

612.43/44(075.8)

6-19

რენიკო საკანდელიძე
ერეკლე ჯულაყიძე



კუნთოვანი და ნერვული
სისტემების ფიზიოლოგია

რენიკო საკანდელიძე
ერეკლე ჯუღაყიძე

კუნთოვანი
და
ნერვული სისტემების
ფიზიოლოგია



ქუთაისი
2018

წინამდებარე სახელმძღვანელო წიგნში განხილულია ცოცხალი ორგანიზმის სომატური ფუნქციების ძირითადი სასიცოცხლო პროცესების ფიზიოლოგია. იგი მთლიანად შეესაბამება საქართველოს განათლების სამინისტროს აკრედიტაციის საბჭოს მიერ აკრედიტირებულ სილაბუსში „ადამიანის და ცხოველთა ფიზიოლოგიაში“ განსახილველ თემატიკას, ბიოლოგიის სპეციალობის სტუდენტებისათვის.

წიგნი რეკომენდებულია აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნიერებათა ფაკულტეტის ბიოლოგიის სპეციალობის სტუდენტებისათვის, როგორც დამხმარე სახელმძღვანელო.

რედაქტორი: თეიმურაზ ლომსიანიძე,
მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი,
ანატომოსი, აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ასოცირებული პროფესორი.

რეცენზენტები: იზოლდა ლომსიანიძე,
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,
ბიოქიმიკოსი, აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ასოცირებული პროფესორი.

ხათუნა რუსაძე,
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,
ფიზიოლოგი, აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის მოწვეული სპეციალისტი

ნიშნად წარსულისადმი პატივისცემისა – ჩვენს
მასწავლებელს, მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორს,
მეცნიერების დამსახურებულ მოღვაწეს, პროფესორ
ფიზიოლოგს – ალექსანდრე გოცირიძეს

და

მომავლის რწმენით – ჩვენი ხელმძღვანელობით
აღზრდილ მოწაფეებს ფიზიოლოგ მაგისტრებსა
და დოქტორანტებს

„აწმყო, შობილი წარსულისაგან არის
მშობელი მომავლისა“.

ილია.

შესავალი

ფიზიოლოგია მიეკუთვნება სიცოცხლის შემსწავლელ მეცნიერებებს, მისი შესწავლის საგანს წარმოადგენს ცოცხალი ორგანიზმი, მისი ცალკეული ორგანოების, ქსოვილების, უჯრედების და მათი სტრუქტურული ელემენტების ფუნქციები, ცხოველმყოფელობის პროცესები.

ყოველი უჯრედი, ქსოვილი, ორგანო ევოლუციის პროცესში განიცდის სპეციალიზაციას გარკვეული სამუშაოს შესასრულებლად. მაგალითად: კუნთოვანი უჯრედი იკუმშება, სეკრეციული – წარმოქმნის ორგანიზმისათვის საჭირო ნივთიერებებს, ნერვული ქსოვილი ატარებს აზონებას და ა.შ.

ადამიანის ორგანიზმი შედგება მრავალრიცხოვანი სხვადასხვა უჯრედის, ქსოვილის და ორგანოსაგან, რომლებსაც გააჩნიათ შენების სპეციფიკური ხასიათი და სპეციალიზირებული ფუნქციები. ამასთან, ორგანიზმი არ წარმოადგენს ამ სტრუქტურათა და ფუნქციათა უბრალო ჯამს. მასში სტრუქტურა და ფუნქცია ინტეგრირებულია მთლიან ბიოლოგიურ სისტემაში. ბიოლოგიური სისტემა კი განსხვავდება არაცოცხალი ბუნებისაგან ხარისხობრივად ახალი თვისებებით: ენერჯის და ნივთიერებათა ცვლით, ინფორმაციის მიღებით და შენახვით, თვითრეგულაციით, გარემოსადმი შეგუების მიზანმიმართული ფუნქციებით და გამრავლებით.

ყველაზე უფრო მაღალორგანიზებულ არსებას ცოცხალ ბუნებაში წარმოადგენს ადამიანი. მართალია ადამიანს ბევრი რამ აქვს საერთო უმაღლეს ხერხემლიანებთან შენებასა და ფუნქციებში, მიუხედავად ამისა იგი მათგან მკვეთრად განსხვავდება. ეს განსხვავება ჩამოყალიბდა ადამიანის შრომისა და მეტყველების საზოგადოებრივი ხასიათის შედეგად. არსებობის სოციალურმა საფუძვლებმა, რაც დამახასიათებელია მხოლოდ ადამიანისათვის, განსაზღვრეს ორგანიზმის გარე სამყაროსთან ახალი ურთიერთდამოკიდებულების აღმოცენება და განაპირობეს ზოგიერთი სისტემის შენებასა და ფუნქციაში რიგი თავი-

სებურებების განვითარება. ადამიანს შეუძლია შექმნას შრომის იარაღები და გამოიყენოს ისინი გარე სამყაროზე ზემოქმედებისათვის. მას აქვს მეტყველების უნარი და ცნობიერება. იგი თვითონ ქმნის თავის არსებობის პირობებს, მიზანმიმართულად ცვლის არსებობის ბუნებრივ არეს, ამასთან ადამიანის სტრუქტურულ ფუნქციური თავისებურებანი სამყაროს აქტიურ გარდაქმნის პროცესში შესაბამისად განიცდის ტრანსფორმაციას.

ფიზიოლოგიის შესწავლა გვეხმარება ადამიანის სხეულის სასიცოცხლო პროცესების მექანიზმების კანონზომიერებათა ამოხსნაში, მისი ჯანმრთელობის განმტკიცებასა და განვითარებაში. დიდი მნიშვნელობა ენიჭება პრაქტიკული მედიცინისათვის.

ამგვარად, ფიზიოლოგია წარმოადგენს თეორიული და პრაქტიკული მედიცინის საფუძველს, რომლის გარეშეც შეუძლებელია სპეციალური სამედიცინო დისციპლინების ათვისება. ნებისმიერ დაავადებას, პათოლოგიას საფუძვლად უდევს ნორმალური ფიზიოლოგიური მოქმედების მოშლილობა. ორგანიზმის არანორმალური მდგომარეობის მართებულად შეფასება შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში თუ ზუსტადაა ცნობილი მისი ნორმალური ფიზიოლოგიური მახასიათებლები. ამ უკანასკნელების დადგენა კი ფიზიოლოგიის ამოცანაა. ფიზიოლოგია იკვლევს და ადგენს ორგანიზმზე ზემოქმედების გზებსა და საშუალებებს, რათა შესაძლებელი გახდეს შესაბამისი ორგანოს დარღვეული ფუნქციის ნორმალიზაცია. ამიტომაც, რომ ფიზიოლოგიური მეცნიერების ახალ-ახალი მიღწევების პარალელურად ვითარდება მედიცინა, უფრო ეფექტური ხდება ავადმყოფთა მკურნალობა.

ფიზიოლოგია იყოფა მრავალ ცალკეულ მეცნიერულ დისციპლინებად, კერძოდ: ზოგადი ფიზიოლოგია, შედარებით ფიზიოლოგია და კერძო ნაწილებად.

ზოგადი ფიზიოლოგია შეისწავლის გარემოს ზემოქმედებაზე ცოცხალი ორგანიზმის რეაგირების ზოგად კანონზომიერებებს. ზოგადი ფიზიოლოგიის ერთ-ერთ დარგს წარმოადგენს უჯრედის ფიზიოლოგია - ციტოფი-

ზიოლოგია.

შედარებითი ფიზიოლოგია იკვლევს ინდივიდური განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე მყოფ სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმებისა და ერთი და იმავე სახეობის ორგანიზმების ფუნქციათა სპეციფიკურ თავისებურებებს. შედარებითი ფიზიოლოგია, რომელიც განიცდის ევოლუციურ ფიზიოლოგიაში გადაზრდას, საბოლოო ამოცანად ისახავს ფუნქციათა სახეობრივი და ინდივიდური განვითარების კანონზომიერებათა შესწავლას.

სპეციალური ანუ კერძო ფიზიოლოგია — მასში იმდენი დარგია, რამდენიც არსებობს ცოცხალ არსებათა სხვადასხვა ჯგუფი, სხვადასხვა ორგანო და ქსოვილი, და ბოლოს, რამდენიც არსებობს ორგანიზმის მოქმედების სხვადასხვა სახე.

ფიზიოლოგიის სხვა სპეციალური დარგებიდან ყველაზე მეტად შეისწავლება ადამიანისა და უმაღლეს ცხოველთა ფიზიოლოგია.

ადამიანის ფიზიოლოგიის დარგები, რომელთაც დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვთ, შემდეგია: შრომის ფიზიოლოგია, ფიზიკური ვარჯიშისა და სპორტის ფიზიოლოგია, კვების ფიზიოლოგია, ასაკობრივი ფიზიოლოგია.

განსაკუთრებული, სპეციალური ფიზიოლოგიური დისციპლინაა პათოლოგიური ფიზიოლოგია. მას თავისი სპეციფიკური ამოცანები აქვს. ნორმალური ფიზიოლოგიისაგან განსხვავებით, პათოლოგიური ფიზიოლოგია ირკვევს ორგანიზმში პათოლოგიური პროცესების წარმოქმნის, განვითარებისა და მიმდინარეობის ზოგად კანონზომიერებებს, ე.ი. იკვლევს ავადმყოფი ორგანიზმის ცხოველმოქმედების განსაკუთრებულ გამოვლინებებს, რომლებიც ანსხვავებენ მათ ჯანმრთელისაგან.

ფიზიოლოგია მჭიდროდ არის დაკავშირებული ცოდნის მთელ რიგ დარგებთან, ემყარება რა თავის გამოკვლევებში მეცნიერებათა ერთი წყების მონაცემებს, იგი თავის მხრივ საფუძველს წარმოადგენს სხვა მეცნიერებათა განვითარებისათვის.

ფიზიოლოგია მუდმივად ემყარება ფიზიკისა და ქი-

მიის კანონებს და ფართოდ იყენებს მათი კვლევის მეთოდებს. ამიტომ ფიზიოლოგიაში დიდი მნიშვნელობა მოიპოვა ფიზიოლოგიური კვლევის ორმა მიმართულებამ - ფიზიკურმა და ქიმიურმა. ამ ორი მიმართულებით მეტად დიდი ფაქტობრივი მასალა დაგროვდა, გამოვლენილია ორგანიზმში ფიზიკური და ქიმიური პროცესების მიმდინარეობის თავისებურებანი, დამუშავებულია სპეციალური მეთოდები და ტექნიკური ხერხები ამ პროცესების შესასწავლად. ამიტომ სასიცოცხლო პროცესების კვლევის ფიზიკური და ქიმიური მიმართულებანი გადაიქცნენ დამოუკიდებელ მეცნიერულ დისციპლინებად: ბიოლოგიურ ქიმიად და ბიოლოგიურ ფიზიკად.

ბიოფიზიკა და **ბიოქიმია** სწავლობს ორგანიზმის ან მისი ნაწილის ცხოველმყოფელობის ცალკეულ-ფიზიკურ და ქიმიურ გამოვლინებებს, ე.ი. მთლიანის - ფიზიოლოგიური ფუნქციის ელემენტებს. ბიოფიზიკას და ბიოქიმიას სასიცოცხლო მოვლენების საანალიზოდ დიდი შესაძლებლობები აქვთ. თუმცა არცერთი მათგანი ცალ-ცალკე არ იძლევა ფუნქციის მთლიან შეცნობას. ამის მიღწევა შეიძლება მხოლოდ მათი ფიზიოლოგიური შესწავლის გზით, ფიზიკური, ქიმიური და ბიოლოგიური მონაცემების სინთეზის საფუძველზე.

ფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდოლოგია

თავისი ამოცანების გადაწყვეტისათვის ფიზიოლოგია ფართოდ იყენებს თანამედროვე ტექნიკური პროგრესის მიღწევებს მაგალითად, ელექტრონული აპარატურა, რომელიც გამოიყენება ფიზიოლოგიური კვლევების დროს, იძლევა საშუალებას გამოვიკვლიოთ ნეირონში დაბალი ინტენსივობის სწრაფად მიმდინარე ნერვული პროცესები და აგრეთვე ნერვული იმპულსის გავრცელება ნერვულ ღეროში. მრავალრიცხოვანი ფიზიოლოგიური პროცესების და მათი რეგულაციის მექანიზმების შესასწავლად გამოიყენება მაღალმგრძობიარე და ზუსტი ელექტრონული ხელსაწყოები.

შეიძლება ითქვას, რომ ბიოლოგიის არცერთ დარგში არ გამოიყენება ისეთი მრავალპროფილიანი ელექტრონული გამზომ-სარევისტრაციო აპარატურა, როგორც ფიზიოლოგიური გამოკვლევებისას. იმასთან დაკავშირებით, რომ ამჟამად გამოიყენება ადამიანის ჯანმრთელობისათვის უსაფრთხო აპარატურა, შესაძლებელი გახდა გამოკვლევების წარმოება როგორც ჯანმრთელ, ისე ავადმყოფ ადამიანზე კლინიკის პირობებში. მაგალითად, შესაძლებელია გულის, ტვინის და სხვა ორგანოთა ბიოდენების რევისტრაცია ელექტროდების მხოლოდ სხეულის ზედაპირზე მოთავსებით. შევისწავლოთ კანის რეაქცია, სისხლის ღინების სინქარე შინაგან ორგანოთა სისხლის ძარღვებში, კანის საფარის და სხვა ორგანოების დაზიანების გარეშე. მნიშვნელოვან მიღწევად უნდა ჩაითვალოს რადიოტელემეტრია, რომელიც იძლევა საშუალებას შევისწავლოთ სხვადასხვა ფიზიოლოგიური პროცესი ადამიანის ორგანიზმიდან დაცილებით, მისი თავისუფალი გადაადგილების და ქცევის პირობებში, შესაბამისი მინიატურული გადამწოდების და რადიოგადამცემების გამოყენებით.

უკანასკნელ წლებში ფიზიოლოგიისათვის დიდი მნიშვნელობა მოიპოვა **კიბერნეტიკამ** - მეცნიერებამ მანქანებში, მექანიზმებსა და ცოცხალ ორგანიზმებში მართვის და კავშირის ზოგადი პრინციპების შესახებ. მართვის არსებობა წარმოადგენს ყველა ცოცხალი სისტემის დამახასიათებელ თვისებას მითუმეტეს, რომ ისინი წარმოადგენენ ურთულეს თვითმარეგულირებელ სისტემას. ბიოლოგიური კიბერნეტიკა სწავლობს ორგანიზმში არსებულ მართვის სხვადასხვა ფორმებს. კიბერნეტიკულ საფუძველზე წარმოებს ფიზიოლოგიური პროცესების **მათმატიკური მოდელირება**, რაც იძლევა საშუალებას ობიექტურად, სინამდვილესთან მაქსიმალური მიახლოებით, დაზუსტდეს ორგანიზმის ფუნქციების, მათი რეგულაციის ურთიერთკავშირის და ურთიერთმოქმედების ზოგადი კანონზომიერებანი. იგი შეიძლება გამოყენებული იქნას ტექნიკური ავტომატური სისტემების შექმნასა და სრულყოფაში. სწორედ ფუნქციონირების ბიოლოგიური

ფორმის დანერგვას ტექნიკაში აწარმოებს მეცნიერება ბიონიკა.

ფიზიოლოგია თავის კვლევებში იყენებს მეტად მრავალფეროვან მეთოდებს. ფიზიოლოგიის ზოგად მეთოდურ პრინციპს წარმოადგენს ორგანიზმის შესწავლის ექსპერიმენტული გზა, რაც იძლევა არა მარტო ფიზიოლოგიურ მოვლენათა რეგისტრაციის საშუალებას, არამედ შესწავლილი იქნას სასიცოცხლო პროცესების მექანიზმებიც.

ფიზიოლოგს არ შეუძლია დაკმაყოფილდეს მხოლოდ დაკვირვებებით, რადგან იგი პასუხობს მხოლოდ ერთ კითხვას – რა ხდება ორგანიზმში? ფიზიოლოგი კი ისწრაფვის გამოარკვიოს, თუ როგორ და რატომ ხდება ესა თუ ის ფიზიოლოგიური პროცესი. ამისათვის აუცილებელია ექსპერიმენტები, რომელთა დროს დაკვირვება წარმოებს თვით მკვლევარის მიერ შექმნილ ახალ ექსპერიმენტულ მოდელზე ცვალებად პირობებში. ფიზიოლოგიური კვლევის ფორმები მრავალია, რომელსაც განსაზღვრავს კვლევის ამოცანები.

ამა თუ იმ ორგანოს ფუნქციისა და მნიშვნელობის გასარკვევად ფიზიოლოგები აწარმოებენ ორგანოს ან მისი ნაწილის მოცილებას (ექსტირპაციის მეთოდი), ან გადანერგავენ ორგანოს ორგანიზმის სხვა ადგილზე (ტრანსპლანტაციის მეთოდი) და აკვირდებიან ორგანიზმში განვითარებულ ცვლილებებს. ნერვული სისტემისაგან ორგანოს დამოკიდებულების დასადგენად კვეთავენ ნერვულ ბოჭკოებს (დეინერვაციის მეთოდი). სისხლძარღვთა სისტემასთან ორგანოების კავშირის დასადგენად აწარმოებენ სხვადასხვა სისხლის ძარღვის გადაკვანძვას (ლიგატურების მეთოდი). სხეულის სიღრმეში მოთავსებული ზოგიერთი ორგანოს მოქმედების შესასწავლად იყენებენ ფისტულების მეთოდს, რაც მდგომარეობს იმაში, რომ ღრუ ორგანოში (კუჭი, ნაწლავები, ნღვლის ბუშტი, შარდის ბუშტი) შეყავთ სპეციალური კონსტრუქციის პლასტიკის ან ლითონის მილი, რომლის მეორე ბოლოს ამაგრებენ კანის ზედაპირზე. ამ მეთოდიკის სხვა ვარიანტისას კანის ზედაპირზე გამოჰყავთ სხვადასხვა ჯირკვალთა სადინარი (სანერწყვე, კუჭის უკანა და სხვა).

ორგანიზმის ფუნქციათა კვლევის ყველა მოყვანილი მეთოდების უმრავლესობა საჭიროებს ცოცხალი ორგანიზმის გაკვეთას ანუ ქირურგიულ ოპერაციას. ამ ოპერაციებს იყენებენ მწვავე და ქრონიკულ ცდებში. მწვავე ცდის ანუ ვივისექციის დროს დანარკოზებულ ან სხვა წესით გაუტივარებულ ორგანიზმზე ატარებენ შესაბამის ოპერაციას და სწავლობენ ამა თუ იმ ქრონოსის ფუნქციონირებას სხვადასხვა ზემოქმედებისას. ქრონიკული ცდების დროს ცხოველს უკეთდება სხვადასხვა ქირურგიული ოპერაცია და გამოკვლევებს იწყებენ, როდესაც ცხოველი გამოკეთდება გადატანილი ოპერაციისაგან. ასეთ ცხოველებზე შესაძლებელია დაკვირვებების წარმოება წლების განმავლობაში.

ორგანოთა ფუნქციებს სწავლობენ არა მხოლოდ მთლიან ორგანიზმში, არამედ ორგანიზმიდან მათი იზოლაციის პირობებშიც. ამ მიზნით ამოკვეთილი ანუ იზოლირებული ორგანოს სისხლის ძარღვებში შეყავთ გარკვეული ხსნარები, რომელთა შედგენილობა რეგულირდება ექსპერიმენტატორის მიერ (პერფუზიის მეთოდი).

ყველა ჩამოთვლილი მეთოდი ემსახურება ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების ბუნების ღრმად ჩაწვდომას. მიკროფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტებში მათი ანალიზი აყვანილია უჯრედულ დონემდე და მის ნაწილებამდეც კი, როდესაც კვლევის ობიექტად გამოყენებულია ერთეული კუნთოვანი, ნერვული ან სხვა უჯრედი. კვლევის ამ მიმართულებას ი.პავლოვი „ანალიზურს“ უწოდებდა, რომელიც სწავლობს ცალკეულ ორგანოების, ქსოვილების და უჯრედების ფუნქციებს, მათში მიმდინარე პროცესების შესწავლა ხდება სხვა სტრუქტურებთან ურთიერთობის გარეშე. ეს მეთოდი ფართოდ გამოიყენება დღესაც. მაგრამ, ორგანიზმის ცხოველმოქმედების სწორი და სრული გაგებისათვის ეს არ არის საკმარისი. აუცილებელია გამოკვლევათა ის მიმართულება, რასაც ი. ბერიტაშვილი „სინთეზურს“ უწოდებდა. სინთეზური ფიზიოლოგიის მიზანია შეისწავლოს ორგანიზმი, მისი ცალკეული ორგანოები და ორგანოთა სისტემები ურთიერთკავშირში, გარემოსთან ყველა მისი

კავშირისა და ურთიერთდამოკიდებულების გათვალისწინებით. ასეთი კვლევისას ფიზიოლოგი ისწრაფვის შესასწავლი ორგანიზმის არსებობის პირობები მაქსიმალურად მიუახლოვოს ბუნებრივ პირობებს.

სინთეზური კვლევის მნიშვნელოვან თავისებურებას წარმოადგენს იმის აღიარება, რომ ცხოველთა და ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე ყველა მოქმედება ექვემდებარება ნერვული სისტემის გავლენას. კვლევის ასეთ მიმართულებას „ნერვიზმის პრინციპი“ ეწოდება. ეს პრინციპი ორგანიზმის სინთეზური კვლევის განუყოფელი ნაწილია, რადგან ნერვული სისტემა თავისი უმაღლესი განყოფილებით - თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით - წარმოადგენს ორგანიზმის იმ სისტემას, რომელიც აერთიანებს მის ყველა ნაწილს და განსაზღვრავს ორგანიზმის დამოკიდებულებას გარემოსთან.

ადამიანის და ცხოველების მთლიანი ორგანიზმის ფუნქციათა შესწავლისას მეტად მნიშვნელოვანია სხვადასხვა უჯრედში, ქსოვილში, ორგანოსა და სისტემაში მიმდინარე მრავალი სხვადასხვა ფიზიოლოგიური, ბიოფიზიკური და ბიოქიმიური პროცესების ერთდროული რეგისტრაცია.

ფიზიოლოგიის განვითარება საქართველოში

ადამიანის ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის საიდუმლოება ძველთაგანვე აინტერესებდა კაცობრიობას. შეიძლება ითქვას, რომ ფიზიოლოგიური აზროვნების ელემენტები ადამიანთა განვითარების უძველეს პერიოდში ჩაისახა და განვითარების მეტად გრძელი და მრავალწახნაგოვანი გზა განვლო.

ფიზიოლოგიის წარმოშობა, ისევე როგორც ანატომიისა, თავიდანვე განაპირობა მედიცინის პრაქტიკულმა მოთხოვნილებებმა. ჯერ კიდევ უძველესი დროის მკურნალებს ესმოდათ, რომ დაავადებული ადამიანის მკურნალობისათვის აუცილებელია ორგანიზმის, მისი ცალკეული ორგანოების აღნაგობისა და ნორმალური ფუნ-

ქციების ცოდნა.

საქართველოში, ჩვენი წელთაღრიცხვის დასაწყისიდან, ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები ადამიანის ორგანიზმის შესახებ სხვადასხვა საშუალებით მუშავდებოდა და ვრცელდებოდა. ერთი გზა იყო - სწავლა-განათლების მიღება საზღვარგარეთ ბიზანტიის ჯერ საერო უმაღლეს სკოლაში, მაგალითად, ათენის აკადემიაში, ხოლო შემდეგ აქ დაარსებულ ქართველთა სამონასტრო სკოლებში (ათონის მთაზე, ბულგარეთის პეტრიწონში, შავ მთაზე ანტიოქიის მახლობლად, სინას მთაზე პალესტინაში). მსგავსი უმაღლესი სკოლები კოლხეთსა და იბერიაშიც იყო. ასე მაგალითად კოლხეთში უმაღლესი რიტორიკული სკოლა IV საუკუნეში (ფოთის მახლობლად), გელათისა და იყალთოს აკადემიები XI და XII საუკუნეში. უფრო ადრე შატბერდის, ოშკის, პარხალის და სხვა სამონასტრო სკოლებში. არისტოტელესა და აგრეთვე IV საუკუნის ცნობილი მღვდელმთავრების გრიგოლ ნოსელისა და ნემესიოს ემესელის თხზულებათა მიხედვით სავარაუდოა, რომ ამ უძველეს სკოლებში ფილოსოფიასთან ერთად ანატომია-ფიზიოლოგიასაც შეისწავლიდნენ. გრიგოლ ნოსელის თხზულებაში „კაცისა შექმნისათვის“ და ნემესიოს ემესელის „ბუნებისათვის კაცისა“ საკმარისად დაწვრილებით არის მოცემული ანატომიური და ფიზიოლოგიური ცნობები ადამიანის შესახებ დიდ ბერძენ მეცნიერთა - ჰიპოკრატეს, არისტოტელეს და გალენიუსის-ნაშრომებიდან.

აღნიშნულ მღვდელმთავართა თხზულებები ქართულ ენაზეც იყო გადმოთარგმნილი. ასე მაგალითად, გრიგოლ ნოსელის „კაცისა შექმნისათვის“ ითარგმნა ორჯერ (პირველად VIII-XIX საუკუნეებში, ხოლო მეორე - XI საუკუნეში) ცნობილი საეკლესიო მოღვაწის - გიორგი მთაწმინდელის მიერ. ნემესიოსის „ბუნებისათვის კაცისა“ თარგმნა იოანე პეტრიწმა გელათის აკადემიის ორგანიზატორმა და პირველმა რექტორმა XII საუკუნეში.

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

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

ასეთი შინაარსის წიგნები იწერებოდა მომდევნო საუკუნეებშიც. მაგალითად, **ზაზა ფანასკერტელის** სამკურნალო წიგნი (XV საუკუნეში), „იადგარ დაუდი“, შედგენილი დაგით **ბატონიშვილის** მიერ (მე-16 საუკუნეში).

XIX საუკუნეში ქართველი ფიზიოლოგები მუშაობდნენ რუსეთის სხვადასხვა სამეცნიერო დაწესებულებებში და თავიანთი წვლილი შეჰქონდათ ფიზიოლოგიური მეცნიერების განვითარებაში. ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მიუძღვის ქართველ ფიზიოლოგებს ივანე თარხნიშვილს და ივანე ბერიტაშვილს.



ივანე თარხნიშვილი

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

საზღვარგარეთიდან დაბრუნების შემდეგ ი. თარხნიშვილი მიიწვიეს სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემიაში ჯერ პრივატ-დოცენტად, შემდეგ პროფე-

სორად და ფიზიოლოგიის კათედრის გამგედ 1877-1895 წლებში.

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

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

იგი თავის დროისთვის უაღრესად ცნობილი მეცნიერი და პოპულარული პიროვნება იყო როგორც რუსეთის იმპერიაში, ისე დასავლეთ ევროპაში. მიუხედავად იმისა, რომ ივ. თარხნიშვილმა ბავშვობის შემდეგ მთელი თავის ცხოვრება რუსეთში გაატარა, მას არასდროს გაუწყვეტია კავშირი საქართველოსთან. 1871 წლის ოქტომბერში, სრულიად ახალგაზრდა 25 წლის მეცნიერი თბილისში ჩამოვიდა ლექციების წასაკითხად. მაშინდელი გახეთქილი „დროება“ და „კვალი“ ფართოდ გამოეხმაურნენ ამ მოვლენას. იმდენად დიდი იყო საზოგადოების ინტერესი, რომ დაგეგმილი ოთხი ლექციის ნაცვლად მან ხუთი ლექცია წაიკითხა ექსპერიმენტული ფიზიოლოგიის საკითხებზე. მეორე წელს წაკითხული ლექციები წიგნად დაიბეჭდა სათაურით: „ნერვული სისტემის როლი ცხოველთა მოძრაობაში“.

ქართული სამეცნიერო აზროვნების ისტორიაში ეს იყო პირველი შემთხვევა XIX საუკუნეში, როდესაც ქართველი მეცნიერი - ბუნებისმეტყველი თბილისში აქტუალური სამეცნიერო პრობლემებით გამოვიდა, ჯერ ზეპირი და შემდეგ ბეჭდვითი სიტყვით, და ქართულ საზოგადოე-

ბას გააცნო ნერეული სისტემის ფიზიოლოგიის უკანასკნელი მიღწევები.

ივანე ბერიტაშვილი (1885-1974) ქართული ფიზიოლოგიური სკოლის ფუძემდებელი და მისი შეუცვლელი მეცნიერ-ხელმძღვანელი იყო.

კვლევითი მუშაობა ი. ბერიტაშვილმა პეტერბურგის უნივერსიტეტში ჯერ კიდევ სტუდენტმა დაიწყო. უნივერსიტეტის დამთავრების შემდეგ (1910) იქვე მუშაობდა (1910-1915) პროფ. ნ. ვედენსკის ხელმძღვანელობით. 1912 წელს მივლინებულ იქნა ქ. ყაზანში პროფ. სამოილოვთან, სადაც აითვისა ეინთჰოვენის სიმიანი გაღვანომეტრით ბიოპოტენციალების რეგისტრაციის მეთოდი.



ივანე ბერიტაშვილი

1914-1915 წლებში მივლინებული იყო ქ. უტრეხტში (ჰოლანდია) პროფ. მაგნუსის ლაბორატორიაში. აქ დაიწყო მან ცხოველთა ტონური რეფლექსების შესწავლა. 1915-1919 წლებში ოდესის უნივერსიტეტის პრივატ-დოცენტი. 1919 წელს იგი მოიწვიეს თბილისის ახლად დაარსებულ უნივერსიტეტში, სადაც ჩამოაყალიბა ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრა. ამ კათედრის ბაზაზე 1935 წელს შეიქმნა კვლევითი ინსტიტუტი, რომელიც 1941 წელს გამოეყო უნივერსიტეტს და შევიდა საქართველოს სსრ მეცნ. აკადემიის სისტემაში, როგორც ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი. 1951 წლამდე ი. ბერიტაშვილი ამ ინსტიტუტის დირექტორია, ხოლო 1951 წლიდან სიცოცხლის უკანასკნელ წუთამდე მისი მეცნიერ-ხელმძღვანელი.

1930 წელს საქართველოს მთავრობის მიერ თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის შედეგად მის ბაზაზე ჩამოაყალიბდა ოთხი სახელმწიფო ინსტიტუტი: 1. პედაგოგიური, 2. სამედიცინო, 3. საფინანსო კოოპერაციული, 4. სამართლის.

1933 წლის 8 იანვრის მთავრობის დაჯგუფებებით

აღდგა თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტი. იგივე დადგენილებით პედაგოგიური ინსტიტუტი I და II კურსების შემადგენლობით გადმოტანილი იქნა ქ. ქუთაისში. მის შემადგენლობაში ერთ-ერთ განყოფილებად (ფაკულტეტად) შევიდა საბუნებისმეტყველო მეცნიერება - ბიოლოგიის, ქიმიის და გეოგრაფიის კათედრებით. იმავე წლის 3 თებერვლის ბრძანებით ახლად შექმნილი ბიოლოგიის კათედრის გამგედ დაინიშნა აკად. ი. ბერიტაშვილი. ერთი წლის შემდეგ მისი ინიციატივით ჩამოყალიბდა ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრა.

ი. ბერიტაშვილს ეკუთვნის მრავალი აღმოჩენა ფიზიოლოგიის დარგში. მან დაადგინა ზურგის ტვინის პროპრიოცეპტული და მოტორული ელემენტების როლი კიდურთა ფაზურ კოორდინირებულ რეაქციებში; ჩონჩხის კუნთების რეციპროკული შეკავების რიტმული ბუნება; კისრისა და ლაბირინთული ტონური რეფლექსების ნერვული მექანიზმები; ორმხრივი (წინქცევითი და უკუქცევითი) დროებითი კავშირების ფორმირება პირობითი რეფლექსების გამოქმუშავების პროცესში; ზოგადი შეკავების მოვლენა; ცხოველთა ფსიქონერვული მოქმედება (შემდეგში ხატისმიერ ქცევად წოდებული). ბოლო წლებში იგი იკვლევდა ცხოველთა ქცევისა და მეხსიერების საკითხებს.

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

ქ. ქუთაისში ფიზიოლოგიის, როგორც მეცნიერების განვითარება დაკავშირებულია პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის სახელთან, რომელიც კათედრას ხელმძღვანელობდა 53 წელი.

პროფ. ა.მ. გოცირიძე დაიბადა 1904 წლის 3 თებერვალს, 1922 წელს წარჩინებით დაამთავრა ქ. სიღნაღის სამოქალაქო სასწავლებელი, ხოლო 1928 წელს ქ. თბილისში სახელმწიფო უნივერსიტეტის სამედიცინო ფაკულტეტი და მიენიჭა მკურნალი ექიმის კვალიფიკაცია. სტუდენტობის წლებში იგი აქტიურად თანამშრომლობდა დიაგნოსტიკის კათედრაზე პროფ. მ. წინამძღვრიშვილთან, პიგიენის კათედრაზე პროფ. ს. ამირჯინთან და დოც. გ. ნათაძესთან, ადამიანის და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრაზე პროფ. ივანე ბერიტაშვილთან. ჯერ კიდევ მე-5 კურსის სტუდენტი 1926 წელს ივანე ბერიტაშვილმა სამუშაოდ მიიწვია კათედრაზე ლაბორანტად. აქტიურად დაიწყო მზადება მეცნიერული და პედაგოგიური მუშაობისათვის. 1930 წელს ი. ბერიტაშვილის წარდგინებით ა. გოცირიძემ მიიღო დოცენტის წოდება. დაიწყო ლექციების კურსის კითხვა ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიაში. შეასრულა რამდენიმე მეცნიერული სამუშაო. 1930 წელს მან პირველი სამეცნიერო მოხსენება გააკეთა ქ. როსტოვში გამართულ კავკასიის ფიზიოლოგთა სამეცნიერო კონფერენციაზე. შემდეგ იგი სამი თვით დარჩა როსტოვის უნივერსიტეტის სამედიცინო ფაკულტეტის ფიზიოლოგიის კათედრაზე და პროფ. ნ. როუანსკის ხელმძღვანელობით დასპეციალდა საჭმლის მომწელებელი სისტემის პავლოვისეული ქირურგიული ოპერაციების ჩატარებაში.



1933 წლის 1 სექტემბრიდან ა. გოცირიძე პროფ. ი. ბერიტაშვილის რეკომენდაციით სამუშაოდ იგზავნება ქ. ქუთაისში ახლად გახსნილ პედაგოგიურ ინსტიტუტში ფიზიოლოგიის კათედრის გამგედ (მან ამ თანამდებობაზე შეცვალა პროფ. ი. ბერიტაშვილი). პედაგოგიურ მუშაობასთან ერთად მან ინტენსიურად დაიწყო მეცნიერული კვლევა ფიზიოლოგიაში. თითქმის ერთდროულად მან ამზადა საკანდიდატო და სადოქტორო დისერტაციები ივანე

საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის
 გიორგი ბერიტაშვილის
 № 17

191/19

ნერე-კუნთის ფიზიოლოგიაში. 1942 წელს ქ. ერევანში სამედიცინო ინსტიტუტში დაიცვა საკანდიდატო დისერტაცია „პესიმალური და ოპტიმალური ეფექტების შესახებ“, 1953 წ. ქ. ლენინგრადში სამედიცინო ინსტიტუტში დაიცვა სადოქტორო დისერტაცია „ტალღისებური ტეტანუსის შესახებ“. მას მიენიჭა მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორის სამეცნიერო ხარისხი, შემდეგ კი პროფესორის წოდება. 1961 წელს მიიღო მეცნიერების დამსახურებული მოღვაწის საპატიო წოდება ა.მ. გოცირიძის სამეცნიერო-კვლევითი მოღვაწეობა კათედრის თანამშრომლებთან ერთად წარმართა რამოდენიმე მიმართულებით, კერძოდ:

1. ნერე-კუნთოვანი სისტემა - პესიმალური და ოპტიმალური რეაქციების შესწავლა კუნთის მოქმედების სხვადასხვა რეჟიმის პირობებში, ასევე ჩერნოგ-ტურის, ორბელ-გინეცინსკის ფენომენების და ტალღისებური ტეტანუსის ფორმების შესწავლა.

2. სპინალური რეფლექსების ცვლილებების შესწავლა ცთომილი ნერვის ტეტანიზაციის პირობებში.

3. პერიფერიული გაღიზიანების როლის შესწავლა მდებარეობისა და სტატოკინეტიკური რეფლექსების მიმართ.

4. ყველაზე მნიშვნელოვანი, ხანგრძლივი და პროდუქტიულია მისი მოღვაწეობა უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიაში. ჯერ კიდევ ადრე პროფ. ი. ბერიტაშვილთან მუშაობის პერიოდში იგი შეისწავლიდა პირობით რეფლექსებს ევოლუციურად დაბალი განვითარების ცხოველებზე (თევზები, ამფიბიები). შემდეგ მან ქ. ქუთაისში მსგავსი მუშაობა განაგრძო ძუძუმწოვარ ცხოველებზე (ძაღვები). გამოიყენა ბერიტაშვილისეული მეთოდი - თავისუფალი მოძრაობის წესი ერთი საკვებურის მიმართ.

1953 წლიდან ა. გოცირიძემ შეიმუშავა სამეცნიერო-კვლევითი მუშაობის კომპლექსური პროგრამა „სივრცობრივად მრავალწევრული ლოკომოტორულ-კვებითი ხასიათის პირობითი რეფლექსები“, რისთვისაც გამოიყენა, როგორც თვითონ უწოდებდა, „ბერიტაშვილისეული მეთოდის გოცირიძისეული მოდიფიკაცია“. ამ საკითხებზე მასთან ერთად მუშაობდნენ კათედრის თა-

ნამშრომლები: რაისა ფინხაძე, თინათინ შუბლაძე, დარეჯან ჩომახიძე, მომდევნო წლებში (1970-1980) მათ შეემატათ - ვალენტინა მოსეშილი, რენიკო საკანდელიძე, ვარლამ ბოჭორიშვილი, მედეა ასათიანი და გულნარა ჩიხლაძე. 1971 წლიდან პარალელურად მსგავს რეფლექსებს შეისწავლიდა სკოლამდელი ასაკის და უმცროსი სასკოლო ასაკის ბავშვებზე რ. საკანდელიძესთან ერთად. აღნიშნული რეფლექსების შესწავლა წარიმართა სამი მიმართულებით: 1. ჯატკური და მისი ნაირსახეობა - რგოლური აქტები, 2. რიგობითი, 3. რითმული ხასიათის პირობითი რეფლექსები. მუშაობის პროცესში დაიხვეწა და შეიქმნა კვლევის ახალი მეთოდი, რომელიც შემდეგ გამოყენებული იყო სხვადასხვა სამეცნიერო ლაბორატორიებში (მოსკოვი, ლენინგრადი). დადგენილი იქნა მრავალი ახალი მეცნიერული ფაქტი, განსაკუთრებით აგზნებისა და შეკავების მოვლენების მიმართ, რეფლექსთა პირველადი და მეორეული ჩაქრობა-აღდგენის პროცესების მიმართ, სტერეოტიპის მოვლენა და ახალი დროებითი ნერვული (ქერქული) კავშირების განვითარების შესაძლებლობა, პირობით გამღიზიანებელთა ძალის კანონი, პირობით გამღიზიანებელთა სიგნალური მნიშვნელობა, პირობით რეფლექსთა გადაკეთების შესაძლებლობა, ეფექტორულ კომპლექსში შემავალი ცალკეული კომპონენტების ურთიერთგავლენა, პირობით გამღიზიანებელთა ძალის გავლენა ჩაქრობით პროცესებზე, კომპლექსური ხასიათის რეფლექსში შემავალი ცალკეული კომპონენტების სიერცობრივი მდებარეობის მნიშვნელობა სტერეოტიპის დინამიურობაში, აგზნების ირადიაციის ასაკობრივი თავისებურება, პირველი და მეორე სიგნალური სისტემების ურთიერთდამოკიდებულებისა და აგზნების ირადიაცია-კონცენტრაციის ასაკობრივი თავისებურება უმცროსი სასკოლო ასაკის ბავშვებში, მიღებული შედეგების პრაქტიკული მნიშვნელობა მოსწავლეთა სასწავლო-აღმზრდელობის პროცესში და სხვა. მიღებული მეცნიერული შედეგები პროფ. ა. გოცირიძემ მრავალჯერ მოახსენა სხვადასხვა სამეცნიერო-კვლევით ცენტრებს: აკად. ი. პავლოვის სახელობის ფიზიოლოგიის კვლევით ინსტიტუტში,

პროფ. ა. შუსტინთან (ქ. ლენინგრადი), მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიის განყოფილებაში, მეცნიერებათა აკადემიის უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიის კვლევით ინსტიტუტში აკად. ე. ასრატინთან (მოსკოვი), მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ტვინის სამეცნიერო კვლევით ინსტიტუტში აკად. ო. ადრიანოვთან (მოსკოვი), მ. ლომონოსოვის სახ. სახელმწიფო უნივერსიტეტის უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიის კათედრაზე აკად. ლ. ვორონინთან (მოსკოვი), პედაგოგიკის მეცნიერებათა აკადემიის ბავშვთა და მოზარდთა ფიზიოლოგიის სამეცნიერო კვლევით ინსტიტუტში აკად. ა. ხრიპკოვასთან (მოსკოვი), მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ორგანიზმის გაცოცხლების კვლევით ინსტიტუტში აკად. ე. ნეგოვსკისთან (მოსკოვი). პროფ. ა. გოცირიძის აქტიური მოღვაწეობით ქ. ქუთაისში ორგანიზებული იქნა მრავალი სამეცნიერო კონფერენციები სხვადასხვა თემატიკით. ქუთაისის პედაგოგიური ინსტიტუტის დაარსების 20 წლისთავზე, 1953 წელს შექმნა ამიერკავკასიის ფიზიოლოგთა სამეცნიერო კონფერენციების გამართვის საორგანიზაციო კომიტეტი. სულ ასეთი კონფერენცია შედგა 14-ჯერ. 1955 წელს მისი ინიციატივით ანატომია-ფიზიოლოგიის კათედრის ბაზაზე შეიქმნა „ბუნების მკვლევართა მოსკოვის საზოგადოების ქუთაისის განყოფილება“, ამ მიმართულებით გაიმართა 28 სამეცნიერო კონფერენცია, სხვადასხვა თემატიკით, კერძოდ: 1) ფიზიოლოგიის პრობლემებზე - 11-ჯერ, 2) ბიოლოგიისა და მედიცინის პრობლემებზე - 11-ჯერ, 3) უმაღლესი ნერვული მოქმედების პრობლემებზე 5-ჯერ, 4) ბიოლოგიის პრობლემებზე 1-ჯერ. მისი ინიციატივით მოეწყო აგრეთვე საქართველოს უმაღლესი სასწავლებლების ფიზიოლოგთა კონფერენციები 5-ჯერ. სულ მისი ხელმძღვანელობით ჩატარდა 47 სამეცნიერო კონფერენცია.

დიდია მისი დამსახურება საქართველოს სხვადასხვა სამეცნიერო დაწესებულებებისადმი გაწეული დახმარების სახით. იგი უშუალოდ მონაწილეობდა ფიზიოლოგიური ლაბორატორიების მოწყობაში ქ. ბათუმის პედაგოგიურ ინსტიტუტში (1937-39 წწ.), ქ. გორის პედაგოგიურ ინსტი-

ტუტში (1942-1950 წწ.), ქ. თბილისის პედინსტიტუტში (1950-1953 წწ.). აღნიშნულ ინსტიტუტებში შეთავსებით კითხულობდა ლექციების კურსს ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიაში. მის მიერ წაკითხული ლექციები ყოველთვის გამოირჩეოდა ღრმა მეცნიერული დონით, ყველა სტუდენტისათვის მისაწვდომობით.

1986 წელს პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის გარდაცვალების შემდეგ, 1986-1989 წლებში ჯერ პედაგოგიური ინსტიტუტის, შემდეგ კი 1990-1991 წწ. (სულ 5 წელი) აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრას ხელმძღვანელობდა დოცენტი **დარეჯან ჩომახიძე**.

აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ახალი სტატუსის მქონე ადამიანის ნორმალური ანატომია - ფიზიოლოგიის კათედრის გამგედ 1992-2006 წწ. (14 წელი) მუშაობდა დოცენტი **რენიკო საკანდელიძე**. 2006 წლის საქართველოს პრეზიდენტის ბრძანებულების საფუძველზე კათედრების გაუქმების შემდეგ იგი კონკურსით არჩეულია ჯერ ასოცირებულ პროფესორად, შემდეგ კი სრულ პროფესორად.



ქუთაისის სახელმწიფო პედაგოგიური ინსტიტუტი,
1983 წელი, საიუბილეო 50-ე წლისთავი.

ფიზიოლოგიის კათედრის შემადგენლობა:

I რიგში (მარცხნიდან): უფროსი მასწავლებელი თინათინ შუბლაძე, მეცნიერების დამსახურებული მოღვაწე, პროფესორი ალექსანდრე გოცირიძე (კათედრის გამგე), დოცენტი დარეჯან ჩომახიძე, ვალენტინა მოსეშვილი.

II რიგში: დოცენტი ლამარა ციციაშვილი, მასწავლებელი ვარლამ ბოჭორიშვილი, ბიოლოგიის მეცნიერებათა კანდიდატი, უფროსი მასწავლებელი (შემდეგ - დოცენტი, პროფესორი) რენიკო საკანდელიძე, მასწავლებელი მედეა ასათიანი, გულნარა ჩიხლაძე.

თავი I.

ორგანიზმის ძირითადი ფიზიოლოგიური პროცესები

ორგანიზმი ორგანული სამყაროს დამოუკიდებლად არსებული ერთეულია. იგი წარმოადგენს თვითმარეგულირებელ სისტემას და გარემოს სხვადასხვა ცვლილებაზე რეაგირებს როგორც ერთი მთლიანი. ორგანიზმს არსებობა შეუძლია მხოლოდ გარე სამყაროსთან მუდმივ ურთიერთმოქმედებაში, რის შედეგადაც წარმოებს მისი თვითგანახლება.

ორგანიზმის სტრუქტურულ და ფუნქციურ ერთეულს წარმოადგენს უჯრედი. სიცოცხლის სრულყოფის (ევოლუციის) პროცესში უმარტივესი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები წარმოდგენილი იყვნენ ასე თუ ისე ერთგვაროვანი უჯრედებისაგან. მრავალუჯრედიანი ორგანიზმებში მათი ევოლუციური განვითარების პროცესში ხდებოდა უჯრედთა დიფერენციაცია, ე.ი. გაჩნდა განსხვავება მათ ზომებში, ფორმაში, შენებასა და ფუნქციებში. ერთნაირად დიფერენცირებული უჯრედებიდან წარმოიქმნებიან ქსოვილები, რომელთა დამახასიათებელი თვისებაა სტრუქტურული გაერთიანება, მორფოლოგიური და ფუნქციური მსგავსება და ურთიერთმოქმედება. სხვადასხვა ქსოვილი სპეციალიზირებულია თავისი ფუნქციებით. მაგრამ გარდა სპეციალიზირებული ფუნქციებისა ყველა ამ უჯრედებს ახასიათებთ საერთო ფუნქციებიც, როგორც არის ნივთიერებათა ცვლა, კვება, სუნთქვა, გამოყოფა. ადამიანს და უმადლეს ცხოველებს აქვთ ოთხი სახის ქსოვილი: ეპითელიური, შემაერთებელი, კუნთოვანი და ნერვული.

ორგანიზმების სახეობრივი და ინდივიდუური განვითარების გარკვეულ ეტაპზე წარმოიქმნებიან სხვადასხვა ქსოვილისაგან აგებული ორგანოები. ორგანოები ანატომიური წარმონაქმნებია და წარმოადგენენ მუშა აპარატებს, რომლებიც სპეციალიზირებული არიან ორგანიზმისათვის აუცილებელ მოქმედებათა შესასრულებლად. მაგალითად, გული ასრულებს ტუმბოს ფუნქციას, თირ-

კმლები - ორგანიზმიდან ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფის ფუნქციას, ძვლის ტვინი - სისხლწარმოქმნის ფუნქციას და ა.შ.

იმ ორგანოთა ერთობლიობას, რომლებიც მონაწილეობენ მოქმედების რომელიმე რთული აქტის შესრულებაში და წარმოქმნიან ანატომიურ ან ფუნქციურ გაერთიანებებს - ორგანოთა სისტემები ეწოდება. ადამიანის და უმაღლესი ცხოველების ორგანიზმში ჩამოყალიბდა და ფუნქციონირებს შემდეგი სისტემები: 1. საყრდენ-სამოძრაო სისტემა, რომელიც ქმნის სხეულის საყრდენს და უზრუნველყოფს მისი ნაწილების ურთიერთშორის გადაადგილებას და მთელი ორგანიზმის მოძრაობას სივრცეში; 2. სასუნთქი სისტემა, რომელიც უზრუნველყოფს ჟანგბადის მიწოდებას სისხლში და ნახშირორჟანგის გამოტანას ორგანიზმიდან; 3. გულ-სისხლძარღვთა სისტემა, რომელიც ახორციელებს სისხლის და ლიმფის მოძრაობას სისხლის და ლიმფურ ძარღვებში; 4. საჭმლის მომნელებელი სისტემა-საკვების გადამუშავების და მისი შეწოვისათვის; 5. გამოყოფის სისტემა - ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტების გამოსაყოფად ორგანიზმიდან, 6. ენდოკრინული სისტემა, რომელიც მონაწილეობს ორგანიზმის ჰუმორული რეგულაციის განხორციელებაში; 7. გამრავლების ორგანოთა სისტემა, რომელიც ახორციელებს გამრავლების ფუნქციას და ამით უზრუნველყოფს ყოველი სახეობის შენახვას; 8. გრძნობათა ორგანოების სისტემა, რომელიც ახორციელებს ინფორმაციის მიღებას გარე სამყაროდან და ორგანიზმის შინაგანი არედან; 9. ნერვული სისტემა, რომელიც აერთიანებს და არეგულირებს ორგანიზმის ყველა სისტემების მდგომარეობასა და მოქმედებას, განსაზღვრავს ორგანიზმის ქცევას გარემოში.

ორგანიზმში არსებობს სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაციის სხვადასხვა დონეები: მოლეკულური, ზემოლეკულური, უჯრედული, ქსოვილური, ორგანული, სისტემური და საკუთრივ ორგანიზმული დონე.

ცოცხალი ორგანიზმების ორგანიზაციის თითოეული დონე ხასიათდება განსაკუთრებული, მისთვის დამახასია-

თებელი კანონზომიერებებით, რომელთა გაგება შეუძლებელია სხვა დონეთა შესწავლის გარეშე. საჭიროა ხაზგასმით აღინიშნოს, რომ უმაღლესი ორგანიზმების ფუნქციათა შესწავლისათვის აუცილებელია ორგანიზმის ორგანიზაციის ყველა დონის სისტემატური შესწავლა და მკვლევართა მიერ მიღებული ყველა მონაცემის სინთეზირება. ეს იმით არის განპირობებული, რომ ცოცხალი ორგანიზმის ყველა უჯრედი, ქსოვილი, ორგანო და მათი სისტემები ურთიერთშეთანხმებულია და ექვემდებარება ამ მთლიანს.

ცოცხალი ორგანიზმის ძირითად ფუნქციას წარმოადგენს ნივთიერებათა და ენერჯის ცვლა. ეს პროცესი მდგომარეობს ნივთიერებათა და ენერჯის გარდაქმნაში, რაც მუდმივად და განუწყვეტლივ მიმდინარეობს ორგანიზმსა და მის ყველა სტრუქტურაში.

ნივთიერებათა ცვლა, ანუ მეტაბოლიზმი, სიცოცხლის აუცილებელი პირობაა. სიცოცხლე შესაძლებელია მხოლოდ მანამდე, სანამ მიმდინარეობს ნივთიერებათა ცვლა, რომელიც ხელს უწყობს ცოცხალი ციტოპლაზმის არსებობას და იწვევს მის თვითგანახლებას.

ყოველი ფუნქციის შესრულებისას ფიზიკურ-ქიმიური პროცესებისა და ქიმიურ გარდაქმნათა შედეგად ორგანიზმის უჯრედებში ხდება სტრუქტურული ცვლილებები. ერთ შემთხვევაში ისინი შეიძლება გამოვლინდნენ მიკროსკოპული გამოკვლევისას. სხვა შემთხვევაში უჯრედული სტრუქტურების ცვლილებების შემსწავლა შესაძლებელია მხოლოდ ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით. სწორედ ამ გამოკვლევების შედეგად იქნა დადგენილი, რომ ყველა ფიზიოლოგიური ფუნქცია განუყრელადაა დაკავშირებული უჯრედის სტრუქტურულ ცვლილებებთან. სტრუქტურის ეს ცვლილებები, როგორც წესი შექცევადი და სწრაფად აღდგენადია.

ორგანიზმის ცხოველმოქმედება შეიძლება ნორმალურად ხორციელდებოდეს გარემოს მხოლოდ გარკვეულ პირობებში. გარემოს სხვადასხვა ცვლილება, როგორც მაგალითად, საკვებ ნივთიერებათა რაოდენობისა და შედგენილობის ცვლილებები, ჰაერის შედგენილობის ცვლი-

ლებები, ტემპერატურის და ბარომეტრული წნევის, სინათლის სპექტრისა და ინტენსივობის ცვლილებები, აგრეთვე ტოქსიკურ ნივთიერებათა არსებობა, რადიოაქტიური გამოსხივება და სხვა, მძლავრ გავლენას ახდენს ფიზიოლოგიურ ფუნქციებზე. ამ პირობების ცვლილებათა დასაშვები საზღვრები შედარებით მცირეა, ე.ი. აუცილებელია მათი შეფარდებითი მუდმივობა. ამასთან ერთად საყურადღებოა, რომ უმაღლეს ცხოველთა მიერ გარემოს ცვლილებების ატანის საზღვრები ბევრად უფრო ფართოა, ვიდრე მის უჯრედთა უმრავლესობის გარემოს ცვლილებების საზღვრები. ამის მიზეზი იმაშია, რომ უჯრედებისათვის არსებობის გარემოს წარმოადგენს ორგანიზმის შინაგანი გარემო, რომელიც ბევრად უფრო ნაკლებად იცვლება, ვიდრე გარე სამყარო. შინაგანი არე არის სისხლი, ლიმფა და ქსოვილთა სითხე, რომლებიც უშუალო შეხებაში არიან ორგანიზმის უჯრედებთან.

ჰომეოსტაზი. პირველად დებულება იმის თაობაზე, რომ ორგანიზმის შინაგანი გარემოს მუდმივობა საწინდარია მისი თავისუფალი და დამოუკიდებელი არსებობისა, წამოაყენა გამოჩენილმა ფრანგმა მეცნიერმა კლოდ ბერნარმა. შემდგომში უ. კენონის მიერ დასაბუთებული იყო რიგი ფიზიოლოგიური მექანიზმებისა, რომლებიც უზრუნველყოფენ შინაგანი გარემოს მუდმივობას. მანვე შემოიღო ტერმინი ჰომეოსტაზი. შინაგან გარემოში ავტორები გულისხმობდნენ ორგანიზმის თხიერ გარემოს, სისხლი, ლიმფა და უჯრედშორისი სითხე. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ ჰომეოსტაზი აერთიანებს არა მარტო თხიერ გარემოს, არამედ ორგანიზმის ყველა სხვა სასიცოცხლო გამოვლინებებს, მათ შორის ფუნქციას, სტრუქტურას, ნივთიერებათა ცვლას უჯრედში, ორგანოებსა და მთელ ორგანიზმში. ჰომეოსტაზის გამოხატულებას წარმოადგენს ბიოლოგიური კონსტანტების, ე.ი. მდგრადი რაოდენობრივი მაჩვენებლების არსებობა, რომელიც დამახასიათებელია ორგანიზმის ნორმალური მდგომარეობისათვის. თავისი სიდიდით ასეთი მუდმივი მაჩვენებლებია: სხეულის ტემპერატურა, სისხლის და ქსოვილთა სითხეების ოსმოსური წნევა, მათში მინერალური მარილების, ცი-

ლების და შაქრის შემცველობა, წყალბადის იონთა კონცენტრაცია და სხვა.

ჰომეოსტაზის კონკრეტული მექანიზმები, რომლებიც უზრუნველყოფენ ორგანიზმის კონსტანტების მდგრადობას, მეტად მრავალფეროვანია. აღნიშნული მექანიზმების დადგენამ შესაძლებელი გახადა ჰომეოსტაზის მთელი რიგი პრინციპების ჩამოყალიბება, რომელსაც ექვემდებარება მრავალი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობა. მათ შორის უმნიშვნელოვანესია ფუნქციათა თვითრეგულაციის, სიგნალურობის, შეგუებითი მექანიზმების დუბლირების პრინციპები.

ჰომეოსტაზის საფუძველს წარმოადგენს ორგანიზმში ყველა პროცესის თვითრეგულაცია. თვითრეგულაციის არსი მდგომარეობს იმაში, რომ ცხოველმოქმედების ნებისმიერი პარამეტრის გადახრა ნორმიდან წარმოადგენს მისი ნორმისაკენ დაბრუნების სტიმულს. სხვანაირად რომ ვთქვათ, რომელიმე მახასიათებლის გადახრა ფიზიოლოგიური ნორმიდან ხდება მიზეზი დაცვით-შეგუებითი რეაქციების ჩართვისა, რომლებიც მიმართული არიან ამ პარამეტრის აღსადგენად. ჰომეოსტაზური რეაქციების რეალიზაცია წარმოებს ორგანიზმის ცხოველმოქმედების სხვადასხვა დონეზე. მეტაბოლური თვითრეგულაციის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ ფერმენტის აქტივობის შეგუებითი დაქვეითება ამ რეაქციაში საბოლოო პროდუქტის დაგროვების შედეგად. ორგანოების დონეზე ჰომეოსტაზური თვითრეგულაციის მექანიზმები განსაზღვრავენ ორგანოს მასის აღდგენას (მაგალითად ღვიძლის) მისი რეზექციისას. შინაგანი გარემოს რომელიმე მნიშვნელოვანი კონსტანტის გადახრისას (გლუკოზის კონცენტრაცია, მჟავე-ტუტოვანი წონასწორობა, ჟანგბადის და ნახშირორჟანგის რაოდენობა და სხვა) სისტემის დონეზე თვითრეგულაციის მექანიზმები უზრუნველყოფენ მათ აღდგენას. ამ გადახრების შედეგად შესაძლებელია ჩაირთოს ქცევითი ადაპტიური რეაქციები, რომლებიც ადამიანის ორგანიზმში ყველაზე რთულ რეაქციებს წარმოადგენენ.

ჰომეოსტაზის შენარჩუნებისათვის პრინციპული

მნიშვნელობა ენიჭება სიგნალურობას ამ გადახრების შესახებ. შინაგანი გარემოს რომელიმე პარამეტრის ცვლილებისას, სპეციალური რეცეპტორები აღიქვამენ ამ ცვლილებებს მანამ, სანამ იგი მიიღებდეს ორგანიზმისათვის საშიშ სიდიდეს. სიგნალი აღწევს მართვის ცენტრალურ აპარატს, ხდება მისი სწრაფი რეალიზაცია, ჩაირთვება შეგუების სხვადასხვა მექანიზმები (სუნთქვა, სისხლის მიმოქცევა, ჰორმონები და ა.შ.), რომლებიც ზღუდავენ აღნიშნული პარამეტრის შემდგომ ცვლილებებს და უზრუნველყოფენ მის აღდგენას.

ჰომეოსტაზის მდგრადობის განმსაზღვრელ ერთერთ მნიშვნელოვანეს ფაქტორს წარმოადგენს შეგუებითი რეაქციების დუბლირება. შინაგანი გარემოს ნებისმიერი ფიზიოლოგიური პარამეტრის მუდმივობის შესანახად მონაწილეობას იღებენ ორგანიზმის მრავალი ორგანოები და სისტემები. იმ შემთხვევაში, თუ კი საჭირო პარამეტრის უზრუნველყოფი ერთერთი მექანიზმი ვერ ახერხებს მისი მუდმივობის დაცვას, მაშინ ჩაირთვება კიდევ ახალი და ახალი შეგუებითი რეაქციების სისტემები და ორგანიზმი მაინც ახერხებს ამ პარამეტრის მუდმივობის შენარჩუნებას... ასე, სისხლის რეაქციის გადახრისას ირთება ბუფერული სისტემები; მათი უკმარისობის შემთხვევაში იცვლება თირკმლების ფუნქცია, ამას ემატება ფილტვების და საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ფუნქციების შესაბამისი ცვლილებები, და ბოლოს ჩაირთვება ქსოვილების ბუფერული სისტემები.

აუცილებელია აღინიშნოს, რომ ჰომეოსტაზი არ შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც შინაგანი გარემოს აბსოლუტური მუდმივობა. ეს მუდმივობა არის შეფარდებითი და დინამიური. იგი მიიღწევა სხვადასხვა ორგანოთა და ქსოვილთა განუწყვეტელი მუშაობით.

ჰომეოსტაზს გარკვეული საზღვრები გააჩნია. თუ ორგანიზმი ხანგრძლივად იმყოფება ისეთ პირობებში, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან შეგუებული პირობებიდან, ჰომეოსტაზი ირღვევა და შეიძლება განვითარდეს ნორმალურ ცხოვრებასთან შეუთავსებელი ძვრები. მაგალითად, გარემოს ტემპერატურის მნიშვნელოვანი

ცვლილებებისას - მისი მომატების ან დაქვეითების დროს - სხეულის ტემპერატურამ შეიძლება მოიმატოს ან დაიკლოს, რასაც მოყვება ორგანიზმისათვის დამღუპველი გადახურება ან გადაცივება. ასევე, წყლისა და მარილების მიწოდების მნიშვნელოვანი შუზღუდვისას ან სრული შეწყვეტისას, რამდენიმე ხნის შემდეგ, შინაგანი გარემოს შედგენილობა და თვისებების მუდმივობა ირღვევა და სიცოცხლე წყდება.

ჰომეოსტაზის მაღალი დონე აღმოცენდება სახეობრივი ან ინდივიდუალური განვითარების მხოლოდ გარკვეულ ეტაპზე. უმდაბლეს ცხოველებს არ გააჩნიათ საკმარისად განვითარებული შემავსებელი მოწყობილობანი გარემოს ცვლილებათა გავლენის შერბილების ან თავიდან აცილებისათვის. ასე მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის შეფარდებითი მუდმივობა (ჰომოიოთერმია) დაცულია მხოლოდ თბილსისხლიან ცხოველებში. ე.წ. ციფსისხლიან ცხოველთა ტემპერატურა კი უახლოვდება გარემოს ტემპერატურას და წარმოადგენს ცვალებად სიდიდეს (პოიკილოთერმია).

ახალგაზრდა ასაკში ჰომეოსტაზის მექანიზმები არასრულყოფილია, რის გამოც შინაგანი გარემოს ზოგიერთი მაჩვენებელი შეიძლება მერყეობდეს ფართო დიაპაზონში, ხოლო შეგუებითი რეაქციები დიფუზური და ნაკლებად სპეციფიკურია. მომწიფებულ ასაკში ჰომეოსტაზის მექანიზმები უფრო სრულყოფილია, მაჩვენებლები მდგრადი, ხოლო შეგუებითი რეაქციები სპეციფიკური და ადეკვატური. ხანდაზმულ ასაკში იწყება ჰომეოსტაზის მექანიზმების აქტივობის შესუსტება, ორგანიზმის რეზისტენტობის დაქვეითება დამაზიანებელი ფაქტორების მიმართ და ქსოვილების რეგენერაციული თვისებების შესუსტება.

ადამიანის ორგანიზმის ჰომეოსტაზი ხარისხობრივად განსხვავდება ცხოველებისაგან მისი მოღვაწეობის საზოგადოებრივი ხასიათის გამო. ადამიანს გააჩნია ჰომეოსტაზის ფიზიოლოგიური და სტრუქტურული მექანიზმების ყველა სახეობა. ამავე დროს, ადამიანი მიზანსწრაფულად იყენებს ფორმით სხვადასხვაგვარ სოციალურად შექმნილ მოწყობილობებს (საცხოვრებელი, ტანსაცმელი, განათება

და სხვა) ჰომეოსტაზის შესანარჩუნებლად, რაც აძლევს მას საშუალებას ექსტრემალურ პირობებშიაც კი იარსებოს ნორმალურად.

სხვადასხვა პათოლოგიისას, ჰომეოსტაზის მექანიზმების დაზიანების გამო ორგანიზმის შინაგანი გარემოს მახასიათებლები შესაძლებელია გამოვიდნენ ნორმის ფარგლებიდან, რაც გარკვეულად ზღუდავს მის ქცევას, მის შრომით საქმიანობამდეც კი. ავადმყოფობის დროს შესაძლებელია შეიქმნას ისეთი სიტუაციები, როდესაც ჰომეოსტაზის მექანიზმების დარღვევა გამოიხატება ცენტრალური მარეგულირებელი აპარატების სხვა, არანორმალურ დონეზე გადასვლაში. ამგვარ სიტუაციას ადგილი აქვს შემცირებისას, ჰიპერტონული დაავადებებისას და სხვა. აღნიშნულ შემთხვევებში შესაბამისი პარამეტრის რეგულაცია შენარჩუნებულია, მხოლოდ იგი უფრო მაღალ დონეზეა. რეგულაციის ასეთი დარღვევა ქმნის საშიშროებას სიცოცხლისათვის. პათოლოგიის დროს აღმოცენებული ჰომეოსტაზის მექანიზმების დარღვევა, რაც გამოიხატება შინაგანი გარემოს მთელი რიგი მახასიათებლების გადახრაში, გამოიყენება დიაგნოსტიკაში და სხვადასხვა დაავადების მკურნალობის ეფექტურობის შესაფასებლად.

ადაპტაცია. ადაპტაცია ეს არის ყველა ცოცხალი არსების თვისება შეეგუოს გარემოს სხვადასხვა ცვლილებებს. აღნიშნული თვისების კონკრეტული გამოხატულებაა თავდაცვითი, აღდგენითი და კომპენსატორული შეგუებითი (ადაპტაციური) რეაქციები.

ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში შეგუებითი რეაქციები ხელს უწყობენ არსებობის ოპტიმალური პირობების შენარჩუნებას, და მათ შორის ჰომეოსტაზის შენარჩუნებას. სხვადასხვაგვარი ადაპტაციური რეაქციები უზრუნველყოფენ სხვადასხვა ბიოლოგიური (კვებითი, სქესობრივი და სხვა), ხოლო ადამიანებში სოციალური მოთხოვნების დაკმაყოფილებას.

ორგანიზმის ადაპტაცია ხდება მრავალმხრივი შეგუებითი რეაქციების გამოყენებით. ადაპტაციაში მონაწილეობას იღებენ მეტაბოლური რეაქციები, მაგალითად

ნიეთიერებათა ცვლის გადასვლა სხვა რეჟიმში კვების თავისებურების ცვლილებასთან დაკავშირებით. ზემოლექულური დონის შეგუებითი რეაქციის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ მიტოქონდრიების მემბრანების გამაფლობის მომატება უჯრედების ჰიპერფუნქციის დროს. ადაპტაციის ქსოვილოვან და უჯრედოვან ფორმად შეიძლება წარმოვიდგინოთ ფაგოციტოზი, დაზიანების საპასუხო რეგენერაცია და გულის კუნთის მასის მომატება სპორტსმენებში, რთული სისტემური ადაპტაციის მაგალითებია ყველა ქცევითი რეაქციები, რომლებიც მიმართულია საკვების მოპოვების, თავდაცვის და სახეობის გაგრძელებისათვის.

არჩევნ სწრაფ (გენოტიპურს) და ხანგრძლივ (ფენოტიპურ) ადაპტაციას. სწრაფი ადაპტაციისათვის დამახასიათებელია გაღიზიანების საპასუხოდ დაუყოვნებელი გამოვლინება და მექვიდრობით მიღებული შეგუებით მექანიზმებში მონაწილეობა. იგი ფორმით მეტად მრავალგვარია და ხშირად უზრუნველყოფს საკმაოდ სასარგებლო ეფექტს. ეს რეაქციები გამაღიზიანებელი აგენტის მოცილებისთანავე ქრებიან.

ხანგრძლივი ადაპტაცია ყალიბდება თანდათანობით ორგანიზმზე სხვადასხვა ფაქტორის ხანგრძლივი ზემოქმედებისას. მის საფუძველს წარმოადგენს ისეთი მექანიზმები, რომლებიც ინდივიდს უყალიბდება სიცოცხლის პერიოდში მასზე რაიმე აგენტის ხანგრძლივი მოქმედებისას. მაგალითად, დაბლობ ადგილებში მცხოვრები მაღალმთიან ადგილზე გადასვლისას იქნეს ნიეთიერებათა ცვლის ისეთ თავისებურებებს, რომლებიც მას აძლევენ საშუალებას იარსებონ მისთვის ადრე უჩვეულო პირობებში. თუ კი ადამიანი წინასწარი ვარჯიშის გარეშე გადაინაცვლებს დიდ სიმაღლეზე, შესაძლებელია მას განუვითარდეს სერიოზული დარღვევები. ხანგრძლივი ადაპტაციისას შექმნილი თვისებები მექვიდრობით არ გადაეცემა და წარმოადგენს მხოლოდ ინდივიდისათვის დამახასიათებელს.

არჩევნ აგრეთვე სპეციფიკურ და არასპეციფიკურ ადაპტაციას. სპეციფიკურ ადაპტაციას უწოდებენ როდეს

საც ადაპტაცია ვითარდება რაიმე გარკვეული ფაქტორის მიმართ. ასე მაგალითად, ფიზიკური დატვირთვებით ვარჯიში ზრდის ორგანიზმის გამძლეობას ფიზიკური დატვირთვის მიმართ. ამავე დროს, ადაპტაცია ფიზიკური დატვირთვების მიმართ აძლიერებს ორგანიზმის გამძლეობას და მდგრადობას ჟანგბადის ნაკლებობის მიმართ, ფსიქომოციური სტრესის და სხვათა მიმართ. ასეთ ადაპტაციას უკვე უწოდებენ არასპეციფიკურს.

ჰორმეზისი. ცოცხალ ორგანიზმს ახასიათებს უნიკალური თვისება: იმ გარეგანი სხვადასხვა ბუნების ფაქტორების, ნივთიერებების თუ მოვლენების, რომელთაც გააჩნიათ მასზე უარყოფითი და დამლუპველი მოქმედებაც კი, იგივე ფაქტორების მცირე დოზების საპასუხოდ აამოქმედოს შინაგანი თავდაცვითი, დამცავ-კომპენსატორული, მათ შორის იმუნური მექანიზმები და არა მარტო თავიდან აიცილოს მავნე გავლენა, არამედ გამოიმუშაოს და გააძლიეროს ბრძოლისუნარიანობა იგივე მავნე ფაქტორების უკვე მზარდი დოზით მოქმედებისას. ორგანიზმის ამ თვისების შესახებ, რომელიც **ჰორმეზისის** მოვლენის სახელწოდებითაა ცნობილი. 1943 წელს გერმანელმა მეცნიერებმა პირველად გამოიყენეს ტერმინი - ჰორმეზისი, რაც ბერძნულად სტიმულირებას, გამოფხიზლებას ნიშნავს, ხოლო შემდგომ, სამწუხაროდ, ორგანიზმის ეს თვისება და ტერმინიც კი მივიწყებული იქნა. საქართველოში, მხოლოდ ახლა, 70 წლის შემდეგ, ცნობილმა ქართველმა მეცნიერმა, **აკადემიკოსმა ნოდარ მითაგვარიამ** თავისი მრავალმხრივი ექსპერიმენტული მონაცემების გაანალიზების საფუძველზე აღორძინა ეს უაღრესად საინტერესო მოვლენა და დასაბუთებული, მწყობრი კანონზომიერი სახით წარმოადგინა.

ჰორმეზისის ფენომენის აღმოცენება უშუალო კავშირშია ოქსიდაციურ სტრესთან და ამიტომ აუცილებელია მოკლედ განვიხილოთ მისი არსი.

გასული საუკუნის 60-იანი წლებიდან დაწყებული, ინტენსიურად შეისწავლება ოქსიდაციური სტრესის პრობლემა და მისმა აქტუალობამ, შეიძლება ითქვას, დღეისთვის პიკს მიაღწია. ალბათ, რთულია მოინახოს

რომელიმე პათოლოგიური მდგომარეობა, რომელსაც ან თან არ სდევს, ან რომლის განვითარებაში არ იყოს ჩართული ეს მოვლენა.

თავისი არსით, ოქსიდაციური სტრესი უკავშირდება თავისუფალი რადიკალების მასიურ წარმოქმნას. ამ პროცესის ყველა შესაძლო გამწეები მექანიზმი ბოლომდე შესწავლილი არ არის, თუმცა ცნობილია ზოგიერთი მათგანი, მაგალითად, იმუნური სისტემის აქტივაცია ინფექციების წინააღმდეგ, როდესაც მიკროორგანიზმების მოსასპობად საქმეში ერთვება ფაგოციტებიდან „გამოსროლილი“ წყალბადის ზეჟანგი - ძლიერი ოქსიდანტი.

ცნობილია, რომ ოქსიდაციური სტრესისადმი რეზისტენტობის მატება ასოცირებს სიცოცხლის ხანგრძლივობასთან (Larsen, 1993). კერძოდ, დადგენილია, რომ დაბალი დოზების ოქსიდაციური სტრესი (ინდუცირებული, მაგალითად, სითბური შოკით) ანელებს დაბერების პროცესს (Kurapti et al., 2000). ფაქტიურად აქ აღვილი აქვს ჰორმონისის მოვლენას.

ბიომედიცინის თვალსაზრისით, ჰორმონისით აღწერენ ისეთ მოვლენას, როდესაც დაბალი დოზის ტოქსინების ან სხვა სტრესოგენური ფაქტორების საპასუხოდ ორგანიზმში ვითარდება ბიოლოგიურად დადებითი რეაქცია. იგულისხმება ადაპტური სტრეს-რეაქცია, რომელიც უზრუნველყოფს უჯრედების მდგრადობას ამ რეაქციის მასტიმულირებელი აგენტის უფრო ძლიერი (დამღუპველი) დოზებისადმი.

სტრესი შეიძლება გამოწვეული იყოს როგორც ფიზიკური, ისე ქიმიური და ფსიქოლოგიური ფაქტორებით, უკანასკნელი წლების განმავლობაში ინტერესი ჰორმონისის მოვლენისადმი უაღრესად გაიზარდა.

უნდა აღინიშნოს, რომ დაბადებიდანვე, პირველივე ჩასუნთქვიდან, ჩვენ განვიცდით შოკს, რომელიც წარმოადგენს ფიზიოლოგიურ სტრესს.

მაშასადამე, ბუნებამ ისე დაგეგმა, რომ დაბადებიდანვე ჩვენ მზად ვართ წარმატებით და ჯანმრთელობისათვის სასარგებლოდ გაავუმკლავდეთ ხანმოკლე „რყევებს“. გარკვეული დოზის სტრესი დამცველობითი რეაქ-

ციების აღმოცენებას იწვევს ყოველგვარ არასტანდარტულ სიტუაციაზე. ამ დროს წარმოებს ყველა სისტემის გააქტივება: ნერვულის, გულ-სისხლძარღვთა, კუნთოვანის და სხვ. ორგანიზმი ააქტიურებს შინაგან რესურსებს. კერძოდ, არა მარტო აღადგენს დაზიანებებს, არამედ საწყის მდგომარეობასთან შედარებით, აუმჯობესებს ქსოვილების მდგომარეობას. არაიშვიათად, ზომიერი სტრესი იწვევს დაბერებასთან დაკავშირებული პროცესების შეწყვეტას, ინდივიდის სიცოცხლის გახანგრძლივებას. ამასთან დაკავშირებით საყურადღებოა შედარებით ახალი კვლევების შედეგები (Callista Yee, Wen Yang, Siegfried Hekimi, Cell, published online 8 May, 2014), რომელთა მიხედვით, სტრესოგენური ფაქტორების დაბალი დოზებით მოქმედების ეფექტი ვლინდება არა როგორც ორგანიზმის რომელიმე კერძო მანევრებლის გაუმჯობესებით, არამედ მთელი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის ინტეგრალური მანევრებით - სიცოცხლის გახანგრძლივებით.

ორგანიზმში წარმოქმნილ თავისუფალ რადიკალებს შეუძლია გამოიწვიოს უჯრედების, ცილების და დნმ-ს დაზიანება მათ ქიმიურ სტრუქტურაში ჩარევით. თუმცა, კანადელების გამოკვლევა, გამოქვეყნებული ავტორიტეტულ სამეცნიერო ჟურნალში "Cell" საწინააღმდეგოს ამტკიცებს. მკვლევარებმა დაამტკიცეს, რომ თავისუფალ რადიკალებს შეუძლია შეაფერხოს უჯრედის ნეკროზი (დაბერება და სიკვდილი). ეს ხდება იმ მექანიზმების ცვლილების ხარჯზე, რომელსაც აპოპტოზი ჰქვია.

აპოპტოზი - ეს არის პროცესი, რომლის დროს ხდება დაზიანებული უჯრედების თვითმოცილება, რათა ისინი სიმსივნურ უჯრედებად არ გადაიქცეს, არ განიცადოს მუტაცია ან მოკლას უჯრედში შეჭრილი ვირუსი. სხვა სიტყვებით, აპოპტოზი - ეს არის უჯრედის თვითლიკვიდაციის რეგულირებადი პროცესი, უჯრედის პროგრამირებული სიკვდილი. ფაქტიურად ესაა დნმ-ში კოდირებული ბრძანება და სამოქმედო ინსტრუქციები უჯრედის თვითლიკვიდაციისათვის; აუცილებელი არაა ეს უჯრედი იყოს დაბერებული, ან ქიმიური თუ ფიზიკური ფაქტორებით დაზიანებული; ის შეიძლება სრულიად ჯანმრთელიც კი იყოს,

მაგრამ მან ორგანიზმის მარეგულირებელი სისტემებისგან მიიღოს „ბრძანება“ თვითგანადგურებისათვის. როდესაც უჯრედი გარედან მიღებს სიგნალს აპოპტოზის აქტივაციისათვის, ის ამ ინფორმაციას სპეციალური მესენჯერის საშუალებით აგზავნის თავის ბირთვში დნმ-თან და ატყობინებს მას, რომ უჯრედს მიღებული აქვს თვითლიკვიდაციის ბრძანება. თავის მხრივ დნმ სადაც ჩაწერილია აპოპტოზის რეალიზაციის მექანიზმები, ყველა სუბუჯრედულ სისტემას უგზავნის სიგნალს, რომ „სიკვდილის დრო დადგა“ და მას შემდეგ, რაც ეს ბრძანება გადაეცემა აღნიშნულ სისტემებს, უჯრედიც განწირულია გარდუვალი სიკვდილისათვის. აპოპტოზი შეუქცევადია და ნებისმიერი დანიშნულებისა თუ მდგომარეობის უჯრედშია კოდირებული. ურთულესი სუბუჯრედული მექანიზმები კი უზრუნველყოფენ განაჩენის მათემატიკური სიზუსტით შესრულებას.

ამრიგად, აპოპტოზი ესაა ორგანიზმის თავდაცვის ერთ-ერთი ურთულესი და სრულყოფილი საშუალება და აი რატომ: ზოგიერთი ბაქტერია და ვირუსი უჯრედებს გარეგნული ზემოქმედებით ანადგურებს, ზოგიერთი კი თვითონ უჯრედში აღწევს და იქ „იბუდებს“. უჯრედში მოკალათებულ ბაქტერიას კი კომფორტული პირობები აქვს. ის ემალება ორგანიზმის იმუნურ, მკვლელ უჯრედებს და თანაც მშვენივრად ასრულებს მის ძირითად ფუნქციას: მრავლდება და ახდენს თავისი დნმ-ის რეალიზებას, რისთვისაც მშვენივრად იყენებს უჯრედის რესურსებს. მაგრამ ადრე თუ გვიან „მასპინძელი“ უჯრედი მოახერხებს და თავის ზედაპირზე გამოიტანს შეტყობინებას (მოლეკულების სახით), რომ ის დაინფიცირებულია და მასში „დამნაშავე“ აფარებს თავს. ამ შეტყობინების გამოტანა და იმუნური უჯრედების გააქტიურება მყისიერია; მყისიერი და რადიკალურად სასტიკია მათი მოქმედებაც: რადგან ვირუსი უჯრედშია შეყუჟული და მას პირდაპირ ვერაფერს დააკლებენ, იმუნური უჯრედები უგზავნიან აპოპტოზის ბრძანებას უჯრედს. პრინციპი ასეთია: არ არის უჯრედი, არ იქნება ვირუსი; არაა ვირუსი, მაშასადამე აღარაა პრობლემაც! აპოპტოზის სიგნალის შემდეგ

დნმ ჩართავს თვითლიკვიდაციის ალგორითმს და იღუპება. მასთან ერთად იღუპება ვირუსიც. გარდა ვირუსებისა და ბაქტერიებისა, ორგანიზმი აპოპტოზს იყენებს სიმსივნური უჯრედების გასანადგურებლადაც; სამწუხაროდ, ეს უკანაქნელნი მაქსიმალურად „ცდილობენ“ რომ არ იყვნენ ამოცნობილნი იმუნური სისტემის მიერ, ან ქმნიან ისეთ პირობებს, რომელშიც იმუნური უჯრედები ინაქტივირდებიან, მაგრამ თუ მუტაგენურ უჯრედებს ეს არ გამოუვათ, მაშინ მათ აუცილებლად ჩაერთვებათ აპოპტოზი, რომელიც თუ მისი სარეგულაციო მექანიზმები მოშლილი არაა, გარდაუვალი და საბოლოოა!

კანადელმა მეცნიერებმა აღმოაჩინეს, რომ თავისუფალ რადიკალებს შეუძლია აპოპტოზის სტიმულირება, რათა ხელი შეუწყოს ჯანმრთელი უჯრედის გაძლიერებასა და ცხოვრების გახანგრძლივებას. მაკგილის უნივერსიტეტის პროფესორმა ზიგფრიდ ჰეკიმიმა (Siegfried Hekimi, McGill University), რომელიც ხელმძღვანელობდა გამოკვლევებს, განაცხადა, რომ „თავისუფალი რადიკალების მავნე გავლენის თეორია არასწორია“. პროფესორი ჰეკიმი თავის განცხადებას იმით ხსნის, რომ როდესაც ჭია ნემატოდებში აიწია თავისუფალი რადიკალების დონე, მათი სიცოცხლის ხანგრძლივობა ჩვეულებრივზე მეტი აღმოჩნდა. ნემატოდები იმიტომ იქნა შერჩეული, რომ მათი ნერვული სისტემა ასრულებს მრავალ იმ ფუნქციას, რა ფუნქციებსაც ასრულებს უმაღლესი ორგანიზმების ნერვული სისტემა. კანადელი მეცნიერების გამოკვლევები ადასტურებენ სხვა მეცნიერების კვლევათა შედეგებსაც. მაგალითად, 2015 წელს იტალიის გულ-სისხლძარღვთა სამეცნიერო კვლევითი ინსტიტუტის „ულტიმედიკა“-ს თანამშრომლებმა დაასკვნეს, რომ ადამიანის ორგანოები სტრესით გამოწვეული თავისუფალი რადიკალებით იღებენ სტიმულს ინფექციურ დაავადებებთან საბრძოლველად. მილანელმა მეცნიერებმა ბიოქიმიისა და უჯრედული ბიოლოგიის საერთაშორისო ჟურნალში გამოქვეყნებულ სტატიაში აღნიშნეს: „ჩვენს ორგანიზმში, ანტიოქსიდანტების დონის გაზრდას შეუძლია ზიანი მიაყენოს ჩვენს ჯანმრთელობას. ანტიოქსიდანტების დაბალანსებული დონე მნიშ-

ვენელოვანია გულ-სისხლძარღვთა სისტემის და ჯანმრთელად დაბერებისათვის.“ მეცნიერები თვლიან, რომ ადამიანის ორგანიზმი გადარჩენისთვის დაცვით მექანიზმებს რთულ პირობებში ავითარებს, ხოლო ანტიოქსიდანტებს შეუძლია გაანეიტრალოს ეს დაცვითი ეფექტი. ასეთი ჰიპოთეზა ხსნის იმ გარემოებას, თუ რატომ შეუძლია ანტიოქსიდანტურ აბებს გამოიწვიოს მოულოდნელი ნეგატიური შედეგები. მაგალითად, ლაბორატორიულმა გამოკვლევებმა აჩვენა, რომ ანტიოქსიდანტების, როგორცაა, მაგალითად, აცეტილ ცისტეინი, მაღალ დოზებს შეუძლია ხელი შეუწყოს სარძევე ჯირკვლის კიბოს უჯრედების გაფრცვლევას. ამასთანავე, ანტიოქსიდანტები ბეტაკაროტინი და ვიტამინი A დაკავშირებული აღმოჩნდა ფილტვის კიბოსა და სასუნთქი სისტემის დაავადებისგან სიკვდილიანობის მაღალ რისკთან.

2012-2013 წლებში კი ორი განსხვავებული სტრეს-ფაქტორის გამოყენებით (მთელი სხეულის ჰიპოთერმია და წყალბადის ზეჟანგის სუბქრონიკული შეყვანა) ი. ბერიტაშვილის ექსპერიმენტული ბიომედიცინის ცენტრში აკად. ნ. მითაგვარიას ხელმძღვანელობით ჩატარებულ ცდებში (ვირთაგვებში ინდუცირებული ოქსიდაციური სტრესის პირობებში) პირველად იქნა დადგენილი და აღწერილი ძუძუმწოვრებში ჰორმონის ეფექტის ქცევითი გამოვლენა. დადგინდა აგრეთვე, რომ ჰორმონის ეფექტის განვითარებაში აზოტის ოქსიდი არ ასრულებს გადაწყვეტ როლს, განსხვავებით იმ შედეგებისგან, რომლებიც მიღებული იყო ლოკალური ჰიპერთერმიის პირობებში და სადაც დადგინდა, რომ გარდა ჰიპერთერმიის თვით ტემპერატურული ფაქტორისა, სწორედ მის მიერ სტიმულირებული აზოტის ოქსიდის სიჭარბე არის ერთ-ერთი ძირითადი მოთამაშე ექსპოზიცირებულ უბანში სისხლის ნაკადის და, შესაბამისად, გლუკოზის მიწოდების შეწყვეტაში, რაც მომაკვდინებელია სიმსივნური უფჯერედისათვის.

როგორც ამ ცდებმა აჩვენს (შედეგები მოხსენებული იყო საერთაშორისო კონფერენციებზე: კიოლნში (2010), თბილისში (2011), ბუდაპეშტში (2012), გუანჯოუში (2013)

და გამოქვეყნებული საერთაშორისო და ადგილობრივ გამოცემებში) ორგანიზმში როგორც ლოკალური, ისე მთელი სხეულის პიპერთერმიის შედეგად განვითარებულ პროცესებს საფუძვლად უდევს ოქსიდაციური სტრესი, რომელმაც შესაძლოა დაზიანოს ან გადარჩინოს დაზიანებისგან ცოცხალი დააზიანოს ან გადარჩინოს დაზიანებისგან ცოცხალი უჯრედები, რაც დამოკიდებულია სტრესული ზემოქმედების სიძლიერეზე და განაპირობებს პორმეზული მექანიზმების ჩართვას ან მათ დათრგუნვას. ამიტომ არის, რომ პორმეზისის მოვლენას აგრეთვე „დაბალი დოზების ევქაქს“ უწოდებენ, რაც გამოიხატება ცოცხალი სისტემების არაწრფივ, პარადოქსულ პასუხში - დაბალი დოზა (დიდთან შედარებით) იწვევს სისტემის უფრო ძლიერ საპასუხო რეაქციას და ამ რეაქციის განვითარებაში, როგორც ირკვევა, წამყვან როლს ასრულებს ე.წ. სითბური



პროფ. ნოდარ მითაგვარია

შოკის ცილები. უნდა აღინიშნოს, რომ ეს დასახელება ამ ცილებს შერჩა, რადგან მათი აღმოჩენა თავდაპირველად მოხდა სითბური შოკის პირობებში. თუმცა მოგვიანებით დადგინდა, რომ იგივე სურათი ვითარდება სხვა, ნებისმიერი სტრესის პირობებშიც. ამ ცილების დეფიციტისას, რაც შესაძლოა განვითარდეს მრავალი მიზეზის გამო, ორგანიზმი კარგავს დაცვით ფუნქციას და ვითარდება ამა თუ იმ სახის პათოლოგია. ამდენად, ორგანიზმში ამ ცილების შეყვანა (მაგალითად, ისე როგორ შეგვყავს ვიტამინები) გვაძლევს პორმეზისის მექანიზმის ჩართვის საშუალებას და პრინციპულად აძლიერებს ორგანიზმის ბრძოლისუნარიანობას.

საქართველოში პორმეზისის მოვლენის კვლევის დამფუძნებელი, საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემიის აკადემიკოსი, ივანე ბერიტაშვილის სახელობის პრემიის ლაურეატი, საერთაშორისო ორდენის „სიცოც-

ხლის წინაშე დამსახურებისთვის“ ("Merit for Life") კავალერი, ბიოლოგიურ მეცნიერებათა დოქტორი, პროფესორი ნოდარ მითაგვარია არის მრავალი საერთაშორისო სამეცნიერო საზოგადოების აქტიური წევრი. იგი იყო ქსოვილში ჟანგბადის გადატანის კვლევის საერთაშორისო ორგანიზაციის (ISOTT) აღმასრულებელი დირექტორი, კლინიკური ჰიპერთერმიის საერთაშორისო საზოგადოების (ICHS) პრეზიდენტი, ამჟამად არის თავის ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის (IBRO) და ევროპის ნეირომეცნიერთა საზოგადოების ფედერაციის (FENS) მმართველი კომიტეტის წევრი, საქართველოს ივანე ბერიტაშვილის ფიზიოლოგთა საზოგადოების ვიცე-პრეზიდენტი და საქართველოს ნეირომეცნიერთა ასოციაციის პრეზიდენტის მოვალეობის შემსრულებელი.

აკადემიკოს ნოდარ მითაგვარიას მრავალრიცხოვანი შრომები, ერთი მხრივ, მიძღვნილია ცენტრალური ნერვული სისტემის სისხლით მომარაგების მარეგულირებელი მექანიზმების ექსპერიმენტული კვლევისადმი. სხვადასხვა ცნობილი და ორიგინალური მეთოდების (მათ შორის მათემატიკური მოდელირების) და მეთოდიკების გამოყენებით მის მიერ ამ მიმართულებით მრავალი ახალი ფაქტი იქნა დადგენილი და შესაბამისი კონცეფცია ჩამოყალიბებული. მეორე მხრივ, უკანასკნელი წლების განმავლობაში ის ინტენსიურად იკვლევდა ონკოლოგიურ კლინიკებში ფართოდ დანერგილი, შედარებით ახალი სამკურნალო მოდალობის, ჰიპერთერმიის დადებითი მოქმედების ფიზიოლოგიურ მექანიზმებს. ექსპერიმენტული კვლევით თეთრ ვირთაგვებზე დადგინდა, რომ მთელი სხეულის ჰიპერთერმიის პირობებში, გარდა სუფთა ტემპერატურული ფაქტორისა, ადგილი აქვს ჰორმეზული მექანიზმის მოქმედების მანიფესტაციას, მაგრამ მხოლოდ ტემპერატურის გარკვეულ დიაპაზონში. თუ ტემპერატურის დონე გასცდება ამ დიაპაზონის ზედა ზღვარს, ჰორმეზისის მექანიზმი ითრგუნება და შესაძლებელია შეუქცევადი დამაზიანებელი პროცესების განვითარება, ხოლო თუ ტემპერატურული ზემოქმედება ჰორმეზული დიაპაზონის ქვედა ზღვაზე ნაკლები იქნება, არავითარი ეფექტი (არც დადებითი და არც

უარყოფითი) არ მიიღწევა. ამრიგად, აკადემიკოსმა ნოდარ მითაგვარიამ პირველად აჩვენა, რომ ონკოლოგიურ კლინიკებში მიღებული ჰიპერთერმული მკურნალობის დადებითი ეფექტი ძირითადად განპირობებულია სწორედ პორმეზის ფენომენის გააქტივებით.

ბიოლოგიური რეაქციები

ორგანიზმისა და მისი უჯრედების სტრუქტურებისა და ფუნქციების ცვლილებებს სხვადასხვა ზემოქმედების საპასუხოდ ბიოლოგიურ რეაქციებს უწოდებენ, ხოლო იმ ზემოქმედებებს, რომლებიც ამ რეაქციებს იწვევენ - გამაღიზიანებლებს ანუ სტიმულებს.

გაღიზიანებადობა. ორგანიზმის ყველა უჯრედს გაანინა გაღიზიანებაზე საპასუხო რეაგირების უნარი. გაღიზიანებადობა ცოცხალი უჯრედის ძირითადი თვისებაა, რომელიც საზღვრავს მისი შეგუების უნარს საარსებო გარემოს ცვლადი პირობებისადმი.

უჯრედების რეაქციები ვლინდებიან მათი ფორმისა და სტრუქტურის ცვლილებებში, ზრდის და გაყოფის პროცესებში, მათში სხვადასხვა ნაერთების წარმოქმნასა, პოტენციური ენერჯის კინეტიკურში გარდაქმნასა, ამა თუ იმ სამუშაოს შესრულებაში და სხვა. მთლიანი ორგანიზმის რეაქციები მეტად რთულია და მრავალფეროვანი. მათი განხორციელების პროცესში იცვლება მრავალი ორგანოსა და უამრავი უჯრედის მოქმედება, მაგრამ ამ რეაქციების დაყვანა ცალკეული უჯრედების რეაქციამდე არ შეიძლება. ამაში ვლინდება ზოგადი წესი - სისტემის კანონზომიერების დაყვანა მის შემადგენელ ელემენტთა კანონზომიერებად.

გაღიზიანება. უჯრედის ან ორგანიზმის გამაღიზიანებელი შეიძლება იყოს გარემოს ან შინაგანი მდგომარეობის ყოველგვარი ცვლილება თუ კი იგი საკმარის სიდიდისაა, სწრაფად ცვლადი და საკმარის დიდხანს გრძელდება. გამაღიზიანებლები თავისი ხასიათის მიხედვით შეიძლება დაყვით სამ ჯგუფად: ფიზიკური, ფიზიკო-ქიმიუ-

რი და ქიმიური. ფიზიკურს მიეკუთვნება ტემპერატურული, მექანიკური, ელექტრული, ოპტიკური, აკუსტიკური. ფიზიკო-ქიმიურს - ოსმოსური წნევის, გარემოს აქტიური რეაქციის, კოლოიდური მდგომარეობის და ელექტროლიტური შედგენილობის ცვლილებები. ქიმიურ გამაღიზიანებელთა რიცხვს მიეკუთვნება სხვადასხვა შედგენილობისა და თვისებების მქონე ნივთიერებათა დიდი რაოდენობა, რომლებიც უჯრედებში ნივთიერებათა ცვლის მიმდინარეობას ან მათ სტრუქტურას ცვლიან. მათ მიეკუთვნება სხვადასხვა სამკურნალწამლო ნივთიერებები, შხამები, აგრეთვე ორგანიზმში წარმოქმნილი მრავალი ნაერთი (ჰორმონები, მედიატორები).

თავისი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობით ყველა სახის გამაღიზიანებელს ყოფენ ადექვატურად და არაადექვატურად.

ადექვატურს უწოდებენ იმ გამაღიზიანებელს, რომელიც ბუნებრივ პირობებში მოქმედებს მოცემულ ბიოლოგიურ სტრუქტურებზე, რომელთა ადქმისათვის ეს სტრუქტურები სპეციალურად არიან შეგუებული და რომლისადმისაც მათი მგრძნობელობა მეტად მაღალია. ასე მაგალითად, თვალის ბადურის წხირებისა და კოლბებისათვის ადექვატური გამაღიზიანებელია მზის სპექტრის ხილული ნაწილის სხივები, კანის თერმორეცეპტორებისათვის ტემპერატურის ცვლილებები, ენის საგემოვნო დვრილებისათვის სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებანი და სხვა.

არაადექვატური ეწოდება ყველა იმ გამაღიზიანებელს, რომელთა ადქმისათვის მოცემული უჯრედი თუ ორგანო სპეციალურად არ არის შეგუებული. ასე მაგალითად, კუნთი იკუმშება არა მარტო მისი ადექვატური გამაღიზიანებლის - ნერეული იმპულსით - არამედ ისეთი გამაღიზიანებლებითაც, რომელთა მოქმედებას იგი ბუნებრივ პირობებში არ განიცდის. ასე, იგი იკუმშება ელექტრული დენის, მექანიკური დარტყმის, მჟავას ან ტუტის და სხვათა ზემოქმედებისას.

მაგრამ აუცილებლად უნდა აღინიშნოს, რომ უჯრედების მგრძნობელობა ადექვატური გამაღიზიანებლების მიმართ ბევრჯერ უფრო მაღალია და ეს ფუნქციური შე-

გუების გამოხატულება გამოქმუშავებულია ევოლუციის პერიოდში.

ფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტში აგზნებადი ბიოლოგიური სისტემების ფუნქციების შესწავლისას ფართოდ იყენებენ სხვადასხვა გამაღიზიანებელს. ამ მიზნით ყველაზე უფრო მოხერხებულია ელექტრული გაღიზიანება. მისი მოქმედება სწრაფად იწყება და წყდება, შესაძლებელია მისი ზუსტი გაზომვა, ნებისმიერი ძალის გამოყენება და სხვა, რისი თქმაც არ შეიძლება ქიმიური გამაღიზიანებლების მიმართ.

ფიზიოლოგიურ ცდებში ჩვეულებრივ იყენებენ პირდაპირ ან არაპირდაპირ გაღიზიანებას. პირველ შემთხვევაში აღიზიანებენ უშუალოდ გამოსაკვლევ ქსოვილს ან ორგანოს. არაპირდაპირ გაღიზიანებისას კი ქსოვილის გაღიზიანება ხდება მასთან მიმავალი ნერვული ბოჭკოს საშუალებით.

აგზნებადობა. ზოგიერთი უჯრედი და ქსოვილი (ნერვული, კუნთოვანი, ჯირკვლოვანი) სპეციალურად შეგუებულია სწრაფი რეაქციებით უპასუხოს გაღიზიანებას. ასეთ უჯრედებს და ქსოვილებს აგზნებად ქსოვილებს უწოდებენ, ხოლო მათ უნარს გაღიზიანებას აგზნებით უპასუხონ აგზნებადობას უწოდებენ.

აგზნებადობის საზომია გაღიზიანების ის მინიმალური ძალა, რომელიც იწვევს აგზნებას. გაღიზიანების ამ მინიმალურ ძალას გაღიზიანების **ზღურბლი** ეწოდება. რაც მეტია რეაქციის გამოსაწვევად საჭირო გაღიზიანების ძალა, მით მაღალია გაღიზიანების ზღურბლი და დაბალია ქსოვილის აგზნებადობა და პირიქით. სხვადასხვა გამაღიზიანებლის მიმართ გაღიზიანების ზღურბლი შეიძლება სხვადასხვა იყოს.

აგზნება. აგზნებადი ქსოვილები გამაღიზიანებლის მოქმედებაზე პასუხობენ სპეციფიკური რეაქციით - აგზნებით. აგზნება წარმოადგენს რთულ ბიოლოგიურ რეაქციას, რომელიც გამოიხატება ფიზიკო-ქიმიურ პროცესთა და ფუნქციურ ცვლილებათა ერთობლიობაში. აგზნების დროს უჯრედები ფიზიოლოგიური მოსვენების მდგომარეობიდან მისთვის დამახასიათებელი აქტიური მოქმე-

დების მდგომარეობაში გადადიან, კუნთოვანი ბოჭკოები იკუმშებიან, ჯირკვლოვანი უჯრედები გამოყოფენ სეკრეტს და ა.შ. მხოლოდ ნერვულ უჯრედსა და ბოჭკოში ეპოულობთ აგზნებას სუფთა სახით, რომელიც არ გამოვლინდება რაიმე ქმედებით.

აგზნებად უჯრედებში ციტოპლაზმასა და გარემოს შორის მუდმივადაა ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობა, რის გამოც უჯრედოვანი მემბრანა პოლარიზებულია - შიგნითა ხედაპირი გარეთას მიმართ დამუხტულია უარყოფითად. ამის მიზეზია ციტოპლაზმასა და გარემომცველ სითხეს შორის იონთა კონცენტრაციის არათანაბრობა. პოტენციალთა ამ სხვაობას **მემბრანულ პოტენციალს** უწოდებენ და მისი სიდიდე უდრის რამოდენიმე ათეულ მილივოლტს.

აგზნების დროს პოტენციალთა სხვაობის ცვლილებას **მოქმედების პოტენციალი** ეწოდება, ხოლო ელექტრულ დენს - მოქმედების დენი. აგზნება ერთგვარად აფეთქებადი პროცესია, რომელიც გამაღიზიანებლის ზემოქმედებით აღმოცენდება მემბრანის განვლადობის შეცვლის შედეგად. ამავე დროს აგზნება ტალღისებურად გავრცელებადი პროცესია. წარმოიშევა რა ერთ უჯრედში ან მის რომელიმე ნაწილში, იგი ვრცელდება და გადადის მეზობელ უჯრედებზე ან იმავე უჯრედის სხვა უბნებზე.

თუ კი ნერვულ უჯრედსა და ღეროში აგზნება ვრცელდება ელექტრული გზით, ნერვულ დაბოლოებებში იგი გადაეცემა ქიმიური გზით. ნერვულ დაბოლოებებში გამოიყოფა ქიმიური ნაერთები - ნერვული იმპულსების გადამცემები, რომლებიც აგზნებას გადასცემენ იმ უჯრედებს, რომლებზედაც მთავრდება ეს ნერვული დაბოლოებები. ნერვული იმპულსების ქიმიურ გადამცემებს უწოდებენ **მედიატორებს**.

აგზნების პროცესის ერთ-ერთი საუკეთესო მანკვანებელია ბიოელექტრული პოტენციალები, რომელთა რეგისტრაცია წარმატებით გამოიყენება ელექტროფიზიოლოგიურ გამოკვლევებში.

რეფლექსები. ნერვულ მოქმედებას საფუძვლად უდევს რეფლექსი. რეფლექსი ეს არის ორგანიზმის რეაქცია, რომელიც გამოიწვევა რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის აუცილებელი მონაწილეობით.

გარეგან ან შინაგან გარემოდან მომავალი ყველა გაღიზიანება აღიქმება ნერვული სისტემის მგრძობიარე დაბოლოებებით, რომელთაც ეწოდება რეცეპტორები. რეცეპტორებში გაღიზიანების საპასუხოდ წარმოიქმნება ნერვულ იმპულსთა რიტმული წყება. ინფორმაცია, რომელიც გადაიცემა რეცეპტორებიდან კოდირებულია სიხშირესა და რითმში. სხვადასხვა რეცეპტორი ერთმანეთისაგან განსხვავდება სტრუქტურითა და ფუნქციებით. ისინი შეგუებული არიან სხვადასხვა სახის გაზილიანებათა აღქმისადმი, რომელნიც მათთვის ადეკვატურია.

აგზნება რეცეპტორებიდან გადაეცემა ცენტრალურ ნერვულ სისტემას და იქედან ეფერენტული (ცენტრიდანული) ნეირონების საშუალებით ვრცელდება ეფექტორულ (შემსრულებელ) ორგანოებამდე. იმ გზას, რომლითაც აგზნება ვრცელდება რეცეპტორებიდან დაწყებული ცენტრალური ნერვული სისტემების გავლით ეფექტორებამდე ეწოდება რეფლექსური რკალი. ამგვარად რეფლექსური რკალი შედგება ნეირონების ჯაჭვისაგან. მის შემადგენლობაში შედის: 1. აგზნების მიმღები რეცეპტორი; 2. მგრძობიარე (აფერენტული) ნეირონი, რომელიც აგზნებას ატარებს ცენტრალურ ნერვულ სისტემისაკენ; 3. ცენტრალური ნერვული სისტემის ნეირონები, რომლებიც ერთმანეთთან აკავშირებენ სხვადასხვა ნეირონებს; 4. მამოძრავებელი ან სეკრეციული (ეფერენტული) ნეირონი, რომელიც აგზნებას ატარებს ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ეფექტორისაკენ; 5. შემსრულებელი ორგანო (ეფექტორი).

ცენტრალური ნერვული სისტემის იმ უბნებს, სადაც მოთავსებულია რომელიმე რეფლექსის განხორციელებაში მონაწილე ნეირონები, უწოდებენ ნერვულ ცენტრებს ანუ საკოორდინაციო აპარატებს. ნერვული ცენტრები და მათი „ბრძანების“ მიმღები-შემსრულებელი მექანიზმები - ორგა-

ნოები - ორმხრივად არიან ურთიერთდაკავშირებული. ისინი არა მარტო იღებენ იმპულსებს ცენტრალური ნერვული სისტემიდან, არამედ თვითონაც გზავნიან მისკენ ინფორმაციას, რითაც ატყობინებენ მას თავისი მოქმედების შესახებ. სწორედ ამ „უკუკავშირის“ სისტემის საშუალებით წარმოებს რთულ მოძრაობათა ზუსტი და დახვეწილი შესრულება.

ა. პავლოვის კლასიკური გამოკვლევების შემდეგ რეფლექსურ რეაქციათა მთელი მრავალფეროვნება იყოფა ორ დიდ ჯგუფად: უპირობო და პირობით რეფლექსებად.

უპირობო რეფლექსები წარმოადგენენ ორგანიზმის რეაქციას რომლებიც გვხვდება მოცემული სახეობის ყველა ორგანიზმში. ისინი მემკვიდრეობით განმტკიცებული, თანდაყოლილი არიან. ვინაიდან უპირობო რეფლექსების უმრავლესობა დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგაც შენარჩუნებულია, აქედან გამომდინარე მათი განხორციელება ხდება ცენტრალური ნერვული სისტემების ქვედა განყოფილებების მონაწილეობით.

პირობითი რეფლექსები - ინდივიდუალურად შექმნილი რეაქციებია. ისინი ცხოვრების პროცესში აღმოცენდებიან და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონების აუცილებელი მონაწილეობით ხორციელდებიან. პირობითი რეფლექსები უმაღლესი ნერვული მოქმედების საფუძველს წარმოადგენენ. მათი წარმოქმნის დროს დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის ნეირონთა შორის მყარდება დროებითი კავშირები. პირობითი რეფლექსის წარმოქმნისათვის აუცილებელია რომელიმე რეცეპტორის გაღიზიანება მრავალჯერადად უღლდებოდეს ორგანიზმის რომელიმე მოქმედებასთან, რომელიმე უპირობო რეფლექსთან.

უპირობო და პირობითი რეფლექსები შეადგენენ ორგანიზმის, როგორც მთლიანის, მოქმედების შედარებით რთული ფორმების საფუძველს და წარმოადგენენ გარემოს პირობებთან ორგანიზმის შეგუების უმაღლეს ფორმას.

ფუნქციათა რეგულაცია. ორგანიზმის ცხოველმოქმედების პროცესში მასში ერთდროულად მიმდინარეობს

მრავალრიცხოვანი ფიზიოლოგიური პროცესები, რომლებიც უზრუნველყოფს სასიცოცხლო მნიშვნელობის და შეგუებითი ფუნქციების შესრულებას. ყველა ეს პროცესი კოორდინირებულია, რაც უზრუნველყოფს ორგანიზმის მდგომარეობის მუდმივობას და მისი ორგანოების და სისტემების მიზანშეწონილად მიმდინარე მოქმედებას. ფუნქციათა ასეთი სრულყოფილი კოორდინაცია შედეგია იმისა, რომ ცოცხალი ორგანიზმი წარმოადგენს თვითმარეგულირებელ სისტემას. თვითრეგულაცია წარმოადგენს მოძრაობის ბიოლოგიური ფორმის არსს, ე.ი. სიცოცხლის არსს. თვითმარეგულირებელ სისტემას აქვს სპეციალური ავტომატური მექანიზმები ფუნქციების მართვისათვის. როგორც კი რომელიმე ფუნქციის ხარისხობრივი და რაოდენობრივი მაჩვენებლები შეიცვლება, მაშინვე, ავტომატურად, უკუკავშირების საშუალებით ჩაირთვება სპეციალური მექანიზმები და ხდება ამ მაჩვენებლების გამოსწორება. ასე მაგალითად, რაიმე მიზეზით გამოწვეული არტერიული წნევის მომატება იწვევს გარკვეული რეცეპტორების გაღიზიანებას, რომლებიც მოთავსებულია თვით სისხლის ძარღვებში. აქედან იმპულსაცია მიემართება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და ააგზნებს სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ცენტრებს. აქედან იმპულსები მიემართება პერიფერიაზე და იწვევენ სისხლის ძარღვების გაფართოებას, რის შედეგადაც სისხლის არტერიული წნევა უბრუნდება საწყის დონეს.

თვითრეგულაცია ხორციელდება ცოცხალი სისტემის ორგანიზაციის ყველა დონეზე, ზოგიერთ ორგანოს (გული, კუჭი, ნაწლავები) გააჩნია საკუთარი ავტომატიზმი და შესაბამისად ლოკალური თვითრეგულაცია.

ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შეფარდებითი მუდმივობა ხორციელდება სისხლის, ლიმფის და ქსოვილთა სითხის ქიმიური შედგენილობის და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების თვითრეგულაციით. ნებისმიერ თვითმარეგულირებელ სისტემაში ცენტრალური ადგილი უკავია ორგანიზმისათვის სასარგებლო შეგუებით შედეგს. თვითრეგულაციის აპარატს წარმოადგენს ფუნქციური სისტემა.

ორგანიზმში ფუნქციათა რეგულაცია წარმოებს ორი ძირითადი მექანიზმის საშუალებით: ჰუმორული და ნერვული.

ჰუმორული ანუ ქიმიური მექანიზმი წარმოადგენს ფილოგენეზურად უფრო ძველს და ნაკლებად სრულყოფილს. მისი არსი მდგომარეობს იმაში, რომ სხვადასხვა უჯრედსა და ორგანოში ნივთიერებათა ცვლის პროცესებში წარმოიქმნება გარკვეული ქიმიური ნივთიერებანი, რომლებიც განსხვავდებიან თავისი ქიმიური ბუნებით და ფიზიოლოგიური მოქმედებით. ზოგიერთ მათგანს ახასიათებს მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობა. ქსოვილოვან სითხეში და შემდეგ სისხლში გადასვლისას ეს ნივთიერებანი ნაწილდებიან მთელ ორგანიზმში და გავლენას ახდენენ ორგანიზმის სხვა უჯრედებზე და ქსოვილებზე.

ფუნქციათა რეგულაციის ქიმიური მექანიზმის კერძო შემთხვევას წარმოადგენს ჰორმონალური რეგულაცია, რომელსაც შინაგანი სეკრეციის (ენდოკრინული) ჯირკვლები ახორციელებენ.

ორგანიზმის ფუნქციათა მეორე, ფილოგენეზურად უფრო ახალგაზრდა და უფრო სრულყოფილი მექანიზმია **ნერვული** მექანიზმი. იგი აერთიანებს, ათანხმებს და არეგულირებს სხვადასხვა უჯრედის, ქსოვილის და ორგანოს მოქმედებას, უგუებს მას ორგანიზმის სიცოცხლის გარემო პირობებს. რეგულაციის ეს მექანიზმი უფრო სრულყოფილია, ვინაიდან უჯრედთა ურთიერთმოქმედება უფრო სწრაფად ხდება, ვიდრე ჰუმორულად. მეორეც იმიტომ, რომ ნერვულ იმპულსებს ყოველთვის აქვთ თავისი კონკრეტული სამიზნე სტრუქტურა.

რეგულაციის ორივე მექანიზმი ურთიერთდაკავშირებულია. ორგანიზმში წარმოქმნილი სხვადასხვა ქიმიური ნაერთი მოქმედებს აგრეთვე ნერვულ უჯრედებზე და ცვლის მათ მდგომარეობას. მეორეს მხრივ, ჰუმორული რეგულაცია გარკვეული მასშტაბით დაქვემდებარებულია ნერვულ რეგულაციისადმი. ჰორმონთა უმრავლესობის წარმოქმნა და გამოყოფა ნერვული სისტემის მაკონტროლირებელი გავლენის ქვეშ ხორციელდება. ამის გამო ნერვული სისტემა ორგანოებზე გავლენას ახდენს არა

მარტო უშუალოდ იქ მოსული იმპულსებით, არამედ არა-პირდაპირაც, ჰუმორულ-ქიმიური გამაღიზიანებლების მეშვეობით.

ნივთიერებათა ცვლა უჯრედსა და გარემოს შორის

ყოველი უჯრედი გარშემორტყმულია მემბრანით, რომელშიდაც უნდა გაიარონ უჯრედში, ან უჯრედიდან გარეთ გამომავლმა ნივთიერებებმა. უჯრედები თითქმის ყოველთვის მოთავსებული არიან ისეთ არეში, რომელიც ძირითადად შედგება წყალხსნარებისაგან. ჩვეულებრივად მემბრანაში შეიძლება გავიდნენ გახსნილი ნივთიერებანი, თუმცა ამ ნივთიერებათა გამაველობა ერთნაირი არ არის. იქმნება შთაბეჭდილება, თითქოს მემბრანაში იყოს ულტრამიკროსკოპიული ფორები, რომლებშიაც გადიან ეს ნივთიერებები, ხოლო ამ ფორების სიდიდე განსაზღვრავს მოლეკულების იმ მაქსიმალურ სიდიდეს, რომლებსაც შეუძლია გავიდნენ მათში. ნივთიერების მემბრანაში გაველის შესაძლებლობა განისაზღვრება არა მარტო მოლეკულების სიდიდით, არამედ მათი ელექტრული მუხტით, ამ ნაწილაკების მიერ შებოჭილი წყლის მოლეკულების რაოდენობით და მათი ხსნადობით ცხიმებში.

მემბრანის უნარი, გაატაროს ესა თუ ის ნივთიერება, დამოკიდებულია მის სტრუქტურაზე და ფორების სიდიდეზე. მემბრანას უწოდებენ შეღწევადს, თუ იგი ატარებს ნებისმიერ ნივთიერებას, შეუღწევადს - თუ არ ატარებს არცერთ ნივთიერებას და ნახევრადშეღწევადს (ან არჩევითად შეღწევადს) თუ იგი ატარებს ზოგიერთ ნივთიერებას. ყველა უჯრედის, უჯრედის ბირთვის და სხვა ორგანოიდების ზედაპირული მემბრანები ნახევრადშეღწევადია, ე.ი. მათ ახასიათებს შერჩევითი შეღწევადობა.

სხვადასხვა ნივთიერების გაველას მემბრანაში ამა თუ იმ მიმართულებით (ენდოციტოზი, ეგზოციტოზი) საფუძვლად უდევს შემდეგი პროცესები: 1) ფილტრაცია, 2) პასიური დიფუზია და ოსმოსი, 3) გაადვილებული დიფუ-

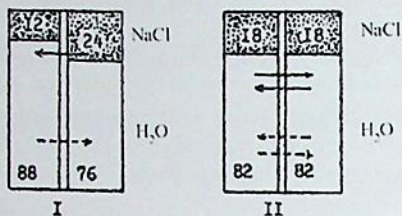
ზია, 4) დიალიზი, 5) აქტიური ტრანსპორტი, 6) პინოციტოზი და ფაგოციტოზი.

ფილტრაცია. ფილტრაციის პროცესი განპირობებულია სისხლის ძარღვის შიგნით და გარეთ წნევათა სხვაობით (ΔP) და მისი გამავლობით სისხლის პლაზმისა და დაბალმოლეკულური ნივთიერებების მიმართ. მაკრომოლეკულური ნივთიერებები მემბრანის ფორებში არ გადიან.

დიფუზია. მოლეკულების გადაადგილებას მაღალი კონცენტრაციის ადგილიდან დაბალი კონცენტრაციის ადგილისაკენ ეწოდება პასიური დიფუზია. ამ გადაადგილებას აქვს ალბათობითი ხასიათი. დიფუზიის სინქარე განისაზღვრება: 1) ხსნარის კონცენტრაციული (ქიმიური) გრადიენტით; 2) ელექტრული გრადიენტით, ე.ი. იონების ელექტრული მუხტით; 3) მემბრანის გამავლობით, ე.ი. მემბრანის ფორების და ნივთიერების მოლეკულების ზომების შეფარდებით; 4) ნივთიერების მოლეკულების ზომით: დიფუზიის სინქარე მოლეკულების სიდიდის უკუპროპორციულია. წყლის დიფუზია ყველა სხვა ნივთიერების დიფუზიაზე მაღალია (სურ.1).

გაადგილებული დიფუზია. ეს პროცესი ხდება მაშინ, როდესაც რომელიმე ნივთიერებას შეუძლია თავისუფლად დიფუზირდეს სხვა რომელიმე ნივთიერების ან მოლეკულის დახმარებით, ე.ი. იგი გადაიტანება ამ მოლეკულის საშუალებით. ასეთი დიფუზია მიმდინარეობს კონცენტრაციის გრადიენტის მიმართულებით. მაგალითად, გლუკოზის დიფუზია სისხლიდან (სადაც მისი კონცენტრაცია მაღალია) უჯრედებში (სადაც მისი კონცენტრაცია დაბალია). ეს დიფუზია ადვილდება გაშუალებული გადატანი მოლეკულის საშუალებით. რაც შეეხება გლუკოზის ტრანსპორტს კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგოდ (შეწოვა ნაწლავიდან). იგი აქტიური პროცესია და მოითხოვს ენერჯის ხარჯვას.

დიალიზი - წარმოადგენს ნივთიერების დიფუზიას ნახევრადშედწევად მემბრანაში, რომელიც ატარებს წვრილ და აკავებს მსხვილ მოლეკულებს.



სურ.1

I. დიფუზია. (სხვადასხვა კონცენტრაციის ხსნარები გაყოფილი არიან ერთმანეთისაგან მემბრანით.

II. მემბრანის ორივე მხარეს NaCl და წყლის კონცენტრაცია გათანაბრებულია და დიფუზია მიმდინარეობს ორივე მიმართულებით (ორმაგი ისრები).

ოსმოსი - ეს არის გამხსნელი ნივთიერების (წყლის) დიფუზია ნახევრადგანვლად მემბრანაში, ე.ი. მემბრანაში, რომელიც არ ატარებს ზოგიერთ გახსნილ ნივთიერებას. მაგალითად, სისხლის კაპილარების კედლები შედარებით გაუვალი არიან ცილებისათვის და მათ არ შეუძლიათ სისხლის ძარღვებიდან გამოსვლა. ამის გამო ისინი ქმნიან ონკოზურ წნევას, რომელიც ეწინააღმდეგება ჰიდროსტატიკურ ანუ ფილტრაციულ წნევას და წყლისა და ზოგიერთი ნივთიერების გასვლას სისხლის ძარღვების კედელში. ონკოზური წნევა აკავებს სითხეს სისხლის ძარღვებში და ახდენს ზეგავლენას ქსოვილოვანი სითხის შეწოვაზე.

თითქმის ყველა ცოცხალი უჯრედის სითხეებში გახსნილია მარილები, შაქრები და სხვა ნივთიერებები, რის გამოც ამ სითხეებს ახასიათებთ გარკვეული ოსმოსური წნევა. როდესაც უჯრედი მოთავსებულია ისეთ სითხეში, რომლის ოსმოსური წნევა უტოლდება მასში არსებულ წნევას, მაშინ წყალი უჯრედში არც შედის და არც გამოდის გარეთ. ასეთ სითხეს უწოდებენ იზოტონურს ან იზოოსმოსურს უჯრედის მიმართ. ნორმალურ პირობებში სისხლის პლაზმა და ორგანიზმის ყველა სითხეები იზოტონური არიან. თუ კი გახსნილ ნივთიერებათა კონცენტრაცია გარე სითხეში მეტია ვიდრე უჯრედში,

მაშინ წყალი ცდილობს გამოვიდეს გარეთ, რის გამოც უჯრედი შეიჭმუნება. ასეთ სითხეებს უწოდებენ ჰიპერტონულს უჯრედის მიმართ. თუ კი გარე სითხეში გახსნილ ნივთიერებათა კონცენტრაცია უფრო დაბალია, ვიდრე უჯრედში, მაშინ წყალი ცდილობს შევიდეს უჯრედში, რაც გამოიწვევს მის გაჯირჯევებას და გასკდომასაც კი. ასეთ ხსნარებს ეწოდება ჰიპოტონური. სუფრის მარილის 0,9% ხსნარი ადამიანის უჯრედების მიმართ იზოტონურია. სისხლის წითელი ბურთულები მარილის 0,6% ხსნარში იბერებიან და სკდებიან, ხოლო 1,3% ხსნარში იჭმუნებიან.

აქტიური ტრანსპორტი. მრავალ უჯრედს აქვს უნარი აქტიურად გადაიტანოს წყალი ან მასში გახსნილი ნივთიერებები უჯრედში ან უჯრედს გარეთ, და ამგვარად შეინარჩუნოს ოსმოსური წნევა, განსხვავებული გარემოსაგან. ამ შემთხვევაში ნივთიერების გადატანა წარმოებს კონცენტრაციული ანუ ელექტროქიმიური გრადიენტის საწინააღმდეგოდ. ამ პროცესისათვის საჭირო ენერგია წარმოიქმნება მეტაბოლური რეაქციების მიმდინარეობაში, ჩვეულებრივ - ატფ-ის ჰიდროლიზისას. ამ პროცესის კატალიზატორის როლს ასრულებს სპეციფიკური ფერმენტი ატფ-აზა; ვარაუდობენ, რომ ატფ-აზა ახორციელებს ნატრიუმის იონების აქტიურ ტრანსპორტს, ანუ შეიძლება ჩაითვალოს ნატრიუმის ტუმბოდ (დეტალურად ამის თაობაზე ვისაუბრებთ შემბრანული პოტენციალების განხილვისას).

აქტიური ტრანსპორტის სახესხვაობას წარმოადგენს პინოციტოზი, ფაგოციტოზი და ეგზოციტოზი და იგი მთლიანად განისაზღვრება უჯრედის ცხოველმყოფელობით.

ფაგოციტოზი არის ლეიკოციტების უნარი „ჩაყლაპოს“ ბაქტერიები და მცირე ზომის უცხო სხეულები. პინოციტოზი გულისხმობს პროცესს, რომლის დროსაც უცხო სხეულის უჯრედთან კონტაქტის ადგილზე უჯრედის მემბრანა ჩაიზნიქება და ქმნის ერთგვარ „ჯიბეს“, რომელიც შემდგომ გადაინაცვლებს უჯრედის შიგნით, გამოეყოფა მემბრანის სხვა ნაწილებს და დახშული ბუშტუკის სახით მოექცევა უჯრედში. პინოციტოზის საწინა-

აღმდეგო პროცესია ეგზოციტოზი. ამ შემთხვევაში უჯრედის შიგნით არსებული გრანულა (მარცვალი) გადაინაცვლებს მემბრანისაკენ; გრანულის და უჯრედის მემბრანები შეერწყმებიან ერთმანეთს და ბოლოს გრანულა გამოდის უჯრედიდან. ასე წარმოებს მაგალითად სხვადასხვა სეკრეტის გამოსვლა უჯრედიდან.

მჟავე-ტუტე წონასწორობა. ტერმინი „მჟავე-ტუტე წონასწორობა“ გულისხმობს ორგანიზმის ქსოვილებში წყალბადის იონების $[H^+]$ მუდმივობის შენარჩუნებას (ჰომეოსტაზს). მჟავიანობა ჩვეულებრივ გამოისახება წყალბადის იონების კონცენტრაციის სახით ანუ pH-ით. pH წარმოადგენს თავისუფალი წყალბადის იონების $[H^+]$ კონცენტრაციის საზომს. რაც უფრო მაღალია მჟავიანობა, მით დაბალია pH-ის მნიშვნელობა. თუ კი $25^{\circ}C$ $pH=7$, მაშინ H და OH იონების კონცენტრაცია თანაბარია და ასეთი ხსნარი ნეიტრალურია. თუ $pH > 7$ -ზე მეტია, ხსნარი ტუტეა.

ბუფერული სისტემები. ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების უმრავლესობა ხორციელდება გარემოს რეაქციისას, რომელიც ახლოა ნეიტრალურთან. ასეთი რეაქციის მუდმივობის შენარჩუნება წარმოებს მთელი რიგი ბუფერული სისტემების საშუალებით. ეს ისეთი ნივთიერებებია, რომლებიც არეში ძლიერი მჟავე ან ტუტე ნივთიერების შეყვანისას ეწინააღმდეგებიან pH-ის მნიშვნელოვან ძვრებს. ბუფერები წარმოადგენენ სუსტი მჟავის ან ფუძის ან მარილის ნარევეს. ამ სისტემებში წარმოებს ძლიერი მჟავის შენაცვლება სუსტით, რომლის დისოციაციისას წარმოიქმნება ნაკლები რაოდენობის H^+ იონები, რის შედეგადაც ხსნარის pH ნაკლებად მცირდება. მიუხედავად ამისა, ზოგჯერ ხდება pH-ის გადახრა ნორმიდან: რეაქციის გადახრას მჟავიანობისაკენ აციდოზი ეწოდება, ხოლო ტუტიანობისაკენ გადახრას ალკალოზი ეწოდება.

ორგანიზმში სხვადასხვა ნივთიერების შეწოვა, ტრანსპორტი, გამოყოფა დამოკიდებულია იონიზაციის და დისოციაციის ხარისხზე, რაც თავის მხრივ განპირობებულია pH-ის მნიშვნელობით და გარემოს ტემპერატურით.

აზნებანი უჯრედების ელემენტური ევოლუცია

კუნთის ძირითად ფიზიოლოგიურ ფუნქციას წარმოადგენს შეკუმშვის განვითარება ეფერენტული ნერვით მოსულ გალიზიანებაზე. კუნთის საერთო შეკუმშვის ეფექტი წარმოადგენს ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვათა ჯამს.

ნერვის ძირითად ფიზიოლოგიურ ფუნქციას წარმოადგენს აგზნების გატარება. ნერვულ უჯრედში წარმოშობილი აგზნება აქსონის საშუალებით გადაეცემა მის დაბოლოებას. აქსონების საბოლოო განტოტვები კუნთების ბოჭკოებზე ქმნიან სპეციალურ აპარატს - ნერვ-კუნთოვან სინაპსს, რომლის საშუალებითაც ხორციელდება აგზნების აქტიური გადაცემა ნერვული ბოჭკოდან კუნთოვანზე.

კუნთის ბოჭკოს და კუნთს მთლიანად, ისევე როგორც ნერვულ ბოჭკოს და ნერვს მთლიანად აქვთ უნარი აიგზნონ პირდაპირი გალიზიანებისას. თუ გალიზიანების ძალა საკმარისია, მაშინ ნერვში წარმოიშობა გავრცელებადი აგზნება და კუნთი უპასუხებს შეკუმშვით.

აგზნების პროცესთან დაკავშირებული მრავალი ფიზიკური, ქიმიური და ფიზიკო-ქიმიური მოვლენებიდან ყველაზე უფრო დამახასიათებელია ბიოელექტრული პოტენციალები, ვინაიდან ისინი საკმაოდ კარგად ასახავენ მის ხარისხობრივ და რაოდენობრივ მახასიათებლებს.

კუნთის აგზნების გარეგანი გამოვლინებისათვის ბიოელექტრულ მოვლენებთან ერთად იყენებენ შეკუმშვის აქტს. ამიტომაც ნერვისა და კუნთის ფიზიოლოგიის შესწავლა ემყარება ბიოელექტრული მოვლენების და მექანიკური ეფექტების რეგისტრაციას.

ნერვების და კუნთების ფიზიოლოგიის შესწავლა გვაძლევს საშუალებას გადავწყვიტოთ ამ სისტემის მუშაობის კანონზომიერებების თეორიული და პრაქტიკული ხასიათის საკითხები.

ყველა უჯრედს აქვს უნარი გალიზიანების საპასუხოდ მოსვენების მდგომარეობიდან გადავიდეს აგ-

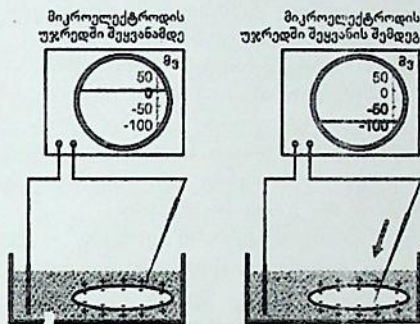
ზნების მდგომარეობაში, მაგრამ ცნება „აგზნებადი ქსოვილები“ იხმარება სპეციალურად ნერვული, კუნთოვანი და ჯირკვლოვანი ქსოვილების მიმართ, რომლებშიც აგზნების პროცესს თან სდევს ელექტრული იმპულსის წარმოქმნა.

ბიოელექტრული მოვლენები

ორგანიზმის ზოგიერთი სისტემა მათთვის დამახასიათებელი ფუნქციების შესრულების დროს წარმოქმნის შესაბამის სიგნალებს, რომლებსაც გადააქვთ სასარგებლო ინფორმაცია. ერთ-ერთ ასეთ სიგნალს წარმოადგენს ნერვული იმპულსები და მათი გატარება. ბიოელექტრული პოტენციალები წარმოადგენს აგზნებული უჯრედების ელექტროქიმიური აქტიურობის შედეგად წარმოქმნილ იონურ ძაბვებს. ელექტროდების (გარდამქმნელები, რომლებიც იონურ ძაბვებს გარდაქმნის ელექტრულად) მეშვეობით ეს ბუნებრივი სიგნალები შესაძლებელია გაიზომოს და გამოისახოს.

ჯერ კიდევ XVIII საუკუნეში იტალიელმა პროფესორმა ლუიჯი გალვანიმ განაცხადა, რომ მან ბაყაყის თათში აღმოაჩინა ელექტრული პროცესები. მომდევნო აწლეულში რამდენიმე სხვა მეცნიერმა დაარეგისტრირა ადამიანისა და ცხოველის ორგანიზმში ელექტროაქტიურობის სხვადასხვა მოვლენები. მაგრამ მხოლოდ 1903 წელს, როცა დანიელმა ექიმმა უილიამ ეინთოვენმა პირველად გამოიყენა სიმებიანი გალვანომეტრი, როგორც მარეგისტრირებელი მოწყობილობა და ელექტროკარდიოგრაფიამ პოვა პრაქტიკული გამოყენება. ვაკუუმური მილაკების, შემდეგ გამაძლიერებლებისა და ნახევარგამტარული ხელსაწყოების შექმნამ საშუალება მოგვცა უფრო დრამად შეგვესწავლა და უკეთესად წარმოგვედგინა ბიოელექტრული მოვლენები. ამ მიღწევებმა დიდი მოცულობის ბიოლოგიურ გამოკვლევებთან ერთად ბიოელექტრულ პოტენციალთა გამოყენებისა და ინტერპრეტაციის მრავალი ახალი მეთოდის შემუშავება განაპირობეს.

მოსვენების მდგომარეობაში ნერეული და კუნთოვანი უჯრედის მემბრანის გარეთა და შიგა ზედაპირებს შორის არსებობს - 50-90 მვ სიდიდის პოტენციალთა სხვაობა. ამასთან, მემბრანის გარეთა ზედაპირი შიგა ზედაპირის მიმართ დამუხტულია ელექტრო დადებითად. პოტენციალთა ამ სხვაობას უწოდებენ მოსვენების ანუ მემბრანულ პოტენციალს, რომლის გაზომვა შესაძლებელია მიკროელექტროდული ტექნიკის გამოყენებით (სურ. 2).



სურ. 2. კუნთის ბოჭკოს მემბრანული პოტენციალის გაზომვა მიკროელექტროდით.

უჯრედის ზედაპირსა და მის შიგთავსს შორის პოტენციალთა სხვაობის გამოსაფლენად იყენებენ მიკროელექტროდებს, რომლებსაც ძალიან წვრილი დიამეტრი აქვთ (1მკმ), რაც იძლევა საშუალებას შევიყვანოთ იგი მემბრანის გაფლით, უჯრედში, პრაქტიკულად მისი დაზიანების გარეშე. ელექტროდები უერთდება სპეციალურ გამაძლიერებელს, რომელიც აძლიერებს ბიოპოტენციალის ამპლიტუდას; გაძლიერებული პოტენციალის რეგისტრაცია წარმოებს ოსცილოგრაფზე. ამ შემთხვევაში ელექტროგამზომი ხელსაწყო აჩვენებს მოსვენების პოტენციალს.

მოსვენების პოტენციალის რეგისტრაცია შესაძლებელია აგრეთვე სხვა ხერხითაც. კერძოდ, ამისთვის საჭიროა, რომ კუნთი ან ნერვი გადაიკვეთოს გარდიგარდმო და გამომყვანი ელექტროდები მოთავსდეს ისე, რომ ერთი მათგანი ეხებოდეს დაზიანებულ ადგილს, ხოლო მეორე - უჯრედის დაუზიანებელ ზედაპირს. მაგრამ ამ ხერხით პოტენციალთა აბსოლუტური სიდიდის გაზომვა არ ხერხდება, ვინაიდან ზედაპირული და უჯრედ შორისი სითხეები ახდენენ დენის შუნტირებას. ამის გამო პოტენციალთა სხვაობა არ აღემატება - 30-50 მე-ს. აქვე უნდა აღვნიშნოთ, რომ ორივე შემთხვევაში უჯრედის ზედაპირი შიგა არეს მიმართ დამუხტულია დადებითად.

მოსვენების პოტენციალის წარმოქმნა. მოსვენების პოტენციალის ბუნების ასახსნელად შემუშავებულ თეორიებს შორის ყველაზე უფრო აღიარებულია მემბრანული იონური თეორია. ამ თეორიას საფუძვლად უდევს კარგად დადგენილი ფაქტი - იონების არათანაბარი განაწილება უჯრედის შიგნით და გარე სივრცეში.

ძირითადი ერთვალენტიანი იონები - ქლორი (Cl^-), კალიუმი (K^+) და ნატრიუმი (Na^+) არათანაბრად არიან განაწილებული უჯრედული მემბრანის ორივე მხარეს. უჯრედშიგნითა ძირითად კათიონს წარმოადგენს K^+ (დადებითად დამუხტული იონი); უჯრედშიგნითა ანიონები (უარყოფითად დამუხტული იონები) წარმოდგენილი არიან უპირატესად ორგანული და არაორგანული მჟავების რადიკალებით.

ძირითადი უჯრედგარეთა კათიონია Na^+ , ხოლო ანიონი Cl^- . იონების ასეთი განაწილება უჯრედის შიგნით და გარეთ გაპირობებულია ორი ფაქტორით: 1) უჯრედის შიგნით უარყოფითად დამუხტული ორგანული მოლეკულების არსებობით და 2) უჯრედის მემბრანაში აქტიური ტრანსპორტის სისტემის არსებობით, რომელიც უჯრედისა და „ტუმბავს“ ნატრიუმის იონებს, ხოლო უჯრედში - კალიუმის იონებს.

თუკი ისეთი მცირე ზომის იონები, როგორც არიან კალიუმი, ნატრიუმი, ქლორი ადვილად გადიან უჯრედის მემბრანაში, ორგანული ანიონები (მაგ. ციტოპლაზმის

ამინომეაგები და ორგანული მეაგები) თავისი დიდი ზომების გამო ამ მემბრანაში ვერ გადიან, რის გამოც უჯრედის შიგნით ჭარბად გროვდებიან უარყოფითი იონები, ქმნიან გარეთ მიმართულ უარყოფით ელექტრულ გრადიენტს (ორგანული ანიონები). ეს მუხტები წინააღმდეგობას უწევენ უჯრედში უარყოფითი იონების შესვლას (მაგ. Cl^-), მაგრამ იზიდავენ დადებითად დამუხტულ იონებს (K^+ და Na^+); ამავე დროს, უჯრედში შესული Na^+ უმეტესი ნაწილი იმწამსვე გამოიყვანება ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მეშვეობით. ნატრიუმის სწრაფ გამოყვანას უჯრედიდან მოსდევს მხოლოდ კალიუმის იონების დაგროვება, რომლებიც მიიზიდებიან ორგანული ანიონების უარყოფითი მუხტით და აგრეთვე ჩაიტუმბებიან ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს საშუალებით.

ნერეული და კუნთოვანი უჯრედების ციტოპლაზმა უჯრედგარეშე სითხესთან შედარებით 20-100-ჯერ მეტ კალიუმის იონებს შეიცავს, ამიტომ მისი კონცენტრაციული (ქიმიური) გრადიენტი მიმართულია შიგნიდან გარეთ. (ელექტრული გრადიენტი პირიქით), 5-15-ჯერ ნაკლებ ნატრიუმისა და 20-100-ჯერ ნაკლებ ქლორის იონებს. ამასთან, დადგენილია, რომ მოსვენების მდგომარეობაში უჯრედის მემბრანა კალიუმის იონებისათვის 25-ჯერ უფრო გამავალია, ვიდრე ნატრიუმის იონებისთვის. ამგვარად, მემბრანის ზედაპირებს შორის წარმოიქმნება პოტენციალთა სხვაობა - შიგნითა ზედაპირი დამუხტულია უარყოფითად, ხოლო გარეთა ზედაპირი - დადებითად.

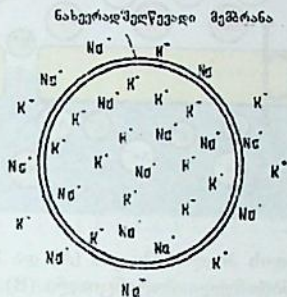
მოსვენების პოტენციალის ახსნა ფიზიკის პოზიციიდან -
აღამიანის სხეულს გააჩნია აგზნებადი ქსოვილები, მაგალითად ნერეული და კუნთოვანი. მათი შემადგენელი უჯრედები შემოსაზღვრულია სელექციური შეღწევადობის მქონე მემბრანებით (ნახევრდგანვლადი მემბრანებით), რომლებიც ატარებენ ერთი სახის ნივთიერებებს და ამავედროულად ეფექტურად აკავებენ სხეებს. თუმცა მემბრანის სტრუქტურა საკმაოდ კარგადაა შესწავლილი, მაგრამ მისი შეღწევადობის მართვის ნამდვილი მექანიზმები ჯერ კიდევ სათანადოდ არ არის დადგენილი. მიუხედავად ამი-

სა, ნივთიერებები, რომლებიც განსაზღვრავენ უჯრედის ბიოელექტრულ თვისებებს, ექსპერიმენტულად იქნა განსაზღვრული.

ორგანიზმის უჯრედები გარემოცულია სითხით, რომელიც წარმოადგენს ხსნარს და შეიცავს დამუხტულ ნაწილაკებს - იონებს. უჯრედის გარშემო არსებული ძირითადი იონებია: ნატრიუმი (Na^+), კალიუმი (K^+) და ქლორი (Cl^-). უჯრედის შიგნით არსებული ციტოპლაზმა შეიცავს იგივე იონებს, როდესაც ასაგზნები უჯრედი იმყოფება მოსვენებით მდგომარეობაში (სტიმულაციის გარეშე). მისი მემბრანა ადვილად ატარებს კალიუმისა და ქლორის იონებს, მაგრამ რამდენადაც მემბრანა ძალიან სუსტი გამტარია ნატრიუმისათვის, ამიტომ მისი იონები ეფექტურად უზრუნველყოფს ქიმიურ ბალანსს გარემოსა და უჯრედშიდა სტრუქტურებს შორის აქტიური და პასიური პროცესების მეშვეობით. იონთა დიფუზია არსებითად პასიური პროცესია და დამოკიდებულია მემბრანის მოპირდაპირე მხარეებზე არსებულ იონთა მაღალ და დაბალ კონცენტრაციებზე. აქტიური პროცესი, რომელიც ინარჩუნებს წონასწორობას, მოიცავს კალიუმისა და ნატრიუმის ტუმბოების მექანიზმს. ნატრიუმის ტუმბო ახორციელებს ნატრიუმის გადაადგილებას უჯრედის შიგნით ზონებიდან გარე ზონებისაკენ. კალიუმი გადაადგილდება ანალოგიური, თუმცა ნაკლებად მნიშვნელოვანი - უჯრედის გარე სივრციდან შიგნით მიმართული მექანიზმის საშუალებით. ამის შედეგად უჯრედის შიგნით იქმნება კალიუმის მაღალი კონცენტრაცია, გარეთა სითხეში მისი კონცენტრაცია დაბალია. ნატრიუმის კონცენტრაცია მაღალია უჯრედის გარეთ, ვიდრე შიგნით და მათი ფარდობა 10-ის ტოლია (სურ. 3).

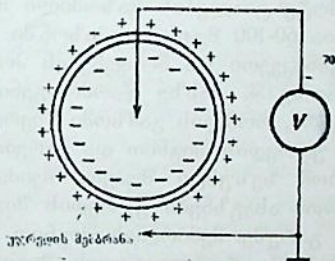
რამდენადაც ნატრიუმის და კალიუმის იონები დადებითია, ამიტომ უჯრედის შიგნით კალიუმის იონების უფრო მაღალი კონცენტრაცია მიისწრაფის უჯრედის გარეთ არსებული ნატრიუმის იონების ბალანსირებისაკენ. მაგრამ კალიუმის იონებს ნატრიუმის იონებისგან განსხვავებით, ადვილად გავლა შეუძლია მემბრანაში, ამის შედეგად წარმოქმნილი კონცენტრაციის გრადიენტი უჯრედის

გარეთა მიმართულებით იწვევს კალიუმის იონების დიფუზიას.

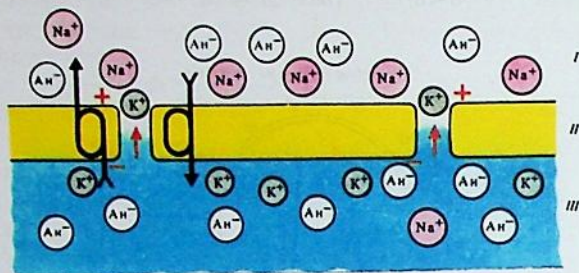


სურ.3. მუხტის ფარდობითი კონცენტრაცია აგზნებადი უჯრედის მოსვენებულ მდგომარეობაში

რამდენადაც შიგნით ნატრიუმის შესაბამისი დიფუზია არ არსებობს ამ იონებისათვის მემბრანის გაულწვეადობის გამო, ამიტომ კალიუმის დიფუზია განაპირობებს უჯრედის გარეთა სივრცის დადებითობას შიდა ზედპირის მიმართ. აქედან გამომდინარე, შიდა სივრცე უარყოფითია გარეთა სივრცის მიმართ.



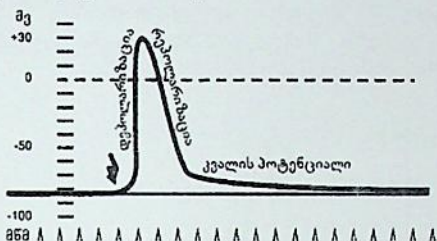
A



სურ. 4. უჯრედის პოლარიზაცია (A) და მოსვენების მემბრანული პოტენციალი (B).

ასეთ მემბრანულ ძაბვას უჯრედის მოსვენების პოტენციალი ეწოდება (სურ.4). ის არსებობს მანამ, სანამ რაიმე სტიმულირება არ დაარღვევს წონასწორობას. რამდენადაც მემბრანული პოტენციალის გაზომვა ხორციელდება უჯრედის შიგნით ორგანიზმის სითხის მიმართ, ამიტომ მოსვენების პოტენციალი უარყოფითია. პოტენციალთა სხვაობა ბატარეის ძაბვის ანალოგიურია. აქედან გამომდინარე, აგზნებადი უჯრედი მოსვენების მდგომარეობაში დამუხტულია ანუ პოლარიზებულია. სხვადასხვა უჯრედთა მემბრანული პოტენციალების გაზომილი მნიშვნელობები მოთავსებულია 60-100 მე-ის დიაპაზონში. უჯრედის მახასიათებელი განიკვეთი და მოსვენების პოტენციალი ნაჩვენებია სურათზე 4. მასზე წარმოდგენილია ძაბვის გამზომი ვოლტმეტრი, რომლის გამზომი წვეროები (შუპები) მოთავსებულია უჯრედის შიგნით და გარეთ. ექსპერიმენტი უჩვენებს, რომ ზეზუსტი შუპები შეიძლება შეყვანილი იქნას ზოგიერთი ასაგზნები უჯრედის შიგნით მემბრანების დაზიანების გარეშე. მემბრანის შიგნით შეღწევისას ვოლტმეტრი აჩვენებს, რომ უჯრედის შიგთავსი უარყოფითია გარე სივრცის მიმართ და პოტენციალთა სხვაობა შეადგენს 70 მე-ს. გულის სისტემის მასტიმულირებელი ტიპიური უჯრედის მოსვენების პოტენციალი და-

ახლოებით 75 მე-ის ტოლია, ხოლო პარკუჭის, ან წინაგულისა, დაახლოებით 90 მე.

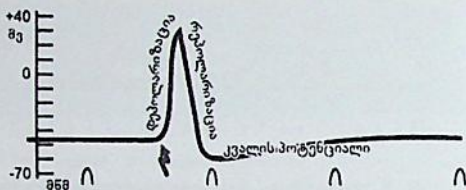


სურ. 5. უჯრედშიდა მიკროელექტროდით რეგისტრირებული მონჩხის კუნთის მოქმედების პოტენციალი (ა. პოჯკინი, 1965)

მოქმედების პოტენციალი. მოქმედების პოტენციალი აღმოცენდება მემბრანული პოტენციალის დროებითი რევერსიის შედეგად, რომელიც ტალღისებურად ვრცელდება მემბრანის გასწვრივ. მოქმედების პოტენციალი შეიძლება გამოვიწვიოთ მისი მემბრანის გაღიზიანებით ხანმოკლე ელექტრული იმპულსით. მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა (100-125 მე) და ხანგრძლივობა (1-2 მ/წმ)მცირეა, და იმისათვის, რომ მივიღოთ შესატყვისი გამოსახულება, საჭიროა მისი გაძლიერება და ოსცილოგრაფის ეკრანზე გამოტანა.

მემბრანის გაღიზიანების შედეგად მკვეთრად იცვლება მისი განვლადობა. სწრაფად მატულობს განვლადობა ნატრიუმის იონების მიმართ და გარკვეული დროის განმავლობაში იგი აღემატება კალიუმის განვლადობას. იმის გამო, რომ ნატრიუმის იონების რაოდენობა, ე.ი. კონცენტრაციული გრადიენტი და დადებითი ელექტრული გრადიენტი უჯრედგარე სითხეში მნიშვნელოვნად მაღალია, ამიტომ ისინი ისწრაფვიან უჯრედში და ნულამდე ამცირებენ მემბრანულ პოტენციალს; რაღაც დროის განმავლობაში პოტენციალთა სხვაობა საწინააღმდეგო მუხტსაც კი იღებს. მემბრანის შიგნითა ზედაპირი კარგავს უარყოფით მუხტს და რამოდენიმე ხნით იღებს დადებით

მუხტს. გარეთა ზედაპირზე ხდება საწინააღმდეგო ცვლილებები, ე.ი. მოხდება მემბრანის პოლარიზაციის რევერსია. ამრიგად, მოქმედების პოტენციალების წარმოქმნაში გადამწყვეტ როლს ასრულებს Na^+ და K^+ ელექტროქიმიური გრადიენტების არსებობა.



სურ. 6. კალმარის გიგანტური აქსონის მოქმედების პოტენციალი

მემბრანის გამავლობის შეცვლა ნატრიუმის იონების მიმართ ცოტა ხანს გრძელდება. ამის შემდეგ უჯრედში იწყება ადღენითი პროცესები: მემბრანის გამავლობა ნატრიუმის მიმართ ეცემა, ხოლო კალიუმის მიმართ მატულობს. მემბრანის მუხტების ცვლილებების აღწერილ კომპლექსს ეწოდება მოქმედების პოტენციალი (სურ. 5-6). მოქმედების პოტენციალის მრუდზე არჩევენ აღმავალ და დაღმავალ ფაზებს. რამდენადაც აღმავალი ფაზის დროს მემბრანის საწყისი პოლარიზაცია ქრება, მას დეპოლარიზაციის ფაზას უწოდებენ. შესაბამისად, დაღმავალ ფაზას, რომლის დროსაც მემბრანის პოლარიზაცია უბრუნდება მოსვენების დონეს, რეპოლარიზაციის ფაზას უწოდებენ.

მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობა ნერვულ და ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებში ცვალებადობს 0,1-5 მ/წმ ფარგლებში. მოქმედების პოტენციალს, როგორც წესი, თან სდევს ე.წ. კვალის პოტენციალი. არჩევენ დადებით და უარყოფით კვალის პოტენციალებს. ისინი ასახავენ აგზნების შემდეგ ნელა მიმდინარე ადღენით პროცესებს.

მემბრანის ზღურბლოვანი დეპოლარიზაცია იწვევს ნატრიუმის გამავლობის მომატებას (Na^+), რაც განაპირობებს მოქმედების პოტენციალის აღმავალ ფაზას. დაღმა-

ვალი ფაზა დაკავშირებულია ნატრიუმის გამავლობის შემცირებასთან და კალიუმის გამავლობის (K^+) მომატებასთან.

დეპოლარიზაციის ფაზა გაპირობებულია აქსონის მემბრანის ნატრიუმის იონების მიმართ გამტარებლობის დროებით მომატებით. ამ დროს იხსნება ნატრიუმის სპეციფიკური არხები და ნატრიუმი ზეგავისებურად მიისწრაფვის უჯრედში. დადებითი იონების ეს ნაკადი განაპირობებს მემბრანის დეპოლარიზაციას.

მოქმედების პოტენციალის რეპოლარიზაციის ფაზა დაკავშირებულია ნატრიუმის არხების ჩაკეტვასა და კალიუმის არხების გადიდებასთან. მემბრანაში ნატრიუმის შესვლა მცირდება მის მიმართ გამავლობის შემცირების გამო; კალიუმის მიმართ გამავლობის მომატება იწვევს მის გაძლიერებულ გამოსვლას. იმის გამო, რომ კალიუმი გამოდის გარეთ ალდგება დადებითი მუხტები და მემბრანა განიცდის რეპოლარიზაციას. მოსვენების პოტენციალთან შედარებით უფრო მაღალი პიპერპოლარიზაცია გაპირობებულია რეპოლარიზაციის ფაზაში კალიუმის ძლიერ მაღალი გამავლობით. კალიუმის არხების ჩაკეტვა იწვევს მემბრანული პოტენციალის ალდგენას საწყის დონემდე. კალიუმის და ნატრიუმის მიმართ გამავლობის მნიშვნელობა ასევე უბრუნდება საწყის დონეს.

ამგვარად, ზედაპირული მემბრანა სინამდვილეში წარმოადგენს პოტენციალთა ნახტომის აღმოცენების ადგილს, როგორც მოსვენების, ისე ავზნების დროს. აშკარაა, რომ ნატრიუმის და კალიუმის იონთა კონცენტრაციის სხვაობა ბოჭკოს შიგნით და გარეთ, წარმოადგენს ელექტრომომძრავებელი ძალის წყაროს, რომელიც განაპირობებს როგორც მოსვენების, ისე მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებას. ამრიგად, მოქმედების პოტენციალის აღმოცენების მიზეზია უჯრედის მემბრანის იონური განვლადობის ცვლილებები, იონების კონცენტრაციული და ელექტრული გრადიენტების არსებობა.

გამლიზიანების კანონები

ყოველი აგენტი, რომელიც ზრდის მემბრანის შედწევა-
ლობას ნატრიუმისათვის, წარმოადგენს აგზნებადი ქსოვი-
ლის გამალიზიანებელს.

ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოებისათვის გამალიზი-
ანებლად შეიძლება იყენენ: ელექტრული დენი, მექანიკური
ზემოქმედება, მკვეთრი გაცივება, გათბობა ანუ თერმული,
ქიმიური - მჟავები, ტუტეები, მარილთა კონცენტრული
ხსნარები და სხვა.

ლაბორატორიულ პირობებში და ზოგიერთი კლინიკუ-
რი გამოკვლევის ჩატარებისას ნერვების და კუნთების გა-
სალიზიანებლად იყენებენ სხვადასხვა ფორმის ელექ-
ტრულ სტიმულს: სწორკუთხა, სინუსოიდურს, ხაზობრი-
ვად და ექსპონენციალურად მზარდს, ინდუქციურ კვ-
თებებს და სხვა. იმისათვის, რომ გამალიზიანებელმა გა-
მოიწვიოს აგზნება, მას საკმარისი ძალა, ხანგრძლივობა
და მატების სიციცაბე უნდა გააჩნდეს.

ბიოლოგიური მნიშვნელობის მიხედვით გამლიზი-
ანებლები იყოფა ადექვატურ და არაადექვატურებად. ადექ-
ვატურები ეწოდება ისეთ გამლიზიანებლებს, რომლებიც
ზემოქმედებას ახდენენ მოცემულ ბიოლოგიურ სტრუქტურ-
ებზე ბუნებრივ პირობებში და რომელთა აღქმაზე ის
სპეციალურად შეგუებულია ევოლუციის პროცესში. ასე
მაგალითად, ადექვატურ გამლიზიანებელს თვალის ბადუ-
რის ფოტორეცეპტორებისათვის წარმოადგენს სინათლის
სპექტრის ხილული ნაწილი, ძარღვების ბარორეცეპტო-
რებისათვის - სისხლის წნევის ცვალებადობა, ჩონჩხის
კუნთებისათვის - ნერვული იმპულსი და სხვ.

არაადექვატურები ეწოდება ისეთ გამლიზიანებლებს,
რომელთა აღქმისათვის მოცემული სტრუქტურა არ არის
სპეციალიზებული, მაგალითად, ჩონჩხის კუნთებისათვის
ადექვატურ გამლიზიანებელს წარმოადგენს ნერვული იმ-
პულსი, მაგრამ ის შეიძლება შეიკუმშოს მექანიკური
დარტყმისას ან სწრაფი გახურებისას. ეს, და აგრეთვე
რიგი სხვა გამლიზიანებლები ჩონჩხის კუნთისათვის არის
არაადექვატური; მათ შეუძლიათ გამოიწვიონ საპასუხო

რეაქცია, მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მათი ძალა მნიშვნელოვნად აღემატება გალიზიანების ზღურბლს.

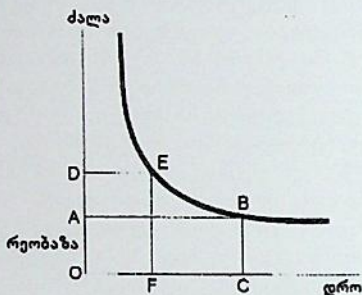
გალიზიანების ზღურბლი. გალიზიანების იმ უმცირეს ძალას, რომელიც საჭიროა აგზნებად ქსოვილში მოქმედების პოტენციალის წარმოსაქმნელად, გალიზიანების ზღურბლს უწოდებენ. სტიმულებს, რომელთა ძალა ნაკლებია ზღურბლოვან სიდიდეზე უწოდებენ ქვეზღურბლოვანს, ხოლო ზღურბლოვანზე უფრო ძლიერს - ზეზღურბლოვანს.

გალიზიანების სასარგებლო დრო. მინიმალური დრო, რომლის დროსაც ელექტრულმა დენმა უნდა იმოქმედოს ქსოვილზე გავრცელებადი აგზნების გამოსაწვევად, უკუდამოკიდებულებაში იმყოფება დენის ძაბვასთან და ძალასთან. თუ კოორდინატთა სისტემის აბსცისთა ღერძზე გადავზომავთ ელექტრული სტიმულის მოქმედების მინიმალურად აუცილებელ დროს, მიღწამებში, ხოლო ორდინატთა ღერძზე კი დენის ძაბვას ან ძალას, მივიღებთ ძალა-დროის მრუდს. მრუდის განხილვიდან პირველ რიგში გამომდინარეობს, რომ მინიმალურ ძალაზე ან ძაბვაზე ნაკლები ოდენობის დენი აგზნებას არ იწვევს, რაც უნდა ხანგრძლივადაც არ მოქმედებდეს იგი.

დენის მინიმალურ ძალას (ან ძაბვას), რომელიც იწვევს აგზნებას ეწოდება რეობაზა (ორდინატა OA). უმცირესი დრო, რომლის განმავლობაშიაც უნდა მოქმედებდეს რეობაზის ოდენობის დენი, რომ გამოიწვიოს მოქმედების პოტენციალი არის სასარგებლო დრო (OC) სიტყვა „სასარგებლო“ იხმარება იმის აღსანიშნავად, რომ დენის მოქმედების ხანგრძლივობის კიდევ მომატებას აღარ აქვს მნიშვნელობა მოქმედების პოტენციალის წარმოსაშობად. დენის გაძლიერება იძლევა გალიზიანების მინიმალური დროის შემცირებას, მაგრამ არა განუსაზღვრელად. ხანმოკლე სტიმულებისას ძალა-დროის მრუდი ორდინატთა ღერძის პარალელური ხდება. ეს იმას ნიშნავს, რომ ასეთი ხანმოკლე გალიზიანებისას აგზნება არ წარმოიშობა, რაც არ უნდა დიდი იყოს გალიზიანების ძალა.

სასარგებლო დროის (OC მონაკვეთი) განსაზღვრა პრაქტიკულად ძნელია, რადგან რეობაზის სიდიდე განიც-

დის მუდმივ მცირეოდენ მერყეობას, რაც ასახავს მემბრანის ფუნქციური მდგომარეობის მერყეობას მოსვენების დროს. ამის გამო მოწოდებული იყო სხვა, პირობითი სიდიდის გაზომვა, რომელსაც ქრონაქსია ეწოდება. ქრონაქსია (OF) ეს ის უმცირესი დროა, რომლის განმავლობაშიაც ქსოვილზე უნდა მოქმედებდეს ორმაგი რეობაზის (OD) ტოლი ელექტრული დენი, რომ გამოიწვიოს აგზნება. სასარგებლო დროით და ქრონაქსიით ხასიათდება აგზნების წარმოშობის სიჩქარე გამაღიზიანებლის მოქმედებისას.



სურ. 7. ძალა-დროის (ძალა-ხანგრძლივობის) მრუდი

როგორც მოტანილ მრუდზე ჩანს (სურ. 7) ორმაგი რეობაზის ძალის სტიმულით მიღებული წერტილი E დევს მრუდის ციკაბო მოხრილობაზე, რაც შესაძლებელს ხდის მის ზუსტ განსაზღვრას. ქრონაქსიის განსაზღვრისათვის იყენებენ სპეციალურ ხელსაწყოს - ქრონაქსიმეტრს.

დადასტურებულია, რომ ძალა-დროის მრუდებს სხვადასხვა გვარის ქსოვილებში ერთი და იგივე ფორმა აქვთ. ხერხემლიანი ცხოველების ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში ქრონაქსია წამის მეათასედი ან მეათიათასედი ნაწილებით განისაზღვრება.

ქრონაქსიმეტრით გაგრძელება მიიღო კლინიკურ პრაქტიკაში, რაც აძლევს ნერვოპათოლოგს საშუალებას დაადგინოს სხვადასხვა სახის პათოლოგია.

აგზნების კანონები

1. „სულ ან არაფრის კანონი“. ამ კანონის თანახმად, ქვეზღურბლოვანი გაღიზიანებები არ იწვევენ აგზნებას („არაფერი“), ზღურბლოვანი სტიმულის მოქმედებისას კი აგზნება თავიდანვე მაქსიმალურ სიდიდეს იძენს („სულ“) და გაღიზიანების შემდგომი გაზრდით აღარ მატულობს, ე.ი. აგზნება გრადაციას არ განიცდის. იგი პირველად შეისწავლა გულის კუნთზე გ. ბოუდინმა. რეალურად ზღურბლოვანი ძალასთან ახლო მდგომი სტიმული წარმოქმნის ადგილობრივ, აგზნების გავრცელების უნარს მოკლებულ ლოკალურ პასუხს. ამრიგად, „ან სულ ან არაფრის“ კანონი უნდა განიხილებოდეს როგორც წესი და არა როგორც აბსოლუტური საყოველთაო კანონი.

2. აგზნების უდერკრემენტო გავრცელება, ანუ აგზნება ვრცელდება შესუსტების გარეშე.

3. რეფრაქტორული ფაზები. მოქმედების პოტენციალის წარმოშობისა და მისი პიკის განვითარების პერიოდში ადგილი აქვს აგზნებადობის სრულ მოსპობას, რასაც აბსოლუტური რეფრაქტურობა ეწოდება. ამ ფაზაში მეორე, მომდევნო გაღიზიანებას, რა დიდი ძალისააც არ უნდა იყოს იგი, არა აქვს უნარი წარმოშვას ახალი მოქმედების პოტენციალი. აბსოლუტური რეფრაქტურობის ხანგრძლივობა სხვადასხვა აგზნებად ქსოვილში ფართოდ ცვალებადობს. ასე, ნერვულ ბოჭკოებში მისი ხანგრძლივობა განისაზღვრება მეათედი მილიწამებით, ხოლო გულის კუნთში - ასეული მილიწამებით.

აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზის შემდეგ იწყება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა. ამ დროს აგზნებადობა თანდათანობით უბრუნდება საწყის დონეს. ამ პერიოდში აგზნებად ქსოვილს პასუხის გაცემა შეუძლია მხოლოდ ძლიერ გამაღიზიანებელზე, მაგრამ მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა მკვეთრად დააქვეითებული.

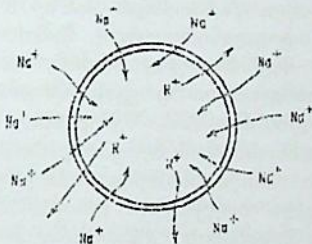
შეფარდებითი რეფრაქტურობის ფაზა გადადის სუპერ-ნორმალური აგზნებადობის ანუ აღმატებული აგზნებადობის ფაზაში. დროში განვითარების მიხედვით ეს

ფაზა თან ხვდება კვალის უარყოფით პოტენციალის პერიოდს.

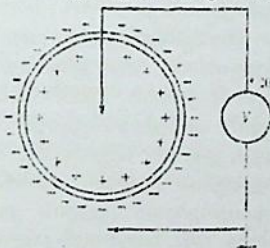
მოქმედების პოტენციალის გარჩევა ფიზიკის პოზიციიდან.

როცა უჯრედის მემბრანის რაღაც მონაკვეთი გალიზიანდება ელექტრული დენით ან სხვა ფორმის გარეთა ენერჯით, მემბრანა იცვლის თავის განვლადობას ნატრიუმის იონებისთვის და ისინი შეიძლება მოხვდნენ უჯრედის შიგნით. ამ დროს წარმოიქმნება იონური დენი, რომელიც კიდევ უფრო ამცირებს ნატრიუმისათვის მემბრანის წინააღმდეგობას. ამის შედეგად დადებითად დამუხტული ნატრიუმის იონების დიდი რაოდენობა სწრაფად აღწევენ უჯრედის შიგნით და ცდილობენ უჯრედის გარეთ არსებულ ნატრიუმის იონებთან ბალანსის შენარჩუნებას. ამავდროულად კალიუმის იონები, რომლებსაც უჯრედის შიგნით მოსვენების მდგომარეობაში გაანხდათ უფრო მაღალი კონცენტრაცია, ცდილობენ უჯრედის დატოვებას, მაგრამ ისინი ვერ გადაადგილდებიან ისე სწრაფად, როგორც ნატრიუმის იონები. საბოლოოდ უჯრედის შიგა სივრცე ხდება სუსტად დადებითი გარე სივრცესთან შედარებით კალიუმის იონების დისბალანსის გამო. ჯამური დადებითი პოტენციალი უჯრედის შიგნით (გარე სივრცის მიმართ), რომელიც დაახლოებით 20 მე-ის ტოლია, არსებობს არახანგრძლივად. აგზნებული უჯრედი, რომლის შიგა სივრცე დადებითია გარე სივრცის მიმართ იწოდება დეპოლარიზებულიად. მოსვენების მდგომარეობიდან (მისთვის მახასიათებელი მოსვენების პოტენციალით) დადებითი პოტენციალის მდგომარეობაში გადასვლას დეპოლარიზაცია ეწოდება (სურათი 8,9). როგორც კი მემბრანაში ნატრიუმის იონების ნაკადი შეწყდება (მიღწეული იქნება წონასწორობის ახალი მდგომარეობა), ნატრიუმის იონების ბარიერის შემამცირებელი იონური ნაკადები გაქრებიან და მემბრანა მიიღებს საწყის სელექციურ განვლადობას, რომლის დროსაც უჯრედის შიგნით ნატრიუმის იონთა გადაადგილება ეფექტურად შემცირდება. ეს რომ ყოფილიყო ერთადერთი ეფექტი, მაშინ მოსვენების პოტენ-

ციკლოტონის დასაბრუნებლად ძალზე დიდი დრო მოითხოვებოდა, მაგრამ სიტუაცია სხვანაირია: კალიუმის იონები დიდი სიჩქარით ტოვებენ უჯრედს მის შიგნით არსებული დადებითი იონების დიდი რაოდენობისა და კონცენტრაციის მაღალი გრადიენტის არსებობის გამო. იმავდროულად ნატრიუმის ტუმბო უზრუნველყოფს უჯრედიდან ნატრიუმის ტრანსპორტს. უჯრედი ისევე ხდება პოლარიზებული და იძენს თავის მოსვენების პოტენციალს. ეს პირველ რიგში ხორციელდება უჯრედიდან კალიუმის იონების პასიური დიფუზიის გამო. ამ პროცესს რეპოლარიზაცია ეწოდება. მისთვის აუცილებელია დრო, მეტწილად განისაზღვრება ნატრიუმისა და კალიუმის იონების სითხეში კონცენტრაციით. დეპოლარიზაციისა და რეპოლარიზაციის მომდევნო პროცესები სტიმულირებულ აგზნებულ უჯრედებში წარმოქმნიან მოქმედების პოტენციალებს.



სურ.8. უჯრედის დეპოლარიზაცია (Na^+ იონები იჭრებიან უჯრედში, ხოლო K^+ იონები ცდილობენ მის დატოვებას).



სურ.9. დეპოლარიზებული უჯრედი მოქმედების პოტენციალის დროს.

ლაბილობა. ბუნებრივ პირობებში ნერვულ ბოჭკოებში გაივლის მოქმედების პოტენციალის არა ერთხელობრივი იმპულსი, არამედ რიტმულ იმპულსთა მთელი წყება. აგზნებად ქსოვილებში იმპულსთა განმუხტვის სიხშირე შეიძლება ფართოდ ცვალებადობდეს გალიზიანების ძალისაგან, ქსოვილთა თვისებისა და მდგომარეობისაგან და რიტმული აგზნების ცალკეული აქტების მიმდინარეობის სინქარისაგან დამოკიდებულებით. ამ სინქარის დამახასიათებლად ნ. ვედენსკის მიერ ფორმულირებული იყო სპეციალური ცნება ლაბილობა. ლაბილობის ანუ ფუნქციური ძვრადობის ქვეშ ვედენსკი გულისხმობდა იმ ელემენტარულ რეაქციების სინქარეს, რომელიც თან ახლავს მოცემული აპარატის ფიზიოლოგიურ მოქმედებას. ლაბილობის საზომს წარმოადგენს მოქმედების პოტენციალთა ის უდიდესი რიცხვი, რომელიც შეუძლია წარმოქმნას მასზე მიყენებულ ხშირ გალიზიანებათა გავლენით ერთი წამის განმავლობაში. გალიზიანებათა მაქსიმალური რითმი, რომლის ასახვაც შეუძლია ცივისსხლიანთა ნერვებს 500 იმპულსამდეა წამში, ხოლო თბილსისხლიანთა ნერვებში - 1000 იმპულსამდე. უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებრივ პირობებში ამ ნერვებში აგზნების რითმი მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია. ამასთან, ნერვული ბოჭკოების ლაბილობა მნიშვნელოვნად აღემატება შესაბამისი კუნთოვანი ბოჭკოების ლაბილობას. კიდევ უფრო დაბალი ლაბილობა ახასიათებს სინაპსურ აპარატს, რომელიც განაპირობებს აგზნების გადაცემას ნერვიდან კუნთზე.

ლაბილობა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ნივთიერებათა ცვლის იმ პროცესებზე, რომლებიც განაპირობებენ აგზნების დროს მემბრანის გზით უჯრედში შესული ნატრიუმის იონების აქტიურ „ამოტუმბვას“ ციტოპლაზმიდან უჯრედგარე სივრცეში.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო. მემბრანაში იონთა მოძრაობისა და ნივთიერებათა ცვლის კავშირის გარკვევის ცდებმა განაპირობა ე.წ. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს აღმოჩენა.

ნერეულ ბოჭკოებში იმპულსთა სერიის გატარებას თან სდევს ციტოპლაზმის გამდიდრება ნატრიუმის იონებით და კალიუმის იონების დაკარგვა. საბოლოო ჯამში იონთა კონცენტრაციის სხვაობა გარეგან გარემოს და ციტოპლაზმას შორის უნდა გათანაბრებულიყო, რომ მემბრანაში არ ყოფილიყო სპეციალური მექანიზმი, რომელიც უზრუნველყოფს ციტოპლაზმიდან ნატრიუმის იონების აქტიურ გამოყვანას („ამოტუმბვას“) და მასში კალიუმის იონების „ჩატუმბვას“. სწორედ ასეთ მექანიზმს უწოდებს ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო. მისი მოქმედება დაკავშირებულია ნივთიერებათა ცვლის ენერჯის ხარჯვასთან. მართლაც, ნატრიუმის იონების გამოყვანისათვის ციტოპლაზმიდან გარეთ, სადაც მათი კონცენტრაცია მნიშვნელოვნად აღემატება უჯრედშიგა კონცენტრაციას, საჭიროა გარკვეული მუშაობის ჩატარება.

ტუმბოს მუშაობისათვის უშუალო ენერგეტიკულ წყაროს წარმოადგენენ ენერჯით მდიდარი ფოსფოროვანი შენაერთები - ადენოზინტრიფოსფორმჟავა (ატფ) და ფოსფაგენი (კრეატინფოსფატი). ერთი გრამმოლეკულა ატფ დაშლისას გამოიყოფა 8000-10000 მცირე კალორია. ეს დაშლა ხორციელდება მემბრანაში ლოკალიზებული ფერმენტით - ადენოზინტროფოსფატაზით, რომელიც აქტიურდება ნატრიუმის და კალიუმის იონებით.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობის კონკრეტული მექანიზმი იმაში მდგომარეობს, რომ მემბრანაში ნივთიერებათა ცვლის პროცესში წარმოიქმნებიან განსაკუთრებული გადაიტანები, რომლებიც იერთებენ ამ იონებს და ასეთი ფორმით გადააქვთ მემბრანის ორივე მხარეს.

ე.ი. არსებობს მხოლოდ ერთი სახის გადაიტანი: მემბრანის შიგნითა მხარიდან ისინი წარიტაცებენ ნატრიუმის იონებს და გადაიტანენ გარე არეში, სადაც იცილებენ მათ, სამაგიეროდ იერთებენ კალიუმის იონებს, რომლებსაც გადაიტანენ მემბრანის შიგნითა მხარეს.

მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება

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

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 გაფრცვლდება ნერვული ღეროს მთელ სიგრძეზე. ამ კანონზომიერების რეალობაში ადვილად დავრწმუნდებით მარტივი ცდით ნერვულ ღეროზე მოვათავოსთ მუდმივი დენის წყაროსთან მიერთებული ორი ელექტროდი. შეიძლება შეირჩეს დენის ისეთი ინტენსივობა, რომ ამ ნერვთან დაკავშირებულმა კუნთმა შეკუმშვით უპასუხოს ელექტრული წრედის როგორც ჩართვას, ისე ამორთვის. ამის შემდეგ თუ ნერვს დავაზიანებთ ელექტროდებს შორის (გავსრესთ ან დავადებთ ლიგატურას), ვნახავთ, რომ კუნთის შეკუმშვას გამოიწვევს ელექტრული წრედის მხოლოდ ჩართვა ან მხოლოდ ამორთვა და ეს დამოკიდებული იქნება მუდმივი დენის „მიმართულებაზე“. თუ კათოდი (წრედის უარყოფითი პოლუსი) მოთავსებული იქნება კუნთთან ახლოს, ხოლო ანოდი - კუნთიდან დაშორებით (ასეთი მიმართულების დენს ჩამავალს უწოდებენ), მაშინ, ელექტროდებს შორის ლიგატურის და-

დების შემდეგ, კუნთი შეიკუმშება მხოლოდ წრედის ჩართვის საპასუხოდ. დენის ამორთვისას კი კუნთი არ შეიკუმშება. პირიქით, ხდება ე.წ. ამავეალი დენის შემთხვევაში (როცა კუნთთან ახლოს ანოდია, ხოლო მოშორებით - კათოდი): კუნთი იკუმშება წრედის ამორთვის დროს და არ იკუმშება ჩართვისას. აღწერილი ცდის შედეგი მიუთითებს, რომ ელექტრული წრედის ჩართვის დროს ნერვში აგზნება აღიძვრება კათოდთან, ხოლო ამორთვის დროს - ანოდთან.

ნერვზე მუდმივი დენის მოქმედების ზემოთ აღნიშნული კანონზომიერება, პირველად, ფლიუგერმა აღწერა და მანვე ჩამოაყალიბა იგი როგორც პოლუსური მოქმედების კანონი (სურ. 10)

აგზნების მემბრანული თეორიიდან გამომდინარე, მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება შემდეგნაირად იხსნება: წრედის ჩართვის დროს კათოდი იწვევს ნერვული ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალის შემცირებას ანუ მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას. თუ მუდმივი 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 მოსვენების პოტენციალი იზრდება. ე.ი. ხდება მემბრანის არა დეპოლარიზაცია, არამედ ჰიპერპოლარიზაცია. ასეთ პირობებში, ცხადია, აგზნება არ წარმოიშობა



სურ.10. მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება

წრედის ამორთვის მომენტში აღძრული „კოლარიზაციული 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 ჩათვის, 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 ამგვარ მატებას 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 თეორიის პოზიციიდან კარგად იხსნება აგზნებადობის კათელექტროტონური ცვლილება. კერძოდ, გაღვანური წრედის ჩართვის დროს კათოდის უბანში, მართალია ქვეზღურბლოვანი დენით გამოწვეული დეპო-

ლარიზაცია 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 გამღიზიანებლითაც, რაც ზღურბლის დაქვეითებაზე ანუ აგზნებადობის მომატებაზე მიუთითებს. დიამეტრულად განსხვავებული მოვლენა იჩენს თავს ბოჭკოს ანელექტროტონურ უბანში.

კუნთოვანი ძსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოების აგებულება. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო წვრილია და წაგრძელებული. ფორმით იგი ძეხვს მოგვაგონებს 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 შემაერთებულქსოვილოვან გარსში. ეს სარკოლემაა. სარკოლემიდან გამოდის მრავალი შემაერთებულქსოვილოვანი 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 ციტოპლაზმური ნივთიერებით - სარკოპლაზმით. თითოეული ბოჭკოს სარკოპლაზმა რამდენიმე ბირთვის შეიცავს. ეს ბირთვები ადამიანისა და ძუძუმწოვართა კუნთოვან

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

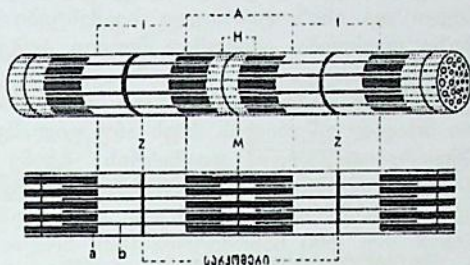
ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მიოფიბრილების შემცველობით. ზოგიერთი ბოჭკო შედარებით ნაკლები რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც თითქმის თანაბრადაა განაწილებული სარკოპლაზმის სისქეში. ასეთი ბოჭკოების სარკოპლაზმა მდიდარია მიოგლობინით (კუნთის ჰემოგლობინით) და ამიტომ მოწითალო ფერისაა. ჩონჩხის კუნთებს, რომლებიც დიდი რაოდენობით შეიცავს მოწითალო ბოჭკოებს, წითელ კუნთებს უწოდებენ. ასეთებია, მაგალითად, ძუძუმწოვრებში ქუსლის კუნთი. 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, აგერთევე, წყალში გაუხსნელი ნივთიერებები, როგორიცაა: გლიკოგენი, ლიპიდები და ცილები.

ჩონჩხის თეთრი და წითელი განივზოლიანი ბოჭკოები იმითაც განსხვავდება ერთმანეთისგან, 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 მიო-

ფიბრილის დიამეტრი მეტად მცირეა და მერყეობს 1-1,9 მკმ-ის ფარგლებში.



სურ. 11. მიოფიბრილების მიკროსკოპული სტრუქტურის სქემა. a - მსხვილი ფილამენტი, b - წვრილი ფილამენტი, Z - სარკომერის შემოსაზღვრელი ფირფიტები, A - ანიზოტროპული სეგმენტი, I - იზოტროპული სეგმენტი, H - ჰენზენის ზონა, M - ცენტრალური ზოლი.

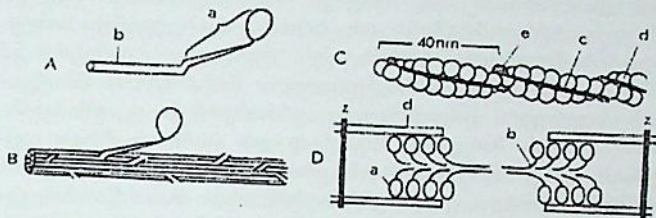
მიოფიბრილების სტრუქტურა რთულია (სურ.11). სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს მიოფიბრილში გაირჩევა მორიგეობით განლაგებული ნათელი და ბნელი სეგმენტები. ნათელი და ბნელი სეგმენტების არსებობა განპირობებულია მიოფიბრილის არათანაბარი ოპტიკური თვისებებით. ის უბნები, რომლებიც სუსტი ორმაგ შუქმტეხობით ხასიათდება, სინათლის მიკროსკოპში ნათელია. ამ უბნებს იზოტროპულ სეგმენტებს (I დისკოებს) უწოდებენ. ხოლო ის უბნები, რომელთაც ძლიერი ორმაგ შუქმტეხობა 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, რომელიც ორ Z ფირფიტას შორის არის მოთავსებული, სარკომერი ეწოდება.

თბილისის ხლიან 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.

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. მათი სიგრძე 1,6 მკმ ანუ 1600 ნანომეტრია (ნმ), ხოლო სისქე - 0,012 მკმ ანუ 12 ნმ. უფრო მცირე დიამეტრის ძაფები (წვრილი ფილამენტები), რომელთა სიგრძე დაახლოებით 1100 ნმ-ია, ხოლო სისქე 8 ნმ, ერთი ბოლოთი ემაგრება Z ფირფიტას, ხოლო მეორე, თავისუფალი ბოლოთი შესულია მსხვილ ფილამენტებს შორის, როცა კუნთოვანი ბოჭკო მოსვენების მდგომარეობაშია, წვრილი ფილამენტები მხოლოდ ნაწილობრივ გადაფარავს მსხვილ ფილამენტებს, რის გამოც A დისკოს ეს უბანი სინათლის მიკროსკოპში გაცილებით უფრო მუქია, ვიდრე წვრილი ფილამენტებისაგან თავისუფალი ცენტრალური ნაწილი ანუ H ზოლი.

მსხვილი ფილამენტი აგებულია ცილა მიოზინის (მოლ. წონა 500000) მოლეკულებისაგან. თითოეულ ფილამენტში 180 მოლეკულაა. მიოზინის მოლეკულა ასიმეტრიულია: ერთი ბოლო მსხვილია (4 ნმ) და მას „თავის“ ნაწილს უწოდებენ (სურ. 12); მეორე ბოლო კი წვრილია (2 ნმ) და „კუდის“ ნაწილს წარმოადგენს. პროტეოლიზური ფერმენტის ტრიპსინის მოქმედებით მიოზინის მოლეკულა ორ ნაწილად იხლინება: ერთი მათგანი მიოზინის მოლეკულის „კუდს“ შეიცავს. მეორე მერომიოზინი კი შეიცავს „კუდის“ ნაწილს და გამსხვილებულ „თავს“. თავში ორ ლოკუსს არჩევენ: ერთს გააჩნია ატეფაზური აქტივობა (ანუ ადენოზინტრიფოსფატის ფერმენტული დაშლის უნარი), ხოლო მეორეს რეცეპტორის თვისება აქვს, რომელ-

საც შეუძლია მიიერთოს ცილა აქტინი და წარმოქმნას აქტომიოზინის კომპლექსი.



სურ. 12. სარკომერის ულტრასტრუქტურა

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

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

C - წვრილი ფილამენტის ულტრასტრუქტურა. იგი შეიცავს სამგვარ 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 წვრილ ფილამენტებთან კუნთის მოხვენებულ მდგომარეობაში (პაქსლი).

მიოფიბრილის დათვალიერება ელექტრონულ მიკროსკოპში გვიჩვენებს, რომ მსხვილი ფილამენტი ორი ნახევრისაგან შედგება, რომლებიც ერთიმეორეს ებჯინება M ზოლის უბანში. ფილამენტის თითოეულ ნახევარში მიოზინის მოლეკულები აგრეგირებულია ისე, რომ თავები პერიფერიულადაა განლაგებული, ხოლო კუდები - ცენტრალურად და მიმართულია M ზოლისაკენ. ამიტომ არის, რომ მსხვილი ფილამენტის ორივე ბოლო შეიცავს განივ მორჩებს, ხოლო ცენტრალური ნაწილი თავისუფალია ასეთი მორჩებისაგან. 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.

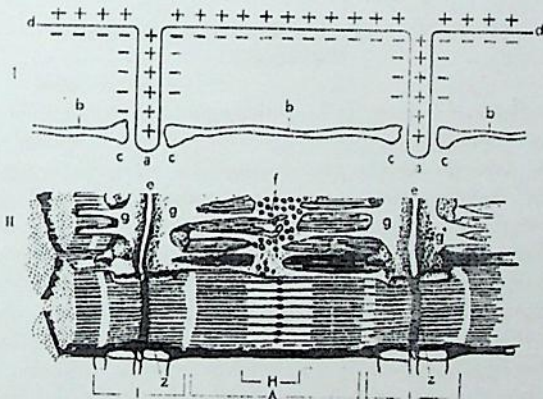
სარკომერის წვრილი ფილამენტები უფრო რთული შედგენილობისაა და შეიცავს სამ სხვადასხვა ცილას: აქტინს, ტროპომიოზინს და ტროპონინს. აქტინის მოლეკულებს სფერული ფორმა აქვს, რომელთა დიამეტრი 5,5 ნმ-ია. ეს G აქტინია (მოლეკულური წონა 42000). G აქტინის სფერული მოლეკულები ერთიმეორეს უკავშირდება მარგალიტის მძივების მსგავსად და ფიბრილარული აქტინის (ანუ F-აქტინის) საკმაოდ გრძელ რიგს ქმნის (1100ნმ). წვრილი ფილამენტის ძირითადი მასა წარმოადგენილია ერთმანეთზე გადაგრეხილი F-აქტინის ორი ძეწკვით. თითო ძეწკვი G აქტინის 200-მდე სფერულ მოლეკულას შეიცავს.

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

ტროპომიოზინი (მოლ. წონა 70000) წვრილი ფილამენტის 10%-ს შეადგენს. იგი ჩხირისებრი ფორმისაა. სიგრძით, დაახლოებით, 40 ნმ-ს ანუ 400 ანგსტრემს (E) აღწევს და მოთავსებულია აქტინის ერთმანეთზე დაგრეხილი ორი ძეწკვის მიერ შექმნილ ღარში. ვარაუდობენ, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების მდგომარეობაში ტროპომიოზინს 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 ფილაქსონებში კიდევ ერთი ცილა - ტროპონინი გვხვდება. ტროპონინი გლობულარულ ცილას წარმოადგენს და აქტინის ძაფში განლაგებულია ყოველი 406მ-ის მანძილზე. 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.

წინხის კუნთის სარკოპლაზმას ბადისებრი სტრუქტურა აქვს. ამ სტრუქტურას სარკოპლაზმურ რეტიკულუმს უწოდებენ. იგი შეიცავს ერთიმეორისაგან გათიშულ ორ სისტემას. T სისტემას და საკუთრივ სარკოპლაზმურ რეტიკულუმს (სურ. 13). T სისტემა წარმოდგენილია წვრილი განივი მილაკებით მიკროტუბულებით. ყოველი მიკროტუბული კუნთოვანი ბოჭკოს ზედაპირული შრის მილისებრი ჩანაზარდია, რომელიც სარკოპლაზმის სიღრმეში ეშვება და გარს ეხვევა თითოეულ მიოფიბრილს.



სურ. 13. კუნთოვანი ბოჭკოს ულტრასტრუქტურის სქემა.

I - სარკოპლაზმური ტრიაღები. T მილაკები (a) და ორი-ორი ტერმინალური ცისტერნა (c) ქმნის სტრუქტურებს, რომლებსაც „ტრია-

დებს“ უწოდებენ. b - რეტიკულუმის პორიზონტალური მილაკები, d - ხედაპირული 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.

საკუთრივ სარკოპლაზმური რეტიკულუმი წარმოდგენილია სიგრძივი მილაკებით. მილაკები ფართოვდება და წარმოქმნის ე.წ. ტერმინალურ ცისტერნებს. ამრიგად, T მილაკებისა და მათი მოსაზღვრე ორ-ორი ცისტერნისაგან იქმნება თავისებური მორფო-ფუნქციური კომპლექსები, რომლებსაც ტრიადებს უწოდებენ.

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 კუნთის პასიური მემბანიკური თვისებები

კუნთოვან ქსოვილს მოსვენების მდგომარეობაშიც გააჩნია გარკვეული მექანიკური თვისებები, რომლებსაც კუნთის პასიურ მექანიკურ თვისებებს უწოდებენ. კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები შეიძლება შევისწავლოთ თუ მოსვენების მდგომარეობაში კუნთს მოვდებთ გარკვეული სიდიდის ტვირთს და აღვირცხავთ 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 დატვირთვის მოხსნის შემდეგ კუნთის სწრაფი დამოკლება, კუნთის ელასტიკური თვისებითაა განპირობებული. კუნთის ელასტიკურობა არ არის აბსოლუტური. რაც იქიდან ჩანს, რომ დატვირთვის

მოსხნის 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. პლასტიკური თვისებები კარგად არის გამოხატული აგრეთვე გლუვ კუნთებში, ამიტომ მცირე ტვირთიც კი, თუ ის საკმაოდ დიდხანს მოქმედებს გლუვ კუნთზე, მის მნიშვნელოვან დაგრძელებას იწვევს. მიუხედავად ამისა, მასში დაძაბულობა არ ვითარდება. გლუვი კუნთის ამ თვისებას დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან, წინააღმდეგ შემთხვევაში ღრუ ორგანოებში (როგორცაა კუჭი, შარდის ბუშტი, საშვილოსნო) კედლების დაძაბულობა ძლიერ გაიზრდებოდა საკვების მიღების, შარდის დაგროვების და ორსულობის დროს, რაც მეტად არასასიამოვნო სუბიექტურ შეგრძნებას (ტკივილს) და ჩანასახის დაღუპვასაც კი გამოიწვევდა.

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 ვათობა 38⁰-40⁰-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.

ჩონჩხის კუნთის შებენიერი მუშაობა

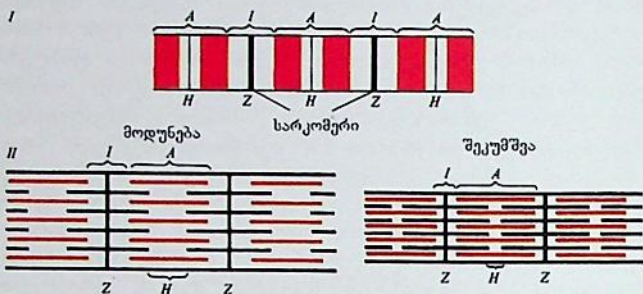
ზუსტი ცდებით ნახვენებია, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს არამარტო მიოფიბრილებში განლაგებულ ცილოვან ძაფებს (მსხვილ და წვრილ ფილამენტებს), არამედ მაკროერგული ბმების შემცველ ადენოზინტრიფოსფატს (ატფ-ს). როცა კუნთოვანი ბოჭკოში არ მიმდინარეობს ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და სარკოპლაზმა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

ატფ-ის დაშლის უნარი (ანუ ატფაზური აქტივობა) თვით ცილა მიოზინს გააჩნია, კერძოდ კი, მის განივ მორჩებს. კუნთის მოსვენებულ მდგომარეობაში მიოზინის ატფაზური მოქმედება ძალიან დაბალია და, ამიტომ სარკოპლაზმაში შენარჩუნებულია ატფ-ის მაღალი კონცენტრაცია. მიოზინის ატფაზური აქტივობა მნიშვნელოვნად იზრდება მხოლოდ მაშინ, როცა იგი უკავშირდება ცილა აქტინს **სურ.12, D**.

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

წერილ ფილამენტებში არსებული ტროპომიოზინ-ტროპონინის კომპლექსები, რომლებიც გზას „კეტავს“ აქტინსა და მერომიოზინის თავებს შორის. აგზნების დროს სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ტერმინალური ცისტერნებიდან დიდი რაოდენობით გადმოდის Ca^{2+} -ის იონები, რის გამოც კუნთოვან ბოჭკოში იზრდება თავისუფალი კალციუმის 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 იწვევს ატფ-ის ინტენსიურ დაშლას ადენოზინდიფოსფატად (ადფ-დ) და ფოსფორმუაჟად. გამოყოფილი ენერგია ხმარდება განივი მორჩების მოხრას, რის შედეგადაც, მათთან დაკავშირებული წერილი ფილამენტები უფრო ღრმად შეცურდება მიოზინის ძაფებს შორის; ამას მოჰყვება მეზობელი Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება და სარკომერის სიგრძის შემცირება. ვინაიდან ასეთი პროცესი (წერილი 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 ერთმეორეს, რომ წერილი ფილამენტები ნაწილობრივ გადაფარავს კიდევ ერთმანეთს.

განხილული თეორიის მიხედვით, კუნთოვანი ბოჭკოს შეკუმშვას იწვევს არა ცილოვანი ფილამენტების სიგრძის ან ფორმის შეცვლა, არამედ ამ ფილამენტების ერთმანეთში შეცურება და Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება (სურ. 14).



სურ. 14. მიოფიბრილების მსხვილი (მიოზინი) და წვრილი (აქტინი) ფილამენტების ურთიერთობა კუნთის მოსვენებულ, შეკუმშულ და გაჭიმულ მდგომარეობაში

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 მოლზე მეტად შემცირდება, ტროპონინს ჩამოცილდება კალციუმის იონები და აღდგება მისი ნორმალური კონფიგურაცია;

ტროპომიოზინი დაუბრუნდება საწყის მდებარეობას; შესუსტდება კავშირი აქტინისა და მიოზინის ძაფებს შორის; დაეცემა მიოზინის ატეფაზური აქტივობა. ეს უკანასკნელი გამოიწვევს ატფ-ის კონცენტრაციის გაზრდას და კუნთი მოდუნდება. კალციუმის ტუმბოს მოქმედებისათვის საჭირო ენერგიაც ატფ-ის დაშლის შედეგად გამოიყოფა. მაშასადამე, კუნთის მოდუნებაც აქტიური პროცესია.

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.

კუნთების შეკუმშვის ფორმები

კუნთების შეკუმშვა გამოიწვევა ცენტრალური ნერვული სისტემიდან მომავალი იმპულსების საშუალებით. კუნთების თავისებურებების შესასწავლად ექსპერიმენტში ძირითადად გამოიყენება ბაჟაყას ნერვ-კუნთის პრეპარატი (იზოლირებული წვივის კუნთი საჯდომ ნერვთან ერთად). გამაღიზიანებლად ძირითადად იყენებენ ელექტრულ დენს.

მამოძრავებელი ნერვის გაღიზიანებას, რასაც მოყვება კუნთის შეკუმშვა, ეწოდება არაპირდაპირი გაღიზიანება. კუნთის უშუალო გაღიზიანებას ეწოდება პირდაპირი გაღიზიანება. ექსპერიმენტში კუნთის შეკუმშვის რეგისტრაცია წარმოებს კიმოგრაფზე და ეწოდება მიოგრაფია. ამჟამად კლინიკაში კუნთების ფუნქციური მდგომარეობის დადგენისათვის ფართოდ იყენებენ ელექტრომიოგრაფიის მეთოდს, რაც მდგომარეობს კუნთების ბიოპოტენციალების რეგისტრაციაში. მიკროელექტროდული ტექნიკის გამოყენებით შესაძლებელია ცალკეული კუნთოვანი ბოჭკოს ელექტრული აქტიულობის რეგისტრაცია.

იზოტონური და იზომეტრული შეკუმშვა. კუნთის შეკუმშვისას ადგილი აქვს მის დამოკლებას და გასქელებას, ამასთან მისი მოცულობა არ იცვლება. არჩევენ შეკუმშვის ორ სახეს: 1) იზოტონურ შეკუმშვას კუნთის ისეთ შეკუმშვას უწოდებენ, რომლის დროსაც მისი ბოჭკოები მოკლდებიან, მაგრამ მათი დაძაბულობა მუდმივი რჩება. ამ შეკუმშვის მაგალითს წარმოადგენს კუნთის მიერ ტვირთის თავისუფალი აწევა.

2) იზომეტრული ისეთ შეკუმშვას ეწოდება, რომლის დროსაც კუნთს დამოკლება არ შეუძლია, მაგ., როდესაც მისი ორივე ბოლო უძრავად არის დამაგრებული და შეკუმშვისას ბოჭკოების სიგრძე უცვლელი რჩება. სამაგიეროდ მისი დაძაბულობა იზრდება.

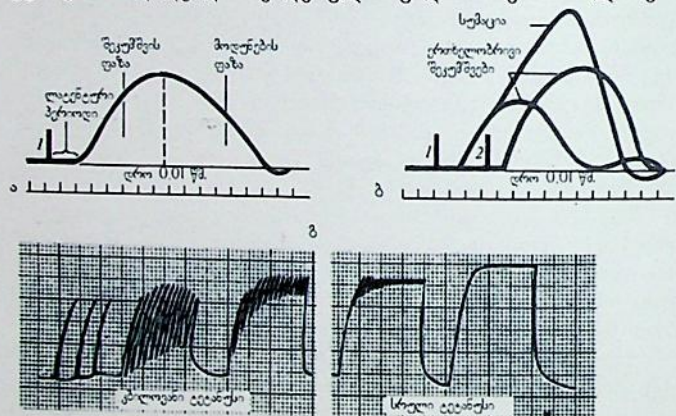
კუნთის ბუნებრივი შეკუმშვები ორგანიზმში არასოდეს არ არის სუფთა იზოტონური ან იზომეტრული, რადგანაც კუნთები ტვირთის აწევისას მოკლდებიან და ამავე დროს ჭიმავენ რა ანტაგონისტურ კუნთებს, ცვლიან თა-

ვის დაძაბულობას. ეს შერეული ანუ აუქსოტონური შეკუმშვაა.

ერთხელობრივი შეკუმშვა. პირდაპირ ან არაპირდაპირ ერთხელობრივ გაღიზიანებას კუნთი პასუხობს ერთხელობრივი შეკუმშვით. მიოგრამაზე (კუნთის შეკუმშვის ჩანაწერზე) არჩევენ სამ ფაზას: 1) შეკუმშვის ლატენტური პერიოდი, 2) დამოკლების ფაზა და 3) მოდუნების ფაზა. ყოველი კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვას წინ უსწრებს მოქმედების პოტენციალი. ჩვეულებრივი მიოგრაფიული მეთოდით რეგისტრაციისას ლატენტური პერიოდი დაახლოებით 0,01 წამს შეადგენს (სურ. 15).

შეკუმშვა, ისევე როგორც აგზნება, ვრცელდება ბოჭკოს გასწვრივ. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს ყოველ წერტილში შეკუმშვის ხანგრძლივობა რამდენიმე ათეულჯერ აღემატება მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას, ე.ი. აგზნების და შეკუმშვის ტალღების გავრცელების სიჩქარე განსხვავებულია.

სხეულის სხვადასხვა კუნთების შეკუმშვის სიჩქარე ერთნაირი არ არის. ჩონჩხის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის სიდიდე დამოკიდებულია გაღიზიანების ძალაზე.



სურ. 15. შეკუმშვის ფორმები

ა. ერთხელობრივი შეკუმშვა, ბ. ერთხელობრივი შეკუმშვის ცვლილება, გ. ტეტანური შეკუმშვები.

ზღურბლოვანი ძალის გაღიზიანებისას მიღებული შეკუმშვა ოდნავ შესამჩნევია, გაღიზიანების ძალის მომატებასთან ერთად იგი იზრდება (სუბმაქსიმალური შეკუმშვა), სანამ არ მიაღწევს განსაზღვრულ სიდიდეს, რომლის შემდეგ, ძალის მომატების მიუხედავად, შეკუმშვის ამპლიტუდა უცვლელი რჩება (მაქსიმალური შეკუმშვა). ეს იმით აიხსნება, რომ კუნთი შედგება მრავალი ბოჭკოსაგან, რომელთაგანაც ყოველი ბოჭკო გაღიზიანებაზე პასუხობს „ან სულ ან არაფრის“ კანონის შესაბამისად. მაგრამ რადგანაც ცალკეულ ბოჭკოებს სხვადასხვა ხარისხის აგზნებადობა გააჩნიათ, სუსტი გაღიზიანებისას აიგზნება მხოლოდ მათი ნაწილი (მაღალი აგზნებადობის მქონე). რაც უფრო ძლიერია გამაღიზიანებელი, მით მეტია აგზნებულ ბოჭკოთა რაოდენობა. მაქსიმალური შეკუმშვის დროს იკუმშება კუნთის ყველა ბოჭკო.

ტეტანური შეკუმშვა. ბუნებრივ პირობებში ჩონჩხის კუნთი ნერვული სისტემიდან ერთხელობრივ გაღიზიანებებს კი არ ღებულობს, არამედ ნერვულ იმპულსთა წყებას, რომლებიც სწრაფად მოსდევენ ერთიმეორეს. რითმულ გაღიზიანებათა ზეგავლენით მიიღება კუნთის ძლიერი და ხანგრძლივი დამოკლება. ასეთ შეკუმშვას ტეტანურ შეკუმშვას ანუ ტეტანუსს უწოდებენ. მოქმედების პოტენციალების რეგისტრაციით ადვილად დასტურდება ის გარემოება, რომ კუნთის ხანგრძლივი შეკუმშვა ნამდვილად იმპულსების წყების მოქმედებით არის გამოწვეული. კუნთის ტეტანური შეკუმშვა ერთხელობრივ შეკუმშვათა სუმაციის (შეჯამების) შედეგს წარმოადგენს (სურ. 9).

ხელოვნურ პირობებში ტეტანური შეკუმშვის მისაღებად კუნთზე მოქმედებენ გაღიზიანებათა დიდი რიცხვით, რომლებიც ერთიმეორეს მოსდევს ისეთი სიხშირით, რომ ხდება მათი სუმაცია. შედარებით ნაკლები სიხშირისას მიიღება კბილოვანი ტეტანური შეკუმშვა, ხოლო მეტი სიხშირით გაღიზიანებისას კი სრული ტეტანური შეკუმშვა. ტეტანური გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ბოჭკოები მაშინვე მთლიანად არ უბრუნდებიან საწყის

სიგრძეს. ამ მოვლენას ნარჩენი შეკუმშვა - კონტრაქტურა ეწოდება.

კუნთის მუშაობა და ძალა

კუნთის შეკუმშვის სიდიდე (დამოკლების ხარისხი) გაღიზიანების მოცემული ძალის დროს (ე.ი. გააქტივებული ბოჭკოების მოცემულ რაოდენობაზე) დამოკიდებულია როგორც მის მორფოლოგიურ თვისებებზე, ისე მის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზე. გრძელი კუნთები უფრო მეტი სიდიდით იკუმშებიან, ვიდრე მოკლე კუნთები. კუნთის ზომიერი გაჭიმვა მისი შეკუმშვის ეფექტს ზრდის, ძლიერი გაჭიმვის დროს კი კუნთის შეკუმშვა სუსტდება. თუ ხანგრძლივი მუშაობის შედეგად ვითარდება კუნთის დაღლა, მაშინ მისი შეკუმშვის სიდიდე ქვეითდება.

კუნთის ძალის გასაზომად საზღვრავენ იმ მაქსიმალურ ტვირთს, რომლის აწევაც მას შეუძლია, ან მაქსიმალურ დაძაბულობას, რომელიც მას შეუძლია განავითაროს იზომეტრული შეკუმშვის პირობებში. ეს ძალა შეიძლება იყოს ძალიან დიდი. დადგენილია, რომ ძალის ყბის კუნთებით შეუძლია ასწიოს ტვირთი, რომელიც მისი სხეულის წონას 8,3-ჯერ აღემატება.

კუნთის იზოლირებული ბოჭკოს 100-200 მგ-მდე დაძაბვა შეუძლია განავითაროს, თუ მივიღებთ მხედველობაში, რომ ადამიანის სხეულში კუნთის ბოჭკოთა საერთო რაოდენობა დაახლოებით 15-30 მილიონია, მაშინ ერთ მხარეზე ერთდროული გაჭიმვის (დაძაბვის) შემთხვევაში ისინი შეძლებდნენ განევითარებინათ 20-30 ტონის ტოლი დაძაბვა. სხვა თანაბარ პირობებში კუნთის ძალა დამოკიდებულია მის განიკვეთზე: რაც მეტია კუნთის ფიზიოლოგიური განიკვეთი, ე.ი. მისი ყველა ბოჭკოს განიკვეთის ჯამი, მით მეტია ის ტვირთი, რომლის აწევაც მას შეუძლია. ფიზიოლოგიური განიკვეთი თანხვედრა გეომეტრიულ განიკვეთს მხოლოდ პარალელურად განლაგებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში; კუნთებს, რომელთაც ბოჭკოები ირიბად აქვთ განლაგებული, ყველა ბოჭკოს განიკ-

ვეთის ჯამი შეიძლება ბევრად აღემატებოდეს კუნთის გე-
ომეტრიულ განიკვეთს (სურ. 16).



მხრის ორთავა კუნთი,
ბოჭკოთა თითისტარისებრი განლაგებით.



კანჭის ტყუპი კუნთი,
ბოჭკოთა ფრთისებრი განლაგებით.



თერძის კუნთი,
ბოჭკოთა პარალელური განლაგებით.

**სურ. 16. სხვადასხვა ტიპის კუნთის
ფიზიოლოგიური განიკვეთი**

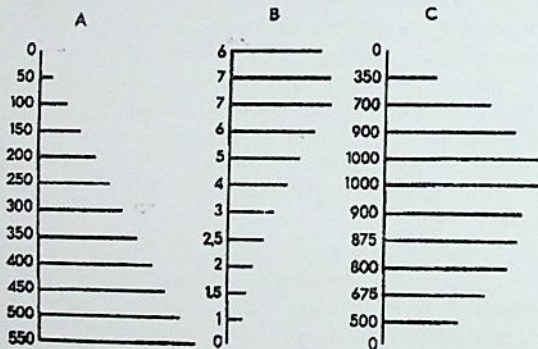
ამ მიზეზის გამო კუნთის ძალა ირიბად განლა-
გებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში მნიშვნელოვნად მე-
ტია, ვიდრე ამავე სისქის პარალელურად განლაგებული
ბოჭკოების მქონე კუნთებში. სხვადასხვა კუნთის ძალის
ერთმანეთთან შედარების მიზნით მაქსიმალური ტვირთის
მასა, რომელიც შეუძლია ასწიოს კუნთმა გაიყოფა მისი
ფიზიოლოგიური განიკვეთის ფართობზე. ასე გამოით-
ვლება კუნთის აბსოლუტური ძალა. აბსოლუტური ძალა,
გამოხატული კგ/სმ²-ში, ადამიანის კანჭის ტყუპი კუნთი-
სათვის უდრის 5,9-ს, მხრის მომხრეელისათვის - 8,1-ს, სა-
ღეჭი კუნთისათვის 10,0-ს, მხრის ორთავა კუნთისათვის -
11,4-ს, მხრის სამთავა კუნთისათვის - 16,8-ს, გლუვი კუნ-
თისათვის - 1-ს.

პარალელურად განლაგებული ბოჭკოების მქონე
კუნთის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ ბაყაყის თერ-
ძის კუნთი, ხოლო ირიბად განლაგებული კანჭის ტყუპი
კუნთი ძუძუმწოვრებისა და ადამიანის კუნთების უმრავ-
ლესობას ფრთისებრი აღნაგობა აქვთ. ფრთისებრ კუნთს
დიდი ფიზიოლოგიური განიკვეთი აქვს და ამიტომ დიდი
ძალით არის აღჭურვილი.

კუნთების მუშაობა გაიზომება აწეული ტვირთისა
და კუნთის შეკუმშვის დამოკლების ნამრავლით. კუნთის
მიერ აწეულ ტვირთსა და შესრულებულ მუშაობას შო-

რის შემდეგი დამოკიდებულება არსებობს: კუნთის გარე-განი მუშაობა ნულის ტოლია, თუ კუნთი დატვირთვის გარეშე იკუმშება. ტვირთის მომატებასთან ერთად მუშაობა ჯერ იზრდება, შემდეგ კი თანდათანობით იკლებს. ძალიან დიდი დატვირთვის დროს, როდესაც კუნთს ტვირთის აწევა აღარ შეუძლია, მუშაობა ნულის ტოლი ხდება (სურ. 17).

მოცემულ უოლერის მრუდზე ბაყაყის კანჭის ტყუპი კუნთის მაგალითზე ნაჩვენებია შეფარდება დატვირთვის სიდიდეს, კუნთის დამოკლების ხარისხსა და მუშაობის სიდიდეს შორის. როგორც ჩანს, კუნთი ყველაზე მეტ მუშაობას ასრულებს საშუალო დატვირთვის დროს, მოცემულ შემთხვევაში - 200-250 გ დატვირთვის დროს. კუნთის სიმძლავრე, გაზომილი მუშაობის სიდიდით დროის ერთეულში, მაქსიმალურ სიდიდეს ასევე საშუალო დატვირთვის დროს აღწევს. ამიტომ კუნთის მუშაობისა და სიმძლავრის დამოკიდებულებას დატვირთვაზე საშუალო დატვირთვის წესი ეწოდება.



სურ. 17. უოლერის დიაგრამა.

დიაგრამაში გრაფიკულად წარმოდგენილია სამი სიდიდე:

A - კუნთის დატვირთვა გრამებში;

B - კუნთის შეკუმშვის სიდიდე მილიმეტრებში;

C - შესრულებული მუშაობის რაოდენობა გრამ/მილიმეტრებში

ჩონჩხის კუნთის მუშაობას, რომლის დროსაც ხდება ტვირთის გადაადგილება და სახსრებში ძვლების მოძრაობა **დინამიკური ეწოდება**. კუნთის მუშაობას კი, რომლის დროსაც კუნთის ბოჭკოები ავითარებენ ძაბვას, მაგრამ თითქმის არ მოკლდებიან (ეს ხდება, როდესაც კუნთი იკუმშება იზომეტრულ რეჟიმში) **სტატიკური ეწოდება**. მის მაგალითს წარმოადგენს ტვირთის დასაკავევლად ჩატარებული კუნთის მუშაობა. ამ დროს შესრულებული მუშაობა გაიანგარიშება ტვირთის ოდენობის ნამრავლით ტვირთის დაჭერის დროზე. სტატიკური მუშაობა დინამიკურზე უფრო დამძლეულია. მუშაობა შეიძლება შესრულდეს კუნთის დაგრძელების პირობებშიც (ტვირთის დაშვება) და მას დათმობით მუშაობას უწოდებენ (შეკუმშვის ტიპით ეს ექსცენტრული შეკუმშვაა).

კუნთის დაღლა. დაღლა ეწოდება უჯრედის, ორგანოს ან მთელი ორგანიზმის მუშაობის უნარიანობის დროებით დაქვეითებას, რომელიც მუშაობის შედეგად ვითარდება და დასვენების შემდეგ ქრება. დაღლილობის დროს შეკუმშვის ამპლიტუდის შემცირებასთან ერთად მატულობს შეკუმშვის ფარული პერიოდი და იზრდება გალიზიანების ზღურბლი და ქრონაქსია, ე.ი. მცირდება აგზნებადობა.

ორგანიზმიდან იზოლირებული კუნთის დაღლას ორი ძირითადი მიზეზი აქვს: პირველი ის, რომ შეკუმშვის დროს კუნთში დაგროვილი ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები (რძის მჟავა) ახდენენ დამთრგუნველ ზეგავლენას. მეორე მიზეზია მასში ენერგეტიკული მარაგის თანდათან გამოფიტვა. მცირდება გლიკოგენის რაოდენობა, რის შედეგადაც ირღვევა ატფ-ს და კრეატინფოსფატის რესინთეზი.

ბუნებრივ პირობებში კუნთების დაღლა ვითარდება სხვაანაირად. ეს არა მარტო სისხლის მიმოქცევით არის განპირობებული (საკვების მიწოდება და დაშლის პროდუქტების გამოტანა). მთავარი განსხვავება იმაშია, რომ ნერვ-კუნთის შეერთებები (სინაპსები) გაცილებით ადრე იღლება, ვიდრე კუნთის ბოჭკოები, რის გამოც ნერვიდან კუნთზე აგზნების გადაცემის ბლოკირება კუნთს იცავს

გამოფიტვისაგან, რაც გამოწვეულია ხანგრძლივი მუშაობით.

პირველად ი. სენენოვმა დაადგინა, რომ დაღლილი ხელის კუნთების მუშაობის უნარიანობის დროებითი აღდგენა შეიძლება მიღწეულ იქნას სხვა კუნთების აქტიური მოძრაობით. სვეულბერივი მოსვენებისაგან განსხვავებით, ასეთ დასვენებას მან უწოდა აქტიური დასვენება.

ადამიანის კუნთოვანი დაღლის შესასწავლად სარგებლობენ ერგოგრაფით, რომლის საშუალებითაც წარმოებს კუნთების ჯგუფების მიერ რითმულად შესრულებული მოძრაობის ამპლიტუდის ჩაწერა.

კუნთის ჰიპერტროფია და ატროფია. კუნთების სისტემატურ ინტენსიურ მუშაობას მოსდევს კუნთის ქსოვილის მასის გაზრდა. ამ მოვლენას კუნთის მუშაობითი ჰიპერტროფია ეწოდება და გაპირობებულია ბოჭკოების პროტოპლაზმური მასის გაზრდით. მატულობს ცილების და გლიკოგენის, აგრეთვე ატფ-ს მარაგი. ალბათ ამიტომაც ჰიპერტროფირებული კუნთის შეკუმშვის ძალა და სინქარე მეტია არაჰიპერტროფირებულთან შედარებით.

მუშაობითი ჰიპერტროფიის საწინააღმდეგო მოვლენას წარმოადგენს კუნთების ატროფია უმოქმედობისაგან. იგი ვითარდება ყველა იმ შემთხვევაში, როდესაც კუნთი რაიმე მიზეზის გამო ნორმალური მუშაობის უნარს კარგავს. ატროფიის დროს კუნთში ვითარდება ჰიპერტროფიის საწინააღმდეგო პროცესები.

ბლუზი კუნთები

უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმსა და ადამიანში გლუვი კუნთები განლაგებულია ძირითადად შინაგან ორგანოებში, სისხლის ძარღვებსა და კანში.

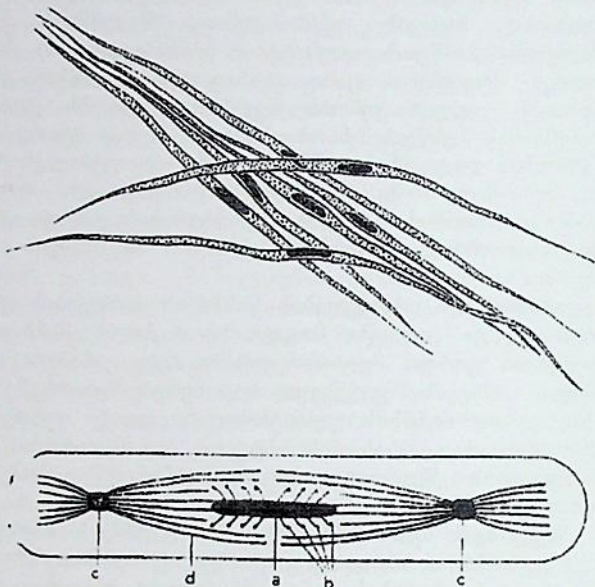
ისევე, როგორც განივზოლიანი კუნთები, გლუვი კუნთებიც ხასიათდებიან აგზნებადობით, გამტარებლობით და შეკუმშვადობით. მაგრამ მათგან განსხვავებით გლუვი კუნთებს ახასიათებს უფრო დაბალი აგზნებადობა. მათი

შეკუმშვისათვის საჭიროა უფრო ძლიერი და ხანგრძლივი ზემოქმედება. ლატენტური პერიოდი მნიშვნელოვნად უფრო ხანგრძლივია და განისაზღვრება წამებში. გლუვი კუნთის შეკუმშვა ბევრად უფრო ნელა ვითარდება. ასე მაგალითად, ბაყაყის კუჭის კუნთის შეკუმშვის ხანგრძლივობა 1 წუთს აღემატება. განსაკუთრებით ხანგრძლივია მოდუნების ფაზა. განსხვავებით ჩონჩხის კუნთებისაგან, გლუვი კუნთის შეკუმშვა ატარებს ტონურ ხასიათს. მას შესწევს უნარი ენერჯის მეტად მცირე დანახარჯისას დიდი ხნის განმავლობაში იმყოფებოდეს ტონურ მდგომარეობაში. საჭმლის მომწელებელი ორგანოების და შარდის ბუშტის სფინქტერების გლუვი კუნთები საათობით იმყოფებიან ტონური შეკუმშვის პირობებში.

ადამიანის და ცხოველების სისხლის ძარღვების კედლების გლუვი კუნთები მთელი სიცოცხლის მანძილზე იმყოფებიან ტონურ მდგომარეობაში, რაც განაპირობებს სისხლის წნევის გარკვეულ დონეზე შენარჩუნებას. განსხვავებით ჩონჩხის კუნთებისაგან, გლუვი კუნთებში უფრო მკვეთრად არის გამოხატული პლასტიურობა, ე.ი. დაძაბულობის შეუცვლელად შეინარჩუნოს გაჭიმული მდგომარეობა.

შეკუმშვის მექანიზმი. აქტიური შეკუმშვის პროცესი გლუვი კუნთში, ძირითადად, ისეთივე მექანიზმით სრულდება, როგორც ჩონჩხის კუნთებში. გლუვი კუნთებიც შეიცავს ცილა აქტინს და, უფრო მცირე რაოდენობით, მიოზინს. სარკოპლასმაში Z ფირფიტების ნაცვლად გვხვდება ე.წ. მკვრივი სხეულაკები (სურ. 18), რომლისგანაც დიდი რაოდენობით გამოდის აქტინის წვრილი ფილაგენტები, რითაც იქმნება თითისტარისებრი კომპლექსი. აქაც შეკუმშვა იწყება როცა უჯრედშიდა არეში თავისუფალი კალციუმის კონცენტრაცია 10^{-8} მოლ-ს გადააჭარბებს. განსხვავება მხოლოდ ისაა, რომ ბოჭკოს უჯრედშიდა (ანუ ინტრაცელულარულ) არეში თავისუფალი კალციუმის კონცენტრაციის მომატება ხდება არა ტერმინალური ცისტერნებიდან, არამედ უჯრედგარე (ანუ ექსტრაცელულარულ) არედან. გარდა ამისა, გლუვი კუნთები ცილა

ტროპონინის ნაცვლად შეიცავს ცილა კალმოდულინს, რომელსაც კალციუმის თავისუფალი იონების მიერთების უნარი აქვს.



სურ. 18. A. გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოები, B. ბოჭკოს აგებულება: a. მიოზინის ფილამენტი, b. გვერდითი მორჩები, c. მკვერივი სხეულაკები, d. აქტინის ფილამენტები.

ზემოთ აღნიშნულიდან გამომდინარე გლუვი ბოჭკოს შეკუმშვის მექანიზმი შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვიდგინოთ. გლუვი კუნთის აგზნების შედეგად ექსტრაცელულარული არედან Ca^{2+} -ის იონები დიდი რაოდენობით შედის ბოჭკოში და უკავშირდება კალმოდულინს; კალციუმ-კალმოდულინის კომპლექსი ააქტივებს მიოზინ-კინაზას; ეს უკანასკნელი იწვევს მიოზინის მოლეკულის ფოსფორილებას, რის შედეგადაც აქტივი უკავშირდება მიოზინის თავს და აძლიერებს მის ატეფაზურ აქტივობას.

ამას მოყვება ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და გამოყოფილი ენერჯიის ხარჯზე, აქტივის ქაფების შეცურება მიოზინის ფილამენტებს შორის.

შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ, კუნთის მოღუნებას დასაწყისს აძლევს მიოზინის მოლეკულის დეფოსფორილება ფერმენტ მიოზინ ფოსფატაზას ხეგავლენით. ამის შედეგად იშლება აქტომიოზინის კომპლექსი; მიოზინის თავს სცილდება აქტინი და მნიშვნელოვნად ეცემა მისი ატეფაზური აქტივობა.

უნდა აღინიშნოს, რომ გლუვ კუნთთან ბოჭკოებში ატფ-ის დაშლა, აქტივის და მიოზინის ფილამენტების ურთიერთსრიალი დაახლოებით 10-300 ჯერ უფრო ნელა ხდება, ვიდრე ჩონჩხის განივზოლიან ბოჭკოში. ამიტომაც გლუვ კუნთს გაცილებით ნელი, ტალღური შეკუმშვა ახასიათებს, რომელსაც პერისტალტიკურ შეკუმშვას უწოდებენ.

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 რითმული მოქმედება საკუთრივ გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების თვისებაა.

გლუვ კუნთებს ახასიათებს აგრეთვე ე.წ. „ჩამკეტი“ მოქმედება, რომელიც აგზნების გარეშე მიმდინარეობს. ასეთი უნარით აღჭურვილია სფინქტერები.

გულის კუნთის ფიზიოლოგია

გულის კედელში არჩევენ სამ შრეს: ეპიკარდიუმი, მიოკარდიუმი და ენდოკარდიუმი. გარეთა ფენა წარმოადგენს სეროზულ გარსს, რომლითაც დაფარულია ყველა

შინაგანი ორგანო. იგი საკმაოდ სადაა და სველი, რის გამოც მეტად შემცირებულია ქსოვილებს შორის ხახუნი. გულის ფუძესთან ეპიკარდიუმში გადადის საკუთრივ გულის პერანგში - პერიკარდიუმში. ეპიკარდიუმსა და პერიკარდიუმს შორის სივრცე შეიცავს მცირე რაოდენობით სეროზულ სითხეს, რაც ამცირებს ხახუნს და აადვილებს გულის მუშაობას.

გულის შუა შრე - **მიოკარდიუმი** - წარმოადგენს გულის ძირითად მასას. იგი აგებულია განივზოლიანი კუნთოვანი უჯრედებისაგან. არსევენ ორგვარ უჯრედებს: ტიპიურ შეკუმშვად მუშა მიოკარდიუმის კუნთოვან უჯრედებს და სპეციფიკურ კარდიომიოციტებს, რომლებიც განაგრძობენ გულის აგზნების გამტარებელი სისტემა.

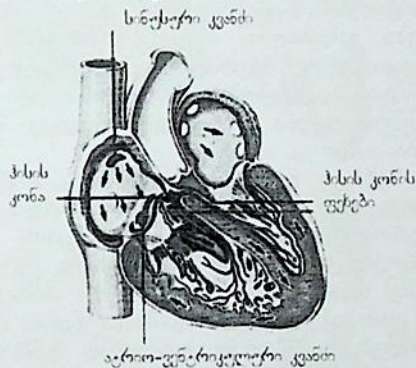
გულის აგზნების გამტარებელი სისტემა იწყება მარჯვენა წინაგულის ღრუ ვენების შესართავის მიდამოში, სადაც მოთავსებულია **სინოატრიალური კვანძი**. ეს კვანძი ატარებს მათი აღმომჩენების კეით-ფლაკის სახელს. აქედან ეს სისტემა გრძელდება ორი ტოტით, რომელთაგან ერთი მიემართება ქვედა ღრუ ვენის შესართავისაკენ, ხოლო მეორე - მარჯვენა წინაგულის კედლით; მარჯვენა წინაგულსა და პარკუჭს შორის ძგიდესთან მოთავსებულია ატრიპიური უჯრედების მეორე გროვა - ატრიოვენტრიკულური კვანძი (აშოფ-ტავარას კვანძი). ამ კვანძიდან პარკუჭთაშორის ძგიდეში გამოდის ჰისის კონა, რომელიც იძლევა მარჯვენა და მარცხენა ტოტებს, შესაბამისად ორივე პარკუჭისათვის. აქ თითოეული ღერო საბოლოოდ ტოტიანდება და იძლევა წვრილ ტოტებს, პურკინის ბოჭკოებს, რომლებიც ბოლოვდებიან ენდოკარდიუმსა და ღვრილისებერ კუნთებში. ამგვარად წინაგულები დაკავშირებული არიან ერთმანეთთან სინოატრიკულური კვანძით, ხოლო პარკუჭები - ატრიოვენტრიკულური კვანძით.

ამრიგად, გულის შეკუმშვების გამომწვევი იმპულსების ჩასახვა ხდება სინოატრიალურ კვანძში, იგი წარმოადგენს გულის ავტომატიის ძირითად, I რიგის ცენტრს - პეისმეკერს. იმპულსი შემდგომ ვრცელდება წინაგულების მიოკარდიუმში და აღწევს ატრიო-ვენტრიკუ-

ღურ კვანძამდე, იგი II რიგის ცენტრია, საიდანაც პისის კონით იმპულსი გადადის პარკუჭებში და იწვევს მათ შეკუმშვას.

წინაგულების კუნთები განსხვავდება პარკუჭების კუნთებისაგან იმით, რომ ის უფრო თხელია. ამასთან მარცხენა პარკუჭის კედელი უფრო სქელია, ვიდრე მარჯვენასი, ვინაიდან იგი ასრულებს ყველაზე მეტ სამუშაოს, გზავნის რა სისხლს დიდ წრეში.

გულის შიგნითა გარსი - ენდოკარდიუმი შედგება შემაერთებული ქსოვილისაგან, რომელშიაც ჩართულია დიდი რაოდენობით ელასტიკური და გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოები. გულის სარქველები წარმოადგენენ ენდოთელიუმის (რომლითაც დაფარულია ენდოკარდიუმის ზედაპირი) ნაოჭებს (**სურ. 19**).



სურ. 19. გულის გამტარი სისტემა

გულის სისხლის ძარღვები. თავისი განუწყვეტელი რითმული შეკუმშვების გამო, განსხვავებით სხვა ორგანოებისაგან, გული განსაკუთრებით მარაგდება სისხლით. არტერიულ სისხლს იგი იღებს გულის გვირგვინოვანი (კორონარულ) არტერიებით, რომლებიც იწყება უშუალოდ აორტის ბოლქვთან, ნამგლისებრი სარქველების კიდეების ოდნავ ქვემოთ.

გულის შეკუმშვის (სისტოლის) პერიოდში ეს სარ-

ქველები ხურავს გვირგვინოვან არტერიების შესავალს, რის გამოც სისხლი მათში შედის უმთავრესად მოდუნების (დიასტოლის) დროს. ამის მიზანშეწონილობა აშკარაა, თუ გაეთვალისწინებთ იმ გარემოებას, რომ სისხლის დროს ორგანოსშიგნითა სისხლძარღვების სანათური დახშული იქნება და შესაბამისად გაძნელებული იქნება სისხლის მოძრაობა. გულის არტერიები ქმნიან არტერიოლების ბადეს. კაპილარების ქსელი გულის კუნთში მეტად განვითარებულია. ერთიდაიგივე ფართობზე გულის კუნთში ნ-ჯერ მეტი კაპილარი მოდის ჩონჩხის კუნთთან შედარებით.

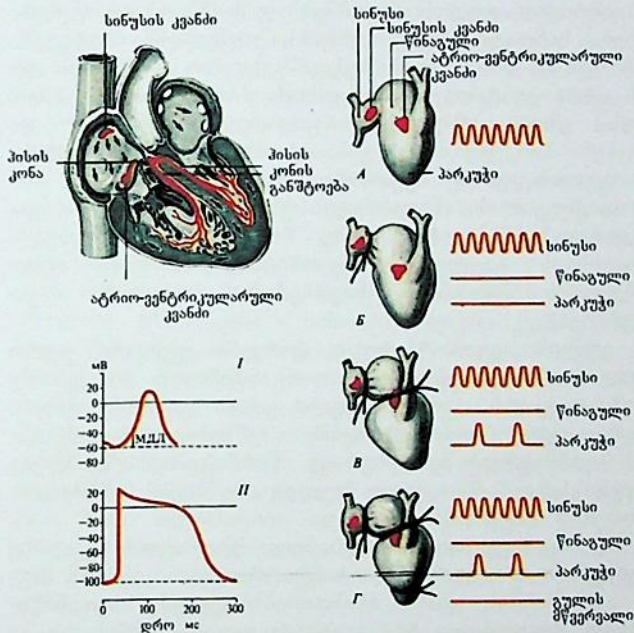
გულის კუნთი სისხლიდან იღებს ყველა ორგანოზე მეტ ჟანგბადს, რაც განპირობებულია არა სისხლის დინების მაღალი სიჩქარით, არამედ არამოფუნქციონირე კაპილარების ადრე გაღების გამო. გულის კუნთის არასაკმარისი მოძარაგება ჟანგბადით იწვევს მისი მუშაობის დარღვევას და ტკივილის შეგრძნებას. ფიზიოლოგიურ პირობებში, ჟანგბადის ნაკლებობისას კორონარული სისხლის ძარღვები ფართოვდება და გულის სისხლით მოძარაგება ძლიერდება.

სხვადასხვა ხერხით დამტკიცებული იყო, რომ აგზნება გულში პირველად წარმოიქმნება სინოატრიულურ კვანძში. ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდების გამოყენებით (მიკროელექტროდების მოთავსება გულის სხვადასხვა უბანზე) დადგინდა, რომ აგზნების პროცესის ყველაზე უფრო დამახასიათებელი გამოვლინება, ბიოელექტრული ცვლილებები, სწორედ პირველად სინოატრიულური კვანძის უბანში წარმოიქმნება, შემდეგ კი ვრცელდება წინაგულებსა და პარაკუჭებზე. სინოატრიულურ კვანძში აგზნების პირველადი წარმოშობა მტკიცდება აგრეთვე ამ უბნის გათბობით ან გაცივებით. ამ კვანძის გათბობა იწვევს გულის მუშაობის აჩქარებას, ხოლო გაცივება - გულის მუშაობის შენელებას. აღნიშნულის გარდა, ამ უბნის დაზიანება იწვევს გულის მუშაობის შენელებას ან გაჩერებას.

გარკვეული მონაცემები იქნა მიღებული სპეციალურ ცდებში, სადაც ვენურ სინუსსა და წინაგულებს შორის

ედებოდა ლიგატურა (კვანძი), რის შედეგადაც პარკუჭების შეკუმშვები წყდება, მაშინ როდესაც სინუსი აგრძელებს შეკუმშვებს (სტანიუსის I ლიგატურა) (სურ.20).

ეს განპირობებულია იმით, რომ ლიგატურა ხელს უშლის ვენურ სინუსში აღმოცენებულ აგზნების იმპულსების გავრცელებას წინაგულეხსა და პარკუჭებში.



სურ.20. გულის გამტარი სისტემა, ავტომატური მოქმედების კვანძებით; A. B. B. Γ - სტანიუსის ლიგატურები.

ყოველივე ზემოთ თქმული მოწმობს, რომ სინოატრიალური კვანძი წარმოადგენს იმ კერას, რომელშიაც აღმო-

ცნდება გულის შეკუმშვების გამომწვევი აგზნება და რომელსაც უწოდებენ გულის რითმის წამყვანს. სინოატრიალური კვანძიდან აგზნება გადადის მარჯვენა და შემდეგ მარცხენა წინაგულზე და ვრცელდება ატრიოვენტრიკულურ კვანძზე, რომელიც აგზნების გამტარებელი სისტემის ნაწილს წარმოადგენს. მისი ფუნქცია მდგომარეობს წინაგულებიდან პარკუჭების მიოკარდზე აგზნების გადაცემაში.

ამრიგად, გულის შეკუმშვის გამომწვევი იმპულსები ისახება სინოატრიალურ კვანძში, ვრცელდება მარჯვენა და მარცხენა წინაგულის შემკუმშველ მიოკარდში და აღწევს ატრიოვენტრიკულურ კვანძამდე. ამ კვანძიდან ჰისის კონის გზით იმპულსები გადადიან მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭებში და განაპირობებენ მათ სისტოლას.

გულის კუნთის ავტომატია. ავტომატია ეწოდება ორგანოს, ქსოვილის, ან უჯრედის უნარს, აიგზნოს გარეგანი გამაღიზიანებლის გარეშე, მათშივე აღმოცენებული იმპულსების გავლენით. ავტომატიის მიზეზია თვით უჯრედებში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებები.

გულის ავტომატიაზე დაკვირვება ყველაზე უფრო ადვილია იზოლირებულ, ე.ი. ორგანიზმიდან ამოკვეთილ გულზე. ბაჟაყის იზოლირებულ გული ფიზიოლოგიური სსნართ პერფუზიის პირობებში იკუმშება რამდენიმე საათის განმავლობაში. ასეთივე წარმატებით შეიძლება თბილსისხლიან ცხოველთა გულის ამუშავება შესაბამისი პირობების დაცვისას.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ავტომატიის ყველაზე დიდი უნართ აღჭურვილია სინოატრიალური კვანძი, მაგრამ ავტომატიის უნარი ახასიათებს გულის სხვა ნაწილებსაც, მაგალითად ატრიოვენტრიკულურ კვანძს. ამაში შეიძლება დაერწმუნდეთ ატრიოვენტრიკულური კვანძის ზემოთ ლიგატურის დადებით, რის შედეგადაც ჯერ წყდება პარკუჭების შეკუმშვები, ხოლო გარკვეული დროის გავლის შემდეგ შეკუმშვები კვლავ განახლდება ატრიოვენტრიკულური კვანძის ხარჯზე, თუმცა უფრო ნაკლები სიხშირით. პარკუჭების შეკუმშვა წარმოებს მას

შემდეგაც, როდესაც ატრიოვენტრიკულურ კვანძს ლიგატურით გამოვითიშავთ მის ქვემოთ მდებარე გამტარებელი სისტემის უბნებიდან. ამ შემთხვევაში რითმის წამყვანი ხდება მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭში არსებული ავტომატიის უნარით აღჭურვილი პურკინეს უჯრედები.

სინოატრიალურ კვანძს პირველი რიგის ავტომატიის ცენტრს უწოდებენ, ხოლო ატრიოვენტრიკულურ კვანძს - მეორე რიგის ავტომატიის ცენტრს. სინოატრიალური რითმი ადამიანის მოსვენების მდგომარეობაში ყოფნისას შეადგენს 70-75 წუთში. ატრიოვენტრიკულური რითმი კი დაახლოებით ორჯერ ნაკლებია. იმ შემთხვევაში, როდესაც გული მუშაობს უფრო ქვემოთ მდებარე წამყვანების ავტომატიის გავლენით, პარკუჭის შეკუმშვის სისწორე კიდევ უფრო ნაკლებია.

ამრიგად, რაც უფრო შორსაა ავტომატიის კერა გულის ვენტური (სინუსური) კვანძიდან, მით ნაკლებია მისი ავტომატიის უნარი. ამ დამოკიდებულებას **ავტომატიის კლებადი გრადიენტი** ეწოდება.

ნორმალურ პირობებში ფუნქციონირებს ავტომატიის მხოლოდ ერთი კერა - სინოატრიალური კვანძი. რითმის სხვა წამყვანი ამ დროს „სდუმან“, რაც აიხსნება იმით, რომ მათი ავტომატია ითრგუნება უფრო ხშირი იმპულსების რითმით. სინოატრიალური კვანძის გამოთიშვის შემდეგ, როდესაც იმპულსთა რითმული ნაკადი ატრიოვენტრიკულურ კვანძთან და პურკინეს უჯრედებთან აღარ მიედინება, მაშინ აღდგება ამ რითმის წამყვანთა ავტომატია. მათი ავტომატიის აღდგენას ჭირდება გარკვეული დრო, რომლის განმავლობაშიაც (2-დან რამოდენიმე ათეულ წამამდე) ადგილი აქვს ასისტოლიას, ე.ი. გულის შეკუმშვათა შეწყვეტას.

ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევების შედეგად დადგინდა იქნა, რომ ორ შეკუმშვას შორის შუალედში, დიასტოლაში, აგზნებად უჯრედებში წარმოებს მემბრანული პოტენციალის შემცირება. როდესაც პოტენციალთა სხვაობა გარკვეულ კრიტიკულ დონემდე შემცირდება, უეცრად ხდება უჯრედის ელექტრული მუხტის მკვეთრი ძვრა, რაც მის აგზნებას მოწმობს. წარმოქმნილი აგ-

ზნების ტალღა ჯერ მახლობელ, შემდეგ კი დაშორებულ უჯრედებზე ვრცელდება და ისინი აგზნების მდგომარეობაში მოყავს. გავრცელებადი აგზნების აღმოსაცუნებლად მემბრანული პოტენციალი 20-30 მილივოლტით უნდა შემცირდეს. ასეთი ცვლილებები დამახასიათებელია სინოატრიალური კვანძის ყველა უჯრედებისათვის. აგზნების გატარება სხვა უჯრედებში, რომლებიც ამ მომენტისათვის არ ასრულებენ რითმის წამყვანის ფუნქციას, არ აღინიშნება პოტენციალის ნელი ცვლილებები დიასტოლის დროს; მაგრამ თუ კი შეწყდა ამ უჯრედებთან იმპულსების მოსვლა სინოატრიალური კვანძიდან, მათშიაც იწყება პოტენციალთა სხვაობის სპონტანური შემცირება და იღვიძებს ავტომატიის უნარი, რის გამოც ისინი ხდებიან პარკუჭების რითმის წამყვანი.

გულის კუნთის ძირითადი ფიზიოლოგიური თვისებები

როგორც ყოველ კუნთს, გულის კუნთსაც ახასიათებს აგზნებადობა, შეკუმშვადობა და გამტარებლობა. გარდა ამისა, გულის კუნთს გააჩნია რიტმული ავტომატიის უნარი.

სხვადასხვა გაღიზიანების საპასუხოდ (ელექტრული, მექანიკური, თერმული, ქიმიური) გულის კუნთში წარმოიშევა აგზნება და იგი იკუმშება.

აღსანიშნავია, რომ სუსტი, ქვეზღურბლოვანი გაღიზიანებისას გულის კუნთი არ იკუმშება. ზღურბლოვანი გაღიზიანებისას გულის კუნთი უპასუხებს მაქსიმალური ძალის შეკუმშვით. გაღიზიანების ძალის შემდგომი გაძლიერებისას შეკუმშვის სიდიდე არ იცვლება, ე.ი. გულის კუნთი ან სრულიად არ პასუხობს გაღიზიანებაზე (თუ ის ქვეზღურბლოვანია) ან პასუხობს მაქსიმალური ძალის შეკუმშვით. ამ ფაქტებზე დაყრდნობით ჩამოყალიბდა „სულ ან არაფრის“ კანონი. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ გულის კუნთი ყველა პირობებში ერთნაირად არ პასუხობს სხვადასხვა ძალის გაღიზიანებაზე: „სულ“ ცვა-

ლებადია ტემპერატურის, დატვირთვის, დადლის, მკვებავი სითხის შედგენილობის და სხვა ფაქტორებზე დამოკიდებულებით.

გულის კუნთის მოქმედების პოტენციური ცვალებადობს გულის მოქმედების სიხშირესთან დამოკიდებულებით: მისი ხანგრძლივობა მოკლდება გახშირებისას და პირიქით. აგზნების ტალღის ხანგრძლივობის სწრაფი ცვლილება შესაძლებლობას აძლევს მას სწრაფად გადავიდეს მუშაობის ერთი რითმიდან მეორეზე.

გულის კუნთის რეფრაქტურობა. აგზნების დროს გულის კუნთი კარგავს უნარს ახალ გაღიზიანებას (ხელოვნურ ან ბუნებრივ) აგზნებით უპასუხოს. აგზნებადობის ამ მდგომარეობას აბსოლუტური რეფრაქტურობა ეწოდება. გულის კუნთის რეფრაქტურობის პერიოდი გრძელდება 0,3 წამამდე, ე.ი. რამდენი ხანიც გრძელდება სისტოლა. აბსოლუტური რეფრაქტურობის დამთავრების შემდეგ აგზნებადობა თანდათან აღდგება საწყის დონემდე. ეს უკვე შეფარდებითი რეფრაქტუერი პერიოდია, რომელიც გრძელდება 0,03 წამს. ამ დროს გულის კუნთს შეუძლია აგზნებით უპასუხოს მხოლოდ ძალიან ძლიერ გაღიზიანებას.

ნორმალურ პირობებში ყოველი შემდგომი იმპულსი, რომელიც მოდის სინოატრიული კვანძიდან, გულის კუნთთან მოდის მაშინ, როდესაც რეფრაქტუერი ფაზა დამთავრებულია და მისი აგზნებადობა უბრუნდება საწყის სიდიდეს. ხანგრძლივი რეფრაქტუერი პერიოდი იცავს მიოკარდიუმს მეტად სწრაფი განმეორებითი აგზნებისაგან. ასეთ აგზნებას შეეძლო დაერღვია გულის გადატუმბვის ფუნქცია.

გულის კუნთის შეკუმშვადობა. გულის კუნთის აგზნება იწვევს მის დაძაბვას ან ბოჭკოების სიგრძის შემცირებას. გულის კუნთის შეკუმშვა, ისევე როგორც აგზნების ტალღა, უფრო ხანგრძლივია ვიდრე ჩონჩხის კუნთისა. როგორც წესი, აგზნების ყოველ ტალღას თან სდევს შეკუმშვა, თუმცა ზოგიერთ შემთხვევაში შესაძლებელია მათ შორის კავშირის გაწყვეტაც. ასეთი სურათი შეიძლება ვნახოთ მომაკვდავ გულზე, როდესაც გუ-

ლის შეკუმშვები შეწყვეტილია, ხოლო ელექტრული აქტი-
ვობა ჯერ კიდევ აღინიშნება.

ექსპერიმენტის პირობებში დადგენილი იქნა
შეკუმშვის ჰეტერომეტრული მექანიზმი, რომ გულის დი-
ასტოლის დროს სისხლით გავსებისას (მისი კედლების
გაჭიმვისას) მისი შეკუმშვის ძალა მატულობს. ამის შედე-
გად ფორმულირებული იყო „გულის კანონი“ (სტარლინ-
გის), რომლის თანახმადაც გულის შეკუმშვა მით უფრო
ძლიერია, რაც მეტად არის გაჭიმული კუნთის ბოჭკოები
დიასტოლის დროს.

ეს კანონი მართებულია მხოლოდ გარკვეულ პი-
რობებში, ვინაიდან გულის კუნთის შეკუმშვის ძალა განი-
სახლეობს არა მარტო კუნთის ბოჭკოების საწყისი და-
ჭიმვით; აქ მნიშვნელობა აქვს კიდევ იმას, რომ მისი რე-
გულაცა წარმოებს გულის მაინერვირებული ნერვების სა-
შუალებით და აგრეთვე ბიოლოგიურად აქტიური
ნივთიერებებით (ადრენალინი) ანუ ჰომეომეტრული
მექანიზმებით.

აგზნების გავრცელება და სინქარე. მიოკარდიუმში
აგზნების გავრცელება ელექტრული გზით ხდება.
კარდიომიოციტების მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუ-
და 4-5-ჯერ აღემატება მემბრანის დეპოლარიზაციის
ზღურბლის დონეს, ეს კი უზრუნველყოფს გამტა-
რებლობის საიმედოებას გამტარებელ სისტემაში, წინაგუ-
ლების და პარაკუტების მიოკარდიუმში. აგზნების გატა-
რების სინქარე გულის სხვადასხვა განყოფილებაში ერ-
თნაირი არ არის. თბილსისხლიანთა მიოკარდიუმში (წი-
ნაგულების) აგზნების სინქარე უდრის 0,1-1,0 მ/წმ, ხოლო
პარაკუტების გამტარებელ სისტემაში იგი აღწევს 2-4,2
მ/წმ. პარაკუტების მიოკარდიუმში აგზნება ვრცელდება 0,8-
0,9 მ/წმ. აგზნების გადასვლისას წინაგულების მიოკარ-
დიუმიდან ატრიოვენტრიკულური კვანძის უჯრედებზე ად-
გილი აქვს იმპულსის გატარების დაყოვნებას, ეს კი პი-
რობადებს პარაკუტებში აგზნების უფრო გვიან დაწყებას
წინაგულებთან შედარებით, რასაც დიდი ფიზიოლოგიური
მნიშვნელობა აქვს გულის ნაწილების შეთანხმებული მუ-
შაობისათვის. სწორედ ამიტომაც, რომ პარაკუტების აგ-

ზნება მხოლოდ 0,12-0,18 წამის შემდეგ იწყება წინაგულეების აგზნების დაწყებიდან.

რაც შეეხება აგზნების გავრცელებას

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

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

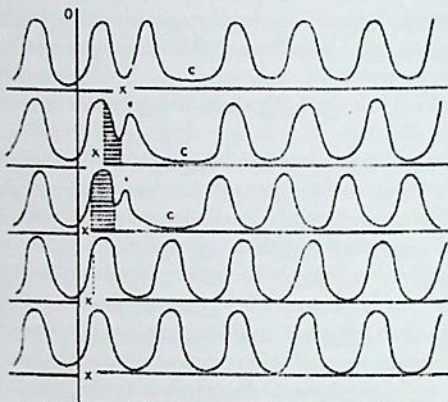
დიასტოლა კუნთოვანი ბოჭკოების მოდუნების შედეგია და მოიცავს წინაგულეებისა და პარაკუჭების მოცულობის გაზრდის ფაზას. დიასტოლის ფაზაში ხდება წინაგულეებისა და პარაკუჭების ავსება სისხლით.

რითმული მოქმედების ერთ პერიოდში კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობის ცვლილების გამოსავლენად მიმართავენ პარაკუჭების დამატებით ელექტრულ გაღიზიანებას. სისტოლის ფაზაში, როცა პარაკუჭების მსხვილი ბოჭკოები აგზნებულია, პარაკუჭების დამატებითი გაღიზიანება არავითარ ეფექტს არ იწვევს, რაც მიუთითებს, რომ სისტოლის დროს მუშა მიოკარდიუმის ბოჭკოები აბსოლუტურ რეფრაქტერულ მდგომარეობაშია. დიასტოლის ფაზაში პარაკუჭების დამატებითი გაღიზიანება ეფექტური ხდება და იწვევს დამატებით სისტოლას ანუ **ექსტრასისტოლას**, თანაც ისე, რომ დიასტოლის რაც უფრო ადრეულ სტადიაზე მოხდება დამატებითი გაღიზიანება, მით უფრო მცირე ამპლიტუდის იქნება ექსტრასისტოლა. მაშასადამე, დიასტოლის ფაზაში კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობა თანდათან იზრდება და საბოლოოდ ნორმალურ სიდიდეს უბრუნდება. მაშასადამე, დიასტოლა მოიცავს აგზნებული კუნთების შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზას.

ექსტრასისტოლის შემდეგ, როგორც წესი, აღმოცენდება ე.წ. **კომპენსაციური პაუზა (სურ. 21).**

კომპენსაციური პაუზის წარმოშობა განპი-

რობებუღია გუღის რითმუღი მოქმედებიდან ერთი ნორმაღური სისტოღის ამოვარდნით. ეს იმიტომ ხდებღა, რომ ექსტრასისტოღის პერიოდში კუნთოვან ბოქკოებში ისევ აბსოღუტური რეფრაქტერული მდგომარეობღა მყარდებღა, რის გამოც გამტარი სისტემის გზით მოსუღი ნორმაღური იმპულსი ვეღარ იწვევს ამ ბოქკოების აგზნებღსღა დღ შეკუმშვღს.



სურ. 21. გუღის რითმუღი მოქმედების მექანოგრამღ

გუღის რითმუღი მოქმედების ფონზე დროდადრო ხდებღა პარკუჭის ერთხეღობრივი გაღიზიანებღ. გაღიზიანების მომენტები აღინიშნებღ X-ით. მიოგრამიდან ჩანს, რომ სისტოღის პერიოდში პარკუჭის გაღიზიანებღ არ იწვევს ახღლ შეკუმშვღს (1,2), ხოღო დიასტოღის პერიოდში გამოიწვევღ პარკუჭის დამატებითი შეკუმშვღ - ექსტრასისტოღღ, რომღის ამპღიტუდღა მით მეტღა, რაც უფრო გვიან ხდებღა გაღიზიანებღ (3,4,5). ექსტრასისტოღის შემდეგ მყარდებღ კომპენსაციური პღუზღ (c) (მარეი).

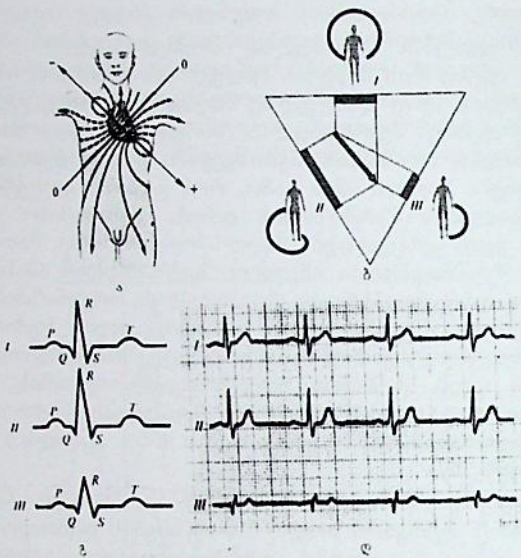
ელექტროკარდიოგრამღ. მთღიანი გუღის ელექტრული აქტივობის სურათი საკმაოდ რთუღიღ. იგი რამდენიმე კომპონენტს შეიცავს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ გუღში მეზობელი კუნთოვანი ბოქკოები ანასტომოზებით უერთდებღ ერთმანეთს დღ ფუნქციურ სინციტიუმის წარმოქმნის. მიოკარდიუმის ასეთი სტრუქტურღ განაპირობებს აგზნების ფართო დღ სხვადღსხვღ მიმართუღებით გავრცეღებღს. ამიტომ ელექტრული აქტივობის სურათი

რთულდება.

ცხოველებში რითმულად 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 ამისათვის საჭიროა ორი ელექტროდი მოვათავსოთ ორგანიზმის ორ, ერთმანეთისაგან დაშორებულ უბანში. გულის სუმარული ელექტრული აქტივობის ჩანაწერს ელექტროკარდიოგრამა ეწოდება (ეკგ). ტიპური ელექტროკარდიოგრამის ერთი პერიოდი, რაც გულის რითმული მოქმედების ერთ პერიოდს შეესაბამება, ხუთ კომპონენტს (ანუ „კბილს“) შეიცავს (სურ. 22).

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

სხეულის ზედაპირზე აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების მიხედვით არჩევენ ეკგ-ს ჩაწერის რამდენიმე სტანდარტულ წესს ანუ „განხრას“. აინთოვენის 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. 15). ვილსონის მიერ მოწოდებულია სხვაგვარი წესი, რომლის დროსაც გამოიყენება მონოპოლარული რეგისტრაციის მეთოდი. ასეთ შემთხვევაში ერთი ელექტროდი „ინდიფერენტულია“; ხოლო მეორე თავსდება გულმკერდის პროექციაში სხეულის ზედაპირის სხვადასხვა წერტილებში. სხეულის ზედაპირზე ელექტროდების განლაგების მიხედვით იცვლება ცალკეული კბილების ამპლიტუდა და ფორმა, მაგრამ კარდიოგრამის კომპონენტური შედგენილობა პრინციპულად იგივე რჩება.



სურ. 22. ელექტროკარდიოგრაფია
(კლასიკური ბიოლოარული გამოყენება)

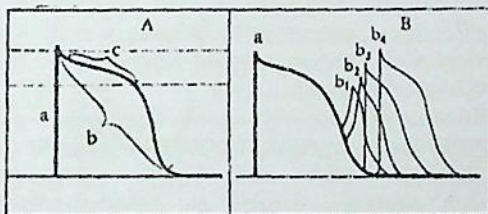
ა. გულის ბიოელექტრული დენის გავრცელება სხულზე (უოლერი); ბ. აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების სტანდარტული წესი (განხრა) აინთოპენის მიხედვით; გ - ელექტროკარდიოგრაფია: P - წინაგულების აგზნება, QRS-პარკუჭების აგზნება, T - აგზნების დამთავრება; დ - ეკგ-ს მრუდების ჩანაწერი.

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

გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა

ბუნებრივ პირობებში მიოკარდიუმის უჯრედები რითმულად იგზნებიან. ამიტომ ცალკეული ბოჭკოების მოსვენების პოტენციალზე ლაპარაკი მხოლოდ პირობით შეიძლება. უჯრედების უმრავლესობაში მოსვენების პოტენციალი, დაახლოებით, -90 მვ-ს უდრის და თითქმის მთლიანად შექმნილია კალიუმის კონცენტრაციული გრადიენტით.

მოქმედების ანუ აგზნების პოტენციალები მიოკარდიუმის სხვადასხვა უჯრედში ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან: ფორმით, ამპლიტუდით და ხანგრძლივობით. პარკუჭების შემქმნელი ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალში არჩევენ შემდეგ ფაზებს: I. სწრაფი საწყისი დეპოლარიზაცია (a). II. ნელი რეპოლარიზაცია ანუ პლატო (b) და III. სწრაფი რეპოლარიზაცია (c) (სურ. 23).



სურ. 23. გულის კუნთოვანი ბოჭკოს ელექტრული აქტივობა

A - გულის კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების დენი

a - დეპოლარიზაცია

b - რეპოლარიზაცია

c - პლატო

B - კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნების პოტენციალები

a - პოტენციალი პირველ სტიმულზე

B1-B4 - აგზნების პოტენციალები მზარდი ინტერვალით მიყენებულ მეორე სტიმულზე. ამპლიტუდის შემცირება განპირობებულია შეფარდებითი რეფრაქტორული მდგომარეობით

აგზნების პოტენციალის I ფაზა კარდიომიოციტებში იგივე ბუნებისაა, როგორც ნერვულ და ჩონჩხის კუნთო-

ვან ბოჭკოებში. იგი გამოწვეულია მემბრანის განვლადობის სწრაფი გაზრდით Na^+ -ის იონების მიმართ და ამ იონების ზეავისებური შესვლით მემბრანის შიგნით. როდესაც აგზნების პოტენციალი თავის პიკს მიაღწევს, მემბრანის პოლარიზაცია რევერსირებულია (მოსვენების პოტენციალი ნაცვლად -90 მვ-სა ხდება $+30$ მვ).

I ფაზაში მემბრანის სწრაფი დეპოლარიზაცია იწვევს კალციუმის არხების გააქტივებას, რომლის ეფექტი გამოვლინდება რეპოლარიზაციის საწყის ეტაპზე: Ca^{2+} -ის იონები დიდი რაოდენობით შედიან მემბრანაში და იწვევენ მემბრანის რეპოლარიზაციის შენელებას - აღმოცენდება ე.წ. პლატო (II ფაზა). პლატოს პერიოდში ნატრიუმის არხები ინაქტივირდება და ბოჭკო ისევ ბრუნდება აბსოლუტურ რეფრაქტერულ მდგომარეობაში. ამის პარალელურად ძლიერდება კალიუმის არხების გაფართოება. K^+ -ის იონები ჭარბად გამოდიან ბოჭკოდან და აღადგენენ მემბრანის საწყის პოტენციალს (III ფაზა). ამ ფაზაში ინაქტივირებულია კალციუმის არხებიც, რაც ხელს უწყობს მოსვენების პოტენციალის აღდგენას - მემბრანის სწრაფ რეპოლარიზაციას.

მემბრანის რეპოლარიზაციის შედეგად კალიუმის არხები თანდათან იხურება, ნატრიუმის არხები კი პირიქით - იხსნება. ამას თან სდევს უჯრედების აგზნებადობის აღდგენა. მთელი ეს პერიოდი შეესაბამება შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზას.

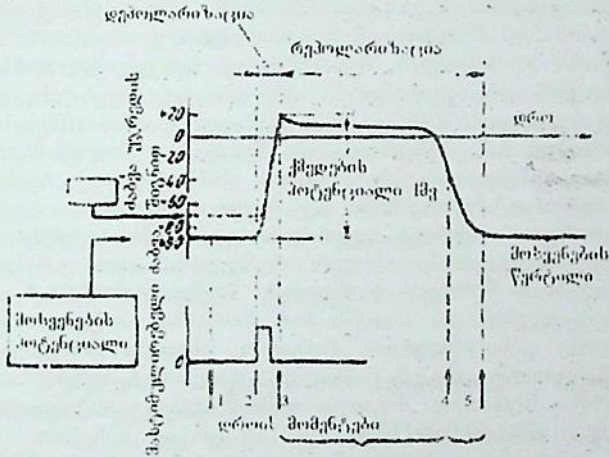
მუშა მიოკარდიუმის უჯრედებში (წინაგულეებში და პარკუჭებში) მემბრანული პოტენციალი ორ მიმყოლ აგზნებას შორის მეტნაკლებად მუდმივ დონეზეა შენარჩუნებული. რაც შეეხება სინოატრიალურ კვანძს, აქ საქმე სხვაგვარად არის. დიასტოლის ბოლო ეტაპზე სინოატრიალური კვანძის სპეციფიკურ ბოჭკოებში იწყება ზედაპირული მემბრანის სპონტანური დეპოლარიზაცია. როცა ეს დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონეს მიაღწევს (-50 მვ-ს), აღიძვრება ახალი მოქმედების დენი. ასეთი მექანიზმი უდევს საფუძვლად ავტომატიის ცენტრების პეისმეიკერულ ბუნებას და მთელი გულის რითმულ მოქმედებას.

პეისმეიკერული უჯრედების დიასტოლური დეპოლარი-

ზაციის იონური მექანიზმი ჯერ კიდევ არ არის ბოლომდე გარკვეული. დადგენილია მხოლოდ, რომ მის შექმნაში წამყვან როლს თამაშობს არა ნატრიუმის, არამედ კალციუმის არსები.

გულის კუნთის უჯრედის მოქმედების პოტენციალის გარსევა ფიზიკის პოზიციიდან.

სურათზე (24) ნახვენებია მოქმედების პოტენციალის მრუდი გულის კუნთის ტიპური უჯრედისათვის, როცა ის რეაგირებს მოდებულ მასტიმულირებელ დაბვაზე. დროის რადაც ერთ მომენტში უჯრედი არ სტიმულირდება (მოსვენებულია), ის პოლარიზებულია. მის შიგა სივრცეს გააჩნია -90 მვ უარყოფითი პოტენციალი.



სურ24. გულის კუნთთან ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი

დროის მე-2 მომენტში მოქმედებს ხანმოკლე ელექტრული სტიმულაცია, თანაც მისი აპკლიტუდა და ძალა საკმარისია მემბრანული პოტენციალის შესამცირებლად (უჯრედის შიგნით დაბვა იწყებს შემცირებას და მიისწრაფვის ნულისკენ) და უჯრედი იწყებს დეპოლარიზებას

(განმუხტვას). იმ პირობით, რომ გამოყენებულ სტიმულაციას გააჩნია ინტენსივობა, რომელიც საკმარისია მემბრანული პოტენციალის საზღვრულე მნიშვნელობამდე (~70 მვ კუნთოვანი ბოჭკოებისთვის) დასაყვანად, უჯრედი სწრაფად დეპოლარიზდება იმ მდგომარეობამდე, როცა მისი შიდა სივრცე ხდება დადებითი (~20 მვ გარე სივრცის მიმართ დროის მე-3 მომენტში). ამ მომენტში უჯრედი სრულად დეპოლარიზებულია (განმუხტულია). ამის შემდეგ ძალიან მალე კალიუმი დიფუნდირებს უჯრედიდან და ის იწყებს რეპოლარიზებას (ისევ დამუხტვას), ხოლო მისი მემბრანული პოტენციალის მნიშვნელობა უბრუნდება მოსვენების პოტენციალის სიდიდეს (დროის მე-4 მომენტი). დროის მომენტმა, რომლის განმავლობაშიც გულის კუნთის უჯრედები რჩებიან დეპოლარიზებული (დროის მე-3 მომენტიდან მე-5 მომენტამდე), შეიძლება მიადწიოს 30 მილიწამს. მეორე მხრივ, ნერვულ და ჩოჩხის კუნთებში რეპოლარიზაცია ისე სწრაფად მყარდება დეპოლარიზაციის შემდეგ, რომ სიგნალს გააჩნია იმპულსის ფორმა და მისი ხანგრძლივობა შეადგებს 1 მილიწამს. მეორე განსხვავება გულის კუნთსა და ნერვულ უჯრედებს შორის - აგზნებაზე მათი მექანიკური რეაგირებაა. დეპოლარიზაციის შემდეგ კუნთოვანი უჯრედები იკუმშებიან (ანუ მოკლდებიან), ხოლო რეპოლარიზაციის შემდეგ დუნდებიან. ნერვულ უჯრედებში მოქმედების პოტენციალი გავლენას არ ახდენს მათ ზომებზე. პოტენციალის სიდიდე განისაზღვრება როგორც სხვაობა მოსვენების პოტენციალსა და მაქსიმალურ დადებით პოტენციალს შორის. სურათზე მაგალითად, მოქმედების პოტენციალი ტოლია $+20 - (-90 \text{ მვ}) = 110 \text{ მვ}$.

იმისგან დამოუკიდებლად, თუ როგორ აიგზნება მოსვენებული უჯრედი, ან როგორია სტიმულაციის ინტენსივობა, რეაგირება და მოქმედების პოტენციალი ნებისმიერ კონკრეტული უჯრედისათვის ყოველთვის იქნება ერთნაირი. ამრიგად, აგზნებადი უჯრედები ემორჩილება კანონს, რომელსაც ეწოდება „ყველაფერი ან არაფერი“. ეს იმას ნიშნავს, რომ თუ სტიმულაცია საკმარისია მოქმედების პოტენციალის გენერაციისათვის, მაშინ მოცემუ-

ლი უჯრედისათვის მას ჩვეულებრივ გააჩნია ერთნაირი მნიშვნელობა მიუხედავად სტიმულაციის ინტენსივობისა.

გულის ზოგიერთ უჯრედს შეუძლია შექმნას მოქმედების პოტენციული მცირე გარე სტიმულაციის დროს, ან კიდევ მის გარეშეც. ეს არის იმპულსის მომცემი უჯრედები, რომლებიც თითქოს რთავენ გულის ყოველ შეკუმშვას, პერიოდულად წარმოქმნიან მოქმედების პოტენციალს, რომლებიც მნიშვნელოვანად განისაზღვრებიან უჯრედთა მემბრანული მახასიათებლებით.

მას შემდეგ, რაც ყალიბდება მოქმედების პოტენციალი, დგება პერიოდი, რომლის განმავლობაშიც უჯრედი არ პასუხობს არანაირ მასტიმულირებულ ზემოქმედებას. ამ პერიოდში (მე-3 მომენტიდან მე-4 მომენტამდე), რომელსაც აბსოლუტური რეფრაქტორული პერიოდი ეწოდება, უჯრედი ეწინააღმდეგება აგზნების პროცესს. ეს პერიოდი დაახლოებით გრძელდება 250 მ/წმ გულის და ~0,5 მ/წმ ნერვული უჯრედებისათვის. აბსოლუტური რეფრაქტორული პერიოდის შემდეგ იწყება შეფარდებითი რეფრაქტორული პერიოდი, რომლის განმავლობაშიც შეიძლება შეიქმნას სხვა ქმედების პოტენციალი, მაგრამ ამისათვის საჭიროა ძლიერი სტიმულაცია (ნორმალურ პირობებთან შედარებით). შეფარდებითი რეფრაქტორული პერიოდის ხანგრძლივობა შეადგენს დაახლოებით 50 მ/წმ-ს გულის და ~0,1 მ/წმ-ს ნერვული უჯრედებისათვის.

მოქმედების პოტენციალის გავრცელება გულის კუნთოვან ბოჭკოებს შორის.

როდესაც უჯრედში შექმნილია მოქმედების პოტენციალი და მიედინებიან იონური დენები, მაშინ შეიძლება აიგზნოს მეზობელი უჯრედები და პირველადი უჯრედის მომიჯნავე ზონები. ამ პროცესს მოქმედების პოტენციალის გავრცელებას ეწოდებენ. გულის კუნთში აგზნების გავრცელება მიმდინარეობს ერთი ბოჭკოდან მეორესაკენ. სინქარეს, რომლითაც მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება ბოჭკოს გასწვრივ, ან გადადის უჯრედიდან უჯრედზე, აგზნების გავრცელების სინქარე ეწოდება. გულის

კუნთის უჯრედებში გაფრცვლების საშუალო სინქარე 0,2-0,4 მ/წმ-ის ფარგლებშია მოთავსებული, თუმცა მარჯვენა წინაგულსა და პარკუჭს შორის (პარკუჭული) კვანძის სპეციალურ შენელებულ ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალები ვრცელდებიან უფრო დაბალი (0,03-0,05 მ/წმ) სინქარეებით. ნერვულ ბოჭკოებში გაფრცვლების სინქარე (იგივე გამტარებლობის სინქარე) იცვლება ფართე დიაპაზონში და შეადგენს 20-140 მ/წმ იმის მიხედვით, თუ როგორია ნერვული ბოჭკოს ტიპი და დიამეტრი. ამრიგად, საშუალო სიმაღლის მოზრდილი ადამიანისთვის თავის ტვინიდან ფეხების კუნთებამდე მოქმედების პოტენციალის გაფრცვლებას დაახლოებით 15 მ/წმ ჭირდება.

მიოკარდიუმის ინფარქტი – გულის რომელიმე უბნის სისხლმომარაგების სრული დარღვევა. ეკგ-ს მიხედვით შეიძლება მსჯელობა ინფარქტის ლოკალიზაციის, გაფრცვლების და დინამიკის შესახებ.

თავი III. ნერვული სისტემის სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაცია

ნერვული სისტემის მნიშვნელობა და კლასიფიკაცია

ადამიანის ორგანიზმში ნერვული სისტემა წამყვან როლს ასრულებს. იგი არეგულირებს ორგანიზმში მიმდინარე ყველა ფიზიოლოგიურ პროცესს და ამყარებს კავშირს ორგანიზმსა და გარემოს შორის.

ნერვული სისტემა არეგულირებს როგორც ცალკეული ორგანოების, ისე მთლიანი ორგანიზმის მოქმედებას, ნერვული სისტემა ამყარებს კავშირს ცალკეულ ორგანოებსა და სისტემებს შორის და ამით უზრუნველყოფს მთელი ორგანიზმის ერთიანობასა და მთლიანობას. ნერვული სისტემის საშუალებით ადამიანის ორგანიზმი ეგუება გარემო პირობებს.

ადამიანის თავის ტვინი ცნობიერებისა და აზროვნების ორგანოა. ადამიანის ფსიქიკურ მოქმედებას საფუძვლად უდევს თავის ტვინის ქერქში მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესები.

ნერვული სისტემა იყოფა ცენტრალურ და პერიფერიულ ნერვულ სისტემებად. ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნის თავისა და ზურგის ტვინი, ხოლო პერიფერიულს - თავისა და ზურგის ტვინის ნერვები. თავის ტვინიდან გამოდის 12 წყვილი ნერვი, ხოლო ზურგის ტვინიდან 31 წყვილი. ნერვული სისტემის დაყოფა ცენტრალურ და პერიფერიულ ნერვულ სისტემებად პირობითია, რადგანაც ფუნქციური თვალსაზრისით ისინი ერთ მთლიან სისტემას ქმნიან.

თავისა და ზურგის ტვინი შედგება რუხი და თეთრი ნივთიერებისაგან. რუხი ნივთიერება ნერვული უჯრედებითაა წარმოდგენილი, ხოლო თეთრი - ნერვული ბოჭკოებით, რომლებიც ნერვული უჯრედების მორჩებს წარმოადგენს.

რუხი და თეთრი ნივთიერებების განლაგება თავისა და ზურგის ტვინში ერთნაირი არაა. ზურგის ტვინში

რუხი ნივთიერება მოთავსებულია შიგნით, ხოლო თეთრი ნივთიერება გარეთ; რაც შეეხება თავის ტვინს, აქ რუხი ნივთიერება ძირითადად მოთავსებულია გარეთ, ხოლო თეთრი ნივთიერება შიგნით. რუხი ნივთიერება თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ზედაპირზე ქმნის თავის ტვინის ქერქს, რომელიც ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებას წარმოადგენს.

რუხი ნივთიერების მცირე გროვები თავის ტვინის თეთრ ნივთიერებაში ქმნის ბირთვებს, ხოლო თავისა და ზურგის ტვინის გარეთ კვანძებს, განგლიებს.

ნერვული ბოჭკოები, რომლებიც თავისა და ზურგის ტვინის თეთრ ნივთიერებას ქმნის, ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა ნაწილებს აკავშირებს ერთიმეორესთან.

ნერვები ნერვული ბოჭკოების კონებს წარმოადგენს, რომლებიც გარსებითაა დაფარული. ნერვები შეიძლება იყოს მამოძრავებელი, მგრძნობიარე და შერეული.

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 გაგზავნა.

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, ანუ მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოებით, აგზავნის ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ, ხოლო ცნს-დან ინფორმაციას აგზავნის ეფერენტული ანუ მამოძრავებელი 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 კუნთებს. ამიტომ მას სომატურ ნერვულ სისტემას უწოდებენ. ეფერენტული ბოჭკოების მეორე ნაწილი კი დაკავშირებულია საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის, სისხლძარღვებისა და სხვა შინაგანი ორგანოების გლუვ კუნთებთან. ასეთი ეფერენტული ბოჭკოების ერთობლიობას ვეგეტატიური ნერვული სისტემის სახელით აღნიშნავენ. ორივე ქვესისტემას (როგორც სომატურს, ისე ვეგეტატიურს) თავიანთი წარმომადგენლობა გააჩნია ცნს-ში.

ნეირონული თეორია

ნერვული სისტემის შენების პრინციპის შეცნობას რეალური საფუძველი ჩაეყარა 1815 წელს, როდესაც გერმანელმა მეცნიერმა ო. დეიტერსმა ზურგის ტვინის ნერვული უჯრედი აღწერა. ო. დეიტერსმა აჩვენა, რომ ნერვული უჯრედის სხეულიდან გამოდის ორი განსხვავებული სახის მორჩი. მორჩების ერთ ჯგუფს მან „პროტოპლაზმური განშტოებანი“ უწოდა (თანამედროვე ტერმინოლოგიით - დენდრიტები), ხოლო მეორეს, რომელიც ყოველი უჯრედისათვის ერთადერთია - „ღერძული ცილინდრი“ (თანამედროვე ტერმინოლოგიით - აქსონი). ნერვული უჯრედის აღნაგობის ზოგიერთი ასპექტის აღწერის მიუხედავად გაურკვეველი რჩებოდა, ნერვული უჯრედი ცალკეულ, დამოუკიდებელ ერთეულს წარმოადგენს, თუ ისინი მორჩებით ერწყმიან ერთმანეთს და სინციტიუმს წარმოქმნიან. იმ პერიოდში მკვლევართა უმრავლესობა (ფიზიოლოგი **ბეთე**, ჰისტოლოგი **აპათი**) იზიარებდა ე.წ. „რეტიკულურ ანუ ნერვული სისტემის განუწყვეტლობის თეორიას“ რომლის მიხედვითაც ნერვული სისტემის ელემენტები ერთმანეთთან ციტოპლაზმური ხიდაკებით დაკავშირებულ ნეირონთა ერთიანობას წარმოადგენს.

ნერვული სისტემის შენების საკითხის კვლევა 1873 წელს დაიწყო იტალიელმა ექიმმა კამილო გოლჯიმ. მან

შეიმუშავა ნერვული ქსოვილის ვერცხლით იმპრეგნაციის მეთოდი, რაც ნერვული უჯრედის აღნაგობის შესწავლის საშუალებას იძლეოდა. შემდგომში, გააუმჯობესა რა გოლჯის მიერ დამუშავებული მეთოდი, **ს. რამონ-კახალმა** გამოთქვა მოსაზრება, რომ ნერვული „სიგნალები“ ვრცელდებიან როგორც დენდრიტებში, ასევე აქსონებში, ხოლო უჯრედებს შორის სიგნალების გადაცემა ხორციელდება აქსონების დენდრიტებთან დაკავშირების ადგილებში. **ს. რამონ-კახალის** ეს მოსაზრება მთლიანად ეთანხმება დღეს დამკვიდრებულ დებულებას აქსონ-დენდრიტული სინაფსების არსებობის შესახებ.

პისისა და ფორელის მიერ 1886-1887 წლებში ფორმულირებული იქნა კონცეპცია, რომლის მიხედვითაც ნეირონი (ანუ ნერვული უჯრედი) ნერვული სისტემის მორფოლოგიური ერთეულია. ნეირონული თეორიის მიხედვით ნერვული სისტემის რთულ ბადეში უჯრედები მხოლოდ ფუნქციურადაა ერთმანეთთან დაკავშირებული; სტრუქტურულად კი იზოლირებული, ერთმანეთისაგან გამოცალკევებული რჩება.

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

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 ნეირონში უჯრედის სხეული ტროფიკულ (მასაზრდოებელ) გავლენას ახდენს თავის მორჩებზე. აქედან ცხადია, რომ თუ დაირღვა რომელიმე მორჩის კავშირი სხეულთან, ეს მორჩი გადაგვარდება - განიცდის ე.წ. **ვალერის** დეგენერაციას.

მიუხედავად იმისა, რომ მრავალ ფიზიოლოგიურ გა-

მოკვლევაში ითვალისწინებდნენ ნეირონული თეორიის ძირითად დებულებას, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა ერთმანეთისაგან გამიჯნული ნერვული უჯრედებისაგან შედგება, ნერვული ქსოვილის შესწავლისათვის ელექტრონული მიკროსკოპის გამოყენებამდე (1950 წელი), ნეირონული თეორია მთლიანად არ იყო ექსპერიმენტულად დასაბუთებული. მხოლოდ მას შემდეგ, რაც შესაძლებელი გახდა ამ ხელსაწყოთაათვის ჰისტოლოგიური პრეპარატის დამზადება და, შესაბამისად, თვალნათლივ იქნა ნაჩვენები ორ ნეირონს შორის კონტაქტის ადგილებში უჯრედ-შორისი სივრცის, ე.წ. სინაპსური ნაპრალის არსებობა, ნეირონული თეორია საყოველთაოდ იქნა აღიარებული.

ნეირონი

ძუძუმწოვართა ნერვული სისტემის ნეირონების ფორმა და ზომა მრავალგვარია.

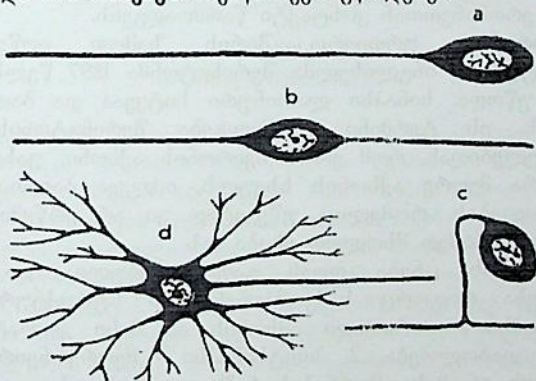
ნეირონი შედგება სხეულისა და რამდენიმე მორჩილსაგან: შედარებით მოკლე და დატოტვილ მორჩებს დენდრიტები ეწოდებათ, ხოლო გრძელ მორჩს, რომელიც მხოლოდ ბოლოში იტოტება - აქსონი. (სურ. 25)

ძუძუმწოვრების ცნს-ის დიდი ნეირონების უჯრედის სხეულის დიამეტრი 100 მკმ-ს აღწევს. დენდრიტების სიგრძე შეიძლება რამდენიმე მილიმეტრს აღწევდეს, ხოლო აქსონის სიგრძე, უპირატესად, რამდენიმე სანტიმეტრის ტოლია. უჯრედის სხეულიდან აქსონის გამოსვლის ადგილზე იქმნება შემსხვილება, რომელიც ცნობილია აქსონის ბორცვის (საწყისი სეგმენტი) სახელით. აქსონის ბორცვი უაღრესად მნიშვნელოვან როლს ასრულებს გავრცელებადი აგზნების იმპულსის წარმოშობაში. ზოგიერთ შემთხვევაში აქსონის სიგრძე შეიძლება 1 მეტრსაც აღემატებოდეს. აქსონის დიამეტრი უპირატესად მერყეობს 1-დან 20 მკმ-ს ფარგლებში. აქსონიდან გამოდიან განშტოებანი, რომლებსაც კოლატერალებს უწოდებენ. ყოველი კოლატერალი საბოლოოდ იტოტება და იქმნება ე.წ. ტელოდენდრიტები, რომლებიც სინაპსური ბალთებით

მიეღინით, ძირითადად მსხვილი ნერვული ბოჭკოებია დაფარული. წვრილი ბოჭკოების უმრავლესობა კი მოკლებულია მას. მიეღინის გარსი მთელ სიგრძეზე არ ფარავს მსხვილ ბოჭკოს. მაგალითად, ნეირონის სხეულის ბორცვაკთან ახლოს აქსონის ნაწილი, ე.ი. აქსონის საწყისი სეგმენტი, მოკლებულია მიეღინის გარსს. ამ გარსს მოკლებულია აგრეთვე აქსონისა და მისი კოლატერალების ტერმინალური განშტოებები.

მიეღინის გარსი ზემოდან დაფარულია თხელი შრით, რომელიც შექმნილია ბირთვიანი უჯრედებისაგან - შვანის უჯრედებისაგან.

ნერვული ბოჭკოს მიეღინის გარსს სპირალურად დახვეული მრავალშრიანი სტრუქტურა აქვს, რომელშიც გროვდება ცხიმის მსგავსი ნივთიერება - მიეღინი. იმის გამო, რომ შვანის უჯრედები ერთმანეთს არ ერწყმის და დამოუკიდებლად ქმნის ზემოთ აღწერილ სპირალურ სტრუქტურას, მიეღინის გარსი აქსონის გასწვრივ ყოველ 0,5-1,5მმ-ზე წყდება. ასეთ ადგილებში, მიეღინის გარსის არარსებობის გამო, ნერვული ბოჭკო შეევიწროებული ჩანს და მას რანგიეს სივიწროვეს უწოდებენ.



სურ. 26. ნერვული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები შორჩების რიცხვის მიხედვით

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

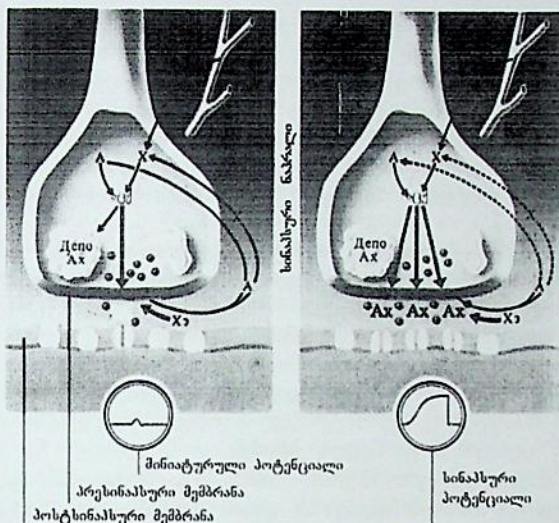
ნერგული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები. ნერგული უჯრედის სხეულიდან გამოსული მორჩების რიცხვის მიხედვით განასხვავებენ ნეირონთა რამდენიმე სტრუქტურულ ტიპს (**სურ. 26**) უნიპოლარულს (როცა უჯრედს მხოლოდ ერთი მორჩი აქვს), ბიპოლარულს (ე.ი. ორმორჩიანს) და მულტიპოლარულს (როცა უჯრედის სხეულიდან რამდენიმე ან მრავალი 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 ფსევდოუნიპოლარულ ნეირონებს უწოდებენ. ასეთ ტიპს მიეკუთვნება, მაგალითად, მგრძნობიარე ნეირონები, რომელთა სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის ფარგლებს გარეთ - მალთაშუა კვანძებში.

სინაპსი. ნეირონული თეორიის მიხედვით ნეირონები ერთმანეთთან მხოლოდ ფუნქციურ კავშირს ამყარებს და ამ კავშირის საფუძველს ნეირონთა სტრუქტურული ელემენტების ერთმანეთთან კონტაქტი წარმოადგენს.

ნეირონთა ურთიერთკავშირის ზემოთ აღწერილ სტრუქტურებს ინგლისელმა შერინგტონმა 1897 წელს სინაპსი უწოდა. სინაპსი ლათინური სიტყვაა და ბალთას ნიშნავს. ეს ტერმინი წარმოდგება შერინგტონის 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 სამკომპონენტო სტრუქტურა: 1. პრესინაპსი - ძირითადი აქსონის ან მისი კოლატერალების დაბოლოება, 2. პოსტსინაპსი - მეორე ნეირონის სხეულის ან მისი მორჩების ნაწილი, რომელსაც უშუალოდ ესაზღვრება პრესინაპსი და 3. სინაპსური ნაპრაღი, რომელიც მოთავსებულია პრესინაპსსა და პოსტსინაპსს შორის (**სურ. 27**).



სურ. 27. სინასის აგებულება და მისი მოქმედება

გლიურე უჯრედები

გლიურე უჯრედები ნეირონებთან შედარებით პატარაა, თუმცა, რიცხოვრივად ბევრად სჭარბობს მას. მისი რაოდენობა 10-ჯერ აღემატება ნეირონების რაოდენობას. გლიურ უჯრედებს ნეირონების თანამგზავრ უჯრედებსაც უწოდებენ. ის ყველა პირობას უქმნის ნეირონებს ნორმალური მუშაობისთვის - წარმოადგენს მის ფიზიკურ საყრდენს, ასრულებს ტროფიკულ, შემომსახვლერელ, დამცველობით და სეკრეტორულ ფუნციებს; უზრუნველყოფს ქსოვილური სითხის მოძრაობას ნეირონის გარშემო, აწვდის მათ საკვებსა და ჟანგბადს, ეხმარება ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში, ინელებს მკვდარ ნეირონებს, შთანთქავს მიკრობებს, წარმოქმნის მიელინის გარსს.

ნეიროგლია. განასხვავებენ ცენტრალური და პერიფერიული ნერვული სისტემების გლიას. თავის მხრივ, ცენტრალური ნერვული სისტემის გლიის უჯრედები **მაკროგლიად** (გლიოციტები) და **მიკროგლიად** იყოფა.

მაკროგლიას ქმნის უჯრედები: ასტროციტები, ოლიგოდენდროგლიოციტები და ეპენდიმოციტები. მაკროგლიის ეს უჯრედები ნერვული მილის გლიობლასტებისგან ვითარდება.

ოლიგოდენდროგლიოციტები (ბერძნ. oligos - მცირე) მცირე ზომის გლიური უჯრედებია მოკლე მორჩებით. ისინი ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული ბოჭკოების მიელების გარსის ფორმირებაში მონაწილეობენ. ისინი გვხვდება როგორც რუხ, ისე თეთრ ნივთიერებაში. მათ ნაირსახეობას შვანის უჯრედები (ლემოციტები) წარმოადგენს, რომლებიც პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში აქსონების გლიურ საფარველს ქმნიან.

ასტროციტები (ბერძნ. astron - ვარსკვლავი) გლიურ უჯრედებს შორის ყველაზე დიდი ზომისაა და ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში გვხვდება. ისინი გრძელმორჩებიან ვარსკვლავისებური ფორმის უჯრედებს წარმოადგენენ. ასტროციტები ერთმანეთს, ასევე ოლიგოდენდროციტებსა და ეპენდიმოციტებს ნაპრაღისებური კავშირებით (ნექსუსებით) უერთდება.

ასტროციტები საყრდენ, შემომსახდერელ, მეტაბოლურ, რეგულატორულ და დამცველობით (ფაგოციტური, იმუნური და რეპარაციული) ფუნქციას ასრულებენ. მათი გამონაზარდები კაპილარების ბაზალური მემბრანისკენ, ნეირონების სხეულებისა და დენდრიტებისკენ მიემართება, სინაფსებს აკრავს გარს და გამოყოფს მათ ერთმანეთისგან.

ასტროციტები გავლენას ახდენენ ნეირონების ცხოველყოფილებაზე. ერთის მხრივ, ისინი უჯრედშორისი მატრიქსის შემადგენლობას არეგულირებენ, ნეიროტრანსმიტერების ჭარბ რაოდენობას შთანთქავენ.

ეპენდიმოციტები - ცილინდრული ან კუბური ფორმის უჯრედებია. ისინი ქმნიან ეპითელის ტიპის ერთიან

შრეს და მონაწილეობენ თავის ტვინის პარკუჭებისა და ზურგის ტვინის არხის ზედაპირის წარმოქმნაში. ამ ზედაპირიდან გამოზრდილი მოძრავი წამწამები ხელს უწყობს ზურგის ტვინის არხში სითხის მოძრაობას. ამრიგად, მათი აგებულებიდან გამომდინარე, ეპენდიმოციტები ასრულებს საყრდენ, ბარიერულ და ულტრაფილტრაციის ფუნქციებს.

მიკროგლიის უჯრედები არაერთგვაროვანია, კერძოდ, უჯრედების დაახლოებით ნახევარი ფაგოციტირებად უჯრედებს წარმოადგენს. მიკროგლია ძვლის ტვინში არსებული ლეროვანი სისლმბადი უჯრედებისგან წარმოიქმნება. ის მონოციტური წარმოშობისაა და ფაგოციტური აქტივობის გამო **მონონუკლეარული ფაგოციტების სისტემას** ეკუთვნის. მიკროგლიის უჯრედებს განიხილავენ როგორც ცენტრალური ნერვული სისტემის სპეციალიზებულ მაკროფაგებს. ნერვული სისტემის ანთებისა და დეგენერაციული დაავადებების დროს მათი რაოდენობა იმატებს და ფაგოციტური აქტივობაც იზრდება. ისინი კარგავენ მორჩებს, მრგვალდებიან და დაღუპული ნერვული უჯრედების ფაგოციტოზს ახდენენ.

მიკროგლიის დროებითი ფორმაა **დატოტვილი ანუ ამებოიდური მიკროგლია**. მათ ციტოპლასმაში მრავალრიცხოვანი ფაგოლიზოსომა და ფირფიტოვანი სხეულებია. ამებოიდური მიკროგლიის უჯრედები ლიზოსომური ფერმენტების მაღალი აქტივობით გამოირჩევიან. ის აუცილებელია ადრე პოსტნატალურ პერიოდში, როცა ჰემაენცეფალური ბარიერი ბოლომდე განვითარებული არ არის და ნივთიერებები სისხლიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ადვილად ხვდება. ითვლება, რომ ამებოიდური მიკროგლია უჯრედების იმ ფრაგმენტების მოცილებას უწყობს ხელს, რომლებიც ჭარბი ნეირონებისა და მათი მორჩების პროგრამირებული კვდომის შედეგად ჩნდება. გარდა გლიური მაკროფაგებისა, არსებობს მიკროგლიური უჯრედები, რომლებიც „მსვენებარე ასტროციტებს“ წარმოადგენენ და პროლიფერირდებიან, დიფერენცირდებიან ასტროციტებად.

ე.წ. რეაქტიული მიკროგლია ტვინში ნებისმიერი სახის ტრამვის შემდეგ წარმოიქმნება. ამ დროს მიკროგლია სწრაფად მრავლდება და მისი ფაგოციტური აქტივობა მკვეთრად იზრდება.

პერიფერიული ნერვული სისტემა. ნერვული ბოჭკოები

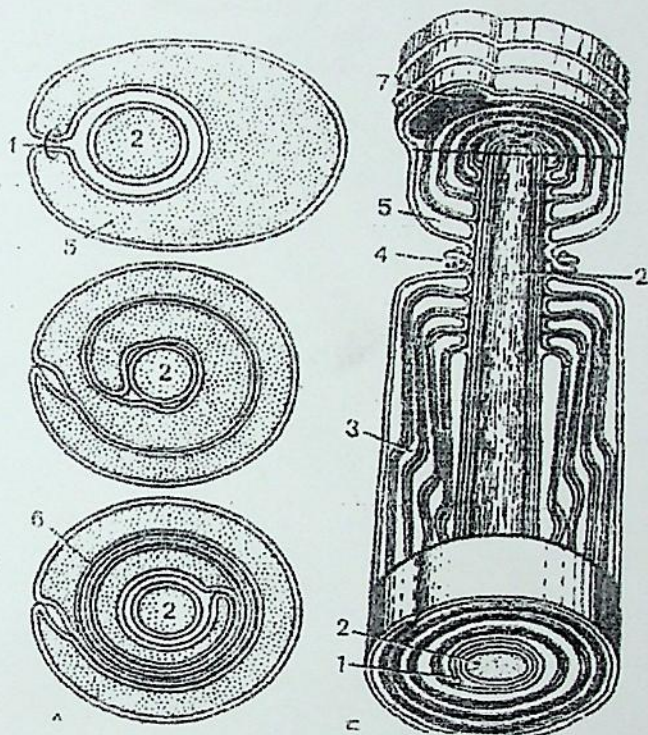
გარსით დაფარულ ნერვული უჯრედის - გამონაზარდს აქსონს **ნერვული ბოჭკო** ეწოდება. ხოლო მის ირგვლივ გარსი გლიური უჯრედებისგანაა წარმოქმნილი. აქსონს ნერვულ ბოჭკოში **ღერძულა ცილინდრს** უწოდებენ. აქსონის გარსის წარმოქმნაში ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ოლიგოდენდროგლიოციტები, ხოლო პერიფერიულში - შვანის უჯრედები მონაწილეობს. ერთი ოლიგოდენდროგლიოციტი თავის მორჩებით მიეღინის გარსს რამდენიმე აქსონის ირგვლივ ქმნის, შვანის უჯრედი კი მხოლოდ ერთს.

გლიური გარსის შენების მიხედვით ნერვული ბოჭკო არის ორი სახის: უმიელინო და მიელინიანი.

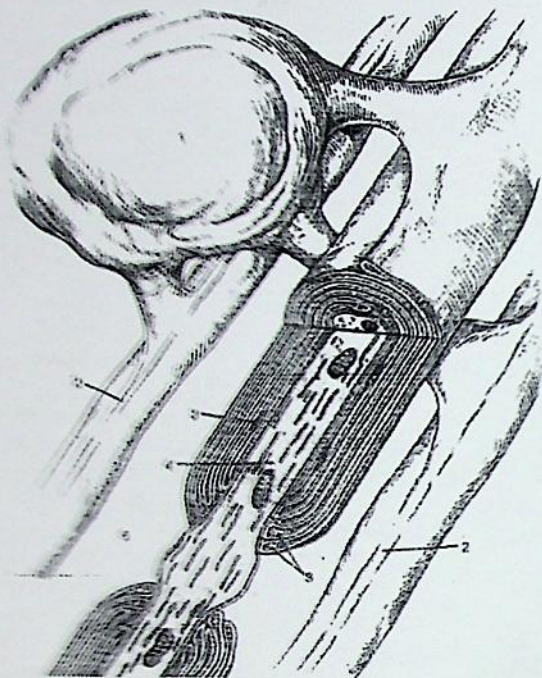
მიელინიანი ნერვული ბოჭკოები გვხვდება როგორც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ისე პერიფერიულში. ისინი ნერვულ იმპულსებს მაღალი სიჩქარით ატარებენ (5-120 მ/წმ). ჩვეულებრივ მიელინიანი ნერვული ბოჭკოები უმიელინოზე სქელია და დიდი დიამეტრის მქონე ღერძული ცილინდრისგან შედგება. **(სურ.28)**

მიელინის გარსი აქსონის ირგვლივ ოლიგოდენდროგლიოციტების (შვანის უჯრედები) პლაზმური მემბრანის მრავალჯერადი დახვევით წარმოიქმნება. მიელინის გარსის წარმოქმნა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში განსხვავებულად მიმდინარეობს.

პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე ჯერ ღარის ფორმის ჩანადრეკს ქმნის, რომელიც თანდათან ღრმავდება და აქსონი მთლიანად ეფლობა უჯრედში. ღარის კედლები ერთმანეთს უახლოვდება და აქსონს ზემოდან ფარავს. პლაზმური მემბრანის ორი მოპირდაპირე კიდე ერთმანეთს ერწყმის და მიიღება ორმაგმემბრანული სტრუქტურა - მეზაქსონი.



სურ. 28 მიელინიანი ბოჭკოს განვითარება და აგებულება პერიფ. ნერვ. სისტემაში



სურ. 29 ოლიგოდენდროციტი და მიელინის გარსის წარმოქმნა ცნს-ში

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აქსონის ირგვლივ მიელინის გარსის წარმოქმნაში ოლიგოდენდროგლიოციტების მორჩები მონაწილეობს (სურ.29). აქ ერთი გლიური უჯრედი რამდენიმე (3-დან 50-მდე) აქსონის მიელინურ გარსს ქმნის. აქსონის ირგვლივ მიელინის გარსის სისქეს მუზაკსონის ნახევრების რაოდენობა განსაზღვრავს. აქსონის სიგრძე მნიშვნელოვნად აღემატება გლიური უჯრედის ზომებს და შესაბამისად, მის მთერ სიგრძეზე მიელი-

ნის გარსის შექმნაში მრავალი გლიური უჯრედი ღებულობს მონაწილეობას. ამის გამო გლიური გარსი აქსონის მთელ სიგრძეზე უწყვეტი არ არის. იმ უბნებში, სადაც ორი მეზობელი გლიური უჯრედი ერთმანეთს უკავშირდება, აქსონი მიეღინის გარსით არ არის დაფარული. ამ უბნებს **რანვიეს** შევიწროებები ეწოდება. მანძილი ორ მეზობელ შევიწროებას შორის 1-2 მმ-ია. რანვიეს შევიწროებებს შორის ნერვული ბოჭკოს მონაკვეთებს კვანძთაშორის სეგმენტებს უწოდებენ. ამ სეგმენტის სიგრძე და მიეღინური შრის სისქე ღერძული ცილინდრის სისქეზეა დამოკიდებული. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი შიშველია, ხოლო პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში მეზობელი შეანის უჯრედები მცირე ზომის ციტოპლაზმური გამონახარდებითაა დაფარული.

რანვიეს შევიწროების უბანში აქსონი, სხვა მიდამოებთან შედარებით, უფრო სქელია და მისი მემბრანა დიდი რაოდენობით ნატრიუმის იონის არხებს შეიცავს. ეს არხები ციტოპლაზმის მხრიდან ცილა ანკირინის მეშვეობით აქსონის ციტოზონის ელემენტებს უკავშირდება. მიეღინით დაფარულ უბნებში აქსონი მემბრანულ იონურ არხებს არ შეიცავს. ნატრიუმის არხების ლოკალური განლაგების გამო, მიეღინურ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსი ნახტომისებურად ვრცელდება.

უმიეღინო ნერვულ ბოჭკოში აქსონი გლიური უჯრედის ზედაპირზე მცირე ჩანადრეკებს ქმნის და უჯრედის პერიფერიულ ნაწილში მდებარეობს. შესაბამისად, მეზაქსონიც მოკლეა. ის აქსონის ირგვლივ არ ეხვევა და მიეღინის გარსს არ წარმოქმნის. ერთი გლიური უჯრედი, როგორც წესი, რამდენიმე აქსონს უქმნის საფარველს. ბოჭკოს ზედაპირი ბაზალური მემბრანითაა დაფარული. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, განსაკუთრებით მისი განვითარების პროცესში, აღწერილია უმიეღინო ნერვული ბოჭკოები „შიშველი“ აქსონით.

მიეღინიანი ნერვული ბოჭკოსგან განსხვავებით, უმიეღინო ნერვული ბოჭკო იმპულსის დაბალი სინქარით (0,5-2 მ/წმ) და ტალღისებრი გავრცელებით ხასიათდება.

ნერვული ბოჭკოს ცვლილება გადაჭრის შემდეგ

ნერვული ბოჭკოს გადაჭრა იწვევს განსხვავებულ რეაქციებს ნეირონის სხეულში, ნეირონის სხეულსა და გადაჭრის ადგილს შორის (პროქსიმალური სეგმენტი), თვით გადანაჭერში და ტრამვის დისტალურ მონაკვეთში (დისტალური სეგმენტი). დაზიანების უბანში ღერძულა ცილინდრი და მიელინის გარსი იშლება, ნეირონის სხეულში იბერება, ბირთვი პერიფერიისკენ გადაინაცვლებს, ქრომატოფილური სუბსტანცია იშლება.

ნერვული ბოჭკოს გადაჭრის პირველ კვირაში აქსონის პროქსიმალური ნაწილის დეგენერაცია ხდება. ამ ნაწილის ბოლოზე გაფართოებები (რეტრაქციული კოლბა) ყალიბდება.

ბოჭკოს დისტალურ ნაწილში, მისი გადაჭრის შემდეგ შეინიშნება დაღმავალი დეგენერაცია, რომელიც მიმდინარეობს აქსონის მიელინის სრული დაშლით.

ნერვული ბოჭკოს რეგენერაცია დამოკიდებულია ტრამვის ადგილზე, როგორც ცენტრალურ, ისე პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში. ტრამვის შედეგად დაღუპული ნეირონები არ აღდგებიან. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული ბოჭკოების სრული რეგენერაცია არ ხდება, მაგრამ ნერვული ბოჭკოები პერიფერიულ ნერვებში კარგად რეგენირდებიან. რეგენერაციისთვის მთავარია, რომ პერიკარიონი არ იყოს დაზიანებული, მანძილი ნერვული ბოჭკოების ნაწილებს შორის იყოს მცირე და არ არსებობდეს შემაერთებელი ქსოვილი ბოჭკოების ნაწილებს შორის.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული ბოჭკოების რეგენერაცია არ ხდება. თუმცა აქ ნეირონები ფლობენ თავისი გამონაზარდების აღდგენის უნარს. მაგრამ ეს არ ხდება, როგორც ჩანს, მიკროგარემოს არასასურველი გავლენის შედეგად.

ნერვული ბოჭკოს ტიპები

ნერვული ბოჭკოები სხვადასხვა სიმსხოსია, რომლებსაც მიელინინიზაციის ხარისხის, განივი კვეთის დიამეტრისა და ფუნქციის მიხედვით სამ ჯგუფად ყოფენ: A, B და C ჯგუფებად. თითოეულ მათგანში არჩევენ რამდენიმე ქვეჯგუფს.

A ტიპის ბოჭკოები იყოფა ოთხ ქვეჯგუფად: α , β , γ და δ . ყველაზე მსხვილი ბოჭკოები α ქვეჯგუფშია გაერთიანებული. მათი დიამეტრი მერყეობს 10-20 მკმ-ის ფარგლებში; აქვს შედარებით სქელი მიელინის გარსი და ხასიათდება აგზნების გატარების საკმაოდ დიდი სიჩქარით: თბილსისხლიან ცხოველებში - 60-120 მ/წმ, ხოლო ცივისხლიანებში - 20-40 მ/წმ. α ბოჭკოების ნაწილი აგზნებას ატარებს ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ (მომოტორავებელი აქსონებია), ხოლო ნაწილი - პერიფერიიდან ზურგის ტვინისაკენ (მგრძნობიარე აქსონები).

ბეტა (β), გამა (γ) და დელტა (δ) ქვეჯგუფში შემავალი ბოჭკოები შედარებით წვრილებია. მათი დიამეტრი მერყეობს 3-15 მკმ-ის ფარგლებში. ყველა მათგანი დაფარულია შედარებით თხელი მიელინის 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 B_1 და B_2 ქვეჯგუფებად ამ ტიპის ბოჭკოების დიამეტრი მერყეობს 1-3 მკმ-ის ფარგლებში; აქვს თხელი მიელინის გარსი; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილსისხლიანებში - 3-15 მ/წმ, ხოლო ცივისხლიანებში - 2-6 მ/წმ. აგზნება ვრცელდება, უპირატესად, ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოს მორფო-ფუნქციური
მახასიათებლები და ფუნქციები

(ცხრილი 1.

ჯგუფი	მკ ბოჭკოს განვითარების დიამეტრი	მიელინის გარსის სისქე მკმ-ში	აგზნების გატარების სიჩქარე მ/წმ		ფუნქცია
			ცივისსხლიანი ცხოველები 20°	თბილსისხლიანი ცხოველები 37°	
A α	10-20	სქელი	20-40	60-120	უფერენტული ბოჭკოები აფერენტები კუნთის რეცეპტორებიდან
A β	7-15	შედარების თხელი	25-30	40-90	აფერენტები კანის შეხების რეცეპტორებიდან
A γ	4-8	..	8-15	30-45	უფერენტები, კანის სითბოს, სიცივის და ტკივილის რე- ცეპტორებიდან
A δ	2.5-5	..	5-9	15-25	აფერენტები, კანის სითბოს, სიცივის და ტკივილის რე- ცეპტორებიდან
B	1-3	თხელი	2-6	3-15	პრეგანგლიური მრავალბოჭკო- ური ბოჭკოები
C	0.5-1.3	უმიელინო	0.5	0.5	სიმპათიკური სისტემის პოს- ტგანგლიური ბოჭკოები

C ტიპის ბოჭკოებში არჩევენ C₁, C₂, C₃ ქვეჯგუფებს. ამ
ჯგუფებში გაერთიანებულია ყველაზე მცირე დიამეტრის
(0,3-1,5 მკმ) უმიელინო ბოჭკოები; აგზნების გატარების
სიჩქარე დაბალია: თბილსისხლიანებში - 0,5-2 მ/წმ, ხო-
ლო ცივისსხლიანებში - 0,3-0,8 მ/წმ. C ტიპის ბოჭკოების
ერთ ნაწილში აგზნება ვრცელდება პერიფერიისაკენ, ხო-
ლო დანარჩენებში - პერიფერიიდან ცენტრისაკენ.

ნერვული ღეროს შემადგენელი ბოჭკოების სტრუქტურ-
ული და ფუნქციური მახასიათებლები უფრო დაწვრი-
ლებით იხილეთ ცხრილი №1-ში.

სხვადასხვა ტიპის ნერვული ბოჭკოები განსხვავებულ
რეაქტიულობას იჩენს გარეშე ფაქტორების მიმართ. მაგა-
ლითად, ჟანგბადის (O₂) ნაკლებობის პირობებში ფუნქცი-

ონირებას წყვეტს ჯერ B ტიპის ბოჭკოები, შემდეგ A ტიპის ბოჭკოები და ბოლოს C ტიპის ბოჭკოები. ნერვულ ღეროზე ზომიერი მექანიკური დაწოლა ყველაზე ადრე გამოთიშავს მსხვილ A ტიპის ბოჭკოებს. C ტიპის ბოჭკოების გამოთიშვისათვის კი საჭირო ხდება დაწოლის ძალის გაძლიერება. შებრუნებული სურათი მიიღება ნარკოტიკების (მაგ., კოკაინის) მოქმედების დროს: თავდაპირველად გამოითიშება წვრილი C ტიპის ბოჭკოები, ხოლო ყველაზე ბოლოს – A ტიპის ბოჭკოები. ნარკოტიკების არაერთგვარი მოქმედება ნერვულ ბოჭკოებზე გამოიყენება მედიცინაში: ლოკალური ანესთეზიის დოზირებით შესაძლებელია ტკივილის გამტარი წვრილი ბოჭკოების შერწყვითი ბლოკირება, ვინაიდან მსხვილ მამოძრავებელ აქსონებში გატარების ბლოკის დამყარებისათვის აუცილებელია ანესთეზიის უფრო დრმა დონე.

აგზნების გატარების მიქანიზმი ნერვულ ბოჭკოში

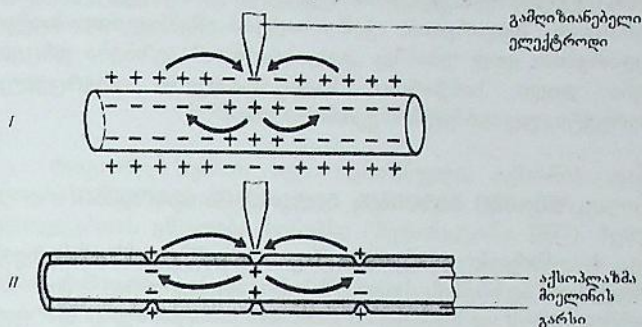
უმიეღინო ბოჭკოებში აგზნება ვრცელდება მთელი მისი მემბრანის გასწვრივ აგზნებული უბნიდან - მეზობელ უბანზე. ნერვული იმპულსის გატარება ბოჭკოში შეიძლება შევადაროთ ალის გაერცვლებას პატრუქში. პროცესი ემორჩილება „ან სულ ან არაფრის“ კანონს. იმისათვის, რომ გაიხსნას ნატრიუმის არხები აქსონში, აუცილებელია მისი დეპოლარიზაცია კრიტიკულ დონემდე. სწორედ ასევე პატრუქის აალება შესაძლებელია მხოლოდ კრიტიკულ ტემპერატურამდე გაცხელების შედეგად. ალი ვრცელდება პატრუქში იმის გამო, რომ სითბო გადაეცემა ცხელი უბნიდან მეზობელ ცივ უბანზე. მხოლოდ კრიტიკული ტემპერატურის მიღწევის შემთხვევაში ხდება მისი აალება.

სწორედ ამგვარად ვრცელდება ნერვული იმპულსი აქსონში. ამ გაერცვლებას ხელს უწყობს ის მცირე სიდიდის „ადგილობრივი დენები“, რომლებიც წარმოიქმნებიან ნატრიუმის მემბრანაში შესვლით, მოქმედების პოტენცია-

ლის დეპოლარიზაციის ფაზაში.

ნატრიუმის იონის შესვლას თან სდევს „ადგილობრივი დენები“-ს წარმოქმნა, ე.ი. აქსონის მემბრანის ეს მონაკვეთი დეპოლარიზებულია, რაც იმას ნიშნავს, რომ მისი გარეთა ზედაპირი უარყოფითად არის დამუხტული, ხოლო შიგა ზედაპირი დადებითად, ე.ი. მოხდა მუხტის რევერსია. ამის გამო მემბრანის აგზნებულ (დეპოლარიზებულ) და არააგზნებულ (პოლარიზებულ) უბნებს შორის აღიქმება პოტენციალთა სხვაობა და შესაბამისად „ადგილობრივი დენი“, რაც იწვევს მემბრანის მიმდებარე მეზობელი უბნების დეპოლარიზაციას ზღურბლოვან სიდიდემდე და შესაბამისად აგზნების უკვე ახალ უბანზე წარმოქმნას, ე.ი. აგზნება გაერცეულა მემბრანის მეზობელ უბანზე. კალიუმის იონების გამოსვლა პირობადებს მემბრანის პოლარიზაციას, ხოლო ჭარბად გამოსვლას კი მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას.

აქსონების უმრავლესობა დაფარულია მიელინის გარსით, ეს კი ქმნის იმის პირობას, რომ მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება სწრაფად. ნერვული იმპულსის გაერცელების სიჩქარე უმიელინო ბოჭკოებში არ აღემატება 3 მ/წმ, მაშინ როდესაც მიელინიან ბოჭკოებში იმპულსის გატარების სიჩქარე აღწევს 30-100 მ/წმ-ში. ასეთი დიდი განსხვავება განპირობებულია იმით, რომ უმიელინო ბოჭკოებში ნერვული იმპულსის გაერცელებისათვის აუცილებელია ადგილობრივი დენების მოქმედებით მოხდეს ბოჭკოს ყოველი უბნის თანამიმდევრული დეპოლარიზაცია; მიელინიან ბოჭკოში კი დეპოლარიზაციის გამომწვევი დენი არ გაივლის იმ უბნებში, რომლებიც დაფარულია მიელინის გარსით (რანეიეს შევიწრობებს შორის უბნები) მოქმედების პოტენციალი ამ ბოჭკოებში ვრცელდება ნახტომისებურად (სალტატორულად). იგი თითქოს „ხტება“ აქსონის უმიელინო უბნებზე (შევიწროვებებზე), რომლებიც ყოფენ მეზობელ მიელინიან უბნებს (სურ. 30).



სურ. 30. აგზნების გატარების მექანიზმი უმიელნიონ (I) და მიელინიან (II) ნერვულ ბოჭკოში

რადგანაც იმპულსი წარმოიქმნება აქსონის მხოლოდ მცირე უბანში (ჩანაჭდევებში), მისი გატარება მიელინიზირებულ აქსონში წარმოებს დიდი სიჩქარით.

სალტატორული გავრცელება გაპირობებულია იმით, რომ ჩანაჭდევის მემბრანის უბანში ადგილი აქვს დადებითი მუხტების დენის გავრცელებას მომდევნო ჩანაჭდევისაკენ, რაც იწვევს მის დეპოლარიზაციას ზღურბლოვან დონემდე და ხელს უწყობს ნატრიუმის არხების გახსნას. ამის შედეგად მოქმედების პოტენციალი გადაადგილდება ერთი ჩანაჭდევიტ წინ, ხოლო უკან იმპულსი ვერ გავრცელდება იმის გამო, რომ ეს უბანი აგზნების შედეგად იმყოფება რეფრაქტერულ ფაზაში (აუგზნებელია).

მოქმედების პოტენციალის „გადახტომა“ შევიწროვებათა შორის უბანზე შესაძლებელია მხოლოდ იმიტომ, რომ თითოეულ ჩანაჭდევეში მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა რამდენჯერმე აჭარბებს იმ ზღურბლოვან სიდიდეს, რომელიც აუცილებელია მეზობელი ჩანაჭდევის ასაგზნებად. მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდის ასეთ დამოკიდებულებას ზღურბლოვან ეწოდება გატარების **საიმედობის** ფაქტორი.

მიელინიან ბოჭკოებში სალტატორული გატარების

უპირატესობა უმიეღინო ბოჭკოებში განუწყვეტელ გატარებასთან შედარებით გამოიხატება შემდეგით: ბოჭკოს შედარებით დიდ უბანზე „გადახტომით“ აგზნება ვრცელდება დიდი სიჩქარით, საღტატორული გავრცელება ენერგეტიკულად უფრო ეკონომიურია.

ნერვში აგზნების გატარების კანონები

1. *ნერვის ფიზიოლოგიური უწყვეტობა.* ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გატარების აუცილებელ პირობას წარმოადგენს აგზნებადი მემბრანის ანატომიური და ფუნქციური მთლიანობა. ამიტომ ყველა ზემოქმედება, რომელიც იწვევს მემბრანის მთლიანობის დარღვევას, ქმნის გაუმტარებლობას. გაუმტარებლობა ვითარდება აგრეთვე ისეთი ზემოქმედებისას, როდესაც ირღვევა ნერვული იმპულსის გენერაცია (ზედმეტი გაცივება ან გაცხელება, სისხლის მომარაგების შეწყვეტა და ა.შ.).

2. *აგზნების ორმხრივი გატარება.* ნერვულ ბოჭკოზე გაღიზიანების მიყენებისას მასში აგზნება ვრცელდება ორმხრივად, ე.ი. ცენტრისკენულად და ცენტრიდანულად. ეს კანონი არ ეწინააღმდეგება იმ ფაქტს, რომ რეფლექსურ რკალებში და ნერვულ დაბოლოებებში აგზნება ვრცელდება ერთმხრივად. ერთმხრივი გატარება არის სინაპსის ფუნქცია, ე.ი. ნეირონიდან ნეირონზე ან ინერვირებულ ქსოვილზე აგზნების გადასვლის ადგილი.

3. *იზოლირებული გატარება.* ყოველი პერიფერიული ნერვული ღერო შედგება ბოჭკოების დიდი რაოდენობისაგან, რომლებიც აკავშირებენ ზოგჯერ ერთმანეთისაგან დაშორებულ პერიფერიულ წარმონაქმნების დიდ რიცხვს. გასაგებია, რომ ყველა პერიფერიული ორგანოს და ქსოვილის ნორმალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ იმპულსები ვრცელდებიან ნერვის თითოეულ ბოჭკოში იზოლირებულად, ისე, რომ არ გადადიან ერთი ბოჭკოდან მეორეზე და მოქმედებენ მხოლოდ იმ უჯრედებზე, სადაც ბოლოვდება ნერვული ბოჭკოები. ამ კანონის ზუსტი დასაბუთება შეიძლება

ნერვული ღეროს ცალკეული ბოჭკოდან მოქმედების პოტენციალის გამოყვანით.

სინაპსის ფიზიოლოგია

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, აქსონის დაბოლოების შეერთებას ნერვულ, კუნთოვან და ჯირკვლოვან უჯრედებთან ეწოდება სინაპსი (შერინგტონი 1897). ძუძუმწოვრებში, მათ შორის ადამიანშიც, ჩვეულებრივად გვხვდება ქიმიური სინაპსები. ამ ტიპის სინაპსებში აქსონის დაბოლოებებთან მოქმედების პოტენციალის მოსვლისას, გამოიყოფა ქიმიური ნივთიერება, რომელიც იწვევს მეზობელი უჯრედის მემბრანაში აგზნებას ან შეკაეებას. ელექტრული სინაპსები გვხვდება შედარებით იშვიათად; ამ სინაპსებში აქსონის მოქმედების პოტენციალი უჯრედის მემბრანის აგზნებას ან შეკაეებას იწვევს ქიმიური გადაცემის გარეშე.

რა სახისაც არ უნდა იყოს სინაპსი, აგზნება თითქმის ყოველთვის ვრცელდება პრესინაპსური (აქსონის ბოლო) უბნიდან მეზობელ უჯრედის პოსტსინაპსურ უბნისაკენ. ამგვარად, სინაპსი მუშაობს როგორც სარქველი.

ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით დადგინდა, რომ როგორც პერიფერიული (ნერვ-კუნთოვანი) ისე ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში (ცნს-ში) არსებული სინაპსები ძირითადად შედგებიან სამი ელემენტისაგან: პრესინაპსური მემბრანის, პოსტსინაპსური მემბრანისა და სინაპსური ნაპრალისაგან (**სურ. 27**).

ნორმალურ პირობებში პრესინაპსური და პოსტსინაპსური უბნები ერთმანეთისაგან დაცილებულია სინაპსური ნაპრალით, რომლის ზომები მერყეობს 10-50 ნმ (100-500 ანგსტრემი). აგზნების ანუ მოქმედების პოტენციალის მოსვლისას ვეზიკულებიდან პრესინაპსურ მემბრანაში გამოიყოფა ბიოლოგიურად აქტიური ქიმიური ნივთიერება მედიატორი, რომელიც ახორციელებს უჯრედზე ამგზნებ ან შემაკაეებელ მოქმედებას. მედიატორი მოთაფსებულია სინაპსურ ბუშტუკებში (ვეზიკულებში), რომ-

ლებიც პრესინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციისას იშლებიან და მედიატორი მემბრანის გზით ჩაიღვრება სინაპსურ ნაპრალში, საიდანაც იგი სწრაფად დიფუნდირებს და მოქმედებს მეორე უჯრედის პოსტსინაპსურ მემბრანაზე. უჯრედის მემბრანის იმ უბანს, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ნერვულ დაბოლოვებას, ეწოდება პოსტსინაპსური მემბრანა.

სწორედ მედიატორსა და პოსტსინაპსურ მემბრანას შორის ურთიერთობაზეა დამოკიდებული აგზნების სინაპსური გადაცემის მექანიზმი, რომელშიაც ქიმიური რგოლის არსებობა გასაგებს ხდის სინაპსების საერთო თვისებებს: 1. სინაპსებში აგზნების ერთმხრივი გატარება (რაც აუცილებელია ცნს მოწესრიგებული მუშაობისათვის); 2. სინაპსების პლასტიკურობა, რაც გამოიხატება იმაში, რომ აგზნების გატარება მით უკეთესად წარმოებს, რაც უფრო ხშირად გამოიყენება იგი. ეს კი საწინდარია იმისა, რომ სინაპსები მონაწილეობას იღებენ ისეთ ფუნქციებში, როგორიც არის დასწავლა და მეხსიერება.

3. სინაპსური დაყოვნება, რაც გამოიხატება აგზნების გატარების შენელებაში. ეს ეფექტი განპირობებულია იმ დროით, რომელიც სჭირდება მედიატორის გამოყოფას პრესინაპსური მემბრანიდან და სინაპსური ნაპრალის გავლით მის დიფუზიას პოსტსინაპსურ მემბრანაში. 4. სინაპსების მაღალი მგრძნობელობა ისეთ ქიმიურ და ფარმაკოლოგიურ ნივთიერებებთან, რომლებიც აბლოკირებენ იმპულსის გადაცემას ნერვიდან უჯრედზე (ნერვ-კუნთოვანი ბლოკატორები და ფსიქომიმეტიკური საშუალებანი).

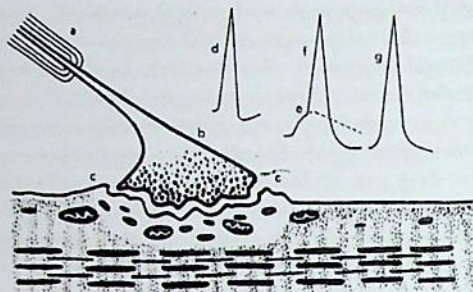
როგორც უკვე აღვნიშნეთ, პრესინაპსურ დაბოლოებებში უხვად არის წარმოდგენილი სინაპსური ბუშტუკები, რომლებიც შეიცავენ მაგ. ნერვ-კუნთოვანი შეერთების შემთხვევაში მედიატორ აცეტილქოლინს. პოსტსინაპსური მემბრანის მაღალი მგრძნობელობა აცეტილქოლინის მიმართ განისაზღვრება იმით, რომ მემბრანაში მოთავსებულია განსაკუთრებული ცილოვანი სტრუქტურა - ქოლინორეცეპტორები, რომლებსაც აქვთ მაღალი ნათესაობა მედიატორის მოლეკულასთან. აცეტილქოლინი იწ-

ვევს ქოლინორეცეპტორის სტრუქტურის შეცვლას, რის შედეგადაც მნიშვნელოვნად იზრდება პოსტსინაპსური მემბრანის განვლადობა ნატრიუმის და კალიუმის იონების მიმართ. ამის შედეგად ხდება მემბრანის დეპოლარიზაცია, რაც ელინდება ელექტროუარყოფითი (პოსტსინაპსური) პოტენციალის სახით. ეს პოტენციალი ააგზნებს კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანის მეზობელ უბნებს. იგი მიადწევს რა კრიტიკულ სიდიდეს, მემბრანის სინაპსგარე უბნებში წარმოიქმნება მოქმედების პოტენციალი, რომელიც ვრცელდება კუნთოვანი ბოჭკოს გასწვრივ.

ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სტრუქტურა

განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოს ის უბანი, რომელსაც უკავშირდება მოტორული ნერვული ბოჭკო, გარკვეულ სტრუქტურულ ცვლილებას განიცდის. აქ დიდი რაოდენობით გროვდება სარკოპლაზმა და ბირთვები, რის გამოც იგი ამოიბურცება ბოჭკოდან. თეთრ ბოჭკოებში ეს ამობურცული ნაწილი ღილის ფორმისაა და მას მამოძრავებელ (ზოგჯერ საბოლოო) ფირფიტას უწოდებენ (სურ. 31).

თეთრი კუნთოვანი ბოჭკოს მამოძრავებელი ფირფიტა, ისევე როგორც კუნთოვანი ბოჭკოს დანარჩენი ნაწილი, დაფარულია ზედაპირული მემბრანით. მემბრანა მამოძრავებელ ფირფიტაში მრავალ ჩაღრმავებას ქმნის. მოტორული აქსონი კუნთოვანი ბოჭკოს მახლობლად კარგავს მიელინის გარსს, იტოტება და უწვრილეს ბადეს - ტერმინალურ განშტოებას წარმოქმნის. ნერვული დაბოლოება დიდი რაოდენობით შეიცავს მიტოქონდრიებს. იგი იძლევა მრავალ ნაკეცს, რომლებიც ზრდის მამოძრავებელ ფირფიტასთან აქსონის კონტაქტის ფართს.



სურ. 31. ნერვგუნთოვანი სინაპსის სქემატური სურათი

a - მიეღინიანი ნერვული ბოჭკო, b - აქსონის დაბოლოება სინაპსური ბუშტუკებით, c - მამოძრავებელი ფირფიტა, d - აქსონის მოქმედების პოტენციალი, e - მამოძრავებელი ფირფიტის წელი პოტენციალი, f და g კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალები. ჩანს, რომ მამოძრავებელი ფირფიტის ახლოს ადირიცხება ორკომპონენტიანი პოტენციალი (ef), ხოლო დაშორებულ უბანში - ერთკომპონენტიანი (g).

ელექტრონულ მიკროსკოპში ნათლად ჩანს, რომ ნერვული დაბოლოების მემბრანა უშუალოდ არ ერწყმის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას; მათ შორის ვიწრო ნაპრალია. ამრიგად, ნერვ-კუნთოვანი შეერთება ტიპიურ სინაპსურ სტრუქტურას წარმოადგენს, სადაც პრესინაპსი შექმნილია ნერვული დაბოლოების მემბრანით, ხოლო პოსტსინაპსი - მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანით. მათ შორის არსებული სინაპსური ნაპრალის სიფართოე დაახლოებით 10 ნმ-ია.

ამრიგად, ნერვ-კუნთოვანი შეერთების პრესინაპსური ნაწილი დიდი რაოდენობით შეიცავს (300-დან 400-მდე) მცირე ზომის (დაახლოებით 500 E) ბუშტუკებს ანუ ვეზიკულებს (სურ. 27), ამ ბუშტუკებში დაგროვილია ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება - აცეტილქოლინი. თითოეულ ბუშტუკში დაახლოებით 10 000 მოლეკულა აცეტილქოლინი.

მამოძრავებელი ფირფიტა თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით განსხვავდება კუნთოვანი ბოჭკოს და-

ნარჩენი ნაწილებისაგან, აგრეთვე ნერეული 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 აგენტის; 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. იგი ლოკალურია და დიდი ხანგრძლივობით ხასიათდება. ამიტომ მამოძრავებელი ფირფიტის ელექტრულ ეფექტს **ნელ პოტენციალს** უწოდებენ.

ამგვარად, ნერეული ბოჭკოდან კუნთოვანზე აგზნების გადაცემის პროცესი უკიდლევა წარმოვიდგინოთ შემდეგნაირად: ნერეული იმპულსი - აქსონის დაბოლოების დეპოლარიზაცია - აცეტილქოლინის გამოსროლა სინაპსურ ნაპრალში (აქ დიდ როლს თამაშობს კალციუმის იონები) - აცეტილქოლინის დიფუზია და დაკავშირება ქოლინორეცეპტორებთან - პოსტსინაპსური მემბრანის იონური განვლადობის მომატება ნატრიუმის და კალიუმის მიმართ - ნატრიუმის შესვლა და კალიუმის გამოსვლა უჯრედიდან - პოსტსინაპსური პოტენციალის წარმოქმნა, რომელიც ვრცელდება კუნთოვანი ბოჭკოს გასწვრივ.

არსებობს რიგი ნივთიერებებისა, რომლებსაც ახასიათებს ქოლინორეცეპტორებთან ნათესაობა. ამასთან, ეს ნივთიერებები ქოლინორეცეპტორებს უფრო მტკიცედ უკავშირდებიან, ვიდრე აცეტილქოლინი. მათ რიცხვს მიეკუთვნება შხამი კურარე. კუნთებზე მათი მოქმედების შედეგად ქოლინორეცეპტორული სუბსტანცია ბლოკირდება და არავითარ გაღიზიანებას არ შეუძლია აგზნების გამოწვევა.

ქოლინესთერაზა და მისი მნიშვნელობა. დადგენილია, რომ ნერე-კუნთოვანი შეერთების მიდამოში დიდი

კონცენტრაციით მოიპოვება ფერმენტი ქოლინესთერაზა, რომელიც სწრაფად შლის ნერვულ დაბოლოებაში გამოყოფილ აცეტილქოლინს. ამ პროცესის მნიშვნელობა მეტად დიდია, რადგანაც ყოველი ნერვული იმპულსის შედეგად გამოყოფილი აცეტილქოლინი საჭიროებს დროულად „აღაგებას“, რათა მომდევნო იმპულსისათვის ქოლინორეცეპტორები მზად იყვნენ. სწორედ ამ ფუნქციას ასრულებს ქოლინესთერაზა. არსებობს მრავალი ფაქტორი, რომელიც თრგუნავს ქოლინესთერაზას აქტივობას. ამ ნივთიერებებს უწოდებენ **ინჰიბიტორებს**.

ჯირკვლოვანი უჯრედების აგზნება. აგზნების ნერვკუნთოვანი გადაცემის მსგავსად, ადგილი აქვს აგზნების გადაცემას ჯირკვლოვან ქსოვილზე, რასაც მოყვება მისი გააქტივება, ამიტომ ჯირკვლოვანი ქსოვილიც აგზნებადობით ხასიათდება. მაგრამ სეკრეციული უჯრედების (გლანდულოციტების) ბიოპოტენციალებს მოსვენების მდგომარეობაში და სეკრეციის პროცესშიც, ცვლილებების დაბალი სიჩქარე ახასიათებთ. სხვადასხვა ევზოკრინული უჯრედების გლანდულოციტების მოსვენების პოტენციალის სიდიდე - 30-75-მდეა. გაღიზიანებით ეს სიდიდე იცვლება. ამ ცვლილებას *სეკრეციული პოტენციალი ეწოდება*. იგი განსაზღვრავს სეკრეციის პროცესს. მემბრანის დეპოლარიზება განისაზღვრება ჯირკვლოვანი უჯრედის მემბრანაში Na^+ იონების შესვლით და K^+ - იონების გამოსვლით. ამ დროს ხდება სეკრეციული გრანულების გადაადგილება უჯრედის აპიკალური პოლუსისაკენ და სეკრეტის გამოსვლა უჯრედიდან, ე.ი. სეკრეცია. ამ პროცესში აქტიურ როლს ასრულებს Ca^{++} -იონები, კერძოდ მათი კონცენტრაციის ზრდა. გლანდულოციტების მემბრანაზე ამგზნები და შემაკავებელი სინაპსებია, რომელთა გავლენით სეკრეციული აქტივობა იცვლება.

ელექტრული სინაპსები. ძუძუმწოვართა თავის ტვინის ზოგიერთ უბანში ნანახია ნეირონთა შორის სინაპსები, რომლებშიც აგზნება გადაეცემა არაქიმიური გზით. მათ მიეკუთვნებიან ნაპრალოვანი კონტაქტები. ასეთ შეერთებებში პრე- და პოსტსინაპსურ მემბრანებს

შორის მანძილი უდრის 2 ნმ; მათში გაივლიან უწერილესი ციტოპლაზმური არხები. ეს არხები წარმოადგენენ დენის გამტარებს პრესინაპსური ნეირონიდან პოსტინაპსურ ნეირონთან. ასეთ შეერთებებში ნეირონიდან ნეირონზე ვრცელდება დეპოლარიზაციის და პიპერპოლარიზაციის დენები. ნაპრალოვანი კონტაქტები ხასიათდებიან ორმხრივი გატარებით.

ელექტრული სინაპსები ნაკლებად დამახასიათებელია ძუძუმწოვრებისათვის.

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

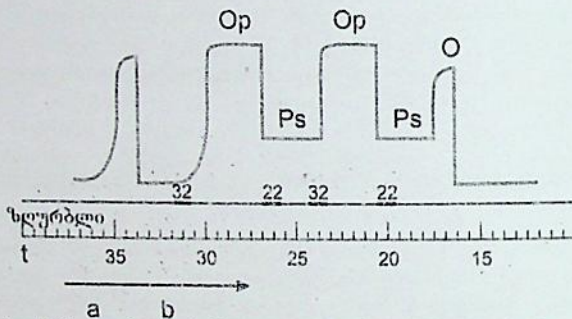
ნერვ-კუნთის კონსიგალური და ოპტიმალური ეფექტები

როგორც ცნობილია, თუ კუნთის რითმული გაღიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება კუნთზე მოქმედებს წინა გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დამთავრებამდე, ხდება ცალკეული შეკუმშვების ერთმანეთთან შერწყმა და მიღება 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 რითმული გაღიზიანების სიხშირის ან ინტენსივობის გაძლიერებამ გარკვეულ საზღვარს გადააჭარბა, მაშინ კუნთის შეკუმშვები, გაძლიერების ნაცვლად, შემცირებას განიცდის.

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, ე.ი. მიიღება ოპტიმალური ეფექტი (სურ.32).



სურ.32. ოპტიმალური (OP) და პესიმალური (PS) ეფექტები

თუ გაღიზიანება ისე გახშირდა, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება წინამორბედული აგზნების შეფარდებითი რეფრაქტერულ ფაზაში წარმოიშვა, მაშინ აგზნების ინტენსივობა ნორმალურ მცირე იქნება და მით უფრო მცირე, რაც უფრო დიდი იქნება გაღიზიანების სიხშირე. აგზნების შესუსტება შეამცირებს შეკუმშვისათვის აუცილებელ პროცესებს; შესუსტდება ატფ-ის გარდაქმნაც და კუნთოვანი ბოჭკო უფრო ნაკლები ინტენსივობით შეიკუმ-

შება, ე.ი. მიიღება **პესიმალური** ეფექტი.

პესიმალური აგზნების გამოწვევა ნერვულ ბოჭკო-შიც იმავე მიზეზით ხდება, როგორც კუნთოვან ბოჭკოში. თუ ნერვის გაღიზიანების სიხშირე ისეთია, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება ნერვულ ბოჭკოზე მოქმედებს წინამორბედული აგზნების შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში, მაშინ მის მიერ გამოწვეული აგზნება შესუსტებული იქნება. ცხადია, რაც უფრო მაღალი იქნება რითმული გაღიზიანების სიხშირე, მით უფრო მცირე იქნება ნერვული ბოჭკოების აგზნების ინტენსივობა.

ამრიგად, კუნთოვან და ნერვულ ბოჭკოებში პესიმალური აგზნება გამოიწვევა, რადგან ამ ბოჭკოებში ყოველი აგზნების შემდეგ მყარდება რეფრაქტერული მდგომარეობა, რის გამოც აგზნებადობის ხარისხი დაქვეითებულია. შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა გაცილებით ხანმოკლეა ნერვულ ბოჭკოში. ამიტომაც ნერვში პესიმუმის გამოსაწვევად გაღიზიანების უფრო მაღალი სიხშირეა საჭირო, ვიდრე კუნთში. ძალიან მაღალი სიხშირის დროს ორ გამღიზიანებულ კვეთებას შორის იმდენად მცირდება ინტერვალი, რომ ყოველი მომდევნო კვეთება ბოჭკოზე იმოქმედებს წინამორბედული აგზნების შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზის დასაწყისში. ამის გამო აგზნების ინტენსივობა იმდენად შემცირდება, რომ იგი შეიძლება ქვეზღურბლოვანიც კი გახდეს მეზობელ უბანში აგზნების გამოსაწვევად. ნერვული ბოჭკოს პესიმალურ აგზნებას, რომელიც აღმოცენდება ძალიან დიდი სიხშირის გაღიზიანებით, რომელიც მხოლოდ რამდენიმე მილიმეტრის ფარგალში ვრცელდება დეკრემენტით, შეიძლება ლოკალური პესიმუმი ეწოდოს (იოსელიანი).

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

ამრიგად, ნ. ვედენსკის მიერ შესწავლილი იქნა რო-

ვორც ხახშორის, ასევე ძალის პესიმუმი. ეს უკანასკნელი დაკავშირებულია ინდუქციური დენის „ჩართვისა“ და „გართვის“ კვლევასთან.

პარაბიოზი

ცოცხალ ქსოვილებში სხვადასხვა გარეგანი აგენტის მეტნაკლებად ხანგრძლივი მოქმედების შედეგად თავს იწენს გარკვეული ფიზიკურ-ქიმიური ძვრები, რომლის შედეგადაც ქვეითდება ამ ქსოვილების სასიცოცხლო თვისებები. ასეთ აგენტებს მიეკუთვნება: ნივთიერებები, რომლებიც არ შედის სისხლის შედგენილობაში ან განსხვავდება მისგან კონცენტრაციით, და ყველა ის ფაქტორი, რომელიც არღვევს ქსოვილში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის ნორმალურ პროცესს. ასეთებია: ნარკოზული ნივთიერებები (ეთერი, ქლოროფორმი, კოკაინი და სხვ.), ძლიერ მაღალი და დაბალი ტემპერატურა, მაღალი ელექტროდენი, მაღალი კონცენტრაციის მყავები, ტუტეები, მარილები და სხვ. მათი ძლიერი და ხანგრძლივი მოქმედების შემთხვევაში ქსოვილი ბოლოს და ბოლოს შეუქცევადად კარგავს სასიცოცხლო თვისებებს, ანუ კვდება. კვდომის პროცესი, რომელი დამაზიანებელი აგენტიც არ უნდა იყოს გამოწვეული, ერთ და იგივე ქსოვილში თვისებრივად ერთნაირად მიმდინარეობს. ეს მოვლენა პირველად ნერვულ ღეროში აღმოაჩინა ნ. ვედენსკიმ (1902 წ.) და პარაბიოზი უწოდა მას. პარაბიოზი შედეგითი სიტყვაა (ბერძ. para-ახლოს, bios - სიცოცხლე) და ქსოვილის ისეთ მდგომარეობას გულისხმობს, როცა მას მოვლიანად აქვს დაკარგული მისი სპეციფიკური სასიცოცხლო თვისებები, მაგრამ მკვდარი არ არის. ეს იქიდან ჩანს, რომ პარაბიოზის გამომწვევი აგენტის მოცილების შემდეგ, ქსოვილის სასიცოცხლო თვისებები აღ-

პარაბიოზის მოვლენა ვედენსკიმ დაწვრილებით შეისწავლა ბიოელის ნერვო-კუნთის პრეპარატზე. მამოძრავებელი ნერვის ქონით უბანზე იგი მოქმედებდა ისეთი ნივთიე-

რებით, რომელიც ნერვის ამ მონაკვეთის დაზიანებას ანუ ალტერაციას იწვევდა. დამაზიანებელი აგენტის მოქმედების მთელ პერიოდში ვედენსკი აღიზიანებდა ნერვის ალტერირებულ და ინტაქტურ (დაუზიანებელ) უბნებს და გამოწვეული შეკუმშვის მიხედვით ცდილობდა დაედგინა ნერვის მოწამლულ უბანში მომხდარი ცვლილებები. ვედენსკის ახრით პარაბიოზის არსი ქსოვილის ლაბილობის დაქვეითება და საბოლოოდ სრული გაქრობაა.

ნ. ვედენსკის მიხედვით, ნერვული ღერო პარაბიოზის განვითარების პროცესში 4 სტადიას გადის. **პირველ სტადიას** მან მოსამზადებელი (პროვიზორული) ანუ გამათანაბრებელი (ტრანსფორმაციული) უწოდა. ეს სტადია ხასიათდება იმით, რომ ნერვის სხვადასხვა ინტენსივობის რითმული გაღიზიანება, ნორმალური მდგომარეობისაგან განსხვავებით, კუნთის თანაბარ შეკუმშვებს იწვევს. **მეორე სტადიაში**, რომელსაც ვედენსკიმ პარადოქსული უწოდა, ნერვის ნორმალური პროქსიმალური ნაწილის ძლიერი რითმული გაღიზიანება საერთოდ ეფექტის გარეშე რჩებოდა, ან კიდევ კუნთის მხოლოდ საწყის შეკუმშვას იწვევდა. ამავე უბნის სუსტი გაღიზიანებით კი ნორმალური, ე.ი. უფრო ძლიერი ეფექტი მიიღებოდა. ამ სტადიის „პარადოქსულობა“ კარგად ჩანს იქიდან, რომ ალტერირებული (მოწამლული) ნაწილის მაღალსიხშიროვანი გაღიზიანება, რომელიც ნორმალურ პრეპარატზე პესიმალურ ეფექტს იწვევდა, ახლა ოპტიმალურ შეკუმშვას იწვევს, ხოლო მანამდე „ოპტიმალური“ გაღიზიანება - პესიმალურს. პარაბიოზის **მესამე სტადია** ცნობილია შემკავებელი სტადიის სახელწოდებით. ეს სახელი მან იმიტომ მიიღო, რომ ნერვის ნორმალური პროქსიმალური უბნის იზოლირებული გაღიზიანება, მართალია, არავითარ ეფექტს არ იწვევს კუნთში, მაგრამ ამცირებს ან სრულიად აკაავებს იმ სუსტ შეკუმშვას, რომელიც პარაბიოზული ნაწილის გაღიზიანებით მიიღება. კედომის პროცესის კიდევ უფრო გაღრმავების შედეგად მიიღება ისეთი მდგომარეობა, როცა ნერვულ ღეროს სრულიად დაკარგული აქვს როგორც აგზნებადობა, ისე გამტარებლობა, მაგრამ

იგი ჯერ კიდევ მკვდარი არ არის: საკმარისია ნერვს მოვაცილოთ ალტერაციის გამომწვევი აგენტი, რომ მან დაიბრუნოს აგზნებადობაც და გამტარებლობაც. ამ სტადიას ვედენსკიმ *საკუთრივ პარაბიოზი* უწოდა — **მეოთხე სტადია**, რაც ქსოვილის ისეთ ფუნქციურ მდგომარეობას გამოხატავს, რომელიც შუალედურია სიკვდილსა და სიცოცხლეს შორის.

დღეისათვის ცნობილია, რომ ცოცხალ ქსოვილზე გარეგანი დამაზიანებელი აგენტების მოქმედების ეფექტები გაპირობებულია სასიცოცხლო პროცესების შეწყვეტებითა და შესუსტებით. პირველ რიგში ეს ვლინდება აბსოლუტური და, განსაკუთრებით, შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზების გახანგრძლივებით. ამავე დროს რაც უფრო ღრმაა პარაბიოზი, მით უფრო ხანგრძლივია რეფრაქტერული ფაზები და მით უფრო ნაკლები სისწირისა და მცირე ინტენსივობის გაღიზიანება გამოიწვევს პესიმალურ ეფექტს. ასეთი შეხედულების თანახმად, პარაბიოზი უწყვეტი პროცესია, რომლის დროს სასიცოცხლო თვისებები თანდათან ქვეითდება, პარაბიოზის ამა თუ იმ სტადიის დამახასიათებელი ეფექტების მიღება კი დამოკიდებულია გაღიზიანების პარამეტრებზე.

სტომატოლოგიურ პრაქტიკაში გაუტკივარებისათვის უფრო ხშირად იყენებენ ადგილობრივ ანესთეზიას, რომელიც წარმოადგენს გამტარულ გაუტკივარებას. ნარკოტიკული ნივთიერებების შეშვება არღვევს ნერვის ფიზიოლოგიურ მთლიანობას, ე.ი. იწვევს მის ალტერაციას. აფერხებს აგზნების გაერცვლებას ფარმაკოლოგიური (ალტერირებული) ბლოკადის ზონაში. გაუტკივარების ეფექტი მაშინვე არ ღვება, იმიტომ რომ ნარკოტიკული ნივთიერების ზემოქმედებით შეინიშნება სამი, თანმიმდევრული ცვლადი პარაბიოზული სტადია: გათანაბრების, პარადოქსული და შეკავების.

გათანაბრების ფაზაში ხდება სხვადასხვა ძალის გამღიზიანებელზე წარმოშობილი საპასუხო რეაქციების გათანაბრება. ეს უკავშირდება იმას, რომ მცირე ძალის გაიშვიათებული რითმით გაღიზიანების დროს ყოველი იმპულსი, რომელიც აღმოცენდება დაუზიანებელ (ინტაქ-

ტური) ნერვის ნაწილში, გაივლის პარაბიოზულ მონაკეთს, სადაც აგზნებადობა დაქვეითებულია. გალიზიონების მაღალი ძალისა და სიხშირის დროს ყოველი შემდგომი იმპულსი, რომელიც გაივლის პარაბიოზულ მონაკეთს, წინმსწრები იმპულსის შემდეგ, მოხვდება შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში. ამ ფაზაში ბოჭკოების აგზნებადობა კი დაქვეითებულია და შესაბამისად მცირდება პოტენციალის ამპლიტუდაც.

პირაბიოზის განვითარების დროს, ნერვის უნარი წარმოქმნას ხშირი რითმი, ქვეითდება. სწორედ ამას მიეკავართ ზემოთაღწერილი მოვლენების განვითარებისაკენ.

რადგან პარაბიოზის ფაზები ხასიათდება ქსოვილის აგზნების იმპულსების და მათი გამტარობის სხვადასხვა ხარისხით, ამიტომ ექიმში სტომატოლოგი ვალდებულია გაითვალისწინოს ეს თავისებურებები პირის ღრუში სხვადასხვა სახის სტომატოლოგიური ჩარევის დროს, რომლებიც საჭიროა დაიწყოს იმაზე ადრე, ვიდრე დაიწყება პარაბიოზის დამამუხრუჭებელი სტადია.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა

პერიფერიულ ნერვულ სისტემას ყოფენ სომატურ და ვეგეტატიურ ნერვულ სისტემებად. სომატური ნერვული სისტემა ანერვიანებს მოძრაობის ორგანოებს, მათ განივზოლიან კუნთებს. ხოლო ნერვული სისტემის ის ნაწილი, რომელიც ანერვიანებს შინაგან ორგანოებს, ჯირკვლებსა და სისხლის ძარღვებს, ვეგეტატიური ნერვული სისტემის სახელწოდებითაა ცნობილი.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა შედგება ბირთვების, კვანძებისა და ბოჭკოებისაგან. ვეგეტატიური ბირთვები მოთავსებულია თავისა და ზურგის ტვინში და ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ცენტრალურ ნაწილს წარმოადგენს. რაც შეეხება ვეგეტატიურ კვანძებს, ისინი განლაგებულია ხერხემლის სვეტთან, შინაგან ორგანოებთან ან მათი კედლის სისქეში. ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოები თავისა და ზურგის ტვინიდან გამოდის თა-

ვისა და ზურგის ტვინის ზოგიერთ ნერვთან ერთად და ვეგეტატიური კვანძის უჯრედებს აღწევს. ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოების ამ ნაწილს პრეგანგლიურ (კვანძთა წინა) ბოჭკოებს უწოდებენ. კვანძებიდან, თავის მხრივ, გამოდის ე.წ. პოსტგანგლიური (კვანძთა შემდგომი) ბოჭკოები, რომლებიც ანერვიანებენ შინაგან ორგანოებს (სურ. 33).

ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ბოჭკოები ორგანოებთან ან მათი კედლის სისქეში ნერვულ წნულებს ქმნიან. ნერვული ბოჭკოები, კვანძები და ვეგეტატიური ნერვული წნულები ვეგეტატიური ნერვული სისტემის პერიფერიულ ნაწილს წარმოადგენს.

ვეგეტატიურ ნერვულ სისტემაში არჩევენ სიმპათიკურ და პარასიმპათიკურ ნაწილებს.

სიმპათიკური სისტემა. სიმპათიკურ სისტემას ეკუთვნის: ზურგის ტვინის გვერდითი რქები, სიმპათიკური წველი და ნერვული ბოჭკოები.

გვერდითი რქები შეიცავს სიმპათიკურ ნერვულ უჯრედებს. ამ უჯრედების მორჩები ზურგის ტვინიდან გამოდის ზურგის ტვინის ნერვების საშუალებით და სიმპათიკურ წველს აღწევს.

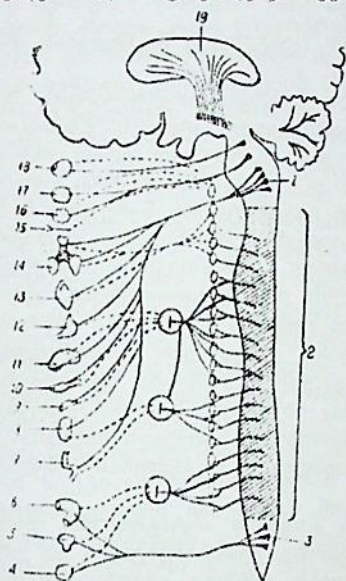
სიმპათიკური წველი წყვილია (მარჯვენა და მარცხენა), განლაგებულია ხერხემლის სვეტის გვერდით. იგი შედგება ნერვული კვანძებისა (განგლიები) და მათი დამაკავშირებელი ტოტებისაგან. კვანძის წინა ბოჭკოებს პრეგანგლიური, ხოლო კვანძის შემდგომ ბოჭკოებს პოსტგანგლიური ეწოდება.

სიმპათიკურ წველში კისრის, გულმკერდის, წელის, გავისა და კუდაუსუნის ნაწილებია.

პარასიმპათიკური სისტემა შედგება პარასიმპათიკური ბირთვებისა, კვანძებისა და ბოჭკოებისაგან. ბირთვები მოთავსებულია თავის ტვინის დეროსა და ზურგის ტვინის გავის ნაწილში. თავის ტვინის პარასიმპათიკური ბირთვებიდან დასაწყისს დებულობს პარასიმპათიკური ბოჭკოები, რომლებიც თავის ტვინის III, VII, IX, X წყვილი ნერვების შემადგენლობაში შედის.

სახის ნერვის (VII წყვილის) შემადგენლობაში მყოფ-

ფი ბოჭკოები ანერვიანებს ყბისქვეშა და ენისქვეშა ჯირკვლებსა და საცრემლე ჯირკვალს.



სურ. 33. ვეგეტატიური ნერვული სისტემა (სქემა). პუნქტორით აღნიშნულია ორგანოებისაკენ მომავალი სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოები, განუწყვეტელი ხაზით - პარასიმპათიკური ბოჭკოები და სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ბოჭკოები.

1. პარასიმპათიკური სისტემის ცენტრები თავის ტვინში, 2. სიმპათიკური ნერვული სისტემის ცენტრები, 3. პარასიმპათიკური სისტემის ცენტრები ზურგის ტვინის გაის ნაწილში, 4. სასქესო ორგანოები, 5. შარდის ბუშტი, 6. მსხვილი ნაწლავი, 7. წერილი ნაწლავი, 8. თირკმელი, 9. თირკმელზედა ჯირკვალი, 10. კუჭუკანა ჯირკვალი, 11. ღვიძლი, 12. კუჭი, 13. გული, 14. ფილტვები, 15. თავის სისხლის ძარღვები, 16. და 17. სანერწყვე ჯირკვლები, 18. თვალი, 19. ზოლიანი სხეული.

ბოჭკოები, რომლებიც ენა-ხახის ნერვის (IX წყვილი) შემადგენლობაში შედის, ანერვიანებს ყბაყურა ჯირკვალს.

ცთომილი ნერვის (X წყვილი) შემადგენლობაში მყოფი ბოჭკოები ანერვიანებს კისრის, გულმკერდისა და მუცლის ღრუს შინაგან ორგანოებს (ფარისებრ, ფარისებრაზლო, ხორხის, მკერდუკანა ჯირკვლებს, გულს, ფილტვებს, საყლაპავ მილს, კუჭს, წერილ ნაწლავებს, მსხვილი ნაწლავების უმეტესობას, ღვიძლს, პანკრასს, თირკმლებს, თირკმელზედა ჯირკვლებს, სასქესო ჯირკვლებს).

აღსანიშნავია, რომ შუამდებარე ტვინის ბორცვქვეშა მიდამოში მოთავსებულია უმაღლესი ვეგეტატიური ნერ-

გული ცენტრები, რომლებიც არეგულირებენ ნივთიერებათა ცვლას, თერმორეგულაციას, გულის მუშაობას და სხვ.

ვეგეტატიური ნერვული ცენტრების მოქმედებას თავის ტვინის ქერქი განაგებს.

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა არეგულირებს შინაგან ორგანოებში მიმდინარე ყველა პროცესს. შინაგანი ორგანოები ორმაგ ინერვაციას განიცდის: ერთი მხრივ, სიმპათიკური, მეორე მხრივ კი - პარასიმპათიკური ნერვული სისტემით. ჩვეულებრივ ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ამ ორი ნაწილის გავლენა ორგანოებზე ურთიერთსაწინააღმდეგოა. მაგალითად, სიმპათიკური ნერვული სისტემის გავლენით თვალის გუგა ფართოვდება, ჯირკვლის სეკრეცია მცირდება, წერილი არტერიები ვიწროვდება, გულის გვირგვინოვანი არტერიები ფართოვდება, სისხლის წნევა იზრდება, გულის მუშაობა ძლიერდება, ბრონქის კუნთები დუნდება, ნაწლავების პერისტალტიკა ნეღდება და სხვ. პარასიმპათიკური ნერვული სისტემა კი ზემოაღნიშნულის საწინააღმდეგო მოქმედებას ამჟღავნებს.

მაგრამ ეს კიდევ არ ნიშნავს ანტაგონიზმს. მათი გავლენა სხვადასხვა ორგანოზე შეთანხმებულია და ერთი მიმართულებით მოქმედებს, ორმაგი ინერვაცია ცვალებადი პირობების შემთხვევაში ორგანოების მუშაობის საუკეთესო რეგულატორია.

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 ნაპრაღში, დაუკავშირდება პოსტსინაპსური მემბრანის ზედაპირზე არსებულ ქვემორეცეპტორულ მოლეკულებს და გამოიწვევს მემბრანის განვლადობის გაზრდას გარკვეული იონების მიმართ. ამას მოჰყვება მემბრანის დეპოლარიზაცია ან ჰიპერპოლარიზაცია და შესაბამისად პოს-

ტსინაპსური უჯრედის აგზნება ან შეკავება.

ვევებტატიური სისტემის ტრანსმიტერები. ვევებტატიური 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. მაგ. საოფლე ჯირკვლები.

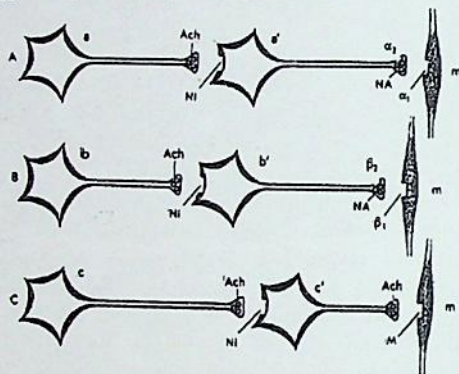
ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ ვევებტატიური ნერვული ბოჭკოს მოქმედების ეფექტი პოსტსინაპსურ მემბრანაზე დამოკიდებულია არამარტო ტრანსმიტერის ქიმიურ შედგენილობაზე, არამედ პოსტსინაპსური მემბრანის რეცეპტორების თავისებურებაზეც. ასე მაგალითად, პარასიმპათიკურ სისტემაში ორივე ნეირონის ტრანსმიტერი აცეტილქოლინია, 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 განსხვავებიან ერთმანეთისაგან. ერთ-ერთს უწოდეს ნიკოტინური, ხოლო მეორეს - მუსკარინული რეცეპტორები (სურ. 34).

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

სიმპათიკური სისტემის პრეგანგლიური ნეირონიც ქოლინერგულია. პოსტგანგლიური ნეირონი კი, რომლის მედიატორი ნორადრენალინია, ადრენერგული უჯრედი.

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

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.



სურ. 34. გეგმატიური ნერვული ბოჭკოების ტრანსმიტორები

a და b - სიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონები; a და b - სიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონები, c - პარასიმპათიკური პრეგანგლიური ნეირონი, c - პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ნეირონი. ორივე პრეგანგლიური ბოჭკოების ტრანსმიტორია აცეტილქოლინი (Ach), რომელსაც მიმღებლობს პოსტგანგლიური ნეირონების ნიკოტინური ქოლინორეცეპტორები (Ni). სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიური ბოჭკოს ტრანსმიტორს ნორადრენალინი წარმოადგენს (Na), რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული ორგანოს α_1 ან β_1 ადრენორეცეპტორები. პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ბოჭკოს ტრანსმიტორი ისევე აცეტილქოლინია, რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული უჯრედის მუსკარინული ქოლინორეცეპტორი. α_1 ან β_1 -პრესინაპსური ადრენორეცეპტორებია.

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 უდევრემენტოდ, აგზნების შედეგად ბოჭკოში მყარდება ჯერ აბსოლუტური, ხოლო შემდეგ შეფარდებითი რეფრაქტორული 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 რითმი, რადგან უფრო ხანგრძლივია აბსოლუტური და შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზები. ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ ზემოთ ჩამოთვლილი ყველა ფუნქციური მახასიათებლები განსაკუთრებით დაბალია ვეგეტატიური სისტემის პოსტგანგლიურ ბოჭკოებში.

ვეგეტატიური სისტემის ჰომეოსტაზური ფუნქცია.
ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი ფუნქციაა ორგანიზმის შინაგან არეზე 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 ჰომეოსტაზური ფუნქცია უწოდა.

ვეგეტატიური სისტემის ტონური მოქმედება. ვეგეტატიური ნერვული სისტემის პრეგანგლიური და პოსტგან-

გლიური ნეირონები სხვადასხვა შინაგანი ფაქტორის ზეგავლენით სპონტანურ, მუდმივ აგზნებას 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 მოვახდენთ ორგანოს დესიმპათიზაციას), ამ ორგანოს სისხლძარღვები მაშინვე გაფართოვდება. გულზე ტონურად მოქმედებს პარასიმპათიკური სისტემა, რის შედეგადაც გულის ავტომატური მოქმედება შედარებით ნელია. ცთომილი ნერვის გადატრა გულის ცემის აჩქარებას იწვევს. ეს ეფექტი განპირობებულია პარასიმპათიკური სისტემის ტონური გავლენის მოხსნით.

თავი IV. ცენტრალური ნერვული სისტემა

ზოგადი ცნობები ცენტრალური ნერვული სისტემისა
და მისი შესწავლის მეთოდებზე

ცენტრალური ნერვული სისტემის ძირითად ფუნქციონას წარმოადგენს ყველა ორგანოს, ქსოვილის და უჯრედის რეცეპტორებიდან გალიზიანების შედეგად წარმოქმნილი იმპულსების (ცენტრისკენული) მიღება, მათი ანალიზი.

ცენტრალური ნერვული სისტემა (ცნს) უზრუნველყოფს ორგანიზმის ინდივიდურ შეგუებას გარემოსადმი, მისი ყველა სისტემის, ორგანოს და ქსოვილის მოქმედების სრულყოფილ რეგულირებას და ინტეგრირებას. სხვადასხვა გალიზიანების საპასუხოდ ფორმირდება ერთიანი ინტეგრირებული ქცევითი აქტები. ყოველი ასეთი აქტი სამ კომპონენტს შეიცავს: 1. სენსორულს (მგრძნობიარეს), რომელიც უზრუნველყოფილია ცნს-ში რეცეპტორებიდან მოსული იმპულსებით; 2. მოტორულს (მამოძრავებელი), რომელიც ხორციელდება ჩონჩხის კუნთებით და რეგულირდება მოტონეირონის იმპულსებით და 3. ვეგეტატიურს, რომელიც მდგომარეობს შინაგანი ორგანოების მოქმედების, სისხლძარღვების, ნივთიერებათა ცვლის და ქსოვილთა ფუნქციური მდგომარეობის რეგულაციას. ორგანიზმის სენსორულ და მოტორულ ფუნქციებს ხშირად აერთიანებენ **სომატური ფუნქციების** სახელწოდებით.

ცნს შედგება ზურგის და თავის ტვინისაგან, რომლებიც შედგებიან რუხი და თეთრი ნივთიერებისაგან. რუხი ნივთიერებას წარმოქმნის ნერვული უჯრედების სხეულები და მათთან ახლო მიმდებარე მორჩები, ხოლო თეთრი ნივთიერება შედგება ნერვული ბოჭკოებისაგან, რომლებიც წარმოქმნიან გამტარ ვზებს.

ზურგის და თავის ტვინის ნეირონების უმრავლესობა მულტიპოლარული წარმონაქმნებია. ისინი შეიძლება დაიყოს მგრძნობიარე ანუ აფერენტულ, ეფექტორულ ანუ

ეფერენტულ და ცენტრალურ ანუ ჩართულ ნეირონებად. მგრძნობიარე ანუ აფერენტულ ნეირონები ისეთი ნერვული უჯრედებია, რომლებიც პერიფერიული ნერვული სისტემის რეცეპტორებიდან აგზნების მიღების და ცნს-ში გატარების ფუნქციას ასრულებენ. ამიტომ მათ სენსორულს ან მგრძნობიარეს უწოდებენ, რადგან მათ მოაქვთ სხვადასხვა შეგრძნების გამომწვევი იმპულსაცია.

ეფექტორული ნეირონები იმპულსებს გზავნიან პერიფერიულ ორგანოებთან და ქსოვილებთან, რაც ხორციელდება მათი გრძელი აქსონებით. ჩონჩხის კუნთებთან მიმავალ მამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებს უწოდებენ მოტონეირონებს. მათი სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების წინა რქებში. ეფექტორული ნეირონები, რომლებიც ეფექტატურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნიან, განლაგებული არიან ცნს-ის გარეთ, პერიფერიულ განგლიებში (კვანძებში).

ცენტრალური ანუ ჩართული ნეირონები ცნს-ში ყველაზე მრავალრიცხოვანი წარმონაქმნებია და მათ ფუნქციაში შედის მგრძნობიარე და ეფექტორულ უჯრედებს შორის კავშირი.

ცნს-ის ფუნქციის შესასწავლად გამოიყენება მრავალი მეთოდი: კერძოდ, ტვინის სხვადასხვა უბნის ამოკვეთა და გადაჭრა, გაღიზიანების მეთოდი, ტვინის ბიოდენების შესწავლა, ბიოქიმიური გამოკვლევები, პირობით-რეფლექსური მეთოდი, კლინიკური დაკვირვებები და სხვა.

ცნს-ის სხვადასხვა უბნის ექსტირპაციის (ამოკვეთის) და გადაკვეთის მეთოდები დიდი ხანია გამოიყენება. ასეთი მიდგომის საშუალებით შეიძლება დადგინდეს ცნს-ის რა ფუნქციები ქრება და რა რჩება ოპერაციული ჩარევის შედეგად. ადრე, აღნიშნული მიზნით გამოიყენებოდა ქირურგიული წესები, ე.ი. ქსოვილის მექანიკური გადაჭრა ან ამოკვეთა. ამჟამად ტვინის ქსოვილის დასანგრევად ან გადასაჭრელად გამოიყენებენ ელექტრულ დენს, ულტრაბგერას, ლაზერის, რენტგენის და პროტონულ გამოსხივებას. ოსცილოგრაფული ტექნიკის განვითარებასთან დაკავშირებით, არსებითად შეიცვალა ტვინის მოქმედების

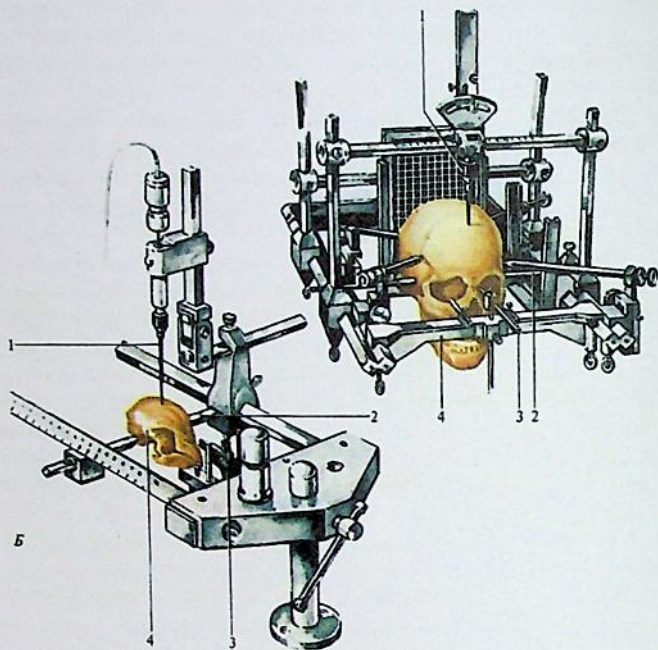
შესწავლა. დღეს ელექტროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდით შეისწავლიან არამერტო ტვინის ამა თუ იმ განყოფილების მოქმედებას, არამედ მისი ცალკეული ნეირონების ელექტრულ მოვლენებსაც.

ტვინის სხვადასხვა უბნის მოცილება, ნერვული გზების გადაკვეთა და ამგვარი მანიპულაციები წარმოებს არა მხოლოდ ცხოველებზე ექსპერიმენტში, არამედ ადამიანზეც ნეიროქირურგიულ კლინიკებში სამკურნალო მიზნით.

ელექტრული გაღიზიანების მეთოდი ცნს-ის კვლევის ერთ-ერთი ძირითადი საშუალებაა. გაღიზიანებისათვის გამოიყენება სხვადასხვა ხასიათის ელექტრული დენი, რომელიც მოედება ტვინის ამა თუ იმ უბანს და უკვირდებიან ცხოველის რეაქციას გაღიზიანების საპასუხოდ. ასეთი ხერხი გამოიყენება არა მარტო მწვავე დაკვირვებისას, არამედ ქრონიკულ ექსპერიმენტშიც, როდესაც ცხოველს წინასწარ უნერგავენ ელექტროდებს ტვინის სხვადასხვა უბნებში და შემდგომ ახდენენ მათი საშუალებით გაღიზიანებას.

გარდა ელექტრული გაღიზიანებისა, გამოიყენება აგრეთვე ქიმიური გამაღიზიანებლებიც, რისთვისაც ტვინის სხვადასხვა უბანზე წარმოებს ამა თუ იმ სამკურნალო-წამლო ნივთიერების აპლიკაცია (დადება). ამჟამად ქიმიური ნივთიერებები ტვინის სიდრემში შეაქვთ სპეციალური მიკროინექტორების საშუალებით უწვრილესი მიკროპიპეტებით.

როგორც ელექტრული გაღიზიანებისათვის, ისე ქიმიური ნივთიერებების შეყვანისას სარგებლობენ სპეციალური დანადგარით - სტერეოტაქსური ხელსაწყოთი, რომელიც საშუალებას იძლევა ელექტროდების, მიკროპიპეტების, მინიატურული თერმოწყვილებისა და მიკროინსტრუმენტების ტვინის ღრმად მდებარე სტრუქტურებში ზუსტად შესაყვანად. ამ ხელსაწყოს გამოყენებამ მნიშვნელოვნად გააფართოვა ნეიროფიზიოლოგიური გამოკვლევების და მკურნალობის შესაძლებლობანი (სურ., 35).



სურ.35. სტერეოტაქსური აპარატი თავის ტვინის გამოკვლევისათვის, A-ცხოველისათვის, B- ადამიანისათვის.

განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი შედეგებია მიღებული ბიოელექტრული მოვლენების შესწავლის გზით. ტვინიდან ბიოპოტენციალების გამოსაყვანად სპეციალურ ელექტროდებს ათავსებენ კანის ზედაპირზე ან შეყავთ ტვინის ღრმა სტრუქტურებში. ამჟამად შექმნილია ისეთი ელექტროდები, რომელთა საშუალებითაც შესაძლებელია უჯრედთა გროვის ან თითოეული უჯრედის ელექტრული აქტივობის რეგისტრაცია. ელექტროდების ფორმა, ზომები

და მასალა სხვადასხვაგვარია.

ტვინის გარკვეული უბნების ელექტრული გაღიზიანების და ბიოპოტენციალების გამოყვანის ტექნიკა ჩანერგილი ელექტროდებით გამოიყენება ადამიანებზეც ცნს-ის დაავადების ოპერაციული მკურნალობისას.

ცნს-ის ყველა უბანში ყოველგვარი გარეგანი გამაღიზიანებლის გარეშეც გენერირდება ელექტრული პოტენციალები. იგი ვლინდება ტვინის პოტენციალების რითმულ რხევებში, რომლებიც ადამიანის შემთხვევაში მერყეობს წამში 10-30 რხევა, ამპლიტუდა კი 20-50 მიკროვოლტია. ტალღისებური ელექტრული აქტივობა წარმოადგენს ნეირონებსა და სინაპსებში მიმდინარე სხვადასხვა ელექტრული პროცესების სუბარულ გამოხატულებას.

ელექტრულ რეაქციას აფერენტული იმპულსების საპასუხოდ, რომლებიც წარმოიქმნებიან რეცეპტორების ან აფერენტული ნერვების გაღიზიანებისას, უწოდებენ გამოწვეულ პოტენციალს. ნერვულ ცენტრებში წარმოქმნილ გამოწვეულ პოტენციალებს პირველადი პასუხი ეწოდება. გარდა პირველადი პასუხებისა, აღინიშნება მეორადი პასუხებიც, რომლებიც გამოირჩევა უფრო რთული კონფიგურაციით და ხანგრძლივი ლატენცური (ფარული) პერიოდით.

კლინიკური მეთოდების არსი მდგომარეობს ცნს-ის დაავადებულ ავადმყოფთა დაკვირვებაზე. სხვადასხვა ორგანოთა და სისტემების ცვლილებათა შეპირისპირება ცნს-ში დაზიანების ლოკალიზაციასთან.



სურ.36.
ზურგის
ტვინი
ხერხემლის
არსი.

ზურგის ტვინი მოთავსებულია ხერხემლის არხში და წარმოადგენს გრძელ ცილინდრულ წარმონაქმნს, რომელიც ზემოთ (კრანიალურად) უშუალოდ გადადის მოგრძო ტვინში, ხოლო ქვემოთ (კაუდალურად) მთავრდება კონუსური წვეტით წელის II მაღასთან (სურ. 36).

ზურგის ტვინის ორივე (მარცხენა და მარჯვენა) მხრიდან გამოდიან ზურგის ტვინის ნერვები. იმასთან დაკავშირებით, რომ ზურგის ტვინი უფრო მოკლეა ვიდრე ხერხემლის არხი, ფესვების გამოსვლის ადგილი არ შეესაბამება მაღალათაშორის ხერვლებს.

ზურგის ტვინი შედგება რუხი ნივთიერებისაგან, რომელიც ძირითადად შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეულებს და თეთრი ნივთიერებისაგან, რომლებშიც ნერვული ბოჭკოები შედიან, თეთრი ნივთიერება გარს ეკერის რუხ ნივთიერებას. რუხი ნივთიერება წარმოქმნის გვერდით სვეტებს, რომელთა შორისაც მოქცეულია ვიწრო ცენტრალური არხი და რომელიც შეიცავს ზურგის ტვინის სითხეს.

ზურგის ტვინი ახორციელებს ორ ძირითად ფუნქციას: 1. რეფლექსურს, 2. გამტარებლობითს.

რეფლექსი. ცნს-ის მოქმედების ძირითად ფორმას წარმოადგენს რეაქცია რეცეპტორების გაღიზიანების მიზანმიმართული ორგანიზმის ორგანიზმის რეფლექსები მეტად მრავალფეროვანია. ბიოლოგიური დანიშნულების მიხედვით რეფლექსები იყოფა: კვებით, თავდაცვით, სასქესო, საორიენტაციო და ლოკომოციურ რეფლექსებად. რეფლექსში მონაწილე რეცეპტორების ლოკალიზაციის შესაბამისად არჩევენ ექსტეროცეპტულ (ორგანიზმის ზედაპირზე განლაგებული რეცეპტორები), ინტეროცეპტულ (შინაგან ორგანოებსა და სისხლის ძარღვებში განლაგებული რეცეპტორები) და პროპრიოცეპტულ (კუნთებსა, მყესებში და იოგებში განლაგებული რეცეპტორები) რეფლექსებს. რეფლექსის ფორმირებაში მონაწილე ეფექტორული ორგანოების მიხედვით არჩევენ:

მოტორულ (მამოძრავებელ), სეკრეციულ და სისხლძარღვთა მამოძრავებელ რეფლექსებს.

იმისდა მიხედვით, თუ ტვინის რომელი უბნები იღებენ მონაწილეობას რეფლექსის ფორმირებაში არჩვენ: სპინალურ (ზურგის ტვინის), ბულბარულ (მოგრძო ტვინის), მეზენცეფალურ (შუა ტვინის), დიენცეფალურ (შუამდებარე ტვინის) და კორტიკალურ (თავის ტვინის ქერქის) რეფლექსებს. თუმცა ეს უკანასკნელი კლასიფიკაცია შეფარდებითია, ვინაიდან რეფლექსთა უმრავლესობის ფორმირებაში მონაწილეობას იღებს თავის ტვინის როგორც უმაღლესი ისე უმაღლესი განყოფილებები. რეფლექსები აგრეთვე იყოფა ორ დიდ ჯგუფად: უპირობო (თან დაყოფილი) და პირობითი (შეძენილი).

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

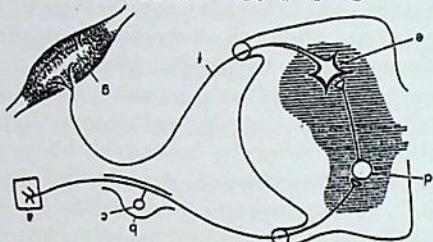
სიტყვა „რეფლექსი“ არეკვლას ნიშნავს. აღნიშნული ტერმინის შემოღებას საფუძვლად დაედო შემდეგი ფორმალური მსგავსება: როგორც სინათლის სხივი აირეკლება სარკიდან, ისე პერიფერიიდან ტვინში მოსული აგზნება „აირეკლება“ პერიფერიისაკენ მოძრაობის ან რაიმე სხვა რეაქციის გამოსაწვევად. ნერვული სისტემის რეფლექსური მოქმედების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

რეფლექსის რკალი. იმ ნერვულ გზას, რომელსაც გაივლის იმპულსი რეცეპტორიდან შემსრულებელ ორგანომდე, ეწოდება რეფლექსური რკალი. მის შემადგენლობაში შედის: 1. რეცეპტორი, 2. აფერენტული ბოჭკო, 3. ნერვული ცენტრი, 4. ეფერენტული ბოჭკო, 5. შემსრულებელი ორგანო, და 6. მგრძნობიარე ბოჭკოები, რომელთა საშუალებითაც ეფექტორებიდან რეფლექსის ცენტრში მიემართება უკუაფერენტაცია მიღწეული შედეგის შესრულების შესახებ (სურ. 37).

უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებრივ პირობებში რეფ-

ლექსები აღმოცენდება არა ერთი, არამედ მრავალი რეცეპტორის გაღიზიანების შედეგად. ორგანიზმის იმ უბანს, რომლის გაღიზიანებაც ყოველთვის იწვევს რეფლექსს, ეწოდება რეფლექსის რეცეპტორული ველი. ყოველი რეფლექსი აღმოცენდება გარკვეული რეცეპტორული ველის გაღიზიანებისას მისთვის სპეციფიკური გამაღიზიანებლის ზემოქმედებისას.

ნერვული ცენტრების ფიზიოლოგიური თავისებურებანი. ნერვულ ცენტრს უწოდებენ ნეირონთა ერთობლიობას, რომელიც აუცილებელია გარკვეული რეფლექსის განხორციელებისათვის ან ამა თუ იმ ფუნქციის რეგულაციისათვის. მთლიანი ორგანიზმის რთული რეფლექსების განხორციელებაში მონაწილეობას იღებენ ცნს-ის სხვადასხვა უბანში განლაგებული ცენტრებიც.



სურ. 37. ზურგის ტვინის რეფლექსური რკალის პრინციპული სქემა.

a - გრძნობის ორგანო, b - სპინალური კვანძი, c - მგრძობარე ნეირონის სხეული, d - შუამდებარე ნეირონის სხეული, e - მამოძრავებელი ნეირონის სხეული, f - მამოძრავებელი ნეირონის აქსონი, g - ნონჩხის კუნთი.

ამგვარად, ნერვული ცენტრი წარმოადგენს ცნს-ში განლაგებულ ნერვულ უჯრედების ერთიანობას, რომლებიც შეთანხმებულად მონაწილეობენ რეფლექსური რეაქციების კოორდინაციაში და ორგანიზმის ფუნქციების რეგულაციაში. მათ საკოორდინაციო აპარატებსაც უწოდებენ.

აგზნების ერთმხრივი გატარება. ნერვულ ბოჭკოში იმპულსების გატარება შესაძლებელია ორივე მიმართულებით. ბუნებრივად კი რეფლექსურ რკალში აგზნება ვრცელდება მხოლოდ ერთი მიმართულებით - რეცეპტო-

რული ნეირონიდან შუამდებარე ნეირონის გავლით ეფექტორულ ნეირონთან. ამ მოვლენას ნერვულ ცენტრებში აგზნების ერთმხრივი გატარების კანონი ეწოდება.

აგზნების ერთმხრივი გატარება პირობადებულია ნეირონთა შორის სინაპსების არსებობით. სინაპსებში აგზნების გადაცემა ხორციელდება მედიატორებით, რომელსაც წარმოადგენს მრავალი ტრანსმიტერი.

აგზნების ერთმხრივი გატარების საფუძველს წარმოადგენს ის ფაქტი, რომ მედიატორი აგზნებას გადასცემს მხოლოდ პრესინაპსური მემბრანიდან პოსტსინაპსურ მემბრანაზე.

სინაპსებისათვის დამახასიათებელი მაღალი მგრძობიანობა ქიმიური გამაღიზიანებლების მიმართ, მათი დაბალი ფუნქციური ძერადობა, ადვილი დაღლა და სხვა, განსაზღვრავენ ნერვული ცენტრების მრავალ თავისებურებებს.

რეფლექსის დრო და სინაპსური დაყოვნება. ნერვულ ცენტრებში აგზნების გატარება ხორციელდება ბევრად უფრო ნელა, ვიდრე ნერვულ ბოჭკოებში. ეს აიხსნება შედარებით ხანგრძლივი რეფლექსის დროით ე.ი. იმ დროით, რომელსაც გაივლის რეცეპტორის გაღიზიანებიდან საპასუხოდ რეაქციის წარმოქმნამდე. ამ დროს ეწოდება აგრეთვე ლატენცური პერიოდი. ამ ხნის განმავლობაში შემდეგი პროცესები მიმდინარეობს: 1. რეცეპტორის აგზნება, 2. ცენტრისკენული იმპულსების მისვლა ნერვულ ცენტრებში, 3. ცნს-ში ცენტრალური ნეირონიდან ეფექტორულ ნეირონზე აგზნების გადაცემა, 4. ცენტრიდანული იმპულსების გადაცემა მომუშავე ორგანოზე და მისი ლატენცური პერიოდი.

ცნს-ში აგზნების დაყოვნებული გატარება განპირობებულია სინაპსებში აგზნების გატარების თავისებურებებით, რასაც შემდეგი პროცესები უდევს საფუძვლად: 1. აქსონის საშუალებით მოსული იმპულსის საპასუხოდ მედიატორის გამოყოფა პრესინაპსურ ნერვულ დაბრლოებაზე; 2. მედიატორის დიფუზია სინაპსური ნაპრალით პოსტსინაპსური მემბრანისაკენ; 3. მედიატორის გავლენით პოსტსინაპსური პოტენციალის წარმოქმნა.

ექსპერიმენტებით დადგენილია, რომ სინაპსებში ამ პროცესებისათვის საჭიროა დაახლოებით 0,5 მილიწამი. ამ დროს უწოდებენ სინაპსურ დაყოვნებას. სხვადასხვა რეფლექსებში სინაპსების სხვადასხვა რაოდენობა იღებს მონაწილეობას, შესაბამისად რეფლექსის დროც სხვადასხვა იქნება.

აგზნებათა სუმაცია. აგზნებათა სუმაცია წარმოადგენს ნერვული ცენტრების დამახასიათებელ თვისებას, რაც იმაში გამოიხატება, რომ პერიფერიული რეცეპტორების ან აფერენტული ნერვების ორი ან რამდენიმე ქვეზღურბლოვანი გალიზიანების შეუღლება იწვევს რეფლექსს, მაშინ, როდესაც თითოეული ამ გამღიზიანებელთაგანი ცალკე გამოყენებისას არ არის საკმარისი რეფლექსური რეაქციის გამოსაწვევად.

არჩევენ სუმაციის ორ სახეს: თანამიმდევრულს (სუმაციას დროში) და სივრცითი.

აგზნებათა სივრცითი სუმაცია აღინიშნება იმ შემთხვევაში, როდესაც ორი ან რამდენიმე გალიზიანება მოქმედებს ერთდროულად ერთსა და იმავე ნეირონის სხვადასხვა პოსტსინაპსურ უბანში, სადაც ხდება ცალკეულ ლოკალურ აგზნებათა შეჯამება..

სივრცითი სუმაციის მექანიზმი დაკავშირებულია ნეირონის სხეულზე ან დენდრიტებზე განლაგებული აგზნებული სინაპსების რაოდენობაზე. რაც უფრო მეტია უჯრედის მემბრანაზე ამგზნები პოსტსინაპსური პოტენცი-ალები, მით მეტია გავრცელებადი სუმარული აგზნების განვითარების ალბათობა.

სუმაცია დროში შეიძლება მივიღოთ ერთი და იგივე პოსტსინაპსურ უბანში თანამიმდევრულ რამოდენიმე ლოკალურ აგზნებათა შეჯამებით.

აგზნებათა რითმის ტრანსფორმაცია. ნერვული ცენტრები აღჭურვილი არიან უნარით შეცვალონ მათთან მოსული იმპულსების რითმი, ე.ი. მოახდინონ მისი ტრანსფორმაცია. ამიტომ, ცნს-ის მიერ მომუშავე ორგანოსთან გაგზავნილი იმპულსების სიხშირე დამოუკიდებელია გალიზიანების სიხშირეზე. განსაკუთრებით ეს მოვლენა კარგად ჩანს ერთხელობრივი სტიმულებით გალიზი-

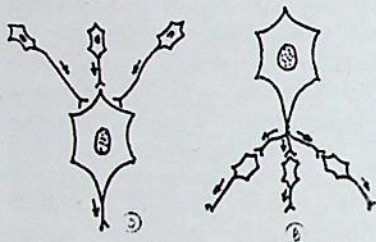
ნებისას, როდესაც აფერენტულ ნერვზე მიყენებული ერთხელობრივი სტიმულის საპასუხოდ ცნს-ში აფერენტული ბოჭკოებით მოდის ერთმანეთის მომდევნო იმპულსების მთელი რიგი. მით უმეტეს ცენტრალურ ნეირონს არ ახასიათებს კვალის ჰიპერპოლარიზაცია, ამის გამო მისი რითმული აგზნების სიხშირე ზოგჯერ 1000-1500 ჰც-ის ტოლია. მოტონეირონების სუბსინაპსური მემბრანა კი არ აქტივდება „სულ ან არაფრის“ კანონით, არ ახასიათებს რეფრაქტურობა, აღმოცენდება ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი ანუ კვალის ჰიპერპოლარიზაცია. რაც ნიშნავს აგზნებადობის დაქვეითებას, იგი განმეორებით არ აიგზნება. ამიტომ მოტონეირონი პერიფერიაზე აგზნებას დაბალი რითმით აგზავნის, რითაც იგი იცავს პერიფერიას.

აგზნების ირადიაცია. რეცეპტორების ხანგრძლივი და ძლიერი გაღიზიანებისას წარმოქმნილ იმპულსებს შეუძლიათ ააგზნონ არა მარტო მოცემული რეფლექსის ცენტრის ნეირონები და შესაბამისად აგზნების პროცესი ვრცელდება სათანადო რეფლექსურ რკალში, არამედ გადადის სხვა ცენტრალურ ნეირონებზე, ვრცელდება მათ რეფლექსურ რკალებში, საბოლოოდ შეიძლება მოიცვას მთელი ზურგის ტვინი ამ მოვლენას ეწოდება აგზნების ირადიაცია. ამ ფენომენს საფუძვლად უდევს ის გარემოება, რომ სხვადასხვა ცენტრების ნეირონები ურთიერთშორის დაკავშირებული არიან კონტაქტური ნეირონებით, რომლებითაც ხდება აგზნების გავრცელება. ირადიაციის საზღვრები დამოკიდებულია ცნს-ის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, რაც უფრო მაღალია იგი და ძლიერია გაღიზიანება მით ფართოა ირადიაციის საზღვრები. ამ პროცესს განაპირობებს აგრეთვე ცნს-ის სტრუქტურული საფუძველი და მისი კოლატერალური შისტემა.

კონვერგენცია. ცნს-ში სხვადასხვა აფერენტული ბოჭკოებით მოსულ იმპულსებს შეუძლიათ თავი მოიყარონ (კონვერგირდნენ) ერთსა და იმავე შუამდებარე და ეფექტორულ ნეირონებთან. ნერვული იმპულსების კონვერგენცია აიხსნება იმით, რომ ცნს-ში თითოეული ნეი-

რონის სხეულზე და დენდრიტებზე ბოლოვდება მრავალი სხვა ნერვული უჯრედების აქსონები. განსაკუთრებით დამახასიათებელია კონვერგენცია ქერქვეშა ბირთვების დივიზიონის ქერქის ნეირონებისათვის.

დივერგენცია. ნეირონის თავისებურებას დაამყაროს მრავალრიცხოვანი სინაპსური კაშირი სხვადასხვა ნერვულ უჯრედთან, ეწოდება დივერგენცია. სწორედ დივერგენციის პროცესის შედეგად ერთ და იგივე ნერვულ უჯრედს შეუძლია მონაწილეობა მიიღოს სხვადასხვა ნერვულ რეაქციებში და კონტროლი გაუწიოს მრავალრიცხოვან სხვა ნეირონებს, ხოლო თითოეულ ნეირონს შეუძლია უზრუნველყოს იმპულსების გადანაწილება, რის შედეგადაც ვითარდება აგზნების ირადიაცია (სურ. 38).



სურ. 38. კონვერგენციის (ა) და დივერგენციის (ბ) სქემატური გამოსახულება.

ოკლუზია (დახშობა) მდგომარეობს იმაში, რომ აფერენტული ბოჭკოების ორი ჯგუფის ერთდროული გაღიზიანებისას, რომელთაგან თითოეული იწვევს კუნთის ძლიერ რეფლექსურ შეკუმშვას, აღმოცენდება ეფექტი, რომელიც თავისი სიდიდით ნაკლებია ცალ-ცალკე აღებულ ამ რეფლექსების სიდიდეთა არითმეტიკულ ჯამზე.

ნერვული ცენტრების ნორმალურ მოქმედებაში სივრცობრივი სუმაცია და ოკლუზია მუდმივად ენაცვლებიან ერთმანეთს, ხდებიან ხან მეტად, ხან ნაკლებად გამოხატულნი ურთიერთმოქმედ აფერენტულ გაღიზიანებათა ძალისაგან დამოკიდებულებით: მათი სუსტი ძალის გამოყენებისას ელინდება სუმაცია, ძლიერი გაღიზიანებისას კი - ოკლუზია.

რეფლექსური შემდეგმოქმედება. რეფლექსური აქტების ხანგრძლივობა მეტია ვიდრე გალიზიანების დრო, ვინაიდან აგზნება ნერვულ ცენტრებში რჩება გარკვეული დროის განმავლობაში გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ. ამ მოვლენას ეწოდება რეფლექსური შემდეგმოქმედება და მას უკავშირებენ რეფლექსურ ცენტრის ჩაკეტილ ნეორონულ წრეებში ნერვული იმპულსების ცირკულაციას. წრიული კავშირების არსებობის მეოხებით შესაძლებელია აგზნების ხანგრძლივი ცირკულაცია ანუ რევერბერაცია ნერვულ ცენტრში მანამდე, სანამ არ მოხდება ერთ-ერთი სინაპსის დაღლა ან ნეორონების აქტივობა არ შეწყდება შემაკავებელი იმპულსის მოსვლით. აგზნების რევერბერაცია იწვევს შუამდებარე ნეორონებისა და მოტონეორონების მრავალჯერად რითმულ აგზნებას. ამიტომ რეფლექსის გამომწვევი გამღიზიანებლის შეწყვეტის შემდეგაც გრძელდება რეფლექსის გამოვლინება ანუ რეფლექსური შემდეგმოქმედება

ცნს-ის აგზნებადობის ცვლილება. ცნს-ის ყველაზე უფრო ზოგად მახასიათებელს წარმოადგენს უნარი აგზნებადობის ცვლილებისა სხვადასხვა გამღიზიანებლის მოქმედებისა და ორგანიზმის მდგომარეობასთან დაკავშირებით. ნერვული ცენტრების შეგუებადობასა და მათი ფუნქციური მნიშვნელობის ცვალებადობას **პლასტიკურობა ეწოდება.** ეს თვისება საშუალებას აძლევს ცნს-ს შეასრულოს თავისი მთავარი როლი ორგანიზმის ფუნქციების რეგულაციაში.

ცნს-ს ნივთიერებათა ცვლის ძალიან მაღალი დონე აქვს, რის გამოც მცირეოდენი ცვლილებაც კი იწვევს მისი ფუნქციური მდგომარეობის შეცვლას. განსაკუთრებით მგრძობიარეა ცნს ჟანგბადის ნაკლებობის მიმართ, ვინაიდან იგი 20-ჯერ უფრო მეტ ჟანგბადს მოიხმარს, ვიდრე კუნთები. ტვინის სისხლით მომარაგების ხანმოკლე დარღვევაც კი (სპაზმის ან წნევის დაქვეითების გამო) იწვევს გონების დაკარგვას. გულის წასვლას, თავის დროზე მიღებულ ზომებს ავადმყოფი გამოყავს ამ მდგომარეობიდან.

სინაპსების არსებობა, ნივთიერებათა ცვლის მაღა-

ლი დონე და ქემორეცეპტორების არსებობა განაპირობებს ცნს-ის მაღალ მგრძობელობას ქიმიურ გამაღიზიანებლების მიმართ. სხვადასხვა ენდოგენური (ჰორმონები, მეტაბოლიზმის პროდუქტები და სხვა) და ეგზოგენური (შხამები, წამლები და სხვა) ნივთიერებები შერჩევითად მოქმედებენ ცნს სხვადასხვა უბნებზე აგზნების და შეკავების პროცესების გაძლიერების თუ შესუსტების სახით.

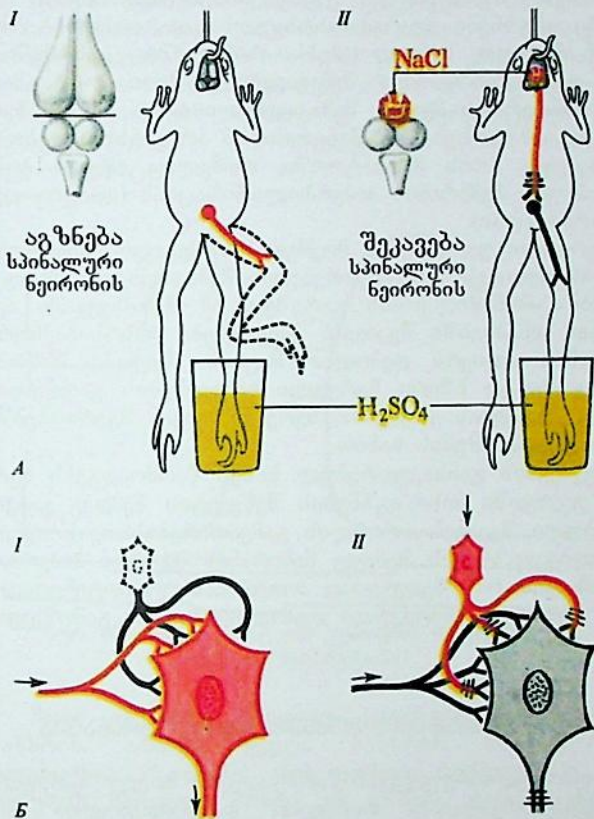
შეკავება ცნს-ში. ცენტრალური შეკავების მოვლენა აღმოაჩინა ი. სენენოვმა. ექსპერიმენტების საფუძველზე სენენოვი მივიდა დასკვნამდე, რომ ბაყაყის ტვინის მხედველობის ბორცვების უბანში არსებობს ნერვული ცენტრები, რომლებიც შემაკავებელ გავლენას ახდენენ სპინალურ რეფლექსებზე. (სურ. 39).

სენენოვის ექსპერიმენტის არსი მდგომარეობს შემდეგში: თუ ბაყაყს მხედველობის ბორცვების განაკვეთზე დავადებთ სუფრის მარილის კრისტალს, ან ტვინის ამ მიდამოს მივაყენებთ სუსტ ელექტრულ გაღიზიანებას, რეფლექსის ფარული დრო მკვეთრად ხანგრძლივდება.

სენენოვის შემდეგ მრავალი მკვლევარის მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ ცნს-ის ყველა განყოფილების მოქმედებაში შეკავება მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამასთან ნაჩვენები იყო, რომ შეკავება მიიღება არა მარტო ნერვული ცენტრების გაღიზიანებისას, არამედ რეფლექსურადაც რეცეპტორულ აპარატზე ზემოქმედების გზით.

მრავალი სხვა გამოკვლევების შედეგად დადგინდა, რომ თუ ერთდროულად გაღიზიანდება ორი ან რამოდენიმე რეცეპტორთა ჯგუფი, ე.ი. თუ ცნს-ში მიემართება იმპულსები სხვადასხვა რეცეპტორებიდან, მაშინ ძლიერი გაღიზიანება დომინანტის პრინციპით თრგუნავს სუსტს და რეფლექსი ამ უკანასკნელზე შეკავდება. ამგვარად თვით შეკავების პროცესი მჭიდროდ არის დაკავშირებული აგზნების პროცესთან.

ცნს-ში შეკავების რამდენიმე სახეა, რომელთაც აქვთ სხვადასხვა ბუნება და ლოკალიზაცია.



სურ. 39 სეჩენოვისეული შეკავება

სადღეისოდ დადგენილია, რომ როგორც ზურგის ისე თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში აგზნებად ნეირონებთან ერთად არსებობენ აგრეთვე ე.წ. შემაკავებელი

ნეირონები ანუ რენშოუს უჯრედები. ამ ნეირონების აქსონები ამგზნები უჯრედის სხეულსა და დენდრიტებზე ქმნიან ნერვულ დაბოლოებებს, რომლებშიც გამოიშვება განსაკუთრებული შემაკავებელი მედიატორი (მაგ. გამა-ამინოთეროს მჟავა). შემაკავებელი და ამგზნები ნეირონების იმპულსები ერთმანეთისაგან არ განსხვავდებიან, განსხვავება არის მედიატორში, რომელიც იწვევს პოსტსინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას (და არა დეპოლარიზაციას).

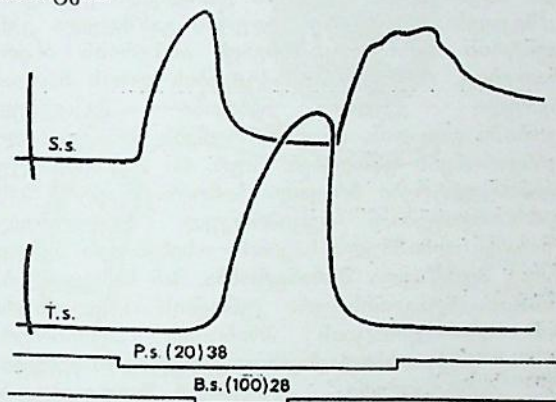
ნერვული უჯრედების მოქმედების შეკავება შეიძლება განხორციელდეს განსაკუთრებული შემაკავებელი სტრუქტურების მონაწილეობის გარეშეც. ამ შემთხვევაში აგზნებად სინაპსებში შეკავება ვითარდება პოსტსინაპსური მემბრანის ძლიერი დეპოლარიზაციის შედეგად მასთან მოსულ მეტად ხშირი ნერვული იმპულსების გავლენით. მსგავს შეკავებას ვხვდებით ნერვ-კუნთოვან შეერთებებში ევდენსკის პესიმუმის სახით.

შეკავების განსაკუთრებულ სახეს წარმოადგენს ნერვულ უჯრედში მისი აგზნების შეწყვეტის შემდეგ განვითარებული შეკავება, რომლის განვითარებისათვის აუცილებელია აგზნების შემდეგ მემბრანის ძლიერი ჰიპერპოლარიზაცია, რის შედეგადაც პოსტსინაპსურ პოტენციალს აღარ შეუძლია კრიტიკული დეპოლარიზაციის გამოწვევა.

ნერვული სისტემის მოქმედების კოორდინაცია

თითოეული რეფლექსი წარმოადგენს მთელი ნერვული სისტემის რეაქციას, რომელიც დამოკიდებულია მის მდგომარეობაზე მოცემულ მომენტში და ნერვულ ცენტრებში ურთიერთობათა ერთობლიობაზე. ნეირონების ურთიერთმოქმედებას და ამის შესაბამისად ცნს-ში ნერვული პროცესების ერთობლიობას, რომელიც უზრუნველყოფს მათ შეთანხმებულ მოქმედებას, ეწოდება კოორდინაცია. კოორდინაცია მიიღწევა გარკვეული ცენტრების აგზნებით და სხვა ცენტრების შეკავებით.

ცნს-ში აგზნების ფართო გავრცელებას (ირადიაციას) და შესაბამისად კოორდინაციული პროცესების განხორციელებას განაპირობებს ცნს-ში კოლატერალური სისტემის არსებობა. სწორედ ამ სისტემის წყალობით აგზნება აღწებს როგორც სინერგისტული ისე ანტაგონისტური რეფლექსური რკალების საკოორდინაციო აპარატებს.



სურ. 40. ანტაგონისტური კუნთების რეციპროკული ინერვაცია (შერინგტონი)

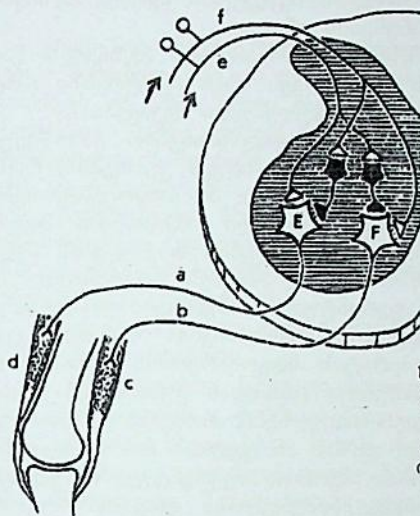
მათი აგზნების შედეგად გააქტივდება არა ერთი სახსრის, არამედ ყველა სახსრის სინერგისტული რეფლექსის რკალები, რის გამოც მოქმედებაში მოვა კიდურის მხოლოდ მოხრა ან გაშლა, ხოლო ანტაგონისტური რეფლექსური რკალების საკოორდინაციო აპარატებში განვითარდება შეკავება. (სურ.40) ამრიგად, კოლატერალური სისტემა და აგზნების ირადიაციის მოვლენა დადებითი შენაძენია ფილოგენეზის პროცესში. ასევე მნიშვნელოვანი შენაძენია ირადიაციის შემზღვეველი, მისი საწინააღმდეგო პროცესი შ ე კ ა ე ე ბ ა.

რეფლექსების უმრავლესობა საკმაოდ რთულია და

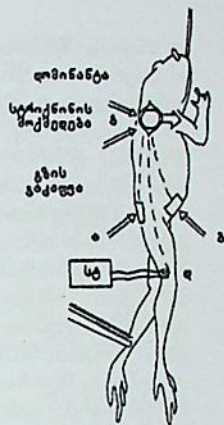
მათი კოორდინაციისათვის ცნს გააჩნია გარკვეული მექანიზმები. მათ მიეკუთვნება: რეციპროკული შეკავება, დომინანტის პრინციპი, ცენტრების სუბორდინაცია, საერთო საბოლოო გზის პრინციპი, უკუკავშირის პრინციპი და ზოგადი შეკავების პრინციპი.

რეციპროკული შეკავება, მდგომარეობს იმაში, რომ ერთი კიდურის კუნთების შესაბამისი მომხრელი ცენტრის აგზნებისას ხდება იმავე კიდურის გამშლელი კუნთების ცენტრის შეკავება და მეორე კიდურის გამშლელი კუნთების ცენტრის აგზნება. ამრიგად, არსებობს ისეთი კოლატერალებიც, რომელთა გააქტივების დროს მათთან დაკავშირებული ყველა ნეირონი შეკავებულ მდგომარეობაში გადადის. ასეთ ნეირონებს შემაკავებელს ანუ ინტერნეირონებს უწოდებენ. (სურ. 41) ანტაგონისტური კუნთების ცენტრები მრავალი სამოძრაო აქტის შესრულებისას იმყოფებიან რეციპროკულ (შეუღლებულ) მდგომარეობაში. აღნიშნული საკითხი ი.სენჩენოვის შემდეგ მრავალმხრივ შეისწავლა **შერინგტონმა**, მან ჩამოაყალიბა ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის პრინციპი: *„ნებისმიერი რეფლექსური რეაქციის დროს ერთი ფუნქციური ჯგუფის კუნთების ცენტრალური აგზნება შეუღლებულია ანტაგონისტური კუნთების ცენტრალურ შეკავებასთან.*

დომინანტის პრინციპი ფორმულირებული იყო **უხტომსკის** მიერ, როგორც ნერვული ცენტრების მუშაობის ძირითადი პრინციპი. ამ პრინციპის მიხედვით ნერვული სისტემის, როგორც ერთი მთლიანის მოქმედებისათვის ორგანიზმის არსებობის ბუნებრივ პირობებში, დამახასიათებელია აგზნების დომინანტური, ე.ი. გაბატონებული კერების არსებობა, რომლებიც შეცვლიან და თითქოს იქვემდებარებენ ყველა სხვა ნერვული ცენტრების მუშაობას (სურ. 42).



სურ. 41. რეციპროკული ინერვაციის სქემა



სურ. 42. დომინანტის პრინციპი (უხტომსკით) აღნიშვნები:

გ - წინა კიდურების მოხრის ცენტრების დომინანტა (სტრიქინის აპლიკაციისას), ა, ბ, გ - რეცეპტორული ველები, რომელთა გაღიზიანება აღიიერებს დომინანტას

მაგალითად, თუ ცხოველს ყლაპვის აქტის წინა მომენტში გაუღიზიანებთ დიდი პემისფეროების ქერქის მოტორულ წერტილებს, რომელთა გაღიზიანება ჩვეულებრივად იწვევს წინა კიდურის მოხრას, ასეთ პირობებში კიდურის მოძრაობა აღარ აღმოცენდება, ხოლო მის ნაცვლად ჩქარდება და ძლიერდება ყლაპვა.

ცხოველების და ადამიანის არსებობის ბუნებრივ პირობებში დომინანტი მოიცავს რეფლექსების დიდ სისტემებს - ასე აღმოცენდება კვებითი, სასქესო, თავდაცვის და სხვა სახის დომინანტები. ეს ფაქტი მიუთითებს იმაზე, რომ ყლაპვის ცენტრის რეფლექსური აგზნება ძირფესვიანად ცვლის შიდაცენტრალურ ურთიერთობებს.

აგზნების დომინანტური კერა ხასიათდება შემდეგი ძირითადი თვისებებით: I. მომატებული აგზნებადობით; 2.

აგზნების მდგრადობით; 3. აგზნებათა სუმაციის უნარით; 4. ინერციით, ე.ი. სტიმულის შეწყვეტის შემდეგ აგზნების ხანგრძლივად შენარჩუნების უნარით.

რომელიმე ცენტრში დომინანტური აგზნების წარმოქმნას ყოველთვის თან სდევს სხვა ცენტრებში ცოტა თუ მეტად გამოხატული შეუღლებული შეკავება.

უკუკავშირის პრინციპი. გაღიზიანებით გამოწვეულ ყველა მამოძრავებელ აქტს თან სდევს კუნთების, მყესების და სახსრის რეცეპტორების - პროპრიოცეპტორების აგზნება, რომლებიდანაც ნერვული იმპულსები მიდიან ცნს-ში. ორგანოების და ქსოვილების მოქმედების შედეგად ორგანიზმში წარმოქმნილ მსგავს აფერენტულ იმპულსებს მეთრადი აფერენტული იმპულსები ეწოდება. ეს იმპულსები განუწყვეტლივ ატყობინებენ ნერვულ ცენტრებს სამოძრაო აპარატის მდგომარეობის შესახებ და ამ სიგნალების საპასუხოდ ცნს-იდან კუნთებთან მოდის ახალი მამოძრავებელი იმპულსები, რომლებიც ჩართავენ მოძრაობის მომდევნო ფაზას ან ცვლიან მას მოქმედების პირობების შესაბამისად. მეორად აფერენტულ იმპულსებს - უკუკავშირებს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება როგორც სომატური ისე ვეგეტაციური ფუნქციების შეგუებაში გარკვეულ მოთხოვნილებათა შესაბამისად.

უკუკავშირი, ეს არის კავშირი სისტემის გამოსავალზე; მისი საშუალებით ხდება „თვალყურის დევნება“ სისტემის მდგომარეობაზე. იგი ჩაირთვება მაშინ, როდესაც სისტემის მდგომარეობაში გამოჩნდება გადახრა საჭირო პარამეტრებიდან. ამ პრინციპით მომუშავე მექანიზმები ფართოდ გამოიყენება ორგანიზმში. არსებენ უარყოფით და დადებით უკუკავშირს.

დადებითი უკუკავშირის ჩართვისას აღმოცენებული პროცესი ძლიერდება და ინარჩუნებს მუდმივობას.

უარყოფითი უკუკავშირები უფრო ფართოდ არის გავრცელებული ცოცხალ ორგანიზმში. იგი წარმოადგენს აუცილებელ ელემენტს ორგანიზმის ჰომეოსტაზისათვის. ამ პრინციპით ხდება მრავალი სასიცოცხლო მაჩვენებლის რეგულირება (სისხლში შაქრის დონე, არტერიული წნევის რეგულაცია და სხვა).

რეზოლუციის რეკალის ნაწილთა როლი რეზოლუციის კოორდინაციაში

ერთი ნებისმიერი რეცეპტორული ფარგლის გაღიზიანების შემთხვევაშიც კი ორგანიზმის საპასუხო რეაქცია არასოდეს არ არის ერთი მარტივი რეფლექსით წარმოდგენილი. იგი მეტნაკლებად რთული აქტია, რომელიც განპირობებულია რამდენიმე რეფლექსური რეკალის ერთდროული ან მიმდევრობითი გააქტივებით. შემადგენელი მარტივი რეფლექსები ისეა ერთმანეთთან შეთანხმებული, რომ მთლიანი რეაქცია მიზანშეწონილ აქტს წარმოადგენს და ემსახურება ორგანიზმის გარკვეული მოთხოვნილებების დაკმაყოფილებას.

რეკალის ნაწილთა როლი კოორდინაციაში მტკიცდებოდა შემდეგი ფაქტებით:

1. რეცეპტორთა სპეციფიკურობის გამო, განსხვავებული მოდალობის გამღიზიანებელი სხეულის ერთი და იგივე უბნიდან სხვადასხვა სახის რეფლექსს იწვევს და ყოველი მათგანი კოორდინაციულ ხასიათს ატარებს. აქედან გამომდინარე, შეიძლებოდა გვეფიქრა, რომ რეფლექსთა კოორდინაციაში გადაშვევები მნიშვნელობა სწორედ რეცეპტორებს აქვს. მაგრამ ამ დაშვებას შემდეგი ფაქტი ეწინააღმდეგება: თუ მიმღები ველიდან გამომავალ მგრძნობიანე ნერვს გადავჭრით ან ამით გავთიშავთ რეცეპტორულ უბანს, დარჩენილი აფერენტული ნერვის გაღიზიანებით გამოწვეული რეფლექსი ისეთივე კოორდინირებული იქნება, როგორც თვით რეცეპტორული ფარგლის გაღიზიანების შემთხვევაში.

ამრიგად, გამოწვეული რეფლექსის კოორდინაციისთვის რეცეპტორულ აპარატს არავითარი მნიშვნელობა არ აქვს.

2. ზურგის ტვინის რეფლექსური რეაქციის კოორდინაციული ხასიათი შენარჩუნებულია იმ შემთხვევაშიც, როცა რეფლექსური რეკალიდან გამოსთიშულია მგრძნობიარე ნეირონის სხეული. კერძოდ, თუ გადავჭრით ზურგის ტვინის დორსალურ ფესვს და ელექტრულად გავაღიზიანებთ მის ცენტრალურ მონაკვეთს, გამოწვეული რეფლექსი

სური რეაქცია სავსებით კოორდინირებული ხასიათის იქნება. მაშასადამე, ზურგის ტვინის რეფლექსების კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არ აქვს არც მგრძობიარე ნეირონის სხეულებს, რომლებიც განლაგებულია მალთაშუა კვანძებში.

3. რეფლექსთა კოორდინაციაში მამოძრავებელი და შუამდებარე ნეირონების ხვედრითი როლის გასარკვევად მიმართავენ ისეთი ფარმაკოლოგიური ნივთიერების გამოყენებას, რომელიც იწვევს უჯრედის ფუნქციური მდგომარეობის შეცვლას. ზურგის ტვინის 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 გაუღწეოთილი იქნება სტრიქინინის 0,1%-იანი ხსნარით, მაშინ სტრიქინინი დიფუზიით შეაღწევს რა რუხი ნივთიერების დორსალურ რქაში, პირველ რიგში იმოქმედებს მხოლოდ შუამდებარე ნეირონებზე. ამას თან მოჰყვება სათანადო რეფლექსის მნიშვნელოვანი გაძლიერება, მაგრამ მისი კოორდინაციული ხასიათი არ დაირღვევა.

4. თუ სტრიქინინით დასველებულ ქაღალდს ზურგის ტვინის ვენტრალურ ზედაპირზე მოვათავსებთ, მაშინ სტრიქინინი რუხი ნივთიერების ვენტრალურ რქამდე შეაღწევს და იმოქმედებს აქ განლაგებულ მოტონეირონებზე. ასეთ პირობებში არამარტო გაძლიერდება სათანადო რეფლექსი, არამედ შეიკუმშება სხვა, მათ შორის ანტაგონისტური კუნთებიც. მაშასადამე, დაირღვევა კოორდინაცია.

შეიძლება დავასკვნათ, რომ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციისათვის მოტონეირონებს გადამწყვეტი მნიშვნელობა არ აქვს და რომ წამყვანი როლი შუამდებარე ნეირონებს ეკუთვნის.

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

ყველა რეფლექსს საკუთარი საკოორდინაციო აპარატი გააჩნია, რომელსაც ზურგის ტვინში განსაზღვრული სემინტური მდებარეობა უჭირავს და რომელიც 1778 წელს იტალიურმა სპალანცანიმ აჩვენა.

მამოძრავებელი ნეირონების აგზნების მქანისი

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ცალკეული უჯრედების აგზნებისა და შეკავების ელექტრული კორელატების რეგისტრაცია და მათი იონური მექანიზმების შესწავლა შესაძლებელი გახდა მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ნეიროფიზიოლოგიური კვლევის პრაქტიკაში შემოვიდა მიკროექტროდული 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 (დაიამტრი 100 მკმ-ს აღწევს), ხოლო მეორე მხრივ, შედარებით ადვილია მისი იდენტიფიცირება ანუ იმის გარკვევა, რომ საქმე გვაქვს მართლაც მამოძრავებელ ნეირონთან.

ნორმალურ ორგანიზმებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ხდება ნერვული იმპულსების ზეგავლენით, რომლებიც მასზე მოქმედებს დორსალური ფესვის აფერენტული ბოჭკოებით, შუამდებარე ნეირონების აქსონებით ან ტვინიდან ჩამომავალი ბოჭკოებით. ყველა შემთხვევაში მოტონეირონების აგზნება, ძირითადად, ერთი და იგივე კანონზომიერებით ვითარდება.

მამოძრავებლები ნეირონის მთელ ზედაპირზე (გარდა აქსონისა), განლაგებულია მრავალი სინაპსი. დადგენილია, რომ თითოეულ მოტონეირონს 6 ათასამდე აქსოსომატური და აქსოდენტრიტული სინაპსი აქვს. ზოგიერთი მათგანი უჯრედის აგზნებას იწვევს, ზოგი კი - შეკავებას.

შესწავლის შედეგად გაირკვა, რომ ცენტრალური სინაქსების შემთხვევაში პრესინაქსური დაბოლოებები სინაქსურ ბუშტუკებს შეიცავს. პოსტსინაქსური მემბრანის გარკვეული უბნები (კერძოდ, სუბსინაქსური მემბრანა) ელექტრულად აუგზნებადია, მაგრამ მაღალ მგრძობელობას იწუნს სპეციფიკური ქიმიური ნივთიერების მიმართ. პოსტსინაქსური მემბრანის გააქტივება არ ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით. ე.ი. არ ახასიათებს გაღიზიანების ზღურბლი, იგზნება ლოკალურად და გრადუალურად და არ გადადის რეფრაქტურულ მდგომარეობაში. მაშასადამე, მოტონეირონების სუბსინაქსური მემბრანა, თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით, ძლიერ წააგავს ჩონჩხის კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას, ე.ი. ტიპური „ქიმიური“ მემბრანაა.

ბუნებრივ პირობებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ტრანსსინაქსურად ხდება და თანაც ქიმიური მექანიზმით: პრესინაქსიდან გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება - ტრანსმიტერი, რომელიც მოქმედებს მოტონეირონის პოსტსინაქსურ მემბრანაზე და სათანადო ეფექტს იწვევს. ცენტრალურ სინაქსებში ტრანსმიტერის როლს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება ასრულებს. იგი შეიძლება იყოს - აცეტილქოლინი, ნორადრენალინი, გლუტამინის მჟავა, გლიცინი, გამა-ამინოთერბოსმჟავა და სხვ.

ექსპერიმენტის პირობებში მამოძრავებელი უჯრედების აგზნება შეიძლება გამოვიწვიოთ სათანადო სეგმენტის როგორც დორსალური, ისე ვენტრალური ფესვის გაღიზიანებით. დორსალური ფესვის გაღიზიანების შემთხვევაში ნერვული იმპულსი მოტონეირონს მიაღწევს მგრძობიარე ან შუამდებარე ნეირონის აქსონით და სინაქსის საშუალებით იმოქმედებს მასზე. მოტონეირონის აგზნებას, რომელიც ასეთი გზით გამოიწვევა, **ორთოდრომულს** უწოდებენ ვენტრალური ფესვის გაღიზიანების შემთხვევაში აგზნების ტალღა წარმოიშობა თვით მოტონეირონის არეში. აქედან იგი გავრცელდება როგორც პერიფერიულად (კუნთებისაკენ), ისე ნეირონის სხეულისაკენ. ვინაიდან უჯრედის სხეულის მემბრანა უწყვეტად გრძელ-

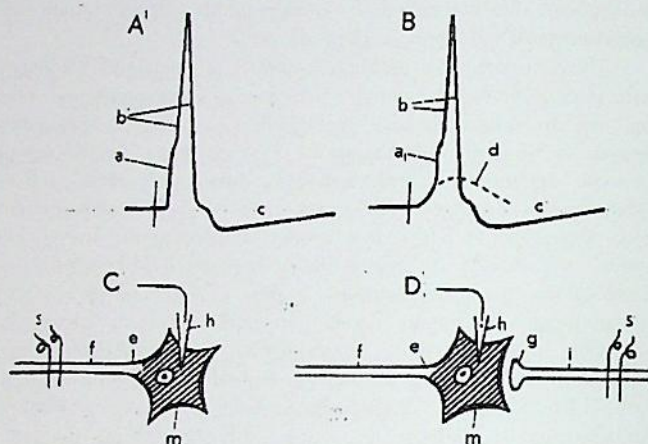
დება აქსონის მემბრანაში, აგზნების ტალღა აქსონიდან უჯრედის სხეულზე გადავა იგივე მექანიზმით, როგორც ეს ხდება აქსონის მეზობელ უბნებს შორის. ე.ი. არასინაპსურად. მოტონეირონის გააქტივების ამგვარ ტიპს ანტიდრომული უწოდებენ. (სურ.43 A)

მოტონეირონის აგზნების დროს აღიძვრება მოქმედების დენი, რომლის კონფიგურაცია დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა გზით მოხდა უჯრედის გააქტივება. ანტიდრომული აგზნების შემთხვევაში უჯრედშიდა მიკროვლექტროდი აღრიცხავს პოტენციალს, რომელიც ორი კომპონენტისაგან შედგება. პირველი კომპონენტი წარმოდგენილია შედარებით ნელი და მცირე ამპლიტუდის პოტენციალით. თუ რაიმე მიზეზით მოტონეირონის სხეულის აგზნებადობა დაქვეითებულია, მაშინ ანტიდრომულად გავცრელებული აგზნება შეიძლება ვერ შევიდეს სხეულში. ამგვარი ცდებით დამტკიცებულია, რომ ანტიდრომული აგზნების პირველი კომპონენტი აქსონის საწყისი სეგმენტის (სს) აგზნებას შეესაბამება, ხოლო მეორე კომპონენტი (მაღალამპლიტუდიანი პიკი) - სხეულისა და დენდრიტების (სდ) აგზნებას. შესაბამისად, მათ „სს სპაიკს“ და „სდ სპაიკს“ უწოდებენ (სპაიკი პიკოვანი პოტენციალის სინონიმია).

ორთოდრომული აგზნების შემთხვევაში მოტონეირონების მოქმედების დენი უფრო რთულია და 3 კომპონენტს შეიცავს. თავდაპირველად აღირიცხება დაბალი ამპლიტუდის ნელი გადახრა-პოსტსინაპსური პოტენციალი (პსპ), ხოლო შემდეგ ის ორი კომპონენტი, რომელიც დამახასიათებელია ანტიდრომული აგზნებისათვის: „სს სპაიკი“ და „სდ სპაიკი“ (სურ. 43 B).

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

დის სხეულისაკენ.



სურ.43. მოტონეირონის უჯრედშიდა გამოწვეული პოტენციალები
A-ანტიდრომული გააქტივება, B-ორთოდრომული გააქტივება

მოტონეირონებში მოქმედების დენს თითქმის ყოველთვის თან ახლავს ხანგრძლივი დადებითი პოტენციალი. იგი მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას გამოხატავს, რომელიც გავერცელებადი აგზნების შემდეგ ვლინდება. ამიტომაც მას კვალის ჰიპერპოლარიზაციას უწოდებენ. დადებითი პოტენციალის გაჩენა მოტონეირონებში აგზნებადობის დაქვეითებას იწვევს, რის გამოც კვალის ჰიპერპოლარიზაციის პერიოდში გაძნელებულია უჯრედის განმეორებითი აგზნება. სწორედ ამიტომ არის, რომ ბუნებრივ პირობებში მოტონეირონების რიტმული აგზნების სიხშირე შედარებით დაბალია.

შუამდებარე ნეირონების აზნების მძანისმი

აფერენტული იმპულსების ზეგავლენით შუამდებარე ნეირონების გააქტივებაც ქიმიური მექანიზმით ხდება. შუამდებარე ნეირონებში აპსპ-ს ხანგრძლივობა გაცილებით მეტია, ვიდრე მოტონეირონებში. ამის მიზეზია ის რომ, შუამდებარე ნეირონებთან დაკავშირებულია სხვადასხვა დიამეტრის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც აზნებას სხვადასხვა სისწრაფით ატარებს. ამიტომ მგრძნობიარე 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 აზნებას განაპირობებს. უჯრედშიდა მიკროელექტროდების გამოყენებით, ნაჩვენებია რომ შუამდებარე ნეირონებში გავრცელებადი აზნება აქსონის 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, მხოლოდ ქიმიურ მემბრანას შეიცავს. ამ ნეირონების ერთ-ერთ თავისებურებას წარმოადგენს კვალის ჰიპერპოლარიზაციის არარსებობა, რის გამოც უჯრედს შეუძლია მაღალი სიხშირით აიგზნოს. ზოგიერთი შუამდებარე ნეირონის რითმული აზნების სიხშირე 1000-1500 ჰც-ის ტოლია.

სპინალურ ნეირონთა შეკავების მძანისმი

უჯრედშიდა მიკროელექტროდების საშუალებით ეკლსმა დეტალურად შეისწავლა ცენტრალური შეკავების პროცესები და დაადგინა, რომ მოტონეირონის შეკავები-

სათვის გადამწვევტი მნიშვნელობა აქვს Cl^- -სა და K^+ -ის თავისუფალ იონებს. შემაკავებელი სინაპსის გააქტივების დროს პრესინაპსიდან გამოყოფილი ტრანსმიტერი ზრდის სუბსინაპსური მემბრანის განვლადობას Cl^- -სა და K^+ -ის იონების მიმართ. Cl^- -ის დიდი რაოდენობა შედის უჯრედში, ან K^+ გამოდის უჯრედიდან, რის შედეგადაც იზრდება მოსვენების პოტენციალი, ანუ ხდება მემბრანის ჰიპერპოლარიზაცია. ამის შემდეგ, შემაკავებელი მედიატორი სწრაფად იშლება საეცივალური ფერმენტის ზემოქმედებით; მცირდება მემბრანის იონური განვლადობა; უჯრედში შესული Cl^- კვლავ გამოდის უჯრედიდან (ან K^+ შედის უჯრედში) და მემბრანული პოტენციალიც საწყის სიდიდეს უბრუნდება.

მამოძრავებელი ნეირონების შეკაების ფორმები

არჩევნ მამოძრავებელი ნეირონების შეკაების სხვადასხვა ფორმებს, მათ შორის მნიშვნელოვანია პოსტსინაპსური და პრესინაპსური შეკაება

პოსტსინაპსურ შეკაებას იწვევს: 1. ანტაგონისტური რეფლექსის მგრძობიარე ნერვის გალიზიანება (რეციპროკული შეკაება). რეციპროკური შეკაების დროს შსპ მოტონეირონში აღმოცენდება პირდაპირ, ამ ნეირონის წინასწარი აგზნების გარეშე. მსგავსი შეკაება გამოიწვევა მოტონეირონში შესაბამისი კუნთის მყესში არსებული რეცეპტორების გალიზიანებით. პოსტსინაპსური შეკაების ასეთ სახეს *პირდაპირ შეკაებას* უწოდებენ (ლოიდი).

2. 1941 წელს ქართველმა ბერიტაშვილმა და ამერიკელმა რენშოუმ, ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად, აჩვენეს, რომ მოტონეირონების შეკაება შეიძლება არა მხოლოდ ანტაგონისტური რეფლექსის გამოწვევით, არამედ ზურგის ტვინის შესაბამისი ვენტრალური ფესვის გალიზიანებითაც. ასეთ შემთხვევაში მოტონეირონების შეკაება ხდება მათი ანტიდრომული აგზნების შემდეგ. შეკაების ასეთ ფორმას შემდეგი მორფოლოგიური საფუძველი აქვს: თითქმის ყველა მოტონეირონის აქსონს, ზურგის

ტვინიდან ვენტრალურ ფესვში გამოსვლის წინ, გამოეყოფა განსაკუთრებული კოლატერალი. იგი ბრუნდება უკან რუხ ნივთიერებაში და ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება ვენტრალურ რქაში განლაგებულ მცირე ზომის ინტერნეირონებზე. ასეთი ინტერნეირონები ზურგის ტვინში პირველად აღწერა რენშოუმ. ამიტომაც მათ რენშოუს ნეირონები უწოდეს, ხოლო მამოძრავებელი აქსონის კოლატერალს, რომელიც მათ აგზნებას იწვევს - უკუქცევითი კოლატერალი.

რენშოუს უჯრედები განიშუხტება მაღალი სიხშირის რითმული იმპულსებით, რასაც მოტონეირონების ძლიერი შეკალება მოჰყვება. შეკალების ასეთ ფორმას *რენშოუს შეკაებას* ანუ *უკუქცევით თვითშეკაებას* უწოდებენ.

3. რენშოუს უჯრედების ერთი ნაწილი შემაკაებელი სინაპსებით უკავშირდება არა მარტო იმავე მოტონეირონს, რომლის უკუქცევითი კოლატერალით აქტივდება თვითონ, არამედ სხვა მოტონეირონებსაც. ამიტომაც, თუ აგზნების ტალღა უკუქცევითი კოლატერალის გზით ასეთ მოტონეირონებთან მოდის, მაშინ შეკაებას განიცდის არამარტო შესატყვისი მოტონეირონი, არამედ სხვა, მეზობლად განლაგებული მოტონეირონებიც. უკუქცევითი შეკაების ასეთ ფორმას *ლატერალური შეკაება* ეწოდება ზურგის ტვინში პოტსსინაპსური შეკაების ტრანსმიტერი, ძირითადად, ამინომჟავა გლიცინია. თავის ტვინში შემაკაებელი ტრანსმიტერი შეიძლება იყოს: გამა-ამინოუბუტირიკული, ნორადრენალინი, სეროტონინი და სხვ.

პრესინაპსური შეკაება. ნერვული უჯრედის შეკაება შეიძლება მოხდეს, როცა თვითონ ეს უჯრედი შეკაებული არ არის და უჯრედშიგა ელექტროდი არ აღრიცხავს მისი მემბრანის არც ჰიპერპოლარიზაციას და არც დეპოლარიზაციას. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ ასეთი შეკაების დროს გარკვეული ფუნქციური ძვრები ხდება ნეირონზე განლაგებულ ტერმინალურ (სინაპსურ) დაბოლოებებში-პრესინაპსებში, რის გამოც ძნელდება აგზნების გადასვლა პრესინაპსიდან პოსტსინაპსზე ანუ აღნიშნულ ნერვულ უჯრედზე. ასეთ შეკაებას **ეკლსმა** პრესინაპსური შეკაება უწოდა პრესინაპსურ შეკაებას,

ეკლსის მიხედვით, შემდეგი ნერვული სუბსტრატი უდევს საფუძვლად. 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, სენტაგოტაი). ამ სქემის მიხედვით, მგრძობიარე ბოჭკოებით მოსული იმპულსაცია ზურგის ტვინში, ერთი მხრივ სათანადო რეფლექსს გამოიწვევს, ხოლო მეორე მხრივ გააქტიურებს d ნეირონს, რომელიც განიმუხტება გაერცვლებადი აგზნების მაღალსიხშიროვანი რითმით, რაც აქსო-აქსონური სინაპსით ტერმინალური დაბოლოების ხანგრძლივ (150-200მ/წმ) დეპოლარიზაციას იწვევს, შესაბამისად მცირდება პრესინაპსიდან მედიატორის გამოყოფა, რაც აგზნების ტრანსსინაპსურ გადაცემას აფერხებს და რეფლექსური რეაქციის შეკავებას განაპირობებს. პრესინაპსური შეკავება პოსტსინაპსურისაგან განსხვავდება დიდი ხანგრძლივობით – (150-200 მ/წმ).

ელემენტური სინაპსები

ცნობილია, რომ პრესინაპსი პოსტსინაპსიდან გამოყოფილა 20 ნმ-ის სიფართის სინაპსური ნაპრადით. 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 მეზო-

ბელ უჯრედებს შორის ძალიან მჭიდრო მორფოლოგიური კონტაქტი არსებობს. გულის კუნთში, ზოგიერთ გლუვ კუნთში უჯრედები ისე მჭიდროდაა ერთმანეთთან დაკავშირებული, რომ აგზნებას შეუძლია ნებისმიერი მიმართულებით გაგრძელდეს.

აღნიშნული მჭიდრო მორფოლოგიური კონტაქტები ნერვულ უჯრედებს შორისაც არის აღმოჩენილი. ისეთ კონტაქტებსაც შეიცავს, რომელთა შორის ნაპრალი არ აღემატება 2 ნმ-ს (ნაცვლად 20 ნმ-ისა). ასეთი კავშირებისათვის დამახასიათებელია ის, რომ არც ერთი შემაღუნული კომპონენტი არ შეიცავს სინაპსურ ვეზიკულებს. მიუხედავად ამისა, აგზნების გადაცემა ერთი კომპონენტიდან მეორეზე მაინც ხდება. ასეთ სტრუქტურებს ელექტრულ სინაპსებად მიიჩნევენ.

აგზნების ეფაპტური გადაცემა. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ზოგჯერ, ნერვული ბოჭკოები ისე ახლოს გადის ერთმანეთთან ან უჯრედის სხეულთან, რომ ერთ-ერთი მათგანის აგზნების შედეგად, აღძრულ დენს შეუძლია გარკვეული ზეგავლენა მოახდინოს მეორეზე. ასეთ ურთიერთგავლენას გარკვეული ფანქციური მნიშვნელობა შეიძლება ჰქონდეს ნერვული ელემენტების აქტიუობის სინქრონიზაციისათვის (ერთდროული აგზნებისათვის). ნერვული სისტემის ასეთ კავშირებს ეფაპტებს უწოდებენ, ხოლო აგზნების გადაცემის ტიპს - ეფაპტურ გადაცემას.

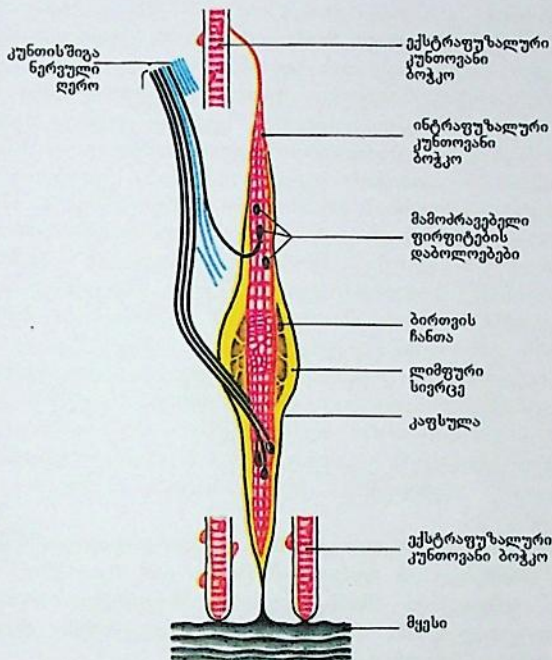
პროპრიოცეპტული რეფლექსები

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 მგრძნობიარე აპარატებია, რომლებიც მოთავსებულია მყესებსა და კუნთებში ბოჭკოებს შორის და გამუდმებით აგზავნის 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 ანუ პატვლარულ რეფლექსს უწოდებენ. ეს რეფლექსი, ზურგის ტვინის ნორმალური აგზნებადობის დროს, ისე ერთგვაროვნად მიმდინარეობს, რომ კლინიკაში მას დიაგნოსტიკურ საშუალებადაც კი იყენებენ. მყესის რეფლექსს უმატვსად გამშლელ კუნთებზე აკვირდებიან, მაგრამ მისი გამოწვევა შესაძლებელია მომხრელ კუნთებზეც.

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 ტვტანური ხასიათისაა, რადგან იგი ცნს-დან მრავალ ნერვულ იმპულსს იღებს სხვადასხვა ფარული პერიოდით. ჩონჩხის კუნთი ორი ტიპის ბოჭკოს შეიცავს, პირველი - ძირითადი და მეორე - თითისტარის ფორმის ე.წ. ინტრაფუხალური ბოჭკოები (სურ. 44).



სურ. 44. კუნთის თითისტარას რეცეპტორი

ზოგადი შეკავების პრინციპი

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ერთი სახსრის ანტაგონისტურ რეფლექსურ რეალებს შორის არსებული ნერვული კავშირების ერთობლიობას შეუძლებელი ანუ რეციპროკული ინერვაცია ეწოდება. ხოლო ნერვულ უჯრედთა შეკავებას, რომელსაც იწვევს ანტაგონისტური რეფლექსური რეალის გააქტივება, - რეციპროკული შეკავება (შე-

რინგტონი).

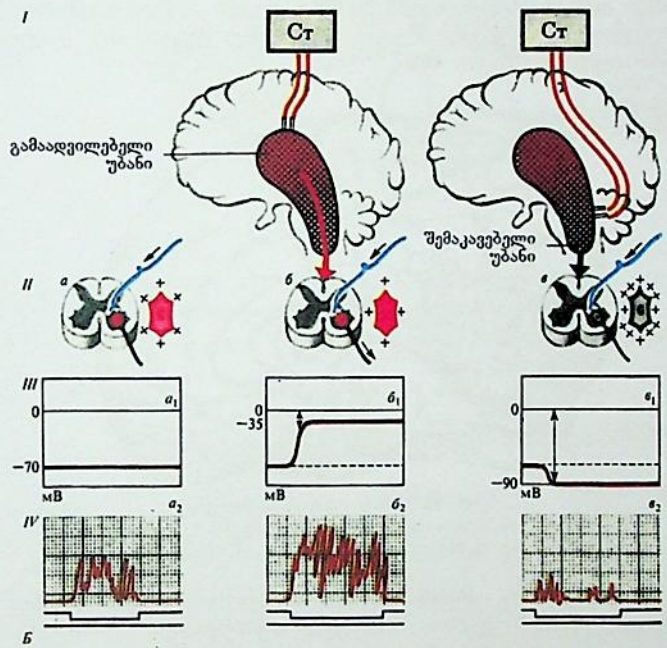
შერინგტონის მიერ მოწოდებული ეს პრინციპი რეციპროკული შეკავების შესახებ საფუძვლად უდევს ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური რეაქციების კოორდინაციას. მაგრამ ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედება გაცილებით უფრო რთულია და ხშირად გულისხმობს თითქმის ყველა სახსრის კუნთების რეფლექსური მოქმედების ერთმანეთთან შეთანხმებას. ასე მაგალითად, სპინალურ კატას თუ გაფულიზიანებთ ერთ-ერთ ღორსალურ ფესვს, რომელიც კუდიდან გამოსულ მგრძობიარე ბოჭკოებს შეიცავს, კუდი გადაიხრება გალიზიანებული ფესვის მხარეზე. ამ რეფლექსის მიმდინარეობის პერიოდში ცენტრალურ შეკავებას განიცდის არა მარტო კუდის ის კუნთები, რომლებიც გალიზიანების საწინააღმდეგო მხარეზეა, არამედ უკანა კიდურის ყველა კუნთებიც: როგორც მომხრელები, ისე გამწელები. მსგავსი ფაქტების საფუძველზე ი. ბერიტაშვილმა 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 (დიფუზური) შეკავების ფონზე.

1936-1937 წლებში ივ. ბერიტაშვილი, ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ მონაცემებზე დაყრდნობით, მივიდა დასკვნამდე, რომ ზოგადი შეკავება წარმოადგენს ტვინის ღეროს იმ სტრუქტურის ფუნქციას, რომელსაც იგი უწოდებდა „ნეიროპილს“. ამასთან, ამ უკანასკნელს შეეძლო ცნს-ზე არა მარტო ზოგადი შემაკავებელი, არამედ ზოგადი ამაგზნებელი მოქმედებაც. ამჟამად ეს სტრუქტურა კარგად არის ცნობილი რეტიკულური ფორმაციის სახელწოდებით. (სურ.45) სამწუხაროდ, ამ საკითხისადმი მიძღვნილი ბერიტაშვილის ოთხი სტატია გამოქვეყნდა „საბ-

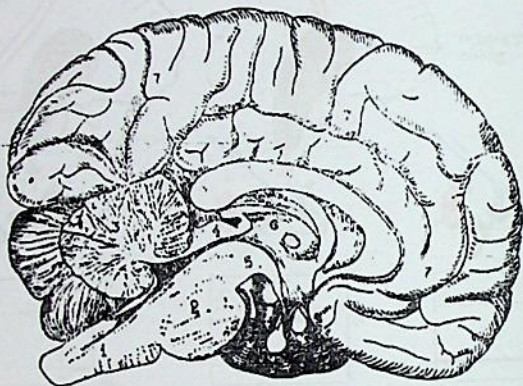
ჯოთა“ ჟურნალებში და მსოფლიო ფიზიოლოგიური სა-
 ზოგადოებისათვის უცნობი დარჩა. 12-13 წლის შემდეგ,
 ბერიტა შვილისაგან დამოუკიდებლად 1949 წელს
 ამერიკელმა კ. მეგუნმა და იტალიელმა ჯ. მორუციმ აღ-
 მოაჩინეს და დეტალურად აღწერეს ეს მოვლენა.



ჯურ. 45. რეტკულური ფორმაციის გამაადვილებელი და
 შემაკაველებელი გავლენა ზურგის ტვინის რეფლექსებზე

V თავი. თავის ტვინი

შემადგენელი ნაწილები. თავის ტვინი - encephalon - მოთავსებულია ქალას ღრუში. თავის ტვინის შემადგენელი ნაწილებია: 1. უკანა ტვინი - Metencephalon (მოგრძო ტვინი, ნათხემი და ვაროლის ხიდი), 2. შუა ტვინი - Mesencephalon, რომლის შემადგენლობაში შედის ოთხკორაკი და ტვინის ფეხები. 3. წინა ტვინი - Prosencephalon, მიეკუთვნება შუამდებარე და საბოლოო ტვინი, ანუ დიდი ჰემისფეროები (სურ. 46).

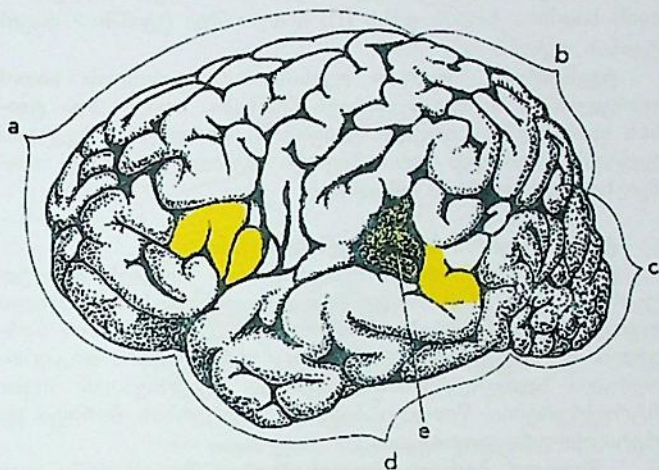


სურ. 46. თავის ტვინის ნაწილები.

1. მოგრძო ტვინი, 2. ვაროლის ხიდი, 3. ნათხემი, 4. ოთხკორაკი,
5. ტვინის ფეხი, 6. მხედველობის ბორცვი, 7. დიდი ჰემისფერო.

ფუნქციური ორგანიზაციის მიხედვით თავის ტვინი იყოფა: ტვინის ღერო, ნათხემი, შუამდებარე ტვინი და დიდი ნახევარსფეროები ბაზალური ბირთვებით.

თავის ტვინის ღერო წარმოდგენილია მოგრძო ტვინით, ვაროლის ხიდით და შუა ტვინით. დიდი ჰემისფეროები ტვინის სხვა ნაწილებთან შედარებით ყველაზე უფრო განვითარებულია. (სურ.47)



სურ. 47. მარცხენა ნახევარსფერო
 a-შუბლის წილი, b - თხემის წილი,
 c-კეფის წილი, d-საფეთქლის წილი, e-ვერნიკეს ზონა

ტვინის ღეროს მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თავის ტვინის ღერო სამი განყოფილებისაგან შედგება: მოგრძო ტვინი (a), ვარდის ხიდი (b) და შუა ტვინი (c) (სურ.48) ღეროს განივ განაკვეთზე ორ ნაწილს არჩევენ. დორსალურად მოთავსებულია ფილოგენეზურად ყველაზე ძველი სტრუქტურა - ტემპენტუმი (სახურავი). იგი მთელ სიგრძეზე გასდევს ტვინის ღეროს და დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეულებს, რომლებიც გროვებად ანუ ბირთვებადაა შეჯგუფული. ტვინის ღეროს ვენტრალური ნაწილი შეიცავს საბოლოო ტვინიდან ჩამომავალ გრძელ ნერვულ ბოჭკოებს (კორტიკოსპინალურ გზებს). ეს ბოჭ-

კოები მოგრძო ტვინში ქმნის ე.წ. პირამიდებს (ე), ვაროლის ხილში - ხიდის ფეხს (ფ), ხოლო შუა ტვინში - თავის ტვინის ფეხებს (გ).

ტეგმენტუმს, მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდის ფარგლებში, ზემოდან ფარავს ნათხემი, ხოლო შუა ტვინის ფარგალში - თხელი ტვინოვანი ფირფიტა - ტექტუმში. ტექტუმს ზემოდან ორი წყვილი შემაღლება აქვს, რომელსაც ოთხგორაკს უწოდებენ.

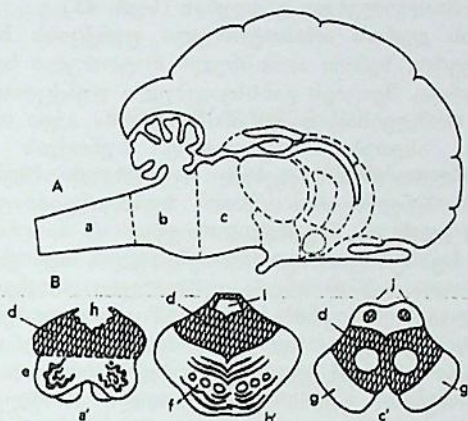
ტვინის ღეროს მამოძრავებელი ცენტრები.

ტვინის ღერო დიდი რაოდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს, რომლებიც სხვადასხვა სასიცოცხლო ფუნქციებს ემსახურება. მათგან მნიშვნელოვანია ის ნერვული სტრუქტურები, რომლებიც უშუალოდ დაკავშირებული ზურგის ტვინის მოტორულ რეაქციებთან. ასეთი სტრუქტურებია: წითელი ბირთვი, დეიტერსის ბირთვი და რეტიკულური ფორმაცია.

წითელი ბირთვი მოთავსებულია შუა ტვინში ოთხგორაკის დონეზე. ამ ბირთვის ნეირონების გრძელი აქსონები ეშვება ზურგის ტვინისაკენ და ქმნის გადაჯვარედინებულ (კონტრალატერალურ) მოტორულ გზას რუბროსპინალური ტრაქტის სახით, რომელიც ზურგის ტვინში უკავშირდება მომხრელ მოტონეირონებს.

დეიტერსის ბირთვი მოთავსებულია მოგრძო ტვინში. ბირთვის ნეირონის აქსონები ეშვება ზურგის ტვინისაკენ იმავე მხარეზე (იპსილატერალურად) და ქმნის ექსტრემალსპინალურ ტრაქტს, რომელიც ზურგის ტვინში უკავშირდება გამწვლევი კუნების მოტონეირონებს.

რეტიკულური ფორმაციის ნეირონები განლაგებულია ტვინის ღეროს მთელ სიგრძეზე. მათი აქსონები და დენდრიტები ისეა ერთმანეთში გადახლართული, რომ ქმნის ბადისებურ სტრუქტურას. ამიტომ უწოდეს მას რეტიკულური ფორმაცია (რფ). რფ-ის ნეირონთა აქსონები ვრცელდებიან როგორც ამავალი მიმართულებით ქერქისაკენ, ისე დამავალი მიმართულებით - ზურგის ტვინისაკენ. კერძოდ, ვაროლის ხიდიდან ქმნის იპსილატერალურად დადმავალ მედიალურ რეტიკულოსპინალურ გზას;



სურ. 48.

A - თავის ტვინი საგიტალურ პრილში:

a - მოგრძო ტვინი, b - ვაროლის ხიდი, c - შუა ტვინი.

B - ტვინის ღეროს აგებულება ფრონტალურ პრილში:

a' - მოგრძო ტვინი, b' - ვაროლის ხიდი, c' - შუა ტვინი.

d - პირამიდები, f - ხიდის ფეხი, g - ტვინის ფეხები,

e - ტემენტუმი, h - რომბისებრი ფოსო, i - სილვიუსის წყალსადენის სანათური, j - ტექტუმი ოთხკორაკით.

ხოლო კონტრალატერალურ მხარეზე მოგრძო ტვინიდან ქმნის ლატერალურ რეტიკულოსპინალურ გზას. შუა ტვინიდან კი რფ-ის ნეირონთა აქსონები აღმავალი გზით აღწევს ქერქისაკენ. 1949 წელს ამერიკელმა მეგუნომ და იტალიელმა მორუციმ გამოიკვლიეს რფ-ის ამავალი ნეირონების ზოგად გამააქტივებელი გავლენა თავის ტვინის ქერქზე. ამ აფერენტული გზის გადაკვეთა ექსპერიმენტში იწვევს თავის ტვინის ქერქის ტონუსის დაქვეითებას და ცხოველი გადადის ძილის მდგომარეობაში.

რეტიკულური ფორმაციის სხვადასხვა უბანი განსხვავებულ გავლენას ახდენს ზურვის ტვინის რეფლექსებზე. კერძოდ, კაუდალური ფორმაციის გაღიზიანება იწვევს სპინალური რეფლექსების შეკავებას, ხოლო კრანიალური უბნის გაღიზიანება კი პირიქით-

იწვევს გამაადვილებელ გავლენას (სურ. 45.)

ტვინის ღეროს არამოტორული ფუნქციის ბირთვები. ტვინის ღერო, ზემოთ აღნიშნული მოტორული სტრუქტურების გარდა, შეიცავს განსხვავებული ფუნქციის მრავალ ბირთვს, რომლებსაც დიდი მნიშვნელობა აქვთ ორგანიზმისათვის. ასეთებია მაგალითად, სუნთქვის ცენტრი, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი და სხვა. გარდა ამისა მნიშვნელოვანია შავი სუბსტანცია, ცისფერი (ლურჯი) ლაქა და ნაკერის ბირთვები.

შავი სუბსტანცია. იგი მოთავსებულია შუა ტვინში და შედგება ორი ნაწილისაგან: კომპაქტური და რეტიკულური ნაწილებისაგან. კომპაქტური ნაწილი - უჯრედები მუქი ფერის პიგმენტს - მელანინს შეიცავს და ამიტომ მოშავო ფერი აქვს. ამ უჯრედებში ხდება დოფამინის სინთეზი, რომელიც ტრანსმიტერის როლს ასრულებს. ამიტომ მათ დოფამინერგულ უჯრედებს უწოდებენ. იწვევს უნებლიე მოტორულ რეაქციებს. რეტიკულური ნაწილი კი მოწითალო ფერისაა, რადგან მის უჯრედებში დიდი რაოდენობითაა რკინა.

ლურჯი ლაქა. იგი მოთავსებულია ვაროლის ხიდის ტეგმენტუმში. მისი უჯრედები შეიცავს ცისფერ პიგმენტს. ცისფერი ლაქა ყველაზე დიდი ბირთვია თავის ტვინში, რომელიც ნორადრენალინს გამოიმუშავებს. ასეთ უჯრედებს ნორადრენერგულებს უწოდებენ. ცისფერ ლაქას ფართო ნერვული კავშირები აქვს როგორც თავის ტვინის, ისე ზურგის ტვინის მრავალ განყოფილებასთან.

ნაკერის ბირთვები. 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

ტონური რეზლექსები

ტონური რეფლექსის არსი და მნიშვნელობა. ტვინის დეროს, განსაკუთრებით შუა ტვინის, ერთ-ერთ სპეციფიკურ ფუნქციას ტონური რეფლექსური მოქმედება წარმოადგენს. ტონურ რეფლექსს უწოდებენ ცნს-ის ისეთ რეაქციას, რომელიც დადლის გარეშე მიმდინარეობს დიდი ხნის განმავლობაში (ზოგჯერ რამდენიმე საათსაც კი). ასეთი რეაქციებია: ფეხზე დგომა, თავის ვერტიკალურად დაჭერა და სხვა. ტონური რეფლექსების საშუალებით ადამიანი 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: მგრძობიარე, 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 ნეირონებს უწოდებენ. მათი სხეულები ლოკალიზებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების პენტრალურ რქებში.

ტონურ რეფლექსებზე დაკვირვება ექსპერიმენტში მოსახერხებელია დეცერებრირებულ ან ე.წ. მეზენცეფალურ 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 დადლის 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. დაახასიათებელი ტონური რეაქციები აღმოცენდება ცხოველში, როცა იცვლება თავის მდებარეობა სივრცეში. დეცერებრირებულ ცხოველში თავის გადახრა ნებისმიერ მხარეზე (ე.ი. თავის აწევა, დაწევა ან ბგერდზე გადახრა) იწვევს კუნთური ტონუსის სათანადო გადანაწილებას, რის შედეგადაც ცხოველი იღებს შესაბამის პოზას. საყურადღებოა, რომ ფეხზე მდგომი ცხოველის თავის გადაწევის შედეგად თავის მდებარეობა იცვლება არამართო სივრცეში, არამედ სხეულის მიმართაც. აქედან ცხადია, რომ კუნთური ტონუსის გადანაწილება შეიძლება განპირობებული იყოს შიგნითა ყურის ლაბირინთიდან მოსული იმპულსებით, რომელთაც ინფორმაცია მიაქვთ სივრცეში თავის მდებარეობის შესახებ, ან კიდევ იმ იმპულსებით, რომლებიც მოდის კისრის რეცეპტორებიდან და ინფორმაცია მოაქვს სხეულის მიმართ თავის მდებარეობის შესახებ. პირველი მათგანი ლაბირინთის ტონური რეფლექსებია, მეორე კი კისრის ტონური რეფლექსია. სწორედ ამ რეფლექსების საშუალებით იღებს და ინარჩუნებს ორგანიზმი გარკვეულ პოზას.

ცოცხალი ორგანიზმის მიერ ნორმალური პოზის შენარჩუნება სივრცეში ცნობილია, მდებარეობის

რეფლექსის სახელწოდებით (მაგნუსი). მაგალითად, ადამიანისათვის ტიპური მდებარეობა ვერტიკალურია, ცხოველებისათვის ძირითადად ში კორიზონტალური. მდებარეობის რეფლექსი რთულია და შედგება რამდენიმე მარტივი რეფლექსისაგან: თავდაპირველად ნორმალურ მდებარეობას იღებს თავი, შემდეგ მას მიყვება სხეულის წინა ნახევარი, ბოლოს კი უკანა ნახევარიც და ორგანიზმი ნორმალურ, ტიპურ მდებარეობას უბრუნდება.

ამრიგად, მდებარეობის რეფლექსი შეიძლება აღიქრას სხვადასხვა რეცეპტორების გააქტივებით, მაგრამ მისი დანიშნულება ყოველთვის ერთი და იგივეა – დაუბრუნოს ორგანიზმს მისთვის დამახასიათებელი ძირითადი მდებარეობა.

ტვინის ღეროს მნიშვნელობა ტონური რეფლექსებისათვის. ტვინის ღეროს სხვადასხვა დონეზე 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.

ტონურ რეაქციებს, რომელთა საშუალებით ორგანიზმი ნორმალურ მდებარეობას ან პოზას ინარჩუნებს **სტატიკური რეფლექსები** ეწოდება, ხოლო ისეთი ტონური რეფლექსები, რომლებიც აღმოცენდება მოძრაობის შედეგად **სტატოკინეტიკურ რეფლექსებს** უწოდებენ.

ლოკომოცია

ლოკომოცია ეწოდება ორგანიზმის მიერ ადგილგა-
დანაცვლებას სივრცეში. ცნს-ის ერთ-ერთ ფუნქციას ლო-
კომოციის წარმართვა და კოორდინაცია შეადგენს. ლო-
კომოციის რამდენიმე ტიპია ცნობილი: სიარული,
სირბილი, ხტუნვა, ცურვა, ფრენა, ხოხვა და სხვა. ყველა
ცხოველს ლოკომოციის გარკვეული ტიპი ახასიათებს,
რომელიც ძირითადია მისთვის. თუმცა გარკვეულ პი-
რობებში იგი სხვა ტიპის ლოკომოციის უნარსაც შეიძ-
ლება ამჟღავნებდეს. მაგალითად, ფრინველებისათვის ტი-
პურია ფრენა, მაგრამ მათ უმრავლესობას ხმელეთზე
სიარული და ხტუნვაც შეუძლია. ხმელეთზე მოსიარულე
ქუჩუმწოვრებიდან ზოგიერთი კარგი მოცურავეც არის.
ლოკომოცია ყველა ცხოველისათვის და ადამიანის-
თვისაც თანშობილი აქტია და ინდივიდურ გამოცდი-
ლებას ანუ დასწავლას არ საჭიროებს. ცხადია, ეს ეხება
ცხოველისათვის დამახასიათებელი ლოკომოციის ძირი-
თად ტიპს. ასე მაგალითად, ძაღლები დიდი ტყინის ქ-
სტირპაციის (ამოკვეთის) შემდგებაც არ კარგავენ სიარუ-
ლისა და სირბილის უნარს. გარდა ამისა, მრავალი
ცხოველი დაბადებისთანავე ამჟღავნებს ლოკომოციის
უნარს. ასეთებია: კეცი, ხბო, შვლის ნუკრი და სხვა.
მართალია, ადამიანებს და ქუჩუმწოვრების ზოგიერთი
სხვა წარმომადგენელს დაბადების შემდეგ დიდხანს არ
შეუძლიათ სიარული. მაგრამ ამის მიზეზი ის არის, რომ
მათ ცნს-ში შედარებით გვიან ხდება სათანადო ცენ-
ტრების დიფერენცირება. ლოკომოციისათვის შედარებით
მოუშზადებელია ძვალ-კუნთოვანი ქსოვილიც. აღნიშნული
სისტემების მომწიფება-დიფერენცირების შემდეგ, ეს ორ-
განიზმებიც, ყოველგვარი დასწავლის გარეშე, იწყებენ
სიარულს.
ადამიანის ლოკომოცია საკმაოდ რთულია. იგი შედ-
გება ოთხი ძირითადი ელემენტისაგან: 1. კიდურების ფა-
ზური 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 კიდურებს შორის ფაზების ურთიერთობა დამოკიდებულია ლოკომოციის თავისებურებაზე. ასე მაგალითად, ადამიანებში სიარულის დროს როცა ერთი ფეხი გაშლილია, მაშინ მეორე იხრება და პირიქით. ხტუნვის დროს მოხრისა და გაშლის ფაზები ორივე ფეხზე სინქრონულად აღმოცენდება.

კიდურის მოძრაობის ესა თუ ის ფაზა განსხვავებულ ფუნქციას ასრულებს ლოკომოციაში: გაშლის ფაზაში ხდება სხეულის სიმძიმის ცენტრის (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. ლოკომოციის ცალკეული ელემენტების კოორდინაცია მიმდინარეობს ცნს-ის სხვადასხვა განყოფილებაში. კერძოდ, კიდურების ფაზური მოძრაობა და დგომა-გაშლის ტონური კოორდინირება ზურგის ტვინიდან, მდებარეობისა და წონასწორობის რეფლექსები - შუა ტვინიდან კოორდინირდება. ხოლო ლოკომოციის ყველა ელემენტის ერთმანეთთან შეთანხმებული მოქმედება ხორციელდება შუამდებარე ტვინიდან.

ნათხეზი

ტვინის ღეროსა და ცნს-ის უმაღლესი განყოფილებების რეფლექსური რეაქციების განხორციელებაში არსებითი როლი ეკუთვნის ნათხემს. იგი მონაწილეობს ორგანიზმის ყველა რთულ სამოძრაო აქტების, მათ შორის, ნებისმიერი მოძრაობის კოორდინაციაში.

ნათხემის დაზიანების ან ამოკვეთის შედეგად ვითარდება შემდეგი მოვლენები: ატონია, ასტენია, ასტაზია და ატაქსია.

ატონია ვლინდება კუნთების ტონუსის დარღვევაში. ასტენია გამოიხატება ადვილად დაღლაში.

ასტაზია ვლინდება კიდურების და თავის კანკალში. ატაქსია გამოიხატება მოძრაობის კოორდინაციის მოშლაში.

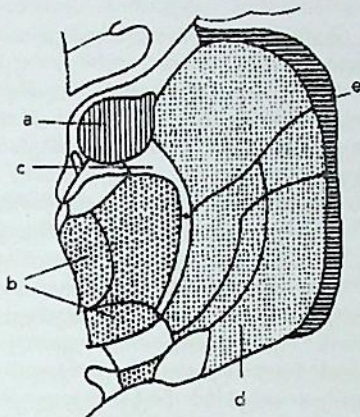
ნათხემის გავლენის მექანიზმი მოძრაობით ფუნქციონაზე მდგომარეობს იმაში, რომ სიგნალები, რომლებიც მოდიან მასთან პროპრიოცეპტორებიდან, ვესტიბულური, სმენის, მხედველობის და ტაქტილურ რეცეპტორებიდან, გადამუშავდებიან მასში და იგი თავის მხრივ გავლენას ახდენს წითელ ბირთვსა და რეტიკულურ ფორმაციაზე, რომლებიც უშუალოდ განაგებენ კუნთების ტონუსს.

ნათხემი გავლენას ახდენს აგრეთვე ვეგეტატიურ ფუნქციებზე, რის გამოც მას თვლიან ვეგეტატიური ფუნქციების მნიშვნელოვან სარეგულაციო ცენტრად.

შუამდებარე ტვინი

შუამდებარე ტვინის ძირითადი ნაწილებია: 1. მხედველობის ბორცვები (თალამუსი), 2. ბორცვქვეშა მიდამო - ჰიპოთალამუსი, 3. ზედა ნაწილი ეპითალამუსი, 4. სუბთალამუსი (სურ. 49)

თალამუსი ანუ მხედველობის ბორცვები წარმოადგენს დიდ ჰემისფერობთან მიმავალ ყველა აფერენტული გზების (გარდა ყნოსვისა) კოლექტორს. იგი თითქოს ქერქისკენ მიმავალი გზის კარიბჭეა, რომელშიც გაივლის გარე და შინაგან გარემოს გაღიზიანებათა მიმღები რეცეპტორებიდან მომავალი ინფორმაცია. მისი ზოგიერთი ბირთვის დაზიანებისას ორგანიზმმა შეიძლება დაკარგოს ესა თუ ის ინფორმაცია (მხედველობის, სმენის, გემოვნების, ტაქტილური). იგი დიდი როდენობით შეიცავს ნერვულ უჯრედთა გროვებს - ბირთვებს, რომელთა როდენობა 40-მდეა. ისინი ერთმანეთისგან განსხვავდებიან მდებარეობით, ფუნქციით და კომუნიკაციებით. ამ ნიშნების მიხედვით განარჩევენ 4-ჯგუფის ბირთვებს: 1. სპეციფიკური, 2. არასპეციფიკური, 3. ასოციაციური და 4. ლიმბური.



სურ. 49. თალამუსის განივი განაკვეთი
 a - წინაბირთვების კომპლექსი, b - მედიალური ბირთვები,
 c - ინტრალამინური ბირთვები, d - ლატერალური ბირთვები,
 e - რეტისკულური ბირთვი

სპეციფიკური ბირთვების ნეირონები პერიფერიაზე უკავშირდებიან კონკრეტულ რეცეპტორებს და ასევე ცნს-ში დიდი ტვინის ქერქის კონკრეტულ უბნებს. რითაც იგი უზრუნველყოფს რომელიმე ერთი მოდალობის შეგრძნების გატარებას პერიფერიიდან ცნს-ში.

არასპეციფიკური ბირთვების ნეირონები არ ემსახურება ერთი რომელიმე მოდალობის აგზნების გატარებას, პერიფერიიდან მათი გააქტივება ხდება ნებისმიერი რეცეპტორული აპარატიდან ნებისმიერი მოდალობის გაღიზიანებით, ასევე სპეციფიკური ნეირონების კოლატერალებიდან. ამ ბირთვების კორტიკოპეტალური აქსონები დიფუზურად პროეცირდება დიდი ტვინის ქერქში. მათი ერთობლიობა ქმნის თალამუსის არასპეციფიკურ სისტემას.

ასოციაციურ ბირთვებს პერიფერიაზე არ აქვთ საკუთარი რეცეპტორულ აპარატი, წარმომადგენლობა,

ხოლო ცნს-კენ ისინი პროეცირდება ქერქის კონკრეტულ უბნებში.

ლიმბური ბირთვები ლოკალიზებულია თალამუსის წინა განყოფილებაში და სხვა ბირთვებიდან გამოყოფილია შინაგანი ფირფიტის -ლამინა ინტერნას განშტოებით. ისინი დაკავშირებული არიან თავის ტვინის ლიმბურ სისტემასთან და მონაწილეობენ ორგანიზმის ემოციურ რეაქციებში.

თალამუსის განსხვავებულ ბირთვს წარმოადგენს ე.წ. რეტიკულური ბირთვი. რომელიც უჯრედების თხელი შრის სახით თითქმის მთელ სიგრძეზე ფარავს თალამუსის ლატერალურ ზედაპირს. იგი კორტიკოპეტალურად არ აგზავნის ნერვულ ბოჭკოებს ქერქში. თვითონ კი ღებულობს კორტიკოფუგალურ აქსონებს შუბლის (ფრონტალური) ქერქიდან, საფეთქლის (ტემპორალური) და თხემის (ოქციპიტალური) ქერქიდან. ამ ბოჭკოების უმეტესობა შემაკავებელ გავლენას ახდენს თალამუსის დანარჩენ ბირთვებზე.

მხედველობის ბორცვები დაკავშირებული არიან ყველა ქერქქვეშა მამოძრავებელ ბირთვებთან (ზოლიან სხეულთან, მკრთალ ბირთვთან, ჰიპოთალამუსთან) შუა და მოგრძო ტვინთან.

თალამუსის ფუნქციის დარღვევისას ადამიანს უეითარდება ძლიერი თავის ტკივილი, ძილის მოშლა, მგრძნობელობის დარღვევა, მოძრაობათა სიზუსტის დაკარგვა.

ჰიპოთალამუსი წარმოადგენს ვეგეტატიური ფუნქციების უმაღლეს ქერქქვეშა ცენტრს. მასში მოთავსებულია ცენტრები, რომლებიც არეგულირებენ ორგანიზმის შინაგან გარემოს მუდმივობას; ცილოვან, ცხიმოვან, ნახშირწყლოვან, წყლის და მინერალურ ცვლას. სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვების გაღიზიანებით მიღებული ყველა ეფექტები შეიძლება მიღებულ იქნას ჰიპოთალამუსის გაღიზიანებითაც. ჰიპოთალამუსს კავშირი აქვს როგორც ცნს-ის ყველა განყოფილებასთან, ისე შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებთან. ჰიპოთალამუსში აღმოჩენილი იყო პირველადი მოტივაციის (შემშილის,

წყურვილის, სქესობრივი ლტოლვის) ცენტრები.

ჰიპოთალამუსის ბირთვები პირობითად იყოფა წინა, შუა და უკანა ბირთვებად. წინა ბირთვები წარმოადგენენ პარასიმპათიკური, ხოლო უკანა - სიმპათიკური რეგულაციის ცენტრებს. შუა ბირთვები არეგულირებენ ნივთიერებათა ცვლას, საკვების მოპოვების ქცევით რეაქციებს; მათში ხდება შიმშილის, წყურვილის და სიმაძღრის გრძნობის ფორმირება. ჰიპოთალამუსთან დაკავშირებულია თერმორეგულაციის და ორგანიზმის ტემპერატურის მუდმივობის შენარჩუნება. გარდა ამისა, იგი ლიმბურ სისტემასა და თავის ტვინის ქერქთან ერთად ახდენს რთულ ემოციურ ქცევითი რეაქციების ფორმირებას.

ფართო ნერვული და სისხლძარღვოვანი კავშირები არსებობს ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის. ჰიპოთალამუსის ბირთვების ნერვული უჯრედები გამოიმუშავენ და გამოყოფენ ჰორმონის ტიპის ნივთიერებებს. ამ პროცესს ეწოდება ნეიროსეკრეცია. ნეიროსეკრეციული ბირთვები - სუპრაოპტიკური (მხედველობისზედა), პარავენტრიკულური (პარკუჭახლო), ვენტრომედიალური (წინაგვერდითი) და ძაბრის (ინფუნდიბულური) - თავისი ნეიროსეკრეტებით ახდენენ ზემოქმედებას ჰიპოფიზზე და განაპირობებენ მისი ჰორმონების გამოიმუშავების და გამოყოფის გააქტიურებას ან შეკავებას. მრავალრიცხოვანი ნერვული კავშირების გამო ჰიპოთალამუსი ორგანიზმის სომატური, ევგეტატიური და ენდოკრინული ფუნქციების მნიშვნელოვან ინტეგრაციულ ცენტრს წარმოადგენს. ჰიპოთალამუსი ჰიპოფიზს უკავშირდება პორტალური (კარის) სისხლის ძარღვებით. ჰიპოთალამუსიდან ჰიპოფიზის წინა წილში გადადიან ნეიროსეკრეტები, რომლებმაც მიიღეს სახელწოდება გამანთავისუფლებელი ანუ რილიზინგ-ფაქტორებისა, და როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ასტიმულირებენ ჰიპოფიზის ჰორმონების გამოყოფას. ეს უკანასკნელნი უშუალოდ, ან შესაბამისი ჯირკვლების აგზნების გზით არეგულირებენ ევგეტატიურ ფუნქციებს. ჰიპოფიზის უკანა წილს უშუალო კავშირი აქვს ჰიპოთალამუსის ბირთვებთან. დადგენილია, რომ ანტიდიურეზული ჰორმონი და ოქსიტოცინი

გამომუშავდება ჰიპოთალამუსის ბირთვების უჯრედებში და მისი აქსონების საშუალებით გადადიან ჰიპოფიზის უკანა წილში, სადაც ისინი დეკონირდებიან და გადადიან სისხლში საჭიროებისდა მიხედვით.

ამრიგად, მჭიდრო ურთიერთქმედება ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის იძლევა საფუძველს ვილაპარაკოთ ორგანიზმის ერთიან ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზარული სისტემის შესახებ, რომელიც უზრუნველყოფს ნეირო-ჰუმორულ რეგულაციას, ჰომეოსტაზის მუდმივობას და ორგანიზმის დაცვით და შეგუებითი ძალების მობილიზაციის დაძაბვის და პათოლოგიის პირობებში.

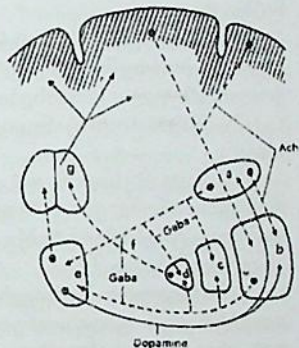
ჰიპოთალამუსი მრავალ ნერვულ კომპლექსებს შეიცავს, რომლებიც ჩართულია სხვადასხვა ფუნქციის მარეგულირებელ მექანიზმებში. ასეთი ფუნქციური კომპლექსების დაზიანება ან ელექტრული გაღიზიანება განსხვავებულ ეფექტებს იძლევა, მაგ. ლატერალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ზონის დაზიანება ცხოველებში აფაგიას იწვევს, ხოლო მათი ელექტრული გაღიზიანება კეები-თი რეაქციების აღმოცენებას. ამიტომ მათ განიხილავენ როგორც შიმშილის ცენტრს. საპირისპირო ეფექტი მიიღება მედიალური ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ნეირონული კომპლექსის დაზიანება-გაღიზიანებისას, ამიტომ მათ სიმადორის ცენტრს უწოდებენ. ისინი აღიქვამს აგრეთვე სისხლის და თავზურგტვინის სითხის შედგენილობის პარამეტრებს. ასევე ტემპერატურის, წყლისა და ელექტროლიტების შემცველობას. ე.ი. ნეირონთა ეს კომპლექსები აკონტროლებს ორგანიზმის შინაგანი გარემოს ჰომეოსტაზურ მდგომარეობას. ჰიპოფიზის კრანიალური ნაწილი ფუნქციურად არის დაკავშირებული პარასიმპათიკურ სისტემასთან, რადგან მისი გააქტივება იწვევს პარასიმპათიკურ რეაქციებს. ჰიპოთალამუსის კაუდალური ნაწილის გაღიზიანება კი იწვევს სიმპათიკური სისტემის გააქტიურებას.

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 კორტიკოსპინალურ მოტორულ სისტემებთან მჭიდრო 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 კორტიკოფუზალური მოტორული ინფორმაციის მნიშვნელოვან მაინტეგრირებელ ცენტრს წარმოადგენს.

ბაზალური ბირთვების კომპლექსი წარმოდგენილია სამი წყვილი ბირთვით: კუდიანი ბირთვი (*n. caudatus*), ჩენჩო (*putamen*) და მკრთალი ბირთვი (*Globus pallidus*) (სურ.50).

კუდიანი ბირთვი და ჩენჩო ფილოგენეზურად ახალი წარმონაქმნებია. ისინი უჯრედული აგებულებითაც ჰგვანან 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 ნა-



სურ. 50. 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.

წილიდან, რომელიც ონტოგენეზური განვითარების პრენატალურ სტადიაზე გამოეყოფა დიენცეფვალონს; უახლოვდება ჩენნოს; ნერვულ კავშირებს ამყარებს სტრიატუმთან და იქცევა ბაზალური ბირთვების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კომპონენტად. სუბთალამუსის დანარჩენი ნაწილიდან დიფერენცირდება სუბთალამუსი ბირთვი. სუბთალამუსი ბირთვი, ისევე როგორც შავი სუბსტანცია, ინარჩუნებს მორფოლოგიურ და ფუნქციურ კავშირებს მკრთალ ბირთვთან, რის გამოც მას ბაზალური სისტემის ფუნქციურ ნაწილად მიიჩნევენ.

ბაზალურ ბირთვებს ორმხრივი ნერვული კავშირები აქვს თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებთან. ბაზალურ ბირთვებთან მომავალი აფერენტული გზების უმრავლესობა ზოლიან სხეულში შედის. მათ შორის აღსანიშნავია:

1) დიდი ტვინის ქერქიდან ჩამომავალი გზა, რომელიც კუდიან ბირთვში და პუტამენში მთავრდება ამაგუნებელი 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 ფუნქციები. კუდიანი ბირთვის ელექტრული გაღიზიანებით სხვადასხვა სახის მოტორული რეაქცია გამოიწვევა: თავისა და ტანის მიბრუნება გაღიზიანების საწინააღმდეგო მხარეს, კიდურის კუნთების, აგრეთვე საღეჭი და მიმიკური კუნთების შეკუმშვები.

ზოლიან სხეულში ისეთი უბნებიც არის აღმოჩენილი, რომელთა გააქტივება მოტორული რეაქციების შეკუმშვას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ამ უბნების გაღიზიანების 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 ხდებოდა გალიზიანების დროს. ეს კი ცნობიერების გამოთიშვაზე მიუთითებს.

კულდანი ბირთვის ორმხრივი ანუ ბილატერალური დაზიანების შედეგად ვითარდება ე.წ. ემოციური სინდრომი, რომელიც დროდადრო იცვლება დღე-ღამური მოტორული ჰიპერაქტიურობით. მცირდება ძილის პერიოდის ხანგრძლიობა.

მკრთალი ბირთვის დაზიანების შემდეგ კიდურებზე აღმოცენდება სპონტანური და გახანგრძლივებული „ჭიბ-სებრი მოძრაობები“ ანუ ათეტოზი.

პუტამენის მცირე დაზიანებები ქორეას იწვევს - კიდურებისა და სახის მოძრაობები მოუხეშავი და კუთხოვანი ხდება.

ბაზალური ბირთვების დაზიანებით გამოწვეული ცვლილებებიდან ყველაზე ცნობილია პარკინსონის სინდრომი, რომელშიც გაირჩევა შემდეგი სამი ფენომენი: რიგიდობა, ტრემორი და აკინეზია.

რიგიდობას საფუძვლად უდევს კუნთური ტონუსის მკვეთრი მომატება. მეტისმეტად გაძლიერებულია გაშლის ტონური რეფლექსები, რის გამოც კიდურები გამაგრებულია გაშლის მდგომარეობაში.

ტრემორი ანუ კანკალი თავდაპირველად ვლინდება ხელეზე. შემდეგ იგი ძლიერდება და გადადის სხეულის სხვა ნაწილებზეც. ნათხემისეული ტრემორისაგან განსხვავებით, იგი ვლინდება არა მხოლოდ ნებითი მოძრაობის დასაწყისსა და დასასრულს, არამედ მოსვენების მდგომარეობაშიც.

აკინეზია ვლინდება სიმპტომების შემდეგი კომპლექსით: პაციენტს უძნელდება ნებითი მოძრაობების დაწყება და დამთავრება. თითქმის შეუძლებელი ხდება ორი განსხვავებული მოძრაობის ერთდროულად შესრულება. შეცვლილია სახის გამომეტყველება. დარღვეულია ნორმალური მეტყველება და ა.შ.

პარკინსონიზმი, ძირითადად, განპირობებულია შავი სუბსტანციის დოფამინურული უჯრედების დაზიანებით. ეს უჯრედები სინაპსებით მთავრდება ბაზალური ბირ-

თვების ნეირონებზე და მათ შეკავებას იწვევს. აღნიშნული ნეირონების დაზიანების შედეგად ბაზალური ბირთვები თავისუფლდება შეკავებისაგან, რასაც თან სდევს უნებლიე მოტორული რეაქციების აღმოცენება. დოფამინის პრეკუსორის (წინამორბედის) - L დოფას ინექცია ორგანიზმში დროებით ამსუბუქებს პარკინსონიზმის სიმპტომებს. ბოლო პერიოდში 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.

ნერვული სისტემის გამტარებელი გზები. ნერვული სისტემის გამტარებელი გზები ეწოდება იმ ნერვულ ბოჭკოებს, რომელთაც მიაქვთ სიგნალები ორგანოებიდან და ქსოვილებიდან ზურგისა და თავის ტვინის სხვადასხვა უბანში და პირიქით, ცნს-დან პერიფერიულ ორგანოებამდე. პერიფერიიდან ცნს-კენ მიმავალ გზებს ეწოდება აღმავალი ანუ აფერენტული (მგრძნობიარე), ხოლო ცნს-დან პერიფერიისაკენ მიმავალ გზებს - დაღმავალი ანუ ეფერენტული (მამოძრავებელი, სეკრეციული). აფერენტული გზები შედგება სამი ნეირონისაგან, რომელთაგან პირველი მოთავსებულია ცნს-ის გარეთ, ხოლო ორი დანარჩენი ცნს-ის სხვადასხვა უბანში. აფერენტული გზების მნიშვნელოვანი ნაწილი განიცდის გადაჯვარედინებას ზურგის ან მოგრძო ტვინში, რის გამოც ყოველი ნახევარსფეროს ქერქში აღმოცენდება შეგრძნება სხეულის საწინააღმდეგო მხრიდან.

ეფერენტული გზები, როგორც წესი ორნეირონიანია, წარმოდგენილი არიან პირამიდული და ექსტრაპირამიდული ბოჭკოებით. პირამიდული ბოჭკოებით მოდიან ნებითი მოძრაობების შემსრულებელი იმპულსები. პირამიდული გზები განიცდიან ნაწილობრივ გადაჯვარედინებას ზურგის ან მოგრძო ტვინში, რის გამოც თავის ტვინის ყოვე-

ლი ნახევარსფერო მართავს საწინააღმდეგო მხრის მოძრაობებს. ექსტრაპირამიდული გზები ფილოგენეზურად პირამიდულზე ძველია, იწყება ქერქქვეშა ბირთვებიდან, ზოგი მათგანი გადაჯვარედინდებიან, გაივლიან შუა და ზურგის ტვინს და მეორე ნეირონით გადადიან ზურგის ტვინის ნერვებში, ისინი არეგულირებს კუნთების ტონუსს და მუშაობას, განაგებს (ქერქის ჩარევის გარეშე) ავტომატური მოძრაობების კოორდინირებას. ექსტრაპირამიდული სისტემიდან მნიშვნელოვანია: 1. რუბროსპინალური, 2. ვესტიბულოსპინალური და 3. რეტიკულოსპინალური ეფერენტული გზები. (იხ. ტვინის ღეროს მამოძრევებელი ცენტრები).

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ძარძა

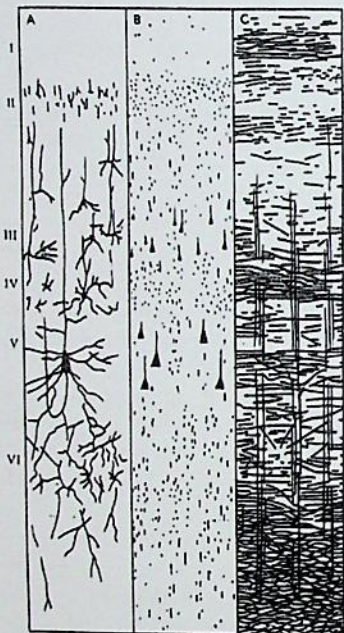
თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი წარმოადგენს ცნს-ის უმაღლეს, ყველაზე გვიან განვითარებულ და თავისი სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციით განსაკუთრებით რთულ განყოფილებას.

ჰემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა აშკარად ვლინდება მისი სხვადასხვა უბნის ოპერაციული გზით მოცილებისას, ე.ი. ექსტირპაციით. ქერქის ექსტირპაციის ცდები მიზნად ისახავენ დაადგინონ რა ფუნქციებს კარგას და რას ინარჩუნებს ცხოველი ასეთი ოპერაციის შედეგად.

მრავალი ექსპერიმენტის შედეგად დადგინდა, რომ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ან მათი ქერქის მოცილება იწვევს მკვეთრად გამოხატულ ცვლილებებს ცხოველის ქცევაში. ამასთან, რაც უფრო მაღლა დგას ცხოველი ევოლუციური განვითარების საფეხურზე, მით უფრო ძლიერია ეს ცვლილებები. ძაღლებში თავის ტვინის ჰემისფეროების მოცილების შედეგად ძლიერ ქვეითდება სქესობრივი ინსტინქტი, იგი ტოვებს ბრმისა და ნაწილობრივ ყრუს შთაბეჭდილებას, ვერ არჩევს სუნს და სხვა.

განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია დარღვევები ადამიანებში ჰემისფერობის ქერქის დაზიანების შემთხვევაში, რაც გამოიხატება კოორდინირებული პროცესების დარღვევაში.

დიდი ტვინის ჰემისფერობის ქერქის სტრუქტურული ელემენტებია ნერვული უჯრედების სხეულები, მათგან გამომაკალი მორჩებით - აქსონებითა და დენდრიტებით - და ნეიროგლიის უჯრედები. მისი სტრუქტურის თავისებურებას წარმოადგენს ნერვული უჯრედების ერთმანეთზე განლაგება 6 შრედ: 1. მოლეკულური, 2. გარეთა მარცვლოვანი, 3. გარეთა პირამიდული, 4. შიგნითა მარცვლოვანი, 5. დიდი პირამიდული, 6. პოლიმორფული უჯრედების შრე (სურ. 51).

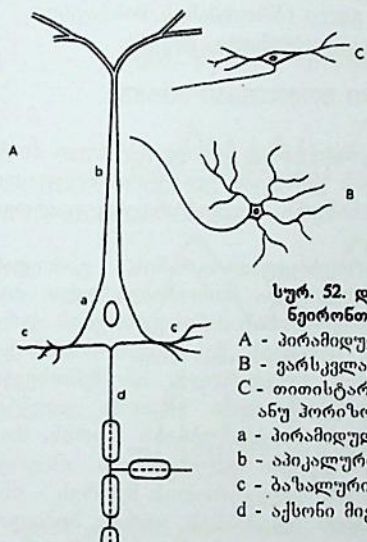


სურ. 51. ადამიანის დიდი ტვინის ქერქის ვერტიკალური შრეები ბროდმანის მიხედვით.

A - პრეპარატი ვერცხლის იმპრეგნაციით, B - ნისლით შეღებილი პრეპარატი, ჩანს მხოლოდ უჯრედების სხეულები; C - შეღებილია მიეღინის გარსი, რის გამოც ჩანს მხოლოდ მიეღინიანი ბოჭკოები.

I - მოლეკულური შრე, II - გარეთა მარცვლოვანი შრე, III - პირამიდული შრე მცირე და საშუალო ზომის პირამიდული უჯრედებით (ანუ გარეთა პირამიდული შრე), IV - შიგნითა მარცვლოვანი შრე, V - განგლიოზური შრე დიდი ანუ ბეცეს პირამიდული უჯრედებით (შიგნითა პირამიდული შრე), VI - პოლიმორფული უჯრედების შრე (ზოგჯერ მას ფუზიფორმულ უჯრედთა შრეს უწოდებენ).

ქერქის სისქე 3-5 მმ-ის ფარგლებში მერყეობს. ზედაპირი დანაოჭებულია, მასზე განირჩევა მრავალი ხეუ-
ული და ღარი, რაც ზრდის ქერქის ზედაპირის საერთო
ფართობს. იგი საშუალოდ შეადგენს 2200 სმ². ამ ფარ-
თობის 2/3 დაფარულია ღარებში. ქერქის ზედაპირი ანა-
ტომიური თვალსაზრისით დანაწილებულია შუბლის,
თხემის, საფეთქლის და კეფის წილებად. ქერქისათვის
დამახასიათებელია 3 ტიპის ნეირონები: 1. პირამიდული, 2.
ვარსკვლავისებური, 3. თითისტარისებური. სხეულის
მწვერვალიდან გამოდის მძლავრი აპიკალური დენდრიტი,
ხოლო სხეულის სხვა დენდრიტებს ბაზალურს უწოდებენ
(სურ. 52).



სურ. 52. დიდი ტენის ქერქის
ნეირონთა ზოგადი ტიპები

- A - პირამიდული ნეირონი,
 - B - ვარსკვლავისებური ნეირონი,
 - C - თითისტარისებური
- ანუ პორიზონტალური ნეირონი.
- a - პირამიდული ნეირონის სომა,
 - b - აპიკალური დენდრიტი,
 - c - ბაზალური დენდრიტები,
 - d - აქსონი მიეღინის გარსით.

ახალი ქერქის ნერვული კავშირებია: 1. პროექციული
კავშირები: კორტიკო-თალამური გზა, კორტიკო-რეტიკუ-
ლური გზა, კორტიკო-სპინალური გზა. 2. კომისურული
კავშირები: ნახევარსფეროებს შორისი გზა, 3. ასოციაციუ-

რი კავშირები - ხორციელდება ერთი ნახევარსფეროს სხვადასხვა უბნებს შორის.

ფუნქციური მნიშვნელობის მიხედვით ქერქის ნეირონები შეიძლება დაყვით სამ ძირითად ჯგუფად: 1. სენსორული, რომლებიც უზრუნველყოფენ მხედველობის ბორცვთა ბირთვებიდან ქერქში მოსული აფერენტული იმპულსების მიღებას; 2. პირამიდული ნეირონები, რომლებსაც თვლიან მოტორულად, ანუ ეფექტორულად და 3. კონტაქტური ანუ შუამდებარე ნეირონები, რომლებიც ახორციელებენ კავშირს ქერქის ნეირონებს შორის.

უჯრედოვანი შედგენილობის თავისებურებისა და ქერქის აღნაგობის მიხედვით დიდი ჰემისფეროების ქერქს ყოფენ ქერქულ ველებად. ადამიანში აღწერილია 52 უჯრედოვანი ქერქული ველი (ბროდმანის მიხედვით).

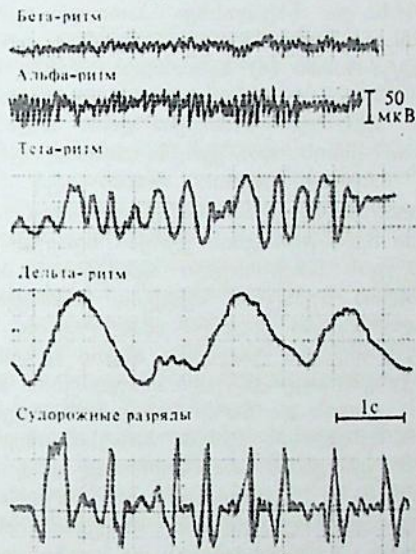
ელექტრული მოვლენები ქერქში

ქერქის ზედაპირიდან გამოყვანილ ბიოელექტრულ პოტენციალების რეგისტრაციას ეწოდება ელექტროენცეფალოგრაფია, ხოლო თვით ჩანაწერს - ელექტროენცეფალოგრაფია (ეეგ).

არსებობს ელექტროენცეფალოგრაფიის გამოყვანის ორი მეთოდი: ბიპოლარული და მონოპოლარული. ბიპოლარული მეთოდის გამოყენებისას ჰემისფეროების ქერქზე ან თავის ქალას კანის საფარის შესატყვის მიდამოებზე ამაგრებენ ორ გამოყვან ელექტროდს. ამ შემთხვევაში იწერება ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობა ელექტროდების ქვეშ მოთავსებული ქერქის უბნებს შორის. მონოპოლარული გამოყვანისას ერთ ელექტროდს ამაგრებენ ქერქის მიდამოში (აქტიური ელექტროდი), მეორეს - ინდიფერენტულს კი ათავსებენ ადამიანის ყურის ბიბილოზე ან ცხოველის ცხვირის ძვალზე. ამ შემთხვევაში რეგისტრირდება პოტენციალთა სხვაობა აქტიური ელექტროდის ქვეშ. ადამიანის თავის ქალას კანის საფარველიდან გამოყვანილ პოტენციალთა ამპლიტუდა მერყეობს 5-300 მკვმდე, სიხშირე კი 0,5 დან 70 და მეტ ჰერცამდე.

ელექტროენცეფალოგრაფიის საშუალებით შეისწავლიან ელექტრულ პოტენციალთა ცვალებადობას ქერქისა და ქერქქვეშა წარმონაქმნთა სხვადასხვა უბნებს შორის, რისთვისაც იყენებენ მრავალარხიან ელექტროენცეფალოგრაფებს, რომლებიც საშუალებას იძლევიან ერთდროულად აღვიცხოთ ტვინის რამდენიმე წერტილის აქტივობა.

ელექტრული რხევების სიხშირის, ამპლიტუდის და ფიზიოლოგიური მახასიათებლების მიხედვით ელექტროენცეფალოგრაჰიაში განასხვავებენ ოთხ ძირითად რითმს (სურ. 53).



სურ.53. ელექტროკორტიკოგრაჰია. (ძირითადი რითმები განხილულია ტექსტში)

აღფა-რიტმი (1) ხასიათდება სინუსოიდალური ფორმის პოტენციალთა რითმული რხევებით წამში 8-13 სიხში-53ით, 50 მკვ ამპლიტუდით. ეს რითმი კარგადაა გა-

მოხატული გამოსაკვლევი პირის მოსვენებულ მდგომარეობაში, მოდუნებული კუნთებით და დახუჭული თვალებით.

ბეტა-რიტმი (2) ხასიათდება წამში 13 მაღალ რხევათა სიხშირით და 20-25 მკვ-მდე ამპლიტუდით. ყველაზე კარგად ეს რიტმი გამოხატულია შუბლის წილში. სხვადასხვა გამაღიზიანებლის მოქმედებისას (სინათლე, გონებრივი მუშაობა, ემოციები და სხვა) ალფა-რიტმი იცვლება ბეტა-რიტმით.

თეტა-რიტმი (3) ხასიათდება წამში 4-8 სიხშირის და 100-150 მკვ ამპლიტუდის რხევებით. იგი აღინიშნება ძილის დროს და სხვადასხვა პათოლოგიურ პირობებში (ჰიპოქსიის და ზომიერი დრმა ნარკოზის დროს).

დელტა-რიტმი (4) ხასიათდება წამში 0,5-3,5 სიხშირის, 250-300 მკვ ამპლიტუდის პოტენციალთა ნელი რხევებით. იგი რეგისტრირდება დრმა ძილის, დრმა ნარკოზის, ჰიპოქსიის და ქერქში პათოლოგიური პროცესებისას. პათოლოგიური რიტმი ე.წ. კრუნჩხვითი განმუხტვები მოცემულია 5-ე (5) სურათზე.

დიდი ჰემისფერობის ქერქის ნერვული უჯრედების დიდი ჯგუფის სინქრონული აგზნებისას პოსტსინაპსურ პოტენციალთა სუმაციის შედეგად გამოიყვან ელექტროდებზე აღირიცხება მაღალი ამპლიტუდის, ნელი, ალფა ან დელტას მსგავსი ტალღები. ასეთი მდგომარეობა აღინიშნება ქერქში აფერენტული იმპულსების შესვლის შეზღუდვისას, ძილის და ნარკოზის დროს. აფერენტული იმპულსების შესვლისას ქერქში პოსტსინაპსური პოტენციალები აღმოცენდებიან არაერთდროულად და ელექტროენცეფალოგრამაზე რეგისტრირდება ბეტა-რიტმის ტიპის ხშირი დაბალამპლიტუდიანი რხევები. ასეთი ცვლილებები ხდება გამოღვიძებისას და სიფხიზლის დროს.

ელექტროენცეფალოგრამაზე ნელი რიტმებიდან ხშირზე გადასვლას ეწოდება დესინქრონიზაცია ანუ აქტივაცია. ასეთი რეაქციის მაგალითს წარმოადგენს ადამიანის მიერ თვალის გახელისას ალფა-რიტმის შეცვლა ბეტა-რიტმით.

გამოწვეული პოტენციალები. ყოველი რეცეპტორუ-

ლი ველის გაღიზიანებისას ან აფერენტული ბოჭკოების პირდაპირი გაღიზიანებისას ექსპერიმენტში თან სდევს ელექტროენცეფალოგრამაზე პირველადი ან მეორადი პასუხების სახით დამახასიათებელი გამოწვეული პოტენცი-
ალების გაჩენა.

გამოწვეულ პოტენციალთა რეგისტრაციის მეთოდ-
იკა ფართოდ არის გამოყენებული ანალიზატორთა ქერქუ-
ლი წარმომადგენლობის რუქის შედგენაში, ტვინის სხვა-
დასხვა განყოფილებას შორის კავშირის დასამყარებლად,
სხვადასხვა სისტემების ურთიერთგავლენის შესასწავლად
და ფარმაკოლოგიური პრეპარატების მოქმედების გამო-
საკვლევეად.

ნარკოზი. ელექტროენცეფალოგრამის დამახასია-
თებელი ცვლილებები აღინიშნება ნარკოზის დროს. ეს
ცვლილებები დამოკიდებულია ნარკოზის გამომწვევი ფაქ-
ტორის ხასიათზე. ნარკოზის დროს ქერქული რითმები
მნიშვნელოვნად ხშირდება. ნარკოზის გაღრმავებასთან
ერთად რითმი იშვიათდება და ეთერის ნარკოზის ხან-
გრძლივი მოქმედებისას ელექტრული აქტივობა ითრგუ-
ნება. ნარკოზიდან გამოსვლისას ცვლილებები ვითარდება
შებრუნებული თანამიმდევრობით. ნარკოზის დროს დიდი
ჰემისფეროების ქერქის მდგომარეობის ელექტროენცეფა-
ლოგრაფიულ კონტროლს დიდი პრაქტიკული მნიშვნე-
ლობა აქვს ქირურგიულ კლინიკაში, რომლითაც შეიძ-
ლება სანარკოზო ნივთიერების რეგულაცია და ნარკოზის
აუცილებელი სიღრმის შენარჩუნება.

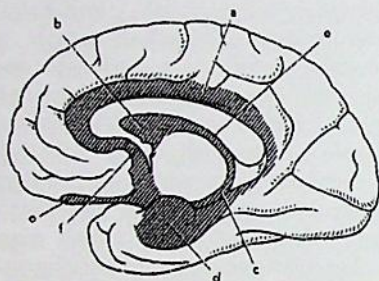
ჰიპოქსია. ჰიპოქსიის განვითარებისას აღინიშნება ალფა-
რიტმის გადასვლა ბეტა-რიტმში. შემდეგ ბეტა-რიტმი იც-
ვლება დელტა-რიტმით, რაც ადამიანის შემთხვევაში
ემთხევა ცნობიერების დაკარგვას.

ლიმბური სისტემა

ტერმინი „დიდი ლიმბური წილი“ ბროკას ეკუთვნის.
თავდაპირველად ამ ტერმინის ქვეშ აერთიანებდნენ ქერ-
ქის იმ უბნებს, რომლებიც ორივე ჰემისფეროში რგოლუ-
რადაა განლაგებული ახალი ქერქის საზღვარზე და გა-
მოყოფს 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 ლიმბურ სისტემაში ორ ნაწილს არჩევენ: ქერქულ და ქერქვეშა განყოფილებებს (სურ. 54).

ქერქული ნაწილი (ანუ ლიმბური ქერქი), ძირითადად, წარმოდგენილია ფილოგენეზურად ძველი სტრუქტურებით (ე.ი. არქიპალეოკორტექსით), როგორცაა: ჰიპოკამპი, პარაჰიპოკამპური ხვეული, სარტყლისებრი ხვეული და საყნოსავი ტვინის სტრუქტურები.



სურ. 54. თავის ტვინის ლიმბური სტრუქტურები. a - სარტყლისებრი ხვეული, b - გამჭვირვალე ძვიდუ, c - ჰიპოკამპური ფორმაცია, d - პარაჰიპოკამპური ხვეული, e - თალი, f - სუბკალოზური ზონა, o - საყნოსავი ბოლქვები.

ლიმბური სისტემის ქერქვეშა ნაწილს მიეკუთვნება: ნუშისებრი კომპლექსი, გამჭვირვალე ძვიდუ და თალამუსის წინა ბირთვები.

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 ნუშისებრ კომპლექსზე და ჰიპოკამპზე. შუბლის წილი კი უნდა წარმოადგენდეს ახალი ქერქის იმ განყოფილებას, რომელიც არეგულირებს ლიმბური სისტემის შემადგენელი კომპონენტების ურთიერთმოქმედებას. ჯერ კიდევ მაკლინი თვლიდა, რომ ლიმბური სისტემის ქერქული და ქერქვეშა სტრუქტურები ქმნიან ერთიან ფუნქციურ კომპლექსს, რომელიც ემსახურება ემოციური რეაქციების წარმო-

შობას და გამოვლენას.

ემოციის მნიშვნელობა და არსი. ბუნებრივ პირობებში ცხოველური ორგანიზმები კვებითი ჯაჭვებით 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, ვეგეტატიური 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 მხრივ, დიდად არის დამოკიდებული ორგანიზმის სპეციფიკურ ფუნქციურ მდგომარეობაზე, რომელსაც ემოციურ მდგომარეობას უწოდებენ.

ემოციის ზოგადი ცნება. ემოცია ფრანგული სიტყვაა, რომელიც ლათინურიდან მოდის (emovere - ადევნება). 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 ჩამოვაყალიბოთ:

ემოცია არის ადამიანისა და ცხოველთა სუბიექტური რეაქციების ერთობლიობა, რომელიც გამოიწვევა შინაგანი და გარეგანი გამლიზიანებლების მოქმედებით და ორგანიზმის მიერ აღიქმება როგორც სიამოვნება ან უსიამოვნება, სიხარული, შიში, შიმშილი და სხვა.

სხვადასხვა სახის ემოციურ მდგომარეობას დამახასიათებელი სომატური და ვეგეტატიური გამოვლენა აქვს. მაგალითად, როცა კატა აგრესიულად არის განწყობილი და მზადაა თავს დაესხას მსხვერპლს, მას ბალანი აშლილი აქვს, კლანჭები - გამოჩენილი, გუგები - გაფართოებული. განსხვავებულ გარეგნულ ეფექტებს აე-

ლენს კატა კეთილგანწყობის მდგომარეობის დროს. ეხახუნება 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 ადამიანი საინტერესო ფილმს უცქერს, მაღლა იწევს მისი არტერიული წნევა; ხშირდება გულის ცემა, ძლიერდება ოფლის გამოყოფა, იზრდება კატექოლამინების შემცველობა სისხლში.

ემოციების წარმოშობის შესახებ მრავალი შეხედულება არსებობს: 1. ჯეიმს-ლანგის თეორია, 2. ორგანიზმის შინაგანი არის მუდმივობის - პომეოსტაზის დარღვევა, 3. ჰაპესის ჰიპოთეზა. მისი შეხედულებით ემოციების ცენტრალურ მექანიზმებში ჩართულია ჰიპოთალამუსი, თალამუსის წინა ვენტრალური ბირთვები, ქერქის სარტყლისებრი ხვეული, ჰიპოკამპი და ინფორმაცია ისევე ბრუნდება ჰიპოთალამუსში. აქ იკვრება ჰაპესის წრე, რომელის ძალიან ჰგავს ბროკას „დიდ ლიმბურ წილს“.

ემოციურ რეაქციას ორი მხარე აქვს: სუბიექტური განცდა და გარეგნული გამოხატვა. ემოციის სუბიექტური განცდისათვის აუცილებელია ჰიპოთალამუსის კავშირი წინა ტვინთან, ხოლო მისი გარეგნული გამოვლინებისათვის აუცილებელია ჰიპოთალამუსის კავშირი შუა ტვინთან. თუ ჰიპოთალამუსის კავშირები დარღვეულია წინა ტვინთან, გამოვლინდება არაკოორდინირებული ხასიათის უმისამართო აგრესიული ქცევა, ე.ი. ვლინდება „ცრუ აგრესია“, ანუ ემოცია სუბიექტური განცდის გარეშე. ხოლო ჰიპოთალამუსის კავშირი თუ დარღვეულია შუა ტვინთანაც, მაშინ ემოციური რეაქციის გარეგნული გამოვლენაც ქრება ანუ „ცრუ აგრესიაც“ წყდება.

პომეოსტაზის დარღვევის შემთხვევაში ვლინდება ემოციური აგზნება, რომელსაც თან მოყვება სათანადო მოტივაციის ფორმირებაც. მაგ. წყურვილი, შიმშილი და სხვ. მსგავსი, რომელიც ორგანო ეფექტს იწვევს 1. სუბიექტურს (წყურვილის ემოცია) და 2. ობიექტურს (წყლის მიღების მოტივაცია). მათი გავლენით თავის ტვინში იქმნება

გამწვეები მექანიზმი - დრაივი. ორგანიზმი იკმაყოფილებს მოთხოვნილებას და აღადგენს დარღვეულ ჰომეოსტაზს.

აღნიშნული მოვლენების ზუსტი ნერვული მექანიზმები დღეისათვის დაზუსტებული არ არის.

ქერქის სენსორული (მიმდებლობითი) ზონები

ჰემისფეროების ქერქში აფერენტული იმპულსები შედიან ორგანიზმის ყველა რეცეპტორიდან. ქერქის იმ უბნებს, რომლებშიაც შედიან უმთავრესად აფერენტული იმპულსები, ი. პავლოვმა ანალიზატორების ცენტრალური განყოფილებები უწოდა. მრავალი ანალიზატორის ცენტრალური განყოფილება, სხვანაირად ანალიზატორების ქერქული წარმომადგენლობა სივრცობრივად ემთხვევა და ნაწილობრივ გადაფარავს ერთმანეთს. ქერქის იმ მიდამოებს, სადაც განლაგებული არიან ანალიზატორების ცენტრალური განყოფილებები ეწოდება ქერქის სენსორული ზონები, რომლებიც წარმოდგენენ პერიფერიული რეცეპტორული ველების ქერქულ პროექციას.

სომატური და ვისცერალური მგრძობელობის წარმომადგენლობა განლაგებულია უკანა ცენტრალურ ხვეულში, როლანდის ღარის ქვეშ და სილვიის ღარის ზემოთ.

მხედველობის ზონები განლაგებული არიან ორივე ჰემისფეროს კეფის წილის შიდა ზედაპირზე.

სმენის ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი ლოკალიზდება საფეთქლის ხვეულებში.

გემოვნების ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი მოთავსებულია ჰიპოკამპურ და პარაჰიპოკამპურ ხვეულებში.

ენოსვითი რეცეპციის წარმომადგენლობა მოთავსებულია მსხლისმაგვარი წილის წინა ნაწილში, იქ სადაც მოთავსებულია გემოვნებითი ანალიზატორის ქერქული ბოლო.

სენსორული ზონების ლოკალიზაცია ადამიანებში

შესწავლილია უმთავრესად ტვინზე ოპერაციების დროს ქერქის სხვადასხვა წერტილის ელექტრული გაღიზიანების მეთოდით. რადგანაც ასეთი ოპერაციები ადგილობრივი ანესთეზიის პირობებში მიმდინარეობს, პაციენტს შეუძლია აღმოცენებული შეგრძნებების ზუსტი სიტყვიერი დახასიათება. ყველა ჩამოთვლილი ზონის გაღიზიანება ელექტრული დენით იწვევს შესაბამის ელემენტარული ხასიათის რეაქციას. მხედველობის ზონის გაღიზიანებისას წარმოიქმნება შუქის უეცარი ანთების და ფერების შეგრძნება; სმენის ანალიზატორის გაღიზიანება იწვევს სხვადასხვა ბგერის შეგრძნებას; სომატოსენსორული ზონის გაღიზიანება იწვევს ჩხვლეტის, შეხების ან მტკივნეულ შეგრძნებას და ა.შ.

ადამიანის სენსორული ზონების დაზიანება იწვევს მოცემული სახის მგრძნობელობის უხეშ დარღვევას დაზიანების კერის მოპირდაპირე მხარეზე. ადამიანში სენსორული ზონების ფუნქციის დარღვევა უფრო ცუდად კომპენსირდება ვიდრე ცხოველებში.

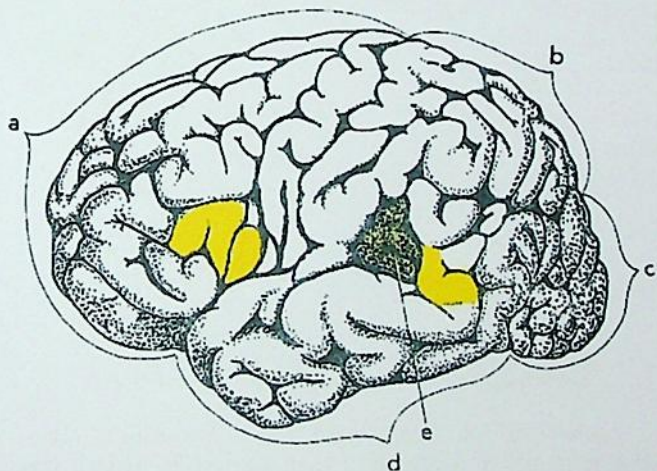
ძმრძის ასოციაციური ზონები

ასოციაციური ზონები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ქერქის მიერ გაღიზიანების ანალიზისა და სინთეზის პროცესებში. სენსორულიდან განსხვავებით ამ ზონების დაზიანება იწვევს მხოლოდ ამა თუ იმ ფუნქციის დროებით დარღვევას. ასოციაციური ზონის ამოკვეთა არ იწვევს კონკრეტული სახის მგრძნობელობის დაკარგვას, მაგარმ ამ დროს ირღვევა გაღიზიანების მნიშვნელობის სწორი ინტერპრეტაციის უნარი. სმენის ზონის დარღვევისას ადამიანი კარგავს გაგონილი სიტყვების მნიშვნელობის გაგების უნარს. ასევე მხედველობის ზონის დაზიანებისას იგი ვერ გებულობს კითხვის დროს სიტყვების მნიშვნელობას და ა.შ.

ადამიანებში ასოციაციურ ველებს ტვინის ქერქის დიდი ფართობი უჭირავთ. ასეთი ველები ძირითადადში წარმოდგენილია *თხემ-კევის*, *საფეთქლისა* და *შუბლის* წინა წი-

ლებში. ასეთ ზონებში ხდება სხვადასხვა მოდალობის ინფორმაციის თავმოყრა, ერთმანეთთან დაკავშირება-ინტეგრირება და აღქმული ობიექტის ერთიანი ხატის შექმნა.

ამიტომ ასეთ ველებს ასოციაციური უწოდეს. კონკრეტულად, თხემ-კეფის ასოციაციური ზონა, სენსომოტორული და მხედველობითი ზონები ქერქიდან იღებს ნაწილობრივად გაანალიზებულ ინფორმაციებს და მათი ინტეგრაციის შედეგად ადგენს ორგანიზმის სივრცით კოორდინატებს. საფეთქლის ასოციაციურ ველში თავს იყრის და ხვეული. იგი ერთმანეთთან აკავშირებს ვერნიკესა და მხედველობის ზონებს. ანგულარული ხვეულის დაზიანების შემთხვევაში ადამიანი ვერ აცნობიერებს წაკითხული სიტყვების შინაარსს. (სურ.55)

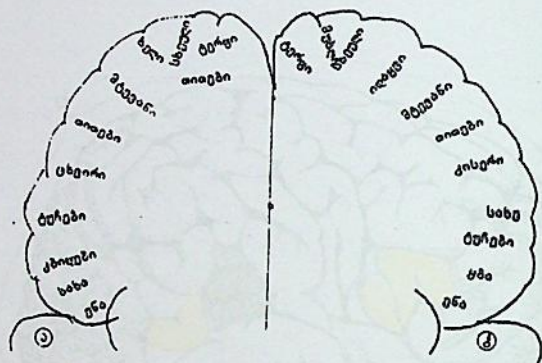


სურ. 55. დიდი ტენის მარცხენა ნახევარსფერო ბროკას და ვერნიკეს ზონებით, ანგულარული ხვეულით.

ძეოქმის მიძქრბობითი (მოტოროული) ზონებო

მოტოროული ზონა მოთავსებულია ქერქის წინა ცენტრალურ ხვეულში როლანდის ღარის წინ, ე.ი. პრეცენტრალურ ხვეულში (სურ. 56).

მამოძრავებელი წერტილები განღაგებული არიან ქერქში არათანაზომიერად. ყველაზე მეტი ფართობი უკავია ხელის მტევნის, სახის, ტუჩების და ენის კუნთების წარმომადგენლობას, ყველაზე ნაკლები - სხეულისა და ქვედა კიდურებისას. ვინაიდან დაღმავალი მამოძრავებელი გზები ჯვარედინდებიან, ამიტომ ყველა აღნიშნული წერტილის გაღიზიანება იწვევს სხეულის საწინააღმდეგო მხარის კუნთების შეკუმშვას.



სურ. 56. მგრძნობიარე ფუნქციის წარმომადგენლობა უკანა ცენტრალურ ხვეულში (ა) და მოტოროული ფუნქციის წარმომადგენლობა წინა ცენტრალურ ხვეულში (ბ).

ტვინის ქერქის მოტოროული ზონის დაზიანება (ჭრილობა, სისხლის ჩაქცევა და სხვა) ადამიანში იწვევს მოპირდაპირე ნახევრის კუნთების სრულ ან ნაწილობრივ დამბლას (პემიპლეგიას). დამბლის სიმტომების გაქრობა ხდება ძალიან ნელა და თანდათანობით.

ძმარძინა და ძმარძვეშა სტრუქტურების ურთიერთმხედობა

ქერქის უბნების უმეტესობა დაკავშირებულია ორმხრივი-აფერენტული და ეფერენტული გზებით თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვებთან. ეს ორმხრივი კავშირი საფუძვლად უდევს ქერქისა და თალამუსის უჯრედებს შორის წრიულ ურთიერთმოქმედებას. ფიქრობენ, რომ იმპულსების ასეთი ცირკულაცია წარმოადგენს დიდი კემისფერობის ქერქში გაღიზიანების კვალის შენახვის ერთერთ მნიშვნელოვან მექანიზმს.

ქერქსა და ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციას შორის არსებობს რთული ურთიერთმოქმედება - რეტიკულური ფორმაცია ახდენს ქერქზე მატონიზებელ გავლენას, ხოლო ეს უკანასკნელი აგზავნის რეტიკულურ ფორმაციაში თავის დადმავალ ამგზნებ და შემაკავებელ იმპულსებს, რომლებიც აძლიერებენ ან ასუსტებენ რეტიკულური ფორმაციის აგზნებადობას. აგზნებათა ცირკულაცია ქერქსა და რეტიკულურ ფორმაციას შორის უზრუნველყოფს ტვინის ფხიზელი მდგომარეობის ხანგრძლივ და მყარ შენარჩუნებას. ამ ურთიერთობის დარღვევა იწვევს ტვინის გადაყვანას ნარკოზულ ძილის მდგომარეობაში.

ცნობილია, რომ თალამოკორტიკალური აფერენტების ნაწილი უშუალოდ მოტორულ ქერქს უკავშირდება, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ მოტორული ქერქი ნაწილობრივ სენსორულ ფუნქციასაც ასრულებს. ამიტომ ქერქის აღნიშნულ უბანს სენსომოტორულს უწოდებენ. დადგინდა მოტორული ქერქის ორი კანონზომიერება: 1. სომატოტოპიური ორგანიზაცია და 2. მრავლობითი წარმომადგენლობა.

სომატოტოპიური ორგანიზაცია ნიშნავს, რომ მოტორულ ქერქში სხეულის ყველა ორგანოს თავისი პროექცია აქვს და მათი ტოპოგრაფიული განაწილება შეესაბამება სხეულის ნაწილების სივრცით განლაგებას.

მრავლობითი წარმომადგენლობა ნიშნავს იმას, რომ ქერქში არსებობს პირველადი ანუ ძირითადი და

დამატებითი ანუ მეორადი მოტორული ზონები.

ტვინის კვება და ლიქვორი

ტვინის სისხლით მომარაგება ხორციელდება ორი საძილე და ორი ხერხემლის არტერიით. თავის ტვინის განუწყვეტელი მომარაგება სისხლით მნიშვნელოვანი პირობაა მისი ნორმალური მოქმედებისათვის. სისხლის მომარაგების მკვეთრი შემცირების ან შეწყვეტისას არცერთი სხვა უჯრედი არ წყვეტს ისე სწრაფად თავის მოქმედებას, როგორც ნერვული უჯრედები. ტვინის დროებითი ანემია იწვევს გულის წასვლას. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერკის გაძლიერებული მუშაობისას იზრდება მისი სისხლით მომარაგება ტვინის სისხლძარღვთა გაფართოების გამო.

ტვინის შიგნით და მისი გარსების ქვეშ არის დიდი სივრცეები, რომლებიც ამოვსებულია ე.წ. თავის და ზურგის ტვინის სითხით, ანუ ლიქვორით. ადამიანის ლიქვორის რაოდენობა უდრის 120-150 მლ-ს. ლიქვორი ტვინის თავისებური შინაგანი გარემოა, რომელიც ხელს უწყობს მისი მინერალური შედგენილობისა და ოსმოსური წნევის მუდმივობას. იგი ქმნის აგრეთვე ტვინის ჰიდრავლიკურ ბალიშს, რითაც საიმედოდ იცავს ნერვულ უჯრედებს მექანიკური ზემოქმედებისაგან.

ლიქვორის ცირკულაციის დარღვევა იწვევს ცნს-ის ფუნქციონირების მოშლას. ლიქვორის მთავარი მნიშვნელობა მდგომარეობს იმაში, რომ იგი წარმოადგენს ტვინის მკვებავ გარემოს. მისი საშუალებით ტვინიდან გამოიტანება და გადადის სისხლში დაშლის ის პროდუქტები, რომელნიც ტვინის ქსოვილების ნივთიერებათა ცვლის პროცესში წარმოიქმნებიან.

ჰემატო-ენცეფალური ბარიერი. ლიქვორის შემადგენლობა დიდად არის დამოკიდებული ე.წ. ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის თვისებებზე. ასეთ ბარიერს წარმოადგენს სისხლისა და ლიქვორის ერთმანეთისაგან განმაცალკევებელი კაპილარების კედლები, და შესაძლებელია,

ზოგიერთი ნეიროგლიური უჯრედები. სისხლისა და ლიქვორის განმაცალკეებელი მემბრანები აღჭურვილი არიან შერწყვითი განვლადობის უნარით. იმის გამო, რომ ბევრი სამკურნალო ნივთიერება არ გადადის ლიქვორში, ამიტომ არ ახდენს გავლენას ნერვულ ცენტრებზე. ასეთი ნივთიერებები უნდა შეყვანილ იქნას პირდაპირ ლიქვორში ზურგის ტვინის პუნქციის გზით.

ანალიზატორები

ადამიანი მუდმივად იღებს ინფორმაციას მრავალფეროვანი ცვლილებების შესახებ, რომელიც ხდება გარე და შიგა გარემოში. ეს ხორციელდება ანალიზატორების ანუ სენსორული სისტემის დახმარებით.

ცნება ანალიზატორების შესახებ ფიზიოლოგიაში შემოტანილი იქნა ი.პ. პავლოვის მიერ, უმაღლესი ნერვული ქმედების შესახებ მოძღვრების დამუშავების დროს. ი.პ. პავლოვის მოძღვრების თანახმად, ყოველი ანალიზატორი შედგება 3 განყოფილებისაგან:

1. პერიფერიული ანუ რეცეპტორული განყოფილება, ახორციელებს გამღიზიანებლის ენერჯის აღქმას და მის ტრანსფორმაციას აგზნების სპეციფიურ პროცესში.

2. გამტარი განყოფილება წარმოდგენილია აფერენტული ნერვებით, ზურგის ტვინის ცენტრებით და თავის ტვინის დეროვანი ნაწილით. ის ახორციელებს სპეციფიური აგზნების პირველად დამუშავებას და მის გატარებას დიდი ტვინის ქერქამდე.

3. ცენტრალური ანუ დიდი ნახევარსფეროების ქერქოვანი განყოფილება. წარმოდგენილია ქერქის შესაბამისი ზონებით, სადაც ხორციელდება აგზნების საბოლოო დამუშავება - უმაღლესი ანალიზი და შესაბამისი შეგროვების ფორმირება.

ამრიგად, ანალიზში იგულისხმება წარმონაქმნთა შერწყმა, რომელიც უზრუნველყოფს გამღიზიანებლის ენერჯის აღქმას, მის ტრანსფორმაციას აგზნების სპეციფიურ პროცესში, ამ აგზნებათა შეფასება და გატარება

ცნს სტრუქტურებზე, მისი ანალიზი დიდი ტვინის ქერქის სპეციფიურ ზონებში, შესაბამისი შეგროვებების ფორმირებით.

ანალიზატორების როლი, ორგანიზმის შემგუებლობის პროცესის ჩამოყალიბებაში განსაკუთრებულად დიდია და მრავალმნიშვნელოვანი.

ცოცხალი სამყაროს ევოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდა სპეციალური სტრუქტურები, რომლებიც აღიქვამენ ორგანიზმის გარე და შინაგან არედან მომავალ გაღიზიანებებს. სამყაროში არსებული საგნები და მოვლენები აირეკლებიან ორგანიზმში შეგროვებების და წარმოდგენების სახით. ამის გამო გაღიზიანების შემგროვებ ორგანოებს უწოდებენ აგრეთვე გრძნობათა ორგანოებს.

გრძნობათა ორგანოები წარმოდგენენ რეცეპტორების, ე.ი. მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებების გროვას. რეცეპტორული აპარატის გზით მომავალი ინფორმაციის საშუალებით ცნს-ში ყალიბდება რეფლექსური, ქცევითი და ფსიქიკური მოქმედების აქტები. რეცეპტორებიდან სიგნალები აღწევენ თავის ტვინის ქერქამდე და იწვევენ შესაბამის შეგროვებებს. გაღიზიანების აღქმის ანალიზში ნეირონული ჯაჭვის ყველა რგოლს აქვს მნიშვნელობა, მაგრამ მათი უმადლესი ანალიზი ხორციელდება თავის ტვინის ქერქის საშუალებით.

ნეირონთა ერთობლიობას, რომლებიც მონაწილეობენ გაღიზიანების მიმდებლობაში (რეცეპტორები) და აგზნების გატარებაში (აფერენტული პროექცია) და მთავრდება თავის ტვინის სენსორული უჯრედებით, ი. პავლოვი თვლიდა ერთიან სისტემად და უწოდა მას „ანალიზატორი“. რეცეპტორები ეს ანალიზატორის პერიფერიული რგოლია. აფერენტული ნეირონები და გამტარი გზები შეადგენენ ანალიზატორის გამტარ განყოფილებას; ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის უბნები, რომლებიც გაღიზიანებას მიმდებლობენ რეცეპტორებიდან, წარმოდგენენ ანალიზატორთა ქერქულ წარმომადგენლობას.

პერიფერიული რეცეპტორები იყოფა სამ დიდ ჯგუფად: ექსტეროცეპტორები, ინტეროცეპტორები და პროპ-

რიოცეპტორები.

ექსტეროცეპტორები მიმღებლობენ გაღიზიანებას გარემოდან. სიგნალები, რომლებიც ფორმირდებიან ექსტერორეცეპტორებში და აღწევენ თავის ტვინს, გვაძლევენ ინფორმაციას გარე სამყაროს საგნებზე და მოვლენებზე. მათ შორის არიან ისეთი რეცეპტორები, რომლებიც მიმღებლობენ გაღიზიანებას მანძილზე (თვალი, ყური), ე.წ. დისტანტური რეცეპტორები. რეცეპტორების მეორე ჯგუფი აიგზნება გამღიზიანებლით უშუალო მოქმედებისას - კონტაქტური რეცეპტორები.

ინტერორეცეპტორები აიგზნებიან შინაგან ორგანოებსა და სისხლის ძარღვებში მიმდინარე პროცესების ცვლილებათა შედეგად.

პროპრიორეცეპტორები კუნთებში, მყესებსა და სახსრებში განლაგებული რეცეპტორებია, რომლებიც აგზნებით ინფორმაციას აგზანნიან თავის ტვინში მოძრაობითი აქტების მდგომარეობის შესახებ.

გამღიზიანებლის ფიზიკური ბუნების მიხედვით არჩევენ: ფონორეცეპტორებს, ფოტორეცეპტორებს, მექანორეცეპტორებს, თერმორეცეპტორებს, ქემორეცეპტორებს და ბარორეცეპტორებს.

ფსიქოფიზიოლოგიური კლასიფიკაციის თანახმად არჩევენ: მხედველობის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხების, სითბოს და სიცივის მიმღებ, სხეულის მდგომარეობის და ტკივილის რეცეპტორებს.

რეცეპტორების ძირითადი თვისებები. რეცეპტორები ხასიათდებიან მეტად მაღალი აგზნებადობით ადექვატურ გამაღიზიანებლების მიმართ, იმ გამაღიზიანებლებზე, რომელთა მიღებისადმი ისინი სპეციალურად არიან მოწყობილი. რეცეპტორის აგზნებადობაზე მსჯელობენ ენერჯიის იმ მინიმალური რაოდენობის მიხედვით, რომელიც საჭიროა აგზნების აღმოსაგენებლად, ე.ი. გაღიზიანების ზღურბლის მიხედვით. ადექვატურ გამაღიზიანებლების მიმართ ზღურბლი მეტად მცირეა. ასე მაგალითად, ფოტორეცეპტორები აიგზნებიან სინათლის ერთეული ქვანტების მოქმედებით.

რეცეპტორები შეიძლება აგრეთვე აიგზნონ არაა-

დეკლარაციის გამოაღიზიანებელი მოქმედებითაც. მაგალითად, თვალზე ელექტრული დენის ან მექანიკური გამაღიზიანებლის მოქმედებისას აღმოცენდება სინათლის შეგრძნება, ხოლო ამავდროულად გამაღიზიანებლების მოქმედებისას ურზე აღმოცენდება ბგერის შეგრძნება. მაგრამ ასეთ გამაღიზიანებლების მიმართ რეცეპტორების აგზნებადობა ბევრად უფრო დაბალია.

რეცეპტორების აგზნებადობა მუდმივი არ არის; იგი იცვლება მათ ფუნქციურ მდგომარეობასთან დაკავშირებით.

რეცეპტორების აგზნების მექანიზმი. გაღიზიანების გავლენით რეცეპტორში აღმოცენდება ნერვული იმპულსი, ე.ი. წარმოებს გაღიზიანების ტრანსფორმაცია აგზნების პროცესში. განსხვავებით ტექნიკური სისტემებისაგან (რომლებშიაც მუშაობა წარმოებს მათზე მოქმედი ენერგიის ხარჯზე გადამწოდებ-გარდამქმნელებში), რეცეპტორებში გაღიზიანების ენერგიის ტრანსფორმირება აგზნების პროცესად წარმოებს თვით რეცეპტორების ნივთიერებათა ცვლის ხარჯზე. გარეგანი სტიმული რეცეპტორზე მოქმედებისას იწვევს მისი ზედაპირული მემბრანის დეპოლარიზაციას, რომელიც თავისი თვისებებით ემსაგავსება ლოკალურ პოტენციალს და მას რეცეპტორული პოტენციალი არ ექვემდებარება „სულ ან არაფრის კანონს“, იგი დამოკიდებულია გაღიზიანების ძალაზე, აქვს სუმაციის უნარი და რითიმულად ვრცელდება ნერვული ბოჭკოს გასწვრივ. რეცეპტორული პოტენციალის ერთ-ერთ განმასხვავებელ თვისებებზეა წარმოადგენს მისი ხანგრძლივობა - ზოგიერთ რეცეპტორში იგი შეუცვლელად გრძელდება მრავალი წუთის განმავლობაში, სანამ მოქმედებს გამაღიზიანებელი. ამიტომ რეცეპტორის ერთჯერადი გაღიზიანებით, შესაბამის ნერვულ ბოჭკოში აღმოცენდება და ვრცელდება მრავალჯერადი, რითიმული აგზნება. ეს იმიტომ, რომ რეცეპტორებისგან განსხვავებით, ნერვულ ბოჭკოში აგზნებას ახასიათებს აგზნების კანონის მიხედვით რეფრაქტორული ფაზები (ა.რ.ფ. და შ.რ.ფ.).

ტემპერატურული რეცეპცია. სომატოსენსორულ ანალიზატორს მიეკუთვნება აგრეთვე ტემპერატურული ანალიზატორი. ზოგიერთი სენსორული მიდამო ფლობს მაღალ მგრძობელობას ტემპერატურულ ცვალებადობისადმი, მაგრამ სპეციფიური მორფოლოგიური წარმონაქმნი, რომელიც დაკავშირებულია ტემპერატურულ მგრძობელობასთან, არ არის აღმოჩენილი. თერმორეცეპტორები იყოფიან სიცივისა და სითბოს, შეგრძნების რეცეპტორებად. ყველაზე მეტად ისინი იმყოფებიან სახის და კისრის მიდამოს კანში.

სითბური მგრძობელობის რეცეპტორებისათვის და მახასიათებელია გზარდი გრადიენტის არსებობა პირის ღრუს წინა ნაწილებიდან უკანა ნაწილებამდე, ხოლო ცივი მგრძობელობისათვის - შებრუნებით. სიცივის - რეცეპტორების მოჭარბება პირის ღრუს წინა ნაწილში, ხოლო სითბურის - უკანა ნაწილში, განპირობებულია მათი ფუნქციის სპეციფიურობით და ორგანიზმის თერმორეგულიაციის პროცესებში მათი მნიშვნელობით. სიცივის რეცეპტორული სისტემა არის წამყვანი თერმორეგულიაციაში, იგი სწრაფად და ადექვატურად აღიქვამს გარემოს ტემპერატურულ ცვალებადობას, მაშინ, როდესაც სითბურ სიგნალებს ძირითადად მხოლოდ ორგანიზმის ტემპერატურულ ჰომეოსტაზზე აქვს გავლენა.

ლოყის ლორწოვანი გარსი ნაკლებ მგრძობიარეა სიცივეზე და უფრო ნაკლები - სითბოზე. სითბოს შეგრძნება საერთოდ არ ხდება მაგარი სახის ცენტრში, ხოლო ენის უკანა ზედაპირის ცენტრალური ნაწილი არ შეიგრძნობს არც სიცივეს და არც სითბოს.

მაღალი მგრძობელობა ტემპერატურულ გამღიზიანებელზე აქვს ენის წვერს და ტუნების ვარდისფერ კანს. ეს განპირობებულია ფუნქციური თავისებურებით, რომ საკვების მიღების დროს პირველ რიგში ღიზიანდება ეს ადგილები. ინფორმაცია ნივთიერებათა ტემპერატურის შესახებ ამ ადგილებიდან საჭიროების შემთხვევაში ჩართავს შესაბამის დამცავ რეაქციებს.

კბილებს აქვთ როგორც სიცივის, ისე სითბოს შეგრძნება. საჭრელებისათვის ცივი მგრძობელობის

ზღურბლს საშუალოდ წარმოადგენს 20°C ტემპერატურა, დანარჩენი კბილებისათვის იგი 11-13°C. თბილი მგრძობელობის ზღურბლს საჭრელებისათვის წარმოადგენს 52°C. დანარჩენი კბილებისათვის 60-70°C. კბილების ტემპერატურული მგრძობელობის ზღურბლის გამოკვლევისათვის მათ რწყავენ დაბალი ან მაღალი ტემპერატურის მქონე წყლით ან ხმარობენ ბამბის ტამპონს, რომელიც დასველებულია წყალში ან ეთერში, რომელიც სწრაფად ორთქლდება და კბილს აცივებს. თუ ტემპერატურული გამიზიანებლები იწვევს ადეკვატურ შეგრძნებებს, ეს მოწმობს პათოლოგიური ცვლილებების არარსებობაზე. კარიესის დროს თერმულ გაღიზიანებას თან ახლავს ტკივილი. დეკუპირებული კბილი ასეთ გაღიზიანებაზე არ რეაგირებს.

ტკივილის ანალიზატორი

ტკივილის შეგრძნების შესწავლას განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს მთლიანად ორგანიზმის ყველა ანატომიურ-ფიზიოლოგიურ სისტემების მიმართ. ტკივილის შეგრძნება შეიძლება წარმოიქმნას პერიფერიაზე დამაზიანებელი ფაქტორის ზემოქმედებით სპეციალურ „მტკივნეულ“ რეცეპტორზე ან სხვა რეცეპტორების ძლიერი გაღიზიანების დროს, ამიტომ ტკივილის ანუ ნოციცეპტურ შეგრძნებას ორგანიზმისათვის დაცვითი მნიშვნელობა აქვს. 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.

ნოციცეპტორები, როგორც კანის, ისე ლორწოვანი გარსის, წარმოდგენილია თავისუფალი, არაინკაფსულირებული ნერვული დაბოლოებებით, რომლებსაც აქვთ სხვადასხვაგვარი ფორმა (თმებისებრი, სპირალური ფირფიტები და სხვა).

პირის დრუში უფრო მეტად შესწავლილია ლორწოვა-

ნი გარსის, ალვეოლარული მორჩების და მაგარი სასის ტკივილის შეგრძნება, რომლებიც წარმოადგენენ პროთეზის კალაპოტის მიდამოებს. ტკივილის გამოხატულ შეგრძნებას ფლობს ლორწოვანი გარსის ნაწილი ქვედა ყბის ვესტიბულარულ ზედაპირზე გვერდითი საჭრელების მიდამოებში. ნუნების ლორწოვანი გარსის ორალური ზედაპირი ფლობს ტკივილის მნიშვნელოვან შეგრძნებას. ლოყის შიგა ზედაპირზე არის ვიწრო მონაკვეთი, რომელიც მოკლებულია მტკივნეულ შეგრძნებას. ყველაზე დიდი რაოდენობა ტკივილის რეცეპტორებისა განლაგებულია კბილის ქსოვილებში. დენტინის 1 სმ² მოთავსებულია 15000-30000 ტკივილის რეცეპტორები, დენტინისა და ემალის ზღვარზე მათი რაოდენობა აღწევს 75000, ხოლო კანის 1სმ²-ზე არა უმეტეს 200 ტკივილის რეცეპტორებისა.

კბილის პულპის რეცეპტორების გაღიზიანება იწვევს ტკივილის უძლიერეს შეგრძნებას. თუნდაც სულ უმნიშვნელო შეხებაც კი იწვევს მძაფრ ტკივილს. კბილის ტკივილი, რომელიც განეკუთვნება ყველაზე მძაფრ ტკივილს, აღმოცენდება კბილის დაზიანების პათოლოგიური პროცესების დროს. კბილის მკურნალობა აღკვეთს ტკივილს, მაგრამ თვით მკურნალობაც წარმოადგენს განსაკუთრებულ მტკივნეულ მანიპულაციას. ამის გარდა, კბილის პროთეზირების დროს არაიშვიათად გვიწვევს ჯანმრთელი კბილის პრეპარირება, რაც აგრეთვე იწვევს მტკივნეულ შეგრძნებებს.

ტკივილის ტიპები. არჩევენ ტკივილის ორ ტიპს: სწრაფ და ნელ ტკივილს. სწრაფი ეწოდება იმიტომ, რომ იგი შეიგრძნობა მტკივნეული გაღიზიანების დაწყებიდან დაახლოებით 0,1 წამის შემდეგ. მას „მწვავე ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ. „ნელი ტკივილი“ კი შეიგრძნობა გაღიზიანებიდან 1 წამის შემდეგ და ვითარდება ნელა, ზოგჯერ რამდენიმე წუთის განმავლობაში. ამიტომაც ნელ ტკივილს, ზოგჯერ, „ქრონიკული ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ.

სწრაფი ტკივილი თან სდევს ნემსით ჩხვლეტას, კბინის გაჭრას ან დაწეას. 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.

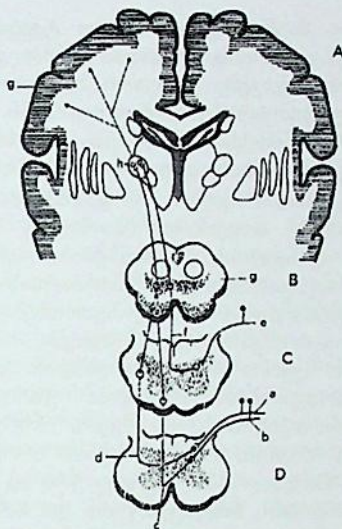
ტკივილის რეცეპტორების ადაპტაცია, სხვა რეცეპტორებისაგან განსხვავებით ძალიან ნელა ხდება. ზოგი რეცეპტორი კი საერთოდ არ განიცდის ადაპტაციას. მტკივნეული გაღიზიანების გახანგრძლივებული მოქმედების პირობებში ზოგჯერ ადაპტაციის საპირისპირო მოვლენაც კი იჩენს თავს - ხდება რეცეპტორების მგრძობელობის გაზრდა. ამ მოვლენას ჰიპერალგეზიას უწოდებენ.

ტკივილის სიგნალების გატარება ცნს-ში. ტკივილის სიგნალები, ზურგის ტვინში შესვლის შემდეგ, თავის ტვინისაკენ მიემართება ორი გზით: ძველი და ახალი სპინოთალამური გზებით (სურ. 57).

ძველი სპინოთალამური გზა, რომელიც იწყება C ჯგუფის წვრილი აფერენტებით, ატარებს ნელი ტკივილის სიგნალებს. ახალი სპინოთალამური გზა კი, რომელსაც დანაწეის აძლევს შედარებით მსხვილი Aδ ტიპის აფერენტები, ატარებს სწრაფი ტკივილის სიგნალებს. პირველადი აფერენტები ზურგის ტვინის დორსალურ რქაში გადაერთევა მეორე რიგის ნეირონებზე, რომელთა აქსონები გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და ანტერო-ლატერალური 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 მთავრდება თალამუსის ვენტრობაზალურ კომპლექსში ტაქტილური შეგრძნების აფერენტებთან ერთად. აქედან, სწრაფი ტკივილის სიგნალები იგზავნება ქერქის სომატოსენსორული ზონისაკენ.



სურ. 57. კინესთეზური შეგრძნების გამტარისისტემა (სქემა).

A - ქემისფერობის ფრონტალური ჭრილი, B - შუა ტვინი, C და D - ზურგის ტვინის სექციები. 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, რომელიც გადის უკანა ღარის და მედიალური მარყუვის (f) შემადგენლობაში. აღნიშნული აფერენტული გზები საპროექციო ზონებს აღწევს თალამუსის სპეციფიკური ბირთვის (g) გზით.

პირის ღრუს ლორწოვანი გარსის, პერიოდონტის, ენის და კბილის პულპის რეცეპტორების აგზნება ნოცი-ცეპტორებიდან გადაეცემა A და C ტიპის ნერვული ბოჭკოებით.

ამ ბოჭკოების დიდი ნაწილი მიეკუთვნება სამწვერა ნერვის მეორე და მესამე ტოტებს. მგრძნობიარე ნეირონები მოთავსებულია სამწვერა ნერვის განგლიებში. ცენ-

ტრალური მორჩები მიემართება მოგრძო ტვინისაკენ, და მთავრდება სამწვერა ნერვის ბირთვის კომპლექსის ნეირონებზე, რომელიც შედგება მთავარი სენსორული ბირთვისა და სპინალური ტრაქტის ბირთვისაგან. სამწვერა ნერვის სპინალური ტრაქტის ბირთვის ნეირონთა გზა (პირის ღრუს რეცეპტორების, კბილის და სასის მიდამოს ქსოვილების პროექციისა) იყოფა სამ ნაწილად: *nucl.oralis, interpolaris, caudalis n.V.* ბოლო ორ ბირთვზე მთავრდება სამწვერა ნერვის განგლიის ნეირონების ცენტრალური მორჩები, რომლებიც გადაცემენ ინფორმაციას ნიციციკლორებიდან (ანალიზატორის მეორე ნეირონები). ამ ნერვის წინა და მთავარ სენსორულ ბირთვში ინფორმაცია ძირითადად მოდის მექანო რეცეპტორებიდან. კოლატერალების დიდი რაოდენობით არსებობა უზრუნველყოფს ფუნქციურ ურთიერთკავშირს სამწვერა ნერვის სხვადასხვა ბირთვებს შორის, რაც არსებით როლს ასრულებს სხვადასხვა მოდალობის სპეციფიური აგზნების ინტეგრაციაში, მათ შორის ნოციციკლური და არანოციციკლური ხასიათის აგზნებათა ურთიერთქმედებაში.

სამწვერა ნერვის ბირთვების ნეირონებიდან აგზნება მიემართება თალამუსის უკანა და ვენტრალური სპეციფიური ბირთვებისაკენ (VPM - უკანა მედიალური ბირთვი, VPL - უკანა ლატერალური ბირთვი), რომლებიც შედის სამწვერა-თალამურ და მეორადი დორსალური სამწვერა თალამური გზების შემადგენლობაში.

ამასთან ერთად, მოგრძო ტვინის რეტიკულური ფორმაციის ვრცელი კოლატერალების ხარჯზე ნოციციკლური აგზნება პალიდო-სპინო-ბულბო-თალამური პროექციური გზებით, რომლებიც მიმართულია თალამუსის ბირთვების შუა და შიგა ფირფიტოვანი ჯგუფებისაკენ, რაც უზრუნველყოფს ნოციციკლური აგზნების ფართო გენერალიზაციას ტვინის წინა ნაწილებში და ანტინოციციკლური სისტემის მექანიზმების ჩართვას.

თალამუსის უკანა ჯგუფის ბირთვების ნეირონებიდან ნოციციკლური აგზნება მიემართება ქერქის I და II სოსტოსენსორული ზონისაკენ (უკანა ცენტრალური ხვეული), და დიდი ტვინის ორბიტალური ქერქის მედიალური მო-

ნაკვეთებისაკენ.

თვლიან, რომ I სომატოსენსორული ზონა არეგულირებს და ორგანიზებას უკეთებს მამოძრავებელ აქტებს, რომლებიც წარმოიშობიან მტკივნეული ზემოქმედების შედეგად, ხოლო II ზონა პასუხისმგებელია ტკივილის როგორც სენსორული მოდალობის აღქმაზე.

ორბიტალური ქერქი ორგანიზებას უწევს ტკივილის აფექტურ, ემოციურ კომპონენტებს, ჩართავს მათ ადამიანის ფსიქიკურ და ინტელექტუალურ მახასიათებლებში.

ნოციცეპტური აგზნების გენერალიზაცია თალამუსის შიგა ფირფიტოვანი ბირთვიდან უზრუნველყოფს მიწოდებული ნოციცეპტური ინფორმაციის გადამუშავების პროცესში ლიმბური სტრუქტურების ჩაბმას და ვეგეტატიური „ელფერის“ ფორმირებას, ტკივილის რეაქციის ემოციურ კომპონენტებს და აგრეთვე მისი სუბიექტური და ადაპტური კომპონენტების გახანგრძლივებას.

თავის ტვინის ცენტრალურ ნაწილებში აგზნების შესვლის შედეგს წარმოადგენს ტკივილის შეგრძნების ფორმირება, ცოტად თუ ბევრად გამოხატული მოქმედებით, ემოციურ-აფექტური და ვეგეტატიური რეაქციებით, რომელიც მიმართულია პირის ღრუს ქსოვილების მთლიანობის შესანარჩუნებლად.

ცნებაში „ტკივილი“ ჩადებულია სხვადასხვა აზრი. ყურადსაღებია ტკივილი განვიხილოთ, როგორც ჩვეულებრივი სენსორული მოდალობა მსგავსად სმენისა, გემოსი, მხედველობის და ა.შ., რომელიც იძლევა სიგნალს ფუნქციების ფიზიოლოგიურ ზღვართან მიღწევის შესახებ, რომლის იქით ადგილი აქვს დაზიანებას. ამის მაგალითს წარმოადგენს ტკივილის შეგრძნების გამოვლინება ძალიან მაგარი თხილის გატეხვის მცდელობისას.

ტკივილი შეიძლება წარმოადგენდეს პათოლოგიური პროცესების შედეგს, მაგ. პულპიტების და პერიოდონტიტების.

ქრონიკული, ხანგრძლივი ტკივილი შეიძლება გახდეს ახალი პათოლოგიური პროცესების წყარო, მაგ. მანიაკალურ-დეპრესიული მდგომარეობა, ოდონტოგენური ეთიოლოგიის სამწვერა ნერვის ნევრალგიის დროს.

ტკივილი ძირითადად ლოკალიზდება დაზიანებული კბილის არეში, მაგრამ შეიძლება ირადირებდეს ყბის მეზობელ მონაკვეთებზეც, თვალის ბუდეზეც, შუბლის, საფეთქლის და კეფის არეშიც. რამდენიმე კბილის დაავადების დროს შეიძლება წარმოიშვას ოდონტოგენური წარმოშობის დიფუზური თავის ტკივილი, რომლის მექანიზმში მნიშვნელოვანია სამწვერა ნერვის მე-2 და მე-3 ტოტების მგრძობიარე დაბოლოებების და სახის ვეგეტატიური კვანძების გაღიზიანება.

მტკივნეული შეგრძნებები წარმოიშობა ლორწოვანი გარსის ანთებითი პროცესების დროსაც: სტომატიტები, გლოსიტები, გალვანიზმის მოვლენების დროს და სხვა

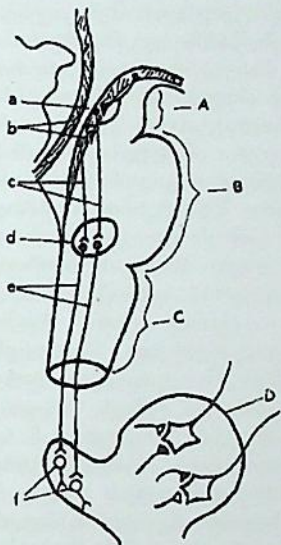
ენდოგენური სისტემის კონტროლი და ტკივილის მბრძოლველობის რეზულიაცია

ტკივილის მგრძობელობის წარმოქმნისათვის საერთოდ არ არის აუცილებელი პერიფერიული რეცეპტორების აქტივაცია. კლინიკაში აღწერილია შემთხვევები ტკივილის წარმოქმნისა ქსოვილებში რაიმე პათოლოგიური ცვლილების არარსებობის დროს. მაგალითად, ფარულ დეპრესიას თან ახლავს ძნელად გადასატანი ტკივილები სხეულის სხვადასხვა ადგილებში, მათში პათოლოგიური პროცესების არარსებობის დროს. ამის გარდა, ცნობილია შემთხვევები ტკივილის შეგრძნების არარსებობისა, მაშინ როცა ადგილი აქვს ორგანოების ვრცელ და ღრმა დაზიანებებს, რაც შეინიშნება მაღალი ემოციური დაძაბულობის დროს. დადგინდა, რომ ეს პროცესი მრავალკომპონენტურია და მასში ჩართულია ცნს-ის მრავალი სტრუქტურა. ისინი წარმოქმნიან ორგანიზმის ერთიანი ინტეგრაციული ანტიინოციტეპტური ფუნქციის სხვადასხვა დონეს.

დღეისათვის თელიან, რომ ანალგეზიური ეფექტების წარმოშობაში ჩართულია ნეიროქიმიური მექანიზმები, ოპიოიდური და სეროტონინერგული. ამასთან, სეროტონინერგული მექანიზმი უზრუნველყოფს მოკლევადიან ანალ-

გეტიკური ეფექტის განვითარებას, ხოლო ოპიოდური მექანიზმის მეშვეობით მიიღწევა ხანგრძლივი ანალგეზია.

სხვადასხვა ადამიანის რეაქცია ტკივილზე მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ეს განსხვავება, ძირითადად, განპირობებულია იმ ნერვული მექანიზმით, რომლის საშუალებითაც ცნს ახდენს ტკივილის შეგრძნების დათრგუნვას.



სურ. 58. თავის და ზურგის ტვინის ანალგეზიური სისტემა.

A - შუა ტვინი; B - ვაროლის ხიდი, C - მთავრო ტვინი, D - ზურგის ტვინის სეგმენტი, a - სილვიის წყალსადენი,

b - სილვიის წყალსადენის ორგვლივი რუხი ნივთიერება, c - შუა ტვინის ენკეფალინერგული ნეირონების აქსონები, d - ნაკერის დიდი ბირთვი, e - სეროტონინერგული ნეირონების აქსონები, f - ზურგის ტვინის უკანა რქის ენკე-ფალინერგული ნეირონები.

ნერვულ მექანიზმს, რომელიც აკონტროლებს ტკივილის აფერენტაციას, ანალგეზიური სისტემა ეწოდება. ადამიანის ანალგეზიური სისტემა შედგება შემდეგი კომ-

პონენტებისაგან (სურ. 58):

I კომპონენტი ლოკალიზებულია ტვინის ღეროს ზედა ნახევარში და მოიცავს სილვიის წყალსადენს, IV პარაკუჭის ირგვლივ მდებარე უბნებს და ნაკერის ბირთვებს;

II კომპონენტს წარმოადგენს ჰიპოთალამუსი;

III კომპონენტი წარმოდგენილია დიდი ტვინის ქერქით;

IV კომპონენტი მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა რქაში და შეიცავს ტკივილის შემაკავებელ კომპლექსს.

პირველ დონეს წარმოადგენს ტვინის ღერო: სილვიის წყალსადენი, IV პარაკუჭის უბნები და ნაკერის ბირთვები. ნაკერის უკანა ბირთვის ელექტროსტიმულაცია ცხოველებში იწვევს ანალგეტიკურ ეფექტს. ეს ფენომენი ატარებს „სტიმულაციური ანალგეზიის“ სახელს.

ძლიერი მტკივნეული გაღიზიანების საპასუხოდ, ნაკერის დიდ ბირთვში შუა ტვინიდან ჩამავალი ბოჭკოების პრესინაპსებიდან გამოიყოფა ენკეფალინი, რომელიც ააქტივებს ნაკერის დიდი ბირთვის ნეირონებს. ამ უკანასკნელთა ტრანსმიტერი სეროტონინია, რომელიც გამოიყოფა ზურგის ტვინის უკანა რქაში და ააქტივებს სპინალურ ენკეფალინერგულ ნეირონებს. გამოყოფილი ენკეფალინი მოქმედებს ტკივილის პირველადი აფერენტების პრესინაპსებზე და იწვევს Ca^{++} -ის იონური არხების დახურვას და 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.

ამრიგად, ტვინის ღერო წარმოადგენს ტკივილის მგრძობელობის პირველ დონეს, რომელიც ფუნქციონირებს, როგორც ღეროვანი სუპრასპინალური ფილტრი, რომელიც ნოციციტურ სიგნალებს გამოაცალკევებს საერთო სომატური აქტივობებიდან.

ტკივილის მგრძობელობის კონტროლის მეორე დონეს წარმოადგენს ჰიპოთალამუსი. გაუტივარების ეფექტი მიღებული იყო ჰიპოთალამუსის ვენტრომედიალური და

დორსომედიალური ბირთვების ელექტრო სტიმულაციით: ჰიპოთალამურ ბირთვებს პირდაპირი კავშირები აქვთ ტვინის რეტკულურ ფორმაციასთან, სილვიის წყალსადენის და IV პარაკუჭის ირგვლივ მდებარე უბნებთან და ნაკერის ბირთვებთან.

ჰიპოთალამური რეგულაციის დონე თავისი ნეიროქიმიური ბუნებით არაერთგვაროვანია, სტიმულაციური ანალგეზია, რომელიც აღმოცენდება დორსომედიალური ბირთვის გაღიზიანებით, ოპიოიდური ბუნებისაა, ხოლო ვენტრომედიალური ბირთვის გაღიზიანების დროს აქტიურდება ცნს ადრენერგული მექანიზმები. ვენტრომედიალური ბირთვი წარმოადგენს უარყოფით ემოციურ ზონას, რომლის სტიმულაცია წარმოშობს უარყოფით რეაქციებს, რაც იწვევს სტრესის განვითარებას.

ამრიგად, ჰიპოთალამუსი წარმოადგენს ტკივილის მგრძობელობის კონტროლის მეორე დონეს; ისევე როგორც ღეროვანი დონე ტკივილის მგრძობელობის რეგულაციისა, ჰიპოთალამუსიც თავის მოქმედებას ახორციელებს ნეიროქიმიური მექანიზმებით - ადრენერგული და ოპიოიდური. ტკივილის მგრძობელობის კონტროლის მე-სამე დონეს წარმოადგენს დიდი ტვინის ქერქი, ნაწილობრივ II სომატო-სენსორული ზონა, რომელსაც წამყვანი როლი ენიჭება ტვინის ანტინოციცეპტური სისტემის სტრუქტურების აქტივაციის მოდულაციაში.

ქერქის ეს უბანი ექსტრემალური ზემოქმედების ინფორმაციას იღებს უფრო ადრე, ვიდრე სხვა დანარჩენი უბნები და შეუძლია ანტინოციცეპტური სისტემის სტრუქტურების აქტივიზირება ადექვატური რეაქციის ფორმირებით დამაზიანებელ ქმედებაზე. II სომატოსენსორულ ზონას ტვინის ღეროვანი დონის სტრუქტურებზე აქვს მეტად გამოხატული დადამავალი ზემოქმედება, ამ ზონის სტიმულაცია იწვევს გამაუტიკივარებელ ეფექტს, იმ დროს როცა ანალგოიური სტიმულაცია დიდი ტვინის ქერქის სხვა ზონებისა იძლევა ნაკლებ გამოხატულ და მოკლევადიან გაუტიკივარებას.

დიდი ტვინის ქერქის ამ ზონის მოცილების შემდეგ შეუძლებელი ხდება აკუპუნქტურული გაუტიკივარება.

ანალგეზიური სისტემის კიდევ ერთი მეოთხე კომპონენტი მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა რქაში, რომელიც შეიცავს ტკივილის შემაკავებელ კომპლექსს (ოსელიანი).

ცნს-ის ჩამოთვლილი სტრუქტურების გარდა ანტინოციცეპტურ სისტემაში ჩართულია მრავალი სხვა წარმონაქმნი: თალამუსის სპეციფიკური და არასპეციფიკური ბირთვები, წითელი და კუდიანი ბირთვები, შუა და მოგრძო ტვინის რეტკულური ფორმაციის ბირთვები, ლურჯი ლაქა და სხვ. რომელთა როლი არასაკმარისადაა შესწავლილი.

ამრიგად, ანტინოციცეპტურ ფუნქციებს ახორციელებს ცენტრალური ნერვული სისტემის რიგი სტრუქტურები, მასში გაფანტული უჯრედოვანი ელემენტები, რომლებიც იღებენ მონაწილეობას ტკივილის მგრძობელობის კონტროლზე. ამასთან ანტინოციცეპტური სისტემის ყველა დონის ზეგავლენა რეალიზდება ტკივილის ჩამხშობი მრავალი ნეიროქიმიური მექანიზმებით. ცნობილ ოპიდურ და სეროტონინერგულ მექანიზმებთან ერთად მონაწილეობენ დოფამინერგული, ქოლინერგული და ადრენერგული მექანიზმები, რომლებიც ერთეებიან ტკივილის მგრძობელობის რეგულაციაში ცნს-ის სხვადასხვა დონეზე.

ტკივილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემის ურთიერთქმედება, როგორც ტკივილის მგრძობელობის რეგულაციის მექანიზმი.

ნორმალურად ფუნქციონირებადი ორგანიზმის ანტინოციცეპტური სისტემა მდგომარეობს აქტიურობის განსაზღვრულ დონეზე. ჯანმრთელ ადამიანს, რომელიც არ განიცდის არავითარი ტკივილის შეგრძნებას, ზურგის ტვინის სითხეში აქვს ენდორფინების და ენკეფალინების გარკვეული რაოდენობა. ცხოველებზე ექსპერიმენტით, რომლებიც მშვიდად ფხიზელ მდგომარეობაში იმყოფებიან დარეგისტრირებულია ცნს-ის ყველა ანტინოციცეპტური ნეირონების განსაზღვრული ფონური აქტიურობა.

ნაჩვენებია, რომ ნოციცეპტური გამლიზიანებლების ზემოქმედებისას პირველად შეკავდება ჰიპოთალამუსის და ტვინის ღეროს ანტინოციცეპტური ნეირონები და მხოლოდ ამის შემდეგ აქტიურდება ტკივილის ანალიზატორების ნეირონები. ეს ფაქტორები მიანიშნებენ იმაზე, რომ ტკივილის აგზნება აღმოცენდება არა მარტო ტკივილის ანალიზატორის აქტივაციისას, არამედ ანტინოციცეპტური სისტემების შეკავების შედეგად. კარგად ცნობილია ექსპერიმენტული მონაცემები ტკივილის შეგრძნების აღმოცენება ანტინოციცეპტური სისტემების დაზიანების ან დარღვევის დროს. ეს მიუთითებს იმაზე, რომ ორგანიზმში მუდმივად ხდება ტკივილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემის ურთიერთქმედება. უკანასკნელი ახდენს მუდმივ ტონურ შეკავებას ტკივილის ანალიზატორის ცალკეულ სტრუქტურებზე. შეკავების მოხსნამ შეიძლება მიგვიყვანოს ჰიპერალგიის მდგომარეობამდე ან სპონტანური ტკივილის შეგრძნების წარმოშობამდე კი. ანტინოციცეპტური სისტემის მიერ ტონური შეკავების გაუქმების გაძლიერება ტკივილის ანალიზატორის სტრუქტურებზე იწვევს თანდაყოლილი ანალგიის განვითარებას - ტკივილების შეუგრძნებლობას. საინტერესოა, რომ ასეთი ადამიანებისათვის ნალოქსონის შეყვანა იმ დოზებში, რომელიც მოქმედებს ჯანმრთელი ადამიანის ტკივილის ზღურბლზე, იწვევს ტკივილის ზღურბლის 300%-ით დაქვეითებას და მიდის ტკივილისმაგვარი შეგრძნებების განვითარებამდე.

ამგვარად, ანტინოციცეპტური და ტკივილის ანალიზატორის ურთიერთქმედება უზრუნველყოფს ორგანიზმის ტკივილის შეგრძნების ზღურბლის ფორმირებას. გასათვალისწინებელია, რომ ანტინოციცეპტური სისტემის და ტკივილის ანალიზატორის აქტიურობის დონე ინდივიდუალურია და ყოველ ორგანიზმს აქვს თავისი საკუთარი ოპტიმუმი. შეიძლება ითქვას, რომ ტკივილის ზღურბლის დონეც მკაცრად ინდივიდუალურია. ამასთან, ტონური შეკავების გაუქმება, რომელიც ხორციელდება ანტინოციცეპტური სისტემებით, რეალიზდება ცნს-ის მრავალი ნეიროქიმიური სისტემებიდან, მათ შორის ოპიატური, სერო-

ტონინერგული და ადრენერგული.

ტიკვილის ზღურბლის სიდიდე დამოკიდებულია ტიკვილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემების ურთიერთქმედებაზე და შეიძლება იყოს მოდულირებული აქტიურობის ცვლილების ხარჯზე არა მარტო ტიკვილის ანალიზატორის აფერენტული სისტემით, არამედ ანტინოციცეპტური სისტემის აქტიურობის ხარჯზე. ხშირად ტიკვილის ზღურბლი იცვლება ემოციური მდგომარეობის დროს, რომლებიც ემოციის სახეობიდან გამომდინარე ან ააქტიურებს ანტინოციცეპტურ სისტემას (აგრესია, მრისხანება), და ამდლებს ტიკვილის ზღურბლს, ან აქვეითებს მის აქტიურობას (შიში), რაც გამოიხატება ტიკვილის ზღურბლის დაქვეითებით.

ტიკვილის შეგრძნების ზღურბლის ფორმირების გარდა, ანტინოციცეპტური სისტემა ასრულებს ტიკვილის ანალიზატორის აფერენტული სისტემის „შემზღუდველ“ როლს. ეს გამოიხატება მომატებული შეკავების გაელენაში, რომელიც ჩანს ანტინოციცეპტური სისტემის ზურგის ტვინის გადამრთველ ნეირონებზე ნოციცეპტური სტიმულის ძალის მატების პასუხად: რაც უფრო ძლიერია ნოციცეპტური ზემოქმედება, მით უფრო ძლიერია ანტინოციცეპტური სისტემის შემაკავებელი გაელენა. ამგვარად, ანტინოციცეპტური სისტემა წინააღმდეგობას უწევს ნოციცეპტური აგზნების განვითარებას ორგანიზმისთვის საზიანო კრიტიკულ დონეზე მაღლა. რა თქმა უნდა, ამ შეზღუდვას აქვს თავისი ზღვარი და ორგანიზმზე ძლიერი მტკივნეული ზემოქმედების დროს ანტინოციცეპტურ სისტემას არ შეუძლია შეასრულოს თავისი შემზღუდველი ფუნქცია, რაც იწვევს კიდევ მტკივნეული შოკის განვითარებას.

მაშასადამე, ანტინოციცეპტური სისტემის ფუნქციებს წარმოადგენს: ტიკვილის ზღურბლის რეგულაცია, ტიკვილის ანალიზატორის აგზნების დონის შემზღუდვა, ინფორმაცია ორგანიზმზე მოქმედი გამღიზიანებლის ნოციცეპტურ ბუნებაზე.

ამრიგად, ორგანიზმის ტიკვილის მგრძნობელობა დამოკიდებულია ყველა ფუნქციური მექანიზმების როგორც

ტკივილის ანალიზატორის, ასევე ანტინოციცეპტური სისტემის ურთიერთქმედებაზე, რომლებსაც შეუძლიათ გააძლიერონ, ან შეასუსტონ ერთმანეთი. ტკივილის ანალიზატორი და ანტინოციცეპტური სისტემა შედიან ერთ ფუნქციურ სისტემაში, რომელიც მიმართულია ორგანიზმის მთლიანობის შენარჩუნებაში. მოცემული სისტემის ნორმალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მხოლოდ ორივე ურთიერთმოქმედი ნაწილის აქტიურობის შენარჩუნებისას.

თავი VI. უსიქოფიზიოლოგია

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. ახლადშექნილი 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 საფუძ-

ვლად 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 გახსენება, რომელიც დიდი ხანია დავიწყებული იყო. ასეთი ფაქტები დაედო საფუძვლად მეხსიერების კვალის თეორიას. ამ თეორიის მიხედვით გარეშე ობიექტის აღქმა თავის ტვინში იწვევს სპეციფიკურ ცვლილებებს, რომლებიც შემოინახება აღქმული ობიექტის კვალის სახით. სათანადო ნერვული მექანიზმებით თავის ტვინს შეუძლია ამ ცვლილებების ხელახლა გამოწვევა, რის შედეგადაც „კვალი“ გაცნობიერებულ მეხსიერებად იქცევა. აღნიშნულ „კვალს“ ანუ ენგრამას ხშირად ადარებენ 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 კონსოლიდაცია), 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 წამის ან რამდენიმე წუთის განმავლობაში.

გრძელვადიანია მეხსიერება, როცა აღქმული მოვლენების კვალი ინახება ხანგრძლივად, ზოგჯერ მთელი სიცოცხლის განმავლობაშიც კი.

მეხსიერების მოლექულური საფუძვლები ჯერ დადგენილი არ არის. ვარაუდობენ, რომ მოკლევადიანი მეხსიერება დაკავშირებული უნდა იყოს გააქტივებულ ნერვულ წრეებში სინაპსების პოსტტეტანურ პოტენციალი-ასთან. 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. იმპრიტინგი (შთაბეჭდვა), 2. ლატენტური (ფარული) დასწავლა, 3. ვიკარული (სხვაზე დაკვირვებით) დასწავლა და 4. ასოციაციური დასწავლა.

იმპრიტინგი. იმპრიტინგი ვლინდება მხოლოდ ადრეული პოსტნატალური ონტოგენეზის გარკვეულ მონაკვეთში. თუ ამ კრიტიკულ პერიოდში არ განხორციელდა შთაბეჭდვა, მაშინ სათანადო ქცევის შემდგომი განვითარება მეტნაკლებად ირღვევა. იმპრიტინგი დიდ როლს თამაშობს ინდივიდის სიცოცხლეში. მასზეა დამოკიდებული მშობლებთან მიჯაჭვის ბიოლოგიური მოვლენა. ახალშობილი ორგანიზმების მიჯაჭვა იმპრიტინგის გზით შეიძლება მოხდეს არაცოცხალ საგნებთანაც კი, თუ ეს საგნები ფორმის მიხედვით მსგავსებას იწენს მშობელ ინდივიდებთან. მაგალითად, თუ ახლად გამოჩეკილი წიწილის მხედველობის არეში ბურთი მოძრაობს, ხდება წიწილას მიჯაჭვა მასთან. ამის შემდეგ იგი ისევე დასდევს ბურთს, როგორც ჩვეულებრივ პირობებში - კრუხს.

იმპრიტინგი შეიძლება განხორციელდეს არამარტო მხედველობითი, არამედ სმენითი, ყნოსვითი და სხვა ანა-

ლიზატორების საშუალებითაც. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენს მაგალობელი ფრინველების მიერ გალობის დასწავლა. თუ „მრავალ მუხლიანი“ (მრავალფეროვანი) გალობის დასწავლა არ მოხდა ბარტყობის პერიოდში, მაშინ ასეთი ფრინველის გალობა მნიშვნელოვნად „პრი-მიტიული“ რჩება.

ლატენტური დასწავლა. დასწავლის თავისებური ფორმა ვლინდება, როცა ცხოველს (მაგ. თაგვს) ათაფსებენ ლაბირინთში. ასეთ პირობებში თაგვი ცდილობს თავი დააღწიოს ლაბირინთს და გარკვეული ხნის შემდეგ ახერხებს კიდევ ლაბირინთიდან გამოსვლას. მთელ ამ პერიოდში არ მუდავნდება 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 ვლინდება უმაღლეს ძუძუმწოვრებში და საერთოდ არ ახასიათებს დაბალი განვითარების ხერხემლიანებს - მით უმეტეს უხერხემლოებს.

ასოციაციური დასწავლა. ასოციაციურ დასწავლას საფუძველად უდევს ორი გამდიზიანებლის მოქმედების შეუღლება, რაც სპეციფიკურ ცვლილებებს იწვევს თავის ტვინის შესაბამის უბნებში. ასოციაციური დასწავლა არ არის ერთგვაროვანი. მასში დასწავლის სამ ქვეტიპს გამოყოფენ: 1. პირობითრეფლექსურს, 2. ხატისმიერს და 3. უარყოფით ემოციურს (ანუ ავერსიულს).

პირობითრეფლექსური დასწავლა. პირობითრეფლექსური დასწავლა შეიძლება ორგვარად მიმდინარეობდეს.

დასწავლის ერთი ფორმა, რომელსაც რესპონდენტულს უწოდებენ, აღმოჩენილ იქნა მე-20 საუკუნის დასაწყისში. ი. პავლოვის მიერ. ასეთი დასწავლის შედეგად ცხოველს უმუშავდება ახალი ტიპის რეფლექსი, რომელსაც კლასიკურ პირობით რეფლექსს უწოდებენ.

პირობითრეფლექსური დასწავლის მეორე ფორმა ოპერანტულის სახელით არის ცნობილი, ვინაიდან დასწავლის პროცესში თვითონ ცხოველი მონაწილეობს აქტიურად. იგი ეწვევა გარკვეული მოტორული აქტის შესრულებას, რომლის დახმარებითაც წყვეტს მის წინ დამულ ამოცანას. ასეთ პირობებში გამოუმუშავებულ რეაქციას ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი ეწოდება.

თანდაყოლილი და შექმნილი რეფლექსები

ცხოველს, რომელსაც მოცილებული აქვს დიდი ტენიის 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 გამოუმუშავდებოთ ცხოველებს პირადი გამოცდილების საფუძველზე და რომლებსაც ი. პავლოვი პირობით რეფლექსებს, ხოლო ი. ბერიტაშვილი ინდივიდური გამოცდილებით შექმნილ რეფლექსებს უწოდებდა.

საორიენტაციო რეფლექსის არსი

ნებისმიერი მოდალობის უჩვეულო, მაგრამ არადამა-
ზიანებელი გაღიზიანება ცხოველში დამახასიათებელ რე-
აქციას იწვევს, რაც გამოიხატება: ცხოველის დაჭურა-
დებით, ყურებისა და ნესტოების მოძრაობებით, თავის,
თვალებისა და ზოგჯერ მთელი ტანის მიბრუნებით გამ-
ღიზიანებლისაკენ. ეს რეაქცია თავდაცვითი ხასიათის არ
არის, რადგან გაღიზიანება დამაზიანებელი არ იყო.
ცხოველიც არავითარ აგერსიულ მოძრაობას არ ამჟღავ-
ნებს. პირიქით, იგი შეიძლება მიუახლოვდეს კიდევ გამ-
ღიზიანებელს, დაეცოს ან შეეხოს მას. მაშასადამე,
ცხოველი არ გაურბის გაღიზიანებას, არამედ ცდილობს
უკეთ აღიქვას იგი და „გაერკვეს“ მის რაობაში. ასეთ რე-
აქციას საორიენტაციო რეფლექსს უწოდებენ. ი. პავლოვი
მას ხატონად „რა არის რეფლექსს“ უწოდებდა იმის აღ-
სანიშნავად, რომ ცხოველის ქცევა მიმართულია გაღიზი-
ანების არსის გამოსაკვლევად.

ძუძუმწოვარ ცხოველებში თითქმის ყველა საორიენ-
ტაციო რეფლექსი დიდი ტვინის ქერქის მონაწილეობით
ხორციელდება. ცნობილია, რომ დეკორტიკაციის ანუ დი-
დი ტვინის ქერქის მოცილების შემდეგ ძაღლებსა და კა-
ტებს უჭრებათ საორიენტაციო რეფლექსები. შედარებით
დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიანებში, რომელთაც
დიდი ტვინის ქერქი სუსტად აქვთ განვითარებული, საო-
რიენტაციო რეფლექსი შეიძლება აღმოცენდეს დეკორტი-
კაციის შემდეგაც. უფრო დაბალ ხერხემლიანებს, როგო-
რიცა თევზები და ამფიბიები, საერთოდ არ ახასიათებთ
საორიენტაციო რეფლექსები.

საორიენტაციო რეფლექსის თავისებურება. უჩვეუ-
ლო გაღიზიანებით გამოწვეული საორიენტაციო რეფლექ-
სი სწრაფად შესუსტდება და გაქრება კიდევ, თუ ეს გა-
ღიზიანება ზედიზედ რამდენჯერმე განმეორდება. გარკვე-
ული ხნის შემდეგ იგივე გაღიზიანება კვლავ გამოიწვევს
საორიენტაციო რეაქციას, მაგრამ ამ შემთხვევაში იგი კი-
დევე უფრო მალე გაქრება გაღიზიანების განმეორების სა-
პასუხოდ. ასე ხდება მუდამ, თუ საორიენტაციო რეაქციას
თან არ სდევს ცხოველისათვის ბიოლოგიურად მნიშვნე-

ლოვანი 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 განმეორების შედეგად. საყურადღებოა, რომ ჩაქრობას განიცდის საორიენტაციო რეფლექსის ყველა კომპონენტი, როგორც სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, ისე ელექტროგრაფიული კორელატები. ასე მაგალითად, მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი მღვიძარი ადამიანის ელექტროენცეფალოგრამა, ძირითადად, წარმოდგენილია α აქტივობით (8-13ჰც). უჩვეულო მოულოდნელი გაღიზიანება საორიენტაციო რეაქციას იწვევს მასში, რაც გამოვლინდება: კუნთური ტონუსის ამღვლეობით, გულის ცემის გახშირებით, ევგ-ში α ტალღების გაქრობით და მათ ნაცვლად β აქტივობის (14-30ჰც) გაჩენით. გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად სუსტდება და ქრება არამარტო სომატური და ვეგეტატიური რეაქციები, არამედ ელექტროგრაფიული ეფექტიც - გაღიზიანება აღარ იწვევს α აქტივობის გაქრობას ანუ ალფა-ბლოკადას.

გაღიზიანების მიმართ შეჩვევის მოვლენას **ჰაბიტუაცია** 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“ ი. პაელოვს ეკუთვნის. იგი ამ ტერმინს 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 უპირობო გამღიზიანებელი 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 არაერთარ 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.

ქლასიკური პირობითი რეფლექსები

როცა უწვეულო გამღიზიანებლის რამდენჯერმე მოქმედებას თან სდევს ცხოველისათვის რაიმე ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი, მაშინ არამარტო გაძლიერდება საორიენტაციო რეაქცია, არამედ გამოიწვევება ახალი რეაქცია, რომელსაც პირობითი რეფლექსი ეწოდება. მაგალითად, ელექტროზარის ხმა ცხოველში არ იწვევს კვებით რეაქციებს: ლოკავს, ნერწყვის გამოყოფას და ა.შ. ზარის ხმა, ისევე როგორც ყველა სხვა უწვეულო გამღიზიანებელი, მხოლოდ საორიენტაციო რეფლექსს აღძრავს, რომელიც გამღიზიანებლის ხშირი განმეორების შემდეგ თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდევ. მაშასადამე, ელექტროზარი კვებითი რეფლექსისათვის ინდიფერენტული გამღიზიანებელია მაგრამ თუ ელექ-

ტროზარს მოჰყვება ცხოველის კვება (ე.ი. „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებელი შეუუღლდება „უპირობოს“) და ეს პროცედურა განმეორდება რამდენჯერმე, მაშინ ელექტროზარს შეიძენს კვებითი რეფლექსის გამოწვევის უნარს ანუ გადაიქცევა „პირობით გამლიზიანებლად“.

ინდიფერენტული და უპირობო გალიზიანებათა შეუღლების საფუძველზე შესაძლებელია გამოვიშვაოთ არამარტო კვებითი რეფლექსი, არამედ თავდაცვითი ხასიათის პირობითი რეფლექსიც. ამისათვის „უპირობო“ გამლიზიანებლად უნდა გამოვიყენოთ ცხოველის მტკივნეული გალიზიანება.

პირობითი რეფლექსის გამომუშავების პირობები.

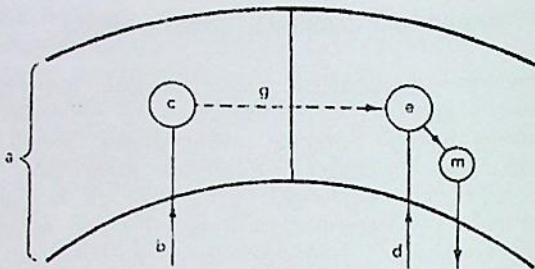
კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია, რომ „ინდიფერენტული“ გალიზიანება დროში რამდენადმე წინ უსწრებდეს „უპირობო“ გალიზიანებას.

მეორე აუცილებელი პირობაა სათანადო მოტივაციის არსებობა. ალიმენტარული (კვებითი) პირობითი რეფლექსის გამოსამუშავებლად აუცილებელია, რომ ცხოველს ჰქონდეს კვებითი მოტივაცია და შიმშილის ემოცია, მაძღარ 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 გამომჟღავნებას საფუძვლად უდევს თავის ტვინში ინდიფერენტული და უპირობო გაღიზიანებათა 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 გაღიზიანებათა 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 პირობითი გამღიზიანებელი სისტემატიურად მოქმედებს უპირობო გაღიზიანებასთან შეუღლების გარეშე.

დროებითი კავშირების სტრუქტურა. ი. პავლოვის მიხედვით დროებითი კავშირები მყარდება ინდიფერენტული და უპირობო გაღიზიანებათა ქერქულ საპროექციო ზონებს შორის. დროებითი კავშირის ჩართვის მექანიზმი ი. პავლოვს ასე წარმოედგინა: პერიფერიული გაღიზიანების საპასუხოდ ქერქულ საპროექციო ზონაში ვითარდება აგზნების პროცესი, რომელიც განიცდის ირადიაციას, ეი ვრცელდება ქერქის მეზობელ უბნებზეც. ორი ანაღიზატორის სინქრონული აგზნების შემთხვევაში ადგილი აქვს ორი ქერქული კერიდან ირადირებული აგზნების ერთმანეთან შეხვედრას, რაც განაპირობებს ამ ორ კერას შორის ნერვული კავშირის გაჩენას - დროებითი კავშირის ჩართვას (სურ. 59).



სურ. 59. ორკომპონენტიანი დროებითი კავშირის პიპოთეზური სქემა.

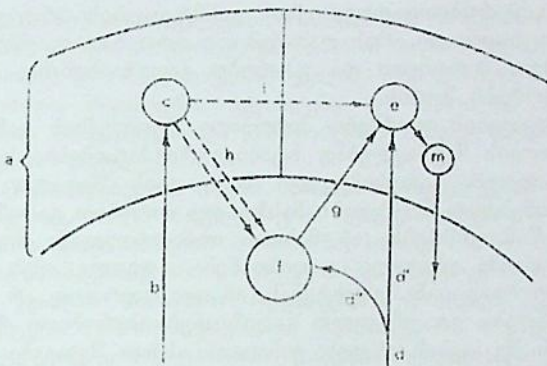
a - დიდი ტვინის ქერქი, b - „ინდიფერენტული“ იმპულსაცია, c - „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d - „უპირობო გაღიზიანების“ იმპულსაცია, e - „უპირობო გაღიზიანების“ საპროექციო ზონა ქერქში, m - სათანადო მოტორული უბანი ქერქში, g - დროებითი ნერვული კავშირი.

დროებითი კავშირი მით უფრო მტკიცეა და ნატიფი, რაც უფრო მეტჯერ მოხდება აღნიშნული ქერქული ზონების სინქრონული აგზნება, ე.ი. რაც უფრო მეტჯერ შეუუღლდება პირობითი გაღიზიანება უპირობოს.

ამრიგად, ი. პავლოვის სქემის თანახმად, დროებითი კავშირის პრინციპული სტრუქტურა ორკომპონენტიანია და წარმოდგენილია პირობითი და უპირობო გაღიზიანებების ქერქული საპროექციო ზონებით.

თანამედროვე პიპოთეზის მიხედვით დროებითი კავშირების სტრუქტურა უფრო რთულია და სამ კომპონენტს შეიცავს (სურ. 60).

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია სათანადო მოტივაციის არსებობა. მაგალითად, აღნიშნულ პირობითი რეფლექსის გამომუშავება შესაძლებელია მხოლოდ ცხოველის მშიერ მდგომარეობაში, როცა მას საკვების მიღების მოტივაცია და შიმშილის ემოცია აქვს.



სურ. 60. სამკომპონენტური დროებითი კავშირის პიპოტეზური სქემა. a - დიდი ტენიის ქერქი, b - „ინდიფერენტული“ იმპულსაცია, c - „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, d - „უპირობო“ იმპულსაცია, d' - ქერქული აფერენტული იმპულსაცია, d'' - აფერენტული იმპულსაცია პიპოთალამუსისკენ, e - „უპირობო“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, f - „უპირობო“ გაღიზიანების მიმღები სტრუქტურა პიპოთალამუსში, g - ნერვული კავშირი, h - დროებითი კავშირი, l - დროებითი ქერქული კავშირი, m - მოტორული უბანი ქერქში.

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 დრაივი, რომელიც ჩართავს მოტორულ და ვეგეტატიურ რეაქციების ჯაჭვს საკვების მისაღებად, ე.ი. გამოვლინდება კვებით-მოძრაობითი უპირობო რეფლექსი. თუ უპირობო რეაქციას წინ უსწრებს რაიმე ინდიფერენტული გაღიზიანება (მაგ. ელექტროზარის მოქმედება) და ეს კომბინაცია რამდენჯერმე მეორდება, მაშინ ელექტროზარი სიგნალურ მნიშვნელობას იძენს და პირობით გამღიზიანებლად გადაიქცევა. ამის შემდეგ, ზარის იზოლირებული მოქმედებაც გაააქტივებს შიმშილის ცენტრს, რასაც მოჰყვება კვებითი რეაქციის გამოვლენა ზემოთ აღწერილი მექა-

ნიზმით. პირობითი რეფლექსის განმტკიცების პროცესში გამორიცხული არ არის დამატებითი დროებითი კავშირის დამყარება პირობითი და უპირობო გაღიზიანებათა ანალიზატორებს შორის.

შეკავების ფორმები. პირობითი რეფლექსის გამოვლენისათვის მეტნაკლებად სტაბილური პირობებია საჭირო. ზოგჯერ გარემომცველი სიტუაციის შეცვლაც კი დამაკინებლად მოქმედებს მასზე. თუ პირობით გაღიზიანებას წინ უსწრებს (ან მასთან თანადროულად მოქმედებს) რაიმე უჩვეულო გაღიზიანება, ადგილი აქვს პირობითი რეაქციის შესუსტებას, ან იგი საერთოდ არ გამოვლინდება. ე.ი. უჩვეულო გაღიზიანება პირობითი რეფლექსის შეკავებას იწვევს. ვინაიდან ასეთი შეკავება გამოიწვევა უჩვეულო გაღიზიანების პირველივე მოქმედებით და არ საჭიროებს წინასწარ გამომუშავებას, ი. პავლოვმა მას გარეგანი შეკავება უწოდა.

გარეგანი შეკავების მექანიზმი მას შემდეგნაირად ჰქონდა წარმოდგენილი, რომ უჩვეულო ძლიერი გაღიზიანება ქერქის სათანადო უბანში ინტენსიური აგზნების კერას ქმნის, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს პირობითი რეფლექსის ნერვულ მექანიზმებზე.

შეკავების ფორმას, რომელიც ვითარდება ქერქში პირობითი გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად, როცა მას არ უუღლდება უპირობო გაღიზიანება, ი. პავლოვმა **შინაგანი ანუ პირობითი შეკავება** უწოდა.

კლასიკური პირობითი რეფლექსების ტიპები. თუ პირობითი რეფლექსის გამომუშავება ისეთი წესით ხდება, რომ ინდიფერენტულ გაღიზიანებას რამდენიმე წამის შემდეგ თან ერთვის უპირობო გაღიზიანება, მაშინ ვითარდება ე.წ. **თანადროული პირობითი რეფლექსი**. თანადროული რეფლექსი იმით ხასიათდება, რომ იგი პირობითი გაღიზიანების დაწყებიდან მცირე ფარული პერიოდით ვლინდება. მაგრამ თუ უპირობო გაღიზიანება მაშინვე არ ერთვის პირობით გაღიზიანებას, არამედ მოქმედებას იწყებს გარკვეული ხნის (50-60 წმ) შემდეგ, მაშინ გამომუშავდება პირობითი რეფლექსი, რომელიც შედარებით დიდი ფარული პერიოდით (50-60 წმ) ვლინდება.

ასეთ პირობით რეფლექსს ი. პავლოვმა მოგვიანო რეფლექსი 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 გაღიზიანების პერიოდში, არამედ მისი შეწყვეტიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ. ასეთ რეფლექსს მიმყოფ ანუ კვალის პირობით რეფლექსს უწოდებენ. კვალის რეფლექსი გამომუშავდება იმ შემთხვევაში, თუ ყოველი შეუღლების დროს უპირობო გამღიზიანებელი ცხოველზე მოქმედებს პირობითი გაღიზიანების დამთავრებიდან გარკვეული ხნის შემდეგ. აქაც, გამომუშავების პირველ სტადიაზე თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი მიიღება, რომელიც გაღიზიანებათა მრავალჯერადი შეუღლების შემდეგ გადაიქცევა მიმყოფ ანუ კვალის რეფლექსად.

უარყოფითი პირობითი რეფლექსი. პირობითი რეფლექსის განმტკიცების შემდეგ თუ პირობითი გაღიზიანების წინ დროდადრო რაიმე უჩვეულო გამღიზიანებელი მოქმედებს განმტკიცების გარეშე, მაშინ ეს ინდიფერენტული გაღიზიანება შეიძენს პირობითი რეფლექსის შემაკავებელ თვისებას. უფრო მეტი, ეს გამღიზიანებელი შემაკავებლად იმოქმედებს ნებისმიერ სხვა პირობით რეფლექსზეც. აღნიშნული მოვლენა შესწავლილი იქნა ი. პავლოვის ლაბორატორიაში და მას პირობითი ანუ შინაგანი შეკავება უწოდეს. ი. ბერიტაშვილი მას განიხილავდა როგორც უარყოფით პირობითრეფლექსს.

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 შემ-

დები მაგალითის განხილვა. ექსპერიმენტის გეგმის თანახმად „ინდიფერენტული“ გამლიზიანებლის მოქმედებას თან სდევს „უპირობო“ მტკივნეული გალიზიანება (მაგ. ელექტრული დენის მოქმედება ერთ-ერთ კიდურზე). მაგრამ 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 შიშს 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 ჯილდოვდება 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 საფუძვლად უდევს ცხოველის მიერ გარეშე ობიექტების ერთგვარად აღქმა და მათი ერთმანეთთან დაკავშირება. ი. ბერიტაშვილის მიხედვით, რაიმე საგნის ან მოვლენის აღქმის დროს, თავის ტვინის სტრუქტურებში შემოინახება საგნის ფიზიკური მახასიათებლების კომპლექსური კვალი. გარკვეულ სიტუაციაში შეიძლება მოხდეს ამ კვალის რეპროდუქცია გაცნობიერებული ხატის სახით, რომელიც ისევე წარმართავს ცხოველის ქცევას, როგორც თვით ეს საგანი აღქმის პერიოდში. ამიტომ უწოდებდა ი. ბერიტაშვილი ასეთ ქცევას ხატით წარმართულ ქცევას.

უაჩყოფით ემოციური ანუ ავმრსიული დასწავლა

ავერსიული დასწავლის არსი მდგომარეობს რაიმე ფაქტორზე (მაგ. საკვებზე) განრიდების რეაქციის გამოშეშავებაში. მას საფუძვლად უდევს ამ ფაქტორის ერთჯერადი შეუღლება არასასიამოვნო ემოციის გამოშვევ გაღიზიანებასთან. მაგალითად, თუ ჯამიდან საკვების მიღების მომენტში კატაზე იმოქმედებს მტკივნეული გაღიზიანება (ძლიერი ელექტრული დენი), ცხოველს გამოუშეშავედება ტიპური განრიდების რეაქცია - 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 ნაწლავეების დაზიანება. გამოჯანმრთელების შემდეგ დასხივებულ ვირთაგვებს განუვითარდათ ძლიერი განრიდების რეაქცია - მშვიერ 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.

თავის ტვინის ძერქის ანალიზური და სინთეზური მოქმედება

თავის ტვინის ძერქის ფუნქციონირება უზრუნველყოფს გარე და შიდა გარემოდან მომავალი სიგნალების ანალიზს და სინთეზს. ეს პროცესები ურთიერთშორის მჭიდროდ არიან დამოკიდებული.

გაღიზიანებათა სინთეზი ეღინდება თავის ტვინის ძერქის სხვადასხვა ნაწილში აღმოცენებულ გაღიზიან-

ნებათა დაკავშირებაში, გაერთიანებაში; სხვადასხვა ნეირონთა და მათ ჯგუფებს შორის დამყარებული ურთიერთმოქმედების მეოხებით. ტვინის ქერქის სინთეზური მოქმედების გამოვლინებას წარმოადგენს დროებითი კავშირების წარმოქმნა, რომელიც საფუძვლად უდევს ყოველგვარი პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას.

გალიზიანებათა ანალიზი მდგომარეობს ორგანიზმზე სხვადასხვა ზემოქმედებათა გარჩევაში, სხვადასხვა სიგნალების განცალკევებაში, დიფერენცირებაში.

გალიზიანებათა ანალიზი იწყება უკვე რეცეპტორულ აპარატში, რომლის სხვადასხვა ელემენტი რეაგირებს სხვადასხვა ხასიათის გალიზიანებებზე; იგი წარმოებს ნერვული სისტემის ქვემდებარე განყოფილებებშიაც, მაგარმ ანალიზის პროცესი უმაღლეს განვითარებას აღწევს დიდი პემისფერობის ქერქში.

გალიზიანებათა ანალიზის და სინთეზის ფიზიოლოგიური პროცესები, მათი უმაღლესი ფორმები - წარმოადგენენ ადამიანში მოვლენათა და ცნებათა ლოგიკური ანალიზისა და სინთეზის თვისობრივად თავისებური პროცესების აღმოცენების საფუძველს.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების ტიპები

პირობითი რეფლექსური მოქმედება დამოკიდებულია ნერვული სისტემის ინდივიდურ თვისებებზე. ამ თვისებათა ერთობლიობას, რომელიც მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს უმაღლესი ნერვული მოქმედების (უნმ) ხასიათს, განპირობებულია მოცემული ინდივიდის მექანიკურობითი თავისებურებებით და მისი ცხოვრების გამოცდილებით - ნერვული სისტემის ტიპი ეწოდება. უკანასკნელზე დამოკიდებულია ერთიდაიგივე სახის ცხოველებში პირობითი რეფლექსების გამომუშავების სხვადასხვა სიჩქარე, მათი სიდიდე და სიმტკიცე, შინაგანი და გარეგანი შეკავების ინტენსივობა, ნერვული პროცესის ირადიაციისა და კონცენტრაციის სისწრაფე, უნარი ინდუქციისადმი და მეტი თუ ნაკლები წინააღმდეგობის

უნარი უნმ პათოლოგიური მდგომარეობის გამომწვევე სხვადასხვა გავლენისადმი.

უნმ ინდივიდუურ თვისებათა მთელი კომპლექსის შესწავლის საფუძველზე დადგენილია ნერვული სისტემის ძირითადი ტიპები და შეიძლება განისაზღვროს, თუ რომელ ტიპს მიეკუთვნება ესა თუ ის ორგანიზმი. ი. პავლოვი ტიპების კლასიფიკაციის დროს ძირითად მნიშვნელობას ანიჭებდა აგზნების და შეკავების პროცესების ძალას, მათ წონასწორობას და ძვრადობას.

აგზნებისა და შეკავების ძალა დამოკიდებულია თავის ტვინის ქერქის უჯრედების შრომისუნარიანობაზე. რომლის ზღვარი ზოგჯერ მაღალია, ზოგჯერ კი პირიქით - დაბალია.

რაც შეეხება აგზნებისა და შეკავების წონასწორობას, ზოგჯერ ეს ორი პროცესი გაწონასწორებულია, ზოგჯერ კი ერთ-ერთი მათგანი სჭარბობს მეორეს. უმეტესად აგზნება სჭარბობს შეკავებას.

აგზნებისა და შეკავების ძვრადობა დამოკიდებულია თუ რამდენად სწრაფად ხდება თავის ტვინის ქერქში აგზნების შეცვლა შეკავებით და პირიქით.

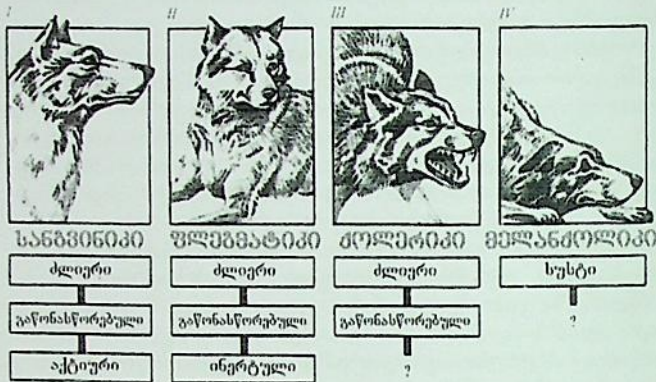
ექსპერიმენტულ პრაქტიკაში გვხვდება ოთხი ძირითადი ტიპი:

1. ძლიერი გაწონასწორებული ტიპი, ნერვული პროცესების ძლიერი ძვრადობით („ცოცხალი“, მოძრავი ტიპი);

2. ძლიერი გაწონასწორებული ტიპი, ნაკლებად ძვრადი ნერვული პროცესებით („მშვიდი“, ნაკლებად მოძრავი ანუ ინერტული);

3. ძლიერი, მაგრამ გაუწონასწორებელი ტიპი, რომელიც ხასიათდება აგზნების პროცესების სიჭარბით შეკავების პროცესებზე;

4. სუსტი ტიპი, აგზნების და შეკავების სუსტი განვითარებით; მისთვის დამახასიათებელია სწრაფი დაბაუნება, რაც იწვევს შრომის უნარის დაკარგვას. (სურ.61)



სურ.61. უმაღლესი ნერვული მოქმედების ტიპები ი. პავლოვის მიხედვით: სანგვინიკი, ფლეგმატიკი, ქოლერიკი, მელანქოლიკი.

ი. პავლოვის მიერ დადგენილი ცხოველების ნერვული სისტემის ეს ოთხი ტიპი ემთხვევა ჯერ კიდევ შიპოკრატეს მიერ დადგენილ ადამიანთა ოთხ ტემპერამენტს. ძლიერი გაწონასწორებული ტიპი აზნების სიჭარბით ემთხვევა ქოლერიკულ ტემპერამენტს; ძლიერი გაწონასწორებული მოძრავი - სანგვინიკურს; ძლიერი გაწონასწორებული, ნაკლებად მოძრავი - ფლეგმატიკურს, და ბოლოს სუსტი ტიპი - მელანქოლიკურს.

ნერვული სისტემის სხვადასხვა ტიპის ინდივიდები განსხვავდებიან თავისი არაერთნაირი შეგუებადობით გარემოსადმი და სხვადასხვანაირი მდგრადობით ავადმყოფობის გამომწვევ აგენტების მიმართ. ასე, მაგალითად გაწონასწორებული ნერვული სისტემის მქონე ტიპებში ძალიან ძნელია უნმ მოშლილობის - ნევროზების გამოწვევა. ინდივიდებს, რომელთაც აქვთ სუსტი ან ძლიერი, მაგრამ გაწონასწორებული ნერვული სისტემა, უმეტესად მიდრეკილება აქვთ პირობითრეფლექსური მოქმედების დარღვევისადმი. განსაკუთრებით ხშირად უვითარდებათ სხვადასხვა სახის ნევროზი ნერვული სისტემის სუსტი ტიპის წარმომადგენლებს.

მხედველობაში უნდა მივიღოთ ის გარემოება, რომ მოტანილი კლასიფიკაცია სქემატურია, ვინაიდან ცხოვრებაში გვხვდება მრავალი გარდამავალი ფორმა.

უნმ ტიპი წარმოადგენს გენეტიკურად დეტერმინირებულ თვისებას. მაგრამ ვინაიდან იგი ასახავს ცნს-ის თვისებებს, ინდივიდური ცხოვრების პროცესში გარემო ფაქტორების (მათ შორის სოციალურიც) გავლენით შესაძლებელია შეიცვალოს ტიპოლოგიური მახასიათებლები. მაგალითად, ხანგრძლივი მძიმე ავადმყოფობა ან ხშირი ფსიქოლოგიური კონფლიქტები შეიძლება გახდეს სუსტი ტიპის ნიშნების გაჩენისა. ამავე შედეგამდე შეიძლება მიიყვანოს ბავშვის არასწორმა აღზრდამ, განსაკუთრებით როდესაც აღმზრდელები ცდილობენ თავიდან ააცილონ ასე თუ ისე ძლიერი ფიზიკური და ფსიქოლოგიური ზემოქმედებები, წინააღმდეგობის დაძლევის საშუალება და ა.შ.

მტკიცებულებები ნევროზებში

ი. პავლოვმა საფუძველი ჩაუყარა უნმ ექსპერიმენტულ პათოლოგიას, რომელსაც ესოდენ დიდი მნიშვნელობა აქვს ფსიქიატრიისა და კლინიკური ნევროლოგიისათვის. უნმ პათოლოგიის მიზეზი შეიძლება იყოს შხამების მოქმედება, ქრონიკული მოწამვლები, ინფექციები, სხვადასხვა ორგანოთა ფუნქციების დარღვევები, მტკიცებულებები გაღიზიანებანი და ა.შ.

განსაკუთრებით საინტერესოა ექსპერიმენტული ნევროზები, რომლებიც წარმოადგენენ უნმ ფუნქციურ მოშლას. იგი შეიძლება აღმოცენდეს: 1) ძლიერი და ხანგრძლივი გამაღიზიანებლის მოქმედებით გამოწვეული აგზნების პროცესების გადაძაბვის შედეგად; 2) დიფერენცირებული გამაღიზიანებლის ხანგრძლივი მოქმედების ან ძალიან ნატიფი დიფერენცირების გამომუშავებისას შეკავების პროცესების დაძაბვის შედეგად; 3) ნერვული პროცესების ძვრადობის გადაძაბვისას, მაგ., დადებითი გამაღიზიანებლის გარდაქმნისას უარყოფითად, გამაღიზიან-

ნებლებს სწრაფი ცვლისას ან შემაკავებელი პირობითი რეფლექსის დადებითად გადაკეთების შემთხვევაში.

ასეთი ზემოქმედებების შედეგად ვითარდება უნმ „ნაშლა“, რაც შეიძლება გამოიხატოს აგზნების ან შეკავების პროცესების უპირატესი სიჭარბით. აგზნების პროცესების სიჭარბისას ითრგუნება შემაკავებელი რეფლექსები, აღმოცენდება სამოძრაო და ვეგეტატიური აგზნება. შეკავების პროცესების სიჭარბისას სუსტდება ან სულ გამოვარდება ფარული პირობითი რეფლექსები, ცხოველები ვარდებიან ძილის მდგომარეობაში.

ფუნქციური ნევროზები განსაკუთრებით ადვილად ვითარდება ნერვული სისტემის უკიდურესი ტიპების მქონე ადამიანებში (გაუწონასწორებელ, აგზნებადს და სუსტ ტიპებს). ნევროზის არსი მდგომარეობს ნერვული უჯრედების შრომისუნარიანობის დაქვეითებაში, და პირობითრეფლექსურ მოქმედებასა და ქცევის ქაოტურ ხასიათში.

ნევროზული მდგომარეობის განვითარების დასაწყისში აღინიშნება გათანაბრების ფაზა: სხვადასხვა ძალის გამაღიზიანებლები იწვევენ დაახლოებით თანაბარ რეფლექსურ პასუხებს. ამ ფაზას მოყვება პარადოქსული ფაზა, რომლის დროსაც პირობით სიგნალის ძალასა და პირობით რეფლექსის სიდიდეს შორის ნორმალური თანაფარდობა დარღვეულია. ძლიერი გამაღიზიანებელი იწვევს სუსტ ეფექტს და პირიქით. ნევროზული მდგომარეობის შემდგომი განვითარებისას მკვეთრად ქვეითდება როგორც ძლიერი, ისე სუსტი პირობითი აგენტების ეფექტები (ნარკოზული ფაზა).

და ბოლოს, განსაზღვრულ შემთხვევებში შესაძლებელია ულტრაპარადოქსული ფაზის განვითარება; ამ დროს პირობითი დადებითი გამაღიზიანებლები იძლევიან შემაკავებელ ეფექტს, შემაკავებელი კი - დადებით პირობით რეაქციას.

უნმ დარღვევები შეიძლება გაგრძელდეს რამდენიმე დღიდან რამდენიმე წლამდე. მას შეიძლება მოყვეს პათოლოგიური ცვლილებები სხვა ორგანოებში. ასე ვითარდება კანის დაზიანება, თმის ცვენა, საჭმლის მომწელებე-

ლი ორგანოების პათოლოგია, ენდოკრინული ჯირ-
კვლების ფუნქციის მოშლა, სიმსივნეების განვითარება
და ა.შ.

ექსპერიმენტული ნევროზების ქერქული მექანიზ-
მების დადგენამ მნიშვნელოვანი როლი ითამაშა ნევრო-
ტული მდგომარეობის პათოგენეზის შესწავლაში და შე-
საბამისი მკურნალობის მეთოდების დამუშავებაში. პი-
რობითრეფლექსურ დარღვევათა მკურნალობაში კარგ შე-
დეგს იძლევა ბრომის და კოფეინის მარილების გა-
მოყენება. ბრომიდები აძლიერებენ შეკავების პროცესებს,
კოფეინი კი - აგზნების პროცესებს.

ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედება

პირობითრეფლექსური მოქმედების ზემოთაღწერილი
კანონზომიერებანი დამახასიათებელია უმაღლესი ცხოვე-
ლების და ადამიანისათვის. ეს პირობითი რეფლექსები
გამომუშავდება გარე სამყაროს და ორგანიზმის შინაგანი
მდგომარეობის სხვადასხვა სიგნალზე ექსტერო და ინტე-
რორეცეპტორების გაღიზიანების შედეგად, რაც წარმოად-
გენს სინამდვილის ასახვის პირველ სასიგნალო სისტე-
მას.

ადამიანს მისი სოციალური განვითარების პროცეს-
ში, შრომითი მოქმედების შედეგად გაუნდა ტეინის მუ-
შაობის მექანიზმის საგანგებო დამატება - მეორე სასიგ-
ნალო სისტემა, რომელიც დაკავშირებულია სიტყვიერ
სიგნალიზაციასთან, მეტყველებასთან. სიგნალიზაციის ეს
უაღრესად სრულყოფილი სისტემა მდგომარეობს წარ-
მოთქმული, გაგონილი ან დანახულის სიტყვებით აღქმა-
ში. მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარებამ არაჩვეუ-
ლებრივად გააფართოვა და თვისობრივად შეცვალა ადა-
მიანის უნმ. სიტყვა, როგორც „სიგნალთა სიგნალი" იძ-
ლევა განყენების საშუალებას კონკრეტულ საგნებიდან
და მოვლენებიდან. სიტყვიერი აღნიშვნები ცვლიან რეა-
ლური საგნების და მოვლენების მოქმედებას. ამ რეაქ-
ციების მექანიზმი იმასთანაა დაკავშირებული, რომ ლაპა-

რაკის სწავლის დროს წარმოიქმნება დროებითი კავშირები სხვადასხვა საგნებიდან მომავალ სიგნალების მიმღებ ქერქულ პუნქტებსა და მეტყველების ცენტრებს შორის, რომლებიც აღიქვამენ საგნების სიტყვიერ გამოხატულებას. ამგვარად, მეტყველების ცენტრები ჩაერთვებიან ადამიანის ტვინის ქერქში დროებითი კავშირების წარმოქმნაში.

სინამდვილის ასახვის ფორმები სხვადასხვაა განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე. შედარებით უბრალოს წარმოადგენს კონკრეტულ-გრძობადი ასახვა, რომელიც თავის გამოხატულებას პოულობს შეგრძნებებში, აღქმებში, წარმოდგენებში. შეუდარებლად რთულია გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განზოგადოებული ასახვა, რომელიც თავის გამოვლინებას პოულობს ლოგიკურ აზროვნებაში - ცნებებში, მსჯელობაში, დასკვნებში, რაც წარმოიქმნება ადამიანის ტვინის აბსტრაგირებული მუშაობის საფუძველზე. პირველი სასიგნალო სისტემის საშუალებით მიიღწევა გარე სამყაროს და თვით ორგანიზმის მდგომარეობის შეგრძნება, აღქმა, წარმოდგენა.

ცხოველებში შეგრძნების ფიზიოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენს რეცეპტორების აგზნება, ნერვული იმპულსების გადაცემა ნერვულ ცენტრებთან და ამ უკანასკნელის აგზნება. შეგრძნებათა საფუძველზე წარმოიქმნება სინამდვილის ასახვის ყველა სხვა ფორმა, კერძოდ აღქმები და წარმოდგენები.

შეგრძნებებიდან განსხვავებით აღქმა არის საგნის ასახვა მთლიანად, როგორც მისი თვისებების ერთობლიობისა. საგნების და მოვლენების სხვადასხვა თვისებათა აღქმისას ხდება ტვინის ქერქის მრავალი პუნქტების ერთდროული აგზნება, რომელიც იწვევს მათ შორის დროებითი კავშირების წარმოქმნას. დროებითი კავშირი - უმნიშვნელოვანესი ფიზიოლოგიური და მასთან ერთად ფსიქიკური მოვლენაა, ეს არის ის, რასაც ფსიქოლოგები ასოციაციას უწოდებენ.

სინამდვილის კონკრეტულ გრძობადი ასახვის უფრო სრულყოფილი ფორმაა წარმოდგენები. ამ შემთხვევაში აღმოცენდება იმ საგანთა და მოვლენათა კონკრეტულ

გამოსახულებაში, რომლებმაც წარსულში მოახდინეს ზეგავლენა ორგანიზმზე. წარმოდგენა არის საგნის ან მოვლენის გამოსახულებითი ასახვა მათთვის დამახასიათებელი სივრცობრივ-დროით კავშირში. სინამდვილის ასახვის ეს ფორმა გამომჟღავნა დინამიკური სტერეოტიპის საფუძველზე. წარმოდგენას საფუძვლად უდევს ასოციაციები და ასოციაციათა ჯაჭვები.

კონკრეტულ-გრძობადი ასახვის ზოგიერთი პროცესი შეიძლება უფრო უკეთ ჰქონდეთ განვითარებული ცხოველებს, ვიდრე ადამიანს. ეს ეხება ცალკეულ ყნოსვით, სმენით - გაღიზიანებათა ანალიზს. ამასთან ერთად, გაღიზიანებათა ანალიზის და სინთეზის უმაღლესი ფორმები - კომპლექსურ გაღიზიანებათა ანალიზი და სინთეზი მნიშვნელოვნად აქვს განვითარებული ადამიანს.

ადამიანის ფსიქიკა ცხოველის პრიმიტიული ფსიქიკი-საგან ძირითადად განსხვავდება მით, რომ მას აქვს უნარი იაზროვნოს აბსტრაქტული (განყენებული) ცნებებით, რომელსაც გამოხატავს მოფიქრებული, გამოთქმული ან დაწერილი სიტყვებით. მეორე სასიგნალო სისტემამ შექმნა გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განყენებული ასახვის შესაძლებლობა. ასახვის ეს ფორმა ადამიანს ცხოველთან შედარებით აძლევს უდიდეს უპირატესობას ბუნების მოვლენათა შეცნობასა და გამოყენებაში.

სწავლება ორ სასიგნალო სისტემაზე, აშუქებს ადამიანის ცნობიერებაში სინამდვილის ასახვის ფიზიოლოგიურ საფუძვლებს.

ამასთან ერთად უნდა აღინიშნოს, რომ სხვადასხვა ადამიანს პირველ და მეორე სასიგნალო სისტემას შორის სხვადასხვანაირი თანაფარდობა აქვთ, რამაც ი. პავლოვს მისცა საშუალება გამოეყო ადამიანის უნმ-ის სამი ტიპი: მხატვრული, მოაზროვნე და შერეული.

მოაზროვნე ტიპის პიროვნებებს განვითარებული აქვთ განყენებული აზროვნების, კონკრეტული მოვლენების განზოგადოებისა და მიზანმიმართული მოქმედების უნარი. საწინააღმდეგოდ მხატვრული ტიპისა, ისინი ნაკლებად ექვემდებარებიან შთაბეჭდილებებს. **მხატვრული** ტიპისათვის კი დამახასიათებელია შეგრძნებათა საფუძ-

ველზე მიღებული სიგნალების და მოვლენების ანალიზი, რომლებიც ექვემდებარებიან მხოლოდ შთაბეჭდილებებს. ამიტომ მათში პირველი სასიგნალო სისტემა ჭარბობს მეორეს. შერეული ტიპის პიროვნებებში თანაბრად არის გამოხატული ორივე სასიგნალო სისტემა

ქცევის ფიზიოლოგია¹

ფიზიოლოგიურ ასპექტში ქცევა არის ადამიანის და ცხოველების ცხოველმოქმედების ფორმა, ფიზიოლოგიური რეაქცია, რომლითაც ხორციელდება ორგანიზმის ურთიერთობა გარემოს მუდმივ ცვლად პირობებთან, მათთან შეგუების უზრუნველსაყოფად. ი. პავლოვი ქცევის ცენტრალურ ნერვულ მექანიზმებს, დაფუნდებულს მხოლოდ რეფლექსურ (სტიმულ-რეაქციის) პრინციპზე, განიხილავდა, როგორც უმაღლეს ნერვულ მოქმედებას.

ჩვეულებრივ, მიღებულია ქცევის დიფერენცირება თანდაყოლილ და ინდივიდუალურ ფორმებად.

თანდაყოლილი ქცევის შესწავლაში ერთ-ერთ ძირითად მიმართულებას წარმოადგენს ეთოლოგია (ბერძნ. ethos - ზნე, ჩვეულება), რომელიც შეისწავლის ქცევას, დაწყებული უხერხემლოებიდან დამთავრებული ადამიანით, მათთვის ბუნებრივ საარსებო გარემოში.

ეთოლოგიის მიღწევები ქცევის ფორმების გამოკვლევაში. ქცევის მეცნიერული შესწავლა XIX საუკუნეში დაიწყო. ძირითადად განიხილებოდა ინდივიდისა და საარსებო გარემოს ურთიერთხემოქმედების მექანიზმი. ეს მექანიზმი განიმარტებოდა კლასიკური, რეფლექსური თეორიის საფუძველზე. ასეთმა მიდგომამ შესაძლებელი გახადა ქცევის ფიზიოლოგიური საფუძვლებისა და მისი რეგულაციის პრინციპების დადგენა.

ქცევის უფრო ფართო ბიოლოგიური შესწავლა დაკავშირებულია ევოლუციური თეორიის ჩამოყალიბებას-

¹ სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე კვაჭაძის რედაქციით. თბილისი, 2008 წ. გვ. 414.

თან. იმთავითვე დადგა საკითხი ქცევის დამემკვიდრების შესახებ: არის თუ არა ის ევოლუციის პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი? ცხოველების ქცევის ფორმები, ფიზიკური მახასიათებლების მსგავსად, მემკვიდრეობით გადაეცემა თუ არა? დარწმუნებულა თავიდანვე გამოკვეთა, აგრეთვე, ისეთი კითხვები, როგორცაა: სხვადასხვა ცხოველთა შორის და, ასევე, ცხოველებისა და ადამიანის ქცევაში განსხვავება თვისობრივია, თუ მხოლოდ რაოდენობრივი? რამდენად შეიძლება იყოს ადამიანის ქცევის ამხსნელი პრინციპები მისადაგებული ცხოველების ქცევის ასახსნელად და პირიქით? ამ საკითხების შესწავლა, რაც ამჟამადაც ინტენსიურად მიმდინარეობს, დაკავშირებულია ეთოლოგიისა და მასთან ახლოს მდგომი მეცნიერებების - ზოოფსიქოლოგიისა და ქცევის გენეტიკის განვითარებასთან. კვლევის ობიექტური სპეციალიზებული მეთოდების (ქრონომეტრაჟი, ფოტო- და კინო გადაღება, ქცევის ვიდეომაგნიტოფონური ჩაწერა) გამოყენებით ბუნებრივ პირობებში გამოვლენილ იქნა ცხოველთა ცალკეული სახეობის დამახასიათებელი ინდივიდუალური და საზოგადოებრივი ქცევის აქტები - ეთოგრამები, ამ ქცევის განმაპირობებელი ფაქტორები და ცხოველთა შორის განსაკვიფრებელი კომუნიკაციები. დადგინდა, რომ ქცევის კომპლექსში თანდაყოლილი (ინსტინქტური) საფუძველი გამდიდრებულია მრავალი ინდივიდუალურად შექმნილი ელემენტით, რომლითაც ქცევა მოქნილი და ადაპტური ხდება. ეს კი განაპირობებს მის ცვალებადობას გარკვეულ ფარგლებში. ამასთან, სხვადასხვა ფილოგენეზური დონის ცხოველები შესამჩნევად განსხვავდებიან ქცევის სირთულით, თუმცა ამ განსხვავების შეფასება უადრესად რთულია.

დადგინდა, აგრეთვე, ფილოგენეზური ტენდენცია, რომ რაც უფრო მაღალია განვითარების დონე, მაგალითად, ძუძუმწოვრებში, ქცევის რეპერტუარში (გეგმაში), მით უფრო მეტია დასწავლილი ფორმები.

აღნიშნული მიღწევები წარმატებთ: შეიძლება იყოს გამოყენებული ადამიანის ქცევის ევოლუციური გენეტიკური წანამძღვრების შესასწავლად. თუმცა, აღნიშნული მი-

მართულებით დაუშვებელია გადაჭარბებული ბიოლოგიზაცია, რაც ზოგჯერ ეთოლოგების ნაშრომებში აღინიშნება.

ი. პავლოვმა ცხოველთა ქცევის ანთროპომეტრულ (მხოლოდ ადამიანისათვის დამახასიათებელი თვისების) ასპექტს დაუპირისპირა მოძღვრება უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ, რომელსაც საფუძვლად პირობითი რეფლექსის ცნება დაუდო. ამ სწავლებამ დასაბამი მისცა ნეიროფიზიოლოგიურ მიდგომას ქცევის ცენტრალური მექანიზმების შესასწავლად.

XIX საუკუნის დასაწყისში ფსიქოლოგიაში ჩამოყალიბდა ახალი მიმდინარეობა - ბიჰევიორიზმი (ინგ. behaviour - ქცევა), რომლის წარმომადგენლები უარყოფდნენ ქცევის შესწავლაში ინტროსპექციას (თვითდაკვირვებით განსაზღვრული საკუთარი განცდები, შეგრძნებების, აზრების სხვაზე გაერცვლებას), ისწრაფოდნენ მაქსიმალური ობიექტივიზაციისაკენ, ნაკლებად ინტერესდებოდნენ ქცევის ცენტრალური მექანიზმებით. ამ თვალსაზრისით ბიჰევიორიზმი გულისხმობდა ფსიქოლოგიისგან ცნობიერებისა და აზროვნების გამორიცხვას.

ფსიქოფიზიოლოგიის საბანი²

ტერმინი „ფსიქოფიზიოლოგია“ შემოიღო ფრანგმა ფილოსოფოსმა მასიასმა XIX საუკუნის I ნახევარში. ამ ტერმინით განისაზღვრება კვლევის სფერო, რომელიც ეხება ფსიქიკის მატერიალურ საფუძვლებს. მის ამოცანას შეადგენს იმ ობიექტურად რეგისტრირებადი ფიზიოლოგიური ფუნქციების შესწავლა, რომლებიც თან სდევს აღქმის, დამახსოვრების, აზროვნების, მისწრაფების, ემოციების და სხვა ფსიქიკურ პროცესებს. რამდენადაც ფსიქოფიზიოლოგიის ძირითად საგანს წარმოადგენს ფსიქიკურ და ფიზიოლოგიურ ფუნქციათა შორის კორელაციის ფაქ-

² სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე კვაჭაძის რედაქციით. თბილისი. 2008 წ. გვ. 417.

ტი, გამოკვლევის საგანი შეიძლება იყოს ნებისმიერი სირთულის ფსიქიკური პროცესი. ფსიქიკური ასახვის ბუნების მიკვლევა გამორიცხავს შეხედულებას ფსიქიკაზე, როგორც წმინდა სულიერ პროცესებზე, რომლებიც არ არიან დაკავშირებული ტვინის მოქმედებასთან.

ფსიქიკა გაჩნდა ცოცხალი სამყაროს განვითარების გარკვეულ ეტაპზე ცოცხალი არსების სივრცეში აქტიური გადაადგილების უნარის ფორმირებასთან დაკავშირებით. ცხოველების ევოლუციური განვითარების პროცესში ფსიქიკა ბიოლოგიური კანონებით ვითარდებოდა უმარტივესიდან რთულ ფორმამდე, რომელიც გააჩნია, მაგ., პრიმატებს. შესაბამისად, ვითარდება ქცევაც. ქცევის სხვადასხვა ფორმა იყოფა ინდივიდუალური განვითარების პროცესში თანდაყოლილსა და შეძენილზე, თუმცა, ჩვეულებრივ, ისინი ერთმანეთისაგან პრაქტიკულად განუყოფელია. ამიტომ, ქცევის ფიზიოლოგიაში ერთ-ერთ ყველაზე რთულ საკითხს წარმოადგენს თანდაყოლილი და შეძენილი რეაქციების დიფერენცირება. რთული საკითხია, აგრეთვე, თოთოეული ქცევითი აქტის აუცილებელი რეფლექსური საფუძველის გარკვევა. ამ აუცილებლობის იდეამ ი. პავლოვი მიიყვანა რთული უპირობო რეფლექსებისა და ინსტინქტების გაიგივებასთან.

ცხოველები თავის მოთხოვნილებების დაკმაყოფილებას აღწევენ საარსებო გარემოში აქტიური მოძრაობების მეშვეობით, რომელთა ერთობლიობა მათ ქცევას ახასიათებს. წარმატებულ ქცევას წინ უძღვის გარკვეული სამოძრაო პროგრამის არჩევანი, რომელსაც უნდა შეეძლოს აღმოცენებული მოთხოვნილების ოპტიმალური დაკმაყოფილება. უნიკალურ რეალურ სიტუაციაში ქცევის აგების ამოცანა უადრესად რთულია. მის გადასაწყვეტად ინდივიდუმი იძულებულია ჩაწვდეს რეალური სივრცის ურთულეს ფიზიკას და შეათანხმოს ის საკუთარი სხეულის ბიომექანიკასთან. ელემენტარული მოძრაობის შესრულების შემდეგ, ცოცხალი ორგანიზმი ახდენს მის კორექტირებას შემდგომი გზის დასასახად. ამ მოძრაობის საფუძველზე, აიგება სიტუაციის განზოგადოებული ხატი მთლიანობაში, რომელიც ასახავს რეალური სივრცის ობიექტურ მა-

ხასიათებლებს ცოცხალი ორგანიზმის ბიომექანიკურ მა-
ხასიათებლებთან შესაბამისობაში. სამუშაო სივრცის მო-
სინჯვის, საძიებო მოძრაობების პროცესში წარმოქმნილი
განზოგადოებული ხატი, თავის მხრივ, იძენს ახალ მოძ-
რაობათა რეგულატორის მნიშვნელობას, საზღვრავს მათ
ტრაექტორიას, ძალას და სამოძრაო მოქმედების სხვა მა-
ხასიათებლებს.

მაშასადამე, ფსიქიკის ერთ-ერთ ძირითად ფუნქციას
წარმოადგენს აღმოცენებული მოთხოვნის საფუძ-
ველზე იმ მოძრაობისა და მოქმედების ძიება, რომელიც
გამიზნულია მის დასაკმაყოფილებლად.

მოთხოვნის (მოტივაციის) ფსიქოფიზიოლოგია³

ორგანიზმის მოთხოვნის და მოტივაციის არსი.
უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიური მექა-
ნიზმის გააზრებისას აუცილებელია იმ პროცესების გათ-
ვალისწინება, რომლებიც ასახავენ სუბიექტურ მდგომარე-
ობას და ექვემდებარებიან ობიექტურ ნეიროფიზიოლოგი-
ურ ანალიზს.

ასეთ მდგომარეობებს, უპირველეს ყოვლისა, უნდა
მივაკუთვნოთ ორგანიზმის მოთხოვნის და ფი-
ზიოლოგიაში ფსიქოლოგიიდან შემოვიდა, მაგრამ დღეს
საესეებით ცხადია, რომ უმაღლესი ნერვული მოქმედების
ანალიზის დროს თანამედროვე მკვლევარების მიერ ამ
მდგომარეობის გათვალისწინებლობა შეუძლებელია.

მოთხოვნის და ადამიანისა და ცხოველის ორგანიზ-
მების სპეციფიკური (არსობის) ძალაა, რომელიც უზრუნ-
ველყოფს მათ კავშირს გარემოსთან თვითგადარჩენისა
და თვითგანვითარებისათვის. იგი ცოცხალი სისტემების
გარე სამყაროში აქტივობის წყაროა. ამ ძალის გამოვლი-
ნება შესაძლებელია მხოლოდ იმიტომ, რომ სამყაროში
არსებობს მისი დაკმაყოფილების შესაძლებლობა.

³ სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე კვაჭა-
ძის რედაქციით. თბილისი. 2008 წ. გვ. 420.

მოტივაციისა და მოთხოვნილებების ცნებები არ უნდა გაიგივდეს. არაიშვიათად მოთხოვნილება არ გარდაიქმნება მოტივაციურ აზნებად. გამომდინარე აქედან, შეუძლებელი ხდება მისი დაკმაყოფილება მიზანმიმართული ქცევითი რეაქციის რეალიზაციით. ამიტომ უპირანი იქნება მოტივაცია განისაზღვროს, როგორც გასაგნებული მოთხოვნილება, ან თანდაყოლილი რეფლექსები, რომლებიც ენდოგენური გამლიზიანებლებით გამოიწვევა.

თანამედროვე ფიზიოლოგიური ანალიზი მიუთითებს, რომ მოტივაციის აღმოცენება და რეალიზაცია უკავშირდება ცნს-ის სპეციალიზებული უბნების აქტივობას. აღნიშნული მკაფიოდ დემონსტრირდება ამ უბნების დაზიანების ან ელექტრული დენით და ფარმაკოლოგიური ნივთიერებით გალიზიანების დროს.

წარმოდგენა მოთხოვნილებაზე, როგორც ქცევითი აქტივობის ერთადერთ მაინიცირებელ ფაქტორზე, მრავალი ავტორის მიერ გაზიარებული არ არის, მაგრამ ეს, ალბათ, უნდა აიხსნას ჩვენი ცოდნის შეზღუდულობით რეალურად არსებული მოთხოვნილებების მრავალგვარობის შესახებ.

აღნიშნულთან დაკავშირებით, აქტუალობას იძენს მოთხოვნილებათა სრულყოფილი კლასიფიკაციის რთული საკითხი. მისაღებად მიგვაჩნია პ. სიმონოვის მიერ ადამიანის მოთხოვნილებების დაყოფა სამ ძირითად, აღმოცენების მიხედვით ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელ ჯგუფად: ვიტალური, სოციალური და იდეალური (სხვაგვარად - იდეური) მოთხოვნილებები.

შ შ ო თ ვ ა

შფოთვა, როგორც ნორმალური ემოცია, თავისი განცდით, ვეგეტატიური და გამომსახველობითი კომპონენტებით, ფსიქოფიზიოლოგიის კვლევის ობიექტია.

პაველ სიმონოვი როდესაც აყალიბებდა ემოციათა ე.წ. ინფორმაციულ თეორიას, მიიჩნევდა, რომ შფოთვის მდგომარეობა, არსებითად, განპირობებულია იმ ინფორმა-

ციის დეფიციტით, რომელიც აუცილებელია მიზნის მი-
საღწევად. ინფორმაციის დეფიციტის გააზრება (ადამიანი-
სათვის) საკმაოდ რთულია და, ალბათ ამიტომ, რომ
შფოთვა, როგორც ასეთი, არის უსაგნო შიში.

საინტერესოა, რომ შფოთვის განხილვისას, სიმონო-
ვის შეხედულებასთან მიახლოებული აზრი, თითქმის ოცი
წლით ადრე, გამოთქვა რ. ლაზარუსმა. შფოთვა ნებისმიე-
რი ჯანმრთელი ადამიანისათვის და, სავარაუდოდ, ნების-
მიერი ძუძუმწოვარი ცხოველისთვის დამახასიათებელი
ემოციური მდგომარეობაა, რომელსაც გარეგანი გამოხა-
ტულება ხშირად არ გააჩნია, მაგრამ მისი განცდა საკმა-
ოდ ერთგვაროვანია და, არსებითად, საფრთხის, მარცხის
ან უსიამოვნების მოლოდინში გამოიხატება. ამერიკელი
ფსიქიატრი აარონ ბეკი სპეციალურად მსჯელობს შფოთ-
ვაზე, როგორც ჭეშმარიტ ემოციაზე და განასხვავებს მას
შიშისაგან, რომელსაც აქვს კონკრეტული მიზეზი. შიშს
ავტორი უწოდებს იდეაციას, რამდენადაც კონკრეტული
საფრთხის შეფასება ან წარმოდგენა ადამიანს თავისუფ-
ლად შეუძლია და, რაც მთავარია, შეუძლია ამ განცდის
მიზეზის მკაფიოდ ჩამოყალიბება და სხვებისთვის გაზიარ-
ება. ამგვარად, ბეკის მიხედვით შფოთვა სრულიად ნორ-
მალური ემოციური მდგომარეობაა, რომელიც ნორმის
ფარგლებში სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანია. შფოთვის
განცდა (ემოცია) უზრუნველყოფს ინდივიდის მზადყოფ-
ნას სიცოცხლისათვის სახიფათო მოვლენისადმი.

ნეიროფიზიოლოგია და ცნობიერება⁴

თეორიული და პრაქტიკული ღირებულების, კარგად გაცნობიერებული პრობლემა - მატერია და ცნობიერება - დღეისათვის კვლავ საკამათოდ რჩება. „ჩემთვის უცნობია ნეიროფიზიოლოგიური მონაცემები ან თეორია, რომელიც ახსნიდა ან თუნდაც განსაზღვრავდა ცნობიერებას“, განაცხადა ბეარსმა (Beahrs, 1982, გვ. 52). ტერმინის „ცნობიერება“ შესახებ რ. პერი აღნიშნავს: „როგორ შეიძლება ტერმინი აღნიშნავდეს რაიმეს, თუ ის გამოყენებულია ყველაფრის აღსანიშნავად, მათ შორის საკუთარი უარყოფისათვისაც“.

ცნობიერების ბუნების შესახებ ნეიროფსიქოლოგებმა შექმნეს მრავალი თეორია, რომლის დიდი ნაწილი მოკლებულია ექსპერიმენტულ დასაბუთებას. შეიძლება ითქვას, რომ ტვინის შესწავლის დროს არც ერთ პრობლემას არ მოჰყოლია იმდენი სპეკულაციური მოსაზრება, რამდენიც ცნობიერების კვლევას. მაგალითად, კლეიტმანმა (Kleitman, 1960), რომელიც აქტიურად სწავლობდა ძილ-ღვიძილის ციკლსა და სიზმრებს, ცნობიერება განსაზღვრა პოეტურად: იგი არის ინდივიდის უნარი გამოიყენოს წარსული მომავლის ინტერესებისთვის. მორუცის ფორმულირებით, ცნობიერება არის ინდივიდის უნარი, ფიზიოლოგიურ ფაქტორთა მეშვეობით შეავსოს სენსორული ინფორმაცია, მოახდინოს მასზე გონებრივი ან მოტორული რეაგირება და შემოინახოს იგი მეხსიერებაში. დ. სერვი ამტკიცებს, რომ ფსიქიკური მოვლენები წარმოიქმნება ტვინის მოქმედებით და რეალიზდება მისივე სტრუქტურებით.

ცნობილია, რომ მრავალი სენსორული (მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური) სიგნალი ტვინში გაცნობიერდება, თუმცა არსებობს ისეთი სიგნალებიც, მაგ., ინტერორეცეფციული, რომელიც არ ცნობიერდება, ვინაიდან

⁴ სახელმძღვანელო წიგნიდან: სულხან ცაგარელი - ცნობიერება. თბილისი. 2008 წ. გვ. 41-48.

არ იწვევს განცდას. ამ ორი ტიპის - ცნობიერებამდე მიღწევადი და მიუღწევადი - სიგნალების არსებობის გამო, ემპირიულმა კონცეფციამ დაუშვა შესაბამისად ორი ნერვული მექანიზმის არსებობა. ერთი ცნობიერია, მეორე კი - არაცნობიერი.

ზოგიერთ ფიზიოლოგთა აზრით, ცნობიერების ნეიროფიზიოლოგიურ სუბსტრატს სიფხიზლე წარმოადგენს. აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ სიფხიზლე არ შეიძლება მიჩნეული იქნას ცნობიერების იდენტურად. სიფხიზლის მდგომარეობაში ნერვული ცენტრების აქტივობა იზრდება, ხოლო აგზნების ზღურბლი ქვეითდება. ეს პროცესები ხორციელდება ახალი ქერქისა და ბადებრივი ფორმაციის მონაწილეობით. სიფხიზლის გარეშე, მაგალითად, ნელი ძილის სტადიაში, არავითარი აღქმა და ცნობიერი პროცესები არ ხდება. ცნობილია, რომ ნელი ძილის დროს ნეირონთა ელექტრული აქტივობის სიმძლავრე აჭარბებს 22 ვატს, ხოლო სიფხიზლის დროს 20 ვატია (Хамори, 1985). ნორმალური ადამიანის ტვინი მოიხმარს იმდენვე უანგბადს, რამდენსაც ფსიქიკურად აშლილი ადამიანის ტვინი. ამიტომ, განაცხადა ფრანგმა ფიზიოლოგმა ფესარმა, ნორმალურ აზრს სჭირდება იმდენივე უანგბადი, რამდენიც არანორმალურს. ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ მედიტაციაში მყოფი პიროვნება მოიხმარს გაცილებით ნაკლებ უანგბადს, ვიდრე ჩვეულებრივ მდგომარეობაში.

დღეისათვის შეიძლება ითქვას, რომ ორი თვისობრივად განსხვავებული კომპონენტით განხორციელებული ცნობიერება დამახასიათებელია მხოლოდ ადამიანის ტვინისათვის. ცხოველებზე ჩატარებული ცდები და დაკვირვება კლინიკებში იმ ავადმყოფებზე, რომელთაც გადაკვეთილი ჰქონდათ ჰემისფეროთა დამაკავშირებელი ბოჭკოები, პირველ ხანებში ქმნიდა შთაბეჭდილებას, თითქოს ნორმალურ ადამიანებს გააჩნიათ ორი დამოუკიდებელი ცნობიერება. თითოეული ჰემისფერო დაკავებული თავისი საქმით, ასრულებს მასზე დაკისრებულ სპეციფიკურ ფუნქციებს და მოქმედებს დამოუკიდებლად. ჰემისფეროგაყოფილ ადამიანებზე დაკვირვებით გამოქვდავანდა საინტერე-

სო ფაქტი. როგორც კი მათ წარმოექმნებოდათ სულ მცირე დაბრკოლებაც კი ისინი ცდილობდნენ გააერთიანებინათ ჰემისფეროთა მოქმედება. ადამიანებს გაგვანჩია არა ორი, არამედ ერთი მთლიანი ფუნქციური ტვინი. იგი შედგება მრავალი ცალკეული ბლოკისგან და ასრულებს ევოლუციურად ჩამოყალიბებულ, სპეციფიკურ ფუნქციებს ინფორმაციის მიღებაში, შენახვასა და ანალიზში. მიახლოებით შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ცნობიერება ყალიბდება ოთხი სხვადასხვა ბლოკის მოქმედებით. ესენია: მესხიერება (ინფორმაციის შენახვა), აზროვნება, ემოცია და განწყობა.

ამ მოსაზრების საილუსტრაციოდ მოვიყვანთ ცნობილი ნეიროფიზიოლოგის ხ. დელგადოს (*Дельгадо*, 1971) მონოგრაფიაში თავმოყრილ ცნობიერების რამდენიმე განმარტებას:

ცნობიერება არის ნერვულ ქსოვილში მიმდინარე ორგანიზებული პროცესების ერთობლიობა, რომლებიც წარმოიქმნება ინტრაფსიქიკურ და ექსტრაფსიქიკურ მოვლენათა საპასუხოდ. ისინი ღებულობენ ინფორმაციას, ახდენენ მის კლასიფიკაციას, ტრანსფორმირებას, კოორდინირებას მანამდე, სანამ ორგანიზმი დაიწყებდეს მოქმედებას. მოქმედების ხასიათი შეიძლება განისაზღვროს მიღებული ინფორმაციით (*Oxford Universal Dictionary*, 1955. გვ. 2515).

ცნობიერება ადრე გაიგივებული იყო მესხიერებასთან, აზროვნებასთან, მიზანსა და სურვილთან, რაც არც ისე ზუსტია. ცნობიერება ფსიქიკური თვისებების მატარებელია. ნებელობისა და ემოციისაგან განსხვავებით, ის დაკავშირებულია სულთან. ცნობიერება ორგანიზებულია ტვინის შესაბამისი სტრუქტურებით (*Oxford Universal Dictionary*, 1955. გვ. 2515).

ცნობიერება არის გაცნობიერებული, გაუცნობიერებელი და ენდოფსიქიკური პროცესების ერთობლიობა (*Drever*, 1953. გვ. 3126).

ცნობიერება არის ორგანიზმის იმ პროცესების ჯამი, რომლის მეშვეობთაც ის რეაგირებს გარეგან ზემოქმედებაზე წარსულისა და მომავლის შესაბამისად, როგორც ერთიანი დინამიკური სისტემა, ცდით გაცნობიერებული

ორგანიზებული მთლიანობა (Warren, 1934. გვ. 372).

ცნობიერება ეხება მხოლოდ ფსიხელი გონების ყველა ძირითად თვისებას: პერცეპციას, გრძნობას, აზროვნებას, მეხსიერებას და სურვილს. ფსიქიკური მოვლენა არის ცდის შედეგი (Eccls, 1953. გვ. 314).

ცნობიერება არის მაღალგანვითარებული ნერვული სისტემის მქონე ცხოველთა უნარი, შეაფასოს შინაგანი და გარეგანი გამღიზიანებლები. სიფხიზლის მდგომარეობაში ცნობიერება იწყებს და ასრულებს მოქმედებას, ან აკავებს მას (Rainer, 1962. გვ. 65).

ცნობიერება არის წარსულსა და მომავალთან მეხსიერებით დაკავშირებულ პროცესთა სისტემა. მატერიის მსგავსად, ცნობიერება პროცესების სისტემაა. ზოგიერთი პროცესი არც ფსიქიკურია და არც მატერიალური (Sadger, 1941. გვ. 334).

ცნობიერება ითვლება სიფხიზლის სინონიმად. სიფხიზლე არის გამღიზიანებელთა მიღებისა და განცდის მოწესრიგებული პროცესი. გამღიზიანებლებია: მხედველობითი, სმენითი, ყნოსვითი და ტაქტილური. არსებობს აგრეთვე ხატების დამახსოვრება, აბსტრაგირება, აზრები, ემოციები და გაურკვეველი განცდები (Kuhlenbeck, 1961. გვ. 543).

ცნობიერების განმარტების მრავალფეროვნების მიუხედავად, დელგადოს მიაჩნია, რომ ზემოთ ჩამოთვლილ კონცეფციათა უმრავლესობას გააჩნია შემდეგი სამი საერთო ნიშანი:

1. ცნობიერების განმარტება არ პასუხობს კითხვას, რა არის ცნობიერება და როდის ჩნდება იგი. მხოლოდ მისი ფუნქციებია ჩამოთვლილი.

2. ცნობიერების ფუნქციები აღწერილია არა როგორც ინერტული ობიექტები, არამედ როგორც აქტიური პროცესი.

3. ცნობიერების ძირითადი ფუნქციებია შინაგან და გარეგან ზემოქმედებათა შეფასება, შენახვა და მისი შემდგომი მობილიზაცია დამახსოვრების, აზროვნების, გრძნობების, სურვილებისა და სხვა პროცესების მეშვეობით.

ნამოთველილი საკითხები უფრო კონკრეტულად რომ იყოს განხილული, საჭიოა გაირკვეს:

არსებობს თუ არა ცნობიერების ერთი ისეთი ფუნქციაც კი, რომელიც არ არის დაკავშირებული შინაგან და გარეგან გამღიზიანებელთან.

შეიძლება თუ არა ცნობიერება ქცევის გარდა, სხვა რომელიმე პროცესშიც გამოვლინდეს.

შესაძლებელია თუ არა ცნობიერების არსებობა ფუნქციონირებადი ტვინის გარეშე.

ცნობიერება იმდენად რთული ფენომენია და იმდენად მრავალფეროვნად ვლინდება, რომ ტრადიციულ კითხვაზე - „რა არის ცნობიერება და სად არის იგი ლოკალიზებული“ - ცოდნის დღევანდელ დონეზე ამომწურავი პასუხის გაცემა შეუძლებელია. ზოგიერთ მკვლევარს კითხვის ასეთი ფორმით დასმაც კი არაკორექტულად მიანია, ამიტომ თანამედროვე ნეიროფსიქოლოგია ცდილობს პრობლემას ახლებურად შეუდგეს. თუ გვინდა, რომ შემეცნებაში წინ წავიდეთ, დროებით უნდა შევწყვიტოთ ცნობიერების ზოგადი, ერთიანი პრობლემების კვლევა და შემოვიფარგლოთ მხოლოდ მისი ამა თუ იმ ფორმის გამოვლენის თუნდაც მცირე ნაწილის შესწავლით. ნეიროფსიქოლოგიის დღევანდელი თეორიული და ტექნიკური საშუალებებით დადგინდა, რომ ცნობიერების რომელიმე კონკრეტულ პროცესში მონაწილეობს თავის ტვინის სტრუქტურები. ასეთი სტრუქტურებია:

1. თავის ტვინის ღეროს ბაზებრივი ფორმაცია, რომელიც არეგულირებს სიფხიზლის დონეს და მონაწილეობს ყურადღებაში.

2. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მეორადი აფერენტული ზონები, რომელიც მონაწილეობს სენსორული ინფორმაციის მიღებასა და შენახვაში.

3. შუბლის წილის მედიალური უბნები, რომელიც აქტიურად მონაწილეობს მიზანმიმართული ქცევების რეგულირებაში და აყალიბებს მოქმედების გეგმას.

4. ლიმბური სისტემის სტრუქტურები, რომელიც მონაწილეობს ემოციებში და ახდენს ძველი და ახალი ინფორმაციის გადარჩევას.

5. მარცხენა დიდი ჰემისფეროს ქერქში მოთავსებული ვერნიკესა და ბროკას მეტყველების სენსორული და მოტორული ცენტრები.

როდესაც ვსაუბრობთ ტვინსა და ცნობიერებაზე, არ შეიძლება გვერდი აუაროთ ცნობილი ფილოსოფოსის კარლ პოპერისა და ნეიროფიზიოლოგის ჯონ ეკლსის წიგნს „პიროვნება და ტვინი“ (Poper and Eccles, 1977). წიგნის შესავლიდან ცნობილი ხდება, რომ პირველი ნაწილი დაწერილია აგნოსტიკოს⁵ პოპერის, მეორე კი მორწმუნე ეკლსის მიერ, რომელიც იზიარებს ზეგარძნობადი მოვლენების არსებობას. წიგნი მთავრდება ავტორთა დიალოგით. ნაშრომის მთავარი თეზისია ინტერაქციონიზმი⁶. ავტორები თვლიან, რომ ცნობიერება შეიძლება იყოს რთულად ორგანიზებულ ნეირონთა ფუნქცია, და რომ ცნობიერული ცდა ძნელად ასახსნელია სხვადასხვაგვარი, წყვეტილი და სივრცობრივად გაბნეული ნეირონების აქტივობით. თვითცნობიერება და ნებელობითი აქტები მოითხოვს იმ ახსნას, რომელიც არ არის დაკავშირებული ტვინში მიმდინარე პროცესებთან. ისეთი მოვლენა, როგორიცაა მოლოდინი, როდესაც ცნობიერი აქტივობა არ მიჰყვება უშუალოდ სტიმულაციას და გადაწეულია დროში, არ ეთანხმება ნერვულ-ფსიქიკური მთლიანობის ჰიპოთეზას. ჩვენ არ ვიცით, ზუსტად როგორი ფიზიოლოგიური პროცესები მონაწილეობს პერცეფციის ჩამოყალიბებაში. ეკლსი აღნიშნავს, რომ ქერქის უარყოფითი ზედაპირული პოტენციალი, რომელიც რეგისტრირდება მარტივ თავისუფალ მოძრაობამდე (მზაობის პოტენციალი), არსებობს ხანგრძლივად და ვრცელდება მთელ ქერქში. ეკლსის მიხედვით, ეს მოვლენა ამტკიცებს იმას, რომ გაცნობიერებული ფსიქიკური მოქმედება გავლენას ახდენს ქერქში სპეციფი-

⁵ აგნოსტიციზმი (ბერძ. a - უარყოფა, gnosis - ცოდნა) არის მოძღვრება, რომელიც უარყოფს სამყაროს შემეცნების შესაძლებლობას.

⁶ ინტერაქციონიზმი არის სოცბიოლოგიასა და სოციალურ ფსიქოლოგიაში ჩამოყალიბებული თეორიულ-მეთოდური მიმართულება, რომელიც სოციალურ რეალობაში ძირითად როლს ინდივიდებსა და ჯგუფებს შორის ურთიერთობას ანიჭებს. ბიპევიორული ინტერაქციონიზმი ურთიერთობას განიხილავს სტიმულ-რეაქციის პრინციპით

კურ მოდულზე, რომელიც არჩევითად რეაგირებს გარკვეული დონის აქტივობაზე და წარმოქმნის ცნობიერ, მიმართულ მოქმედებას.

აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ კატის, შიმპანზესა და ადამიანის ქერქის მოდულური სტრუქტურა მსგავსია. განსხვავება შეიმჩნევა მხოლოდ რაოდენობაში. შიმპანზესთან შედარებით, ადამიანს 10-ჯერ მეტი მოდული გააჩნია. თითოეული მოდული მოიცავს 10000 ნეირონს. ადამიანის ქერქული მოდულის ნეირონთა კონტაქტები - სინაფსთა რაოდენობაც - დიდია. ლოგიკურია, იბადება შეკითხვა: შეიძლება მოდულთა მარტო რაოდენობრივი მახასიათებელით ვიმსჯელოთ ადამიანის ცნობიერებაზე? ტვინის ფუნქციის კვლევაში მარტო რაოდენობრივმა პარამეტრმა შეიძლება შეცდომაში შეგვიყვანოს.

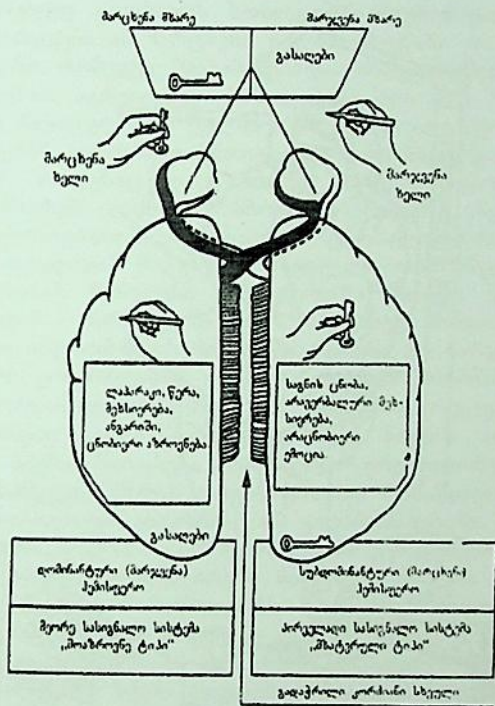
ჰემისფეროთა დამაკავშირებელი ბზების ბადაკმეთის ბავშვთა ადამიანის ცნობიერებაზე

1960 წლიდან როჯერ სპერმა ლოს-ანჯელესში თანამშრომლებთან ერთად დაიწყო ოპერაციები ეპილეფსიით დაავადებულ ადამიანებზე, რომელთა კრუნჩხვითი მოვლენები არ ექვემდებარებოდა მკურნალობას. ნეიროქირურგიული ოპერაციის დროს გადაიკვეთებოდა დიდი ჰემისფეროს ქერქის მარცხენა და მარჯვენა უბნების შემაკავშირებელი კორძიანი სხეულის ორასი მილიონი ნერვული ბოჭკო, აგრეთვე წინა და უკანა კომისურები. ოპერირებულ ადამიანებს კრუნჩხვები არ ემართებოდათ, ან ემართებოდათ იშვიათად. პაციენტთა თანხმობით, სპერი იკვლევდა ოპერირებულ ადამიანთა თავის ტვინს. კვლევამ აჩვენა საინტერესო შედეგები, რაშიც მკვლევარს 1981 წელს მიენიჭა ნობელის პრემია.

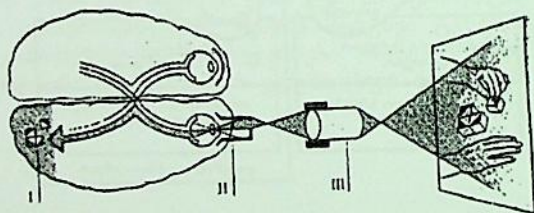
ოპერაციის შემდეგ პაციენტების ცნობიერებაში რაიმე მნიშვნელოვანი ცვლილებები არ გამოჩნდა. ისინი კარგად ხედავდნენ, უყურებდნენ ტელევიზორს, საქმიანობდნენ ჩვეულებრივად. შთაბეჭდილება რჩებოდა, თითქოს მათ ცხოვრებაში არაფერი მომხდარა. პიროვნულ

თვისებებში ცვლილებები არ აღინიშნებოდა. დაირღვა მოკლევადიანი მეხსიერება, რაც საგრძნობი იყო ოპერაციიდან ერთი წლის განმავლობაში, კითხვა და სხვა გონებრივი დატვირთვა უფრო სწრაფად ღლიდა ოპერირებულებს, ვიდრე ოპერაციამდე. ოპერაციას გაველენა არ მოუხდენია მოსწავლეთა აკადემიურ მოსწრებაზე, ზოგიერთ შემთხვევაში აღინიშნებოდა მისი ზრდა.

მოულოდნელი აღმოჩნდა ის ფაქტი, რომ თითქოს ოპერირებულებს ერთდროულად გააჩნიათ ორი, სრულიად განსხვავებული და დამოუკიდებელი ცნობიერება, რომელიც გამომჟღავნდა დასწავლის მეთოდით. ორივე ჰემისფეროს ქერქს გააჩნია ინფორმაციის განსხვავებული, თავისებური მიმღებლობა და მეხსიერების განსხვავებული მოცულობა - „სპეციფიკური“ ერთი ქერქისათვის და მიუწვდომელი მეორისათვის“ (სურ. 62). გაჩნდა მოსაზრება, რომ ემოციებში ჰემისფეროთა როლი განსხვავებულია. ემოციურ მდგომარეობის ფორმირებაში სუბდომინანტურია მარჯვენა ნახევარსფერო - აქ წარმოქმნილი ემოციური მდგომარეობა გულწრფელია, ხოლო მარცხენა ნახევარსფერო დომინანტურია - მასში წარმოქმნილი ემოციური მდგომარეობა მართვადია. „ორი ჭკუის არსებობა ერთ სხეულში“ ან „ორი ცნობიერება ერთ ტვინში“ გამოვლინდა შემდეგი ექსპერიმენტებით. შეირჩა მარტივი ტესტი - გარკვეულ გამოსახულების პროეცირება მხოლოდ მარჯვენა ან მარცხენა მხედველობის ველში (სურ. 63).



სურ. 62. როჯერ სპერის მიერ ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგები ჰემისფეროგაყოფილ ადამიანებში. დადგინდა, რომ ცნობიერი აბსტრაქტული აზროვნება და მოსმენილი ინფორმაციის გადამუშავება მიმდინარეობს დომინანტურ ჰემისფეროში, გარემოს კონკრეტული აღქმა და ემოციური ინფორმაციის გადამუშავება - სუბდომინანტურ ჰემისფეროში. დ. ადამის (Adam, 1983) მიხედვით.



სურ. 63. სპეციალური ღიზის მეშვეობით ხდება პროექცირება ხან მარჯვენა, ხან კი მარცხენა თვალზე. ს. სპრინგერის და ე. დეიჩის (Спрингер, Дейч, 1983) მიხედვით.

პროექტირება ხდებოდა ძალიან სწრაფად, 0,1 წმ-ის განმავლობაში, რათა მხედველობითი გამღიზიანებელი არ მოხედრილიყო ორმხრივ მხედველობით ველში. შემდეგ ოპერირებულ ცდისპირს სთხოვდნენ შეუხედავად, შეხებით, მარჯვენა ან მარცხენა ხელით მოენახა და ამოეღო ის საგანი, რომელც შეესაბამებოდა პროექტირებულ გამოსახულებას. აგრეთვე დაესახელებინა იგი. თუ მარჯვენა მხარეს მხედველობით ველში პროექტირებული იყო სიტყვა „გასაღები“, ცდისპირი სწრაფადვე განაცხადებდა - „გასაღები“. როდესაც იგივე სიტყვა პროექტირდებოდა მარცხენა მხარეს, ცდისპირი ამბობდა „ვერაფერს ვხედავ“.

ნეიროფიზიოლოგებისათვის ცნობილია, რომ მარცხენა თვალიდან მიღებული მხედველობითი ინფორმაცია თავს იყრის მარჯვენა ჰემისფეროში, ხოლო მარჯვენა თვალიდან - მარცხენაში (სურ. 64). ასევე მიმდინარეობს სმენითი ინფორმაციის მიღება. მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფერო ერთმანეთთან დაკავშირებულია კორპიანი სხეულით. ორგანოთა და ფსიქიკურ პროცესთა რეგულირების მექანიზმები გადანაწილებულია მათ შორის. არსებობს ასეთი სქემა: მარცხენა ჰემისფერო არეგულირებს სხეულს მარჯვენა მხრის ორგანოებს და მონაწილეობს ვერბალურ-ლოგიკურ ინფორმაციის გადამუშავებაში. მას დომინანტურ „მოლაპარაკე“ ჰემისფეროს უწოდებენ. მარჯვენა ჰემისფერო არეგულირებს მარცხენა მხარის ორგანოებს, აქტიურად მონაწილეობს სივრცითი ინფორმაციის გადამუშავებაში და ითვლება დაქვემდებარებულ, სუბდომინანტურ ჰემისფეროდ. მას „ჩუმ“ ჰემისფეროს უწოდებენ. დღეისათვის ეს სქემა ითვლება მოძველებულად და არახუსტად (სურ.65).

დადგინდა, რომ ჰემისფეროგაყოფილი ადამიანები მარცხენა ხელის თავისუფალი მოძრაობით დაუხედავად პოულობენ პროექტირებულ საგნებს, მაგრამ ვერ ახერხებენ საგნის სახელის წარმოთქმასა და დაწერას. წერა და წარმოთქმა უჭირდათ ცაცია პაციენტებსაც (სურ. 66).

მარჯვენა ჰემისფერო

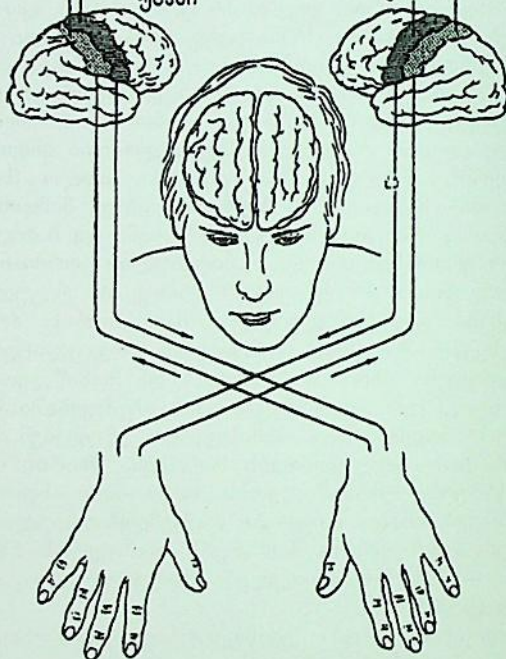
მარცხენა ჰემისფერო

სენსორული უბანი

სენსორული უბანი

მოტორული
უბანი

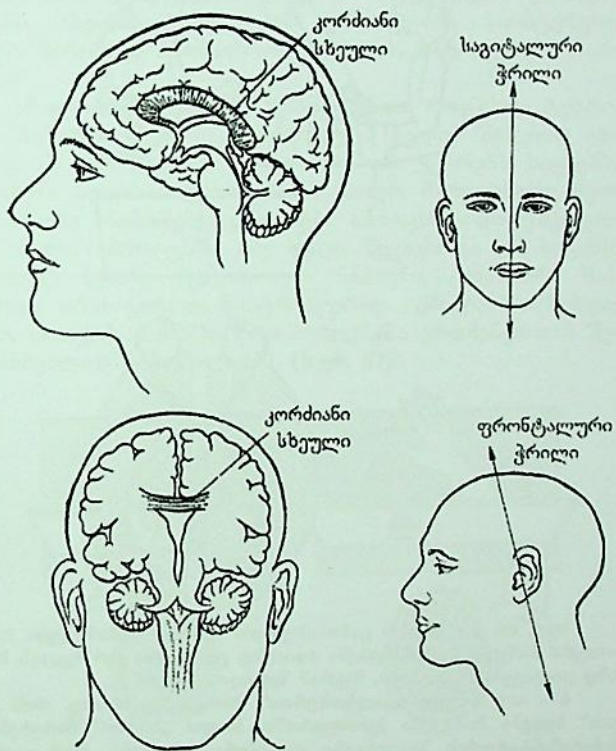
მოტორული
უბანი



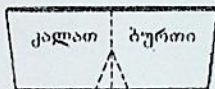
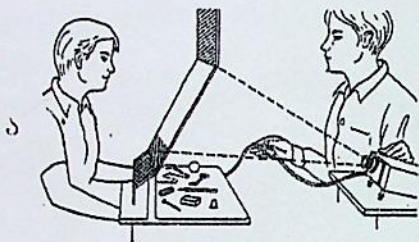
მარჯვენა ხელი

მარცხენა ხელი

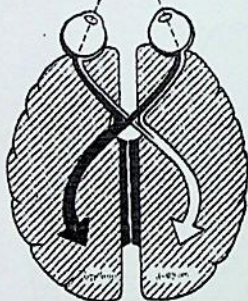
სურ. 64. მოტორული და სენსორული გზები, რომელთა მეშვეობითაც თავის ტვინი უკავშირდება სხეულის ნაწილებს. ს. სპრინგერის და გ. დეიხის (Спрингер, Дейх, 1983) მიხედვით.



სურ. 65 კორძიანი სხეულის ორი ჭრილი ს. სპრინგერისა და გ. დეიხის (Спрингер, Дейх, 1983) მიხედვით.



ბ

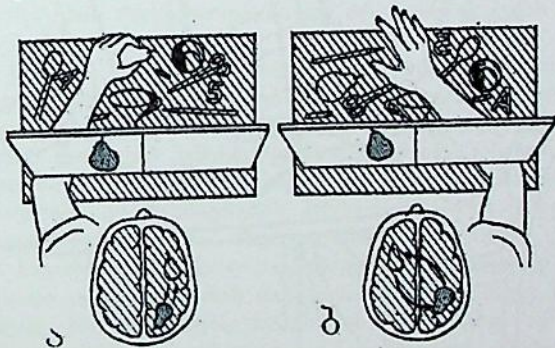


სურ. 66. ა - საგნის გამოსახულება ან მისი დასახელება პროექცირდება მარჯვენა ან მარცხენა თვალზე. ცდისპირი ვერ ხედავს მაგიდაზე დალაგებულ საგნებს, მაგრამ შეუძლია შეხება.

ბ - თუ სიტყვა „კალათბურთი“ პროექტირდება ისე, რომ „კალათ“ ხვდება მარჯვენა ჰემისფეროში, ხოლო „ბურთი“ მარცხენაში, ექსპერიმენტატორის შეკითხვაზე ცდისპირი პასუხობს, რომ დაინახა სიტყვა „ბურთი“. სიტყვა „კალათზე“ მოლაპარაკე ჰემისფეროს ინფორმაცია არ გააზნია. ი. ხამორის (Хаморн, 1985) მიხედვით.

ცდისპირს ერთდროულად წარუდგინეს ორი განსხვავებული გამოსახულება: მარჯვენა, „ჩუმ ჰემისფეროს - წრე, მარცხენა „მოლაპარაკე“ ჰემისფეროს - კითხვის ნიშანი. მარცხენა ხელი ხატავდა წრეს, მაგრამ შეკითხვაზე, რა არის დახატული, ცდისპირი პასუხობდა - კითხვის ნიშანი. ასეთმა ტესტირებამ გამოავლინა საინტერესო ფაქტი: მარცხენა ჰემისფერომ არ იცის, რას აკეთებს მარჯვენა.

ანალოგიური შედეგი გამოვლინდა, როდესაც ტესტირება ჩატარდა საგნის დაუნახავად 2 ხელის შეხებით აღქმაზე. ამ შემთხვევაში ცდის პირი არ უყურებს საგნებს, მარცხენა ხელით იღებს ერთს, ხოლო მარჯვენათი მეორეს. მცირე ხნის შემდეგ საგნები ამოიცნობოდა უშეცდომოდ. ძიების პროცესში თუ ხელი შეეხებოდა იმ საგანს, რომელიც მეორე ხელით იყო ნაპოვნი, ცდისპირი მას თვლიდა არასაჭიროდ, ნეიტრალურად. იქმნება შთაბეჭდილება, თითქოს ძიებაში ორი პიროვნება ერთმანეთთან შეუთანხმებლად მონაწილეობს (სურ. 67).



სურ. 67. ცდისპირი იღებს საგნებს დაუხედავად. იქმნება შთაბეჭდილება, თითქოს ძიებაში მონაწილეობს ორი პიროვნება. ს. სპრინგერისა და გ. დეიჩის (Спрингер, Дейч, 1983) მიხედვით.

თუ პიროვნება დაუხედავად, მარცხენა ხელით იღებდა რომელიმე საგანს (მაგ., კოვზს), ეს ინფორმაცია გა-

დაეცემოდა მარჯვენა „ჩუმ“ ჰემისფეროს. ამ საგნის შესახებ დასმულ შეკითხვაზე ცდისპირი პასუხობდა, რომ ხელში არაფერი ეჭირა. ტესტირების შემდეგ პიროვნება „მოლაპარაკე“ ჰემისფეროთი ვერ ამბობდა, თუ რა გააკეთა მარცხენა ხელით. იმ შემთხვევაში, როდესაც მას შეაქებდნენ მარცხენა ხელით განხორციელებული მომქედებისათვის, იგი პასუხობდა: „ეს მოხდა შემთხვევით“, ან „დარწმუნებული ვარ, რომ ეს გაუცნობიერებლად შევასრულე“ (სურ. 68).



სურ. 68. დანადგარი, რომელიც გამოიყენება მხედველობითი და შეხებითი ინფორმაციის დატერაღიზაციის გამოსაგლენად ს. სპრინგერისა და გ. დეიზის (Спрингер, Дейз, 1983) მიხედვით.

ჰემისფეროგაყოფილ ადამიანებზე ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგებით ცნობილი ხდება, რომ უმეტეს შემთხვევაში ადამიანი თავის სუბიექტურ განცდებს, რომ-

ლებიც საკუთარი ცნობიერების გამოხატვის შედეგია, აელენს მარცხენა ჰემისფეროს მოქმედებით. თვითშემეცნება ხორციელდება მეტყველების, წერისა და ექსტიკულაციის საშუალებით. ადამიანის მეტყველება და ცნობიერება მჭიდროდაა ერთმანეთთან დაკავშირებული დღეისათვის უცნობი მექანიზმებით. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ცნობიერების გაგენით მარცხენა ჰემისფერო ზეგავლენას ახდენს მარჯვენას მოქმედებაზე, ამიტომ ფართოდ გაფრცვლდა გამოთქმა - დომინანტური ქარქი. ექსპერიმენტულად დადგინდა, რომ გამოკველულ ადამიანთა უმრავლესობას - 95%-ს მეტყველების ცენტრი მარცხენა ჰემისფეროში აქვს მოთავსებული, მარჯვენაში კი მხოლოდ 5%-ს.

ეკლსის (Eccls, 1965) მიხედვით, ჭეშმარიტად ადამიანური ცნობიერებისათვის დამახასიათებელი თვისებები სათავეს იღებს მარცხენა ჰემისფეროში, რომელშიც მოთავსებულია მეტყველების სენსორული და მოტორული ცენტრები. მრავალი მკვლევარი იზიარებს აზრს, რომ მარჯვენა ჰემისფერო მონაწილეობს დაბალი „ცხოველური“ ინსტინქტების რეგულირებაში და არ მონაწილეობს ცნობიერებაში.

სპერის შემდეგ ფსიქოლოგების მონაწილეობით ჰემისფეროგაყოფილ ადამიანებში ჩატარებული ექსპერიმენტებით გამოვლინდა მრავალი ფაქტი, რომლითაც დადგინდა, რომ მარჯვენა ჰემისფერო მონაწილეობს ინფორმაციის მიღებაში, გადამუშავებასა და მასთან დაკავშირებული დასწავლისა და მეხსიერების პროცესებში. თუ მარჯვენა ჰემისფეროს მარცხენა მხედველობითი ველიდან ვანკუნებთ სიგარას, ცდისპირი საგნებიდან თავისუფლად პოულობს და იღებს სიგარას მარცხენა ხელით. ასევე შეუცდომლად ხორციელდება საპასუხო რეაქციები შეხებით მიღებულ ინფორმაციაზე. ყველა ეს რეაქცია ხორციელდება მარცხენა ჰემისფეროს მონაწილეობის გარეშე. მარჯვენა ჰემისფეროს გააჩნია საკუთარი ლოგიკა და მოტივაცია. ის წარმოქმნის იდეებსა და აზრებს, აქვს ასოციაციის უცნობი დონე. მაგ., თუ მარჯვენა ჰემისფეროს ვანიკუნებთ კედლის საათს, ცდისპირი საგანთა სიმრავლიდან, რომელშიც არ არის კედლის საათი, ამოიღებს სხვა სა-

ათს (მაგ., მაღვიძარას). აქედან ცხადია, რომ მარჯვენა ჰემისფერომ იცის საათის დანიშნულება. მარჯვენა ჰემისფეროს გააჩნია აბსტრაქტული აზროვნება, 20-ის ფარგლებში წყვეტს მარტივ არითმეტიკულ ამოცანებს.

მოყვანილი მაგალითებიდან ჩანს, რომ მარჯვენა ჰემისფეროს აქვს უნარი გაიგოს დაწერილი სიტყვის მნიშვნელობა, მაგრამ უჭირს მისი წარმოთქმა დამოუკიდებლად. მას აქვს ინფორმაციის მიღების უნარი, მაგ., სიტყვის „ტელეფონი“ პროცირების შემდეგ ცდის პირს მარცხენა ხელით შეუძლია საგნებიდან ამოარჩიოს და აიღოს ტელეფონი, ხოლო შეკითხვაზე, თუ რა უჭირავს, პასუხის გაცემას ვერ ახერხებს. სხვაგვარი ტესტირებისას ცდის-პირს სთხოვენ, რომ დაუხედავად, საგნების სიმრავლიდან მარცხენა ხელით ამოეღო სადილისათვის საჭირო საგანი. თუ ცდისპირმა შემთხვევით ამოიღო კოვზი, შეკითხვაზე, რა უჭირავს ხელში: დანა, ჩანგალი თუ კოვზი, მიუხედავად იმისა, რომ იცის, სწორად მაინც ვერ პასუხობს. ე.ი. მარჯვენა ჰემისფერომ გააანალიზა, რა უჭირა მარცხენა ხელს, მაგრამ სიტყვიერად ვერ გადმოსცა. 5-10 წთ-ის შემდეგ პროცირებისას ცდისპირი დარწმუნებულია ცოდნაში და უშეცდომოდ იღებს სურათს ჩანგლის გამოსახულებით.

როცა საქმე ეხება სივრცით ორინეტაციას, მარჯვენა ჰემისფერო უკეთ წყვეტს ამოცანას. აბსტრაქტული აზროვნება, ფორმათა და სახეთა გარჩევა უფრო ეხერხება მარჯვენას, ვიდრე მარცხენას. ადრე ფიქრობდნენ, რომ ადამიანის მუსიკალურობა განპირობებულია მარჯვენა ჰემისფეროს მოქმედებით. ირკვევა, რომ ეს ასე არ არის. ორივე ჰემისფერო მუსიკალურია, მაგრამ სხვადასხვანაირად. მარჯვენა ჰემისფერო იმახსოვრებს და ამოიცნობს მელოდიას მთლიანად, მარცხენა კი ახდენს მელოდიის ანალიზს, ანაწევრებს მას და აქტიურად მონაწილეობს პირველად მოსმენილი მელოდიის ათვისება-დამახსოვრებაში.

საყოველთაოდ ცნობილია პოეტური გამოთქმა - თვალი სულის სარკეაო. ზოგიერთი ნეიროფსიქლოგი კი თვალს მარჯვენა და მარცხენა ტვინის სარკედაც მიიჩნევს.

ნევს. ზოგი ადამიანი მოსაუბრეს პირდაპირ თვალეში უყურებს, ზოგი კი განზე იყურება, რაც სოციალური ურთიერთობის განმასხვავებელ ნიშნად ითვლება. ადამიანთა უმრავლესობა შეკითხვის დროს შემკითხველს პირდაპირ უყურებს, პასუხის დროს კი განზე იყურება. მ. დეი (Day, 1964). ეყრდნობოდა რა კლინიკურ პრაქტიკას, აღნიშნავდა, რომ პასუხის დროს ავადმყოფები მუდმივად მარჯვნივ ან მარცხნივ იხედებიან. იგი განზე ყურებას პიროვნულ მახასიათებლად მიიჩნევდა. მოგვიანებით პ. ბეკენმა (Bakan, 1969) დაადასტურა დეის მოსაზრება და გამოთქვა ვარაუდი, რომ თვალეების მოძრაობა დაკავშირებულია ჰემისფეროთა ასიმეტრიასთან. ბეკენის ჰიპოთეზა ემყარებოდა დადასტურებულ ფაქტს, რომ თვალის მოძრაობა ერთი მიმართულებით განპირობებულია კონტრალატერალური ჰემისფეროს შუბლის წილში არსებული ცენტრის მოქმედებით. მან აღნიშნა, რომ შემეცნებით პროცესში ჯერ გააქტიურდება ერთი ჰემისფერო, რომელიც გაააქტიურებს მეორეს. თვალის მოძრაობა ხდება ორივე ჰემისფეროს ფარდობითი აქტივობით. მარცხნივ მომზირალ ადამიანებს დომინირებადი აქეთ მარჯვენა ჰემისფერო, მარჯვნივ მომზირალებს კი - მარცხენა. ბეკენი გვერდით გახედვას თვლის ინდივიდის სტაბილურ მახასიათებლად. მოგვიანებით დადგინდა, რომ თუ პასუხი საჭიროებდა ვერბალურ ანალიზს, მემარჯვენე ადამიანებში აქტივდებოდა მარცხენა ჰემისფერო, ხოლო თუ საკითხი მოითხოვდა სიერციითი ორიენტაციის ანალიზს, აქტივდებოდა მარჯვენა ჰემისფერო. დადგენილია, რომ ტვინის ნახევარსფეროს აქტივობის (დომინანტობის) მაჩვენებელია თვალეებით მარჯვნივ ან მარცხნივ გახედვის მიმართულება, რაც დადასტურებულია ექსპერიმენტებით.

ჰარი შვარცმა (Schwartz et al., 1975) კოლეგებთან ერთად გამოიკვლია ემოციური ხასიათის შეკითხვებზე პასუხისას თვალეებით გვერდზე ყურების მიმართულება. მკვლევართა მიერ შედგენილ იქნა კომბინირებული შეკითხვები. პირველ ვარიანტში ცდისპირებს გადასაწყვეტად ეძლეოდათ ვერბალურ-არაემოციური (წამყვანია მარჯვენა ჰემისფერო) და სიერციით-ემოციური (წამყვანია მარ-

ცხენა ჰემისფერო) ხასიათის შეკითხვები, მეორე ვარიანტში კი - ვერბალურ-ემოციური და სივრცით-არაემოციური. როდესაც ცდისპირს ეძლეოდა ვერბალურ-არაემოციური ხასიათის ამოცანა, მაგ., შეედგინა წინადადება შემდეგი სიტყვების გამოყენებით: „კოლი“ და „მათემატიკა“, ის თვალებს ატრიალებდა მარჯვნივ. როდესაც ამავე ცდისპირს უხდებოდა ფიქრი სივრცით-ემოციური ხასიათის კითხვაზე, მაგ: „თუ თქვენ გადადიხართ ქუჩაზე დასავლეთიდან აღმოსავლეთით და გეჯახებათ სამხრეთიდან მომავალი მანქანა, რომელი ფეხი დაგიზიანდებათ პირველად?“ მისი თვალები მარცხნივ ტრიალდებოდა. შერეული შეკითხვებისას თვალების მოძრაობა მარცხნივ და მარჯვნივ ერთნაირი სიხშირით ხორციელდებოდა. ექსპერიმენტის შედეგებით დადგინდა, რომ ემოციური ხასიათის შეკითხვები დიდი სიხშირით იწვევს თვალების მარცხნივ მოძრაობას. ეს ფაქტი კი მიუთითებს იმაზე, რომ ემოციური ინფორმაციის გადამუშავებაში უფრო აქტიურად ჩაბმულია მარჯვენა ჰემისფერო (სუბდომინანტური).

ბეკენმა (Bakan, 1971) გამოთქვა მოსაზრება, რომ სხვადასხვა პროფესიის ადამიანებში თვალების მოძრაობის მიმართულება განსხვავებულია. მხატვრებს კარგად აქვთ განვითარებული სივრცითი აზროვნება, ამიტომაც ყველა შეკითხვაზე მათ ექნებათ თვალებით მარცხნივ ყურების ტენდენცია, რადგანაც ისინი ძირითადად მარჯვენა ჰემისფეროთი აზროვნებენ. იურისტებში, რომელთა საქმიანობაც დაკავშირებულია ვერბალურ-ლოგიკურ აზროვნებასთან, თვალების მოძრაობა მიმართული იქნება მარჯვნივ. შესაძლოა, ადამიანის თვალების მოძრაობის მიმართულებას განსაზღვრავდეს მრავალი გარეგანი ფაქტორის ზემოქმედებაც და არა მხოლოდ ბეკენის მიერ შემოთავაზებული სქემა. მიუხედავად იმისა, თვალების მოძრაობის მიმართულების ანალიზმა შესაძლოა მოგვცეს საჭირო ინფორმაცია ფუნდამენტურ ნეიროფსიქოლოგიურ პროცესებზე.

დომინანტურ და სუბდომინანტურ ჰემისფეროებში გაბნეულ ფსიქიკურ პროცესთა რეგულირების მექანიზმების კვლევა მიმდინარეობს არა მარტო კორპიანი სხეუ-

ლის ბოტკოების გადაკვეთით, არამედ ენცეფალოგრაფიული და ტომოგრაფიული მეთოდებითაც. პოპულარულია აგრეთვე ვადას მეთოდი, რომელიც საშუალებას იძლევა, არჩევითად იქნეს შესწავლილი დომინანტური ან სუბდომინანტური ჰემისფერო. ამ მეთოდით ადამიანის ტვინის მკვებავი ორი საძილე არტერიიდან ერთ-ერთში შეჰყავთ ნარკოზული ნივთიერება, რომელიც აძინებს ერთ ჰემისფეროს, მეორე კი ფხიზლობს და ასრულებს თავის ფუნქციებს. გაირკვა, რომ იმ შემთხვევაში, როცა მარჯვენა ჰემისფეროს სძინავს და მოქმედებს მხოლოდ მარცხენა, ადამიანი ამადლებულ განწყობილებაზეა, არაბუნებრივად ბევრს ლაპარაკობს, ზოგჯერ უაზროდაც კი. დაკარგული აქვს კრიტიკული აზროვნების უნარი. საწინააღმდეგო შემთხვევაში, როდესაც სძინავს მარცხენა ჰემისფეროს და აქტიურია მხოლოდ მარჯვენა (სუბდომინანტური), ადამიანი განრისხებულია და გაჩუმებული, მაგრამ კარგად ესმის ხმები, შენარჩუნებული აქვს კონსტრუქციული აზროვნების უნარი, კარგად წყვეტს პრობლემებს, განსაკუთრებით პროფესიულს (წერს მუსიკას, აყალიბებს ექსპერიმენტის ვარიანტებს). დადგინდა, რომ ჰემისფეროთა ერთობლივი მოქმედებით ბალანსირდება სუბიექტის განწყობა. ორივე ჰემისფერო მონაწილეობს სიტყვის აღქმაში, მაგრამ სხვადასხვანაირად. მარცხენა შიფრავს მოსმენილის მნიშვნელობას, ხოლო მარჯვენა - მუსიკალურ უღერადობას. გარემოს მხედველობით აღქმაში ძირითადია მარჯვენა ჰემისფერო, შეხებით აღქმაში კი - მარცხენა. მარჯვენა ჰემისფერო სწრაფად გამოარჩევს ნაცნობ საგანს უცნობისაგან, მაგრამ ვერ ასახელებს მას. მარჯვენა ჰემისფერო პასუხისმგებელია დედუქციურ დასკვნებზე (მთლიანიდან კერძოზე), მარცხენა კი - ინდუქციაზე. განსხვავება შეიმჩნევა მათემატიკურ აზროვნებაშიც (Мосицке и др., 1990, Гугушвили и др., 1994). მარჯვენა ჰემისფერო მონაწილეობს გეომეტრიული ამოცანების გადაწყვეტაში, მარცხენა კი - ანგარიშში.

დადგენილია შუბლის წილების მონაწილეობა ქცევათა რეგულირებაში. მარჯვენა შუბლის წილი ემოციებს გარდაქმნის ქცევით მოქმედებად, მარცხენა კი არჩევს სა-

შუალელებს მიზნის მისაღწევად. დაკვირვების შედეგად დადგინდა, რომ მემარჯვენე ადამიანები, რომელთა დომინანტური ჰემისფერო მარცხენაა, შეუპოვარნი არიან და ვერბალურ-ლოგიკური აზროვნებით მარტივად წყვეტენ მათ წინაშე წამოჭრილ პრობლემებს. იმ შემთხვევაში, როდესაც დომინირებადია მარჯვენა შუბლის წილი, იქმნება მიზანთა სიჭარბე. ხატოვნად: „ტვინი დანაგვიანებულია განუხორციელებელი მიზნებით“. ეს კი ვლინდება ადამიანის ქრონიკულ დაუკმაყოფილებლობასა და უხასიათობაში, ზოგიერთ შემთხვევაში თვითმკვლელობაშიც კი.

აღსანიშნავია საინტერესო ფაქტი, რომ ქალებსა და მამაკაცებს ჰემისფეროები სხვადასხვანაირად აქვთ განვითარებული. ქალების აზროვნების პროცესში მონაწილეობს ორივე ჰემისფერო, მამაკაცებში კი - ერთი, ამიტომაც ქალები ორჯერ უფრო სწრაფად ლაპარაკობენ, ვიდრე მამაკაცები. სიტყვებსაც უფრო სწრაფად გამოთქვამენ და კარგად ითვლიან. მამაკაცები კი სჯობნიან აბსტრაქტული მათემატიკური მოდელების შექმნაში.

ნორმალური ტვინის ორივე ჰემისფეროში მიმდინარე პროცესები მრავალი ბოჭკოს მეშვეობით უკავშირდება ერთმანეთს და ხდება ინფორმაციის უწყვეტი ცვლა. სხვაგვარად, ადამიანის ცნობიერება მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფეროების ერთობლივი ფუნქციონირების გამოვლინებაა. იბადება შეკითხვა, რამდენადაა ჰემისფეროთა ურთიერთობა თანამშრომლობა და რამდენად - მეტოქეობა. რასაკვირველია, ამ საკითხის გამოკვლევა ჰემისფეროგაყოფილ ადამიანებში ვერ მოხერხდება. მეთოდურად მოხერხდა ისეთი ექსპერიმენტის ჩატარება, რომლითაც შესაძლებელი გახდა ერთ პიროვნებაში მომხდარიყო ფსიქოფიზიოლოგიური დაკვირვება ჰემისფეროთა დამოუკიდებელი, ინდივიდუალური, აგრეთვე ერთდროული მოქმედების რეჟიმში, ე.ი. შესწავლილიყო ჰემისფეროთა თანამშრომლობა და მეტოქეობა. მეთოდი შემოთავაზებული იყო იტალიელი მ. გაზანიგას (Gazzaniga, LeDoux, 1978) მიერ და ფართოდ დაინერგა ლაბორატორიებში. მიღებულ იქნა საინტერესო შედეგები.

ამრიგად, ცნობიერების ბუნების შესახებ ნეიროფი-

ზიოლოგებმა შექმნეს მრავალი თეორია, რომლის დიდი ნაწილი მოკლებულია ექსპერიმენტულ დასაბუთებას. შეიძლება ითქვას, რომ ტვინის შესწავლისას არც ერთ პრობლემას არ მოჰყოლია იმდენი სპეკულაციური მოსაზრება, რამდენიც ცნობიერების კვლევას. ბეარსი წერდა: „ჩემთვის უცნობია ნეიროფიზიოლოგიური მონაცემები ან თეორია, რომელიც ახსნიდა ან თუნდაც განსაზღვრავდა ცნობიერებას“. პ. პერი აღნიშნავს: „როგორ შეიძლება ტერმინი აღნიშნავდეს რაიმეს, თუ იგი გამოყენებულია ყველაფრის აღსანიშნავად, მათ შორის უარყოფისათვისაც“. კლემენტმანმა ცნობიერება განსაზღვრა პოეტურად: „იგი არის ინდივიდის უნარი, ფიზიოლოგიურ ფაქტორთა მემყობით შეავსოს სენსორული ინფორმაცია, მოახდინოს მასზე გონებრივი ან მოტორული რეაგირება და შემოინახოს იგი მეხსიერებაში“.

ცნობილია, რომ მრავალი სენსორული (მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური) სიგნალი ტვინში გაცნობიერდება. არსებობს ისეთი ინტერორეცეფციული სიგნალები, რომლებიც არ გაცნობიერდება, ვინაიდან არ იწვევს განცდას. ამ ორი ტიპის ცნობიერებამდე მიღწევადი და მიუღწევადი სიგნალების არსებობის გამო ემპირიულმა კონცეფციამ დაუშვა შესაბამისად ორი ნერვული მექანიზმის - ცნობიერის და არაცნობიერის არსებობა.

მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფერო ერთმანეთთან დაკავშირებულია კორპიანი სხეულით. ორგანოთა და ფსიქიკურ პროცესთა რეგულირების მექანიზმები გადანაწილებულია მათ შორის. არსებობს ასეთი სქემა: მარცხენა ჰემისფერო არეგულირებს მარჯვენა მხარის ორგანოებს და მონაწილეობს ვერბალურ-ლოგიკური ინფორმაციის გადამუშავებაში. მას დომინანტურ „მოლაპარაკე“ ჰემისფეროს უწოდებენ. მარჯვენა ჰემისფერო არეგულირებს მარცხენა მხარის ორგანოებს, აქტიურად მონაწილეობს სიერციითი ინფორმაციის გადამუშავებაში და ითვლება დაქვემდებარებულ, სუბდომინანტურ ჰემისფეროდ. მას „ჩუმ“ ჰემისფეროს უწოდებენ. დღეისთვის ეს სქემა ითვლება მოძველებულად და არაზუსტად. ეკლსის მიხედვით, ჭეშმარიტად ადამიანური ცნობიერებისთვის დამახა-

სიათებელი თვისებები სათავეს იღებს მარცხენა ჰემისფეროში, რომელშიც მოთავეებულია მეტყველების სენსორული და მოტორული ცენტრები. მრავალი მეკლევარი იზიარებს აზრს, რომ მარჯვენა ჰემისფერო მონაწილეობს დაბალი „ცხოველური“ ინსტინქტების რეგულირებაში და არ მონაწილეობს ცნობიერებაში.

უახლესი გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ტვინის ორივე ჰემისფეროში მიმდინარე ფსიქიკური პროცესები მრავალი გზებით უკავშირდება ერთმანეთს და ხდება ინფორმაციის უწყვეტი ცვლა. ადამიანის ცნობიერება მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფეროების ერთობლივი ფუნქციონირების გამოვლინებაა.

ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესები

საუკუნეების განმავლობაში ცნობიერების პრობლემა ფილოსოფოსთა და თეოლოგთა ინტერესის სფეროს წარმოადგენდა. XIX საუკუნიდან ცნობიერების კვლევაში აქტიურად ებმებიან ფსიქოლოგები, მოგვიანებით კი - ნეიროფიზიოლოგები და ნეიროფსიქოლოგები.

სპინოზადან და ლაიბნიციდან დაწყებული, ფილოსოფოსები ხშირად აღნიშნავდნენ, რომ ადამიანთა ყოფაში მონაწილეობს ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესები. თანამედროვე ფსიქიატრიის ფუძემდებლები შარკო და ჟანე პირველები იყვნენ, რომლებმაც პათოლოგიით გამოწვეულ ცნობიერებამოშლილ ადამიანებში დაიწყეს ქვეცნობიერის ნერვული მექანიზმების ექსპერიმენტული კვლევა. ცნობიერისა და ქვეცნობიერის პრობლემა პოპულარული გახდა და ყურადღების ცენტრში მოექცა ფროიდის (Фрейд, 1998) შრომების შედეგად. ფროიდის გავლენით, ნეიროფსიქიატრიაში, ფსიქოლოგიასა და ფილოსოფიაში არსებულ შეხედულებათა სხვადასხვაობის მიუხედავად, ცნობიერისა და ქვეცნობიერის პრობლემის კვლევაში აქტიურად ჩაებნენ ფსიქიატრები და ფიზიოლოგები. ფროიდის მიხედვით, ადამიანის ქცევა ხორციელდება არა მარტო საარსებო გარემოსა და სოციალური ფაქტორების

გაცნობიერებული ფსიქიკური პროცესების გავლენით, არამედ ზოგიერთი იმ პროცესითაც, რომელიც ქვეცნობიერად მიმდინარეობს ნერვულ სისტემაში. ფროიდი განარჩევდა წინაცნობიერსა და ქვეცნობიერს. წინაცნობიერი შეიძლება გახდეს ცნობიერი. ქვეცნობიერი ძნელად გადადის ცნობიერში, ანდა არც გადადის. თანამედროვე ნეიროფსიქოლოგები ამ შეხედულებას არ იზიარებენ (Адам, 1983, გვ. 101) და ქვეცნობიერს მიიჩნევენ ადამიანის ფსიქიკური მოქმედების გამაადვილებელ და სარეზერვო ფაქტორად. იუნგის (Юнг, 1998) გაგებით, სუბიექტის ფსიქიკაში პრევალირებს კოლექტიური ქვეცნობიერის ფენომენი. კოლექტიური ქვეცნობიერება მუდავნდება არქეტიპებით. არქეტიპი არის ხატების, სიმბოლოების იმპლიკაციის მოდუსი. ადამიანთა შემოქმედებითი პროცესი განსაზღვრულია არქეტიპით. არქეტიპი არის აგრეთვე ადამიანის ფსიქიკის სისტემურ-სტრუქტურული ელემენტი, რომელიც დაფარულია კოლექტიურ ცნობიერებაში.

არაცნობიერ პროცესებში ადამიანის ტვინი წამში 10^9 ბიტ ინფორმაციას ამუშავებს, ცნობიერში კი - მხოლოდ 10^2 . უცნობია, თუ რა რაოდენობის ინფორმაცია მუშავდება ქვეცნობიერსა და წინაცნობიერში. არაცნობიერ პროცესებში უფრო აქტიურია მარჯვენა ჰემისფერო.

ცნობიერების ჩამოყალიბებაში აქტიურად მონაწილეობს განწყობა. დ. უზნაძემ (Узнадзе, 1941, 1946, 1966) შექმნა ფსიქოლოგიური კვლევის ახალი მიმართულება - განწყობის ფსიქოლოგია.

განწყობა რაიმეს მიმართ სუბიექტის დამოკიდებულების განმსაზღვრელი მდგომარეობაა, რომელიც მის შეხედულებებში, გრძნობებსა და მიზანმიმართულ ქცევაში იხენს თავს. ფსიქიკის გამოვლენის ეს ფორმა მონაწილეობს ადამიანის მსოფლმხედველობის ჩამოყალიბებაში.

განწყობა სუბიექტის მიერ გარემოს შეფასების ევექტური საშუალებაა. ზოგჯერ ადამიანმა მყისვე უნდა მოახდინოს რეაგირება რაიზე მოვლენასა თუ მის შემსრულებელზე. მოვლენებისადმი დადებით თუ უარყოფით დამოკიდებულებას სუბიექტის განწყობა განსაზღვრავს. რაიმე მოქმედებაზე განწყობის გავლენის დადგენა უმნიშვნე-

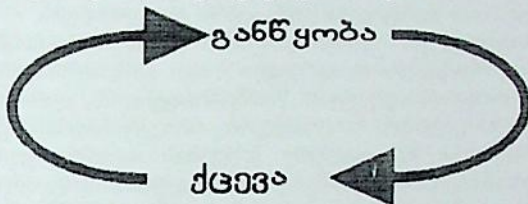
ლოვანესი მომენტია ადამიანის ბუნების კვლევისათვის. საინტერესოა, რა კავშირია ჩვენს სულიერ განცდებსა და ყოფით ქმედებას შორის. ნებისმიერი ქმედება გონის შედეგია, რომლის განხორციელების პროგრამა თავის ტვინში ყალიბდება.

გონისა და ქმედების, ხასიათისა და ქცევის, შინაგანი სამყაროსა და საზოგადოებრივი საქმიანობის ურთიერთდამოკიდებულება თეოლოგთა, ფილოსოფოსთა და ნეირომეცნიერთა გაცხოველებული მსჯელობის საგნად იქცა. განწყობის აღწერისას გათვალისწინებულ უნდა იქნეს სამი მახასიათებელი: აფექტი (რომელიც გრძნობიდან წარმოიქმნება), ქცევა (რომელიც მიზანსწრაფულია) და შემეცნება (რომელიც გონით განისაზღვრება).

სოციალურ ფსიქოლოგიაში დიდხანს ბატონობდა მოსაზრება, რომ ადამიანის განწყობით შესაძლებელია განისაზღვროს მომავალი ქცევები. ჯერარდმა (Хекхаузенის მიხედვით, 1986) ცდებით დაასაბუთა, რომ ხშირად განწყობა და ქცევა ერთმანეთის საწინააღმდეგოა; ადამიანი ამბობს იმას, რისი გაგონებაც მისგან სურთ. ინდივიდის განწყობა ზოგჯერ არ შეესაბამება მის მიერ განხორციელებულ ქმედებას. ამით აიხსნება აღან უიკერის სიტყვებიც: „კარგი იქნებოდა, საერთოდ მოვრიდებოდით განწყობის კონცეფციას“. მკითხველს, ბუნებრივია, დაებადება შეკითხვა, რა ურთიერთკავშირშია განწყობა და ქცევა. განწყობა ქცევას განსაზღვრავს სამი პირობის შემთხვევაში: 1) თუ მინიმუმამდე შემცირდება ქცევაზე მოქმედი სხვა ფაქტორები; 2) განწყობა უნდა იყოს ძლიერი; 3) განწყობა ცალსახად უნდა შეესაბამებოდეს მოსალოდნელ კონკრეტულ ქცევას. ასეთ პირობებში ადამიანი იმოქმედებს ისე, როგორც გრძნობს და ფიქრობს (Надирашвили, 1978; Имедадзе, 1991).

ჩვენ განვიხილეთ განწყობის გავლენა ქცევაზე. ახლა მივაპყროთ ყურადღება არანაკლებ საინტერესო საკითხს - იმას, თუ რა როლს ასრულებს ქცევა განწყობის ჩამოყალიბებაში. ქცევის გავლენა თავს იჩენს კოგნიტური დისონანსის დროს (Хекхаузен, 1986), რითაც აიხსნება ჩვენი განწყობის ცვალებადობა. ფსიქოლოგიურად შეუთავ-

სებადი ორი აზრისა თუ შეხედულების შემთხვევაში ადამიანი იძაბება. ანალოგიურ მდგომარეობაში აღმოჩნდებით მაშინაც, როცა გვიწევს იმის თქმა ან გაკეთება, რის მიმართაც გაორებული გრძნობა გვაქვს. დაძაბულობის შემცირების ან სრული მოხსნისთვის ვიწყებთ ფიქრს. ამის შედეგად ქცევა ასუსტებს განწყობას. მათ შორის რთული ურთიერთდამოკიდებულებაა (სურ. 69).



სურ. 69. განწყობისა და ქცევის ურთიერთქმედება ქათმისა და კვერცხის მაგალითის მსგავსია მაიერსის (Maier, 1977) მიხედვით

ექსპერიმენტულ ფსიქოლოგიაში განწყობის ცნება პირველად გერმანელმა ფსიქოლოგებმა შემოიტანეს XIX საუკუნის მეორე ნახევარში. ნ. ახი (Maier-ის მიხედვით 1977) შეისწავლიდა რეაგირების ხარისხსა და სისწრაფეს მოსალოდნელ სიტუაციებში ჩატარებული - უკვე განვლილი ცდის ანალიზის მეშვეობით. მომდევნო პერიოდში განწყობის კვლევამ მოიცვა პრობლემათა ფართო სპექტრი. დღეს შეისწავლიან განწყობის როლს ცხოველთა მიზანმიმართულ ქცევებში, პიროვნების ფორმირებაში, ქცევით აქტებში, დასწავლაში, ფსიქიკურ ადაპტაციებში, სოციალური ყოფის სხვადასხვა ფორმებში და ა.შ.

განწყობის ცნებას მრავალი მნიშვნელობით ხმარობენ. ფსიქოლოგიაში პოპულარულია განწყობის შემდეგი ფორმები: აქტუალური, ფიქსირებული, ელემენტარული და სოციალური.

აქტუალური განწყობა, განწყობის ისეთი ფორმაა, რომელიც მისი ზეგავლენით განხორციელებული მოქმედების დაშთავრებისთანავე ქრება. მის ადგილს იკავებს სხვა განწყობა.

ფიქსირებული განწყობა იქმნება მოთხოვნილების

საფუძველზე, ერთი და იმავე სიტუაციის მრავალჯერადი განმეორების შედეგად. მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ ასეთი განწყობა არ ქრება. იგი „პოტენციური მდგომარეობით“ შემოინახება და აგრძელებს მოქმედებას, თუ განმეორდება მოთხოვნისა და სიტუაციის თანხვედრა.

ელემენტარული განწყობა ინდივიდში სასიცოცხლო მოთხოვნილებათა საფუძველზე, გაუცნობიერებულად ყალიბდება და მარტივ სიტუაციებში რეალიზდება.

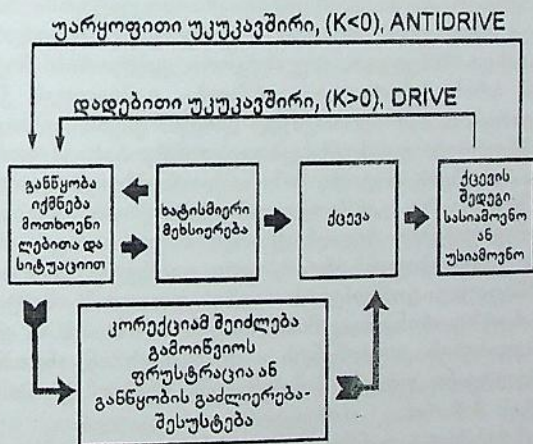
სოციალურ ფსიქოლოგიაში განწყობა მოქმედებს სამი მიმართულებით: პირველი - იგი განაპირობებს ინდივიდის, როგორც ჯგუფის წარმომადგენლის, დამოკიდებულებას ზოგიერთი სოციალური ობიექტისადმი; მეორე - მონაწილეობს სოციალური ქცევების თვითრეგულაციასა და შეთანხმებაში; მესამე - მონაწილეობს სოციალიზაციის პროცესში და შეხედულებების ცვლილებაში (მაგალითად, პროპაგანდის გავლენა).

ზოგჯერ ახდენენ განწყობათა კლასტერიზაციას მსგავსებთა მიხედვით: ორ და ზოგჯერ მეტ განწყობას ერთ ჯგუფად წარმოადგენენ, რასაც განწყობათა კრებადობას უწოდებენ.

დ. უზნაძის თეორიის მიხედვით, ვერც ერთი ცნობიერი ფსიქიკური მოვლენა ქმედებით ვერ გამოვლინდება განწყობის გარეშე. იმისათვის, რომ ცნობიერებამ დაიწყოს გარკვეული მიმართულებით მუშაობა, აუცილებელია სახეზე იყოს აქტუალური წინასწარგანწყობა, რომელიც ყოველ ცალკეულ შემთხვევაში განსაზღვრავს ქცევის მიზანსწრაფულობასა და მოწესრიგებულობას.

დ. უზნაძისა და მისი თანამშრომლების თვალსაზრისით, განწყობა შეიძლება დახასიათდეს ოთხი ასპექტით: პირველი - განწყობა არის მზაობა გარკვეული მოქმედების შესასრულებლად, იგი ყოველთვის წინ უსწრებს ქცევას. მასში პოტენციურად ჩაღებულია მომავალი ქცევის ხასიათი; მეორე - განწყობა მთლიანი ორგანიზმის და არა მისი რომელიმე ნაწილის მდგომარეობაა; მესამე - განწყობა ქვეცნობიერია; მეოთხე - განწყობის საფუძველზე ყალიბდება მიზანსწრაფული შეგუებითი ქცევა. იგი არ წარმოადგენს ფსიქიკური პროცესის ინერციას ან

მდგრადობას, რომელსაც პიროვნება მიჰყავს მცდარი მოქმედების ან სხვადასხვა ილუზიისაკენ. ცხოველებს გაანინათ ფიზიოლოგიური მოთხოვნილებები, რომლებსაც იკმაყოფილებენ საარსებო გარემოდან. მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად მათ უხდებათ მრავალი ქცევითი აქტის განხორციელება: პარტნიორის მოპოვება გამრავლებისათვის, ზრუნვა შთამომავლობაზე, საკვებმოპოვებითი ქცევები, მიგრაცია და სხვა მრავალი. დ. უზნაძის მიხედვით, ცხოველთა ქცევა ამა თუ იმ მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად, ადამიანთა ქცევის მსგავსად, წარმართება განწყობით. გარემოს მრავალფეროვან ფაქტორთა ზემოქმედებასა და ცხოველთა საპასუხო რეაქციებს შორის არ არის პირდაპირი კავშირი. მათ შორის დგას განწყობა. თავის ტვინში მიმდინარე აფერენტულ დ ეფერენტულ ნერვულ იმპულსთა დინამიკა, რომელიც არეგულირებს ნებისმიერ ქცევას, დამოკიდებულია განწყობის ხასიათზე. **სურ. 70-ზე** წარმოდგენილია განწყობის სისტემის მოქმედების ჰიპოთეტური ნეირობიოლოგიური სქემა.



სურ. 70. განწყობის მოქმედების ჰიპოთეტური ნეირობიოლოგიური სქემა (ხატისმიერი მესხიერება ი. ბერიტაშვილის მიხედვით, Drive და Antidrive ი. კონორსკის მიხედვით). ($k < 0$), ($k > 0$) უკუკავშირის მოქმედების კოეფიციენტებია.

განწყობის ბუნება ფსიქიკური ცხოვრების სხვადასხვა სფეროში მკვლავნდება. განწყობა შეიძლება იყოს მოტორული, პერცეფციული და გონივრული ხასიათისა.

განწყობის ფუნქცია, ეფექტი და არსი მისი გავლენით წარმართული ქმედების რეგულირების შესწავლისას ვლინდება. განწყობის ფუნქციებია: 1) განწყობა წარმართავს მდგრად, თანმიმდევრულ, მიზანმიმართულ მოქმედებას მუდმივად ცვლად სიტუაციებში; 2) განწყობა შესაძლებლობას აძლევს ინდივიდს მიიღოს გადაწყვეტილება და თავისუფლად აკონტროლოს მოქმედების მსვლელობა სტანდარტულ, უკვე ნაცნობ სიტუაციაში. იგი არის მოქმედების რეგულირების სტაბილურობის განმსაზღვრელი; 3) განწყობამ შეიძლება განსაზღვროს ინერტულობა და ხელი შეუშალოს ახალ სიტუაციასთან შეგუებას.

ზოგჯერ განწყობამ შეიძლება შეცდომაში შეგვიყვანოს. „მცდარი განწყობა“ გავლენას ახდენს ქმედებაზე, იწვევს მცდარ აღქმებს, მცდარად შეიძლება შეფასდეს ესა თუ ის მოვლენა. ამ ფაქტს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ფსიქოთერაპიაში. განწყობის არაადეკვატურმა ჩამოყალიბებამ შეიძლება გამოიწვიოს გონებრივი აშლილობა.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორი ფაქტორის მოქმედებისაა არის მიმართული განწყობა, გამოყოფენ ქცევის რეგულირების სამ იერარქიულ დონეს. ესენია: აზრისმიერი, მიზნობრივი და მოქმედებითი. განწყობის ამ ფორმებს კი განაპირობებს მოტივი, მიზანი და მოქმედების პირობა.

აზრისმიერი განწყობა ობიექტებისადმი სუბიექტის დამოკიდებულებით მკვლავნდება და საწყისს იღებს სოციალური განწყობიდან. აზრისმიერი განწყობა მოიცავს: 1) ინფორმაციულ კომპონენტს - შეხედულებას სამყაროსა და იმ ხატზე, რისკენაც მიისწრაფის ადამიანი; 2) ემოციური შეფასების კომპონენტს - სიმპათიას ან ანტიპათიას მნიშვნელოვანი ობიექტებისადმი; 3) ქცევით კომპონენტს ობიექტის მიმართ.

აზრისმიერი განწყობის ფუნქციებია: 1) ინსტრუმენტული, რომლის მეშვეობითაც ინიდვიდი იღებს არსებულ კონკრეტულ სოციალურ გარემოში ჩამოყალიბებულ ნორმებსა და ღირებულებებს; 2) თვითდაცვითი, რომელიც ეხ-

მარება პიროვნებას შეინარჩუნოს წონასწორობა დაძაბულ სიტუაციებში; 3) ღირებულ-ექსპრესიული, რომელიც ხელს უწყობს პიროვნებას თვითდამკვიდრებაში; 4) შემეცნებითი, რომელიც მქლავნდება პიროვნების მისწრაფებაში, სრულყოფის ყოფითი ფასეულობები ცოდნა და ნორმები.

მიზნობრივი განწყობა ყალიბდება მიზნიდან და აპირობებს ქმედების მდგრად მიმდინარეობას. ქმედების შეწყვეტისას ის ვლინდება, როგორც შეწყვეტილი მოქმედების დასრულების ტენდენცია. მიზნობრივი განწყობა მოქმედებს ზეიგარნიკის (Zeigarnik, 1927) ეფექტის მსგავსად, რომლის არსი ასეთია: მოტივაციური დაძაბულობის გამო დაუმთავრებელი ამოცანის დახსოვება ხდება უკეთ, ვიდრე დამთავრებულის. დადგენილია, რომ ადამიანი ორჯერ მეტი ხანგრძლივობით იმახსოვრებს შეწყვეტილ ამოცანას, ვიდრე დამთავრებულს. მიუხედავად დიდი ექსპერიმენტული მასალისა, ეფექტი აუხსნელი რჩება.

მოქმედებითი განწყობა მქლავნდება ისეთი ტიპის ამოცანების გადაწყვეტისას, როდესაც სუბიექტს უხდება მომავალი სიტუაციის შეფასება - მისი ალბათური პროგნოზირება, გამომდინარე წინა, მსგავსი სიტუაციებიდან. იგი დამახასიათებელია სტერეოტიპული აზროვნებისათვის.

განწყობა შეიძლება იყოს როგორც გაცნობიერებელი, ასევე გაუცნობიერებელი (ქვეცნობიერი). ამჟამად დიდი ყურადღება ექცევა ქვეცნობიერ განწყობას და ინტენსიურად მიმდინარეობს მისი კვლევა.

ზოგიერთ სოციალურ-ფსიქოლოგიურ შრომაში ნაჩვენებია, რომ აფექტი და ცოდნა დამოუკიდებელი, მაგრამ ურთიერთმოქმედი ცვლადებია განწყობის ფენომენში. კილტიმა (Kilty, 1969) ერთმანეთს შეადარა კოგნიტური განწყობისა და დამოუკიდებლად მიღებული აფექტური მანიჟენტების გაზომვის შედეგები. ამ მანიჟენტებს შორის დაბალი კორელაციის გამოვლენის გამო მან გააკეთა შემდეგი დასკვნა: აფექტი და ცოდნა განწყობაში დამოუკიდებელი ცვლადებია, ესე იგი, ერთმანეთზე არ მოქმედებენ.

გაუცნობიერებელი განწყობა ექსპერიმენტულად

ვლინდება ასიმილირებული და კონტრასტული ილუზიების სახით. ცდისპირს ორივე ხელში აჭკირინებდნენ, სხვადასხვა მოცულობის მრგვალ ბურთებს. აფიქსირებინებდნენ რომელ ხელში ეჭირა დიდი მოცულობის ბურთი. ამგვარ პროცედურას იმეორებდნენ ათჯერ და ზოგჯერ უფრო მეტჯერაც. შემდეგ მოულოდნელად აძლევდნენ ორივე ხელში ერთნაირი მოცულობის ბურთებს. მას უნდა დაეფიქსირებინა ბურთების მოცულობა. საკონტროლო სინჯში ცდის პირი ცდებოდა და პასუხობდა ისევე, როგორც წინა სინჯებში, როდესაც მართლა სხვადასხვა მოცულობის ბურთები ეჭირა. თუ მარჯვენა ხელში ეჭირა დიდი მოცულობის ბურთი, ერთნაირი მოცულობის შემთხვევაში ამბობდა, რომ მარჯვენა ხელში უჭირავს დიდი ბურთი. ასეთ აღქმას ეწოდება ასიმილირებული. იმ შემთხვევაში, როცა ცდისპირი ამბობდა საწინააღმდეგოს, ასეთ აღქმას ეწოდება კონტრასტული ილუზია.

აქედან გამომდინარე, ვარაუდობენ, რომ ქვეცნობიერის შემდეგ მოქმედებს გენეტიკურად და ფუნქციურად განსახლვრული ფსიქიკის განსაკუთრებული ფორმა, რომელსაც აღქმა გადააქვს ცნობიერ პროცესში. ცნობიერსა და ქვეცნობიერს შორის არსებობს ფსიქიკის რაღაც შუალედური ფორმა, რომელსაც ცნობიერებამდელი განწყობა ეწოდება.

დ. უზნაძე თვლის, რომ ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესი არ განსხვავდება ცნობიერისაგან. ქვეცნობიერ ფსიქიკურ პროცესს არ გააჩნია არც ერთი სპეციფიკური თვისება, რომლის მეშვეობით შესაძლებელი იქნებოდა მისი გამოყოფა ცნობიერისაგან. ამიტომ, მისი შეხედულებით, ქვეცნობიერი პროცესი, რომელიც რეალურად არსებობს და ინტენსიურად შეისწავლება, განსაკუთრებით ფსიქონალიტიკოსების (Фрейд, 1989) მიერ, არის განწყობა. განწყობა არ წარმოადგენს სუბიექტის ცნობიერებისაგან გამოყოფილ აქტს. იგი განხილული უნდა იყოს როგორც სუბიექტის მთლიანობის გარკვეული შემადგენელი მოდუსი. ის, რაც რეალურად ქვეცნობიერად მიმდინარეებს ჩვენს ფსიქიკაში, არის განწყობა. როგორც წესი, განწყობის გავლენა სუბიექტზე თავიდან დიფუზური ხა-

სიათით ვლინდება. მოგვიანებით იგი დიფერენცირებული და ფიქსირებული ხდება.

ქვეცნობიერი პროცესის ფუნქციონირების გარკვევისათვის საინტერესო გამოკვლევები ჩატარდა სან-ფრანცისკოს მაუნტსიონის საავადმყოფოს ფსიქოთერაპევტთა ჯგუფის მიერ ჯოზეფ ვეისის (Beitch, 1990) ხელმძღვანელობით ფსიქოლოგებთან ერთად. გაერცვლებულია შეხედულება, რომ ადამიანს არ შეუძლია ქვეცნობიერად გადაწყვიტოს ისეთი ინტელექტუალური ამოცანები, როგორებიცაა მოქმედების გეგმის შედგენა და რისკის შეფასება. ამ ჯგუფმა მკურნალობის ფსიქოთერაპიული მეთოდების გამოყენებით დაადგინა საინტერესო ფაქტები. თურმე ადამიანს გააჩნია უნარი ქვეცნობიერად იაზროვნოს, განჭვრიტოს მომავალი შედეგი, მიიღოს გადაწყვეტილება, შეადგინოს და მოახდინოს მოქმედების გეგმების რეალიზება. უფრო მეტიც - ქვეცნობიერი აზროვნების ამ უნარის გამოყენებამ ხელი შეუწყო ავადმყოფთა განკურნებას. შეიცვალა მათი განწყობა, ემოციური მდგომარეობა და ქცევა.

დადგინდა, რომ ფსიქოთერაპიული მკურნალობა ეფექტურია იმ შემთხვევაში, თუ პაციენტები დარწმუნებული არიან თავიანთ უსაფრთხოებაში. ამ დროს ისინი გულახდილად საუბრობენ საკუთარ პათოლოგიურ განწყობებზე, ქვეცნობიერ აზრებსა და გრძნობებზე.

ზუსტი რაოდენობრივი შეფასების შედეგად დადგინდა ის, რასაც ადრე არ ექცეოდა სათანადო ყურადღება. ადამიანს ჰქონია უნარი ქვეცნობიერად გადაწყვიტოს ინტელექტუალური ამოცანები.

ძილის ფიზიოლოგია

ძილი წარმოადგენს ორგანიზმის ფიზიოლოგიურ მოთხოვნილებას. ადამიანი თავისი ცხოვრების 1/3 ატარებს ძილში. არსებობს ძილის სხვადასხვა სახე: 1. პერი-

ოდული დღეღამის ძილი; 2. პერიოდული სეზონური ძილი (ცხოველების ზამთრის ან ზაფხულის ძილი); 3. ნარკოზული ძილი (სხვადასხვა ქიმიური ან ფიზიკური აგენტებით გამოწვეული); 4. ჰიპნოზური ძილი; 5. პათოლოგიური ძილი.

ძილის პირველი ორი სახე ფიზიოლოგიურ მოვლენას წარმოადგენს. უკანასკნელი სამი კი - ორგანიზმზე არაფიზიოლოგიური ზემოქმედების შედეგია. ასე, ნარკოზული ძილი გამოიწვევა სხვადასხვა ნარკოტიკის მოქმედებით (ეთერი, ქლოროფორმი და სხვა). პათოლოგიური ძილი ვითარდება სხვადასხვა დაავადებების დროს და შეიძლება მეტად ხანგრძლივიც იყოს (მრავალი დღე და წელიწადიც). დიდ ინტერესს იწვევს ჰიპნოზური ძილი, რომლის გამოწვევაც შეიძლება გარემოს დამაჰიპნოზირებელი, ძილის მომგვრელი მოქმედებით და ჰიპნოტიკატორის ზემოქმედებით. ამ დროს შესაძლებელია ნებისმიერი ქერქული აქტივობის გამოთიშვა გარე სამყაროსთან ნაწილობრივი კონტაქტის შენახვისა და სენსომოტორული აქტივობის არსებობისას.

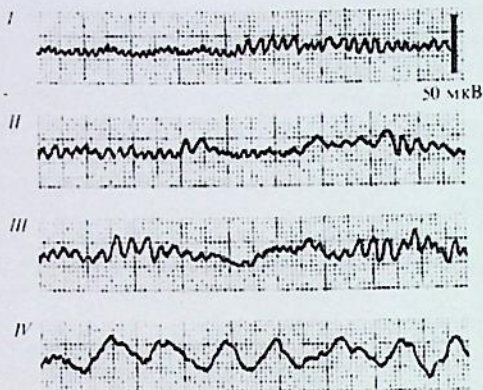
პერიოდული დღე-ღამური ძილი ახასიათებს ადამიანს. ზრდასრულ ადამიანებს აქვთ ძილის მონოფაზური (დღეღამეში ერთჯერ) ან უფრო იშვიათად დიფაზური (დღეღამეში ორჯერ) ტიპი; ბავშვებს კი - ძილის პოლიფაზური ტიპი. ძილის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ასაკზე. ახალშობილის დღეღამური ძილის ხანგრძლივობა აღწევს 21 საათს. 5-6 წლისათვის იგი უკვე შეადგენს 9-11 საათს; 10 წლისას - 10 საათამდე; 20 წლის ზემოთ 6-8 საათს. ზრდასრულ ადამიანებში ძილის ხანგრძლივობა 7-8 საათს შეადგენს.

ძილის დროს ორგანიზმში ვითარდება მთელი რიგი ცვლილებები. ყველაზე მუდმივ და არსებით სიმპტომად ითვლება ნერვული სისტემის, კერძოდ, თავის ტვინის ქერქის აქტივობის დაქვეითება და გარემოსთან კონტაქტის გაწყვეტა. ამის მიზეზია გრძნობათა ორგანოების აგზნებადობის დაქვეითება გარე გამადიზიანებლების მიმართ. ქვეითდება ჩონჩხის კუნთების ტონუსი და კუნთები დუნდებიან, ვიწროვდება თვალის გუგები; ქვეითდება

საცრემლე და სანერწყვე ჯირკვლების აქტივობა, რის შედეგადაც ვითარდება სიმშრალე პირის ღრუსა და თვალის გარსებში. ოფლის გამოყოფა კი ძლიერდება, განსაკუთრებით ბავშვებში. ქვეითდება გულის ცემის სიხშირე და არტერიული წნევა. სუნთქვა ხდება იშვიათი და ზერულე. ქვეითდება სხეულის ტემპერატურა. გაღიზიანებებს, რომელთა მიმართაც რეაქტიულობა შენახულია და რომლებიც სწრაფად იწყებენ გადავიძებას, მიეკუთვნებიან მოცემული ინდივიდისათვის განსაკუთრებული ინტერესის მქონე სიგნალები. მაგალითად, დედა, რომელიც იღვიძებს ბავშვის სუსტ ამოკენესაზე, სრულიად არ რეაგირებს სხვა უფრო ძლიერ ბგერებზე.

ძილის ახსნის თაობაზე მოწოდებული იყო რიგი თეორიებისა. ი. პავლოვის თანახმად, ძილი წარმოადგენს შინაგანი შეკავების სახეს, რომელიც ვრცელდება თავის ტვინის ქერქზე და მის ქვემდებარე ქერქქვეშა უბნებზე. მოწოდებული იყო პუმორული და ტოქსიური თეორიები, რომელთა მიხედვით თითქოს ძილის მიზეზია ტვინის ნეირონებზე ტოქსიური ნივთიერებების მოქმედება. გამოირკვა ძილის სპეციალური ცენტრების არსებობა და ქერქქვეშა ნეირონების როლი (ჰიპოთალამუსი, თალამუსი) ძილის წარმოშობაში.

უკანასკნელ წლებში ცალკეული ნეირონების და რეტიკულური ფორმაციის ფუნქციის შესწავლასთან დაკავშირებით ჩამოყალიბდა ახალი წარმოდგენა ძილის დაღვიძილის მექანიზმებზე. დადგინდა, რომ ტვინის ბიოპოტენციალები ძილის დროს არაერთგვაროვანია და განიცდიან კანონზომიერ ტრანსფორმაციას. დაძინებისას ადგილი აქვს ტვინის ბიოდენების რიტმის ცვლილებებს. დეიძილისათვის დამახასიათებელი ხშირი ბეტა-რიტმები გადადიან უფრო ნელ ალფა-რიტმში, ხოლო ღრმა ძილის დროს - მაღალი ამპლიტუდის თეტა- და დელტა რითმებში. ამ მოვლენას ეწოდება რითმის სინქრონიზაცია. რაც უფრო ღრმაა ძილი, მით უფრო ნელია პოტენციალების რითმი (სურ. 71).

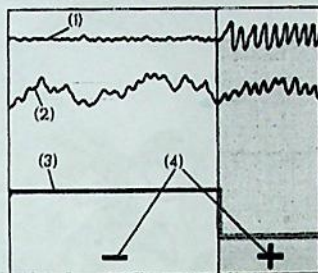


სურ. 71. ტვინის ბიოპოტენციალების ცვლილებები ძილის განვითარების სტადიების მიხედვით.

I. ღვიძილის აქტიური ბეტა რითმის გადასვლა (*) ალფა რითმში;
 II. თვლვმა; III. ძილის თეტა რითმი; IV. ღრმა ძილის დელტა რითმი (რიტმის სინქრონიზაცია).

დადგენილია, რომ მძინარე ადამიანის ელექტროენ-
 ცეფალოგრამაზე დრო და დრო (ღამეში 4-5-ჯერ) ჩნდება
 უფრო სწრაფი, დაბალი ამპლიტუდის მქონე პოტენცია-
 ლები, ე.ი. ხდება რითმის დესინქრონიზაცია. ამის საფუძ-
 ველზე არსევენ ე.წ. „ნელ ძილს“ (ბიოპოტენციალების ნე-
 ლი რითმისას) და „სწრაფ ძილს“ (ბიოპოტენციალების
 სწრაფი რითმისას) (სურ.72).

სწრაფი ძილისას აღინიშნება თვალების მოძრაობა,
 სუნთქვის გახშირება. სწრაფი ძილის დროს ადამიანი
 ნახულობს სიზმრებს. ნელი ძილისას სიზმრები იშვიათია.



სურ. 72. ნელი (I) და სწრაფი (II) ძილი:

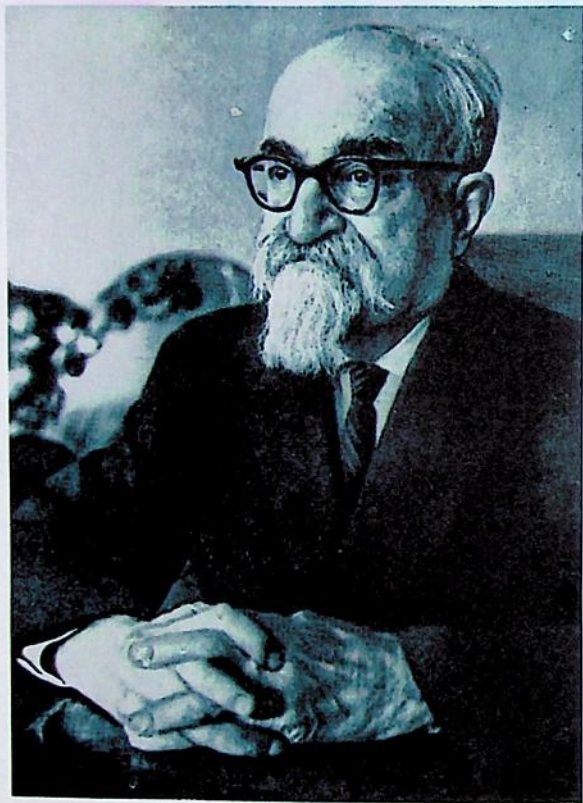
1. თვალის მოძრაობა, 2. ელექტროენცეფალოგრამა, 3. ძილის სიღრმე,
4. სიზმრები (- არა; + კი)

დადგენილია, რომ სწრაფი ძილი თავისი არსით განსხვავდება ნელი ძილისაგან, და მის წარმოშობაში მნიშვნელოვანი როლი აქვს ვაროლის ხიდის რეტიკულურ ფორმაციას.

ამჟამად გამოკვეულია თავის ტვინის სხვადასხვა უბნის როლი ძილის ფორმირებაში. ეს უბნები განლაგებული არიან თავის ტვინის სხვადასხვა დონეზე (ტვინის ღერო, პიპოთალამუსი, თაღამუსი). ეს უბნები უზრუნველყოფენ ნელი და ხანგრძლივი ძილის აღმოცენებას.

ამგვარად, ძილის ფორმირების სისტემა მეტად რთულია და მოიცავს ტვინის მრავალ უბანს. ასევე რთულია ამ სისტემის ნეიროქიმიური მექანიზმები.

გაღვიძება და ღვიძილი ხორციელდება სხვა სისტემით. იგი მიეკუთვნება ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის და პიპოთალამუსის უკანა წილის ფუნქციებს. ამ უბნების გაღვიძებისას ელექტროენცეფალოგრამაზე ჩნდება პოტენციალების სწრაფი რითმი და გაღვიძება.



М. Тарушанович (Таруш)

ივანე ბერიტაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა

ივანე სოლომონის ძე ბერიტაშვილი დაიბადა 1884 წლის 19 დეკემბერს (ძვ.სტ.) კახეთის პატარა სოფელ ვეჯინში, რომელიც იმხანად ერთ-ერთ რელიგიურ ცენტრს წარმოადგენდა. ის მშობლების მეთერთმეტე შვილი იყო. სულ ბერიტაშვილებს 12 შვილი შეეძინათ, რომელთაგან სამი ადრეულ ასაკში გარდაიცვალა. მამამისი წმ. იოანე ნათლისმცემლის ეკლესიის მღვდელი იყო. წერა-კითხვა პატარა ვანომ სოფლის სკოლაში ისწავლა. 1892 წელს მშობლებმა იგი დაწყებითი განათლების მისაღებად თელავის სასულიერო სასწავლებელში მიაბარეს, სადაც დაჰყო 1899 წლამდე. ვანო ბერიტაშვილს სწავლის სიყვარული სწორედ თელავის სასულიერო სასწავლებელში გაღვივებია, რადგან იმხანად სასწავლებელში ბევრი შესანიშნავი პედაგოგი და საზოგადოებისათვის ცნობილი პიროვნება მოღვაწეობდა. გეოგრაფიას ასწავლიდა მწერალი ვასილ ბარნოვი, სიმღერას - კომპოზიტორი ნიკო სულხანიშვილი, ქართულსა და ბუნებისმცოდნეობას - ილია ზარაფიშვილი, ხოლო რუსულს მისი ძმა ქრისტეფორე. მათი გავლენით პატარა ვანოს წიგნის კითხვა ისე შეყვარებია, რომ რაც კი ქართული წიგნი ყოფილა სასწავლებლის ბიბლიოთეკაში, ყველა გადაუკითხავს.

რუსულის უკეთ შესწავლის მიზნით თელავის სასულიერო სასწავლებლიდან მამამ ვანო ტფილისის სასულიერო სასწავლებელში გადაიყვანა. ორი წლის სწავლის შემდეგ, 1901 წელს იგი ტფილისის სასულიერო სემინარიაში ჩაირიცხა. სოლომონს სურდა, რომ ვაჟი მის კვალს გაჰყოლოდა და მღვდელ-მსახური გა-

მოსულიყო.

სემინარიაში სწავლის დროს, 1902 წლის აპრილიდან, ვანომ დაიწყო დღიურის წარმოება. ჩანაწერებს თითქმის ყოველდღე აკეთებდა, ხან ქართულ, ხან კირუსულ ენებზე. თავის ფიქრებს და გრძნობებს დღიურს ანდობდა და უზიარებდა. გასაოცარია ახალგაზრდა კაცის კრიტიკული დამოკიდებულება სასწავლებელში არსებულ ვითარებაზე, სოფელში არსებულ ცხოვრების წესზე, საკუთარი ოჯახის წევრებზე და სხვ. ის ვერ იტანდა უქმად ყოფნას, დროის ტყუილუბრალოდ ფლანგვას უაზრო მასლაათში, სტუმრად სიარულს ფორმალური მიზეზების გამო და ა.შ. მას ერჩია რაიმე წიგნი წაეკითხა და სულიერად, ინტელექტუალურად გამდიდრებულიყო. იშვიათად ლექსებსაც წერდა.

სემინარიაში ვანომ მისთვის დამახასიათებელი გულმოდგინებით დაიწყო მეცადინეობა, მაგრამ შემდგომ სასწავლებელმა ძირეული ცვლილება მოახდინა ყმაწვილის აზროვნების განვითარებასა და მსოფლმხედველობის ჩამოყალიბებაზე. იმ დროისათვის თბილისის სასულიერო სემინარია რევოლუციურად განწყობილი მარქსისტი ახალგაზრდების საბუდარად გადაქცეულიყო. სემინარიაში გამეფებული შავრაზმული რეჟიმით აღშფოთებულმა ჭაბუკმა 1903 წელს მიატოვა სემინარია და სოციალ-დემოკრატიულ მოძრაობაში აქტიურად ჩაება. ივ. ბერიტაშვილი თავის ავტობიოგრაფიაში, რომლის სემინარიისადმი მიძღვნილი ნაწილი მან ჩაწერა 1940 წელს, ასე იგონებს იმ პერიოდს: „სემინარიამ მომცა ის, რაც არ შეეძლო მოეცა არც ერთ სკოლას, - ხანგრძლივი გონებრივი მეცადინეობის უნარი, მუშათა სოციალ-დემოკრატიულ მოძრაობასთან მიერთება. პროპაგანდისტული მუშაობისათვის ახალგაზ-

რდა ვანო ორჯერ სცემეს ჩაფრებმა 1905-1906 წლების რეაქციის პერიოდში.

არსებული ვითარების გამო, ივ. ბერიტაშვილმა გადაწყვიტა რუსეთში წასულიყო სასწავლებლად და განათლება მიეღო სოციალ-ეკონომიურ საკითხებში. იგი სათანადოდ მოემზადა და 1906 წელს ახალგაზრდა ივანემ წარმატებით ჩააბარა გამოცდები ტფილისის მე-2 გიმნაზიაში სიმწიფის ატესტატის მისაღებად. იგი თავდაპირველად გაემგზავრა მოსკოვს, ხოლო აქედან სანკტ-პეტერბურგს. ეს ფაქტი ნათლად მიუთითებს, თუ როგორ უსწრებდა დამოუკიდებელი ყმაწვილი კაცის აზროვნება და მისწრაფება დროს, მისდა სამწუხარდ, სოციალურ-ეკონომიური მიმართულების ფაკულტეტი იმ დროისათვის არც მოსკოვისა და არც სანკტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტში არ აღმოჩნდა. ამის გამო ივანემ გადაწყვიტა დროებით პეტერბურგის უნივერსიტეტის ფიზიკა-მათემატიკის ფაკულტეტის საბუნებისმეტყველო განყოფილებაზე შესულიყო იმ იმედით, რომ მოგვიანებით გაიხსნებოდა მისთვის სასურველი მიმართულება. ამასთან, იგი კარგად იცნობდა ჩარლზ დარვინისა და სხვა ბუნებისმეტყველ მეცნიერთა შრომებს. თუმცა მესამე კურსზე სწავლისას, სტუდენტი ივანე ისე გაიტაცა ფიზიოლოგიამ, რომ სულ გადაავიწყდა თავისი პირვანდელი გატაცება.

საინტერესოა აღინიშნოს, რომ გამოჩენილი რუსი ფიზიოლოგი ივანე პეტრეს ძე პავლოვი (1849-1936 წწ.) ასევე გახლდათ მღვდლის შვილი და ასევე დაამთავრა სასულიერო სემინარია, სანამ ჩაირიცხებოდა სანკტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტის იმავე განყოფილებაზე 1870 წელს. ორივე ივანე იკვლევდა პირობით რეფლექსებს და ქართველი ფიზიოლოგი ყოველთვის უწევდა ღირსე-

ულ კონკურენციას ივ. პავლოვსა და მის სკოლას თავის ტვინისა და ცხოველთა ქცევის შესწავლაში.

ბერიტაშვილმა, მესამე კურსის სტუდენტმა, ექსპერიმენტული კვლევა დაიწყო ცნობილი რუსი ფიზიოლოგის ნიკოლაი ვედენსკის (1852-1922 წწ.) ხელმძღვანელობით, რომელიც აგრეთვე გახლდათ მღვდლის შვილი და სწავლობდა სასულიერო სასწავლებელში. მსოფლიო ფიზიოლოგიური საზოგადოება მას იცნობს, როგორც ე.წ. „ოპტიმუმი“-სა და „პესიმუმი“-ს ფენომენების აღმომჩენს.

მის ლაბორატორიაში ბერიტაშვილი სწავლობდა ბაყაყის ჩონჩხის კუნთების რეციპროკული ინერვაციის პრობლემას და დაადგინა, რომ დორსალური რქის ლოკალური სტრიქინინზაცია არ არღვევს „მოცილების“ რეფლექსის კოორდინაციას. მისი პირველი შრომა გამოქვეყნდა 1911 წელს. წინა წელს ბერიტაშვილმა დაამთავრა უნივერსიტეტი და ვედენსკიმ მიიწვია იგი უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში სამუშაოდ, თავდაპირველად 2,5 წლით, ხოლო შემდგომ კიდევ 2 წლით.

1911 წელს ბერიტაშვილი ვედენსკის რეკომენდაციით გაემგზავრა ქ. ყაზანს პროფ. ა. სამოილოვთან, ნერვებიდან და კუნთებიდან ელექტრული დენის სიმძიანი გაღვანომეტრით რეგისტრაციის მეთოდის ასათვისებლად. თავის მხრივ, სამოილოვმა აღნიშნული მეთოდი შეისწავლა 1904 წელს ქ. ლეიდენში ჰოლანდიელ ვილემ ეინტჰოვენთან მუშაობისას. მოგვიანებით, 1921 წელს, ეინტჰოვენმა დაიმსახურა ნობელის პრემია ელექტროკარდიოგრაფიის აღმოჩენისათვის.

1914 წლის გაზაფხულზე, ვედენსკის მხარდაჭერით, ბერიტაშვილი გაემგზავრა ჰოლანდიის ქ. უტრეხტში, რუდოლფ მაგნუსთან სამუშაოდ, რათა აეთვისებინა ძუძუმწოვრებში ნეიროქიურგიული ოპერაციები (დეცერებრაცია, დორსალური ფესვების გადაჭრა და სხვ.), შეესწავლა სხეულის მდგომარეობის, კისრისა და ლაბირინთის ტონური რეფლექსები. პირველი მსოფლიო ომის დაწყების გამო ბერიტაშვილი იძულებული შეიქნა შეეწყვიტა კვლევითი მუშაობა და დაბრუნებულიყო სანკტ-პეტერბურგში.

როგორც ცნობილი ამერიკელი მეცნიერი მერი ბრეზიე იგონებს, 1962 წლის აგვისტოში, ჰოლანდიის ქ. ლეიდენში ფიზიოლოგიურ მეცნიერებათა საერთაშორისო კონგრესის დროს. პროფესორი ბერიტაშვილი მეუღლესთან ერთად ესტუმრნენ რუდოლფ მაგნუსის საფლავს. „როდესაც ვიდექით ხეებს შორის და ვისმენდით ბერიტაშვილის სიტყვას, მიძღვნილს რუდოლფ მაგნუსისადმი, რომელსაც ის კითხულობდა გერმანულ ენაზე, ბედნიერი სამეცნიერო თანამშრომლობის მოგონებები წარმოგვიდგა, რომელიც ნახევარი საუკუნის წინათ ჩაისახა და რასაც ახლდა ძლიერი ნოსტალგია.

1915 წელს ბერიტაშვილმა დატოვა სანკტ-პეტერბურგი და გადავიდა ქ. ოდესაში, ნოვოროსიისკის უნივერსიტეტის ფიზიკა-მათემატიკის საბუნებისმეტყველო განყოფილების ფიზიოლოგიის კათედრაზე.

ერთი წლის შემდეგ ბერიტაშვილი არჩეული იქნა პრივატ-დოცენტად და დაევალა ნერვ-კუნთოვანი სისტემის ფიზიოლოგიის კურსის კითხვა. ამავე პერიოდში მან დაიწყო ძაღლებში თავდაცვითი რეფლექსების შესწავლა ვ. ბეხტერევის მეთოდით.

1917 წლის რუსეთის რევოლუციის შემდეგ საქარ-

თვევლომ მცირე ხნით, 1918-1921 წლებში, მიიღო დამოუკიდებლობა. სწორედ ამ დროს, 1918 წელს სანკტ-პეტერბურგიდან დაბრუნებულმა ივანე ჯავახიშვილმა თანამოაზრეებთან ერთად დააარსა ტფილისის უნივერსიტეტი და ბერიტაშვილი მიიწვია ფიზიოლოგიის კათედრისა და ფიზიოლოგიის სასწავლო კურსის შესაქმნელად. 1919 წელს ბერიტაშვილმა დააარსა აღნიშნული კათედრა და ამ დროიდან მოყოლებული, პროგრესულად განავითარა ფიზიოლოგიის სწავლება და ექსპერიმენტული კვლევა საქართველოში. უკვე 1920-1921 წლებში მან გამოსცა ფიზიოლოგიის პირველი ქართულენოვანი სახელმძღვანელო ორ ტომად, პრაქტიკულ წიგნთან ერთად, ხოლო 1922 წელს რუსულ ენაზეც. იმავე დროს მან ჩამოაყალიბა ფიზიოლოგიის კვლევითი ლაბორატორია და დაიწყო ინტენსიური მუშაობა. ამით ბერიტაშვილმა ხორცი შეასხა რუსეთში მოღვაწე ცნობილი ფიზიოლოგის ივანე თარხნიშვილის (1846-1908 წწ.) ოცნებას - საქართველოში არსებულიყო ფიზიოლოგიური ლაბორატორია.

1937 წელს ბერიტაშვილმა გამოაქვეყნა ფუნდამენტური სახელმძღვანელო მოსკოვში, რუსულ ენაზე, სახელწოდებით „Общая физиология мышечной и нервной системы“, რომლისთვისაც იგი დაჯილდოვდა სტალინური პრემიით 1941 წელს. შემდგომ ამ წიგნის შესწორებული და გაფართოებული გამოცემები დაიბეჭდა 1947 და 1959 წლებში. ეს წიგნი სამაგიდო სახელმძღვანელოს წარმოადგენდა „საბჭოთა“ ფიზიოლოგების მრავალი თაობისათვის. კიდევ ორი ფუნდამენტური მონოგრაფია - „Общая физиология нервной системы“ (მეორე გამოცემა 1948 წ., მესამე შესწორებული და გაფართოებული 1966 წ.) და „Структура и функция коры головного

mozga“, 1969 წელს, - გამოიცა მოსკოვში.

1935 წელს თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიის ბაზაზე ბერიტაშვილმა დააარსა ფიზიოლოგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტი, რომელსაც ფაქტიურად დაარსებისთანავე (ბერიტაშვილის დაბადებიდან 50 და სამეცნიერო მოღვაწეობიდან 25 წლისთავის გამო) მიენიჭა მისი სახელი. სულ მალე ინსტიტუტი გადაიქცა ფიზიოლოგიისა და ნერვული სისტემის კვლევის ერთ-ერთ წამყვან ცენტრად. ამავე პერიოდში მან საფუძველი ჩაუყარა ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის შრომათა კრებულების გამოცემას, რომლის პირველი ტომი უკვე 1936 წელს დაიბეჭდა.

1938 წელს ივანე ბერიტაშვილი დაჯილდოვდა ივ. პავლოვის სახელობის პრემიით მნიშვნელოვანი წვლილისათვის, რომელიც მან შეიტანა პერიფერიული და ცენტრალური ნერვული სისტემის შესწავლაში. ხოლო 1962 წელს ივ. ბერიტაშვილი დაჯილდოვდა ივ. სენენოვის სახელობის პრემიით წიგნისათვის „*Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных*“, რომელიც ჰ. ჯასპერის თანადგომით ითარგმნა რუსულიდან ინგლისურ ენაზე ამერიკელი პროფესორის უოლტერ ტ. ლიბერსონის მიერ და გამოიცა ქ. ბოსტონში (აშშ) (Beritashvili, 1965).

1939 წელს ბერიტაშვილმა დააარსა საქართველოს ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა საზოგადოება. იმავე წელს იგი არჩეული იქნა საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსად, ხოლო 1944 წლიდან იგი იყო საბჭოთა კავშირის მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის დამფუძნებელი წევრი და აკადემიკოსი.

ამ პერიოდში ის იყო საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ერთ-ერთი ორგანიზატორი და დამფუძნებელი, ბიოსამედიცინო მეცნიერებათა განყოფილების ხელმძღვანელი. ივ. ბერიტაშვილი იყო სულისჩამდგმელი ამიერკავკასიის რესპუბლიკების ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა ყრილობების მოწვევისა, რომლებიც მორიგეობით იმართებოდა ამ რესპუბლიკებში. პირველი ყრილობა გაიმართა ერევანში 1948 წელს. საქართველოში თბილისის გარდა ის იმართებოდა ბორჯომსა და წყალტუბოში. სამწუხაროდ, ბერიტაშვილის გარდაცვალების შემდეგ ეს ყრილობები აღარ გამართულა.

ხანგრძლივი და აქტიური სიცოცხლის მანძილზე ბერიტაშვილი იყო თითქმის 400 სამეცნიერო შრომის, მათ შორის მრავალი მიმოხილვითი სტატიის ავტორი. თანამედროვე მეცნიერებისაგან განსხვავებით, შრომებს იგი თავად წერდა და არასოდეს მიეწერებოდა თავის თანამშრომლების სტატიებსა და თეზისებს. მან გამოსცა 12 მონოგრაფია, ფუნდამენტური 3-ტომიანი მონოგრაფია-სახელმძღვანელო, 2-ტომიანი სახელმძღვანელო სტუდენტებისათვის, რომელთა გადამუშავებული და შეესებოდა გამოცემები რამდენჯერმე დაიბეჭდა. მან გამოსცა თავისი პირველი წიგნი 1916 წელს, 32 წლის ასაკში, ხოლო უკანასკნელი მონოგრაფია, შესწორებული და გაფართოებული 1974 წელს, მისი გარდაცვალების წელს, თითქმის 90 წლის ასაკში. სულ მალე მისი გარდაცვალებიდან რჩეული შრომების დიდტანიანი კრებული გამოიცა მოსკოვში რუსულ ენაზე (Бериташвили, 1975), ხოლო მეორე, უფრო დიდი კრებული, მიძღვნილი მისი დაბადებიდან 100 წლისთავისადმი, გამოიცა რუსულ ენაზე თბილისში (Бериташвили, 1984).

ივანე პავლოვის მსგავსად, ივანე ბერიტაშვილი გარდაიცვალა პნემონიით 1974 წლის 29 დეკემბერს, მისი დაბადებიდან 90-ე წლისთავის იუბილემდე რამდენიმე დღით ადრე. იგი დაკრძალულია თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაღში, უნივერსიტეტის დამაარსებლის ივანე ჯავახიშვილის სიახლოვეს.

ივანე ბერიტაშვილი სანკტ-პეტერბურგში

ივანე ბერიტაშვილის სამეცნიერო გენეალოგია დაკავშირებულია სანკტ-პეტერბურგის ფიზიოლოგიურ სკოლასთან. როგორც აღვნიშნეთ მანამდე, სანკტ-პეტერბურგის სამხედრო-ქირურგიულ აკადემიაში მოღვაწეობდა ივანე თარხნიშვილი, რომელიც ფიზიოლოგიის კათედრას ხელმძღვანელობდა 1877-1895 წლებში.

ივანე ბერიტაშვილი მეორე კურსის სტუდენტი იყო, როდესაც მისი წინამორბედი ქართველი ფიზიოლოგი ივანე თარხნიშვილი გარდაიცვალა. მესამე კურსიდან კი მან მთელი თავისი ცხოვრება ფიზიოლოგიას დაუკავშირა. პეტერბურგის უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში, რომელსაც იმხანად ხელმძღვანელობდა ნიკოლაი ვედენსკი, ის გაიზარდა და ჩამოყალიბდა საერთაშორისო მასშტაბის თვალსაჩინო მეცნიერად. იქ მიღებული ცოდნა და გამოცდილება ბერიტაშვილმა წარმატებით გამოიყენა თბილისში ქართული ფიზიოლოგიური და ნეირობიოლოგიური სკოლების ჩამოსაყალიბებლად (Григорян, 1986).

სტუდენტი ივანე ბერიტაშვილი მივიდა ვედენსკის ლაბორატორიაში 1909 წლის აპრილში, ფიზიოლოგიაში ლაბორატორიული პრაქტიკის გავლის შემდეგ. ამ

პერიოდში ვედენსკი შეისწავლიდა სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერების გაველენას ბაყაყის ზურგის ტვინის რეფლექსების ცენტრებზე. მან ბერიტაშიელს ამოცანად მისცა ამ რეფლექსებზე ქიმიური ნივთიერების, სტრიქინინის, ლოკალური აპლიკაციის გაველენის შესწავლა. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ბერიტაშიელმა, უაღრესად მონდომებულმა სტუდენტმა, ვადაზე ადრე ჩააბარა გამოცდები მესამე და მეოთხე კურსის საგნებში, რათა სწავლების ბოლო წელს დრო არ დაეკარგა ლექციასემინარებზე დასწრებით და მთელი დრო დაეთმო ლაბორატორიაში ინტენსიური მუშაობისთვის. წელიწადნახევრის შემდეგ მან წარადგინა კვლევის შედეგები, როგორც სადიპლომო ნაშრომი, რომელიც შემდგომ გამოქვეყნდა სტატიის სახით. ამ ნაშრომისათვის იგი დაჯილდოვდა პირველი ხარისხის დიპლომით. ეს ფაქტი ნათლად მიუთითებს, თუ როგორი ენთუზიასტი და ბეჯითი ახალგაზრდა იყო ივანე. მართლაც, მის პირველ პუბლიკაციებში ბერიტაშიელი წარმოდგა, როგორც თამამი, დამოუკიდებელი მეცნიერი. მნიშვნელოვანია ხაზგასმით ითქვას, რომ ჩონჩხის კუნთების რეციპროკული ინერვაციის შესწავლით იგი გასცდა სენენოვის შრომას ზოგადი შეკაების შესახებ

იმ წელს, როდესაც ბერიტაშიელი ჩაირიცხა სანკტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტში (1906), ვედენსკის რედაქტორობით გამოიცა უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიის შრომათა პირველი კრებული. ამ ტომში ვედენსკის სტატიამ „რეფლექსური აპარატის აგზნება და შეკავება სტრიქინინით მოწამვლისას“ დასაბამი მისცა ახალ მიდგომას, ან ერას ლაბორატორიის კვლევით მუშაობაში. სახელდობრ, სტრიქინინზაციის პირობებში ცერებრო-სპინალურ საკოორდინაციო ცენ-

ტრებში აგზნებისა და შეკაავების პროცესებს შორის ურთიერთქმედების შესწავლას. ვედენსკი და მისი სკოლა ამ პროცესებს ხსნიდა მისი ე.წ. „პარაბიოზის“ თეორიით, რომ სენსორული ნერვის აგზნებადობა დამოკიდებულია მხოლოდ გამღიზიანებელი ელექტრული დენის სიმძლავრესა და სიხშირეზე. ბერიტაშვილის დასკვნა განსხვავდებოდა ვედენსკის კონცეფციისგან (Григорян, 1986). თავის პირველ სტატიაში (Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры при локальном сртихнинном отравлении спинного мозга), რომელიც ორ ნაწილად გამოვიდა 1911 წელს, ბერიტაშვილმა აჩვენა, რომ ზურგის ტვინის მხოლოდ ერთი სეგმენტის მოწამვლა მკაცრად ზრდის მის რეფლექსურ მოქმედებას; ამდენად, აგზნებისა და შეკაავების პროცესების ურთიერთქმედების ბუნება დამოკიდებულია მხოლოდ ზურგის ტვინის მაკოორდინირებელი „პარატის“ აქტიუობაზე. ის ვარაუდობდა, რომ განურჩევლად ძალისა და სიხშირის ეფექტისა, სტრიქინით მოწამვლის პირობებში, მოხრის რეფლექსის რეცეპტორული ველის სტიმულაცია მხოლოდ აძლიერებს მოხრის რეფლექსს.

შემდგომ ამისა, ვედენსკისა და სხვათა მოლოდინის საწინააღმდეგოდ, ბერიტაშვილმა აჩვენა, რომ რეცეპტორული შეკაავება არ აღმოცენდება აგზნების სუსტი ფორმიდან, არამედ მის ნაცვლად, - როგორც ცნობილი ინგლისელი მეცნიერი ჩარლზ შერინგტონი (1857-1952 წწ.) ვარაუდობდა, - უნდა წარმოადგენდეს აგზნების ზუსტად საწინააღმდეგოს. როდესაც ორი სენსორული ნერვის სტიმულაცია, რომელთაგან ერთი იწვევს მაინერვირებელი კუნთის აგზნებას, მაშინ როცა მეორე - შეკაავებას, მათი კომბინაციის შემთხვევაში, ერთეული მოქმედების პოტენციალები ან მათი ჯგუფი რეგულა-

რულად ამოვარდება ან სუსტდება აგზნებული კუნთის ელექტრომიოგრაფიაზე შემაკავებელი სტიმულაციის რიტმის შესაბამისად. ბერიტაშვილი იმდენად იყო აღფრთოვანებული ამ შედეგებით, რომ სასწრაფოდ სურდა ეცნობებინა ამის შესახებ შერინგტონისათვის ტელეგრაფით, მაგრამ გადააფიქრებინა მისმა უშუალო ხელმძღვანელმა, პროფ. ა. უხტომსკიმ (1875-1942 წწ.). პროფ. რ. დოტის სიტყვებით, ბაყაყის მოცილების რეფლექსის მსგავსება კატის გაშლის რეფლექსთან, რომელსაც იმ ხანად შერინგტონი შეისწავლიდა, უეჭველად თვალწინ წარმოუდგა ბერიტაშვილს, იმდენად ძლიერი იყო მასზე შერინგტონის შრომის გავლენა. ბერიტაშვილმა სპეციალურად ისწავლა ინგლისური, რათა წაეკითხა შერინგტონის ცნობილი წიგნი „ნერვული სისტემის ინტეგრაციული მოქმედება“, რომელმაც დიდი გავლენა მოახდინა ვედენსკის ლაბორატორიის შემდგომ მუშაობაზე და თავად ბერიტაშვილზე. აღსანიშნავია, რომ ახალგაზრდა ბერიტაშვილმა მიიღო ორი უადრესად დადებითი გამოხმაურება შერინგტონისგან მის მიერ Pfluger's Archive-ში გამოქვეყნებულ სტატიებზე.

ე. ედრიანი, რომელმაც გაინაწილა 1932 წელს ნობელის პრემია შერინგტონთან ერთად, მოგვიანებით იგონებდა თავის წერილში, რომელიც გამოქვეყნდა ბერიტაშვილის 90-ე წლისთავისადმი მიძღვნილ შრომათა კრებულში, - რომ „პროფესორ ბერიტაშვილის შრომის გაცნობა მე მაბრუნებს საწყის პერიოდთან - 1913 წელთან, როდესაც ის იყო 28 წლის, ხოლო მე - 24. ბერიტაშვილი მუშაობდა, როგორც მახსოვს, პროფესორ ვედენსკის ლაბორატორიაში სანკტ-პეტერბურგში, ხოლო მე ვიყავი კეიტ ლუკასის მოწაფე პროფესორ ლენგლის

განყოფილებაში, კემბრიჯში. ბერიტაშვილი და მე, ორივე ვსწავლობდით იმპულსის გაერცვლებას ნერვულ ბოჭკოებში. ნერვის ან კუნთის „მოქმედების დენის“ ჩასაწერად კეიტ ლუკასი იყენებდა „კაპილარულ ელექტრომეტრს“, რომელიც ძირითადად მის მიერ იყო კონსტრუირებული. ჩვენზე ორივეზე დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა ი.ს. ბერიტაშვილის სტატიამ სათაურით "Zur Kenntnis der Erregungsrhythmik des Nerven - und Muskel-systems", Zeitschrift fur Biologie, 62 Band, 1913. ბერიტაშვილი იყენებდა ეინტჰოვენის სიმიან გალვანომეტრს, რომელიც საკმაოდ მგრძობიარე იყო, რათა ეჩვენებინა ნერვულ ღეროში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა, რაც ადასტურებდა, რომ ყველა ნერვული ბოჭკო ერთად იყო ჩართული მოქმედებაში (Adrian, 1975).

როგორც აღვნიშნეთ, თავის პირველ სტატიაში ბერიტაშვილი გამოვიდა მისი პროფესორის, პარაბიოზის თეორიის მოწინააღმდეგედ და აღწერა აგზნებისა და შეკავების პროცესები, როგორც ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელი ფენომენები. ეს დასკვნა უფრო მკაცრად და გარკვევით იქნა წარმოდგენილი მის პირველ მონოგრაფიაში "Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры" (1916), რომელიც წარუდგინა სანკტ-პეტერბურგის (პეტროგრადის) საუნივერსიტეტო საბჭოს, როგორც სამაგისტრო დისერტაცია. ამ წიგნის ზერელე გადახედვაც კი არწმუნებს მნახველს, რომ იგი სრულიად შეესაბამება და აკმაყოფილებს არა თუ სამაგისტრო, არამედ სადოქტორო ხარისხის მოთხოვნებს.

1917 წლის აპრილში პავლოვმა უაღრესად დადებითი და საკები შეფასება მისცა ბერიტაშვილის წიგნს. კერძოდ, მან ხაზგასმით აღნიშნა, რომ ბერიტაშვილის

აღმოჩენას, რეციპროკული შეკავების რითმული ბუნე-
ბის შესახებ, დიდი მნიშვნელობა გააჩნია. ასევე მან
თქვა, რომ „საზოგადოდ, ახალგაზრდა ფიზიოლოგის
შრომებში ნათლად გამოსჭვივის ავტორის კრიტიკული
აზროვნება, ინიციატივის ძლიერი უნარი, ექსპერიმენ-
ტული ოსტატობა და შემოქმედებითი ენთუზიაზმი“.

თუმცა, ამას წინ უსწრებდა უაღრესად არასასია-
მოვნო ფაქტი იმისა, რომ პეტროგრადის საუნივერსიტე-
ტო საბჭომ ნება არ დართო ბერიტაშვილს დაეცვა სა-
მაგისტრო დისერტაცია ვედენსკის კრიტიკული დას-
კენის გამო. ფორმალური მიზეზი კი ის იყო, როგორც
ვედენსკი წერდა თავის დასკვნაში, რომ ბერიტაშვილის
წიგნში თავმოყრილია სხვადასხვა დროს გამოქვეყნებუ-
ლი სტატიები, რომლებიც არ არიან კონცეპტუალურ
ერთიანობაში. მეორე ფორმალური მიზეზი იყო ის, რომ
სამაგისტრო ფიზიოლოგიის გამოცდაში მას ჰქონდა
დაბალი, „დამაკმაყოფილებელი“ ნიშანი. საგამოცდო
კომისიის თავმჯდომარე აქაც ნ. ვედენსკი იყო.

როგორც ბერიტაშვილი იგონებს თავის მემუარებ-
ში (1969), იგი იმ დროს იმდენად იყო გატაცებული ლა-
ბორატორიაში ექსპერიმენტული მუშაობით, რომ სრუ-
ლიად უპასუხისმგებლოდ მოეკიდა სამაგისტრო გამოც-
დებს და მხოლოდ „დამაკმაყოფილებელი“ ნიშნები და-
იმსახურა. მოგვიანებით, სპეციალური მომზადების შემ-
დეგ, მან წარმატებით გადააბარა ეს გამოცდები, მაგ-
რამ დისერტაციის დაცვა ველარ მოახერხა რუსეთში
დიდი არეულობის გამო, აგრეთვე იმის გამო, რომ საც-
ხოვრებლად და სამუშაოდ გადავიდა ოდესაში, ხოლო
შემდეგ კი დაბრუნდა საქართველოში.

აქ უნდა აიღნიშნოს, რომ ერთის მხრივ, მონოგრა-
ფიის დაწერა და გამოქვეყნება, რომელიც შეიცავდა

ვედენსკის პარაბიოზის ძირითადი დოქტრინის მწვავე კომენტარებს და ხელმძღვანელის სამეცნიერო კრედოს დაუფარავ კრიტიკას, მიუთითებს სანკტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში არსებულ დამოუკიდებელი კვლევისა და სამეცნიერო აზროვნების თავისუფლებაზე. მაგრამ მეორეს მხრივ, სავარაუდოდ, სწორედ ამ წიგნის გამო ბერიტაშვილი იძულებული იქნა მიეტოვებინა უნივერსიტეტი და პეტროგრადი 1915 წლის ბოლოსთვის. ამ შემთხვევაში ფორმალური მიზეზი შეიქმნა ის, რომ 4,5 წლიანი მუშაობის შემდეგ, მას ვერ გამოუყვეს ვერც ასისტენტის ადგილი კათედრაზე და ვერც მკვლევარის ადგილი ლაბორატორიაში.

სამთილოვისადმი გაგზავნილ წერილში ბერიტაშვილი აღწერს, თუ რა მძიმე პირობებში უწევდა ცხოვრება და წიგნზე მუშაობა, უსახსროდ დარჩენილი, მხოლოდ წყალზე და პურზე იყო, და ამ უკანასკნელითაც მომჭირნედ იკვებებოდა. მიუხედავად დიდი გაჭირვებისა, ბერიტაშვილმა თავის წიგნში გამოკვეთა ღრმა, მისთვის იდუმალი სამეცნიერო იდეები, რომელთაც იგი ატარებდა მრავალი წლის მანძილზე და ჩვენს წინაშე წარმოდგა, როგორც პირდაპირი, უკომპრომისო და არაკონფორმისტული პიროვნება, თავისი მოსაზრებების დამცველი განურჩევლად ავტორიტეტებისა. ვედენსკი იყო სენჩნოვის მოწაფე და გაემიჯნა თავის მასწავლებელს; ასევე არ დაეთანხმა ბერიტაშვილი თავის პროფესორს, ვედენსკის, მის მიერ მიღებული ექსპერიმენტული შედეგების ახსნაში.

მიუხედავად გარკვეული რთული ურთიერთობებისა ოსტატსა და შეგირდს შორის, ბერიტაშვილი ყოველთვის მადლიერი იყო ვედენსკისა, რომელმაც მნიშ-

ენგლოვანი როლი შეასრულა მის მეცნიერად ჩამოყალიბებაში, და აგრეთვე კვლევით მუშაობაში იმ მხარდაჭერისთვის, რომელსაც იხენდა ცნობილი პროფესორი ახალგაზრდა მეცნიერისადმი. ამას ბერიტაშვილი ხაზგასმით აღნიშნავდა თავის პირველი წიგნის შესავალში. მოგვიანებით, ის თავის მემუარებში წერდა: „ცხოვრებაში მე მქონდა რამდენიმე კრიტიკული მომენტი, როდესაც ვმუშაობდი ვედენსკის ლაბორატორიაში, მაგრამ ყველა ისინი უადრესად წამადგნენ შემდგომ სამეცნიერო მოღვაწეობაში“.

მის სამეცნიერო ხარისხთან დაკავშირებით, როგორც დაშვებული შეცდომების გამოსწორება, სანკტ-პეტერბურგის (ლენინგრადის) უნივერსიტეტმა 1935 წელს ბერიტაშვილს მიანიჭა დოქტორის სამეცნიერო ხარისხი დაბადებიდან 50-ე და სამეცნიერო მოღვაწეობის 25-ე წლისთავის გამო.

**საფშობლოში დაბრუნება: ფიზიოლოგიისა
და ნეირომეცნიერების ეროვნული სკოლების
დაფუძნება**

ჯერ კიდევ არ იცოდა რა, რომ ცხოვრების უდიდეს ნაწილს გაატარებდა სამშობლოში, ივანე ბერიტაშვილი სამუშაოდ გადავიდა ქ. ოდესაში, ნოვოროსიისკის უნივერსიტეტში, სადაც დაჰყო ოთხი წელი 1915 წლის შემოდგომიდან 1919 წლის შემოდგომამდე. მიუხედავად სამეცნიერო ხარისხის არქონისა, სულ მალე არჩეული იქნა პრეობატ-დოცენტად. აქ ბერიტაშვილი კითხულობდა ლექციებს და დიდი სიბეჯითით მუშაობდა ლაბორატორიაში.

რუსეთში სამოქალაქო ომით გამოწვეული მძიმე მდგომარეობის მიუხედავად, მან ჩაატარა საინტერესო ექსპერიმენტები ძაღლებსა და მტრედებში პირობითი რეფლექსების გამომუშავების საკითხებზე. მან აგრეთვე შეისწავლა ძაღლების თავის ტვინის ქერქზე სტრიქნი-ნის მოქმედების ეფექტები. მაშინდელი მდგომარეობისა და საქართველოში დაბრუნების გამო, მისი ეს შრომები მოგვიანებით გამოქვეყნდა.

მაგრამ ყველაზე მნიშვნელოვანი მოვლენა მისი ოდესაში ცხოვრების დროს იყო შეხვედრა ოლღა ან-ტონის ას. ნივინსკაიასთან. იგი გახლდათ ბერიტაშვილის სტუდენტი და გაცნობიდან ორი წლის შემდგომ ეს ახალგაზრდა, სიმპათიური ქალიშვილი გახდა ბერიტაშვილის მეუღლე. 1919 წლის სექტემბერში ახლად-ქორწინებული წყვილი ოდესიდან გემით გამოემგზავრა საქართველოში.

ტფილისის უნივერსიტეტის დამფუძნებელთან წინასწარი მოლაპარაკების შედეგად 1919 წლის შემოდგომიდან ივანე ბერიტაშვილი შეუდგა ფიზიოლოგიის სასწავლო კურსის კითხვას ექსპერიმენტული დემონსტრაციებით და აგრეთვე კვლევით მუშაობას მის მიერ დაარსებულ ფიზიოლოგიის კათედრაზე. აქ, მშობლიურ მიწაზე, მან მყარი საფუძველი ჩაუყარა ფიზიოლოგიისა და ნეირომეცნიერების ქართულ ეროვნულ სკოლებს, სამეცნიერო ტრადიციებსა და ექსპერიმენტულ პრაქტიკას, რომელთაც დღეს აგრძელებს ქართველ მეკვლევართა მეექვსე თაობა.

უაღრესად რთულ პირობებში უხდებოდა ივანე ბერიტაშვილს სრულიად ახალი სამეცნიერო მიმართულების განვითარება სამშობლოში. როდესაც იგი ოდესიდან თბილისში გადამოვიდა, უნივერსიტეტის ხელმძღვა-

ნელობამ მას საკმაოდ დიდი ფართობი გამოუყო ლაბორატორიის მოსაწყობად. მაგრამ ცარიელი კედლების მეტი არაფერი იყო. საქართველოში ფიზიოლოგიური ხელსაწყოები არსად მოიძებნებოდა, უცხოური აპარატურის შესაძენი ფული კი უნივერსიტეტს არ გააჩნდა.

პატრიოტული სულისკვეთებით გულანთებულმა ახალგაზრდა მეცნიერმა დიდი ორგანიზატორული ნიჭი გამოვლინა და სულ მალე იპოვა გამოსავალი. მან თბილისის სხვადასხვა სახელოსნოს დაუკვეთა ზოგიერთი ხელსაწყო, ხოლო შემდგომ ლაბორატორიასთან გახსნა მექანიკური სახელოსნო. ამ მიზნით ბერიტაშვილმა სამუშაოდ მიიწვია თავისი საქმის შესანიშნავი ოსტატი კარლ შტრაუსი, რომელმაც უმოკლეს ვადაში დაამზადა სხვადასხვა ხელსაწყო არა მარტო სტუდენტებთან პრაქტიკული მეცადინეობების ჩასატარებლად, არამედ კვლევითი მუშაობისთვისაც. შემდგომ ბერიტაშვილმა ისიც მოახერხა, რომ საქართველოს შავი ქვის (მარგანეცის) მრეწველობის სააქციო საზოგადოების ფინანსური დახმარებით გერმანიიდან გამოიწერა იმ დროისათვის მეტად იშვიათი აპარატურა, მათ შორის სიმიანი გალვანომეტრი ელექტროფიზიოლოგიური ექსპერიმენტებისთვის. ამასობაში მოგვარდა სხვა ორგანიზაციული საკითხებიც: აშენდა ვივარიუმი ცხოველების შესანახად და გამოიყო მომგლედი პერსონალის შტატი; სტუდენტი ახალგაზრდები დაინტერესდნენ ფიზიოლოგიით და მხარში ამოუდგნენ ახალგაზრდა მასწავლებელს. შემდგომში სწორედ ეს ფიზიოლოგიური ლაბორატორია გახდა საფუძველი კვლევითი ინსტიტუტის დასაარსებლად.

სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტის დაარსების იდეა ბერიტაშვილს მოუვიდა 1920-იან წლებში, რათა

მთავრობის მხრიდან უფრო მეტი დაფინანსება მიეღო ექსპერიმენტული მუშაობისთვის. თავიდან იდეოლოგიური და თავდაცვის მიზნით იგი ფიქრობდა შრომის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის დაარსებას, რომელთა მსგავსი მრავალდ იყო იმდროინდელი საბჭოთა კავშირის დიდ ქალაქებში. საბოლოოდ, **1934 წელს, ბერიტაშვილმა უნივერსიტეტში დააარსა ექსპერიმენტული ბიოლოგიის ინსტიტუტი**, რომელსაც ერთი წლის შემდეგ გადაერქვა სახელი **ფიზიოლოგიის ინსტიტუტად**.

მანამდე, **1930 წელს**, უნივერსიტეტს ცალკე გამოყო **სამედიცინო ინსტიტუტი**, ამჟამად თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტი, რომლის ფიზიოლოგიის კათედრის ორგანიზებაში ბერიტაშვილმა უდიდესი წვლილი შეიტანა. პირველი კათედრის გამგე გახდათ გ. ვაწაძე. ხოლო შემდგომ ალ. ბაკურაძე ბერიტაშვილის ერთ-ერთი მოწაფე და უახლოესი მეგობარი. კათედრის კვლევითი მუშაობა მიმართული იყო ვისცერალური სისტემების შესწავლისადმი. კერძოდ, საჭმლის მონელებისა და კუჭ-ნაწლავის სისტემის ფუნქციის რეგულაციის, სუნთქვის, ენერჯის ცვლისა და კვებისადმი.

სამედიცინო ინსტიტუტისგან განსხვავებით, უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის კათედრასა და ფიზიოლოგიის ინსტიტუტში ფუნდამენტური გამოკვლევები ძირითადად მიმართული იყო ცენტრალური ნერვული სისტემის შესწავლისკენ. თუმცა იმავე დროს პერიფერიული ნერვული სისტემის არანაკლებ მნიშვნელოვანი პრობლემებიც შეისწავლებოდა. 1938-1939 წლებში სიმინიანი გაავალმეტრი შეცვალა კათოდურმა ოსცილოსკოპმა, ბერიტაშვილი პირველი იყო საბჭოთა კავშირში, რომელმაც გამოიყენა ოსცილოსკოპი და აგრეთვე ფარ-

თოდ დანერგა ინსტიტუტში იმ დროისათვის ახლად შემოსული **პორსლი-კლარკის სტერეოტაქსული აპარატი** ექსპერიმენტული ცხოველის თავის ტვინში ელექტროდების ჩასანერგად.

1940-იანი წლების დასაწყისში ივ. ბერიტაშვილმა ერთ-ერთმა პირველმა ყოფილ საბჭოთა კავშირში წარმატებით გამოიყენა ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტებისათვის **ელექტროენცეფალოგრაფიული ტექნიკა**. მან და მისმა მოწაფეებმა ეს მეთოდი შემოიღეს არა მარტო თავის ტვინის ნორმალური მოქმედების შესასწავლად, არამედ თავის ტვინის სხვადასხვა დაავადებათა გამოსაყენად. ამ მხრივ განსაკუთრებული აღნიშვნის ღირსია ეპილეფსიის შესწავლა. ბერიტაშვილმა და მისმა თანამშრომლებმა ვრცელი გამოკვლევები მიუძღვნეს ელექტრო-ენცეფალოგრაფიულ ცვლილებებს სხვადასხვა სახის ეპილეფსიის დროს. საინტერესოა, რომ მეორე მსოფლიო ომის დროს თბილისის ევაკო-ჰოსპიტლებში ბერიტაშვილი და მისი კოლეგები ელექტრო-ენცეფალოგრაფიულად იკვლევდნენ დაჭრილ და ეპილეფსიით დაავადებულ მეომრებს და ამით ეხმარებოდნენ ექიმებს დიაგნოზის დაზუსტებაში. ამის შემდგომ ელექტრო-ენცეფალოგრაფია ფართოდ და წარმატებით იქნა დანერგილი საქართველოს საავადმყოფოების ნევროლოგიურ განყოფილებებსა და კლინიკური და ექსპერიმენტული ნევროლოგიის ინსტიტუტში პროფ. პ. სარაჯიშვილის მიერ.

ფიზიოლოგიის ინსტიტუტში ჩატარებული ელექტროენცეფალოგრაფიული გამოკვლევებიდან აღსანიშნავია ბერიტაშვილის ერთ-ერთი ნიჭიერი მოწაფის, ნა-აღრუვად გარდაცვლილი მეცნიერის, **ლ. ცქიფურიძის (1903-1950 წწ.) შრომები**. განსაკუთრებული აღნიშვნის

ღირსია მის მიერ ცხოველის ძილის ფაზების შესწავლა. ფაქტიურად, მან პირველმა აღწერა კატის ძილის ელექტროენცეფალოგრაფიულ სურათში განსაკუთრებული ფაზა, რომელსაც უწოდა „**მოუსვენარი**“ ძილი. მოგვიანებით, **1955 წელს**, მოზარდებისა და ზრდასრული ადამიანების ძილის შესწავლის საფუძველზე, **ამერიკელმა მეგლევარებმა ე. აზერნსკიმ და ნ. კლეიტმანმა**, - ამერიკულ ფიზიოლოგიურ ჟურნალში გამოქვეყნებულ ორ სტატიაში, - **იგივე ფენომენს ძილის „პარადოქსული“ ფაზა** უწოდეს და აღმოჩენის პრიორიტეტიც მათ დაიმსახურეს. ქართველი მეცნიერის აღმოჩენას კი, რომელიც ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის შრომათა კრებულში დაიბეჭდა, სათანადო მნიშვნელობა არ მიენიჭა, რის გამოც საერთაშორისო რეზონანსიც არ ჰქონია.

1941 წელს საქარველოს მეცნიერებათა აკადემიის დაარსებასთან დაკავშირებით, მის შემადგენლობაში ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის გადასვლისას ინსტიტუტი გადაიქცა ფიზიოლოგიისა და ნეირომეცნიერების ერთ-ერთ მთავარ ცენტრად საბჭოთა კავშირში, დაიკავა რა მესამე ადგილი ლენინგრადისა და მოსკოვის შემდეგ.

„გაგრის საუბრები“ და ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის დაფუძნება.

მეორე მსოფლიო ომის შემდეგ ივანე ბერიტაშვილმა გადაწყვიტა მოეწყო კონფერენციები სიმპოზიუმების სტილში, როდესაც მონაწილენი არ იქნებოდნენ შეხლედული დროში. ცნობილია, რომ ჩვეულებრივი კონფერენციების დროს, როგორც მოხსენებებისთვის, ისე დისკუსიებისთვის დრო ლიმიტირებულია. ბერიტაშვილი გეგმავდა შეეხლუდა მონაწილეთა რიცხვი (15-20),

და არა მოხსენებებისა და კამათის დრო.

ნეირომეცნიერების ცნობილი ისტორიკოსის ამერიკელი ლუიზა მარშალის (1996) თანახმად, ატლანტიკის ოკეანის ორივე მხარეზე ისტორიულ მოვლენათა მსვლელობამ დასაბამი მისცა ოთხ სრულიად ახალ, გზისგამკვალავ კონფერენციათა სერიებს სხვადასხვა ქვეყნებში, რომელთა შორის იყო ბერიტაშვილის სიმპოზიუმი, მოგვიანებით ცნობილი „Гарские наследия“-ს სახელწოდებით. ისინი იქცნენ ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის (International Brain Research Organization - IBRO) შექმნის წინაპირობად.

ამ ოთხი პროგრამიდან ერთ-ერთის ინიციატორი იყო ბერიტაშვილი. 1948-დან 1972 წლამდე საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ეგიდით მან ჩაატარა ექვსი სიმპოზიუმი ნეიროფიზიოლოგიისა და ქცევითმეცნიერების პრობლემებზე ძირითადად „საბჭოთა მეცნიერთა მონაწილეობით. სიმპოზიუმები იმართებოდა გაგრანში, შავი ზღვის სანაპიროს ერთ-ერთ ულამაზეს კურორტზე. ბერიტაშვილის უნიკალური მხარდაჭერით ახალგაზრდა მეცნიერებს საშუალება ეძლეოდათ წარმოედგინათ საკუთარი შრომები და შეხვედროდნენ უფროს კოლეგებს. „გაგრის საუბრების“ მესამე სიმპოზიუმში გაიმართა 1958 წელს იანვარში და მიეძღვნა პირობითი რეფლექსების ფორმირებაში დროებითი ნერვული კავშირების წარმოქმნის საკითხებს. ერთ-ერთი ახალგაზრდა ამერიკელი მეცნიერი გახლდათ ფრენკ მორელი, რომელიც მოწვეული იყო მის მიერ ელექტროენცეფალოგრამაში სარკისებურად ფოკუსირებული წერტილების აღმოჩენისათვის.

განსაკუთრებით აღსანიშნავია, რომ ბერიტაშვილის სიმპოზიუმი ჩატარდა რამდენიმე თვით ადრე მოს-

კოეში გამართულ ცნობილ კოლოქიუმამდე, რომელიც მიეძღვნა უმაღლესი ნერვული მოქმედების ელექტროენცეფალოგრაფიის საკითხებს. საინტერესოა, რომ „გაგრის საუბრების“ 21 მონაწილეთაგან 15 ესწრებოდა მოსკოვის კოლოქიუმს, ასე რომ გაგრა წარმოადგენდა მოსამზადებელ კონფერენციას მოსკოვისთვის.

ზემოთ აღნიშნული კონფერენციათა სერიებიდან სამი იმართებოდა ნიუ-იორკში, ლონდონსა და მარსელში, რაც მიუთითებდა ამ დროისათვის თავის ტვინისა და ცხოველთა ქცევის შესწავლის გაძლიერებულ ინტერესზე. ამ მოვლენებმა გადამწყვეტი როლი ითამაშა ნერვული სისტემის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციისა და მოგვიანებით აშშ-ში ნეირომეცნიერების საზოგადოების (Society for Neuroscience) ჩამოყალიბებაში.

IBRO-ს შექმნის მთავარი სულისჩამდგმელის **კანადელი ჰერბერტ ჯასპერის** (1991) თანახმად, ორგანიზაცია დაიბადა უშუალოდ მოსკოვში, 1958 წლის ოქტომბერში გამართული კოლოქიუმის დასრულებისას მონაწილეთა მიერ მიღებული რეოზლუციით. ეს გახლდათ თანამშრომლობის პირველი შემთხვევა დასავლელ და „საბჭოთა“ ფიზიოლოგებს შორის სტალინის ერის დასრულებისა და რკინის ფარდის გაქრობის გამო. ფიზიოლოგიურ მეცნიერებათა მე-15 საერთაშორისო კონგრესის შემდეგ, რომელიც გაიმართა 1935 წელს მოსკოვსა და ლენინგრადში, და რომლის პრეზიდენტიც გახლდათ ი. პავლოვი, ხოლო ვიცე-პრეზიდენტები ივანე ბერიტაშვილი და ლეონ ორბელი, 1958 წლის კოლოქიუმში მეორე უმნიშვნელოვანესი მოვლენა იყო საბჭოთა კავშირში. მას ესწრებოდა 49 დელეგატი მსოფლიოს 17 ქვეყნიდან, დაახლოებით თანაბრად დასავლეთი-

დან და აღმოსავლეთიდან. საპატიო პრეზიდენტები იყვნენ ივანე ბერიტაშვილი და ერბერტ ჯასპერი, ხოლო მოქმედი პრეზიდენტები - ჰენრი გასტო და ელადიმერ რუსინოვი. რეზოლუცია, რომელსაც ხელს აწერდნენ ივ. ბერიტაშვილი, ჰ. ჯასპერი, ჰ. გასტო და გ. რუსინოვი, და რომელიც ერთხმად მიიღო კოლოქვიუმის დელეგატებმაც, შეიძლება მიჩნეული იქნას IBRO-ს დაბადებად. ორი წლის შემდეგ, 1960 წელს კანადის პარლამენტმა დაამტკიცა თავის ტენის საერთაშორისო ორგანიზაციის დაფუძნება, რომელმაც ბინა დაიდო ვეროპაში, პარიზში.

მოსკოვის კოლოქვიუმის უცხოელი მონაწილეები გაეცნენ საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიურ ინსტიტუტებს არა მარტო მოსკოვში, არამედ გაემგზავრნენ ლენინგრადში, კიევისა და თბილისში, სადაც ესტუმრნენ ღირსშესანიშნაობებს და დაათვალიერეს მრავალი ლაბორატორია, მათ შორის პავლოვის ლაბორატორიები და ინსტიტუტი ლენინგრადში, კიევის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი და ბერიტაშვილის ინსტიტუტი თბილისში. საქართველოს დედაქალაქს ესტუმრნენ მეგუნი, ბრეზიე და რობერტ გალამბოსი. სტუმრები უაღრესად დაინტერესდნენ ინსტიტუტში მიმდინარე სამეცნიერო მუშაობით და ესაუბრნენ თანამშრომლებს კვლევების საერთო პრობლემებზე. მიუხედავად ხანმოკლე ვიზიტისა უცხოელი ფიზიოლოგები იმდენად განიმსჭვალენ უაღრესად თბილი გრძნობით მასპინძლების მიმართ ნანახისა და განცდილის გამო, რომ ძალიან უჭირდათ ახალშექმნილ მეგობრებთან დამშვიდობება.

მრავალი ცნობილი მეცნიერი სწვევია ფიზიოლოგიის ინსტიტუტს თბილისში, მათ შორის სამი ნობე-

ლის პრემიის ლაურეატი რ. გრანიტი, ა. ჰოჯკინი და ბ. კატცი. აგრეთვე ვ. ეიდი, ტ. ბაღლოკი, რ. დოტი, ჰ. გასტო, ჰ. ჰაქსლი, ე. კონორსკი, კ. ლისაკი, მ. მისკინი, ვ. ნაუტა.

ბერიტაშვილის მემკვიდრეობა - ნეიროფიზიოლოგია

როგორც ზეომა აღვნიშნეთ, ბაყაყის ზურგის ტვინის ლოკალური სტრიქნინიზაციის ექსპერიმენტებზე დაყრდნობით, 1910 წელს ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ მოხრის რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი ლოკალიზებულია დორსალური რქის იმ სეგმენტში, რომელშიც შედიან შესაბამისი რეცეპტორული ველიდან გამომავალი სენსორული ბოჭკოები. ეს იყო მისი პირველი შრომა, რომელიც 40 წლის შემდეგ იმავე ექსპერიმენტული სქემით განმეორებული იქნა ოსცილოსკოპის გამოყენებით დორსალური და ვენტრალური რქების ელექტრული პოტენციალების რეგისტრაციისას. ამ ცდებით ბერიტაშვილმა დაამტკიცა მის მიერ ადრე ფორმირებული პრინციპების სისწორე. კერძოდ, 1950 წელს მან აჩვენა, რომ სტრიქნინით მოწამვლის პირობებშიც კი, ერთი სეგმენტის შუამდებარე ნეირონები აიგზნებიან უპირატესად შესაბამისი უკანა ფესვის ბოჭკოებით. სხვა ნეირონებიდან მომავალი ამაგზნებელი იმპულსები ააქტივებენ მოცემულ სეგმენტში მამოძრავებელ ნეირონებს, მაგრამ აქ არსებული შუამდებარე ნეირონების ჩართვის გარეშე.

სპინალური რეზლემსების ცენტრალური კოორდინაცია

ვედენსკის ლაბორატორიაში, შერიგტონის თანადროულად, ბერიტაშვილი იყენებდა სიმიან გაღვანომეტრს ზურგის ტვინის რეფლექსების ცენტრალური კოორდინაციის შესასწავლად, ანტაგონისტურ კუნთებში მოქმედების დენების რეგისტრაციით. 1913-1914 წლებში მან აღმოაჩინა რეციპროკული შეკავების რიტმული ბუნება. ამ ამბავთან დაკავშირებით პროფ. ა. უხტომსკი, მეორე მნიშვნელოვანი პირი ვედენსკის ლაბორატორიაში, - რომელიც ცნობილია, როგორც ზურგისა და თავის ტვინის ცენტრებში ე.წ. „დომინანტის პრინციპის“ ავტორი, ბრძანებდა, რომ „ახალგაზრდა ბერიტოვმა ამ აღმოჩენით გაითქვა სახელი ევროპულ ფიზიოლოგიაში“. ათი წლის შემდეგ, ე. ედრიანმა, ჯ. ფულტონმა და ე. ლიდელმა (1924) დაადასტურეს ეს შედეგები.

1940-იანი წლების ბოლოს ბერიტაშვილმა, მის მოწაფესთან ა. როიტბაკთან ერთად, შეისწავლა, კვლავ ოსცილოსკოპის გამოყენებით, სპინალური რეფლექსები სტრიქინინზაციის პირობებში. მათ აღმოაჩინეს, რომ მაღალი სიხშირით სტიმულაციისას მიღებული მოტორული ფესვის ელექტრული პოტენციალების სწრაფი შემცირება გამოწვეული უნდა იყოს შუამდებარე ნეირონების რეფრაქტორული პერიოდით.

გაცილებით ადრე, ჯერ კიდევ 1912 წელს, უხტომსკიმ შესთავაზა ბერიტაშვილს შეესწავლა რეციპროკული აგზნებისა და შეკავების მოვლენები კატებში, და ორი წლის შემდეგ, როდესაც ბერიტაშვილი დაბრუნდა პოლანდიიდან მაგნუსთან მუშაობის შემდეგ, მათ მოამზადეს შრომა დეცერებრირებულ კატებში ტონური

რეფლექსებისა და კუნთების ელექტრული პოტენცი-
ლების შესახებ. ამას გარდა ბერიტაშიელმა უფრო მე-
ტი წარმატებით განაახლა ექსპერიმენტები კისრისა და
ლაბირინთული ტონური რეფლექსების შესასწავლად.
მან აჩვენა, რომ სხეულის მიმართ კისრის ბრუნვის
დრო, როდესაც აიგზნებიან კისრის კუნთების რეცეპ-
ტორები, და თავის მდგომარეობის ცვლილებისას, რო-
დესაც სტიმულირდებიან ლაბირინთის რეცეპტორები,
ადგილი აქვს მხოლოდ გარკვეული ცენტრების აგზნე-
ბადობის მატებას. 1915 წ. მან დაასკენა, რომ ამ ცენ-
ტრების აგზნებით გამოწვეული ტონური რეფლექსი აღ-
მოცენდება დამატებითი პერიფერიული სტიმულაციის
შედევად. ეს მონაცემები რ. მაგნუსმა შეიტანა თავის
ცნობილ წიგნში 1924 წელს.

1937 წელს, როდესაც შეისწავლიდა ტონურ რეფ-
ლექსებს ზურგის ტვინისა და თავის ტვინის ქერქის
ლოკალური მოწამვლისას, და შერეული (სენსორული
და მოტორული) ნერვული ბოჭკოების სტიმულაციის
და ხანგრძლივობის პარამეტრების ცვლილებისას, ბე-
რიტაშიელმა იპოვა გასაღები რეფლექსური მოქმედების
დინამიკისა და ვარიაბელობის რთული ფენომენის
ასახსნელად. უადრესად მაღალი აგზნებადობის კერის
პირობებში, ამ უბანში არსებული ნეირონები აიგზნები-
ან ცნს-ის სხვა უბნებიდან წამოსული ირადირებული
იმპულსებით.

ზოგადი შეკავება

ბერიტაშიელი ძლიერ იყო დაინტერესებული ზო-
გადი შეკავების პრობლემით. თავის თანამშრომლებთან

ერთად მან უჩვენა, რომ ეს ფენომენი, რომელიც პირველად აღმოაჩინა ივ. სენენოვმა 1862 წელს, შეიძლება გამოწვეული იყოს კანის, სენსორული და ვეგეტატიური ნერვების, ვისცერალური ორგანოებისა და თავის ტვინის ზედაპირის სტიმულაციით. 1928-1943 წლების პერიოდის გამოკვლევებმა, - ისეთი რთული რეფლექტორული აქტებისა, როგორებიცაა კვება ძაღლებში, კიდურებით შემოხვევის რეაქციები ბაყაყებში, თავის კანის გაღიზიანება ბაყაყებსა და ძაღლებში, გამოავლინეს, რომ გარკვეულ მოძრაობით რეაქციებთან ერთად ადგილი აქვს ზოგად შეკაეებას. ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ ზოგადი შეკაეება წარმოადგენს ცნს-ის რეაქციის აუცილებელ კომპონენტს ნებისმიერ გაღიზიანებაზე, ქვეზღურბლოვან გაღიზიანებაზეც კი, გარეგანი პასუხის მიღების თვალსაზრისით. ზოგადი შეკაეების ბიოლოგიური მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ: 1) მოცემული სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანი გაღიზიანების საპასუხოდ აგზნება შემოიფარგლება იმ ნერვული ცენტრებით, რომლებიც განაპირობებენ ცხოველის გარეგან რეაქციას; 2) სუსტი გაღიზიანებისას ზოგადი შეკაეება იცავს ორგანიზმს ენერჯის უსარგებლო ხარჯვისაგან.

ივ. ბერიტაშვილმა და მისმა თანამშრომლებმა დაწვრილებით გამოიკვლიეს, თუ რა პირობებში უნდა ხდებოდეს ზოგადი შეკაეების საუკეთესოდ გამოწვევა, შეისწავლეს ის ნერვული გზები, რომლითაც ხდება თავისა და ზურგის ტვინში შეკაეების გაერცვლება. სხვათაშორის, მათ ისიც დაადგინეს, რომ ზოგად შეკაეებას ზოგადი გაადვილება მოსდევს. სახელდობრ, იმ ნერვულ გზებში, რომლებიც შეკაეებულია, შეკაეების დამთავრების შემდეგ ერთხანს გაადვილებულია აგზნე-

ბის გამოწვევა. ბერიტაშვილის აზრით, ამგზნებელი და შემაკავებელი გავლენები ზურგის ტვინზე უნდა ხორციელდებოდეს ზურგის ტვინის ე.წ. როლანდოს ქულატიინსებური სუბსტანციის მეშვეობით.

1936-1937 წლებში ივ. ბერიტაშვილი, ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ მონაცემებზე დაყრდნობით, მივიდა დასკვნამდე, რომ ზოგადი შეკაება წარმოადგენს ტვინის დეროს იმ სტრუქტურის ფუნქციას, რომელსაც იგი უწოდებდა „ნეიროპილს“. ამასთან, ამ უკანასკნელს შეეძლო ცნს-ზე არა მარტო ზოგადი შემაკავებელი, არამედ ზოგადი ამგზნებელი მოქმედებაც. ამჟამად ეს სტრუქტურა კარგად არის ცნობილი რეტიკულური ფორმაციის სახელწოდებით. სამწუხაროდ, ამ საკითხისადმი მიძღვნილი ბერიტაშვილის ოთხი სტატია გამოქვეყნდა „საბჭოთა“ ჟურნალებში და მსოფლიო ფიზიოლოგიური საზოგადოებისთვის უცნობი დარჩა. 12-13 წლის შემდეგ, ბერიტაშვილისგან დამოუკიდებლად, 1949 წელს პ. მეგუნმა და ჯ. მორუციმ აღმოაჩინეს და დეტალურად აღწერეს ეს მოვლენა.

1941 წელს კატეხში კუნთების ერთხელობრივი რეფლექტორული შეკუმშვების რეგისტრაციისას ბერიტაშვილმა ამერიკელი მკვლევარის ბ. რენშოუსგან დამოუკიდებლად და მის თანადროულად აღწერა ანტიდრომული შეკაების ეფექტი. უფრო მეტიც, აჩვენა რომ ანტიდრომული შეკაება შეიძლება გარეცვლდეს რამდენიმე სეგმენტზე და ზურგის ტვინის ორივე მხარეზეც კი.

ბერიტაშვილმა ფიზიოლოგებიდან პირველმა განსაკუთრებული ყურადღება მიაქცია დენდრიტულ განშტოებებს და 1941 წელს ჩამოაყალიბა მოსაზრება, რომ მოსულ იმპულსებზე საპასუხოდ დენდრიტები გენერი-

რებენ ლოკალურ, არაგავრცელებად დენებს. ამჟამად ეს პრინციპი პირდაპირ არის დამტკიცებული პირამიდული ნეირონების აპიკალური დენდრიტებისათვის.

ჰემისფეროთა ურთიერთობა

ქართველი ფიზიოლოგი ივ. თანხნიშვილი ერთ-ერთი პირველი იყო, რომელმაც ყურადღება მიაქცია მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფეროებს შორის არსებულ ასიმეტრიას (1878). იგი ატარებდა ცდებს ახალშობილ გოჭებზე, ბოცვრებსა და ლეკვებზე და ელექტრულად აღიზიანებდა მარჯვენა და მარცხენა ნახევარსფეროების ფსიქო-მოტორულ ცენტრებს. შედეგად, მან მიიღო განსხვავებული სიძლიერის მამოძრავებელი პასუხები. კერძოდ, მარცხენა ჰემისფეროს ცენტრების სტიმულაცია იწვევდა უფრო ძლიერ რეაქციებს სხეულის საწინააღმდეგო მხარის კიდურებში, ვიდრე მარჯვენა ჰემისფეროს გაღიზიანება. ეს ფაქტი სავარაუდოდ მან დაუკავშირა ადამიანებში არსებულ მარჯვენა ხელის უპირატესობის განვითარებას ბავშვის ზრდასთან ერთად.

მოგვიანებით იგივე საკითხებს შეისწავლიდა ნ. ვედენსკიც. მე-20 საუკუნის დასაწყისში ფ. კიოლერმა მიაგნო საინტერესო გადაწყვეტას ჰემისფეროთა ურთიერთობის შესასწავლად. ცალი თვალით დასწავლილი წიწილები (მეორე თვალი ახვეული პქონდათ), რომლებიც კენკავდნენ მხოლოდ ერთი ფერის ფონზე დაყრილ მარცვლებს, ამას ადვილად ახერხებდნენ მეორე დაუსწავლელი თვალითაც. ეს მითუმატეს საინტერესოა, რადგან ქათმებში ერთი თვალით აღქმული ინფორმაცია მთლიანად პროეცირდება მხოლოდ ერთ ნახევარ-

სფეროში. ამ ცდებით დამკიცდა, რომ ერთი ჰემისფეროდან მეორეში გადადის დასწავლილი ინფორმაცია და რომ გადაცემა უნდა ხორციელდებოდეს ჰემისფერთა შორის დამაკავშირებელი ნერვული ბოჭკოების საშუალებით. ფრინველებში ეს გახლავთ სუპრაოპტიკური კომისურა, ხოლო ძუძუმწოვრებში კორძიანი სხეული.

ივ. პავლოვის ლაბორატორიაში 1924 წელს კ. ბიკოვა (1886-1959 წწ.) და ა. სპერანსკიმ (1888-1961 წწ.) პირველად გადაჭრეს კორძიანი სხეული, რათა შეესწავლათ შეიცვლებოდა თუ არა ამის შედეგად ძაღლების ტაქტილური პირობითი რეფლექსები, გამომუშავებული მხოლოდ სხეულის ერთ მხარეს. მათ ნახეს, რომ ასეთი რეფლექსების გადატანა სხეულის მეორე მხარეს არ ხდებოდა, ამასთან დარღვეული იყო ცხოველთა სივრცითი ორიენტაცია ბგერით და მხედველობით სიგნალებზე. ეს ის ბიკოვია, რომელმაც უკვე აკადემიკოსის რანგში, 1950-იანი წლების დასაწყისში, ბრალი დასდო ბერიტაშიელსა და სხვა ცნობილ მეცნიერებს ე.წ. „ანტიპავლოვიზმში“ და ითხოვდა მათ მოკვეთას მეცნიერებიდან და გადასახლებას.

აქ არ შეიძლება არ გავიხსენოთ ივ. ბერიტაშიელისა და მისი თანამშრომლის ნინო ჭიჭინაძის (1896-1972 წწ.) მიერ 1930-იანი წლების მე-2 ნახევარში კიოლერის მეთოდით ჩატარებული უაღრესად მახვილგონივრული ექსპერიმენტები, რომლებიც ეძღვნებოდა მეხსიერების კვალის გადატანას თავის ტვინის ერთი ნახევარსფეროდან მეორეში. მტრედებს უხვევდნენ ერთ-ერთ თვალს და მეორე თვალზე გამოუმუშავებდნენ პირობით, მოძრაობით-კვებით რეფლექსს მხედველობით გამღიზიანებელზე. აღმოჩნდა, რომ მოძრაობით-კვებითი

რეაქცია ადვილად აღმოცენდებოდა მეორე, „დაუსწავლელი“ თვალის სტიმულაციითაც, თუკი შენარჩუნებული იყო სუპრაოპტიკური კომისურა. როგორც აღვნიშნეთ, იგი შედგება ნერვული ბოჭოკების გროვისგან, რომელიც აკავშირებს მარცხენა და მარჯვენა ნახევარსფეროებს და წარმოადგენს კორძიანი სხეულის პომოლოგს ცხოველებისთვის. ნახევარსფეროების დამაკავშირებელი კომისურის გადაჭრისას მეორე, დაუსწავლელი თვალის მხედველობითი გაღიზიანება აღარ იწვევდა პირველ თვალზე გამომუშავებული რეფლექსის აღმოცენებას. ე.ი. ჰემისფეროთა შორის ყოველგვარი ურთიერთქმედება შეწყდა. ჩვენდა სამწუხაროდ, მხოლოდ უნდა ვივარაულოდ, რომ მეორე მსოფლიო ომის დაწყების გამო და ომის შემდეგაც ბერიტაშვილსა და ჭიჭინაძეს ამ მიმართულებით მუშაობა აღარ გაუგრძელებიათ.

სანაცვლოდ, ცნობილი ამერიკელი მეცნიერის კარლ სპენსერ ლეშლის (1890-1958 წწ.) ახალგაზრდა თანამშრომლებმა ჯ. ლივინმა და რ. სპერიმ ინტენსიური მუშაობა დაიწყეს ამ თემაზე, მოტივირებული იყვნენ რა კიოლერისა და ბერიტაშვილი-ჭიჭინაძის შრომებით. როგორც ჩანს, ბერიტაშვილს გაგზავნილი ჰქონდა თავისი სტატიების ამონაბეჭდები, ერთ-ერთი გერმანულ ენაზე, ლეშლისათვის, რადგან ამერიკელი მეცნიერები მათ ციტირებას ახდენენ. იმ დროისათვის ჯერ კიდევ ცნობილი არ იყო თავის ტვინის ნახევარსფეროებს შორის დამაკავშირებელი ნერვული გზების ფუნქციები და მათი მნიშვნელობა. 1950-იანი წლებიდან მეცნიერები ინტენსიურად დაინტერესდნენ ამ პრობლემით. ქართველი სწავლულების აღმოჩენიდან 20 წლის შემდეგ როჯერ სპერიმ დაადასტურა კატეგორია, რომ

კორდიანი სხეულის გადაჭრის შემდეგ ერთი ჰემისფეროსთვის წარდგენილი მხედველობითი ინფორმაცია სრულიად მიუწვდომელია მეორესთვის. მოგვიანებით, 1981 წელს რ. სპერის ნობელის პრემია მიენიჭა თავის ტვინის ჰემისფეროთა ფუნქციური სპეციალიზაციის საკითხების შესწავლისათვის.

ბერიტაშვილის მემკვიდრეობა - ძევათმეცნიერება

1920-იანი წლების დასასრულიდან ივ. ბერიტაშვილი სწავლობდა პირობითი რეფლექსების გამომუშავებას ბექტერევისა და პავლოვის მეთოდებით. მაგრამ სულ მალე იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ ცხოველთა ქცევა და საზოგადოდ ფსიქიკური მოქმედება ვერ აიხსნება მხოლოდ პირობით-რეფლექსური მოქმედებით, ან უპირობო და პირობით რეფლექსთა უწყვეტი ჯაჭვი. ბერიტაშვილმა შემოიტანა სრულიად ახალი ექსპერიმენტული მიდგომა, რომელიც მდგომარეობდა ცხოველთა თავისუფალ მოძრაობაში. პავლოვისგან განსხვავებით, მან უარყო ექსპერიმენტული ცხოველის (ძაღვის) სპეციალურ სადგარში მოთავსება და დააკვირდა ცხოველთა (კურდღელი, კატა, ძაღლი, მაიმუნი) ქცევას შეუზღუდავი ლოკომოციის პირობებში - ფართო ექსპერიმენტულ ოთახში. ეს იყო ძალიან კარგი და თამამი მიდგომა, რადგანაც ის იძლეოდა შესაძლებლობას უფრო ბუნებრივ პირობებში მომხდარიყო შექნილ რეფლექსთა და ზოგადად ქცევის შესწავლა. ამ განსაკუთრებული მეთოდით ბერიტაშვილმა მნიშვნელოვანი წვლილი შეიტანა ცხოველთა ქცევის შესწავლის დარგში - ქცევათმეცნიერებაში.

როგორც ზევით იყო აღნიშნული, ჯერ კიდევ ოდესაში მუშაობისას ივ. ბერიტაშვილი დაინტერესდა ცხოველთა პირობით-რეფლექსური მოქმედების კანონზომიერებათა შესწავლით. ამისთვის მან პავლოვისგან განსხვავებული, ბექტერევის მეთოდი გამოიყენა. პავლოვი და მისი მიმდევრები შეისწავლიდნენ ძაღლის პირობით-სანერწყვე რეფლექსებს. ამ დროს ცხოველს სპეციალურ ბგერაგაუმტარ კაბინაში ათავსებდნენ, რათა მასზე არ ემოქმედა სხვადასხვა გარეშე გამღიზიანებელს მაგ. ქუჩისა თუ ეზოს ხმაურს. სხვათა შორის ამ მიზნით პავლოვმა ე.წ. „სიჩუმის კოშკიც“ ააგებინა პეტერბურგის მახლობლად, სოფელ კოლტუშოში. **პავლოვისგან განსხვავებით, ბერიტაშვილმა** საკვლევად პირობით-მოძრაობითი რეფლექსების შესწავლა არჩია. იგი ძაღლს არ ამყოფებდა გარეშე ხმაურისგან იზოლირებულად, არამედ პირიქით, ცდილობდა ცხოველი მაქსიმალურად ჩაეყენებინა ბუნებრივ პირობებში. ამ გზით ბერიტაშვილმა შეისწავლა ე.წ. დაცვით-მამოძრავებელი პირობითი რეფლექსები. სახელდობრ, კიდურის მტკივნეულ გაღიზიანებას იგი „აუღლებდა“ ამა თუ იმ ე.წ. „ინდიფერენტულ“ გამღიზიანებელს (მაგ, ტონი, სინათლე). ამ ცდებით ბერიტაშვილმა დაამტკიცა, რომ პირობით-მოძრაობითი რეფლექსების გამომწვევა მიმდინარეობს იგივე კანონზომიერებით, როგორც ეს პავლოვმა აღწერა პირობით-სანერწყვე რეფლექსებისათვის. ამასთან, უაღრესად საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ბერიტაშვილმა აღმოაჩინა ზოგიერთი ისეთი კანონზომიერება, რომელიც მანამდე არ იყო აღწერილი. კერძოდ, მან **პირველმა განაცხადა** სათანადო ექსპერიმენტულ

შედევებზე დაყრდნობით, რომ თავის ტვინში დროებითი ნერვული კავშირები ყალიბდება არა მარტო ერთი მიმართულებით - პირობითი გამლიზიანებლის მიმდებარე კერიდან უპირობო გამლიზიანებლის მიმდებარე კერამდე, როგორც ეს პავლოვმა აღმოაჩინა მანამდე, - არამედ საპირისპირო მიმართულებითაც, - უპირობო გამლიზიანებლის მიმდებარე კერიდან პირობითი გამლიზიანებლის მიმდებარე კერამდე. მოგვიანებით ბერიტაშვილის ეს **დებულება, დროებითი კავშირების ორმხრივი მიმართულებით განვითარების შესახებ**, მრავალმა მეცნიერმა დაამტკიცა. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ერთ-ერთი პირველთაგანი, ვინც ბერიტაშვილის აღნიშნული დებულება აღიარა, თავად პავლოვი იყო.

ივ. ბერიტაშვილმა აღწერა აგრეთვე ე.წ. **„ფექტორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის“ ფენომენი**, რის შემწევეც ნერწყვის გამოყოფის პირობითი რეფლექსის შესწავლისას თითქმის შეუძლებელია. მისი დაკვირვებით აღმოჩნდა, რომ თუ ერთი რომელიმე კიდური მტკივნეულად ღიზიანდება, ამ გაღიზიანებას მოსდევს მეტად ფართო, ანუ გენერალიზებული პასუხი, კერძოდ, ძალიან ამ დროს ამოძრავებს არა მარტო გაღიზიანებულ კიდურს, არამედ გაუღიზიანებელ კიდურებსაც, ამოძრავებს თავსაც და ტანსაც, თან მოუსვენრობს, ყმუის. იგივე გამლიზიანებლის მრავალგზის განმეორების შემთხვევაში, სტიმულის საპასუხოდ შეზღუდული რეაქციები სულ უფრო და უფრო დიფერენცირებულად აღმოცენდება, ე.ი. ცხოველი აღარ ყმუის და აღარც მოუსვენრობს, შემდეგ წყვეტს ტანის მოძრაობას, გაუღიზიანებელი კიდურების მოძრაობას, და ბოლოს მოხდება ისე, რომ მხოლოდ გაღიზიანებული კიდური ამოძრავდება; ამრიგად, ხდება გენერალიზებული

რეაქციის თანდათან დახვეწა და გადასვლა მოძრაობათა დიფერენცირებაში. ამ მოვლენას ბერიტაშვილმა ეფექტორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის ფენომენი უწოდა. სახელწოდება „ეფექტორული“ იმაზე მიუთითებს, რომ საქმე გვაქვს ეფექტორის, ანუ შემსრულებელი ორგანოს (სტიმულირებული კიდურის) მოქმედების დიფერენცირებასთან. მანამდე კი პავლოვს დეტალურად ჰქონდა გამოკვლეული ე.წ. „სენსორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის“ ანუ პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის ტერმინოლოგიით „*რეცეპტორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის*“ მოვლენა (რ.ს.) ე.ი. თავდაპირველად პირობითი რეფლექსი გამოიშავედბა არა მარტო იმ გამღიზიანებელზე, რომელზედაც ხდება პირობითი რეაქციის გამომუშავება, არამედ სხვა, მსგავს სტიმულებზეც (მაგ, სხვადასხვა სიმაღლის ტონები).

კიდევ ერთი ფენომენი, რომლის აღმოჩენითაც გაამდიდრა ბერიტაშვილმა პავლოვის თეორია „უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ“, იყო თავის ტვინის ფუნქციონირების ე.წ. „**სინთეზური მოქმედების**“ უნარი, განსვავებით ე.წ. „ანალიზური მოქმედებისგან“. პავლოვის თეორიულ განზოგადებათა ერთ-ერთ მთავარ დებულებას წარმოადგენს თავის ტვინის ქერქის თვისება, მოახდინოს სხვადასხვა გამღიზიანებელთა ურთიერთისგან განსხვავება, გამორჩევა, დიფერენციაცია, ანუ ანალიზი. ბერიტაშვილმა კი ითავა თავის ტვინის სინთეზის უნარის გამოკვლევა. ამ რთული ფუნქციის გამოსავლენად, ბერიტაშვილი და მისი მოწაფეები სხვადასხვა კლასის უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებს გამოუმუშავებდნენ პირობით რეფლექსებს რთულ, კომპლექსურ სტიმულებზე. მრავალნაირი ცდების შედეგთა

ანალიზით ბერიტაშვილი იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ კომპლექსური გამლიზიანებლის მოქმედება არ შეიძლება განხილული იქნას, როგორც კომპლექსში შემავალი ცალკეული კომპონენტთა მოქმედების უბრალო ჯამი. თავის ტვინი აწარმოებს კომპონენტების გამთლიანებას, სინთეზს. კომპლექსურ გამლიზიანებელზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისას საბოლოოდ დგება ისეთი მომენტი, როდესაც პირობით რეფლექსს გამოიწვევს მხოლოდ და მხოლოდ სიგნალად აღებული კომპლექსური ბგერა და არა მასში შემავალი ერთი ან რამდენიმე კომპონენტი. უფრო მეტიც, თუ ამ კომპლექსს გამოაკლდა ერთი ან რამდენიმე ბგერა, იგი პირობით რეაქციას აღარ გამოიწვევს.

ამ ექსპერიმენტული ფაქტებით ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ კომპლექსურ გამლიზიანებელზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისას დროებითი ნერვული კავშირები ვითარდება ისეთ ნერვულ უჯრედებთან, რომლებიც მხოლოდ და მხოლოდ კომპლექსური სტიმულით ამოქმედდებიან; ანუ თავის ტვინში ჩნდება ისეთი ნერვული კერა, რომელსაც კომპლექსური გამლიზიანებელი ამოქმედებს. ამრიგად, საბუთდება თავის ტვინის სინთეზური ფუნქცია, რომელიც ბერიტაშვილის შემდეგ მრავალმა ფიზიოლოგმა დაასაბუთა.

ბერიტაშვილის მემკვიდრეობა - ფსიქონერვული ძეგვა

თავისუფალი მოძრაობის მეთოდით პირობითი რეფლექსების შესწავლისას, ბერიტაშვილი წააწყდა მოვლენებს, რომელთა ახსნა ან აღწერა შეუძლებელი იყო მხოლოდ პირობითი რეფლექსებით. მაგ, თუკი

ცხოველი მოცემულ ადგილას მხოლოდ ერთხელ მიიღებდა საკვებს, იმავე ან მეორე დღეს იგი თავად გარბოდა იმავე ადგილისკენ გაღიზიანების გარეშე. ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ უმაღლეს ხერხემლიანებს საკვების აღქმისას წარმოექმნებათ „ხატი“ საკვებსა და მის ადგილმდებარეობის შესახებ. ეს ხატი რეპროდუცირდება, როდესაც ცხოველი აღმოჩნდება იგივე ადგილმდებარეობაში; უფრო მეტიც, მოგვიანებით ცხოველი იქცევა ისეთნაირადვე (დაყნოსვა და სხვა ქცევითი გამოვლინებანი), როდესაც იგი უბრუნდება იმ ადგილს, სადაც პირველად აღმოაჩინა საკვები. ეს საორიენტაციო ან კვლევითი ხატით წარმართული ქცევა სავარაუდოდ უნდა წარმოადგენდეს ობიექტის (საკვებურის) ხატის პროექციას, რომელიც ცხოველმა შეიცნო გარემოში, სადაც პირველად მიიღო საკვები. ასეთ ხატი-რეგულირებად, ხატი-წარმართულ ქცევას ბერიტაშვილმა ფსიქონერვული, ან ხატისმიერი ქცევა უწოდა. 1932-1936 წლებში მან ჩამოაყალიბა თავისი დოქტრინის ფუნდამენტური პრინციპები: 1) ნეირონულ ანსამბლებს გააჩნიათ გარემოს ელემენტების ინტეგრაციის უნარი ერთ მოლიან გამოცდილებაში, ანუ გარემოს ინტეგრაცია ხატში. ამისთვის საკმარისია, რომ ცხოველმა მხოლოდ ერთხელ შეიცნოს გარემოს „სცენა“, რომლის ხატიც რეპროდუცირდება კვირებისა და თვეების შემდგეგაც; 2) დროებითი კავშირები ფსიქონერვულ წრეებსა, ქერქისა და ქერქქვეშა მოტორულ ცენტრებს შორის ინტეგრირდებიან იმ შედეგით, რომ ხატი წარმართული ქცევა ადვილად ავტომატიზდება; 3) ფსიქონერვული ქცევა განსაზღვრავს ცხოველის ძირითად ქცევას, და ზოგიერთ შემთხვევაში თრგუნავს პირობით- და უპირობო რეფლექსურ ქცევას. მორფოლოგიურ მონაცემებ-

ზე დაყრდნობით, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ თავის ტვინის ქერქის III და IV შრეებში არსებული მოკლე აქსონიან ვარსკვლავისებურ ნეირონებს უნდა გააჩნდეთ განსაკუთრებული ფუნქცია ფსიქონერველ მოქმედებაში.

ბერიტაშვილმა თავისი თეორია სრულად ჩამოაყალიბა მონოგრაფიაში „Об основных формах нервной и психонервной деятельности“, რომელშიც უარყოფითი გამოძახილი ჰქონდა პავლოვის სკოლის მხრიდან. ბერიტაშვილის დასკვნა, რომ ფსიქონერველი მოქმედება პრინციპულად განსხვავდება პირობითი რეფლექსებისგან, გახდა განსაკუთრებული მიზეზი საბოლოო კონფონტაციისთვის რუსი ფიზიოლოგების მხრიდან. ბერიტაშვილის თანახმად, პირობით-რეფლექსური ქცევის ნერველ საფუძვლებთან შედარებით, ფსიქონერველი ქცევის ნერველი სუბსტრატი განსხვავდება მორფოლოგიური თავისებურებებით. სენსორული, ვარსკვლავისებური ფორმის ინტერნეირონები არ უნდა უზრუნველყოფდნენ დახურული ნერველი წრეების ჩამოყალიბებას კლასიკური პირობითი რეფლექსების წარმოქმნისას. იმდენად, რამდენადაც ქერქული ნეირონების ფუნქციური სისტემა, რომელიც წარმოქმნის ხატს ყალიბდება პირველი აღქმის დროს, ხოლო პირობითი რეფლექსის ფორმირება საჭიროებს განმეორებით განმტკიცებებს, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ პირობითი რეფლექსის სწრაფი განვითარების სიძნელე დაკავშირებულია საპროექციო პირამიდული ნეირონების განსაკუთრებულ თავისებურებებთან.

აღნიშნული განსხვავება ბერიტაშვილის მოსაზრებასა და პავლოვის სკოლის წარმომადგენლებს შორის გახდა საფუძველი ბერიტაშვილის „ანტიპავლოვისტად“

გამოცხადებისა. ეს მოხდა 1950 წელს მოსკოვში საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიისა და სამედიცინო აკადემიის ერთობლივ სესიაზე, რომელიც მიედგინა აკადემიკოს ივ. პავლოვის ფიზიოლოგიურ კონცეფციებსა და სამეცნიერო მემკვიდრეობას. ბერიტაშვილი, პროფესორებთან ლ.ორბელთან, პ. ანოხინთან, ა. სპერანსკისთან, ლ. შტერნთან, ნ. როჟანსკისთან და სხვა გამოჩენილ მეცნიერებთან ერთად გამოცხადდა „პავლოვის მოძღვრების მტრად“. მნიშვნელოვანია, რომ ერთ-ერთმა გამომსვლელთა ბერიტაშვილს უწოდა საბჭოთა კავშირის იდეოლოგიური და პოლიტიკური მტერი, რომელიც უცხადებს სოლიდარობას აშშ-ს რეაქციონერ მეცნიერებს, რომელთაც სურთ ატომური ბომბების ჩამოგდება საბჭოთა ქალაქებზე. ყოველივე ეს იყო შედეგი მეცნიერების პოლიტიზაციისა და მეცნიერებაზე სახელმწიფო კონტროლის სისტემის დამყარებისა, უნიჭო, „წითელი“ კომუნისტი მეცნიერებისა საბჭოთა კავშირის კომპარტიის ლიდერებთან კავშირში. ამის შედეგად ბერიტაშვილი გადააყენეს ინსტიტუტის დირექტორის თანამდებობიდან და აუკრძალეს სამეცნიერო მოღვაწეობა. ის ჩამოშორდა ლაბორატორიაში კვლევით მუშაობას, ხოლო მის თანამშრომლებსა და მოწაფეებს ეშინოდათ მასთან სახლში მისვლა. მაგრამ ბერიტაშვილს არ შეეძლო უქმად ყოფნა. მან დაიწყო საქართველოში ბიოლოგიური აზროვნების განვითარების შესწავლა უძველეს ქართულ ხელნაწერებში. ეს სრულიადნ დაძაბვისათვის იყო მისი პიროვნებისთვის. იგი ინტენსიურად მუშაობდა არქივებსა და ბიბლიოთეკებში. ბერიტაშვილის ცხოვრების ეს პერიოდი დაგვირგვინდა წიგნით „მოძღვრება ადამიანის ბუნების შესახებ საქართველოს უძველესი დროიდან მე-14 საუ-

კუნემდე“, რომელიც თბილისში ქართულად გამოიცა 1957 წელს, ხოლო რუსულად - 1961 წელს.

საბედნიეროდ, სტალინის გარდაცვალების შემდეგ, ე.წ. „დათბობის“ პერიოდისთვის, 1955 წელს ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა საკავშირო ყრილობამ, ხოლო შემდეგ საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის პრეზიდიუმმა დაგმო და უარყოფითად შეაფასა 1950-1953 წწ. პერიოდის ყველა რეზოლუცია და გადაწყვეტილება. უკლებლივ ყველა, ერთ დროს მტრად შერაცხული, რეპრესირებული მეცნიერი ხელახლა დაუბრუნდა თავის სამუშაოს. ივ. ბერიტაშვილი არჩეული იქნა ცხოველთა ქცევის განყოფილების გამგედ და ინსტიტუტის სამეცნიერო საბჭოს თავმჯდომარედ.

სივრცითი ორიენტაცია

ინსტიტუტში დაბრუნების შემდეგ ბერიტაშვილმა ყურადღება მიაპყრო სივრცითი ორიენტაციის პრობლემებს უმაღლეს ხერხემლიანებში, ბავშვებსა და მოზრდილებში. გარემოს სივრცითი ორიენტაცია ელინდება აღქმული ობიექტის მდგომარეობის პროეცირების ან ლოკალიზაციის უნარში საკუთარ თავთან და/ან სხვა გარეშე ობიექტებთან. ბერიტაშვილმა დაადგინა, რომ ზოგიერთი ტიპის რეცეპტორი ჩართულია სივრცითი ორიენტაციის წარმოსახვაში, მაგრამ მხოლოდ მხედველობითი, სმენითი და ლაბირინთის რეცეპტორების სტიმულაციას შეუძლია გარეგანი ობიექტების სივრცითი განლაგების წარმოსახვის გამოწვევა და მათი სივრცითი კავშირების განსაზღვრა ცხოველის ადგილმდუ-

ბარუობასთან. მახვილგონივრული ექსპერიმენტებით მან უჩვენა, რომ ცხოველის ლოკომოციის დროს ლაბირინთული რეცეპტორების გაღიზიანება ძალიან მნიშვნელოვანია გარემოში სივრცითი ორიენტაციისთვის და რომ კუნთებისა და მყესების პროპიროცეპტული აგზნება არ მონაწილეობს ცხოველის მიერ განვლილი გზის ხატის წარმოქმნაში. მაგრამ მარშრუტის განმეორებითი გავლისას ამ რეცეპტორების სტიმულაცია გადაიქცევა პირობით სიგნალად მოძრაობისათვის, რომელიც შემდეგ ავტომატურად მოქმედებს, როგორც პირობითი რეფლექსების უწყვეტი ჯაჭვი.

სივრცითი ორიენტაციისათვის შიგნითა ყურის ლაბირინთის, ანუ წონასწორობის რეცეპტორების მნიშვნელობის განსაზღვრისათვის ბერიტაშვილმა უაღრესად მახვილგონივრული ექსპერიმენტები ჩაატარა. იგი კარდახურულ გალიაში სვამდა თვალეხვეულ ძაღლს ან კატას, რათა ცხოველს არ დაენახა საკვებურის ადგილსამყოფელი. ამასთან, კუნთებისა და მყესების რეცეპტორთა (პროპიოცეპტორთა) უშუალო მონაწილეობის გამოსათიშად გალიაში მყოფ ცხოველს ექსპერიმენტატორი გადაადგილებდა სხვადასხვა მიმართულებით. ამის შემდეგ გალიას იატაკზე დადგამდნენ, ცხოველს გამოუშვებდნენ საკვების მისაღებად, კვლავ გალიაში ჩასვამდნენ და საწყის ადგილზე წაიყვანდნენ. საკმარისი იყო ცხოველი ასეთი მეთოდით ერთი-ორჯერ წაეყვანათ საჭმლის ადგილსამყოფელისკენ, რათა მას თავადვე შეუცდომლად მიეგნო გზა საკვებურისკენ. ასეთი მარტივი ცდით გამოირკვა, რომ იმ შემთხვევაშიც, როდესაც მხედველობა გამოთიშულია (თვალეხვეულია ცხოველი), კიდურების კუნთებიც არ მონაწილეობენ გადაადგილებაში (ცხოველი გალიით გადაჰ-

ყავთ) და ყნოსვაც გამოთიშულია, ძაღლი ან კატა მშვენივრად ახდენს სივრცეში ორიენტაციას და ზუსტად აგნებს გზას საკვებურისკენ.

შემდეგ, სპეციალური ცდებით დადგინდა, რომ ორივე ყურის ლაბირინთის დაზიანებისას ცხოველი ვედარ ახერხებდა საკვებურის მიგნებას და უმწეოდ დაუხეტებოდა ექსპერიმენტულ ოთახში. ასეთი შესანიშნავად გააზრებული ცდებით დამტკიცდა წონასწორობის რეცეპტორების მნიშვნელობა ცხოველთა სივრცით ორიენტაციაში. ძაღლებსა და კატებში სხვადასხვა ქერქული უბნების ექსტირპაციის ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ სუპრასილვიური ხვეულის წინა ნახევარი პასუხისმგებელია სივრცით ორიენტაციაზე ლაბირინთული და სმენითი სტიმულაციის შემთხვევებში. ახლახანს უცხოელმა მეცნიერებმა თანამედროვე ექსპერიმენტული მეთოდებით დაადასტურეს ვირთაგვებისთვის და ადამიანებისთვის ბერიტაშილის მიერ ჯერ კიდევ 50 წლის წინ მიღებული შედეგები და ის დაუკავშირეს თავის ტვინის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან სტრუქტურას - პიპოკამპს.

ივ. ბერიტაშილისა და მისი თანამშრომლების მიერ ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ მოზარდთა ონტოგენეზში სივრცითი წარმოსახვები (ხატები) პირველად წარმოიქმნება მხედველობითი აღქმისათვის, შემდეგ ვესტიბულური, და ბოლოს, სმენითი აღქმისათვის. ბრმა ადამიანებში სპეციალურმა სივრცითი ორიენტაციის გამოკვლევებმა უჩვენეს, რომ მათ გააჩნიათ მანძილზე წინაღობების შეფასების უნარი სახის მიდამოში, რადგანაც კანის რეცეპტორების სტიმულაცია იწვევს სახის კუნთების პირობით რეფლექსურ შეკუმშვას. ეს გამოკვლევები ჩართული იქნა ბერიტაში-

ლის წიგნში „О нервных механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных“ (Бериташвили, 1959).

ემოციების შესწავლა

ბერიტაშვილი იყო პირველი საბჭოთა კავშირში, რომელიც შეისწავლიდა ემოციების ფუნდამენტურ ფიზიოლოგიურ საფუძვლებს 1950-1965 წლებში. ქერქული ექსტირპაციისა და ქერქვეშა სტრუქტურების დაზიანების მეთოდებით, და ამ სტრუქტურების ელექტრული სტიმულაციით ცხოველთა თავისუფალი მოძრაობის პირობებში, მან აღმოაჩინა, რომ თავის ტვინის ძველი ქერქი, ანუ პალეოკორტექსი წარმოადგენს ძირითად სუბსტრატს ემოციური რეაქციებისთვის. აქ ხდება ტკივილის, შიმშილის, შიშის, გააფთრების შეგრძნება და ამავე დროს ახალი ქერქი, ანუ ნეოკორტექსი ჩართულია ემოციური რეაქციების რეგულაციაში. ამის შემდგომ, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ ქცევის ორგანიზაცია, მისი შინაგანი ემოციური შეგრძნებებითა და გარეგანი გამოვლინებებით, უნდა აღიქვებოდეს ლიმბურ სისტემაში. ნეოკორტექსი წარმოქმნის მათ ხატებს გარეგანი სამყაროს არეკვლით და მრავალი თანშობილი და შექენილი ნეირონული კავშირებით რთავს ლიმბური სისტემის მექანიზმებს, რაც განაპირობებს ორგანიზმის ადაპტაციას ცვლადი გარემომცველი პირობების მიმართ.

მეხსიერების პრობლემა

ბერიტაშვილმა ცხოვრების უკანასკნელი პერიოდი მიუძღვნა მეხსიერების შესწავლას. მან ხერხემლიან ცხოველთა მეხსიერება დაჰყო 3 ტიპად: **1. ხატისმიერი, 2. ემოციური, 3. პირობით-რეფლექსური.** იგი ხატისმიერ მეხსიერებას სწავლობდა დაყოვნებული რეაქციების მეტოდით ცხოველთა თავისუფალი მოძრაობის პირობებში. ბერიტაშვილმა თავის თანამშრომლებთან ერთად განახორციელა ხატისმიერი მეხსიერების ფილოგენეზის ფუნდამენტური გამოკვლევა და აღმოაჩინა, რომ თევზებს, ამფიბიებსა და რეპტილიებს მხოლოდ ხატის ხანმოკლე მეხსიერება უყალიბდებათ, მაშინ როცა ფრინველებს (ქათმები, მტრედები) მასთან ერთად ხატის ხანგრძლივი მეხსიერებაც უნვითარდებათ.

ფილოგენეზური განვითარებისას თევზიდან მაიმუზნამდე, ხანმოკლე მეხსიერება გრძელდება თევზისთვის რამდენიმე წამს, ხოლო უმაღლესი ხერხემლიანებისთვის რამდენიმე ათეულ წუთს. ხანგრძლივი მეხსიერება აღწევს ფრინველისთვის რამდენიმე წუთს, ხოლო ძაღლებისა და მაიმუნებისთვის რამდენიმე თვეს. ბერიტაშვილის თანახმად, ყველა ხერხემლიანისთვის ხატისმიერი მეხსიერება არის წინა ტვინის აქტიობის შედეგი; ქერქის განვითარებასთან ერთად, ხატისმიერი მეხსიერება გადაიქცევა სულ უფრო მნიშვნელოვან ფუნქციად. მაგ, პრორეალური ხვეულის ასოციური უბნები და საფეთქლის წილი თამაშობენ გადამწვევტ როლს შეცნობილი ობიექტების ხატების შენახვაში. ბერიტაშვილს მიაჩნდა, რომ ხატისმიერი მეხსიერების სუბსტრატს უნდა წარმოადგენდეს ნერვული წრეები პრორეალური

ხეუელსა, მხედველობით ქერქსა, ქვედა საფეთქლის წილის ქერქსა და ჰიპოკამპს შორის.

მეხსიერების თანამედროვე თეორიების კონტექსტში ბერიტაშვილის ხატისმიერი მეხსიერება შეესაბამება დასავლელი მეცნიერების დეფინიციებს, როგორებიცაა ლ. სქუირის „დეკლარაციული მეხსიერება“, „ეკენდელის „ჭეშმარიტი მეხსიერება“, პ. გოლდმან-რაკინის „შინაგანი წარმოდგენა“, და ჯ. ოკიფის „კოგნიტიური რუქა“.

მეხსიერების რთული პრობლემის ამოსახსნელად ბერიტაშვილი ფიზიოლოგიურ მეთოდებთან ერთად ფართოდ იყენებდა პისტოლოგიურ და ბიოქიმიურ მეთოდებს. ცნობილი შვედი ბიოქიმიკოსის პ. ჰიდენის თანადროულად ბერიტაშვილმა დიდი ყურადღება მიაქცია მეხსიერების პრობლემის მოლეკულურ ასპექტებს. მისი თანამშრომლის პროფ. პ. ქომეთიანის მონაცემებზე დაყრდნობით მან გამოთქვა მოსაზრება, რომ ხატისმიერ მეხსიერებაში საკვების ადგილმდებარეობის ხანგრძლივი დროით შენარჩუნება განპირობებული უნდა იყოს ცილების მოლეკულური და სუბმოლეკულური ცვლილებებით ნეირონების პოსტსინაპსურ უბანში. ეს ახლად სინთეზირებული ცილები უნდა მოქმედებდნენ პოსტსინაფსურ მემბრანაზე და ხელს უწყობდნენ იმპულსების გაერცვლების გაადვილებას ამ უბანში. ეს პროცესი შეიძლება გრძელდებოდეს დღეებისა და კვირების განმავლობაში და ამდენად, ქმნიდეს პირობებს ხანგრძლივი მეხსიერებისთვის. დღეს ამ საკითხების შესწავლა თანამედროვე ნეირომეცნიერების ერთ-ერთ მთავარ მიმართულებას წარმოადგენს, რისი დადასტურებაც გახლდათ ამერიკელი მეცნიერისთვის ერიკ კენდელისთვის 2000 წელს ნობელის პრემიის მინიჭება

მეხსიერების მოლეკულური ასპექტების გარკვევისათვის.

ბერიტაშვილის მეხსიერების პრობლემისადმი მიძღვნილი წიგნი „Память позвоночных животных: ее характеристика и происхождение“ პირველად გამოქვეყნდა თბილისში რუსულად 1968 წელს. სამი წლის შემდეგ იგი გადათარგმნილი იქნა ინგლისურად ჰარვარდის უნივერსიტეტის პროფ. ჯონ ბარლოუს მიერ და გამოქვეყნდა ნიუ-იორკში. მეორე, გადამუშავებული და გაფართოებული გამოცემა გამოვიდა მოსკოვში (Бериташвили, 1974).

ბერიტაშვილის ხატისმიერი მეხსიერების დოქტრინასთან დაკავშირებით, მსურს მოვიყვანო ცნობილი კანადელი ფსიქოლოგის დონალდ ჰების ციტატა: „ჩემთვის უადრესად სასიამოვნოა პატივი მივაგო ბერიტაშვილის ფართო და ფუნდამენტურად მნიშვნელოვან შრომას, მიძღვნილს ქცევის ფიზიოლოგიისა და ფსიქოლოგიისადმი. როგორც ამ შრომის ნაწილი, მან უჩვენა ხატის კონცეფციის მნიშვნელობა ცხოველთა ქცევის ანალიზისა და გარკვევისათვის. სრულიად ცხადია, რომ იგი ასევე მიესადაგება ადამიანის ქცევასაც, და შეიძლება კიდევ უფრო მეტადაც“.

სიცოცხლის უკანასკნელ წლებში ბერიტაშვილმა გამოთქვა მოსაზრება, რომ ცხოველთა რთული, მიზანმიმართული ქცევისთვის დამახასიათებელი რაციონალური მოქმედების საფუძველს წარმოადგენს მეხსიერებაში შენახული გარემოს ხატი, და რომ ცხოველები მასზე დაყრდნობით აგებენ საკუთარი მიზნების მიღწევის გზებს.

მოღვაწეობა ქუთაისში

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის (1930) შემდეგ, საქართველოს სსრ ცენტრალური აღმასრულებელი კომიტეტის დადგენილების საფუძველზე, განათლების სახალხო კომისრის 1933 წლის 8 იანვრის დადგენილებით, თბილისის უნივერსიტეტის ბაზაზე შექმნილი პედაგოგიური ინსტიტუტი გადაყვანილ იქნა ქ. ქუთაისში. პირველი რიგის ამოცანას წარმოადგენდა პროფესორ-მასწავლებელთა კადრებით ინსტიტუტის დაკომპლექტების საკითხის მოგვარება. ამ მიზნით ქუთაისში წამოსვლაზე თანხმობა განაცხადეს ქართული მეცნიერული ელიტის ცნობილმა წარმომადგენლებმა: გიორგი ახვლედიანმა, ანდრია ბენაშვილმა, ივანე ბერიტაშვილმა, მოსე გოგიბერიძემ, სარგის კაკაბაძემ, კორნელი კეკელიძემ, იასონ მოსეშვილმა, შალვა ნუცუბიძემ, დიმიტრი უზნაძემ, სიმონ ყაუხჩიშვილმა, აკაკი შანიძემ, ალექსანდრე ჯავახიშვილმა და ალექსანდრე ჯანელიძემ. მათ მიბაძეს უნივერსიტეტის აღზრდილებმა, შემდეგში აკადემიკოსებმა: ალექსანდრე ბარამიძემ, კოტე ბაქრაძემ, ნიკო ბერძენიშვილმა, ანგია ბოჭორიშვილმა, ლევან გოკიელმა, ვარლამ თოფურიამ, ნიკო კეცხოველმა, მათე მირიანაშვილმა, მიხეილ საბაშვილმა, ალექსანდრე ფრანგიშვილმა, არნოლდ ჩიქობქვამ, შოთა ძიძიგურმა, გიორგი ძოწენიძემ და გიორგი ჯიბლაძემ. აღნიშნულ პროცესში ჩაერთნენ აგრეთვე ახალგაზრდა თაობა, შემდეგში პროფესორები: მექი ბექაია, ალექსანდრე გოცირიძე, გიორგი თავზიშვილი კონსტანტინე მეძველია, ლუკა ჭელიძე, გრიგოლ ხაუალია და სხვები.

1933 წლის 3 თებერვალს გამოიცა განათლების სახალხო კომისრის № 61 ბრძანება კათედრის

გამგებების დანიშვნის შესახებ, მათ შორის იყვნენ ცნობილი მეცნიერები: დიმიტრი უზნაძე-ფსიქოლოგიის, ივანე ბერიტაშვილი-ფიზიოლოგიის, სარგის კაკაბაძე-საქართველოს ისტორიის, ნიკოლოზ კეცხოველი-ბოტანიკის იასონ მოსეშვილი - ქიმიის, ალექსანდრე ჯავახიშვილი-გეოგრაფიის, კორნელი კეკელიძე-ქართული ლიტერატურის, არნოლდ ჩიქობავა-ქართული ენის, ლევან გოკიელი-მათემატიკის, გიორგი ახვლედიანი - ენათმეცნიერების და სხვა. სექტემბრიდან დაემატა ახალი კათედრები: ტექნიკური ქიმიის- მექანიკის, გეოლოგია-მინერალოგიის - გიორგი ძოწენიძე, ორგანული ქიმიის-ივანე გვერდწითელი და სხვ., სულ ჩამოყალიბდა 21 კათედრა. განსაკუთრებით უნდა აღინიშნოს ის ფაქტი, რომ უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის შედეგად ჩამოყალიბებულ სხვადასხვა ინსტიტუტებში ფიზიოლოგიის კათედრებს ხელმძღვანელობდნენ ივანე ბერიტაშვილის რეკომენდაციით მისი აღზრდილი სპეციალისტი ფიზიოლოგები. ის აგრეთვე ატიურად იყო ჩართული ახლადშექმნილი ლაბორატორიების მოწყობაში. თვითონ კი დარჩა უნივერსიტეტში ბიოლოგიის სპეციალობის სტუდენტებთან სამუშაოდ. როცა საკითხი დადგა ქუთაისის პედაგოგიურ ინსტიტუტში კათედრის შექმნის, მის ხელმძღვანელობასა და ფიზიოლოგიის სწავლებაზე, იგი დათანხმდა შემოთავაზებას, გაფორმდა, როგორც „ჩამომსვლელი ლექტორი“ და დიდი ენთუზიაზმით შეუდგა მუშაობას. მან, როგორც დიდი გამოცდილების მქონე მეკლევარმა, ყველა პირობა შექმნა ქუთაისში ფიზიოლოგიის, როგორც მეცნიერების დარგის ჩამოყალიბებისა და განვითარებისათვის. მასზე მიუთითებს ის ფაქტი, რომ მან თბილისის უნივერსიტეტის კათედრიდან ქუთაისში თან წამოიყვანა მისი

აღზრდილი საუკეთესო მოწაფეები, შემდეგში პროფესორები: ალექსანდრე ბრეგაძე, ალექსანდრე გოცირიძე, ლევან ცქიფურიძე, ნიკოლოზ ძიძიშვილი, ნინო ჭიჭინაძე და მიხეილ წერეთელი. სწორედ ამ დიდებულმა შვიდეულმა შექმნა ქუთაისში ფიზიოლოგიის ლაბორატორია, მოამზადეს იგი სასწავლო ექსპერიმენტული სამუშაოებისათვის, დანერგეს სწავლებისა და კვლევის ახალი მეთოდები, გაამდიდრეს იგი ფიზიოლოგიური აპარატურით და ლიტერატურით, რომლებიც დღესაც დაცულია და გამოიყენება ლაბორატორიაში, საფუძველი ჩაუყარეს კვლევითი საქმიანობის ტრადიციებს.

მომდევნო, 1934-1935 სასწავლო წლიდან ივანე ბერიტაშვილმა ქუთაისში ჩამოსვლა ვეღარ შეძლო, ვინაიდან თბილისში ფიზიოლოგიის კვლევითი ინსტიტუტის შექმნასთან დაკავშირებით იგი დაკავებული იყო მრავალი ორგანიზაციული საკითხებით და ინტენსიური კვლევითი მუშაობით.

ივანე ბერიტაშვილის მიერ ქუთაისის პედაგოგიურ ინსტიტუტში დაწყებული სასწავლო და კვლევითი ტრადიციები შემდეგში ბრწყინვალედ განაგრძო და განავითარა მისმა აღზრდილმა მოწაფემ პროფესორმა ალექსანდრე გოცირიძემ. იგი, საბოლოოდ დარჩა ე.წ. „ჩამომსვლელ ლექტორად“, რომელიც ივანე ბერიტაშვილის შემდეგ 53 წელი ხელმძღვანელობდა ფიზიოლოგიის კათედრას ქუთაისში, აღზარდა ფიზიოლოთა 4 თაობის კადრები, მისი ორგანიზებით გაიმართა 48 საერთაშორისო და ადგილობრივი კონფერენცია, გამოაქვეყნა 300-ზე მეტი სამეცნიერო ნაშრომი.

ივანე ბერიტაშვილს მეცნიერული ურთიერთობა ქუთაისის პედაგოგიურ ინსტიტუტთან არ შეუწყვეტიდა.

იგი ხშირად აწყობდა ქუთაისში სამეცნიერო გამსვლელ სამეცნიერო კონფერენციებს. მისი ინიციატივით შეიქმნა „საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოება“. სწორედ ამ საზოგადოების სახელით 1964 წლის ოქტომბრის თვეში ქუთაისის პედაგოგიური ინსტიტუტის ბაზაზე (რექტორი დოცენტ ივანე გიშხეთელიანი) ი. ბერიტაშვილის ინიციატივით ჩატარდა გამსვლელი სამეცნიერო სესია, სადაც თვითონ იყო მთავარი მომხსენებელი ახალი გამოკვლევებისა „მეხსიერებისა და მისი სტრუქტურულ-ფუნქციური საფუძვლების შესახებ“. ასე, რომ აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის ხანგრძლივი მეცნიერული და პედაგოგიური ბიოგრაფიის მცირე მონაკვეთს ქუთაისის უნივერსიტეტში (მაშინდელ პედაგოგიურ ინსტიტუტში) მოღვაწეობაც წარმოადგენს.

მისი შეხედულებების, მეცნიერული იდეებისა და ორგანიზაციული საქმიანობის გაგრძელების მიზნით ბოლო წლებში მრავალი შემხვედრი ღონისძიებები გატარდა აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის „ადამიანის ნორმალური ანატომიისა და ფიზიოლოგიის“ კათედრის მიერ (გამგე პროფესორი რენიკო საკანდელიძე), კერძოდ:

2001 წელს ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის (დირექტორი), საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემიის ფიზიოლოგიის განყოფილების (გამგე აკადემიკოსი თემურ იოსელიანი) და ი. ბერიტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების (პრეზიდენტი აკადემიკოსი ვაჟა ოკუჯავა) სახელით (ბერიტაშვილის შემდეგ პირველად) ოქტომბრის თვეში ქუთაისის აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნი-

ვერსიტეტის ბაზაზე მათი ინიციატივით ჩატარდა გამ-
სვლელი სამეცნიერო სესია,

2004 წელს ქუთაისის აკაკი წერეთლის სახელმ-
წიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე დაარსდა ი. ბერიტაშ-
ვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა
საზოგადოების ქუთაისის განყოფილება,

2009 წელს აკადემიკოს თემურ ნანეიშვილთან
ერთად ი. ბერიტაშვილის მეცნიერული კონცეფციების
მიხედვით შეიქმნა სადოქტორო პროგრამა „მეხ-
სიერებისა და დასწავლის ნერვული მექანიზმები“,
ხოლო **2011** წლიდან დღემდე აქტიურად მოქმედებს
სადოქტორო პროგრამა „ნეირომეცნიერებები“,

2017 წლიდან ი.ბერიტაშვილის მეცნიერული კონ-
ცეფციების განვითარების მიზნით აკაკი წერეთლის
სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე ფუნქციონირება
დაიწყო „ფსიქოფიზიოლოგიის“ კვლევითი ლაბორა-
ტორიამ.

2017 წელს უნივერსიტეტის აკადემიური საბჭოს
დადგენილებით ადმინისტრაციული კორპუსის ერთ-ერთ
აუდიტორიას მიენიჭა აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის
სახელი.

ამრიგად, ივანე ბერიტაშვილის თითქმის 70-წლი-
ანი ორიგინალური ექსპერიმენტული და თეორიული
კვლევა, რომელიც დაიწყო ნერვ-კუნთოვანი პრეპარატი-
სა და ზურგის ტვინის მარტივი რეფლექსების გარკვე-
ვით, და რთული ხატისმიერი მეხსიერებისა და ცხო-
ველთა ფსიქონერვული ქცევის შესწავლით, წარმოად-
გენს მონუმენტურ წვლილს ფიზიოლოგიასა და ნეირო-
მეცნიერებაში. ფენომენები, რომლებიც მან აღმოაჩინა
და ჰიპოთეზები, რომლებიც მან გამოთქვა, წარმოადგე-
ნენ მნიშვნევან წყაროს თანამედროვე ნეიროფიზიოლო-

გიისა და ნეიროფსიქოლოგიის მრავალი პრობლემის შემდგომი დეტალური შესწავლისთვის.

ბერიტაშვილის მოღვაწეობა აგრეთვე გამოხატავს არა მარტო მის მიერ თავის ტვინის ნერვული მექანიზმების ძიებას, არამედ მის სიმამაცეს, გამბედაობას და პატრიოტიზმს, და უსაზღვრო ერთგულებას მეცნიერებისადმი, სამეცნიერო იდეებისადმი, პრინციპებისა და ტრადიციებისადმი, და აგრეთვე მის პირად პატიოსნებასა და სამართლიანობის გრძნობას.

მისი დამსახურება და მეცნიერული მზრუნველობა ქუთაისის სახელმწიფო უნივერსიტეტისადმი მეტად მნიშვნელოვანი და ძალზედ საამაყოა, ამავდროულად მისი მეცნიერული კონცეფციების მიხედვით კვლევითი მუშაობის წარმართვა უაღრესად საპასუხისმგებლოა.



მარცხნიდან: 1. პროფესორი თენგიზ კარტოზია, 2. აკადემიკოსი ივანე ბერიტაშვილი, 3. პროფესორი ალექსანდრე გოცირიძე, 4. პროფესორი ვასილ ვერულაშვილი. 1964 წელი, ქუთაისი.

გამოყენებული ლიტერატურა

1. ადამიანის ფიზიოლოგია - პროფესორ ირინე კვაჭაძის რედაქციით, თბილისი, 2008.
2. გურამ ბექაია - საოცრებანი მედიცინაში, თბილისი, 2016 წ
3. თეიმურაზ იოსელიანი - ზოგადი ნეიროფიზიოლოგია, თბილისი, 1993.
4. თეიმურაზ იოსელიანი - ადამიანის ფიზიოლოგია, თბილისი, 2001.
5. თემურ ნანეიშვილი - ქცევის ფსიქოფიზიოლოგია, თბილისი, 2002.
6. სულხან ცაგარელი - ცნობიერება, თბილისი, 2008.
7. მერაბ ცაგარელი - ივანე ბერიტაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა, თბილისი, 2010.
9. რენიკო საკანდელიძე - ნორმალური ფიზიოლოგია. I. ქუთაისი. 2013.
10. Общий курс физиологии человека и животных - под. ред. проф. А. Ноздрачева, Москва, 1991.
11. Механизмы деятельности мозга человека, часть I - нейрофизиология человека, ред. Н.П. Бехтерева, - Л. Наука, 1988.
12. Д. Хьюбел- Глаз, Мозг, зрение, Москва, 1987.
13. Словарь физиологических терминов - ред. О. Г. Газенко, Москва, 1987.
14. В.Н. Черниговский - Интероцепция, Л. "Наука", 1985.

შინაარსი

შესავალი	4
ფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდოლოგია	7
ფიზიოლოგიის განვითარება საქართველოში.....	11
თავი I. ორგანიზმის ძირითადი ფიზიოლოგიური პროცესები	23
ბიოლოგიური რეაქციები	40
ნივთიერებათა ცვლა უჯრედსა და გარემოს შორის	48
თავი II. აგზნებადი უჯრედების ელექტრული ეფექტები.....	53
ბიოელექტრული მოვლენები.....	54
გალიზიანების კანონები	64
აგზნების კანონები	67
მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება.....	72
კუნთოვანი ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია	75
ჩონჩხის კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები.....	82
ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი.....	84
კუნთების შეკუმშვის ფორმები.....	87
კუნთის მუშაობა და ძალა.....	90
გლუვი კუნთები.....	94
გულის კუნთის ფიზიოლოგია.....	97
გულის კუნთის ძირითადი ფიზიოლოგიური თვისებები.....	104
გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა.....	111
თავი III. ნერვული სისტემის სტრუქტურული და ფუნქციური ორგანიზაცია	
ნერვული სისტემის მნიშვნელობა და კლასიფიკაცია.....	117

ნეირონული თეორია.....	119
ნეირონი.....	121
გლიური უჯრედები.....	125
ნერვული ბოჭკოს ცვლილება გადაჭრის შემდეგ.....	132
ნერვული ბოჭკოს ტიპები.....	133
აგზნების გატარების მექანიზმი ნერვულ ბოჭკოში.....	135
ნერვში აგზნების გატარების კანონები.....	138
სინაპსის ფიზიოლოგია.....	139
ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სტრუქტურა.....	141
ნერვ-კუნთის პესიმალური და ოპტიმალური უფექტები.....	145
პარაბიოზი.....	148
ვეგეტატიური ნერვული სისტემა.....	151
ვეგეტატიური ბოჭკოების ფუნქციური მახასიათებლები.....	157

თავი IV. ცენტრალური ნერვული სისტემა

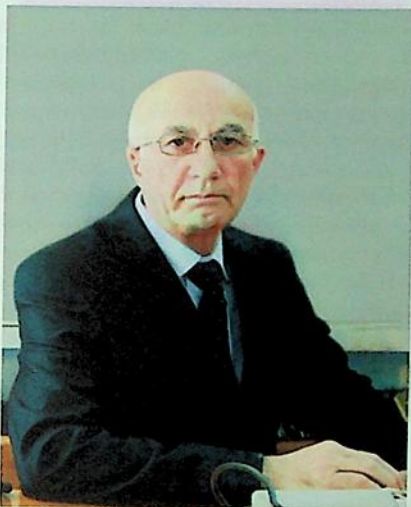
ზოგადი ცნობები ცენტრალური ნერვული სისტემისა და მისი შესწავლის მეთოდებზე.....	159
ზურგის ტვინის ფიზიოლოგია.....	164
ნერვული სისტემის მოქმედების კოორდინაცია.....	174
რეფლექსის რკალის ნაწილთა როლი რეფლექსის კოორდინაციაში.....	179
მამოძრავებელი ნეირონების აგზნების მექანიზმი.....	181
შუამდებარე ნეირონების აგზნების მექანიზმი.....	185
სპინალურ ნეირონთა შეკავების მექანიზმები.....	185
ელექტრული სინაპსები.....	188
პროპრიოცეპტული რეფლექსები.....	189
ზოგადი შეკავების პრინციპი.....	191

V თავი. თავის ტვინი	194
ტვინის ღეროს მორფო-ფუნქციური მახასიათებლები.....	195
ტონური რეფლექსები.....	199
ლოკომოცია.....	202
ნათხემი.....	203
შუამდებარე ტვინი	204
ბაზალური ბირთვების კომპლექსი	209
თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი	213
ელექტრული მოვლენები ქერქში.....	216
ქერქის სენსორული (მიმღებლობითი) ზონები	223
ქერქის ასოციაციური ზონები	224
ქერქის მიძრაობითი (მოტორული) ზონები.....	226
ქერქისა და ქერქვეშა სტრუქტურების ურთიერთქმედება.....	227
ტვინის კვება და ლიქორი.....	228
ანალიზატორები	229
ტკივილის ანალიზატორი.....	234
ენდოგენური სისტემის კონტროლი და ტკივილის მგრძობელობის რეგულიაცია.....	240

თავი VI. ფსიქოფიზიოლოგია

თავის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება. დასწავლა და მეხსიერება	248
დასწავლის ფორმები.....	250
თანდაყოლილი და შექენილი რეფლექსები	252
საორიენტაციო რეფლექსის არსი.....	253
კლასიკური პირობითი რეფლექსები.....	255
ღრობითი კავშირის ზოგადი ცნება	257
უარყოფით ემოციური ანუ ავერსიული დასწავლა	263
თავის ტვინის ქერქის ანალიზური და სინთეზური	

მოქმედება	263
უმაღლესი ნერვული მოქმედების ტიპები	264
ექსპერიმენტული ნეეროზები.....	267
ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედება.....	269
ქცევის ფიზიოლოგია.....	272
ფსიქოფიზიოლოგიის საგანი.....	274
მოთხოვნილების (მოტივაციის) ფსიქოფიზიოლოგია.....	276
შფოთვა.....	277
თავი VII. ნეიროფიზიოლოგია და ცნობიერება.....	279
პემისფეროთა დამაკავშირებელი გზების გადაკვეთის გაგლეწა ადამიანის ცნობიერებაზე.....	285
ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესები.....	302
ძილის ფიზიოლოგია.....	311
ივანე ბერიტაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა	317
გამოყენებული ლიტერატურა.....	370



რენგოლ ბესარიონის ძე საკანდელიძე
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი, აკადემიკოსი, აკადემიის წევრის
სახელმწიფო უნივერსიტეტის პროფესორი.

ფიზიოლოგიის კათედრის გამგის, მეცნიერების დამსახურებული მოღვაწის, პროფესორ ალექსანდრე გოციორიძის მიწვევით 1971 წელს მუშაობა დაიწყო ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგიის კათედრაზე ლაბორანტად. იმავე წელს, კათედრის გადაწყვეტილებით, იგი ასპირანტურაში სასწავლებლად გაგზავნეს ქ. თბილისში საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. გოგებაშვილის სახელობის პედაგოგიის სამეცნიერო-კვლევით ინსტიტუტში „ბავშვთა და მოზარდთა ფიზიოლოგიის“ სპეციალობით.

1974 წლის სექტემბრის თვიდან ინსტიტუტის სამეცნიერო საბჭოს გადაწყვეტილებით იგი ხანგრძლივი (ერთი სასწავლო წელი) სამეცნიერო მივლინებით გაგზავნეს ქ. მოსკოვში სსრ კავშირის მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ტვინის საკვლევი-სამეცნიერო ინსტიტუტის ნეიროციტურნეტიკის ლაბორატორიაში პროფესორ ნიკოლაი

ლიუბიმოვთან. სადაც მისი ხელმძღვანელობით შეასრულა სადისერტაციო შრომა „ნორმალურ ფიზიოლოგიაში“ (შიფრი 14.00.17), თემაზე: „წინა კიდურების კონტრალატერალური, იპსილატერალური და ტრანსკომისურული აფერენტული პროექციების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაცია წინა ტვინის სტრუქტურებზე“. ნაშრომმა აპრობაცია გაიარა მოსკოვის ი. სენენოვის სახელობის №1 სამედიცინო ინსტიტუტის ნორმალური ფიზიოლოგიის კათედრაზე (გამგე პროფ. კ. სუდაკოვი) და ქ. ლენინგრადის (სანკტ-პეტერბურგი) ი. პავლოვის სახელობის №1 სამედიცინო ინსტიტუტის, ნორმალური ფიზიოლოგიის კათედრაზე (გამგე-მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის წევრ-კორესპოდენტი, პროფესორი ნ. ბელენკოვი). სადისერტაციო ნაშრომის დაცვა შედგა 1982 წელს აკადემიკოს პ. ანოხინის სახელობის ნორმალური ფიზიოლოგიის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტის სპეციალიზირებულ სადისერტაციო საბჭოს სხდომაზე. რ. საკანდელიძის სამეცნიერო კვლევითი მუშაობა ეძღვნება უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიის პრობლემებს. ამ მიმართულებით მას გამოქვეყნებული აქვს 90-მდე სამეცნიერო ნაშრომი, რომელთა უმეტესობა გამოქვეყნებულია საერთაშორისო კონფერენციებისა და სიმპოზიუმების მასალებში (ევროპის ნეიროფიზიოლოგთა კონგრესებზე - 1986 წ. საფრანგეთი, 1989 წ. იტალია, აღდგენითი ნევროლოგიის პრობლემებზე - მოსკოვი 1992 და 1995 წწ, სანკტ-პეტერბურგი 2000, ევროპის ნეიროფსიქოფარმაკოლოგთა 23-ე კონგრესი - 2010 წ. ამსტერდამი; „გაგრის საუბრები - 9“, ნეირომეცნიერების ფუნდამენტურ საკითხებზე 2010წ.ქ. თბილისი, ავსტრია 2016წ. ვენა და სხვ.).

კათედრამ, რ. საკანდელიძის ხელმძღვანელობით 2000 წლიდან შეიმუშავა სამეცნიერო კვლევითი მუშაობის კომპლექსური გეგმა „ემოციური მდგომარეობისა და ქცევის ფსიქოფიზიოლოგიის“ საკითხების ექსპერიმენტული შესწავლის შესახებ, რომელიც 2001 წელს მოხსენდა მეცნიერებათა აკადემიის ივანე ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის, საქართველოს ივანე ბერი-

ტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგთა საზოგადოებისა და აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ერთობლივ გამსვლელ სამეცნიერო სესიას. მისი ორგანიზებით ჩატარდა სამეცნიერო კონფერენციები: 2004 წელს – საქართველოს ფიზიოლოგთა, 2014 წელს – XII ეროვნული სამეცნიერო კონფერენცია „ფიზიოლოგიისა და ბიომედიცინის აქტუალური პრობლემები“, 2015 წელს – რეოლოგთა I საერთაშორისო კონფერენცია.

პროფესორ რ. საკანდელიძის მეცნიერული მუშაობა შეიძლება დავეოთ სამ ძირითად მიმართულებად:

1. „სიერცობრივად მრავალწვერული მოძრაობითი ხასიათის პირობითი რეფლექსების შესწავლა ბავშვებში“, ასაკობრივი ფიზიოლოგიის მიმართულებით, პროფესორ ალ. გოცირიძის ხელმძღვანელობით 1973-1976 წლები (ქუთაისი).

2. „სომატოსენსორული აფერენტული პროექციების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციის“ შესწავლა, პროფესორ ნ. ლიუბიმოვის ხელმძღვანელობით 1976-1999 წლები (მოსკოვი);

3. „ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების გავლენა შფოთვის ემოციურ მდგომარეობაზე“ - ქცევის ფსიქოფიზიოლოგიის მიმართულებით 2000 წლიდან დღემდე.

რენიკო საკანდელიძე კონკურსის წესით არჩეული იყო შემდეგ აკადემიურ თანამდებობებზე:

1978-1983 წწ. - ასისტენტი, 1983-1988 წწ. - უფროს მასწავლებელი, 1988-2006 წწ. დოცენტი, 1992-2006 წწ-ში (14 წელი) „ადამიანის ნორმალური ანატომიისა და ფიზიოლოგიის კათედრის გამგე“, 2006-2013 წწ. ასოცირებული პროფესორი, 2014 წლიდან დღემდე არის სრული პროფესორი. მისი ინიციატივით მოხდა კათედრის რეორგანიზაცია, კერძოდ: უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს გადაწყვეტილებით კათედრას ეწოდა „ადამიანის ნორმალური ანატომია და ფიზიოლოგია“. იგი შეივსო ახალი მდიდარკვალიფიციური კადრებით (6 ფიზიოლოგი და 1 ანატომოსი,) გაძლიერდა სასწავლო ბაზა, შეიქმნა „ფიზიოლოგიის“ და „ადამიანის ნორმალური ანატომიის“ სასწავლო ლაბორატორიები. ხოლო 2010 წელს მისი

ხელმძღვანელობით შეიქმნა „პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის სახელობის ფიზიოლოგიის სასწავლო ექსპერიმენტული ლაბორატორია“, 2017 წლიდან ი. ბერიტაშვილის მეცნიერული კონცეფციების მიხედვით აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე ფუნქციონირება დაიწყო „ფსიქოფიზიოლოგიის“ კვლევითმა ლაბორატორიამ. მის მიერ დაყენებული საკითხის მიხედვით.

2017 წელს უნივერსიტეტის აკადემიური საბჭოს დადგენილებით ადმინისტრაციული კორპუსის №1121 აუდიტორიას მიენიჭა აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის სახელი.

1999 წლიდან საბუნებისმეტყველო ფაკულტეტის ისტორიაში კათედრამ პირველმა მოამზადა **სამაგისტრო პროგრამები** ფიზიოლოგიაში. დღემდე მომზადდა 36 მაგისტრი, რომლებმაც წარჩინებით დაიცვეს სამაგისტრო შრომები ქვეყნის ფიზიოლოგიაში.

2009 და 2011 წლებში აკადემიკოს თემურ ნანეიშვილთან ერთად, მოამზადა **სადოქტორო პროგრამები**: 1. „მეხსიერებისა და დასწავლის ნერვული მექანიზმები“ (2009), 2. „ნეირომეცნიერებები“ (2011). მათი ხელმძღვანელობით სადოქტორო დისერტაციები დაიცვეს ხათუნა რუსაძემ და ნინო საღინაძემ.

1994-1995 წლებში როგორც კათედრის გამგე და უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს წევრი, აქტიურად მონაწილეობდა **სამედიცინო ფაკულტეტის გახსნასა** და ჩამოყალიბებაში. ამასთან დაკავშირებით, იგი იყო უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს დადგენილებით (რექტორი პროფესორი მაგალო თოდუა) 1995 წელს შექმნილი. სპეციალური კომისიის წევრი. (საკითხის დადებითად გადაწყვეტაში დიდი როლი შეასრულა აგრეთვე **პროფესორმა დოდო შელიამ**, რომელიც იმ პერიოდში ქუთაისის მერიაში ხელმძღვანელობდა ჯანმრთელობის განყოფილებას). სამედიცინო ფაკულტეტის ადმინისტრაციის ჩამოყალიბებამდე I-II კურსის აკადემიური პერსინალის შერჩევას და სასწავლო პროცესს ხელმძღვანელობდა „ადამიანის ნორმალური ანატომია ფიზიო-

ლოგიის კათედრა“ (გამგე დოცენტი რენიკო საკანდელიძე).

1978 წელს ახალგაზრდა მეცნიერს მიენიჭა საქალაქო პრემიის ლაურეატის წოდება.

2000 წელს საქართველოს ფიზიოლოგთა მეორე ყრილობამ იგი აირჩია აკდ. ივანე ბერიტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების პრეზდიუმის წევრად. 2001 წელს სამეცნიერო და პედაგოგიურ მუშაობაში განსაკუთრებული წვლილის შეტანისათვის იგი აირჩიეს კავკასიის ხალხთა მეცნიერებათა აკადემიის წევრად. 2002-2006 წლებში აკადემიკოს თეიმურაზ იოსელიანის რეკომენდაციით იყო საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემიის ფიზიოლოგიისა და ექსპერიმენტული მედიცინის საკოორდინაციო საბჭოს წევრი. მისი ინიციატივით 2004 წელს - საქართველოს ფიზიოლოგთა კონფერენციის საორგანიზაციო კომიტეტისა და ივ. ბერიტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების პრეზდიუმის გამსვლელი სესიის გადაწყვეტილებით აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე შეიქმნა აღნიშნული საზოგადოების ქუთაისის განყოფილება, რომლის ხელმძღვანელად არჩეული იქნა რ. საკანდელიძე.

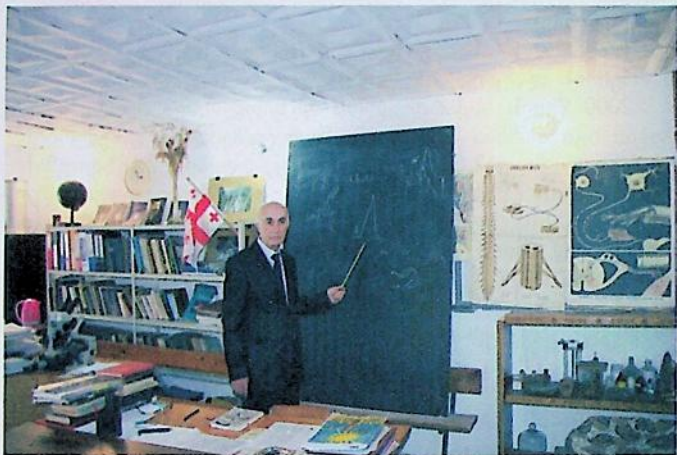
2016 წლიდან არის ევროპის ნეირომეცნიერთა საზოგადოებების ფედერაციის (FENS) წევრი და თავის ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის (IBRO) წევრი.

2006-2008, 2009-2011 და 2012-2014 წლებში იგი იყო საქართველოს შოთა რუსთაველის ეროვნული სამეცნიერო ფონდის (სესფ) სამი გამარჯვებული გრანტის ძირითადი შემსრულებელი. ხოლო 2009, 2010 და 2013 წლებში იყო საუნივერსიტეტო სამეცნიერო სამი გამარჯვებული გრანტის ხელმძღვანელი.

2013 წელს, საქართველოს პრეზიდენტის 26 ივნისის განკარგულებით, დაჯილდოვდა „**ლირსების ორდენით**“.

2014 წლიდან არჩეულია უნივერსიტეტის მმართველობით ორგანოში - აკადემიური საბჭოს წევრად.

ასოცირებული პროფესორი ერეკლე ჯულაყიძე



პროფესორი რენიკო საკანდელიძე ლექციაზე. აუდიტორია
№1001. 06.05.2014

**RENIKO SAKANDELIDZE
EREKLE JULAKIDZE**

**PHYSIOLOGY OF MUSCULAR AND
NERVOUS SYSTEM**
(in Georgian Language)

Kutaisi-2018

ISBN 994140888



9 789941 408885