (ონიანი, იოსელიანი).

ზემოთ თქმულს უნდა დაემატოს, რომ აღწერილი მექანიზმით პესიმალური შეკუმშვა ვლინდება მხოლოდ ფაზურ ანუ თეთრ კუნთებში. ეს იმით არის განპირობებული, რომ ფაზურ კუნთებში შეკუმშვისათვის აუცილებელია გავრცელებადი აგზნების წარმოშობა. ამიტომ, მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების პირობებში, შეწყდება რა გავრცელებადი აგზნება, შეწყდება კუნთის შეკუმშვაც. სხვა სურათს ვხედავთ ტონურ კუნთებში. ტონურ კუნთოვან ბოჭკოებში გავრცელებადი აგზნება საერთოდ არ აღიმკრება. აქ შეკუმშვის მიმდინარეობა დაკავშირებულია ბოჭკოს ზედაპირზე მრავლად არსებული სუბსინაპსური მემბრანების დეპოლარიზაციასთან. ამიტომაც, ნერვის მაღალი სიხშირით გალიზიანების პირობებში, წარმოიშობა რა დეპოლარიზაციული პლატო, კუნთოვანი ბოჭკო

განაგრძობს შეკუმშვას. თანაც რაც უფრო მაღალია გალიზიანების სიხშირე, მით უფრო ინტენსიურია ტონური შეკუმშვა (სურ. 54). ტონური კუნთის პესიმუმი შეიძლება გამოვიწვიოთ მხოლოდ ისეთი სიხშირის გალიზიანებით, როცა ნერვის პესიმალური აგზნება ლოკალურ ხასიათს მიიღებს და ნერვული იმპულსები ვერ მიაღწევს კუნთამდე.



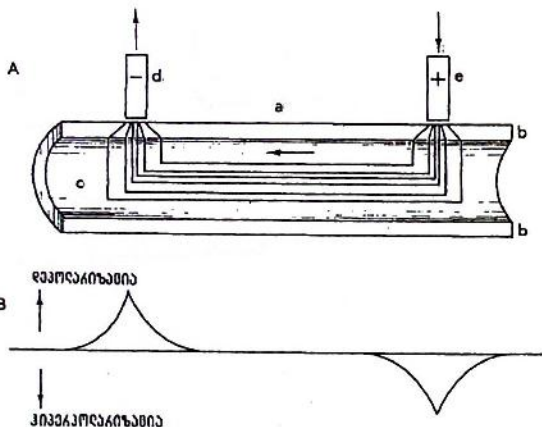
სურ. 54. ტონური კუნთის მექანიკური და ელექტრული ეფექტები მამოძრავებელი ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ. ნერვის რიტმული გალიზიანება შედარებით დაბალი სიხშირით (50 ჰც) მამოძრავებელ ფირფიტაში სუსტ დებოლარიზაციულ პლატოს იწვევს (a¹). შესაბამისად ნელია კუნთის შეკუმშვა (a); გალიზიანების სიხშირის გაზრდა 75 ჰც-მდე უფრო ძლიერ პლატოს იწვევს (b¹), ძლიერდება კუნთის ტონური შეკუმშვაც (b); კიდევ უფრო ძლიერი პლატო (c¹) და შეკუმშვა (c) აღმოცენდება, როცა გალიზიანების სიხშირე 100 ჰც-ს აღწევს (იოსელიანი, ონიანი).

მუღმივი დენის მოქმედება აგზნებად ქსოვილზე

დიუბუა რაიმონის კანონის განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ მუღმივი დენი, ისევე როგორც ყველა სხვა გამლიზიანებელი ფაქტორი, აგზნებადი სისტემის გააქტივებას მხოლოდ მაშინ იწვევს, 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 თვისებებისა და აგზნების იონური მექა-

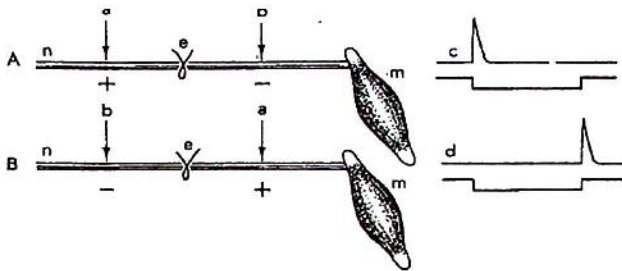
ნიშების განხილვის შემდეგ საჭიროა ელექტრული დენის მოქმედების კანონზომიერებების უფრო დეტალური განხილვა და დაზუსტება.

მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება. პირობით მიღებულია, რომ ელექტრული დენი მოძრაობს მაღალი პოტენციალიდან დაბალისაკენ ანუ დადებითად დამუხტული სხეულიდან უარყოფითისაკენ. ამ შეთანხმების მიხედვით თუ ნერვულ ღეროზე მოვთავსებთ ორ ელექტროდს, რომლებიც მიერთებული იქნება მუდმივი დენის წყაროსთან (გალვანურ ელემენტთან) და წრედს ჩაერთავთ, ნერვში გაივლის მუდმივი (გალვანური) დენი, რომლის მიმართულება იქნება დადებითი პოლუსიდან უარყოფითისაკენ. მაშასადამე, გალვანური წრედის ჩართვის დროს მუდმივი დენი ანოდთან შევა ნერვულ ღეროში, გაივლის ელექტროდებს შორის არსებულ ნერვის მონაკვეთს და კათოდთან ისევ გამოვა ნერვული ღეროდან (სურ. 55).



სურ. 55. A - ნერვულ ბოჭკოში ელექტრული დენის გავრცელების სქემა.
 a - ნერვული ბოჭკოს სიგრძივი განაკვეთი, b - ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანა,
 c - ბოჭკოს შიგთავსი, d - მუდმივი დენის კათოდი, e - ანოდი.
 B - მემბრანის პოლარიზაციის ხასიათი დენის გავლის დროს: ანოდთან მემბრანა კიპერპოლარიზაციას განიცდის, ხოლო კათოდთან - დეპოლარიზაციას.

ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ჩატარებული ცდებით გაირკვა, რომ ნერვში მუდმივი დენის გატარების დროს აგზნება თავდაპირველად წარმოიშობა არა ნერვის მთელ მონაკვეთში, არამედ მხოლოდ იმ უბნებში, რომლებიც უშუალოდ ეხება ელექტროდებს. შემდეგ კი აგზნება გავრცელდება ნერვული ღეროს მთელ სიგრძეზე. ამ კანონზომიერების რეალობაში ადვილად დავრწმუნდებით მარტივი ცდით (იხ. სურ. 56). ნერვულ ღეროზე მოვთავსოთ მუდმივი დენის წყაროსთან მიერთებული ორი ელექტროდი. შეიძლება შეირჩეს დენის ისეთი ინტენსივობა, რომ ამ ნერვთან დაკავშირებულმა კუნთმა შეკუმშვით უპასუხოს ელექტრული წრედის როგორც ჩართვას, ისე ამორთვისას. ამის შემდეგ თუ ნერვს დავაზიანებთ



სურ. 56. გალვანური (მუღმივი) დენის პოლუსური მოქმედება.

n - ნერვული ღერო, რომელიც გამაღიზიანებელ ელექტროდებს შორის გადაჭერილია ლიგატურით (c). m - კუნთი.

A - მუღმივი დენი „ჩამავალია“ (კუნთთან ახლოს კათოდი მოთავსებული). კუნთი იკუმშება ელექტრული წრედის ჩართვის დროს და არ იკუმშება ამორთვის დროს (c).

B - დენი „ამავალია“ (კუნთთან ახლოს ანოდი). კუნთი არ იკუმშება ჩართვის დროს და იკუმშება ამორთვის დროს (d). მექანოგრაფების ქვეშ სასიგნალო ხაზის დაწვევა წრედის ჩართვაზე მიუთითებს, ხოლო აწვევა - წრედის ამორთვაზე.

ელექტროდებს შორის (გავსრესთ ან დავადებთ ლიგატურას), ვნახავთ, რომ კუნთის შეკუმშვას გამოიწვევს ელექტრული წრედის მხოლოდ ჩართვა ან მხოლოდ ამორთვა და ეს დამოკიდებული იქნება მუღმივი დენის „მიმართულებაზე“. თუ კათოდი (წრედის უარყოფითი პოლუსი) მოთავსებული იქნება კუნთთან ახლოს, ხოლო ანოდი - კუნთიდან დაშორებით (ასეთი მიმართულების დენს ჩამავალს უწოდებენ), მაშინ, ელექტროდებს შორის ლიგატურის დადების შემდეგ, კუნთი შეიკუმშება მხოლოდ წრედის ჩართვის საპასუხოდ. დენის ამორთვისას კი კუნთი არ შეიკუმშება. პირიქით ხდება ე.წ. ამავალი დენის შემთხვევაში (როცა კუნთთან ახლოს ანოდი, ხოლო მოშორებით - კათოდი): კუნთი იკუმშება წრედის ამორთვის დროს და არ იკუმშება ჩართვისას. აღწერილი ცდის შედეგი მიუთითებს, რომ ელექტრული წრედის ჩართვის დროს ნერვში აგზნება აღიმკვრება კათოდთან, ხოლო ამორთვის დროს - ანოდთან.

ნერვზე მუღმივი დენის მოქმედების ზემოთ აღნიშნული კანონზომიერება, პირველად, ფლიუგერმა აღწერა და მანვე ჩამოაყალიბა იგი როგორც პოლუსური მოქმედების კანონი.

აგზნების მემბრანული თეორიიდან გამომდინარე, მუღმივი დენის პოლუსური მოქმედება შემდგენიდან იხსნება: წრედის ჩართვის დროს კათოდი იწვევს ნერვული ბოჭკოს 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 უბანში კი, პირიქით, დადებითი პოლუსის მოქმედებით მოსვე-

ნების პოტენციალი იზრდება. ე.ი. ხდება მემბრანის არა დეპოლარიზაცია, არამედ ჰიპერპოლარიზაცია. ასეთ პირობებში, ცხადია, აგზნება არ წარმოიშობა.

წრედის ამორთვის მომენტში აღძრული „პოლარიზაციული დენი“, რომელსაც საწინააღმდეგო მიმართულება აქვს, ანოდის უბანში გამოდის ნერვიდან და მემბრანის დეპოლარიზაციასა და აგზნებას იწვევს. კათოდის უბანში კი იგი შედის ნერვში და მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას განაპირობებს. ამიტომაც აქ აგზნება არ წარმოიშობა.

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. ფლიუგერი იყო პირველი, რომელმაც აჩვენა, რომ მუდმივი დენის გატარების შედეგად ნერვში იცვლება აგზნებადობის ხარისხი. ამ მოვლენას მან ფიზიოლოგიური ელექტროტონი უწოდა. მანვე აჩვენა, რომ აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილება თავს იჩენს დენის როგორც ჩართვის, ისე ამორთვის შემდეგ, თანაც ურთიერთსაწინააღმდეგო ხასიათს ატარებს კათოდისა და ანოდის მიდამოში. კერძოდ, ჩართვის დროს კათოდთან ახლოს (1-2 სმ-ის ფარგლებში) აგზნებადობა იზრდება. აგზნებადობის ელექტროტონური მომატება განპირობებულია იმით, რომ წრედის ჩართვის დროს მუდმივი დენი ნერვული ღეროდან გამოდის კათოდთან და გამააქტივებლად მოქმედებს ნერვულ ბოჭკოზე. აგზნებადობის ამგვარმატებას 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. დიამეტრალურად განსხვავებული ეფექტი მიიღება წრედის ამორთვისას: კათოდთან ახლოს (1-2 სმ-ის ფარგალში) აგზნებადობა მცირდება, ხოლო ანოდთან ახლოს - იზრდება.

მემბრანული თეროის პოზიციიდან კარგად იხსნება აგზნებადობის კათელექტროტონური ცვლილება. კერძოდ, გალვანური წრედის ჩართვის დროს კათოდის უბანში, მართალია ქვეზღურბლოვანი დენით გამოწვეული დეპოლარიზაცია ვერ აღწევს კრიტიკულ დონეს და აგზნება არ აღიძვრება, მაგრამ მემბრანის პოტენციალი მეტ-ნაკლებად უახლოვდება კრიტიკულ დონეს. ამის გამო, კრიტიკული დეპოლარიზაციის მიღწევა და აგზნების გამოწვევა შესაძლებელი ხდება მცირე ინტენსივობის გამლიზიანებლითაც, რაც ზღურბლის დაქვეითებაზე ანუ აგზნებადობის მომატებაზე მიუთითებს. დიამეტრულად განსხვავებული მოვლენა იჩენს თავს ბოჭკოს ანელექტროტონურ უბანში.

ნივთიერებათა ტრანსპორტი აქსონში

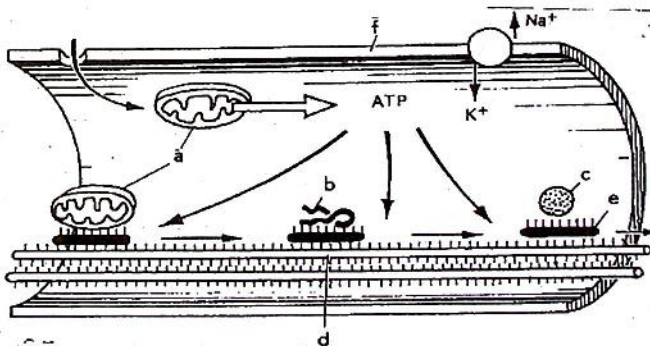
ნერვული უჯრედის აქსონში, ნერვული იმპულსის გატარების გარდა, ხდება სხვადასხვა ნივთიერებების გადაადგილება (ტრანსპორტი) ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე. ნივთიერებების გადატანა აქსონში ორივე მიმართულებით წარმოებს. უჯრედში სინთეზირებული ცილები, სინაპსის მედიატორული ნივ-

თიერებები და სხვა, უჯრედულ ორგანულებთან ერთად, გადაიტანება უჯრედის სხეულიდან ტერმინალური დაბოლოებებისაკენ, ხოლო აცტილქოლინესთერაზა, აგრეთვე ვირუსები და ბაქტერიული ტოქსინები გადაადგილდება რეტროგრადულ - ტერმინალური დაბოლოებებიდან უჯრედის სხეულისაკენ. რეტროგრადული ტრანსპორტი უჯრედის სხეულში ცილების სინთეზის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფაქტორია. ამიტომ არის, რომ აქსონის გადაკვეთიდან რამდენიმე დღის შემდეგ იწყება ქომატოლიზი, რაც ცილის სინთეზის დარღვევის შედეგია.

აქსონური ტრანსპორტის სისწრაფე. რადიოაქტიური ნივთიერებების გამოყენებით ნაჩვენებია, რომ დაბალი განვითარების ხერხემლიან ცხოველთა აქსონებში ნივთიერებების გადატანა ზოგჯერ დღე-ღამეში 4 მეტრის სისწრაფით ხდება. ასეთ ტრანსპორტს, პირობით, „სწრაფ აქსონურ ტრანსპორტს“ უწოდებენ. საყურადღებოა, რომ აქსონური ტრანსპორტის სიჩქარე ერთი და იგივე ცხოველებში დამოკიდებული არ არის აქსონის არც დიამეტრზე და ფუნქციაზე და არც გადასატანი ნივთიერებების ზომაზე - დიდი და მცირე ნაწილაკები ერთი და იგივე სიჩქარით გადაადგილდება ნერვული ბოჭკოს გასწვრივ.

აქსონური ტრანსპორტის ენერგეტიკა. აქსონური ტრანსპორტი აქტიური პროცესია და ენერჯის ხარჯვასთან არის დაკავშირებული. ენერჯის წყაროს ამ შემთხვევაშიც ატფ-ის დაშლა წარმოადგენს. უანგბადის უკმარისობის ან ტოქსინების მოქმედებით ატფ-ის შემცირება ნერვულ ბოჭკოში აქსონური ტრანსპორტის შენელებას და სრულ ბლოკირებას იწვევს. ენერგეტიკული პროცესების განახლებასთან ერთად აღდგება აქსონური ტრანსპორტის ფუნქციაც.

მიკროტუბულები და სატრანსპორტო ძაფები. ნერვულ უჯრედთა აქსონების ნეიროპლაზმა შეიცავს მეტად წვრილ მილაკებს - მიკროტუბუ-



სურ. 57. ნერვულ ბოჭკოში „სწრაფი“ აქსონური ტრანსპორტის ჰიპოთეზური მექანიზმის სქემა.

a - მიტოქონდრიები, b - ცილის მოლეკულა, c - ვეზიკულა, d - მიკროტუბული, e - სატრანსპორტო ფილამენტი, f - ზედაპირული მემბრანა.

ლ ე ბ ს. ასეთი მილაკები, რომელთა დიამეტრი დაახლოებით 25 ნმ-ია, ზოგჯერ უწყვეტად გასდევს აქსონს და მთელ სიგრძეზე ხშირ და რეგულარულ განივ მორჩებს გამოიღებს (სურ. 57). მიკროტუბულების კედლები აგებულია ცილა ტუბულინი და აქსონ, რომელსაც ატეფაზური აქტივობა გააჩნია.

ნეიროპლაზმაში გვხვდება აგრეთვე ძაფისმაგვარი წარმონაქმნები ანუ ნეიროფიბრილები, რომელთაგან ზოგი აგებულია ცილა აქტინისაგან. მათ სატრანსპორტო ძაფებს უწოდებენ.

აქსონური ტრანსპორტის მექანიზმი. არსებული ვარაუდის მიხედვით ნერვულ უჯრედთა აქსონებში მიკროტუბულებისა და სატრანსპორტო ძაფების ფუნქცია ისეთივეა, როგორც ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოებში მიოზინის (მსხვილი) და აქტინის (წვრილი) ფილამენტების. თანამედროვე შეხედულებით სწრაფი აქსონური ტრანსპორტის მექანიზმი შემდეგნაირად არის წარმოდგენილი: მიკროტუბულების განივი მორჩების შეხება სატრანსპორტო ძაფებთან იწვევს ტუბულინის ატეფაზური აქტივობის გაზრდას; იშლება ატეფი და გამოყოფილი ენერჯის ხარჯზე სატრანსპორტო ძაფი იწყებს სრიალს მიკროტუბულის გასწვრივ. იმის გამო, რომ სატრანსპორტო ძაფები ერთნაირი სისწრაფით სრიალებს მიკროტუბულების გასწვრივ, ამიტომ მასთან დაკავშირებული ნივთიერებებისა და ორგანელების გადატანაც ერთი და იგივე სისწრაფით ხდება ნერვულ ღეროში.

აქსონური ტრანსპორტის მექანიზმის მსგავსება მიოფიბრილების შეკუმშვასთან იმითაც კვლინდება, რომ ორივე პროცესისათვის აუცილებელია თავისუფალი Ca^{2+} -ის იონების არსებობა.

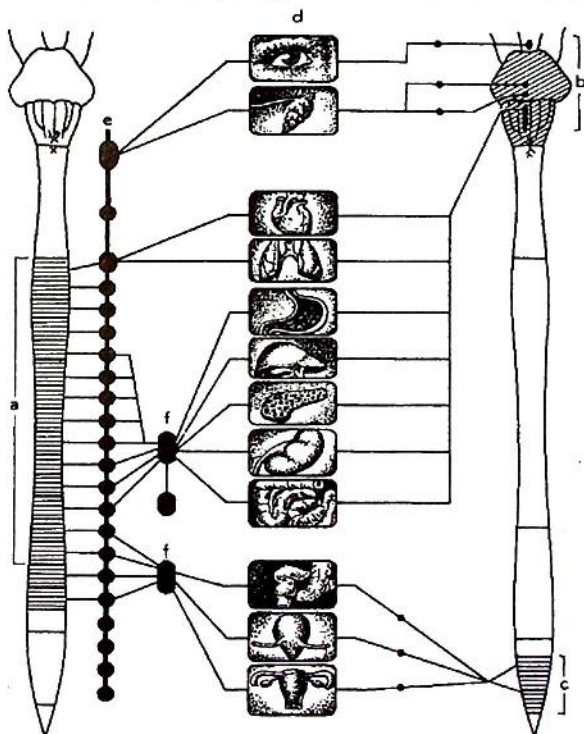
ვეგეტატიური ნერვული სისტემა

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა აერთიანებს პერიფერიულ ეფერენტულ გზებს, რომლებიც გაივლის ცნს-ის გარეთ მდებარე ნერვულ კვანძებს და საბოლოოდ უკავშირდება შინაგანი ორგანოების და სისხლძარღვების მუსკულატურას ან ჯირკვლოვან წარმონაქმნებს. ნერვული უჯრედები, საიდანაც იწყება ვეგეტატიური სისტემა, განლაგებულია ცნს-ის სხვადასხვა განყოფილებაში (სურ. 58). არჩევენ სამ განყოფილებას: კრანიალურს (შუა ტვინი და მოერძო ტვინი), თორაკოლუმბალურს (ზურგის ტვინის გულმკერდის პირველი სეგმენტიდან წელის მე-4 სეგმენტამდე) და საკრალურს (გავის განყოფილება). ადრე მთელ ვეგეტატიურ სისტემას სიმპათიკურს უწოდებდნენ. მოგვიანებით ლენგლიმ, ფარმაკოლოგიური და ფიზიოლოგიური მონაცემების საფუძველზე, ვეგეტატიური სისტემის დიფერენცირება მოახდინა. თორაკოლუმბალურ ნაწილს მან სიმპათიკური სახელი დაუტოვა, ხოლო დანარჩენს, ე.ი. კრანიალურს და საკრალურს - პარასიმპათიკური უწოდა^{*)}. ასეთი დიფერენცირება გამართლებულია იმით, რომ შინაგანი ორგანო-

^{*)} შინაგან ორგანოებში გვხვდება ნერვული სისტემის კიდევ ერთი ტიპი, რომლის რეფლექსური რეაქცია არ გადის ცნს-ზე და რომელსაც მეტასიმპათიკურ სისტემას უწოდებენ. ამ უკანასკნელის მორფოფუნქციურ მახასიათებლებს შევხებით ვისცერალური სისტემების განხილვის დროს.

ების უმრავლესობა ორი ტიპის ვეგეტატიური ნერვს იღებს, რომელთაგან ერთი იწყება თორაკოლუმბალური განყოფილებიდან, ხოლო მეორე – კრანიალური ან საკრალური განყოფილებებიდან. თანაც მათი ფიზიოლოგიური ზემოქმედება ამა თუ იმ ორგანოზე თითქმის მუდამ ანტაგონისტური ანუ ურთიერთ საწინააღმდეგო ხასიათისაა.

ვეგეტატიური სისტემის პერიფერიული ნერვები სტრუქტურის მიხედვით მნიშვნელოვნად განსხვავდება სომატურისაგან. განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ცნს-დან გამოსული ვეგეტატიური ბოჭკოები, ერთი გამონაკლისის გარდა, არ უკავშირდება პირდაპირ ეფექტორულ უჯრედებს. ყოველი მათგანი სინაპსით მთავრდება სხვა ნერვულ უჯრედზე, რომლის აქსონი უშუალოდ არის



სურ. 58. 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. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

დაკავშირებული სათანადო ეფექტორთან. (აღნიშნულ გამოწვევის წარმოადგენს ის სიმპათიკური ბოჭკოები, რომლებითაც ინერვირებულია თირკმელზედა ჯირკვლის „ტვინოვანი შრე“). მაშასადამე, სიმპათიკური და პარასიმპათიკური გზები, როგორც წესი, ორ-ორი ნეირონისაგან შედგება. მათგან ერთი ნეირონის სხეული მოთავსებულია ცნს-ში, ხოლო მეორე ნეირონის სხეული გამოტანილია ცნს-დან გარეთ. ამ უკანასკნელების ერთობლიობა ვეგეტატიურ კვანძებს ანუ განვლიებს ქმნის. ამის მიხედვით, პირველ ნეირონებს და მათ აქსონებს პრეგანგლიურს უწოდებენ, ხოლო მეორეებს – პოსტგანგლიურს.

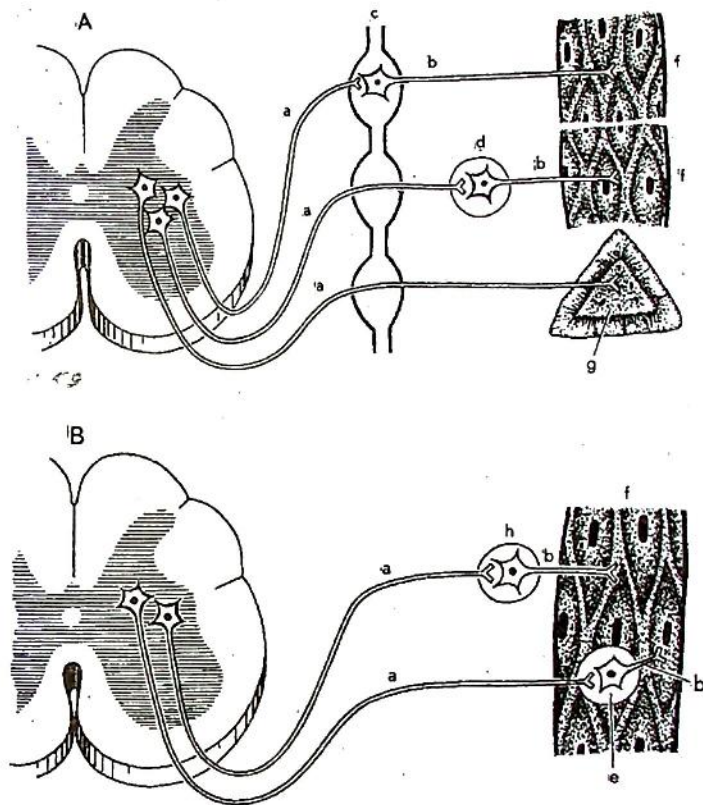
სიმპათიკური სისტემა. სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონების სხეულები ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების გვერდით რქებშია მოთავსებული (სურ. 58). მათი აქსონები წვრილია და, უმეტეს შემთხვევაში, მიეღინის გარსითაა დაფარული. აგზების გატარების სისწრაფე შედარებით დაბალია (1-20 მ/ს). ეს აქსონები, სომატური ეფერენტების მსგავსად, ზურგის ტვინიდან გამოდის ვენტრალური ფესვების გზით. შემდეგ გაივლის ე.წ. თეთრ შემაერთებელ ტოტებს და შედის ხერხემლის ახლოს მდებარე ვეგეტატიურ ნერვულ კვანძებში – პარავენტრალურ კვანძებში (სურ. 59). ეს კვანძები ნერვული ბოჭკოებითაა ერთმანეთთან დაკავშირებული და ხერხემლის გვერდით ქმნის სიმპათიკურ წველს (იხ. სურ. 58, e). სიმპათიკური წველი წყვილადი წარმონაქმნია, რომელიც ხერხემლის ორივე მხარეზეა მოთავსებული ქალას ფუძიდან დაწყებული გავის განყოფილებამდე.

სიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოების უმეტესობა პარავენტრალურ კვანძებში მთავრდება. მცირე ნაწილი კი მხოლოდ გაივლის მას და სინაპსით მთავრდება ხერხემლის წინ განლაგებულ პრევენტრალურ კვანძებში. პრევენტრალური კვანძები, როგორც წესი, კენტი წარმონაქმნებია (სურ. 58, 59).

სიმპათიკური წველის სიახლოვე ზურგის ტვინთან განაპირობებს იმას, რომ პრეგანგლიური ბოჭკოების უმრავლესობა მოკლეა, პოსტგანგლიური ბოჭკოების უმრავლესობა კი – გრძელი. პოსტგანგლიური ბოჭკოები სათანადო ორგანოებს უახლოვდება სპეციალური ნერვების სახით, ან კიდევ სომატური ნერვების შემადგენლობაში.

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

პარასიმპათიკური სისტემა. პარასიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონების სხეულები განლაგებულია ტვინის ღეროში და ზურგის ტვინის საკრალურ განყოფილებაში (სურ. 58). მათი აქსონების ნაწილი მიეღინიზირებულია. პარასიმპათიკური აქსონები, ცნს-დან გამოსვლის შემდეგ, მთავრდება პარასიმპათიკურ კვანძებში, რომლებიც მოთავსებულია შესაბამის ეფექტორულ ორგანოსთან ახლოს ან უშუალოდ ინტრამურალურ კვანძებში, რომლებიც ლოკალიზებულია თვით ეფექტორული ორგანოების სისქეში (სურ. 59, B).



სურ. 59. ვეგეტატიური ნერვების დაკავშირება ეფექტორულ ორგანოებთან.

a - პრეანგლიური ბოჭკოები, b - პოსტანგლიური ბოჭკოები, c - პარავერტებრალური კვანძები, d - პრევერტებრალური კვანძები, e - ინტრამურალური კვანძი, f - გლუვი კუნთოვანი ქსოვილი, g - თირემელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ქსოვილი.

A - სიმპათიკური პრეანგლიური ბოჭკოები მთავრდება პარავერტებრალურ ან პრევერტებრალურ კვანძში, გამონაკლისის სახით კი - პირდაპირ ეფექტორში.

B - პარასიმპათიკური პრეანგლიური ბოჭკოები ძირითადად მთავრდება უშუალოდ ეფექტორის კედელში არსებულ ინტრამურალურ კვანძში (e) ან მასთან ახლოს (h).

ვეგეტატიური სისტემის მოქმედება შინაგან ორგანოებზე. შინაგანი ორგანოების უმრავლესობას ორივე ტიპის ვეგეტატიური ინერვაცია აქვს. ვეგეტატიური ინერვაციის დანიშნულებაა შინაგან ორგანოებში ნივთიერებათა ცვლის რეგულაცია, მაგრამ სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვების მოქმედება ერთი და იგივე ორგანოზე, უმეტეს შემთხვევაში, ანტაგონისტურია. ეს ანტაგონიზმი ხელოვნური გაღიზიანების პირობებშიც ვლინდება. ასე მაგალითად, ელექტრული დენით სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანება გულის მოქმედების გაზომრებასა და დაძლიერებას იწვევს, ხოლო ცთომილი (პარასიმპათიკური) ნერვის გაღიზიანება - გულის მოქმედების შესუსტებას; კუჭ-ნაწლავის მოტორული და სეკრეტორული რეაქციები ძლიერდება პარასიმპათიკური ნერვების გავლენით და სუსტდება სიმპათიკურის გავლენით; პარასიმპათიკური ნერვი თვალის გუგის შევიწროვებას იწვევს, ხოლო სიმპათიკური - გაფართოვებას.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების ანტაგონიზმი აბსოლუტური არ არის. ზოგჯერ ეს ორი სისტემა ერთი მიმართულებით მოქმედებს. მაგალითად, სანერწყვე ჯირკვლების სეკრეციის დაძლიერებას იწვევს როგორც სიმპათიკური, ისე პარასიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება.

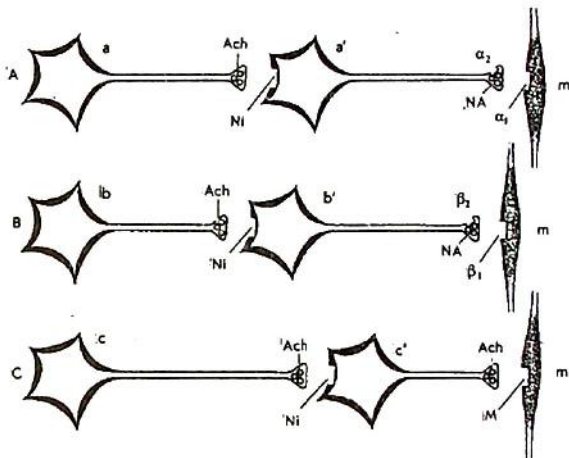
აგზნების გადაცემა ვეგეტატიურ სინაპსებში. აგზნების გადაცემა ვეგეტატიური სისტემის სინაპსებში იგივე მექანიზმით ხორციელდება, როგორც სომატურ სისტემაში. კერძოდ, აგზნების დროს ნერვული ბოჭკოს დაბოლოებიდან (ე.ი. პრესინაპსიდან) გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება - მედიატორი (ანუ ტრანსმიტერი). მედიატორი, ჩაიღვრება რა სინაპსურ ნაპრალში, დაუკავშირდება პოსტსინაპსური მემბრანის ზედაპირზე არსებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და გამოიწვევს მემბრანის განვლადობის გაზრდას გარკვეული იონების მიმართ. ამას მოჰყვება მემბრანის დეპოლარიზაცია ან პიპერპოლარიზაცია და სათანადოდ პოსტსინაპსური უჯრედის აგზნება ან შეკავება.

ვეგეტატიური სისტემის ტრანსმიტერები. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის პერიფერიულ ნაწილში ტრანსმიტერის როლს ორი ნივთიერება ასრულებს: აცეტილქოლინი და ნორადრენალინი. აცეტილქოლინი წარმოადგენს პარასიმპათიკური სისტემის როგორც პრეგანგლიური, ისე პოსტგანგლიური ნეირონების ტრანსმიტერს. სიმპათიკურ სისტემაში აცეტილქოლინს მხოლოდ პრეგანგლიური ნეირონები გამოყოფენ. პოსტგანგლიური ნეირონების ტრანსმიტერს კი ნორადრენალინი წარმოადგენს. გამონაკლისის სახით სიმპათიკურ სისტემაშიც გვხვდება ისეთი პოსტგანგლიური უჯრედები, რომელთა ტრანსმიტერი აცეტილქოლინია.

ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოს მოქმედების ეფექტი პოსტსინაპსურ მემბრანაზე დამოკიდებულია არამარტო ტრანსმიტერის ქიმიურ შედგენილობაზე, არამედ პოსტსინაპსური მემბრანის რეცეპტორების თავისებურებაზეც. ასე მაგალითად, პარასიმპათიკურ სისტემაში ორივე ნეირონის ტრანსმიტერი 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 განსხვავდებიან

ერთმანეთისაგან. ერთ-ერთს უწოდეს ნიკოტინური, ხოლო მეორეს - მუსკარინული რეცეპტორები (სურ. 60).

ქიმიური ნივთიერებები, რომლებიც ისევე მოქმედებს ეფექტორულ ორგანოზე, როგორც აცეტილქოლინი და პარასიმპათიკური ბოჭკოები, პარასიმპათომიმეტიკებად იწოდება. ხოლო ის ნივთიერებები, რომლებიც ასუსტებს აცეტილქოლინის მოქმედებას - პარასიმპათოლიტიკებად. ატროპინი



სურ. 60. ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოების ტრანსმიტერები.

a და b - სიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონები; a' და b' - სიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონები, c - პარასიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონი, c' - პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონი. ორივე პრეგანგლიური ბოჭკოების ტრანსმიტერია აცეტილქოლინი (ACh), რომელსაც მიმღებლობს პოსტგანგლიური ნეირონების ნიკოტინური ქოლინორეცეპტორები (Ni). სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოს ტრანსმიტერს ნორადრენალინი წარმოადგენს (NA), რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული ორგანოს α_1 ან β_1 ადრენორეცეპტორები. პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ბოჭკოს ტრანსმიტერი ისევ აცეტილქოლინი, რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული უჯრედის მუსკარინული ქოლინორეცეპტორი. α_2 და β_2 - პრესინაპსური ადრენორეცეპტორებია.

ტიპური პარასიმპათოლიტია.

სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონიც ქოლინერგულია. პოსტგანგლიური ნეირონი კი, რომლის მედიატორი ნორადრენალინია, ადრენერგული უჯრედი. საყურადღებოა, რომ თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ქრომაფინური უჯრედებიც ადრენალინს გამოყოფენ. ადრენალინი და ნორადრენალინი კატექოლამინებს მიე-

კუთვება. არსებობს მთელი ჯგუფი ნივთიერებისა, რომლებიც ისევე მოქმედებენ ცოცხალ ქსოვილებზე როგორც ადრენალინი და ნორადრენალინი. ასეთ ნივთიერებებს სიმპათომიმეტიკები ეწოდება, ხოლო საწინააღმდეგო მოქმედების ნივთიერებებს - ადრენოლიტიკები.

ადრენერგული რეცეპტორების ტიპები. ისევე როგორც აცეტილქოლინი, კატექოლამინებიც არაერთგვაროვან ეფექტებს იწვევს სხვადასხვა სინაპსში. მაშასადამე, ადრენერგული პოსტსინაპსური მემბრანებიც განსხვავებული ტიპის რეცეპტორებს უნდა შეიცავდეს. დღეისათვის არჩევენ α და β ადრენორეცეპტორებს. ეს რეცეპტორები ერთმანეთისაგან განსხვავდება კატექოლამინებისა და ადრენოლიტიკების მიმართ მგრძობელობით. ამის მიხედვით კატექოლამინების მოქმედების დამთრგუნველი ნივთიერებებიდან გამოყოფენ α და β ადრენობლოკატორებს.

ვეგეტატიური სისტემის სინაპსებში გამოყოფილი აცეტილქოლინი და ნორადრენალინი მოქმედებს არამარტო პოსტსინაპსურ მემბრანებზე, არამედ პრესინაპსებზეც. ერთი და იგივე ტიპის პრესინაპსურ დაბოლოებებზე ნორადრენალინი ხშირად საპირისპირო ეფექტს იწვევს, რაც იმას ადასტურებს, რომ პრესინაპსზე განლაგებული ადრენორეცეპტორებიც უნდა განსხვავებოდეს ერთმანეთისაგან. პირობითად მიღებულია შემდეგი კლასიფიკაცია: პოსტსინაპსზე არსებულ რეცეპტორებს უწოდებენ α_1 და β_1 რეცეპტორებს, ხოლო პრესინაპსზე არსებულებს: α_2 და β_2 რეცეპტორებს.

ვეგეტატიური ბოჭკოების ფუნქციური მახასიათებლები. ვეგეტატიური სისტემის პერიფერიული ბოჭკოები თვისობრივად არ განსხვავდება სომატური ბოჭკოებისაგან. ვეგეტატიური ბოჭკოების გააქტივებაც „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით ხდება: აგზნება არ განიცდის გრადაციას, ვრცელდება უდეკრემენტოდ, აგზნების შედეგად ბოჭკოში მყარდება ჯერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა. პრინციპული მსგავსების მიუხედავად სომატური და ვეგეტატიური ბოჭკოების ფიზიოლოგიური მახასიათებლებს შორის რაოდენობრივი განსხვავება შეიმჩნევა. განსხვავება, ძირითადად, ისაა, რომ ყველა ფუნქციური მახასიათებელი უფრო დაბალია ვეგეტატიურ ბოჭკოებში, ვიდრე სომატურებში. ასე მაგალითად, დაბალია აგზნებადობის ხარისხი, აგზნების გატარების სისწრაფე, დაბალია აგზნების უმაღლესი რიტმი, რადგან უფრო ხანგრძლივია აბსოლუტური და შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზები. ხაზი უნდა გაეკვას იმ გარემოებას, რომ ზემოთ ჩამოთვლილი ყველა ფუნქციური მახასიათებელი განსაკუთრებით დაბალია ვეგეტატიური სისტემის პოსტგანგლიურ ბოჭკოებში.

ვეგეტატიური სისტემის ჰომეოსტაზური ფუნქცია. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფუნქციაა ორგანიზმის შინაგანი არეულ ნერვული კონტროლის განხორციელება. შინაგანი არის მახასიათებლებია: ტემპერატურა, ოსმოსური წნევა, აქტიური რეაქცია (Ph) და სხვა. ცოცხალ ორგანიზმში ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების ნორმალური ცხოველმყოფელობისათვის აუცილებელია შინაგანი არის ზემოაღნიშნული მახასიათებლების მეტ-ნაკლებად მუდმივ დონეზე დაჭერა, რასაც ვეგეტატიური სისტემა

ემსახურება და რასაც კენონმა ვეგეტატიური სისტემის კომპოზიციური ფუნქცია უწოდა.

ვეგეტატიური სისტემის ტონური მოქმედება. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის პრეანგლიური და პოსტანგლიური ნეირონები სხვადასხვა შინაგანი ფაქტორის ზეგავლენით სპონტანურ, მუდმივ ავზნებას განიცდის. ამიტომაც ვეგეტატიური სისტემის მოქმედება ზოგიერთ შინაგან ორგანოზე და ორგანოთა სისტემებზე ტონურ ხასიათს ატარებს. ვეგეტატიური სისტემის ტონური გავლენა კარგად ჩანს სისხლძარღვებზე და გულზე. ნორმალურ პირობებში სისხლძარღვები გარკვეული ხარისხით მუდამ შევიწროვებულია სიმპათიკური სისტემის ტონური მოქმედების გამო. ამიტომ, თუ რომელიმე ორგანოს გადაუჭრით სიმპათიკურ ნერვს (ანუ მოვანდენთ ორგანოს დესიმპათიკაციას), ამ ორგანოს სისხლძარღვები მაშინვე გაფართოვდება. გულზე ტონურად მოქმედებს პარასიმპათიკური სისტემა, რის შედეგადაც გულის ავტომატური მოქმედება შედარებით ნელია. ცთომილი ნერვის გადაჭრა გულის ცემის აჩქარებას იწვევს. ეს ეფექტი განპირობებულია პარასიმპათიკური სისტემის ტონური გავლენის მოხსნით.

IV თავი. ცენტრალური ნერვული სისტემა

ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესახებ

ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესწავლა უშუალოდ ტვინის მოქმედების აღრიცხვით ბოლო ხანამდე შეუძლებელი იყო. მართალია ცნობილი იყო, რომ ნერვული სისტემის მოქმედების დროს ელექტროდენი წარმოიშობა, მაგრამ ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების კანონზომიერებათა დასადგენად მის რეგისტრაციას წინაშე დიდი შედეგი არ მოჰქონდა. საქმე ის არის, რომ ცნს-ი მეტად რთული წარმონაქმნია. იგი შედგება რამდენიმე მილიარდი ნეირონისაგან, რომლებიც გაერთიანებულია სხვადასხვა ფუნქციურ კომპლექსებში. ამავე დროს, უჯრედების ჯგუფები და ბოჭკოთა კონები ისეა ერთმანეთში გადახლართული, რომ ზუსტად იმის განსაზღვრა, თუ ტვინის რომელ ნაწილს უნდა მივაკუთვნოთ აღრიცხული ელექტროდენი, წარსულში ძალიან ძნელ საქმეს წარმოადგენდა. ამიტომ ცნს-ის მოქმედებას უმთავრესად გარეგანი ეფექტების მიხედვით შეისწავლიდნენ. ამ გარეგან ეფექტებს ეკუთვნის: კუნთის შეკუმშვა, ჯირკვლების სეკრეცია, სისხლძარღვებში სისხლის წნევის ცვლილება და სხვა.

უკანასკნელი 30-40 წლის მანძილზე, ოსცილოგრაფული ტექნიკის განვითარებასთან დაკავშირებით, არსებითად შეიცვალა ტვინის მოქმედების შესწავლის მდგომარეობა. ელექტროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდიკა იმდენად გაუმჯობესდა, რომ დღეს ამ მეთოდით ინტენსიური კვლევის საგანს სწორედ

ცნს-ი წარმოადგენს. დღეს ელექტროგრაფიული მეთოდებით შეისწავლიან არამარტო ტვინის ამა თუ იმ განყოფილების მოქმედებას, არამედ ცალკეული ნეირონების ელექტრულ მოვლენებსაც.

რეფლექსის ცნება. ცენტრალური ნერვული სისტემის ამოქმედებას, პირველყოვლისა, იწვევს ის ნერვული იმპულსები, რომლებიც ორგანიზმის გარეგან თუ შინაგან გავლზიანებაზე აღმოცენდება და პერიფერიული ნერვების გზით ზურგის ან თავის ტვინს მიაღწევს. გარეგან გავლზიანებას ეკუთვნის: კანის გავლზიანება შეხებით, წნევით, დაზიანებით, ტემპერატურით, თვალის გავლზიანება სინათლის სხივით, ყურის გავლზიანება ბგერით. შინაგან ფაქტორებს აკუთვნებენ: სისხლძარღვთა კედლის გავლზიანებას სისხლის წნევის მომატების შედეგად, საჭმლის მომნელებელი მილის გავლზიანებას საკვები ნივთიერებებით, შარდის ბუშტის კედლის გავლზიანებას შარდით ავსების დროს და სხვა.

გარეგან და შინაგან გავლზიანებაზე ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია მუდამ ერთნაირი არ არის და დამოკიდებულია გავლზიანების რაობაზე და ინტენსივობაზე. ზოგიერთა გავლზიანებაზე ერთი რომელია ორგანო ამოქმედდება, ზოგზე კი - რამდენიმე.

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

სიტყვა „რეფლექსი“ არეკვლას ნიშნავს. აღნიშნული ტერმინის შემოღებას საფუძვლად დაედო შემდეგი ფორმალური მსგავსება: როგორც სინათლის სხივი აირეკლება სარკიდან, 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 პროხასკას მიერ.

ავტომატური მოქმედება. თავისა და ზურგის ტვინის ნერვული უჯრედების კომპლექსები, ე.წ. ნერვული ცენტრები, ზოგ შემთხვევაში იგზნება არამარტო პერიფერიიდან მოსული იმპულსების გავლენით, არამედ უშუალოდ ორგანიზმის შინაგანი არის ქიმიური შედგენილობის ზეგავლენითაც. შინაგანი არე (ე.ი. სისხლი, ლიმფა და ქსოვილური სითხე) ისეთ ნივთიერებებს შეიცავს, რომელთა განსაზღვრული კონცენტრაცია ტვინის ნერვული ელემენტების ამოქმედებას იწვევს. ასეთ აგენტებს მიეკუთვნება: ერთვალენტოვანი იონები, წყალბადის იონები, ორგანიზმის მიერ გამოშვებული ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები ანუ ჰორმონები (ადრენალინი, აცეტილქოლინი, ჰისტამინი), სხვადასხვა სახის მეტაბოლიტი ანუ ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები და სხვა. ამ ნივთიერებების ზეგავლენით ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთი განყოფილება, გულის კუნთის მსგავსად, რიტმულად იგზნება, რასაც ავტომატური მოქმედებას უწოდებენ. ცნს-ის ავტომატური მოქმედება განაპირობებს სხვადასხვა სახის გარეგანი რეაქციის გამოვლენას. მათ შორის აღსანიშნავია სუნთქვითი მოძრაობები, აგრეთვე ემბრიონისა და ახალშობილთა მრავალი მოძრაობა და სხვა.

ქცევის ცნება. ნორმალური ცხოველის საპასუხო რეაქცია გარეგან თუ შინაგან გაღიზიანებაზე, როგორც წესი, არ შემოიფარგლება ერთი რომელიმე ორგანოს მარტივი რეფლექსური ამოქმედებით. ორგანიზმის რეაქციები რთულია და მიზანმიმართული. მაგალითად, ნორმალური ბაყაყი, უკანა კიდურზე ჩხვლეტის საპასუხოდ, მაშინვე გადახტება და გაშორდება იმ ადგილს, სადაც არასასიამოვნო გაღიზიანება მიიღო. ბოლოს იგი სადმე ბნელ ადგილას შეცოცდება ან, თუ საშუალება ექნა, წყალში შეცურდება. ეს რეაქცია არ შეიძლება ჩაითვალოს თავდაპირველი გაღიზიანების საპასუხო რეფლექსად. დასაწყისში გაღიზიანებულ კიდურზე შეიძლება აღმოცენდეს მოხერხის რეფლექსი, როგორც უშუალო პასუხი გაღიზიანებაზე. მაგრამ მას გადამწყვეტი მნიშვნელობა არა აქვს მომდევნო რთული რეაქციისათვის, რომლის მიმდინარეობაში თანაბრად მონაწილეობს ყველა კიდური, როგორც გაღიზიანებული, ისე გაუღიზიანებელი. საყურადღებოა ისიც, რომ რეაქციის მიმდინარეობა არ არის დამოკიდებული არც გაღიზიანებულ უბანზე - ზუსტად ასეთივე რეაქცია აღიმკრებოდა სხეულის სხვა ნაწილის გაღიზიანების საპასუხოდ. პრინციპული მნიშვნელობა არა აქვს არც გაღიზიანების ინტენსივობას, ბაყაყი განერიდება დამაზიანებელ აგენტს, როგორი ინტენსივობისაც არ უნდა იყოს იგი. თუ ცხოველს (მაგ., ძაღლს) მშვიდ მდგომარეობაში, მტკივნეული გაღიზიანების მიყენების ნაცვლად, ვაჩვენებთ საკვებს, ცხოველი მიუახლოვდება მას, დაყნოსავს და შეჭამს კიდევ.

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

ორგანიზმის გაერთმთლიანებულ რეაქციას, რომლის საშუალებებითაც ცხოველი უკეთ ეგუება გარემო პირობებს ან გარდაქმნის მათ თავისი მოთხოვნილებების უკეთ დასაკმაყოფილებლად, ქცევა ეწოდება.

ქცევის აქტების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ქცევა რეფლექსური ელემენტებისაგან შედგება, მაგრამ იგი არ არის რეფლექსთა უბრალო ჯამი. ცალკეული ქცევის აქტი წარმოადგენს რეფლექსთა თავისებურ სისტემას, რომელშიც ცალკეული რეფლექსები ერთმანეთთან განსაზღვრულ ურთიერთობაშია.

ინსტინქტური რეაქციები. ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთ-ერთ ფუნქციას ინსტინქტური რეაქციების წარმოება შეადგენს.

ინსტინქტი ეწოდება ორგანიზმის რთული თანშობილი რეაქციების ერთობლიობას, რომელიც ერთი და იგივე პირობებში, თითქმის უცვლელად აღმოცენდება გარეგანი და შინაგანი გაღიზიანების 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 და ტოვებს იქ. თვითონ შედის სოროში. შემდეგ ბრუნდება საკვებთან და შეაქვს იგი სოროში. მწერის ასეთი ქცევა, ერთი შეხედვით, გონივრულ მოქმედებას ჰგავს - საკვები

მხოლოდ მას შემდეგ შეაქვს სოროში, როცა „დარწმუნდება“, რომ იქ საკვებს საფრთხე არ ელის. სინამდვილეში აქ ინსტინქტურ ქცევასთან გვაქვს საქმე, რაც დასტურდება შემდეგი ცდით: თუ გარეთ დატოვებულ საკვებს უფრო მეტად დავაშორებთ სოროს, მაშინ სოროდან დაბრუნებული მწერი მოძებნის მას, მიიტანს ისევ ძველ ადგილას და თვითონ ისევ შევა სოროში. თუ ისევ გადავიტანთ საკვებს სხვა ადგილზე, განმეორდება მწერის აღწერილი ქცევა. მწერის ასეთი ერთფეროვანი მოქმედება მეორდება იმდენჯერ, რამდენჯერაც მოხდება საკვების გადატანა ახალ ადგილზე. აქედან აშკარაა, რომ მწერის ზემოთ აღწერილი რეაქცია ინსტინქტური ქცევაა და არა „გონივრული“ მოქმედება.

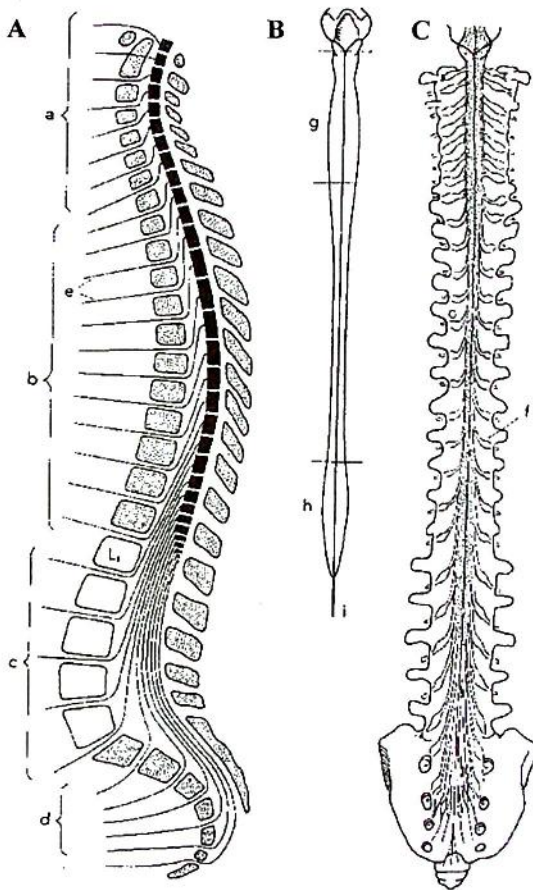
რეფლექსთა ზოგადი კლასიფიკაცია. თავდაპირველად რეფლექსის ცნებაში აერთიანებდნენ მხოლოდ ცნს-ის თანშობილ რეაქციებს, რომლებიც ორგანიზმს მოცემული აქვს გენეტიკურად და არ საჭიროებს ცხოველის ინდივიდურ გამოცდილებას. დღეს რეფლექსებად განიხილავენ ცნს-ის ისეთ რეაქციებსაც, რომლებიც ცხოველს უჩნდება ინდივიდური გამოცდილების საფუძველზე. ამ უკანასკნელებს ი.პავლოვი პირობით რეფლექსებს უწოდებდა, ვინაიდან ასეთი რეფლექსების გამოშვება და გამოვლენა მხოლოდ გარკვეულ პირობებში ხდება. თანშობილმა რეფლექსებმა კი უპირობო რეფლექსების სახელწოდება მიიღო.

იგივე შეიძლება ითქვას ქცევის მიმართ. არსებობს ისეთი ქცევითი რეაქციები, რომლებიც გენეტიკურად არის დეტერმინირებული და სათანადო ნერვული მექანიზმი დაბადებითვე აქვს ცხოველებს. ასეთი ქცევები თანშობილი ანუ უპირობო ქცევებია. გარდა ამისა, ცხოველებს გარკვეულ პირობებში უმუშავდება ახალი ქცევითი რეაქციები, რომლებიც გამოვლინდება მხოლოდ სათანადო პირობებში. მათ შეეძინა 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. ეს იმითაა გამოწვეული, რომ მათთვის აუცილებელი ნერვული მექანიზმი დაბადების მომენტისათვის არ არის სრულად დიფერენცირებული. ასე მაგალითად, ძაღლის ლეკვი დაბადებიდან მხოლოდ რამდენიმე კვირის შემდეგ ავლენს სიარულის უნარს (მაშინ როცა კვიცს და შვლის ნუკრს დაბადებისთანავე შეუძლიათ არამარტო სიარული, არამედ სირბილიც კი). სიარული რომ თანშობილი აქტია ძაღლისათვის ამას ამტკიცებს თუნდაც ის ფაქტი, რომ იგი დგომისა და სიარულის უნარს არ კარგავს დიდი ტვინის ამოკვეთის შემდეგაც. ასევეა ადამიანებშიც. ბავშვი სიარულს იწყებს 1-1,5 წლის ასაკში და ამისათვის მას ვარჯიში არ სჭირდება.

ზურგის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა

ზურგის ტვინის განვითარება ხდება ნერვული მილის კაუდალური ნაწილი-საგან. ფუნქციების სიმრავლემ და მრავალფეროვნებამ, რომელსაც ზურგის ტვინი ასრულებს, განაპირობა მისი სტრუქტურის გართულება, შემაღგენელი უჯრედების ფორმების სიმრავლე და ნერვული კავშირების სიუხვე.



სურ. 61. A - ადამიანის ხერხემლის საგიტალური განაკვეთი (სქემა).

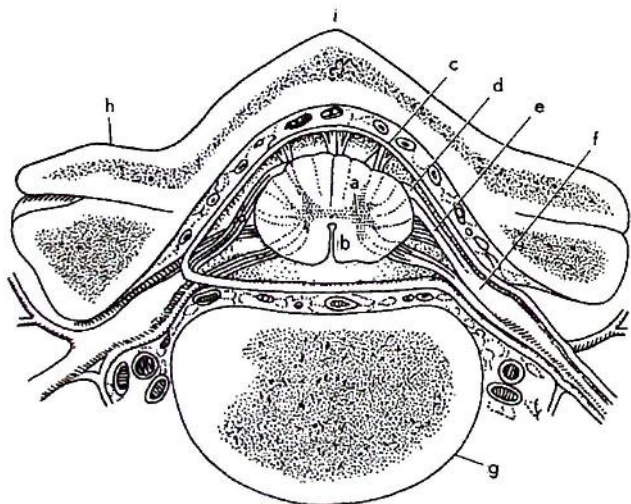
a - კისრის განყოფილება, b - გულმკერდის განყოფილება, c - წელის განყოფილება, d - გავის განყოფილება. ზურგის ტვინი (შავი სეგმენტები) მოთავსებულია ხერხემლის არხში და გრძელდება მხოლოდ წელის განყოფილების პირველ მალამდე (L_1). ზურგის ტვინიდან ნერვული ბოჭკოები (c) გამოდის მალთაშუა ნაპრალის გზით.

B - იზოლირებული ზურგის ტვინი (სქემა). g - კისრის გამსხვილება, h - გავის გამსხვილება, i - საბოლოო ძაფი.

C - ხერხემლის ფრონტალური განაკვეთი. f - ყოველი ორი მალის საზღვარზე ჩანს სპინალური კვანძების წყვილი.

ზურგის ტვინი მოთავსებულია ხერხემლის არხში, მაგრამ მისი სიგრძე ყოველთვის არ ემთხვევა ხერხემლის არხის სიგრძეს. ზოგიერთ ცხოველში (მაგალითად, თევზების უმრავლესობაში, კუდიან ამფიბიებში, ქვეწარმავლებში და ფრინველებში) ზურგის ტვინი მთლიანად აკსებს ხერხემლის არხს, ხოლო უკუდო ამფიბიებსა და ძუძუმწოვრებში - მხოლოდ ნაწილობრივ. ყველაზე მოკლე ზურგის ტვინი ნანახია დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიანებში. მაგალითად, სამხრეთ ამერიკული გომბემოს (Pipa) ზურგის ტვინი ხერხემლის მხოლოდ მესამე მალამდე აღწევს. ხოლო ერთ-ერთ ძელოვან 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. 61). აქ იგი კონუსის ფორმისაა, რომლისგანაც გამოდის ბოჭკოების კონა. ეს უკანასკნელი მოაგრდება ე.წ. დასასრული ძაფით (Filum terminale).

ზრდასრული ადამიანის, ისევე როგორც სხვა ხერხემლიანი ცხოველების, ზურგის ტვინს შენარჩუნებული აქვს სეგმენტური აგებულება და დაფარულია სამი გარსით. ესენია: რბილი გარსი (Pia mater), სისხლძარღვოვანი გარსი (Tunica arachnoidea) და მაგარი გარსი (Dura mater).



სურ. 62. ხერხემლის განივი განაკვეთი ერთ-ერთი მალის დონეზე (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.

ეს უკანასკნელი ძვლის საზრდელას დერივატს წარმოადგენს. იგი გარედან ეკვრის მთელ ცნს-ს და მისგან გამოძინარე ნერვებს.

ზურგის ტვინის ყოველ სეგმენტს გააჩნია ორი წყვილი „ფესვი“. ერთი წყვილი მუცლის ანუ ვენტრალურ მხარეზეა, ხოლო მეორე წყვილი - ზურგის ანუ დორსალურ მხარეზე (სურ. 62). მათ, სათანადოდ, ვ ე ნ ტ რ ა ლ უ რ და დ ო რ ს ა ლ უ რ ფესვებს უწოდებენ.

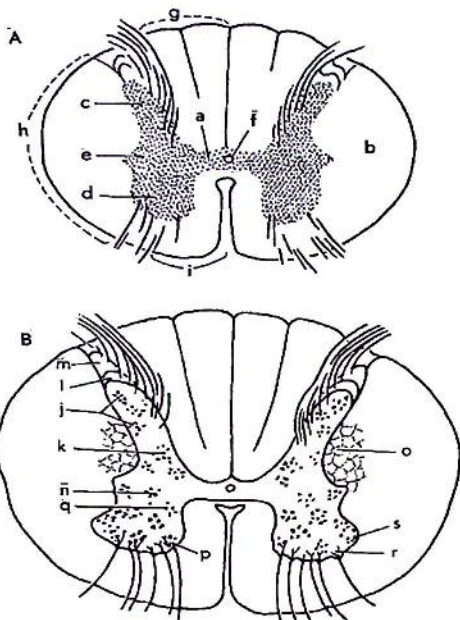
დორსალურ ფესვში გადის ის აქსონები, რომლებიც პერიფერიაზე მიღებული ინფორმაციას ატარებს ზურგის ტვინისაკენ. ამიტომაც იმ ნერვულ უჯრედებს, რომელთაც ეს აქსონები ეკუთვნის, მ გ რ ძ ნ ო ბ ი ა რ ე ნეირონებს უწოდებენ, ხოლო თვით ამ აქსონებს - ა ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ბოჭკოებს. მგრძობიარე ნეირონების სხეულები ზურგის ტვინის გარეთაა თავმოყრილი და ს პ ი - ნ ა ლ უ რ კ ვ ა ნ ძ ე ბ ს ქმნის. ეს უკანასკნელები მოთავსებულია მალთაშუა ნაპრალებში (სურ. 62).

ვენტრალურ ფესვში გამავალი აქსონები ნერვულ იმპულსებს ატარებს ზურგის ტვინიდან პერიფერიაზე და სათანადო კუნთების ამოქმედებას იწვევს. ამიტომაც მათ მამოძრავებელ ანუ ე ფ ე რ ე ნ ტ უ ლ ბოჭკოებს უწოდებენ. მთლიანად უჯრედებს კი - მ ო ტ ო ნ ე ი რ ო ნ ე ბ ს. ვენტრალური და დორსალური ფესვები, ხერხემლის არხიდან გამოსვლის შემდეგ, სპინალურ კვანძებთან ახლოს უერთდება ერთიმეორეს და შერეული ნერვების სახით მიემართება პერიფერიაზე - მომუშავე ორგანოებისაკენ. ზურგის ტვინის ნერვების რაოდენობა მერყეობს 10-დან (უკულო ამფიბიებში) 500-მდე (ქვეწარმავლების ზოგიერთი წარმომადგენელი).

განივ განაკვეთზე ზურგის ტვინი ორგვარი ნივთიერებით არის წარმოდგენილი. ერთი მორუხო ფერისაა და ცენტრალური მდებარეობა უჭირავს. მეორე თეთრი ფერისაა და გარს აკრავს რუხ ნივთიერებას (სურ. 63, A). ზურგის ტვინის განიკვეთზე რუხ ნივთიერებას ლათინური H-ის ფორმა აქვს და ცენტრში დართულია ზვრელით. ეს ზვრელი ნერვული მილის ცენტრალური არხის სანათურს შეესაბამება. რუხ ნივთიერებას თითოეულ მხარეზე სამ-სამი სხვადასხვა ფორმის წანაზარდი აქვს, რომლებსაც რუხი ნივთიერების რ ქ ე ბ ს უწოდებენ. არჩევენ: დორსალურ, ვენტრალურ და ლატერალურ რქებს. მთლიან ტვინში ეს წანაზარდები სათანადო სახელწოდების ს ვ ე ტ ე ბ ს ქმნის. დორსალური რქა, თავის მხრივ, შეიცავს: საზღვროვან ზონას, ეელატინოზურ ნივთიერებას და დორსალური რქის ფუძეს. დორსალურ და ვენტრალურ რქებს შორის გამოყოფენ ე.წ. შ ო რ ი ს უ ლ ანუ ი ნ ტ ე რ მ ე დ ი ა ლ უ რ ზონას.

რუხი ნივთიერება შეიცავს მრავალ ნეირონს თავისი დენდრიტებითა და აქსონებით. ნეირონების ნაწილი დიფუზურად არის გაფანტული რუხ ნივთიერებაში, ხოლო ნაწილი თავმოყრილია სხვადასხვა სიდიდის უჯრედულ გროვებად ანუ ბირთვებად. ასე მაგალითად, ვენტრალურ რქაში მედიალური და ლატერალური ბირთვებია (სურ. 63, B). შორისულ ზონაში - ინტერმედოიმედიალური და ინტერმედოლატერალური ბირთვები; დორსალურ რქაში - კლარკისა და საკუთრივ დორსალური რქის ბირთვები.

რუხ ნივთიერებაში არსებული უჯრედები, თავიანთი ფუნქციის მიხედვით, ორ ჯგუფად იყოფა: მამოძრავებელ და შუამდებარე ნეირონებად. მამოძრავებელი უჯრედების სხეულები ვენტრალურ და ლატერალურ რქებშია განლაგე-



სურ. 63. ზურგის ტვინის განივი განაკვეთი (სქემა).

A - ანათალის ცენტრში მოთავსებულია ლათინური H - ის ფორმის რუხი ნივთიერება (a), გარედან მას აკრავს თეთრი ნივთიერება (b). რუხ ნივთიერებაში არჩევენ: დორსალურ რქას (c), ვენტრალურ რქას (d), ლატერალურ რქას (e). განივი კვეთის ცენტრში არსებული ზვრელი შეესაბამება ცენტრალური არხის სანათურს (f). თეთრ ნივთიერებაში არჩევენ: დორსალურ (g), ლატერალურ (h) და ვენტრალურ (i) ბაგირაკებს ანუ ლარებს. B - რუხ ნივთიერებაში ნერვული ბირთვების განლაგების სქემა. j - დორსალური რქის ბირთვი, k - კლარკის ბირთვი, l - ველატი-ნოზური სუბსტანცია (როლანდო), m - ღრუბლისებრი ნივთიერება (სუბსტანცია სპონგიოზა), n - ინტერმედიალური სუბსტანცია, o - ბადისებრი სტრუქტურა, p-ვენტრომედიალური ბირთვი, q-დორსომედიალური ბირთვი, r - ვენტროლატერალური ბირთვი, s - დორსოლატერალური ბირთვი.

ბული, ხოლო აქსონები პერიფერიაზე უკავშირდება მომუშავე ანუ ეფექტორულ ორგანოებს: კუნთებს ან ჯირკვლებს. შუამდებარე ნეირონები სხვადასხვა ფორმისა და სიდიდისაა. მათი სხეულები გაფანტულია თითქმის მთელ რუხ ნივთიერებაში, ხოლო აქსონები უკავშირდება მოტონეირონებს ან სხვა შუამდებარე ნეირონებს.

ზურგის ტვინში, ისევე როგორც მთელ ცნს-ში, მრავლად გვხვდება განსაკუთრებული ტიპის უჯრედები, რომელთაც გლიურ უჯრედებს უწოდებენ. ონტოგენეზში ნერვული და გლიური ქსოვილი ერთი და იგივე ჩანასახოვანი ფურცლიდან (ექტოდერმიდან) ვითარდება, მაგრამ მათი განსხვავებული დიფერენციაცია ჩანასახოვანი განვითარების ადრეულ სტადიაზევე იწყება. ელექტრონული მიკროსკოპით თავის ტვინის ულტრასტრუქტურის შესწავლამ გამოავლინა, რომ ნეირონების ზედაპირის დიდი ნაწილი დაფარულია გლიური უჯრედებით.

ზურგის ტვინის თეთრი ნივთიერება არ შეიცავს ნეირონთა სხეულებს და წარმოდგენილია მხოლოდ ნერვული ბოჭკოებით. თეთრი ნივთიერების გარეთა ზედაპირზე შეიმჩნევა ორი წყვილი გასწვრივი ღარი, რომლებიც თეთრ ნივთიერებას ყოფს: დორსალურ, ლატერალურ და ვენტრალურ ღარებად. ეს ღარები შეიცავს გრძელ გამტარ გზებს, რომლებშიც გადის თავის ტვინიდან ჩამავალი და თავის ტვინისაკენ ამაველი ბოჭკოები. გარდა ამისა, თეთრი ნივთიერება შეიცავს შედარებით მოკლე ბოჭკოებსაც, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტში განლაგებულ ნეირონებს. ამიტომაც ამგვარ ბოჭკოებს განიხილავენ როგორც პ რ ო პ რ ი ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ გზებს.

ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება

რეფლექსური რკალი. რეფლექსურ რეაქციაში იგულისხმება გალიზიანების შედეგად პერიფერიაზე აღძრული ნერვული იმპულსების გატარება ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ და შემდეგ საპასუხო იმპულსების გატარება ისევ პერიფერიაზე ეფექტორული ორგანოებისაკენ.

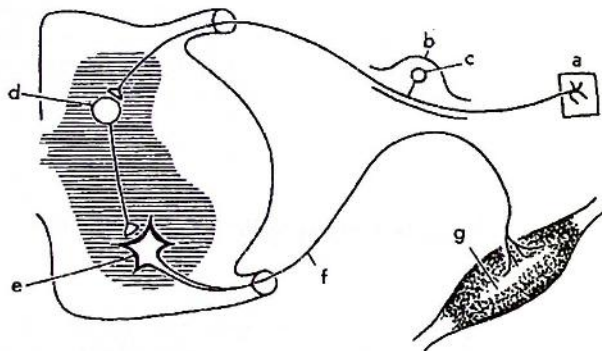
ნერვული ელემენტებისაგან შექმნილ ჯაჭვს, რომელსაც ნერვული იმპულსი გაივლის რეფლექსის რეალიზაციის დროს, რეფლექსურ რკალს უწოდებენ.

რეფლექსური რკალი, უმეტეს შემთხვევაში, სამი ტიპის უჯრედებს (მგრძნობიარე, შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს) შეიცავს. მაგრამ სხვადასხვა რეფლექსური რკალი ერთიმეორისაგან განსხვავდება სიგრძით და ნეირონული შედგენილობით. ნებისმიერი რეფლექსის რკალი უსათუოდ შეიცავს თითო მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ნეირონს. შუამდებარე ნეირონების რიცხვი კი სხვადასხვაა და დამოკიდებულია რკალის სიგრძეზე.

ადამიანის უმარტივესი რეფლექსური რკალი შემდეგი აგებულებისაა: მგრძნობიარე ნეირონი ფსევდოუნპოლარულ უჯრედს წარმოადგენს, რომლის სხეული სპინალურ კვანძშია მოთავსებული (სურ. 64). უჯრედის სხეულიდან გამოსული აქსონი იყოფა ორად. ერთი ტოტი პერიფერიაზე მიდის, კარგავს მიეღინის გარსს და შედის სპეციფიკური ფუნქციის მქონე წარმონაქმნის შემადგენლობაში. ეს წარმონაქმნი ორგანიზმის მგრძნობიარე ელემენტია, რომელიც პირველი აღიქვამს გარეშე აგენტების მოქმედებას (იხ. გვ. 127,

რეცეპტორები). მგრძობიარე აქსონის მეორე ტოტი დორსალური ფესვის შემადგენლობაში გადის და ზურგის ტვინში შედის. აქ იგი სინაპსებით მთავრდება შუამდებარე ნეირონებზე. ამ უკანასკნელთა აქსონები და მათი კოლატერალები დაკავშირებულია ვენტრალურ და ლატერალურ რქებში განლაგებულ მოტონეირონთა სხეულებთან ან დენდრიტებთან (სურ. 64, e). მოტონეირონების აქსონები, ვენტრალური ფესვის შემადგენლობაში, გამოდის ზურგის ტვინიდან, უახლოვდება სპინალური კვანძს და შემდეგ, მგრძობიარე ნეირონის პერიფერიულ ტოტთან ერთად მიემართება პერიფერიისაკენ.

რეცეპტორები. ყოველი რეფლექსი ხორციელდება ნერვულ რკალში არსებული ნეირონების მიმდევრობითი აგზნების შედეგად. მაგრამ გარემოს ფაქტორი თითქმის არასდროს არ მოქმედებს უშუალოდ მგრძობიარე აფერენ-



სურ. 64. ზურგის ტვინის რეფლექსური რკალის პრინციპული სქემა.

a - გრძობის ორგანო, b - სპინალური კვანძი, c - აფერენტული ნეირონის სხეული, d - შუამდებარე ნეირონის სხეული, e - მოტონეირონის სხეული, f - მოტონეირონის აქსონი, g - ჩონჩხის კუნთი.

ტულ ნეირონებზე. იგი პირველყოვლისა ააქტივებს სპეციალურ სტრუქტურას, რომელიც მაღალ მგრძობელობას იჩენს ერთი ტიპის გამღიზიანებლის ანუ ერთი რომელიმე მოდალობის გაღიზიანების მიმართ.

ორგანიზმის მაღალმგრძობიარე წარმონაქმნს, რომელიც თავისი სპეციფიკური თვისებების გამო, პირველი ალიქვამს გარემომცველ არეში ან თვით ორგანიზმში მომხდარ ცვლილებებს და სათანადოდ რეაგირებს მათზე, რეცეპტორს უწოდებენ.

ამრიგად, ორგანიზმის გარეგანი თუ შინაგანი გაღიზიანება პირველყოვლისა ააქტივებს სათანადო რეცეპტორს, რომელიც მოქმედებს მასთან დაკავშირებულ აფერენტულ ბოჭკოზე და იწვევს მასში გავრცელებადი აგზნების ტალღას.

ეს უკანასკნელი ვრცელდება ნერვული იმპულსის სახით და სათანადო ინფორმაცია მიაქვს ცნს-ში.

რეცეპტორების სპეციფიკურობა. ყველა რეფლექსს საკუთარი რეცეპტორული აპარატი გააჩნია, რომელსაც სტრუქტურისა და ფუნქციის სპეციფიკურობა ახასიათებს. რეცეპტორის ფუნქციური სპეციფიკურობა იმაში მდგომარეობს, რომ შეგრძნების ამა თუ იმ ორგანოს მხოლოდ ერთი რომელიმე თვისების (მოდლობის) გამლიზიანებელი ამოქმედებს. ასე მაგალითად, მხედველობის ორგანოს ააგზნებს სინათლის სხივი; სმენის ორგანოს - ბგერები; გემოვნების ორგანოს - საკვები ან სხვა ქიმიური გამლიზიანებელი; კანს - შეხება, ტემპერატურული ზემოქმედება, დამაზიანებელი გალიზიანება და ა.შ. აღნიშნული გამლიზიანებლების მოქმედებას შესაბამის რეცეპტორზე აღეკვეთურ გალიზიანებას უწოდებენ. არაადეკვატური გალიზიანება რეცეპტორის გააქტივებას არ იწვევს: თვალის რეცეპტორები არ იგზნება ბგერით; ყურის რეცეპტორები არ იგზნება სინათლის სხივით და ა.შ.

რეცეპტორების კლასიფიკაცია. უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების რეცეპტორები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მრავალი ნიშნის მიხედვით: ლოკალიზაციით, სტრუქტურით, ადეკვატური გამლიზიანებლის რაობით, ცენტრალური ეფექტებით და ა.შ. რეცეპტორთა კლასიფიკაცია სხვადასხვა სახეს ატარებს იმის მიხედვით, თუ რომელი მახასიათებლის მიხედვით ზდება მათი დაჯგუფება. ლოკალიზაციის მიხედვით არჩევენ: 1) ექსტეროცეპტორებს - განლაგებულია სხეულის გარე ზედაპირზე და მიმღებლობს გარეგან გალიზიანებას. 2) ინტეროცეპტორებს - მოათავსებულია ორგანიზმის შიგნით და მიმღებლობს შინაგან გალიზიანებას და 3) პროპრიოცეპტორებს ანუ კუნთების, მყესებისა და სახსრების რეცეპტორებს.

რეცეპტორთა დაჯგუფება შეიძლება მათი ადეკვატური გამლიზიანებლების ბუნების მიხედვით. ასე მაგალითად: 1) ქემორეცეპტორები - აქტივდება სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებების მოქმედებით; 2) მექანორეცეპტორები - აქტივდება გარეშე ფაქტორების მექანიკური ზემოქმედებით, როგორცაა: შეხება, წნევა, გაჭიმვა, ვიბრაცია, ბგერითი ტალღის მოქმედება და ა.შ. 3) ფოტორეცეპტორები - აქტივდება სინათლის სხივის მოქმედებით; 4) აკუსტიკური რეცეპტორები - აქტივდება ბგერითი ტალღით 5) თერმორეცეპტორები - იგზნება ტემპერატურული ზემოქმედებით; 6) ნოციციპტური რეცეპტორები - აქტივდება სხვადასხვა მტკივნეული გამლიზიანებლების მოქმედებით.

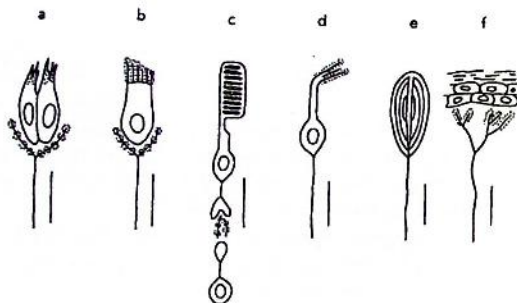
რეცეპტორთა უმრავლესობის გასააქტივებლად აუცილებელია, რომ გამლიზიანებელი უშუალოდ მოქმედებდეს მათზე. ასეთ რეცეპტორებს კონტაქტურს უწოდებენ. მაგრამ ზოგიერთი ექსტეროცეპტორი იმ შემთხვევაშიც აქტივდება, როცა გამალიზიანებელი აგენტი დაშორებულია მისგან. ასეთია, მაგალითად, აკუსტიკური და ფოტორეცეპტორები. მათ დისტანტური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

ყოველდღიურ ცხოვრებაში პრაქტიკულ საქმიანობასთან დაკავშირებით დიდი მნიშვნელობა აქვს რეცეპტორთა ფსიქოფიზიოლოგიურ კლასიფიკაციას, რომელშიც რეცეპტორები დაჯგუფებულია მათი ცენტრალური ეფექტების (ანუ შეგრძნების ხასიათის) მიხედვით. ამ პრინციპის მიხედვით

არჩევან: მხედველობის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხებისა და ა.შ. რეცეპტორებს.

რეცეპტორების ერთი ნაწილი (გემოვნების, მხედველობის, სმენის და სხვა) შეიცავს ნერვული ან არანერვული წარმოშობის რეცეპტორულ უჯრედს, რომელიც აფერენტულ ნეირონთან სინაპსურად არის დაკავშირებული (სურ. 65, a, b, c). ასეთ რეცეპტორებში გამლიზიანებელი აგენტი უშუალოდ რეცეპტორულ უჯრედზე მოქმედებს და მის გააქტივებას იწვევს. ეს უკანასკნელი კი მიღებულ ინფორმაციას სინაპსის გზით გადასცემს აფერენტულ ნეირონს. ასეთი ტიპის რეცეპტორებს მეორადს უწოდებენ.

პირველადი კი ეწოდება ისეთ რეცეპტორებს, რომელიც არ შეიცავს რეცეპტორულ უჯრედს და გამლიზიანებელი აგენტი უშუალოდ აფერენტული ბოჭკოს უმიელონო დაბოლოებაზე მოქმედებს (სურ. 65, d, e, f). ასეთ რეცეპტორებს მიეკუთვნება: ყნოსვისა და შეხების რეცეპტორები, აგრეთვე პროპრიოცეპტორები.



სურ. 65. პირველადი და მეორადი რეცეპტორები (სქემა).

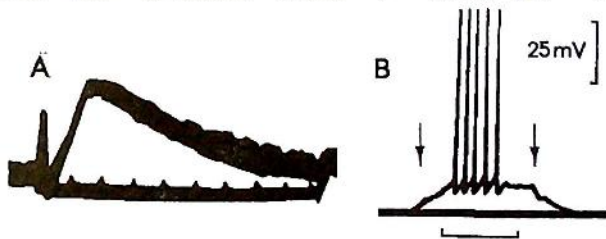
პირველადი რეცეპტორები: ყნოსვის (d), პაჩინის სხეულაკი (e), თავისუფალი ნერვული დაბოლოება კანში (f).

მეორადი რეცეპტორები: გემოვნების (a), სმენის (b), მხედველობის (c).

რეცეპტორთა გააქტივების ზოგადი კანონზომიერება. წინათ რეცეპტორების მოქმედების უშუალოდ შესწავლა გაძნელებული იყო. ამიტომ მათი მოქმედების კანონზომიერების დადგენა, ძირითადად, ხდებოდა რეცეპტორებთან დაკავშირებული მგრძობიარე ნერვების შესწავლის გზით. კერძოდ, აღრიცხავდნენ იმ ნერვულ იმპულსებს, რომლებიც აღიძვროდა ნერვულ ბოჭკოში მათან დაკავშირებული რეცეპტორის გააქტივების შედეგად. ასეთი არაპირდაპირი მეთოდით რეცეპტორების შესწავლამ შექმნა შთაბეჭდილება, რომ სხვადასხვა ტიპის რეცეპტორები (მაგ. კანის, კუნთის, ყურის, თვალის და სხვა), მართალია განსხვავდება ერთმანეთისაგან გამლიზიანებულების მიმართ მგრძობიანობით, მაგრამ ავზნების წარმოშობის მხრივ ერთგვარ მსგავსებასაც იჩენს. კერძოდ, ნებისმიერი რეცეპტორის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ მასთან დაკავშირებულ აფერენტულ ბოჭკოში რამდენიმე ნერვული იმპულსი

ალიძვრება. რიტმული აგზნების სიხშირე და ხანგრძლივობა დიდად არის დამოკიდებული ერთხელობრივი გალიზიანების ინტენსივობაზე: რაც უფრო ძლიერია რეცეპტორის ერთხელობრივი გალიზიანება, მით უფრო ხანგრძლივია ნერვული ბოჭკოს რიტმული აგზნება და მით მეტია მისი სიხშირე. ცალკეული იმპულსის ინტენსივობა კი ამ დროს უცვლელია. ამ მონაცემების საფუძველზე შეიქმნა აზრი, რომ რეცეპტორები აქტივდება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად და ერთხელობრივ ადეკვატურ გალიზიანებას სათანადო ხანგრძლივობისა და სიხშირის რიტმული აგზნებით უპასუხებს.

მომდევნო წლებში, მიკროელექტროდული ტექნიკისა და მიკროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდების განვითარებასთან დაკავშირებით, შესაძლებელი გახდა რეცეპტორებში მიმდინარე პროცესების უშუალოდ აღრიცხვა, რამაც გამოიწვია ზოგიერთი დებულების შეცვლა. დადგინდა, რომ რეცეპტორების გააქტივება არ ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით. ასე მაგალითად, მიკროელექტროდებით ცალკეული რეცეპტორების ელექტრული პოტენციალე-



სურ. 66, რეცეპტორული პოტენციალი.

A – რეცეპტორული პოტენციალი პაჩინის სხეულაკიდან (გრეი, სატო).

B – რეცეპტორული პოტენციალი მდინარის კიბოს გაჭიმვის რეცეპტორიდან; ისრებით აღნიშნულია გაჭიმვის დაწყება და დამთავრება; ჩანს, რომ რეცეპტორული პოტენციალის ფონზე აღმოცენდება სპაიკური განმუხტვების ხანმოკლე რიტმი (კუფლერი და თანამშრომლები).

ბის აღრიცხვამ გამოავლინა, რომ წნევის რეცეპტორებში ერთჯერადი მექანიკური ზემოქმედების შედეგად ერთხელობრივი ნელი პოტენციალი აღმოცენდება (სურ. 66).

ზემოთ აღნიშნული ნელი პოტენციალის გაჩენა განპირობებულია აფერენტული ბოჭკოს უმეილინო დაბოლოების დეპოლარიზაციით. აფერენტული ბოჭკოს „რეცეპტორული დაბოლოება“, თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით, ჩონჩხის კუნთის მამოძრავებელ ფირფიტას მიემსგავსება: ერთჯერად გალიზიანებას ერთხელობრივი, ლოკალური და გრადუალური აგზნებით უპასუხობს. რეცეპტორის ნელი პოტენციალი გამალიზიანებლად მოქმედებს აფერენტული ბოჭკოს მეზობელ მიეილინიან მონაკვეთზე და გავრცელებად აგზნებას იწვევს მასში. ნელი პოტენციალი გაცილებით უფრო ხანგრძლივია, ვიდრე მიეილინიან მონაკვეთის გავრცელებადი აგზნება, ამიტომ იგი ნერვულ ბოჭკოში იწვევს არა ერთ, არამედ რამდენიმე იმპულსს. რაც უფრო ძლიერია რეცეპტორის ადეკვატური გალიზიანება, მით უფრო ძლიერი და ხანგრძლივი

იქნება ნელი პოტენციალი. სათანადოდ გაიზრდება მიეღინიანი აფერენტული ბოჭკოს რიტმული აგზნების სიხშირე და ხანგრძლივობა.

მსგავსი სურათი იქნა ნანახი მხედველობის რეცეპტორის მიმართაც: სინათლის სხივით ლიმულუსის (უხერხემლო ცხოველია) თვალის ერთჯერადი გაღიზიანება რეცეპტორის ერთხელობრივ დეპოლარიზაციას იწვევს. ამ დეპოლარიზაციის საპასუხოდ აფერენტული ნერვის მეზობელ მონაკვეთში გავრცელებადი აგზნების ტალღა აღიძვრება.

თუ თვალზე ძლიერი სინათლე მოქმედებს, მაშინ აფერენტულ ნერვში აღიძვრება არა ერთხელობრივი, არამედ რიტმული აგზნება, რომლის სიხშირე და ხანგრძლივობა მით მეტი იქნება, რაც უფრო კაშკაშა იქნება სინათლის სხივი და რაც უფრო ძლიერი და ხანგრძლივი იქნება მხედველობის რეცეპტორის ერთხელობრივი დეპოლარიზაცია.

ამრიგად, რეცეპტორები არ აქტივდება „სულ ან არაფრის კანონის“ შესაბამისად. ადეკვატური გამღიზიანებლის ერთჯერად შემოქმედებას რეცეპტორი ერთხელობრივი ლოკალური აგზნებით უპასუხებს, რაც თავის მხრივ, სათანადო აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოში რიტმულ აგზნებას იწვევს, რომლის სიხშირე და საერთო ხანგრძლივობა იზრდება გამღიზიანებელი ძალის ზრდის შესაბამისად.

რეცეპტორული და გენერატორული პოტენციალები. მეორადი რეცეპტორების შემთხვევაში ადეკვატური გამღიზიანებელი უშუალოდ რეცეპტორულ უჯრედებზე მოქმედებს და მათ გააქტივებს იწვევს. რეცეპტორული უჯრედის აგზნების დროს აღძვრულ პოტენციალს რეცეპტორული უჯრედის პრესინაპსური დაბოლოებიდან გამოიყოფა ტრანსმიტერი, რომელიც მასთან დაკავშირებულ აფერენტული ბოჭკოს უმიეღინო მონაკვეთში პოტსინაპსური მემბრანის ნელ დეპოლარიზაციას ანუ პოსტსინაპსურ პოტენციალს იწვევს. ამ უკანასკნელს გენერატორულ პოტენციალს უწოდებენ, ვინაიდან მისი გავლენით აფერენტულ ბოჭკოს მიეღინიან მონაკვეთში გენერირდება გავრცელებადი აგზნების რიტმული იმპულსები.

პირველად რეცეპტორებში სხვაგვარად ვითარდება მოვლენები: გამღიზიანებელი აგენტი მოქმედებს პირდაპირ აფერენტული ბოჭკოს უმიეღინო დაბოლოებაზე და მის ნელ დეპოლარიზაციას იწვევს, რის შედეგადაც აფერენტული ბოჭკოს მიეღინიან ნაწილში რიტმული იმპულსების სერია აღიძვრება. ამრიგად, პირველად რეცეპტორებში „რეცეპტორული“ და „გენერატორული“ პოტენციალი ერთი და იგივეა და შეესაბამება აფერენტული ბოჭკოს უმიეღინო დაბოლოების დეპოლარიზაციას.

რეცეპტორთა ადაპტაცია. ადეკვატური გამღიზიანებლის ხანგრძლივად მოქმედების პირობები, მის მიერ გამოწვეული რეცეპტორული პოტენციალები თანდათან სუსტდება და ბოლოს ისეთ მნიშვნელობას იღებს, რომ აფერენტულ ბოჭკოში შეწყდება რიტმული იმპულსების გენერირება. ამ მოვლენას რეცეპტორთა ადაპტაცია ეწოდება. გაღიზიანებისაღმი ადაპტაციის (ანუ შეგუების) მიხედვით რეცეპტორებს განასხვავებენ ერთმანეთისაგან. რეცეპტორთა ერთი ნაწილი სწრაფად ეგუება გამღიზიანებლის მოქმედებას. ამიტომ მათ სწრაფად ადაპტირებად რეცეპტორებს უწოდებენ. ზოგიერთ რეცეპტორში, მაგალითად თერმულ და ფოტორეცეპტორებში, ადაპტაცია ნელა მყარდება.

ამიტომ ასეთი რეცეპტორების საშუალებით ცნს-ი დიდი ხნის განმავლობაში იღებს ინფორმაციას. ვესტიბულური რეცეპტორები და პროპრიოცეპტორები არაადაპტირებად რეცეპტორებს მიეკუთვნება. მათი რეცეპტორული პოტენცი- ალები, მართალია ოდნავ მცირდება დასაწყისში, მაგრამ ისეთ ამპლიტუდას ინარჩუნებს, რომ ცნს, გალიზიანების მთელ პერიოდში, სტაბილურ ინფორ- მაციას იღებს არსებული გალიზიანების შესახებ.

რეფლექსის მიმღები ფარგლები. ერთი და იგივე მოდალობის რეცეპ- ტორები, ზოგიერთი გამონაკლისის გარდა (მაგ., მხედველობის, სმენის, ყნოსვის რეცეპტორები), მეტნაკლებად დიფუზურად არის განაწილებული ორგანიზმში. მეორე მხრივ, სხეულის ნებისმიერი უბანი მრავლად შეიცავს განსხვავებული ბუნების რეცეპტორებს, რომლებიც დასაწყისს აძლევს სხვადასხვა ტიპის რეფლექსურ რეაქციებს. მიუხედავად ამისა ნებისმიერი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმი მრავლად შეიცავს ისეთ უბნებს, რომლებიდანაც უფრო ადვილად გამოიწვევა ესა თუ ის რეფლექსი. ეს კი მიუთითებს, რომ ამ უბნებში ერთად არის თავმოყრილი ფუნქციურად მსგავსი რეფლექსური რეაქციების შესაბამისი რეცეპტორები.

სხეულის იმ უბნებს, საიდანაც ადვილად გამოიწვევა რომელიმე ერთი ტიპის რეფლექსი, ამ რეფლექსის მიმ- დებ ფარგალს ანუ რეცეპტორულ ველს უწოდებენ.

ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციების ზოგადი მახასიათებლები

ზურგის ტვინის რეფლექსურ მოქმედებას, ძირითადად, შეისწავლიან სპი- ნალურ პრეპარატზე, ანუ ისეთ ცხოველზე, რომელსაც ცნს გადაკვეთილი აქვს თავისა და ზურგის ტვინის საზღვარზე. წინააღმდეგ შემთხვევაში შეუძლებელი იქნებოდა რეფლექსური რეაქციების მეტნაკლებად სუფთა სახით გამოვლენა, რადგან ინტაქტური ცხოველი, რომელსაც შენარჩუნებული აქვს ნებითი მოძრა-ობები, ნებისმიერ გალიზიანებას დაახლოებით ერთი და იგივე ტიპის ქცევით უპასუხებს: თუ გალიზიანება უსიამოვნოა ცხოველისათვის იგი განერიდება მას და სადმე მყუდრო ადგილას დაიმალება, ხოლო თუ გალიზიანება სასიამოვნოა (მაგ., საკვების ჩვენება) ცხოველი მიუახლოვდება მას.

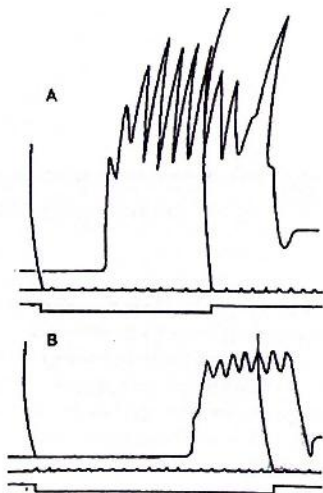
სპინალურ პრეპარატზე პერიფერიული აფერენტული ნერვის ან სათანადო რეცეპტორული ფარგლის გალიზიანების საპასუხოდ, როგორც წესი, აღმოცენ-დება სათანადო კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა. ამ უკანასკნელის რეგისტრა-ციისა და ანალიზის საფუძველზე დადგენილ იქნა რეფლექსური რეაქციების ზოგადი მახასიათებლები.

1) ნებისმიერი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა აღმოცენდება არა მისი გამოწვევი პერიფერიული გალიზიანებისთანავე, არამედ გარკვეული ხნის შემდეგ (სურ. 67). დროს, რომელიც გალის აფერენტული ბოჭკოების ან მათთან

დაკავშირებული რეცეპტორების გალიზიანებიდან სათანადო კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის დაწყებამდე, რეფლექსის ლატენტური (ფარული) პერიოდი ეწოდება.

ლატენტური პერიოდის ხანგრძლივობა სხვადასხვა რეფლექსისათვის სხვადასხვა და დამოკიდებულია რეფლექსური რკალის სიგრძეზე: რაც უფრო გრძელია რკალი, მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსის ლატენტური 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 აგრეთვე გალიზიანების ინტენსივობაზე და განსაკუთრებით ნერვული რკალის შემადგენელი ნეირონების ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ეს გასაგებიცაა, ვინაიდან, რაც უფრო მაღალია ნერვული ელემენტების აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო სწრაფად გატარდება ნერვული იმპულსი აფერენტულ და ეფერენტულ ბოჭკოებში და მით უფრო სწრაფად მოხდება აგზნების გადაცემა სინაპსებში.

2) რეფლექსი განიცდის გრადაციას. ნერვული სისტემის



სურ. 67. ფარული პერიოდის ხანგრძლივობის დამოკიდებულება გალიზიანების ინტენსივობაზე.

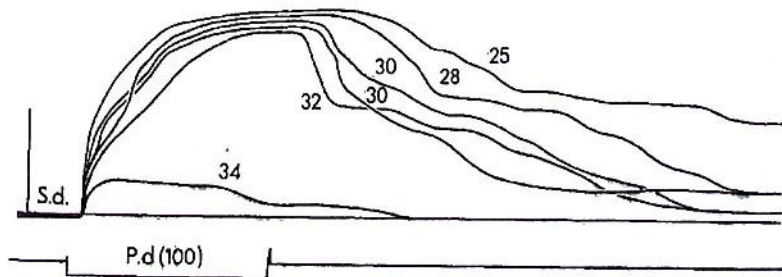
A - კანის ძლიერი გალიზიანება სათანადო რეფლექსს იწვევს შედარებით ხანმოკლე ფარული პერიოდით.

B - სუსტი გალიზიანების შემთხვევაში ფარული პერიოდი მნიშვნელოვნად უფრო ხანგრძლივია.

სასიგნალო ხაზის დაწყება - გალიზიანების ჩართვა, აწვევა - გამორთვა (ბერიტაშვილი).

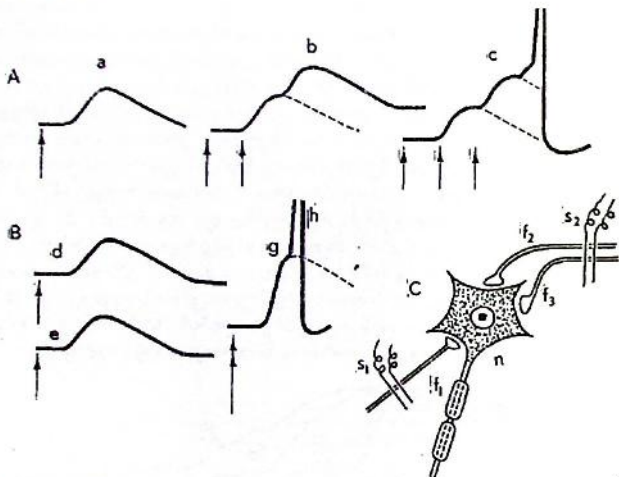
ფუნქციურ მდგომარეობაზე და გალიზიანების პარამეტრებზე დიდად არის დამოკიდებული რეაქციის ამპლიტუდა და ხანგრძლივობა (სურ. 67). ამის მიზეზი ის არის, რომ რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება და რაც უფრო მაღალია ნერვული ქსოვილის აგზნებადობის ხარისხი, მით უფრო მეტი აფერენტული ბოჭკო აიგზნება გალიზიანების საპასუხოდ და მით უფრო მეტი ნეირონი მოვა მოქმედებაში. ეს კი გავლენას მოახდენს რეფლექსური რეაქციის ინტენსივობასა და მიმდინარეობის ხასიათზე.

3) მარტივი რეფლექსის სუფთა სახით გამოწვევა შეუძლებელია. ყოველ რეფლექსურ რკალს საკუთარი რეცეპტორები გააჩნია. მიუხედავად ამისა, „მარტივი რეფლექსი ხელსაყრელი, მაგრამ დაუჯერებელი ფიქციაა“ (შერინგტონი). რეცეპტორული ველის სუსტი გალიზიანებაც კი შედარებით რთულ რეფლექსს იწვევს. გალიზიანების გაძლიერების საპასუხოდ იზრდება გამოწვეული რეფლექსის სირთულე. ასე მაგალითად, სპინალურ ბაყაყს თუ სუსტად გაუღიზიანებთ უკანა თათის ერთ-ერთ ფალანგას, ამოძრავდება მხოლოდ ეს ფალანგა. უფრო ძლიერი გალიზიანება მთელ თათს აამოქმედებს. 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 მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ აგზნების პროცესი ვრცელდება არა მარტო სათანადო რეფლექსურ რკალში, არამედ გადადის სხვა რეფლექსურ რკალებზე და შეიძლება მოიცვას მთელი ზურვის ტვინი. ცნს-ში აგზნების პროცესის გაავრცელებას ერთი რომელიმე უბნიდან მეორეზე აგზნების ირადიაცია ეწოდება. ირადიაციის საზღვრები მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ცნს-ის ფუნქციურ მდგომარეობაზე: რაც უფრო მაღალია ცნს-ის აგზნებადობის ხარისხი და რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება, მით უფრო ფართოა ირადიაციის ფარგლები.



სურ. 68. ნახევრადმეცხოვანი კუნთის რეფლექსური შემდეგმოქმედება. მექანოგრაფაზე წარმოდგენილია მცირე წვივის ნერვის სხვადასხვა ინტენსივობის გალიზიანებით გამოწვეული რეფლექსური შეკუმშვები. ციფრები შეკუმშვის მრუდებზე აღნიშნავს გალიზიანების ძალას (ინდუქტორიუმის კოჭთაშუა მანძილს სანტიმეტრებში). ჩანს, რომ რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება, მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსური შემდეგმოქმედება.

4) რეფლექსის ახასიათებს შემდეგ მოქმედება. მგრძობიარე ნერვის არეკტარული ველის მეტნაკლებად ძლიერი გაღიზიანების პირობებში კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა, ხშირად, არ მთავრდება აფერენტული გაღიზიანების შეწყვეტისთანავე (სურ. 68), არამედ გრძელდება გარკვეული ხნის განმავლობაში. კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას, რომელიც ვლინდება აფერენტული გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ, რეფლექსური შემდეგ მოქმედება ეწოდება. რეფლექსური შემდეგ მოქმედების ხანგრძლივობა დამოკიდებულია, ერთი მხრივ, რეფლექსური რკალის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, ხოლო მეორე მხრივ, გაღიზიანების ინტენსივობაზე: რაც უფრო უკეთესია ზურვის ტვინის ფუნქციური მდგომარეობა და რაც უფრო ძლიერია აფერენტული გაღიზიანება, მით უფრო ხანგრძლივია რეფლექსური შემდეგ მოქმედება.



სურ. 69. სუმაციის მოვლენა ნერვულ უჯრედში (სქემა).

A - სუმაცია დროში: ერთი სინაპსით (C, f_1) მოსული იმპულსი უჯრედში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს (A, a). თუ იგივე სინაპსით მეორე იმპულსიც მოვა მცირე ინტერვალით, მოხდება ლოკალ პროცესთა შეჯამება (სუმაცია) და აღმოცენდება უფრო დიდი ამპლიტუდის პოტენციალი (b). სამი იმპულსის შემთხვევაში სუმირებული პოტენციალი შეიძლება ზეზღურბლოვანი აღმოჩნდეს და გამოიწვიოს გავრცელებადი აგზნება (c).

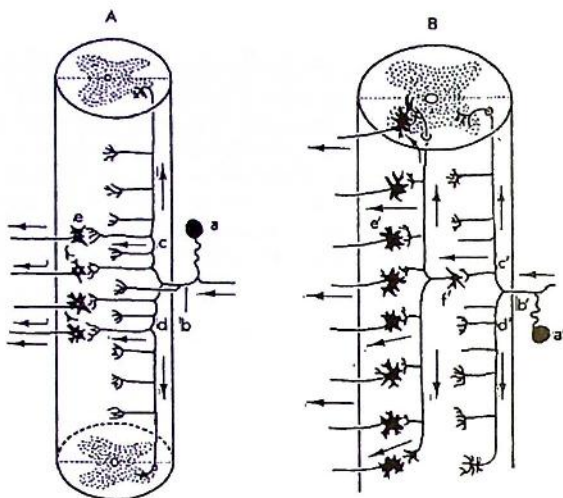
B - სივრცითი სუმაცია: როცა ორი ან რამდენიმე სინაპსით ერთდროულად მოდის იმპულსები უჯრედთან, თითოეული მათგანი ლოკალურ აგზნებას იწვევს (d, e), მაგრამ ხდება რა მათი შეჯამება, მიიღწევა ზეზღურბლოვანი დონე (g) და უჯრედი განიმუხტება გავრცელებადი აგზნებით (h).

C - ნეირონის სომა, f_1, f_2 და f_3 აფერენტული ბოჭკოები.

გახანგრძლივებული ფარული პერიოდის წარმოშობა. რეფლექსის ფარული პერიოდი მოიცავს იმ დროს, რომელიც ხმარდება ნერვული იმპულსის გავრცელებას: აფერენტულ ბოჭკოში გალიზიანების ადგილიდან ცნს-მდე, თვით ცნს-ში, ცნს-დან კუნთამდე; შემდეგ კუნთის აგზნებას და შეკუმშვის დაწყებას. მაგრამ რეალურად რეფლექსური რეაქციის ლატენტური პერიოდი ყოველთვის უფრო მეტია, ვიდრე თეორიულად გამოანგარიშებული. ასეთი განსხვავების მიზეზი ის არის, რომ ცალკეული პრესინაპსით მოსული ნერვული იმპულსი ცენტრალურ ნეირონებში მხოლოდ ლოკალურ აგზნებას იწვევს, რომლის ამპლიტუდა ქვეზღურბლოვანია გავრცელებადი აგზნების გამოსაწვევად. იმი-სათვის რომ წარმოიშვას გავრცელებადი აგზნება, საჭიროა რამდენიმე ლოკალური აგზნების 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 ფორმას დროში სუმაციაცია ეწოდება (სურ. 69, A). მაგრამ გავრცელებადი აგზნება შეიძლება წარმოიშვას იმ შემთხვევაშიც, როცა ხდება უჯრედის სხვადასხვა პოსტსინაპსურ უბნებში აღძრული ლოკალური პროცესების შეჯამება (სურ. 69, B). ამ მოვლენას სივრცით სუმაციაცია უწოდებენ. დადგენილია, რომ ზურგის ტვინში, იშვიათი გამონაკლისის გარდა (მაგ., პროპრიოციტულ რეფლექსურ რეაქციაში), აფერენტული იმპულსები არასდროს არ აღწევს ნერვულ უჯრედამდე ზუსტად ერთი და იგივე დროს. ამიტომაც ლოკალური პროცესების სუმაციაცია და ე.ი. გავრცელებადი აგზნების წარმოშობას დრო სჭირდება, რაც ლატენტური პერიოდის დამატებით გახანგრძლივებას იწვევს.

აგზნების ირადიაციის სტრუქტურული საფუძველი. აგზნების ირადიაციას საფუძვლად უდევს ცნს-ის შემდეგი ანატომიური თავისებურება: ყოველი აფერენტული ბოჭკო ზურგის ტვინში შესვლისას ორად იყოფა (სურ. 70). ერთი ტოტი კრანიალურად მიემართება, მეორე კი — კაუდალურად. ორივე ტოტი გზადაგზა უხვად იძლევა კოლატერალებს, რომლებიც სინაპსებით უკავშირდება როგორც მეზობელ, ისე დაშორებულ სეგმენტებში განლაგებულ შუამდებარე ნეირონებს (სურ. 70, A). ამის გამო, აფერენტული ნერვული იმპულსები, რომლებიც დორსალური ფესვით შედის ზურგის ტვინში, ამაგზნებლად მოქმედებს არა მარტო 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 მით უფრო ფართოდ გავრცელდება აგზნება ზურგის ტვინში. თავის მხრივ, შუამდებარე ნეირონების აქსონები უხვად იტოტება და სინაპსურად უკავშირდება არა მარტო იგივე სეგმენტის მოტონეირონებს, არამედ სხვა სეგმენტების მოტონეირონებსაც (სურ. 70, B). ეს კიდევ უფრო აფართოვებს აგზნების გავრცელების არეალს ზურგის ტვინში. უფრო მეტიც, ზოგიერთი აფერენტული ბოჭკო და შუამდებარე ნეირონის აქსონი თავის ტვინისა ალწევს და აქაც კოლატერალებს იძლევა. ამრიგად, აფერენტული ბოჭკოებისა და შუამდებარე ნეირონების აქსონთა კოლატერალების სისტემა ერთმანეთთან აკავშირებს თავისა და ზურ-



სურ. 70. მგრძობიარე და შუამდებარე ნეირონების კოლატერალთა სისტემა.

A - a - მგრძობიარე ნეირონის სხეული, b - მისი მორჩი, c - მგრძობიარე ბოჭკოს ამაველი კოლატერალი, d - დამავალი კოლატერალი, e - მოტონეირონი.

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

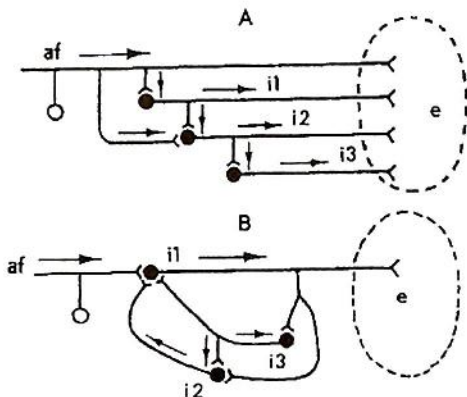
გის ტვინის რეფლექსურ რკალებს და ამით მორფოლოგიურ საფუძველს ქმნის ცნს-ში ავზნების ფართო ირადიაციისათვის.

ზურგის ტვინში ავზნების ირადიაციას და რეფლექსური მოქმედების გაფართოებას ხელს უწყობს ე.წ. მეორადი პროპრიოცეპტული გალიზიანება. ეს უკანასკნელი წარმოიშობა იმის გამო, რომ კუნთების რეფლექსური შეკუმშვის შედეგად აქტივდება კუნთის, მყისისა და სახსრების მექანორეცეპტორები. აღძრული აფერენტული იმპულსაცა შედის ზურგის ტვინში და დამატებით ააქტივებს აქ არსებულ ნერვულ უჯრედებს.

რეფლექსური შემდეგმოქმედების სტრუქტურული საფუძველი. ჩონჩხის კუნთების რეფლექსური შემდეგმოქმედება, ძირითადად, განპირობებულია ზურგის ტვინის მეორადი პროპრიოცეპტული გალიზიანებით. მაგრამ მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე საკუთრივ ცნს-ის აგებულების თავისებურებას. ესპანელმა ლორენცემ და ნომ დაწვრილებით შეისწავლა ზურგის ტვინის სტრუქტურა და დაადგინა, რომ რეფლექსურ რკალებში ნერვული უჯრედები ერთმანეთთან დაკავშირებულია ორგვარი წესით. ერთ შემთხვევაში აფერენტული ბოჭკო მოტონეირონს უკავშირდება როგორც უშუალოდ, ისე შუამდებარე ნეირონის გზით. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ ორგვარად უკავ-

შირდება იგივე მოტონეირონს: უშუალოდ და შემდეგი შუამდებარე უჯრედის საშუალებით და ა.შ. (სურ. 71, A). აქედან ცხადია, რომ ერთჯერადი აფერენტული ზალბის დროს სათანადო მოტონეირონი ნერვულ იმპულსთა მთელ სერიას მიიღებს. ნერვულ უჯრედთა დაკავშირების ასეთ წესს ლორენტე დე ნომ მ რ ა ვ - ლობითი ჯ ა ჭ ვ უ რ ი კ ა ვ შ ი რ ი უწოდა.

ზურგის ტვინში უფრო გავრცელებულია უჯრედთა დაკავშირების მეორე წესი, რომელსაც ლორენტე დე ნომ შეკრული ჯ ა ჭ ვ უ რ ი კ ა ვ შ ი რ ი ანუ ნ ე ი რ ო ნ უ ლ ი წ რ ე უწოდა. ნეირონულ წრეში აფერენტული ბოჭკო სინაპსით მთავრდება შუამდებარე ნეირონზე, რომელიც ძირითადი აქსონით მოტონეირონთან არის დაკავშირებული, ხოლო კოლატერალით - ისეთ შუამდე-



სურ. 71. ზურგის ტვინის ნერვული კავშირების სქემა (ლორენტე დე ნო).

A - მრავლობითი ჯაჭვური კავშირები, სადაც აფერენტული ბოჭკო მოტონეირონს უკავშირდება როგორც უშუალოდ, ისე ინტერნეირონების (შუამდებარე) ნეირონების გზით.

B - ნეირონული წრეები. აფერენტული ბოჭკო მოტონეირონს უკავშირდება ინტერნეირონების სხვადასხვა სირთულის წრეებით.

af - მგრძობიარე ბოჭკო, i - ინტერნეირონი, e - მოტონეირონი.

ბარე ნეირონებთან, რომლებიც ამავე ნეირონთან ამყარებს უკუქცევით ამაგზნებელ კავშირებს (სურ. 71, B). ამრიგად, აღნიშნულ რეფლექსურ რკალში შუამდებარე ნეირონის აგზნებას თან სდევს, ერთი მხრივ, მოტონეირონის გააქტივება, ხოლო მეორე მხრივ, ნერვულ წრეში აგზნების რევერბერაცია (ანუ ტრიალი). ეს უკანასკნელი კი შუამდებარე ნეირონისა და მოტონეირონის მრავალჯერად რიტმულ აგზნებას განაპირობებს. აქედან ცხადია, რომ ჩონჩხის კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა შეიძლება გრძელდებოდეს აფერენტული გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგაც. თანაც რაც უფრო დიდხანს გაგრძელდება აგზნების რევერბერაცია ნეირონულ წრეში, მით უფრო ხანგრძლივი იქნება რეფლექსური შემდეგმოქმედება.

ზურგის ტვინის რეფლექსთა კოორდინაცია

რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციული ხასიათი. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გულისხმობს არა მარტო ერთი ან რამდენიმე ორგანოს ერთდროულ ან მიმდევრობით ამოქმედებას, არამედ მათ შორის განსაზღვრული ურთიერთობის დამყარებასაც. ერთი ნებისმიერი რეცეპტორული ფარგლის გალიზიანების შემთხვევაშიც კი ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია არასოდეს არ არის ერთი მარტივი რეფლექსით წარმოდგენილი, არამედ მეტნაკლებად რთული 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, სპინალური ცხოველის უკანა კიდურზე ჩხვლეტის საპასუხოდ, ეს კიდური მოიხრება, ხოლო მეორე კიდური შეიძლება გაიშალოს. უფრო რთული რეაქცია აღმოცენდება თუ სპინალურ ცხოველს გაველიზიანებთ სხეულის გვერდით ზედაპირს: ტანი მოიხრება გალიზიანების მხარეზე; იგივე მხარის უკანა კიდური მიიზიდება ტანთან და გალიზიანებულ უბანს დაუწყებს ხახუნს; მეორე კიდური კი გაიშლება. ამ რთულ რეაქციაში თითოეული კიდურის ნაწილების მოქმედება შეთანხმებულია ერთმანეთთან, ხოლო მთელი კიდურის მოქმედება – მეორე კიდურთან.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რეფლექსური რეაქციების შეთანხმებულ მიმდინარეობას, რომლის საფუძველზე სრულდება რომელიმე მიზანშეწონილი აქტი, რეფლექსთა კოორდინაცია ეწოდება.

რეცეპტორებისა და მალთაშუა კვანძების მნიშვნელობა კოორდინაციაში. ყოველი რეფლექსის რეცეპტორული ფარგალი უხვად შეიცავს განსხვავებული ტიპის რეცეპტორებს, რომლებიც სხვადასხვა რეფლექსურ რკალებთან არის დაკავშირებული. რეცეპტორთა სპეციფიკურობის გამო განსხვავებული მოდალობის გამლიზიანებელი სხეულის ერთი და იგივე უბნიდან სხვადასხვა სახის რეფლექსს იწვევს და ყოველი მათგანი კოორდინაციულ ხასიათს ატარებს. აქედან გამომდინარე, შეიძლებოდა გვეფიქრა, რომ რეფლექსთა კოორდინაციაში გადამწყვეტი მნიშვნელობა სწორედ რეცეპტორებს აქვს. მაგრამ ამ დაშვებას შემდეგი ფაქტი ეწინააღმდეგება: თუ მიმღები ველიდან გამომავალ მგრძობიარე ნერვს გადავჭრით და მის ცენტრალურ მონაკვეთს გავალიზიანებთ (ელექტრულად, თერმულად ან მექანიკურად), გამოწვეული რეფლექსი ისეთივე კოორდინირებული აქტი იქნება, როგორც თვით რეცეპტორული ფარგლის ადეკვატური გალიზიანების შემთხვევაში. ამრიგად, ადეკვატური გალიზიანების დროს რეცეპტორი, მართალია, განაპირობებს გამოწვეული რეფლექსების რაობას, მაგრამ მათი კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს.

ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციის კოორდინაციული ხასიათი შენარჩუნებულია იმ შემთხვევაშიც, როცა რეფლექსური რეაქციიდან გამოთიშულია მგრძობიარე ნეირონის სხეული. ასე მაგალითად, თუ გადავჭრით ზურგის ტვინის დორსალურ ფესვს და ელექტრულად გავაღიზიანებთ მის ცენტრალურ მონაკვეთს, გამოწვეული რეფლექსური რეაქცია სავსებით კოორდინირებული ხასიათის იქნება. მაშასადამე, ზურგის ტვინის რეფლექსების კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს არც მგრძობიარე ნეირონის სხეულებს, რომლებიც განლაგებულია მალთაშუა კვანძებში.

მამოძრავებელი და შუამდებარე ნეირონების როლი რეფლექსის კოორდინაციაში. რეფლექსთა კოორდინაციაში მამოძრავებელი და შუამდებარე ნეირონების ხვედრითი როლის გასარკვევად მიმართავენ ისეთი ფარმაკოლოგიური ნივთიერების გამოყენებას, რომელიც იწვევს ზურგის ტვინის უჯრედების ფუნქციური მდგომარეობის შეცვლას. ნერვული უჯრედების სხეულების თავისებური განლაგება რუს ნივთიერებაში საშუალებას იძლევა, რომ ქიმიური ზემოქმედება მათზე იზოლირებულად განხორციელდეს. ასე მაგალითად, თუ ზურგის ტვინის დორსალურ ზედაპირზე მოვათავსებთ ფილტრის ქაღალდის პატარა ნაჭერს, რომელიც გაყენითილი იქნება სტრიქინის 0,1% ხსნარით, მაშინ სტრიქინი, 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 სტრიქინით დასველებულ ქაღალდს ზურგის ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე მოვათავსებთ, მაშინ სტრიქინი რუხი ნივთიერების ვენტრალურ რქაში შეაღწევს და იმოქმედებს აქ განლაგებულ მოტონეირონებზე. ასეთ პირობებში არამარტო გაძლიერდება სათანადო რეფლექსი, არამედ შეიკუმშება სხვა, მათ შორის ანტაგონისტური კუნთებიც. მაშასადამე დაირღვევა კოორდინაცია.

ნერვულ სისტემაზე სტრიქინის მოქმედების შესახებ ცნობილია, რომ იგი აძლიერებს ნერვული უჯრედის აქტივობას. აქედან გამომდინარე, ზემოთ აღწერილი ცდის შედეგი შემდეგნაირ ახსნას იღებს: შუამდებარე ნეირონების აქტივობის გაძლიერება რეფლექსური რეაქციების გაძლიერებას იწვევს, მაგრამ მათი კოორდინაციული ხასიათი არ ირღვევა. მოტონეირონების მოქმედების გაძლიერებას კი თან სდევს კოორდინაციის დარღვევა. ამრიგად შეიძლება დავასკვნათ, რომ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციისათვის მოტონეირონებს გადამწყვეტი მნიშვნელობა არა აქვს და რომ წამყვანი როლი შუამდებარე ნეირონებს ეკუთვნის.

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 გამოიწ-

ვევა, როცა ეს კიდური ზურგის ტვინის მხოლოდ მესამე სეგმენტს უკავშირდება, ე.ი. როცა ზურგის ტვინი გადაჭრილია მესამე სეგმენტის წინ და უკან.

საკოორდინაციო აპარატების სეგმენტურ განლაგებას ადასტურებს ის ცდებიც, რომლებშიც შეისწავლებოდა სხვადასხვა ფარმაკოლოგიური ნივთიერების მოქმედება ცნს-ზე. კერძოდ, ნაჩვენებია, რომ თუ სტრიქინით მოვწამლავთ ზურგის ტვინის ერთ რომელიმე სეგმენტს, გაძლიერდება მხოლოდ ის რეფლექსები, რომლებიც ამ სეგმენტიდან გამოიწვევა. სხვა რეფლექსები კი თითქმის არავითარ ცვლილებას არ განიცდის. ამრიგად დადგენილია, რომ ყოველი რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი მოთავსებულია ზურგის ტვინის იმ სეგმენტში (ან სეგმენტებში), სადაც შედის ამ რეფლექსის რეცეპტორული ფარგლიდან გამომავალი ნერვი.

ცენტრალური კოორდინაციის პროცესები. კოლატერალური სისტემის არსებობა უზრუნველყოფს ცნს-ში აგზნების ფართო გავრცელებას და იმ რეფლექსური რკალების გააქტივებას, რომლებიც აუცილებელია ცხოველის მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად. მაგრამ ირადიაციის გამო აგზნება აღწევს არა მხოლოდ სინერგისტულ, არამედ ანტაგონისტურ რეფლექსურ რკალებსაც. ამ უკანასკნელების გააქტივება კი კოორდინაციულ ხასიათს დაუპირისპირებლად რეფლექსურ რეაქციებს. ასე მაგალითად, თუ რაიმე დამაზიანებელი აგენტი მოქმედებს ცხოველის ერთ-ერთ კიდურზე, მაშინ აგზნების ირადიაციის შედეგად გააქტივდება არა ერთი სახსრის, არამედ ყველა სახსრის კუნთების შესაბამისი რკალები, რის გამოც 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 გამშლელი კუნთების საკოორდინაციო აპარატებთანაც აღწევს. ცხადია, გამშლელი კუნთების შეკუმშვა ხელს შეუშლიდა გაღიზიანებული კიდურის მიზანმიმართულ მოხრას. ე.ი. დაირღვეოდა მოხრის რეფლექსი და ცხოველი ვერ განერიდებოდა დამაზიანებულ აგენტს.

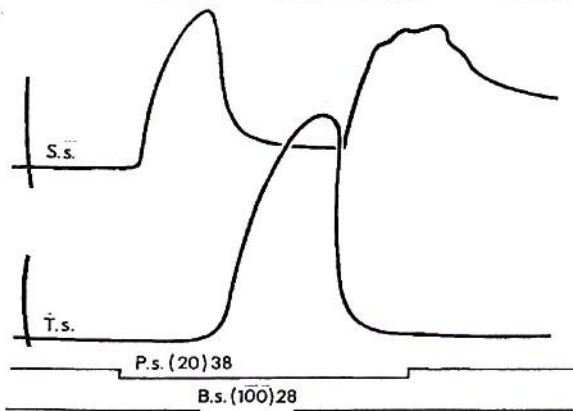
უკვე ამ მაგალითიდან კარგად ჩანს, რომ კოლატერალური სისტემა და მასთან დაკავშირებული ირადიაციის მოვლენა დადებითი შენაძენია ფილოგენეზის პროცესში. მაგრამ განხილული მაგალითიდან ისიც კარგად ჩანს, რომ ყოველ ცალკეულ შემთხვევაში ირადიაციის მოვლენა საზიანოც შეიქნებოდა, რომ ნერვულ ქსოვილში არ განვითარებულიყო მორე, აგზნებისაგან განსხვავებული, სპეციფიკური პროცესი. ეს პროცესი ფუნქციური მნიშვნელობით აგზნების საწინააღმდეგოა და მიმართულია იქით, რომ აგზნების პროცესი შემოფარგლოს იმ ნერვულ რკალებში, რომლებიც ემსახურება მიზანშეწონილი რეაქციის განხორციელებას. ამავე დროს იგი ნერვულ ცენტრებს იცავს შემთხვევითი და არამნიშვნელოვანი გაღიზიანებებისაგან, რითაც სტაბილურ პირობებს ქმნის რეფლექსური აქტების კოორდინირებისათვის. ასეთ ნერვულ პროცესს შეკავებას უწოდებენ.

შეკავების მოვლენა პირველად აღმოაჩინეს გულის კუნთში მძებმა ვებერებმა 1845 წელს. მათ აჩვენეს, რომ ცთომილი ნერვის (n.vagus) რიტმული გაღიზიანება გულის ავტომატური მოქმედების შენელებას და სრულ

შენერებასაც იწვევს. გალიზიანების შეწყვეტიდან გარკვეული ხნის შემდეგ კვლავ აღდგება გულის რიტმული მოქმედება.

საკითხი ცნს-ში უჯრედების შეკავების შესახებ დაისვა ს ე რ ი ე ნ ო ვ ი ს გამოკვლევების შემდეგ. სერენოვის ცდებში ბაყაყის მგრძობიარე ნერვის ძლიერი ელექტრული ან ქიმიური გალიზიანება მოძრაობითი რეაქციების გაქრობას იწვევდა. ეს ეფექტი არ იყო ცნს-ის დალლით ან გალიზიანების უმოქმედობით გამოწვეული, ვინაიდან გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ცხოველში ძლიერი მოტორული რეაქცია აღმოცენდებოდა. აქედან გამომდინარე გაკეთებულ იქნა დასკვნა, რომ აღნიშნული გალიზიანება ცნს-ში იწვევს ისეთ რეაქციას, რომელიც ეწინააღმდეგება ნერვული უჯრედების აგ ზნებას და ამით ემსგავსებოდა იმ ფენომენს (ე.ი. შეკავებას), რომელსაც ცთომილი ნერვის გალიზიანება იწვევს გულში.

ერთი სახსრის კუნთების კოორდინაციის პრინციპი. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების მიმართ დაწვრილებით შეისწავლა შ ე რ ი ე ნ ტ ო ნ მ ა. ზუსტი ცდებით მან დაადგინა, რომ თუ სათანადო პერიფერიული ნერვის გალიზიანებით მოხრის რეფლექსს გამოვიწვევთ და შემდეგ დამატებით გავალიზიანებთ ამავე სახსრის გაშლის რეფლექსის მგრძობიარე ნერვს, ვნახავთ, რომ გამშლელი კუნთი შეიკუმშება, ხოლო მომხრელი კუნთი მოღუნდება.



სურ. 72. ანტაგონისტური კუნთების რეციპროკული ინერვაცია (შერიენტონი).

ბაყაყის სპინალური პრეპარატი. Ss - მუხლის სახსრის მომხრელი (ნახევრადმყესოვანი) კუნთის მექანოგრამა, Ts - გამშლელი (ოთხთავა) კუნთის მექანოგრამა. მცირე წვივის ნერვის გალიზიანება იწვევს მომხრელი კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას. ამ ფონზე მხრის ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ რეფლექსურად იკუმშება გამშლელი კუნთი, ხოლო მომხრელი კავდება. მხრის ნერვის გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ აღდგება მომხრელი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა.

დამატებითი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ, პირიქით, გამშლელი კუნთი მოდუნდება, ხოლო მომხრელი კვლავ დაიწყებს რეფლექსურად შეკუმშვას (სურ. 72). ასეთივე შედეგი მიიღება თუ გაშლის რეფლექსის ფონზე ძლიერ გავალიზიანებთ მოხრის რეფლექსის მგრძნობიარე ნერვს – მომხრელი კუნთი შეიკუმშება, ხოლო გამშლელი მოდუნდება.

ზემოთ აღწერილი შედეგების საფუძველზე შე რ ი ნ გ ტ ო ნ მ ა ჩამოაყალიბა ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი:

ნ ე ბ ი ს მ ი ე რ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს უ რ ი რ ე ა ქ ც ი ი ს დ რ ო ს ე რ თ ი ფ უ ნ -
ქ ც ი უ რ ი ჯ გ უ ფ ი ს კ უ თ ე ბ ი ს ც ე ნ ტ რ ა ლ უ რ ი ა გ ზ ნ ე ბ ა შე უ ლ -
ლ ე ბ უ ლ ი ა ა ნ ტ ა გ ო ნ ი ს ტ უ რ ი კ უ თ ე ბ ი ს ც ე ნ ტ რ ა ლ უ რ შე კ ა -
ვ ე ბ ა ს თ ა ნ .

ანტაგონისტური რეფლექსების კოორდინაციის ნერვული მექა-
ნიზმი. წინა პარაგრაფში აღნიშნული იყო, რომ აფერენტული ბოჭკოები და
შუამდებარე ნეირონების აქსონები ზურგის ტვინში უზვად იტოტება და
კოლატერალთა ფართო ბადეს ქმნის, რაც ხელს უწყობს აგზნების ირადიაციას
ზურგის ტვინში. მაგრამ არსებობს ისეთი კოლატერალებიც, რომელთა
გააქტივების დროს, მათთან დაკავშირებული ყველა უჯრედი შეკავების
მდგომარეობაში გადადის. ასეთ უჯრედებს შე მ ა კ ა ვ ე ბ ე ლ ნეირონებს,
უფრო სწორად, შე მ ა კ ა ვ ე ბ ე ლ ი ნ ტ ე რ ნ ე ი რ ო ნ ე ბ ს უწოდებენ.

შემაკავებელი ინტერნეირონები ზურგის ტვინის რეფლექსურ რკალში
გარკვეული კანონზომიერებითაა ჩართული. ასე მაგალითად, ის ინტერნეირონი,
რომელიც აქტივდება გაშლის რეფლექსში, სინაპსურად უკავშირდება მოხრის
რეფლექსის შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონს და მათზე შემაკავებელ
გავლენას ახდენს. ხოლო ის ინტერნეირონი, რომელიც აქტივდება მოხრის
რეფლექსში, აკავებს გაშლის რეფლექსის შუამდებარე და მამოძრავებელ
ნეირონებს (სურ. 73). ამრიგად ნათელი ხდება, რომ გაშლის რეფლექსის გამო-
წვევის დროს მოხრის რეფლექსი შეკავებას განიცდის და, პირიქით, მოხრის
რეფლექსი შემაკავებელ გავლენას ახდენს გაშლის რეფლექსზე.

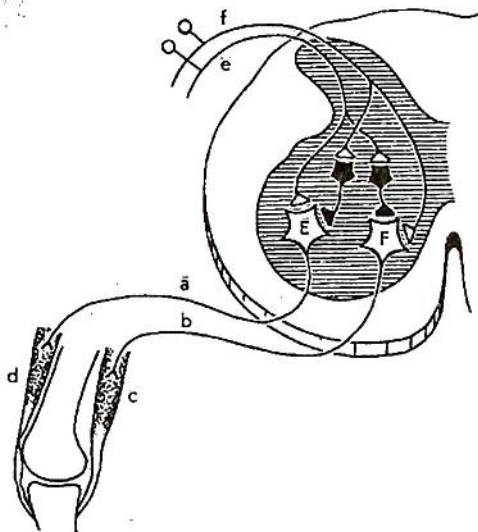
ერთი სახსრის ანტაგონისტურ რეფლექსურ რკალებს შორის არსებულ
ურთიერთშემაკავებელ ნერვულ კავშირების ერთობლიობას შე უ ლ ლ ე ბ უ ლ ი
ა ნ უ რ ე ც ი პ რ ო კ უ ლ ი ი ნ ე რ ვ ა ც ი ა ეწოდება. ხოლო ნერვულ უჯრედთა
შეკავებას, რომელსაც იწვევს ანტაგონისტური რეფლექსური რკალის გააქტი-
ვება, – რ ე ც ი პ რ ო კ უ ლ ი შე კ ა ვ ე ბ ა (შერინგტონი).

ზოგადი შეკავების პრინციპი. შე რ ი ნ გ ტ ო ნ ი ს მიერ მოწოდებული
პრინციპი რეციპროკული შეკავების შესახებ საფუძველად უდევს ერთი სახსრის
ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური რეაქციების კოორდინაციას. მაგრამ
ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გაცილებით უფრო რთულია და
ხშირად გულისხმობს თითქმის ყველა სახსრის კუნთების რეფლექსური
მოქმედების ერთმანეთთან შეთანხმებას. ასე მაგალითად, სპინალურ კატას თუ
გავულიზიანებთ ერთ-ერთ დორსალურ ფესვს, რომელიც კუდიდან გამოსულ
მგრძნობიარე ბოჭკოებს შეიცავს, კუდი გადაიხრება გალიზიანებული ფესვის
მხარეზე. ამ რეფლექსის მიმდინარეობის პერიოდში ცენტრალურ შეკავებას
განიცდის არა მარტო კუდის ის კუნთები, რომლებიც გალიზიანების საწინა-

აღმდგომი მხარეზეა, არამედ უკანა კიდურის მთელი მუსკულატურაც: როგორც მომხრელები, ისე გამშლელები. მსგავსი ფაქტების საფუძველზე იბერიტა-შვილმა ჩამოაყალიბა რეფლექსთა კოორდინაციის შემდეგი კანონზომიერება:

ნებისმიერი რეფლექსური რეაქციის პერიოდში აქტივდება მხოლოდ ის ნერვული რკალი (ან რკალები), რომელიც უშუალოდ მონაწილეობს მოცემული რეაქციის განხორციელებაში, ხოლო სხვა რეფლექსური რკალები შეკავებულ მდგომარეობაში გადადის.

აღნიშნული განმარტებიდან გამომდინარეობს, რომ ნებისმიერი რეფლექსური რეაქცია რეალიზდება ცნს-ში განვითარებული ზოგადი შეკავების

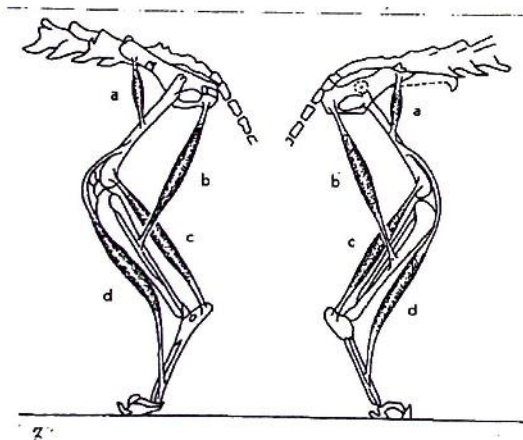


სურ. 73. რეციპროკული ინერვაციის სქემა.

F - ფლექსორული (მოხრის) რეფლექსური რკალის მოტონეირონი, E - ექსტენზორული (გამშლელი) მოტონეირონი. a, b - მათი აქსონები, c - მომხრელი კუნთი, d - გამშლელი კუნთი, e - გაშლის რეფლექსის აფერენტული ბოჭკო, f - მოხრის რეფლექსის აფერენტული ბოჭკო. მუქი სინაპსი შემაკავებელია, ნათელი - ამაგზნებელი. სქემიდან ჩანს, რომ მოხრის რეფლექსის აფერენტული ბოჭკო F მოტონეირონის აგზნების პარალელურად E მოტონეირონს აკავებს მუქი ინტერნეირონით. ხოლო აფერენტული ბოჭკო, რომელიც E მოტონეირონს აგზნებს, შემაკავებლად მოქმედებს F მოტონეირონზე სათანადო შემაკავებელი ინტერნეირონით.

ფონზე. შერინგტონისეული რეციპროკული შეკავება კი ზოგადი შეკავების კერძო გამოვლენაა ერთი სახსრის ფარგალში.

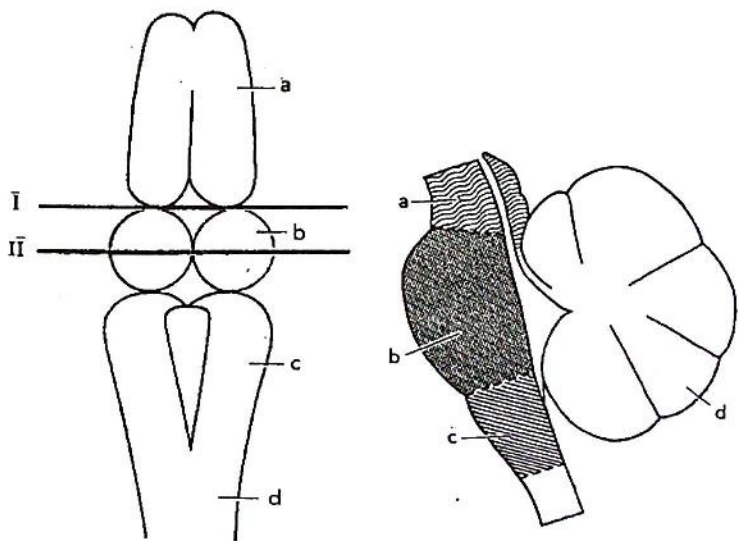
ორსახსრიანი კუნთების რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი. წინა პარაგრაფში განხილული მასალის თანახმად რეციპროკული ინერვაციის ეფექტი ძირითადად ვლინდება ერთი სახსრის საპირისპირო ფუნქციის მქონე კუნთების (მომხრელებისა და გამშლელების) საკოორდინაციო აპარატებს შორის. ამიტომ მნიშვნელობა აქვს იმის ცოდნას თუ როგორი კუნთები მიეკუთვნება მომხრელებს (ანუ ფლექსორებს) და როგორი – გამშლელებს (ანუ ექსტენზორებს). ისეთი კუნთების შემთხვევაში, რომლებიც მხოლოდ ერთ სახსარს ემსახურება (ე.წ. ერთსახსრიანი კუნთები) საკითხი ადვილად წყდება: თუ კუნთს ისეთი მდებარეობა აქვს, რომ მისი შეკუმშვა სახსრის მოხრას იწვევს, იგი მომხრელია. ხოლო თუ კუნთის შეკუმშვა სახსრის გაშლას იწვევს იგი გამშლელია. 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, ძნელდება კუნთის მდებარეობის მიხედვით იმის დადგენა ფლექსორია იგი თუ ექსტენზორი. ასეთი კუნთებია, მაგალითად, კანჭის ტყუბი კუნთი, რომელიც პროქსიმალურ სახსარს (მუხლის სახსარს) ხრის, ხოლო დისტალურს (წვივ-ტერფის სახსარს) შლის (სურ. 74, c); ნახევრადმეცოვანი კუნთი მენჯბარძაყის სახსარს შლის, ხოლო მუხლის სახსარს ხრის. ამისგან განსხვავებით, მუხლის ოთხთავა კუნთი მენჯბარძაყის სახსარს ხრის, ხოლო მუხლის სახსარს შლის და ა.შ. ამგვარი კუნთების



სურ. 74. უკანა კიდურის ერთსახსრიანი და ორსახსრიანი კუნთები (სქემა)
 a - ერთსახსრიანი კუნთები. b - მუხლის სახსრის მომხრელი კუნთი.
 c - წვივ-ტერფის სახსრის გამშლელი კუნთები. d - წვივ-ტერფის სახსრის მომხრელი კუნთები.

შემთხვევაში ლაპარაკი შეიძლება მხოლოდ ფუნქციურ მომხრელებზე და ფუნქციურ გამშლელებზე იმის მიხედვით, თუ რომელ რეფლექსში ხდება მათი რეფლექსური შეკუმშვა. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ კანჭის ტყუპი კუნთი იკუმშება კიდეურის საერთო გაშლის რეფლექსში, ხოლო შეკავენას განიცდის მოხრის რეფლექსში. ნახევრადმყესოვანი კუნთი კი, პირიქით, იკუმშება კიდეურის საერთო მოხრის რეფლექსში და კავდება გაშლის რეფლექსში. იგივე კანონზომიერება შეიმჩნევა სხვა ორსახსრიანი კუნთების მიმართ: ყველა მათგანი იკუმშება იმ რეფლექსში, როგორ ფუნქციასაც ასრულებს იგი დისტალური სახსრის მიმართ.

ამრიგად, მრავალსახსრიანი კუნთების ფუნქციური კლასიფიკაციისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს მათ დამოკიდებულებას დისტალურ სახსართან: თუ კუნთი დისტალურ სახსარს ხრის იგი ფუნქციური ფ ლ ე ქ ს ო რ ი ა, ხოლო კუნთი, რომელიც დისტალურ სახსარს შლის, ფუნქციური ე ქ ს ტ ე ნ - ზ ო რ ი ა.



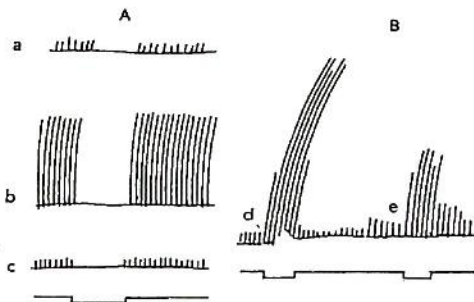
სურ. 75. A - ბაყაყის თავის ტვინის სქემა.
 a - დიდი ტვინის ჰემისფეროები საყნოსავი წილებით; b - მხედველობის ბორცვები; c - მოგრძო ტვინი; d - ზურგის ტვინი. I და II თავის ტვინის გადაკვეთის დონეები. მარილის კრისტალის მოთავსება თავის ტვინის გადაკვეთის ზედაპირზე (II) იწვევს რეფლექსების ფარული პერიოდის მკვეთრ გაზანგრძლივებას (სეჩენოვის მიხედვით).
 B - თავის ტვინის ღეროს სქემა.
 a - შუა ტვინი, b - ვაროლის ტვინი, c - მოგრძო ტვინი, d - ნათხემი.

პროქსიმალური სახსრის მიმართ მრავალსახსრიანი კუნთი ფიქსატორის როლს ასრულებს და ამით იცავს მას დაზიანებისაგან.

ზოგადი შეკავების ნერვული მექანიზმი. ჯერ კიდევ 1862 წელს სეჩენოვმა აღმოაჩინა, რომ თავის ტვინის ზოგადი განყოფილების გაღიზიანება ცხოველის რეფლექსური მოქმედების შეკავებას იწვევს. სენენოვის ცდის არსი შემდეგში მდგომარეობდა: თუ ბაყაყს, რომელსაც თავის ტვინი გადაკვეთილი აქვს მხედველობის ბორცვების დონეზე (სურ. 75), ერთ-ერთ უკანა კიდურს ჩავაყოფინებთ რომელიმე მუავას სუსტ ხსნარში, გარკვეული ხნის შემდეგ ბაყაყი სწრაფად ამოიღებს ამ კიდურს ხსნარიდან. ეს ტიპიური თავდაცვის რეფლექსია, ფომლის საშუალებითაც ცხოველი სცილდება მისთვის უსიამოვნო გამღიზიანებელს — მუავას. დროის ის მონაკვეთი, რომელიც გაღის მუავაში კიდურის ჩაშვებიდან ამოღებამდე, რეფლექსის ლატენცური პერიოდი და მისი ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ამ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატის აგზნებადობაზე. თუ ამის შემდეგ მხედველობის ბორცვებზე სუფრის მარილის კრისტალს (NaCl) მოვათავსებთ და გავიმორებთ ზემოთ აღწერილ ცდას, ვნახავთ, რომ თავდაცვის რეფლექსი 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 გავაღიზიანებთ ელექტროდენით. ამგვარი ცდების საფუძველზე სეჩენოვი იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ თავის ტვინის გარკვეულ უბნებში განლაგებულია ისეთი ნერვული კომპლექსები, რომელთა გააქტივება ზურგის ტვინის რეფლექსების შეკავებას იწვევს.

შემდგომი გამოკვლევებით დაზუსტდა თავის ტვინში იმ უბნების ლოკალიზაცია, რომლებიც შემკავებელ გავლენას ახდენენ ზურგის ტვინზე. 1944 წელს მეგუნისა და თანამშრომლების მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ თავის ტვინის ღეროს (მოგრძო ტვინი, ვაროლის ხიდი და შუა ტვინი) ცენტრალური ნაწილის გაღიზიანება ძლიერ ფუნქციურ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინზე (სურ. 75, B). ტვინის ღეროს ცენტრალურ ნაწილს რეტიკულურ (ანუ ბადისებრ) ფორმაციას უწოდებენ, ვინაიდან ამ უბანში ნერვული უჯრედები მეტნაკლებად დიფუზურად არის განაწილებული. მათი მორჩები (დენდრიტები და აქსონები) ისეა ერთმანეთში გადახლართული, რომ ბადისებრ სტრუქტურას ქმნიან. ამ სტრუქტურის კაუდალური განყოფილება, რომელიც ვაროლის ხიდში და მოგრძო ტვინშია მოთავსებული, ზურგის ტვინის რეფლექსების შეკავებას განაპირობებს. ხაზი უნდა გაეყვას იმ გარემოებას, რომ კაუდალური რეტკულური ფორმაციის გაღიზიანება ერთ რომელიმე წერტილში აკნინებს არა ერთ რომელიმე რეფლექსს არამედ ზურგის ტვინის თითქმის ყველა მოტოროლ რეაქციას. მაშასადამე, ვაროლის ხიდისა და მოგრძო ტვინის რეტკულური ფორმაციის გააქტივება დიფუზურ ანუ ზოგად შეკავებას იწვევს ზურგის ტვინში (სურ. 76, A).

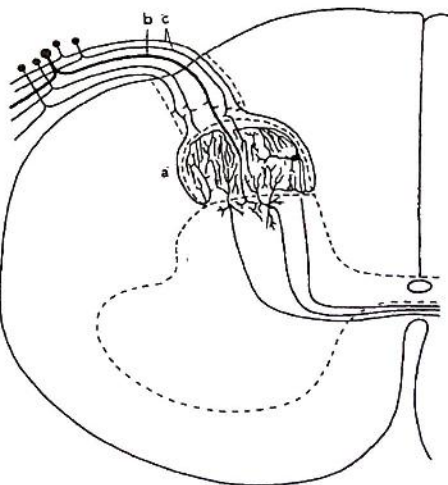
ჟელატინური სუბსტანციის როლი ზოგად შეკავებაში. ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების ზოგადი შეკავება აღწერილია სპინალურ ცხოველებშიც. ცხადია, ასეთ ცხოველებში ზოგადი შეკავება არ შეიძლება გამოწვეული იყოს თავის ტვინის რეტკულური ფორმაციით, ვინაიდან თავის



სურ. 76. ბაღებრივი ფორმაციის სხვადასხვა უბნების გალიზიანების ეფექტები.

A – მუხლის სახსრის მომხრელის (a), გამშლელის (b) და ქუთუთოს დამხურავი (c) კუნთების ერთხელობრივი რეფლექსური შეკუმშვები. ბაღებრივი ფორმაციის ვენტრომედიალური უბნის რიტმული გალიზიანება (სასიგნალო ხაზის დაწვევა) რეფლექსური შეკუმშვების ზოგად შეკაეებას იწვევს.

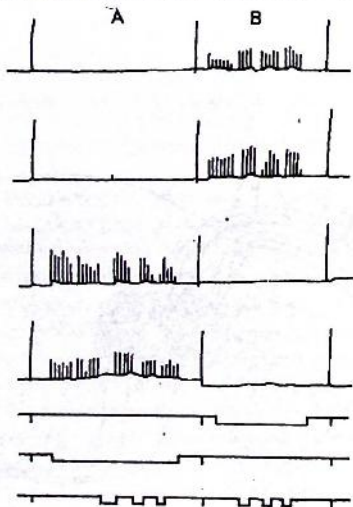
B – კუნთების რეფლექსური შეკუმშვები გამოიწვევა დიდი ტვინის ქერქის (d) და პერიფერიული ნერვის (e) გალიზიანებით. ბაღებრივი ფორმაციის როსტროლატერალური უბნის გალიზიანება (სასიგნალო ხაზის დაწვევა) რეფლექსური შეკუმშვების გააღვილებას (გაძლიერებას) იწვევს (მეფუნია).



სურ. 77. ადამიანის ზურგის ტვინის განივი კრილი (სქემა).

a - ევლატინური სუბსტანცია, b - მსხვილი აფერენტული ბოჭკო, რომელიც გადის ევლატინურ სუბსტანციას, c - წერილი აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც სინაპსებით მთავრდება ევლატინურ სუბსტანციაში.

ტვინიდან მომავალი ყველა ნერვული ბოჭკო გადაკვეთილია ზურგის ტვინის პირველი სეგმენტის დონეზე. მასასადამე, ცნს-ში თავის ტვინის რეტიკულური 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 **ჟ ე ლ ა ტ ი ნ უ რ ი ს უ ბ ს ტ ა ნ ც ი ა**, რომელიც პირველად იტალიელმა როლანდომ აღწერა და ამიტომ მას როლანდოს ნივთიერებასაც (SGR) უწოდებენ (სურ. 77). დასკვნა ეულატინური სუბსტანციის ზოგადშემკავებლური ფუნქციის შესახებ თავდაპირველად გამოტანილ იქნა არაპირდაპირი ცდების საფუძველზე, რომელთა მიხედვითაც სპინალურ ცხოველებში სხეულის ზედაპირის თერმული გაღიზიანება, ან შინაგანი ორგანოების მექანიკური გაღიზიანება, მოტორული რეფლექსების შესუსტებას იწვევდა (ბერიტაშვილი). მოგვიანებით პირდაპირი ცდებით იქნა ნაჩვენები, რომ სპინალურ და ლუმბალურ კატეხში ეულატინური სუბსტანციის წერტილოვანი გაღიზიანება ელექტროდებით აკავებს უკანა კიდურების კუნთების (მომხრელებისა და გამშლელების) რეფლექსურ შეკუმშვებს (იოსელიანი) (სურ. 78).

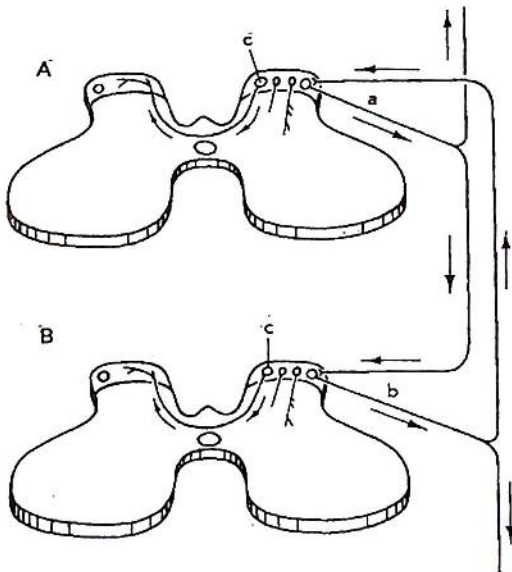


სურ. 78. სპინალური რეფლექსების ზოგადი შეკავება ეულატინური სუბსტანციის გაღიზიანებით.

A - მარჯვენა ნახევრადმეცხოვანი და ოთხთავა კუნთების ერთხელობრივი შეკუმშვები მარჯვენა მხარის L₇ დორსალური ფესვის გაღიზიანებაზე (მეორე სასიგნალო ხაზი). B - მარცხენა თანამოსახლე კუნთების შეკუმშვები მარცხენა L₇ დორსალური ფესვის გაღიზიანებაზე (პირველი სასიგნალო ხაზი). მესამე სასიგნალო ხაზი - ეულატინური სუბსტანციის რიტმული გაღიზიანების პერიოდები (იოსელიანი).

საფურადღებოა, რომ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება კავდება არა მხოლოდ გალიზიანებულ მხარეზე, არამედ მოპირდაპირე მხარეზეც და არა მხოლოდ იმავე სეგმენტში, არამედ დაშორებულ სეგმენტებშიც. ამრიგად, ევლათინური სუბსტანციის გააქტივების შედეგად ზურგის ტვინში ვითარდება ზოგადი შეკავება.

ევლათინური სუბსტანციის ლოკალიზაცია და სტრუქტურა. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში (ძუძუმწოვრებში) ევლათინური სუბსტანცია მოთავსებულია ზურგის ტვინის დორსალურ ნახევარში და უკანა რქაზე



სურ. 79. ზურგის ტვინის ევლათინური უჯრედებით შექმნილი პროპრიოსპინალური ნერვული წრის სქემა.

A სეგმენტი. ევლათინური უჯრედის აქსონი (a) გამოდის თეთრი ნივთიერების ლატერალურ ლარში; იყოფა ორად და იღებს კრანიალურ და კაუდალურ მიმართულებას. ეს უკანასკნელი B სეგმენტის დონეზე ისევ შედის რუხ ნივთიერებაში და სინაპსით მთავრდება ისევ ევლათინურ უჯრედებზე. B სეგმენტის ევლათინური უჯრედის აქსონიც (b) გამოდის თეთრ ნივთიერებაში, იყოფა ორად. მისი კრანიალური ტოტი A სეგმენტის დონეზე სინაპსით მთავრდება აქ არსებულ ევლათინურ უჯრედებზე. ამრიგად შეიქმნება ზურგის ტვინის ევლათინური მოკლე პროპრიოსპინალური წრეები. ევლათინური სუბსტანციის მედიალურ კიდეებთან განლაგებული ზოგიერთი უჯრედის აქსონი გადადის უკანა კომისურის გზით კონტრალატერალურ მხარეზე და უკავშირდება ამ მხარის ევლათინურ უჯრედებს.

ჩანჩითა ჩამოცმული. იგი ზურგის ტვინის მთელ სიგრძეზე გვხვდება; მაგრამ ყველაზე უკეთ განვითარებულია კისრისა და გავა-წელის გამსხვილებებში. იგი შეიცავს, ძირითადად, მცირე ზომის ნერვულ უჯრედებს. ამ ნეირონთა აქსონები წვრილია და მოკლე. მათი უმრავლესობა უხვად იტოტება და სინაპსებით მთავრდება ისევე ეელატიურ უჯრედებზე ან შუამდებარე და მამოძრავებელი ნეირონების დენდრიტებზე, რომლებიც დიდი რაოდენობით იჭრება დორსალური რქიდან ეელატიურ სუბსტანციაში. ზოგიერთ ეელატიურ უჯრედს გრძელი აქსონი აქვს, რომელიც რუხი ნივთიერებიდან გამოდის თეთრი ნივთიერების გვერდით ლარში, იღებს კრანიალურ ან კაუდალურ მიმართულებას და 2 - 3 სეგმენტის ფარგლებში ისევ რუხ ნივთიერებაში შედის. აქ ეს აქსონები სინაპსებით უკავშირდება ისევ ეელატიურ უჯრედებს. ამის შედეგად იკვრება სხვადასხვა სიგრძის ნერვული წრე, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს სხვადასხვა სეგმენტის ეელატიურ უჯრედებს. მათ პ რ ო პ რ ი ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ წრეებს უწოდებენ. ეელატიური აქსონების ნაწილი გაივლის რუხი ნივთიერების უკანა შესართავს (სურ. 79) და მეორე მხარეზე გადადის. ეელატიური სუბსტანციის ასეთი ვრცელი კავშირების გამო, აგზნება, რომელიც ერთ რომელიმე უბანში წარმოიშობა, პროპრიოსპინალური წრეების გზით გავრცელდება მეზობელ და დაშორებულ სეგმენტებზე, ხოლო გადაჯვარედინებული აქსონების გზით გადავა საწინააღმდეგო მხარეზე და გააქტივებს კონტრალატერალური მხარის ეელატიურ უჯრედებს. ამრიგად, ამოქმედდება ეელატიური სუბსტანციის მთელი მასა, რაც ზურგის ტვინის ზოგად შეკავებას განაპირობებს (იოსელიანი).

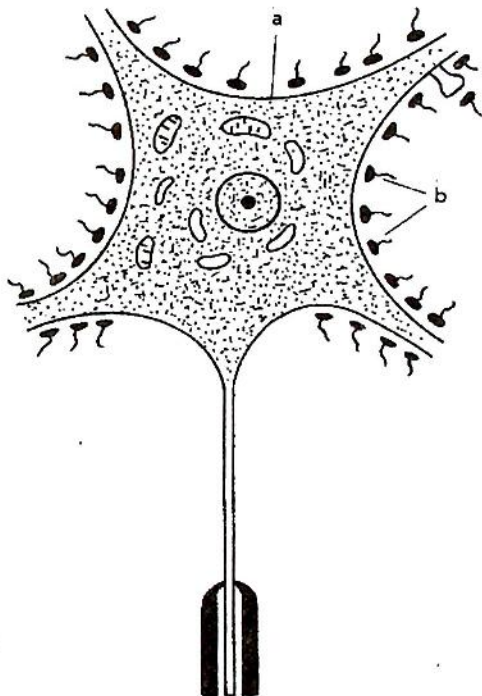
სპინალური ნეირონების აგზნების მექანიზმი

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ცალკეულ 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, ერთი 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 მამოძრავებელ ნეირონთან. ამიტომაც აგზნებისა და შეკავების კანონზომიერებებს მოტონეირონის მაგალითზე განვიხილავთ.

ნორმალურ ორგანიზმებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ხდება იმ ნერვული იმპულსების ზეგავლენით, რომლებიც მასზე მოქმედებს დორსალური ფესვის აფერენტული ბოჭკოებით, შუამდებარე ნეირონების აქსონებით ან თავის ტვინიდან ჩამომავალი ბოჭკოებით. ყველა შემთხვევაში მოტონეირონების

აგ ზნება, ძირითადად, ერთი და იგივე კანონზომიერებით ვითარდება. ამიტომ საკმარისია ერთ-ერთი შემთხვევის განხილვა.

მამოძრავებელი ნეირონის მთელ ზედაპირზე (გარდა აქსონისა), განლაგებულია მრავალი სინაპსი (სურ. 80). დადგენილია, რომ თითოეულ მოტონეირონს 6000-მდე აქსოსომატური და აქსოლენტრიტული სინაპსი აქვს. ზოგიერთი მათგანში უჯრედის აგ ზნებას იწვევს, ზოგი კი – შეკავებას. ელექტრონული მიკროსკო-



სურ. 80. ნერვული უჯრედის სხეულზე განლაგებული სინაპსები.

a - ძალის ზურვის ტვინის ვენტრალური რქის მოტონეირონი მასზე განლაგებული სინაპსური დაბოლოებებით (b) (კახალი).

პით შესწავლის შედეგად გაირკვა, რომ ცენტრალური სინაპსების შემთხვევაშიც პრესინაპსური დაბოლოებები სინაპსურ ბუშტუკებს შეიცავს. პოსტსინაპსური მემბრანის გარკვეული უბნები (კერძოდ, სუბსინაპსური მემბრანა) ელექტრულად აუგ ზნებადია, მაგრამ მაღალ მგრძობელობას იჩენს სპეციფიკური ქიმიური ნივთიერების მიმართ. სუბსინაპსური მემბრანის გააქტივება არ ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით, ე.ი. არ ახასიათებს გალიზიანების ზღურბ-

ლი, იგზნება ლოკალურად და გრადუალურად და არ გადადის რეფრაქტერულ მდგომარეობაში. მაშასადამე, მოტონეირონების სუბსინაპსური მემბრანა, თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით, ძლიერ წააგავს ჩონჩხის კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას, ე.ი. ტიპური „ქიმიური“ მემბრანაა.

ბუნებრივ პირობებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ტრანსსინაპსურად ხდება და თანაც ქიმიური მექანიზმით: პრესინაპსიდან გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება – ტრანსმიტერი, რომელიც მოქმედებს პოსტსინაპსურ უჯრედზე და სათანადო ეფექტს იწვევს. ცენტრალურ სინაპსებში ტრანსმიტერის როლს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება ასრულებს. იგი შეიძლება იყოს: აცეტილქოლინი, ნორადრენალინი, გლუტამინის მჟავა, გლიცინი, ვამპ-ამინო-უბოს-მჟავა და სხვა (ამის გამო ცნს-ში სინაპსური ეფექტების განხილვის დროს ხშირად მსჯელობა იქნება ზოგადად ტრანსმიტერზე და არა რომელიმე კონკრეტულ ნივთიერებაზე).

მოსვენების მემბრანული პოტენციალი და აგზნების დენი. ზურგის ტვინის მამოძრავებელი ნეირონი ტიპური მულტიპოლარული უჯრედია. მისი სხეული, ისევე როგორც აქსონი, გარედან დაფარულია ნახევრად განვლადი მემბრანით, რომელიც პოლარიზებულია. ამიტომ, თუ მიკროელექტროდით გავჩხვლეტთ ზედაპირულ მემბრანას, მიკროელექტროდთან დაკავშირებული ოსცილოგრაფი აღრიცხავს მემბრანულ პოტენციალს, რომლის სიდიდე მოსვენების მდგომარეობაში მერყეობს -60 - 80 მვ-ის ფარგლებში (საშუალოდ, -70 მვ).

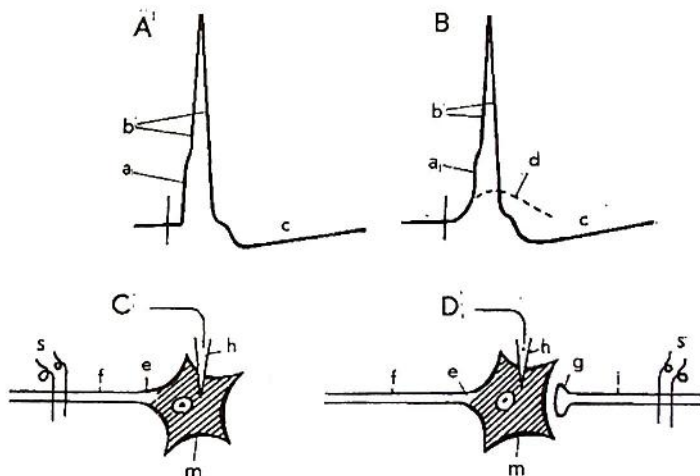
ექსპერიმენტის პირობებში მამოძრავებელი უჯრედების აგზნება შეიძლება გამოვიწვიოთ სათანადო სეგმენტის როგორც დორსალური, ისე ვენტრალური ფესვის გაღიზიანებით. პირველ შემთხვევაში ნერვული იმპულსი მოტონეირონის მიაღწევს მგრძნობიარე ან შუამდებარე ნეირონის აქსონით და სინაპსის საშუალებით იმოქმედებს მასზე. მოტონეირონის 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 გააქტივების ამგვარ ტიპს ა ნ ტ ი - დ რ ო მ უ ლ ს უწოდებენ.

მოტონეირონის აგზნების დროს აღიძვრება მოქმედების დენი, რომლის კონფიგურაცია დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა გზით მოხდა უჯრედის გააქტივება. ანტიდრომული აგზნების შემთხვევაში უჯრედშიდა მიკროელექტროდი (ე.ი. მიკროელექტროდი, რომლის წვეტი უჯრედის შიგნით არის მოთავსებული) აღრიცხავს პოტენციალს, რომელიც ორი კომპონენტისაგან შედგება (სურ. 81, A, C). პირველი კომპონენტი წარმოდგენილია შედარებით ნელი და მცირე ამპლიტუდის პოტენციალით. თუ რაიმე მიზეზით მოტონეირონის სხეულის აგზნებადობა დაქვეითებულია, მაშინ ანტიდრომულად გავრცელებული აგზნება შეიძლება ვერ შევიდეს სხეულში. ასეთ შემთხვევაში მიკროელექტროდი აღრიცხავს მხოლოდ პირველ კომპონენტს. ამგვარი ცდებით დამტკიცებულია, რომ ანტიდრომული აგზნების პირველი კომპონენტი აქსონის საწყისი სეგმენ-

ტის აგზნებას შეესაბამება, ხოლო მეორე კომპონენტი (მაღალამპლიტუდიანი პიკი) – სხეულისა და დენდრიტების აგზნებას. შესაბამისად მათ „სს სპაიკს“ და „სდ სპაიკს“ უწოდებენ (სპაიკი პიკოვანი პოტენციალის სინონიმი).

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: „სს სპაიკი“ და „სდ სპაიკი“ (სურ. 81, B, D).

თუ ორთოდრომული გაღიზიანება ქვეზღურბლოვანია, მაშინ მოტონეირონში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა და უჯრედშიდა მიკროელექტროდი



სურ. 81. ზურგის ტვინის მოტონეირონის გააქტივების ორი გზა და გამოწვეული უჯრედშიდა პოტენციალები.

A – უჯრედშიდა პოტენციალი ანტიდრომული გააქტივების დროს: a - აქსონის საწყისი სეგმენტის პოტენციალი (IS სპაიკი), b - სხეულისა და დენდრიტების ბაზალური ნაწილების პოტენციალი (SD სპაიკი), c - კვალის ჰიპერპოლარიზაცია.

B – უჯრედშიდა პოტენციალი ორთოდრომული გააქტივების დროს: a - IS სპაიკი, b - SD სპაიკი, c - კვალის ჰიპერპოლარიზაცია, d - პოსტ-სინაპსური პოტენციალი.

C – მოტონეირონის ანტიდრომული და D – ორთოდრომული გაღიზიანების სქემა: m - მოტონეირონის სხეული, e - აქსონის საწყისი სეგმენტი, s - გამაღიზიანებელი ელექტროდების ორი წყვილი, i - აფერენტული ბოჭკო, g - მისი სინაპსი, h - უჯრედშიდა მიკროელექტროდები.

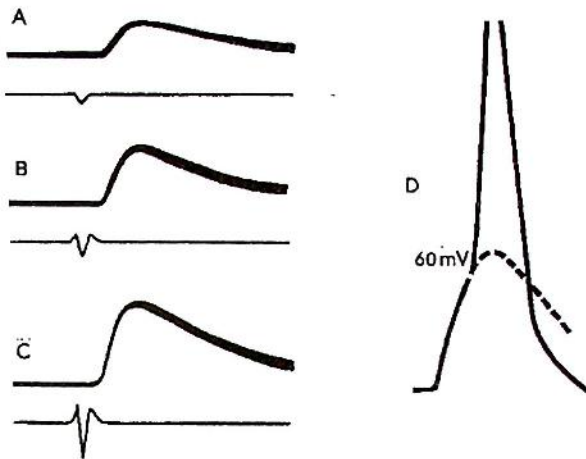
აღრიცხავს მხოლოდ მცირე ამპლიტუდის ნელ პოტენციალს, რომელიც ფარული პერიოდის მიხედვით შეესაბამება ორთოდრომული აგზნების პირველ კომპონენტს. ეს ნელი პოტენციალი გრადუალურია და არ ახასიათებს რეფრაქტერობა. მაშასადამე, იგი უჯრედის პოსტსინაპსური მემბრანის (კერძოდ, სუბსინაპსური მემბრანის) ლოკალურ აგზნებას გამოხატავს. ამიტომაც მას პოსტსინაპსური პოტენციალი უწოდებენ.

განხილულ სურათებში ყურადღებას იპყრობს ის ფაქტი, რომ ორთოდრომული აგზნების დროსაც აქსონის საწყისი სეგმენტის პოტენციალი (სს სპაიკი) მუდამ წინ უსწრებს სომა-დენდრიტულ პოტენციალს (სდ სპაიკს). ეს იმაზე მიუთითებს, რომ ტრანსსინაპსურად გააქტივების დროსაც კი მოტონერიონში გავრცელებადი აგზნება ჯერ აქსონის საწყის სეგმენტში წარმოიშობა და მხოლოდ შემდეგ ვრცელდება როგორც პერიფერიულად, ასევე ცენტრალურად (ანუ უჯრედის სხეულისაკენ).

მოტონერიონებში მოქმედების დენს თითქმის ყოველთვის თან ახლავს საკმაოდ ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი. იგი მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას გამოხატავს, რომელიც გავრცელებადი აგზნების შემდეგ ვლინდება. ამიტომაც მას კვალის ჰიპერპოლარიზაცია ს უწოდებენ (სურ. 81, B). დადებითი პოტენციალის გაჩენა მოტონერიონებში აგზნებადობის დაქვეითებას იწვევს, რის გამოც კვალის ჰიპერპოლარიზაციის პერიოდში გაძნელებულია უჯრედის განმეორებითი აგზნება. სწორედ ამიტომ არის, რომ ბუნებრივ პირობებში მოტონერიონების რიტმული აგზნების სიხშირე შედარებით დაბალია.

მოტონერიონის ამაგზნებელი პოსტსინაპსური პოტენციალის იონური მექანიზმი. ამაგზნებელი სინაპსის გააქტივების დროს პრესინაპსიდან გამოიყოფა ტრანსმიტერი, რომელიც მოსვენების პერიოდში სინაპსურ ვეზიკულებშია მოთავსებული. იგი დიფუზიით აღწევს პოსტსინაპსურ მემბრანას; უკავშირდება ზედაპირულად განლაგებულ ქემორეცეპტორულ მოლეკულებს და ზრდის მემბრანის იონურ განვლადობას. ამის შედეგად თავისუფალი იონები (ძირითადად Na^+) გადაადგილდება ტრანსმემბრანულად ელექტროქიმიური გრადიენტის მიმართულებით და მოხდება პოსტსინაპსური მემბრანის ნაწილობრივი დეპოლარიზაცია, რასაც უჯრედშიდა მიკროელექტროდი ნელი პოსტსინაპსური პოტენციალის სახით აღრიცხავს (სურ. 82). 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 ამაველი ფაზა 2 მს-ს გრძელდება, ხოლო დამავალი ფაზა - 10 დან 15 მს-მდე. თუ პერიფერიული გამლიზიანებელი მოქმედებს მსხვილ აფერენტულ ბოჭკოებზე, რომლებიც თანაბარი სისწრაფით ატარებს აგზნებას, მაშინ გალიზიანების გამლიერების საპასუხოდ იზრდება აპსპ-ს ამპლიტუდა, მაგრამ ხანგრძლივობა არ იცვლება. ამიტომ მიღებულია, რომ მოტონერიონების აპსპ, უმეტეს შემთხვევაში, ჯამური პოტენციალია და რამდენიმე პოსტსინაპსური პოტენციალის სივრცითი სუმაციის შედეგია.

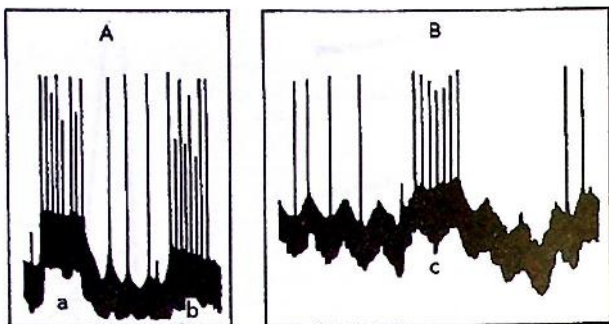
გავრცელებადი აგზნება, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თავდაპირველად აქსონის საწყის სეგმენტში აღიძვრება, ვინაიდან ამ უკანასკნელის აგზნებადობა გაცილებით მაღალია, ვიდრე უჯრედის დანარჩენი ნაწილების. ასე მაგალითად,



სურ. 82. ამაგ ზნებელი პოსტსინაპსური პოტენციალები (აპსპ). აფერენტული ბოჭკოს გალიზიანების საპასუხოდ მოტონერიონიდან უჯრედშიდა მიკროელექტროდით გამოიყვანება უარყოფითი პოსტსინაპსური პოტენციალი. A, B, C – მზარდი გალიზიანების ეფექტები. სურათიდან ჩანს, რომ როცა აპსპ ზღვრული სიდიდის ხდება, უჯრედში აღიძვრება პიკოვანი პოტენციალი (D). აპსპ-ს ქვემოთ - დორსალური ფესვის აგ ზნების პოტენციალი (ეკლსის მიხედვით).

ძუძუმწოვრებში აქსონის საწყისი სეგმენტის აგ ზნებისათვის საკმარისია მემბრანის დეპოლარიზაცია 9 – 10 მვ-ით, მაშინ როცა უჯრედის სხეულში გავრცელებადი აგ ზნება წარმოიშობა მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მემბრანის დეპოლარიზაცია 30 – 40 მვ-ს მიაღწევს.

შუამდებარე ნეირონების პოსტსინაპსური პოტენციალის იონური მექანიზმი. აფერენტული იმპულსების ზეგავლენით შუამდებარე ნეირონების გააქტივებაც ქიმიური მექანიზმით ხდება. შუამდებარე ნეირონებში აპსპ-ს ხანგრძლივობა გაცილებით მეტია, ვიდრე მოტონერიონებში. ამის მიზეზი ის არის, რომ შუამდებარე ნეირონებთან დაკავშირებულია სხვადასხვა დიამეტრის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც აგ ზნებას სხვადასხვა სისწრაფით ატარებს. ამიტომ მგრძობიარე ნერვის ერთხელობრივი გალიზიანების შემთხვევაშიც კი აფერენტული იმპულსები სხვადასხვა დროს მიაღწევს შუამდებარე ნეირონს, რის გამოც იონური განვლადობის გაზრდა უფრო დიდი ხნით მოხდება და შესაბამისად გახანგრძლივდება პოსტსინაპსური პოტენციალი. მაშასადამე, შუამდებარე ნეირონებში აპსპ უფრო დიდი ხნის განმავლობაში მოქმედებს ნეირონის სხეულზე და აქსონის საწყის სეგმენტზე და ამ უკანასკნელის რიტმულ აგ ზნებას განაპირობებს (სურ. 83). უჯრედშიდა მიკროელექტროდების გამოყენებით, ნაჩვენებია, რომ შუამდებარე ნეირონებში გავრცელებადი აგ ზნება აქსონის



სურ. 83. ზურგის ტვინის შუამდებარე ნეირონის ჯგუფური განმუხტვები.

A და B შუამდებარე ნეირონის სპონტანური აქტივობის ფონზე სათანადო აფერენტული ბოჭკოს გაღიზიანების საპასუხოდ ნეირონში წარმოიშობა წელი დეპოლარიზაციული ტალღა, რომელზეც განლაგებულია შედარებით მაღალი სიხშირის ჯგუფური განმუხტვები (a, b, c).

საწყისი სეგმენტიდან მხოლოდ პერიფერიულად ვრცელდება და არ შედის ნეირონის სხეულში. არსებული ვარაუდის მიხედვით ამის მიზეზი ის უნდა იყოს, რომ შუამდებარე ნეირონის ზედაპირი, წითელი კუნთოვანი ბოჭკოს მსგავსად, თითქმის მარტო ქიმიურ მემბრანას შეიცავს. ამ ნეირონების ერთ-ერთ თავისებურებას წარმოადგენს კვალის ჰიპერპოლარიზაციის არ არსებობა, რის გამოც უჯრედს შეუძლია მაღალი სიხშირით აიგზნოს. ზოგიერთი შუამდებარე უჯრედის რიტმული აგზნების სიხშირე 1000 - 1500 კც-ის ტოლია.

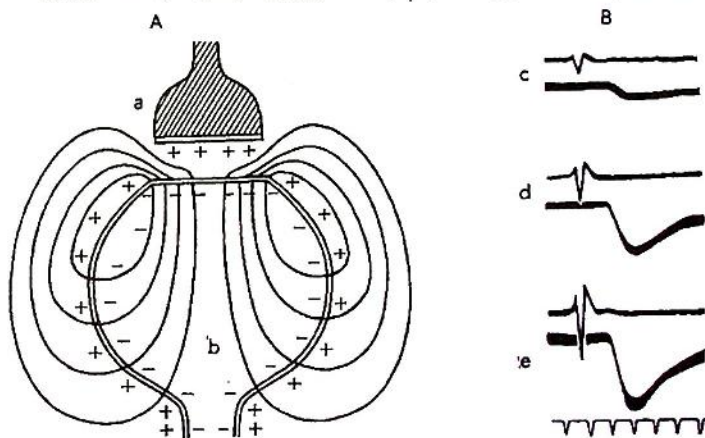
სპინალურ ნეირონთა შეკავების მექანიზმი

ცენტრალური შეკავების ბუნება. ნერვულ უჯრედთა შეკავება, აგზნებისაგან განსხვავებით, ლოკალური პროცესია. ამიტომ პერიფერიაზე იგი შესაბამისი ორგანოს უმოქმედობით ვლინდება მხოლოდ. მიუხედავად ამისა, ცენტრალური შეკავება აქტიური პროცესია. შეკავების აქტიური ბუნების გამოვლენა შეიძლება შემდეგი მარტივი ცდით: თუ რომელიმე კუნთის ხანგრძლივი შეკავების ფონზე ისეთ ნერვს გავაღიზიანებთ, რომელიც ამ კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს, კუნთის საპასუხო შეკუმშვა მით უფრო ძლიერი იქნება, რაც უფრო გვიან მოხდება აღნიშნული ნერვის გაღიზიანება. ამ ცდიდან აშკარაა, რომ ხანგრძლივად მიმდინარეობის დროს შეკავების პროცესი თანდათან სუსტდება, ანუ ილღება. ეს კი მის აქტიურ ბუნებაზე მიუთითებს.

მამოძრავებელი ნეირონის პოსტსინაპსური შეკავება. მამოძრავებელ ნეირონებში შემაკავებელი სინაპსები განლაგებულია, ძირითადად, ნეირო-

ნის სომაზე და ზოგჯერ აქსონურ ბორცვაკზეც. შემაკავებელი სინაპსი შეიძლება ეკუთვნოდეს: მგრძობიარე ან შუამდებარე ნეირონების აქსონებს, თავის ტვინიდან ჩამომავალ გრძელ ნერვულ ბოჭკოებს ან კიდევ ანტაგონისტური რეფლექსური რკალების კოლატერალებს. ყველა შემთხვევაში შემაკავებელი იმპულსის ტრანსსინაპსური ზემოქმედება მოტონეირონზე ქიმიური მექანიზმით ხორციელდება: პრესინაპსიდან გამოიყოფა ტრანსმიტერი, რომელიც ჩაიღვრება სინაპსურ ნაპრალში და გარკვეულ ზემოქმედებას მოახდენს პოსტსინაპსური უჯრედის სუბსინაპსურ მემბრანაზე. მაშასადამე, შემაკავებელი და ამაგზნებელი სინაპსების მოქმედების ზოგადი პრინციპი ერთი და იგივეა, მაგრამ განსხვავება ის არის, რომ შემაკავებელი პრესინაპსიდან ისეთი ტრანსმიტერი გამოიყოფა, რომელიც სუბსინაპსური მემბრანის განვლადობას მხოლოდ მცირე ზომის ანიონების ან კათიონების მიმართ ზრდის.

ეკლსმა უჯრედშიდა მიკროელექტროდების საშუალებით დეტალურად შეისწავლა ცენტრალური შეკავების პროცესები და დაადგინა, რომ მოტონეირონის შეკავებისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს Cl^- -სა და K^+ -ის თავი-



სურ. 84. A - პოსტსინაპსური შეკავების სქემა.

a - შემაკავებელი პრესინაპსი, b - პოსტსინაპსური უჯრედი.

წარმოდგენილი სქემის მიხედვით შემაკავებელი სინაპსის გააქტივება პოსტსინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას იწვევს, რის გამოც აგზნების დენი იწყებს მოძრაობას პოსტსინაპსური უბნიდან ნეირონის სხვა უბნებისაკენ, შედის ნეირონში და იწვევს ურედის აგზნებადობის ანელექტროტონურ დაქვეითებას (ეკლსი).

B - შემაკავებელი პრესინაპსის გააქტივების საპასუხოდ უჯრედშიდა მიკროელექტროდით გამოიყვანება დადებითი პოსტსინაპსური პოტენციალი (შპსპ), რომელიც აპსპ-ს სარკისებრ გამოსახულებას წარმოადგენს. სურზე ჩანს, რომ რაც უფრო მეტია პრესინაპსური პოტენციალი, (c, d, e) მით მეტია შპსპ-ს ამპლიტუდა (კერტიხი და ეკლსი).

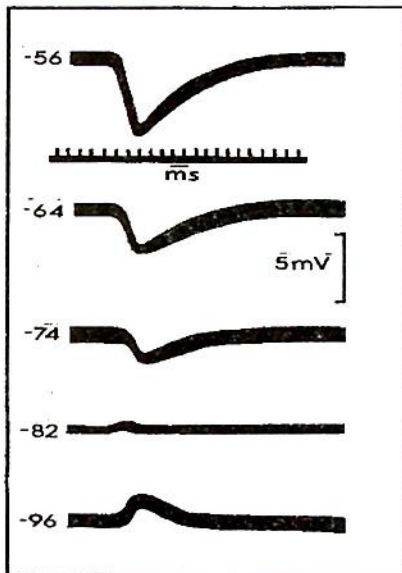
სუფალ იონებს. შემაკავებელი სინაპსის გააქტივების დროს პრესინაპსიდან გამოყოფილი ტრანსმიტერი ზრდის სუბსინაპსური მემბრანის განვლადობას ქლორისა და კალიუმის იონების მიმართ. Cl^- დიდი რაოდენობით შედის უჯრედში, ან K^+ გამოდის უჯრედიდან, რის შედეგადაც იზრდება მოსვენების პოტენციალი ანუ ხდება მემბრანის ჰიპერპოლარიზაცია (სურ. 84). ამის შემდეგ, შემაკავებელი მედიატორი სწრაფად იშლება სპეციალური ფერმენტის ზემოქმედებით; მცირდება მემბრანის იონური განვლადობა; უჯრედში შესული Cl^- კვლავ გამოდის უჯრედიდან (ან 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-დან 12-მდე მს. ეს პოტენციალი თავისი ხანგრძლივობით და ფორმით ძლიერ წააგავს აპსპ-ს და მის სარკისებურ გამოხატულებას წარმოადგენს (იხ. სურ. 82).

სუბსინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციის შედეგად დამყარდება პოტენციალთა სხვაობა სუბსინაპსურ უბანსა და ნეირონის სხვა უბნებს შორის, რის საფუძველზე აღიძვრება დენი. მას ამგზნებელი დენის საწინააღმდეგო მიმართულება ექნება და ამიტომ უჯრედის ჰიპერპოლარიზაციას ანუ შეკავებას გამოიწვევს (სურ. 84, B). დადებით ნელ პოტენციალს, რომელსაც შემაკავებელი სინაპსის გააქტივება იწვევს, შემაკავებელ პოსტსინაპსურ პოტენციალს (შპსპ) უწოდებენ. შპსპ-ს შემაკავებელ მოქმედებას საფუძველად უდევს შემდეგი ორი ფაქტორი: ა) აგზნებადობის დაქვეითება ზედაპირული მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციის გამო და ბ) სუბსინაპსური მემბრანის წინააღმდეგობის შემცირება იონური არხების გაფართოების გამო, რაც ამგზნებელი დენის შუნტირებისათვის ხელშემწყობ პირობას ქმნის. იმის გამო, რომ ორივე ეს ფაქტორი ლოკალიზებულია პოსტსინაპსურ უჯრედში, შეკავების ასეთ მექანიზმს პოსტსინაპსურ შეკავებას უწოდებენ.

შემაკავებელი სინაპსის რეპოლარიზაციული ბუნება. შემაკავებელი 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 წონასწორობა. ასეთ პოტენციალს ზოგადად შპსპ-ს წონასწორობის პოტენციალს ($E_{შპსპ}$) უწოდებენ. აქედან ცხადია, რომ შპსპ-ს ამპლიტუდა განისაზღვრება არა მარტო შემაკავებელი გალიზიანების ინტენსივობით, არამედ მოსვენების პოტენციალისა (E_m) და შპსპ-ს წონასწორობის პოტენციალის თანაფარდობით. თუ E_m -ისა ნაკლებია $E_{შპსპ}$ -ზე, მაშინ უჯრედის შეკავების დროს აღირიცხება დადებითი პოტენციალი, რომლის ამპლიტუდა მით მეტი იქნება, რაც უფრო დიდი იქნება სხვაობა E_m -სა და $E_{შპსპ}$ -ს შორის (სურ. 85). თუ $E_m = E_{შპსპ}$, მაშინ შემაკავებელი სინაპსის გააქტივება არ გამოიწვევს მოსვენების პოტენციალის შეცვლას, თუმცა ამ დროს ნეირონი შეკავებულია. მაგრამ თუ $E_m > E_{შპსპ}$, მაშინ შეკავების პერიოდში ზემოთ აღნიშნული იონების ტრანსმემბრანული მოძრაობა მიმართული იქნება თავიანთი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ: Cl^- გამოვა გარეთ, K^+ შევა უჯრედში. ამას მოჰყვება მოსვენების პოტენციალის

შემცირება შეკავების წონასწორობის პოტენციალამდე ანუ მემბრანის დეპოლარიზაცია (სურ. 85). მაშასადამე, როცა $E_m > E_{Na}$ შემაკავებელი სინაპსით გამოწვეული პოტენციალი (შსპს) რევერსიას განიცდის - დადებითი პოტენციალის ნაცვლად აღმოცენდება უარყოფითი პოტენციალი. მიუხედავად ამისა, ნეირონის გააქტიურება ამავე ზნებელი სინაპსის ზემოქმედებით გაძნელებულია.

ამრიგად, ნერვული უჯრედის პოსტსინაპსური შეკავებისათვის ძირითადი მნიშვნელობა აქვს არა სუბსინაპსური მემბრანის პოტენციალის ცვლილებებს,



სურ. 85. შსპს-ს რეპოლარიზაციული ბუნება.

სურათზე წარმოდგენილია 5 შსპს, რომლებიც გამოყვანილია უჯრედშიდა მიკროელექტროდით ერთნაირი ტრანსსინაპსური გალიზიანებისა და განსხვავებული მემბრანული პოტენციალის პირობებში. ციფრები შსპს-ს გვერდით აღნიშნავს მემბრანის პოლარიზაციის დონეს. სურათზე ჩანს, რომ რაც უფრო მეტია მემბრანული პოტენციალი, მით უფრო ნაკლებია შსპს. როცა მემბრანული პოტენციალი გაუტოლდება -82 მვ-ს შსპს გამოვლინდება დეპოლარიზაციის სახით.

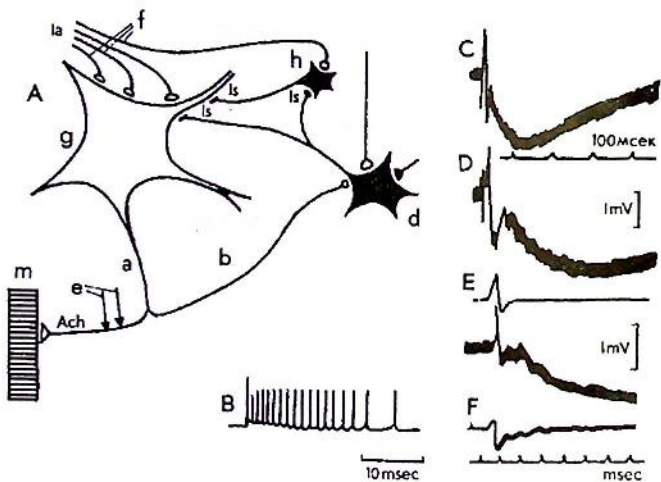
არამედ ამ მემბრანის განვლადობის გაზრდას მცირე ზომის იონების მიმართ.

მამოდრავებელი ნეირონების პოსტსინაპსური შეკავების ფორმები.

1. მოტონეირონის პოსტსინაპსურ შეკავებას, პირველ ყოვლისა, იწვევს ანტაგოვისტური რეფლექსის მგრძობიარე ნერვის გალიზიანება (რეცეპროკული შეკავება). რეცეპროკული შეკავების დროს შსპს მოტონეირონში აღმოცენდება პირდაპირ, ამ ნეირონის წინასწარი ავზნების გარეშე. მსგავსი შეკავება გამოიწვევა მოტონეირონში შესაბამისი კუნთის მყესში არსებული რეცეპტორ-

რების გალიზიანებით. პოსტსინაპსური შეკავების ასეთ სახეს პ ი რ დ ა პ ი რ შეკავებას უწოდებენ (ლოიდი).

2. 1941 წელს ქართველმა ბერიტაშვილმა და ამერიკელმა რენშოუმ, ერთმანეთისაგან დამოუკიდებლად, აჩვენეს, რომ მოტონერიონის შეკავება შეიძლება არა მხოლოდ ანტაგონისტური რეფლექსის გამოწვევით, არამედ ზურგის ტვინის შესაბამისი ვენტრალური ფესვის გალიზიანებითაც. ასეთ შემთხვევაში მოტონერიონების შეკავება ხდება მათი ანტიდრომული აგზნების შემდეგ. შეკავების ასეთ ფორმას შემდეგი მორფოლოგიური საფუძველი აქვს: თითქმის ყველა მოტონერიონის აქსონს, ზურგის ტვინიდან ვენტრალურ ფესვში გამოსვლის წინ, გამოეყოფა განსაკუთრებული კოლატერალი. იგი ბრუნდება რუხ ნივთიერებაში და ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება ვენტრალურ რქაში განლაგებულ მცირე ზომის ინტერნერიონებზე (სურ. 86). ასეთი ინტერნერიონები ზურგის ტვინში პირველად აღწერა რენშოუმ. ამიტომაც მათ რენშოუს ნეირონები უწოდეს, ხოლო მამოძრავებელი აქსონის კოლატერალს, რომელიც მათ აგზნებას იწვევს – უკუქცევითი კოლატერალი. რენშოუს უჯრედების აქსონები შემაკავებელი სინაპსებით უკავშირდება სათანადო მოტონერიონებს. აქედან ცხადია, რომ ვენტრალური ფესვის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ აქსონებში წარმოშობილი აგზნება ცენტრალური მიმართულებითაც



სურ. 86. მოტონერიონის ანტიდრომული შეკავება რენშოუს უჯრედების გზით. A – ანტიდრომული შეკავების ნერვული მექანიზმი. g – მოტონერიონი, a – მისი აქსონი, b – უკუქცევითი კოლატერალი, რომელიც ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება რენშოუს უჯრედზე (d), c – გამალიზიანებელი ელექტროდების წყვილი, ls – შემაკავებელი სინაპსები. B – რენშოუს უჯრედის მაღალსიხშიროვანი განმუხტვა. C, D, E, F – მოტონერიონის ანტიდრომული უჯრედშიდა პოტენციალები.

ვრცელდება და მოტონეირონის ანტიდრომული აგზნების პარალელურად რენშოუს უჯრედების გააქტივებასაც იწვევს. რენშოუს უჯრედები განიმუხტება მაღალი სიხშირის რიტმული იმპულსებით, რასაც მოტონეირონების ძლიერი შეკავება მოჰყვება. შეკავების ასეთ ფორმას რენშოუს შეკავებას ან უკუქცევით თვით შეკავებას უწოდებენ.

რენშოუს შეკავება ბუნებრივ პირობებშიც, ე.ი. მოტონეირონების ორთოდრომული აგზნების დროსაც წარმოიშობა. საქმე ის არის, რომ ყოველთვის, როცა მოტონეირონი კოლატერალად აგზნებით განიმუხტება, აგზნების ტალღა, უკუქცევითი კოლატერალის გზით, რენშოუს უჯრედებსაც მიღწევს და მათ რიტმულ გააქტივებას გამოიწვევს. ამის შესაბამისად მოტონეირონში შეკავება მყარდება, რომლის ელექტროგრაფული გამოხატულება მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციაა. ზუსტი ცდებით დამტკიცებულია, რომ კვალის ჰიპერპოლარიზაცია, რომელიც სდ სპაიკის შემდეგ აღირიცხება მოტონეირონებში (სურ. 86, h), ძირითადად, რენშოუს შეკავებით არის გამოწვეული. სწორედ ასეთი შეკავებაა იმის მიზეზი, რომ ბუნებრივ პირობებში მოტონეირონს არ შეუძლია მაღალი სიხშირით აგზნება. ამას ადასტურებს ის ფაქტი, რომ თუ ზურგის ტვინს მოვწამლავთ ნივთიერებით, რომელიც აკინებს რენშოუს შეკავებას, მოტონეირონის რიტმული აქტივობა უფრო მაღალი სიხშირისაა.

3. რენშოუს უჯრედების ერთი ნაწილი შემაკავებელი სინაპსებით უკავშირდება არა მარტო იმავე მოტონეირონს, რომლის უკუქცევითი კოლატერალით აქტივდება თვითონ, არამედ სხვა მოტონეირონებსაც. ამიტომაც, თუ აგზნების ტალღა უკუქცევითი კოლატერალის გზით ასეთი მოტონეირონებთან მოდის, მაშინ შეკავებას განიცდის არამარტო შესატყვისი მოტონეირონი, არამედ სხვა, მეზობლად განლაგებული მოტონეირონებიც. უკუქცევითი შეკავების ასეთ ფორმას ლატერალური შეკავება ეწოდება.

შუამდებარე ნეირონების პოსტსინაპსური შეკავება. პოსტსინაპსური შეკავების მექანიზმი აღმოჩენილია არა მარტო მამოძრავებელ, არამედ შუამდებარე ნეირონებშიც, აგრეთვე თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილების ნერვულ უჯრედებში. ყველა შემთხვევაში ნეირონის შეკავებას საფუძვლად უდევს პოსტსინაპსური უჯრედის სუბსინაპსურ მემბრანაში მომხდარი ცვლილებები, რომლის ბაზაზე ვითარდება შპსპ. ცნს-ის სხვადასხვა ტიპის ნეირონები ერთმანეთისაგან განსხვავდება შპსპ-ს დროითი მახასიათებლებით და მათი გამომწვევი შემაკავებელი ტრანსმიტერის ქიმიზმით. ზურგის ტვინში პოსტსინაპსური შეკავების ტრანსმიტერი, ძირითადად, ამინომჟავა გლიცინია თავის ტვინში შემაკავებელი ტრანსმიტერი შეიძლება იყოს: გამა-ამინო-ერბოს-მჟავა, ნორადრენალინი, სეროტონინი და სხვა.

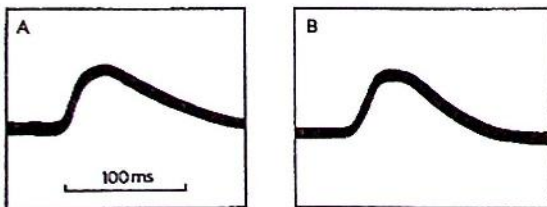
ნერვული უჯრედების პრესინაპსური შეკავება. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული უჯრედის რეფლექსური მოქმედების შეკავება შეიძლება ისეთი მექანიზმითაც მოხდეს, როცა თვითონ უჯრედი შეკავებული არ არის. ეს ის შემთხვევაა, როცა შეკავების პერიოდში უჯრედშიდა მიკროელექტროდი არ აღრიცხავს მემბრანის არც ჰიპერპოლარიზაციას და არც დეპოლარიზაციას. გარდა ამისა, თუ ამავე მიკროელექტროდის გზით უჯრედში გავატარებთ დეპოლარიზაციის გამომწვევ დენს, ვნახავთ, რომ უჯრედის აგზნების ზღურბლი იგივე იქნება, როგორც იყო შეკავების გამომწვევამდე (ფრანკი და ფუორტესი). აქედან ცხადია, რომ რეფლექსური რეაქციის შეკავების მიზეზი არ

არის ლოკალიზებული თვით ამ უჯრედის სხეულში. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ ასეთი შეკავების დროს გარკვეული ფუნქციური ძვრები ხდება ნეირონზე განლაგებულ ტერმინალურ დაბოლოებებში (პრესინაპსებში), რის გამოც ძნელდება ავზნების გადასვლა პრესინაპსიდან პოსტსინაპსზე (ნერვულ უჯრედზე). ამიტომაც ასეთ შეკავებას პრესინაპსურ შეკავებას უწოდებენ (ეკლში).

პრესინაპსური შეკავება, პოსტსინაპსურისაგან 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 შეკავებაზე დაკვირვება შეიძლება 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. თანაც მნიშვნელობა არა აქვს ეს ნერვები სინერგისტები თუ ანტაგონისტები. უფრო მეტიც, პრესინაპსური შეკავება მაშინაც კი აღმოცენდება, თუ ორივე გალიზიანება მოქმედებს ერთი და იგივე ნერვზე. მაშასადამე, რეფლექსური მოქმედების პრესინაპსური შეკავება ზოგადი ხასიათისაა.

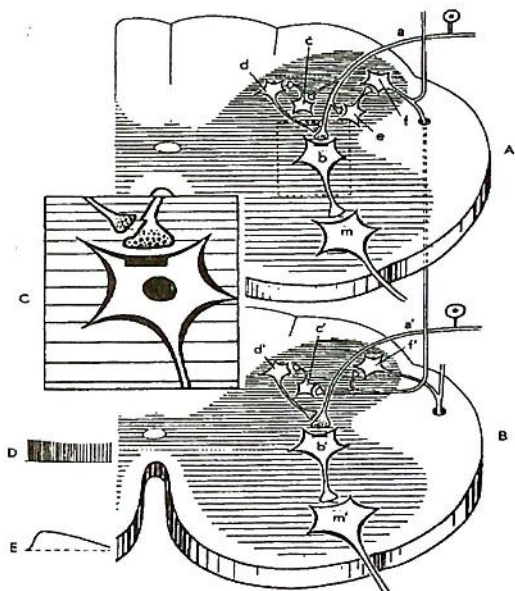
პრესინაპსური შეკავების გამოწვევის დროს ზურგის ტვინის დორსალური ფესვიდან (აგრეთვე ტვინის დორსალური ზედაპირიდან) აღირიცხება ხანგრძლივი უარყოფითი პოტენციალი (სურ. 87). ამ პოტენციალის ფარული პერიოდი, მიმდინარეობა და საერთო ხანგრძლივობა თითქმის ისეთივეა, როგორც პრესინაპსური შეკავების. კერძოდ ორივე ეს ფენომენი, პოტენციალი და შეკავება, აღმოცენდება პერიფერიული გალიზიანებიდან 5 მს-ის შემდეგ, მაქსიმუმს აღწევს დაახლოებით 20 მს-ის შემდეგ, ხოლო გრძელდება 150 – 200 მს-ს. ამიტომაც ითვლება, რომ რეფლექსური მოქმედების პრესინაპსური შეკავება დაკავშირებულია დორსალური ფესვის ნელ პოტენციალთან, რომელიც, თავის მხრით, გამოხატავს აფერენტული ბოჭკოების დაბოლოებათა დეპოლარიზაციას.



სურ. 87. დორსალური ფესვის პოტენციალები.

ცდა ჩატარებულია ნემბუტალით (40 მგ/კგ) დანარკოზებულ კატაზე. ორივე (A, B) პოტენციალი აღირიცხულია L_6 დორსალური ფესვიდან L_7 დორსალური ფესვის ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ. დროის კალიბრება – 100 მს.

პრესინაპსურ შეკავებას, ეკლსის მიხედვით, შემდეგი ნერვული სუბსტრატის უდევს საფუძვლად (სურ. 88). აფერენტული ბოჭკო ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში იძლევა მრავალ კოლატერალს. ერთ-ერთი მათგანი უშუალოდ, ან შუამდებარე ნეირონის გზით, უკავშირდება განსაკუთრებული ტიპის ინტერნეირონს, ე.წ. d ნეირონს, რომელიც ერთხელობრივი გალიზიანების საპასუხოდ მაღალი სიხშირის რიტმულ განმუხტვას იძლევა. d ნეირონის აქსონები სინაპსურად უკავშირდება აფერენტული ბოჭკოების ტერმინალურ დაბოლოებებს, ე.ი. ქმნის აქსო-აქსონურ სინაპსებს (გრეი, სენტავოტაი) (სურ. 88, c).



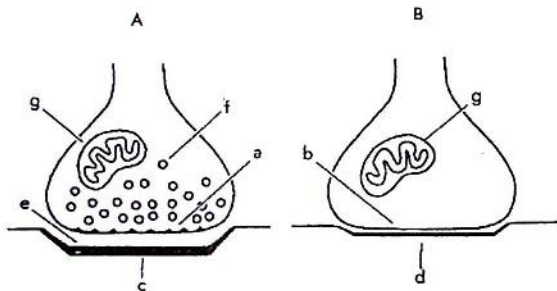
სურ. 88. პრესინაპსური შეკავების ნერვული მექანიზმის სქემა.

A, B – ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის განივი ჭრილები.

a და a' – სამნეირონიანი რეფლექსური რკალების აფერენტული ბოჭკოები, b და b' – შუამდებარე ნეირონები, m და m' – მოტონეირონები, c და c' – ინტერნეირონები, რომლებიც ამაგზნებელი სინაპსებით უკავშირდება d და d' ინტერნეირონებს. ამ უკანასკნელთა აქსონები აქსო-აქსონურ სინაპსებს ქმნის a და a' აფერენტების დაბოლოებებზე და მათ ხანგრძლივ დეპოლარიზაციას (180-200 მს) იწვევს.

C – აქსო-აქსონური სინაპსის სქემა. D – d ნეირონის მაღალსიხშიროვანი განმუხტვა ერეკერადი აგზნების საპასუხოდ. E – აფერენტული ბოჭკოს ტერმინალური მონაკვეთის ხანგრძლივი დეპოლარიზაცია d ნეირონის ზეგავლენით.

ამ სქემის მიხედვით რეფლექსური რეაქციის პრესინაპსური შეკავება შემდეგნაირად ხდება: მგრძობიარე ბოჭკოებით მოსული იმპულსაცია ზურგის ტვინში, ერთი მხრივ, სათანადო რეფლექსს გამოიწვევს (სურ. 88, ა, ბ), ხოლო მეორე მხრივ, გააქტივებს 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, ვიდრე გრძელდება დეპოლარიზაცია (ეი. 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 ლოგარითმული დამოკიდებულებაა. აგზნების



სურ. 89. ქიმიური (A) და ელექტრული (B) სინაპსების სქემა.

a და b - პრესინაპსური მემბრანები, c და d - პოსტსინაპსური მემბრანები, e - სინაპსური ნაპარალი, f - სინაპსური ვეზიკულები, g - მიტოქონდრიები. ქიმიური სინაპსი ხასიათდება: ვეზიკულების არსებობით პრესინაპსში, დიდი სინაპსური ნაპარალით, სქელი პოსტსინაპსური მემბრანით.

ინტენსივობის ოდნავი შესუსტებაც კი ძლიერ ამცირებს მედიატორის გამოყოფას. ამრიგად, d ნეირონების ზემოქმედების შედეგად პრესინაპსური დაბოლოების ხანგრძლივი დეპოლარიზაცია ხდება; ქვეითდება მედიატორის გამოყოფის უნარი, რაც აგზნების ტრანსსინაპსური გადაცემის შეფერხებას და რეფლექსური რეაქციის შეკავებას განაპირობებს.

ზურგის ტვინში პრესინაპსური შეკავების გამოწვევი d ნეირონების რაობა ჯერჯერობით საბოლოოდ დადგენილი არ არის. არსებობს მოსაზრება, რომ ეს უჯრედები განლაგებულია ზურგის ტვინის ექვლატინურ სუბსტანციაში (უოლი). ამ ვარაუდს ადასტურებს ის ფაქტი, რომ ექვლატინური სუბსტანციის წერტილოვანი ელექტრული გალიზიანება სპინალურ რეფლექსთა ზოგად შეკავებას იწვევს (იხ. გვ. 147) პრესინაპსური შეკავების ზოგადი ხასიათი განპირობებული უნდა იყოს აგზნების გავრცელებით პროპრიოსპინალურ ნერვულ წრებებში,

რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის ელვადინურ უჯრედებს.

პრესინაპსურ შეკავებაზე არ მოქმედებს სტრიქინინი, მაგრამ ძლიერ დამაკნინებელ გავლენას ახდენს ბიკუკულინი. ეს შხამი კონკურენტულ ანტიგონისტად ითვლება გამა-ამინო-ერბოს-მეყავას (გაემ) მიმართ. ამიტომ ფიქრობენ, რომ პრესინაპსური შეკავების მედიატორს გაემ-ი უნდა წარმოადგენს.

ელექტრული სინაპსები

სინაპსური სტრუქტურების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ პრესინაპსი პოსტსინაპსიდან გამოყოფილა 20 ნმ-ის სიფართის სინაპსური ნაპრალით. 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 წარმოადგენს. მაგრამ ზოგჯერ მეზობელ უჯრედებს შორის ძალიან მჭიდრო მორფოლოგიური კანტაქტი არსებობს. ასე მაგალითად, გულის კუნთში (აგრეთვე ზოგიერთ გლუვ კუნთში) უჯრედები ისე მჭიდროდაა ერთმანეთთან დაკავშირებული, რომ მიოკარდიუმი სინციტიურ წარმონაქმნს ემსგავსება, რომელშიც აგზნებას შეუძლია ნებისმიერი მიმართულებით გავრცელდეს. მაგრამ ეს ფუნქციური სინციტიუმი უფროა, ვიდრე მორფოლოგიური, რადგან უჯრედების შიგთავსი ერთმანეთისაგან გათიშულია მათ შორის ჩადგმული განივი ფირფიტები. ელექტრული მახასიათებლების მიხედვით ეს განივი ფირფიტები არ განსხვავდება ციტოპლაზმისაგან. ამიტომ მოქმედების დენი ადვილად გადის განივ ფირფიტას ორივე მიმართულებით და აგზნებაც ორივე მიმართულებით ვრცელდება.

ზემოთ აღნიშნული მჭიდრო მორფოლოგიური კონტაქტები ნერვულ უჯრედებს შორისაც არის აღმოჩენილი. ასე მაგალითად, კიბოსნაირებისა და ოქროს თევზების ცნს, გარდა ტიპური ქიმიური სინაპსებისა, ისეთ კონტაქტებსაც შეიცავს, რომელთა შორის ნაპრალი არ აღემატება 2 ნმ-ს (ნაცვლად 20 ნმ-ისა). ასეთი კავშირებისათვის დამახასიათებელია ის, რომ არცერთი შემადგენელი კომპონენტი არ შეიცავს სინაპსურ ვეზიკულებს. მიუხედავად ამისა აგზნების გადაცემა ერთი კომპონენტიდან მეორეზე მაინც ხდება. ასეთ სტრუქტურებს ელექტრულ სინაპსებად მიიჩნევენ (სურ. 89, B).

აგზნების ეფაპტური გადაცემა. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ზოგჯერ, ნერვული ბოჭკოები ისე ახლოს გადის ერთმანეთთან ან უჯრედის სხეულთან, რომ ერთ-ერთი მათგანის აგზნების შედეგად აღძვრულ დენს შეუძლია გარკვეული ზეგავლენა მოახდინოს მეორეზე. ასეთ ურთიერთ გავლენას გარკვეული ფუნქციური მნიშვნელობა შეიძლება ქონდეს ნერვული ელემენტების აქტივობის სინქრონიზაციისათვის (ერთდროული აგზნებისათვის). ნერვული სისტემის ასეთ კავშირებს ეფაპსებს უწოდებენ, ხოლო აგზნების გადაცემის ტიპს - ეფაპტურ გადაცემას.

პროპრიოცეპტული რეფლექსები

ზოგადი ცნება. პროპრიოცეპტულ რეფლექსებს უწოდებენ ცნს-ის ისეთ რეაქციებს, რომლებიც კუნთების, მყესებისა და სახსრების რეცეპტორთა გაღიზიანებით გამოიწვევა. ასეთი რეაქციების მნიშვნელობა, ძირითადად, იმ რეფლექსების გაძლიერებასა და გახანგრძლივებაში მდგომარეობს, რომლებსაც გარეგანი გაღიზიანება გამოიწვევს. გარდა ამისა, პროპრიოცეპტორები ის მგრძობიარე აპარატებია, რომლებიც გამუდმებით აზღავნის ცნს-ში ინფორმაციას კუნთებისა და სახსრების მდგომარეობის შესახებ.

მყესის რეფლექსი. პროპრიოცეპტულ 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 კვირისტავის ქვეშ მყესზე ჩაქუჩის მსუბუქი დარტყმა მუხლის სახსრის გამშლელი კუნთის (ოთხთავა კუნთის) სწრაფ რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს. ეს რეაქცია მყესის რეფლექსის ტიპს მიეკუთვნება და მას მუხლის ან უპატელარულ 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 მომხრელ კუნთებზეც.

მყესის რეფლექსს რამდენიმე თავისებურება ახასიათებს:

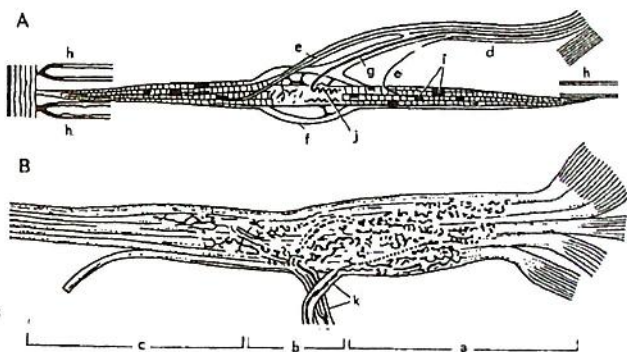
- ა) რეფლექსურად იკუმშება მხოლოდ ის კუნთი, რომლის მყესზეც ხდება მექანიკური ზემოქმედება;
- ბ) კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა ერთხელობრივი შეკუმშვის სახეს ატარებს;
- გ) მყესის რეფლექსს მეტად ხანმოკლე ფარული პერიოდი აქვს.

მყესის რეფლექსის ფარული პერიოდი იმდენად ხანმოკლეა, რომ ერთ დროს მკვლევარებს ეჭვიც კი ეპარებოდათ მის რეფლექსურ წარმოშობაში და მას პერიფერიულ ეფექტად უფრო თვლიდნენ. მათი აზრით, მყესზე მექანიკური ზემოქმედების შედეგად ხდება უშუალოდ კუნთის აგზნება და შეკუმშვა. მაგრამ ამ რეაქციის რეფლექსურ ხასიათს ადასტურებს ის ფაქტი, რომ დორსალური ფესვების გადაკვეთის შემდეგ შეუძლებელი ხდება მყესის რეფლექსის გამოწვევა.

მიოტატური რეფლექსი. ჩონჩხის კუნთში პროპრიოცეპტული რეფლექსის გამოწვევა შეიძლება თვით ამ კუნთის გაჭიმვითაც. ამ შემთხვევაშიც რეფლექსურად იკუმშება იგივე კუნთი, რომლის გაჭიმვაც ხდება, დანარჩენი კუნთები კი ცენტრალურ შეკავებას განიცდის. ასეთ რეფლექსს მიოტატური რეფლექსი ეწოდება (შერინგტონი). მიოტატურ რეფლექსში კუნთის შეკუმშვა ტეტანური ხასიათისაა, რადგან იგი ცნს-დან მრავალ ნერვულ იმპულსს იღებს სხვადასხვა ფარული პერიოდით.

მყესისა და მიოტატური რეფლექსების თავისებურებათა გასაგებად აუცილებელია განვიხილოთ ჩონჩხის კუნთის რეცეპტორული აპარატების სტრუქტურა და სათანადო რეფლექსური რეაქციების მორფოლოგია.

კუნთისა და მყესის რეცეპტორების სტრუქტურა. ნებისმიერი ჩონჩხის კუნთი ორი ტიპის კუნთოვან ბოჭკოებს შეიცავს. ერთი ტიპის ბოჭკოები შედარებით გრძელია და მსხვილი. ასეთი ბოჭკოები ქმნის კუნთის ძირითად მასას და ამიტომ კუნთის საერთო დამოკლებაც ამ ბოჭკოების შეკუმშვაზე დამოკიდებული (იხ. სურ. 2, A). მეორე ტიპის ბოჭკოები ვაცილებით წვრილია; სუსტად აქვთ გამოხატული განივი დახაზულობა; მოთავსებულია თითისტარას ფორმის შემაერთებელქსოვილოვან კაპსულაში (სურ. 90) და ამიტომაც ინტრაფუზალურ ბოჭკოებს უწოდებენ (ლათინურად *fusus* - თითისტარა), „თითისტარას“ გარეთ არსებულ მსხვილ ბოჭკოებს კი - ექსტრაფუზალურს.

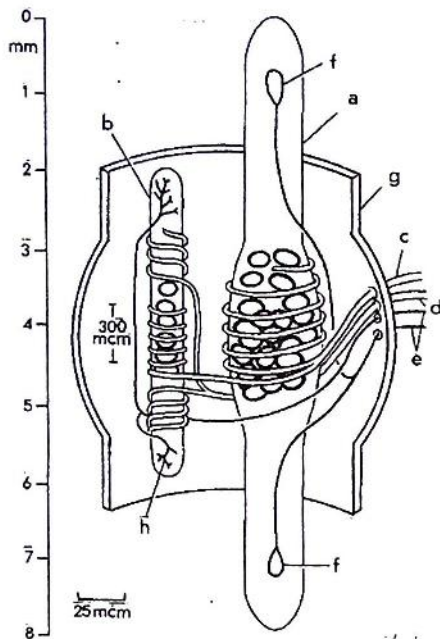


სურ. 90. კუნთოვანი თითისტარა და მყესის რეცეპტორი.

A - კუნთოვანი თითისტარა. a - თითისტარას პროქსიმალური ნაწილი, b - ცენტრალური ნაწილი, c - დისტალური ნაწილი, d - შერეული ნერვული ღერო, რომელიც შედის კუნთში, e - ინტრაფუზალურ ბოჭკოებთან დაკავშირებული მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოები, f - კაპსულა, g - პირველადი აფერენტული ბოჭკო, h - ექსტრაფუზალური ბოჭკოების მონაკვეთები, i - მამოძრავებელი ფირფიტები, j - ანულოსპირალური რეცეპტორი.

B - მყესის რეცეპტორები, k - აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც დაკავშირებულია მყესის რეცეპტორებთან ანუ გოლჯის სხეულაკებთან (გოლჯის მიხედვით).

ყოველი ინტრაფუზალური ბოჭკოს შუა ნაწილი რამდენიმე ბირთვს შეიცავს. ზოგიერთ ბოჭკოში ბირთვები ერთ რიგად არის განლაგებული. ეს არის ბოჭკო ბირთვული ძეწკვით (სურ. 91, b). სხვა ბოჭკოებში ბირთვები მჭიდროდ გროვებადაა შეჯგუფული. ეს არის ბოჭკო ბირთვული ჩანთით (სურ. 91, a). ასეთი ბოჭკოები დაახლოებით ორჯერ უფრო მსხვილია და გრძელი, ვიდრე ბოჭკოები ბირთვული ძეწკვით. სავარაუდოა, რომ მათ განსხვა-



სურ. 91. კუნთის თითისტარას შემადგენელი ელემენტების სქემა.

a - ინტრაფუზალური ბოჭკო ბირთვული ჩანთით, b - ბოჭკო ბირთვული ძეწკვით, c - IA ჯგუფის აფერენტები, d - II ჯგუფის აფერენტები, e - გამა ეფერენტები, f - მამოძრავებელი ფირფიტები, g - კაპსულა, h - ბუჩქისებრი ნერვული დაბოლოება.

ვებული ფუნქცია აკისრიათ. ყველა ინტრაფუზალური ბოჭკოს დაბოლოება მიმარებულია ექსტრაფუზალური ბოჭკოების პერიმიზიუმთან.

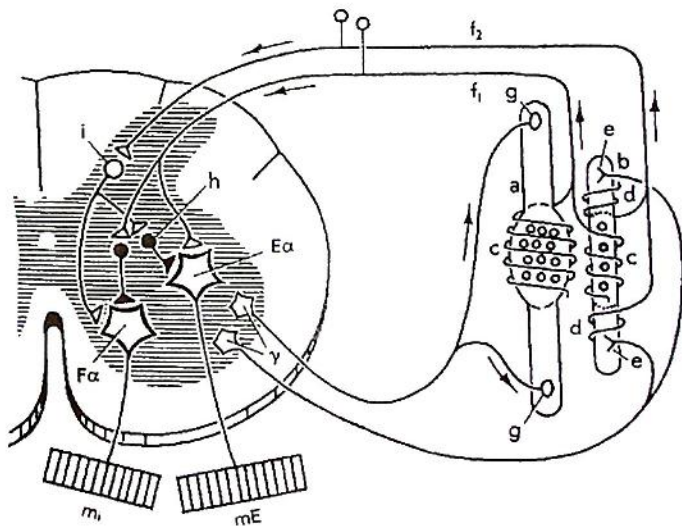
ინტრაფუზალური ბოჭკოების ცენტრალური ნაწილები მოკლებულია აგზნებადობას და შეკუმშვადობას. პერიფერიულ ნაწილებს კი ორივე ეს თვისება აქვს, თუმცა გაცილებით სუსტად, ვიდრე ექსტრაფუზალურ ბოჭკოებს.

ინტრაფუზალური ბოჭკოების აფერენტული ინერვაცია. ჩონჩხის კუნთის ყოველ თითისტარაში სიხლძარღვთან ერთად შედის რამდენიმე აფერენტული ნერვული ბოჭკო (სურ. 91). მათ შორის ყველაზე მსხვილი (10 - 20 მკმ) შედის თითისტარაში, უხვად იტოტება, სპირალურად ეხვევა ინტრაფუზალური კუნთოვანი ბოჭკოს ცენტრალურ ნაწილს და პირველად ანუ ანულო-სპირალურ დაბოლოებას ქმნის. ამგვარი დაბოლოების მქონე აფერენტულ აქსონს IA ჯგუფის ბოჭკოს უწოდებენ.

სხვა ნერვული ბოჭკოები უფრო წვრილებია (4 - 12 მკმ) და დიამეტრის მიხედვით II ჯგუფის აფერენტებს მიეკუთვნება. ასეთი აფერენტები დაკავშირე-

ბულია მხოლოდ ბირთვული ძეწკვის მქონე ინტრაფუზალურ ბოჭკოებთან (სურ. 91, d). II ჯგუფის აფერენტებიც სპირალურად ეხვევა ინტრაფუზალურ ბოჭკოებს და, პირველადი დაბოლოებების მეზობლად, ორივე მხარეზე მ ე ო რ ა დ და ბ ო ლ ო ე ბ ს ქმნის (სურ. 91).

ინტრაფუზალური ბოჭკოების ეფერენტული ინერვაცია. ინტრაფუზალურ კუნთოვან ბოჭკოებთან დაკავშირებულია ეფერენტული ფ უ ზ ი მ ო - ტ ო რ უ ლ ი ბოჭკოები (სურ. 91, e). დიამეტრის სიმცირის გამო მათ γ ბოჭკოებსაც უწოდებენ; თვით ნეირონებს კი - γ მოტონეირონებს (სურ. 92). γ ნეირონების სხეულები მცირე ზომისაა (30-40 მკმ) და რუხი ნივთიერების ვენტრალურ რქებშია განლაგებული. მათ გვერდით მოთავსებულია დიდი ზომის α მოტონეირონები, რომელთა მსხვილი აქსონები ექსტრაფუზალურ მსხვილ კუნთოვან ბოჭკოებთანაა დაკავშირებული.



სურ. 92. კუნთოვანი თითისტარას რეცეპტორების ცენტრალური კავშირები. a - ბოჭკო ბირთვული ჩანთით, b - ბოჭკო ბირთვული ძეწკვით, c - ანულო-სპირალური (პირველადი) რეცეპტორები, d - მეორადი რეცეპტორები, e - γ ეფერენტის ბუჩქისებრი დაბოლოება, f₁ - I A ჯგუფის აფერენტი, f₂ - II ჯგუფის აფერენტი, g - γ ეფერენტის მამოძრავებელი ფირფიტა, h - შემაკავებელი ინტერნეირონი, i - შუამდებარე ნეირონი, F α - მომხრელი კუნთის α მოტონეირონი, E α - გამშლელი კუნთის მოტონეირონი, γ - გამა ნეირონების სხეულები, mF - მომხრელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო, mE - გამშლელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო.

ყ აქსონი, შედის რა თითისტარაში, იტოტება ორად და უკავშირდება ინტრაფუზალური ბოტკოს პერიფერიულ ნაწილებს. აქ ის ორგვარ დაბოლოებას ქმნის: მ ა მ ო ძ რ ა ვ ე ლ ე ლ ფ ი რ ფ ი ტ ა ს (თუ კუნთოვანი ბოტკო ბირთვული ჩანთითა) და ბ უ ჩ ქ ი ს ე ბ უ რ დ ა ბ ო ლ ო ე ბ ა ს (თუ კუნთოვანი ბოტკო ბირთვული ძეწკვითა).

მეყსის რეცეპტორის აგებულება. რეცეპტორული აპარატები განლაგებულია განივზოლიანი კუნთის მეყსშიც. მათ გ ო ლ ჯ ი ს ს ხ ე უ ლ ა კ ე ბ ს უწოდებენ (იხ. სურ. 90, B). გოლჯის სხეულაკები წარმოდგენილია წვრილი მეყსოვანი ძაფებით, რომელთაც გარს აკრავს თითისტარის ფორმის შემეართებელქსოვილოვანი კაპსულა. გოლჯის სხეულაკებთან დაკავშირებულია მსხვილი (10-20 მკმ) მიელინინანი აფერენტული ბოტკოები. ყოველი მათგანი კაპსულაში შესვლის წინ კარგავს მიელინის გარსს, იტოტება უხვად და მრავალრიცხოვან დაბოლოებებს იძლევა მეყსოვან ძაფებს შორის. ამ ბოტკოებს I B ჯგუფის აფერენტებს აკუთვნებენ.

ინტრაფუზალური ბოტკოების I და II დაბოლოებები, აგრეთვე მეყსში არსებული გოლჯის სხეულაკები, მგრძნობიარეა კუნთის გაჭიმვისადმი. მათ შორის განსხვავება აგზნებადობის ხარისხშია: ყველაზე უფრო აგზნებადია ანულოსპირალური რეცეპტორი, შემდეგ II დაბოლოებები, ხოლო ყველაზე დაბალი აგზნებადობა გოლჯის სხეულაკებს აქვს. ამიტომაც კუნთის შედარებით სუსტი გაჭიმვისას პირველად აქტივდება ანულოსპირალური რეცეპტორი, ხოლო შემდეგ II დაბოლოებები. მეყსის რეცეპტორების გააქტივებისათვის კი საჭიროა კუნთის ძლიერი გაჭიმვა.

კუნთის თითისტარას პირველადი რეცეპტორი აღიქვამს არამართო კუნთის გაჭიმვის სიგრძეს, არამედ გაჭიმვის სისწრაფსაც. მაშასადამე, ანულოსპირალური რეცეპტორი აღიქვამს გაჭიმვის როგორც სტატიკურ, ისე დინამიკურ პარამეტრებს, ე.ი. წარმოადგენს პ რ ო პ ო რ ც ი უ ლ - დ ი ფ ე რ ე ც ი ა - ლ უ რ რ ე ც ე პ ტ ო რ ე ბ ს (პდ-რეცეპტორებს). აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ გაჭიმვის პარამეტრის მიმართ მგრძნობიარეა ინტრაფუზალური ბოტკო ბირთვული ძეწკვით, ხოლო დინამიკური პარამეტრის მიმართ — ბირთვული ჩანთით. კუნთის მეორადი რეცეპტორები, აგრეთვე გოლჯის სხეულაკი, აღიქვამს გაჭიმვის მხოლოდ სტატიკურ პარამეტრებს (სიგრძის ცვლილებას), ე.ი. პ რ ო პ ო რ ც ი უ ლ რ ე ც ე პ ტ ო რ ს (პ-რეცეპტორს) წარმოადგენს.

კუნთისა და მეყსის რეცეპტორების ცენტრალური კავშირები. ანულოსპირალური რეცეპტორიდან გამოსული მსხვილი აფერენტული ბოტკო მგრძნობიარე ნეირონის პერიფერიული მორჩია. ამ ნეირონის სხეული მოთავსებულია მალთაშუა კვანძში, ხოლო ცენტრალური მორჩი, დორსალური ფესვის გზით, შედის ზურგის ტვინში და ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება უშუალოდ მამოძრავებელ უჯრედზე (სურ. 92, Ea). ეს უჯრედი დიდი ზომის (90 - 100 მკმ) α მოტონეირონია, რომლის აქსონი იგივე კუნთის ექსტრაფუზალურ ბოტკოებში მთავრდება. გარდა ამისა, მგრძნობიარე ნერვული ბოტკო იძლევა კოლატერალებს, რომლებიც შემაკავებელი ინტერნეირონების გზით, ანტაგონისტური კუნთების α მოტონეირონებს უკავშირდება.

მეორადი რეცეპტორებიდან გამოსული მეორადი აფერენტები (სურ. 92, f₂) მნიშვნელოვნად განსხვავდება თავისი ცენტრალური კავშირებით პირველადი აფერენტებისაგან. მეორადი აფერენტი ამაგზნებელი სინაპსით, ძირითადად, მთავრდება შუამდებარე ნეირონებზე (სურ. 92, i) და შედის იმ რეფლექსური რკალის შემადგენლობაში, რომელიც მოცემული კიდურის თითქმის ყველა ფლექსორის შეკუმშვას, ხოლო ექსტენზორების ცენტრალურ შეკავებას იწვევს.

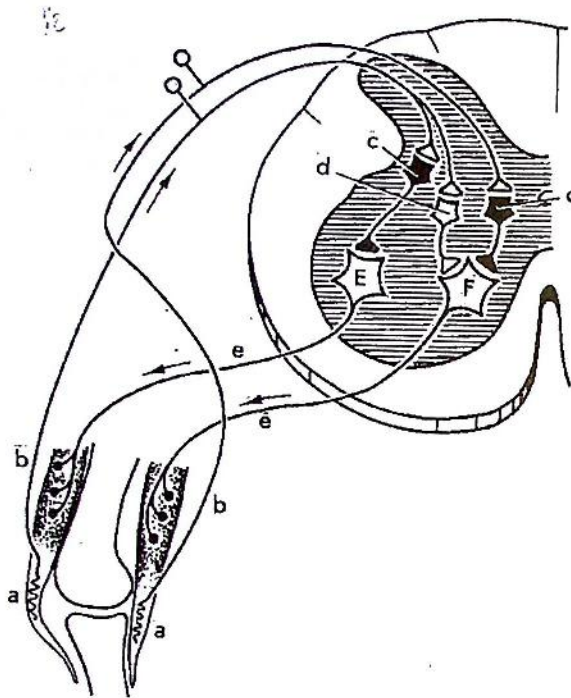
ზემოთ აღნიშნული რეფლექსის ნერვული რკალი შეიცავს არა ერთს, არამედ ორ სინაპსს მაინც. პირველ სინაპსს თვით აფერენტული ბოჭკო ქმნის შუამდებარე ნეირონზე, ხოლო მეორე სინაპსს - შუამდებარე ნეირონის აქსონი მოტონეირონზე.

მყესის რეცეპტორებთან დაკავშირებული მსხვილი ბოჭკო (I B აფერენტი), გაივლის რა დორსალური ფესვის შემადგენლობაში, შედის ზურგის ტვინში და ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება მცირე ზომის ინტერნეირონზე (სურ. 93, C). ეს უკანასკნელი შემაკავებელი სინაპსით უკავშირდება იმ α მოტონეირონს, რომლის აქსონი იგივე კუნთთან არის დაკავშირებული (სურ. 93, E, F). მაშასადამე, მყესის რეცეპტორის გააქტივება შესაბამისი კუნთის ცენტრალურ შეკავებას იწვევს (ეს ა უ ტ ო გ ე ნ უ რ ი შ ე კ ა ვ ე ბ ა ა). გარდა ამისა, I B ბოჭკო ისეთ კოლატერალსაც იძლევა, რომელიც შუამდებარე ნეირონის საშუალებით ანტაგონისტური კუნთის მოტონეირონის გააქტივებას იწვევს.

მიოტატური რეფლექსის ნერვული რკალი. ინტრაფუზალური ბოჭკოები ოდნავ გაჭიმულ მდგომარეობაშია ფიქსირებული ექსტრაფუზალურ ბოჭკოებს შორის. ამიტომ კუნთის მოსვენების მდგომარეობაშიც კი ანულოსპირალური რეცეპტორი მეტნაკლებად გააქტივებულია და შესაბამისი I A აფერენტიდან აღირიცხება დაბალი სიხშირის არარეგულარული იმპულსაცია.

კუნთის საერთო გაჭიმვის დროს, ცხადია, იჭიმება ინტრაფუზალური ბოჭკოებიც და ანულოსპირალური რეცეპტორები იწყებს მაღალი სიხშირით განმუხტვას. ეს იმპულსები ზურგის ტვინში ააქტივებს სათანადო α მოტონეირონებს და პერიფერიაზე გამოვლინდება მიოტატური რეფლექსი. რაც უფრო ძლიერია გაჭიმვა, მით უფრო მაღალია ანულოსპირალური რეცეპტორების 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 (გოლჯის სხეულაკები). ეს კი α მოტონეირონების შეკავებას გამოიწვევს.

მყესის რეფლექსის ნერვული მექანიზმი. მყესზე ბლავგი საგნის დარტყმით გამოწვეული რეფლექსის მიზეზად მიაჩნდათ მყესში არსებული რეცეპტორების გააქტიურება მექანიკური ზემოქმედებით. მაგრამ, როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, გოლჯის სხეულაკების გააქტიურება α მოტონეირონების შეკავებას გამოიწვევს და არა აგზნებას. ამიტომაც ტერმინი „მყესის რეფლექსი“ ტრადიციით არის შემორჩენილი და გამოხატავს მხოლოდ ამ



სურ. 93. მყესის რეცეპტორების ცენტრალური კავშირების სქემა.
 a - მყესის (გოლჯის) რეცეპტორები, b - მყესის რეცეპტორებიდან გამომავალი I B ჯგუფის აფერენტები, c - შემაკავებელი ინტერნეირონები, d - შუამდებარე ნეირონი, E - გამშლელი კუნთის α მოტონეირონი, F - მომხრელი კუნთის α მოტონეირონი, e - მოტორული აქსონები.
 დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

რეფლექსის გამოწვევის მეთოდს - ბლაგვი საგნის მყესზე დარტყმას. სინამდვილეში, მყესზე სწრაფი მექანიკური ზემოქმედების დროს ხდება კუნთის და ე.ი. ინტრაფუზალური ბოჭკოების სწრაფი („შეკრთომის“ მსგავსი) გაჭიმვა, რასაც მოყვება ანულოსპირალური რეცეპტორების გააქტიურება და იგივე კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა.

მყესის რეფლექსის დამახასიათებელი თავისებურებები განპირობებულია სათანადო რეფლექსური რკალის მორფოლოგიით:

ა) მყესის რეფლექსის ლატენტური პერიოდი ხანმოკლეა, რადგან შესაბამისი რეფლექსური რკალი შეიცავს მხოლოდ 2 ნეირონს, რომელთა შორის

მხოლოდ 1 სინაპსური კავშირია. ამრიგად, მყესის რეფლექსი ტიპური მონოსინაპსური რეაქციაა.

ბ) მყესის რეფლექსი კლინდება კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის სახით. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ანულოსპირალური რეცეპტორებიდან გამოდის მსხვილი I A ჯგუფის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებშიც აგზნება თანაბარი სისწრაფით ტარდება ცნს-სკენ. ამიტომ ყველა აფერენტული იმპულსი ერთი და იგივე დროს აღწევს α მოტონეირონებამდე და მათი აგზნებაც ერთდროულად ხდება.

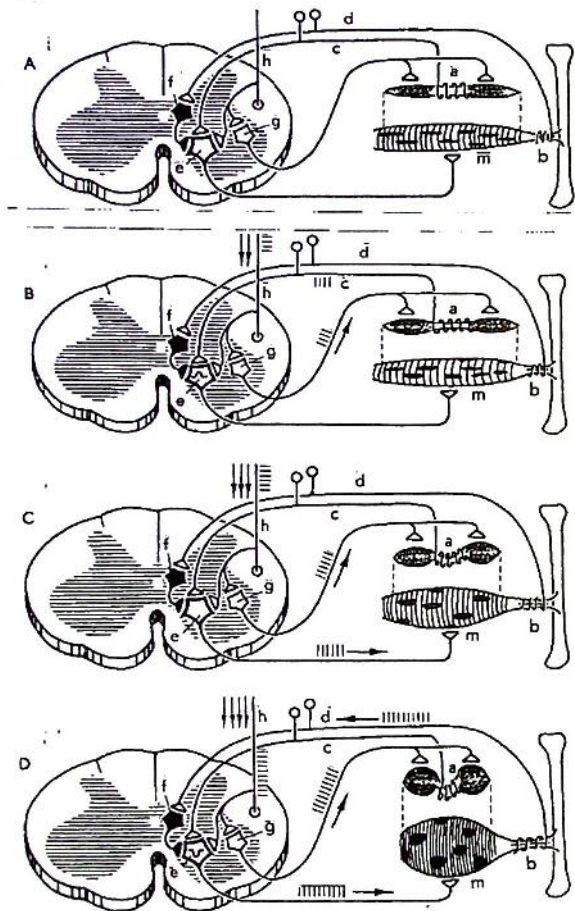
გ) მყესზე ბლაგვი საგნის დარტყმა მასთან დაკავშირებული კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას იმიტომ იწვევს, რომ ანულოსპირალური რეცეპტორიდან გამოსული აფერენტები სინაპსებით მთავრდება მხოლოდ ისეთ α მოტონეირონებზე, რომელთა აქსონები აინერვირებს იგივე კუნთის ექსტრაფუზალურ ბოჭკოებს.

კუნთის რეცეპტორების რეაქცია კუნთის შეკუმშვაზე. ბუნებრივ პირობებში კუნთის შეკუმშვის დროს პროპრიოცეპტორების რეაქციის ხასიათი დიდად არის დამოკიდებული იმაზე, თუ როგორი იმპულსაცია მოდის კუნთთან. თუ ნერვული იმპულსები კუნთთან მოდის მხოლოდ α აქსონების გზით, მაშინ იკუმშება მხოლოდ ექსტრაფუზალური ბოჭკოები. ამ უკანასკნელთა დამოკლების შედეგად ინტრაფუზალურ ბოჭკოებში გაქრება „ფონური“ გაჭიმვა და ანულოსპირალურ რეცეპტორებში შეწყდება სპონტანური განმუხტვები.

იმ შემთხვევაში, როცა აგზნების იმპულსები კუნთთან γ აქსონებით მოდის, გააქტივებას იწყებს ინტრაფუზალური ბოჭკოების პერიფერიული ნაწილები, მაგრამ ამ უკანასკნელების აგზნება და შეკუმშვა არ ცვლის ინტრაფუზალური ბოჭკოების სიგრძეს. ამის ნაცვლად იჭიმება მათი ცენტრალური ნაწილები; აქტივდება ანულოსპირალური რეცეპტორები და წარმოშობილი აფერენტული იმპულსაცია სათანადო კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს.

კუნთის მონოსინაპსური რეფლექსის გამოწვევა ელექტრული გაღიზიანებით. კუნთების ერთჯერადი რეფლექსური შეკუმშვა შეიძლება გამოიწვიოს არამართო მყესზე ბლაგვი საგნის დარტყმით, არამედ სათანადო მგრძნობიარე ნერვის ერთხელობრივი ელექტრული გაღიზიანებით. ამ შემთხვევაშიც ნერვული იმპულსები მსხვილი აფერენტული ბოჭკოების საშუალებით ერთდროულად მიადწევს α მოტონეირონებს და მათი ერთჯერადი ამოქმედებით გამოიწვევს კუნთის მონოსინაპსურ რეფლექსურ შეკუმშვას, რომელიც თავისი მიმდინარეობით არ განსხვავდება მყესის რეფლექსისაგან. ამ მეთოდით გამოწვეულ მონოსინაპსურ რეაქციას H რეფლექსს უწოდებენ, ხოლო მყესზე მაქანიკური ზემოქმედებით გამოწვეულ რეაქციას - T რეფლექსი ეწოდება (Tendo - ლათინურად მყესს ნიშნავს).

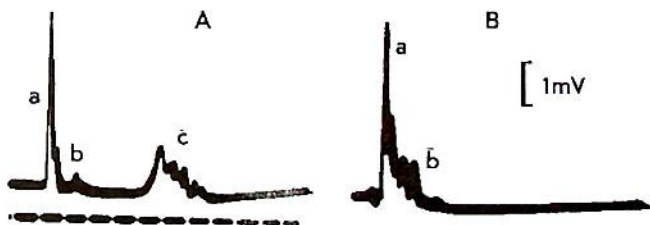
პროპრიოცეპტორების როლი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის რეგულაციაში. ჩონჩხის კუნთებში პროპრიოცეპტორების არაერთნაირი განლაგება და მათი ცენტრალური კავშირების თავისებურება მნიშვნელოვნად განაპირობებს პროპრიოცეპტორების როლს მოტორულ რეფლექსთა რეგულაციაში (სურ. 94). ასე მაგალითად, როცა რეფლექსური რეაქცია სუსტია და



სურ. 94. კუნთის რეცეპტორების როლი რეფლექსური რეაქციის რეგულაციაში. a - ანულოსპირალური რეცეპტორი, b - მყისის რეცეპტორი, c - I A აფერენტი, d - I B აფერენტი, e - მოტონეირონი, f - შემაკავებელი ინტერნეირონი, g - γ მოტონეირონი, h - აფერენტული ბოჭკოს დამავალი კოლატერალი, m - ჩონჩხის კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო, რომელიც დაკავშირებულია ძვალთან. A - კუნთის მოსვენების მდგომარეობა; B - h კოლატერალით მოტონეირონებთან მოდის შედარებით სუსტი იმპულსაცია; C - h კოლატერალით ზომიერი იმპულსაცია მოქმედებს α და γ მოტონეირონებზე; D - h კოლატერალით ძლიერი იმპულსაცია მოქმედებს α და γ მოტონეირონებზე. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

ექსტრაფუზალური ბოჭკოები არასაკმარისად იკუმშება, მაშინ ვლინდება ანუ-ლოსპირალური რეცეპტორების დადებითი გავლენა რეფლექსზე. კერძოდ, γ ბოჭკოებით მოსული იმპულსები გააქტივებს ინტრაფუზალურ ბოჭკოებს, რასაც მოყვება ანულოსპირალური რეცეპტორების აგზნება. წარმოშობილი რიტმული იმპულსები, აფერენტული ბოჭკოების გზით, მიაღწევს α მოტონეირონებს, იმპულსებს მათზე ამაგზნებლად და გააძლიერებს კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას. პირიქით მოხდება, თუ რეფლექსური რეაქცია მეტისმეტად ძლიერია. α ნეირონების მეტისმეტად ძლიერი განმუხტვების გამო ექსტრაფუზალური ბოჭკოები ისე მძლავრად იკუმშება, რომ შეიძლება კუნთის ან მყესის დაზიანება გამოიწვიოს. ჩვეულებრივ ეს არ ხდება, რადგან კუნთის ინტენსიური შეკუმშვა მყესის ძლიერ გაჭიმვას გამოიწვევს. ამის გამო გააქტიურდება მყესის რეცეპტორებიც (გოლჯის სხეულაკები), რომლებიც, შემაკავებელი ინტერნეირონების საშუალებით, შეასუსტებს მოტონეირონების აქტივობას.

ამრიგად, კუნთისა და მყესის პროპრიოცეპტორები სათანადო აფერენტული ბოჭკოებით ტიპიურ „დადებით“ და „უარყოფით“ უკუქცევით კავშირებს ქმნის ზურგის ტვინთან. ამ კავშირების გზით ხდება კუნთების რეფლექსური შეკუმშვების შესუსტება და გაძლიერება ანუ მოტორული რეაქციების რეგულაცია.



სურ. 95. ზურგის ტვინის ვენტრალური ფესვის პოტენციალები. ქლორალოზით დანარკოზებული (30 მგ/კგ) კატა.

A - L₇ დორს. ფესვის ერთჯერადი გაღიზიანება. L₇ ვენტრალური ფესვიდან აღირიცხება: a - მცირე ლატენტობისა და დიდი ამპლიტუდის პიკოვანი პოტენციალი (მონოსინაპლური რკალის განმუხტვა), b - მცირე ამპლიტუდის პოტენციალები (სევგმენტური პოლისინაპლური რკალის განმუხტვა) და c - დიდი ლატენტობის (დაახლოებით 20 - 22 მს) პოტენციალი.

B - სპინალური პრეპარატი. ტვინი გადაკვეთილია კისრის I სევგმენტის დონეზე. ვენტრალური ფესვის პოტენციალი არ შეიცავს მოგვიანო (c) კომპონენტს, რაც ადასტურებს, რომ შესაბამისი რეფლექსური რკალი გადის თავის ტვინის დონეზე (იოსელიანი).

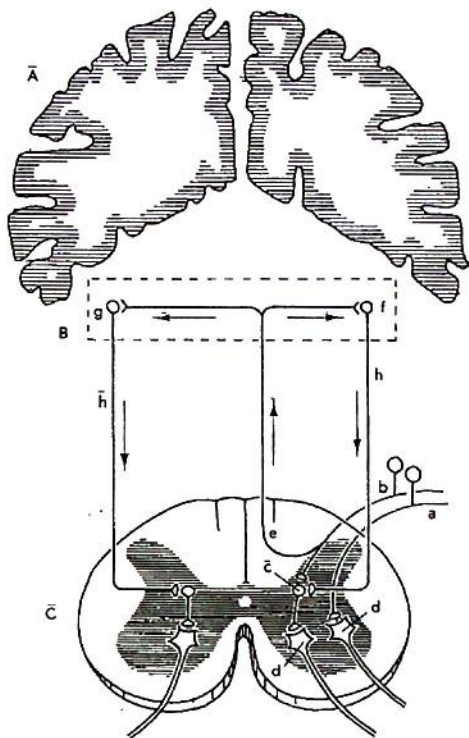
ზურგის ტვინის სეგმენტური და ზესეგმენტური რეაქციები

პოლისინაპსური მამოძრავებელი რეფლექსები. სპინალურ რეფლექსთა გამოწვევა შეიძლება არა მარტო კუნთის თითისტარის პირველადი და მეორადი რეცეპტორების გალიზიანებით, არამედ ყველა სხვა სომატოსენსორული რეცეპტორების გალიზიანებითაც. ასეთებია მაგალითად, კანის სხვადასხვა რეცეპტორი, სახსრების რეცეპტორები, კუნთში არსებული თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები, საიდანაც დასაწყისს იღებს III და IV ჯგუფის წვრილი აფერენტები. აღნიშნული რეცეპტორებიდან გამოსული აფერენტული ბოჭკოები სხვადასხვა დიამეტრისაა და სინაპსებით უკავშირდება შუამდებარე ნეირონებს. მაშასადამე, რეფლექსური რკალი, რომელიც ასეთი ტიპის რეცეპტორედან იწყება, სულ ცოტა 3 ნეირონს, ე.ი. 2 სინაპს მაინც შეიცავს. ამიტომაც შესაბამის რეფლექსს პოლისინაპსურს უწოდებენ.

მონო- და პოლისინაპსური რკალების ნერვული ელემენტები განლაგებულია ზურგის ტვინის იმ სეგმენტებში, რომლებთანაც დაკავშირებულია სათანადო აფერენტული მოჭკოები. თუ ზურგის ტვინს ცალკეულ სეგმენტებად ისე დავყოფთ, რომ მათ შეუნარჩუნდეს კარგი ფიზიოლოგიური მდგომარეობა, თითოეული სეგმენტიდან შესაძლებელი იქნება მისთვის დამახასიათებელი მონო- და პოლისინაპსური რეფლექსების გამოწვევა (სურ. 95). ამიტომაც ასეთ რეფლექსებს სეგმენტურ რეაქციებს უწოდებენ.

ზურგის ტვინის პოლისინაპსური რეფლექსების ნაწილი შეიძლება გამოვიწვიოთ გრძელი ნერვული გზების გააქტივებით, რომლებიც გადის თავის ტვინის დონეზე. ასეთი რეფლექსური რკალების აფერენტულ ნაწილს ქმნის მგრძობიარე ნეირონის ცენტრალური აქსონი თავის კრანიალური კოლატერალებით. ეს უკანასკნელები გადის ზურგის ტვინის თეთრი ნეოთიერების დორსალური ლარის შემადგენლობაში (სურ. 96), აღწევს თავის ტვინის რომელიმე განყოფილებას და გადაეცემა იქ არსებულ ნეირონებს. ეს უკანასკნელები დაკავშირებულია ისეთ ნეირონებთან, რომელთა აქსონები ქმნის ზურგის ტვინის დამავალ მოტორულ გზებს. ასეთი პოლისინაპსური რეფლექსები აღმოცენდება დიდი ლატენტური პერიოდით, მიმდინარეობს შედარებით ხანგრძლივად და მოქმედებაში მოყავს მრავალი კუნთი.

აგზნებადობის ცვლილება უჯრედის აგზნებისა და შეკავების შემდეგ. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნეირონთა აგზნებისა და შეკავების შეწყვეტის შემდეგ ხშირად საპირისპირო პროცესი აღმოცენდება. ასე მაგალითად, მოტონეირონის სხეულში გავრცელებადი აგზნების შემდეგ აგზნებადობის დაქვეითება ხდება, რაც ელექტროგრაფულად კვალის ჰიპერპოლარიზაციის სახით გამოვლინდება. ამ შემთხვევაში აგზნებადობის დაქვეითება, ძირითადად, განპირობებულია რენოვუს უჯრედების შემკავებლური მოქმედებით მოტონეირონზე. მაგრამ მოტონეირონზე აგზნებადობის დაქვეითება ლოკალური აგზნების შემდეგაც შეიმჩნევა, რაც რენოვუს უჯრედების მოქმედებით არ არის გამოწვეული. ამ შემთხვევაში აგზნებადობის დაქვეითება ხდება იმის გამო, რომ აგზნების დეპოლარიზაციული პოტენციალი, დამთავრების შემდეგ, თავისთავად იცვლება ჰიპერპოლარიზაციით (ეკლსი).



სურ. 96. ზურგის ტვინის რთული რეფლექსური განმუხტვების ნერვული მექანიზმის სქემა.

A - დიდი ტვინი, B - „მოგრძო ტვინი“, C - ზურგის ტვინის ერთი სეგმენტი. a - მონოსინაპსური რეფლექსის აფერენტი, b - პოლისინაპსური სეგმენტური რეფლექსის აფერენტი, c - შუამდებარე ნეირონი, d - მოტონეირონები, e - აფერენტული ბოჭკოს ამავალი კოლატერალი და ამავალი კოლატერალის განტოტვა ტვინის ღეროში. ერთი ტოტი უკავშირდება იპსილატერალურ ნეირონს (f), ხოლო მეორე ტოტი მთავრდება კონტრალატერალურ მხარეზე (g), h - დამავალი ბულბოსპინალური გზები, რომლებიც ზურგის ტვინში უკავშირდება შუამდებარე ნეირონებს.

პრინციპულად მსგავსი მოვლენა შეიმჩნევა შემაკავებელი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ: აგზნებადობის ხარისხი იზრდება იმ ნერვულ უჯრედში, რომელიც გალიზიანების დროს შეკავებული იყო. უჯრედის აგზნებადობის ამგვარმატებას კვალის გაადვილება შეიძლება ეწოდოს. კვალის გაადვილება მით უფრო ძლიერია, რაც უფრო ინტენსიურია წინამორბედი

შეკავება და რაც უფრო სწრაფად ხდება შეკავების შესუსტება, ე.ი. რაც უფრო სწრაფად მცირდება შპსპ. თუ შპსპ-ს შემცირება ძალიან ნელა მიმდინარეობს, მაშინ კვალის გაადვილება შეიძლება საერთოდ არ აღმოცენდეს.

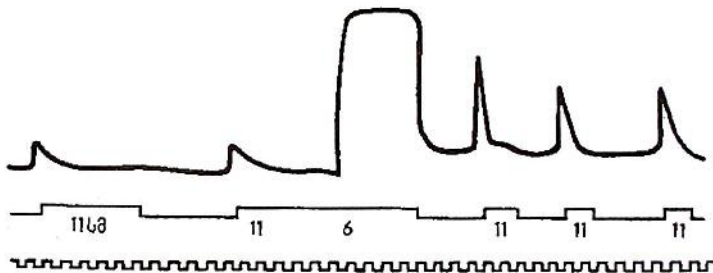
ცენტრალურ უჯრედებში კვალის გაადვილება შეიძლება იმდენად ძლიერი იყოს, რომ გავრცელებადი აგზნებაც კი გამოიწვიოს ამ უჯრედებში. ს ე ჩ ე ნ ო - ვ ი იყო პირველი, რომელმაც შეამჩნია, რომ ძლიერი შემაკავებელი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ მანამდე შეკავებული კუნთები შეკუმშვას იწყებდა. ეს მოვლენა დაწვრილებით შეისწავლა შ ე რ ი ნ გ ტ ო ნ მ ა და მას „უკუცემული შეკუმშვა“ ანუ „რებაუნდი“ უწოდა (სურ. 97).



სურ. 97. „უკუცემული შეკუმშვა“ დეცერებრირებულ კატაზე.
 A – გამშლელი კუნთი ტონურადაა შეკუმშული (ზედა მექანოგრამა). მომხრელი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა (ქვედა მექანოგრამა) სათანადო აფერენტული ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ.
 B – გამშლელი კუნთი მოსვენების მდგომარეობაშია. მომხრელი კი კვლავ იკუმშება რეფლექსურად აფერენტული ნერვის გალიზიანების საპასუხოდ, რომლის პარალელურად გამშლელი კუნთის ტონური შეკუმშვა იხსნება. სურათიდან ჩანს, რომ ორივე ცდაში მომხრელი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვის, ე.ი. გამშლელის რეცეპროკული შეკავების მოხსნის შემდეგ, გამშლელ კუნთზე აღმოცენდება ეწ-უკუცემული შეკუმშვა.

შერინგტონის მიხედვით უკუცემულ შეკუმშვას საფუძვლად უდევს შემდეგი კანონზომიერება: ცენტრალურ ნერვულ უჯრედებში აგზნება და შეკავება თავისთავად იცვლება საპირისპირო პროცესით. ნერვული უჯრედის ამ თვისებას შერინგტონმა „მიმყოლი ინდუქცია“ უწოდა. უდავოა, რომ უკუცემული შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ნეირონების გაადვილებას ანუ აგზნებადობის მომატებას, მაგრამ აუცილებელია აგრეთვე ფონური ქვეზღურბლოვანი იმპულსაციის არსებობა, რომელიც ზღურბლოვანი გახდება უჯრედის აგზნებადობის მომატების შედეგად და მათ აგზნებას გამოიწვევს (ბერიტაშვილი).

სინანლური რეფლექსების პოსტტეტანური პოტენციაცია. რეცეპტორული ფარგლის ან მისგან გამოშავალი მგრძობიარე ნერვის მეტნაკლებად ძლიერი გაღიზიანება, რომელიც მოტორულ რეაქციას იწვევს, გარკვეული ხნით აძლიერებს აღნიშნულ რეფლექსს. ამიტომ არის, რომ შედარებით სუსტი პერიფერიული გაღიზიანების საპასუხოდ ჩონჩხის კუნთი უფრო მძლავრად იკუმშება იმ შემთხვევაში, თუ ეს გაღიზიანება მოქმედებს ხანმოკლე, მაგრამ ძლიერი რეფლექსური რეაქციის შემდეგ (სურ. 98). ამ მოვლენას რეფლექსური მოქმედების პოსტტეტანური პოტენციაცია (პტპ) ეწოდება. პტპ-

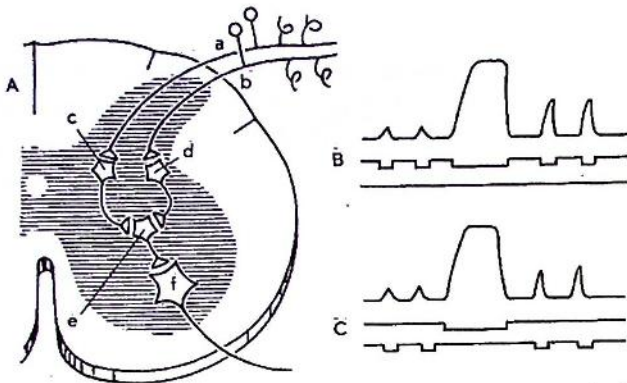


სურ. 98. რეფლექსური რეაქციის პოსტტეტანური პოტენციაცია.

ცდის დასაწყისში კანის სუსტი გაღიზიანება (სასიგნალო ხაზის ზევით გადახრა) სუსტ რეფლექსურ რეაქციას იწვევს. ძლიერი რიტმული გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენდება ძლიერი რეფლექსური რეაქცია. ამის შემდეგ კანის სუსტი გაღიზიანება უფრო ძლიერ რეფლექსს იწვევს, ვიდრე ცდის დასაწყისში, რაც რეფლექსური რეაქციის პტპ-ზე მიუთითებს.

საფუძვლად უდევს ის ცვლილებები, რომლებიც თავს იჩენს სინაპსურ სტრუქტურებში რიტმული აგზნების შემდეგ. ეს ცვლილებებია: პრესინაპსების ჰიპერპოლარიზაცია, სინაპსური მედიატორის მობილიზაცია და Ca^{2+} -ის კონცენტრაციის გაზრდა პრესინაპსებში.

აღნიშნული ცვლილებები თავს იჩენს მხოლოდ იმ სინაპსებში, რომელთა გააქტივება ხდება წინასწარ. აქედან ცხადია, რომ პტპ ჰომოსინაპსური ფუნქციონირება და უნდა გამოვლინდეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა ორივე გაღიზიანება ერთი და იგივე მგრძობიარე ნერვზე მოქმედებს. მაგრამ ზოგჯერ პტპ იმ



სურ. 99. რეფლექსების ჰეტეროსინაპსური პტპ-ს ნერვული მექანიზმის სქემა.

A - ზურგის ტვინის პოლისინაპსური რეფლექსური რკალის სქემა.

a, b - ერთი და იგივე რეფლექსის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც სხვადასხვა მგრძობიარე ნერვში გადის; c, d - შუამდებარე ნეირონები, რომლებიც სინაპსებით უკავშირდება ერთსა და იმავე შუამდებარე ნეირონს (e). f - მოტონეირონი.

B და C - ორივე ცდაში ზედა მრუდი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვების მექანოგრამები. ზედა სასიგნალო ხაზი - a აფერენტის გალიზიანება, ქვედა სასიგნალო ხაზი - b აფერენტის გალიზიანება. სურათიდან ჩანს, რომ რეფლექსების პოსტტეტანური გაძლიერება ხდება არამარტო იგივე აფერენტული ნერვის ტეტანური გალიზიანებით (B), არამედ სხვა აფერენტული ბოჭკოს გალიზიანებითაც (C).

შემთხვევაშიც შეინიშნება, როცა წინასწარი ძლიერი გალიზიანება სხვა აფერენტულ ბოჭკოზე მოქმედებს (სურ. 99, C). ასეთი „ჰეტეროსინაპსური“ პოტენციაცია შეიძლება მიღებულ იქნას ისეთ რეფლექსებში, სადაც სხვადასხვა აფერენტული ბოჭკო მოტონეირონზე ერთი და იგივე შუამდებარე ნეირონის გზით მოქმედებს (სურ. 99, A).

სპინალური შოკი. ზურგის ტვინის სრული გადაკვეთა რეფლექსური მოქმედების დაქვეითებას იწვევს. სუსტდება როგორც მოტორული, ისე ვეგეტატიური რეფლექსები. ასეთ მოვლენას სპინალური შოკი ეწოდება. შოკური მდგომარეობა ვითარდება ზურგის ტვინის იმ განყოფილებაში, რომელიც გადაკვეთის ქვემოთ (ე.ი.კაუდალურად) მდებარეობს.

სპინალური შოკი შექცევადი მოვლენაა და გარკვეული ხნის შემდეგ ქრება. რეფლექსების აღდგენის პერიოდს ერთნაირი არ არის ევოლუციური კიბის სხვადასხვა საფეხურზე მდგომ ცხოველებში. შოკური მდგომარეობა უფრო ძლიერია და უფრო დიდხანს გრძელდება ისეთ ხერხემლიან ცხოველებში, რომლებსაც უკეთ აქვთ გამოხატული ენცეფალიზაცია, ე.ი. უკეთ აქვთ

განვითარებული თავის ტვინი. 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.

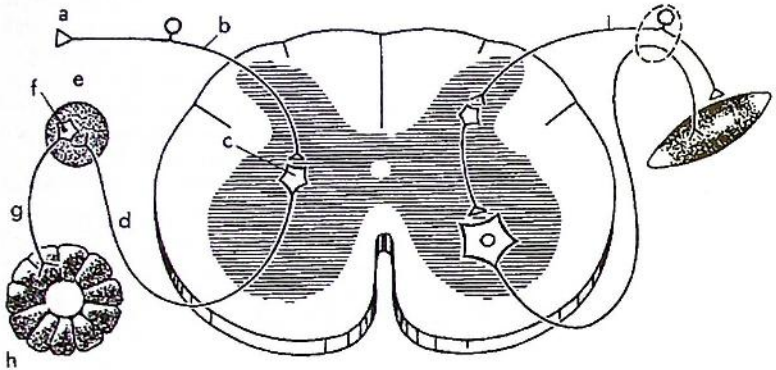
სპინალური შოკის მსგავსი მდგომარეობა ექსპერიმენტში გამოიწვევა ზურგის ტვინის „ფუნქციური გადაკვეთითაც“, როცა ერთ-ერთი სეგმენტი თანდათან ცივდება იმ დონემდე, რომ ამ სეგმენტში შეწყდება აგზნების გატარება. ამის შედეგად ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გაცივებული სეგმენტის ქვემოთ ძლიერ კნინდება. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ ზურგის ტვინის სეგმენტებში შოკის ძირითადი მიზეზია ის, 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 ხელახლა განვითარებას.

ცენტრალური დაღლა. ხანგრძლივი პერიოდული გაღიზიანების პირობებში ზურგის ტვინის ნებისმიერი რეფლექსი თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. ამ მოვლენას ცენტრალურ დაღლას უწოდებენ. აქაც რეფლექსური რკალების დაღლის მიზეზი შეიძლება იყოს, ერთი მხრივ, ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტების (მეტაბოლიტების) ჭარბად დაგროვება და მათი უარყოფითი გავლენა სინაპსურ წარმონაქმნებზე, ხოლო მეორე მხრივ – ენერგეტიკული მასალის გამოლევა. ამის მიხედვით გერმანელი ფერვორნი ცენტრალური დაღლის ორ ფორმას არჩევდა: „ნამდვილი დაღლა“ (მეტაბოლიტების დაგროვება) და „განლევა“ (ენერგეტიკული მასალის გამოლევა).

ვეგეტატიური რეფლექსის ზოგადი ცნება. სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების პრე- და პოსტგანგლიური ნეირონების მოქმედება არ არის დამოკიდებული მხოლოდ ცნს-ში არსებული ვეგეტატიური ცენტრების სპონტანურ მოქმედებაზე. მათი გააქტივება ხშირად რეფლექსურადაც ხდება. ასეთი რეფლექსების ნერვული მექანიზმი შემდეგნაირია: როცა რაიმე გამღიზიანებელი შინაგან ორგანოზე მოქმედებს, აქტივდება აქ არსებული ინტეროცეპტორები და მათთან დაკავშირებული მგრძნობიარე ბოჭკოები. ამ უკანასკნელების საშუალებით აგზნება გატარდება ცნს-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 გულისცემის სიხშირე, ვიწროვდება ან ფართოვდება სისხლძარღვების სანათური, ძლიერდება ან სუსტდება საჭმლის მომნელებელი ჯირკვლების სეკრეცია და ა.შ.

შინაგან ორგანოებთან დაკავშირებულ მგრძნობიარე ბოჭკოებს არ მიაკუთვებიან ვეგეტატიურ სისტემას. მათ ვისცერალურ აფერენტებს უწოდებენ. ვისცერალური აფერენტები, ძირითადად, ვეგეტატიური ნერვების შემადგენლობაში გაივლის და, სომატური სისტემის აფერენტებთან ერთად, დორსალური ფესვების გზით შედის ზურგის ტვინში. მათი აფერენტული ნეირონების სხეულებიც მალთაშუა სპინალურ კვანძებშია მოთავსებული. გულ-მკერდისა და მუცლის ღრუს ორგანოებიდან გამოსული ვისცერალური

აფერენტები ცთომილი ნერვის შემადგენლობაში გაივლის და მისივე საშუალებით შედის მოგრძო ტვინში. ვისცერალური აფერენტები ცნს-ში შესვლის შემდეგ სინაპსებით მთავრდება სათანადო პრეგანგლიურ ნეირონებზე. ამრიგად, უმარტივესი ვეგეტატიური რეფლექსის ნერვული რკალიც, სულ ცოტა, ორ სინაპს შეიცავს (სურ. 100): ვისცერალური აფერენტის სინაპსს პრეგანგლიურ ნეირონზე და პრეგანგლიური ნეირონის სინაპსს პოსტგანგლიურ ნეირონზე.



სურ. 100. ზურგის ტვინის რეფლექსური რკალები.

მარცხენა მხარეზე მოცემულია ვეგეტატიური რეფლექსური რკალის პრინციპული სქემა. მარჯვნივ - სომატური რეფლექსის სამნეირონიანი რკალი. a - ინტეროცეპტორი, b - ვისცერალური აფერენტი, c - პრეგანგლიური ნეირონი, d - პრეგანგლიური აქსონი, e - ვეგეტატიური კვანძი, f - პოსტგანგლიური ნეირონის სხეული, g - პოსტგანგლიური ბოჭკო, h - შინაგანი ორგანო.

ცნება აქსონრეფლექსზე. პერიფერიულ გალიზიანებაზე ვეგეტატიური რეაქციების აღძვრა ყოველთვის არ არის დაკავშირებული ცენტრალურ ნერვულ სისტემის მოქმედებასთან. მაგალითად, ზურგის ტვინის დორსალური ფესვების გადაჭრის შემთხვევაში ტკივილის რეცეპტორებთან დაკავშირებული წვრილი ნერვული ბოჭკოების გალიზიანება იწვევს სისხლძარღვების გაფართოებას და კანის იმ უბნის გაწითლებას, რომელსაც ეს ბოჭკოები აინერვირებს. ეს ეფექტი იმ შემთხვევაშიც კი გამოიწვევა, როცა ზურგის ტვინი მოცილებულია და კანის სისხლძარღვების სიმპათიკური ბოჭკოები დეგენერირებულია. მიუხედავად ამისა, აღწერილი რეაქცია არ არის გამოწვეული გამლიზიანებული აგენტის უშუალო მოქმედებით ეფექტორულ ორგანოზე. ამას ადასტურებს შემდეგი დაკვირვება: თუ დავაზიანებთ კანის რეცეპტორიდან გამოსულ წვრილ აფერენტებს, მაშინ აღწერილი ეფექტი აღარ გამოიწვევა. ასეთ ფაქტებზე დაყრდნობით გამოითქვა მოსაზრება, რომ წვრილ აფერენტულ ბოჭკოებს უნდა გააჩნდეთ კოლატერალები, რომლებიც დაკავშირებულია კანის სისხლძარღვებ-

თან და მათი სანათურის შეცვლას განაპირობებს. მაშასადამე ვარაუდობენ, რომ ზოგიერ აფერენტულ ბოჭკოს გამოყოფა „ეფერენტული“ ტოტი, რომელსაც შეუძლია გარკვეული ვეგეტატიური რეაქციის გამოწვევა. ასეთი ტიპის რეაქციას აქსონ რეფლექსს უწოდებენ.

თანშობილ რეფლექსთა ცვალებადობა

ზოგადი ცნება რეფლექსთა ცვალებადობის შესახებ. ადამიანისა და ცხოველთა თანშობილი რეაქციების მორფოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენს გენეტიკურად განმტკიცებული ნერვული რკალები. ამიტომ არის, რომ ერთი და იგივე პირობებში ასეთი რეფლექსები სტაბილურ ხასიათს ატარებს. მაგრამ უნდა ითქვას, რომ თანშობილ რეფლექსთა სტაბილურობა აბსოლუტური არ არის და ორგანიზმის შინაგანი არის მეტნაკლებად შეცვლა მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს მათ მიმდინარეობაზე. ზოგიერთი თანშობილი რეფლექსის ცვალებადობა აღწერილი იყო ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში (კიურშნერი, 1841; ფლუგერი, 1853) დღეისათვის კი ცნობილია, რომ ეს კანონზომიერება საერთოა ყველა თანშობილი რეაქციისათვის. ასე მაგალითად:

1) ცნობილია, რომ უკანა კიდურის გაღიზიანება მოხრის რეფლექსის რეცეპტორულ არეში ამ კიდურის მოხრას იწვევს. მაგრამ თუ ასეთი გაღიზიანება იმ დროს ხდება, როცა ცხოველს (მაგ. კატას) თავი ქვევით აქვს დახრილი გარკვეული კუთხით, მაშინ ზემოთ აღნიშნული გაღიზიანების საპასუხოდ კიდური გაიშლება. ე.ი. ერთი და იგივე გაღიზიანების მიუხედავად, მოხრის რეფლექსი შეიცვალა გაშლის რეფლექსით. დიამეტრალურად საწინააღმდეგო ეფექტი მიიღება, როცა ცხოველს თავი ზევით აქვს აწეული. ასეთ შემთხვევაში უკანა კიდურზე გაშლის რეცეპტორული ველის გაღიზიანებაც კი მოხრის რეფლექსს გამოიწვევს.

2) ძაღლებში კანის გაღიზიანება ზურგის მიდამოში ფხანის რეფლექსს აღძრავს: თანამოსახელე მხარეზე უკანა კიდური მოიხრება, თათი შეეხება გაღიზიანებულ უბანს და განხორციელდება რიტმული მოტორული აქტი — ტიბიური ფხანის რეაქცია. მაგრამ თუ ცხოველი წევს მაგარ საყრდენზე, მაშინ იმავე მხარის გაღიზიანება ფხანის რეფლექსს არ იწვევს. მხოლოდ ძლიერი გაღიზიანების შემთხვევაში აღიძვრება ფხანის რეფლექსი, მაგრამ სხეულის საწინააღმდეგო მხარეზე.

რეფლექსთა ცვალებადობის ნერვული მექანიზმები. თანშობილ რეფლექსთა ცვალებადობის ნერვული მექანიზმის განხილვა ხელსაყრელია იმ ცდის მაგალითზე, რომელიც აღწერა ს ე ჩ ე ნ ო ვ მ ა. ამ ცდის არსი შემდეგში მდგომარეობს: სპინალურ ბაყაყზე უკანა კიდურის გაღიზიანება მოხრის რეცეპტორულ არეში, ნორმალურად, ამ კიდურის მოხრას იწვევს. მაგრამ თუ იგივე გაღიზიანება მოხდება კიდურის პასიურად მოხრის ფონზე, მაშინ ეს კიდური მოხრის ნაცვლად გაიშლება. სხვა სიტყვებით რომ ვთქვათ, კიდურის პასიურმა მოხრამ შეცვალა ამ კიდურის თანშობილი რეაქცია გაღიზიანებაზე.

აღწერილი მოვლენის მექანიზმი შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგი-
ნოთ: კიდურის პასიური მოხრის დროს ამავე სახსრის გამშლელი კუნთები
იჭიმება და მათი ანულოსპირალური რეცეპტორები აქტივდება. აღძრული აფე-
რენტული იმპულსაცია ზურგის ტვინში გაშლის საკოორდინაციო აპარატში
აგზნებადობის მომატებას იწვევს. მოხრის საკოორდინაციო აპარატში კი
აგზნებადობა ქვეითდება რეცეპტოკული შეკავების გამო. ასეთ ფონზე, ნებისმიე-
რი პერიფერიული გაღიზიანება კიდურის გაშლას გამოიწვევს, რადგან აგზნე-
ბის ირადიაციის გამო, პირველ რიგში გააქტივდება აღმატებული აგზნებადო-
ბის მქონე საკოორდინაციო აპარატი.

ზურგის ტვინის რეფლექსურ მოქმედებაში საკოორდინაციო აპარატების
აგზნებადობის დიდ მნიშვნელობაზე მიუთითებს შემდეგი ფაქტი: თუ წინა კიდუ-
რის საკოორდინაციო აპარატს დავამუშავებთ სტრიქნინით და ამით მალლა ავ-
წევთ მის აგზნებადობას, მაშინ უკანა კიდურზე ნებისმიერი მგრძნობიარე
ნერვის გაღიზიანება რეფლექსურ რეაქციას, პირველ რიგში, წინა კიდურზე
გამოიწვევს.

V თავი. თავის ტვინი

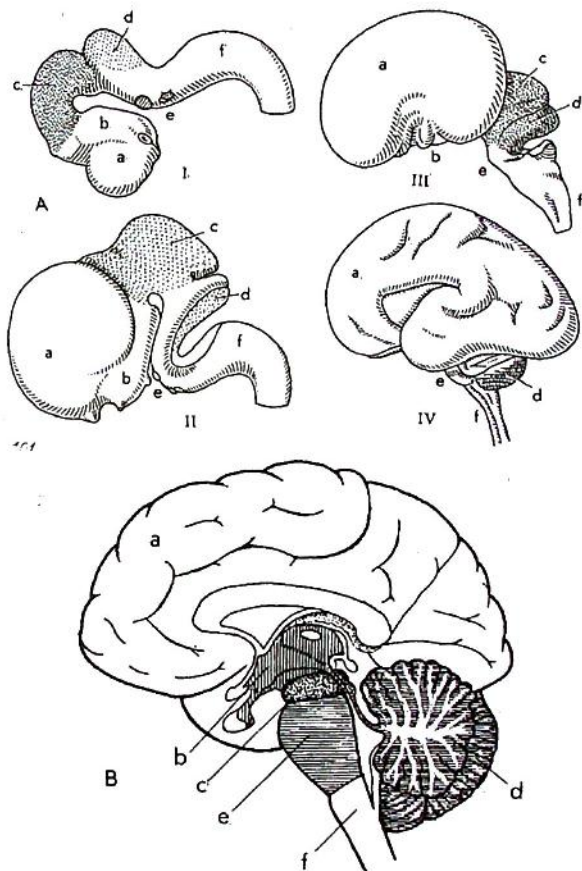
თავის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა

ნერვული სისტემის ფილოგენეზის პროცესში განსაკუთრებით ძლიერ
განვითარდა ნერვული მილის წინა ნაწილი, რომლიდანაც საბოლოოდ ჩამოყა-
ლიბდა თავის ტვინი. ევოლუციური კიბის სხვადასხვა საფეხურზე მდგომი
ხერხემლიანი ცხოველების ნერვული სისტემის ურთიერთშედარებიდან ჩანს,
რომ თავის ტვინმა განვითარების მეტად რთული გზით განვლო. ამ ხანგრძლივი
პროცესის წარმოდგენა, ერთგვარი მიახლოებით, შესაძლებელია ნერვული
სისტემის ჩანასახოვანი განვითარების შესწავლით.

აღამიანის ჩანასახის 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. ამგვარად ჩამოყალიბდება თავის
ტვინის პირველადი სამი ბუშტუკი, რომლებიდანაც შემდეგ ვითარ-
დება თავის ტვინის სამი ძირითადი განყოფილება (სურ. 101, I): a, b – წინა
ტვინი (Prosencephalon); c – შუა ტვინი (Mesencephalon) და d, e, f
– უკანა ანუ რომბისებრი ტვინი (Rhombencephalon).

ჩანასახოვანი განვითარების უფრო მოგვიანო სტადიაზე ხდება წინა და
უკანა ბუშტუკების ხელახალი გადაზონრვა. განვითარების ამ ეტაპზე თავის
ტვინი ხუთი ბუშტუკით არის წარმოდგენილი (სურ., 101, a, b, c, d, e, f). თავის
ტვინის საბოლოო დიფერენცირების შედეგად ყალიბდება ზრდასრული ტვინის
შემდეგი ანატომიური განყოფილებები: მეხუთე ბუშტუკიდან ვითარდება

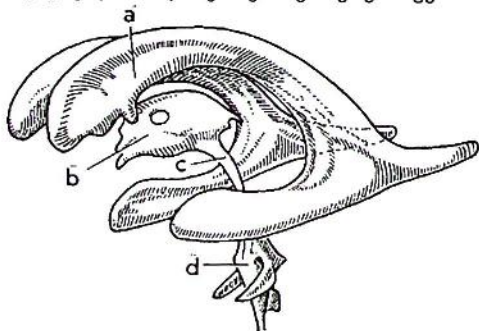
მოგრძო ტვინი (Myelencephalon ანუ Medula oblongata); მეოთხე ბუშტუკი-
დან - უკანა ტვინი (Metencephalon), რომლის ვენტრალური ნაწილი



სურ. 101. თავის ტვინის ემბრიონული განვითარება.
 A - თავის ტვინის სქემატური სურათი ოთხი სხვადასხვა სიგრძის ემბრიონში: I - 10 მმ-ის, II - 27 მმ-ის, III - 53 მმ-ის, IV - 33 სმ-ის.
 B - ზრდასრული თავის ტვინის საგიტალური ჭრილი.
 a - საბოლოო ტვინი, b - შუამდებარე ტვინი, c - შუა ტვინი, d - ნათხემი, e - ვაროლის ხიდი, f - მოგრძო ტვინი.

დიფერენცირდება როგორც ვაროლის ხიდი (Pons varoli), ხოლო დორსალური ნაწილი – როგორც ნათხემი (Cerebellum); მესამე ბუშტუკი შედარებით სუსტად ვითარდება და გვაძლევს შუატვინს (Mesencephalon); მეორე ბუშტუკიდან დიფერენცირდება შუამდებარე ტვინი (Diencephalon). მას ადრევე გამოეყოფა თვალის ბუშტუკები. განსაკუთრებით ძლიერ განვითარებას გვერდითი კედლები აღწევს, რომლებიდანაც იქმნება მხედველობის ბორცვები (Thalamus). ნერვული მილის პირველი ბუშტუკიდან ფორმირდება საბოლოო ტვინი (Telencephalon). იგი დასაწყისში ტვინის ყველა დანარჩენი ნაწილის 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, იყოფა რა ღრმა გასწვრივი ნაპრალით ორ ნაწილად, წარმოიშობა მარჯვენა და მარცხენა ჰემისფეროები.

ნერვული მილის კედლების ზრდა-განვითარებასთან ერთად, დიფერენცირდება ცენტრალური არხის შესაბამისი უბანიც. მეოთხე და მეხუთე ბუშტუკების ფარგალში არხი ფართოვდება და ქმნის ერთიან ღრუს – მეოთხე პარაკუჭს (სურ. 102). შუა ტვინის საზღვრებში ცენტრალური არხი არ ფართოვდება. მას სილვიის წყალსადენს უწოდებენ. იგი მესამე და მეოთხე პარაკუჭების შემაერთებელ არხს წარმოადგენს. მესამე პარაკუჭი ვიწრო ნაპრალის სახით არის წარმოდგენილი მხედველობის ბორცვებს შორის. ცენტრალური არხის უკიდურესი წინა ბოლოდან, რომელიც საბოლოო ტვინის ფარგალშია, თავდაპირველად ვითარდება ერთი პარაკუჭი. მაგრამ შემდეგ, გასწვრივი ნაპრალის გაჩენის გამო, მისგან ორი პარაკუჭი წარმოიქმნება. ერთი მათგანი ერთ ჰემისფეროშია მოთავსებული, ხოლო მეორე – მეორე ჰემისფეროში (სურ. 102, a).



სურ. 102. ზრდასრული ცხოველის თავის ტვინის პარაკუჭები.

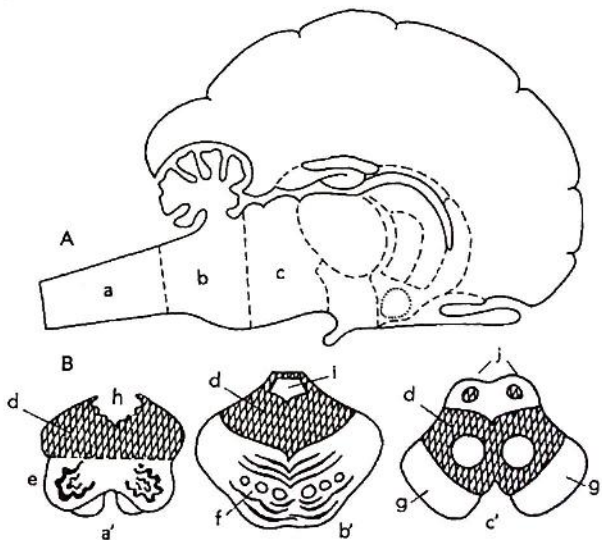
- a - გვერდითი პარაკუჭები ჰემისფეროებში, b - მესამე პარაკუჭი,
c - სილვიის წყალსადენი, d - მეოთხე პარაკუჭი (რომბისებრი ფოსო).

თავის ტვინის ყველაზე ქვედა განყოფილება, მოგრძო ტვინი, კაუდალური მიმართულებით უშუალოდ გადადის ზურგის ტვინში, ხოლო მეოთხე პარაკუჭი გრძელდება ზურგის ტვინის ცენტრალურ არხში.

ფუნქციური ორგანიზაციის მიხედვით თავის ტვინი შემდეგ მორფო-ფუნქციურ განყოფილებებს შეიცავს: ტვინის ღერო, ნათხემი, შუამდებარე ტვინი და დიდი ტვინი.

ტვინის ღეროს მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები

თავის ტვინის ღერო სამი განყოფილებისაგან შედგება (სურ. 103, A): მოგრძო ტვინი (a), ვაროლის ხიდი (b) და შუა ტვინი (c). ღეროს განივ განაკვეთზე ორ ნაწილს არჩევენ. დორსალურად მოთავსებულია ფილოგენეზურად ყველაზე



სურ. 103. A – თავის ტვინი საგიტალურ ჭრილში:

a - მოგრძო ტვინი, b - ვაროლის ხიდი, c - შუა ტვინი.

B – ტვინის ღეროს აგებულება ფრონტალურ ჭრილში:

a' - მოგრძო ტვინი, b' - ვაროლის ხიდი, c' - შუა ტვინი.

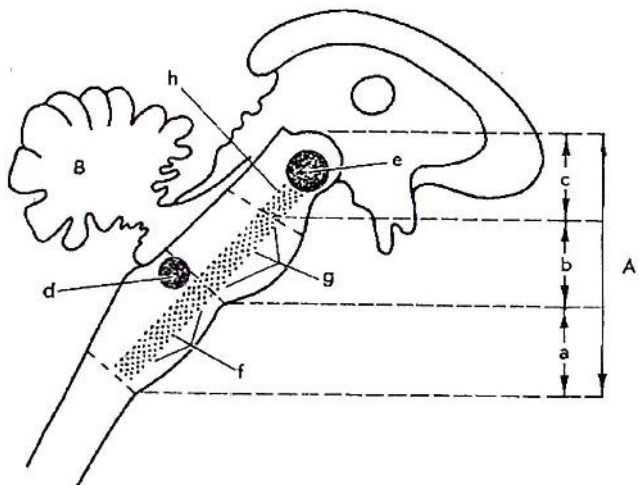
e - პირამიდები, f - ხიდის ფეხი, g - ტვინის ფეხები,

d - ტექტუმები, h - რომბისებრი ფოსო, i - სილვიის წყალსადენის სანატური, j - ტექტუმი ოთხგორაკით.

ძველი სტრუქტურა - ტ ე გ მ ე ნ ტ უ მ ი (სურ. 103, B, d). ტეგმენტუმი მთელ სიგრძეზე გასდევს ტვინის ღეროს და დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეულებს, რომლებიც გროვებად ანუ ბირთვებადაა შეჯგუფული. ტვინის ღეროს ვენტრალური ნაწილი შეიცავს საბოლოო ტვინიდან ჩამოშვებულ გრძელ ნერვულ ბოჭკოებს (კორტიკოსპინალურ გზებს). ეს ბოჭკოები მოგრძო ტვინში ქმნის ე.წ. პირამიდებს (e), ვაროლის ხიდი - ხიდის ფეხს (f), ხოლო შუა ტვინში - თავის ტვინის ფეხებს (g).

ტეგმენტუმს, მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდის ფარგლებში, ზემოდან ფარავს ნათხემი, ხოლო შუა ტვინის ფარგალში - თხელი ტვინოვანი ფირფიტა ანუ ტექტუმი. ტექტუმს ზემოდან ორი წყვილი შემაღლება აქვს, რომელსაც ოთხგორაკს უწოდებენ (სურ. 103, B, j).

ტვინის ღეროს მამოძრავებელი ცენტრები. ტვინის ღერო (სურ. 104, A) დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს, რომლებიც სხვადასხვა სასიცოცხლო ფუნქციებს ემსახურება. მაგრამ ამ პარაგრაფში, ძირითადად, განხილული იქნება ის ნერვული სტრუქტურები, რომლებიც უშუალოდაა დაკავშირებული ზურგის ტვინის მოტორულ რეაქციებთან. ტვინის ღეროში სამი სტრუქტურის გამოყოფა შეიძლება: წითელი ბირთვი, დეიტერსის ბირთვი და რეტიკულური ფორმაცია (სურ. 104).



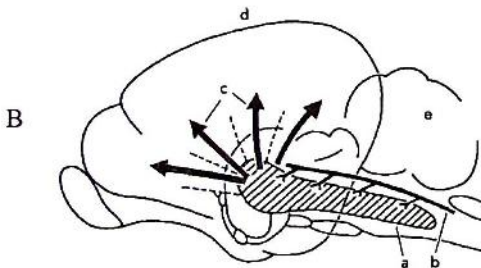
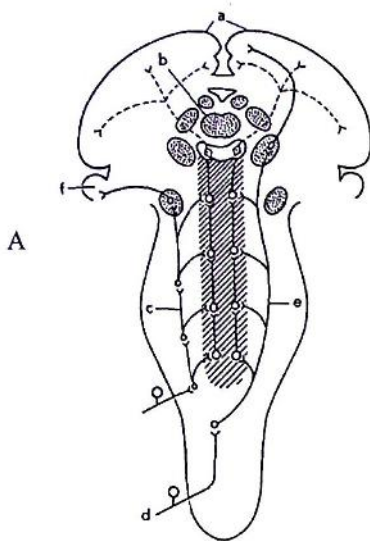
სურ. 104. მოტორული ნერვული კომპლექსების განლაგება ტვინის ღეროში (სქემა). A - ტვინის ღერო: a - მოგრძო ტვინი, b - ვაროლის ხიდი, c - შუა ტვინი, d - დეიტერსის ბირთვი, e - წითელი ბირთვი, f, g, h - რეტიკულური ფორმაცია. B - ნათხემი.

წ ი თ ე ლ ი ბ ი რ თ ვ ი. იგი მოთავსებულია შუა ტვინში ოთხგორაკის დონეზე (e). ამ ბირთვის ნეირონების გრძელი აქსონები, გამოდის რა ბირთვის ფარგლებიდან, მაშინვე გადადის მეორე მხარეზე (ანუ კონტრალატერალურად) და თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გზით აღწევს ზურგის ტვინის სათანადო სეგმენტებს. ამრიგად, ეს აქსონები ქმნის გადაჯვარდინებულ მძლავრ მოტორულ გზას წითელი ბირთვიდან ზურგის ტვინამდე. მას რ უ ბ რ ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ ტრაქტს უწოდებენ. რუბროსპინალური ტრაქტის ბოჭკოები ზურგის ტვინში სინაპსებით მთავრდება შუამდებარე ნეირონებზე, რომლებიც თავის მხრით, დაკავშირებულია მომხრელი კუნთების α და γ მოტონეირონებთან. მაშასადამე, წითელი ბირთვის ნეირონების გააქტივება იწვევს მომხრელი კუნთების შეკუმშვას. ამავე სახსრის გამშლელი კუნთები ამ დროს ცენტრალურ შეკავებას განიცდის.

დ ე ი ტ ე რ ს ი ს ბ ი რ თ ვ ი. მოგრძო ტვინში ვაროლის ხიდის საზღვარზე განლაგებულია ვესტიბულური ბირთვების ჯგუფი, რომლის წინა ნაწილი მცირედ იჭრება ხიდის ფარგლებში (სურ. 104, d). ვესტიბულურ ბირთვებს შორის არჩევენ: ზედა ანუ ბ ე ხ ტ ე რ ე ვ ი ს ბირთვს; ლატერალურ ანუ დ ე ი ტ ე რ ს ი ს ბირთვს, მედიალურ ანუ შ ვ ა ლ ბ ე ს ბ ი რ თ ვ ს და ქვედა ანუ რ ო ლ ე რ ი ს ბირთვს. ზურგის ტვინის მამოძრავებელი რეაქციებისათვის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია დეიტერსის ბირთვი, რომლის ნეირონების გრძელი აქსონები ბირთვიდან გამოსვლის შემდეგ ეშვება იმავე მხარეზე ქვევით და თეთრი ნივთიერების ვენტრომედიალური ლარის გზით აღწევს ზურგის ტვინის სეგმენტებს. ეს არის იპსილატერალური ვ ე ს ტ ი ბ უ ლ ო ს პ ი ნ ა ლ უ რ ი ტრაქტი, რომლის ბოჭკოები სინაპსებით უკავშირდება გამშლელი კუნთების α და γ მოტონეირონებს. დეიტერსის ბირთვის გააქტიურება გამშლელი კუნთების მძლავრ შეკუმშვას, ხოლო მომხრელების ცენტრალურ შეკავებას იწვევს.

რ ე ტ ი კ უ ლ უ რ ი ფ ო რ მ ა ც ი ა. რეტიკულური ფორმაცია მთელ სიგრძეზე გასდევს ტვინის ღეროს და მის ცენტრალურ ნაწილშია მოთავსებული (სურ. 104, f, g, h). უჯრედული ელემენტები წარმოდგენილია სხვადასხვა ფორმისა და ზომის ნეირონებით, რომლებიც არ ქმნის მკვეთრად შემოსაზღვრულ გროვებს და მეტნაკლებად თანაბრად არის განაწილებული მთელ სტრუქტურაში. ამ უჯრედების აქსონები და დენდრიტები ისეა ერთმანეთში გადახლართული, რომ ბადისებრ სტრუქტურას ქმნის. ამიტომ უწოდეს მას რ ე ტ ი კ უ ლ უ რ ი ფ ო რ მ ა ც ი ა (რფ).

რეტიკულურ ფორმაციას არა აქვს საკუთარი რეცეპტორული ფარგალი. ამიტომ მისი გააქტივება არ ხდება რომელიმე ერთი მოდალობის გაღიზიანებით. მორფო-ფიზიოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ყველა ამაველი გზა, რომელიც რომელიმე მოდალობის გაღიზიანებით აქტივდება და თავის ტვინისაკენ მიემართება, რფ-ის დონეზე კოლატერალებს იძლევა. ეს კოლატერალები შედის რეტიკულურ ფორმაციაში და ამავე ხნებელი სინაპსებით მთავრდება აქ არსებულ უჯრედებზე (სურ. 105). აქედან ცხადია, რომ ნებისმიერი მოდალობის გაღიზიანება, იქნება ეს მექანიკური, თერმული, ქიმიური, მხედველობითი თუ სხვა, რფ-ის გააქტივებასაც გამოიწვევს.



სურ. 105. რფ-ის აფერენტული და ეფერენტული კავშირების სქემა.

A - a - თავის ტვინის ქერქი, b - შუამდებარე ტვინის ღორსომედიალური ბირთვი, c - სმენის აფერენტული გზა, d - e კანკუნთოვანი შეგრძნების აფერენტული გზა. სქემიდან ჩანს, რომ სხვადასხვა მოდალობის აფერენტული გზები იძლევა კოლატერალებს, რომლებიც შედის რეტიკულურ ფორმაციაში და სინაპსებით მთავრდება იქ არსებულ უჯრედებზე. (ფრენჩის, ვერცეანისა და მეგუნის მიხედვით).

B - რეტიკულური ამაველი გამააქტივებელი სისტემის სქემა.

a - ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაცია, b - ამაველი სენსორული გზა, რომელიც კოლატერალებს იძლევა რეტიკულური ფორმაციისაკენ, c - რეტიკულოკორტიკალური გზები, რომლებიც იშლება მაროსავით და უკავშირდება ქერქის მრავალ უბანს, d - დიდი ტვინის ქერქი, e - ნათხეში.

რფ-დან გამოძვალვი ბოჭკოები ვრცელდება როგორც ამავალი მიმართულებით (თავის ტვინში უფრო მაღლა განლაგებული განყოფილებებისაკენ), ისე დამავალი მიმართულებით - ზურგის ტვინისაკენ. ეს ბოჭკოები უკავშირდება ცნს-ის არა რომელიმე ერთ უბანს, არამედ სხვადასხვა უბნებს და ზოგადი ხასიათის შემოქმედებას ახდენს მათზე. ამიტომაც რეტიკულურ ფორმაციას არასპეციფიკურ დიფუზურ სისტემას მიაკუთვნებენ.

ტვინის ღეროს განყოფილებების შესაბამისად რეტიკულურ ფორმაციას ყოფენ სამ ნაწილად: მოგრძო ტვინის, ვაროლის ხიდის და შუა ტვინის რეტიკულურ ფორმაციად. იმის გამო, რომ რფ-ის სხვადასხვა უბანი არაერთგვარ გავლენას ახდენს ზურგის ტვინის მოტორულ რეაქციებზე, მასში ორ ფუნქციურ ნაწილს გამოყოფენ: კაუდალურს, რომელიც მოთავსებულია მოგრძო ტვინსა და ვაროლის ხიდში, და კრანიალურს, რომელიც შუა ტვინის ფარგლებშია მოთავსებული. ამერიკელი მეგუნი იყო პირველი მკვლევარი, რომელმაც ექსპერიმენტით აჩვენა, რომ კაუდალური რეტიკულური ფორმაციის რიტმული გაღიზიანება, როლმელიმე ერთ წერტილში, სპინალური რეფლექსების შეკავებას იწვევს. ცენტრალურ შეკავებას განიცდის არა რომელიმე ერთი სახსრის, არამედ ყველა სახსრის მომხრელი და გამშლელი კუნთები (იხ. სურ. 76, A). მაშასადამე, მოგრძო ტვინისა და ხიდის რეტიკულური ფორმაციის გააქტივება დიფუზურ ანუ ზოგად შეკავებას იწვევს ზურგის ტვინში.

ღიამეტრულად საწინააღმდეგო შედეგი მიიღება კრანიალური რფ-დან: რიტმული გაღიზიანების ფონზე ძლიერდება ყველა სახსრის მომხრელი და გამშლელი კუნთების რეფლექსური შეკუმშვები. მაშასადამე, მეზენცეფალური რეტიკულური ფორმაცია დიფუზურ, ზოგად გამაადვილებელ გავლენას ახდენს სპინალურ რეფლექსებზე (იხ. სურ. 76, B).

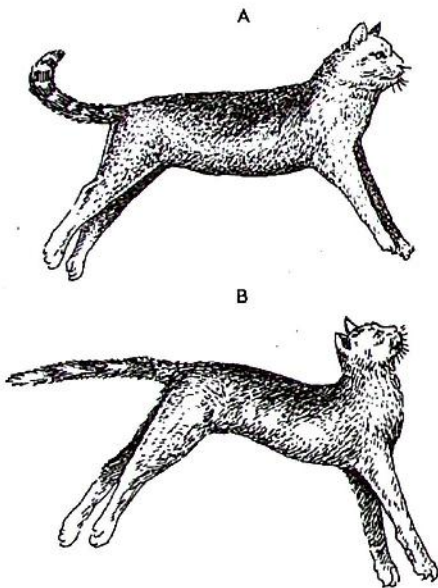
ვაროლის ხიდიდან გამოსული რეტიკულოსპინალური ბოჭკოები გადაჯვარედინებას არ განიცდის და თეთრი ნივთიერების მედიალური ლარის გზით აღწევს ზურგის ტვინის იპსილატერალური მხარის უჯრედებს. ეს მედიალური რეტიკულოსპინალური გზაა. მოგრძო ტვინიდან გამოსული რეტიკულოსპინალური ბოჭკოების ნაწილი გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე, იღებს კაუდალურ მიმართულებას და თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გზით აღწევს ზურგის ტვინის სხვადასხვა სეგმენტის უჯრედულ ელემენტებს. ეს ლატერალური რეტიკულოსპინალური გზაა.

რეტიკულური ფორმაციის ამავალი ბოჭკოებიდან განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ის ბოჭკოები, რომლებიც იწყება შუა ტვინიდან. ეს ბოჭკოები ორ ჯგუფად იყოფა: ერთი ჯგუფის ბოჭკოები უშუალოდ ქერქისაკენ მიემართება; მეორე ჯგუფის ბოჭკოები კი სინაპსურად გადაერთვება თალამუსის ბირთვებში არსებულ უჯრედებზე, რომელთა აქსონები დაკავშირებულია თავის ტვინის ქერქის თითქმის ყველა უბანთან და ზოგად გავლენას ახდენს იქ არსებულ ნერვულ უჯრედებზე. ამერიკელმა მეგუნმა და იტალიელმა მორუციმ 1949 წელს აჩვენეს, რომ შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის რიტმული, მაღალსიხშიროვანი გაღიზიანება (100 - 200 ჰც) ქერქული უჯრედების ტონუსის ამაღლებას ანუ აგზნებადობის ზოგად მომატებას იწვევს. ასეთი გაღიზიანების საპასუხოდ მძინარე ცხოველი იღვიძებს. საწინააღმდეგო ეფექტი მიიღება შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის დაზიანების, ან მისგან

გამომდინარე ამავალი გზის გადაკვეთის შედეგად: ეცემა თავის ტვინის ტონუსი და ცხოველი გადადის ძილის მდგომარეობაში. აღნიშნული ფუნქციის გამო შუა ტვინის რეტიკულულ ფორმაციას განიხილავენ თავის ტვინის ა მ ა ვ ა ლ ი გ ა მ ა ა ქ ტ ი ვ ე ბ ე ლ ი ს ი ს ტ ე მ ი ს მნიშვნელოვან ნაწილად.

ტვინის ღეროს არამოტორული ფუნქციის ბირთვები. ტვინის ღერო, ზემოთ აღნიშნული მოტორული სტრუქტურების გარდა, შეიცავს განსხვავებული ფუნქციის მრავალ ბირთვს, რომლებსა დიდი მნიშვნელობა აქვთა ორგანიზმისათვის. ასეთებია მაგალითად, სუნთქვის ცენტრი, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი და სხვა. ამ პარაგრაფში მოკლედ შევხებით მხოლოდ ისეთ ბირთვებს, რომლებიც ჩართულია ორგანიზმის ზოგად რეაქციებში.

შ ა ვ ი ს უ ბ ს ტ ა ნ ც ი ა (Substantia nigra). იგი მოთავსებულია შუა ტვინში და შედგება ორი ნაწილისაგან: კო მ პ ა ქ ტ უ რ ი და რ ე ტ ი კ უ ლ უ რ ი ნაწილებისაგან. კომპაქტური ნაწილის უჯრედები მუქი ფერის პიგმენტს - მელანინს შეიცავს და ამიტომ მოშავო ფერი აქვს. ამ უჯრედებში ხდება დოფამინის სინთეზი, რომელიც ტრანსმიტერის როლს ასრულებს. ამიტომ მათ დო-



სურ. 106. დეცერებრირებული კატა ექსტენზორული რივიდობის მდგომარეობაში.
 A - ტვინის ღერო გადაკვეთილია ოთხგორაკის დონეზე წინა და უკანა ბორცვებს შორის, რის შედეგადაც გამოვლინდა ექსტენზორული ტონუსი: ოთხივე კიდური გაიშალა, კუდი აიპრიხა, თავი უკან გადაიხარა.
 B - ექსტენზორული ტონუსის გაძლიერება ნათხემის დამატებითი დაზიანების შემდეგ.

ფაშინერგულ უჯრედებს უწოდებენ. რეტიკულური ნაწილი კი მოწითალო ფერისაა, რადგან მის უჯრედებში დიდი რაოდენობითაა რკინა (Fe).

ცი ს ფ ე რ ი ლ ა ქ ა (Locus coeruleus). იგი მოთავსებულია ვაროლის ხიდის ტემენტუმში. მისი უჯრედები შეიცავს ცისფერ პიგმენტს. ცისფერი ლაქა ყველაზე დიდი ბირთვია თავის ტვინში, რომელიც ნორადრენალინს გამოიმუშავებს. ასეთ უჯრედებს ნორადრენერგულ ებს უწოდებენ. ცისფერ ლაქას ფართო ნერვული კავშირები აქვს როგორც თავის ტვინის, ისე ზურგის ტვინის მრავალ განყოფილებასთან.

ნაკერის ბირთვები (Nuclei raphae). ეს კომპლექსი რამდენიმე ბირთვისაგან შედგება, რომლებიც ძეწკვისებურადაა განლაგებული ტვინის ღეროს შუა ხაზზე. კრანიალურად განლაგებული ბირთვები დიდი რაოდენობით შეიცავს სეროტონინერგულ უჯრედებს, ანუ ისეთ უჯრედებს, რომლებშიც ხდება სეროტონინის სინთეზი. სეროტონინი ამ უჯრედების ტრანსმიტერს წარმოადგენს.

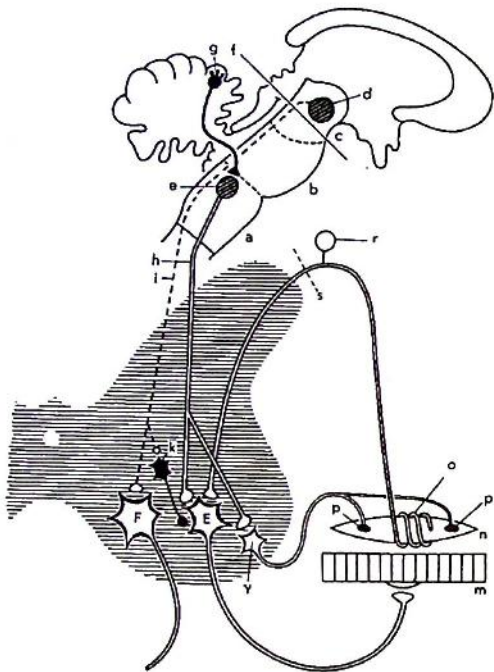
ნაკერის ბირთვები, ისევე როგორც ცისფერი ლაქა, ფართოდაა ჩართული თავის ტვინის ინტეგრაციულ მოქმედებაში. ვარაუდობენ, რომ ორივე სტრუქტურა აქტიურად მონაწილეობს ცხოველთა ძილ-ღვიძილის ციკლის რეგულაციაში.

დეცერებრაციული რიგილობა. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში (კატებსში, ძაღლებში, მაიმუნებში) ცნს-ის ინტერკოლიკულური გადაჭრით მიიღება ცხოველი, რომელსაც მოცილებული აქვს დიდი ტვინი (ცერებრუმი). ასეთ ცხოველს დეცერებრიბულს უწოდებენ. აღნიშნული ოპერაციის დროს ცხოველი დანარკოზეული უნდა იყოს, წინააღმდეგ შემთხვევაში განვითარდება ძლიერი შოკი. ნარკოზის გავლის შემდეგ გამოვლინდება დეცერებრაციის შედეგი: ოთხივე კიდური გაიშლება ყველა სახსარში, თავი აიწევა ზევით, ზურგი ამოიბურცება და კუდიც ზევით აიპრიხება (სურ. 106). თუ შევეცდებით რომელიმე კიდურის მოხრას, გარკვეულ წინააღმდეგობას წააფყდებით. ისეთი შთაბეჭდილება იქმნება, რომ ყველა გამშლელი კუნთი გამაგრებულია შეკუმშულ მდგომარეობაში. ამ ფენომენს დეცერებრაციულ რიგილობას უწოდებენ.

დეცერებრაციული რიგილობის ნერვული მექანიზმი. ზემოთ აღწერილი მეთოდით დეცერებრაციის დროს შუა ტვინის ჭრილი, როგორც უკვე იყო აღვნიშნეთ, გაივლის წითელი ბირთვების კაუდალურად (სურ. 107) და ამიტომ ზურგის ტვინს მოსცილდება ამ ბირთვების გავლენა. ასეთ პირობებში, ბუნებრივია, ცალმხრივად გამოვლინდება დეცერისის ბირთვის მოქმედება ზურგის ტვინის რეფლექსურ მექანიზმებზე, რადგან იგი არ იქნება ბალანსირებული (გაწონასწორებული) წითელი ბირთვებიდან მოსული იმპულსებით. ამის გამო გააქტივდება α და γ ექსტენზორული მოტონეირონები და გამშლელი კუნთები შეიკუმშება.

ისქემიური დეცერებრაცია. დეცერებრაციული რიგილობა შეიძლება გამოვიწვიოთ საძილე არტერიების გადაკვანძვითაც. უმაღლეს მუშუმწოვრებში თავის ტვინის წინა ნაწილს სწორედ ეს სისხლძარღვები ამარაგებს სისხლით. ამიტომ მათი ხანგრძლივად გადაკვანძვის შედეგად დიდ ტვინში ისქემია ვითარდება: ტვინოვან ქსოვილს აკლდება ყანგბადი, ენერგეტიკული მასალა; ნერვული უჯრედების აგზნებადობა თანდათან ეცემა და საბოლოოდ დიდი ტვინი

კარგავს ფუნქციას – ცხოველი ემსგავსება დეცერებრირებულს. იმის გამო, რომ წინა ტვინის ისქემიის დროს წითელი ბირთვიც ზიანდება, ზურგის ტვინში თავს იჩენს დეიტერსის ბირთვის ცალმხრივი მოქმედება: გააქტივდება გამშლელი კუნთის α და γ მოტონეირონები და პერიფერიაზე გამოვლინდება გაშლის ტონუსი ანუ ისქემიური წარმოშობის დეცერებრაციული რიგილობა.



სურ. 107. დეცერებრაციული რიგილობის ნერვული მექანიზმის სქემა.

a - მოგრძო ტვინი, b - ვაროლის ხიდი, c - შუა ტვინი, d - წითელი ბირთვი, რომელიც რუბროსპინალური ამაგზნებელი გზით (i) დაკავშირებულია მომხრელი კუნთის α მოტონეირონთან (F). ხოლო კოლატერალით გამშლელი კუნთის α მოტონეირონის (E) შემაკავებელ ინტერნეირონთან (k), e - დეიტერსის (ვესტიბულური) ბირთვი, რომელიც ვესტიბულოსპინალური გზით (ii) ამაგზნებელ კავშირს ამყარებს გამშლელი კუნთის α და γ მოტონეირონებთან. g - ნათხემის ნეირონი, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს დეიტერსის ბირთვზე. iii - გამშლელი კუნთის ექსტრაფუზალური ბოჭკო, n - გამშლელი კუნთის ინტრაფუზალური ბოჭკო, p - γ აქსონის საბოლოო ფირფიტები, o - ანულოსპირალური რეცეპტორი, r - აფერენტული ნეირონი, f - თავის ტვინის გადაჭრის ღონე. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

პროპრიოცეპტული იმპულსაციის მნიშვნელობა რიგიდობისათვის. თავის ტვინის ინტერკოლიკული გადაკვეთის დროს დეცერებრაციული რიგიდობის გამოვლენისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს პროპრიოცეპტული იმპულსების მოქმედებას ზურგის ტვინზე. ამას ადასტურებს ის ფაქტი, რომ ზურგის ტვინის სრული დეაფერენტაცია, ანუ ყველა დორსალური ფესვის გადაკვეთა, რის გამოც აფერენტული იმპულსები ვეღარ აღწევს ზურგის ტვინს, რიგიდობის მოხსნას (ექსტენზორული ტონუსის გაქრობას) განაპირობებს. დეაფერენტაციის ასეთი შემდეგი განპირობებულია შემდეგი გარემოებით. დეიტერსის ბირთვიდან ჩამომაკალი იმპულსაცია ზურგის ტვინში მოქმედებს გამშლელი კუნთების როგორც α , ისე γ მოტონეირონებზე. მაგრამ ეს იმპულსაცია არ არის ძლიერი და ამიტომ α მოტონეირონებში გავრცელებად აგზნებას არ იწვევს. მცირე ზომის γ მოტონეირონები კი იგზნება. ამის შედეგად იკუმშება ინტრაფუნალური ბოჭკოები; აქტივდება ანულოსპირალური რეცეპტორები და რიტმული იმპულსები I A ჯგუფის აფერენტებით აღწევს იგივე გამშლელი კუნთების α მოტონეირონებს. აქ ხდება ამ იმპულსების სუმაცია ვესტიბულოსპინალურ იმპულსაციასთან. ამას მოყვება α მოტონეირონების განმუხტვა და პერიფერიაზე გამშლელი კუნთების შეკუმშვა. თუ ზურგის ტვინი დეაფერენტირებულია, მაშინ პროპრიოცეპტორული იმპულსები ვერ მიაღწევს მოტონეირონებამდე; არ მოხდება მათი სუმაცია ვესტიბულოსპინალურ იმპულსაციასთან და α მოტონეირონებში გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიშობა. ასეთ შემთხვევაში გამშლელი კუნთები არ შეიკუმშება და არ გამოვლინდება ექსტენზორული ტონუსი.

რიგიდობის გამოვლენისათვის პროპრიოცეპტული იმპულსების მნიშვნელობას, ერთი შეხედვით, უარყოფს ის ფაქტი, რომ ის ქ ე მ ი უ რ ი დეცერებრაციის შემთხვევაში რიგიდობა არ ქრება ზურგის ტვინის დეაფერენტაციის შედეგად. მაგრამ ამის მიზეზი ის არის, რომ საძილე არტერიების ხანგრძლივი გადაკანძვის შედეგად, დიდი ტვინთან ერთად, ზიანდება ნათხემის წინა ნაწილიც, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს დეიტერსის ბირთვზე. ნათხემის შემაკავებელი გავლენისაგან განთავისუფლებული ვესტიბულური უჯრედები უფრო ადვილად იგზნება და ვესტიბულოსპინალური ისპულსაცია იმდენად ძლიერდება, რომ იგი თვითონ იწვევს გავრცელებად აგზნებას გამშლელ α მოტონეირონებში. ამის გამო ისქემიური რიგიდობა კლინდება ზურგის ტვინის დეაფერენტაციის ფონზეც.

„ჯიბის დანის რეფლექსი“. ეს რეფლექსი აღწერილია დეცერებრირებულ ცხოველებზე და კლინდება შემდეგნაირად: დეცერებრაციული რიგიდობის ფონზე ძალის გამოყენებით თუ შეეცდებით ცხოველის კიდურის მოხრას, შევამჩნევთ წინააღმდეგობის თანდათან გაზრდას. ასე გაგრძელდება გარკვეულ დრომდე. როცა კიდურის იძულებითი მოხრა გარკვეულ დონეს მიაღწევს, უცბათ მოიხსნება წინააღმდეგობა და კიდური თითქოს თავისთავად მოიხრება (როგორც ეს ხდება ჯიბის დანის შემთხვევაში). აღწერილი რეაქციის თავისებურ მიმდინარეობას შემდეგი მექანიზმი უღვევს საფუძვლად:

როცა დეცერებრირებულ ცხოველს ძალით ვაზრვევინებთ გაშლილ კიდურს, ამით გამშლელი კუნთის გაჭიმვას ვიწვევთ. გაჭიმვის შედეგად გააქტივდება

ანულოსპირალური რეცეპტორები; აღიძვრება რიტმული იმპულსაცია, რომელიც I A ჯგუფის აფერენტებით ამაგზნებლად იმოქმედებს იგივე კუნთის ა მოტონეირონებზე. ამას მოჰყვება გამშლელი კუნთების შეკმშვის გაძლიერება, რასაც შევიგრძნობთ მოხრისადმი წინააღმდეგობის გაზრდით. მაგრამ როცა კიდურის პასიური მოხრა გარკვეულ ზღვარს გადააჭარბებს, მაშინ კუნთის გაჭისვა ისეთ ძალას მიაღწევს, რომ აიგზნება მეხისს მალაზღურბლოვანი რეცეპტორული აპარატი – გოლჯის სხეულაკები. აქ აღძრული იმპულსები I B ჯგუფის აფერენტებით მიაღწევს ზურგის ტვინის სათანადო სეკმენტს; გააქტივებს შემაკავებელ ინტერნეირონებს და გამოიწვევს გამშლელი კუნთების ა მოტონეირონების შეკავებას. ამის შედეგად მოცემულ კიდურზე მოიხსნება გაშლის ტონუსი და კიდური სწრაფად მოიხრება.

ტონური რეფლექსები

ტონური რეფლექსის არსი და მნიშვნელობა. ზურგის ტვინისა და ტვინის ღეროს ერთ-ერთ სპეციფიკურ ფუნქციას ტონური რეფლექსური მოქმედება წარმოადგენს. ტონურ რეფლექსს უწოდებენ ცნს-ის ისეთ რეაქციას, რომელიც დაღლის გარეშე მიმდინარეობს დიდი ხნის განმავლობაში (ზოგჯერ რამდენიმე საათსაც კი). ასეთი რეაქციებია: ფეხზე დგომა, თავის ვერტიკალურად დაჭვრა და სხვა. ტონური რეფლექსების საშუალებით ცხოველი, ერთი მხრივ, ეწინააღმდეგება სიმძიმის ძალით დაცემას. მეორე მხრივ, იგი 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.

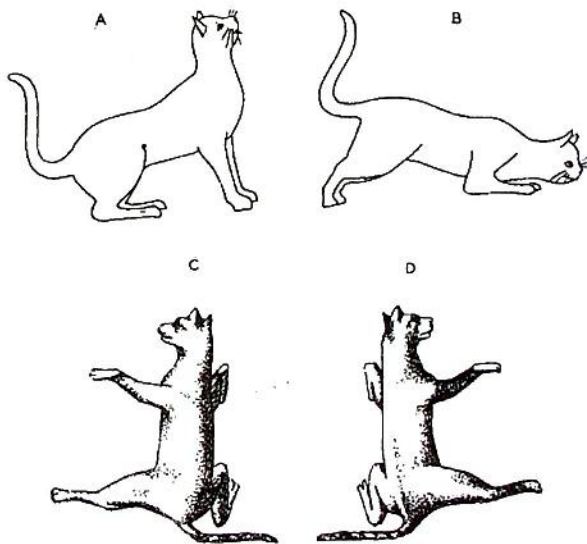
ტონური რეფლექსის ნერვული რკალი. ნებისმიერი ტონური რეაქციის რეფლექსური რკალი იწყება რეცეპტორული წარმონაქმნით და შეიცავს სულ ცოტა სამ ნეირონს: მგრძნობიარე, შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს.

ერთი სახის ტონური რეაქციის გამომწვევი რეცეპტორები მეტნაკლებად ერთადაა შეჯგუფული და ტონური რეფლექსების რეცეპტორულ ველებს ქმნის. ასეთი რეცეპტორული ველები, ძირითადად, ორგანიზმის შიგნითაა განლაგებული. შუამდებარე ნეირონთა სხეულების ერთობლიობა საკოორდინაციო აპარატებს ქმნის, რომლებიც განლაგებულია ცნს-ის იმ უბნებში, სადაც სათანადო აფერენტული ბოჭკოები შედის. ტონური რეფლექსური რკალები მთავრდება მამოძრავებელი უჯრედებით, რომელთაც ტონურ ა ნეირონებს უწოდებენ. მათი სხეულები ლოკალიზებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების ვენტრალურ 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 ნებითი მოძრაობები.

ჯდომის ტონური რეფლექსი. მოსვენების მდგომარეობაში დეცერებრირებული შინაური კურდღლის უკანა კიდურები ისეა მოხრილი, რომ ცხოველი ჯდომის პოზას იღებს. ასეთი პოზა ცხოველს დიდხანს შეუძლია შეინარჩუნოს დაღლის გარეშე, რაც მის ტონურ ხასიათს ადასტურებს. ბაყაყის შემთხვევაში ჯდომის პოზა გამოვლინდება სპინალურ პრეპარატზეც. ორივე შემთხვევაში ცხოველის პოზა განპირობებულია რეფლექსური მექანიზმებით, რაც იმით დასტურდება, რომ უკანა კიდურის მგრძობიარე 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 გადანაწილებას, რის შედეგადაც ცხოველი იღებს შესაბამის პოზას. საყურადღებოა, რომ ფეხზე მდგომი ცხოველის თავის გადაწევის შედეგად თავის მდებარეობა იცვლება არამარტო სივრცეში, არამედ სხეულის მიმართაც. აქედან ცხადია, რომ კუნთური ტონუსის გადანაწილება შეიძლება



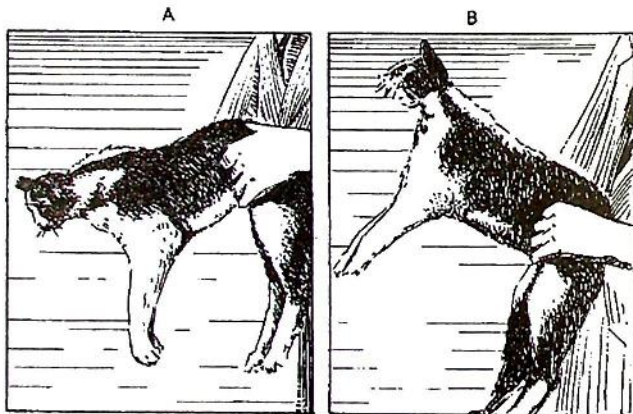
სურ. 108. კისრის ტონური რეფლექსები კიდურებზე (ინტაქტური კატა),

A - საკვების ზემოდან ჩვენების დროს უკანა კიდურები მოხრილია, წინა კიდურები - გაშლილი, B - საკვების ქვემოდან ჩვენება: უკანა კიდურები გაშლილია, წინა - მოხრილი, C - თავი გადახრილია მარცხნივ: მარცხენა კიდურები გაშლილია, მარჯვენა მოხრილი, D - თავი გადახრილია მარჯვნივ: მარჯვენა კიდურები გაშლილია, მარცხენა - მოხრილი.

განპირობებული იყოს შიგნითა ყურის ლაბირინთიდან მოსული იმპულსებით, რომლებსაც ინფორმაცია მოაქვს სივრცეში თავის მდებარეობის შესახებ, ან კიდევ იმ იმპულსებით, რომლებიც მოდის კისრის რეცეპტორებიდან და ინფორმაცია მოაქვს სხეულის მიმართ თავის მდებარეობის შესახებ. პირველ შემთხვევაში საქმე გვაქვს ლ ა ბ ი რ ი ნ თ უ ლ ა ნ უ ვ ე ს ტ ი ბ უ ლ უ რ ტონურ რეფლექსთან, ხოლო მეორე შემთხვევაში - კ ი ს რ ი ს ტონურ რეფლექსთან. ორივე რეფლექსი მიეკუთვნება პ ო ზ ი ს ტონური რეფლექსების ჯგუფს, ვინაიდან მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი ცხოველი ამ რეფლექსების საშუალებით იღებს და ინარჩუნებს გარკვეულ პოზას.

კისრის ტონური რეფლექსები კიდურებზე. დეცერებრირებულ ცხოველში, რომელსაც დანგრეული აქვს ლაბირინთები, თავის უკან გადაწევა კუნთური ტონუსის შემდეგნაირ გადაწევაზე გამოიწვევს: გამშლელი კუნთების ტონუსი უკანა კიდურებზე შემცირდება, ხოლო წინა კიდურებზე - მოიმატებს. ამის შესაბამისად უკანა კიდურები მოიხრება, წინა კიდურები კი გაიშლება (სურ. 108). დიამეტრალურად საპირისპირო სურათი ვლინდება თავის დახრის შემთხვევაში: ახლა უკანა კიდურებზე გაიზრდება გამშლელი კუნთების ტონუსი და კიდურები გაიშლება, ხოლო წინა კიდურები, ექსტენზორული ტონუსის შემცირების გამო, მოიხრება.

სხვაგვარი ტონური რეფლექსი ვითარდება, თუ დეცერებრირებულ და ლაბირინთებდანგრეულ ცხოველს გვერდზე გადაუხრით თავს: გაშლის ტონუსი გაძლიერდება იმავე მხარეზე. ასეთი ტონური რეფლექსის მნიშვნელობა ორგანიზმისათვის იმაში მდგომარეობს, რომ თავის გვერდზე გადახრის დროს



სურ. 109. ლაბირინთული ტონური რეფლექსები დეცერებრირებულ კატაზე.

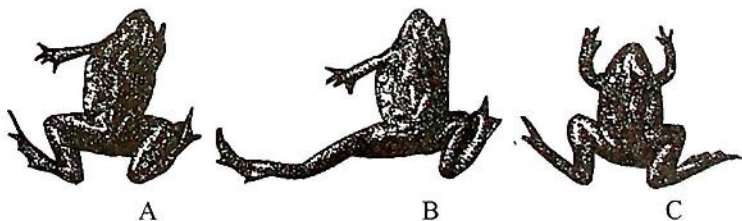
A - თავის ნორმალური მდებარეობა.

B - თავი აწეულია 85⁰-ით, რაც მიღწეულია სხეულის ბრუნვით განივი ღერძის ირგვლივ. სხეულის მიმართ თავის მდებარეობა არ არის შეცვლილი (თავის ფიქსაციის გამო). ჩანს, რომ ოთხივე კიდურზე განვითარებულია ექსტენზორული ტონუსი (რადემაკერი და პოუგერკერფი).

ხდება სიმძიმის ცენტრის გადაწვევა. ამის შედეგად ირღვევა ცხოველის წონასწორობა და იქმნება მისი წაქცევის საფრთხე. ასეთ სიტუაციაში თავის გადახრის მხარეზე ტონუსის გაძლიერება და კიდურების გაშლა ორგანიზმის საკომპენსაციო რეაქციაა, 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 გაიზარდება ან შემცირდება იმის მიხედვით თუ როგორი მდებარეობა აქვს თავს სივრცეში (სურ. 109).

ლაბირინთის ტონური გავლენა კისრის კუნთებზე. შიგნითა ყურის ლაბირინთები ტონურ გავლენას ახდენს არამარტო კიდურებზე, არამედ კისრის კუნთებზეც. კიდურებისაგან განსხვავებით, კისრის კუნთებზე ლაბირინთის გავლენა ცალმხრივია და თანაც გადაჯვარედინებული. მაშასადამე, ერთი ლაბირინთის რეცეპტორების გააქტივება კისრის კუნთების ტონურ შეკუმშვას მხოლოდ კონტრალატერალურ მხარეზე იწვევს. ცხოველის მოსვენების მდგომარეობაში ორივე ლაბირინთის რეცეპტორები თანაბრადაა გააქტივებული. ამის გამო კისრის კუნთები ორივე მხარეზეა ტონურად შეკუმშული და თავს ნორმალური მდებარეობა აქვს. თუ ცხოველს ერთ-ერთ მხარეზე დაუნგრევთ ლაბირინთს (ან გადავჭრით მისგან გამოსულ მგრძობიარე ნერვს), მაშინ ამ ლაბირინთის ტონური გავლენა მოიხსნება კისრის კონტრალატერალური მხარის კუნთებზე; ეს კუნთები მოდუნდება და თავი გადაიხრება დაზიანებული ლაბირინთის მხარეზე (სურ. 110).



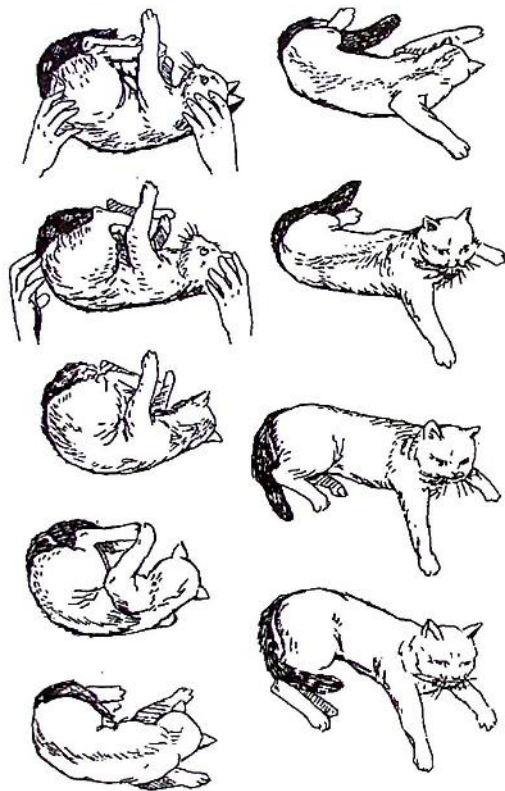
სურ. 110. ტონური რეფლექსები დეცერებრირებულ ბაყაყზე VIII ნერვის გადაჭრის შემდეგ.

A – ტიპური მდებარეობა, რომელსაც ბაყაყი იღებს, როდესაც გადაჭრილია VIII ნერვი;

B – იგივე ბაყაყი კიდურის მექანიკური გაღიზიანების შემდეგ – ტონური რეფლექსი გაძლიერებულია.

C – ცხოველის თავი მოყვანილია ნორმალურ მდებარეობაში, რის გამოც კიდურები დაუბრუნდა ნორმალურ მდგომარეობას (ბერიტაშვილი).

მდებარეობის რეფლექსი. ყველა ნორმალურ ცხოველს ტიპური მდებარეობა აქვს სივრცეში. ასე მაგალითად, ადამიანისათვის ტიპურია ვერტიკალური დგომა პირისახით და მუცლით წინ, ხოლო კვევით 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



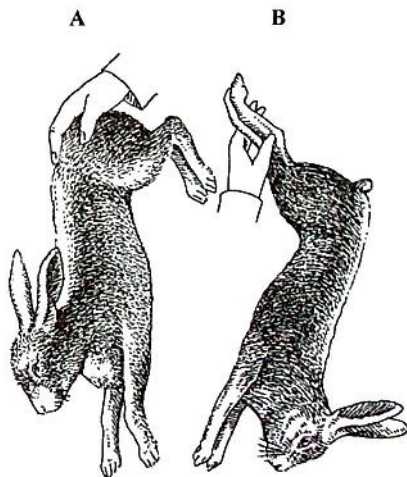
სურ. III. კატის გადატრიალება თავისუფლად ვარდნის დროს (გადაღებულია კინოფირზე).

ხელის გაშვების მომენტში კატის ზურგი ქვევით იყო მიმართული. ვარდნის პროცესში ჯერ თავი მოტრიალდა და ნორმალური მდებარეობა მიიღო; შემდეგ ტრიალებს ტანის წინა ნაწილი, შემდეგ უკანა. ამასთან ერთად წინა კიდურები გაიშალა, როგორც ეს ხდება გადახტომისათვის მომზადების დროს (მეგუნი).

დაუბრუნდება ჩვეულ მდგომარეობას. ეს მოტორული რეაქციები რეფლექსური წარმოშობისაა და მათ ერთობლიობას მ დ ე ბ ა რ ე ო ბ ი ს რეფლექსს 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 ჯაჭვური მიმდინარეობის გამო გარკვეულ სიმაღლიდან ვარდნის დროს ცხოველები (კატა, ძაღლი, მაიმუნი) ბურღისებურ მოძრაობას ასრულებენ და მიწაზე ნორმალურად ე.ი. ფეხებით ეშვებიან (III).

ამრიგად, მდებარეობის რეფლექსი შეიძლება აღიძრას 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 მივცემთ ჰაერში (მაგ., უკანა კიდურებით დაკვიდვით ვერტიკალურად), მისი თავი სწორ მდებარეობას მიიღებს სივრცეში (სურ. 112). ეს რეაქცია არ



სურ. 112. მდებარეობის რეფლექსი შინაურ კურდღელზე.

A - მხედველობა დაზიანებული ცხოველი ვერტიკალურ მდგომარეობაში. თავს ნორმალური მდებარეობა აქვს სივრცეში: კეფა ზევითაა, პირი ქვევით. თავის ნორმალური მდებარეობა განპირობებულია მდებარეობის რეფლექსით, რომელიც ამ შემთხვევაში გამოწვეულია ლაბირინთიდან.

B - იგივე ცხოველი ლაბირინთების ბილატერალურად დაზიანების შემდეგ: თავი დაკიდებულია. მაშასადამე, ლაბირინთების ბილატერალურმა დანგრევამ გამოიწვია მდებარეობის რეფლექსის დარღვევა.

ირღვევა არც იმ შემთხვევაში, როცა ცხოველს ორივე თვალი ახვეული აქვს, ე.ი. როცა გამოთიშულია მხედველობის რეცეპტორების მოქმედება. მაგრამ საკმარისია თვალახვეულ ცხოველს დაკუნგრით 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.

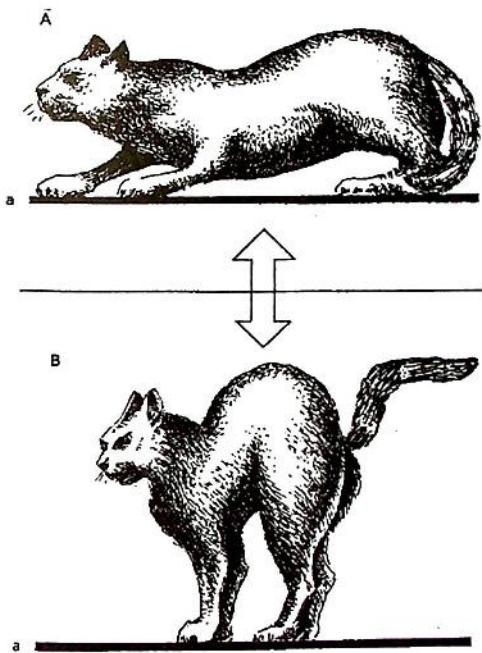
მდებარეობის რეფლექსი თვალიდან თავზე. თავის ნორმალური მდებარეობის მისაღებად დიდი მნიშვნელობა აქვს მხედველობის რეცეპტორებსაც. ამას ადასტურებს შემდეგი ფაქტი: თუ ლაბირინთებდანგრეულ ცხოველს თვალები ახელილი აქვს, რა მდგომარეობაშიც არ უნდა იყოს იგი (დგას ფეხზე, დაწოლილია თუ დაკიდებულია ვერტიკალურად) მისი თავი დაბრკოლების გარეშე იღებს ნორმალურ მდებარეობას. თვალების ხელახლა ახვევა (ანუ მხედველობის გამოთიშვა) ისევ აბრკოლებს მდებარეობის რეფლექსს – ცხოველი ვეღარ ასწორებს თავს. აღწერილ რეაქციას განიხილავენ როგორც მდებარეობის რეფლექსს თვალიდან თავზე.

მდებარეობის რეფლექსი ტანიდან თავზე. გარკვეულ პირობებში მდებარეობის რეფლექსი თავზე შეიძლება გამოვლინდეს იმ რეცეპტორების გააქტივებით, რომლებიც გაბნეულია ცხოველის ტანის ზედაპირზე. ასე მაგალითად, თუ თვალახვეულ და ლაბირინთებდანგრეულ ძალღს დავაწვენთ რაიმე მაგარ საყრდენზე (იატაკზე ან მაგიდაზე), ცხოველის თავი ნორმალურ მდებარეობას მიიღებს. ცხადია, ამ რეფლექსის გამოწვევა უნდა ხდებოდეს კანის რეცეპტორების გააქტივებით. ამიტომაც უწოდებენ მას მდებარეობის რეფლექსს ტანიდან თავზე. აღწერილი რეფლექსისათვის მნიშვნელობა აქვს ტანის ზედაპირის ასიმეტრიულ გაღიზიანებას. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ მწოლიარე ცხოველს ტანის მეორე მხარეზე დავადებთ ფიცარს. ამ შემთხვევაში კანის რეცეპტორები სიმეტრიულად (ანუ ტანის ორივე მხარეზე) ღიზიანდება და ცხოველი ვეღარ ასწორებს თავს.

სტატიკური და სტატოკინეტიკური რეფლექსები

ტონურ რეაქციებს, რომელთა საშუალებითაც ცხოველი ნორმალურ მდებარეობას ან სხვადასხვა პოზას იღებს, სტატიკურ რეფლექსებს უწოდებენ. სტატიკური რეფლექსები ემსახურება, ძირითადად, წონასწორობის შენარჩუნებას ცხოველის მშვიდი დგომის, ჯდომის ან წოლის მდგომარეობაში. გარდა ამისა ნორმალურ და მეზენცეფალურ ცხოველებს, ისეთი ტონური რეფლექსების განხორციელებაც შეუძლიათ, რომლებიც აღმოცენდება მოძრაობის შედეგად და მოძრაობითვე გამოვლინდება. ასეთ ტონურ რეაქციებს სტატოკინეტიკურ რეფლექსებს უწოდებენ.

სხვადასხვაგვარი სტატოკინეტიკური რეფლექსი აღმოცენდება ვესტიბულური (ლაბირინთული) რეცეპტორების გააქტივებით. მათ შორის ფართოდ არის ცნობილი თავისა და თვალების მობრუნების რეფლექსი. ამ რეფლექსის არსი მდგომარეობს შემდეგში, რომ თუ ცხოველი ზის ბაქანზე და ეს ბაქანი იწყებს ტრიალს, მაშინ თავი და თვალები მობრუნდება ცხოველის წრიულად გადაადგილების საწინააღმდეგო მხარეზე. ამ რეაქციას კომპენსატორული ხასიათი აქვს, რადგან მის საფუძველზე საგნის გამოხატულება, მიუხედავად ტრიალისა, უფრო დიდხანს რჩება თვალის ბადურის ფარგლებში. ბაქნის ტრიალის შეწყვეტის შემდეგ, თავს იჩენს ერთ-ერთი სტატიკური რეფლექსი, რის შედეგადაც თავი და თვალები უბრუნდება ნორმალურ მდგომარეობას. თუმცა თვალებზე მცირე ხნით შეიმჩნევა ნისტაგმი (კლებადი ამპლიტუდის ქანქარისებრი მოძრაობები ჰორიზონტალურ სიბრტყეში).



სურ. 113. სტატოკინეტიკური რეფლექსის ერთ-ერთი ტიპი.
 A - ცხოველის რეაქცია ბაქნის (a) აწვევაზე: ოთხივე კიდური იხრება და ცხოველი თითქმის წვება ბაქანზე.
 B - ცხოველის რეაქცია ბაქნის (a) დაწვევაზე. ოთხივე კიდური გაიშალა, ზურგი ამოიბურცა, კული ზევით აიპრიხა. სურათებს შორის ისრები მიუთითებს ბაქნის მოძრაობის მიმართულებას.

სტატოკინეტიკური ბუნებისაა ის რეფლექსიც, რომელიც აღმოცენდება ბაქანზე მყოფი ცხოველის აწევის ან დაწევის დროს (სურ. 113). თუ ბაქანს გამოძრავებთ ქვევიდან ზევით, მაშინ გამშლელი კუნთების ტონუსი შემცირდება ოთხივე კიდურზე და ცხოველი თითქმის გაეკვრება ბაქანს. პირიქით მოხდება თუ ბაქანს ცხოველითურთ სწრაფად დავეშვებით ქვევით. ამ შემთხვევაში გამშლელი კუნთების ტონუსი იზრდება და ოთხივე კიდური გაიშლება, რის გამოც ცხოველის ტანი აიწევეს ზევით.

აღწერილი რეაქციები, რომლებიც ცხოველის ტრიალის ან აწევ-დაწევის საპასუხოდ აღმოცენდება, ცენტრალური ბუნებისაა. ამას მოწმობს ის ფაქტი, რომ კიდურების დენერვაციის შემდეგ ბაქანის ტრიალი ან მისი ვერტიკალურად გადაადგილება ვერ იწვევს ამ რეაქციებს.

ტვინის ღეროს მნიშვნელობა ტონური რეფლექსებისათვის. სარწმუნოდაა ნაჩვენები, რომ სხვადასხვა დონეზე ტვინის ღეროს გადაკვეთა შესაბამის დარღვევებს იწვევს ტონური რეაქციების გამოვლენაში. ეს მონაცემები აშკარად მიუთითებს, რომ ტონური რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატები, ძირითადად, ტვინის ღეროშია მოთავსებული. ცხადია, ტვინის ღეროს ბირთვები მონაწილეობენ არამარტო 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.

ლოკომოცია

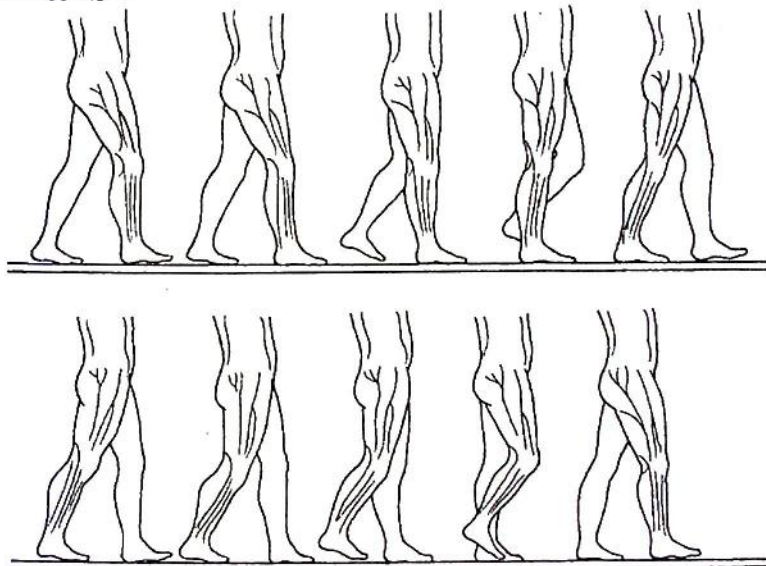
ზოგადი ცნება. ლოკომოცია ეწოდება ორგანიზმის მიერ ადგილგადა-
ნაცვლებას სივრცეში. ცნს-ის ერთ-ერთ ფუნქციას ლოკომოციის წარმართვა და კოორდინაცია შეადგენს. ლოკომოციის რამდენიმე ტიპია ცნობილი: სიარული, სირბილი, ხტუნვა, ცურვა, ფრენა, ზოხვა და სხვა. ყველა ცხოველს ლოკომოციის გარკვეული ტიპი ახასიათებს, რომელიც ძირითადად 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.

ლოკომოცია ყველა ცხოველისათვის და ადამიანისთვისაც თანშობილი აქტია და ინდივიდურ გამოცდილებას ანუ დასწავლას არ საჭიროებს. ცხადია, ეს ეხება ცხოველისათვის დამახასიათებელი ლოკომოციის ძირითად ტიპს. ასე მაგალითად, ძაღლები დიდი ტვინის ექსტირპაციის (ამოკვეთის) შემდეგაც არ კარგავენ სიარულისა და სირბილის უნარს. გარდა ამისა, მრავალი ცხოველი დაბადებისთანავე ამჟღავნებს ლოკომოციის უნარს. ასეთებია: კვიცი, ხბო, შვლის ნუკრი და სხვა. მართალია, ადამიანებს და ძუძუმწოვრების ზოგიერთ სხვა წარმომადგენელს დაბადების შემდეგ დიდხანს არ შეუძლიათ სიარული. მაგრამ ამის მიზეზი ის არის, რომ მათ ცნს-ში შედარებით გვიან ხდება სათანადო

ნერვული ცენტრების დიფერენცირება. ლოკომოციისათვის შედარებით მოუმზადებელია ძვალ-კუნთოვანი ქსოვილიც. აღნიშნული სისტემების მომწიფება-დიფერენცირების შემდეგ, ეს ორგანიზმებიც, ყოველგვარი დასწავლის გარეშე, იწყებენ სიარულს.

ადამიანის ლოკომოცია საკმაოდ რთულია. იგი შედგება ოთხი ძირითადი ელემენტისაგან: 1. კიდურების ფაზური მოძრაობები, 2. გაშლის სტატიკური ტონუსი, 3. მდებარეობის რეფლექსი და 4. წონასწორობის რეფლექსი.

კიდურების ფაზური მოძრაობები. ლოკომოციის დროს თითოეული კიდურის მოძრაობა ორი ფაზისაგან შედგება: მოხრისა და გაშლის ფაზებისაგან. სხვადასხვა კიდურს შორის ფაზების ურთიერთობა დამოკიდებულია ლოკომოციის თავისებურებაზე. ასე მაგალითად, ადამიანებში სიარულის დროს, როცა ერთი ფეხი გაშლილია, მაშინ მეორე იხრება და პირიქით (სურ. 114). ხტუნვის დროს მოხრისა და გაშლის ფაზები ორივე ფეხზე სინქრონულად აღმოცენდება.



სურ. 114. ადამიანის ფეხების მოძრაობა სიარულის დროს.

ფეხის გაშლის ფაზაში სიმძიმის ცენტრი გადაინაცვლებს წინ, ხოლო მოხრის ფაზა ძირითადად ემსახურება კიდურის გადატანას.

კიდურის მოძრაობის ესა თუ ის ფაზა განსხვავებულ ფუნქციას ასრულებს ლოკომოციაში: გაშლის ფაზაში ხდება სხეულის სიმძიმის ცენტრის (და ე.ი. მთელი სხეულის) წინ წაწევა. მოხრის ფაზა კი ემსახურება მხოლოდ ერთი ფეხის წინ გადატანას. აქედან ცხადია, რომ სივრცეში ორგანიზმის გადაადგილებისათვის პრინციპული მნიშვნელობა გაშლის ფაზას აქვს.

კიდურის ფაზური მოძრაობების კოორდინაცია ზურგის ტვინში მიმდინარეობს. ძუძუმწოვარ ცხოველებში წინა კიდურების საკოორდინაციო აპარატი მოთავსებულია კისრისა და გულმკერდის განყოფილებებში, ხოლო უკანა კიდურების – წელის განყოფილებაში.

გაშლის სტატიკური ტონუსი. ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველები, როგორც წესი, ფეხზე მდგომი გადაადგილებიან სივრცეში. ასეთ ცხოველებში, მათ შორის ადამიანებშიც, ლოკომოციისათვის აუცილებელია, რომ ყველა კიდური გარკვეული ხარისხით გაშლილი იყოს. წინააღმდეგ შემთხვევაში ცხოველი ვერ დადგებოდა ფეხზე და ლოკომოციის განხორციელება შეუძლებელი იქნებოდა. სტატიკური ტონუსის ინტენსივობა დამოკიდებულია ლოკომოციის სისწრაფეზე: რაც უფრო მეტია ლოკომოციის სისწრაფე, მით უფრო ძლიერია გაშლის ტონუსი. ეს კარგად ჩანს შემდეგ მაგალითზე: სწრაფად მორბენალი ცხენების კიდურები უფრო ძლიერ იშლება, ხოლო თავი და კუდი უფრო ძლიერ იწვევს მაღლა, ვიდრე ამას ადგილი აქვს ნელა მოსიარულე ცხენებში.

მდებარეობის რეფლექსი. ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველებს სივრცეში გადაადგილება შეუძლიათ მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მათი მდებარეობა სივრცეში ნორმალურია. აქედან გამომდინარე, ლოკომოციის ერთ-ერთ აუცილებელ კომპონენტს მდებარეობის რეფლექსი წარმოადგენს. თუ ცხოველს მოესპო ნორმალური მდებარეობის მიღების საშუალება, იგი წაიქცევა და ვერ შეძლებს სივრცეში გადაადგილებას.

წონასწორობის რეფლექსი. მშვიდად დგომის პირობებში ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველები ადვილად ინარჩუნებენ წონასწორობას იმიტომ, რომ მათი სხეულის სიმძიმის ცენტრიდან დაშვებული პერპენდიკულარი არ გამოდის საყრდენი ფართის ფარგლებიდან გარეთ. ადამიანის კიდურების ფაზური მოძრაობის განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ გაშლის ფაზაში სიმძიმის ცენტრი გადაინაცვლებს და მისგან დაშვებული პერპენდიკულარი გამოდის საყრდენი ფართიდან გარეთ. ამის გამო მას შეიძლება დაერღვას წონასწორობა და წაიქცეს კიდეც. ჩვეულებრივ ეს ასე არ ხდება, რადგან ასეთი სიტუაციის დროს ორგანიზმში აღიძვრება სათანადო მოტორული რეფლექსი, რომლის შედეგადაც სიმძიმის ცენტრის პროექცია ისევ საყრდენი ფართის ფარგლებში აღმოჩნდება. ასეთ მოტორულ რეაქციას წონასწორობის რეფლექსს უწოდებენ. წონასწორობის რეფლექსს დიდი მნიშვნელობა აქვს ხმელეთზე მოსიარულე ცხოველების ლოკომოციისათვის. ამ რეფლექსის გარეშე ცხოველთა მოძრაობა ძლიერ შეზღუდული და სახიფათო იქნებოდა.

წონასწორობის რეფლექსში ორგანიზმის კომპენსაციურ მოძრაობას სხეულის შინაგანი, პროპრიოცეპტორული გალიზიანებები იწვევს. სხეულის ცალ გვერდზე გადახრა გამოიწვევს მეორე გვერდის მუსკულატურის ვაჭიმვას, რასაც მისი რეცეპტორების გალიზიანება მოყვება. სწორედ ეს გალიზიანება აღძრავს ზემოთ აღნიშნულ კომპენსატორულ მოძრაობას. წონასწორობის რეფლექსის კოორდინაცია თავის ტვინში ხდება. უმაღლეს ძუძუმწოვრებში (მალი, კატა და სხვა) მხედველობის ბორცვების უკანა ორი მესამედის მოცილება წონასწორობის რეფლექსის დარღვევას იწვევს. იგივე ხდება შინაურ კურდღლებში (კროლიკებში) ვაროლის ხიდის წინა ორი მესამედის დაზიანების შემდეგ. ასეთ ცხოველებს შენარჩუნებული აქვთ კიდურების ფაზური მოძრაობები და სტატიკური ტონუსი, მაგრამ მათი ლოკომოცია ნორმისაგან გადახრილია.

ლოკომოციის მიმართულება. ლოკომოციის მიმართულებაზე გარკვეულ გავლენას ახდენს თავის მდებარეობა. როცა თავის მდებარეობა ზუსტად მედიალურია, მაშინ ცხოველის მოძრაობა პირდაპირ არის მიმართული. თუ ცხოველს თავი მარჯვნივ აქვს მიბრუნებული, მაშინ იგი მოძრაობის დასაწყისშივე მარჯვნივ მიბრუნდება.

ლოკომოციის კოორდინაცია. ლოკომოციის სხვადასხვა ელემენტების კოორდინაცია ცნს-ის სხვადასხვა განყოფილებასთან არის დაკავშირებული. კიდურების ფაზური მოძრაობების კოორდინაცია ზურგის ტვინში ხდება. დგომის რეფლექსის (ანუ გაშლის სტატიკური ტონუსის) საკოორდინაციო აპარატიც ამავე განყოფილებაში მდებარეობს. მდებარეობის რეფლექსები ლოკომოციის დროს შუა ტვინში კოორდინირდება. აქვე რეგულირდება წონასწორობის რეფლექსი. გარდა ამისა შუამდებარე ტვინში ლოკალიზებულია სპეციალური ცენტრი, რომელიც უზრუნველყოფს ყველა ელემენტის ერთმანეთთან შეთანხმებულ მოქმედებას და ამდენად იგი ლოკომოციის საერთო ცენტრს წარმოადგენს.

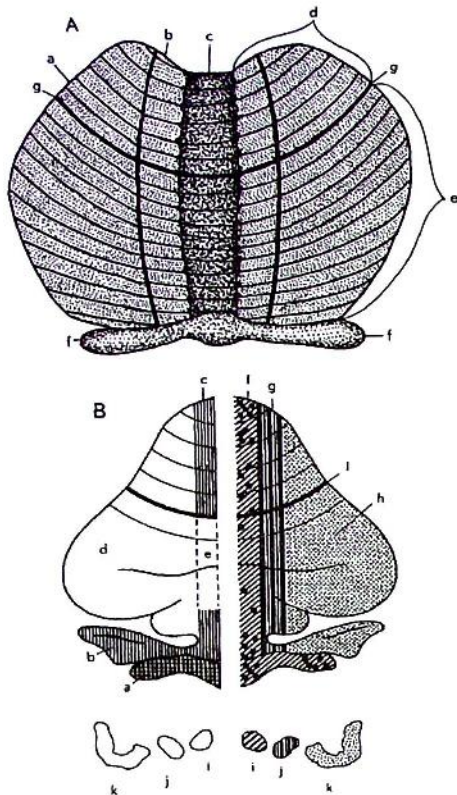
ნათხემის მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები

ნათხემი ანუ პატარა ტვინი (cerebellum) ფილოგენეზის პროცესში დიფერენცირდა უკანა ტვინის დორსალური ნაწილიდან. იგი ზრდასრულ ცხოველებში მოთავსებულია დიდი ჰემისფეროების უკან, მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდის ზემოთ. ნათხემი პირველად მრგვალპირიანებში გაჩნდა, ხოლო განსაკუთრებულ განვითარებას ძუძუმწოვრებში და ადამიანში მიაღწია.

მაკროსკოპული დათვალიერებით ნათხემში შემდეგი ნაწილები გაირჩევა (სურ. 115): ცენტრალურად მდებარე „ჭია“; ბ) დიდი ზომის ორი ჰემისფერო, რომლებიც „ჭიის“ ლატერალურადაა ლოკალიზებული; გ) ორი წყვილადი წარმონაქმნი: ფლოკულო-ნოდულარული და პარაფლოკულარული წანაზარდები.

ნათხემი, ზურგის ტვინისა და ტვინის ღეროს მსგავსად, ორგვარ ნივთიერებას შეიცავს: რუხსა და თეთრს. განსხვავება ის არის, რომ ნათხემში ცენტრალურად მოთავსებულია თეთრი ნივთიერება, ზედაპირულად კი – რუხი ნივთიერება. ამ უკანასკნელს ნათხემის ქერქის უწოდებენ. რუხ ნივთიერებაში დიდი რაოდენობითაა ნერვული უჯრედების სხეულები. თეთრი ნივთიერება კი, ძირითადად, წარმოდგენილია ნერვული ბოჭკოებით. ნერვული უჯრედების სხეულები თეთრი ნივთიერების სისქეშიც გვხვდება. აქ ისინი შეჯგუფებულია გროვებად და ნათხემის ორივე მხარეზე სამ-სამ ბირთვს ქმნის: მედიალურად მდებარე კარვის ბირთვს (N.fastigii), ლატერალურად მდებარე დაკბილულ ბირთვს (N.dentatus) და მათ შორის მოთავსებულ ჩართულ ბირთვს (N.interpositus) (სურ. 115, i, k, j).

ფილოგენეზის პროცესში ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბანი სხვადასხვა დროს გაჩნდა და დიფერენცირდა. ევოლუციურად ყველაზე ძველია ფლოკულო-ნოდულარული ნაწილი. მას უძველესი ნათხემი ანუ არქიცერებელუმი ჰქვია (სურ. 115, c). ნათხემის პარაფლოკულარული წანაზარდები და პირველი ღარის



სურ. 115. ნათხემის ფუნქციური ანატომიის სქემა.

A - ზოგადი მორფოლოგია. a - ნახევარსფერო, b - ინტერმედიალური ზონა, c - ჭია, d - ნათხემის წინა წილი, e - უკანა წილი, f - ფლოკულონოდულარული წანაზარდი, g - ნათხემის პირველი ღარი.

B - ფუნქციური ანატომიის სქემა. მარცხენა მხარეზე მოცემულია ნათხემის დაყოფა სამ განყოფილებად ევოლუციური ასაკის მიხედვით: არქიკერებელუმი შეიცავს ფლოკულონოდულარულ წილს (a), პალეოცერებელუმი შეიცავს: პარაფლოკულურ წანაზარდს (b) და ჭიის ნაწილს (c), რომელიც მდებარეობს პირველი ღარის (I) წინ. ნეოცერებელუმი შეიცავს: ნახევარსფეროების ქერქს (d) და ჭიის ნაწილს პირველი ღარის უკან (e). მარჯვენა მხარეზე მოცემულია ნათხემის დანაწილება სამ სიგრძე ზონად, რომლებიც პროეცირდება ნათხემის სხეადასხვა ბირთვზე: ფლოკულონოდულური წილი და ჭია (f) პროეცირდება კარვის ბირთვზე (i); შორისული ზონა (g) პროეცირდება ჩართულ ბირთვზე (j); ნახევარსფეროები (h) პროეცირდება დაკბილულ ბირთვზე (k). (იანსენი და ბროდალი).

წინ მდებარე „ჭიის“ როსტრალური ნაწილი ძველ ნათხემს ანუ პალეოცერებელუმს ქმნის. ახალი ნათხეში ანუ ნეოცერებელუმი მოიცავს ჰემისფეროებსა და კაუდალურ „ჭიას“ (ჭიის ნაწილი, რომელიც პირველადი ღარის უკან არის მოთავსებული).

არქიცერებელუმი აფერენტულ ბოჭკოებს მოგრძო ტვინიდან, კერძოდ ვესტიბულური ბირთვებიდან, იღებს. ამიტომ მას ვესტიბულოცერებელუმსაც უწოდებენ. ზურგის ტვინიდან მომავალი აფერენტები ძირითადად მთავრდება პალეოცერებელუმში, რის გამოც იგი სპინოცერებელუმის სახელსაც ატარებს. ნეოცერებელუმი კი აფერენტაციას იღებს ვაროლის ზიდიდან. მაშასადამე, იგი პონტოცერებელუმი.

ზოგჯერ ნათხემის ქერქის დანაწილებას ეფერენტული პროექციების მიხედვით ახდენენ და სამ სიგრძივ ზონას გამოყოფენ (სურ. 115, f, g, h):

- 1) „ჭია“, რომელიც ეფერენტულ სიგნალებს აგზავნის კარვის ბირთვებში;
- 2) შორისული ანუ ინტერმედიალური ზონა, რომელიც დაკავშირებულია შორისულ ბირთვებთან;
- 3) ჰემისფეროები. ეფერენტული ბოჭკოებით იგი უკავშირდება დაკბილულ ბირთვებს.

ნათხემის ქერქის ნეირონული ორგანიზაცია. ნათხემის ქერქი სხვადასხვა ფორმის ნერვულ უჯრედებს შეიცავს (სურ. 116), რომლებიც შეიძლება 5 ტიპად დაიყოს:

1. **პ უ რ კ ი ნ ი ე ს** უჯრედები. ასეთი უჯრედის მსხლისებური სხეული დართულია უხვად დატოტვილი დენდრიტებით (a);

2. **კ ა ლ ა თ ი ს ე ბ რ ი** უჯრედები. თითოეულ მათგანს ერთი გრძელი აქსონი აქვს, რომლის კოლატერალები პურკინიეს უჯრედების სხეულების ირგვლივ კალათისმაგვარ წნულებს ქმნის;

3. **მ ც ი რ ე ზ ო მ ი ს ვ ა რ ს კ ვ ლ ა ვ ი ე ბ რ ი** უჯრედები მრავალი დენდრიტებით (c);

4. **გ ო ლ ჯ ი ს ტ ი პ ი ს** უჯრედები (d);

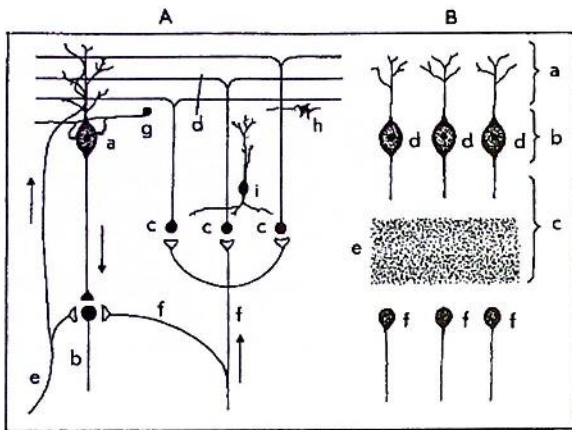
5. **გ რ ა ნ უ ლ ა რ უ ლ ი** ანუ მარცვალა უჯრედები. მათი აქსონები მიემართება ქერქის ზედაპირული შრისაკენ; იტოტება ორად (ლათინური T-ს მსგავსად) და განლაგდება ერთი-მეორის პარალელურად ტანგენციალური მიმართულებით. ასეთი განლაგების გამო მათ **პ ა რ ა ლ ე ლ უ რ ბ ო ჭ კ ო ე ბ ს** უწოდებენ (e).

ნერვული ელემენტების განაწილების მიხედვით ნათხემის ქერქში სამ შრეს არჩევენ: მოლეკულურს, განგლიოზურს და გრანულარულს (სურ. 116, B).

მ ო ლ ე კ უ ლ უ რ ი შრე ქერქის ზედაპირულ ფენას წარმოადგენს. იგი შეიცავს პურკინიეს უჯრედების დენდრიტულ მასას, მარცვალა უჯრედების პარალელურ აქსონებს, კალათისებრი უჯრედების სხეულებს და მცირე რაოდენობით ვარსკვლავისებრ უჯრედებს.

გ ა ნ გ ლ ი ო ზ უ რ ი შრე. იგი, ძირითადად წარმოდგენილია პურკინიეს უჯრედების სხეულებით.

გ რ ა ნ უ ლ ა რ უ ლ ი ანუ მარცვლოვანი შრე დიდი რაოდენობით შეიცავს მარცვალა უჯრედებს. გვხვდება აგრეთვე გოლჯის ტიპის უჯრედებიც.



სურ. 16. ნათხემის ქერქის შრეები და ნერვულ უჯრედთა განლაგება.

A - a - პურკინიეს უჯრედი. მისი აქსონი შედის ნათხემის ერთ-ერთ ბირთვში და შემაკავებელი სინაპსით მთავრდება იქ არსებულ ეფერენტულ უჯრედზე (b), c - მრაცვალა უჯრედები გრანულარულ შრეში, d - პარალელური აქსონები, რომლებიც ამაგზნებელი სინაპსებით უკავშირდება არამარტო პურკინიეს უჯრედებს, არამედ ნათხემის სხვა უჯრედებსაც: კალათისებრ (g), ვარსკვლავისებრ (h) და გოლჯის (i) ტიპის უჯრედებს, c - მცოცავი აფერენტული ბოჭკო, f - ხავსისებრი აფერენტული ბოჭკო.

B - a - ძოლეკულური შრე შეიცავს: დენდრიტულ განშტოებებს, პარალელურ აქსონებს, კალათისებრ უჯრედებს და მცირე რაოდენობით ვარსკვლავა უჯრედებს, b - განგლიური შრე. წარმოდგენილია პურკინიეს უჯრედთა სომებით, c - გრანულარული შრე მრაცვალა უჯრედებით და გოლჯის ტიპის უჯრედებით, f - ნათხემის ღრმა ბირთვების ეფერენტული ნეირონები.

ნათხემის ქერქის აფერენტული და ეფერენტული პროექციები. ნათხემის ქერქში შემავალი აფერენტებიდან აღსანიშნავია ე.წ. მცოცავი და ხავსისებრი ბოჭკოები (სურ. 16). ყოველი მცოცავი ბოჭკო რამდენიმე განშტოებას იძლევა, რომლებითაც იგი სინაპსურად უკავშირდება 10 - 15 პურკინიეს უჯრედს. თითო პურკინიეს უჯრედი მცოცავი ბოჭკოს მხოლოდ ერთ ტოტს იღებს, რომელიც რამდენჯერმე ეხება დენდრიტის განშტოებებს და ამაგზნებელ სინაპსებს ქმნის მათზე. ამიტომ არის, რომ მცოცავი ბოჭკო ძლიერ გავლენას ახდენს პურკინიეს უჯრედზე - ერთხელობრივი აფერენტული იმპულსიც კი პურკინიეს უჯრედის რიტმულ განმუხტვას იწვევს.

ხავსისებურ აფერენტებს უფრო ფართო პროექციები აქვს ნათხემის ქერქში. ეს ბოჭკოები იტოტება და ამაგზნებელი სინაპსებით უკავშირდება დაახლოებით 20-მდე მრაცვალა უჯრედს. ამ უკანასკნელთა პარალელური აქსონები ამაგზნებელი სინაპსებით მთავრდება პურკინიეს უჯრედის დენდრიტებზე.

გარდა ამისა ხავსისებური ბოჭკოები უკავშირდება კალათისებრ, აგრეთვე ვარსკვლავისებრ და გოლჯის ტიპის უჯრედებს. ეს უჯრედები შემაკავებელი ინტერნერიონებია. ორი მათგანი (კალათისებრი და ვარსკვლავისებრი) შემაკავებლად მოქმედებს პურკინიეს უჯრედებზე, ხოლო გოლჯის ტიპის ნეირონები - მარცვალა უჯრედებზე.

ზემოთ აღნიშნულს გარდა ნათხემის ქერქი ტვინის ღეროდან იღებს ნორადრენერგულ და სეროტონინერგულ აფერენტაციას. ნორადრენერგული აქსონები ნათხემთან მოდის ლურჯი ლაქადან, ხოლო სეროტონინერგული აქსონები - ტვინის ღეროს შუა ხაზზე განლაგებული ნაკერის ბირთვებიდან. ნათხემის უჯრედებზე მათი მოქმედების ფიზიოლოგიური ეფექტები ჯერჯერობით დაზუსტებული არ არის.

ნათხემის ქერქულ ნეირონებს შორის ზომით ყველაზე დიდია პურკინიეს უჯრედი. ფიზიოლოგიური მოქმედების მიხედვით იგი შემაკავებელი ნეირონია. ნათხემის ქერქში მხოლოდ პურკინიეს უჯრედებია, რომელთა აქსონები გამოდის ქერქის ფარგლებიდან და სინაპსებით მთავრდება ნათხემის ბირთვებში ან ტვინის ღეროს სტრუქტურებში. მაგალითად, ნათხემის ქერქის წინა პოლუსის პურკინიეს უჯრედები შემაკავებელი სინაპსებით მთავრდება დეიტერსის ბირთვის უჯრედებზე. ამიტომ არის, რომ ნათხემის ქერქის აღნიშნული უბნის დაზიანება აძლიერებს დეცერებრაციული ცხოველისათვის დამახასიათებელ ექსტენზორულ ტონუსს.

ნათხემის ფუნქციები. ნათხემი არ ეკუთვნის ისეთ ორგანოთა რიცხვს, რომლებიც აუცილებელია სიცოცხლისათვის: ადამიანები, რომელთაც დაბადებითვე არა აქვთ ნათხემი, ცოცხლობენ და ვითარდებიან მეტნაკლებად ნორმალურად. უფრო მეტიც, ნათხემდაზიანებული ადამიანები არ არიან პარალიზებული და არც მგრძობელობა აქვთ დარღვეული, მიუხედავად იმისა, რომ სწორედ ნათხემი იღებს პერიფერიული სენსორული სიგნალების უდიდეს ნაწილს, რომელსაც შემდეგ აგზავნის სხვა მოტორულ ცენტრებისაკენ. ნათხემის ფუნქციები, ძირითადად, დაკავშირებულია მოძრაობასთან, მაგრამ მისი სრული დაზიანებაც კი არ იწვევს რომელიმე მოტორული აქტის მთლიან ამოვარდნას. ამიტომაც უნათხემო ადამიანებში არ შეიმჩნევა მოძრაობის ისეთი სერიოზული დარღვევები, რომ შეუძლებელი გახდეს ყოველდღიურ შრომით საქმიანობაში მათი მონაწილეობა.

ნათხემი არ წარმოადგენს ისეთ სტრუქტურას, რომელიც თვითონ აძლევს დასაწყისს კუნთების შეკუმშვებს. იგი, უპირველეს ყოვლისა, ემსახურება სხვა მოტორულ ცენტრებს „დაგვემილი“ აქტების ნორმალურ მიმდინარეობას, მათ კორექციას და ურთიერთ კოორდინაციას.

ადამიანის მრავალფეროვან მოძრაობებში შეიძლება გამოვყოთ სამი ზოგადი ჯგუფი, რომელთა კონტროლი დაკავშირებულია ნათხემის სამ სხვადასხვა განყოფილებასთან:

1. კუნთური ტონუსისა და პოსტურალური რეფლექსების რეგულაციას ემსახურება ნათხემის „ჭია“ და ფასტიკილური ბირთვები.
2. ნელი ნებითი მოძრაობების ნატიფი კორექცია და პოსტურალურ რეფლექსებთან მათი კოორდინაცია ხდება ნათხემის ინტერმედიალური ზონისა და ჩართული ბირთვების მონაწილეობით.

3. სწრაფი მიზანმიმართული მოძრაობების რეგულაცია და პოსტურალურ რეფლექსებთან მათი კოორდინაცია დაკავშირებულია ნათხემის ჰემისფეროვებთან და დაკბილულ ბირთვებთან

ნათხემის დაზიანების ეფექტები. ნათხემის სხვადასხვა უბნების დაზიანების შედეგად ადამიანში შეიძლება გამოვლინდეს შემდეგი პათოლოგიები:

ტ რ ე მ ო რ ი - ანუ კიდურების და სხეულის კანკალი. იგი არ შეიმჩნევა ორგანიზმის მოსვენებულ მდგომარეობაში. ნათხემის დაზიანებით გამოწვეული ტრემორი, ძირითადად, ვლინდება მიზანმიმართული მოძრაობების დასაწყისში და დამთავრებისას.

ა ტ ა ქ ს ი ა - ადამიანს დაკარგული აქვს კიდურების მოძრაობების მართვის უნარი: მიზანმიმართული მოძრაობები ან მეტისმეტად ძლიერია ან არასაკმარისი, რის გამოც გაძნელებულია ნებისმიერი მოძრაობის მიზნის მიღწევა.

ა ს ი ნ ე რ გ ი ა - დარღვეულია შეთანხმებულობა სხვადასხვა მოტორულ ცენტრებს შორის, რაც აძნელებს კიდურთა მოძრაობების თანადროულ მიმდინარეობას.

ა ტ ო ნ ი ა - შეცვლილია კიდურთა ტონუსი, რაც ძირითადად კუნთების ტონუსის დაქვეითებით ვლინდება. თუმცა ზოგჯერ ტონუსის ზედმეტ გაძლიერებასაც აქვს ადგილი.

ნ ი ს ტ ა გ მ ი - თვალების სწრაფი ქანქარისებრი მოძრაობები.

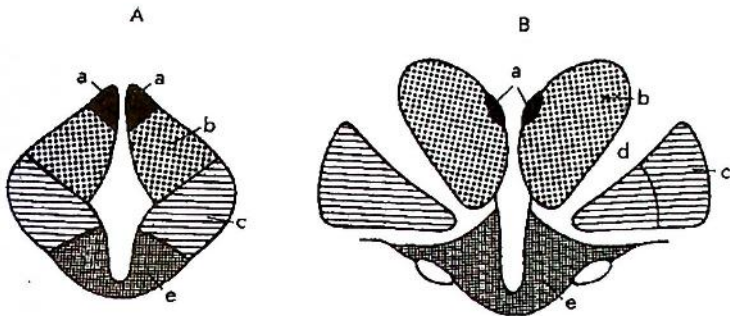
მ ე ტ ყ ვ ე ლ ე ბ ა ში დარღვევები.

შუამდებარე ტვინი

შუამდებარე ტვინი დიფერენცირდება ხუთბუშტუკოვანი ნერვული მილის მეორე ბუშტუკიდან, რომელიც სამბუშტუკოვან სტადიაზე პროზენცეფალონის შემადგენლობაში შედიოდა. ემბრიონული განვითარების ადრეულ სტადიაზევე შუამდებარე ტვინში ოთხი ნაწილი გაირჩევა (სურ. 117, A, B):

- 1) ზედა ნაწილი - ე პ ი თ ა ლ ა მ უ ს ი (შემდეგში მისგან თალი და ტვინის ზედა დანამატი - ეპიფიზი ანუ ჯაღლუზისებრი სხეული ვითარდება);
- 2) დორსოლატერალური ნაწილები. მათგან საკუთრივ თ ა ლ ა მ უ ს ი ანუ მხედველობის ბორცვები ფორმირდება;
- 3) ვენტროლატერალური ნაწილები. მოგვიანებით მათგან ს უ ბ თ ა ლ ა - მ უ რ ი და მკრთალი ბირთვები დიფერენცირდება;
- 4) ქვედა განყოფილება, რომლიდანაც ვითარდება კ 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 კ ი პ ო ფ ი ზ ი ს სახელს ატარებს.

თალამუსი. მხედველობის ბორცვებს ანუ თალამუსს ხშირად დიდი ტვინის ქერქის კ ა რ ი ბ ტ ე ს უწოდებენ. ეს იმიტომ, რომ ნებისმიერი ინფორმაცია,



სურ. 117. შუამდებარე ტვინის ონტოგენეზური დიფერენცირების ორი ეტაპი (სქემა).

A - შუამდებარე ტვინის განივი ჭრილი პრენატალური დიფერენცირების ადრეულ ეტაპზე. არჩევენ ოთხ ნაწილს: 1. ეპითელამუსი (a), რომლიდანაც ვითარდება ჯალღუზისებრი სხეული, 2. საკუთრივ თალამუსი (b). მისგან ვითარდება მხედველობის ბორცვები და თვალის ბადურა; 3. სუბთალამუსი (c), მოგვიანებით იგი შიგნითა კაპსულით (d) გამოეყოფა შუამდებარე ტვინს და დიფერენცირდება მკრთალ ბირთვად; 4. ჰიპოთალამუსი (e), მისგან ვითარდება ჰიპოთალამუსის ბირთვები.

რომელსაც ორგანიზმი სხვადასხვა გრძნობის ორგანოებით იღებს (ყნოსვითი ინფორმაციის ერთი ნაწილის გარდა), დიდი ტვინის ქერქს მხოლოდ თალამუსის გავლით აღწევს.

თალამუსი დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს ანუ ბირთვებს. სულ 40-ზე მეტ ბირთვს არჩევენ, რომლებსაც ტოპოგრაფიული განაწილების მიხედვით ხუთ ჯგუფად ყოფენ: წინა, უკანა, ლატერალური, მედიალური და შუა ზაზის ბირთვები (სურ 118). ამ ბირთვებში არსებული ნერვული უჯრედები ერთმანეთისაგან განსხვავდება როგორც ფუნქციით, ისე აფერენტული და ეფერენტული კავშირებით. ამის მიხედვით თალამუსში ოთხი ტიპის ბირთვებს გამოყოფენ: სპეციფიკურს, არასპეციფიკურს, ასოციაციურს და ლიმბურს.

სპეციფიკური ბირთვების სახელით ისეთებს აღნიშნავენ, რომელთა უჯრედებიც მხოლოდ გარკვეული ტიპის რეცეპტორების გალიზიანების საპასუხოდ აქტივდება და აქსონებს დიდი ტვინის ქერქის რომელიმე განსაზღვრულ უბანში აგზავნის. ასეთი უჯრედები უშუალოდაა ჩართული იმ ნერვულ გზებში, რომლებიც ემსახურება რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნების (მხედველობის, სმენის და სხვა) გატარებას. თვით უჯრედებს, რომელთა საშუალებითაც ზდება სათანადო რეცეპტორიდან მოსული იმპულსაციის გაგზავნა ქერქისაკენ, სარელო ანუ გადამრთველ ნეირონებს უწოდებენ. სპეციფიკური ბირთვების ერთობლიობა ქმნის თალამუსის სპეციფიკურ სისტემას.

სპეციფიკური ბირთვები განლაგებულია, ძირითადად, თალამუსის უკანა და ლატერალურ განყოფილებებში. უკანა ბირთვებს ეკუთვნის გარეთა და შიგნითა და შუახლული სხეულები, რომლებშიც თავმოყრილია მხედველობისა და სმენის სარელო უჯრედები. ლატერალურ განყოფილებაში

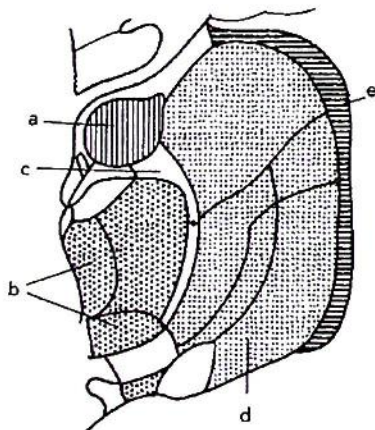
მოთავსებული ბირთვები ემსახურება კან-კუნთოვანი შეგრძნების, აგრეთვე, თერმული და ტკივილის შეგრძნების გატარებას ქერქისაკენ.

თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების ნეირონები უშუალოდ არ ემსახურება რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნების გატარებას. არასპეციფიკური ნეირონებს დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის ზოგადი რეაქციებისათვის. მათი გააქტივება ხდება ნებისმიერი მოდალობის გაღიზიანებით, რადგან თითქმის ყველა სპეციფიკური ნერვული გზა თალამუსის დონეზე კოლატერალს იძლევა. ასეთი კოლატერალები სინაპსებით უკავშირდება არასპეციფიკური ბირთვების უჯრედებს და მათ ავზნებას იწვევს.

არასპეციფიკური ბირთვები 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 აქტივდება თალამუსის სხვა ბირთვებიდან, აგრეთვე თავის ტვინის სხვა განყოფილებებიდან მოსული იმპულსებით. ერთი-ერთი დიდი ასოციაციური ბირთვი, რომლის კორტიკოპეტალური აქსონები დაკავშირებულია ქერქის წინა პოლუსთან, მოთავსებულია თალამუსის მედიალურ განყოფილებაში. მას მედიოლორსალური ბირთვს უწოდებენ.

ლიმბური ბირთვები ლოკალიზებულია თალამუსის წინა განყოფილებაში და სხვა ბირთვებიდან გამოყოფილია ე.წ. შინაგანი ფირფიტის (ლამინა



სურ. 118. თალამუსის განივი განაკვეთი. (სქემა).

a - წინაბირთვების კომპლექსი, b - მედიალური ბირთვები c-ინტრალამინური ბირთვები, d - ლატერალური ბირთვები, e - რეტიკულური ბირთვი.

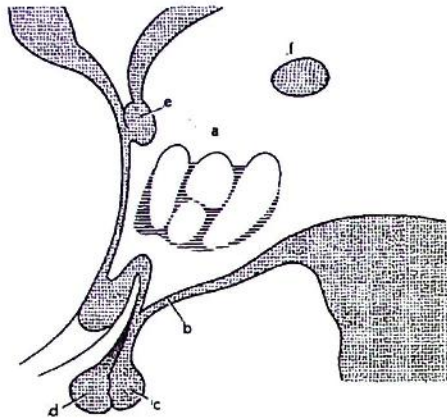
ინტერნა) განშტოებით. ეს ბირთვები მჭიდროდ არის დაკავშირებული თავის ტვინის ლიმბურ სისტემასთან. ამიტომ სავარაუდოა, რომ ისინი უნდა მონაწილეობდნენ ცხოველის ემოციურ რეაქციებში.

სტრუქტურული და ფუნქციური მანევრებლობით განსხვავებულ ბირთვს წარმოადგენს ე.წ. რეტროლურ ბირთვი, რომელიც უჯრედების თხელი შრის სახით თითქმის მთლიანად ფარავს თალამუსის ლატერალურ ზედაპირს (სურ. 118, ც). რეტროლური ბირთვი იწყება თალამუსის ორალური (კრანიალური) პოლუსიდან (აქ იგი ყველაზე განიერია) და კაუდალური მიმართულებით აღწევს უკანა ჯგუფის ბირთვებამდე, როგორცაა პულვინარი (ბაღილი) და ლატერალური დამუხლული სხეული. წინათ მას არასპეციფიკური ბირთვების ჯგუფს მიაკუთვნებდნენ და თვლიდნენ, რომ სხვა არასპეციფიკური ბირთვიდან გამოსული ნერვული ბოჭკოები უკლებლივ მთავრდება რეტროლური ბირთვის უჯრედებზე, რომელთა კორტიკოპეტალური აქსონები დიფუზურად პროეცირდება დიდი ტვინის ქერქის მრავალ უბანში. აღნიშნული შეხედულება არ დასტურდება მორფოლოგიური გამოკვლევებით. კერძოდ ნაჩვენებია, რომ რეტროლურ ბირთვსა და ქერქს შორის არსებული ნერვული ბოჭკოების გადაკვეთის (ან ქერქული უბნების ექსტირპაციის) შედეგად რეტროლურ ბირთვში შეინიშნება არა რეტროგრადული, არამედ ტრანსენონული დეგენერაცია, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ რეტროლური ბირთვი იღებს კორტიკოფუგალურ ბოჭკოებს, მაგრამ თვითონ არ აგზავნის ქერქისაკენ პირდაპირ ბოჭკოებს. დადგენილია ისიც, რომ რეტროლური ბირთვის კრანიალური ზონა კორტიკოფუგალურ აქსონებს იღებს ფრონტალური ქერქიდან, შუა ზონა - ტემპორალური ქერქიდან, ხოლო კაუდალური ზონა - ოქციპიტალური ქერქიდან.

რეტროლური ბირთვის ფუნქციური დანიშნულება ჯერჯერობით 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 ბოჭკოების უმეტესობა შემაკავებელ გავლენას ახდენს სხვა თალამურ უჯრედებზე, რის საფუძველზეც ვარაუდობენ, რომ რეტროლური ბირთვი ერთ-ერთი ძირითადი რგოლია თალამური უჯრედების ანტიდრომული შეკავების მექანიზმში.

ჰიპოთალამუსი. შუამდებარე ტვინის მეორე უმნიშვნელოვანეს განყოფილებას ჰიპოთალამუსი წარმოადგენს. იგი მოთავსებულია უშუალოდ თალამუსის ვენტრალურად (სურ. 119), წინიდან შემოსაზღვრულია ე.წ. ტერმინალური ფირფიტით და მხედველობის ჯვარედინით (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: პერივენტრიკულურ, მედიალურ და ლატერალურ ნაწილებს. თითოეული მათგანი რამდენიმე ბირთვს შეიცავს, რომლებიც აფერენტული და ეფერენტული გზებით დაკავშირებულია თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებების როგორც სომატურ, ისე ვეგეტატიურ ცენტრებთან, აგრეთვე შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებ-



სურ. 119. ჰიპოთალამუსი თავის ტვინის სავიტალურ განაკვეთზე.

a - ჰიპოთალამური ბირთვები, b - ტვინის ძაბრი, c - ნეიროჰიპოფიზი, d - ადნოჰიპოფიზი, e - წინა კომისურა, f - ინტერმედიალური ნივთიერება.

თან. ასეთი მრავალრიცხოვანი კავშირების გამო ჰიპოთალამუსი ორგანიზმის სომატური, ვეგეტატიური და ენდოკრინული ფუნქციების მნიშვნელოვან ინტეგრაციულ ცენტრს წარმოადგენს.

აფერენტული გზები, რომლებსაც ინფორმაცია მოაქვს ორგანიზმის გარეგანი თუ შინაგანი გალიზიანების შესახებ, გაივლის ზურგის ტვინს და ჰიპოთალამუსში შედის თალამუსის ან უშუალოდ შუა ტვინის გზით. ეფერენტული კავშირები კი წარმოდგენილია პოლისინაპსური გზებით, რომლებიც ძირითადად გადის შუა ტვინის რეტიკულურ ფორმაციაში.

ჰიპოთალამუსი მრავალ ნერვულ კომპლექსს შეიცავს, რომლებიც ჩართულია ამა თუ იმ ფუნქციის მარეგულირებელ მექანიზმში. ეს ფუნქციური კომპლექსები ერთმანეთისაგან მეტ-ნაკლებად იზოლირებულად არის ლოკალიზებული. ამიტომ არის, რომ ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა უბნის დაზიანება ან ელექტრული გალიზიანება პრინციპულად განსხვავებულ ეფექტებს იწვევს. ასე მაგალითად, ლატერალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ზონის დაზიანება ცხოველებში ა ფ ა გ ი ა ს (საკვების მიღებაზე უარის თქმას) განაპირობებს. ნორმალურ ცხოველებში ამ ზონების ელექტრული გალიზიანების საპასუხოდ კვებითი რეაქციები აღმოცენდება. ასეთი ეფექტების გამო ლატერალური ჰიპოთალამუსის აღნიშნული ზონების ერთობლიობას განიხილავენ როგორც შ ი მ შ ი ლ ი ს ც ე ნ ტ რ ს. საპირისპირო ეფექტი მიიღება მედიალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი უბნის დაზიანების შემთხვევაში - ცხოველებს უვითარდებათ ჰ ი პ ე რ ფ ა გ ი ა (ცხოველი იწყებს გაძლიერებულ კვებას). ამ უბნების ელექტრული გალიზიანება კი კვებითი რეაქციების დათრგუნვას განაპირობებს. მედიალური ჰიპოთალამუსის ამ უბნებს აერთიანებენ ს ი მ ა ძ ლ რ ი ს ც ე ნ ტ რ ი ს სახელწოდებით.

მედიალურ ჰიპოთალამუსში გვხვდება ისეთი ნერვული კომპლექსებიც, რომელთა უჯრედები აღიქვამს 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 – ნეირო-ჰიპოფიზის მოქმედებას, ხოლო ჰორმონების საშუალებით – წინა ნაწილის ანუ ადენოჰიპოფიზის მოქმედებას. ამრიგად, მედიალური ჰიპოთალამუსი შორისულ რგოლს წარმოადგენს ნერვულ და ენდოკრინულ სისტემებს შორის.

ფუნქციური მახასიათებლების მიხედვით ჰიპოთალამუსში ორ ნაწილს გამოყოფენ: კრანიალურს და კაუდალურს. კრანიალური ნაწილი უფრო მჭიდროდაა დაკავშირებული პარასიმპათიკურ სისტემასთან. ამიტომ მისი გააქტივების საპასუხოდ, ხშირად, პარასიმპათიკური სიმპტომები ვლინდება, რაც დაკავშირებულია: საჭმლის მონელებასთან, გამოყოფასთან, ორგანიზმის რეზერვების აღდგენასა და შენახვასთან. ასეთ რეაქციებს ტ რ ო ფ ო ტ რ ო პ უ ლ ს უწოდებენ. კაუდალური ჰიპოთალამუსის გაღიზიანების საპასუხოდ კი სიმპათიკური სისტემა აქტიურდება, რაც ორგანიზმში ენერჯის მობილიზებას და ფიზიკური დატვირთვის უნარიანობის ამაღლებას განაპირობებს. ასეთ ეფექტებს ე რ გ ო ტ რ ო პ უ ლ რეაქციებს უწოდებენ. საყურადღებოა, რომ ჰიპოთალამუსის კაუდალური ნაწილის მაღალსიხშიროვანი გაღიზიანების შედეგად მძინარე ცხოველი იღვიძებს.

ბაზალური ბირთვების კომპლექსი

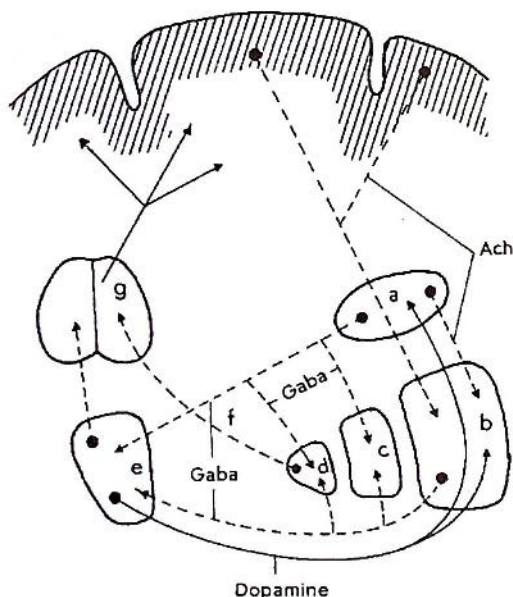
ბაზალური ბირთვები განლაგებულია დიდი ტვინის წინა განყოფილებაში, დიდი ჰემისფეროების სიღრმეში. ბირთვების ეს კომპლექსი, ნათხემის მსგავსად, ფუნქციონირებს არა როგორც დამოუკიდებელი მოტორული სისტემა, არამედ დიდი ტვინის ქერქთან და კორტიკოსპინალური მოტორული სისტემებთან მჭიდროდ კავშირში. იგი მრავალრიცხოვან აფერენტაციას იღებს ქერქის მოტორული ზონებიდან და თავის მხრივ, სხვადასხვა სტრუქტურების გავლით, მძლავრ ეფერენტაციას აგზავნის უკან ქერქის მოტორული ზონებისაკენ. ასეთი ორმხრივი კავშირების საფუძველზე ბაზალური ბირთვების კომპლექსი კორტიკოფუგალური მოტორული ინფორმაციის მნიშვნელოვან მაინტეგრირებელ ცენტრს წარმოადგენს.

ბაზალური ბირთვების კომპლექსი წარმოადგენილია სამი წყვილი ბირთვით: კუდიანი ბირთვი (N. caudatus), ჩენჩო (Putamen) და მკრთალი ბირთვი (Globus pallidus) (სურ. 120).

კუდიანი ბირთვი და ჩენჩო ფილოგენეზურად ახალი წარმონაქმნებია. ისინი უჯრედული აგებულებითაც ჰკვანან ერთმანეთს. ამიტომაც ამ ორ ბირთვს ერთიან სისტემად განიხილავენ, რომელსაც ზოლიან სხეულს (Striatum)

უწოდებენ. მკრთალი ბირთვი უფრო ძველი წარმონაქმნია (აღამიანში იგი თითო მხარეს ორ-ორი ბირთვითაა წარმოდგენილი). იგი დიფერენცირდება მეორე ჩანასახოვანი ბუშტუკის სუბთალამური ნაწილიდან (იხ. სურ. 117), 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 სუბთალამური ბირთვი (სურ. 120, d). სუბთალამური ბირთვი, ისევე როგორც შავი სუბსტანცია, ინარჩუნებს მორფოლოგიურ და ფუნქციურ კავშირებს მკრთალ ბირთვთან, რის გამოც მას ბაზალური სისტემის ფუნქციურ ნაწილად მიიჩნევენ.

ბაზალური ბირთვების ნერვული კავშირები და მათი ტრანსმიტერები. ბაზალურ ბირთვებს ორმხრივი ნერვული კავშირები აქვს თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებთან. ბაზალურ ბირთვებთან მომავალი აფერენტული გზების უმრავლესობა ზოლიან სხეულში შედის (სურ. 120). მათ შორის აღსანიშნავია:



სურ. 120. ბაზალური ბირთვები და მათი ნერვული კავშირები (სქემა).

a - კუდიანი ბირთვი, b - ჩენჩო, c და d - მკრთალი ბირთვები, e - რუხი ნივთიერება, f - პალიდოთალამური გზა, g - თალამუსი, h - დიდი ტვინის ქერქი.

- 1) დიდი ტვინის ქერქიდან ჩამოშვებული გზა, რომელიც კუდიან ბირთვში და პუტამენში მთავრდება ამაგ ზნებელი ქოლინერგული სინაპსებით;
- 2) შავი სუბსტანციიდან მომავალი დოფამინერგული გზა;
- 3) თალამუსიდან და ტვინის ღეროდან მომავალი აფერენტები, რომლებიც ზოლიან სხეულში გამოყოფენ სხვადასხვა ტრანსმიტერებს: ნორადრენალინს, სეროტონინს, ენკეფალინს და სხვა.

ბაზალური ბირთვების ეფერენტებიდან საყურადღებოა გ ა ე მ ე რ გ უ ლ ი გზა, რომელიც კუდიანი ბირთვიდან და პუტამენიდან მიემართება შავი სუბსტანციისაკენ. სტრიატუმის ეფერენტების ერთი ნაწილი გადაერთვება ისეთ ნეირონებს, რომელთა აქსონები მიემართება თალამუსისა და შუა ტვინის ტევემენტუმისაკენ (სურ. 120).

ბაზალური ბირთვების გალიზიანებისა და დაზიანების ეფექტები. კუდიანი ბირთვის ელექტრული გალიზიანებით სხვადასხვა სახის მოტორული რეაქცია გამოიწვევა: თავისა და ტანის მიბრუნება გალიზიანების საწინააღმდეგო მხარეს, კიდურის კუნთების, აგრეთვე საღეჭი და მიმიკური კუნთების შეკუმშვები.

ზოლიან სხეულში ისეთი უბნებიც არის აღმოჩენილი, რომელთა გააქტივება მოტორული რეაქციების შეკავებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ამ უბნების გალიზიანების პერიოდში სენსორული სისტემებიც კავდება. ასეთი ვარაუდი ადამიანზე ჩატარებულ დაკვირვებას ემყარება, რომლის შედეგად ცნობილი გახდა, რომ კუდიანი ბირთვის გააქტივების პერიოდში პაციენტები წყვეტენ ნებით მოძრაობებს. გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კი მათ წარმოდგენა არა აქვთ რა ზღებოდა გალიზიანების დროს. ეს კი ცნობიერების გამოთიშვაზე მიუთითებს.

კუდიანი ბირთვის ორმხრივი ანუ ბილატერალური დაზიანების შედეგად ვითარდება 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 ხანგრძლიობა.

მ კ რ თ ა ლ ი ბ ი რ თ ვ ი ს დაზიანების შემდეგ კიდურებზე აღმოცენდება სპონტანური და გახანგრძლივებული „ჭიისებრი მოძრაობები“ ანუ ა თ ე ტ ო ზ ი.

პუტამენის მცირე დაზიანებები ქ ო რ ე ა ს იწვევს – კიდურებისა და სახის მოძრაობები მოუხეშავი და კუთხოვანი ხდება.

ბაზალური ბირთვების დაზიანებით გამოწვეული ცვლილებებიდან ყველაზე ცნობილია პ ა რ კ ი ნ ს ო ნ ი ს ს ი ნ დ რ ო მ ი, რომელშიც გაირჩევა შემდეგი სამი ფენომენი: რიგიდობა, ტრემორი და აკინეზია.

რ ი გ ი დ ო ბ ა ს საფუძვლად უდევს კუნთური ტონუსის მკვეთრი მომატება. მეტისმეტად გაძლიერებულია გაშლის ტონური რეფლექსები, რის გამოც კიდურები გამაგრებულია გაშლის მდგომარეობაში.

ტ რ ე მ ო რ ი ანუ კანკალი თავდაპირველად ვლინდება ხელებზე. შემდეგ იგი ძლიერდება და გადადის სხეულის სხვა ნაწილებზეც. ნათხემისეული ტრემორისაგან განსხვავებით, იგი ვლინდება არა მხოლოდ ნებითი მოძრაობის დასაწყისსა და დასასრულს, არამედ მოსვენების მდგომარეობაშიც.

ა კ ი ნ ე ზ ი ა ვლინდება სიმპტომების შემდეგი კომპლექსით: პაციენტს უძნელდება ნებითი მოძრაობების დაწყება და დამთავრება. თითქმის შეუძლებე-

ლი ხდება ორი განსხვავებული მოძრაობის ერთდროულად შესრულება. შეცვლილია სახის გამომეტყველება. დარღვეულია ნორმალური მეტყველება და ა.შ.

პარკინსონიზმი, ძირითადად, განპირობებულია შავი სუბსტანციის დოფამინერგული უჯრედების დაზიანებით. ეს უჯრედები სინაპსებით მთავრდება ბაზალური ბირთვების ნეირონებზე და მათ შეკავებას იწვევს. აღნიშნული ნეირონების დაზიანების შედეგად ბაზალურ ბირთვები თავისუფლდება შეკავებისაგან, რასაც თან სდევს უნებლიე მოტორული რეაქციების აღმოცენება. დოფამინის პრეკურსორის (წინამორბედის) – L დოფას ინექცია ორგანიზმში დროებით ამსუბუქებს პარკინსონიზმის სიმპტომებს. უკანასკნელი 20 წლის განმავლობაში განხორციელდა ტრანსპლანტაციის (ქსოვილთა გადანერგვის) უნიკალური ოპერაციები: პარკინსონიზმით დაავადებულ პაციენტებს გადაუნერგეს თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი შრის დოფამინერგული უჯრედები (ან ჩანასახოვანი თავის ტვინის იმ უბნის უჯრედები, რომლიდანაც ნორმალურ პირობებში ვითარდება შავი სუბსტანცია). აღნიშნული ოპერაციის შედეგად პაციენტებს მნიშვნელოვნად შეუმსუბუქდათ პარკინსონის დაავადების სიმპტომები.

VI თავი. დიდი ტვინის ქერქი

დიდი ტვინის ქერქის სტრუქტურისა და ფუნქციის ზოგადი მიმოხილვა

დიდი ტვინის ქერქის ფილოგენეზური განვითარება. თავის ტვინის ჩანასახოვანი ბუშტუკებიდან ყველაზე მეტად I ბუშტუკი ანუ ტელენცეფალონი ვითარდება. ფილოგენეზის პროცესში ზერხემლიან 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 ზერხემლიან ცხოველებში დიდი ტვინის ქერქული უბნები განსხვავდება ერთმანეთისაგან ასაკით. ევოლუციური ასაკის მიხედვით გამოყოფილია: უძველესი ქერქი (Paleocortex), ძველი ქერქი (Archicortex) და ახალი ქერქი (Neocortex).

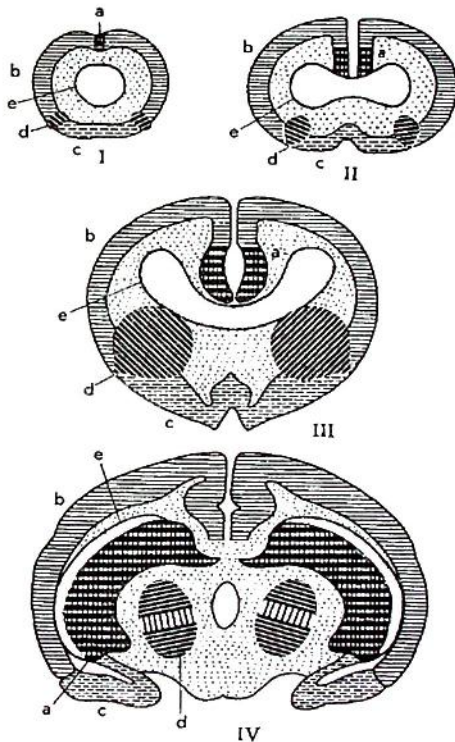
უმაღლესი ზერხემლიანი ცხოველის ემბრიონულ ტვინში I ბუშტუკის კედელი (პალიუმში) ოთხ განყოფილებას შეიცავს, რომლებიდანაც ვითარდება ევოლუციურად განსხვავებული ასაკის სტრუქტურები. ამის მიხედვით არჩევენ: პალეოპალიუმს, სტრიატუმს, არქიპალიუმს და ნეოპალიუმს (სურ. 121).

პ ა ლ ე ო პ ა ლ ი უ მ ი ჰემისფეროს უძველესი ნაწილია. მისი ჩანასახი პირველად თევზებში ჩნდება ს ა ყ ნ ო ს ა ვ ი ბ ო ლ ქ ე ვ ე ბ ი ს სახით. ადამიანში იგი ჰემისფეროს ფუძეს ქმნის და შეესატყვისება ე.წ. ს ა ყ ნ ო ს ა ვ ტ ვ ი ნ ს

(Rhynencephalon). მის შემადგენლობაში შედის: საყნოსავი ბოლქვები და მიმდებარე ქერქული უბანი - პ ა ლ ე ო კ ო რ ტ ე ქ ს ი.

პალეოპალიუმის ზემოთ მოთავსებულია ს ტ რ ი ა ტ უ მ ი. სტრიატუმი I ჩანასახოვანი ბუშტუკის კედლის ნაწილია, მაგრამ განვითარების პროცესში თანდათან სიღრმეში გადაინაცვლა. მაქსიმალურ განვითარებას მან უმაღლეს რეპტილიებში და ფრინველებში მიაღწია და ზ ო ლ ი ა ნ ი ს ხ ე უ ლ ი ს სახელი მიიღო. ზოლიანი სხეულის შემადგენლობაში გაერთიანებულია: კ უ - დ ი ა ნ ი ბ ი რ თ ვ ი და ჩ ე ნ ჩ ო.

დიდი ჰემისფეროს მედიალური კედელი განვითარდა ა რ ქ ი პ ა ლ ი უ მ ი - დ ა ნ (სურ. 121, a). შემდეგში მისგან დიფერენცირდა ძველი ქერქი ანუ ა რ ქ ი - კ ო რ ტ ე ქ ს ი. ევოლუციური განვითარების პროცესში არქიკორტექსმა



სურ. 121. საბოლოო ტვინის ონტოგენეზური დიფერენცირების ოთხი სტადია.

a - არქიპალიუმი, b - ნეოპალიუმი, c - პალეოპალიუმი, d - სტრიატუმი, e - ცენტრალური არხი, რომლიდანაც დიფერენცირდება ჰემისფეროების გვერდითი პარაკუჭები.

გადინაცვლა უკან და ქვევით და დამახასიათებელი ფორმა მიიღო. არქიკორტექსის ძირითად ნაწილს $\text{3} \times \text{3} \times \text{3} \times \text{3} \times \text{3}$ (ზღვის ცხენის ფეხის ხვეული) ანუ ამონის რქა წარმოადგენს.

პალიუმის გვერდით კედელს ნეოპალუმი ქმნის. ევოლუციის მოგვიანო ეტაპზე მისგან დიფერენცირდა ახალი ქერქი ანუ ნეოკორტექსი. ნეოკორტექსი პირველად ძუძუმწოვრებში გაჩნდა და შემდეგი განვითარება განიცადა. მწერიჭამივებში ახალ ქერქს ჰემისფეროების მთელი ზედაპირის მხოლოდ $\frac{1}{3}$ უჭირავს; მღრღნელებში $-\frac{1}{2}$, ხოლო მტაცებლებში ახალი ქერქი თითქმის მთლიანად ფარავს დიდი ტვინის ჰემისფეროებს. მტაცებელ ცხოველებში ქერქის ფართობის ასეთმა ინტენსიურმა ზრდამ (მაშინ როცა ქალას ღრუს მოცულობა შედარებით ნაკლებად გადიდდა) ქერქის დანაოჭება გამოიწვია: გაჩნდა მრავალი სხვადასხვა ფორმის ხვეულები და ღარები. დადგენილია, რომ ადამიანებში დიდი ტვინის ყველა ხვეულის ზედაპირების ჯამი ქერქის საერთო ფართის $\frac{1}{3}$ -ია; $\frac{2}{3}$ კი დაფარულია ღარების სიღრმეში. ადამიანის ქერქის საერთო ზედაპირი დაახლოებით $2\,000 - 2\,200 \text{ სმ}^2$ -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 ნიჭს და ა.შ. ზოგიერთი ჰიპოთეზის თანახმად აზროვნების პროცესები, ფსიქიკა დაკავშირებული უნდა ყოფილიყო ტვინის პარაკუჭებთან. მაგრამ მომდევნო წლებში, კერძოდ მე-17 საუკუნეში ნევროლოგების მიერ საბოლოოდ იქნა დადგენილი, რომ ცნობიერება თვით ტვინის ნივთიერების ფუნქციაა და არა პარაკუჭების.

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 შვერძების ორგანოებზე ანუ რეცეპტორებზე. ზუსტად გამოკვლევებით ნაჩვენებია, რომ ქერქი მიმღებლობს ექსტეროცეპტულ (მხედველობის, სმენის, გემოვნების, ყნოსვის, კანის რეცეპტორების), პროპრიოცეპტულ (კუნთის, მყესის და სახსრის რეცეპტორების) და ინტეროცეპტულ (შინაგან ორგანოთა რეცეპტორების) გალიზიანებებს. ყოველი შვერძება, რომელსაც გარეგანი გალიზიანება იწვევს ორგანიზმში, საბოლოოდ დიდი ტვინის ქერქს აღწევს. აქ ხდება ამ შვერძებათა 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 ინდივიდუურად შეძენილ რეფლექსურ რეაქციებს, ანუ პირობით რეფლექსებს. დაბოლოს, დიდი ტვინის ქერქის ფუნქციას შეადგენს ფსიქიკური პროცესების წარმოება, როგორცაა: შეგრძნება, წარმოდგენა, აზროვნება და სხვა. ყველა ამ თავისებურებათა გამო, დიდი ტვინის ქერქი ითვლება ორგანიზმის მთლიანი მოქმედების მთავარ რეგულატორად. მისი საშუალებით წარმოებს

როგორც ყველა შინაგანი ფუნქციის გაერთმობლიანება, ისე ორგანიზმის მოქმედების შეგუება გარემო პირობებთან.

დიდი ტვინის ექსტირპაცია (ამოკვეთა) უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში ყველა ზემოთ აღნიშნული ფუნქციის მოსპობას, ან მათ მნიშვნელოვან შესუსტებას იწვევს. მაგრამ იგივე არ ითქმის განვითარების დაბალ საფეხურზე მდგომი ხერხემლიანი ცხოველების მიმართ. ამ ცხოველებში დიდი ტვინის ქერქი ისე სუსტადაა განვითარებული, რომ შესაძრწვევ გავლენას არც კი ახდენს სასიცოცხლო ფუნქციებზე. ამიტომაც მისი ექსტირპაცია უმნიშვნელოდ ცვლის დაბალი განვითარების ხერხემლიანთა ქცევებს და მით უფრო ნაკლებად, რაც უფრო დაბალ საფეხურზე დგას ეს ცხოველი.

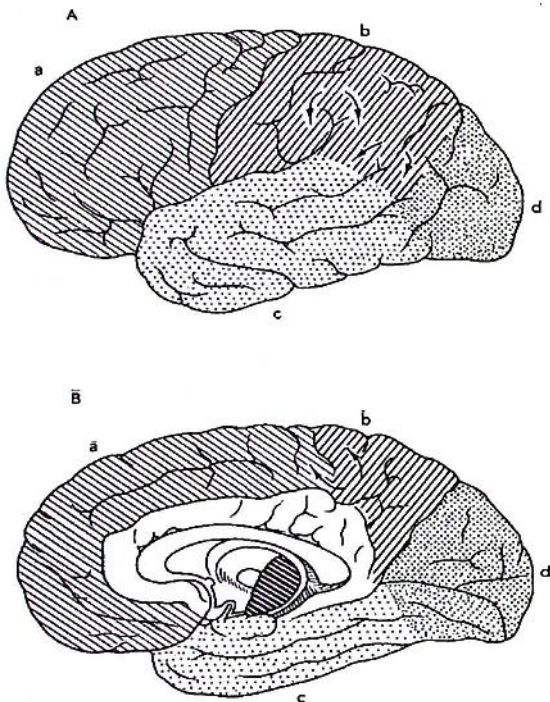
დრამატიულ ცვლილებებს იწვევს დიდი ტვინის ამოკვეთა ძუძუმწოვარ ცხოველებში. პირობითრეფლექსური მოქმედების დარღვევასთან ერთად ისინი საბოლოოდ კარგავენ მხედველობითი, სმენითი და ყნოსვითი გალიზიანებების მიმღებლობის უნარს. უდიდტვინო ძაღლს დიდხანს (რამდენიმე წელიწადი) შეუძლია იცოცხლოს, მაგრამ მისი ქცევები ძლიერ შეცვლილა: მეტწილად სძინავს; იღვიძებს მხოლოდ ფიზიოლოგიური მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად; დაბრკოლებას ვერ უვლის გვერდს. ასეთი ძაღლი ვერც საჭმელს იღებს დამოუკიდებლად. კიდევ უფრო ძლიერია დარღვევები მაიმუნებში. დიდი ტვინის მოშორების შემდეგ მაიმუნები ძალიან ცოტა ხანს ცოცხლობენ. ასე მაგალითად, მ ა გ უ ს ი ს ცდებში ისინი ცოცხლობდნენ არაუმეტეს 26 დღისა. უდიდტვინო მაიმუნები არ კარგავენ თავის მოძრაობის, ფეხზე დგომის და ჯდომის უნარს, მაგრამ მნიშვნელოვნად უქვეითდებათ ლოკომოციის უნარი.

მსგავსი დაკვირვება ჩატარებულია ახალშობილ ბავშვებზე, რომლებსაც დიდი ტვინი დაბადებითვე არ გააჩნდათ. ასეთი ბავშვები, ჩვეულებრივ, დიდხანს ვერ ცოცხლობენ. აღწერილია ერთადერთი შემთხვევა, როცა უდიდტვინო ბავშმა 3,5 წელიწადი იცოცხლა. ამ ბავშვის დიდი ტვინის ჰემისფეროები თხელკედლიან ბუშტს წარმოადგენდა. ძლიერ შეზღუდული იყო მისი რეფლექსური მოქმედება. მას თავიდანვე ჰქონდა წოვის უნარი, უმეტესად ეძინა. შიმშილიც კი არ აღვიძებდა. საკვების მისაღებად საჭირო იყო ძალად გავლიძება. თავდაპირველად კიდურები სრულიად უმოძრაო ჰქონდა. დაბადებიდან მეოთხე კვირას კრუნჩხვითი რეაქციები განუვითარდა: ორივე ფეხი გაშლილ მდგომარეობაში გაუშეშდა, ორივე ხელი კი — მოხრილ მდგომარეობაში. ბავშვი ვერაფერს ხედავდა. მხოლოდ მძლავრი სინათლე იწვევდა ქუთუთოების დახურვას. ძლიერ დაქვეითებული ჰქონდა სმენის ფუნქცია. მხოლოდ მძლავრი ხმაური იწვევდა საერთო თრთოლვას. კანის მტკივნეულ გალიზიანებას არ გრძნობდა. სხეულის მდგომარეობას 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 ქერქის ზოგადფუნქციური დანაწილება. დიდი ტვინის ქერქი, რომელიც უზრუნველყოფს ადამიანისა და ცხოველთა მიზანმიმართულ ქცევას, სქემატურად შეიძლება დაიყოს ორ ფუნქციურ ნაწილად: ა ხ ა ლ ქ ე რ ქ ა დ და ლ ი მ ბ უ რ ქ ე რ ქ ა დ. ქცევით რეაქციებში ახალი ქერქის აქტივობა საფუძვლად უდევს ორგანიზმის დროით და სივრცით ურთიერთობებს გარემომცველ სამყაროსთან, ადამიანის ფორმალურ-ლოგიკურ აზროვნებას და სტერე-

ოგნოსტიკურ შესაძლებლობებს. ლიმბური ქერქი 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 ქერქი ანიჭებს იმ განსაკუთრებულ მნიშვნელობას, რომელიც აუცილებელია იმ მომენტში ცოცხალი ორგანიზმისათვის, და ამით განსაზღვრავს მის მიზანმიმართულ მოქმედებას.

ახალი ქერქის სტრუქტურა. დიდი ტვინის ქერქი ჰემისფეროების 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. განვითარების მაღალ საფეხურზე მღვარ ცხოველებში დიდი ტვინის



სურ. 122. დიდი ტვინის ჰემისფეროს წილები.

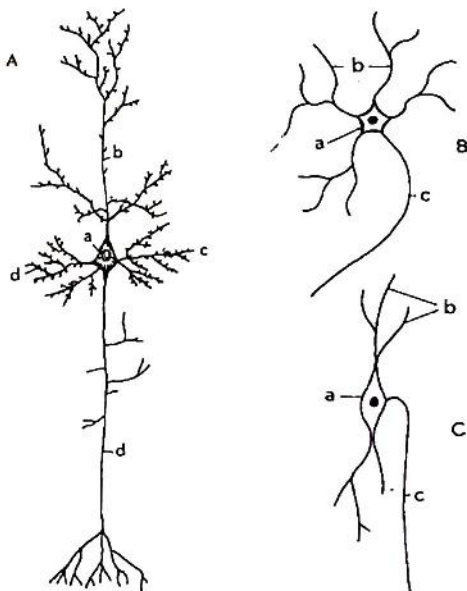
A – ჰემისფეროს გვერდითი ზედაპირი. B – დიდი ტვინის საგიტალური განაკვეთი.

a - შუბლის წილი, b- თხემის წილი, c - საფეთქლის წილი, d - კეფის წილი.

ქერქი მრავალ ნაოჭს ქმნის, რომლებიც ერთმანეთისაგან ღარებით არის გამოყოფილი. ერთი და იგივე კლასის ცხოველებში ქერქის ზეულებსა და ღარებს მეტ-ნაკლებად ერთნაირი, ტიპური განლაგება აქვს, რის გამოც ისინი საიმედო ორიენტირის როლს ასრულებენ ქერქის ანატომიურ დანაწილებაში. ასე მაგალითად, როლანდის ღარის წინ არსებულ ნაწილს შუბლის წილის სახელით აღნიშნავენ (სურ. 122, a). ქერქის იმ უბანს, რომელიც მოსაზღვრულია როლანდისა და სილვიის ღარებით, თხემის წილს უწოდებენ (b). სილვიის ღარის ქვემოთ მოთავსებულია საფეთქლის წილი (c), ხოლო კეფის განივი ღარის უკან - კეფის წილი (d). ადამიანებში განსაკუთრებით ძლიერაა განვითარებული შუბლისა და თხემის წილები.

დიდი ტვინის ქერქი დაახლოებით 10^9-10^{10} ნეირონს და კიდევ უფრო მეტ გლიურ უჯრედს შეიცავს. ნერვული უჯრედების მრავალფეროვნებიდან ქერქისათვის დამახასიათებელია ნეირონების 3 სტრუქტურული ტიპი: პირამიდული, ვარსკვლავისებური და თითისტარისებური უჯრედები (სურ. 123).

პირამიდული ნეირონების სხეული კონუსის ფორმისაა, რომლის



სურ. 123. დიდი ტვინის ქერქის ნეირონთა ზოგადი ტიპები.

A - პირამიდული ნეირონი; a - პირამიდული ნეირონის სომა, b - აპიკალური დენდრიტი, c - ბაზალური დენდრიტები, d - აქსონი მიეღინის გარსით. B და C - ვარსკვლავისებრი და თითისტარისებრი ნეირონები: a - სომა, b - დენდრიტები, c - აქსონი.

მწვერვალი, ჩვეულებრივ, მიმართულია ქერქის ზედაპირისაკენ. განივ განაკვეთზე მას სამკუთხედის ფორმა აქვს (სურ. 123, A, d). სხეულის მწვერვალიდან (ანუ აპიკალური) გამოდის მძლავრი დენდრიტი, რომელსაც აპიკალური დენდრიტის უწოდებენ. იგი მიემართება ქერქის ზედაპირისაკენ და ბოლოს უხვად იტოტება (სურ. 123, b). პირამიდულ უჯრედს სხვა ტიპის დენდრიტებიც გააჩნია. მათი დიამეტრი უფრო მცირეა, გამოდის სხეულის ფუძიდან და ბუჩქისებურად იტოტება. მათ ბაზალური დენდრიტებს უწოდებენ (სურ. 123, c). სხეულის ფუძეზე არსებული შემაღლებიდან (ბორცვაკიდან) გამოდის საკმაოდ გრძელი აქსონი (d).

ვარსკვლავისებური ნეირონებს მცირე ზომის სხეული გააჩნია (სურ. 123, B). ასეთი უჯრედების ორ ტიპს არჩევენ: I და II ტიპის გოლჯის უჯრედები. ასეთი ნეირონები ერთმანეთისაგან განსხვავდება აქსონის სიგრძითა და გავრცელებით. I ტიპის უჯრედის აქსონი შედარებით უფრო გრძელია და სინაპსურ კავშირებს ამყარებს სხვა უჯრედებთან. II ტიპის უჯრედის აქსონი კი მოკლეა, არ შორდება უჯრედის სხეულს და სინაპსებით დაკავშირებულია ამავე უჯრედის დენდრიტებთან.

თითო ტარისებრი ნეირონების სხეულები მოგრძო ფორმისაა. მათგან გამოდის სხვადასხვა ფორმის დენდრიტები და თითო აქსონი. ასეთი უჯრედების სხეულები ქერქის ზედაპირის მხების პარალელურად არის განლაგებული და ამიტომ მათ ტანგენციალური ანუ პორიზონტალური უჯრედებსაც უწოდებენ (სურ. 123, C).

დიდი ტვინის ქერქში ერთი და იგივე სტრუქტურული ტიპის უჯრედები, ძირითადად, ერთ დონეზეა განლაგებული და შრეებს ქმნის, რის გამოც ქერქის განივ განაკვეთზე ზოლიანი სტრუქტურა შეიძინევა. ახალი ქერქის უმეტეს ნაწილში უჯრედების განლაგების 6 შრეს არჩევენ (სურ. 124): მოლეკულურს, გარეთა მარცვლოვანს, გარეთა პირამიდულს, შიგნითა მარცვლოვანს, შიგნითა პირამიდულს (ანუ ბეცის უჯრედების შრეს) და პოლიმორფულ შრეს.

1. მოლეკულური (იგივე პლექსიფორმული) შრე შეიცავს ნერვულ ბოჭკოებს და პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტების განშტოებებს. გვხვდება პორიზონტალური უჯრედების სხეულებიც, მაგრამ მათი რიცხვი შედარებით მცირეა.

2. გარეთა მარცვლოვანი შრე, ძირითადად, წარმოდგენილია ვარსკვლავისებური უჯრედებით. მცირე რაოდენობით გვხვდება მცირე ზომის პირამიდული ნეირონებიც.

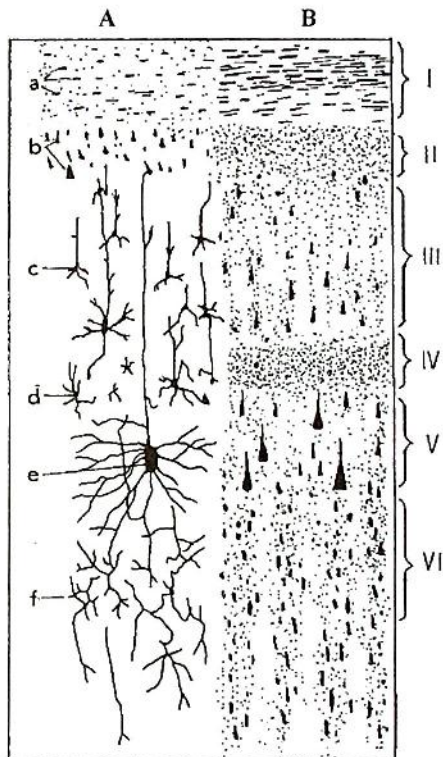
3. გარეთა პირამიდული შრეს სხვაგვარად მცირე და საშუალო ზომის პირამიდების შრესაც უწოდებენ. სახელწოდება მიუთითებს, რომ ეს შრე დიდი რაოდენობით შეიცავს ისეთ პირამიდულ უჯრედებს, რომელთაც მცირე ან საშუალო ზომის სხეულები აქვთ.

4. შიგნითა მარცვლოვანი შრე წარმოდგენილია ვარსკვლავისებური უჯრედებით, თუმცა მცირე რაოდენობით პირამიდული უჯრედებიც გვხვდება.

5. შიგნითა პირამიდული ანუ ბეცის უჯრედების შრე შეიცავს დიდი ზომის პირამიდულ უჯრედებს, რომელთა აპიკალური დენდრიტები მოლე-

კულურ შრემდე აღწევს, ხოლო აქსონები გამოდის ქერქის საზღვრებიდან და უკავშირდება ისევ ქერქის სხვა უბნების ნეირონებს, ან ეშვება ქვევით და კონტაქტს ამყარებს ტვინის ლეროს და ზურვის ტვინის ნეირონებთან.

6. პოლიმორფული უჯრედების შრეს ზოგჯერ ფუზიფორმულ (ე.ი. თითისტარისებური უჯრედების) შრესაც უწოდებენ. ამ შრეში სხვადასხვა



სურ. 124. ადამიანის დიდი ტვინის ქერქის შრეები (ბროდმანის მიხედვით)

A - პრეპარატი ვერცხლის იმპრეგნაციით.

B - ნისლით შეღებილი პრეპარატი.

I - მოლეკულური შრე; II - გარეთა მარცვლოვანი შრე; III - პირამიდული შრე; IV - შიგნითა მარცვლოვანი შრე; V - განვლიოზური შრე; VI - პოლიმორფული შრე.

a - პორიზონტალური უჯრედები, b - ვარსკვლავისებური უჯრედები,

c - მცირე და საშუალო პირამიდები, d - ვარსკვლავისებური უჯრედი,

e - დიდი პირამიდა (ბეცის უჯრედი), f - თითისტარისებური უჯრედები.

ფორმის უჯრედები გვხვდება, მაგრამ გარკვეულად დომინირებს თითისტარისებრი უჯრედები.

დიდი ტვინის ქერქის უმეტეს ნაწილს (დაახლოებით 90 %-ს) ზემოთ აღწერილი 6 შრიანი სტრუქტურა აქვს. ასეთი ქერქი პირველად ძუძუმწოვრებში გაჩნდა და მას იზოკორტექსის უწოდებენ. მართალია იზოკორტექსის ტიპურად 6 შრიანი სტრუქტურა აქვს, მაგრამ უჯრედთა შრეობრივი განლაგება სხვადასხვა უბნებში ვარირებს. უჯრედთა შრეობრივი განლაგების ანუ ციტოარქიტექტონიკა უღიანობს მანკენებლების მიხედვით ქერქში მრავალველს 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 ემსახუროდეს.

დიდი ტვინის ქერქის დანაწილება ველებად შეიძლება სხვა პრინციპითაც განხორციელდეს. მას შეიძლება საფუძვლად დაედოს: ნერვული ბოჭკოების, სინაპსების, სისხლძარღვების ან გლიური უჯრედების განლაგება ქერქში. ასეთ საფუძველზე გამოყოფილია: მიელოარქიტექტონიკული, სინაპტოარქიტექტონიკული, ანგიოარქიტექტონიკული და გლიოარქიტექტონიკული ველები.

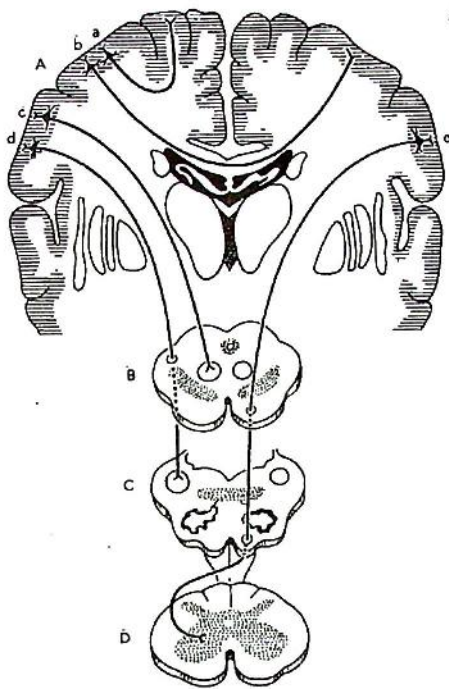
პირამიდული ნეირონების ტიპები. აქსონების გავრცელების მიხედვით დიდი ტვინის ქერქის პირამიდულ უჯრედებს ყოფენ: პროექციულ, კომისურულ და ასოციაციურ პირამიდებად (სურ. 125).

პროექციული უწოდებენ ისეთ პირამიდულ ნეირონებს, რომელთა აქსონები გამოდის რუხი ნივთიერებიდან, ეშვება ქვევით და უკავშირდება ქერქქვეშა სტრუქტურების ან ზურგის ტვინის ნერვულ უჯრედებს (c, d, e). პროექციული პირამიდების სხეულები, ძირითადად, ქერქის მე-5 შრეშია განლაგებული. პროექციული კორტიკოფუგალური ბოჭკოები, რომლებიც მთავრდება თალამუსში, კორტიკოთალამუსურ გზას ქმნიან. ის ბოჭკოები, რომლებიც უკავშირდება შუა ტვინის რეტიკულურ ფორმაციას, კორტიკორეტული ურგზას ქმნიან. კორტიკოსპინალური გზა კი წარმოადგენილია ისეთი პროექციული ბოჭკოებით, რომლებიც სინაპსებით მთავრდება ზურგის ტვინში.

კომისურული პირამიდების აქსონები (b), გამოდის რარუხი ნივთიერებიდან, კორძიანი სხეულის საშუალებით გადადის მეორე ჰემისფეროში და უკავშირდება იქ არსებულ ნეირონებს (კორძიანი სხეული ანუ Corpus callosum-ი იმ ძირითად სტრუქტურას წარმოადგენს, რომელიც ერთმანეთთან აკავშირებს დიდი ტვინის ორ ჰემისფეროს).

ასოციაციური ნეირონები კი ისეთი პირამიდული უჯრედებია, რომელთა აქსონები დაკავშირებულია იგივე ჰემისფეროს სხვადასხვა ზეულის ნეირონებთან (a).

ცალკე ტიპად გამოყოფენ ისეთ პირამიდულ უჯრედებს, რომელთა აქსონები არ გამოდის რუხი ნივთიერების ფარგლებიდან, არამედ იქვე იტოტება და უკავშირდება სხვა ნერვულ უჯრედებს. მათ ჩართულ ნეირონებს უწოდებენ.



სურ. 125. პირამიდული ნეირონების ტიპები აქსონთა პროექციების მიხედვით.

A – ჰემისფეროების ფრონტალური განაკვეთი; B – შუა ტვინის განივი ჭრილი; C – მოგრძო ტვინის განივი ჭრილი; D – ზურგის ტვინის ერთ-ერთი სეგმენტის განივი ჭრილი.

a - ასოციაციური ნეირონი, b - კომისურული ნეირონი, c, d, e - პროექციული ნეირონები.

ახალი ქერქის აფერენტული კავშირები. ახალი ქერქის აფერენტული ანუ კორტიკოპეტალური გზები, პირველ ყოვლისა, წარმოდგენილია ქერქული წარმოშობის ასოციაციური და კომისურული ბოჭკოებით. ამ ბოჭკოებს ინფორმაცია ქერქთან ისევ ქერქული უბნებიდან მოაქვს: ასოციაციურს – იგივე ჰემისფეროს სხვა ხვეულებიდან, ხოლო კომისურულს – კონტრალატერალური ჰემისფეროდან. ამრიგად, ასოციაციური და კომისურული ბოჭკოები ქერქის ერთი უბნისათვის ეფერენტებს წარმოადგენს, ხოლო მეორესათვის – აფერენტებს.

ახალი ქერქის აფერენტაციის მესამე ჯგუფი შექმნილია იმ ბოჭკოებით, რომლებიც პერიფერიული გალიზიანებით მიღებული ინფორმაციის გატარებას

ემსახურება. უკვე აღნიშნული იყო, რომ პერიფერიული გალიზიანებით გამოწვეული ნებისმიერი ინფორმაცია გრძელი ნერვული გზების საშუალებით ტარდება თავის ტვინისაკენ. მაგრამ არცერთი აფერენტული ბოჭკო, რომელიც რეცეპტორიდან გამოდის, ვერ აღწევს უშუალოდ ახალ ქერქს. თითქმის ყოველი მათგანი (გამონაკლისს, ამ მხრივ, წარმოადგენს ყნოსვის რეცეპტორებიდან გამოსული აფერენტების ნაწილი) თალამუსის დონეზე სინაპსურად გადაერთვება სარელეო ნეირონებს, რომელთა აქსონები შემდეგ უშუალოდ უკავშირდება 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 ბოჭკოებით, რომლებიც იწყება თალამუსის სპეციფიკური, არასპეციფიკური, ასოციაციური და ლიმბური ბირთვების უჯრედებიდან.

ლიტერატურაში გვხვდება მონაცემები, რომელთა მიხედვითაც შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის ამაველი გზების ერთი ნაწილი არ უნდა მთავრდებოდეს თალამუსში, არამედ უშუალოდ უნდა აღწევდეს ახალი ქერქის უჯრედებამდე. მაშასადამე, ამ მონაცემების მიხედვით მეზენცეფალურ რეტიკულურ ფორმაციასა და ახალ ქერქს შორის ე ქ ს ტ რ ა თ ა ლ ა მ უ რ ი კავშირიც უნდა არსებობდეს და იგი უნდა ხორციელდებოდეს რ ე ტ ი კ უ ლ ო კ ო რ ტ ი კ ა ლ უ რ ი ბოჭკოებით. მაგრამ რეტიკულოკორტიკალური გზების არსებობა არ არის საყოველთად აღიარებული და შემდეგ დასაბუთებას მოითხოვს.

ნეირონული „სვეტები“ ახალ ქერქში. უკანასკნელ წლებში ვიზელისა და ჰიუბელის გამოკვლევებით დადგინდა იქნა, რომ ახალი ქერქი უხვად შეიცავს ჰისტოლოგიურად შემოსაზღვრულ ნეირონულ სვეტებს. მოწოდებული სქემის თანახმად, ერთიმეორის ზემოთ განლაგებული პირამიდული და ჩართული უჯრედები მეტნაკლებად დამოუკიდებელ ნერვულ წრეებს ქმნიან, რომლებიც ქერქის ზედაპირის პერპენდიკულარულად არის განლაგებული. ასეთი ნერვული წრეები ერთ გარკვეულ ფუნქციას უნდა ემსახურებოდეს. თითოეული ნეირონული სვეტის დიამეტრი 30 მკმ-ის ფარგლებში მერყეობს.

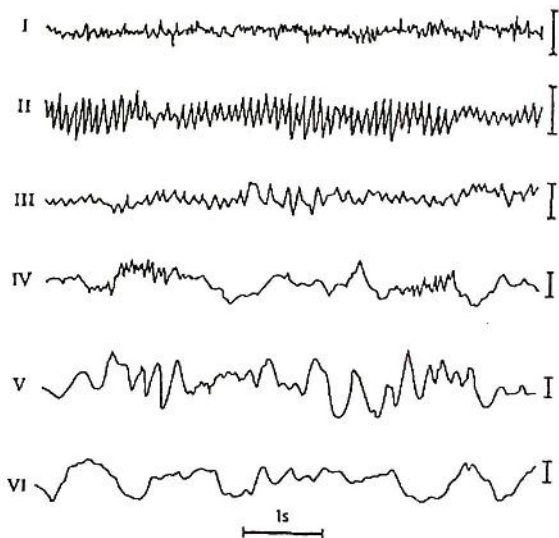
დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობა

დიდი ტვინის ქერქი რამდენიმე მილიარდ ნეირონს შეიცავს, რომელთა ფუნქციონირების მახასიათებლებს წარმოადგენს: აგზნება, შეკავება, გამტარებლობა 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 კანონზომიერებები. ცხოველთა თავის ტვინის ელექტრული აქტივობა პირველად კ ე ტ ო ნ მ ა აღწერა ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში (1875 წ.), ხოლო მისი დაწვრილებითი შესწავლა მე-20 საუკუნის 30-იან წლებში დაიწყო.

ქერქის ელექტრული აქტივობის რეგისტრაცია ისეთივე წესით ხდება, როგორც ნებისმიერი ცოცხალი ქსოვილის: უშუალოდ ქერქის ზედაპირზე

სხვადასხვა წერტილში ათავსებენ ორ ელექტროდს, რომლებიც სპეციალური გამაძლიერებლების საშუალებით მიერთებულია სარეგისტრაციო აპარატთან (გალვანომეტრთან, ოსცილოგრაფთან, ელექტროენცეფალოგრაფთან და ა.შ.). ელექტროდების ასეთი განლაგების დროს, ორივე ელექტროდი აქტიურია ანუ რეფერენტული, რაც იმას ნიშნავს, რომ ნებისმიერი მათგანი აღრიცხავს მის ქვეშ მდებარე უბნის პოტენციალს მეორე ელექტროდის მიმართ. რეგისტრაციის ასეთ რეჟიმს, როგორც ცნობილია, ბიპოლარულს უწოდებენ. ქერქის ელექტრული აქტივობის ჩაწერა მონოპოლარულადაც შეიძლება, როცა ერთი ელექტროდი (რეფერენტული) მოთავსებულია უშუალოდ ქერქის ზედაპირზე, ხოლო მეორე (ინდიფერენტული) - ქერქისაგან დაშორებით, მაგალითად, ქალას დაშორებულ წერტილში.

დიდი ტუვინის 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 უშუალოდ ქერქის ზედაპირზე მოთავსებული ელექტროდების საშუალებით ელექტროკორტიკოგრაფიას (ეკოგ) უწოდებენ. იგი წარმოადგენს ქერქის ზედაპირული პოტენციალების არარეგულარულ რხევას, რომელიც სხვადასხვა ამპლიტუდის და სიხშირის ტალღებს შეიცავს (სურ. 126).



სურ. 126. დიდი ტუვინის ქერქის ელექტრული აქტივობა ცხოველის სხვადასხვა ფუნქციურ მდგომარეობაში.

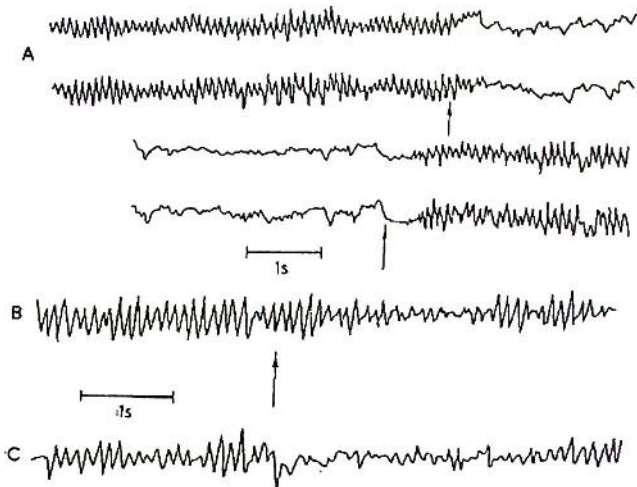
I - აქტიური მდგომარეობა, II - მოსვენება, III - თვლემა, IV ჩაძინება, V ღრმა ძილი, VI - კომა (პენფილდისა და ვასპერის მიხედვით).

ადამიანებში დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობის შესწავლა პირველ ხანებში გაძნელებული იყო, ვინაიდან ეკოგ-ს რეგისტრაცია შესაძლებელია მხოლოდ გარკვეული ნეიროქირურგიული ოპერაციების დროს, როცა ხდება ქალას ტრეპანაცია (ახდა) და ქერქის ზედაპირის გამოჩენა. გერმანელი ჰანს ბერგერი იყო პირველი, რომელმაც, მაღალმგრძობიარე სიმიანი ვალვანომეტრის გამოყენებით, შეძლო ადამიანის ქერქის ელექტრული რხევების რეგისტრაცია ინტაქტური თავის კანიდან. ამ შემთხვევაში ლაპარაკობენ ელექტროენცეფალოგრაფიულ (ეეგ) ეეგ-ს ჩაწერაზე შეიძლება განხორციელდეს ბიოლოგურად (როცა ორივე ელექტროდი რეფერენტულია) ან მონობოლარულად. უკანასკნელ შემთხვევაში ერთ-ერთი ელექტროდი მოთავსებულია სხეულის დაშორებულ უბანში, რომელიც ორგანიზმის არანერვული სტრუქტურების მიმართ იზოპოტენციურია. ასეთ ელექტროდს ინდიფერენტული ეწოდება. უმეტეს შემთხვევაში ინდიფერენტული ელექტროდს ყურის ბიბლიოზე ათავსებენ.

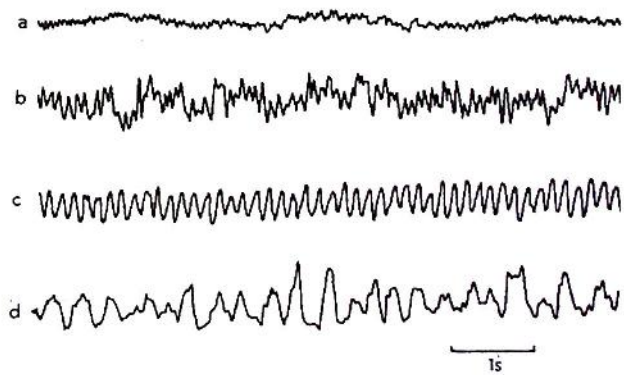
ეეგ იგივე წარმოშობისაა რაც ეკოგ და არც შემადგენელი კომპონენტებით განსხვავდება მისგან პრინციპულად. მცირე განსხვავება, რაც მათ შორის აღინიშნება, მდგომარეობს იმაში, რომ ეეგ-ს ჩაწერის დროს თვითონ ქალას ძვალი და მის ზემოთ არსებული კანი დამატებით წინააღმდეგობას ქმნის სარეგისტრაციო წრედში, რის გამოც ძნელდება პოტენციალის სწრაფი რხევების აღრიცხვა. ამიტომ არის, რომ ერთი და იგივე პირობებში ჩაწერილი ეეგ შედარებით დაბალსიხშიროვანია, ვიდრე ეკოგ. მცირეა ცალკეული რხევების ამპლიტუდაც.

ეკოგ-სა და ეეგ-ს კომპონენტური შედგენილობა დიდად არის დამოკიდებული აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგებაზე, ცხოველის სახეობაზე, აგრეთვე მის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ასე მაგალითად, მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი ადამიანის ეეგ, როცა მას თვალები დახუჭული აქვს და ელექტროდები განლაგებულია კეფის ფარგალში, წარმოდგენილია საკმაოდ რეგულარული რიტმით, რომლის სიხშირე 8-13 ჰც-ის ფარგალში მერყეობს. ეს რიტმი პირველად ჰანს ბერგერმა აღწერა და α რიტმი უწოდა (ზოგჯერ მას ბერგერის რიტმის სახელითაც აღნიშნავენ). თვალის გახელის ან გონებრივი დატვირთვის შედეგად ეეგ-ში ქრება α ტალღები (ამ მოვლენას α რიტმის ბლოკადას უწოდებენ) და მის ნაცვლად ვლინდება უფრო მაღალი სიხშირის (14 - 30 ჰც), მაგრამ მცირე ამპლიტუდის რხევები. ეს β რიტმია (იხ. სურ. 127).

არსებობს უფრო დაბალი სიხშირისა და ამპლიტუდის რხევები, რომლებიც ქერქის ამა თუ იმ სტრუქტურისთვისაა დამახასიათებელი ადამიანის გარკვეული ფუნქციური მდგომარეობის დროს. ასეთებია, თეტა (θ) რიტმი (4-7 ჰც) და დელტა (δ) რიტმი (0,3-3,5 ჰც). ჩვეულებრივ პირობებში ზრდასრული ადამიანის ეეგ იშვიათად შეიცავს δ ტალღებს. იგი დამახასიათებელია მხოლოდ ღრმა ძილის მდგომარეობისათვის. ბავშვებისა და მოზარდების ეეგ უფრო დაბალი სიხშირის არარეგულარული რიტმებით ხასიათდება. δ რიტმი მათში, ზოგჯერ, ღვიძილის დროსაც კი აღირიცხება.



სურ. 127. α რიტმის ბლოკადა გონებრივი დატვირთვისა და პერიფერიული გალიზიანების დროს. A - ადამიანის მარჯვენა და მარცხენა ჰემისფეროთა ქერქის ელექტრული აქტივობა. საკვლევი პირი მშვიდი ლევიძილის მდგომარეობაშია და თვალები დახურული აქვს. ევგ წარმოდგენილია α რიტმით. თვალების გახელის პერიოდში (მინიშნებულია ისრებით) ხდება α რიტმის ბლოკირება. B - ევგ წარმოდგენილია α რიტმით. არითმეტიკული ამოცანის შესრულების პერიოდში (დასაწყისი მინიშნებულია ისრით) α რიტმი ბლოკირებულია. C - α რიტმის ბლოკადა ტაქტილური გალიზიანების შედეგად.



სურ. 128. თავის ტვინის სპონტანური ელექტრული აქტივობის ტიპები. a - β რიტმი, b - α რიტმი, c - θ რიტმი, d - δ რიტმი.

ევგ-სა და ეკოგ-ს კომპონენტური შემადგენლობით უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველები (ძუძუმწოვრები) ღიდად არ განსხვავდებიან ადამიანებისაგან. აქაც, ელექტროდების განლაგებისა და ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით, სხვადასხვა სიხშირის რხევები აღირიცხება. ადამიანისა და ცხოველთა თავის ტვინის ნორმალურ ელექტრულ აქტივობაში სიხშირის მიხედვით გამოყოფენ 5 ძირითად რიტმს (სურ. 128):

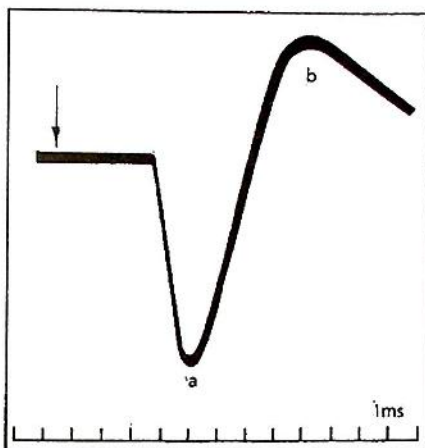
1. δ რიტმი (0,3 – 3,5 ჰც)
2. θ რიტმი (4 – 7 ჰც)
3. α რიტმი (8 – 13 ჰც)
4. β₁ რიტმი (14 – 30 ჰც)
5. β₂ რიტმი (30 – 80 ჰც)

ორგანიზმის გარკვეული ფუნქციური მდგომარეობის დროს ქერქის ამა თუ იმ უბანში შეიძლება უპირატესად გამოვლინდეს ერთ-ერთი ამ რიტმთაგანი. მაშინ ეევ და ეკოგ შედარებით რეგულარული ხასიათისაა. ჩვეულებრივ კი ქერქის სპონტანური აქტივობა ამ რიტმების კომპლექსს წარმოადგენს, რაც განაპირობებს ეევ-სა და ეკოგ-ს არარეგულარულ ხასიათს.

გამოწვეული პოტენციალები. პოტენციალის რხევას დიდი ტვინის ქერქში, რომელიც აღმოცენდება რეცეპტორების, მგრძნობიარე ნერვების ან სათანადო ქერქქვეშა ბირთვების ერთჯერადი გაღიზიანების საპასუხოდ, ქერქის გამოწვეული პოტენციალი ეწოდება. გამოწვეული პოტენციალის კონფიგურაცია გარკვეულად არის დამოკიდებული პერიფერიული გაღიზიანების მოდალობაზე, ინტენსივობაზე, ქერქის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, აღრიცხვის უბანზე და ა.შ. იგი შეიძლება შეიცავდეს ერთ ან რამდენიმე რხევას. გამოწვეული რთული პოტენციალის პირველი კომპონენტი მცირე ფარული პერიოდით აღირიცხება და მას ქერქის პირველად პასუხს უწოდებენ. მეორე კომპონენტი შედარებით დიდი ფარული პერიოდით აღმოცენდება და მას 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. 129). მისი გამოწვევა შეიძლება სათანადო რეცეპტორების ადეკვატური გაღიზიანებით, ან კიდევ - ამ რეცეპტორებიდან გამოძვავალი მგრძნობიარე ტრაქტის ან თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის ელექტრული გაღიზიანებით. ერთი მოდალობის გაღიზიანების საპასუხოდ პირველადი პასუხი აღმოცენდება არა ყველგან, არამედ ახალი ქერქის მკაცრად შემოსაზღვრულ ზონაში. ასე მაგალითად, მხედველობითი გაღიზიანება პირველად პასუხს იწვევს კეფის წილში ანუ მხედველობის პირველად საპროექციო ზონაში. ეს იმით არის განპირობებული, რომ მხედველობის რეცეპტორებიდან მომავალი მგრძნობიარე ბოჭკოები აღწევს თალამუსს და სინაპსებით უკავშირდება სათანადო სპეციფიკურ ბირთვის (გარეთა დამუხლულ სხეულის) სარელეო ნეირონებს. ამ უკანასკნელთა კორტიკოპეტალური აქსონები კი მხედველობის საპროექციო ზონისა-

კენ ანუ კეფის წილისაკენ მიემართება. იგივე ითქმის სხვა მოდალობის გალიზიანებით გამოწვეული პირველადი პასუხების შესახებ.



სურ. 129. „პირველადი პასუხი“ დიდი ტვინის ქერქის სამხედველო ზონიდან. პოტენციალი აღრიცხულია კეფის წილის მე-17 ველიდან მდებარელობის ნერვის ერთჯერადი გალიზიანების (ისარი) საპასუხოდ. იგი შეცავს ორ ფაზას: დადებითს (a) და უარყოფითს (b).



სურ. 130. დიდი ტვინის ქერქის „მეორადი“ პასუხი(სქემა). მეორადი პასუხი ტიპიურად ერთფაზიანი და წარმოდგენილია უარყოფითი პოტენციალით. ვერტიკალური ხაზი პირობითად აღნიშნავს მგრძობიარე ნერვის ერთჯერად ელექტრულ გალიზიანებას.

მეორადი პასუხები აღირიცხება ახალი ქერქის სხვადასხვა უბნებში და ვლინდება ერთფაზიანი (უარყოფითი) რხევების სახით (სურ. 130). საყურადღებოა, რომ პირველად საპროექციო ზონაში მეორადი პასუხი თან სდევს პირველადს. ხოლო სხვაგან იგი იზოლირებულად აღირიცხება. თავდაპირველად ფიქრობდნენ, რომ ქერქის გამოწვეული პოტენციალების ეს ორი ტიპი

ერთმანეთთან დაკავშირებულია კაუზალურად (მიზეზ-შედეგობრივად) და რომ მეორადი პასუხის გამოსაწვევად აუცილებელია პირველადი პასუხის არსებობა. ეს კავშირი შემდეგნაირად იყო წარმოდგენილი: საპროექციო ზონაში სპეციფიკური სისტემის გზით მოსული აფერენტული იმპულსები ააქტივებს აქ არსებულ პირამიდულ ნეირონებს და პირველად პასუხს იწვევს. აქედან აგზნება, ასოციაციური და კომისურული ბოჭკოების გზით, ფართოდ ვრცელდება ახალ ქერქში და მეორად პასუხებს იწვევს არამართო იმავე საპროექციო ზონაში, არამედ ქერქის დაშორებულ უბნებშიც. მომდევნო წლებში შეიცვალა ეს შეხედულება, ვინაიდან გამოირკვა, რომ პერიფერიული გალიზიანება მეორად პასუხებს იწვევს სათანადო პირველადი საპროექციო ზონის სრული ექსტირპაციის შემდეგაც. დღეისათვის დადგენილია, რომ შედარებით დიდი ლატენტური პერიოდის მქონე მეორადი პასუხი გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გააქტივებით.

მეორადი პასუხების ფართო გავრცელება განპირობებულია იმით, რომ თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან გამოსული კორტიკოპეტალური აქსონები მარაოსავით იშლება და სინაპსურად მთავრდება ახალი ქერქის სხვადასხვა უბანში.

პირამიდული ნეირონების ფიზიოლოგიური მახასიათებლები. უჯრედშიდა მიკროელექტროდების გამოყენებით პირამიდული ნეირონების შესწავლამ გამოავლინა, რომ ისინი ბიოფიზიკური მახასიათებლებით არ განსხვავდებიან ცნს-ის დანარჩენი განყოფილებების მამოძრავებელი უჯრედებისაგან: პირამიდული ნეირონების ზედაპირული მემბრანის მოსვენების პოტენციალი (Em) მერყეობს -60 მვ - -80 მვ-ის ფარგლებში; მოქმედების დენის ხანგრძლიობა დაახლოებით $0,5 - 2$ მს-ია, ხოლო ამპლიტუდა $60 - 100$ მვ-ი; გავრცელებადი აგზნება აქაც ჯერ აქსონური ბორცვაკის უბანში აღიბკრება, ხოლო შემდეგ, ერთი მხრივ, იჭრება ნეირონის სომაში და დენდრიტებში, ხოლო მეორე მხრივ, ვრცელდება აქსონის მთელ სიგრძეზე; ზედაპირული მემბრანის ხელოვნური, ან ტრანსსინაპსური დეპოლარიზაცია პირამიდულ უჯრედშიც რიტმულ განმუხტვებს იწვევს, რომლის სიხშირე დამოკიდებულია დეპოლარიზაციის ხარისხზე.

პირამიდულ ნეირონებს შედარებით ხანგრძლივი პოსტსინაპსური პოტენციალები ახასიათებს. მაგალითად, აპსპ-ს ანაჟალი ფაზა რამდენიმე მილისეკუნდს შეიძლება აღწევდეს. დამავალი ფაზის ხანგრძლიობა კი დაახლოებით $10 - 30$ მს-ია. განსაკუთრებით ხანგრძლივია შემაკავებელი ნელი პოტენციალები (დაახლოებით $70 - 150$ მს-ის ფარგლებში).

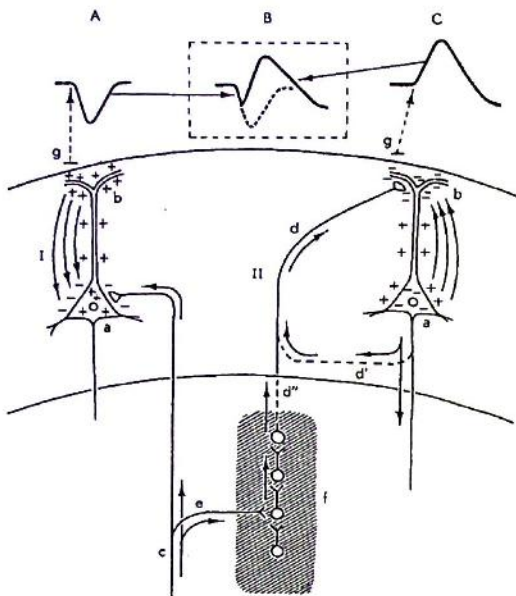
ქერქულ ნეირონებში აღწერილია პოსტსინაპსური პოტენციალების სუმაციის მოვლენა, რის შედეგადაც წარმოიშობა მაღალი ამპლიტუდისა და დიდი ხანგრძლიობის დეპოლარიზაციული ან ჰიპერპოლარიზაციული ნელი პოტენციალები.

პირამიდული ნეირონების მოქმედების დენის აღრიცხვა, მათი მცირე ხანგრძლიობის გამო, არ ხერხდება ქერქის ან ქალას ზედაპირზე მოთავსებული მსხვილი ელექტროდების საშუალებით. მაშასადამე, ნებისმიერი ევგ, ეკოგ და ქერქის გამოწვეული პასუხები, ძირითადად, პოსტსინაპსური პოტენციალების შეჯამებულ ევექტებს წარმოადგენს.

ქერქული პოტენციალების ნერვული მექანიზმები. ახალი ქერქის ელექტრული ეფექტების განხილვის დროს აღნიშნული იყო, რომ მეორადი პასუხი ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალია და გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების ერთჯერადი გაღიზიანებით. მისი უარყოფითი მუხტი იმით არის გამოწვეული, რომ მეორადი პასუხი პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტების ზედაპირულ ჯამურ აქსპ-ს წარმოადგენს. შემოთ ნათქვამიდან გამომდინარე, მეორადი პასუხის გენერირების მექანიზმი შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვიდგინოთ: თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვის ერთჯერადი გაღიზიანებით აღძრული იმპულსები კორტიკოპეტალური ბოჭკოების გზით მიემართება ახალი ქერქის სხვადასხვა უბნებისაკენ; ამაველი მიმართულებით გაივლის მთელ ქერქს, მიაღწევს მოლეკულურ შრემდე და იწვევს აპიკალურ დენდრიტთა განშტოებების ტრანსსინაპსურ დეპოლარიზაციას ანუ აქსპ-ს. ეს დეპოლარიზაცია ზედაპირული ელექტროდით აღირიცხება როგორც უარყოფითი მეორადი პასუხი.

შედარებით უფრო რთულია პირველადი პასუხის გენერირების ნერვული მექანიზმი. თალამუსის სპეციფიკური ბირთვების კორტიკოპეტალური ბოჭკოები, როგორც ცნობილია, მიემართება უპირატესად სათანადო პირველადი საპროექციო ზონებისაკენ და სინაპსებით მთავრდება მე-3 და მე-4 შრეების უჯრედთა სხეულებზე. უჯრედთა სხეულების ტრანსსინაპსური დეპოლარიზაციის (ე.ი. აქსპ-ს) შედეგად პირამიდულ უჯრედებში შეიქმნება „დიპოლები“, რომელთა უარყოფითი პოლუსი ნეირონის სომებზეა, ხოლო დადებითი პოლუსი – აპიკალური დენდრიტების განშტოებებზე (სურ. 131). აღნიშნულის გამო ქერქის ზედაპირული ელექტროდი დადებით („+“) პოტენციალს აღრიცხავს, რაც სინამდვილეში წარმოადგენს ნეირონის სხეულის დეპოლარიზაციის (აქსპ-ს) ანარეკლს. პირველადი პასუხის მეორე („-“) ფაზა ამავე ზონის აპიკალური დენდრიტების დეპოლარიზაციის შედეგია, რომელსაც იქვე მდებარე ზედაპირული ელექტროდი აღრიცხავს როგორც ჭეშმარიტ უარყოფით გადახრას.

პირველადი პასუხების მეორე ფაზის აღმოცენების შესახებ ლიტერატურაში ორგვარი მოსაზრება არსებობს. ერთის მიხედვით პირამიდული უჯრედის განმუხტვის შემდეგ აგზნების ტალღა, რომელიც აქსონის მთელ სიგრძეზე ვრცელდება, ამაველი კოლატერალის საშუალებით მალწვევს მოლეკულურ შრეს და გამოიწვევს როგორც ამავე ნეირონის, ისე მეზობელი ნეირონების აპიკალური დენდრიტების დეპოლარიზაციას. ამ პირობებშიც შეიქმნება დიპოლები, რომელთა უარყოფითი პოლუსი ამჟამად დენდრიტებზე იქნება, ხოლო დადებითი – სომებზე. ცხადია, ასეთ პირობებში ზედაპირული ელექტროდი უარყოფით პოტენციალს აღრიცხავს (სურ. 131). არსებობს სხვა მოსაზრებაც, რომლის მიხედვითაც პერიფერიული გაღიზიანების საპასუხოდ აფერენტული იმპულსები თალამუსის დონეზე ააქტივებს არა მარტო სათანადო სპეციფიკურ ბირთვს, არამედ არასპეციფიკურ სისტემასაც. კორტიკოპეტალური იმპულსები არასპეციფიკური სისტემის გზით შედარებით გვიან აღწევს ქერქის მოლეკულურ შრეს და ამიტომ დენდრიტების აქსპ უფრო დიდი ლატენცური პერიოდით აღმოცენდება. ამრიგად, მეორე შეხედულების თანახმად, პირველადი პასუხის მეორე ფაზის აღძვრა იზოლირებულად ხდება და არ არის დამოკიდებული პირამიდულ ნეირონებში გავრცელებადი აგზნების წარმოშობაზე.



სურ. 131. ორფაზიანი პირველადი პასუხის წარმოშობის სქემა.

a - პირამიდული ნეირონის სხეული, b - აპიკალური დენდრიტის განშტოება, c - კორტიკოპეტალური აფერენტული ბოჭკო, რომელიც მთავრდება პირამიდული ნეირონის სხეულზე, ხოლო კოლატერალი (c) - არასპეციფიკური სისტემის ნეირონებზე (n), d - ნერვული ბოჭკო, რომელიც სინაპსით მთავრდება აპიკალური დენდრიტის განშტოებაზე, e - ქერქის ზედაპირზე მოთავსებული აღმრიცხველი ელექტროდი.

I სტადია. აფერენტული იმპულსი აღწევს პირამიდული ნეირონის სხეულს და იწვევს მის დეპოლარიზაციას; წარმოიქმნება დიპოლი: უარყოფითი პოლუსი ნეირონის სხეულზე, დადებითი - დენდრიტის განშტოებაზე. აღიმკრება ელექტრული დენი, რომლის პირობით მიმართულებაზე მიუთითებს ისრები. აღწერილ სიტუაციაში ზედაპირული ელექტროდი აღრიცხავს როგორც დადებით პოტენციალს (A).

II სტადია. უჯრედი განიმუხტება გავრცელებადი აგზნებით, რის შედეგადაც აგზნების ტალღა აღწევს აპიკალური დენდრიტის განშტოებას. კვლავ აღიმკრება დიპოლი და ზედაპირული ელექტროდი აღრიცხავს უარყოფით პოტენციალს (C). რადგან უარყოფითი პოტენციალი რეგისტრირდება დადებითის ფონზე, მიიღება ორ ფაზიანი პირველადი პასუხი (B). პირველადი პასუხის მეორე ფაზა შეიძლება გამოწვეული იყოს e კოლატერალით გააქტივებული არასპეციფიკური სისტემის d'' ბოჭკოთი.

ამრიგად, პირველადი პასუხის ორივე ფაზა ერთი და იგივე 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 იქნება წარმოდგენილი, მეორე კი – უარყოფითით (სურ. 13, B). იმ შემთხვევაში კი, როცა აღმრიცხველი ელექტროდი ქერქის სიღრმეშია, დაახლოებით პირამიდული უჯრედების სხეულების დონეზე, მაშინ პირველი ფაზა უარყოფითია, ხოლო მეორე – 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 სტრუქტურის რომელიმე ზონაში ლოკალურად შეიცვალა პოტენციალი, მაშინ მისგან დაშორებული ელექტროდი ამ ცვლილებას შებრუნებული ნიშნით აღრიცხავს (ე. ი. უარყოფითს – დადებითად, დადებითს – უარყოფითად), ხოლო უშუალოდ მასთან არსებული ზონის პოტენციალს – თანამოსახელე ნიშნით (უარყოფითს – უარყოფითად, დადებითს – დადებითად).

ეკოგ-ს და ეეგ-ს გენერაციის მექანიზმი. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ თავის ტვინიდან ეკოგ და ეეგ შეიძლება აღირიცხოს ყოველგვარი გალიზიანების გარეშე ორგანიზმის მაქსიმალურად მოსვენებულ მდგომარეობაშიც. ასეთ აქტივობას სპონტანური უწოდებენ. ეს სახელწოდება, გარკვეული აზრით, პირობითია, რადგან ორგანიზმის მოსვენებულ მდგომარეობაში ახალი ქერქის ნერვული უჯრედები მუდამ აქტივდება იმ იმპულსებით, რომლებიც მათთან მოდის ქერქქვეშა სტრუქტურებიდან. აფერენტული იმპულსაციის ძირითადი წყარო ქერქისათვის თალამოკორტიკალური სისტემაა. ეს უკანასკნელი 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.

ეკოგ-სა და ეეგ-ს რეგისტრაციის დროს ზედაპირული ელექტროდი აღრიცხავს 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 არეკლავდეს როგორც დენდრიტების და ჰორიზონტალური უჯრედების დეპოლარიზაციას (აპსპ-ს) ისე ღრმა შრეებში უჯრედის სხეულების ჰიპერპოლარიზაციას (შპსპ-ს). ასევე, ზედაპირული დადებითი პოტენციალი შეიძლება შეესაბამებოდეს

დეს ზედაპირული აპიკალური დენდრიტების ჰიპერპოლარიზაციას, ან ღრმად მდებარე სხეულების დეპოლარიზაციას.

ახალი ქერქი არამარტო იღებს თალამუსიდან აფერენტულ იმპულსაციას, არამედ თავადაც მოქმედებს თალამუსის ბირთვებზე. მაშასადამე, ქერქისა და თალამუსის ურთიერთობა ორმხრივი კავშირებითაა წარმოდგენილი: ამაველი – თალამოკორტიკალური ბოჭკოებით და დამავალი – კორტიკოთალამური ბოჭკოებით. ამრიგად, თალამუსისა და ქერქის უჯრედები წარმოქმნიან ნერვულ წრეებს, რომლებშიც ხდება აგზნების წრებრუნვა ანუ რეკრეცია. ასეთი მექანიზმი ხელს უწყობს ქერქის ზედაპირზე რიტმული პოტენციალების აღმოცენებას, რადგან ყოველი წრებრუნვის დროს აგზნება ამაველი კოლატერალებით აღწევს აპიკალურ დენდრიტებს და აასპ-ს იწვევს მათში.

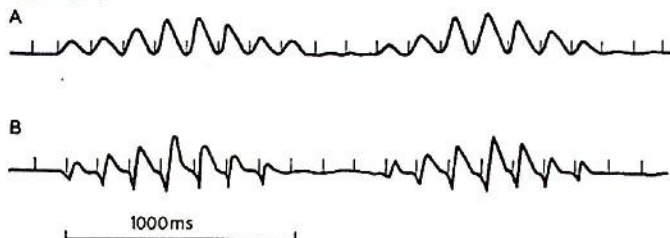
ახალი ქერქის რიტმული აქტივობის სიხშირე დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენჯერ შემოივლის აგზნება მოცემულ ნერვულ წრეში ერთი სეკუნდის განმავლობაში. ეს კი, თავის მხრივ, განსაზღვრულია ნერვული წრის სიგრძით და აგზნების გატარების სისწრაფით. ნერვული წრე, რომელსაც აგზნება სეკუნდის 1/10 -ში შემოივლის, α რიტმის გენერატორს წარმოადგენს. უფრო გრძელი წრეების გააქტივება მ ა ნ ნ რიტმებს აღძრავს, ხოლო უფრო მოკლე წრეების – β რიტმებს. სხვადასხვა სიგრძის ნერვული წრეების თანადროული გააქტივება ეკოგ-ს არარეგულარულ ხასიათს განაპირობებს. როცა ქერქში ნერვული წრეების მოქმედება გარკვეული ხარისხით შეზღუდულია და გააქტივებას განიცდის მხოლოდ თანაბარი ნეირონული შედგენილობის წრეები, მაშინ ეკოგ-ს მეტნაკლებად რეგულარული ხასიათი აქვს.

ქერქის სინქრონიზაცია და დესინქრონიზაცია. ეკოგ-ს ცალკეული პოტენციალების ამპლიტუდის სიდიდე დამოკიდებულია თანადროულად ანუ სინქრონულად აგზნებული უჯრედების რაოდენობაზე: რაც მეტია სინქრონულად აგზნებული უჯრედების რიცხვი, მით მეტია პოტენციალის ამპლიტუდა. ამიტომაც თუ ეკოგ-ში დომინირებს კარგად გამოხატული მაღალამპლიტუდიანი პოტენციალები, მას ქერქის სინქრონული აქტივობა უწოდებენ. პირობით მიღებულია, რომ რაც უფრო დაბალი სიხშირის და მაღალი ამპლიტუდის ტალღებითაა წარმოდგენილი ქერქის ელექტრული აქტივობა, მით მეტია სინქრონიზაციის ხარისხი. როცა რაიმე მიზეზის გამო ეკოგ-ში ქრება ნელი (ე.ი. დაბალი სიხშირის) აქტივობა და მის ადგილს იჭერს მცირე ამპლიტუდის მაღალსიხშიროვანი რხევები, ლაპარაკობენ ქერქული აქტივობის დესინქრონიზაციაზე.

ჩართვისა და ზრდის რეაქციები ქერქში. დამახასიათებელი ეფექტი გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების დაბალსიხშიროვანი (6 – 8 ჰც) გალიზიანებით: ყოველი კვეთების შესაბამისად ქერქში აღმოცენდება ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალი, რომლის ამპლიტუდა ყოველ მომდევნო გალიზიანებაზე იზრდება. გარკვეული მაქსიმუმის მიღწევის შემდეგ, გამოწვეული პასუხები კვლავ იწყებს შემცირებას (სურ. 132, A). მიიღება თითისტარის ფორმის განმუხტვა, რომელშიც ორ ფაზას გამოყოფენ: გაძლიერები და შესუსტების ფაზებს.

რიტმული გალიზიანების პერიოდში ცალკეული პოტენციალები თანდათანობითი გაძლიერება გამოწვეულია ახალ-ახალი უჯრედების ჩართვით აქტიურ

მდგომარეობაში, რაც თავის მხრივ მათი ავზნებადობის ამაღლებით უნდა იყოს განპირობებული. როცა ქერქული პოტენციალები მაქსიმალურ სიდიდეს მიაღწევს, როგორც ჩანს, ამოქმედდება შემაკავებელი მექანიზმი. მისი გავლენა თანდათან ძლიერდება, რასაც გამოწვეული პასუხის შემცირება მოყვება. აღწერილ მოვლენას (თითისტარის ფორმის განმუხტვებს) ჩართვის რეაქციას უწოდებენ.



სურ. 132. დიდი ტვინის ქერქის „ჩართვისა“ და „ზრდის“ რეაქციები.

A – ჩართვის რეაქცია, რომელიც გამოწვეულია თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვის დაბალსიხშიროვანი (6 - 8 ჰც) გაღიზიანებით. ჩართვის რეაქცია აღირიცხება ქერქის ნებისმიერ უბანში.

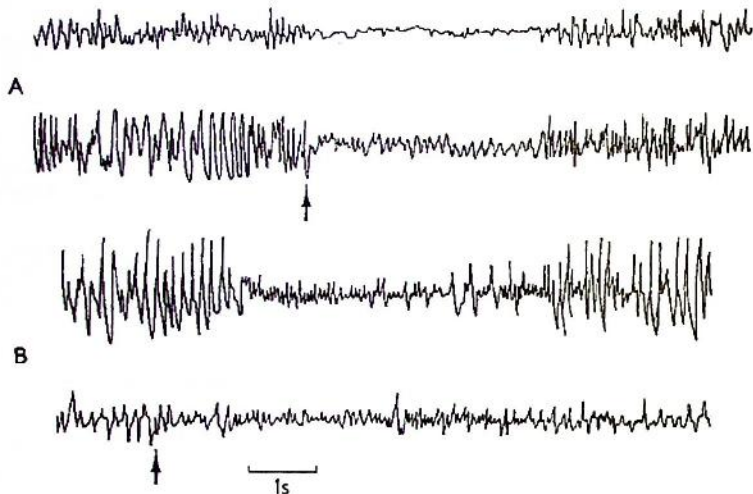
B – ზრდის რეაქცია, რომელიც გამოწვეულია თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის დაბალსიხშიროვანი (6 - 8 ჰც) გაღიზიანებით. ზრდის რეაქცია აღირიცხება მხოლოდ სათანადო სპაროექციო ზონაში. ქვემოთ დროის კალიბრება - 1000 მს.

მაგავსი ეფექტი მიიღება თალამუსის სპეციფიკური ბირთვებიდანაც, თუ მათ დაბალი სიხშირით (6 - 8 ჰც) გავაღიზიანებთ. ამ შემთხვევაშიც აღირიცხება თითისტარის ფორმის აქტივობა გაძლიერებისა და შესუსტების ფაზებით. ასეთ აქტივობას ზრდის რეაქციას უწოდებენ (სურ. 132, B). ზრდის რეაქციის თითისტარის ფორმაც იმით არის განპირობებული, რომ თავდაპირველად ხდება ავზნებული უჯრედების რაოდენობის თანდათანობით ზრდა, ხოლო შემდეგ – შემცირება. განსხვავება ჩართვისა და ზრდის რეაქციებს შორის ის არის, რომ ჩართვის რეაქცია გამოიწვევა თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გაღიზიანებით, აღირიცხება ახალი ქერქის მრავალ უბანში და წარმოდგენილია ერთფაზიანი უარყოფითი პოტენციალებით. ზრდის რეაქცია კი გამოიწვევა სპეციფიკური ბირთვების გაღიზიანებით, აღირიცხება მხოლოდ შესაბამის პირველად სპაროექციო ზონაში და წარმოდგენილია ორფაზიანი პოტენციალებით.

საყურადღებოა, რომ ახალ ქერქში თითისტარისებრი განმუხტვები შეიძლება აღმოცენდეს არა მარტო თალამუსის ბირთვების დაბალსიხშიროვანი ელექტრული გაღიზიანებით, 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 განსაკუთრებუ-

ლი უჯრედების (პეისმეიკერული ნეირონების) აქტივობით არის განპირობებული.

არასპეციფიკური სისტემის მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების ეფექტი ქერქში. არასპეციფიკური სისტემის (თალამუსის შუა ხაზის ბირთვების, მეზენცეფალური რეტიკულური ფორმაციის) მაღალსიხშიროვანი გალიზიანება (30 - 100 ჰც-ის ფარგლებში) ახალი ქერქის ელექტრული აქტივობის მნიშვნელოვან ცვლილებას იწვევს: მთლიანად ქრება ხანგრძლივი, მაღალ-ამპლიტუდიანი პოტენციალები და მათ ადგილს მცირე ინტენსივობის და მაღალი სიხშირის რხევები იჭერს. 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. 133).

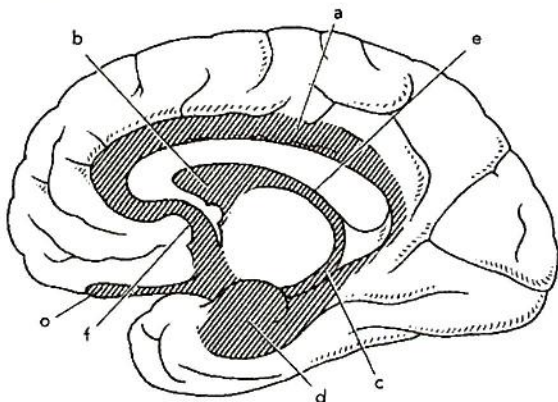


სურ. 133. დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობის დესინქრონიზაცია აფერენტული ბოჭკოების (A) და რეტიკულური ფორმაციის (B) ხანმოკლე ელექტრული გალიზიანებით. ისრებით აღნიშნულია გალიზიანებების დასაწყისი.

ქერქის ელექტრული აქტივობის დესინქრონიზაციას, სხვაგვარად, გამოვლიძების (arousal) ან გააქტივების რეაქციას უწოდებენ. ეს სახელწოდებები იქედან წარმოსდგება, რომ არასპეციფიკური სისტემის, განსაკუთრებით მეზენცეფალური რეტიკულური ფორმაციის, მაღალსიხშიროვანი გალიზიანების დროს, ახალი ქერქის დესინქრონიზაციასთან ერთად ხდება მძინარე ცხოველის გამოღვიძება, ხოლო მღვიძარი ცხოველის - კიდეუ უფრო გააქტივება. გარდა ამისა ცნობილია, რომ ცხოველის ბუნებრივად გამოღვიძების დროს ახალი ქერქის სინქრონული აქტივობა სწრაფად იცვლება დესინქრონიზაციით.

ლიმბური სისტემა

ტერმინი „დიდი ლიმბური წილი“ ბროკას ეკუთვნის. თავდაპირველად ამ ტერმინის ქვეშ აერთიანებდნენ ქერქის იმ უბნებს, რომლებიც ორივე ჰემისფეროში რგოლურადაა განლაგებული ახალი ქერქის საზღვარზე და გამოყოფს მას ტვინის ღეროდან და ჰიპოთალამუსიდან (ლიმბუს - ლათინური სიტყვაა და არშიას ნიშნავს). ასეთ უბნებს მიეკუთვნება: სარტყლისებრი და ჰიპოკამპური ხვეულები, აგრეთვე ის უბნები, რომლებიც ლოკალიზებულია საყნოსავი ბოლქვებიდან გამომავალი ბოჭკოების გვერდით (სურ. 134). ძველი ქერქის აღნიშნულ სტრუქტურებს, წინათ, ყნოსვის ფუნქციას მიაწერდნენ. ამიტომაც მათ ერთობლიობას საყნოსავ ტვინს ანუ რინეცეფალონს უწოდებდნენ. უფრო გვიან მაკ-ლინმა ბროკას მიერ აღწერილ სტრუქტურების ერთობლიობას ლიმბური სისტემა უწოდა.



სურ. 134. თავის ტვინის ლიმბური სტრუქტურები.

a - სარტყლისებრი ხვეული, b - გამჭვირვალე ძვიდე, c - ჰიპოკამპური ფორმაცია, d - პარაჰიპოკამპური ხვეული, e - თალი, f - სუბკალოზური ზონა, o - საყნოსავი ბოლქვები.

ლიმბური სისტემის ელემენტები. ლიმბურ სისტემაში ორ ნაწილს არჩევენ: ქერქულ და ქერქქვეშა განყოფილებებს. ქერქული ნაწილი (ანუ ლიმბური ქერქი), ძირითადად, წარმოდგენილია ფილოგენეზურად ძველი სტრუქტურებით (ე.ი. არქიპალეოკორტექსით), როგორიცაა: ჰიპოკამპი (ამონის რქა, დაკბილული ფასცია და ჰიპოკამპის ფუძე ანუ სუბიკულუმი), პარაჰიპოკამპური ხვეული (ენტორინალური უბანი და პრესუბიკულუმი), სარტყლისებრი ხვეული (სუბკალოზურ ხვეულთან ერთად) და საყნოს-

საკვიტვინის სტრუქტურები (საყნოსავი ბოლქვები, ბორცვაკები და ნუშისებრი კომპლექსის ზემოთ მოთავსებული ქერქული უბნები).

ლიმბური სისტემის ქერქვეშა ნაწილს მიეკუთვნება: ნუშისებრი კომპლექსი, გამჭვირვალე ძგიდე და თალამუსის წინა ბირთვები. ზოგი 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. ჯერ კიდევ მაკ-ლინი თვლიდა, რომ ლიმბური სისტემის ქერქული და ქერქვეშა სტრუქტურები ქმნის ერთიან ფუნქციურ კომპლექსს, რომელიც ემსახურება ემოციური რეაქციების წარმოშობას და გამოვლენას.

ემოციის მნიშვნელობა და არსი. ბუნებრივ პირობებში ცხოველური ორგანიზმები კვებითი ჯატვებით ისეა ერთმანეთთან დაკავშირებული, რომ ზოგი მათგანი საკვებად იყენებს სხვა ცხოველს, ე.ი. მტაცებელია, ან თვითონ არის სხვისი საკვები ანუ მსხვერპლი. 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, კვეეტატიური და ენდოკრინული რეაქციების საფუძველზე. ამიტომაც აგრესიისა და განრიდების ქცევების წარმატებით განხორციელებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს იმას, თუ რამდენად ეფექტურად შეუძლია ცხოველს აღნიშნული რეაქციების მობილიზება. ეს კი თავის მხრე, დიდად არის დამოკიდებული ორგანიზმის სპეციფიკურ ფუნქციურ მდგომარეობაზე, რომელსაც ემოციური მდგომარეობას უწოდებენ.

ემოციის ზოგადი ცნება. ემოცია ფრანგული სიტყვაა, რომელიც ლათინურიდან მოდის (emovere – აღვლევა). 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, შიმშილი და სხვა.

სხვადასხვა სახის ემოციურ მდგომარეობას დამახასიათებელი სომატური და კვეეტატიური გამოვლენა აქვს. მაგალითად, როცა კატა აგრესიულად არის განწყობილი და მზადაა თავს დაესხას მსხვერპლს, მას ბალანი აშლილი აქვს, კლანჭები – გამოჩენილი, გუგები – გაფართოებული. თუ კატის ასეთ მდგომარეობას საკუთარ განცდლებს შევადარებთ, შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ კატა განრისხების ემოციას უნდა განიცდიდეს. განსხვავებულ გარეგულ ეფექტებს ავლენს კატა კეთილგანწყობის მდგომარეობის დროს: იგი კრუტუნებს, ეხახუ-

ნება პატრონის ფეხებს, დამახასიათებელ პოზას იღებს სავარძელში და სხვა. ინტროსპექციის (თვითდაკვირვების) საფუძველზე შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ასეთ შემთხვევაში ცხოველი სიამოვნებას განიცდის.

ემოციური განცდების დროს ტიპიურად იცვლება ვეგეტატიური მაჩვენებლებიც. თუ აღამიანი საინტერესო ფილმს უცქერს, მაღლა იწევს მისი არტერიული წნევა; ხშირდება გულის ცემა, ძლიერდება ოფლის გამოყოფა, იზრდება კატეპოლამინების შემცველობა სისხლში.

მართალია, ამა თუ იმ ემოციური მდგომარეობის შეგრძობა 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 წარმოშობის თეორიები. ემოციების წარმოშობის შესახებ მრავალი ჰიპოთეზური შეხედულება არსებობს. მათ შორის განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ჯეიმს - ლანგის თეორია. ამ თეორიის მიხედვით ემოციური მდგომარეობა შემდეგნაირად ვითარდება: გარეშე სტიმულები მოქმედებს სათანადო სენსორულ რეცეპტორებზე და მათ გააქტივებს იწვევს. აქედან ნერვული იმპულსები მიემართება ქერქის შესაბამის საპროექციო ზონებისაკენ, სადაც ხდება მათი აღქმა და ანალიზი. საპასუხო სომატური და ვეგეტატიური სიგნალები ეშვება ჩონჩხის კუნთებისაკენ და შინაგანი ორგანოებისაკენ, რასაც მოჰყვება ისეთი ფიზიოლოგიური ეფექტები, როგორცაა: კუნთის დაძაბულობა, სისხლის წნევისა და გულის ცემის სიხშირის ცვლილებები და სხვა. თავის მხრივ, ეს ცვლილებები გააქტივებენ სათანადო ინტეროცეპტორებს, რომლებიდანაც იმპულსები ისევ უბრუნდება 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 მუდმივობის (ჰომეოსტაზის) დარღვევა წარმოადგენს, რომელიც მუდამ იჩენს თავს ორგანიზმში მიმდინარე ენერგეტიკული პროცესების შედეგად.

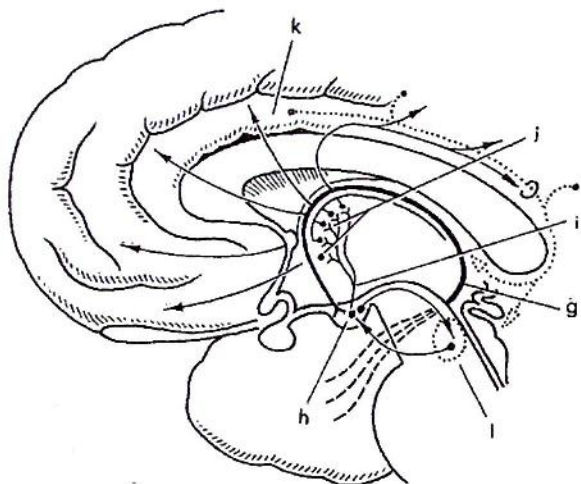
ემოციების ცენტრალურ მექანიზმებში მთავარ სტრუქტურად მიჩნეულია ჰიპოთალამუსი. ჯერ კიდევ 1928 წელს ჰესი ს მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ კატებში ჰიპოთალამუსის ელექტრულმა გაღიზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს აგრესიული ქცევა განრისხების გარეგნული გამოვლენით, ან კიდევ - თავდაცვითი რეაქცია შიშის გამოხატულებით. ემოციების სხვა ცენტრალური სტრუქტურების როლის შესაფასებლად მხედველობაში უნდა იქნას 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 მას არაკოორდინირებული ხასიათი ექნება და არ იქნება მიმართული რაიმე კონკრეტული ობიექტისაკენ. ამიტომაც ასეთ რეაქციას „ცრუ განრისხებას“ უწოდებენ.

ემოციის გარეგნული გამოვლენისათვის კი აუცილებელია ჰიპოთალამუსის კავშირი შუა ტვინთან. თუ ეს კავშირი გადაკვეთილია, მაშინ ჰიპოთალა-

მუსიდან ვერ ხერხდება „ცრუ აგრესიის“ გამოვლენაც კი. თვითონ შუა ტვინის ელექტრული გალიზიანებით შესაძლებელია „ცრუ განრისხების“ ცალკეული კომპონენტების გამოწვევა. მსგავსი ცდებით დადგენილია, რომ აგრესიული ქცევის მოტორული 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 დღეისათვის დაზუსტებული არ არის. ერთადერთი მწყობრი ჰიპოთეზა იმ ნერვული ქსელის შესახებ, რომელიც საფუძვლად უდევს ემოციურ რეაქციებს, მოგვცა პ ა პ ე ს მ ა (აშშ) ჯერ კიდევ 1937 წელს (სურ. 135). ამ ჰიპოთეზის მიხედვით ჰიპოთალამუსის „ემოციოგენუ-



სურ. 135. პაპეცის წრე (დიდი ტვინის საგიტალური ჭრილი).

სურათზე წარმოდგენილია ლიმბური სტრუქტურებით შექმნილი პაპეცის წრე: ჰიპოკამპის ეფერენტული ბოჭკოები (g) თალის გავლით აღწევს დვრილისებრ (მაშილარულ) სხეულებს (h). აქ ხდება მათი გადართვა ნეირონებზე, რომელთა აქსონები ქმნიან ვიკ დ'აზირის კონას (i) და აღწევს თალამუსის წინა (ლიმბურ) ბირთვებს (j). თალამუსის წინა ბირთვების ნეირონები აქსონებს აგ ზავნის სარტყლისებრი ხვეულისაკენ (k). ამ ხვეულის ეფერენტული ბოჭკოები ისევ ჰიპოკამპში ბრუნდება. დვრილისებრი სხეულები ორმაგი კავშირებით არის დაკავშირებული აგრეთვე შუა ტვინის ტვემენტუმთან (l). (აკერტისა და ჰუმელის მიხედვით).

რი“ ნეირონების აქსონები სინაპსებით მთავრდება თალამუსის წინა ვენტრალური ბირთვის ისეთ უჯრედებზე, რომელთა აქსონები დაკავშირებულია

სარტყლისებრ ხვეულთან. პაპესის აზრით, სწორედ ეს ხვეული წარმოადგენს გაცნობიერებული ემოციური განცდების ნერვულ სუბსტრატს. სარტყლისებრი ხვეულიდან ნერვული გზები მიემართება ჰიპოკამპისაკენ. პაპესის კარაულით ჰიპოკამპში ხდება სარტყლისებრი ხვეულიდან და სხვა სტრუქტურებიდან მიღებული ინფორმაციის ინტეგრირება და გადამუშავებული ინფორმაცია ეგზანება ისევ ჰიპოთალამუსს, კერძოდ, მ ა მ ი ლ ა რ უ ლ ს ხ ე უ ლ ე ბ ს. ამრიგად იკვრება ე.წ. პ ა პ ე ს ი ს წ რ ე, რომელიც უზრუნველყოფს ემოციური განცდების დაკავშირებას ჰიპოთალამუსის დამავალ ემოციოგენურ იმპულსაციასთან. პაპესის წრე თავისი სტრუქტურული შედგენილობით ძლიერ ჰგავს ბ რ ო კ ა ს „დიდ ლიმბურ წილს“.

მომდევნო გამოკვლევებში მრავალჯერ დადასტურდა ჰიპოთალამუსისა და სარტყლისებრი ხვეულის მნიშვნელობა ემოციების აღძვრაში, მაგრამ ჰიპოკამპის მონაწილეობა ამ რეაქციებში არ მართლდება. გამოირკვა, 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 დრავივი. ჰომეოსტაზის დარღვევის შემთხვევაში ცხოველი არამარტო ემოციურ აგზნებას განიცდის, არამედ მას უჩნდება სათანადო მ ო ტ ი ვ ა ტ ი ა (ანუ ობიექტური მოთხოვნილება ჰომეოსტაზის შენარჩუნებისათვის საჭირო ფაქტორის მიღებაზე). ემოციური და მოტივაციური ცენტრების აგზნების შედეგად ცნს-ში გააქტივდება სპეციფიკური ნერვული კომპლექსი, რომელთა ერთობლიობა ადეკვატური ქცევის გამშვებ მექანიზმს ანუ დ რ ა ი ვ ს წარმოადგენს. შექმნილი დრავივი უზრუნველყოფს სათანადო ვეგეტატიური და მოტორული აქტების განხორციელებას და ამ გზით აღდგება დარღვეული ჰომეოსტაზი.

აღნიშნულის საილუსტრაციოდ შემდეგი მაგალითის განხილვა შეიძლება: მძიმე ფიზიკური მუშაობის ან მაღალი ტემპერატურის გავლენით ორგანიზმი კარგავს წყლის დიდ რაოდენობას. წყლის დეფიციტის შედეგად ირღვევა ჰომეოსტაზი და იქმნება საჭიროება (ინგლ. – Need) დამატებით წყალზე. ეს თავის მხრივ, ორგანო ეფექტს იწვევს: 1. სუბიექტურს – წყურვილის ემოციის სახით და 2. ობიექტურს – წყლის მიღების მოტივაციის სახით. წყურვილის ემოციისა და წყლის მიღების მოტივაციის გავლენით თავის ტვინში იქმნება დრავივი, რომლის საფუძველზე ცხოველი განახორციელებს წყლის მოპოვებისა და დაღვევის ქცევას. ამრიგად გაქრება წყლის დეფიციტი და აღდგება დარღვეული ჰომეოსტაზი, ე.ი. ცხოველი დაიკმაყოფილებს თავის მოთხოვნილებას.

VII თავი. დიდი ტვინის ქერქის მიმღებლობითი ფუნქცია

ანალიზატორის ცნება და ფუნქცია. ადამიანში და ყველა უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველში სხვადასხვა მოდალობის პერიფერიულ გაღიზიანებაზე დიდი ტვინის ქერქიც რეაგირებს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ნებისმიერი

სენსორული (მგრძობიარე) გზა, რა ტიპის რეცეპტორიდან არ უნდა იწყებოდეს იგი, ერთი ან რამდენიმე სინაპსური გადართვის შემდეგ საბოლოოდ ქერქის სათანადო უბანს აღწევს.

დიდი ტვინის იმ უბნებს, რომლებიც უშუალოდ მიმღებლობს გარკვეული მოდალობის მგრძობიარე გზას, პირველად საპროექციო ზონებს უწოდებენ. ქერქის საპროექციო ზონებში ხდება სპეციფიკური სენსორული გზებით მოსული ინფორმაციის აღქმა და საბოლოო ანალიზი. პავლოვის აზრით, გარეშე გალიზიანებით მიღებული ინფორმაციის ანალიზი იწყება რეცეპტორიდან, გრძელდება ქერქქვეშა სარელეო ბირთვებში და მთავრდება ქერქის საპროექციო ზონებში. ამიტომაც პავლოვი ამავალ სისტემას, რეცეპტორიდან დაწყებული და ქერქის საპროექციო ზონით დამთავრებული, რომელიც ემსახურება რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნებას, ანალიზატორს უწოდებდა. ქერქის პირველად საპროექციო ზონებს კი განიხილავდა როგორც ანალიზატორების ქერქულ კომპონენტებს.

დიდი ტვინის ქერქის სენსორული უბნები. უკვე აღნიშნული იყო, რომ ბროდმანმა აღმიანის დიდი ტვინის ქერქში გამოყო ფუნქციით განსხვავებული 50 ველი, რომლებსაც ბროდმანის ველებს უწოდებენ. ბროდმანის ველების განლაგებაში გარკვეული კანონზომიერება შეიმჩნევა: ყველა ის ველი, რომელიც სენსორულ აფერენტაციას იღებს, ლოკალიზებულია დიდი ნახევრსფეროების ცენტრალური ღარის უკან. ასე მაგალითად, სომატოსენსორული სიგნალების მიღებასა და ინტერპრეტაციას ემსახურება თხემის წილის წინა ნახევარი, რომელიც ლოკალიზებულია უშუალოდ ცენტრალური ღარის უკან და აერთიანებს ბროდმანის 1, 2 და 3 ველებს. მხედველობითი აფერენტები მთავრდება კეფის წილში, ხოლო სმენითი აფერენტები - საფეთქლის წილში.

სენსორული ფიზიოლოგია

სენსორული ფიზიოლოგიის ზოგადი ნაწილი შეისწავლის ადამიანის სენსორული სისტემების მოქმედებას და მათ ცენტრალურ შედეგს - ადამიანის სუბიექტურ შეგრძნებებს.

მოტანილი განმარტებიდან ჩანს, რომ ნეიროფიზიოლოგიის ეს განყოფილება (სენსორული ფიზიოლოგია) ორი ნაწილისაგან შედგება: 1. ერთი ნაწილი იკვლევს გრძობათა ორგანოებისა და მათთან დაკავშირებული ნერვული კომპლექსების მოქმედების ზოგად კანონზომიერებებს, მათი ფუნქციონირების ფიზიკურ და ქიმიურ პარამეტრებს. ამიტომაც სენსორული ფიზიოლოგიის ამ ნაწილს ობიექტურ სენსორულ ფიზიოლოგიას უწოდებენ. 2. მეორე ნაწილი, იყენებს რა ფსიქოლოგიურ მეთოდებს, იკვლევს გრძობათა ორგანოების გააქტივების ცენტრალურ ეფექტებს - ადამიანთა შეგრძნებებს. სენსორული ფიზიოლოგიის ამ ნაწილს გამოყოფენ როგორც სუბიექტურ სენსორულ ფიზიოლოგიას.

ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში, სენსორული ორგანოების შესწავლის დროს, მკვლევარები ცდილობდნენ დაედგინათ რაოდენობრივი თანაფარდობა გალიზია-

ნების ინტენსივობასა და სუბიექტური შეგრძნების სიმძლავრეს შორის. ასეთი მიდგომა ცნობილია ფ ს ი ქ ო ფ ი ზ ი კ ი ს სახელწოდებით.

კვლევის მომდევნო პერიოდში შესაძლებელი გახდა გრძნობათა ორგანოების გააქტივების ფიზიოლოგიური პარამეტრების უშუალო შედარება მათ მიერ გამოწვეულ შეგრძნებებთან და აღქმებთან. კვლევის ამგვარი ფორმა ფ ს ი ქ ო - ფ ი ზ ი ო ლ ო გ ი ი ს ანუ ინტეგრაციული სენსორული ფიზიოლოგიის სფეროს განეკუთვნება.

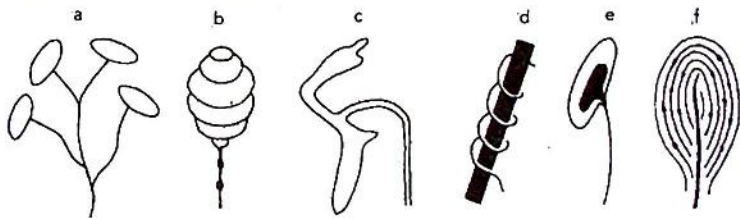
როგორ ხდება ფიზიკური ფენომენის ფსიქიკურში გადასვლა ჯერ კიდევ გაურკვეველია. უფრო მეტიც, დღეისათვის ამ პრობლემის კვლევა საბუნების-მეტყველო დარგების მიერ თითქმის შეუძლებლად ითვლება, რადგან ვერ ხერხდება ისეთი ექსპერიმენტის მოფიქრება, რომელიც გაარკვევდა ფიზიკური მოვლენის ფსიქიკურში გადასვლის მექანიზმს. ამიტომაც ნეიროფიზიოლოგიის წინამდებარე სახელმძღვანელოში, ძირითადად, განხილული იქნება ო ბ ი ე ქ - ტ უ რ ი სენსორული ფიზიოლოგიის ზოგადი დებულებები.

კინესთეზია ანუ სომატოსენსორული შეგრძნება

კინესთეზიას საფუძვლად უდევს ის ნერვული მექანიზმი, რომელიც სენსორულ ინფორმაციას იღებს მთელი სხეულიდან. კინესთეზიას სამ ტიპად ყოფენ:

1. მექანორეცეპტული ანუ ტაქტილური შეგრძნება;
2. თერმორეცეპტული შეგრძნება;
3. ნოციცეპტური ანუ ტემპერატურის შეგრძნება.

მექანორეცეპტულ შეგრძნებას დასაწყისს აძლევს ე.წ. ტ ა ქ ტ ი ლ უ რ ი რეცეპტორების გააქტივება. ტაქტილური რეცეპტორების ექვსი ტიპია ცნობილი: 1. თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები, 2. მეისნერის სხეულაკები, 3. მერკელის დისკოები, 4. თმის ძირის ნერვული დაბოლოებები, 5. რუფინის სხეულაკები და 6. პაჩინის სხეულაკები (სურ. 136).



სურ. 136. კანის მექანორეცეპტორების სქემატური სტრუქტურა.

a - შეხების რეცეპტორი, b - მეისნერის სხეულაკი, c - მერკელის დისკოები, d - თმის ძირის რეცეპტორი, e - რუფინის სხეულაკი, f - პაჩინის სხეულაკი.

თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები და მეისნერის სხეულაკები დიდი რაოდენობითაა ტუნებში, თითის წვერებზე, აგრეთვე,

კანის სხვა უბნებში. იქვეა მერკელის დისკოები, მაგრამ შედარებით მცირე რაოდენობით. ყველა ეს რეცეპტორი, მერკელის დისკოებს გარდა, სწრაფად ადაპტირებადია.

თმის ძირის რეცეპტორები, თავიანთი სტრუქტურით, თავისუფალი ნერვული დაბოლოების მსგავსია და, სახელწოდების შესაბამისად, მოთავსებულია თმის ძირებში. რუფინის სხეულაკები განლაგებულია კანის ღრმა შრეში და ნელა ადაპტირებად რეცეპტორებს განეკუთვნება. პანინის სხეულაკები კი ორგვარი ლოკალიზაციისაა: ნაწილი განლაგებულია უშუალოდ კანის ქვეშ, სხვები - ღრმა ქსოვილებში. პანინის სხეულაკები სწრაფად ადაპტირებადია. ამიტომ მათი საშუალებით ხდება მხოლოდ ისეთი მექანიკური გაღიზიანების შეგრძნება, რომელიც გამოიწვევა სწრაფი მოძრაობებით.

ტაქტილური სიგნალების აფერენტული გზა. ტაქტილური რეცეპტორებიდან გამოსული პირველადი აფერენტები ზურგის ტვინში შედის დორსალური ფესვების გზით; შემდეგ, გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და სინაპსებით მთავრდება მეორე რიგის ნეირონებზე (სურ. 137). ამ ნეირონთა ამავალი აქსონები გაივლის თეთრი ნივთიერების დორსალურ ლარს, აღწევს თალამუსს და სინაპსებით მთავრდება ქვედა უკანა-გვერდითი სპეციფიკური ბირთვის (*N. ventralis posterolateralis*) სარელო ნეირონებზე. ამ უკანასკნელთა აქსონები მიემართება ქერქის საპროექციო ზონისაკენ.

თერმული შეგრძნება. სხვადასხვა ინტენსივობის თერმული გაღიზიანება განსხვავებულ ეფექტებს იწვევს ცხოველებში. ადამიანს შეუძლია აღიქვას თერმული ზემოქმედების შემდეგი გრადაცია: გამყინავი სიცივე, სიცივე, სიგრილე, ინდიფერენტული, სითბო, სიცხე და მწველი სიცხე. თერმული გრადაციის შეგრძნებას უზრუნველყოფს სამგვარი რეცეპტორების (სიცივის, სითბოს და ტკივილის) სხვადასხვა ინტენსივობით გააქტივება. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ტკივილის რეცეპტორების გააქტივება თერმული გაღიზიანებით, როგორც წესი, ხდება მხოლოდ უკიდურესად ძლიერი სიცივისა ან უკიდურესად ძლიერი სიცხის შემთხვევაში.

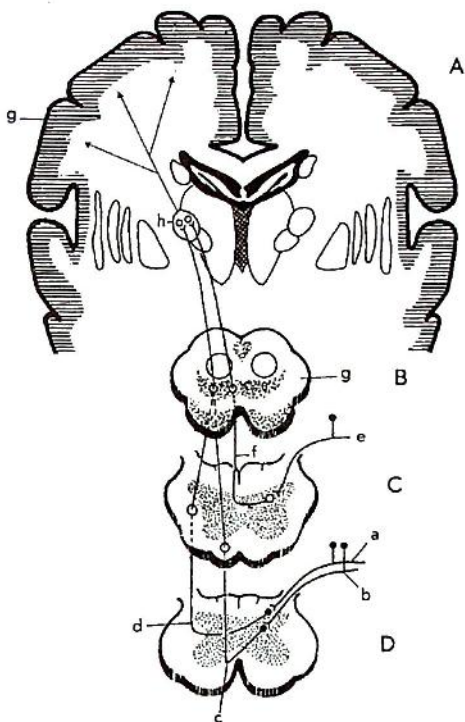
თერმული რეცეპტორები განლაგებულია უშუალოდ კანის ქვეშ ორგანიზმის თითქმის ყველა უბანში. ყველგან სიცივის რეცეპტორების რაოდენობა 3 - 10 ჯერ მეტია სითბოს რეცეპტორებზე.

არსებული მორფოლოგიური მონაცემების მიხედვით, ადამიანში სიცივის რეცეპტორები წარმოდგენილია თავისუფალი ნერვული დაბოლოებებით. სითბოს რეცეპტორების ჰისტოლოგიური იდენტიფიცირება კი ჯერჯერობით ვერ მოხერხდა.

თერმული რეცეპტორების გააქტივება. საყურადღებოა, რომ ძლიერ დაბალი ტემპერატურის, ე.წ. „გამყინავი სიცივის“, ზემოქმედებით აქტივდება მხოლოდ ტკივილის რეცეპტორები. ტემპერატურის გაზრდა 10 - 15°-მდე იწვევს ტკივილის რეცეპტორების აქტივობის შეწყვეტას და სიცივის რეცეპტორების გააქტივებას. ამის შესაბამისად ადამიანი, გაღიზიანებული ადგილიდან, სიცივეს შეიგრძნობს. სიცივის რეცეპტორების აგზნება მაქსიმუმს აღწევს 24°-ზე, ხოლო მთლიანად ქრება 40°-ზე. 30°-დან მოქმედებას იწყებს სითბოს რეცეპტორები, რაც ადამიანში სითბოს შეგრძნებას იწვევს. ტემპერატურის მომატების

პარალელურად სითბოს რეცეპტორების აქტივობა ჯერ იზრდება, შემდეგ მცირდება და საბოლოოდ წყდება 49°-ზე.

უნდა აღინიშნოს, რომ 45°-დან კვლავ იწყებს გააქტივებას ტკივილის რეცეპტორები (ამიტომ არის, რომ ადამიანში ტკივილის შეგრძნებას იწყებს



სურ. 137. კინესთეზური შეგრძნების გამტარი სისტემა (სქემა).

A - ჰემისფეროების ფრონტალური ჭრილი, B - შუა ტვინი, C და D - ზურგის ტვინის სეგმენტები.

a - თერმული აფერენტი, რომელიც მეორე ნეირონზე სინაპსური გადართვის შემდეგ დასაწყისს აძლევს ლატერალურ სპინოცერებრულ აფერენტულ გზას (d); b - თერმული აფერენტი - მეორე ნეირონზე გადართვის შემდეგ დასაწყისს აძლევს წინა სპინოცერებრულ აფერენტულ გზას (c); e - ტაქტილური აფერენტი - დასაწყისს აძლევს აფერენტულ გზას, რომელიც გადის უკანა ლარის და მედიალური მარყუყის (f) შემადგენლობაში. აღნიშნული აფერენტული გზები საპროექციო ზონებს აღწევს თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის (g) გზით.

არამართო ძლიერი სიცივე, არამედ ძლიერი სიცხეც). აღნიშნულ ტემპერატურაზე ერთი პარადოქსი ვლინდება – მოქმედებას ანახლებს სიცივის ზოგიერთი რეცეპტორი (ალბათ ამის გამოა, რომ მაღალი ტემპერატურის დროსაც ადამიანი ხშირად სიცივეს შეიგრძნობს; ზოგჯერ „აყრუოლებს“ კიდევ).

თერმული სიგნალების გატარება აფერენტულ ნერვულ სისტემაში. ზურვის ტვინში შესვლის შემდეგ პირველადი თერმული სიგნალები ლისაუერის ტრაქტის გზით ვრცელდება რამდენიმე სეგმენტზე, როგორც კრანიალური, ისე კაუდალური მიმართულებით და ყველგან აქტივებს უკანარქაში განლაგებულ მეორად ნეირონებს (სურ. 137). ამ ნეირონთა აქსონები, რამდენიმე სინაპსური გადართვის შემდეგ, გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და ანტეროლატერალური ამაველი გზით აღწევს ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციას და თალამუსის ვენტრობაზალურ კომპლექსებს. ამ უკანასკნელებიდან თერმული ინფორმაციის მცირე ნაწილი მიემართება ახალი ქერქის პოსტცენტრალური ხვეულისაკენ ანუ სომატოსენსორულ საპროექციო ზონისაკენ.⁷⁾

ტკივილის შეგრძნება. ტკივილის შეგრძნებას ორგანიზმისათვის დაცვითი მნიშვნელობა აქვს. ცნობილია, რომ ტკივილი გამოიწვევა ისეთი გამაღიზიანებელი აგენტით, რომელიც ქსოვილის დაზიანებას იწვევს. აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ როცა ადამიანი იცილებს ტკივილის გამომწვევ მიზეზს, ამით იგი ქსოვილის დამაზიანებელ აგენტსაც იცილებს. წინააღმდეგ შემთხვევაში, გაგრძელებოდა დამაზიანებელი აგენტის მოქმედება და ქსოვილის დანეკროზება მოხდებოდა.

ტკივილის ტიპები. არჩევენ ტკივილის ორ ტიპს: სწრაფ და ნელ ტკივილს. ერთი ტიპის ტკივილს იმიტომ ეწოდება „სწრაფი“, რომ იგი შეიგრძნობა მტკივნეული გაღიზიანების დაწყებიდან დაახლოებით 0,1 სეკუნდის შემდეგ. მას „მწვავე ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ. „ნელი ტკივილი“ კი შეიგრძნობა გაღიზიანებიდან 1 სეკუნდის შემდეგ და ვითარდება ნელა, ზოგჯერ რამდენიმე წუთის განმავლობაში. ამიტომაც ნელ ტკივილს, ზოგჯერ, „ქრონიკული ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ.

სწრაფი ტკივილი თან სდევს ნემსით ჩხვლეტას, კანის გაჭრას ან დაწვას. სხეულის ღრმა სტრუქტურებში კი სწრაფი ტკივილი იშვიათად აღმოცენდება.

ნელი ანუ ქრონიკული ტკივილი, ძირითადად, დაკავშირებულია ღრმა ქსოვილების დაზიანებასთან, თუმცა ზოგჯერ კანიდანაც შეიგრძნობა. ნელი ტკივილი შეიძლება იქცეს გახანგრძლივებულ, აუტანელ ტკივილად.

ტკივილის რეცეპტორები. ტკივილის რეცეპტორები სტრუქტურულად თავისუფალი ნერვული დაბოლოებებია და ფართოდ არის წარმოადგენილი როგორც კანში, ისე შინაგან ორგანოებში: პერიოსტეუმში, არტერიის კედელში, სასახსრე ზედაპირებზე და სხვა.

ტკივილის გამომწვევე გამღიზიანებლები. ტკივილის შეგრძნებას სამი ტიპის გამღიზიანებელი იწვევს: მექანიკური, თერმული და ქიმიური.

სწრაფი ტკივილი, უმეტეს შემთხვევაში, გამოიწვევა მექანიკური და თერმული გაღიზიანებით. ნელი ტკივილის გამოწვევა კი შეუძლია სამივე

⁷⁾ პოსტცენტრალური ხვეულის სრული ექსტირპაციის (ამოკვეთის) შედეგად ადამიანებში თერმული გრადაციის გარჩევის უნარი ქვეითდება, მაგრამ მთლიანად არ ქრება.

ტიპის გამლიზიანებელს, თუმცა განსაკუთრებით ეფექტურია ქიმიური გალიზიანება, რასაც ადგილი აქვს ქსოვილის დაზიანების დროს.

ტკივილის რეცეპტორების ადაპტაცია, სხვა რეცეპტორებისაგან განსხვავებით, ძალიან ნელა ხდება. ზოგი რეცეპტორი კი საერთოდ არ განიცდის ადაპტაციას. მტკივნეული გალიზიანების გახანგრძლივებული მოქმედების პირობებში, ზოგჯერ, ადაპტაციის საპირისპირო მოვლენაც კი იჩენს თავს – ხდება რეცეპტორების მგრძობელობის გაზრდა. ამ მოვლენას კი პერალგეზიას უწოდებენ.

ტკივილის სიგნალების გატარება ცნს-ში. ტკივილის სიგნალები, ზურგის ტვინში შესვლის შემდეგ, თავის ტვინისაკენ მიემართება ორი გზით: ძველი და ახალი სპინოთალამური გზებით (სურ. 137).

ძველი სპინოთალამური გზა, რომელიც იწყება C ჯგუფის წვრილი აფერენტებით, ატარებს ნელი ტკივილის სიგნალებს. ახალი სპინოთალამური გზა კი, რომელსაც დასაწყისს აძლევს შედარებით მსხვილი Aδ ტიპის აფერენტები, ატარებს სწრაფი ტკივილის სიგნალებს. პირველადი აფერენტები ზურგის ტვინის დორსალურ რქაში გადაერთვება მეორე რიგის ნეირონებზე, რომელთა აქსონები გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და ანტეროლატერალური ლარის გზით მიემართება თავის ტვინისაკენ.

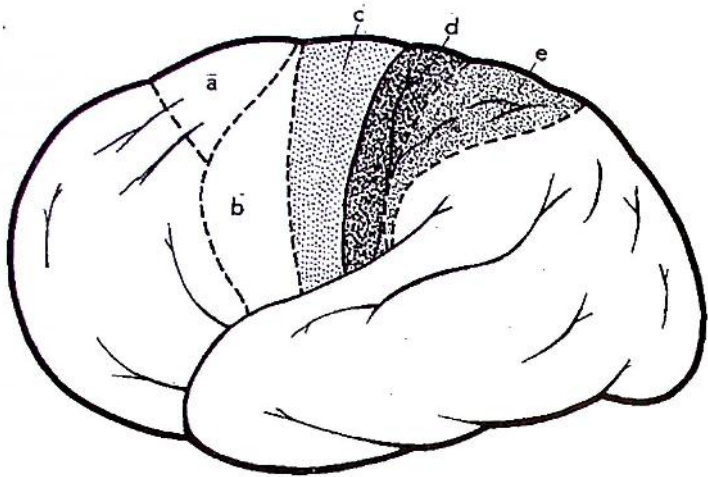
ნელი ტკივილის გამტარი ბოჭკოები თავის ტვინში მთავრდება ტვინის ღეროს თითქმის ყველა უბანში. აქედან სიგნალები იგზავნება თალამუსის, ჰიპოთალამუსის და ბაზალური ბირთვების ნეირონებისაკენ.

სწრაფი ტკივილის გამტარი ბოჭკოების მცირე ნაწილი მთავრდება ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაში. ბოჭკოების უმეტესობა კი, ტაქტილური შეგრძნების აფერენტებთან ერთად, მთავრდება თალამუსის ვენტრობაზალურ კომპლექსში. აქედან, სწრაფი ტკივილის სიგნალები იგზავნება ქერქის სომატოსენსორული ზონისაკენ.

ქერქის სომატოსენსორული საპროექციო ზონა. თხემის წილის წინა ნახევარში არჩევენ სომატოსენსორული შეგრძნების ორ საპროექციო უბანს (სურ. 138). ერთ-ერთი მათგანი უშუალოდ იღებს თალამუსიდან მომავალ სომატოსენსორულ სიგნალებს. ამიტომ მას I სომატოსენსორულ ზონას უწოდებენ. ეს ზონა გაცილებით დიდია II ზონაზე როგორც ზომით, ისე მნიშვნელობით. II ზონა ნაკლებადაა შესწავლილი. ცნობილია მხოლოდ, რომ იგი სენსორულ ინფორმაციას იღებს: ტვინის ღეროდან, I სომატოსენსორული ზონიდან და თავის ტვინის სხვა სენსორული უბნებიდან, მათ შორის მხედველობისა და სმენის სენსორული ზონებიდან.

სომატოსენსორული ასოციაციური ზონა. უკანა ცენტრალურ ხვეულში შესული აფერენტული სიგნალები, პირველადი ანალიზის შემდეგ, გადადის I ზონის უკან არსებულ უბანში, რომელიც შეიცავს ბროდმანის მე-5 და მე-7 ველებს (სურ. 138). აქ ხდება მიღებული სენსორული ინფორმაციის საბოლოო გაშიფვრა. ამიტომაც მე-5 და მე-7 ველების შემცველ უბანს სომატოსენსორულ ასოციაციურ ზონას უწოდებენ.

სომატოსენსორული ასოციაციური ზონის ელექტრული გალიზიანება ადამიანში ზოგჯერ რთულ სომატურ შეგრძნებებს იწვევს. აქედან ცხადია, რომ ეს



სურ. 138. დიდი ტვინის ქერქის დამატებითი მოტორული (a), პრემოტორული (b), სენსომოტორული (c), პირველადი სომატოსენსორული (d) და სომატოსენსორული ასოციაციური (e) ზონები.

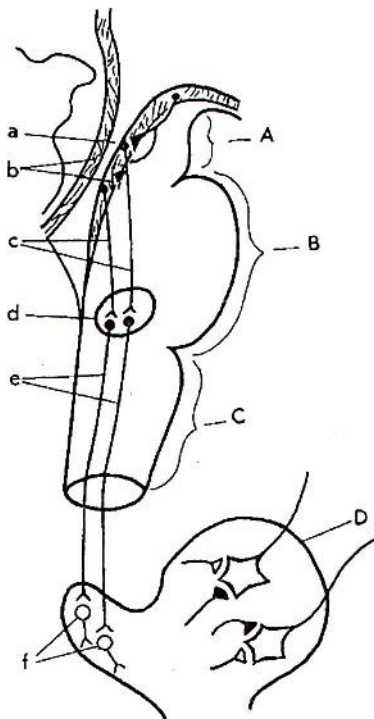
ზონა ქერქის სხვადასხვა განყოფილებებიდან იღებს განსხვავებული მოდალობის სენსორულ ინფორმაციას და მათ კომპლექსურ გაშიფვრას ახდენს.

სომატოსენსორული ასოციაციური ზონის დაზიანების ეფექტები. სომატოსენსორული ასოციაციური ზონების ბილატერალური დაზიანების შედეგად ადამიანი კარგავს კინესთეზური გაღიზიანებით აღძრული სენსორული ინფორმაციის ინტერპრეტაციის უნარს. ცალმხრივი დაზიანების შემთხვევაში კი ადამიანი ვერ აცნობიერებს რთული ობიექტების ცალ მხარეს. უფრო მეტიც, ადამიანი კარგავს საკუთარი სხეულის იმ მხარის აღქმის უნარს, რომელიც დაზიანების საწინააღმდეგო მხარეზეა. მას საერთოდ არ ახსოვს სხეულის მეორე მხარის არსებობა და ამიტომ ვერც იყენებს მას მოტორულ რეაქციებში. ამგვარ სენსორულ დეფექტს ამოტოროსიტიზმს უწოდებენ.

თავის ტვინის ანალგეზიური სისტემა. სხვადასხვა ადამიანის რეაქცია ტკივილზე მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ეს განსხვავება, ძირითადად, განპირობებულია იმ ნერვული მექანიზმით, რომლის საშუალებითაც ცნს ახდენს ტკივილის შეგრძნების დათრგუნვას. ნერვულ მექანიზმს, რომელიც აკონტროლებს ტკივილის აფერენტაციას, ანალგეზიური სისტემა ეწოდება (სურ. 139). ადამიანის ანალგეზიური სისტემა შედგება სამი კომპონენტისაგან:

I კომპონენტი ლოკალიზებულია ტვინის ღეროს ზედა ნახევარში და მოიცავს სილვიის წყალსადენისა და IV პარაკუჭის ირგვლივ მდებარე უბნებს;

II კომპონენტი წარმოდგენილია ნაკერის ბირთვებით;



სურ. 139. თავისა და ზურგის ტვინის ანალგეზიური სისტემა.

A - შუა ტვინი; B - ვაროლის სიდი, C - მოგრძო ტვინი, D - ზურგის ტვინის სეგმენტი. a - სილვიის წყალსადენი, b - სილვიის წყალსადენის ირგვლივი რუხი ნივთიერება, c - შუა ტვინის ენკეფალინერგული ნეირონების აქსონები, d - ნაკერის დიდი ბირთვი, e - სეროტონინერგული ნეირონების აქსონები, f - ზურგის ტვინის უკანა რქის ენკეფალინერგული ნეირონები.

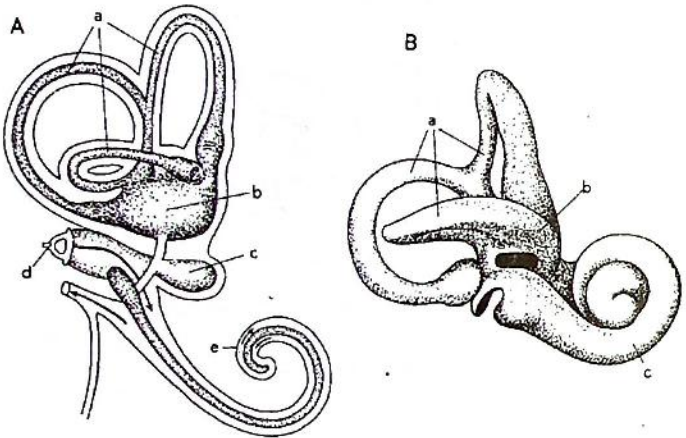
III კომპონენტი მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა რქაში და შეიცავს ტკივილის შემაკავებელ კომპლექსს.

ძლიერი მტკივნეული გაღიზიანების საპასუხოდ, ნაკერის დიდ ბირთვში შუა ტვინიდან ჩამავალი ბოჭკოების პრესინაპსებიდან გამოიყოფა ენკეფალინი, რომელიც ააქტივებს ნაკერის დიდ ბირთვის ნეირონებს. ამ უკანასკნელთა ტრანსმიტერი სეროტონინია, რომელიც გამოიყოფა ზურგის ტვინის უკანა რქაში და ააქტივებს სპინალურ ენკეფალინერგულ ნეირონებს. გამოყოფილი ენკეფალინი მოქმედებს ტკივილის პირველადი აფე-

რენტგენის პრესინაპსებზე და იწვევს Ca^{2+} -ის იონური არხების დახურვას, რის შედეგადაც Ca^{2+} ველარ შედის პირველადი აფერენტების პრესინაპსებში; ამ უკანასკნელებიდან აღარ გამოიყოფა საკმარისი რაოდენობით ტრანსმიტერი, რის გამოც წყდება ტკივილის სიგნალების გადაცემა მეორე რიგის ნეირონებზე. ამრიგად, ტკივილის აფერენტაციის დათრგუნვა ანალგეზიური სისტემის მიერ ხორციელდება მეორადი ნეირონების პრესინაპსური შეკავებით.

წონასწორობის შეგრძნება. აღამიანში წონასწორობის შეგრძნებას ემსახურება ვესტიბულური აპარატი. ვესტიბულური აპარატი შიგნითა ყურის ძელოვან ლაბირინთშია მოთავსებული და აპკოვანი ლაბირინთის ერთ-ერთ ნაწილს წარმოადგენს. აპკოვანი ლაბირინთის მეორე ნაწილი, რომელსაც ფორმის გამო ლოკოკინას უწოდებენ, სმენის ფუნქციას ემსახურება. აპკოვანი ლაბირინთის შიგნით ენდოლიმფაა, ხოლო გარეთ – პერილიმფა.

აპკოვანი ლაბირინთის ვესტიბულური ნაწილი წარმოდგენილია 3 ნახევარკალოვანი არხით და 2 პარკით, რომელთაგან ერთს უტრიკულუსი ეწოდება, ხოლო მეორეს – საკულუსი (სურ. 140, B).



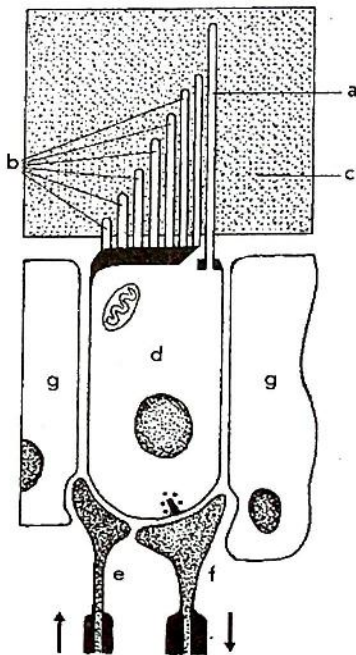
სურ. 140. A – შიგნითა ყურის აპკოვანი ლაბირინთი: a - ნახევარკალოვანი არხები, b და c - ვესტიბულური კომპლექსი, d - უზანგი, e - სასმენი ლოკოკინა.

B – შიგნითა ყურის ძელოვანი ლაბირინთი: a - ნახევარკალოვანი არხები, b - ვესტიბულური განყოფილება, c - ძელოვანი ლოკოკინა.

უტრიკულუსისა და საკულუსის შიგნითა ზედაპირი შეიცავს მცირე ზომის (d - 2 მმ-ს) სენსორულ უბნებს, რომელთაც მ ა კ უ ლ ე ბ ს უწოდებენ. მაკულების თავზე მოთავსებულია ბლანტი ნივთიერების ფენა, რომელიც მრავლად შეიცავს კალციუმის კარბონატის კრისტალებს. ასეთი კრისტალების შემცველობის გამო მ ა ს ო ტ ო ლ ი ტ უ რ მემბრანას უწოდებენ. მაკულებში მრავალი რეცეპტორული უჯრედი. ყოველი მათგანის ზედა ბოლოზე განლაგე-

ბულია წამწამების რამდენიმე რიგი. თითო რიგი შეიცავს მზარდი სიმაღლის 50-70 წამწამს ანუ სტერეოცილიას და მთავრდება ყველაზე მაღალი წამწამით, რომელსაც კინოცილიას უწოდებენ (სურ. 141). თითოეული კინოცილია და შესაბამისი სტერეოცილიები მიმდევრობითაა ერთმანეთთან დაკავშირებული წვრილი ფილაპენტებით.

რეცეპტორული უჯრედების წამწამები (განსაკუთრებით კინოცილიები) ოტოლითურ მემბრანაშია შეჭრილი, ხოლო სხეულების ფუძე სინაპსურადაა დაკავშირებული ვესტიბულური ნერვის სენსორულ დაბოლოებებთან. ვესტიბუ-



სურ. 141. ვესტიბულური ორგანოს რეცეპტორის სქემატური გამოსახულება.

a - კინოცილია, b - სტერეოცილიები, c - ოტოლითური მემბრანა, d - რეცეპტორული უჯრედის სხეული, e - ეფერენტული ნერვული ბოჭკო, f - აფერენტული ნერვული ბოჭკო, g - საყრდენი უჯრედები. კინოცილია და მიმდევრო სტერეოცილიები ერთმანეთთან დაკავშირებული არაელასტიკური ფილაპენტით, რომელიც მცირედ დაჭიმულია და ამით განაპირობებს რეცეპტორული უჯრედის დაბალი სიხშირის სპონტანურ განმუხტვებს. თავის გადახრა კინოცილიის მიმართულებით განმუხტვების გახშირებას იწვევს. საპირისპირო მიმართულებით თავის გადახრა აქვეითებს სპონტანური განმუხტვების სიხშირეს. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

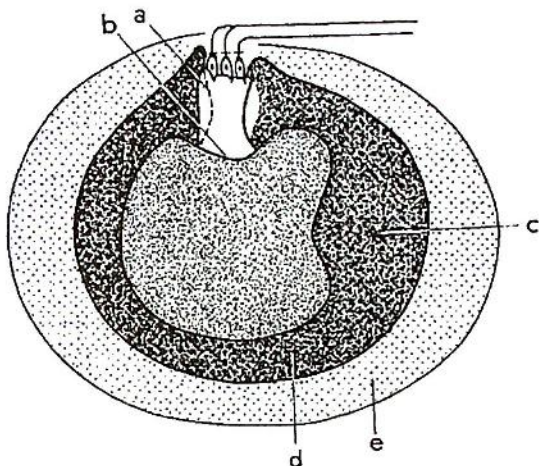
ლური ნერვი შექმნილია იმ მგრძობიარე ნეირონთა აქსონებით, რომელთა სხეულები განლაგებულია ვესტიბულურ ბირთვში.

მაკულების რეცეპტორთა გააქტივების მექანიზმი. თავის ნორმალური მდებარეობის პირობებში მაკულების რეცეპტორული უჯრედები მოსვენების მდგომარეობაშია. მიუხედავად ამისა, მათთან დაკავშირებული აფერენტები რიტმულ ავზნებას განიცდის. მაკულების რეცეპტორები ღიზიანდება და აქტივდება თავის ნებისმიერი მიმართულებით გადახრის შედეგად. რეცეპტორული უჯრედების გაღიზიანება შემდეგი მექანიზმით ხდება. კალციუმის კრისტალების (სტატოკონიების) შემცველობის გამო, ოტოლითური მემბრანის ზვედრითი წონა მეტია, ვიდრე ენდოლიმფის. ამიტომ, თავის მოძრაობის დროს, ოტოლითური მემბრანა ენდოლიმფაში გადაინაცვლებს თავის გადახრის მიმართულებით და თან წარიტაცებს მასში შეჭრილ კინოცილებს. თუ თავი გადაიხარა კინოცილის მიმართულებით, მაშინ კინოცილის გადახრა გამოიწვევს დამაკავშირებელი წვრილი ფილამენტის გაჭიმვას და სტერეოცილების გადახრას კინოცილის მიმართულებით. ასეთ პირობებში იზრდება რეცეპტორული უჯრედის ზედაპირული მემბრანის განვლადობა დადებითი იონების მიმართ; დადებითი იონები დიდი რაოდენობით შედის უჯრედში და იწვევს მის დეპოლარიზაციას. ე. ი. აღმოცენდება უარყოფითი პრესინაპსური პოტენციალი. უარყოფითი რეცეპტორული პოტენციალის გავლენით იზრდება ვესტიბულური აფერენტების რიტმული განმუხტვების სიხშირე და ძლიერდება ვესტიბულური სიგნალების გაგზავნა თავის ტვინისაკენ.

საწინააღმდეგო მხარეზე თავის გადახრის დროს კინოცილია უახლოვდება სტერეოცილებს; დუნდება მათი დამაკავშირებელი წვრილი ფილამენტი, რასაც მოჰყვება მემბრანის განვლადობის შემცირება დადებითი იონების მიმართ და რეცეპტორული უჯრედი ჰიპერპოლარიზდება ანუ აღმოცენდება დადებითი რეცეპტორული პოტენციალი. ამ უკანასკნელის გავლენით გაიშვიათდება ვესტიბულური აფერენტების რიტმული განმუხტვები და სათანადოდ შეიცვლება თავის ტვინისაკენ მიმავალი ინფორმაცია.

ზემოთ აღნიშნულს უნდა დაემატოს, რომ მაკულებში წამწამიანი უჯრედები სხვადასხვა მიმართულებითაა ორიენტირებული. ამიტომაც ზოგი მათგანი აქტივდება თავის წინ გადახრის დროს, ზოგი – უკან ან გვერდზე გადახრისას და ა.შ. აქედან ცხადია, რომ წონასწორობის მდგომარეობიდან თავის გამოსვლის საპასუხოდ ვესტიბულურ აპარატში სხვადასხვა პატერნის აქტივობა აღმოცენდება, რის საფუძველზეც თავის ტვინი სწორად აღიქვამს თავის მდებარეობას სივრცეში.

ნახევარკალოვანი არხების რეცეპტორები და მათი გააქტივება. ზემოთ აღნიშნული იყო, რომ ვესტიბულური აპარატი შეიცავს 3 ნახევარკალოვან არხს: წინას, უკანას და გვერდითს (ანუ ჰორიზონტალურს). ამ არხების ორიენტაცია შესაბამება სივრცის სამ სიბრტყეს. თითოეული არხის ერთი ბოლო ფართოვდება და ქმნის ე.წ. ა მ პ უ ლ ა ს (სურ. 142). ამპულების შუა განყოფილებებში მოთავსებულია რეცეპტორული უჯრედების შემცველი კ რ ი ს ტ ე ბ ი. კრისტების ზემოთ მდებარეობს ბლანტი მასისაგან შემდგარი ფენა – კ უ პ უ ლ ა, რომელშიც შეჭრილია რეცეპტორული უჯრედების წამწამები: კინო- და სტერეოცილები. კუპულა არ შეიცავს კალციუმის კრისტალებს, რის გამოც მისი ზვედრითი წონა იგივეა, რაც ენდოლიმფის. ამიტომაც,



სურ. 142. მარცხენა პორიზონტალური ნახევარკალოვანი არხის სქემა.
 a - კუპულა, b - ამპულა, c - უტრიკულუსი, d - ენდოლიმფა,
 e - პერილიმფა.

თავის გადახრის დროს არ ხდება მისი უპირატესი გადაადგილება ენდოლიმფაში და ე.ი. არც რეცეპტორული უჯრედების გააქტივება. ეს უკანასკნელები აქტივდება თავის ტრიალის (ბრუნვითი მოძრაობების) დროს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ ნახევარკალოვანი არხის ბრუნვის დროს ენდოლიმფა, რომელიც „ცდილობს“ ინერციით შეინარჩუნოს საწყისი მდგომარეობა, უკანა მიმართულებით აწევს კუპულას და იწვევს მის გაზნეკვას. ამას მოჰყვება კუპულაში შეჭრილი წამწამების გადახრა და რეცეპტორული უჯრედის საპასუხო რეაქცია. თუ თავის მოტრიალება საწინააღმდეგო მიმართულებით მოხდა, მაშინ კუპულა გაიზნეკება საწინააღმდეგო მხარეს და რეცეპტორული უჯრედის რეაქციაც განსხვავებული იქნება.

თითოეულ ნახევარკალოვან არხში ყველა კინოცილია ერთი მიმართულებითაა ორიენტირებული. ამიტომ, ერთი მიმართულებით თავის ტრიალის დროს, ყველა კინოცილია გადაიხრება ერთ მხარეზე, რასაც მოჰყვება რეცეპტორული უჯრედების დეპოლარიზაცია ან ჰიპერპოლარიზაცია. ამის შესაბამისად კესტიბულურ აფერენტებში სათანადოდ გაძლიერდება ან შესუსტდება რიტმული იმპულსაცია, რის საფუძველზეც ადამიანი აღიქვამს თავის ტრიალის მიმართულებას.

გემოვნების სენსორული სისტემა

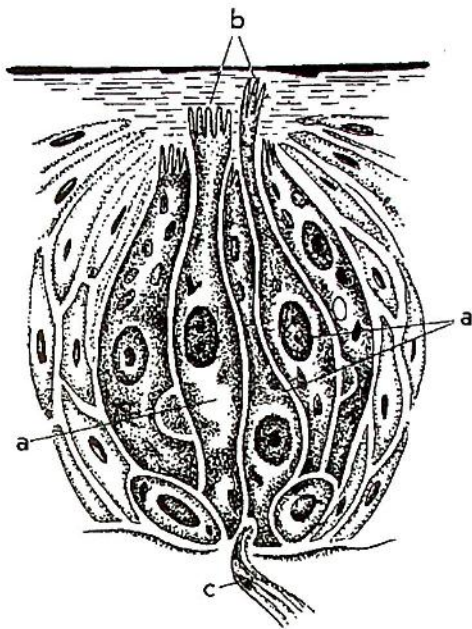
არსებობს მრავალი ისეთი ნივთიერება, რომელიც პირის ღრუში მოხვედრისას ააქტივებს იქ არსებულ რეცეპტორულ უჯრედებს და ადამიანში სპეციფიკურ შეგრძნებას – გემოს შეგრძნებას იწვევს. ფსიქოფიზიოლოგიური და ნეიროფიზიოლოგიური გამოკვლევების საფუძველზე გემოვნების რეცეპტორებს ოთხ კატეგორიად ყოფენ: სიმჟავის, სიმლაშის, სიტკბოს და სიმწარის შემგრძნობ რეცეპტორებად. თითოეული კატეგორიის რეცეპტორები აქტივდება სათანადო აღქვატურნი გამლიზიანებლით. ასე მაგალითად, სიმჟავის რეცეპტორები აქტივდება მჟავებით, სიმლაშის რეცეპტორები – იონიზირებული მარილებით, სიტკბოს რეცეპტორებზე მოქმედებს სხვადასხვა კლასის ქიმიური ნივთიერებები: შაქრები, ალკოჰოლი, ამინომჟავები და სხვა. სიმწარის შემგრძნობი რეცეპტორებიც სხვადასხვა კლასის ქიმიური ნივთიერებებით აქტივდება. მათ შორის ზოგიერთი ისეთია, რომ თავიდან სიტკბოს შეგრძნებას იწვევს, შემდეგ კი სიმწარის. ასეთია საქარინი.

გემოვნებით სინლუნვე. მრავალი ადამიანი ზოგიერთი ნივთიერებისადმი გემოვნებით სინლუნვეს იჩენს, რაც იმას ნიშნავს, რომ ეს ნივთიერებები მასში გემოს შეგრძნებას არ იწვევს. გემოვნებითი სინლუნვის სადემონსტრაციოდ ფსიქოლოგები ხშირად მიმართავენ ფ ე ნ ი ლ თ ი რ ო კ ა რ ბ ა მ ი ლ ს, რომლის მიმართ გემოვნებით სინლუნვეს იჩენს ადამიანთა 15 – 30 %.

გემოვნების ორგანოს მორფოლოგია. გემოვნების რეცეპტორები მოთავსებულია გემოვნების ღვრილებში. გემოვნების ერთი ღვრილი შეიცავს 50 მოდიფიცირებულ ეპითელიურ უჯრედს. ამთაგან ზოგიერთი „საყრდენი უჯრედი“, ზოგიც – გემოს შემგრძნობი უჯრედი. გემოვნებითი უჯრედების გარეთა ბოლოები განლაგებულია ღვრილის შუაში არსებული ვიწრო ხვრელის ირგვლივ (სურ. 143). ყოველი რეცეპტორული უჯრედის ერთი ბოლო დართულია მიკროხაოებით, რომლებიც ღვრილის ხვრელის გზით გამოდის პირის ღრუში. რეცეპტორული უჯრედების მეორე ბოლო, რომელიც შეიცავს ტრანსმიტერულ ვეზიკულებს, სინაპსურ კავშირებს ამყარებს გემოვნების ნერვის სენსორულ განშტოებებთან.

გემოვნების ღვრილების განაწილება პირის ღრუში. სხვადასხვა გემოს შემგრძნობი ღვრილები თავმოყრილია პირის ღრუს სხვადასხვა უბანში. სიტკბოსა და სიმლაშის რეცეპტორები კონცენტრირებულია ენის წვერზე. სიმჟავის რეცეპტორები – ენის გვერდით ზედაპირებზე, ხოლო სიმწარის რეცეპტორები – ენის უკანა ნაწილზე და რბილ სასაზე.

გემოვნების რეცეპტორების გააქტივების მექანიზმი. გემოვნების რეცეპტორული უჯრედის ზედაპირული მემბრანა პოლარიზებულია. მოსვენების მდგომარეობაში იგი გარედან დამუხტულია დადებითად, ხოლო შიგნიდან – უარყოფითად. რაიმე სპეციფიკური გემოს მქონე ნივთიერების შეხება რეცეპტორული უჯრედების მიკროხაოებთან იწვევს ზედაპირული მემბრანის განვლადობის გაზრდას დადებითი იონების მიმართ. ამის გამო დადებითი იონები დიდი

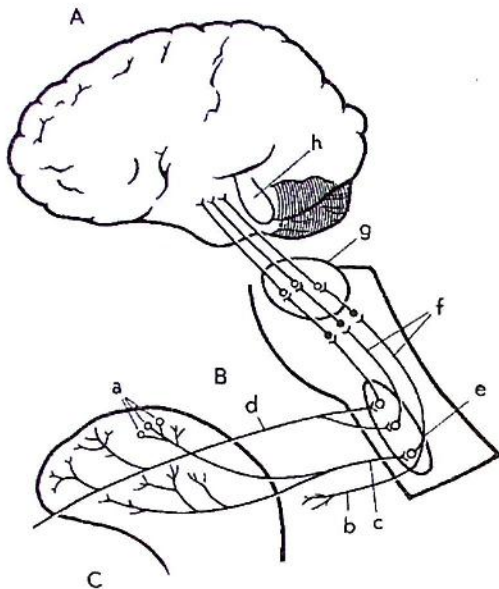


სურ. 143. გემოვნების დვრილი.

a - გემოვნების რეცეპტორული უჯრედი, b - რეცეპტორული წამწამები, რომლებიც ლორწოვან გარსში გამოდის გემოვნების დვრილის ხვრელის გზით, c - რეცეპტორულ უჯრედებთან დაკავშირებული გემოვნების აფერენტული ბოჭკოები.

რაოდენობით შედის რეცეპტორულ უჯრედში და მის დეპოლარიზაციას განაპირობებს. რეცეპტორების დეპოლარიზაციის ზემოქმედებით იხსნება პრესინაპსური ვეზიკულები და თავისუფლდება ტრანსმიტერი. ეს უკანასკნელი გამაღიზიანებლად მოქმედებს გემოვნების სენსორულ ბოჭკოებზე და აღძრავს მათში სათანადო პატერნის იმპულსაციას.

გემოვნების სიგნალების გატარება ცნს-ში. გემოვნების რეცეპტორებში აღძრული იმპულსები, სამწვერა, სახისა და ენახაზის აფერენტული ბოჭკოების გზით, შედის მოგრძო ტვინში და სინაპსებით მთავრდება ერთ-ერთი ბირთვის (*Tr. solitarius*) ნეირონებზე (სურ. 144). აქედან მეორე რიგის ნეირონთა აქსონები მიემართება თალამუსის ვენტრომედიალური ბირთვისაკენ, საიდანაც მესამე რიგის აფერენტული ბოჭკოები (თალამუსის სარელეო ნეირონების აქსონები) აღწევს ქერქის უკანა ცენტრალურ ზევიუსს. შემდეგ ეშვება სილვიის ნაპარალში და მთავრდება ინსულარულ ზონაში.

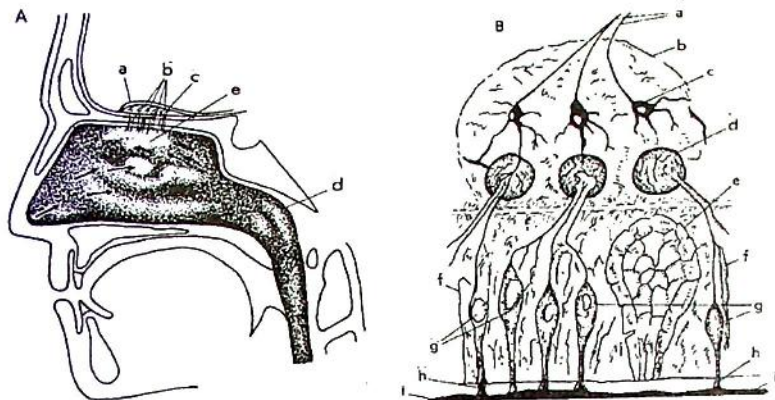


სურ. 144. გემოვნების აფერენტული იმპულსების გატარება ცნს-ში.
 A - ჰემისფერო, B - ტვინის ღერო, C - ენა.
 a - გემოვნების დერილები, b - ცთომილი ნერვი, c - ენახახის ნერვი,
 d - ენისქვეშა ნერვი, e - სოლიტარიუსის ტრაქტი, f - მედიალური
 მარყუჟი, g - თალამუსი, h - გემოვნების საპროექციო ზონა.

ყნოსვის სენსორული სისტემა

საყნოსავი მემბრანის სტრუქტურა. ადამიანის ცხვირის ღრუში გაირჩევა გვერდითი და ზედა ნიჟარები, რომელთა არსებობა ზრდის ცხვირის ღრუს ლორწოვანი გარსის ფართს. ზედა ნიჟარა შეიცავს ყნოსვის სენსორულ ზონებს. ამიტომაც ლორწოვანი გარსის ამ მონაკვეთს საყნოსავ მემბრანას უწოდებენ (სურ. 145, A).

საყნოსავ მემბრანაში განლაგებულია მრავალი ბიპოლარული ნერვული უჯრედი: ყნოსვის რეცეპტორული და საყრდენი უჯრედები.



სურ. 145. ადამიანის ყნოსვის სისტემა.

A - ადამიანის ცხვირის ღრუსა და ცხვირხახის სქემატური სურათი.

a - საყნოსავი ბოლქვი, b - ყნოსვის რეცეპტორების ძაფისებრი წანახარდები, c - მიტრალური უჯრედები, d - სამწვერა, ენახახის და ცთომილი ნერვების შესვლის უბანი, e - საყნოსავი მემბრანა.

B - საყნოსავი მემბრანის ორგანიზაცია.

a - საყნოსავი ტრაქტი, b - საყნოსავი ბოლქვი, c - მიტრალური უჯრედები, d - გლომერულუსები, e - ბოუმანის ჯირკვლები, f - საყრდენი უჯრედები, g - ყნოსვის რეცეპტორული უჯრედი, h - საყნოსავი ძაფები, i - ლორწოვანი გარსი.

რეცეპტორული უჯრედების თითო ბოლოდან, რომლებიც ორიენტირებულია ცხვირის ღრუსაკენ, გამოდის დიდი დენდრიტი. ასეთი დენდრიტები დართულია წამწამისებრი მორჩებით. მათ საყნოსავ წამწამებს ანუ ცილიებს უწოდებენ. საყნოსავი ცილიები შეჭრილია ლორწოვან ფენაში, რომელიც შექმნილია საყნოსავ მემბრანაში განლაგებული ბოუმანის ჯირკვლების სეკრეტისაგან. ლორწოვანი ფენა ზემოდან ფარავს რეცეპტორულ უჯრედებს და იცავს მათ გამოშრობისაგან.

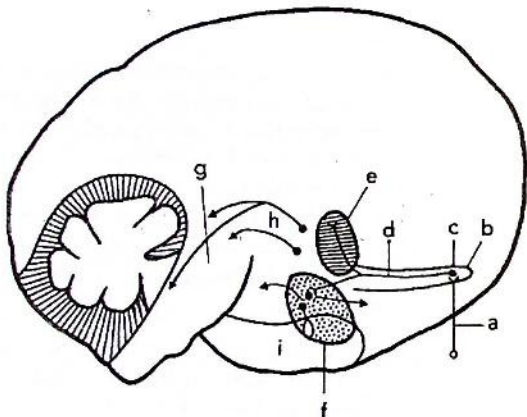
რეცეპტორული უჯრედების მეორე ბოლოებიდან გამოსული აქსონები - ე.წ. საყნოსავი ძაფები (Fila olfactoria) გადის ზედა ნიჟარის თაღში არსებული ძვლოვანი ფირფიტის ხვრელებს, შედის საყნოსავ ბოლქვში (სურ. 145, B) და სინაპსურ კავშირებს ამყარებს გლომერულუსებში (სფეროსებრ სტრუქტურებში) განლაგებულ I რიგის საყნოსავ ნეირონებთან. ამ უკანასკნელთა აქსონების ერთობლიობა ქმნის ყნოსვის აფერენტულ ნერვს.

ყნოსვის რეცეპტორების გააქტივების მექანიზმი. სუნის მქონე ქიმიური ნივთიერებები შესუნთქვის დროს ჰაერთან ერთად შედის ცხვირის

ღრუში, დიფუზიით იხსნება რეცეპტორული უჯრედების მფარავ ლორწოვან ფენაში, კონტაქტს ამყარებს რეცეპტორული უჯრედების წამწამებთან და ალიზიანებს მათ. გალიზიანების შედეგად, წამწამების ზედაპირული მემბრანა განვლადი ხდება დადებითი იონებისათვის. დადებითი იონები დიდი რაოდენობით შედის მემბრანის შიგნით და რეცეპტორული უჯრედების დეპოლარიზაციას იწვევს. რეცეპტორული უჯრედების ავზნება საყნოსავი ძაფების გზით შედის საყნოსავ ბოლქვში და ააქტივებს სათანადო გლომერულუსის ნეირონებს.

არსებული გამოკვლევების მიხედვით სხვადასხვა სუნზე სხვადასხვა გლომერულუსი რეაგირებს. აქედან შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ყნოსვითი შეგრძნების პირველადი ანალიზი სწორედ გლომერულუსებიდან უნდა იწყებოდეს.

ყნოსვითი სიგნალების გავრცელება თავის ტვინში. საყნოსავი ნერვი თავის ტვინში შედის შუა ტვინისა და დიდი ტვინის საზღვარზე, აღწევს ქერქს და მთავრდება ყნოსვის საპროექციო ზონაში. ეს უკანასკნელი ორ ნაწილად იყოფა: მედიალურ და ლატერალურ საპროექციო ზონებად (სურ. 146).



სურ. 146. საყნოსავი სისტემის ნერვული კავშირები.

- a - საყნოსავი ძაფი, b - საყნოსავი ბოლქვი, c - მიტრალური უჯრედი,
- d - საყნოსავი ტრაქტი, e - ყნოსვის საპროექციო მედიალური ზონა,
- f - ყნოსვის საპროექციო ლატერალური ზონა, g - ტვინის ღერო,
- h - ჰიპოთალამუსი, i - საფეთქლის წილი.

ყნოსვის მედიალური საპროექციო ზონა დიდი ტვინის ქერქის უბეველესი წარმონაქმნია. იგი მდებარეობს ჰიპოთალამუსის წინ და აერთიანებს ნერვული უჯრედებისაგან შემდგარ რამდენიმე ბირთვს. მათ შორის საყურადღებოა სექტალური ბირთვი, რომელიც აქსონებს ავზანის ჰიპოთალამუსში და ლიმბური სისტემის სხვა სტრუქტურებში. მედიალური ზონის ბილატერალური დაზიანების შედეგად ირღვევა შედარებით მარტივი ყნოსვითი რეაქციები.

ლატერალური ზონა ძირითადად წარმოდგენილია პრეპირიფორ-
მული და პირიფორმული ქერქით. აღნიშნული სტრუქტურებიდან აქსონები
იგზავნება ლიმბური სისტემის ნებისმიერი კომპონენტისაკენ. მათ შორის გან-
საკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ჰიპოკამპისაკენ მიმავალ გზას.

ლატერალური ზონის ფუნქციები უფრო რთულია. ვარაუდობენ, რომ იგი
მონაწილეობას იღებს მარტივ ინტეგრალურ რეაქციებში. ამ ზონის ერთ-ერთ
მნიშვნელოვან მახასიათებელს წარმოადგენს ის, რომ იგი ერთადერთი ქერ-
ქული უბანია, რომელსაც სენსორული ინფორმაცია აღწევს პირდაპირ, თაღა-
მუსში გადართვის გარეშე.

მოგვიანებით აღმოაჩინეს ყნოსვის მესამე საპროექციო გზა, რომელიც
გადის თაღამუსის დორსომედიალურ ბირთვზე და უკავშირდება ორბიტოფრონ-
ტალური ქერქის უკანა ლატერალურ ნაწილს. მაიმუნებზე ჩატარებული ცდებ-
ის მიხედვით ყნოსვის მესამე საპროექციო ზონა მონაწილეობას უნდა იღებდეს
ყნოსვითი ინფორმაციის გაცნობიერებულ (შეგნებულ) ანალიზში.

ამრიგად, ყნოსვის სენსორული სისტემის ქერქული განყოფილება შეიცავს
სამ ზონას: 1. პალეოკორტიკალურ ზონას, რომელიც ემსახურება შედარებით
მარტივ ყნოსვით რეფლექსებს, 2. არქიკორტიკალურ ზონას, რომელიც აკონ-
ტროლებს ავტომატურ, მაგრამ დასწავლილ ყნოსვით რეაქციებს და 3. ნეოკორ-
ტიკალურ ზონას, რომლის საგარაუდო ფუნქციაა ყნოსვითი ინფორმაციის
გაცნობიერებული აღქმა.

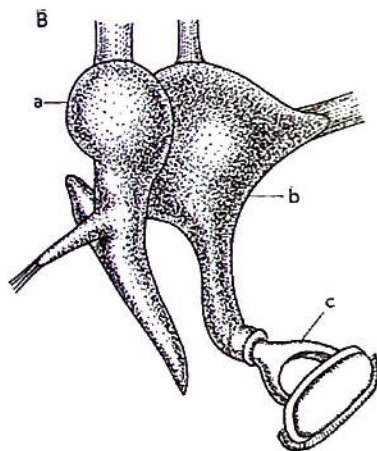
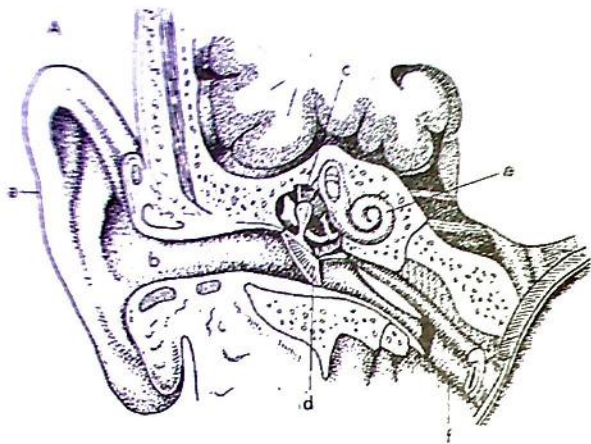
სმენის სენსორული სისტემა

სმენის სენსორული ფიზიოლოგია იკვლევს იმ მექანიზმებს, რომელთა
საფუძველზე ყური შეიგრძნობს ბგერით ტალღებს, განასხვავებს მათ სიხშირის
მიხედვით და სათანადო სიგნალებს აგზავნის თავის ტვინისაკენ, სადაც ხდება
მიღებული ინფორმაციის გაშიფვრა ანუ მისი აღქმა.

სმენის ორგანოს ზოგადი მორფოლოგია. ადამიანის სმენის ორგა-
ნოში არჩევენ სამ განყოფილებას: 1. გარეთა ყური, 2. შუა ყური და 3. შიგნითა
ყური (სურ. 147).

გარეთა ყური წარმოდგენილია ყურის ნიჟარით და გარეთა სასმენი მილით.
გარეთა სასმენი მილი მთავრდება დაფის აპკით, რომელსაც ყურის
ბარაბანსაც უწოდებენ.

შუა ყური შეიცავს ე.წ. სასმენ ძვლებს: „ჩაქუნს“, „გრდემლს“ და „უზანგს“.
ჩაქუჩი ერთი ბოლოთი (ტარიით) დაკავშირებულია დაფის აპკთან, ხოლო
მეორე ბოლოთი გრდემლთან. გრდემლი, თავის მხრივ, უკავშირდება უზანგს,
რომლის ძირი მოთავსებულია კლდოვანი ძვლის ოვალურ სარკმელში
და უშუალოდ ეხება შიგნითა ყურის ძვლოვან ლაბირინთში არსებულ პერი-
ლიმფას.



სურ. 147. სმენის სისტემა.

A - სმენის ორგანოს ზოგადი მორფოლოგია.

a და b - გარეთა ყური (ყურის ნიჟარა და გარეთა სასმენი მილი), c - შუა ყური სასმენი ძელებით, d - დაფის აპკი, e - შიგნითა ყურის სასმენი ლოკოკინა, f - ევსტაქის მილი.

B - სასმენი ძელები: a - ჩაქუჩი, b - გრდემლი, c - უზანგი.

შუა ყურის ღრუ, ევსტაქის მილის გზით, დაკავშირებულია ზორხთან. ფოკელი ყლაპვითი რეაქციის დროს იღება ევსტაქის მილი, რაც იწვევს შუა

ყურის ვენტილაციას და წნევათა გათანაბრებას შუა ყურსა და გარე გარემოს შორის.

შიგნითა ყური მოთავსებულია კლდოვანი ძვლის ლაბირინთში და წარმოდგენილია აპკოვანი ლაბირინთის ლოკოკინით (კოხლეათი) (სურ. 148, A, a). ლოკოკინა შეიცავს ერთიმეორის გვერდით განლაგებულ და სპირალურად დახვეულ სამ არხს: სკალა ვესტიბული, სკალა მედია და სკალა ტიმპანი (სურ. 148).

სკალა ვესტიბული და სკალა ტიმპანი ერთმანეთში გადადის ლოკოკინის მწვერვალთან. ორივე არხი ავსებულია პერილიმფით, რომელიც დიდი რაოდენობით შეიცავს Na^+ -ის იონებს. სკალა მედია კი ავსებულია ენდოლიმფით. ენდოლიმფაში დიდი რაოდენობითაა K^+ -ის იონები.

სკალა ვესტიბული და სკალა მედია ერთმანეთისაგან გამოყოფილია რეიხერტის მემბრანით (სურ. 148, B, a). ხოლო სკალა მედიასა და სკალა ტიმპანს შორის მოთავსებულია ბაზილარიული (ძირითადი) მემბრანა, რომელზეც გაიჩნევა ერთგვარი გასქელება – კორტის ორგანო (სურ. 148, B, d).

კორტის ორგანო მრავლად შეიცავს ელექტრომაგნიტური მგრძნობელობის წამწამებიან უჯრედებს – სმენის რეცეპტორებს. რეცეპტორული წამწამები სტერეოცილიების ტიპისაა. კინოცილიებს კორტის ორგანო არ შეიცავს.

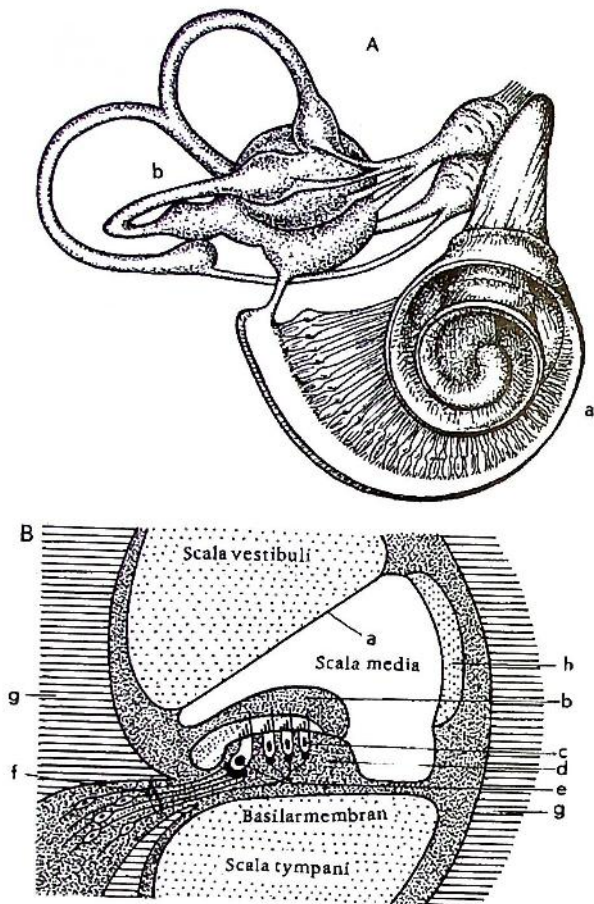
ბგერითი ტალღების გავრცელება ყურის განყოფილებებში. ელექტრომაგნიტური (ბგერითი) ტალღების მოქმედების შედეგად დაფის აპკი ვიბრაციას იწყებს. ეს ვიბრაცია გადაეცემა ჯერ ჩაქუნს, შემდეგ გრდემლს და ბოლოს უზანგს. უზანგის ძირი იწყებს რიტმულ გადაადგილებას ოვალურ სარკმელში. ამით მას მოძრაობაში მოჰყავს ძვლოვან ლაბირინთში არსებული პერილიმფა, რითაც სათანადო გავლენას ახდენს აპკოვანი ლაბირინთის სასმენ ლოკოკინაზე.

ბგერითი ტალღების გატარება ლოკოკინაში. ლოკოკინის ბაზილარული მემბრანა აგებულია შემაერთებული ქსოვილისაგან. იგი შეიცავს 20 000-დან 30 000-მდე ფიბროზულ ბოჭკოს, რომელთა თითო ბოლო ფიქსირებულია სასმენი ლოკოკინის ცენტრალურ, ძვლოვან ლერძთან, ხოლო მეორე ბოლო თავისუფალია და აღწევს ლოკოკინის გარეთა კედელამდე. იმის გამო, რომ ფიბროზული ბოჭკოები ხისტია, ბგერითი ტალღა მათ ვიბრაციას იწვევს.

ძირითადი მემბრანის ბოჭკოების სიგრძე არათანაბარია და პროგრესულად იზრდება ლოკოკინის ფუძიდან მწვერვალისაკენ, დიამეტრი კი მცირდება. ლოკოკინის ფუძესთან განლაგებული მოკლე და შედარებით მსხვილი ბოჭკოები უფრო ადვილად ვიბრირებს მაღალი სიხშირის ბგერითი ტალღების საპასუხოდ, ხოლო მწვერვალთან მდებარე გრძელი და წვრილი ბოჭკოები – დაბალი სიხშირის ტალღების ზემოქმედებით. ფიბროზული ბოჭკოების ვიბრაცია აღიზიანებს რეცეპტორულ უჯრედებს. ამ უკანასკნელებში აღიმკრება ნერვული იმპულსების სერია, რომელიც გადაეცემა ლოკოკინაშივე არსებულ სპირალურ კვანძს.

ბგერითი ინფორმაციის გამტარი ნერვული გზა. სპირალური კვანძიდან გამოსული ნერვული ბოჭკოები შედის მოგრძო ტვინის დორსალურ და ვენტრალურ კოხლარულ ბირთვებში და სინაპსებით უკავშირდება II რიგის სმენით ნეირონებს (სურ. 149, d, c). ამ უკანასკნელთა აქსონების უმეტესობა

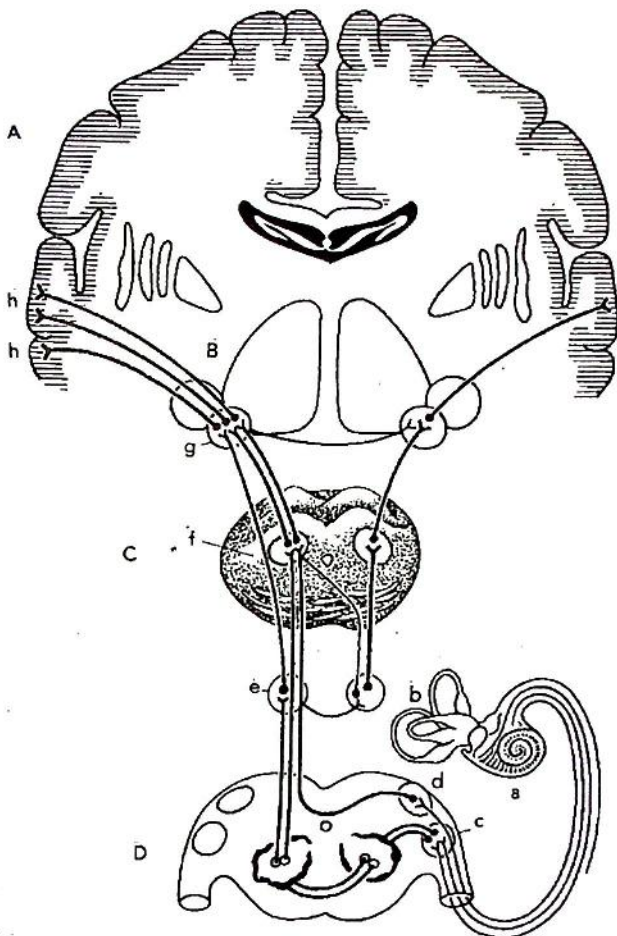
გადაღის კონტრალატერალურ მხარეზე და იღებს ამაველ მიმართულებას. აქსონების მცირე ნაწილი კი რჩება იმავე მხარეზე.



სურ. 148. სასმენი ლოკოკინა და კორტის ორგანო.

A. a - ლოკოკინა ფიბროზული ბოჭკოებით, b - ვესტიბულური კომპლექსი.

B. a - რაისნერის მემბრანა, b - ოტოლითური მემბრანა, c - გარეთა რეცეპტორული უჯრედი წამწამებით, d - კორტის ორგანო, e - შიგნითა რეცეპტორული უჯრედი, f - ნერვული ბოჭკოები, g - ძვლოვანი ლაბირინთის კედლები, h - სისხლძარღვოვანი ზოლი.



სურ. 149. ბგერითი ტალღების გატარება ცნს-ში.

A - ჰემისფეროების ფრონტალური ჭრილი, B - შუამდებარე ტვინი, C - შუა ტვინი, D - უკანა ტვინი.

a - სმენის რეცეპტორების განლაგების ადგილი შიგნითა ყურში, b - ვესტიბულური აპარატის ნახევარკალოვანი არხები, c, d - კოხლეარული ბირთვები, e - გარეთა მარწყუვის ბირთვი, f - ოთხგორაკის უკანა ბორცვი, g - თალამუსის სპეციფიკური ბირთვი (შიგ. დამუხლული სხეული), h - სმენის საბრეკელი ზონა ქერქში.

გადაჯერებული ამავალი აქსონების ნაწილი, ერთჯერადი სინაპსური გადართვის შემდეგ, მთავრდება ლატერალური მარყუჟის როსტრალურ ბირთვში (e). ნაწილი კი აღწევს შუა ტვინის ოთხგორაკის ქვედა ბორცვებს (f). აღნიშნული სტრუქტურებიდან IV რიგის ნეირონების აქსონები შედის თალამუსის შიგნითა დამუხლულ სხეულში (g) და უკავშირდება სარელეო ნეირონებს. ამ უკანასკნელთა აქსონები, სმენითი რადიაციის გზით, აღწევს ქერქის საფეკლის ზედა ხვეულს და მთავრდება სმენის საპროექციო ზონაში (h). სმენითი აფერენტაციის მრავალი კოლატერალი უშუალოდაა დაკავშირებული მეზენცეფალური რეტიკულური ფორმაციის გამააქტივებელ სისტემასთან. კოლატერალების ნაწილი კი მიემართება ნათხემის ჭიისაკენ და მთავრდება იმ ნეირონებზე, რომელთა სპეციფიკურ ფუნქციურ მახასიათებელ წარმოადგენს რეაგირება მოულოდნელ ხმაურზე.

სმენის საპროექციო ზონა დიდი ტვინის ქერქში. საფეთქლის წილის ზედა ხვეულში არჩევენ ორ უბანს, რომელიც სმენის ფუნქციას ემსახურება. აქედან ერთი სმენის პირველადი ზონაა, ხოლო მეორე – სმენის მეორადი ზონა (სხვაგვარად მას სმენის ასოციაციურ ზონასაც უწოდებენ). ინფორმაციას ბგერითი შეგრძნების შესახებ პირველადი ზონა იღებს უშუალოდ შიგნითა დამუხლული სხეულიდან. მეორადი ანუ ასოციაციური ზონის ნეირონები კი აქტივდება იმ იმპულსების მოქმედებით, რომლებიც მათთან მოდის პირველადი ზონიდან, პირველადი სმენითა დამუხლული სხეულის მახლობელი ასოციაციური ზონებიდან. მძილებული იმპულსაციის ინტეგრალური ანალიზის საფუძველზე ხდება მათი შინაარსის გაშიფვრა.

სმენითი პათოლოგიის ფორმები. არჩევენ სმენის დაკარგვის, ანუ სიყრუის, ორ ფორმას: „ნერვულ სიყრუეს“ და „გატარების სიყრუეს“.

ნერვული სიყრუის მიზეზია სასმენი ლოკოკინის ან სმენის ნერვის დაზიანება, რის გამოც ადამიანი საშუალოდ კარგავს სმენას.

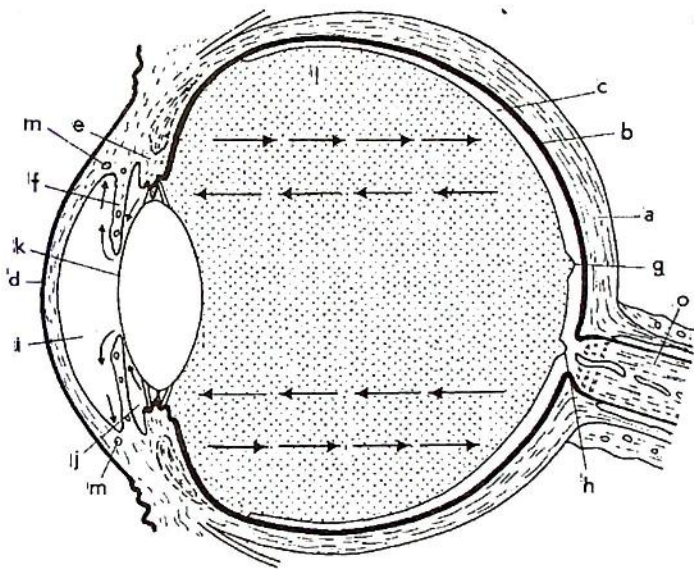
გატარების სიყრუის შემთხვევაში სასმენი ლოკოკინა და სმენის ნერვი ინტაქტურია. სიყრუე გამოწვეულია შემაერთებელი ქსოვილის ინტენსიური ზრდით ან სასმენი ძვლებში Ca^{2+} ჭარბი დაგროვებით. ასეთ შემთხვევებში ხდება „დაფის ააკი – სასმენი ძვლების“ სისტემის გაუმომრავება, რის გამოც ბგერითი ტალღა ვერ აღწევს ლოკოკინას და ვერ იწვევს ძირითადი მემბრანის ბოჭკოების ვიბრაციას. აქედან გამომდინარე, თუ ქალას სათანადო ძვალზე მოვათავსებთ ხმის გენერატორს ადამიანს დაუბრუნდება სმენა, რადგან ბგერითი ტალღის ზეგავლენით ამოქმედდება ხმის გენერატორი და გამოიწვევს ძვლის ვიბრაციას. ეს ვიბრაცია გავრცელდება ძვალში, მიაღწევს ლოკოკინამდე და ძირითადი მემბრანის ბოჭკოებში სათანადო ვიბრაციას აღძრავს, რის შედეგადაც ადამიანი შეიგრძნობს გარკვეულ ბგერებს.

გატარების სიყრუის მიზეზი (შემაერთებელი ქსოვილის ინტენსიური ზრდა და სასმენი ძვლებში კალციუმის ჭარბი დაგროვება) შეიძლება სტიმულირდეს შუა ყურში ინფექციის განმეორებითი შეჭრით ან მემკვიდრული დაავადებით – ოტოსკლეროზით.

მხედველობის სენსორული სისტემა

ადამიანის სენსორულ სისტემებს შორის განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება მხედველობის სისტემას, რადგან გარემომცველი გარემოს შესახებ ინფორმაციის უდიდეს ნაწილს თავის ტვინი აღიქვამს მხედველობის გზით. მხედველობის ორგანო (თვალი) რთული ჰისტოლოგიური შენებისაა. ასევე რთულია მისი ფიზიოლოგიური მექანიზმები. ამიტომ მიზანშეწონილია თვალის მორფო-ფუნქციური მახასიათებლების შედარებით ფართო განხილვა.

თვალის ზოგადი მორფოლოგია. ადამიანის თვალს თითქმის სფერული ფორმა აქვს (სურ. 150). მისი ზედაპირული შრე მკვრივ და ელასტიკურ პარკს წარმოადგენს, რომელიც სამ გარსს შეიცავს: გ ა რ ე თ ა ს (Tunica externa),



სურ. 150. მხედველობის ორგანოს მორფოლოგია.

a - სკლერა, b - სისხლძარღვოვანი გარსი (ქორიოიდეა), c - ბადურა, d - რქოვანა, e - ცილიარული სხეული, f - ფერადი გარსი (ირისი), g - ყვითელი ლაქა (ცენტრალური ფოსო), h - დაცხრილული დისკო, i - წინა კამერა, j - უკანა კამერა, k - ბროლი, l - მინისებრი სხეული, m - შლემის არხი, n - მხედველობის ნერვი. ისრები მიუთითებს თვალშიდა წყლის მოძრაობის მიმართულებას: თვალში გამომუშავებული სითხე მინისებრი სხეულიდან მიემართება თავლის უკანა კამერისაკენ, შემდეგ გადადის თვალის წინა კამერაში და, შლემის არხის გზით, ვენურ სისხლძარღვებში.

შუას (T. media) და შიგნითას (T. interna).

გარეთა გარსი აგებულია მკვრივი შემაერთებული ქსოვილისაგან, რომელიც შეიცავს გარკვეული წესით განლაგებულ მრავალ კოლაგენურ ბოჭკოს. სწორედ ეს გარსი განაპირობებს თვალის ფორმას. გარეთა გარსი ორ ნაწილად იყოფა: 1. წინა პოლუსთან მდებარე რქოვანა (Cornea) და 2. სკლერა (Sclera).

შუა გარსი სამი კომპონენტისაგან შედგება: 1. სისხლძარღვოვანი ნაწილი (Chorioidea), 2. წამწამისებრი სხეული (Corpus ciliaris) და 3. ფერადი გარსი (Iris).

შიგნითა გარსი ორ ნაწილად იყოფა: წინა (Pars ceaca) და უკანა (P. optica) ნაწილებად. წინა ნაწილი ზომით მცირეა; არ შეიცავს ფოტორეცეპტორებს და წარმოდგენილია უჯრედების ორი შრით. უკანა ნაწილი გაცილებით თრული აგებულებისაა და შეიცავს მრავალ ფოტორეცეპტორს. თვალის უკანა პოლუსთან რეტინაში მცირე ჩაღრმავებაა. მას ცენტრალურ ფოსოს (Fovea centralis) უწოდებენ. ცენტრალური ფოსო სინათლის სხივისადმი ყველაზე მგრძნობიარე ზონაა რეტინაში. მისგან ლატერალურად, დაახლოებით 4 მმ-ის მანძილზე, გაიჩნევა დისკოსებრი სტრუქტურა, რომელშიც გადის მხედველობის ნერვი და სისხლძარღვები. იგი მოკლებულია ფოტორეცეპტორებს, სინათლისადმი არ არის მგრძნობიარე და ამიტომ ბრმა ლაქას სახელს ატარებს.

თვალის შიდა სითხე. თვალის კაკლის ნორმალურ ფორმას განაპირობებს არა მარტო სკლერაში არსებული ელსტიკური ბოჭკოები, არამედ თვალის შიდა ანუ ინტრაოკულარული სითხე. ინტრაოკულარული სითხე ორი სახისაა. სითხის ნაწილი თხევად მდგომარეობაშია და მოთავსებულია თვალის წინა და უკანა კამერებში (სურ. 150). მას „წყლისებრ“ სითხეს უწოდებენ. ინტრაოკულარული სითხის მეორე, დიდი ნაწილი გელის მდგომარეობაშია, მოთავსებულია ბროლის უკან და ქმნის „მინისებრ სხეულს“.

ინტრაოკულარული სითხე მუდმივად წარმოიქმნება ცილიარულ სხეულში კაპილარული სისხლის ულტრაფილტრაციის გზით. კაპილარებიდან გამოსული წყლისებრი სითხე ებითელური უჯრედების მიერ გადაიქაჩება უკანა კამერებში, საიდანაც იგი გადადის წინა კამერაში. აქედან ჯერ ტრაბეკულების, ხოლო შემდეგ შლემის არხის გზით გადადის თვალის კაკლის გარეთა ანუ ექსტრაოკულარული ვენების სისტემაში. წარმოქმნილი და გამოტანილი სითხის წონასწორული ბალანსი ხელს უწყობს თვალის ფორმისა და ფუნქციის მდგრადობას და თვალშია წნევის ნორმალურ დონეზე შენარჩუნებას.

პათოლოგიის ერთი ფორმა. გარკვეული მიზეზების გამო ზოგჯერ ირღვევა წონასწორული ბალანსი თვალში წარმოქმნილი და გამოტანილი სითხეების რაოდენობას შორის. თუ ინტრაოკულარული სითხის წარმოქმნა ნორმალურია, ხოლო თვალიდან მისი გამოტანა შესუსტებულია, ხდება წყლისებრი სითხის დაგროვება და თვალშია წნევის გაზრდა. წნევის პათოლოგიურ გაზრდას გლაუკომა ეწოდება.

ქრონიკული გლაუკომის დროს ბრმა ლაქას მიდამოში არსებული დაცხრილული ფირფიტა გამოიზნიქება გარეთ; დააწვება იქ გამავალ სისხლძარღვებს და დაარღვევს მხედველობის ნერვის მომარაგებას სისხლით. მწვავე გლაუკო-

მის შემთხვევაში მკვეთრად იზრდება თვალშიდა წნევა, რის გამოც არამარტო ოპტიკური ნერვის მკვებავი სისხლძარღვი ზიანდება, არამედ ირღვევა ბადურის სისხლძარღვოვანი სისტემაც. რასაც თან სდევს დროებითი ან შეუქცევადი მხედველობითი სიბრმავე.

თვალის ოპტიკა. თვალი, როგორც ოპტიკური ორგანო, პრინციპულ მსგავსებას იჩენს საყოფაცხოვრებო ფოტოკამერასთან (სურ. 150). თვალის შეიცავს:

1. გუგას, ანუ ცვალებადი დიამეტრის ხერელს ფერადი გარსის ცენტრში, რომელშიც გადის გარე ობიექტივიდან მოსული სხივები;

2. დიოპტრულ ნაწილს ანუ ლინზათა სისტემას, სადაც ხდება გუგაში გასული სხივების გარდატეხა;

3. ბადურას, რომელზეც ფოკუსირდება გარე ობიექტივის ინვერტირებული გამოსახულება.

გუგის ფუნქცია. ფერადი გარსი თვალში იგივე როლს ასრულებს, რასაც დიაფრაგმა ფოტოაპარატში. კერძოდ, მის ცენტრში გამავალი სხივების ნაკადი იცვლება გარემოს განათების ინტენსივობის მიხედვით: სუსტი განათების პირობებში სხივის ნაკადი ძლიერდება, ხოლო ძლიერი განათებულობის პირობებში – სუსტდება. ყველაფერი ეს მიიღწევა გუგის დიამეტრის გადიდებითა და შემცირებით. ადამიანის თვალში გუგის დიამეტრი შეიძლება გაიზარდოს 1,5 მმ-დან 8 მმ-მდე, რაც შეესაბამება სინათლის ნაკადის 30 ჯერ გაძლიერებას.

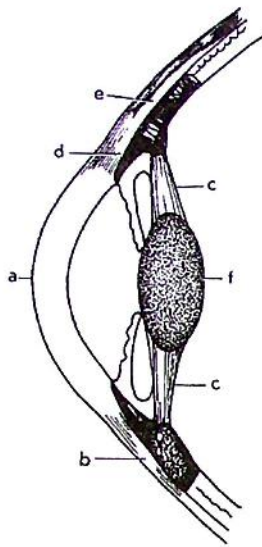
დიოპტრული სისტემის ფუნქცია. თვალის დიოპტრული ნაწილი, ანუ ლინზათა სისტემა, შედგება სხივის გარდამტეხი 4 ზედაპირისაგან: 1. საზღვარი ჰაერსა და რქოვანას წინა ზედაპირს შორის, 2. საზღვარი რქოვანას უკანა ზედაპირსა და თვალის წინა კამერაში არსებულ სითხეს შორის, 3. საზღვარი აღნიშნულ სითხესა და ბროლის წინა ზედაპირს შორის და 4. საზღვარი ბროლის უკანა ზედაპირსა და მინისებრ სხეულს შორის.

ლინზათა სისტემაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა ბროლს ენიჭება. ბროლის განსაკუთრებული მნიშვნელობა გამოდინარეობს იქედან, რომ შესაძლებელია მისი ამობურცულობის სიმრუდის შეცვლა. ამობურცულობის შეცვლის შესაბამისად ბროლში (და ე.ი. მთელ დიოპტრულ სისტემაშიც) იზრდება ან მცირდება სხივების გარდატეხვის უნარი ანუ ხდება თვალის აკომოდაცია.

აკომოდაციის მექანიზმი. ბროლი ელასტიკური კაპსულაა, რომელიც ავსებულია ვისკოზური გამჭვირვალე ბოჭკოებით. ბროლი თავისუფალ მდგომარეობაში სფერული ფორმისაა. მაგრამ ბუნებრივ პირობებში ბროლის კაპსულასთან რადიალურადაა დაკავშირებული მრავალი არაელასტიკური მყესოვანი ძაფი, რომელთა მეორე ბოლოები შედის ცილიარულ სხეულში და უკავშირდება ცილიარულ კუნთებს. მყესოვანი ძაფები, თვალის მოსვენებულ მდგომარეობაშიც კი, გამჭვირვალე მოქმედებს კაპსულაზე და ბროლის გაბრტყელებას იწვევს. ასე ხდება, რადგან მყესოვანი ძაფები ცილიარულ კუნთებთან დაკავშირებულია გაჭიმულ მდგომარეობაში.

ცილიარული კუნთები ორ ჯგუფად იყოფა. ბოჭკოების ერთი ჯგუფი მერიდიანულად არის განლაგებული, ხოლო მეორე ჯგუფი – წრიულად.

მერიდიანული ბოჭკოების შეკუმშვის შედეგად მყესოვანი ძაფების ბოლოები გადაინაცვლებს წინ და მდიალურად (სურ. 151), რის გამოც სუსტდება მათი



სურ. 151. აკომოდაციის მექანიზმი.

a - რქოვანა, b - სკლერა, c - არაელასტიკური ბოჭკოები, d - მერიდიანული კუნთები, e - წრიული კუნთები, f - ბროლი.
სრული განმარტება ტექსტში.

დაძაბულობა და მცირდება მათი გამჭიმავი მოქმედება ბროლზე. შეკუმშვის დროს წრიული ბოჭკოები სფინქტერივით მოქმედებს და კიდევ უფრო ასუსტებს მყესოვანი ძაფების გამჭიმავ მოქმედებას ბროლზე. ყოველივე ამის გამო, ბროლი გადადის მოდუნებულ მდგომარეობაში და მისი ამობურცულობა საგრძნობლად დიდდება; სათანადოდ იზრდება მისი გარდატეხის ძალაც.

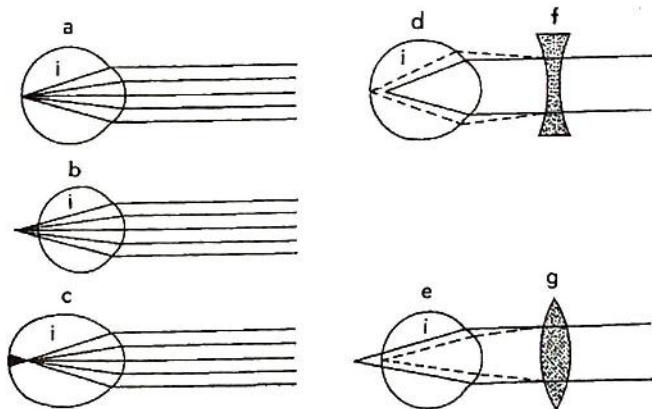
აკომოდაციის ნერვული მექანიზმი. ცილიარული კუნთების შეკუმშვების რეგულაცია მთლიანად პარასიმპათიკური ნერვებით ხდება. ამ უკანასკნელთა გააქტივება ცილიარული კუნთების შეკუმშვას და ბროლის გარდატეხის უნარის გაძლიერებას იწვევს.

პრესბიოპია. ადამიანში გარკვეული ასაკის შემდეგ თვალის ბროლი დიდდება ზომაში, სქელდება და ნაკლებ ელასტიკური ხდება. ამის მიზეზია ბროლის ცილების ნაწილობრივი დენატურაცია. აღნიშნული ცვლილებების გამო, ბროლი თანდათან კარგავს ფორმის შეცვლის უნარს. შესაბამისად ვიწროვდება თვალის აკომოდაციის ფარგლები. 45 - 50 წლის ასაკში იგი, უმეტეს შემთხვევაში, 2 დიოპტრს უტოლდება. ხოლო 70 წლის ასაკში თვალი მთლიანად კარგავს აკომოდაციის უნარს. ასეთ მოვლენას პრესბიოპია ეწოდება.

გამოსახულების ფორმირება ბადურაზე. გარე ობიექტიდან არეკლილი სხივები, მიემართება რა თვალისაკენ, გაივლის გუგას, გარდატყდება ლინზა-

თა სისტემაში და ფოკუსირდება ბადურაზე (სურ. 152). ამის შედეგად ბადურაზე აღიბეჭდება ობიექტის ინვერტირებული გამოსახულება. მიუხედავად იმისა, რომ გამოსახულება შებრუნებულია, თავის ტვინი ობიექტს მაინც ნორმალურ, სწორ პოზიციაში აღიქვამს.

ემეტროპრული თვალი. თვალი ემეტროპულია (ანუ ნორმალური) თუ დაშორებული საგნებიდან წამოსული პარალელური სხივები, ცილიარული კუნთების სრული მოდუნების პირობებში, მკვეთრად ფოკუსირდება ბადურაზე (152, a). ასეთი თვალი მკაფიოდ არჩევს დაშორებულ საგნებს, ზოლო ახლო მდებარე საგნების მკაფიოდ დასანახად სჭირდება ბროლის სიმრუდის სათანადოდ გაზრდა. მამასადაძე, ემეტროპული თვალით ახლო საგნების მკაფიოდ დანახვა შესაძლებელია თვალის აკომოდაციის გზით.



სურ. 152. თვალის დიოპტრული სისტემის მიერ პარალელურ სხივთა გარდატეხა და მათი ფოკუსირება ბადურაზე.

a - ემეტროპული თვალი. სხივები ფოკუსირდება ზუსტად ბადურაზე;

b - ჰიპეროპიური თვალი. სხივები ფოკუსირდება ბადურის უკან; c - მიოპიური თვალი. სხივები ფოკუსირდება ბადურის წინ; d - მიოპიის კორექციისათვის გამოიყენება ორმხრივ ჩაზნექილი ლინზა (f); e - ჰიპეროპიის კორექციისათვის - ორმხრივ ამოზნექილი ლინზა (g).

ჰიპეროპია. ზოგიერთ თვალში დაშორებული საგნებიდან წამოსული სხივები ფოკუსირდება ბადურის უკან (სურ. 152, b). ასეთ შემთხვევაში ბადურაზე აღიბეჭდილი გამოსახულება ბუნდოვანია. ამ მოვლენას ჰ ი პ ე რ ო პ ი ა ს (ან ჰიპერმეტროპიას) უწოდებენ.

ჰიპეროპია შეიძლება გამოწვეული იყოს ორი მიზეზით: 1. თვალის კაკლის სიმოკლით ან 2. დიოპტრული სისტემაში სხივების სუსტი გარდატეხით. ორივე შემთხვევაში, დაშორებული საგნების მკვეთრად დანახვისათვის აუცილებელია ბროლის სიმრუდის გაზრდა - აკომოდაცია. ბროლის ამობურცულობის გადი-

დება აძლიერებს სხივების გარდატეხას და გამოსახულება ზუსტად ფოკუსირდება ბადურაზე.

ამრიგად, ჰიპეროპიული მხედველობის ადამიანს, აკომოდაციის საფუძველზე, შეუძლია დაშორებული საგნების მკაფიოდ დანახვა. ახლომდებარე საგნების მკაფიოდ დანახვას კი იგი ვერ ახერხებს, რადგან ბუნებრივი აკომოდაციის უნარი საკმარისი არ არის. ამიტომაც ჰიპეროპიული მხედველობის ადამიანს „შორსმხედველს“ უწოდებენ.

მიოპია. მიოპია ისეთი მოვლენაა, როცა ცილიარული კუნთების სრული მოღუნების პირობებშიც კი, საგნის გამოსახულება ფოკუსირდება ბადურის წინ (სურ. 152, c).

მიოპიის გამოწვევი მიზეზიც შეიძლება ორი იყოს: 1. თვალის კაკლის დიდი სიგრძე და 2. დიოპტრულ სისტემაში სხივების ძლიერი გარდატეხა.

მიოპიურ თვალს არ გააჩნია არავითარი ბუნებრივი მექანიზმი დაშორებული საგნების მკაფიოდ დასანახად: ცილიარული კუნთების სრული მოღუნების შემთხვევაშიც კი შორს მდებარე საგნების გამოსახულება ბადურაზე არ ფოკუსირდება. მაგრამ თუ საგანს თანდათან დავაახლოვებთ თვალთან, მაშინ გარკვეულ მომენტში საგნის გამოსახულება მკვეთრად აღიბეჭდება ბადურაზე და ადამიანი მკაფიოდ დაინახავს ამ საგანს. ამ მანძილიდან დაწყებული, მიოპიურ თვალს შეუძლია უფრო ახლო მდებარე საგნების მკაფიოდ დანახვა ბროლის ბუნებრივი აკომოდაციის შედეგად. ამიტომ არის, რომ ასეთ ადამიანებს „ახლომხედველებს“ უწოდებენ.

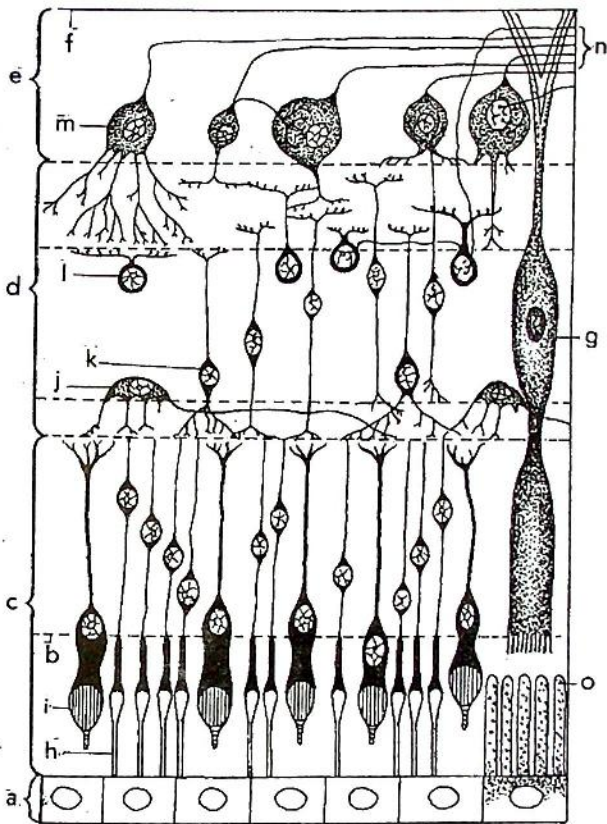
მიოპიისა და ჰიპეროპიის ხელოვნური კორექცია. ცნობილია, რომ პარალელური სხივები ორმხრივ ჩაზნექილ ლინზაში გავლის დროს დივერგენციას განიცდის. აქედან გამომდინარეობს, რომ მიოპიური თვალის წინ ორმხრივ ჩაზნექილი ლინზის მოთავსებით შეიძლება შევასუსტოთ სხივის გარდატეხის ძალა და მოვახდინოთ საგნის გამოსახულების ზუსტი ფოკუსირება ბადურაზე (სურ. 152, d).

ჰიპეროპიის შემთხვევაში კი აუცილებელია თვალის წინ ორმხრივ ამოზნექილი ლინზის მოთავსება, რის შედეგადაც გაძლიერდება სხივების გარდატეხა და საგნის გამოსახულება მკაფიოდ აღიბეჭდება ბადურაზე (სურ. 152, e).

ბადურის ნეირონული სტრუქტურა. ბადურა ორ გარსს შეიცავს: 1. შიგნითა ანუ ცერებრულ გარსს, რომელიც ესაზღვრება მინისებრ სხეულს და 2. გარეთა ანუ პიგმენტურ გარსს. იგი გარსს აკრავს ცერებრულ გარსს და წარმოდგენილია პიგმენტის შემცველი ეპითელიური უჯრედებით (სურ. 153, d).

ცერებრულ გარსში, თავის მხრივ, გაირჩევა სამი შრე: 1. ნეიროეპითელიური შრე. იგი ესაზღვრება პიგმენტურ გარსს და შეიცავს ფოტორეცეპტორულ უჯრედებს, 2. ბიპოლარული ნეირონების შრე და 3. განგლიოზური შრე, რომელშიც განლაგებულია მულტიპოლარული ნეირონები. მათი აქსონების ერთობლიობა ქმნის მხედველობის ნერვს.

ბადურაში გაირჩევა ორი მემბრანა: ერთ-ერთი მათგანი (შიგნითა საზღვროვანი მემბრანა) მოთავსებულია მინისებრი სხეულის საზღვარზე, ხოლო მეორე (გარეთა საზღვროვანი მემბრანა) წარმოდგენილია გლიური ელემენტებით და გადის ფოტორეცეპტორული უჯრედების სხეულებისა და მათი რეცეპტორული წინაზარდების საზღვარზე.



სურ. 153. ბადურის უჯრედული სტრუქტურა.

a - პიგმენტუოი გარსი, b - გარეთა სასაზღვრო მემბრანა, c - ნეიროეპითელური შრე, d - ბიპოლარული უჯრედების შრე, e - განგლიური შრე, f - შიგნითა საზღვროვანი მემბრანა, g - მიულერის საყრდენი უჯრედი, რომელიც თავისი ბოლოებით დაკავშირებულია გარეთა და შიგნითა სასაზღვრო მემბრანებთან, h - ფოტორეცეპტორული ჩხირი, i - ფოტორეცეპტორული კოლბა, j - პორიზონტალური უჯრედი, k - ბიპოლარული უჯრედი, l - ამაკრინული უჯრედი, m - განგლიური უჯრედი, n - განგლიური უჯრედების აქსონთა კონა, რომელიც ქმნის მხედველობის ნერვს და მთავრდება გარეთა დამუხლულ სხეულში, o - პიგმენტური უჯრედების მორჩები, რომლებშიც ხდება პიგმენტების გადადგილება განათებულობის ინტენსივობის მიხედვით.

საყრდენი უჯრედების ფუნქციას ასრულებს მიუღწეველი უჯრედები, რომელთა მორჩები დაკავშირებულია შიგნითა და გარეთა საზღვროვან მემბრანებთან.

ჩხირებისა და კოლბების ფუნქციური განსხვავება. ნეიროეპითელურ შრეში განლაგებულია ორი ტიპის ფოტორეცეპტორები: ჩხირები და კოლბები. ისინი ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან ფუნქციით. ჩხირები აქტიურია სუსტი განათების პირობებში და უზრუნველყოფს აქრომატულ ხედვას: მათი საშუალებით ხდება საგნების მხოლოდ სიკაშკაშის გარჩევა და აღქმა. ეს სკოტოპიური ხედვაა. კოლბები კი ფუნქციონირებენ დღის ნორმალური განათების პირობებში. კოლბების საშუალებით აღამიანი ერთმანეთისაგან არჩევის და აღიქვამს საგნების როგორც სიკაშკაშეს, ისე ფერთა მთელ გრადაციას. ასეთ ხედვას ფოტოპიურს უწოდებენ.

ბიპოლარული უჯრედების შრე შეიცავს ამაკრინულ, ბიპოლარულ და პორიზონტალურ ნეირონებს.

განგლიოზურ შრეში დიდი ზომის მულტიპოლარული ნეირონებია, რომელთა დენდრიტები სინაპსურად არის დაკავშირებული ბიპოლარული ნეირონების აქსონებთან, ხოლო აქსონები გადის მხედველობის ნერვის შემადგენლობაში, აღწევს თალამუსს და მთავრდება მხედველობის სარელოე ბირთვში – გარეთა დამუხლულ სხეულში.

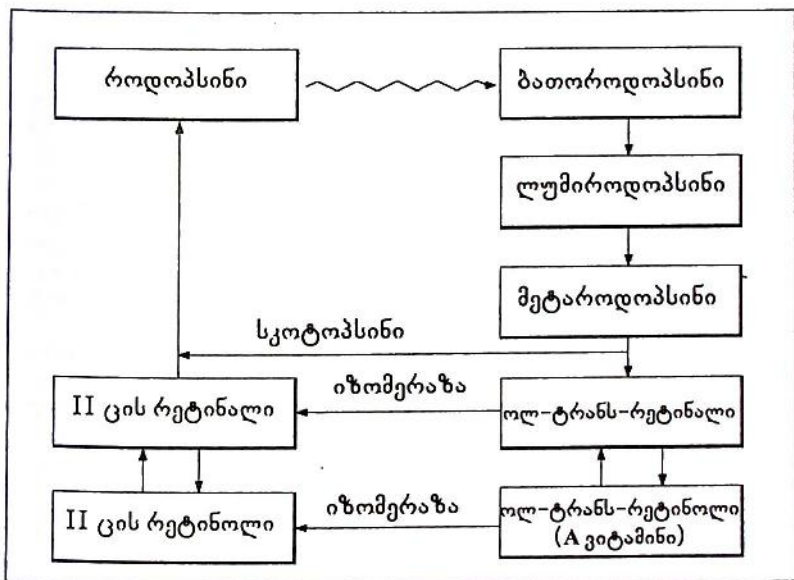
პიგმენტური გარსის ფუნქცია. რეცეპტორული უჯრედების გარეთა სეგმენტები მჭიდროდაა დაკავშირებული პიგმენტური გარსის ეპითელურ უჯრედებთან. ეპითელური უჯრედები შეიცავს შავ პიგმენტს – მელანინს. მელანინის არსებობას პიგმენტურ გარსში დიდი მნიშვნელობა აქვს მკაფიო ხედვისათვის, რადგან იგი ზღუდავს სინათლის სხივის არეკვლას თვალის შიდა არეში. ასეთი ვარაუდის კარგ საფუძველს იძლევა ალბინოსების თვალის შიდა არეში ისეთი აღამიანის ეწოდება, რომელსაც ბადურის გარე გარსში მემკვიდრულად აკლია მელანინი. ძლიერ განათებული არეები ალბინოსის თვალში შესული სინათლის სხივი, შავი პიგმენტის არარსებობის გამო, აირეკლება სკლერის თეთრი ზედაპირიდან ყველა მიმართულებით და გააქტივებს მრავალ ფოტორეცეპტორს. ამის შედეგად ხედვის სიმკვეთრე მნიშვნელოვნად ეცემა.

მხედველობის ფოტოქიმიკა. ბადურაში განლაგებული ჩხირები და კოლბები შეიცავს ისეთ ქიმიურ ნივთიერებას, რომელიც სინათლის სხივის ზემოქმედებით იშლება და ააქტივებს მხედველობის რეცეპტორულ უჯრედებს. ჩხირებში ეს ნივთიერება როდოპსინია, კოლბებში კი – ფერადი პიგმენტი. ქიმიური შედგენილობის მიხედვით ისინი ოდნავ განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. როდოპსინში პიგმენტი რეტინალი დაკავშირებულია ცილასკოტოპსინთან, ხოლო ფერად პიგმენტში – ცილა ფოტოპსინთან.

ჩხირებში სინათლის სხივის ზემოქმედებით როდოპსინი აქტივდება და იწყებს სწრაფად დაშლას: რეტინალი თანდათან ცილდება როდოპსინს და ბოლო ეტაპზე მიიღება სუფთა სკოტოპსინი და ტრანს რეტინალი (სურ. 154). ეს უკანასკნელი ფერმენტ იზომერაზას გავლენით გარდაიქმნება ცის რეტინალად, რომელიც კვლავ უერთდება ცილა სკოტოპსინს და აღდგება როდოპსინად. ზოგჯერ, როდოპსინის გარდაქმნის ბოლო ეტაპზე, რეტინალი გარდაიქმნება რეტინოლად ანუ A ვიტამინად. იზომერაზას მოქმედებით იგი იქცევა ცის რე-

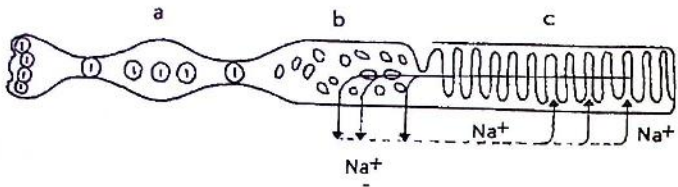
ტინალად, შეუერთდება სკოტოპსინს და აღდგება როდოპსინი. კოლბებში ფერადი პიგმენტის დაშლა სინათლის სხივით იგივე სქემის მიხედვით მიმდინარეობს.

A ვიტამინის როლი მხედველობის სისტემაში. ადამიანებს, რომლებიც განიცდიან A ვიტამინის ძლიერ დეფიციტს, უვითარდებათ ე.წ. ლამის სიბრმავე („კათმის სიბრმავე“). ამის მიზეზია ის, რომ ასეთ ორგანიზმში რეტინალის შესაქმნელად არ არის საკმარისი A ვიტამინი. ეს კი როდოპსინის სინთეზის დათრგუნვას იწვევს. ამ დაავადებას იმიტომ ეწოდება ლამის სიბრმავე, რომ როდოპსინის დეფიციტის გამო, ლამის სუსტი განათება ვერ უზრუნველყოფს ჩხირების გააქტივებას და ადექვატურ ხედვას. დღისით კი ასეთი ადამიანი ნორმალურად ხედავს და ფერებსაც არჩევს, მიუხედავად იმისა, რომ ფერადი პიგმენტი კოლბებშიც შემცირებულია.



სურ. 154. სინათლის სხივის ზემოქმედებით თვალის რეცეპტორულ ჩხირებში როდოპსინის დაშლისა და შემდგომი აღდგენის პროცესი.

მხედველობის რეცეპტორული პოტენციალი და მისი აღმოცენების მექანიზმი. ჩხირებისა და კოლბების გააქტივება სინათლის სხივით შემბრანული პოტენციალის გაზრდას ანუ ჰიპერპოლარიზაციას იწვევს. ეს პროცესი შემდეგნაირად მიმდინარეობს (სურ. 155): მოსვენების მდგომარეობაში ფოტორეცეპტორის შიგნითა სეგმენტიდან გამუდმებით ხდება Na^+ -ის აქტიური გამო-

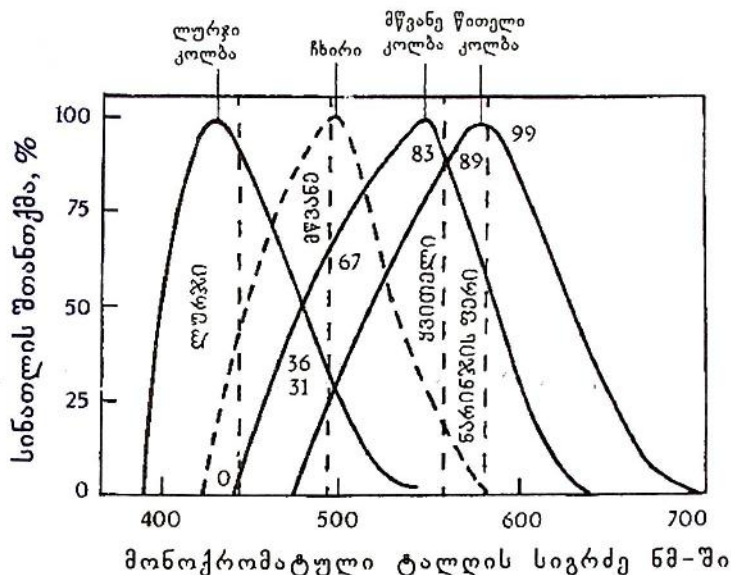


სურ. 155. ფოტორეცეპტორებში ჰიპერპოლარიზაციული პოტენციალის გენერირების ჰიპოთეზური მექანიზმი. a - ფოტორეცეპტორის სხეული, b - რეცეპტორული წანაზარდის შიგნითა სევმენტი, c - რეცეპტორული წანაზარდის გარეთა სევმენტი. ისრებით აღნიშნულია Na^+ -ის ტრანსმემბრანული გადაადგილების მიმართულება. სრული განმარტება ტექსტში.

ტუმბვა, რასაც თან უნდა მოჰყვეს გარე გარემოში ნატრიუმის კონცენტრაციის გაზრდა. მაგრამ, რადგან გარეთა სევმენტში მემბრანის განვლადობა Na^+ -ის იონებისათვის საკმაოდ დიდია, შიგნითა სევმენტიდან ჭარბად გამოტუმბული ნატრიუმი, გარეთა სევმენტის გზით ისევ ბრუნდება უჯრედში. ამის გამო მემბრანული პოტენციალი არ იცვლება. სინათლის სხივის მოქმედების პერიოდში, იშლება რა როდოპსინი, ქვეითდება გარეთა სევმენტის განვლადობა Na^+ -ის მიმართ, რაც აბრკოლებს ამ იონების დაბრუნებას უჯრედში. შიგნითა სევმენტიდან კი გრძელდება Na^+ -ის გამოტუმბვა, რის გამოც გარე გარემოში მნიშვნელოვნად იზრდება დადებითი იონების კონცენტრაცია და მემბრანა მცირე ხნით ჰიპერპოლარიზდება ე.ი. აღმოცენდება დადებითი რეცეპტორული პოტენციალი.

ფოტოპიური ხედვის მექანიზმი. ადამიანის ბადურა განსხვავებული მგრძობელობის სამი ტიპის კოლებს შეიცავს. ერთი ტიპის კოლები მაქსიმალური ინტენსივობით აქტივდება ისეთი მონოქრომატული სხივით, რომლის ტალღის სიგრძე დაახლოებით 570 ნმ-ია (სურ. 156). ადამიანში ასეთი კოლების გააქტივება წითელი ფერის შეგრძნებას იწვევს და ამიტომ მას „წითელ“ კოლებას უწოდებენ. მეორე ტიპის კოლები მაქსიმალურად აქტივდება ისეთი სხივით, რომლის ტალღის სიგრძე 535 ნმ-ის ტოლია. მათი გააქტივების ეფექტს ადამიანი მწვანე ფერად შეიგრძნობს. შესაბამისად მათ „მწვანე“ კოლებს უწოდებენ. კოლების მესამე ტიპი მაქსიმალურად აქტივდება ისეთი სხივით, რომლის ტალღის სიგრძე დაახლოებით 445 ნმ-ია. მათ „ლურჯ“ კოლებს უწოდებენ, რადგან მათ გააქტივებას ადამიანი შეიგრძნობს როგორც ლურჯ ფერს.

ზემოთ აღწერილიდან გამომდინარეობს, რომ ადამიანი ფოტოპიური ხედვით სამ ფერს უნდა შეიგრძნობდეს: ლურჯს, მწვანეს და წითელს. რეალურად კი მას შეუძლია შეიგრძნოს ცისარტყელას სპექტრის ყველა ფერი. უფრო მეტიც, ნორმალური მხედველობის ადამიანი ისეთ ფერებსაც შეიცნობს, რომელიც არ არის ცისარტყელას სპექტრში. ეს ფაქტი (ერთი შეხედვით პარადოქსული) შეიძლება აიხსნას შემდეგნაირად: აღნიშნული სამი მონოქრომატული სხივიდან ნებისმიერი, მაგალითად წითელი, ააქტივებს არა მარტო წითელ კოლებს,



სურ. 156. სინათლის სხივის შთანთქმა ადამიანის ფოტორეცეპტორული ჩხირებისა და სამ ტიპის კოლბების პიკმენტთა მიერ. (განმარტება ტექსტში).

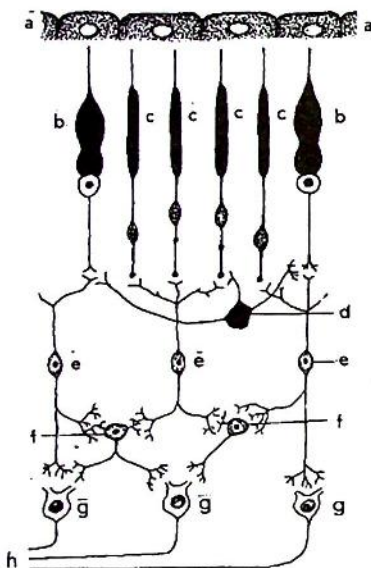
არამედ სხვა ფერის კოლბებსაც, თუმცა უფრო სუსტად. გარდა ამისა, ერთი ფერის კოლბა შეიძლება გააქტივდეს სხვა ფერის მონოქრომატული სხივითაც. სწორედ ამის გამოა, რომ ადამიანს შეუძლია აღიქვას ფერთა მთელი გრადაცია. ასე მაგალითად, თუ ბადურაზე მოქმედებს მონოქრომატული სხივი 580 ნმ-ის სიგრძის ტალღით, იგი გააქტივებს კოლბების ორ ტიპს: წითელსა და მწვანეს (სურ. 156). სხივის ტალღური მახასიათებელი ისეთია, რომ წითელი კოლბები აქტივდება არა მაქსიმალურად, არამედ 99 %-ით; მწვანე კოლბები - 42 %-ით, ხოლო ლურჯი - 0 %-ით. ფერადი კოლბების გააქტივების ასეთ კომბინაციას მხედველობის სისტემა აღიქვამს ნარინჯისფერად. ფერადი კოლბების გააქტივების სხვა კომბინაციები სხვა ფერების შეგრძნებას იწვევს ადამიანში.

ფერებისადმი სიბრმავე. ადამიანები, რომელთა ბადურაში ფერის შემგრძნობი სამი ტიპის კოლბებიდან ერთ-ერთი არ არის, ვერ არჩევენ ზოგიერთ ფერს. ასე მაგალითად, თუ ბადურაში არ არის წითელი კოლბები (ასეთ მოვლენას პროტანომალია ეწოდება) ან მწვანე კოლბები (ეს დეიტერანომალია) ადამიანი წითელ ფერს ვერ არჩევს მწვანისაგან. ასეთ შემთხვევებში ამბობენ, რომ პროტანომალია და დეიტერანომალია ახასიათებს წითელ-მწვანე ფერებისადმი სიბრმავე. სპეციალურ აპარატში (ანომალოსკოპში) პროტანომა

ადამიანს წითელი ფერის გარჩევა უჭირს სხვა ფერებისაგან, ხოლო დეიტერანომებს – მწვანე ფერის. ტ რ ი ტ ა ნ ო მ ა ლ ი ა (ლურჯი კოლებების არ არსებობა) მეტად იშვიათ მოვლენას წარმოადგენს. მაგრამ თუ ბადურაში რაღაც მიზეზით განვითარდა ლურჯი კოლებების დეფიციტი, მაშინ ასეთ ადამიანს უჭირს ლურჯ-ყვითელი ფერების გარჩევა.

ფერადი ხედვის დარღვევის სამივე შემთხვევა გენეტიკურ ანომალიას წარმოადგენს. იგი შეჭიდულია X ქრომოსომასთან, რის გამოც მემკვიდრულად გადადის დედის გზით, ხოლო გამოვლინდება მამაკაცებში.

აგზნების გატარება ბადურაში. ჩხირებში და კოლებებში აღძრული დადებითი რეცეპტორული პოტენციალი ელექტროტონურად მოქმედებს ბიპოლარულ ნეირონებზე და მათ გალიზიანებას იწვევს (სურ. 157). გააქტივებულ ბიპოლარულ ნეირონებშიც მხოლოდ ნელი დადებითი პოტენციალი წარმოიშობა. იგი, რეცეპტორული პოტენციალების მსგავსად, ელექტროტონულ ზემოქმედებას ახდენს განგლიოზურ ნეირონებზე და გავრცელებად აგზნებას იწვევს მათში.



სურ. 157. მხედველობითი ინფორმაციის გატარება ბადურაში.

a - პიგმენტური უჯრედების შრე, b - ფოტორეცეპტორული კოლებები, c - ფოტორეცეპტორული ჩხირები, d - ჰორიზონტალური უჯრედი, e - ბიპოლარული უჯრედები, f - ამაკრინული უჯრედები, g - განგლიური უჯრედები, h - მხედველობის ნერვის შემადგენელი აფერენტული ბოჭკოები. განმარტება ტექსტში.

ბადურის ბიპოლარული უჯრედების სტიმულაცია, ბუნებრივ პირობებში, ერთნაირად არ ხდება. ზოგი მათგანი აქტივდება მხოლოდ რეცეპტორული ჩხიერების შემოქმედებით. ასეთი ბიპოლარები განგლიოზურ ნეირონებს ააქტივებს არა უშუალოდ, არამედ ამაკრინული უჯრედების გზით (სურ. 157). ბადურის ასეთი ნეირონული ჯაჭვი დასაწყისს აძლევს მხედველობის იმ აფერენტულ გზას, რომელიც შედგება შედარებით წვრილი ნეირონებისა და აქსონებისაგან. ამიტომაც აგზნების გატარება მათში ნელა ხდება. აღნიშნული აფერენტული გზა ფილოგენეზურად ძველია და თავის ტვინისაკენ ატარებს მხოლოდ რეცეპტორული ჩხირებით მიღებულ შეგრძნებას.

ბადურის მეორე ნერვული გზა იწყება ცენტრალურ ფოსოში განლაგებული კოლბებით (სურ. 157). კოლბებში აღძრული რეცეპტორული პოტენციალი ელექტროტონურად ააქტივებს ბიპოლარულ ნეირონებს, რომელთა აქსონები სინაპსურ კავშირებს ამყარებს უშუალოდ განგლიოზურ უჯრედებთან. ეს გზა ფილოგენეზურად უფრო ახალია; შეიცავს მსხვილ ნეირონებსა და აქსონებს და აგზნებას მნიშვნელოვნად უფროს წრაფად ატარებს.

ცენტრალური ფოსოს ირგვლივ, ბადურის პერიფერიაზე, ისეთი ბიპოლარული უჯრედებიც გვხვდება, რომელიც აქტივდება არა მარტო ფოტორეცეპტორების, არამედ ჰორიზონტალური უჯრედების შემოქმედებითაც, ხოლო თავის მხრივ, განგლიოზური ნეირონების გააქტივებას იწვევს როგორც უშუალოდ, ისე ამაკრინული უჯრედების გზითაც.

განგლიოზური უჯრედების სპონტანური აქტივობა. განგლიოზური უჯრედები სპონტანურადაც განიმუხტება გავრცელებადი აგზნებით. მათი სპონტანური აქტივობა შედარებით დაბალი სიხშირისაა. ფოტოსტიმულაციის პერიოდში მას ემატება სათანადო პატერნისა და შედარებით მაღალი სიხშირის გამოწვეული იმპულსაცია. როგორც სპონტანური, ისე გამოწვეული იმპულსაცია განგლიოზური ნეირონების აქსონებით მიემართება თავის ტვინისაკენ.

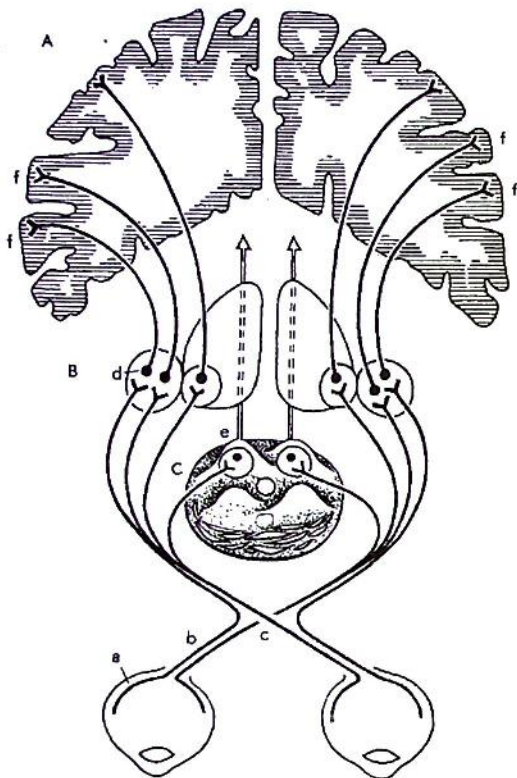
მხედველობის აფერენტული გზის პრინციპული სქემა. ბადურიდან გამოსული აფერენტული ბოჭკოების უმეტესობა ოპტიკური ნერვის გზით მიემართება თავის ტვინისაკენ (სურ. 158). ოპტიკური ქიაზმის (ჯვარედინის) დონეზე, ბადურის მედიალური (ნაზალური) ნაწილიდან გამოსული ბოჭკოები გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე; უერთდება ლატერალური (ტემპორალური) ბადურის აფერენტებს და ოპტიკური ტრაქტის სახით შედის თალამუსის გარეთა დამუხლულ სხეულში. აქ ეს ბოჭკოები სინაპსურ კავშირებს ამყარებს თალამუსის სარელეო ნეირონებთან. ამ ნეირონთა აქსონები კი, ოპტიკური რადიაციის შემადგენლობაში, აღწევს მხედველობითი ქერქის პირველად საპროექციო ზონას.

ოპტიკურ ნერვში გამავალი აფერენტების ნაწილი თავის ტვინში უკავშირდება ფილოგენეზურად უფრო ძველ სტრუქტურებს: ჰიპოთალამუსს, პრეტექტალურ ბირთვებს, ოთხგორაკის წინა ბორცვებს და გარეთა დამუხლული სხეულის ვენტრალურ უბანს.

ამრიგად, მხედველობის აფერენტული სისტემა ორ კომპონენტს შეიცავს: ძველ და ახალ სისტემებს. მხედველობითი აფერენტაციის ძველი სისტემა უკავშირდება შუა ტვინისა და წინა ტვინის ბაზალურ სტრუქტურებს. ეს სისტემა კონტროლს უწევს თვალის შედარებით მარტივ მოტორულ რეფლექსებს. ახალი გზა კი უშუალოდაა დაკავშირებული მხედველობით ქერქთან. მისი

ფუნქცია მნიშვნელოვნად უფრო რთულია. სწორედ ახალი სისტემის საშუალებით აღიქვამს ადამიანი მხედველობითი შეგრძნების ყველა ასპექტს: ფორმას, ფერს, მოძრაობის მიმართულებას და ა.შ.

ლატერალური დამუხლული სხეულის ფუნქცია. ლატერალური



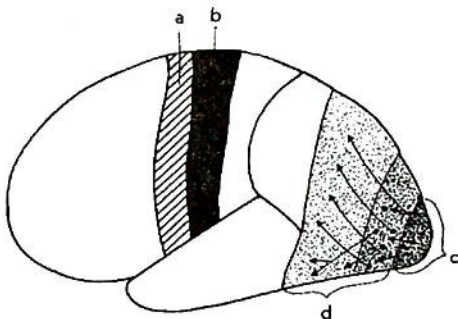
სურ. 158. მხედველობითი ინფორმაციის აფერენტული გზა (სქემა).
 A - ჰემისფეროების ფრონტალური განაკვეთი. B - შუამდებარე ტვინი.
 C - შუა ტვინი.
 a - თვალის ბადურა, b - მხედველობის ნერვი, რომლის ერთი ნაწილი განიცდის გადაჯვარედინებას, მეორე ნაწილი კი გადაჯვარედინების გარეშე აღწევს თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვს, c - მხედველობის ჯვარედინი, d - გარეთა დამუხლული სხეული, e - ოთხგორაკის წინა ბორცვები, f - მხედველობის საპროექციო ქერქული ზონა კეფის წილში.

დამუხლული სხეულის დორსალური განყოფილება ორ ძირითად ფუნქციას ემსახურება:

1. ოპტიკურ ტრაქტში გამავალი ნერვული ბოჭკოებით იგი იღებს მხედველობით ინფორმაციას და ამ ინფორმაციას, ოპტიკური რადიაციის გზით, აგზავნის ვიზუალური ქერქისაკენ;

2. ვიზუალური ქერქისაკენ მიმავალი ინფორმაციის მიმართ ასრულებს ფილტრის ფუნქციას და ოპტიკური აფერენტაციის საერთო ნაკადიდან გამოთიშავს არასაჭირო სიგნალებს.

ვიზუალური ქერქის ორგანიზაცია. მხედველობის საპროექციო ზონა ლოკალიზებულია დიდი ტვინის ქერქის კეფის წილში. იგი ორ ნაწილად იყოფა: პირველად და მეორად საპროექციო ზონებად (სურ. 159).



სურ. 159. კინესთეზიისა და მხედველობის ქერქული ზონები (სქემა).

a - მოტორული ქერქი, b - სომატოსენსორული პირველადი ზონა, c - მხედველობის პირველადი საპროექციო ზონა, d - მხედველობის მეორადი საპროექციო ზონა.

პირველადი ზონა ლოკალიზებულია ბროდმანის მე-17 კელში. იგი თვალეზიდან მომავალი სიგნალების ბოლო ინსტანციაა.

მეორად ზონას სხვაგვარად მხედველობის ასოციაციურ უბანს უწოდებენ. იგი გარს აკრავს პირველად ზონას და ემთხვევა ბროდმანის მე-18 კელს.

თალამუსიდან მიღებული იმპულსები პირველადი ზონიდან, სინაპსური გადართვის შემდეგ, იგზავნება მეორად საპროექციო ზონაში. აქ ხდება მიღებული ინფორმაციის ოპტიკური მნიშვნელობის ანალიზი.

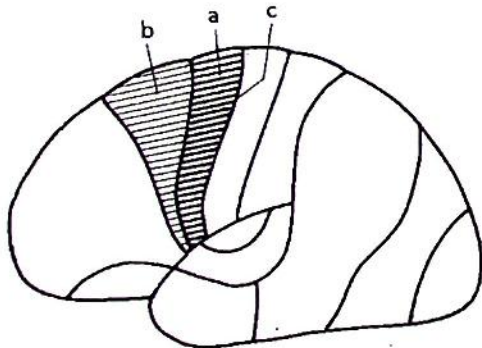
VIII თავი. დიდი ტვინის ქერქის მოძრაობითი ფუნქცია

დიდი ტვინის ქერქი არამარტო მიმღებლობს ინფორმაციას აფერენტული იმპულსების სახით, არამედ, მათი გადამუშავების საფუძველზე, საპასუხო

„ღირექტივებსაც“ უგზავნის ცნს-ის ქვედა განყოფილებებს ამა თუ იმ მოტორული ან სეკრეტორული რეაქციების განსახორციელებლად. ფ რ ი ტ ც - მ ა და გ ი ტ ც ი გ მ ა (1870) და ფ ე რ ი ე მ (1873) ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში აჩვენეს, 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 მოვლანებით კანადელი ნევროლოგის, პ ე ნ ფ ი ლ დ ი ს ა და მისი თანამშრომლების გამოკვლევებით ცნობილი გახდა, რომ ახალი ქერქის ზოგიერთი ფარგლის ლოკალური გაღიზიანება ადამიანებშიც იწვევს კონტრალატერალური კიდურების ამოქმედებას. კლინიკური გამოკვლევებით დადგინდა, რომ როცა ეპილეპსიით შეპყრობილ პაციენტებს ახალი ქერქის ზოგიერთ უბანს აცილებდნენ (ეპილეპსიური კერების ამოკვეთის მიზნით), ხშირად ვლინდებოდა მოტორიკის დამახასიათებელი დარღვევები. დღეისათვის საყოველთად მიღებულია, რომ ქერქის ძირითადი მოტორული ზონა ადამიანებში მოთავსებულია როლანდის ღარის წინ მდებარე პ რ ე ე ც ე ნ ტ რ ა ლ უ რ ხვეულში და შეიცავს ბროდმანის მე-4, მე-6 ველებს (სურ. 160); ხოლო მტაცებლებში – შუბლის წილში, კერძოდ, ჯვარედინი ღარის წინ.

ბუნებრივ პირობებში მოტორული ქერქის უჯრედების ამოქმედება, ძირითადად, იმ იმპულსაციის გავლენით ხდება, რომელიც გამოიშვავდება ქერქის სომატოსენსორულ ზონაში, თალამუსიდან მოსული ინფორმაციის ანალიზის საფუძველზე. მაგრამ თალამოკორტიკალური 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.



სურ. 160. ადამიანის თავის ტვინის მოტორული ზონები.

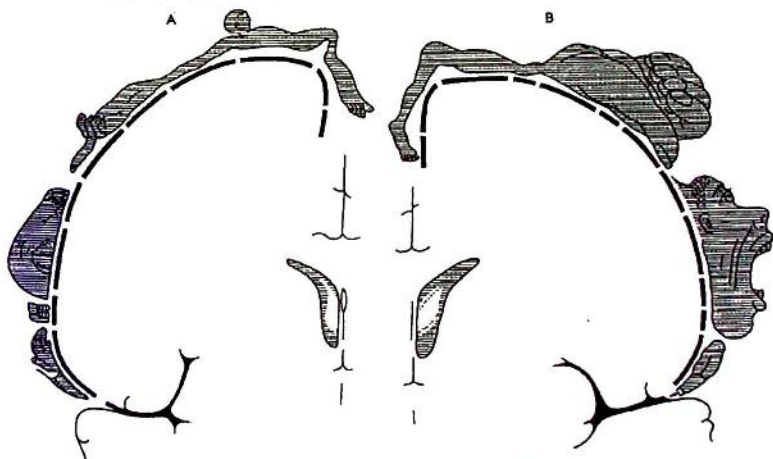
- a - პირველადი მოტორული ზონა, b - დამატებითი მოტორული ზონა,
- c - ცენტრალური ღარი.

ახალი ქერქის მამოძრავებელი ფუნქციის დეტალური შესწავლით დადგინდა მოტორული ქერქის ორი კანონზომიერება: 1. სომატოტოპიური ორგანიზაცია და 2. მრავლობითი წარმომადგენლობა.

სომატოტოპიური ორგანიზაცია გულისხმობს, რომ მოტორულ ქერქში ყველა ორგანოს თავისი პროექცია აქვს და რომ ამ პროექციების ტოპოგრაფიული განაწილება შეესაბამება სხეულის ნაწილების სივრცით ურთიერთობებს (სურ. 161, B). 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 ტვინის ქერქში, ძირითადი მოტორული ზონის გარდა, არსებობს დამატებითი უბნები, რომელთა ლოკალური გალიზიანება აგრეთვე მოტორულ რეაქციებს იწვევს. ქერქის ასეთ უბნებს მეორად მოტორულ ზონებს უწოდებენ, ხოლო ძირითად ზონას – პირველადს.

მოტორული რეაქციების გამოწვევა შეიძლება სენსორული საპროექციო ზონების უშუალო გალიზიანებითაც. ნებისმიერი სენსორულ ზონაში შეიძლება მოიძებნოს წერტილები, რომელთა ლოკალური გალიზიანება ისეთივე მოძრაობებს გამოიწვევს, როგორიც აღმოცენდება ხოლმე ამ ზონის ადეკვატური, ბუნებრივი გალიზიანების საპასუხოდ. ასე მაგალითად, სმენის პერველადი საპროექციო ზონის ზოგიერთი წერტილის გალიზიანებას მოჰყვება თავის მიბრუნება, ყურების მოძრაობა და სხვა. სენსორული ზონების ასეთ წერტილებს მამოძრავებელ წერტილებს უწოდებენ.



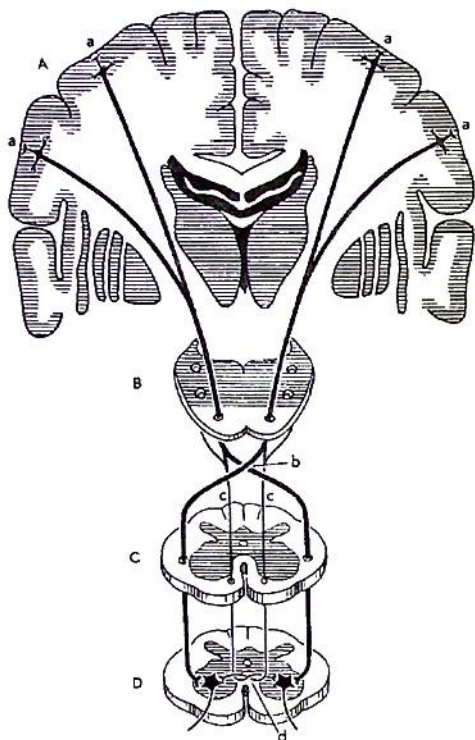
სურ. 161. დიდი ტვინის ქერქის სომატოტოპიური ორგანიზაცია.

A – სენსორული ფუნქციების წარმომადგენლობა უკანა ცენტრალურ ხვეულში.

B – მოტორული ფუნქციების წარმომადგენლობა წინა ცენტრალურ ხვეულში.

ჰომუნკულუსის სხეულის ნაწილები შეესაბამება მოცემულ ფუნქციასა და ლოკალიზაციას ქერქში (პენფილდის მიხედვით).

დამავალი მოტორული გზები. კვლევის ფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური მეთოდების გამოყენებით გამოვლენილია ორი ტიპის გზა, რომლითაც ხორციელდება მოტორული ქერქის ზეგავლენა ზურგის ტვინის მოტონეირონებზე. ერთი გზის საშუალებით ქერქი უშუალოდ არის დაკავშირებული ზურგის ტვინთან. ამიტომ მასში შემავალ ეფერენტულ ბოჭკოებს კორტიკოსპინალურს უწოდებენ. კორტიკოსპინალური ბოჭკოები სენსომოტორული ქერქის ყველა უბნიდან იწყება და მე-5 შრის დიდი პირამიდების (ე.წ. ბეცის



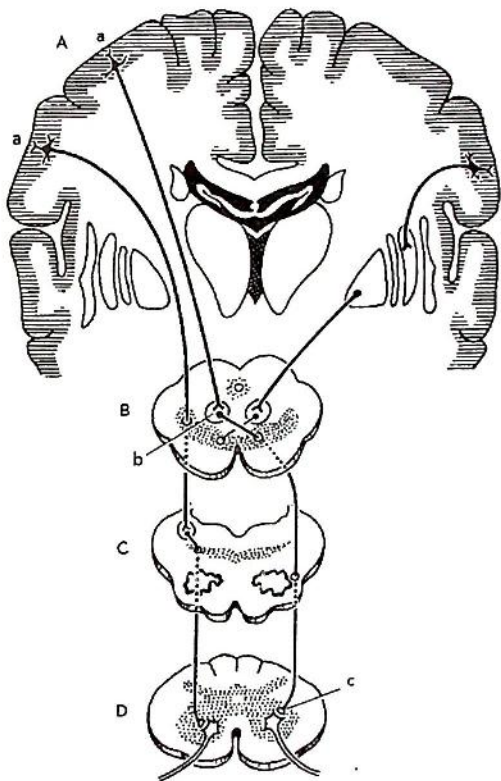
სურ. 162. პირამიდული გზები.

A - ჰემისფეროების ფრონტალური კრილი. B - მოგრძო ტვინის განივკვეთი. C და D - ზურგის ტვინის სეგმენტები.

a - დიდი პირამიდული ნეირონების სხეულები, b - პირამიდული ჯვარედინი, რომლის გზითაც ხდება პირამიდული ბოჭკოების უმრავლესობის გადასვლა კონტრალატერალურ მხარეზე, c - პირამიდული ბოჭკოები, რომლებიც ზურგის ტვინის სათანადო სეგმენტს აღწევს იპსილატერალურად, d - პირამიდული ბოჭკოების გადაჯვარედინება ზურგის ტვინის სეგმენტის დონეზე.

უჯრედების) აქსონებით არის წარმოდგენილი.

ქერქიდან გამოსვლის შემდეგ აღნიშნული ბოჭკოები გადის შიგნითა კაპსულას, შუა ტვინის ფეხებს, ვაროლის ზიდს და მოგრძო ტვინის „პირამიდებს“ (ეს უკანასკნელები მოგრძო ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე გარკვეულ ამობურცულობას ქმნის). მოგრძო ტვინის ქვედა საზღვართან ამ ბოჭკოების უმრავლესობა (75 - 90 %) გადაჯვარედინდება, რის შედეგადაც



სურ. 163. ექსტრაპირამიდული გზები.

A - ჰემისფეროების ფრონტალური ჭრილი. B - შუა ტვინი, C - მოგრძო ტვინი, D - ზურგის ტვინის სეგმენტი.

a - დიდი პირამიდული ნეირონების სხეულები, b - პირამიდული აქსონის სინაპსური დაბოლოება ექსტრაპირამიდული გზის მეორე ნეირონის სხეულზე, რომლის აქსონი მთავრდება ზურგის ტვინში (c).

იქმნება ე.წ. პირამიდული ჯვარედინი. გადაჯვარედინებული ბოჭკოები ზურგის ტვინში ეშვება თეთრი ნივთიერების ლატერალური ლარის გავლით; გადაჯვარედინებული ბოჭკოები კი – წინა მედიალური ლარის გავლით. სათანადო სეგმენტის დონეზე ამ ბოჭკოების დიდი ნაწილიც გადადის მეორე მხარეზე, რითაც მნიშვნელოვნად იზრდება გადაჯვარედინებული ბოჭკოების რიცხვი. მთელ ამ მოტორულ გზას პირამიდულს უწოდებენ (სურ. 162).

ადამიანში და უმაღლეს პრიმატებში პირამიდული გზის ნაწილი უშუალოდ მოტონეირონებზე მთავრდება. დანარჩენი ბოჭკოები, ისევე როგორც სხვა ძუძუმწოვრებში მთელი პირამიდული გზა, მოტონეირონებს უკავშირდება შუამდებარე უჯრედების საშუალებით.

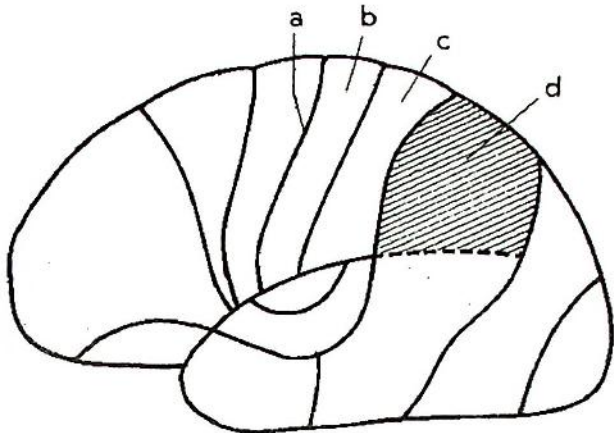
მეორე ტიპის გზა, რომელსაც ექსტრაპირამიდულს უწოდებენ, გაწვევების გარეშე არ აღწევს ზურგის ტვინს (სურ. 163). ასეთი გზის ეფერენტული ბოჭკოები ქერქის სხვადასხვა ზონიდან გამოდის და სინაპსებით მთავრდება რომელიმე ქერქქვეშა ბირთვის (მაგ., წითელი ბირთვის) უჯრედებზე. ამ უკანასკნელთა აქსონები კი დაკავშირებულია სპინალურ ნეირონებთან. ექსტრაპირამიდული გზა შეიძლება უფრო რთულადაც იყოს წარმოდგენილი და სინაპსურ გადართვას რამდენიმე ქერქქვეშა ბირთვში განიცდიდეს.

კორტიკოსპინალური გზების ფიზიოლოგიური ეფექტის შესახებ მიღებულია, რომ მათი საშუალებით დიდი ტვინის ქერქი აადვილებს მომხრელი კუნთების ო მოტონეირონებს და აკავებს გამშლელებს.

ქერქის ასოციაციური ველები

უმაღლეს ძუძუმწოვრებში საპროექციო ზონებს დიდი ტვინის ქერქის მხოლოდ ნაწილი აქვს დაკავებული. მათ შორის არსებული ველები უშუალოდ არ იღებს ამავალ სენსორულ აფერენტებს, არც მოტორულ გზებს აძლევს დასაწყისს. მათი აფერენტული კავშირები, ძირითადად, წარმოდგენილია ინტრაკორტიკალური და არასპეციფიკური თალამოკორტიკალური ბოჭკოებით. ქერქის ასეთმა ზონებმა ძლიერი განვითარება განიცადა ფილოგენეზის პროცესში. ადამიანებში მათ დიდი ტვინის ქერქის უდიდესი ფართობი უჭირავთ. ასეთი ველები მოთავსებულია ქერქის თხემკეფის, საფეთქლის და შუბლის წინა წილებში. მათი ფუნქციის შესახებ ბევრი რამ გაურკვეველია. ჯერ კიდევ მე-19 საუკუნეში ვარაუდობდნენ, რომ ასეთ ზონებში ხდება სხვადასხვა მოდალობის გაღიზიანებით მიღებული ინფორმაციის თავმოყრა, ერთმანეთთან დაკავშირება და აღქმული ობიექტის ან მისი რომელიმე ნაწილის ერთიანი ხატის შექმნა. ამიტომაც ასეთ ველებს ასოციაციური უწოდეს.

პარიეტოქორტიკალი (თხემკეფის) ასოციაციური ზონა მდებარეობს დიდი ტვინის ქერქის უკანა ნახევარში (სურ. 164). წინიდან მას ესაზღვრება სომატოსენსორული ზონები, უკანა მხრიდან – მხედველობის ზონა, ხოლო ლატერალურად – საფეთქლის წილი. თხემკეფის ასოციაციური ზონა სენსომოტორული და მხედველობითი ქერქიდან იღებს ნაწილობრივად გაანა-



სურ. 164. a - ცენტრალური ღარი, b - პირველადი სომატოსენსორული ზონა, c - მეორადი სომატოსენსორული ზონა, d - თხემ-კეფის ასოციაციური ზონა.

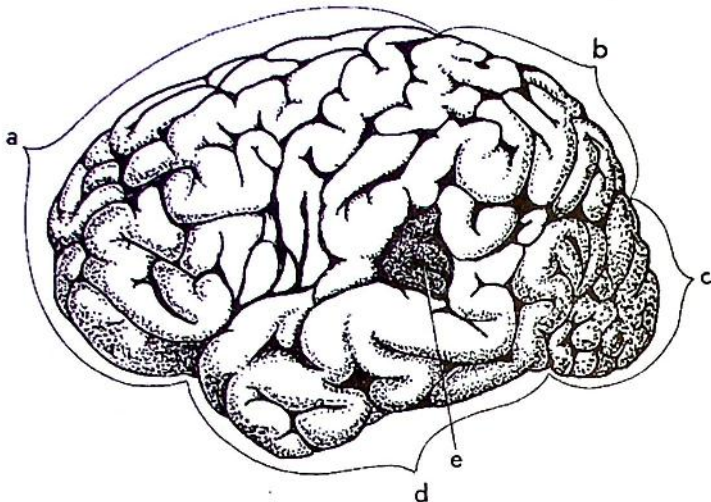
ლიზებულ ინფორმაციებს და მათი ინტეგრაციის საფუძველზე ადგენს სხეულისა და მისი ნაწილების სივრცით კოორდინატებს.

ტ ე მ პ ო რ ა ლ უ რ ი (საფეთქლის) ასოციაციური ზონა სოთავსებულია საფეთქლის ზედა ხვეულის უკანა განყოფილებაში (სურ. 165). აქ ერთმანეთთან კონტაქტში მოდის სომატოსენსორული, მხედველობითი და სმენითი ასოციაციური ზონები. ქერქის აღნიშნული უბანი სხვადასხვა სახელითაა ცნობილი: ზოგადი ინტერპრეტაციული ზონა, ცოდნის ზონა და სხვა. ყველაზე პოპულარულია ტერმინი ვერნიკეს ზონა.

ვერნიკეს ზონა განსაკუთრებით ძლიერაა განვითარებული ე.წ. დომინანტურ ჰემისფეროში, ე.ი. „მემარჯვენე“ ადამიანების შემთხვევაში - მარცხენა ჰემისფეროში.

ვერნიკეს ზონის დაზიანების შემდეგ, ადამიანს შეიძლება სრულყოფილად ესმოდეს და არჩევდეს სხვადასხვა სიტყვებს, მაგრამ არ შეუძლია მათი მნიშვნელობების გაერთიანება ერთ აზრში. აღნიშნული დაზიანების შემთხვევაში ზოგიერთი ადამიანი ახერხებს დაბეჭდილი სიტყვების წაკითხვას, მაგრამ ამ სიტყვების კომპლექსით გამოთქმულ აზრს ვერ ხვდება.

ვერნიკეს ზონის ელექტრული გაღიზიანება ნორმალურ ადამიანებში ზოგჯერ იწვევს რთული ფიქრების აღძვრას. ეს ფიქრები შეიძლება შეიცავდეს ბავშვობის დროს აღქმული სიტუაციის ვიზუალურ გახსენებას, ბევრით ჰალუცინაციებს, ან სხვა პირის მიერ წარმოთქმულ სიტყვებს და ა.შ. ამრიგად, ვერნიკეს ზონის გააქტივებას შეუძლია გამოიწვიოს სხვადასხვა მოდალობის სენსორული მოვლენების რეპროდუქცია მიუხედავად იმისა, რომ ამ მოვლენების კვალი შემონახულია თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებში.



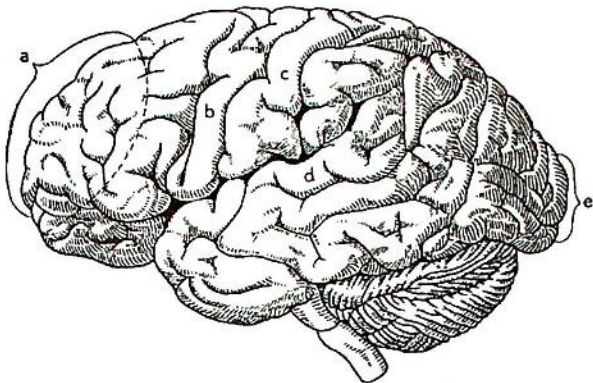
სურ. 165. a - შუბლის წილი, b - თხემის წილი, c - კეფის წილი, d - საფეკლის წილი, e - ვერნიკეს ზონა.

პ რ ე ფ რ ო ნ ტ ა ლ უ რ ი (შუბლისწინა) ასოციაციური ზონა ლოკალიზებულია შუბლის წილის წინა პოლუსზე (სურ. 166) და დიდი მნიშვნელობა აქვს ადამიანის მიზანმიმართული მოძრაობებისათვის. იგი ქერქქვეშა სტრუქტურებიდან იღებს ინფორმაციას სივრცეში სხეულის მდებარეობის შესახებ და, მოტორულ ქერქთან მჭიდრო კავშირში, გეგმავს რთული პატერნებისა და თანმიმდევრობის მოტორულ რეაქციებს.

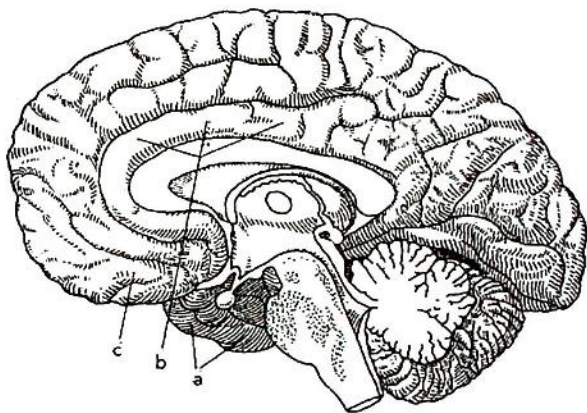
პრეფრონტალური ასოციაციური ზონა მონაწილეობს, აგრეთვე, გარკვეული ტიპის აზროვნებით პროცესებში. კერძოდ აქ ხდება ქერქის სხვადასხვა უბნებიდან მოსული არამოტორული ინფორმაციის დეტალური ანალიზი (არამოტორული ტიპის „აზროვნება“), რასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს მიზანმიმართული მოტორული აქტების დასაგეგმად.

ლიმბური ასოციაციური ზონა ლიმბური სისტემის ნაწილია და მოთავსებულია: საფეთქლის წილის წინა პოლუსზე, შუბლის წილის ვენტრალურ ნაწილში, აგრეთვე ჰემისფეროს მედიალურ ზედაპირზე მდებარე სარტყლისებრ ხვეულში (სურ. 167). ლიმბური ასოციაციური ზონა მონაწილეობს ორგანიზმის ქცევით, მოტივაციურ და ემოციურ რეაქციებში.

ბროკას ზონა. პრეფრონტალური ქერქის უკანა ლატერალური უბანი ანუ ბროკას ზონა (სურ. 168) სპეციფიკურ ნერვულ ბადეს შეიცავს, რომლის ფუნქციაა სიტყვების ფორმირება. სწორედ აქ ხდება ცალკეული სიტყვებისა და მოკლე ფრაზების შესაბამისი მოტორული პატერნების დაგეგმვა და სათანადო იმპულსაციის გენერირება. ასეთი ფუნქციის გამო ბროკას ზონას მეტყველებლის ცენტრად მიიჩნევენ.

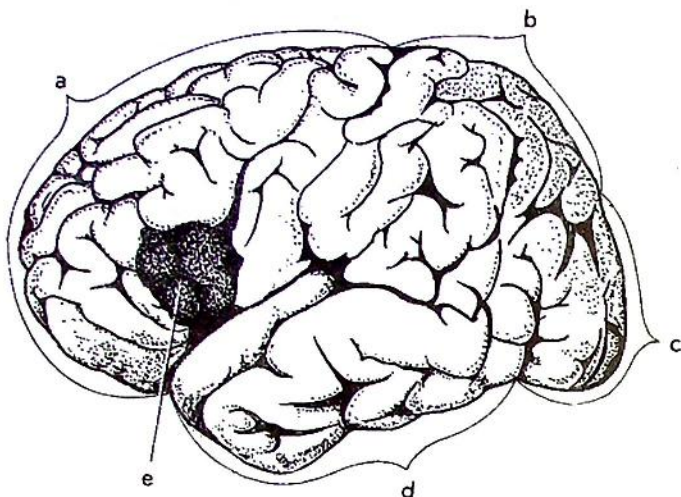


სურ. 166. a - ქერქის პრეფრონტალური ასოციაციური ზონა, b - პრეცენტრალური ხვეული, c - პოსტცენტრალური ხვეული, d - საფეთქლის ზედა ხვეული, e -



სურ. 167. მარჯვენა ჰემისფეროს მედიალური ზედაპირი. ლიმბური ასოციაციური ზონის სამი კომპონენტი: a - საფეთქლის წილის ცენტრალური განყოფილება, b - სარტყლისებრი ხვეული, c - შუბლის წილის ცენტრალური განყოფილება.

ბროკას ზონა მჭიდრო კავშირშია ვერნიკეს ზონასთან, რომელიც მეტყველების (ენის) აზრობრივ ცენტრად განიხილება. ანგულარული ხვეული. თხემის წილის წინა ნაწილის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან რგოლს ანგულარული ხვეული წარმოადგენს (სურ. 169).

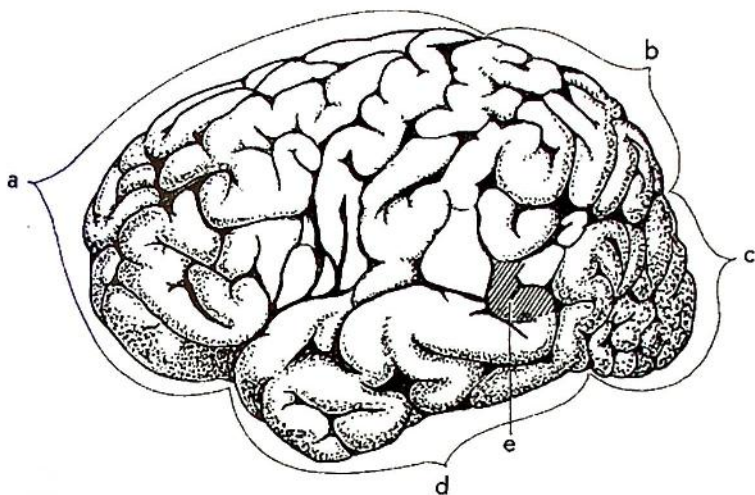


სურ. 168. დიდი ტვინის ნახევარსფერო. a - შუბლის წილი; b - თხემის წილი; c - კეფის წილი; d - საფეთქლის წილი. e - მეტყველების ცენტრი (ბროკას ზონა).

ანგულარული ზვეული მოთავსებულია უშუალოდ ვერნიკეს ზონის უკან. აქედან იგი შედის მხედველობის ზონაში და ქმნის ვერნიკესა და მხედველობის ზონების დამაკავშირებელ გზას. ადამიანი, რომელიც ანგულარული ზვეული დაზიანებულია, მაგრამ შენარჩუნებული აქვს ვერნიკეს ზონა, კარგად აცნობიერებს სმენით ინფორმაციას, მაგრამ ბლოკირებული აქვს მხედველობითი ინფორმაციის მატარებელი გზა მხედველობისა და ვერნიკეს ზონებს შორის. ასეთ ადამიანს შეუძლია სიტყვების წაკითხვა, მაგრამ ვერ აცნობიერებს მათ შინაარსს. ასეთ პათოლოგიას დ ი ს ლ ე ქ ც ი ა ს ანუ სიტყვიერ სიბრმავეს უწოდებენ.

დომინანტური ჰემისფეროს დაზიანება. ვერნიკეს ზონა და ანგულარული ზვეული, ისევე როგორც მეტყველებისა და მოტორული რეაქციების მაკონტროლებელი სტრუქტურები, უფრო მძლავრადაა დიფერენცირებული ერთ-ერთ ჰემისფეროში. ასეთ ჰემისფეროს დ ო მ ი ნ ა ნ ტ უ რ ს უწოდებენ. ადამიანთა 95 %-ში დომინანტურია მარცხენა ჰემისფერო. დანარჩენ 5 %-ში ორივე ჰემისფერო თანაბრად არის განვითარებული ან დომინანტურია მარჯვენა ჰემისფერო.

ზრდასრულ ადამიანთა დომინანტურ ჰემისფეროში ვერნიკეს ზონის დაზიანება იწვევს თითქმის ყველა ინტელექტუალური ფუნქციის დაკარგვას, რომლებიც დაკავშირებულია მეტყველებასთან ან ისეთი ვერბალური სიმბოლოებით მანიპულაციასთან, როგორიცაა: კითხვა, მათემატიკური ოპერაციების წარმო-



სურ. 169. a - შუბლის წილი, b - თხემის წილი, c - კეფის წილი, d - საფეთქლის წილი, e - ანგულარული ხვეული.

ება და ლოგიკურ პრობლემებზე ფიქრი. არადომინანტური ჰემისფერო კი, არსებულ მოსაზრებების მიხედვით, მნიშვნელოვანია მუსიკის ინტერპრეტაციისათვის, არავერბალური მოვლენების, ადამიანთა ხმების ინტონაციის ინტერპრეტაციისათვის და სხვა.

უმაღლესი ინტელექტუალური ფუნქციების სავარაუდო სუბსტრატი დიდი ხნის განმავლობაში ითვლებოდა, რომ ადამიანში უმაღლესი ინტელექტუალური ფუნქციები დაკავშირებულია პრეფრონტალურ ქერქთან. ეს მოსაზრება, ძირითადად, ეყრდნობოდა იმ ფაქტს, რომ ადამიანის თავის ტვინში პრეფრონტალური განყოფილება გაცილებით უფრო მძლავრადაა განვითარებული, ვიდრე პრიმატებში. მრავალრიცხოვანი გამოკვლევების მიუხედავად ჯერ-ჯერობთ ვერ მოხერხდა იმის ჩვენება, რომ პრეფრონტალური ქერქი უფრო მნიშვნელოვანია ინტელექტისათვის, ვიდრე ქერქის სხვა ზონები. სინამდვილეში აღოჩნდა, რომ დომინანტურ ხვეულში ვერნიკეს ზონისა და ანგულარული ხვეულის დაზიანება გაცილებით მეტ ზიანს აყენებს ინტელექტს, ვიდრე პრეფრონტალური ქერქის დაზიანება. ცხადია ეს არ უარყოფს პრეფრონტალური ქერქს დიდ მნიშვნელობას ინტელექტუალური ფუნქციებისათვის.

IX თავი. თავის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება

დასწავლა და მეხსიერება

ევოლუციური განვითარების მაღალ საფეხურზე მყოფი ხერხემლიანი ცხოველები მემკვიდრეობით იღებენ სხვადასხვა სირთულის რეფლექსურ მექანიზმებს. გარემოსთან ორგანიზმის ურთიერთობის ყველა კონკრეტულ შემთხვევაში სათანადო რეფლექსები ერთიანდება კოორდინირებულ აქტებად და ვლინდება გარკვეული ქცევების სახით. მაგრამ ზრდასრულ ცხოველთა ქცევების მრავალფეროვნება არ ამოიწურება იმ რეაქციებით, რომლებიც ცხოველებს დაბადებითვე დაჰყვება. ონტოგენეზის პოსტნატალურ პერიოდში მიღებული მდიდარი გამოცდილების საფუძველზე მათ დამატებითი რეფლექსები უმუშავდებათ. ახლადშეძენილი რეფლექსებით კიდევ უფრო მრავალფეროვანი ხდება ცხოველის ქცევა, რაც აადვილებს მის შეგუებას გარემოს ცვალებად პირობებთან.

ქცევის შეგუებით ცვლილებას, რომელიც განპირობებულია ცხოველის ინდივიდური გამოცდილებით, დასწავლა ეწოდება.

დასწავლის პროცესთან მჭიდრო კავშირშია მეხსიერება სწორედ მეხსიერების საშუალებით გროვდება წარსული გამოცდილება, რომლის საფუძველზეც ხდება ქცევის შეგუებითი ცვლილებები. აღნიშნული ფუნქციის გამო მეხსიერებას შემდეგნაირად განმარტავენ:

მეხსიერება არის წარსული გამოცდილების შესახებ ინფორმაციის შენახვა და ამოკითხვა.

დასწავლა და მეხსიერება, ისევე როგორც ნებისმიერი ფსიქიკური მოვლენა დაკავშირებულია ცნს-თან. ცნობილია, რომ ცნს-ში ნეირონთა ფუნქციური კომპლექსები სპეციფიკურ ნერვულ წრეებს ქმნის, სადაც ნეირონები სინაპსებით არის ერთმანეთთან დაკავშირებული. ნეიროფიზიოლოგთა უმეტესობის ვარაუდით სწორედ ამ სინაპსების პლასტიკური ცვლილებები უნდა ედოს საფუძველად დასწავლასა და მეხსიერებას.

მეხსიერების არსი და ფორმები. მრავალი საგანი ან მოვლენა ისე შემოინახება მეხსიერებაში, რომ ზოგჯერ ვერც კი ვგრძნობთ მას. ჰიპნოზით ან რაიმე სხვა ზემოქმედებით ზოგჯერ ხერხდება ისეთი მოვლენების გაისვენება, რომელიც დიდი ხანია დავიწყებული იყო. ასეთი ფაქტები დაედო საფუძველად მეხსიერების კვალის თეორიას. ამ თეორიის მიხედვით კარშეობიექტის 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 ენკრაფსას ხშირად ადარებენ მაგნიტურ ფირზე ჩანაწერს, რომლის რეპროდუქცია შესაძლებელია სურვილისამებრ.

მეხსიერება რთული ფენომენია. იგი შეიძლება სამ ბლოკად დაიყოს: 1. კვალის ფიქსაცია (როცა ხდება აღქმული მოვლენის კვალის გამყარება ანუ კოსო-

ლიდაცია), 2. კვალის რეტენცია (შენახვა) და 3. კვალის რეპროდუქცია (ამოკითხვა).

ცხოველები გარეშე საგნებს და მოვლენებს სხვადასხვა პირობებში აღიქვამენ. ამიტომ მათ ნერვულ სისტემაში კვალის დაფიქსირების მოლეკულური საფუძველი და რეტენციის ხანგრძლივობა შეიძლება განსხვავებული იყოს. იმის გამო, რომ მეხსიერების ფორმების შესახებ ავტორთა შორის ერთიანი აზრი არ არსებობს, მიზანშეწონილია მეხსიერების იმ ორი ფორმის განხილვა, რომლებიც საყოველთაოდაა აღიარებული. ეს ფორმებია: მოკლევადიანი და გრძელვადიანი მეხსიერება.

მეხსიერება მოკლევადიანია იმ შემთხვევაში, როცა აღქმული მოვლენის კვალი ინახება მცირე ხნით და მისი რეპროდუქცია შესაძლებელია მხოლოდ რამდენიმე სეკუნდის ან რამდენიმე წუთის განმავლობაში.

გრძელვადიანია მეხსიერება, როცა აღქმული მოვლენების კვალი ინახება ხანგრძლივად, ზოგჯერ მთელი სიცოცხლის განმავლობაშიც კი.

მეხსიერების მოლეკულური საფუძვლები ჯერ დადგენილი არ არის. ვარაუდობენ, რომ მოკლევადიანი მეხსიერება დაკავშირებული უნდა იყოს გააქტივებულ ნერვულ წრეებში სინაპსების პოსტტეტანურ პოტენციალისთან. გრძელვადიანი მეხსიერება კი, არსებული ვარაუდის მიხედვით, განპირობებული უნდა იყოს გააქტივებულ ნერვულ წრეებში მომხდარი სტრუქტურული ცვლილებებით.

დასწავლის ფორმები. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე გამოვლენილია დასწავლის რამდენიმე ფორმა, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდება არამარტო დასწავლის მიმდინარეობით, არამედ მიღებული შედეგითაც ანუ ათვისებული ქცევების ნაირგვარობით. დღეისათვის დასწავლის შემდეგი ფორმებია ცნობილი: 1. იმპრინტი (შთაბეჭდვა), 2. ლატენტიური (ფარული) დასწავლა, 3. ვიკარული (სხვაზე დაკვირვებით) დასწავლა და 4. ასოციაციური დასწავლა.

იმპრინტი

იმპრინტი ვლინდება მხოლოდ ადრეული პოსტნატალური ონტოგენეზის გარკვეულ მონაკვეთში. თუ ამ კრიტიკულ პერიოდში არ განხორციელდა შთაბეჭდვა, მაშინ სათანადო ქცევის შემდგომი განვითარება მეტნაკლებად ირღვევა. იმპრინტი დიდ როლს თამაშობს ინდივიდის სიცოცხლეში. მასზეა დამოკიდებული მშობლებთან მიჯაჭვის ბიოლოგიური მოვლენა. ახალშობილი ორგანიზმების მიჯაჭვა იმპრინტინგის გზით შეიძლება მოხდეს არაცოცხალ საგნებთანაც კი, თუ ეს საგნები ფორმის მიხედვით მსგავსებას იჩენს მშობელ ინდივიდებთან. მაგალითად, თუ ახლად გამოჩეკილი წიწილის მხედველობის არეში ბურთი მოძრაობს, ხდება წიწილას მიჯაჭვა მასთან. ამის შემდეგ იგი ისევე დასდევს ბურთს, როგორც ჩვეულებრივ პირობებში – კრუსს.

იმპრინტი შეიძლება განხორციელდეს არამარტო მხედველობითი, არამედ სმენითი, ყნოსვითი და სხვა ანალიზატორების საშუალებითაც. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენს მგალობელი ფრინველების მიერ გალობის

დასწავლა. თუ „მრავალ მუხლიანი“ (მრავალფეროვანი) გალობის დასწავლა არ მოხდა ბარტყობის პერიოდში, მაშინ ასეთი ფრინველის გალობა მნიშვნელოვნად „პრიმიტიული“ რჩება.

ლატენტური დასწავლა

დასწავლის თავისებური ფორმა კლინდება, როცა ცხოველს (მაგ.თაგვს) ათავსებენ ლაბირინთში. ასეთ პირობებში თავივე ცდილობს თავი დააღწიოს ლაბირინთს და გარკვეული ხნის შემდეგ ახერხებს კიდეც ლაბირინთიდან გამოსვლას. მთელ ამ პერიოდში არ მკლავნდება დასწავლის არავითარი ნიშნები. მაგრამ როგორც ირკვევა, აღნიშნულ სიტუაციაში ცხოველის ტვინში ხდება გარკვეული ცვლილებები, რომელიც ლატენტური ანუ ფარული დასწავლის ხასიათს ატარებს. ამას ამტკიცებს ის ფაქტი, რომ თუ ამ ცხოველს კვლავ მოვათავსებთ ანალოგიურ ლაბირინთში, იგი უფრო ადვილად გადაწყვეტს მის წინ დასმულ ამოცანას – გაცილებით უფრო მალე დააღწევს თავს ლაბირინთს.

ვიკარული დასწავლა

რაიმე მარტივი რეაქციის ან რთული ქცევის დასწავლა შეიძლება განხორციელდეს არა მარტო საკუთარი გამოცდილების საფუძველზე, არამედ სხვის მოქმედებაზე დაკვირვებითაც. დასწავლის ეს ფორმა ეფექტურია ადამიანებში; გაცილებით ძნელად კლინდება უმაღლეს მუქმწოვრებში და საერთოდ არ ახასიათებს დაბალი განვითარების ხერხემლიანებს – მით უმეტეს უხერხემლოებს.

ასოციაციური დასწავლა

ასოციაციურ დასწავლას საფუძვლად უდევს ცხოველზე ორი გამღიზიანებლის მოქმედების შეუღლება, რაც სპეციფიკურ ცვლილებებს იწვევს თავის ტვინის შესაბამის უბნებში. ასოციაციური დასწავლა არ არის ერთგვაროვანი. მასში დასწავლის სამ ქვეტიპს გამოყოფენ: 1. პირობითრეფლექსურს, 2. ხატი-მიერს და 3. უარყოფით ემოციურს (ანუ ავერსიულს).

პირობითრეფლექსური დასწავლა. პირობითრეფლექსური დასწავლა შეიძლება ორგვარად მიმდინარეობდეს. დასწავლის ერთი ფორმა, რომელსაც რ ე ს პ ო ნ დ ე ნ ტ უ ლ ს უწოდებენ, აღმოჩენილ იქნა მე-20 საუკუნის დასაწყისში ი. პ ა ვ ლ ო ვ ი ს მიერ. ასეთი დასწავლის შედეგად ცხოველს უმუშავდება ახალი ტიპის რეფლექსი, რომელსაც კ ლ ა ს ი კ უ რ პ ი რ ო ბ ი თ რ ე ფ ლ ექ ს ს უწოდებენ.

პირობითრეფლექსური დასწავლის მეორე ფორმა ოპერანტული სახელით არის ცნობილი, ვინაიდან დასწავლის პროცესში თვითონ ცხოველი მონაწილეობს აქტიურად. იგი ეჩვევა გარკვეული მოტორული აქტის შესრულებას, რომლის დახმარებითაც წყვეტს მის წინ დასმულ ამოცანას. ასეთ პირობებში გამოუმუშავებულ რეაქციას ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი ეწოდება.

თანდაყოლილი და შეძენილი რეფლექსების არსი. ცხოველს, რომელსაც მოცილებული აქვს დიდი ტვინის ქერქი, შეუძლია განახორციელოს მხოლოდ ისეთი რეფლექსური აქტები, რომელთა ნერვული მექანიზმები მას დაბადებითვე აქვს და რომლებიც ცხოველთა მოცემულ სახეობას გამოუმუშავდა ფილოგენეზური განვითარების პროცესში. ასეთი რეფლექსების გამოვლენისათვის სრულიად არ არის საჭირო ინდივიდის პირადი გამოცდილება. ამიტომ უწოდებენ მათ თანშობილ რეფლექსებს ანუ, ი.პავლოვის ტერმინოლოგიით, უპირობო რეფლექსებს.

თანშობილი რეფლექსები შედარებით მცირერიცხოვანია და ვერ უზრუნველყოფს ორგანიზმის შეგუებას გარე სამყაროს მრავალფეროვან და ცვალებად პირობებთან. გარე პირობებთან ორგანიზმის შეგუებისათვის ძირითადი მნიშვნელობა აქვს იმ რეფლექსურ აქტებს, რომლებიც დამატებით გამოუმუშავდებათ ცხოველებს პირადი გამოცდილების საფუძველზე და რომლებსაც ი.პავლოვი პირობით რეფლექსებს, ხოლო იბერიტაშვილი ინდივიდური გამოცდილებით შეძენილ რეფლექსებს უწოდებდა.

საორიენტაციო რეფლექსის არსი. ნებისმიერი მოდალობის უჩვეულო, მაგრამ არაღამაზიანებელი გაღიზიანება ცხოველში დამახასიათებელ რეაქციას იწვევს, რაც გამოიხატება: ცხოველის დაყურადებით, ყურებისა და ნესტოების მოძრაობებით, თავის, თვალებისა და ზოგჯერ მთელი ტანის მიბრუნებით გამღიზიანებლისაკენ. 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 გაურბის გაღიზიანებას, არამედ ცდილობს უკეთ აღიქვას იგი და „გაერკვეს“ მის რაობაში. ასეთ რეაქციას საორიენტაციო რეფლექსს უწოდებენ. ი.პავლოვი მას ხატოვნად „რა არის რეფლექსს“ უწოდებდა იმის აღსანიშნავად, რომ ცხოველის ქცევა მიმართულია გაღიზიანების არსის გამოსაკვლევად.

ძუძუმწოვარ ცხოველებში თითქმის ყველა საორიენტაციო რეფლექსი დიდი ტვინის ქერქის მონაწილეობით ხორციელდება. ცნობილია, რომ დეკორტიკაციის ანუ დიდი ტვინის ქერქის მოცილების შემდეგ ძაღლებსა და კატებს უქრებათ საორიენტაციო რეფლექსები. შედარებით დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიანებში, რომელთაც დიდი ტვინის ქერქი სუსტად აქვთ განვითარებული, საორიენტაციო რეფლექსი შეიძლება აღმოცენდეს დეკორტიკაციის შემდეგაც. უფრო დაბალ ხერხემლიანებს, როგორცაა თევზები და ამფიბიები, საერთოდ არ ახასიათებთ 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 ზღვება მუდამ, თუ საორიენტაციო რეაქციას თან არ სდევს ცხოველისათვის ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი: საკვების მიღება, დამაზიანებელი აგენტისაგან განრიდება და სხვა. იმ შემთხვევაში კი, როცა უჩვეულო გაღიზიანება, 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 გამეორების შედეგად. საყურადღებოა, რომ ჩაქრობას განიცდის საორიენტაციო რეფლექსის ყველა კომპონენტი, როგორც სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, ისე ელექტროგრაფიული კორელატები. ასე მაგალითად, მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი მღვიმარი ადამიანის ელექტროენცეფალოგრამა, ძირითადად, წარმოდგენილია α აქტივობით (8 - 13 ჰც). უჩვეულო მოულოდნელი გაღიზიანება საორიენტაციო რეაქციას იწვევს მასში, რაც გამოვლინდება: კუნთური ტონუსის ამაღლებით, გულის ცემის გახშირებით, ეეგ-ში α ტალღების გაქრობით და მათ ნაცვლად β აქტივობის (14 - 30 ჰც) გაჩენით. გაღიზიანების რამდენჯერმე გამეორების შედეგად სუსტდება და ქრება არამართო სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, არამედ ელექტროგრაფიული ეფექტიც - გაღიზიანება აღარ იწვევს α აქტივობის გაქრობას ანუ ალფა-ბლოკადას.

გაღიზიანების მიმართ შეჩვევის მოკლენას ჰ ა ბ ი ტ უ ა ც ი ა ეწოდება. ზოგიერთი მკვლევარი ჰაბიტუაციას „უარყოფით“ დასწავლასთან აიგივებს, რადგან მათი აზრით ცოცხალი ორგანიზმი სწავლობს, რომ ამ გაღიზიანებას მისთვის არავითარი მნიშვნელობა არა აქვს.

„უპირობო“ და „პირობითი“ გაღიზიანების არსი. ტერმინი „უპირობო გაღიზიანება“ იპპალოვს ეკუთვნის. იგი ამ ტერმინის აბსოლუტური მნიშვნელობით არ ხმარობდა. ნებისმიერი გაღიზიანება მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ შეიძლება იყოს „უპირობო“. მაგალითად, ელექტრული დენის პირველივე მოქმედება ორგანიზმზე თავდაცვითი რეაქციების აღძვრას იწვევს, ამიტომ იგი „უპირობო გაღიზიანებაა“ დაცვითი რეფლექსისათვის. ამავე მიზეზით, საკვების მოხვედრა პირის ღრუში „უპირობოა“ კვებითი რეფლექსისათვის, კაშკაშა სინათლე კი - გუგის რეფლექსისათვის და ა.შ.

ამრიგად, ნებისმიერი რეფლექსის მიმართ უ პ ი რ ო ბ ო გ ა მ ღ ი ზ ი ა ნ ე - ბ ე ლ ი ეწოდება ისეთ აგენტს, რომელიც ამ რეფლექსს იწვევს თანშობილი ნერვული მექანიზმებით.

ფარდობითი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ტერმინს - „ინდიფერენტული გამღიზიანებელი“. აბსოლუტურად ინდიფერენტული გამღიზიანებელი არ არსებობს, რადგან გარეშე აგენტი თუ არავითარ ეფექტს არ იწვევს ორგანიზმში, იგი არც არის გამღიზიანებელი. გაღიზიანება შეიძლება ინდიფერენტული იყოს მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ. ასე მაგალითად, თავდაცვის რეფლექსის გამომწვევი მტკივნეული გაღიზიანება ინდიფერენტულია კვებითი რეაქციების მიმართ. საკვების მიღება კი ინდიფერენტულია დაცვითი რეფლექსისათვის.

მაშასადამე, ნებისმიერი რეფლექსისათვის ინდიფერენტულია ყველა ის გამღიზიანებელი, რომელიც არ იწვევს ამ რეფლექსს ცხოველის წინასწარი გამოცდილების გარეშე.

კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავება. როცა უჩვეულო გამღიზიანებლის რამდენჯერმე მოქმედებას თან სდევს ცხოველისათვის რაიმე ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი, მაშინ არამარტო გაძლიერდება საორიენტაციო რეაქცია, არამედ გამომუშავდება ახალი რეაქცია, რომელსაც პირობითი რეფლექსი ეწოდება. მაგალითად, ელექტროზარის ხმა ცხოველში არ იწვევს კვებით რეაქციებს: ლოკვას, ნერწყვის გამოყოფას და ა.შ. ზარის ხმა, ისევე როგორც ყველა სხვა უჩვეულო გამღიზიანებელი, მხოლოდ საორიენტაციო რეფლექსს აღძრავს, რომელიც გამღიზიანებლის ხშირი განმეორების შემდეგ თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. მაშასადამე, ელექტროზარი კვებით რეფლექსისათვის ინდიფერენტული გამღიზიანებელია. მაგრამ თუ ელექტროზარს მოჰყვება ცხოველის კვება (ე.ი. „ინდიფერენტული“ გამღიზიანებელი შეუუღლებს „უპირობო“) და ეს პროცედურა განმეორდება რამდენჯერმე, მაშინ ელექტროზარი შეიძენს კვებით რეფლექსის გამომწვევის უნარს ანუ გადაიქცევა „პირობით გამღიზიანებლად“.

ინდიფერენტული და უპირობო გამღიზიანებათა შეუღლების საფუძველზე შესაძლებელია გამოვიმუშაოთ არამარტო კვებით რეფლექსი, არამედ თავდაცვითი ხასიათის პირობითი რეფლექსიც. ამისათვის „უპირობო“ გამღიზიანებლად უნდა გამოვიყენოთ ცხოველის მტკივნეული გაღიზიანება.

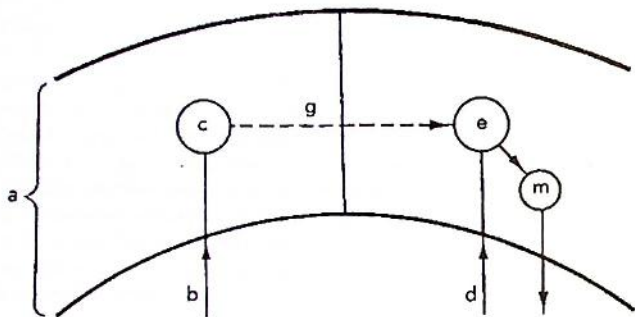
პირობითი რეფლექსების გამომუშავების პირობები. კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია, რომ „ინდიფერენტული“ გამღიზიანება რამდენადმე წინ უსწრებდეს „უპირობო“ გამღიზიანებას.

მეორე აუცილებელი პირობაა სათანადო მოტივაციის არსებობა. ალიმენტარული (კვებით) პირობითი რეფლექსის გამოსამუშავებლად აუცილებელია, რომ ცხოველს ჰქონდეს კვებითი მოტივაცია და შიმშილის ემოცია. მამლარ ცხოველს კვებითი პირობითი რეფლექსი არ უმუშავდება. სათანადო მოტივაციის არსებობა აუცილებელია აგრეთვე თავდაცვითი პირობითი რეფლექსების გამომუშავებისათვის. მაგრამ ასეთი მოტივაცია 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. ასე მაგალითად, ნარკოზის ან ბუნებრივი ძილის დროს პირობითი რეფლექსის გამომუშავება, როგორც წესი, არ ხდება.

დროებითი კავშირის ზოგადი ცნება. პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას საფუძველად უდევს თავის ტვინში ინდიფერენტული და უპირობო გამღიზიანებათა მიმღებ ნერვულ კომპლექსებს შორის ახალი ფუნქციური ნერვული კავშირების დამყარება, რომელთაც დროებით კავშირებს უწოდებენ. ეს სახელწოდება იქიდან წარმოდგება, რომ აღნიშნული ნერვული კავშირები ცხოველებს დაბადებითვე არ გააჩნიათ და იგი უვითარდებათ მხოლოდ ინდივიდური გამოცდილების საფუძველზე. ცხოველებს ასეთი კავშირები ენახებათ გარკვეული ხნის განმავლობაში. თუ მომდევნო დღეებში არ განმეორდა აღნიშნულ გამღიზიანებათა შეუღლება, დროებითი კავშირი შესუსტდება და ბოლოს გაქრება კიდევ. ამრიგად, დროებითი კავშირის ხანგრძლივი უმოქმედობის შედეგად პირობითი რეფლექსი ირღვევა. ამ მოვლენას რეფლექსის ჩაქრობას უწოდებენ. პირობითი რეფლექსის ჩაქრობა მნიშვნელოვნად ჩქარდება და ხშირად ერთი საცდელი დღის განმავლობაში მიიღწევა, თუ პირო-

ბითი გამლიზიანებული სისტემატიურად მოქმედებს უპირობო გალიზიანებასთან შეუღლებების გარეშე.

დროებითი კავშირების სტრუქტურა. ი.პ.ავლოვის მიხედვით დროებითი კავშირები მყარდება ინდიფერენტული და უპირობო გალიზიანებათა ქერქულ საპროექციო ზონებს შორის. დროებითი კავშირის ჩართვის მექანიზმი ი.პავლოვს ასე წარმოედგინა: პერიფერიული გალიზიანების საპასუხოდ ქერქულ საპროექციო ზონაში ვითარდება აგ ზნების პროცესი, რომელიც განიცდის ი რ ა დ ი ა ც ი ა ს, ე.ი. ვრცელდება ქერქის მეზობელ უბნებზეც. ორი ანალიზატორის სინქრონული აგ ზნების შემთხვევაში ადგილი აქვს ორი ქერქული კერიდან ირადიირებული აგ ზნების ერთმანეთთან შეხვედრას, რაც განაპირობებს ამ ორ კერას შორის ნერვული კავშირის გაჩენას – დროებითი კავშირის ჩართვას (სურ. 170). დროებითი კავშირი მით უფრო მტკიცეა და ნატიფი, რაც უფრო მეტჯერ მოხდება აღნიშნული ქერქული ზონების სინქრონული აგ ზნება, ე.ი. რაც უფრო მეტჯერ შეუღლდება პირობითი გალიზიანება უპირობოს.



სურ. 170. ორკომპონენტიანი დროებითი კავშირის პიპოთეზური სქემა.

a - დიდი ტვინის ქერქი, b - „ინდიფერენტული“ გალიზიანებით გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, c - „ინდიფერენტული“ გალიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d - „უპირობო გალიზიანებით“ გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, e - „უპირობო გალიზიანების“ საპროექციო ზონა ქერქში, m - სათანადო მოტორული უბანი ქერქში, g - დროებითი ნერვული კავშირი, რომელიც მყარდება „ინდიფერენტულ“ და „უპირობო საპროექციო“ ზონებს შორის.

ამრიგად, ი.პავლოვის სქემის თანახმად დროებითი კავშირის პრინციპული სტრუქტურა ორკომპონენტიანია და წარმოდგენილია პირობითი და უპირობო გალიზიანებების ქერქული საპროექციო ზონებით.

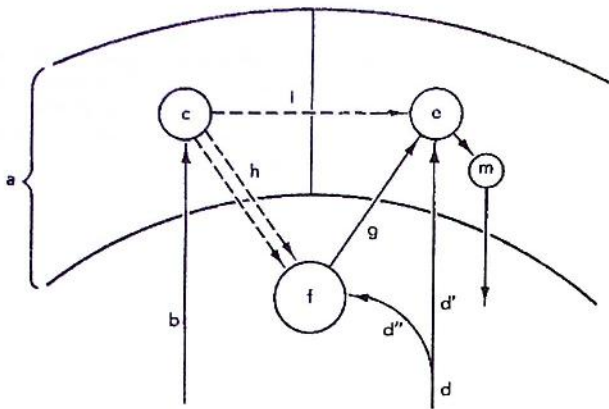
თანამედროვე პიპოთეზის მიხედვით დროებითი კავშირების სტრუქტურა უფრო რთულია და სამ კომპონენტს შეიცავს (სურ. 171). როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, პირობითი რეფლექსის გამომწვევებისათვის აუცილებელია სათანადო მოტივაციის არსებობა. მაგალითად, აღნიშნული პირობითი რეფლექსის გამომწვევა შესაძლებელია მხოლოდ ცხოველის მშვიდ მდგომარეობაში,

როცა მას საკვების მიღების მოტივაცია და შიმშილის ემოცია აქვს. ასეთ ცხოველში საკვების მოხვედრა პირის ღრუში, უპირველეს ყოვლისა, იმ ნერვული კომპლექსების აქტივობის გაზრდას გამოიწვევს, რომლებიც განაპირობებენ შიმშილის ემოციისა და სათანადო მოტივაციის გაძლიერებას. ამ უკანასკნელთა ბაზაზე შეიქმნება დ რ ა ი ვ ი, რომელიც ჩართავს მოტორულ და ვეგეტატიურ რეაქციების ჯაჭვს საკვების მისაღებად, ე.ი. გამოვლინდება კვებით-მოძრაობითი უპირობო რეფლექსი. თუ უპირობო რეაქციას წინ უსწრებს რაიმე ინდიფერენტული გალიზიანება (მაგ., ელექტროზარის მოქმედება) და ეს კომბინაცია რამდენჯერმე მეორდება, მაშინ ელექტროზარი სიგნალურ მნიშვნელობას იძენს და პირობით გაძლიზიანებად გადაიქცევა. ამის შემდეგ, ზარის აზოლირებული მოქმედებაც გაააქტივებს შიმშილის ცენტრს, რასაც მოჰყვება კვებითი რეაქციის გამოვლენა ზემოთ აღწერილი მექანიზმით. პირობითი რეფლექსის განმტკიცების პროცესში გამოირიცხული არ არის დამატებითი დროებითი კავშირის დამყარება პირობითი და უპირობო გალიზიანებათა ანალიზატორებს შორის (სურ. 171).

გარეგანი შეკავების ცნება. პირობითი რეფლექსის გამოვლენისათვის მეტნაკლებად სტაბილური პირობებია საჭირო. ზოგჯერ გარემომცველი სიტუაციის შეცვლაც კი დამაკნინებლად მოქმედებს მასზე. თუ პირობით გალიზიანებას წინ უსწრებს (ან მასთან თანადროულად მოქმედებს) რაიმე უჩვეულო გალიზიანება, ადვილი აქვს პირობითი რეაქციის შესუსტებას, ან იგი საერთოდ არ გამოვლინდება. ე.ი. უჩვეულო გალიზიანება პირობითი რეფლექსის შეკავებას იწვევს. ვინაიდან ასეთი შეკავება გამოიწვევა უჩვეულო გალიზიანების პირველივე მოქმედებით და არ საჭიროებს წინასწარ გამომუშავებას, ი.პავლოვმა მას გ ა რ ე ვ ა ნ ი შე ე კ ა ვ ე ბ ა უწოდა. გარეგანი შეკავების მექანიზმი მას შემდეგნაირად ქონდა წარმოდგენილი, რომ უჩვეულო ძლიერი გალიზიანება ქერქის სათანადო უბანში ინტენსიური ავზნების კერას ქმნის, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს პირობითი რეფლექსის ნერვულ მექანიზმებზე.

კლასიკური პირობითი რეფლექსების ტიპები. თუ პირობითი რეფლექსის გამომუშავება ისეთი წესით ხდება, რომ ინდიფერენტულ გალიზიანებას რამდენიმე სეკუნდის 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 პირობით გალიზიანებას, არამედ მოქმედებას იწყებს გარკვეული ხნის (50 - 60 სეკ) შემდეგ, მაშინ გამომუშავდება პირობითი რეფლექსი, რომელიც შედარებით დიდი ფარული პერიოდით (50 - 60 სეკ) ვლინდება. ასეთ პირობით რეფლექსს ი.პავლოვმა მ ო გ ვ ი ა ნ ო რ ე ფ ლ ე ქ ს ი უწოდა. საყურადღებოა, რომ აღნიშნული წესით მუშაობის დროსაც თავდაპირველად თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი ვლინდება და მხოლოდ შეუღლებათა მრავალჯერადი განმეორების შემდეგ ყალიბდება მოგვიანო რეფლექსი.

შესაძლებელია ისეთი პირობითი რეფლექსის 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 გაძლიზიანებელი ცხოველზე მოქმედებს პირობითი გალიზიანების დამთვრებიდან გარკვეული ხნის



სურ. 171. სამკომპონენტური დროებითი კავშირის ჰიპოთეზური სქემა.

a - დიდი ტვინის ქერქი, b - „ინდიფერენტული“ გალიზიანებით გამოწვეული კორტიკოპეტალური იმპულსაცია, c - „ინდიფერენტული“ გალიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d - „უპირობო“ გალიზიანებით გამოწვეული აფერენტული იმპულსაცია, d' - აფერენტული იმპულსაცია, რომელიც აღწევს ქერქულ საპროექციო ზონას, d'' - აფერენტული იმპულსაცია, რომელიც აღწევს ჰიპოთალამუსის სათანადო სტრუქტურებს, e - „უპირობო“ გალიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, f - „უპირობო“ გალიზიანების მიმღები სტრუქტურა ჰიპოთალამუსში, g - ნერვული კავშირი ჰიპოთალამუსსა და „უპირობო“ გალიზიანების საპროექციო ქერქულ ზონას შორის, h - დროებითი კავშირი „ინდიფერენტული“ გალიზიანების საპროექციო (ქერქულ) ზონასა და ჰიპოთალამუსს შორის, i - დროებითი კავშირი „ინდიფერენტული“ და „უპირობო“ საპროექციო ზონებს შორის. m - მოტორული უბანი ქერქში.

შემდეგ. აქაც, გამომუშავების პირველ სტადიაზე თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი მიიღება, რომელიც გალიზიანებათა მრავალჯერადი შეუღლების შემდეგ გადაიქცევა მიმყოფ ანუ კვალის რეფლექსად.

უარყოფითი პირობითი რეფლექსი. პირობითი რეფლექსის განმტკიცების შემდეგ თუ პირობითი გალიზიანების წინ დროდადრო რაიმე უჩვეულო გამლიზიანებელი მოქმედებს განმტკიცების გარეშე, მაშინ ეს ინდიფერენტული გალიზიანება შეიძენს პირობითი რეფლექსის შემაკავებელ თვისებას. უფრო მეტი, ეს გამლიზიანებელი შემაკავებლად იმოქმედებს ნებისმიერ სხვა პირობით რეფლექსზეც. აღნიშნული მოვლენა შესწავლილ იქნა ი.პავლოვის ლაბორატორიაში და მას პირობითი ანუ შინაგანი შეკავება უწოდეს. იბერიტაშვილი მას განიხილავდა როგორც უარყოფით პირობით რეფლექსს.

ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი. ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი გამომუშავდება ოპერანტული დასწავლის შედეგად ანუ ისეთ შემთხვევაში, როცა 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 სდევს „უპირობო“ მტკივნეული გალიზიანება (მაგ. ელექტრული დენის მოქმედება ერთ-ერთ კიდურზე). მაგამ თუ გალიზიანებათა შორის ინტერვალში ცხოველი გარკვეულ კიდურს მოხრის, მაშინ აღარ მოხდება მისი მტკივნეული გალიზიანება. ცხადია, ექსპერიმენტის პირველ ეტაპზე 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 ვილდოვდება იმით, რომ აღარ იღებს მტკივნეულ გალიზიანებას. ამრიგად, პირობითი სიგნალის შემდეგ კიდურის მოხრა ცხოველისათვის ერთგვარ იარაღად, ინსტრუმენტად იქცევა, რომლითაც იგი თავიდან იცილებს მტკივნეულ გალიზიანებას. ამიტომაც უწოდეს ასეთი ტიპის პირობით რეფლექსს ინსტრუმენტული.

მსგავსი პირობითი რეფლექსების გამომუშავება შესაძლებელია კვებით უპირობო რეაქციების საფუძველზეც. ასეთ რეფლექსებს აღიმენტარულ ინსტრუმენტულ რეფლექსებს უწოდებენ.

ხატისმიერი დასწავლა. ხატისმიერ დასწავლას საფუძველად უდევს ცხოველის მიერ გარეშე ობიექტების ერთჯერადი აღქმა და მათი ერთმანეთთან დაკავშირება. იბერიტაშვილის 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. ამიტომ უწოდებდა იბერიტაშვილი ასეთ ქცევას ხ ა ტ ი თ წ ა რ მ ა რ თ უ ლ ქ ც ე ვ ა ს.

უარყოფით ემოციური ანუ ავერსიული დასწავლა. ავერსიული დასწავლის არსი მდგომარეობს რაიმე ფაქტორზე (მაგ. საკვებზე) განრიდების რეაქციის გამომუშავებაში. მას საფუძველად უდევს ამ ფაქტორის ერთჯერადი შეუღლება არასასიამოვნო ემოციის გამომწვევ გალიზიანებასთან. მაგალითად, თუ ჯამიდან საკვების მიღების მომენტში კატაზე იმოქმედებს მტკივნეული გალიზიანება (ძლიერი ელექტრული დენი), ცხოველს გამოუმუშავდება ტაპიური გ ა ნ რ ი დ ე ბ ი ს რ ე ა ქ ც ი ა – იგი დიდი ხნის განმავლობაში აღარ მიეკარება აღნიშნულ ჯამს. ხოლო ჯამთან ძალით მიყვანის შემთხვევაში უარს ამბობს საკვების მიღებაზე.

ავერსიული დასწავლის საინტერესო შემთხვევა იქნა აღწერილი ვირთაგვებზე. გარკვეული შედგენილობისა და სუნის საკვები ხსნარის მიღების შემდეგ ცხოველები დაასხივეს რენტგენის სხივებით. გარკვეული ხნის შემდეგ ვირთაგვები დაავადდნენ, რადგან რენტგენის სხივებმა გამოიწვია ამ ცხოველების ნაწლავების დაზიანება. გამოჯანმრთელების შემდეგ დასხივებულ ვირთაგვებს

განუვითარდათ ძლიერი განრიდების რეაქცია - მშვიდ 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.

X თავი. ძილის ფიზიოლოგია

ზოგადი ცნება ბიოლოგიურ რიტმებზე. ცხოველურ ორგანიზმებში (უმარტივესებიდან დაწყებული ადამიანამდე) მრავლად არის წარმოდგენილი ორგანოთა სისტემები, რომელთაც რიტმული აქტივობა ახასიათებს. ასეთ რიტმულ რეაქციებს „ბიოლოგიურ რიტმებს“ უწოდებენ. ბიოლოგიური რიტმების ერთი ნაწილი გეოფიზიკური ფაქტორების მოქმედებითაა განპირობებული და ორგანიზმის უშუალო რეაქციას წარმოადგენს გარემოს რიტმულად ცვლად პირობებზე. მეორე ნაწილი, როგორცაა მაგალითად გულის ცემა, სუნთქვის სიხშირე და სხვა (ანუ ფიზიოლოგიური რიტმები), გეოფიზიკურ ფაქტორებზე ნაკლებადაა დამოკიდებული და მთლიანად ემყარება ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიკურ-ქიმიურ პროცესთა მკაცრ პერიოდულობას. ბიოლოგიური რიტმები ერთმანეთისაგან განსხვავდება სიხშირითაც. ზოგიერთი რიტმის ერთი პერიოდი წლის ხანგრძლივობას ემთხვევა, ზოგი კი სეზონურია ან მთვარის პერიოდის ტოლი. ადამიანში დაახლოებით 100-მდე პარამეტრია აღმოჩენილი, რომელთა პერიოდულობა დღე-ღამურ ციკლს ემთხვევა. მათ ცირკადულ რიტმებს უწოდებენ. ყველაზე კარგად გამოხატული ცირკადული რიტმი ძილ-ღვიძილის ციკლია, რომელიც ღვიძილისა და ძილის ფაზების კანონზომიერ მორიგეობას წარმოადგენს.

ღვიძილისა და ძილის ზოგადი დახასიათება. ღვიძილის მდგომარეობაში ცხოველური ორგანიზმები აქტიურ ურთიერთობაშია გარემოსთან: ადეკვატურად 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 მოხდა ცხოველის წინასწარი გამოღვიძება.

ძილის მდგომარეობა აუცილებელია უმაღლესი ხერხედიანი ცხოველები-სათვის. ამაზე მიუთითებს თუნდაც ის, რომ 60 წლის ნორმალურ ადამიანს 20 წელი (ე.ი. სიცოცხლის 1/3) ძილში აქვს გატარებული. ძილის სრული გამოთიშვა მძიმე ფუნქციურ დაზღვევებს იწვევს როგორც ადამიანებში, ისე სხვა უმაღლეს ძუძუმწოვრებში.

ძილის დროს ორგანიზმის კავშირი გარემოსთან ძლიერ შესუსტებულია, მაგრამ მთლიანად მოხსნილი არ არის. მაგალითად, ღრმა ძილში მყოფი დედა არ რეაგირებს სხვადასხვა მოდალობის ძლიერ გაღიზიანებლებზე, მაგრამ მაშინ-

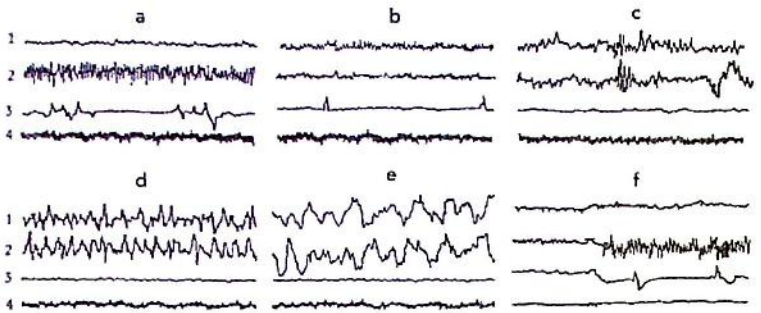
ვე იღვიძებს შვილის ტირილზე ან კენესაზე. ძილის სხვადასხვა სტადიაში ორგანიზმის მგრძობელობა გარეგანი ფაქტორების მიმართ ერთნაირი არ არის. ამის მიხედვით არჩევენ ზერეულ და ღრმა ძილს. ძილის სიღრმის მაჩვენებლად ითვლება გალიზიანების ზღურბლოვანი ძალა, რომელიც საჭიროა ცხოველის გამოსაღვიძებლად. გამლიზიანების ასეთ ინტენსივობას „გამოღვიძების ზღურბლს“ უწოდებენ. 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 დესინქრონიზებულია: ეკოგ-ში ჭარბობს დაბალამპლიტუდიანი და მცირე ხანგრძლივობის (ე.ი. სწრაფი) პოტენცილები — β ტალღები. ნაკლებადაა წარმოდგენილი შედარებით მაღალი ამპლიტუდისა და დიდი ხანგრძლივობის θ და δ ტალღები. მღვიძარ ცხოველებში მაღალ დონეზეა ჩონჩხის კუნთების ტონუსი, რაზედაც მიუთითებს ელექტრომიოგრამის ამპლიტუდა. როცა ცხოველი ძილის მდგომარეობაში გადადის, ხდება თავის ტვინის ელექტრული აქტივობის სინქრონიზაცია და კუნთური ტონუსის დაქვეითება.

ბ რ ე მ ე რ ი ს შრომების შემდეგ საყოველთაოდ იქნა აღიარებული, რომ ცხოველის ღვიძილის მდგომარეობას შეესაბამება თავის ტვინის ელექტრული აქტივობის დესინქრონიზაცია, ხოლო ძილის მდგომარეობას — სინქრონიზაცია. თანაც რაც უფრო ღრმაა ძილი, მით უფრო მაღალია სინქრონიზაციის ხარისხი. მოგვიანებით აღმოჩენილი იქნა, რომ ძილის პერიოდი ელექტრული აქტივობის მიხედვით ჰომოგენური არ არის და რომ კარგად გამოხატული სინქრონიზაციის ფონზე დროდადრო ქერქული აქტივობის დესინქრონიზაცია ხდება (ლ. ცქიფურიძე). საყურადღებოა, რომ ასეთ პერიოდებში ქერქის ელექტრული აქტივობა ღვიძილის მდგომარეობას მოგვაგონებს, მაგრამ ცხოველი არ იღვიძებს. უფრო მეტიც, როგორც ჩანს ცხოველს უფრო ღრმად ძინავს, რადგან მისი გაღვიძებისათვის უფრო ძლიერი გალიზიანებაა საჭირო. ძილის გაღრმავებაზე მიუთითებს კუნთური ტონუსის ძლიერი დაცემაც. ელექტროკორტიკოგრამისა და გამოღვიძების ზღურბლის ურთიერთსაპირისპირო მახასიათებლების გამო, ძილის ამ პერიოდს პ ა რ ა დ ო ქ ს უ ლ ი ფ ა ზ ა უწოდეს. ზოგჯერ მას სხვა სახელითაც აღნიშნავენ: აქტიური ძილი, სწრაფი ძილი, REM ძილი (REM ინგლ. — თვლების სწრაფი მოძრაობები), დესინქრონიზებული ძილი და ა.შ. ძილის ისეთ მდგომარეობას, როცა ევგ წარმოდგენილია მაღალამპლიტუდიანი ნელი ტალღებით, ორთოდოქსულ, ნელტალღოვან ან ნელ ძილს უწოდებენ.

ძილ-ღვიძილის ციკლის ელექტროგრაფული შესწავლის დროს ცალკეული ფაზების დიფერენცირებისა და დამახასიათებლისათვის გამოიყენება შემდეგი ოთხი პარამეტრი: 1. ახალი ქერქის, 2. ჰიპოკამპის, 3. თვალის მამოძრავებელი კუნთების და 4. კისრის კუნთების რეაქციების ელექტროგრაფული მაჩვენებლები (სურ. 172). ამ უკანასკნელთა რეგისტრაციისა და ანალიზის შედეგად გაირკვა შემდეგი:

1. ღვიძილის მდგომარეობაში ცხოველის აქტივობის დონე ყოველთვის ერთნაირი არ არის. ამის მიხედვით ზოგადად არჩევენ: აქტიურ (ემოციურ) და მშვიდ ღვიძილს. აქტიური ღვიძილის ფაზაში ახალი ქერქის აქტივობა მაქსიმალ-



სურ. 172. ძილ-ღვიძილის სხვადასხვა სტადიის ელექტროგრაფიული კორელატები.

a - აქტიური ღვიძილის ფაზა, b - მშვიდი ღვიძილის ფაზა, c - თვლეშის ფაზა, d - ნელტალლოვანი ზერელე ძილის ფაზა, e - ნელტალლოვანი ღრმა ძილის ფაზა, f - პარადოქსული ძილის ფაზა.

1 - ელექტროკორტიკოგრამა, 2 - ელექტროჰიპოკამპოგრამა, 3 - თვალის სწრაფი მოძრაობები, 4 - კისრის კუნთების ტონუსი. დანარჩენი განმარტება ტექსტში.

ლურადაა დესინქრონიზებული (a, 1). ჰიპოკამპში კი რეგულარული მ რიტმი აღირიცხება (a, 2). ხშირად აღმოცენდება თვალის სწრაფი მოძრაობები. შესაბამისად მაღალია ჩონჩხის კუნთების ტონუსი. მშვიდი ღვიძილის ფაზაში (b) ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრული აქტივობა მეტნაკლებად დესინქრონიზებულია და α რიტმს მოგვაგონებს. იშვიათია და სუსტი თვალის სწრაფი მოძრაობები. კუნთური ტონუსი კვლავ მაღალია.

2. ღვიძილიდან ძილში გადასვლის დროს (თვლეშის ფაზაში) ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრულ აქტივობაში დროდადრო ჩნდება ჯერ თითისტარისებრი პოტენციალები, ხოლო შემდეგ K კომპლექსები (სურ. 172, c). მათი სინქრე თვლეშის ფაზის დასაწყისში თანდათან იზრდება, ხოლო შემდეგ მცირდება და მათ ადგილს იკავებს ნელი პოტენციალები. თვალის სწრაფი მოძრაობები არ აღმოცენდება, ხოლო კუნთური ტონუსი ოდნავ შემცირებულია.

3. ორთოდოქსული ანუ ნელტალლოვანი ძილი ორ ფაზას შეიცავს: ზერელე ნელი ძილი და ღრმა ნელი ძილი. ზერელე ძილის ფაზაში (სურ. 172, d) ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრული აქტივობა მეტნაკლებად სინქრონიზებულია და წარმოდგენილია შედარებით მაღალი ამპლიტუდის ნელი ტალღებით (c, 1, 2). თვალის მამოძრავებელი კუნთები არააქტიურ მდგომარეობაშია და კუნთური ტონუსი მცირედაა დაქვეითებული. ღრმა ძილის ფაზაში იზრდება თავის ტვინის სინქრონიზაციის ხარისხი - ახალ ქერქში და ჰიპოკამპში დომინირებს დიდი ამპლიტუდის δ ტალღები. თვალის სწრაფი მოძრაობები არ აღმოცენდება ხოლო კუნთური ტონუსი მნიშვნელოვნად არის შემცირებული, (სურ. 172, e).

4. ზემოთ აღნიშნული პარამეტრების საფუძველზე პარადოქსული ძილიც ორ ფაზას შეიცავს: არამოციურს და ემოციურს. არამოციურ ფაზაში (სურ. 172, f) ახალი ქერქისა და ჰიპოკამპის ელექტრული აქტივობა დესინქრონიზებულია. თვალის მამოძრავებელი კუნთები არააქტიურ მდგომარეობაშია, ხოლო კისრის კუნთების ტონუსი ძლიერაა დაცემული (f, 3, 4). ემოციური ძილის ფაზაში (სურ. 172, f) ქერქის დესინქრონიზაციისა (1) და კუნთური ტონუსის ძლიერი დაცემის (4) პარალელურად აღირიცხება ჰიპოკამპის მ აქტივობა (2) და თვალების სწრაფი მოძრაობები (3).

მაღალი განვითარების ძუძუმწოვრების ძილ-ღვიძილის ნორამალური ციკლის ერთ პერიოდში პარადოქსული ფაზა რამდენჯერმე (4-5 ჯერ) აღმოცენდება. მათი ხანგრძლიობა საშუალოდ 6-20 წუთის ფარგლებში მერყეობს. წელი ძილის თითოეული ეპიზოდი კი, დაახლოებით, 90 წუთს გრძელდება.

პარადოქსული ძილის განვითარება ფილოგენეზსა და ონტოგენეზში. ორთოდოქსული ძილი ფილოგენეზურად უფრო ძველი ფორმაა. პარადოქსული ძილი კი ფილოგენეზის მოგვიანო ეტაპზე გაჩნდა. თევზებსა და ქვეწარმავლებს იგი არ ახასიათებს. ფრინველებში პარადოქსული ფაზა ძალიან ხანმოკლეა და მთელი ძილის მხოლოდ 1%-ს შეადგენს. ცალკეული ეპიზოდები კი მხოლოდ რამდენიმე სექუნდს გრძელდება. ძუძუმწოვრებში პარადოქსული ძილის ხანგრძლივობა იზრდება და ადამიანებში მთელი ძილის 20%-ს აღწევს.

სხვაგვარია ძილის ფაზების თანაფარდობა 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 შესწავლის 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 ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიმდინარე პროცესებს მიეკუთვნება. მაგრამ რა არის ძილის რეგულარულად გამოწვევის მიზეზი და რა ნერვული მექანიზმით ხორციელდება იგი საბოლოოდ დადგენილი არ არის.

ზ. პაე ლო ვის მიხედვით ძილის პროცესი ბუნებით იგივე მოვლენაა, რაც შინაგანი ანუ პირობითი შეკავება. მათ შორის მხოლოდ რაოდენობივი 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.

ელექტროენცეფალოგრაფიული კვლევის საფუძველზე დადგენილია, რომ ცხოველის ჩაძინება, ბუნებრივ პირობებში თუ ექსპერიმენტში, ემთხვევა ეკოგ-სინქრონიზაციას, რაც ჩვეულებრივ განიხილება როგორც ქერქული უჯრედების აქტივობის დაქვეითება. მაგრამ რა იწვევს ქერქის სინქრონიზაციას და ქერქული უჯრედების აქტივობის დაქვეითებას საბოლოოდ გარკვეული არ არის. არსებული ჰიპოთეზების საფუძველზე შეიძლება გამოიყოს ორი შეხედულება, რომელიც ძილის დამყარების პრინციპულად განსხვავებულ მექანიზმს აღიარებს.

ერთ-ერთი შეხედულება ემყარება იმ ფაქტს, რომ ახალი ქერქის აქტივობის დესინქრონიზაცია და ცხოველის ღვიძილის მდგომარეობა შენარჩუნებულია

შუა ტვინის რფ-ის გამააქტივებელი ზემოქმედებით ახალ ქერქზე. ამ შეხედულების თანახმად, როცა რაიმე მიზეზის გამო მკვეთრად ეცემა შუა ტვინის რფ-ის აქტივობა და მნიშვნელოვნად სუსტდება რეტიკულოკორტიკალური იმპულსაცია, ქერქული უჯრედების ტონუსი 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 რეტიკულოკორტიკალური გზების გადაკვეთა სწრაფად იწვევდა ცხოველში ძილის მსგავს მდგომარეობას. ამრიგად, განხილული და მისი მსგავსი ჰიპოთეზების მიხედვით ძილის დამყარება ხდება პასიურად – გამააქტივებელი კორტიკოპეტალური იმპულსაციის მკვეთრი შესუსტების შედეგად.

მეორე შეხედულება, მართალია არ უარყოფს გამააქტივებელი რეტიკულური ფორმაციის მნიშვნელობას ცხოველის ღვიძილისათვის, მაგრამ ძილს განიხილავს როგორც აქტიური შეკავების შედეგს. ამ ჰიპოთეზის თანახმად ზოგიერთი ქერქევემა სტრუქტურა მძლავრ შემაკავებელ 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 დაბალსიხშიროვანი გაღიზიანება ცხოველის დაძინებას იწვევს. საყურადღებოა, რომ ასეთი გაღიზიანებით გამოწვეული ქცევა ძლიერ ემსგავსება ბუნებრივი ჩაძინების აქტს – ცხოველი ეძებს მყუდრო ადგილს; იღებს სათანადო პოზას და იძინებს (კე ს ი).

ერთიანი აზრი არ არსებობს არც ძილის გამოწვევის უშუალო მიზეზის შესახებ. ამ მხრივ ყურადღებას იპყრობს შეხედულება, რომლის მიხედვითაც ძილის გამოწვევა დაკავშირებულია ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლის განსაკუთრებული პროდუქტის (ე.წ. ძილის ფაქტორის) პერიოდულ დაგროვებასთან. ძილის ფაქტორი გროვდება ცხოველის ღვიძილის დროს. როცა მისი კონცენტრაცია გარკვეულ დონეს მიაღწევს, იმოქმედებს სათანადო ნერვულ ელემენტებზე და ძილის განვითარებას გამოიწვევს. ძილში ხდება ამ ფაქტორის დაშლა ან ორგანიზმიდან გამოდევნა, რის გამოც ცხოველი ისევ ღვიძილის მდგომარეობაში გადადის.

ეს ჰიპოთეზური მექანიზმი საკმაოდ მომზიბლველია და საშუალებას იძლევა აიხსნას ძილთან დაკავშირებული ზოგიერთი მოვლენა, მაგრამ ერთგვარ სიძინელეს აწყდება ს ი ა მ ის ტყუპების შემთხვევაში. როგორც ცნობილია, სიამის ტყუპების ცნს ერთმანეთისაგან გათიშულია, სისხლის მიმოქცევის სისტემა კი საერთოა. ამის გამო, თუ ერთ-ერთი მათგანის ორგანიზმში დაგროვდებოდა ძილის ფაქტორი, იგი ერთნაირად იმოქმედებდა ორივე ორგანიზმის თავის ტვინზე და ტყუპების ერთდროულ ჩაძინებას გამოიწვევდა. სინამდვილეში კი სიამის ტყუპებში ძილ-ღვიძილის ციკლი დამოუკიდებლად მიმდინარეობს, რის გამოც როცა ერთ ორგანიზმს ძინავს, მეორეს შეიძლება ეღვიძოს.

ბოლო წლებში დაგროვდა ფაქტობრივი მასალა, რომლის მიხედვით ძილ-ღვიძილის ციკლის რეგულაციაში მნიშვნელოვანი როლი ენიჭება თავის ტვინის მონოამინერგულ სისტემებს. ამ თვალსაზრისით მონოამინერგული სისტემების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან რგოლს წარმოადგენს ვაროლის ხიდის ტეგმენტუმში არსებული ლ უ რ ჯ ი ლ ა ქ ა (Locus coeruleus). თვის ტვინში ლურჯი ლაქა ყველაზე დიდი ბირთვია, რომელიც დიდი რაოდენობით შეიცავს ნორადრე-

ნერვულ უჯრედებს. ამ უჯრედების აქსონები ვრცელდება როგორც დამავალი, ისე ამავალი მიმართულებით და სინაპსურ კავშირებს ამყარებს ზურვისა და თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებში, მათ შორის დიდი ტვინის ქერქშიც.

ელექტროგრაფული კვლევის შედეგად ნაჩვენებია, რომ: 1) ცხოველების ღვიძილის მდგომარეობაში ლურჯი ლაქას ნორადრენერგული უჯრედების აქტივობა მაღალია და 2) აღნიშნული ბირთვის გააქტივება იწვევს: დიდი ტვინის ქერქის დესინქრონიზაციას, დაძინებული ცხოველის გამოღვიძებას, ხოლო მღიძარე ცხოველის გააქტიურებას. აქედან გამომდინარე, ლოგიკურია იმის დაშვება, რომ ლურჯი ლაქას ნორადრენერგული ნეირონები მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ღვიძილის მდგომარეობის აღმოცენება-შენარჩუნებაში.

მეორე ტიპის მონოამინერგული ბირთვები, რომლებიც ნ ა კ ე რ ი ს ბირთვების სახელითაა ცნობილი (N. raphae), განლაგებულია ვაროლის ხიდსა და მოგრძო ტვინში მედიალურად. ნაკერის როსტრალური ბირთვები დიდი რაოდენობით შეიცავს სეროტონინერგულ უჯრედებს. მათი დაზიანება ინსომნიას (უძილობას) იწვევს ცხოველში. თანაც ქრება ძილის როგორც ნელტალლოვანი ფაზა, ისე სწრაფტალლოვანი ანუ პარადოქსული ფაზა. ასეთ ცხოველებში სეროტონინის პრეკურსორის (5-ჰიდროქსიტრიპტოფანის) ინექცია ძილის აღდგენას იწვევს. მსგავსი ექსპერიმენტების საფუძველზე გაკეთდა დასკვნა, რომ ძილის მდგომარეობის დამყარებისათვის გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს ნაკერის სეროტონინერგული უჯრედების გააქტივებას. ამასთან დაკავშირებით საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ 5-ჰიდროქსიტრიპტოფანის ინექცია ცხოველში აღადგენს ძილის მხოლოდ ნელტალლოვან და არა პარადოქსულ ფაზას; ეს კი მიუთითებს, რომ ნაკერის ბირთვები სპეციფიკურად მნიშვნელოვანია მხოლოდ ნელი ძილისათვის. შეიძლება გვევარაუდა, რომ პარადოქსული ანუ REM ძილი, ისევე როგორც ღვიძილის მდგომარეობა, დაკავშირებულია ლურჯი ლაქას გააქტივებასთან. მაგრამ ასეთი ვარაუდი არ დასტურდება ექსპერიმენტით. მეორე მხრივ ნაჩვენებია იქნა, რომ ორგანიზმში აცეტილქოლინის მსგავსი ნივთიერების ინექცია ახშირებს პარადოქსული ფაზის დადგომას და ზრდის მის ხანგრძლივობას. აქედან გამომდინარე შეიძლება დაეუშვათ, რომ ძილის პარადოქსული ფაზის დამყარებას განაპირობებს ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაში როსტრალურად განლაგებული დიდი ზომის ნეირონებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი.

დასათაურება

რედაქტორისაგან	3
წინასიტყვაობა	4
I თავი. კუნთოვანი ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია	
კუნთის აგებულების ზოგადი დახასიათება	5
კუნთის აგ ზნებადობა	13
ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვადობა	17
ჩონჩხის კუნთის ელექტრული ეფექტები	28
კუნთის მუშაობა	31
გლუვი კუნთის მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები	34
კულის კუნთის მორფო-ფუნქციური დახასიათება	40
II თავი. ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია	
ნერვული უჯრედის სტრუქტურა	48
ნერვული სისტემის ევოლუცია	52
ნერვული სისტემის აგებულების ზოგადი პრინციპი	55
III თავი. პერიფერიული ნერვული სისტემა	
ნერვული ბოჭკოს აგ ზნებადობა და გამტარებლობა	60
ზედაპირული მემბრანის სტრუქტურა და ფიზიოლოგიური მახასიათებლები	66
აგ ზნების გადაცემა ნერვიდან კუნთში	88
ნერვ-კუნთოვანი აპარატის დაღლა	97
ნერვ-კუნთის პესიმალური და ოპტიმალური რეაქციები	98
მუდმივი დენის მოქმედება აგ ზნებად ქსოვილზე	103
ნივთიერებათა ტრანსპორტი აქსონში	106
ვეგეტატიური ნერვული სისტემა	108
IV თავი. ცენტრალური ნერვული სისტემა	
ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესახებ	115
ზურგის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა	118
ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება	123
ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციების ზოგადი მახასიათებლები	129
ზურგის ტვინის რეფლექსთა კოორდინაცია	136
სპინალური ნეირონების აგ ზნების მექანიზმი	148
სპინალურ ნეირონთა შეკავების მექანიზმი	154
ელექტრული სინაპსები	163
პროპრიოცეპტული რეფლექსები	164
ზურგის ტვინის სეგმენტური და ზესეგმენტური რეაქციები	174
თანშობილ რეფლექსთა ცვალებადობა	181
V თავი. თავის ტვინი	
თავის ტვინის მორფოლოგიის ზოგადი მიმოხილვა	182
ტვინის ღეროს მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები	185

ტონური რეფლექსები	194
სტატიკური და სტატოკინეტიკური რეფლექსები	200
ლოკომოცია	202
ნათზემის მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები	205
შუამდებარე ტვინი	210
ბაზალური ბირთვების კომპლექსი	215
VI თავი. დიდი ტვინის ქერქი	218
დიდი ტვინის ქერქის სტრუქტურისა და ფუნქციის ზოგადი მიმოხილვა	218
დიდი ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობა	228
ლიმბური სისტემა	241
VII თავი. დიდი ტვინის ქერქის მიმდებლობითი ფუნქცია ..	245
სენსორული ფიზიოლოგია	246
კინესთეზია ანუ სომატოსენსორული შეგრძნება	247
გემოვნების სენსორული სისტემა	258
ყნოსვის სენსორული სისტემა	260
სმენის სენსორული სისტემა	263
მხედველობის სენსორული სისტემა	269
VIII თავი. დიდი ტვინის ქერქის მოძრაობითი ფუნქცია	283
ქერქის ასოციაციური ველები	288
IX თავი. თავის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება	294
დასწავლა და მეხსიერება	294
იმპრინტინგი	295
ლატენტური დასწავლა	296
ვიკარული დასწავლა	296
ასოციაციური დასწავლა	296
X თავი. ძილის ფიზიოლოგია	304
დასათაურება	310

გამომცემლობის რედაქტორი	ლ. ლომიძე
მხატვარი	ვ. ხმალაძე
ტექნიკური რედაქტორი	ნ. ულენტი
კორექტორი	ლ. მამაცაშვილი

გამომცემლობა „ოცდამეერთე“
თბილისი, საბურთალოს ქ. N 40

Teimuraz K. Ioseliani

PHYSIOLOGY OF MAN
Muscle and nervous systems
(in Georgian language)

Publishing hous “Ozdameerte”

TBILISI 2001