

ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.
ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.
ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.
ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.

ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ. ა. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.

გ. ბ. გ. დ. ე. ვ. ზ.

წ ი ნ ა ს ი ტ ყ ვ ა ო ზ ა

უკანასკნელი ოცი წლის განმავლობაში კვლევის ძველი მეთოდების გაუმჯობესებისა და ახალი მეთოდების გამოყენების მეოხებით ცხოველთა და ადამიანის ფიზიოლოგია გამდიდრდა პრინციპულად მრავალი ისეთი მნიშვნელოვანი ფაქტით, რომ საჭირო გახდა სხვადასხვა ფიზიოლოგიური პროცესის ბუნებისა და მისი განხორციელების მექანიზმის შესახებ ადრე არსებულ თეორიულ წარმოდგენათა ძირფესვიანი გადახალისება. ბუნებრივია, რომ მოძველდა ადრე გამოცემული ფიზიოლოგიის სახელმძღვანელოები, მათ შორის ე. ბ. ბაბსკის, ნ. კ. ვერეშჩაგინის, ა. ა. ზუბკოვისა და ნ. ვ. ტიმოფეევის მიერ დაწერილი „ნორმალური ფიზიოლოგიის კურსი.“

თავდაპირველად ჩვენ ვვარაუდობდით დავკმაყოფილებულიყავით ადრე გამოცემული სახელმძღვანელოს გადამუშავებით, მაგრამ შემდგომში ნათელი გახდა, რომ საჭიროა სრულიად ახალი ტექსტის დაწერა, რადგანაც ძველი სახელმძღვანელო არ შეეფერება მეცნიერების თანამედროვე დონეს. მოგვიხდა აგრეთვე წიგნის საერთო გეგმის, ცალკეული თავების წყობისა და მასალის გადმოცემის ლოგიკის მნიშვნელოვნად შეცვლა.

დრომ შეცვალა ავტორთა კოლექტივიც. ორი ავტორის — პროფესორ ნ. ვერეშჩაგინისა და პროფესორ ნ. ტიმოფეევის — გარდაცვალება ჩვენთვის უმძიმესი დანაკარგი იყო. ისინი იყვნენ „ნორმალური ფიზიოლოგიის კურსის“ შექმნის მონაწილენი და მასში დიდი შემოქმედებითი შრომა ჩააქსოვეს; მათი შრომის შედეგები დაეტყო ამ წიგნსაც. ავტორთა კოლექტივის შემადგენლობაში შევიდნენ პროფესორი გ. კოსიცი და მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი ბ. ხოდო-

როვი. ამ წიგნის ერთ-ერთი თავის დასაწერად (ცენტრალური ნერვული სისტემის სენსორული ფუნქციები და მოძრაობათა რეგულაცია) მოვიწვიეთ მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი რ. დუჩინიანი.

სახელმძღვანელო დაწერილია სამედიცინო ინსტიტუტების ამჟამად მოქმედი ფიზიოლოგიის პროგრამის შესაბამისად. ვცდილობდით განსაკუთრებული ყურადღება მიგვექცია იმ პრობლემებისათვის, რომელთაც მნიშვნელობა აქვს ექიმის პრაქტიკულ მოღვაწეობაში. ამასთანავე საჭიროდ ჩავთვალეთ გაგვეშუქებინა ძირითადი ფიზიოლოგიური პროცესების ბუნების შესახებ არსებული მნიშვნელოვანი თეორიული კონცეფციები. დარწმუნებული ვართ, რომ ამ პროცესების ღრმა გაგება აუცილებელია ყველასათვის, ვინც მიისწრაფვის გახდეს ნამდვილი ექიმი — ექიმი-მოაზროვნე, ექიმი-მკვლევარი.

წიგნზე მუშაობის დროს ავტორებს დაუფასებელი დახმარება გაუწიეს გამომცემლობა „მედიცინის“ რედაქტორებმა — დოცენტმა ა. გუბარმა და პროფესორმა ვ. გუბარმა. ავტორები მათ დიდ მადლობას უძღვნიან. დასაბეჭდად წიგნის მომზადების საქმეში დახმარებისათვის, აგრეთვე მადლობელი ვართ მ. არუინისა.

ჩვენ მადლობელი ვიქნებით მკითხველების, განსაკუთრებით, სამედიცინო ინსტიტუტების მასწავლებლების, წიგნში მათ მიერ აღმოჩენილი ნაკლის კრიტიკული შენიშვნებისა და მითითებებისათვის.

მ. ბაბსკი

უკრაინის სსრ
მეცნიერებათა
აკადემიის აკადემიკოსი

შ ე ს ა ვ ა დ ი

ფიზიოლოგიის საგანი და მეთოდი

ფიზიოლოგიის საგანი. ფიზიოლოგია ბიოლოგიურ მეცნიერებათა მნიშვნელოვანი დარგია. იგი სწავლობს ცოცხალი ორგანიზმის, მისი ორგანოების, ქსოვილების, უჯრედებისა და უჯრედთა სტრუქტურულ და ფუნქციურ მუშაობას, ე. ი. ცხოველმოქმედების პროცესებს. ფიზიოლოგია ცვლადობისა და ღრმა გაგებისათვის ფიზიოლოგია მიისწრაფვის გაარკვეოს, მათი ყველა თვისება და გამოვლინება, ურთიერთკავშირი და ცვლილებები გარემოს სხვადასხვა პირობებში და ორგანიზმის სხვადასხვა მდგომარეობისას. ფიზიოლოგია სწავლობს ფუნქციურ სახეობრივ და ინდივიდუალურ განვითარებას. მათ ცვლილებებსა და შეგუებას გარემოს მუდმივ ცვალებად პირობებთან.

ფიზიოლოგიის საბოლოო ამოცანაა — ფუნქციურადაა ღრმა გაგება, რაც უზრუნველყოფდა მათზე სასურველი მიმართულებით აქტუური ზემოქმედების შესაძლებლობას.

ფიზიოლოგიურ დისციპლინათა კლასიფიკაცია. ფიზიოლოგია იყოფა მთელ რიგ ცალკეულ, გარკვეული მასშტაბით, დამოუკიდებელ, მაგრამ ერთმანეთთან მჭიდროდ დაკავშირებულ მეცნიერულ დისციპლინებად. უპირველეს ყოვლისა, ფიზიოლოგიას ჟოფენ ზოგად, შედარებით და სპეციალურ ანუ კერძო ფიზიოლოგიად.

ზოგადი ფიზიოლოგია სწავლობს გარემოს ზემოქმედებაზე ცოცხალი მატერიის რეაგირების ზოგად კანონზომიერებებს, ძირითად სასიცოცხლო პროცესებს, რომლებიც ახასიათებს ყველა ორგანიზმს. იკვლევს თესობრივად იმ თავისებურ მოვლენებს, რომლებიც განასხვავებენ ცოცხალს არაცოცხალისგან. ზოგადი ფიზიოლოგიის ერთ-ერთ დარგს წარმოადგენს უჯრედის ფიზიოლოგია.

შედარებითი ფიზიოლოგია იკვლევს ინდივიდუალური განვითარ-

რების სხვადასხვა საფეხურზე მყოფ სხვადასხვა სახეობის ორგანიზმისა და ერთი და იმავე სახეობის ორგანიზმების ფუნქციათა სპეციფიკურ თავისებურებებს. შედარებითი ფიზიოლოგია, რომელიც ჩვენს დროში განიცდის ევოლუციურ ფიზიოლოგიაში გადაზრდას, საბოლოო ამოცანად ისახავს ფუნქციათა სახეობრივი და ინდივიდუალური განვითარების კანონზომიერებათა შესწავლას.】

მთელი ფიზიოლოგიური მასალის განმაზოგადოებელ მეცნიერულ დისციპლინასთან, ზოგად ფიზიოლოგიასა და ევოლუციურ ფიზიოლოგიასთან ერთად, არსებობს ფიზიოლოგიის სპეციალური ანუ კერძო დარგები. მათ რიცხვს ეკუთვნის ცხოველთა ცალკეული კლასებისა და ჯგუფების ფიზიოლოგია (მაგალითად, სოფლის მეურნეობის ცხოველების, ფრინველების, მწერების) ან ცალკეული სახეობის ცხოველთა (ცხვრის, ძროხის და ა. შ.) ფიზიოლოგია, ცალკეული ორგანოების (ღვიძლის, თირკმლების, გულის), ქსოვილების (ნერვული ან კუნთოვანი ქსოვილის) ფიზიოლოგია. ხშირად გამოყოფენ ფიზიოლოგიის დარგებს, რომლებიც სწავლობენ ცალკეულ ფუნქციებს და ამიტომ ლაპარაკობენ სისხლის მიმოქცევის, საჭმლის მონელების და ა. შ. ფიზიოლოგიაზე, როგორც მეცნიერების განსაკუთრებულ ნაწილებზე. ფიზიოლოგიის სპეციალური ანუ კერძო ნაწილი იმდენია, რამდენიც არსებობს ცოცხალ არსებათა სხვადასხვა ჯგუფი, სხვადასხვა ორგანო და ქსოვილი, და ბოლოს, რამდენიც არსებობს ორგანიზმის მოქმედების სხვადასხვა სახე. პროცესთა განსხვავება, რომელთაც სწავლობს ფიზიოლოგიის ესა თუ ის ნაწილი, განპირობებულია გამოსაკლები ობიექტთა მორფოლოგიური თავისებურებებით, მათი არსებობის პირობებითა და მრავალი სხვა მიზეზით.

ფიზიოლოგიის სხვა სპეციალური დარგებიდან ყველაზე მეტად მუშავდება ადამიანისა და უმალეს 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 ფიზიოლოგიის აგან განსხვავებით, რომელიც ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე ცხოველმოქმედების პროცესებს სწავლობს, პათოლოგიური ფიზიოლოგია ირკვევს ორგანიზმში პათოლოგიური პროცესების წარმოქმნის განვითარებისა და მიმდინარეობის ზოგად კანონზომიერებებს, ე. ი. ირკვევს ავადმყოფი ორგანიზმის ცხოველმოქმედების განსაკუთრებულ გამოვლინებებს, რომლებიც ანსხვავებენ მათ ჯანმრთელისაგან.

ფიზიოლოგიის კავშირი სხვა მეცნიერებებთან. ფიზიოლოგია მჭიდროდაა დაკავშირებული ცოდნის მთელ რიგ დარგებთან, ემყარება რა თავისი გამოკვლევების ზანზორციელებისას მეცნიერებათა ერთი წყების მონაცემებს, იგი თავის მხრივ საფუძველს წარმოადგენს სხვა მეცნიერებათა განვითარებისათვის.

ფიზიოლოგია მუდმივად ემყარება ფიზიკისა და ქიმიის კანონებს და ფართოდ ეყენება მათი კვლევის მეთოდებს. ამის მიზეზი ისაა, რომ ყოველი სასიცოცხლო პროცესის დროს წარმოებს ნივთიერებებისა და ენერგიის გარდაქმნა, ე. ი. ქიმიური და ფიზიკური პროცესები. ამიტომ ფიზიოლოგიაში დიდი მნიშვნელობა მოიპოვა ფიზიოლოგიური კვლევის ორმა მიმართულებამ — ფიზი-

კურმა და ქიმიურმა. ამ ორმა მიმართულებამ მეტად დიდი ფაქტობრივი მასალა დააგროვა, გამოვლინებულია ორგანიზმში ფიზიკური და ქიმიური პროცესების მიმდინარეობის თავისებური კანონზომიერებანი, დამუშავებულია სპეციალური მეთოდები და ტექნიკური ხერხები ამ პროცესების შესასწავლად. ამიტომ სასიცოცხლო პროცესების კვლევის ფიზიკური და ქიმიური მიმართულებანი გადაიქცნენ დამოუკიდებელ მეცნიერულ დისციპლინებად: ბიოლოგიურ ფიზიკად და ბიოლოგიურ ქიმიად.

ფიზიკური მიმართულების ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი განშტოებაა ელექტროფიზიოლოგია, რომელიც სწავლობს ცოცხალ ორგანიზმში ნერვული, კუნთოვანი და ჭირკვლოვანი ქსოვილების აგზნების პროცესის თანმხლებ ელექტრულ მოვლენებს.

ბიოფიზიკა და ბიოქიმია სწავლობს ორგანიზმის ან მისი ნაწილის ცხოველმყოფელობის ცალკეულ—ფიზიკურ ან ქიმიურ გამოვლინებებს, ე. ი. მთლიანის — ფიზიოლოგიური ფუნქციის — ელემენტებს. ბიოფიზიკასა და ბიოქიმიას სასიცოცხლო მოვლენების საანალიზოდ დიდი შესაძლებლობები აქვთ. თუმცა არც ერთი მათგანი ცალ-ცალკე არ იძლევა ფუნქციის მთლიან შეცნობას. ამას ვაღწევთ მხოლოდ მათი ფიზიოლოგიური შესწავლის გზით ფიზიკური, ქიმიური და ბიოლოგიური მონაცემების სინთეზის საფუძველზე.

ფიზიოლოგია მჭიდროდ არის დაკავშირებული მორფოლოგიურ მეცნიერებებთან—ანატომიასთან, ჰისტოლოგიასთან, ციტოლოგიასთან. ეს იმით არის განპირობებული, რომ მორფოლოგიური და ფიზიოლოგიური მოვლენები ერთმანეთთან განუწყვეტელ კავშირშია. ორგანიზმისა და მისი ნაწილების ფორმა, სტრუქტურა და მათი ფუნქციები ურთიერთგანპირობებულია და შეუძლებელია ორგანიზმის, მისი ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების ფუნქციების დრმად შესწავლა, თუ არ ვიცით მათი მაკროსკოპული, მიკროსკოპული და სუბმიკროსკოპული აღნაგობა და მისი ცვლილებები ამ ფუნქციის განხორციელებისას.

ფიზიოლოგია ეყრდნობა აგრეთვე ზოგად ბიოლოგიას, ევოლუციურ მოძღვრებასა და ემბრიოლოგიას, რადგანაც ყოველი ორგანიზმის ცხოველმოქმედების შესწავლისათვის აუცილებელია მისი ფილოგენეზური და ონტოგენეზური განვითარების ისტორიის ცოდნა. ამასთან ერთად ფუნქციათა ევოლუციის შესწავლა ხელს უწყობს თვით ევოლუციური მოძღვრების ზოგიერთი საკითხის გარკვევას.

უკანასკნელ წლებში ფიზიოლოგიისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს კიბერნეტიკას — მეცნიერებას მანქანებში, მექანიზმებსა და ცოცხალ ორგანიზმებში მართვისა და კავშირის ზოგადი პრინციპების შესახებ. კიბერნეტიკა სარგებლობს მათემატიკური მეთოდებითა და პოდელარებით, ე. ი. ფიზიოლოგიური პროცესების გამარტივებული სქემების თეორიული წყობითა და ხელოვნური მექანიზმების შექმნით, რომლებიც წარმოქმნიან თავისი ზოგიერთი თვისებით ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების მსგავს პროცესებს. ბიოლოგიურ მოვლენათა ხელოვნური მოდელები ყოველთვის წინასწარი განზრახვით ამარტივებენ მათ და აძლევენ მას სქემის სახეს. მაგრამ ისინი მაინც გვეხმარებიან იმ ზოგიერთი შინაგანი კავშირის გაგებაში, რომელიც არსებობს სხვადასხვა პროცესს შორის, საშუალებას გვაძლევს შევამოწმოთ ცალკეული თეორიების სისწორე, გვიჩვენებენ ასეთი შემოწმების გზებს და ხშირად გვკარნახობენ ახალ აუცილებელ ექსპერიმენტებს. ფიზიოლოგიური პრობლემების შესას-

წავლად კიბერნეტიკული მიდგომა ხასიათდება იმ მოვლენათა ფართო სინთეზით, რომელიც მიმდინარეობს რთულ სისტემებში (სწორედ ასეთი სისტემებია ცოცხალი ორგანიზმები) და გვეხმარება სხვადასხვა ფუნქციათა რეგულაციასა და ამ ფუნქციათა შორის არსებულ ურთიერთმოქმედებათა ზოგადპრინციპების გამოვლინებაში.

ფიზიოლოგია მჭიდროდ არის დაკავშირებული ყველა სამედიცინო დისციპლინასთან. უფრო მეტიც, როგორც ი. პ. პავლოვი ამბობდა „ღრმა ჯვრით გაგებული ფიზიოლოგია და მედიცინა განუყოფელი არიან“. ფიზიოლოგიის მიღწევებს მუდმივად იყენებს მედიცინა, სადაც ფიზიოლოგია უცვლელად პოულობს გამოყენების ფრიად ფართო ასპარეზს. სხვადასხვა დაავადების დროს ორგანიზმში მომხდარი ცვლილებების გაგება, მათი მკურნალობისა და თავიდან აცილების სწორი გზების დასახვა შესაძლებელია მხოლოდ მაშინ, თუ გვეცოდინება ნორმალურ, ჯანმრთელ ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესები. შეიძლება მრავალი მაგალითის მოყვანა, რომლებიც მიუთითებენ მედიცინის პრაქტიკაში ფიზიოლოგიის მიღწევათა გამოყენებაზე. ასე, მაგალითად, ი. პ. პავლოვმა დაამუშავა საჭმლის მონელების ფიზიოლოგია, რამაც შესაძლებელი გახადა საჭმლის მონელებელი ტრაქტის დაავადებათა გაგება. იგი შეიქმნა მკურნალობის მძლავრი საშუალების — კვების დიეტეტიკის საფუძველი; ვიტამინების შესწავლამ შესაძლებელი გახადა წარმატებით ბრძოლა ისეთი დაავადებების წინააღმდეგ, როგორიცაა სკორბუტი და რაქიტი; კუჭქვეშა ჯირკვლის ჰორმონის — ინსულინის აღმოჩენამ და მისი მიღების საშუალებების დამუშავებამ შეუნარჩუნა სიცოცხლე დიაბეტით დაავადებულ მრავალ ათას ადამიანს; სისხლის ჯგუფების შესწავლა საფუძველი გახდა სამედიცინო პრაქტიკაში ისეთი მნიშვნელოვანი ღონისძიებებისათვის, როგორიცაა სისხლის გადასხმა.

მედიცინა თავის მხრივ ფიზიოლოგიას აძლევს უაღრესად დიდ და ძვირფას მასალას. ადამიანის სხვადასხვა დაავადებათა შესწავლა ხელს უწყობს მრავალი ნორმალური ფიზიოლოგიური პროცესის მექანიზმის გაგებას და ზოგერთი ორგანოს ფუნქციების გარკვევას. ამის შესახებ ი. პ. პავლოვი წერდა: „პათოლოგიურ მოვლენათა სამყარო წარმოადგენს ყოველგვარ, განსაკუთრებულ ე. ი. სიცოცხლის ნორმალური მიმდინარეობისას არარსებული ფიზიოლოგიური მოვლენების კომბინაციების განუწყვეტელ რიგს. ეს, უდავოდ, ფიზიოლოგიური ცდების რიგია, რომელსაც აკეთებს ბუნება და ცხოვრება. ეს ხშირად მოვლენათა ისეთი შეხამებაა, რასაც დიდხანს ვერ გაიაზრებდნენ თანამედროვე ფიზიოლოგები და რომლებიც ზოგჯერ ვერც კი შესძლებდნენ მათ შექმნას თანამედროვე ფიზიოლოგიის ტექნიკური საშუალებებით“. კლინიკა ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტის წინაშე ახალ ამოცანებს აყენებს და ამასთან ერთად იგი ახალი ფიზიოლოგიური ფაქტების მდიდარი წყაროა. ამიტომ ყალიბდება ფიზიოლოგიის განსაკუთრებული დარგი კლინიკური ფიზიოლოგია, რომელიც ცდილობს გადაიტანოს კლინიკაში ფიზიოლოგიის თეორიული და ექსპერიმენტულ-მეთოდური მიღწევები და გამოიყენოს კლინიკური დაკვირვებები ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესების ახსნისა და ანალიზისათვის.

ფიზიოლოგიის მნიშვნელობა მედიცინისათვის და მედიცინის მნიშვნელობა ფიზიოლოგიისათვის იმდენად დიდია, რომ ი. პ. პავლოვი სავსებით სამართლიანად ამტკიცებდა, რომ აუცილებელია „მედიცინისა და ფიზიოლოგიის კანონ-

ნიერი და ნაყოფიერი კავშირი ადამიანის შემოქმედების იმ ობ-
ლექტზე ჩვენ თვალწინ აგებენ მეცნიერების შენობას ადამიანის ორგანიზმის
შესახებ და იმედს იძლევიან მომავალში უზრუნველყონ ადამიანისათვის მისი
საუკეთესო ბედნიერება — ჯანმრთელობა და სიცოცხლე“.

ფიზიოლოგია დაკავშირებულია აგრეთვე ფსიქოლოგიასა და პედაგოგიკას-
თან. ფიზიოლოგია, განსაკუთრებით ი. პ. პავლოვის მიერ შექმნილი მოძღვრება
უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ, თანამედროვე ფსიქოლოგიისა და
პედაგოგიკის საბუნებისმეტყველო-მეცნიერული საფუძველია. ფიზიოლოგიის
კონკრეტული პრაქტიკული მნიშვნელობა პედაგოგიკისათვის დაკავშირებულია
იმასთან, რომ ბავშვთა ორგანიზმში მიმდინარე ფიზიოლოგიური პროცესების
ასაკობრივ თავისებურებათა ცოდნა აუცილებელია პედაგოგისათვის, რათა მან
განხორციელოს ბავშვის შრომისა და ყოფა-ცხოვრების სწორი ორგანიზაცია
და გაატაროს რაციონალური აღმზრდელობითი ღონისძიებები.

ფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდები. ფიზიოლოგია — ექსპერიმენ-
ტული მეცნიერებაა. აკვირდება და სწავლობს რა სასიცოცხლო მოვლენებს,
ფიზიოლოგი მისიწრაფვის, ჯერ-ერთი, მისცეს მათ თვისობრივი და რაოდენობ-
რივი დახასიათება, ე. ი. ზუსტად აღწეროს ისინი და გაზომოს, ანუ გამოხატოს
რიცხვითა და ზომით, და, მეორე, აწარმოოს დაკვირვებათა შედეგების დოკუმენ-
ტირება; დოკუმენტირება ჩვეულებრივ იმაში მდგომარეობს, რომ დამკვირვებე-
ლი აწარმოებს მის მიერ მიღებული შედეგების ფიქსირებას, დაკვირვებათა ოქმე-
ბით ან კინოფილმებითა და ფოტოგრაფიული სურათებით ან შესასწავლი პრო-
ცესის ცვლილებების ავტომატური ჩაწერით დროის ინტერვალებში. (ფოტოქა-
ლალზე, მოძრავ ქაღალდზე, მაგნიტურ ლენტზე და ა. შ.).

როგორც დოკუმენტაციისა, ისე გაზომვისათვის საჭიროა სპეციალური
ინსტრუმენტები, ხელსაწყოები და აპარატები; ისინი უნდა შეესაბამებოდნენ
კვლევის ამოცანას. აპარატები ხშირად საკმაოდ რთულნი არიან. ეს განპირობე-
ბულია იმით, რომ მრავალი პროცესი იმდენად მცირე ინტენსივობისაა და ისე
სწრაფად მიმდინარეობს, რომ მათი დაკვირვებისა და გამოკვლევისათვის, მით
უმეტეს გაზომვისათვის, აუცილებელია სპეციალური მოწყობილობანი. ამიტომ
ჯერ კიდევ გასულ საუკუნეში ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიებში მრავალ სარე-
გისტრაციო და საზომ ხელსაწყოს იყენებდნენ. ფიზიოლოგიურ კვლევაში გამო-
საყენებელმა ინსტრუმენტულმა ტექნიკამ განსაკუთრებულ წარმატებას მიაღ-
წია ჩვენს დროში, როცა ფართოდ არის გამოყენებული ფიზიკის, ელექტრონი-
კის, ავტომატიკისა და კიბერნეტიკის მიღწევებზე დამყარებული ხელსაწყოები.

ფიზიოლოგების მიერ ფიზიკური, ქიმიური და ტექნიკური მეთოდებისა და
ხელსაწყოების გამოყენებამ საშუალება მოგვცა შეგვეიარაღებინა ფიზიოლოგი-
ური ლაბორატორიები ისეთი მეთოდური აღჭურვილობით, რომლებიც იძლე-
ვიან ორგანიზმში, მის ორგანოებსა, ქსოვილებსა და უჯრედებში მიმდინარე
პროცესებისა და ფუნქციების შესახებ ყოველმხრივი ინფორმაციის შეგროვე-
ბის საშუალებას. ზუსტი და მაღალმგრძნობიარე აპარატურა, რომელსაც თანა-
მედროვე ფიზიოლოგი იყენებს, უადრესად აფართოებს ადამიანის შეცნობა-
ლობის უნარს, ამაღლებს მისი გრძნობათა ორგანოების ამოხსნადობის უნარს,
დაკვირვებისთვის მისაწვდომს ხდის მრავალ სხვადასხვა ფიზიოლოგიურ პრო-
ცესს. მიუხედავად ამისა, ყველაზე უფრო ნატიფი და ზუსტი დაკვირვებაც კი
საკმაოდ არ არის სასიცოცხლო მოვლენათა ბუნების გასაგებად.

ფიზიოლოგს არ შეუძლია მხოლოდ დაკვირვებით დაკმაყოფილება, რადგა-

წავლად კიბეებზე პასუხობს მხოლოდ ერთ კითხვაზე — რა ხდებდა ორგანიზმში. ფიზიოლოგი კი ისწრაფვის, გამოარკვეოს აგრეთვე, თუ როგორ და რატომ ხდებდა ესა თუ ის ფიზიოლოგიური პროცესი. ამისათვის აუცილებელია ცდები, ექსპერიმენტები, რომელთა დროსაც დაკვირვება წარმოებს თვით ექსპერიმენტატორის მიერ შექმნილ ცვალებად პირობებში.

ორგანიზმში ყოველი პროცესის ექსპერიმენტული კვლევისას ფიზიოლოგები ისწრაფვიან შექმნან ისეთი პირობები, როცა შესაძლებელი გახდება მოცემული პროცესის გამოწვევა, მისი გაძლიერება ან შესუსტება. ამ გზით ფიზიოლოგები აღწევენ ამა თუ იმ პროცესის გამომწვევი მიზეზების შეცნობას, მათი ბუნების შეცნობასა და მართვის საშუალებათა გარკვევას.

ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტების ფორმები მრავალია და განისაზღვრება კვლევის ამოცანებით. ასე, მაგალითად, ორგანიზმზე გარემოს გავლენის გასარკვევად ორგანიზმს ათავსებენ შეცვლილი გარეურობის შედგენილობის ჰაერში, შეცვლილი ტემპერატურის, ტენიანობის, განათებულობის მქონე გარემოში; ცვლიან ორგანიზმის კვებას, მოქმედებენ მასზე მაიონიზებული რადიაციით, ასხივებენ ულტრაიისფერი სხივებით, მოქმედებენ მასზე ულტრაბერით ან სხვა რომელიმე ფაქტორით. ამასთან ანალიზის სიზუსტისათვის ცდილობენ შეცვალონ მხოლოდ ერთი გამოსაკვლევი ფაქტორი, იყენებენ მხოლოდ ერთი სახის ზემოქმედებას, ატარებენ გამოკვლევას, როგორც ამბობენ „სხვა თანაბარ პირობებში“, ე. ი. ექსპერიმენტის უცვლელ პირობებში, ერთი პირობის — შესასწავლი პირობის გარდა.

• ორგანიზმში ამა თუ იმ ორგანოს ფუნქციისა და მნიშვნელობის გასარკვევად ფიზიოლოგები აწარმოებენ ამ ორგანოს ან მისი ნაწილის მოცილებას ორგანიზმიდან (მოცილები, ანუ ექსტირპაციის მეთოდიკა). ან გადანერგავენ ორგანოს ორგანიზმის სხვა ადგილებში (გადანერგვის ანუ ტრანსპლანტაციის მეთოდიკა) და აკვირდებიან ორგანიზმში განვითარებულ ცვლილებებს. ასეთი მეთოდიკები განსაკუთრებით სასარგებლოა აღმოჩნდნენ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების შესასწავლად. ნერვული სისტემის გავლენისაგან ორგანოს დამოკიდებულების დასადგენად, კვეთავენ მისი მაინერვირებული ნერვის ბოჭკოებს (დენერვაციის მეთოდიკა). სისხლძარღვთა სისტემასთან ორგანოების კავშირის დასადგენად აწარმოებენ სხვადასხვა სისხლძარღვის გადაკვანძვას (ლიგატურების დადების მეთოდიკა) ან სხვადასხვა სისხლძარღვს ერთმანეთთან ისე დააკავშირებენ, რომ აღძარღვის ცენტრალურ ბოლოს მეორე სისხლძარღვის პერიფერიულ სისხლძარღვთან ანასტომოზების მეთოდიკა) მიაკეთებენ სიღრმეში მოთავსებული და ამიტომ უშუალო დაკვირვებას იზოგიერთი ორგანოს მოქმედების შესასწავლად ფისტულის იყენებენ. ამ მეთოდიკის ერთ-ერთი ვარიანტისას ორგანოს, ად, კუჭის, ნაწლავების, შარდის ბუშტის ღრუში შეყავთ პლასტიკის ფონის მილი, რომლის მეორე ბოლოს ამაგრებენ კანის ზედაპირზე. მეთოდიკის სხვა ვარიანტისას ჯირკვალთა სადინარი გამოყავთ კანის ზედაპირზე. მრავალი გამოკვლევისას გულში, სისხლძარღვებში, ჯირკვალთა სადინარში შეყავთ წვრილი მილები — კათეტერები, რომლებსაც აკავშირებენ სხვადასხვა ხელსაწყოებთან ორგანოთა ფუნქციის რეგისტრაციისათვის ან სხვადასხვა ნივთიერებათა შესაყვანად (კათეტერიზაციის მეთოდიკა). ორგანოთა მოქმედების ხელოვნური აგზნებისათვის ფიზიოლოგები იყენებენ

ალიზიანების მეთოდებს ელექტრული, მექანიკური, ქიმიური ან სხვა ზემოქმედებათა გამოყენების გზით.

ორგანიზმის ფუნქციათა კვლევის ზემოაღნიშნული მეთოდების უმრავლესობა საქიროებს ცოცხალი ორგანიზმის გაკვეთას ანუ ქირურგიულ ოპერაციას. ათ მწვავე და ქრონიკულ ცდებში იყენებენ. მწვავე ცდის ანუ ვივისექციის დროს, რომელიც ჩვეულებრივ ხანმოკლეა, დანარკოვნებულ ან სხვა წესით მოძრაო მდგომარეობაში გადაყვანილ ცხოველს გაკვეთავენ ორგანოს მოქმედების შესასწავლად, მასზე ნერვის გალიზიანების, სამკურნალო ნივთიერებების ავლენის შესასწავლად და ა. შ. ქრონიკულ ცდებში დროს ფიზიოლოგიები ცხოველს უკეთებენ სხვადასხვა ქირურგიულ ოპერაციებს და გამოკვლევებს იწყებენ, როდესაც ცხოველი გამოკეთდება გადატანილი ქირურგიული ჩაუვისაგან. არაიშვიათად შესაძლებელია ოპერირებულ ცხოველზე ვაწარმოთ აკვირება მრავალი კვირის, თვისა და წლის განმავლობაში.

ორგანოთა ფუნქციებს სწავლობენ არა მხოლოდ მთლიან ორგანიზმში, არა-
იდ ორგანიზმიდან მათი იზოლაციის პირობებშიც. ამ მიზნით ამოკვეთილი უიზოლირებული ორგანოს სისხლძარღვებში შეყავთ გარკვეული ნარები, რომელთა შედგენილობა რეგულირდება ექსპერიმენტატორის მიერ ერაფუზიის მეთოდით და იქმნება ცოცხალი ქსოვილებისათვის გაქმოს აუცილებელი პირობები — გარკვეული ტემპერატურა, ტენიანობა ა. სხვ.

ყველა ჩამოთვლილი მეთოდიკა ემსახურება ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების ბუნების ღრმად ჩაწვდომას. მიკროფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტებში ათი ანალიზი აყვანილია უჯრედამდე და მის ნაწილებამდეც კი, როდესაც კვლევის ობიექტად გამოყენებულია ერთეული კუნთოვანი, ნერვული ან სხვა უჯრედი.

ფიზიოლოგიაში ანალიზური კვლევის ამოცანაა ფიზიოლოგიური პროცესის შესწავლა, რომელიც რომელიმე ორგანოში, ქსოვილსა ან უჯრედში წარმოებს ორგანიზმში მიმდინარე სხვა დანარჩენი პროცესებისგან იზოლირებულად. ამ შემთხვევაში შეიძლება ყოველმხრივი წარმოდგენის შექმნა მხოლოდ მოცემულ პროცესზე, მხოლოდ ცალკეულ ორგანოს, ქსოვილის უჯრედის ფუნქციონირებაზე, მაგრამ ორგანიზმის ცხოველმოქმედების სწორი და სრული გაგებისათვის ეს არ არის საკმარისი. აუცილებელია გამოკვლევათა ის მართულება, რასაც ი. პავლოვი „სინთეზურ ფიზიოლოგიას“ უწოდებდა, პირისპირება რა „ანალიზურ ფიზიოლოგიას“, რომელიც სწავლობს ცალკეულ ორგანოებს, ქსოვილებს, უჯრედებს. ი. პავლოვის მიხედვით სინთეზური ფიზიოლოგიის ამოცანა მდგომარეობს იმაში, რომ შეისწავლოს ორგანიზმში რეცხოსთან ყველა მისი კავშირისა და ურთიერთდამოკიდებულების გათვალისწინებით. ასეთი კვლევისას ფიზიოლოგი ისწრაფვის შესასწავლი ორგანიზმის უბოზის პირობები მაქსიმალურად მიუახლოვოს ბუნებრივ პირობებს. ✓

სინთეზური კვლევის მნიშვნელოვან თავისებურებას წარმოადგენს იმის აღიარება, რომ ცხოველთა და ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე ყველა მოქმედება ექვემდებარება ნერვულ სისტემას. კვლევის ასეთ მიმართულებას ნერვოზიზმის პრინციპი ეწოდება. ეს პრინციპი ორგანიზმის სინთეზური კვლევის განუყოფელი ნაწილია, რადგანაც ნერვული სისტემა თავისი უმაღლესი განყოფილებით — თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით — წარმოადგენს ორგანიზმის ჯმ სისტემას, რომელიც აერთიანებს მის ყველა ნაწილს და გან

საზღვრავს ორგანიზმის დამოკიდებულებას გარემოსთან. აქედან ცხადია, რომ ნერვული სისტემის მქონე ორგანიზმის სინთეზური გაგება შესაძლებელია მხოლოდ ნერვული რეგულაციის როლის გათვალისწინებით.

ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტების უმთავრეს ობიექტს სხვადასხვა ცხოველი წარმოადგენს. ადამიანის ორგანიზმზე ექსპერიმენტების ჩატარების შესაძლებლობანი მეტად შეზღუდულია, რადგანაც ამ შემთხვევაში არ შეიძლება ისეთ ზემოქმედებათა გამოყენება, რომელთაც მავნე გავლენის მოხდენა შეუძლიათ. გარდა ამისა, არც ისე დიდი ხანია, რაც ადამიანის ორგანიზმში მიმდინარე მრავალი პროცესის დაკვირვებისა და რეგისტრაციის შესაძლებლობანი მცირე იყო. გამოკვლევათა ხერხების არსენალი, რომელსაც ფიზიოლოგი წარსულში ცხოველებზე ჩატარებულ ცდებში იყენებდა, არ შეიძლებოდა გამოეყენებინათ ადამიანის ორგანიზმის შესწავლისას. ამიტომ ცნობები მრავალი ორგანიზმის ფუნქციების შესახებ იფარგლებოდა იმ მონაცემებით, რომლებიც მიღებული იყო ცხოველებზე დაყენებული ცდების შედეგად. ახლა მდგომარეობა შეიცვალა.

ჯანმრთელი და ავადმყოფი ადამიანის ფუნქციათა შესწავლაში ფიზიოლოგებსა და ექიმებს დიდი დახმარება გაუწია უკანასკნელი ათი წლის განმავლობაში ფიზიკის, რადიოტექნიკის, ელექტრონიკისა და კიბერნეტიკის თანამედროვე მიღწევათა გამოყენებამ. დამუშავებულია ახალი და სრულყოფილი ფუნქციითა კვლევის ძველი მეთოდები; არის შესაძლებლობა ადამიანისათვის ზიანის მიუყენებლად შესწავლილი იქნეს ადამიანის ორგანიზმის მრავალ მოვლენა. ასე, მაგალითად, ელექტროდების სხეულის ზედაპირზე დადებით და ელექტროგამზომი აპარატების გამოყენებით შეიძლება ორგანიზმში მიმდინარე ელექტრული პროცესების შესწავლა და ამ მონაცემების საფუძველზე წარმოდგენა შევქმნათ ნერვული სისტემის, ჩონჩხის კუნთების, გულის და სხვა ორგანოთა მდგომარეობისა და მოქმედების შესახებ. ელექტრული მეთოდების საშუალებით აგრეთვე შესაძლებელია ორგანიზმში მიმდინარე მექანიკური, ბიოქიმიური, ტემპერატურული და სხვა პროცესების შესწავლა.

უდიდეს მეთოდოლოგიურ მიღწევად უნდა ჩაითვალოს ფიზიოლოგიურ კვლევაში რადიოტექნიკის გამოყენება, ე. ი. გამოსაკვლევ ობიექტთან რადიოაქტიური საშუალებით ფიზიოლოგიური ინფორმაციის მანძილზე გადაცემა. ამისათვის ადამიანის ან ცხოველის სხეულის ზედაპირზე ამარტებენ მოწყობილობას, რომელსაც გადაამწოდი ეწოდება; ის მიიღებს გამოსაკვლევ მოვლენას. ამ მოწყობილობას უერთებენ სპეციალურ რადიოგადამცემს, რომელიც მოთავსებულია გამოსაკვლევ ადამიანზე, ცხოველზე ან მათ ახლოს. გარკვეული ფიზიოლოგიური პროცესის გავლენით გადამწოდის ელექტრული პარამეტრები იცვლება, რაც იწვევს რადიოგადამცემის მიერ გამოსხივებული მაღალი სიხშირის ელექტრომაგნიტური რხევების სიხშირისა და ამპლიტუდის ცვლილებას; მის სიგნალებს დებულობენ რადიომიმღები მოწყობილობის მეშვეობით და რეგისტრირდება გამოსაკვლევ ობიექტიდან მოშორებით. ასეთი წესით სწავლობენ მაგალითად, შრომითი მოძრაობების ან სპორტული ვარჯიშების დროს მიმდინარე ფიზიოლოგიურ პროცესებს. რადიოტელემეტრიას იყენებენ აგრეთვე კოსმოსური გაფრენების დროს ადამიანის მდგომარეობის შესასწავლად.

ადამიანისა და ცხოველთა მთლიანი ორგანიზმის ფუნქციათა შესასწავლად მეტად მნიშვნელოვანია სხვადასხვა უჯრედში, ორგანოსა და სისტემაში მიმდინარე მრავალი და სხვადასხვა ფიზიოლოგიური, ფიზიკური და ქიმიური პროცესების ერთდროული რეგისტრაცია. თანამედროვე ტექნიკა უზრუნველყოფს ასეთ შესაძლებლობას. ამასთან წამოიჭრა მრავალ სხვადასხვა პროცესზე და

ვირგების შედეგების სწრაფი დამუშავებისა და მათ შორის კანონზომიერი თანაფარდობის გამოვლენის ახალი რთული ამოცანა. უკანასკნელ წლებში ფიზიოლოგიური ინფორმაციის ანალიზისა და გადამუშავების მიზნით ფიზიოლოგები იყენებენ ელექტრონულ გამოთვლით მოწყობილობებს, რომელთაც უკვე მოგვცეს ახალი მნიშვნელოვანი შედეგები.

ფიზიოლოგიის განვითარების ისტორიული ნაკვეთი

ჯერ კიდევ ცივილიზაციის განვითარების განთიადზე ცდილობდნენ ადამიანისა და ცხოველთა ორგანიზმის ცხოველმოქმედების გაგებას. ძველი ჩინეთის, ინდოეთის, საბერძნეთისა და რომის ფილოსოფოსთა და ექიმთა ჩვენამდე მოღწეულ შრომებში არის მითითებები ზოგიერთ ანატომიურ-ფიზიოლოგიურ წარმოდგენათა შესახებ. ზოგიერთ მართებულ მოსაზრებასთან ერთად მათ შრომებში ძალიან ბევრია ფანტასტიკური ვარაუდები და შეცდომები. ძველ დროში არ არსებობდა ორგანიზმის მეცნიერული გამოკვლევა, თუმცა ადგილი ჰქონდა ცხოველებზე ექსპერიმენტების ჩატარების ცდებს. ორგანიზმი მეცნიერულად არ გამოუკვლევიან ზოგად საუკუნეებშიც, როცა ეკლესია მკაცრად სდევნიდა ბუნების შეცნობის ცდას, მათ შორის, ცდებს — შეესწავლათ ადამიანის ორგანიზმის აღნაგობა და ფუნქციები.

მასპერინგენის ფიზიოლოგიის წარმოშობა და მისი განვითარება მე-17—18 საუკუნეებში

ფიზიოლოგია, როგორც მეცნიერება, რომელიც ფართოდ იყენებს კვლევის ექსპერიმენტულ მეთოდს, თავის საწყისს იღებს ინგლისელი ექიმის, ანატომისა და ფიზიოლოგის ვილიამ ჰარვეის შრომებიდან; იგი სისტემის მიმოქცევის აღმოჩენით, ფ. ენგელსის სიტყვებით რომ ვთქვათ: „...ჰქმნის (ადამიანის, აგრეთვე ცხოველის) ფიზიოლოგიიდან მეცნიერებას“. ჰარვეის ცნობილ შრომაში, რომელიც გამოქვეყნდა 1628 წ. სათაურით: „ანატომიური გამოკვლევა ცხოველებში გულისა და სისხლის მოძრაობის შესახებ“, მრავალრიცხოვანი დაკვირვებებისა და ცდების საფუძველზე მოცემულია სწორი წარმოდგენა სისხლის მიმოქცევის დიდსა და მცირე წრეებზე და გულზე, როგორც ორგანიზმში სისხლის მამოძრავებელზე. სისხლის მიმოქცევის აღმოჩენა გახდა ფიზიოლოგიის განვითარების მძლავრი სტიმული. იგი განპირობებული იყო იმ დროისათვის იდეოლოგიაში მომხდარი გადატრიალებითა და იმ ეპოქის საზოგადოებრივი ცხოვრების მოვლენათა ერთობლიობით.

მე-16—17 საუკუნეები ევროპაში ისეთი ეპოქა იყო, როდესაც საზოგადოებრივ-ეკონომიური ფორმაციების შეცვლა ხდებოდა: ფეოდალიზმს სცვლიდა კაპიტალიზმი, კაპიტალიზმის განვითარება დაკავშირებული იყო სავაჭრო ურთიერთობის გაფართოებასთან, ნედლეულის ახალი ბაზრების აღმოჩენისა და საქონლის გასაღებასთან, ზღვაოსნობისა და კავშირგაბმულობის განვითარებასთან, რაც თავის მხრივ იძლეოდა სტიმულს ისეთი დისციპლინების განვითარებისათვის, როგორიც არის ასტრონომია, მათემატიკა და მექანიკა. ამ მეცნიერებათა სწრაფმა მიღწევებმა, რომელთა გარეშე შეუძლებელია ზუსტი ორიენტირება დროსა და სივრცეში, გამოიწვია იდეოლოგიაში გადატრიალება, რამაც გავლენა მოახდინა მეცნიერებათა და, მათ შორის, ფიზიოლოგიის განვითარებაზეც. მსოფლმხედველობის იმდროინდელი რევოლუციის

ნაყოფი, რომელიც ასახავდა ეპოქის რევოლუციურ სულს, იყო მეცნიერული კვლევისადმი ახალი დამოკიდებულება. ამ ახალი დამოკიდებულების მიზნები და ერთდროულად შედეგები იყო ეკლესიისა და ძველ მეცნიერთა შრომებისადმი ნდობის შერყევა; ამ მეცნიერთა ავტორიტეტი ბოჭავდა გონებას და აიძულებდა არარსებულის დანახვას, ბოჭავდა მეცნიერებაში კვლევის ინდუქციური მეთოდის დანერგვას, რომელიც ემყარებოდა ზუსტ დაკვირვებასა და ცდას.

ფილოსოფიაში ახალი მიმართულების მქადაგებელი იყო ფილოსოფოსი-მატერიალისტი ბეკონი, რომლის იდეებმაც დიდი გავლენა მოახდინა ბუნებისმეტყველების განვითარებაზე. ბეკონის შეხედულებების შესაბამისად ჰარვეი ამტკიცებდა, რომ „ყოველ მეცნიერებაში, როგორც არ უნდა იყოს იგი, აუცილებელია ბეჯითი დაკვირვებები და გრძნობასთან ხშირი ბუბა“ და რომ „ჩვენ არ უნდა დავეყრდნოთ სხვების ცდებს, არამედ ჩვენ უნდა შევქმნათ ჩვენი საკუთარი, რომელთა გარეშეც არავის არ შეუძლია გახდეს მკვლევარი ბუნებისმეტყველების არც ერთ დარგში“. ამ შეხედულებათა საფუძველზე შეიქმნა ფიზიოლოგიური პროცესების კვლევის ექსპერიმენტული მეთოდები, რომლებმაც განაპირობეს ახალი მეცნიერული აღმოჩენები.

ადამიანის სხეულის სტრუქტურისა და ფუნქციების გამოკვლევა. ანატომიისა და ფიზიოლოგიის შესწავლა ამ ეპოქაში, ისე როგორც შემდეგში, მნიშვნელოვნად სტიმულირდებოდა პრაქტიკული მედიცინის მოთხოვნილებებით. ამ დროს ევროპაში ძალიან გავრცელდა გაღმდეგები სნეულებანი, რაც დაკავშირებული იყო მიმოსვლის საშუალებების განვითარებასთან, შორეულ მოგზაურობასთან (რომელნიც ახალი ბაზრების ათვისებისა და საქონლის გასაღების მიზნით ეწეობოდა), მოსახლეობის შორ მანძილზე გადაადგილებასთან და ქალაქების ზრდასთან. მედიცინის წინაშე წამოიჭრა ამოცანა ეპიდემიის გავრცელების საწინააღმდეგო ზომების გამოსაშუაებლად და აგრეთვე დაავადებათა მკურნალობის საშუალებათა გამოსაძებნად; ეს კი მოითხოვდა ადამიანის სხეულის ფუნქციებისა და აღნაგობის შესწავლას.

ანატომიის მიღწევები წინ უსწრებდა ფიზიოლოგიის მიღწევებს, რადგანაც ორგანიზმის აღნაგობის, მისი ორგანოების სტრუქტურის გაგება წარმოადგენს აუცილებელ წინა პირობას მათი ფუნქციების შესწავლისათვის. ანატომიის ფუძემდებლის ვეზალიუსის, აგრეთვე სერვეტის, კოლმბოს, ფალოპიუსის და სხვა ანატომების გამოკვლევებმა (მე-16 საუკუნეში) ნიადაგი მოამზადეს ფიზიოლოგიური აღმოჩენებისათვის, კერძოდ, სისხლის მიმოქცევის აღმოჩენისათვის. შემდგომშიც ფიზიოლოგიის მიღწევები, განსაკუთრებით მისი, როგორც მეცნიერების, განვითარების პირველ პერიოდში (მე-17-18 საუკუნეებში), განუყოფელია არიან ანატომიის მიღწევებისაგან. ასე, მაგალითად, ლიმფური ძარღვების აღმოჩენამ შესაძლებელი გახადა ლიმფის მიმოქცევის პროცესის დადგენა; ლევენტუისა და მალპიგის მიერ კაპილარების აღმოჩენამ დაადასტურა სისხლის მიმოქცევის შესახებ წარმოდგენის სისწორე და შექმნა საფუძველი ნივთიერებათა ცვლაში სისხლის როლის გაგებისათვის; ჯირკვლების აღნაგობის შესწავლამ შესაძლებელი გახადა მათი ფუნქციის გამოკვლევა და ა. შ.

ფიზიოლოგიის განვითარებაში უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა ფრანგი ფილოსოფოსის რ. დეკარტის მიერ მე-17 საუკუნის პირველ ნახევარში რეფლექსის აღმოჩენას.

დეკარტი ფიქრობდა, რომ გრძნობათა ორგანოზე გამაღიზიანებლის მოქმედებისას იჭიმება ტვინისავე მიმავალი ნერვული ძაგები და იხსნება ტვინის შიგნითა ზედაპირზე მოთავსებული ხერვლები, რომლებითაც გამოდის ტვინის პარაკუტებში არსებული „ცხოველური სულები“. ეს უკანასკნელი, რომლებიც ძალიან გვანან ალის ნაპერწკლებს, ნერვების გზით ჩადიან კუნთებში და მათ შეკუმშვას იწვევენ. დეკარტი თვლიდა, რომ ადამიანის ზოგიერთი რეაქცია, მაგალითად, ფეხის მოცილება ცეცხლისაგან, წარმოებს მის მიერ აღწერილი მექანიზმის მიხედვით. ადამიანის ნებითი მოძრაობები კი, დეკარტის მიხედვით, დამოკიდებულია სხეულში სულის არსებობაზე, რომელსაც აქვს თავისი ადგილსამყოფელი ტვინის ზედა დანაბატში — ეპიფიზში. მართალია, დეკარტის შეხედულება გაღიზიანების საპასუხოდ ორგა-

ნიშნები აღმოცენებული რეაქციების ბუნების შესახებ თანამედროვე შეხედულებით მეტად გულუბრყვილოდ გამოიყურება, მაგრამ უნდა ვაღიაროთ, რომ ამით მე-18 საუკუნის მეცნიერებმა მიიღეს აღწერილობა რეფლექსური აქტისა და იმ გზისა, რომელსაც გაივლის ნერვული იმპულსი რეფლექსის დროს. რაც შეეხება თვით სახელწოდება „რეფლექსი“, იგი მე-18 საუკუნის ბოლოს შემოიღო ჩეხმა მეცნიერმა გ. პროხასკამ.

ფიზიოლოგიის განვითარების ამ პერიოდში, მასში სჭარბობდა ანატომიური მიმართულება. თუმცა მაშინ ფიზიოლოგიისათვის გარკვეული მნიშვნელობა ჰქონდა აგრეთვე იმ გამოკვლევებს, რომლებიც დაკავშირებულნი იყვნენ ფიზიკასთან და ქიმიასთან, ე. ი. იმ დისციპლინებთან, რომელნიც თავის მხრივ მაშინ იწყებდნენ განვითარებას. იყო ფიზიოლოგიაში კვლევის ფიზიკური მეთოდების დანერგვისა და ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების მექანიკის, ფიზიკისა და ქიმიის კანონებით ახსნის ცდები.

მე-17 საუკუნის მეცნიერებაში შეიქმნა ორი მიმართულება, რომელთაც იატროფიზიკური და იატროქიმიური სკოლები ეწოდა. იატროფიზიკოსები თვლიდნენ, რომ მექანიკასა და ფიზიკას შეუძლია ამომწურავად ახსნას ორგანიზმის ყველა სასიცოცხლო ფუნქცია. ასე, მაგალითად, დ. ა. ბორელი, რომელმაც დაწერა შრომა „ცხოველთა მოქმედების შესახებ“, ამტკიცებდა, რომ „ცხოველთა მოქმედება ხდება მექანიკური მოვლენების საფუძველზე და მათი საშუალებით“ და რომ „ბუნების ყველა სასიცოცხლო პროცესის საფუძველია ანატომია, ფიზიკა და მათემატიკა“.

მე-17—18 საუკუნეების გამოკვლევებიდან, რომლებიც დაკავშირებულნი იყვნენ მექანიკასა, ფიზიკასა და ქიმიასთან, ფიზიოლოგიისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა ჰქონდა დ. ა. ბორელის შრომებს; იგი სწავლობდა სასუნთქ მოძრაობათა მექანიზმებსა და დიაფრაგმის როლს და აგრეთვე იყენებდა ჰიდრავლიკის კანონებს სისხლძარღვებში სისხლის მოძრაობის შესასწავლად; ს. პელსის შრომებს, რომელმაც განსაზღვრა სისხლის წნევა; ხ. რ. შეინერი თვალს განიხილავდა ოპტიკის თვალსაზრისით და შეისწავლიდა სხივების გარდატეხას თვალის არეებში; მან დაადგინა ბადურის როლი მხედველობითი შეგრძნებების აღმოცენებაში; ო. რეომიური და ლ. სპალანკანი სწავლობდნენ საჭმლის მონელების ქიმიზმს; ა. ლ. ლავუაზიემ მეცნიერული საფუძველი ჩაუყარა წარმოდგენას სუნთქვის პროცესზე და პ. ლაპლასთან ერთად ჩაატარა პირველი ცდები ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯების გამოსაკვლევად; ა. ჰალერი პირველი იყო, რომელმაც შეისწავლა დაწვრილებით აგზნებადობისა და მგრძნობელობის მოვლენები; ლ. გალვანმა აღმოაჩინა ბიოელექტრული მოვლენები და საფუძველი ჩაუყარა ელექტროფიზიოლოგიას. ფიზიოლოგიისათვის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი იყო მოგვიანებით დაფასებული დიდი ბუნებისმეტყველის მ. ლომონოსოვის აღმოჩენები და შეხედულებები, რომლებიც ბევრად უსწრებდა თავის ეპოქის შეხედულებებს. 1748 წ. მ. ლომონოსოვმა ჩამოაყალიბა ბუნების საყოველთაო კანონი — ნივთიერებისა და მოძრაობის მარადისობის კანონი, რომელიც მე-19 საუკუნეში საფუძვლად დაედო მნიშვნელოვან ფიზიოლოგიურ გამოკვლევებს ნივთიერებათა ცვლისა და ორგანიზმში ენერგიის გარდაქმნის შესახებ. მ. ლომონოსოვი დამაჯერებლად და დაბეჯითებით ამტკიცებდა ფიზიკისა და განსაკუთრებით ქიმიის მნიშვნელობას ფიზიოლოგიისათვის. იგი ამტკიცებდა, რომ ფიზიოლოგი „ფიზიკის საფუძველზე უნდა იძლეოდეს ცოცხალი სხეულის მოძრაობის მიზეზებს“ და რომ „მედიკოსი ქიმიის კარგი ცოდნის გარეშე არ შეიძლება იყოს დახელოვნებული“.

მე-17—18 საუკუნეებში ბატონობდა მეტაფიზიკური აზროვნება. განვითარების იდეა არ არსებობდა და ბუნების ყველა მოვლენა განიხილებოდა როგორც მუდმივი და უცვლელი. მეცნიერების მეტაფიზიკურობა აისახა იმ დროს გაბატონებულ მექანიკურ წარმოდგენებსა და იდეალისტურ, ვიტალისტურ კონცეფციებში, რომელნიც მე-18 საუკუნის დასასრულს გაიფურჩქნენ. ამ იდეებმა ღრმა კვალი დაამჩნია ფიზიოლოგიური პრობლემების შესწავლას. ასე, მაგალითად, მექანიციზმმა თავისი ნათელი გამოხატულება ჰპოვა ზოგიერთი ფილოსოფოსისა და ფიზიოლოგის (მაგალითად, ლამეტრის) შრომებში; ისინი ამტკიცებდნენ, რომ ორგანიზმი არის მანქანა.

ფიზიოლოგიის განვითარება მე-19 საუკუნეში

ბუნებისმეტყველებაში უდიდესი გარდატეხა მოხდა მე-19 საუკუნეში. ამ საუკუნეში ფიზიოლოგია სავსებით გამოეყო ანატომიასა და ჰისტოლოგიას, გახდა სრულიად დამოუკიდებელი მეცნიერება და მოიპოვა უდიდესი მიღწევები. ფიზიოლოგიის განვითარებისათვის უდიდესი მნიშვნელობა ჰქონდა ცოდნის მომიჯნავე დარგებში რამდენიმე მნიშვნელოვან მიღწევასა და აღმოჩენას: ორგანული ქიმიის წარმატებებს, ენერგიის მუდმივობისა და გარდაქმნის კანონის დადგენას, უჯრედის აღმოჩენასა და ორგანული სამყაროს განვითარების თეორიის შექმნას.

გასული საუკუნის 40-იან წლებში რ. მაიერმა, ჯ. ჯოულიმ და გ. ჰელმჰოლცმა შეიმუშავეს ენერგიის მარადისობის კანონი, რომელიც ძირითადად წარმოადგენდა ნივთიერებისა და მოძრაობის მარადისობის შესახებ მ. ვ. ლომონოსოვის მიერ ასი წლით ადრე ჩამოყალიბებული კანონის შემდგომ განვითარებას, რამაც ორგანიზმში ენერგიის გარდაქმნის შესწავლა მყარ ნიადაგზე დააყენა. გამორჩევა ღიბხანს საიდუმლოებით მოცული საკითხი იმ ენერგიის შესახებ, რომელიც ადამიანისა და ცხოველის ორგანიზმის მოქმედებაში ვლინდება. ნათელი გახდა ენერგიის მიმოქცევა ბუნებაში — მცენარეულ ორგანიზმში, როგორც ეს დაამტკიცა კ. ა. ტიმირიაზევმა, მზის სხივების თავისუფალი ენერგია გარდაიქმნება რთული ორგანული ნაერთების ქიმიურ ენერგიად, რომელიც წარმოიქმნება მწვანე მცენარეში ფოტოსინთეზის პროცესში, რომ ცხოველურ ორგანიზმში საკვებთან ერთად მიღებული ორგანული ნაერთების ქიმიური ენერგია თავისუფლდება მათი დაშლისას და გარდაიქმნება ენერგიის კინეტიკურ სახეებად — სითბურ, მექანიკურ, ელექტრულ ენერგიად. ამრიგად, მცენარეები აკუმულირებენ, აგროვებენ ფარულ, პოტენციურ ენერგიას, ხოლო ცხოველები იყენებენ რა ორგანიზმში ნივთიერებების დაშლისას ქიმიური რეაქციების შედეგად განთავისუფლებულ ენერგიას, ხარჯავენ მას, რაც დაგროვილი იყო მცენარეების მიერ.

მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში, ქიმიკოსთა შრომების საფუძველზე, შესწავლილი იყო ძირითად საკვებ ნივთიერებათა ორგანიზმის გარეშე დაწვის შედეგად განთავისუფლებული სითბოს რაოდენობა, სხვანაირად რომ ვთქვათ, მათი კალორიული ღირებულება. ერთდროულად ფიზიოლოგებმა შეიმუშავეს ხერხები, რომლებიც საშუალებას იძლევიან განისაზღვროს მოსვენების ან სხვადასხვა სიმძიმის მუშაობის შედეგად განთავისუფლებული ენერგია (პირდაპირ-

რი და არაპირდაპირი კალორიმეტრიის მეთოდები — შ. რუბნერი, კ. ვ. პაშუტინი, ა. ა. ლიხაჩევი, ფ. ბენედიქტი და უ. ეტუოტერი).

რთული ექსპერიმენტების საფუძველზე მატერიისა და ენერგიის მარადისობის კანონთან სრულიად შესაბამისად დადგინდა, რომ ორგანიზმის მიერ გარკვეული საკვები ნივთიერებების მოხმარებისას გამოყოფილი სითბური ენერგია ტოლია იმ ენერგიისა, რომელიც გამოიყოფა ამ ნივთიერებების დაწვისას ორგანიზმის გარეშე.

თერმოდინამიკური და ენერგეტიკული მოვლენების კვლევის მეთოდებთან ერთად, ფიზიოლოგიაში დიდი როლი შეასრულეს აგრეთვე სხვა ფიზიკურმა მეთოდებმა, რომლებიც დამუშავებული იყო მე-19 საუკუნეში ცოცხალი ორგანიზმების ფუნქციათა შესასწავლად. მნიშვნელოვანი შედეგები მოგვცა ელექტრული გაღიზიანებისა და ორგანოთა მოქმედების გრაფიკული რეგისტრაციის მეთოდოლოგიის შექმნამ სპეციალური ხელსაწყოების — კიმოგრაფის, მიოგრაფის, სფიგმოგრაფის და სხვათა საშუალებით. ამ მხრივ განსაკუთრებით დიდია ე. დიუბუა-რეიმონის დამსახურება, რომელმაც დაწვრილებით დააძლუშა ცოცხალი ქსოვილების ელექტრული გაღიზიანების მეთოდიკა მის მიერ მოწოდებული ინდუქციური მარხილიანი აპარატის საშუალებით; დიდი დამსახურება აქვს კ. ლუდვიგს, რომელმაც შექმნა კიმოგრაფი, სისხლის წნევისა (ტივტივიანი მანომეტრი) და სისხლის მოძრაობის სიჩქარის (სისხლის საათი) გამოსაკვლევი ხელსაწყოები; ი. სეჩენოვს, რომელმაც დაამუშავა სისხლიდან აგზების გამოყოფის მეთოდი; ე. მარეს, მან ფიზიოლოგია გაანდიქრა მოძრაობის გამოკვლევის მეთოდოლოგიით და შექმნა ხელსაწყო პნევმატური რეგისტრაციისათვის (მარესის კანსულა); ა. მოსოს, რომელმაც მოგვამოდა ხელსაწყო დადლის შესასწავლად (ერგოგრაფი) და სასწორიანი მაგიდა სისხლის გაღანაწილების გამოსაკვლევად. ე. პფლუგერმა აღმოაჩინა მუდმივი ღერის აგზნებად ქსოვილზე მოქმედების კანონები, რომლებიც ბ. ფ. ვერიდამ რადიკალურად გადასინჯა და განავითარა. ახალი მეთოდოლოგიური ხერხებით შესაძლებელი გახდა ნერვებისა და ნერვული ცენტრების ფუნქციების, კუნთის მუშაობისა და მისი შეკუმშვის ხასიათის, სუნთქვის, სისხლის მიმოქცევის, გამოყოფის და სხვა ორგანოების ინერვაციისა და მუშაობის მექანიზმის შესწავლა და ა. შ. ორგანიზმში მიმდინარე ელექტრულ მოვლენათა შესწავლამ, რომელიც დაიწყო ლ. გალვანიმ და ა. ვოლტამ და გააგრძელეს ე. დიუბუა-რეიმონმა, ლ. ჰერმანმა, ნ. ედენსკიმ, — მიგვაახლოვა აგზნების ფიზიოლოგიური პროცესის გაგებასთან. ამასთან ერთად ი. სეჩენოვმა და ვ. დანილევსკიმ პირველად შეისწავლეს ელექტრული მოვლენები ნერვულ ცენტრებში, რამაც განსაკუთრებული ინტერესი გამოიწვია მე-20 საუკუნის ფიზიოლოგებში. ნერვებში, კუნთებსა და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ელექტრულ მოვლენათა შესწავლის აუცილებლობა იმით აიხსნება, რომ აგზნების პროცესი ყოველთვის დაკავშირებულია აგზნებული ქსოვილის ელექტრული პოტენციალის ცვლილებასთან.

კვლევის ფიზიკურ მეთოდებს დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა გრძნობათა ორგანოებისა და გარე სამყაროს აღქმის პირობების შესწავლისათვის. ამ დარგში მე-19 საუკუნეში გ. ჰელმპოლცმა და სხვებმა დაადგინეს მრავალი საყურადღებო ფაქტი, განსაკუთრებით მხედველობისა და სმენის ფიზიოლოგიიდან, გამოიგონეს თვალისა და ყურის რეცეპტორების კვლევისათვის მახვილგონიერი ხელსაწყოები და შექმნეს ამ ორგანოთა მოქმედების ამხსნელი თეორიები. რეაქციების რეგისტრაციის ზუსტი მეთოდების შემუშავებასთან დაკავშირებით

ბელმისაწვდომი გახდა სხვადასხვა ფიზიოლოგიური პროცესის ხანგრძლივობის ზუსტი გაზომვა. ისეთი სწრაფად მიმდინარე მოვლენაც კი, როგორიცაა აგზნების გავრცელება ნერვში, გაზომილ იქნა რაოდენობრივად — დროსა და სივრცეში (გ. ჰელმპოლცი).

მე-19 საუკუნეში ჩვენი მეცნიერების განვითარებისათვის ფრიად დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ორგანული ქიმიის მიღწევებს.

მე-19 საუკუნის დასაწყისში მეტად გავრცელებული იყო შეხედულება, რომ ცოცხალ ორგანიზმში ქიმიური ნაერთები პრინციპულად განსხვავდებიან არაორგანულისაგან და რომ ქიმიკოსი ვერასოდეს ვერ შესძლებს მათ შექმნას ორგანიზმის გარეშე. ასეთი შეხედულების პროპაგანდას აწარმოებდნენ ბიოლოგიაში ანტიმეცნიერული იდეალისტური მიმდინარეობის — ვიტალიზმის მომხრეები, რომლებიც აღიარებდნენ, რომ ორგანიზმში არის რაღაც არა მატერიალური ფაქტორი („სასიცოცხლო ძალა“), რომელიც ასულიერებს ორგანიზმს და წარმართავს და არეგულირებს ბიოლოგიურ პროცესებს. „არასოდეს არ შეიძლება წარმოიქმნას ორგანული მატერია არაორგანული მატერიის ცალკეული ნაჭრების მექანიკური შეერთებით იქ, სადაც ისინი შემთხვევით არიან თავმოყრილი. მხოლოდ ძალას, რომელიც ასულიერებს ორგანულ სხეულს, შეუძლია მოახდინოს ეს სინთეზი“ — წერდა გამოჩენილი გერმანელი ფიზიოლოგი ი. მიულერი, რომელიც ცდილობდა ფიზიოლოგიური მონაცემების საფუძველზე დაესაბუთებინა თავისი იდეალისტური შეხედულებანი. გამანადგურებელი დარტყმა მიაყენა ვიტალიზმის წარმომადგენლებს ახალგაზრდა ქიმიკოსმა ფ.ველერმა, როცა მან 1828 წ. სინჯარაში ორგანიზმის გარეშე განახორციელა პირველი ორგანული ნაერთის — შარდოვანას სინთეზი. მალე ორგანული ქიმიის ერთ-ერთმა ფუძემდებელმა კ. ლიბიხმა, ხოლო შემდეგ მრავალმა სხვა მეცნიერმა განახორციელეს ორგანიზმში არსებული მრავალი ნივთიერების სინთეზი და შეისწავლეს ამ ნივთიერებათა სტრუქტურა. ამით მყარი საფუძველი შეექმნა ცოცხალ ორგანიზმში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესების ქიმიურ ანალიზს.

მე-19 საუკუნეში შეისწავლეს სხეულის ქიმიური შედგენილობა, საჭმლის მონელებისა და სუნთქვის ქიმიზმი, ორგანიზმში მოხვედრილ საკვებ ნივთიერებათა და ორგანიზმიდან გამოყოფილი დაშლის პროდუქტების შედგენილობა და თვისებები.

მე-17—18 საუკუნეებისაგან განსხვავებით, როცა ფიზიოლოგიაში გაბატონებული იყო ანატომიური მიმდინარეობა, მე-19 საუკუნეში მასში სქარბობდა კვლევის ფიზიკურ-ქიმიური მიმართულება.

მე-19 საუკუნის ბუნებისმეტყველების ყველაზე დამახასიათებელი ნიშანი იყო მეცნიერებაში განვითარების თეორიის ფართოდ დანერგვა, რომელიც აქამდე ბიოლოგიურ დისციპლინებში დიდად არ იყო გავრცელებული და აღიარებული. ორგანული სამყაროს განვითარების თეორია მე-19 საუკუნეში გამდიდრდა ორი შრომით; ამით მთელი ეპოქა შეიქმნა ბიოლოგიაში. ეს შრომებია: ლამარკის „ზოოლოგიის ფილოსოფია“ და ჩ. დარვინის „სახეობათა წარმოშობა“. ბიოლოგიაში განვითარების თეორიის დანერგვას დიდად შეუწყო ხელი აგრეთვე ბოტანიკოსი შლეიდენისა და ფიზიოლოგ შვანის მიერ ორგანიზმების უჯრედოვანი სტრუქტურის აღმოჩენამ.

მცენარეთა და ცხოველთა უჯრედოვანი აღნაგობის დადგენამ და მრავალუჯრედოვან ცოცხალ არსებათა კვერცხუჯრედიდან წარმოშობის დადასტურე-

ბამ შესაძლებელი გახადა ფიზიოლოგიის ახალი დარგების შექმნა და განვითარების საშუალება. უჯრედის სტრუქტურის შესწავლის საფუძველზე გამოირკვა ნერვული, კუნთოვანი და ჯირკვლოვანი ქსოვილების ფიზიოლოგიის მრავალი საკითხი და ჩაისახა მეცნიერება უჯრედის ფუნქციების შესახებ — უჯრედის ფიზიოლოგია.

ფ. ენგელსის თქმით, უჯრედის აღმოჩენა წარმოადგენდა „ფაქტს, რომელმაც მოახდინა მთელი ფიზიოლოგიის გარეგოლუციონერება და შესაძლებელი გახადა შედარებითი ფიზიოლოგიის არსებობა“. შედარებითი-ფიზიოლოგიური კვლევის მყარ საფუძველს წარმოადგენდა აგრეთვე დარვინის თეორია.

უჯრედისა და მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების უჯრედოვანი სტრუქტურის აღნაგობისა და ფუნქციის შესწავლამ ფიზიოლოგია დააყენა მნიშვნელოვანი და ძნელი პრობლემის წინაშე: თუ უჯრედს აქვს საკუთარ ნივთიერებათა ცვლა, სუნთქვა, გაღოზიანებადობა, გამრავლების უნარი, მაშინ რა გზით ზოციელდება უამრავ უჯრედთა ცხოველმყოფელობის გაერთიანება მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმების ცხოველმყოფელობაში; სხვანაირად რომ ვთქვათ, როგორი ურთიერთდამოკიდებულება არსებობს ორგანიზმსა და მის შემადგენელ უჯრედებს შორის? ეს პრობლემა რამდენიმე სხვადასხვა მიმართულების ბრძოლის ასპარეზი გახდა. ბიოლოგიაში იდეალიზმის წარმომადგენლები ამტკიცებდნენ, რომ ცალკეულ უჯრედთა ფუნქციების გაერთიანება და ორგანიზმის მთლიანობა და ერთიანობა განპირობებულია არამატერიალური ფაქტორით, რომელიც თითქმის მართავს ორგანიზმს. ეს შეხედულება ძლიერ მკაფიოდ გამოხატა მე-19 საუკუნის შუა ხანებში ფრანგმა ანატომმა და ფიზიოლოგმა ა. მილნედვარდსმა: „ორგანიზმის ნაწილთა ჰარმონია დამოუკიდებელია არა მათ ურთიერთ გავლენაზე, არამედ მათ კოორდინაციაზე, რაც განპირობებულია ერთიანი პრინციპის ნებით. წინასწარი გეგმით, ადრინდელი იდეით“. მსგავს მეცნიერებისათვის ასეთ უცხო შეხედულებებს ავითარებდა გასული საუკუნის ბოლოს გერმანელი ბიოლოგი-ვიტალისტი გ. დრიში და ამ შეხედულებებს ჩვენს საუკუნეშიც ავითარებენ ქოლიზმის თანამედროვე რეაქციული ფილოსოფიის ერთ-ერთი მიმართულების წარმომადგენლები.

სხვა შეხედულებას იცავდნენ მომხრენი იმ მიმართულებისა, რომელიც დამუშავა პათოლოგიური ანატომიის ფუძემდებელმა რ. ვირხოვმა. იგი ორგანიზმს განიხილავდა, როგორც „ცოცხალი ერთეულების, ე. ი. უჯრედების ჯამს“, ანუ როგორც უჯრედოვან სახელმწიფოს“. ვირხოვის მიმდევრები — ბრიუჟე და მ. ფერკორნი თვლიდნენ, რომ მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის თითოეული უჯრედი წარმოადგენს დამოუკიდებელ „ელემენტარულ ორგანიზმს“. ორგანიზმზე ასეთი შეხედულებიდან გამომდინარე, ვირხოვი და მისი მიმდევრები თვლიდნენ, რომ ორგანიზმის ფუნქცია უჯრედთა ფუნქციების ერთგვარი არითმეტიკული ჯამია; არსებითად ისინი უარყოფდნენ ორგანიზმის მთლიანობას. ამიტომ პათოლოგიის დარგში ვირხოვისა და მისი მოწაფეების მიერ მოპოვებული დიდი რაოდენობის ახალი და მნიშვნელოვანი ფაქტი პრინციპულად არასწორად იყო განხილული.

ვირხოვი თვლიდა, რომ ქსოვილებში სხვადასხვა პათოლოგიური ცვლილება წარმოადგენს მოცემული ქსოვილის უჯრედების ადგილობრივი დაავადების გამოვლინებას. ამასთან მხედველობაში არ ღებულობდნენ იმას, რომ სინამდვილეში არ არსებობს სუფთა ადგილობრივი დაავადებები, რომლებიც გავლენას არ ახდენდნენ მთელ ორგანიზმზე, არ იწვევდნენ მასში პათოლოგიურ ცვლილებებსა და რეაქციებს. უჯრედოვან პათოლოგიის შესახებ ვირხოვის მოძღვრების

პრინციპული შეცდომაა იმის შეუფასებლობა, რომ ორგანიზმი წარმოადგენს ერთ მასლიანს, რომლის ფუნქციებიც არ შეიძლება დაყვანილ იქნეს მისი შემადგენელი ცალკეული უჯრედების ფუნქციამდე, რადგანაც მათი ურთიერთმოქმედებისა და გაერთიანების შედეგად წარმოიქმნებიან ორგანიზმის თვისობრივად ახალი კანონზომიერებანი.

ორგანიზმის მთლიანობის შესახებ ვიტალისტურ და იდეალისტურ კონცეპციებს და ვირხოვის შეხედულებებს უპირისპირდება პროგრესული, მატერიალისტური მიმართულება — ნერვიზმი, რომელიც მე-19 საუკუნეში ძირითადად რუსმა ფიზიოლოგებმა და კლინიკისტებმა ი. სეჩენოვმა, ი. პავლოვმა, ს. ბოტკინმა, ა. ისტროუმოვმა, კ. ბესტერევმა და სხვებმა დაამუშავეს. ნერვიზმი გამოდინარეობს იმ შეხედულებიდან, რომ ორგანიზმი წარმოადგენს მთლიანს და ნაწილები ექვემდებარებიან მთელს ნერვული სისტემის საშუალებით. ცენტრალური ნერვული სისტემის მქონე ადამიანსა და ცხოველებში ეს სისტემა არეგულირებს და ერთმეორეს უთანხმებს მთელი ორგანიზმის ფუნქციებს და მისი, როგორც მთლიანის ცხოველმოქმედებას, უკუებს არსებობის პირობებს. ის ფაქტი, რომ მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმის უჯრედებს ახასიათებს მათთვის დამახასიათებელი ნივთიერებათა ცვლა, სუნთქვა, გალიზიანებადობა, გამრავლების უნარი, ნერვიზმის მიხედვით სრულიადაც არ ნიშნავს იმას, რომ უჯრედები დამოუკიდებელი ორგანიზმებია; მათი მოქმედება ემორჩილება ორგანიზმს, როგორც მთლიანს.

მოძღვრება ნერვიზმის შესახებ ემყარებოდა მთელი მე-19 საუკუნის განმავლობაში შეკრებილ მრავალრიცხოვან ფაქტს. ნერვული რეგულაციის შესწავლა წარმოადგენდა ამ საუკუნის ფიზიოლოგიის ერთ-ერთ ყველაზე დიდ მიღწევას. გლვანტარული და ქიმიური გალიზიანებისა და სხვადასხვა ნერვის გადაკვეთის მეთოდების საშუალებით: მრავალი მეცნიერის შრომებით (ფ. მაჟანდი და კლ. ბერნარსი საფრანგეთში, კ. ლუდვიგი, რ. ჰაიდენჰაინი, ძმები ე. და ე. ვებერები გერმანიაში, ა. ვალტერი, ი. ციონი, ვ. ოვსიანიკოვი, ნ. მისლავსკი, ი. პავლოვი რუსეთში, უ. გასკელი და ჯ. ლენგლი ინგლისში და მრავალი სხვა) დადგინდა შინაგანი ორგანოების ფუნქციების რეგულაციის ნერვული მექანიზმი. განსაკუთრებით უნდა აღინიშნოს გულისა და სისხლძარღვთა ინერვაციის გამორკვევა.

ძმებმა ე. და ე. ვებერებმა აღმოაჩინეს ცთომილი ნერვის შემაკავებელი მოქმედება გულზე; ი. ფ. ციონმა — სიმპათიკური ნერვის ამაჩქარებელი მოქმედება გულზე, ხოლო ი. პავლოვმა ამ ნერვის გამაძლიერებელი მოქმედება გულის შეკუმშვაზე, ა. ვალტერმა, ხოლო შემდეგ კლ. ბერნარმა აღმოაჩინეს სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ინერვაცია; მოგვიანებით კლ. ბერნარმა და მრავალმა სხვა მკვლევარმა აღმოაჩინეს სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ინერვაცია. კ. ლუდვიგმა და ი. ფ. ციონმა აღმოაჩინეს გულიდან და აორტიდან გამომავალი ცენტრისკენული ბოჭკოები, რომლებიც რეფლექსურად ცვლიან გულის მუშაობასა და სისხლძარღვთა ტონუსს, ვ. ფ. ოვსიანიკოვმა მოგვრძო ტვინში აღმოაჩინა სისხლძარღვთა ტონუსის რეგულაციის ცენტრი, ხოლო ნ. ა. მისლავსკიმ დაწვრილებით შეისწავლა ლეგალუასა და ფლურანსის მიერ აღრე აღმოჩენილი და აგრეთვე მოგვრძო ტვინში მოთავსებული, სუნთქვის ცენტრი.

მე-19 საუკუნეში აზრი გამოითქვა და ექსპერიმენტულად დასაბუთეს შეხედულება ნერვული სისტემის ტოფიკული ფუნქციის შესახებ, ე. ი. ორგანოების, ქსოვილებისა და უჯრედების ნივთიერებათა ცვლისა და კვების პროცესების.

სებზე მისი გავლენის ანუ ტროფიკის შესახებ. მსგავსი შეხედულება გაიოთ-ქვა ფ. მაქანდიმ, რომელმაც 1824 წ. აღწერა ნერვების გადაჭრის შემდეგ მათ მიერ ინერვირებულ ორგანოებში განვითარებული პათოლოგიური ცვლილებები; კლ. ბერნარის მიერ აღნიშნული იყო ნახშირწყლოვანი ცვლის შეცვლა მოგ-რძო ტვინის გარკვეულ მიდამოში ჩხვლეტის შემდეგ („შაქრიანი ჩხვლეტა“), ხოლო რ. ჰაიდენჰაინმა გვიჩვენა სიმპათიკური ნერვების გავლენა ნერწყვის სეკრეციაზე. ი. პავლოვმა დაადგინა ნერვების ტროფიკული გავლენა გულზე და განაზოგადა მანამდე არსებული მასალა ნერვული სისტემის ტროფიკული ფუნქციის შესახებ, რაც დადასტურდა და განვითარდა მე-20 საუკუნეში.

მე-19 საუკუნეში შექმნილი იყო ნერვული მოქმედების რეფლექსური თეორია. მე-19 საუკუნის დასაწყისში შეისწავლეს ზურგის ტვინის რეფლექსები და ჩატარდა რეფლექსური რეაქციის ანალიზი: ფ. მაქანდისა და ი. მიულერის მიერ აღმოჩენილ იქნა ზურგის ტვინის ფესვებში ცენტრისკენული და ცენტრიდანული ბოჭკოების განაწილება (მაქანდის კანონი). მე-19 საუკ. 20-იან წლებში მ. ფლურანსმა ჩაატარა გამოკვლევები: იგი ფრინველებს აცლიდა თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებს და ექსპერიმენტულად დაადგინა მათი როლი შეგრძნებებისა და ნებითი მოძრაობების აღმოცენებაში.

უაღრესად დიდი მნიშვნელობა ჰქონდა ი. სეჩენოვის შრომებს; მან 1862 წ. აღმოაჩინა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შეკავების პროცესი, ხოლო 1863 წ. გამოაქვეყნა თავისი გენალური ნაწარმოები „თავის ტვინის რეფლექსები“. ამ წიგნში ი. სეჩენოვმა განავითარა აზრი თავის ტვინში მიმდინარე პროცესების რეფლექსური ბუნების შესახებ, მათ რიცხვში ისეთი რთული პროცესებისაც კი, როგორიცაა ადამიანის აზროვნების პროცესი. ამით ი. სეჩენოვმა საფუძველი ჩაუყარა უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიას, რომელიც შემდეგ ი. პავლოვმა დაამუშავა.



ი. მ. სეჩენოვი (1822—1905)

მე-19 საუკუნის მეორე ნახევარში დაიწყო ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა ნაწილის ფუნქციური მნიშვნელობის შესწავლა, რისთვისაც გამოყენებული იყო თავისა და ზურგის ტვინის გარკვეული ნაწილების გაღოზიანებისა და ამოკვეთის მეთოდები (გ. ფრიტშის და ე. ჰიტციგის, ფ. გოლცის, გ. მუნკის, ვ. მ. ბეხტერევის, ლ. ლუჩინანის გამოკვლევები).

მე-19 საუკუნის ფიზიოლოგიის განვითარებაში დიდი როლი შეასრულა ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტის ქირურგიული მეთოდის დამუშავებამ, ე. ი. ოპერაციული ჩარევის მეთოდიკამ, რომელიც იძლევა შედარებით ნორმალურ

ფიზიოლოგიურ პირობებში სხვადასხვა ორგანოზე ქრონიკული დაკვირვების შესაძლებლობას. ქირურგიული მეთოდისა განსაკუთრებით ფართოდ გავრცელდა ფიზიოლოგიაში მას შემდეგ, რაც დაიწყო ნარკოზის გამოყენება და დაამუშავეს ანტისეპტიკისა და ასეპტიკის წესები, რამაც უზრუნველყო ნაოპერაციო ცხოველის ინფექციისაგან დაცვა, ჭრილობათა უკეთ შეხორცება და ცხოველთა ცოცხლად შენარჩუნება ოპერაციის შემდეგ. მე-19 საუკუნეში დამუშავდა ოპერაციის წარმოების ათობით წესი სხვადასხვა ორგანოების ფუნქციების შესწავლის მიზნით (ვ. ა. ბასოვი, ტირი, ველა, ჰაიდენჰაინი, კლემენციევიჩი, ი. პ. პავლოვი). ოპერაციულ-ქირურგიული ფისტულის მეთოდის დახმარებით, უმთავრესად ი. პავლოვისა და მისი მოწაფეების შრომებით, შეიქმნა საჭმლის მონელების თანამედროვე ფიზიოლოგია.

მე-19 საუკუნის განმავლობაში, განსაკუთრებით მის მეორე ნახევარში, ფიზიოლოგიური ცოდნა უაღრესად გაფართოვდა და გაღრმავდა. ფიზიოლოგიის მიღწევებმა ხელი შეუწყო სამყაროს მატერიალისტური გაგების მეცნიერულ დასაბუთებას, გაგებას, რომელმაც საკმაოდ მტკიცედ მოიკიდა ფეხი ამ საუკუნის ბუნებისმეტყველებაში. ვიტალიზმი, რომელიც წარმოადგენდა მე-18 საუკუნის დასაწყისის ბიოლოგთა მსოფლმხედველობის უპირატეს მიმართულებას, იძულებული იყო დაეთმო თავისი პოზიციები. მიუხედავად ამისა, ზოგიერთი მეცნიერის შრომაში მთელი ამ საუკუნის მანძილზე შეიძლება შეგვხვდეს ვიტალისტური და სხვა იდეალისტური კონცეფციები. ასე, მაგალითად, ამ პერიოდში ფიზიოლოგთა შორის, განსაკუთრებით გერმანიაში, გავრცელდა იდეალისტური მიმართულებანი — ფიზიოლოგიური იდეალიზმი, აგნოსტიციზმი, კონდიციონალიზმი და სხვა. ფიზიოლოგიური იდეალიზმი — მიმართულებაა, რომელიც განავითარა ცნობილმა გერმანელმა ფიზიოლოგმა ი. მიულერმა და თავისი სახელწოდება მიიღო ამ მიმდინარეობის გამკრიტიკებელი ფილოსოფოს-მატერიალისტის ფეიერბახისაგან — ცდილობდა დაეასბუთებინა ანტიმეცნიერული წარმოდგენა სამყაროს შეუცნობადობაზე გრძნობათა ორგანოებით. იგი ამტკიცებდა, თითქმის ამ ორგანოებით აღიქვება ამ ორგანოებისათვის დამახასიათებელი თვისებები და არა ჩვენს გარეშე არსებული რეალური სინამდვილე. აგნოსტიციზმი, რომლის პროპაგანდასაც ეწეოდა დიუბუა-რაიმონი, მდგომარეობს იმაში, რომ ბუნების ზოგიერთი პრობლემა და მათ შორის სიცოცხლისა და ადამიანის აზროვნების პრობლემები არასოდეს არ გადაწყდება, რომ ისინი შეუცნობადი არიან. კონდიციონალიზმი, რომლის წარმომადგენელი ფიზიოლოგიაში მ. ფერვორნია, უარყოფს მოვლენათა მიზეზობრივ ახსნას. ყველა ეს მიმართულება თავისი არსით იყო ღრმად რეაქციული და ანტიმეცნიერული.

მკვლევარების ერთი წყების მატერიალიზმიდან განდგომას ხელს უწყობდა ის გარემოება, რომ თვით მატერიალიზმი ჯერ კიდევ იყო მექანიკური, მეტაფიზიკური, შეზღუდული; ნაკლებად იყო გაგებული ცალკეულ მოვლენათა შორის კავშირები და გადასვლები. მე-19 საუკუნეში დაგროვდა უამრავი მეცნიერული ფაქტი, რომელთა ახსნა შეუძლებელი იყო არსებული მეთოდოლოგიის საფუძველზე მექანიკური მატერიალიზმის პოზიციებიდან. ამის შედეგად, ნაწილი ფიზიოლოგებისა, როგორც წერდა ვ. ი. ლენინი, „რეაქციულ ფილოსოფიაში“ გადავარდა, რადგან ვერ შეძლო პირდაპირ და ერთბაშად მეტაფიზიკური მატერიალიზმიდან დიალექტიკურ მატერიალიზმამდე ასულიყო“. უნდა აღინიშნოს, რომ მე-19 საუკუნის მეორე ნახევრის რუსი ფიზიოლოგებისათვის დამახასიათებელი იყო მატერიალისტური პოზიციების თანმიმდევრული დაცვა. ეს გან-

პირობებული იყო რუსი ფილოსოფოს-მატერიალისტების ა. გერცენის, ბ. გელისკის, დ. პისარევის, ნ. ჩერნიშევსკის უდიდესი გავლენით.

ფიზიოლოგიის განვითარება მე-20 საუკუნეში

მეოცე საუკუნეში დაიწყო ფიზიოლოგიის განვითარების ახალი ეტაპი, რომლის დამახასიათებელი ნიშანი იყო სასიცოცხლო პროცესების ვიწრო ანალიზურიდან ფართო სინთეზურ გაგებაზე გადასვლა. ფიზიოლოგიის განსაკუთრებული დიდი მიღწევა იყო უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ მოძღვრების შექმნა ი. პავლოვის მიერ. ი. პავლოვმა მეტად გააფართოვა და განავითარა რეფლექსური თეორია და მის საფუძველზე ამოხსნა ის ნერვული მექანიზმი, რომელიც განაპირობებს გარემოს ზემოქმედებაზე ადამიანისა და უმაღლეს ცხოველთა რეაგირების სრულყოფილ და ურთულეს ფორმებს. ეს მექანიზმია პირობითი რეფლექსი, ხოლო უმაღლესი ნერვული მოქმედების ორგანოს თავის ტვინის დიდი ნახევარსფეროების ქერქი წარმოადგენს.

ი. პავლოვმა და მისმა მრავალრიცხოვანმა მოწაფეებმა და თანამშრომლებმა შეისწავლეს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქში მიმდინარე ძირითადი პროცესები და ექსპერიმენტულად დაამტკიცეს, რომ ტვინის ქერქი უზრუნველყოფს გარემოსთან ორგანიზმის ურთიერთობის ყველაზე რთულ ფორმებს და ორგანიზმის უმაღლეს ინტეგრაციას (ე. ი. მისი ყველა ორგანოს, ქსოვილისა და უჯრედის ფუნქციათა გაერთიანებას).

ცხოველთა უმაღლესი ნერვული მოქმედების კანონზომიერების გარკვევამ შესაძლებელი გახადა ადამიანის თავის ტვინის მოქმედების კანონების დადგენასთან დიდად მიახლოება. ამის შედეგად წარმოიშვა მოძღვრება ორ სასიცოცხლო სისტემაზე, რომელთაგან მეორე დამახასიათებელია მხოლოდ ადამიანისათვის და დაკავშირებულია აბსტრაქციულ აზროვნებასთან და მეტყველებასთან.

მსოფლიო ფიზიოლოგიაში ახალი მიმართულების შემქმნელი ი. პ. პავლოვი იყო დარწმუნებული და თანმიმდევრული მატერიალისტი და აღიარებდა მატერიის პირველობას და ცნობიერების მეორადობას. იგი ამტკიცებდა, რომ „ფსიქიკური მოქმედება წარმოადგენს თავის ტვინის განსაზღვრული მასის ფიზიოლოგიური მოქმედების შედეგს.“ ი. პ. პავლოვის მოძღვრებას უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ დიდი ფილოსოფიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან იგი იძლევა ვ. ი. ლენინის მიერ შექმნილი ასახვის თეორიის საბუნებისმეტყველო მეცნიერულ დასაბუთებას. ამ მოძღვრების განვითარებამ ლახვარი ჩასცა იდეალიზმს. წინასწარ განსაზღვრა რა იდეალისტ-მეცნიერების უარყოფითი დამოკიდებულება თავისი მოძღვრებისადმი, ჯერ კიდევ 1906 წელს ი. პავლოვი მიუთითებდა: „ჭეშმარიტი, თანმიმდევრული ბუნებისმეტყველების შეხება სიცოცხლის უკანასკნელ ზღვართან, ვერ ჩაივლის დიდი გაუგებრობებისა და წინააღმდეგობათა გარეშე იმათი მხრიდან, რომლებიც დასაბამიდან მიჩვეული იყვნენ ბუნების მოვლენის ეს სფერო განეხილათ სხვა თვალსაზრისით და მხოლოდ ამ თვალსაზრისის ცნობდნენ კანონიერად ამ შემთხვევაში.“

სიცოცხლის მოვლენათა სინთეზური გზით შესწავლის საფუძველზე მიღებულ მიღწევებთან ერთად, ახლა დიდი წარმატებები მოიპოვა ფიზიოლოგიური პროცესების ანალიზურმა კვლევამ. ფიზიოლოგიური და ბიოქიმიური კვლევის საგნად გახდა არა მარტო ორგანოები და ქსოვილები, არამედ ცალკეული უჯრე-

დები და უჯრედთა სტრუქტურული ელემენტები (ბირთვები, მიტოქონდრიები, ცალკეული ნერვული ბოჭკოები). განვითარდა მეცნიერების განსაკუთრებული დარგი, რომელსაც მიკროფიზიოლოგია ეწოდება. იგი შეისწავლის ერთი მხრივ მიკრობიექტებს, ხოლო მეორე მხრივ დროის მიკროინტერვალებში (დროის შუალედები ტოლია ან ნაკლებია წამის მეათასედისა) მიმდინარე პრო-



ცესებს, რომელიც წარმოდგენილია რაოდენობრივად ძალიან მცირე ცვლილებებით. ორგანიზმში და მის სტრუქტურულ ელემენტებში, სიდიდით მცირე და მათში ხანმოკლე მიმდინარე პროცესების გაზომვათა შესაძლებლობა იყო იმის შედეგი, რომ ფიზიოლოგიისა და ბიოქიმიაში გამოყენებული იყო ფიზიკისა და ელექტრონიკის მიღწევები, ფიზიკური, არაორგანული და ორგანული ქიმიის მიღწევები.

მე-20 საუკუნეში დეტალურად გამოკვლიეს ინტერმედიალური ცვლის პროცესები. ე. ი. უჯრედებში, ქსოვილებსა და ორგანოებში სხვადასხვა ქიმიურ ნივთიერებათა თანმიმდევრული ქიმიური გარდაქმნის პროცესები. მკვლევარები ქიმიური სტატეკის შესწავლიდან გადავიდნენ ქიმიური დინამიკის გამოკვლევაზე. ამ მხრივ უკანასკნელ წლებში ბიოქიმიასა

ი. პ. პავლოვი (1849—1936)

და ფიზიოლოგიის დიდი დახმარება გაუწია ნიშანდებულ ატომთა კვლევამ, ე. ი. ორგანიზმში ისეთი ნივთიერებების შეყვანამ, რომლებიც შეიცავენ რადიოაქტიურ ან მძიმე იზოტოპებს. რომელიმე ნაერთში იზოტოპის არსებობა წარმოადგენს ამ უკანასკნელის „ნიშანს“, რომელიც იძლევა საშუალებას თვალყური ვადევნოთ მოცემულ ნაერთის ბედ-იღბალს, ე. ი. ორგანიზმში მის ქიმიურ გარდაქმნას. ფართოდ არის გამოყენებული მიკროქიმიური ანალიზის მეთოდო-კა — ქსოვილებსა და მათ ექსტრაქტებში ზოგიერთ ნივთიერებათა კვალის აღმოსაჩენად. ამ მხრივ საჭიროა აღინიშნოს ელექტროფორეზისა და ქრომატოგრაფიის მეთოდო-კა.

ორგანიზმში ქიმიური დინამიკის შესწავლის საფუძველზე დადგინდა სხვადასხვა ქიმიური პროცესის კავშირი ფუნქციურ ცვლილებებთან, ფიზიოლოგიურ მოქმედებასთან. ჩაისახა მიმართულება, რომელსაც ქიმიური ფიზიოლოგია ან ფუნქციური ბიოქიმია ეწოდება. ამ დარგის დიდი მიღწევაა კუნთის შეკუმშვის ქიმიური დინამიკის გამორკვევა და მუშაობის დროს კუნთის მიერ გამოყენებული ენერგიის წყაროთა დადგენა (ო. მეირჰოფი, ი. პარნასი, ე. ლუნდსგარდი). გამოირკვა, რომ ფოსფორის მკავის მოლეკულის მოხლეჩას ზოგიერთი ორგანული ნაერთებიდან, რომლებიც შეიცავენ მის ნარჩენს (ადენოზინტრიფოსფატს, კრეატინფოსფატს), თან ახლავს დიდი რაოდენობით ენერგიის გამოყოფა, რომელიც გამოიყენება კუნთის მუშაობისას. ფიზიოლოგები და ბიოქიმიკოსები ახლოს მივიდნენ კუნთის შეკუმშვის ბუნების ამოხსნასთან. ნაჩვენებია (ვ. ა. ენგელგარტისა და მ. ნ. ლუბიმოვას,

სცენტ-დიორდისა და სხვ. მიერ), რომ კუნთის ცილების მიოზინისა და აქტომიოზინის კოლოიდურ-ქიმიური თვისებებისა და მდგომარეობის შეცვლისას თავისუფლდება მექანიკური ენერგია, ე. ი. სრულდება გარეგანი მუშაობა და რომ კუნთის შემკუმშავ ცილას — მიოზინს ახასიათებს ფერმენტული თვისებები, რომელიც ახდენს ადენოზინტრიფოსფორმჟავიდან ერთი მოლეკულა ფოსფორის მჟავას მოხლეჩის კატალიზს.

ქიმიურ ფიზიოლოგიაში გამოკვლევათა განვითარება მე-20 საუკუნეში აღინიშნა ჩვენი მეცნიერების ახალი დარგების: ენდოკრინოლოგიის, ვიტამინებისა და მედიატორების შესახებ მოძღვრების შექმნით.

ენდოკრინოლოგია შეისწავლის შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების ფიზიოლოგიას, ბიოქიმიასა და პათოლოგიას; ეს ჯირკვლები წარმოქმნიან და სისხლში გამოყოფენ ჰორმონებს, ქიმიურ ნაერთებს, რომელთაც აქვთ მალალი ფიზიოლოგიური აქტივობა, ე. ი. მცირე რაოდენობით მოქმედებისას უნარი მკვეთრად შეცვალოს სხეულის მრავალი ორგანოს მდგომარეობა და მოქმედება. შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების ფუნქციაზე პირველად ყურადღება გამახვილეს ექიმმა-კლინიკისტებმა, რომელთაც ზოგიერთი დაავადების წარმოშობა-განვითარება დაუკავშირეს ენდოკრინულ ჯირკვალთა პათოლოგიას. უფრო მოგვიანებით მე-19 საუკუნის ბოლოს ფიზიოლოგმა ბროუნ-სეკარმა, ხოლო შემდგომ მე-20 საუკუნეში სხვებმაც დაამტკიცეს, რომ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლები, მაგალითად, სასქესო ჯირკვლები, თირკმელზედა ჯირკვლები, კუჭუქანა, ფარისებრი, ფარისებრზედა ჯირკვლები, ჰიპოფიზი წარმოქმნიან მალალი აქტიურობით აღჭურვილ ნივთიერებებს. ენდოკრინულ ჯირკვალთა ფუნქციების დეტალური ექსპერიმენტული შესწავლა ჩვენი საუკუნის მიღწევაა. მეცნიერების ამ დარგში მიღწეულია დიდი წარმატებები: გამორკვეულია მრავალი ჰორმონის ქიმიური შედგენილობა და მოქმედების მექანიზმი. ბევრი მათგანი მიღებულია ლაბორატორიულად ქიმიური სინთეზის გზით. დადგინდა, რომ ზოგიერთი დაავადება წარმოადგენს ჰორმონთა ნაკლები, ან პირიქით, ჭარბი რაოდენობით პროდუქციის შედეგს ამა თუ იმ ჯირკვალში. ფიზიოლოგიური მონაცემების საფუძველზე დამუშავდა ენდოკრინულ ჯირკვალთა დაავადების მკურნალობის ეფექტური მეთოდები.

მოძღვრება ვიტამინების შესახებ — ვიტამინოლოგია — ეძღვნება საკვებში შემავალ იმ ნივთიერებათა სპეციალური ჯგუფის გამოკვლევას, რომლებიც არ ეკუთვნიან არც ცილებს, არც ცხიმებს, არც ნახშირწყლებს და არც მინერალურ მარილებს, არ წარმოადგენენ ორგანიზმისათვის ენერგიის წყაროს, მაგრამ ამასთან ერთად აუცილებელნი არიან ნივთიერებათა ცვლის პროცესების რეგულაციისა და ორგანიზმის ზრდისათვის. ვიტამინები აღმოაჩინა 1880 წ. ნ. ი. ლუნინმა, თუმცა მათი ყოველმხრივი გამოკვლევა დაიწყო 1910—1912 წწ. სწორედ მაშინ პოლონელმა მეცნიერმა კ. ფუნკმა შემოიღო ტერმინი „ვიტამინები“. ახალმა დარგმა მიიპყრო ფიზიოლოგების, ბიოქიმიკოსების, ქიმიკოს-სინთეტიკოსების, პათოლოგებისა და სხვადასხვა კლინიკურ სპეციალობათა წარმომადგენლების ყურადღება. ამჟამად ცნობილია 30-მდე ვიტამინი. განსაზღვრულია მრავალი მათგანის ქიმიური სტრუქტურა და მოქმედების მექანიზმი, დამუშავებულია მრავალი ვიტამინის გაწმენდისა და ქიმიური სინთეზის მეთოდები. გამორკვეულია, რომ ისინი აუცილებელნი არიან ნივთიერებათა ცვლის პროცესების ნორმალური მიმდინარეობისათვის და რომ ზოგიერთი ვიტამინისაგან წარმოიქმნებიან ფერმენტების აქტიური ჯგუფები. დად

გენილია სხვადასხვა ასაკისა და პროფესიის ადამიანთა დღე-ღამური მოთხოვნა ვიტამინებში. განსაკუთრებული წარმატებებია მიღწეული იმ დაავადებათა გამოცნობის, მკურნალობისა და თავიდან აცილების საქმეში, რომლებიც ვითარდებიან საკვებში ვიტამინების ნაკლებობის ან უქონლობის შემაჯავებში.

მოდერნული მედიკატორების შესახებ ეძღვნება იმ ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის ფიზიოლოგიური როლის შესწავლას, რომლებიც წარმოიქმნებიან ნერვულ დაბოლოებებში. მედიკატორები ნერვული დაბოლოებიდან პერიფერიულ ორგანოთა უჯრედებზე ან ნერვულ უჯრედებზე ნერვული იმპულსების ქიმიური გადაცემებია. მედიკატორები აღმოაჩინა 1920 წ. ო. ლევიმ ბაყაყის იზოლირებულ გულზე ჩატარებულ ცდებში. ეს აღმოჩენა დაადასტურა და განავითარა მრავალმა მეცნიერმა (ა. სამოილოვმა, ა. კიბიაკოვმა და სხვებმა სსრკ-ში, ვ. კენონმა, და ნახმანსონმა აშშ-ში, გ. დეილიმ, ვ. ფელდბერგმა ინგლისში, მ. ბაკმა — ბელგიაში, ბ. მინცმა — საფრანგეთში). ამჟამად ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნა შემჩნეულია პერიფერიული ნერვული სისტემის ყველა მიდამოს აგზნებისა და შეკავებისას. ნაჩვენებია, რომ მედიკატორებია აცეტილქოლინი და ადრენალინი, აგრეთვე მისი ნაწარმი ნორადრენალინი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება. წარმოებს მათი მოქმედების მექანიზმის ინტენსიური შესწავლა. გამორკვეულია, რომ მათ მნიშვნელობა აქვთ არა მხოლოდ როგორც ნერვულ დაბოლოებებში ნერვული იმპულსების გადაცემებს, არამედ როგორც ფაქტორებს, რომლებიც ცვლიან ნერვული ქსოვილის აგზნებადობასა და ფიზიოლოგიურ მდგომარეობას. მედიკატორების გამოკვლევამ მოგვცა კლინიკისათვის პრაქტიკული მნიშვნელობის შედეგები: აღმოჩნდა, რომ ნერვული სისტემის მთელი რიგი დაავადებისა და ზოგიერთი მოწამვლის დროს ირღვევა მედიკატორის წარმოქმნა, მოქმედება ან დაშლა; ამის საფუძველზე პრაქტიკაში რეკომენდებულია და მიღებული ასეთ დაავადებათა და მოწამვლათა მკურნალობის ახალი მეთოდები.

ენდოკრინოლოგიის, ვიტამინოლოგიისა და მედიკატორების შესახებ მოძღვრების მიღწევათა საფუძველზე გამოირკვა ორგანიზმის ცხოველმოქმედების რეგულაციაში ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის ფრიად მნიშვნელოვანი როლი. ქიმიური ფაქტორები მონაწილეობენ ფუნქციათა გაერთიანებასა, შეთანხმებასა და რეგულაციაში. ნივთიერების ზემოქმედებას ორგანიზმის ფუნქციებზე, როცა ამა თუ იმ უჯრედსა და ქსოვილში წარმოიქმნებიან და სისხლით და ქსოვილის სითხით სხვა უჯრედებთან მიიტანებიან, ჰუმორალური რეგულაცია ეწოდება (ლათ. სიტყვიდან humor — სითხე). მაგრამ სწორი არ იქნება წარმოვიდგინოთ, რომ ჰუმორალური რეგულაცია ნერვული სისტემისაგან დამოუკიდებელი მარეგულირებელი სისტემაა. ორგანიზმში ჰუმორალური, ქიმიური ფაქტორთა წარმოქმნა და მოქმედება ნერვული სისტემით რეგულირდება. რეგულაციის ჰუმორალური მექანიზმი ექვემდებარება ნერვულ მექანიზმს. ეს უკანასკნელი კი მთლიან ორგანიზმში ფუნქციათა გაერთიანების, ურთიერთმოქმედებისა და რეგულაციის უმაღლესი ფორმაა. რეგულაციის ჰუმორალური ფაქტორთა წარმოქმნა და მოქმედება ფუნქციათა ნერვულ-ჰუმორალური რეგულაციის მთლიანი ჯაჭვის მხოლოდ ერთ-ერთი რგოლია, — ეს არის მოძღვრება, რომელიც მუშავდებოდა საბჭოთა მეცლევარების ლ. ორბელის, კ. ბიკოვის, ლ. შტერნისა და სხვათა აქტიური მონაწილეობით.

მნიშვნელოვანი მიღწევებით გაამდიდრა ფიზიოლოგია აგრეთვე გამოკვლევათა ფიზიკურმა მიმართულებამ. პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ელექტროფიზიოლოგიის მიღწევები, რომლებიც დიდად იყო დამოკიდებული ელექტრონიკისა და რადიოტექნიკის მიღწევათა გამოყენებაზე. მე-20 ს. დასაწყისში სიმონი გალვანომეტრის (ვ. ეინტჰოვენი, ა. სამოილოვი), ხოლო შემდგომ ელექტრული დენის ან ძაბვის ელექტრონული გამაძლიერებლებისა და ოსცილოგრაფების (გ. გასერი, ე. ედრიანი) გამოყენებამ შესაძლებელი გახადა დეტალური ანალიზი გაეკეთებინათ იმ ელექტრული მოვლენებისა, რომლებთაც ადგილი აქვს ცენტრალურ და პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში, გულსა და კუნთებში.

ამ გამოკვლევათა მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ ელექტრული ცვლილებები — ე. წ. მოქმედების დენები ანუ პოტენციალები აგზნების პროცესის აუცილებელ თანამგზავრს წარმოადგენენ. ელექტროფიზიოლოგიურ გამოკვლევებს დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა მიეცა მედიცინაში. ასე, მაგალითად, გულის მოქმედების ელექტრულ გამოვლინებათა რეგისტრაცია — ელექტროკარდიოგრაფია აღმოჩნდა საუკეთესო სადიაგნოზო საშუალება. რასაც შეუძლია აღმოაჩინოს გულის მოქმედების დარღვევანი გულის დაავადებათა დროს. თავის ტვინის მოქმედების ელექტრულ გამოვლინებათა შესწავლა — ელექტროენცეფალოგრაფია, მნიშვნელოვანია თავის ტვინის ზოგიერთი დაავადების დიაგნოსტიკისათვის, კერძოდ, სიმსივნეთა ლოკალიზაციის დასადგენად.

მე-19 საუკუნის დასასრულს განვითარება იწყო ფიზიკურმა ქიმიამ და უკვე მე-20 საუკუნის დასაწყისში ფიზიოლოგებმა დაიწყეს ფიზიკური ქიმიის თეორიებისა და მეთოდების გამოყენება. ფიზიკური ქიმიის კანონების გამოყენების პირველ ცდას ფიზიოლოგიური პრობლემების გადასაწყვეტად ვ. ი. ჩაგოვეცის შრომები (1896—1903 წწ.) წარმოადგენდა, ხოლო შემდგომ ამერიკელი ბიოლოგის ჯ. ლების, გერმანელი მეცნიერების — ფიზიოლოგის ი. ბერნ-შტერნისა და ფიზიკოს-ქიმიკოსის ვ. ნერნსტის და რუსი ფიზიკოსისა და ფიზიოლოგის პ. ლაზარევის შრომები. ვ. ჩაგოვეცმა გამოიყენა ა. არენიუსის ელექტროლიზური დისოციაციის თეორია ცოცხალ ქსოვილებში ელექტრულ მოვლენათა ბუნების გასარკვევად და მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ბიოელექტრული პოტენციალები ქსოვილში ელექტროლიტების კონცენტრაციათა სხვაობის საფუძველზე წარმოიქმნებიან. შემდგომში ჩაგოვეცმა განავითარა წარმოდგენა იმის შესახებ, რომ ნერვის გაღიზიანების საფუძველს წარმოადგენს გაღიზიანებულ უბანში იონთა კონცენტრაციის ცვლილება. ეს შეხედულებები ფართოდ აღიარეს და საფუძვლად დაედო მრავალ თანამედროვე ჰიპოთეზას ნერვული პროცესისა და აგზნების ელექტრულ გამოვლინებათა ბუნების შესახებ (ა. ჰოჯკინი, ა. ჰაქსლი და სხვ.).

ჩვენი საუკუნის 20-30-იან წლებში შესაძლებელი გახდა ნერვულ ბოჭკოებში იმპულსების გავლის დროს ჟანგბადის მოხმარებისა და ნახშირორჟანგის გამოყოფის მატება, რაც მეტყველებს აგზნებულ ნერვში ჟანგვითი პროცესების გაძლიერებაზე. შემდგომ, ა. ჰილის მიერ გაზომვის თერმოელექტრული მეთოდის გაუმჯობესებამ შესაძლებელი გახადა ნერვში აგზნების ტალღის გავლისა და მის შემდეგ, სითბოს წარმოქმნის დადგენა. ამ ცდებმა ფიზიოლოგები მიიყვანეს მნიშვნელოვან დასკვნამდე, რომ ნერვული იმპულსის გატარება წარმოადგენს რთულ პროცესს: საწყისი რგოლია ნერვული ბოჭკოს მემბრანის

გზით იონთა გადანაცვლების შედეგად მოქმედების დენის წარმოქმნა; მას მოსდევს რთული ბიოქიმიური პროცესები, რომლებიც დაკავშირებულია ნივთიერებათა ცვლის პროცესების გაძლიერებასთან, რის შედეგადაც აღდგება იონთა კონცენტრაცია და ნერვს კვლავ უზრუნდება შემდგომი იმპულსის გატარების უნარი (ა. უხტომსკი).

მე-20 საუკუნეში დიდი წარმატებებია მიღწეული შინაგანი ორგანოების ფუნქციებისა და მათი რეგულაციის შესწავლაში: დეტალური ანალიზი გაუკეთდა გულის მოქმედების კანონზომიერებას (ე. სტარლინგი, ტ. ლუისი — ინგლისში, ა. ფ. სამოილოვი, ა. ბ. ფოხტი — რუსეთში, კ. უიგერსი — აშშ-ში), შეისწავლეს სისხლძარღვოვანი რეაქციები (გ. პერინგი — გერმანიაში, კ. ჰეიმანსი — ბელგიაში, ვ. ვ. პარინი და ვ. ნ. ჩერნიგოვსკი — სსრკ-ში), კაპილარული სისხლის მიმოქცევა (ა. კროგი — დანიაში), სუნთქვის მექანიზმისა და სისხლის საშუალებით გაზთა ტრანსპორტი (ბ. ვერიგო — რუსეთში, დ. ბარკროფტი — ჯ. ჰოლდენი — ინგლისში, ლ. ვან-სლაიკი — აშშ-ში, ე. კრეპსი — სსრკ-ში), საჭმლის მონელების პროცესების ქიმიზმი, მექანიზმი და რეგულაცია (ი. პავლოვი, ე. ლონდონი, ბ. ბაბკინი, ი. რაზენკოვი, კ. ბიკოვი, ვ. ბეილისი, ა. აივი და სხვები), თირკმლების ფუნქციონირების კანონზომიერებანი (ა. კეშნი, ა. რიჩარდსი, ა. გინეცინსკი და სხვები). დამუშავდა მოძღვრება ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემაზე, ე. ი. ნერვული სისტემის იმ ნაწილზე, რომელიც ანერვიანებს შინაგან ორგანოებს, სისხლის ძარღვებსა და საოფლე ჯირკვლებს და მონაწილეობს სხეულის ყველა ქსოვილის ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციაში (უ. გასკელის, ჯ. ლენგლის, ვ. კენონის, ნ. მისლავსკის, ლ. ორბელის და სხვათა შრომები).

მიმდინარე საუკუნეში დიდად გამდიდრდა ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვედა განყოფილებების ფიზიოლოგია. განვითარდა მოძღვრება ნერვულ ცენტრებზე, შეისწავლეს კოორდინაციის, ე. ი. ფუნქციათა შეთანხმების ზოგადი კანონზომიერებანი, ზურგის, მოგრძო, შუა ტვინის, ნათხემისა და ქერქქვეშა ბირთვების რეფლექსურ რეაქციათა მიმდინარეობის თავისებურებანი (ჩ. შერინგტონის — ინგლისში, რ. მაგნუსის — ჰოლანდიაში, ნ. ვედენსკის, ა. უხტომსკის, ი. ბერიტაშვილის, ე. ასრათიანის — სსრკ-ში, ჯ. დიუსედე ბარენის, ჯ. ფულტონის — აშშ-ში, ჯ. ეკლისი — ავსტრალიაში და სხვათა გამოკვლევები). გამოიკვლიეს თავის ტვინის რეტიკულური ფორმაციის ფუნქციები (გ. მეგუნი და გ. მორუცი, პ. ანოხინი და სხვ.).

მოპოვებულია მრავალი ახალი ფაქტი და შეიქმნა რიგი თეორიული მოსაზრებანი შედარებითი და ასაკობრივი ფიზიოლოგიის დარგში, რის გამოც შესაძლებელი გახდა დასმული ყოფილიყო საკითხი ფუნქციათა ევოლუციის გზების შესახებ და მეცნიერების ახალი დარგის — ევოლუციური ფიზიოლოგიის შექმნის შესახებ (ლ. ორბელი, ხ. კოშტოიანცი და სხვები).

მე-20 საუკუნეში მოხდა მეცნიერულ გამოკვლევათა და მკვლევართა რიცხვის უდიდესი ზრდა, რომლებიც სხვადასხვა ქვეყანაში ამუშავებენ ფიზიოლოგიის სხვადასხვა პრობლემას. ასე, მაგალითად, 1889 წ. მთელ მსოფლიოში ფიზიოლოგიისა და მომიჯნავე დარგებიდან გამოქვეყნებული იყო სულ 700-ზე მეტი ნაშრომი; უკანასკნელ წლებში კი მეცნიერების ამ დარგებში ქვეყნდება 30.000-ზე მეტი მეცნიერული შრომა წელიწადში.

ჩვენს დროში შეიცვალა აგრეთვე მეცნიერული კვლევის ორგანიზაცია. აქამად მეცნიერული კვლევა წარმოებს უპირატესად მძლავრ სამეცნიერო ინსტიტუტებსა და ლაბორატორიებში, რომლებიც აღჭურვილია რთული აპარა-

ტურით; მათში მუშაობს სხვადასხვა პროფილის სპეციალისტთა კოლექტივი; ფიზიოლოგიის პრობლემების გადაწყვეტაზე ფიზიოლოგებთან ერთად მუშაობენ ბიოფიზიკოსები, ბიოქიმიკოსები, მორფოლოგები, მათემატიკოსები და ინჟინრები.

მეცნიერების უდიდესმა მიღწევებმა მე-20 საუკუნეში შექმნეს ისეთი პირობები, რომ ბუნებისმეტყველთა დიდი უმრავლესობა, მათ შორის ფიზიოლოგებიც, მტკიცედ დადგნენ მატერიალისტურ პოზიციებზე, მაგრამ ჯერ კიდევ კაპიტალისტური ქვეყნების მრავალ მეცნიერთა შორის მოიპოვებიან ისეთები, რომლებიც იზიარებენ სხვადასხვა იდეალისტურ, ანტიმეცნიერულ „თეორიას“, ისინი მიდიან თეოლოგიამდე და მისტიციზმამდე. მათ საფუძველზე ზოგიერთი ფიზიოლოგი და ფსიქოლოგი (მაგალითად, ჩ. შერინგტონი, ზ. ფრეიდი) ცდილობდა აეხსნა ფიზიოლოგიის ყველაზე რთული პრობლემები, კერძოდ უმაღლესი ნერვული მოქმედების პრობლემა. იდეალისტური გზაბნეულობის გადალახვას წარმატებით ახორციელებს დიალექტიკურ-მატერიალისტური მსოფლმხედველობა, რაც შეგნებით თუ სტიქიურად იჭრება თანამედროვე ბუნებისმეტყველთა აზროვნებაში. ფიზიოლოგიის დარგში იდეალისტურ მიმდინარეობებთან ბრძოლაში მეტად დიდია ი. პავლოვის მოძღვრების მნიშვნელობა უმაღლესი ნერვული მოქმედებისა და ორგანიზმის მთლიანობის შესახებ.

ფიზიოლოგიის ზოგადი კანონზომიერებანი და ძირითადი ფიზიოლოგიური ცნებები

ორგანიზმის ფუნქციები

ფიზიოლოგიის საგანია ცოცხალი ორგანიზმისა და მისი ნაწილების ფუნქციები. ამიტომ ფიზიოლოგიის გადმოცემის დასაწყისში უპირველესად ყოვლისა უნდა გავარკვიოთ ცნებები „ორგანიზმი“ და „ფუნქცია“.

ორგანიზმი



ორგანიზმი ორგანული სამყაროს დამოუკიდებლად არსებული ერთეულია; იგი თვითმარეგულირებელი სისტემაა და გარემოს სხვადასხვა ცვლილებაზე რეაგირებს როგორც ერთი მთლიანი. ორგანიზმს არსებობა შეუძლია მხოლოდ გარე სამყაროსთან მუდმივ ურთიერთმოქმედებაში. ასეთი ურთიერთმოქმედების შედეგად წარმოებს მისი თვითგანახლება. როგორც ი. სეჩენოვი აღნიშნავდა — „შეუძლებელია ორგანიზმი უგარემოდ, რომლის შემწეობითაც ის არსებობს“.

ყოველი ორგანიზმისათვის დამახასიათებელია მისი სტრუქტურების გარკვეული ორგანიზაცია. უმარტივეს ცოცხალ ორგანიზმებში — ვირუსებში არის მხოლოდ მისი შემაღენელი ცილისა და ნუკლეინის მჟავების მოლეკულების ორგანიზაცია. ამ შემთხვევაში შეიძლება ვიმსჯელოთ ორგანიზმის ორგანიზაციის მოლეკულურ დონეზე. უფრო მაღალორგანიზებული ერთუჯრედოვანი ორგანიზმები, ისეთები, როგორიცაა პარამეციუმი, ხასიათდებიან უფრო რთული სტრუქტურით: უჯრედის შიგნით დიფერენცირდება ბირთვი, მიტოქონდრიები, ზედაპირული და პროტოპლაზმის შიგნით არსებული მემბრანები, ვაკუოლები. აქ უკვე არის ორგანიზაციის ზემოლეკულური, უჯრედული დონე

რომლის დროსაც ხდება უკრეთშიგნითა სხვადასხვა წარმონაქმნის ფუნქციითა ერთგვარი გაყოფა, დიფერენციაცია. მაგალითად, მოძრაობის ფუნქცია. ხორციელდება უკრედშიგნითა კუმულირებული ფიბრილებით, შოლტებითა და წამწამებით; საჭმლის მონელებისა და გამოყოფის ფუნქციები ზოგიერთ უკრედში ვაკუოლების საშუალებით ხორციელდება და ა. შ.

მრავალუჯრედიან ორგანიზმებში მათი ევოლუციური განვითარების პროცესში უკრედთა დიფერენციაცია ხდება, ე. ი. ჩნდება განსხვავება მათ ზომებში, ფორმაში, შენებასა და ფუნქციებში. ერთნაირად დიფერენცირებული უკრედებიდან წარმოიქმნებიან ქსოვილები, რომელთა დამახასიათებელი თვისებაა სტრუქტურული გაერთიანება, უკრედთა მორფოლოგიური და ფუნქციური მსგავსება და ურთიერთმოქმედება. სხვადასხვა ქსოვილი სპეციალიზებულია თავიანთი ფუნქციებით, ე. ი. ასრულებენ ცხოველმყოფელობის სხვადასხვა პროცესს, ასე, მაგალითად, კუნთური ქსოვილი სპეციალიზებულია სამოძრაო ფუნქციის შესრულებისათვის და მისი დამახასიათებელი თვისებაა შეეკუმშვადობა; ჩირკვლოვანი ქსოვილი სპეციალიზებულია მისი უკრედების მიერ ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის (ჰორმონების, ფერმენტების და სხვა) წარმოქმნისა და გამოყოფისათვის. გარდა იმისა, რომ ქსოვილთა მაღალდიფერენცირებული უკრედები, რომელნიც შეგუებული არიან მოქმედების გარკვეული სახის შესრულებასთან, ისინი ახორციელებენ აგრეთვე ყველა უკრედისათვის საერთო ფუნქციებს: ნივთიერებათა ცვლას, კვებას, სუნთქვას, გამოყოფას. ქსოვილის წარმოქმნელ უკრედთა შორის არსებული ურთიერთმოქმედება, სტრუქტურის სირთულე და ქსოვილთა ფუნქციების სპეციალიზაცია აპირობებენ მათ მორფოლოგიურ და ფუნქციურ თავისებურებას, რაც საფუძველია ცოცხალი ორგანიზმის ორგანიზაციის ქსოვილოვანი დონის გამოყოფისათვის.

ორგანიზმების სახეობრივი და ინდივიდუალური განვითარების გარკვეულ ეტაპზე წარმოიქმნებიან სხვადასხვა ქსოვილისაგან აგებული ორგანოები. ორგანოები — ანატომიური წარმონაქმნებია; სხვადასხვა ქსოვილთა თავისებური სტრუქტურული და ფუნქციური გაერთიანება. ისინი ორგანიზმის მუშა აპარატებია, რომლებიც სპეციალიზებული არიან მთლიანი ორგანიზმის არსებობისათვის აუცილებელ მოქმედებათა რთული სახეების შესასრულებლად. ასე, მაგალითად, გული ახორციელებს ტუმბოს ფუნქციას. რომელიც აწარმოებს სისხლის გადატუმბვას ვენებიდან არტერიებში, თირკმლები — ორგანიზმიდან ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფის ფუნქციასა და სისხლში ელექტროლიტების კონცენტრაციის მუდმივობის დაცვის ფუნქციას, ძვლის ტვინი — სისხლწარმოქმნის ფუნქციას და ა. შ.

ორგანიზმში სტრუქტურულად და ფუნქციურად განსხვავებული ორგანოების არსებობა საშუალებას იძლევა ვიმსჯელოთ მისი ორგანიზაციის ორგანულ დონეზე.

იმ ორგანოთა ერთობლიობას, რომლებიც მონაწილეობენ მოქმედების რომელიმე რთული აქტის შესრულებაში და წარმოქმნიან ანატომიურ ან ფუნქციურ გაერთიანებებს — ორგანოთა სისტემები ეწოდება. მათ რიცხვს ეკუთვნიან ნერვული და ენდოკრინული სისტემები. რომლებიც არეგულირებენ სხეულის ყველა ორგანოს მოქმედებას, და აგრეთვე ლოკომოციის (სივრცეში გადაადგილების), სუნთქვის, სისხლის მიმოქცევის, საჭმლის მონელების, გამოყოფის, გამტარების ორგანოთა სისტემები. ყველა ამ სისტემათა შორის მთლიან ორგანიზმში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ნერვულ სისტემას, რომელიც აერთიანებს და არეგულირებს ორგანიზმის ყველა დანარჩენი სისტემის მდგომარეობასა და მოქმედებას, განსაზღვრავს ორგანიზმის ქცევას გარემოში. ორგანოთა სისტემების არსებობა, რომელთაგან თითოეული სპეციალიზებულია ორგანიზმის, როგორც მთლიანი მოქმედების რომელიმე სახის შესრულებაზე, განსაზღვრავს ორგანიზაციის სისტემურ დონეს.

ცოცხალი ორგანიზმების ორგანიზაციის თითოეული ჩამოთვლილი დონე ხასიათდება თავისი განსაკუთრებული, მისთვის დამახასიათებელი ფიზიოლოგიური კანონზომიერებით, რომელთა გაგება შეუძლებელია სხვა დონეთა შესწავლის გზით. ცოცხალი ორგანიზმის ორგანიზაციის სხვადასხვა დონეზე მიმდინარე პროცესების გარკვევისათვის საჭიროა სხვადასხვა მეთოდური ხერხი და სხვადასხვა ინსტრუმენტული ტექნიკა. საჭიროა ზაზგასმით აღინიშნოს, რომ უმაღლესი ორგანიზმების ფუნქციითა შესწავლისათვის აუცილებელია ორგანიზმის ორგანიზაციის ყველა დონის — მოლეკულურის, უკრედულის, ქსოვილოვანის, ორგანულის და სისტემურის შესწავლა და ამ დროს მკვლევართა მიერ მიღებული ყველა მონაცემის სინთეზირება. ეს იმით არის განპირობებული, რომ ცოცხალი ორგანიზმი, რომელიც ყველა მისი სტრუქტურის, უკრედის, ქსოვილის, ორგანოსა და მათი სისტემების მოქმედება — ურთიერთშეთანხმებულია და ექვემდებარება ამ მთლიანს.

ფიზიოლოგიური ფუნქციები ცხოველმოქმედების ისეთი გამოვლინებებია, რომელთაც შეგუებითი მნიშვნელობა აქვს. ორგანიზმი სხვადასხვა ფუნქციის განხორციელებისას გარემოს ეგუება ან გარემოს თავის მოთხოვნილებებს უგუებს.

უჯრედის, ქსოვილის, ორგანოს ან მთლიანი ორგანიზმის ყველა ფიზიოლოგიური ფუნქცია ცოცხალ არსებათა სახეობრივი და ინდივიდუალური განვითარების მთელი ისტორიის — მათი ფილო-და ონტოგენეზის შედეგია. ამ განვითარების პროცესში წარმოიქმნებიან ცოცხალი სტრუქტურების გარკვეული ფუნქციები და ხდება მათი თვისობრივი და რაოდენობრივი ცვლილებები. ამიტომ ფიზიოლოგიის მნიშვნელოვანი ამოცანაა ფუნქციოგენეზის, ე. ი. თითოეული ცალკე ფუნქციის წარმოშობისა და განვითარების შესწავლა.

ცოცხალი ორგანიზმის ძირითად ფუნქციას წარმოადგენს ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლა. ეს პროცესი მდგომარეობს ქიმიურ და ფიზიკურ ცვლილებათა ერთობლიობაში, ნივთიერებათა და ენერგიის გარდაქმნაში, რაც მუდმივად და განუწყვეტლივ მიმდინარეობს ორგანიზმსა და მის ყველა სტრუქტურაში.

ნივთიერებათა ცვლა, ანუ მეტაბოლიზმი, სიცოცხლის აუცილებელი პირობაა. იგი ანსწავებს ცოცხალს არაცოცხალისაგან. ცოცხალ არსებათა სამყაროს არაორგანული სამყაროსაგან. ნივთიერებათა ცვლილებები და ენერგიის გარდაქმნა არაორგანულ სამყაროშიც მიმდინარეობს; მაგრამ ცოცხალ ორგანიზმსა და არაცოცხალ ბუნებაში მიმდინარე ამ პროცესებს შორის პრინციპული სხვაობაა. ამ სხვაობის არსი შესანიშნავად აქვს ფორმულირებული ფ. ენგელსს „ბუნების დიალექტიკაში“. „არაორგანულ სხეულებშიც შეიძლება ხდებოდეს ნივთიერებათა ამგვარი ცვლა და ფაქტიურად ხდება კიდევ ყველგან, ვინაიდან ყველგან აქვს ადგილი ქიმიურ მოქმედებებს, თუმცა ძალიან ნელა. მაგრამ განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ არაორგანულ სხეულების შემთხვევაში ნივთიერებათა ცვლა მათ არღვევს, ორგანული სხეულების შემთხვევაში კი ნივთიერებათა ცვლა მათი არსებობის აუცილებელი პირობაა“. სიცოცხლე შესაძლებელია მხოლოდ მანამდე, სანამ მიმდინარეობს ნივთიერებათა ცვლა, რომელიც ხელს უწყობს ცოცხალი პროტოპლაზმის არსებობას და იწვევს მის თვითგანახლებას. ნივთიერებათა ცვლის პროცესების შეწყვეტას თან სდევს სიკვდილი, პროტოპლაზმის დარღვევა და მისთვის დამახასიათებელი ქიმიური და პირველ რიგში ცილოვანი ნივთიერებების შეუქცევადი დაშლა.

ნივთიერებათა ცვლასთან დაკავშირებულია ყველა დანარჩენი ფიზიოლოგიური ფუნქცია, ზრდა, განვითარება, გამრავლება, კვება და საჭმლის მონელება, სუნთქვა, სეკრეცია და ცხოველმოქმედების პროლუქტების გამოყოფა, მოძრაობა და გარე სამყაროს ცვლილებებზე რეაქცია და ა. შ. ყოველი ფიზიოლოგიური ფუნქციის საფუძველია ნივთიერებათა და ენერგიის გარდაქმნათა ერთობლიობა. ეს თანაბრად ეხება უჯრედის, ქსოვილის, ორგანოს ან მთლიანი ორგანიზმის ფუნქციებს.

ყოველი ფუნქციის შესრულებისას ფიზიკურ-ქიმიური პროცესებისა და ქიმიურ გარდაქმნათა შედეგად ორგანიზმის უჯრედებში ხდება სტრუქტურული ცვლილებები. ერთ შემთხვევაში ისინი შეიძლება გამოვლინებულ იქნენ მიკროსკოპული გამოკვლევისას. ამასთან საყურადღებო მონაცემებს იძლევენ ციტო-და ჰისტოქიმიური მეთოდების საშუალებით. ამ მეთოდთა არსი ის არის,

რომ სპეციალური რეაქტივების საშუალებით უჩრდელბსა და ქსოვილეზში განსაზღვრავენ ზოგიერთი ნივთიერების ლოკალიზაციას და მათ ცვლილებებს სხვადასხვა ფუნქციათა განხორციელებისას. სხვა შემთხვევებში უჩრდელური სტრუქტურების ცვლილებების შემჩნევა შეუძლებელია ოპტიკური მიკროსკოპით, რადგანაც ხშირად ეს ცვლილებები სუბმიკროსკოპულია, ე. ი. იმყოფებიან მიკროსკოპული ხილვის ფარგლებს გარეთ. ასეთი ცვლილებების დადგენა შეიძლება ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით, რომელსაც ახასიათებს უფრო დიდი შესაძლებლობანი და მეტი გადიდება, ვიდრე ოპტიკური მიკროსკოპს (ელექტრონული მიკროსკოპი გამოსახულებას ადიდებს 100 000—200 000-ჯერ). ელექტრონული მიკროსკოპის საშუალებით შესაძლებელი გახდა იმ სუბმიკროსკოპული ცვლილებების დადგენა, რომლებიც მიმდინარეობენ კუნთურ უჩრდელში მისი შეკუმშვისას, ნერვულ დაბოლოებაში ინერვირებულ ორგანოში ნერვული იმპულსის გადაცემისას. ჰისტოქიმიური და ელექტრონულმიკროსკოპული გამოკვლევების შედეგად დადასტურდა შეხედულება იმის შესახებ, რომ ყველა ფიზიოლოგიური ფუნქცია განუყრელადაა დაკავშირებული უჩრდელის სტრუქტურის ცვლილებასთან. სტრუქტურის ეს ცვლილება, როგორც წესი შექცევადი, სწრაფად აღდგენადია. მხოლოდ ცალკეულ შემთხვევებში ისინი შეიძლება იყვნენ შეუქცევადნი. მაგალითად, არსებობს სეკრეციის, ე. ი. უჩრდელის მიერ სხვადასხვა ნივთიერების გამოყოფის ორი სახე: ერთის დროს უჩრდელიდან გარკვეული პროდუქტების გამოყოფის მიუხედავად, მისი მთლიანობა შენახულია, მეორე შემთხვევაში კი ზდება უჩრდელის ნაწილის ან მთელი უჩრდელის დარღვევა.

იმ პროცესების ბუნების გაგებისათვის, რომლებიც საფუძვლად უდევს ორგანიზმის და მისი ორგანოებისა და უჩრდელბის სხვადასხვა ფუნქციას, მეტად მნიშვნელოვანია ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლის იმ უმნიშვნელო ცვლილებების შესწავლა, რომლებიც მიმდინარეობენ დროის მეტად მცირე მონაკვეთში (მილიწამებსა და მიკროწამებშიც კი). ეს იმითაა განპირობებული, რომ ასეთ უმნიშვნელო რაოდენობრივ ცვლილებასთანაა დაკავშირებული უჩრდელის მრავალი მნიშვნელოვანი ფუნქცია. ამიტომ ფიზიოლოგიისათვის აუცილებელია კვლევის სულ უფრო მგრძნობიარე და ზუსტი ხერხების შეიშუაება. რომლებიც საშუალებას მოგვცემენ განვსაზღვროთ და გავზომოთ მეტად მცირე და სწრაფად მიმდინარე ფიზიკური და ქიმიური პროცესები. ამ მხრივ ფიზიოლოგიას ძალიან ბევრი ახალი მისცა ფიზიკის, ქიმიისა და ტექნიკის თანამედროვე მიღწევათა გამოყენებამ, რომლებმაც მეცნიერები შეაიარაღეს კვლევის ახალი მეთოდებით, მაგალითად, ტემპერატურის გაზომვის ელექტრული მეთოდის მგრძნობელობის გაზრდამ მოგვცა საშუალება გავვსაზღვრა სითბოს წარმოქმნა ნერვულ ბოჭკოში ერთი იმპულსის გავლისას; ამ შემთხვევაში ტემპერატურა მატულობს სულ $2 \cdot 10^{-6}$ (გრადუსის ორი მემილიონედი ნაწილით). ამით ნაჩვენებია, რომ ნერვული იმპულსის გავლა დაკავშირებულია მართალია უმნიშვნელო, მაგრამ მაინც ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერებასთან. ელექტრონული გამაძლიერებლებისა და ოსცილოგრაფების გამოყენებამ შესაძლებელი გახდა ნერვულ ბოჭკოებსა და მათ დაბოლოებებში მიკროვოლტის ტოლი ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის გაზომვა; ამ ფაქტმა კი აჩვენა ორგანიზმის ქსოვილებზე ზოგიერთი ნერვის გავლენის მექანიზმი. ახალმა ქიმიურმა მეთოდებმა საშუალება მოგვცეს გავვსაზღვრა იმ მრავალი ქიმიური ნაერთის სტრუქტურა, რომლებიც ორგანიზმში წარმოიქმნებიან მცირე რაოდენობით.

დენობით და მოქმედებენ მასზე $1 \cdot 10^{-8}$ კონცენტრაციებში; ამის საშუალებით კი შესაძლებელი გახდა ორგანიზმში უჯრედთა და ქსოვილთა ქიმიური ურთიერთქმედების უფრო ღრმა გაგება.

ორგანიზმის ფუნქციები, რომლებიც გამოვლინდებიან ქიმიური და ფიზიკური, მათ შორის მექანიკური ცვლილებების სახით, არ შეიძლება დაყვანილი იქნენ რომელიმე ერთ მათგანთან, რადგანაც სასიცოცხლო ფუნქციები წარმოადგენენ რთულ ურთიერთდაკავშირებულ ერთობლიობას, ყველა ამ პროცესის მთლიანობას. ყოველი ცოცხალი ობიექტის შესწავლისას: იქნება ეს ცალკე უჯრედი თუ რთული, მაღალორგანიზებული ორგანიზმი, ფიზიოლოგი ვალდებულია აწარმოოს ფიზიკური, ქიმიური და მორფოლოგიური გამოკვლევების მონაცემთა სინთეზი, რადგანაც ორგანიზმი „უმაღლესი ერთიანობაა, რომელიც ერთ მთლიანად აკავშირებს თავის თავში მექანიკას, ფიზიკას და ქიმიას“ (ფ. ენგელსი).

ორგანიზმი და გარემო

ყოველი ერთუჯრედოვანი თუ მრავალუჯრედოვანი ორგანიზმი საჭიროებს არსებობის გარკვეულ პირობებს, რომელსაც იძლევა ის საცხოვრებელი გარემო, რომელსაც გარკვეული სახეობის ორგანიზმი შეეგუა თავისი ევოლუციური განვითარების გზაზე. ორგანიზმის ფუნქციების ნორმალურად განხორციელება შეიძლება მხოლოდ იმ პირობებში, თუ გარემო ორგანიზმს უზრუნველყოფს ნივთიერებათა და ენერგეტიკულ დანახარჯთა შევსებისათვის აუცილებელი საკვების მიღების შესაძლებლობას და იმ შემთხვევაში, თუ ორგანიზმი იმყოფება მისთვის აუცილებელი წყლისა ან ჰაერის გარემოში, მისი არსებობა შესაძლებელია გარკვეული ტემპერატურის, ბარომეტრული წნევის, სინათლის ინტენსივობისა და სპექტრის პირობებში.

გარემოს ყველა ჩამოთვლილ ფაქტორებთან სხვადასხვა ორგანიზმის შეგუების ფორმა და მათი ურთიერთდამოკიდებულება გარემოსთან მეტისმეტად სხვადასხვანაირია. მაგალითად, ცხოველები საჭიროებენ ორგანულ საკვებ ნივთიერებებს. მათ არ შეუძლიათ არაორგანული ნივთიერებიდან აწარმოონ რთული ორგანული ნაერთების სინთეზი. პირიქით, მწვანე მცენარეები უმნიშვნელოვანესი ბიოლოგიური პროცესის — ფოტოსინთეზის — განხორციელებისას აწარმოებენ არაორგანულიდან ორგანულ ნივთიერებათა სინთეზს. ცხოველთა და მცენარეული ორგანიზმების გარემოსთან ასეთი განსხვავებული დამოკიდებულება უზრუნველყოფს ცოცხალ ბუნებაში ნივთიერებათა მიმოქცევას.

მცენარეული ორგანიზმები იყენებენ არაორგანულ აზოტოვან ნაერთებს (ამონიაკს, გვარჯილას), რომელთაც ისინი ღებულობენ ნიადაგიდან ფესვოვანი სისტემის საშუალებით და აწარმოებენ აზოტის შემცველ ცილოვან ნივთიერებათა სინთეზს. ცხოველურ ორგანიზმებს კი არ შეუძლიათ ცილების სინთეზირება არაორგანულ აზოტოვან ნაერთთა გამოყენების გზით. ცხოველის უჯრედებში ცილები იქმნებიან მხოლოდ საკვებთან ერთად მიღებული ამინომჟავებისაგან. ცხოველმოქმედების პროცესში დეჰამინირებისა და დეკარბოქსილირების შედეგად მუდმივად წარმოებს ამინომჟავების დაშლა და უფრო მარტივი აზოტოვანი ნაერთების (ამონიაკის, შარდოვანის) წარმოქმნა, რომლებიც კვლავ გამოიყენებიან მცენარეებისა და ზოგიერთი მიკროორგანიზმების მიერ ცილოვან ნაერთთა სინთეზისათვის.

ცხოველთა უმრავლესობის უჯრედები აერობი არიან, ე. ი. ისინი საჭიროებენ

მოლეკულურ ქანგბადს, რომელიც შედის ორგანიზმში გარემოდან და აუცილებელია საკვები ნივთიერებების ნახშირმჟავად და წყლად დაჟანგვის პროცესებისათვის. ზოგიერთი ორგანიზმი კი ანაერობია; ისინი არ საჭიროებენ თავისუფალ ქანგბადს, როწყელსაც არც გამოიყენებენ და იგი მავნებელიცაა მათთვის. ისინი მათი ცხოველმყოფელობისათვის აუცილებელ ენერგიას იღებენ საკვები ნივთიერების ანაერობელი — უქანგბადო — დაშლის გზით.

სულ სხვადასხვა ორგანიზმების დამოკიდებულება ტემპერატურასთან, ბარომეტრულ წნევასთან, ჰაერის სინოტივესთან და წყლის გარემოში ელექტროლიტების შემცველობასთან. მაგალითად, ორგანიზმთა ზოგიერთ სახეს არსებობა შეუძლია მხოლოდ ტბებისა და მდინარეების მტკნარ წყალში, სადაც მარილთა შემცველობა 0,1% არ აღემატება; სხვა ორგანიზმები კი არსებობენ მხოლოდ ზღვის წყალში, რომელიც შეიცავს დაახლოებით 3%-მდე ელექტროლიტებს.

გარემოს სხვადასხვა ცვლილება, როგორც მაგალითად, საკვებ ნივთიერებათა რაოდენობისა და შედგენილობის ცვლილებები, ჰაერის შედგენილობის — ქანგბადისა და ნახშირმჟავა გაზის შემცველობის ცვლილებები, ტემპერატურისა და ბარომეტრული წნევის, სინათლის სპექტრისა და ინტენსივობის ცვლილებები, აგრეთვე გარემოში ტოქსიკურ ნივთიერებათა არსებობა, რადიოაქტიური გამოსხივება და სხვ. მძლავრ გავლენას ახდენს ფიზიოლოგიურ ფუნქციებზე. ზოგიერთი ფაქტორი მათზე სასურველად მოქმედებს, სხვები კი თრგუნავენ მათ და ორგანიზმის დაღუპვას იწვევენ.

ორგანიზმების ცხოველმოქმედება შეიძლება ნორმალურად ხორციელდებოდეს გარემოს მხოლოდ გარკვეულ პირობებში. ამ პირობების ცვლილებათა დასაშვები საზღვრები შედარებით მცირეა, ე. ი. აუცილებელია მათი შეფარდებითი მუდმივობა. ამასთან ერთად ისიც საყურადღებოა, რომ უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმების მიერ გარემოს ცვლილებების ატანის საზღვრები ბევრად უფრო ფართოა, ვიდრე მის უჯრედთა უმრავლესობის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის არსებული გარემოს ცვლილებების საზღვრები. ამის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ ორგანიზმის უჯრედებისათვის არსებობის გარემოს წარმოადგენს ორგანიზმის შინაგანი გარემო, რომელიც ბევრად უფრო ნაკლებ იცვლება, ვიდრე გარე სამყარო. შინაგანი გარემო არის სისხლი, ლიმფა და ქსოვილთა სითხე, რომლებიც უშუალოდ ეხებიან ორგანიზმის უჯრედებს.

ჰომეოსტაზი

უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმში გამომუშავდა გარე სამყაროს მრავალგვარეულ ნათესა საწინააღმდეგო შემავლელელი მოწყობილობები, რომელნიც უზრუნველყოფენ უჯრედების არსებობისათვის შედარებით მუდმივი პირობების შექმნას. ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს მთლიანი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობისათვის. მოვიტანთ ამის საილუსტრაციო მაგალითებს. თბილისისხლიან ცხოველთა, ე. ი. სხეულის მუდმივი ტემპერატურის მქონე ცხოველთა უჯრედები ნორმალურად ფუნქციონირებენ ტემპერატურის მეტად ვიწრო საზღვრებში (ადამიანისათვის 36—38° ფარგლებში). ამ საზღვრების იქით ტემპერატურის გადახრას მივეყვართ უჯრედის ცხოველმოქმედების დარღვევამდე. ამასთან ერთად თბილისისხლიანი ცხოველის ორგანიზმს შეუძლია ნორმალურად არსებობა გარემოს ტემპერატურის ბევრად უფრო დიდ ფარგლებში მერყეობისას, მაგალითად, პოლარულ დათვის შეუძლია იცხოვროს — 70° + 20—30° ტემპერატურისას. ეს დაკავშირებულია იმასთან, რომ მთლიან ორგანიზმში ხდება მისი სითბოს ცვლის რეგულირება გარემოსთან, ე. ი. რეგულირდება სითბოს წარმოქმნა (ქიმიური რეაქციების ინტენსივობასთან დაკავშირებით

სითბოს განთავისუფლება) და სითბოს გაცემა. ასე, გარემოს დაბალი ტემპერატურის პირობებში სითბოს წარმოქმნა იზრდება, ხოლო სითბოს გაცემა მცირდება, ამიტომ გარემოს ტემპერატურის მერყეობისას (გარკვეულ ფარგლებში) სხეული მუდმივ ტემპერატურას ინარჩუნებს.

ორგანიზმის უჯრედთა ფუნქციები ნორმალურია მხოლოდ ოსმოსური წნევის შედარებითი მუდმივობისას, რაც განპირობებულია უჯრედებში ელექტროლიტებისა და წყლის შემცველობის მუდმივობით. ოსმოსური წნევის ცვლილებები — მისი შემცირება ან მომატება — იწვევს უჯრედის ფუნქციებისა და სტრუქტურის მკვეთრ ცვლილებებს. ორგანიზმს კი, როგორც მთლიანს, გარკვეული ხნის განმავლობაში შეუძლია იარსებოს წყლის დიდი რაოდენობის მიღების ან მისი მიუწოდებლობის შემთხვევაში, აგრეთვე საკვებში მარილების დიდი ან მცირე რაოდენობით შემცველობისას. ეს აიხსნება ორგანიზმში შემავლებელ მოწყობილობათა არსებობით, რომლებიც ხელს უწყობენ სხეულში წყლისა და ელექტროლიტების რაოდენობის მუდმივობის დაცვას. წყლის დიდი რაოდენობით მიღებისას მისი მნიშვნელოვანი რაოდენობა სწრაფად გამოიყოფა ორგანიზმიდან გამოყოფი ორგანოებით (თირკმლებით, საოფლე ჯირკვლებით, კანით), ხოლო წყლის ნაკლებობის შემთხვევაში იგი შეჩერდება ორგანიზმში. ასევე გამოიყოფი ორგანოები არეგულირებენ ორგანიზმში ელექტროლიტების შემცველობას: ისინი სწრაფად გამოყოფენ მათ ზედმეტ რაოდენობას, ან აკავებენ მათ ორგანიზმის სითხეებში მარილების ნაკლები რაოდენობით მიღებისას.

ცალკეული ელექტროლიტების კონცენტრაცია სისხლისა და ქსოვილების სითხეში, ერთი მხრივ, და უჯრედების პროტოპლაზმაში, მეორე მხრივ, სხვადასხვაა. სისხლი და ქსოვილთა სითხე შეიცავს ნატრიუმის მეტ იონებს, ხოლო უჯრედთა პროტოპლაზმა კალიუმის მეტ იონებს. უჯრედის შიგნით და მის გარეთ იონთა კონცენტრაციის სხვაობა მიიღება სპეციალური მექანიზმით, რომელიც უჯრედის შიგნით აკავებს კალიუმს და უჯრედის შიგნით ნატრიუმს დაგროვების საშუალებას არ აძლევს. ამ მექანიზმს, რომლის ბუნება ჯერ კიდევ უცნობია, ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო ეწოდება და უჯრედის ნივთიერებათა ცვლის პროცესთანაა დაკავშირებული.

ორგანოების უჯრედები მეტად მგრძნობიარეა წყალბადის იონთა კონცენტრაციის ძვრებისადმი. ამ იონთა კონცენტრაციის ცვლილებები ერთი ან მეორე მიმართულებით მკვეთრად არღვევენ უჯრედთა ცხოველმოქმედებას. ორგანიზმის შინაგანი გარემოსათვის დამახასიათებელია წყალბადიონთა კონცენტრაციის მუდმივობა, რაც დამოკიდებულია სისხლისა და ქსოვილის სითხეში ე. წ. ბუფერულ სისტემათა არსებობისა და გამოყოფი ორგანოების მოქმედებაზე. სისხლში მყავათ ან ტუტეთა შემცველობის მომატებისთანავე ისინი ორგანიზმიდან სწრაფად გამოიყოფიან და ამ გზით ხდება შინაგანი გარემოს წყალბადიონთა კონცენტრაციის მუდმივობის შენარჩუნება.

უჯრედები, განსაკუთრებით, ნერვული უჯრედები, მეტად მგრძნობიარენი არიან სისხლში შაქრის, ამ მნიშვნელოვანი საკვები ნივთიერების შემცველობის ცვლილებების მიმართ. ამიტომ ცხოველმოქმედების პროცესებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს სისხლში შაქრის შემცველობის მუდმივობას. ეს მუდმივობა მიიღწევა იმით, რომ სისხლში შაქრის რაოდენობის მომატებისას ღვიძლსა და კუნთებში მისგან სინთეზირდება და უჯრედებში ლაგდება პოლისაქარიდი — გლიკოგენი, ხოლო სისხლში შაქრის დონის დაქვეითებისას ღვიძლსა და კუნ-

თებში არსებული გლიკოგენი იშლება და თავისუფლდება ყურძნის შაქარში, რომელიც სისხლში გადადის.

შინაგანი გარემოს ქიმიური შედგენილობისა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების მუდმივობა უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმების მნიშვნელოვანი თავისებურებაა. ამ მუდმივობას უ. კენონმა ჰომეოსტაზი უწოდა. ეს ტერმინი ამჟამად ფართოდ არის გავრცელებული. ჰომეოსტაზის გამოხატულებას წარმოადგენს ბიოლოგიური კონსტანტების, ე. ი. მდგრადი რაოდენობრივი მაჩვენებლების არსებობა, რომელიც დამახასიათებელია ორგანიზმის ნორმალური მდგომარეობისათვის; თავისი სიდიდით ასეთი მუდმივი მაჩვენებლებია: სხეულის ტემპერატურა, სისხლისა და ქსოვილთა სითხის ოსმოსურა წნევა, მათში ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის, ქლორისა და ფოსფორის იონების, აგრეთვე ცილებისა და შაქრის შემცველობა, წყალბადიონთა კონცენტრაცია და სხვ.

აღვნიშნავთ რა შინაგან გარემოს ფიზიკურ-ქიმიურ და ბიოლოგიურ თვისებათა მუდმივობას, საჭიროა ხაზი გაესვას, რომ ეს მუდმივობა არ არის აბსოლუტური, არამედ შეფარდებითი და დინამიკურია. ხგი მიიღწევა სხვადასხვა ორგანოს და ქსოვილის განუწყვეტელი მუშაობით, რის შედეგადაც ხდება შინაგანი გარემოს შედგენილობისა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების იმ ძვრებზე გამოხატულება, რომელიც გამოწვეულია გარემოს ზემოქმედებითა და ორგანიზმის ცხოველყოფილობით.

სხვადასხვა ორგანოსა და მათი სისტემების როლი ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში სხვადასხვანაირია. მაგალითად, საჭმლის მონელების ორგანოთა სისტემა უზრუნველყოფს სისხლში საკვებ ნივთიერებათა გადასვლას იმ სახით, რა სახითაც შესაძლებელია ორგანიზმის უჯრედების მიერ მათი გამოყენება. სისხლის მიმოქცევის ორგანოების სისტემა ახორციელებს სისხლის განუწყვეტელ მოძრაობასა და ორგანიზმში სხვადასხვა ნივთიერებათა მიწოდებას, რის შედეგადაც საკვები ნივთიერებები, ჟანგბადი და სხვადასხვა ქიმიური ნაერთი, რომლებიც თვით ორგანიზმში წარმოიქმნებიან, მიდიან უჯრედებამდე, დაშლის პროდუქტები კი, მათ შორის უჯრედების მიერ გამოყოფილი ნახშირმჟავა, გადადიან იმ ორგანოებთან, რომლებიც გამოყოფენ მათ ორგანიზმიდან. სუნთქვის ორგანოები უზრუნველყოფენ სისხლში ჟანგბადის გადასვლასა და ორგანიზმიდან ნახშირმჟავა გაზის გამოყოფას. ღვიძლი და მთელი რიგი სხვა ორგანო ახორციელებს მრავალრიცხოვან მნიშვნელოვან ქიმიურ გარდაქმნებს — მრავალი ქიმიური ნაერთის სინთეზსა და დაშლას, რომელთაც მნიშვნელობა აქვთ უჯრედის ცხოველყოფილობაში. გამომყოფი ორგანოები — თირკმლები, ფილტვები, საოფლე ჯირკვლები, კანი — ორგანიზმიდან გამოყოფენ ორგანულ ნივთიერებათა დაშლის საბოლოო პროდუქტებს და ხელს უწყობენ სისხლში და შესაბამისად ორგანიზმის ქსოვილთა სითხესა და უჯრედებში წყლისა და ელექტროლიტების შემცველობის მუდმივობას.

ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ნერვულ სისტემას. იგი რეაგირებს რა გარეგან ან შინაგან გარემოს სხვადასხვა ცვლილებაზე, ისე არეგულირებს ორგანოთა და სისტემების მოქმედებას, რომ თავიდან იცილებს ძვრებს და ასწორებს დარღვევებს, რომლებსაც ადგილი აქვს ან შეიძლება ადგილი ექნეს ორგანიზმში.

იმ შემავთებელ მოწყობილობათა გამო, რომელიც უზრუნველყოფს ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შედარებით მუდმივობას, მისი უჯრედები გარემოს

ცვალებად გავლენას ნაკლებად განიცდიან. კლ. ბერნარის მიხედვით „შინაგანი გარემოს მუდმივობა წარმოადგენს თავისუფალი და დამოუკიდებელი ცხოვრების პირობას“.

ჰომეოსტაზს გარკვეული საზღვრები გააჩნია. თუ ორგანიზმი განსაკუთრებით ხანგრძლივად იმყოფება ისეთ პირობებში, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან შეგუებული პირობებისაგან, ჰომეოსტაზი ირღევეა და შეიძლება განვითარდეს ნორმალურ ცხოვრებასთან შეუთავსებელი ძვრები. მაგალითად, გარემოს ტემპერატურის მნიშვნელოვანი ცვლილებისას — მისი მომატების თუ დაქვეითების დროს — სხეულის ტემპერატურამ შეიძლება მოიმატოს ან დაეცლოს, რასაც მოყვება ორგანიზმის დამლუშველი გადახურება ან გაცივება. ასევე, ორგანიზმისათვის წყლისა და მარილების მიწოდების მნიშვნელოვანი შეზღუდვის ან სრული შეწყვეტისას, რამდენიმე ხნის შემდეგ, შინაგანი გარემოს შედგენილობისა და ფიზიკურ-ქიმიურ თვისებათა მუდმივობა ირღევეა და სიცოცხლე წყდება.

ჰომეოსტაზის მაღალი დონე აღმოცენდება სახეობრივი ან ინდივიდუალური განვითარების მხოლოდ გარკვეულ ეტაპზე. უმდაბლეს ცხოველებს არ გააჩნიათ საკმარისად განვითარებული შემაგუებელი მოწყობილობანი გარემოს ცვლილებათა გავლენის შერბილების ან თავიდან აცილებისათვის. ასე, მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის შეფარდებითი მუდმივობა (ჰომოთერმია) დატულია მხოლოდ თბილისხლიან ცხოველებში. ე. წ. ცივსისხლიან ცხოველთა სხეულის ტემპერატურა კი უახლოვდება გარემოს ტემპერატურას და წარმოადგენს ცვალებად სიდიდეს (ჰოიკილოთერმია). ახლად დაბადებულ ცხოველს არა აქვს სხეულის ისეთი მუდმივი ტემპერატურა, შინაგანი გარემოს შედგენილობა და თვისებები, როგორც მოზრდილ ორგანიზმს.

ჰომეოსტაზის მცირე დარღვევასაც კი მივყევართ პათოლოგიამდე და ამიტომ, ისეთი შედარებითი მუდმივი ფიზიოლოგიური მაჩვენებლების განსაზღვრას, როგორიცაა სხეულის ტემპერატურა, სისხლის არტერიული წნევა, სისხლის შედგენილობა, ფიზიკურ-ქიმიური და ბიოლოგიური თვისებები და სხვა, დიდი დიაგნოსტიკური მნიშვნელობა აქვს.

ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლა, როგორც ორგანიზმის ძირითადი ფუნქცია

ნივთიერებათა ცვლის მოვლენები მდგომარეობს გარემოდან ორგანიზმში სხვადასხვა ნივთიერებათა გადასვლასა, მათ ათვისებასა და გარდაქმნაში და წარმოქმნილი დაშლის პროდუქტების გამოყოფაში. ნივთიერებათა ცვლილებების ყველა ამ პროცესის დროს ორგანიზმში აღინიშნება მრავალი სხვადასხვა ქიმიური, მექანიკური, თერმული და ელექტრული მოვლენა; განუწყვეტლავ წარმოებს ენერგიის გარდაქმნა: რთული ორგანული ნივთიერებების პოტენციური ენერგია მათი დაშლისას თავისუფლდება და გარდაიქმნება სითბურ, მექანიკურ, ელექტრულ ენერგიად. ორგანიზმში უპირატესად თავისუფლდება სითბური და მექანიკური ენერგია; რაოდენობრივად ელექტრული ენერგიის განათავისუფლება უმნიშვნელოა; მაგრამ ამის მიუხედავად მას უაღრესად დი-

დი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს ნერვული სისტემის ფუნქციებში. ზოგიერთი ორგანიზმების პოტენციური ქიმიური ენერგია სინათლის ენერგიადაც გარდაიქმნება.

ორგანიზმში განთავისუფლებული ენერგია გამოიყენება არა მხოლოდ სხეულის ტემპერატურის შესანარჩუნებლად და გარეგანი მუშაობის შესასრულებლად, არამედ უჭრედთა სტრუქტურისა და ცხოველმოქმედების შესანარჩუნებლად და აგრეთვე ზრდასთან და განვითარებასთან დაკავშირებული პროცესების განსახორციელებლად.

ცხოველის ორგანიზმში მუდმივად ხარჯავს მასში დაშლილ სხვადასხვა ნივთიერებას და ენერგიის მნიშვნელოვან რაოდენობას, ამიტომ იგი საჭიროებს საკვებს, რომელიც შეიცავს რთულ ორგანულ ნაერთებს და რომლებიც წარმოადგენენ პლასტიკური მასალისა და ენერგიის წყაროს.

ნივთიერებათა ცვლა და ენერგიის გარდაქმნა განუყოფელნი არიან. არ არსებობს ნივთიერების ცვლილებები ენერგიის გარდაქმნის გარეშე და არ არის ენერგიის ცვლა ნივთიერებათა ცვლის გარეშე. ორგანიზმში მიმდინარე ენერგეტიკული პროცესების შედეგად ყველაზე მეტი რაოდენობით წარმოიქმნება სითბო. ორგანიზმში განთავისუფლებული სითბური ენერგიის განსაზღვრა და გარეგანი მუშაობის მექანიკური ენერგიის სითბურ ერთეულებში გადაანგარიშება შეიძლება გამოყენებული იქნეს ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯების რაოდენობრივი გამოხატვის საშუალებად და ცვლის პროცესების ინტენსივობის მაჩვენებლად. თანამედროვე ფიზიოლოგია ბიოლოგიური პროცესების შესასწავლად ფართოდ იყენებს ენერგეტიკის მონაცემებს, თერმოდინამიკის თეორიულ საფუძვლებსა და მის მეთოდებს. კვლევის ასეთი წარმართვა იმიტომაც შესაძლებელია, რომ ცოცხალი ორგანიზმის ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლის პროცესები მიმდინარეობენ ბუნებისმეტყველების უდიდესი განზოგადოების — მატერიისა და ენერგიის მარადისობის კანონის მიხედვით.

ცოცხალ ორგანიზმში მატერია და ენერგია არც იქმნება და არც ქრება, ხდება მხოლოდ მისი ცვლილებები, შთანთქმა და გამოყოფა.

ამ მოსაზრების პირველი ექსპერიმენტული დასაბუთება მიღებული იყო ჯერ კიდევ ა. ლავუაზიესა და ჰ. ლაპლასის მიერ 1781 წ. მათ განსაზღვრეს იმ სითბოს რაოდენობა, რომელსაც გასცემდა ზღვის გოჭის ორგანიზმი ყინულის კალორიმეტრში. ერთდროულად შეისწავლებოდა აგრეთვე ცხოველის მიერ ნახშირმჟავა გაზის გამოყოფა, რამაც საშუალება მოგვცა დავვედინა ორგანიზმში დაჟანგული ნახშირბადის რაოდენობა. შემდგომ ლავუაზიემ და ლაპლასმა განსაზღვრეს იმ სითბური ენერგიის რაოდენობა, რომელიც განთავისუფლდა ცხოველის ორგანიზმში დაჟანგული ნახშირბადის რაოდენობის შესაბამისი ნახშირის კალორიმეტრში დაწვის შედეგად. ორივე კალორიმეტრული განსაზღვრის შედეგი ერთნაირი აღმოჩნდა. ამ ჯიხით დადგინდა, რომ ორგანიზმში ენერგიის განთავისუფლება ქანვითი პროცესების შედეგია.

ლავუაზიესა და ლაპლასის დასკვნები მრავალჯერ შემოწმდა სულ უფრო და უფრო სრულყოფილი ტექნიკის გამოყენებით და მიღებული იყო მათი თეორიული მნიშვნელობით ანალოგიური შედეგები. განსაკუთრებით მკაფიო მონაცემები იყო მიღებული რუბნერის ცდებში, ადაშინანგზე. მიუხედავად ექსპერიმენტის განსაკუთრებული სირთულისა, მკვლევარები იღებდნენ გამოყოფილი სითბური ენერგიის განსაცდევრებლად მსგავს სიდიდეებს, როგორც ორგანიზმში გარკვეული საკვები ნივთიერებების დაჟანგვისას, ისე მათი ორგანიზმის გარეშე დაწვის შედეგად.

ნივთიერებათა ცვლა წარმოადგენს ორი პროცესის — ასიმილაციისა და დისიმილაციის ერთიანობას.

ასიმილაციას უწოდებენ ცოცხალი მატერიის შექმნის პროცესების ჯამს: უჯრედების მიერ გარემოდან ორგანიზმში მოხვედრილი ნივთიერებების ათვისება, შედარებით მარტივი ნაერთებიდან უფრო რთული ქიმიური ნაერთების წარმოქმნა, ორგანიზმში მიმდინარე ცოცხალი პროტოპლაზმის სინთეზი. ტერმინი „ასიმილაცია“ წარმოდგება ლათინური სიტყვიდან *assimulo* — ვაკეთებ მსგავსს, სიტყვასიტყვით თარგმნისას ნიშნავს „მისგავსებას“, ე. ი. უჯრედების მიერ სხვადასხვა ნივთიერებათა ისეთ გამოყენებას, როცა ეს უკანასკნელნი გარდაიქმნებიან ცოცხალ მატერიადა.

დისიმილაცია (სიტყვიდან *dissimulo* — ვაკეთებ არა მსგავსს) არის ცოცხალი მატერიის დარღვევა, უჯრედოვან სტრუქტურაში შემავალი ნივთიერებების, კერძოდ ცილოვანი ნაერთების დაშლა, გახლეჩა, ამასთანავე წარმოიქმნება ორგანიზმიდან გამოსაყოფი დაშლის პროდუქტები.

ზნირად ძნელი გადასაწყვეტია, წარმოადგენენ გარკვეული ბიოქიმიური პროცესები ასიმილაციურს, თუ დისიმილაციურს. ასეთებია მაგალითად, ორგანიზმში მიმდინარე სხვადასხვა ქიმიური ჯგუფის (ფოსფორის მჟავის ნარჩენები, ამინური ჯგუფები) ერთი ქიმიური შენაერთიდან მეორესთან გადატანის პროცესები — ტრანსფოსფორირების, ტრანსამინირების და სხვა პროცესები.

ასიმილაცია და დისიმილაცია ურთიერთსაწინააღმდეგო და განუწყვეტლად დაკავშირებული პროცესებია. ასიმილაციას თან სდევს დისიმილაციური პროცესების გაძლიერება, რომლებიც თავის მხრივ ამზადებენ ნიადაგს ასიმილაციური პროცესებისათვის. ასიმილაციისა და დისიმილაციის ურთიერთკავშირის მაგალითად შეიძლება მოყვანა მრავალრიცხოვანი ცდებისა, რომლებითაც ნაჩვენები იქნება ორგანიზმის ზრდისა და უჯრედების გამრავლების დროს ცოცხალი პროტოპლაზმის გაძლიერებული წარმოქმნა და ცილის სინთეზი და დაშლის რეაქციების მნიშვნელოვანი გაძლიერება. ამის შედეგად ორგანიზმის ზრდის დროს მკვეთრადაა გაძლიერებული ენერგიის ხარჯვა. ვარბურობა აღმოაჩინა, რომ ზღვის ზღარბის კვერცხუჯრედის განაყოფიერების შემდეგ, როდესაც იწყება უჯრედების გამრავლება, ჟანგვითი პროცესები 6-ჯერ ძლიერდება. ასევე მკვეთრად ძლიერდება მთლიან ორგანიზმში დისიმილაციური პროცესები ავთვისებიანი სიმსივნის სწრაფი ზრდისას, როდესაც ადგილი აქვს ახალ უჯრედთა ინტენსიურ წარმოქმნას.

ასიმილაციისა და დისიმილაციის პროცესები განუყოფელნი არიან, მაგრამ ყოველთვის როდი არიან ურთიერთგაწონასწორებულნი. ასე, მაგალითად, ორგანიზმის ზრდის პერიოდში აღინიშნება ორივე პროცესის მნიშვნელოვანი გაძლიერება ასიმილაციის პროცესის შეფარდებითი სიჭარბით.

ცილბუის, ნუკლეინის მჟავებისა და ნივთიერებათა ცვლის ზოგადი პროცესის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა

ერთი და იმავე ორგანიზმის და ცოცხალ არსებათა სხვადასხვა სახის სხვადასხვა ორგანოში, ქსოვილებსა და უჯრედებში მიმდინარე ქიმიური გარდაქმნები ერთნაირი არ არის. სხვადასხვა მათი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობაც. სხვადასხვა ქსოვილისა და ორგანოს უჯრედებს და სხვადასხვა სახეობის ცო-

ცხალი ორგანიზმის უჭრედებს ახასიათებს როგორც მათთვის ყველასათვის საერთო, ისე მხოლოდ ზოგიერთი მათგანისათვის დამახასიათებელი სინთეზური პროცესები — უჭრედისა და მთლიანი ორგანიზმის ცხოველმოქმედებისათვის მნიშვნელოვანი გარკვეული ქიმიური ნაერთების წარმოქმნა.

სახეობათა ევოლუცია და ორგანიზმების ინდივიდუალური განვითარება გამოიხატება არა მხოლოდ მორფოლოგიურ, არამედ აგრეთვე ბიოქიმიურ ცვლილებებშიც (ბიოქიმიური ევოლუცია), რომლებიც საფუძვლად უდევს ფუნქციონირებას ფილო-და ონტოგენეზს. ნივთიერებათა ცვლის პროცესების გარკვეული მიმართულება ახასიათებს ფორმის ჩამოყალიბების პროცესებს, ე. ი. ორგანიზმის ზრდასა და განვითარებას, მისი უჭრედების დიფერენციაციას. უჭრედთა ბირთვისა და პროტოპლაზმის მიკროსტრუქტურებში, მათ ორგანოებში მიმდინარე მოლეკულური და შიდამოლეკულური ფიზიკურ-ქიმიური პროცესების განსხვავება განუყრელადაა დაკავშირებული მათი ცხოველმოქმედების თავისებურებებთან, მათ ფუნქციებთან.

უჭრედების სიცოცხლისათვის, მათ ნივთიერებათა ცვლისათვის, ყველაზე დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვთ ცილებსა და ნუკლეინის მჟავებს. ამ ნივთიერებებთანაა დაკავშირებული სიცოცხლის ძირითადი ნიშნები.

უქანასკნელ ხანებში უჭრედების ბირთვსა და პროტოპლაზმაში შემავალი ნუკლეინის მჟავების შესწავლამ მიგვიყვანა უდიდესი მეცნიერული მნიშვნელობის აღმოჩენამდე: დღევანელი იქნა ამ ქიმიური ნაერთების როლი ორგანიზმის ცილების სინთეზსა და მემკვიდრეობითი თვისებების გადაცემაში.

ბირთვის ნუკლეინის მჟავა — დეზოქსირიბონუკლეინის მჟავა (დნმ) და პროტოპლაზმის — რიბონუკლეინის მჟავა (რნმ) უჭრედების ურთულესი მკარმოლეკულებია. ისინი შედგებიან მონონუკლეოტიდების დიდი რაოდენობისაგან და წარმოადგენენ პოლიმერებს — პოლინუკლეოტიდებს. დნმ მოლეკულაში მონონუკლეოტიდების რიცხვი შეადგენს არა ნაკლებ 10.000. მონონუკლეოტიდის მოლეკულის ჩონჩხი შედგება ურთიერთმომდევნო ფოსფორის მჟავას ნარჩენისა და ხუთნახშირბადიანი შაქრისაგან (დეზოქსირიბოზები დნმ მოლეკულაში და რიბოზები რნმ მოლეკულაში); ნახშირწყლების ნარჩენებთან დაკავშირებულია გვერდითი ჯაჭვები შედგენილი აზოტოვანი ფუძეებისაგან: ადენინი, გუანინი, ციტოზინი და თიმინი (დნმ მოლეკულაში) ან ადენინი, გუანინი, ციტოზინი და ურაცილი (რნმ მოლეკულაში). მონონუკლეოტიდებში ამ ოთხი ძირითადი ფუძის სხვადასხვა კომბინაციას მიეყვარათ პოლინუკლეოტიდების სტრუქტურის უამრავ მრავალფეროვნებად. როგორც კრიკისა და უოტსონის რენტგენოსტრუქტურულმა გამოკვლევებმა (რენტგენის სხივების დიფრაქციის გამოკვლევა) გვიჩვენეს, დნმ მოლეკულები წარმოადგენენ ორ გაშლილ ჯაჭვს, რომლებიც ერთმანეთს ეხვევიან და ამოიგად ქმნიან ორმაგ სპირალს. დნმ სპეციფიურია ცოცხალი ორგანიზმის მოცემული სახისათვის.

დნმ მოლეკულის შენება განსაზღვრავს რნმ სტრუქტურას, ამ ნაერთის სტრუქტურა კი განსაზღვრავს იმ ცილის მოლეკულის შენებას, რომელიც სინთეზირდება უჭრედის პროტოპლაზმაში, ე. ი. განსაზღვრავს ცილის შედგენილობაში შემავალი ამინომჟავების თანმიმდევრობას. დნმ როლს ადარებენ არქიტექტორის როლს, რომელიც ქმნის შენობის პროექტს, ხოლო რნმ როლს — ინჟინერ-მშენებლის როლს, რომელიც აშენებს ნაგებობას ცალკეული აგურისაგან.

დნმ ბიოლოგთა უმრავლესობის მიერ განიხილება როგორც გენეტიკური ინფორმაციის მატარებელი, როგორც ნივთიერება, რომლის სტრუქტურა განსაზღვრავს ორგანიზმის მემკვიდრეობით თვისებებს. ეს უქანასკნელნი კოდირებულნი არიან დნმ მოლეკულაში ფუძეთა განლაგების თანმიმდევრობაში, რაც განსაზღვრავს განვითარებად ნაყოფის უჭრედებსა და ორგანოებში ცილებისა და ფერმენტების სინთეზის მემკვიდრეობით განმტკიცებულ თვისებებებს.

ეს გამოკვლევები გვიახლოვებენ იმ დროს, როდესაც შესაძლებლობა გვექნება, როგორც ამაზე ოცნებობდნენ კ. ტიმირიაზევი და სხვა გამოჩენილი ბიოლოგები, „ეძერწოთ ორგანული

ფორმები“. ამჟამად უკვე მოხერხდა ბაქტერიების ერთი შტამის მეორედ გარდაქმნა, ვ. ბ. ბაქტერიის ერთი სახესხვაობის მეორედ გარდაქმნა, ერთი მათგანის ღმმ-ის მეორეში გადატანის გზით.

ცილები ანუ პროტეინები წარმოადგენენ ურთულეს ქიმიურ ნაერთებს — პოლიმერებს, რომლებიც წარმოიქმნებიან 20 სხვადასხვა ამინომჟავის სხვადასხვანაირი შეუღლებით. ცილების ბიოსინთეზი წარმოებს ნუკლეინის მჟავების უშუალო წარმმართველი მონაწილეობით; ისინი ასრულებენ მატრიცის ერთგვარი შაბლონის როლს, რომელიც წარმოადგენს „კარკასს“ ცალკეული ამინომჟავებისაგან ცილის მოლეკულის „ასაწყობად“. ნუკლეინის მჟავების სტრუქტურული კომპონენტების გენეტიკურად განპირობებული სხვადასხვა შეუღლება განსაზღვრავს უჯრედში თავისი მოლეკულური შენებით უამრავი სხვადასხვა სახის ცილის სინთეზს, რომელიც წარმოიქმნებიან სხვადასხვა ორგანიზმის და მათი სხვადასხვა ორგანოზსა და ქსოვილების მიერ.

სხვადასხვა სახეობისა და ერთი და იმავე სახეობის სხვადასხვა ინდივიდუმი, აგრეთვე ერთი და იმავე ინდივიდუმი სხვადასხვა ორგანოსა და ქსოვილის ცილები განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან. ამიტომ ლაპარაკობენ უჯრედის ცილების სახეობრივ, ინდივიდუალურ, ორგანულ და ქსოვილოვან სპეციფიკურობაზე. ცილების სახეობრივ სპეციფიკურობასთანაა დაკავშირებული ის, რომ ერთი სახეობის ცხოველის სისხლში მეორე სახეობის ცხოველის ცილის შეყვანა არ არის ინდიფერენტული ორგანიზმისათვის და იწვევს სხვადასხვა რეაქციას (იმუნური სხეულების წარმოქმნა, ანაფილასიური რეაქციები და ა. შ.). ნატურალური, ე. ი. დაუმუშავებელი, უცხო ცილების შეყვანა ხშირად იწვევს ორგანიზმის მდგომარეობის მძიმე დარღვევებს, რაც შეიძლება სიკვდილით დამთავრდეს. ამიტომ დაუშვებელია ცხოველის სისხლის ან პლაზმის გადასხმა ადამიანისათვის. სხვადასხვა სახეობის ცხოველთა ცილების ბიოლოგიურ შეუთავსებლობასთან დაკავშირებით წარუმატებლად მთავრდება მათი ორგანოების გადანერგვა. ასეთი ოპერაციების — ჰეტეროტრანსპლანტაციების დროს გადანერგილი ორგანო არ მიეხორცება და ხანმოკლე დროის შემდეგ კვდება. შედარებით ნაკლებადაა გამოხატული ერთი და იმავე სახეობის სხვადასხვა ორგანიზმის ცილების ინდივიდუალური სპეციფიკურობა, თუმცა ცილების ინდივიდუალურ სპეციფიკურობასთანაა დაკავშირებული ერთი და იმავე სახეობის ერთი ცხოველის ორგანოს მეორე ცხოველისათვის გადანერგვის წარუმატებლობა. ასეთი ოპერაციები — ჰომოტრანსპლანტაციები — აგრეთვე მთავრდება ტრანსპლანტატის, ე. ი. გადანერგილი ორგანოს შეწოვით ან დაღუპვით.

ცილების ორგანული და ქსოვილოვანი სპეციფიკურობა თავის გამოხატულებას პოულობს სხვადასხვა ორგანოთა და ქსოვილთა ცილების სხვადასხვაობაში. მაგალითად, ორგანიზმის მაღალდიფერენცირებულ უჯრედებში, რომლებიც შეგუებული არიან გარკვეული ფუნქციების შესრულებასთან, წარმოიქმნება ცილები, რომლებიც სპეციფიკურნი, დამახასიათებელნი არიან სწორედ ამ უჯრედისათვის. ასეთია ცილები, რომლებიც შედიან სპეციალიზებული უჯრედოვანი სტრუქტურების შედგენილობაში. მაგალითად, კუნთოვანი უჯრედის შიგნით მოთავსებული წვრილი ბოჭკოები — მიოფიბრილები — შეიცავენ ცილებს — მიოზინსა და აქტინს, რომელთაც ახასიათებთ გარკვეული ფერმენტული თვისებები; ამ ცილების ცვლილებათა შედეგად კუნთოვანი შეკუმშვის პროცესი (ამიტომ მათ კუმშვად ცილებს უწოდებენ) ხორციელდება. შემაერთებული ქსოვილის უჯრედები შეიცავენ ცილებს — კოლაგენებს, რომელნიც შეადგენენ შემაერთებელქსოვილოვანი უჯრედების პროტოპლაზმაში ბოჭკოების ცილოვან საფუძველს. კოლაგენური ბოჭკოები გამოირჩევიან მოქნილობით, სიმტკიცით, დრეკადობის პალალი მოდულით. მათ ამ თვისებებთანაა დაკავშირებული შემაერთებული ქსოვილის (ფაშარი და ბოჭკოვანი, ხრტილოვანი და ძვლოვანი) უჯრედთა საყრდენი და მექანიკური ფუნქციები.

მრავალი ცილის მნიშვნელობა ორგანიზმში განპირობებულია მათი ფერმენტული თვისებებით, მათი უნარით განახორციელონ სხვადასხვა ორგანულ ნაერთის დაშლისა და სინთეზის გარკვეული პროცესების კატალიზი.

ორგანიზმის უჯრედებში ცილების ცვლის პროცესებისათვის დამახასია-

თებელია მუდმივად მიმდინარე მათი განახლება, რაც მდგომარეობს უჯრედის ცილების დაშლასა და რესინთეზში.

პროტოპლაზმისა და უჯრედის სტრუქტურების ცილების სინთეზს აკუთვნებენ პლასტიკური პროცესების რიცხვს, რომლებიც დაკავშირებულია უჯრედებისა და უჯრედშიდა წარმონაქმნების აღნაგობასთან. პლასტიკურ პროცესებს განასხვავებენ ენერგეტიკული პროცესებისაგან; ამ უკანასკნელთა დანიშნულება იმაში მდგომარეობს, რომ უჯრედებს მიაწოდონ მათი ცხოველმოქმედებისათვის აუცილებელი ენერგია. ენერგეტიკულ პროცესებს შორის განსაკუთრებული ადგილი უკავია ზოგიერთი ნივთიერების ცვლას, რომლის დაშლის შედეგადაც წარმოქმნილი ენერგია გამოიყენება უჯრედის მოქმედებისას, მაგალითად, კუნთის შეკუმშვისას; მრავალი სინთეზური პროცესის დროს ასეთ ნივთიერებებს ეკუთვნიან მაკროერგული ნაერთები, რომელთა ერთ-ერთი წარმომადგენელია ადენოზინტრიფოსფორმეტი (ატფ). მისგან ფოსფორის მქავეს ორი ნარჩენის მოხლეჩა დაკავშირებულია ენერგიის დიდი რაოდენობის განთავისუფლებასთან (ფოსფორის მქავეს ერთი ნარჩენის მოხლეჩა იწვევს დაახლოებით ნივთიერების 1 გრამ-მოლეკულაზე 10 000 კალორიის განთავისუფლებას).

სხვადასხვა უჯრედში უამრავი, მხოლოდ მათთვის სპეციფიკური ქიმიური გარდაქმნები მიმდინარეობს. ასე, მაგალითად, ზოგიერთი ქიმიური ნაერთი წარმოიქმნება მხოლოდ განსაზღვრულ უჯრედებში ან უჯრედშიდა სტრუქტურებში. მათი წარმოქმნა და უჯრედის მიერ გარე ან შინაგან გარემოში გამოყოფა წარმოადგენს ამ უჯრედის ძირითად ფუნქციას. მაგალითად, მარილმქავეს წარმოქმნა და გამოყოფა დამახასიათებელია მხოლოდ კუჭის ჯირკვლების შემოღენი უჯრედებისათვის; ფერმენტ ტრიპსინოგენის წარმოქმნა ხდება მხოლოდ კუჭუკანა ჯირკვლის გარესეკრეციულ უჯრედებში, ინსულინის სინთეზი, რომელსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის ნახშირწყლოვან ცვლაში, წარმოებს აგრეთვე კუჭქვეშა ჯირკვალში, მხოლოდ მის არა გარესეკრეციულ, არამედ შიდასეკრეციულ ქსოვილში, ე. წ. კუნძულოვანი ქსოვილის ბეტა-უჯრედში. აცეტილქოლინის წარმოქმნა, რომელიც წარმოადგენს ნერვული დაბოლოებიდან ინერვირებულ ორგანოში ნერვული იმპულსის ქიმიურ გადამცემს, ხდება ნერვული დაბოლოების გარკვეულ უბანში.

ნივთიერებათა ცვლის პროცესები—სხვადასხვანაირი ნაერთთა სინთეზი და დაშლა — სხვადასხვანაირია არა მხოლოდ სხვადასხვა უჯრედში, არამედ მაღალდიფერენცირებული უჯრედის სხვადასხვა სტრუქტურაშიც კი. ჰისტოქიმიური მეთოდებისა და იზოტოპური ინდიკატორების მეთოდების საშუალებით შესაძლებელი გახდა ნივთიერებათა ცვლის პროცესებში უჯრედების სხვადასხვა სტრუქტურის მონაწილეობის დადგენა. ამასთან ერთად დადგინდა, რომ ნახშირწყლების დაშლა — გლიკოლიზი—წარმოებს ციტოპლაზმაში, ჟანგვითი ფოსფორილირების პროცესები ხორციელდება მიტოქონდრიებში; ცილის სინთეზის ადრეული სტადიები მიმდინარეობს ციტოპლაზმაში, უფრო მოგვიანებით კი — მიტოქონდრებში. ამის შესაბამისად უჯრედის სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვა ფერმენტის განაწილება ერთნაირი არ არის.

ორგანიზმის უჯრედებში განუწყვეტლივ მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესები, ისევე როგორც ყველა სხვა დანარჩენი ფიზიოლოგიური ფუნქციები, არ არიან მუდმივნი და უცვლელნი. ისინი დინამიკური და ცვალებადნი არიან. გარე სამყაროს ზემოქმედებითა და ორგანიზმის შინაგან გარემოში

მომხდარი ძვრების ზეგავლენით ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა შეიძლება გაიზარდოს ან შემცირდეს, იგი შეიძლება თვისობრივადაც შეიცვალოს. ასე ხდება ყოველთვის უჯრედთა მოქმედების დროს. ამასთან ადგილი აქვს მოსვენების ცვლის (ორგანოების ყოველი მოსვენება შეფარდებითია, რადგანაც სიცოცხლის პროცესები ხასიათდებიან ნივთიერებათა და ენერგიის ხარჯვით) გადასვლას სამუშაო ცვლაზე, რომელიც უფრო ინტენსიურია, ვიდრე უჯრედის მიერ განხორციელებული მოქმედება.

ბიოლოგიური რეაქციები

ყოველ ცოცხალ ორგანიზმს და ყველა მის უჯრედს ახასიათებს გაღიზიანებადობა, ე. ი. უნარი უპასუხოს გარემოს ზემოქმედებას, ან მისი მდგომარეობის დარღვევას, თავისი სტრუქტურის ცვლილებით, აქტიური მოქმედების წარმოქმნით, გაძლიერებით ან შესუსტებით, რაც განუყრელადაა დაკავშირებული ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლის თვისობრივ და რაოდენობრივ ცვლილებებთან. ორგანიზმისა და მისი უჯრედების სტრუქტურისა და ფუნქციების ცვლილებებს სხვადასხვა ზემოქმედებათა საპასუხოდ ბიოლოგიურ რეაქციებს უწოდებენ, ხოლო იმ ზემოქმედებებს, რომლებიც ამ რეაქციებს იწვევენ — გამაღიზიანებლებს ანუ სტიმულებს.

ცნება ბიოლოგიური რეაქციის შესახებ მეტად ფართოა. იგი მოიცავს ორგანიზმის, მისი ორგანოებისა და უჯრედების ყველა სახის საპასუხო მოქმედებას სხვადასხვა ზემოქმედებაზე.

უჯრედების რეაქციები ვლინდებიან მათი ფორმის, სტრუქტურის ცვლილებებში, ზრდისა და გაყოფის პროცესებში, მათში სხვადასხვა ქიმიური ნაერთების წარმოქმნასა, პოტენციური ენერგიის კინეტიკურში (ელექტრულში, მექანიკურში, სითბურში, სინათლის) გარდაქმნასა, ამა თუ იმ მუშაობის შესრულებაში (სივრცეში გადაადგილება, სხვადასხვა ნივთიერებათა გამოყოფა, ოსმოსური მუშაობა უჯრედში გარკვეული ელექტროლიტების კონცენტრირებისათვის).

მთლიანი ორგანიზმის რეაქციები, განსაკუთრებით კი მისი ქცევის ყველა რთული აქტი, მეტად მრავალფეროვანია. მათი განხორციელების პროცესში იცვლება მრავალი ორგანოსა და უამრავი უჯრედის მოქმედება, რადგანაც ორგანიზმი სხვადასხვა სახის ზემოქმედებას ყოველთვის პასუხობს როგორც მთლიანი, როგორც ერთიანი ზოთული სისტემა. ამიტომ მართალია, ორგანიზმის რეაქციები ხორციელდება უჯრედების მოქმედების გამო, მაგრამ ამ რეაქციების დაყვანა ცალკეული უჯრედების რეაქციებამდე არ შეიძლება. ამაში ვლინდება ზოგადი წესი — სისტემის კანონზომიერების დაყვანა სისტემის შემადგენელ ელემენტთა კანონზომიერებამდე არ შეიძლება.

გაღიზიანება

ცოცხალი უჯრედის ან ორგანიზმის, როგორც მთლიანის გამაღიზიანებელი, შეიძლება აღმოჩნდეს გარემოს ან ორგანიზმის შინაგანი მდგომარეობის ყოველგვარი ცვლილება, თუ იგი საკმაოდ დიდია, საკმაოდ სწრაფად აღმოცენდა და საკმაოდ დიდ ხანს გრძელდება.

უჯრედთა და ქსოვილთა შესაძლებელ გამაღიზიანებელთა უსასრულო რაოდენობა შეიძლება დაეცოთ სამ ჯგუფად: ფიზიკურ, ფიზიკურ-ქიმიურ და ქიმიურად. ფიზიკურ გამაღიზიანებელთა რიცხვს ეკუთვნის ტემპერატურული, მექანიკური (დარტყმა, ჩხვლეტა, ზედაწოლა, სივრცეში გადაადგილება, აჩქარება და სხვა), ელექტრული, სინათლის, ბევრითი. ფიზიკურ-ქიმიური გამაღიზიანებლებია ოსმოსური წნევის, გარემოს აქტიური რეაქციის, კოლოიდური მდგომარეობის, ელექტროლიტური შედგენილობის ცვლილებები. ქიმიურ გამაღიზიანებელთა რიცხვს მიეკუთვნება სხვადასხვა შედგენილობისა და თვისებების ნივთიერებათა დიდი რაოდენობა, რომლებიც უჯრედებში ნივთიერებათა ცვლის მსვლელობას ან მათ სტრუქტურას ცვლიან. ფიზიოლოგიური რეაქციების გამომწვევ ქიმიურ გამაღიზიანებლებს წარმოადგენენ გარემოდან ორგანიზმში მოხვედრილი საკვები პროდუქტები, სამკურნალო წამლო პრეპარატები, შხამები, აგრეთვე ორგანიზმში წარმოქმნილი მრავალი ქიმიური ნაერთი, მაგალითად, ჰორმონები. ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები.

უჯრედების გამაღიზიანებლები, რომლებიც სასიცოცხლო პროცესებისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობის მოქმედებას იწვევენ, ნერვული იმპულსები ა. რიან რა ბუნებრივი, ე. ი. წარმოიქმნებიან რა თვით ორგანიზმში უჯრედების ელექტრული თუ ქიმიური გამაღიზიანებლებით, ნერვული იმპულსები ნერვული ბოჭკოების გზით მიემართებიან ნერვული დაბოლოებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ან ცენტრალური ნერვული სისტემიდან პერიფერიული ორგანოებისაკენ — კუნთებისაკენ, ჯირკვლებისაკენ. იწვევენ მათი მდგომარეობისა და მოქმედების შეცვლას.

თავისი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობით ყველა სახის გამაღიზიანებელს ყოფენ ადექვატურად და არაადექვატურად.

ადექვატურს უწოდებენ იმ გამაღიზიანებლებს, რომლებიც ბუნებრივ პირობებში მოქმედებენ მოცემულ ბიოლოგიურ სტრუქტურაზე, რომელთა აღქმისათვის ეს სტრუქტურები სპეციალურადაა შეგუებული და რომლებიც სადღი მგრძნობელობა მეტად მაღალია. თვალის ბადურის ჩხირებისა და კოლებებისათვის ადექვატური გამაღიზიანებელია მზის სპექტრის ხილული ნაწილის სხივები, კანის ტაქტილური რეცეპტორებისათვის — ზედაწოლა, ენის საგემოვნო დვრილებისათვის — სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებანი, კუნთოვანი ბოჭკოებისათვის — მათკენ მოტორული ნერვებით მიმავალი ნერვული იმპულსები.

არაადექვატური ეწოდება იმ გამაღიზიანებლებს, რომელთა აღქმისათვის მოცემული უჯრედი თუ ორგანო სპეციალურად არაა შეგუებული. ასე, მაგალითად, კუნთი იკუმშება არა მხოლოდ მისი ადექვატური გამაღიზიანებლის გავლენით, ე. ი. მასთან მოტორული ნერვის გზით მიმავალი იმპულსების გავლენით, არამედ აგრეთვე ისეთი გამაღიზიანებლის გავლენით, რომელთა მოქმედებასაც იგი ბუნებრივ პირობებში არ განიცდის. იგი იკუმშება მთავს ან ტუტის, ელექტრული დენის, უეცარი გაჭიმვის, მექანიკური დარტყმის, სწრაფი გათბობის და სხვა ზემოქმედებით.

უჯრედები ბევრად უფრო მგრძნობიარენი არიან ადექვატური გამაღიზიანებლის, ვიდრე არაადექვატური გამაღიზიანებლის მიმართ. ეს ფუნქციური შეგუების გამოხატულებაა, რომლის გამოუმუშავება ევოლუციის პროცესში ხდება.

უჯრედების, ქსოვილთა და ორგანოთა, კერძოდ ნერვული უჯრედებისა და მთლიანად ნერვული სისტემის ფუნქციის შესწავლისათვის ფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტში ფართოდ იყენებენ სხვადასხვა გამაღიზიანებლებს. ამ მიზნისათვის ყველაზე უფრო მოხერხებულია ელექტრული გაღიზიანება. ის იმითიცაა კარგი, რომ გაღიზიანების გამოწვევა ხდება ელექტრული დენის ისეთი ძალით გამოყენებისას, რაც არ იწვევს ცოცხალი ქსოვილის შესამჩნევ დაზიანებას. ელექტრული დენის მოქმედება სწრაფად იწყება და წყდება: შეიძლება მისი ადვილად ჩართვა და გამორთვა; ქიმიურ და ტემპერატურულ გამაღიზიანებელთა მოქმედება კი უფრო მეტ ხანს გრძელდება. გარდა ამისა, ელექტრული დენის დოზირება ძალის, ხანგრძლივობისა და რიტმის მიხედვით ადვილია.

ფიზიოლოგიურ ცდებში ჩვეულებრივ იყენებენ ან პირდაპირ გაღიზიანებას უშუალოდ გამოსაკვლევ ქსოვილზე (კუნთზე ან ჯირკვალზე), ან არაპირდაპირს, მოცემულ ორგანოს მაინერვირებელ ნერვზე. ნერვული ბოჭკოების გაღიზიანებისას შეიძლება გაირკვეს, როგორ მოქმედებს იგი მის მიერ ინერვირებულ ორგანოზე. ნერვული სისტემის რეაქციის შესწავლისათვის იყენებენ მიმდები ნერვული დაბოლოებების — რეცეპტორების ან ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ მიმავალი ნერვული ბოჭკოების გაღიზიანებას.

აგზნებადობა

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

აგზნებადობის საზომია გამაღიზიანებლის ს მინიმალური ძალა, რომელიც იწვევს აგზნებას. გაღიზიანების ამ მინიმალურ ძალას გაღიზიანების ზღურბლი ეწოდება. რაც მეტია რეაქციის გამოსაწვევად საჭირო გაღიზიანების მინიმალური ძალა, მით მაღალია გაღიზიანების ზღურბლი და დაბალია აგზნებადობა, და პირიქით, რაც დაბალია გაღიზიანების ზღურბლი, მით მაღალია აგზნებადობა. სხვადასხვა გამაღიზიანებელთა მიმართ გაღიზიანების ზღურბლი შეიძლება სხვადასხვა იყოს. განსაკუთრებით მაღალია რეცეპტორების აგზნებადობა ადექვატურ გამაღიზიანებელთა მიმართ. ასე, მაგალითად, ს. ვავილოვის მონაცემებით, თვალის ბადურას სინათლის აღმქმელი ნერვული ელემენტები — ჩხირები და კოლები — რეაგირებენ 8 და შეიძლება 3—4 სინათლის ქვანტზე. ბადურის ზღურბლოვანი გაღიზიანების ენერგია იმდენად მცირეა, რომ სათანადო გამოანგარიშებით მან 1 გ წყალზე უნდა იმოქმედოს 60 მილიონი წლის განმავლობაში, რომ იგი გათბეს მხოლოდ 1°-ით. მეტად მაღალია აგრეთვე სხვა რეცეპტორების აგზნებადობაც. მაგალითად, ყნოსვის უჯრედების გაღიზიანებისათვის საკმარისია, რომ მასზე იმოქმედოს სუნთან ნივთიერების რამდენიმე მოლეკულამ.

აგუნებადი უჯრედებისათვის დამახასიათებელია გამაღიზიანებელთა მოქმედებაზე რეაგირების სპეციფიკური ფორმა: მათში წარმოიქმნება ტალღისებური ფიზიოლოგიური პროცესი — ა გ ზ ნ ე ბ ა.

აგუნება წარმოადგენს რთულ ბიოლოგიურ რეაქციას, რომელიც გამოიხატება ფიზიკურ, ფიზიკურ-ქიმიურ, ქიმიურ პროცესთა და ფუნქციურ ცვლილებათა ერთობლიობაში. აგუნების აუცილებელი ნიშანია უჯრედის ზედაპირული მემბრანის ელექტრული მდგომარეობის შეცვლა. აგუნების დროს უჯრედები ფიზიოლოგიური მოსვენების მდგომარეობიდან ამ უჯრედისათვის დამახასიათებელი ფიზიოლოგიური მოქმედების მდგომარეობაში გადადიან. კუნთოვანი ბოჭკო იკუმშება, ჰიკვლოვანი უჯრედი გამოყოფს სეკრეტს. მხოლოდ ნერვულ უჯრედსა და ნერვულ ბოჭკოში ეპოულობთ აგუნებას, ასე ვთქვათ სუფთა სახით, რომელიც არაა გართულებული რომელიმე ქმედითი მდგომარეობის გამოვლინებით.

აგუნებად უჯრედში მუდმივადაა ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობა ციტოპლაზმისა და გარემოს შორის, ე. ი. უჯრედის ზედაპირული მემბრანის გარეთა და შიგნითა ზედაპირს შორის. ამრიგად, უჯრედოვანი მემბრანა პოლარიზებულია—შიგნითა ზედაპირი დამუხტულია უარყოფითად მისი გარეთა ზედაპირის მიმართ. პოტენციალთა ამ სხვაობას მემბრანულ პოტენციალს უწოდებენ. მისი სიდიდე უდრის რამდენიმე ათეულ მილივოლტს. პოტენციალთა ასეთი სხვაობის მიზეზი უჯრედის შიგნით — მის ციტოპლაზმასა და უჯრედის გარემომცველ ქსოვილოვან სითხეში იონთა კონცენტრაციის არათანაბრობაა. ქსოვილოვან სითხესთან შედარებით ციტოპლაზმაში უფრო მეტია კალიუმის იონები და ნაკლები ნატრიუმის იონები. მოსვენებულ მდგომარეობაში უჯრედის მემბრანა ნაკლებ განვლადია Na^+ იონებისათვის. აგუნებისას მემბრანის განვლადობა მატულობს და იგი გაატარებს დადებითად დამუხტული ნატრიუმის იონებს უჯრედის შიგნით, რაც მემბრანულ პოტენციალთა სხვაობის დაქვეითებას (მემბრანის დეპოლარიზაციას) და საწინააღმდეგო ნიშნის პოტენციალთა სხვაობის გაჩენასაც კი იწვევს.

აგუნების დროს პოტენციალთა ელექტრული სხვაობის ცვლილებას მოქმედების პოტენციალი ეწოდება, ხოლო ელექტრულ დენს, რომელიც ქსოვილის აგუნებადი მიდამოს აუგუნებადთან შეერთებისას აღმოცენდება, მოქმედების დენი უწოდეს.

აგუნება ერთგვარი აფეთქებითი პროცესია, რომელიც გამაღიზიანებლის ზემოქმედებით აღმოცენდება მემბრანის განვლადობის შეცვლის შედეგად. ეს ცვლილება დასაწყისში უმნიშვნელოა და მას თან ახლავს მცირედი დეპოლარიზაცია, მემბრანული პოტენციალის უმნიშვნელო შემცირება იმ ადგილას, სადაც მიყენებული იყო გაღიზიანება. იგი არ ვრცელდება აგუნებადი ქსოვილის გასწვრივ (ეს ე. წ. ადგილობრივი აგუნებაა). მიადწევს რაკრიტიკულ-ზღუდოვან დონეს, პოტენციალთა სხვაობა ზევისებურად მატულობს და სწრაფად — ნერვში წამის მეათიათასედ ნაწილებში — თავის მაქსიმუმს აღწევს.

პოტენციალთა სხვაობის საწყისი დონის აღდგენა — მემბრანის რეპოლარიზაცია—დასაწყისში უჯრედიდან კალიუმის იონების გამოსვლის ხარჯზე ხდება. შემდგომში განსაკუთრებული ფიზიოლოგიური მექანიზმის, ე. წ. ნატ-

რეიმ-კალუმის ტუმბოს მეშვეობით, ციტოპლაზმასა და უჯრედის გარემომცველ გარემოს შორის იონთა კონცენტრაციის ეს უთანაბრობა აღდგება. კალუმის იონები უკან შედიან უჯრედში, ხოლო ნატრიუმის იონები გამოდიან უჯრედიდან. ეს აღდგენითი პროცესი საჭიროებს ენერგიის გარკვეული რაოდენობის ხარჯვას, ამ ენერგიის მიმწოდებელია — ნივთიერებათა ცვლა.

უჯრედის დამახასიათებელ თავისებურებას მისი აგზნების მომენტში — მემბრანის მაქსიმალური დეპოლარიზაციის პერიოდში — წარმოადგენს მისი უუნარობა — უპასუხოს ახალ გაღიზიანებას. უჯრედის აუგზნებადობის მდგომარეობას მისი აგზნების დროს რეფრაქტერობა ეწოდება.

აგზნება — ტალღისებურად გავრცელებადი პროცესია. წარმოიქმნება რა ერთ უჯრედში ან მის რომელიმე უბანში, მაგალითად, ნერვული ბოჭკოს ერთ-ერთ უბანში, აგზნება ვრცელდება, გადადის სხვა უჯრედებზე ან იმავე უჯრედის სხვა უბნებზე. აგზნების გავრცელება იმითაა განპირობებული, რომ ერთ უჯრედში ან მის რომელიმე ნაწილში აღმოცენებული მოქმედების პოტენციალი ხდება გამაღიზიანებელი, რომელიც მეზობელი უბნების აგზნებას იწვევს.

აგზნების გატარებისაგან, რომელიც ნერვულ ბოჭკოსა და კუნთებში ელექტრული გზით ხორციელდება, განასხვავებენ ნერვულ დაბოლოებაში აგზნების გადაცემას. აქ აგზნება ქიმიური გზით გადაეცემა ერთი ნერვული უჯრედიდან მეორეს ან ნერვული ბოჭკოდან კუნთოვან ან ჯირკვლოვან უჯრედს. ნერვულ დაბოლოებაში წარმოიქმნება ქიმიური ნაერთები — ნერვული იმპულსის გადაცემები (აცეტილქოლინი, ნორადრენალინი და სხვ.), რომლებიც აგზნებას იწვევენ იმ აგზნებად უჯრედში, რომელზედაც მოთავსებულია ნერვული დაბოლოება. ნერვული იმპულსის ქიმიურ გადამცემებს მედიატორებს უწოდებენ.

აგზნების დროს ბიოელექტრულ პოტენციალთა რეგისტრაცია და გაზომვა უჯრედში, ქსოვილსა და ორგანოში აგზნების წარმოქმნისა და მიმდინარეობის ყველაზე უკეთესი მაჩვენებელია. ამიტომ ელექტროფიზიოლოგიურ გამოკვლევებს ფართოდ იყენებენ როგორც ექსპერიმენტულ ლაბორატორიებში, ისე კლინიკებში.

უკანასკნელი ათეული წლების განმავლობაში აგზნების ელექტრულ გამოვლინებათა შესწავლა წარმოებს უწყვილესი (მიკრონის ნაწილების ტოლი დიამეტრის მქონე) მიკროელექტროდის შეყვანით უჯრედში. ამ დროს მეორე ელექტროდს უჯრედის გარემომცველ არეში ათავსებენ. მოქმედების პოტენციალთა გამოყვანა შეიძლება მოხდეს უფრო დიდი დიამეტრის ელექტროდებითაც ქსოვილებისა და ორგანოების ზედაპირიდან. მთლიანი ორგანიზმის გამოკვლევისას პოტენციალთა გამოყვანა წარმოებს სხეულის ზედაპირიდან, კერძოდ ასე იკვლევენ ელექტროკარდიოგრამას — გულის მუშაობის დროს აღმოცენებულ ელექტრულ რხევათა მრუდს.

ცოცხალი უჯრედის პასუხი გაღიზიანებაზე, იქნება იგი აგზნების და მასთან დაკავშირებული ელექტრული რეაქციის ფორმით, ან შეკუმშვის ან სეკრეციის ფორმით, ყოველთვის წარმოებს გარკვეული ფარული ანუ ლატენტური პერიოდის შემდეგ. ასე უწოდებენ პერიოდს გაღიზიანების მოქმედების დაწყებასა და მის მოქმედებაზე ქსოვილის რეაქციას შორის. ლატენტური პერიოდის განმავლობაში ქსოვილის მდგომარეობაში უნდა მოხდეს ის ცვლილებები, რომლებიც აუცილებელია რეაქციის გამოსავლინებლად. ქსოვილის ელექტრული რეაქციის ლატენტური პერიოდი უფრო მოკლეა, ვიდ-

რეკონსტრუქციის შეკუმშვისა და სეკრეციული პროცესისა. უკანასკნელ შემთხვევაში იგი ყველაზე უფრო ხანგრძლივია.

რეგულაციური რეაქცია

ნერვული სისტემის მქონე ცხოველებს განუვითარდათ რეაქციათა განსაკუთრებული ტიპი რეფლექსები. რეფლექსები — ორგანიზმის რეაქციაა, რომელიც გამოიწვევა მიმღები ნერვული დაბოლოებების — რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის აუცილებელი მონაწილეობით.

ნერვული სისტემა შედგება მრავალი ნეირონისაგან. ნეირონი ნერვული უჯრედია ყველა თავისი მორჩით. სხვადასხვა ნეირონის ფუნქციური დანიშნულება სხვადასხვაა. მათი ყველაზე უბეზო კლასიფიკაცია ითვალისწინებს მათ დაყოფას სამ ძირითად ჯგუფად: 1. მიმღები ანუ რეცეპტორული, 2. შემსრულებელი ანუ ეფექტორული და 3. კონტაქტური.

მიმღები ნეირონები ახორციელებენ გარემოს ან ორგანიზმის შინაგანი დეგომარეობის შესახებ ინფორმაციის მიღებისა და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში გადაცემის ფუნქციას. ისინი მოთავსებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის გარეთ, განგლიებში ანუ კვანძებში. მიმღები ნეირონების მორჩები აგზნებას ატარებენ გაღიზიანების მიმღები ნერვული დაბოლოებებიდან ან უჯრედებიდან ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ, ნერვულ უჯრედთა ამ მორჩებს, რომლებიც აგზნებას პერიფერიიდან ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ ატარებენ. აფერენტულ ანუ ცენტრისკენულ ბოჭკოებს უწოდებენ.

რეცეპტორებში გაღიზიანების საპასუხოდ წარმოიქმნება ნერვულ იმპულსთა რიტმული წყება. ინფორმაცია, რომელიც გადაიცემა რეცეპტორებიდან, კოდირებულია იმპულსების სიხშირესა და რიტმში.

სხვადასხვა რეცეპტორი ერთმანეთისაგან განსხვავდება სტრუქტურითა და ფუნქციებით. მათი ნაწილი მოთავსებულია გარკვეული სახის გაღიზიანებათა მიღებისადმი სპეციალურად შეგუებულ ორგანოებში, მაგალითად, თვალში. რომლის ოპტიკური სისტემა სინათლის სხივებს აფოკუსებს ბადურაზე, სადაც მოთავსებულია მხედველობის რეცეპტორები; ყურში, რომელიც სმენის რეცეპტორებთან ატარებს ბგერით რხევებს. სხვადასხვა რეცეპტორი შეგუებულია სხვადასხვა სახის გაღიზიანებათა აღქმისადმი, რომლებიც მათთვის ადექვატურნი არიან. არსებობენ: 1. მექანორეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ: ა) შეხებას — ტაქტილური რეცეპტორები, ბ) გაჭიმვასა და ზეწოლას — პრესო-და ბარორეცეპტორები, გ) ბგერით რხევებს — ფონორეცეპტორები, დ) აჩქარებას აქცელერორეცეპტორები ანუ ვესტიბულორეცეპტორები 2. ქემორეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ გარკვეული ქიმიური ნაერთებით გამოწვეულ გაღიზიანებას; 3. თერმორეცეპტორები, რომლებიც ღიზიანდებიან ტემპერატურის ცვალებადობით; 4. ფოტორეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ სინათლით გაღიზიანებებს; 5. ოსმორეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ ოსმოსური წნევის ცვლილებებს.

რეცეპტორთა ნაწილი: სინათლის, ბგერის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხების.

ტემპეოატურის . რომლებიც გაღიზიანებას იღებენ გარემოდან მოთავსებული სხეულის ზედაპირთან ახლოს. მათ ექსტეროეცეპტორებს უწოდებენ. სხვა რეცეპტორები კი აღიქვამენ გაღიზიანებებს, რომლებიც დაკავშირებულია ორგანოთა მდგომარეობისა და მოქმედების და ორგანიზმის შინაგანი გარემოს ცვლილებებთან. მათ ინტეროეცეპტორებს უწოდებენ (ინტერორეცეპტორების რიცხვს მიაკუთვნებენ რეცეპტორებს, რომლებიც მოთავსებულია ჩონჩხის კუნთებში. მათ პროპრიოეცეპტორებს ეწოდება).

ეფექტორული ნეირონები თავისი, პერიფერიისაკენ მიმავალი მორჩებით, ეფერენტული ანუ ცენტრიდანული ბოჭკოებით გადასცემენ იმპულსებს, რომლებიც ცვლიან სხვადასხვა ორგანოთა მდგომარეობასა და მოქმედებას. ეფექტორულ ნეირონთა ნაწილი მოთავსებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში --- თავისა და ზურგის ტვინში და პერიფერიისაკენ თითოეული ნეირონიდან მიემართება მხოლოდ ერთი მორჩი. ასეთია მოტორული ნეირონები, რომლებიც იწვევენ ჩონჩხის კუნთების შეკუმშვას. ეფექტორულ ნეირონთა მეორე ნაწილი კი მთლიანად პერიფერიაზეა მოთავსებული: ისინი იმპულსებს იღებენ ცენტრალური ნერვული სისტემიდან და გადასცემენ ორგანოებს. ასეთია ნერვული განგლიების წარმომქმნელი ეფგეტაციური ნერვული სისტემის ნეირონები.

კონტაქტური ნეირონები, რომლებიც მოთავსებულნი არიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, სხვადასხვა ნეირონის ერთმანეთთან დამაკავშირებლის ფუნქციას ასრულებს. ისინი წარმოადგენენ ერთგვარ სარეგო სადგურს, რომელიც აწარმოებს ნერვული იმპულსების გადართვას ერთი ნეირონიდან მეორეზე.

ნეირონთა ურთიერთკავშირი ქმნის საფუძველს რეფლექსური რეაქციების განსახორციელებლად. ყოველი რეფლექსის დროს რეცეპტორის გაღიზიანების შედეგად მასში აღმოცენებული ნერვული იმპულსი ნერვული გამტარების გზით გადაეცემა ცენტრალურ ნერვულ სისტემას. აქ ან უშუალოდ, ან კონტაქტური ნეირონის საშუალებით ნერვული იმპულსი რეცეპტორული ნეირონიდან გადაერთვება ეფექტორულზე, საიდანაც იგი მიდის პერიფერიაზე უჩრედებთან. ამ იმპულსთა გავლენით ხდება უჩრედების მოქმედების შეცვლა.

იმპულსებს, რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიდიან პერიფერიიდან ან გადაეცემიან ერთი ნეირონიდან მეორეზე, შეუძლიათ გამოიწვიონ არა მხოლოდ აგზნება. არამედ მისი საწინააღმდეგო პროცესიც — შეკავება. ეს პროცესი ხასიათდება ნერვული აქტივობის შეწყვეტით ან შესუსტებით, იგი თრგუნავს აგზნებას და აბრკოლებს მის წარმოქმნას. ნერვული იმპულსების გავლენით შეკავება აღინიშნება პერიფერიულ ორგანოებშიც. ამ შემთხვევაში იგი გამოიხატება მოქმედების, ე. ი. კუნთის შეკუმშვის, ჭირკვლის სეკრეციის შეწყვეტით ან შესუსტებით.

ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ შეკავება შეიძლება ორი მექანიზმით იყ განპირობებული. პირველი მათგანი იმაში მდგომარეობს, რომ იზრდება უჩრედის მემბრანული პოტენციალი, ე. ი. იზრდება უჩრედოვანი მემბრანის პოლარიზაცია -- ხდება მისი პიპერპოლარიზაცია. ამ შემთხვევაში აგზნების აღმოსაგენებლად საჭიროა გაღიზიანების ძალის გაზრდა. ამიტომ ნერვული იმპულსები შეიძლება არასაკმარისად ძლიერად აღმოჩნდნენ უჩრედის აგზნების გამოსაწვევად. შეკავების წარმოქმნის მეორე მექანიზმი მდგომარეობს იმაში, რომ ნერვულ უჩრედთან ერთი ან რამდენიმე მასთან დაკავშირებული ნეირონიდან მომავალი მეტად ხშირი იმპულსების გავლენით ხდება უჩრედის მემბრანის მდგარ-

დი დეპოლარიზაცია—უჩრდის მიერ ელექტრული მუხტის დაკარგვა, რომლის დროსაც უჩრდი აუზნებადი ხდება. შეკავების ასეთი მექანიზმი ჯერ კიდევ ჩვენი საუკუნის დასაწყისში ნ. ე. დენსკიმ აღმოაჩინა.

შეკავება შეიძლება აღმოცენდეს აგრეთვე ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის გავლენით, რომლებიც იწვევენ უჩრდის ელექტრული მუხტის შეცვლას. ასეთ ნაერთთა რიცხვს მიეკუთვნება გამა-ამინო-ერბოს მჟავა და მთელი რიგი სხვა ნივთიერებანი.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ის უბნები, სადაც მოთავსებულია რომელიმე რეფლექსის განხორციელებაში მონაწილე ნეირონები ანუ, სხვანაირად რომ ვთქვათ, თავისა და ზურგის ტვინის ის უბნები, რომელთანაც აღწევენ იმპულსები გარკვეული პერიფერიული რეცეპტორებიდან და რომლებიც პერიფერიულ ორგანოებს გადასცემენ იმპულსებს, ნერვულ ცენტრებს უწოდებენ. ნერვული ცენტრები წარმოქმნილია ნეირონების მეტად დიდი რაოდენობისაგან, ისინი შეიძლება განლაგებული იყვნენ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა ნაწილში. რეფლექსური აქტი რაც უფრო რთულია, მით უფრო ნეირონების მეტი რაოდენობა მონაწილეობს მის განხორციელებაში.

ნერვული ცენტრები და მათი „ბრძანების“ მიმღები შემსრულებელი მექანიზმები — სხეულის ორგანოები — ყოველი რეფლექსის დროს ორმხრივად არიან ურთიერთდაკავშირებულნი, პერიფერიული ორგანოები არა მხოლოდ აღებენ ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ცენტრიდანულ იმპულსებს, არამედ თვითონაც გზავნიან მისკენ ცენტრისკენულ იმპულსებს, რომლებიც ატყობინებენ თავისი მოქმედების მდგომარეობის შესახებ. ამრიგად, ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან არსებობს პერიფერიული შემსრულებელი მექანიზმების „უკუკავშირის“ სისტემა. ამ უკუკავშირს განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს რთული სამოძრაო აქტების შესრულებისას; მხოლოდ ამ კავშირის შემწყობით ხერხდება მოძრაობათა სიზუსტისა და სინარჩუნის მიღწევა, მათი შეგუება მოცემულ მომენტში შექმნილი სიტუაციისადმი, რომელმაც გამოიწვია მოძრაობა.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიმავალ აფერენტულ, ცენტრისკენულ იმპულსებს ორმაგი მნიშვნელობა აქვთ. ჯერ ერთი, გარკვეული სიხშირისას მათ შეუძლიათ გადაუდებელი, სასწრაფო მოქმედების ამა თუ იმ რეფლექსური რეაქციის გამოწვევა; მეორე, მათი შედარებით ნაკლები სიხშირისას ისინი ხელს უწყობენ ნერვულ ცენტრებში აგზნების შედარებით მუდმივი დონის შენარჩუნებას, რითაც უზრუნველყოფენ მათ მზადყოფნას მუშაობისათვის. ასევე ორმაგი მნიშვნელობა აქვთ ეფერენტულ ცენტრიდანულ იმპულსებსაც, რომლებიც ცენტრალური ნერვული სისტემიდან მოდიან სხეულის მრავალ ორგანოსთან. ამ იმპულსებს შესწევთ უნარი გამოიწვიონ რეფლექსის განხორციელების დროს მოქმედების მკვეთრი შეცვლა და, გარდა ამისა, უზრუნველყოფენ ზოგიერთი ორგანოსა და ქსოვილის აქტიური მდგომარეობის მუდმივობას, მაგალითად, კუნთების მუდმივ დაძაბვას. ნერვული ცენტრების აგზნების ან ორგანოთა აქტივობის მუდმივ დონეს ტონუსი ეწოდება. ტონუსის მდგომარეობას შეიძლება ხელი შეუწყოს აგრეთვე სისხლში გადმოსულმა ზოგიერთმა ქიმიურმა ნაერთმაც, რომლებიც სისხლის გზით ნერვულ ცენტრებსა და პერიფერიულ ორგანოებზე მოქმედებენ.

ნერვული ცენტრებისა და ზოგიერთი პერიფერიული ორგანოს ტონუსი წარმოადგენს ჰომეოსტაზის ერთ-ერთ გამოვლინებას და მის ერთ-ერთ მიზეზს. ასე, მაგალითად, არტერიის კედლის გლუვი მუსკულატურის ძაბვის მუდმივი

ღონე სისხლის არტერიული წნევის დონის მუდმივობის პირობას წარმოადგენს.

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

უპირობო რეფლექსები — ეს ორგანიზმის რეაქციებია, რომლებიც გვხვდება მოცემული სახეობის ყველა ცხოველში; ისინი მემკვიდრეობით განმტკიცებულნი, თანდაყოლილნი არიან. უპირობო რეფლექსთა უმრავლესობა ხერხემლიან ცხოველებს შერჩებათ დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგაც. აქედან გამომდინარეობს, რომ უპირობო რეფლექსები ხორციელდება ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვედა განყოფილებების — ზურგის, მოგრძო, შუა და შუამდებარე ტვინისა და დიდი ჰემისფეროების ქერქქვეშა ბირთვების — მონაწილეობით.

პირობითი რეფლექსები — ეს ინდივიდუალურად შეძენილი რეაქციებია. ისინი ცხოვრების პროცესში აღმოცენდებიან ერთი გარკვეული ინდივიდუუმის ცხოვრების გამოცდილების შედეგად და მოცემული სახეობის ცხოველთა სხვა ინდივიდუუმებს შეიძლება ისინი არ ჰქონდეს. უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველთა პირობითი რეფლექსები თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონების აუცილებელი მონაწილეობით ხორციელდება. პირობითი რეფლექსები უმაღლესი ნერვული მოქმედების საფუძველს წარმოადგენენ. პირობითი რეფლექსის წარმოქმნის დროს დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონთა შორის მყარდება დროებითი კავშირები. პირობითი რეფლექსის წარმოქმნისათვის აუცილებელია რომელიმე რეცეპტორის გაღიზიანება მრავალჯერადად უღლდებოდეს ორგანიზმის რომელიმე მოქმედებასთან, რომელიმე უპირობო რეფლექსთან. ასეთ პირობებში რეცეპტორის გაღიზიანება, რომელიც ადრე არ იწვევდა ამ მოქმედებას, იწყებს მის გამოწვევას. პირობითი რეფლექსური გზით შეიძლება გამოწვეული იქნეს ან შეიცვალოს სხეულის ყოველი ორგანოს მოქმედება. პირობითი რეფლექსების საშუალებით ხორციელდება უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმის ფუნქციების კორტიკალური კონტროლი, ე. ი. მათი ფუნქციათა რეგულაცია თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის საშუალებით.

უპირობო და პირობითი რეფლექსები შეადგენენ ორგანიზმის, როგორც მთლიანის მოქმედების შედარებით რთული ფორმების საფუძველს — გარე სამყაროში მისი ქცევის საფუძველს. პირობითი რეფლექსები გარემოს პირობებთან ორგანიზმის შეგუების უმაღლესი ფორმაა.

ფუნქციონირება რეგულაცია ორგანიზმში

როგორც უკვე ვთქვით, ყოველი ცოცხალი ორგანიზმის დამახასიათებელი თავისებურება ისაა, რომ იგი თვითმარეგულირებელი სისტემაა, რომელიც სხვადასხვა ზემოქმედებაზე რეაგირებს როგორც ერთი მთლიანი. ამის მიღწევა შეიძლება ყველა უჯრედის, ქსოვილის, ორგანოსა და მათი სისტემების ურთიერთქმედებით, მათში მიმდინარე ყველა პროცესის ურთიერთკავშირითა და ურთიერთდაქვემდებარებით. ორგანიზმში არც ერთი უჯრედი არ იცვლება ისე, რომ არ შეიცვალოს რომელიმე სხვა უჯრედიც. ყოველი ორგანოს ფუნქციის

ცვლილება ამა თუ იმ ხარისხით ცვლის სხვა ორგანოთა მოქმედებასაც. ორგანოთა ეს ურთიერთმოქმედება განსაკუთრებით მკაფიოდაა გამოხატული მათი ფუნქციური სისტემების ფარგლებში. ასეთ სისტემას ქმნიან ორგანოები, რომელთა ერთობლივი მოქმედება უზრუნველყოფს გარემოს გარკვეული პირობებისადმი შეგუებას.

ორგანიზმის ფუნქციათა და რეაქციათა ურთიერთკავშირი — მისი ერთიანობა და მთლიანობა — განპირობებულია რეგულაციისა და კორელაციის ორი მექანიზმის არსებობით, ე. ი. ფუნქციათა შეთანხმებით. ერთი მათგანი — რეგულაციის კუთვნილება ანუ ქიმიური მექანიზმი — წარმოადგენს ფილოგენეზურად უფრო ძველს. იგი დამყარებულია იმაზე, რომ სხვადასხვა უჯრედსა და ორგანოში ნივთიერებათა ცვლის პროცესების მსვლელობაში წარმოიქმნება ქიმიური ნაერთების გახლეჩისა და სინთეზის პროდუქტები, რომლებიც განსხვავდებიან თავიანთი ქიმიური ბუნებითა და ფიზიოლოგიური მოქმედებით. ზოგიერთ ამ ნივთიერებას ახასიათებს მაღალი ფიზიოლოგიური აქტივობა, ე. ი. მეტად მცირე კონცენტრაციებში შეუძლიათ გამოიწვიონ ორგანიზმის ფუნქციათა მნიშვნელოვანი ცვლილებები; ქსოვილოვან სითხეში და შემდეგ სისხლში გადასვლისას ეს ნივთიერებანი მოძრავი სისხლით ნაწილდება მთელს ორგანიზმში და შეუძლიათ გავლენა მოახდინონ იმ უჯრედებსა და ქსოვილებზე, რომლებიც დაშორებული არიან მათი წარმოქმნელი უჯრედებისაგან. სისხლში ქიმიური გამაღიზიანებლების მოქმედება მართულია ყველა უჯრედისაკენ. უფრო ზუსტად, ქიმიურ გამაღიზიანებლებს არა აქვთ განსაზღვრული მისამართი. მიუხედავად ამისა, ისინი სხვადასხვა უჯრედზე ერთნაირად არ მოქმედებენ: უჯრედთა ერთი ნაწილი უფრო მგრძნობიარეა ერთი ქიმიური გამაღიზიანებლებისადმი, მეორე — სხვებისადმი. არსებობს უჯრედთა შერჩევითი მგრძნობელობა ქიმიური გამაღიზიანებლებისადმი. სხვადასხვა ქიმიური გამაღიზიანებლები ჩაირთვებიან რა ნივთიერებათა ცვლის პროცესის ჯაჭვის სხვადასხვა რგოლში, სხვადასხვანაირად მოქმედებენ.

ფუნქციათა ქიმიური რეგულაციის კერძო შემთხვევას წარმოადგენს კორმონალური რეგულაცია, რომელსაც შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლები ახორციელებენ.

ორგანიზმის ფუნქციათა რეგულაციის მეორე, ფილოგენეზურად უფრო ახალგაზრდა, ე. ი. ცოცხალ არსებათა ევოლუციის პროცესში უფრო გვიან განვითარებული მექანიზმი — ნერვული მექანიზმი. იგი აერთიანებს, ათანხმებს და არეგულირებს სხვადასხვა უჯრედის, ქსოვილისა და ორგანოს მოქმედებას, უგულებს მას ორგანიზმის სიცოცხლის გარემო პირობებს. ზოგ უჯრედთა და ორგანოთა მოქმედებისა და მდგომარეობის ცვლილებები ნერვული სისტემის მეშვეობით, რეფლექსური გზით იწვევს სხვა უჯრედისა და ორგანოს ფუნქციათა ცვლილებებს. რეგულაციის ეს მექანიზმი უფრო სრულყოფილია იმიტომ, რომ უჯრედთა ურთიერთმოქმედება ნერვული სისტემის საშუალებით უფრო სწრაფად ხორციელდება, ვიდრე კუთვნილებურ-ქიმიურად, მეორეც იმიტომ, რომ ნერვულ იმპულსებს ყოველთვის მხედველობაში აქვთ გარკვეული „ადრესატი“ (ნეირონული მორჩებით ესინი ყოველთვის მიმართულნი არიან მხოლოდ გარკვეული უჯრედებისაკენ ან მათი ჯგუფებისაკენ).

ნერვული რეგულაცია გამოიხატება უჯრედთა მოქმედების შეცვლაში მათი აქტივობის დონის მუდმივობის შენარჩუნებასა და მოსვენების ცვა-
ინტენსივობის შეცვლაში. ნივთიერებათა ცვლაზე ნერვული სისტემის გავლენა

განიხილება, როგორც მისი სპეციალური ტრადიციული ფუნქციის გამოხატულება.

რეგულაციის ორივე მექანიზმი ურთიერთდაკავშირებულია. ორგანიზმში წარმოქმნილი სხვადასხვა ქიმიური ნაერთი მოქმედებს აგრეთვე ნერვულ უჯრედებზე და ცვლის მათ მდგომარეობას. ასე, მაგალითად, ნერვულ სისტემაზე მოქმედებენ შინაგანი სეკრეციის ჰორმონების მიერ გამომუშავებული ჰორმონები. მეორეს მხრივ, ჰუმორალური რეგულაცია გარკვეული მასშტაბით დაქვემდებარებულია ნერვული რეგულაციისადმი. ასე, მაგალითად, ჰორმონთა უმრავლესობის წარმოქმნა და გამოყოფა ნერვული სისტემის მაკონტროლირებელი გავლენის ქვეშ ხორციელდება. ამის გამო ნერვული სისტემა ორგანიზმზე გავლენას ახდენს არა მარტო უშუალოდ იქ მოსული ნერვული იმპულსებით, არამედ არაპირდაპირაც, ჰუმორალურ-ქიმიურ გამაღიზიანებელთა მეშვეობით, რომლებიც წარმოიქმნებიან ორგანიზმის უჯრედებში და გადადიან სისხლში ნერვული იმპულსების გავლენით.

ნერვული სისტემის მოქმედება და უჯრედთა და ორგანოთა ქიმიური ურთიერთმოქმედება უზრუნველყოფს ორგანიზმის უმნიშვნელოვანეს თავისებურებას — ფიზიოლოგიურ ფუნქციას თავის რეგულაციას, რაც იწვევს ორგანიზმის არსებობისათვის აუცილებელი პირობების ავტომატურ შენარჩუნებას. გარე სამყაროში ან ორგანიზმის შინაგან გარემოში ყოველგვარი ძვრა ორგანიზმის მოქმედებას იწვევს, რასაც შედეგად მოსდევს არსებობის დარღვეული პირობების მუდმივობის აღდგენა, ე. ი. ჰომეოსტაზის აღდგენა. ორგანიზმი რაც უფრო მეტადაა განვითარებული, მით უფრო მეტად არის განვითარებული მისი ფუნქციების თვითრეგულაცია, მით უფრო სრულყოფილი და მყარია ჰომეოსტაზი.

თვითრეგულაცია შესაძლებელია მხოლოდ იმიტომ, რომ არსებობს უკუკავშირები მორეგულირებ პროცესსა და მარეგულირებელ სისტემას შორის. მრავალი მაგალითიდან, რომელთა ჩამოთვლა შეიძლება უკუკავშირის საილუსტრაციოდ, დავკმაყოფილდებით მხოლოდ ორით. პირველი მაგალითი: შუამდებარე ტვინის ნერვული ცენტრები თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის ჰორმონების (მინერალოკორტიკოიდების) სეკრეციის შეცვლით ნატრიუმის ცვლას არეგულირებენ, რისი მეოხებითაც დაცულია მისი კონცენტრაციის მუდმივობა სისხლში. ამის მიღწევა შეიძლება მხოლოდ იმის შედეგად, რომ ნატრიუმის კონცენტრაციის შეცვლა იწვევს მდგომარეობის შეცვლას იმ ნერვული ცენტრებისას, რომელნიც ზრდიან ან ამცირებენ თირკმელზედა ჯირკვლის ჰორმონების სეკრეციას. მეორე მაგალითი: კუნთოვანი მოძრაობები ხორციელდება ცენტრალური ნერვული სისტემიდან კუნთებთან მიმავალი იმპულსების გავლენით. თავის მხრივ ყოველი შეკუმშვა იწვევს იმპულსთა ნაკადს, რომელიც კუნთებიდან ნერვული ცენტრებისაკენ მიემართება, მიაქვს რა ინფორმაცია კუმშვითი პროცესის ინტენსივობაზე, იწვევს მათი მოქმედების ცვლილებებს.

ამრიგად, არსებობს ურთიერთქმედება რეგულატორებსა და მორეგულირებ პროცესებს შორის.

ს ი ს ხ ლ ი

სისხლი, ღიმფა და ქსოვილთა სითხე ქმნიან ორგანიზმის შინაგან გარემოს, რომელიც გარს უვლის სხეულის ყველა უჯრედსა და ქსოვილს. შინაგანი გარემო ხასიათდება შედგენილობისა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებების შეფარდებითი მუდმივობით, რის მეოხებითაც იქმნება ორგანიზმის უჯრედების არსებობისათვის შედარებით მუდმივი პირობები (ჰომეოსტაზი). ამ მუდმივობის მიღწევა შეიძლება მთელი რიგი ორგანოების მოქმედების შედეგად, რომლებიც ორგანიზმს აწვდიან სიცოცხლისათვის აუცილებელ სხვადასხვა ნივთიერებას და მას დაშლის პროდუქტებს აცილებენ. ამრიგად, სისხლს ეკუთვნის ყველაზე უმნიშვნელოვანესი როლი ჰომეოსტაზის შენარჩუნებაში, კერძოდ უჯრედებსა და ქსოვილებში წყლისა და ელექტროლიტების რაოდენობის შედარებითი მუდმივობის შენარჩუნებაში.

სისხლი, რომელიც ცირკულირებს სისხლძარღვებში, ორგანიზმში სატრანსპორტო ფუნქციას ასრულებს. იგი ქსოვილებს აწვდის საკვებ ნივთიერებებს: გლუკოზას, ამინომჟავებს, პოლიპეტიდებს, ცხიმებს, ვიტამინებს, მინერალურ ნივთიერებებსა და წყალს, აგრეთვე ჟანგბადს, რომელიც სისხლში ფილტვების გზით შედის და ქსოვილებიდან გამოაქვს „სიცოცხლის ხენჯი“ — ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტები: ამონიაკი, შარდოვანა, შარდის მჟავა და სხვა; მათ შორის ნახშირმჟავა გაზი, რომლებიც ორგანიზმიდან გამოიყოფა თირკმლებით, საოფლე ჯირკვლებით, ფილტვებითა და ნაწლავებით. მისი ტრანსპორტული ფუნქციის გამო სისხლი დიდ როლს ასრულებს ჰუმორალურ რეგულაციაში, ე. ი. ორგანიზმში ქიმიური ურთიერთმოქმედების პროცესებში. სისხლის ეს როლი ხორციელდება იმიტომ, რომ მას გადააქვს ჰორმონები და სხვა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებანი იმ უჯრედებიდან, სადაც ისინი წარმოიქმნებიან სხვა უჯრედებისაგან.

სისხლი ასრულებს დაცვით ფუნქციას; იგი წარმოადგენს იმუნიტეტის, ე. ი. დაავადების აღუქმელობის, შეუვალობის, უმნიშვნელოვანეს ფაქტორს. ეს განპირობებულია სისხლში ფაგოციტოზის უნარის მქონე ლეიკოცი-

ტების არსებობით, აგრეთვე იმით, რომ სისხლში გადადიან იმუნური სხეულებად წოდებული ნივთიერებანი, რომლებიც უვნებელყოფენ მიკროორგანიზმებსა და მათ შხამებს და შლიან უცხო ცილებს. *

სისხლის შედგენილობა, რაოდენობა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები

სისხლის შედგენილობა

* სისხლი შედგება თხიერი ნაწილის — პლაზმისა და მასში შეწონილი ფორმიანი ელემენტებისაგან: ერითროციტების (სისხლის წითელი სხეულაკები), ლეიკოციტების (სისხლის თეთრი სხეულაკები) და სისხლის ფირფიტებისაგან.

თუ სისხლს, რომელსაც მიმატებული აქვს შედედების საწინააღმდეგო ნივთიერება, ჩავასხამთ სინჯარაში და მოვახდენთ მის ცენტრიფუგირებას, მისი ფორმიანი ელემენტები, როგორც უფრო მძიმენი, დაილექებიან ფსკერზე. ამასთან სისხლი ორ ფენად გაიყოფა: ქვედა — წითელი ფერის, რომელიც შედგება ფორმიანი ელემენტებისაგან და ზედა — გამჭვირვალე, უფრო ან ოდნავ მოყვითალო, რომელიც სისხლის პლაზმას წარმოადგენს. რადგანაც ლეიკოციტებს უფრო მცირე ხვედრითი წონა აქვთ, ვიდრე ერითროციტებს, ისინი თავსდებიან ერითროციტებსა და პლაზმას შორის და ქმნიან თეთრი ფერის თხელ აპკს.

სისხლის ცენტრიფუგირების დროს სპეციალურ დანაყოფებიან კაპილარში — ჰემატოკრიტში — შეიძლება განისაზღვროს პლაზმის მოცულობა, რომელიც შეადგენს სისხლის მოცულობის 55—60%, დანარჩენი 40—45% მოდის ფორმიანი ელემენტების წილად. *

სისხლის რაოდენობა ორგანიზმში

* ადამიანის ორგანიზმში სისხლის საერთო რაოდენობა ნორმალურ პირობებში შეადგენს 6—7,5%; ე. ი. დაახლოებით სხეულის წონის 1/13.

ადამიანის სხეულში სისხლის რაოდენობის განსაზღვრას აწარმოებენ სისხლძარღვებში ორგანიზმისათვის უვნებელი კოლოიდური საღებავის, მაგალითად, კონტრასტის შეყვანით, რომელიც ნელა ტოვებს სისხლძარღვთა კალაპოტს. საღებავის შეყვანისა და მთელ სისხლში მისი განაწილებიდან რამდენიმე წუთის შემდეგ სისხლის სინჯს იღებენ და პლაზმის შეფერილობის მიხედვით მასში საღებავის კონცენტრაციას განსაზღვრავენ (პლაზმის ფერს აღარებენ საღებავის სტანდარტული ხსნარის ფერთან). სისხლის რაოდენობის განსაზღვრა უბრალო გამოთვლით შეიძლება. უკანასკნელ წლებში ამ მიზნით აგრეთვე რადიოაქტიური ინდიკატორებს მეთოდს იყენებენ. გამოსაკვლევი პირის სისხლს აულებენ, პლაზმას მოაცილებენ ერითროციტებს და ამ უკანასკნელთ რადიოაქტიური ფოსფორის შემცველ ხსნარში ათავსებენ. ეს ხსნარი ასომილირდება ერითროციტების მიერ. ნიშანდებული ერითროციტები შეყავთ უკან გამოსაკვლევი პირის სისხლის ნაკადში და როდესაც ისინი მთელ სისხლში თანაბრად განაწილდებიან, გან-

საზღვრავენ სისხლის სინჯის რადიოაქტივობის ხარისხს. შემდგომ გადაანგარიშების გზით, სისხლის საერთო მოცულობას განსაზღვრავენ.

ამ მეთოდების გამოყენებისას მხედველობაში უნდა იქნეს მიღებული, რომ სისხლის ნაწილი იმყოფება ე. წ. სისხლის დეპოეზში და გამოირიცხება ცირკულაციიდან. ამიტომ საფიქრებელია, რომ სისხლძარღვთა კალპოტში შეყვანილი ინდიკატორი (საღებავი ან ნიშანდებული ერთთროციტები) სავსებით თანაბრად არ ნაწილდება სისხლში. მაგრამ ცხოველებზე დაყენებულ ცდებში ამ მეთოდებით მიღებული შედეგები და სისხლის მოცულობის განსაზღვრის ის შედეგები, რომელნიც მიღებული იყო ცხოველის სისხლისაგან სრული დაცლის გზით, თითქმის ერთნაირი აღმოჩნდა. როგორც ჩანს, სისხლში შეყვანილი ინდიკატორი საკმაოდ სწრაფად მიერევა დეპოეზში მოთავსებულ სისხლს.

ორგანიზმში სისხლის საერთო რაოდენობა შედარებით მუდმივ დონეს ინარჩუნებს. სისხლის თხიერი ნაწილის მომატების შემთხვევაში სისხლძარღვებში სისხლშემცველის შეყვანის შედეგად, სისხლის რაოდენობა სწრაფად უბრუნდება საწყის დონეს. შეყვანილი სითხის ნაწილს გამოყოფენ თირკმლები, უდიდესი ნაწილი კი ჯერ გადადის ქსოვილებში, შემდეგ კი თანდათან გადმოდის სისხლში და გამოიყოფა თირკმლების მიერ. სისხლის რაოდენობის მკვეთრმა შემცირებამ ძლიერი სისხლდენის შედეგად, მაგალითად, სისხლის საერთო რაოდენობის $\frac{1}{4}$ დაკარგვამ, შეიძლება ორგანიზმის დაღუპვა გამოიწვიოს. ამ შემთხვევაში აუცილებელია სისხლის ან სისხლშემცველი ხსნარების სასწრაფო გადასხმა.

სისხლის სიზღანტე და ხვედრითი წონა *

* თუ წყლის სიზღანტეს მივიჩნევთ ერთის ტოლად, მაშინ სისხლის პლაზმის სიზღანტე უდრის 1,7—2,2, ხოლო მთლიანი სისხლის სიზღანტე დაახლოებით 5-ს. სისხლის სიზღანტე განპირობებულია ცილებისა და ერთთროციტების არსებობით. იგი მატულობს სისხლის შესქელებისას, ე. ი. წყლის დაკარგვის დროს, მაგალითად, ფაღარათობის ან ძლიერი ოფლიანობის გამო, აგრეთვე სისხლში ერთთროციტების შემცველობის მომატებისას.

მთლიანი სისხლის ხვედრითი წონა უდრის 1.050—1.060, ერთთროციტებისა — 1.090, პლაზმისა — 1.025—1.034.

სისხლის ოსმოსური წნევა

* თუ ორი ხსნარი, რომელთაგან ერთი უფრო კონცენტრირებულია, ე. ი. შეიცავს გახსნილი ნივთიერების მეტ რაოდენობას, ვიდრე მეორე, გაყოფილია ნახევრადგანვლადი აპკით, რომელიც ატარებს გამხსნელს, მაგალითად, წყალს. მაგრამ არ ატარებს გახსნილ ნივთიერებას, მაშინ წყალი უფრო მეტად კონცენტრირებულ ხსნარში გადადის. ძალას, რომელიც განაპირობებს გამხსნელის მოძრაობას ნახევრადგამტარ მემბრანაში, ოსმოსური წნევა ეწოდება.

ხსნარის ოსმოსური წნევა შეიძლება გაიზომოს ოსმომეტრის საშუალებით. იგი შედგება ორი ჭურჭლისაგან, რომლებიც გაყოფილია ნახევრადგანვლადი აპკით. ერთ-ერთ მათგანში ჩაასხამენ რომელიმე ნივთიერების უფრო კონცენტრირებულ ხსნარს, ხოლო მეორეში — ხალებ კონცენტრირებულ ხსნარს ან სუფთა გამხსნელს. პირველ ჭურჭელს დაუცობენ საცობს, რომელშიც გატარებულია ვერტიკალური მანომეტრის მილი. გამხსნელი გადადის მეტად კონცენტრირებული ხსნარის შემცველ ჭურჭელში და მანომეტრის მილში სითხე აიწევს ზევით. წყლის სვეტის წნევა გამოხატავს ოსმოსური წნევის სიდიდეს.

• სისხლის, ლიმფისა და ქსოვილთა სითხის ოსმოსურ წნევას დიდი მნიშვნელობა აქვს სისხლსა და ქსოვილებს შორის წყლის ცვლის რეგულაციაში. უჯრედის გარემომცველი სითხის ოსმოსური წნევის ცვლილება იწვევს მასში წყლის ცვლის დარღვევას. ეს შეიძლება დავინახოთ ერითროციტების მაგალითზე, რომლებიც NaCl ისეთ ხსნარში მოთავსებისას, რომელსაც პლაზმაზე მეტი ოსმოსური წნევა აქვს, კარგავენ წყალს, მკვეთრად მცირდებიან მოცულობაში და იჭმუხნებიან. ერითროციტები, რომლებიც მოთავსდებიან NaCl -ის ისეთ ხსნარში, რომლის ოსმოსური წნევა ნაკლებია პლაზმის ოსმოსურ წნევაზე, პირიქით, ჯირკვდებიან, მატულობენ მოცულობაში და ბოლოს შეიძლება დაიშალონ.

სისხლის ოსმოსური წნევის სიდიდე შეიძლება განისაზღვროს კრიოსკოპიულად, ე. ი. გაყინვის ტემპერატურის გაზომვით; როგორც ცნობილია, ხსნარის გაყინვის ტემპერატურა მით უფრო დაბალია. რაც უფრო მეტია მისი ოსმოსური წნევა, ე. ი. რაც უფრო მეტია ამ ხსნარში მოლეკულების. იონებისა და კოლოიდური ნაწილაკების სუმა რული კონცენტრაცია.

არაელექტროლიტის ერთმოლარული წყლიანი ხსნარის გაყინვის წერტილის 0° ქვევით დაწვეა (Δt°), ანუ, სხვანაირად რომ ვთქვათ, დეპრესია 1.85° ტოლია, ხოლო ასეთი ხსნარის ოსმოსური წნევა უდრის 22.4 ატმოსფეროს. თუ ვიცით გამოსაკვლევი ხსნარის გაყინვის წერტილი, შეიძლება მისი ოსმოსური წნევის გამოანგარიშება.

ადამიანის სისხლის დეპრესია უდრის $0.56—0.58^{\circ}$, ხოლო შესაბამისად მისი ოსმოსური წნევა უდრის $7.6—8.1$ ატმ. ამ წნევის დაახლოებით 60% მოდის NaCl წილად. ერითროციტებისა და სხეულის სხვა უჯრედების ოსმოსური წნევა ისეთივეა, როგორც მათი გარემომცველი სითხის ოსმოსური წნევა.

ძუძუმწოვრებისა და ადამიანის სისხლის ოსმოსური წნევა შედარებით მუდმივ დონეზეა, რაც შემდეგი ცდიდან ჩანს. ცხენს ვენაში შეუყვანეს გოგირდმჟავა ნატრიუმის 5% ხსნარის 7 ლ, რასაც გამოანგარიშებით ორჯერ უნდა გაეზარდა სისხლის პლაზმის ოსმოსური წნევა, მაგრამ უკვე 10 წუთის შემდეგ პლაზმის ოსმოსური წნევა თითქმის ნორმას დაუბრუნდა, ხოლო 2 საათის შემდეგ სრულიად ნორმალური გახდა. ეს განპირობებული იყო შარდთან ერთად მარილების მნიშვნელოვანი რაოდენობის, აგრეთვე თხიერი განავლისა და ნერწყვის გამოყოფით. გამონაყოფები შეიცავდნენ არა მარტო შეყვანილ სულფატებს, არამედ ქლორიდებსაც და კარბონატებსაც; სულფატები კი სისხლში მას შემდეგ აღმოჩნდა, რაც ოსმოსური წნევა ნორმალური გახდა. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ ორგანიზმში პირველ რიგში აღდგება ნორმალური ოსმოსური წნევა და მხოლოდ მოგვიანებით სისხლის იონური შედგენილობის მუდმივობა. სისხლის ოსმოსური წნევის მუდმივობა შეფარდებითია, რადგანაც ორგანიზმში ყოველთვის ხდება მისი მცირე მერყეობა, რაც სისხლიდან ქსოვილებში მსხვილმოლეკულური ნივთიერებების (ამინომჟავების, ცხიმების, ნახშირწყლების) გადასვლისა და ქსოვილებიდან ნივთიერებათა უჯრედოვანი ცვლის დაბალმოლეკულური პროდუქტების სისხლში გადმოსვლის შედეგია.

, გამომყოფი ორგანოები, უმთავრესად თირკმლები და საოფლე ჯირკვლები, ოსმოსური წნევის რეგულატორებია. მათი მოქმედების შედეგად ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები, რომლებიც მუდმივად წარმოიქმნებიან ორგანიზმში, ჩვეულებრივ მნიშვნელოვან გავლენას არ ახდენენ ოსმოსური წნევის

სიდიდეზე. სისხლის ოსმოსური წნევისაგან განსხვავებით შარდისა და ოფლის ოსმოსური წნევა საკმაოდ დიდ ფარგლებში მერყეობს. ოფლის დეპრესია უდრის $0,18 - 0,60^{\circ}$, ხოლო შარდისა — $0,2 - 2,2^{\circ}$. ოსმოსური წნევის განსაკუთრებით მნიშვნელოვან ძვრებს ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობა იწვევს.

სისხლის რეაქცია და მისი მუდმივობის შენარჩუნება

სისხლის აქტიურ რეაქციას, რომელიც განპირობებულია მასში წყალბადისა (H^+) და ჰიდროქსიდის (OH^-) იონთა კონცენტრაციით, მეტად დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც ცვლის პროცესები ნორმალურად მიმდინარეობენ მხოლოდ გარკვეული რეაქციის პირობებში.

სისხლს აქვს სუსტი — ტუტე რეაქცია. პარტერიული სისხლის აქტიური რეაქციის მაჩვენებელი (pH) უდრის $7,4$; ვენური სისხლის pH კი, მასში დიდი რაოდენობით ნახშირმჟავას არსებობის გამო, უდრის $7,35$. უჯრედის შიგნით pH შედარებით დაბალია და უდრის $7 - 7,2$, რაც დამოკიდებულია უჯრედთა მეტაბოლიზმსა და მათში ცვლის მჟავე პროდუქტების წარმოქმნაზე.

ორგანიზმში სისხლის აქტიური რეაქციის დონე შედარებით მუდმივია, რაც აიხსნება პლაზმისა და ერითროციტების ბუფერული თვისებებით, აგრეთვე გამოყოფილი ორგანოების მოქმედებით.

ბუფერული თვისებები ახასიათებს ხსნარებს, რომლებიც ძლიერი ფუძისაგან წარმოქმნილ სუსტ (ე. ი. მცირედ დისოცირებულ) მჟავასა და მის მარილს შეიცავენ. ასეთი ხსნარისათვის ძლიერი მჟავის ან ტუტის მიმატება არ გამოიწვევს რეაქციის ისეთ ძლიერ გადახრას მჟავიანობის თუ ტუტიანობის მხარეზე, როგორც იმ შემთხვევაში, თუ წყალს მივუმატებთ მჟავის ან ტუტის იმავე რაოდენობას. ეს იმით აიხსნება, რომ მიმატებული ძლიერი მჟავა გამოდენის სუსტ მჟავას იმ ნაერთიდან, რომელშიც იგი შეერთებული იყო ფუძესთან. ამასთან ხსნარში წარმოიქმნება სუსტი მჟავა და ძლიერი მჟავის მარილი. პარტიკულად, ბუფერული ხსნარი ხელს უშლის აქტიური რეაქციის გადახრას. ბუფერული ხსნარისათვის ძლიერი ფუძის მიმატებისას სუსტი მჟავის მარილი და წყალი წარმოიქმნება, რის გამოც ტუტიანობისაკენ აქტიური რეაქციის მოსალოდნელი გადახრა მცირდება.

სისხლის ბუფერული თვისებები იმითაა განპირობებული, რომ იგი შეიცავს ისეთ ნივთიერებებს, რომლებიც ქმნიან ე. წ. ბუფერულ სისტემებს: 1. ნახშირმჟავა-ორნახშირმჟავა ნატრიუმს (კარბონატულ ბუფერულ სისტემას); 2. ერთფუძიან-ორფუძიან ფოსფორმჟავა ნატრიუმს (ფოსფატურ ბუფერულ სისტემას); 3. პლაზმის ცილებს (პლაზმის ცილების ბუფერულ სისტემას); ცილები წარმოადგენენ ამფოლიტებს, რომელთაც გარემოს რეაქციის მიხედვით შეუძლიათ მოახლიონ როგორც წყალბადის, ისე ჰიდროქსიდის იონები; 4. ჰემოგლობინს — ჰემოგლობინის კალიუმის მარილს (ჰემოგლობინის ბუფერულ სისტემას). სისხლის საღებავი ნივთიერების — ჰემოგლობინის — ბუფერული თვისებები იმითაა განპირობებული, რომ იგი წარმოადგენს რა H_2CO_3 -ზე უფრო სუსტ მჟავას, გადასცემს მას კალიუმის იონებს, ხოლო თვითონ იერთებს რა H^+ -იონებს, გადაიქცევა სუსტად დისოცირებულ მჟავად. სისხლის ბუფერული უნარის დაახლოებით 75% განპირობებულია ჰემოგლობინით. კარბონატულსა

და ფოსფატურ სისტემებს სისხლის აქტიური რეაქციის მუდმივობის შენარჩუნებისათვის უფრო ნაკლები მნიშვნელობა აქვთ.

ბუფერულ სისტემებს შეიცავენ აგრეთვე ქსოვილები, რის მეოხებითაც ქსოვილთა pH შეიძლება შენარჩუნებული იქნეს შედარებით მუდმივ დონეზე. ქსოვილთა მთავარ ბუფერებს ცილები და ფოსფატები წარმოადგენენ. ბუფერული სისტემების არსებობის გამო ნივთიერებათა ცვლის პროცესების მსვლელობაში უჩრდელბში წარმოქმნილი ნახშირმჟავა, რძის, ფოსფორისა და სხვა მჟავები გადადიან რა ქსოვილებიდან სისხლში, ჩვეულებრივ მნიშვნელოვნად არ ცვლიან მის აქტიურ რეაქციას.

სისხლის ბუფერულ სისტემათა დამახასიათებელი თვისებაა რეაქციის შედარებით ადვილი გადახრა ტუტეანობის მხარეზე, ვიდრე მჟავიანობის მხარეზე. ასე, მაგალითად, სისხლის პლაზმის რეაქციის ტუტეანობისაკენ გადახრისათვის საჭიროა მას მიემატოს 40—70-ჯერ უფრო მეტი მჟავა ნატრიუმი, ვიდრე სუფთა წყალს. ხოლო იმისათვის, რომ გამოვიწვიოთ რეაქციის გადახრა მჟავიანობისაკენ, მას უნდა დაემატოს 327-ჯერ მეტი მარილის მჟავა, ვიდრე წყალს. სისხლში შემავალი სუსტი მჟავების ტუტოვანი მარილები ქმნიან ე. წ. სისხლის სარეზერვო ტუტეანობას. ამ უკანასკნელის სიდიდე შეიძლება განისაზღვროს ნახშირმჟავას იმ კუბური სანტიმეტრების რაოდენობით, რომელიც შეიძლება დაკავშირებული იყოს 1000 მლ სისხლთან. როდესაც ნახშირმჟავას წნევა უდრის ვერცხლისწყლის სვეტის 40 მმ, ე. ი., რომელიც დაახლოებით ალვეოლარულ ჰაერში ნახშირმჟავას ჩვეულებრივ წნევას შეესაბამება.

ამის გამო, რომ სისხლში არსებობს მჟავური და ტუტოვანი ექვივალენტების განსაზღვრული და საკმაოდ მუდმივი შეფარდება, ამიტომ ლაბორატორიის სისხლის მჟავურ-ტუტოვანი წონასწორობის შესახებ.

თბილისისხლიან ცხოველებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებით, აგრეთვე ექსპერიმენტული დაკვირვებებით, დადგენილია სისხლის pH ცვლილებების უკიდურესი, სიცოცხლესთან შეთავსებული საზღვრები — ასეთ უკიდურეს საზღვრებზე, ალბათ, არის 7.0—7.8. pH-ის ამ საზღვრებს იქით გადახრა მძიმე დარღვევებსა და სიკვდილსაც კი იწვევს. ადამიანის შემთხვევაში pH ხანგრძლივი ნორმიდან გადახრა 0.1—0.2-ითაც კი შეიძლება ორგანიზმისათვის დამღუპველი აღმოჩნდეს.

მიუხედავად ბუფერული სისტემების არსებობისა და იმისა, რომ ორგანიზმი კარგად არის დაცული სისხლის აქტიური რეაქციის შესაძლო ცვლილებებისაგან. ზოგიერთ ფიზიოლოგიურ და განსაკუთრებით პათოლოგიურ პირობებში მაინც აღინიშნება სისხლის აქტიური რეაქციის გადახრა მისი მჟავიანობის ან ტუტეანობის მომატებისაკენ. აქტიური რეაქციის გადახრას მჟავიანობის მხარეზე აციდოზი ეწოდება. ხოლო ტუტეანობის მხარეზე გადახრას კი — ალკალოზი.

არჩევენ კომპენსირებულსა და არაკომპენსირებულ აციდოზს და კომპენსირებულსა და არაკომპენსირებულ ალკალოზს. არაკომპენსირებული აციდოზისას ან ალკალოზისას აღინიშნება აქტიური რეაქციის ხამდვილი გადახრა მჟავიანობის ან ტუტეანობის მხარეს. ეს ხდება ორგანიზმის სარეგულაციო შემავარჯშავლ საშუალებათა ამოწურვის შედეგად, ე. ი. მაშინ, როდესაც სისხლის ბუფერული თვისებები აღმოჩნდება არასაკმარისი იმისათვის, რომ წინააღმდეგობა გაუწიოს რეაქციის შეცვლას. უფრო ხშირად გვხვდება კომპენსირებული აციდოზი ან ალკალოზი. ამ დროს არ ხდება აქტიური რეაქციის გადახრა, მაგრამ-მცირდება სისხლისა და ქსოვილთა ბუფერული უნარი. სისხლისა

და ქსოვილთა ბუფერობის დაქვეითება ქმნის აციდოზის ან ალკალოზის კომპენსირებული ფორმის არაკომპენსირებულში გადასვლის საშიშროებას.

აციდოზი შეიძლება წარმოიქმნას, მაგალითად, სისხლში ნახშირმჟავას შემცველობის მომატების ან ტუტეების რეზერვის შემცირების შედეგად. აციდოზის პირველი სახეობა — გაზოვანი აციდოზი — აღინიშნება ფილტვებიდან ნახშირმჟავას გამოყოფის გაძნელებისას, მაგალითად, ფილტვების დაავადების დროს. აციდოზის მეორე სახეობაა არაგაზოვანი აციდოზი; იგი გვხვდება ორგანიზმში ჭარბი რაოდენობით მჟავების წარმოქმნისას, მაგალითად, დიაბეტის დროს, თირკმლების დაავადებათა დროს. ალკალოზიც ასევე შეიძლება იყოს გაზოვანი (CO_2 გაძლიერებული გამოყოფა) და არაგაზოვანი (სარეზერვო ტუტეანობის მომატება).

სისხლის ტუტეანობის რეზერვის ცვლილებები და მისი აქტიური რეაქციის უმნიშვნელო ცვლილებები ყოველთვის ხდება სისხლის მიმოქცევის დიდი და მცირე წრის კაპილარებში.* მაგალითად, ნახშირმჟავას დიდი რაოდენობით გადასვლა ქსოვილთა კაპილარების სისხლში იწვევს ვენური სისხლის შემჯავებას pH-ის 0.01—0.04-ით არტერიულ სისხლთან შედარებით. სისხლის აქტიური რეაქციის გადახრა ტუტოვანობისაკენ ხდება ფილტვის კაპილარებში ნახშირმჟავა გაზის ალვეოლურ ჰაერში გადასვლის შედეგად.

სისხლის რეაქციის მუდმივობის შესანარჩუნებლად დიდი მნიშვნელობა აქვს სასუნთქი აპარატის მოქმედებას, რომელიც უზრუნველყოფს ნახშირმჟავას ზედმეტი რაოდენობის მოცილებას ფილტვების ვენტილაციის გაზრდის გზით. სისხლის რეაქციის მუდმივ დონეზე შენარჩუნებაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის აგრეთვე თირკმლებსა და კუჭ-ნაწლავის ტრაქტს, რომლებიც ორგანიზმიდან როგორც მჟავების, ისე ტუტეების ჭარბ რაოდენობას გამოყოფენ.

აქტიური რეაქციის მჟავიანობისაკენ გადახრის შემთხვევაში თირკმლები შარდთან ერთად გამოყოფენ მჟავე ერთფუძიანი ნატრიუმის ფოსფატის უფრო მეტ რაოდენობას, ვიდრე ჩვეულებრივ, ხოლო ტუტეანობისაკენ გადახრის შემთხვევაში შარდთან ერთად ხდება ტუტოვანი მარილების ორფუძიანი ფოსფორმჟავა ნატრიუმისა და ორნახშირმჟავა ნატრიუმის მნიშვნელოვანი რაოდენობით გამოყოფა. პირველ შემთხვევაში შარდი ხდება მკვეთრად მჟავე, ხოლო მეორე შემთხვევაში — ტუტე (შარდის pH ნორმალურ პირობებში უდრის 4.7—6.5, ხოლო მჟავა-ტუტოვანი წონასწორობის დარღვევისას შეიძლება აღწევდეს 4.5 და 8.5).

რძის მჟავის შედარებით მცირე რაოდენობით გამოყოფა ხორციელდება აგრეთვე საოფლე ჯირკვლებით.

სისხლის პლაზმის შედგენილობა

* სისხლის პლაზმა შეიცავს 90—92% წყალს და 8—10% მშრალ ნივთიერებას, უმთავრესად ცილებსა და მარილებს. პლაზმა შეიცავს რამდენიმე სხვადასხვა ცილას, რომლებიც განსხვავდებიან თავიანთი თვისებებითა და ფუნქციური მნიშვნელობით: ალბუმინები (დაახლოებით 4,5%), გლობულინები (1,7—3,5%) და ფიბრინოგენი (დაახლოებით 0,4%).

ადამიანის სისხლის პლაზმაში ცილების საერთო რაოდენობა შეადგენს

საშუალოდ 7 — 8%; პლაზმის მშრალი ნივთიერების დანარჩენი რაოდენობა მოდის სხვა ორგანული ნაერთებისა და მინერალური მარილების ხარჯზე.

სისხლის პლაზმა შეიცავს არაცილოვან აზოტის შემცველ ნაერთებს: ცილების ჰიდროლიზური დაშლის პროდუქტებს (ამინომჟავებს, პოლიპეპტიდებს), რომლებიც შეიწოვებიან საჭმლის მომნელებელი ტრაქტიდან და უჯრედების მიერ გამოიყენება პროტოპლაზმის ცილების სინთეზისათვის და ცილების დაშლის პროდუქტებს (შარდოვანას, შარდის მჟავას, კრეატინის, კრეატინინის, ამონიაკის), რომლებიც გამოყოფილი უნდა იქნენ ორგანიზმიდან.

პლაზმაში არაცილოვანი აზოტის, ე. წ. ნ ა რ ჩ ე ნ ი ა ზ ო ტ ი ს საერთო რაოდენობა 30—40 მგ% შეადგენს. მისი ნახევარი მოდის შარდოვანაზე. თირკმლების ფუნქციის ნაკლოვანებისას ნარჩენი აზოტის რაოდენობა სისხლის პლაზმაში მკვეთრად მატულობს.

პლაზმაში აგრეთვე უაზოტო ორგანული ნივთიერებებია: გლუკოზა (85—110 მგ%) — ორგანიზმის უჯრედების ენერგიის ძირითადი წყარო, და სხვადასხვა ორგანული მჟავები, მაგალითად, რძის მჟავა.

სისხლის პლაზმის მინერალური ნივთიერებები შეადგენენ დაახლოებით 0,9%. მათ შედგენილობაში შედის ძირითადად შემდეგი იონები: Na^+ , K^+ , Ca^{++} , Mg^{++} , Cl^- , HPO_4^- , HCO_3^- .

პლაზმის მინერალური შედგენილობის მნიშვნელობა და სისხლშემცველი ხსნარები

* ხელოვნურ ხსნარებს, რომელთაც აქვთ სისხლის თანაბარი ოსმოსური წნევა, ე. ი. შეიცავენ მარილებს იმავე კონცენტრაციით, როგორც სისხლი, უწოდებენ იზოტონურ ან იზოტონურ ხსნარებს. თბილისისლიანი ცხოველისა და ადამიანისათვის იზოტონურია NaCl 0,9% ხსნარი. ასეთ ხსნარს ხშირად ფიზიოლოგიურს უწოდებენ. ხსნარებს, რომელთაც აქვთ სისხლზე მეტი ოსმოსური წნევა, ჰიპერტონულს უწოდებენ, ხოლო სისხლზე ნაკლები ოსმოსური წნევის მქონე ხსნარებს — ჰიპოტონურს.*

NaCl იზოტონურმა ხსნარმა შეიძლება რამდენიმე ხნის განმავლობაში ცალკეულ ორგანოებს ცხოველმყოფელობა შეუნარჩუნოს, მაგალითად, ბაყაყის იზოლირებულ (ორგანიზმიდან ამოკვეთილ) გულს. მაგრამ ეს ხსნარი სავსებით ფიზიოლოგიური არ არის: გული ვერ იმუშავებს დიდი ხნის განმავლობაში, თუ მასში ატარებენ მხოლოდ NaCl შემცველ ხსნარს. თუ ასეთ ხსნარს მცირე რაოდენობით მიეუმატებთ KCl და CaCl_2 , გაჩერებული გულის მოქმედება აღდგება და იგი შეიძლება დიდი ხნის განმავლობაში გაგრძელდეს. ამრიგად, მნიშვნელობა აქვს არა მარტო იზოტონიას, არამედ ხსნარის თვისობრივ შედგენილობას. ამასთან დიკავშირებით შემუშავებულია ხსნარების რეცეპტები, რომლებიც თავიანთი შედგენილობით ზეესაბამებთან პლაზმაში ცალკეული მარილების შემცველობას და ამიტომ უფრო მეტად „ფიზიოლოგიურნი“ არიან, ვიდრე NaCl იზოტონური ხსნარი.

მოწოდებულია ასეთი ხსნარების მრავალი რეცეპტი, რომლებსაც ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტებისათვის და კლინიკურ პრაქტიკაში (მაგალითად, სხვადასხვა სამედიცინო ჩვენების მიხედვით შეყავთ ორგანიზმში კანქვეშ ან ვენაში) იყენებენ. უფრო მეტად გავრცელებულია რინგერიის, რინგერ-ლოკისა და თიროდეს ხსნარები.

ხსნარის დასახელება	NaCl	KCl	CaCl ₂	NaHCO ₃	MgCl ₂	NaH ₂ PO ₄	გლუკოზა
	გრამებში 1 ლ გამოსდილ წყალზე						
რინგერის ხსნარი ცივ-სისხლიანებისათვის	6.5	0.14	0.1—0.12	0.2			
რინგერ-ლოკის ხსნარი თბილისისხლიანებისათვის	9.0	0.42	0.24	0.15	—	—	1.0
თიროდეს ხსნარი	8.0	0.2	0.2	0.1	0.1	0.05	1.0

თბილისისხლიან ცხოველთა იზოლირებული ორგანოების მოქმედების შესანარჩუნებლად ფიზიოლოგიური ხსნარების გაჯერებას უნაგბადით აწარმოებენ.

ფიზიოლოგიური ხსნარები სისხლის პლაზმის საესეებით ტოლფასს მაინც არ წარმოადგენენ, რადგანაც არ შეიცავენ კოლოიდურ ნივთიერებებს. როგორიც არიან პლაზმის ცილები; ამიტომ მარილთა ხსნარს გლუკოზასთან ერთად სხვადასხვა კოლოიდებს უმატებენ, მაგალითად, მაღალმოლეკულურ (13 000—100 000 და მეტი მოლეკულური წონით) წყალში ხსნად პოლისაქარიდებს (მსგავს პრეპარატს დექსტრანი უწოდეს) ან გარკვეული წესით დამუშავებულ ცილოვან პრეპარატებს. კოლოიდებს 7—8% რაოდენობით უმატებენ. ასეთი პრეპარატები შეყავთ ადამიანის სისხლში სისხლის დაკარგვის შემდეგ სისხლის წნევის აღსადგენად. მაგრამ მიუხედავად იმისა, რომ ასეთი ხსნარები შექმნილია. მაინც საუკეთესო სისხლშემცვლელ სითხეს სისხლის პლაზმა წარმოადგენს.

ადამიანის სისხლში ცხოველთა პლაზმის შეყვანა არ შეიძლება, რადგანაც არსებობს სისხლისა და ქსოვილთა ცილების სახეობრივი განსხვავება. ცხოველის ორგანიზმში სხვა სახეობის ცხოველის ცილის შეყვანას შეიძლება სხვადასხვა პათოლოგიური რეაქცია მოჰყვეს (ანაფილაქსური შოკი, შრატის დაავადება). დამუშავებულია ცხოველთა სისხლის პლაზმის დამუშავების წესები, რომელთა დროსაც ცილები თავიანთ სახეობრივ სპეციფიკურ განსხვავებას კარგავენ. ასეთი წესით დამუშავებული პლაზმის შეყვანა ადამიანის სისხლში შეიძლება.

სისხლის პლაზმის ცილები

სისხლის პლაზმის ცილების მნიშვნელობა მრავალნაირია: 1. ცილები აპირობებენ ონკოზური წნევის წარმოქმნას, რომლის სიდიდეს დიდი მნიშვნელობა აქვს სისხლსა და ქსოვილებს შორის წყლის ცვლის რეგულაციაში. 2. ბუფერული თვისებების გამო ცილები უნარჩუნებენ სისხლს მყავა-ტუტოვან წონასწორობას. 3. ცილები სისხლის პლაზმას გარკვეულ სიბლანტეს აძლევენ. რასაც მნიშვნელობა აქვს არტერიული წნევის დონის შენარჩუნებისათვის. 4. პლაზმის ცილები ხელს უწყობენ სისხლის სტაბილიზაციას. ქმნიან რა ერითროციტების დაღეჭვის ხელშემშლელ პირობებს. 5. პლაზმის ცილები დიდ როლს ასრულებენ სისხლის შედგებაში. 6. სისხლის პლაზმის ცილები

წარმოადგენენ იმ უნიტებს. ე. ი. გადამდები სხეულებისაგან დაცვის მნიშვნელოვან ფაქტორს.

სისხლის პლაზმა შეიცავს რამდენიმე ათეულ სხვადასხვა ცილას; ისინი ქმნიან სამ ძირითად ჯგუფს: ალბუმინებს, გლობულინებს და ფიბრინოგენს. პლაზმის ცილების გაყოფისათვის 1937 წლიდან ელექტროფორეზის მეთოდი იხმარება, რაც იმაზეა დამყარებული, რომ სხვადასხვა ცილას ელექტრულ ველში სხვადასხვა ძვრადობა ახასიათებს. ელექტროფორეზის დახმარებით გლობულინები გაყოფილია რამდენიმე ფრაქციად: α -, α_2 -, β - და γ -გლობულინებად. სისხლის პლაზმის ცილების ელექტროფორეზული დიაგრამა მოცემულია პირველ სურათზე.

გამა-გლობულინებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ ვირუსებისაგან, ბაქტერიებისა და მათი ტოქსინებისაგან ორგანიზმის დაცვაში. ეს იმიტია განპირობებული, რომ ე. წ. ანტისხეულები ძირითადად γ -გლობულინებს წარმოადგენენ. ავადმყოფის ორგანიზმში მათი შეყვანა იწვევს ინფექციის წინააღმდეგ ბრძოლის უნარის მომატებას. უკანასკნელ ხანებში სისხლის პლაზმაში აღმოაჩინეს ცილოვანი კომპლექსი — პროკერდინი, რომელიც ანალოგიურ როლს ასრულებს.

ზოგიერთ დაავადებათა დროს იცვლება სხვადასხვა ცილოვან ფრაქციათა რაოდენობებს შორის შეფარდება და ამიტომ ცილოვანი ფრაქციების გამოკვლევას დიაგნოსტიკური მნიშვნელობა აქვს.

სისხლის პლაზმის ცილების წარმოქმნის მთავარი ადგილია ღვიძლი. იგი ალბუმინებისა და ფიბრინოგენის სინთეზს ახდენს, ხოლო გლობულინების სინთეზირება ხდება არა მხოლოდ ღვიძლში, არამედ აგრეთვე ძვლის ტვინში, ელენთაში, ღიმფურ კვანძებში, ე. ი. იმ ორგანოებში, რომლებიც ორგანიზმის რეტიკულო-ენდოთელურ სისტემას ეკუთვნიან. სისხლის მთელი პლაზმა შეიცავს 200—300 გ ცილას. მათი ცვლა განუწყვეტელი სინთეზისა და დაშლის გამო სწრაფად მიმდინარეობს.

აკუმულირება



სურ. 1. ადამიანის სისხლის პლაზმის ცილების გაყოფის მრუდი, მიღებული ელექტროფორეზით.

სისხლის პლაზმის ცილების ოსმოსური წნევა

ოსმოსური წნევა იქმნება არა მხოლოდ სისხლის პლაზმაში გახსნილი კრისტალოიდებით. არამედ აგრეთვე კოლოიდებითაც — პლაზმის ცილებით. პლაზმის ცილებით განპირობებულ ოსმოსურ წნევას ოსკოზური ეწოდება.

მართალია, სისხლის პლაზმის ცილების რაოდენობა უდრის 7—8% და ათიქმის 10-ჯერ აჭარბებს სისხლში გახსნილი მარილების რაოდენობას, მათ მიერ განპირობებული ოსკოზური წნევა შეადგენს პლაზმის ოსმოსური წნევის (7.6—8.1 ატმ.) მხოლოდ 1/200-მდე ნაწილს, ე. ი. 0.03—0.04 ატმ. (ვერცხლისწყლის სვეტის 25—30 მმ). ეს იმიტია განპირობებული, რომ ცილების მოლეკუ-

ლები მეტად დიდი ზომისაა და პლაზმაში მათი რიცხვი ბევრად უფრო ნაკლებია კრისტალოიდების მოლეკულების რიცხვზე.

მიუხედავად თავისი მცირე სიდიდისა, ონკოზური წნევა მეტად მნიშვნელოვან როლს ასრულებს სისხლსა და ქსოვილებს შორის წყლის ცვლაში. ონკოზური წნევა გავლენას ახდენს იმ ფიზიოლოგიურ პროცესებზე, რომელთა საფუძველსაც ფილტრაციის მოვლენა შეადგენს (ქსოვილთაშორისი სითხის, ლიმფის, შარდის წარმოქმნა, ნაწლავებში წყლის შეწოვა). პლაზმის ცილების მსხვილი მოლეკულები, როგორც წესი, ვერ გადიან კაპილარის ენდოთელურ კედელს. რჩებიან რა სისხლძარღვის შიგნით, სისხლში აკავებენ წყლის გარკვეულ რაოდენობას (მათი ოსმოსური წნევის სიდიდის შესაბამისად). ამით ისინი ხელს უწყობენ სისხლსა და ქსოვილებში წყლის შემცველობის შედარებითი მუდმივობის შენარჩუნებას. სისხლის ცილების მიერ სისხლძარღვოვან კალაპოტში წყლის დაკავების უნარის დადასტურება შეიძლება შემდეგი ცდით. თუ ძალს მრავალჯერადად აუღებთ სისხლს და ცენტრიფუგირების დახმარებით აღებული სისხლის პლაზმას მოვაცილებთ ერითროციტებს და მათ, მარილოვან ხსნარში შეწონილს, უკან შევიყვანთ სისხლში, მაშინ ასეთი საშუალებით შეიძლება მკვეთრად შევამციროთ სისხლში ცილების შემცველობა. ამ დროს ცხოველს უვითარდება მნიშვნელოვანი შეშუპება. იზოლირებულ ორგანოებზე ექსპერიმენტში მათში დიდი ხნის განმავლობაში რინგერის ან რინგერ-ლოკის ხსნარის გატარებისას იწყება ქსოვილთა შეშუპება. თუ ფიზიოლოგიურ ხსნარს შევცვლით სისხლის შრატით, დაწყებული შეშუპება შეიძლება გაქრეს. სწორედ ამით აიხსნება სისხლშემცველი ხსნარების შედგენილობაში კოლოიდური ნივთიერებების შეყვანის აუცილებლობა. ამ დროს ხსნარების ონკოზურ წნევასა და სიბლანტეს ისე შეარჩევენ, რომ ისინი იყოს სისხლის სიბლანტისა და ონკოზური წნევის ტოლი.

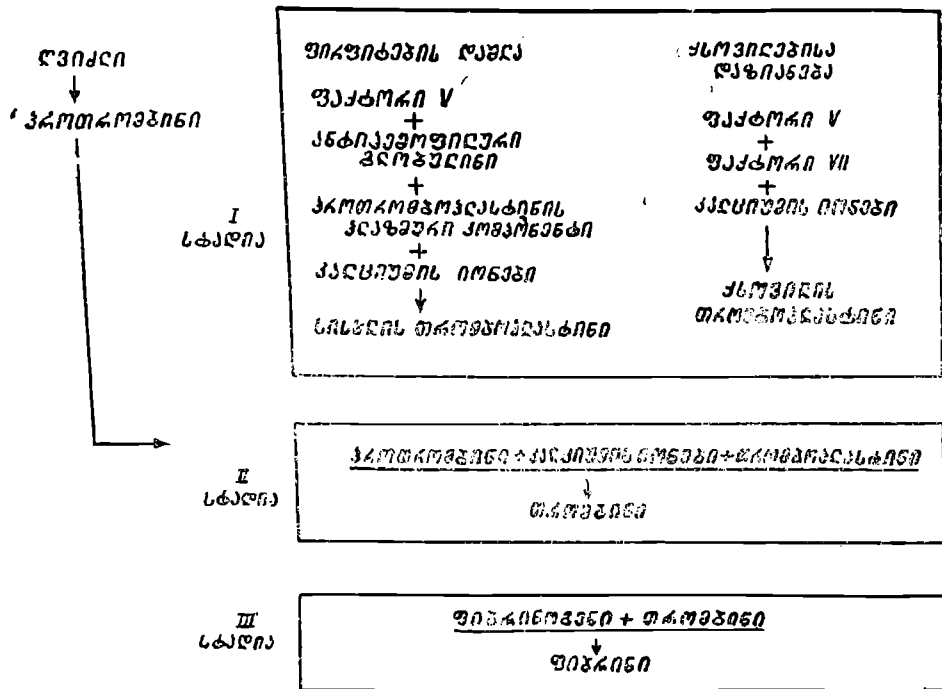
სისხლის შედედება

სისხლის შედედება — მისი თხიერი მდგომარეობიდან ქელესებრ კოლტში გადასვლა — წარმოადგენს ორგანიზმის ბიოლოგიურად მნიშვნელოვან დაცვით რეაქციას, რომელიც ხელს უშლის სისხლდენას.

წერილი სისხლძარღვის ჭრილობის ადგილზე წარმოიქმნება სისხლის კოლტი — თრომბი, რომელიც ერთგვარ საცობს წარმოადგენს, ახშობს სისხლძარღვს და წყვეტს სისხლდენას. სისხლის შედედების უნარის დაქვეითების პირობებში უმნიშვნელო ჭრილობასაც კი შეუძლია სასიკვდილო სისხლდენის გამოწვევა.

სისხლძარღვებიდან გამოშვებული ადამიანის სისხლი 3—4 წუთის შემდეგ იწყებს შედედებას და 5—6 წუთის შემდეგ საცებით დედდება. სისხლძარღვთა შიგნითა გარსის — ინტიმის — დაზიანებისას და სისხლის შედედების უნარის მომატებისას სისხლის შედედება შეიძლება მოხდეს სისხლძარღვთა შიგნითაც მთლიან ორგანიზმში. ამ შემთხვევაში თრომბი სისხლძარღვის შიგნით წარმოიქმნება.

სისხლის შედედებას საფუძვლად უდევს პლაზმის შემადგენელი ცილის — ფიბრინოგენის ფიზიკურ-ქიმიური მდგომარეობის შეცვლა. ეს უკანასკნელი ხსნადი ფორმიდან უხსნად ფიბრინად გარდაიქმნება და კოლტს წარმოქმნის.



სურ. 2. სისხლის შედეგების სქემა.

ფიზიკური ლაზა გამოიყოფა წმინდა ძაფების სახით და ქმნის ბადეს, რომლის მარყუჟებშიც ფორმიანი ელემენტები ლაგდებიანა თუ სისხლძარღვიდან გამოშვებულ სისხლს აურევთ პატარა ცოცხით, მასზე დარჩება წარმოქმნილი ფიზიკური უდიდესი რაოდენობა. ერთროცებისაგან კარგად გარეცხილ ფიზიკურს აქვს თეთრი ფერი და ბოჭკოვანი აღნაგობა.

სისხლს, რომელსაც აღნიშნული წესით მოცილდება ფიზიკური. უწოდებენ დე ფიზიკური ელემენტების. იგი შედგება ფორმიანი ელემენტებისა და სისხლის შრატისაგან. ამრიგად, სისხლის შრატი პლაზმისაგან იმით განსხვავდება, რომ არ შეიცავს ფიზიკურს.

თუ სინჯარას შედეგებული სისხლით დავტოვებთ რამდენიმე ხნის განმავლობაში, სისხლის კოლტისაგან შეიძლება შრატის მოცილება. ამ დროს სისხლის კოლტი სინჯარაში მკვირვდება, იჭმუხება და მისგან შრატის გარკვეული რაოდენობა გამოიწურება.

* შედეგების უნარი ახასიათებს არა მარტო მთლიან სისხლს, არამედ პლაზმასაც. თუ სიცივეში, რომელიც ხელს უშლის შედეგებას, ცენტრიფუგირების გზით პლაზმას მოვაცილებთ ფორმიან ელემენტებს, და შემდეგ პლაზმას გავათბობთ 20—35°, იგი სწრაფად შედეგდება.

სისხლის შედეგების მექანიზმის ასახსნელად შეიქმნა მთელი რიგი თეორიებისა. ამჟამად საერთო აღიარებით სარგებლობს სისხლის შედეგების ფერმენტული თეორია, რომელსაც საფუძვლები ჩაუყარა, თითქმის ასი წლის წინათ, ა. შმიდტმა.

ამ თეორიის მიხედვით სისხლის შედეგების საბოლოო რგოლს წარმოად-

გენს პლაზმაში გახსნილი ფიბრინოგენის უხსნად ფიბრინად გადასვლა (სურ. 2, III სტადია), რაც ფერმენტ თრომბინის გავლენით წარმოებს.

ციკლულაციაში არსებულ სისხლში თრომბინი არ არის. იგი წარმოიქმნება სისხლის პლაზმის ცილისაგან — პროთრომბინისაგან, რომლის სინთეზირებას ღვიძლი ახდენს. თრომბინის წარმოქმნისათვის აუცილებელია პროთრომბინისა და თრომბოპლასტინის ურთიერთქმედება, რაც უნდა მოხდეს კალციუმის იონების მონაწილეობით (სურ. 2, II სტადია).

ციკლულაციაში არსებულ სისხლში არ არის არც თრომბოპლასტინი. იგი წარმოიქმნება სისხლის ფირფიტების დაშლისას (სისხლის თრომბოპლასტინი), ან ქსოვილთა დაზიანებისას (ქსოვილთა თრომბოპლასტინი).

სისხლის თრომბოპლასტინის წარმოქმნა იწყება სისხლის ფირფიტების დაშლისა და ამ დროს განთავისუფლებული ნივთიერებების ურთიერთმოქმედებით სისხლის პლაზმაში არსებული გლობულინთან — V ფაქტორთან (მას სხვანაირად გლობულინ-აქტივლერატორი ეწოდება) და სისხლის პლაზმის სხვა გლობულინთან — ე. წ. ანტიჰემოფილურ გლობულინთან (მას სხვანაირად თრომბოპლასტინოგენს ეწოდებენ), და აგრეთვე სისხლის პლაზმის კიდევ ერთ ნივთიერებასთან ე. წ. თრომბოპლასტინის პლაზმურ კომპონენტთან (მას სხვანაირად კრისტინის ფაქტორი ეწოდება). *გარდა ამისა, სისხლის თრომბოპლასტინის წარმოქმნისათვის აუცილებელია აგრეთვე კალციუმის იონების არსებობა (იხ. სურ. 2, I სტადია, მარცხნივ).

ქსოვილთა თრომბოპლასტინის წარმოქმნა ხდება ქსოვილთა დაშლილი უჯრედებიდან გამოყოფილი ნივთიერებების ურთიერთმოქმედებით უკვე ხსენებულ სისხლის პლაზმის გლობულინთან — V ფაქტორთან, აგრეთვე სისხლის პლაზმის გლობულინთან — VII ფაქტორთან (მას სხვანაირად პროკონვერტინი ეწოდება). *აქაც აუცილებელია კალციუმის იონების თანაარსებობა (სურ. 2, I სტადია, მარჯვნივ). თრომბოპლასტინის წარმოქმნის შემდეგ სისხლის შედედების პროცესი სწრაფად იწყება.*

მოცემული სქემა სრული არ არის, რადგანაც სინამდვილეში სისხლის შედედების პროცესში მონაწილეობს ბევრად უფრო მეტი სხვადასხვა ნივთიერება.

ზემოთ აღნიშნულ თრომბოპლასტინის წარმოქმნაში მონაწილე ანტიჰემოფილური გლობულინის ე. წ. თრომბოპლასტინოგენის სისხლში უარსებობის შემთხვევაში ვითარდება დაავადება — ჰემოფილია, რომელსაც სისხლის შედედების მკვეთრი დაქვეითება ახასიათებს. ჰემოფილიის დროს მცირე ჭრილობასაც კი შეუძლია სახიფათო სისხლდენა გამოიწვიოს.*

დამუშავებულია პლაზმიდან თრომბინის გამოყოფისა და მისი დიდი რაოდენობით მიღების ჰიმიური მეთოდები (ბ. კუდრიანოვი). ეს პრეპარატი სისხლის შედედებას მნიშვნელოვნად აჩქარებს. ასე, მაგალითად, ოქსალატურ სისხლში, კალციუმის დალექვის გამო თრომბინი არ წარმოიქმნება. ასეთი სისხლი თრომბინის მომატების შემდეგ სინჯარაში დედება 2—3 წამის განმავლობაში. თუ ორგანოს ჭრილობის დროს (მაგალითად, ღვიძლის, ელენთის, ტვინის) სისხლდენის შეჩერება შეუძლებელია სისხლძარღვის გადაკვანძვით, მის ზედაპირზე თრომბინის ზსნარში დასველებული დოლბანდის დადება სწრაფად წყვეტს სისხლდენას.

*ფიბრინოგენის ფიბრინად გადასვლის შემდეგ წარმოქმნილი კოლტი მკვრივდება, იკუმუნება, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ხდება მისი რეტრაქცია.

ეს პროცესი ხდება რეტრაქტოზიმაღ წოდებული ნივთიერების გავლენით, რომელიც სისხლის ფირფიტების დაშლის შედეგად თავისუფლდება. შინაურ კურდღლებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებით ნაჩვენებია, რომ სისხლის ფირფიტების რაოდენობის მკვეთრი შემცირებისას სისხლის შედედება შეიძლება მოხდეს, მაგრამ კოლტის გამკვრივება არ ხდება და იგი რჩება ფაშარი, რის გამოც ვერ უზრუნველყოფს დაზიანებული სისხლის ძარღვის კარგად დახურვას.

სისხლის შედედების უნარი იცვლება ნერვული სისტემის გავლენით. სისხლის შედედება ჩქარდება მტკივნეული გაღიზიანებისას. ამ დროს სისხლის შედედების აჩქარება ხელს უშლის სისხლის დაკარგვას. კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძის გაღიზიანებისას სისხლის შედედების დრო მოკლდება, ამ კვანძის მოცილებისას კი — ხანგრძლივდება.

სისხლის შედედება შეიძლება შეიცვალოს პირობითრეფლექსურად. ასე, მაგალითად, თუ რომელიმე სიგნალი მრავალჯერ იქნა შეუღლებული მტკივნეულ გაღიზიანებასთან, შემდგომში მხოლოდ სიგნალის მოქმედებისას, რომელიც ადრე სისხლის შედედებაზე არავითარ გავლენას არ ახდენდა, სისხლის შედედება ჩქარდება. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ნერვული სისტემის გაღიზიანებისას ორგანიზმში წარმოიქმნება რაღაც ნივთიერებები, რომლებიც აჩქარებენ სისხლის შედედებას. მაგალითად, ცნობილია, რომ ზღრენალინი, რომლის გამოყოფა თირკმელზედა ჯირკვლებიდან სტიმულირდება ნერვული სისტემით, აძლიერებს სისხლის შედედებას.

იგი ფიზიკური ფაქტორებისა და ქიმიური ნაერთებისა აკავებს სისხლის შედედებას. ამასთან დაკავშირებით პირველ რიგში უნდა აღინიშნოს ჰიცივის გავლენა, რომელიც მნიშვნელოვნად ანელებს სისხლის შედედების პროცესს.

სისხლის შედედება ნელდება აგრეთვე, თუ სისხლს მოვათავსებთ მინის ჭურჭელში, რომლის კედლები დაფარულია პარაფინით ან სილიკონით, რის შემდეგაც კედლები სისხლით არ სველდება. ამგვარ ჭურჭელში სისხლი შეიძლება არ შედედდეს რამდენიმე საათის განმავლობაში. ასეთ პირობებში მნიშვნელოვნად გაძნელებულია სისხლის ფირფიტების დაშლა და თრომბინის წარმოქმნაში მონაწილე მათში შემავალი ნივთიერებების სისხლში გადასვლა.

სისხლის შედედებას ხელს უშლიან მჟაუნმჟავას და ლიმონმჟავას მარილები. სისხლისათვის ლიმონმჟავა ნატრიუმის დამატებისას ხდება კალციუმის იონების შეკავშირება. მჟაუნმჟავა ამონიუმი იწვევს კალციუმის გამოყოფას ნალექში. როგორც ერთ, ისე მეორე შემთხვევაში შეუძლებელი ხდება თრომბოპლასტინისა და თრომბინის წარმოქმნა. ოქსალატები და ციტრატები იხმარება სისხლის შედედების თავიდან ასაცილებლად მხოლოდ ორგანიზმის გარეთ. ორგანიზმში მათი დიდი რაოდენობით შეყვანა არ შეიძლება, რადგანაც სისხლის კალციუმის შეკავშირება ორგანიზმში ცხოველმყოფელობის მიმღე დარღვევებს იწვევს.

ზოგიერთი ისეთი ნივთიერება, რომელთაც ანტიკოაგულანტებს უწოდებენ, სისხლის შედედების შესაძლებლობას საეხებით სპობს. მათ რიცხვს მგეკუთვნება ჰეპარინი, რომელიც გამოიყოფა ფილტვებისა და ღვიძლის ქსოვილიდან და პირუდინი, რომელსაც გამოიმუშავენ წურბლის სანერწყვე ჯირკვლები. ჰეპარინი ხელს უშლის თრომბინის მოქმედებას ფიბრინოგენზე და თრგუნავს აგრეთვე თრომბოპლასტინის აქტივობას. ჰირუდინი დამოთ-

გუნველად მოქმედებს სისხლის შედედების პროცესის მესამე სტადიაზე, ე. ი. ხელს უშლის ფიბრინის წარმოქმნას.

არსებობენ ე. წ. არაპირდაპირი მოქმედების ანტიკოაგულანტებიც. ისინი უშუალოდ სისხლის შედედების პროცესზე არ მოქმედებენ, მაგრამ ამ პროცესში მონაწილე ნივთიერებათა წარმოქმნას თრგუნავენ. მათ რიცხვს ეკუთვნის სინთეზურად მიღებული პრეპარატები — დიკუმარინი, პელენტანი და სხვა, რომლებიც ღვიძლში პროთრომბინისა და VII ფაქტორის სინთეზის ბლოკირებას აწარმოებენ.

შრატის ცილების შედგენილობაში აღმოჩენილია კიდევ ერთი ნივთიერება — ფიბრინოლიზინი, რომელიც ხსნის წარმოქმნილ ფიბრინს. ეს ნივთიერება წარმოადგენს ფერმენტს, რომელიც სისხლის პლაზმაში იმყოფება უაქტიულო მდგომარეობაში. მისი წინამორბედი პროფიბრინოლიზინი აქტივდება ფიბრინოგენით, რომელსაც შეიცავს სხეულის მრავალი ქსოვილი. *

ყოველივე ზემოაღნიშნულიდან გამომდინარეობს, რომ ზისხლში ერთდროულად არის ორი სასტემა: შედედებისა და შედედების საწინააღმდეგო. ნორმალურ პირობებში ისინი გარკვეულ წონასწორობაში იმყოფებიან, რაც ხელს უშლის სისხლის შედედებას სისხლძარღვთა შიგნით. ზოგიერთ დაავადებათა და ჭრილობის დროს ეს წონასწორობა ირღვევა.

შედედების საწინააღმდეგო ფიზიოლოგიური სისტემის მნიშვნელობა ნაჩვენებია ბ. კუდრიაშოვის ცდებში. თუ ცხოველს ვენაში სწრაფად შეუყვანენ თრომბინის საკმაო რაოდენობას, ცხოველი იღუპება სისხლძარღვთა შიგნით სისხლის შედედების გამო. თუ თრომბინის ასევე სასიკვდილო დოზას ორგანიზმში შევიყვანთ ნელა, ცხოველი არ იღუპება, მაგრამ მისი სისხლი მნიშვნელოვნად კარგავს შედედების უნარს.

ამის საფუძველზე დაასკვნეს, რომ თრომბინის შეყვანა ორგანიზმში იწვევს სისხლის შედედების ხელშემშლელი ნივთიერებების გაჩენას. ამ ნივთიერებათა გამოყოფას არეგულირებს ნერვული სისტემა, ვირთავებს ერთი თათის დენერვაციისას ვენაში თრომბინის ნელა შეყვანა იწვევს სისხლის შედედებას მხოლოდ დენერვირებული თათის სისხლის ძარღვებში. ვარაუდობენ, რომ სისხლძარღვთა კალაპოტში თრომბინის დონის მომატება რეფლექსურად იწვევს სისხლძარღვთა კედლის მიერ შედედების ხელშემშლელი ნივთიერებების გამოყოფას. ნერვების გადაკვეთა, აგრეთვე სანარკოზო ნივთიერებების მოქმედება თრგუნავს ამ რეფლექსებს.

სისხლის ფორმირანი ელემენტები

ერიტროციტები

ერიტროციტები ანუ სისხლის წითელი სხეულები წარმოადგენენ უჯრედებს, რომლებიც ადამიანისა და ძუძუმწოვართა შემთხვევაში არ შეიცავენ ბირთვებს და აქვთ ჰომოგენური პროტოპლაზმა.

ერითროციტების სტრუქტურაში არჩევენ სტრომას — უჯრედის ჩონჩხს და ზედაპირულ შრეს — გარსს. ერითროციტების გარსი შედგება ლიპოიდურ-ცილოვანი კომპლექსებისაგან; იგი განუვლადია კოლოიდებისა და K' და Na' იონებისათვის, და ადვილად განვლადია ანიონებისათვის Cl' , HCO'_3 , აგრეთვე H' და OH' იონებისათვის. ამის გამო ერითროციტებისა და პლაზმის მინერალური შედგენილობა ერთნაირი არ არის. ადამიანის ერითროციტებში კალიუმი უფრო მეტია, ვიდრე ნატრიუმი, ხოლო პლაზმაში კი ამ მარილთა შეფარდება შებრუნებითია.

ერითროციტების მშრალი ნივთიერების 90% შეადგენს ჰემოგლობინი. ხოლო დანარჩენი 10% სხვა ცილები, ლიპოიდები, გლუკოზა და მინერალური მარილები.

ფიზიოლოგიისა და კლინიკისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ერითროციტების რაოდენობის განსაზღვრას, რასაც მიკროსკოპით აწარმოებენ ე. წ. სათვლელი კამერებისა, ან ავტომატურად მოქმედი ელექტრონული ხელსაწყოების საშუალებით.

მამაკაცის 1 მმ³ სისხლში შედის 5.000.000-მდე ერითროციტი, ხოლო დედაკაცისაში — 4.500.000-მდე. ახალშობილებს ერითროციტების რაოდენობა უფრო მეტი აქვთ, ვიდრე მოზრდილებს.

სისხლში ერითროციტების რაოდენობა შეიძლება შეიცვალოს. იგი მატულობს დაბალი ბარომეტრული წნევის დროს (სიმაღლეზე ასვლისას), კუნთური მუშაობისას და ემოციური აგზნებისას; აგრეთვე ორგანიზმის მიერ წყლის დიდი რაოდენობით დაკარგვისას. სისხლში ერითროციტების რიცხვის მომატება შეიძლება სხვადასხვა ხანგრძლივობისა იყოს და ყოველთვის როდი მიუთითებს ორგანიზმში მათი საერთო რაოდენობის მომატებაზე. ასე, მაგალითად, დიდი რაოდენობით წყლის დაკარგვისას, რაც გამოწვეულია ძლიერი ოფლიანობით, ხდება სისხლის ხანმოკლე გასქელება, რის გამოც ერითროციტების რიცხვი სისხლის მოცულობის ერთეულში იზრდება, ხოლო ორგანიზმში მათი აბსოლუტური რაოდენობა კი არ იცვლება. ემოციური აგზნებისას ან მძიმე კუნთური მუშაობისას ერითროციტების რაოდენობის მომატება ხდება ელენთის შეკუმშვისა და ერითროციტებით მდიდარი სისხლის საერთო კალაპოტში გადმოსვლის გამო ელენთის სისხლის დეპოდან.

ერითროციტების რიცხვის მომატება სისხლში დაბალი ბარომეტრული წნევის პირობებში ყოფნისას გამოწვეულია სისხლში ჟანგბადის შემცირებული გადასვლით. მაღალმთიან რაიონებში მცხოვრებ ადამიანებს ერითროციტების რიცხვი მომატებული აქვთ და ეს ხდება ძვლის ტვინის — სისხლმბადი ორგანოს მიერ ერითროციტების გაძლიერებული პროდუქციის ხარჯზე (სურ. 3). ამ შემთხვევაში მატულობს არა მარტო ერითროციტების რიცხვი სისხლის მოცულობის ერთეულში, არამედ აგრეთვე მათი საერთო რაოდენობა ორგანიზმში.

სისხლში ერითროციტების რაოდენობის შემცირება — ანემია — აღინიშნება სისხლის დაკარგვის შემდეგ, ან ერითროციტების დაშლის გაძლიერებისას, ან სისხლწარმოქმნის დაქვეითებისას.

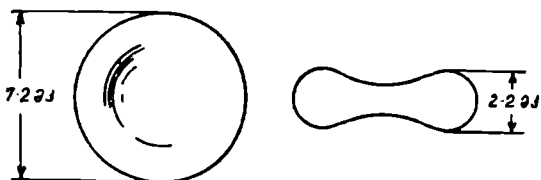
ადამიანის თითოეული ერითროციტის დიამეტრი უდრის 7.2—7.5 მიკრონს, ხოლო მისი მოცულობა კი დაახლოებით 88—90 კუბ. მიკრონს. სისხლში თითოეული ერითროციტის ზომა და რაოდენობა მათი სუპარული ზედაპირის სიდიდეს განსაზღვრავს. ამ უკანასკნელს მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს,

ზადგანაც იგი განსაზღვრავს ზედაპირს, რომლის მეშვეობითაც ხდება ჟანგბადის შთანთქმა და გაცემა, ე. ი. პროცესს, რომელიც ერითროციტების ძირითად ფიზიოლოგიურ ფუნქციას წარმოადგენს.

ადამიანის სისხლის

ყველა ერითროციტის საერთო ზედაპირი აღწევს დაახლოებით 3000 მ², ე. ი. 1500-ჯერ მეტია მთელი სხეულის ზედაპირზე. ზედაპირის გაზრდას ხელს უწყობს ერითროციტების თავისებური ფორმა. ადამიანის ერითროციტებს ბრტყელი ფორმა აქვს. შუაში ორივე მხრიდან ჩაზნექილი (სურ. 4). ასეთი ფორმის გამო ერითროციტში არ არის არც ერთი ისეთი წერტილი, რომელიც დაშორებული იყოს მისი ზედაპირისაგან

0.85 მიკრონზე მეტად, მაშინ როდესაც სფეროსებრი ფორმის დროს უჯრედის ცენტრი ზედაპირიდან დაშორებული იქნებოდა 2.5 მიკრონით, ხოლო მათი საერთო ზედაპირი იქნებოდა 20%-ით ნაკლები. ზედაპირსა და მოცულობას შორის ასეთი შეფარდება ხელს უწყობს ერითროციტის ძირითადი ფუნქციის — სუნთქვის ორგანოებიდან ორგანიზმის უჯრედებთან ჟანგბადის გადატანის პროცესს. ეს ფუნქცია ხორციელდება ერითროციტებში



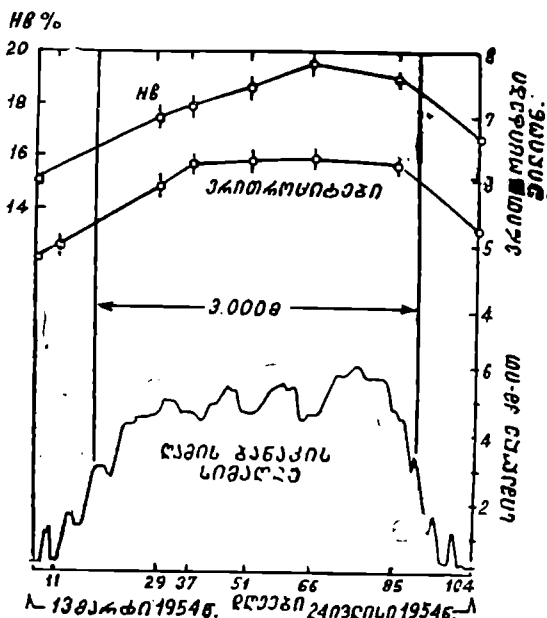
სურ. 4. ერითროციტის სქემატური გამოსახულება.

სასუნთქი პიგმენტის — ჰემოგლობინის არსებობის გამო.

იმ გარემოებაში, რომ ჰემოგლობინი მოთავსებულია ერითროციტების შიგნით და არა სისხლის პლაზმაშია გახსნილი, ორგანიზმს მისცა შემდეგი უპირატესობანი:

1. შეამცირა სისხლის სიბლანტე. გამოანგარიშებულია, რომ ჰემოგლობინის ასეთი რაოდენობით სისხლის პლაზმაში გახსნა სისხლის სიბლანტეს გაზრდიდა რამდენიმეჯერ და მეტად გააძნელებდა გულის მუშაობასა და სისხლის მიმოქცევას.

2. შეამცირა სისხლის პლაზმის ონკოზური წნევა, რაც მეტად მნიშვნე-



სურ. 3. მაღალ მთებში ასულ ექსპედიციის მონაწილეთა ჰემოგლობინისა და ერითროციტების რაოდენობის ცვლილებები ზღვის დონიდან სიმაღლის მიხედვით (პეისის და სხვ. მიხედვით).

ლოვანია ქსოვილთა წყლის ნაკლებობის (ქსოვილთა წყლის სისხლის პლაზმა-ში გადასვლის შედეგად) თავიდან ასაცილებლად.

3. ერთროცის შიგნით განსაკუთრებული ქიმიური გარემოს არსებობის გამო შეიქმნა ოპტიმალური პირობები ჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის შეკავშირებისათვის.

ჰემოგლობინი

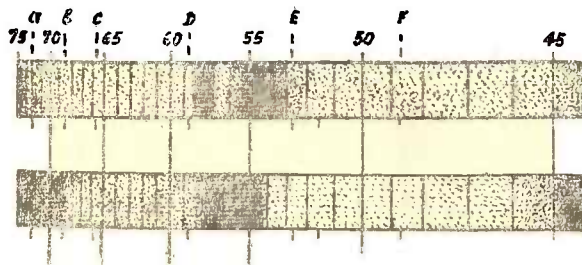
ორგანიზმში ჰემოგლობინი მნიშვნელოვან როლს ასრულებს; იგი ჟანგბადის გადამტანია და მონაწილეობს ნახშირმჟავას ტრანსპორტში.

ჰემოგლობინი რთული ქიმიური ნაერთია (მოლეკულური წონა 68 500). იგი შედგება ცილა გლობინისა და ჰემის ოთხი მოლეკულისაგან. ჰემის მოლეკულას, რომელიც რკინის ატომს შეიცავს, ახასიათებს უნარი შეიერთოს და გასცეს ჟანგბადის მოლეკულა. ამასთან რკინის ვალენტობა, რომელსაც უერთდება ჟანგბადი, არ იცვლება, ე. ი. რკინა რჩება ორვალენტოვანი.

მარილმჟავათი ჰემოგლობინის დამუშავებისას, გლობინს მოეხლიჩება ჰემი. იგი შედის რეაქციაში მარილმჟავასთან და გარდაიქმნება ჰემინად ($C_{34}H_{32}N_4O_4FeCl$). რომელიც დამახასიათებელი ფორმის კრისტალებს წარმოქმნის. ჰემინის წარმოქმნაზე სინჯს ხშირად აწარმოებენ სასამართლო სამედიცინო გამოკვლევისას სისხლის არსებობის დასადასტურებლად.

ჰემის მოლეკულის შედგენილობაში შედის პიროლის ოთხი რგოლი (ორ მათგანს აქვს ტუტე ხასიათი, ორს — მჟავე). ჰემში შემავალი რკინის ატომი ჰემს ცილოვან ნაწილთან — გლობინთან აკავშირებს. თუ ჰემი დაკარგავს რკინის ატომს, ხოლო მისი პიროლის სტრუქტურა შენახულია, მაშინ ჰემატოპორინი მიიღება. ეს ნივთიერება ორგანიზმში დიდი რაოდენობით წარმოიქმნება ზოგიერთი მოწამელის ან ნივთიერებათა ცვლის დარღვევის დროს და შეიძლება გამოიყოს შარდთან ერთად.

ჰემი წარმოადგენს ჰემოგლობინის აქტიურ, ანუ ე. წ. პროსთეტურ ურჯუნს, ხოლო გლობინი — ჰემის ცილოვან მატარებელს. ჟანგბადის შეერთების შემდეგ ჰემოგლობინი გარდაიქმნება ოქსიჰემოგლობინად (მას აღნიშნავენ სიმბოლოთი HbO_2). ოქსიჰემოგლობინს, რომელმაც გასცა ჟანგბადი, ეწოდება აღდგენილი ანუ რედუცირებული ჰემოგლობინი (Hb). ოქსიჰემოგლობინი, ჰემოგლობინი და მისი ზოგიერთი ნაერთი



სურ. 5. ოქსიჰემოგლობინის (ზემოთ) და ჰემოგლობინის შთანთქმითი სპექტრები.

D და E ხაზებს შორის. აღდგენილი ჰემოგლობინისათვის დამახასიათებელია შთანთქმის ერთი ფართო ზოლი სპექტრის ყვითელ ნაწილში (სურ. 5).

ოქსიჰემოგლობინი თავისი ფერით ჰემოგლობინისაგან ოდნავ განსხვავდე-

და ნაწარმი იძლევიან სპექტრის სხივების შთანთქმის დამახასიათებელ ზოლებს. ასე, მაგალითად, ოქსიჰემოგლობინის ხსნარში სინათლის სხივის გატარებისას სპექტრის ყვითელ-მწვანე ნაწილში შეიძლება აღმოჩნდეს შთანთქმის ორი დამახასიათებელი მუქი ზოლი, ფრაუნჰოფერის

ბა, ამიტომ ოქსიჰემოგლობინის შემცველ არტერიულ სისხლს აქვს კაჟკაშა ალისფერი, ამასთან მით უფრო კაჟკაშა, რაც უფრო მეტად მოხდა მისი გაჟღერება ჟანგბადით. ვენური სისხლი, რომელიც შეიცავს აღდგენილი ჰემოგლობინის უფრო მეტ რაოდენობას, მუქი ალუბლისფერია.

ჟანგბადით სისხლის გაჯერების ხარისხის განსაზღვრის მეთოდის — ოქსიჰემოგლობინის საფუძველად დადო ჰემოგლობინის მიერ ოქსიჰემოგლობინთან შედარებით 620—680 მილიმიკრონი ტალღის სიგრძის მქონე სინათლის სხივების უფრო მეტი შთანთქმა. ამ მეთოდის დროს პატარა ელექტრული ლამფით აშუქებენ ყურის ნიჟარას, ან კიუვეტას, რომელშიც გამოსაკვლევი სისხლია მოთავსებული და ფოტოელემენტისა და ფილტრების საშუალებით საზღვრავენ აღნიშნული ტალღის სიგრძის სინათლის ნაკადის ინტენსივობას, რომელიც გაივლის ყურის ქსოვილში ან სისხლიან კიუვეტაში. ფოტოელემენტის მაჩვენებლების მიხედვით საზღვრავენ ჟანგბადით ჰემოგლობინის გაჯერების ხარისხს.

მოზრდილი ადამიანის სისხლი საშუალოდ შეიცავს ჰემოგლობინის 14 — 15% (მამაკაცების 13,5 — 16%, დედაკაცების — 12,5 — 14,5%/o). ჰემოგლობინის საერთო რაოდენობა დაახლოებით 700 გ უდრის.

ემბრიონულ პერიოდში ადამიანის სისხლი შეიცავს სხვადასხვა ტიპის ჰემოგლობინს, რომლებიც განსხვავდებიან ჟანგბადთან შეერთების უნარით და ზოგიერთი სხვა ქიმიური თვისებებით. ჰემოგლობინის სხვადასხვა ტიპის განსაზღვრისა და გაყოფისათვის იყენებენ ჰემოგლობინის ხსნარების ოპტიკური სიმკვრივის განსაზღვრის მეთოდისა და მისი მწვავე ტუტით დენატურაციამდე და მის შემდეგ. ჰემოგლობინის სხვადასხვა ტიპს პირობითად აღნიშნავენ HbA, HbF, HbP. HbP გვხვდება მხოლოდ ნაყოფის განვითარების მუცლადუყოფნის პერიოდის პირველი 7—12 კვირის განმავლობაში. მე-9 კვირაზე ნაყოფის სისხლში ჩნდება HbF და მოზრდილთა ჰემოგლობინი HbA. არსებითი მნიშვნელობა აქვს იმ ფაქტს, რომ ემბრიონული ჰემოგლობინი — HbF ხასიათდება ჟანგბადთან უფრო მაღალი ნათესაობით და შეიძლება ჟანგბადით გაჯერდეს 60%-ით ისეთი ძაბვისას, როდესაც დედის ჰემოგლობინი გაჯერდება მხოლოდ 30%-ით. ზერხმდობან ცხოველთა სხვადასხვა სახეს ახასიათებს განსხვავება ჰემოგლობინის სტრუქტურაში. ამ დროს სხვადასხვა ტიპის ჰემოგლობინის ჰემი ერთნაირია, გლობინები კი განსხვავდებიან თავიანთი ამინომჟავური შედგენილობით.

ერითროციტების წარმოქმნასა და დაშლასთან დაკავშირებით ორგანიზმში განუწყვეტლივ წარმოებს ჰემოგლობინის სინთეზი და დაშლა. ჰემოგლობინის სინთეზი ძვლის წითელი ტვინის ერითრობლასტებში ხორციელდება. ერითროციტების დაშლისას: ეს ხდება რეტიკულურ-ენდოთელურ სისტემაში, ძირითადად კი ღვიძლსა და ელენთაში, სისხლის წითელი უჯრედებიდან გამოდის ჰემოგლობინი. ჰემიდან რკინის მოხლეჩისა და შემდგომი დაჟანგვის შედეგად ჰემოგლობინიდან წარმოიქმნება პიგმენტი ბილირუბინი, რომელიც შემდგომ ნაღველთან ერთად გადმოდის ნაწლავებში, სადაც გარდაიქმნება სტერკობილინად და ურობილინად, რომლებიც გამოიყოფა განავალთან და შარდთან ერთად. დღე-ღამის განმავლობაში იშლება და ნაღვლის პიგმენტებად გარდაიქმნება დაახლოებით 8 გ ჰემოგლობინი, ე. ი. 1% ცოტა მეტი.

ადამიანისა და ცხოველთა ორგანიზმში შეიძლება წარმოიქმნას ჰემოგლობინის სხვა ნაერთებიც, რომელთა სპექტრული ანალიზის დროს აღმოჩნდება შთანთქმის დამახასიათებელი სპექტრები. ჰემოგლობინის ასეთ ნაერთთა რიცხვს მეტჰემოგლობინი და კარბოქსიჰემოგლობინი მიეკუთვნება. ეს ნივთიერებები ზოგიერთი მოწამვლის შედეგად წარმოიქმნებიან.

მეტჰემოგლობინი (MetHb) ჰემოგლობინის ჟანგბადთან მყარია

ნაერთია; მეტჰემოგლობინის წარმოშობისას იცვლება რკინის ვალენტობა: ჰემოგლობინის მოლეკულაში შემავალი ორვალენტიანი რკინა სამვალენტიანად გარდაიქმნება. სისხლში დიდი რაოდენობით მეტჰემოგლობინის დაგროვებისას შეუძლებელი ხდება ქსოვილებისათვის ჟანგბადის გადაცემა და ვითარდება სიკვდილი მოხრჩობისაგან.

მეტჰემოგლობინი ჰემოგლობინისაგან განსხვავდება ყავისფერით და სპექტრის წითელ ნაწილში შთანთქმის ზოლის არსებობით. მეტჰემოგლობინი წარმოიქმნება ძლიერი დამყანგველების ფერიციანიდის (სისხლის წითელი მარილის), მანგანუმქავე კალიუმის, ამილ-და პროპილნიტრიტის, ანილინის, ბერთოლეს მარილის, ფენაცეტინის მოქმედებისას.

კარბოქსიჰემოგლობინი (HbCO) ჰემოგლობინის რკინის ნაერთია ნახშირჟანგთან (CO) — მხუთავ გაზთან. ეს ნაერთი დაახლოებით 150 — 300-ჯერ უფრო მდგრადია, ვიდრე ჰემოგლობინის ნაერთი ჟანგბადთან; ამიტომ ჩასუნთქულ ჰაერში მხუთავი გაზის 0,1% მინარევიც კი ისეთ მდგომარეობას იწვევს, რომ ჰემოგლობინის 80% ხდება ნახშირჟანგთან შეკავშირებული და ჟანგბადს აღარ იერთებს, რაც საშიფათაა სიცოცხლისათვის.

მხუთავი გაზით სუსტი მოწამვლა შექცევადი პროცესია. სუფთა ჰაერით სუნთქვისას CO თანდათანობით სცილდება კარბოქსიჰემოგლობინს და გამოიყოფა.

სუფთა ჟანგბადის შესუნთქვა კარბოქსიჰემოგლობინის დაშლის სიჩქარეს 20-ჯერ ზრდის. მოწამვლის მძიმე შემთხვევაში აუცილებელია ხელოვნური სუნთქვა 95% O_2 -ისა და 5% CO_2 -ის შემცველ გაზთა ნარევით, აგრეთვე სისხლის გადასხმა.

მიოგლობინი. ჩონჩხისა და გულის კუნთები შეიცავენ კუნთურ ჰემოგლობინს, რომელსაც მიოგლობინი ეწოდება. მისი პროსტეტიკური ჯგუფი — ჰემი — იდენტურია ჰემოგლობინის მოლეკულის ამავე ჯგუფისა. ხოლო ცილოვანი ნაწილი — გლობინი — ხასიათდება ნაკლები მოლეკულური წონით, ვიდრე ჰემოგლობინის ცილა.

ადამიანის მიოგლობინს შეუძლია შეიკავშიროს ორგანიზმში არსებული ჟანგბადის საერთო რაოდენობის 14%. მის ამ თვისებას დიდი მნიშვნელობა აქვს მომუშავე კუნთის ჟანგბადით მომარაგებაში. თუ კუნთის შეკუმშვის დროს მისი სისხლძარღვოვანი კაპილარები მიიჭყლიტებიან და კუნთის ზოგიერთ უბანში სისხლის მიმოქცევა წყდება, მიოგლობინთან შეკავშირებული ჟანგბადის არსებობის მეოხებით რამდენიმე ხნის განმავლობაში კუნთის ბოჭკოების ჟანგბადით მომარაგება მაინც შენარჩუნებულია.

ჰემოლიზი

ჰემოლიზი ეწოდება ერითროციტების გარსის დარღვევას, რასაც თან ახლავს სისხლის პლაზმაში ჰემოგლობინის გადმოსვლა. პლაზმა ამ დროს წითლად იღებება და ხდება გამჭვირვალე („ლაქური სისხლი“). დაშლილი, ჰემოგლობინს მოკლებული, ერითროციტების სტრომა ე. წ. „ერითროციტების ჩრდილებს“ ქმნის.

ერითროციტების დაშლა შეიძლება მოხდეს ორგანიზმში და მის გარეშე — სინჯარაში — სხვადასხვა მიზეზის გამო. თუ ერითროციტები მოთავსებულია

ჰიპოტონური ხსნარში, მაშინ მათ შიგნით ოსმოსური წნევა უფრო მაღალი იქნება, ვიდრე მათ ირგვლივ მყოფ ხსნარში და წყალი ხსნარიდან გადადის ერიტროციტების შიგნით, ზრდის მათ მოცულობას და გარსის გასკდომას იწვევს. ასეთი, ე.წ. ოსმოსური ჰემოლიზი წარმოიქმნება იმ შემთხვევაში, როდესაც ერიტროციტების ირგვლივ მყოფი ხსნარის ოსმოსური წნევა ნორმალურთან შედარებით ორჯერ მცირდება.

მარილის ხსნარის მცირე ჰიპოტონიის დროს მასში მოთავსებული ერითროციტები არ იშლებიან, მხოლოდ იბერებიან და რამდენადმე მოცულობაში მატულობენ.

უჯრედის ირგვლივ მყოფ ხსნარში NaCl-ის კონცენტრაცია, რომლის დროსაც იწყება ჰემოლიზი, წარმოადგენს ერიტროციტების ე.წ. ოსმოსური მდგრადობის (რეზისტენტობის) საზომს. ადამიანის შემთხვევაში ჰემოლიზი იწყება NaCl 0,4% ხსნარში, ხოლო 0,34% ხსნარში ყველა ერიტროციტი იშლება. სხვადასხვა პათოლოგიურ მდგომარეობათა დროს ერითროციტების ოსმოსური მდგრადობა შეიძლება შემცირდეს და სრული ჰემოლიზი დაიწყოს ხსნარში NaCl უფრო დიდი კონცენტრაციის პირობებში.

ჰემოლიზი შეიძლება განვითარდეს სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის გავლენითაც. ასე, მაგალითად, ჰემოლიზს იწვევენ ლიპიდების გამხსნელები — ეთერი, ქლოროფორმი, ბენზოლი, ალკოჰოლი, რომლებიც შლიან (მათი დიდი კონცენტრაციის დროს) ერიტროციტების მემბრანას. ჰემოლიზს იწვევენ აგრეთვე ნაღვლის მჟავები, საბონინი, პიროგალოლი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება.

ერიტროციტების დაშლა ორგანიზმის გარეშე შეიძლება მოხდეს ძლიერ მექანიკურ ზემოქმედებათა გავლენით, მაგალითად, სისხლით სავსე ამბულის შენჯღრევისას. ჰემოლიზს აგრეთვე სისხლის განმეორებითი გაყინვა და გალხობა იწვევს.

ჰემოლიზი შეიძლება განვითარდეს ორგანიზმში ზოგიერთი გველის შხამის გავლენით, აგრეთვე განსაკუთრებული ნივთიერებების — ჰემოლიზინების მოქმედებით, რომლებიც წარმოიქმნებიან პლაზმაში ერთი ცხოველის სისხლში სხვა ცხოველების ერიტროციტების განმეორებითი შეყვანის შედეგად. ჰემოლიზინები გამოირჩევიან სახეობრივი სპეციფიკურობით; ისინი მოქმედებენ მხოლოდ იმ სახეობის ცხოველთა ერიტროციტებზე, რომელთა სისხლიც ორგანიზმში იყო შეყვანილი. ასე, მაგალითად, ნორმალური შინაური კურდღლის სისხლი იწვევს ცხვრის ერიტროციტების სუსტ ჰემოლიზს. შინაური კურდღლის სისხლში ცხვრის ერიტროციტების რამდენიმეჯერ შეყვანის შემდეგ კი შინაური კურდღლის სისხლის შრატის მისი რამდენიმე ათეულჯერ განზავების დროსაც კი ინარჩუნებს ცხვრის ერიტროციტების ჰემოლიზის უნარს.

ერიტროციტების დალექვის სინჯარა

სინჯარაში მოთავსებულ სისხლში, რომელიც არ დედდება ანტიკოაგულანტის დამატების გამო, აღინიშნება ერიტროციტების დალექვა (შემოკლებით ედრ-ი — ერიტროციტების დალექვის რეაქცია).

ამ მოვლენის გამოსაკვლევად სისხლს მიუღრვევენ ლიმონმჟავა ნატრიუმის ხსნარს და აიწოვენ მილიმეტრიანი დანაყოფების მქონე მინის კაპილარულ

მიღწევაში. ათვლედა გარკვეული დროის განმავლობაში წარმოქმნილი ზედა გამ-
ჭვირვალე ფენის სიმაღლე. ერიტროციტების დალექვის სიჩქარე ნორმალურ
პირობებში მამაკაცებისათვის 3—9 მმ-ია პირველ საათში, ქალებისათვის 7—12
მმ. ახალშობილებში იგი შეადგენს მხოლოდ 0,5 მმ. ორსული ქალების ედრ-მა



სურ. 6. სისხლ. მკეროსკოპის ქვეშ.
1—ცალკეული ერიტროციტი; 2—ერიტროციტებისაგან
შედგენილი მონეტის სვეტები; 3—ლეუციტი.

შეიძლება მიაღწიოს 45
მმ. დალექვის სიჩქარე,
რომელიც მამაკაცებში
აჭარბებს 9 მმ, ხოლო
არაორსულ ქალებში —
12 მმ, მომატებულია და
მიუთითებს დაავადებაზე.

ედრ-ის სიდიდე და-
მოკიდებულია პლაზმის
თვისებებზე. ასე, მამა-
კაცის ერიტროციტები
მამაკაცისავე პლაზმაში
მოთავსებულნი პირველ
საათში 5—9 მმ სიჩქა-
რით ილექებიან, ხოლო
ორსული ქალის პლაზმა-

ში იგივე ერიტროციტები 50 მმ-მდე სიჩქარით ილექებიან. ასევე ქალის ერიტ-
როციტები მამაკაცის სისხლის პლაზმაში 9 მმ სიჩქარით ილექებიან, ხოლო
ორსული ქალის პლაზმაში 60 მმ მეტი სიჩქარით.

თუ ერიტროციტები ცალკეულად დარჩებოდნენ, ე. ი. ერთმანეთს არ შე-
ეწყებოდნენ, მათი დალექვის სიჩქარე იქნებოდა 0.2 მმ ტოლი პირველ საათ-
ში. ერიტროციტების დალექვის დიდი სიჩქარე იმაზეა დამოკიდებული, რომ
ისინი ერთმანეთზე ლაგდებიან და ქმნიან ე. წ. მონეტის სვეტებს (სურ. 6).

ერიტროციტების 1 მმ სიჩქარით დალექვისას საათში მონეტის სვეტები წარმოიქმნებო-
და დაახლოებით 11 ერიტროციტისაგან. ხოლო 75 მმ სიჩქარით დალექვისას საათში ერიტრო-
ციტების გროვებს აქვთ 100 მიკრონი და მეტი დიამეტრი და შედგებიან ერიტროციტების
დიდი რაოდენობისაგან (60.000-მდე). ერიტროციტების დალექვის სიჩქარის მომატების მიზე-
ზად სისხლის პლაზმაში გლობულინების შემცველობის მომატებას ასახელებენ. ვარაუდობენ,
რომ ამ დროს იცვლება ერიტროციტის ელექტრული მუხტი. რომელიც უარყოფითიდან დად-
ებითი გადადის, ეს კი აჩქარებს ედრ-ს.

სისხლის ჯგუფები

1901 წ. აღმოაჩინეს, რომ ჯანმრთელი ადამიანის სისხლი შეიძლება შეი-
ცავდეს ისეთ ნივთიერებას, რომელსაც უნარი აქვს სხვა ადამიანის ერიტრო-
ციტების აგლუტინაცია (შეწყებება) გამოიწვიოს.

ერთი ადამიანის ერიტროციტების მეორე ადამიანის პლაზმით ან შრატით
აგლუტინაციის შესწავლამ შექმნა მეცნიერული საფუძველი ისეთი მნიშვნე-
ლოვანი სამკურნალო საშუალებებისათვის, როგორიცაა სისხლის გადასხმა.

სისხლის გადასხმას აწარმოებენ დიდი რაოდენობით სისხლის და-
კარგვისას, ზოგიერთი მოწამვლის დროს (კერძოდ, როდესაც დარღვეულია
ჰემოგლობინის უნარი შეიკავშიროს ჟანგბადი), როდესაც სისხლში შემცირე-

ბულია ჰემოგლობინის შემცველობა და კიდევ მრავალი სხვა სამედიცინო ჩვენების დროს. წარსულშიც ცდილობდნენ სისხლის გადასხმას, მაგრამ იგი ხშირად სიკვდილს ან ორგანიზმის მდგომარეობის ძლიერ დარღვევებს იწვევდა. სისხლის გადასხმას მძიმე შედეგი მოსდევს იმ შემთხვევაში, როდესაც დონორის (ადამიანის, რომელიც გაიღებს სისხლს) ერითროციტები აგლუტინირდებიან რეცეპიენტის (ადამიანი, რომელიც ღებულობს სისხლს) სისხლის პლაზმით. ეს იმ შემთხვევაში ხდება, როცა შეყვანილი სისხლის ერითროციტები შეიცავენ ნივთიერებას, რომელიც განიცდის აგლუტინაციას — აგლუტინაციის წარმომქმნელ ნივთიერებას — აგლუტინოგენს, ხოლო რეცეპიენტის პლაზმა შეიცავს შესაბამის სააგლუტინაციო ნივთიერებას — აგლუტინინს. ერითროციტების აგლუტინაციისა და შემდგომი ჰემოლიზის შედეგად ვითარდება ორგანიზმის მძიმე მდგომარეობა — ჰემოტრანსფუზიული შოკი, რამაც შეიძლება სიკვდილი გამოიწვიოს.

ადამიანის სისხლის ერითროციტებში ი. იანსკიმ და კ. ლანდშტეინერმა აღმოაჩინეს აგლუტინაციის წარმომშობი ორი ფაქტორი: აგლუტინოგენი A და აგლუტინოგენი B, ხოლო პლაზმაში აგლუტინაციის გამომწვევი ორი ფაქტორი — აგლუტინინი α და აგლუტინინი β . ადამიანის სისხლში არასოდეს არ გვხვდება ერთდროულად აგლუტინოგენი A და აგლუტინინი α , ან აგლუტინოგენი B და აგლუტინინი β . ამიტომ ორგანიზმში საკუთარი ერითროციტების აგლუტინაცია არ ხდება.

დადგენილია, რომ ერითროციტებში აგლუტინოგენების და პლაზმაში აგლუტინინის არსებობის ან არარსებობის მიხედვით მთელი მოსახლეობა შეიძლება ოთხ ჯგუფად დაეყოს: იანსკის კლასიფიკაციის მიხედვით I ჯგუფის ადამიანის ერითროციტები აგლუტინოგენს არ შეიცავენ, მათი სისხლის პლაზმა კი შეიცავს α და β აგლუტინინს. II ჯგუფის ადამიანების ერითროციტებში არის აგლუტინოგენი A, ხოლო პლაზმაში აგლუტინინი β . III ჯგუფს აკუთვნებენ ისეთ ადამიანებს, რომელთა ერითროციტებში არის აგლუტინოგენი B, ხოლო მათ პლაზმაში აგლუტინინი α . IV ჯგუფის ადამიანთა სისხლი ხასიათდება ერითროციტებში A და B აგლუტინოგენების შემცველობით და პლაზმაში α და β აგლუტინინების უარსებობით.

თუ აგლუტინაციას აღვნიშნავთ პლუს (+) და მის უარსებობას მინუს (—) ნიშნით, სხვადასხვა ადამიანის ერითროციტებისა და შრატის შერევით შეიძლება შემდეგი შედეგები მივიღოთ:

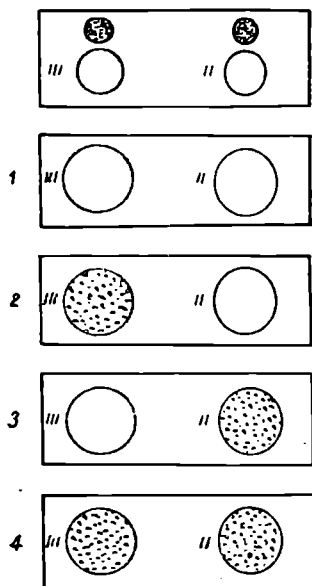
შრატის ჯგუფი	ერითროციტების ჯგუფი			
	I(0)	II(A)	III(B)	IV(AB)
I (α და β)	—	+	+	+
II (β)	—	—	+	+
III (α)	—	+	—	+
IV (0)	—	—	—	—

სისხლის ჯგუფობრიობის განსაზღვრას აწარმოებენ გამოსაკვლევი ადამიანის სისხლის წვეთის სტანდარტულ შრატთან შერევით, რომელიც შეიცავს

ცნობილ აგლუტინინებს. ამისათვის საკმარისია ხელთ გვექონდეს II და III ჯგუფის შრატები, რამდენადაც გამოსაყვლევი პირის ერითროციტებთან ან სისხლთან ან შრატების შერევით მიღებული აგლუტინაცია, ან მისი უარსებობა საშუალებას გვაძლევს ზუსტად განვსაზღვროთ ჯგუფობრიობა (სურ. 7).

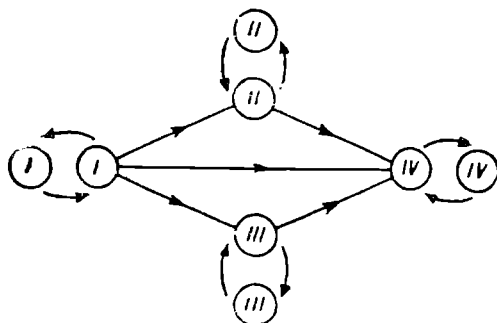
სისხლის ჯგუფობრიობას დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს სისხლის გადასხმის შესაძლებლობის გამოსარკვევად. ამ მიზნით მნიშვნელოვანია მხოლოდ იმის დადასტურება, რომ დონორის სისხლი აგლუტინაციას არ განიცდიდეს, რადგან შეყვანილი სისხლის პლაზმა, განზავებისა და მისი მცირე რაოდენობის გამო, რეციპიენტის ერითროციტების აგლუტინაციას არ იწვევს.

I ჯგუფის მქონე ადამიანებს შეიძლება



სურ. 7 სისხლის ჯგუფობრიობის განსაზღვრა.

ზევით — ორი წვეთი გამოსაყვლევი სისხლისა და II და III ჯგუფის შრატების წვეთების განლაგება სასაგნე მინაზე. რომელიც ციფრებით აღნიშნულია სისხლის შრატის ჯგუფები. 1—II და III ჯგუფის შრატით აგლუტინაცია არ გამოიწვევა — სისხლი I ჯგუფისაა. 2— აგლუტინაციას იწვევს III ჯგუფის შრატი, სისხლი II ჯგუფისაა. 3 — აგლუტინაციას იწვევს II ჯგუფის შრატი — სისხლი III ჯგუფისაა. 4 — სისხლი განიცდის აგლუტინაციას II და III ჯგუფის შრატით — სისხლი IV ჯგუფისაა.



სურ. 8. სისხლის გადასხმის სქემა. ისრები გვიჩვენებენ, თუ რომელი ჯგუფის მქონე ადამიანებს შეიძლება გადაესხას ამა თუ იმ ჯგუფის სისხლი.

გადაესხას მხოლოდ I ჯგუფის სისხლი, ხოლო I ჯგუფის სისხლი შეიძლება გადაესხას ყველა ჯგუფის ადამიანებს. I ჯგუფის ადამიანები წარმოადგენენ უნივერსალურ დონორებს. IV ჯგუფის ადამიანებს შეიძლება გადაუსხათ ყველა ოთხივე ჯგუფის სისხლი, ხოლო IV ჯგუფის სისხლი შეიძლება გადაესხას მხოლოდ IV ჯგუფის ადამიანს. II და III ჯგუფის ადამიანებს შეიძლება გადაესხათ თანამოსახელე ჯგუფის სისხლი და აგრეთვე I ჯგუფის სისხლი. II და III ჯგუფის ადამიანთა სისხლი შეიძლება გადაესხას შესაბა-

მისი ჯგუფის ადამიანებს და გარდა ამისა IV ჯგუფის ადამიანებსაც. ეს დამოკიდებულება სქემატურად გამოხატულია მე-8 სურათზე.

ადამიანთა უმრავლესობის (85%) ერითროციტებში შედის კიდევ ერთი ფაქტორი, რომელიც პირველად აღმოაჩინეს ლანდშტეინერმა და ვინერმა 1910 წ. მაკაკუსების (*Macacus rhesus*) ჭიშის მაიმუნების სისხლში და ამიტომ

მას უწოდებენ რეზუს ფაქტორს (შემოკლებით Rh-ფაქტორი). თუ ამ ფაქტორის შემცველი ადამიანის სისხლს (რეზუს-დადებით სისხლს) უსხაწო ადამიანს, რომელსაც იგი არა აქვს (რეზუს-უარყოფითი), მაშინ ამ უკანასკნელს გამოუმუშავდება სპეციფიკური აგლუტინინები და ჰემოლიზინები. ასეთი ადამიანებისათვის რეზუს-დადებითი სისხლის განმეორებითმა გადასხმამ შეიძლება გართულება გამოიწვიოს (ჰემოტრანსფუზიული შოკი).

განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს იმ შემთხვევებს, როცა რეზუს-დადებითი ნაცოფი რეზუს-უარყოფითი დედის მუცელში ვითარდება. ამ შემთხვევაში ნაცოფის რეზუს-ფაქტორი დიფუნდირებს დედის სისხლში პლაცენტის მეშვეობით, რაც იწვევს დედის სისხლში სპეციფიკურ ანტირეზუსული ნივთიერებების წარმოქმნას, რომლებიც პლაცენტით უკან დიფუნდირებენ ნაცოფის სისხლში და შეუძლიათ გამოიწვიონ მისი ერითროციტების აგლუტინაციისა და ჰემოლიზის შედეგად მძიმე გართულებები. ამით აიხსნება მკვდრად შობადობის ზოგიერთი შემთხვევა.

უკანასკნელ ხანებში ახალი აგლუტინოგენების აღმოჩენით მნიშვნელოვნად გართულდა სწავლება სისხლის ჯგუფებზე. ასე, აღმოჩნდა, რომ A ჯგუფი შედგება მთელი რიგი ქვეჯგუფისაგან (A_1 , A_2 , A_3 , A_4 და სხვ.). A_2 აგლუტინოგენი A_1 -ისაგან განსხვავებით აგლუტინაციას არ იძლევა სუსტი აქტივობის შრატებთან, რომლებიც შეიცავენ α აგლუტინინს. ამის გამო ამ ადამიანთა სისხლი შეიძლება შეცდომით მიეკუთვნებოდნენ I ჯგუფს, რაც შეიძლება გახდეს სისხლის გადასხმის დროს მძიმე გართულებების მიზეზი. A_3 , A_4 , A_5 და სხვა აგლუტინოგენები კიდევ უფრო სუსტებია. Rh-ფაქტორიც არსებობს სამი ვარიანტის სახით: Rh^0 , Rh' , Rh'' .

ერითროციტებში, რომლებიც არ შეიცავენ Rh-ფაქტორს, აღმოაჩინეს Hr ფაქტორები (რეზუს-ფაქტორის საწინააღმდეგო), რომლებიც აგრეთვე არსებობენ სამ ვარიანტში: Hr^0 , Hr' , Hr'' .

გარდა ამისა, აღმოაჩინეს M, N, S, P, D, C, K, Ln, Le, Fy, Jk და სხვა აგლუტინოგენები. ამ ფაქტორების კომბინაცია იძლევა მათ შეუღლებათა უამრავ რაოდენობას და ამრიგად, სადღეისოდ არჩევენ სისხლის რამდენიმე ასიათას ჯგუფს. თუმცა სისხლის გადასხმისათვის ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს მხოლოდ სისხლის ძირითადი ჯგუფებისა და Rh და Hr ფაქტორების განსაზღვრას.

სისხლის ფირფიტები

სისხლის ფირფიტები წარმოადგენენ ოვალური ან მომრგვალო ფორმის პლაზმურ წარმონაქმნებს 2—5 μ დიამეტრით. ადამიანის და ძუძუმწოვართა სისხლის ფირფიტებს არა აქვს ბირთვი, ამიტომ მრავალი მკვლევარი სისხლის ფირფიტებს თვლის არაუჯრედოვან წარმონაქმნებად. ბირთვების უარსებობა ანსხვავებს სისხლის ფირფიტებს დაბალ ხერხემლიანთა სისხლში არსებული ტიპიური ბირთვოვანი უჯრედების — თრომბოციტებისაგან.

სისხლის ფირფიტების რაოდენობა ადამიანის სისხლში შეადგენს 200000—400000 1 მმ³, მაგრამ იგი შეიძლება მნიშვნელოვნად შეიცვალოს. აღინიშნება სისხლის ფირფიტების რაოდენობის დღელამური მერყეობა: პე-

რიფერიულ სისხლში დღისით მათი რაოდენობა მეტია, ხოლო ღამით ნაკლები შესაძლებელია ეს დამოკიდებული იყოს შრომისა და დასვენების რიტმზე: მძიმე კუნთური მუშაობის შემდეგ ადამიანის სისხლის ფირფიტების რაოდენობა 3—5-ჯერ მატულობს. სისხლის ფირფიტების არსებობის ხანგრძლივობა უდრის 2—5 დღეს; ამიტომ სისხლში არსებული მთელი ფირფიტების რაოდენობა განახლდება ყოველ 2—5 დღეში. სისხლის ფირფიტებს წარმოქმნიან მეგაკარიოციტები — გიგანტური უჯრედები, რომლებიც მოთავსებული არიან ძვლის წითელ ტვინსა და ელენთაში.

სისხლის ფირფიტები სწრაფად იშლება სისხლის ძარღვიდან გამოშვებულ სისხლში. ამ დროს სისხლის ფირფიტებიდან პლანმაში გადადიან სისხლის შედედებაში მონაწილე ფაქტორები და რეტრაქტოზიმები.

სისხლის ფირფიტების დაშლისას მათგან გამოიყოფა სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნივთიერება — სეროტონინი (5-ჰიდროქსიტრაფტამინი). ამრიგად, სისხლის ფირფიტები სისხლდენას ხელს უშლიან არა მარტო იმიტომ, რომ აძლიერებენ სისხლის შედედების უნარს, არამედ იმიტომაც, რომ გამოყოფენ სისხლძარღვთა შემავიწროებელ ნივთიერებას. ამაში მდგომარეობს სისხლის ფირფიტების დაცვითი როლი ორგანიზმში.

ლეიკოციტები

ლეიკოციტები ანუ სისხლის თეთრი სხეულაკები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ორგანიზმის დაცვით და აღდგენით პროცესებში. მათი ფუნქციებია: 1) ფაგოციტოზი, 2) ანტისხეულთა პროდუქცია, 3) დაშლა და მოცილება იმ ტოქსინებისა, რომლებიც წარმოქმნიან ცილებიდან.

სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობა 600—800-ჯერ ნაკლებია, ვიდრე ერითროციტებისა.

მოზრდილი ადამიანის 1 მმ³ სისხლში 5000—8000 ლეიკოციტია. მათი რაოდენობის მომატებას ლეიკოციტოზი ეწოდება, ხოლო დაკლებას — ლეიკოპენია. ლეიკოციტოზი დამახასიათებელია მთელი რიგი პათოლოგიური (ანთებითი) პროცესებისათვის, მაგრამ იგი გვხვდება ჯანმრთელ ადამიანებშიც (საჭმლის მონელებისას, კუნთური მუშაობისას, ტკივილის შეგუძნებისას, ძლიერი ემოციების დროს და ა. შ.). ასე, მაგალითად, ძნელი გამოცდების დროს სტუდენტებს აღენიშნებოდათ ლეიკოციტების რიცხვის მომატება 11.000-მდე.

ლეიკოციტები ორ დიდ ჯგუფად იყოფა: მარცვლოვანად (გრანულოციტები) და უმარცვლოდ (აგრანულოციტები). ლეიკოციტების ამ ჯგუფების წარმოქმნა და ფუნქციები სხვადასხვაა.

გრანულოციტები (ეოზინოფილები, ბაზოფილები, ნეიტროფილები) ვითარდებიან ძვლის ტვინის მიელობლასტებისაგან.

ეოზინოფილები (შეადგენენ ყველა ლეიკოციტის 1—4%) იღებებიან მყავე საღებავებით (ეოზინით და სხვ.). ისინი მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ცილოვანი წარმოქმნის შხამებისა და უცხო ცილების დაშლასა და გაუვნებლობაში. ამ უკანასკნელთა გავლენით სისხლში ეოზინოფილების რაოდენობა მატულობს.

ბ ა ზ ო ფ ი ლ ი (ყველა ლეიკოციტის 0—1%) იღებება ძირითადი საღებავებით, მაგალითად, მეთილენის ლურჯით და სხვა. მათი პროტოპლაზმა ჰეპარინის შემცველ გრანულებს შეიცავს.

სისხლში ბაზოფილების რაოდენობა მატულობს მწვავე ანთების რეგენერაციული (დასკვნითი) ფაზის დროს და უმნიშვნელოდ მატულობს ქრონიკული ანთების დროს. ვარაუდობენ, რომ ჰეპარინი და ამ უჯრედების სხვა პროდუქტები ხელს უშლიან ანთებად კერაში სისხლის შეღებვას, რაც ხელს უწყობს გაწოვის პროცესებსა და შეხორცებას ანთებით კერაში.

ნ ე ი ტ რ ო ფ ი ლ ე ბ ი (ყველა ლეიკოციტის 70%) იღებებიან ნეიტროლური საღებავებით. ამ უჯრედთა ძირითადი ფუნქციაა — ფაგოციტოზი და ანტისხეულების გამოყოფა. ნეიტროფილები დიდი რაოდენობით თავს იყრიან ქსოვილთა დაზიანებისა და მიკრობთა შეჭრის ადგილებში. ამ შედარებით დიდ უჯრედებს კაპილარის ენდოთელიუმის კედელში აქტიურად გასვლისა და ქსოვილებში მიკრობთა შეჭრის ადგილისაკენ აქტიურად მოძრაობის უნარი აქვთ. ნეიტროფილებს ამებოიდური მოძრაობა ახასიათებთ; ამის მიზეზია — დადებითი ქემოტაქსისი. მათი მოძრაობის სიჩქარე 40 მიკრონს აღწევს წუთში. ე. ი. ეს მანძილი 3—4-ჯერ აღემატება უჯრედის დიამეტრს. მიკრობებთან შეხებისას ნეიტროფილები შთანთქავენ მათ, ინელებენ და სპობენ. ეს მოვლენა აღმოაჩინა ი. მეჩნიკოვმა და უწოდა ფ ა გ ო ც ი ტ ო ზ ი (ფაგო — ვნთქავ, ფაგოციტი — მშთანთქმელი უჯრედი).

ერთ ლეიკოციტს შეუძლია შთანთქას 15—20 ბაქტერია, მაგრამ ამ დროს იგი შეიძლება თვითონაც დაიღუპოს (ამ შემთხვევაში ლეიკოციტის შიგნით მოხვედრილი ბაქტერიები გამრავლებას განაგრძობენ).

გარდა პროტეოლიზური ფერმენტებისა, რომლებიც ინელებენ ბაქტერიებს, ნეიტროფილები გამოყოფენ მთელ რიგ ბაქტერიების გამაუვნებელ და ფაგოციტოზის ხელშემწყობ ნივთიერებებს — ა ნ ტ ი ს ხ ე უ ლ ე ბ ს. ნეიტროფილები შთანთქავენ არა მარტო ცოცხალ, არამედ მკვდარ ბაქტერიებსაც, თვით ორგანიზმის დაშლილ უჯრედებსა და უცხო ნაწილაკებს. ხატოვანად რომ ვთქვათ, ორგანიზმში ისინი „მეფხოვეების“ როლს ასრულებენ. მწვავე ანთებითი პროცესების დროს სისხლში ნეიტროფილების რიცხვი მკვეთრად მატულობს.

ნორმალურად სისხლში არის არა მხოლოდ მწიფე (სეგმენტბირთვიანი) ნეიტროფილების გარკვეული რაოდენობა, არამედ აგრეთვე მათი წინამორბედები — მ ო უ მ წ ი ფ ე ბ ე ლ ი უ ჯ რ ე დ ე ბ ი: ჩხირბირთვიანები (3—5%), ყრმა ფორმები (0—1%). ნეიტროფილური ლეიკოციტოზის დროს ამ მოუმწიფებელ ფორმათა რიცხვი მატულობს. ამ დროს სისხლში შეიძლება გაჩნდნენ ყრმა უჯრედთა წინამორბედნი — მ ი ე ლ ო ც ი ტ ე ბ ი.

ა გ რ ა ნ უ ლ ო ც ი ტ ე ბ ს ეკუთვნიან მონოციტები და ლიმფოციტები (დიდები და პატარები).

მ ო ნ ო ც ი ტ ე ბ ი, რომელნიც ყველა ლეიკოციტის 4—8% შეადგენენ, ალბათ წარმოიქმნებიან ძვლის ტვინში, ლიმფურ კვანძსა და შემაერთქსოვილში. სისხლიდან გადაიან რა ანთების ადგილში, ისინი მაკროფაგებად — ფაგოციტოზის უნარის მქონე გიგანტურ უჯრედებად გარდაიქმნებიან.

ამასთან დაკავშირებით აღვნიშნავთ, რომ ანთებით კერაში არასრული დაჟანგვის პროდუქტების დაგროვებასთან დაკავშირებით ჩნდება მკავე რეაქცია, რის გამოც ნეიტროფილები თავის აქტივობას კარგავენ. მაკროფაგები კი ნეიტროფილებისაგან სწორედ იმით განსხვავდებიან, რომ მათი ოპტიმალური ფაგო-

ციტური და მომწიფებული აქტივობისათვის აუცილებელია მკაფიო არე, ამიტომ ანთებითი პროცესის განვითარებისას ისინი ერთგვარად ნეიტროფილებს შეენაცვლებიან.

ლიმფოციტები (ყველა ლეიკოციტის 21—35%) ვითარდებიან უმთავრესად ლიმფურ კვანძებსა და ნაწილობრივ ელენთაში, მკერდუკანა ჯირკვალში, ლორწოვან გარსებში.

ლიმფოციტები სისხლის ყველაზე პლასტიკური უჯრედებია. ისინი შეიძლება მონოციტებად და მაკროფაგებად და აგრეთვე ქსოვილის ჰისტოციტებად და შემაერთქსოვილის ფიბრობლასტებად გარდაიქმნან. ეს უჯრედები ანთების შემდგომ აღდგენით ანუ რეპარაციულ პროცესებში მონაწილეობენ.

იმუნიტატი და იმუნური სხეულები

ორგანიზმის დაცვა ინფექციისაგან ხორციელდება არა მარტო ფაგოციტოზის, არამედ ჰუმორალური ფაქტორების მეშვეობით, ე. ი. უჯრედებში მიკრობთა და მათი ცხოველყოფილობის პროდუქტების უვნებელყოფი ნივთიერებების წარმოქმნის გზით. ასე, მაგალითად, ზოგიერთი დაავადების (ინფექციური დაავადებების) დროს, რომელიც გამოწვეულია მიკრობებით, ორგანიზმში გამომუშავდება და გროვდება ბაქტერიული შხამების — ტოქსინების გამანეიტრალებელი (ალბათ ქიმიური შებების გზით) ნივთიერებები — ანტიტოქსინები. ტოქსინის მრავალჯერადი შეყვანის შემდეგ სისხლში შესაბამისი ანტიტოქსინები გროვდება. ასეთი ცხოველების სისხლის შრატებს სამკურნალო მიზნით იყენებენ.

მრავალი ინფექციური დაავადების დროს (მაგალითად, წითელა, ყვავილი, პარატაბიანოტიფი და სხვა) ორგანიზმში წარმოიქმნება ნივთიერებები, რომელთაც **ანტისხეულები** ანუ **იმუნური სხეულები** ეწოდება; ისინი ხელს უშლიან მიკროორგანიზმების განვითარებას. ამის გამო ზოგიერთი დაავადება ერთსა და იმავე ადამიანს იშვიათად უმეორდება. იმ ადამიანის სისხლის შრატი, რომელმაც მოიხადა გარკვეული ინფექციური დაავადება, დამაყინებლად მოქმედებს ამ დაავადების გამომწვევებზე. დაავადების შეუჯალობის იმ მდგომარეობას, რომელიც დამოკიდებულია სისხლში და ქსოვილებში შემავალ ინფექციურ დაავადების განვითარების შემადგენელ ნივთიერებებზე და დაავადების გამომწვევის მოქმედებით ორგანიზმის უჯრედების რეაგირების უნარის შეცვლაზე, იმუნიტეტი ეწოდება. ანტისხეულებს გამოიმუშავენ ლეიკოციტებისა და რეტოციტულ-ენდოთელური სისტემის უჯრედები.

იმუნური სხეულების წარმოქმნა შეიძლება არა მარტო მიკრობებმა გამოიწვიონ. ორგანიზმში ყოველი უცხო ცილის პარენტერალური გზით (ე. ი. საკმლის მომწიფებელი მილის გარეშე) შეყვანის დროსაც სისხლში ანტისხეულები ჩნდება. იმუნური სხეულის შრატის მოქმედებისას იმ უცხო ცილაზე, რომლის მიმართ იგი იმუნიზებული იყო, ეს ცილა დედდება და ფიჭების სახით გამოიყოფა. ამ მოვლენას პრეციპიტაცია ეწოდება, ხოლო მის გამომწვევ ნივთიერებებს კი პრეციპიტინებს უწოდებენ. იმუნური სხეულების რიცხვს მიეკუთვნება აგრეთვე ჰემოლიზინები, აგლუტინინები და სხვა.

იმ შემთხვევებში, როდესაც ორგანიზმი დაბადების მომენტიდან იმუნური სხეულების მატარებელია, ლაპარაკობენ თანშობილ ანუ მემკვიდრეობით იმუნიტეტზე. იმუნური სხეულების დაგროვებას კი ცხოველის ინდივიდუალური ცხოვრების მიმდინარეობაში უწოდებენ შეძენილ იმუნიტეტს. ადამიანისა და ცალკეული სახის ცხოველების დაუავადებლობა ზოგიერთი დაავადებით აიხსნება მემკვიდრეობითი იმუნიტეტით. ასე, ადამიანი არ ავადდება რქოსანი ცხოველების შავი ჰირით. გარეშე ზემოქმედების შედეგად შეიძლება დაირღეს თანდაყოლილი იმუნიტეტი. ქათამი, რომელიც ჩვეულებრივ არ ავადდება ციმბირის წყლულით, შეიძლება დაავადდეს იმ შემთხვევაში, თუ მას გავაცივებთ ციმბირის წყლის ჩხირების მასში შეყვანამდე. იონიზებული გამოსხივებაც აქვეითებს ინფექციის მიმართ ორგანიზმის წინააღმდეგობის უნარს.

თანშობილი იმუნიტეტი მნიშვნელოვნად დამოკიდებულია ლეიკოციტების ფაგოციტოზის უნარზე. შინაური კურდღლის სხეულში ციმბირის წყლულის სპორების შეყვანის შემდეგ, ისინი აღმოჩნდებიან ხოლმე შთანთქმული ლეიკოციტების მიერ, რომლებიც მათ მოინელებენ.

შინაური კურდღლის სისხლის შრატში კი ციმბირის წყლულის ბაქტერიების სპორები კარგად ვითარდებიან.

ანაფილაქსია. ორგანიზმში ცილოვანი ბუნების ნივთიერების განმეორებით შეყვანისას აღმოცენდება განსაკუთრებული მდგომარეობა, რასაც ანაფილაქსია ეწოდება.

მაგალითად, ზღვის გოჭის კანჭევში, სისხლში ან პერიტონეუმის ღრუში უცხო შრატის მცირე რაოდენობის (0,02 მლ) პირველი შეყვანა არ იწვევს არავითარ მანევ მოქმედებას. მაგრამ იმავე შრატის განმეორებითი, 12—20 დღის შემდეგ შეყვანა იწვევს მძაფრ რეაქციას და ორგანიზმში მძიმე დარღვევებს — ანაფილაქსიურ შოკს, რომელსაც თან სდევს კრუნჩხვები, სუნთქვისა და გულის მოქმედების დარღვევა, იგი სიკვდილით მთავრდება შრატის შეყვანიდან რამდენიმე წუთის შემდეგ. ეს იმიტომ ხდება, რომ უცხო ცხოველის შრატის პირველად შეყვანის საპასუხოდ ორგანიზმში ვითარდება ცხოველის მომატებული მგრძნობელობა — ამ ცილის მიმართ (მასენსიბილიზებული ინექცია). ასეთი სენსიბილიზებული ცხოველისათვის იმავე ცილოვანი ნივთიერების განმეორებით შეყვანა მოქმედებს როგორც უძლიერესი შხამი (გადამწყვეტი ინექცია).

თუ გადამწყვეტი ინექციის შემდეგ ცხოველი გადარჩება, იგი ხდება დესენსიბილიზებული, ე. ი. თავისუფლდება მომატებული მგრძნობელობის მდგომარეობისაგან, რომელზეც გამომწვეული იყო მასენსიბილიზებული ინექციით. ამ მდგომარეობათა წარმოქმნის მექანიზმები რთულია და მთლიანად შესწავლილი არ არის.

სისხლწარმოქმნა და სისხლის სისტემის რეგულაცია

სისხლწარმოქმნა

სისხლი და ის ორგანოები, რომლებშიც ხდება სისხლის უჯრედების წარმოქმნა — სისხლწარმოქმნა და მათი დაშლა, გ. ლანგის წინადადებით გაერთიანებულია ერთ მთლიან სისტემად — სისხლის სისტემად. ამ სისტემას ძვლის ტვინს, ღვიძლს, ელენთას და ლიმფურ ჯირკვლებს აკუთვნებენ. მოზრდილი ადამიანის სისხლწარმოქმნის ორგანოს წარმოადგენს ძვლის ტვინი, ხოლო ემბრიონისათვის, გარდა ამისა, ღვიძლიც. მოზრდილ ადამიანში ღვიძლი კარგავს სისხლწარმოქმნელ ორგანოს ფუნქციას.

დღე-ღამეში დაახლოებით 200—250 მილიარდი ერითროციტი წარმოიქმნება. უბირთვო ერითროციტების დედა უჯრედებს წარმოადგენენ წითელი ძვლის ტვინის ბირთვიანი ერითრობლასტები. მათ პროტოპლაზმაში, უფრო სწორად რიბოსომებისაგან შემდგარ გრანულებში, ჰემოგლობინი სინთეზირდება. ჰემის სინთეზის დროს უნდა ვიფიქროთ, რომ გამოიყენება ორი ცილის — ფერითინასა და სიდეროფილინის შედგენილობაში შემავალი რკინა. ძვლის ტვინიდან სისხლში გადმოსული ერითროციტები ბაზოფილურ ნივთიერებას შეიცავენ (რომელიც იღებება ძირითადი საღებავებით) და რეტიკულოციტებად ეწოდებათ. თავისი სიდიდით ისინი მჭიდვო ერითროციტებზე მეტია. ჯანმრთელი ადამიანის სისხლში მათი შემცველობა არ აღემატება 1%. რეტიკულოციტების მომწიფება, ე. ი. მათი გარდაქმნა მჭიდვო ერითროციტებად — ნორმოციტებად ხდება რამდენიმე საათში; ამასთან მათში ბაზოფილური ნივთიერება ქრება.

სისხლში რეტიკულოციტების რაოდენობა წარმოადგენს ძვლის ტვინში ერითროციტების წარმოქმნის ინტენსივობის მაჩვენებელს.

ერითროციტების სიცოცხლის ხანგრძლივობა საშუალოდ 120 დღეს უდრის.

იგი შეიძლება განვსაზღვროთ სხვადასხვა წესით. უკანასკნელ წლებში ამისათვის „ნიშანდებული“ ატომების მეთოდის იყენებენ. ადამიანის სისხლში შეჰყავთ ნიშანდებული ერიტროციტები, რომლებიც შეიცავენ ქრომის (Cr^{51}) ან რკინის (Fe^{59}) რადიოაქტიურ იზოტოპს.

დროგადასული ერიტროციტების დაშლა ხდება მუდმივად რეტიკულო-ენდოთელური სისტემის უჯრედებში, პირველ რიგში ღვიძლსა და ელენთაში, მათი ჰემოლიზის გზით. ამ ორგანოებს „ერიტროციტების სასაფლაოს უწოდებენ“.

ერიტროციტების წარმოქმნისათვის — ე რ ი თ რ ო პ ო ე ზ ი ს ა თ ვ ი ს აუცილებელია სისხლწარმოქმნის მასტიმულირებელი ვიტამინების — ვიტამინი B_{12} და ფოლიუმის მჟავის ორგანიზმში შეყვანა. პირველი მათგანი დაახლოებით 1000-ჯერ უფრო აქტიურია მეორეზე. ვიტამინის B_{12} — ციანოკობალამინი წარმოადგენს სისხლწარმოქმნის გარეგან ფაქტორს, რომელიც გარემოდან შედის ორგანიზმში საკვებთან ერთად. იგი შეიწოვება საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ კუჭის ჯირკვლები გამოყოფენ მუკოპროტეიდს, რომელსაც სისხლწარმოქმნის შინაგან ფაქტორს უწოდებენ. ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით შინაგანი ფაქტორი ახორციელებს რომელიღაც ენზიმური პროცესის კატალიზს, რომელიც უშუალოდ დაკავშირებულია ვიტამინ B_{12} შეთვისებასთან. კუჭში შინაგანი ფაქტორის უარსებობისას არღვევა ვიტამინი B_{12} გადასვლა სისხლში, რასაც თან სდევს ძვლის ტვინში ერიტროციტების წარმოქმნის დარღვევა.

სისხლწარმოქმნის რეგულაცია

ნორმალურად წარმოქმნილი ერიტროციტების რაოდენობა შეესაბამება დაშლილ ერიტროციტების რაოდენობას, და მათი რიცხვი რჩება განსაცვიფრებლად მუდმივად.

რაიმე მიზეზით გამოწვეული ჟანგბადით შიმშილის დროს. სისხლში ერიტროციტების რიცხვი მატულობს. ძვლის ტვინის ჟანგბადით ადგილობრივი შიმშილი ერიტროპოეზის გაძლიერებას არ იწვევს.

გამოკვლევებით დადგინდა, რომ ჟანგბადით შიმშილის მდგომარეობაში მყოფი ცხოველის სისხლის პლაზმა, გადასხმული ნორმალურ ცხოველში, ერიტროპოეზის სტიმულაციას იწვევს. ჟანგბადით შიმშილისას (რომელიც გამოწვეულია ანემიით, გაზთა ისეთი ნარევის შესუნთქვით, რომელშიც ჟანგბადი შედის მცირედ, დიდ სიმაღლეებზე ხანგრძლივი ყოფნით, სუნთქვის ორგანოების დაავადებით და ა. შ.) ორგანიზმში წარმოიქმნებიან სისხლწარმოქმნის მასტიმულირებელი ნივთიერებები — ე რ ი თ რ ო პ ო ე ტ ი ნ ე ბ ი. ეს უკანასკნელნი წარმოადგენენ მცირე მოლეკულური წონის მქონე გლიკოპროტეიდებს. თირკმლის ამოკვეთის შემდეგ ცხოველების სისხლში ერიტროპოეტინები აღარ ჩნდებიან, ამიტომ ფიქრობენ, რომ ერიტროპოეტინების წარმოქმნა ღირებულებაში ხდება.

მრავალი მკვლევარი ერიტროპოეტინების გამომუშავების დარღვევას სისხლის სისტემის სხვადასხვა დაავადებას უკავშირებს, ისეთებს, როგორიცაა ერიტროციტების არასაკმარისი წარმოქმნა და სისხლში მათი რაოდენობის შემცირება (ანემია) და მათი ჭარბი პროდუქცია, სისხლში მათი რაოდენობის გაზრდა (პოლიციტემია).

ლეიკოციტების პროდუქციის ინტენსივობა — ლეიკოპოეზი — ძირითა-

დად დამოკიდებულია ზოგიერთი ნუკლეინის მჟავისა და მათი ნაერთების მოქმედებაზე. ლეიკოპოეზის მასტიმულირებელ ნივთიერებებს წარმოადგენენ ქსოვილთა დაშლის პროდუქტები, რომლებიც წარმოიქმნებიან დაზიანებისას, ანთებისას და ა. შ. ჰიპოფიზის ჰორმონების — ადრენოკოორტიკოტროპული ჰორმონისა და ზრდის ჰორმონის გავლენით სისხლში ნეიტროფილების რაოდენობა მატულობს და ეოზინოფილების რაოდენობა კლებულობს.

მთელი რიგი გამოკვლევების მიხედვით ნერვულ სისტემას გარკვეული როლი ეკუთვნის ერითროპოეზის სტიმულაციაში. ჯერ კიდევ გასული საუკუნის 80-იან წლებში ს. პ. ბოტკინის ლაბორატორიაში ნაჩვენები იქნა, რომ ძვლის ტვინისაკენ მიმავალი ნერვების გაღიზიანებისას ძაღლების სისხლში ერითროციტების რაოდენობა მატულობს. სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება იწვევს აგრეთვე ცხოველების სისხლში ნეიტროფილური ლეიკოციტების რიცხვის მომატებას.

ფ. ჩუბალსკის მონაცემებით, ცთომილი ნერვის გაღიზიანება იწვევს სისხლში ლეიკოციტების გადანაწილებას: მატულობს მათი რაოდენობა მეზენტერიალური სისხლის ძარღვებში; სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება იძლევა საწინააღმდეგო ეფექტს. მტკივნეული გაღიზიანება და ემოციური აგზნება სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობას ზრდის.

ჭამის შემდეგ კუჭში საჭმლის მონელებისას სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობა მატულობს; ამ მოვლენას გადანაწილებითი ანუ საჭმლის მონელებითი ლეიკოციტოზი ეწოდება.

ი. პ. პავლოვის მოწაფეების მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ საჭმლის მონელებითი ლეიკოციტოზის გამოწვევა შეიძლება პირობითი რეფლექსური გზითაც.

სისხლის სისტემის ორგანოები (ძვლის ტვინი, ელენთა, ღვიძლი, ლიმფური კვანძები) შეიცავენ დიდი რაოდენობით რეცეპტორებს, რომელთა გაღიზიანებაც, ვ. ნ. ჩერნიგოვსკის ექსპერიმენტების მიხედვით სხვადასხვა ფიზიოლოგიურ რეაქციას იწვევს. ამრიგად, აღნიშნულ ორგანოებსა და ნერვულ სისტემას შორის არსებობს ორმხრივი კავშირი: ისინი იღებენ სიგნალებს ცენტრალური ნერვული სისტემიდან (რომლებიც არეგულირებენ მათ მდგომარეობას) და თავის მხრივ წარმოადგენენ იმ რეფლექსების წყაროს, რომლებიც ცვლიან თვისონ მათ და მთლიანად ორგანიზმის მდგომარეობას.

სისხლის მიმოქცევა

სისხლის მიმოქცევის სისტემის — გულისა და სისხლის ძარღვების — მოქმედება უზრუნველყოფს სისხლის უწყვეტ მოძრაობას ორგანიზმში. ამ მოძრაობის შედეგად ხორციელდება მისი მრავალგვარი სატრანსპორტო ფუნქცია, კერძოდ ჟანგბადისა და საყუათო ნივთიერებების მიტანა ქსოვილებთან ლაცვის შედეგად წარმოქმნილი ნივთიერებების გამოტანა ქსოვილებიდან.

ორგანიზმში მოძრაობის დროს სისხლი გაივლის რთულ გზას — სისხლის მიმოქცევის დიდ და მცირე წრეს. სისხლის მიმოქცევის დიდი წრე იწყება გულის მარცხენა პარკუჭიდან და შეიცავს აორტას, მისგან წამოსულ არტერიებს, არტერიოლებს, კაპილარებს და მთელი სხეულის ვენებს და მთავრდება ორი დრუ ვენით, რომელნიც ჩადიან მარჯვენა წინაგულში. მცირე წრე იწყება მარჯვენა პარკუჭიდან. შეიცავს ფილტვის არტერიას მისი ტოტებით, ფილტვის არტერიოლებს, კაპილარებს და ვენებს და მთავრდება ფილტვის ვენებით მარცხენა წინაგულში (სურ. 9).

სისხლის მოძრაობა სისხლძარღვებში განპირობებულია გულის მუშაობით. პარკუჭების შეკუმშვის დროს სისხლი წნევის ქვეშ გამოედინება გულიდან აორტაში და ფილტვის არტერიაში. სისხლის შემდგომი მოძრაობა სისხლძარღვებში და მისი დაბრუნება გულში იმითაა განპირობებული, რომ სისხლის წნევა მსხვილ არტერიებში ჭარბობს წნევას წვრილ არტერიებში, ამ უკანასკნელებში წნევა უფრო მაღალია, ვიდრე კაპილარებში, სადაც თავის მხრივ წნევა უფრო მაღალია, ვიდრე ვენებსა და წინაგულეებში. ამრიგად, სისხლის მოძრაობის მიმართულებით არსებობს წნევათა სხვაობა, რომელიც განპირობებს კიდევ სისხლის მოძრაობას. სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლი მოძრაობს იმ სისხლის ძარღვებიდან, სადაც წნევა უფრო მაღალია იმ ძარღვებში, სადაც წნევა უფრო დაბალია. წნევის თანდათანობითი დაკლება სისხლის მოძრაობის მიმართულებით (არტერიებიდან კაპილარებისაკენ და ვენებისაკენ) განპირობებულია იმით, რომ გულის მიერ შექმნილი სისხლის წნევის ენერგია იხარჯება სისხლის ძარღვებში სითხის მოძრაობისადმი არსებული წინააღმდეგობის გადალახვაზე, რაც დამოკიდებულია სითხის ნაწილაკების ხახუნისაგან სისხლძარღვის კედელზე და თვით ამ ნაწილაკებს შორის.

გულის ფუნქციას წარმოადგენს მასთან ვენებიდან მოსული სისხლის რიტ-
მულად დატუმბვა არტერიებში. ეს ფუნქცია ხორციელდება წინაგულებისა და
პარაკუჭების კედლების კუნთოვანი ბოჭკოების მორიგეობითი, რიტმული შეკუმ-
შვისა და მოდუნების მეოხებით. გულის ამ ნაწილების მიოკარდის შეკუმშვას
ეწოდება სისტოლა, მოდუნებას კი — დიასტოლა.

• წინაგულებისა და პარაკუჭების სისტოლა და დიასტოლა ნორმალურ ფიზი-
ოლოგიურ პირობებში გარკვეულად შეთანხმებულნი არიან და ქმნიან გულის
მუშაობის ციკლს. ყოველი ციკლის დასაწყისად თვლიან წინაგულე-
ბის სისტოლას. გულის შეკუმშვა იწყება მარჯვენა წინაგულის იმ ნაწილიდან.
რომელშიაც მოთავსებულია ღრუ ვენების შესართავი. შემდეგ შეკუმშვის ტალ-
და ძლიერ ჩქარა მოედება ორივე წინაგულს, რომელთაც საერთო მუსკულატუ-
რა აქვთ. იმ შემთხვევაში, როდესაც გული წუთში 75-ჯერ იკუმშება, წინაგუ-
ლების სისტოლა გრძელდება 0,1 წამს. წინაგულების სისტოლის დამ-
თავრების შემდეგ იწყება პარაკუჭების სისტოლა და ამავე დროს წინაგულები
დიასტოლის მდგომარეობაში გადადიან, რომელიც გრძელდება 0,7 წამს. ორ-
თავე პარაკუჭი ერთდროულად იკუმშება და მათი სისტოლა დაახლოებით 0,3
წამს გრძელდება. ამის შემდეგ იწყება პარაკუჭების დიასტოლა, რომელიც 0,5
წამს გრძელდება. პარაკუჭების დიასტოლის ბოლოს, მის დამთავრებამდე 0,1
წამით ადრე იწყება წინაგულების ახალი სისტოლა, რომლითაც გულის მუშაო-
ბის ახალი ციკლი იწყება.

წინაგულებისა და პარაკუჭების შეკუმშვათა ურთიერთკავშირი და თანმიმ-
დევრობა იმაზეა დამოკიდებული, თუ სად აღმოცენდება და როგორ გავრცელ-
დება გულში აგზნება.

• გულში აგზნების წარმოქმნა და გაბარება

გულის შეკუმშვის გამომწვევი აგზნების პროცესი ძუძუმწოვრებში წარ-
მოიქმნება ღრუ ვენების შესართავის მიდამოში. აქ მდებარეობს კისისა და
ფლუკის მიერ აღწერილი სინოატრიალური კვანძი და ამის გამო
ხშირად ეს კვანძი მათ სახელს ატარებს.

სინოატრიალური კვანძი ეკუთვნის გულის აგზნების გამტარე-
ბელ სისტემას. იგი შედგება ნაკლებად დიფერენცირებული კუნთური
ბოჭკოებისაგან, რომლებიც თავისი სტრუქტურით უახლოვდებიან ემბრიო-
ნულს და მორფოლოგიურად მსგავსნი არიან პურკინეს უჯრედებისა, რომლე-
ბიც პარაკუჭებში გვხვდება. ამგვარივე ატიპური კუნთური ბოჭკოები გაფან-
ტულია სინოატრიალურ კვანძთან მახლობელ წინაგულის უბნებში, სადაც გან-
ტოტებული არიან კვანძის ბოჭკოები. გარდა ამისა, კვანძის ფარგალში მრავა-
ლი ნერვული უჯრედი, ნეოვული ბოჭკო და მისი დაბოლოებანია, რომლებიც
განგლიოზურ ბადეს ქმნიან.

სწავლასხვა ხერხით დამტკიცებული იყო, რომ აგზნება პირველად წარმო-
იქმნება სწორედ სინოატრიალურ კვანძში. ფრიად დამაჯერებელი შედეგებია
მიღებული ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდით: დადგენილ იქნა ელექტრულ

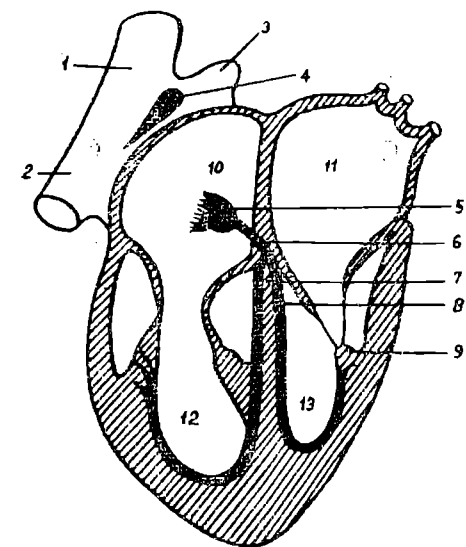
პოტენციალთა სხვაობა წვრილი ელექტროდების მოთავსებით გულის სხვადასხვა უბანზე. ამრიგად, გამოვლინდა, რომ ელექტრული ცვლილებები, რომელნიც აგზნების პროცესის ყველაზე დამახასიათებელ გამოვლინებას წარმოადგენენ, პირველად წარმოიქმნებიან სწორედ სინოატრიალური კვანძის ფარგალში, შემდეგ კი ვრცელდებიან წინაგულებისა და პარკუჭების სხვა მიდამოებზე.

მეორე დამამტკიცებელ საბუთს იმის შესახებ, თუ გულის რომელ უბანში აღმოცენდება აგზნება პირველად, იძლევა ცდა სინოატრიალური კვანძის ლოკალური გათბობით ან გაცივებით (გასკელის ცდა). ამისათვის სინოატრიალური კვანძის მიდამოზე ათავსებენ შუშის კაპილარს, რომელშიც გაივლის ყინულივით ცივი ან თბილი წყალი. კვანძის ადგილობრივი გაცივება იწვევს გულის მოკმედების შენელებას ან მის დროებით შეჩერებას. სხვა მიდამოები გაცივება მთელი გულის შენელებას არ იწვევს. საწინააღმდეგო ეფექტი გულის მოკმედების აჩქარება — მიიღება სინოატრიალური კვანძის ადგილობრივი გათბობის დროს. მესამე დამამტკიცებელ საბუთს იმის შესახებ, რომ აგზნება პირველად აღმოცენდება სინოატრიალურ კვანძში, იძლევა ცდა გულის დასახელებული უბნის ლოკალური დაზიანებით, ან ზოგიერთი შხამებით ამ უბ-

ნის მოწამვლით. გულის შეკუმშვათა სიხშირე ამ დროს ნელდება და იგი შეიძლება სრულიად გაჩერდეს.

გარკვეულ მონაცემებს ღებულობენ ბაჟაყის ვენური სინუსისა და წინაგულებს შორის ლიგატურის დადებისას. ე. ი. მათი გათიშვისას გადაკვანძის მეშვეობით. ასეთი ცდა, რომელიც პირველად სტანიუსმა შეასრულა, შემდეგში მდგომარეობს: თუ ბაჟაყის გულს გადაკვანძავთ სინუსისა და წინაგულების საზღვარზე (სტანიუსის ლიგატურა). სინუსი განაგრძობს შეკუმშვას იმავე რიტმში, წინაგულები და პარკუჭი კი ჩერდება. ეს განპირობებულია იმით, რომ გადაკვანძვა ხელს უშლის გულის ვენურ სინუსში აღმოცენებული აგზნების იმპულსების წინაგულებსა და პარკუჭებში გავრცელებას.

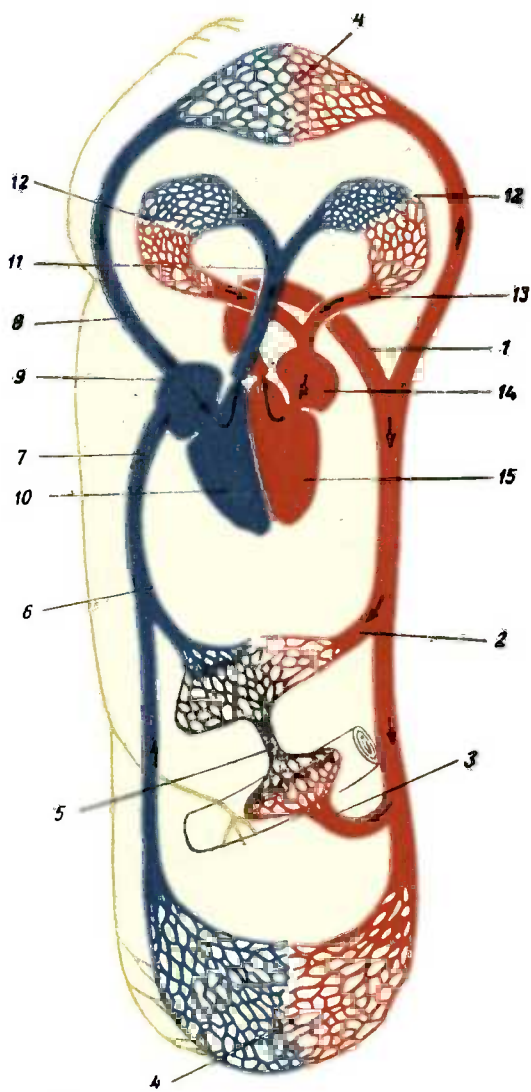
ყველა ეს ცდა ერთად მოწმობს, რომ სინოატრიალური კვანძი არის გულის რიტმის წამყვანი. ე. ი. ის კერა, რომელშიც აღმოცენდება გულის შეკუმშვების გამომწვევი აგზნება. სინოატრიალური კვანძიდან აგზნება გადადის მარჯვენა და



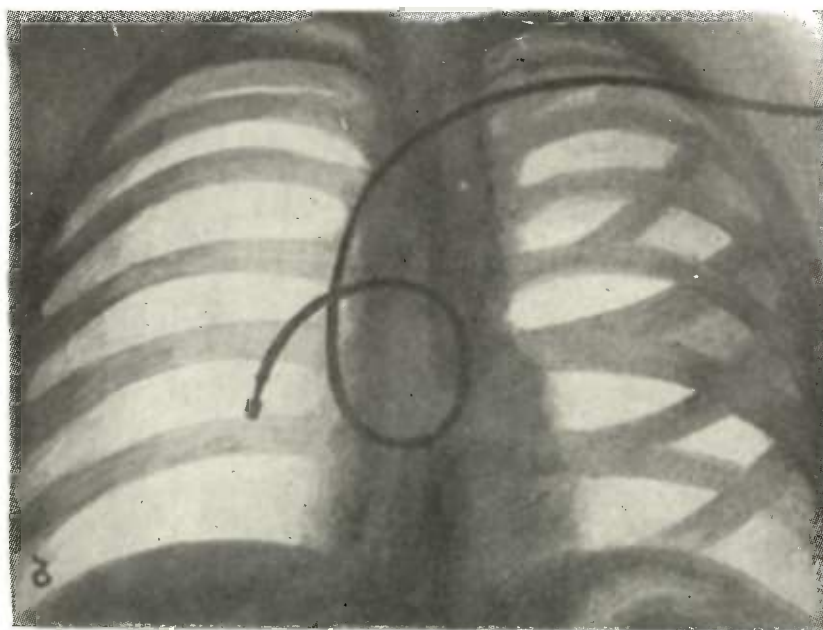
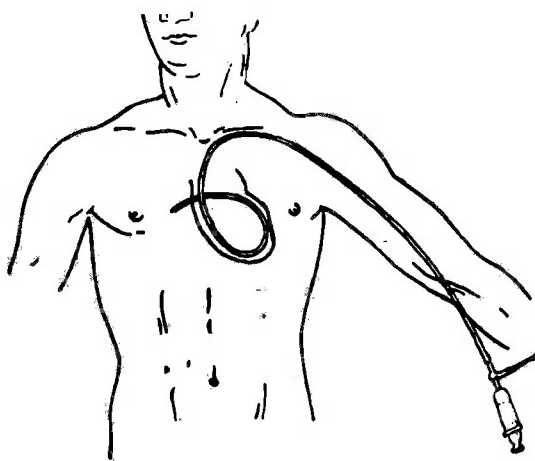
სურ. 10. გულის გამტარებელი სისტემის აღნაგობის სქემა.

1 — ზედა ღრუ ვენა; 2 — ქვედა ღრუ ვენა; 3 — მარჯვენა წინაგულის ყური; 4 — სინოატრიალური კვანძი; 5 — ატრიოვენტრიკულური კვანძი; 6 — ჰისის კონის საერთო ფეხი; 7 — და 8 — ჰისის კონის მარჯვენა და მარცხენა ფეხი; 9 — დერილისებური კუნთები; 10 და 11 — მარჯვენა და მარცხენა წინაგულები; 12 და 13 — მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭები.

შემდეგ მარცხენა წინაგულის კუნთურ ბოჭკოებზე. აგზნება ვრცელდება წინაგულების კუნთზე და აღწევს ატრიოვენტრიკულურ კვანძს, რომელიც გულის აგზნების გამტარებელი სისტემის ნაწილს (სურ. 10) წარმოადგენს. მისი ფუნქ-



სურ. 9. ადამიანის სისხლის მიმოქცევის სქემა.



სურ. 24. გზა, რომელსაც იდაყვის ვენიდან კათეტერი გაივლის მარჯვენა გულში და ფილტვის არტერიაში (ა) და გულ-მკერდის რენტგენოგრამა ადამიანისა, რომელსაც ფილტვის არტერიაში შეყვანილი აქვს კათეტერი (ბ) (ე. ნ. მეშალკინის მიხედვით).

ცია მდგომარეობს წინაგულებიდან პარკუჭების მიოკარდზე აგზნების გადაცემაში.

ატრიოვენტრიკულური კვანძი მოთავსებულია მარჯვენა წინაგულში. წინაგულთშორისი ძგიდის ფარგლებში, შემაერთებელ-ქსოვილოვანი რგოლის მახლობლად, რომელიც მარჯვენა წინაგულს ყოფს პარკუჭისაგან. ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან იწყება ჰისის კონა, რომელიც წარმოადგენს წინაგულებიდან პარკუჭებისაკენ აგზნების გამტარებელ კუნთურ ხიდაკს. ამ გზის საწყისი ნაწილი (მას უწოდებენ ჰისის კონის საერთო ფეხს) პარკუჭში შედის პარკუჭთა შორისი ძგიდით, იყოფა ორ ტოტად (ჰისის კონის მარჯვენა და მარცხენა ფეხად), ერთი მათგანი მიდის მარჯვენა, მეორე კი მარცხენა პარკუჭში.

გამტარებელი სისტემის საბოლოო დატოტიანება წარმოდგენილია ფართოდ გავრცელებულ, ენდოკარდიუმის ქვეშ მდებარე პურკინეს ბოჭკოების ქსელით, რომელიც ქმნის ანასტომოზებს მიოკარდიუმის კუნთურ ბოჭკოებთან. გამტარებელი სისტემის მრავალი ტოტის საშუალებით აგზნება აღწევს გულის კუნთის მთელ მასამდე და მის შეკუმშვას იწვევს.

ამრიგად, გულის შეკუმშვის გამომწვევი იმპულსი ისახება სინოატრიალურ კვანძში, ვრცელდება მარჯვენა და მარცხენა წინაგულის შემკუმშველ მიოკარდში და აღწევს ატრიოვენტრიკულურ კვანძამდე. ამ კვანძიდან ჰისის კონით იმპულსი გადადის მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭებში და მათ სისტოლას იწვევს.

ჩაულის ავტომატია

ავტომატია ეწოდება ორგანოს, ქსოვილის ან უჯრედის უნარს აიგზნოს გარეგანი გამღიზიანებლის გარეშე მათშივე აღმოცენებული იმპულსების გავლენით. ავტომატიის გამომწვევი მიზეზია თვით ორგანოში ან უჯრედში აღმოცენებულ ნივთიერებათა ცვლის ცვლილებები.

იზოლირებული გული. გულის ავტომატიის დაკვირვება ყველაზე ადვილია ბაყაყის იზოლირებულ, ე. ი. ორგანიზმიდან ამოკვეთილ გულზე. ბაყაყის ასეთი იზოლირებული გული ფიზიოლოგიურ ან რინგერის ხსნარში მოთავსებული შეიძლება მრავალი საათისა და დღის განმავლობაშიც კი იკუმშებოდეს.

თბილისისხლიანების იზოლირებულ გულზე ცდების ჩასატარებლად ლანგენდორფის მეთოდიკას იყენებენ: ამოკვეთილი გულის აორტაში ათავსებენ კანულას, რომელიც შეერთებულია სიმადლეზე მოთავსებული დეფიბრინირებული სისხლით ან რინგერის ხსნარით სავსე ჭურჭელთან; ხსნარს მიმატებული აქვს გლუკოზა, იჟლინთება ჟანგბადით და თბება 37—38°-მდე. ჭურჭლიდან მიმდინარე რინგერის ხსნარი თავისი წნევით ხურავს ნამგლისებრ სარქველებს და ხსნარი მიდის გულის მკვებავ გვირგვინოვან არტერიებში. ამ პირობებში თბილისისხლიანთა გულს საათობით შეუძლია რიტმულად მუშაობა.

ასეთი მეთოდიკის (ბერდუზიის მეთოდიკის) გამოყენებით შესაძლებელია უკვე გაჩერებული გულის შეკუმშვის ხელახალი გამოწვევა ცხოველის ან ადამიანის სიკვდილის რამდენიმე საათის შემდეგაც კი. ბავშვის გვამიდან იზოლირებული გულის „გაცოცხლების“ პირველი ცდა ა. ა. კულიაბკომ ჩაატარა

1902 წ. შემდეგში წარმატებით ჩატარდა სიკვდილიდან თითქმის ორი დღე-ღამის შემდეგ მოზრდილი ადამიანის გვამიდან ამოჭრილი გულის გაცივების ცდები. გაცივებული გული 13 საათის განმავლობაში მუშაობდა (ს. ვ. ანდრეევი).

გულის სხვადასხვა ნაწილის ავტომატია. ავტომატიის ყველაზე დიდი უნარით აღჭურვილია ნორმალური გულის წამყვანი ნაწილი — სინოატრიალური კვანძი, მაგრამ ავტომატიის უნარით აღჭურვილია გულის ზოგიერთი სხვა ნაწილიც. ასე, მაგალითად, ავტომატია აღმოაჩნდა თავისი სტრუქტურით სინოატრიალური კვანძის ბოჭკოების მსგავს ამ კვანძის მახლობლად განლაგებულ სხვა ბოჭკოებსაც. ამ ბოჭკოების ავტომატიის უნარი უფრო ნაკლებია, ვიდრე სინოატრიალური კვანძისა. მათ რიტმის ფარულ წამყვანებს უწოდებენ. რადგან ნორმაში მათი ავტომატია არ ვლინდება და ისინი ამ ფუნქციას თავის თავზე იღებენ მხოლოდ რიტმის ძირითადი წამყვანის ფუნქციის მოშლის შემდეგ.

ავტომატია დამახასიათებელია აგრეთვე ატრიოვენტრიკულური კვანძისათვისაც. ამაში შეიძლება დავრწმუნდეთ ძალზე ატრიოვენტრიკულური კვანძის ზემოთ ლიგატურის დადების შემდეგ. ამ შემთხვევაში წინაგულების რიტმის წამყვანი ითიშებიან და პარკუჭი ჯერ წყვეტს შეკუმშვებს, მაგრამ გარკვეული დროის გავლის შემდეგ შეკუმშვა ატრიოვენტრიკულური კვანძის ავტომატიის ხარჯზე კვლავ აღმოცენდება. ამასვე ვამჩნევთ სინოატრიალური კვანძის ძლიერი გაცივების შემდეგ: გაჩერებული პარკუჭები ატრიოვენტრიკულურ კვანძში აღმოცენებული იმპულსების გავლენით შეკუმშვას ხელახლა იწყებენ. ამასთანავე წინაგულებისა და პარკუჭების შეკუმშვა შეიძლება მოხდეს არა ჩვეულებრივი თანმიმდევრობით, ერთიმეორესთან მიყოლებით, არამედ თითქმის ერთდროულად, რადგან აგზნება ატრიოვენტრიკულური კვანძიდან ერთნაირი სისწრაფით აღწევს წინაგულებისა და პარკუჭების კუნთებს (**გულის შეკუმშვათა ატრიოვენტრიკულური რიტმი**).

პარკუჭების შეკუმშვა წარმოებს მას შემდეგაც, როდესაც ატრიოვენტრიკულურ კვანძს ლიგატურით გამოვთიშავთ მის ქვევით მდებარე გამტარებელი სისტემის უბნებიდან; ამ შემთხვევაში რიტმის წამყვანი ხდება მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭში არსებული ავტომატიის უნარით აღჭურვილი პურკინეს უჯრედები.

სინოატრიალურ კვანძს პირველი რიგის ავტომატიის ცენტრს უწოდებენ, ატრიოვენტრიკულურ კვანძს კი — მეორე რიგის ავტომატიის ცენტრს. გულის შეკუმშვათა სიხშირე, რომლის გენერაციას აწარმოებს სინოატრიალური რიტმის წამყვანი, ადამიანის მოსვენების დროს შეადგენს საშუალოდ 70—75 წუთში. ატრიოვენტრიკულური რიტმის დროს იგი დაახლოებით ორჯერ ნაკლებია; იმ შემთხვევაში კი, როდესაც გული ქვემომდებარე წამყვანების ავტომატიის გავლენით მუშაობს, პარკუჭთა შეკუმშვის სიხშირე კიდევ უფრო ნაკლებია.

ავტომატურად აღმოცენებულ აგზნებათა სიხშირე განიხილება როგორც რიტმის წამყვანის ავტომატიის ხარისხის მაჩვენებელი. ზემოთ დასახელებული განსხვავება გულის აგზნების სიხშირეში, რაც დამოკიდებულია რიტმის სხვადასხვა წამყვანის მიერ გენერირებულ სიხშირეზე, ნათელყოფს, რომ ყველაზე მაღალი ავტომატით აღჭურვილია სინოატრიალური კვანძი, ნაკლებით ატრიოვენტრიკულური კვანძი და გულის პარკუჭში განლაგებული პურკინეს უჯრედები — კიდევ უფრო ნაკლებით. ამრიგად, რაც უფრო შორსაა განლაგებული

ავტომატიის კერა გულის ვენური ბოლოდან და რაც უფრო ახლოა იგი გულის არტერიულ ბოლოსთან, მით ნაკლებია მისი ავტომატიის უნარი. ამ დამოკიდებულებას ავტომატიის კლებადი გრადიენტი ეწოდება (გასკელი).

ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ფუნქციონირებს ავტომატიის მხოლოდ ერთი კერა — სინოატრიალური კვანძი. მეორე და მესამე ხარისხის რიტმის წამყვანი ამ დროს „სლუჟან“, ე. ი. მათი ავტომატიის უნარი არ მუდგუნდება. ეს იმით აიხსნება, რომ მათი ავტომატია ითრგუნება ზემოთ მდებარე რიტმის წამყვანის უფრო ხშირი იმპულსთა რიტმით. სინოატრიალური კვანძის გამოთიშვის შემდეგ (ლიგატურის დადება, გაცივება, ზოგიერთი შხამების მოქმედება), როდესაც იმპულსთა რიტმული ნაკადი ატრიოვენტრიკულურ კვანძთან და პურკინეს უჯრედებთან აღარ მიედინება, მაშინ აღდგება რიტმის ამ წამყვანთა ავტომატია. მათი ავტომატიის აღდგენას სჭირდება გარკვეული დრო; მას პ რ ე ა ვ ტ ო მ ა ტ უ რ ი პ ა უ ზ ა ეწოდება. მისი ხანგრძლივობა აღწევს რამდენიმე წამიდან რამდენიმე ათეულ წამამდე, რომლის განმავლობაში აღილი აქვს ა ს ს ი ს ტ ო ლ ი ა ს, ე. ი. გულის შეკუმშვათა შეწყვეტას.

აგზნების ხშირი რიტმით პარკუჭების რიტმის წამყვანთა დათრგუნვა შეიძლება ვნახოთ ზემდეგ ექსპერიმენტში. თუ ატრიოვენტრიკულური კვანძის ფარგალზე ლიგატურის დადების შემდეგ პარკუჭების შეკუმშვათა იშვიათი რიტმის ფონზე გავაღიზიანებთ მათ დიდი სისხირის რიტმული ელექტრული გაღიზიანებით, პარკუჭები წარმოქმნიან გაღიზიანების რიტმს, მაგრამ მათი ავტომატია ითრგუნება და ელექტრული სტიმულაციის შეწყვეტის შემდეგ პარკუჭები წყვეტენ შეკუმშვას რამდენიმე ხნით, რაც გრძელდება იქამდე, ვიდრე მათი საკუთარი ავტომატია არ აღდგება.

აქ

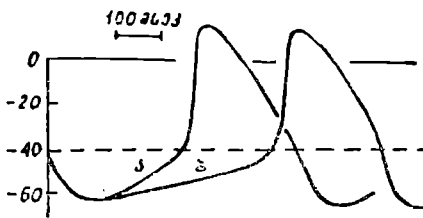
ავტომატიის ანატომიური სუბსტრატი და ბუნება. მოზრდილ ცხოველებში ავტომატია ახასიათებს ატიუური მუსკულატურის ბოჭკოებს, რომლებიც თავმოყრილია გულის გამტარებელ სისტემაში.

იმპულსთა რიტმული აღმოცენება ყოველგვარ რიტმულ გაღიზიანებათა გარეშე შეიძლება შევამჩნიოთ გულის იზოლირებულ უჯრედში. ეს დამტკიცებულია ორგანიზმის გარეშე გულის ცალკეულ უჯრედთა კულტივირების პირობებში. ამ მიზნისათვის ამოკვეთენ ახალგაზრდა ცხოველის (მაგალითად, პატარა ვირთაგვის) გულის ნაჭერს და მცირე ხნით იმოქმედებენ მასზე საჭმლის მომნელებელი წვენი, რომელიც პირველ რიგში მოინელებს უჯრედგარეთა ცილებს, რომლებიც აერთებს ცალკეულ უჯრედებს, მაგრამ თვით უჯრედების დაშლას ვერ მოასწრებს. ასეთი გზით ერთმანეთისაგან დაცილებულ უჯრედებს სისხლის შრატით რეცხავენ და შუშის ფინჯანით ათავსებენ თერმოსტატში 37°-ზე. სისხლის შრატს, რომელიც წარმოადგენს საკვებს, პერიოდულად შეუცვლიან. რამდენიმე საათის შემდეგ ზოგიერთი უჯრედი, დაახლოებით ასიდან ერთი იწყებს რიტმულ შეკუმშვას სისხირით 10—150-მდე წუთში. ორგანიზმის გარეთ ასეთნაირად კულტივირებული უჯრედების ავტომატია შეიძლება შეცინარჩუნოთ დაახლოებით 40 დღემდე. ამ ხნის განმავლობაში ცალკეული უჯრედები უერთდებოდნენ ერთმანეთს, ქმნიდნენ ქსელს, იზრდებოდნენ და იყოფოდნენ. თუ კულტურაში იკუმშება რამდენიმე უჯრედი, მათი შეკუმშვა შეიძლება სხვადასხვა რიტმში წარმოებდეს, თუ უჯრედებს შორის ანატომიური კავშირი მყარდება. ისინი შეკუმშვას ერთ რიტმში იწყებენ იმ უჯრედის რიტმით, რომელიც უფრო ხშირად იკუმშება. როგორც ჩანს, ეს უჯრედი, რომელსაც უფრო მეტი ავტომატიის უნარი აქვს, თრგუნავს სხვა უჯრედის ავტომა-

ტიის უნარს. სინქრონულად კუმშვად უჯრედთა ჯგუფის ორ ნაწილად დაყოფისას, თითოეული მათგანი შეკუმშვას სხვადასხვა სიხშირით იწყებს.

აღწერილი ცდები მოწმობენ, რომ ავტომატიის ანატომიურ სუბსტრატს გულის ზოგიერთი კუნთური უჯრედები წარმოადგენენ; ეს შეესაბამება ე. წ. გულის ავტომატიის მიოგენურ თეორიას.

უჯრედშიგნითა ელექტროდების საშუალებით ჩატარებულმა ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გულის რიტმის წამყვანების კუნთური ბოჭკოების დამახასიათებელი თავისებურებები გამოავლინეს. ეს თავისებურება იმაში მდგომარეობს, რომ ორ შეკუმშვას შორის შუალედში, დიასტოლაში ავტომატურად აგზნებად უჯრედში წარმოებს მემბრანული პოტენციალის, ე. ი. პროტოპლაზმასა და უჯრედის ზედაპირს შორის პოტენციალთა სხვაობის შემცირება. როცა პოტენციალთა სხვაობა გარკვეულ კრიტიკულ დონემდე მცირდება, უჯრედის ელექტრული მუხტის მკვეთრი ძვრა უეცრად ხდება, რაც მის აგზნებას მოწმობს. წარმოქმნილი აგზნების ტალღა ჯერ მახლობელ, შემდეგ კი დაშორებულ უჯრედებზე ვრცელდება და ისინიც აგზნების მდგომარეობაში მოჰყავს. ამის გამო ავტომატურად აგზნებადი უჯრედი ხდება გულის რიტმის წამყვანი. გავრცელებადი აგზნების აღმოსაყენებლად მემბრანული პოტენციალი 20—30 მვ-ით უნდა შემცირდეს. დიასტოლის დროს მემბრანული პოტენციალის ასეთი ცვლილება, რაც უფრო სწრაფად მიიღება, მით უფრო ხშირად წარმოიქმნება რიტმის წამყვანის უჯრედის აგზნება და მასასადამე, მით უფრო ხშირად შეიკუმშება გული (სურ. 11). ამ ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ რიტმის წამყვანის უჯრედის ავტომატია დაკავშირებულია მათი ელექტრული მდგომარეობის ცვლილებებთან.



სურ. 11. სქემა, რომელიც გვიჩვენებს გულის აგზნებათა სიხშირის დამოკიდებულებას დიასტოლის დროს რიტმის წამყვანი უჯრედის მემბრანული პოტენციალის ცვლილებების სიმკვეთრისაგან (პოფმანისა და კრენფილდის მიხედვით).

პუნქტირით ნაჩვენებია მემბრანული პოტენციალის კრიტიკული დონე.

ერთდროულად. ეს კი ნიშნავს, რომ კვანძის ავტომატიას მრავალკეროვანი ხასიათი აქვს. გულის უჯრედებში, რომელნიც ამ მომენტში არ ასრულებენ რიტმას წამყვანის ფუნქციას, მაგალითად, ატრიოვენტრიკულური კვანძის და პურკინეს უჯრედებში, არ აღინიშნება პოტენციალის ნელი ცვლილებები დიასტოლის დროს, მაგრამ თუ ამ უჯრედებთან შეწყდება იმპულსების მოსვლა სინოატრიალური კვანძიდან, მათშიც იწყება პოტენციალთა სხვაობის სპონტანური შემცირება იმ დონემდე, სანამ წარმოიქმნება აგზნება. ამრიგად, ამ უჯრედებში იღვიძებს ავტომატიის უნარი და ისინი ხდებიან გულის პარაკუპების რიტმის წამყვანნი.

ჯერჯერობით ნათელი არ არის, რითაა გამოწვეული უჯრედის მუხტის რიტმული სპონტანური ცვლილება, რომელიც საფუძვლად უდევს ავტომატიას. არსებობს მითითებანი, რომ ავტომატიაში გარკვეული როლი ეკუთვნის აცეტილქოლის, რომლის შემცველობა რიტმის წამყ-

ვანის უჯრედებში უფრო მეტია, ვიდრე გულის სხვა კუნთურ უჯრედებში. სინოატრიალური და ატრიოვენტრიკულური კვანძების უჯრედებში ნატრიუმის შემცველობა მეტია, ვიდრე კუმშვად მოკარდში, რაც საყურადღებოა იმ მნიშვნელობასთან დაკავშირებით, რომელიც აქვთ ნატრიუმის იონებს აგზნების პროცესში. როგორც ჩანს, ავტომატია განპირობებულია რიტმის წამყვანის უჯრედებში ნივთიერებათა ცვლის თავისებურებებით, რომელიც იწვევს მათი ზედაპირული მემბრანების მდგომარეობის შეცვლას.

4 გულის კუნთის ძირითადი ფიზიოლოგიური თვისებები

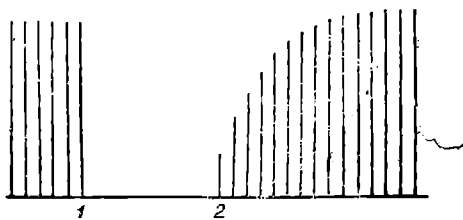
როგორც ყოველი კუნთი, ისე გულის კუნთიც აღჭურვილია: **აგზნებადობით**, ე. ი. უნარით უპასუხოს გაღიზიანებას აგზნებით, **შეკუმშვადობით**, ე. ი. შეკუმშვის უნარით და **გამტარებლობით**, ე. ი. აგზნების გატარების უნარით. გარდა ამისა, გულის კუნთს გააჩნია **რიტმული ავტომატიის უნარი**.

აგზნებადობა. გულის კუნთს აქვს უნარი აიგზნოს ელექტრული, მექანიკური, თერმული და ქიმიური გამაღიზიანებლებით. თითოეული ამ გამაღიზიანებლის მოქმედებით შეიძლება წარმოიქმნას გულის კუნთის აგზნება და შეკუმშვა. მაგრამ ამისათვის გაღიზიანების ძალა უნდა საზღურბლე ძალის ტოლი იყოს ან ამ ძალას აღემატებოდეს. საზღურბლეზე სუსტი გაღიზიანებანი აგზნებას და შეკუმშვას არ იწვევენ.

გულის ერთხელობრივი გაღიზიანების თანდათანობითი გაძლიერების დროს შეიძლება შევამჩნიოთ შემდეგი: ზღურბლოვანი ძალის გაღიზიანებას გული უპასუხებს მისთვის დამახასიათებელი მაქსიმალური ძალის შეკუმშვით. გაღიზიანების შემდგომი გაძლიერებისას გულის შეკუმშვის ძალა არ იცვლება, ე. ი. უფრო ძლიერ გაღიზიანებას გულის კუნთი იმავე სიძლიერის შეკუმშვით უპასუხებს, რომლითაც იგი პასუხობს ზღურბლოვანი გაღიზიანების დროს. ეს იმას ნიშნავს, რომ გულის შეკუმშვის ძალა დამოკიდებული არაა გაღიზიანების ძალისაგან, ე. ი. გული ან საესებით არ პასუხობს გაღიზიანებაზე, თუ ის მცირე ძალისაა, ან პასუხობს მაქსიმალური ძალის შეკუმშვით, თუ გაღიზიანება ზღურბლოვან ძალაზე მეტია.

ასეთ ფაქტებზე დაყრდნობით ბოუდიჩმა ჩამოაყალიბა „ან სულ ან არ“ რის“ კანონი, რომელიც წარმოადგენს ემპირიულად დადგენილ წესს და რომელიც მართებულია მხოლოდ გარკვეულ პირობებში ე. ი. აქვს შეზღუდული მნიშვნელობა. საქმე იმაშია, რომ გულის კუნთი ყველა პირობებში არ პასუხობს ერთნაირად სხვადასხვა ძალის გაღიზიანებაზე: „სულ“ ცვალებადია ტემპერატურის, კუნთის დატვირთვის, დაღლის, მკვებავი სითხის შედგენილობის და სხვ. დამოკიდებულებით.

გაღიზიანებაზე გულის კუნთის პასუხის ცვალებადობას შეესაბამება დავა ვირდგთ ორგანიზმიდან ამოკვეთილ ავტომატურად უკუმშვად გულის ნაჭერზე



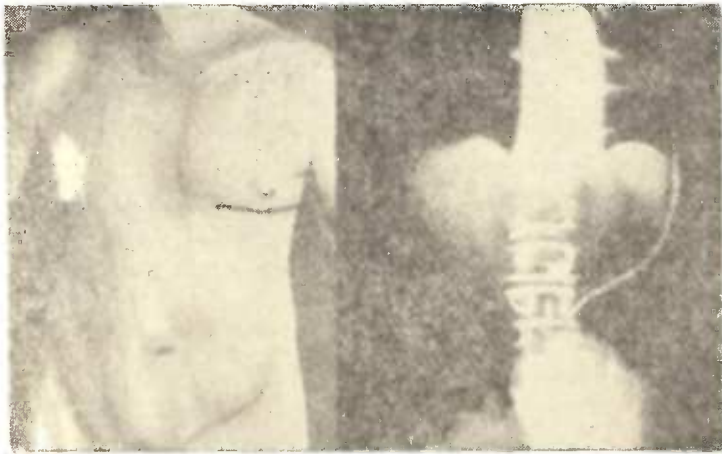
სურ. 12. ბოუდიჩის კიბე. ბაყაყის გულის პარკუჭის ავტომატურად უკუმშვადი ზონარის სტიმულაცია წარმოებს რიტმული გაღიზიანებებით.

1 — სტიმულაციის შეწყვეტა; 2 — სტიმულაციის განახლება, რაც იწვევს კიბის წარმოქმნას.

თუ ასეთ ნაჭერს გავაღიზიანებთ რიტმულად ერთნაირი სიძლიერის დენით. პირველი გაღიზიანება გამოიწვევს მცირე შეკუმშვას, მეორე და მესამე უფრო ძლიერს და ა. შ. მაქსიმალური სიმაღლის მიღწევამდე. ბოუდიჩის მიერ აღმოჩენილ ამ მოვლენას კიბე ეწოდა (სურ. 12). იგი „ან სულ ან არაფრის“ კანონის შეფარდებითობისა და პირობითობის მაჩვენებელია.

ელექტრული ან მექანიკური გაღიზიანებით გულის უეცარი გაჩერების შემთხვევაში ან მის შეკუმშვათა მეტისმეტად ნელი რიტმის დროს, როდესაც ორგანიზმის მოთხოვნილება სისხლით მომარაგებაში არ კმაყოფილდება, შესაძლებელია გამოვიწვიოთ ან ავაჩქაროთ გულის შეკუმშვები, მიოკარდიუმის ან გულმკერდის რიტმული ელექტრული გაღიზიანებით. ელექტრული გაღიზიანების წყაროდ იყენებენ სპეციალურ ხელსაწყოებს — ელექტრონულ სტიმულატორებს. ზოგიერთი დაავადების შემთხვევაში ავადმყოფებს კანქვეშ ჩაუკერებენ ჯიბის საათისოდენა მცირე გაბარიტიან სტიმულატორს, რომელსაც დართული აქვს 3—5 წლის მარაგის დენის წყარო. სტიმულატორის გამტარებს კი ელექტროდებით უერთებენ პარკუჭების მიოკარდიუმს (სურ. 13). ამ შემთხვევაში გული მუშაობს იმ რიტმით, რომელსაც იძლევა სტიმულატორი და ამგვარად ეს სტიმულატორი ხდება რიტმის ხელოვნური წამყვანი.

გულის გაჩერებისას იყენებენ აგრეთვე მის მექანიკურ გაღიზიანებას, მასზე ზელის რიტმული ზედდაწოლით (გულის მასაჟი). ამ ღონისძიებების აზრი ორგანოა: ერთის მხრივ მექანიკური გაღიზიანებების საპასუხოდ შესაძლებელია გულის შეკუმშვის გამოწვევა, მეორეს მხრივ გულის რიტმული შეკუმ-



სურ. 13. ფოტოგრაფია ავადმყოფისა, რომელსაც ჩანერგილი აქვს გულის სტიმულატორი (მარცხნივ) და რენტგენოგრამა, რაზედაც ჩანს იმპლანტირებული სტიმულატორი და მისგან გულთან მიმაველი გამტარები.

შეა იწვევს გულიდან სისხლის ძარღვებში სისხლის გადანაცვლებას, რითაც შეიძლება სიცოცხლისათვის მნიშვნელოვანი ორგანოების მინიმალურად აუცილებელი სისხლით მომარაგების უზრუნველყოფა.

გულის კუნთის აგზნება. გულის კუნთის, ისე როგორც სხვა აგზნებადი

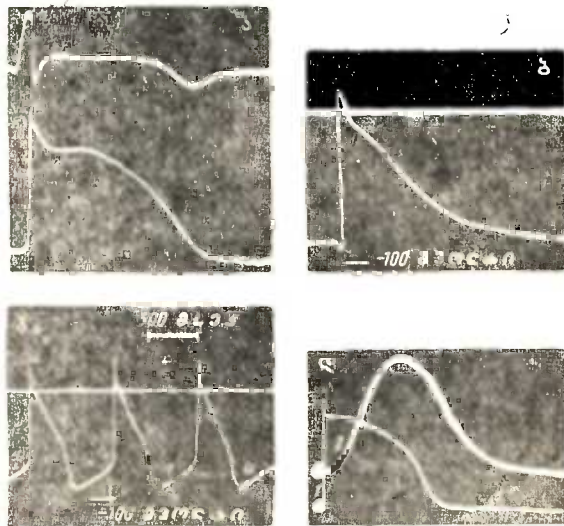
ქსოვილის აგზნებაზე შეიძლება ვიმსჯელოთ ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის მიხედვით, რომელიც არსებობს აგზნებულ და აუგზნებელ უბნებს, ან უჯრედის პროტოპლაზმასა და მის გარემოს შორის.

გულის კუნთის უჯრედების აგზნების ელექტრული გამოვლინების ანალიზს უკანასკნელ წლებში აწარმოებენ უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდების მეშვეობით. მოსვენების დროს გულის კუნთური უჯრედების პროტოპლაზმა არის უარყოფითად დამუხტული მისი ზედაპირის მიმართ, რის გამოც უჯრედის ზედაპირული მემბრანა პოლარიზებულია. ამ მუხტის—**მემბრანული პოტენციალის** ოდენობა შეადგენს 80—90 მილივოლტს. აგზნების მომენტში აღმოცენდება პოტენციალთა სხვაობის მკვეთრი დაკლება უჯრედსა და მის გარემოს შორის. მემბრანის მეშვეობით Na^+ კათიონების უჯრედში შესვლის გამო

უჯრედი კარგავს თავის უარყოფით მუხტს (უჯრედის მემბრანა ამ დროს განიცდის დეპოლარიზაციას) და იძენს დადებით მუხტს, რომელიც 20—30 მილივოლტის ტოლია. პოტენციალთა სხვაობის ცვლილებები აგზნების დროს, ე. ი. მოქმედების პოტენციალი შეადგენს 100—120 მილივოლტს. შემდეგ უჯრედის საწყისი მდგომარეობის აღდგენა—მემბრანის რეპოლარიზაცია ხდება: ჯერ პოტენციალთა სხვაობა, რომელიც იყო აგზნების დროს, მკვეთრად მცირდება, შემდეგ იგი ერთხანს რჩება ერთ დონეზე, რის შემდეგაც წარმოებს მემბრანული პოტენციალის სწრაფი აღდგენა საწყის ოდენობამდე (სურ. 14, ა).

ელექტრული მდგომარეობის აღწერილი ცვლილებები დამახასიათებელია გულის პარკუჭის უჯრედებისათვის. გულის სხვა კუნთურ უჯრედებში მოქმედების პოტენციალების ფორმა შეიძლება რამდენადმე განსხვავდებოდეს აღწერილისაგან (სურ. 14, ბ). ყველაზე მეტი განსხვავება აღინიშნება რიტმის წამყვანთა ავტომატიის უნარით აღჭურვილ უჯრედებში, სადაც წარმოებს სპონტანური დეპოლარიზაცია დიასტოლის დროს (სურ. 14, ბ).

გულის კუნთის უჯრედების მოქმედების პოტენციალი უფრო ზანგრადურ-

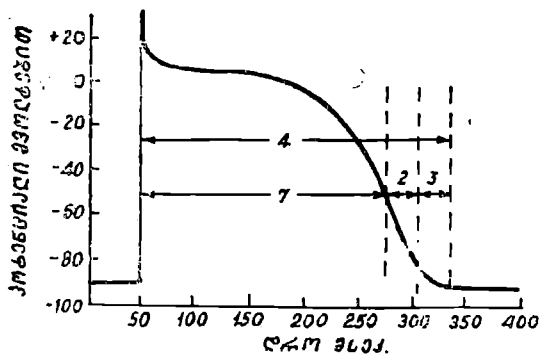


სურ. 14. ა — გულის პარკუჭის ერთი კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი (ქვედა მრუდი) და მასთან ერთდროულად ჩაწერილი მთელი გულის ელექტროკარდიოგრამა (ზედა მრუდი);

ბ — წინაგულის ერთი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი; გ — სინოატრიალური კვანძის მოქმედების პოტენციალი. ჩანს სპონტანური დეპოლარიზაცია (ა) დიასტოლის დროს (ბრუქის მიხედვით).

დ — გულის პარკუჭის დვრილისებრი კუნთის მოქმედების პოტენციალების (1) და ბოჭკოთა შეკუმშვით (2) ერთდროული რეგისტრაცია (დუდელისა და ტრუტვეინის მიხედვით).

ვია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთის უჯრედისა. მისი საერთო ხანგრძლივობა გულის კუნთის უჯრედებში 0,3 წამია თუ გულის მუშაობის რიტმი 70-ია ერთ წუთში. იგი ცვალებადობს გულის მოქმედების სიხშირესთან დამოკიდებულებით: მოქმედების პოტენციალთა ხანგრძლივობა მოკლდება გულის მუშაობის გახშირებისას და ხანგრძლივდება გაიშვიათების დროს. რაც უფრო ადრე იწყება აგზნების მომდევნო ტალღა წინა ტალღის ჩათავეების შემდეგ, მით უფრო ნაკლებია მისი ხანგრძლივობა, მაშასადამე, მით უფრო სწრაფად მიმდინარეობს მოქმედების პოტენციალი. ეს საფუძვლად უდევს გულის კუნთის უნარს აითვისოს, ე. ი. წარმოქმნას სინოტრიალურ კვანძში წარმოქმნილი აგზნების სხვადასხვა რიტმი. აგზნების ტალღის ხანგრძლივობის სწრაფი ცვლილება გულში შესაძლებლობას აძლევს მას სწრაფად გადავიდეს მუშაობის ერთი რიტმიდან მეორეზე.



სურ. 15. გულის კუნთის აგზნებადობის ცვლილებების (კათოლით გალიზიანებისას) და მოქმედების პოტენციალის შეფარდება (პოფმანისა და კრენფილის მიხედვით).

- 1 — აბსოლუტური რეფრაქტურობის პერიოდი;
2 — შეფარდებითი რეფრაქტურობის პერიოდი; 3 —
3 — სუპერნორმალობის პერიოდი; 4 — ნორმალური აგზნებადობის სრული აღდგენის პერიოდი.

გულის კუნთის რეფრაქტურობა. აგზნების დროს გულის კუნთი კარგავს უნარს მეორე აგზნებით უპასუხოს ხელოვნურ გალიზიანებას ან ავტომატიის კერიდან მოსულ იმპულსს. აგზნებადობის ამ მდგომარეობას **აბსოლუტური რეფრაქტურობა** ეწოდება. აბსოლუტური რეფრაქტურობის ხანგრძლივობა დიდად არ ჩამორჩება მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას და ტოლია 0,27 წამისა, თუ გულის მუშაობის რიტმი 70-ია წუთში (სურ. 15).

გულის კუნთის რეფრაქტურობის პერიოდი გრძელდება იმდენ ხანს, რამ-

დენ ხანსაც ერთხელობრივი გალიზიანებით გამოწვეული მისი სისტოლა გრძელდება. ამიტომ გულის კუნთს არ ძალუძს უპასუხოს განმეორებით ხშირ გალიზიანებებს შეერთებული შეკუმშვით, ე. წ. ტეტანუსით. დიდი სიხშირის გალიზიანებისას გულის კუნთი პასუხობს არა ყოველ მომდევნო გალიზიანებას, არამედ ყოველ მეორე, მესამე ან მეოთხე გალიზიანებას, რომელიც გულზე მოქმედებს გულის კუნთის რეფრაქტურობის დამთავრების შემდეგ. ამასთანავე აღნიშნული გუნება ერთიმეორისაგან დაშორებულ ერთხელობრივ შეკუმშვებს. გულის კუნთის სრულ ტეტანურ შეკუმშვებს ამჩნევდნენ მხოლოდ ექსპერიმენტის ხელოვნურ პირობებში, როცა სხვადასხვა ზეგავლენით მის რეფრაქტურულ პერიოდს მკვეთრად ამცირებდნენ.

აბსოლუტური რეფრაქტურობის დამთავრების შემდეგ აგზნებადობა თანდათან აღდგება საწყის დონემდე. ეს შეფარდებითი რეფრაქტურობის პერიოდია. იგი გრძელდება 0,03 წამს. ამ დროს გულის კუნთს შეუძლია აგზნებით უპასუხოს მხოლოდ ძალიან ძლიერ გალიზიანებას, რომელიც აღემატება გალიზიანების საწყის ზღურბლს.

შეფარდებითი რეფრაქტურობის პერიოდს მოსდევს მცირე ინტერვალი, ზოდესაც აგზნებადობა მომატებულია — ს უ პ ე რ ნ ო რ მ ა ლ უ რ ი ა გ ზ ნ ე -
ხ ა დ ო ბ ი ს პერიოდი. ამ დროს გული პასუხობს აგზნებით ქვეზღუბლოვან
გალიზიანებებზედაც.

გულის კუნთის შეკუმშვა. გულის კუნთის აგზნება იწვევს მის შე-
კუმშვას, ე. ი. მისი დაძაბვის გაზრდას ან კუნთური ბოჭკოების სიგრძის შემცე-
რებას. გულის კუნთის შეკუმშვა ისე როგორც აგზნების ტალღა, უფრო ხან-
გრძლივია, ვიდრე ერთხელობრივი გალიზიანებით გამოწვეული ჩონჩხის კუნ-
თის შეკუმშვა და აგზნება, მაგალითად, მუდმივი დენის ჩართვით ან ამორთვით
გულის ცალკეული კუნთური ბოჭკოების შეკუმშვის პერიოდი დაახლოებით
მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას შეესაბამება. გულის მოქმედების
ხშირი რიტმის დროს მცირდება როგორც მოქმედების პოტენციალის, ისე შე-
კუმშვის ხანგრძლივობა.

როგორც წესი, აგზნების ყოველივე ტალღას თან სდევს შეკუმშვა, მაგრამ
აგზნებასა და შეკუმშვას შორის შესაძლებელია კავშირის გაწყვეტაც. ასე, მაგა-
ლითად, იზოლირებულ გულში რინგერის ხსნარის გატარებით, რომელიც მოკ-
ლებულია კალციუმის მარილებს, აგზნების რიტმული აღმოცენება, და მასა-
დამე, მოქმედების პოტენციალებიც შენარჩუნებულია, შეკუმშვა კი წყდება. ეს
და მრავალი სხვა ცდა გვიჩვენებს, რომ კალციუმის იონები აუცილებელია
შეკუმშვის პროცესისათვის და არა კუნთის აგზნებისათვის.

აგზნებასა და შეკუმშვას შორის კავშირის გაწყვეტა შეიძლება შევამჩნი-
ოთ მომავლად გულზე: ელექტრული პოტენციალების რიტმული რხევა კიდევ
წარმოებს, მაშინ როდესაც გულის შეკუმშვა უკვე კარგა ხანია შეწყდა.

გულის კუნთის შეკუმშვის პირველ მომენტში, ისევე, როგორც ჩონჩხის
კუნთში, დახარჯული ენერგიის უშუალო მიმწოდებელია ფოსფორის შემცვე-
ლი მაკროერგული ნაერთები — ადენოზინტრიფოსფატი და კრეატინფოსფატი.
ამ ნაერთების რესინთეზი წარმოებს სუნთქვითი და გლიკოლიზური ფოსფო-
რილირების, ე. ი. ნახშირწყლების მიერ მოწოდებული ენერგიის ხარჯზე. გულის
კუნთში ქანგბადის გამოყენებით მიმდინარე აერობული პროცესები ჰარბობენ
ანაერობულს, რომელნიც უფრო ინტენსიურად ჩონჩხის კუნთში მიმდი-
ნარეობს.

**შეფარდება გულის კუნთის ბოჭკოების საწყის სიგრძესა და მათი შეკუმ-
შვის ძალას შორის.** თუ გავზრდით იზოლირებული გულის ღრუებში შეყვანი-
ლი რინგერის ხსნარის რაოდენობას, ე. ი. გავზრდით პარკუჭის გავსებასა და
მისი კედლების გაჭიმვას, გულის კუნთის შეკუმშვის ძალა გაიზრდება. იგივე
შეიძლება შევამჩნიოთ, თუ მცირედ გავჭიმავთ გულიდან ამოჭრილი კუნთის
ზონარს; გაჭიმვის დროს მისი შეკუმშვის ძალა მატულობს. მსგავსი ფაქტების
საფუძველზე დადგენილია გულის კუნთის ბოჭკოების შეკუმშვის ძალის დამო-
კიდებულება მათი საწყისი სიგრძისაგან. ეს დამოკიდებულება დაედო საფუძ-
ვლად სტარლინგის მიერ ფორმულირებულ „გულის კანონს“. ამ ემპირიულად
დადგენილი კანონის თანახმად, რომელიც მართებულია მხოლოდ გარკვეულ
პირობებში, გულის შეკუმშვა მით უფრო დიდია, რაც მეტად არის გაჭიმული
კუნთის ბოჭკოები დიასტოლის დროს.

გულში აგზნების გავრცელების მექანიზმი და სიჩქარე. მიოკარდიუმში
აგზნების გავრცელება ელექტრული გზით ხორციელდება; აგზნებულ კუნთო-

გან უჯრედში წარმოშობილი მოქმედების პოტენციალი მეზობელი უჯრედების გამაღიზიანებელია.

გულის კუნთური უჯრედის მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა 4—5-ჯერ აღემატება მემბრანის დეპოლარიზაციის საზღვრულ დონეს, რომელიც აუცილებელია მეზობელ უჯრედებში მოქმედების გაერცელებადი პოტენციალის წარმოსაქმნელად. მაშასადამე, მოქმედების პოტენციალი თავისი ამპლიტუდით ზედმეტად საკმარისია მეზობელ უჯრედებში აგზნების გამოსაწვევად. ეს მეტად მნიშვნელოვანი შეგუებაა, რომელიც უზრუნველყოფს გამტარებლობის საიმედოებას გამტარებელ სისტემასა და წინაგულების და პარკუჭების მიოკარდიუმში.

აგზნების გატარების სიჩქარე გულის სხვადასხვა განყოფილებაში ერთნაირი არ არის. თბილისისხლიანთა წინაგულების მიოკარდიუმში აგზნება ვრცელდება 0,1—1 მ/წამის სიჩქარით. პურკინეს უჯრედებისაგან შემდგარი პარკუჭების გამტარებელ სისტემაში აგზნების გატარების სიჩქარე უფრო მეტია და აღწევს 2—4,2 მ/წამს. აგზნება პარკუჭების მიოკარდიუმში 0,8—0,9 მ/წამის სიჩქარით ვრცელდება.

წინაგულების კუნთოვანი ბოჭკოებიდან აგზნების გადასვლისას ატრიოვენტრიკულური კვანძის უჯრედებთან ადგილი აქვს იმპულსის გატარების დაყოვნებას. ჰოფმანისა და კრენფილდის უახლესმა გამოკვლევებმა მიკროელექტროდული ტექნიკის გამოყენებით გამოავლინა, რომ ატრიოვენტრიკულური კვანძის ზედა ნაწილში, მის მცირე 1 მმ-ის ტოლ მანძილზე აგზნების გატარება ყოვნდება და ძლიერ დაბალი, 0,02 — 0,05 მ/წამის სიჩქარით ვრცელდება. ატრიოვენტრიკულურ კვანძში იმპულსის გატარების დაყოვნება განაპირობებს პარკუჭებში აგზნების უფრო გვიან დაწყებას წინაგულებთან შედარებით. ამას დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს გულის ნაწილების შეთანხმებული მუშაობისათვის. სწორედ ამიტომ, რომ პარკუჭების აგზნება მხოლოდ 0,12 — 0,18 წამის შემდეგ იწყება წინაგულების აგზნების დაწყებიდან.

ელექტროკარდიოგრაფია, როგორც გულში აგზნების დინამიკის გამოკვლევის მეთოდი

გულში აგზნების წარმოქმნა და გაერცელება შეიძლება შესწავლილი იყოს არა მარტო ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის გამოყენებით კუნთის ცალკეული ბოჭკოებიდან ან გულის ზედაპირიდან, არამედ იმ ელექტრული ცვლილებების რეგისტრაციითაც, რომელიც სხეულის ზედაპირზე გულის მოქმედების შედეგად ხდება. საქმე იმაშია, რომ გულის აგზნებულ და აუგზნებელ ნაწილებს შორის ელექტრული პოტენციალების სხვაობის წარმოქმნისას ელექტრული ძაღხაზები მთელ სხეულზე ვრცელდება. ეს საშუალებას იძლევა ვაწარმოთ სხეულის პოტენციალთა რხევების ტიპური მრუდების რეგისტრაცია სხვადასხვა მიდამოზე ელექტროდების მოთავსებით. გულის ელექტრული აქტივობის გამოკვლევის ასეთ მეთოდიკას, რომელიც პრაქტიკაში შემოიღეს ვ. ეინტჰოფენმა, ა. ფ. სამოილოვმა, ტ. ლუისმა, ვ. ფ. ზელენინმა და სხვ. ელექტროკარდიოგრაფია უწოდეს, ხოლო მისი საშუალებით რეგისტრირებულ მრუდებს კი — ელექტროკარდიოგრამები.

ელექტროკარდიოგრაფიას ფართოდ იყენებენ საექიმო პრაქტიკაში, როგორც დიაგნოსტიკურ მეთოდს, რომელიც საშუალებას იძლევა დავადგინოთ გულის მოქმედების დარღვევების ხასიათი.

ელექტროკარდიოგრაფიის გამოსაკვლევად ამჟამად იყენებენ სპეციალურ ხელსაწყოებს — ელექტროკარდოგრაფებს მუდმივი ან ცვლადი დენის ან ძაბვის ლამპიანი ან ნახევარგამტარიანი გამაძლიერებლით აღჭურვილს, აგრეთვე ოსცილოგრაფებს ან გალვანომეტრებს. მრუდების რეგისტრაცია მოჰრავ ქაღალდზე წარმოებს. ელექტროკარდიოგრაფის რეგისტრაცია ჩვეულებრივ ადამიანის წოლით მდგომარეობაში სარეგისტრაციო ხელსაწყოების მახლობლად წარმოებს, მაგრამ დამუშავებულია ისეთი ხელსაწყოებიც, რომელთა მეშვეობით ადამიანის ელექტროკარდიოგრაფის მისი აქტიური კუნთოვანი მუშაობის დროს და მისგან დაშორებით წერენ. ასეთი ხელსაწყოები — ტელეელექტროკარდიოგრაფები ემყარება ელექტროკარდიოგრაფის მანძილზე გადაცემის პრინციპს რადიოკავშირის საშუალებით. ამისათვის სხეულზე მოთავსებულ ელექტროდებს აერთებენ მცირე ზომის რადიოგადამცემთან, რომელიც მოთავსებულია გამოსაკვლევი ადამიანის ჯიბეში ან მის თავზე ჩამოცმულ ჩაფხუტზე (სურ. 16). რადიოგადამცემის სიგნალები მიიღება რეგისტრაციის პუნქტზე რადიომიმღები მოწყობილობით და იწერება მრუდების სახით. ასეთნაირად რეგისტრირდება სპორტსმენის ელექტროკარდიოგრაფა შეჯიბრების დროს, მუშებისა — მძიმე ფიზიკური მუშაობის დროს. მძლავრი რადიოგადამცემის საშუალებით იკვლევენ კოსმონავტების ელექტროკარდიოგრაფას კოსმოსური ფრენის დროს.

გულმკერდის ღრუში გულის ასიმეტრიული მდებარეობისა და ადამიანის სხეულის ფორმის თავისებურების გამო, ელექტრული ძალხაზები სხეულის ზედაპირზე არათანაბრად ვრცელდება. ამიტომ პოტენციალთა გამოყვანის წერტილებისაგან დამოკიდებულებით ელექტროკარდიოგრაფების ფორმა და მისი კბილების ვოლტაჟი შეიძლება სხვადასხვა იყოს.

მოწოდებულია ელექტროკარდიოგრაფების კიდურებიდან და სხეულის ზედაპირიდან გამოყვანის სხვადასხვა წესი. ყველაზე უფრო მეტად მიღებულია სამი სტანდარტული გამოყვანა კიდურებიდან (სურ. 17), რომელთა დროს ელექტროდები თავსდება შემდეგნაირად: I განხრა: მარჯვენა ხელი — მარცხენა ხელი, II განხრა: მარჯვენა ხელი — მარცხენა ფეხი, III განხრა: მარცხენა ხელი — მარცხენა ფეხი.

ელექტროკარდიოგრაფის გულმკერდიდან გამოყვანისას მიზანშეწონილია ერთი ელექტროდის მოთავსება მე-18 სურათზე მოცემული ექვსი წერტილიდან ერთ რომელიმე მათგანზე. მეორე ელექტროდი თავსდება მარჯვენა ხელზე ან სამი ერთად შეერთებული ელექტროდი ორივე ხელზე და მარცხენა ფეხზე. უკანასკნელ შემთხვევაში ელექტროკარდიოგრაფის ფორმა განისაზღვრება გულმკერდის ელექტროდის ფარგალში მიმდინარე ელექტრული ცვლილებებით. სამ კიდურზე მოთავსებული გაერთიანებული ელექტროდი ინდიფერენტულია ანუ „ნულოვანი“, რადგან მისი პოტენციალი არ ცვალავს გულის მთელი ციკლის დროს. ეილსონის მიერ მოწოდებულ ელექტროკარდიოგრაფების ასეთ გამოყვანას, უნიპოლარული ანუ ერთპოლუსიანი ეწოდება. ამ განხრებს აღნიშნავენ ლათინური ასოთი V (V_1 , V_2 და ა. შ.).

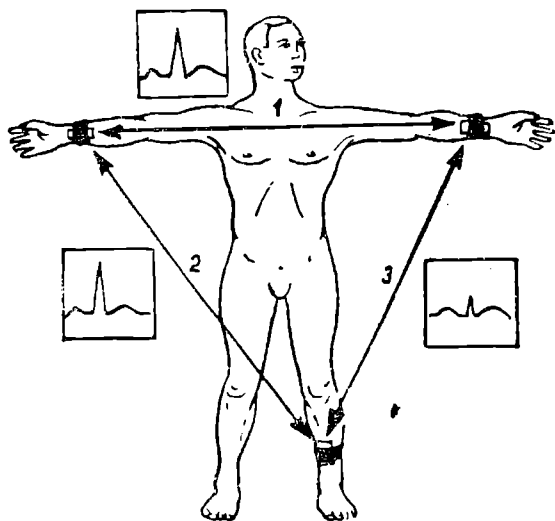
სტანდარტულ განხრებში მიღებული ადამიანის ნორმალური ელექტროკარდიოგრაფები გადმოცემულია მე-19 სურათზე.

გულის თითოეული ციკლის ელექტროკარდიოგრაფაში არჩევენ P, Q, R,



სურ. 16. ელექტროკარდიოგრაფის რადიოგადამცემი, რომელიც დამაგრებულია ადამიანის თავზე მოთავსებულ ჩაფხუტზე.

S და T კბილებს. P კბილი წინაგულების აგზნებას ასახავს. ელექტროკარდიოგრაფიის ეს კბილი მარჯვენა და მარცხენა წინაგულების აგზნებისას წარმოქმნილ ელექტრულ პოტენციალთა ალგებრულ ჯამს წარმოადგენს. QRST კომპლექსი პარკუჭების აგზნებით განპირობებულ ელექტრულ მოვლენებს ასახავს. ამასთან Q, R, S კბილები პარკუჭების აგზნების დასაწყისს ასახავენ, T კბილი კი



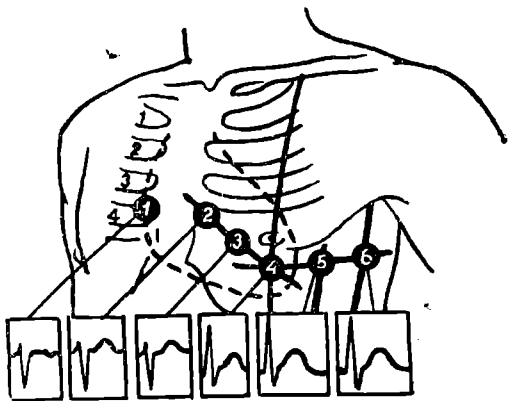
სურ. 17. ელექტროდების მოთავსების სქემა ელექტროკარდიოგრაფიის სტანდარტულ განზრებში გამოყენის დროს და ამ განზრებში მიღებული მრუდები.

კი ორივე პარკუჭის ზედაპირისა და ფუძის აგზნებით. S კბილის დასასრულს ორივე პარკუჭი მთლიანად მოცულია აგზნებით და პოტენციალთა სხვაობა გულის პარკუჭის სხვადასხვა ფარგალს შორის არ არსებობს. ყველაზე ნაკლებად ნათელია T კბილის წარმოქმნა. მკვლევართა უმრავლესობის აზრით ეს კბილი დაკავშირებულია რეპოლარიზაციის უკანასკნელ სტადიასთან. ე. ი. პარკუჭების აგზნების შეწყვეტასთან, რაც არაერთდროულად ხდება პარკუჭების სხვადასხვა ნაწილში. ეს კბილი ელექტროკარდიოგრაფიის ყველაზე ცვალებადი ნაწილია.

ვ. ფ. ზელენინმა დაადგინა, რომ Q, R და S კბილები მარჯვენა და მარცხენა გულის ორ ურთიერთსაწინააღმდეგოდ მიმართულ ელექტროკარდიოგრაფიათა ალგებრულ ჯამს წარმოადგენენ. ეს მოსაზრება შემდეგში დადასტურებული იყო ჰისის კონის ერთ-ერთი ფეხის გადაჭრის ცლით. ასეთი გადაჭრის შემდეგ აგზნების პირდაპირი გადაცემა შესაფერის პარკუჭზე წყდება

მის დასასრულს. P კბილის დასაწყისსა და Q კბილის დასაწყისს შორის ინტერვალი დროა, რომელიც საჭიროა აგზნების გატარებისათვის წინაგულიდან პარკუჭამდე (სურ. 19).

პარკუჭების მოქმედების დენების რთულ მრუდეს ზოგიერთი ავტორი ხსნის იმით, რომ აგზნება ერთბაშად არ მოიცავს პარკუჭებს. Q, R, S და T კბილების ბუნება ჯერ გაურკვეველია. ვარაუდობენ, რომ Q კბილი განპირობებულია პარკუჭების შიგნითა ზედაპირის, მარჯვენა დვრილისებრი კუნთისა და გულის მწვერვალის აგზნებით, R კბილი



სურ. 18. ელექტროკარდიოგრაფიის გულმკერდის განზრახში გამოყენებათა სქემა და ამ დროს მიღებული მრუდები.

და აგზნება ამ პარკუჭს შემოვლის გზით, დავეიანებით აღწევს. ამის გამო ელექტროკარდიო-გრამის ფორმა მკვეთრად ირღვევა. ასე, პისის კონის მარცხენა ფეხის გადაჭრის შემდეგ ელექტროკარდიოგრამაზე ჯერ მარჯვენა და შემდეგ კი მარცხენა პარკუჭის აგზნება აისახება.

მარცხენა პარკუჭის ჰიპერტროფიის დროს, აგზნება ვრცელდება მის ზედაპირზე ერთგვა-რი დაყოვნებით, მარჯვენა პარკუჭში აგზნების გატარებასთან შედარებით. ამ შემთხვევებში მიღებულ ელექტროკარდიოგრამას ეწოდება მარცხენა გრამა. მარჯვენა პარკუჭის ჰიპერტროფიის შემთხვევაში აღინიშნება ელექტროკარდიოგრამის საწინააღმდეგო ცვლილებები, რომელთაც მარჯვენა გრამას უწოდებენ.

პარკუჭების ელექტრული სისტოლის საერთო ხანგრძლივობა, ე. ი. Q—T ინტერვალი თითქმის თანხედება მექანიკური სისტოლის ხანგრძლივობას (მექა-ნიკური სისტოლა იწყება უფრო მოგვიანებით, ვიდრე ელექტრული).

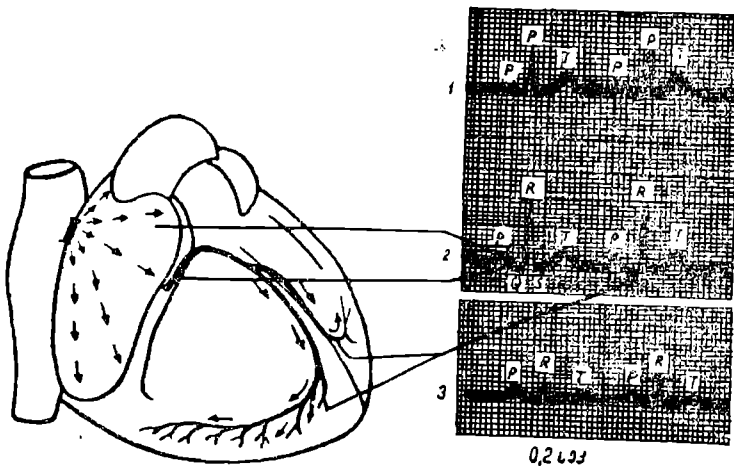
ელექტრული სისტოლის ხანგრძლივობა (S) დამოკიდებულია გულის მოქმედების სიხში-რეზე, ე. ი. გულის ციკლის ხანგრძლივობაზე (C): უკანასკნელი აღვილად განისაზღვრება ორ R კბილს შორის ინტერვალთ. ამ დამოკიდებულების მათემატიკური გამოსახულებისათვის მიღებულია ფორმულები:

$$S = 8,22 \sqrt{C} \quad (\text{ფრანკის ფორმულა})$$

(C-წამის მეასედებით)

$$S = 0,37 \sqrt{C} \quad (\text{ბაზეტის ფორმულა})$$

(C-წამებში)



ნურ. 19. ელექტროკარდიოგრამები სამ სტანდარტულ განხრაში და სქემა, რომელიც გვიჩვენებს კავშირს გულში აგზნების გავრცელებასა და ელექტროკარდიოგრამის ზოგიერთ კბილს შორის (ბარდის მიხედვით).

ელექტროკარდიოგრაფია საშუალებას გვაძლევს ღრმად ჩავწვდეთ გულში აგზნების გატარების დარღვევის უნატიფეს მექანიზმს და წარმოადგენს კლინიკური გამოკვლევის შეუნიაცვლებელ მეთოდს. ასე, მაგალითად, თუ ელექტროკარდიოგრამაზე გავზომავთ კბილებს შორის არსებულ დროის მონაცემს, ჩვენ შეგვიძლია დავასკვნათ, ტარდება თუ არა აგზნება ნორმალური სიჩქარით. ნორმალურად R და Q კბილებს შორის ეს დრო შეადგენს 0,12—0,18 წამს, ხოლო QRS — კბილების საერთო ხანგრძლივობა კი 0,06—0,9 წამს უდრის.

გულში აგზნების გატარების დარღვევა. ბლოკადები. წინაგულებისა და პარკუჭების შეკუმშვათა წესიერი კოორდინაციის მოშლა გულში ხდება აგზნების გატარების გაუარესებისას. გაუარესების პირველ ხარისხს აგზნების გატარების დაყოვნება წარმოადგენს. ამ შემთხვევაში პარკუჭების შეკუმშვის რიტმი არ იცვლება, მაგრამ ელექტროკარდიოგრამაზე აღინიშ-

ნება P და Q კბილებს შორის ინტერვალის გაზრდა, ე. ი. წინაგულებიდან პარკუტებში იმ-
პულსების გატარების დრო დიდდება.

აგზნების გატარების დარღვევის მეორე ხარისხის დროს წინაგულებიდან წამოსული
ზოგიერთი იმპულსი არ აღწევს პარკუტს. ამ შემთხვევაში დროდადრო, მაგალითად, გულის
7—10 ცემის შემდეგ პარკუტის ერთი შეკუმშვა ამო-
ვარდება; ელექტროკარდიოგრაფიაზე, ამ შემთხვევაში
ზოგიერთ P კბილს არ ახლავს QRST კომპლექსი.

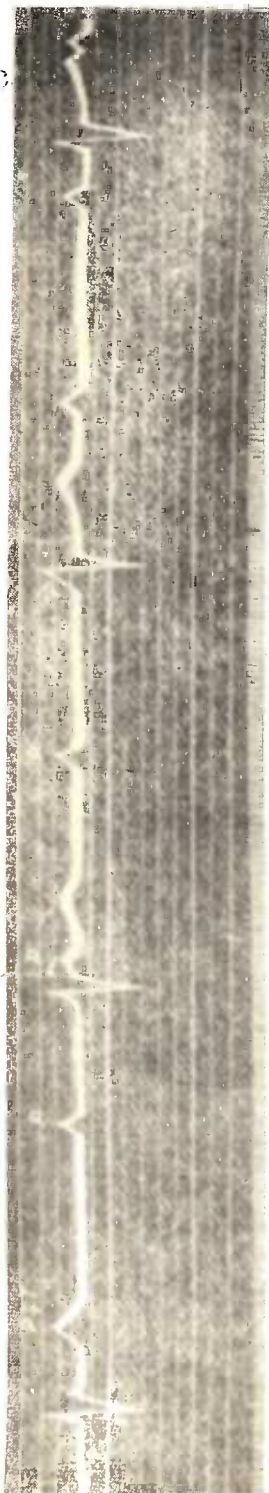
აგზნების გატარების უფრო ძლიერი გაუარესები-
სას წინაგულებისა და პარკუტების შეკუმშვათა შეფარ-
დება კიდევ უფრო იცვლება და შეიძლება მიაღწიოს
ისეთ ხარისხს, რომ წინაგულების ორი აგზნებიდან
მხოლოდ ერთმა მიაღწიოს პარკუტს. ამ შემთხვევაში
ელექტროკარდიოგრაფიაზე ეხედავთ, რომ ორი P კბი-
ლიდან მხოლოდ ერთს ახლავს QRST კომპლექსი.
აგზნების გატარების შემდგომი გაუარესებისას წინა-
გულებისა და პარკუტების შეკუმშვათა შეფარდება
შეიძლება მიაღწიოს 3 : 1, 4 : 1 და მეტსაც. წინაგუ-
ლებიდან პარკუტებში აგზნების გატარების აღნიშნულ
დარღვევებს არასრული ატრიოვენტრიკულური
ბლოკადა ეწოდება. წინაგულებიდან
პარკუტებში აგზნების გატარების სრულ მოშლას
სრული ატრიოვენტრიკულური ბლოკადა ეწოდება.
ამასთანავე პარკუტები იკუმშებიან საკუთარი ავტომა-
ტიის ხარჯზე, რაც ელვინდება წინაგულებისა და პარ-
კუტების რიტმის სრულ შეუსატყვისობაში, მათ სრულ
დისოციატიაში. ამ შემთხვევაში წინაგულები იკუმშება
ჩვეულებრივი რიტმით, პარკუტები კი თავისი ნაკლე-
ბი ავტომატიის გამო გაცილებით უფრო იშვიათად.
P კბილებს ელექტროკარდიოგრაფიაზე არ უკავიათ ერ-
თი რაიმე გარკვეული მდებარეობა პარკუტის QRST
კომპლექსის მიმართ, და შეიძლება სხვადასხვა მო-
მენტში დაემთხვან პარკუტის კომპლექსს. პარ-
კუტის კომპლექსის ფორმა ამასთან მკვეთრად შეცვ-
ლილია (სურ. 20).

გულის ბლოკადების მიზეზი შეიძლება იყოს ატრიო-
ვენტრიკულური კვანძისა და პისის კონის სხვადასხვა
პათოლოგიური მდგომარეობა, მაგალითად, მისი კვე-
ბის მოშლა გვირგვინოვან სისხლძარღვთა სკლეროზის
დროს, ანთებადი კერები (მაგალითად, რევმატიზმის
შედეგად) და ა. შ.

ექსპერიმენტულად გულის ბლოკადის მიღება შე-
საძლებელია გამტარებელ სისტემაზე დაწოლით ატრიო-
ვენტრიკულური ღარის მიდამოში, ლიგატურის და-
დების გზით. ზოგჯერ აგზნების გატარების დარღვევა
ხდება არა მთელ პისის კონაში, არამედ მის მხოლოდ
ერთ-ერთ ფეხში (ფეხის ბლოკადა). ამ შემთხვევაში
აგზნება ერთ პარკუტს უფრო ადრე აღწევს, ვიდრე
მეორეს და ამის გამო მისი შეკუმშვა უსწრებს მეორე
პარკუტის შეკუმშვას.

გულის მოკმედების რიტმის ცვლილე-
ბები. ელექტროკარდიოგრაფია იძლევა გუ-
ლის რიტმის ცვლილებების დეტალუ-
რი გაანალიზების შესაძლებლობას. ნორ-
მაში გულის შეკუმშვათა სიხშირე, ჩვეუ-
ლებრივ, საშუალოდ მერყეობს 60—80 შო-

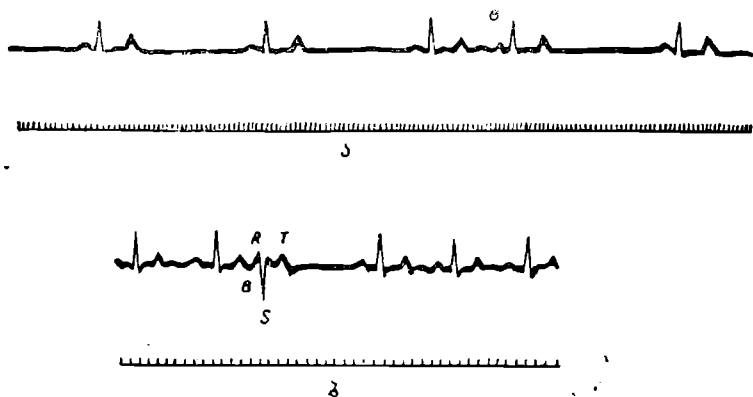
სურ. 20. ელექტროკარდიოგრაფია სრული ატრიოვენტრიკულური ბლოკადის დროს (არ არსებობს
კავშირი დროშა წინაგულების P კბილებსა და პარკუტების QRST კომპლექსებს შორის).



რის წუთში. მაგრამ არაიშვიათად აღდგოლი აქვს უფრო იშვიათ რიტმს — ბ რ ა დ ი კ ა რ დ ი ა ს. როდესაც გულის შეკუმშვათა სიხშირე 40—60 უდრის წუთში, და უფრო ხშირ რიტმს, ტ ა ქ ი კ ა რ დ ი ა ს, როდესაც გულის შეკუმშვათა სიხშირე 90 — 100 აღემატება და აღწევს 150 და მეტს წუთში. ბრადიკარდია ხშირად აღენიშნებათ სპორტსმენებს მოსვენების დროს, ტაქიკარდიას კი ადგილი აქვს ინტენსიური კუნთური მუშაობისა და ემოციურ მდგომარეობათა დროს.

გულის შეკუმშვათა რიტმი ჩვეულებრივ წესიერია, ე. ი. ცალკეულ სისტოლათა შორის ტოლი ინტერვალებია, გარდა იმ შემთხვევებისა, როდესაც გულის მუშაობის სიხშირე იცვლება, ე. ი. ერთი რიტმიდან მეორეზე გადასვლისას: მაგალითად. გულის მოქმედების აჩქარების ან შენელების შემთხვევაში. მაგრამ ახალგაზრდებს აღენიშნებათ გულის მოქმედების რეგულარული ცვლილება სუნთქვასთან დაკავშირებით. ეს მოვლენა ატარებს სუნთქვითი არიტმიის სახელწოდებას და იმაში მდგომარეობს, რომ თითოეული ამოსუნთქვის დასასრულს და მის მომდევნო შესუნთქვის დასაწყისში გულის შეკუმშვათა რიტმი ნელდება. რიტმის ამ ცვლილებების მექანიზმს ქვემოთ განვიხილავთ.

პათოლოგიაში გვხვდება გულის მუშაობის რიტმის დარღვევები, როცა წესიერი რიტმი ეპიზოდურად ან რეგულარულად ირღვევა რიგგარეშე სისტოლით, რომელსაც ექსტრასისტოლა ეწოდება.



სურ. 21. წინაგულის (ა) და პარკუჭის (ბ) ექსტრასისტოლები

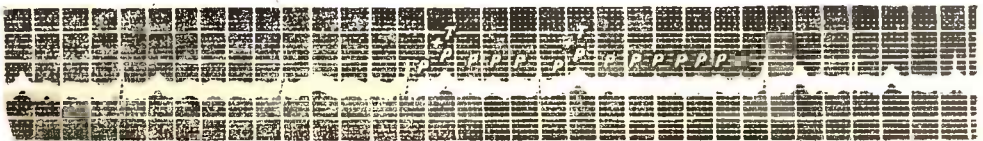
ექსტრასისტოლები. ექსტრასისტოლების წარმოქმნა და აგზნების დამატებითი კერის მდებარეობის დადგენა შესაძლებელია ელექტროკარდიოგრამის მიხედვით. კერძოდ, პარკუჭის QRS კომპლექსის ფორმის მიხედვით ელექტროკარდიოგრამაზე შეიძლება დადგინდეს ექსტრასისტოლის დროს აგზნება სინოატრიალურ ან ატრიოვენტრიკულურ კვანძში წარმოიქმნება, თუ მარცხენა ან მარჯვენა პარკუჭის პურკინეს უჭრედებში.

თუ სინოატრიალურ კვანძში რიგგარეშე წარმოიქმნება აგზნება (ექსპერიმენტში იგი შეიძლება გამოიწვიოს კვანძის ფარგლის ერთხელობრივი ელექტრული გაღიზიანებით) იმ მომენტში, როდესაც ჩვეულებრივი პერიოდი დამთავრებულია, მაგრამ მორიგი ავტომატური იმპულსი ჯერ არ წარმოქმნილა, იწყება გულის ნაადრევი შეკუმშვა — სინუსის ექსტრასისტოლა (სურ. 21). ასეთი ექსტრასისტოლის მომდევნო პაუზა იმავე ხანგრძლივობისაა, როგორც ჩვეულებრივი პაუზა.

თუ დამატებითი აგზნება წარმოიქმნება მარჯვენა ან მარცხენა პარკუჭის რიტმის წამყვანში, ასეთი აგზნება სინოატრიალური კვანძის ავტომატიაზე გავლენას არ ახდენს, რადგან იგი მასზე არ მოქმედებს და ეს კვანძი დროულად აგზნების თავის მორიგ იმპულსს. მაგრამ ეს მორიგი იმპულსი პარკუჭს მიაღწევს მაშინ, როდესაც ექსტრასისტოლის შემდეგ პარკუჭი ჯერ

კიდევ რეფრაქტერულ მდგომარეობაში იმყოფება; ამიტომ პარკუტი წინაგულიდან მოსულ მორიგ იმპულსს არ უპასუხებს. ამის შემდეგ პარკუტის რეფრაქტერული პერიოდი მთავრდება და მას კვლავ შეუძლია გაღიზიანებაზე პასუხის გაცემა, მაგრამ სანამ სინუსიდან მეორე მორიგი იმპულსი მოვიდოდეს, გაღის გარკვეული დრო. ამრიგად, თვით პარკუტის უშუალო გაღიზიანებით გამოწვეული ექსტრასისტოლა (პარკუტის ექსტრასისტოლა) იწვევს პარკუტის ხანგრძლივ, ევრეთწოდებულ კომპენსაციურ პაუზას წინაგულების მუშაობის რიტმის შეუცვლელად (სურ. 21).

ექსტრასისტოლების წარმოქმნა ატრიოვენტრიკულური კვანძის რიგგარეშე აგზნების დროსაც შეიძლება. ამასთან პარკუტის ელექტროკარდიოგრაფიული QRST კომპლექსი ნორმალური ფორმისაა, წინაგულის კბილი P კი ან ჩვეულებრივის საწინააღმდეგო მიმართულებისა (მრუდზე იგი მიემართება ქვევით და არა ზევით), ან შერწყმულია R კბილთან, ან ჩნდება R კბილის შემდეგ. P კბილის ესათვის შეცვლა დამოკიდებულია იმაზე, თუ ატრიოვენტრიკულური კვანძის რომელ ნაწილში წარმოიქმნება აგზნება. საქმე იმაშია, რომ აგზნება ამ კვანძიდან როგორც პარკუტებისაკენ, ისე წინაგულებისაკენ ერცელება. თუ იგი წარმოიქმნება კვანძის ზედა ნაწილში, მაშინ წინაგულების აგზნება უფრო ადრე წარმოიქმნება და P კბილი წინ უსწრებს QRS კომპლექსს. აგზნება წარმოიქმნილი კვანძის ქვემო ნაწილში უფრო ადრე მიადგენს პარკუტებისკენს, ვიდრე წინაგულებს და ამიტომ QRS კომპლექსი წინ უსწრებს P კბილს. თუ აგზნება ატრიოვენტრიკულური კვანძის შუა ნაწილში წარმოიქმნება, იგი ერთდროულად აღწევს პარკუტებს და წინაგულებს; P და QRS კბილები შეირწყმება.



სურ. 22. წინაგულების თრთოლვა პარკუტების არიტმიასთან ერთად (მოცემიმიე არიტმია).

ადამიანს ექსტრასისტოლები შეიძლება გამოაჩნდეს გაღიზიანების კერების **ახლებობის** გამო თვით მოიკარდიუმში, წინაგულებისა ან პარკუტების რიტმის წამყვანებში. ექსტრასისტოლის წარმოქმნას შეიძლება ხელი შეუწყონ ცენტრალური ნერვული სისტემიდან გულში მოსულმა იმპულსებმა.

გულის თრთოლვა და ციმციმი. ზოგიერთ პათოლოგიურ შემთხვევაში შეიძლება დაეკვირდეთ გულის თავისებურ მდგომარეობას, რომელსაც **თრთოლვა და ციმციმი (ფიბრილაცია)** ეწოდება.

თრთოლვისა და ციმციმის შემთხვევაში ადგილი აქვს წინაგულების ან პარკუტების კუნთური ბოკოების სწრაფ და ასინქრონულ შეკუმშვას, რომელიც აღწევს 400 წუთში (თრთოლის დროს) და 600 წუთში (ციმციმის დროს). შეკუმშვათა ამ სახის მთავარ დამახასიათებელ ნიშანს წარმოადგენს გულის მოცემული ნაწილის ცალკეულ კუნთოვან ბოკოთა შეკუმშვების არეირთდროულობა, მაშინ როდესაც ჩვეულებრივად წინაგული ან პარკუტი იკუმშება მთლიანად. ცხადია, რომ კუნთების ასეთი შეკუმშვის შემთხვევაში წინაგული ან პარკუტი სისხლძარღვებში სისხლის გადანაცვლების ფუნქციას ვერ ასრულებს. პარკუტის თრთოლვა სასიკვდილოა, თუ არ იქნება მიღებული ზომები ფიბრილაციის შესაწყვეტად (ყველაზე ეფექტურად სპობს პარკუტების თრთოლვას ძლიერი, რამდენიმე კილოვოლტის ძალის მქონე ელექტრული დენი, რომელიც პარკუტის ყველა კუნთოვანი ბოკოს ერთდროულ აგზნებას იწვევს, რის შემდეგაც მათი სინქრონული შეკუმშვები აღდგება). წინაგულების თრთოლვამ შეიძლება დიღხანს გასტანოს სიცოცხლისათვის საფრთხის გარეშე; პარკუტები ამ დროს იკუმშებიან არათანაბარ რიტმში (მოცემიმიე არიტმია), რადგან აქ არა ყოველი იმპულსი გადაღის წინაგულებიდან პარკუტებისაკენ (სურ. 22).

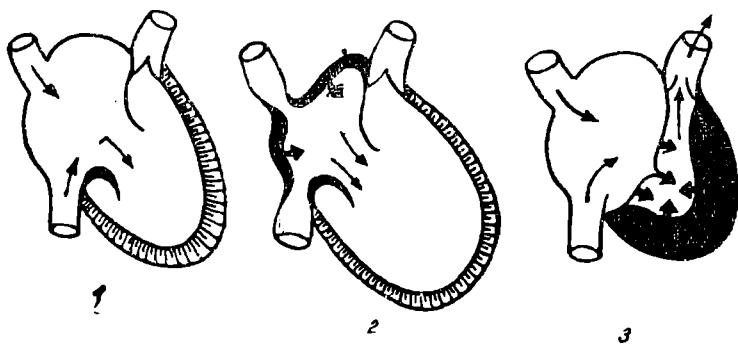
გულის შეკუმშვათა ღინაფიკა

წინაგულები ასრულებენ რეზერვუარის როლს, რომელიც პარკუტების სისტოლის დროს კრებს ვენებიდან მოსულ სისხლს და რომლიდანაც დიას-

ტოლის დროს სისხლი გადადის პარკუჭებში. პარკუჭები ასრულებენ ტუმბოს როლს; ისინი შედარებით დიდი წნევის ქვეშ დაჭირხნიან სისხლს არტერიულ სისტემაში.

სისხლის მოძრაობა გულში და სარქველოვანი აპარატის მნიშვნელობა. ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში სისხლის ნაკადი მოძრაობს მხოლოდ ერთი მიმართულებით — წინაგულებიდან პარკუჭებში და პარკუჭებიდან არტერიულ სისტემაში (სურ. 23).

წინაგულებიდან პარკუჭებში სისხლის ერთმხრივი დინება და მისი დაუბრუნებლობა ღრუ და ფილტვის ვენებში წინაგულების სისტოლის დროს იმითაა განპირობებული, რომ პირველად იკუმშება წინაგულების კუნთოვანი კონეები, რომლებიც რგოლურად, სფინქტერის მსგავსად გარს ეხვევიან ვენების ხვრელებს. ამიტომ წინაგულების შეკუმშვის დასაწყისში ვენების ხვრელები ვიწროვდებიან და სისხლს არ შეუძლია ვენებში დაბრუნება. ვინაიდან წინაგულების სისტოლის დროს პარკუჭები მოდუნებულია და მათში წნევა ნაკლებია, ვიდრე წინაგულეებში, ამიტომ სისხლი პარკუჭებში გადადის (სურ. 23,2).



სურ. 23. გულის მოცულობის ცვლილება გულის ციკლის სხვადასხვა ფაზაში (ლუიზადას მიხედვით).

- 1 — წინაგულებისა და პარკუჭების დისტოლა (პარკუჭების გაღების ფაზა);
- 2 — წინაგულების სისტოლა; 3 — პარკუჭებიდან სისხლის განდენის ფაზა.

სისხლის ერთი მიმართულებით დინება პარკუჭებიდან მსხვილ არტერიულ ძარღვებში განპირობებულია სარქველების არსებობით: ატრიოვენტრიკულური და სარქველები. რომლებიც აცალკევებენ წინაგულებს პარკუჭებისაგან და ნამკლესებურებს. რომლებიც აცალკევებენ მარჯვენა პარკუჭს ფილტვის არტერიისაგან და მარცხენას აორტისაგან. სარქველების დახურვა და გაღება დამოკიდებულია მათი ორივე მხარის სისხლის წნევის სიდიდეზე.

ატრიოვენტრიკულური სარქველები — სამკარედი მარჯვენა და ორკარედი ანუ მიტრალური მარცხენა გულში, ხელს უშლიან სისხლის დაბრუნებას შეკუმშული პარკუჭებიდან წინაგულეებში. პარკუჭების დისტოლის დროს აღნიშნული სარქველები ღიაა, რადგან წნევა პარკუჭებში ნაკლებია, ვიდრე წინაგულეებში. პარკუჭების შეკუმშვისას, როდესაც მათ ღრუებში სისხლის წნევა მატულობს, სარქველების ფრთები ამოტივტივდებიან და ისე მჭიდროდ ეხებიან ერთმანეთს, რომ სრულიად თიშავენ წინაგულეებისა და პარკუჭების ღრუებს ერთმანეთისაგან (სურ. 23, 3). ატრიოვენტრიკულურ სარქველებს თავის კიდე-

ებზე აქვთ მყესოვანი სიმები, რომელნიც თავისი მეორე ბოლოთი უმაგრდებიან პარკუჭის კედლის შიგნით მოთავსებულ დვრილისებრ კუნთებს. ეს დვრილისებრი კუნთები უკვე პარკუჭების შეკუმშვის დასაწყისშივე იწყებენ შეკუმშვას. დაჭიმდვენ სარქველების კიდეებზე მიმაგრებულ მყესოვან სიმებს. ამრიგად, მყესოვანი სიმები სარქველებს წინაგულებისაყენ შემობრუნების საშუალებას არ აღუწევინებენ. მყესოვანი სიმების დაძაბვა აუცილებელია, რადგან პარკუჭის სისტოლის დროს მისი სიგრძე იკვეთი (ატრიოვენტრიკულური ძგიდიდან მწვერვალამდე) კლებულობს.

ნამგლისებრი სარქველები — აორტალური მარცხენა გულ-ში და პულმონალური მარჯვენაში — ეწინააღმდეგებიან სისხლის დაბრუნებას პარკუჭებში აორტიდან და ფილტვის არტერიიდან. პარკუჭების სისტოლის დროს, როდესაც მათში სისხლის წნევა ხდება უფრო მეტი. ვიდრე არტერიულ სისტემაში, ნამგლისებრი სარქველები იღება. როდესაც პარკუჭები გადაისვრიან სისხლს მსხვილ არტერიებში, ღუნდებიან და სისხლის წნევა პარკუჭებში უფრო დაბალი ხდება, ვიდრე აორტაში და ფილტვის არტერიაში. მაშინ სისხლი, მისი წრაფვის რა დაბალი წნევის ადგილისაყენ, ნამგლისებრ სარქველებს სწრაფად ხურავს (სურ. 23, 1).

სისხლის წნევა გულის ღრუებში და გულის ციკლის ფაზები. ვინაიდან სისხლის მოძრაობა გულის ღრუებში, ისევე როგორც სისხლის მიმოქცევის მთელ სისტემაში, განპირობებულია სისხლის მოძრაობის მთელ მანძილზე წნევითა სხვაობით. საჭიროა განვიხილოთ, როგორ ცვალებადობს წნევა წინაგულებსა და პარკუჭებში სისტოლისა და დიასტოლის დროს.

გულის ღრუებში. აგრეთვე აორტასა და ფილტვის არტერიაში წნევის გაზომვის პირველი ექსპერიმენტი 1861 წელს ჩაატარეს შოვომ და მარეიმ მსხვილ ცხოველებზე (ცხენებზე და ძაღლებზე). ამ მიზნით მათ შეკუთვლათ საულლე ენაში წვრილი ლითონის მილი — ზონდი. რომელიც გაივლიდა ჯერ ღრუ ენაში. შემდეგ კი მარჯვენა წინაგულში. მარჯვენა პარკუჭში ან ფილტვის არტერიაში, ზონდს უერთებდნენ წნევის სარეგისტრაციო ხელსაწყოს. კულის მარცხენა ნაწილში წნევის რხევის განსაზღვრის მიზნით, ზონდი შეუკუთვლათ მარცხენა პარკუჭში, მარცხენა სიძლი არტერიისა და აორტის რკალის გზით.

უკანასკნელ წლებში გულის შიგნითა წნევის გაზომვას ადამიანებზედაც აწარმოებენ გულის ზოგიერთი დაავადების დროს, თუ ეს გაზომვა საჭიროა დიაგნოსტიკისათვის, ე. ი. დაავადების ხასიათის გამოსაკვლევად. ამისათვის მხრის ვენის ცენტრალურ ბოლოში შეყავთ წვრილი ელასტიკური ღრუ ზონდი — კატეტერი და გაატარებენ ღრუ ვენის მიმართულებით მარჯვენა წინაგულამდე. პარკუჭამდე ან ფილტვის არტერიამდე. (სურ. 24). აორტაში ან მარცხენა პარკუჭში ზონდი შეყავთ მხრის არტერიის გზით. გულის ღრუებსა და მსხვილ სისხლძარღვებში წნევის გაზომვას აგრეთვე აწარმოებენ პუნქციის საშუალებით, ე. ი. გაჩხვლენ გულ-ნერვს და ნემა შეყავთ ერთ-ერთ წინაგულში, ან ერთ-ერთ პარკუჭში, აორტაში ან ფილტვის არტერიაში. გულის ღრუში, ან მსხვილ სისხლძარღვებში შეყვანილ ღრუ ზონდს ან ნემსს, რომელიც ავსებულია სისხლის შედედების საწინააღმდეგო ხსნარით, უერთებენ მგრძნობიარე და უინერტო ელექტრულ მანომეტრს და ამ გზით აწარმოებენ წნევის რხევით რეგისტრაციას.

წნევის რხევები წინაგულებში შედარებით უმნიშვნელოა. სისტოლის დროს იგი ვერცხლისწყლის სვ. 5—8 მმ ტოლია. წინაგულების დიასტოლის დროს მათი წნევა ეცემა 0 მმ-მდე, შემდეგ პარკუჭების სისტოლის შუა მომენტიდან თანდათან მატულობს, ვენებიდან მოსული სისხლით წინაგულების გავ-

სების გამო (სურ. 25). პარკუჭების სისტოლის დამთავრებისა და ატრიოვენტრიკულური-სარქველების გაღების შემდეგ წნევა წინაგულეში კვლავ ეცემა. რადგან მათში მოთავსებული სისხლი თავისუფლად გადადის პარკუჭებში. პარკუჭების სისტოლის დაწყების 0,1 წამით ადრე იწყება წინაგულეების სისტოლა, რის შედეგადაც პარკუჭები ღებულობენ სისხლის დამატებით ულუფას. მაგრამ ამ დამატებით გავსებას დიდი მნიშვნელობა არა აქვს, რადგან პარკუჭის სისხლის უდიდესი ნაწილი უკვე შემოსულია მისი დიასტოლის პირველ პერიოდში.

წნევის დონე წინაგულეში მათი დიასტოლის დროს დამოკიდებულია სუნთქვის ფაზაზე. შესუნთქვისას წნევა წინაგულეში მათი დიასტოლის დასაწყისში ხდება უარყოფითი, ე. ი. ატმოსფერულზე ნაკლები. წნევის ამ დაცემის მიზეზი იმაშია, რომ გულმკერდის ღრუში შესუნთქვისას უარყოფითი წნევა იზრდება. შესუნთქვისას, წინაგულეებში წნევის დაცემის გამო, მატულობს მათთან ენებიდან მისული სისხლის ნაკადი. ამოსუნთქვისას უარყოფითი წნევა გულმკერდის ღრუში კლებულობს და წნევა წინაგულეებში მათი დიასტოლის დასაწყისში უახლოვდება 0 მმ.

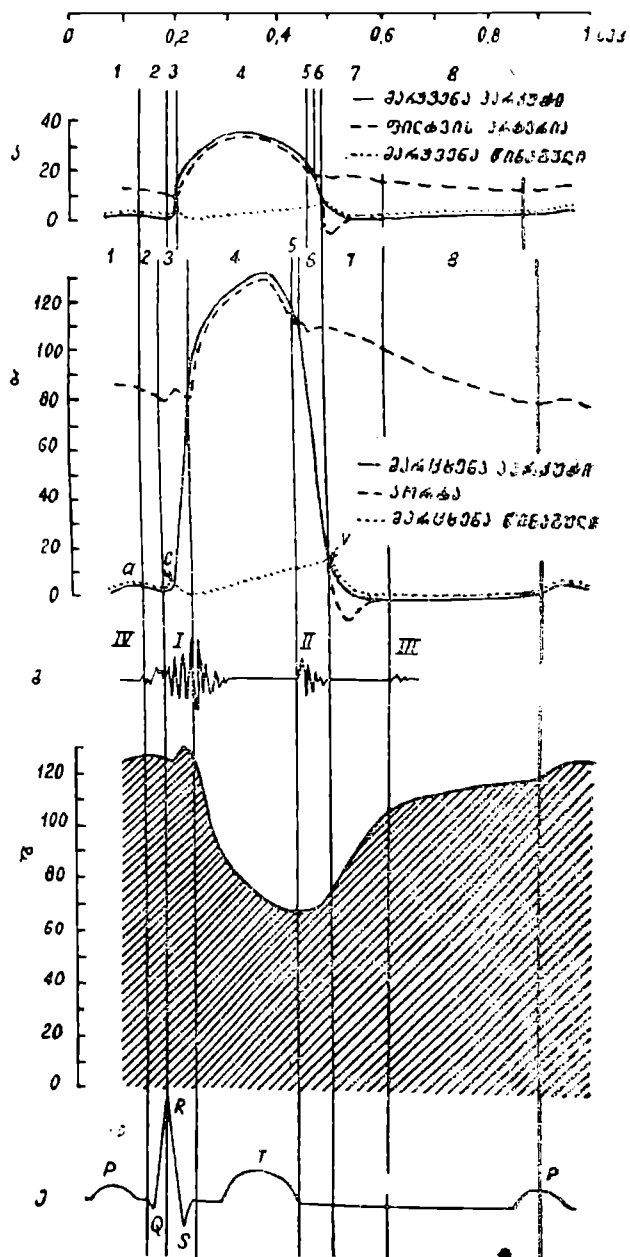
წინაგულეების სისტოლის დამთავრების შემდეგ იწყება პარკუჭების სისტოლა. შეკუმშვის ტალღა, რომელიც თანდათან ვრცელდება მიოკარდიუმზე. ერთდროულად არ მოიცავს პარკუჭების მთელ მუსკულატურას; კუნთოვან ბოჭკოთა ნაწილი იკუმშება, რის გამოც მეორე შეუკუმშველი ნაწილი გაიწელება. ამიტომ პარკუჭების ფორმა იცვლება, მაგრამ წნევა მათში არ შეიცვლება. პარკუჭების სისტოლის ამ პერიოდს, როდესაც ხდება აგზნებისა და შეკუმშვის ტალღის გავრცელება მიოკარდიუმზე, ასინქრონული შეკუმშვის ფაზა ანუ პარკუჭების ფორმის შეცვლის პერიოდი ეწოდება. იგი გრძელდება 0,05 წამს. მას შემდეგ, როცა აგზნება ყველა კუნთოვან ბოჭკოს მოიცავს, სისხლის წნევა პარკუჭების ღრუებში მატებას იწყებს, რაც იწვევს ატრიოვენტრიკულური სარქველების დახურვას. ამ დროს ნამგლისებური სარქველებიც დახურულია. რადგან წნევა პარკუჭებში ჯერ კიდევ ნაკლებია აორტასა და ფილტვის არტერიაში არსებულ წნევაზე, ამიტომ მცირე დროის — 0,03 წამის განმავლობაში პარკუჭების მუსკულატურა იძაბება, მაგრამ მათი მოცულობა არ მცირდება (პარკუჭებში მყოფი სისხლი, სხვა სითხეების მსგავსად, პრაქტიკულად შეუკუმშვია), სანამ წნევა პარკუჭებში არ გადააჭარბებს აორტისა და ფილტვის არტერიის წნევას და სისხლის დაწოლის გავლენით არ გაიღება ნამგლისებრი სარქველები. დახურული სარქველების დროს შეკუმშვის პერიოდს ეწოდება იზომეტრული შეკუმშვის ფაზა (იზომეტრული ეწოდება კუნთის ისეთ შეკუმშვას, რომლის დროსაც კუნთური ბოჭკოები იძაბება, მაგრამ არ მოკლდება). ასინქრონული და იზომეტრული შეკუმშვის ფაზებს ერთად პარკუჭის დაძაბვის პერიოდს უწოდებენ (სურ. 25. 2. 3).

როდესაც იზომეტრული შეკუმშვის შედეგად წნევა პარკუჭებში გადააჭარბებს წნევას აორტასა და ფილტვის არტერიაში, აორტისა და ფილტვის არტერიის სარქველები გაიხსნება, იწყება პარკუჭებიდან სისხლის განდევნის ფაზა და სისხლი პარკუჭებიდან გადადის აორტასა და ფილტვის არტერიაში (სურ. 25, 4).

აღამიანში სისხლის განდევნა, სხვანაირად რომ ვთქვათ, სისტოლური გამომოტყორცნა აორტაში, ე. ი. სისხლის მიმოქცევის დიდ წრეში, იწყება მაშინ, როდესაც წნევა მარცხენა პარკუჭში აღწევს ვერცხლისწყლის სვ. 65—75

მმ, ხოლო სისხლის განდევნა ფილტვის არტერიაში, ე. ი. სისხლის მიმოქცევის მცირე წრეში იწყება მაშინ, როდესაც სისხლის წნევა მარჯვენა პარკუჭში მი-
აღწევს ვერცხლისწყლის სვ. 5—12 მმ.

განდევნის ფაზის პირველ მომენტში სისხლის წნევა პარკუჭებში იზრდე-

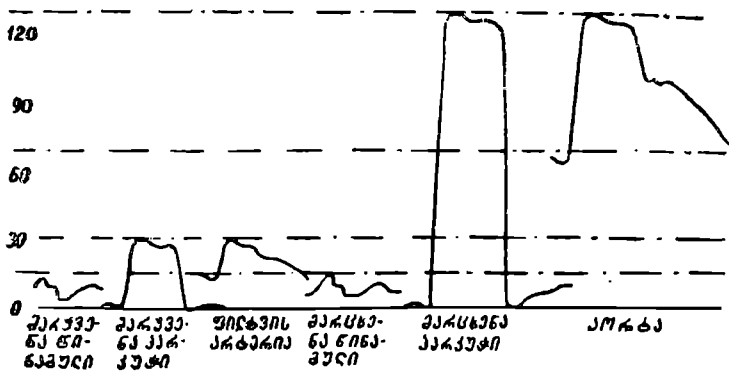


სურ. 25. მარჯვენა (ა) და მარცხენა (ბ) გულის ნაწილებში წნევის, გულის ტონების (გ), პარკუჭების მოცულობის (დ) სქემატური მრუდების ცვლილებები და ელექტროკარდიოგრამა (ე).

ბა ისევე მკვეთრად, როგორც ნამგლისებრი სარქველების გაღებამდე (სწრაფი განდევნის ფაზა — 0,10—0,12 წამი). მაგრამ შემდეგში, როდესაც პარკუჭებში სისხლის რაოდენობა კლებულობს და პარკუჭებიდან აორტაში და

ფილტვის არტერიაში გადადის სისხლის უფრო ნაკლები რაოდენობა, ვიდრე მათგან სისხლი გაიტანება, მაშინ წნევის მატება წყდება და უკვე სისტოლის დასასრულს იწყება მისი დაქვეითება (სისხლის შენელებული განდევნის ფაზა — 0,10—0,15 წამი).

წნევის მაქსიმალური ღონე სისტოლის დროს ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში მარცხენა პარკუჭში აღწევს ვერცხლისწყლის სვ. 115—125 მმ, მარჯვენა პარკუჭში კი 25—30 მმ. მარცხენა პარკუჭის მიერ განვითარებული წნევის უფრო მაღალი ღონე, ვიდრე მარჯვენასი, განპირობებულია მისი უფრო მძლავრი მუსკულატურით. ეს დაკავშირებულია იმასთან, რომ მარცხენა პარკუჭს უხდება სისხლის ნაკადისადმი დიდი წინააღმდეგობის გადალახვა სისხლის მიმოქცევის დიდი წრის სისხლის ძარღვებში. სისხლის წნევის რხევები აორტასა და ფილტვის არტერიაში პარკუჭებიდან სისხლის განდევნის პერიოდში მიყვებიან წნევის ცვლილებებს შესატყვის პარკუჭებში; აორტაში სისტოლის დროს წნევა ტოლია 110—125 მმ-ის, ფილტვის არტერიაში კი — 25—30 მმ-სა (სურ. 26).



სურ. 26. წნევის ნორმალური სიდიდეები მარჯვენა წინაგულში, მარჯვენა პარკუჭში, ფილტვის არტერიაში, მარცხენა წინაგულში, მარცხენა პარკუჭში, აორტაში (ლუიზადა და ლიუს მიხედვით).

განდევნის ფაზას მოსდევს პარკუჭების დიასტოლა. ისინი ღუნდებიან. ამიტომ წნევა პარკუჭში თითქმის უფრო დაბალი ხდება, ვიდრე აორტაში და ნამგლისებრი სარქველები იხურება. იმ დროს, რომელიც პარკუჭების მოღუნების დაწყებიდან ნამგლისებრი სარქველების დახურვამდე გადის, პროტოდიასტოლური პერიოდი ეწოდება და 0,04 წამს უდრის (სურ. 25,5). შემდეგში ძლიერ მცირე დროის (0,08 წამის) განმავლობაში, როდესაც ატრიო-ვენტრიკულური, და ნამგლისებრი სარქველები ჯერ ისევ დახურულია, პარკუჭების მოღუნება გრძელდება მანამდე, სანამ მათში წნევა არ დაეცემა უფრო დაბლა, ვიდრე წინაგულეებში, რომელნიც ამ დროისათვის ნაწილობრივ ავსებულია სისხლით; დიასტოლის ამ პერიოდს იზომეტრული მოღუნების ანუ დაძაბვის შესუსტების ფაზა ეწოდება. იგი უდრის 0,08 წამს (სურ. 25,6). ამის შემდეგ წინაგულპარკუჭთა სარქველები იღება და იწყება პარკუჭების გავსება წინაგულეებიდან გადასული სისხლით.

პარკუჭებში სისხლის შესვლა თავდაპირველად სწრაფად მიმდინარეობს, ადრევე წნევა მათში ნულის ტოლია (სწრაფი გავსების ფაზა 0,03

წამის ტოლია — სურ. 25, 7). რაც უფრო მეტი სისხლი ჩადის პარკუჭებში, წნევა მათში მატულობს და გავსებაც ნელდება (შენელებული გავსების ფაზაა 0,16 წამი — სურ. 25, 8). პარკუჭების დიასტოლის დასასრულის იწყება წინაგულების სისტოლა, რომელიც გრძელდება 0,1 წამს (წინაგულების სისტოლით განპირობებული პარკუჭების გავსების ფაზა ანუ პრესისტოლა — სურ. 25, 1).

პარკუჭების დიასტოლის დროს წნევა აორტასა და ფილტვის არტერიაში თანდათან მცირდება მათგან სისხლის გადაადგილების გამო და დიასტოლის დროს აორტაში იგი 65—75 მმ ტოლია, ფილტვის არტერიაში კი 5—10 მმ. რადგან ეს საბოლოო-დიასტოლური წნევა აღემატება წნევას პარკუჭებში, ნამგლისებრი სარქველები რჩება დახურული, სანამ წნევა პარკუჭებში მათი სისტოლის დროს არ გადააჭარბებს წნევას მსხვილ არტერიებში.

პარკუჭების მოქმედების ციკლის ცალკეული ფაზების თანამიმდევრობა შეიძლება წარმოვიდგინოთ შემდეგნაირად:

პარკუჭების სისტოლა—0,33 წამი	{	დაძაბვის ფაზა 0,08 წამი	{	ასინქრონული შეკუმშვის ფაზა—0,05 წამი, იზომეტრული შეკუმშვის ფაზა — 0,03 წამი
		პარკუჭებიდან სისხლის განდევნის ფაზა — 0,25 წამი		სწრაფი განდევნის ფაზა — 0,12 წამი, ნელი განდევნის ფაზა — 0,13 წამი
პარკუჭების დიასტოლა—0,47 წამი	{	პროტოდიასტოლური პერიოდი — 0,04 წამი	{	სწრაფი გავსების ფაზა — 0,09 წამი, ნელი გავსების ფაზა — 0,16 წამი
		იზომეტრული მოდუნების ფაზა — 0,08 წამი		
		პარკუჭების სისხლით გავსების ფაზა — 0,25 წამი		
		წინაგულების სისტოლით განპირობებული პარკუჭების გავსების ფაზა — პრესისტოლა — 0,1 წამი		

სისტოლისა და დიასტოლის და მათი ფაზების ხანგრძლივობის ზემოთ გადმოცემული მაჩვენებლები წარმოადგენენ საშუალო მონაცემებს, რომელთაც ვამჩნევთ, როდესაც გულის შეკუმშვათა რიცხვი წუთში 75-ია. გულის უფრო ხშირი ან ნელი რიტმის დროს ფაზების ხანგრძლივობაც იცვლება. რიტმის გახშირებისას დიასტოლა მნიშვნელოვნად მოკლდება, უმთავრესად ნელი გავსების ფაზის ხანგრძლივობის შემცირების ხარჯზე. შედარებით ნაკლებად მცირდება სისტოლა პარკუჭებიდან სისხლის ნელი განდევნის ფაზის ხანგრძლივობის შემცირების ხარჯზე. პარკუჭების გავსებისა და განდევნის ფაზების ხანგრძლივობის საწინააღმდეგო ცვლილებები ხდება გულის მუშაობის შენელებისას.

გულის გავსება სისხლით. ერთ-ერთ ფაქტორს, რომელიც გულის სისხლით გავსებას უზრუნველყოფს, წარმოადგენს ნაშთი იმ მამოძრავებელი ძალისა, რომელიც სისხლს მიენიჭა გულის წინა შეკუმშვით. ასეთი ნარჩენი ძალის არსებობა მოჩანს იქიდან, რომ გულთან მახლობლად გადაჭრილი ქვედა ღრუ ვენის

პერიფერიული მონაკვეთიდან გამოდის სისხლი. რასაც ადგილი არ ექნებოდა, რომ გულის წინა შეკუმშვის ძალა მთლიანად დახარჯული ყოფილიყო.

გულში სისხლის შესვლის მეორე მიზეზია შესუნთქვის დროს გულმკერდის საშუალებით გამოწვეული მისი ასპირაცია (მიწოვა). განსაკუთრებით შესუნთქვის დროს. გულმკერდი წარმოადგენს პერმეტულად დახშულ ღრუს, რომელშიც ფილტვების ელასტიკური წევის გამო უარყოფითი წნევაა. შესუნთქვის მომენტში ნეკნთაშუა კუნთებისა და დიაფრაგმის შეკუმშვა ამ ღრუს გადღეობას იწვევს. ამის გამო გულის ღრუს ორგანოები — ფილტვები, გულის სისხლის ძარღვები, კერძოდ ღრუ ვენები, განიცდიან გაწელებას. ისე რომ ღრუ ვენებში და წინაგულეებში წნევა უარყოფითი ხდება. ამიტომ მათში უფრო ძლიერად შეიწოვება სისხლი პერიფერიიდან.

მრავალი მითითებაა იმის შესახებ, რომ წინაგულების მიერ სისხლის შეწოვასხვა მექანიზმებითაც ხდება. ეს იმაში მდგომარეობს, რომ პარკუჭების დიასტოლის დროს, როდესაც მათი გასწვრივი ზომა კლებულობს, ატრიოვენტრიკულური ძგიდე იწევს ქვევით, რაც წინაგულების გაფართოებას და ღრუ ვენებიდან სისხლის შესრუტვას იწვევს.

გულის მოქმედებასთან დაკავშირებული მექანიკური და გავრითი მოვლენები

გულის შეკუმშვებს თან ახლავს მექანიკური და ბგერითი მოვლენები. რომელთა რეგისტრაციით შეიძლება წარმოდგენა გვექნეს გულის შეკუმშვის დინამიკის შესახებ.

გულის შეკუმშვის მომენტში მარცხენა მეხუთე ნეკნებშუა სივრცეში ლავიწის შუა ხაზის 1 სმ შიგნით შეიგრძნობა გულის ბიძგი. გულის ბიძგის წარმოქმნის მიზეზი შემდეგია: პარკუჭების შეკუმშვის მომენტში გულის განივი ზომები შეიცვლება — ელიფსოიდურიდან იგი ხდება მრგვალი, პარკუჭთა კედლების სიმკვრივე მკვეთრად მატულობს, გულის აწვერავალი აიწევს ზევით და აწევს გულმკერდის კედელს.

გულის ბიძგის მრუდის — კარდიოგრაფიის რეგისტრაციას აწარმოებენ სპეციალური ხელსაწყოთ — კარდიოგრაფიის საშუალებით, რომელიც ბიძგით გამოწვეული გულმკერდის კოლფის რხევების ჩაწერის შესაძლებლობას იძლევა.

გულის შეკუმშვათა რეგისტრაცია შესაძლებელია პირის ღრუდან საყლაპავში პაერით გაბერილი რეზინის ბალონის შეყვანით, რომელიც რეზინის მილის საშუალებით შეერთებულია წნევის მცირე რხევათა მარეგისტრირებელ ხელსაწყოსთან. გული შეკუმშვის დროს აწევს საყლაპავს და მასში მოთავსებულ რეზინის ბალონში წნევის შეცვლას იწვევს. ამრიგად მიღებულ მრუდზე — საყლაპავის კარდიოგრამაზე (ეზოფაგოკარდიოგრამაზე) უპირატესად მარცხენა წინაგულის შეკუმშვებია ასახული.

კლინიკისათვის მეტად სასარგებლო მეთოდია გულის ჩრდილის კონტურის მოძრაობათა რეგისტრაცია რენტგენის აპარატის ეკრანზე. ამ ეკრანის წინ გულის ჩრდილის კიდეებთან წინაგულის, პარკუჭის ან აორტის ფარგალში ოსცილოგრაფთან შეერთებული ფოტოლემენტი თავსდება. გულის მოძრაობის დროს იცვლება ფოტოლემენტის განათებულობა, რაც ოსცილოგრაფის მიერ მრუდის სახით რეგისტრირდება. ასე მიიღება გულის ნაწილების შეკუმშვისა და მოღუნების მრუდები. ამ მეთოდისას ელექტროკარდიოგრაფია ეწოდება.

ბოლო წლებში კლინიკაში გავრცელებულია ბალისტოკარდიოგრაფია. ა. სტარკსა და სხვ. მიერ დამუშავებული ეს მეთოდიკა დაფუძნებულია იმაზე, რომ პარკუჭებიდან სისხლის განდევნა და მისი მოძრაობა მსხვილ სისხლძარღვებში იწვევს მთელი სხეულის რხევებს. რომლებიც დამოკიდებულია რეაქტიული უკუეიმის მოვლენებზე, მსგავსად იმ მოვლენებისა, რომელთაც ადგილი აქვთ ზარბაზნის გასროლის დროს (მეთოდის სახელწოდება, — „ბალისტოკარდიოგრაფია“ წარმოდგება სიტყვიდან „ბალისტიკა“, რაც ნიშნავს მეცნიერებას, რომელიც შეისწავლის ჭურვის მოძრაობას ქვემეხის ლულაში). ბალისტოგრაფიის საშუალებით ჩაწერილ გულის მუშაობასთან დაკავშირებულ სხეულის რხევებს ნორმაში დამახასიათებელი ფორმა აქვთ (სურ. 27). მათი რეგისტრაციისათვის მიღებულია რამდენიმე სხვადასხვა ხერხი და ხელსაწყო.

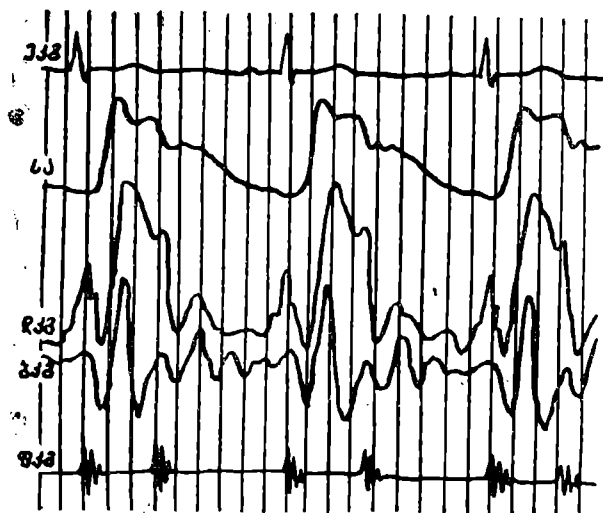
ე. ბ. ბაბსკიმ თანამშრომლებთან ერთად დაამუშავა ადამიანის გულის მოქმედების მექანიკური გამოვლინების მეთოდოცა, რაც ეყრდნობა იმას, რომ გულის (გული იწონის 300 გრამამდე) მოძრაობა გულმკერდის ღრუში და სისხლის მასის გადანაცვლება გულიდან სისხლის აარღვებში, გულმკერდის ღრუს სიმძიმის ცენტრის გადანაცვლებას იწვევს იმ ზედაპირის მიმართ, რომელზედაც წევს ადამიანი. ამ მეთოდის დინამოკარდიოგრაფია ეწოდა. ამ მეთოდის გამოყენებისას ადამიანი წევს სპეციალურ მაგიდაზე ან ტახტზე, რომელშიც ჩამონტაჟებულია განსაკუთრებული მოწყობილობა გადამწოდებით, რომელიც მექანიკურ რხევებს გარდაქმნის ელექტრულ რხევებად. ეს მოწყობილობა გამოსაკვლევ პირის გულმკერდის კოლოფის ქვეშ თავსდება. სიმძიმის ცენტრის გადანაცვლება რეგისტრირდება ოსცილოგრაფით მრუდების სახით. დინამოკარდიოგრამაზე აღინიშნება გულის ციკლის ყველა ფაზა: წინაგულების სისტოლა, პარკუტა დამახებისა და პარკუტებიდან სისხლის სწრაფი და ნელი განდევნის ფაზები, პროტოდიასტოლური პერიოდი, პარკუტების მოდუნებისა და სისხლით გავსების ფაზები. ელექტროკიომოგრაფიის, ბალისტოკარდიოგრაფიისა და დინამოკარდიოგრაფიის მეშვეობით შეიძლება გამოვლინდეს გულის მუშაობის დამახასიათებელი მოშლა მისი სხვადასხვა დაავადების დროს.

გულის მუშაობას თან ახლავს ბგერითი მოვლენები, რომელთაც გულის ტონებს უწოდებენ. ამ ტონების მოსმენა შეიძლება გულის მიდამოში გულმკერდზე ყურის ან სასმენი მილის — სტეტოსკოპის მოთავსებით. ისმის ორი ტონი: პირველი ტონი აღმოცენდება პარკუტების სისტოლის დასაწყისში. მეორე — მათი დიასტოლის დასაწყისში. პირველი ტონი უფრო ყრუ, ხანგრძლივი და დაბალია მეორესთან შედარებით. რომელიც ხანმოკლე და მაღალია.

გულის ტონების დეტალური ანალიზი შესაძლებელი გახდა ელექტრონული აპარატურის გამოყენების მეშვეობით. თუ გულმკერდზე მოვთავსებთ გამაძლიერებელთან და ოსცილოგრაფთან დაკავშირებულ მგრძნობიარე მიკროფონს. შესაძლებელია გულის ტონების რეგისტრაცია მოძრავ ფოტოფირზე ან ფოტოქალაღზე მრუდის სახით. ამ მეთოდის ფონოკარდიოგრაფია ეწოდება. ასეთი წესით რეგისტრირებულ მრუდებზე ყურით მოსასმენი პირველი

და მეორე ტონის გარდა, არაიშვიათად აღინიშნება გულის ორი უფრო სუსტი — მესამე და მეოთხე ტონი (სურ. 25).

ცხოველებზე ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა და ჯანმრთელ ადამიანებზე ჩატარებულმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ პირველი ტონი განპირობებულია უმთავრესად ატრიოვენტრიკულური სარქველებისა და მათთან დაკავშირებული მყესოვანი სიმების რხევებით. ამ რხე-



სურ. 27. ბალისტოკარდიოგრამა (მკ) და დინამოკარდიოგრამა (მკ) ჩაწერილი სინქრონულად ელექტროკარდიოგრამასა (მკ), ფონოკარდიოგრამასა (ფკ) და სიძილე არტერიის სფიგმოგრამასთან (სა).

ვებს აღგილი აქვს იზომეტრული შეკუმშვის ფაზაში და პარკუტებიდან სისხლის

სწრაფი განდევნის ფაზის დასაწყისში. შესაძლებელია პირველი ტონის წარმოქმნაში გარკვეული როლი მიოკარდიუმის კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვასთან დაკავშირებით აღმოცენებულ ბგერით მოვლენებსაც ეკუთვნის. პირველი ტონის დასასრულს აღინიშნება რხევები, რომლებიც დამოკიდებულია ნამგლისებრი სარქველების გაღებაზე.

გულის მეორე ტონი წარმოიქმნება ნამგლისებრი სარქველების დახურვის გამო იმ მომენტში, როდესაც პარკუჭების სისტოლის დამთავრებისას წნევა მათში ხდება უფრო დაბალი, ვიდრე აორტასა და ფილტვის არტერიაში; სისხლი მიდის რა უკან გულისაკენ, გზაში მას ნამგლისებრი სარქველები ხვდება, ხურავს დიდი ძალით და მათ რხევას იწვევს.

მესამე ტონი წარმოიქმნება მეორე ტონის დამთავრების — 0,11 -- 0,18 წამის შემდეგ, გულის კედლის რხევის შედეგად, რაც პარკუჭების სისხლით სწრაფად ავსების მომენტში ხდება. მეოთხე ტონი წინ უსწრებს პირველს და დაკავშირებულია პარკუჭის კედლის რხევებთან, რაც გამოწვეულია სისხლით პარკუჭის დამატებითი გაავსებით წინაგულების სისტოლის დროს.

გულის მანკების დროს, როდესაც სარქველთა ნორმალური აღნაგობა დარღვეულია, სარქველები დახურვისას საკმარისი სიმძვიდროვით არ იხურება (სარქველების ნაკლოვანება), ან როდესაც სარქველების ხერხელები წინაგულებსა და პარკუჭებს შორის ან პარკუჭსა და აორტას შორის შევიწროებულია, სისხლის ნორმალური მოძრაობა გულში ირღვევა და გაისმის გულის ტონებში არეული შუილი; იცვლება თვით ტონებიც.

სისხლის სისტოლური და წუთის მოცულობა

გულის ძირითადი ფიზიოლოგიური ფუნქციაა სისხლის გადასროლა სისხლძარღვთა სისტემაში. ამიტომ პარკუჭებიდან გადმოსროლილი სისხლის რაოდენობა გულის ფუნქციური მდგომარეობის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი მაჩვენებელია.

ერთი წუთის განმავლობაში პარკუჭებიდან სისხლძარღვებში გადასული სისხლის რაოდენობას წუთის მოცულობა ეწოდება. იგი თანაბარია მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭისთვის. როდესაც ადამიანი მოსვენებულ მდგომარეობაშია, წუთის მოცულობა საშუალოდ 4,5 — 5 ლ უდრის.

სისტოლური მოცულობის გამოთვლა შეიძლება წუთის მოცულობის გაყოფით გულის შეკუმშვათა რაოდენობაზე წუთში. თუ გულის შეკუმშვათა რიტმი წუთში 70—75 უდრის, სისტოლური მოცულობა შეადგენს სისხლის 65—70 მლ. სისხლის წუთის მოცულობის განსაზღვრა ადამიანზე გამოყენებულია კლინიკურ პრაქტიკაში.

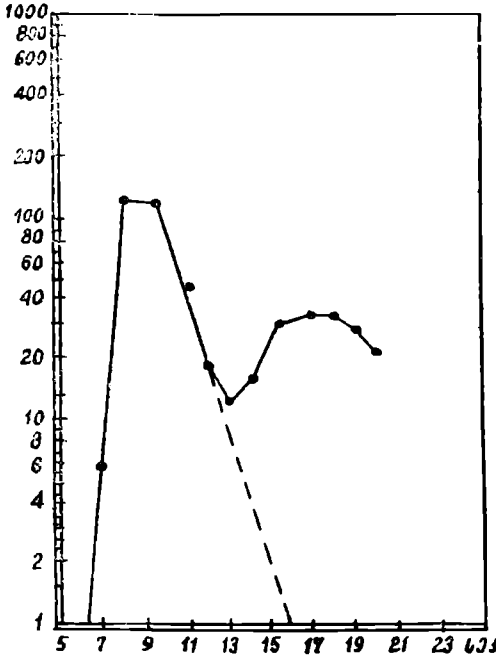
ადამიანის გულის წუთის მოცულობის განსაზღვრის ყველაზე ზუსტი წესი შემუშავებულია ფიკის მიერ. მისი არსი მდგომარეობს გულის წუთის მოცულობის არაპირდაპირი გზით გამოთვლაში, რისთვისაც საჭიროა ვიცოდეთ: 1) არტერიულ და ვენურ სისხლში შემავალი ჟანგბადის რაოდენობათა სხვაობა, 2) ჟანგბადის ის რაოდენობა, რომელსაც ადამიანი მოიხმარს ერთი წუთის განმავლობაში. დავუშვათ, რომ ერთი წუთის განმავლობაში ფილტვების საშუალებით სისხლში შევიდა 400 მლ ჟანგბადი და, რომ ჟანგბადის რაოდენობა არტერიულ სისხლში 8 მოცულობითი % მეტია, ვიდრე ვენურში. ეს ნიშნავს იმას, რომ სისხლის თითოეული 100 მლ ფილტვებში შთანთქმავს 8 მლ ჟანგბადს. მაშასადამე, ფილტვებიდან სისხლში გადასული ჟანგბადის მთელი იმ რაოდენობის შთანთქმისათვის, რომელიც ერთ წუთში ხდება

(ჩვენს მაგალითში 400 მლ ჟანგბადი), საჭიროა
$$\frac{100 \cdot 400}{8} = 5000 \text{ მლ სისხლი, მაშასადამე, გულის წუთის მოცულობა ამ შემთხვევაში 5000 მლ შეადგენს.}$$

ამ მეთოდის გამოყენებისას უფრო მიზანშეწონილია შერეული ვენური სისხლის აღება —

გულის მარჯვენა ნახევრიდან, რადგან პერიფერიული ვენების სისხლი ჟანგბადის თანაბარ-
რაოდენობას არ შეიცავს, რაკი ეს რაოდენობა დამოკიდებულია სხეულის ორგანოების მუშა-
ობის ინტენსივობაზე. ადამიანიდან შერეული სისხლის ალბას ბოლო ხანებში აწარმოებენ
უშუალოდ გულის მარჯვენა ნახევრიდან, მხრის ვენიდან მარჯვენა წინაგულში შეყვანილ-
ზონდის საშუალებით. მაგრამ გასაგები მიზეზების გამო ეს მეთოდი ფართოდ არა გამოყე-
ნებული.

წუთისა და, მაშასადამე, სისტოლური მოცულობის განსაზღვრისათვის დამუშავებულია
რიგი სხვა მეთოდებისა. ბევრი მათგანი ემყარება სტიუარტისა და ჰამილტონის მეთოდიკურ



სურ. 28. ვენაში შეყვანილი საღებავის ნახევ-
რაოდენობითი კონცენტრაციული მრუდი.

R — რეცირკულაციის ტალღა.

ხლში და დრო, რომელიც სისხლის მთელ რაოდენობას მიმოქცევის სისტემაში გასასვლელად
დსკირდა, შეიძლება სისხლის წუთის მოცულობის გამოთვლა ფორმულით: წუთის მოცულობა

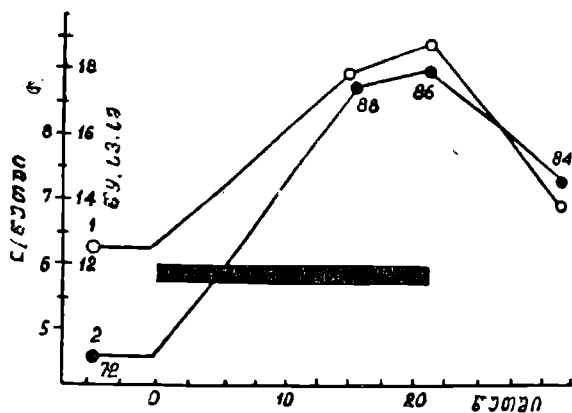
ლ/წუთ $= \frac{60 \cdot J}{C \cdot T}$. სადა: J შეყვანილი ნივთიერების რაოდენობა მილიგრამებში; C — მისი

საშუალო კონცენტრაცია მგ/ლ, გამოთვლილი განზავების მრუდით; T — ცირკულაციის პირ-
ველი ტალღის ხანგრძლივობა წამებით.

გულ-ფილტვის პრეპარატი. სხვადასხვა პირობების გავლენა გულის
წუთის მოცულობაზე შეიძლება გამოვიკვლიოთ მწვავე ცდაში გულ-
ფილტვის პრეპარატის საშუალებით, რომელიც დამუშავებულია ი. პ. პავლოვის
და ნ. ი. ჩისტოვიჩის მიერ. შემდეგ იგი გააუმჯობესა ე. სტარლინგმა.

ამ მეთოდიკაში სისხლის მიმოქცევის დიდი წრე გამოთიშულია აორტისა-
და ღრუ ვენების გადასვენის გზით. შენარჩუნებულია გვირგვინოვანი სისხლის
მიმოქცევა და ფილტვების სისხლის მიმოქცევა, ე. ი. მცირე წრე. აორტაში და
ღრუ ვენაში შეყვით კანულები, რომლებიც შეერთებულია რეზინის მილე-
ბისა და მინის ჭურჭლების სისტემასთან. მარცხენა პარკუჭით აორტაში გადმო-
ტყორცნილი სისხლი ამ ხელოვნური სისტემის გზით მიდის ღრუ ვენებში, შემ-

დღე მარჯვენა წინაგულში და მარჯვენა პარკუჭში. აქედან სისხლი მიდის სისხლის მიმოქცევის მცირე წრეში. საბერველის საშუალებით ფილტვების პერიოდული გაბერვისას ფილტვების კაპილარებში გავლილი სისხლი მდიდრდება ჟანგბადით და გასცემს ნახშირორჟანგს, ისე როგორც ნორმალურ პირობებში, შემდეგ ბრუნდება მარცხენა გულში. საიდანაც კვლავ მიდის შუშისა და რეზინის მილებისაგან შექმნილ ხელოვნურ დიდ წრეში.



სურ. 29. მარჯვენა წინაგულში წნევის (1), სისხლის წუთის მოცულობისა (2) და გულის შეკუმშვათა სისხრის ცვლილებები (ციფრები მრუდის ქვეშ) ცირკულაციაში მყოფი სისხლის რაოდენობის გაზრდისას მარცხენა ხსნარის ვენაში შეყვანის შედეგად (შარბეი-შეფერის მიხედვით). ხსნარის შეყვანის პერიოდი აღნიშნულია შავი ზოლით.

სპეციალური მოწყობილობის საშუალებით შეიძლება სისხლის ხელოვნურ დიდ წრეში წინააღმდეგობის შეცვლით გადიდდეს ან შემცირდეს მარჯვენა წინაგულში მისული სისხლის რაოდენობა. ამრიგად, გულ-ფილტვის პრეპარატის არსი მდგომარეობის იმაში, რომ იგი სურვილისამებრ გულის დატ-

ვირთვის შეცვლის შესაძლებლობას იძლევა.

ცდებმა გულ-ფილტვის პრეპარატით შესაძლებლობა მისცა სტარლინგს გულის კანონი დაედგინა. დიასტოლის დროს გულის სისხლით გავსების მომატებისას და მაშასადამე, გულის კუნთის გადიდებული გაწევისას გულის შეკუმშვის ძალა მატულობს, ამიტომ მატულობს გულიდან გადასული სისხლის რაოდენობაც, ე. ი. სისტოლური მოცულობა. ამ მნიშვნელოვან კანონზომიერებას ადგილი აქვს გულის მოქმედების დროს მთლიან ორგანიზმშიც. თუ გავზრდით ცირკულირებული სისხლის რაოდენობას ფიზიოლოგიური ხსნარის შეყვანით და ამით გავზრდით გულთან სისხლის მოსვლას, მატულობს სისტოლური და წუთის მოცულობა (სურ. 29).

გულის შეკუმშვის ძალისა და სისტოლური მოცულობის სიდიდის დამოკიდებულება დიასტოლის დროს პარკუჭების სისხლით გავსებისაგან და, მაშასადამე, მათი კუნთოვანი ბოჭკოების გაწევისაგან აღინიშნება პათოლოგიის რიგი შემთხვევების დროსაც.

აორტის ნამგლისებრი სარქველის ნაკლოვანების დროს, როდესაც ადგილი აქვს ამ სარქველის დეფექტს, მარცხენა პარკუჭი ღებულობს სისხლს არა მარტო წინაგულებიდან, არამედ აორტიდანაც, რადგან სარქველის დეფექტის გამო აორტაში გადასული სისხლის ნაწილი უკან ბრუნდება. პარკუჭი ზედმეტად იწელება. სტარლინგის კანონის თანახმად შესაბამისად მატულობს გულის შეკუმშვათა ძალა. საბოლოოდ სისტოლის გაძლიერების გამო, მიუხედავად აორტალური სარქველის დეფექტისა და პარკუჭში აორტიდან სისხლის დაბრუნებისა, ორგანიზმა სისხლით მომარაგება შენარჩუნებულია ნორმალურ დონეზე.

წუთის მოცულობის ცვლილება მუშაობის დროს. სისხლის სისტოლური და წუთის მოცულობა არ წარმოადგენენ მუდმივ სიდიდეებს, არამედ ცვალებადობენ სხვადასხვა პირობებისა და ორგანიზმის მიერ წარ-

მოებული მუშაობის შესაბამისად. კუნთური მუშაობის დროს წუთის მოცულობა მნიშვნელოვნად მატულობს (25—30 ლიტრამდე). ეს შეიძლება განპირობებული იყოს გულის მუშაობის აჩქარებითა და სისტოლური მოცულობის გაზრდით. უწვრთნელ ადამიანებს წუთის მოცულობა ეზრდებათ გულის შეკუმშვათა რიტმის აჩქარების ხარჯზე. საშუალო სიმძიმის მუშაობის დროს გაწვრთნილთა სისტოლური მოცულობა მატულობს, გულის რიტმი კი მატულობს გაცილებით ნაკლებად, ვიდრე უწვრთნელთა შემთხვევაში. ძალიან დიდი მუშაობის დროს, მაგალითად, სპორტული შეჯიბრებისას, რომელიც უდიდეს დაძაბვას მოითხოვს, კარგად გაწვრთნილ სპორტსმენებსაც სისტოლური მოცულობის გაზრდასთან ერთად აღენიშნებათ გულის რიტმის გახშირება. გულის რიტმის აჩქარება სისტოლური მოცულობის გაზრდასთან ერთად აპირობებს წუთის მოცულობის ძლიერ ზრდას და მაშასადამე, მომუშავე კუნთების სისხლით მობარაგების გადიდებას. ამით იქმნება დიდი შრომის უნარიანობის ხელშემწყობი პირობები. გაწვრთნილთა გულის მუშაობის რიტმმა ძალიან დიდი დატვირთვისას შეიძლება მიაღწიოს 200 და მეტსაც (ნაცვლად 70-სა წუთში მოსვენების დროს).

† გულის მუშაობის რეგულაცია

გულის მუშაობა — მისი შეკუმშვათა სიხშირე და ძალა ცვალებადობს ორგანიზმის აქტივობისა და იმ სხვადასხვა პირობებისაგან დამოკიდებულებით, რომელშიც იმყოფება ორგანიზმი. ამის შედეგად მნიშვნელოვანი მასშტაბით უზრუნველყოფილია ორგანიზმის სისხლით მომარაგების აუცილებელი დონე, მისი მოქმედებისა და გარემომცველი გარემოს პირობების შესაბამისად. გულის მუშაობის ასეთი ცვალებადობა და მისი შეგუება ორგანიზმის მოთხოვნილებებისადმი ხორციელდება რეგულაციის ნერვული და ჰუმორული მექანიზმებით.

გულის ინერვაცია

გულის ნერვული რეგულაცია ხორციელდება ცთომილი და სიმპათიკური ნერვებით ცენტრალური ნერვული სისტემიდან მოსული იმპულსებით.

ყველა ვეგეტაციური ნერვის მსგავსად გულის ნერვებიც შედგენილია ორი ნეირონისაგან. პირველი ნეირონი, რომლის მორჩები წარმოქმნიან ცთომილ ნერვს, მოთავსებულია მოგრძო ტვინში (სურ. 30). ცთომილი ნერვის ეს პირველი ნეირონი მთავრდება გულის ინტრამურულ კვანძებში. ამ კვანძებში მოთავსებულია მეორე ნეირონი, რომლის მორჩები მიიმართებიან სინოატრიულ კვანძთან, წინა გულების კუნთოვან ბოჭკოებთან და ატრიოვენტრიკულურ კვანძთან. გულის პარკუჭები ცთომილი ნერვით ინერვირებული არ არიან.

გულთან იმპულსის გადამცემი სიმპათიკური ნერვის პირველი ნეირონი მოთავსებულია ზურგის ტვინის ზედა ხუთი სეგმენტის გვერდით რქებში. ამ ნეი-

რონების მორჩები მთავრდება კისრისა და გულმკერდის ზედა სიმპათიკურ კვანძებში (სურ. 30).

ამ კვანძებში მოთავსებულია მეორე ნეირონი, რომლის მორჩები მიდიან გულთან; სიმპათიკურ ბოჭკოთა უდიდესი ნაწილი, რომელიც ანერვიანებს გულს, გამოდიან ganglion stellatum-ისგან.

ცთომილი ნერვის მოქმედება გულზე.

ცთომილი ნერვის მოქმედება გულზე პირველად შენიშნეს ძეგბმა ვებერებმა 1845 წ. მათ გამოარკვეეს, რომ ამ ნერვების გაღიზიანება იწვევს გულის მუშაობის შეკავებას და მის სრულ გაჩერებასაც კი დისტოლის ფაზაში. ეს იყო ორგანიზმში ნერვის შემაკავებელი მოქმედების აღმოჩენის პირველი შემთხვევა.

ცთომილი ნერვის გადაჭრილი პერიფერიული ბოლოს ელექტრული დენით გაღიზიანებისას, გულზე ეფექტის ინტენსივობა დამოკიდებულია ნერვის გაღიზიანების ძალაზე. სუსტი დენით მისი გაღიზიანებისას ადგილი აქვს რიტმის გაიწვიათებას. ამ მოვლენას უარყოფითი ქრონოტროპული ეფექტი ეწოდება.

ერთდროულად აღინიშნება შეკუმშვის ამპლიტუდის შემცირება—უარყოფითი ინოტროპული ეფექტი (სურ. 31).

ცთომილი ნერვის ძლიერი გაღიზიანებისას გულის მოქმედება გარკვეული დროით წყდება (სურ. 32). ცთომილი ნერვის გაღიზიანების დროს გულის კუნთის აგზნებადობა კლებულობს,

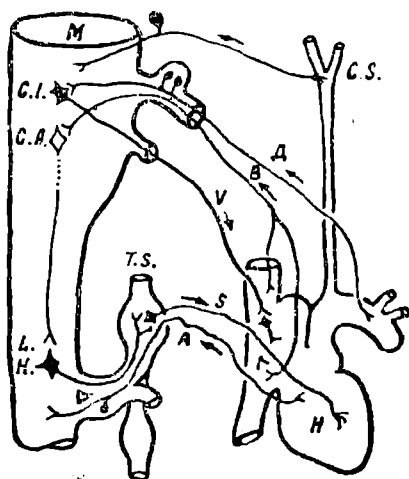
ამიტომ მის ასაგზნებად საჭიროა უფრო ძლიერი გაღიზიანება. N. vagi-ს გაღიზიანების გავლენით აგზნებადობის დაცემა ცნობილია უარყოფითი ბათმოტროპული ეფექტის სახელწოდებით.

ცთომილი ნერვის გაღიზიანებისას გულის გამტარებლობა კლებულობს. ეს უარყოფითი დრომოტროპული ეფექტია. არაიშვიათად ცთომილი ნერვების გაღიზიანებისას აღინიშნება სრული ატრიოვენტრიკულური ბლოკი.

გულის ცალკეული უჯრედების პოტენციალების მიკროელექტროდულმა გამოყვანამ ცთომილი ნერვის გაღიზიანებისას გამოავლინა მემბრანული პოტენციალის გაზრდა — ჰიპერპოლარიზაცია (სურ. 33).

ცთომილი ნერვის გაღიზიანების დროს წინაგულების რეფრაქტერული პერიოდი მოკლდება.

ცთომილი ნერვის ხანგრძლივი გაღიზიანების შემთხვევაში გულის მუშაობა ჩერდება, მაგრამ მიუხედავად იმისა, რომ ნერვის გაღიზიანება გრძელდე-

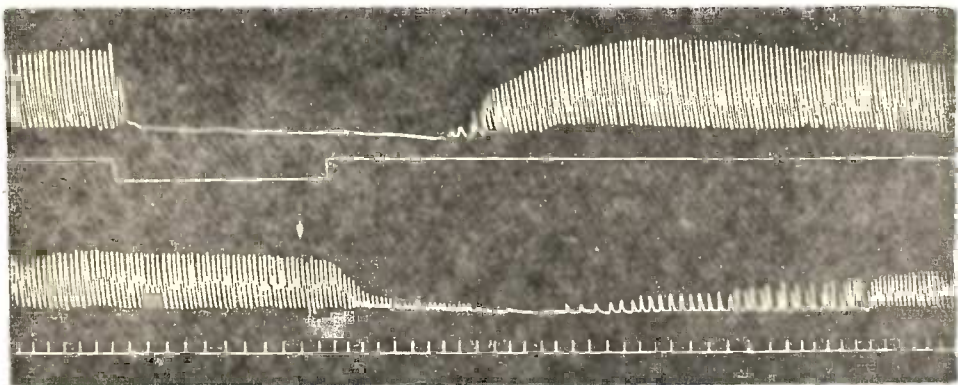


სურ. 30. გულის ინერვაციის სქემა.

H — გული; M — მოგროტინი; C. I. — ბირთვი, რომელიც იწვევს გულის მოქმედების შეკავებას; C. A. — ბირთვი, რომელიც იწვევს გულის მოქმედების აჩქარებას; L. H. — ზურგის ტვინის გვერდითი რქა; T. S. — სიმპათიკური წველი; V — ცთომილი ნერვის ეფერენტული ბოჭკოები; D — ნერვი დებრესორი (ცთომილი ნერვის აფერენტული ბოჭკოები); S — სიმპათიკური ბოჭკოები; A — ზურგის ტვინის აფერენტული ბოჭკოები; CS — კაროტიდული სინუსი; B — მარჯვენა წინაგულიდან და ღრუ ვენიდან მომავალი აფერენტული ბოჭკოები.

ბა, გულის მუშაობა ხელახლა აღდგება. ამ მოვლენას ეწოდება გულის გასხლ-ტომა ცთომილი ნერვის მოქმედებისაგან.

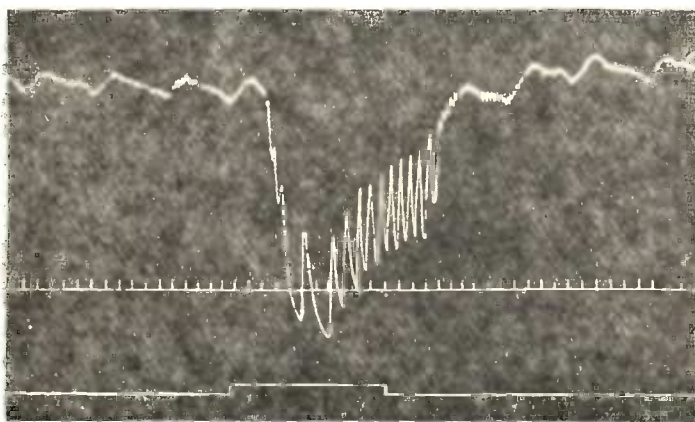
გულზე სიმპათიკური ნერვების მოქმედება. გულზე სიმპათიკური ნერვების მოქმედება პირველად შესწავლილი იყო 1867 წ. ი. ფ. ციონისა და შემდეგ ი. პ.



სურ. 31. ცთომილი ნერვის გაღიზიანების გავლენა ბაყაყის გულზე.

ზედა მრუდი — იზოლირებული გულის შეკუმშვის ჩანაწერი; მრუდის ქვეშ გულთან მომავალი ცთომილი ნერვის გაღიზიანების აღნიშვნა. ქვედა მრუდი — მეორე იზოლირებული გულის შეკუმშვათა ჩანაწერი. ისრით აღნიშნულ მომენტში სითხე, რომელიც გაღიზიანების დროს კვებავდა პირველ გულს, გადატანილია მეორე გულში. ეს იწვევს მეორე გულის მოქმედების შეკაებას.

პავლოვის მიერ. ციონმა აღწერა გულის მოქმედების აჩქარება გულის სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანებისას (და დ ე ბ ი თ ი ქ რ ო ნ ო ტ რ ო ჰ უ ლ ი გ ა ვ - ლ ე ნ ა). შისაბამის ბოჭკოებს მან უწოდა *n. accellerantes cordis* (გულის

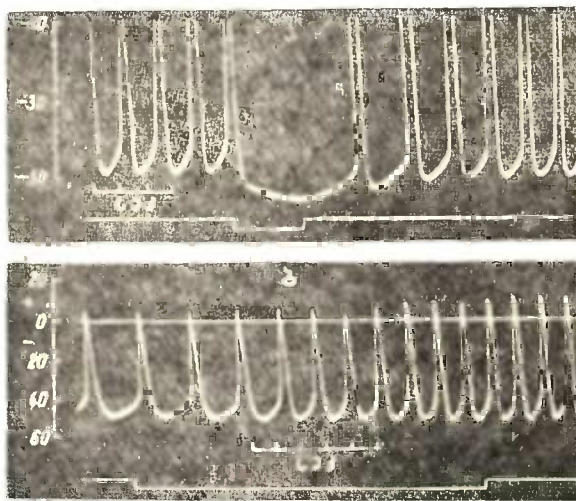


სურ. 32. ცთომილი ნერვის გადაჭრილი პერიფერიული ბოლოს გაღიზიანების გავლენა ძალის სისხლის წნევაზე. მრუდის ქვეშ — დროისა და გაღიზიანების აღნიშვნა.

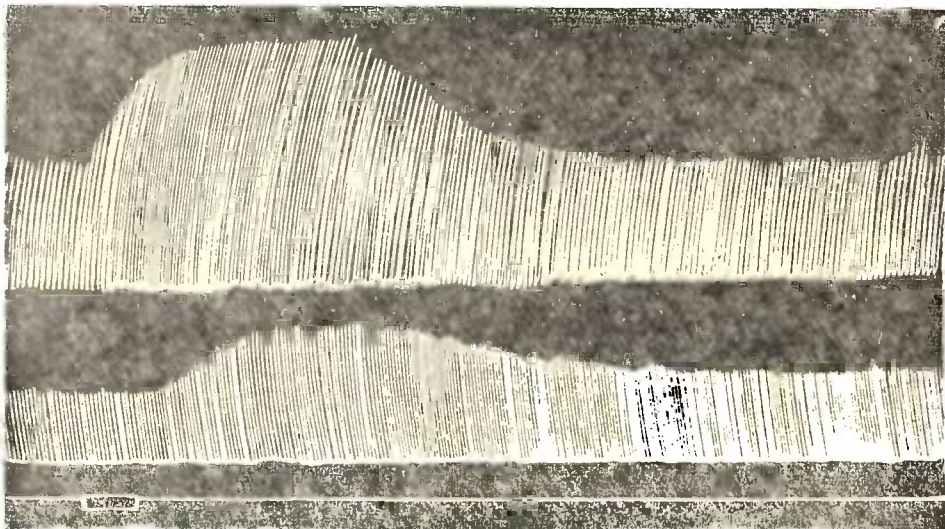
ა მ ჩ ქ ა რ ე ბ ე ლ ნ ი). ი. პ. პავლოვმა 1887 წ. აღმოაჩინა ნერვული ბოჭკოები, რომელნიც იწვევენ გულის შეკუმშვის გაძლიერებას, რიტმის შესამჩნევი გახშირების გარეშე, ე. ი. გულის მოქმედების გამაძლიერებელნი (და დ ე ბ ი თ ი ი ნ ო ტ რ ო ჰ უ ლ ი მ ო ქ მ ე დ ე ბ ა). პავლოვის აზრით გამაძლიერებე-

ლი ნერვული ბოჭკოები არიან ტროფიკულნი, ე. ი. ისეთნი, რომელნიც გულზე მოქმედებენ ამ უკანასკნელში ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერების გზით.

სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანებისას ჩქარდება გულის რიტმის წამყვანის უჯრედების სპონტანური დეპოლარიზაცია დიასტოლისას, რაც იწვევს გუ-



სურ. 33. ბაყაყის გულის რიტმის წამყვანის უჯრედის მოქმედების პოტენციალი ცოომილი (ა) და სიმპათიკური (ბ) ხერხის გაღიზიანებისას (ხუტებისა და ტრაუტევის მიხედვით). სურათზე (ა) ნაჩვენებია მოქმედების პოტენციალის მხოლოდ ქვედა ნახევარი.



სურ. 34. ბაყაყის გულზე სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების გავლენა (ბოლღიჩევის მიხედვით).

ქვედა ხაზზე აღნიშნულ მომენტში ნაწარმოებია იზოლირებულ გულთან მიმავალი სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანება. ეს იწვევს გულის შეკუმშვათა მკვეთრ გაზრდას და ამპლიტუდის გაზრდას (ზედა მრუდი). რინგერის ხსნარში გულის გაღიზიანების დროს გადაღის სიმპათიკური (ნორადრენალინი) და მეორე გულზე, რომელიც არ ღიზიანდებოდა, იწვევს სიმპათიკურის გაღიზიანების მსგავს ეფექტს (ქვედა მრუდი).

ლის შეკუმშვათა აჩქარებას; მოქმედების პოტენციალების ამპლიტუდაც მატულობს (სურ. 33).

გულისაგენ მიმავალი სიმპათიკური ნერვის ტოტების ვალიზიანება აუმჯობესებს აგზნების გატარებას გულში (დადებითი დრომოტროპული ეფექტი) და იწვევს გულის აგზნებადობის მომატებას (დადებითი ბათმოტროპული ეფექტი). სიმპათიკური ნერვის გალიზიანების გავლენა შეიმჩნევა დიდი ლატენტური პერიოდის 10 წამისა და მეტის შემდეგ და ნერვის გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კიდევ დიდხანს გრძელდება (სურ. 34).

ორგანიზმის მუშაობისადმი შეგუებაში გულის ნერვების მნიშვნელობა ჩანს შემდეგი დაკვირვებიდან: თუ ძალს გადავუჭრიტ ნერვებს, რომლებიც გულს ანერვიანებენ, ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობის დროს პულსი ჩქარდება მხოლოდ 10—12 დარტყმით წუთში და მას შეუძლია შეასრულოს კუნთოვანი მუშაობა (სირბილი) მხოლოდ რამდენიმე წუთის განმავლობაში (რამდენიმე საათის ნაცვლად).

გულში ნერვული იმპულსების კიმიური გადაცემის მექანიზმი

გულის ცთომილ ნერვთა გალიზიანებისას მათ დაბოლოებებზე გამოიყოფა აცეტილქოლინი, სიმპათიკური ნერვების გალიზიანებისას კი მათ დაბოლოებებში გამოიყოფა ნორადრენალინი (სიმპათინი). ეს ნივთიერებები წარმოადგენენ უშუალო აგენტებს, რომლებიც გულის მოქმედების შეკავებას ან გაძლიერებას იწვევენ, და ამიტომ უწოდეს მათ ნერვული აგზნების მედიატორები (ე. ი. გადამცემები). მედიატორების არსებობა დამტკიცებული იყო ო. ლევის მიერ, რომელიც აღიზიანებდა ერთი იზოლირებული გულის ცთომილ ან სიმპათიკურ ნერვს და შემდეგ სითხე ამ გულიდან გადაჰქონდა მეორე აგრეთვე იზოლირებულ გულში, რომლის ნერვებიც არ ღიზიანდებოდა: მეორე გული ამჟღავნებდა ისეთ რეაქციას, თითქოს ის თვითონ განიცდიდა ვაგალურ ან სიმპათიკურ გალიზიანებას. მისასაღამე, პირველი გულის გალიზიანების დროს მის მკვებავ სითხეში გადადის სათანადო მედიატორი. 31-ე და 34-ე სურათების ქვედა მრუდებზე შეიძლება ვნახოთ რინგერის ხსნარის გადატანით გამოწვეული ეფექტები n. n. vagi-ს ან sympathici-ს გალიზიანებისას.

აცეტილქოლინი, წარმოქმნილი ცთომილი ნერვის დაბოლოებებზე, იშლება სისხლსა და ქსოვილში არსებული ფერმენტით — ქოლინესტერაზით. ამიტომ აცეტილქოლინი ახდენს მხოლოდ ადგილობრივ გავლენას თავის გამოყოფის პუნქტში. სიმპათიკური მედიატორი — ნორადრენალინი — გაცილებით უფრო ნელა იშლება, ვიდრე აცეტილქოლინი და ამის გამო უფრო ხანგრძლივად მოქმედებს. ამით აიხსნება, რომ სიმპათიკური ნერვის გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ გულის შეკუმშვები ერთხანს კიდევ აჩქარებული და გაძლიერებულია.

გულის მოქმედების გარეგანი გავლენის ცენტრების ტონუსი

ნერვული ცენტრები, რომლებიდანაც აწყებიან გულთან მიმავალი ცთომილი ნერვები განუწყვეტელი აგზნების, ე. წ. ცენტრალური ტონუსის მდგომარეობაში იმყოფებიან. ამიტომ ცთომილი ნერვებით გულთან გამუდმე-

ბით შემაკავებელი იმპულსები მოდიან. ამ იმპულსაციის შეწყვეტა კისრის მიდამოში ორთქე ცთომილი ნერვის გადაკვეთის შემდეგ ძალში იწვევს გულის შეკუმშვათა გახშირებას.

აღამიანზე ცთომილი ნერვების დროებითი გამოთიშვა შესაძლებელია ალკალიდ ატროპინის შეყვანით. გულის შეკუმშვები ამ დროს მკვეთრად ხშირდება.

ამოკვეთ ორთავე gangl. stellatum-ისა, რომლებიდანაც მოდიან გულთან სიმპათიკური ნერვები, არ იწვევს გულის რიტმის მდგრად გაიშვიათებას, რადგან სიმპათიკური ნერვების ცენტრებს ტონუსი ან არა აქვთ, ან გამოხატულია სუსტად.

ცთომილი ნერვის ცენტრალური ტონუსის მუდმივი არსებობა განპირობებულია რეფლექსური გავლენით, ე. ი. ცთომილი ნერვის ბირთვების აგზნებით იმ იმპულსებით, რომლებიც აფერენტული ნერვებით მიდიან ამ ბირთვებთან სხვადასხვა რეცეპტორებიდან. ცთომილი ნერვების ტონუსის შენარჩუნებაში განსაკუთრებით დიდია აორტის რკალისა და საძილე არტერიის რეცეპტორებიდან აფერენტული გზით მოსული იმპულსების როლი. ამ ნერვების გადაჭრა იწვევს ცთომილი ნერვის ბირთვების ტონუსის მკვეთრ დატემას და გულის ცემის აჩქარებას, როგორც ეს ხდება ხოლმე ცთომილი ნერვების გადაჭრისას.

ცთომილი ნერვების ცენტრის ტონუსზე გავლენას ახდენს აგრეთვე ზოგიერთი ქიმიური ფაქტორი. მათი გავლენის შესწავლა შესაძლებელია ჰეიმანსის მიერ შემუშავებული მეთოდიკით; ეს მეთოდიკა იმაში მდგომარეობს, რომ ორი ძალის სისხლის ძარღვებს ისე აერთებენ ერთმანეთთან, რომ ბ ძალის სისხლი ამარაგებს სისხლით ბ ძალის თავსაც. სისხლძარღვების შეერთების შემდეგ სრულიად მოკვეთენ ხოლმე ბ ძალის თავს ისე, რომ გადაუჭრელი რჩება მხოლოდ ცთომილი ნერვები. ჰეიმანსის მეთოდიკა საშუალებას იძლევა ზუსტად დავადგინოთ ორგანიზმში შეყვანილი ესა თუ ის ნივთიერება მოქმედებს თვით გულზე, თუ გულის მუშაობას ცვლის არაპირდაპირი გზით, ცთომილი ნერვების ცენტრის გაღიზიანებით; მართლაც, თუ მოცემული ნივთიერება შეყვანილი ბ ძალის სისხლში იწვევს ბ ძალის გულის მუშაობის შეცვლას. ხოლო ბ ძალის სისხლში შეყვანილი მის მუშაობას არ ცვლის, ნათელია, რომ მან შეიძლება იმოქმედოს მხოლოდ ცთომილი ნერვის ცენტრზე გავლენის გზით. ასეთი გზით დადგენილი იყო, რომ ცთომილი ნერვის ცენტრის ტონუსი მატულობს მაშინ, როდესაც სისხლში იზრდება თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების — ადრენალინის შემცველობა, და აგრეთვე კალციუმის იონების და ნახშირმჟავას შემცველობა.

ცთომილი ნერვების ცენტრის ტონუსი ცვალებადობს სუნთქვის ფაზებთან დაკავშირებით. ამოსუნთქვის დასასრულს ჯა მომდევნო შესუნთქვის დასაწყისში იგი მატულობს და ამიტომ გულის მოქმედება ნელდება. ამის შედეგად ვითარდება სუნთქვითი არიტმია. უკანასკნელი ისაა, რომ ცთომილი ნერვების გადაჭრის ან ატროპინის შეყვანის შემდეგ.

ზოგიერთი აღამიანს ცთომილი ნერვების ცენტრის ტონუსი არაჩვეულებრივად მაღალი აქვს, რაც გამოიხატება ბ რ ა დ ი კ ა რ დ ი ა შ ი, ე. ი. გულის მუშაობის შენელებაში. გულის რიტმის საწინააღმდეგო ცვლილებებს — ტ ა ქ ი კ ა რ დ ი ა ს ანუ გულის მოქმედების აჩქარებას — შეიძლება აღვილი ჰქონდეს ცთომილი ნერვის ტონუსის დაქვეითების დროს.

ახალშობილებს ცთომილი ნერვების ცენტრის ტონუსი არ გააჩნიათ. ეს იქი-

დან ჩანს, რომ ახალშობილ ცხოველებში ცთომილი ნერვების გადაჭრა, ან ბავშვებში ატროპინის შეყვანა, რომელიც სპობს ცთომილი ნერვების გავლენის გადაცემას გულზე, გავლენას არ ახდენს გულის შეკუმშვათა სიხშირეზე.

გულის მოქმედების რეგულაციური რეგულაცია

მოგარძო და ზურგის ტვინში არსებული ცენტრების გარდა, გულის მოქმედების რეგულაციაში მონაწილეობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის უფრო ზემოთ განლაგებული ცენტრებიც. შუამდებარე ტვინის პიპოთალამური ფარგლის გაღიზიანება აჩქარებს და აძლიერებს გულის მოქმედებას. ნათხევისა და თავის ტვინის ნახევარსფეროების ქერქის (მოტორული და პრემოტორული ზონის) გაღიზიანებაც ცვლის გულის მოქმედებას.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ჩამოთვლილი ნაწილების მონაწილეობით ხორციელდება გულის მოქმედების რეფლექსური რეგულაცია. რეფლექსურმა რეაქციებმა შეიძლება შეაყვონ — შეანელონ და შეასუსტონ (ვაგალური რეფლექსები) ან ააგზნონ — ააჩქარონ და გააძლიერონ (სიმპათიკური რეფლექსები) გულის მოქმედება.

გულის მოქმედების რეფლექსური ცვლილებები სხვადასხვა რეცეპტორის გაღიზიანებით აღმოცენდება. გულის მუშაობის რეგულაციაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვთ სისხლძარღვთა სისტემის ზოგიერთ ფარგალში განლაგებულ რეცეპტორებს. მათი აგზნება ხდება სისხლძარღვებში წნევის შეცვლით ან ჰუმორალური (ქიმიური) გამაღიზიანებლებით. იმ უბნებს, სადაც თავმოყრილია ასეთი რეცეპტორები, სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონები უწოდეს. განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის საძილე არტერიის განტოტვის ფარგალში (sinus caroticus-ში) განლაგებულ რეფლექსოგენურ ზონებს. აქ მოთავსებულია აფერენტული ნერვების დაბოლოებანი, რომელთა გაღიზიანება გულისცემის რეფლექსურ შენელებას იწვევს. ეს ნერვული დაბოლოებები წარმოადგენენ პრესორეცეპტორებს. მათი ბუნებრივი გამაღიზიანებელია გაჭიმვა წნევის მომატებისას იმ სისხლის ძარღვებში, სადაც ისინი განლაგებულნი არიან. პრესორეცეპტორებიდან წამოსული აფერენტულ ნერვულ იმპულსთა ნაკადი ცთომილი ნერვების ბირთვების ტონუსის მომატებას იწვევს, რასაც შედეგად მოყვება გულის მოქმედების შენელება. რაც უფრო მაღალია სისხლის წნევა სისხლძარღვთა რეფლექსოგენურ ზონაში, მით უფრო ხშირია პრესორეცეპტორებიდან წამოსულ აფერენტულ იმპულსთა ნაკადი (სურ. 35).

გულის მუშაობაზე მოქმედი რეფლექსოგენური ზონა მოთავსებულია აგრეთვე მარჯვენა წინაგულში, ღრუ ვენების შერთვის ადგილას. უკანასკნელთა კედლებში ენდოთელიუმის ქვეშ მოთავსებულია რეცეპტორული ნერვული დაბოლოებანი. ამ რეცეპტორების ბუნებრივი გამაღიზიანებელს წარმოადგენს ღრუ ვენების გაჭიმვა მათში სისხლის წნევის გადიდების გამო. ამ ღროს ცთომილი ნერვების ცენტრის ტონუსის შესუსტება და გულის სიმპათიკური ნერვების ცენტრების ტონუსის გაძლიერება ხდება, რის გამოც გულის მოქმედება ხშირდება და ძლიერდება, გული დიდი რაოდენობით გადატუმბავს სისხლს ვენებიდან არტერიებში და ღრუ ვენებში წნევა ჩვეულებრივ სიდიდემდე ეცემა. ამ ფენომენს ბეინბრიჯის რეფლექსი ეწოდება.

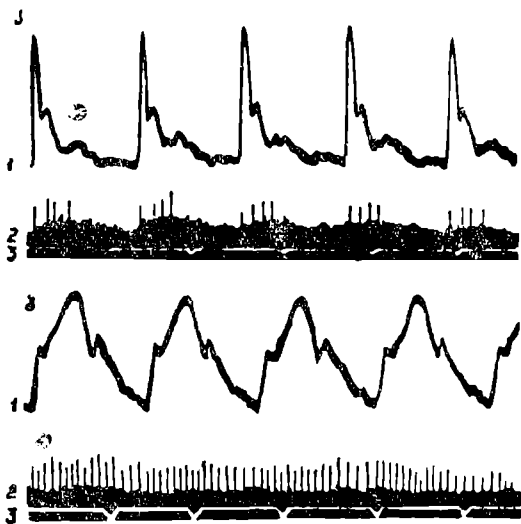
აორტის და საძილე არტერიის რეფლექსოგენური ზონები გულის მუშაობას აკავებენ, თუ იგი ძლიერ ენერგიულად მუშაობს და წნევა აორტაში და sinus caroticus-ში მკვეთრად მატულობს, ღრუ ვენების რეფლექსოგენური ზონა კი აჩქარებს გულის მუშაობას, თუ იგი საკმარისად ენერგიულად არ მუშაობს; ამგვარად ზორციელებდა გულის მოქმედების შეგუება მოცემული მომენტის მოთხოვნილებისადმი.

გულის ნერვების ცენტრების ტონუსის რეფლექსური ცვლილებების გამოწვევა შესაძლებელია სხვა სისხლის ძარღვების რეცეპტორების გაღიზიანებითაც. მაგალითად, ფილტვის არტერიაში წნევის მომატებისას ადგილი აქვს გულის მუშაობის შენელებას (ვ. ვ. პარინი). გულის მოქმედების ცვლილებების მიღება შეიძლება აგრეთვე მრავალი შინაგანი ორგანოს სისხლის ძარღვების რეცეპტორების გაღიზიანების გზით (ვ. ნ. ჩერნიგოვსკი).

ნანახია რეცეპტორები თვით გულშიც: ენდოკარდიუმში, მიოკარდიუმსა და ეპიკარდიუმში; მათი გაღიზიანება რეფლექსურად ცვლის გულის მუშაობას და სისხლძარღვთა ტონუსს. პერიკარდიუმის ღრუს კოკაინიზაციის შემდეგ ადგილი აქვს სისხლის წნევის მდგრად გაზრდას. ეპიკარდიუმიდან მომდინარე დეპრესორული იმპულსების მოსაპოვებლად.

აღწერილია რეფლექსური რეაქციები წინაგულეებში, პარკუჭებში წნევის გაზრდისას და მათი კედლების გაჭიმვისას. ასე, მაგალითად, მარცხენა პარკუჭის სისხლით გავსების გაზრდისას, თირკმლების მიერ შარდის გამოყოფა 2—5-ჯერ მატულობს, რაც იწვევს სისხლის მოცულობის შემცირებას და წინაგულეების სისხლით გავსების ნორმალიზაციას. გულის რეცეპტორებიდან მომავალი ნერვული ბოჭკოები უპირატესად გადიან ცთომილი ნერვის ღეროში.

ვაგალური რეფლექსების კლასიკური მაგალითი სამოციან წლებში აღწერა გოლცმა: ბაყაყის კუჭნაწლაზე სუსტი რიტმული დარტყმა იწვევს გულის ხანგრძლივ შეჩერებას (სურ. 36). მუცელზე დარტყმისას შემჩნეულია გულის შეჩერება ადამიანშიც. ამ რეფლექსის ცენტრისკენული გზა მიემართება კუჭნაწლავიდან შიგნეულობის ნერვის საშუალებით ზურგის ტვინში და აღწევს მოგრძო ტვინში არსებულ ცთომილი ნერვის ცენტრს. აქედან კი იწყება რეფ-



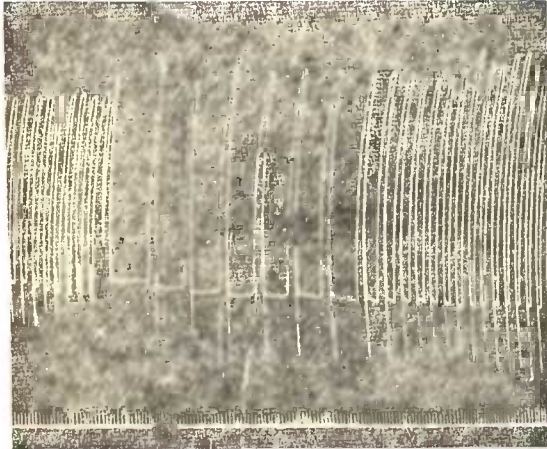
სურ. 35. შინაური კურდღლის კარტიდული სინუსის რეცეპტორის ერთი ნერვული ბოჭკოდან წამოსული იმპულსაცია საშუალო არტერიული წნევის 55 მმ (ა) და 135 მმ (ბ) დროს (ბრონქისა და სტელას მიხედვით).

1 — მემბრანული მანომეტრით ჩაწერილი არტერიული წნევა; 2 — ნერვული ბოჭკოდან გამოყვანილი ელექტრული იმპულსები; 3 — დრო 0,2 წამი.

ლექსური გზის ეფერენტული ნაწილი, რომლის შედგენილობაში შედის გულთან მიმავალი ცთომილი ნერვების ტოტები.

ვაგალურ რეფლექსთა რიცხვს ეკუთვნის აგრეთვე აშენარის თვალ-გულის რეფლექსი (გულის ცემის გაიშვიათება 10—20-ით წუთში), რომელიც გამოიწვევა იმ შემთხვევაში, თუ თითებით დავაწვებით თვალის კაკლებს.

გულის მოქმედების რეფლექსური გახშირება და გაძლიერება შეიძლება ემოციური მტკივნეული გაღიზიანებისა და ემოციურ მდგომარეობათა —



სურ. 36. გოლის რეფლექსი ბაყაყზე. ბაყაყის გულის შემკუმშვათა ჩანაწერი. X — სუსტი დარტყმა შიგნეულობაზე. ქვევით დროის აღნიშვნა.

გაბრაზების, შეშინების, სიხარულისა და აგრეთვე კუნთოვანი მუშაობის დროს. ამასთან გულის მოქმედების ეს ცვლილებები გამოიწვევა სიმპათიკური ნერვებით მოსული იმპულსებით და ცთომილი ნერვის ცენტრის ტონუსის დაქვეითებით.

დიდი ტვინის ქერქის გავლენა გულის მოქმედებაზე. ის ფაქტი, რომ სხვადასხვა ემოცია იწვევს გულის მოქმედების ცვლილებას, მაჩვენებელია იმისა, რომ დიდი

ტვინის ჰემისფეროების ქერქს მნიშვნელობა აქვს გულის მოქმედების რეგულაციაში. ამის დამასაბუთებელია გულის რიტმისა და შეკუმშვის ძალის ცვლილებები ამა თუ იმ ემოციის გამომწვევი ფაქტორების მხოლოდ გახსენებისას.

გულის მოქმედების ქერქული რეგულაციის ყველაზე დამაჯერებელი მონაცემები მიღებულია პირობითი რეფლექსების მეთოდის მიხედვით. თუ რომელიმე გამაღიზიანებელს, მაგალითად, ბგერას, მრავალგზის შევადღებთ თვალის კაკალზე ზედაწოლასთან, რაც იწვევს გულის ცემის შენელებას, შემდეგში მხოლოდ ბგერა, თვალის კაკალზე ზედაწოლის გარეშე, გამოიწვევს გულის რიტმის შენელებას — თვალ-გულის პირობითი რეფლექსი. ასევე რომელაზე, მაგალითად, ბგერითი სიგნალის მრავალგზისი შეუღლება ორგანიზმში რომელიმე გულის მუშაობის შემცვლელი სამკურნალწამლო ნივთიერების შეყვანასთან (ნიტროგლიცერინი, სტროფანტინი) იწვევს პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას, რომლის შედეგად ბგერითი სიგნალი, წამლის შეყვანის გარეშე, ამ ნივთიერების მსგავს მოქმედებას იწვევს.

სპორტსმენების ე. წ. „წინასასტარტო“ მდგომარეობას საფუძვლად უდევს პირობითრეფლექსური რეაქციები. შეჯიბრის წინ მათ არა ერთხელ აღინიშნებათ ისეთივე სახის ძვრები სუნთქვის, ნივთიერებათა ცვლის და გულის მოქმედების მხრივ, როგორც თვით შეჯიბრის დროს. ა. ნ. კრესტოვნიკოვის მონაცემებით მოციგურავეებს სტარტზე, რბენის წინ პულისი უჩქარდებათ 22—36 დარტყმით წუთში.

სისხლსა და ლიმფაში სხეულის ორგანოების მიერ გამოყოფილი მთელი რიგი ნივთიერებები გულზე მოქმედებენ და გულის ცემის გაძლიერებას და გახშირებას ან პირიქით, შესუსტებასა და გაიშვიათებას იწვევენ.

ამ მხრივ განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ადრენალინს — ნივთიერებას, რომელიც განუწყვეტლივ გამოიყოფა სისხლში თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ და თავისი მოქმედებით ემსგავსება სიმპათიკური ნერვული სისტემის გაღიზიანების ეფექტებს. იგი იწვევს გულის რიტმის გახშირებას და გულის შეკუმშვათა ამპლიტუდის გადიდებას.

გულის ნორმალური ცხოველმყოფელობისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვთ ელექტროლიტებს. სისხლში კალციუმისა და კალიუმის მარილების კონცენტრაციის შეცვლა მეტად მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს გულის ავტომატიზზე და გულის აგზნებისა და შეკუმშვის პროცესებზე.

კალიუმის იონების ჭარბი რაოდენობა აკავებს გულის მოქმედების ყველა მხარეს, რადგან მოქმედებს უარყოფით ქრონოტროპულად (აიშვიათებს გულის რიტმს), უარყოფით ინოტროპულად (ამცირებს გულის შეკუმშვის ამპლიტუდას), უარყოფით დრომოტროპულად (აფერხებს აგზნების გატარებას მთელ კუნთში), უარყოფით ბათმოტროპულად (ამცირებს გულის კუნთის აგზნებადობას). K^+ იონების ჭარბი რაოდენობა აჩერებს გულს დისტოლაში. სისხლში K^+ იონების შემცირებისას (ჰიპოკალიემიის დროს) ადგილი აქვს გულის მოქმედების მკვეთრ დარღვევებს.

კალციუმის იონების ჭარბი რაოდენობა მოქმედებს საწინააღმდეგო მიმართულებით: დადებით ქრონოტროპულად, ინოტროპულად, დრომოტროპულად და ბათმოტროპულად. Ca^{++} იონების ჭარბი რაოდენობა აჩერებს გულს სისტოლაში. სისხლში კალციუმის იონების რაოდენობის შემცირებისას გულის შეკუმშვები სუსტდება.

სისხლის ქარღვები

ჰემოდინამიის ძირითადი პრინციპები

ჰემოდინამიკა სწავლობს სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლის მოძრაობას; მისი უმნიშვნელოვანესი კანონები საერთოა ჰიდროდინამიკის, ე. ი. სითხის მოძრაობის კანონებთან.

ჰიდროდინამიკის კანონების თანახმად, სითხის მოძრაობა მიღებში განისაზღვრება ორი ძალით: იმ წნევით, რომლითაც მოძრაობს სითხე, ე. ი. წნევითა სხვაობით მილის დასაწყისში და ბოლოში და წინააღმდეგობით, რომელსაც განიცდის სითხე თავისი წებოვნების და მილის კედლებზე ხახუნისა და გრიგალისებური მოძრაობების გამო. პირველი ამ ძალთაგანი — წნევითა სხვაობა — ხელს უწყობს სითხის მოძრაობას, მეორე ჰიდრავლიკური წინააღმდეგობა — აფერხებს მას. წნევითა სხვაობის შეფარდება წინააღმდეგობისადმი განსა-

ზღვრავს მიღებში დროის ერთეულში გავლილი სითხის მოცულობას, ე. ი. სითხის მოძრაობის მოცულობით სიჩქარეს. ეს დამოკიდე-

ბულება გამოსახება უბრალო განტოლებით $Q = \frac{P_1 - P_2}{R}$, სადაც Q —

სითხის მოცულობა, $P_1 - P_2$ წნევათა სხვაობა მილის დასაწყისში და ბოლოში; R — წინააღმდეგობა.

ეს განტოლება შესაძლებლობას გვაძლევს გავაკეთოთ ჰემოდინამიკის გასაგებად მნიშვნელოვანი გაანგარიშებები. ასე, მაგალითად, შეიძლება გამოვიანგარიშოთ სისხლის მიმოქცევის დიდი ან მცირე წრის სისხლის ძარღვებში საერთო პერიფერიული წინააღმდეგობა სისხლის მოძრაობისადმი.

$R = \frac{P_1 - P_2}{Q}$ განტოლებიდან გამომდინარე პერიფერიული წინააღმდეგობის

გამოსაანგარიშებლად საჭიროა ვიცოდეთ წნევის ოდენობა სისხლის მიმოქცევის თითოეული წრის დასაწყისსა და ბოლოში და სისხლის მოცულობა, რომელიც გადავიდა პარკუჭებიდან სისხლძარღვთა სისტემაში და დაუბრუნდა წინაგულებს. სისხლის ეს რაოდენობა ტოლია წუთის მოცულობისა, რადგან ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში გული გადმოისვრის არტერიებში სისხლის იმდენ რაოდენობას, რამდენსაც ის ღებულობს. წნევა აორტასა და ღრუ ვენებში ან ფილტვის არტერიაში შეიძლება გაიზომოს უშუალოდ ვერცხლისწყლის სვეტის მილიმეტრებით. ამ გამოთვლის დროს აუცილებელია მხოლოდ მხედველობაში იმის მიღება, რომ გული გადმოისვრის სისხლს არტერიულ სისტემაში არა უწყვეტი ნაკადით, არამედ რიტმულად და წნევა სისტოლისა და დიასტოლის დროს განსხვავებული იქნება. ამიტომ გამოთვლის დროს იყენებენ საშუალო წნევის სიდიდეს, რომელიც გამოსახავს სისხლის მოძრაობის ენერგიას იმ შემთხვევაში, თუ იგი გულიდან უწყვეტად მოედინებოდა. გამოანგარიშების დროს პერიფერიულ წინააღმდეგობას გამოსახავენ აბსოლუტურ ფიზიკურ ერთეულებში: დინეზიონ/წამ/სმ⁵. ვერცხლისწყლის სვეტის მილიმეტრებით გამოსახული წნევის მაჩვენებლების გადასაყვანად დინეზიონში, წნევის მაჩვენებლებს ამრავლებენ ვერცხლისწყლის ხვედრით წონაზე — 13.6 და სიმიძიმის ძალის აჩქარებაზე — 980. სისხლის ძარღვებში გავლილი სისხლის მოცულობას გამოსახავენ მლ/წამებში.

6. ნ. სავიციის მონაცემებით ადამიანის დიდი წრის სისხლის ძარღვებში საერთო პერიფერიული წინააღმდეგობა ნორმაში შეადგენს 2500 — 1400 დინეზიონ/წამ/სმ⁵. მცირე წრის სისხლის ძარღვებში პერიფერიული წინააღმდეგობა დაახლოებით 10-ჯერ ნაკლებია.

სითხის ნაკადისადმი წინააღმდეგობა მით უფრო მეტია, რაც უფრო მეტია სითხის სიბლანტე (სისხლის სიბლანტე 5-ჯერ აღემატება წყლის სიბლანტეს, რომელიც მიღებულია 1-ის ტოლად), რაც მეტია მილის სიგრძე (რომელშიც მიმდინარეობს სითხე) და რაც უფრო ნაკლებია ამ მილის რადიუსი. ურთიერთობა ამ სიდიდეებს შორის გამოიხატება პუაზეილის განტოლებით:

$$R = \frac{8\eta}{\pi r^4}$$

სადაც η -სითხის სიბლანტეა; L -მილის სიგრძე; r -მილის რადიუსი.

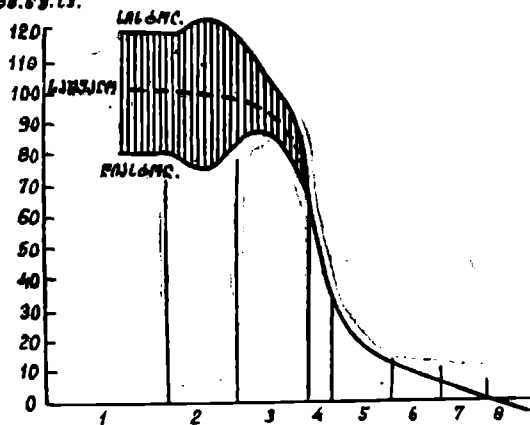
პუაზეილის განტოლება გამოყვანილია სითხის არაელასტიკურ მიღებში მოძრაობის საფუძველზე და არ შეიძლება საფუძველად დაედოს სისხლის ძარღვებში მოძრაობის წინააღმდეგობის ზუსტ გამომანგარიშებას. იგი არ ითვალისწინებს ჰემოდინამიკის ყველა რეალურ პირობას, კერძოდ, სისხლის ძარღვის კედლის ელასტიკურობას, სისხლძარღვის დიამეტრის ცვლილებებს, სისხლის წნევისაგან დამოკიდებულებით გრივალისებურ მოძრაობებს და სხვათა გავლენას. ამასთან ეს განტოლება ასახავს წინააღმდეგობის დამოკიდებულებას სისხლძარღვთა სიგრძისა და სიგანისაგან და სისხლის სიბლანტისაგან. განტოლების თანახმად მაქსიმალურად დიდი წინააღმდეგობა სისხლის მოძრაობისადმი აღინიშნება წვრილ სისხლძარღვებში — არტერიოლებსა და კაპილარებში (წინააღმდეგობა კაპილარებში მათი მცირე სიგრძის გამო ბევრად ნაკლებია, ვიდრე გრძელ არტერიოლებში). მსჯელობა სხვადასხვა სისხლის ძარღვის წინააღმდეგობის შესახებ შესაძლებელია მათ დასაწყისში და ბოლოში არსებულ წნეკათა სხვაობის საფუძველზე; რაც უფრო მეტია წინააღმდეგობა სისხლის ნაკადისადმი, მით უფრო მეტი ძალა იხარჯება მის გადაადგილებაზე და, მაშასადამე, მით მეტია წნევის დაცემა ამ სისხლძარღვის სიგრძეზე. სხვადასხვა სისხლძარღვში სისხლის წნევის პირდაპირმა გაზომვამ გამოავლინა, რომ მსხვილ და საშუალო არტერიებში წნევა ეცემა მხოლოდ 10%-ით, არტერიოლებსა და კაპილარებში კი 85%-ით. ეს იმას ნიშნავს, რომ გულის მიერ პარკუჭებიდან სისხლის განდევნაზე დახარჯული ენერგიის 10% იხარჯება მსხვილ და საშუალო არტერიებში სისხლის გადაადგილებაზე, 85% კი მის გადაადგილებაზე არტერიოლებსა და კაპილარებში. სისხლძარღვთა სისტემაში წნევის განაწილება მოცემულია 37-ე სურათზე.

თუ ვიცით სისხლის მოძრაობის მოცულობითი სიჩქარე, რომელიც იზომება მლ/წამ., ადვილი გამოსათვლელია ხაზობრივი სიჩქარე, რომელიც იზომება მმ/წამ. ხაზობრივი სიჩქარე გამოსახავს ძარღვის გასწვრივ სისხლის ნაწი-

ლაკების გადაადგილების სიჩქარეს. ხაზობრივი სიჩქარე (V) ტოლია მოცულობითი სიჩქარისა (Q) გაყოფილი სისხლის ძარღვის განივი კვეთის ფართობზე:

$$V = \frac{Q}{\pi r^2}. \text{ ამ ფორმულით გამოთვლილი ხაზობრივი სიჩქარე — საშუალო}$$

მე პიკს. წყ. 13.



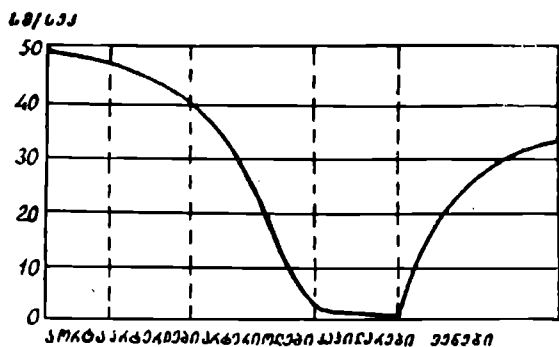
სურ. 37. სისხლძარღვთა სისტემის სხვადასხვა უბანში სისტოლური, დიასტოლური და საშუალო წნევის ცვლილებების დიაგრამა.

1 — აორტა; 2 — მსხვილი არტერიები; 3 — წვრილი არტერიები; 4 — არტერიოლები; 5 — კაპილარები; 6 — ვენულები; 7 — ვენები; 8 — ღრუ ვენები.

სიჩქარეა. სინამდვილეში ხაზობრივი სიჩქარე სხვადასხვაა ნაკადის ცენტრში მოძრავი სისხლის ნაწილაკებისათვის (ძარღვის გასწვრივი ღერძის მიმართ) და ძარღვის კედელთან. ნაკადის ცენტრში ხაზობრივი სიჩქარე მაქსიმალურია, კედელთან კი იგი მინიმალურია, რადგან აქ განსაკუთრებით დიდია სისხლის ნაწილაკების ხახუნი სისხლის ძარღვის კედელზე.

როგორც უკვე აღვნიშნეთ, აორტაში ან ღრუ ვენებში და ფილტვის არტერიაში ან ფილტვის ვენებში 1 წუთში გავლილი სისხლის მოცულობა თანაბარია. გულიდან გამოსული სისხლის რაოდენობა გულში ჩასული სისხლის რაოდენობის ტოლია. აქედან გამომდინარეობს, რომ 1 წუთში გავლილი სისხლის მოცულობა მთელ არტერიულ სისტემაში, ყველა არტერიოლებში ერთად, ყველა კაპილარებში, მთელ ვენურ სისტემაში და ასევე სისხლის მიმოქცევის მცირე წრეში — ერთნაირია. ყოველ განივკვეთში გავლილი სისხლის თანაბარი მოცულობისას კი ხაზობრივი სიჩქარე არ უნდა იყოს თანაბარი. იგი დამოკიდებულია სისხლის ძარღვის კალაპოტის საერთო განივკვეთზე. ეს გამომდინარეობს იმ განტოლებიდან, რომელიც ხაზობრივ და მოცულობით სიჩქარეთა შეფარდებას გამოხატავს: რაც უფრო მეტია სისხლძარღვთა საერთო განივკვეთი, მით უფრო ნაკლებია სისხლის მოძრაობის ხაზობრივი სიჩქარე. სისხლძარღვთა სისტემაში ყველაზე ვიწრო ადგილს აორტა წარმოადგენს. არტერიის განტოტვისას, მიუხედავად იმისა, რომ თითოეული ტოტი უფრო ვიწროა, ვიდრე მისი წარმოშობი ტოტი, ადგილი აქვს სუმარული კალაპოტის გაფართოებას, რადგან არტერიულ ტოტთა განივკვეთის ჯამი მეტია, ვიდრე იმ არტერიისა, რომელმაც ეს ტოტები წარმოშვა. კალაპოტის უდიდეს გაფართოებას ადგილი აქვს კაპილარულ ქსელში, რადგან ყველა კაპილარის განივკვეთის ჯამი 600—800-ჯერ მეტია აორტის განივკვეთზე. ამის შესატყვისად სისხლი აორტაში მოძრაობს უფრო სწრაფად, ვიდრე კაპილარებში.

ვენებში სისხლის ღენის ხაზობრივი სიჩქარე კაპილარებთან შედარებით კვლავ მატულობს, რადგან ვენების შერწყმისას სისხლის ძარღვის კალაპოტი ვიწროვდება. ღრუ ვენებში ხაზობრივი სიჩქარე არტერიების სიჩქარის ნახევარს აღწევს. სისხლ-



სურ. 38. ხაზობრივი სიჩქარის ცვალებადობის დიაგრამა სისხლძარღვთა სისტემის სხვადასხვა ნაწილში.

ძარღვთა სისტემაში სისხლის მოძრაობის სიჩქარის განაწილება მოცემულია 38-ე დიაგრამაზე. იმასთან დაკავშირებით, რომ სისხლი გულიდან არა უწყვეტი ნაკადით მოდის, არამედ ცალკეულ ულუფებად, სისხლის ნაკადი არტერიებში მოპულსირე ხა-

სიათს ატარებს, ამიტომ

გასაგებია, რომ ხაზობრივი და მოცულობითი სიჩქარე სულ ცვალებადობს: აორტაში და ფილტვის არტერიაში იგი მაქსიმალურია პარკუჭების სისტოლის დროს და კლებულობს დიასტოლის დროს. კაპილარებსა და ვენებში სისხლის ნაკადი მუდმივია დროში და, მაშასადამე, მუდმივია მისი ხაზობრივი სიჩქარეც.

ამ წყვეტილი ნაკადის მუდმივში გადაქცევისათვის მნიშვნელობა აქვს არტერიული კედლის თვისებას.

თავისი კედლის აღნაგობით არტერიები ორ ჯგუფად იყოფა. მსხვილი არტერიები ეკუთვნიან ელასტიკური ტიპის ძარღვებს, საშუალო და მცირე ყალიბის არტერიები კი — კუნთოვანი ტიპის ძარღვებს. აორტისა და მსხვილი არტერიების მკვეთრად გამოხატული დრეკადი თვისებები მთელ სისხლძარღვთა სისტემაში სისხლის უწყვეტ დინებას განაპირობებენ.

სითხის მოძრაობისათვის კედლების ელასტიკურობის მნიშვნელობას შემდეგი ცდით განმარტავენ: რეზინისა და მინის მილის საშუალებით ჭურჭლიდან წყალს წყვეტილი ნაკადით გამოუშვებენ. მინის მილის სადენი ზერელიდან წყალი ბიძგებით გამოდის იმ დროს, როდესაც რეზინის მილის სადენი ზერელიდან იგი განუწყვეტელი ნაკადით გამოდის და უფრო მეტი რაოდენობით, ვიდრე მინის მილიდან. ელასტიკური მილის სითხის ნაკადის გადიდებისა და წყვეტილის განუწყვეტლად გარდაქმნის უნარი დამოკიდებულია იმაზე, რომ იმ მომენტში, როცა მისი კედლები სითხით იჭიმება, მილის კედლების ელასტიკური ძაბვის ენერგია წარმოიქმნება, ე. ი. ხდება სითხის მოძრაობის კინეტიკური ენერგიის ერთი ნაწილის გადასვლა ელასტიკური ძაბვის პოტენციალურ ენერგიაში. გულ-სისხლძარღვთა სისტემაში პარკუჭების სისტოლის დროს განვითარებული კინეტიკური ენერგიის ნაწილი იხარჯება აორტისა და მსხვილი არტერიების კედლების გაჭიმვაზე. უკანასკნელნი ქმნიან ელასტიკურ ანუ კომპრესიულ კამერას; მასში თავსდება სისხლის მნიშვნელოვანი მოცულობა, რომელიც მას ჭიმავს. ამასთან გულის მიერ განვითარებული კინეტიკური ენერგია არტერიული კედლების ელასტიკური ძაბვის ენერგიად იქცევა. მაშინ, როცა სისტოლა მთავრდება, გულის მიერ შექმნილი ეს ელასტიკური ძაბვა იჩენს თავს: დიასტოლის დროს სისხლი მოძრაობას განაგრძობს სისხლძარღვის კედლების ელასტიკური ძაბვის ენერგიის ხარჯზე.

სისხლის წნევა არტერიებში

სისხლის წნევის გაზომვას ცხოველის, ზოგჯერ ადამიანის არტერიებში მანომეტრთან შეერთებული შუშის მილის (კანულის) ან ნემსის შეყვანის გზით აწარმოებენ. სისხლის შედედების თავიდან ასაცილებლად კანულას ან ნემსს და მანომეტრთან დამაკავშირებელ მილებს სისხლის შედედების საწინააღმდეგო ნივთიერებით ავსებენ.

წინათ სისხლის წნევის სარეგისტრაციოდ ხმარობდნენ ვერცხლისწყლის მანომეტრებს ტივტივათი, რომელიც კიმოგრაფზე წერდა წნევის რხევათა ნარუღს. მაგრამ ვერცხლისწყლის მანომეტრებს დიდი ინერციულობა აქვთ და დამახინჯებულ ჩვენებებს იძლევიან. ამიტომ ამჟამად იყენებენ ელექტრომანომეტრებს, რომლებშიც წნევის ცვლილება იწვევს ინდუქტიურობისა ან აქტიური წინააღმდეგობის ცვლილებებს. ელექტრომანომეტრებს მაღალი მგრძნობელობა და უინერციულობა ახასიათებთ.

გარდა ზემოთ აღწერილი გაზომვის პირდაპირი ანუ სისხლიანი წესისა, როდესაც სისხლის ძარღვში შეჰყავთ კანულა ან ნემსი, ადამიანის შემთხვევაში სისხლის წნევას არაპირდაპირი ანუ უსისხლო წესებით ზომავენ; მათი პრინცი-

პი იმაში მდგომარეობს, რომ იზომება ის წნევა, რომელიც უნდა განვავითაროთ მოცემული სისხლძარღვის კედელზე გარედან, რაჟა მასში სისხლის ნაკადი შეწყდეს. ცდის ქვეშ მყოფ პირის მხარზე, იდაყვის ზემოთ, დადებენ ორმაგ-კედლიან რეზინის მანქეტს. მანქეტის ორ კედელს შორის სივრცე შეერთებულია ჰაერის დამჭირხნელ რეზინის ბალონთან და ვერცხლისწყლის მანომეტრთან. ჰაერის ჩატუმბვის დროს მანქეტი რგოლივით მოუჭერს მხარს და ვერცხლისწყალი მანომეტრში ამ წნევის სიდიდეს გვიჩვენებს. ხელსაწყოს. რომელიც იხმარება ამ გამოკვლევისათვის, რ ი ვ ა - რ ო ჩ ი ს ს ფ ი გ მ ო მ ა ნ ო - მ ე ტ რ ი ეწოდება. ამ ხელსაწყოთი სისხლის წნევის გაზომვისას, ნ. ს. კოროტკოვის წინადადებით მოისმენენ სისხლძარღვოვან ტონებს, რომელნიც აღმო-ცენდებიან არტერიაში მხარზე დადებული მანქეტის პერიფერიულად.

თუ არტერია გადაჭერილი არ არის, სისხლი არტერიაში უხმაუროდ მიმდ-ნარეობს. თუ წნევას მანქეტში ისე გავზრდით, რომ იგი გადააჭარბებს სისტო-ლურს, მანქეტი არტერიის სანათურს მთლიანად დაახშობს და სისხლის ნაკა-დი წყდება. ბგერები ამ დროს არ ისმის. თუ ახლა მანქეტიდან თანდათანობით გამოვუშვებთ ჰაერს (ე. ი. ვაწარმოებთ დეკომპრესიას), იმ მომენტში, როდესაც წნევა ოდნავ სისტოლურზე ნაკლები იქნება, სისხლის ნაკადი ყოველი სისტო-ლის დროს გადაჭერილ ადგილს გადალახავს და მანქეტის ქვემოთ გადის დი-დი სისწრაფით და კინეტიკური ენერგიით მოძრავი სისხლის ულუფა ეჯახება რა მანქეტის ქვემოთ მდებარე არტერიის კედელს, წარმოშობს ბგერებს, რომე-ლიც ისმის არტერიის ქვემოთ. ის წნევა მანქეტში, რომლის დროსაც ისმის პირველი ბგერები, შეეფარდება მაქსიმალურს, ე. ი. სისტოლურ წნევას. მანქეტში წნევის შემდგომი დაქვეითებისას დგება მომენტი, როდესაც იგი დიასტოლურზე დაბალი ხდება, სისხლი ახლა იწყებს მოძრაობას არტე-რიაში არა მხოლოდ სისტოლის, არამედ დიასტოლის დროსაც. ამ მომენტში მანქეტის ქვემოთ არტერიაში ბგერები წყდება. ბგერის შეწყვეტის დროს მანქეტში არსებული წნევის მიხედვით მსჯელობენ მინიმალური, ე. ი. დიასტოლური წნევის შესახებ.

კოროტკოვის წესით გაზომილი არტერიული წნევის დაპირისპი-რებამ იმავე ადამიანზე არტერიაში ელექტრომანომეტრთან შეერთებულ ნემსის შეყვანის გზით გაზომილ წნევასთან, გამოავლინა მსგავსი, მაგრამ არა ყოველთვის მთლიანად თანაბარი შედეგები.

სისხლის წნევა (P) არტერიებში დამოკიდებულია: 1) გულის მუშაობის შედეგად არტერიებში შესული სისხლის მოცულობაზე (Q); 2) იმ წინააღმდე-გობაზე, რომელიც სისხლს წვრილ არტერიებში, არტერიოლებსა და კაპილა-რებში გავლისას ელოდება (R). ეს დამოკიდებულება გამოისახება მარტივი განტოლებით: $P = Q \cdot R$.

ამ განტოლების შესაბამისად, წუთის მოცულობის გაზრდა, მაგალითად. სისხლის დიდი რაოდენობით გადასხმისას, სისხლის წნევის მომატებას იწვევს. პირიქით, წუთის მოცულობის შემცირება, მაგალითად, სისხლის დაკარგვის შემთხვევაში არტერიული წნევის დაცემას იწვევს.

სისხლის წნევის დაცემა გულთან ვენური სისხლის დაბრუნების შემცირე-ბისას და, მაშასადამე, წუთის მოცულობის შემცირებას ადგილი აქვს კაპილა-რული და ვენური კალაპოტის გაფართოებისას. ამ შემთხვევაში სისხლი გროვ-დება ამ კალაპოტში და წუთის მოცულობა, და მაშასადამე, არტერიული წნე-

ვაც ეცემა, ისევე როგორც ამას ადგილი აქვს სისხლის გამოშვების შედეგად ცირკულაციაში მყოფი სისხლის მასის შემცირებისას.

სისხლის წნევის დამოკიდებულება გულიდან გადმოსროლილ სისხლზე ილუსტრირდება ცთომილი ნერვის გაღიზიანების ეფექტით, (იხ. სურ. 32). მისი სუსტი გაღიზიანების შემთხვევაში, გულის მუშაობის შენელება და შესუსტება არტერიებში სისხლის შემოსვლის შემცირებას იწვევს, რის გამოც სისხლის წნევა ეცემა. ცთომილი ნერვის ძლიერი გაღიზიანების შემთხვევაში, როდესაც გული ჩერდება და წყდება სისხლის მიწოდება არტერიებში, სისხლის წნევა თითქმის ნულამდე ეცემა.

ზემოთ მოცემული განტოლებიდან გამომდინარე, არტერიული სისხლის წნევის განმსაზღვრელ ფაქტორს წარმოადგენს აგრეთვე პერიფერიული წინააღმდეგობა სისხლის ნაკადისადმი. ეს წინააღმდეგობა მაქსიმალურად დიდია არტერიოლებში. თუ მათი სანათური შევიწროებულია და წინააღმდეგობა სისხლის ნაკადისადმი გაზრდილია, სისხლის არტერიული წნევაც მატულობს. არტერიოლების გაფართოებისას კი სისხლის წნევა არტერიებში ეცემა.

პერიფერიულ წინააღმდეგობაზე, და მაშასადამე, არტერიული წნევის დონეზე, გავლენას ახდენს სისხლის წებოვნება; რაც უფრო მაღალია იგი, მით მეტია წინააღმდეგობა არტერიოლებში და მით უფრო მაღალია სისხლის წნევა არტერიებში.

სისხლის წნევის დონე არტერიებში არასოდეს მუდმივი არ არის, იგი საშუალო დონის ზევით და ქვევით მუდამ მერყეობს, ამ რხევებს სისხლის წნევის მრუდზე სამი ტალღის სახე აქვს.

პირველი რიგის ტალღები ყველაზე ხშირია და გულის შეკუმშვაზეა დამოკიდებული. თითოეული სისტოლის დროს სისხლის გარკვეული რაოდენობა გადადის არტერიებში და ზრდის მათ ელასტიკურ გაჭიმვას. პარკუჭების სისტოლის დროს აორტასა და ფილტვის არტერიაში გადასული სისხლის რაოდენობა არტერიებიდან გასული სისხლის რაოდენობას აღემატება, რის გამოც სისხლის წნევა მატულობს. დიასტოლის დროს პარკუჭებიდან სისხლის გადასვლა არტერიულ სისტემაში წყდება და წარმოებს მხოლოდ სისხლის გასვლა მსხვილი არტერიებიდან; მათი კედლების დაჭიმულობა კლებულობს და წნევა ეცემა. წნევის მერყეობა აორტიდან და ფილტვის არტერიიდან ვრცელდება ყველა მათ განტოტვაზე და თანდათან ქრება. წნევის მომატება არტერიებში, რომელსაც ადგილი აქვს გულის სისტოლის შედეგად, ახასიათებს მაქსიმალური ანუ სისტოლური წნევა. წნევის დაცემა დიასტოლის დროს ახასიათებს მინიმალური ანუ დიასტოლური წნევა. სხვაობას სისტოლურ და დიასტოლურ წნევათა შორის, ე. ი. წნევის რხევათა ამპლიტუდას პულსური წნევა, ანუ პულსური სხვაობა ეწოდება. პულსური წნევა, სხვა თანაბარ პირობებში, პროპორციულია თითოეული სისტოლის დროს გულიდან გადმოსროლილი სისხლის რაოდენობისა და გარკვეული მასშტაბით ახასიათებს სისტოლის მოცულობის სიდიდეს.

პულსური წნევა ყველაზე დიდია გულთან ახლომდებარე არტერიებში. რაც უფრო შორს არის გულიდან, მით უფრო ნაკლებია პულსური წნევა, ე. ი. თანდათან ქრება სხვაობა სისტოლურ და დიასტოლურ წნევათა შორის. არტერიოლებსა და კაპილარებში სისხლის წნევის პულსური ტალღები არ აღინიშნება, წნევა მათში მუდმივია და არ ცვალებადობს სისტოლის ან დიასტოლის დროს.

გარდა მაქსიმალური (სისტოლური), მინიმალური (დიასტოლური) და პულსური წნევისა, განსაზღვრავენ ე. წ. საშუალო წნევას.

საშუალო წნევა წარმოადგენს იმ საშუალო ოდენობას მინიმალურ და მაქსიმალურ წნევათა შორის, რომელსაც შეეძლო სისხლის წნევის პულსური რხევების უარსებობის შემთხვევაში მოეცა ისეთივე ჰემოდინამიკური ეფექტი, რომელსაც ვაკუირდებით სისხლის ბუნებრივი, მერყევი წნევის დროს. ეს იმას ნიშნავს, რომ საშუალო წნევა გამოსახავს სისხლის უწყვეტი დინების ენერგიას.

საშუალო წნევის ოდენობის განსაზღვრა შესაძლებელია ვერცხლისწყლის მანომეტრის მეშვეობით, რომელსაც ორ მუხლს შორის ჩართული აქვს ონკანი. თუ ხვრელი ონკანში შევიწროებულა, მაშინ იქმნება წინააღმდეგობა ვერცხლისწყლის იმ სწრაფი რხევებისათვის. რომელნიც დაკავშირებულნი არიან სისხლის წნევის სისტოლურ აწევასა და დიასტოლურ დაქვეითებასთან. ამ შემთხვევაში სისხლის წნევის მრუდი წარმოადგენს თითქმის სწორ ხაზს და პულსური რხევები არ კლინდებიან. მანომეტრის ორ მუხლს შორის ვერცხლისწყლის დონის სხვაობა შეესატყვისება საშუალო წნევას.

ვინაიდან წნევის დიასტოლური დაქვეითების ხანგრძლივობა მეტია, ვიდრე მისი სისტოლური მომატება, ამიტომ საშუალო წნევა უფრო უახლოვდება მინიმალურ (დიასტოლურ) წნევას, ვიდრე მაქსიმალურს (სისტოლურს).

საშუალო წნევა წარმოადგენს გაცილებით უფრო მუდმივ სიდიდეს ერთსა და იმავე არტერიაში, ვიდრე სისტოლური და დიასტოლური წნევები, რომლებიც საკმაოდ ცვალებადნი არიან.

გარდა პულსური რხევებისა, სისხლის წნევის მრუდზე არჩევენ მეორე რიგის ტალღებს, რომელნიც ემთხვევიან სუნთქვით მოძრაობებს, ამიტომ მათ სუნთქვითი ტალღები ეწოდება. შესუნთქვას თან სდევს სისხლის წნევის დაქვეითება, ამოსუნთქვას კი მომატება.

სისხლის წნევის მრუდზე ზოგიერთ შემთხვევებში აღინიშნება აგრეთვე მეცამედი რიგის ტალღები. ეს არის წნევის კიდევ უფრო ნელი მატება და დაქვეითება. თითოეული ამ ტალღათაგანი მოიცავს რამდენიმე სუნთქვის ტალღას. ეს ტალღები აღმოცენდებიან სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრების ტონუსის პერიოდული მომატებისა და შემცირების გამო. ეს ტალღები უფრო ხშირად აღმოცენდებიან ტვინის ყანგბადით არასაკმარისი მომარაგების. მაგალითად, დაბალი ატმოსფერული წნევის პირობებში, სისხლის დაკარგვისას ან ზოგიერთი შხამებით მოწამვლის შედეგად.

პირდაპირი მეთოდით გაზომილი მაქსიმალური წნევა საშუალო ასაკის მოზრდილი ადამიანის შემთხვევაში უდრის: აორტაში ვერცხლისწყლის სვეტის 110—125 მმ, კიდურების მსხვილ არტერიებში 105—120 მმ. მოყვანილი ციფრებდან ჩანს, რომ სისხლის წნევის დაცემა მსხვილ არტერიებში დიდი არ არის. სისხლის წნევის ყველაზე მკვეთრ დაცემას ადგილი აქვს წვრილ არტერიებსა და განსაკუთრებით არტერიოლებში. აქ წნევა მკვეთრად ეცემა და კაპილარის არტერიულ ბოლოზე აღწევს 25—30 მმ.

კლინიკაში არტერიული წნევა ჩვეულებრივად იზომება მხრის არტერიაში. კოროტკოვის წესით გაზომილი სისხლის მაქსიმალური წნევა 15—50 წლის ასაკში ჩანმრთელ ადამიანს აქვს ვერცხლისწყლის სვეტის 105—120 მმ. 50 წლის ზევით სისხლის წნევა, როგორც წესი, მატულობს.

60 წლის ასაკში მაქსიმალური წნევა საშუალოდ შეადგენს ვერცხლისწყლის სვეტის 135—140 მმ. ახალშობილებში სისხლის მაქსიმალური წნევა შეადგენს ვერცხლისწყლის სვეტის 40 მმ. მაგრამ უკვე რამდენიმე დღის შემდეგ იგი 70 მმ აღწევს და პირველი თვის ბოლოს კი 80 მმ.

სისხლის მინიმალური წნევა საშუალო ასაკის ჯანმრთელი ადამიანის მხრის არტერიაში საშუალოდ შეადგენს 60—85 მმ. პულსური წნევა, ანუ პულსური სხვაობა კი — 35—50 მმ.

სისხლის წნევის დონეზე გარკვეულ გავლენას ახდენს ზოგიერთი ფაქტორი. მაგალითად, ემოციური აგზნება, გაბრაზება, შიში მნიშვნელოვნად ზრდის სისხლის წნევას (უპირატესად სისტოლურს). სისხლის წნევის მომატება განპირობებულია გულის მოქმედების გაძლიერებით და აგრეთვე სისხლის ძარღვების შევიწროებით. ეს ცვლილებები ვითარდება რეფლექსურად და ნაწილობრივ, სისხლში ადრენალინის გადასვლით.

ფიზიკური მუშაობის დროს სისხლის წნევა მკვეთრად მატულობს, უმთავრესად გულის მუშაობის გაძლიერების ხარჯზე. სისტოლურმა წნევამ შეიძლება მიაღწიოს ვერცხლსწყლის სვეტის 180—200 მმ-ს, უხშირესად ამ დროს მატულობს დიასტოლური წნევაც (100—110 მმ-მდე); პულსური წნევა მატულობს, რაც მაჩვენებელია გაზრდილი სისტოლური მოცულობისა.

გულისისხლძარღვთა სისტემის ფუნქციური უკმარისობის მქონე ადამიანებს აღენიშნებათ სისტოლური წნევის უმნიშვნელო და დიასტოლური წნევის დიდი ჰიპოტეზა; ამასთანავე პულსური წნევა ქვეითდება.

✱ არტერიული პულსი

არტერიული კედლის რიტმულ რხევებს, რომლებიც განპირობებულია არტერიებში წნევის სისტოლური მომატებით, არტერიული პულსი ეწოდება. არტერიის პულსაცია შეიძლება შევიგროძნოთ ყოველი ხელმისაწვდომი არტერიის: *a. radialis*, *a. temporalis*, *a. dorsalis pedis* შეხების დროს და სხვა.

პულსური ტალღა, ანუ სხვანაირად წნევის მომატების ტალღა, აორტაში პარკუჭიდან სისხლის განდევნის დროს აღმოცენდება, როდესაც აორტაში წნევა მკვეთრად მატულობს და მისი კედელი ამის გამო იჭიმება. გაზრდილი წნევის ტალღა და ამით გამოწვეული არტერიული კედლის რხევა გარკვეული სიჩქარით ვრცელდება აორტიდან არტერიოლებამდე და კაპილარებამდე, სადაც ეს ტალღა ქრება.

პულსური ტალღის გავრცელების სიჩქარე არ არის დამოკიდებული არტერიის სისხლის დინების სიჩქარეზე. არტერიაში სისხლის მოძრაობის მაქსიმალური სიჩქარე დაახლოებით 0,5 მეტრია წამში, პულსური ტალღა კი სისხლის ნორმალური წნევისა და ძარღვების ნორმალური ელასტიურობის პირობებში, არტერიის გასწვრივ ვრცელდება 5,5—8 მეტრის სიჩქარით წამში. პერიფერიულ არტერიებში კი 6—9,5 მ/წმ. ასაკთან დაკავშირებით, სისხლძარღვთა ელასტიურობის დაქვეითების გამო, პულსური ტალღის გავრცელების სიჩქარე, განსაკუთრებით აორტაში, მატულობს.

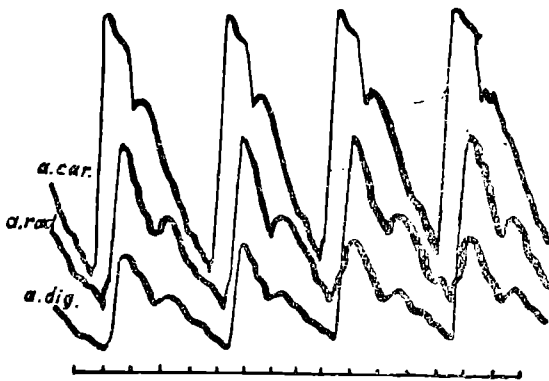
ცალკეული პულსური რხევის დეტალური ანალიზისათვის მისი გრაფიკული რეგისტრაცია მოძრავ ქაღალდზე ან ფოტოფირზე სპეციალური ხელსაწყოთა — სფიქმოგრაფის — სა-

შუალეობით წარმოებს. არსებობს ასეთი ხელსაწყო სხვადასხვა მოდელი. ზოგი მათგანი პულსური ტალღების რეგისტრაციას მსუბუქი ბერკეტების სისტემის საშუალებით აწარმოებს, ზოგი პნევმატიური წესით ხელზე ან ფეხზე მოთავსებული მანქანის საშუალებით, მესამე სახის ხელსაწყოები რეგისტრაციას ოპტიკური წესით ახდენენ. ამჟამად პულსის გამოსაკვლევად სარგებლობენ გადამწოდებით, რომელნიც არტერიული კედლის მექანიკურ რხევებს ელექტრულ ცვლილებებად გარდაქმნიან და არეგისტრირებენ.

აორტისა და მსხვილი არტერიების პულსის მრუდზე (ს ფ ი გ მ ო გ რ ა მ ა - ზ ე) არჩევენ ორ ძირითად ნაწილს: ა ნ ა კ რ ო ტ ა ს ანუ მრუდის აწევას და კ ა ტ ა კ რ ო ტ ა ს ანუ მრუდის დაწევას.

ანაკროტული აწევა არტერიული წნევის გაზრდის და ამით გამოწვეული არტერიის კედლის გაჭიმვის შედეგია, რომელსაც არტერიის კედლები ვანდევნის ფაზის დასაწყისში განიცდიან გულიდან გადმოსროლილი სისხლით. პარკუჭების სისტოლის დასასრულს, როდესაც წნევა მასში ეცემა, იწყება მრუდის კატაკროტული დაწევა. იმ მომენტში, როდესაც პარკუჭები მოდუნებას იწყებენ და წნევა მათ ღრუში უფრო ნაკლები ხდება, ვიდრე აორტაში, არტერიულ სისტემაში გადასროლილი სისხლი ისწრაფვის უკან პარკუჭისაკენ; წნევა არტერიებში მკვეთრად ეცემა და მსხვილი არტერიების პულსურ ტალღაზე ღრმა ნაჭდვეი — ინციზურა ჩნდება. მაგრამ სისხლის მოძრაობას უკან გულისაკენ ელობება წინააღმდეგობა, რადგან ნამგლისებრი სარქველები იხურებიან სისხლის უკუწაქადის გავლენით და აბრკოლებენ სისხლის დაბრუნებას პარკუჭში. სისხლის ტალღა სარქველებიდან აირეკლება და ქმნის წნევის აწევის მეორად ტალღას, რომელიც ხელახლად ჰიმავს არტერიულ კედლებს. ამის შედეგად სფიგმოგრამაზე მეორადი ანუ დ ი კ რ ო ტ უ ლ ი ა წევა ჩნდება.

აორტისა და მისგან მომდინარე მსხვილი სისხლის ძარღვების პულსის მრუდის ფორმები ე. წ. ც ე ნ ტ რ ა ლ უ რ ი პ უ ლ ს ი და პერიფერიული არტერიების პულსის მრუდები რამდენადმე განსხვავდებიან (სურ. 39).



სურ. 39. სინქრონულად ჩაწერილი სიძილე. სხივისა და თითის არტერიების სფიგმოგრამები.

პულსის გამოკვლევით შეიძლება დავადგინოთ მთელი რიგი მისი თვისებები: სიხშირე, ამპლიტუდა, სისწრაფე, დაძაბულობა და რიტმი. პულსის სიხშირე წუთში გამოხატავს გულის შეკუმშვათა სიხშირეს. პულსის სისწრაფე არის ის სიჩქარე, რომლითაც წნევა არტერიაში აიწევა ანაკროტის მომენტში და კვლავ დაიწეოს კატაკროტის მომენტში. ამ ნიშნის მიხედვით არჩევენ *pulsus celer* (სწრაფ პულსს) და *pulsus tardus* (ნელ პულსს). პირველი მიიწინებს აორტალური სარქველის ნაკლოვანების დროს, როდესაც პარკუჭიდან გადმოსროლილი სისხლის

გადიდებული რაოდენობა, რომლის ნაწილი სწრაფად ბრუნდება უკან პარკუჭში სარქველში არსებული დეფექტის გამო. მეორეს ადგილი აქვს აორტის ხვრელის შევიწროების დროს. როდესაც სისხლი გადადის აორტაში უფრო ნელა, ვიდრე ნორმაში. პულსის ამპლიტუდას უწოდებენ არტერიის კედლის რხევის სიდიდეს პულსური ბიძგის დროს.

პულის და ძაბულობა ანუ მისი სიმაგრე განისაზღვრება იმ ძალით, რომელიც საკი-
რთა იმისათვის, რომ არტერიაზე დაწოლით პული გაქრეს.

გულის მოქმედების შესახებ მის ზოგიერთ მოშლილობათა დროს პრაქტიკულად მნიშე-
ნელოვანი მონაცემები შეიძლება მივიღოთ ერთსა და იმავე ფოტოფირზე ელექტროკარდიო-
გრამისა და სფიგმოგრამის რეგისტრაციისას. ზოგჯერ შეიმჩნევა ე. წ. პულსის დეფიცი-
ტი, როცა პარკუჭების აგზნების ყველა ტალღას თან არ ახლავს გულიდან სისხლის გადასროლა
და პულსური ბიძგი. პარკუჭის ზოგიერთი სისტოლა მცირე სისტოლური გადმოსროლის გამო
იმდენად სუსტია, რომ არ იწვევს ისეთ პულსურ ტალღას, რომელმაც შეიძლება მიაღწიოს
პერიფერიულ არტერიამდე. ამასთან პულის ხდება არარტიმული (პულსის არ იტმია).

სისხლის მოძრაობის სიჩქარე არტერიებში

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, არჩევენ სისხლის მოძრაობის მოცუ-
ლობითსა და ხაზობრივ სიჩქარეს. მოცულობითი სიჩქარე ანუ სხეანა-
ირად სისხლის ნაკადის ოდენობა სხვადასხვა სხეულის სხვადასხვა
ორგანოში. იგი დამოკიდებულია ამ ორგანოში სისხლძარღვთა ქსელის განვი-
თარებასა და ამ ორგანოს მუშაობაზე.

მუშაობის დროს ორგანოებში ფართოვდება სისხლის ძარღვები და, მაშა-
სადამე, ადგილი აქვს წინააღმდეგობის შემცირებას. რადგან სისხლძარღვთა ასე-
თი ადგილობრივი გაფართოება მცირე გავლენას ახდენს სისხლის საერთო წნე-
ვაზე, ამიტომ სისხლის მოძრა-
ობის მოცულობითი სიჩქარე
მომუშავე ორგანოთა სისხლის
ძარღვებში მატულობს.

სისხლის ნაკადის სიდიდე მილილიტრებით სხვადასხვა
ორგანოებში გადაანგარიშებული მათ 100 გ წონაზე წუთში

ორგანობი	სისხლის ნაკადი
ფარისებური ჯირკვალი	560
თირკმლები	420
ღვიძლი	150
გული (კორონალური სისხლის ძარღვებით)	85
ნაწლავები	50
ტვინი	65
ელენთა	70
უჭი	35
ხელისა და ფეხის კუნთები (მოსვენების დროს)	2—3

სისხლის მოძრაობის მოცულო-
ბითი და ხაზობრივი სიჩქარის გან-
საზღვრისათვის მოწოდებულია რამ-
დენიმე მეთოდი. ყველა ეს მეთოდი
საკმაოდ რთულია და ნაკლებად
გამოსადეგი ამ მნიშვნელოვანი პეო-
დინამიკური მაჩვენებლის გამოსაკე-
ლევად ადამიანზე. ყველა ამ მეთო-
დის გამოყენების შემთხვევაში სა-
ჭიროა არტერიის გაშიშვლება და
მასზე სხვადასხვა მოწყობილობის

ფიქსირება. ასე ერთ-ერთი ყველაზე ზუსტი თანამედროვე მეთოდის — ულტრაბგერითი
მეთოდის — გამოყენების შემთხვევაში, არტერიაზე ერთმანეთისაგან მცირე დაშორებით
თავსდება ორი პატარა პიეზოელექტრული ფირფიტა, რომელნიც მექანიკურ რხევებს გარ-
დაქმნიან ელექტრულ რხევებად და პირიქით, ელექტრულ რხევებს — მექანიკურად. პირველ
ფირფიტას მიაწვდიან მაღალი სიხშირის ელექტრულ ძაბვას. იგი იქცევა ულტრაბგერად
რხევებად და ვრცელდებიან სისხლთან ერთად მეორე ფირფიტამდე, რომელიც გარდაქმნის
მათ მაღალი სიხშირის ელექტრულ რხევებად. განვსაზღვრავთ რა, თუ როგორი სისწრაფით
ვრცელდებიან ულტრაბგერითი ტალღები სისხლის ნაკადის მიმართულებით ერთი ფირფიტა-
დან მეორემდე და საწინააღმდეგო მიმართულებით, ე. ი. სისხლის ნაკადის საწინააღმდეგო
მიმართულებით — მეორე ფირფიტიდან პირველამდე, შეიძლება გავიანგარიშოთ სისხლის ნა-
კადის სიჩქარე. რაც უფრო სწრაფია სისხლის ნაკადი, მით უფრო მეტი სისწრაფით გავრცელ-
დება ულტრაბგერითი რხევები ერთი მიმართულებით და უფრო ნელა — მეორე მიმართუ-
ლებით.

ძალეებსა და მაიმუხებში სისხლის საშუალო ხაზობრივი სიჩქარე აორტაში შეადგენს 30—40 სმ/წამს, გულიდან — სისხლის სწრაფი განდევნის დროს იგი აღწევს 1 მ/წამს, დიასტოლის დასასრულს კი ეცემა თითქმის 0 სმ/წამ. ადამიანის აორტაში საშუალო ხაზობრივი სიჩქარე შეიძლება იყოს გამოანგარიშებული, თუ ცნობილია გულიდან გამოსროლილი სისხლის რაოდენობა და აორტის დიამეტრი (იხ. განტოლება 127 გვერდზე).

სისხლის მიმოქცევა კაპილარებში

კაპილარების მნიშვნელობა სასიცოცხლო პროცესებისათვის იმაში მდგომარეობს, რომ მათი კედლების გზით ხორციელდება ნივთიერებათა ცვლა სისხლსა და ქსოვილებს შორის. კაპილარების კედლები შედგებიან ენდოთელიუმის უჯრედების მხოლოდ ერთი ფენისაგან, რომელთა გზით ხდება სისხლში გახსნილ ნივთიერებათა დიფუზია. სისხლის მიმოქცევის დიდ წრეში ყველა კაპილარა რიცხვი მრავალი მილიარდია, ამიტომ კაპილარების მილამონში სისხლის კალაპოტი ზედმიწევნით მნიშვნელოვნად არის გაფართოებული.

ყველა მოქმედი კაპილარების განივი კვეთთა ჯამი დაახლოებით 600—800-ჯერ მეტია აორტის განივკვეთზე. ეს იქიდან ჩანს, რომ სისხლის დენის სიჩქარე კაპილარებში 600—800-ჯერ ნაკლებია, ვიდრე აორტაში და შეადგენს 0,3—0,5 მმ/წამს. ამ სიჩქარის გაზომვა შეიძლება, თუ კაპილარებში მიკროსკოპით უშუალოდ დავაკვირდებით ერთროციტების მოძრაობას.

ცალკეული კაპილარების სიგრძე 0,3—0,7 მმ, დიამეტრი კი 8 მიკრონამდე.

კუნთის კაპილარებში არსებული სისხლის 1 მლ აქვს კაპილარების ენდოთელიუმთან 0,5 კვ.მეტრის ტოლი შეხების ზედაპირი. კაპილარების თხელ კედელთან სისხლის შეხების ასეთი დიდი ზედაპირი ხელს უწყობს ნივთიერებათა ცვლას, კერძოდ გაზთა ცვლას სისხლსა და ქსოვილებს შორის.

სხვადასხვა ორგანოში კაპილარების ფორმა და სიდიდე თანაბარი არ არის. თანაბარი არ არის ორგანოებში კაპილარების საერთო რაოდენობაც. ინტენსიურ ნივთიერებათა ცვლის მქონე ორგანოებში კაპილარების რიცხვი 1 მმ² განივ კვეთზე მეტია, ვიდრე იმ ქსოვილებში, სადაც ნივთიერებათა ცვლა ნაკლებად ინტენსიურია. ასე, მაგალითად, გულში კაპილარების რიცხვი განივი კვეთის 1 მმ² ორჯერ მეტია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში.

არჩევენ კაპილარების ორ სახეს. ერთნი ქმნიან უმცირეს გზას არტერიოლებსა და ვენულებს შორის (მათ მაგისტრალურ კაპილარებს უწოდებენ). სხვა კაპილარები მათი განშტოებანია; ისინი იწყებიან ერთი კაპილარის არტერიული ბოლოდან და ერთიან მუდურ კაპილარის ვენურ ბოლოს. ეს გვერდითი განშტოებანი კაპილარულ ქსელს ქმნიან. გ. ი. მჭედლიშვილის მონაცემებით სისხლის მოცულობითი და ხაზობრივი სიჩქარე მაგისტრალურ კაპილარებში მეტია, ვიდრე გვერდით განშტოებებში.

კაპილარებში წნევის გაზომვა შეიძლება პირდაპირი წესით; ბინოკულარული ლუპის კონტროლის ქვეშ კაპილარებში სისხლის ნაკადის საწინააღმდეგო მიმართულებით შეჰყავთ უწყრილესი კანულა, რომელიც შეერთებულია ფიზიოლოგიური ხსნარით ავსებულ ბიურეტთან. წნევა ბიურეტში შეიძლება შეიცვალოს ნებისმიერად და გაიზომოს. იგი კაპილარში არსებული წნევის ტოლია

იმ შემთხვევაში, თუ კანულაში შესული ერითროციტები რჩებიან ადგილზე და არ მოძრაობენ არც კაპილარისაკენ, არც კანულის მეორე ბოლოსაკენ.

წნევა გულის დონეზე მდებარე კაპილარებში, მათს არტერიულ ბოლოში დაახლოებით ვერცხლისწყლის სვეტის 25—30 მმ უდრის, ხოლო ვენურ ბოლოში — 8—12 მმ.

ა. კროგმა და მისმა თანამშრომლებმა გამოარკვეეს კაპილარების საერთო რიცხვი ჩონჩხის კუნთების განივი კვეთის 1 კვ. მმ-ში. კაპილარების დათვლას აწარმოებდნენ ვიტალურად ტუშით შეღებილ ქსოვილებში. აღმოჩნდა, რომ ძალის კუნთის 1 კვ. მმ ფართობი შეიცავს 2500 კაპილარს. შემდეგ სპეციალური ცდების საშუალებით კროგმა გამოარკვია ქსოვილებში ჟანგბადის დიფუზიის სიჩქარე და ამ მონაცემების საფუძველზე მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ თუ სისხლი კუნთის ყველა კაპილარში ერთდროულად იმოძრაებდა, მაშინ კუნთის ქსოვილში ჟანგბადის დაბეჭადვა კაპილარის სისხლის ჟანგბადის დაბეჭადვის ტოლი უნდა ყოფილიყო. მაგრამ აღმოჩნდა, რომ მოსვენების დროს ჟანგბადის დაბეჭადვა კუნთში ძალიან მცირეა (ნულს უახლოვდება). აქედან ცხადია, რომ კუნთის მოსვენების დროს სისხლი მოძრაობს კუნთის ძალიან მცირე რაოდენობა კაპილარებში. ეს კაპილარები, რომლებიც ღიაა, წარმოადგენენ, ასე ვთქვათ „მორიგეებს“. დანარჩენი კაპილარები კი დახშულნი არიან და სისხლს არ ატარებენ. რომ ეს ნამდვილად ასეა, გვიჩვენებს კროგის მიერ შესრულებული შედარება მომუშავე კუნთის კაპილარების რიცხვისა ერთ ფეხში, იმავე ცხოველის მეორე მოსვენებული ფეხის კუნთის კაპილართა რიცხვთან.

მოგვყავს მის მიერ ზღვის გოჭის კუნთის კაპილარების გამოკვლევისას მიღებული შედეგები.

მოსვენების დროს „მორიგე“ კაპილარების ერთი წყება შეიცვლება მეორე წყებით. ზოგიერთი კაპილარის შეკუმშვის, ზოგიერთის კი მოდუნების მიზეზი ჯერჯერობით გამორკვეული არ არის. როგორც ჩანს, სპეციალური სათადარიგო კაპილარები არაა და ყველა კაპილარი განსაზღვრულ მომენტში შეიძლება „მორიგეებად“ იყვნენ.

	კაპილარების რიცხვი განივი კვეთის 1 მმ ² -ში
მოსვენების დროს	31—270
მუშაობის დროს	2500
კაპილარების საერთო რიცხვი	3000

როგორც კროგმა გვიჩვენა, დახშული კაპილარები მკვეთრად გამოხატულ ტონუსის მდგომარეობაში იმყოფებიან. მათი ვიტალურად ავსება სისხლით მაღალი არტერიული წნევის პირობებშიც კი შეუძლებელი ხდება, იმ დროს როდესაც ატონიური კაპილარები ადვილად ივსებიან სისხლით მცირე წნევის პირობებშიაც.

რამდენადაც კაპილარის კედელი მხოლოდ ენდოთელიუმისაგან შედგება და კუნთოვან ელემენტებს მოკლებულია, დაისვა საკითხი, როგორ ხორციელდება კაპილარების დაკეტვა? ვარაუდობდნენ, რომ კაპილარების სანათური იხურობა ისეთი განსაკუთრებული თათისებრი, ეგრეთწოდებული რუჟეს უჭრადების შეკუმშვის გამო, რომელნიც აქა-იქ გარს ერტყმიან კაპილარს. ახლა ეს აზრი უარყოფილია. კაპილარების სანათურის ცვალებადობაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს წნევის დონე არტერიოლებში. მათში წნევის მომატებისას

მოქმედი კაპილარების რაოდენობა მატულობს. არტერიოლები ასრულებენ „ონკანების“ როლს, რომლებიც კაპილარების გავსებას არეგულირებენ.

არტერიო-ვენური ანასტომოზები. სხეულის ზოგიერთ ნაწილში, მაგალითად, კანში, ფილტვებში, თირკმლებში უშუალო კავშირებია არტერიოლებსა და ვენებს შორის. ეს კავშირები — არტერიო-ვენური ანასტომოზები — უმოკლესი გზაა არტერიოლებსა და ვენებს შორის. ჩვეულებრივ პირობებში ისინი დახშულნი არიან და სისხლი კაპილარული ქსელით მიედინება. იმ შემთხვევაში, როდესაც ანასტომოზები იხსნებიან, მაშინ სისხლის ნაწილი არტერიოლებიდან უშუალოდ ვენებში გადადის, კაპილარების გარეშე. არტერიო-ვენური ანასტომოზები ასრულებენ შუნტის (ტოტის) როლს; ისინი არეგულირებენ კაპილარული სისხლის მიმოქცევას. ამის მაგალითს წარმოადგენს კაპლარული სისხლის მიმოქცევის ცვლილებები კანში გარე სამყაროს ტემპერატურის მომატებისას ან დაქვეითებისას. გარემოს ტემპერატურის მომატებისას (35° ზევით) ან დაქვეითებისას (15°-ის ქვევით) კანში ანასტომოზები იხსნება და სისხლი არტერიოლებიდან პირდაპირ ვენებში გადადის. ეს იცავს სისხლს გადახურებისაგან ან გაცივებისაგან, რადგან ამ პერიოდში სისხლის მხოლოდ ნაწილი გაივლის კაპილარულ ბადეში, სადაც ხდება სითბოს შთანქმედი ან გაცემა.

სისხლის მოძრაობა ვენებში

სისხლის მოძრაობა ვენებში სისხლის მიმოქცევის მნიშვნელოვანი ფაქტორია, რადგან ამ ფაქტორით განისაზღვრება გულის ავსება დიასტოლის დროს. სისხლის მოძრაობა ვენებში ხასიათდება მთელი რიგი თავისებურებებით.

ვენების კედლები არტერიის კედლებზე ბევრად უფრო გამჭიმვადია მათში კუნთოვანი შრის მცირე სისქის გამო. ამიტომ ვენების მცირე შიგნითა წნევა ცოცხალი მნიშვნელოვნად ღირსეულად მათ და მათში შეიძლება სისხლის დიდი რაოდენობა დაგროვდეს.

ვენური წნევა. ადამიანის ვენებში წნევის გაზომვა შეიძლება ზედაპირულ (ჩვეულებრივ იდაყვის) ვენაში ღრუ ნემსის შეყვანით და ამ ნემსის მანომეტრთან შეერთებით. ვენებში, რომლებიც გულმკერდის ღრუში არ მდებარეობენ წნევა ტოლია ვერცხლისწყლის სვეტის 5—9 მმ (წყლის სვეტის 65—120 მმ).

ვენაში წნევის სიდიდის მართებული ციფრების მისაღებად, შესატყვისი ვენა გულის ღონეზე უნდა მდებარეობდეს. ეს აუცილებელია, რადგან სისხლის წნევას, რომელსაც ადგილი აქვს, მაგალითად, ფეხის ვენაში დგომისას, ემატება ვენებში მოთავსებული სისხლის სვეტის წონა, ამიტომ ფეხის ვენაში წნევის გაზომვა აუცილებელია მწოლიარე მდგომარეობაში, ამ ჰიდროსტატიული კომპონენტის გამორიცხვის მიზნით.

გულმკერდის ღრუს მაზლობლად მდებარე ვენებში წნევა უახლოვდება ატმოსფერულს და სუნთქვის ფაზებთან დაკავშირებით მერყეობს. შესუნთქვისას, როცა გულმკერდი ფართოვდება, წნევა ვენებში ეცემა და ხდება უარყოფითი, ე. ი. ატმოსფერულზე ნაკლები; ამოსუნთქვის დროს მატულობს (ჩვეულებრივ ამოსუნთქვისას წნევა არ აღემატება 2—5 მმ). ფორსირებული ამოსუნთქვის ან განსაკუთრებით ჭინთვის დროს, როდესაც გულმკერდი ვიწროვდება და მასში წნევა ძალიან მატულობს, წნევა მაშინ მატულობს აგრეთვე ღრუ

ვენებშიც, რაც აბრკოლებს მუცლის ღრუსა და კიდურების ვენებიდან სისხლის გადადენას; ვენების საშუალებით გულში დაბრუნებული სისხლის რაოდენობა მცირდება და ამიტომ სისხლის წნევა ქვეითდება. ამით შეიძლება აიხსნას გულის წასვლა, რომელსაც ზოგჯერ ადგილი აქვს გაჭინთვის დროს.

რადგანაც წნევა გულმკერდის ღრუს მახლობლად მდებარე ვენებში (მაგ., საუღლე ვენებში) შესუნთქვისას უარყოფითია, ამის გამო ამ ვენების ჭრილობა საშიშია; ვენებში შეიძლება ატმოსფერული ჰაერი შევიდეს და ეს გახდეს მიზეზი ე. წ. ჰაეროვანი ემბოლიისა, ე. ი. არტერიოლებისა და კაპილარების დაცობისა ჰაერის ბუშტუკებით.

სისხლის მოძრაობის სიჩქარე ვენებში. სისხლის მოძრაობის ხაზობრივი სიჩქარე ვენებში უფრო ნაკლებია, ვიდრე არტერიებში. ამის მიზეზი იმაშია, რომ ვენურ ნაწილში სისხლის კალაპოტი 2—3-ჯერ უფრო განიერია, ვიდრე არტერიულ ნაწილში, რამაც ჰემოდინამიკის კანონების თანახმად უნდა გამოიწვიოს სისხლის უფრო ნელი მოძრაობა. სისხლის მოძრაობის სიჩქარე საშუალო ყალიბის პერიფერიულ ვენებში უდრის 6—14 სმ/წამში, ღრუ ვენებში კი წამში 20 სმ აღწევს.

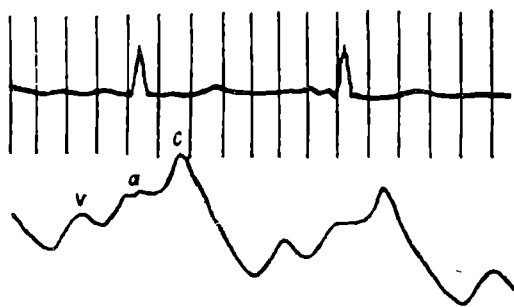
სისხლის მიმოქცევის დიდი წრის ვენებში სისხლის მოძრაობის მიზეზი მარტო მარცხენა პარკუჭის შეკუმშვის ძალა არ არის, რომელიც მნიშვნელოვნად იხარჯება არტერიოლებსა და კაპილარებში სისხლის გაკლისას ძაბით დიდი წინააღმდეგობის დასაძლევად; გარდა ამისა აქ მნიშვნელობა აქვს დამატებით ფაქტორებს. ერთ-ერთი მათგანი ისაა, რომ ვენების ენდოთელიუმში (ღრუ ვენების, ღვიძლის კარის სისტემის ვენების და წკრილი ვენების გამოკლებით) წარმოქმნის ნაკეცებს, რომელნიც ნამდვილ სარქველებს წარმოადგენენ და სისხლს მხოლოდ გულისაკენ გაატარებენ. ამიტომ სისხლის მოძრაობას ვენებში შეიძლება ყოველივე ძალა დაეხმაროს, რომელიც კი ზეწოლის გამო გამოიწვევს სისხლის ამოძრავებას; სარქველების არსებობის გამო სისხლი უკან უკვე აღარ ბრუნდება.

ვენებში სისხლის მოძრაობის ხელშემწყობი დამატებითი ძალები უმთავრესად ორია: 1) გულმკერდის შემწოვი მოქმედება და 2) ჩონჩხის მუსკულატურის შეკუმშვა. გულმკერდის შემწოვი მოქმედება უკვე ზევით იყო განხილული, იგი ხელს უწყობს სისხლის მოძრაობას ვენებში, განსაკუთრებით შესუნთქვის დროს. ჩონჩხის კუნთების მუშაობა ვენური სისხლის მიმოქცევას შემდეგნაირად უწყობს ხელს: კუნთის შეკუმშვისას, როგორც კუნთის შიგნით. აგრეთვე მის გვერდით მდებარე ვენები გარედან განიცდიან ზედაწოლას — მიიჭყლიტებიან. ვინაიდან ვენებში წნევა მეტად მცირეა, მათზე კუნთების ზედაწოლა იწვევს მათგან სისხლის გამოწურვას გულის მიმართულებით (სისხლის უკუმიმართულებით მოძრაობას ხელს უშლიან სარქველები). ამიტომ რიტმულა მოძრაობანი, როგორც, მაგალითად, მოძრაობა შეშის ხერხვის ან სიარულის დროს, მოქმედებენ რა როგორც ტუმბო, ძალიან აჩქარებენ ვენურ სისხლის მიმოქცევას. სტატიკური მუშაობა, ე. ი. კუნთის ხანგრძლივი შეკუმშვა, რომლის დროსაც ვენები დიდი ხნის განმავლობაში მიჭყლეთილნი არიან, პირიქით, აბრკოლებს ვენური სისხლის მიმოქცევას.

ვენური პულსი. წკრილი და საშუალო ყალიბის ვენებში სისხლის წნევის პულსური რხევები არ არსებობს. მსხვილ ვენებში კი, გულის ახლოს, აღინიშნება პულსური რხევები — ვენური პულსი. იგი განპირობებულია გულთან სისხლის მისვლის დაბრკოლებით, რასაც ადგილი აქვს წინაგულებისა

და პარკუჭების სისტოლის დროს. გულის ამ ნაწილების შეკუმშვის დროს წნევა ვენებში მატულობს და წარმოებს მათი კედლის შერხევა. ყველაზე უფრო მოსახერხებელია საუღლე ვენის (v. jugularis-ის) პულსის ჩაწერა.

ვენური პულსის მრუდზე—ვ ლ ე ბ ო გ რ ა მ ა ზ ე არჩევენ სამ კბილს a, c და v (სურ. 40). კბილი a ემთხვევა მარჯვენა წინაგულის სისტოლას; იგი გამოწვე-



სურ. 40. ელექტროკარდიოგრამის და ვენის პულსის სინქრონული ჩანაწერი (განმარტება ტექსტში).

ულია იმით, რომ წინაგულის სისტოლის მომენტში გულთან ვენების შერთვის ადგილები იხშობა ირგვლივ მუსკულატურის შეკუმშვის შედეგად, რის გამოც ვენებიდან წინაგულში სისხლის გადასვლა დროებით წყდება; ამიტომ წინაგულის ყოველი სისტოლის დროს მსხვილ ვენებში ხდება სისხლის ხანმოკლე შეგუბება, რაც იწვევს ვენების კედლების გაჭიმვას. წინა-

გულების დიასტოლის დროს სისხლი ვენებიდან წინაგულში კვლავ თავისუფლად შედის და ამ დროს ვენური პულსის მრუდი მკვეთრად ეცემა. ვენური პულსის მრუდზე მაშინვე ძნდება პატარა c კბილი. ის განპირობებულია საუღლე ვენის მაზლობლად მდებარე მოპულსირე საძილე არტერიის ბიძგით; c კბილის შემდეგ იწყება მრუდის დაცემა, რომელიც შეიცვლება მრუდის ახალი აწევით — v კბილით. ეს უკანასკნელი გამოწვეულია იმით, რომ პარკუჭების სისტოლის დასასრულს წინაგულები სავსეა სისხლით და მათში სისხლის უფრო მეტი რაოდენობით შესვლა შეუძლებელია, რის გამოც ვენებში ხდება სისხლის შეგუბება და მათი კედლების გაჭიმვა.

სისხლის მიმოქცევის დრო

სისხლის მიმოქცევის დრო ეწოდება იმ დროს, რომელიც ესაჭიროება სისხლს რათა სისხლის მიმოქცევის მთელი წრე გაიაროს.

სისხლის მიმოქცევის დროის განსაზღვრისათვის იყენებენ სხვადასხვა ხერხებს; მათი პრინციპი იმაში მდგომარეობს, რომ ვენაში შეყავთ რაიმე ნივთიერება, რომელიც ჩვეულებრივად ორგანიზმში არ გვხვდება და საზღვრავენ, რამდენი ხნის შემდეგ გამოჩნდება იგი თანამოსახლე ვენაში მოპირდაპირე მხარეზე ან გამოიწვევს მისთვის დამახასიათებელ ეფექტს. მაგალითად, იდაყვის ვენაში შეყავთ ალკალიოდი ლობელინი, რომელიც მოქმედებს სისხლის მეშვეობით მოგრძო ტვინის სუნთქვის ცენტრზე. საზღვრავენ დროს შეყვანის მომენტიდან სუნთქვის ხანმოკლე შეჩერებისა ან ზეელების გამოვლინებამდე. ეს ხდება მაშინ, როდესაც ლობელინის მოლეკულები გაივლიან რა წრეზე სისხლის მიმოქცევის სინტეზში, იმოქმედებენ სუნთქვის ცენტრზე და გამოიწვევენ სუნთქვის ცელილებას ან ზეელას.

ბოლო წლებში სისხლის მიმოქცევის დროის განსაზღვრას დიდ ან მცირე წრეში აწარმოებენ ნატრიუმის რადიოაქტიური იზოტოპისა და ელექტრონების მთვლელის საშუალებით. ამ მიზნით რამდენიმე ასეთ მთვლელს ათავსებენ სხეულის სხვადასხვა ნაწილზე მსხვილი სისხლის ძარღვების მაზლობლად და გულის მიდამოში. იდაყვის ვენაში ნატრიუმის რადიოაქტიური იზოტოპის შეყვანის შემდეგ საზღვრავენ იმ დროს, რომლის განმავლობაში გამოვლინდება რადიოაქტიური გამოსხივება გულის მიდამოში და გამოსაყვლე სისხლის ძარღვებში.

სისხლის მიმოქცევის დრო ადამიანში საშუალოდ შეადგენს გულის 27 სისტოლას. წუთში გულის 70—80 შეკუმშვისას სისხლის სრული მიმოქცევა წარმოებს დაახლოებით 20—23 წამში. მაგრამ არ დავივიწყოთ, რომ სისხლის მოძრაობის სიჩქარე სისხლის ძარღვის ღერძში უფრო დიდია, ვიდრე მის კედლებზე და აგრეთვე, ყველა სისხლძარღვთა უბანი ერთი სიგრძისა არ არის. ამიტომ მთელი სისხლი როდი მიმოქცევა ასე სწრაფად და ზემოთ მითითებული დრო უმოკლესია.

ძალებზე ჩატარებულმა ცდებმა დაგვანახა, რომ სისხლის მიმოქცევის სრული დროის ერთი მეხუთედი მოდის მცირე წრის წილად, ოთხი მეხუთედი კი — სისხლის მიმოქცევის დიდი წრის წილად.

სისხლძარღვებში სისხლის მოძრაობის რეგულაცია

რეგულატორული მექანიზმების რთული სისტემა უზრუნველყოფს გარკვეულ, დინამიკურად ცვალებად შეფარდებას გულის მუშაობასა, სისხლძარღვთა სანათურსა და კალაპოტის ტევადობასა და ცირკულაციაში მყოფ სისხლის რაოდენობას შორის. ამით წარმოებს ორგანოთა და ქსოვილთა სისხლით მომარაგების ოპტიმალური პირობების უზრუნველყოფა მათი ფიზიოლოგიური მდგომარეობის — მოსვენებისა და მუშაობის შესაბამისად.

სისხლძარღვთა ინერვაცია

სისხლძარღვები მომარაგებულნი არიან ნერვებით, რომელნიც არეგულირებენ მათ სანათურს და იწვევენ მათ შევიწროებას ან გაფართოებას.

სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნერვები — ვაზოკონსტრიქტორები — ეკუთვნიან სიმპათიკურ ნერვულ სისტემას. ამ ნერვების არსებობა პირველად შეამჩნია ა. პ. ვალტერმა 1842 წ. ბაყაყზე ჩატარებული ცდებით, შემდეგ კი კლოდ ბერნარმა 1852 წ. შინაური კურდღლის ყურის ნიჟარაზე; თუ შინაურ კურდღელს კისრის მიდამოში გავუღიზიანებთ სიმპათიკურ ნერვს, შესაბამისი ყურის ნიჟარა მკრთალდება მისი სისხლის ძარღვების შევიწროების გამო, ყურის ნიჟარის ტემპერატურა და მოცულობა კი მცირდება. შიგნეულობის მთავარი სისხლძარღვთა შემავიწროებელი სიმპათიკური ნერვები გაივლიან *n. splanchnicus*-ის შედგენილობაში. კიდურებთან მიმავალი სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნერვები გაივლიან, ჯერ ერთი, ზურგის ტვინის შერეული ნერვების შედგენილობაში, რომელთა გაღიზიანება, როგორც წესი, იწვევს კიდურების სისხლის ძარღვების შევიწროებას და შემდეგ არტერიების კედლებში (მათ ადვენტიციაში).

სისხლძარღვთა შემავიწროებელი სიმპათიკური ნერვების გადაჭრა სისხლძარღვთა გაფართოებას იწვევს იმ ფარგლებში, რომელიც ინერვირებულია

ამ ნერვებით. ამის დამადასტურებელია კლ. ბერნარის ცდა კისრის ერთ მხარეზე სიმპათიკური ნერვის გადაჭრით, რაც სისხლძარღვთა გაფართოებას იწვევს; ეს ვლინდება ოპერირებულ მხარეზე ყურის ნიჟარის გაწითლებასა და გათბობაში. ასევე *n. splanchnicus* გადაჭრის შემდეგ მკვეთრად მატულობს სისხლით მორაგება მუცლის ღრუს ორგანოებისა, რომლებიც ახლა მოკლებულნი არიან სიმპათიკურ ინერვაციას, ზემოთ გადმოცემული ცდებით ჩანს, რომ სისხლის ძარღვები მუდმივად სიმპათიკური ნერვების სისხლძარღვთა შემავიწროებელი გავლენის ქვეშ იმყოფებიან; ამ ნერვებით ხორციელდება არტერიის კუნთოვანი კედლის შეკუმშვის მუდმივი დონის შენარჩუნება (**არტერიული ტონუსი**).

თუ სიმპათიკური ნერვის გადაჭრის შემდეგ გავალიზიანებთ მის პერიფერიულ ბოლოს, შეიძლება აღვადგინოთ არტერიული ტონუსის ნორმალური დონე. ამისათვის საკმარისია სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოები გალიზიანდეს 1—2 იმპულსის სიხშირით წამში (ბ. ფოლკოვი, ვ. მ. ხაიუტინი). არტერიებთან მიმავალი იმპულსების სიხშირის შეცვლით შესაძლებელია მათი შევიწროება (იმპულსაციის გახშირებისას) ან გაფართოება (იმპულსაციის გაიშვიათებისას).

• სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ეფექტები — ვ ა ზ ო დ ი ლ ა ტ ა ც ი ა — პირველად აღმოაჩინეს რამდენიმე ნერვული ტოტის გალიზიანებისას; ისინი მიეკუთვნებიან პარასიმპათიკურ ნერვულ სისტემას, მაგალითად, *chorda tympani*-ის გალიზიანება ყბისქვეშა ჭირკვლის სისხლის ძარღვების გაფართოებას იწვევს, *n. lingualis*-ის გალიზიანება — ენის სისხლის ძარღვების გაფართოებას, *n. pelvici*-ის გალიზიანება კი სასქესო ორგანოების სისხლის ძარღვების გაფართოებას.

ზოგიერთ ორგანოში, მაგ., ჩონჩხის მუსკულატურაში, არტერიებისა და არტერიოლების გაფართოება წარმოებს სიმპათიკური ნერვების გალიზიანების გაღლებით, რომელთა შედგენილობაში, ვაზოკონსტრიქტორების გარდა ვ ა ზ ო დ ი ლ ა ტ ა ტ ო რ ე ბ ი ც გაივლიან. შემთხვევათა უმრავლესობაში სიმპათიკური ნერვების გალიზიანება სისხლძარღვთა შევიწროებას იწვევს და მხოლოდ განსაკუთრებულ შემთხვევაში, მაგალითად, ერგოტოქსინის შეყვანის შემდეგ, რომელიც სიმპათიკური ვაზოკონსტრიქტორების დამბლას იწვევს, ადგილი აქვს სისხლძარღვთა გაფართოებას.

სისხლძარღვთა გაფართოება (განსაკუთრებით კანისა) შეიძლება გამოვიწვიოთ ზურგის ტვინის უკანა ფესვების პერიფერიული ბოლოების გალიზიანებით, რომელთა შედგენილობაში გაივლიან აფერენტული (მგრძნობიარე) ბოჭკოები. სისხლძარღვთა გაფართოება ამასთანავე ხდება კანის იმ ფარგლებში, რომელთა ნერვული ბოჭკოები გალიზიანებულ ფესვში გაივლიან.

სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ნერვების მოქმედების მექანიზმი საკმარისად არ არის გამოკვლეული. უკანასკნელ წლებში დამტკიცებულია, რომ სისხლძარღვთა გაფართოება განპირობებულია ნერვების გალიზიანების დროს სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ნივთიერებების გამოყოფით. ასე, მაგალითად, ჩონჩხის კუნთის სიმპათიკური ვაზოდილატატორების გალიზიანებისას მათ დაბოლოებებში წარმოიქმნება აცეტილქოლინი, რომელიც არტერიოლების გაფართოებას იწვევს. ზურგის ტვინის უკანა ფესვების გალიზიანების დროს სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ნივთიერებები, როგორც ჩანს, წარმოიქმნებიან არა სისხლძარღვის კედელში, არამედ მის მახლობლად.

სისხლძარღვთა შევიწროება ან გაფართოება ხდება ცენტრალური ნერვული სისტემიდან მოსული იმპულსებით. ვ. ფ. ოვსიანიკოვმა 1871 წ. დაადგინა, რომ ნერვული ცენტრი, რომელიც უზრუნველყოფს არტერიული კალაპოტის გარკვეული ხარისხის შევიწროებას — სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი მოთავსებულია მოგრძო ტვინში. ამ ცენტრის ლოკალიზაცია დადგინდა ტვინის ღეროს სხვადასხვა დონეზე გადაჭრით. თუ გადაჭრა ძაღლზე ან კატაზე ნაწარმოებია ოთხგორაკის ზევით, სისხლის წნევა არ იცვლება. თუკი გადაჭრას ვაწარმოებთ მოგრძო და ზურგის ტვინს შორის, მაშინ სისხლის მაქსიმალური წნევა საძილე არტერიაში ეცემა ვერცხლისწყლის სვ. 100—120 მმ-დან 60—70 მმ-მდე.

აქედან გამომდინარეობს, რომ სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი მდებარეობს მოგრძო ტვინში და იგი ტონუსის ე. ი. ხანგრძლივი აგზნების მდგომარეობაში იმყოფება. მისი გავლენის მოხსნა იწვევს სისხლძარღვთა გაფართოებას და არტერიული წნევის დაცემას.

უფრო დეტალურმა ანალიზმა გვიჩვენა, რომ სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი მოთავსებულია IV პარაკუჭის ფსკერზე და შედგება ორი ნაწილისაგან: პრესორული და დეპრესორული ნაწილებისაგან. პირველის გაღიზიანება იწვევს არტერიების შევიწროებას და სისხლის წნევის მომატებას, მეორის გაღიზიანება კი — არტერიების გაფართოებას და წნევის დაცემას.

ზურგის ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრებიდან იმპულსები ზურგის ტვინის გვერდით რქებში მდებარე სიმპათიკური ნერვების ცენტრებს გადაეცემა. ისინი ქმნიან სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ცენტრებს, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან სხეულის ცალკეული უბნების სისხლძარღვებთან. ზურგის ტვინის ცენტრებს აქვთ უნარი, მოგრძო ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრის გამოთიშვის გარკვეული დროის გავლის შემდეგ ცოტათი ასწიონ სისხლის წნევა, რომელიც შემცირდა არტერიებისა და არტერიოლების გაფართოების გამო.

მოგრძო და ზურგის ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრების გარდა, სისხლძარღვების მდგომარეობაზე გავლენას ახდენენ შუამდებარე ტვინისა და დიდი ჰემისფეროების ნერვული ცენტრები.

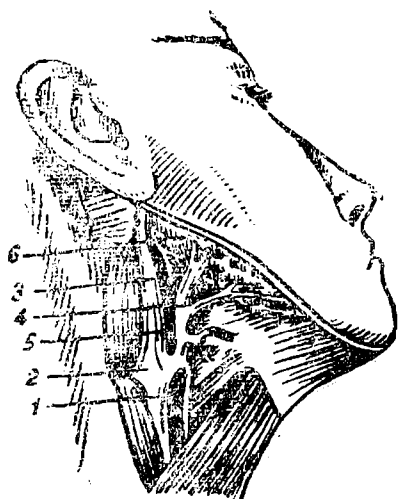
ჰიპოთალამუსის ფარგალში შუამდებარე ტვინის გარკვეული უბნების ვაღიზიანება, სადაც მოთავსებულია ვეგეტაციური ნერვული სისტემის უმაღლესი ცენტრები, იწვევს არტერიებისა და არტერიოლების შევიწროებასა და სისხლის წნევის მომატებას.

სისხლძარღვთა ტონუსის რეზლმასური რეგულაცია

როგორც უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, არტერიები და არტერიოლები ტონუსის მდგომარეობაში იმყოფებიან სიმპათიკური ნერვებით სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრიდან მოსული იმპულსების გამო. არტერიული ტონუსი (ესე იგი სისხლძარღვთა შევიწროების გარკვეული ხარისხი) განპირობებულია მოგრძო ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრის ტონუსით. ამ ცენტრის ტონუსის

ნუსი კი დამოკიდებულია იმ იმპულსებზე, რომლებიც მომდინარეობენ პერიფერიის იმ რეცეპტორებიდან, რომელნიც მდებარეობენ ზოგიერთ სისხლძარღვთა უბნებში და სხეულის ზედაპირზე და აგრეთვე იმ ჰუმორალური (ქიმიური) გამაღიზიანებლების გავლენებზე, რომლებიც უშუალოდ ნერვულ ცენტრზე მოქმედებენ. მაშასადამე, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრების ტონუსს აქვს როგორც რეფლექსური, ისე ჰუმორალური წარმოშობა.

არტერიების ტონუსის რეფლექსური ცვლილებები — სისხლძარღვთა რეფლექსები — ვ. ნ. ჩერნიგოვსკის კლასიფიკაციით შეიძლება დაიყოს ორ ჯგუფად: საკუთარ და შეუღლებულ რეფლექსებად. საკუთარი სისხლძარღვოვანი რეფლექსები გამოიწვევა თვით სისხლის ძარღვების რეცეპტორებში აღმოცენებული იმპულსებით. მორფოლოგიური გამოკვლევებით გამოვლინებულია ასეთი რეცეპტორების დიდი რაოდენობა. განსაკუთრებული ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს აორტის რკალში და საძილე არტერიის განტოტვის ადგილას თავმოყრილ რეცეპტორებს. რეცეპტორული ელემენტებით უხვად მომარაგებულ სისხლძარღვთა სისტემის უბნებს მთავარი რეფლექსოგენური ზონები ეწოდება (სურ. 41).



სურ. 41. კაროტიდული სინუსის — მდებარეობა ადამიანში (პეიმანსის მიხედვით).

1. a. carotis communis; 2. buibus caroticus. 3. a. carotis interna. 4. a. carotis externa. 5. ჰერინგის ნერვი.
6. n. glosso-pharingeus.

აორტაში განლაგებული რეცეპტორები წარმოადგენენ აფერენტული ნერვის დაბოლოებებს, რომლებიც შედიან ციონისა და ლუდვიგის მიერ აღმოჩენილ დეპრესორული ნერვის შედგენილობაში. ამ ნერვის ცენტრალური ბოლოს ელექტრული გაღიზიანება იწვევს სისხლის წნევის დაქვეითებას ცთომილი ნერვის ბირთვის ტონუსის რეფლექსური გაზრდისა და სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ცენტრის რეფლექსური შეკავების გამო. ამის შედეგად გულის მუშაობა ფერხდება, შეგნეულობის სისხლის ძარღვები კი ფართოვდება. თუ საცდელ ცხოველს, მაგალითად, შინაურ კურდღელს გადავუჭრით ცთომილ ნერვებს, მაშინ დეპრესორის გაღიზიანება იწვევს მხოლოდ სისხლძარღვთა გაფართოებას — გულის რიტმის შენელების გარეშე.

კაროტიდული სინუსის რეფლექსოგენურ ზონაში განლაგებულნი არიან რეცეპტორები, რომლებიდანაც მიმავალი აფერენტული ნერვული ბოჭკოები ქმნიან ნერვს, ცნობილს ჰერინგის ნერვის ან კაროტიდული სინუსის ნერვის სახელწოდებით. ეს ნერვი გაივლის ტვინისკენ n. glosso-pharingeus-ის შედგენილობაში.

საძილე არტერიის რეფლექსოგენური ზონების როლი არტერიული წნევის რეფლექსურ რეგულაციაში მტკიცდება შემდეგი ცდით. გადასკვნიან ყველა ატოტს ერთ მხარეზე საერთო საძილე არტერიის გარეთა და შიგნითა საძილე

არტერიად განტოტვის ზევით. საერთო საძილე არტერიაში კი შეყავთ კანულა.

იზოლორებულ კაროტიდულ სინუსში წნევის ქვეშ სისხლის შეყვანა იწვევს სხეულის სისხლის ძარღვებში არტერიული წნევის დაცემას. ამ ცდის შედეგები ნაჩვენებია 42-ე სურათზე. საერთო არტერიული წნევის დაქვეითება იმით არის განპირობებული, რომ საძილე არტერიის კედლის გაჭიმვა, რომელიც მასში წნევის ქვეშ შესული სისხლის ზედაწოლის გამო ხდება, იწვევს კაროტიდული სინუსის რეცეპტორების აგზნებას, სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ცენტრის ტონუსის დაქვეითებას და ცთომილი ნერვის ბირთვის ტონუსის მომატებას. ასეთივეა აორტის რკალის რეცეპტორების აგზნების მექანიზმი.

რადგან სისხლძარღვთა რეფლექსოგენურ ზონებში განლაგებული რეცეპტორები აგზნებიან სისხლძარღვში წნევის გადიდების შედეგად, ამიტომ მათ პრესორეცეპტორები ან ბარორეცეპტორები ეწოდება.

თუ გადაჭრით საძილე არტერიებისა და აორტის ყველა ნერვს ორთავე მხარეზე, მაშინ ვითარდება სისხლძარღვოვანი ჰიპერტონია, ე. ი. სისხლის წნევის მომატება, რომელიც ძაღლის შემთხვევაში ვერცხლისწყლის სვეტის 100—120 მმ ნაცვლად აღწევს 200—250 მმ.

მკვლევარებმა ჩაატარეს ბარორეცეპტორების ელექტროფიზიოლოგიური ანალიზი (სურ. 35). აორტის ან საძილე არტერიაში პულსური წნევის მომატებისას პარკუჭების ყოველი სისტოლის დროს აორტისა და საძილე სინუსის რეცეპტორებში წარმოიქმნება ცენტრისკენ მიმავალი იმპულსთა მოკლე წყება. თუკი წნევის მომატება მდგრადია, იმპულსაცია უწყვეტი ხდება და იწვევს სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ცენტრის რეფლექსურ დაქვეითებას, რის გამოც სისხლის ძარღვები ფართოვდება და არტერიული წნევა ქვეითდება (დეპრესორული რეფლექსი).

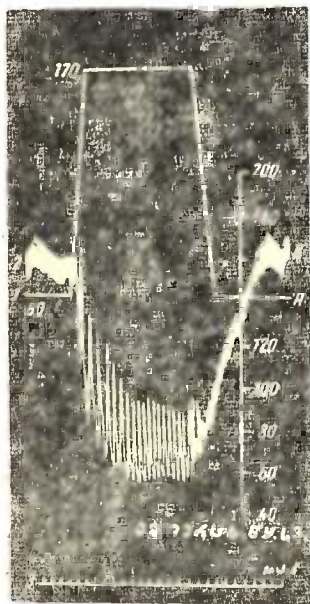
აორტისა და კაროტიდული სინუსის რეფლექსოგენურ ზონებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ სისხლის წნევის მუდმივობის რეგულაციაში. ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ისინი ხელს უშლიან არტერიული წნევის მომატებას, რისთვისაც „სისხლის წნევის ამლაგმეველები“ ეწოდებიან.

სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების რეცეპტორებს მნიშვნელობა აქვთ სისხლის დაქვეითებული წნევის აღდგენისათვისაც. სისხლის წნევის დაქვეითება განპირობებული, მაგალითად, ორგანიზმში სისხლის საერთო რაოდენობის შემცირებით (სისხლის დაკარგვისას), ან გულის მუშაობის შესუსტებით, ან რომელიმე მსხვილ ორგანოში მისი სისხლის ძარღვების მკვეთრად გაფართოებისას სისხლის გადათავსებით იწვევს აორტის რკალისა და საძილე არტერიის პრესორეცეპტორების ნაკლები ინტენსივობით გაღიზიანებას, ვიდრე სისხლის ნორმალური წნევისას. დეპრესორული და სინუსის ნერვების „ამლაგმეველი“ მოქმედება სისხლის წნევაზე მცირდება, სისხლის ძარღვები ვიწროვდება, გულის მუშაობა ძლიერდება და სისხლის წნევა რამდენადმე მატულობს.

სისხლძარღვოვანი დეპრესორული რეფლექსების გამოწვევა შესაძლებელია არა მარტო აორტისა და კაროტიდული სინუსის რეცეპტორების, არამედ სხეულის სხვა მიდამოების სისხლის ძარღვების გაღიზიანებითაც. ასე, მაგალითად, ფილტვის, ნაწლავების, ელენთისა და სხვა ორგანოების სისხლის ძარღვებში წნევის გაზრდისას ადგილი აქვს სისხლის წნევის რეფლექსურ ცვლილებებს სხვა სისხლძარღვოვან უბნებში.

სისხლის წნევის რეფლექსური რეგულაცია ხორციელდება არა მარტო სისხლძარღვთა პრესორეცეპტორების აგზნებით, არამედ ქემორეცეპტორების აგზ-

ნებითაც, რომლებიც მგრძნობიარენი არიან სისხლის ქიმიური შედგენილობის ცვლილებებისადმი. ასეთი ქემორეცეპტორები თავმოყრილია *glomulus aortae*-ში — აორტალურ სხეულაკში, რომელიც მოთავსებულია აორტის ასწვრივ ნაწილში მისი კედლის გარეთა შრეში და *glomulus carotidus*-ში — კაროტიდულ სხეულაკში, რომელიც მოთავსებულია საერთო საძილე არტერიის განტოტვის ადგილას. ქემორეცეპტორები მგრძნობიარენი არიან CO_2 და სისხლში ჟანგბადის ნაკლებობისადმი; ისინი ღიზიანდებიან აგრეთვე ნახშირის ჟანგით, ციანიდებით, ნიკოტინით. ამ რეცეპტორებიდან აგზნება გადაეცემა აფერენტული ნერვული ბოჭკოებით სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ცენტრს და იწვევს მისი ტონუსის მომატებას. ამის შედეგად სისხლის ძარღვები ვიწროვდება და სისხლის წნევა მატულობს. ამის ერთდროულად ხდება სუნთქვის ცენტრის აგზნება.



სურ. 42. იზოლირებულ კაროტიდულ სინუსში წნევის მომატების გავლენა (ე. მ. მოსიგევის მეთოდით) ძალის არტერიულ წნევაზე (კ. ჰეიმანსის მიხედვით). 1—წნევა კაროტიდულ სინუსში; 2 — არტერიული წნევა; 3— დროის აღნიშვნა (3 წამი). ციფრები მარჯვნივ — არტერიული წნევის სიდიდეები, მარცხნივ — წნევის სიდიდეები სინუსში.

აძრიგად, აორტისა და საძილე არტერიის ქემორეცეპტორების გაღიზიანება იწვევს სისხლძარღვთა პრესორულ რეფლექსებს, ე. ი. ისეთს, სადაც არტერიალური კალაპოტის შევიწროების გამო აღდილი აქვს წნევის მომატებას; პრესორეცეპტორების გაღიზიანება კი იწვევს დეპრესორულ რეფლექსებს, ე. ი. არტერიული კალაპოტის გაფართოების გამო სისხლის წნევის დაცემას.

ვ. ნ. ჩერნიგოვსკის და სხვების მიერ ქემორეცეპტორები აღმოჩენილი იყო აგრეთვე ელენთის, თირკმელზედა ჯირკვლების, თირკმლებისა და ძვლის ტვინის სისხლის ძარღვებში. ისინი მგრძნობიარენი არიან სისხლში არსებული სხვადასხვა ქიმიური ნაერთებისადმი, მაგალითად, აცეტილქოლინის, ადრენალინისა და სხვათა მიმართ. ქემორეცეპტორების გაღიზიანებისას სისხლის წნევა ჩვეულებრივად მატულობს.

სისხლძარღვთა ბარო- და ქემორეცეპტორების მოქმედებით ხორციელდება სისხლის წნევის რთული რეგულაცია და რეფლექსურად მისი სწრაფი დაბრუნება ნორმასთან, მისი მომატების ან დაქვეითების შემთხვევაში. სისხლძარღვთა შეუღლებული რეფლექსები, რომლებიც უპირატესად სისხლის არტერიული წნევის მომატებაში ვლინდება, შეიძლება გამოვიწვიოთ სხეულის ზედაპირის რეცეპტორების გაღიზიანებით. ასე, მაგალითად, მტკვანეული გაღიზიანების დროს რეფლექსურად ვიწროვდებიან სისხლის ძარღვები, განსაკუთრებით შინაგანი ორგანოებისა და არტერიული სისხლის წნევა მატულობს. ასეთივე ეფექტის გამოწვევა შეიძლება ყოველივე მგრძნობიარე ნერვის ცენტრალური ბოლოს ძლიერი ელექტრული

დენით გაღიზიანებისას. სიცივით კანის გაღიზიანება აგრეთვე იწვევს სისხლის ძარღვების, განსაკუთრებით კანის არტერიოლების, რეფლექსურ შევიწროებას.

სისხლძარღვთა ტონუსის ქერქული რეგულაცია. დიდი ტვინის ქერქის გავლენა სისხლის ძარღვებზე, პირველად, ნაჩვენები იყო ქერქის გარკვეული უბნების გაღიზიანების გზით.

ქერქული სისხლძარღვოვანი რეაქციები ადამიანის შემთხვევაში, შესწავლილია პირობითი რეფლექსების მეთოდით. ამ ცდებში სისხლის ძარღვების შევიწროების ან გაფართოების შესახებ მსჯელობენ პლეთისმოგრაფიის მეთოდის საშუალებით ხელის მოცულობის ცვალებადობის მიხედვით. სისხლის ძარღვების შევიწროებისას ორგანოს სისხლსავესეობა და მაშასადამე, მოცულობაც კლებულობს, მათი გაფართოებისას კი ორგანოს სისხლსავესეობა და მოცულობა მატულობს.

სისხლძარღვოვანი რეფლექსების შესასწავლად სისხლსავესეობის ცვლილებებზე დაკვირვებით ადამიანის ხელს ათავსებენ **პლეთისმოგრაფში** — ჰერმეტიკულ დახშულ ჭურჭელში, რომელიც შეერთებულია წნევით მცირე რხევების გამზომ მანომეტრთან. სისხლის ძარღვის გაფართოებისას ან შევიწროებისას, პლეთისმოგრაფში მოთავსებული ორგანოს მოცულობა ცვალებადობს, რაც იწვევს ხელსაწყოში წყლის ან ჰაერის წნევის ცვლილებებს, რომელიც რეგისტრირდება მანომეტრის მეშვეობით და მრუდის სახით იწერება.

თუ რომელიმე გაღიზიანებას, მაგალითად, კანის გარკვეული ფარგლების გათბობას (რაც პერიფერიული სისხლის ძარღვების რეფლექსურ გაფართოებას იწვევს), ან კანის გაცივებას ან მის მტკივნეულ გაღიზიანებას (რაც პერიფერიული სისხლის ძარღვების შევიწროებას იწვევს), მრავალჯერ შევალღებთ რომელიმე ინდიფერენტულ გამაღიზიანებელთან (ბგერის, სინათლის და სხვ.), შეუღლებათა გარკვეული რაოდენობის შემდეგ მხოლოდ ინდიფერენტული

გამაღიზიანებელი გამოიწვევს ისეთსავე სისხლძარღვოვან რეაქციას, როგორც უპირობო სითბური, სიცივით ან მტკივნეული გაღიზიანება (სურ. 43).

სისხლძარღვთა პასუხი ინდიფერენტულ გაღიზიანებაზე ხორციელდება პირობით-რეფლექსური გზით. ე. ი. დიდი ტვინის ქერქის მეშვეობით. ამავე დროს ადამიანს ხშირად აღმოუცენდება კანის გაღიზიანების შესატყვისი შეგრძნებაც (სითბოს, სიცივის, ტკივილის და სხვ.), თუმცა სინამდვილეში კანი არ გაუღიზიანებიათ.

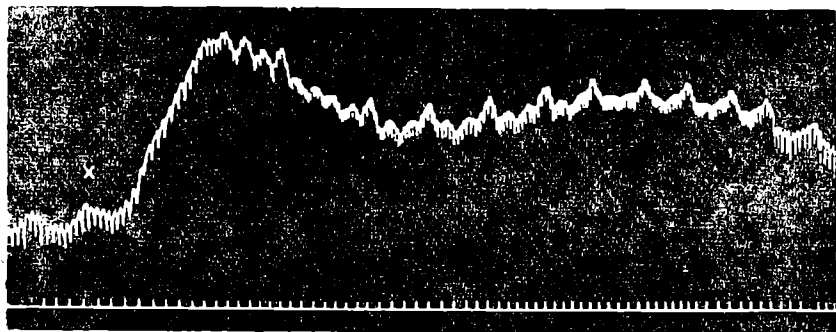
სურ. 43. სისხლძარღვთა შემაღიწროებელი პირობითი რეფლექსი ზარის შეუღლებისას მტკივნეულ და ტემპერატურულ გამაღიზიანებელთან.

ზედა მრუდე — ხელის პლეთისმოგრაფა, ქვევით პირობითი და უპირობო გამაღიზიანებლის აღნიშვნა (ა. ტ. პშონიკით).

თავის ტვინის ქერქის გავლენა იქიდანაც ჩანს, რომ სპორტსმენებს სტარტზე, ვარჯიშის ან შეჯიბრის დაწყებამდე აღენიშნებათ სისხლის წნევის ზომბება, გულის მოქმედებისა და სისხლძარღვთა ტონუსის ცვლილებების გამო.

ზოგიერთი ჰუმორალური აგენტი ავიწროებს, ზოგიერთი აფართოებს სისხლის ძარღვებს. სისხლძარღვების შემავიწროებელთა რიცხვს ეკუთვნის თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ჰორმონი — ადრენალინი და ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონი — ვაზოპრესინი. ადრენალინი შემავიწროებელ გავლენას ახდენს კანის, ჩონჩხის კუნთების, შიგნეულობის და ფილტვების არტერიებსა და არტერიოლებზე. კორონალური და ტვინის სისხლძარღვები, ზოგიერთი ავტორის აზრით, ადრენალინის გავლენაზე რეაგირებენ გაფართოებით. ვაზოპრესინი უმთავრესად არტერიოლებსა და კაპილარებზე მოქმედებს და იწვევს მათ შევიწროებას.

როგორც ადრენალინი, ისე ვაზოპრესინი სისხლძარღვებზე მოქმედებენ ძლიერ დაბალ კონცენტრაციებში. ასე, მაგალითად, თბილისის სისხლიანი ცხოველის სისხლძარღვების აშკარა შევიწროებისათვის საკმარისია $1 \cdot 10^{-7}$ ადრენალინის კონცენტრაცია სისხლში. სისხლძარღვთა შემავიწროებელი გავლენის გამო ადრენალინი და ვაზოპრესინი სისხლის წნევის მკვეთრ მომატებას იწვევენ (სურ. 44).



სურ. 44. ადრენალინის გავლენა ძალის სისხლის წნევაზე. X—1 მგ ადრენალინის შეყვანა გადპირილი ცთომილი ნერვების მქონე ძალის ვენაში.

განსაკუთრებული სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ფაქტორი წარმოიქმნება თირკმლებში. მისი წარმოქმნა მნიშვნელოვნად მატულობს მაშინ, როდესაც თირკმლის მომარაგება სისხლით შემცირებულია. ამის გამო თირკმლის არტერიების ნაწილობრივი შევიწროებისას ძალს უვითარდება სისხლის წნევის მდგრადი მატება, განპირობებული არტერიოლების შევიწროებით. წნევის მომატების გამოწვევის მიზნით ძალს თირკმლის არტერიაზე ადებენ ზომჭერს, რომელიც ავიწროებს არტერიის სანათურს, მაგრამ არ ახშობს მას მთლიანად. თირკმლებზე ასეთი ზემოქმედების შედეგად არტერიოლები ვიწროვდება, ამასთან არა მარტო ნორმალურად ინერვირებულ, არამედ დენერვირებულ ორგანოებში. მაშასადამე, არტერიოლების შევიწროება დამოკიდებულია არა სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ცენტრის ტონუსის გაზრდაზე, არამედ არტერიოლებზე ჰუმორალური აგენტების მოქმედებისაგან.

ნივთიერებას, რომელიც წარმოიქმნება თირკმლებში, რენინი უწოდეს. იგი წარმოადგენს ფერმენტს, რომელიც თავისთავად არ იწვევს სისხლძარღვთა შევიწროებას. სისხლში გადასული რენინი მოქმედებს პლაზმის ერთ-ერთ გლობულინზე — ჰიპერტენზინოგენზე და გადააქცევს მას აქტიურ სისხლ-

ძარღვთა შემაღწრობებელ **ჰიპერტენზიანად** ანუ **ანგიოტონინად** (ჰიპერტენზი-
ნი — პოლიპეტიდია, რომელიც გაცილებით უფრო მცირემოლეკულური წო-
ნისაა, ვიდრე ჰიპერტენზინოგენი).

როდესაც თირკმლების მომარაგება სისხლით ნორმალურია, რენინი წარ-
მოიქმნება შედარებით მცირე რაოდენობით. დიდი რაოდენობით იგი წარმო-
იქმნება თირკმლის სისხლძარღვების შევიწროებით, აგრეთვე სისხლის წნევის
დაქვეითებისას მთელ სისხლძარღვთა სისტემაში. თუ ძალს წნევას დავუქვეი-
თებთ სისხლის გამოშვებით, მაშინ თირკმლები რენინს გამოყოფენ დიდი რაო-
დენობით, რაც ხელს უწყობს ნორმალური წნევის აღდგენას სისხლძარღვების
შევიწროების გზით.

ნორმალურ პირობებში თირკმლებში რენინის მცირე რაოდენობით გამო-
ყოფისას, სისხლში ჰიპერტენზინი არ გროვდება, რადგან იგი იშლება სისხლში
არსებული სპეციალური ფერმენტით — **ჰიპერტენზინაზით**.

რენინისა და მისი სისხლძარღვთა შემაღწრობელი მოქმედების მექანიზმის
აღმოჩენა წარმოადგენს დიდ კლინიკურ ინტერესს: იგი იძლევა შესაძლებლობას
აეხსნათ მაღალი არტერიული წნევის მიზეზი, რომელიც თან ახლავს თირკმლის
ზოგიერთ დაავადებას (თირკმლოვანი წარმოშობის **ჰიპერტონია**).

სისხლძარღვთა გამაფართოებელ ნივთიერებებს ეკუთვნის **აცეტილქოლინი**,
რომელიც წარმოიქმნება ყველა პარასიმპათიკური ნერვისა და სიმპათიკური ვა-
ზოდილატატორების დაბოლოებებში, მათი გალიზიანების დროს. აცეტილქო-
ლინი (და აგრეთვე ქოლინის სხვა ნაწარმოებნი) აფართოებს წვრილ არტერიებს.
აცეტილქოლინი ადვილად იშლება სისხლში, ამიტომ ფიზიოლოგიურ პირობებ-
ში ამ ნივთიერების გავლენა სისხლძარღვებზე წმინდა ადგილობრივია, ე. ი.
იფარგლება იმ უბნებით, სადაც იგი გამოიყოფა ნერვულ დაბოლოებებზე.

სისხლძარღვთა გამაფართოებელ მეორე ნივთიერებას წარმოადგენს **ჰის-
ტამინი** — ნივთიერება, რომელიც წარმოიქმნება კუჭისა და ნაწლავების კედ-
ლებში და აგრეთვე სხვადასხვა ქსოვილსა და ორგანოში, კერძოდ კანში და ჩონ-
ჩხის მუსკულატურაში, მისი მუშაობის დროს. ჰისტამინი აფართოებს კაპილა-
რებს. თუ კატას ვენაში შეუშვათ უნებთ პისტამინის 1—2 მგ, მაშინ იმის მიუხე-
დავდ, რომ გული განაგრძობს მუშაობას წინანდელი სიძლიერით, არტერიული
წნევა მკვეთრად ეცემა, რადგან ამ დროს გულთან მისული სისხლის რაოდენობა
მცირდება: ცხოველის მთელი სისხლი თავს იყრის მოდუნებულ კაპილარებში,
უშთავრესად მუცლის ღრუს კაპილარებში (**ჰისტამინური შოკი**).

ჰისტამინი მონაწილეობს კანის გაწითლების რეაქციაში, რომელიც წარმო-
იქმნება სხვადასხვა გამაღიზიანებლების გავლენით, მაგალითად, კანის დასრე-
ვისას, სითბოს მოქმედებისას, ულტრაიისფერი დასხივებისას.

ჰისტამინისა და აცეტილქოლინის გარდა, რიგი სისხლძარღვთა გამაფარ-
თოებელი ნივთიერებებისა თავისუფლდება შებმული მდგომარეობიდან და წარ-
მოიქმნება ჩონჩხის მუსკულატურაში მისი მოქმედების დროს: ადენოზინტრი-
ფოსფორმევა და მისი დაშლის პროდუქტები (კერძოდ ადენილის მევა),
რძის მევა, ნახშირმევა და სხვ.

სისხლძარღვთა შემაღწრობებელ ჰუმორალურ ფაქტორებს ეკუთვნის **სერო-
ტონინი** (5 — **ჰიდრო-ოქსიტრიპტამინი**), რომელიც წარმოიქმნება
ნაწლავის ლორწოვან გარსსა და თავის ტვინის ზოგიერთ ნაწილში. სეროტონინი
წარმოიქმნება აგრეთვე სისხლის შედგენისას, სისხლის ფირფიტების დაშლის

დროს. მის წარმოქმნას ამ შემთხვევაში ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან იგი სისხლის ძარღვებს ავიწროებს და დაზიანებული ძარღვიდან სისხლის დენას აბრკოლებს.

ფიკულაციში მყოფი სისხლის რაოდენობის რეგულაცია

ნორმალური სისხლის მიმოქცევისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს განსაზღვრული შეფარდების არსებობა ცირკულირებულ სისხლის მოცულობასა და მთელ სისხლძარღვთა სისტემის საერთო ტევადობას შორის. მაგალითისათვის განვიხილოთ ორგანიზმის რეაქციები ცირკულაციაში მყოფი სისხლის მასის შემცირებაზე სისხლის დაკარგვის დროს.

სისხლის დაკარგვის დროს მცირდება სისხლის მისვლა გულთან და არტერიული წნევა ქვეითდება. წნევის ამ დაქვეითების საპასუხოდ აღმოცენდება რეაქციები მიმართული სისხლის არტერიული წნევის ნორმალური დონის აღსადგენად. უპირველეს ყოვლისა, წარმოებს სისხლძარღვთა რეფლექსური შევიწროება, რაც, თუ სისხლის დენა დიდი არ არის, იწვევს დაქვეითებული არტერიული სისხლის წნევის აწევას. ამის გარდა, სისხლის დაკარგვის დროს ადგილი აქვს სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ჰორმონების სეკრეციის რეფლექსურ გაძლიერებას: ადრენალინისა — თირკმელზედა ჯირკვლებით და ვაზოპრესინისა — ჰიპოფიზით. ამ ნივთიერებათა სეკრეციის გაძლიერება აგრეთვე იწვევს სისხლის ძარღვების, პირველ რიგში არტერიოლების, შევიწროებას. დაქვეითებული წნევის გამოსწორებას ხელს უწყობს აგრეთვე გულის მუშაობის რეფლექსური გაზრდა და გაძლიერება. მწვავე სისხლის დაკარგვის დროს ამ ნერვულ-ჰემორალური რეაქციების მეოხებით შესაძლებელია ერთხანს სისხლის წნევის მაღალ დონეზე შენარჩუნება. სისხლის დაკარგვის დროს ადრენალინისა და ვაზოპრესინის მნიშვნელოვანი როლი არტერიული სისხლის წნევის გარკვეულ დონის შენარჩუნებაში იმით მტკიცდება, რომ ჰიპოფიზისა და თირკმელზედა ჯირკვლის ამოკვეთის შემთხვევაში სიკვდილი უფრო ადრე ვითარდება, ვიდრე მათი ამოკვეთის გარეშე. მწვავე სისხლნაკლებობის დროს სისხლის წნევის გამოსწორებისათვის მნიშვნელობა აქვს სისხლის ძარღვებში ქსოვილთა სითხის შესვლას და სისხლის საერთო ნაკადში იმ სისხლის გადასვლას, რომელიც არსებობს ე. წ. სისხლის დეპოებში, რაც ზრდის ცირკულაციაში მყოფი სისხლის რაოდენობას და ამით სწევს ზევით სისხლის წნევას.

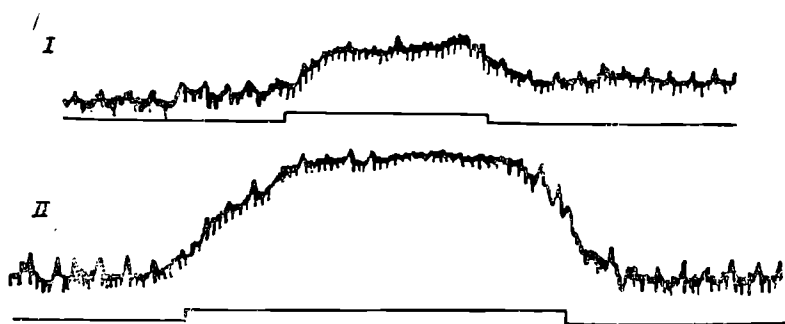
არსებობს სისხლის დაკარგვის ერთგვარი ზღვარი, რომლის შემდეგ ვერავითარი სარეგულაციო მოწყობილობანი (არც სისხლძარღვების შევიწროება, არც გულის გაძლიერებული მუშაობა) ვერ შეუნარჩუნებენ სისხლის წნევას ნორმალურ სიმაღლეს: თუ ორგანიზმმა დაკარგა მასში არსებული სისხლის დაახლოებით $1/2$, სისხლის წნევა იწყებს სწრაფ დაქვეითებას, და შეიძლება დაეცას ნულამდე. რასაც შედეგად მოსდევს სიკვდილი.

სისხლის დეპოები. ადამიანის მოსვენების დროს ორგანიზმში არსებული სისხლის მასის 45—50% მოთავსებულია სისხლის დეპოებში: ელენთაში, ღვიძლში, კანქვეშა სისხლძარღვოვან ქსელსა და ფილტვებში. ელენთაში 500 მლ სისხლია, რომელიც მთლიანად შეიძლება იყოს გამოთიშული ცირკულაციიდან. სისხლი ღვიძლის სისხლის ძარღვებში და კანქვეშა სისხლძარღვოვან ქსელში (ადამიანს მასში შეიძლება ჰქონდეს 1 ლიტრამდე სისხლი) მოძრაობს გა-

ცილებით (10—20-ჯერ) უფრო ნელა, ვიდრე სხვა სისხლის ძარღვებში. ამიტომ სისხლი ამ ორგანოებში შეჩერებულია და ისინი წარმოადგენენ სისხლის რეზერვუარებს ანუ **სისხლის დეპოებს**.

ელენთის რეზერვუარული ფუნქცია ხორციელდება მისი სისხლის ძარღვების სპეციალური სტრუქტურის გამო. ელენთაში სისხლი კაპილარებიდან შედის ჯერ ვენურ სინუსებში და მხოლოდ ამის შემდეგ ვენებში გადადის. სინუსების დიამეტრი სხვადასხვაა მათი სისხლსავესეობისაგან დამოკიდებულებით და მერყეობს 12—40 მკ შორის. ვენაში სინუსის გადასვლის ადგილას არის სფინქტერი, რომლის შეკუმშვისას სისხლი სინუსში ჩერდება და მისი დიამეტრი იზრდება. სისხლის პლაზმა სინუსის კედლის გზით გადადის ქსოვილთა სითხეში, რის გამოც სისხლის სხეულაკების კონცენტრაცია ელენთის სისხლში მეტია, ვიდრე სხვა ორგანოების სისხლის ძარღვებში. ელენთის ვენური სფინქტერების მოღუნების დროს სისხლი თავისუფლად გადადის ვენებში და შემდეგ საერთო ცირკულაციაში.

მითითება, რომ ელენთა არეგულირებს ცირკულირებული სისხლის რაოდენობას, ეკუთვნის ი. მ. სეჩენოვს, ს. პ. ბოტკინს, და ი. რ. თარხნიშვილს. დაკვირვება ელენთის მოცულობაზე სხვადასხვა პირობების (ცხოველის მოზრჩობა, სისხლის დაკარგვა, კუნთოვანი მუშაობა და სხვ.) გავლენის შესახებ აწარმოვა ა. დ. ბარკროფტმა კატებზე, რენტგენის სხივების გამოყენებით.



სურ. 45. ადამიანის თავის სისხლსავესეობის გაზომვა (მისი წონის ცვლილებების საფუძველზე) არითმეტიკული ამოცანების ამოხსნისას (ე. ბ. ბაბსკისა და მიაი თანამშრომლების მიხედვით).

ზევით — ორნიშნაანი რიცხვების, ქვევით — სამნიშნაანი რიცხვების გადამრავლებისას.

ჩვეულებრივ პირობებში ელენთაზე დაკვირვება რენტგენის სხივების საშუალებით შეუძლებელია, რადგან ელენთა გაშუქებისას შესაძენე ჩრდილს არ იძლევა. ამ დაბრკოლების ასაციდნად ბარკროფტი ელენთის ზედაპირზე ამაგრებდა ლითონის მრავალ დილს. ამ დილებს იგი მიაკერებდა მხოლოდ ელენთის გარსს ისე, რომ ელენთის პარენქიმა და კუნთოვანი ქსოვილი არ ზიანდებოდა, რის გამოც ელენთა სავსებით ინარჩუნებდა შეკუმშვისა და გაფართოების უნარს. შემდეგ იგი საოპერაციო ჭრილობას გაკერავდა და ცხოველს გამოჯანსაღებად სტოვებდა. ასეთ ცხოველზე რენტგენის სხივების გაშუქებისას, დილების განლაგების მიხედვით, შეიძლება დავადგინოთ ელენთის ზომები. სხვა ცდებში მუცლის კედელში ჩააყერებდნენ ცელულოიდის ფანჯარას, რომლის საშუალებითაც შესაძლებელი იყო ელენთის სიდიდისა და კონტურების ცვლილებების დაკვირვება უშუალოდ თვალით.

რადგანაც ელენთის სისხლი შეიცავს ერითროციტების მეტ რაოდენობას და ჰემოგლობინს 15%-ით მეტს, ვიდრე სისხლძარღვებში მოცირკულირე

სისხლი, ამიტომ ელენთის სისხლის გადმოსვლა საერთო ცირკულაციაში სისხლის მიერ ჟანგბადის ტრანსპორტირების უნარის გადიდება იწვევს.

ელენთა რეფლექსურად იკუმშება და გამოწურავს სისხლის დამატებით რაოდენობას სისხლში ჟანგბადის რაოდენობის შემცირებისას. ამიტომ ელენთა იკუმშება: 1) სისხლის დაკარგვისას, 2) დაბალი ატმოსფერული წნევის ან ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევის პირობებში, 3) ნახშირჟანგით მოწამვლისას, 4) ეთერის ან ქლოროფორმის ნარკოზის დროს, 5) კუნთოვანი მუშაობისას და სხვა ანალოგიურ შემთხვევებში.

ორგანიზმის მოსვენების დროს ელენთა რეფლექსურად ფარფოვდება. მისი სისხლსავსეობა მატულობს და ცირკულაციაში მყოფი სისხლის რაოდენობა კლებულობს.

როგორც სისხლის დეპოს, მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის აგრეთვე ღვიძლს. ღვიძლის ვენების მსხვილი ტოტების კედლებში კუნთოვანი კონტრაქცია, რომელნიც ქმნიან სფინქტერებს და რომელთა შეკუმშვისას ვენის შესართავი ვიწროვდება, რაც ღვიძლიდან სისხლის გამოსვლას აბრკოლებს. ამ გზით ღვიძლში კავდება სისხლი და მატულობს მისი სისხლსავსეობა. ღვიძლში არსებული სისხლი კი არ გამოირიცხება სისხლის მიმოქცევიდან, როგორც ამას ადგილი აქვს ელენთაში, არამედ მისი მოძრაობა ნელდება, თუ ღვიძლის ვენის სფინქტერები შეკუმშულნი არიან.

ელენთისა და ღვიძლის სისხლსავსეობის რეგულაცია და მაშასადამე, მათი ფუნქცია, როგორც სისხლის დეპოსი, ხორციელდება რეფლექსური გზით.

ცირკულირებული სისხლის განაწილების ცვლილებები. ორგანიზმა ამა თუ იმ სისტემის მუშაობის დროს წარმოებს ცირკულირებული სისხლის განაწილება. მომუშავე ორგანოების მომარაგება სისხლით მატულობს სხეულის სხვა უბნების სისხლმომარაგების შემცირების ხარჯზე. ორგანიზმში შემჩნეულია შინაგანი ორგანოების სისხლის ძარღვებისა და ჩონჩხის კუნთების სისხლძარღვების საწინააღმდეგო რეაქციები. ასეთი საწინააღმდეგო რეაქციების მაგალითს წარმოადგენს ის, რომ საჭმლის მონელების დროს სისხლი დიდი რაოდენობით მიდის საჭმლის მომნელებელ ორგანოებთან *n. splanchnicus*-ის გავრცელების მთელ არეში სისხლძარღვთა გაფართოების გამო; ამასთან ერთად მცირდება კანისა და ჩონჩხის მუსკულატურის სისხლით მომარაგება.

გონებრივი დაძაბულობის დროს ტვინის სისხლით მომარაგება ძლიერდება. ამის სადემონსტრაციოდ დაკვირვების ქვეშ მყოფ პირს აწვევენ სასწორით გაწონასწორებულ ჰორიზონტალურ ბაქანზე და წინადადებას აძლევენ ზეპირად გადაწყვიტოს არითმეტიკული ამოცანა; ამასთან თავთან სისხლის გაძლიერებული მიდენის გამო წონასწორობა ირღვევა და ბაქნის ის ნაწილი, რომელზედაც თავია მოთავსებული, ეშვება ქვევით. ანალოგიური ცდები ჩატარებული იყო ელექტრული სასწორით, რომელიც თავსდება ტახტზე მწოლი პიროვნების თავქვეშ. არითმეტიკული ამოცანის გადაწყვეტის დროს, სისხლის ძარღვების გაფართოების გამო, თავის სისხლით მომარაგება და, მაშასადამე, მისი წონაც, მატულობს (სურ. 45).

დაძაბული კუნთოვანი მუშაობა იწვევს საჭმლის მომნელებელი ორგანოების სისხლძარღვების შევიწროებას და სისხლის გაძლიერებულ მიდენას ჩონჩხის კუნთებთან. სისხლის მიდენა მომუშავე კუნთებში ძლიერდება ადგილობრივ სისხლძარღვთა გამაფართოებელი მოქმედებით, რასაც ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვა პროდუქტი (რძისა და ნახშირმჟავა, ადენილის მჟავას ნაწარ-

მოგბნი, ჰისტამინი, აცეტილქოლინი) იწვევს და აგრეთვე სისხლძარღვთა რეფლექსური გაფართოების გამო. ასე, მაგალითად, ერთი ხელით მუშაობის დროს სისხლძარღვები მარტო ამ ხელში კი არ ფართოვდება, არამედ მეორეშიც და აგრეთვე კიდურებში, რაშიაც ადვილად შეიძლება დავრწმუნდეთ პლეთისმოგრაფული ცდებით.

სისხლის გადანაწილების რეაქციათა რიცხვს ეკუთვნის აგრეთვე გარემოს ტემპერატურის მომატებისას კანის არტერიოლებისა და კაპილარების გაფართოება. ამ რეაქციას იწვევს კანის თერმორეცეპტორების გაღიზიანება.

ამ რეაქციის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა მდგომარეობს სხეულის ზედაპირის გაფართოებული წვრილი სისხლის ძარღვებში გამდინარე სისხლის მიერ სითბოს გაცემის გაძლიერებაში.

სისხლის გადანაწილება წარმოებს აგრეთვე პორიზონტალური მდგომარეობიდან ვერტიკალურში გადასვლისას. ამასთანავე ფეხებიდან ენური სისხლის გატანა გაძლიერებულია და სისხლის რაოდენობა, რომელიც ახლა მოდის გულთან ქვედა ღრუ ვენით, შემცირებულია (რენტგენის სხივებით გაშუქებისას აშკარად ჩანს გულის სიდიდის შემცირება).

გულთან მიმდინარე ენური სისხლის რაოდენობის შემცირება პორიზონტალური მდგომარეობიდან ვერტიკალურში გადასვლის დროს ფეხებში სისხლის შეგუბების გამო, შეიძლება გულისაქენ ნორმალურად მიმდინარე სისხლის რაოდენობის $1/10$ — $1/5$ უდრიდეს.

სისხლის მიმოქცევა გულსა და ფილტვებში

სისხლის მიმოქცევა გულის გვირგვინოვან სისხლძარღვებში

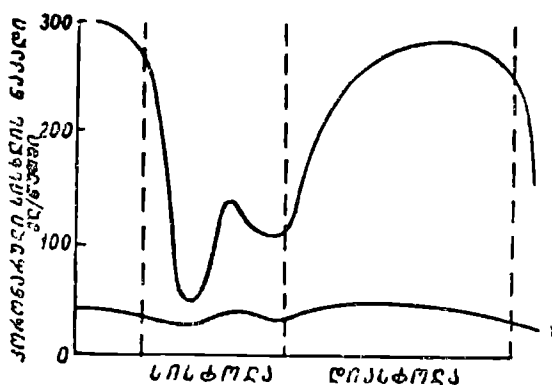
გულის მომარაგება სისხლით ხდება კორონარული ანუ გვირგვინოვანი სისხლის ძარღვებით. სხვა სისხლის ძარღვებისაგან განსხვავებით, გვირგვინოვანი სისხლის ძარღვებში სისხლის მოძრაობას ადგილი აქვს უპირატესად დიასტოლის დროს. პარკუჭების დაძაბვის ფაზაში მოკარდიუმის შეკუმშვა იმდენად მიჭყლეტავს მასში განლაგებულ წვრილ არტერიებს, რომ სისხლის ნაკადი გვირგვინოვან არტერიებში ამ ფაზაში მკვეთრად სუსტდება (სურ. 46). სისხლის ნაწილი გულის ვენებიდან გადადის კორონარულ სინუსში, რომელიც მარჯვენა წინაგულში ჩადის. აქ გულის სისხლი უმთავრესად (დაახლოებით 75—90%) მოედინება მარცხენა პარკუჭის ვენებიდან. სისხლის უმეტესი ნაწილი წამოსული წინაგულთა ძგიდიდან და მარჯვენა პარკუჭიდან ტებუზიის მრავალრიცხოვანი უწვრილესი სისხლის ძარღვებით შედის მარჯვენა პარკუჭში.

ერთ წუთში ადამიანის კორონარული სისხლის ძარღვებში გაივლის 200—250 მლ სისხლი, რაც შეადგენს გულის წუთის მოცულობის 4—6% ფიზიკური მუშაობის დროს კორონარულმა სისხლის ნაკადმა შეიძლება მიაღწიოს 3—4 ლ/წუთ.

გვირგვინოვანი სისხლის ძარღვების გადასვენა ცხოველებში, ან მათი ძლიერი შევიწროება (სპაზმი) ან გვირგვინოვანი სისხლის ძარღვების თრომბით დაცობა ადამიანში იწვევს გულის მუშაობის მოშლას, მისი რიტმის მოშ-

ლასა და შეკუმშვების დასუსტებას და დიასტოლაში გულის უეცარ გაჩერებასაც კი.

ბოლო წლებში დამუშავებულია ადამიანზე და ცხოველებზე კორონარული სინუსის კატეტერიზაციის ტექნიკა, ე. ი. პერიფერიული ვენის გზით ამ სინუსში წვრილი რეზინის მილის შეყვანა. სისხლის ერთდროული აღება, ერთი რომელიმე არტერიიდან და კორონარული სინუსიდან, შესაძლებლობას გვაძლევს სისხლის ულუფებში შემავალი ნივთიერებების სხვაობის დაპირისპირებით განისაზღვროს მათი მოხმარება მიოკარდიუმის მიერ. ამ გზით დადგინდა, რომ გული მეტი რაოდენობით ითვისებს სისხლიდან ჟანგბადს, ვიდრე სხვა ორგანოები. გულის არასაკმარისი მომარაგება ჟანგბადით იწვევს მისი მუშაობის მოშლას და ტკივილის შეგრძნების წარმოქმნას. ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ეს მოვლენები არ ვითარდება, რადგან სისხლში ჟანგბადის შემცველობის შემიცვლებისას კორონარული სისხლის ძარღვები ფართოვდება და სისხლის მიწოდება გულთან მატულობს. სუნთქვის შეჩერებისას გვირგვინოვანი სისხლის ნაკადი შეიძლება ორჯერ გაიზარდოს.



სურ. 46. სისხლის ნაკადი მარტენა (ზევით) და მარჯვენა (ქვევით) კორონარულ არტერიებში (ა. გაიტონის მიხედვით).

კორონარული სისხლის ნაკადის რეგულაცია ზორციელდება ნერვული და ჰუმორალური მექანიზმებით.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვებისა და სხვადასხვა ნივთიერებების გავლენის ხასიათის გამოკვლევა კორონარული სისხლის ძარღვებზე იმითაა გაართულებული, რომ, როგორც წესი, ნერვების გაღიზიანებაც და სხვადასხვა ნივთიერების შეყვანაც იწვევს არა მარტო სისხლის ნაკადის შეცვლას გვირგვინოვანში.

ნოვანი სისხლის ძარღვებში, არამედ გულის კუნთის მუშაობის შეცვლასაც. ამის გამო ხშირად ძნელი გასარკვევია, რატომ იცვლება სისხლის ნაკადი გვირგვინოვანი სისხლის ძარღვებში: გულის შეკუმშვითა ცვლილებებისაგან, და, მაშასადამე, მიოკარდიუმის ნივთიერებათა ცვლაში განვითარებული ცვლილებებისაგან, თუ გამოსაყვლავი ზემოქმედების უშუალოდ გულის სისხლის ძარღვის კედელზე გავლენით. აქედან გასაგებია მრავალი ურთიერთსაწინააღმდეგო დასკვნა იმ სხვადასხვა ავტორთა გამოკვლევებში, რომლებიც შეისწავლიდნენ გვირგვინოვანი სისხლის მიმოქცევას. ასე, ზოგიერთი მკვლევარი თვლის, რომ სიმპათიკური ნერვები აფართოებენ კორონარულ სისხლის ძარღვებს, ზოგი კი, პირიქით, რომ ეს ნერვები ავიწროებენ მათ.

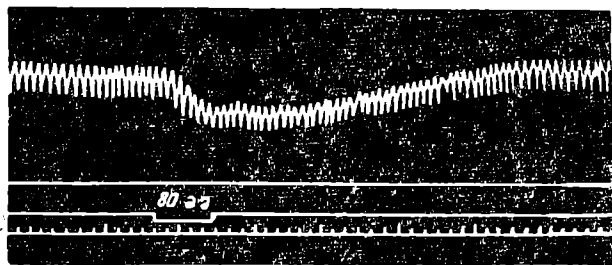
ფილტვის სისხლის მიმოქცევა

ფილტვები მარაგდება სისხლით, სისხლის მიმოქცევის ორივე წრიდან: მცირე წრე ფილტვის არტერიით აწვდის ვენურ სისხლს ფილტვის ალვეოლების კაპილარებში გაზთა ცვლისათვის, დიდი წრე კი ბრონქული არტერიებით

აწვდის არტერიულ სისხლს, რომელიც კვებავს ფილტვის ქსოვილს. დიდი და მცირე წრის სისხლის ძარღვები ფილტვებში მკვეთრად არ არიან ერთმანეთისაგან იზოლირებულნი. კაპილარული ქსელის მიდამოში მათ შორის ანასტომოზებია, რომლებშიც სისხლი მხოლოდ ერთი მიმართულებით მოძრაობს: ბრონქული არტერიის კაპილარებიდან ფილტვის არტერიის კაპილარებში. მცირე წრის კაპილარული ქსელის ზედაპირი 140 კვ. მეტრამდეა. ფილტვებს სისხლის ნაწილაკი გაივლის დაახლოებით 6 წამის განმავლობაში, ხოლო კაპილარებში, სადაც წარმოებს გაზთა ცვლა, რჩება 0,7 წამს.

მცირე წრის სისხლის ძარღვები დაახლოებით 10-ჯერ ნაკლებ წინააღმდეგობას უწევენ სისხლის ნაკადს, ვიდრე დიდი წრის კაპილარები. ეს მნიშვნელოვანი მასშტაბით დამოკიდებულია ფილტვის არტერიოლების დიდ დიამეტრზე, რომელიც 80 მიკრონამდე აღწევს (დიდი წრის არტერიოლების დიამეტრი არ აღემატება 12 მიკრონს). მარჯვენა პარკუჭს სჭირდება ნაკლები წინააღმდეგობის გადალახვა, ამიტომ იგი ნაკლები დატვირთვით მუშაობს და ავითარებს რამდენიმეჯერ ნაკლებ წნევას, ვიდრე მარცხენა.

სისხლის მაქსიმალური წნევა ადამიანის ფილტვის არტერიაში, განსაზღვრული მისი კატეტერიზაციით ან გაჩხვლეტით, უდრის ვერცხლისწყლის სვეტის 25—30 მმ-ს, მინიმალური წნევა შეადგენს 5—10 მმ, პულსური სხვაობა კი 15—20 მმ. საშუალო წნევა ფილტვის არტერიაში დაახლოებით 5—6-ჯერ ნაკლებია, ვიდრე აორტაში.



სურ. 47. საძილე არტერიაში სისხლის წნევის დაცემა ფილტვის სისხლის ძარღვებში წნევის მომატების გამო (ე. ვ. პარინის მიხედვით).

ზედა ხაზი — სისხლის წნევის ჩანაწერი საძილე არტერიაში. მეორე ხაზი — სისხლის წნევის ნულოვანი ხაზი. მესამე ხაზი — სისხლის წნევის აწევა ვერცხლისწყლის სვეტის 80 მმ-მდე ფილტვის სისხლის ძარღვებში; ქვევით — დროის აღნიშვნა.

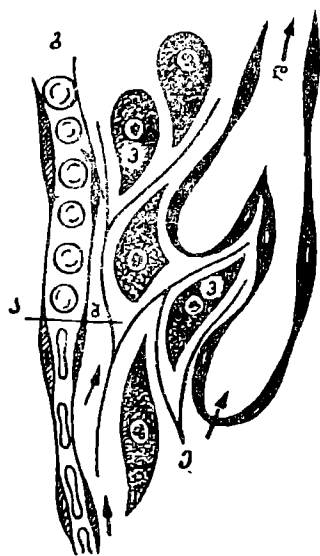
ფილტვის სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ინერვაცია ხორციელდება ზურგის ტვინის გულმკერდის ფარგლის ზედა ნაწილიდან, ძირითადად გულმკერდის მე-3—7 სეგმენტებიდან და სიმპათიკურ სისტემას მიეკუთვნება. ეარსკვლევისებრი სიმპათიკური კვანძის გაღიზიანება მნიშვნელოვნად ზრდის წნევას ფილტვის არტერიებში, მცირე წრის სისხლძარღვებში ტონუსის გაზრდის გამო. ასევე მოქმედებს ადრენალინი; აცეტილქოლინი, პირიქით, აფაროებს ფილტვის სისხლის ძარღვებს.

ფილტვის სისხლის ძარღვების კალაპოტის ტევადობა შეიძლება მატულობდეს ან მცირდებოდეს. ასე, დიდი წრის სისხლის ძარღვებში სისხლის

ნაკადისადმი წინააღმდეგობის მნიშვნელოვნად გაზრდისას, რასაც აღრენალი-
ნი იწვევს, ფილტვებში სისხლის რაოდენობა მატულობს.

იმის გამო, რომ ფილტვების სისხლის ძარღვების ტევადობა არამუდმივია, ფილტვების სისხლსავსეობა შეიძლება ცვალებადობდეს სხეულში სისხლის საერთო რაოდენობის 10—25%, ფარგლებში. ამრიგად, ფილტვები სისხლის ერთ-ერთი დეპოა.

სისხლის წნევის მომატებისას, სისხლის მიმოქცევის დიდი წრის სისხლ-
ძარღვებში, სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონებიდან აღმოცენებული
რეფლექსის შედეგად გულის რეფლექსურ შენელებასა და დიდი წრის სისხლ-
ლის ძარღვების რეფლექსურ გაფართოებასთან ერთად აღვილი აქვს მცირე
წრის სისხლსავსეობის მომატებას. ამის გამო სისხლის წნევა გამოსწორდება
და ხდება სისხლის გადანაწილება დიდსა და მცირე წრეებს შორის.



სურ. 48. სისხლისა და ლიმფური
კაპილარების ურთიერთდამოკიდე-
ბულების სქემა (დ. ა. ჟდანოვის
მიხედვით).

ა—ბ — კაპილარის არტერიო-
ლი ნაწილის ვენურში გადასვლა;
ბ — სისხლის ძარღვის კაპილარი;
დ — ლიმფური კაპილარი; ე —
შემავრთი ქსოვილის უჯრედები;
ვ — უჯრედები.

დიდი წრის სისხლის ძარღვების რეცეპ-
ტორებიდან აღმოცენებული რეფლექსების
გარდა, რომლებიც არეგულირებენ ფილტვის
წრის ტევადობას, მ. შვიგკისა და ვ. ვ. პარი-
ნის მიერ აღწერილი იყო საწინააღმდეგო
რეფლექსი — ფილტვის სისხლის ძარღვები-
დან დიდი წრის სისხლის ძარღვებზე (სურ.
47). ეს რეფლექსი აღმოცენდება, როდესაც
წნევა ფილტვის სისხლის ძარღვებში მატუ-
ლობს, როცა მცირე წრე გადავსებულია სისხ-
ლით. რეფლექსი იწვევს გულის მუშაობის
შენელებას, დიდი წრის სისხლის ძარღვების
გაფართოებას და ელენთის მოცულობის
მომატებას. ყოველივე ეს იწვევს დიდ წრეში
სისხლის რაოდენობის მომატებას, მცირე
წრეში კი შესატყვისად მისი რაოდენობის
შემცირებას. სისხლის ასეთი გადანაწილება
ხელს უშლის ფილტვებში სისხლის შეგუ-
ებას. ამ განმტკიცებელი რეფლექსის ფიზი-
ოლოგიური მნიშვნელობა იმაში მდგომარე-
ობს, რომ იგი აადვილებს გულის მუშაობას
და იწვევს სისხლის მიმოქცევის ნორმალიზა-
ციას.

ლიმფა და ლიმფის მიმოქცევა

ორგანიზმში სისხლძარღვთა სისტემის გვერდით არსებობს ლიმფურ ძარ-
ღვთა სისტემა. იგი იწყება დახშულ კაპილართა განტოტვილი ბადით (სურ.
48), რომელთა კედლებს გააჩნიათ მაღალი შეღწევადობა და აქვთ უნარი შეი-
წოვონ კოლოიდური ხსნარები და შეწონილი ნივთიერებანი. ლიმფური კაპი-
ლარები ერთვიან ლიმფურ ძარღვებს, რომელთა მეშვეობით მათში არსებული
სითხე — ლ ი მ ფ ა — მიედინება ორი მსხვილი ლიმფური სად არისკენ;

ორივე ეს სადინარი — კისრისა და გულმკერდის — ლავიწქევა ვენებს ერთვის.

სისხლის ძარღვებისაგან განსხვავებით, რომელთა მეშვეობით ადგილი აქვს როგორც სისხლის მიტანას ქსოვილებთან, ისე მის გამოტანას მათგან, ლიმფური ძარღვების მეშვეობით ხდება მართო ლიმფის გამოტანა, ე. ი. სისხლიდან ქსოვილებში გადმოსული სითხის დაბრუნება. სისხლში ლიმფური მილები წარმოადგენენ ერთგვარ სადრენაჟო სისტემას, რომელსაც გამოაქვს ორგანიზმში მყოფ ქსოვილთა ანუ ინტერსტიციალური სითხის ჰარბი რაოდენობა.

მეტად მნიშვნელოვანია ის, რომ ქსოვილებიდან წამოსული ლიმფა, ვიდრე იგი მიაღწევდეს ვენებს, გაივლის ბიოლოგიურ ფილტრებს — ლიმფურ კვანძებს. აქ კავდებიან და სისხლში არ გადადიან ორგანიზმში მოხვედრილი ზოგიერთი უცხო ნაწილაკები, მაგალითად, ბაქტერიები, მტერის ნაწილაკები და სხვა. ისინი ქსოვილებიდან გადადიან სწორედ ლიმფურ და არა სისხლძარღვთა კაპილარებში, პირველთა კედლების უფრო მეტი განვლადობის გამო.

ლიმფის შედგენილობა და თვისებები

ლიმფური სადინარებიდან მიღებული ლიმფა შიმშილობის ან უცხიმო საკვების მიღებისას, წარმოადგენს უფერო, თითქმის გამჭვირვალე სითხეს, რომელაც სისხლის პლაზმისაგან ცილის თითქმის ორჯერ ნაკლები შემცველობით განსხვავდება. გულმკერდის სადინარისა და ნაწლავის ლიმფური მილების ლიმფა. ცხადია საჭმლის მიღების 6—8 საათის შემდეგ, გაუმჭვირვალეა: ნაწლავში შეწოვილი ემულგირებული ცხიმების შემცველობის გამო, რძისფერი აქვს. ცილების მცირე რაოდენობით შემცველობის გამო ლიმფის სიბლანტე ნაკლებია და კუთრი წონა უფრო დაბალი აქვს, ვიდრე სისხლის პლაზმას. ლიმფის რეაქცია ტუტეა.

ვინაიდან ლიმფა შეიცავს ფიბრინოგენს, შედედების უნარი აქვს და ქმნის ფაშარ, ოდნავ მოყვითალო ფერის კოულტს.

სხვადასხვა ორგანოდან და ქსოვილიდან გამოსული ლიმფა სხვადასხვა შედგენილობისაა ორგანოების მოქმედებისა და ნივთიერებათა ცვლისაგან დამოკიდებულებით. ასე, მაგალითად, ღვიძლიდან გამოსული ლიმფა შეიცავს ცილების მეტ რაოდენობას, ვიდრე კიდურების ლიმფა. შინაგანი სეკრეციის ორგანოების ლიმფა შეიცავს ჰორმონებს.

ჩვეულებრივად ლიმფაში ერითროციტები არ მოიპოვება; იგი მხოლოდ მცირე რაოდენობით შეიცავს მარცვლოვან ლეიკოციტებს, რომლებიც გამოდიან სისხლის კაპილარებიდან მათი ენდოთელიური კედლის გზით და შემდეგ ქსოვილთა შუა სივრცეებიდან გადადიან ლიმფურ კაპილარებში. სისხლძარღვთა კაპილარების დაზიანებისას, კერძოდ მაიონიზებული რადიაციის მოქმედებისას, მათი კედლის განვლადობა მატულობს და მაშინ ლიმფა შეიძლება შეიცავდეს მნიშვნელოვანი რაოდენობით ერითროციტებსა და მარცვლოვან ლეიკოციტებს. გულმკერდის სადინარის ლიმფა შეიცავს დიდი რაოდენობით ლიმფოციტებს (ზოგიერთი ავტორით ადამიანში იგი 1 მმ³-ში 2000—20000-მდეა). ეს იმით აიხსნება, რომ ლიმფოციტები წარმოიქმნებიან ლიმფურ კვანძებში და ლიმფის ნაკადით გადადიან სისხლში.

ლიმფის წარმოქმნა დაკავშირებულია სისხლის კაპილარებიდან ქსოვილებში, და შემდეგ ქსოვილებიდან ლიმფურ კაპილარებში წყლისა და პლაზმაში გახსნილი ზოგიერთი ნივთიერების გადასვლასთან.

ლიმფის წარმოქმნის მექანიზმის პირველი ახსნა-განმარტება მოგვცა გასული საუკუნის 50-იან წლებში კ. ლუდვიგმა. იგი თვლიდა, რომ ეს პროცესი განპირობებულია სითხის ფილტრაციით კაპილარების კედლების გზით. ფილტრაციის მამოძრავებელ ძალას წარმოადგენს ჰიდროსტატიკურ წნევათა სხვაობა სისხლის კაპილარის შიგნით და მის გარეთ. ლუდვიგის აზრის დამამტკიცებელია ის ფაქტი, რომ სისხლის წნევის დაქვეითებისას, მაგალითად, სისხლის გამოშვების შემთხვევაში, ლიმფის წარმოქმნა ნელდება ან სრულიად წყდება; თუ დაეანშობთ რომელიმე ორგანოდან გამომავალ ვენებს, კაპილარებში დიდად ამაღლებული წნევა ლიმფის წარმოქმნის გაძლიერებას გამოიწვევს.

თანამედროვე წარმოდგენების შესაბამისად სისხლძარღვთა კაპილარების კედლები ნახევრადგამტარ მემბრანას წარმოადგენენ. მასში ულტრამიკროსკოპიული ფორები. რომელთა მეშვეობითაც ფილტრაცია წარმოებს. სხვადასხვა ორგანოს კაპილარების კედლებში ფორების ოდენობა და, მაშასადამე, ფილტრაციაც, ერთნაირი არ არის. ასე, მაგალითად, ღვიძლის კაპილარების კედლებს გააჩნიათ უფრო დიდი განვლადობა, ვიდრე ჩონჩხის კუნთის კაპილარებს. სწორედ ამით აიხსნება, რომ გულმკერდის სადინარში გავლილი ლიმფის ნახევარზე მეტი წარმოიქმნება ღვიძლში.

სისხლძარღვთა კაპილარების განვლადობის შეცვლა შეიძლება სხვადასხვა ფიზიოლოგიურ პირობებში. მაგალითად, სისხლში გადასული სხვადასხვა ნივთიერების, ე. წ. კაპილარული შხამების (ჰისტამინისა და სხვ.) გავლენით.

ლიმფის წარმოქმნის ფილტრაციული თეორია შემდგომში განავითარა ე. სტარლინგმა. მან დაამტკიცა, რომ, გარდა ჰიდროსტატიკურ წნევათა სხვაობისა, კაპილარებსა და მათ გარე ქსოვილებში, მნიშვნელობა აქვს სისხლისა და ქსოვილთა სითხის ოსმოსურ წნევათა შორის სხვაობასაც. სისხლის დიდი ოსმოსური წნევა დამოკიდებულია იმაზე, რომ პლაზმის ცილები გადიან კაპილარების კედლის გზით. ცილებით განპირობებული პლაზმის ოსმოსური წნევა (კოლოიდურ-ოსმოსური ანუ ონკოზური წნევა) ხელს უწყობს კაპილარების სისხლში წყლის შეკავებას. ამრიგად, სისხლის ჰიდროსტატიკური წნევა კაპილარებში ხელს უწყობს, ონკოზური წნევა კი აფერხებს სითხის ფილტრაციას სისხლის კაპილარების კედლების გზით და ლიმფის წარმოქმნას. პლაზმის ონკოზური წნევის გავლენა სითხის ფილტრაციაზე კაპილარების კედლების გზით განსაკუთრებით დიდად ვლინდება ლიმფის წარმოქმნაზე იმ ორგანოებში, რომელთა კაპილარები ნაკლებად განვლადია; ქსოვილთა სითხე და ლიმფა კი შეიცავს ცილებს მცირე რაოდენობით (კუნთებში, კანში). ღვიძლში, სადაც კაპილარები უფრო განვლადია და ლიმფა დიდი რაოდენობით შეიცავს ცილებს, სისხლისა და ლიმფის კოლოიდურ-ოსმოსურ წნევათა შორის სხვაობა მცირეა; ამის გამო ლიმფის წარმოქმნა უფრო ინტენსიურია და უფრო მეტად არის დამოკიდებული სისხლის საერთო წნევაზე.

რადგან სისხლის ცილების ოსმოსური წნევა აფერხებს ლიმფის წარმოქმნას, ხოლო სისხლის უფრო მაღალი ჰიდროსტატიკური წნევა აძლიერებს მას, ფილტრაციული ძალის გამოსარკვევად საჭიროა კაპილარების სისხლის წნევას

გამოვაცლოთ სისხლისა და ლიმფის კოლოიდურ-ოსმოსური წნევათა შორის სხვაობა.

ზოგიერთი მონაცემით სითხის ფილტრაცია კაპილარში წარმოებს მხოლოდ მის არტერიულ ბოლოზე, ე. ი. კაპილარის დასაწყისში, რადგან აქ სისხლის წნევა ჭარბობს პლაზმის ცილების ონკოზურ წნევას. პირიქით, კაპილარის ვენურ ბოლოზე საწინააღმდეგო პროცესია — სითხის გადასვლა ქსოვილებიდან კაპილარებში. ეს აიხსნება იმით, რომ სისხლის წნევა არტერიული ბოლოდან ვენურამდე ეცემა დაახლოებით ვერცხლისწყლის სვეტის 10—15 მმ, ხოლო ონკოზური წნევა მატულობს სისხლის ერთგვარი შესქელების გამო.

სისხლის კოლოიდურ-ოსმოსური წნევის შემცირებისას ადგილი აქვს სითხის გადასვლას სისხლიდან ქსოვილებში. ამას ადგილი აქვს, მაგალითად, ორგანოს სისხლის ძარღვების გამოარეცხვისას რინგერის ხსნარით, რომელიც არ შეიცავს კოლოიდებს; ამასთან ორგანო სწრაფად შუბდება. ლიმფის გაძლიერებულ წარმოქმნას ადგილი აქვს ინტრავენურად ფიზიოლოგიური ხსნარის დიდი რაოდენობით შეყვანისას. თუ ხსნარს დაეუმატებთ 7% რაოდენობით პოლისაქარიდ დექსტრანს ან ცილის პრეპარატს — კაზეინს, რომლებიც როგორც კოლოიდები არ გაივლიან სისხლძარღვის კედელს, მაშინ ლიმფის გაძლიერებულ წარმოქმნას და ქსოვილთა შეშუპებას ადგილი არ ექნება.

ლიმფის წარმოქმნის ზელშემწყობი ფაქტორია ქსოვილთა სითხის და თვით ლიმფის ოსმოსური წნევის მომატება. ამ ფაქტორს განსაკუთრებული მნიშვნელობა ენიჭება, როდესაც ქსოვილთა სითხესა და ლიმფაში გადადის დისიმილაციის პროდუქტების დიდი რაოდენობა. ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტების უმეტესობას მცირე მოლეკულური წონა აქვთ და ამიტომ ქსოვილთა სითხის ოსმოსური წნევა იზრდება. მსხვილი მოლეკულის დაყოფა რამდენიმე წვრილ მოლეკულად ზრდის ოსმოსურ წნევას, რადგან იგი დამოკიდებულია მოლეკულათა და იონების რაოდენობაზე. განსაკუთრებით იზრდება ქსოვილთა სითხისა და ლიმფის ოსმოსური წნევა გაძლიერებულად მომუშავე ორგანოში, რომელშიც გადიდებულია დისიმილაციის პროცესები. ქსოვილებში ოსმოსური წნევის გადიდება განაპირობებს მათში სისხლიდან წყლის გადასვლას და ლიმფის წარმოქმნას აძლიერებს.

ლიმფის გაძლიერებული წარმოქმნა წარმოებს სისხლში შეყვანილი ზოგიერთი ლიმფდენი ნივთიერებების გავლენით. მათი მოქმედების ასხნა არ შეიძლება უბრალო ფიზიკურ-ქიმიური მოვლენებით. ლიმფდენი მოქმედება გააჩნიათ კიბოების, წურბლების ექსტრაქტებს, მარწყვიდან გამოყოფილ ნივთიერებებს, პეპტონებს, პისტამინს და სხვა. ეს ნივთიერებები აძლიერებენ ლიმფის წარმოქმნას ისეთი მცირე რაოდენობით შეყვანისას, რომ პლაზმის ოსმოსური წნევა არ იცვლება. სისხლის წნევა ამ დროს ჩვეულებრივად არ მატულობს, ზოგჯერ კიდევაც ქვეითდება და, მიუხედავად ამისა, ადგილი აქვს ლიმფის გაძლიერებულ წარმოქმნას.

ლიმფდენი ნივთიერებების გავლენით გაძლიერებული ლიმფის წარმოქმნის მექანიზმი მდგომარეობს კაპილარების ენდოთელიუმის განვლადობის გაზრდაში. ამ ნივთიერებათა მოქმედება შეიძლება შევადაროთ ქსოვილებში ანთებადი რეაქციების გამომწვევ ფაქტორებს (ბაქტერიის ტოქსინები, დამწვრობა და სხვ.). ისინი აძლიერებენ კაპილარების განვლადობას, რის შედეგადაც ადგილი აქვს ანთებადი ექსუდატის წარმოქმნას.

ცნობთ რა ფილტრაციის პროცესების მნიშვნელოვან როლს ლიმფის

წარმოშობაში, ამასთან ერთად უნდა აღინიშნოს, რომ კაპილარების ენდოთელური კედლები არ წარმოადგენენ პასიურ აპკს, რომელშიაც ხდება სისხლის პლაზმის გაფილტვრა. ეს თუნდაც იქიდან ჩანს, რომ სხვადასხვა ქსოვილში კაპილარების კედლების გზით სისხლიდან ლიმფაში შედის სხვადასხვა ნივთიერება. კაპილარების კედლებს შერჩევითი განვლადობის უნარი აქვთ. განსაკუთრებით ნათლად არის გამოსახული შერჩევითი განვლადობა თავის ტვინის კაპილარებისა, რომელნიც სისხლიდან არ გაატარებენ მთელ რიგ ნივთიერებებს, მაშინ როდესაც ეს ნივთიერებები თავისუფლად გაივლიან სხვა ორგანოთა კაპილარების კედლებში.

ლიმფის მოძრაობის მუქანისმი

ნორმალურ პირობებში ორგანიზმში არსებობს წონასწორობა ლიმფის წარმოქმნისა და ქსოვილებიდან ლიმფის გატანის სიჩქარეს შორის. ლიმფური კაპილარებიდან ლიმფა გადადის ლიმფურ ძარღვებში, რომელნიც ერთმანეთთან შეერთებით ორ მსხვილ ლიმფურ სადინარს ქმნიან. ეს სადინარები ერთიან ვენებს. ამრიგად, სისხლიდან გამოსული სითხე კაპილარების კედლების გზით ხელახლა უბრუნდება სისხლის კალაპოტს და თან მიაქვს უჯრედებში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესების შედეგად აღმოცენებული პროდუქტები.

ლიმფის მოძრაობისათვის გარკვეული მნიშვნელობა აქვს ზოგიერთი ლიმფური მილის კედლების რიტმულ შეკუმშვას. ეს შეკუმშვები წუთში ხორციელდება 8—10-ჯერ და ზოგიერთი მკვლევარის აზრით 22-ჯერ. ლიმფის მოძრაობა კედლის შეკუმშვისას, ლიმფურ მილებში სარქველების არსებობის გამო, მხოლოდ ერთი მიმართულებით ხდება.

ზოგიერთ დაბალ ხერხემალიანებს, მაგალითად ბაყაყს, ლიმფურ სისტემაში აქვთ სპეციალური ორგანოები — ლიმფური გულები; ისინი წარმოადგენენ ერთგვარ ტუმბოებს, რომლებიც უზრუნველყოფენ ლიმფის მოძრაობას.

ლიმფის გადაადგილებაში დიდი მნიშვნელობა აქვს გულმკერდის ღრუს უარყოფით წნევას და გულმკერდის მოცულობის გაზრდას შესუნთქვის დროს, რის შედეგადაც ხდება გულმკერდის ლიმფური სადინარის გაფართოება და ლიმფის შეწოვა ლიმფური მილებიდან.

ლიმფის მოძრაობას, ისე როგორც ვენური სისხლის მოძრაობას, ხელს უწყობენ ხელისა და ფეხის მოხრა და გაშლა მუშაობისა და სიარულის დროს. კუნთების შეკუმშვის დროს ადგილი აქვს ლიმფურ მილებზე ზედაწოლას, რაც ლიმფის გადანაცვლებას იწვევს მხოლოდ ერთი მიმართულებით.

ღლე-ღამის განმავლობაში გულმკერდის სადინარით ადამიანის სისხლში დაბრუნებული ლიმფის რაოდენობა აღწევს 1 200—1 600 მლ-მდე.

ლიმფის მოძრაობის დინება ძალიან მცირეა; ასე, მაგალითად, ცხენის კისრის ლიმფურ ძარღვში იგი უდრის 240—300 მმ/წუთში (ვენებში სისხლი იმავე მანძილს გადის ერთ წამში). დ. ა. ჟდანოვმა გამოარკვია ლიმფის მოძრაობის სიჩქარე ადამიანის მსხვილ ლიმფურ ძარღვებში. დაკვირვების ობიექტი იყო მამაკაცი გულმკერდის ლიმფური სადინარის ჭრილობით. 2 მლ საღებავის ხსნარის საზარდულის ზერელე ლიმფურ კვანძში შეყვანის 3 წუთის შემდეგ

დაიწყო შეფერილი ლიმფის გამოყოფა გულმკერდის სადინარიდან.

მორფოლოგიური გამოკვლევების შედეგად აღმოჩენილია მსხვილ ლიმფურ ძარღვებთან მიმავალი ნერვული ბოჭკოები, ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტით კი ნაჩვენებია სიმპათიკური ნერვების გავლენა ლიმფის მოძრაობაზე. ასე, რუმინაქმა და მისმა თანამშრომლებმა შეამჩნიეს სიმპათიკური წველის გაღიზიანების საპასუხოდ ლიმფური ძარღვების იმდენად ძლიერი შეკუმშვა, რომ მათში ლიმფის მოძრაობა წყდებოდა. ა. პ. პოლოსუხინის ლაბორატორიაში აჩვენეს, რომ ლიმფის მოძრაობა იცვლება რეფლექსურად მტკივნეული გაღიზიანებისას, კაროტიდულ სინუსში წნევის მომატებისა და მრავალ შინაგან ორგანოს რეცეპტორების გაღიზიანების დროს.

სუნთქვა

სუნთქვა პროცესთა ერთობლიობაა, რომელთა შედეგად ორგანიზმი ჟანგბადს მოიხმარს და ნახშირორჟანგს გამოჰყოფს.

ადამიანისა და უმაღლეს ცხოველთა სუნთქვა შეიცავს შემდეგ პროცესებს: 1. გაზთა ცვლას გარემოსა და ფილტვების ალვეოლებს შორის (**გარეგანი სუნთქვა** ანუ **ფილტვების ვენტილაცია**); 2. გაზთა ცვლას ალვეოლურ ჰაერსა და ფილტვის კაპილარებში გავლილ სისხლს შორის (**გაზთა დიფუზია ფილტვებში**); 3. სისხლის მიერ გაზთა ტრანსპორტს; 4. გაზთა ცვლას სისხლსა და ქსოვილებს შორის ქსოვილთა კაპილარებში (**გაზთა დიფუზია ქსოვილებში**); 5. უჯრედთა მიერ ჟანგბადის მოხმარებასა და ნახშირორჟანგის გამოყოფას (**უჯრედთა სუნთქვა**).

სუნთქვის ფიზიოლოგია შეისწავლის პირველ ოთხ პროცესს, მათი რეგულაციის მექანიზმებს და მათი მიმდინარეობის თავისებურებას სხვადასხვა პირობებში. უჯრედთა სუნთქვას ძირითადად შეისწავლის ბიოქიმია; იგი იკვლევს უჯრედებში მიმდინარე ქანგვით პროცესებს, რომელთა მეშვეობით უჯრედში არსებული ენერგიით მდიდარი ნივთიერებები იშლება და ათავისუფლებენ მათში შემაჯალ ენერგიას.

გარეგანი სუნთქვა

გარეგანი სუნთქვა, ე. ი. ჰაერის ცვლა ფილტვის ალვეოლებსა და გარემოს შორის გულმკერდის რიტმული მოძრაობების მეშვეობით ხორციელდება. შესუნთქვის დროს გულმკერდისა და მასში მოთავსებული ფილტვების

მოცულობა მატულობს; ამასთან წნევა ფილტვებში ეცემა და ჰაერის გამტარი გზებით ჰაერი შედის ფილტვის ალვეოლებში.

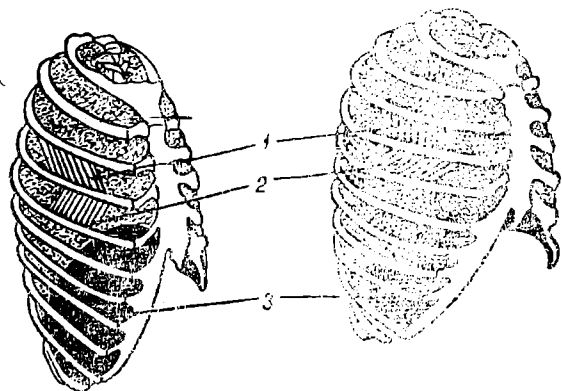
ამოსუნთქვის დროს გულმკერდის მოცულობა მცირდება, ფილტვები ნაწილობრივ იჩუტება, წნევა მათში მატულობს და ჰაერი გამოიძევება ფილტვებიდან.

ალვეოლებში წარმოებს გაზთა ცვლა ალვეოლურ ჰაერსა და სისხლს შორის. ალვეოლური ჰაერის ჟანგბადი შთაინთქმება ალვეოლების ირგვლივ მოთავსებული კაპილარების სისხლით, ნახშირორჟანგი კი ამ კაპილარების სისხლიდან გადადის ალვეოლურ ჰაერში. ჰაერის შედგენილობა ალვეოლებში გამუდმებით ახლდება სუნთქვის დროს. შესუნთქვის დროს აქ შემოდის მეტი ჟანგბადის შემცველი ჰაერი, ამოსუნთქვის დროს კი აქედან გამოიძევება მეტი ნახშირორჟანგის შემცველი ჰაერი. ამით დაცულია ალვეოლურ ჰაერსა და სისხლში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის შემცველობის გარკვეული დონე.

შესუნთქვის მექანიზმი

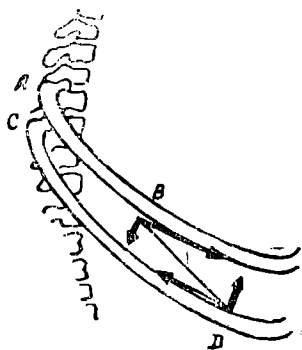
შესუნთქვის აქტი (ინსპირაცია) ხორციელდება გულმკერდის ღრუს მოცულობის გაზრდის გამო სამი — ვერტიკალური, ფრონტალური და საგიტალური მიმართულებით. ეს ხდება ნეკნების აწევისა და დიაფრაგმის დაწევის გამო (სურ. 49).

ნეკნები შეერთებულია მკერდის ძვალთან ხრტილების საშუალებით. ხერხემალთან კი შენაწევრებულნი არიან ორ წერტილში: ნეკნის თავი მალის სხეულთან, ნეკნის ბორცვი კი მალის გარდიგარდმო მორჩთან. ამოსუნთქვისას ნეკნების რკალები დაშვებულია ქვემოთკენ. შესუნთქვის დროს ნეკნების რკალები უფრო ჰორიზონტალურ მდებარეობას იღებენ, აიწევიან ზევით და განზე, ამასთან მკერდის ძვლის ქვედა ბოლო წაიწევს წინ, რის გამოც გულმკერდის კვეთი იზრდება როგორც განივი, ისე სიგრძივი მიმართულებითაც.



სურ. 49. გულმკერდის ღრუსა და დიაფრაგმის მდებარეობის სქემა ამოსუნთქვის (მარცხნივ) და შესუნთქვის (მარჯვნივ) დროს

1. ნეკნებშორისი გარეთა კუნთები;
2. ნეკნებშორისი შიგნითა კუნთები;
3. დიაფრაგმა.



სურ. 50. ნეკნების მოძრაობების მექანიკა შესუნთქვისას (განმარტება ტექსტში).

ნეკნების აწევა ხორციელდება გარეთა ნეკნებშორისი (*m. m. intercostales ext.*) და ხრტილთაშორისი (*m. m. intercartilaginei*) კუნთების შეკუმშვის მე-
ოხებით. გარეთა ნეკნებშორისი კუნთები მიემართებიან ნეკნიდან ნეკნამდე ირი-
ბი მიმართულებით: კერძოდ, ზევიდან და უკანიდან — ქვევით და წინ.

ნეკნები წარმოადგენენ მეორე გვარის ბერკეტებს ხერხემალთან მათ
შესასხრებაში ბრუნვის წერტილით (სურ. 50. წერტილები A და C). გარეთა
ნეკნებშორისი კუნთებს შეკუმშვის დროს უნდა დაეახლოებიან ნეკნები. მაგ-
რამ ძალის მომენტი კუნთის ქვედა მიმაგრებასთან (D) აღებატება ზედას (B)
(CD ბერკეტის მეტი სიგრძის გამო), ამიტომ კუნთების შეკუმშვის გამო ნეკნე-
ბი აიწევა ზევით.

შესუნთქვის დროს დიაფრაგმის კუნთოვანი ბოჭკოები იკუმშება, მისი
გუმბათი ბრტყელდება და დაიწევს ქვევით: მუცლის ღრუს შიგნეულობა
იწევს ქვევით, განზე და წინ; გულმკერდის ღრუს მოცულობა მატულობს, გან-
საკუთრებით ვერტიკალური მიმართულებით.

სხვადასხვა სასუნთქი კუნთის ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა
გვიჩვენეს, რომ ბიოელექტრული რხევები (მოქმედების პოტენციალები) აღმო-
ცნდებიან ჯერ დიაფრაგმაში და შემდეგ ნეკნებშორისი კუნთებში.

დაბადების პირველ თვეებში სასუნთქი მოძრაობები ძირითადად ხორ-
ციელდება დიაფრაგმის შეკუმშვის ხარჯზე. ამიტომ თუ გამოვიწვევთ კატის
კნუტის დიაფრაგმის დაძაბულობას *n. n. phrenici*-ს გადაჭრით, იგი დაილუ-
პება.

სხვადასხვა ადამიანის სუნთქვა ასაკის, სქესის, ტანისამოსისა და შრომის
პირობებისაგან დამოკიდებულებით, ხორციელდება ან უპირატესად ნეკნებშო-
რისი კუნთების — ნეკნების ანუ გულმკერდის ტიპის სუნთქვა, ან უპი-
რატესად დიაფრაგმის ხარჯზე — დიაფრაგმული ანუ მუცლის ტი-
პის სუნთქვა.

სუნთქვის ტიპი ზუსტად მუდმივი არ არის, იგი შეიძლება მოცემულ მო-
მენტს ეგუებოდეს. მაგალითად, ზურგით დიდი ტვირთის გადატანის დროს
გულმკერდი ტვირთის საყრდენია, ამიტომ იგი ტანისა და ნეკნებშორისი კუნ-
თების საშუალებით, ხერხემალთან ერთად, უძრავი ხდება; ამ პირობებში
სუნთქვა მხოლოდ დიაფრაგმის მოძრაობის ხარჯზე წარმოებს. ორსული ქალის
დიაფრაგმის გადანაცვლება გაძნელებულია, ამიტომ გულმკერდის ტიპის
სუნთქვა ჭარბობს.

ფორსირებული, ე. ი. გაძლიერებული სუნთქვის დროს, მაგალითად ქოში-
ნისას, შესუნთქვის აქტში ჩაებმებიან მთელი რიგი დამატებითი ანუ დამხმარე
სასუნთქი კუნთებისა. მათ ეკუთვნის ერთი მხრით ის კუნთები, რომელნიც ასწე-
ვენ ზედა ნეკნებს (*m. m. sternocleidomastoidei*, *m. m. scaleni*), ხოლო მეო-
რე მხრივ, ის კუნთები, რომელნიც ახორციელებენ მხრის სარტყლის ფიქსა-
ციას, მხრების უკან გადახწევილ მდგომარეობაში (*m. m. trapezii*, *m. m. rhom-
boidei*, *m. m. levator scapule*).

დამხმარე სასუნთქი კუნთებს ეკუთვნიან *m. m. pectorales major et minor*,
m. m. serrati anter., რომელთაც აგრეთვე ნეკნების აწევა შეუძლიათ.

შესუნთქვის დროს სასუნთქი კუნთები მთელ რიგ ძალებს გადალახავენ. ეს ძალებია: 1. გულმკერდის სიმძიმე მისი აწევის დროს, 2. ნეკნების ხრტილების ელასტიკური წინააღმდეგობა, 3. მუცლის კედლებისა და მუცლის ღრუს შიგნეულობათა წინააღმდეგობანი მათი ქვემოთ დაწევის დროს, რასაც დიაფრაგმის კუნთის შეკუმშვა გამოიწვევს. როდესაც შესუნთქვა დამთავრებულია და სასუნთქი კუნთები დუნდებიან, აღნიშნული ძალების გავლენით ნეკნები იწევენ ქვევით და დიაფრაგმის გუმბათი იწევს ზევით. ამის გამო გულმკერდის ღრუს მოცულობა მცირდება. ამრიგად, ამოსუნთქვის აქტი (**ექსპირაცია**) წარმოებს ჩვეულებრივ პასიურად, კუნთების მონაწილეობის გარეშე.

ფორსირებული ამოსუნთქვის დროს, ზემოთ დასახელებულ ძალებს, რომელნიც ამცირებენ გულმკერდის მოცულობას, ერთვის შიგნითა ნეკნთა-შორისი ირიბი კუნთების, უკანა დაკბილული კუნთებისა და მუცლის პრესის კუნთების შეკუმშვა.

შიგნითა ნეკნთაშუა კუნთები შედგებიან ბოჭკოებისაგან, რომლებიც მიემართებიან გარეთა ნეკნთაშორისი კუნთების ბოჭკოების საწინააღმდეგოდ: წინიდან და ზემოდან, უკან და ქვევით. ამიტომ ამ კუნთების შეკუმშვის დროს ნეკნები ქვევით იწევენ.

მუცლის პრესის კუნთები თავისი შეკუმშვის დროს სწევენ ზევით მუცლის ღრუს ორგანოებს და დიაფრაგმის გუმბათს.

ფილტვების მოცულობის ცვლილება სუნთქვის დროს

გულმკერდის შიგნით მოთავსებული ფილტვები გამოყოფილია გულმკერდის კედლებისაგან პლევრის ღრუთი, ე. ი. ნაპრალისებური სივრცით კედლის ამყოლ პლევრასა (რომელიც გულმკერდს ფარავს შიგნიდან) და ვისცერალურ პლევრას შორის (რომელიც ფილტვის გარეთა ზედაპირს ფარავს). შესუნთქვის დროს, როდესაც გულმკერდის ღრუ ფართოვდება, წნევა პლევრის სივრცეში მცირდება, ფილტვების მოცულობა მატულობს, წნევა მათში ეცემა, ამიტომ ჰაერის გამტარი გზებით ჰაერი ფილტვებში შედის.

ამოსუნთქვის დროს, როდესაც გულმკერდის ღრუ ვიწროვდება, წნევა პლევრის სივრცეში ცოტათი მატულობს, გაჭიმული ფილტვის ქსოვილი იკუმშება: ფილტვებში წნევა მატულობს და ჰაერი გამოიდევნება ფილტვებიდან.

ამრიგად, ფილტვის მოცულობის ცვლილება წარმოებს პასიურად, გულმკერდის ღრუს მოცულობის ცვლილებისა და პლევრულ და ფილტვების შიგნით წნევის ცვლილებების შედეგად.

სუნთქვის დროს ფილტვების მოცულობის ცვლილებების მექანიზმის დემონსტრირება შეიძლება დონდერსის მოდელის მეშვეობით.

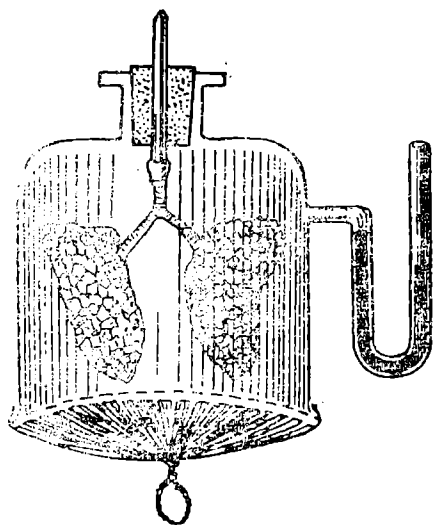
დონდერსის მოდელი (სურ. 51) წარმოადგენს რეზინის ფსკერიან ბოთლს. ბოთლის ზედა ზერელი დაცობილია საცობით, რომელშიც გატარებულია მინის მილი და ამ მილის შიგნითა ბოლოზე დამაგრებულია რომელიმე პატარა ტანიანი ცხოველის (ვირთაგვა, შინაური კურდღელი) ამოკეთილი სასულე — ბრონქებითა და ფილტვებით; მილის გარე ბოლოს მეშვეობით ფილტვები უკავშირდებიან ატმოსფერულ ჰაერს. ბოთლის შიდა წნევის გაზომვა შეიძლება მანომეტრის მეშვეობით, რომელიც დაკავშირებულია ბოთლის კედელში ჩასმულ მილთან. რეზინის ფსკერის სახელური რომ ჩამოეწიოთ, წნევა ბოთლში ატმოსფერულზე ნაკლები გახ-

დება, რაც ფილტვის ქსოვილის გაჭიმვას იწვევს და ატმოსფერული ჰაერი ფილტვებში მიედინება.

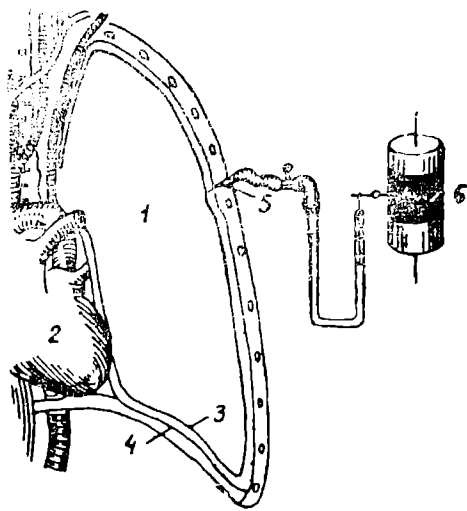
მაგრამ წნევა ბოთლში მის კედლებსა და ფილტვების გარეთა ზედაპირს შორის მაინც რჩება ატმოსფერულზე რამდენადმე ნაკლები, რადგან ფილტვის ქსოვილის ღრეკადობა ეწინააღმდეგება მის გაჭიმვას. თუ ახლა რეზინის ფსკერის სახელურს ხელს გავუშვებთ, იგი უბრუნდება თავის პირვანდელ მდგომარეობას. ბოთლის მოცულობა მცირდება და ფილტვის გამჭიმავი ძალის მოქმედება წყდება. თავისი ელასტიურობის გამო ფილტვის ქსოვილი იკუმშება, წნევა მასში მატულობს და ჰაერი გამოიდევნება გარეთ.

დონდერსის მოდელი გვიჩვენებს, რომ შესუნთქვისას ფილტვების გაჭიმვისა და ამოსუნთქვისას მათი შეკუმშვის უშუალო მიზეზია გულმკერდის ღრუს მოცულობის ცვლილებები და ამასთან დაკავშირებული წნევის ცვლილებები პლევრულ სივრცეში. შესუნთქვის დროს ჰაერის შესვლისა და ამოსუნთქვისას მისი გამოსვლის უშუალო მიზეზია წნევის მერყეობა ფილტვებში. ფილტვის შიდა წნევის მერყეობის რეგისტრირება შესაძლებელია, თუ გამოსაკვლევ პირს ცხვირის ერთ ნესტოში შევუყვანთ მანომეტრთან დაკავშირებულ მილს და ვასუნთქებინებთ დახურული პირით. ცდა გვიჩვენებს, რომ ყოველი სუნთქვის დროს წნევა ფილტვებში ვერცხლისწყლის სვეტის 2 მმ-ით ნაკლებია ატმოსფერულზე და ყოველი ამოსუნთქვის დროს კი აღემატება ატმოსფერულს ვერცხლისწყლის სვეტის 3—4 მმ-ით.

წნევა პლევრულ სივრცეში შეიძლება გაიზომოს გულმკერდის კედლის გაჩხვლეტით მანომეტრთან შეერთებული ღრუ ნემსის მეშვეობით (სურ. 52). როგორც კი ნემსი პლევრის სივრცეში მოხვდება, მანომეტრი გვიჩვენებს ატმოსფერულზე ნაკლებ წნევას. მშვიდი შესუნთქვის დროს წნევა პლევრის სივრცეში ვერცხლისწყლის სვეტის 9 მმ ნაკლებია ატმოსფერულზე, მშვიდი ამოსუნთქვისას კი — 6 მმ-ით ნაკლები. ასეთ წნევას ხშირად უარყოფითს უწოდებენ, ვინაიდან პირობითად ატმოსფერულ წნევას ნულის ტოლად სთვლიან.



სურ. 51. დონდერსის სქემა სუნთქვის აქტის მექანიკის სადემონსტრაციოდ (განმარტება ტექსტში).



სურ. 52. პლევრის შიდა წნევის გაზომვის წესი (სქემა).

1. ფილტვები, 2. გული, 3. ვისცერალური პლევრა, 4. პარიეტალური პლევრა, 5. ნემსი, 6. კიბოვარაფი.

გულმკერდის ღრუში უარყოფითი წნევის წარმოქმნის მექანიზმის გარკვევა შეიძლება სახეშეცვლილი დონდერისის სქემის მეშვეობით.

თუ შევარჩევთ ისეთი ზომის ბოთლს, რომელიც ცხოველის გულმკერდის სიდიდეს შეეფარდება, მოვთავსებთ შიგ ცხოველის ფილტვებსა და ბოთლიდან გამოვტუმბავთ ჰაერს, ფილტვები დაიკავებენ თითქმის მთელ მის სივრცეს. ამასთან წნევა ნაპრალისებრ სივრცეში ბოთლის კედელსა და ფილტვებს შორის ატმოსფერულზე ნაკლები გახდება. ეს იმით აიხსნება, რომ ფილტვის ელასტიკური ქსოვილის სწრაფვაა — დაიჩუტოს. ძალა, რომლითაც იჩუტება ფილტვის ელასტიკური ქსოვილი — ეგრეთწოდებული **ფილტვის ქსოვილის ელასტიკური წევა**, წინააღმდეგობას უწევს ატმოსფერულ წნევას.

დონდერისის მოდელის ამ ვარიანტში მიმდინარე მოვლენები ზუსტად შეესატყვისება იმ მოვლენებს, რომლებსაც ადგილი აქვს ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის დროს. ფილტვები გულმკერდის ღრუში ყოველთვის გაჭიმულ მდგომარეობაში არიან, ამასთან ფილტვის ქსოვილის გაჭიმვა შესუნთქვის დროს იზრდება და ამოსუნთქვის დროს კლებულობს. ეს პლევრულ ნაპრალში არსებული უარყოფითი წნევისა და შესუნთქვისას მისი მატებისა და ამოსუნთქვისას დაკლების მიზეზს წარმოადგენს. ფილტვები მუდამ გაჭიმულ მდგომარეობაშია, რაშიაც შეიძლება დავრწმუნდეთ გულმკერდის ღრუს გახსნისას. ელასტიკური წევის გამო ფილტვები მაშინვე იჩუტებიან და გულმკერდის ღრუს დაახლოებით $1/3$ -ს იკავებენ.

ფილტვის ქსოვილის გაჭიმვა დამოკიდებულია ატმოსფერულ წნევის მოქმედებაზე მხოლოდ შიგნიდან სასუნთქი გზების საშუალებით და უმოქმედობაზე გარედან გულმკერდის კედლის დაუყოლებლობის გამო. ამიტომ ფილტვები გულმკერდის ღრუში არიან მოთავსებულნი ერთმხრივი წნევის ქვეშ, რომელიც ჰიშავს რა მათ, მჭიდროდ მიაბჯენს გულმკერდის კედელს ისე, რომ ფილტვები მთლიანად ამოავსებენ პლევრის ღრუს; ამის გამო პლევრის ღრუ წარმოდგენილია სეროზული სითხის თხელი ფენის შემცველი ვიწრო ნაპრალით.

ატმოსფერული წნევის ძალა გარკვეული მასშტაბით იხარჯება ფილტვის ელასტიკური წევის გადალახვაზე. ამიტომ ფილტვების ზედაპირი გულმკერდის კედელს ატმოსფერულ წნევაზე ნაკლები ძალით ებჯინება. ამის შედეგად წნევა პლევრის სივრცეში ამოსუნთქვის დროსაც კი სწორედ ფილტვების ელასტიკური წევის სიდიდით, ე. ი. დაახლოებით, ვერცხლისწყლის სვეტის 6 მმ-ითაა ნაკლები ატმოსფერულზე.

ფილტვის ელასტიკური წევა განპირობებულია ორი ფაქტორით: 1. ალვეოლების კედლებში ელასტიკური ბოჭკოების დიდი რაოდენობით, 2. ალვეოლების კედლების ზედაპირული დაჭიმულობით.

ნეიერგარდმა ჯერ კიდევ 1929 წ. დაადგინა, რომ ფილტვის ელასტიკური წევის $2/3$ დამოკიდებულია ზედაპირულ დაჭიმულობაზე. ამას ეთანხმება ახალი მონაცემები, რომელთა თანახმად, ფილტვები ინარჩუნებენ თავის ელასტიკურ თვისებებს, მათი ელასტიკური ქსოვილის ფერმენტ ელასტინით დაშლის შემდეგაც.

ვინაიდან ზედაპირული დაჭიმულობის ძალები სხვადასხვა ალვეოლში შეიძლება სხვადასხვა იყოს, არსებობს შესაძლებლობა, რომ ნაწილი მათგანი

დაიწყო და შეწყვეტეს სხვების გაჭიმვის ხარჯზე. მაგრამ ეს არ ხდება, რადგან თითოეული ალვეოლის შიგნითა ზედაპირი დაფარულია წყალში უხსნადი თხელი მონომოლეკულური აპკით, რომელიც სურფაქტანად წოდებული ნივთიერებისაგან შედგება (სურფაქტანი ინგლისური სიტყვაა — surface ზედაპირი). სურფაქტანს გააჩნია მცირე ზედაპირული დაჭიმულობა და იგი აბრკოლებს ალვეოლების სრულ დაჩუტვას და მათი სიდიდის სტაბილიზაციას იწვევს. თუ ახალშობილის ფილტვები ამ ნივთიერებას მოკლებულია, მაშინ ისინი არ გაიშლებიან და დაჩუტული (ატელექტაზიური) რჩებიან. სურფაქტანი წარმოადგენს ალფა-ლეციტინს. ვარაუდობენ, რომ იგი წარმოიქმნება ალვეოლების ეპითელიუმის უჯრედების მიტოქონდრიებში. ორივე ცთომილი ნერვის გადაჭრის შემდეგ მისი გამომუშავება ფერხდება.

ახალშობილის პლევრის შიგნითა წნევის გაზომვა გვიჩვენებს, რომ ამოსუნთქვის დროს იგი ატმოსფერულის ტოლია და მხოლოდ შესუნთქვის დროს ხდება უარყოფითი.

პლევრის ნაპრალში უარყოფითი წნევის წარმოქმნა იმით აიხსნება, რომ ახალშობილის გულმკერდის ღრუ უფრო სწრაფად იზრდება, ვიდრე ფილტვები, ამის გამო ფილტვის ქსოვილი მუდმივად (ამოსუნთქვის დროსაც კი) გაჭიმულია. პლევრულ ნაპრალში უარყოფითი წნევის შექმნისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე, იმას, რომ პლევრის ფურცლებს გააჩნიათ შეწოვის დიდი უნარი; ამიტომ პლევრულ სივრცეში შეყვანილი გაზი გარკვეული დროის შემდეგ შეიწოვება და პლევრულ სივრცეში კვლავ აღდგება უარყოფითი წნევა. ამრიგად, არსებობს მექანიზმი, რომელიც აქტიურად იცავს უარყოფითი წნევის არსებობას პლევრის სივრცეში.

უარყოფით წნევას გულმკერდის ღრუში დიდი მნიშვნელობა აქვს ვენებში სისხლის მოძრაობისათვის. გულმკერდის ღრუში მოთავსებული მსხვილი ვენების კედლები ადვილად აჭიმებიან, ამიტომ პლევრული სივრცის უარყოფითი წნევა მათაც გადაეცემათ. ღრუ გინგმაში უარყოფითი წნევა წარმოადგენს დამხმარე მექანიზმს, რომელიც ხელს უწყობს სისხლის დაბრუნებას მარჯვენა გულში. გასაგებია, რომ შესუნთქვის დროს უარყოფითი წნევის გაზრდისას ძლიერდება სისხლის ნაკადი გულისკენ. პირიქით, ძლიერი ჰინთვისა და ხველების დროს გულმკერდის შიგნითა წნევა იმდენად მატულობს, რომ სისხლის დაბრუნება გულში შეიძლება მკვეთრად შემცირდეს.

პნევმოთორაქსი

გულმკერდის ღრუს გახსნისას, მაგალითად, კრილობის ან გულმკერდის ღრუში ოპერაციების დროს, წნევა გულმკერდის ღრუში უტოლდება ატმოსფერულს, ფილტვი იჩუტება და აღარ მიყვება გულმკერდის სუნთქვით მოძრაობებს. ვითარდება ე. წ. პნევმოთორაქსი. ორმხრივი ღია პნევმოთორაქსი იწვევს სიკვდილს, თუ არ გამოვიყენებთ ხელოვნური სუნთქვა — ფილტვებში სასულეს გზით ჰაერის რიტმული ჩატუმება.

თუ მოზრდილ ადამიანს შეეუქმნით ხელოვნურად დახურულ პნევმოთორაქსი, ე. ი., თუ გულმკერდის კედლის ჩხვლეტის (შპრიცის ნემსით) შემდეგ პლევრის ღრუში ჰაერს შევიყვანთ. ფილტვი ნაწილობრივ იჩუტება. ასეთი ნაწილობრივად დაჩუტული ფილტვი განავრცობს სუნთქვაში მონაწილეობას ისე, როგორც ღონდერისის მოდელის ფილტვი ფართოვდება შესუნთქვის დროს და იჩუტება ამოსუნთქვისას, მაგრამ მისი ელასტიკური გაჭიმვის ხარისხი შემცირებულია და ეს ხელს უწყობს ერთი მხრივ ტუბერკულოზით დაავადებულებში ფილტვის ქსოვილის დაშლის გამო (კავერნა) წარმოქმნილი პათოლოგიური ღრუების დახურვას, და ანთებითი პროცესის ჩაქრობას, მეორე მხრივ, ცოტა ხნის შემდეგ ჰაერი პლევრული სივრციდან შეიწოვება და ფილტვი გაიშლება. პნევმოთორაქსის შენარჩუნებისათვის საჭიროა პლევრის ღრუში ჰაერის განმეორებით შეყვანა.

სასუნთქი ჰაერი. ნორმალურ პირობებში ადამიანი შეისუნთქავს და ამოსუნთქავს 500-მლ-მდე (350-დან 600-დე) ჰაერს. ჰაერის ამ მოცულობას სასუნთქი ჰაერი ეწოდება. ამ 500 მლ სასუნთქი ჰაერის გარდა შეიძლება კიდევ დამატებით შევისუნთქოთ 1500 მლ-დე ჰაერი (დამატებითი ჰაერი). სწორედ ასევე ჩვეულებრივი ამოსუნთქვის შემდეგ შეიძლება კიდევ 1500 მლ-დე ჰაერის ამოსუნთქვა (სარეზერვო ჰაერი). ასეთია საშუალო ციფრები ნორმალური მოზრდილი მამაკაცისათვის; ამ ციფრებიდან გამომდინარეობს, რომ მშვიდი სუნთქვის დროს გულმკერდის ღრუ არ ფართოვდება და არ ვიწროვდება მაქსიმუმამდე. საჭიროების დროს სასუნთქი მოძრაობების სიდიდე შეიძლება გაიზარდოს როგორც ამოსუნთქვით, აგრეთვე შესუნთქვით, რის გამოც ფილტვებში შენავალი ჰაერის რაოდენობა იზრდება.

ფილტვების სასიცოცხლო ტევადობა. თუ ჩვენ მაქსიმალურად შევისუნთქავთ და შემდეგ სპეციალური მუხრუჭით მაქსიმალურად ამოვისუნთქავთ სპეციალურ გაზომეტრში (სპირომეტრში), მაშინ გაზომეტრში შევა როგორც სასუნთქი, აგრეთვე სარეზერვო და დამატებითი ჰაერი, ე. ი. საშუალოდ $500 + 1500 + 1500 = 3500$ მლ. ამ ჰაერს ფილტვების სასიცოცხლო ტევადობა ეწოდება. სასიცოცხლო ტევადობა სხვადასხვაა ასაკის, სქესისა თუ ჯანმრთელობის მდგომარეობის მიხედვით და აგრეთვე იმის მიხედვით, თუ რამდენად გაღარჯიშებულია სუბიექტი სუნთქვაში. ახალგაზრდა მამაკაცის ფილტვის სასიცოცხლო ტევადობა შეადგენს 3,5—4,5 ლ; ქალებში ფილტვის სასიცოცხლო ტევადობა $\frac{1}{3}$ -ით ნაკლებია.

ნარჩენი ჰაერი. მაქსიმალური ღრმა ამოსუნთქვის შემდეგ ფილტვები სადღესობით არ თავისუფლდება მთელი ჰაერისაგან, მათში რჩება დაახლოებით 1000—1500 მლ-დე ეგრეთწოდებული ნარჩენი ჰაერი.

ნარჩენი ჰაერის რაოდენობის განსაზღვრა, სასუნთქი, სარეზერვო და დამატებითი ჰაერის განსაზღვრისაგან განსხვავებით პირდაპირი გზით არ წარმოებს. ამისათვის არაპირდაპირ მეთოდებს იყენებენ. ერთ-ერთი მეთოდის დროს დაკვირვებას ქვეშ მყოფმა პირმა უნდა ამოსუნთქოს ღრმად ისე, რომ ფილტვებში დარჩეს მხოლოდ ნარჩენი ჰაერი. ამის შემდეგ იგი რამდენჯერმე ღრმად შეისუნთქავს ჰაერს გაზომეტრიდან და მასშივე უკან ამოსუნთქავს. გაზომეტრის ტევადობა ცნობილია (მაგალითად, უდრის 3 ლ). გაზომეტრს ავსებენ ჰელიუმის 10% შემცველ გაზთა ნარევით. გაზომეტრში ჰელიუმის კონცენტრაციის განსაზღვრით შესაძლებელია ნარჩენი ჰაერის მოცულობის გაანგარიშება.

მოკიყვანთ შესაფერისი გაანგარიშების მაგალითი. დავუშვათ, რომ გაზომეტრში არსებული გაზისა და ალვეოლური ჰაერის შერევის შემდეგ ჰელიუმის კონცენტრაცია გაზომეტრში 7,5% ტოლია. ვინაიდან ჰელიუმი გაზთა ცეცხლში არ მონაწილეობს, რამდენიმე სასუნთქი მოძრაობის შემდეგ იგი თანაბრად ნაწილდება გაზომეტრში და ფილტვებში არსებულ ჰაერს შორის. ჰელიუმის რაოდენობა გაზომეტრში ცდამდე შეადგენდა: $\frac{3 \cdot 10}{100}$ ლ; ჰელიუმის საერთო რაოდენობა რამდენიმე შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის შემდეგ დარჩა იგივე, მხოლოდ განწილდა ჰაერის ატმ მოცულობაში $\frac{(3+x) \cdot 7,5}{100}$, სადაც x ნარჩენი ჰაერის მოცულობაა.

როცა განტოლებიდან გამოიანგარიშებენ ნარჩენი ჰაერის მოცულობას

$$\frac{3 \cdot 10}{100} = \frac{(3+x) \cdot 7,5}{100}$$

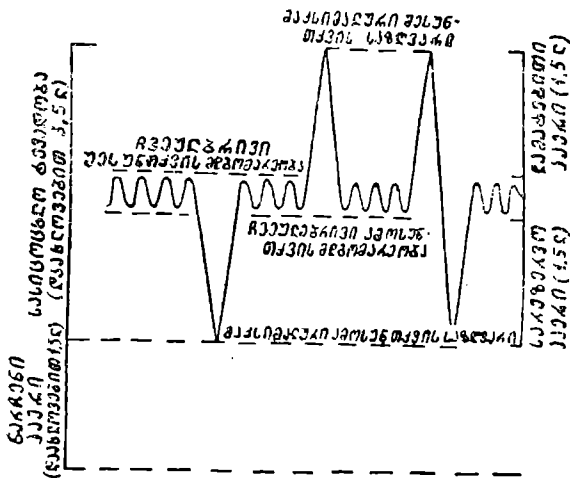
საიდანაც გამომდინარეობს, რომ ჩვენს შემთხვევაში

$$X = \frac{3 \cdot 10}{7,5} - 3 = 1 \text{ ლ.}$$

ფილტვების ჰაერის მოცულობათა შეფარდება მოცემულია 53-ე სურათზე.

ჩვეულებრივ, მშვიდი სუნთქვის დროს ფილტვებში ყოველთვის არის ნარჩენი და სარეზერვო ჰაერი. ნარჩენი ჰაერი ფილტვებში რჩება სიკვდილის შემდეგაც. მისი უდიდესი რაოდენობის გამოდევნა გვამის ფილტვებიდან შეიძლება ორმხრივი ღია პნევმოთორაქსით, რადგან ამ დროს ხდება ფილტვის ქსოვილის თითქმის სრული დაჩუტვა. ამასთან ფილტვებიდან გამოდევნილ ამ ჰაერს კოლაპსური ჰაერი ეწოდება.

ვინაიდან ღია პნევმოთორაქსის შედეგად ფილტვებში ჰაერის მინიმალური რაოდენობა მაინც რჩება, ამიტომ ამოჭრილი ფილტვის ქსოვილის ნაჭერი,



სურ. 53. ფილტვებში ჰაერის მოცულობათა შეფარდება.

რომელიც მოზრდილ ადამიანს ეკუთვნის, ან ისეთ ახალშობილ ბავშვს, რომელსაც უსუნთქია, წყალში არ იძირება. თუ კი ფილტვის ნაჭერს ამოუჭრიტ ნაყოფს ან მკვდრადშობილ ბავშვს (რომელსაც სრულიად არ უსუნთქია), რომლის ფილტვი, გაშლილი არ იყო და ჰაერს სრულიად არ შეიცავს, ასეთი ნაჭერი, წყალში იძირება.

მ ა ვ ნ ე ს ი ვ რ ც ე. ჰაერი თავსდება არა მარტო ალვეოლებში, არამედ აგრეთვე მ ა ვ ნ ე ს ი ვ რ ც ე-ში, ე. ი. ჰაერის გამ-

ტარ გზებში (სორსში, ტრაქეაში, ბრონქებსა და ბრონქეოლებში). ეს ჰაერი არ მონაწილეობს გაზთა ცვლაში. მას ამიტომ უწოდებენ მკვდარი ანუ მ ა ვ ნ ე ს ი ვ რ ც ი ს ჰაერს. მართალია, მისი მოცულობა არ არის დიდი და საშუალოდ 140 მლ. შეადგენს, მაგრამ იგი მხედველობაში უნდა მივიღოთ იმისათვის, რომ გავიგოთ, რატომ განსხვავდება ამოსუნთქული ჰაერი ალვეოლური ჰაერისაგან მშვიდი სუნთქვის დროს. სასუნთქი ჰაერი 500 მლ-დან ფილტვებში მთელი შესუნთქული ჰაერის ნაცვლად შედის მხოლოდ $500 - 140 = 360$ მლ. ვინაიდან ფილტვების ალვეოლებში მშვიდი სუნთქვის დროს, ამოსუნთქვის შემდეგ რჩება 1000 მლ ნარჩენი და 1500 მლ სარეზერვო ჰაერი ე. ი. 2500 მლ. ცხადია, რომ თითოეული შესუნთქვის დროს მთელი ჰაერი კი არ განახლდება, არამედ მხოლოდ $\frac{360}{2500}$, ე. ი. დაახლოებით ალვეოლარული ჰაერის $1/7$ -დი.

გამტარი გზების გავლისას ატმოსფერული ჰაერი სუფთავდება მტერისაგან, თბება და ტენიანდება. ჰაერის გასუფთავება მტერისაგან განსაკუთრებით ეფექტურია ცხვირით სუნთქვის დროს. ჰაერის გავლისას ცხვირის ვიწრო სავალებში წარმოიქმნება გრიგალისებური მოძრაობა, მტვერის მსხვილი ნაწილაკები ეჯახებიან ცხვირის, ცხვირ-ხახისა და ხორხის კედლებს და ეკვრიან მათ მფარავ ლორწოს. გასუფთავების ეს მექანიზმი იმდენად ეფექტურია, რომ შიგნითა სასუნთქ გზებში შეიძლება მოხვდეს მხოლოდ მტერის ნაწილაკები, რომელთა დიამეტრი არ აღემატება 4—6 მკ. მტერის ნაწილაკების მოცილებას ხელს უწყობს აგრეთვე ბრონქებისა და ტრაქეის მოციმციმე ეპითელიუმის მოქმედება.

სასულესა და ბრონქებში მტერის მსხვილი ნაწილაკების მოხვედრისას რეფლექსურად გამოიწვევა ხველა, მათი ცხვირში მოხვედრისას კი — ცხვირის დაცემინება. ხველება და ცხვირის დაცემინება სასუნთქი დაცვითი რეფლექსებია, რომლებიც ასუფთავებენ სასუნთქ გზებს სუნთქვის შემაფერხებელი უცხო ნაწილაკებისა და ლორწოსაგან.

ბრონქების კედლებში, განსაკუთრებით კი მათ წვრილ დატოტიანებაში — ბრონქიოლებში, არსებობს ირგვლივ გლუვი მუსკულატურა, რომელიც მათი სანათურის შევიწროებას იწვევს. ბოლო ბრონქების კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვისას მათი სანათური შეიძლება იმდენად შევიწროვდეს, რომ მათთან დაკავშირებული ალვეოლები სრულებით გამოითიშოს სუნთქვიდან, რადგან ჰაერი მათში ვეღარ შეადგენს.

ბრონქიოლების გლუვი კუნთები ინერვირებულია ცთომილი და სიმპათიკური ნერვებით. ცთომილი ნერვის გაღიზიანება იწვევს ბრონქიალური კუნთების შეკუმშვას და ბრონქების შევიწროებას, ხოლო სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება — ამ კუნთების მოდუნებასა და ბრონქების გაფართოებას. H. H. Vaghi-ის გაღიზიანებისას ბრონქიალური კუნთები შეიძლება იმდენად შეიკუმშოს, რომ სუნთქვა გაძნელდეს.

ფილტვების ვენტილაცია

მოზრდილი ადამიანის სასუნთქ მოძრაობათა რიცხვი მოსვენებისას დაახლოებით 16—20-ია წუთში. ბავშვები სუნთქავენ უფრო ხშირად: მაგალითად, ახალშობილები სუნთქავენ დაახლოებით 60-ჯერ წუთში.

თუ სუნთქვის რაოდენობას გავამრავლებთ ჰაერის მოცულობაზე თითოეული შესუნთქვისას, ე. ი. სასუნთქავ ჰაერზე, შეიძლება გავიგოთ ფილტვების ვენტილაცია. მოზრდილ ადამიანში იგი საშუალოდ შეადგენს 6—8 ლიტრს.

ფილტვების ვენტილაციის ოდენობის გამოსაკვლევად ამოსუნთქულ ჰაერს რამდენიმე წუთის განმავლობაში დუგლასის რეზინის ტომარაში აგროვებენ მუნდშტუეის, ან სარქელიანის სპეციალური ნიღაბის საშუალებით. ამის შემდეგ ტომრიდან ჰაერს გაზის საათში გაატარებენ, საზღვრებენ ამოსუნთქული ჰაერის რაოდენობას და ფილტვების ვენტილაციის წუთის მოცულობას ანგარიშობენ.

ფილტვების ვენტილაციის წუთმოცულობა საკმარისად არ ახასიათებს მის ეფექტურობას. ამის ილუსტრირება შეიძლება შემდეგი მაგალითით: წარმოვიდ-

გინოთ ორი შემთხვევა, როდესაც ფილტვის ვენტილაციის წუთმოცულობა უდრის 6 ლ. ერთ შემთხვევაში ადამიანი აწარმოებს 20 სასუნთქ მოძრაობას წუთში, თითოეულს 300 მლ მოცულობით. მეორე შემთხვევაში იგი აწარმოებს 10 სასუნთქ მოძრაობას, თითოეულს 600 მლ მოცულობით. თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ მავნე სივრცე საშუალოდ 140 მლ შეადგენს, თუ შესუნთქვის სიღრმე არის 300 მლ, მავნე სივრცის ვენტილაციაზე იხარჯება შესუნთქვის მოცულობის $\frac{1}{2}$. მაშასადამე, ალვეოლებამდე თითოეული შესუნთქვის დროს აღწევს მხოლოდ $300 - 140 = 160$ მლ. თუ შესუნთქვის სიღრმე 600 მლ ალვეოლებამდე აღწევს $600 - 140 = 460$ მლ., ე. ი. შესუნთქვის მოცულობის $\frac{3}{4}$. ფილტვის ვენტილაციის ერთი და იგივე წუთმოცულობის დროს, რომელიც 6 ლ ტოლია, პირველ შემთხვევაში ალვეოლების ვენტილაცია შეადგენს $20 \times 160 = 3,2$ ლ, მეორე შემთხვევაში კი — $10 \times 460 = 4,6$ ლ.

ამრიგად, იშვიათი, მაგრამ ღრმა სუნთქვა უფრო ეფექტურია, ვინაიდან ალვეოლების ვენტილაცია უფრო კარგად ხდება. მოყვანილი მაგალითი ნათლად გვიჩვენებს სუნთქვითი ვარჯიშის დიდ პრაქტიკულ მნიშვნელობას, რომლის მიზანი სწორი სუნთქვის ჩვევის გამომუშავებაა.

ჩასუნთქული, ამოსუნთქული და ალვეოლარული ჰაერის შედგენილობა

ატმოსფერული ჰაერი, რომლითაც სუნთქავს ადამიანი შენობის გარეთ (ან შენობაში კარგი ვენტილაციით) შეიცავს 20,94% ჟანგბადს. 0,03% ნახშირორჟანგს, 79,03% აზოტს. ადამიანებით სავსე დახურულ შენობაში ნახშირორჟანგის პროცენტი ჰაერში შეიძლება ბევრად მაღალი იყოს.

ატმოსფერული ჰაერი საშუალოდ ასეთი პროცენტული შედგენილობისაა: 16,3% ჟანგბადი, 4,0% ნახშირორჟანგი, 79,7% აზოტი (ეს რიცხვები გადაანგარიშებულია მშრალ ჰაერზე, ე. ი. ისეთზე რომელიც მოკლებულია წყლის ორთქლს. ამოსუნთქული ჰაერი კი ყოველთვის წყლის ორთქლით არის გაყვანილი).

ამოსუნთქული ჰაერის შედგენილობა ძალიან მერყეობს. იგი დამოკიდებულია ნივთიერებათა ცვლის ანტენსივობაზე და ვენტილაციის სიდიდეზე. საკმარისია რამდენიმე ღრმა სუნთქვითი მოძრაობის შესრულება ან სუნთქვის შეჩერება, რომ ამოსუნთქული ჰაერის შედგენილობა შეიცვალოს.

აზოტი გაზთა ცვლაში არ მონაწილეობს, მაგრამ აზოტის პროცენტული შემცველობა ამოსუნთქულ ჰაერში რამდენიმე მათედი პროცენტით უფრო მაღალია, ვიდრე შესუნთქულში. საქმე იმაშია, რომ ამოსუნთქული ჰაერის მოცულობა უფრო მცირეა, ვიდრე შესუნთქულისა. ამიტომ აზოტის ერთიდაიგივე რაოდენობა ნაწილდება ნაკლებ სივრცეში და იძლევა უფრო დიდ პროცენტს. ამოსუნთქული ჰაერის ნაკლები რაოდენობა შესუნთქულთან შედარებით იმით აიხსნება, რომ ნახშირორჟანგი გამოიყოფა ნაკლები, ვიდრე შთაინთქმება ჟანგბადი (შთანთქმული ჟანგბადის ნაწილი ორგანიზმში ხმარდება იმ ნივთიერებების წარმოქმნას, რომლებიც გამოიყოფიან შარდით და ოფლით).

ალვეოლური ჰაერი თავისი შედგენილობით განირჩევა ამოსუნთქული ჰაერისაგან ნახშირორჟანგის მეტი და ჟანგბადის ნაკლები პროცენტით. ალვეოლური ჰაერის შედგენილობა დაახლოებით ასეთია: ჟანგბადი 14,2—14,6%, ნახშირორჟანგი 5,5—5,7%, აზოტი 80%-მდე.

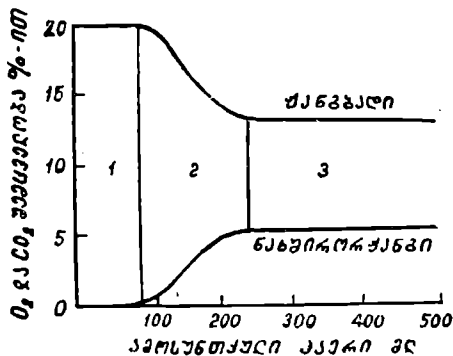
ალვეოლურისა და ამოსუნთქული ჰაერის შედგენილობაში განსხვავება იმით აიხსნება, რომ ამოსუნთქული ჰაერი შეიცავს არა მარტო ალვეოლურ ჰაერს, არამედ აგრეთვე მავნე სივრცის ჰაერსაც. ეს უკანასკნელი კი შესუნთქვის ბოლოს თავის შედგენილობით არ განსხვავდება ატმოსფერული ჰაერი-საგან, რადგანაც იგი არ მონაწილეობს სისხლთან გაზთა ცვლაში (სურ. 54).

ალვეოლური ჰაერის შედგენილობის განსაზღვრას ძლიერ დიდი მნიშვნელობა აქვს გაზთა ცვლის მექანიზმის გაგებისათვის. პოლდენმა ალვეოლური ჰაერის შედგენილობის განსაზღვრისათვის შეიმუშავა მარტივი მეთოდი: ცდის ქვეშ მყოფმა პირმა ნორმალური შესუნთქვის შემდეგ სწრაფად და ღრმად უნდა ამოსუნთქოს მინის 25 მმ დიამეტრიან მილში, რომლის სიგრძე 1—1.2 მ უდრის. ამოსუნთქული ჰაერის პირველი ულუფები, რომელნიც მავნე სივრცის ჰაერს შეიცავენ, გაივლიან მილს; უკანასკნელი ულუფები კი, რომელნიც მილში დარჩება, შედგებიან ალვეოლური ჰაერისაგან. ანალიზისათვის გაზის მიმღებ ჭურჭელში იღებენ ჰაერის ულუფას მილის იმ ნაწილიდან, რომელიც ყველაზე ახლოსაა პირთან. მაშინ ამ ჰაერის ანალიზის გზით შეიძლება დადგენილი იქნეს ალვეოლური ჰაერის შედგენილობა.

ალვეოლური ჰაერის შედგენილობა რამდენიმედ განსხვავდება იმის მიხედვით, თუ სუნთქვის რომელ ფაზაშია აღებული ეს ჰაერი ანალიზისათვის, შესუნთქვის თუ ამოსუნთქვის პაკსიმალურ დონეზე.

თუ ნორმალური შესუნთქვის შემდეგ მაშინვე სწრაფად, მაგრამ არა სრულად ამოვისუნთქავთ, მაშინ აღებული ჰაერის სინჯი ასახავს ალვეოლური ჰაერის შედგენილობას სასუნთქი ჰაერით ფილტვების გასვლის შემდეგ, ე. ი. შესუნთქვის დროს. თუ კი ნორმალური ამოსუნთქვის შემდეგ ღრმად ამოვისუნთქავთ, მაშინ სინჯი ასახავს ალვეოლური ჰაერის შედგენილობას ამოსუნთქვის დროს. ცხადია, რომ პირველ შემთხვევაში ნახშირორჟანგის პროცენტული რაოდენობა ნაკლები იქნება, ჟანგბადისა კი რამდენადმე მეტი, ვიდრე მეორე შემთხვევაში. ეს ჩანს პოლდენის ცდების შედეგებიდან, რომლებითაც დადგენილი იქნა, რომ შესუნთქვის დასასრულს ნახშირორჟანგის შემცველობა ალვეოლურ ჰაერში საშუალოდ შეადგენს 5.54%, ამოსუნთქვის დასასრულს კი 5.72%.

ამგვარად შესუნთქვის და ამოსუნთქვის დასასრულს ალვეოლურ ჰაერში ნახშირორჟანგის შემცველობის განსხვავება შედარებით მცირეა და შეადგენს 0.2—0.3%. ეს უმთავრესად აიხსნება იმით, რომ ნორმალური სუნთქვისას, როგორც ეს ზემოდ იყო აღნიშნული, ფილტვების ალვეოლებში ხდება იქ არსებული ჰაერის მხოლოდ 1/7-ის განახლება. ალვეოლური ჰაერის შედგენილობის შედარებით მუდმივობას აქვს დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა რაც ქვემოთ იქნება გარკვეული.



სურ. 54. ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის შემცველობა ამოსუნთქული ჰაერის ულუფაში.

1. მავნე სივრცის ჰაერი; 2. მავნე სივრცის ჰაერი შერეული ალვეოლების ჰაერთან; 3. ალვეოლური ჰაერი.

გაზების ტრანსპორტი სისხლით

ალვეოლური ჰაერიდან ჟანგბადის სხეულის ქსოვილებამდე და ნახშირორჟანგის სხეულის ქსოვილებიდან ფილტვების ალვეოლამდე გადატანას

სისხლი აწარმოებს. განვიხილოთ, თუ რა მდგომარეობაში იმყოფებიან ეს გაზები სისხლში და რა ფაქტორები განაპირობებენ სისხლით მათ შთანთქმას და მათ გამოყოფას სისხლიდან.

გაზთა აბსორბცია სითხეებით

საზოგადოდ გაზები სხვადასხვა სითხეში შეიძლება იყოს: 1. მარტივი, ფიზიკურად გახსნილი (აბსორბირებული) და 2. ქიმიურად შეკავშირებული.

სითხეში გახსნილი გაზის რაოდენობა რამდენიმე ფაქტორზეა დამოკიდებული: 1. სითხის შედგენილობაზე, 2. სითხის ზემოთ არსებულ გაზის წნევა და მოცულობაზე, 3. სითხის ტემპერატურაზე და 4. გაზის ბუნებაზე. გაზის ხსნადობას გამოხატავენ ხოლმე მისი ხსნადობის კოეფიციენტით ანუ აბსორბციის კოეფიციენტი. აბსორბციის კოეფიციენტი გულისხმობს გაზის რაოდენობას, რომელიც იხსნება 1 მლ სითხეში 0° ტემპერატურისა და მოცემული გაზის 760 მმ წნევის დროს. რაც მეტია გაზის წნევა და ნაკლებია ტემპერატურა, მით უფრო მეტი გაზი იხსნება სითხეში. სითხის ტემპერატურის მომატებისას გაზების ხსნადობა ქვეითდება და დუდილის დროს იგი უდრის ნულს. აბსორბციის კოეფიციენტი დამოკიდებულია აგრეთვე წყალში გახსნილ ნივთიერებათა რაოდენობაზე (რაც მეტი ნივთიერებებია გახსნილი, მით დაბალია აბსორბციის კოეფიციენტი). სისხლის პლაზმაში ჟანგბადის ხსნადობის კოეფიციენტი სხეულის ტემპერატურისა და 760 მმ წნევის დროს უდრის 0,022, აზოტისა 0,011, ნახშირორჟანგისა — 0,510.

სითხეში გახსნილი გაზის (g) საერთო რაოდენობა შეიძლება განისაზღვროს შემდეგი ფორმულით:
$$g = \frac{\alpha \cdot V \cdot P}{A}$$
, სადაც α არის აბსორბციის კოეფიციენტი მოცემული ტემპერატურის დროს, V სითხის მოცულობა, P მოცემული გაზის წნევა; A — ატმოსფერული წნევა.

გაზების პარციალური წნევა და ძაბვა

თუ სითხის ზევით მოთავსებულია გაზთა ნარევი, მაშინ თითოეული გაზი იხსნება მისი პარციალური წნევის შესაბამისად, ე. ი. იმ წნევის შესაბამისად, რომელიც მის წილად მოდის. ყოველი გაზის პარციალური წნევა გაზთა ნარევიში ადვილად გამოიანგარიშება, თუ ვიცით საერთო წნევა და გაზის ნარევის პროცენტული შედგენილობა. ასე მაგალითად: ატმოსფერულ ჰაერში ჟანგბადის პარციალური წნევა დაახლოებით უდრის 159 მმ, ე. ი. 21%-ს 760 მმ-დან, აზოტისა — 601 მმ, ე. ი. 79%-ს 760 მმ-დან, ალვეოლურ ჰაერში გაზების პარციალური წნევის განსაზღვრისას მხედველობაში უნდა მივიღოთ, რომ იგი გაჟღენთილია წყლის ორთქლით, რომლის პარციალური წნევა სხეულის ტემპერატურისას ვერცხლისწყლის სვეტის 47 მმ შეადგენს. ამიტომ სხვა გაზების (აზოტის, ჟანგბადის, ნახშირორჟანგის) წილად მოდის არა 760 მმ, არამედ $760 - 47 = 713$ მმ. ალვეოლარულ ჰაერში ჟანგბადის პარციალური წნევა დაახლოებით 102 მმ-ია, ალვეოლარულ ჰაერში მისი 14.3% რაოდენობით შემ-

ცელობის შესაბამისად, ნახშირორჟანგის პარციალური წნევა კი შეადგენს 40 მმ — მისი 5.6% შემცველობის შესაბამისად. თუ ერთი გარკვეული პარციალური წნევის პირობებში რომელიმე გაზით გაჯერებული სითხე შეეხება ამავე გაზს, მაგრამ სხვა პარციალურ წნევის პირობებში, მაშინ ნაწილი გაზისა გადმოდის ხსნარიდან და მასში გახსნილი გაზის რაოდენობა მცირდება. თუ, პირიქით, წნევა მეტია, მაშინ სითხეში გაზის მეტი რაოდენობა გაიხსნება.

გაზთა ხსნადობა დამოკიდებულია პარციალურ წნევაზე, ე. ი. მოცემული გაზისა და არა გაზთა ნარევის საერთო წნევაზე. ამიტომ სითხეში გახსნილი ჟანგბადი გადავა აზოტის სივრცეში, ისევე როგორც სიცარიელეში, იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც აზოტი იმყოფება ძლიერ მაღალი წნევის ქვეშ.

სითხის შეხებისას გაზთა გარკვეული შედგენილობის ნარევთან, გაზის რაოდენობა, რომელსაც შთანთქავს სითხე ან სითხიდან გამოსული გაზის რაოდენობა, დამოკიდებულია არა მხოლოდ სითხესა და გაზის ნარევი მოცემული გაზის წნევათა თანფარდობაზე, არამედ მათ მოცულობაზეც. თუ სითხის დიდი მოცულობა ეხება დიდი მოცულობის გაზთა ნარევს, რომელშიც მოცემული გაზის წნევა ღიდად განსხვავდება იმავე გაზის წნევისაგან სითხეში, მაშინ ამ უკანასკნელიდან შეიძლება გამოვიდეს ან მასში შევიდეს გაზის დიდი რაოდენობა. პირიქით, თუ სითხის საკმაოდ დიდი მოცულობა ეხება პატარა მოცულობის გაზის ბუშტუკს, მაშინ სითხიდან გავა ან მასში შევა გაზის მცირე რაოდენობა და სითხის გაზური შედგენილობა პრაქტიკულად არ შეიცვლება.

სითხეებში გახსნილი გაზებისათვის გამოყენებულია ტერმინი ძაბვა, რომელიც შეეფარდება ტერმინს „პარციალურ წნევას“ თავისუფალი გაზებისათვის. ძაბვას იმავე ერთეულებში გამოხატავენ, როგორც წნევას, ე. ი. ატმოსფეროებში, ან ვერცხლისწყლის ან წყლის სვეტის მილიმეტრებში. თუ გაზის ძაბვა 100 მმ ტოლია, ეს ნიშნავს იმას, რომ სითხეში გახსნილი გაზი წონასწორობაშია თავისუფალ გაზთან, რომელიც იმყოფება 100 მმ წნევის ქვეშ. თუ გახსნილი გაზის ძაბვა არ უდრის თავისუფალი გაზის პარციალურ წნევას, მაშინ აღვილი აქვს წონასწორობის დარღვევას. წონასწორობა აღდგება მაშინ, როდესაც ეს ორი სიდიდე თანაბარი გახდება. ასე მაგალითად, თუ ჟანგბადის ძაბვა დახუთელ ჭურჭელში მოთავსებულ სითხეში 100 მმ-ია, ხოლო ამ ჭურჭელში მოთავსებული ჰაერის ჟანგბადის წნევა კი 150 მმ, მაშინ ჟანგბადი სითხეში შესვლას იწყებს. ამასთან ჟანგბადის ძაბვა სითხეში იწყებს გაზრდას, მისი წნევა კი სითხის გარეთ შემცირებას იქამდე, ვიდრე არ დამყარდება ახალი დინამიკური წონასწორობა, ორთავე სიდიდე არ გათანასწორდება და არ მიიღებს 150 მმ და 100 მმ შორის ახალ მნიშვნელობას. როგორ შეიცვლება ამ შემთხვევაში წნევა და ძაბვა ეს დამოკიდებულია გაზისა და სითხის შეფარდებით მოცულობაზე.

გაზების შემცველობა სისხლში

სისხლში ფიზიკურად გახსნილი გაზების მოცულობა შეიძლება გამოვიანგარიშოთ ზემოთ მოყვანილი ფორმულით.

გამოანგარიშება გვიჩვენებს, რომ 100 მლ არტერიულ სისხლში გახსნილი ჟანგბადის შემცველობა უნდა იყოს 0,3 მოც. %, ნახშირორჟანგის — 2,5 მოც. %, და აზოტის 0,95 მოც. %. მაგრამ ქვემოთ დასახელებული წესით სის-

ხლიდან შეიძლება გამოვყოთ გაცილებით მეტი ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ ჟანგბადი და ნახშირორჟანგი სისხლში არის არა მარტო ფიზიკურად გახსნილი, არამედ ქიმიურად შეკავშირებულ მდგომარეობაში. ჟანგბადი სისხლში დაკავშირებულია ჰემოგლობინთან. ნახშირორჟანგი კი ჰენოგლობინთან ნაწილობრივად დაკავშირებული, მისი უდიდესი ნაწილი სისხლში ბიკარბონატის სახითაა.

სისხლიდან გაზების გამოყოფა. სისხლიდან გაზები პირველად მიიღო ი. სეჩენოვმა 1859 წ. ამ მიზნით სეჩენოვმა ვერცხლისწყლის ტუბო ააგო, რომელიც ევრდნობოდა ტორიელის სიცარიელის განახლების პრინციპს.

უშუალოდ სისხლის ძარღვებიდან აღებულ სისხლის სინჯს სეჩენოვის აპარატის მიმღებში ათავსებენ. ეს მიმღები გაცალკევებულია შუშის ბალონისაგან ონკანით. ბალონში ვერცხლისწყლის საშუალებით ქმნიან ვაკუუმს (ტორიელის სიცარიელეს) და ონკანის გაღებით ბალონს აერთებენ მიმღებთან, რომელშიც სისხლი მოთავსებული. სისხლიდან დაუყოვნებლივ იწყება გაზების გამოყოფა (სისხლი თითქოს დუღს), მაგრამ გაზების გამოყოფა მალე წყდება, რადგან მყარდება წონასწორობა სისხლში დარჩენილ გაზებსა და იმ გაზებს შორის, რომელნიც სისხლიდან გადაიღნენ ბალონში. ამის შემდეგ ონკანს კეტავენ. გაზები ბალონიდან ვერცხლისწყლის იმავე ტუბოთი გადაყავთ საზომ ჰურბელში, რომელიც განკუთვნილია გაზების რაოდენობის გასაზომად, და ბალონში ხელმეორედ ქმნიან ტორიელის სიცარიელეს, კვლავ გახსნიან ონკანს, რომელიც ბალონს სისხლის მიმღებთან აერთებს. სისხლიდან გადაღის გაზების ახალი ულუფა ახალი წონასწორობის დამყარებამდე. ამ პროცედურის რამდენჯერმე განმეორების შემდეგ, სისხლიდან შეიძლება პრაქტიკულად ყველა გაზის გამოტანა.

სისხლიდან გაზების გამოსატანად ხმარობენ აგრეთვე ქიმიური გამოღვნის პრინციპზე აგებულ აპარატებს. ყველ ზე მეტად გავრცელებული ბარკროფტის აპარატი, რომლის საშუალებითაც ზომავენ რკინა-ციანოვანი კალიუმის მიმატების გზით გამოძევებულ ჟანგბადის ან ნახშირორჟანგის რაოდენობას, რომლის გამოძევება სისხლიდან შეიძლება ღვინის მჟავას მიმატებით.

ღირთოდ იყენებენ ვან-სლაიკის აპარატს, რომელშიც შერწყმულია ის პრინციპები, როგორიცაა საფუძვლად უდევთ სეჩენოვისა და ბარკროფტის ხელსაწყოებს. ამ აპარატში იყენებენ როგორც ქიმიური ნერთებით გაზების გამოძევებას, ისე მათ გამოყოფას ვერცხლისწყლის საშუალებით შექმნილი ვაკუუმით.

სისხლის ჟანგბადის ტევადობა. ჟანგბადის განსაზღვრასთან ერთად სისხლის იოლიონ ჟანგბადის ტევადობას, ე. ი. ჟანგბადის იმ მაქსიმალურ რაოდენობას, რომელიც შეიძლება შთანთქმას 100 მლ სისხლმა. სისხლის ჟანგბადის ტევადობის განსაზღვრისათვის სისხლის ძარღვიდან გამოშვებულ სისხლს მიიტანენ ჰაერთან ისე, რომ მოხდეს სისხლის მთლიანი გაჯერება ჟანგბადით.

სისხლში ჟანგბადის ტევადობა დამოკიდებულია მასში ჰემოგლობინის შემცველობაზე. ჰემოგლობინის თითოეულ გრამს შეუძლია შეიკავშიროს 1,34 მლ ჟანგბადი. თუ სისხლი შეიცავს ჰემოგლობინის 14%-ს, აშკარაა, რომ 100 მლ სისხლს შეუძლია შეიკავშიროს დაახლოებით $14 \times 1,34$ მლ ჟანგბადისა, ე. ი. 19 მლ. ეს რიცხვი 19 მოც. % — შეადგენს სისხლის ჟანგბადის ნორმალურ ტევადობას. თუ ვიცით სისხლის ჟანგბადის ტევადობა და ჟანგბადის შემცველობა უშუალოდ სისხლის ძარღვიდან აღებულ სისხლში, რომელსაც ჰაერი არ შეხება, შეიძლება განვსაზღვროთ ჟანგბადით სისხლის გაჯერების ხარისხი ანუ, სწრაფად რომ ვთქვათ, განვსაზღვროთ გამოსაკვლევ სისხლში ჟანგბადის შემცველობის შეფარდება ამავე სისხლის ჟანგბადის ტევადობასთან.

სისხლში გაზების შემცველობის განსაზღვრისათვის სისხლის ძარღვიდან შპრიცით

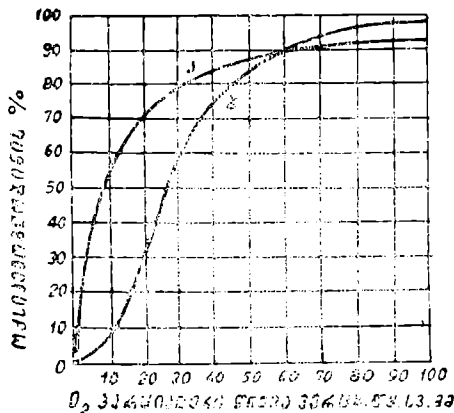
ოღებენ სისხლს და შეყავთ იგი ვაზელინის ზეთის ან ამონიაკის ქვეშ, რათა არ შეეხოს ჰაერსა და შეინარჩუნოს თავისი გაზების რაოდენობა.

გაზების შემცველობა არტერიულ და ვენურ სისხლში. ჯანმრთელი ადამიანის არტერიული სისხლი შეიცავს ჟანგბადის 18—20 მოც. %, ნახშირორჟანგს 50—52 მოც. %-ის და აზოტს 1 მოც. %-ის რაოდენობით. ვენურ სისხლში ჟანგბადი 12 მოც. %, ნახშირორჟანგი 55—57 მოც. %-ის და აზოტი 1 მოც. %-ის რაოდენობით შედის. ამ ციფრებიდან გამომდინარეობს, რომ ვენური სისხლი ფილტვების კაპილარებში გავლისას მდიდრდება ჟანგბადით და გასცემს მასში შემავალ ნახშირორჟანგის ნაწილს. არტერიული სისხლი დიდი წრის კაპილარებში გავლისას გასცემს თავისი ჟანგბადის ნაწილს და შეითვისებს ნახშირორჟანგს. აზოტის ერთნაირი რაოდენობის შემცველობა არტერიულ და ვენურ სისხლში გვიჩვენებს, რომ იგი გაზთა ცვლაში არ მონაწილეობს.

ჟანგბადის ტრანსპორტი სისხლით

ჟანგბადის ტრანსპორტს ძირითადად ერითროციტები ახორციელებენ. არტერიული სისხლის ჟანგბადის 19 მოც. %-დან მხოლოდ 0,3 მოც. %-ია გახსნილი პლაზმაში, დანარჩენი რაოდენობა O_2 კი შედის ერითროციტებში და ქიმიურადაა შეკავშირებული ჰემოგლობინთან. **ჰ ე მ ო გ ლ ბ ი ნ ი (Hb)** ჟანგბადთან ქმნის არამტკიცე, ადვილად მადისოცირებულ ნაერთს — **ო ქ ს ი ჰ ე მ ო გ ლ ბ ი ნ ს (HbO₂)**. ჰემოგლობინის საშუალებით ჟანგბადის შეკავშირება ადვილად შექცევადი პროცესია. ჟანგბადის პარციალური წნევის შემცირებისას ოქსიჰემოგლობინი გასცემს თავის ჟანგბადს.

ჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდები. თუ აბსცისის ღერძზე აღვნიშნავთ ჟანგბადის პარციალურ წნევებს, ორდინატის ღერძზე კი ჟანგბადით ჰემოგლობინის გაჯერების პროცენტებს, ე. ი. ჰემოგლობინის ოქსიჰემოგლობინად გადასვლის პროცენტს, მაშინ მივიღებთ **ო ქ ს ი ჰ ე მ ო გ ლ ბ ი ნ ს დ ი ს ო ც ი ა ც ი ი ს მ რ უ დ ს**. ამ მრუდს (სურ. 55 ა) აქვს ჰიპერბოლის ფორმა და გვიჩვენებს, რომ ჟანგბადის პარციალურ წნევასა და წარმოქმნილ ოქსიჰემოგლობინის რაოდენობას შორის არ არსებობს პირდაპირპროპორციული დამოკიდებულება. მრუდის მარცხენა მხარე მკვეთრად იწევს ზევით, მრუდის მარჯვენა ნაწილს კი აქვს თითქმის ჰორიზონტალური მიმართულება. იმ ფაქტს,

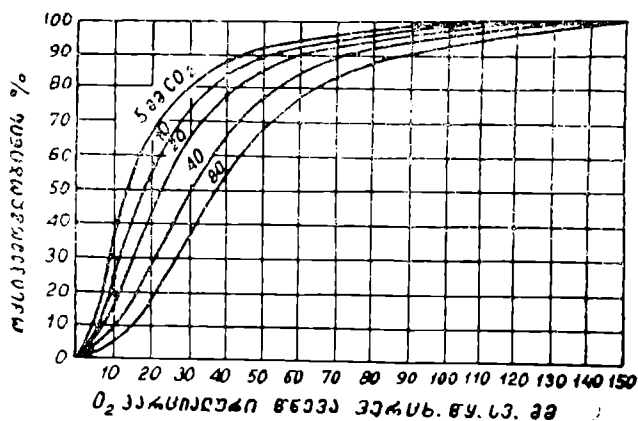


სურ. 55. ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდები: წყალხსნარში (ა) და სისხლში (ბ), რომელშიც ნახშირორჟანგის პარციალური წნევა უდრის ვერცხლისწყლის სვეტის 40 მმ-ს (ბარკროფტის მიხედვით).

რომ ჰემოგლობინით ჟანგბადის შეკავშირება ასეთ მრუდს იძლევა, აქვს დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა. ჟანგბადის შედარებით მაღალი პარციალური წნევის ზონაში, რომელიც შეესაბამება მის წნევას ფილტვების ალვეოლებში, ჟანგბადის წნევის ცვლილება ვერცხლისწყლის სვეტის 100—60 მმ-მდე თითქმის არავითარ გავლენას არ ახდენს მრუდის პორიზონტალურ მსვლელობაზე. ე. ი. თითქმის არ ცვლის წარმოქმნილი ოქსიჰემოგლობინის რაოდენობას.

55-ე სურათზე მოცემული ა მრუდი მიიღება გამოხდილ წყალზე დამზადებული სუფთა ჰემოგლობინის ხსნარით. ბუნებრივ პირობებში კი სისხლის პლაზმა შეიცავს მთელ რიგ მარილებსა და ნახშირმჟავას, რომელნიც რამდენადმე ცვლიან ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდს. მრუდის მარცხენა ნაწილი ილუნება და მაშინ მთელი მრუდი მოგვაგონებს ასო S-ს. 55-ე სურათზე (მრუდი ბ) ჩანს, რომ მრუდის შუა ნაწილი მკვეთრად მიემართება ქვევით, ქვედა კი უახლოვდება პორიზონტალურ მიმართულებას.

უნდა აღინიშნოს, რომ მრუდის ქვედა ნაწილი ახასიათებს ჰემოგლობინის თვისებებს ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევის ზონაში, ე. ი. ჟანგბადის იმ წნევის ზონაში, რომელიც ახლოსაა ქსოვილების წნევასთან. მრუდის შუა ნაწილი კი წარმოდგენას გვაძლევს ჰემოგლობინის თვისებებზე, რომლებსაც ის ავლენს ჟანგბადის იმ ძაბვის პირობებში, რომელსაც ადგილი აქვს არტერიულ და ვენურ სისხლში.



სურ. 56. ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდები ხანშიშველია გაზის ძაბვასთან დამოკიდებულებით.

ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციის ცვლილებები წყალბადიონთა კონცენტრაციასა და ტემპერატურისაგან დამოკიდებულებით. წყალბადიონთა კონცენტრაციის გაზრდისას, ე. ი. pH-ის შემცირებისას, ჰემოგლობინის ნათესაობა ჟანგბადთან კლებულობს. ამიტომ ნახშირმჟავა გაზის ძაბვის გაზრდისას, ჟანგბადის თანაბარი პარციალური წნევის პირობებში, ოქსიჰემოგლობინი წარმოიქმნება ნაკლები რაოდენობით (სურ. 56). ეს მოვლენა პირველად შეამჩნია ბ. ვერიგომ, დეტალური გაანალიზება ეკუთვნის ქრ. ბორს.

ჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის შეკავშირების უნარის მკვეთრი დაქვეითება აღინიშნება, თუ ჟანგბადის პარციალური წნევა ტოლია ვერცხლისწყლის სვეტის 40 მმ-სა, ე. ი. იმ ძაბვისა, რომელსაც ადგილი აქვს ვენურ სის-

ხლში. ჰემოგლობინის ამ თვისებას დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმისათვის. ქსოვილთა კაპილარებში ნახშირორჟანგის ძაბვა სისხლში მატულობს და ამიტომ მცირდება ჰემოგლობინის უნარი შეიერთოს ჟანგბადი, რაც აადვილებს ქსოვილებისათვის ჟანგბადის გადაცემას. ფილტვების ალვეოლებში, სადაც ნახშირორჟანგის ნაწილი გადადის ალვეოლურ ჰაერში, ჰემოგლობინის კავშირი ჟანგბადთან მატულობს, რაც ხელს უწყობს ოქსიჰემოგლობინის წარმოქმნას.

ჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის შეკავშირების უნარის განსაკუთრებით მკვეთრი დაცემა აღინიშნება კუნთების კაპილარებში ინტენსიური კუნთური მუშაობის დროს, როდესაც სისხლში გადადიან მუშაობის დროს წარმოქმნილი მჟავე პროდუქტები, კერძოდ რძის მჟავა. ეს ხელს უწყობს კუნთებში ჟანგბადის დიდი რაოდენობით გადაცემას.

ჰემოგლობინის უნარი — შეიერთოს ან გასცეს ჟანგბადი, ცვალებადობს აგრეთვე ტემპერატურასთან დაკავშირებით. ჟანგბადის ერთი და იგივე პარციალური წნევის გარემო პირობებში ოქსიჰემოგლობინი ადამიანის სხეულის ტემპერატურისას ($37-38^{\circ}$) გასცემს მეტ ჟანგბადს, ვიდრე დაბალი ტემპერატურის დროს.

ნახშირორჟანგის ტრანსპორტი სისხლით

ვენური სისხლიდან შეიძლება გამოეყოთ ნახშირორჟანგის 55—58 მოც. %. სისხლიდან გამოყოფილი CO_2 უდიდეს ნაწილს შეადგენს პლაზმაში და ერთროციტებში არსებული ნახშირმჟავას მარილები და ნახშირორჟანგის მხოლოდ 2.5 მოც. % გახსნილია სისხლში და 4—5 მოც. %-მდე შეერთებულია ჰემოგლობინთან კარბოჰემოგლობინის სახით.

ნახშირმჟავას წარმოქმნა ნახშირორჟანგისაგან წარმოებს ერთროციტებში, რომლებშიც მოთავსებულია ფერმენტი კარბოანჰიდრაზა და რომელიც წარმოადგენს CO_2 ჰიდრატაციის რეაქციის ამაჩქარებელ მძლავრ კატალიზატორს.

კარბოანჰიდრაზა. ამ ფერმენტის არსებობა ჯერ კიდევ ი. მ. სეჩენოვმა ივარაუდა, მაგრამ მისი აღმოჩენა ეკუთვნის მელდრუმსა და რაფტონს 1932 წ.

კარბოანჰიდრაზა აღმოჩენილია არა მარტო ერთროციტებში, არამედ პანკრეასსა და სანერწყვე ჯირკვლებში, კუჭის ლორწოვან გარსში, თირკმლებში, ცენტრალურ ნერვულ სისტემასა და თვალის ბადურა გარსში. იგი უზრუნველყოფს კუჭში მარილმჟავას და პანკრეასის წვენსა და ნერწყვში ბიკარბონატების წარმოქმნას. კარბოანჰიდრაზის აქტივობა ცვალებადობს ორგანიზმის მდგომარეობასთან დაკავშირებით; იგი მატულობს ჟანგბადის უკმარისობის შემთხვევაში, გაიშვიათებული ჰაერის პირობებში, ცვალებადობს სხვადასხვა დაავადების დროს.

CO_2 -ის ძაბვასთან დაკავშირებით კარბოანჰიდრაზამ შეიძლება დააჩქაროს რეაქცია: $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} \rightleftharpoons \text{H}_2\text{CO}_3$ ორივე მიმართულებით. ე. ი. შეუძლია რეაქციის კატალიზირება ჰიდრატაციის ან დეჰიდრატაციის მიმართულებით.

ასე, ქსოვილთა კაპილარებში, სადაც CO_2 ძაბვა მაღალია, წარმოებს ნახშირმჟავას წარმოქმნა CO_2 და H_2O -სგან. სისხლის გავლისას ფილტვებში, სადაც CO_2 ძაბვა უფრო დაბალია, კარბოანჰიდრაზა აჩქარებს დეჰიდრატაციის რეაქციას, რაც იწვევს ნახშირორჟანგის გამოძევებას სისხლიდან.

ნახშირორჟანგის შეკავშირება სისხლით დიდი წრის კაპილარებში. ქსოვილებში წარმოქმნილი ნახშირორჟანგი გადადის კაპილარების სისხლში. რადგან CO_2 -ის ძაბვა ქსოვილებში გაცილებით აღემატება მის ძაბვას არტერი-

ულ სისხლში. პლაზმაში გახსნილი CO_2 დიფუნდირებს ერითროციტში, სადაც კარბონანჰიდრაზის გავლენით მყისვე გადაიქცევა ნახშირის მჟავად. გამოთვლის თანახმად ერითროციტებში კარბონანჰიდრაზის აქტივობა ისეთია, რომ ნახშირორჟანგის ჰიდრატაციის რეაქცია ჩქარდება 1500—2000-ჯერ. ვინაიდან ერითროციტის შიგნით მთელი ნახშირორჟანგი გადაიქცევა ნახშირის მჟავად, CO_2 -ს ძაბვა ერითროციტის შიგნით უახლოვდება ნულს და ამიტომ ერითროციტში შედის CO_2 ახალ-ახალი რაოდენობა. ნახშირორჟანგისაგან ნახშირის მჟავას წარმოქმნასთან დაკავშირებით ერითროციტებში მატულობს HCO_3' იონთა კონცენტრაცია და იწყება ერითროციტიდან მათი დიფუზია პლაზმაში. ეს შესაძლებელია იმის გამო, რომ ერითროციტის ზედაპირული მემბრანა განვლადია ანიონებისათვის. კათიონებისათვის ერითროციტების მემბრანა პრაქტიკულად განვლადი არ არის. HCO_3' იონების ნაცვლად ერითროციტში შედის ქლორის იონი. ქლორის იონის პლაზმიდან ერითროციტში გადასვლა ათავისუფლებს პლაზმაში ნატრიუმის იონებს, რომლებიც უკავშირდებიან ერითროციტებიდან გამოსულ HCO_3' იონებს და იქმნება NaHCO_3 . ვენური სისხლის პლაზმის ქიმიური ანალიზი გვიჩვენებს, რომ მასში გაზრდილია ბიკარბონატის რაოდენობა.

ერითროციტის შიგნით ანიონების დაგროვება მასში ოსმოსური წნევის გაზრდას იწვევს და ამის გამო ერითროციტის ზედაპირული მემბრანის გზით ხდება წყლის გადასვლა პლაზმიდან ერითროციტში. ამის შედეგად ერითროციტების მოცულობა დიდი წრის კაპილარებში მატულობს. ჰემატოკრიტის საშუალებით დადგინდა, რომ ერითროციტები იკავებენ არტერიული სისხლის მოცულობის 40%-ს, ხოლო ვენური სისხლის 40,4%. აქედან ცხადია, რომ ვენური სისხლის ერითროციტის მოცულობა მეტია, ვიდრე არტერიული სისხლისა, რაც გამოწვეულია მათში წყლის შეჭრით.

ერითროციტში CO_2 შესვლისა და მასში ნახშირის მჟავის წარმოქმნასთან ერთად წარმოებს ოქსიჰემოგლობინის მიერ ჟანგბადის გაცემა და მისი რედუცირება. აღდგენილი ჰემოგლობინი უფრო სუსტი მჟავაა, რომელიც ნაკლებად განიცდის დისოცირებას, ვიდრე ოქსიჰემოგლობინი და ნახშირის მჟავა. ამიტომ ოქსიჰემოგლობინის ჰემოგლობინად გადაქცევისას H_2CO_3 გამოაძევებს ჰემოგლობინიდან კალიუმის იონებს, უერთდება მათ და ჰქმნის კალიუმის ბიკარბონატის მარილს.

ნახშირის მჟავას განთავისუფლებული H^+ იონი უკავშირდება ჰემოგლობინს. ვინაიდან რედუცირებული ჰემოგლობინი წარმოადგენს ნაკლებად დისოცირებულ მჟავას, ამიტომ არ ხდება სისხლის შემჟავება და არტერიულ და ვენურ სისხლს შორის pH-ის განსხვავება უმნიშვნელოა. ქსოვილთა კაპილარების ერითროციტებში მიმდინარე რეაქცია შეიძლება წარმოვიდგინოთ შემდეგნაირად: $\text{KHbO}_2 + \text{H}_2\text{CO}_3 = \text{HHb} + \text{O}_2 + \text{KHCO}_3$.

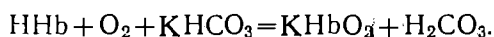
აქედან ცხადია, რომ როდესაც ოქსიჰემოგლობინი გადაიქცევა ჰემოგლობინად და მასთან შეკავშირებულ ფუძეებს გადასცემს ნახშირმჟავას, იგი ხელს უწყობს ბიკარბონატის წარმოქმნას და ამ სახით ნახშირორჟანგის ტრანსპორტს. გარდა ამისა, ჰემოგლობინი ქმნის CO_2 -თან ქიმიურ ნაერთს — კარბოჰემოგლობინს.

სისხლში ნახშირორჟანგთან ჰემოგლობინის ნაერთის არსებობა დადგენილი იყო შემდეგი ცდით. თუ მთლიან სისხლს მიეფუძებთ ციანკალიუმს, რომელიც იწვევს კარბონანჰიდრაზის სრულ ინაქტივაციას, მაშინ ასეთი სისხლის

ერიტროციტები მეტ CO_2 იერთებენ, ვიდრე პლაზმა. აქედან დაასკვნეს, რომ ერიტროციტების მიერ CO_2 შეკავშირება კარბონჰიდრაზის ინაქტივირების შემდეგ აიხსნება ერიტროციტებში CO_2 -ის შეერთებით ჰემოგლობინთან. შემდეგში გამოიკვია, რომ CO_2 უერთდება ჰემოგლობინის ამინის ჯგუფს და ქმნის ე. წ. კარბამინურ კავშირს.

კარბოჰემოგლობინის წარმოქმნის რეაქცია, სისხლში ნახშირორჟანგის დაბვასთან დაკავშირებით, შეიძლება მიემართებოდეს ერთი ან მეორე მიმართულებით. თუმცა სისხლის მთელი ნახშირორჟანგის მხოლოდ მცირე რაოდენობა (8—10%) არის შეერთებული ჰემოგლობინთან, მაგრამ ამ ნაერთის მნიშვნელობა ჟანგბადის ტრანსპორტში საკმაოდ დიდია. ნახშირორჟანგის დაახლოებით 25—30% დიდი წრის კაპილარებში უერთდება ჰემოგლობინს და ქმნის კარბოჰემოგლობინს.

ფილტვის კაპილარებში სისხლის მიერ CO_2 გაცემა. რაკი ალვეოლურ ჰაერში პარციალური წნევა უფრო დაბალია მის დაბვაზე ვენურ სისხლში, ამის გამო ნახშირორჟანგი დიფუზიის საშუალებით გადადის ფილტვის კაპილარების სისხლიდან ალვეოლურ ჰაერში. CO_2 დაბვა სისხლში ეცემა. ამასთან იმის გამო, რომ ალვეოლურ ჰაერში ჟანგბადის პარციალური წნევა უფრო მაღალია, ვიდრე მისი დაბვა ვენურ სისხლში, ცხადია, ჟანგბადი ალვეოლურ ჰაერიდან გადადის ფილტვის კაპილარების სისხლში. O_2 დაბვა სისხლში მატულობს და ჰემოგლობინი გადაიქცევა ოქსიჰემოგლობინად. რადგან უკანასკნელი წარმოადგენს მჟავას, რომლის დისოციაციის ხარისხი უფრო მაღალია ჰემოგლობინისა და ნახშირის მჟავას დისოციაციის ხარისხზე, იგი გამოაძევებს ნახშირის მჟავას მისი კალიუმის მარილიდან:



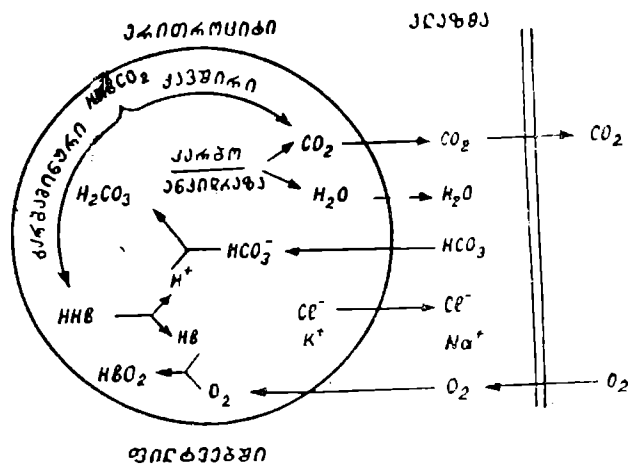
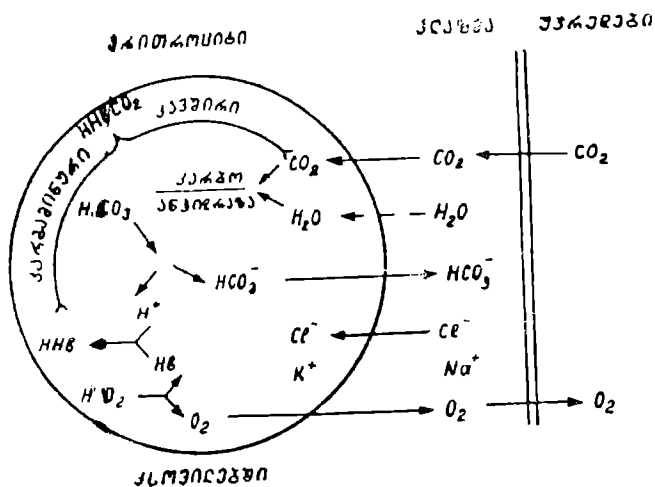
განთავისუფლებულ ნახშირის მჟავას კარბონჰიდრაზა შლის ნახშირორჟანგად და წყლად. ფილტვების მიერ ნახშირორჟანგის გამოყოფაში კარბონჰიდრაზის მნიშვნელობა ჩანს შემდეგი მონაცემებიდან. იმისათვის, რომ მოხდეს წყალში გახსნილი H_2CO_3 დეჰიდრატაცია და გამოიყოს ნახშირორჟანგის ის რაოდენობა, რომელიც გამოიყოფა ფილტვების კაპილარების სისხლიდან. საჭიროა 300 წამი. ფილტვების კაპილარებში კი სისხლი გადის 1—2 წამის განმავლობაში და ამ ხნის განმავლობაში ხდება ერიტროციტში ნახშირის მჟავის დეჰიდრატაცია და წარმოქმნილი CO_2 დიფუზია ჯერ პლაზმაში, შემდეგ კი ალვეოლურ ჰაერში.

ვინაიდან ფილტვის კაპილარებში გავლისას ერიტროციტებში HCO_3^- იონების კონცენტრაცია მცირდება, ამიტომ ისინი დიფუზიას იწყებენ პლაზმიდან ერიტროციტებში, ქლორის იონები კი დიფუნდირებენ ერიტროციტიდან პლაზმაში. იმის გამო, რომ ნახშირორჟანგის დაბვა ფილტვების კაპილარების სისხლში ეცემა, კარბამინის კავშირი იშლება და კარბოჰემოგლობინი გასცემს ნახშირორჟანგს.

სქემატურად ეს პროცესები გადმოცემულია 57-ე სურათზე.

სისხლში ნახშირის მჟავას ნაერთების დისოციაციის მრუდები. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ნახშირორჟანგის 85%-ზე მეტი, რომელიც შეიძლება გამოძევებული იყოს სისხლიდან მისი გამჟავიანების დროს, თავისუფლდება ბიკარბონატების დაშლის გამო (კალიუმის ბიკარბონატისა ერიტროციტებში და ნატრიუმისა პლაზმაში).

სისხლით ნახშირორჟანგის შეკავშირება და გაცემა დამოკიდებულია მის პარციალურ დაბეჭეზე. შესაძლებელია ავადოთ სისხლში ნახშირორჟანგის ნაერთების დისოციაციის მრუდები, მსგავსად ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციის მრუდებისა. ამისათვის ორდინატა ღერძზე აღნიშნავენ სისხლის მიერ შთანთქმული ნახშირორჟანგის მოცულობით პროცენტებს, ხოლო აბსცისა ღერძზე კი — ნახშირორჟანგის პარციალურ დაბეჭს. 58-ე სურათზე ქვედა მრუდი გვიჩვენებს ნახშირორჟანგის შეებმას არტერიული სისხლით, რომლის ჰემო-



სურ. 57. ერითროციტებში მიმდინარე პროცესების სქემა, რომელიც ასახავს სისხლის მიერ ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის შთანთქმას და გაცემას.

გლობინი თითქმის მთლიანად გაჯერებულია ჟანგბადით. ზედა მრუდი ასახავს ნახშირორჟანგის შეებმას ვენური სისხლით. ამ ორი მრუდის სიმაღლის სხვაობა იმაზეა დამოკიდებული, რომ ოქსიჰემოგლობინით მდიდარ არტერიულ სისხლს ნახშირორჟანგის შეკავშირების ნაკლები უნარი აქვს, ვიდრე ვენურს. ოქსიჰემოგლობინი, რომელიც უფრო ძლიერი მეჯავაა, ვიდრე ნახ-

შირის მქადა, ბიკარბონატებს წაართმევს ფუძეებს და ამით ხელს უწყობს ნახშირის მქადას განთავისუფლებას. ქსოვილებში ოქსიჰემოგლობინი გადადის ჰემოგლობინად, ათავისუფლებს მასთან დაკავშირებულ ფუძეებს და ზრდის ნახშირორჟანგის სისხლთან დაკავშირებას.

58-ე სურათზე წერტილი A შეეფარდება ნახშირორჟანგის (ვერცხლისწყლის სვეტის 40 მმ) წნევას, ე. ი. იმ ძაბვას, რომელიც ფაქტიურად არის არტერიულ სისხლში. ამ ძაბვის დროს შეკავშირებულია CO_2 -ის 52 მოც. %. წერტილი V ზედა მრუდზე შეესაბამება ნახშირორჟანგის (ვერცხლისწყლის სვ. 46 მმ) ძაბვას, ე. ი. ძაბვას, რომელიც ფაქტიურად არის ვენურ სისხლში.

როგორც მრუდიდან ჩანს, ამ ძაბვის დროს ვენური სისხლი იკავშირებს ნახშირორჟანგის 58 მოც. %-ს. A V ხაზი, რომელიც აერთებს ზედა და ქვედა მრუდს, შეესაბამება ნახშირორჟანგის შეკავშირების უნარს, იმ ცვლილებებს, რომელთაც ადგილი აქვს არტერიული სისხლის ვენურად ან, პირიქით, ვენურის არტერიულად გადაქცევის დროს.

ვენური სისხლი, იმის გამო, რომ მისი ჰემოგლობინი გადადის ოქსიჰემოგლობინად, ფილტვის კაპილარებში გასცემს CO_2 6 მოც. %-მდე. ფილტვებში ჰემოგლობინი, რომ არ გადაქცეულიყო ოქსიჰემოგლობინად, მაშინ როგორც ეს მრუდიდან ჩანს, ალვეოლებში ნახშირორჟანგის ვერცხლისწყლის 40 მმ პარციალური წნევის დროს ვენური სისხლი შეიკავშირებდა 54 მოც. % CO_2 -ს და, მაშასადამე, გასცემდა არა 6, არამედ 4 მოც. %-ს. ასევე არტერიულ სისხლს დიდი წრის კაპილარებში რომ არ გაეცა თავისი ჟანგბადი, ე. ი. მისი ჰემოგლობინი გაჯერებული დარჩენილიყო ჟანგბადით, მაშინ ეს არტერიული სისხლი სხეულის კაპილარებში არსებული ნახშირორჟანგის პარციალური წნევის დროს შეიკავშირებდა CO_2 -ის არა 58, არამედ მხოლოდ 55 მოც. %-ს.

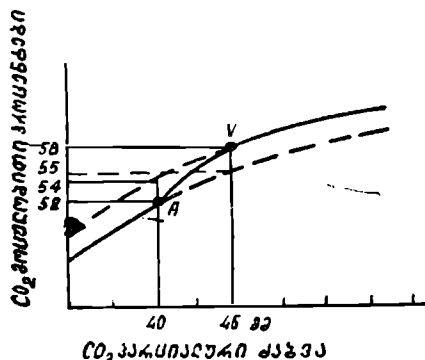
ამრიგად, ფილტვებში ჰემოგლობინის გადასვლა ოქსიჰემოგლობინად, ხოლო ქსოვილთა კაპილარებში ოქსიჰემოგლობინის გადაქცევა ჰემოგლობინად ხელს უწყობს ნახშირორჟანგის 3—4 მოც. % შეკავშირებას და გასცემას იმ 6 მოც. %-დან, რომელიც შთაინთქმება სისხლის მიერ ქსოვილებში და გაიცემა ფილტვებში. ფილტვებში გამოყოფილი ნახშირორჟანგის დააზლოებით 25—30 %¹ გადააქვს კარბოჰემოგლობინს.

ზემოთქმულიდან გამომდინარეობს, რომ სისხლის მიერ ნახშირორჟანგისა და ჟანგბადის ტრანსპორტის მექანიზმში უდიდესი როლი ენიჭება ერიტროციტებს, რომლებიც ჰემოგლობინს და კარბოანჰიდრაზას შეიცავენ.

ბაზთა ცვლა ფილტვებსა და ქსოვილებში

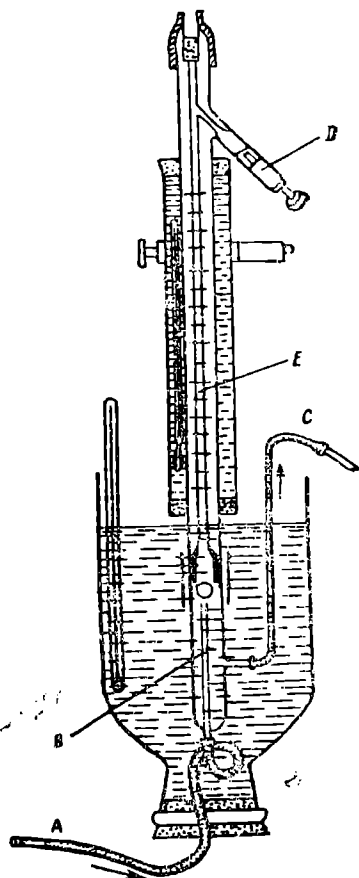
ბაზთა ცვლა ფილტვებში

ფილტვებთან მისულ ვენურ სისხლში ნახშირორჟანგის ძაბვა უფრო მაღალია, ხოლო ჟანგბადისა უფრო დაბალი, ვიდრე მათი წნევა ალვეოლურ



სურ. 58. სისხლის მიერ ნახშირორჟანგის შთაინთქმის მრუდები (განმარტება ტექსტში).

ჰაერში. ამიტომ ფილტვის კაპილარებში გავლისას სისხლი გასცემს ნახშირორ-
ჟანგს და იერთებს ჟანგბადს. გაზთა ცვლას სისხლსა და ალვეოლურ ჰაერს
შორის ხელს უწყობს ალვეოლების დიდი რაოდენობა, რომელიც ადამიანში
750 მილიონს აღწევს და მათი დიდი ზედაპირი, რომელიც შესუნთქვისას შეად-
გენს 100 მ², ამოსუნთქვის დროს კი — 30² მ.



სურ. 59. კროვის მიკროტომეტრი
(განმარტება ტექსტში).

მემბრანა სისხლსა და ალვეოლურ ჰაერს
შორის 0,004 მმ სისქისაა და შედგება უჯრე-
დების ორი შრისაგან — კაპილარების ენ-
დოთელიუმისა და ალვეოლების ეპითელიუ-
მის უჯრედებისაგან, რომლებიც თავისუფ-
ლად ატარებენ გაზებს.

გაზთა ცვლა ფილტვებში ხორციელდება
ნახშირორჟანგის ჰაისხლიდან ალვეოლურ
ჰაერში და ჟანგბადის ალვეოლურ ჰაერი-
დან სისხლში დიფუზიის გამო. გაზების დი-
ფუზია წარმოებს იმ სხვაობის გამო, რომე-
ლიც არსებობს ალვეოლურ ჰაერში ამ
გაზების პარციალურ წნევასა და სისხლში
ძაბვას შორის. ეს დამტკიცდა ალვეოლურ
ჰაერში ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის პარ-
ციალური წნევისა და ამავე გაზების ვენურ
და არტერიულ სისხლში ძაბვის გაზომვით.

სისხლში გაზების ძაბვის განსაზღვრისათვის გამო-
ყენებულია მიკროტომეტრი (სურ. 59), რომელიც
წარმოადგენს კ. ა. ტიმირიაზევის მიერ მოწოდებუ-
ლი ხელსაწყოთა სხეცვლილებას. მიკროტომე-
ტრის ჩართავენ სისხლის ძარღვის არტერიის ან ვე-
ნის ცენტრალურ და პერიფერიულ ბოლოებს შო-
რის. სისხლი სისხლის ძარღვიდან A მილის გზით
შედის B მიკროტომეტრის ამჟღავნებელში, რომელშიც
ჰაერის პატარა ბუშტუკი, ხოლო აქედან სისხლი C
მილით მიემართება უკან სისხლის ძარღვში (სურ.
59). იმის გამო, რომ ჰაერის ბუშტუკის მოცულობა
მეტის მეტად მცირეა სისხლის იმ მასასთან შედარე-
ბით, რომელიც იქ გაივლის, ამიტომ ჰაერის ბუშტუკ-
სა და სისხლს შორის გაზური წონასწორობის დასამ-

ყარებლად საკმარისია იმდენად მცირე რაოდენობა გაზების გადასვლა, რომ მათი ძაბვა
სისხლში არ იცვლება. D დგუშის საშუალებით ჰაერის ბუშტუკს დროდარო შეიწოვენ E
კაპილარში, რომელშიც გაიზომება ბუშტუკის მოცულობა. მას შემდეგ, რაც გაზების დინამი-
კური წონასწორობა დამყარდება და ბუშტუკის მოცულობა მუდმივი გახდება, ბუშტუკს გა-
მოიტანენ და მასში გაზების შემცველობას განსაზღვრავენ. გაზების პარციალური წნევის გა-
მოთვლას მათი პროცენტული შეფარდებიდან აწარმოებენ. რაკი ჰაერის ბუშტუკის გაზები წო-
ნასწორობაში იმყოფებოდნენ სისხლის გაზებთან, აშკარაა, რომ თუ ჩვენ განსაზღვრავთ გა-
ზების შემცველობას ბუშტუკში, ამით შეიძლება გაიზომოს მათი ძაბვა სისხლში.

ასეთი გაზომვების შედეგად გამოირკვა, რომ არტერიულ სისხლში ჟანგ-
ბადის ძაბვა უდრის ვერცხლისწყლის სვეტის დაახლოებით 100 მმ, ნახშირ-
ორჟანგის — 40 მმ; ვენურში კი — ჟანგბადის 40 მმ, ნახშირორჟანგის —
46 მმ.

ამ ციფრებიდან გამომდინარეობს, რომ სხვაობა ვენურ სისხლში გაზების

ძაბვასა და ალვეოლურ ჰაერში მათ წნევას შორის ჟანგბადისათვის შეადგენს $110-40=70$ მმ, ხოლო ნახშირორჟანგისათვის $46-40=6$ მმ.

იმ მოკლე დროში, რაც სჭირდება სისხლს ფილტვის კაპილარებში გავლისათვის, სისხლში გაზების ძაბვა თითქმის უთანაბრდება მათ პარციალურ წნევას ალვეოლურ ჰაერში. ეს იქიდან ჩანს, რომ ნახშირორჟანგის ძაბვა არტერიულ სისხლში ისეთივეა როგორც ალვეოლურ ჰაერში, ჟანგბადის ძაბვა კი $2-10$ მმ ნაკლებია.

ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ თუ წნევათა შორის განსხვავება ვერცხლისწყლის სვეტის მხოლოდ 1 მმ-ია, მაშინ ერთი წუთის განმავლობაში მოსვენებულ მდგომარეობაში მყოფ ჯანმრთელი მოზრდილი ადამიანის სისხლში შეიძლება შევიდეს $25-60$ მლ ჟანგბადი. ვინაიდან მოსვენებულ მდგომარეობაში მყოფი ადამიანი წუთში ხარჯავს საშუალოდ $250-300$ მლ ჟანგბადს, ვერცხლისწყლის სვ. 70 მმ წნევის სხვაობა სრულად საკმარისია, რათა უზრუნველყოფილი იყოს სისხლში ჟანგბადის საჭირო რაოდენობის გადასვლა. ალვეოლურ ჰაერში ჟანგბადის წნევისა და ვენურ სისხლში ამ გაზის ძაბვის ასეთი სხვაობისას შეიძლება ჟანგბადის შესვლის მნიშვნელოვანი გაზრდის უზრუნველყოფა, რაც საჭიროა ფიზიკური მუშაობისას ან სპორტული ვარჯიშის დროს, როდესაც გულის მიერ გადმოსროლილი სისხლის წუთის მოცულობა, მნიშვნელოვნად მატულობს და ფილტვების გზით გამავალი სისხლის ნაკადი აჩქარდება.

ვინაიდან ნახშირორჟანგის დიფუზიის სიჩქარე 25 -ჯერ უფრო მეტია, ვიდრე ჟანგბადისა, ამიტომ ნახშირორჟანგიც ასწრებს საჭირო რაოდენობით გამოყოფას იმ სხვაობის გამო, რომელსაც ადგილი აქვს ვენურ სისხლში CO_2 ძაბვასა და ალვეოლურ ჰაერში მის წნევას შორის.

ვენტილაცია და სისხლის მიმოქცევა ფილტვის ცალკეულ ნაწილებში. ჰოლდენმა ყურადღება მიაქცია იმას, რომ ფილტვის სხვადასხვა უბნის ვენტილაცია ერთნაირი არ არის.

ცნობილია, რომ განსაკუთრებით წვედია ფილტვის ქსოვილის გარეთა ზონა, რომელიც ვრცელდება $25-30$ მმ-ით ფილტვის სიღრმეში; ნაკლებად წვედია შუამდებარე ზონა — ფილტვის ქსოვილი, რომელიც გარს ერტყმის ბრონქებისა და სისხლს ძარღვების გატოვანებას. ყველაზე ნაკლებად წვედია შიგნითა ფენა, რომელიც განლაგებულია ფილტვის ძირის მიდამოში მსხვილ ბრონქებს, სისხლს ძარღვებსა და შემაერთებელ ქსოვილს შორის. ადამიანის მოსვენების დროს სუნთქვის აქტში მონაწილეობს უპირატესად ფილტვის ქსოვილის ყველაზე წვედი გარეთა ზონა.

ფილტვის ქსოვილის სხვადასხვა უბნის არათანაბარი ვენტილაცია დაამტკიცა ფოულერმა ნიტრომეტრით, რომელიც საშუალებას იძლევა ამოსუნთქულ ჰაერში განუწყვეტილად ავტომატურად ვაწარმოოთ აზოტის კონცენტრაციის რეგისტრაცია.

ნიტრომეტრის მოწყობილობის პრინციპი ემყარება მაღალი ძაბვის ველში გაზის განათების თვისებას. აზოტის კონცენტრაციის განსაზღვრისათვის ამოსუნთქული ჰაერის მცირე ნაწილი ტარდება გაზის განმუხტველ მილში. მაღალი ძაბვა (2000 ვ), რომელიც მილს გადაეცემა, გაზის ნათებას იწვევს, მაგრამ სინათლის ფილტრის მეოხებით ფოტოლემენტზე აზოტისათვის დამახასიათებელი მხოლოდ გარკვეული ტალღის სხივები ეცემა. ფოტოლემენტის ჩვენებათა რეგისტრაცია წარმოებს გალვანომეტრის საშუალებით. ხელსაწყო $0,05$ წამში ასწრებს მომხდარ ცვლილებათა რეგისტრაციას.

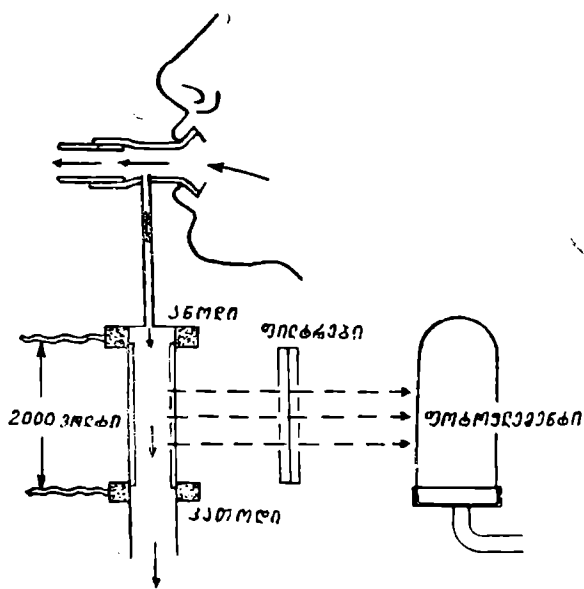
ფოულერის ცდებში ცდის ქვეშ მყოფი პირი აწარმოებდა ღრმა შესუნთქვას სუფთა ჟანგბადის შემცველი გაზომეტრიდან, შემდეგ კი თანაბრად ნელა ამოსუნთქავდა მილის საშუალებით, რომლიდანაც ამოსუნთქული ჰაერის ნაწილი გადიოდა ნიტრომეტრში (სურ. 60). ამოსუნთქვის დასაწყისში ამოსუნთ-

ქული გაზის პირველი ულუფა გამოდის მკვდარი სივრციდან და შეიცავს სუფთა ჟანგბადს. ამოსუნთქული ჰაერის შემდეგი ულუფები შეიცავენ თანდათანობით მზარდი რაოდენობით აზოტს, რომელიც ალვეოლებში იყო დარჩენილი და შეერია ჟანგბადს. ამოსუნთქვის შუა პერიოდში გამოიყოფა უკვე სუფთა ალვეოლური ჰაერი, რომელიც შეიცავს ჟანგბადისა და აზოტის ნარევს. ყველა ალვეოლის ვენტილაცია ერთნაირი რომ ყოფილიყო, ჟანგბადი თანაბრად განაწილდებოდა ყველა ალვეოლში და აზოტის კონცენტრაცია ამოსუნთქულ ალვეოლურ ჰაერში ამოსუნთქვის მეორე ნახევარში უცვლელი იქნებოდა. სინამდვილეში კი აზოტის კონცენტრაცია ამოსუნთქვის განმავლობაში განაგრძობს მატებას. ეს იმით ახსნება, რომ კარგი ვენტილაციის მქონე ალვეოლები, რომლებიც შესუნთქვისას მეტად იწელებიან და რომლებიდანაც ამოსუნთქვის დროს პირველ რიგში გამოდის ჰაერი, შეიცავს მეტ ჟანგბადს, ვიდრე ცუდი ვენტილაციის მქონე ალვეოლები, რომლებიც შესუნთქვის დროს ნაკლებად იწელებიან და ნაკლები რაოდენობით და უფრო გვიან გაცემენ ამოსუნთქვის დროს ჰაერს, რომლითაც ისინი ამოვსებულნი იყვნენ.

ფილტვის სხვადასხვა უბნის სისხლით მომარაგებაც ერთნაირი არ არის. სისხლი მოძრაობს ძირითადად მოქმედი ალვეოლების სისხლის ძარღვებში; ვენტილაციიდან გამოთიშული ფილტვის უბნების სისხლით მომარაგება კი მკვეთრად შემცირებულია. ამის გამო მცირე წრის კაპილარებში გავლილი სისხლი

თითქმის მთლიანად განიცდის არტერიალიზაციას (არავენტილირებული ალვეოლების სისხლით მომარაგება, რომ ისეთივე ყოფილიყო როგორც ვენტილირებული ალვეოლებისა. მაშინ ფილტვებიდან მომდინარე სისხლი ჟანგბადით მთლიანად გაჯერებული არ იქნებოდა).

ფილტვის სხვადასხვა უბანში სისხლით მომარაგების შეფარდება ვენტილაციის მოცულობასთან ხორციელდება სარეგულაციო მექანიზმების არსებობის გამო; ისინი ფილტვის არა-



სურ. 60 ნიტრომეტრი.

ვენტილირებულ უბნებში გამოთიშავენ სისხლის დინებას. მართლაც, დამტკიცებულია, რომ ალვეოლების სისხლით მომარაგების ხარისხის რეგულაცია მათში ჟანგბადის შემცველობით ხორციელდება. ეს ჩანს ღირკენისა და ხემსტრის ცდებიდან, რომლებიც აწარმოებდნენ მარჯვენა და მარცხენა ფილტვის განცალკევებულ ვენტილაციას ჟანგბადის სხვადასხვა რაოდენობით შემცველ გაზთა ნარევით. ფილტვში, რომლის ვენტილაცია ხდებოდა ჟანგბადის ნაკლები რაოდენობის შემცველ გაზთა ნარევით, სისხლის ნა-

კადი მცირდებოდა; მეორე ფილტვში, რომლის ვენტილაცია ხდებოდა ჟანგბადის მაღალი შემცველობის გაზთა ნარევით, სისხლით მომარაგება მეტი იყო; როგორც ჩანს, ალვეოლებში ჟანგბადის პარციალური წნევის დაცემა ფილტვის ალვეოლების შევიწროებას იწვევს.

მექანიზმები, რომელთა მეშვეობითაც მცირდება შეფარდება ფილტვის ცალკეული ნაწილების ვენტილაციასა და სისხლით მომარაგებას შორის, ჯერ საკმარისად შესწავლილი არ არის. გამოირკვა, რომ ფილტვის არტერიაში შეყვანილი აცეტილქოლინი იწვევს ფილტვის არტერიოლების ვადართებას, ფილტვის არავენტილირებულ უბნებშიც კი. ამასთან სისხლი მოძრაობას იწვევს არავენტილირებულ უბნებშიც და სისხლის არტერიალიზაცია უარესდება.

ვინაიდან ცალკეულ ალვეოლთა ვენტილაციის ხარისხსა და მათი სისხლით მომარაგებას შორის შეფარდების რეგულაცია იზოლირებულ ფილტვებშიც წარმოებს, ამიტომ შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ იგი ზორციელდება ორგანოს შიგნითა ნერვული სისტემის მონაწილეობით კანსაკუთრებული ტიპის ე. წ. პერიფერიული აქსონრეფლექსებით.

გაზთა ცვლა ქსოვილებში

ქსოვილებში სისხლი გასცემს ჟანგბადს და შთანთქმავს ნახშირორჟანგს. გაზთა ცვლა დიდი წრის ქსოვილთა კაპილარებში, ფილტვის კაპილარების მსგავსად განპირობებულია დიფუზიით სისხლსა და ქსოვილებში გაზთა პარციალურ ძაბვათა სხვაობის გამო.

ნახშირორჟანგის ძაბვამ უჯრედებში შეიძლება მიაღწიოს ვერცხლისწყლის სვეტის 60 მმ, ქსოვილთა სითხეში იგი მეტად მერყევია და საშუალოდ შეადგენს 46 მმ, ქსოვილებთან მისულ არტერიულ სისხლში კი 40 მმ ტოლია. ნახშირორჟანგი დიფუნდირებს დაბალი ძაბვის მიმართულებით, იგი უჯრედებიდან გადადის ქსოვილთა სითხეში და შემდეგ სისხლში და ამ უკანასკნელს აქცევს ვენტურ სისხლად. ნახშირორჟანგის ძაბვა სისხლში, მისი კაპილარებში გავლის დროს, უტოლდება ნახშირორჟანგის ძაბვას ქსოვილთა სითხეში.

უჯრედები ძლიერ ენერგიულად ხმარობენ ჟანგბადს. ამიტომ მისი პარციალური ძაბვა უჯრედის პროტოპლაზმაში ძალიან დაბალია და მათი აქტივობის გაძლიერებისას შეიძლება ნულს უდრიდეს. ქსოვილთა სითხეში ჟანგბადის ძაბვა მერყეობს 20 და 40 მმ შორის. ამის გამო ჟანგბადი განუწყვეტლივ გადადის ქსოვილთა სითხეში დიდი წრის კაპილარებთან მიტანილი არტერიული სისხლიდან (სადაც ჟანგბადის ძაბვა ვერცხლისწყლის სვეტის 100 მმ ტოლია). ამის შედეგად ქსოვილებიდან გატანილ ვენტურ სისხლში ჟანგბადის ძაბვა გაცილებით უფრო ნაკლებია, ვიდრე არტერიულ სისხლში, სადაც ის შეადგენს 40 მმ.

დიდი წრის კაპილარებში გავლისას, სისხლი მთელ თავის ჟანგბადს არ გასცემს. არტერიული სისხლი შეიცავს ჟანგბადს 20 მოც. %'-მდე, ვენტური კი დაახლოებით 12 მოც. %. ამრიგად, 20 მოც. %'-დან ქსოვილები ღებულობენ 8 მოც. %, ე. ი. სისხლის ჟანგბადის 40%.

არტერიულ სისხლში შემავალი ჟანგბადის საერთო რაოდენობიდან ქსოვილების მიერ შეთვისებული ჟანგბადის პროცენტულ რაოდენობას ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტი ეწოდება. მას იკვლევენ არტერიულ და ვენტურ სისხლში ჟანგბადის შემცველობის სხვაობის განსაზღვრით. ამ სხვაობას ყოფენ არტერიულ სისხლში ჟანგბადის შემცველობაზე და ამრავლებენ 100-ზე.

ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტი ცვალებადობს მთელ რიგ ფიზიოლოგიურ პირობებთან დაკავშირებით. ორგანიზმის მოსვენების დროს იგი

30—40 %-ის ტოლია. მიმე კუნთოვანი მუშაობის დროს ჟანგბადის შემცველობა კუნთებიდან მიმდინარე ვენურ სისხლში მცირდება 8—10 მოც. % და მაშასადამე, ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტი მატულობს 50—60 %-მდე.

ჟანგბადის უფრო სწრაფი გადასვლა ქსოვილებში უზრუნველყოფილია მომუშავე ქსოვილში არამოფუნქციონირე კაპილარების გახსნით. ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტის გაზრდას ხელს უწყობს აგრეთვე მჟავების, კერძოდ, რძისა და ნახშირის მჟავების გაძლიერებული წარმოქმნა, რაც აქვეითებს ჰემოგლობინის ნათესაობას ჟანგბადთან და უზრუნველყოფს ჟანგბადის სწრაფ დიფუზიას სისხლიდან. ბოლოს ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტის გაზრდას ხელს უწყობს მომუშავე კუნთების ტემპერატურის მატება და უჭრედებში მიმდინარე ფერმენტული და ენერგეტიკული პროცესების გაძლიერება. ამრიგად, ჟანგბადის მიწოდება ქსოვილებთან რეგულირდება ჟანგვითი პროცესების ინტენსივობის შესატყვისად.

სუნთქვის რეგულაცია

სუნთქვის ცენტრი

სუნთქვის ცენტრი ეწოდება ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილებაში განლაგებული იმ უჭრედების ერთობლიობას, რომელნიც უზრუნველყოფენ სასუნთქი კუნთების რიტმულ კოორდინირებულ მოქმედებას და სუნთქვის შეგუებას ორგანიზმის შინაგანი გარემოსა და გარე სამყაროს ცვალებადი პირობებისადმი.

ნერვული უჭრედების ზოგიერთი ჯგუფი აუცილებელია სასუნთქი კუნთების რიტმული მოქმედებისათვის. ისინი განლაგებულნი არიან მოგრძო ტვინის რეტაკულურ ფორმაციაში და წარმოადგენენ სუნთქვის ცენტრს ვიწრო გაგებით. ამ უჭრედების ფუნქციის მოშლა იწვევს სუნთქვის შეჩერებას სასუნთქი მუსკულატურის დამბლის გამო.

სასუნთქი კუნთების ინერვაცია. მოგრძო ტვინის სუნთქვის ცენტრი გზავნის იმპულსებს ზურგის ტვინის წინა რქების რუხ ნივთიერებაში მოთავსებულ მოტონეირონებთან, რომლებიც ანერვიანებენ სასუნთქ მუსკულატურას.

მოტონეირონები, რომელთა მორჩები ქმნიან დიაფრაგმის მაინერვირებელ დიაფრაგმის ნერვს, მოთავსებული არიან კისრის მე-3—4 სეგმენტის წინა რქებში. მოტონეირონები, რომელთა მორჩები ქმნიან ნეკნთაშუა ნერვებს და რომლებიც ანერვიანებენ ნეკნთაშუა კუნთებს, მოთავსებულნი არიან ზურგის ტვინის გულმკერდის ნაწილის წინა რქებში. აქედან ნათელია, რომ ზურგის ტვინის გადაჭრისას გულმკერდისა და კისრის სეგმენტებს შორის, ნეკნებით სუნთქვა წყდება, დიაფრაგმალური კი რჩება, რადგან დიაფრაგმის ნერვის მამოძრავებელი ბირთვი, მოთავსებული გადაჭრის ზევით, ინარჩუნებს კავშირს სუნთქვის ცენტრთან და დიაფრაგმასთან. ზურგის ტვინის მოგრძო ტვინის ქვევით გადაჭრისას, სუნთქვა სრულიად წყდება, ორგანიზმი იღუპება მოხრჩობის გამო.

ასეთი გადაჭრისას ერთხანს იკუმშებიან ნესტოებისა და ზორხის დამხმარე კუნთები, რომლებსაც ანერვიანებენ უშუალოდ მოგრძო ტვინიდან გამოსული ნერვებით.

სუნთქვის ცენტრის ლოკალიზაცია. ძველთაგანვე ცნობილი იყო, რომ ზურგის ტვინის გადაჭრა მოგრძო ტვინის ქვემოთ იწვევს სიკვდილს. 1812 წ. ლეგალუამ ფრინველებში ტვინის გადაჭრის გზით, ხოლო ფლურანსმა 1842 წ. მოგრძო ტვინის უბნების გაღიზიანებისა და დაზიანების გზით მიღებული მონაცემებით ახსნეს ეს ფაქტი და ექსპერიმენტულად დაასაბუთეს მოგრძო ტვინში სუნთქვის ცენტრის ადგილმდებარეობა. ფლურანსს სუნთქვის ცენტრი წარმოადგენილი ჰქონდა, როგორც ქინძისთავისოდენა შემოფარგლული უბანი და უწოდა მას „სიცოცხლის კვანძი“.

1885 წ. ნ. ა. მისლავსკიმ გამოიყენა რა მოგრძო ტვინის ცალკეული უბნების წერტილოვანი გაღიზიანებისა და დაზიანების მეთოდით, დაადგინა, რომ სუნთქვის ცენტრი მოთავსებულია მოგრძო ტვინის რეტიკულურ ფორმაციაში, IV პარაკუჭის ფსკერზე. იგი ორმხრივია და თითოეული ნაწილი ანერვიანებს სასუნთქ კუნთებს, სხეულის სათანადო მხარეზე. გარდა ამისა ნ. ა. მისლავსკიმ დაამტკიცა, რომ სუნთქვის ცენტრი რთული წარმონაქმნია, რომელიც შედგება შესუნთქვისა (ინსპირატორული ცენტრი) და ამოსუნთქვის (ექსპირატორული ცენტრი) ცენტრისაგან. იგი მივიდა დასკვნამდე, რომ მოგრძო ტვინის გარკვეული უბანი წარმოადგენს ცენტრს, რომლის საშუალებითაც სასუნთქ მოძრაობათა რეგულაცია და კოორდინაცია ხორციელდება. ნ. ა. მისლავსკის დასკვნები დადასტურდა მრავალი ექსპერიმენტული გამოკვლევით. კერძოდ უკანასკნელ ხანებში ჩატარებული მიკროელექტროდული ტექნიკის მეშვეობით. სუნთქვის ცენტრის ცალკეული ნეირონების ელექტრული პოტენციალების ჩაწერისას გამოიჩინა, რომ ნეირონების ერთი ნაწილის განმუხტვა მკვეთრად ხშირდება შესუნთქვის ფაზაში, მეორე ნაწილისა კი, — ამოსუნთქვის ფაზაში.

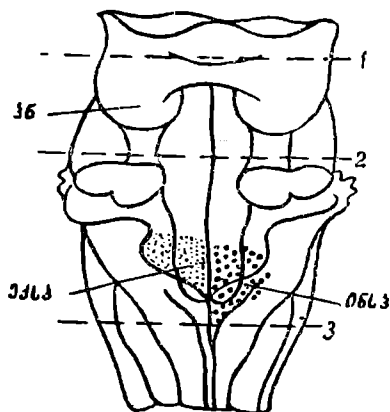
მოგრძო ტვინის ცალკეულ წერტილთა ელექტრული დენით გაღიზიანებამ მიკროელექტროდების საშუალებით გამოამჟღავნა ნეირონების არსებობა, რომელთა გაღიზიანება იწვევს შესუნთქვის აქტს და ზოგიერთი სხვა ნეირონის გაღიზიანება კი ამოსუნთქვის აქტს.

1956 წ. ბაუმგარტენმა დაამტკიცა, რომ სუნთქვის ცენტრის ნეირონები განაწილებულნი არიან მოგრძო ტვინის რეტიკულურ ფორმაციაში *striae acusticae*-სთან მახლობლად (სურ. 61). ექსპირატორულ და ინსპირატორულ ნეირონებს შორის ზუსტი საზღვარი არ არსებობს, მაგრამ გარკვეულ ფარგლებში ჭარბობს ერთ-ერთი მათგანი (ინსპირატორული — *tractus solitarius*-ის კალდურ ნაწილში, ექსპირატორული — ვენტრალურ ბირთვში — *nucleus ambiguus*).

ლუმსდენმა და სხვა მკვლევარებმა, თბილისისხლიან ცხოველებზე შესრულებული ცდებით, ნახეს, რომ სუნთქვის ცენტრს უფრო რთული სტრუქტურა გააჩნია, ვიდრე ამას ვარაუდობდნენ ადრე. ვაროლის ხიდის ზედა ნაწილში მოთავსებულია ე. წ. პნევმოტაქსიკური ცენტრი, რომელიც კონტროლს უწევს ქვემოთ მდებარე შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის ცენტრების მოქმედებას და უზრუნველყოფს ნორმალურ სუნთქვით მოძრაობებს. პნევმოტაქსიკური ცენტრის მნიშვნელობა იმაშია, რომ შესუნთქვის დროს იგი იწვევს ამო-

სუნთქვის ცენტრის აგზნებას და ამრიგად, უზრუნველყოფს შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის რიტმულ მორიგეობას.

ნორმალური სუნთქვისათვის აუცილებელია იმ ნეირონების ერთობლივი მოქმედება, რომლებიც ქმნიან სუნთქვის ცენტრს. მაგრამ სუნთქვის რეგულაციის პროცესში მონაწილეობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემო სართულებში განლაგებული განყოფილებებიც, რომლებიც უზრუნველყოფენ სუნთქვის ნატიფ შეგუებით ცვლილებებს ორგანიზმის სხვადასხვა მოქმედების სახეობათა დროს. სუნთქვის რეგულაციაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის დიდი ტვინის ნახევარსფეროებს და მათ ქერქს, რომლის მეშვეობითაც ხორციელდება სასუნთქ მოძრაობათა შეგუება ადამიანის ლაბარაკის, სიმღერის, სპორტული ვარჯიშისა და შრომითი მოქმედების დროს.



სურ. 61. სუნთქვის ცენტრების ლოკალიზაცია. სურათზე მოცემულია ტვინის ღეროს ქვედა ნაწილი (უკანა) — პნ. პნევმოტაქსიკური ცენტრი, ინსპ.—ინსპირატორული, ექსპ.—ექსპირატორული ცენტრები. ცენტრები ორმხრივია, მაგრამ სიმარტივისათვის თითო მხარეზე ნაჩვენებია მხოლოდ ერთ-ერთი ცენტრი. 1 ხაზს ზემოთ გადაჭრა არ ახდენს გავლენას სუნთქვაზე. 2 ხაზზე გადაჭრა იწვევს პნევმოტაქსიკური ცენტრის გამოთიშვას. 3 ხაზის ქვემოთ გადაჭრა წყვეტს სუნთქვას.

სუნთქვის ცენტრის ავტომატია. სუნთქვის ცენტრის ნეირონებს ახასიათებთ რიტმული ავტომატია. ეს იქიდან ჩანს, რომ სუნთქვის ცენტრთან მიმავალი ყველა აფერენტული იმპულსის გამოთიშვის შემდეგ მის ნეირონებში ჩნდება ბიოპოტენციალების რიტმული რხევები, რომელთა რეგისტრაცია შეიძლება ელექტროგამზომი ხელსაწყოთი. ეს მოვლენა პირველად აღმოაჩინა ი. მ. სეჩენოვმა ჯერ კიდევ 1882 წ. უფრო დიდი მოგვიანებით ედრიანმა და ბუტენდაიკმა გამაძლიერებელის მქონე ოსცილოგრაფის საშუალებით მოახდინეს ოქროს თევზის იზოლირებული ტვინის ღეროში რიტმული ელექტრული რხევების რეგისტრაცია. სუნთქვის რიტმის სინქრონული ელექტრული პოტენციალების რიტმული რხევები შეამჩნია ბ. დ. კრავჩინსკიმ ბაყაყის იზოლირებულ მოგრძო ტვინში.

სუნთქვის ცენტრის ავტომატური აგზნება განპირობებულია მასში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესებით და მისი მაღალი მგრძნობელობა ნახშირმჟავასადმი. სუნთქვის ცენტრის ავტომატია რეგულირდება ფილტვის რეცეპტორებიდან, სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონებიდან, სასუნთქი და ჩონჩხის კუნთებიდან მომდინარე ნერვული იმპულსებით, და აგრეთვე ცენტრალური ნერვული სისტემის ზედა სართულებში მოთავსებულ განყოფილებებიდან მომავალი იმპულსებით და ბოლოს ჰუმორალური გავლენებით.

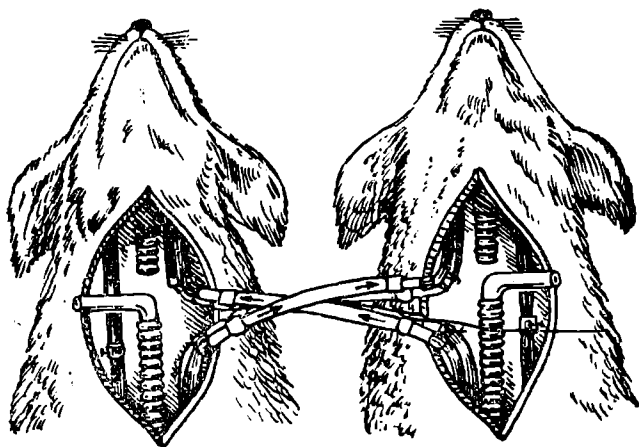
სუნთქვის ცენტრის მოქმედების რეგულაცია

სუნთქვის ცენტრი უზრუნველყოფს არა მარტო შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის რიტმულ მორიგეობას, არამედ აღჭურვილია სასუნთქ მოძრაობათა სიღრ-

აისა და სიხშირის შეცვლის უნარით, რომ ამით შეუფერად ფილტვების ვენტილაცია ორგანიზმის მოთხოვნილებებს მოცემულ მომენტში. გარე სამყაროს ფაქტორები, მაგალითად ატმოსფერული ჰაერის შედგენილობა და წნევა, გარემოს ტემპერატურა და ორგანიზმის მდგომარეობის ცვლილებები, მაგ. კუნთური მუშაობის, ემოციური აგზნების დროს და სხვ., გავლენას ახდენენ ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობაზე, და მაშასადამე, ჟანგბადის მოხმარებასა და ნახშირორჟანგის გამოყოფაზე; ისინი მოქმედებენ სუნთქვის ცენტრის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ამის შედეგად იცვლება ფილტვის ვენტილაციის მოცულობა.

ფიზიოლოგიურ ფუნქციათა რეგულაციის სხვა პროცესების მსგავსად სუნთქვის რეგულაციაც ორგანიზმში უკუქცევითი კავშირის პრინციპის შესაბამისად ხორციელდება. ეს იმას ნიშნავს, რომ სუნთქვის ცენტრის მოქმედება, რომელიც არეგულირებს ორგანიზმის ჟანგბადით მომარაგებას და წარმოქმნილი ნახშირორჟანგის გამოყოფას, განპირობებულია მის მიერ რეგულირებული პროცესით. სისხლში ნახშირორჟანგის დაგროვება და აგრეთვე ჟანგბადის ნაკლებობა წარმოადგენენ ფაქტორებს, რომლებიც სუნთქვის ცენტრის აგზნებას იწვევენ.

სუნთქვის რეგულაციაში სისხლის გაზთა შედგენილობის მნიშვნელობა დაამტკიცა ლ. ფრედერიკმა ჯვარდინი სისხლის მიმოქცევის ცდით. ამისათვის ორ ძალს ნარკოზის ქვეშ გადაუჭრეს და ჯვარდინად შეუერთეს საძილე არტერიები და ცალკე საუღლე ვენები (სურ. 62). სისხლძარღვთა ასეთი შეერთ-



სურ. 62. ფრედერიკის ცდის სქემა ჯვარდინი სისხლის მიმოქცევით.

ბისა და სხვა ძარღვთა დახშობის შემდეგ ერთი ძალის თავი მარაგდება სისხლით მეორე ძალის სხეულიდან, მეორე ძალის თავი კი პირველი ძალის სხეულიდან.

თუ ერთ-ერთ ძალს გადავუჭერთ ტრაქეას და ამრიგად გამოვიწვევთ ორგანიზმის მოხრჩობას, ცოტა ხნის შემდეგ მას სუნთქვა გაუჩერდება (ა პ ნ ო ე). მეორე ძალს კი გაუვითარდება მკვეთრი ქოშინი (დ ი ს პ ნ ო ე). ეს იმით აიხსნება, რომ პირველი ძალის ტრაქეის დახშობა იწვევს მისი სხეულის სისხლში CO_2 დაგროვებას (პ ი პ ე რ კ ა პ ნ ი ა) და ჟანგბადის შემცველობის დაკლებას (პ ი პ ო ქ ს ე მ ი ა). სისხლი პირველი ძალის სხეულიდან მიდის მეორე ძალ-

ლის თავში და მისი სუნთქვის ცენტრის სტიმულაციას იწვევს. ამის გამო მეორე ძალს სუნთქვა უძლიერდება ჰიპერვენტილაცია, --- რაც თავის მხრივ იწვევს CO_2 დაბვის შემცირებას და O_2 დაბვის მომატებას მეორე ძალის სხეულში. ჟანგბადით მდიდარი და ნახშირორჟანგით ღარიბი სისხლი ამ ძალის სხეულიდან მიემართება პირველი ძალის თავში და იწვევს ანოეს.

ნახშირმჟავას როლი სუნთქვის რეგულაციაში. ფრედერიკის ცდა გვიჩვენებს, რომ სუნთქვის ცენტრის მოქმედება ცვალებადობს სისხლში CO_2 და O_2 დაბვის ცვლილებებთან დაკავშირებით. სუნთქვის ცენტრის მოქმედების რეგულაციაში განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს სისხლში ნახშირორჟანგის დაბვის ცვლილებებს.

ნახშირორჟანგის დაბვის გაზრდა იწვევს სუნთქვის ცენტრის აგზნებას, რაც აპირობებს ფილტვების ვენტილაციის გაზრდას. ნახშირორჟანგის დაბვის შემცირება კი თრგუნავს სუნთქვის ცენტრის მოქმედებას, რაც ფილტვების ვენტილაციის შემცირებას იწვევს. ნახშირორჟანგის როლი სუნთქვის რეგულაციაში დამტკიცებულია ჰოლდენის ცდაში, როცა ადამიანი მცირე მოცულობის დახშულ სივრცეში იმყოფებოდა. შესუნთქულ ჰაერში ჟანგბადის შემცველობის შემცირებისა და ნახშირორჟანგის რაოდენობის გაზრდის შესაბამისად, ვითარდება დისპნოე. თუ კი გამოყოფილი ნახშირორჟანგი შთაინთქმება ნატრიუმის კირით, ჟანგბადის რაოდენობა შესუნთქულ ჰაერში შეიძლება შემცირდეს 12%-მდე, ფილტვის ვენტილაცია კი მნიშვნელოვნად არ იზრდება. ამრიგად, ამ ცდაში, ფილტვის ვენტილაციის გაზრდა განპირობებულია შესუნთქულ ჰაერში ნახშირორჟანგის გაზრდით.

ექსპერიმენტების მეორე სერიაში ჰოლდენი იკვლევდა ფილტვების ვენტილაციის მოცულობას და ნახშირორჟანგის შემცველობას ალვეოლურ ჰაერში, სხვადასხვა რაოდენობით ნახშირორჟანგის შემცველი ჰაერით სუნთქვისას. მიღებული მონაცემები მოცემულია ცხრილში.

ნახშირორჟანგის შემცველობა შესუნთქულ ჰაერში %-ით	ნახშირორჟანგის შემცველობა ალვეოლურ ჰაერში %-ით	ფილტვების ვენტილაცია ლიტრებში წუთში
0,03	5,71	100
3,98	6,03	277
5,28	6,55	477

ცხრილიდან ჩანს, რომ შესუნთქულ ჰაერში ნახშირორჟანგის გაზრდასთან ერთად, მატულობს მისი შემცველობა ალვეოლურ ჰაერში და, მაშასადამე, არტერიულ სისხლშიც. ამასთან ფილტვების ვენტილაცია მატულობს.

ცია მატულობს.

ექსპერიმენტის დამაჯერებელი შედეგებით გამოირკვა, რომ სუნთქვის ცენტრის მდგომარეობა დამოკიდებულია ალვეოლურ ჰაერში ნახშირორჟანგის შემცველობაზე. დადგენილია, რომ ალვეოლებში CO_2 შემცველობის გაზრდა 0,2%-ით, ფილტვების ვენტილაციის გაზრდას იწვევს 100%-ით.

ალვეოლურ ჰაერში ნახშირორჟანგის შემცველობის შემცირება (და, მაშასადამე, მისი დაბვის შემცირება სისხლში) სუნთქვის ცენტრის მოქმედებას აქვეითებს. ამას ადგილი აქვს, მაგალითად, ზელოვნური ჰიპერვენტილაციის შედეგად, ე. ი. გაძლიერებული ღრმა და ხშირი სუნთქვის დროს, რაც

ალვეოლურ პერეონი CO_2 პარციალური წნევისა და სისხლში მისი ძაბვის დაქვეითებას იწვევს. ამის შედეგად სუნთქვა ჩერდება. ამ ხერხის გამოყენებით, ე. ი. წინასწარი ჰიპერვენტილაციით შესაძლებელია გაიზარდოს ნებისმიერი სუნთქვის შეჩერების დრო. ასე იქცევიან მყვინთავები, როდესაც უნდათ წყალქვეშ გაჩერება 2—3 წუთი (სუნთქვის შეჩერების ნებისმიერი დრო ჩვეულებრივ 40—60 წამია).

სუნთქვის ცენტრზე ნახშირმჟავას მოქმედების მექანიზმის შესწავლამ გვიჩვენა, რომ სუნთქვის სტიმულაცია შედეგია როგორც ნახშირმჟავას უშუალო ამგზნებელი გავლენისა სუნთქვის ცენტრის ინსპირატორულ ნეირონებზე, ისე მისი რეფლექსური გავლენისა ამ ნეირონებზე, რასაც სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების ქვემო რეცეპტორების აგზნება იწვევს.

ნახშირმჟავას უშუალო (პირდაპირი) გავლენა სუნთქვის ცენტრზე. ნახშირმჟავას პირდაპირი ამგზნებელი გავლენა სუნთქვის ცენტრზე დამტკიცებული იყო სხვადასხვა ექსპერიმენტის საშუალებით. ნახშირმჟავას ან მისი მარილის შემცველი ხსნარის 0,01 მლ შეყვანა მოგრძო ტვინის გარკვეულ უბანში სასუნთქი მოძრაობების გაძლიერებას იწვევს. ეილერი კატის იზოლირებულ მოგრძო ტვინზე მოქმედებდა ნახშირორჟანგით, რის შედეგადაც შეამჩნია ელექტრული განმუხტვების (მოქმედების დენების) გახშირება, რაც მოწმობს სუნთქვის ცენტრის აგზნებას.

ცენტრში ხშირი იმპულსების განმუხტვებს წინ უძღოდა მემბრანული პოტენციალის ნელი ცვლილება; პოტენციალის ეს ცვლილება მოგვაგონებს გენერატორულ პოტენციალს, რომელიც რეცეპტორებში გვხვდება. ეს შეიძლება განვიხილოთ როგორც მითითება იმის შესახებ, რომ მოგრძო ტვინის ინსპირატორული ნეირონები მგრძნობიარენი არიან ნახშირმჟავას მიმართ, და რეაგირებენ მასზე, როგორც პერიფერიული ქვემო რეცეპტორები რეაგირებენ ზოგიერთი ქიმიური აგენტების მოქმედებაზე.

წყალბადიონთა კონცენტრაციის გაზრდის გავლენა სუნთქვის ცენტრზე. ვინტერშტეინის აზრით სუნთქვის ცენტრის აგზნებას იწვევს არა თვით ნახშირმჟავა, არამედ წყალბადიონთა კონცენტრაციის გაზრდა, რომელსაც ადგილი აქვს სუნთქვის ცენტრის უჯრედებში ნახშირმჟავას შემცველობის გაზრდის გამო. ეს შეხედულება ეყრდნობა იმას, რომ სასუნთქი მოძრაობების გაძლიერება ხდება მაშინაც, თუ ტვინის მკვებაზე არტერიებში ნახშირმჟავას ნაცვლად შევიყვანთ სხვა რომელიმე მჟავას, მაგალითად, რძის მჟავას. სისხლსა და ქსოვილებში წყალბადიონთა კონცენტრაციის გაზრდის შედეგად განვითარებული ჰიპერვენტილაცია ხელს უწყობს სისხლიდან ნახშირმჟავას ნაწილის გამოყოფას და ამით წყალბადიონთა კონცენტრაციის შემცირებას იწვევს. ამ ექსპერიმენტების თანახმად სუნთქვის ცენტრი არის არა მარტო ნახშირმჟავას პარციალური ძაბვის მუდმივობის რეგულატორი სისხლში, არამედ წყალბადიონთა კონცენტრაციის მუდმივობის რეგულატორიც.

ვინტერშტეინის მიერ დადგენილი ფაქტები დადასტურდა სხვა ექსპერიმენტებითაც. მაგრამ სუნთქვის ცენტრის აგზნებაში ნახშირმჟავას სპეციფიკური როლის უარყოფა სწორი არ აღმოჩნდა, წყალბადიონთა ერთი და იმავე კონცენტრაციის პირობებში ნახშირმჟავა უფრო ძლიერ ააგზნებს სუნთქვის ცენტრს. ვიდრე სხვა მჟავები. ამის საფუძველზე მკვლევართა უმრავლესობა თვლის, რომ H_2CO_3 სუნთქვის ცენტრზე სპეციფიკურ გავლენას ახდენს.

ნახშირმჟავას სპეციფიკური როლი. სუნთქვის ცენტრს გააჩნია მაღალი

მგრძნობელობა ნახშირმჟავას და HCO_3^- -ის იონების მიმართ. ეს იქიდან ჩანს, რომ სისხლში ბიკარბონატის შეყვანისას, რომელსაც აქვს ტუტე რეაქცია და სისხლსა და ქსოვილებში განიციდის დისოციაციას Na^+ და HCO_3^- იონებად. სუნთქვა ხშირდება.

ნახშირმჟავას (როგორც სუნთქვის ცენტრის ამგზნებლის) სპეციფიკურობა გამოვლინდა ჭეკობის ცდებით; მან დაამტკიცა, რომ უჯრედის მემბრანაში ცუდად გადიან H^+ და HCO_3^- იონები და კარგად გადის არადისოცირებული ნახშირმჟავა. ამ ცდების საფუძველზე სისხლის ნახშირმჟავათი სუნთვის ცენტრის აგზნება შეიძლება შემდეგნაირად წარმოვიდგინოთ: ნერვული ცენტრის უჯრედებში დიფუნდირებს არადისოცირებული H_2CO_3 , რომელიც დისოციაციას განიცდის ნერვულ უჯრედებში შესვლის შემდეგ და ათავისუფლებს გამაღიზიანებელ H^+ -იონს. სხვა მჟავებთან შედარებით უფრო სწრაფი დიფუზია უჯრედებში ნახშირმჟავას სპეციფიკურ თავისებულებას წარმოადგენს და ამასთან არის დაკავშირებული მისი უფრო ძლიერი გამაღიზიანებელი მოქმედება სუნთქვის ცენტრზე.

ნახშირმჟავას მასტიმულირებელი გავლენა სუნთქვის ცენტრზე გამოყენებულია კლინიკურ პრაქტიკაში. სუნთქვის ცენტრის ფუნქციის დაქვეითებისას და ამ დროს ჟანგბადით ორგანიზმის არასაკმარის მომარაგებასთან დაკავშირებით ავადმყოფს ნიღბის საშუალებით ასუნთქვინებენ ჟანგბადით, რომელსაც 6%-ის რაოდენობით შერეული აქვს ნახშირორჟანგი. ვაზთა ამ ნარევს კარბოგენი ეწოდება.

ნახშირმჟავას რეფლექსური გავლენა სუნთქვის ცენტრზე. როგორც ჰეიმანსმა დაამტკიცა, ნახშირმჟავა ააგზნებს სუნთქვის ცენტრს არა მარტო უშუალოდ, არამედ რეფლექსურადაც — კაროტიდული რეფლექსოგენური ზონის ქემორეცეპტორების მეშვეობით. ნახშირმჟავას ძაბვის მომატება სისხლში, რომლითაც ზდება იზოლირებული, ორგანიზმთან მხოლოდ ნერვებით დაკავშირებული კაროტიდული სინუსის პერფუზია, სასუნთქ მოძრაობათა გაძლიერებას იწვევს. პირიქით, ამავე სისხლში ნახშირმჟავას ძაბვის შემცირება და ასეთი სისხლით კაროტიდული სინუსის პერფუზია სასუნთქ მოძრაობებს შეაჯავებს.

ჟანგბადის უკმარისობის გავლენა სუნთქვაზე. სუნთქვის ცენტრის ინსპირატორული ნეირონების აგზნება ზდება არა მარტო ნახშირმჟავას ძაბვის გაზრდის შემთხვევაში, არამედ ჟანგბადის ძაბვის დაკლების შემთხვევაშიც.

ჟანგბადის უკმარისობა იწვევს სასუნთქ მოძრაობათა რეფლექსურ გაძლიერებას, სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების ქემორეცეპტორებზე მოქმედებით. პირდაპირი დასაბუთება იმისა, რომ სისხლში ჟანგბადის ძაბვის შემცირება ააგზნებს კაროტიდული სხეულის ქემორეცეპტორებს, მოცემული იყო კ. ჰეიმანსის, ე. ნეილის და სხვა ფიზიოლოგების მიერ, კაროტიდული სინუსიდან მომავალ პერინგის ნერვში ბიოელექტრული პოტენციალების რეგისტრაციის გზით. კაროტიდული სინუსის პერფუზია სისხლით, რომელიც შეიცავს ჟანგბადის ნაკლებ რაოდენობას, ამ ნერვში მოქმედების პოტენციალების გაზომიერებას იწვევს (სურ. 63). სუნთქვის ცვლილებების ხასიათი ნახშირორჟანგის სიჭარბისა და ჟანგბადის უკმარისობის შემთხვევაში სხვადასხვაა. სისხლში ჟანგბადის ძაბვის ოდნავ შემცირების შემთხვევაში ადგილი აქვს სუნთქვის რიტმის რეფლექსურ გაზომიერებას, სისხლში ნახშირმჟავას ძაბვის მცირედ მომატება კი სუნთქვის მოძრაობების რეფლექსურ გაღრმავებას იწვევს.

ახალშობილის პირველი შესუნთქვის მიზეზი. მუცლადყოფნის დროს ნაყოფის გაზთა ცვლა წარმოებს კიბლარის სისხლის ძარღვებით, რომლებიც მკიდრო კონტაქტში არიან დედის სისხლთან პლაცენტაში. ამ კავშირის გაწყვეტა დედასთან, დაბადების შემდეგ, ნაყოფის სისხლში ჟანგბადის უკმარისობასა და ნახშირორჟანგის დაგროვებას იწვევს. დ. ბარკოფტის აზრით ეს იწვევს სუნთქვის ცენტრის გაღიზიანებასა და შესუნთქვას.

პირველი შესუნთქვისათვის აუცილებელია, რომ ემბრიონალური სუნთქვა შეწყდეს უეცრად: კიბლარის თანდათანობითი გადაქერისას სუნთქვის ცენტრი არ ითვზნება და ნაყოფი იღუპება შესუნთქვის გარეშე.

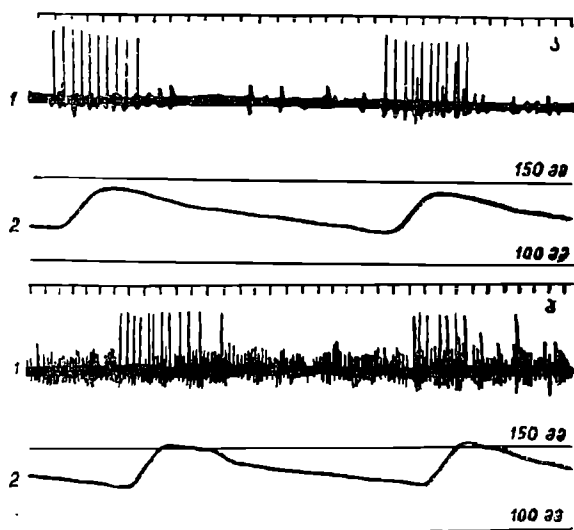
მხედველობაშია მისაღები აგრეთვე ის, რომ ახალ პირობებში გადასვლა იწვევს ახალშობილში რიგი რეცეპტორების გაღიზიანებას და აფერენტული ნერვებით იმპულსების ნაკადის გავრცელებას, რომლებიც ცენტრალური ნერვული სისტემის, და მათ შორის სუნთქვის ცენტრის, აგზნებადობის მატებას იწვევენ (ი. ა. არშავსკი).

მექანორეცეპტორების მნიშვნელობა სუნთქვის რეგულაციაში. სუნთქვის ცენტრი იღებს აფერენტულ იმპულსებს არა მარტო ქემორეცეპტორებისაგან, არამედ სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების პრესორეცეპტორებისაგანაც

და აგრეთვე ფილტვების, სასუნთქი გზებისა და სასუნთქი კუნთების მექანორეცეპტორებისაგან. ეს იმპულსები იწვევენ სუნთქვის რეფლექსურ ცვლილებებს. განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ფილტვის რეცეპტორებიდან ცთომილი ნერვებით სუნთქვის ცენტრთან მიმავალ იმპულსებს. მათზე დიდად არის დამოკიდებული შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის სიღრმე. რეფლექსური გავლენები ფილტვებიდან პირველად აღწერეს 1868 წ. ჰერინგმა და ბრაიერმა; მათი აღწერა საფუძვლად დაედო ცნებას სუნთქვის რეფლექსური თვითრეგულაციის შესახებ.

ეს იმაში მდგომარეობს, რომ შესუნთქვის დროს ფილტვებში წარმოიქმნება იმპულსები,

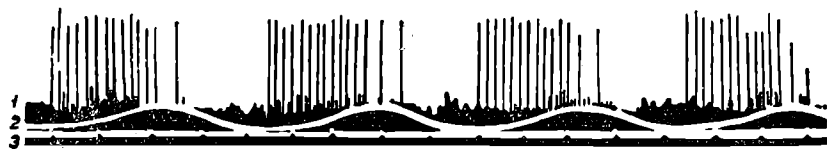
რომლებიც რეფლექსურად აკაევენ შესუნთქვას და იწვევენ ამოსუნთქვის სტიმულაციას, ამოსუნთქვის დროს კი რეფლექსურად იწვევენ შესუნთქვის სტიმულაციას. ასეთი რეგულაციის არსებობას ადასტურებენ შემდეგი ფაქტორ-



სურ. 63. სინუსის ნერვის ელექტრული აქტივობა (ნეილით).

ა — ატმოსფერული ჰაერით სუნთქვისას; ბ — ისეთი გაზთა ნარევიტ სუნთქვისას, რომელიც შეიცავს 10% ჟანგბადს და 90% აზოტს. 1 — ნერვის ელექტრული აქტივობის ჩანაწერი; 2 — არტერიული წნევის ორი პულსური რხევის ჩანაწერი. კალიბრის ზაზები შეესაბამება ვერცხლისწყლის სვ. 100 და 150 მმ ტოლი წნევის სიდიდეებს. ელექტრული პოტენციალების ჩანაწერი ბ გვიჩვენებს უწყვეტ, ხშირ იმპულსაციას, აღმოცენებულს ჟანგბადის უკმარისობით ქემორეცეპტორების გაღიზიანების გამო. მაღალი ამპლიტუდის მქონე პოტენციალები არტერიული წნევის პულსური მატების დროს განპირობებულია იმპულსაციით კაროტიდული სინუსის პრესორეცეპტორებიდან.

რები: 1) ფილტვის ქსოვილში ალვეოლების კედლებში, ე. ი. ფილტვის ყველაზე მეტად გაწეულად ნაწილში არის ინტერორეცეპტორები, რომლებიც წარმოადგენენ ცთომილი ნერვის აფერენტული ბოჭკოების გაღიზიანების მიმდებარეობებს; 2) ცთომილი ნერვების გადაჭრის შემდეგ სუნთქვა მკვეთრად წელდება და ღრმავდება; 3) ინდიფერენტული გაზით, მაგალითად, აზოტით, ფილტვის გაბერვისას (აუცილებელი პირობით, რომ ცთომილი ნერვები არ



სურ. 64. ცთომილი ნერვის პერიფერიული ბოლოს მოქმედების ღენები ფილტვის ქსოვილის გაჭიმვისას შესუნთქვის დროს (ეღრიანით).
ზემოდან ქვევით 1 — იმპულსები ცთომილ ნერვში; 2 — სუნთქვის ჩანაწერი (შესუნთქვა — ზევით; ამოსუნთქვა ქვევით); 3 — დროის ჩანაწერი.

იყოს გადაკვეთილი) დიაფრაგმა და ნეკნთაშუა მუსკულატურა უეცრად წყვეტს შეკუმშვას და შესუნთქვა ჩერდება ისე, რომ არ აღწევს ჩვეულებრივ სიღრმეს; პირიქით, ფილტვიდან ჰაერის ხელოვნურად ამოქაჩვისას, ხდება დიაფრაგმის შეკუმშვა.

ამ ფაქტების საფუძველზე მივიდნენ დასკვნამდე, რომ ფილტვის ალვეოლების გაწევა შესუნთქვის დროს ფილტვების რეცეპტორების გაღიზიანებას იწვევს, რის გამოც ცთომილი ნერვების ტოტებით შესუნთქვის ცენტრთან მომდინარე იმპულსები ხშირდება. ეს კი რეფლექსურად ააგზნებს ცენტრის ექსპირატორულ ნეირონებს და, მაშასადამე, იწვევს ამოსუნთქვას.

თუ გადაკვეთილი ცთომილი ნერვების პერიფერიულ ბოლოებს შევუერთებთ ოსცილოგრაფს, აღინიშნება ელექტრული რხევები (მოქმედების ღენები) როგორც ფილტვების გაბერვისას, ისე მათგან ჰაერის ხელოვნური ამოქაჩვისას. ბუნებრივი სუნთქვისას კი, ცთომილ ნერვებში მხოლოდ შესუნთქვისას, განუწყვეტლივ აღინიშნება მოქმედების ხშირი ღენები. ბუნებრივი ამოსუნთქვის დროს კი ასეთი გახშირება არ აღინიშნება (სურ. 64). მაშასადამე, ფილტვების დაჩუტვა აპირობებს სუნთქვის ცენტრის რეფლექსურ გაღიზიანებას მხოლოდ ისეთი ძლიერი დაჩუტვისას, რაც არ აღინიშნება ნორმალური ჩვეულებრივი ამოსუნთქვის დროს. ამას ადგილი აქვს ფილტვებიდან ჰაერის ამოქაჩვის ან უეცარი ორმხრივი პნევმოთორაქსისას, რაზედაც დიაფრაგმა რეფლექსურად რეაგირებს შეკუმშვით. ბუნებრივი სუნთქვისას ცთომილი ნერვების რეცეპტორები ღიზიანდებიან მხოლოდ ფილტვების გაწევის დროს. ფილტვების მექანორეცეპტორების გარდა, სუნთქვის რეგულაციაში მონაწილეობენ ნეკნთაშუა კუნთებისა და დიაფრაგმის მექანორეცეპტორები. დიაფრაგმის ან გარეთა ნეკნთაშუა კუნთების მგრძნობიარე ნერვების გაღიზიანება იწვევს შესუნთქვის ცენტრის მოქმედების შეკავებას და ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნებას.

თანაფარდობა სასუნთქი ცენტრის ინსპირატორულ და ექსპირატორულ ნეირონებს შორის. ინსპირატორულ და ექსპირატორულ ნეირონებს შორის არსებობს რთული რეცეპტორული (შეუღლებული) დამოკიდებულება. ეს იმას ნიშნავს, რომ ინსპირატორული ნეირონების აგზნება აკავებს ექსპირატორულს,

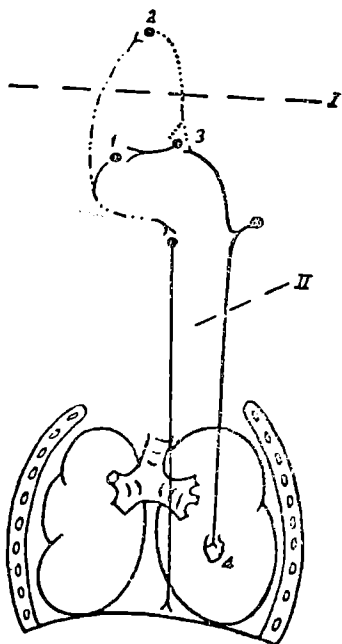
ექსპირატორული ნეირონების აგზნება კი აკავებს ინსპირატორულს. ეს მოვლენა ნაწილობრივ განპირობებულია სუნთქვის ცენტრის ნეირონებს შორის პირდაპირი კავშირების არსებობით, მაგრამ ძირითადად დამოკიდებულია რეფლექსურ გავლენებზე და პნევმოტაქსისის ცენტრის ფუნქციონირებაზე.

სუნთქვის ცენტრის ნეირონების ურთიერთმოქმედება დღეს შემდეგნაირად არის წარმოდგენილი.

სუნთქვის ცენტრზე ნახშირმჟავას უშუალო და რეფლექსური (ქემორეცეპტორების გზით) მოქმედების შედეგად წარმოებს ინსპირატორული ნეირონების აგზნება, რომელიც გადაეცემა სასუნთქი კუნთების მოტონეირონებს და იწვევს შესუნთქვას.

ამავე დროს ინსპირატორული ნეირონების აგზნება გადაეცემა ვაროლის ხილში მოთავსებულ პნევმოტაქსისის ცენტრს, იქიდან კი მისი ნეირონების მორჩებით აღწევს მოგრძო ტვინის სუნთქვის ცენტრის ექსპირატორულ ნეირონებს და იწვევს ამ ნეირონების აგზნებას, შესუნთქვის შეწყვეტას და ამოსუნთქვის სტიმულაციას. გარდა ამისა, ექსპირატორული ნეირონების აგზნება შესუნთქვის დროს ხორციელდება რეფლექსურადაც პერინგ-ბრაიერის რეფლექსის მეშვეობით. ცთომილი ნერვების გადაჭრის შემდეგ ფილტვების მექანორეცეპტორებიდან მომდინარე იმპულსების გადაცემა ისპობა და ექსპირატორული ნეირონების აგზნება შესაძლებელია მხოლოდ პნევმოტაქსისის ცენტრიდან მისული იმპულსებით. ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნები იმპულსაცია მნიშვნელოვნად მცირდება და მისი აგზნება რამდენადმე იგვიანებს, ამიტომ ცთომილი ნერვების გადაჭრის შემდეგ შესუნთქვა ხანგრძლივდება და იცვლება ამოსუნთქვით უფრო გვიან, ვიდრე ცთომილი ნერვების გადაჭრამდე. სუნთქვა ხდება იშვიათი და ღრმა.

სუნთქვის ანალოგიური ცვლილებები ვითარდება ცთომილი ნერვების მთლიანობის პირობებში, თუ ტვინის ღერო გადაჭრილია ვაროლის ხიდის ღონეზე. ამ დროს პნევმოტაქსისის ცენტრი გამოითიშება მოგრძო ტვინისაგან (სურ. 61 და 65). ასეთი გადაჭრის შემდეგ ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნები იმპულსების მოსვლა აგრეთვე მცირდება და სუნთქვა ხდება იშვიათი და ღრმა. ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნება ამ შემთხვევაში ხორციელდება მხოლოდ იმპულსებით, რომლებიც მასთან ცთომილი ნერვების მეშვეობით მიდიან. თუ ასეთ ცხოველს გადაუწყვეტავთ აგრეთვე ცთომილ

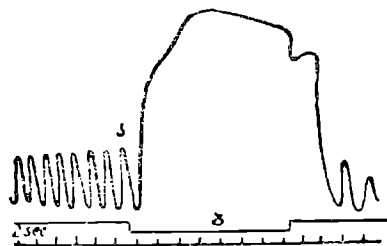


სურ. 65. სუნთქვის ცენტრის ნერვული კავშირების სქემა.

1—ინსპირატორული ცენტრი; 2—პნევმოტაქსის ცენტრი; 3—ექსპირატორული ცენტრი; 4—ფილტვის მექანორეცეპტორები. I და II ხაზებზე ცალ-ცალკეა აღკვეთილი სუნთქვის ცენტრის რიტმული მოქმედება შენარჩუნებულია ამ ორ ხაზზე ერთდროული გადაჭრისას სუნთქვა წყდება შესუნთქვის ფაზაში.

ნერვებს ან შევწყვეტთ მათი გაცივებით იმპულსების გატარებას ამ ნერვების (სურ. 66) მეშვეობით, მაშინ ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნება არ მოხდება და სუნთქვა გაჩერდება მაქსიმალური შესუნთქვის ფაზაში. თუ ცთომილი ნერვების გამტარებლობას აღვადგენთ გათბობით, ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნება კვლავ პერიოდულად ხდება და რიტმული სუნთქვა აღდგება (სურ. 66).

ამრიგად, სიცოცხლისათვის ესოდენ მნიშვნელოვანი სუნთქვის ფუნქცია



სურ. 66. ცთომილი ნერვების გამოიწვევს გაელენა სუნთქვაზე I და II ხაზების დონეზე (იხ. სურ. 65) ტენიის გადაჭრისას (სტელას მიხედვით). ა — სუნთქვის ჩანაწერი; ბ — ნერვის გაცივების აღნიშვნა.

შესაძლებელია ხორციელდებოდეს მხოლოდ მაშინ, თუ შესუნთქვა და ამოსუნთქვა რიტმულად მორიგეობს. ეს ფუნქცია რეგულირდება რთული ნერვული მექანიზმით. მისი შესწავლისას ყურადღებას იპყრობს ამ მექანიზმის მუშაობის მრავალმხრივი უზრუნველყოფა. ასე, მაგალითად, შესუნთქვის ცენტრის აგზნება ხორციელდება ნახშირმჟავას უშუალო და რეფლექსური გავლენით და აგრეთვე ქემორეცეპტორებზე ქანგბადის უკმარისობის გავლენით. ამოსუნთქვის ცენტრის აგზნება განპირობებულია ცთომილი ნერვების აფერენტული ბოჭკოების საშუალებით მოსული რეფლექსური იმპულ-

სებით და შესუნთქვის ცენტრის გავლენით, რაც ხორციელდება პნევმოტაქსის ცენტრის მეშვეობით.

სუნთქვის ცენტრის აგზნებადობა ცვალებადობს აგრეთვე სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების პრესორეცეპტორებში აღმოცენებული იმპულსების გავლენით. წნევის გაზრდა იზოლირებულ კარტიდულ სინუსში, რომელიც დაკავშირებულია ორგანიზმთან მხოლოდ ნერვული ბოჭკოებით, იწვევს სასუნთქ მოძრაობათა დაკნინებას. ორგანიზმში ამას ადგილი აქვს არტერიული წნევის აწევრს; არტერიული წნევის დაქვეითებისას პირიქით, სუნთქვა ხშირდება და ღრმავდება.

სუნთქვის ცენტრის აგზნებადობა იცვლება აგრეთვე კისრის სიმპათიკური ნერვით მოსული ნერვული იმპულსების გავლენის შედეგად. ამ ნერვის გალიზიანება იწვევს სუნთქვის ცენტრის აგზნებადობის მატებას, რაც აძლიერებს და ახშირებს სუნთქვას.

დაცვითი სასუნთქი რეგულაცია

სუნთქვაზე რეფლექსურად მოქმედებენ აგრეთვე სასუნთქი გზების ლორწოვანი გარსის გალიზიანებები. მათი გალიზიანების შედეგად წარმოქმნილი რეფლექსები დაცვითი ხასიათისაა, რადგან ისინი უზრუნველყოფენ სხვადასხვა გამაღიზიანებელი აგენტების მოცილებას ან ხელს უშლიან მათ ფილტვებში მოხვედრას. გამაღიზიანებელი ნივთიერებები, მაგალითად, ამონიაკის ორთქლი ააგზნებს სამწერა ნერვის მგრძნობიარე დაბოლოებებს და იწვევს სუნთქვის გაჩერებას ამოსუნთქვის ფაზაში. ამასთანავე ადგილი აქვს ბრონქების შევიწროებას. რომლებსაც ანერვიანებს ცთომილი ნერვი. აქედან გამომდინარეობს, რომ სამწერა ნერვის ბირთვის აგზნება გავლენას ახდენს არა მარტო სუნთქვის ცენტრზე არამედ ცთომილი ნერვის ბირთვზეც.

სასუნთქ გზებში დაგროვილი მტვერი და ლორწო, და იქ მოხვედრილი უცხო სხეულები, იწვევენ ხორხის ნერვის დაბოლოებათა გაღიზიანებას, რასაც შედეგად მოჰყვება კრუნჩხვითი ამოსუნთქვითი მოძრაობები. თითოეული ამოსუნთქვის დასაწყისში მზგერავი ნაპრალი დახურულია, მაგრამ როდესაც ამოსუნთქვის პროცესში ფილტვებსა და სასუნთქ გზებში იჭმნება გარკვეული წნევა, მზგერავი ნაპრალი მყისვე იხსნება და ჰაერი ბიძგებით დიდი სისწრაფით გამოიღვენება გარეთ. ასე აღმოცენდება *ხ ე ლ ა*, რომლის დროს ჰაერის ძლიერი ზიძგები ხელს უწყობენ სასუნთქი გზების გასუფთავებას. თუ ღიზიანდებიან ცხვირის ლორწოვანის რეცეპტორები, აღმოცენდება რეფლექსური *ც ხ ვ ი რ ი ს* და *ც ე მ ი ნ ე ბ ა*, რომლის დროსაც ჰაერი ძალით გამოიღვენება ცხვირიდან, რაც იწვევს *ც ხ ვ ი რ ი ს* სავალების გასუფთავებას.

სუნთქვის დაცვით რეფლექსებს—ცხვირის დაცემინებას და ხველას დიდი მნიშვნელობა აქვს, რადგან ისინი ხელს უწყობენ სასუნთქი გზებიდან და ცხვირის ღრუდან უცხო სხეულის გამოძევებას.

ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა სუნთქვის რეგულაციაში

სუნთქვის რეგულაციაში, გარდა მოგრძო ტვინის ცენტრებისა, მონაწილეობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებიც, მათ შორის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქიც. მაგრამ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილებას, სხვადასხვა, ერთმანეთისაგან არსებითად განსხვავებული როლი ეკუთვნის სუნთქვის რეგულაციაში. მოგრძო ტვინის ცენტრები აბსოლუტურად აუცილებელია სუნთქვითი მოძრაობების განხორციელებისათვის. მისი დაზიანების შემთხვევაში სუნთქვა წყდება. ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემო სართულებში მოთავსებული განყოფილებების გადაჭრისას კი — სუნთქვა შენარჩუნებულია.

თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებს ეკუთვნის განსაკუთრებული როლი, რადგან მათი მეშვეობით ხორციელდება სუნთქვის ნატიფი შეგუება ორგანიზმის მოთხოვნილებასადმი გარემო პირობების განუწყვეტელი ცვლილებებისა და ორგანიზმის ცხოველყოფელობასთან დაკავშირებით.

მ. ვ. სერგიევსკის აზრით, თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონები უფრო მგრძნობიარენი არიან ნახშირმჟავას სიჭარბისადმი, ვიდრე მოგრძო ტვინის ნეირონები; ამიტომ ჰემისფეროების ქერქმა შეიძლება მონაწილეობა მიიღოს ნორმალური სუნთქვის რეგულაციაში — სუნთქვის ცენტრთან იმპულსების გაგზავნით.

გარეგანი სუნთქვის პროცესებზე დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოქმედების უნარი საყოველთაოდ ცნობილი ფაქტია: შესაძლებელია ნებისმიერად სუნთქვის რიტმისა და სიღრმის შეცვლა და მისი შეჩერება 30—60 წამით და უფრო მეტით.

ექსპერიმენტულად დიდი ჰემისფეროების გავლენა სუნთქვაზე დამტკიცებულია სუნთქვის პირობითი რეფლექსების გამომუშავებით. პირველად ასეთი რეფლექსები, რომლებიც ცვლიან გარეგანი სუნთქვისა და გაზთა ცვლის ფუნქციას, მ. ვ. ბეხტერევი და ვ. პ. პროტოპოპოვი აღმოაჩინეს. გ. პ. კონრადიმ გამოიმუშავა პირობითი რეფლექსი სუნთქვაზე — იგი მრავალგზის ასუნთქებდა აღამიანს ან ცხოველს ჰაერს, რომელიც გარკვეული პროცენტით შეიცავდა

ნახშირორჟანგს. ამ ზემოქმედებას წინ უსწრებდა ინდიფერენტული სიგნალი — მეტრონომის ბგერა. სიგნალისა და CO₂ ზემოქმედების შედეგად ვითარდებოდა პირობითი რეფლექსი ამ სიგნალზე. მარტო სიგნალის გამოყენებისას იწყებოდა ფილტვის ვენტილაციის გადიდება, როგორც ისეთი ჰაერით სუნთქვისას, რომელიც ჭარბი რაოდენობით შეიცავდა ნახშირორჟანგს.

დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის გავლენა იმითაც მტკიცდება, რომ თუ ჰიპნოზური ძილის დროს ადამიანს შთავაგონებთ, რომ თითქოს იგი ასრულებდეს მძიმე ფიზიკურ მუშაობას, მას უძლიერდება სუნთქვა და გაზთა ცვლა. მიუხედავად იმისა, რომ ადამიანი რჩება სრული ფიზიკური მოსვენების მდგომარეობაში.

სუნთქვის პირობითი რეფლექსური ცვლილებების შესაძლებლობა აგენისის სპორტსმენების სუნთქვის ცვლილებების ფაქტს სტარტის წინ, ე. ი. სუნთქვის გაღრმავებას და გახშირებას შეჯიბრების წინ. სუნთქვის ამ სტარტისწინა ცვლილებებს შეგუებითი მნიშვნელობა აქვთ. ისინი ხელს უწყობენ ორგანიზმის მომზადებას იმ ვარჯიშის შესასრულებლად, რომელიც მოითხოვს ენერგიის დიდ ხარჯვასა და ჟანგვითი პროცესების გაძლიერებას. სუნთქვის პირობით-რეფლექსური გაღრმავება და გახშირება იწვევს ფილტვის ვენტილაციის გადიდებას, აგრეთვე გულის მოქმედების გაძლიერებას, აჩქარებას და ამით გამოწვეული წუთის მოცულობის გადიდებას. ეს თავის მხრივ უზრუნველყოფს მომუშავე კუნთებთან ჟანგბადის აუცილებელი დამატებითი რაოდენობის მოწოდებას და ნახშირორჟანგის გამოტანას, მანამდე სანამ სისხლში დაგროვდებოდეს ნახშირორჟანგი და ცვლის სხვა პროდუქტები (რძის მჟავა და სხვა). სუნთქვის მარეგულირებელი პირობითი რეფლექსების გამომუშავება ზდება გარკვეული კუნთოვანი მუშაობისადმი წვრთნის დროს. ნავარჯიშებ ადამიანს სუნთქვის რეგულაციის პირობითრეფლექსური მექანიზმი მეტად სრულყოფილი აქვს.

განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის მარეგულირებელ გავლენას ადამიანის სუნთქვაზე მეტყველებისა და სიმღერის დროს.

სუნთქვისა და ორბანიზმის ჟანგბადით მომარაგების თავისებურებანი სხვადასხვა პირობებში

სუნთქვა კუნთური მუშაობის დროს

რამდენადაც სუნთქვა სისხლის მიმოქცევასთან ერთად ორგანიზმს უზრუნველყოფს ჟანგბადით მისი მოთხოვნილების შესაბამისად და ათავისუფლებს მას წარმოქმნილი ნახშირმჟავასაგან, გასაგებია, რომ სუნთქვის ინტენსივობა მჭიდროდ არის დაკავშირებული ჟანგვითი პროცესების ინტენსივობასთან: სასუნთქ მოძრაობათა სიღრმე და სიხშირე მცირდება მოსვენებისას და მატულობს მუშაობის დროს, ამასთან უფრო მეტად, რაც უფრო მეტ დაძაბულ მუშაობას აწარმოებს ორგანიზმი. მაგალითად, დაძაბული კუნთური მუშაობის დროს ფილტვის ვენტილაცია იზრდება 50 და 100 ლიტრამდე წუთში (ნავარჯიშებ ადამიანში).

სუნთქვის გახშირებასთან ერთად მუშაობის დროს იწყება გულის მოქმედების გაძლიერება, რაც იწვევს გულის წუთმოცულობის გადიდებას. ფილტვების ვენტილაცია და გულის წუთმოცულობა იზრდება შესრულებული მუშაობისა და ჟანგვა-აღდგენითი პროცესების გაძლიერების შესაბამისად.

ადამიანი მოსვენების დროს მოიხმარს 250—350 მლ ჟანგბადს წუთში. კუნთური მუშაობის დროს კი 4500—5000 მლ. ასეთი დიდი რაოდენობით ჟანგბადის ტრანსპორტირება შესაძლებელია იმიტომ, რომ მუშაობის დროს სისტოლური მოცულობა შეიძლება გაიზარდოს სამჯერ (70-დან — 200 მლ-მდე), გულის მუშაობის რიტმი კი 2 და სამჯერაც კი (70-დან — 150 და 200 შეკუმშვამდე წუთში). გამოთვლილია, რომ ჟანგბადის მოხმარების გაზრდისას წუთში 100 მლ-ით, სისხლის წუთის მოცულობა იზრდება 800—1000 მლ-ით. მუშაობისას ჟანგბადის ტრანსპორტს ხელს უწყობს აგრეთვე სისხლის დეპოებიდან ერთროცითების გადმოსროლა და სისხლის გაღარიბება წყლით ოფლიანობის შედეგად, რასაც მოჰყვება სისხლის ერთგვარი გასქელება და ჰემოგლობინის კონცენტრაციის მომატება და შესაბამისად სისხლის ჟანგბადის ტევადობის მომატებაც. მუშაობისას მნიშვნელოვნად მატულობს ჟანგბადის უტილიზაციის კოეფიციენტი. ყოველი ერთი ლიტრი სისხლიდან, რომელიც სისხლის მიმოქცევის დიდ წრეში გაივლის მოსვენებისას, ორგანიზმის უჯრედები გამოიყენებენ ჟანგბადის 60—80 მლ, მუშაობის დროს კი ჟანგბადის უტილიზაცია აღწევს 120 მლ (1 ლ სისხლის ტევადობა შეადგენს 200 მლ O_2 -ს). კუნთური მუშაობის დროს ქსოვილებში ჟანგბადის გადასვლის მატება დამოკიდებულია მომუშავე კუნთებში ჟანგბადის ძაბვის შემცირებაზე, ნახშირმჟავა გაზის ძაბვის, H^+ -იონების კონცენტრაციის მატებაზე, რაც ხელს უწყობს ოქსიჰემოგლობინის დისოციაციას. უტილიზაციის ზრდა განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია ნავარჯიშებ ადამიანებში. მუშაობის დროს, ნავარჯიშებ და არანავარჯიშებთა ჟანგბადის უტილიზაციაში განსხვავებას კროგი ხსნის იმით, რომ ნავარჯიშებ ადამიანებში მუშაობის დროს კაპილარების უფრო მეტი რაოდენობა ფართოდება, ვიდრე არანავარჯიშეებში.

ინტენსიური მუშაობის დროს ფილტვის ვენტილაციისა და სისხლის წუთმოცულობის გაზრდის ერთ-ერთი მიზეზი არის ქსოვილებში რძის მჟავას დაგროვება და მისი გადასვლა სისხლში. რძის მჟავას შემცველობამ შეიძლება მიაღწიოს 50—100 და 200 მგ%-საც კი ნაცვლად 5—22 მგ%-სა, რასაც ადგილი აქვს კუნთების მოსვენების დროს. რძის მჟავა გამოაქვებს ნახშირმჟავას მისი ნაერთებიდან ნატრიუმისა და კალიუმის იონებთან, რაც იწვევს ნახშირორჟანგის ძაბვის გაზრდას სისხლში და სუნთქვის ცენტრის უშუალო და რეფლექსურ აგზნებას.

კუნთური მუშაობის დროს რძის მჟავა იმიტომ გროვდება, რომ ინტენსიურად მომუშავე უჯრედებში ჟანგბადის უკმარისობა ვითარდება, რის გამოც რძის მჟავას ნაწილი ვერ იჟანგება ცვლის საბოლოო პროდუქტებამდე — ნახშირორჟანგამდე და წყლამდე. ა. ჰილმა ასეთ მდგომარეობას ჟ ა ნ გ ბ ა დ ის დ ა ვ ა ლ ი ა ნ ე ბ ა უწოდა. იგი ვითარდება ძლიერ ინტენსიური კუნთური მუშაობის დროს, მაგალითად, სპორტსმენებში მეტად ძნელი შეჯიბრებების დროს.

კუნთების მუშაობის დროს წარმოქმნილი რძის მჟავას დაჟანგვა და მისგან გლუკოზის რესინთეზი ხდება უკვე მუშაობის დამთავრების შემდეგ — აღდგენით პერიოდში, როცა ინტენსიური სუნთქვა შენარჩუნებულია, რაც საკმა-

რისია ორგანიზმში დაგროვილი ზედმეტი რძის მჟავას სალიკვიდაციოდ. მაგრამ რძის მჟავას დაგროვება არ არის ერთადერთი მიზეზი სუნთქვის და სისხლის მიმოქცევის გაძლიერებისა კუნთური მუშაობის დროს. როგორც მ. ე. მარშაკის გამოკვლევებით არის დამტკიცებული, კუნთური მუშაობა იწვევს სუნთქვის გაძლიერებას მაშინაც, თუ ერგომეტრულ ველოსიპედზე მომუშავე ადამიანს კიდურებზე გადაჭერილი აქვს ლახტები, რაც ხელს უშლის რძის მჟავას და სხვა დაშლის პროდუქტების კუნთებიდან სისხლში გადასვლას. სუნთქვის გაძლიერება ამ დროს რეფლექსური გზით ხდება. სუნთქვისა და სისხლის მიმოქცევის გაძლიერების სიგნალს წარმოადგენს მომუშავე კუნთების პროპრიო-რეცეპტორების გაღიზიანება. ეს რეფლექსური კომპონენტი მონაწილეობს სუნთქვის ყოველ გაძლიერებაში კუნთოვანი მუშაობის დროს.

ხშირად გამეორებული ერთი და იმავე კუნთური მუშაობის დროს კუნთის პროპრიო-რეცეპტორების გაღიზიანების შედეგად აღმოცენებული სუნთქვის უპრობორეფლექსური ცვლილებების გარდა აღინიშნება აგრეთვე, სუნთქვის პირობითრეფლექსური გაძლიერება და გახშირება. სუნთქვის ეს შეგუებითი ცვლილებები აღმოცენდებიან იმ სიგნალების საპასუხოდ, რომლებიც წინ უსწრებენ ჩვეულ მუშაობას. ეს სიგნალები იწვევენ მათი მომდევნო მუშაობის შესრულების გამაღვილებელ ძვრებს, ე. ი. რეაქციათა კომპლექსს, რომლებიც აძლიერებენ ქსოვილების მომარაგებას ჟანგბადით და აფერხებენ რძის მჟავას დაგროვებას.

ამრიგად, ვენტილაციის გაძლიერება კუნთური მუშაობის დროს განპირობებულია ერთი მხრივ ორგანიზმში მიმდინარე ქიმიური ცვლილებებით—ნახშირორჟანგისა და ცვლის არასრული დაჟანგვის პროდუქტების დაგროვებით, მეორე მხრივ რეფლექსური გავლენებით.

სუნთქვა დაბალი ატმოსფერული წნევის პირობებში

დაბალი ატმოსფერული წნევის დროს სუნთქვის პრობლემას დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს დიდ სიმაღლეებზე ფრენისა და მაღლა მთაზე ასვლისას. 4000—6000 მ სიმაღლეზე შეიძლება ადგილი ექნეს ე. წ. მთის ან სიმაღლის დაავადების სიმპტომებს, რაც მძიმე ჰიპოქსიის დამახასიათებელია. მაგრამ თუ ადამიანი სპეციალურ ბალონთან შეერთებულ სახეზე წამოცმული ნიღბის მეშვეობით ჟანგბადის მაღალი შემცველობის გაზის ნარევით ისუნთქებს, მაშინ სიმაღლის დაავადება აცილებული იქნება 11000—12000 მ სიმაღლეზეც, სადაც ჟანგბადის დაუმატებლად იგი ყოფნას ვერ შესძლებდა.

ჟანგბადის ნაკლებობის გარდა დიდ სიმაღლეზე ადამიანი განიცდის აგრეთვე სისხლსა და ქსოვილებში ნახშირმჟავას ნაკლებობას, ე. ი. ჰიპოკაპნიას. ეს უკანასკნელი წარმოიქმნება იმიტომ, რომ სისხლში ჟანგბადის ნაკლებობა აღიზიანებს რა კაროტიდული სინუსის ქემორეცეპტორებს, სუნთქვის გახშირებას იწვევს, რასაც ალვეოლური ჰაერიდან და შესაბამისად სისხლიდანაც, ნახშირმჟავას გამორეცხვამდე მივყავართ. ნახშირმჟავას ნაკლებობა დაბლა სწევს სუნთქვის ცენტრის ტონუსს, ამის გამო სუნთქვა არ ძლიერდება ისე, როგორც ეს საჭიროა ჟანგბადით ორგანიზმის დასაკმაყოფილებლად. შესუნთქულ ჰაერში CO_2 გარკვეული რაოდენობის (3%) დამატება მთის ავადმყოფობის დროს ორგანიზმის შესამჩნევ გაუმჯობესებას იწვევს.

მაღალ მოვებზე ასვლებთან, დიდ სიმაღლეებზე ფრენასთან და პარაშუტით ხტომასთან დაკავშირებით დიდ პრაქტიკულ ინტერესს წარმოდგენს წვრთნის მეშვეობით ადამიანის დაბალი ატმოსფერული წნევის მიმართ გამძლეობის ამღლების შესაძლებლობა, მაგალითად, მფრინავის „ინდივიდუალური ჰერის“ გაზრდა. მფრინავებისა და პარაშუტისტების დიდ სიმაღლეებზე ყოფნის მისაზრევად, წვრთნა წარმოებს სპეციალურ ჰერმეტიკულ ბაროკამერებში; მათში ჰაერის ამომქაჩველი ტუმბოების საშუალებით შეიძლება შეიქმნას წნევა, რომელიც სხვადასხვა სიმაღლეზე გვხვდება. ასეთი წვრთნის შედეგად დაბალი ატმოსფერული წნევისადმი გამძლეობა მატულობს და დაკვირვების ქვეშ მყოფი ინარჩუნებს შედარებით ნორმალური შრომის უნარს ვერცხლისწყლის სვეტის 316 მმ წნევის დროსაც კი, ე. ი., რაც 7000 მ სიმაღლეს შეესაბამება. მაშინ, როცა არანავარჯიშები ადამიანი მოთავსებული კამერაში ვერცხლისწყლის სვეტის 355 მმ წნევის ქვეშ (ასეთი წნევა 6000 მ სიმაღლეზეა), მოკლე ხანში იწყებს ხშირ და ზერელე სუნთქვას, ცუდი თვითგრძნობა აქვს და ზოგჯერ ცნობიერებაც ეკარგება.

ჩატარებულია ანალოგიური დაკვირვებები პამირის, იალბუზისა და სხვა მაღალმთიანი ექსპედიციის მონაწილეებზე. დიდ სიმაღლეებზე ყოფნისას, მაგალითად, მაღალმთიან ადგილებში ცხოვრებისას, ადგილი აქვს აკლიმატიზაციას ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევისადმი. იგი განპირობებულია მთელი რიგი ფაქტორებით.

წვრთნა, ანუ სხვანაირად რომ ვთქვათ, ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევისადმი აკლიმატიზაცია შეიძლება მიღწეული იქნეს: 1) სისხლში ერითროციტების რიცხვისა და შესაბამისად მისი ჟანგბადის ტევადობის მომატებით; 2) ფილტვების ვენტილაციის გაძლიერებით; 3) ქსოვილების, კერძოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის ჟანგბადით მომარაგების უკმარისობისადმი მგრძნობელობის დაქვეითებით.

ერითროციტების რიცხვის მომატება ხდება გაძლიერებული სისხლწარმოქმნის შედეგად, აგრეთვე სისხლის დებოებიდან სისხლის საერთო ცირკულაციაში გადმოსვლით. სისხლწარმოქმნის გაძლიერების დამამტკიცებელია სისხლში ერითროციტების ახალგაზრდა ფორმების, ე. წ. რეტოციტების მომატება და ძვლის წითელი ტვინის მასის მომატება.

15 000 მ სიმაღლეზე ჰაერის წნევა უდრის ვერცხლისწყლის სვეტის 30 მმ. ამ პირობებში სპეციალური ხელსაწყოებიდან სუფთა ჟანგბადის სუნთქვის დროსაც კი ალვეოლურ ჰაერში ჟანგბადის წნევა ნორმაზე მნიშვნელოვნად დაბალია და ვერ უზრუნველყოფს სისხლში ჟანგბადის საკმარისი რაოდენობით გადატანას. ამის გამო სტრატოსფერული გაფრენებისას და მით უმეტეს კოსმიური ფრენისას, აუცილებელია ჰერმეტიკული კაბინები ან ინდივიდუალური ჰერმეტიკული სკაფანდრები, რომელთა შიგნითაც დაცულია საჭირო წნევის დონე.

ჰიპოქსია

ქსოვილების ჟანგბადით არასაკმარის მომარაგებას ჰიპოქსია ეწოდება. არჩევენ ჰიპოქსიის ოთხ სახეს: ჰიპოქსემიურ, ანემიურ, შეგუბებით და ჰისტოტოქსიურ ჰიპოქსიას.

ჰიპოქსემიური ჰიპოქსია განპირობებულია ალვეოლური ჰაერიდან სისხლში ჟანგბადის არასაკმარის გადასვლით. ასეთი მდგომარეობა შეიძლება განვითარდეს: 1) შესუნთ-

ქელ ჰერში ჟანგბადის დაბალი პარციალური წნევისას (დიდ სიმაღლეებზე ყოფნისას, ან ზე-
ლოენურ გაზთა ნარევიტ სუნთქვისას, ან დახშულ სივრცეში ყოფნისას); 2) ფილტვების არა-
საკმარისი ვენტილაციის გამო, მაგალითად, სასუნთქი გზების გაუვალბობის, სასუნთქი კუნთე-
ბის სისუსტის, სუნთქვის ცენტრის ნაკლოვანების (მოწამელისას), პნევმოთორაქსის და ა. შ.
(CO₂ შემცველობა არტერიულ სისხლში ამ სახის ჰიპოქსიის დროს იმატებს); 3) ჟანგბადით-
სისხლის არასაკმარისი გაჯერებისას ალვეოლურ მემბრანაში გაზთა დიფუზიის გაუარესების.
ბრონქიოლების სპაზმის, ალვეოლების სითხით გავსებისას, შეშუპების ან ფილტვის ანთები-
სას, წყალში დახარბობისას (CO₂ შემცველობა არტერიულ სისხლში ამ დროსაც მომატებულა);
4) გულისა და მსხვილი სისხლის ძარღვების მანკისას, ე. წ. ვენურ-არტერიული შუნტის დროს.
როდესაც ვენური სისხლის ნაწილი, ფილტვების გარეშე, გადადის დადი წრის არტერიებში,
რაც აწერებს სისხლის არტერიალიზაციას.

ანემიური ჰიპოქსია განიბრბებულა სისხლის ჟანგბადის შეკავშირების უნარის.
ე. ი. სისხლის ჟანგბადის ტევადობის დაქვეითებით. მას ადგილი აქვს სისხლში ჰემოგლობინის
შემცველობის დაქვეითებისას (ანემიების დროს); ჰემოგლობინის შემბისას სხვა ნივთიერებებ-
თან (მაგალითად, მხუთავი გაზით მოწამელისას), მეტჰემოგლობინის წარმოქმნისას (ნიტრი-
ტებით, ფეროცინიდებით, აცეტანლიდით და სხვ. მოწამელისას).

შეგუბებითი ჰიპოქსია ვითარდება კაპილარებში სისხლის ნაკადის შენეღე-
ბისას, სისხლის მიმოქცევის ზოგადი უქმარისობის დროს (გულისა და სისხლძარღვების დაავა-
ლებებისას).

ჰისტოტოქიკური ჰიპოქსია გამოწვეულია თვით ქსოვილების ჟანგბადის
არასაკმარისი უზრუნველყოფით (ქსოვილების დამჟანგველი ფერმენტების ინაქტივაციის შემ-
თხვევაში, მაგალითად, ციანიდებით მათი მოწამელისას).

ჰიპოქსიის დროს, რომელიც გამოწვეულია პირველი ორი მიზეზით, ჟანგბადის შემცვე-
ლობა სისხლში შემცირებულია, ე. ი. სისხლი საკმარისად არ მარავდება ჟანგბადით, ადგილი
აქვს — ჰიპოქსემიას. სხვა მიზეზებით გამოწვეული ჰიპოქსიის დროს ჰიპოქსემიას ადგილი არა
აქვს — სისხლი შეიძლება საკმარად იყოს გაჯერებული ჟანგბადით, მაგრამ ქსოვილები განიც-
დიდნენ ჟანგბადის უქმარისობას.

ჰიპოქსიის დროს ორგანიზმში ხდება სუნთქვისა და სისხლის მიმოქცევის მთელი რიგი
ცვლილებები, რომელთაც შეგუებითი მნიშვნელობა აქვთ. ასე, მაგალითად, სისხლში ჟანგბა-
დის შემცირებისას ხდება სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების ქემორეცეპტორების
აგზნება და ამის შედეგად ფილტვების ვენტილაციის გაზრდა, გულის მოქმედების გაზრდება
და გაძლიერება, და მასასადაშე, წუთის მოცულობის მომატება, მოციკულირე სისხლის რაო-
დენობის გაზრდა, ელენთისა და სხვა დებუებიდან სისხლის ვადასკლის გამო, კაპილარების გახსნა.
ყველა ამ მოვლენას ხელს უწყობს აგრეთვე ის გარემოება, რომ ჰიპოქსიის დროს ქსოვილებში
გროვდება ნივთიერებათა ცვლის არასრული დაჟანგვის პროდუქტები, რომლებიც სუნთქვისა
და სისხლის მიმოქცევის ნერვულ ცენტრებს ააგზნებენ.

თუ ჰიპოქსიის გამოწვევი მიზეზი მოქმედებს ძალიან დიდხანს (მაგალითად, დიდ სი-
მაღლეებზე ხანგრძლივად ყოფნისას, აგრეთვე გულის მოქმედების ზოგიერთი მოშლისას), ხდე-
ბა სისხლში ჰემოგლობინისა და ერითროციტების რაოდენობის შეგუებითი მომატება.

ანის გამო უმჯობესდება ქსოვილების მომარაგება ჟანგბადით და ჰიპოქსიის თავიდან
აცილება. თუ სუნთქვის, სისხლის მიმოქცევისა და სისხლის შედგენილობის შეგუებითი ცლი-
ლებები საკმარისი არაა ჰიპოქსიის თავიდან ასაცილებლად, მაშინ ჰიპოქსიის მძიმე გამოვ-
ლინება ვითარდება, რაც ხასიათდება პირველ რიგში ჟანგბადის ნაკლებობისადმი განსაკუთრე-
ბით მგობრობიარე სისტემის, ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციების მოშლის სიმპ-
ტომებით. მძიმე ჰიპოქსიისას ისეთი მდგომარეობაა, რომელიც სიმთვრალეს მოგვაგონებს, იწ-
ყება ჰალუცინაციები, შემდეგ კრუნჩხვები, თვალეებში დაბნელება, დაღვრემილობა და შემდეგ
გონების საესებით დაკარგვა. მოვლენათა ამ კომპლექსთან ერთად აღინიშნება სუნთქვისა და
სისხლის მიმოქცევის მოშლა, რაც დამოკიდებულია ამ ფუნქციათა მარეგულირებელი ცენტ-
რების მოშლაზე; ამის გამო ვითარდება ზერელე სუნთქვა, სისხლძარღვთა სისტემაში შეგუ-
ებებითი მოვლენები, რაც გამოიხატება კიღურების სიღურჩით (ციანოზით), სუსტი პულ-
სით, სისხლის წწების დაცემით. სუნთქვისა და სისხლის მიმოქცევის ფუნქციათა მოშლა
თავის მხრეე კიდევ უფრო მეტად აუარესებს ნერვული ცენტრების მდგომარეობას, რაც ჰიპო-
ქსიის მძიმე ფორმების დროს სწრაფ სიკვდილს იწვევს.

ჰიპოქსიების ჩამოთვლილი ფორმებიდან ჟანმრთელ ადამიანებში გვხვდება მხოლოდ

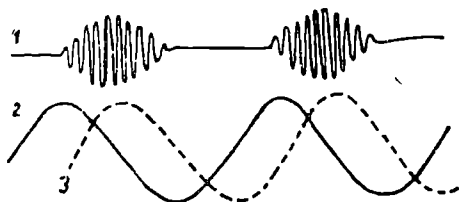
ჰიპოქსემიური ჰიპოქსია, რომელიც ვითარდება დაბალი ატმოსფერული წნევის პირობებში და მიეკუთვნება ფიზიოლოგიკური განსაზღვრულ მოვლენებს. ჰიპოქსიის დანარჩენი სახეები პათოლოგიურ მოვლენებს განეკუთვნებიან და მათ პათოფიზიოლოგიები და კლინიკისტები შეისწავლიან.

პერიოდული სუნთქვა

სუნთქვის ცენტრის ქანგბადით არასაკმარისი მომარაგებისას ზოგჯერ ჩნდება ეგრეთწოდებული პერიოდული ანუ ჩეინ-სტოქსის სუნთქვა. სუნთქვის ამ ტიპის დროს სასუნთქო მოძრაობების ჯგუფი იცვლება პაუზებით. ამ უკანასკნელთა ხანგრძლივობა 5-დან 20 წამამდე და მეტიც. პაუზის შემდეგ ჯერ აღვილი აქვს სუსტ მოძრაობას, ხოლო შემდგომ სასუნთქო მოძრაობები სწრაფად იზრდება. მიღწევს თუ არა მაქსიმუმს, ისინი თანდათანობით, მაგრამ საკმაო სისწრაფით სუსტდებიან და სრულიად ქრებიან; ჩნდება ახალი პაუზა, რის შემდეგაც მთელი ციკლი მეორდება (სურ. 67). სუნთქვის ციკლის ანუ პერიოდის ხანგრძლივობა დაახლოებით 30—60 წამს უდრის.

პერიოდული სუნთქვა დაკავშირებულია სუნთქვის ცენტრის აგზნებადობის დაქვეითებასთან, რაც გამოწვეულია ქანგბადის არასაკმაო მიწოდებით და სისხლის მიმოქცევის მოშლით. ამის დამამტკიცებელია ის, რომ სუფთა ქანგბადის შესუნთქვა არაიშვიათად აღადგენს სუნთქვის ნორმალურ რიტმს.

სუნთქვის ცენტრის აგზნებადობის დაქვეითების დროს, მის ასაგზნებლად საჭიროა უჩრდებში ნორმაზე მეტი ნახშირმჟავასა და სხვა მჟავების დაგროვება. ეს ხდება პერიოდული პაუზების დროს და განაპირობებს მზარდი სუნთქვითი მოძრაობების აღმოცენებას. ამის შედეგად ხდება ნახშირორჟანგის გაძლიერებული გამოყოფა, რადგანაც ნახშირმჟავას და სხვა მჟავების შემცველობა ამ მდგომარეობის დროს სუნთქვის ცენტრში ეცემა იმ დონეზე ქვევით, რომელიც აუცილებელია ცენტრის ასაგზნებლად. ამიტომ სუნთქვა სუსტდება და წყდება იქამდე, ვიდრე ნახშირმჟავა არ დაგროვდება მნიშვნელოვანი რაოდენობით (სურ. 67).



სურ. 67. პერიოდული სუნთქვა (ჩეინ-სტოქსის).

1 — გულ-მკერდის სუნთქვითი მოძრაობების ჩანაწერი; 2 — ნახშირმჟავას ძაბვა სისხლში; 3 — ნახშირმჟავას ძაბვა სუნთქვის ცენტრის უჩრდებში.

სუნთქვა მაღალი ატმოსფერული წნევის პირობებში

კესონებში და წყალსაყვინთ მუშაობათა შესრულების დროს ადამიანს უხდება მაღალი ატმოსფერული წნევის პირობებში ყოფნა. სიღრმეზე ყოფნისას, სადაც წნევამ შეიძლება მიაღწიოს 10 ატმოსფერომდე, სისხლსა და ქსოვილთა სითხეში იხსნება გაზების მეტად დიდი რაოდენობა.

თანდათანობითი დეკომპრესიის დროს, მაგალითად, მკვინთავის ზღვის სიღრმიდან, ნელ-ნელა ამოსვლისას წნევის დაქვეითების შესაბამისად გაზები გამოიყოფა ამოსუნთქულ ჰაერთან ერთად და ამიტომ ორგანიზმს საშიშროება არ მოელს. ძლიერ სწრაფი დეკომპრესიის დროს, მაგალითად, მკვინთავის სწრაფი ამოსვლისას, გაზები ვერ ასწრებენ ორგანიზმიდან გამოყოფას, რადგან გაზების ხსნადობა სისხლში მაღალი ატმოსფერული წნევიდან ნორმალურ წნევაში გადასვლისას მცირდება, ამიტომ სისხლძარღვთა სანათურებში ჩნდებიან გაზების ბუშტუკები, ამ უკანასკნელთ შეუძლიათ გამოიწვიონ სისხლძარღვთა ემბოლია, ე. ი. მათი დაბლოკვა გაზის ბუშტუკებით. ნახშირმჟავა და ქანგბადი, რომლებიც სისხლში ქიმიურად არიან შებმულნი, გაცილებით ნაკლებ საშიშროებას წარმოადგენენ, ვიდრე აზოტი, რომელიც კარგად იხსნება ცხიმებსა და ლიპოიდებში და დიდი რაოდენობით გროვდება ამ ნივთიერებით მდიდარ ნერვულ ღეროებსა და ტვინში. მდგომარეობას, რომელიც ვითარდება სწრაფი დეკომპრესიის დროს და რომელსაც ზოგჯერ კესონის დაავადებას უწოდებენ, თან სდევს ტკივილები სახსრებში და მოვლენები ტვინის მხრივ: თავბრუსხვევა, პირღებინება, ცნობიერების

დაკარგვა. მის სამკურნალოდ საჭიროა, რომ ავადმყოფი ისევ სწრაფად მოთავსდეს მაღალი წნევის ქვეშ, რათა კვლავ გაიხსნას გამოყოფილი გაზის ბუშტუკები.

ამჟამად მყვინთავებს დიდ სიღრმეზე ჩასვლისას ასუნთქებინებენ გაზთა ხელოვნურ ნარევს, რომელშიც აზოტი შეცვლილია პელიუმით, ეს უკანასკნელი თითქმის სრულიად არ იხსნება წყალსა და სისხლში. რადგანაც დიდი წნევის ქვეშ მყოფი ჟანგბადი ძლიერ ტოქსიკურია, ამიტომ ჟანგბადს უმატებენ პელიუმის ისეთ რაოდენობას, რომ ასეთი კონცენტრაციის პირობებში ჟანგბადის პარციალური წნევა მყვინთავის სიღრმეში ყოფნისას, ე. ი. მაღალი წნევისას. იყოს ისეთი, როგორიც არის ხოლმე ჩვეულებრივ პირობებში. გარდა ამისა, მყვინთავის ამოყვანისას ზღვის სიღრმიდან ზედაპირზე ან კესონიდან გამოსვლისას, ე. ი. მაღალი წნევიდან ნორმალურში გადასვლისას დადგენილია დეკომპრესიის სიჩქარის ზღვარი. ამ გზით იქმნება პირობები, როცა შესაძლებელია 100 მ უფრო შეტ სიღრმეზე ჩასვლა, რაც აღრინდელი ტექნიკის პირობებში შეუძლებელი იყო.

ხელოვნური სუნთქვა

სუნთქვის ცენტრის დაზიანებისას, როდესაც იგი აღარ მოქმედებს და დამოუკიდებელი სუნთქვა წყდება, იყენებენ ე. წ. ხელოვნურ სუნთქვას, რომელიც გარკვეული მასშტაბით უზრუნველყოფს გაზთა ცვლას.

არსებობს ხელოვნური სუნთქვის სამი ხერხი: 1) ჰაერის რიტმული ჩატუმბვა ფილტვებში სასუნთქი გზების გავლით; 2) გულმკერდის ღრუს ხელოვნური რიტმული გაფართოება ან ზედაწოლა, ბუნებრივი სასუნთქი მოძრაობების მსგავსად; 3) სასუნთქი მუსკულატურის რიტმული ელექტრული სტიმულაცია.

პირველი ხერხი ყველაზე მეტად გავრცელებულია. მისი გამოყენებისას ჰაერი რიტმულად იტუმბება ფილტვებში სპეციალური საბერვლით ან ტუმბოთი, რომელიც ხელით ან მორტორის საშუალებით მოყავთ მოქმედებაში. ამოსუნთქვა ჩვეულებრივ ხდება პასიურად. არსებობს აპარატები, რომელთა მეშვეობით შეიძლება არა მარტო აქტიური ჩატუმბვა, არამედ ფილტვებიდან ჰაერის ამოწოვა. სასწრაფო შემთხვევებში გამოყენებული ყველაზე მარტივი წესი, როცა ხელთ არა გვაქვს სპეციალური აპარატურა, არის სუნთქვა პირიდან პირში. პირველი დახმარების აღმოჩენილი დაზარალებულს ჩაუბერაფს თავის ამოსუნთქულ ჰაერს პირში. ჟანგბადის შემცველობა ამოსუნთქულ ჰაერში (16—17%) სავესებით საკმარისია ნორმალურ გაზთა ცვლის უზრუნველსაყოფად, ამოსუნთქული ჰაერის ნახშირორჟანგის მაღალი პროცენტი კი (3—4%) ხელს უწყობს დაზარალებულის სუნთქვის ცენტრის სტიმულაციას.

ხელოვნური სუნთქვის მეორე წესი — გულმკერდის ღრუს ხელოვნური გაფართოება და შევიწროება — გამოიყენება სხვადასხვა მოდიფიკაციებში. ყველაზე მარტივია — გულმკერდზე ძლიერი ხელოვნური ზედაწოლა ხელებით სუნთქვის ბუნებრივი რიტმით. როგორც კი წყვეტენ ზედაწოლას, წარმოებს გულმკერდის ღრუს პასიური გაფართოება და ჰაერი შედის ფილტვებში. ხანგრძლივი ხელოვნური სუნთქვისთვის იყენებენ სპეციალურ აპარატს, რომელსაც „რკინის ფილტვები“ ეწოდება. იგი სარკოფაგის ტიპის ლითონის კამერაა, რომელშიც ათავსებენ დაზარალებულს. კამერის წინა კედელში არის ხვრელი თავისა და კისრისათვის და სპეციალური საყელო, რომელიც უზრუნველყოფს კამერის პერმეტულობას, როდესაც მასში ათავსებენ ადამიანს; ამასთან თავი კამერის გარეთაა და ადამიანის სასუნთქი გზები თავისუფლად არის დაკავშირებული ატმოსფერულ ჰაერთან. სპეციალური კომპრესორები რიტმულად ქმნიან კამერაში წნევის მომატებას და დაკლებას, როგორც ამას ადგილი აქვს ბოთლში ღონდერის ცდის დროს. წნევის დაცემისას კამერაში გულმკერდის ღრუ ფართოვდება და ატმოსფერული ჰაერი სასუნთქი გზებით შედის ფილტვებში. კამერაში წნევის მომატებისას გულმკერდის ღრუ მცირდება და ჰაერი გამოიძევება ფილტვებიდან გარეთ. ხელოვნური სუნთქვის ასეთი წესი ზოგჯერ შეიძლება გამოიყენოს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში (რამდენიმე თვეც კი).

ხელოვნური სუნთქვის მესამე წესი ექსპერიმენტული დამუშავების სტადიაშია. მას შედეგიანად იყენებენ ცხოველებზე, მაგრამ ჯერ ფართოდ არ არის დანერგილი კლინიკურ პრაქტიკაში.

უკანასკნელ ხანებში ხელოვნური სუნთქვის აპარატებს აერთებენ სპეციალურ მოწყობილობასთან, რომელიც ავტომატურად არეგულირებს ამ აპარატების მუშაობას სისხლის ჟანგბადის შემცველობასთან დამოკიდებულებით. ჟანგბადით ჰემოგლობინის გაჯერების შემცირებისას ხელოვნური სუნთქვა ჩქარდება და ფილტვების ვენტილაციის ინტენსივობა მატულობს.

საჭმლის მონელება

საჭმლის მონელების მნიშვნელობა

საჭმლის მონელება რთული ფიზიოლოგიური პროცესია, რომლის მეცხე-ბითაც საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში მოხვედრილი საკვები განიცდის ფიზიკურ და ქიმიურ ცვლილებებს და მასში შემავალი საკვები ნივთიერებები შეიწოვება სისხლში ან ლიმფაში.

საკვების ფიზიკური ცვლილებები მდგომარეობს მის მექანიკურ დამუშავებაში, დაქუცმაცებასა, არევისა და გახსნაში, ხოლო ქიმიურ ცვლილებებს აქვს ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების ჰიდროლიზური დაშლის მთელი რიგი თანმიმდევრული ეტაპები. საკვების ეს ქიმიური ცვლილებები ხდება ჰიდროლიზური ფერმენტების გავლენით; ისინი იყოფა სამ ჯგუფად: 1. ცილების დამშლელი — პროტეაზები; 2. ცხიმების დამშლელი — ლიპაზები; 3. ნახშირწყლების დამშლელი — კარბოჰიდრაზები. ფერმენტები წარმოიქმნებიან საჭმლის მომნელებელი ორგანოების სეკრეციულ უჯრედებში და საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ღრუში გადადიან ნერწყვის, კუჭის, პანკრეასისა და ნაწლავის წვენების შედგენილობაში. ერთი და იმავე სახის საკვებზე საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში თანმიმდევრობით მოქმედებს სხვადასხვა ფერმენტი, ჯერ ერთი, შემდეგ სხვა და ამ ნივთიერებათა დაშლას იწვევენ უფრო ნაკლებ რთულ ქიმიურ ნაერთებამდე.

ქიმიური დამუშავების გარეშე საკვებ ნივთიერებათა — ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების უმრავლესობა, მაღალმოლეკულურ ნაერთებს წარმოადგენენ; ისინი საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში ვერ შეიწოვებიან და ორგანიზმის უჯრედები ვერ გამოიყენებენ. საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის კედლის გავლით სისხლსა და პლაზმაში გადადიან მხოლოდ მათგან წარმოქმნილი უფრო მარტივი, წყალში კარგად ხსნადი და სპეციფიკურობას მოკლებული ქიმიური ნაერთები. ასეთი ნივთიერებებია ცილის დაშლის პროდუქტები (ამინო-

მეავეები და დაბალმოლეკულური პოლიმერები), ცხიმებისა (დი- და მონო-გლიცერიდები, გლიცერინი და ცხიმოვან მეავათა მარილები) და ნახშირწყლებისა (მონოსაქარიდები). მხოლოდ წყალი, მინერალური მარილები და საკვების ორგანულ ნაერთთა მცირე რაოდენობა გადადის სისხლში შეუცვლელად.

საჭმლის მომნელებელი ორგანოების ძირითადი ფუნქციებია: სეკრეციული, მოტორული და რეზორბციული. სეკრეციული ფუნქცია მდგომარეობს ჭირკვლოვანი უჯრედების მიერ საჭმლის მომნელებელი წვენების — ნერწყვის, კუჭის, პანკრეასის და ნაწლავის წვენებისა და ნაღველის გამოთავსებაში. მოტორული ანუ მამოძრავებელი ფუნქცია ხორციელდება საჭმლის მომნელებელი აპარატის მუსკულატურით, იგი უზრუნველყოფს ლეჭვას, ყლაპვას და საკვების გადაადგილებას საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის გასწვრივ და მოუნელებელი ნარჩენების გამოყოფას. რეზორბციული ანუ შეწოვის ფუნქცია ხორციელდება კუჭისა და წვრილი და მსხვილი ნაწლავების ლორწოვანი გარსის საშუალებით.

სეკრეციულ ფუნქციასთან ერთად საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ორგანოები ახორციელებენ აგრეთვე ექსკრეციულ ფუნქციასაც, რომელიც მდგომარეობს ორგანიზმიდან ცვლის ზოგიერთი პროდუქტის (მაგალითად, ნაღვლის პიგმენტების და მძიმე ლითონთა მარილების) გამოყოფაში.

ი. რაზნკოვის შეხედულებათა მიხედვით საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ექსკრეციული ფუნქცია იმითაც გამოიხატება, რომ იგი გამოყოფს ცილების გარკვეულ რაოდენობას, რომელიც შემდეგ იშლება ამინომეავებამდე, შეიწოვება სისხლში და უჯრედები მას ხელახლა გამოიყენებენ სხვა ცილების სინთეზისათვის.

საჭმლის მონელების ორგანოების ყველა ფუნქცია ექვემდებარება რეგულაციის რთულ ნერვულ და ჰუმორალურ მექანიზმებს.

საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ფუნქციის შესწავლის მეთოდოლოგია

საჭმლის მონელების თანამედროვე ფიზიოლოგიის საფუძვლები ძირითადად დაამუშავეს ი. პ. პავლოვმა და მისმა მოწაფეებმა. მათ მიერ შემუშავებულია პრინციპულად ახალი მეთოდოლოგიური მიდგომა და ახალი მეთოდოლოგიური ხერხები.

სხეულის სიღრმეში მოთავსებული და უშუალო დაკვირვებებისათვის მიუღწეველ საჭმლის მონელების ფუნქციებს ი. პ. პავლოვამდე ძირითადად მწვავე ცდების საშუალებით სწავლობდნენ; ამ ცდების დროს ცოცხალ ცხოველს კვეთავდნენ და მიყენებული ტრავმა არღვევდა ორგანიზმის ნორმალურ მდგომარეობას. მას შემდეგ, რაც მოსკოველმა ქირურგმა ვ. ა. ბასოვმა 1842 წ. გვირჩია ძაღლის კუჭის სეკრეცია შეგვესწავლა კუჭზე ხელოვნური ფისტულის დადებით, ზოგიერთი მკვლევარი (ტირი, ველა, კლემენსიევიჩი, ჰაიდენჰაინი) ცდილობდა ქრონიკულ ცდებში შეესწავლა საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ცალკეულ ორგანოთა ფუნქცია წინასწარ ოპერირებულ ცხოველებზე.

ი. პ. პავლოვმა საჭმლის მომნელებელ ორგანოთა ფუნქციების გამოკვლევის ექსპერიმენტული ქირურგიული მეთოდოლოგია უმაღლეს სრულყოფამდე აიყვანა. ეს მეთოდოლოგია იმაში მდგომარეობს, რომ სპეციალურ საოპერაციოში

ქირურგიისათვის შემუშავებული ყველა წესისა და სიფრთხილის დაცვით, ოპერაციული ჩარევის შედეგად, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ამა თუ იმ ნაწილზე კეთდება ფისტულა. ფისტულა ეწოდება ოპერაციის შედეგად რომელიმე ღრუ ორგანოს (კუჭი, ნაწლავები, შარდის ბუშტი) ან საჭმლის მომნელებელი ჯირკვლის სადინრის დაკავშირებას გარე სამყაროსთან.

ფისტულის მეთოდის მეშვეობით შესაძლებელია ყოველთვის ვაწარმოოთ ოპერირებული ორგანოს ფუნქციაზე დაკვირვება. ამასთანავე ფისტულის შექმნის ოპერაციებს ისე აწარმოებენ, რომ გამოსაკვლევ ორგანოს შენარჩუნებული აქვს ნორმალური სისხლის მიმოქცევა და ინერვაცია.

ოპერირებულ ცხოველებზე ცდებს მაშინ იწყებენ, როცა ნაოპერაციები კრილობა შეხორცდება და აღდება მისი ჯანმრთელობა და საჭმლის მომნელებელი ორგანოების ნორმალური ფუნქციები. ფისტულის საშუალებით შესაძლებელი ხდება სრულიად სუფთა საჭმლის მომნელებელი წვენების შეგროვება, საკვების მინარევის გარეშე, მისი ზუსტი რაოდენობისა და ქიმიური შედგენილობის გამოკვლევა საჭმლის მონელების სხვადასხვა მომენტში, რაც საშუალებას იძლევა თვალყური ვადევნოთ სეკრეციული პროცესის მსვლელობას. ფისტულის მეთოდით შესაძლებელია აგრეთვე საჭმლის მომნელებელი ორგანოების სამოძრაო, ანუ მოტორული ფუნქციისა და შეწოვის პროცესების შესწავლა.



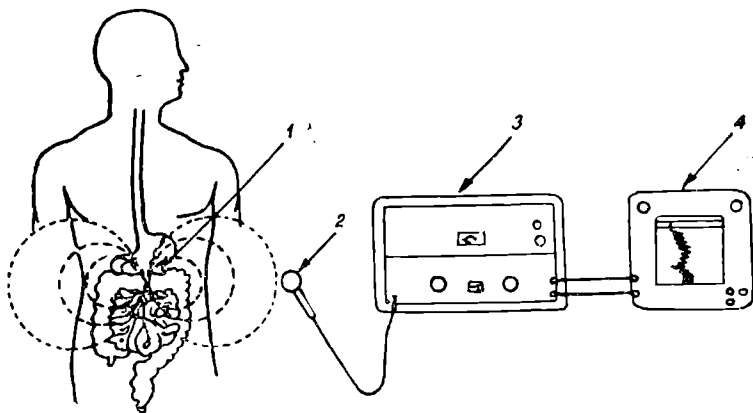
სურ. 68. ადამიანის კუჭის ფისტულა.

ფისტულის მეთოდის დიდი ღირსება ის არის, რომ მისი გამოყენებისას შესაძლებელი ხდება საჭმლის მომნელებელი ორგანოების მოქმედების აგზნება საჭმლის მომნელებელი ორგანოების ბუნებრივი ამგზნებლებით — სხვადასხვა საკვები ნივთიერებით.

უქანასკნელ ხანებამდე ადამიანის საჭმლის მომნელებელ ორგანოთა სეკრეტორული და მამოძრავებელი ფუნქციების კვლევის მეთოდური შესაძლებლობები მეტად შეზღუდული იყო. იგი გამოიხატებოდა კუჭსა და თორმეტგოჯა ნაწლავში მხოლოდ მიღის — ზონდის შეყვანაში და რენტგენის სხივებისათვის გაუმტარი ფაფით გავსებული კუჭისა და ნაწლავების კონტურების რენტგენოლოგიურ გამოკვლევაში. გასაგები მიზეზების გამო კვლევითი მიზნებისათვის ადამიანზე ფისტულის დადება არ ხდება. ზოგჯერ ადამიანებშიც გვხვდება ფისტულები (მაგალითად, კრილობის მიყენებისას ან სამკურნალო მიზნით ოპერაციული ჩარევის შედეგად) (სურ. 68).

რადიოელექტრონიკის განვითარებასთან დაკავშირებით გაჩნდა საჭმლის მომნელებელი ორგანოების ფუნქციათა შესწავლის შესაძლებლობები. ასე, მაგალითად, მუცლის კანის ზედაპირზე ელექტროდის დადებით და მისი შეერთებით მუდმივი ძაბვის ან დენის გამაძლიერებელთან და ელექტროგამზომ ხელსაწყოთა, შეიძლება კუჭის გლუვი კუნთების შეკუმშვისას წარმოქმნილი ბიოდენების რეგისტრაციის წარმოება. ამ მეთოდის ელექტროგასტროგრაფია ეწოდება (მ. სობაკინი).

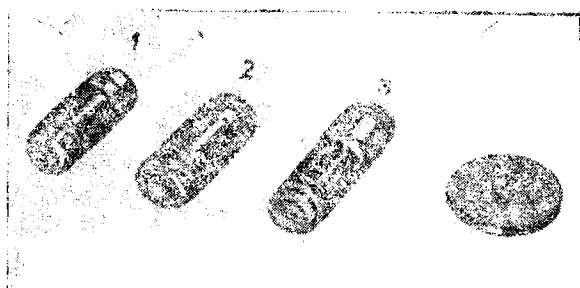
რადიოტელემეტრული მეთოდი კვლევის ეფექტური ხერხია. მისი არსი იმაში მდგომარეობს, რომ ადამიანს გადააყლაპებენ მინიატურულ რადიოგადამცემს—რადიოპილულას, რომლის დიამეტრია 8 მმ, ხო-



სურ. 69. საჭმლის მომნელებელ ტრაქტის ფუნქციების გამოკვლევისათვის მიკოდებულ რადიოტელემეტრული სისტემის მუშაობის პრინციპის საილუსტრაციო სქემა.

1 — რადიოპილულა, რომელიც გამოსახივებს გარკვეული სიხშირის ელექტრომაგნიტურ რხევებს; 2. მიმღები ანტენა; 3. რადიომიმღები მოწყობილობა; 4. ჩამწერი მოწყობილობა.

ლო სიგრძე 15—20 მმ. რადიოპილულა შედგება ელექტრომაგნიტურ რხევით გენერატორისაგან, კვების წყაროსაგან (მშრალი ელემენტის ან აკუმულატორი-



სურ. 70. ტემპერატურის (1), წნევის (2) და აქტიური რეაქციის გამოსაკვლევი რადიოპილულების გარეგნული შეხედულება. მარჯვნივ შესაღებლად მოცემულია ერთკაპიანი მონეტა.

საგან) და გადამწოდისაგან. რადიოპილულის გადამწოდი ისეთი მოწყობილობაა, რომელიც რეაგირებს კუჭისა და ნაწლავების შიგთავსში წყალბადის იონთა კონცენტრაციაზე, მათში წნევასა და ტემპერატურაზე. რადიოპილულები გამიზნულია ერთი რომელიმე პა-

რამეტრის შესასწავლად, რომლის გავლენითაც იცვლება რადიოპილულის გენერატორისაგან გამოსხივებული რხევების სახშირე. ეს უკანასკნელი აღიქვება გამოსაკვლევ პირზე მოთავსებული ანტენით და შემდეგ რადიომიმღებით (სურ. 69). რადიოპილულა თავისუფლად გადის საჭმლის მომნელებელ ტრაქტს და იძლევა მუდმივ ინფორმაციას კუჭსა და ნაწლავებში, მკვავიანობის ან ტუტიანობის ხარისხის, წნევისა და ტემპერატურის შესახებ (სურ. 70).

საჰმლის მონაღება პირის ღრუში

საკვების გადამუშავება იწყება უკვე პირის ღრუში, სადაც წარმოებს საჰმლის დაქუცმაცება და საკვების ლუკმის ფორმირება. პირის ღრუში ადამიანი საკვებს საშუალოდ 15—18 წამამდე აჩერებს, რის შემდეგაც გადაყლაპავს, ე. ი. ენის კუნთების შეკუმშვით გადაიტანს ხახასა და საყლაპავ მილში.

პირის ღრუში მოხვედრილი საკვები აღიზიანებს გემოვნების, ტაქტილურ, ტემპერატურულ რეცეპტორებს. გემოვნების რეცეპტორები მოთავსებულია ენის ლორწოვან გარსში: შეხებითი, ტემპერატურული და აგრეთვე ტკივილის რეცეპტორები მიმოფანტულია პირის ღრუს მთელ ლორწოვან გარსში. ამ რეცეპტორებიდან სამწვერა, სახისა და ენა-ხახის ნერვების შედგენილობაში შემავალი ცენტრმისწრაფი ნერვული ბოჭკოებით იმპულსები თავის ტვინის ნერვულ ცენტრებს აღწევნ. ამის შედეგად რეფლექსურად აიგზნება ნერწყვის, კუჭისა და პანკრეასის სეკრეციული მოქმედება და ხორციელდება ღეჭვისა და ყლაპვის მამოძრავებელი აქტები.

ღ ე ზ ა

ღეჭვა ხორციელდება საღეჭი კუნთების შეკუმშვით, რომლის დროსაც წარმოებს ქვედა ყბის გადაადგილება ზედა ყბის მიმართ. ყბის მოძრაობის გამო, ზედა და ქვედა კბილები ეხებიან ერთმანეთს და გლეჯენ, ჭრიან და სრესენ საკვებს.

ღეჭვის ფუნქციაა საკვების მექანიკური დამუშავება, დაქუცმაცება. ერთდროულად საკვები იჟლინდება ნერწყვით და იძენს გადასაყლაპავად რბილ, უფრო ხელსაყრელ კონსისტენციას.

სანერწყვე ჯირკვლები

პირის ღრუში იხსნება სამი წყვილი მსხვილი სანერწყვე ჯირკვლების (ყბაყურა, ყბისქვეშა და ენისქვეშა) სადინარები, აგრეთვე ენის ზედაპირისა, სასისა და ლოყების ლორწოვანში მოთავსებული მრავალი წვრილი ჯირკვლის სადინარები.

სანერწყვე ჯირკვლები შეიცავენ ლორწოვან უჯრედებს, რომლებიც გამოყოფენ ბლანტ, ძაფივით გამწელებ სეკრეტს და სეროზულ უჯრედებს, რომლებიც გამოყოფენ თხიერ, წყლისებრ, ეგრეთწოდებულ სეროზულ ანუ ცილოვან ნერწყვს. სეროზული უჯრედებისაგან შედგება ყბაყურა ჯირკვალ და ჯირკვლები, რომლებიც მოთავსებულია ენის გვერდით ზედაპირებზე. ლორწოვანი უჯრედებისაგან შემდგარი ჯირკვლები — ლორწოვანი ჯირკვლები — მოთავსებულია ენის ძირზე, მაგარ და რბილ სასახე. ყბისქვეშა და ენისქვეშა ჯირკვლები შეიცავენ როგორც ლორწოვან, ისე სეროზულ უჯრედებს და წარმოადგენენ შერეულ ჯირკვლებს. ისინი მოთავსებულია აგრეთვე ლოყების, ტუჩებისა და ენის წვერის ლორწოვან გარსში.

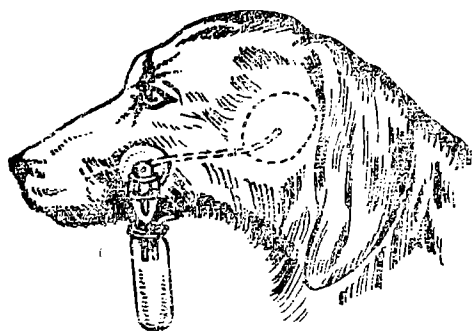
სეროზული და ლორწოვანი უჯრედების გარდა, სანერწყვე ჯირკვლებში არის

აგრეთვე სეკრეციული უჯრედების ქვეშ განლაგებული მ ი ო ე პ ი თ ე ლ უ რ ი უ ჯ რ ე დ ე ბ ი. ისინი შეკუმშვის შედეგად ნერწყვს გამოდენიან ჭირკვლების წვრილი სადინარებიდან.

ნერწყვის სეკრეციის გამოკვლევის მეთოდები

ცხოველებში სანერწყვე ჭირკვლების ფუნქციის შესასწავლად ი. პავ-ლოვმა გვიჩვენა ოპერაცია — სანერწყვე ჭირკვლის სადინარის ფისტუ-ლის შექმნა. ამისათვის ყბაყურა ან ყბისქვეშა ჭირკვლების სადინარის დერილს გარშემო მდებარე ლორწოვანი გარსის ნაწილთან ერთად სადინარის დაუზიანებლად ამოკვეთავენ და გამოიყვანენ კანის ჭრილობაში ლოყის გარეთა ზედაპირზე. ასეთი ფისტულების საშუალებით ნერწყვის გამოყოფის დაკვირვება ცხოველებზე შესაძლებელია მრავალი წლის განმავლობაში (სურ. 71). სანერწყვე ჭირკვლის ფისტულა ზოგჯერ ადამიანსაც აქვს, მაგალითად, ჭრი-ლობის ან ზოგიერთი დაავადების შედეგად.

ნერწყვის მიღება ადამიანის ყბისქვეშა ან ყბაყურა ჭირკვლებიდან შეიძ-ლება ლითონის პატარა ძაბრის — ლ ე შ ლ ი -კ რ ა ს ნ ო გ ო რ ს კ ი ს კ ა პ ს უ-ლის საშუალებით, რომელსაც ლორწოვან გარსზე სანერწყვე ჭირკვლის სა-დინარის ხერელის მიდამოში ათავსებენ (სურ. 72).



სურ. 71. ძალი ყბაყურა ჭირკვლის სადინარის ფისტულით. ნერწყვის შესაგროვებლად სადი-ნარის ხერელის ირგვლივ ლოყაზე მიმაგრებუ-ლი აქვს ძაბრი სინჯარით.



სურ. 72. ადამიანის ნერწყვის მი-ღების წესი ლეშლი-კრასნოგორს-კის კაპსულის საშუალებით. სუ-რათის ქვემო ნაწილში მოცემუ-ლია კაპსულის გარეგნული შესა-ხელობა.

ნერწყვის შედგენილობა და თვისებები

სხვადასხვა ჭირკვლის ნერწყვს აქვს სხვადასხვა კონსისტენცია: ყბისქვეშა და ენისქვეშა ჭირკვლები გამოყოფენ უფრო ბლანტ და სქელ ნერწყვს, ვიდრე ყბაყურა ჭირკვლები. კონსისტენციის ეს სხვადასხვაობა დამოკიდებულია

ნერწყვი შემაჯავლი ცილოვანი ნივთიერების მუცინის რაოდენობაზე. მუცინი აძლევს ნერწყვს თავისებურ ლორწოვანობას და მოლიბულობას, რის გამოც ნერწყვით გაჟღენთილი საკვების გადაყლაპვა ადვილია.

მუცინის გარდა ნერწყვი მცირე რაოდენობით შეიცავს ცილა—გლობულინს. ამინომჟავებს, კრეატინინს, შარდის მჟავასა და შარდოვანას, აგრეთვე არაორგანულ მარილებს. ნერწყვის ყველა ეს ნივთიერება მისი მკვრივი ნაშთია (0,5—1,5%). მასში $\frac{2}{3}$ მოდის ორგანულ ნივთიერებებზე და დაახლოებით $\frac{1}{3}$ კი მინერალურ მარილებზე. ნერწყვის რეაქცია სუსტი ტუტეა.

ძაღლის ერთი და იმავე ჯირკვლისაგან გამოყოფილი სეკრეტის რაოდენობა და შედგენილობა შეიძლება მნიშვნელოვნად ცვალებადობდეს სეკრეციის გამომწვევი გამლიზიანებლის თვისებებთან დაკავშირებით, ე. ი. პირის ღრუში შეყვანილი ნივთიერებების თვისებების მიხედვით. პირის ღრუს რეცეპტორების მძლავრი მექანიკური გამლიზიანებელია მშრალი, განსაკუთრებით წვრილად დაქუცმაცებული საკვები. იგი იწვევს ნერწყვის უფრო დიდი რაოდენობის გამოყოფას, ვიდრე სველი საკვები. ამიტომ ორცხობილა იწვევს უფრო მეტი ნერწყვის გამოყოფას, ვიდრე პური, ხოლო ხორცის ფხვნილი უფრო მეტი ნერწყვის გამოყოფას, ვიდრე ხორცი.

როცა ძაღლი საკვებ ნივთიერებათა უმრავლესობას ჭამს, მისი სანერწყვე ჯირკვლებიდან გამოყოფილი ნერწყვი ოთხჯერ მეტ ორგანულ ნივთიერებებს შეიცავს, კერძოდ მუცინს, ვიდრე ევრეთწოდებულ უკუთსაგნებ ნივთიერებათა (ქვიშა, მარილმჟავა ან სიმწარეები) პირში შეტანისაგან გამომუშავებული ნერწყვი. ნერწყვის გამოყოფის მნიშვნელობა უკუთსაგნებ ნივთიერებათა (ე. ი. ისეთ ნივთიერებათა, რომელთაც ცხოველი გამოადურთხებს) შეყვანის შემთხვევაში მდგომარეობს გამლიზიანებლის განზავებაში, მის ჩამორეცხვასა და პირის ღრუდან მოცილებაში. დ. ბირიუკოვის მონაცემებით, ადამიანის პირის ღრუში სხვადასხვა გამლიზიანებლის შეყვანისას არ აღინიშნება მკვრივ ნივთიერებათა შემცველობაში ისეთი განსხვავება, როგორც ეს ძაღლებშია შემჩნეული.

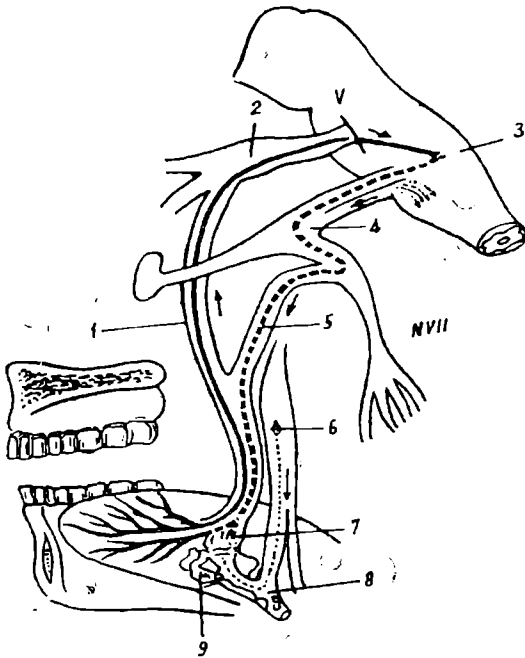
ადამიანში გამოყოფილი ნერწყვის რაოდენობა დღე-ღამეში შესამჩნევად მერყეობს საკვების გვარის მიხედვით. საშუალოდ იგი უდრის 1000—1200 მლ.

ნერწყვის ფერმენტები. ადამიანის ნერწყვი შეიცავს ფერმენტებს, რომლებიც იწვევენ ნახშირწყლების ჰიდროლიზურ დაშლას ყუთრძის შაქრამდე. ფერმენტი პტიალინი (ამილაზა ანუ ნერწყვის დიასტაზა) სახამებელს დექსტრინებად გარდაქმნის, ხოლო უჟანასკნელთ კი — დისახარიდ მალტოზად; ნერწყვის მეორე ფერმენტის — მალტაზის გავლენით მალტოზა იშლება ყუთრძის შაქრის ორ ნაწილაკად.

მიუხედავად იმისა, რომ ნერწყვის ფერმენტები მაღალაქტიური არიან. მათი მოქმედებით პირის ღრუში სახამებელი მთლიანად არ იშლება; ამის მიზეზია ის, რომ საკვები პირის ღრუში მხოლოდ მცირე დროითაა. პტიალინისა და მალტოზის მოქმედების ოპტიმუმი ნეიტრალური რეაქციის ფარგლებშია. მარილმჟავა 0,01% კონცენტრაციით ასუსტებს, უფრო დიდი კონცენტრაციით ძლიერ ანელებს ნერწყვის ფერმენტების მოქმედებას და შლის მათ, ამიტომ კუჭის წვენი წყვეტს მათ მოქმედებას. მიუხედავად ამისა, კუჭში მათი გავლენით ერთხანს მაინც წარმოებს საკვების მონელება, რადგან საჭმლის ლუკმა ერთბაშად არ იუღინთება კუჭის წვენით.

სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეცია აიგზნება რეფლექსურად. უპირობო სანერწყვე რეფლექსების ამგზნებლებს წარმოადგენენ საკვები ან უკუსაგდები ნივთიერებები, რომლებიც პირის ღრუს რეცეპტორებზე მოქმედებენ.

თუ გამაღიზიანებელი აგენტი საკმაო სიძლიერისაა, ნერწყვის გამოყოფა იწყება 1—3 წამის შემდეგ. ღროს ამ მონაკვეთს გამაღიზიანებლის შეყვანის მომენტიდან ნერწყვის გამოყოფის დაწყებამდე, ფარული ანუ ლატენტური პერიოდი ეწოდება. სუსტი გაღიზიანების დროს იგი 20—30 წამს აღწევს. ნერწყვის გამოყოფა გრძელდება მთელი ხნის განმავლობაში, ვიდრე მოქმედებს გამაღიზიანებელი და ჩქარა წყდება მისი მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ. პირის ღრუს ლორწოვანის რეცეპტორების გაღიზიანების შედეგად აღმოცენებული იმპულსები n. trigeminus-ისა და n. glossopharyngeus-ის ბოჭკოების საშუალებით მოგრძო ტვინს აღწევენ, სადაც n. facialis და n. glossopharyngeus-ის ბირთვების მიდამოში მდებარეობს ნერწყვის გამოყოფის ცენტრი (სურ. 73). მოგრძო ტვინში ამ მიდამოს ელექტრული გაღიზიანებისას აღიძვრება ნერწყვის უხვი გამოყოფა. ბ. ბაბკინის აზრით მოგრძო ტვინის ნერწყვის გამოყოფის ცენტრს აქვს ორი ნაწილი — სიმპათიკური და პარასიმპათიკური, რომლებიც ანერვიანებენ სანერწყვე ჭირკვლების სხვადასხვა უჯრედს.



სურ. 73. ებისქვეშა სანერწყვე ჭირკვლის რეფლექსური აგზნების გზათა სქემა.

1 — n. lingualis; 2 — gang. Gasseri, რომელიც შეიცავს მგრძნობიარე ნერვულ უჯრედებს; 3 — ნერწყვის გამოყოფის ცენტრი მოგრძო ტვინში; 4 — n. facialis-ის ბოჭკოები, 5 — chorda tympani; 6 — კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძი; 7 — ებისქვეშა ნერვული კვანძი; 8 — სანერწყვე ჭირკვლის არტერია მასთან ერთად შემაღალი სიმპათიკური ბოჭკოებით; 9 — ებისქვეშა ჭირკვალი; V — n. trigeminus. VII n. facialis.

შედეგად აღმოცენებული იმპულსები n. trigeminus-ისა და n. glossopharyngeus-ის ბოჭკოების საშუალებით მოგრძო ტვინს აღწევენ, სადაც n. facialis და n. glossopharyngeus-ის ბირთვების მიდამოში მდებარეობს ნერწყვის გამოყოფის ცენტრი (სურ. 73). მოგრძო ტვინში ამ მიდამოს ელექტრული გაღიზიანებისას აღიძვრება ნერწყვის უხვი გამოყოფა. ბ. ბაბკინის აზრით მოგრძო ტვინის ნერწყვის გამოყოფის ცენტრს აქვს ორი ნაწილი — სიმპათიკური და პარასიმპათიკური, რომლებიც ანერვიანებენ სანერწყვე ჭირკვლების სხვადასხვა უჯრედს.

ეზაყურა ჭირკვლების პარასიმპათიკური ინერვაცია ხორციელდება n. glossopharyngeus-ის შედგენილობაში გამავალი სეკრეციული ბოჭკოებით. ებისქვეშა და ენისქვეშა ჭირკვლები პარასიმპათიკურ სეკრეციულ ბოჭკოებს იღებენ n. facialis-ის ტოტის chorda tympani-ს შედგენილობაში გამავალი ბოჭკოებით.

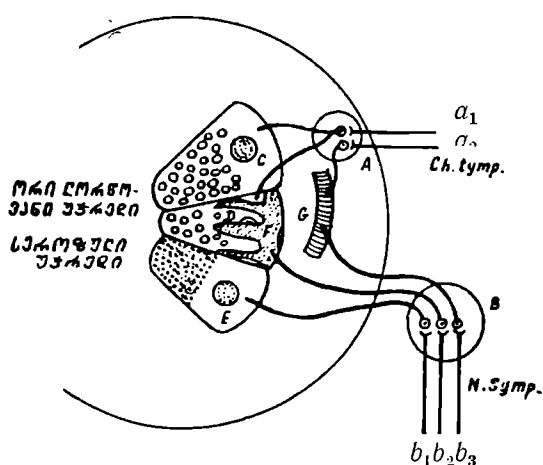
სანერწყვე ჭირკვლების სიმპათიკური ინერვაცია ხორციელდება ბოჭკოებით, რომლებიც გამოდიან კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძიდან. აქ მოთავსე-

ბულია პოსტგანგლიური ნეირონები, რომლებზედაც მთავრდება პრეგანგლიური ნეირონების მორჩები. პრეგანგლიური ნეირონების სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის გვერდით რქებში 2—6 გულმკერდის სეგმენტის დონეზე.

პირის ღრუს მგრძნობიარე ნერვების ან სანერწყვე ჯირკვლების პარასიმპათიკური და სიმპათიკური ნერვების გადაკვეთის შემდეგ ნერწყვის სეკრეცია საგნებით წყდება როგორც საკვები, ისე უარსაყოფი ნივთიერებების პირის ღრუში შეყვანისას. ეს დამამტკიცებელია სანერწყვე ჯირკვლების სეკრეციის რეფლექსური მექანიზმისა. ჰისტოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ chorda tympani-ს შედგენილობაში გამავალი პარასიმპათიკური ნერვული ბოჭკოები ანერვანებენ ყბისქვეშა ჯირკვლის ლორწოვან უჯრედებს, ხოლო სიმპათიკური ბოჭკოები — სეროზულ უჯრედებს (სურ. 74).

სანერწყვე ჯირკვლების ინერვაციის ეს თავისებურებანი ცხადყოფს პირის ღრუს რეცეპტორების სხვადასხვა გაღიზიანებათა საპასუხოდ გამოყოფილი ნერწყვის შედგენილობის სხვაობას. საქმე იმაშია, რომ ნერწყვის გამოყოფის ცენტრის ორივე ნაწილის სიმპათიკურისა და პარასიმპათიკურის — აგზნება სხვადასხვა პირის ღრუს სხვადასხვა რეცეპტორების გაღიზიანებისას. ნერწყვის გამოყოფის ცენტრიდან ცენტრიდანული იმპულსები შეიძლება მივიღწენ სანერწყვე ჯირკვლების სხვადასხვა უჯრედებთან. ამის შედეგად აღმოჩნდება ნერწყვის გამოყოფის არაერთნაირი ხასიათი სხვადასხვა გამღიზიანებელთა რეფლექსური მოქმედებისას.

სანერწყვე ჯირკვლების სეკრეციული ნერვების გაღიზიანება იწვევს ნერვულ დაბოლოებებში მედიატორების წარმოქმნას, რომლებიც ააგზნებენ ჯირკვლოვანი უჯრედების სეკრეციას. ასე, მაგალითად, chorda tympani-ს გაღიზიანებისას მის ნერვულ დაბოლოებებში წარმოიქმნება აცეტილქოლინი. ეს უკანასკნელი ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში მოქმედებს მხოლოდ წარმოქმნის ადგილზე, რადგანაც ფერმენტ ქოლინესტერაზის გავლენით, რომელსაც შეიცავს ქსოვილები და სისხლი, სწრაფად იშლება. თუ ეზერიინით ჩავაზნობთ ქოლინესტერაზის აქტივობას და ამით ხელს შევუშლით აცეტილქოლინის დაშლას, მაშინ იგი გადადის სისხლში და გავლენას ახდენს არა მხო-



სურ. 74. ყბისქვეშა სანერწყვე ჯირკვლის უჯრედების ინერვაციის სქემა (ბ. პ. ბაბკინის მიხედვით).

A — ყბისქვეშა კვანძი; a_1 — ლორწოვანი უჯრედების მაინერვირებელი პოსტგანგლიური პარასიმპათიკური ნეირონი (C და D); a_2 — სისხლძარღვის მაინერვირებელ პოსტგანგლიურ სისხლძარღვთა გამათავსებელი ნეირონი (G); B — კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძი; b_1 , b_2 , b_3 — სეროზული უჯრედის (E), მიოეპითელური უჯრედისა (F) და სისხლის ძარღვის (G) მაინერვირებელი პოსტგანგლიური სიმპათიკური ნეირონები.

ლოდ იმ ორგანოზე, სადაც იგი წარმოიქმნება, არამედ სხვა ორგანოებზეც; ამიტომ chorda tympani-ს გაღიზიანებისას, რომელიც ერთ ჭირკვალთან მიდის. ეზერინიზებულ ცხოველზე შეიძლება შევამჩნიოთ სხვა სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეცია, აგრეთვე რიგი ფიზიოლოგიური ეფექტებისა, რომლებიც ახსიათებს აცეტილქოლინს (მაგალითად, გულის მოქმედების შენელებისა და სისხლის ძარღვების გაფართოების გამო არტერიული წნევის დაცემა).

სანერწყვე ჭირკვლების პარასიმპათიკური ნერვების გაღიზიანებისას აცეტილქოლინის გარდა მათ ქსოვილში წარმოიქმნება სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ნივთიერება — კალიკრეინი.

ნერწყვის გამოყოფის პირობითი რეფლექსები. ნერწყვის გამოყოფის უპირობო რეფლექსებთან ერთად, რომლებიც წარმოიქმნება პირის ღრუს რეცეპტორების გაღიზიანებისას, არსებობს ნერწყვის გამოყოფის პირობითი რეფლექსებიც. მათი გამოწვევა შეიძლება მხედველობით, სმენით, ყნოსვით და სხვა გაღიზიანებათა საპასუხოდ. ისინი მხოლოდ იმ შემთხვევაში ვლინდებიან, თუ ეს გაღიზიანებები ემთხვეოდა წინათ საკვების მიღებას: ამიტომ იმ საკვების დანახვამ, რომელიც ოდესმე უჭამია ცხოველს, შეიძლება გამოიწვიოს ნერწყვის პირობითრეფლექსური გამოყოფა. მაგრამ ცხოველსათვის ახალი, თუნდაც საჭმელი ნივთიერებების დანახვა, არ იწვევს ნერწყვის გამოყოფას. ოუ აღამიანს ან ძაღლს რამდენიმეჯერ პირში შეეუყვანთ მკვების ხსნარს ან მიცემთ საკვებს, შემდგომში უკვე მხოლოდ ხსნარის შეყვანასთან ან საკვების მიცემასთან დაკავშირებული მანიპულაციები იწვევენ ნერწყვის გამოყოფას. ამ შემთხვევაში ნერწყვის გამოყოფის გამოწვევი მიზეზებია მხედველობითი, ბგერითი, ყნოსვითი და სხვა გაღიზიანებანი, რომლებიც სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეციის პირობით გაღიზიანებლად იქცნენ.

სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეციის შეკავება. რეფლექსურმა გავლენებმა შეიძლება გამოიწვიონ ნერწყვის გამოყოფის შემცირება და შეწყვეტაც კი. ყბისქვეშა ჭირკვლის სეკრეციის რეფლექსური შეკავება შემჩნეულია ცდებში. როცა წარმოებდა საჭდომი ნერვის გაღიზიანება ან გახსნილი მუცლის ღრუდან ნაწლავის მარყუჟების გამოწვევა. ამ ცდებში ნერწყვის სეკრეციის შეჩერება აიხსნება მტკივნეული გაღიზიანების შემაკავებელი გავლენით ნერწყვის გამოყოფის ცენტრზე.

სანერწყვე ჭირკვლების სეკრეციის შეკავება

მომუშავე სანერწყვე ჭირკვალში სისხლის ძარღვები ფართოვდება და მასში სისხლის ნაკადი დიდდება. სახელობრ, ექსპერიმენტული მონაცემების თანახმად chorda tympani-ს გაღიზიანებისას ყბისქვეშა ჭირკვლებში სისხლის ძარღვები ფართოვდება და მათში გაივლის 1,7—5,6-ჯერ მეტი სისხლი, ვიდრე ჩვეულებრივად; სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანებისას კი ვიწროვდება სისხლძარღვები და გავლილი სისხლის რაოდენობა მცირდება 2,5—5-ჯერ; ზოგჯერ ჭირკვალში სისხლის მიმოქცევის სრული შეწყვეტაც კი შესაძლებელია.

მაგრამ იმ ფაქტიდან, რომ სანერწყვე ჭირკვლების უხვი სეკრეციისას ჩვეულებრივ მისი სისხლძარღვები ფართოვდებიან, სრულიად არ გამომდინარეობს, რომ ნერწყვის სეკრეცია განპირობებულია სისხლის ძარღვებიდან ჭირკვლის სადინარებში სითხის გაფილტვრით. უკვე დიდი ხანია, რაც კ. ლუდვიგმა დაამტკიცა, რომ ნერწყვის სეკრეცია გრძელდება იმ შემთხვევაშიც, თუ სანერ-

წყვე ჯირკვლის სადინარში წნევა უფრო მაღალია, ვიდრე სანერწყვე ჯირკვალთან სისხლის მომტან არტერიაში. სახელდობრ, chorda tympani-ს გაღიზიანებისას, წნევამ სანერწყვე სადინარში შეიძლება ზოგ შემთხვევაში ორჯერ გადააჭარბოს სისხლის წნევას არტერიაში. ეს პირდაპირი მაჩვენებელია იმისა, რომ ნერწყვის სეკრეციის ახსნა სისხლიდან სითხის ფილტრაციის გზით შეუძლებელია. ნერწყვის გამოყოფა სისხლში შემავალ ნივთიერებათა ფილტრაციით რომ იყოს განპირობებული, მაშინ ამ შემთხვევაში ნერწყვსა და სისხლში მარილებისა და ორგანული ნივთიერებების შემცველობა ერთნაირი უნდა ყოფილიყო, სინამდვილეში კი აქ მეტად მნიშვნელოვან განსხვავებას აქვს ადგილი.

ნერწყვის გამოყოფა არის ჯირკვლოვანი უჯრედების აქტიური მოქმედების შედეგი. ამის დამამტკიცებელია შემდეგი ფაქტები: სანერწყვე ჯირკვლების უხვი სეკრეციის დროს მათში ქანგბადის მოხმარება მოსვენებულ მდგომარეობასთან შედარებით 2—3-ჯერ მატულობს. ჯირკვლის სეკრეციისას მასში მატულობს ტემპერატურა, რაც მეტყველებს ჯირკვლოვანი უჯრედების ენერგეტიკული დანახარჯების გაზრდაზე.

მოსვენების დროს სანერწყვე ჯირკვლების უჯრედებში გროვდება დიდი რაოდენობით გრანულები (სეკრეტის მარცვლები), რომლებიც შედგებიან ცილისა და ფერმენტისაგან. მათ წარმოქმნიან უჯრედის ორგანოები, კერძოდ, გოლჯის უჯრედშიგნითა აპარატი. სეკრეტორული უჯრედების მიერ გამოყოფილი ცილოვანი ნივთიერებების სინთეზში რიბონუკლეოპროტეიდების მიერ წარმოქმნილი რიბოსომები მონაწილეობენ. სეკრეციის დროს უჯრედის შიგნით სეკრეტის გრანულები უჯრედის მწვერვალისაკენ გადაინაცვლებენ და შემდგომ უჯრედშიგნითა მილაკებით ჯირკვლის სადინარში გამოიყოფიან. ნერწყვის უხვი გამოყოფის დროს სეკრეციული უჯრედების პროტოპლაზმაში გრანულების რიცხვი მკვეთრად მცირდება.

შ ლ ა კ ვ ა

დაღეპილი, ნერწყვით დასველებული, ახლა უკვე სრიალა საკვები ლოყებისა და ენის მოძრაობის დახმარებით გადაიქცევა საჭმლის გუნდათ, რომელიც იმავე მოძრაობის საშუალებით მოთავსდება ენის ზურგზე. ენის წინა ნაწილის შეკუმშვით საკვების გუნდა ებჯინება მაგარ სასას, შემდეგ ენის შუა ნაწილის თანმიმდევრობითი შეკუმშვის მეოხებით გადაადგილდება უკან და დაცურდება ენის ძირზე სასის წინა რკალების უკან. ლორწოვანი გარსის (ენის ძირის) გაღიზიანება რეფლექსურად იწვევს რბილი სასის ამწევი და ენის კუნთების შეკუმშვას. რბილი სასის აწევა ზევით ხელს უშლის გუნდის გადაადგილებას ცხვირის ღრუში. ენის მოძრაობა ხელს უწყობს საკვების გუნდის გადაადგილებას ხახის ღრუში, ამასთან ერთდროულად ხდება ენის ქვეშა ძვლის მდებარეობის შეცვლა და ზორხის აწევა, რის შედეგადაც ზორხის შესავალი ზორხსარქველით იხურება. ამის შედეგად იხურება შესავალი სასუნთქ გზებში, რაც ხელს უშლის აქ საკვების გადაცდენას. ხახში გადასული საკვების ხელახლა უკან პირის ღრუში დაბრუნებას, აბრკოლებს ზემოთ აწეული ენის ძირი და მასზე მჭიდროდ დაბჯენილი წინა რკალები.

ხახის ღრუში საკვების მოხვედრისთანავე ხდება იმ კუნთების შეკუმშვა,

რომლებიც ავიწროებენ ხახის სანათურს საჭმლის გუნდის ზემოთ, რის გამოც იგი გადაადგილდება საყლაპავში.

ყლაპვის აქტში მონაწილეობს კუნთთა დიდი რაოდენობა, რომელთა შეკუმშვა წარმოებს ენის ძირის მგრძნობიარე ნერვების დაბოლოებათა გაღიზიანების შედეგად. საკვების ან ნერწყვის უქონლობისას პირის ღრუში ყლაპვა შეუძლებელია. ამაში ადვილად ვრწმუნდებით, თუ ზედიზედ რამდენიმე ყლაპვით მოძრაობას ვაწარმოებთ: პირველი მოძრაობა წარმოებს ადვილად, რადგან პირის ღრუში ყოველთვის არის ნერწყვის მცირე რაოდენობა; ნერწყვის უქონლობისას კი შემდეგი ყლაპვითი მოძრაობის განხორციელება ვერ ხერხდება.

ყლაპვა რეფლექსური აქტია. ამ რეფლექსის გზა ასეთია: n. trigeminus, n. glossopharyngeus და laryngeus superior შედგენილობაში გამავალი მგრძნობიარე ნერვების დაბოლოებებიდან აგზნება იწვევს მოგრძო ტვინს. სადაც მე-4 პარაკუტის ფსკერზე, სუნთქვის ცენტრის ზემოთ, მოთავსებულნი არიან ნერვული უჯრედები, რომელნიც ე. წ. ყლაპვის ცენტრს წარმოადგენენ. ამ ცენტრის ნერვული უჯრედებიდან აგზნება n. trigeminus, n. glossopharyngeus, n. hypoglossus და n. vagus მამოძრავებელი ტოტების საშუალებით აღწევს კუნთებს და მათ ზუსტად კოორდინებულ შეკუმშვას იწვევს.

ყლაპვის ცენტრი რთულ ურთიერთობაშია მოგრძო ტვინის სხვა ცენტრებთან — სუნთქვისა და გულის მოქმედების ცენტრებთან. ამით აიხსნება ცვლილებები გულისა და სასუნთქი აპარატის მოქმედებაში ყლაპვის დროს: ასე, მაგალითად, ადამიანში თითოეული ყლაპვითი მოძრაობისას აღილი აქვს სუნთქვის შეჩერებას და გულის შეკუმშვათა გახშირებას.

როგორც კი საჭმლის გუნდა ხახის შესავალს მიაღწევს, ყლაპვითი მოძრაობა უკვე უნებლიეთ და ავტომატურად წარმოებს. ყლაპვის რეფლექსური ხასიათის დამამტკიცებელია აგრეთვე ის უცდები, რომელნიც მდგომარეობენ კოკაინის წასმით გამოწვეული ხახის ლორწოვანი გარსის მგრძნობელობის მოსპობაში, ყლაპვა ამ დროს ვერ ხერხდება. ყლაპვა შეუძლებელია აგრეთვე ხახის აფერენტული ნერვების გადაჭრის შემდეგაც.

საყლაპავი გადაადგილება საყლაპავ მილში

საყლაპავ მილში საჭმლის გუნდის გადასვლას მოსდევს საყლაპავი მილის კუნთების შეკუმშვა და ამ გუნდის გადატანა კუჭში. საყლაპავი მილის მოძრაობა დაკავშირებულია საყლაპავი აპარატის მოძრაობასთან. ეს დასტურდება ადამიანზე დაკვირვებებით. საყლაპავის გადაჭრის ოპერაციის შემდეგ საკვების უშუალოდ საყლაპავის ქვედა მონაკვეთში მოთავსებისას, მისი გადაადგილება კუჭისაკენ წარმოებდა მხოლოდ მას შემდეგ, თუ ცდის ქვეშ მყოფი პირი აწარმოებდა ყლაპვით მოძრაობებს.

ყოველი ყლაპვითი მოძრაობის დროს რეფლექსურად ხდება საყლაპავი მილის მუსკულატურის შეკუმშვები. შეკუმშვას ტალღის ხასიათი აქვს, იწყება საყლაპავი მილის ზემო ნაწილში და ვრცელდება მის გასწვრივ მთელ სიგრძეზე. ამ დროს თანმიმდევრობით იკუმშებიან ბეჭდისებურად განლაგებული საყ-

ლაპავი მილის კუნთები (ზედა ერთ მესამედში განივზოლიანი, ქვედა ორ მესამედში კი გლუვი), რომლებიც საჭმლის გუნდას ზევიდან ქვევით გადაანაცვლებენ.

მაგარი საკვების გადაადგილების ხანგრძლივობა პირის ღრუდან კუჭამდე საშუალოდ 8—9 წამს შეადგენს. თხიერი საკვები გაივლის უფრო სწრაფად 1—2 წამში. თითქოს ამ შემთხვევაში შეიქმნება სითხის უწყვეტი ნაკადი, ძალით გადასროლილი პირის ღრუდან ხახასა და საყლაპავში; როგორც ჩანს, საყლაპავის შეკუმშვები ამ დროს არ ხდება.

საყლაპავი მილი ინერვირდება *n. vagus*-ით, რომლის გაღიზიანება იწვევს მის მოძრაობებს. ორივე *n. n. vagi*-ს გადაჭრას თან სდევს საყლაპავი მილის მოძრაობათა ნაწილობრივი დამბლა. როგორც კატებზე ჩატარებულმა ცდებმა გვიჩვენეს, ცთომილი ნერვების გადაჭრის 9—24 საათის შემდეგ გლუვი კუნთებისაგან შედგენილი საყლაპავის შუა და ქვემო ნაწილის მოძრაობები აღდგებიან ხოლმე, ზემო ნაწილი კი, რომელიც შედგენილია განივზოლიანი კუნთებისაგან, რჩება დადამბლავებული. შესაძლებელია, რომ საყლაპავი მილის მოძრაობათა აღდგენა ხდება გლუვ მუსკულატურაში ჩაქსოვილი ნერვული უჯრედების არსებობის გამო. საყლაპავი მილის მუსკულატურაზე ამგზნებელ გავლენას ახდენს აგრეთვე სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება.

ყლაპავითი მოძრაობების გარეშე კუჭის შესასვლელი დაკეტილია. როცა საკვები გაივლის საყლაპავ მილს და გააფართოებს მას, მაშინ ადგილი აქვს კუჭის შესასვლელის რეფლექსურ გაღებას. კარდიული მუსკულატურის მოღუნება წარმოებს აგრეთვე კუჭის, მუცლის კუნთებისა და დიაფრაგმის ძლიერი შეკუმშვისას პირსაქმების დროს.

საჭმლის მონელება კუჭში

კუჭში მოხვედრილი საკვები მასში რამდენიმე საათის განმავლობაში იმყოფება და მხოლოდ თანდათანობით გადადის ნაწლავებში. კუჭი ასრულებს „საკვების დეპოს“ ფუნქციას, რომელიც მიღებული საკვების დიდ მოცულობას შეიცავს. აქვე ხდება ზოგიერთი საკვები ნივთიერების ქიმიური ცვლილებები კუჭის ჭირკვლებისაგან გამოყოფილი წვენის გავლენით.

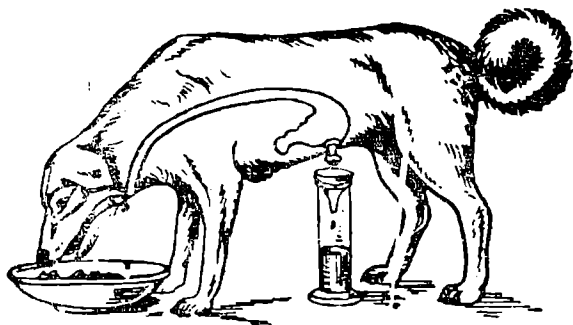
კუჭის ჭირკვლები მოთავსებულია კუჭის ძირის (*fundus*) სხეულის (*corpus*) და გასასვლელის (*pylorus*) ლორწოვან გარსში. მათი სადინარებით, მცირე ხვრელების სახით, მოფენილია დანაოჭებული ლორწოვანი გარსი. კუჭის ფუნდურ ნაწილში ჭირკვლები მთავარი, დამატებითი და შემომფენი უჯრედებისაგან შედგება. დამატებითი უჯრედები გამოყოფენ მუკოიდურ სეკრეტს; მთავარი უჯრედები წარმოადგენენ კუჭის წვენის ფერმენტების წარმოქმნის ადგილს (ამას მოწმობს ცხოველის სიკვდილის შემდეგ მთავარი უჯრედის სწრაფი მონელების ფაქტი). შემომფენი უჯრედები გამოყოფენ კუჭის წვენის მარილმჟავას. პილორუსის ჭირკვლები შედგებიან მხოლოდ მთავარი და დამატებითი უჯრედებისაგან და არ შეიცავენ შემომფენ უჯრედებს (ამის გამო პილორული ჭირკვლებისაგან გამოყოფილი წვენი არ შეიცავს მარილმჟავას).

კუჭის ჭირკვლების სეკრეციული მოქმედების შესახებ ჩვენი ცნობების დიდი ნაწილი მიღებულია ძაღლებზე დაყენებული ექსპერიმენტების საშუალებით. ადამიანებზე ჩატარებული დაკვირვებებიდან გამოირკვა, რომ ადამიანისა და ძაღლის კუჭის სეკრეციის მექანიზმში დიდი განსხვავება არ არის. ამასთან დაკავშირებით ადამიანის საჭმლის მონელების პროცესის გასაგებად ძაღლებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებს დიდი მნიშვნელობა აქვს.

ცხოველებზე ჩატარებულ ცდებში კუჭში საჭმლის მონელების გამოკვლევისათვის იყენებენ სხვადასხვა ქირურგიულ ოპერაციას. მათ შორის ყველაზე მარტივია ფისტულის დადება. ამ ოპერაციის დროს მუცლის ღრუს გახსნის შემდეგ, კუჭის კედლის გაკვეთის გზით კუჭში შეყავთ ლითონის ფისტული მილი და მასში ნაკერებით ამაგრებენ. ფისტულის მილის მეორე ბოლო გამოყავთ გარეთ მუცლის ზედაირზე, ხოლო ჭრილობა ფისტულის ირგვლივ იკერება, ჭრილობის შეხორცების შემდეგ ყოველ მომენტში შეიძლება ფისტულის ხერელიდან კუჭის შიგთავსის მიღება (ცდის გარეშე ფისტულის მილს დაუცობენ საცობს). ფისტულის მილი არ აფერხებს საჭმლის ნორმალურ მონელებას და ასეთ ცხოველს შეუძლია წლობით იცოცხლოს.

ფისტულის მილის საშუალებით, რომელიც შეყვანილია კუჭში, არ შეიძლება სუფთა კუჭის წვენი შეგროვება და სეკრეციის მიმდინარეობის შესწავლა, რადგანაც ამას ხელს უშლიან კუჭში მოხვედრილი საკვები და ნერწყვი.

ამ მეთოდის ნაკლოვანებებს ი. პ. პავლოვმა და ე. ი. შუმოვასიმანოესკაიმ 1889 წ. კუჭის ფისტულის ოპერაციას მათ დაუმატეს საყლაპავი მილის გადაჭრა კისრის მიდამოში (სურ. 75). ამ ოპერაციის — ეზოფაგოტომიის — დროს გადაჭრილი საყლაპავის კიდეებს კანის ჭრილობაში ჩააკერებენ.

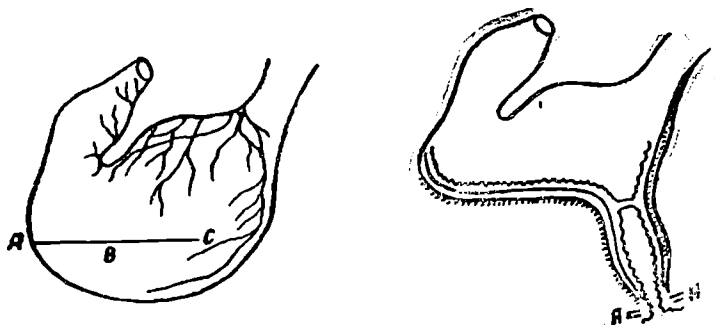


სურ. 75. კუჭის ფისტულის მჭონე ეზოფაგოტომირებული ძაღლი.

ეზოფაგოტომიის შემდეგ ცხოველს შეუძლია საჭმელი საათობით ჭამოს ისე, რომ არ გაძღეს, რადგანაც გადაყლაპვის შემდეგ საკვები არ ხვდება კუჭში, იგი საყლაპავის ხერელიდან გარეთ გამოდის. ამიტომ ასეთი ცხოველის პერორალურ კვებას ვითარს კვებას უწოდებენ. ეზოფაგოტომირებული ძაღლების გამოსაკვებად აწარმოებენ საკვები პროდუქტების უშუალოდ კუჭში ფისტულის გზით შეყვანას ან კიდეც თხიერი საკვების საყლაპავის პერიფერიულ მონაკვეთში ზონდის საშუალებით ჩასხმას.

კუჭზე ფისტულის დადებისა და საყლაპავის გადაკვეთის ოპერაციების შეერთება საშუალებას იძლევა შევისწავლოთ კუჭის ჭირკვლების რეფლექსები. გამოწვეული პირის ღრუსა და ხაზის გაღიზიანებით. ამასთან ერთად ეს ოპერაციული მეთოდიკა საშუალებას არ იძლევა შესწავლილ იქნას კუჭში არსებული

საკვების გავლენა მისი ჭირკვლების მოქმედებაზე ნორმალური კვების დროს. ერთგვარი პასუხი ამ საკითხზე შეიძლება მივიღოთ ისეთ ცხოველებზე დაკვირვებით, რომლებსაც გაკეთებული აქვთ იზოლირებული კუჭი კლემენსიევიჩისა და ჰაიდენჰაინის წესით. ისინი ოპერაციის დროს ძალს კუჭის დიდი სიმრუდიდან ამოკვეთენ მისი კედლის ნაწილს, რომლიდანაც ამოკერავენ პატარა ტოპრაკს, მის სერელს ჩააქერებენ კანის ჭრილობაში. თვით კუჭის მთლიანობა აღდგება ნაკერებით. ამრიგად, ოპერაციის შედეგად შეიქმნება ორი კუჭი: ერთი — დიდი, ნორმალური, ოდნავ შემცირებული მოცულობაში, რომელშიც მიმდინარეობს საჭმლის მონელება ჩვეულებრივ და მეორე — მცირე, ანუ იზოლირებული, რომელშიც საკვები არ ჩადის.



სურ. 76. განაკვეთის სქემა ი. პავლოვის მიხედვით იზოლირებული კუჭის შექმნის ოპერაციის დროს (მარცხნივ). ოპერაციის შედეგად შექმნილი იზოლირებული კუჭი (მარჯვნივ).

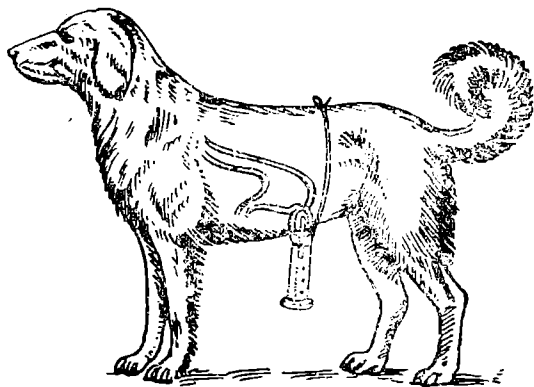
AC—გაკვეთის ხაზი; B—კუჭის კედელი, რომლისგანაც იქმნება იზოლირებული კუჭი; AA—მუცლის კედელი. დატოტიანებული ხაზებით ნაჩვენებია ცთომილი ნერვების ბოჭკოების მსვლელობა.

კლემენსიევიჩისა და ჰაიდენჰაინის წესით იზოლირებული კუჭი გამოყოფს კუჭის წვენს კუჭში საკვების მოხვედრიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ. მაგრამ ამ კუჭიდან წვენის გამოყოფა არ შეესატყვისება კუჭის წვენის სეკრეციის ნორმალურ მსვლელობას. ეს იმით აიხსნება, რომ ამ წესით ოპერაციის წარმოების დროს იზოლირებული კუჭისავე მიმავალი ნერვული ტოტების უმრავლესობა გადაიჭრება და ამის გამო ნერვულ გავლენებთან დაკავშირებული წვენის გამოყოფის პირველი ეტაპი ამოვარდება.

კლემენსიევიჩ-ჰაიდენჰაინის წესით იზოლირებული კუჭიდან წვენის გამოყოფა საკვების მიღებიდან 30—50 წუთის შემდეგ იწყება, მაშინ, როცა ეზოფაგოტომირებულ და კუჭის ფისტულის მქონე ძალს, რომელსაც კუჭის ნერვული კავშირები ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან მთლიანად შენარჩუნებული აქვს, წვენის გამოყოფა ეწყება ვითარსი კვებიდან 5—10 წუთის შემდეგ.

ი. პ. პავლოვმა შეიმუშავა იზოლირებული კუჭის ოპერაციის თავისი წესი, რომლის დროსაც შესაძლებელია კუჭს შევუნარჩუნოთ მისი ინერვაცია და ამის გამო საშუალება გვქაძევა კუჭის სეკრეციული ფუნქცია შევისწავლოთ ფიზიოლოგიურთან უფრო ახლო მდგომ პირობებში. ამ ოპერაციის დროს, როგორც ეს ნაჩვენებია 76-ე სურათზე, წარმოებს კუჭის ფუნდური ნაწილის ერთი გარკვეული მიდამოს გამოყოფა. ამასთან კუჭის კედლის ერთი ნაწილი, კერძოდ სეროზული და კუნთოვანი გარსების ნაწილი, არ უნდა იქნეს გადაკვეთილი, ხოლო ლორწოვან გარსს მთლიანად კვეთავენ განაკვეთის ორივე მხა-

რეს. ლორწოვან გარსს ადებენ ნაკერს ისე, რომ აღდგეს დიდი კუჭის მთლიანობა და ქმნიან ცალკე პატარა კუჭს; ამ უკანასკნელის ზერელს აკერებენ კანის ჭრილობაში. გაკვეთის ადგილებში, სეროზულ და კუნთოვან გარსებს კერავენ ცალკე დიდ კუჭში და ცალკე პატარაში. კუჭის კედლის მცირე ნაწილში გადაუჭრელი სეროზული გარსი და კუნთოვანი შრე ქმნიან პატარა ხიდაკს, რომელიც დიდ კუჭს იზოლირებულ კუჭთან აკავშირებს. ამ ხიდაკში გაივლიან ის ნერვული ბოჭკოები, რომელნიც უზრუნველყოფენ იზოლირებული კუჭის ინერვაციას (სურ. 77).



სურ. 77. ძალი იზოლირებული პატარა კუჭით (ი. პავლოვის მიხედვით.)

წვენი თავისუფალია უცხო მინარევებისაგან და შეიძლება მისი თვისობრივი და რაოდენობრივი შედგენილობის შესწავლა.

კუჭის ფისტულა ზოგჯერ გვხვდება ადამიანებზედაც ჭრილობის მიყენების ან ოპერაციული ჩარევის შემდეგ, რაც გამოწვეულია საყლაპავის გაუფლობით (სურ. 68); ჯერ კიდევ 1834 წ. ბომონმა აღწერა დაკვირვება მონადირის კუჭის სეკრეციაზე, რომელსაც ფისტულა ჰქონდა ტყვიით შემთხვევითი ჭრილობის მიყენების შემდეგ. მოგვიანებით ჩაატარეს ცალკეული დაკვირვებანი ადამიანის კუჭის სეკრეციაზე, მათ ჰქონდათ თიჟრის ჩაჭედვის შედეგად წარმოქმნილი იზოლირებული პატარა კუჭი.

კუჭის წვენის გამოყოფის შესასწავლად ადამიანის კუჭში შეყავთ რეზინის მილი — ზო ნ დ ი. გამოკვლევა ჩვეულებრივ წარმოებს ე. წ. საცდელი საუზმის შემდეგ. ყველაზე ხშირად იყენებენ ბოას-ევალდის საუზმეს, რომელიც შედგება 50 გ თეთრი პურისა და ერთი ჭიქა თბილი წყლისაგან. კუჭის სეკრეციის გამოკვლევისათვის ადამიანს აძლევენ აგრეთვე ზორცის ბულიონს, კომბოსტოს წვენს, ალკოჰოლს ან კოფეინის ხსნარს. გარკვეული დროის გავლის შემდეგ ზონდის საშუალებით ამოიღებენ კუჭის შიგთავსს და აწარმოებენ მის ქიმიურ გამოკვლევას.

ახალ მეთოდს წარმოადგენს გადამწოდის მქონე ზონდის გამოყენება; რომელიც რეაგირებს წყალბადის იონთა აქტიურ რეაქციაზე.

კუჭის წვენის შედგენილობა და საკვების დაშლა კუჭში

სუფთა კუჭის წვენი წარმოადგენს უფერო, გამჭვირვალე, მჟავე რეაქციის სითხეს. მჟავე რეაქცია დამოკიდებულია მარილმჟავას თანაარსებობაზე, რომლის შემცველობაც ადამიანის კუჭის წვენში უდრის 0,4—0,5%. ადამიანის სუფთა კუჭის წვენის pH უდრის 0,9—1,5. ჩვეულებრივ, კუჭში საკვების არსე-

ბოზისას HCl კონცენტრაცია კუჭის შიგთავსში ნაკლებია, pH უდრის 1,5—2,5.

კუჭის წვენი შეიცავს ცილის მომწებებელ პროტეაზებს და ცხიმების მომწებებელ ლიპაზას. პროტეაზებს წარმოადგენენ პეპსინები (ერთი მათგანი წარმოიქმნება ფუნდური ჯირკვლების მთავარ უჯრედებში, მეორე — პილორული ჯირკვლების უჯრედებში), ელატინაზა და ქიმოზინი. პეპსინები ცილებს შლიან მხოლოდ მყავე რეაქციის დროს (როცა pH 4-ზე ქვევითაა). არსებობს pH ორი დონე, რომელთა დროსაც პეპსინები მაქსიმალურად აქტიურია: 1,5—2,4 და 3,4—3,9. თუ pH 5-ზე მეტია. პეპსინების მოქმედება წყდება. ეს ფერმენტები გამოყოფილია კრისტალური სახით. პეპსინები შლიან ცილებს სხვადასხვა სირთულის პოლიპეტიდებამდე.

პეპსინები კუჭის ჯირკვლებისაგან გამოიყოფა უაქტივო ეგრეთწოდებულ პეპსინოგენების სახით, ისინი მარილმჟავას გავლენით აქტიურ ფერმენტ-პეპსინად გარდაქმნიან. პეპსინოგენის აქტივაცია იმაში მდგომარეობს, რომ მას მოცილდება არგინინის შემცველი პოლიპეტიდი, რომელიც პეპსინის პარალიზატორს წარმოადგენს.

ელატინაზა შლის ელატინს — ცილას, რომელსაც შეიცავს შემადგენელი ქსოვილი. ქიმოზინი და აგრეთვე პეპსინიც იწვევენ რძის შეხატოვებას, ე. ი. რძეში შემავალი წყალში ხსნადი ცილის კაზეინოგენის უხსნად ცილად — კაზეინად გარდაქმნას, რაც კალციუმის იონების თანაარსებობით ხდება.

კუჭში საჭმლის მონელებისათვის მნიშვნელოვანი როლი ეკისრება კუჭის წვენის მარილმჟავას. მარილმჟავა: 1. ქმნის კუჭში წყალბადის იონთა ისეთ კონცენტრაციას, რომლის დროსაც პეპსინები მაქსიმალურად აქტიურნი არიან; 2. პეპსინოგენებს გარდაქმნის პეპსინებად; 3. იწვევს ცილების დენატურაციასა და გაფუებას, რითაც ხელს უწყობს მათ ფერმენტულ დაშლას; 4. ხელს უწყობს რძის შეხატოვებას — პეპსინებისა და ქიმოზინის გავლენით კაზეინოგენის კაზეინად გარდაქმნას.

ლიპაზის გავლენით ცხიმები გლიცერინად და ცხიმოვან მჟავებად იშლება. მოზრდილებში კუჭის ლიპაზას საჭმლის მონელებისათვის მცირე მნიშვნელობა აქვს, რადგანაც მხოლოდ ემულგირებულ ცხიმებზე მოქმედებს. ბუბუ-მწოვარა ბავშვების კუჭის ლიპაზი კი შლის 25%-მდე რძის ცხიმს.

ქალის რძის ცხიმის დაშლა ძუძუმწოვარა ბავშვის კუჭში ხდება არა მარტო კუჭის წვენის ლიპაზის გავლენით, არამედ ქალის რძეში შემავალი ცხიმის დამშლელი ფერმენტის გავლენითაც; ძროხის რძეში ლიპაზის შემცველობა უმნიშვნელოა.

ზოგიერთი მკვლევარი ფიქრობს, რომ ქალის რძის ლიპაზა აქტივდება კაზეინის შედეგით. ზოგიერთებს ჰგონია, რომ ეს წარმოებს ბავშვის კუჭის წვენში შემავალი სპეციფიკური აქტივატორის — **ლიპოკინაზის** საშუალებით.

პირის ღრუში ნერწყვის ფერმენტების გავლენით დაწყებული პოლისაქარიდების მონელება გრძელდება კუჭში. მათი მოქმედების ხანგრძლივობა და ინტენსივობა დამოკიდებულია იმაზე, თუ რამდენად სწრაფად მიერევა საჭმელს კუჭის წვენი, რომლის მარილმჟავა წყვეტს ნერწყვის პტიალინისა და მალტაზის მოქმედებას. მარილმჟავა ძალიან ნელა შეაღწევს მიღებული საკვების შიგნითა ფენებს, ხოლო ახლად მიღებული საკვები იკავებს ისეთ შუა მდგომარეობას, თითქმის იგი სოლივით ჩაესობა მანამდე მიღებული საკვების მასას, ამის გამო შიგნითა ფენებში კიდევ რამდენიმე ხანს შეიძლება მიმდინარეობდეს ნერწყვის გავლენით პოლისაქარიდების დაშლა. ადამიანის შემთხვე-

ვაში ნერწყვის პტიალინით სახამებლის მნიშვნელოვანი ნაწილი სწორედ კუჭში იშლება.

ი. პავლოვის გამოკვლევების მიხედვით გამოყოფილი კუჭის წვენში მარილმჟავას კონცენტრაცია მუდამ ერთი და იგივეა, მაგრამ რადგან ფუნდური ჯირკვლების წვენი ერევა საკვებს და ტუტე რეაქციის პილორული ნაწილის წვენს, ამიტომ ადგილი აქვს მის ნაწილობრივ ნეიტრალიზაციას. ამის გამო, რაც უფრო სწრაფად გამოიყოფა კუჭის წვენი, მით უფრო ნაკლებად ნეიტრალდება იგი და მით უფრო მეტი რაოდენობით შეიცავს მარილმჟავას.

კუჭის ლორწოვანი გარსის სხვადასხვა უბნიდან გამოყოფილ წვენს არა აქვს ერთნაირი მომწიფებელი ძალა და მჟავიანობა. ასე, მაგალითად, კუჭის მცირე სიმრუდის ჯირკვლებიდან გამოყოფილი წვენი განსხვავდება პეპსინის დიდი შემცველობითა და მაღალი მჟავიანობით. კუჭის ამ მიდამოს ჯირკვლები პირველნი იწყებენ წვენის გამოყოფას და წყვეტენ უფრო ადრე, ვიდრე კუჭის სხვა უბნების ჯირკვლები.

პილორუსის ჯირკვლების წვენი

კუჭის პილორული ნაწილის ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი წვენი წარმოადგენს ბლანტ, სქელ ტუტე რეაქციის სითხეს, რომელიც ლორწოს დიდი რაოდენობით შეიცავს. ეს წვენი გამოიყოფა საათში რამდენიმე მილილიტრის რაოდენობით მაშინაც, როდესაც კუჭი ცარიელია. კუჭში შესული საკვები მექანიკურად აღიზიანებს კუჭის გასასვლელის ლორწოვან გარსს და მნიშვნელოვნად აძლიერებს წვენის გამოყოფას. როგორც ჩანს, საჭმლის მონელების მთელი პერიოდის განმავლობაში პილორუსის ჯირკვალთა წვენი გამოიყოფა დაახლოებით 200 მლ რაოდენობით.

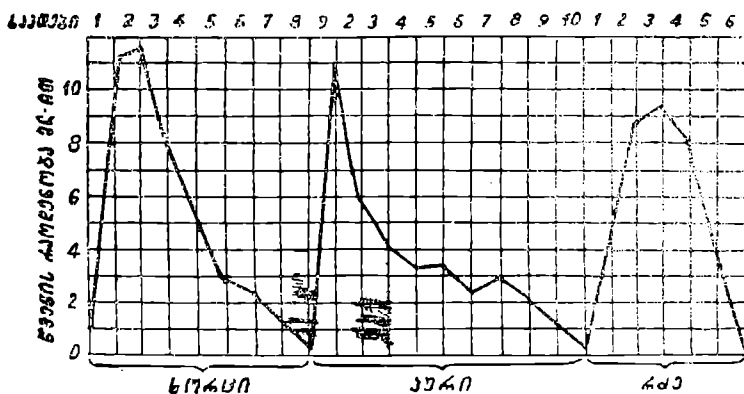
კუჭის ჯირკვლების მუშაობა უზმოდ და ჭამის შემდეგ

საჭმლის მონელების გარეშე უზმოდ ძაღლების კუჭი გამოყოფს მხოლოდ ტუტე რეაქციის ლორწოს და პილორულ წვენს. საკვების მიღების შემდეგ ან ორგანიზმზე მხედველობითი, გემოვნებითი, ყნოსვითი ან სხვა გაღიზიანებების მოქმედებისას, რომელნიც საკვების მიღებასთან იყვნენ დაკავშირებული, ადგილი აქვს კუჭის ფუნდური ჯირკვლებიდან მუდამ წვენის გამოყოფას.

კუჭის ფისტულიან ადამიანებზე გამოკვლევების ან კლინიკური დაკვირვებების მიხედვით ადამიანს საჭმლის მონელების გარეშე აქვს კუჭის მუდამ წვენის მცირე, თითქმის, განუწყვეტელი სეკრეცია. ადამიანებში კუჭის წვენის ასეთი განუწყვეტელი გამოყოფა აიხსნება იმით, რომ საკვების მიღებათა შორის შუალედები მათ აქვთ ჩვეულებრივ ხანმოკლე; მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ფსიქიკურ მოქმედებას კუჭის ჯირკვლებზე. ჭამის შემდეგ ადამიანს კუჭის წვენის სეკრეცია მკვეთრად უძლიერდება.

სხვადასხვა საკვებ ნივთიერებათა ჭამის შემდეგ გამოყოფილი კუჭის წვენი განსხვავდება როგორც რაოდენობით, ისე შედგენილობით. პავლოვის წესით იზოლირებულ პატარა კუჭის მქონე ძაღლებზე ჩატარებული ცდებით გამოჩვენებული იყო, რომ პური, რომელიც უმთავრესად ნახშირწყლებს შეიცავს,

მჟლე ხორცი, რომელიც უმთავრესად ცილებს შეიცავს და რძე, რომლის შედგენილობაში ერთად შედიან ცილები, ცხიმები და ნახშირწყლები, იწვევს რაოდენობრივად და თვისობრივად განსხვავებული წვენი გამოყოფას. ყველაზე მეტი წვენი გამოიყოფა ხორცის ჭამის დროს, ნაკლები — პურისა და რძის მიღების დროს. ამ საკვები ნივთიერებების მიღებიდან გადის გარკვეული დრო (ლათენტური პერიოდი), სანამ დაიწყება კუჭის წვენის სეკრეცია, შემდეგ წვენის გამოყოფა სწრაფად მატულობს და გრძელდება რამდენიმე საათს და თანდათან სუსტდება. პურის, ხორცისა და რძის მიღებით გამოწვეული წვენის გამოყოფის დამახასიათებელი მრუდები მოცემულია 78-ე სურათზე.



სურ. 78. ძალის იზოლირებული კუჭიდან კუჭის წვენის გამოყოფის მსვლელობის მრუდები ხორცის, პურისა და რძის მიღების შემდეგ (ი. პავლოვის მიხედვით).

ხორცის ჭამისას გამოყოფილ წვენში მარილმჟავას შემცველობა მეტია, ვიდრე პურისა და რძის ჭამის დროს გამოყოფილ წვენში. ფერმენტების შემცველობა კი ყველაზე მეტია პურის ჭამის შემდეგ გამოყოფილ წვენში.

გარკვეულ ფარგლებში მიღებული საკვების რაოდენობის გადიდებისას (ერთი და იმავე ხარისხის საკვებისას) დაახლოებით პროპორციულად დიდდება გამოყოფილი წვენის რაოდენობაც. საკვების რაოდენობის გადიდებისას მატულობს აგრეთვე წვენის გამოყოფისა და საკვების კუჭში ყოფნის ხანგრძლივობა.

ცხიმები, მათი მიღებიდან რამდენიმე საათის განმავლობაში, იწვევენ კუჭის ჭირკვლების მუშაობის დათრგუნვას. მომწელებელი ძალა და მჟავიანობა ქვეითდება. ლატენტური პერიოდი ხანგრძლივდება, მატულობს აგრეთვე სეკრეციის დროის ხანგრძლივობა. ცხიმის მიღებიდან რამდენიმე საათის შემდეგ კუჭის სეკრეციის შეკავება შეიცვლება სეკრეციის აგზნებით.



კუჭის წვენის სეკრეციის ფაზები

მიღებულია კუჭის წვენის სეკრეციის მთელი პერიოდის სამ ფაზად დაყოფა. საკვების მიღებიდან პირველ მომენტში კუჭის სეკრეცია აიგზნება ნერვული იმპულსებით, მასთან მისული იმ რეფლექსების შედეგად, რომელიც პირის

ღრუსა და ხახის რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ (უპირობო რეფლექსური გაღიზიანებანი) აღმოცენდება, აგრეთვე თვალის, ყურისა და ცხვირის რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ, საკვების დანახვით. სუნით და აგრეთვე საკვების მიღებასთან დაკავშირებული ხმაურის საპასუხოდ (პირობითი-რეფლექსური გაღიზიანებანი) რომ აიგზნებიან. ნერვული იმპულსები ახორციელებენ გამშვები მექანიზმის როლს; თვით კვების აქტით განპირობებულ წვენის გამოყოფა შეადგენს კუჭის სეკრეციის პირველ, რთულ-რეფლექსურ ფაზას. „რთულრეფლექსურს“ მას იმიტომ უწოდებენ, რომ ამ ფაზის დროს სეკრეციის გამოწვევა ხდება უპირობო და პირობითი რეფლექსების კომპლექსით.

მაღე, საჭმლის მონელების ჩვეულებრივ პირობებში კუჭის ჯირკვლებზე პირის ღრუსა და ხახის რეცეპტორებიდან, აგრეთვე თვალის, ცხვირისა და ყურის რეცეპტორებიდან გამოწვეულ რეფლექსურ გავლენებს ემატება კუჭში საკვების მოხვედრასთან დაკავშირებული გაღიზიანებები. საკვები ერთის მხრივ ლორწოვანი გარსის მექანიკურ გაღიზიანებას იწვევს, ხოლო მეორე მხრივ კუჭში ნივთიერებათა წარმოქმნას. ისინი შეიწოვებიან სისხლში და შემდეგ ჰუმორალური გზით ააგზნებენ კუჭის სეკრეციას. ამ გავლენებით გამოწვეული წვენის გამოყოფა შეადგენს სეკრეციის მეორე — კუჭის — ნერვულ-ჰუმორალურ ფაზას.

კუჭის წვენით მონელებული საკვები თანდათანობით გადადის ნაწლავებში. წვრილი ნაწლავებიდან სისხლში შეიწოვება ზოგიერთი ნივთიერება, რომელიც ააგზნებს კუჭის ჯირკვლებს. მათი ჰუმორალური გავლენით განპირობებულია კუჭის სეკრეციის მესამე — ნაწლავის ფაზა.

კუჭის ჯირკვლების სეკრეციის პირველი — რთულრეფლექსური ფაზა. ამ ფაზის სეკრეციის სხვა ფაზებისაგან იზოლირებულად შესწავლა შესაძლებელია კუჭის ფისტულის მქონე ეზოფაგოტომირებულ ძაღლებზე ჩატარებული ცდების მიხედვით. ასეთი ძაღლების კვებისას საკვები საყლაპავიდან გარეთ ცვივა და კუჭში არ ხვდება. მაგრამ ასეთი ვითარის კვებიდან 5—10 წუთის შემდეგ გამოყოფას იწყებს კუჭის წვენი.

ანალოგიური მონაცემები მიღებულია იმ ადამიანებზე, რომელთაც საყლაპავის შევიწროების გამო გაკეთებული ჰქონდათ კუჭის ფისტულა და ეზოფაგოტომია. საკვების ღეჭვა და გადაყლაპვა ასეთ ადამიანში კუჭის წვენის გამოყოფას იწვევს (სურ. 79).

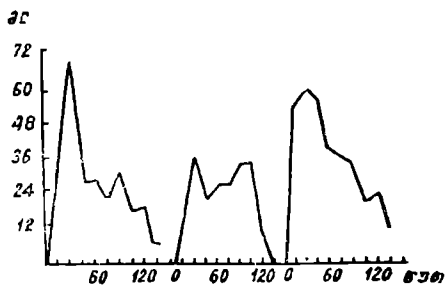
კუჭის წვენის რეფლექსური გამოყოფა ვითარის კვების დროს წარმოიქმნება საკვების საშუალებით პირის ღრუსა და ხახის რეცეპტორების გაღიზიანების გამო. ეს რეფლექსი შენარჩუნებულია დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგაც. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ იგი უპირობოა.

კუჭის წვენის გამოყოფა შეიძლება შევამჩნიოთ აგრეთვე მაშინ, თუ ძაღლს გაღიზიანებთ საკვების შეხედვით და სუნით. ამ შემთხვევაში ჩვენ საქმე გვაქვს პირობით რეფლექსთან. თავის ტვინის ქერქის მოცილების შემთხვევაში ასეთი გაღიზიანების შედეგად წვენის გამოყოფა აღარ აღინიშნება. მაშინ, როდესაც პირის ღრუდან და ხახიდან გამოწვეული რეფლექსები თანდაყოლილია, მხედველობითი და ყნოსვითი გაღიზიანებებით გამოწვეული რეფლექსები შექენი-

ლია. ეს გამოავლინა ი. ციტოვიჩმა. რძით გამოზრდილ რამდენიმე თვის ლეკვს პუტის ან ხორცის ჩვენებაზე კუჭის წვენი არ გამოეყოფოდა, მაშინ, როდესაც ხორცის წვენის შესხმა პირის ღრუში, ან ხორცით კვება ააგზნებდა კუჭის ჭირკვლების მუშაობას.

კუჭის წვენს, რომელიც გამოიყოფა ლეჭვისას, საკვების დანახვაზე და სუნზე, პავლოვმა „სამადო“ წვენი უწოდა. სამადო წვენის გამოყოფის გამო, კუჭი უკვე წინასწარ მომზადებულია საკვების მისაღებად.

ადამიანის კუჭის სეკრეციაზე დაკვირვებამ გამოავლინა იგივე კანონზომიერებანი, რომელნიც დადგენილი იყო ექსპერიმენტულ შრომებში. მაგალითისათვის შეიძლება მოვიყვანოთ დაკვირვება, იზოლირებული კუჭის მქონე 20 წლის ქალიშვილზე. მას ჰქონდა კუჭის თიაქარი (კუჭის გამოსვლა კანქვეშ ერთმანეთისაგან დაცილებულ მუცლის კედლის კუნთებს შორის), რომელიც მას ერთი წლის ასაკში ჩაეჭედა. კუჭის იმ ნაწილში, რომელსაც შერჩა ნერვული კავშირები და ნორმალური სისხლის მიმოქცევა და რომელიც კუჭისაგან განცალკევებული იყო მხოლოდ ლორწოვანი გარსით, შეიქმნა ფისტულა, საიდანაც გამოიყოფოდა მუდამ რეაქციის მქონე კუჭის წვენი; ის ინელებდა ცილას და რძის შედედებას იწვევდა. იზოლირებული კუჭიდან წვენის გამოყოფა იწყებოდა უკვე გემრიელ საჭმელზე საუბრის დროს.



სურ. 79. კუჭის ფისტულის მქონე ეზოფაგოტომირებული ადამიანის კუჭის ჭირკვლების სეკრეციის მსვლელობის მრუდები (ა. კურცინის მიხედვით).

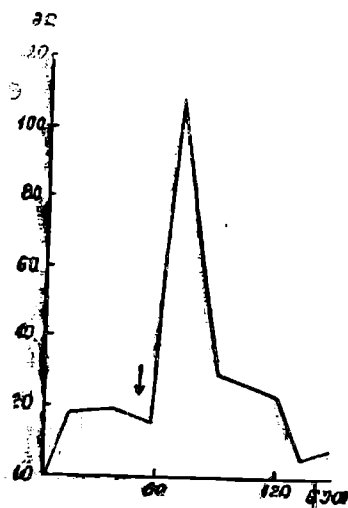
a — ვითარის კვების დროს; b — კუჭის ლორწოვანის მექანიკური გაღიზიანების დროს; b — ვითარის კვების შეუღლებისას კუჭის ლორწოვანის მექანიკური გაღიზიანებასთან.

ანალოგიური დაკვირვებები ჩატარებული იყო ნორმალური კუჭ-ნაწლავის ტრაქტის მქონე ადამიანებზეც, რომელთა კუჭის წვენს აგროვებდნენ ზონდის დახმარებით: მათთვისაც საკვების ჩვენება და კვების თანმხლები ხმაურის მოსმენა (მაგალითად, თევზებისა და ჩანგლების ხმაური) იწვევს კუჭის წვენის პირობითრეფლექსურ სეკრეციას (სურ. 80). კუჭის ჭირკვლების სეკრეციაზე თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის გავლენა კარგად არის ილუსტრირებული ჰიპნოზური შთაგონების ცდებში: თუ ადამიანს შთაგონებენ, რომ მან შეჭამა გემრიელი კერძი, იწყება უხვი სეკრეცია (სურ. 81).

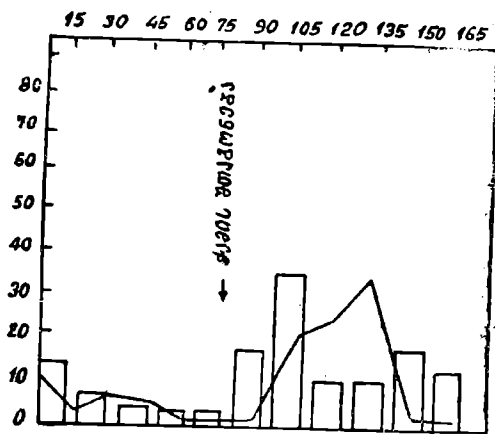
კუჭის ჭირკვლებზე რეფლექსური გავლენები ხორციელდება ცთომილი ნერვის გზით. ცთომილი ნერვების გადაჭრის შემდეგ არც ვითარის კვება და არც საკვების შეხედვა და სუნი სეკრეციას აღარ იწვევს. N. vagus არის კუჭის ჭირკვლების სეკრეციული ნერვი. წინასწარ (3—4 დღით ადრე ცდის დაწყებამდე) გადაჭრილი ცთომილი ნერვის პერიფერიული ბოლოს ძლიერი ელექტრული გაღიზიანება იწვევს კუჭის წვენის უხვ გამოყოფას, წვენი შეიცავს დიდი რაოდენობით მარილმჟავას და არის მაღალი ფერმენტული აქტივობისა. N. vagus-ის სუსტი ელექტრული გაღიზიანება იწვევს კუჭის ჭირკვლების მიერ სუსტი მუდამ რეაქციის მქონე ლორწოს მცირე რაოდენობის გამოყოფას.

სიმპათიკური შიგნეულობის ნერვის (n. splanchnicus) გაღიზიანება იწვევს კუჭის ჭირკვლების მუშაობის შეკავებას.

ცლის განსაკუთრებულ პირობებში, თუ გავღიზიანებთ n. splanchnicus მისი გადაჭრის 3—4 დღის შემდეგ ან ნიკოტინის საშუალებით მზის წნულის (plexus solaris) მოწამელის შემდეგ (n. splanchnicus გაივლის მზის წნულში), შეიძლება შევნიშნოთ, რომ ეს გაღიზიანება იწვევს კუჭის სეკრეციას. ალბათ, ეს ნერვი სეკრეციის შემაკავებელ სიმპათიკურ ბოჭკოებთან ერთად შეიცავს სპინალურ სეკრეციულ პარასიმპათიკურ ბოჭკოებსაც.



სურ. 80. ადამიანის კუჭის წვენის პირობითრეფლექსური გამოყოფის მრუდი (ი. კურცინის მიხედვით). ისრით აღნიშნულია პირობითი გაღიზიანების შეყენების მომენტი.



სურ. 81. ადამიანის კუჭის წვენის სეკრეცია მას შემდეგ, რაც მას შთააგონეს, რომ მან შეჭამა შემწვარი ხორცი (ი. გორდონის მიხედვით). სვეტებით მოცემულია კუჭის ფისტულიდან გამოყოფილი კუჭის წვენის რაოდენობა. უწყვეტი ხაზით — კუჭის წვენში მარილმჟავას შემცველობა. ციფრები ზემოთ — დრო წუთობით.

კუჭის წვენის სეკრეციის კუჭისა და ნაწლავის ფაზები. ხანმოკლე (8—10 წუთი) ვითარის კვება კუჭის ჭირკვლების მუშაობას ააგზნებს 2—3 საათით; კუჭის წვენის გამოყოფა კი ნორმალურ პირობებში გრძელდება 6—8 საათს და მეტ ხანსაც. მაშასადამე, კუჭის წვენის გამოყოფის მთელი პერიოდი არ შეიძლება აიხსნას მხოლოდ რეფლექსური გავლენებით, რომლებიც წარმოიქმნიან პირის ღრუსა და ხახის, აგრეთვე თვალის, ცხვირისა და ყურის რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ. ბუნებრივად გამომდინარეობს, რომ არსებობს კუჭის ჭირკვლების აგზნების კიდევ სხვა მექანიზმი. იგი ხორციელდება კუჭის წვენის სეკრეციის კუჭის ფაზის დროს კუჭში საკვების მოხვედრის გავლენით და ნაწლავის ფაზის დროს — საკვების ნაწლავებში გადასვლისას. ეს იმით მტკიცდება, რომ საკვებით პირის ღრუს რეცეპტორების გაღიზიანების გამოთიშვისას (მაგალითად, თუ ძალს საკვებს შევუყვანთ უშუალოდ კუჭში) შეიძლება აღიძრას კუჭის ჭირკვლების სეკრეცია. სეკრეციის ფარული პერიოდი კუჭში ხორცის მოთავსებისას შეადგენს 30 წუთზე მეტს, ხოლო გამოყოფილი წვენის რაოდენობა 2—3-ჯერ უფრო ნაკლებია, ვიდრე ჩვეულებრივი

კვებისას. ზოგიერთი საკვები ნივთიერება — ხორცის ნახარში, კომბოსტოს წვენი, რძე აღძრავენ კუჭის სეკრეციას მათი ნაწლავებში შეყვანისას.

საკვების კუჭში მოხვედრისას კუჭის ჭირკვლების აგზნება ხდება როგორც მექანიკური, ისე ქიმიური გაღიზიანებით, ხოლო მათი ნაწლავებში მოხვედრისას — ამ უკანასკნელით.

კუჭის ჭირკვლებზე მექანიკური გაღიზიანების მოქმედება დაამტკიცა ჰაიდენჰაინმა, ხოლო შემდგომ ა. აივიმ და ს. ი. ჩეჩულინმა ძაღლებზე ცდებით. აგრეთვე ი. ტ. კურცინმა ადამიანზე ჩატარებული გამოკვლევებით. კუჭის ფისტულიან ძაღლების კუჭში რეზინის ბალონის ან რეზინის ნაჭრების ან შუშის მძივების შეყვანა, რაც იწვევს ლორწოვანი გარსის მექანიკურ გაღიზიანებას. ააგზნებს კუჭის მთავრე წვენის სეკრეციას. ამ დროს სეკრეციის ფარული პერიოდი აჭარბებს 40—50 წუთს. მექანიკური გაღიზიანებისას სეკრეციის ფარული პერიოდი ბევრად უფრო მცირეა და შეადგენს დაახლოებით 5 წუთს. მოზრდილი ადამიანის კუჭი განუწყვეტელი მექანიკური გაღიზიანებისას (გაბერალი რეზინის ბალონით) 1 საათში გამოყოფს 100 მლ-მდე წვენს. ზოგიერთ ცდაში კუჭის ჭირკვლების მაღალი აგზნებადობის პირობებში 3 საათის განმავლობაში აგროვებდნენ 1 ლიტრამდე კუჭის წვენს.

ადამიანის კუჭის ლორწოვანი გარსის მექანიკური გაღიზიანების გზით მიღებული კუჭის წვენის შედგენილობა და თვისებები (მჟავიანობა და მომწიფებელი ძალა) უახლოვდება რეფლექსური გაღიზიანებისას გამოყოფილი კუჭის წვენის შედგენილობასა და თვისებებს.

წვენის გამოყოფა კუჭის მექანიკური გაღიზიანებისას აიგზნება რეფლექსურად, რომელიც აღმოცენდება კუჭის კედლის მექანიკური გაღიზიანების მიმდები ნერვული დაბოლოებების — მექანორეცეპტორების გაღიზიანებისას. ეს რეფლექსი ისაობა ცთომილი ნერვების გადაკვეთისას. გარდა ამისა, კუჭის კედლის მექანიკური გაღიზიანება სეკრეციას ააგზნებს ჰუმორალური გზითაც, იწვევს რა კუჭის გასასვლელში სეკრეციის ამგზნები ქიმიური ნივთიერების წარმოქმნას, რომელიც შეიწოვება სისხლში და შემდეგ მოქმედებს ჭირკვლოვან უჯრედებზე.

კუჭის სეკრეციულ აპარატზე მოქმედ ჰუმორალურ, ქიმიურ ნივთიერებათა არსებობა მტკიცდება ცდებით ძაღლებზე, რომელთაც აქვთ ჰაიდენჰაინის წესით იზოლირებული პატარა კუჭი. ვინაიდან ოპერაციის დროს გადაკვეთილია ცთომილი ნერვების ის ბოჭკოები, რომლებიც ანერვიანებენ კუჭის იმ ნაწილს. საიდანაც შექმნილია პატარა კუჭი, ხოლო მისი სისხლით მომარაგება შენარჩუნებულია, ამიტომ წვენის გამოყოფის რეფლექსური მექანიზმი პატარა კუჭში გამორიცხულია და შენარჩუნებულია მხოლოდ ჰუმორალური მექანიზმი.

თუ დენერვირებული, ე. ი. ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან კავშირს მოკლებული, იზოლირებული კუჭის მქონე ძაღლს ვაჭმევთ საკვებს, კუჭის წვენის გამოყოფა იწყება კვების დაწყებიდან 30—50 წუთის შემდეგ. დიდ კუჭში სეკრეცია იწყება ადრე და დიდი კუჭის უჯრედების სეკრეციის ინტენსივობა მნიშვნელოვნად მეტია, ვიდრე პატარა კუჭის უჯრედების ინტენსივობა. საჭმლის მონელების შემდგომ საათებში კი სეკრეციული პროცესის ინტენსივობა დიდი და იზოლირებული კუჭის უჯრედებში თანაბარია.

დენერვირებულ პატარა კუჭში სეკრეციის არსებობა იმით აიხსნება, რომ საჭმლის მონელებისას კუჭში წარმოიქმნებიან ქიმიური ნაერთები, რომლებიც

გადადიან სისხლში და ააგზნებენ კუჭის ჭირკვლების მუშაობას. დენერვირებული პატარა კუჭიდან წვენი გამოყოფის მცირე ინტენსივობა კი პირველი ორი საათის განმავლობაში აიხსნება სეკრეციის რეფლექსური მექანიზმის უარსებობით, რასაც მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს საკვების მიღების პირველ ორ საათში.

კუჭის სეკრეციის ქიმიური ამგზნებლების არსებობა სისხლში დადასტურებულია ი. რაზენკოვის ცდებით. ძაღლის კუჭში შეყავდათ ხორცის ექსტრაქტი, კომბოსტოს წვენი ან კიდევ ძაღლს კვებავდნენ ხორცით ან რძით. როდესაც სეკრეცია აღწევდა მაღალ დონეს, ძაღლს არტერიიდან აუღებდნენ 200 მლ სისხლს და შეყავდათ მეორე ძაღლის ვენაში, რომლის კუჭის ჭირკვლები მოსვენებული იყო. სისხლის შეყვანის შემდეგ ამ ძაღლს ეწყებოდა კუჭის წვენის გამოყოფა. ამრიგად, სისხლი საჭმლის მონელების დროს შეიცავს ნივთიერებებს, რომლებიც იწვევენ კუჭის ჭირკვლების სეკრეციას, მაშინ როდესაც მშვიერი ცხოველის სისხლი სეკრეციის ამ ამგზნებლებს მოკლებულია.

ედკინსის თეორიის თანახმად კუჭის პილორული ნაწილის ლორწოვან გარსში წარმოიქმნება ფიზიოლოგიურად უაქტივო ნივთიერება — პროგასტრინი; იგი მარილმჟავას ან მონელების პროდუქტების გავლენით გარდაიქმნება ფიზიოლოგიურად აქტიურ ჰორმონად — გასტრინად. ეს უკანასკნელი გადადის სისხლში და სისხლის საშუალებით მიიტანება კუჭის ჭირკვლების უჯრედებთან და ააგზნებს მათ მუშაობას. მართლაც, პილორუსის ნაწილის ლორწოვანი გარსის ექსტრაქტის შემზავნება სისხლში კუჭის ჭირკვლების სეკრეციას იწვევს.

ამ თეორიის სასარგებლოდ მეტყველებენ დაკვირვებანი, რომ პილორუსის მოცილებისას კუჭის ჭირკვლების სეკრეციის მეორე ფაზა მკვეთრად სუსტდება და ზოგჯერ ქრება კიდევ. პილორუსის მოცილებიდან მხოლოდ ხანგრძლივი დროის შემდეგ კუჭის სეკრეციის ჰუმორალური მექანიზმი ნაწილობრივ აღდგება. ეს მიუთითებს კუჭის პილორული ნაწილის სპეციფიკურ როლზე, რომელიც წარმოადგენს კუჭის სეკრეციის ჰუმორალური ამგზნებლის წარმოქმნის ადგილს.

გასტრინის ქიმიური ბუნება 1964 წ. გამოარკვია რ. გრიგორიმ. მან მოახერხა ხარის კუჭის პილორული ნაწილის ლორწოვანი გარსიდან გამოეყო ორი პოლიპეპტიდი, რომლებიც ძაღლში კანქვეშ შეყვანისას წარმოადგენენ კუჭის სეკრეციის მძლავრ სტიმულატორებს. გარკვეულია ამ პოლიპეპტიდების ქიმიური სტრუქტურა. ერთი მათგანი, რომელიც ააგზნებს კუჭის სეკრეციას როგორც ძაღლებში, ისე ადამიანებში, შედგება 17 ამინომჟავას ნარჩენისაგან; ისინი ერთმანეთთან დაკავშირებულნი არიან გარკვეული თანმიმდევრობით. რ. გრიგორიმ თანამშრომლებთან ერთად მიიღო გასტრინის აქტიური პრეპარატი ქიმიური სინთეზის გზით. სინთეზური პრეპარატის შეყვანისას აღინიშნება კუჭის მკავე წვენის უზვი სეკრეცია; აგრეთვე პანკრეასის სეკრეცია და კუჭისა და ნაწლავის მამოძრავებელი აპარატის აგზნება. გასტრინი აღმოჩნდა დაახლოებით 500-ჯერ უფრო აქტიური, ვიდრე მანამდე ცნობილი კუჭის სეკრეციის მძლავრი ამგზნებელი — ჰისტამინი.

ჰისტამინი წარმოადგენს ნივთიერებას, რომელიც წარმოიქმნება ორგანიზმში და რომელსაც შეიცავს მრავალი საკვები პროდუქტი. მისი მეტად მცირე რაოდენობა იწვევს კუჭის ჭირკვლების სეკრეციას: ამისათვის საკმარისია მილიგრამის მეთადი ნაწილები.

ჰისტამინი გამოყოფილია აქტიური, კუჭის სეკრეციის ამგზნებელი კუჭის

[illegible]

კუჭის სეკრეცია კავდება მთელი რიგი ფაქტორების გავლენით. ასე, მაგალითად, თორმეტგოჯა ნაწლავში გადასული ცხიმოვანი საკვები შემაკავებელ გავლენას ახდენს კუჭის ჯირკვლების სეკრეციაზე. ცხიმის დამთრგუნველი გავლენა ნაწილობრივ აიხსნება მისი რეფლექსური მოქმედებით, უპირატესად კი იგი დამოკიდებულია თორმეტგოჯა ნაწლავში კუჭის სეკრეციის შემაკავებელი ნივთიერების — ენტეროგასტრონის წარმოქმნაზე (იხ. ქვევით). ცხიმის მოქმედებისას კუჭის სეკრეციის შეკავებაში ნერვული სისტემის როლი ნაჩვენებია ლ. ორბელის გამოკვლევებში. ცთომილი ნერვების გადაკეთის შემდეგ ცხიმები ძალში კუჭის წვენის სეკრეციის ნაკლებად გამოხატულ შეკავებას იწვევენ.

კუჭის სეკრეციის დათრგუნვა აღინიშნება აგრეთვე თორმეტგოჯა ნაწლავში მარილმჟავას მნიშვნელოვანი რაოდენობის გადასვლისას. ასეთი ეფექტი მიიღება იმ შემთხვევაში, როცა ნაწლავებში pH ეცემა 2,5 ქვევით. ნორმალურად თორმეტგოჯა ნაწლავში ასეთი დაქვეითება ჩვეულებრივ არ ხდება იმის გამო, რომ კუჭის შიგთავსი ნაწლავებში გადადის მცირე ნაწილების სახით და სწრაფად ნეიტრალდება ტუტე რეაქციის მქონე ნაწლავის წვენით. მაგრამ კუჭის ჯირკვლების მკვეთრად გაძლიერებული სეკრეციისას (ჰიპერსეკრეციისას) შესაძლებელია თორმეტგოჯა ნაწლავის შიგთავსის მჟავიანობის მნიშვნელოვანი გაზრდა, რაც იწვევს კუჭის სეკრეციის დათრგუნვას და შესაბამისად მარილმჟავას გამოყოფის შემცირებას. ამ ფაქტში არ შეიძლება არ დავინახოთ ორგანიზმის კომპენსატორული შეგუება, რაც ამცირებს კუჭის ჯირკვლების გადაჭარბებულ სეკრეციას.

კუჭის წვენის სეკრეციაზე ნერვული სისტემის შემაკავებელი გავლენა აღინიშნება ემოციური მდგომარეობების დროს. ამის თვალსაჩინო დემონსტრაციას წარმოადგენს შემდეგი ფაქტი: თუ ვითარსი კვების შემდეგ კუჭის წვენის გაძლიერებული გამოყოფის დროს ძალს ვაჩვენებთ კატას, რაც ძალის გააფთრებას იწვევს, მაშინ 15—20 წუთის განმავლობაში კუჭის წვენის სეკრეცია სავსებით წყდება. შეკავება ხდება აგრეთვე მტკივნეული გაღიზიანებისას.

ემოციური ავზნებისას კუჭის წვენის გამოყოფის შეკავება აღინიშნება ადამიანსაც: კუჭის ფისტულიანი ყმაწვილის საკვებით ხანგრძლივი გაღიზიანებისას (აჩვენებ და არ აჭმევ) უარყოფითი ემოციების (უკმაყოფილება და გაბრაზება) შედეგად შემდგომი კვება აღარ იწვევდა კუჭის წვენის სეკრეციას.

ამის გარდა, ადამიანის კუჭის ჯირკვლების მუშაობაზე ნერვული სისტემის შემაკავებელი გავლენა ნაჩვენებია ექსპერიმენტებში სხვადასხვა სუნიათი ნივთიერების გამოყენებით და ცდებში ჰიპნოზით. საკვების უსიამოვნო გემოს შთაგონება წვენის გამოყოფის შემცირებას იწვევდა. ასეთივე ეფექტი აღინიშნებოდა, თუ გამოკვლევის ქვეშ მყოფი პირი ჭამის დროს გრძნობდა მკვეთრ უსიამოვნო სუნს. ეს მონაცემები მიუთითებენ კუჭის ჯირკვლების მოქმედებაში ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი ნაწილის — თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მდგომარეობისა და აგრეთვე იმ პირობების მნიშვნელობის შესახებ, რომლებშიც ხდება საკვების მიღება.

ზოგიერთი ემოციის დროს კუჭის სეკრეციის შეკავების მექანიზმი აიხსნე-

ბა ერთის მხრივ, სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებით და მეორეს მხრივ — თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ ადრენალინის სეკრეციის რეფლექსური გაძლიერებით (სიმპათიკური ნერვები და ადრენალინი შემაკავებელ გავლენას ახდენენ კუჭის ჯირკვლების სეკრეციაზე).

კუჭის სეკრეციის შეკავება შეიძლება მოხდეს აგრეთვე ნაწლავის ლორწოვან გარსში წარმოქმნილი იმ ნივთიერების გავლენით, რომელიც იწვევს სეკრეციის შემცირებას. ასეთი ნივთიერების არსებობა დადგენილია აივის ცდებით; მან დაადგინა, რომ მრავალი მინარევისაგან გაწმენდილი ნაწლავების ლორწოვანის ექსტრაქტი სისხლში მისი შეყვანისას კუჭის წვენის გამოყოფის შემცირებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ კუჭის სეკრეციის შემაკავებელი ეს ნივთიერება, ენტეროგასტრონად წოდებული, შეიწოვება ნაწლავებში, სისხლის გზით მიიტანება კუჭის ჯირკვლებთან და თრგუნავს მათ სეკრეციულ ფუნქციას. ენტეროგასტრონის წარმოქმნა ხდება ცხიმისა და მისი დაშლის პროდუქტების — ცხიმოვანი მჟავებისა და მათი მარილების — გადასვლისას ნაწლავებში. ენტეროგასტრონი შემაკავებელ გავლენას ახდენს აგრეთვე კუჭის მოტორულ მოქმედებაზე.

კუჭის ჯირკვლების სეკრეციის შემაკავებელი ნივთიერება აღმოჩენილი იყო აგრეთვე შარდში და მას უწოდეს უროგასტრონი. ენტეროგასტრონისა და უროგასტრონის იდენტურობის საკითხი ჯერ კიდევ არ არის გადაწყვეტილი.

კვებითი რეჟიმის გავლენა კუჭის წვენის სეკრეციაზე

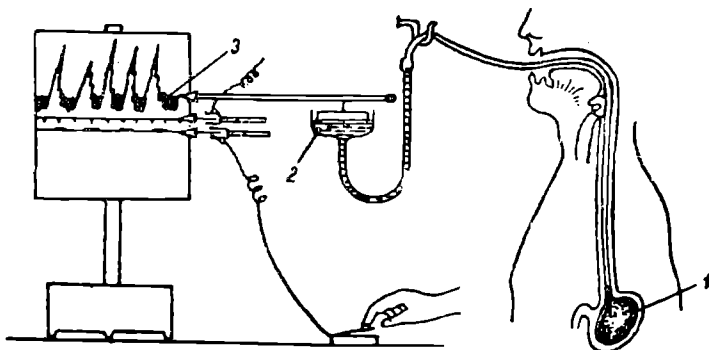
ი. პ. პავლოვის ლაბორატორიაში, ხოლო შემდეგ ი. რაზენკოვმა თანამშრომლებთან ერთად გვიჩვენეს, რომ კუჭის ჯირკვლების სეკრეცია შესამჩნევად ცვალებადობს ცხოველის კვების ხასიათთან დაკავშირებით. ნახშირწყლებით (პური, კარტოფილი და ბოსტნეული) მდიდარი საკვებით ხანგრძლივი (30—40 დღე) კვების შემთხვევაში, სეკრეცია მცირდება; ამასთანავე ცვალებადობს წვენის გამოყოფის მრუდის ხასიათიც. თუკი ცხოველი საკმარისად დიდი დროის განმავლობაში (30—60 დღე) იკვებება ცილებით მდიდარი საკვებით, მაგალითად, ხორცით, მაშინ გამოყოფილი კუჭის წვენის რაოდენობა მატულობს, განსაკუთრებით მეორე ფაზის დროს.

კვების ხასიათთან დაკავშირებით იცვლება არა მარტო კუჭის წვენის სეკრეციის მიმდინარეობა, არამედ მისი ფერმენტული თვისებებიც. ასე, მაგალითად, დადგენილია, რომ კუჭის წვენის რაოდენობის მომატება და მისი მაღალმჟავიანობა ხელს უწყობს ცხოველური ცილების მონელებას, ხოლო წვენის რაოდენობის მცირე დაქვეითება და მისი მჟავიანობის შემცირება ხელს უწყობს მცენარეული წარმოშობის ცილების ჰიდროლიზურ დაშლას (ა. უგოლევი).

კვებითი რეჟიმის გავლენა დადასტურებულია კლინიკური გამოკვლევებითაც. ცხიმოვან-ნახშირწყლოვანი რეჟიმი აქვეითებს კუჭის სეკრეციას იმ ავადმყოფებში, რომლებსაც სეკრეცია მომატებული აქვთ. ეს მონაცემები გვიჩვენებენ დიეტურ ღონისძიებათა მძლავრ გავლენას საჭმლის მომნელებელი ჯირკვლების სეკრეციულ ფუნქციაზე.

კუჭის კედლის გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვით განპირობებულია კუჭის **მოტორული** ან სხვანაირად რომ ვთქვათ, მისი **მამოძრავებელი ფუნქცია**. მისი მნიშვნელობა მდგომარეობს კუჭის შიგთავსის შერევისა და კუჭიდან ნაწლავებში საკვების გადაადგილებაში. ნაწლავებში საკვების გადასვლის რეგულირებაში მნიშვნელოვანი როლი ენიჭება პილორუსის სფინქტერს, რომელიც მოთავსებულია კუჭის პილორული ნაწილის ბოლოს და რომლის საშუალებითაც ხორციელდება კუჭის გასასვლელი ხვრელის დახურვა, და პრეპილორუსის სფინქტერს, რომელიც მოთავსებულია კუჭის ფუნდურ და პილორულ ნაწილებს შორის.

კუჭის მოძრაობათა შესასწავლად სხვადასხვა მეთოდს იყენებენ. ერთი მათგანია — გრაფიკული რეგისტრაციის მეთოდი. ის შემდეგში მდგომარეობს: კუჭში შეყავთ მარეის კაპსულთან რეზინის მილით დაკავშირებული წყლით გავსებული ან ჰაერით გაბერილი ბალონი (სურ. 83). კუჭის შეკუმშვები იწვევს ბალონზე ზედაწოლას, რაც ზრდის წნევას კაპსულაში და წევს ზევით ბერკეტს. ბერკეტის მოძრაობა კი რეგისტრირდება კიმოგრაფის ცილინდრზე. ადამიანის კუჭის მოძრაობათა გამოკვლევის გავრცელებული მეთოდია რენტგენოლოგიური მეთოდი. ამ გამოკვლევის დროს კუჭს ავსებენ ბარიუმის უხსნადი მარილისაგან დამზადებული ფაფით. რომელიც რენტგენის სხივებს არ ატარებს. ეს იმიტომ განპირობებული, რომ კუჭის კედლები არ შთანთქავენ რენტგენის სხივებს და ამიტომ მათი დანახვა რენტგენის აპარატის ეკრანზე არ შეიძლება. ხოლო მას შემდეგ, რაც ადამიანმა გადაყლაპა ბარიუმის ფაფა, რენტგენის ეკრანზე ჩანს კონტურირებული ჩრდილი, რომლის ფორმა კუჭის შეკუმშვების დროს იცვლება.



სურ. 83. ადამიანის კუჭის მოძრაობათა რეგისტრაციის დანადგარის სქემა.

1 — კუჭში მოთავსებული ჰაერით გაბერილი რეზინის ბალონი. რომელიც რეზინის მილით უერთდება მარეის კაპსულას (2); 3 — კუჭის მოძრაობათა ჩანაწერი კიმოგრაფის ცილინდრზე.

არჩევენ კუჭის მუსკულატურის შედარებით ხანმოკლე და განმეორებად შეკუმშვათა ორ ტიპს. პირველი ტიპი აღინიშნება მხოლოდ საკვების მიღების შემდეგ, როდესაც კუჭის მკაფი წვენი სეკრეცია ხდება. შეკუმშვათა სიხშირე — 5—8 წუთში, მათი ამპლიტუდა შეესაბამება ვერცხლისწყლის სვეტის 5—8 მმ. უნდა აღინიშნოს, რომ ჭამის შემდეგ პირველი $1\frac{1}{2}$ —2 საათის განმავლობაში შესაძლებელია შეკუმშვები საერთოდ არ იყოს. შეკუმშვათა მეორე ტიპი აღინიშნება კუჭიდან ნაწლავებში საკვების გადასვლისას — საკვების კუ-

ჭიდან ეგრეთწოდებული ევაკუაციის დროს, აგრეთვე ცარიელ კუჭზე მისი პერიოდული მოტორული მოქმედების დროს. მას ახასიათებს უფრო ნელი, მაგრამ მაღალი ამპლიტუდის რხევები. მეორე ტიპის შეკუმშვები უფრო სუსტია კუჭის ფუნდურ ნაწილში და 2—3-ჯერ ძლიერია პილორულ ნაწილში. ამ უკანასკნელში ისინი ანვითარებენ წნევას, რომლის სიდიდე აღწევს ვერცხლისწყლის სვეტის 80—100 მმ-ს, ხოლო კუჭის fundus-ში კი 35—50 მმ-ს. შეკუმშვის ტალღა იწყება კუჭის cardia-ს ფარგალში და ვრცელდება sphincter pylori-მდე. შეკუმშვის ტალღის ხანგრძლივობა უდრის 10—30 წამს. კუჭის გარკვეულ ნაწილში მისი ირგვლივი ბოჭკოები იკუმშებიან და ამის გამო კუჭის დრუ ვიწროვდება; ხოლო ქვემოთ მდებარე უბანში კი ამ დროს იგი, პირიქით, ფართოვდება. ამ შეკუმშვებს ყოველთვის თან სდევს მნიშვნელოვანი ბიოელექტრული რხევები, რომელთა რეგისტრირებაც შესაძლებელია ოსცილოგრაფით კუჭის ზედაპირიდან მათი გამოყვანის გზით.

ჩვეულებრივ, საჭმლის მონელების ნორმალურ პირობებში კუჭის შეკუმშვები წარმოიქმნება საკვებით მისი კედლების მექანიკური გაღიზიანების შედეგად.

კუჭის მოტორული მოქმედებისათვის უდიდესი მნიშვნელობა აქვთ ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების საშუალებით კუჭთან მოსულ აგზნებებს. N. vagus უპირატესად ააგზნებს შეკუმშვებს (მათ ძალას და სიხშირეს), პირიქით გავლენას ახდენს n. splanchnicus, რომელიც უმეტეს შემთხვევაში აკაეებს კუჭის მოძრაობებს. ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების გავლენა კუჭის მოძრაობებზე დამოკიდებულია თვით კუჭის მდგომარეობაზე, განსაკუთრებით მისი მუსკულატურის ტონუსზე. ძლიერ მაღალი ტონუსის დროს ცთომილმა ნერვმა შეიძლება გამოიწვიოს მოძრაობის შეკაევა, სიმპათიკურ ნერვს კი ძლიერ დაბალი ტონუსის პირობებში შეუძლია ააგზნოს კუჭის მოძრაობები. თუ გადავჭრით ორივე ცთომილ ნერვს, კუჭის მოძრაობა რამდენიმე საათით წყდება და მუსკულატურა დუნდება, მაგრამ შემდეგ მისი შეკუმშვის უნარი კვლავ აღდგება.

კუჭის მოძრაობებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ჰუმორალურ გავლენებს და აგრეთვე ლორწოვანი გარსის ქიმიურ გაღიზიანებებს. კუჭის გლუვი მუსკულატურის ჰუმორალური ამგზნებლებია: გასტრინი, ქოლინი და აგრეთვე K⁺-ის იონები. შემაკაეებელ გავლენას კუჭის მოძრაობებზე ახდენენ ენტეროგასტრონი, ადრენალინი, ნორადრენალინი და აგრეთვე Ca⁺⁺-ის იონები.

კუჭის გლუვ კუნთებს აქვთ ავტომატიის უნარი, ე. ი. მათ შეუძლიათ აგზნება და შეკუმშვა გარეგან გაღიზიანებათა უარსებობისას. ეს იმით მტკიცდება, რომ კუჭის კუნთოვანი შრიდან ამოჭრილი ზონარი, რომელიც მოთავსებულია 37° გამთბარ რინგერ-ლოკის ხსნარში, რამდენიმე ხნის განმავლობაში რიტმულ შეკუმშვებს განაგრძობს.

კუჭის კედლის კუნთოვან შრეში ნერვულ უჯრედთა დიდი რაოდენობაა; ისინი აუერბახის წნულებს ქმნიან. ეს უკანასკნელნი, ალბათ, მონაწილეობენ კუნთოვანი ბოჭკოების სხვადასხვა ჯგუფის შეკუმშვათა კოორდინაციაში (ურთიერთშეთანხმებაში).

კუჭის მუსკულატურის შეკუმშვა იწვევს საკვების გადაადგილებას კუჭიდან ნაწლავებში. გადანაცვლებას განიცდის კუჭში მოხვედრილი საკვების ზედაპირული შრე, რომელიც მოძრაობს მცირე სიმრუდეს, აღწევს პილორულ ნაწილს და სფინქტერის ხერხელის გზით ტოვებს კუჭს.

საკვების კუჭიდან ნაწლავებში გადასვლის ე. წ. კუჭიდან საკვების ევაკუაცია სისწრაფე დამოკიდებულია საკვების რაოდენობაზე, შედგენილობასა და კონსისტენციაზე და გამოყოფილი კუჭის წვენის რაოდენობაზე. კუჭში საკვები შეიძლება იყოს 8 და ზოგჯერ 10 საათამდე. ნახშირწყლოვანი საკვები ევაკუირდება უფრო ჩქარა, ვიდრე ცილებით მდიდარი საკვები, ცხიმოვანი საკვები რჩება კუჭში 8—10 საათის განმავლობაში. სითხეები იწყებენ კუჭიდან ნაწლავებში გადასვლას მათი კუჭში მოხვედრისთანავე.

უკანასკნელ ხანებამდე საკვების კუჭიდან ევაკუაციის მექანიზმს იმით ხსნიდნენ, რომ ცარიელი კუჭის დროს sphincter pylori დიაა, ხოლო საკმლის მონელების დროს კი იგი პერიოდულად იხურება და იხსნება. პილორუსის სფინქტერის გახსნა ხდება კუჭის წვენის მარილმჟავათი კუჭის გასასვლელი ნაწილის ლორწოვანის გაღიზიანების შედეგად. ამ დროს საკვების ნაწილი გადადის თორმეტგოჯა ნაწლავში და მისი შიგთავსის რეაქცია ნაცვლად ნორმალური — ტუტისა ხდება მჟავურ-თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვან გარსზე მოქმედი მჟავა იწვევს პილორუსის მუსკულატურის რეფლექსურ შეკუმშვას, ე. ი. სფინქტერის დახურვას და მუშასადამე, კუჭიდან ნაწლავებში საკვების შემდგომი გადასვლის შეწყვეტას. როცა გამოყოფილი წვენების (პანკრეასის, ნაწლავების და ნაღველის) გავლენით მჟავა განეიტრალება და ნაწლავში რეაქცია კვლავ ტუტე გახდება, მთელი პროცესი ხელახლა მეორდება. რადგანაც ნაწლავში ტუტე რეაქცია ჩნდება საკვების საკმაოდ ხანგრძლივი მონელების შემდეგ, კუჭიდან ახალი ულუფა ნაწლავებში წინა ულუფის საკმარისი დამუშავების შემდეგ გადმოდის.

თორმეტგოჯა ნაწლავში მარილმჟავას გადასვლისას პილორუსიდან გასასვლელის ჩაქეტვას პილორუსის ჩაქეტვის რეფლექსი ეწოდება. ჩაქეტვის რეფლექსი მიიღება აგრეთვე თორმეტგოჯა ნაწლავში ცხიმის შეყვანისას. ამით აიხსნება, რომ ცხიმოვანი საკვები დიდხანს რჩება კუჭში ცხიმებით გამოწვეული პილორუსის სფინქტერის დაკეტვის გამო. ა

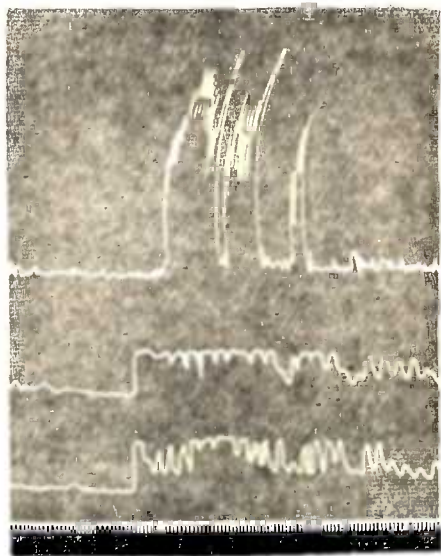
ახლა დამტკიცებულია, რომ კუჭისა და დუოდენური შიგთავსის მჟავიანობა არ წარმოადგენს კუჭიდან თორმეტგოჯა ნაწლავში საკვების გადასვლის ერთადერთ და გადამწყვეტ ფაქტორს. თუ თორმეტგოჯა ნაწლავში ხანგრძლივად შევარჩებთ მჟავე რეაქციას (ფისტულაში მჟავას შეყვანით), კუჭიდან საკვების გადასვლა მაინც ხდება. თორმეტგოჯა ნაწლავში ტუტეების შეყვანა კი არ ცვლის კუჭის დაცლის რიტმულ ხასიათს. ანალოგიური დაკვირვებები ჩატარდა ადამიანებზე.

რენტგენოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ ადამიანებს, რომელთაც მოცილებული ჰქონდათ კუჭის პილორული ნაწილი, კუჭის დაცლის დრო თითქმის ისეთივე ჰქონდათ, როგორც ნორმის დროს. ყველა ამ მონაცემის გამო გაკეთდა დასკვნა, რომ კუჭიდან საკვების ევაკუაციაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის არა იმდენად სფინქტერის პერიოდულ გახსნას, რამდენადაც antrum pylori-ის და მთლიანად კუჭის მუსკულატურის შეკუმშვებს.

ნაწლავებში საკვების გადასვლისათვის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს შემდეგ ფაქტორებს: 1. კუჭის შიგთავსის კონსისტენციას, 2. მის ოსმოსურ წნევას და 3. თორმეტგოჯა ნაწლავის ავსების ხარისხს. კუჭის შიგთავსი ნაწლავებში გადადის მაშინ, როცა მისი კონსისტენცია ხდება თხიერი ან ნახევართხიერი. ოსმოსური წნევის როლი იქიდან ჩანს, რომ ჰიპერტონული ხსნარები აკავებენ ევაკუაციას და კუჭს ტოვებენ მას შემდეგ, რაც განზავდებიან კუჭის წვენიტ იზოტონური ხსნარის კონცენტრაციამდე. თორმეტგოჯა ნაწლავის გაჭიმვისას ევაკუაცია აგრეთვე ფერხდება და შეიძლება დროებით სრულიად შეწყდეს კიდეც. კუჭიდან საკვების ევაკუაცია რეგულირდება ნერვული სისტემითა და ჰუმორალური გზით. ჰუმორალური რეგულაცია მტკიცდება იმით, რომ ენტეროგასტრონი, ნაწლავების ლორწოვანის მიერ ცხიმებისა და ცხიმოვანი მჟავების გავლენით წარმოქმნილი ნივთიერება, აფერხებს კუჭის მოძრაობასა და მისგან საკვების ევაკუაციას. ✓

პირსაქმება

იმ მამოძრავებელ აქტთა რიცხვს. რომლებშიც მონაწილეობს საჭმლის მომნელებელი ტრაქტი. ეკუთვნის პირსაქმება, რომელიც აღმოცენდება რეფლექსურად, მგრძნობიარე ნერვების დაბოლოებათა გაღიზიანებისას ან იმ ნივთიერებების, მაგალითად, აპომორფინის გავლენით, რომლებიც სისხლის საშუალებით უშუალოდ ნერვულ ცენტრზე მოქმედებენ. პირსაქმება შეიძლება იყოს გამოწვეული სხვადასხვაგვარი გაღიზიანებით, მაგალითად, ენის ძირის, ხახის, კუჭის ლორწოვანი გარსის, ნაწლავის, მუცლის ღრუს, საშვილოსნოს გაღიზიანებით; ამის გარდა პირსაქმება შეიძლება გამოწვეული იყოს ყნოსვითი ან გემოვნებითი გაღიზიანებით, რომელნიც ზიზღის გრძნობას იწვევენ (პირობითრეფლექსური პირსაქმება).



პირსაქმება არის რთული, კოორდინირებული მოძრაობითი აქტი; იგი იწყება წვრილი ნაწლავების მუსკულატურის შეკუმშვით (სურ. 84). ამ შეკუმშვების შედეგად ნაწლავი მისი შიგთავსის ნაწილს გადაისვრის კუჭში. პირსაქმების აქტის ნაწლავის ამ ფაზის 10—20 წამის შემდეგ წარმოებს კუჭის მუსკულატურის შეკუმშვა, იხსნება კუჭის შესასვლელი, მძლავრად იკუმშება მუცლის კედლის კუნთები და დიაფრაგმა, რის შედეგადაც კუ-

სურ. 84. პირსაქმებითი მოძრაობების მრუდი (ე. ბაბსკის მიხედვით).

ზედა ხაზი — კუჭის მოძრაობათა ჩანაწერი; მეორე ზემოდან — თორმეტგოჯა მოძრაობის ჩანაწერი; მესამე — წვრილი ნაწლავების მოძრაობათა ჩანაწერი; ქვედა ხაზი — დროის აღნიშვნა.

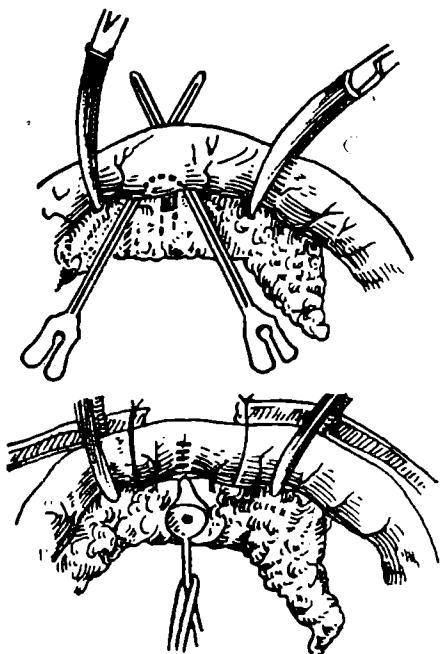
იხსნება კუჭის შესასვლელი, მძლავრად იკუმშება მუცლის კედლის კუნთები და დიაფრაგმა, რის შედეგადაც კუ-

ჭის შიგთავსი ამოსუნთქვის მომენტში ამოიდევნება საყლაპავი მილის საშუალებით პირის ღრუში. კუჭის შიგთავსი ვერ გადადის ვერც ცხვირის ღრუში რბილი სასის ამწევი კუნთების შეკუმშვის გამო და ვერც ხორხში სუნთქვის შეჩერებისა და ენის ძირის ქვევით დაწევის გამო. პირი ამ დროს ფართოდ იღება.

პირსაქმების გამომწვევი ცენტრისკენული ნერვული ბოჭკოები გადაიან n. vagus, n. glossopharyngeus და ზოგიერთი სხვა ნერვის შედგენილობაში. ისინი გადასცემენ აგზნებას მოგრძო ტვინში მე-4 პარაკუჭის ფსკერზე არსებულ პირსაქმების ცენტრს. პირსაქმების გამომწვევ ცენტრიდანულ ნერვებს ეკუთვნიან ცთომილი და შიგნეულობის სიმპათიკური ნერვები, რომლებიც ანერვიანებენ ნაწლავებს, კუჭს, საყლაპავ მილს და აგრეთვე ის ნერვები, რომლებიც ანერვიანებენ მუცლის კედელსა და დიაფრაგმას. ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების გადაჭრის შემდეგ პირსაქმება შეუძლებელია (თუმცა პირსაქმების ცალკეული კომპონენტების შენარჩუნება შეიძლება).

საჭმლის მოწევა თორმეტგოჯა ნაწლავში

თორმეტგოჯა ნაწლავში (duodenum) გადასულ საკვებზე მოქმედებს პანკრეასის წვენი, ნაღველი და თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვან გარსში მოთავსებული ბრუნერისა და ლიბერკიუნის ჯირკვლების წვენი.



საჭმლის მონელების პროცესის გარეშე თორმეტგოჯა ნაწლავის შიგთავსს აქვს სუსტი ტუტე რეაქცია (pH საშუალოდ უდრის 7,2—8,0). კუჭის მეხვე შიგთავსის თორმეტგოჯაში გადასვლის შემდეგ დუოდენალური შიგთავსის რეაქცია მეხვე ხდება, მაგრამ სწრაფად წარმოებს ძვრა ტუტეობისაქენ, რადგანაც კუჭის წვენის რეაქცია აქ ნეიტრალდება. * ადამიანში pH შეიძლება ცვალებადობდეს 4,0—8,5 ფარგლებში.

პანკრეასის წვენის სეკრეციის გამოკვლევის მეთოდები

სურ. 85. პანკრეასის სადინარის ფისტულის შექმნის ოპერაციის ორი მომენტი.

ცხოველებზე პანკრეასის (pancreas) სეკრეცია შეისწავლება მწვავე და ქრონიკული ცდებით. ქრონიკული ცდები

ტარდება ისეთ ცხოველებზე, რომელთაც აქვთ პანკრეასის სადინარის ქრონიკული ფისტულა. ფისტულის შექმნის ოპერაცია პელოვის მიხედვით მდგომარეობს შემდეგში: პანკრეასის სადინარის ჩასვლის ადგილას ამოიჭრება თორმეტგოჯა ნაწლავის კედელი. შემდეგ ნაყერბის საშუალებით აღადგენენ ნაწლავის მთლიანობას, ამოჭრილ ნაყერბს კი ჩააყერბენ კანის კრილობაში (სურ. 85). როდესაც ოპერაციის შემდეგ ცხოველი გამოჯანმრთელდება, ექსპე-

რემენტატორის შესაძლებლობა აქვს რამდენიმე თვის განმავლობაში დააკვირდეს პანკრეასის წვენის სეკრეციას.

ადამიანზე სუფთა პანკრეასის წვენი შეგროვება და გამოკვლევა ნორმალურ პირობებში შეუძლებელია. თორმეტგოჯა ნაწლავის ზონდირების საშუალებით შესაძლებელია მივიღოთ არა პანკრეასის წვენი. არამედ დუოდენალური შიგთავსი, რომელიც პანკრეასის წვენის გარდა ყოველთვის შეიცავს ნაღველს და ნაწლავის წვენს. აღწერილია ადამიანის პანკრეასის საღინარის ფისტულების ცალკეული შემთხვევები.

პანკრეასის წვენის შედგენილობა და თვისებები

პანკრეასიდან გამოყოფილი წვენი ტუტე რეაქციის, უფერო. გამჭვირვალე სითხეა; ადამიანის პანკრეასის წვენის pH უდრის 7,8—8,4. წვენის ტუტიანობა განპირობებულია მასში ბიკარბონატებით.

პანკრეასის წვენი მდიდარია ფერმენტებით. მასში მოიპოვება: ცილაზე მოქმედი — ტრიპსინი და ქიმოტრიპსინი. კარბოქსიპეპტიდაზა და ამინოპეპტიდაზა, რომლებიც შლიან პოლიპეტიდებს; ცხიმის დამშლელი — ლიპაზა; სახამებლის დისაქარიდამდე დამშლელი — ამილაზა; მალტაზა, რომელსაც დისაქარიდი მალტოზა გადაყავს მონოსაქარიდ გლუკოზად; ლაქტაზა, რომელიც რძის შაქარს ლაქტოზას შლის მონოსაქარიდებამდე, ნუკლეაზები, რომლებიც მოქმედებენ ნუკლეინის მჟავებზე.

ჯირკვლის საღინარიდან შეგროვილი პანკრეასის წვენი ცილებზე არ მოქმედებს. იგი ფერმენტ ტრიპსინსა და ქიმოტრიპსინს შეიცავს უაქტივო მდგომარეობაში ევრეთწოდებული ტრიპსინოგენისა და ქიმოტრიპსინოგენის სახით. ნაწლავის წვენის მცირე რაოდენობის მიმატებით ტრიპსინოგენი გადადის აქტიურ ფერმენტ ტრიპსინად. ტრიპსინოგენის აქტივაცია და მისი გადასვლა აქტიურ, მოქმედ ფერმენტად აიხსნება ნაწლავის წვენში არსებული განსაკუთრებული ფერმენტის — ენტეროკინაზის მოქმედებით, რომელიც აღმოჩენილი იყო ი. პავლოვის ლაბორატორიაში 1899 წელს, ნ. შეპოვალნიკოვის მიერ. ენტეროკინაზის გავლენით, რომელსაც პავლოვმა „ფერმენტთა ფერმენტი“ უწოდა, ხდება ტრიპსინოგენიდან ექვსი ამინომჟავასაგან შემდგარი პეპტიდის მოხლეჩა, რის შემდეგაც ტრიპსინოგენი აქტიური ხდება. ალბათ. ეს პეპტიდი წარმოადგენს ტრიპსინის პარალიზატორს. ქიმოტრიპსინოგენის აქტივაცია წარმოებს ტრიპსინით, რომელიც მას შემდეგ, რაც იგი აქტიურდება, თავის მხრივ ააქტივებს ქიმოტრიპსინოგენს.

გარემოს ტუტე რეაქციისას ტრიპსინისა და ქიმოტრიპსინის გავლენით ხდება როგორც თვით ცილების, ისე მათი დაშლის პროდუქტების — მალალოლექულური პოლიპეტიდების დაშლა; ამასთანავე წარმოიქმნება დაბალმოლეკულური პეპტიდები და ამინომჟავები. ცილების ტრიპსინური მონელება აგრძელებს და ავსებს კუჭში მიმდინარე პეპსინურ მონელებას. თორმეტგოჯა ნაწლავში ნაღვლისა და თორმეტგოჯას ტუტე შიგთავსის გავლენით პეპსინას მოქმედება წყდება. სუსტი ტუტე რეაქციის პირობებში ტრიპსინი მაქსიმალურად აქტიურია.

რთული პოლიპეტიდები იშლება აგრეთვე პანკრეასის წვენში შემავალი კარბოქსიპეპტიდაზით.

პანკრეასის ლიპაზა შლის ცხიმებს გლიცერინად და ცხიმოვან მჟავებად. მისი მოქმედება ნაღვლის გავლენით მნიშვნელოვნად ძლიერდება.

პანკრეასის წვენის სეკრეცია იწყება საკვების მიღებიდან 3—5 წუთის შემდეგ და იმისდა მიხედვით, თუ როგორი შედგენილობისაა მიღებული საკვები, იგი გრძელდება 6—14 საათს. საჭმლის მონელების გარეშე უზმოდ პანკრეასის წვენის გამოყოფა წარმოებს დროდადრო, საჭმლის მომნელებელი მილის პერიოდულ მოქმედებასთან დაკავშირებით. წვენის რაოდენობა და მისი ფერპენტული შედგენილობა დამოკიდებულია მიღებული საკვები ნივთიერების თვისებაზე.

პურისა და ხორცის ჭამისას, ან რძის დალევისას შეიმჩნევა პანკრეასის წვენის დამახასიათებელი სეკრეცია. პანკრეასის წვენის უდიდესი რაოდენობა ხორცის ჭამისას გამოიყოფა სეკრეციის მეორე საათში, პურის ჭამისას — პირველ საათში, ხოლო რძის დალევისას — მესამე საათში.

როცა ხორციან საკვებს ცხიმის მცირე რაოდენობა აქვს, ადამიანს 2,5-ჯერ მეტი წვენი გამოეყოფა, ვიდრე ცხიმით მდიდარი საკვების მიღების დროს. ცხიმით მდიდარი საკვებით ხანგრძლივი კვებისას პანკრეასის წვენის სეკრეცია თანდათანობით, დღითიდღე მცირდება.

ცხოველებზე ცდებით დამტკიცებულია, რომ პანკრეასის წვენის ფერმენტული შედგენილობა ცვალებადობს კვების ხასიათთან დაკავშირებით. ანალოგიური მონაცემები მიღებული იყო ადამიანზე დაკვირვებებით. დადგენილია, რომ ცხიმოვანი დიეტის დროს პანკრეასის წვენში მატულობს ლიპაზას რაოდენობა; ნახშირწყლებით მდიდარი საკვებით კვების დროს მატულობს ამილაზას რაოდენობა; ხორციანი დიეტის დროს პანკრეასის წვენი შეიცავს ტრიპსინის მომატებულ რაოდენობას.

პანკრეასის სეკრეციის მრუდების კუჭის წვენის გამოყოფის მრუდებთან შედარებისას შეიძლება შევამჩნიოთ მათი მსგავსება, რაც მეტყველებს პანკრეასისა და კუჭის ჯირკვლებს შორის მჭიდროდ დამოკიდებულების შესახებ.

პანკრეასის სეკრეცია, ისე როგორც სხვა ჯირკვალთა სეკრეცია, სეკრეციული უჯრედების აქტიური მოქმედების შედეგია. მას თან სდევს ენერგიის ხარჯვა და ჟანგვითი პროცესების გაძლიერება. მომუშავე ჯირკვალში ჟანგბადის მოხმარება იზრდება ორჯერ და ხდება ჯირკვლოვანი ქსოვილის ტემპერატურის მომატება.

პანკრეასის წვენის სეკრეციის რეგულაცია

* პანკრეასის წვენის სეკრეცია განპირობებულია ორი მექანიზმით: ნერვული და ჰუმორული მექანიზმებით.

როგორც ქრონიკულ, ისე მწვავე ცდებში ი. პავლოვმა დაამტკიცა, რომ ცთომილი ნერვი არის პანკრეასის სეკრეციული ნერვი.*

ქრონიკულ ცდებში ჯირკვლის ფისტულის მქონე ძილუმებს წინასწარ კისერზე გადაუჭრიდნენ ერთ-ერთ ცთომილ ნერვს და მის პერიფერიულ ბოლოს ამკრებდნენ კანქვეშ. გადაჭრიდან 4—5 დღის შემდეგ, როდესაც უკვე იწყება ნერვის გადაჯვარება, ამ ნერვის ინდუქციური დენით გალიზიანება სეკრეციას იწვევდა. ცთომილი ნერვი შეიცავს როგორც სეკრეციის ამგზნებელ, ისე შემაკავებელ ბოჭკოებს. უკანასკნელნი სწრაფად გადაგვარდებიან და ამიტომ ნერვის გადაჭრის რამდენიმე დღის შემდეგ შემაკავებელი ნერვების აგზნება ხელს არ უშლის სეკრეციის ამგზნებელი ბოჭკოების მოქმედების გამოვლინებას. მეორე ცთომილი ნერვის გალიზიანება აჩერებს წვენის გამოყოფას, ამ გალიზიანების დროს შემაკავებელი ბოჭკოე-

ბის ეფექტის სიჭარბის გამო, სეკრეციის შეწყვეტა შეიძლება გამოიწვიოს სხვა ნერვების, მაგალითად, კანის მგრძნობიარე ნერვების გაღიზიანებამაც. პანკრეასის წვენის სეკრეციის შეკავება ამ შემთხვევაში წარმოებს რეფლექსური გზით.

• ცთომილი ნერვის გაღიზიანება იწვევს კუჭქვეშა ჭირკვლის წვენის მცირე რაოდენობით გამოყოფას, რომელიც მაღალი ფერმენტული აქტივობით გამოირჩევა.

ქრონიკული ცდების შედეგად რთულად ოპერირებულ ცხოველებზე აღმოჩენილ იქნა პანკრეასის სეკრეციის რეფლექსური მექანიზმის არსებობა (ა. ტონციხი). სეკრეციის ამგზნებელია ერთი მხრივ საკვების სუნი და დანახვა, აგრეთვე მის მიღებასთან დაკავშირებული სხვა გამაღიზიანებლები (პირობით-რეფლექსური გამაღიზიანებლები), ხოლო მეორე მხრივ, საკვების ღეჭვა და ყლაპვა (უპირობო რეფლექსური გამაღიზიანებლები). ჭამის აქტი, როცა პირის ღრუსა და ხახის რეცეპტორების გაღიზიანება ხდება, პანკრეასის წვენის გამოყოფის გამომწვევ ძლიერ რეფლექსურ გამაღიზიანებელს წარმოადგენს. ამ დროს პირის ღრუსა და ხახის რეცეპტორებში წარმოქმნილი ნერვული იმპულსი აღწევს მოგრო ტვინს, სადაც მოთავსებულია პანკრეასის სეკრეციის ნერვული ცენტრი და შემდეგ ცთომილი ნერვების ბოჭკოებით აღწევს ჭირკვლამდე და მის სეკრეციას იწვევს.

პანკრეასის სეკრეცია იწყება ჭამიდან 2—3 წუთის შემდეგ. ასეთი მოკლე ლატენცური პერიოდი იმის ერთ-ერთი დამამტკიცებელია, რომ პანკრეასის სეკრეცია ხდება რეფლექსურად. შეამჩნიეს, რომ პანკრეასის სადინარის ფისტულიდან აღმავან სეკრეცია ეწყებოდა 1 — 3 წუთის შემდეგ, როცა მას ელპარაკებოდნენ იმ საკვების შესახებ, რომელიც მას უნდა აჭამონ. პანკრეასის სეკრეციის აგზნება ამ შემთხვევაში წარმოებდა პირობითრეფლექსური გზით.

• პანკრეასის სეკრეციის ძლიერ ამგზნებელს წარმოადგენს თორმეტგოჯა ნაწლავში მარილმჟავას ხსნარის ან კუჭის წვენის გადასვლა. ვ. ბეილისმა და ე. სტარლინგმა დაადგინეს, რომ მარილმჟავა მოქმედებს რა ნაწლავის ლორწოვანის უჯრედებზე, იწვევს სეკრეტინად წოდებული ნივთიერების წარმოქმნას, რომელიც სისხლის ნაკადში მოხვედრის შემდეგ მიიტანება პანკრეასის უჯრედებთან და ააგზნებს მათ მუშაობას.

• ეს ფაქტი იმით მტკიცდება, რომ სისხლში თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის მარილმჟავა გამონაწვლილის შეყვანა ააგზნებს პანკრეასის სეკრეციას. მოქმედი ნივთიერება, რომელიც იწვევს პანკრეასის წვენის სეკრეციას, წარმოადგენს სპეციფიკურ ქიმიურ ამგზნებს, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ჰორმონს, რომელსაც გამოიმუშავენ თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსი. სეკრეტინი წარმოიქმნება თორმეტგოჯა ნაწლავში მოხვედრილი კუჭის წვენის მარილმჟავას გავლენით უაქტივო ნივთიერება პროსეკრეტინიდან, რომელსაც გამოყოფს duodenum-ის ლორწოვანი გარსის უჯრედები.

ამრიგად, კუჭქვეშა ჭირკვლის სეკრეციის ნერვულ რეგულაციასთან ერთად არსებობს ჰუმორალური რეგულაციაც. მისი არსებობა დადასტურებული იყო აგრეთვე ცდებით, სადაც აწარმოებდნენ პანკრეასის გადანერგვას მუცლის ღრუდან კანქვეშ და მის სადინარს კანის ჭრილობაში აკერებდნენ. გადანერგილი ჭირკვალი მოკლებული იყო დანარჩენ ორგანოებთან ნერვულ კავშირს და ორგანიზმთან დაკავშირებული იყო მხოლოდ სისხლის მიმოქცევით. მიუხედავად ამისა, საჭმლის მონელების გარკვეულ მომენტებში იგი განაგრძობდა წვენის გამოყოფას.

პანკრეასის სეკრეციის ჰუმორალური მექანიზმი შესწავლილია აგრეთვე ცდებში ჭვარდიანი სისხლის მიმოქცევით. ამისათვის ორი ძაღლის სისხლის ძარღვებს ისე აერთებდნენ, რომ სისხლი ერთი ცხოველის სისხლის ძარღვებიდან მიდიოდა მეორას სისხლძარღვებში და პირიქით. ერთი ძაღლისათვის თორმეტგოჯა ნაწლავში მარილმჟავას შეყვანისას ორივე ძაღლზე შემჩნეულია პანკრეასის წვენის გამოყოფა.

ნაწლავში მარილმჟავას შეყვანის გავლენით სეკრეტიონის წარმოქმნა წვრილი ნაწლავების მხოლოდ ზემო ნაწილებში ხდება, ძირითადად თორმეტგოჯა ნაწლავში. წვრილი ნაწლავების ქვემო ნაწილების ლორწოვან გარსში პროსეკრეტინი არ არის, რის გამოც სეკრეტინი აქ არ წარმოიქმნება.

პროსეკრეტინის აქტივაცია — მისი გადასვლა სეკრეტინში — არაორგანული და უმრავლესობა ორგანული მჟავების გავლენით ხდება. ასევე მოქმედებენ ცხიმოვანი მჟავების მარილები (საპნები). თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ექსტრაქტებიდან გამოყოფილია კრისტალური სახით — სეკრეტინის ქლორ-წყალბადოვანი მარილი. დადგენილია, რომ სეკრეტინი წარმოადგენს პოლიპეპტიდს, რომელსაც დაახლოებით 3200—3500-ის ტოლი მოლეკულური წონა აქვს.

არის მითითებები, რომ თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვან გარსში პანკრეასის ორსხედასხვა ფუნქციაზე მოქმედი ორი აქტიური ნივთიერება წარმოიქმნება. ერთი მათგანი — ექსკრეტინი — პანკრეასის გარეგან სეკრეციაზე მოქმედებს, ე. ი. მის მიერ საჭმლის პოშვ-ლებელი წვენის გამოყოფაზე (ექსკრეტინი უ. ბეილისისა და ე. სტარლინგის მიერ აღმოჩენილი სეკრეტინის იდენტურია), მეორე — ინკრეტინი — პანკრეასის შინაგან სეკრეციაზე მოქმედებს. ე. ი. სისხლში პორმონ ინსულინის გამოყოფაზე.

წვრილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსიდან მიღებულია ექსტრაქტი, რომლის შეყვანა ცხოველში ააგზნებს ფერმენტებით მდიდარი პანკრეასის წვენის სეკრეციას. დამტკიცებულია, რომ ამ ექსტრაქტებში სეკრეტინის გარდა, რომელიც არ მოქმედებს უჯრედის მიერ ფერმენტის წარმოქმნაზე, შედის კიდევ სხვა ნივთიერებაც; იგი ფერმენტების წარმოქმნას ააგზნებს. ამ ნივთიერებას პ ა ნ კ რ ე ო ზ ი მ ი ნ ი ეწოდება.

სეკრეტინის შეყვანისას გამოყოფილი პანკრეასის წვენი შეიცავს არა აქტიურ ტრიპსინოგენს, რომელიც ნაწლავის წვენის ენტეროკინაზის გავლენით გადადის ტრიპსინად. ცთომილი ნერვის გაღიზიანება კი იწვევს პანკრეასის უჯრედების მიერ აქტიური ტრიპსინის წარმოქმნას, რომელსაც შეუძლია ცილების მონელება ენტეროკინაზით წინასწარი აქტივაციის გარეშე.

ნაღველი, მისი წარმოქმნა და მონაწილეობა საჭმლის მონელებაში

1

ნაღველი ღვიძლის უჯრედების სეკრეციული მუშაობის პროდუქტია. საჭმლის მონელების პროცესებში ნაღველი მრავალნაირად მონაწილეობს, რაც ვლინდება შემდეგში: ნაღველი ააქტივებს პანკრეასისა და ნაწლავის ჯირკვლების მიერ გამოყოფილ ფერმენტებს (აქტივაცია განსაკუთრებით მკვეთრად გამოვლინდება ლიპაზის მოქმედების გაძლიერებაში, რომელიც შლის დაახლოებით 20-ჯერ მეტი რაოდენობის ცხიმს ხსნარში ნაღველის მონაწილეობისას); ნაღველი იწვევს ცხიმების ემულგირებას, რითაც ხელს უწყობს

მათ დაშლასა და შეწოვას; ნაღველი აძლიერებს ნაწლავების მოძრაობას, ნაწლავებში გადასვლისას იგი ააგზნებს აგრეთვე პანკრეასის წვენის სეკრეციას.

ყოველთაე ზემოთ აღნიშნული მოწმობს, თუ რაოდენ დიდი როლი ეკუთვნის ნაღველს საჭმლის მონელებაში, განსაკუთრებით ცხიმების მონელებაში. ნაწლავებში ნაღვლის გადასვლის დარღვევა ცხიმის შეთვისების დაქვეითებას იწვევს.

ღვიძლის უჭრედებში ნაღვლის წარმოქმნა განოწყვეტილი მიმდინარეობს, მაგრამ მისი გადასვლა ნაღვლის საერთო სადინარით ნაწლავში მხოლოდ მას შემდეგ წარმოებს, როცა საკვები კუჭსა და ნაწლავებში მოხვდება. საჭმლის მონელების პროცესის გარეშე ღვიძლის ჭირკვლებში წარმოქმნილი ნაღველი ნაღვლის ბუშტში გადადის.

ღვიძლის სადინარიდან გამოყოფილი ნაღველი თავისი შედგენილობითა და თვისებებით განსხვავდება ნაღვლის ბუშტში არსებული ნაღვლისაგან: პირველი წარმოადგენს მოძრავ ღია ყვითელი ფერის გამჭვივალე სითხეს; მეორე მუქია, თითქმის შავი ფერისაა, გაცილებით უფრო სქელია, — შეიცავს მეტი რაოდენობით მკვრივ ნივთიერებებს, ერთი მხრივ ნაღვლის ბუშტის ლორწოვანი გარსის მიერ გამოყოფილი ლორწოს მინარევის გამო, და აგრეთვე იმის გამო, რომ ბუშტში ნაღვლის ყოფნისას წყლის ნაწილი შეიწოვება მისი კედლის მიერ. ნაღვლის ბუშტში 22—24 საათის განმავლობაში ნაღველი კონცენტრირდება 7—10-ჯერ.

ნაღვლის შედგენილობაში შემავალ სპეციფიკურ ორგანულ ნივთიერებებს ნაღვლის მჟავები და ნაღვლის პიგმენტები წარმოადგენენ.

ამის გარდა ნაღველში შედის ლეციტინი, ქოლესტერინი, ცხიმები და საპნები, მუცინი, რომელიც გამოიყოფა ნაღვლის გზებისა და ნაღვლის ბუშტის ლორწოვანი გარსის მიერ და არაორგანული მარილები. ნაღველი ფერმენტებს არ შეიცავს.

ნაღვლის რეაქცია სუსტი ტუტეა. ადამიანი დღე-ღამის განმავლობაში 500—1000 მლ ნაღველს გამოყოფს.

ადამიანის ნაღველში შედის ნაღვლის ორი მჟავა: გლიკოქოლისა და გლიკოქოლენის, რომლებიც ღვიძლში წარმოიქმნებიან ამის დამაჯერებელ მტკიცებას იძლევა ცდები ღვიძლის ექსტირპაციით (ამოკვეთით). ყოველთვის შეიძლება სისხლში ნაღვლის მჟავების აღმოჩენა მცირე რაოდენობით; ღვიძლის მოცილების შემდეგ კი ცხოველებს სისხლში უჭრებათ ნაღვლის მჟავები, ხოლო ნაღვლის სადინარის გადაკეანძის შემდეგ კი სისხლში მათი რაოდენობა მკვეთრად მატულობს.

ნაღვლის პიგმენტებს ეკუთვნიან ბილირუბინი და ბილივერდინი. უკანასკნელი წარმოადგენს ბილირუბინის დაჟანგვის პროდუქტს. ადამიანის ნაღველში ძირითადად შედის ბილირუბინი.

ბილირუბინი წარმოიქმნება ჰემოგლობინისაგან, რომელიც თავისუფლდება ერითროციტების დაშლისას. ჰემოგლობინის ერთი გრამიდან წარმოიქმნება 40 მგ ბილირუბინი.

საკითხი ნაღვლის პიგმენტების წარმოქმნის ადგილის შესახებ წყდებოდა ცხოველებზე ღვიძლის მოცილების ცდებით. ასეთი ექსპერიმენტები ჩატარდა ძაღლებზე, რომლებიც ამ ოპერაციის შემდეგ 24 საათზე მეტს ცოცხლობენ; გამოიკვია, რომ ბილირუბინის შემცველობა ძაღლების სისხლში ღვიძლის მოცილების შემდეგ არა თუ მცირდება, არამედ ოპერაციიდან 3—6 საათის

შემდეგ მომატებასაც კი იწყებდა. ოპერირებული ძაღლის ვენაში ჰემოლიზური სისხლის შეყვანას თან სდევდა ბილირუბინის შემცველობის მნიშვნელოვანი მომატება. ამ ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ ბილირუბინის წარმოქმნა ძაღლებში ღვიძლის გარდა, ხდება სხვა ორგანოებშიც, სახელდობრ: ძვლის ტვინში, ელენთასა და ლიმფურ ჯირკვლებში. ალბათ, ნაღვლის პიგმენტები წარმოიქმნებიან რეტიკულო-ენდოთელური სისტემის უჯრედებში.

• რეტიკულო-ენდოთელურ უჯრედებში ბილირუბინის წარმოქმნა მტკიცდება ცდებით, რომლებშიც აწარმოებენ ამ ქსოვილის კულტივირებას ორგანიზმის გარეშე და მას უმატებენ ერითროციტებს, ერითროციტები იშლებიან და წარმოიქმნება ნაღვლის პიგმენტები.

ზოგიერთი ნივთიერება იწვევს ღვიძლის უჯრედების მიერ ნაღვლის წარმოქმნის სტიმულაციას მათზე ჰუმორალური გზით მოქმედების შედეგად. ნაღვლის სეკრეციის ასეთ ჰუმორალურ-ქიმიურ გამაღიზიანებელთა რიცხვს მიეკუთვნება გასტრინი, დუოდენური სეკრეტინი, ხორცის ექსტრაქტული ნივთიერებები. ყველა ეს ნივთიერება ააგზნებს ნაღვლის წარმოქმნას სეკრეციულ უჯრედებზე უშუალო ზემოქმედებით.

ნაღვლის წარმოქმნის ამაგზნებელ ჰუმორალურ გამაღიზიანებელთა შორის განსაკუთრებული ადგილი თვით ნაღველს უკავია. ნაღვლის შეყვანა სისხლში იწვევს ღვიძლის უჯრედების სეკრეციული მუშაობის გაძლიერებას, რომლებიც გამოყოფენ მნიშვნელოვნად მეტ ნაღველს, ვიდრე იგი შეყვანილი იყო სისხლში.

ნაღვლის გამოყოფა

ცხოველთა ნაღვლის წარმოქმნისა და გამოყოფის საკითხებს მწვავე და ქრონიკული ცდებით სწავლობენ. უკანასკნელ შემთხვევაში იყენებენ ორ მეთოდიკას: 1. ნაღვლის ბუშტის ფისტულის დადებას; 2. კანის ზედაპირზე ნაღვლის საერთო სადინარის ზეგლის გამოყვანას შის ირგვლივ მოთავსებული თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ნაკვეთთან ერთად. პირველი მეთოდიკა გამოიყენება ღვიძლის უჯრედების მიერ ნაღვლის სეკრეციის და ნაღვლის წარმოშობის მექანიზმის გამოსარკვევად. იმისათვის, რომ ნაწლავში ნაღვლის გადასვლა აცილებული იქნეს და ღვიძლის უჯრედების მიერ განუწყვეტლივ გამოყოფილი მთელი ნაღველი დაგროვდეს, ნაღვლის ბუშტის ფისტულის ოპერაციასთან ერთად ნაღვლის საერთო სადინარის გადაკანქვას აწარმოებენ. ამ შემთხვევაში მთელი გამოყოფილი ნაღველი გროვდება ბუშტში, რომლის ფისტულის საშუალებით შესაძლებელია მისი შეგროვება და გამოკვლევა. მეორე მეთოდიკა შესაძლებლობას იძლევა შევისწავლოთ ნაღვლის ნაწლავში გადასვლის პირობები და მექანიზმი. მთლიან სურათს იძლევა ისეთი გამოკვლევა, როცა ერთად იქმნება გამოყენებული ნაღვლის ბუშტის ფისტულისა და ნაღვლის სადინარის კანში გამოყვანის ოპერაციები.

აღამიანის ნაღვლის სეკრეციის შესასწავლად გამოყენებულია რენტგენოლოგიური მეთოდი. ორგანიზმში შეყავთ ისეთი ნივთიერებანი (ბილიტრასტი ან ბილიგნოსტი), რომელნიც არ გაატარებენ რენტგენის სხივებს და გამოიყოფიან ორგანიზმიდან ნაღველთან ერთად. მათი სისხლში შეყვანის შემდეგ რენტგენის ეკრანზე ნაღვლის გზებისა და ბუშტის არეში მოჩანს დაჩრდილვა და შეიძლება ვაწარმოოთ ნაღვლის გამოყოფაზე დაკვირვება.

ნაღვლის გადასვლა თორმეტგოჯა ნაწლავში საკმლის მიღებიდან მცირე ხნის (5—10 წუთის) შემდეგ იწყება. ნაღვლის გამოყოფის მრუდი სხვადასხვაა სხვადასხვა საკვებ ნივთიერებათა მიღებისას. ნაღვლის გამოყოფა წყდება კუჭიდან ნაწლავებში საკვების უკანასკნელი ულუფის გადასვლასთან ერთად. ნაწლავში გამოყოფილი ნაღვლის პირველი ულუფა მუქი ფერისაა, დაც იმის მაჩვენებელია, რომ ნაღველი ამ დროს ბუშტიდან გამოდის; შემდეგ გამოიყოფა უფრო ღია ფერის ეგრეთწოდებული ღვიძლის ნაღველი.

ნაღვლის გადასვლა ნაწლავებში განპირობებულია ნაღვლის ბუშტისა და ნაღვლის საერთო სადინარის სფინქტერის შეთანხმებული მოქმედებით. ეს სფინქტერი მოთავსებულია თორმეტგოჯაში ნაღვლის საერთო სადინარის შესვლის ადგილას და არეგულირებს ნაღვლის გადასვლას ნაწლავებში.

ნაწლავში ნაღვლის გადასვლა ხორციელდება ორი მექანიზმის — ნერვული და ჰუმორალური მექანიზმის გავლენით.

ნაღვლის გამოყოფის რეგულაციური მექანიზმი გამოვლინდება უპირობო რეფლექსური გაღიზიანებების დროს, ე. ი. საკვების კუჭსა და ნაწლავებში გადასვლის დროს, აგრეთვე პირობით რეფლექსური ზემოქმედებისას (საკვების ჩვენება, საკვებზე ლაპარაკი). კუჭის ლორწოვანი გარსის მექანიკური გაღიზიანება წარმოადგენს ნაღვლის ბუშტის რეგულაციური შეკუმშვის გამომწვევ ერთ-ერთ გამაღიზიანებელს.

ნერვული სისტემის გავლენა ნაღვლის გამოყოფა აპარატზე ხორციელდება ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების საშუალებით. ამ ნერვებით მომავალი იმპულსების გავლენით წარმოებს ნაღვლის საერთო სადინარის სფინქტერის გაღება და დახურვა და ნაღვლის ბუშტის შეკუმშვა და მოდუნება. N. vagus-ის სუსტი გაღიზიანება იწვევს სფინქტერის მოდუნებას, ძლიერი გაღიზიანება კი ნაღვლის საერთო სადინარის სფინქტერის შეკუმშვას. სფინქტერის შეკუმშვა დაკავშირებულია ბუშტის მოდუნებასთან, ხოლო სფინქტერის მოდუნება ბუშტის შეკუმშვასთან. ნაღვლის საერთო სადინარის სფინქტერისა და ნაღვლის ბუშტის ასეთი შეთანხმებული მუშაობა აპირობებს ნაღვლის დაგროვებას ბუშტში საჭმლის მონელების გარეშე და მის გადასვლას ნაწლავში საკვების მიღების შემდეგ, ან მშვიდი ცხოველის შემთხვევაში საჭმლის მონელებელი ტრაქტის პერიოდული მოქმედების დროს.

ნაღვლის გამოყოფი აპარატის ჰუმორალურ, სისხლში არსებულ ამგზნებთა არსებობა დამტკიცებულია ცხოველებზე ჩატარებული ექსპერიმენტებით. მაძლარი ცხოველის სისხლი რომ გადაუსხათ უზმოდ მყოფ ცხოველს, მაშინ ადგილი ექნება სისხლის მიძღვების ორგანიზმში ნაღვლის გამოყოფის აგზნებას. საჭმლის მონელების გარეშე აღებული სისხლის გადასხმა ასეთ ეფექტს არ იძლევა.

ა. აივის მონაცემებით თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვან გარსში მარილმჟავას, ცხიმოვანი მჟავებისა და ზოგიერთი სხვა ნივთიერების გავლენით წარმოიქმნება ნაღვლის ბუშტის მოძრაობის ქიმიური ამგზნები — ქოლეცისტოკინინი. იგი აძლიერებს ნაღვლის ბუშტის მოძრაობებს და იწვევს მის დაცარიელებას გაცხოველებული საჭმლის მონელების დროს.

ქოლეცისტოკინინის პრეპარატებს ძლიერი აქტივობა აქვთ. ცხოველისათვის პრეპარატის 0,2 მგ ნაკლები რაოდენობის შეყვანამ შეიძლება გამოიწვიოს ნაღვლის ბუშტის შესამჩნევი შეკუმშვები. ეს პრეპარატი გამოიყენება კლინიკურ პრაქტიკაში.

• თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ჯირკვლები

• თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანი გარსი შეიცავს დიდი რაოდენობით ბრუნერისა (თორმეტგოჯა ზემო ნაწილში) და ლიბერკიუნის (მთელ მის სიგრძეზე) ჯირკვლებს.

თავისი აღნაგობითა და შესაძლებელია ფუნქციითაც, ბ რ უ ნ ე რ ი ს ჯ ი რ კ-
ვ ლ ე ბ ი კუჭის პილორული ნაწილის ჯირკვლების მსგავსნი არიან. ბრუნერის
ჯირკვლების წვენი არის სქელი, ტუტე რეაქციის სითხე. იგი შეიცავს ბევრ
ლორწოს და ცილის დამშლელ ფერმენტს, რომელიც პეპსინის ანალოგი-
ურია და მჟავე რეაქციის პირობებში მოქმედებს; ეს წვენი სუსტად მოქ-
მედებს აგრეთვე ცხიმზე და სახამებელზე და ააქტივებს პანკრეასის წვენის
ფერმენტის მოქმედებას. თავისი თვისებებით ბრუნერის ჯირკვლების წვენი
წარმოადგენს ერთგვარად გარდამავალს პილორულ წვენსა და ლიბერკიუნის
ჯირკვლების სეკრეციულ პროდუქტს შორის. V

სახმლის მონელება წვრილ ნაწლავებში

წვრილ ნაწლავების ჯირკვლების სეკრეცია

წვრილი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის მთელ სიგრძეზე მოთავსებულია
ლიბერკიუნის ჯირკვლები, რომლებიც გამოყოფენ ნაწლავის წვენს;
იგი თავისი მოქმედებით შეავსებს თორმეტგოჯა ნაწლავში მიმდინარე საკვები
ნივთიერებების მონელებას.

ნაწლავის წვენი წარმოადგენს უფერო სითხეს, ოდნავ მღვრიეს
იმის გამო, რომ იგი მინარევის სახით შეიცავს ლორწოს, ეპითელურ უჯრე-
დებს, ქოლესტეროლის კრისტალებს. იგი შეიცავს ქლორიან ნატრიუმს და
ნახშირმჟავა მარილების მცირე რაოდენობას და აქვს ტუტე რეაქცია.

გარდა ენტეროკინაზისა, რომელიც მოქმედებს ტრიპსინოგენზე და გადა-
ყავს იგი ტრიპსინად, ნაწლავის წვენი შეიცავს ნახშირწყლებზე, ცხიმებზე და
კუჭში და თორმეტგოჯაში წარმოქმნილ ცილის დაშლის პროდუქტებზე მოქმედ
ფერმენტებს. უკანასკნელნი, ნაწლავის წვენის პეპტიდაზების (ამინოპოლიპეპ-
ტიდაზა, დიპეპტიდაზა და სხვა) გავლენით იშლებიან ამინომჟავებად და წინათ
პროტეოლიზური ფერმენტების ამ კომპლექსს ერეპსინს უწოდებდნენ. ნაწლავ-
ის წვენში არის ფერმენტი ნუკლეაზა, რომელიც ნუკლეინის მჟავებზე
მოქმედებს. ამის გარდა, აქ შეიძლება ვნახოთ დაბალი აქტივობის ლიპაზა
და ამილაზა. დისაქარიდები წვრილ ნაწლავებში განიცდიან ნაწლავის წვე-
ნის ფერმენტების გავლენას: მალტაზა შლის ალაოს შაქარს, ინვერ-
ტაზა — ლერწმის შაქარს და ლაქტაზა მოქმედებს რძის შაქარზე.

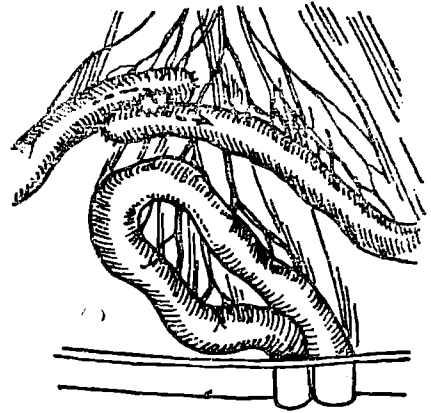
ქრონიკული ცდების პირობებში წვრილი ნაწლავების სეკრეციული ფუნქ-
ციის შესწავლისათვის ტირიმ შეიმუშავა ნაწლავის მარყუჟის იზოლირების
ოპერაცია. ამისათვის ამოჭრიან ნაწლავის მარყუჟს ისე, რომ არ დაზიანდეს
ჭორჭალი მასში გამავალი სისხლისა და ლიმფური ძარღვებით და ნერვებით.
ამოკვეთილი ნაწლავის მარყუჟის ერთ ბოლოს ამოკერავენ, მეორე ბოლოს კი
ქანის ჭრილობაში ჩააკერებენ; ნაწლავთა ტრაქტის მთლიანობის აღდგენა
ხდება გადაჭრილი ნაწლავის ზედა და ქვედა ბოლოს ერთმანეთთან მიკერებით.

ველამ შეცვალა ტირის ოპერაცია და გვირჩია ნაწლავის ორივე ბოლოს გამო-
ყვანა კანში (სურ. 86).

არსებობს შეხედულება, რომ ნაწლავის წვენის ფერმენტების გამოყოფა თავისი ტიპით განსხვავება სხვა საკმლის მომწელებელი ჭირკვლების ფერმენტთა სეკრეციისაგან. სანერწყვე, კუჭის და კუჭუჯანა ჭირკვლების სეკრეციული უჯრედები საკმლის მომწელებელი წვენის გამოყოფისას ინარჩუნებენ მთლიანობას (სეკრეციის მორფოსტატიკური ტიპი). ნაწლავის წვენის ფერმენტების გამოყოფა კი, პირიქით, დაკავშირებულია ჭირკვლოვანი უჯრედების დაღუპვასთან (სეკრეციის მორფონეკროზული ტიპი). ნაწლავების ლორწოვან გარსში მუდმი-
ვად მიმდინარეობს ეპითელიუმის ზედაპირული შრის შეცვლა. აქ ხდება, ერთი მხრივ, ახალი უჯრედების ინტენსიური წარმოქმნა გაციოფის გზით, ხოლო მეორე მხრივ, დაღუპული უჯ-
რედების განუწყვეტელი ჩამოფცქვნა ფერმენტებით მდიდარი ლორწოვანი გუნდების წარმოქ-
მნით, რომლებიც ნაწლავის სანათურში გადადიან. ამ ტიპის სეკრეციის¹ დროს ფერმენტები უჯრედებიდან კი არ გამოიყოფიან, არამედ თავისუფლდებიან დაღუპული უჯრედების დაშლისას (გ. შლიგინი).

• ნაწლავის ლორწოვან გარსზე უშუალოდ მიყენებული მექანიკური და ზოგიერთი ქი-
მიური გამაღიზიანებელი ნაწლავის წვე-
ნის გამოყოფის გაზრდას იწვევს.

მექანიკურ გამაღიზიანებლის მოქმე-
დებაზე დაკვირვება შესაძლებელია
იზოლირებულ ნაწლავში მძივის, მუხუ-
დოს მარცვლის ან რეზინის დრენაჟის
შეყვანასა. ქიმიურ გამაღიზიანებელთა
რიცხვს მიეკუთვნება კუჭის წვენი, ცი-
ლის დაშლის პროდუქტები, საპნები,
რძის შაქარი და სხვა. ამ გამაღიზიანებელ-
თა სეკრეციული ეფექტი შენარჩუნებუ-
ლია ნაწლავების მაინერვირებელი ნერ-
ვების (n. n. vagi და splanchnici) გადაჭ-
რის შემდეგ.



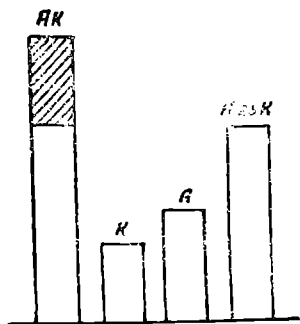
სურ. 86. ნაწლავის მარყუჟის იზოლაცი-
ის ოპერაცია ტირი-ველას მიხედვით.

გამოთქმულია მოსაზრებანი იმის შესახებ, რომ მექანიკური და ადგილობ-
რივი ქიმიური გაღიზიანებისას ნაწლავის ჭირკვალთა სეკრეცია განპირობებუ-
ლია პერიფერიული რეფლექსით, რომელიც ხორციელდება ნაწლავის კედლის
ნერვულ წნულებში განლაგებული ნერვული უჯრედების საშუალებით. ნაწ-
ლავის ჭირკვალთა სეკრეციაზე ცენტრალური ნერვული სისტემის გავლენა
დადგენილი არ არის.

• ნაწლავის ჭირკვალთა სეკრეცია შეიძლება გამოვიწვიოთ სისხლის ნაკად-
ში გარკვეული წესით დამუშავებული ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ექსტრაქ-
ტების შეყვანით. ნასეტმა დაადგინა, რომ ნაწლავის ჭირკვალთა სეკრეცია
აიგზნება განსაკუთრებული, სეკრეტინისაგან განსხვავებული ჰორმონით —
ენტეროკრინინით, რომელიც წარმოიქმნება ნაწლავის ლორწოვანაში.

! კამელთან მიმდინარე საფარის მონახუება

• წერილ ნაწლავში საკმლის მონელების პროცესების გამოკვლევამ შესაძ-
ლებელი გახადა დადგენილიყო ის მნიშვნელოვანი როლი, რომელიც ეკუთვნის



სურ. 87. სახამებლის ჰიდროლიზის სიჩქარე: გახსნილი ამილაზის გავლენით (A); ნაწლავზე აღსორბირებული ამილაზის გავლენით (K) და გახსნილი და აღსორბირებული ამილაზის ერთდროული მოქმედებით (AK). უკანასკნელ შემთხვევაში ეფექტი მნიშვნელოვნად გაზარდილია A და K კამთან შედარებით (ა. უგოლევის მიხედვით).

შეხებას, კონტაქტს ნაწლავის ლორწოვან გარსთან. სინჯარაში ჩატარებული ცდებით გამოიჩინა, რომ ცოცხალი ნაწლავის პატარა ნაჭრის არსებობისას, ზოგიერთი საკვები ნივთიერების, მაგალითად, სახამებლის ფერმენტული ჰიდროლიზის სიჩქარე იზრდება და მნიშვნელოვნად აჭარბებს იმ სუმა-რულ აქტივობას, რომელიც ახასიათებს ცალ-ცალკე აღებულ ფერმენტების შემცველ სსნასსა და ნაწლავის ნაჭერს (სურ. 87). ექსპერიმენტული მონაცემების საფუძველზე ა. უგოლევი ამტკიცებს, რომ წვრილი ნაწლავის მეტად დიდი ფოროვანი ზედაპირი ხელს უწყობს ენზიმური პროცესების გაძლიერებას, აღსორბციას უკეთებს ფერმენტებს და წარმოადგენს თავისებურ ფოროვან კატალიზატორს. საყურადღებოა, რომ ამ მონაცემების მიხედვით, საკვები ნივთიერებების საბოლოო დაშლა ხდება წვრილი ნაწლავის იმავე ზედაპირზე, რომელსაც აქვს შეწოვის ფუნქცია. ნაწლავის ზედაპირზე მიმდინარე საკვებ ნივთიერებათა დაშლას კედელთან მიმდინარე საჭმლის მონელება ეწოდება, ღრუში მიმდინარე საჭმლის მონელებისაგან განსხვავებით, რომელიც ხორციელდება საჭმლის მომნელებელი არხის ღრუში ლორწოვან გარსთან უშუალო კონტაქტის გარეშე.

წვრილი ნაწლავების მოძრაული ფუნქცია

წვრილი ნაწლავების მოძრაობები ხორციელდება განივი და გასწვრივი კუნთოვანი ბოჭკოების კოორდინირებული შეკუმშვების შედეგად. არჩევენ ნაწლავის მოძრაობათა ორ ტიპს: ქანქარისებურსა და პერისტალტიკურს;

ქანქარისებური მოძრაობა მდგომარეობს იმაში, რომ მცირე ნაკვეთის მანძილზე ნაწლავი ხან მოკლდება, ხან გრძელდება და შიგთავსი გადაინაცვლებს ხან ერთი, ხან მეორე მიმართულებით. ქანქარისებური მოძრაობის დროს წარმოებს გასწვრივი და ირგვლივი კუნთების შენაცვლებითი რიტმული შეკუმშვა. გასწვრივი კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვის დროს ნაწლავის ნაკვეთი მოკლდება და ამავე დროს მისი ღრუ ფართოვდება. ირგვლივი კუნთების შეკუმშვა ავიწროებს ნაწლავის სანათურს და ნაწლავის შიგთავსს გადაადგილებს შევიწროებული მიდამოს ორივე მიმართულებით. ისინი წარმოიშებიან უწყესრიგოდ ნაწლავის ხან ერთ, ხან მეორე ნაწილში. ქანქარისებურ მოძრაობათა რიტმი წვრილი ნაწლავების ზემო ნაწილებში აღწევს 20-ს წუთში, ხოლო ქვემო ნაწილებში — 5—10-ს წუთში. ნაწლავის სხვადასხვა ნაწილის არაერთდროულ შეკუმშვათა მეოხებით ხდება ნაწლავთა შიგთავსის ევრეთწოდებული რიტმული სეგმენტაცია, ნაწლავთა შიგთავსი ხან იყოფა ნაწილებად (სეგმენტირდება), ხან კვლავ ერთდება.

ქანქარისებრ მოძრაობათა ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა მდგომარეობს ნაწლავთა შიგთავსის საჭმლის მომნელებელ წვენებთან შერევაში.

ნაწლავთა მოძრაობის მეორე სახეა პერისტალტიკა; იგი იმაში მდგომარეობს, რომ საკვების გუნდის ზემოთ ირგვლივი ბოჭკოების ხარჯზე იქმნება ბეჭდისებური შევიწროება, ხოლო ქვემოთ — გასწვრივი კუნთების შეკუმშვის ხარჯზე — ნაწლავის ღრუს გაფართოება. ასეთი შეკუმშვების მეოხებით ნაწლავის შიგთავსი გადაინაცვლებს გაფართოებულ ნაწილისაკენ. შემდეგ ირგვლივი კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვა ვრცელდება ამ მიდამოზე, რომელიც ვიწროვდება; მის ქვევით ნაწლავი ფართოვდება გასწვრივი მუსკულატურის შეკუმშვის შედეგად. *

ამრიგად, ირგვლივი კუნთების შეკუმშვის ტალღა ვრცელდება ნაწლავის გასწვრივ. ამასთან ნაწლავის თითოეულ ცალკეულ ნაწილში მათ შეკუმშვას წინ უსწრებს მომდევნო ნაწილის გასწვრივი კუნთების შეკუმშვა. ბუნებრივია, რომ ასეთი სახის მოძრაობებს შეუძლიათ ნაწლავის შიგთავსი გადაადგილონ მხოლოდ ერთი მიმართულებით — ზევიდან ქვევით.

ერთდროულად ნაწლავის სიგრძეზე გაივლის რამდენიმე ისეთი ტალღისებრი შეკუმშვა, რომლითაც ნაწლავის მოძრაობა ემსგავსება ჭიაყელის მოძრაობას. აქედან წარმოიშვა მათი სახელწოდებაც — ჭიაყელისებრი ან პერისტალტიკური მოძრაობები.

ნაწლავის მუსკულატურის რიტმული შეკუმშვები, იქნება ეს ქანქარისებრი თუ პერისტალტიკური, მიმდინარეობს მუდმივად არსებული ტონუსის, ე. ი. ნაწლავის მუსკულატურის გარკვეული დაძაბვის ფონზე. მაგრამ ნაწლავის მუსკულატურის ტონუსი არ არის უცვლელი — მას შეუძლია მომატება ან დაქვეითება.

ნაწლავების გლუვკუნთოვან ბოჭკოებს ახასიათებს ავტომატია, იგი გამოვლინდება მათი რიტმული შეკუმშვის უნარში გარედან მოქმედი გაღიზიანების გარეშე.

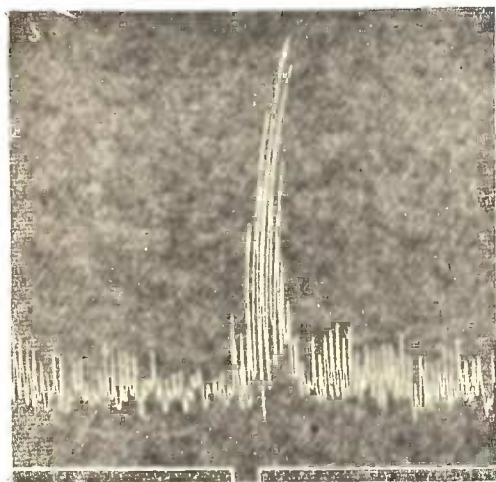
ნაწლავების მუსკულატურის რიტმული ავტომატია და მასზე სხვადასხვა მარილების, შხამებისა და სხვა ნივთიერებათა გავლენის შესწავლა შეიძლება ორგანიზმიდან ამოკვეთილი ნაწლავის იზოლირებულ მონაკვეთზე. ასეთი მონაკვეთი შეიძლება საათობით იკუმშებოდეს, თუ იგი მოთავსებული იქნება სხეულის ტემპერატურამდე გამთბარ და ჟანგბადით გაჟღენთილ ლოკის ან ტიროდეს ხსნარში.

აუერბახის წნულის განგლიოზური უჯრედების მოცილების შემდეგაც ნაწლავის კუნთები ისე, როგორც კუჭის კუნთები, განაგრძობენ ქანქარისებურ რიტმულ მოძრაობებს. ეს იძლევა უფლებას მივიჩნიოთ, რომ რიტმული ავტომატია მიოგენური წარმოშობისაა, ე. ი. ნაწლავის კუნთოვან ელემენტებზეა დამოკიდებული.

რაც შეეხება პერისტალტიკურ მოძრაობებს, რომელიც წარმოადგენს საკმაოდ რთულ კოორდინირებულ მოქმედებას, ისინი ხორციელდება მხოლოდ ნაწლავების კედელში მოთავსებული აუერბახის ნერვული უჯრედების არსებობისას. განგლიოზური ნერვული უჯრედების როლი ნაწლავის სიგრძივი და ირგვლივი კუნთების შეკუმშვების კოორდინირებაში მდგომარეობს.

ნაწლავთა მუსკულატურის შეკუმშვები რეგულირდება რეფლექსურად და ჰუმორალურ-ქიმიური აგენტებით. ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ნაწ-

ლავის კედლის კუნთებთან იმპულსები მოდის ცთომილი და სიმპათიკური ნერვებით. ნაწლავის მოტორულ ფუნქციაზე ამ ნერვების გავლენის ხასიათი ზრთიერტსაწინააღმდეგოა. მათი მოქმედების შესწავლა შეიძლება ცდის დროს ელექტრული გალიზიანებით. N. vagi-ს გალიზიანება აავზნებს ნაწლავთა მოძრაობას, ე. ი. აძლიერებს კუნთოვან შეკუმშვებს და მალა სწევს ტონუსს (სურ. 88 ა). N. splanchnici-ის გალიზიანება იწვევს ნაწლავთა შეკუმშვების შეკა-



სურ. 88. ცთომილი (ა) და სიმპათიკური (ბ) ნერვების გალიზიანების გავლენა წვრილი ნაწლავის მოტორულ მოქმედებაზე.

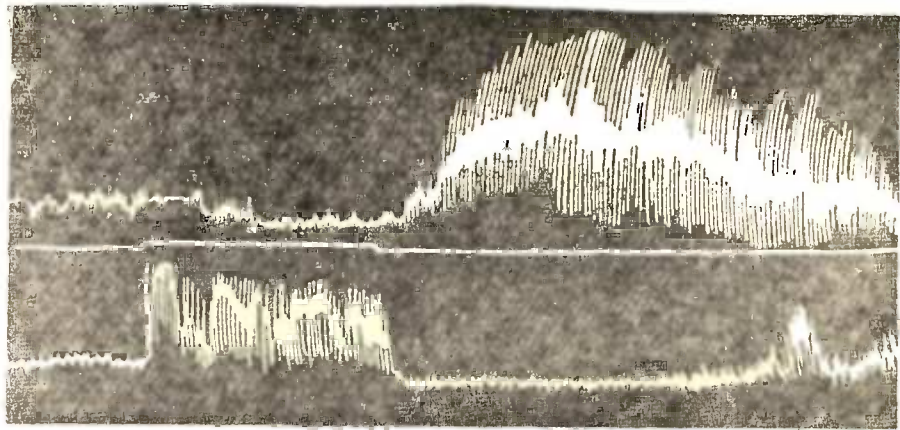
ობას და მუსკულატურის ტონუსის მკვეთრ დაცემას (სურ. 88 ბ). გალიზიანების ძალის, ნაწლავთა მუსკულატურის მდგომარეობის, სისხლის ქიმიზმის, ნივთიერებათა ცვლის პროცესების ხასიათისა და სხვა ფიზიოლოგიური პირობების მიხედვით ნაწლავთა ნერვებმა შეიძლება გამოიწვიონ სხვადასხვა ზემოაღნიშნულისაგან განსხვავებული ეფექტები.

ნაწლავის მოტორულ ფუნქციაზე ნერვული სისტემის გავლენა მკაფიოდ ვლინდება ადამიანის ან ცხოველთა ემოციური მდგომარეობის დროს. განრისხების, შიშის, ტკივილის ემოციები ჩვეულებრივ იწვევენ ნაწლავების შეკუმშვათა დათრგუნვას იმის გამო, რომ ემოციურ მდგომარეობათა დროს აიგზება სიმპათიკური ნერვული სისტემა. ზოგიერთი ძლიერი ემოციის, აგალითად, შიშის დროს, ზოგჯერ ღინიშნება ნაწლავების ძლიერი აერისტალტიკა („ნერვული ფაღარათი“).

ნაწლავების მაინერვირებელი ვეგეტაციური ნერვების გალიზიანებისას მათ დაბოლოებებზე წარმო-

იქმნება ნერვული იმპულსის ქაიური გადამცემები — მ ე დ ი ა ტ ო რ ე ბ ი: ცთომილი ნერვის გალიზიანებისას — აცეტილქოლინი, სიმპათიკური ნერვის გალიზიანებისას — ნორადრენალინი.

თუ ხელს შევეშლით აცეტილქოლინის დაშლას ქოლინესტერაზით და ვაწარმოებთ იმ ძალის ცთომილი ნერვის გალიზიანებას, რომლის სისხლის ძარღვები შეერთებულია მეორე ძალის ძარღვებთან, ისე, რომ ორივე ცხოველს შორის განუწყვეტლივ წარმოებს სისხლის გაცვლა (ჯვარედინი სისხლის მიმოქცევა), შეიძლება ერთი ძალის ცთომილი ნერვის გალიზიანებისას შევამჩნიოთ მეორე ძალის ნაწლავთა შეკუმშვების ცვლილებებიც (სურ. 89). ეს იმაზეა დამოკიდებული, რომ ცთომილი ნერვის დაბოლოებებში წარმოქმნილი და ქოლინესტერაზით დაუშლელი აცეტილქოლინი გადადის სისხლში და



სურ. 89. ცთომილი ნერვის გაღიზიანების გავლენა ჯვარედინი სისხლის მიმოქცევის პირობებში მყოფი ორი ძალის წვრილი ნაწლავების მოძრაობებზე (ე. ბ. ბაბ-სკისა და სხვ. მიხედვით). შუა ხაზი აღნიშნავს ერთი ძალის ცთომილი ნერვის გაღიზიანების პერიოდს. ერთი ცხოველის ცთომილი ნერვის გაღიზიანების შეწყვეტისთანავე (ქვედა მრუდი) მეორეს ეწყება ნაწლავის ძლიერი მოძრაობები.

შეუძლია იმოქმედოს იმ ორგანოსაგან მოშორებით, სადაც იგი წარმოიქმნა.

ნაწლავების მოძრაობათა ამგზნებ ჰუმორალურ გამღიზიანებლებს წარმოადგენენ ქოლინი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება, ენტეროკრინინი და 5 — ჰიდროოქსიტრიბტამინი (სეროტონინი), რომლებიც წარმოიქმნებიან თორმეტგოჯა და წვრილი ნაწლავების ლორწოვან გარსში და საკმლის მონელების დროს გადადიან სისხლში. მათ განიხილავენ როგორც სპეციფიკურ ჰორმონებს — ნაწლავთა მოძრაობის ამგზნებლებს. ჰუმორალური გზით ნაწლავთა მოტორულ მოქმედებას ცვლიან აგრეთვე პოლიპეპტიდები, ექსტრაქტული ნივთიერებები, ნაღველი და კალიუმის, კალციუმის, მაგნიუმის მარილები, რომლებიც წვრილ ნაწლავებში შეიწოვებიან.

ნაწლავების გლუვი კუნთების შეკუმშვები აღმოცენდებიან ლორწოვანი გარსის მექანიკური და ქიმიური გაღიზიანებების შედეგად. ასე, მაგალითად, ნაწლავის კედლის გაჭიმვა საკვების ფაფით (ქ ი მ უ ს ი თ), რომელიც კუჭიდან გადმოდის, პერისტალტიკურ და ქანქარისებურ მოძრაობებს იწვევს. რაც უფრო სწრაფად ხდება ნაწლავის გაჭიმვა, მით უფრო ძლიერია ნაწლავის მუსკულატურის შეკუმშვა. მექანიკური გაღიზიანებით ხსნიან იმ ფაქტს, რომ ე. წ. უხეში საკვები, რომელიც შეიცავს ძნელად მოსანელებელ ნივთიერებებს, მაგალითად, ქატოს, წარმოადგენს ნაწლავთა მოძრაობის ძლიერ გამღიზიანებელს.

ქიმიურ გამღიზიანებლებს, რომლებიც იწვევენ ნაწლავთა მოძრაობებს ლორწოვან გარსთან შეხებისას, წარმოადგენენ მჟავები, ტუტეები და მრავალი მარილი (ეს უკანასკნელნი კონცენტრირებულ ხსნარებში). ასე, მაგალითად, ნაწლავში კუჭის წვენის, მჟავათა და ტუტეების სუსტი ხსნარების შეყვანა მნიშვნელოვნად აძლიერებს ნაწლავთა შეკუმშვებს და მაღლა სწევს მუსკულატურის ტონუსს. საკმლის მომნელებელი ტრაქტის მოძრაობებს მკვეთრად

ააგზნებს საკვები ნივთიერებების დაშლის ზოგიერთი პროდუქტი, მაგალითად, საპნები.

ყველა ადგილობრივი, ე. ი. ნაწლავის ლორწოვანზე მოქმედი მექანიკური და ქიმიური გამღიზიანებლის მოქმედების მექანიზმი საკმაოდ რთულია. მათ შეუძლიათ იმოქმედონ, ჯერ ერთი, რეფლექსურად, ლორწოვანი გარსის მექანო-და ქემორეცეპტორების აგზნებით, ხოლო მეორე, აწარმოონ იმ ქიმიური ნაერთების წარმოქმნის სტამბულაცია, რომლებიც სისხლში შეწოვის შემდეგ ააგზნებენ ნაწლავთა მოძრაობებს.

საჭმლის მონელება მსხვილ ნაწლავებში

ნაწლავის შიგთავსის გადასვლა მსხვილ ნაწლავებში

საკვების შეუწოველი ნაწილი წვრილი ნაწლავებიდან გადადის მსხვილი ნაწლავის დასაწყის ნაწილში — ბრმა ნაწლავში. ეს გადასვლა ხდება ილეოცეკალური სფინქტერის გზით. სფინქტერი რთული აღნაგობისაა, და ასრულებს სარქილის როლს, რომელიც გაატარებს ნაწლავების შიგთავსს მხოლოდ ერთი მიმართულებით (მსხვილი ნაწლავის შიგთავსი უკან წვრილ ნაწლავებში არ გადადის). სფინქტერის სტრუქტურა ისეთია, რომ ბრმა ნაწლავის გაავსებისას და მისი გაჭიმვისას იგი მჭიდროდაა დახურული და შეუძლებელს ხდის წირილი ნაწლავების შიგთავსის გადასვლას მსხვილ ნაწლავებში.

საჭმლის მონელების პროცესის გარეშე ილეოცეკალური სფინქტერი დახურულია. საკვების მიღებიდან 1—4 წუთის შემდეგ პერიოდულად ყოველ $1/2$ —1 წუთში სფინქტერი იღება და საკვების ფაფა მცირე ულუფებით (15 მოლ-მიღე) წირილი ნაწლავებიდან ბრმა ნაწლავში გადადის. საკვების მიღების შემდეგ სფინქტერის გახსნა წარმოადგენს კუჭიდან აღმოცენებული რეფლექსის შედეგს (ვისცერო-ვისცერული რეფლექსი).

ნაწლავის შიგთავსის ცვლილებები მსხვილ ნაწლავებში

მსხვილ ნაწლავს საჭმლის მონელებისათვის ძალიან მცირე მნიშვნელობა აქვს, რადგან საკვები, ზოგიერთი ნივთიერების, მაგალითად, მცენარეული უჯრედანას გარდა, თითქმის მთლიანად მოინელება და შეიწოვება უკვე წვრილ ნაწლავში.

ე. ს. ლონდონის ცდებში ძალს ერთჯერადად ეძლეოდა საკვების მთელი დღე-ღამის რაოდენობა. ამ შემთხვევაში მსხვილ ნაწლავში გადადიოდა მიღებული აზოტის შემცველი ნივთიერებების მხოლოდ 10% (ეს 10% წარმოადგენილი იყო საკვების აზოტის შემცველი, ე. ი. ცილოვანი ნივთიერებებით) და წვრილ ნაწლავში შეუწოველი საჭმლის მომნელებელი წვენებით), 5% სახამებელი და 3% ცხიმი. ამასთან განავალში აღმოჩნდა 7% აზოტი, 3% ნახშირწყლები და 3% ცხიმები. ამრიგად, ნორმალურ პირობებში ცილებისა და ნახ-

შირწყლების მხოლოდ უმნიშვნელო რაოდენობა მოიწვება და შეიწოვება მსხვილ ნაწლავში. მსხვილ ნაწლავში მონელება ხდება ჯირკვლებიდან გამოყოფილი წვენისა და საჭმლის მომნელებელი წვენების იმ ფერმენტების გავლენით, რომლებიც გამოიყოფიან საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ზედა ნაწილებში.

მსხვილ ნაწლავებში მდიდარი ბაქტერიული ფლორაა, აქ ხდება ნახშირწყლების მიკრობული დუღილი და ცილების ლაზობა. მსხვილ ნაწლავებში მიმდინარე მიკრობული დუღილის შედეგად, იქ იშლება მცენარეული ცელულოზა, რომელზედაც არ მოქმედებენ საჭმლის მომნელებელი წვენების ფერმენტები, ჭის გამოც იგი არ შეთვისება წვრილ ნაწლავებში და შეუცვლელი გადადის მსხვილ ნაწლავებში. მსხვილ ნაწლავებში ბაქტერიების გავლენით ცელულოზის დაშლის გამო თავისუფლდება მცენარეული უჯრედების შიგთავსი, იგი განიცდის ნაწლავის წვენის ფერმენტების ზეგავლენას, იშლება და ნაწილობრივ შეიწოვება.

ლზობის გამომწვევი ბაქტერიების გავლენით, მსხვილ ნაწლავებში წარმოებს შეუწოველი ამინომჟავებისა და ცილის მონელების სხვა პროდუქტების დაშლა. ამ დროს წარმოიქმნება ორგანიზმისათვის მანე შხამიანი ნაერთები ინდოლი, სკატოლი, ფენოლი და სხვა, რომლებიც სისხლში შეიწოვებიან და შეიძლება გამოიწვიონ ორგანიზმის ინტოქსიკაცია (მოწამვლა). ამ ნივთიერებების უვნებელყოფა წარმოებს ღვიძლში.

მსხვილ ნაწლავში წარმოებს მისი შიგთავსის გასქელება წყლის შეწოვის გამო. აქ წარმოიქმნება განავალი, რომელსაც მკვრივი კონსისტენცია აქვს. განავლის მასების ფორმირების პროცესში უდიდესი მნიშვნელობა აქვს ნაწლავის წვენის მკვრივ ნივთიერებებს, სახელობრ, ლორწოს ნაწილაკებს; ისინი საკვების მოუნელებელ ნარჩენებს აწებებენ.

განავლის შედგენილობაში შედის: ლორწოვანი გარსის ჩამოფცქვნილი მკვდარი ეპითელიუმის ნარჩენები, ქოლესტერინი, ნაღვლის პიგმენტების გარდაქმნის პროდუქტები, რომლებიც განავალს აძლევენ დამახასიათებელ ფერს, უხსნადი მარილები და ბაქტერიები; ეს უკანასკნელნი ზოგჯერ შეადგენენ დღე-ღამეში გამოყოფილი განავლის 30—40%-ს. განავლის მასების შედგენილობაში შედის აგრეთვე საკვების მოუნელებელი ნაწილები — მცენარეული ცელულოზა, კერატინები და ზოგიერთი კოლაგენები. საჭმლის მომნელებელი პროცესების მოშლისა და საკვებ ნივთიერებათა შეთვისების დაქვეითებას დროს, განავალში შეიძლება აღმოჩნდეს საკვების ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების მეტი ან ნაკლები რაოდენობა.

მსხვილი ნაწლავების მოძრაობა

ზოგადად ადამიანში საჭმლის მონელების მთელი პროცესი ცხოველური და შერეული საკვების მიღების შემთხვევაში გრძელდება 1—2 დღე-ღამეს, რადგანაც ამ დროის ნახევარზე მეტი უნდება მსხვილი ნაწლავის ღრუში საკვების ნარჩენების გადაადგილებას. როგორც რადიოაპილულის დახმარებით ჩატარებულმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, საკვები შეიძლება საათობით იყოს ბრმა ნაწლავში და აწარმოოს მცირე გადაადგილება ხან ერთი, ხან მეორე მიმართულებით. ბარიუმის ფაფით საცხე მსხვილ ნაწლავებზე დაკვირვებისას რენტგენ-

ნის ეკრანზე აღინიშნება მეტად ნელი პერისტალტიკური და ქანქარისებური მოძრაობები (სურ. 90).

მსხვილ ნაწლავს, წვირლ ნაწლავთან შედარებით, უფრო სუსტად გამოხატული ავტომატიის უნარი აქვს.



სურ. 90. ბარიუმის ფაფით გავსებული მსხვილი ნაწლავების რენტგენოგრაფია.

პრმა ნაწლავი, ასწერივი და განივი კოლინჯი პარასიმპათიკურ ნერვულ ბოჭკოებს ცთომილი ნერვისაგან იღებენ. მსხვილი ნაწლავის დანარჩენი ნაწილი მომარაგებულია ზურგის ტვინის გაცის სეგმენტებიდან გამოსული პარასიმპათიკური ბოჭკოებით; გარდა ამისა. მსხვილი ნაწლავი იღებს სიმპათიკურ ბოჭკოებს ჯორჯლის ზედა და უმთავრესად ქვედა კვანძებიდან.

ე. გუბარის მიერ დამუშავებული მსხვილი ნაწლავის იზოლირების ქირურგიული მეთოდის საშუალებით დადგენილია, რომ მსხვილი ნაწლავის მოტორული მოქმედება ძირითადად აიგზნება ლორწოვანი გარსის მექანიკური გაღიზიანებით. ✓

დეფეკაცია

სწორი ნაწლავის ორივე სფინქტერი — შინაგანი, გლუვი კუნთის ბოჭკოებისაგან შემდგარი და გარეგანი, განივზოლიანი კუნთებისაგან წარმოქმნილი, განუწყვეტელ ტონურ შეკუმშვაში იმყოფება. დეფეკაცია, ე. ი. მსხვილი ნაწლავების დაცარიელება და მათი განთავისუფლება განავლის მასებისაგან, სწორი ნაწლავის ლორწოვანი გარსის მგრძნობიარე ნერვების გაღიზიანების გამო წარმოებს მასში დაგროვილი განავლის მასებით გარეთა და შიგნითა სფინქტერის რეფლექსური მოდუნების გამო. სწორი ნაწლავის გასაავალი გაიღება და მსხვილი და სწორი ნაწლავის პერისტალტიკური მოძრაობებით განავალი გამოიღვენება გარეთ. ამას ხელს უწყობს ე. წ. ჭინთვის დროს მუცლის კუნთებისა და ღიაფრაგმის შეკუმშვები, აგრეთვე უკანა გასაავლის სფინქტერის ამწევი კუნთის (m. levator ani) შეკუმშვა. მუცლის პრესის კუნთების შეკუმშვის შედეგად ხდება მუცლის შიდა წნევის მნიშვნელოვანი მომატება.

დეფეკაციის რეფლექსის ცენტრი მოთავსებულია ზურგის ტვინის წელის ნაწილში. ამ ცენტრის ქვემოთ ზურგის ტვინის გადაჭრისას ან მისი დანგრევისას, უკანა გასაავალი რჩება ღია, სფინქტერების მოდუნების გამო; ამასთან განავლის შეკავება შეუძლებელი ხდება. რამდენიმე ხნის შემდეგ სფინქტერების ტონუსი აღდგება მასზე პერიფერიული ნერვული სისტემის გავლენის ხარჯზე.

დეფეკაციის ცენტრის ზემოთ ზურგის ტვინის გადაჭრის შემთხვევაში დეფეკაცია წარმოებს წესიერად, მაგრამ იგი ხდება უნებლიე. დეფეკაციის შემსრულებელი ნეირონი გავლენები მოდიან დიდი ტვინის ქერქიდან, ალბათ, წინა ცენტრალური ხვეულისა. სფინქტერების უნებლიე მოღუნება და დეფეკაცია ხშირად წარმოებს ზოგიერთი ემოციური მდგომარეობისას, მაგალითად, შიშის დროს.

სწორი ნაწლავის სფინქტერებთან მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოები მიდიან ზურგის ტვინის გავის ნაწილის წინა ფესვებით n. pelvici-ის შედგენილობაში. წელის სეგმენტების წინა ფესვების და ganglion mesentericum inf. გზით სფინქტერებთან მოდიან აგრეთვე სიმპათიკური ბოჭკოებიც.

შეწოვა

შეწოვა ეწოდება გარემოდან, სხეულის ღრუებიდან და ღრუ ორგანოებიდან სისხლში ან ლიმფაში სხვადასხვა ნივთიერებათა გადასვლას უჯრედთა ერთი ან რამდენიმე შრის გავლით, რომლებიც ქმნიან რთულ ბიოლოგიურ მემბრანებს. ამ უკანასკნელთა რიცხვს ეკუთვნის კანის საფართა, ნაწლავის ლორწოვანი გარსის, ნაღვლის ბუშტის, ფილტვის ალვეოლების ეპითელური შრე, ენდოთელიუმი, რომელიც გამოფენს მუცლის ღრუს სეროზულ შრეებს, პლევრის ნაპრალს, სახსართა პარაკებს, კაპილარების ენდოთელური შრე, თირკმლების შარდის მილაკების არშიანი ეპითელიუმი და სხვა. ყველა ბიოლოგიური მემბრანა, იქნება იგი ცალკეული უჯრედის მფარავი თუ რთული მემბრანა, წარმოქმნილი უჯრედთა რამდენიმე შრისაგან, წარმოადგენს ნახევარდაცულს. ეს ნიშნავს, რომ იგი გამავალია ერთი ნივთიერებისათვის და გაუვალია სხვა ნივთიერებებისათვის. ძირითადად უჯრედოვანი მემბრანები გამავალია ჰემოზოიკი ხსნარების წარმოქმნილი ნივთიერებებისათვის და გაუვალია კოლოიდურ მდგომარეობაში მყოფი ნივთიერებებისათვის. მრავალი ნივთიერების მიმართ უჯრედოვან მემბრანებს ერთმხრივი გამავლობა აქვთ, ე. ი. სხვადასხვა ნივთიერებას მხოლოდ ერთი მიმართულებით გაატარებენ.

სხვადასხვა ხსნარის შეწოვა შეიძლება კანის ზედაპირიდან მოხდეს. ადამიანის კანის საფართა განვლადობა ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ორგანულ და არაორგანულ ნივთიერებათა უმრავლესობის მიმართ მეტად უმნიშვნელოა. გაზისებურ მდგომარეობაში ან პაერში მტკრის სახით შემცველი მრავალი ნივთიერების გადასვლა ორგანიზმში შეიძლება მოხდეს ფილტვის ალვეოლების ზედაპირული შრის გზით. ასე მოხდება სისხლში პაერთან ერთად ჩასუნთქული ქლოროფორმის, ეთერის, ზოგიერთი საბრძოლო მომწამლედი ნივთიერების ორთქლი. კანქვეშა ქსოვილში. მუცლის ღრუში, პლევრის ნაპრალში, ზურგის ტვინის არხში მთელ რიგ ნივთიერებათა შეყვანისას შეიძლება მოხდეს მათი შეწოვა, ე. ი. შეყვანილი ნივთიერების სისხლის ან ლიმფის ნაკადში გადასვლა.

განსაკუთრებული ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს შეწოვას საჭმლის მომნელებელ არხში. ამ გზით ორგანიზმში იღებს მისთვის აუცილებელ საყუათო ნივთიერებებს.

ისეთი ნივთიერებების შეწოვის შესწავლა, რომლებიც ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ორგანიზმში არ გვხვდებიან, მაგალითად, შესაძლებელია შეწოვის შესწავლა, შედარებით რთული არაა. მათი შეწოვის შესახებ შეიძლება ვიმსჯელოთ მათი მოქმედებისათვის დამახასიათებელი ნივთიერების განვითარებით ან მათი სისხლში არსებობით. მნიშვნელოვნად რთულია ისეთი ნივთიერებების შეწოვის გამოკვლევა, როგორც მაგალითად, ამინომჟავები, გლუკოზა, ცხიმები, ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის მარილები, წყალი და სხვა, რომლებიც ყოველთვისაა ორგანიზმში, აგრეთვე ისეთი ნივთიერებებისა, რომლებიც სწრაფად განიცდიან ქიმიურ ცვლილებებს და ხანმოკლედ მიმოქცევიან სისხლში. შეწოვის პრობლემის შესწავლის დროს არსებული მრავალი მეთოდური სიმძნელე გადალახული იქნა „ნიშანდებული“ ნაერთების გამოყენებით. ნიშანს, რომელიც განსხვავდება ორგანიზმში არსებული სხვა ასეთივე ნივთიერებებისაგან, წარმოადგენს გამოსაკვლევი ქიმიურ ნაერთის შედგენილობაში პერიოდული სისტემის რომელიმე ელემენტის იზოტოპის შეყვანა. იზოტოპებს ახასიათებთ მოცემული ელემენტის ჩვეულებრივად არსებულ ატომებთან შედარებით განსხვავებული ატომური წონა; ზოგიერთი იზოტოპი რადიოაქტიურია. მათი აღმოჩენა შეიძლება მეტად ზუსტი მეთოდების დახმარებით ატომური წონის განსხვავების, ან რადიოაქტიურობის მიხედვით (რადიოაქტიურ იზოტოპებს განსაზღვრავენ გამოხსნივადი ელექტრონებისა და ბირთვული ნაწილაკების მთვლელობის დახმარებით).

ნაერთი, რომლის შედგენილობაშიც ხელოვნურად შეყვანილია ამა თუ იმ ელემენტის იზოტოპი, შეიწოვება და შემდეგ გამოიყენება ნივთიერებათა ცვლის პროცესების მსოილობაში სრულიად ისევე, როგორც ბუნებაში არსებული ანალოგიური ნაერთები. თუ იზოტოპებს გამოიყენებთ, როგორც სხვადასხვა ქიმიური ნაერთის „ნიშანს“, ცხადია, შესაძლებელია დავაკვირდეთ კუჭში ან ნაწლავში შეყვანილ ნივთიერებათა შეწოვას და ორგანიზმში მათ შემდგომ ბედ-იღბალს.

ნიშანდებელი ნაერთების გამოყენებით შესაძლებელი გახდა შეწოვის პრობლემის ღრმად შესწავლა, რამაც დაუფასებელი დახმარება გაუწია მკვლევარებს ნივთიერებათა ცვლის პროცესების მსვლელობის კვლევაში.

ზეწოვა კუჭსა და წვრილ ნაწლავებში

შეწოვა შედარებით ნელა წარმოებს და საკმარისი მასშტაბით შეიძლება ხორციელდებოდეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ლორწოვანი გარსი, რომელთანაც შეხებაშია საკვების დაშლის პროდუქტები, შედარებით დიდია.

კუჭში შეწოვა მეტად უმნიშვნელოა. აქ ძლიერ ნელა შეიწოვება მხოლოდ მინერალური მარილები, მონოსაქარიდები, ალკოჰოლი და წყალი.

შედარებით მცირეა აგრეთვე თორმეტგოჯა ნაწლავის ღრუში შეწოვილი ნივთიერებათა რაოდენობა, სადაც, როგორც ეს დამტკიცებულია ე. ლონდონის ცდებით, მოინელება ნახშირწყლებისა და ცილების 53—63% და ცხიმების მცირე რაოდენობა. თუ მხედველობაში მივიღებთ კუჭში მონელებას, მაშინ აღმოჩნდება, რომ თორმეტგოჯა ნაწლავში დაშლილია უკვე საკვების ცილებისა და ნახშირწყლების $\frac{2}{3}$ -ზე მეტი. შეწოვა კი თორმეტგოჯა ნაწლავში მერყეობს მასში მოხვედრილი საკვების 5—8% ფარგლებში, რასაც მცირე ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, კერძოდ, ცილების მიმართ, რადგანაც საჭმლის მომნელებელ წვენებთან ერთად გამოიყოფა და გადადის ნაწლავების ღრუში ცილების უფრო მეტი რაოდენობა, ვიდრე ამავე დროის განმავლობაში შეიწოვება თორმეტგოჯა ნაწლავში.

ყველაზე ინტენსიურია შეწოვა წვრილ ნაწლავებში, სადაც შემწოვი ზედაპირი მეტად დიდია. მისი ზედაპირი დიდი რაოდენობით ნაოჭებისა და ლორწოვანის გამობურცულობათა — ხაოების — არსებობის გამო ბევრად აღემატება სხეულის გარეთა ზედაპირს.

მემბრანა, რომლის საშუალებითაც ხდება შეწოვა, წარმოქმნილია ე. წ. არშინი ეპითელიუმით. არშინ უჯრედებს წაგრძელებული ცილინდრის ფორმა აქვთ. მისი დიამეტრი დაახლოებით 8 მკ უდრის, ხოლო სიმაღლე — 25 მკ. ამ უჯრედების ნაწლავის სანათურისაკენ მიმართულ ზედაპირზე ჩვეულებრივი სინათლის მიკროსკოპით ჩანს ვიწრო არშინა 1—3 მკ სისქისა, რის გამოც უჯრედებს არშიებიანი უჯრედი უწოდეს. ელექტრონული მიკროსკოპით შესაძლებელი გახდა ამ არშინის სტრუქტურის დანახვა. აღმოჩნდა, რომ იგი შედგება უწვრილესი ძაფისებური წანაზარდებისაგან — მიკროხაოებიისაგან (სურ. 91). თითოეული უჯრედის ზედაპირზე მოთავსებულია 1500—3000 მიკროხაო, რომელთა შიგნით გადის მიკროალბები. თითოეული მიკროხაოს სიმაღლეა 1—3 მკ, ხოლო დიამეტრი — 0,08 მკ. მათი არსებობა ნაწლავის ლორწოვანი გარსის შემწოვ ზედაპირს იმდენად ზრდის, რომ იგი აღწევს მეტად დიდ სიდიდეს — 500 მ²-მდე. ამავე ზედაპირზე მიმდინარეობს აგრეთვე კვლელზე მიმდინარე საჭმლის მოწევის პროცესებიც.



სურ. 91. მაიმუნის წვრილი ნაწლავის არშინი ეპითელიუმის მიკროხაოები (გადიდება ელექტრონული მიკროსკოპით 6000-ჯერ (ნ. შესტალოვის მიხედვით). 1 — მიკროხაო; 2 — მიკროალიბები.

ცდის დროს, როცა ჩატარდა მთელი წვრილი ნაწლავის ამოკვეთა თორმეტგოჯა ნაწლავის ქვევით, ცხოველები საკმაოდ სწრაფად დაიღუპნენ, ვინაიდან არ მომხდარა ნაწლავებიდან სისხლში საკვები ნივთიერებების გადასვლა.

თუ ცხოველზე ჩატარებულ ექსპერიმენტში დავაზიანებთ ან მოვწამლავთ ნაწლავის მარჯულის ლორწოვან გარსს (ამისათვის სარგებლობენ ფტორიანი ნატრიუმით) და ამით ამა თუ იმ სარისხით გამოვიწვევთ ნაწლავის ეპითელიუმის სიცოცხლის უნარიანობის დარღვევას, ამ მარყუქში შეწოვა პკვეთრად ირღვევა. მსგავსი ცდებით გამოირკვა, რომ შეწოვა დაკავშირებულია ლორწოვანი გარსის ეპითელიუმის ნორმალურ ფიზიოლოგიურ ღუნქციასთან.

შეწოვა მსხვილ ნაწლავებში

ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში საყუათო ნივთიერებების შეწოვა მსხვილ ნაწლავებში მცირეა, რადგანაც საყუათო ნივთიერებებს დიდი ნაწილი წვრილ ნაწლავებში შეიწოვება. მსხვილ ნაწლავებში შეწოვა შეიძლება შემთხვევაში მოხდეს, თუ მასში მოხვდება მნიშვნელოვანი რაოდენობა ნივთიერებებისა, რომლებიც ადვილად იშლებიან და შეიწოვებიან. ამის სველზეა დამყარებული ე. წ. საკვები ოცნების გამოყენება. ე. ი. სწორ ნაწი

ადვილად ასათვისებელი საკვები ნივთიერებების შეყვანა. მაგრამ ამ წესით ადამიანის სიცოცხლის ხანგრძლივად შენარჩუნება ვერ ხერხდება.

მსხვილ ნაწლავებში ხდება წყლის ინტენსიური შეწოვა. ამასთან დაკავშირებით მსხვილი ნაწლავების მდგომარეობის დარღვევას თან სდევს თხიერი ნაგვის გაჩენა და ორგანიზმის მიერ წყლის დაკარგვა.

შეწოვის მექანიზმი

შეწოვა რთული ფიზიოლოგიური პროცესია, რომლის შედეგადაც სხვადასხვა ნივთიერება ნაწლავის კედლის ეპითელიური მემბრანის გავლით სისხლში ან ლიმფაში მოხვდება. საწინააღმდეგო მიმართულებით — სისხლიდან ნაწლავის ღრუში — ჩვეულებრივ ნივთიერებები არ გადადიან ნაწლავის ეპითელიუმის ერთმხრივი განვლადობის გამო. შეწოვის პროცესებში გარკვეულ როლს ასრულებს ფილტრაცია, დიფუზია და ოსმოსი.

შეწოვაში ფილტრაციის როლის შესახებ მეტყველებს ის ფაქტი, რომ იგი დამოკიდებულია ნაწლავებში ჰიდროსტატიკურ წნევაზე, რომელიც იქმნება ნაწლავის კედლის გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოების მექანიკური შეკუმშვით.

პირდაპირი ცდებით დადასტურებულია, რომ ნაწლავის ღრუში წნევის გაზრდა ვერცხლისწყლის სვეტის 8—10 მმ-მდე ორჯერ აჩქარებს სუფრის მარილის ხსნარის შეწოვას, მაგრამ თუ წნევა გაგზრდით ვერცხლისწყლის სვეტის 80—100 მმ-მდე, შეწოვა წყდება ხაოვანისა და ნაწლავის კედლის სისხლის ძარღვების მიჭყლეტის გამო.

ფილტრაციასთან შედარებით უფრო მეტი მნიშვნელობა აქვთ დიფუზიისა და ოსმოსის მოვლენებს. კერძოდ, ოსმოსის კანონით უნდა აიხსნას წყლის შეწოვა ჰაოტონური ხსნარებიდან. მაგრამ არის მრავალი ისეთი ფაქტი, რომელიც წინააღმდეგობას შეწოვის ახსნას ფილტრაციის, დიფუზიისა და ოსმოსის პროცესებით.

თუ ძალს ნაწლავის ღრუში შევუყვანთ ყურძნის შაქრის ისეთი კონცენტრაციის ხსნარს, რომელშიც შაქრის შემცველობა ნაკლებია, ვიდრე სისხლში, მაშინ ვერ შეიწოვება წყალი, რის გამოც ნაწლავში შეყვანილი შაქრის ხსნარის კონცენტრაცია უთანაბრდება შაქრის კონცენტრაციას სისხლში, ამის შემდეგ კი შეიწოვება შაქრის ხსნარი. მაგრამ თუ ნაწლავში შევიყვანო გლუკოზის ისეთ ხსნარს, რომელშიც გლუკოზის კონცენტრაცია მეტია, ვიდრე სისხლში, მაშინ ვერ შეიწოვება მხოლოდ შაქარი, ხოლო შემდეგ უკვე წყალი.

ნაწლავში ქლორიანი ნატრიუმის იზოტონური ხსნარის შეყვანისას მარტივი უფრო სწრაფად შეიწოვება, ვიდრე წყალი და ნაწლავის შიგთავსი ხდება ჰიპოტონური. შეიძლება შეიწოვოს სისხლის შრატიც, რომლის ოსმოსური წნევა პლაზმის ოსმოსური წნევის ტოლია.

ინტრემა და ვიშერმა, რომლებიც წყლისა და მარილების შეწოვის კვლევისათვის იზოტოპური ინდიკატორების მეთოდიკას იყენებდნენ, დაადგინეს, რომ ნაწლავიდან წყალი 100-ჯერ უფრო სწრაფად იწოვება, ვიდრე ეს შეიძლება ლარიუო იმ შემთხვევაში, თუ შეწოვა წარიმართებოდა ზუსტად დიფუზიის ოსმოსის პროცესების შესაბამისად. მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა ს ეპითელიუმი დაზიანებულია, მაგალითად, ფტორიანი ნატრიუმით, აესებით ექვემდებარება დიფუზიისა და ოსმოსის კანონებს და იგი

მკვეთრად და დარღვეული. ამასთან ხდება ნაწლავში შეყვანილი ხსნარების კონცენტრაციისა და ოსმოსური წნევის გათანაბრება წყლისა და მარილების, კერძოდ კი NaCl და სხვა ნივთიერებების სისხლიდან ნაწლავებში გადმოსვლის ხარჯზე. ნორმალურ, ფიზიოლოგიურ პირობებში ასეთ რამეს ადგილი აქვს მეტად შეზღუდული მასშტაბით.

მოყვანილი ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ ნაწლავის ეპითელიუმში შეიძლება განხილული იქნეს არა მხოლოდ როგორც ნახევრად გამტარი მემბრანა, არამედ როგორც ორგანო, რომელიც გარკვეულ ფიზიოლოგიურ მუშაობას ასრულებს. შეწოვა დაკავშირებულია ნაწლავის ლორწოვანი გარსის ეპითელიური უჯრედების ნივთიერებათა ცვლის პროცესებთან. ამაზე მიუთითებს ამ პროცესის დამოკიდებულება ტემპერატურაზე (ტემპერატურის დაქვეითებისას შეწოვა მცირდება) და ქანგბადით მომარაგებაზე. შესაშვნი, რომლებიც არღვევენ ენერგეტიკული ცვლის სხვადასხვა რგოლებს, აკნინებენ შეწოვასაც.

იმ ფაქტორებიდან, რომლებიც შეწოვის პროცესებში მონაწილეობენ, უნდა აღინიშნოს ხაოების გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვა, რის გამოც ლიმფური მილების ღრუს შეკუმშვა და იქიდან ლიმფის გამოწურვა ხდება. ლიმფა უკან აღარ ბრუნდება ხაოების ლიმფურ მილებში მათში სარქველების არსებობის გამო. ხაოების მოძრაობა, რომელიც ლიმფური ძარღვების დაცარიელებას იწვევს, ქმნის ხაოს ცენტრალური ლიმფური ძარღვის მიმწოვ მოქმედებას ნაწლავის შიგთავსის მიმართ, რაც ხელს უწყობს შეწოვას.

მიკროკინემატოგრაფიული რეგისტრაციის გზით სხვადასხვა ცხოველზე ხაოების მოძრაობის შესწავლამ დაგვანახა, რომ ხაოების მოძრაობა მკაფიოდ აქვთ გამოხატული მაძლარ ცხოველებს და არ ემჩნევათ მშიერებს, თუმცა ამ მოძრაობათა გამოწვევა შეიძლება ზელოვნური გაღიზიანებით, მაგალითად, ლორწოვანი გარსის ჩხვლეტით. ხაოების შეკუმშვის გამოწვევა შეიძლება ნაწლავის ლორწოვან გარსზე სხვადასხვა ნივთიერების მოქმედებით. ამ ნივთიერებათა შორის უმნიშვნელოვანესი ადგილი უჭირავთ ნორმალური საჭმლის მონელების პროცესის დროს ნაწლავში მუდმივად წარმოშობილ ნივთიერებებს, როგორც მაგალითად ცილის დაშლის პროდუქტებს — პეპტიდებს, ალანინს, ლეიცინს, ექსტრაქტულ ნივთიერებებს, ნალვლის მჟავებს, გლუკოზას. თორმეტგოჯა ნაწლავის ლორწოვანში წარმოიქმნება განსაკუთრებული, ხაოების მოძრაობის ამგზნები ჰორმონი — ე ი ლ ი კ ი ნ ი ნ ი. ხაოების მოძრაობის ჰუმორალურ სტიმულაციაზე მიუთითებს ის ფაქტი, რომ ერთი მშიერი ძაღლის სისხლის კალაპოტში მეორე მაძლარი ძაღლის სისხლის შეყვანა, პირველში იწვევს ხაოების მოძრაობათა აგზნებას.

ვარაუდობენ, რომ ხაოების კუნთების შეკუმშვა რეგულირდება ლორწვეშა შრეში მოთავსებული მეისნერის ნერვული წნულით.

შეწოვაში მნიშვნელობა აქვს პერისტალტიკურ მოძრაობებსაც, რომლებიც ზრდიან წნევას ნაწლავის ღრუში.

ცილვის შეწოვა

წვრილ ნაწლავებში ძირითადად ხდება საჭმლის მომნელებელ მილში წარმოქმნილი ცილის დაშლის საბოლოო პროდუქტების — ამინომჟავების შეწოვა. მაგრამ შესაძლებელია, რომ ცილის გარკვეული რაოდენობა შეთვისებული იქნეს სხვადასხვა პოლიპეპტიდის შეწოვის გზით.

შეწოვილი ცილის დაშლის პროდუქტების ქიმიური ბუნება ირკვევა კარის ვენის სისხლის ამინომჟავური შედგენილობის შესწავლით. კერძოდ, ეს შეიძლება განხორციელდეს ე. ლონდონის მიერ დამუშავებული ანგოისტომური მეთოდის საშუალებით. მან შეიმუშავა სისხლის ძარღვზე სპეციალური კანულის დადების წესი, რომელიც საშუალებას გვაძლევს საჭმლის მონელების ყოველ მომენტში ცხოველს სისხლის ძარღვიდან ავუღოთ სისხლი და შევისწავლოთ მისი ქიმიური შედგენილობის ცვლილებები.

სისხლის ძარღვებზე კანულების დადება — ანგოისტომია — წარმოებს შემდეგნაირად: სისხლის ძარღვის გარეთა კედელზე ნაკერების საშუალებით მავრდება ლითონის წვრილი მილი. ამ მილის მეორე ბოლო კანის ჭრილობის გზით გამოყავთ გარეთ, ჭრილობა იკერება და როცა ცხოველი გამოჯანმრთელდება, შესაძლებელია მილის ღრუში შპრიცის ნემსის შეყვანა და ამ უკანასკნელის საშუალებით გამოკვლევისათვის საჭირო სისხლის რაოდენობის აღება.

ანგოისტომიის დახმარებით ჩატარებული მრავალრიცხოვანი გამოკვლევების შედეგად დადასტურდა, რომ საჭმლის მონელების დროს კარის ვენის სისხლში მატულობს ამინომჟავათა რაოდენობა. კარის ვენის სისხლში ამინომჟავების გადასვლა დამაჯერებლად მტკიცდება აგრეთვე აბელის ვივიდიფიკაციის მეთოდით.

ვივიდიფიკაციის მეთოდის გამოყენებისას კარის ვენის ცენტრალურ და პერიფერიულ მონაკვეთში თავსდება შუშის მილები — კანულები, რომლებიც შეერთებულია მარილის ობილ ხსნარში მოთავსებულ წვრილ კოლოდიუმის მილებთან. სისხლი გამოდის გადაჭრილი სისხლის ძარღვის პერიფერიული მონაკვეთიდან, გაივლის კოლოდიუმის მილთა დახშულ სისტემას და ისევ ბრუნდება ვენის ცენტრალურ მონაკვეთში.

სისხლში შამავალ ზოგიერთ ნივთიერებას, მაგალითად, ამინომჟავებს, გლუკოზას და სხვას შეუძლიათ კოლოდიური მილებიდან დიფუზირება მათ ირგვლივ მყოფ მარილოვან ხსნარში.

ცილოვანი საკვების დიდი რაოდენობით მიღების შემდეგ საჭმლის მონელების მიმდინარეობისას ამ მეთოდის გამოყენებით ირგვლივ მყოფი მარილოვანი ხსნარიდან შესაძლებელია რამდენიმე გრამი ამინომჟავების მიღება.

ე. ლონდონმა დაამტკიცა, რომ ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში ცილების საკმაოდ დიდი რაოდენობა შეიძლება შეწოვილი იქნეს მარტივი პოლიპეტიდების სახით.

ცხოველური წარმოშობის ცილებით კვებისას შეიწოვება შეყვანილი ცილის 95—99%, ხოლო მცენარეული წარმოშობის ცილებით კვების დროს კი — 75—80%.

ნახშირწყლების შეწოვა

ნახშირწყლები შეიწოვება სისხლში წვრილი ნაწლავებიდან, უმთავრესად გლუკოზის, ნაწილობრივ კი ფრუქტოზისა და გალაქტოზის სახით. ნახშირწყლების შეწოვა მიმდინარეობს ნელა და ამიტომ ჩვეულებრივ გლუკოზის შემცველობა კარის ვენის სისხლში არ აღემატება 0,3%. (სხეულის სხვა ნაწილების სისხლძარღვთა სისხლში გლუკოზის რაოდენობა უდრის 0,1%). ყველაზე სწრაფად შეიწოვება გლუკოზა და გალაქტოზა. ამ ნივთიერებათა შეწოვის დროს ნაწლავის ლორწოვან გარსში წარმოებს მათი ფოსფორირება (შეერთება ფოსფორის მჟავასთან), რაც აჩქარებს მათ შეწოვას. თუ ცხოველს

მოვწამლავთ მონოიდომრის მჟავათი, რომელიც აფერხებს ფოსფორილირებას, მაშინ ამ ნახშირწყლების შეწოვა მკვეთრად ნელდება.

რ. ფაიტელბერგის მონაცემებით, წვრილ ნაწლავში ნახშირწყლების შეწოვა სტიმულირდება კუჭქვეშა ჯირკვლის ჰორმონით — ინსულინით, რომელიც მოქმედებს ორგანიზმის ნახშირწყლოვან ცვლაზე და აქვეითებს სისხლში გლუკოზის შემცველობას.

ცხიმების შეწოვა

ცდების დროს, როცა ცხოველებს კვებავენ ისეთი ცხიმებით, რომელთა გლიცერინი და ცხიმოვანი მჟავები შეიცავდნენ ნიშანდებულ რადიოაქტიურ ნახშირბადს (C^{14}), დადგინდა, რომ საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში ცხიმების დაშლა დიდი არ არის (ჰიდროლიზს განიცდის ნაწლავებში მოხვედრილი ცხიმების მთელი რაოდენობის მხოლოდ 30—45%). ამასთან ერთად, ცხიმები, რომლებიც წარმოადგენენ ცხიმოვანი მჟავების ტრიგლიცერიდებს, ძირითადად იშლება მონო- და დიგლიცერიდებამდე და თავისუფალ ცხიმოვან მჟავებამდე.

ნაწილობრივ შეიწოვებიან დაუშლელი ნეიტრალური ცხიმები, ე. ი. ტ რ ი გ ლ ი ც ე რ ი დ ე ბ ი აგრეთვე დ ი - და მ ო ნ ო გ ლ ი ც ე რ ი დ ე ბ ი და ც ხ ი მ ო ვ ა ნ ი მ ჟ ა ვ ე ბ ი ს მ ა რ ი ლ ე ბ ი.

ტრიგლიცერიდების შეწოვა ხდება მხოლოდ მათი ემულგირების შემდეგ. რის შედეგადაც წარმოიქმნება ცხიმის წვრილი წვეთების შემცველი წმინდადისპერსიული ემულსია. ემულგირება ხდება ნაღვლის მჟავათა მარილებისა და ცხიმების დაშლის პროდუქტების (მონოგლიცერიდებისა და ცხიმოვან მჟავათა მარილების) შემცველი რთული კომპლექსის გავლენით. ემულგირებული ნეიტრალური ცხიმი შეიწოვება ნაწლავების ხაოებით და გადადის ლიმფურ ძარღვებში. ცხიმოვანი მჟავები და მონო- და დიგლიცერიდები, რომლებიც თავისუფლდებიან ლიპაზით ცხიმის დაშლისას, ნაწლავების ეპითელურ შრეში გავლისას ნაწილობრივ რეაქსინთეზირდებიან ნეიტრალურ ცხიმად, ხოლო ნაწილი გამოიყენება ფოსფოლიპიდების სინთეზისათვის.

ნეიტრალური ცხიმის შეწოვა ძირითადად ლიმფაში ხდება. ამიტომ ცხიმოვანი საკვების მიღებიდან 3—4 საათის შემდეგ მუცლის ღრუს გახსნისას შეიძლება შეეამჩნიოთ, რომ ლიმფური ძარღვები სავსეა რძისებური ლიმფის დიდი რაოდენობით, მას რძის წვენი უწოდეს. ნორმალურ პირობებში ნაწლავებში შეწოვილი ცხიმის მხოლოდ მცირე რაოდენობა გადადის სისხლში; სისხლში შეიწოვება ძირითადად ცხიმოვანი მჟავების გლიცერიდები მოკლე ნახშირწყალბადოვანი ჯაჭვით. მაგრამ თუ ძალს ან კატას გადაუყვანძავთ გულმკერდის ლიმფურ სადინარს, ცხიმის შეწოვას მაინც აქვს ადგილი, განსაკუთრებით კი ცხიმით მდიდარი საკვების მიღების შემდეგ. ამ დროს ნაწლავებიდან კარის ვენის გზით ღვიძლთან მიმავალ სისხლში ცხიმის შემცველობა უფრო მეტია, ვიდრე საუბლე ვენის სისხლში.

წყლისა და მინერალური მარილების შეწოვა

წყალი შედის ნაწლავის ღრუში საკვებით და საჭმლის მომნელებელი წვენებით. მასში შედის 1 ლ ნერწყვი, 1,5—2 ლ კუჭის წვენი, 0,75—1 ლ ნაღველი, 0,6 ლ-მდე პანკრეასის წვენი და 1 ლ ნაწლავის წვენი, მაშასადამე, სულ

5--6 ლიტრამდე. ამას უნდა დაემატოს დღე-ღამის საკვების რაციონის წყალი (დაახლოებით 2 ლ). ნაწლავიდან კი განავალთან ერთად გამოიყოფა მხოლოდ 150 მლ-მდე წყალი. წყლის დანარჩენი რაოდენობა შეიწოვება სისხლის ნაკადში. წყლის შეწოვა იწყება კუჭში; იგი განსაკუთრებით ინტენსიურად მიმდინარეობს წვრილ და მსხვილ ნაწლავებში.

ზოგიერთი ავტორი სწავლობდა მძიმე წყლის (D_2O) შეწოვას, რომელიც შეყავდათ კუჭში ან წვრილ ნაწლავებში (ამ ცდებში მძიმე წყლით იმიტომ სარგებლობდნენ, რომ იგი ნიშანდებულია, ე. ი. აღჭურვილია „ნიშნით“, რაც საშუალებას გვაძლევს დავაკვირდეთ ორგანიზმში მის გადაადგილებას). ამ გზით დადგენილი იქნა, რომ წვრილ ნაწლავებში წყლის შეწოვა 10-ჯერ უფრო ინტენსიურია, ვიდრე კუჭში. დამტკიცებულია, რომ წვრილ ნაწლავებში 50 მლ მძიმე წყლის შეყვანიდან უკვე 10 წუთის შემდეგ მისი 95% შეწოვილია.

წყალში გახსნილი ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის მარილები ქლორიდების ან ფოსფატების სახით ძირითადად წვრილ ნაწლავებში შეიწოვება. ამ მარილების შეწოვაზე გავლენას ახდენს ორგანიზმში მათი შემცველობა. ასე. მაგალითად, სისხლში კალციუმის შემცირებისას მისი შეწოვა ბევრად უფრო სწრაფად ხდება, ვიდრე ნორმალურ პირობებში.

ღვიძლის ფუნქცია ზეწოვასთან დაკავშირებით

ნაწლავებში შეწოვილი ცილებისა და ნახშირწყლების დაშლის პროდუქტები კარის ვენის სისხლის საშუალებით მიიტანება ღვიძლში, სადაც წარმოებს მთელი რიგი რთული ქიმიური გარდაქმნები. ღვიძლის ამ ფუნქციას მეტად დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რაც დადასტურდა ეკის წესით ოპერირებულ ცხოველებზე.

ეკის ოპერაცია გულისხმობს კარის ვენის გადასკვნას და მის შეერთებას ქვედა ღრუ ვენასთან. ასეთი ოპერაციის შედეგად სისხლი ნაწლავიდან, ღვიძლის გარეშე, პირდაპირ გადადის სისხლის მიმოქცევის საერთო წრეში. იმ შემთხვევაში, თუ ცხოველი ხორცით იკვებებოდა, ეკის ოპერაცია ცხოველის სიკვდილს იწვევს. სიკვდილის მიზეზია ორგანიზმისათვის შხამიანი, ცილის დაშლის პროდუქტებით მოწამლევა, რომლებიც სისხლში გადადიან ნაწლავებიდან და ნორმალურ პირობებში გაუფნებლებული ხდება ღვიძლში.

ღვიძლის გაუფნებლელადი, ბარიერული ფუნქცია ხორციელდება სხვადასხვაგვარი სინთეზის საშუალებით, რომელთა შედეგად კარის ვენის გზით მიტანილი, ორგანიზმის მომწამლედი პროდუქტებისაგან წარმოიქმნება ნაკლებად შხამიანი ნაერთები. ასე, მაგალითად, სისხლში შეიწოვება ბაქტერიების ცხოველმყოფელობის შედეგად მსხვილ ნაწლავებში წარმოქმნილი ინდოლი, სკატოლი, ფენოლი. ეს შხამიანი ნივთიერებები ღვიძლში იქანგებიან და უერთდებიან გოგირდისა და გლუკურონის მჟავებს და გარდაიქმნებიან ნაკლებად შხამიან ნაერთებად, კერძოდ, ე. წ. **ეთერგოგირდოვან მჟავებად**.

ღვიძლში მიმდინარე სინთეზებს, რომელთაც მნიშვნელობა აქვთ ორგანიზმის ინტერმედიალური ცვლის პროდუქტების უვნებელყოფისათვის, დაცვითი სინთეზები ეწოდება. ამ სინთეზების განხორციელებაში გამოვ-

ლინდება ღვიძლის ბარიერული ფუნქცია. უკანასკნელის მნიშვნელობა ჩანს შემდეგი ცდით: პერიფერიული სისხლის ძარღვებში შემხაზუნებული ძაღლის ნაწლავის შიგთავსის ექსტრაქტი მძიმე მოწამვლის მოვლენებს იწვევს; ამავე ექსტრაქტის კარის ვენაში შეყვანის დროს იგი მოწამვლას აღარ იწვევს.

შიმშილისა და წყურვილის გრძნობა

შიმშილი და წყურვილი უსიამოვნო, ხშირად მტანჯველი გრძნობებია, რომლებსაც ხანგრძლივი დროის განმავლობაში საჭმელ-სასმელის მიუღებლობა იწვევს. ამ გრძნობათა ბიოლოგიური მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ ისინი წარმოადგენენ ორგანიზმის მძლავრ ამამოძრავებელს საკვებისა და სასმელის მოძებნისა და მიღებისათვის.

შიმშილის გრძნობა

შიმშილის გრძნობა გამოიხატება უსიამოვნო შეგრძნების წარმოშობაში. რომელიც ლოკალიზდება კუჭის მიდამოში. ჩვეულებრივ ამას უწოდებენ „წოვას გულის კოვზთან“. ხშირად ამ შეგრძნობებს თან ახლავს გულის რევა. ამ დროს ხშირად აღინიშნება ძალ-ღონის წართმევა და საერთო სისუსტის შეგრძნობა. შიმშილის გრძნობა აღმოცენდება პერიოდულად, დროის განსაზღვრულ შუალედებში, რაც უდრის 1—1½ საათს და გრძელდება 15—20 წუთს. ჩვეულებრივ შიმშილი იგრძნობა მაშინ, როცა კუჭი ცარიელია, გამოწვეულია შიმშილის პათოლოგიური გრძნობა, რაც შესამჩნევია თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ზოგიერთი ნაწილის დაზიანებისას, როცა გამოვლინდება პათოლოგიური გაუმძღვრობა — **ბულიმია**.

შიმშილის შეგრძნება დაკავშირებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის ფართო უბანთან, რომელიც ი. პ. პავლოვმა აღნიშნა ცნებით „კვების ცენტრი“. ეს ცენტრი წარმოადგენს არა ანატომიურ, არამედ ფუნქციურ წარმოქმნას. მის შედგენილობაში შედის დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა ნაწილში. ქერქქვეშა ბირთვებსა და შუამდებარე ტვინის რეტიკულურ ფორმაციაში; კერძოდ, ჰიპოთალამუსში განლაგებული უჯრედები. კვების ცენტრის მდგომარეობით განპირობებულია შიმშილისა და მაძღრობის შეგრძნება. მისი ფუნქციაა საკვების მოპოვებისა და მიღების, ე. ი. კვებითი ქცევის რეგულაცია და საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის, როგორც მთლიანის მოქმედების რთულ-რეფლექსური რეგულაცია და კოორდინაცია. ჰიპოთალამუსის ბირთვებისა და რეტიკულური ფორმაციის როლი კვებით ქცევაში აღმოჩენილია ცდებით; ამ ცდებით წარმოებდა ვირთავის ჰიპოთალამუსის ბირთვების გაღიზიანება: ზოგიერთი ბირთვის გაღიზიანება მათში საკვების მოთხოვნილების გაზრდას იწვევს, ზოგიერთისა კი — ჰამაზე უარს. კვების ცენტრი აიგზნება და შეკავდება როგორც სხვადასხვა პერიფერიული რეცეპტორებიდან, კერძოდ, თვით საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის რეცეპტორებიდან მიმავალი იმპულსებით, ისე ჰუმორალური აგენტებით, ე. ი. კვების ცენტრთან სისხლით მიტანილი სხვადასხვა ქიმიური ნაერთებით.

კვების ცენტრის მოქმედებაში, ალბათ, დიდი მნიშვნელობა შეიძლება ჰქონდეს აგრეთვე ნერვულ უჯრედებში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის პროცესებს. მათ ავტომატურად შეუძლიათ ააგზნონ და შეაკავონ კვების ცენტრი, ისევე როგორც სუნთქვის ცენტრის ნერვულ უჯრედებში წარმოქმნილ ნახშირმჟავას შეუძლია ააგზნოს იგი.

შიმშილის ფიზიოლოგიური მექანიზმის ასახსნელად წამოყენებულია ორი თეორია.

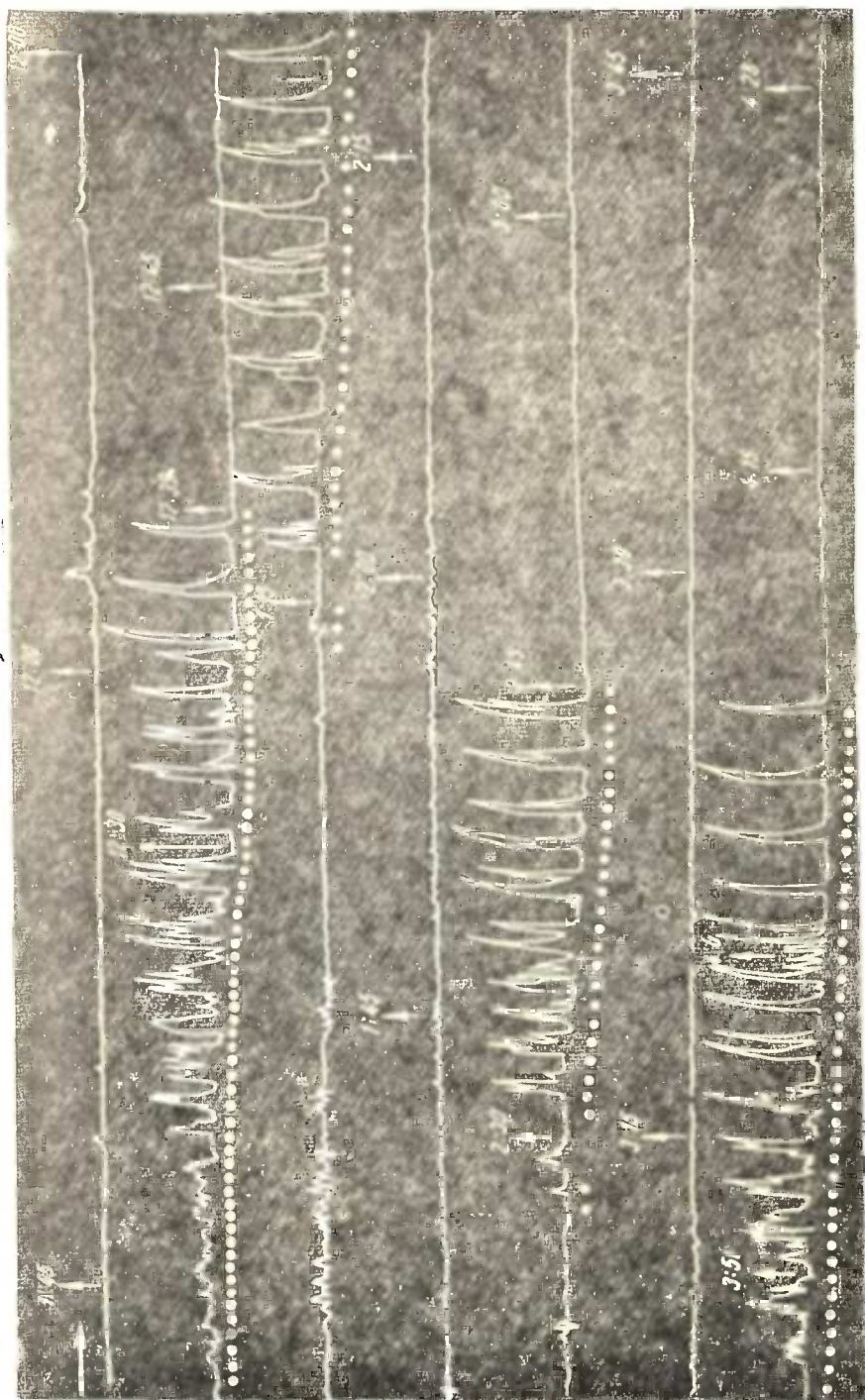
პირველი თეორია შიმშილს განიხილავს როგორც ზოგად გრძნობას, რომლის წარმოშობაც დაკავშირებული არ არის რომელიმე ორგანოს ნერვულ დაბოლოებათა გაღიზიანებასთან. ამ თეორიის მიხედვით შიმშილი განპირობებულია სისხლის შედგენილობისა და სხეულის სხვადასხვა ორგანოთა მდგომარეობის ცვლილებებით, მათ შორის ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობის ცვლილებებით. ამ თეორიის სასარგებლოდ ერთ-ერთ უძლიერეს არგუმენტად მოყვით ის ფაქტი, რომ სისხლში უჯრედების მიერ ადვილად ასათვისებელი საკვები ნივთიერების, მაგალითად, გლუკოზის შეყვანა, შიმშილის გრძნობის შეწყვეტას იწვევს. მაგრამ ეს ფაქტი შეიძლება ადვილად იყოს განმარტებული აგრეთვე მეორე თეორიითაც, რონელიც შიმშილს ადგილობრივ გრძნობას მიაწერს.

მეორე თეორიის მიხედვით, შიმშილი ადგილობრივი გრძნობაა, რომელიც დამოკიდებულია საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის ინტერორეცეპტორებიდან თავის ტვინში მიმავალ იმპულსებზე. შიმშილის გრძნობის მექანიზმი ამ თეორიის პოზიციებიდან განიხილება, როგორც საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდული მოქმედების შედეგი.

საჭმლის მომნელებელი ორგანოების პერიოდული მოქმედება და მისი პაუზირი უიფშილის გრძნობასთან

საჭმლის მომნელებელი რიგი ორგანოების, კერძოდ, კუჭისა და ნაწლავების მოქმედება წარმოებს არა მხოლოდ საკვების მიღების შემდეგ, არამედ საჭმლის მომნელების პერიოდის გარეშეც. „უზმო“ მდგომარეობაში მყოფ ცხოველში, როდესაც მისი კუჭი ცარიელია, ჩვენ შეიძლება შევამჩნიოთ საჭმლის მომნელებელი მრავალი ორგანოს პერიოდული მოტორული და სეკრეციული მოქმედება. პირველად ვ. ნ. ბოლდირევმა ნახა, რომ პერიოდულად დაახლოებით ყოველ 1,5 საათში, ძალს საკვებისაგან თავისუფალი ცარიელი კუჭის შეკუმშვების ციკლი უჩნდება. შეკუმშვათა პერიოდი გრძელდება 15—20 წუთს და შემდგომ შეიცვლება მოსვენების პერიოდით (სურ. 92). ამ პერიოდულ შეკუმშვებს ჩვეულებრივ ადგილი აქვს კუჭის შიგთავსის ტუტე რეაქციის დროს. კუჭის შეკუმშვების პერიოდთან ერთდროულად აღინიშნება თორმეტგოჯასა და წვრილი ნაწლავების მოტორული მოქმედების გაძლიერება, პანკრეასისა და ნაწლავის ჰიპოკვლების სეკრეცია, ნაღვლის გზებიდან და ბუშტიდან ნაღვლის გამოყოფა.

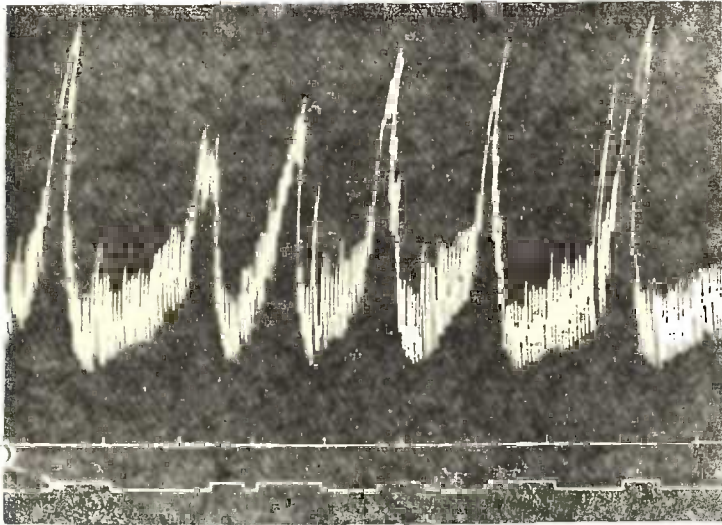
პერიოდული სეკრეცია და მოტორული მოქმედება მიმდინარეობს ერთდროულად და მას თან ახლავს მთელი რიგი ცვლილებები ორგანიზმის მოქმედებაში: სუნთქვისა და სისხლის მიმოქცევის შეცვლა, ნერვული სისტემის აგზნებადობის მომატება და სხვა.



სურ. 92. კუპის პერიოდული მოტორული მოქმედების ჩანაწერი საკმლის მონელების კარზე (ც. ნ. ბოლდიჩევი). მრუდზე ჩანს მუშაობის ოთხი პერიოდი, რომელნიც მორიგეობენ ხანგრძლივი მოსვენების პერიოდებთან. მრუდზე ხაზები ერთი მეორის გაგრძელებას წარმოადგენენ. მრუდი უნდა წაეკითხოთ მარცხნიდან მარჯვნივ. ზემოდან ქვემოთ. თეთრი წერტილები მრუდის ქვეშ — პანკრეას წვენის გამოყოფის მომენტებს აღნიშნავენ. ციფრებით აღნიშნულია დრო.

უ. კენონმა, ა. კარლსონმა, ს. ანიჩკოვმა და სხვებმა დაამტკიცეს, რომ საჰმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდული მუშაობა აღინიშნება აგრეთვე ადამიანებშიც. კუჭის პერიოდული მოტორული მოქმედების შესწავლის შედეგად მრავალი მკვლევარი მივიდა დასკვნამდე, რომ კუჭისა და ნაწლავების პერიოდული შეკუმშვები წარმოადგენენ შიმშილის შეგრძნების ამგზნებს, ამიტომ მათ უწოდეს „მშიერი შეკუმშვები“. ისინი დროში ემთხვევიან შიმშილის შეგრძნებას (სურ. 93).

შიმშილის შეგრძნებასა და საჰმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდულ მოქმედებას შორის კავშირზე მიუთითებს ის, რომ პერიოდული მოქმედების დამთრგუნველი ფაქტორები აქვეითებენ შიმშილის გრძნობას. ასე მოქმედებს მძიმე კუნთური მუშაობა და ხანგრძლივი, მრავალდღიანი შიმშილი. ამით აიხსნება შიმშილის გრძნობის უქონლობა ძლიერი დაღლილობისა და რამოდენიმე დღის შიმშილობის შემდეგ (ადამიანები, რომლებიც იძულებული იყვნენ ეშიმშილათ რამდენიმე დღის განმავლობაში, შიმშილის მტანჯველ შეგრძნებებს აღნიშნავდნენ შიმშილობის მხოლოდ პირველ 3—4 დღეს).



სურ. 93. კუჭის მშიერი შეკუმშვისა და შიმშილის გრძნობის თანათარღობა (უ. კენონისა და უოშბერნის მიხედვით).

ზედა ხაზი — კუჭის მშიერი შეკუმშვების ჩანაწერი: შუა ხაზი — დროის აღნიშვნა (10 წუთი); ქვედა ხაზი — გამოსაკვლევ პირში შიმშილის შეგრძნების აღმოცენების მომენტების აღნიშვნა.

ი. ჩუკიჩევმა შეამჩნია, რომ ცხოველს აეგზნება კუჭის პერიოდული მოძრაობები, თუ მას „უზმო“ მდგომარეობაში მყოფ მეორე ცხოველის სისხლს გადაუხსამთ; მაძლარი ცხოველის სისხლის გადასხმა აკავებს ან საცსებით წვეუტს მშიერ პერიოდულ მოქმედებას. ამ მონაცემებით მტკიცდება, რომ პერიოდული მოქმედების ამგზნებს წარმოადგენს სისხლის „მშიერი“ შედგენილობა, სხვა-ნაირად რომ ვთქვათ, მასში ჰუმორალურ გამღიზიანებელთა გაჩენა, რომლებიც დაკავშირებულია საჰმლის მომნელების გარეშე მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის ცვლილებებთან.

სისხლში გლუკოზის შეყვანა, რომელსაც, როგორც საკვებ ნივთიერებას, ადვილად ხმარობენ უჯრედები, იწვევს როგორც საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდული მოქმედების შეწყვეტას, ისე შიმშილის გრძნობის გაქრობას.

საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდული მოქმედების წარმოქმნაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ ჰიპოთალამუსის ბირთვები. პ. ბოგაჩმა გვიჩვენა, რომ ჰიპოთალამუსის ბირთვების გაღიზიანება ააგზნებს საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის მოტორულ მოქმედებას.

თანამედროვე ფიზიოლოგიური შეხედულებების შესაბამისად შეიძლება ვიფიქროთ, რომ ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შედგენილობისა და თვისებების ცვლილებები წარმოადგენენ ჰიპოთალამუსის ბირთვების ჰუმორალურ გამღიზიანებლებს, რომლებიც მგრძნობიარენი არიან ორგანიზმის ქიმიზმის ძვრებისადმი; შინაგან გარემოში მომხდარი ეს ცვლილებები იწვევენ საჭმლის მომნელებელი ორგანოების პერიოდული მოქმედების აღმოცენებას. ამ მოქმედების აღმოცენება იწვევს იმას, რომ კუჭიდან და ნაწლავებიდან იმპულსთა ნაკადი მიდის ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებთან და აპირობებს შიმშილის გრძნობას.

წყურვილი

წყურვილი წარმოიშვება მაშინ, როცა ორგანიზმი წყალს არასაკმარისი რაოდენობით მიიღებს ან მაშინ, როცა მასში ჰარბი რაოდენობით მოხვდება მინერალური მარილები (ძლავე საკვების მიღებისას), ან როცა წყლის დიდი რაოდენობა დაიკარგება (ძლიერი ოფლის გამოყოფისას, შარდდამდენი ნივთიერებების მოქმედებისას და სხვ.). წყურვილის გრძნობის წარმოშობაზე ფიზიოლოგიური რეაქციაა — წყლის სმა. ამრიგად, ეს შეგრძნება ხელს უწყობს ორგანიზმში წყლის ბალანსის მუდმივი დონისა და ელექტროლიტური წონასწორობის შენარჩუნებას.

ერთ-ერთი თეორიის მიხედვით წყურვილი ზოგადი გრძნობაა. მისი წარმოშობის მექანიზმი შეიძლება აიხსნას იმით, რომ ორგანიზმში წყლის შემცველობის შემცირებისას ხდება სპეციალური, ოსმოსური წნევის მომატებისადმი მგრძნობიარე, რეცეპტორების აგზნება. ასეთი რეცეპტორები, ე. წ. ოსმორეცეპტორული უჯრედები, კერძოდ, აღმოჩენილია ჰიპოთალამუსში.

ამ შეხედულების მიხედვით წყურვილის დროს მუდმივი სიმშრალე პირის ღრუსა და ხახაში, წარმოადგენს მეორად მოვლენას. პირის ღრუსა და ხახაში წყლის გამოვლება რამდენადმე ამსუბუქებს წყურვილის გრძნობას. მაგრამ მას სრულიად არ სკობს. წყურვილის შეგრძნება შეიძლება სავსებით გაქრეს სისხლში ჰიპოტონური ხსნარის შეყვანის, ან სწორ ნაწლავში წყლის შეყვანის შემდეგ. ეს შესაძინევი იყო ადამიანებზე, რომლებიც კარგავდნენ დიდი რაოდენობით წყალს, მაგალითად, ძლიერი ოფლიანობისას, ან ნაწლავებიდან დიდი რაოდენობით წყლის გამოყოფისას (ქოლერის დროს). იმ დებულების დასადასტურებლად, რომ წყურვილი ზოგადი გრძნობაა, შეიძლება მოვიყვანოთ აგრეთვე დაკვირვებები ეზოთაგოტომირებულ ძაღლებზე. ასეთ ძაღლს დიდხანს

შეუძლია სვას წყალი, რომელიც იღვრება გადაკვეთილი საყლაპავიდან და არ ხვდება ორგანიზმში, ცხადია, ამ დროს წყურვილი არ ქრება. კუჭში შედარებით მცირე რაოდენობით წყლის შეყვანისას ცხოველს წყურვილი უქრება (ნ. ჟურავლიოვი).

ამ თეორიას უპირისპირდება მეორე თეორია, რომელიც წყურვილს განიხილავს როგორც ადგილობრივ გრძნობას, ეს დაკავშირებულია პირისა და ხახის ლორწოვანის გაშრობასა და მხოლოდ ამ მიდამოს რეცეპტორების აგზნებასთან. ამ შეხედულების დასამტკიცებლად მოჰყავთ შემდეგი ფაქტები. ხახაზე კოკაინის წასმის შემდეგ, რომელიც მგრძნობიარე ნერვულ დაბოლოებათა აგზნებადობის დამაქვეითებელ შხამს წარმოადგენს, სწრაფად ქრება წყურვილის შეგრძნება. ამის გამო ძაღლები, რომლებიც რამდენიმე დღის განმავლობაში წყალს არ ღებულობდნენ, ხახის კოკაინიზაციის შემდეგ უარს ამბობდნენ წყლის მიღებაზე. ატროპინის შეყვანისას, რომელიც წყვეტს ნერწყვის სეკრეციას და ამის გამო პირისა და ხახის სიმშრალეს იწვევს, თან სდევს წყურვილის გრძნობა, თუმცა სინამდვილეში ამ დროს ორგანიზმი შეიძლება არ განიცდიდეს წყლის ნაკლებობას.

წყურვილის შეგრძნებას ვ. კენონი უკავშირებს ნერწყვის სეკრეციის შემცირებას, რაც პირისა და ხახის გაშრობას იწვევს. გამოყოფილი ნერწყვის რაოდენობა კი გარკვეულად დამოკიდებულია ორგანიზმში წყლის რაოდენობაზე. ქსოვილში წყლის რაოდენობის შემცირებისას ნერწყვის სეკრეცია ქვეითდება. წყურვილის გრძნობა ჩნდება, როცა ნერწყვის სეკრეცია 20%-ით მცირდება და აუტანელი ხდება, როცა სეკრეცია 50%-მდე ეცემა. ეს შეხედულება კერძოდ იმით მტკიცდება, რომ პილოკარპინი, რომელიც ნერწყვის ძლიერ სეკრეციას იწვევს, ამცირებს წყურვილის გრძნობას. ვენაში წყლის შეყვანისას წყურვილის გრძნობის გაქრობა, კენონის აზრით, განპირობებულია ნერწყვის ნორმალური სეკრეციის აღდგენითა და პირის ღრუს ლორწოვანში სიმშრალის გაქრობით.

წყურვილის გრძნობას, რომელიც ქსოვილებში წყლის ნაკლებობისას წარმოიქმნება და აიძულებს ცხოველს დალიოს წყალი და ამით აღადგინოს ჰომეოსტაზისი, ალბათ რთული მექანიზმი უნდა ჰქონდეს. სუბიექტურად ეს შეგრძნება აღიქვება როგორც პირის ღრუსა და ხახის ლორწოვანი გარსის სიმშრალის შეგრძნება და, მასასადამე, მის წარმოქმნაში მნიშვნელობა აქვს აქ განლაგებული რეცეპტორებიდან მიმავალ იმპულსებს. მეორეს მხრივ, წყურვილის წარმოქმნაში დიდი მნიშვნელობა აქვს ჰიპოთალამუსის ოსმორეცეპტორულ უჯრედებს, სადაც მოთავსებულია წყლის ცვლის ცენტრი. ოსმორეცეპტორების გაღიზიანებით გამოწვეული ამ ცენტრის აგზნება იწვევს ორგანიზმიდან წყლის გამოყოფის შემცირებას და სანერწყვე ჯირკვლების სეკრეციის დაქვეითებას, რაც განაპირობებს პირისა და ხახის სიმშრალის გრძნობას.

ნ. ჟურავლიოვის აზრით თავის ტვინში არის კვების ცენტრის ანალოგიური „სმის ცენტრი“. ამ ცენტრის მდგომარეობა განაპირობებს წყურვილის წარმოქმნას. სმის ცენტრი წარმოადგენს დიდი ჰემისფეროების ქერქში, ქერქკვეთა მიდამოში, აგრეთვე ჰიპოთალამუსის ბირთვებში (სადაც მოთავსებულია წყლის ცვლის ცენტრი) მოთავსებული ნეირონების ერთობლიობას.

ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლა

კ ვ ე ბ ა

?

ფიზიოლოგიის კურსის დასაწყისში ჩვენ განვიხილეთ ნივთიერებათა ცვლის მნიშვნელობა, როგორც ცოცხალი ორგანიზმის უმნიშვნელოვანესი ფუნქცია და სიცოცხლის დამახასიათებელი ნიშანი. ყველა უჯრედში მიმდინარე ცვლის პროცესების გამო განუწყვეტლივ ხორციელდება უჯრედოვანი ატრუქტურებისა და უჯრედშუა ნივთიერების წარმოქმნა, დაშლა და განახლება. ეს იმითაა განპირობებული, რომ ორგანიზმში მუდამ იშლება და სინთეზირდება სხვადასხვა ქიმიური ნაერთები; ერთი ნივთიერება გადაიქცევა მეორედ. ამასთან ადგილი აქვს ენერგიის გარდაქმნას. ქიმიური ნაერთების პოტენციური ენერგია, რომელიც თავისუფლდება მათი დაშლისას, გარდაიქმნება კინეტიკური ენერგიის სახეებად, ძირითადად სითბურ და მექანიკურ, ნაწილობრივ ელექტრულ ენერგიად.

ორგანიზმის დანახარჯების ასანაზღაურებლად, სხეულის მასის შესანარჩუნებლად და ზრდის მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად აუცილებელია გარემოდან ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების, ვიტამინების, მინერალური მარილებისა და წყლის მიღება. მათი რაოდენობა და თვისება უნდა შეესაბამებოდეს ორგანიზმის მდგომარეობას და მისი არსებობის პირობებს. ამის მიღწევა შესაძლებელია კვების საშუალებით. აუცილებელია აგრეთვე, რომ ორგანიზმი თავისუფლდებოდეს დაშლის საბოლოო პროდუქტებისაგან, რომლებიც წარმოიქმნებიან სხვადასხვა ნივთიერებათა დაშლისას. ამას ახორციელებენ გამოყოფის ორგანოები.

ფიზიოლოგიის კურსში არ განიხილავენ ნივთიერებათა ცვლის პროცესების მთელ მსვლელობას, ე. ი. უჯრედებში მიმდინარე ქიმიურ გარდაქმნათა

დინამიკას, რაც შეადგენს ბიოლოგიური ქიმიის ამოცანას. ფიზიოლოგები კმაყოფილდებიან ჩვეულებრივად ორგანიზმის ნივთიერი და ენერგეტიკული დანახარჯების განსაზღვრით და იმის დადგენით, თუ რა ნივთიერებები ესაჭიროება მას და როგორ უნდა იყოს შევსებული მისი დანახარჯები თვისობრივად და რაოდენობრივად სრულფასოვანი კვებით.

შემდეგში ჩვენ ცალ-ცალკე განვიხილავთ ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების, მინერალური მარილების ცვლას და ცალკე შევეხებით აგრეთვე ვიტამინების მნიშვნელობასაც. ყველა ამ ნივთიერებათა გარდაქმნა ორგანიზმში ერთდროულად მიმდინარეობს და მათი დანაწევრება წარმოადგენს ერთიანი ბიოლოგიური პროცესის ცალკეული ნაწილების ხელოვნურ გამოყოფას. მაგრამ ეს აუცილებელია გადმოცემის სიმარტივისთვის და აგრეთვე იმიტომ, რომ ყველა ამ ნივთიერებას სხვადასხვა ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვთ. გარდა ამისა, აღსანიშნავია, რომ პათოლოგიის პირობებში შეიძლება მოხდეს ცვლილებები და დარღვევები, უპირატესად ცილოვანი ან ცხიმოვანი, ან ნახშირწყლოვანი, ან მინერალური ნივთიერებათა და წყლის ცვლაში.

ცილების ცვლა

ცილებს, ანუ პროტეინებს ორგანიზმში აქვთ ორმაგი მნიშვნელობა: პლასტიკური და ენერგეტიკული. ცილების პლასტიკური მნიშვნელობა იმაში მდგომარეობს, რომ ისინი მონაწილეობენ სხვადასხვა უჯრედოვანი სტრუქტურების წარმოქმნაში, რომელთა აუცილებელ შემადგენელ ნაწილსაც წარმოადგენენ. ცილების ენერგეტიკული მნიშვნელობა მდგომარეობს ორგანიზმისათვის ენერგიის მიწოდებაში, რომელიც თავისუფლდება მათი დაშლისას და გამოიყენება ცხოველმყოფელობის პროცესში.

ცილების დაშლა ისეთ ქიმიურ ნივთიერებათა წარმოქმნით, რომლებიც შემდეგ არ გამოიყენება და გამოიყოფა ორგანიზმიდან, წარმოებს მუდმივად და განუწყვეტლივ. ვინაიდან ცილები სინთეზირდება ცხოველთა ორგანიზმში მხოლოდ ამინომჟავებისა და პოლიპეტიდებისაგან, რომლებიც არ წარმოიქმნებიან მასში სხვა ნივთიერებისაგან, ამიტომ ორგანიზმისათვის აუცილებელია ცილების მიღება საკვებთან ერთად. მხოლოდ ამ პირობებში შეუძლია ორგანიზმს აინაზღაუროს ცილების დანახარჯი და უზრუნველყოს დაშლილი უჯრედების (მაგ., სისხლის ფორმიანი ელემენტების, კანის ეპითელური უჯრედების, ნაწლავის ლორწოვანი გარსის და სხვ.) შეცვლა ახლად წარმოქმნილით. ორგანიზმს ცილის განსაკუთრებით დიდი მოთხოვნილება აქვს ზრდის პერიოდში, როცა ორგანიზმის უჯრედების მასა მატულობს.

ცილების სინთეზი წარმოებს უჯრედებში ამინომჟავებისა და დაბალმოლეკულური პოლიპეტიდებისაგან, რომლებიც წარმოიქმნებიან საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში საკვების ცილების დაშლისას და შეიწოვებიან სისხლში.

ქსოვილის ცილები სტატიკურ მდგომარეობაში არ არიან: განუწყვეტლივ წარმოებს მათი დაშლა და სინთეზი. ეს გამოავლინეს შენხეიმერმა და სხვა მკვლევარებმა ორგანიზმში აზოტის მიხედვით მონიშნული ამინომჟავების შეყვანით. ერთხელებში N^{15} -ით მონიშნული ლეიცილის შეყვანისას გამოირკვა, რომ 3 დღის განმავლობაში გამოყოფილი იყო მონიშნული აზოტის მხოლოდ 30%, 70% კი ჩართული იყო ქსოვილების ცილებში. მონიშნული აზოტის ყველაზე მაღალი პროცენტი აღმოჩნდა სისხლის პლაზმის, ნაწლავის ლორწოვანის, თირკმლების, ელენთისა და ღვიძლის ცილების შედგენილობაში. ✓

აზოტური ბალანსი

რადგან ცილების ქიმიური შედგენილობის თავისებურება, რომელიც მათ განასხვავებს ცხიმებისა და ნახშირწყლებისაგან, მათში აზოტის შემცველობაა, ამიტომ ცილოვანი ცვლის საერთო შედეგებზე, ე. ი. ორგანიზმში შესული და მასში დაშლილი ცილების რაოდენობაზე, შეიძლება ვიმსჯელოთ აზოტის ბალანსის სიდიდის საფუძველზე. ამ ტერმინით აღნიშნავენ ორგანიზმში საკვებთან ერთად შესული ცილის აზოტის რაოდენობის შეფარდებას შარდით და ოფლით გამოყოფილი ცილის აზოტის რაოდენობასთან. აზოტის ბალანსის მიხედვით შეიძლება ვიმსჯელოთ ცილის შემოსავალზე და გასავალზე იმის გამო, რომ, ჯერ ერთი, საკვებში აზოტი ძირითადად შედის ცილის შედგენილობაში (მხოლოდ უმნიშვნელო მისი რაოდენობა შედის საკვების სხვა ნივთიერებების შედგენილობაში — ნუკლეინის მჟავების, ექსტრაქტული ნივთიერებების, ვიტამინების) და, მეორე, ორგანიზმიდან გამოყოფილი აზოტი წარმოიქმნება უპირატესად სხეულში დაშლილი ცილებისაგან.

ვიწინააღიწიოთ საკვების მთელ აზოტს ვერ მოიხმარს ორგანიზმი, მისი ერთი ნაწილი გამოიყოფა განავალით. ორგანიზმში შემოსული და შეთვისებული აზოტის ჭეშმარიტი რაოდენობის განსასაზღვრავად საჭიროა საკვების აზოტს გამოაკლდეს განავალში შემავალი აზოტი. თუ გვეცოდინება შეთვისებული აზოტის რაოდენობა, შეიძლება გამოვიანგარიშოთ ორგანიზმში შესული ცილის რაოდენობა. ასეთი გამოანგარიშება შესაძლებელია იმის გამო, რომ აზოტის შემცველობა ცილაში მერყეობს 14—19% ფარგლებში და საშუალოდ 16% შეადგენს (1 გ აზოტი შედის 6,25 გ ცილაში). თუ მიღებული აზოტის რაოდენობას 6,25-ზე გავამრავლებთ, შეიძლება განვსაზღვროთ ცილის რაოდენობა. დაშლილი ცილის რაოდენობის განსასაზღვრავად საჭიროა დადგინდეს აზოტის შემცველობა შარდსა და ოფლში, რადგან აზოტის დაშლის პროდუქტები გამოიყოფა თირკმლებით და საოფლე ჯირკვლებით. ოფლში შემავალი აზოტის უმნიშვნელო რაოდენობა შესაძლებლობას გვაძლევს დავეკვირვებათ უმრავლესობაში უგულებელვყოთ იგი. ამიტომ ცილის დანახარჯზე მსჯელობისას ჩვეულებრივად კმაყოფილდებიან შარდით გამოყოფილი აზოტის რაოდენობის განსაზღვრით.

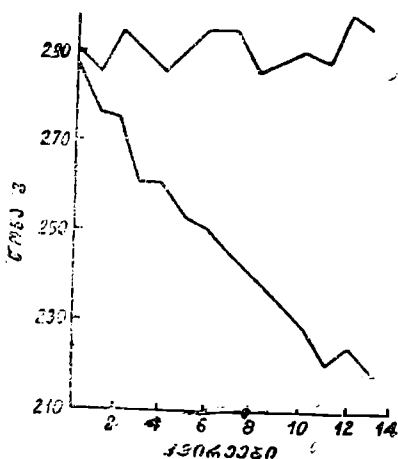
თუ აზოტი ორგანიზმში შედის უფრო მეტი, ვიდრე გამოიყოფა, მაშინ ორგანიზმში აღვილი აქვს აზოტის დადებით ბალანსს, ე. ი. ცილის სინთეზი ჭარბობს მის დაშლას. პირიქით, ორგანიზმიდან გამოყოფილი აზოტის მომატება შეყვანილ რაოდენობასთან შედარებით, მოწმობს აზოტის უარყოფით ბალანსზე და ცილის დაშლის სიჭარბეზე.

უარყოფით აზოტურ ბალანსს ადგილი აქვს შიმშილის დროს და აგრეთვე იმ შემთხვევებში, როდესაც ორგანიზმი არ ღებულობს ცილის სინთეზისათვის აუცილებელ ზოგიერთ ამინომჟავას.

საკვების ცილების ამინომჟავური შედგენილობის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა

ორგანიზმში ცილების ნორმალური ცვლისა და მათი სინთეზისათვის აუცილებელია საკვებთან სხვადასხვა ამინომჟავის მიღება. ორგანიზმში შესაყვან ამინომჟავებს შორის რაოდენობითი შეფარდებების შეცვლით ან ამა თუ იმ ამინომჟავას გამორიცხვით შეიძლება აზოტის ბალანსის მდგომარეობის, სხეულის ზრდის, წონისა და ცხოველის საერთო მდგომარეობის მიხედვით ვიმსჯელოთ ცალკეული ამინომჟავების მნიშვნელობის შესახებ. ცდებით გამოირკვა, რომ ცნობილი 20 ამინომჟავადან 10 ამინომჟავას შენაცვლება შეიძლება სხვა ამინომჟავათი, დანარჩენის შენაცვლება კი შეუძლებელია.

შეუნაცვლებად ამინომჟავებს ეკუთვნიან ისეთები, რომლებიც არ წარმოიქმნებიან ცხოველურ ორგანიზმში; მათ გარეშე ცილის სინთეზი მკვეთრად ირღევა და ვითარდება აზოტის უარყოფითი ბალანსი, ჩერდება სხეულის ზრდა, მცირდება სხეულის წონა. ცხოველთა ზანგრძლივი სიცოცხლე და მათი ნორმალური მდგომარეობა შეუძლებელი ხდება, თუ საკვები არ შეიცავს თუ



სურ. 94. ვირთავის წონის ცვლილების მრუდები, რომლებიც იკვებდნენ სიმინდის ცილით — ცეინით, ერთ შემთხვევაში თავის ცეინთან ერთად ეძლეოდა ტრიპტოფანი (ქვედა მრუდი), მეორე შემთხვევაში ტრიპტოფანი და ლიზინი (ზედა მრუდი) (ნეიბერგერის და სხვათა მიხედვით).

ხოლო ლიზინის უქონლობისას — ზრდის შეჩერებას და სხეულის წონის დაკლებას (სურ. 94).

გინდ ერთ ისეთ ამინომჟავას, რომლის შეცვლა არ შეიძლება სხვა ამინომჟავათი. შეუნაცვლებად ამინომჟავათა რიცხვს ახლა აკუთვნებენ ლეიცინს, იზოლეიცინს, ვალინს, მეტიონინს, ტრეონინს, ლიზინს, ფენილალანინს, ჰისტიდინს, არგინინს და ტრიპტოფანს. თუ ორგანიზმს არ მივაწოდებთ ზოგიერთ მათგანს ცილების სინთეზის დარღვევისა და აზოტის უარყოფით ბალანსთან ერთად, ადგილი აქვს კიდევ განსაკუთრებულ დარღვევებს, რომლებიც დამოკიდებული არიან ამ ამინომჟავას სპეციალურ მნიშვნელობაზე. ასე, მაგალითად, ტრიპტოფანი აუცილებელია მშობიარობის ნორმალურ მიმდინარეობისათვის. თუ თავგები განაყოფიერების შემდეგ გადაყვანილი იქნებიან ტრიპტოფანს მოკლებულ საკვებზე, უკვე მე-14 დღეს საშვილოსნოში ხდება ჩანასახის გაწოვა. საკვებში ამინომჟავა ვალინის უქონლობის შემთხვევაში თავგებში აკვირდებოდნენ წონასწორობის დარღვევას და ნერვული სისტემის დზიანებას,

სხვა ამინომჟავების შენაცვლება შესაძლებელია: ასე, მაგალითად, თიოზინი შეიძლება შეიცვალოს ფენილალანინით, რომლისგანაც იგი შეიძლება სინთეზირებული იქნეს ორგანიზმში.

ცილების ბიოლოგიური ღირებულება

ვინაიდან ცილები სხვადასხვა ამინომჟავური შედგენილობისაა, ამიტომ ორგანიზმის სინთეზური მოთხოვნილებებისათვის მათი გამოყენების შესაძლებლობაც ერთნაირი არ არის. ამასთან დაკავშირებით შემოღებულია ცნება საკვების ცილების ბიოლოგიური ღირებულება. ცილები, რომელნიც შეიცავენ ყველა საჭირო ამინომჟავას იმ თანაფარდობით, რაც უზრუნველყოფს სინთეზის ნორმალურ პროცესს, წარმოადგენენ ბიოლოგიურად სრულფასოვან ცილებს. პირიქით, ცილები, რომელნიც არ შეიცავენ ამა თუ იმ ამინომჟავას ანდა შეიცავენ მათ ძლიერ მცირე რაოდენობით, იქნებიან არასრულფასოვანი. ასე, მაგალითად, ჟელატინა არასრულფასოვანი ცილაა, რომელშიც მხოლოდ ცისტინის კვალია და იგი სრულიად არ შეიცავს ტრიფტოფანსა და თიოზინს. ცეინი (სიმინდში შემავალი ცილა) შეიცავს ტრიფტოფანსა და ლიზინს მცირე რაოდენობით, გლიადინი (ხორბლის ცილა) და ჰორდეინი (ქერის ცილა) შეიცავენ მცირე რაოდენობით ლიზინს, და ზოგიერთი სხვა. ყველაზე მაღალია ზორცის, კვერცხის, თევზის ხიზილალის, რძის ცილების ბიოლოგიური ღირებულება.

ერთი და იგივე ცილის ბიოლოგიური ღირებულება სხვადასხვა ადამიანისათვის სხვადასხვაა. იგი არ უნდა წარმოადგენდეს გარკვეულ სტატიკურ სიდიდეს და შეიძლება შეიცვალოს ორგანიზმის მდგომარეობასთან, კვებით რეჟიმთან, ფიზიოლოგიური მოქმედების ინტენსივობასა და ხასიათთან, ასაკთან, ნივთიერებათა ცვლის ინდივიდუალურ და სახეობრივ თავისებურებებთან და სხვა ფაქტორებთან დაკავშირებით.

პრაქტიკულად მნიშვნელოვანია, რომ ორ არასრულფასოვან ცილას, რომელთაგან ერთი არ შეიცავს ამინომჟავათა ერთ ჯგუფს, ხოლო მეორე — მეორეს, მათ ერთად შეუძლიათ ორგანიზმის მოთხოვნილების დაკმაყოფილება.

ცილის დაშლა ორგანიზმში

ცილის დაშლასა და აზოტის გამოყოფას ორგანიზმში აწარმოებს, როგორც ორგანიზმში ცილების საკვებთან ერთად მიღებისას, ისე შიმშილის დროს, გამოყოფილი აზოტის რაოდენობა და მამასადამე ქსოვილთა ცილის დაშლისას წარმოქმნილი აზოტის რაოდენობა დამოკიდებულია კვების ხასიათზე. ცილის მინიმალური ხარჯვა აღინიშნება ნახშირწყლებით კვებისა და ცილოვანი შიმშილის დროს. ორგანიზმში სახამებლისა და შაქრის ჭარბი რაოდენობით შეყვანისას და საკვებში ცილების უქონლობისას აზოტის გამოყოფა შეიძლება იყოს 3—3,5-ჯერ ნაკლები, ვიდრე სრული შიმშილობისას. ამ შემთხვევაში ნახშირწყლები ასრულებენ ე. წ. ცილების დამზოგავ როლს.

საკვებ რაციონში ცილების უქონლობისას და სხვა დანარჩენი საყუათო ნივთიერებების (ნახშირწყლების, ცხიმების, მინერალური მარილების, ვიტამინების) საკმარისი რაოდენობით მიწოდების დროს ორგანიზმში ცილების

დაშლა გვიჩვენებს იმ მინიმალურ დანახარჯს, რომელიც დაკავშირებულია ორგანიზმში ცხოველყოფილობის ძირითად პროცესებთან. მოსვენებაში მყოფ ორგანიზმის ცილის ასეთ უმცირეს დანაკარგებს გადაანგარიშებულს სხეულის კგ წონაზე, მ. რუბნერმა გააცვითის კოეფიციენტი უწოდა.

ზრდასრული ადამიანის გაცვეთის კოეფიციენტი მოსვენების პირობებში საშუალოდ უდრის 0,028—0,065 გ აზოტს 1 კგ წონაზე დღე-ღამეში; ეს ნიშნავს, რომ 70 კგ წონისას აზოტის დანაკარგი შეადგენს 2—4,5 გ, რაც შეესაბამება 12,5—28 გ ცილის დაშლას.

შარდითა და ოფლით გამოყოფილი ცილის დაშლის უმნიშვნელოვანესი აზოტოვანი პროდუქტებია შარდოვანა, ამონიაკი და შარდის მჟავა.

NH_3 , რომელიც წარმოიქმნება NH_2 ჯგუფიდან ამინომჟავების ღეზამინირების შედეგად, ნაწილობრივ თირკმლებით გამოიყოფა, უპირატესად კი ღვიძლში იქცევა შარდოვანად. რომლის გამოყოფაც აგრეთვე თირკმლების საშუალებით ხდება. ღვიძლში შარდოვანის წარმოქმნა ამონიაკიდან იმითაც მტკიცდება, რომ ღვიძლის ვენაში NH_3 -ის შემცველობა სამჯერ ნაკლებია, ვიდრე ღვიძლის კარის ვენაში. როგორც ეს ჯერ კიდევ 1895 წ. ი. პ. პავლოვმა, მ. ნენცკიმ და ი. ზალესკიმ დაადგინეს, ღვიძლის ამოკვეთის შემდეგ შარდოვანა აღარ წარმოიქმნება. NH_3 და $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ ტოქსიკურია ორგანიზმისათვის; შარდოვანა კი შედარებით უვნებელი პროდუქტია; ამიტომ ღვიძლში შარდოვანას სინთეზს არსებითი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმისათვის. NH_3 გაუფრთხილება წარმოებს კიდევ მისგან გლუტამინის ამიდის ჯგუფის წარმოქმნის ხარჯზე.

შარდთან ერთად გამოიყოფა სხვა აზოტოვანი ნივთიერებებიც, მაგალითად, შარდის მჟავა — 2,6,8-ტრიოქსიპურინი. შარდის მჟავა გადადის სისხლში უშუალოდ ქსოვილებიდან. იგი წარმოადგენს ნუკლეინის მჟავების დაშლის პროდუქტს. გარდა შარდის მჟავისა, შარდთან ერთად გამოიყოფა უმნიშვნელო რაოდენობით სხვა ნაკლებად დაუანგული პურინის ნაერთები: აღენინი (6-ამინოპურინი), გუანინი (2-ამინო-6-ოქსიპურინი) და მათი ნაწარმოებნი ჰიპოქსანტინი (6-ოქსიპურინი), ქსანტინი (2,6-დიოქსიპურინი). შარდთან გამოყოფილი ცილის დაშლის პროდუქტებს, რომლებიც შარდით გამოიყოფიან, ეკუთვნის კრეატინი და მისი ანჰიდრიდი კრეატინინი.

აზოტური წონასწორობა

ვინაიდან საკვები მასალით მიწოდებული ცილა ზრდის ორგანიზმის ენერგეტულ დანახარჯს, საკვებით მიღებული ცილები აღიღებენ აზოტის გამოყოფას ორგანიზმიდან; ამაში ვლინდება ცილების სპეციფიკურ-დინამიკური მოქმედება.

თუ საკვებში შემავალი აზოტის რაოდენობა იმდენად მცირეა, რომ იგი შეესაბამება გაცვეთის კოეფიციენტს, მაშინ აზოტის ბალანსი უარყოფითი იქნება. თუ ცილის მიწოდებას გავადიდებთ, მაშინ შეიძლება მივადწიოთ ისეთ მდგომარეობას, როდესაც მიწოდებული და გამოყოფილი აზოტის რაოდენობა იქნება ტოლი. ასეთ ფიზიოლოგიურ მდგომარეობას აზოტის წონასწორობა ეწოდება.

თუ აზოტის წონასწორობის დადგენის შემდეგ გავზრდით შეყვანილი ცილის რაოდენობას, კვლავ სწრაფად მყარდება აზოტური წონასწორობა. მაგრამ ცილის მოხმარებისა და დაშლის უფრო მაღალ დონეზე. ამის მიზეზია ორგანიზმში მარაგის სახით ცილების დაულაგებლობა. ამიტომ საკვებთან ერთად ცილების საკმარისი რაოდენობით შეყვანისას მისი ერთი ნაწილი გამოიყენება ქსოვილებში დაშლილი ცილების შესანაცვლებლად, მის უდიდეს

ნაწილს კი დეზამინირების შემდეგ იყენებენ როგორც ენერგეტიკულ მასალას; აზოტის შემცველი პროდუქტები, წარმოქმნილი ქსოვილთა ცილების დაშლისას და შეთვისებული ცილების დეზამინირებისას, გამოიყოფიან ორგანიზმიდან. ამის შედეგად შეთვისებული და გამოყოფილი აზოტის რაოდენობა დაახლოებით თანაბრდება, ხოლო ბალანსი მეტად მცირე ხდება და ნულსაც კი უტოლდება. აქედან გასაგებაა, რომ აზოტის წონასწორობის მიღწევა შესაძლებელია საკვებში ცილის სხვადასხვა რაოდენობით მიღებისას; შედარებით მცირე რაოდენობისას და მეტად დიდი რაოდენობით მიღებისას. ძალღებზე ჩატარებულ ცდებში აზოტის წონასწორობა მყარდებოდა მაშინაც, როდესაც ცხოველს ხანგრძლივად ყოველდღიურად ეძლეოდა 480 გ ხორცი და მაშინაც, როდესაც ეძლეოდა 2500 გ ხორცი.

აზოტის რეგენაცია

თუ ორგანიზმის მოთხოვნილება ცილაში საესებით დაემაყოფილებულია და ორგანიზმში ცილა შეიყვანება ჭარბად, მაშინ ზოგიერთ ფიზიოლოგიურ პირობებში აზოტის ბალანსი ხდება დადებითი. ადგილი აქვს რეტენციას ანუ აზოტის შეკავებას ორგანიზმში. აზოტის რეტენცია მოზარდ ორგანიზმში განპირობებულია მათი სხეულის მასის გადიდებით. აზოტის რეტენციას აქვს ადგილი აგრეთვე ორსულობის დროს ნაყოფის ზრდასთან დაკავშირებით.

ორგანიზმში აზოტის რეტენცია შემჩნეულია აგრეთვე იმ შემთხვევებში, როდესაც სინთეტიკური პროცესები ძლიერდება ორგანიზმის მიერ დაშლილი უჯრედოვანი ცილების აღდგენის გამო. მაგალითად, გამოჯანმრთელების პროცესში.

გაძლიერებულ სპორტულ ვარჯიშს, რომელიც იწვევს კუნთოვანი ქსოვილის მასის გადიდებას, აგრეთვე თან სდევს აზოტის რეტენცია.

მცირე რაოდენობით აზოტის რეტენციას ადგილი აქვს აზოტის მიწოდების, მკვეთრი გადიდებისას და მას თან სდევს ცილის დაგროვება, რომელსაც ძლიერ ჩქარა ხარჯავს ორგანიზმი. ეს ცილა აღინიშნება ტერმინით „სახარჯი“ ან „სამარაგო“ ცილა.

ცილოვანი შიმშილი

საკვებში ცილის უქონლობის ან მისი არასაკმარისი რაოდენობით ან საკვებთან ერთად არასრულღირებულოვანი ცილების მიღებისას ვითარდება ცილოვანი შიმშილის მოვლენები. ცილით შიმშილის პირობებში მაშინაც კი, როდესაც ორგანიზმი საკმარისი რაოდენობით ღებულობს ცხიმებს, ნახშირწყლებს, მინერალურ მარილებს და ვიტამინებს, ადგილი აქვს წონის მზარდ დაკლებას, რაც იმაზეა დამოკიდებული, რომ ქსოვილის ცილის დანახარჯები ამ შემთხვევაში (მანიმალური და გაცივების კოეფიციენტის ტოლი) არ კომპენსირდება საკვების ცილით. ამიტომ ხანგრძლივი ცილოვანი შიმშილი საბოლოოდ, ისევე, როგორც სრული შიმშილი, სიკვდილს იწვევს. ცილოვან შიმშილს განსაკუთრებით ძნელად იტანენ მოზარდი ორგანიზმები, რომელთაც

სხეულის წონის დაკლების გარდა, უვეითარდებათ ზრდის შეჩერებაც განპირობებული პლასტიური მასალის ნაკლებობით, რაც აუცილებელია უჯრედოვანი სტრუქტურების აშენებისათვის.

ცილების ცვლის რეგულაცია

მონაცემების მიხედვით, შუამდებარე ტვინის ჰიპოთალამურ არეში სპეციალური ცენტრებია, რომელთა საშუალებით ხორციელდება ცილების ცვლის რეგულაცია. ჰიპოთალამუსის გარკვეული ბირთვების ექსპერიმენტული დაზიანებისას აზოტის გამოყოფის რაოდენობა მკვეთრად მატულობს შარდში, რაც ცილის დაშლის გაძლიერებას ნიშნავს; ამ დროს ცხოველების გაძლიერებული კვებაც ვერ იცავს ცხოველს განღვინიდან.

ქსოვილთა ცილოვან ცვლაზე ნერვული სისტემის გავლენის მექანიზმი ალბათ შემდეგი გზით ხორციელდება. ნერვული სისტემა მოქმედებს შინაგანი სეკრეციის ჰირკვლების მიერ ჰორმონების გამოყოფაზე და სისხლში გადასვლაზე, კერძოდ ფარისებური ჰირკვლის ჰორმონის — თიროქსინის და ტრიოდთირონინის სეკრეციაზე, რაც ქსოვილებში ცილოვანი ცვლის შეცვლას იწვევს. ფარისებური ჰირკვლის ჰორმონების გარდა, ცილების ცვლაზე გავლენას ახდენს ჰიპოფიზის წინა წილის სომატოტროპული ჰორმონი.

ლიპიდების ცვლა

ლიპიდების — ცხიმების, ფოსფატიდებისა და სტერინების ფიზიოლოგიური როლი ორგანიზმში შემდეგში მდგომარეობს: ისინი შედიან უჯრედთა სტრუქტურის შედგენილობაში და აუცილებელნი არიან უჯრედთა წარმოქმნისათვის (ლიპიდების პლასტიკური მნიშვნელობა) და გამოიყენებიან აგრეთვე როგორც ენერგიის მდიდარი წყარო (ლიპიდების ენერგეტიკული მნიშვნელობა).

ცხიმების ცვლა

ცხოველთა ორგანიზმის ცხიმები წარმოადგენენ ოლეინის, პალმიტინისა და სტეარინის, აგრეთვე ზოგიერთი სხვა უმაღლეს მჟავათა ტრიგლიცერიდებს.

ცხიმების უდიდესი ნაწილი ორგანიზმში მოიპოვება ცხიმოვან ქსოვილში. უმცირესი ნაწილი კი უჯრედოვანი სტრუქტურების შედგენილობაში შედის. უჯრედის მემბრანების სტრუქტურაში, პროტოპლაზმასა და ბირთვში შემავალი ცხიმების გამოვლინება ჰისტოლოგიურ პრეპარატებზე ხშირად შეუძლებელია. ამათგან განსხვავებით ცხიმი, რომელიც უჯრედში ცხიმის წვეთების სახით არის ჩართული, ადვილად მჟღავნდება მიკროსკოპული და მიკროქიმიური

გამოკვლევებით. ცხიმის წვეთებს უჯრედებში სამარაგო ცხიმის მნიშვნელობა აქვთ და გამოიყენება ენერგეტიკული მოთხოვნილებისათვის. ყველაზე მეტი სამარაგო ცხიმი მოიპოვება ცხიმოვან ქსოვილში, რომელიც განსაკუთრებით ბევრია კანქვეშა უჯრედანაში, ზოგიერთ შინაგან ორგანოთა ირგვლივ, მაგალითად, თირკმლების ირგვლივ (თირკმლისირგვლივი უჯრედანა) და აგრეთვე ზოგიერთ ორგანოში, მაგალითად, ღვიძლსა და კუნთებში.

ცხიმის საერთო რაოდენობა ადამიანის ორგანიზმში ფართო საზღვრებში მერყეობს და საშუალოდ მთელი სხეულის 10—20% შეადგენს და პათოლოგიური გამსუქნების შემთხვევებში შეიძლება 50%-საც მიაღწიოს.

სამარაგო ცხიმის რაოდენობა დამოკიდებულია კვების ხასიათზე, საკვების რაოდენობაზე, სქესზე, ასაკზე, კონსტიტუციონალურ თავისებურებებზე და სხვ. პროტოპლაზმური ცხიმის რაოდენობა კი უფრო მტკიცე და მუდმივია.

ცხიმების წარმოქმნა და დაშლა ორგანიზმში. ნაწლავებიდან შეწოვილი ცხიმი უმთავრესად გადადის ღიმფაში და მხოლოდ მისი მცირე რაოდენობა — უშუალოდ სისხლში.

ცდების დროს ცხოველებს ნახშირბადისა და წყალბადის იზოტოპებით მონიშნულ ცხიმებს აძლევდნენ; გამოვლინდა, რომ საკვები ცხიმები შედიან ცხიმოვან ქსოვილში, რომელსაც აქვს ორგანიზმისათვის ცხიმოვანი დეპოზის მნიშვნელობა. აქედან ცხიმები შეიძლება გადავიდნენ სისხლში, შემდეგ ქსოვილებში, სადაც იყანგებიან, ე. ი. გამოიყენებიან როგორც ენერგეტიკული მასალა. ცხიმების ცვლაში დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ღვიძლს.

სხვადასხვა ცხოველის ცხიმები, ისევე როგორც სხვადასხვა ორგანოს ცხიმები, განსხვავდება ქიმიური შედგენილობითა და ფიზიკურ-ქიმიური თვისებებით (აღინიშნება განსხვავება დნობის წერტილის, კონსისტენციის, გასაჰნების, იოდის რიცხვისა და სხვ.).

გარკვეული სახის ცხოველებს აქვთ ცხიმების შედარებით მუდმივი შედგენილობა და თვისებები, რაშიც გამოიხატება მათი სახეობრივი სპეციფიკურობა.

მცირე რაოდენობა ცხიმების შემცველი საკვებით კვებისას ცხოველებისა და ადამიანის სხეულში ლაგდება მოცემული ცხოველის სახეობისათვის დამახასიათებელი ცხიმი. ცხიმების სახეობრივი სპეციფიკურობა ბევრად უფრო ნაკლებად არის გამოხატული, ვიდრე ცილების სახეობრივი სპეციფიკურობა.

ერთი რომელიმე, გარკვეული სახის ცხიმით ხანგრძლივი და უხვი კვებით შეიძლება შეიცვალოს იმ ცხიმის შედგენილობა, რომელიც ლაგდება ორგანიზმში. საკვების ცხიმსა და კანქვეშა ცხიმის შედგენილობათა შორის დამოკიდებულება დამტკიცა ა. ლებედევმა ორ ძაღლზე ჩატარებული ცდებით; ამ ძაღლებმა ხანგრძლივი შიმშილის შემდეგ დაკარგეს თავისი სხეულის თითქმის მთელი სამარაგო ცხიმი. ერთ ცხოველს ამის შემდეგ საკვებში ეძლეოდა სელის ზეთი, მეორეს ცხვრის ქონი. სამი კვირის შემდეგ ცხოველებმა აღიდგინეს თავისი წონა და მოკლული იქნენ. თითოეულის სხეულში აღმოჩნდა 1 კგ-მდე დალაგებული ცხიმი. ეს ცხიმი პირველ ცხოველს ჰქონდა სითხის სახით, არ მკვრივდებოდა 0° და გავდა სელის ზეთს, მეორე ცხოველში ცხიმი იყო მკვრივი, 50° დნობის წერტილით და ემსგავსებოდა ცხვრის ქონს.

შემჩნეულია აგრეთვე საკვების ცხიმის გავლენა ადამიანის ცხიმის თვისებებზე. ასე, მაგალითად, ცხვრის ქონით კვებისას კანქვეშა უჯრედანას ქონის

სიმკვრივე მატულობს და უახლოვდება საკვების ამ ცხიმის თვისებებს. დაკვირვების შედეგად დადგენილია, რომ პოლინესიელების კანქვეშა ცხიმი, რომლებიც დიდი რაოდენობით ხმარობენ ქოქოსს, უახლოვდება ქოქოსის ზეთს; იმ ადამიანების ცხიმი კი, რომელნიც სელაპის ხორციით იკვებებიან, თავისი თვისებებით ემსგავსება სელაპის ქონის თვისებებს.

ზოგიერთი მკვლევარის თანახმად, ორგანიზმისათვის სპეციფიკური ცხიმი წარმოიქმნება ნაწლავების ეპითელიუმში, ზოგი მკვლევარის აზრით კი — ღვიძლის და სხვა ორგანოების უჯრედებში.

ნახშირწყლებით უხვი კვების შემთხვევაში და საკვებში ცხიმის უქონლობისას, ორგანიზმში წარმოებს ცხიმის სინთეზი ნახშირწყლებისგან. ამის დამამტკიცებელია სოფლის მეურნეობის პრაქტიკაში ცხოველების გასუქება.

ზოგიერთი მაძლარი ცხიმოვანი მჟავები (ერთზე მეტი ორმაგი კავშირით), მაგალითად, ლინოლის, ლინოლენის და არახიდონის, ადამიანისა და ზოგიერთ ცხოველთა ორგანიზმში არ წარმოიქმნება, მაგრამ ამასთან ნორმალური ცხოველმყოფელობისათვის ისინი აუცილებელნი არიან. ეს გარემოება და ისიც, რომ ცხიმთან ერთად ორგანიზმი ღებულობს მათში ხსნად ვიტამინებს, მიზეზია იმ მძიმე პათოლოგიური დარღვევებისა, რომელთაც ადგილი აქვთ საკვებიდან ცხიმების ხანგრძლივი (თვეების მანძილზე) გამორიცხვის შემთხვევაში. ამ დარღვევების განკურნება წარმოებს ცხიმით კვებისას.

ცხიმების ცვლის რეგულაცია

ცხიმოვან ცვლაზე ნერვული სისტემის მარეგულირებელი გავლენა იმით მტკიცდება, რომ ჰიპოთალამუსის ბირთვების დაზიანებისას ცხოველს აღენიშნება ცხიმების ცვლის მოშლა. ვენტრომედიალური ბირთვის დაზიანებისას შესამჩნევია სიმსუქნე. ლატერალური ბირთვების დაზიანებისას კი ძლიერი სიგამხდრე. ადამიანების შემთხვევაში ზოგიერთი პათოლოგიური სიმსუქნისას ამჩნევდნენ შუამდებარე ტვინის ჰიპოთალამური მიდამოს დაზიანებას, რაც გავეთის დროს ვლინდებოდა. ცხიმოვან ცვლაზე ნერვული სისტემის გავლენა შეიძლება განხორციელდეს ჰიპოფიზის, ფარისებრი და კუჭუკანა ჯირკვლის და სასქესო ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციის შეცვლის გზით; შესაძლებელია, რომ ნერვული სისტემა აგრეთვე უშუალო გავლენას ახდენს ქსოვილებში ცხიმოვან ცვლაზე.

ამის დამამტკიცებელია თავებზე და კურდღლებზე ჩატარებული ცდების შედეგები, რომელთაც ჩაუტარეს ბექთაშუა ცხიმოვანი გროვების მაინერვირებელი ნერვის ერთმხრივი გადაკვეთა. დენერვაციის მხარეზე დარღვეული იყო ცხიმის გამოყენება: შიმშილის დროს დენერვირებულ ცხიმოვან ქსოვილში ინახებოდა ცხიმი, იმ დროს, როდესაც ცხოველი განიცდიდა მკვეთრ განლევას და ყველა ცხიმოვანი დეპო უკვე გამოყენებული იყო. ნერვული სისტემის გავლენა ცხიმოვან ცვლაზე შეიძლება განხილული იყოს როგორც ნერვული სისტემის ტროფიკული გავლენის მაგალითი.

ცხიმის ცვლის პორმონალური რეგულაცია ვლინდება ცხოველებზე ჩატარებულ ცდებში ჰიპოფიზის, ფარისებრი ჯირკვლის, პანკრეასის და სასქესო

ჯირკვლის ჰორმონების შეყვანით ან ამ ჯირკვლების ამოკვეთით. შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების გავლენის შესახებ არსებობს დიდი კლინიკური მასალა. ასე დადგენილია, რომ ჰიპოფიზის, ფარისებრი ჯირკვლის ან სასქესო ჯირკვლების უკმარისობის შემთხვევაში ვითარდება სიმსუქნე. ინსულინის — პანკრეასის ჰორმონის — შეყვანა აძლიერებს ცხიმების წარმოშობას ნახშირწყლებიდან.

ფოსფატიდებისა და სტერინების ცვლა

ცხიმებით მდიდარ საკვებ პროდუქტებში გარკვეული რაოდენობითაა ფოსფატიდები და სტერინები. ამ ნივთიერებათა ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა ჰეტად ღიძია. ისინი შედიან უჯრედოვანი სტრუქტურების, კერძოდ მრავალი უჯრედის მემბრანისა და აგრეთვე ბირთვის ნივთიერებისა და პროტოპლაზმის შედგენილობაში.

ფოსფატიდებით, განსაკუთრებით მდიდარია ნერვული ქსოვილი, და, როგორც ჩანს, მათ დიდი მნიშვნელობა აქვთ ნერვული ქსოვილის ფუნქციებისათვის.

ფოსფატიდები სინთეზირდებიან ნაწლავების კედელსა და ღვიძლში (ღვიძლის ვენის სისხლში შესამჩნევია ფოსფატიდების მომატებული რაოდენობა). ღვიძლი წარმოადგენს ლეციტინის დეპოს, განსაკუთრებით ღიძია მისი შემცველობა ღვიძლში ლიპიდებით მდიდარი საკვების მიღების შემდეგ.

ფოსფატიდების სინთეზი წარმოებს ნეიტრალური ცხიმებისაგან, ფოსფორმჟავასა და აზოტოვანი ფუძის — ქოლინისაგან. საკვებში ქოლინის ან ამინომჟავა-მეთიონინის უქონლობისას, რომელიც წარმოადგენს ორგანიზმში ქოლინის სინთეზისათვის აუცილებელი მეთილური ჯგუფის დონატორს, შეუძლებელია ღვიძლში ლეციტინის წარმოქმნა და ხდება ცხიმოვანი ცვლის დარღვევა — ღვიძლის ცხიმოვანი ინფილტრაცია. ღვიძლში ცხიმის რაოდენობამ შეიძლება ამ დროს მიაღწიოს 50%-მდე, ნაცულად ნორმაში 5%-სა.

განსაკუთრებით დიდი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს სტერინებს, კერძოდ ქოლესტერინს; ეს ნივთიერება წარმოადგენს ორგანიზმში თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის ჰორმონების და სასქესო ჯირკვლის ჰორმონების წყაროს. დიდი ფიზიოლოგიური აქტივობა ახასიათებს საკვების ზოგიერთ სტერინებს, როგორიცაა მაგალითად, D — ვიტამინი.

ნახშირწყლების ცვლა

ნახშირწყლებს ორგანიზმში ენერგეტიკული მასალის მნიშვნელობა აქვთ. მათი ენერგეტიკული მნიშვნელობა განსაკუთრებით ღიძია მათი დაშლისა და დაჟანგვის სისწრაფის გამო, აგრეთვე იმიტომ, რომ მათი გამოყენება დეპოებიდან — მობილიზაცია წარმოებს სწრაფად და შესაძლებელია მათი გამოყენება იმ შემთხვევებში, როდესაც ორგანიზმს ესაჭიროება დამატებითი, მკვეთ-

რად ზრდადი ენერგიის ხარჯვა, მაგალითად, ემოციური აგზნებისას (გაბრაზება, შიში, ტკივილი), მძიმე კუნთოვანი დაძაბულობის დროს, კრუნჩხვებისას და იმ პირობებში, როდესაც სხეულის ტემპერატურა მკვეთრად დაქვეითებულია. მეტად მნიშვნელოვანია ნახშირწყლების როლი კუნთების ნივთიერებათა ცვლაში.

ნახშირწყლების, როგორც ენერგიის წყაროს როლი ჩანს იქიდან, რომ სისხლში შაქრის რაოდენობის შემცირებისას, ეგრეთწოდებულ ჰიპოგლიკემიის დროს, ადგილი აქვს სხეულის ტემპერატურის მკვეთრ დაქვეითებას და კუნთების სისუსტეს, რომელსაც თან სდევს დაღლის გრძნობა. მკვეთრმა ჰიპოგლიკემიამ შეიძლება გამოიწვიოს სიკვდილი.

ნახშირწყლებს აგრეთვე მნიშვნელობა აქვთ ცენტრალური ნერვული სისტემის ნივთიერებათა ცვლაში. ეს იქიდან ჩანს, რომ თუ სისხლში შაქრის რაოდენობა ნორმალურის — 100 მგ% ნაცვლად ქვეითდება 40 მგ%-მდე, მაშინ ვითარდება ცენტრალური ნერვული სისტემის ნორმალური მოქმედების მკვეთრი მოშლილობა. ამის შედეგად ვითარდება კრუნჩხვები, ბოდვა, ცნობიერების დაკარგვა და ვეგეტატიური ნერვული სისტემით ინერვირებული ორგანოების მდგომარეობის შეცვლა: კანის გაფითრება ან გაწითლება, ოფლის გამოყოფა. გულის მოქმედების შეცვლა და სხვ. საკმარისია კანქვეშ ან სისხლში გლუკოზის ხსნარის შეყვანა ან მისი დაღვება, ან ჩვეულებრივი საკვები შაქრის შეჭმა. რომ მცირე ხნის შემდეგ ლიკვიდირებული იქნეს ჰიპოგლიკემიის ყველა არაკეთილსასურველი მოვლენა.

ნახშირწყლების ცვლილებაში ორგანიზმში

ნაწლავებიდან სისხლში გადასული გლუკოზა გადაიტანება ღვიძლში, სადაც მისგან სინთეზირდება გლიკოგენი. თუ ორგანიზმიდან ამოკვეთილ ღვიძლში გავატარებთ გლუკოზის შემცველ რინგერის ხსნარს, მაშინ გლიკოგენის რაოდენობა ღვიძლში მატულობს.

ღვიძლში გლიკოგენი წარმოიქმნება არა მარტო გლუკოზიდან, არამედ ნახშირწყლების დაშლის შუალედი პროდუქტებიდანაც, რომლებიც რესინთეზირდებიან გლუკოზად. გლიკოგენის სინთეზის პროცესში წარმოებს გლუკოზის ფოსფორილირება.

ღვიძლის გლიკოგენი სამარაგოა, ე. ი. მარაგად შემონახული ნახშირწყალია. მისმა რაოდენობამ ზრდასრულ ადამიანში შეიძლება მიაღწიოს 150—200 გ. სისხლში შაქრის შედარებით ნელი გადასვლისას მისი წარმოქმნა საკმაოდ სწრაფად ხდება და ამიტომ ნახშირწყლების მცირე რაოდენობით მიღების შემდეგ ჩვენ ვერ ვამჩნევთ სისხლში გლუკოზის რაოდენობის მომატებას — ჰიპერგლიკემიას. მაგრამ თუ საჭმლის მომნელებელ მილში შეიყვანება დიდი რაოდენობა ნახშირწყლებისა, რომელნიც ადვილად იშლებიან და მასთანადამე, ადვილადაც შეიწოვებიან, ანდა თუ სისხლში შეიყვანთ გლუკოზის დიდ რაოდენობას, მაშინ შაქრის რაოდენობა სისხლში მკვეთრად მოიმატებს. ამ დროს განვითარებულ ჰიპერგლიკემიას ვუწოდებთ ალიმენტარულს ან, სხვანაირად რომ ვთქვათ, საკვებთან დაკავშირებულს; მას შედეგად მოსდევს გლუკოზურია, ე. ი. შარდთან ერთად შაქრის გამოყოფა, რომელიც ვითარდება თირკმლებში გლუკოზის მთლიანად უკუმწეოვის შეუძლებლობის გამო.

გლუკოზურია ვითარდება იმ შემთხვევაში, თუ სისხლში შაქრის რაოდენობა აღემატება 150—180 მგ %-ს.

ორგანიზმში ნახშირწყლები შეიძლება წარმოიშვას ცილებიდან და ცხიმებიდან მაშინ, როდესაც მიღებული საკვები ნახშირწყლებს სრულიად არ შეიცავს. დამტკიცებულია, რომ ცნობილია რიგის ამინომჟავების დეზამინირების პროდუქტებიდან შესაძლებელია წარმოიქმნას გლუკოზა. ისეთი ამინომჟავებიდან კი, რომელთა ბირთვს ციკლური ნაერთი შეადგენს, ნახშირწყლები ვერ წარმოიქმნებიან.

სისხლში შაქრის შემცირებასთან ერთად ხდება გლიკოგენის დაშლა ღვიძლში და გლუკოზის გადასვლა სისხლის ნაკადში (ამ პროცესს ეწოდება გლიკოგენის მობოლიზაცია). ამის გამო შესაძლებელია სისხლში გლუკოზის რაოდენობის მუდმივ დონეზე შენარჩუნება (80—120 მგ %).

გლიკოგენი ლაგდება აგრეთვე კუნთებში, სადაც მისი შემცველობა 1—2% აღწევს. გლიკოგენის რაოდენობა მატულობს გაძლიერებული კვებისას და მცირდება შიმშილობისას. კუნთოვანი მუშაობის დროს მკვეთრად მატულობს გლიკოგენის დაშლა. ფერმენტ ფოსფორილაზის გავლენით, რომელიც აქტივდება კუნთოვანი შეკუმშვის დასაწყისში, გლიკოგენს უკავშირდება ფოსფორის მჟავას მოლეკულები და იგი იშლება გლუკოზო-1-ფოსფატად. რომელიც კუნთის შეკუმშვის ენერგიის ერთ-ერთი წყაროა.

ციტრულირებული სისხლიდან გლუკოზა სხვადასხვა ორგანოებში არათანაბარი ოდენობით გადადის: ლონდონის მიხედვით, ტვინი შეაკავებს გლუკოზის 12%, ნაწლავები — 9%, კუნთები — 7%, თირკმლები — 5%.

ზოგიერთი ორგანო (ელენთა და ფილტვები) სრულიად არ აკავებს გლუკოზას, მაგრამ ისინი იყენებენ იმ გლიკოგენს, რომელიც მცირე რაოდენობით მათში გადადის სისხლიდან.

ცხოველების ორგანიზმში ნახშირწყლების დაშლა მიმდინარეობს როგორც უუანგბადო დაშლის (ანაერობული გლიკოლიზის), ისე ნახშირწყლების დაშლის პროდუქტების დაჟანგვის გზით CO_2 და H_2O -მდე (აერობული გლიკოლიზი).

ნახშირწყლების ანაერობული და აერობული დაშლისას წარმოებს ფოსფორილირების პროცესები, რომლებიც წარმოადგენენ ორგანიზმში მიმდინარე ნახშირწყლების დაშლისა და მათი ენერგიის გამოყენების პროცესების აუცილებელ რგოლს.

ნახშირწყლების ცვლის რეგულაცია

ნერვული სისტემის მოქმედება ნახშირწყლების ცვლაზე პირველად კლოდ ბერნარმა აღმოაჩინა. მან გამოავლინა, რომ IV პარკუჭის ფსკერის ჩხვლეტისას („შაქრის ჩხვლეტა“) ადგილი აქვს ღვიძლიდან ნახშირწყლების მარაგის მობოლიზაციას მომდევნო ჰიპერგლიკემიით და გლუკოზურიით. ნახშირწყლების ცვლის რეგულაციის უმაღლესი ცენტრები მოთავსებულია ჰიპოთალამუსში. ტვინის ამ ნაწილის გაღიზიანებისას ნახშირწყლების ცვლაში იწყება ისეთივე ცვლილებები, როგორსაც ვნახულობთ IV პარკუჭის ფსკერის ჩხვლეტის დროს.

ნახშირწყლების ცვლის ცენტრების გავლენა პერიფერიაზე ხორციელდება უმთავრესად სიმპათიკური ნერვული სისტემის საშუალებით. ნახშირწყლების

ცვლაზე ნერვული გავლენის მექანიზმში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ადრენალინს, რომელიც სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნების დროს წარმოიქმნება, მოქმედებს ღვიძლზე და კუნთებზე და გლიკოგენის მობილიზაციას იწვევს.

ნახშირწყლების ცვლაზე გავლენას ახდენს თავის ტვინის დიდი ჰემისფერების ქერქიც. ასე, მაგალითად, სტუდენტებში ძნელი გამოცდის შემდეგ ფეხბურთის შეჯიბრების მასურებლებში და სათადარიგო ფეხბურთელებში, რომელნიც თამაშში არ მონაწილეობდნენ და ღელავდნენ, შემჩნეული იყო შაქრის რაოდენობის გადიდება სისხლში და მისი მცირე რაოდენობით გამოყოფაც კი შარდთან ერთად.

ნახშირწყლების ცვლის ჰუმორალური რეგულაცია ძლიერ რთულია. ადრენალინის გარდა, მასში მონაწილეობს პანკრეასის ჰორმონები — ინსულინი და გლუკაგონი. ნახშირწყლების ცვლაზე გარკვეული გავლენა აქვს აგრეთვე ჰიპოფიზის, თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქისა და ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონებს.

მინერალური მარილებისა და წყლის ცვლა

მინერალური მარილებისა და წყლის მნიშვნელოვან ორგანიზმისათვის

წყლისა და მინერალური მარილების მონაწილეობით წარმოებს ორგანიზმში მიმდინარე უმნიშვნელოვანესი ფიზიკურ-ქიმიური პროცესები. ასე, მაგალითად, წყალში გახსნილი მინერალური მარილებით ძირითადად განპირობებულია სისხლისა და ქსოვილების სითხის ოსმოსური წნევა, რომლის მუდმივ დონეზე შენარჩუნება ნორმალური ცხოველმყოფილობის აუცილებელი პირობაა. არაორგანულ ნივთიერებებს აქვთ აგრეთვე მნიშვნელობა მჟავა-ტუტოვან წონასწორობის დაცვაში და სისხლისა და ქსოვილების აქტიური რეაქციის შედარებითი მუდმივობის შენარჩუნებაში. შემდეგ, მინერალური მარილები და წყალი მონაწილეობენ დიფუზიისა და ოსმოსის მოვლენებში, რომელთაც ძლიერ დიდი მნიშვნელობა აქვთ შეწოვის პროცესებში. მინერალური მარილები და წყალი, გარდა ამისა, ხელს უწყობენ ცოცხალი პროტოპლაზმის კოლოიდური მდგომარეობის შენარჩუნებას. ორგანიზმში წყლის რაოდენობის შეცვლა და ძვრები სხეულის სითხეებისა და ქსოვილთა სტრუქტურების მარილოვან შედგენილობაში, კოლოიდების მტკიცე მდგომარეობის დარღვევას იწვევენ, რასაც შედეგად შეიძლება მოყვეს შეუქცევადი დარღვევები და ცალკეული უჯრედებისა ან მთლიანი ორგანიზმის დაღუპვა.

ორგანიზმში წყლისა და მინერალური მარილების მიუწოდებლობა მძიმე დარღვევებსა და სიკვდილს იწვევს. ადამიანისთვის წყლის მიუწოდებლობა უკვე რამდენიმე დღის შემდეგ სიკვდილს იწვევს. ეს ფაქტი საჭიროა დაუპირისპირდეს იმ ფაქტს, რომ სრული შიმშილობისას, მაგრამ წყლის საჭირო რაოდენ-

ნობით მიწოდების დროს, ადამიანის სიცოცხლის შენარჩუნება შეიძლება 40—45 დღის განმავლობაში. სრული შიმშილობისას სხეულის წონის დაკარგვამ შეიძლება 40% მიაღწიოს, უწყლობის დროს კი სხეულის წონის 10%-ის დაკარგვასაც კი თან სდევს მძიმე დარღვევები, სხეულის წონის 20—22% დაკარგვა კი იწვევს სიკვდილს.

მინერალური მარილების დიდი მნიშვნელობა დადგენილია პირდაპირი ცდებით. ასე, მაგალითად, ცხოველები, რომელთაც სრულებით არ ეძლეოდათ მარილები, ე. ი. იმყოფებოდნენ მინერალური შიმშილის პირობებში, მიუხედავად დანარჩენი საკვები ნივთიერებებისა და წყლის მიღებისას ისინი კარგავდნენ მადას, სწრაფად უვითარდებოდნენ სიგამხდრე და იღუპებოდნენ.

მინერალური მარილებისა და წყლის მუდმივად მიწოდების საჭიროება აიხსნება იმით, რომ ორგანიზმი შარდთან, განავალთან და ოფლთან ერთად მუდამ კარგავს მათ განსაზღვრულ რაოდენობას.

სხვადასხვა ელექტროლიტების ფიზიოლოგიური როლი სხვადასხვაა და ნაირგვარი. ასე, მაგალითად, კალციუმისა და ფოსფორის იონები აუცილებელია ძვლოვანი ქსოვილის ასაგებად. კალციუმის იონებს მნიშვნელობა აქვთ აგზნების კუნთის შეკუმშვასთან კავშირის განხორციელებაში; ნატრიუმისა და კალიუმის იონები აუცილებელია ბიოელექტრული პოტენციალის აღმოცენებისათვის. ფოსფორის იონები, ფოსფორის მჟავას ნარჩენის სახით შედის ენერგიით მდიდარი ნაერთების (ადენოზინტრიფოსფორის, კრეატინფოსფორის მჟავების და სხვა) შედგენილობაში, აგრეთვე ფოსფატიდებისა და ფოსფოპროტეინების შედგენილობაში, რომელთაც დიდი მნიშვნელობა აქვთ ნერვული ქსოვილის ფუნქციასა და ნივთიერებათა ცვლაში.

ზოგიერთი ქიმიური ნივთიერებები, რომლებიც ორგანიზმში მოიპოვებიან უმნიშვნელო რაოდენობით (რის გამოც მათ მიკროელემენტებს უწოდებენ), როგორც მაგალითად, იოდი, ცინკი, რკინა, კობალტი, მონაწილეობენ რთული ორგანული ნაერთების სინთეზში, რომელთაც დიდი ფუნქციური მნიშვნელობა აქვთ.

იოდი (მისი საერთო რაოდენობა ზრდასრული ადამიანის ორგანიზმში დაახლოებით 0,03 გ შეადგენს) აუცილებელია ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის — თიროქსინის სინთეზისათვის.

მეტად დიდია ორგანიზმში რკინის მნიშვნელობა, რომლის რაოდენობა არ აღემატება 3—5 გ. რკინა მონაწილეობს ჟანგვით პროცესებში და სისხლის მიერ ჟანგბადის გადატანაში. თუთია შედის ფერმენტ კარბოანჰიდრაზის შედგენილობაში და აქვს მნიშვნელობა ჰორმონ ინსულინის წარმოქმნაში.

კობალტი შედის ვიტამინ B₁₂ შედგენილობაში; იგი აუცილებელია სისხლის წარმოქმნისათვის.

მინერალურ მარილთა ცვლა

ორგანიზმის შედგენილობაში შედარებით დიდი რაოდენობით შედიან კალციუმი, ფოსფორი, კალიუმი, გოგირდი, ნატრიუმი, ქლორი. შედარებით მცირე რაოდენობით — მაგნიუმი, რკინა, იოდი და მინიმალური რაოდენობით — სილიციუმი, ფტორი, სპილენძი, კობალტი, მანგანუმი, ბრომი, თუთია, დარიშხანი, ალუმინიუმი.

მინერალური მარილების ჭარბი რაოდენობით მიწოდების შემთხვევაში, შეიძლება მოხდეს მათი მარაგის სახით დალაგება სხვადასხვა ორგანოში. მაგალითად, ნატრიუმის ქლორიდის მიწოდების გადიდებით, მისი შემცველობა კანქვეშა ქსოვილში მკვეთრად მატულობს. ნატრიუმის ქლორიდით ღარიბი საკვების ხმარებისას და შიმშილობის დროს ხდება მარაგის მობილიზაცია და ნატრიუმის ქლორიდის შემცირება კანქვეშა ქსოვილსა და სხვა ორგანოებში. კანქვეშა ქსოვილი წარმოადგენს ნატრიუმისა და ქლორის დეპოსტორგანიზმში. სხვა ელემენტებსაც შეუძლიათ დალაგდნენ აგრეთვე სხვადასხვა ორგანოებში, მაგალითად, რკინა ლაგდება ღვიძლში, კალციუმი და ფოსფორი ძვლებში, კალიუმი კუნთებში. როდესაც ამ მინერალურ ნივთიერებებს ორგანიზმს ვაწვდით არასაკმარისი რაოდენობით, მაშინ გამოიყენება ორგანოებში მოთავსებული მათი მარაგი. ასე მაგალითად, შიმშილის ან კალციუმის არასაკმარისი რაოდენობით შეთვისების დროს, ხდება ძვლების გაღარიბება კალციუმით და ფოსფორით. ამის ანალოგიურად, ორსულობის დროს, იმის გამო, რომ ნაყოფი საჭიროებს კალციუმს, ადგილი აქვს მის მობილიზაციას დედის ორგანიზმის ძვლებიდან.

ჩვეულებრივი შერეული კვების პირობებში ორგანიზმში საკმაო რაოდენობით დებულობს მინერალურ მარილებს, გარდა ქლორიანი ნატრიუმისა, რომელიც აუცილებლად უნდა დაემატოს საჭმელს მისი კულისარული დამუშავების დროს. ამიტომ საკვების მინერალურ შედგენილობაზე ჩვეულებრივ ზრუნვა არც კია საჭირო.

სულ სხვა მდგომარეობაა მოზარდი ორგანიზმის კვების შემთხვევაში, რომელიც საჭიროებს განსაკუთრებით მრავალ მინერალურ ნაერთს. ბავშვის ძვლისა და ნერვული ქსოვილების განვითარებისათვის საჭიროა მან მიიღოს კალციუმი და ფოსფორი საკმარისი რაოდენობით. გარდა ამისა, ბავშვის ორგანიზმში ადგილი აქვს ნატრიუმის, კალიუმის, მაგნიუმის და ქლორის დაკავებას. სხეულის წონის 1 კგ-ით გადიდება დაკავშირებულია ორგანიზმში 1 გ ნატრიუმის დაკავებასთან. მოზარდი ორგანიზმის მინერალური ნივთიერებებით მომარაგების საუკეთესო წყაროებს წარმოადგენენ რძე, კვერცხი, ხორცი, ბოსტნეულობა და ხილი.

მინერალური ცვლის მდგომარეობის შესახებ ზუსტი წარმოდგენა შეიძლება მივიღოთ მინერალური მარილების ბალანსის შესწავლის საფუძველზე. ამისათვის განსაზღვრავენ ხოლმე ამა თუ იმ ელემენტის შემცველობას ორგანიზმისათვის მიწოდებულ საკვებში ერთი მხრით და შარდში, განავალსა და ოფლში მეორე მხრივ. შარდთან უმთავრესად გამოიყოფა ნატრიუმის, ქლორის, კალიუმისა და ფოსფორის იონები; განავალში გამოიყოფა რკინის, კალციუმის, მაგნიუმის იონები (უკანასკნელი ორი ელემენტი შარდშიც გამოიყოფა).

ოფლში მინერალური მარილების აღრიცხვის სიძნელესთან დაკავშირებით, მინერალურ ნაერთთა ბალანსის განსაზღვრა გაძლიერებული ოფლის გამოყოფის პირობებში ხშირად მოკლებულია სიზუსტეს.

ნატრიუმის ცვლა. ნატრიუმს ორგანიზმში დებულობს უმთავრესად ქლორის მარილის სახით. ჩვეულებრივ, დღე-ღამის განმავლობაში იგი დებულობს 4—5 გ-მდე ნატრიუმს, რაც 10—12,5 გ სუფრის მარილს შეესაბამება. მაგრამ ორგანიზმისათვის საჭირო ნატრიუმის რაოდენობა შეიძლება მნიშვნელოვნად შემცირდეს. თუ ორგანიზმს მივაწვდით ნატრიუმის უფრო მცირე რაოდენობას 2—2,5 გ-მდე, მაშინ პირველი ორი დღის განმავლობაში შევნიშნავთ ნატრიუმის უარყოფით ბალანსს, შემდეგ მისი გამოყოფა მცირდება და მყარდება წონასწორობა.

ნატრიუმის მარილების ჰარბი რაოდენობით მიწოდებას თან სდევს ტოქსიკური მოვლენები; ბავშვში ამის გამო სხეულის ტემპერატურამ შეიძლება მოიმატოს, რასაც მარილის ცხელება ეწოდება. სხეულის ტემპერატურის ეს აწევა ნივთიერებათა ცვლის სტიმულაციითაა განპირობებული. ასე, მაგალითად, ზრდასრულ ადამიანში 9 გ ნატრიუმის შეყვანა ნივთიერებათა ცვლის 20% გაძლიერებას იწვევს.

ნატრიუმის გამოყოფა ორგანიზმიდან ხდება უმთავრესად შარდთან ერთად (შეყვანილი ნატრიუმის 45%-მდე). საოფელ ჭირკვლები მას მცირე რაოდენობით გამოყოფენ. გარემოს ტემპერატურის მომატებისას ნატრიუმის გამოყოფა ოფლის საშუალებით შეიძლება მნიშვნელოვან სიდიდეს აღწევდეს. ამასთან დაკავშირებით აღსანიშნავია, რომ NaCl ჰიპერტონული ხსნარის გამოყენება გარემოს მაღალი ტემპერატურის პირობებში მკვეთრად აქვეითებს ოფლის გამოყოფას და ორგანიზმის მიერ წყლის დაკარგვას. არსებობს მითითება, რომ მიზანშეწონილია 10—15 გ NaCl მიღება სიცხეში დიდ მანძილზე ფეხით სიარულისას და ე. წ. ცხელ საამქროებში მუშაობისას.

კალიუმის ცვლა. შერეული კვების პირობებში ადამიანი დღე-ღამეში კალიუმის 2—3 გ მცენარეულით კვებისას, კერძოდ კარტოფილით კვების პირობებში მიღებული კალიუმის რაოდენობა მნიშვნელოვნად მატულობს. სისხლში კალიუმის რაოდენობის შემცირება (ჰიპოკალემია) ზოგჯერ ადგილი აქვს ზოგიერთი სამკურნალწამალი ნივთიერების გავლენით, მისი შარდთან ერთად დაკარგვის გამო. ჰიპოკალემიის შედეგად შეიძლება დიარევეს მიოკარდიუმის შეკუმშვადობა.

კალციუმის ცვლა. კალციუმის იონები გავლენას ახდენენ მრავალ ფერმენტულ პროცესზე. დიდი მნიშვნელობა ენიჭება მათ სისხლის შედგენაში. კალციუმის იონები მნიშვნელოვანია აგრეთვე ნერვული და კუნთოვანი სისტემების მოქმედებაში.

ზრდასრულ ადამიანს დღე-ღამეში ესაჭიროება 0.6—0.8 გ კალციუმი. მაგრამ კალციუმის რაოდენობა საკვებში ბევრად მეტი უნდა იყოს, რადგან კალციუმის ნაწმირმჟავა და ფოსფორმჟავა მარილები ცუდად შეიწოვებიან. ამიტომ დღე-ღამეში კალციუმის 3—4 გ მიწოდების პირობებშიც კი მისი ბალანსი შეიძლება უარყოფითი იყოს, ნაყოფის ემბრიონალური განვითარების პერიოდში მის ორგანიზმში ლაგდება 30 გ კალციუმი. აქედან გასაგებია ორსულობის დროს დედის ორგანიზმის გაზრდილი მოთხოვნილება კალციუმში.

კალციუმი აუცილებელია ძვლის ასაგებად, სადაც იგი ლაგდება ორმაგი მარილის $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2 \cdot \text{CaCO}_3$ სახით. ძვლებში კალციუმის დალაგებისათვის აუცილებელია ორგანიზმში მიიღოს ფოსფორის საკმარისი რაოდენობა. კალციუმისა და ფოსფორის შემცველობის ოპტიმალური შეფარდება რძეშია: 1:1.

კალციუმის შემცველობა ძვლებში 1000-ჯერ აღემატება მის შემცველობას სისხლის პლაზმაში. ძვლები წარმოადგენენ კალციუმის დეპოს, მის მარაგს, იმ თავისებურებით, რომ ეს მარაგი განუწყვეტლივ ახლდება. ეს ხდება ძვლის სტრუქტურის განუწყვეტლივი რეკონსტრუქციისა და მისი ახლად წარმოქმნის გამო. ძვლების ერთი ჯგუფი უჭრედების — ოსტეოკლასტების — მოქმედების გამო ძვლის ნივთიერება იშლება და განთავისუფლებული კალციუმი გადადის სისხლში. მეორე ჯგუფი უჭრედების — ოსტეობლასტების მოქმედების გამო წარმოებს საწინააღმდეგო პროცესი: ახალი ძვლოვანი ქსოვილის წარმოქმნა დაშლილი ძვლის ნაცვლად, სისხლით მოტანილი კალციუმის გამოყენებით. ამრიგად, ორგანიზმში გამუდმებით ადგილი აქვს კალციუმის ცვლას ძვალსა და სისხლს შორის.

ზოგიერთ შემთხვევაში კალციუმისა და ფოსფორის საკმარისი რაოდენობით მიწოდების დროსაც კი შეიძლება ისინი ორგანიზმში არც დალაგდნენ ნორმალური რაოდენობით. ასე, მაგალითად, რაჭივით დაავადების დროს, რომელიც აღმოცენდება D ვიტამინის უქონლობით საკვებში და ტეტანის დროს, რომელიც ვითარდება ორგანიზმში ფარისებრძოლო ჯირკვლის ჰორმონის არასაკმარისი რაოდენობით წარმოქმნისას, ადგილი აქვს კალციუმის ცვლის დარღვევას, როცა კალციუმი ჰარბი რაოდენობით გამოიყოფა ორგანიზმიდან შარდთან და განავალთან ერთად.

რკინის ცვლა. ორგანიზმის თითქმის მთელი რკინა სხვადასხვა ორგანული ნაერთების სახითაა. ისინი ქმნიან კომპლექსურ შენაერთებს ცილებთან; რკინის მხოლოდ მეტად მცირე რაოდენობაა იონიზებული. რკინა შედის ჰემოგლობინისა და მيوგლობინის და ფერმენტების კატალაზას, პეროქსიდაზას და ციტოქრომის შედგენილობაში. ეს ნივთიერებანი მონაწილეობენ ჟანგბადის გადატანასა და ჟანგვით პროცესებში. ცილოვან ნივთიერებებთან ერთად რკინის სხვა ნაერთებიდან აღვნიშნავთ ტრანსფერინს — ცილას, რომელსაც გადააქვს

რკინა სისხლის ნაკადით და ფერიტინს — ცილას, რომელიც შედის ღვიძლსა და ელენთაში. ფერიტინში რკინა სარეზერვოა და გამოიყენება ჰემის სინთეზისათვის.

რკინის შეწოვა უპირატესად თორმეტგოჯა ნაწლავის ზედა ნაწილში ხდება. საკვებში „მონიშნული“, რადიოაქტიური რკინის მიმატებით ჩატარებულმა ცდებმა გვიჩვენა, რომ ნორმალურ ძალებში იგი ცუდად იწოვება. სისხლის დაკარგვის შემდეგ კი რადიოაქტიური რკინა ინტენსიურად იწოვება და რამდენიმე საათის შემდეგ იგი შეიძლება ფერიტინისა და ჰემოგლობინის შედგენილობაში აღმოვაჩინოთ.

ზრდასრული ადამიანის მოთხოვნილება რკინაში დღე-ღამის განმავლობაში შეადგენს 10—30 მგ. განსაკუთრებით ღიძია მოთხოვნილება რკინაში მოზარდი ორგანიზმისა და ორსულობის დროს.

ქლორის ცვლა. ქლორის დაღაგება ორგანიზმში უმთავრესად ხდება ქლორიანი ნატრიუმის სახით. ორგანიზმში ქლორის უხვად მიწოდებისას, კანი შეიძლება შეიცავდეს ორგანიზმში მყოფ ქლორიანი ნატრიუმის მთელი რაოდენობის ერთ მესამედს. ამიტომ კანი შეიძლება ჩაითვალოს ქლორის ძირითად დეპოდ ორგანიზმში.

ქლორის გამოყოფა ორგანიზმიდან ხდება მუდამ შარდთან და განავალთან და მცირე რაოდენობით ოფლთან ერთად. ქლორის გამოყოფა საოფლე ჭირკვლების საშუალებით ჰვეთრად მატულობს გარემოს მაღალი ტემპერატურის პირობებში.

ფოსფორის ცვლა. ფოსფორი მონაწილეობს მრავალ ორგანულ ნივთიერებათა ინტერმედიალურ ცვლაში. განსაკუთრებით ღიძია ფოსფორილირების როლი ნახშირწყლების ცვლის პროცესებსა და კუნთის შეკუმშვის ქიმიზმში. ფოსფორი შედის ენერგიით მდიდარ მაკროერგული ნაერთების შედგენილობაში, რომელთაც უდიდესი მნიშვნელობა აქვთ ორგანიზმის ქიმიურ დინამიკასა და მოქმედებაში.

ფოსფორის შეთვისება ხდება ნატრიუმისა და კალიუმის მარილების სახით და ადვილად შეწოვადი ფოსფორშემცველი ესთერების სახით. ფოსფორი გამოიყოფა თირკმლებისა და ნაწლავების საშუალებით. საკმარისად ღიძი მნიშვნელობა აქვს ფოსფორის დაღაგებას ძვლებში.

დღე-ღამის განმავლობაში ორგანიზმს ესაჭიროება 1—2 გ ფოსფორი. ორგანიზმში შეყვანილი ფოსფორის უდიდესი რაოდენობა ლაგდება ძვლოვან და კუნთოვან ქსოვილებში. ორგანიზმში ფოსფორის რადიოაქტიური იზოტოპის შეყვანის უკვე 4 საათის შემდეგ შეყვანილი რაოდენობის 48% ვპოულობთ ძვლოვან ქსოვილსა და 25% — კუნთებში.

წყლის ცვლა

ქიმიურად სუფთა წყალი ორგანიზმში არ მოიპოვება; მასში გახსნილია კრისტალიდები ან იგი დაკავშირებულია კოლოიდებთან. ორგანიზმში არჩევენ სამი სახის წყალს: 1) უჯრედშიგნითა და უჯრედგარეთა სითხეების თავისუფალი წყალი, რომელიც წარმოადგენს ორგანული და არაორგანული ნაერთების გამხსნელს; 2) შებენი წყალი, რომელიც შედის კოლოიდების შედგენილობაში და მათ გაფუფუნებს იწვევს; 3) კონსტიტუციური ან უშინაო ჰეკულო წყალი, რომელიც შედის ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების მოლეკულების შედგენილობაში და თავისუფლდება მათი დაჟანგვის დროს.

ორგანიზმის თავისუფალი და შებენი წყლის რაოდენობა შეიძლება განისაზღვროს სისხლის ნაკადში „მონიშნული“ წყლის (დეიტერიის ჟანგის D_2O) შეყვანით. ამ მეთოდით გამოირკვა, რომ ზრდასრული მამაკაცის სხეული შეიცავს 61% წყალს, დედაკაცისა კი — 51%. ახალშობილში წყლის რაოდენობა უფრო მეტია — 80%. სხვადასხვა ორგანოსა და ქსოვილებში წყლის შემცველობა წონის ერთეულზე გადათვლით თანაბარი არ არის. იგი ყველაზე ნაკლებია ძვალსა (22%) და ცხიმოვან ქსოვილში (30%). კუნთებში წყალი შედის მათი წონის 70% რაოდენობით, შინაგან ორგანოებში კი — 76—86%. ყველაზე მეტი და მუდმივია წყლის რაოდენობა სისხლში (92%). სისხლში წყლის ღიძი რა-

ოდენობით მოხვედრისას მისი შემცველობა მატულობს არა სისხლში, არამედ ქსოვილებში. ასევე, სხეულში წყლის შემცირებისას, მისი რაოდენობა სისხლში კლებულობს უმნიშვნელოდ, ქსოვილები კი მნიშვნელოვნად ღარიბდებიან წყლით. ქსოვილები, კერძოდ კანქვეშა ქსოვილები წარმოადგენენ ორგანიზმში წყლის დეპოს.

გარემოს ჩვეულებრივი ტემპერატურისა და ტენიანობის პირობებში ზრდა-სრული აღამიანის დღე-ღამის წყლის ბალანსი შეადგენს დაახლოებით 2,2—2,8 ლ. დღე-ღამეში ორგანიზმში კარგავს შარდით საშუალოდ 1,5 მლ წყალს, ოფლით: 400—600 მლ, ამოსუნთქული ჰაერით 350—400 მლ და განავალით 100—150 მლ. წყლის დანაკარგი იფარება დაღეული წყლის (საშუალოდ 1,5 ლ), საკვებ ნივთიერებებში შემავალი წყლის (საშუალოდ 600—900 მლ) და ჟანგვითი პროცესების შედეგად (საშუალოდ 300—400 მლ) წარმოშობილი წყლის ხარჯზე.

დღე-ღამის წყლის ბალანსი დიდ მერყეობას განიცდის. მაღალი ტემპერატურისა და წყლის ცვლის რეგულაციის დარღვევისას წყლის დიდი რაოდენობით დაკარგვის გამო მატულობს მისი დღე-ღამის მოთხოვნილება. წყლის მოთხოვნილებაზე მკვეთრ გავლენას ახდენს კვების ხასიათი. საყოველთაოდ ცნობილია, რომ მარილიანი საკვების შემდეგ მოთხოვნილება წყალზე იზრდება და ჩნდება წყურვილის შეგრძნება.

წყლისა და მარილების ცვლის რეგულაცია

ორგანიზმის სიცოცხლისათვის ფრიად მნიშვნელოვანი შინაგანი გარემოს ოსმოსური წნევის მუდმივობა, განპირობებული წყლისა და მარილების შემცველობით, შენარჩუნებულია ორგანიზმში მათი შეყვანისა და გამოყოფის რეგულაციის მეშვეობით. წყალზე მოთხოვნილების გამოვლინებას, რომელიც განაპირობებს შესამუღი წყლის რაოდენობას, წარმოადგენს წყურვილი. მარილებზე მოთხოვნილების გამოხატულება ე. წ. მარილის მადა. ცხოველებში იგი იმით გამოიხატება, რომ ისინი სიამოვნებით ღებულობენ მარილების შედარებით დიდ რაოდენობას უმარილო კვების შემდეგ. ან პირიქით, უარს ამბობენ მარილიან საკვებზე ორგანიზმში მარილების სიჭარბის დროს. წყლისა და მარილების გამოყოფის რეგულაცია ხორციელდება თირკმლებზე და საოფლე ჯირკვლებზე ნერვული და ჰუმორალური გავლენებით.

წყლისა და მარილთა ცვლის რეგულაციაში დიდი მნიშვნელობა აქვს ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონს ვ ა ზ ო პ რ ე ს ი ნ ს და თირკმელზედა ჯირკვლების ჰორმონებს — მ ი ნ ე რ ა ლ ო კ ო რ ტ ი კ ო ი დ ე ბ ს. ვ ა ზ ო პ რ ე ს ი ნ ი აქვეითებს თირკმლის მიერ წყლის გამოყოფას, მ ი ნ ე რ ა ლ ო კ ო რ ტ ი კ ო ი დ ე ბ ი კი იწვევენ ორგანიზმში ნატრიუმის შეკავებას, ზრდიან ქსოვილთა უჯრედგარეშე სითხის რაოდენობას (რასაც შეიძლება მოყვეს შ ე შ უ პ ე ბ ა) და აძლიერებენ კალიუმის გამოყოფას ორგანიზმიდან.

წყლისა და მინერალური მარილების მარეგულირებელი ნერვული ცენტრი მოთავსებულია შუამდებარე ტვინში — ჰიპოთალამუსში. აქ არის სპეციალური ოსმორეცეპტორული ნერვული უჯრედები, მგრძნობიარე ელექტროლიტების კონცენტრაციის ცვლილებებისადმი. ამ უჯრედების აგზნება იწვევს რეფლექსურ რეაქციებს, რომელთა შედეგად შეიძლება აღდგეს სისხლის დარღვეული ოსმოსური წნევა.

ვიტამინები ეწოდება სხვადასხვა ქიმიური ბუნების ორგანულ ნივთიერებებს, რომლებიც არ მიეკუთვნებიან ცილებს, ცხიმებს, ნახშირწყლებს ან მათი დაშლის პროდუქტებს და რომლებიც აუცილებელი არიან ადამიანისა და ცხოველთა კვებისათვის. ისინი დიდ და გარკვეულ ფარგლებში სპეციფიკურ გავლენას ახდენენ ზრდაზე, ნივთიერებათა ცვლასა და ორგანიზმის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზე. ორგანიზმში ვიტამინები ასრულებენ სხვადასხვა კატალიზურ ფუნქციას და ამისათვის აუცილებელია მათი უმნიშვნელო რაოდენობა სხვა საკვებ ნივთიერებებთან შედარებით. იმ ცხოველთა ორგანიზმში, რომელსაც აუცილებლად საკვებთან ერთად უნდა მივაწოდოთ გარკვეული ვიტამინი — ვიტამინი ან სრულიად არ წარმოიქმნება, ან წარმოიქმნება იმდენად მცირე რაოდენობით, რომ იგი სრულიად ვერ აკმაყოფილებს ფიზიოლოგიურ მოთხოვნილებებს. ვიტამინების წყაროს ძირითადად წარმოადგენენ მცენარეები, რომლებშიც სინთეზირდება ან თვით ვიტამინები, ან ე. წ. პ რ ო ვ ი ტ ა მ ი ნ ე ბ ი, — ის ნივთიერებანი, რომლებიც ცხოველის ორგანიზმში გარდაიქმნებიან ვიტამინებად. ადამიანი ვიტამინებს იღებს მცენარეულ ან ცხოველურ საკვებთან ერთად. ცხოველურ საკვებში მათი არსებობა იმითაა განპირობებული, რომ მცენარეულ საკვებთან მიღებული ან პროვიტამინებიდან სინთეზირებული ვიტამინები გროვდებიან ცხოველთა ზოგიერთ ორგანოებში.

ადამიანს ესაჭიროება 16—18 ვიტამინი, მათ უდიდეს ნაწილს ორგანიზმი საკვებთან ერთად იღებს. ზოგიერთი ვიტამინი სინთეზირდება ნაწლავის მიერ და შეიწოვება, ამიტომ საკვებში მათი უქონლობისას ორგანიზმი არ განიცდის ამ ვიტამინების ნაკლებობას.

სხვადასხვა ვიტამინს არც თავისი ქიმიური სტრუქტურით და არც ბიოლოგიური მოქმედების თვალსაზრისით ერთმანეთთან არაფერი აქვთ საერთო. ვიტამინების ნაწილი წარმოადგენს ორგანიზმში ფერმენტების აქტიური ე. წ. პ რ ო ს თ ე ტ ი კ უ რ ი ჯ გ უ ფ ე ბ ის წარმოქმნის წყაროს. ზოგიერთ შემთხვევაში ამ დროს ხდება ვიტამინების ფოსფორილირება. აქტიური ჯგუფი, რომლის შედგენილობაშიც შედის გარკვეული ვიტამინი, შემდეგში უერთდება ცილას, რომელიც იძენს ფერმენტის ფუნქციებს. ასეთი ფაქტორების აღმოჩენამ ახსნა ჯერ ერთი, ნივთიერებათა ცვლაზე ვიტამინების მოქმედების მექანიზმი და მეორე მხრივ ახსნა, თუ რატომ სჭირდება ორგანიზმს ვიტამინების მეტად მცირე რაოდენობა — მგ-ის ნაწილები.

საკვებში ვიტამინთა უმრავლესობის უქონლობა გარკვეული ხნის შემდეგ სიკვდილს იწვევს, ხოლო მათი ნაკლებობა იწვევს სხვადასხვა დაავადებას.

ვიტამინები ნ. ი. ლუნიმა აღმოაჩინა; მან 1880 წ. დაამტკიცა, რომ ორგანიზმის ნორმალური ფიზიოლოგიური მდგომარეობის შენარჩუნებისათვის ცხოველთა საკვებში უნდა შედიოდეს ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების, მინერალური მარილებისა და წყლის გარდა. აგრეთვე ზოგიერთი სხვა, იმ დროს უცნობი საკვები ნივთიერებები. ეს დასკვნა ჯეჟარბოდა ცდებს; ამ ცდების მიხედვით თავების ერთ ჯგუფს კვებავდნენ რძით, ხოლო მეორეს რძეში შემავალი წყლის, შაქრის, ცხიმის, რძის ცილის (კაზეინის) და მარილების ხელოვნური ნარკვით. ცხოველების პირველი ჯგუფი ვითარდებოდა ნორმალურად, მეორე კი დაიღუპა.

ლუნიანის შრომის გამოქვეყნებიდან 16 წლის შემდეგ ორგანიზმისათვის კვების ზოგიერ-

თი დამატებითი ფაქტორის აუცილებლობა დაამტკიცა ექიმმა ეიკმანმა, რომელიც ინდონეზიაში მუშაობდა. მან შეამჩნია, რომ ქათმები, რომლებიც დიდი ხნის განმავლობაში გაკრიალებული (ე. ი. ჩენოსისგან გასუფთავებული) ბრინჯით იკვებებოდნენ, ავადდებოდნენ და კვდებოდნენ. ქათმების ავადმყოფობა გავდა იმ დროს იაპონიაში. ჩინეთსა და ზოგიერთ სხვა ქვეყანაში ფართოდ გავრცელებულ დაავადებას, რომელსაც „ბერი-ბერი“ ეწოდებოდა. საკვებში ბრინჯის ქათოს მიმატება იწვევდა ქათმების განკურნებას.

ვიტამინების ფართო შესწავლა დაიწყო 1910—1912 წლებიდან. ტერმინი „ვიტამინი“ 1912 წ. შემოიღო კ. ფუნკმა. იგი მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ეს ნივთიერებანი სიცოცხლისათვის აუცილებელი არიან (vita — სიცოცხლე; ვიტამინები — სიცოცხლის ამინები). უფრო მოგვიანებით გამოირკვა, რომ ამინის ჭკუფი სრულიად არ არის დამახასიათებელი ამ ნივთიერებათათვის, რადგანაც მრავალი მათგანი სრულიად არ შეიცავს აზოტს, მაგრამ ტერმინი „ვიტამინები“ დამკვიდრდა მეცნიერებაში.

თუ საკვები სრულიად არ შეიცავს ამა თუ იმ ვიტამინს, ვითარდება პათოლოგიური მდგომარეობა — ა ვ ი ტ ა მ ი ნ ო ზ ი, ან თუ შეიცავს, მაგრამ არა საკმარისი რაოდენობით. მაშინ წარმოქმნილ პათოლოგიურ მდგომარეობას პ ი პ ო ვ ი ტ ა მ ი ნ ო ზ ი ეწოდება. სხვადასხვა ავიტამინოზი და ჰიპოვიტამინოზი (მაგალითად, სკორბუტი, რაქიტი, პელაგრა, პოლინერვიტი და სხვ.) კლინიკური 'სურათით მკვეთრად განსხვავდება ერთმანეთისაგან და სრულიად სხვადასხვა დავადებაა. ყველა ავიტამინოზი და ჰიპოვიტამინოზი შეიძლება თავიდან აცილებული ან განკურნებული იქნეს მხოლოდ ორგანიზმში შესაბამისი ვიტამინის შეყვანით.

ავიტამინოზების დროს განვითარებული მრავალი მოიღენს ალბათ წარმოადგენს ავიტამინოზის გამო ორგანიზმში ზოგიერთი ფერმენტის წარმოქმნის მოშლის შედეგს, ე. ი. „ა ფ ე რ მ ე ნ ტ ო ზ ი ს“ შედეგს.

ავიტამინოზთა უმრავლესობა, რომელიც ადამიანში გვხვდება, შეიძლება გამოწვეული იყოს ცხოველში ექსპერიმენტული გზით. მაგრამ ყველა ცხოველი ერთნაირად არ ავადდება ავიტამინოზით. მაგალითად, ფრინველებზე სკორბუტის მიღება შეუძლებელია, ხოლო ზღვის გოჭები კი მით აღვილად ავადდებიან. ამიტომ ამა თუ იმ ავიტამინოზის შესწავლისას შეარჩევენ ცხოველს, რომელიც ადვილად ავადდება მოცემული ვიტამინის საკვებში უქონლობისას.

ექსპერიმენტში ავიტამინოზის ან ჰიპოვიტამინოზის გამოსაწვევად ცხოველებს კვებავენ ხელოვნური საკვები ნარევებით, ან საკვებით, რომელიც არ შეიცავს გარკვეულ ვიტამინებს, მაგრამ საკმაო რაოდენობით შეიცავს ცილებს, ცხიმებს, ნახშირწყლებს, მინერალურ მარილებსა და წყალს.

ავიტამინოზებისა და ჰიპოვიტამინოზების განვითარება შეიძლება მაშინაც, როდესაც საკვები შეიცავს ვიტამინებს, მაგრამ დარღვეულია მათი შეწოვა (საჭმლის მომნელებელი მილის დაავადების შემთხვევაში) ან მათი გამოყენება ორგანიზმის მიერ. ასეთ ავიტამინოზებს და ჰიპოვიტამინოზებს უწოდებენ მეორადს.

ჰიპოვიტამინოზების განვითარება შეიძლება ნორმალური კვების პირობებში, თუ ვიტამინების მოთხოვნილება გაზრდილია, მაგალითად, ორსულობის, ზრდის, ინფექციების, ანტიბიოტიკების მიღების დროს.

ვიტამინებს აღნიშნავენ ლათინური ანბანის ასოებით და ქიმიური ჯა ფიზიოლოგიური სახელწოდებებით (ფიზიოლოგიურ სახელწოდებას აქლევენ ამა თუ იმ ვიტამინის მოქმედების ხასიათის მიხედვით). ვიტამინების ასოებით აღნიშვნა შემოიღეს მაშინ, როცა აღმოაჩინეს ვიტამინების ჭკუფის პირველი ნივთიერებები და უცნობი იყო მათი ქიმიური ბუნება.

ყველა ვიტამინი ორ დიდ ჭკუფად იყოფა: 1) წყალში ხსნადი და 2) ცხიმში ხსნადი. წყალში ხსნად ვიტამინებს ეკუთვნიან: B ვიტამინების დიდი ჭკუფი, ვი-

ტამინი C (ასკორბინის მჟავა) და ვიტამინი P. B ჯგუფის ვიტამინებს ეკუთვნიან: ვიტამინ B₁ (თიამინი), ვიტამინი B₂ (რიბოფლავინი), ვიტამინი B₆ (პირიდოქსინი), ვიტამინი B₁₂ (ციანკობალამინი), ვიტამინი PP (ნიკოტინამიდი), პანტოთენის მჟავა, ბიოტინი, ფოლიუმის მჟავა, ქოლინი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება.

ცხიმში ხსნად ვიტამინებს ეკუთვნიან: ვიტამინები A₁ და A₂ (რეტინოლი და დეჰიდრორეტინოლი), ვიტამინი D (ერგოკალციფეროლი), ვიტამინი E (ტოკოფეროლი), ვიტამინი K (ფილოკინონი).

მრავალი ვიტამინი სწრაფად იშლება ადამიანის ორგანიზმში და არ ვრთვება დიდი რაოდენობით, ამიტომ ადამიანი საჭიროებს მის მუდმივ მიღებას საკვებთან ერთად. ეს განსაკუთრებით შეეხება A, D, B₁, B₂, PP და C ვიტამინებს, რომელთა უქონლობა ან ნაკლებობა იწვევს გარკვეულ პათოლოგიურ დარღვევებს. ამ ვიტამინების დღიური მოთხოვნილება ორგანიზმისათვის მოცემულია ცხრილში. ✓

ვიტამინები	A	B ₁	B ₂	C	PP	D (ინტერნაციონალურ ერთეულებში) ¹
	მილიგრამებით					
ზრდასრული ადამიანი	1	2—3	2	50—75	12—20	100-მღი
ორსული და მეძუძური ქალი	2—2,5	3	2	75—100	18—20	500—1000
ბავშვები 7 წლამდე	1	1	2	35	12	500—1000
ბავშვები 7 წ. ზევით.	1	1,5—2	2	50	12	500—1000

¹ 1 ინტერნაციონალური ერთეული ტოლია სუფთა D ვიტამინის 0.000025 მილიგრამისა.

B₁ ვიტამინი (თიამინი)

საკვებში B₁ ვიტამინის უქონლობის გამო ადამიანებს უვითარდებათ ავიტამინოზი, რომელიც ცნობილია ბერი-ბერის ან პოლინევრიტის სახელწოდებით. ამ ავიტამინოზისათვის დამახასიათებელია ნერვული სისტემის დაზიანება, რის შედეგადაც ვითარდება მოძრაობათა მოშლა და კერძოდ სიარულის მოშლა და დამბლები.

სიარული ბერი-ბერით დაავადებული ადამიანისა, რომელიც ძლივს მიათრევს ფეხებს, გვაგონებს ბოჩილებით შებოქილი ადამიანის სიარულს. ავადმყოფობა იწყება მსუბუქი დაღლადობის სიმპტომებით, მადის დაკარგვით, გულის ფრიალით და ფეხების ტკივილებით. თანდათანობით, ხან კი ძლიერ სწრაფად, იწყება მგრძნობელობის და სიარულის მძიმე მოშლა და ვითარდება ხელებისა და ფეხების დამბლა, მკვეთრი სივამზდრე და სიკვდილი. სასუნთქი მუსკულატურის დადამბლავების გამო. სხვა შემთხვევებში დაავადების განვითარებას თან სდევს მკვეთრად გამოხატული სისხლის მიმოქცევის მოშლა, შეშუპება, კუნთების ატროფია. ადამიანებზე ჩატარებული დაკვირვება გვიჩვენებს, რომ დაავადება ვითარდება B₁ ვიტამინის მოკლებული საკვებით კვების 30—90 დღის შემდეგ.

B₁ ავიტამინოზი შეიძლება გამოწვეული იყოს ფრინველებში, თეთრ თავებში, ძაღლებში გაპრილებული ბრინჯით კვების გზით და აგრეთვე გაუწმენდელი ბრინჯით, იმ შემთხვევაში, თუ საკვები წინასწარ იყო დამუშავებული ავტოკლავეში 2—3 საათის განმავლობაში 120° ტემპერატურის დროს. ავიტამინოზის მოვლენები როგორც ცხოველებში, ისე ადამიანებში გამოიხატება მოძრაობის მოშლით, დამბლებით და კრუნჩხვებით.

ნივთიერებათა ცვლის მოშლა B₁ ავიტამინოზის დროს დაკავშირებულია B₁ ვიტამინიდან (თიამინიდან) ორგანიზმში ფერმენტების კარბოქსილაზისა და

დეჰიდრაზის აქტიური ჯგუფის წარმოქმნასთან. კარბოქსილაზა იწვევს პირო-
ყურძნის მეყვას დაშლის რეაქციის კატალიზირებას, რომლის დროსაც წარ-
მოიქმნება ძმარმეჟვა აღდეჰიდი. დეჰიდრაზა მონაწილეობს პიროყურძნის
მეყვას დაშლაში ძმრის მეყვამდე. თიამინის ნაკლებობა ან უქონლობა ხელს
უშლის ფერმენტის წარმოქმნას, რაც სხვადასხვა ორგანოში, მათ შორის
ნერვულ სისტემაშიც, ნივთიერებათა ცვლის მოშლას იწვევს. B₁ ავიტამინოზის
დროს ირღვევა ამინომჟავების ცვლა, ნახშირწყლების რეგისტრირება, აცეტილ-
ქოლინის წარმოქმნა ნერვულ სისტემაში.

B₁ ვიტამინით განსაკუთრებით მდიდარია ლუდის საფუარი, ბრინჯის ქატო,
ხორბალი (გალიებული), ჭვავის ფქვილი, თხილი, საქონლის ღვიძლი, კვერცხის
გული, ცერცვი.

თიამინი იშლება, თუ მის შემცველ პროდუქტებს გავაცხელებთ 120 გრა-
დუსამდე.

B₁ ვიტამინი ანუ თიამინი მიღებულია სინთეზური გზით და მზადდება
წარმოებაში. B₁ ვიტამინის სინთეზური პრეპარატის წარმოებამ საშუალება
მოგვცა შემოგველო საკვები პროდუქტების ხელოვნური ვიტამინიზაცია, ე. ი.
საკვებ პროდუქტებში, მაგალითად, პურში ამ ვიტამინის პრეპარატების დამა-
ტება.

იმის გამო, რომ B₁ ვიტამინი არ ლაგდება ორგანიზმში რაიმე შესამჩნევ
რაოდენობით, მისი მიწოდება საკვებთან ერთად უნდა წარმოებდეს შეძლე-
ბისდაგვარად თანაზომიერად. თუ ზრდასრული ადამიანი 5 — 6 ღლის განმავლო-
ბაში იღებს ამ ვიტამინის დღიური მოთხოვნილების ნახევარს, ვითარდება ჰი-
პოვიტამინოზის ნიშნები: მოდუნება, დაღლილობა, გულის ცეპის გაჩეჩება,
ტკივილები გულის მიდამოში, მძიმეკილება ფეხების კრუნჩხვისადმი, კანის
ტკივილი შეხებისას. ყველა ეს მოვლენა ქრება რამდენიმე მილიგრამ B₁ ვიტა-
მინის მიღებიდან რამდენიმე საათის შემდეგ.

B₂ ვიტამინი (რიბოფლავინი)

საკვებში B₂ ვიტამინის უქონლობის დროს წარმოებს ახალგაზრდა ცხო-
ველების ზრდის შეჩერება, კანის საფარისა და თვალის დაზიანება. ეს ვიტამი-
ნი წარმოადგენს ფლავინის ნაერთს ხუთატომიან სპირტ-რიბოტოლთან და ეწო-
დება რ ი ბ ო ფ ლ ა ვ ი ნ ი. იგი საკვები პროდუქტებიდან გამოიყო ქიმიურად
სუფთა სახით და სინთეზირებული იქნა. რიბოფლავინის სუფთა პრეპარატები
აქტიურებენ იმ ცხოველთა ზრდას, რომლებიც იღებენ ვიტამინ B₂ მოკლებულ
საკვებს.

რიბოფლავინი ადვილად იყენება და აღდგება, ამასთან ეს ქანგვა-აღდგე-
ნითი თვისებები ადვილად შექცევადია. თავისი ფოსფოროვანი ეთერის სახით
რიბოფლავინი შედის რამდენიმე ფერმენტის კოფერმენტის შედგენილობაში,
რომლებიც მონაწილეობენ ქანგვა-აღდგენით პროცესებში. ასეთ ფლავინურ
ფერმენტთა რიცხვს ეკუთვნიან ს უ ნ თ ქ ვ ი ს ყ ვ ი თ ე ლ ი ფ ე რ მ ე ნ ტ ი,
აღმოჩენილი ვარბურგის მაერ საფუარში; ა მ ი ნ ო მ ქ ა ვ ა თ ა ო ქ ს ი დ ა ზ ა,
რომლის მონაწილეობითაც იყენება არა ნაკლებ 13 სხვადასხვა ამინომჟავისა;
დეჰიდრირების მწარმოებელი ფერმენტები — დ ი ა ფ ო რ ა ზ ა და ც ი ტ ო -
ქ რ ო მ რ ე დ უ ქ ტ ა ზ ა; ქ ს ა ნ ტ ი ნ ო ქ ს ი დ ა ზ ა, რომელიც აწარმოებს
პურინების დაჟანგვის კატალიზს; ფერმენტები, რომლებიც ხელს უწყობენ ალ-
დეჰიდების დაჟანგვას, მათ შორის გ ლ უ კ ო ზ ო ქ ს ი დ ა ზ ა.

ცხოველთა ორგანიზმში არ ხდება რიბოფლავინის სინთეზი და ამიტომ აუცილებელია მისი მიღება საკვებთან. ორგანიზმში ამ ვიტამინის მარაგი მცირეა, რადგან მისი დიდი რაოდენობით შეყვანისას მატულობს აგრეთვე მისი გამოყოფაც. მეძუძური ქალებისა და ცხოველების მიერ საკვებით მიღებული რიბოფლავინი გადადის რძეში და უზრუნველყოფს შთამომავლობის ჰოთხოვნილებას ამ ნივთიერებაში. ადამიანისათვის რიბოფლავინის დღე-ღამის აუცილებელი რაოდენობა უდრის 2 მგ.

რიბოფლავინი დიდი რაოდენობით შედის საფუარში, ტომატში, ისპანახში, კომბოსტოში, პუროვან მცენარეთა მარცვლეულში, ცხოველთა ზოგიერთ ორგანოში (თირკმელი, ღვიძლი, ტვინი), კვერცხში.

რამდენადაც რიბოფლავინი ფართოდაა გავრცელებული ცხოველთა და მცენარეთა ქსოვილებში, რიბოფლავინური ავითომინოზი ადამიანში ძალიან იშვიათად გვხვდება. ამ ავითომინოზის დროს ადამიანს უვითარდება ტუჩების ლორწოვანის ანთებადი დაზიანება და ნასკდომები, რომლებიც ქერქითაა დაფარული. აღინიშნება აგრეთვე კანის საფარველისა და თვალის რქოვანას დაზიანება, რაც მძიმე შემთხვევებში მთავრდება მისი შემღვრევით.

ანტიპელაგრული ფაქტორი (ნიკოტინამიდი — პიტამინი PP)

ნიკოტინის მჟავა და მისი ამიდი წარმოადგენენ ვიტამინს, რომლის უქონლობა იწვევს ადამიანის მძიმე დაავადებას — პელაგრას. ამის საფუძველზე ამ ნივთიერებას უწოდებენ ვიტამინ PP (pellagra preventive — პელაგრის თავიდან ამცილებელი). პელაგრიტ დაავადების დროს ადამიანს აღენიშნება სამი „დ“ — სიმპტომთა სამი ჯგუფი, რომელთა სახელწოდება იწყება „დ“ ასოთი: დერმატიტი — კანის საფარის დაზიანება, დიარეა — ფაღარათი, დემენცია — ფსიქიკის დარღვევა.

პელაგრა შეიძლება განიკურნოს ნიკოტინის მჟავას და მისი ნაწარმოების მცირე დოზებით, რომელთაგან ყველაზე აქტიურია ნიკოტინამიდი.

ნიკოტინამიდი მონაწილეობს ნივთიერებათა ცვლის მრავალ პროცესში, რადგან იგი შედის ორი მნიშვნელოვანი კოენზიმის შედგენილობაში. ისინი იწვევენ 40 სხვადასხვა რეაქციის კატალიზირებას. რომელთაც ადგილი აქვთ ნახშირწყლების დაშლისა და ქანგვა-აღდგენითი პროცესების დროს.

მრავალ ძუძუმწოვართა ორგანიზმში ნიკოტინის მჟავა და ნიკოტინამიდი შეიძლება სინთეზირდეს ტრიპტოფანიდან. ამიტომ PP-ს მოკლებულ და ტრიპტოფანით მდიდარი ცილის შემცველი საკვების მიღებისას პელაგრის მოვლენები არ ვითარდება.

B₆ ვიტამინი (პირიდოქსინი)

B₆ ვიტამინი წარმოადგენს მონათესავე ნაერთების ჯგუფს. მათ შორის ორგანიზმისათვის ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს პირიდოქსინს, რომელიც ორგანიზმში გარდაიქმნება პირიდოქსალფოსფატად და წარმოადგენს მთელი რიგი ფერმენტების აქტიურ ჯგუფს.

როგორც ა. ე. ბრაუნშტეინის და სხვათა მიერ იყო ნაჩვენები, პირიდოქსინის ნაწარმოებები მონაწილეობენ ამინომჟავათა ცვლაში: ამინის ჯგუფის გადატანაში ერთი ამინომჟავიდან

მეორეში (გადამინირების რეაქცია) და ამინომჟავათა დეკარბოქსილირებაში. გარდა ამისა პირიდოქსინის მნიშვნელობა აქვს სულფჰიდრილური ჯგუფების გადატანასა და ცხიმების ცვლაში (კერძოდ არანაჯერ მჟავათა ცვლაში).

ცხოველთა საკვებში პირიდოქსინის უქონლობის შემთხვევაში აღნიშნავენ კანის დაზიანებას (დერმატიტს), სისხლის შედგენილობის ცვლილებებს (ანემიას და ლიმფოციტების დაკლებას) და კრუნჩხვებს. აღწერილია ადამიანის პირიდოქსინული ავიტამინოზის ცალკეული შემთხვევები; ამასთან აღნიშნულია ანემია და კრუნჩხვები.

პირიდოქსინს ასინთეზირებენ ნაწლავის ბაქტერიები. ამიტომ საკვებში პირიდოქსინის უქონლობის შემთხვევაში, ადამიანი ამ ვიტამინის ნაკლებობას არ განიცდის. მაგრამ თუ ბაქტერიების გამრავლება შეზღუდულია თანამედროვე მძლავრი ანტიბიოტიკებით, შეიძლება განვითარდეს პირიდოქსინული ავიტამინოზის მოვლენები.

ადამიანის დღიური მოთხოვნილება პირიდოქსინზე შეადგენს 2—4 მგ. ამ ვიტამინით მდიდარია საფუარი, ღვიძლი, თირკმელი, კუნთები.

პანტოთენის მჟავა

პანტოთენის მჟავას მნიშვნელობა აქვს ყველა უჯრედის ზრდისათვის და იგი მეტად ფართოდ არის გავრცელებული (აქედან მისი სახელწოდება „პანტოთენი“, რაც ბერძნულად ნიშნავს ყველგან არსებულს).

პანტოთენის მჟავას ნაკლებობა ექსპერიმენტულ ცხოველებში იწვევს ზრდის შეზღუდვას, სხეულის წონის დაკლებას, კანის საფარის პათოლოგიურ ცვლილებებს, თმის გაჭაღარავებას, ანემიას, თირკმელზედა ჯირკვლების დაზიანებას; ძაღლებს უვითარდებათ კრუნჩხვები, რაც სიკვდილთა მთავარდება.

პანტოთენის მჟავა შედის A აცეტილკოენზიმის შედგენილობაში, რომელიც ორგანიზმში მიმდინარე რიგ ქიმიურ გარდაქმნებში მონაწილეობს.

ადამიანის დღე-ღამის მოთხოვნილება პანტოთენის მჟავაზე შეადგენს 5—10 მგ; ნორმალური შერეული კვების პირობებში ადამიანის ორგანიზმი ღებულობს მას სრულიად საკმარისი რაოდენობით.

ბიოტინი (ვიტამინი H)

ბიოტინის ნაკლებობის შემთხვევაში ადამიანს უვითარდება კანის დაზიანება, მადის მოშლა, სისუსტე და ძილიანობა.

ბიოტინი შედის ფერმენტების აქტიური ჯგუფის შედგენილობაში, რომლებიც მონაწილეობენ დიდა ტრიკარბონული მჟავების კარბოქსილირებას პროცესში (ნახშირორჟანგის მიერთება). ბიოტინური ავიტამინოზის გამოწვევა, ძუძუმწოვართა საკვებიდან მისი გამორიცხვით, არ ხერხდება, რადგან იგი სინთეზირდება ნაწლავებში ბაქტერიების მიერ. დადგენილია, რომ ადამიანმა ნაწლავში წარმოშობილი ბიოტინის შეწოვის ხარჯზე, შეიძლება წარდთან ერთად გამოყოს ბიოტინის ისეთი რაოდენობა, რომელიც აღემატება საკვებით მიღებული ბიოტინის რაოდენობას. მაგრამ ბიოტინური ავიტამინოზი შეიძლება განვითარდეს, თუ საჭმლის მომნელებელ მილში საკვებთან ერთად

შეყვანილი იქნება უმი კვერცხის ცილა. ეს იმით აიხსნება, რომ ქათმის ცილაში შედის ცილოვანი სხეული — ავიდინი, რომელიც უერთდება რაბოტინს, ქმნის უხსნად კომპლექსს; იგი საჭმლის მომნელებელი ფერმენტებით ვერ იშლება. ამის გამო ირღვევა ბიოტინის შეწოვა, რასაც შედეგად მოჰყვება ავიტამინოზის განვითარება.

ბიოტინის ნაკლებობა შეიძლება განუვითარდეს ადამიანს სულფანილამიდების დიდი დოზების მიღებისას, რომლებიც თრგუნავენ ნაწლავის მიკრობული ფლორის მიერ ბიოტინის სინთეზს.

ფოლიუმის მჟავა

ორგანიზმში ფოლიუმის მჟავას ნაკლებობა იწვევს სისხლწარმოქმნის მოშლას, ძვლის ტვინში სისხლის უჯრედების მომწიფებისა და მათი სისხლში გადასვლის შეკავებას. ამის შედეგად ვითარდება ანემია და ლეიკოპენია (სისხლში ლეიკოციტების რაოდენობის დაკლება). ასეთი ავიტამინოზი ექსპერიმენტულად მიღებულ იქნა ზღვის გოჭებში, ძაღლებში, მაიმუნებში. ადამიანის ორგანიზმში ფოლიუმის მჟავას ღებულობს როგორც საკვებ პროდუქტებში შემავალს, ისე ნაწლავის მიკროფლორის მიერ სინთეზირებულს. ამიტომ ფოლიუმის მჟავას ნაკლებობა იშვიათი შემთხვევაა. მაგრამ ნაწლავებში მიკრობთა ზრდის დათრგუნვისას სხვადასხვა მედიკამენტების დიდი დოზით და საკვებში ფოლიუმის მჟავას ნაკლებობისას შეიძლება განვითარდეს შესაბამისი ჰიპოვიტამინოზის მოვლენები.

ვიტამინი B₁₂ (ციანკობალამინი)

ვიტამინი B₁₂ — კობალტის შემცველი პორფირინის რიგის რთული კომპლექსური ნაერთია. იგი მონაწილეობს რიგ ნივთიერებათა ცვლაში, კერძოდ ნუკლეინის მჟავების ცვლაში, და დიდი მნიშვნელობა აქვს სისხლის ნორმალურ წარმოქმნაში. B₁₂ ავიტამინოზი ვლინდება ავთვისებიან სისხლნაკლებობაში, რომლის დროს დარღვეულია ერითროპოეზი, ე. ი. ერითროციტების წარმოქმნა, და ვითარდება ნერვული სისტემის ფუნქციის მოშლა. ვიტამინი B₁₂ შეყვანა ახდენს მძლავრ სამკურნალო მოქმედებას და აღადგენს ძვლის ტვინის სისხლის წარმოშობ ფუნქციას. ასეთი ეფექტის მისაღწევად საკმარისია B₁₂ ვიტამინის მილიგრამის მეთასედები. B₁₂ ვიტამინის სუფთა პრეპარატის შეყვანა ანემიურ ავადმყოფებში მხოლოდ მაშინ ახდენს სამკურნალო ეფექტს, თუ მისი შეყვანა წარმოებს კანქვეშ ან ვენაში, რადგან ამ ავადმყოფებს დარღვეული აქვთ მისი შეწოვა ნაწლავებიდან. ორგანიზმის მიერ B₁₂ ვიტამინის შეთვისებისათვის საჭიროა კუჭის ჯირკვლების მიერ მუკოპროტეიდის გამოყოფა, რომლის არსებობა დადასტურებული იყო მრავალი ათეული წლის წინ და ეწოდა კესტლის „შინაგანი“ ფაქტორი. ავთვისებიანი სისხლნაკლებობის დროს კუჭში დარღვეულია ამ ფაქტორის გამოყოფა და საჭმლით მიღებული B₁₂ ვიტამინს არ ითვისებს ორგანიზმი.

ამრიგად, B₁₂ ავიტამინოზი, რომელიც ვლინდება ავთვისებიანი სისხლნაკლებობის სახით, მეორადი წარმოშობისაა და განპირობებულია არა მისი ნაკლებობით, არამედ მისი ორგანიზმში გადასვლის დარღვევით საჭმლის მომნელებელი მილიდან. განსაკუთრებით მდიდარია B₁₂ ვიტამინით ღვიძლი და თირკმლები.

პანგამის მჟავა წარმოადგენს ძმრის მჟავასა და გლუკონის მჟავას რთული ეთერის აზოტოვან ნაწარმოებს, რომელიც შეიცავს 4 მეთილის ჯგუფს. ეს ნივთიერება აღმოჩენილია მრავალ მცენარეთა თესლში, რის გამოც მან მიიღო ასეთი სახელწოდება (პან—ყველგან, გამი—თესლი); იგი გამოყოფილია აგრეთვე ცხენის სისხლიდან და ღვიძლიდან. პანგამის მჟავა ზრდის უჯრედების მიერ ჟანგბადის გამოყენებას და ხელს უწყობს ორგანიზმში ალკოჰოლის დაჟენგვას. ამ ნაერთს იყენებენ გულისა და სისხლის ძარღვების ზოგიერთ დაავადებათა სამკურნალოდ.

ქოლინი

ორგანიზმში ქოლინის წარმოქმნა ან მისი მიღება მზა სახით საკვებთან ერთად აუცილებელია ცხიმების ნორმალური ცვლისა და ფოსფო-ლიპიდების სინთეზისათვის.

ქოლინის ან მისი შემცველი ფოსფოლიპიდების (მაგალითად ლეციტინის) უქონლობა საკვებში იწვევს ცხოველების ღვიძლში ცხიმის დალგებას. მისი განკურნება სწრაფად შეიძლება, თუ საკვებს მივუმატებთ ქოლინს. ამასთანავე ღვიძლში ცხიმოვანი მჟავების შემცველობა მცირდება. ეს იმით აიხსნება, რომ ქოლინის არსებობისას ღვიძლში წარმოებს ფოსფოლიპიდების სინთეზი; ეს უკანასკნელი კი ღვიძლიდან სწრაფად გადაიტანებიან სხვა ორგანოებში. ქოლინი შეიძლება სინთეზირებულ იქნეს ორგანიზმში ამინომჟავა მეთიონინიდან. მეთიონინის დიდი დოზებით შეყვანისას ღვიძლის ცხიმოვანი დისტროფია აღარ ვითარდება საკვებში ქოლინის უქონლობის შემთხვევაშიც. ქოლინიდან წარმოიქმნება აგრეთვე აცეტილქოლინი.

პიტაზინი C (ასკორბინის მჟავა)

საკვებში C ვიტამინის ნაკლებობა ან სრული უარსებობა იწვევს ადამიანის სურავანდით (სკორბუტით) დაავადებას.

ავიტამინოზი C — სურავანდი — ვლინდება სისხლის ღენის, ღრძილების გაფაშრების, კბილების მონძრევისა და ჩამოცეგნის სახით. ვითარდება სისხლის ჩაქვევები კუნთებში, კანში და სახსრებში; ძვლის ქსოვილი ხდება უფრო ფოროვანი, მკიდე, რამაც შეიძლება ძვლების მოტეხილობა გამოიწვიოს. პროგრესულად მატულობს საერთო მოღუნება, დაუძლურება და ნერვული სისტემის მოშლილობა. C ვიტამინის ხანგრძლივი მიუწოდებლობა იწვევს სიკვდილს ან დაუძლურებისაგან ან თანდართული ინფექციური დაავადებებისაგან, რაც იმით აიხსნება, რომ C ავიტამინოზისათვის დამახასიათებელია ორგანიზმის წინააღმდეგობის უნარიანობის დაქვეითება ინფექციებისადმი.

სურავანდი ფართოდ ვრცელდება მაშინ, როდესაც გაძნელებულია მოსახლეობის მომარაგება სურსათით, მოუსავლიანობისას, ომების დროს, როდესაც საკვებში არ შედის ახალი ბოსტნეული და ხილი. წარსულში სურავანდი ხშირად აღენიშნებოდათ მეზღვაურებს ზღვით ხანგრძლივი მოგზაურობის დროს, ან პოლუსზე მყოფ პირებს შორეულ ჩრდილოეთში გამოზამთრებისას, როდესაც

საც უთავდებოდათ ახალი ხორცისა და ბოსტნეულის მარაგი. მსგავსი ფაქტების საფუძველზე უკვე დიდი ხანია მიუთითებდნენ ამ დაავადების განვითარებაში საკვების მნიშვნელობაზე (ვ. ვ. პაშუტინი).

C ავიტამინოზთან შედარებით გაცილებით უფრო ხშირად აღინიშნება C ჰიპოვიტამინოზი, ე. ი. ორგანიზმის შედარებით ცუდი მომარაგება C ვიტამინით. მისი გამოვლინება ასეთია: სხეულის მოღუწება, ადვილად დაღლა, კუნთების სისუსტე, თავბრუსხვევა, ღრძილებიდან სისხლის დენა, ინფექციებისადმი დაქვეითებული გამძლეობა.

ვიტამინი C გამოყოფილია ქიმიურად სუფთა სახით, მიღებულია სინთეზურად და ზღვება მისი დამზადება მრეწველობაში. სხვანაირად მას უწოდებენ **ასკორბინის მჟავას**, ე. ი. ნივთიერებას, რომელიც ეწინააღმდეგება სკორბუტის გამოწვევას.

ასკორბინის მჟავა მონაწილეობს უჯრედების ჟანგვა-აღდგენით პროცესებში და ააქტივებს ცილების დამშლელ ფერმენტებს.

ზრდასრული ადამიანის დღიური მოთხოვნილება შეადგენს ასკორბინის მჟავას 50—75 მგ. მძიმე ფიზიკური მუშაობის დროს, განსაკუთრებით ცხელ საამქროებში, მრავალი მძიმე დაავადების და ორსულობის დროს დღიური მოთხოვნილება C ვიტამინში მატულობს.

C ვიტამინი სინთეზირდება მრავალი ცხოველის ორგანიზმში. ადამიანის, მაიუნისა და ზღვის გოჭის ორგანიზმში ასკორბინის მჟავა არ სინთეზირდება. ამიტომ აუცილებელია მისი მიღება საკვებთან ერთად.

ასკორბინის მჟავა მოიპოვება მრავალ პროდუქტში. განსაკუთრებით მდიდარია კომბოსტო, ტომატი, ლიმონი, ფორთოხალი, შავი მოცხარი, წიწაკა, კამა. მარცვლეულის გაღივებული თესლი, სტაფილო, ჭარხალი, ლობიო, კარტოფილი. ასკორბინის მჟავათი მეტად მდიდარია ასკილის ნაყოფი და ნელი თხილი.

ვიტამინი P (განვლადობის ვიტამინი)

ტერმინით „ვიტამინი P“-თი აღნიშნავენ მცენარეული პიგმენტების — ფლავონოიდების ჯგუფს, რომელთა უქონლობა ორგანიზმში იწვევს კაპილარების განვლადობის გაზრდას ან მათი კედლის მსხვრევადობას. ამის გამო ვითარდება სისხლის ჩაქცევები კანში და სხვა ორგანოებში. სურავანდის ზოგიერთი სიმპტომი შედეგია P ავიტამინოზისა. სამ სხვადასხვა ნივთიერებას, რომლებიც მიღებულია ლიმონის ქერქიდან (ჰესპერიდინი), წიწბუტრისა (რუტინი) და ჩაის ხის მწვანე ფოთლებიდან, აღმოჩნდა, რომ აქვთ ვიტამინ P-ს მოქმედების უნარი. მათი ორგანიზმში შეყვანა აქვეითებს კაპილარების განვლადობას და აქვს სამკურნალო მოქმედება.

ვიტამინი A (რეტინოლი)

ვიტამინი A — ცხიმში ხსნადი ნივთიერებაა, რომელიც წარმოიქმნება ადამიანისა და ცხოველების ნაწლავებსა და ღვიძლში, მცენარეული წარმოშობის საკვებით კვებისას. მისი წარმოქმნის წყაროა პიგმენტი — **კაროტინი**.

რომელიც მრავალი მცენარის მიერ სინთეზირდება. ამ ვიტამინის წარმოქმნისას კაროტინის მოლეკულა ფერმენტ კაროტინაზის გავლენით იყოფა ორ მოლეკულა A ვიტამინად. დადგენილია მისი ქიმიური სტრუქტურა და მას რეტინოლი უწოდეს. A ვიტამინის თვისებები გააჩნია აგრეთვე დეჰიდრორეტინოლსაც.

ხელოვნური საკვები ნარევეებით კვებისას, რომლებიც არ შეიცავენ A ვიტამინს, ახალგაზრდა ცხოველებში ზრდა ჩერდება და თვალის რქოვანა უზიანდება.

საკვებში A ვიტამინის უქონლობისას, ადამიანს ეწყება ეპითელიური ქსოვილის დაზიანება: ადგილი აქვს თვალის კონიუნქტივის სიმშრალესა და გარქოვანებას, რქოვანა გარსის შემღვრევას და დაშლას. შორს წასულ შემთხვევებში მკურნალობის შემდეგაც კი რჩება ლიბრი. ეპითელიუმის ცვლილება, კერძოდ მისი გარქოვანება ვლინდება სხვა ორგანოებშიც: კანში, სასუნთქ გზებში, შარდის ბუშტში, შარდსაწვეთებსა და ნაწლავებში.

ორგანიზმში ყველაზე ადრეულ სიმპტომს წარმოადგენს შებინდებისას მხედველობის დარღვევა — ქათმის სიბრმავე, ე. ი. მხედველობის დაკარგვა სუსტი განათების პირობებში. ეს განპირობებულია იმით, რომ ბადურას ჩხირებში მხედველობის პურპურის შემცველობა შემცირებულია, რაც წარმოადგენს A ვიტამინის ნაწარმოების ნაერთს ცილა ოპსინთან.

ბადურას ჩხირების ნორმალურ ფუნქციონირებაში A ვიტამინის მნიშვნელობასთან დაკავშირებით ადამიანებს, რომელთა შრომის პირობები მოითხოვენ მხედველობის დაძაბვას ბინდში ან ღამით, A ვიტამინი ესაჭიროებათ მეტი რაოდენობით.

A ვიტამინი შედის ცხოველური წარმოშობის ცხიმის შედგენილობაში: თევზის ქონში, კარაქში და ერბოში, რძეში. კვირცხის გულში, ღვიძლში, თირკმლებში, თევზის ხიზილალაში. კაროტინის მდიდარ წყაროს წარმოადგენს სტაფილო, ისპანახი, ჭერამი, წითელი წიწკა, ჭინჭარი, იონჯა.

ვიტამინი A ლავდება ღვიძლში, რომელიც ამ ვიტამინის დეპოს წარმოადგენს. ზრდასრული ადამიანის დღიური მოთხოვნილება შეადგენს 1 მგ.

ვიტამინი D

(ერგოკალციფეროლი, ანტირაქტიული ვიტამინი)

საკვებში D ვიტამინის ნაკლებობისას ბავშვებს უვითარდებათ დაავადება. რომელსაც რაქიტი ეწოდება. მისი დამახასიათებელი ნიშნებია ჩონჩხის ცვლილებები: ფეხების, გულმკერდისა და ხერხემლის ძვლების ცვლილებები. ცვლილებები იმაში მდგომარეობს, რომ ხრტილოვანი და ახლად წარმოქმნილი ძვლის ქსოვილი არ განიცდის საკმარის გაკირიანებას. უფრო მკვეთრად გამოხატული ცვლილებები ძვლის ეპიფიზებთან მისი დიაფიზის შეერთების ადგილას. ადგილი აქვს ძვლების არანორმალურ სირბილეს და მათ დეფორმაციას. რაქიტის ყველაზე ტიპური სიმპტომია ფეხების ძვლების გამრუდება, რომელსაც ვხვდებით ავადმყოფ ბავშვებში.

რაქიტის დროს ძვლებში მკვეთრად შემცირებულია (მძიმე შემთხვევებში 3—3^{1/2}-ჯერ) კალციუმის შემცველობა. ძვლის ქსოვილში რამდენადმე შემცირებულია აგრეთვე ფოსფორის შემცველობაც.

ზრდასრულებში D ვიტამინის ნაკლებობის დროს ადგილი აქვს ძვლების გარბილებას (ოსტეომალაციას), ძვლებში კალციუმის შემცველობის შემცირების შედეგად, მისი დალაგების შემცირებისა და გამოყოფის სიჭარბის ხარჯზე.

D ავითამინოზის დროს ადგილი აქვს კალციუმის უარყოფით ბალანსს, ე. ი. მისი გამოყოფა მეტია, ვიდრე მისი მიღება საკვებში.

აღამიანზე ჩატარებული დაკვირვებებისა და ცხოველებზე ჩატარებული ცდების საფუძველზე დადგენილია, რომ D ვიტამინი აუცილებელია კალციუმის ასიმილაციისა და ფოსფორისა და კალციუმის ცვლისთვის.

D ვიტამინის ქიმიური სტრუქტურის შესწავლამ გამოავლინა, რომ არსებობს რამდენიმე ქიმიურად მონათესავე ნაერთი, რომელთაც გააჩნიათ ანტირაქიტული მოქმედება. მათ უწოდებენ D_1 , D_2 , D_3 , D_4 , D_5 ვიტამინებს. ამ ნაერთების მიღება შეიძლება ცხოველური წარმოშობის ცხიმებში შემავალ 7-დეჰიდროქოლესტერინის ან მცენარეულ ცხიმებში არსებულ ერგოსტერინის ულტრაიისფერი სხივებით დასხივებისას. ამ ფოტოქიმიური რეაქციის შედეგად მიღებულ ნაერთებს გააჩნიათ მაღალი ანტირაქიტული აქტივობა. ასე, მაგალითად, ვირთავას რაქიტი არ განუვითარდება, თუ მას ყოველდღიურად მივცემთ ერგოკალციფეროლს — D_2 ვიტამინს — $1/40000$ მკ (0.025 მკგ) რაოდენობით.

ვიტამინი D შეიძლება წარმოიქმნას 7-დეჰიდროქოლესტერინიდან აღამიანის კანში ულტრაიისფერი სხივების გავლენით. ეს გასაგებს სდის ძველ დაკვირვებებს, რომ ბავშვები რაქიტით უფრო ხშირად ავადდებიან ზამთარში, ვიდრე ზაფხულში. მზეზე ყოფნა, ან ხელოვნური ულტრაიისფერი დასხივება რაქიტის თავიდან აცილების ან მკურნალობის მძლავრი ფაქტორია.

D ვიტამინით მდიდარი წყაროა თევზის ქონი და კვერცხის გული.

ძუძუმწოვარი ბავშვისთვის დღიური დოზა D ვიტამინისა შეადგენს კრისტალური პრეპარატის 10—25 მკგ. ეს დოზა ბავშვს იცავს რაქიტით დაავადებისაგან და უზრუნველყოფს კალციუმის ნორმალურ ცვლას. ზრდასრულებიც საჭიროებენ საკვებთან D ვიტამინის მცირე რაოდენობით მიღებას.

ვიტამინი E

(ტოკოფეროლი, გამრავლების ვიტამინი)

ვიტამინი E აუცილებელია გამრავლების პროცესებისათვის. საკვებში მისი უქონლობისას შეუძლებელია სათესლეებში სპერმატოზოიდების ნორმალური განვითარება — სპერმატოგენეზი და ნორმალური ორსულობა, შთამომავლობის გამოკვება და მისი სიცოცხლის უნარიანობა.

E ავითამინოზის დროს მკვების პირველი ნახევარი ცხოველებში ჩვეულებრივ ნორმალურად მიმდინარეობს, მეორე ნახევარში კი ხდება ნაყოფის დაღუპვა და მისი შეწოვა საშვილოსნოში ან აბორტი. ზოგჯერ შთამომავლობის სიკვდილი აღინიშნება დაბადების შემდეგ. ნაყოფი უფრო ნაკლებ გამძლეა ვიტამინის ნაკლებობისადმი, ვიდრე დედის ორგანიზმი. მამალ ცხოველებში აღინიშნება სათესლეების შემცირება, სასქესო უჯრედების წარმოქმნის მოშლა, სპერმატოზოიდები კარგავენ მოძრაობის უნარს და სწრაფად იღუპებიან. ავითამინოზის მძიმე შემთხვევებში ცხოველები კარგავენ სქესობრივ ლტოლვას.

E ვიტამინის პრეპარატების შეყვანისას აღდგება სასქესო სისტემის ნორმალური მდგომარეობა. სქესობრივად მოუქმედი ცხოველებში E ვი-

ტამინის გავლენით ჩქარდება სქესობრივი მომწიფება, ისევე როგორც ეს აღინიშნება ჰიპოფიზის წინაწილის ჰორმონების გავლენით. ცხოველის ორგანიზმში E ვიტამინით ყველაზე მეტად მდიდარია ჰიპოფიზის წინა წილი და პლაცენტა.

ეს ფაქტი მიუთითებს E ვიტამინის კავშირზე ჰიპოფიზსა და პლაცენტაში გონადოტროპული ჰორმონის წარმოქმნასთან.

E ავიტამინოზის დროს სასქესო სისტემის მოშლის გარდა აღინიშნება განივზოლიანი მუსკულატურის დაზიანება — მ ი ო დ ო ს ტ რ ო ფ ი ა. ამ დაავადებისას ადგილი აქვს კუნთების დეგენერაციას მიოფიბრილების დაშლით. ამასთანავე ხშირად აღინიშნება გადაგვარების მოვლენები ზურგის ტვინში.

ადამიანში E ავიტამინოზი მეტად იშვიათად გვხვდება, რაც აიხსნება იმით, რომ მრავალი პროდუქტი შეიცავს E ვიტამინს. მიუხედავად ამისა, სამედიცინო ლიტერატურაში მაინც აღწერილია შემთხვევები, როცა ხერხდებოდა ქალის უნაყოფობის განკურნება — საკვებში E ვიტამინის შემცველობის გაზრდით. შესაძლებელია ადამიანის კუნთოვანი სისტემის ზოგიერთი დაავადება დაკავშირებულია ვიტამინ E ნაკლებობასთან ან მისი ცვლის მოშლასთან.

ვიტამინი E დიდი რაოდენობით შედის სალათაში, ხორბლის და სიმინდის ჩანასახში, მცენარეულ ზეთებში, ცხოველთა ქსოვილებში. იგი ეკუთვნის ლიპოვიტამინების, ე. ი. ცხიმში ხსნადი ვიტამინების ჯგუფს.

გამოყოფილია სტრუქტურულად მსგავსი რამდენიმე ნივთიერება, რომლებიც გვხვდება საკვებ პროდუქტებში და ახასიათებთ ამ ვიტამინის თვისებები. მათ უწოდეს α-, β- და γ- ტ ო კ ო ფ ე რ ო ლ ე ბ ი (სიტყვიდან thocos — მშობიარობა და phero — წარმოება).

ვიტამინი K

(ფილოკინონი, ანტიჰემორაგიული ფაქტორი)

K ვიტამინის ნაკლებობის შემთხვევაში კლებულობს სისხლში პროთრომბინის რაოდენობა, რაც იწვევს სისხლის შედედების უნარის დაქვეითებას. ამის გამო K ავიტამინოზის დროს ადგილი აქვს სისხლდენებს (ჰე მ ო რ ა გ ი ა ს).

K ვიტამინი აუცილებელია ღვიძლის მიერ პროთრომბინის სინთეზისათვის. K ვიტამინის პარენტერალური გზით შეყვანა, ე. ი. შეყვანა საჭმლის მომნელებელი მილის გარეშე, K ავიტამინოზის დროს ზრდის პროთრომბინის სინთეზს, ადადგენს მის ნორმალურ შემცველობას სისხლში და ამცირებს სისხლის დენას. ამიტომ K ვიტამინს უწოდებენ ა ნ ტ ი ჰ ე მ ო რ ა გ ი ე უ ლ ვ ი ტ ა მ ი ნ ს.

K ვიტამინი მოიპოვება სხვადასხვა საკვებ პროდუქტში და გარდა ამისა სინთეზირდება ბაქტერიების მიერ მსხვილ ნაწლავებში. ამიტომ ადამიანს K ავიტამინოზი უფიქარდება მხოლოდ მაშინ, როდესაც დარღვეულია ამ ვიტამინის შეწოვა ნაწლავებში. ამას ადგილი აქვს იმ შემთხვევაში, როდესაც ნაწლავებში არ არის ნაღვლის მქავეები (მაგალითად, ნაღვლის სადინარის დაცობის შემთხვევაში), რადგან K ვიტამინის შეწოვისათვის მათი არსებობა აუცილებელია. ამიტომ ნაღვლის გამომტანი გზების დაავადების შემთხვევაში შესაძლებელია განვითარდეს K ავიტამინოზი, მიუხედავად იმისა, რომ ორგანიზმი საკვებთან ერთად ღებულობს ამ ვიტამინის საკმარის რაოდენობას.

K ავიტამინოზით აიხსნება ზოგიერთ შემთხვევაში ახალშობილთა სისხლდენა, რაც დამოკიდებულია მათ სისხლში პროთრომბინის შემცველობის დაქვეითებაზე. ახალშობილებში

ასეთი ჰემორაგიების თავიდან აცილება შეიძლება, თუ დედა მშობიარობამდე მიიღებს **K** ვიტამინის პრეპარატებს.

K ვიტამინი დიდი რაოდენობითაა ისპანახში, სალათაში, კომბოსტოში, სტაფილოში. მცენარეებიდან გამოყოფილი იყო **K** ვიტამინის თვისებების მქონე კრისტალური ნაერთი. იგი აღმოჩნდა ნაფტოქინონის ორჩანაცვლებული ნაწარმი — **ფილოქინონი**.

K ვიტამინის თვისებები — ანტიჰემორაგიული მოქმედება — გააჩნია ნივთიერებას წარმოშობილს იმ ბაქტერიების მიერ, რომლებიც თევზის ფქვილის ლპობას იწვევენ. იგი აგრეთვე აღმოჩნდა ნაფტოქინონის ნაწარმში (ფარნოქინონი). მცენარეებისაგან მიღებული პრეპარატებისაგან განსხვავებით, დამალი თევზის ფქვილის პრეპარატს უწოდეს **K₂** ვიტამინი. შემდეგში აღმოაჩინეს ნაფტოქინონის სინთეზური პრეპარატები, რომელთაც გააჩნიათ **K** ვიტამინის თვისებები. ზოგიერთი მათგანი, როგორც მაგალითად, ა. ვ. პალადინის მიერ მიღებული მეთილნაფტოქინონის ბისულფატური ნაწარმი, წყალში ხსნადია. **K** ვიტამინის ანტაგონისტი არის დიკუმარინი, რომელიც თრგუნავს ღვიძლის მიერ პროთრომინის სინთეზს და ამ გზით იწვევს სისხლის შედედების მოშლას ორგანიზმში.

ენერგიის გარდაქმნა და ნივთიერებათა ცვლა მთლიანად

საერთო ცვლის გამოკვლევების პრინციპი

ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის საერთო სიდიდისა და ორგანიზმში დაქანგული ნივთიერებების ხასიათის შესახებ შეიძლება ვიმსჯელოთ ჟანგბადის გამოყენებისა და ორგანიზმიდან გამოყოფილი დაშლის პროდუქტების მიხედვით. ასე, ორგანიზმში დაშლილი ცილის რაოდენობას საზღვრავენ შარდით გამოყოფილი აზოტის რაოდენობის მიხედვით. დაქანგული ნახშირწყლებისა და ცხიმების რაოდენობას საზღვრავენ გამოყოფილი ნახშირორჟანგისა და ამავე დროს გამოყენებული ჟანგბადის მიხედვით, ე. ი. გაზთა ცვლის მონაცემების მიხედვით. ამასთან ითვალისწინებენ, რომ ნახშირმჟავა გაზი ორგანიზმში წარმოიქმნება არა მარტო ცხიმებისა და ნახშირწყლების, არამედ აგრეთვე ცილების დაქანგვისას. თუ ორგანიზმიდან გამოყოფილი აზოტის მიხედვით განვსაზღვრავთ ცილის რაოდენობას, მაშინ შეიძლება გამოვიანგარიშოთ მასში ნახშირბადის რაოდენობა (ცილაში საშუალოდ არის 52% ნახშირბადი). სხეულში დაშლილი ცილის შედეგნილობაში შემავალი ნახშირბადისა და შარდში შემავალი ნახშირბადის სხვაობა (შარდში ნახშირბადი შედის უპირატესად ცილის დაშლის პროდუქტებში) შესაძლებლობას გვაძლევს, გამოვითვალოთ ცილაში შემავალი ნახშირბადის რა რაოდენობა დაიხარჯა ნახშირორჟანგის წარმოქმნაზე და რამდენი დასჭირდა ამას ჟანგბადი. თუ გამოკვლევის დროს ორგანიზმის მიერ შთანთქმული ჟანგბადის საერთო რაოდენობას გამოვაკლებთ ცილების დაქანგვაზე დახარჯულ ჟანგბადს, გავიგებთ, რამდენი ჟანგბადი მოხმარდა ნახშირწყლებისა და ცხიმების დაქანგვას. შემდგომი გამოანგარიშება შესაძლებ-

ლობას გვაძლევს გავიგოთ, ჟანგბადის რა რაოდენობა დაიხარჯა ნახშირწყლებისა და ცხიმების დაჟანგვაზე ცალ-ცალკე, აქედან კი შეგვიძლია განვსაზღვროთ, ნახშირწყლისა და ცხიმის რა რაოდენობაა დაჟანგული ორგანიზმში. ასეთი გაანგარიშების საფუძველს იძლევა ის, რომ 1 გ ნახშირწყლის და 1 გ ცხიმის დაჟანგვისათვის გამოიყენება ჟანგბადის სხვადასხვა რაოდენობა და გამოიყოფა ნახშირორჟანგის სხვადასხვა რაოდენობა.

მოვიყენოთ მსგავსი გაანგარიშებათა მაგალითი. ვთქვათ, გამოსაკვლევმა პირმა დღე-ღამის განმავლობაში მოიხმარა 672,8 ლ ჟანგბადი და გამოჰყო ამოსუნთქული ჰაერით 628,3 ლ ნახშირორჟანგი, შარდით კი 13,1 გ აზოტი და 7,68 გ ნახშირბადი. რადგან 1 გ აზოტი შედის 6,25 გ ცილაში, მაშასადამე, ორგანიზმში დაიშალა $13,1 \times 6,25 = 81,8$ გ ცილა. ცილის ეს რაოდენობა

შეიცავს $\frac{81,8 \cdot 52}{100} = 42,5$ გ ნახშირბადს. თუ დღე-ღამის განმავლობაში დაშლილ ცილაში

შემავალი ნახშირბადის რაოდენობას გამოვაკლებთ შარდით გამოყოფილ ნახშირბადის რაოდენობას, გავიგებთ ცილის ნახშირბადის რა რაოდენობა მოხმარდა ნახშირორჟანგის წარმოშობას $42,5 - 7,68 = 34,8$ გ. ნახშირბადის ამ რაოდენობიდან (ნახშირბადისა და ნახშირორჟანგის წონითი შეფარდების შესაბამისად) შეიძლება წარმოიქმნას

$\frac{34,8 \cdot 44}{12} = 127,6$ გ ნახშირორჟანგი.

34,8 ნახშირბადის დასაჟანგავად საჭიროა (ნახშირორჟანგში შემავალი ნახშირბადისა და ჟანგბადის წონის შეფარდების შესაბამისად) $\frac{34,8 \cdot 32}{12} = 90,23$ გ ჟანგბადი. გარდა ამისა

მხედველობაში მიღებული უნდა იქნეს, რომ 100 გ ცილა შეიცავს 3,439 გ წყალბადს, რომლის დასაჟანგავად საჭიროა ჟანგბადის მიღება გარემოდან. რადგანაც ჩვენს მაგალითში სხეულში დაიშალა 81,8 ცილა, მაშასადამე, იგი შეიცავდა ასეთი წყალბადის 2,81 გ. ამ წყალბადის რაოდენობის დასაჟანგავად (წყლის წარმოსაქმნელად) საჭიროა 22,48 გ ჟანგბადისა. ამრიგად, ცილების დასაჟანგავად მოცემულ შემთხვევაში საჭიროა $90,28 + 22,48 = 112,76$ გ ჟანგბადისა.

თუ ვიცით, რომ 1 გ ნახშირორჟანგი 0° და ვერცხლისწყლის სვ. 760 მმ წნევის დროს იკავებს 0,5087 ლ მოცულობას, 1 გ ჟანგბადი კი იმავე პირობებში — 0,699 ლ, ადვილი გამოვსათვლით, რომ ნახშირორჟანგს, რომელიც ამ შემთხვევაში წარმოიქმნა ცილიდან, აქვს მოცულობა $127,6 \times 0,5087 = 64,9$ ლ, ხოლო ჟანგბადი, რომელიც გამოყენებული იყო ცილების დასაჟანგავად, შეადგენს $112,76 \times 0,699 = 77,8$ ლ. ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის ამ რაოდენობების გამოკლებით მათი საერთო რაოდენობიდან, რომელიც გამოსაკვლევმა პირმა მოიხმარა ან გამოჰყო დღე-ღამის განმავლობაში, იკვლევნ რამდენი ჟანგბადი მოხმარდა ნახშირწყლებისა და ცხიმების დაჟანგვას და რამდენი ნახშირორჟანგი წარმოიქმნა ამ დროს. შესატყვისი ციფრები ჩვენს მაგალითში შეადგენენ: $672,8 - 77,8 = 595$ ლ ჟანგბადსა და $628,3 - 64,9 = 563,4$ ლ ნახშირორჟანგს.

იმისათვის, რომ შემდგომში გამოვიანგარიშოთ და განვსაზღვროთ, რამდენი ჟანგბადი დასჭირდა ცხიმებისა და ნახშირწყლების დაჟანგვას ცალ-ცალკე და აგრეთვე რამდენი ნახშირორჟანგი წარმოიქმნა ერთ და მეორე შემთხვევაში, უნდა ვიცოდეთ, რომ ნახშირწყლების დაჟანგვისას მოხმარებული ჟანგბადის რაოდენობა ტოლია წარმოქმნილი ნახშირორჟანგისა; ცხიმების დაჟანგვისას გამოყოფილი ნახშირორჟანგის შეფარდება მოხმარებულ ჟანგბადთან 0,7 ტოლია (სუნთქვის კოეფიციენტი). ამ მონაცემების საფუძველზე შეიძლება შევადგინოთ შემდეგი განტოლებები, სადაც X არის ცხიმების დასაჟანგავად გამოყენებული ჟანგბადის მოცულობა, Y—ამ დროს წარმოშობილი CO₂ მოცულობა, A—ნახშირწყლების დასაჟანგავად დახარჯული ჟანგბადის მოცულობა და მისი ტოლი ნახშირორჟანგის მოცულობა, რომელიც წარმოიქმნა ორგანიზმში ნახშირწყლების წვის შედეგად:

- 1) $\frac{Y}{X} = 0,7;$
- 2) $X + A = 595;$
- 3) $Y + A = 563,4.$

ამ განტოლებათა გადაწყვეტისას მივიღებთ, რომ ამ შემთხვევაში ნახშირწყლების

დასაქვავად მოხმარებული ჟანგბადის რაოდენობა (A) შეადგენს 489,6 ლ, ხოლო ცხიმების დასაქვავად დახარჯული ჟანგბადი (X) კი — 105,4 ლ ტოლია.

ცნობილია, რომ 1 გ ნახშირწყლის დაჟანგვისთვის საჭიროა 0,830 ლ O_2 , 1 გ ცხიმისათვის კი — 2,030 ლ O_2 . ამის საფუძველზე შეიძლება გავიანგარიშოთ, რამდენი ცხიმი და ნახშირწყალი დაშალა გამოსაყვლევი პირის ორგანიზმში დღე-ღამეში: $489,6 : 0,830 = 590$ გ ნახშირწყალი და $105,4 : 2,030 = 51,9$ გ ცხიმი.

ამრიგად, დღე-ღამის განმავლობაში გამოყენებული ჟანგბადისა და ორგანიზმიდან გამოყოფილი დაშლის პროდუქტების მოყვანილი განსაზღვრები და საერთო ცვლის გამოთვლა გვიჩვენებს, რომ ამ შემთხვევაში ორგანიზმმა დახარჯა 81,8 გ ცილა, 590 გ ნახშირწყალი და 51,9 გ ცხიმი.

საერთო ცვლის განსაზღვრის საფუძველზე შეიძლება გავიანგარიშოთ ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯები, რადგან ცნობილია, სითბური ენერგიის (კილოკალორიების) რა რაოდენობა თავისუფლდება სხეულში 1 გ ცილის, ცხიმის ან ნახშირწყლის დაჟანგვისას.

ენერგეტიკული დანახარჯის გამოკვლევა (კალორიმეტრია)

დისიმილაციის პროცესებს თან სდევს ენერგიის განთავისუფლება, ე. ი. პოტენციური ქიმიური ენერგიის კინეტიკურში გადასვლა. ამ ენერგიის უდიდესი ნაწილი სითბურ ენერგიად იქცევა; განთავისუფლებული ენერგიის 20—25% შეიძლება მექანიკურ ენერგიად გადაიქცეს. ელექტროენერგია თავისუფლდება უმნიშვნელო რაოდენობით.

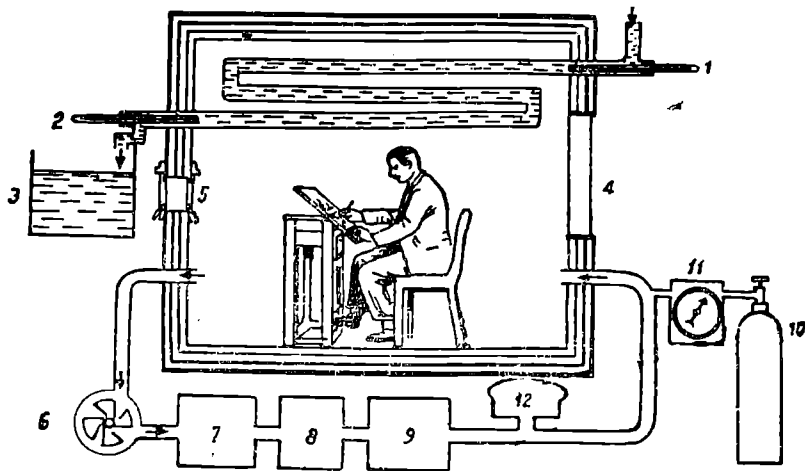
ენერგიის გარდაქმნის საბოლოო შედეგი არის სითბოს წარმოქმნა, რომელსაც სხეული გასცემს გარემოში. ასე, მაგალითად, გულის შეკუმშვის დროს განთავისუფლებული ენერგია, რომელიც გამოიყენება სისხლის მოძრაობაზე, იხარჯება წინააღმდეგობის დაძლევაზე და გადადის სითბურში. იგივე ხდება ჩონჩხის კუნთების მუშაობისას; ამ დროს მექანიკური ენერგია ორგანიზმის გარეშე სითბურში გადადის.

ორგანიზმში განთავისუფლებული მთელი ენერგია საბოლოოდ შეიძლება განისაზღვროს და გამოისახოს სითბოს ერთეულებში—კ ა ლ ო რ ი ე ბ შ ი. ორგანიზმის მიერ პროდუცირებული ენერგიის რაოდენობის განსაზღვრა შეიძლება პირდაპირი და არაპირდაპირი კალორიმეტრით.

პ ი რ დ ა პ ი რ ი კ ა ლ ო რ ი მ ე ტ რ ი ა წარმოებს რთული აპარატებით—კალორიმეტრული კამერების დახმარებით, რომელნიც აღრიცხავენ ორგანიზმის მიერ გამოყოფილ სითბოს, ადამიანისა და მსხვილი ცხოველებისათვის ასეთი კამერები რუსეთში შექმნეს ვ. ვ. პაშუტინმა და ა. ა. ლიხაჩევმა (1893), შემდეგ კი აშშ-ში ეტუოტერმა (1899) და ფ. ბენედიქტმა (სურ. 95).

კალორიმეტრიულ განსაზღვრათა სიზუსტე შეიძლება ძალიან დიდი იყოს. ეს ნაჩვენებია მ. რუზნერის ცდებში, რომელმაც დაუპირისპირა ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯის შედეგები მიღებული კალორიმეტრიული კამერის საშუალებით და საერთო ნივთიერებათა ცვლის გამოკვლევით.

საერთო ნივთიერებათა ცვლის საფუძველზე გამოთვლილ სითბოს პროდუქციასა და უშუალოდ კალორიმეტრიულ კამერაში განსაზღვრულ სითბოს შორის სხვაობა საშუალოდ არ აღემატებოდა 0,5%; ასე, მაგალითად, 8 დღის განმავლობაში კალორიმეტრიულ კამერაში ყოფნისას ძაღლის ორგანიზმმა გამოყო 2494,4 კკალორია სითბო. სითბოს პროდუქციის რაოდენობა კი ამავე დროის განმავლობაში, მიღებული საერთო ნივთიერებათა ცვლის გამოთვლის საშუალებით, შეადგენდა 2488 კკალორიას. ამ ციფრებს შორის განსხვავება შეცდომის დასაშვებ ფარგლებშია.



სურ. 95. ეტუოტერ-ბენედიქტის კალორიმეტრის სქემა.

ადამიანის ორგანიზმის მიერ პროდუცირებული სითბო იზომება თერმომეტრების მეშვეობით (1 და 2) კამერის მილებში მიმდინარე წყლის გათბობის მიხედვით. გამდინარე წყლის რაოდენობას ზომავენ ჭურჭელში (3). ფანჯრის (5) საშუალებით გამოსაყვლე პირს მიაწვდიან საკვებს და გამოაქვთ განავალი. ტუმბოს (6) საშუალებით პაერს გამოიყვანენ კამერიდან და გაატარებენ მას ჭურჭელში გოგირდის მკვავით (7 და 9), წყლის შთანთქმისათვის და ჭურჭელში ნატრიუმის კირით (8) ნახშირორჟანგის შთანთქმელად. კამერაში ჟანგბადს აწვდიან ბალონიდან (10) გაზის საათის (11) გზით. პაერის წნევა კამერაში მუდმივ დონეზეა რეზინის მემბრანის მქონე ჭურჭლის საშუალებით (12).

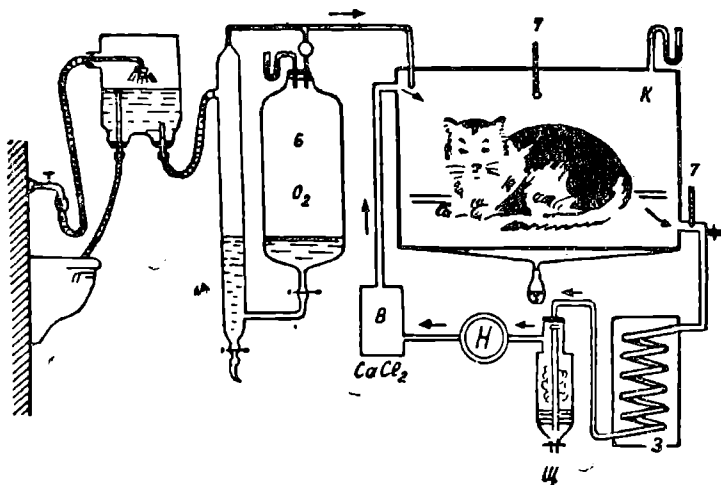
ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯების განსაზღვრა პირდაპირი კალორიმეტრიის დახმარებით ან ნივთიერებათა საერთო ცვლის გამოკვლევით ძალიან რთულია. უფრო მარტივი და პრაქტიკულად მოსახერხებელია გადანაგარიშების წარმოება გაზთა ცვლის შესწავლის საფუძველზე.

გაზთა ცვლა, რომორც ორგანიზმის ენერგეტიკის მაჩვენებელი (პრაპირდაპირი კალორიმეტრია)

ორგანიზმში ენერგიის წყაროა ჟანგვითი პროცესები, რომლის დროს იხმარება ჟანგბადი და წარმოიქმნება ნახშირორჟანგი. ამიტომ ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯების განსაზღვრა შესაძლებელია გაზთა ცვლით, ე. ი. შთანთქმული ჟანგბადისა და გამოყოფილი ნახშირორჟანგის რაოდენობის განსაზღვრით. ამ მეთოდს ა რ ა პ ი რ დ ა პ ი რ ი კ ა ლ ო რ ი მ ე ტ რ ი ა ეწოდება.

გაზთა ცვლის ხანგრძლივი გამოკვლევისათვის იყენებენ სპეციალურ რეპირაციულ კამერებს. მათი მოხერხებული მოდელები ააგეს და აღწერეს ვ. ი. პაშუტინმა (1886), ხოლო შემდგომ მ. ნ. შატერნიკოვმა (სურ. 96).

რესპირაციული კამერა საშუალებას გვაძლევს ცდები დავაყენოთ ცხოველებზე და ადამიანებზე დღე-ღამის განმავლობაში და მეტ ხანსაც. გაზთა ცვლის მოკლევადიან გამოკვლევებს წარმოების, სკოლის, საავადმყოფოს და სხვ. პირობებში, უფრო მარტივი მეთოდების გამოყენებით ატარებენ.



სურ. 96. მ. ნ. შატერნიკოვის რესპირაციული აპარატის სქემა.

K — კამერა; B — ბალონი ჟანგბადით; H — ძრავი, რომელიც გამოტუმბავს ჰაერს კამერიდან; 3 — კლაკნილა ჰაერის გასაცივებლად; III — ტუტის ხსნარით გავსებული ჭურჭელი ნახშირორჟანგის შთანთქმისთვის; B — ბალონი, რომელშიც წარმოებს წყლის შთანთქმა ქლორიანი კალციუმით. მარცხნივ კამერაში ჟანგბადის ავტომატური მიწოდებისა და წნევის მუდმივობის დაცვისათვის საჭირო მოწყობილობა, T — თერმომეტრები.

ყველაზე გავრცელებულია ღუგლას-ჰოლდენის მეთოდი, რომლის დროს საცდელ პირს სახეზე უკეთებენ გაზთა ცვლის ნიღაბს, რომელიც უერთდება ზურგზე გადაკიდებულ ჰაერ-გაუმტარ ტომარას (ღუგლასის ტომარა, სურ. 97). ნიღაბზე სარქველები ისეა მოწყობილი, რომ ცდის პირი თავისუფლად შეისუნთქავს ატმოსფერულ ჰაერს და მას ღუგლასის ტომარაში ამოსუნთქავს.

ამოსუნთქულ ჰაერს გარკვეული დროის განმავლობაში (10—15 წუთი) აგროვებენ, შემდეგ კი ამოსუნთქული ჰაერის მოცულობას (ჰაერის მოცულობას ტომარაში ზომავენ გაზის საათის საშუალებით) და მასში ჟანგბადის და ნახშირორჟანგის პროცენტულ შემცველობას განსაზღვრავენ.

ჰაერის გაზური შედგენილობის ანალიზს აწარმოებენ ან ჟანგბადისა და ნახშირორჟანგის ქიმიური შეკავშირების საშუალებით ჰოლდენის აპარატში ან ფიზიკური მეთოდებით ელექტრონული აპარატურის მეშვეობით (გაზთა ზოგიერთი ფიზიკური თავისებურებების საფუძველზე: ჟანგბადის პარამაგნიტური თვისებები, ნახშირორჟანგის სითბოს გამტარიანობა და სხვა).

გაზთა ანალიზის ქიმიური მეთოდის გამოყენებისას ჯერ იკვლევენ საანალიზოდ აღებული ჰაერის მოცულობას, შემდეგ ატარებენ მას ტუტის ხსნარში ნახშირორჟანგის შთანთქმელად, რის შედეგადაც ჰაერის მოცულობა ოდნავ მცირდება. ნახშირორჟანგის შთანთქმამდე და მის შემდეგ ჰაერის მოცულობის სხვაობის მიხედვით ანგარიშობენ ნახშირორჟანგის პროცენტულ შედგენილობას. ასეთივე წესით საზღვრავენ ჟანგბადის რაოდენობას, დარჩენილი ჰაერის გატარებით პიროგალოლის ხსნარში, რომელიც შთანთქმავს ჟანგბადს. რადგან ცდები ტარდება სხვადასხვა ტემპერატურისა და სხვადასხვა წნევის პირობებში, შესაძარბელი მონაცემების მისაღებად საჭიროა გაზთა მოცულობა გადაანგარიშებული იქნეს იმ მოცულობაზე,

რომელიც მათ აქვთ 0° და 760 მმ წნევისას. გაზთა ანალიზის საფუძველზე ანგარიშობენ ნახშირორჟანგისა და ჟანგბადის რაოდენობას მთელ ამოსუნთქულ ჰაერში.

ორგანიზმის მიერ შთანთქმული ჟანგბადი გამოიყენება ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების დასაქანგავად. თითოეული ამ ნივთიერების 1 გრამის ჟანგვითი დაშლა მოითხოვს ჟანგბადის არათანაბარ რაოდენობას, რომლის დროსაც გამოიყოფა სითბოს სხვადასხვა რაოდენობა. როგორც ტბულიდან ჩანს, 1 გ ნახშირწყლის დაქანგვისას ორგანიზმში თავისუფლდება 4,1 კკალ სითბო, რისთვისაც საჭიროა 0,830 ლ ჟანგბადისა. მაშასადამე, 1 ლ ჟანგბადის მოხმარებისას, თუ იგი გამოიყენება ნახშირწყლების დასაქანგავად, თავისუფლდება 5,05 კკალ. 1 გ ცილის დაქანგვისას თავისუფლდება 4,1 კკალ, მაგრამ ჟანგბადი ამასთანავე მოიხმარება მეტი, ვიდრე ნახშირწყლების დაქანგვისას, სახელდობრ 0,970 ლ. მაშასადამე, ცილების დასაქანგავად ყოველი 1 ლიტრი ჟანგბადის მოხმარებისას ორგანიზმში თავისუფლდება 4,46 კკალ. ცხიმების დასაქანგავად 1 ლ ჟანგბადის მოხმარებისას თავისუფლდება 4,74 კკალ.

სითბოს რაოდენობას, რომელიც თავისუფლდება ორგანიზმის მიერ 1 ლ ჟანგბადის მოხმარებისას, ეწოდება ჟ ა ნ გ ბ ა დ ი ს კ ა ლ ო რ ი უ ლ ი ე კ ვ ი ვ ა ლ ე ნ ტ ი. როგორც ზემოთ გადმოცემული ციფრებიდან ჩანს, მისი ოდენობა სხვადასხვაა, იმისდა მიხედვით, თუ რომელი ნივთიერების დაქანგვას მოხმარდა ჟანგბადი.

ამრიგად, თუ ვიცით ორგანიზმის მიერ მოხმარებული ჟანგბადის საერთო რაოდენობა, შეიძლება გამოვთვალოთ ენერგეტიკული დანახარჩები მხოლოდ



სურ. 97. ფილტვის ვენტრალაციის განსაზღვრა ღუგლასის ტომარის მეშვეობით. სატუჩესთან შეერთებულ ჰორიზონტალურ მილში არის სარქველები, რომელთა მეშვეობით შეისუნთქება ატმოსფერული ჰაერი და ამოისუნთქება ღუგლასის ტომარაში. ცხვირზე — საჭერია, რომელიც ხელს უშლის ცხვირით სუნთქვას.

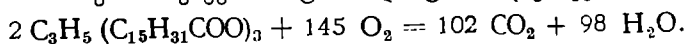
ნივთიერება, რომელიც დაქანგვდა ორგანიზმში	1 გ საკვები ნივთიერების დაქანგვისას		1 ლ O ₂ მოხმარებისას თავისუფლდება კკალ.
	თავ-სუფლდება კკალ	მოიხმარება O ₂ ლ-ში	
ცილები	4,1	0,970	4,46
ცხიმები	9,3	2,030	4,74
ნახშირწყლები	4,1	0,830	5,05

იმ შემთხვევაში, თუ ცნობილია, რა ნივთიერება — ცილა, ცხიმი თუ ნახშირწყალი დაიქანგა სხეულში. გაზთა ცვლის ცდებში ასეთ მაჩვენებლად შეიძლება იყოს სუნთქვის კოეფიციენტი.

სუნთქვის კოეფიციენტი ეწოდება გამოყოფილი ნახშირორჟანგის მოცულობის შეფარდებას შთანქმული ჟანგბადის მოცულობასთან. ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების დაჟანგვისას სუნთქვის კოეფიციენტი სხვადასხვაა. ჯერ განვიხილოთ, როგორი იქნება სუნთქვის კოეფიციენტი ორგანიზმის მიერ ნახშირწყლების მოხმარების დროს. მაგალითისათვის ავიღოთ გლუკოზა. გლუკოზის მოლეკულის დაჟანგვის საბოლოო შედეგად შეიძლება გამოვსახოთ შემდეგი ფორმულით: $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$.

როგორც რეაქციის განტოლებიდან ჩანს, გლუკოზის დაჟანგვისას წარმოქმნილი ნახშირორჟანგისა და დასაჯული (შთანქმული) ჟანგბადის მოლეკულათა რაოდენობა ტოლია. გაზის მოლეკულათა ტოლი რაოდენობა ერთი და იმავე ტემპერატურისა და წნევის პირობებში იკავებს ერთსა და იმავე მოცულობას (ავოგადრო-ჟერარის კანონი). მაშასადამე, სუნთქვის კოეფიციენტი ($\frac{CO_2}{O_2}$ შეფარდება) გლუკოზის დაჟანგვისას უდრის ერთს. ასეთივეა ეს კოეფიციენტი სხვა ნახშირწყლების დაჟანგვისას.

ცილებისა და ცილების დაჟანგვისას სუნთქვის კოეფიციენტი იქნება ერთზე ნაკლები. ცხიმების დაჟანგვისას სუნთქვის კოეფიციენტი უდრის 0,7. ამაში დავრწმუნდებით რომელიმე ცხიმის დაჟანგვის საბოლოო შედეგის განხილვას. მაგალითისათვის მოვიყვანოთ ტრიპალმიტინის დაჟანგვა.



ნახშირორჟანგისა და ჟანგბადის მოცულობათა შეფარდება ამ შემთხვევაში იქნება

$$\frac{102 CO_2}{145 O_2} = 0,703.$$

ანალოგიური გაანგარიშება შეიძლება ვაწარმოოთ ცილებისათვის; მათი დაჟანგვისას ორგანიზმში სუნთქვის კოეფიციენტი უდრის 0,8.

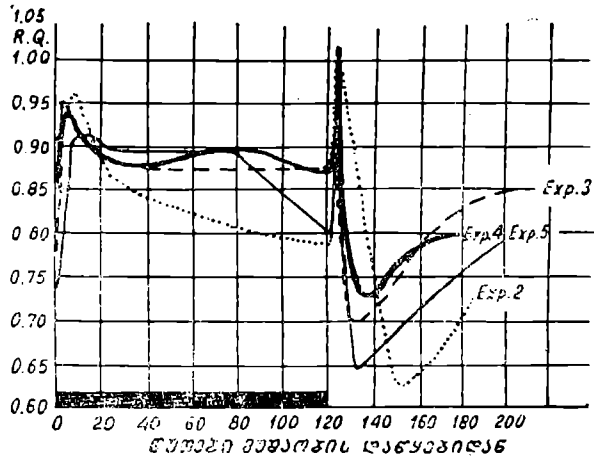
შერეული საკვების დროს ადამიანის სუნთქვის კოეფიციენტი უდრის 0,85—0,9.

ვინაიდან 1 ლ ჟანგბადის მოხმარებისას გამოყოფილ კალორიათა რაოდენობა დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა იჟანგება ორგანიზმში: ცილები, ცხიმები თუ ნახშირწყლები, — გასაგებია, რომ იგი იქნება აგრეთვე სხვადასხვა სუნთქვის კოეფიციენტის ოდენობისაგან დამოკიდებულებით, ვინაიდან იგი მაჩვენებელია იმისა, თუ რომელი ნივთიერება დაიჟანგა ორგანიზმში. გარკვეულ სუნთქვის კოეფიციენტს შეესაბამება ჟანგბადის გარკვეული კალორიული ეკვივალენტი, რაც ჩანს შემდეგი ტაბულიდან:

სუნთქვის კოეფიციენტი	0,70	0,75	0,80	0,85	0,90	0,95	1,0
ჟანგბადის კალორიული ეკვივალენტი	4,636	4,739	4,801	4,862	4,924	4,985	5,047

ზოგჯერ, მაგალითად მძიმე კუნთოვანი მუშაობის დამთავრების შემდეგ, სუნთქვის კოეფიციენტის ოდენობა, გამოკვლეული დროის მცირე მონაკვეთზე, არ ასახავს ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების მოხმარებას.

ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობის დროს სუნთქვის კოეფიციენტი იზრდება და შემთხვევათა უმრავლესობაში უახლოვდება ერთს. ეს იმით აიხსნება, რომ ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობის დროს ენერგიის მთავარ წყაროს ნახშირწყლების დაჟანგვა წარმოადგენს. მუშაობის დამთავრების შემდეგ პირველი წუთის განმავლობაში, ე. წ. აღდგენის პერიოდში სუნთქვის კოეფიციენტი მკვეთრად მატულობს და შეიძლება აღემატებოდეს ერთს. შემდეგ პერიოდში სუნთქვის კოეფიციენტი მკვეთრად ეცემა საწყის სიდიდეზე ქვევით, და ორსაათიანი დაძაბული მუშაობის დამთავრების 30—50 წუთის შემდეგ შეიძლება დაუბრუნდეს ნორმალურ მაჩვენებლებს. სუნთქვის კოეფიციენტის ეს ცვლილებები ნაჩვენებია 98-ე სურათზე. სუნთქვის კოეფიციენტის ცვლილებები მუშაობის დამთავრების შემდეგ არ ასახავენ ნამდვილ შეფარდებას ამ მომენტში გამოყოფილ ნახშირორჟანგსა და მოხმარებულ ჟანგბადს შორის. აღდგენის პერიოდის დასაწყისში სუნთქვის კოეფიციენტი მატულობს შემდეგი მიზეზით: კუნთებში მუშაობის დროს გროვდება რძის მჟავა, რომლის დასაჟანგავად მუშაობის დროს საკმარისი არაა ჟანგბადი (ჟანგბადის დეფიციენტი). ეს რძის მჟავა გადადის სისხლში, გამოაძევეს ბიკარბონატებიდან ნახშირორჟანგს და იერთებს ფუძეებს. ამის გამო გამოყოფილი ნახშირორჟანგის რაოდენობა ჭარბობს ნახშირორჟანგის რაოდენობას, რომელიც ამ მომენტში წარმოიქმნა ქსოვილებში. შემდგომ პერიოდში ვითარდება საწინააღმდეგო სურათი, როდესაც რძის მჟავა თანდათანობით ქრება სისხლიდან. მისი ნაწილი იჟანგება, ნაწილი განიცდის რესინთეზს, ნაწილი კი გამოიყოფა შარდით და ოფლით. რძის მჟავას დაკლებასთან ერთად თავისუფლდება ფუძეები, რომლებიც მან ადრე წაართვა ბიკარბონატებს. ეს ფუძეები კვლავ ქმნიან ბიკარბონატებს და ამიტომ მუშაობის დამთავრების რამდენიმე წუთის შემდეგ ადგილი აქვს სუნთქვის კოეფიციენტის მკვეთრ შემცირებას იმის გამო, რომ ახლა ქსოვილებიდან გადასული ნახშირორჟანგი კავდება სისხლში განთავისუფლებულ ფუძეებთან მისი დაკავშირების გამო.



სურ. 98. სუნთქვის კოეფიციენტის ცვლილებების ოთხი დაკვირვების მრუდები ორსაათიანი ინტენსიური მუშაობის დროს და მის შემდეგ (ტალობის, ჰენდერსონის, დილისა და სხვ. მიხედვით).

ბიდან ნახშირორჟანგს და იერთებს ფუძეებს. ამის გამო გამოყოფილი ნახშირორჟანგის რაოდენობა ჭარბობს ნახშირორჟანგის რაოდენობას, რომელიც ამ მომენტში წარმოიქმნა ქსოვილებში. შემდგომ პერიოდში ვითარდება საწინააღმდეგო სურათი, როდესაც რძის მჟავა თანდათანობით ქრება სისხლიდან. მისი ნაწილი იჟანგება, ნაწილი განიცდის რესინთეზს, ნაწილი კი გამოიყოფა შარდით და ოფლით. რძის მჟავას დაკლებასთან ერთად თავისუფლდება ფუძეები, რომლებიც მან ადრე წაართვა ბიკარბონატებს. ეს ფუძეები კვლავ ქმნიან ბიკარბონატებს და ამიტომ მუშაობის დამთავრების რამდენიმე წუთის შემდეგ ადგილი აქვს სუნთქვის კოეფიციენტის მკვეთრ შემცირებას იმის გამო, რომ ახლა ქსოვილებიდან გადასული ნახშირორჟანგი კავდება სისხლში განთავისუფლებულ ფუძეებთან მისი დაკავშირების გამო.

ძირითადი ცვლა

ენერგიის გარდაქმნისა და ნივთიერების ცვლის ინტენსივობა მთლიანად დამოკიდებულია ორგანიზმის ინდივიდუალურ თავისებურებებსა და მდგომარეობაზე.

რეობაზე (სქესი, ასაკი, სხეულის წონა, სიმაღლე, კვების პირობები და ხასიათი, კუნთური მუშაობა, ენდოკრინული ჯირკვლების, ნერვული სისტემისა და შინაგანი ორგანოების — ღვიძლის, თირკმლების, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტისა და სხვ. — მდგომარეობა), აგრეთვე გარემოს პირობებზე (ტემპერატურა, ბარომეტრიული წნევა, ჰაერის სინოტივის ხარისხი და მისი შედგენილობა, სხივური ენერგიის ზემოქმედება და ა. შ.).

გარკვეულ პირობებში აღინიშნება ორგანიზმის ნივთიერებათა ცვლისა და ენერგეტიკული დანახარჯების მინიმალური დონე სიფხიზლის პირობებში. მას ძირითად ცვლას უწოდებენ.

ძირითადი ცვლის განსაზღვრისათვის აუცილებელია, რომ გამოსაკვლევი ადამიანი იმყოფებოდეს: 1) მოსვენების მდგომარეობაში (წოლითი მდგომარეობა მოდუნებული მუსკულატურით), მასზე არ უნდა მოქმედებდეს ემოციური რეაქციების გამომწვევი გაღიზიანებები; 2) უზმოდ, ე. ი. საკვების მიღებიდან 12—16 საათის შემდეგ; 3) „კომფორტის“ ტემპერატურის პირობებში 18°—20°, ე. ი. ისეთი ტემპერატურის პირობებში, რომელიც არ იწვევს სიცივის შეგრძნებასა და კანკალს და არც სხეულის გადახურებას.

ძირითადი ცვლის ენერგიის მნიშვნელოვანი ნაწილი იხარჯება სუნთქვის მუსკულატურის, გულის, თირკმლებისა და ღვიძლის მუშაობაზე. ძირითადი ცვლის გამაპირობებელი ენერგეტიკული დანახარჯების მეოხებით სხეული ინარჩუნებს მუდმივ ტემპერატურას.

ადამიანის ძირითადი ცვლის ნორმალური სიდიდეები. ძირითადი ცვლის სიდიდეს ჩვეულებრივ გამოხატავენ სითბოს რაოდენობით დიდ კალორიებში 1 კგ წონაზე ან სხეულის ზედაპირის 1 მ² 1 საათის ან 1 დღე-ღამის განმავლობაში.

საშუალო ასაკის (დაახლოებით 35 წლის), საშუალო სიმაღლის (დაახლოებით 165 სმ), საშუალო წონის (დაახლოებით 70 კგ) ადამიანის ძირითადი ცვლა უდრის 1 კკალ 1 კგ წონაზე 1 საათში. საშუალოდ 70 კგ წონის მამაკაცის ძირითადი ცვლა დღე-ღამეში 1700 კკალ ტოლია, ხოლო იმავე ასაკის დედაქალის — დაახლოებით 10%-ით ნაკლებია.

სხეულის 1 კგ წონაზე გადაანგარიშებული ძირითადი ცვლის ინტენსივობა ბავშვებს ბევრად უფრო მეტი აქვთ, ვიდრე ზრდასრულებს. 20-დან 40 წლის ასაკის ადამიანის ძირითადი ცვლის სიდიდე საკმაოდ მუდმივ დონეზეა, თუ ორგანიზმის მდგომარეობაში არ ხდება მკვეთრი ცვლილებები (წონის მნიშვნელოვანი მერყეობისა და რაიმე დაავადების გარეშე). ასე, მაგალითად, ცუნცი 22 წლის განმავლობაში საკუთარ თავზე იკვლევდა ძირითად ცვლას და შეამჩნია, რომ საშუალო მაჩვენებლებიდან მერყეობანი 7% არ აღემატებოდა. ხანში შესულ ასაკში ძირითადი ცვლა ქვეითდება.

თუ ვიცით სხეულის წონა, სიმაღლე და სხეულის ზედაპირი, სპეციალური ფორმულების ან ცხრილების დახმარებით შეიძლება გამოვითვალოთ ადამიანის ენერგიის ცვლის ინტენსივობა. დ რ ე ი ე რ ის ფ ო რ მ უ ლ ის თანახმად ძირითადი ცვლის დღე-ღამური სიდიდე კკალ (H) შეადგენს

$$H = \frac{\sqrt{w}}{K \cdot A^{0.1333}},$$

სადაც: w — სხეულის წონაა გრამებში, A — ადამიანის ასაკი, K — კონსტანტა, რომელიც მამაკაცებისათვის უდრის 0,1015, ხოლო ქალებისათვის — 0,1129.

ფორმულები და ცხრილები შედგენილია სტატისტიკური გზით, ე. ი. წარმოდგენენ საშუალო ციფრებს, რომლებიც გამოყვანილია სხვადასხვა სქესის, ასაკის, წონისა და სიმაღლის ადამიანზე ძირითადი ცვლის მრავალრიცხოვანი განსაზღვრებიდან.

ამ ცხრილების მიხედვით ძირითადი ცვლის გამომანგარიშება ნორმალური აგებულების ჯანმრთელ ადამიანებზე იძლევა ენერგიის დანახარჯების შედარებით ზუსტ სიდიდეებს (შეცდომა დაახლოებით 5—8%-ია).

ძირითადი ცვლის შეუსაბამოდ მაღალი მონაცემები მოცემულია წონის, სიმაღლის, ასაკისა და სხეულის ზედაპირის ადამიანისათვის, აღინიშნება ფარისებრი ჯირკვლის გაძლიერებული ფუნქციისა და ზოგიერთი სხვა დაავადებების დროს. ძირითადი ცვლის დაქვეითება გვხვდება ფარისებრი ჯირკვლის ჰიპოფუნქციის (მიქსედემის დროს), აგრეთვე ჰიპოფიზის, სასქესო ჯირკვლების ფუნქციის ნაკლებობისას.

ძილის დროს ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა 8—10% ქვეითდება ფხიზელ მდგომარეობასთან შედარებით, იმასთან დაკავშირებით, რომ ძილის დროს ხდება მუსკულატურის მაქსიმალური მოღუწება. ენერგიის ცვლაზე მეტად მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს სხეულის ტემპერატურის მომატება. ასე, მაგალითად, თუ ადამიანის სხეულის ტემპერატურა 1°-ით მატულობს, ენერგეტიკული დანახარჯები საშუალოდ 10—11%-ით მატულობს.

ცვლის დონე იცვლება აგრეთვე კლიმატური პირობების გავლენით: ტროპიკებში იგი 10—20%-ით დაბალია საშუალო გეოგრაფიულ განედებთან შედარებით და მომატებულია ჩრდილოეთში სიცივის დროს.

ზედაპირის ზედი

თუ ძირითადი ცვლის ინტენსივობას გადავიანგარიშებთ სხეულის 1 კგ წონაზე, ჩვენ შევამჩნევთ დიდ განსხვავებას სხვადასხვა სახის თბილისისლიან ცხოველებში (იხ. ცხრილი) და სხვადასხვა წონისა და სიმაღლის ადამიანში, ხოლო თუ ვაწარმოებთ ძირითადი ცვლის ინტენსივობის გადაანგარიშებას სხეულის ზედაპირის 1 მ², მაშინ სხვადასხვა ცხოველსა და ადამიანზე მიღებული შედეგები იმდენად არ განსხვავდებიან, როგორც სხეულის 1 კგ წონაზე გადაანგარიშებისას.

	წონა კგ	სითბოს პროდუქცია კალ 24 საათის განმავლობაში	
		სხეულ ს 1 კგ წონაზე	სხეულ ს ზედაპირის 1 მ ²
თაგვი	0,018	654,0	1188
ქათამი	2,0	71,0	947
ბატი	3,5	66,7	967
ძაღლი	15,2	51,5	1039
ადამიანი	64,3	32,1	1042
ლორი	123,0	19,1	1078
ხარი	391,0	19,1	1567

იმ ფაქტების საფუძველზე, რომლებიც მიუთითებენ ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობასა და სხეულის ზედაპირის სიდიდეს შორის არსებულ კანონზომიერ კავშირზე, მ. რუბნერისა და სხვ. მიერ ფორმულირებული იყო „ს ხ ე უ -

ლის ზედაპირის კანონი“. ამ უკანასკნელის მიხედვით თბილისისხლი-
ანი ცხოველების მიერ ენერგიის დანახარჯები პროპორციულია სხეულის ზედა-
პირის სიდიდისა.

სითბოს ყოველდღიური პროდუქცია ადამიანის 1 მ² ზედაპირზე ტოლია
850 — 1250 კკალ; მამაკაცისათვის საშუალო ციფრია — 948 კკალ.

სხეულის ზედაპირის განსაზღვრისათვის გამოიყენება ფორმულა:

$$R = K \times \text{წონის } 2/3.$$

ეს ფორმულა გამოყვანილია სხეულის ზედაპირის პირდაპირ გაზომვათა
შედეგების ანალიზის საფუძველზე. კონსტანტა K ადამიანისათვის 12,3 ტოლია.
უფრო ზუსტი ფორმულა ეკუთვნის დიუბუას:

$$R = W^{0.425} \times H^{0.725} \times 71,84,$$

სადაც W — სხეულის წონაა კილოგრამებში, ხოლო H — სიმაღლე სანტიმეტ-
რებში. გამოანგარიშების შედეგი გამოხატულია კვადრატულ სანტიმეტრებში.

„ზედაპირის კანონი“ არ არის აბსოლუტურად სწორი, როგორც ზემოთ მო-
ყვანილი ცხრილი გვიჩვენებს, მას აქვს მიახლოებითი მნიშვნელობა და წარმო-
ადგენს მხოლოდ წესს, რომელსაც გარკვეული პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს
ორგანიზმში ენერგიის განთავისუფლების საორიენტაციო გაანგარიშებისათვის.

„ზედაპირის კანონის“ აბსოლუტური მნიშვნელობის წინააღმდეგ მიუთი-
თებს ის ფაქტი, რომ ცვლის ინტენსივობა შეიძლება მნიშვნელოვნად განსხვავ-
დებოდეს ორ ინდივიდუმში, რომელთაც სხეულის ზედაპირი ერთნაირი აქვთ.
უანგვითი პროცესების დონე განისაზღვრება არა იმდენად სხეულის ზედაპირი-
დან სითბოს გაცემით, რამდენადაც უჯრედების სითბოს პროდუქციით, რაც
დამოკიდებულია ცხოველის სახის ბიოლოგიურ თავისებურებასა და მთლიანად
ორგანიზმის მდგომარეობაზე; ეს განპირობებულია ნერვული სისტემის მოქმე-
დებით და ენდოკრინული აპარატის მდგომარეობით.

ენერგიის ცვლა ფიზიკური შრომისას

კუნთური მუშაობა მნიშვნელოვნად ზრდის ენერგიის დანახარჯს. ამიტომ
ჯანმრთელი ადამიანის, რომელიც დღის ნაწილს მოძრაობასა და ფიზიკურ შრო-
მაში ატარებს, ენერგიის დღე-ღამის დანახარჯი მნიშვნელოვნად აღემატება ძირი-
თადი ცვლის სიდიდეს. ენერგეტიკული დანახარჯების ეს ზრდა შეადგენს სამუ-
შაო ნამატს, რომელიც მით მეტია, რაც უფრო ინტენსიურია კუნთური მუშაობა.

კუნთური მუშაობისას თავისუფლდება სითბური და მექანიკური ენერგია.
პროცენტებში გამოხატული მექანიკური ენერგიის შეფარდებას სამუშაოზე და-
ხარჯულ მთელ ენერგიასთან მარგი მოქმედების კოეფიციენტი
ეწოდება. ადამიანის მუშაობისას მარგი მოქმედების კოეფიციენტი მერ-
ყეობს 16%-დან 25%-მდე და საშუალოდ უდრის 20%-ს, მაგრამ ცალკეულ შემ-
თხვევებში შეიძლება მეტიც იყოს.

მარგი მოქმედების კოეფიციენტი იცვლება მთელი რიგი პირობების მიხედ-
ვით. ასე, მაგალითად, არანავარჯიშებ ადამიანებს იგი უფრო დაბალი აქვთ,
ვიდრე ნავარჯიშევთ; მარგი მოქმედების კოეფიციენტი ვარჯიშთან დაკავ-
შირებით მატულობს.

ენერგიის დანახარჯები მით მაღალია, რაც უფრო ინტენსიურია ორგანიზმის მიერ განხორციელებული კუნთური მუშაობა. ეს ჩანს შემდეგი ცდებიდან. თუ ენერგიის დანახარჯები ძირითადი ცვლის პირობებში შეადგენს საშუალოდ 1 კკალ სხეულის 1 კგ წონაზე 1 საათში, მაშინ მშვიდი ჯდომისას ენერგიის დანახარჯები საშუალოდ ტოლია 1,4 კკალ 1 კგ-ზე საათში; დაძაბვის გარეშე დგომისას — 1,5 კკალ; მსუბუქი მუშაობისას (კანცელარიის მუშაოები, მკერავები, ზუსტი სამუშაოების მექანიკოსები, მასწავლებლები) — 1,8—2,5 კკალ; სიარულთან დაკავშირებული სუსტი კუნთური მუშაობისას (ეჭიმები, ლაბორანტები, ფოსტალიონები, მკინძავეები) — 2,8—3,2 კკალ; საშუალო სიმძიმის კუნთურ მუშაობასთან დაკავშირებული შრომისას (მელითონეები, მღებავები, ღურგლები) — 3,2—4,0 კკალ; მძიმე ფიზიკური შრომისას (მშენებელი მუშები, შესის მჭრელები, მხვანელები, მჭედლები და სხვ.). — 5—7,5 კკალ.

ენერგეტიკული დანახარჯების მიხედვით სხვადასხვა პროფესიის წარმომადგენლები შეიძლება განაწილებულ იქნენ რამდენიმე ჯგუფში. ამ ჯგუფების ენერგიის დღე-ღამური დანახარჯი ასეთია:

პირველი ჯგუფი	გონებრივი შრომის მუშაოები (მეცნიერები, ეჭიმები, ინჟინრები, კანტორის მუშაოები და სხვ.) — 3000 — 3200 კკალ
მეორე ჯგუფი	მექანიზებული საწარმოების მუშები (ხარატები, მღარავები, ფეიქრები, ქალაქის ტრანსპორტის მძღოლები) — 3500 კკალ
მესამე ჯგუფი	მუშები, რომლებიც ნაწილობრივ მექანიზებულ საწარმოებში დაკავებული არიან ფიზიკური შრომით (ზეინკლები, ცეცხლფარეშები, სოფლის მეურნეობის მუშები) — 4000 კკალ
მეოთხე ჯგუფი	მძიმე ფიზიკური შრომის მუშები (მტვირთავები, მიწის მთხრელები და სხვ.) — 4500 — 5000 კკალ.

სოფლის მეურნეობაში, მშენებლობასა და მრეწველობაში სამანქანო ტექნიკის დანერგვასთან ერთად მუშის ენერგეტიკული დანახარჯები მნიშვნელოვნად მცირდება.

ენერგიის ცვლა გონებრივი შრომისას

ენერგეტიკული დანახარჯები გონებრივი შრომისას ბევრად უფრო დაბალია, ვიდრე ფიზიკური შრომისას.

ძნელი გამოთვლები, წიგნზე მუშაობა და გონებრივი შრომის სხვა ფორმები, თუ მათ თან არ სდევს მოძრაობა, იწვევენ ენერგიის ხარჯის უმნიშვნელო (2—3%) მომატებას სრულ მოსვენებასთან შედარებით. თუმცა უმრავლეს შემთხვევებში გონებრივი შრომის სხვადასხვა სახეს თან სდევს კუნთური მოქმედება, განსაკუთრებით მომუშავეის (ლექტორის, არტისტის, მწერლის, ორატორის და ა. შ.) ემოციური აგზნებისას, ამიტომ მათი ენერგეტიკული დანახარჯებიც შეიძლება შედარებით დიდი იყოს. განცდილმა ემოციურმა აგზნებამ შეიძ-

ლება რამდენიმე დღის განმავლობაში გამოიწვიოს ცვლის მომატება 11—19%-ით.

თუ გამოსაკვლევ პირს შთავაგონებთ, რომ ის აწარმოებს მძიმე კუნთურ მუშაობას, მაშინ მას ცვლა ეზრდება ხშირად ორჯერ და უფრო მეტადაც, თუმცა იგი არ მუშაობს. ეს ფაქტები ამტკიცებენ, რომ ნივთიერებათა ცვლა და ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯები შეიძლება შეიცვალოს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის გავლენით.

საკვების სპეციფიკურ-დინამიკური მოქმედება

საკვების მიღება და უჯრედების მიერ საყუათო ნივთიერებების შეთვისება ზრდის ორგანიზმის ენერგეტიკულ დანახარჯებს, აძლიერებს რა ნივთიერებათა ცვლას. ნივთიერებათა და ენერგიის ცვლის ამ გაძლიერებას საკვების სპეციფიკურ-დინამიკური მოქმედება ეწოდება.

ყველაზე დიდია ცილოვანი საკვების სპეციფიკურ-დინამიკური მოქმედება: ცვლა საშუალოდ 30%-ით იზრდება. ნახშირწყლებისა და ცხიმების სპეციფიკურ-დინამიკური მოქმედება მნიშვნელოვნად ნაკლებია, ვიდრე ცილებისა. ცხიმებით და ნახშირწყლებით კვებისას ადამიანის ცვლა იზრდება 4—15%-ით. (სხვადასხვა მკვლევართა მონაცემები ერთმანეთს არ ემთხვევიან).

კვება

ფიზიოლოგების ამოცანა რაციონალური კვების დასასაბუთებლად მდგომარეობს იმაში, რომ მიუთითონ იმ საკვები პროდუქტების შედგენილობასა და რაოდენობაზე, რომლებსაც შეუძლიათ ორგანიზმის მოთხოვნილების დაკმაყოფილება. ცნება „საკვები პროდუქტები“ ან „საკვები საშუალებანი“ არ უნდა ავსუროთ ცნებაში „საყუათო ნივთიერებები“. საყუათო ნივთიერებებს მიეკუთვნება ქიმიურ ნივთიერებათა გარკვეული ჯგუფები: ცილები, ცხიმები, ნახშირწყლები, მინერალური მარილები, ვიტამინები და წყალი. ეს ნივთიერებანი ამა თუ იმ რაოდენობით შედიან ყოველ საკვებ პროდუქტში, რომელიც ბევრ შემთხვევაში რიგი ნივთიერებების ნარევის წარმოადგენს.

საყუათო ნივთიერებების კალორიული კოეფიციენტები

თუ ვიცით საკვები ნივთიერებების შედგენილობა და მათი შეთვისებადობა, შეიძლება გამოვიანგარიშოთ მიღებული საკვების ენერგეტიკული ღირებულება, რადგანაც საყუათო ნივთიერებების კალორიული კოეფიციენტები ცნობილია.

კალორიულ ან სითბურ კოეფიციენტს უწოდებენ სითბოს იმ რაოდენობას, რომელიც თავისუფლდება 1 გ ნივთიერების დაწვისას. რუბნერის მონაცემებით ძირითადი საყუათო ნივთიერებების კალორიული კოეფიციენტები ორგანიზმში მათი დაჟანგვისას ასეთია:

1 გ ცილისა	4,1 კკალ
1 გ ცხიმისა	9,3 კკალ
1 გ ნახშირწყლებისა	4,1 კკალ

საყუთო ნივთიერებების კალორიული კოეფიციენტების განსაზღვრას აწარმოებენ ბერტ-ლოს კალორიმეტრიული ყუმბარის დახმარებით. ეს უკანასკნელი წარმოადგენს წყალში მოთავსებულ ჰერმეტიულად დახურულ ჭურჭელს. ყუმბარაში აწარმოებენ გამოსაქვლევ ნივთიერების დაწვას ჟანგბადის დიდი წნევის ქვეშ და საზღვრავენ განთავისუფლებული სითბოს რაოდენობას (ყუმბარის გარემომცველი წყლის ცნობილი მოცულობის გათბობის მიხედვით).

ციხიმებისა და ნახშირწყლების სითბოს წარმოქმნის უნარის განსაზღვრის შედეგები შესრულებული კალორიმეტრიული ყუმბარის დახმარებით რაოდენობრივად ემთხვევიან იმ ენერგიის გამოკვლევის შედეგებს, რომელიც გამოიყოფა ორგანიზმში ამ ნივთიერებათა დაჟანგვისას. ეს ეთანხმება ჯერ კიდევ 1840 წ. ჰესის მიერ დადგენილ კანონს, რომლის მიხედვითაც ქიმიური რეაქციების სითბური ეფექტი ერთნაირია, თუ მათში მონაწილე საწყისი და საბოლოო პროდუქტები ერთნაირია, მიუხედავად იმისა, თუ რა შუალედი ეტაპებით მიმდინარეობს რეაქცია. ცხიმები და ნახშირწყლები ორგანიზმში დაჟანგვისას და ორგანიზმის გარეშე წვისას იძლევიან ერთსა და იმავე დაშლის საბოლოო პროდუქტებს: ნახშირორჟანგსა და წყალს; მაშასადამე, სითბოს რაოდენობაც ორივე შემთხვევაში მათ ერთნაირი უნდა მოგვცენ. ცხიმებისა და ნახშირწყლებისაგან განსხვავებით ცილები კალორიმეტრში დაწვისას წარმოქმნიან სითბოს უფრო მეტ რაოდენობას, ვიდრე ორგანიზმში დაჟანგვისას. ასე, მაგალითად, 1 გ კაზეინი დაწვისას გამოყოფს 5,85 კკალ სითბოს, ხოლო ორგანიზმში დაჟანგვისას — მხოლოდ 4,1 კკალ. ეს იმით აიხსნება, რომ კალორიმეტრში ცილები იწვეებიან CO_2 , H_2O და NH_3 -მდე. ორგანიზმში ცილების დაჟანგვისას კი წარმოიქმნება დაშლის საბოლოო პროდუქტები (შარდოვანა, შარდის მკვათა, კრეატინინი), რომლებსაც ჯერ კიდევ აქვთ საკმაოდ მაღალი უნარი სითბოს წარმოქმნისა.

კალორიულობის განსაზღვრისას არჩევენ „ბრუტო“ და „ნეტო“ სიდიდეებს. „ბ რ უ ტ ო“ კ ა ლ ო რ ი უ ლ ო ბ ა ეს არის მიღებული საკვების საერთო კალორიულობა „ნ ე ტ ო“ კალორიულობა გამოიანგარიშება სათანადო შესწორების შეტანით შეთვისებადობაზე; ამრიგად, იგი გამოხატავს კალორიების იმ რაოდენობას, რომელსაც რეალურად ღებულობს ორგანიზმი მოცემული საკვები პროდუქტის ჭამისას.

საკვების შეთვისებადობა

მიღებული საკვები მთლიანად არ შეითვისება, ე. ი. არ შეიწოვება საჭმლის მომნელებელი ტრაქტიდან და არ გამოიყენება; ორგანიზმის მიერ შეყვანილი საკვების ნაწილი გამოიყოფა ნაწლავებით — ხენჯის საწით. თუ საკვებში შემავალი ცილების, ცხიმებისა და ნახშირწყლების რაოდენობას გამოვაკლებთ განავალში შემავალ ამავე ნივთიერებების რაოდენობას, შეიძლება განვსაზღვროთ საკვების შეთვისებადობა.

ცხოველური საკვების შეთვისებადობა უდრის საშუალოდ 95%, მცენარე-

ული საკვებისა — 80 %¹ და შერეული საკვების 82—90 %. პრაქტიკაში უფრო ხშირად გამოანგარიშებას აწარმოებენ საკვების 90 % შეთვისებიდან გამომდინარე.

საუშუალო ნივთიერებათა იზოდინამია

ორგანიზმისათვის ენერგიის აუცილებელი რაოდენობა შეიძლება მიღებული იყოს მის მიერ როგორც ცილების, ისე ცხიმებისა და აგრეთვე ნახშირწყლების დაჟანგვის ხარჯზე. მსხველწილობაში იღებდა რა მხოლოდ ორგანიზმის ენერგეტიკას, მ. რუბნერმა ჩამოაყალიბა იზოდინამიის წესი, რომლის მიხედვითაც ცალკეულ საუშუალო ნივთიერებებს შეუძლიათ ერთმანეთის შეცვლა მათი კალორიული კოეფიციენტის შესაბამისად. ამ წესის თანახმად 1 გ ცხიმს, რომელიც ორგანიზმს აძლევს 9,3 კკალ, შეუძლია შეცვალოს 2,3 გ ნახშირწყლებმა ან ამდენივე რაოდენობა ცილამ, ხოლო 1 გ ცილას, რომელიც ორგანიზმს აძლევს 4,1 კკალ, შეუძლია შეცვალოს 1 გ ნახშირწყლები ან 0,44 გ ცხიმი; მაგრამ, როგორც თვით რუბნერი აღნიშნავდა, იზოდინამიის წესს აქვს მეტად შეზღუდული მნიშვნელობა, რადგანაც იგი ითვალისწინებს მხოლოდ ორგანიზმის ენერგეტიკულ საჭიროებას, მაშინ როცა საკვებ ნივთიერებებს (ცილები, ლიპოიდები) აქვთ სხვა მნიშვნელობაც, წარმოადგენენ რა პლასტიკურ მასალას, საიდანაც შენდება უჯრედთა პროტოპლაზმის ნივთიერება, რომელიც ნივთიერებათა ცვლის მსვლელობაში მუდმივად იშლება. ამიტომ კვების ნორმების შედგენისას არ შეიძლება მხოლოდ იზოდინამიის წესით ხელმძღვანელობა და მხოლოდ საკვების კალორიულობაზე ზრუნვა. გარდა ამისა, აუცილებელია, რომ ორგანიზმი იღებდეს ცილების, ცხიმების, ნახშირწყლების, მინერალური მარილებისა და სხვადასხვა ვიტამინის საკმარ რაოდენობას.

ადამიანის კვების ნორმები

საკვები რაციონების შედგენისას განსაკუთრებით დიდი თეორიული და პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს კვებაში ცილების ნორმების საკითხს.

ადამიანისათვის აუცილებელი საკვების ცილის რაოდენობის კვლევა დაიწყო გასული საუკუნის 60-იან წლებში. იმ დროს კვების ფიზიოლოგიის ერთ-ერთი ფუძემდებელი კ. ფოიტი ადამიანების მიერ გამოყოფილი აზოტის რაოდენობის განსაზღვრის საფუძველზე, აგრეთვე მოსახმარი საკვების საშუალო შედგენილობისა და რაოდენობის სტატისტიკური მონაცემების საფუძველზე, მივიდა დასკვნამდე, რომ საშუალო სიმძიმის ფიზიკური შრომისას მოზრდილ ადამიანებს ესაჭიროება 118 გ ცილა დღე-ღამეში.

მრავალი მკვლევარი დასავლეთში, განსაკუთრებით კი აშშ-ში მრავალჯერ სწავლობდა საკითხს, თუ რამდენად შეიძლება შემცირდეს შეყვანილი ცილის რაოდენობა, ისე რომ არ დაირღვეს აზოტური წონასწორობა აზოტის უარყოფითი ბალანსის მხრივ, ე. ი. ისე, რომ არ შეიქმნას ცილოვანი შიმშილი. ეს მკვლევარები ცდილობდნენ განესაზღვრათ ცილის მინიმუმი, ე. ი. ცილის ის მინიმალური რაოდენობა, რომლის დროსაც ჯერ კიდევ შესაძლებელია აზოტოვანი წონასწორობის შენარჩუნება.

ამ მიზნით ჩიტენდენი თავის ექსპერიმენტებს აწარმოებდა 26 პირზე, მათ შორის საკუთარ თავზეც. ცდები საშუალოდ გრძელდებოდა 8 თვემდე. მის ცდებში შეყვანილი ცილის რაოდენობა უდრიდა საშუალოდ დღე-ღამეში 50—60 გ. ასეთ პირობებში ზოგიერთ გამოსაკვლევე პირს ჰქონდა აზოტოვანი წონასწორობა, სხვებში კი ვერ იქნა მიღწეული ეს წონასწორობა და ამიტომ მათ სხეულის წონა მნიშვნელოვნად შეუმცირდათ (6 კგ-მდე 8 თვის განმავლობაში) და ჰქონდათ გამოფიტული ადამიანის გარეგნობა.

ხინდლედ აგრეთვე ხანგრძლივი ექსპერიმენტების საფუძველზე, სარგებლობდა რა კარტოფილით, როგორც კვების ძირითადი პროდუქტით (ეს პროდუქტი მდიდარია ნახშირწყლებით და ლარბიბა ცილებით), მივიდა დასკვნამდე, რომ შეიძლება საკვებში ცილის ნორმის კიდევ უფრო მეტად დაქვეითება. ხინდლედ საკმარისად თვლიდა დღე-ღამეში 25—35 გ ცილას, თუმცა მასაც და მისი დაკვირვების ქვეშ მყოფ პირებს ჰქონდათ აზოტის ქრონიკული უარყოფითი ბალანსი. ამრიგად, ხინდლედს დაკვირვებათა შედეგები იძლევიან უფლებას გამოვიტანოთ დასკვნა, ავტორის შეხედულების საწინააღმდეგოდ, სახელობრ კვებაში ცილების ნორმების მკვეთრი შემცირების დაუშვებლობის შესახებ.

ცილების მიღების ხანგრძლივი შეზღუდვის გავლენა შეიძლება გამოვლავლდეს უარყოფითად შედარებით დიდი ხნის შემდეგ. კერძოდ, დადგენილია, რომ ცილის შემცირებული რაოდენობით მიღებისას ქვეითდება ინფექციისადმი ორგანიზმის წინააღმდეგობის უნარი. საკვებში ცილის რაოდენობა უნდა იყოს იმ მინიმალურ რაოდენობაზე მეტი, რაც ორგანიზმს ესაჭიროება, რადგანაც აუცილებელია გარკვეული რეზერვი, რომელიც შეიძლება გამოყენებულ იქნას ფიზიოლოგიური მოქმედების გაძლიერებისას. ამ მონაცემების საფუძველზე საბჭოთა მეცნიერები (მ. შატერნიკოვი, ბ. ლავროვი, ბ. ზბარსკი და სხვ.) მივიდნენ იმ დასკვნამდე, რომ არ არის სასურველი ცილის მიღების მკვეთრი შეზღუდვა.

საკვები რაციონის შედგენისას საჭიროა გეზის აღება არა ცილის მინიმუმზე, არამედ ცილის ოპტიმუმზე, ე. ი. საკვებში ცილის იმ რაოდენობაზე, რომელიც სავსებით უზრუნველყოფს ორგანიზმის მოთხოვნილებას, კარგ თვითგრძნობას, მაღალ შრომისუნარიანობას, ინფექციის მიმართ საკმარის წინააღმდეგობის უნარს, ხოლო ბავშვებისათვის აგრეთვე ზრდის მოთხოვნილებას. ზრდასრული ადამიანის მიერ ყოველდღიურად საკვებთან ერთად 80—100 გ ცილის მიღება სავსებით აკმაყოფილებს ორგანიზმის მოთხოვნილებას ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში მსუბუქი მუშაობისას.

საშუალო სიმძიმის მუშაობისას საჭიროა დაახლოებით 120 გ ცილა, ხოლო მძიმე ფიზიკური შრომისას — 150—160 გ-მდე. ცილის ამ რაოდენობის არა ნაკლებ 30% უნდა იყოს ცხოველური წარმოშობის.

ბავშვებისათვის ცილის ნორმა 1 კგ წონაზე გადაანგარიშებით მომატებული უნდა იყოს ზრდის მოთხოვნილებასთან დაკავშირებით. ო. მოლჩანოვას მონაცემებით 1—3 წლის ბავშვისათვის აუცილებელია დღე-ღამეში 55 გ ცილა, 4—6 წლის ბავშვებისათვის — 72 გ., 7—9 წლის ბავშვებისათვის — 89 გ, 10—15 წლის ასაკში დღე-ღამეში საჭიროა 100—106 გ ცილა.

საკვები რაციონი ცხიმს უნდა შეიცავდეს არა ნაკლებ 60 გ, რადგანაც მათ შედგენილობაში შედის ცხიმში ხსნადი ვიტამინები და ლიპოიდები, რომლებიც აუცილებელია უჯრედის აშენებისათვის. დღე-ღამეში 3000 კკალ დახარჯვისას რეკომენდებულია საკვებთან ერთად 100 გ ცხიმის მიღება. ცხიმის ამ რაოდენობიდან 30—50% უნდა მოდიოდეს ცხოველური წარმოშობის ცხიმებზე.

საკვები უნდა შეიცავდეს აგრეთვე ნახშირწყლების, მინერალური მარილებისა და ვიტამინების საკმარ რაოდენობას. საკვებში ნახშირწყლების სადღეღამისო რაოდენობა ადამიანისათვის უნდა შეადგენდეს 400—500 გ.

სხეულის ტემპერატურა და იზოთერმია

ადამიანისა და უმადლესი ცხოველების სხეულის ტემპერატურა ჩვეულებრივ პირობებში შედარებით მუდმივ ღონეზეა, მიუხედავად გარემოს ტემპერატურის მერყეობისა. სხეულის ტემპერატურის ამ მუდმივობას იზოთერმიას უწოდებენ.

იზოთერმია ახასიათებს მხოლოდ ე. წ. პოკოთერმულ ანუ თბალისხილან ცხოველებს. იზოთერმია არ ახასიათებს პოკილოთერმულ ანუ ცივისხილან ცხოველებს, ე. ი. ისეთ ცხოველებს, რომელთა სხეულის ტემპერატურა ცვალებადია და მცირედ განსხვავდება გარემოს ტემპერატურისაგან.

იზოთერმია ონტოგენეზის პროცესში თანდათან ვითარდება. ახალშობილ ბავშვს სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის შენარჩუნების უნარი განვითარებული აქვს არასრულყოფილად. ამის გამო შეიძლება განვითარდეს ორგანიზმის გაცივება (ჰიპოთერმია) გარემოს ისეთი ტემპერატურის დროს, რომელიც მოზრდილზე არ ახდენს გავლენას. ასევე მცირე კუნთოვან მუშაობას, რომელიც, მაგალითად, დაკავშირებულია ბავშვის ტირილთან, შეუძლია გამოიწვიოს სხეულის ტემპერატურის მომატება. დღენაკლული ბავშვის ორგანიზმს კიდევ უფრო ნაკლებად აქვს უნარი სხეულის მუდმივი ტემპერატურის დაცვისა: მათი სხეულის ტემპერატურა მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული გარემოს ტემპერატურაზე.

ორგანოებისა და ქსოვილების ტემპერატურა, ისევე როგორც მთელი ორგანიზმის ტემპერატურა, დამოკიდებულია სითბოს წარმოქმნის ინტენსივობასა და სითბოს დაკარგვის სიდიდეზე.

სითბოს წარმოქმნა ხდება განუწყვეტლივ მიმდინარე ექზოთერმული რეაქციების შედეგად, რომელთაც თან სდევს სითბოს გამოყოფა. ეს რეაქციები წარმოებს ყველა ორგანოსა და ქსოვილში, მაგრამ არა ერთნაირი ინტენსივობით. ორგანოებსა და ქსოვილებში, რომლებიც ასრულებენ აქტიურ მუშაობას: კუნთოვან ქსოვილში, ღვიძლში, თირკმლებში, გამოიყოფა სითბოს უფრო მეტი რაოდენობა, ვიდრე ისეთებში, როგორიცაა შემავალი ქსოვილი, ხრტილები.

ორგანოებისა და ქსოვილების მიერ სითბოს დაკარგვა ძირითადად დამოკიდებულია მათ ადგილმდებარეობაზე: ზერელედ მდებარე ორგანოები, მაგალითად, კანი, ჩონჩხის კუნთები გასცემენ მეტ სითბოს და ცივდებიან უფრო ძლიერ, ვიდრე შინაგანი ორგანოები, რომლებიც მეტად არიან დაცული გაცივებისაგან.

აქედან აშკარაა, რომ სხვადასხვა ორგანოს ტემპერატურა უნდა იყოს განსხვავებული. მაშინ, როცა ღვიძლს, რომელიც მოთავსებულია ორგანიზმში ღრმად და იძლევა მეტ სითბოს პროდუქციას, ადამიანის შემთხვევაში აქვს უფრო მაღალი ტემპერატურა 37,8 — 38°, კანის ტემპერატურა მნიშვნელოვნად დაბალია (კანის ტანსაცმლით დაფარულ მიდამოებში 29,5—33,9°).

აქედან გამომდინარეობს, რომ ცნება „სხეულის ტემპერატურა“ პირობითია, რაზღუნადაც სხეულის სხვადასხვა მიდამოს ტემპერატურა მკვეთრად განსხვავდება. ყველაზე უკეთესად ორგანიზმის, როგორც მთლიანის, საშუალო ტემპერატურას ასახავს ყველაზე მსხვილ ძარღვებში მოთავსებული სისხლის

ტემპერატურა, რადგანაც ძარღვებში მოძრავი სისხლი თბება აქტიურ ქსოვი-
ლებში, რითაც აცივებს მათ და ცივდება კანში, რომელსაც ამავე დროს ათბობს.
ადამიანის სხეულის ტემპერატურაზე მსჯელობენ ილლიის ფოსოში მისი გა-
ზომვის საფუძველზე. სხეულის ამ ნაწილში ჯანმრთელი ადამიანის ტემპერატუ-
რა უდრის $36,5—36,9^{\circ}$. კლინიკაში ტემპერატურას ხშირად ზომავენ
rectum-ში (განსაკუთრებით ჩვილ ბავშვებში); აქ ტემპერატურა უფრო მაღა-
ლია, ვიდრე ილლიის ფოსოში და უდრის ჯანმრთელ ადამიანში საშუალოდ
 $37,2—37,5^{\circ}$.

სხეულის ტემპერატურა არ რჩება მუდმივი, იგი მერყეობს დღე-ღამის
განმავლობაში $0,5—0,7^{\circ}$ ფარგლებში. სხეულის მაქსიმალური ტემპერატურა
აღინიშნება საღამოს 4—6 საათზე, მინიმალური — დილის 3—4 საათზე. სხეუ-
ლის ტემპერატურის ეს მერყეობანი დამოკიდებულია ცხოვრების პირობებზე-
სიმშვიდე და ძილი აქვეითებს ტემპერატურას, კუნთოვანი მოქმედება — მაღ-
ლა სწევს მას. ამის გამო მუშებს, რომლებიც დიდი ხნის განმავლობაში მუშა-
ობენ ღამის ცვლაში, ტემპერატურის მერყეობანი შეიძლება ჰქონდეთ ზემო-
აღნიშნულის საწინააღმდეგო.

ადამიანის სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის შენარჩუნება შეიძლება
მხოლოდ მთელი ორგანიზმის მიერ სითბოს წარმოქმნისა და გაცემის თანასწო-
რობის პირობებში. ეს ხორციელდება თერმორეგულაციის ფიზიოლოგიური მე-
ქანიზმების საშუალებით. მიღებულია მთლიანად თერმორეგულაციის დაყოფა
ფიზიკურ და ქიმიურ თერმორეგულაციად.

ქ ი მ ი უ რ ი თ ე რ მ ო რ ე გ უ ლ ა ც ი ა ხორციელდება ორგანიზმის მი-
ერ სითბოს წარმოქმნის გაძლიერების ან შესუსტების გზით, ე. ი. მისი
ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობის გაძლიერების ან შესუსტების გზით. ფ ი-
ზ ი კ უ რ ი თ ე რ მ ო რ ე გ უ ლ ა ც ი ა ხორციელდება ორგანიზმის მიერ სით-
ბოს გაცემის ინტენსივობის შეცვლის გზით.

ქიმიური თერმორეგულაცია

ნივთიერებათა ცვლისა და შესაბამისად სითბოს წარმოქმნის ინტენსივობის
განმსაზღვრელ ერთ-ერთ ფაქტორს გარემოს ტემპერატურა წარმოადგენს.

გარემოს ტემპერატურის $25—30^{\circ}$ -მდე მომატებისას ორგანიზმის ნივთიე-
რებათა ცვლა და სითბოს წარმოქმნა ოდნავ მცირდება. პირიქით, გარემოს ტემ-
პერატურის 15° ქვევით დაცემისას — სითბოს წარმოქმნა მნიშვნელოვნად მა-
ტულობს. სითბოს წარმოქმნის მნიშვნელოვანი გაძლიერება ხდება იმ შემთხვე-
ვაში, თუ გარემოს ტემპერატურა დაეცემა ო პ ტ ი მ ა ლ უ რ ი ტ ე მ პ ე რ ა ტ უ-
რ ი ს ანუ კ ო მ ფ ო რ ტ ი ს ზ ო ნ ი ს ქვევით. ჩვეულებრივი მსუბუქი ტანსაც-
მლის პირობებში ეს ზონა იმყოფება $18—20^{\circ}$ ფარგლებში, ხოლო შიშველი
ადამიანისათვის — 28° .

წყალში ყოფნისას ოპტიმალური ტემპერატურა უფრო მაღალია, ვიდრე ჰაერზე ყოფ-
ნისას. ეს იმიტოა განპირობებული, რომ წყალს აბასიათებს მაღალი თბოტევადობა და სითბოს
ვამტარობა, რის გამოც იგი 14-ჯერ უფრო ძლიერ აცივებს სხეულს, ვიდრე ჰაერი. ამის გამო
გრძელ აბაზანაში ყოფნისას ნივთიერებათა ცვლა მატულობს ბევრად უფრო მეტად, ვიდრე
მავე ტემპერატურის ჰაერზე ყოფნისას.

სითბოს წარმოქმნის გაძლიერებას გარემოს ტემპერატურის დაქვეითებით-
სას დიდი მნიშვნელობა აქვს სხეულის გაცივებასთან ბრძოლაში.

ორგანიზმში სითბოს ყველაზე ინტენსიური წარმოშობა ხდება კუნთებში
მათი შეკუმშვის დროს. ადამიანის უმოძრაოდ წოლის დროსაც კი, თუ კუნთები
არ არის მოღუწებული, ჟანგვითი პროცესები და მასთან ერთად სითბოს წარ-
მოქმნაც 10%-ით მეტია, ვიდრე სავსებით მოღუწებული კუნთებით წოლისას.
შედარებით მცირე მასშტაბის სამოძრაო აქტივობა იწვევს სითბოს წარმოქმნის
25%-ით გაზრდას. სიარული ენერგეტიკულ დანახარჯებს ზრდის 60—80%-ით,
ხოლო მძიმე მუშაობამ შეიძლება გაზარდოს იგი 400—500%-ით.

სითბოს წარმოქმნა კუნთებში მატულობს, თუ ადამიანი იმყოფება სიცი-
ვეში. ეს იმიტაა განპირობებული, რომ სხეულის ზედაპირის გაცივება მოქმე-
დებს კანში მოთავსებულ სიცივის მიმღებ რეცეპტორებზე და რეფლექსურად
ააგზნებს კუნთების უწყსრიგო უნებლიე შეკუმშვებს, რაც გამოიხატება კანკა-
ლის სახით. ამ დროს ორგანიზმის ენერგეტიკული დანახარჯები მნიშვნელოვ-
ნად იზრდება, მატულობს კუნთოვანი ქსოვილის მიერ ჟანგბადისა და ნახშირ-
წყლების მოხმარება, რასაც თან სდევს სითბოს წარმოქმნის გაზრდა. ამრიგად,
„შეძცივნება“ ანუ კანკალი სიცივეში წარმოადგენს სხეულის ტემპერატურის
რეფლექსური რეგულაციის გამოხატულებას კუნთებში სითბოს წარმოქმნის
გაზრდის გზით. თუ რამდენად შეუძლია კანკალს გაზარდოს სითბოს წარმოქმნა,
იქიდან ჩანს, რომ კანკალის ხელოვნური იმიტაცია სითბოს წარმოქმნას, საწყის
დონესთან შედარებით 200%-ით ზრდის. თერმორეგულაციაში კანკალის მნიშ-
ვნელობა კიდევ იმიტაც მტკიცდება, რომ სხეულის გაცივებისას ტემპერატურის
გაცემა ბევრად უფრო სწრაფად ხდება იმ შემთხვევაში, თუ ორგანიზმში შეყვ-
ნილია მიორელაქსანტები — ნივთიერებანი, რომლებიც წყვეტენ იმპულსის
გადაცემას ნერვიდან კუნთზე და ვეღარ იწვევს კუნთების რეფლექსური კან-
კალი.

კუნთების გარდა ქიმიურ თერმორეგულაციაში მნიშვნელოვან როლს ას-
რულებენ ღვიძლი და თირკმლები. ღვიძლის ვენაში არსებული სისხლის ტემ-
პერატურა უფრო მაღალია, ვიდრე ღვიძლის არტერიაში, რაც მიუთითებს ამ
ორგანოში სითბოს ინტენსიურ წარმოქმნაზე. სხეულის გაცივებისას ღვიძლში
სითბოს პროდუქცია იზრდება.

ორგანიზმის მიერ ენერგიის განთავისუფლება ხორციელდება ცილების,
ცხიძეებისა და ნახშირწყლების დაჟანგვითი დაშლის ხარჯზე. ამიტომ გასაგებია,
რომ მექანიზმები, რომლებიც არეგულირებენ ჟანგვით პროცესებს, არეგული-
რებენ აგრეთვე სითბოს წარმოქმნასაც.

ფიზიკური თერმორეგულაცია

გარემოს ტემპერატურის მომატებისას სხეულის ტემპერატურის მუდმი-
ვობის დაცვისათვის განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ფიზი-
კურ თერმორეგულაციას. თუ გარემოს ტემპერატურა უახლოვდება ან ტოლია
სხეულის ტემპერატურისა, ნივთიერებათა ცვლა ქვეითდება, მაგრამ ამას არ შე-
უძლია დაიცვას ორგანიზმი გადახურებისაგან, რადგანაც ორგანიზმში მაინც
ხდება გარკვეული რაოდენობის სითბოს წარმოქმნა. ამ შემთხვევაში იზოთერ-
მიის შენარჩუნებისათვის ძირითადი მნიშვნელობა ენიჭება ფიზიკურ თერმო-

რეგულაციას, რაც ხორციელდება სითბოს გაცემის გაძლიერებით. ორგანიზ-
მში წარმოქმნილი სითბო ძირითადად გამოიყოფა **სითბოს განსხივების (სითბოს
რადიაციული გაცემა) და სითბოს გატარების (სითბოს კონვექციური გაცემა)**
გზით, ე. ი. კანის მიერ სითბოს უშუალო გადაცემით ჰაერსა და იმ საგნებზე,
რომელთაც კანი ეხება. სითბოს გატარება და განსხივება ერთად, მოსვენების
მდგომარეობაში, შეადგენს ზრდასრული ადამიანის სითბოს გაცემის დაახლო-
ებით 70% (სითბოს განსხივება 55%, სითბოს გატარება 15%-მდე).

ჩვეულებრივ პირობებში აქტიური მუშაობის გარეშე სითბოს 27%-მდე
სხეულის მიერ გაიცემა წყლის აორთქლების გზით კანის ზედაპირიდან და ფილ-
ტვებიდან. თუ მხედველობაში მივიღებთ, რომ საოფლე ჯირკვლები დღე-ღამე-
ში გამოყოფენ 500 მლ-მდე, ხოლო ფილტვები — 360 მლ-მდე წყალს და რომ
1 მლ წყლის აორთქლება საჭიროებს 0,58 კილოკალორიას, მაშინ სხეულის მი-
ერ წყლის აორთქლებაზე იხარჯება 500 კილოკალორიამდე, დანარჩენი 3%
სხეულის მიერ გამოყოფილი სითბოსი იხარჯება. ჩასუნთქული ჰაერის, გა-
მოყოფილი განაელისა და შარდის გასათბობად.

ტანსაცმელი ადამიანისათვის წარმოადგენს სითბოს გაცემის შემცირების
საშუალებას; ამასთანავე სითბოს დაკარგვას ხელს უშლის ჰაერის ის უმოძრაო
ფენა, რომელიც მოთავსებულია ტანსაცმელსა და კანს შორის, რადგანაც ჰაე-
რი სითბოს ცუდი გამტარია. ტანსაცმლის ქვეშ ჰაერის ტემპერატურა აღ-
წევს 30°. პირიქით, გაშიშვლებული სხეული კარგავს სითბოს, რადგანაც მის
ზედაპირზე მუდმივად იცვლება ჰაერი, ამიტომ სხეულის გაშიშვლებულ ნაწი-
ლებზე კანის ტემპერატურა მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია, ვიდრე ტანსაცმ-
ლით დაფარულ ადგილებზე.

სითბოს გაცემას მნიშვნელოვნად უშლის ხელს კანქვეშა ცხიმის ფენა.
რადგანაც ცხიმი სითბოს ცუდი გამტარია.

სითბოს განსხივება და გატარება შეიძლება განხილულ იქნას ერთად.
რადგანაც მათი ცვლილებები ყოველთვის ხდება პარალელურად და და-
მოკიდებული არიან ერთსა და იმავე ფაქტორზე: გარემოსა და კანის ტემპერა-
ტურათა შორის სხვაობაზე. კანის ტემპერატურა და შესაბამისად სითბოს გან-
სხივებისა და გატარების ინტენსივობა, შეიძლება შეიცვალოს ჯერ ერთი, სისხლ-
ძარღვებში სისხლის გადანაწილებისას და მეორე, ცირკულაციაში არსებუ-
ლი სისხლის მოცულობის ცვლილებისას.

სხვადასხვა სისხლძარღვოვან მიდამოებში სისხლის გადანაწილება ხდება
შემდეგნაირად: სიცხეზე კანის სისხლძარღვები, ძირითადად არტერიოლები,
ვიწროვდებიან და სისხლის დიდი რაოდენობა გადადის მუცლის ღრუს ორგა-
ნების სისხლძარღვებში. კანის ზედაპირული ფენები, იღებენ რა ნაკლებად
გამთბარ სისხლს, შესაბამისად ასხივებენ ნაკლებ სითბოს და ნაკლებ ათბობენ
გარემომცველ გარემოს — მცირდება სითბოს გაცემა. კიდურების კანის მნიშ-
ვნელოვანი გაცივებისას, გარდა ამისა იხსნება არტერო-ვენური ანასტომოზე-
ბი, რაც ამცირებს კანის კაპილარებში გადმოსულ სისხლს და ამით ხელს უშ-
ლის სითბოს გაცემას.

გარემოს მაღალი ტემპერატურისას კანის სისხლძარღვები ფართოვდებიან,
თბილი სისხლი მოდის კანში, მისი ტემპერატურა მატულობს, რის გამოც იზ-
რდება სითბოს განსხივებაც და გატარებაც.

ცირკულაციაში არსებული სისხლის მოცულობის მომატება გარემოს მა-
ღალი ტემპერატურის პირობებში ხორციელდება ქსოვილებიდან სისხლში

წყლის გადასვლით, აგრეთვე იმით, რომ ელენთა და სისხლის სხვა დებოები საერთო ცირკულაციაში გადმოისვრიან სისხლის დამატებით რაოდენობას. სიცვიის დროს საწინააღმდეგო პროცესების გამო ცირკულაციაში არსებული სისხლის რაოდენობა მნიშვნელოვნად მცირდება. ცირკულაციაში არსებული სისხლის რაოდენობის მომატებისას, რასაკვირველია, მატულობს კანში გამავალი სისხლის რაოდენობაც, რაც ზრდის კანის მიერ გარემოში გაცემული სითბოს რაოდენობას.

გარემოს მაღალი ტემპერატურის პირობებში ადამიანის სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის შენარჩუნებისათვის მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს კანის ზედაპირიდან ოფლის აორთქლებას. ამ გზით ორგანიზმი მაღალი ტემპერატურის პირობებში გასცემს სითბოს მეტად დიდ რაოდენობას.

სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის შენარჩუნებისათვის ოფლის გამომყოფის მნიშვნელობა კარგად ჩანს შემდეგი გამოანგარიშებიდან: ტროპიკებში გარემოს ჰაერის ტემპერატურა ხშირად აღწევს 37° , ე. ი. ტოლია ადამიანის სხეულის ტემპერატურისა. ეს ნიშნავს, რომ ასეთ პირობებში მცხოვრები ადამიანის ორგანიზმს არ შეუძლია გასცეს მასში წარმოქმნილი სითბო განსხვავებისა და გატარების გზით. სითბოს გაცემის ერთადერთ გზას წარმოადგენს წყლის აორთქლება. თუ დღე-ღამეში სითბოს წარმოქმნა საშუალოდ უდრის $2400-2500$ კკალ-ს და თუ ვიცით, რომ 1 გ წყლის აორთქლებაზე სხეულის ზედაპირიდან იხარჯება $0,58$ კილოკალორია, მივიღებთ, რომ ადამიანის სხეულის ტემპერატურის მუდმივ დონეზე შენარჩუნებისათვის ასეთ პირობებში აუცილებელია $4,5$ ლ წყლის აორთქლება. ოფლის გამოყოფის განსაკუთრებით ინტენსიური გაზრდა ხდება გარემოს მაღალი ტემპერატურისას, კუნთოვანი მუშაობის შესრულების დროს, როცა თვით ორგანიზმში იზრდება სითბოს წარმოქმნა. მეტად მძიმე მუშაობის დროს ოფლის გამოყოფამ ცხელ სამქროებში დღის განმავლობაში შეიძლება მიაღწიოს 12 ლ.

წყლის აორთქლება დამოკიდებულია ჰაერის შეფარდებით ტენიანობაზე და წყლის ორთქლით გაჯენილი ჰაერში აორთქლება ვერ ხდება. ამიტომ მაღალი ტემპერატურა ატმოსფეროს მაღალი ტენიანობისას უფრო მძიმე გადასატანია, ვიდრე დაბალი ტენიანობისას. წყლის ორთქლით გაჯენილი ჰაერში, მაგალითად, აბანოში, ოფლი გამოიყოფა დიდი რაოდენობით, მაგრამ არ აორთქლდება და კანზე ნაკადად მოედინება. ოფლის ასეთი გამოყოფა არ უწყობს ხელს სითბოს გაცემას. მხოლოდ ოფლის ის ნაწილი, რომელიც აორთქლდება კანის ზედაპირიდან, მონაწილეობს სითბოს გაცემაში (ოფლის ეს ნაწილი წარმოადგენს „ეფექტური ოფლის გამოყოფას“).

ცუდად გადაიტანება აგრეთვე ჰაერგაუმტარი ტანსაცმელი (ტყავის, რეზინის), რომელიც ხელს უშლის ოფლის აორთქლებას: ტანსაცმელსა და კანს შორის ჰაერის ფენა სწრაფად გაჯერდება ორთქლით და ოფლის შემდგომი აორთქლება წყდება.

ოფლის აორთქლების მნიშვნელობა სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის დასაცავად იქიდან ჩანს, რომ ადამიანი ცუდად იტანს გარემოს შედარებით დაბალ (32°) ტემპერატურასაც კი, თუ ჰაერი ტენიანია. სრულიად მშრალ ჰაერში კი ადამიანს შეუძლია მნიშვნელოვანი გადახურების გარეშე იყოს $50-55^{\circ}$ ტემპერატურაზე $2-3$ საათის განმავლობაში.

წყლის გარკვეული რაოდენობა აორთქლდება ფილტვებიდან ორთქლის სახით, რომლითაც გაჯენილია ამოსუნთქული ჰაერი. ამიტომ სუნთქვაც მონა-

წილეობს სხეულის ტემპერატურის მუდმივ დონეზე შენარჩუნებაში. სიცივეში სუნთქვის ცენტრი რეფლექსურად კავდება, სუნთქვა იშვიათდება, გარემოს მაღალი ტემპერატურისას სუნთქვის ცენტრი პირიქით, აიგზნება.

ყოველივე ზემოაღნიშნულიდან გამომდინარეობს, რომ სხეულის ტემპერატურის რეგულირება ხორციელდება, ერთის მხრივ, მექანიზმების, რომლებიც არეგულირებენ ნივთიერებათა ცვლასა და მასზე დამოკიდებულ სითბოს წარმოქმნას (სითბოს ქიმიური რეგულაცია), მეორეს მხრივ, მექანიზმების, რომლებიც არეგულირებენ კანის სისხლით მომარაგებას, ოფლის გამოყოფასა და სუნთქვას (სითბოს ფიზიკური რეგულაცია) ერთობლივი მოქმედებით.

თერმორეგულაციის ნარვული მექანიზმი

ექსპერიმენტის გზით ე. წ. **სითბური ჩხვლეტის** საშუალებით დიდი ხანია დამტკიცებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის როლი თერმორეგულაციაში. გრძელი წვრილი ნემსით შუამდებარე ტვინის გარკვეული მიდამოების დაზიანება შინაურ კურდღელში იწვევს სხეულის ტემპერატურის მნიშვნელოვან მომატებას ($2,5-3^{\circ}$ -ით). ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა ნაწილის როლი თერმორეგულაციაში შესწავლილია სხვადასხვა დონეზე ტვინის ღეროს გადაჭრის გზით (სურ. 99).

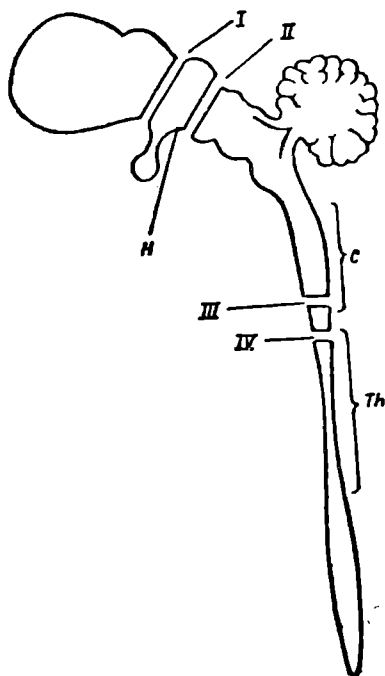
მსგავსი ექსპერიმენტებით აღმოჩენილია **თერმორეგულაციის ცენტრის** ადგილმდებარეობა; ეს არის ნერვული უჯრედების ჯგუფი, რომლებიც აწარმოებენ სხეულის ტემპერატურის მუდმივობის უზრუნველყოფ მრავალრიცხოვანი და რთული ვეგეტაციური პროცესების კოორდინაციას.

ექსპერიმენტებით ნაჩვენებია, რომ დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქის, ზოლიანი სხეულისა და მხედველობის ბორცვების მოცილება მნიშვნელოვან გავლენას არ ახდენს სითბოს გაცემასა და წარმოქმნაზე. ჰიპოთალამუსის მოცილება კი იწვევს სხეულის ტემპერატურის რეგულირების უნარის დაკარგვას და ცხოველს ხდის პოიკილოთერმულს.

ს. ე. რენსონმა, თანამშრომლებთან ერთად, შეისწავლა ჰიპოთალამუსში თერმორეგულაციის ცენტრების ლოკალიზაცია. ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა მიდამოების დაზიანებით მან აღმოაჩინა ბირთვები, რომლებიც არეგულირებენ სითბოს წარმოქმნას და ბირთვები, რომლებიც არეგულირებენ სითბოს გაცემას. **სითბოს წარმოქმნის ცენტრი** ლოკალიზებულია ჰიპოთალამუსის გვერდითი ბირთვების კაუდალურ ნაწილში. ტვინის ამ ნაწილის დანგრევის შედეგად ცხოველს აღარ შეუძლია სიცივის გადატანა, მათ გამოთიშული აქვთ ქიმიური თერმორეგულაციის მექანიზმები, კერძოდ სიცივეში არ უვითარდებათ კანკალი. ფიზიკური თერმორეგულაცია (ოფლის გამოყოფა, სუნთქვის გაძლიერება) კონტროლირდება ჰიპოთალამუსის იმ ნაწილებით, რომლებიც მოთავსებულია *comissura anterior* და *chiasma opticum* შორის. ამ მიდამოს — **სითბოს გაცემის ცენტრის** — დარღვევა არ უკარგავს ცხოველს სიცივის გადატანის უნარს, მაგრამ სამაგიეროდ ოპერაციის შემდეგ ცხოველი, გარემოს მაღალი ტემპერატურისას, ადვილად გადახურდება, რადგანაც დარღვეულია ფიზიკური თერმორეგულაციის უზრუნველყოფი მექანიზმი.

მართალია, თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების მოცილება არ ახდენს მნიშვნელოვან გავლენას სითბოს გაცემისა და სითბოს წარმოქმნის პროცესებ-

ზე, მაგრამ არ იქნებოდა სწორი ისეთი დასკვნის გაკეთება, რომ დიდი ჰემისფეროები და მათი ქერქი გავლენას არ ახდენს სითბურ ცვლაზე. ცხოველებზე ექსპერიმენტებმა და ადამიანებზე დაკვირვებებმა გვიჩვენეს სითბოს გაცემისა და სითბოს პროდუქციის პირობითრეფლექსური ცვლილებები, რომლებიც



სურ. 99. თერმორეგულაციის ნერვული მექანიზმის მაილუსტრირებული სქემა, (ბესტისა და ტეილორის მიხედვით).

H — hypothalamus, C — ზურგის ტვინის კისრის ნაწილი, Th — ზურგის ტვინის გულმკერდის ნაწილი, I — ტვინის ღეროს გადაკვეთა, რომლის დროსაც შენარჩუნებულია ნორმალური თერმორეგულაცია, II — ტვინის ღეროს გადაკვეთა, რომლის დროსაც მკვეთრად დარღვეული თერმორეგულაცია, III — ზურგის ტვინის გადაკვეთა, რომლის დროსაც თერმორეგულაცია სრულიად დაკარგულია, IV — ზურგის ტვინის გადაკვეთა, რომლის დროსაც ქიმიური თერმორეგულაცია შენარჩუნებულია, ხოლო ფიზიკური — დაკარგულია.

ბავე art. carotis გათბობისას ან გაცივებისას.

თერმორეგულაციის ცენტრის ქვევით ტვინის გადაკვეთის შემდეგ ორგანიზმი კარგავს უნარს გაცივებისას უპასუხოს ჟანგვითი პროცესების ინტენსივობის მომატებით. ეს უნარი იკარგება აგრეთვე იმ შემთხვევაშიც, როცა ზი-

როგორც ყველა სხვა პირობითი რეფლექსები, ხორციელდებიან თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით.

სითბოს რეგულაციის ცენტრების ძირითად გამაღიზიანებლებს წარმოადგენენ ნერვული იმპულსები, რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აღწევენ კანისა და ლორწოვანი გარსების სითბოსა და სიცივის მიმღები რეცეპტორებიდან. ამ იმპულსების მეშვეობით ხორციელდება სხეულის ტემპერატურის რეგულაცია სხეულის გაცივებისა და გათბობის დროს. გარკვეული მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე თერმორეგულაციის ცენტრზე გაცივებული ან გათბარი სისხლის პირდაპირ მოქმედებას. ეს ფაქტი მტკიცდება ცდით, სადაც ცხოველს, რომელსაც ზურგის ტვინის გულმკერდის სეგმენტების გადაკვეთის გამო დაკარგული აქვს უკანა კიდურების მგრძნობელობა და რომელსაც ეწყება თავისა და სხეულის ზემო ნაწილის კუნთების კანკალი უკანა კიდურების ცივ წყალში მოთავსებისას. ამ ცდაში უკანა კიდურების გაცივება იწვევს სისხლის ტემპერატურის დაქვეითებას, რის შედეგადაც ხდება სითბოს წარმოქმნის ცენტრების გაღიზიანება. თერმორეგულაციის ცენტრებზე სიცივისა და სითბოს უშუალო მოქმედების დამამტკიცებელი ფაქტები მიღებულია ძაღლებზე ჩატარებული ცდებით, რომელთაც ტვინში ჩაუკერებდნენ სპეციალურ მილს ისე, რომ იგი შეხებოდა ქერქქვეშა ბირთვებს, თუ მილში ატარებდნენ ცივ წყალს, სხეულში სითბოს წარმოქმნა მატულობდა, ხოლო თუ ატარებდნენ თბილ წყალს, ცხოველის ტემპერატურა ეცემოდა. ანალოგიური შედეგი შეიძლება მივიღოთ ტვინის მკვე-

ანდება ქიმიური თერმორეგულაციის ცენტრიდან პერიფერიისაკენ მიმავალი გზები. ამის გამო ზურგის ტვინის კისრის ნაწილის გადაკვეთის შემდეგ ორგანიზმი თითქმის საცხებით კარგავს უნარს შეინარჩუნოს თავისი სხეულის ტემპერატურის მუდმივობა გარემოს ტემპერატურის დაცემისას; ამასთან იკარგება აგრეთვე ფიზიკური თერმორეგულაციის უნარიც, რომელიც ხორციელდება ოფლის გამოყოფისა და კანის სისხლის ძარღვების სანათურის ცვლილების გზით. ეს იმით აიხსნება, რომ სისხლის ძარღვებისა და ოფლის გამოყოფი ნერვული ბოჭკოები გამოდიან ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტებიდან.

თერმორეგულაციის ჰომორალური მექანიზმი

სხეულის ტემპერატურის რეგულაციაში მონაწილეობენ აგრეთვე შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლები, ძირითადად ფარისებრი და თირკმელზედა ჯირკვლები, რომელთა ჰორმონების წარმოქმნა რეგულირდება ნერვული სისტემით.

ფარისებრი ჯირკვლის მონაწილეობა თერმორეგულაციაში მტკიცდება, მაგალითად, იმით, რომ ერთი ცხოველის სისხლში მეორე ისეთი ცხოველის სისხლის შრატის შეყვანა, რომელიც ხანგრძლივად სიცივეში იმყოფებოდა, პირველ ცხოველში ნივთიერებათა ცვლის მომატებას იწვევს. ასეთი ეფექტი აღინიშნება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ სიცივეში მყოფ ცხოველს შენარჩუნებული ჰქონდა ფარისებრი ჯირკვალი. ალბათ, სიცივეში ყოფნისას ძლიერდება სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის გამოყოფა, რომელიც აძლიერებს ნივთიერებათა ცვლას.

თირკმელზედა ჯირკვლებს აგრეთვე მნიშვნელოვანი როლი ენიჭებათ თერმორეგულაციაში აღრენალინის გამოყოფის გამო. ეს უკანასკნელი აძლიერებს რა ქსოვილებში, კერძოდ კი კუნთებში, ენაგვით პროცესებს, ზრდის სიბოძს წარმოქმნას და კანის სისხლძარღვთა შევიწროების გამო აკვეთებს სიბოძს გაცემას. ამის გამო აღრენალინს შეუძლია გამოიწვიოს სხეულის ტემპერატურის მომატება (აღრენალინური ჰიპერთერმია).

ჰიპოთერმია და ჰიპერთერმია

თუ აღამიანი დიდი ხნის განმავლობაში მოთავსებულია გარემოს მეტად მაღალი ან დაბალი ტემპერატურის პირობებში, მაშინ სიბოძს ფიზიკური და ქიმიური რეგულაციის მექანიზმები, რომელთა საშუალებითაც ჩვეულებრივ პირობებში სხეულის ტემპერატურა რჩება მუდმივი, შეიძლება აღარ იყოს საკმარისი და ხდება სხეულის გადახურება — ჰიპერთერმია, ან მისი გაცივება ჰიპოთერმია.

ჰიპოთერმიის მდგომარეობა ვითარდება მაშინ, როდესაც ილღის ფოსოში ტემპერატურა ეცემა 35° ქვევით. ყველაზე სწრაფად ჰიპოთერმია ვითარდება ცივ წყალში მოთავსებისას. ასეთ პირობებში დასაწყისში ვლინდება სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნება და რეფლექსურად მკვეთრად ძლიერდება სიბოძს პროდუქციის პროცესები. ამას ხელს უწყობს სიცივისას არსებული კუნთების შეკუმშვა — კუნთების კანკალი. რამდენიმე ხნის შემდეგ სხეულის ტემპერატურა მაინც იწყებს დაცემას. ამ დროს აღინიშნება ნარკოზის მსგავსი მდგომარეობა, რომელიც პირველად ცხოველებზე დაყენებულ ცდებში აღწერა ა. ვალტერმა 1862 წ.: მგრძნობელობის დაკარგვა, ნერვული ცენტრების აგზნებადობის დაქვეითება, რეფლექსური რეაქციების შესუსტება. ჰიპოთერმიის დროს მკვეთრად ქვეითდება ნივთიერებათა ცვლის ინტენსივობა, აღინიშნება სუნთქვის შენელება, იშვიათდება გულის ცემა, მცირდება

სისხლის სისტოლური მოცულობა, ქვეითდება არტერიული წნევა (როდესაც სხეულის ტემპერატურა ეცემა $24-25^{\circ}$ -მდე, წნევა შეიძლება გახდეს საწყისი წნევის $15-20\%$).

უკანასკნელ წლებში ხელოვნური ჰიპოთერმია სხეულის გაცივებით $24-28^{\circ}$ ტემპერატურამდე შევიდა ქირურგიული კლინიკების პრაქტიკაში, სადაც მას იყენებენ გულზე და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე ოპერაციების დროს. ამ ღონისძიებების აზრი იმაშია, რომ ჰიპოთერმიას თან სდევს თავის ტვინში ნივთიერებათა ცვლის მნიშვნელოვანი დაქვეითება და შესაბამისად მისი მოთხოვნილება ჟანგბადის მომარაგებაში მცირდება, რის გამოც ორგანიზმისათვის უფრო ადვილად ასათანია ტვინის სისხლნაკლებობა ($3-5$ წუთის ნაცვლად ნორმალური ტემპერატურისას, $15-20$ წუთი $25-28^{\circ}$ დროს). ეს კი ნიშნავს, რომ ჰიპოთერმიის დროს უფრო ადვილად გადაიტანება გულის მოქმედების დროებითი გამოთიშვა და სისხლის მიმოქცევისა და სუნთქვის გაჩერება. ჰიპოთერმიას წყვეტენ სხეულის გათბობით, რაც რეკომენდებულია წარმოებდეს სწრაფად.

იმისათვის, რათა გამოირიცხოს ნივთიერებათა ცვლის პირველადი მომატება, რომელიც ვითარდება გაცივებისას და წარმოადგენს შეგუებით რეაქციას, ხელოვნური ჰიპოთერმიის დროს იყენებენ ქიმიურ პრეპარატებს, რომლებიც თიშავენ სიმპათიკურ ნერვულ კვანძებში იმპულსგზის გატარებას (**განგლიოპლეგიური პრეპარატები**) და წყვეტენ ნერვიდან ჩონჩხის კუნთზე იმპულსის გადაცემას (**მიორელაქსანტები**).

ჰიპერთერმიული მდგომარეობა ვითარდება მაშინ, როცა ილიის ფოსოში ტემპერატურა 37° -ზე ზევით აიწევს. ჰიპერთერმია აღმოცენდება გარემოს მაღალი ტემპერატურის ხანგრძლივი მოქმედებისას, განსაკუთრებით იმ შემთხვევაში, როდესაც გარემომცველი ჰაერი ნოტიოა და შესაბამისად ოფლის ეფექტური გამოყოფა უმნიშვნელოა. მკვეთრ ჰიპერთერმიას, რომლის დროსაც სხეულის ტემპერატურა აღწევს $40-41^{\circ}$, თან სდევს ორგანიზმის მძიმე საერთო მდგომარეობა, მას სითბური დარტყმა ეწოდება.

ჰიპერთერმიის იმ შემთხვევისაგან, როცა სხეულის ტემპერატურა იცვლება მხოლოდ და მხოლოდ გარემო პირობების ზეგავლენით, უნდა განვასხვაოთ სხეულის ტემპერატურის მომატების ის შემთხვევები, როცა გარემო პირობები არ არის შეცვლილი, მაგრამ დარღვეულია ორგანიზმის თერმორეგულაციის პროცესი. ასეთი დარღვევის უზშირეს შემთხვევას წარმოადგენს ინფექციური ცხელება. ეს მდგომარეობა არა ფიზიოლოგიის, არამედ პათოლოგიის შესწავლის ობიექტია.

გამოყოფის პროცესები

გამოყოფის პროცესები წარმოადგენენ ორგანიზმის ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო რგოლს; მათი უშუალო შედეგია ორგანიზმიდან იმ დაშლის პროდუქტების გამოყოფა, რომლებსაც ორგანიზმი შემდგომში აღარ იყენებს. ადამიანის გამოყოფი ორგანოებია თირკმლები, საოფლე ჯირკვლები, ფილტვები, ნაწლავები.

ფილტვები წარმოადგენენ გამოყოფ ორგანოებს, რადგანაც მათი საშუალებით ორგანიზმიდან გამოიყოფა ნახშირმჟავა, წყალი და ზოგიერთი აქროლადი ნივთიერებები, მაგალითად, ეთერისა და ქლოროფორმის ორთქლი ნარკოზის დროს, ალკოჰოლის ორთქლი სიმთვრალისას. ნაწლავები ორგანიზმიდან გამოყოფენ მძიმე ლითონების ზოგიერთ მარილს, აგრეთვე ნალვლის პიგმენტების გარდაქმნის პროდუქტებს.

ორგანიზმიდან ცვლის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფის გარდა, გამოყოფ ორგანოებს მნიშვნელობა აქვთ აგრეთვე ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შედგენილობისა და თვისებების მუდმივობის შენარჩუნებისათვის. ასე, მაგალითად, ისინი მონაწილეობენ ოსმორეგულაციაში, ე. ი. ოსმოსური წნევის მუდმივობის შენარჩუნებაში (იზოოსმია), და ორგანიზმის შინაგანი გარემოს იონური შედგენილობის მუდმივობის შენარჩუნებაში (იზოიონია). გამოყოფ ორგანოებს — თირკმლებს, ფილტვებს, საოფლე ჯირკვლებს — დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ორგანიზმში წყალბადის იონთა კონცენტრაციის მუდმივობის შენარჩუნებაში.

რამდენადაც წყლის აორთქლება კანის ზედაპირიდან და ფილტვების ალვეოლებიდან სხეულის ტემპერატურის დაქვეითებას იწვევს, საოფლე ჯირკვლებსა და ფილტვებს თერმორეგულაციაშიც აქვთ მნიშვნელობა.

გამოყოფ ორგანოებს შორის განსაკუთრებული ადგილი უკავიათ კანის ქონისა და სარძეო ჯირკვლებს. მათ მიერ გამოყოფილი ნივთიერებები — კანის ქონი და რძე — არ წარმოადგენენ ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტებს და აქვთ გარკვეული ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა: რძე, როგორც ახალშობილთა საკვები პროდუქტები, ხოლო კანის ქონი კანის წასაცხებად.

თირკმლები ორგანიზმიდან გამოყოფენ მასში წარმოქმნილ ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვა პროდუქტს და გარემოდან ორგანიზმში მოხვედრილ მრავალ უცხო და შხამიან ნივთიერებას, და ასრულებენ აგრეთვე მთელ რიგ სხვა ფუნქციებსაც: ისინი მონაწილეობენ ორგანიზმში წყლის ბალანსის, მჟავა-ტუტოვანი წონასწორობის, ნატრიუმის, კალიუმის, ქლორის, ფოსფორისა და სხვა მინერალურ ნივთიერებათა ბალანსის რეგულაციაში, აწარმოებენ ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის სინთეზს, წარმოქმნიან ფიზიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებას — რენინს, რომელიც მოქმედებს არტერიული წნევის დონეზე. თირკმლების ძირითად ფუნქციას შარდის წარმოქმნა წარმოადგენს.

ნეფრონი და მისი მომარაგება სისხლით

თირკმელს რთული შენება აქვს და შედგება 1 მილიონი სტრუქტურული და ფუნქციური ერთეულებისაგან — ნეფრონებისაგან (სურ. 100). ნეფრონებს შორის მოთავსებულია შემაერთებული (ინტერსტიციური) ქსოვილი.

ნეფრონი ფუნქციური ერთეულია იმიტომ, რომ მას შეუძლია განახორციელოს იმ პროცესების მთელი ერთობლიობა, რომელთა შედეგსაც წარმოადგენს შარდის წარმოქმნა.

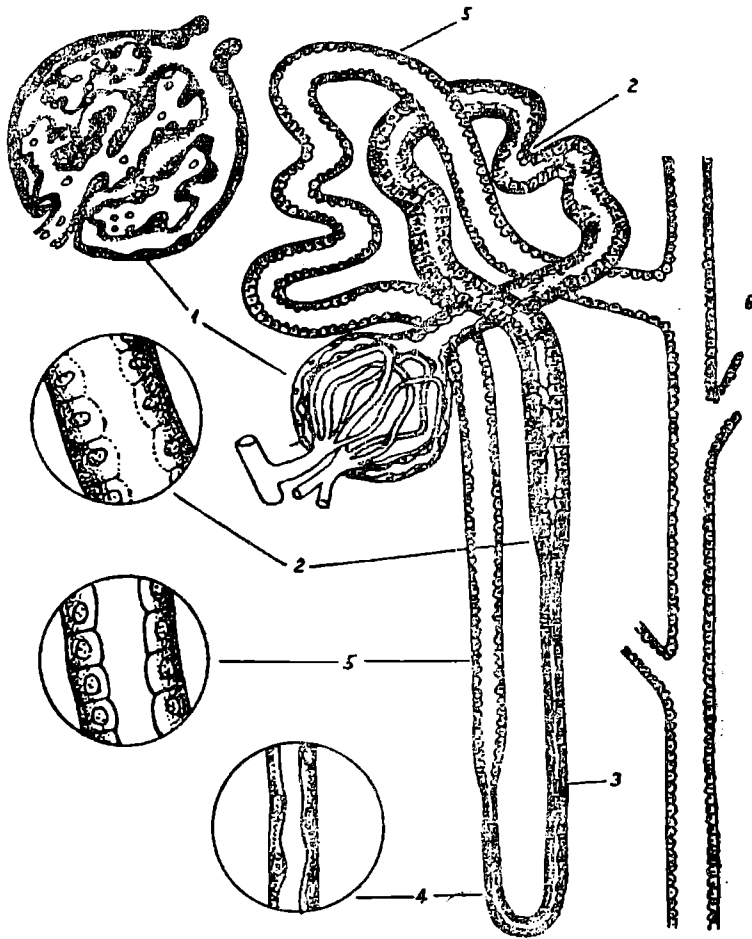
თითოეული ნეფრონი იწყება პატარა კაპსულით, რომელსაც ორკედლიანი ფინჯანის ფორმა აქვს (**შუმლიანსკი-ბოუმენის კაპსულა**), მის შიგნით მოთავსებულია კაპილარების გორგალი (**მალპიგის გორგალი**). კაპსულის კედლებს შორის მოთავსებულია ღრუ, საიდანაც იწყება მილაკის სანათური. კაპსულის შიგნითა ფურცელი წარმოქმნილია ბრტყელი წვრილი ეპითელური უჯრედებით. როგორც ელექტრონული მიკროსკოპული გამოკვლევებით გამოიკვეა, ეს უჯრედები, რომელთა შორის არის ნაპრალები, მოთავსებულნი არიან ბაზალურ მემბრანაზე, რომელიც შედგება მოლეკულათა სამი შრისაგან.

მალპიგის გორგლის კაპილარების ენდოთელიუმის უჯრედებში არის 0.1 მიკრონის დიამეტრის ხვრელი; ამრიგად, გორგლის კაპილარებში მოთავსებულ სისხლსა და კაპსულის ღრუს შორის ბარიერი წარმოქმნილია თხელი ბაზალური მემბრანით.

კაპსულის ღრუდან იწყება საშარდე მილაკი, რომელსაც დასაწყისში აქვს დაკლანძვილი ფორმა — **პირველი რიგის კლანძვილი მილაკი**. ქერქოვან და ტვინოვან შრეებს შორის საზღვარზე მილაკი ვიწროვდება და სწორდება. თირკმლის ტვინოვან შრეში იგი წარმოქმნის ჰენლეს მარყუჟს და ბრუნდება უკან თირკმლის ქერქოვან შრეში. ამრიგად, **ჰენლეს მარყუჟი** შედგება დაღმავალი, ანუ პროქსიმალური და აღმავალი, ანუ დისტალური ნაწილებისაგან.

თირკმლის ქერქოვან შრეში ან ტვინოვან და ქერქოვან შრეთა საზღვარზე სწორი მილაკი კვლავ დაკლანძვილ ფორმას იღებს და წარმოქმნის **მეორე რიგის კლანძვილ მილაკს**. ეს უკანასკნელი ჩადის გამომტან სადინარში — **შემკრებ მილაკში**. ასეთი შემკრები მილაკების მნიშვნელოვანი რაოდენობა ერთდებიან და წარმოქმნიან საერთო გამომტან სადინარებს, რომლებიც თირკმლის ტვინოვანი შრის გზით გადიან დვრილების მწვერვალოვებთან, რომლებიც შეჭრილნი არიან თირკმლის მენჯის ღრუში.

შუმლიანსკი-ბოუმენის თითოეული კაპსულის დიამეტრი დაახლოებით 0,2 მმ, ხოლო ერთი ნეფრონის მილაკების საერთო სიგრძე აღწევს 35—50 მმ.



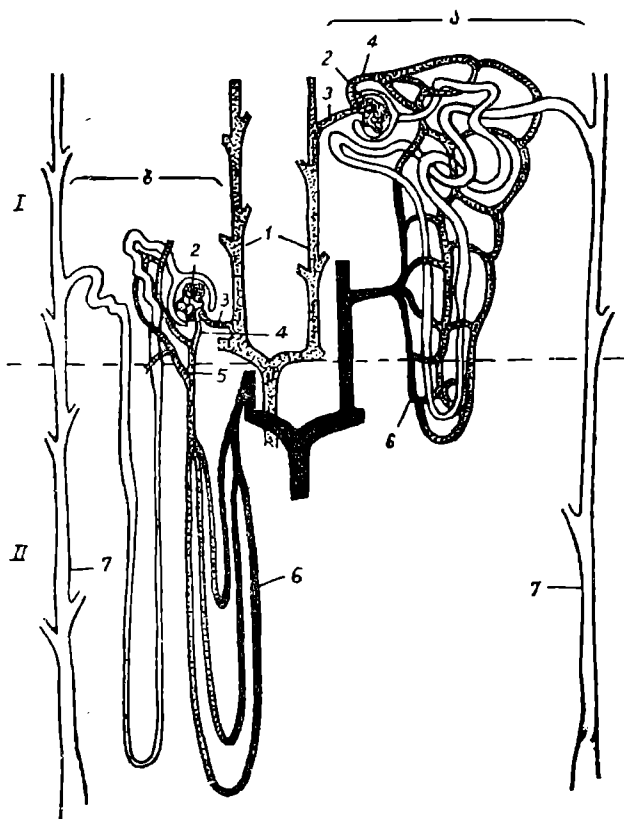
სურ. 100. ნეფრონის აღნაგობის სქემა (გ. სმიტის მიხედვით).

1 — გორგალი; 2 — პირველი რიგის კლანკილი მილაკი; 3 — ჰენლეს მარყუჟის დაღმავალი ნაწილი; 4 — ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი ნაწილი; 5 — მეორე რიგის კლანკილი მილაკი; 6 — შეშრები მილაკები. წრეებში გამოსახულია ეპითელიუმის აღნაგობა, რომელთაც ეხედებით ნეფრონის სხვადასხვა ნაწილში.

თირკმლების სისხლით მომარაგება. თირკმლის არტერიები, იტოტებიან რა უფრო წვრილ ძარღვებად, წარმოქმნიან არტერიოლებს, თითოეული მათგანი შედის შუმლიანსკი-ბოუმენის კაპსულაში და აქ იყოფა დაახლოებით 50 კაპილარულ მარყუჟად, რომლებიც ქმნიან მალპიგის გორგალს.

ერთად შეერთებისას კაპილარები კვლავ წარმოქმნიან არტერიოლას, რომელიც გამოდის გორგლიდან. არტერიოლა, რომელსაც შეაქვს სისხლი გორგალში, ეწოდება მომტანი — სისხლის ძარღვი (vas afferens). არტერიოლა, რომლითაც სისხლი გამოიტანება გორგლიდან, ეწოდება გამტანი სისხლის ძარღვი (vas efferens). კაპსულიდან გამომავალი არტერიოლის დიამეტრი უფრო ვიწ-

როა, ვიდრე კაპსულში შემავალი არტერიოლისა. გორგლიდან გამოსული არტერიოლა, გორგალთან ახლოს კვლავ იტოტება კაპილარებად და წარმოქმნის ხშირ კაპილარულ ბადეს, რომელიც გარს ერტყმის პირველი და მეორე რიგის



სურ. 101. ქერქული (ა) და იუქსტამედულარული (ბ) ნეფრონების სქემა და მათი სისხლმომარაგება (გ. სმიტის მიხედვით).

I — თირკმლის ქერქოვანი ნივთიერება; II — თირკმლის ტვინოვანი ნივთიერება. 1 — არტერიები, 2 — გორგალი და კაპსულა; 3 — არტერიოლა, რომელიც შიდის მალპიგის გორგალთან; 4 — არტერიოლა, რომელიც გამოდის მალპიგის გორგლიდან და ქერქულ ნეფრონის მილაკების ირგვლივ ქმნის კაპილარულ ბადეს; 5 — არტერიოლა, რომელიც გამოდის იუქსტამედულარული ნეფრონის მალპიგის გორგლიდან; 6 — ვენულები; 7 — შეშრები მილაკები.

კლავნილ მილაკებს (სურ. 101, ა). ამრიგად, გორგლის კაპილარების გზით გასული სისხლი, შემდეგ გადის მილაკების კაპილარებში. გარდა ამისა, მილაკების სისხლით მომარაგება ხორციელდება კაპილარებით, რომლებიც გამოეყოფიან იმ არტერიოლათა მცირე რიცხვს, რომლებიც არ მონაწილეობენ მალპიგის გორგლის შექმნაში.

მილაკების კაპილარების ქსელის გავლის შემდეგ სისხლი მოხვდება წვილ ვენებში, რომლებიც ერთდებიან და ქმნიან რკალოვან ვენებს (venae arcuatae). ამ უკანასკნელთა შემდგომი შეერთებისას იქმნება თირკმლის ვენა, რომელიც უერთდება ქვემო ღრუ ვენას.

იუქტამედულარული ნეფრონები. ამ ცოტა ხნის წინათ დამტკიცებული იქნა, რომ თირკმელში, გარდა ზემოთ აღწერილი ნეფრონებისა. არის კიდევ სხვა ნეფრონები — იუქტამედულარული ნეფრონები, რომლებიც განსხვავდებიან როგორც ადგილმდებარეობით, ისე სისხლით მომარაგებით.

იუქტამედულარული ნეფრონები თითქმის მთლიანად განლაგებული არიან თირკმლის ტვინოვან შრეში. მათი გორგლები მოთავსებულია ქერქოვან და ტვინოვან შრეებს შორის, ხოლო ჰენლეს მარჯუთი მოთავსებულია თირკმლის მეწვის საზღვართან.

იუქტამედულარული ნეფრონის სისხლით მომარაგება განსხვავდება ქერქოვანი ნეფრონის სისხლის მომარაგებასაგან იმით, რომ გამომტანი სისხლის ძარღვის დიამეტრი ისეთივეა, როგორიც მომტანისა, გორგლიდან გამომავალი არტერიოლა არ წარმოქმნის მილაკების ირგვლივ კაპილარულ ქსელს და გარკვეულ მანძილზე უერთდება ვენურ სისტემას (სურ. 101, ბ).

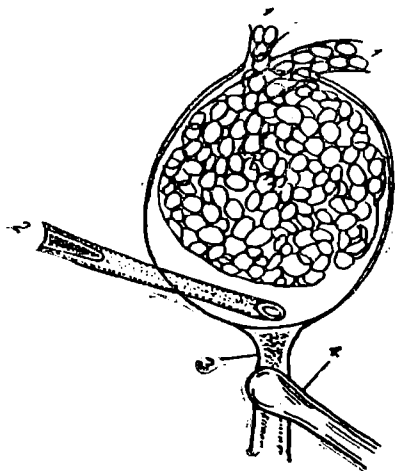
იუქტაგლომერულარული კომპლექსი. მომტანი არტერიოლის კედელში გორგალში მისი შესვლის ადგილას არის მიოებიტელური უჯრედებისაგან წარმოქმნილი შესქელება — იუქტაგლომერულალური (გორგალთან ახლოს მდებარე) კომპლექსი. ამ კომპლექსის უჯრედებს ახასიათებს შიდასეკრეციული ფუნქცია, თირკმლის სისხლის ნაკადის შემცირებისას გამოყოფენ რენინს, რომელიც მონაწილეობს არტერიული წნევის დონის რეგულაციაში და ალბათ უნდა ჰქონდეს მნიშვნელობა ელექტროლიტების ნორმალური ბალანსის შენარჩუნებაში.

ფილტრაცია გორგლებში

ჯერ კიდევ 1844 წ. კ. ლუდვიგი თავისი გამოკვლევების საფუძველზე ეარაუდობდა, რომ შარდის წარმოქმნის პროცესი შედგება ფილტრაციისაგან, რომელიც ხდება გორგლის კაპილარების კედლის გზით, და რეაბსორციისაგან, ე. ი. უკუშეწოვისაგან, რაც ხორციელდება მილაკებში. ეს მოსაზრება შემდგომში განავითარა ა. კემნიმ, რომელმაც ჩამოაყალიბა შარდის წარმოქმნის ფილტრაციული-რეაბსორბციული თეორია, რომელიც საფუძვლად დაედო თანამედროვე წარმოდგენას ამ საკითხზე და დადასტურებული იქნა მრავალრიცხოვანი ექსპერიმენტებით.

თანამედროვე თეორიის მიხედვით შუმლიანსკი-ბოუმენის კაპსულის ღრუში გორგლის კაპილარებში გამავალი სისხლის პლაზმიდან ხდება წყლისა და პლაზმაში გახსნილი ყველა ნივთიერების ფილტრაცია, გარდა მსხვილმოლეკულური ნაერთებისა. გორგლებში ფილტრაცია ხორციელდება ენდოთელიუმის ფორების, ბაზილარული მემბრანისა და კაპსულის შიგნითა კედლის ეპითელიუმის უჯრედებს შორის არსებული ნაპრალების გზით. ეს ფილტრი ატარებს დაახლოებით 100 Å დიამეტრის მქონე მოლეკულებს. უფრო მსხვილი ნაწილაკები, რომელთა მოლეკულური წონა აღემატება 70 000, ფილტრში ვერ გადიან. ამიტომ მსხვილმოლეკულური ცილები, როგორიცაა გლობულინები (რომელთა მოლეკულური წონა 160 000 მეტია) ან კაზეინი (100 000 მეტი მოლეკულური წონით) ფილტრატში არ გადიან. ზოგიერთი უცხო ცილა, რომელთა მოლე-

კულური წონა შედარებით დიდი არაა (კვერცხის ცილა, ჟელატინი და სხვა), გადიან თიკმლის ფილტრში და გამოიყოფიან შარდთან ერთად. სისხლის პლაზმის ალბუმინები, რომელთა მოლეკულური წონა დაახლოებით 70 000-ია, ფილტრატში გადადიან უმნიშვნელო რაოდენობით (პლაზმაში არსებული მათი რაოდენობის 1/100 ნაწილზე ნაკლები). სისხლძარღვთა შიგნით ჰემოლიზის, ე. ი. ერითროციტების დაშლისა და ჰემოგლობინის მოლეკულების პლაზმაში გადმოსვლის შემთხვევაში (მოლეკულური წონა 68 000) მისი მხოლოდ 5% გადადის ფილტრატში. არაორგანული მარილები და დაბალმოლეკულური ორგანული ნაერთები (შარდოვანა, შარდის მჟავა, გლუკოზა, ამინომჟავები და სხვა) თავისუფლად გადიან გორგლოვან ფილტრში და მოხვდებიან შუპლიანსკი-ბოუმენის კაპსულის ღრუში.



სურ. 102. მიკროპიპეტით გორგლოვანის ფილტრატის (პირველადი შარდის) მიღების სქემა. (ა. რიჩარდსის მიხედვით). 1—სისხლის ძარღვები; 2 — მიკროპიპეტი; 3 — მილაკი; 4 — შუპლის მილი, რომელიც ახშობს მილაკს და არ აძლევს საშუალებას შარდი გავიდეს კაპსულიდან.

აღნიშნულის პირდაპირი დამამტკიცებელი საბუთები მოცემულია ა. რიჩარდსის მიკროფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტებში, რომლებიც შესრულებულია ჯერ ბაყაყებზე, შემდეგ კი ძუძუმწოვრებზე — ზღვის გოჭებსა და ვირთაგვებზე. მწვავე ცდებში აწივლებდნენ ცხოველის თირკმელს და მის ერთ-ერთ ზედაპირთან ახლოს მდებარე და მიკროსკოპის მცირე გადიდების ქვეშ დაკვირვებისათვის ხელმისაწვდომ კაპსულაში შეყავდათ მეტად წვრილი მიკროპიპეტი (სურ. 102). ამ კაპსულიდან გამომავალ მილაკს ახშობდნენ, რათა ხელი შეეშალათ სითხის გამოსვლისათვის. ამ გზით ხერხდებოდა მიკროპიპეტით ფილტრატის საკმაოდ დიდი რაოდენობით შეგროვება და მისი შედგენილობის გამოკვლევა. აღმოჩნდა, რომ გორგლოვან ფილტრატში, სხვა-ნაირად მას პირველად შარდს უწოდებდნენ, არაორგანულ და ორგანულ ნივთიერებათა შემცველობა (ცილების გარდა) სრულიად ისეთივეა, როგორც სისხლის პლაზმაში.

წარმოქმნილი პირველადი შარდის რაოდენობა მეტად დიდია და აღწევს დღე-ღამეში 150—170 ლ. ფილტრაციის ასეთი დიდი მოცულობა შედეგაა თირკმლის უზვი მობარაგებისა სისხლით, მათი თავისებური შენებისა, გორგლის კაპილარების დიდი საფილტრაციო ზედაპირისა და მათში სისხლის შედარებით მაღალი წნევისა. აღნიშნულის ილუსტრაციას იძლევა შემდეგი მონაცემები. დღე-ღამის განმავლობაში თირკმლებში გაივლის 1700 ლ სისხლი, და ამრიგად სისხლის ყოველი 6—10 ლიტრიდან, რომელიც გაივლის გორგლების კაპილარებში, წარმოიქმნება დაახლოებით 1 ლ ფილტრატისა. გორგლის კაპილარების კედლის საერთო ზედაპირი, რომელშიც ხდება ფილტრაცია, შეადგენს დაახლოებით 1,5—2 მ², ე. ი. უდრის სხეულის ზედაპირს. გორგლის კაპილარებში სისხლის წნევა უდრის დაახლოებით 70 მმ ვერცხლისწყლის სვეტისა. სისხ-

ლის ასეთი შედარებით მაღალი წნევა იმიტომ განპირობებულია, რომ თირკმლის არტერიები გამოდიან უშუალოდ მუცლის აორტიდან და გზა ამ არტერიებიდან გორგლებამდე შედარებით მოკლეა.

გორგლის კაპილარებში სისხლის შედარებით მაღალ წნევას და შარდის ფილტრაციას ხელს ისიც უწყობს, რომ გამოშვებული არტერიის დიამეტრი დაახლოებით ორჯერ ნაკლებია, ვიდრე შემავალი არტერიისა.

შარდის წარმოქმნაში სისხლის წნევის დონის როლი ნაჩვენები იყო ჯერ კიდევ გასული საუკუნის ნახევარში კ. ლუდვიგის ლაბორატორიაში. აქ დადგინდა, რომ, თუ გამოვიწვევთ ძალის სისხლის წნევის დაქვეითებას სისხლის გამოშვებით, გადაკვეთილ შარდსაწვეთში ჩადგმული კანულიდან გამოშვებული შარდის გამოყოფა მცირდება ან სრულიად წყდება. მაგრამ გორგლოვანი ფილტრაცია დამოკიდებულია არა მხოლოდ გორგალში სისხლის წნევაზე, არამედ აგრეთვე სისხლის პლაზმის ონკოზურ წნევაზე, რომელიც სისხლძარღვთა კალაპოტში აკავებს სითხეს და იმ ფილტრატის ჰიდრავლიკურ წნევაზე, რომელიც ავსებს კაპსულასა და მილაკებს. გორგლის კაპილარებში არსებული სისხლის წნევა ფილტრაციის გამომწვევი ძალაა, ხოლო ონკოზური წნევა და კაპსულაში შარდის წნევა — ძალაა, რომელნიც ეწინააღმდეგება ფილტრაციას. ამ მიზეზის გამო გორგლებში ფილტრაცია აღინიშნება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ გორგლის კაპილარებში სისხლის წნევა უფრო მაღალია, ვიდრე ამ ორი საწინააღმდეგო მოქმედი ძალის სუბარული წნევა. პლაზმის ონკოზური წნევა უდრის დაახლოებით 30 მმ, ხოლო იმ ფილტრატის წნევა, რომელიც ავსებს კაპსულასა და მილაკებს, დაახლოებით 20 მმ ვერცხლისწყლის სვეტისა. ამრიგად, გორგალში ფილტრაციის გამომწვევი წნევა საშუალოდ უდრის $70 \text{ მმ} - (30 + 20 \text{ მმ}) = 20 \text{ მმ}$ ვერცხლისწყლის სვეტისას.

აქ გადმოცემული მონაცემებიდან აშკარაა, თუ რატომ წყდებოდა შარდის წარმოქმნა ლუდვიგის ცდებში, როდესაც თირკმლის არტერიაში სისხლის წნევა ეცემოდა ფილტრაციისათვის აუცილებელი დონის ქვევით. გასაგებია აგრეთვე ა. უსტიმოვიჩის ცდების შედეგებიც, რომელმაც გვაჩვენა, რომ შარდის წარმოქმნა წყდება, თუ კი ქალასშიდა წნევას ხელოვნურად გავზრდით ვერცხლისწყლის სვეტის 30—40 მმ დონემდე.

გორგლებში სითხის ფილტრაციის სიდიდის განსაზღვრა. გ. სმიტის მიერ ნაჩვენები იყო, რომ ადამიანის გორგლოვანი ფილტრატის რაოდენობა შეიძლება განისაზღვროს სისხლში ისეთი ნივთიერების შეყვანით, რომელიც თავისუფლად გადის გორგლის კაპილარის კედელში, ჰილაკებში გავლისას არ განიცდის შემდგომ ცვლილებებს და ორგანიზმიდან გამოიყოფა შარდთან ერთად. ამ შემთხვევაში შარდში მოთავსებული ნივთიერების რაოდენობა ისეთივეა, როგორც გორგლოვან ფილტრატში.

ასეთი ნივთიერებაა ფრუქტოზის პოლისაქარიდი — ინულინი (მოლეკულური წონა დაახლოებით 5000). ინულინის ფილტრატში თავისუფლად გადასვლა დადგენილი იყო რიჩარდის მიერ გორგლების მიკროპუნქციით შესრულებულ ცდებში. ასეთი მეთოდის დახმარებით აღმოჩნდა, რომ კაპსულის ღრუში არსებულ ფილტრატში ინულინის კონცენტრაცია ტოლია პლაზმაში მისი კონცენტრაციისა.

თუ ცნობილია სისხლის პლაზმაში ინულინის კონცენტრაცია, რომელიც უდრის მის კონცენტრაციას გორგლოვან ფილტრატში (იგი აღვნიშნოთ P_{in}), გამოკვლევის დროს გამოყოფილი შარდის რაოდენობა (V) და მასში ინულინის კონცენტრაცია (U_{in}), ადვილად შეიძლება ფილტრატის საერთო მოცულობის (F) გამოანგარიშება. რადგანაც შარდში არსებული ინულინის რაოდენობა

($V \cdot U_{in}$) ტოლია ფილტრატში გადასული ინჰულინის რაოდენობისა ($P \cdot P_{in}$), მაშინ მიღებული განტოლებიდან: $F \cdot P_{in} = V \cdot U_{in}$ ვპოულობთ, რომ $F = \frac{V \cdot U_{in}}{P_{in}}$.

გარკვეული დროის მანძილზე ფილტრაციის სიდიდის განსაზღვრის შეძლე- შეიძლება გამოვიყენოთ ფილტრაციის მოცულობა ერთ წუთში. ნორმალუ- რად ორივე თირკმელში იგი უდრის 120 მლ 1 წუთში.

ფილტრაციის მოცულობის ეს სიდიდე (1 წუთში) გვიჩვენებს ამ დროის განმავლობაში ინჰულინისგან განთავისუფლებული სისხლის პლაზმის მოცულო- ბას. ამ სიდიდეს ინჰულინის გასუფთავების კოეფიციენტი ეწოდება.

შეიძლება განისაზღვროს ზოგიერთი სხვა ნივთიერების გაწმენდის კოეფი- ციენტიც. იმ ნივთიერებათა გაწმენდის კოეფიციენტი, რომლებიც მოხვდებიან გორგლოვან ფილტრატში, მაგრამ მილაკებში უკან შეიწოვებიან, უფრო დაბალია, ვიდრე ინჰულინის გაწმენდის კოეფიციენტი, რომელიც უკან აღარ შე- იწოვება. იმ ნივთიერებებიდან გაწმენდის კოეფიციენტი, რომლებიც გორგლე- ბში ფილტრაციის გარდა, დამატებით გამოიყოფიან გორგლების ეპითელიუმის მიერ, იქნება უფრო დიდი, ვიდრე ინჰულინის გაწმენდის კოეფიციენტი. ამრი- გად, თირკმლებს დროის გარკვეულ მონაკვეთში მოცემული ნივთიერებისაგან შეუძლიათ გაანთავისუფლონ სისხლის უფრო მეტი რაოდენობა.

გაწმენდის კოეფიციენტის განსაზღვრას კლინიკურ პრაქტიკაში იყენებენ თირკმლის ფუნქციის შესათვსებლად.

რეაბსორბცია მილაკებში

მილაკებში ხდება წყლისა და მასში გახსნილი რიგი ნივთიერებების უკან შეწოვა — რეაბსორბცია.

მილაკები წარმოადგენენ წვრილ გრძელ ლულებს. მათი ზაერთი სიგრძე აღწევს მეტად დიდ სიდიდეს — 70—100 კმ. მილაკები გამოფენილია ეპითელი- უმით, რომელიც მის სხვადასხვა ნაწილში სხვადასხვანაირია. პირველი რიგის კლაკნულ მილაკებში ეპითელიურ უჯრედებს ცილინდრული ფორმა აქვთ, ჰენ- ლეს მარყუჟის დაღმავალი ნაწილის მიდამოში ბრტყელდებიან, ხოლო მარყუ- ჟის აღმავალ ნაწილში კუბური ხდებიან (სურ. 100). მეორე რიგის კლაკნული მი- ლაკები აგრეთვე ამოფენილია კუბური ეპითელიუმით.

მილაკის სანათურისაკენ მიმართული ცილინდრული ეპითელიუმის ზედა- პირს აქვს ჯაგრისოვანი არშია, რომელიც ელექტრონულ მიკროსკოპული გამო- კვლევების თანახმად შექმნილია მიკროხაოების მიერ. ამის გამო მილაკების სა- ერთო ზედაპირი იზრდება და აღწევს 40—50 მ². მიკროხაოები აბიან მარყუჟის მიდამოებშიც.

მილაკების დიდი სუმარული ზედაპირი უზრუნველყოფს რეაბსორბციის დიდ მოცულობას. გორგლების ფილტრატის 170 ლ, რომელიც დღე-ღამეში წარ- მოიქმნება საბოლოო (დეფინიტიური) შარდის სახით გამოი- ყვანება მხოლოდ 1—1,5 ლ. დანარჩენი სითხე და მასში გახსნილი ნივთიერე- ბების მნიშვნელოვანი რაოდენობა შეიწოვება მილაკებში და ვადადის თირკმ- ლის ქსოვილის სითხესა და სისხლში.

ა. რიჩარდსს მილაკებში შეყავდა ორი მიკროპიპეტი, რაც საშუალებას აძ-

ლევდა გარკვეულ ნივთიერებათა ხსნარები შეეყვანა კლაკნილი მილაკის პროქსიმალურ ნაწილში, ხოლო ქვედა — დისტალური — ნაწილიდან ანალიზისათვის აეღო იქ მიტანილი სითხე. ცდებით დადგინდა, რამ მილაკებში შარდის გავლისას ხდება წყლისა და რიგი ნივთიერებების უკან სისხლში ინტენსიური შეწოვა.

რიგი ნივთიერებების უკან შეწოვა დამოკიდებულია სისხლში მათ კონცენტრაციაზე. ასე, მაგალითად, თუ სისხლის პლაზმაში გლუკოზის კონცენტრაცია არ აღემატება 150—180 მგ %, მაშინ გლუკოზი მთლიანად რეაბსორბირდება. ხოლო თუ მისი კონცენტრაცია პლაზმაში აღნიშნულ სიდიდეზე მეტია, გლუკოზი მთლიანად ვერ რეაბსორბირდება და მისი ნაწილი გადადის შარდში (გლუკოზურია). ამის საფუძველზე წამოყენებულია შეხედულება სხვადასხვა ნივთიერებათა გამოყვანის ზღურბლზე.

გამოყვანის ზღურბლი — ეს არის სისხლში ნივთიერების კონცენტრაცია, რომლის დროსაც შეუძლებელია მილაკებში ნივთიერების სრული რეაბსორბიცია და იგი მოხვდება საბოლოო შარდში. გამოყოფის ზღურბლი სხვადასხვაა, ე. წ. ზღურბლოვანი ნივთიერებისა სხვადასხვაა. უზღურბლო ნივთიერებანი თირკმლის მილაკებში არ რეაბსორბირდებიან და შარდთან ერთად გამოიყოფიან სისხლში მათი ყოველნაირი მეტად მცირე კონცენტრაციის დროსაც. ასეთი ნივთიერებებია კრეატინინი და ინულინი. ზღურბლოვანი ნივთიერებათა მაგალითს წარმოადგენს გლუკოზი, რომელიც სისხლში მისი ნორმალური კონცენტრაციისას სრულიად რეაბსორბირდება. მილაკებში სრულიად რეაბსორბირდებიან, აგრეთვე მრავალი ამინომჟავა, სისხლის პლაზმის ცილა, ფილტრატში მოხვედრილი, მრავალი ვიტამინი, აგრეთვე ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის, ქლორისა და სხვა ნივთიერებათა დიდი ნაწილი. ამრიგად, უკან შეწოვას — რეაბსორბიციას — განიცდიან ორგანიზმისათვის აუცილებელი ნივთიერებანი.

ორგანიზმის მიერ გამოყოფილ ნივთიერებათა ცვლის საბოლოო პროდუქტები კი — შარდოვანა, შარდის მჟავა, ამონიაკი — რეაბსორბირდებიან მნიშვნელოვნად ნაკლები რაოდენობით, ხოლო ზოგიერთი მათგანი (სულფატები, კრეატინინი) სრულიად არ განიცდიან რეაბსორბიციას და შარდთან ერთად გამოიყოფიან ორგანიზმიდან.

აღამიანის სისხლის პლაზმაში, გორგლების ფილტრატში, ე. ი. პირველად შარდში და დეფინიტიურ შარდში სხვადასხვა ნივთიერებათა შეფარდება ნაჩვენებია ა. კემნის მონაცემების მიხედვით შედგენილ ტაბულაში.

ნივთიერებათა დასახელება	შედგენილობა %-ში		როგორ განსხვავდება შარდში მოცემული ნივთიერების შეფარდება მისი სისხლსა პლაზმაში შედგენილობისაგან
	სისხლის პლაზმასა და პირველად შარდში	შარდსა წვეთებში, გამოყოფილ შარდში	
შარდოვანა	0,03	2,0	65-ჯერ მეტა
შარდის მჟავა	0,004	0,05	12-ჯერ მეტა
გლუკოზი	0,1—0,15	—	შარდში არ არის
კალიუმი	0,02	0,15	7-ჯერ მეტა
ნატრიუმი	0,32	0,35	თითქმის თანაბარია
ფოსფატები	0,009	0,15	16-ჯერ მეტა
სულფატები	0,002	0,18	90-ჯერ მეტა

რეაბსორბციის სიდიდის განსაზღვრა. ადამიანის ორგანიზმში ამა თუ იმ ნივთიერების რეაბსორბციის სიდიდის განსაზღვრა შესაძლებელია ამ ნივთიერების ენაში შეყვანისა და შარდში და სისხლში მისი კონცენტრაციის განსაზღვრისა და გამოყოფილი შარდის რაოდენობის გაზომვის გზით. ერთდროულად სისხლში შეყავთ ინულინი, რათა განსაზღვრონ გორგლების ფილტრაციის სიდიდე.

სისხლსა და შარდში ბუნებრივ პირობებში არსებულ ნივთიერებათა რეაბსორბციის დასადგენად (მაგალითად, შარდოვანის) ისინი შეიძლება შეყვანილი არ იქნან სისხლში, რადგანაც ამ დროს საკმარისია განისაზღვროს გამოსაყვლევი ნივთიერების კონცენტრაცია სისხლის პლაზმასა და გამოყოფილ შარდში, აგრეთვე შარდის საერთო რაოდენობა.

გლუკოზის მაქსიმალური რეაბსორბციის სიდიდის განსაზღვრისათვის აუცილებელია სისხლში გლუკოზის შეყვანა და მისი კონცენტრაციის გაზრდა ზღურბლოვანზე ზევით ისე, რომ გლუკოზი გაჩნდეს შარდში. ამ შემთხვევაში გადაანგარიშება შემდეგნაირად წარმოებს.

1 წუთში ფილტრატში გადასული გლუკოზის რაოდენობა უდრის გლუკოზის კონცენტრაციას სისხლში (P_g), გამრავლებული 1 წუთში წარმოქმნილ ფილტრატის მოცულობაზე (F) ე. ი. $F \cdot P_g$. მილაკებში რეაბსორბირებული გლუკოზის რაოდენობა (R) იქნება ფილტრატში გამოყოფილი გლუკოზისა და შარდში მოხვედრილი გლუკოზის სხვაობის ტოლი: $R = F \cdot P_g - V \cdot W_g$ სადაც W_g — შარდში გლუკოზის კონცენტრაციაა, ხოლო V — თირკმლების მიერ 1 წუთში გამოყოფილი ლეფინიტური შარდის რაოდენობა.

როგორც უკვე ზევით იყო აღნიშნული, თუ P_g ნაკლებია 160—180 მგ%, შარდი გლუკოზას არ შეიცავს, ე. ი. $V \cdot W_g = 0$; მაშასადამე, გლუკოზი მთლიანად რეაბსორბირდება ($R = F \cdot P_g$).

რეაბსორბციის მექანიზმი. სხვადასხვა ნივთიერებათა უკან შეწოვის მექანიზმი სხვადასხვაა. ასე, მაგალითად, ნატრიუმის, კალიუმის, გლუკოზის, ამინომჟავებისა და ზოგიერთი სხვა ნივთიერების შეწოვა ხდება ცხოველ-მოქმედების აქტიური პროცესების შედეგად. ხოლო წყლის, აგრეთვე ქლორიდების შეწოვა პასიურად ხორციელდება, ე. ი. დიფუზიისა და ოსმოსის კანონების საფუძველზე.

ზოგიერთ ნივთიერებათა აქტიური ტრანსპორტის დამამტკიცებელი საბუთები მიღებულია ძალღის იზოლირებულ თირკმელზე ჩატარებულ ცდებში. თირკმლის მოწამვლა ციანიდებით, რაც ადამბლავენს ჟანგით პროცესებს, აგრეთვე თირკმლის გაცივება, რაც აქვეითებს მასში ნივთიერებათა ცვლას, ამცირებენ რეაბსორბციის პროცესებს და გამოყოფილი შარდის რაოდენობის მკვეთრ გაზრდას იწვევენ. ყურადღებას იპყრობს ის ფაქტი, რომ გაცივებისას ეს ხდება თირკმლის სისხლის ძარღვების შევიწროებისა და ფილტრაციის შემცირების მიუხედავად.

თირკმლის მილაკების ცილინდრული ეპითელიუმის აქტიური მოქმედების მეოხებით შესაძლებელია ნივთიერებათა შეწოვა მათი კონცენტრაციული გრადიენტის საწინააღმდეგო მიმართულებით, ე. ი. როდესაც სისხლში ნივთიერებათა კონცენტრაცია ტოლია ან აჭარბებს მათ კონცენტრაციას მილაკების სითხეში.

როგორც ეს ნაჩვენებია იყო ა. გინეცინსკისა და სხვათა მიერ, ნატრიუმის იონთა რეაბსორბციაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ფერმენტს — ქარვის მჟავას ლეჰიდროვენასას. ამ ფერმენტს შეიცავს ყველა უჭრედი, რომელიც ახორციელებს ნატრიუმის იონთა ტრანსპორტის ფუნქციას. ამ ფერმენტის აქტივობის დათრგუნვა ვერცხლისწყლის პრეპარატებით ხელს უშლის ნატრიუმის მარილების შეწოვას.

ნატრიუმის იონთა აქტიურ ტრანსპორტს მილაკების ეპითელიუმში თან სდევს ქლორის იონთა გადასვლა. ეს განპირობებულია ელექტროსტატიური ურთიერთმოქმედების ძალებით. დადებითად დამუხტული ნატრიუმის იონები

გაიყოლებენ ქლორის უარყოფითად დამუხტულ იონებს და ზოგიერთ სხვა ანიონებს.

მილაკებში დიდი რაოდენობით ხდება წყლის შეწოვა. ეს პროცესი ხორციელდება პასიურად, დიფუზიისა და ოსმოსის კანონთა გამო. გლუკოზის, ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის და სხვა ნივთიერებათა შეწოვა პირველადი შარდიდან თირკმლის ქსოვილის სითხეში და სისხლში იწვევს ქსოვილის სითხის ოსმოსური წნევის მომატებას და მილაკებში გამავალი შარდის ოსმოსური წნევის დაქვეითებას. იგი ხდება ჰიპოტონური ქსოვილის სითხის მიმართ. ოსმოსურ წნევათა სხვაობის გამო წყალი პირველადი შარდიდან გადადის ქსოვილთა სითხესა და სისხლში. ეს პასიური პროცესი მიმდინარეობს ორგანულ და არაორგანულ ნაერთთა აქტიური ტრანსპორტის პარალელურად.

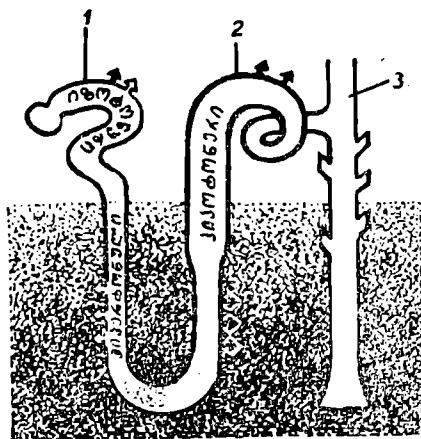
წყლის გადასვლა გამოასწორებს პირველი ხარისხის კლაცნილ მილაკებში შარდის ოსმოსურ წნევას და აჰყავს იგი ქსოვილთა სითხისა და სისხლის ოსმოსური წნევის დონემდე. ამრიგად, მარილთა დიდი რაოდენობის შეწოვის მიუხედავად, კლაცნილ მილაკებში შარდი რჩება სისხლის იზოტონური. ჰენლეს მარყუქში შარდის იზოტონურობა ირღვევა განსაკუთრებული მექანიზმის — შემოზრუნებითი-უკუდინების სისტემის ფუნქციონირების შედეგად.

ჰენლეს მარყუქის ფუნქციები.

ტემის მუშაობის არსი იმაში მდგომარეობს, რომ მარყუქის ორი მუხლი — დაღმავალი და აღმავალი, მჭიდროდ ესებიან ერთმანეთს, ფუნქციონირებენ შეუღლებულად როგორც ერთიანი მექანიზმი (სურ. 103). მარყუქის დაღმავალი (პროქსიმალური) ნაწილის ეპითელიუმი გაატარებს წყალს, მაგრამ არ გაატარებს ნატრიუმის იონებს. მარყუქის აღმავალ (დისტალურ) ნაწილს კი აქვს ნატრიუმის იონთა აქტიური რეაბსორბციის უნარი, ე. ი. მილაკებში მიმავალი შარდიდან ისინი გადაყავს თირკმლის ქსოვილთა სითხეში, მაგრამ ამასთან ერთად მილაკთა სანათურიდან ქსოვილთა სითხეში არ გაატარებს წყალს.

ჰენლეს მარყუქის დაღმავალ (პროქსიმალურ) ნაწილებში გავლისას შარდი თანდათან სქელდება თირკმლის ქსოვილთა სითხეში წყლის გადასვლის გამო. წყლის გადასვლა — პასიური პროცესია; იგი იმით არის განპირობებული, რომ გვერდზე მდებარე მარყუქის აღმავალი (დისტალური) ნაწილის ეპითელიუმი აწარმოებს ნატრიუმის იონე-

შემოზრუნებითი-უკუდინების სის-



სურ. 103. შემოზრუნებითი-უკუდინების სისტემის სქემა (პესტისა და ტეილორის მიხედვით). დაბნელებული ფონი გვიჩვენებს შარდისა და ქსოვილთა სითხის კონცენტრაციათა სიდიდეს, თეთრი ისრები — წყლის გამოყოფას. შავი ისრები — ნატრიუმის იონების გამოყოფას.

1 — პირველი რიგის კლაცნილი მილაკი, რომელიც გადადის მარყუქის პროქსიმალურ ნაწილში. 2 — მეორე რიგის კლაცნილი მილაკი, რომელიც გამოდის მარყუქის დისტალური ნაწილიდან. 3 — შემკრები მილაკი.

ბის აქტიურ რეაქსორბციას, ე. ი. მილაკის სანათურიდან იგი გადაჰყავს ქსოვილოვან (ინტერსტიციულ) სითხეში; ქსოვილთა სითხეში გადასული ნატრიუმის იონები იზიდავენ იქ წყლის მოლეკულებსაც, მაგრამ არა დისტალური, არამედ პროქსიმალური მილაკიდან.

პროქსიმალური მილაკის სანათურიდან წყლის გამოსვლა იმას იწვევს, რომ ამ მილაკის გასწვრივ შარდი სქელდება სულ მეტად და მეტად და მარყუჟის მწვერვალის მიდამოში ხდება ყველაზე მეტად კონცენტრირებული. შარდის მაღალი კონცენტრაცია ხელს უწყობს ნატრიუმის იონების გადასვლას მარყუჟის დისტალური ნაწილის შარდიდან ქსოვილთა სითხეში, რამდენადაც დისტალური ნაწილის კედლები წყლისათვის გაუნვლადია, მაგრამ აქტიურად აწარმოებს ნატრიუმის იონთა რეაქსორბციას. მარყუჟის დისტალური მილაკიდან ნატრიუმის იონების ქსოვილოვან სითხეში გადასვლა თავის მხრივ ზრდის მის ოსმოსურ წნევას, რაც როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, განაპირობებს პროქსიმალური მილაკიდან წყლის გამოსვლას. ამრიგად, პროქსიმალურ მილაკში გამდინარე შარდიდან წყლის გასვლა ქსოვილთა სითხეში ხელს უწყობს ნატრიუმის რეაქსორბციას დისტალურ მილაკში, ხოლო ნატრიუმის რეაქსორბცია თავის მხრივ აპირობადებს პროქსიმალური მილაკიდან წყლის გამოსვლას. ორივე ეს პროცესი ურთიერთშეუღებელია. შარდიდან ქსოვილთა სითხეში ნატრიუმის გასვლის შედეგად მარყუჟის მწვერვალთან ჰიპერტონული შარდი შემდეგ ჰენლეს მარყუჟის აღმავალი მილაკის ბოლოში იზოტონური ან ჰიპოტონურიც კი ხდება (სისხლის პლაზმის მიმართ).

შარდის ოსმოსურ წნევათა შორის სხვაობა, ერთმანეთთან მჭიდრო შეხებაში მყოფ დადმავალ და აღმავალ მილაკებში მარყუჟის ყოველ მოცემულ დონეზე არ არის დიდი. მილაკების გარემომცველ ქსოვილთა სითხის ოსმოსური წნევა დაახლოებით ისეთივეა, როგორც მოცემული მიდამოს პროქსიმალური და დისტალური მილაკების შარდის ოსმოსური წნევა.

დადმავალ მილაკში წყლის შეწოვის გამო შარდის ოსმოსური წნევა თანდათანობით მატულობს, ხოლო აღმავალ მილაკში ნატრიუმის რეაქსორბციის გამო ასევე თანდათანობით ქვეითდება. ამრიგად, პროქსიმალური (ან დისტალური) მილაკის ორ მეზობელ უბანს შორის ოსმოსურ წნევათა სხვაობა არ არის დიდი. მთელი მარყუჟის გზაზე კი წნევის ეს მცირე ნახტომები მილაკის თითოეულ უბანში ჯამდება, რასაც მიეყვებათ მარყუჟის დასაწყისსა (ან ბოლოსა) და მის მწვერვალს შორის ოსმოსური წნევის დიდ გრადიენტამდე. აუცილებელია ხაზი გაესვას, რომ მარყუჟის დასაწყისში შედის შარდის მნიშვნელოვანი რაოდენობა, რომელიც სისხლის იზოტონურია. ჰენლეს მარყუჟში შარდი კარგავს წყლისა და ნატრიუმის დიდ რაოდენობას და მარყუჟიდან გამოდის შარდის მნიშვნელოვნად ნაკლები რაოდენობა, მაგრამ ისევ იზოტონური ან ჰიპოტონურიც კი სისხლის პლაზმის მიმართ. ამრიგად, მარყუჟი მუშაობს როგორც კონცენტრაციული მექანიზმი, რომელიც იწვევს წყლისა და ნატრიუმის იონების დიდი რაოდენობის რეაქსორბციას. შემობრუნებით-უკუდინებითი სისტემის პრინციპი, ზემოთ აღწერილის ანალოგიური, გამოიყენება ტექნიკაში, როცა აუცილებელია რაიმე ნივთიერებათა კონცენტრაციის დიდი სხვაობის შექმნა.

მეორე რიგის კლასილ მილაკებში ხდება ნატრიუმის, კალიუმის, წყლისა და სხვა ნივთიერებათა შემდგომი შეწოვა. პირველი რიგის კლასილ მილაკებსა და ჰენლეს მარყუჟში მიმდინარე პროცესებისაგან განსხვავებით მეორე რიგის

კლასილ მილაკებში ნატრიუმისა და კალიუმის იონთა რეაბსორბციის სიდიდე არ არის მუდმივი (ა უ ც ი ლ ე ბ ე ლ ი რ ე ა ბ ს ო რ ბ ც ი ა), არამედ ცვალებადია (ფ ა კ უ ლ ტ ა ტ უ რ ი რ ე ა ბ ს ო რ ბ ც ი ა). იგი დამოკიდებულია სისხლში ნატრიუმისა და კალიუმის იონთა დონეზე და წარმოადგენს მნიშვნელოვან სარეგულაციო მექანიზმს, რომელიც ხელს უწყობს ორგანიზმში ამ იონთა კონცენტრაციის მუდმივობას.

შემკრებ მილაკთა ფუნქციები. თირკმლის მილაკებიდან შემკრებ მილაკებში გადადის თხიერი შარდის დიდი რაოდენობა, რომელიც აქ კონცერტირდება და ამრიგად, თირკმლის მეჩქში დღე-ღამეში გადადის მხოლოდ 1—1,5 ლ შარდი. შემკრებ მილაკებში შემოსული ჰიპოტონური შარდის კონცენტრირება ძირითადად ხდება წყლის შეწოვით.

წყლის რეაბსორბცია იმაზეა დამოკიდებული, რომ შემკრები მილაკები, რომელთა კედლებსაც შეუძლია წყლის გატარება, გაივლიან თირკმლის ტვინოვან შრეს, სადაც ქსოვილთა სითხის ოსმოსური წნევა მაღალია. ამის გამო წყალი შემკრები მილაკების სანათურიდან ინტერსტიციურ სითხეში გადადის.

მილაკების სეკრეციული ფუნქცია

სისხლში კოლოიდური საღებავების შეყვანისას, რომლებიც გორგლების კედელში ვერ გადის, ზოგიერთი მაინც ჩნდება შარდში. ჰისტოლოგიური გამოკვლევებით დადგინდა, რომ ამ საღებავებს არ შეიცავს კაპსულაში არსებული სითხე, მაგრამ მისი ნახვა შეიძლება მილაკების სანათურებსა და მილაკოვანი ეპითელიუმის პროტოპლაზმაში. ამის საფუძველზე დაასკენიან, რომ მილაკოვანი ეპითელიუმი აღჭურვილია არა მარტო რეაბსორბციის, არამედ სეკრეციული ფუნქციითაც.

მილაკებში შიშიდნარე სეკრეცია მილაკების ეპითელიუმის უჯრედების აქტიური მოქმედების შედეგია, რომელიც დაკავშირებულია ცვლის ინტენსიურ პროცესებთან. ეს იმით მტკიცდება, რომ ციანიდებით ქსოვილთა სუნთქვის დათრგუნვა აქვეითებს სეკრეციასაც. ასევე დინიტროფენოლის შეყვანა, რომელიც იწვევს მაკროერგულ ფოსფოროვან ნაერთთა (ადენოზინტრიფოსფორმეზასა და სხვა) წარმოქმნის ბლოკირებას, წყვეტს სეკრეციას.

უმალეს ცხოველებსა და ადამიანში შარდის წარმოქმნაში სეკრეციის მილაკებში რაოდენობრივად მცირე მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს, მაგრამ ზოგიერთ ქვეწარმავლებსა და ფრინველებში სეკრეცია მილაკებში შარდის წარმოქმნის ძირითადი მექანიზმია, რადგანაც ამ ცხოველთა თირკმლები შეიცავენ გორგლების მცირე რაოდენობას და მილაკების უმრავლესობა ბრმად მთავრდება.

მილაკების სეკრეციული ფუნქციის მეოხებით ორგანიზმი თავისუფლდება იმ ნივთიერებებისაგან, რომლებიც გორგლებში ვერ გაიფილტრებიან.

ლ. ორბელის ლაბორატორიაში მიღებული მონაცემების მიხედვით სეკრეციული მექანიზმი უნდა მონაწილეობდეს აგრეთვე შარდოვანის გამოყოფაშიც, იმ შემთხვევაში, თუ სისხლში მისი რაოდენობა მომატებულია. ალბათ, სეკრეცია მილაკებში შეიძლება იყოს შარდის წარმოქმნის სარეზერვო მექანიზმი, რომელიც ხელს უწყობს ორგანიზმის განთავისუფლებას დაშლის პროდუქტებისაგან.

ადამიანის საშარდე მილაკებში სეკრეციის სიდიდის განსაზღვრა. მილაკების სეკრეციული ფუნქცია შეიძლება რაოდენობრივად გაიზომოს სისხლში იმ ნივთიერებათა შეყვანის გზით, რომლებიც ორგანიზმიდან გამოიყოფიან ძირითადად მილაკებში მიშიდნარე სეკრეციის საშუა-

ლებით. ასეთი ნივთიერებებია დიოდრასტი, პარაამინოჰიპურის მჟავას ნატრიუმის მარილი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება. ერთ-ერთი ამ ნივთიერებათაგანი ინულინთან ერთად შეყავთ ვენაში. ინულინის შეყვანა საშუალებას იძლევა განისაზღვროს გორგლებში მიმდინარე ფილტრაციის სიდიდე, როგორც ეს აღნიშნული იყო ზევით.

შარდში დიოდრასტის საერთო რაოდენობა უდრის $V \cdot W_d$ (W_d დიოდრასტის კონცენტრაციაა შარდში, ხოლო V — დიურეზის სიდიდე, ე. ი. დროის გარკვეულ მონაკვეთში წარმოქმნილ შარდის რაოდენობა). იგი წარმოადგენს ჯამს შარდში გორგლების ფილტრაციით გადასული დიოდრასტის რაოდენობისა $F \cdot P_d$ (F ინულინის საშუალებით განსაზღვრული ფილტრაციის მოცულობაა, ხოლო P_d ფილტრატში დიოდრასტის კონცენტრაციაა, რომელიც სისხლის პლაზმაში მისი კონცენტრაციის ტოლია) და დიოდრასტის იმ რაოდენობისას, რომელიც სეკრეტირდება (გამოიყოფა) მილაკების ეპითელიუმის მიერ (S). თუ გამოვხატავთ აღნიშნულ დამოკიდებულებებს განტოლებით $V \cdot W_d = F \cdot P_d + S$, ვიპოვით, რომ $S = V \cdot W_d - F \cdot P_d$.

თირკმელში სისხლის ნაკადის სიდიდის განსაზღვრა. თირკმელში სისხლის ნაკადის სიდიდის განსაზღვრისათვის იყენებენ სისხლში პარაამინოჰიპურის მჟავას ან დიოდრასტის შეყვანას. ეს ისეთი ნივთიერებებია, რომელთაგან სისხლი სუფთაა და სავსებით მათი თირკმელში პირველივე გადისას, ამიტომ მოცემული ნივთიერებები არიან მხოლოდ თირკმელთან მიმავალ არტერიულ სისხლში და მათ აღარ შეიცავს თირკმლიდან გამომავალი ვენური სისხლი.

თუ ვიცით შარდთან ერთად გამოყოფილი ნივთიერების რაოდენობა და სისხლის პლაზმაში მისი კონცენტრაცია, შეიძლება გამოვიანგარიშოთ სისხლის პლაზმის რაოდენობა, რომელიც გადის თირკმელში დროის ერთეულში. მოვიყვანოთ შესაბამისი გაანგარიშებათა მაგალითს. შარდთან ერთად გამოყოფილია პარაამინოჰიპურის მჟავას რაოდენობა $V \cdot W_{pah}$ (V მოცემულ დროის მონაკვეთში დიურეზის სიდიდეა, ხოლო W_{pah} — შარდში ამ ნივთიერების კონცენტრაციაა) უდრის თირკმელთან მოსული პარაამინოჰიპურის მჟავას რაოდენობას, - $C \cdot P_{pah}$ (C დროის მოცემულ მონაკვეთში პლაზმის ნაკადის სიდიდეა, ხოლო P_{pah} სისხლის პლაზმაში პარაამინოჰიპურის მჟავას კონცენტრაციაა). განტოლებიდან $V \cdot W_{pah} = C \cdot P_{pah}$ ვპოულობთ, რომ

$$C = \frac{V \cdot W_{pah}}{P_{pah}}.$$

სისხლის პლაზმისა და ფორმიანი ელემენტების პროცენტული შეფარდების გამოანგარიშების შემდეგ ადვილად შეიძლება გამოანგარიშება სისხლის იმ რაოდენობისა, რომელიც გადის თირკმელს დროის ერთეულში.

ამ განსაზღვრისათვის უეტესია პარაამინოჰიპურის მჟავას გამოყენება, რადგანაც მისგან სისხლი უფრო უკეთესად სუფთაა, ვიდრე დიოდრასტისაგან, ამიტომ პლაზმის ნაკადის გაანგარიშებაც უფრო ზუსტია.

საშუალოდ თირკმელში პლაზმის ნაკადი უდრის 650 მლ 1 წუთში, ხოლო სისხლის ნაკადი — 1200 მლ 1 წუთში. თუ ინულინის შეყვანის გზით განესაზღვრავთ ფილტრაციის სიდიდეს და პარაამინოჰიპურის მჟავას შეყვანის გზით პლაზმის ნაკადის სიდიდეს, შეიძლება იმის გამოანგარიშება, რომ გორგლებში ფილტრატის მოცულობა შეადგენს თირკმელში გაფილტვნილ პლაზმის დაახლოებით 20%.

თირკმლების მონაწილეობა შარდის შემაღლანელი ზოგირითი ნივთიერების სინთეზში

სისხლით მოტანილი ცვლის პროდუქტების (შარდოვანის, შარდის მჟავას, ინდიკანის, ურობილინის და სხვა) გამოყოფის გარდა, თირკმლები თვითონ წარმოქმნიან ზოგიერთ ისეთ ნივთიერებას, რომლებიც გადადიან შარდში. ასეთი ნივთიერებათა რიცხვს მიეკუთვნებიან ჰიპურის მჟავა, ამონიაკი და ზოგიერთი სხვა ნივთიერება.

ჰიპურის მჟავა წარმოიქმნება თირკმლის ეპითელიუმის მილაკებში სინთეზის გზით ბენზოის მჟავასა და ამინომჟავა გლიკოკოლისაგან. ჰიპურის მჟავას თირკმლის ქსო-

ვილში წარმოქმნის დამამტკიცებელი იზოლირებულ თირკმლებზე ჩატარებული ცდები: ასეთი თირკმლის სისხლის ძარღვებში მკვეთარი ხსნარის გატარებისას, რომელსაც დამატებული აქვს ზენზოის მჟავა და გლუკოკოლი, შარდსაწვეთიდან გამოდის შარდი, რომელშიც ჩნდება ჰიპურის მჟავა.

თირკმლის მილაკოვან ეპითელიუმში ხდება ამონიაკის წარმოქმნა, რომლის წყაროსაც წარმოადგენენ ამინომჟავების დეჰამინირებისას განთავისუფლებული ამინოჯგუფები და ძირითადად გლუტამინიდან მოხლეჩილი NH_2 ჯგუფები.

თირკმლებშიც ამონიაკის წარმოქმნის დამამტკიცებელია ის, რომ თირკმლის ვენის სისხლში შეიცავს ამონიაკს 2 — 3-ჯერ მეტს, ვიდრე თირკმლის არტერიის სისხლი ან სხვა ქსოვილებიდან გამოსული სისხლი.

თირკმლის ქსოვილი მდიდარია ფერმენტებით და მასში მიმდინარეობს რიგი სხვა ქიმიური პროცესებისა, რომელთა შორის შეიძლება აღინიშნოს ზოგიერთი გოგირდის შემცველი და ფოსფორის შემცველი ორგანული ნაერთიდან სულფატებისა და ფოსფატების მოხლეჩა.

თირკმლების მონაწილეობა ორგანიზმის შინაგანი ბარემოს შეგანაწილების მუდმივობის რეგულაციაში

თირკმლების მონაწილეობა წყლის ცვლასა და სისხლის ოსმოსური წნევის რეგულაციაში. ორგანიზმში დიდი რაოდენობით წყლის ან მარილების შეყვანისას მათ მნიშვნელოვან ნაწილს გამოყოფენ თირკმლები და ამით მონაწილეობენ სისხლის ნორმალური ოსმოსური წნევის აღდგენაში. თუ წყლის ან მარილების დიდი რაოდენობა შეიყვანება ორგანიზმში მეტად სწრაფად, მაგალითად, ვენაში მათი შეყვანისას, მაშინ ისინი ჯერ გადადიან ქსოვილებში (ძირითადად კანსა და კუნთებში), ხოლო შემდეგ გამოიყოფიან ორგანიზმიდან თირკმლებით. შარდის წარმოქმნის გაძლიერებას, რომელიც იწვევს ორგანიზმიდან ჰარბი წყლისა და მარილების გამოყოფას, განაპირობებს დიურეზი ეწოდება. მისი დიდი ინტენსივობა აიხსნება რიგი სარეგულაციო მექანიზმების მოქმედებით.

სისხლძარღვოვან სისტემაში სითხის შეყვანისას მატულობს არტერიული წნევა, და მაშასადამე, გორგლებში საფილტრაციო წნევა. ამიტომ ფილტრაცია და გამოყოფილი შარდის რაოდენობა იზრდება. სისხლის ძარღვებში სისხლის წნევის მომატება აღიზიანებს სისხლძარღვოვანი სისტემის პრესორეცეპტორებს, რის შედეგადაც ხდება არტერიოლების ტონუსის რეფლექსური დაქვეითება. გორგლების მომტანი არტერიებით სისხლის ნაკადი მატულობს, ფილტრაცია და მაშასადამე, დიურეზიც, იზრდება. სისხლში სითხის რაოდენობის გაზრდა იწვევს წინაგულების გავსების გაზრდას, რაც იწვევს შარდის წარმოქმნის რეფლექსურ გაძლიერებას.

სისხლში ჰიპერტონური ან ჰიპოტონური ხსნარების შეყვანა ცვლის სისხლის ოსმოსურ წნევას, ხოლო ეს იწვევს აგრეთვე დიურეზის ცვლილებებს. ამ რეაქციის განხორციელებაში დიდი მნიშვნელობა აქვთ ოსმორეცეპტორებს. რომლებიც მოთავსებული არიან შუამდებარე ტვინში — ჰიპოთალამუსის სუპრაპიკტურ ბირთვში. ოსმორეცეპტორები წარმოადგენენ განსაკუთრებულად დიფერენცირებულ ნერვულ უჯრედებს. ასეთი უჯრედის სხეულში არის უჯრედშიგნითა სითხით სავსე ვაკუოლი. ამ სითხის ოსმოსური წნევა ტოლია ქსოვილთა სითხისა და სისხლის ოსმოსური წნევისა. თუ სისხლისა და ქსოვილთა სითხის ოსმოსური წნევა მატულობს, ოსმოსის კანონის გამო ოსმორეცეპტო-

რის ვაკუოლიდან წყალი ქსოვილთა სითხეში გადადის, რაც ამცირებს ვაკუოლისა და ოსმორეგებულ უჯრედის ზომებს. ეს იწვევს ოსმორეგებულების მიერ წარმოქმნილი ნერვული იმპულსების სიხშირის გაზრდას და აძლიერებს ჰიპოფიზის ანტიდიურეზული ჰორმონის სეკრეციას. ანტიდიურეზული ჰორმონი მოქმედებს რა თირკმლებზე, იწვევს შემკრები მილაკების შარდიდან უკან სისხლში წყლის შეწოვის გაძლიერებას, რის შედეგადაც გამოიყოფა უფრო კონცენტრირებული შარდი. ამრიგად, ორგანიზმი თავისუფლდება მარილების ჰარბი რაოდენობისაგან წყლის მცირე რაოდენობით დაკარგვისას; ეს კი აქვეითებს სისხლის ოსმოსურ წნევას.

ჰიდრემიის (სისხლში წყლის შემცველობის მომატების) დროს, რაც ვითარდება დიდი რაოდენობით წყლის დაღვებისას ან სისხლში ჰიპოტონური ხსნარის შეყვანის შემდეგ, ანტიდიურეზული ჰორმონის სეკრეცია ქვეითდება. ეს იპიტომ ხდება, რომ სისხლისა და ქსოვილთა სითხის ოსმოსური წნევის დაცემა იწვევს ოსმორეგებულ უჯრედების ვაკუოლებში წყლის გადასვლას; ეს ზრდის უჯრედის ზომებს. ამ დროს მცირდება ოსმორეგებულებიდან ჰიპოფიზთან მიმავალი იმპულსების სიხშირე და ქვეითდება ანტიდიურეზული ჰორმონის პროდუქცია. ამის შედეგად შარდიდან სისხლში წყლის შეწოვა მცირდება, თირკმელი გამოყოფს თხიერი შარდის დიდ რაოდენობას და ორგანიზმი თავისუფლდება ზედმეტი წყლისაგან.

სისხლის ოსმოსური წნევის ცვლილება გავლენას ახდენს აგრეთვე თირკმლის გორგლებში წყლის რეაბსორბციის პროცესებზეც. ამიტომ დიურეზის გაძლიერება შეიძლება გამოწვეულ იქნას სისხლში უზღურბლო ნივთიერებების, მაგალითად, სულფატების ან კრეატინინის შეყვანით. უზღურბლო ნივთიერებები თავიანთი ოსმოსური წნევის გამო მილაკებში აკავებენ წყლის გარკვეულ რაოდენობას და ხელს უშლიან მის რეაბსორბციას, რის შედეგადაც მატულობს გამოყოფილი შარდის რაოდენობა. ამ მოვლენას მილაკოვანი დიურეზი ეწოდება.

მილაკოვანი დიურეზი შეიძლება გამოწვეული იყოს სისხლში არა მარტო უზღურბლო, არამედ ზღურბლოვანი ნივთიერებების შეყვანითაც, რომლებიც მილაკებში რეაბსორბციას განიცდიან იმ შემთხვევებში, როდესაც მათი შემცველობა ზღურბლოვანს აჭარბებს. მაგალითად, შეიძლება მოვიყვანოთ გლუკოზა. თუ სისხლში გავზრდით გლუკოზის შემცველობას ზღურბლოვანზე ზევით, მაშინ გლუკოზის ნაწილი, რომლის რეაბსორბცია მილაკებმა ვერ შესძლეს, მოხვდება შარდში, რითაც ხელს შეუწყობს წყლის გაზრდილი რაოდენობის გამოყოფას. ამრიგად, დიურეზი ძლიერდება, და მით უფრო მეტად, რაც უფრო მნიშვნელოვანია სისხლში გლუკოზის ზეზღურბლოვანი კონცენტრაცია. ეს წარმოადგენს იმის ერთ-ერთ მიზეზს, რომ შაქრიანი დიაბეტის დროს აღინიშნება არა მარტო შაქრის გამოყოფა (გლიკოზურია), არამედ შარდის რაოდენობის მომატებაც (პოლიურია).

თირკმლების როლი სისხლის აქტიური რეაქციის რეგულაციაში. თირკმლების მოქმედებას მნიშვნელობა აქვს წყალბადის იონთა კონცენტრაციის მუდმივობის შენარჩუნებასა და ცვლის იმ მქავე პროდუქტებისაგან ორგანიზმის განთავისუფლებაში, რომლებიც წარმოიქმნებიან ჟანგვითი პროცესების შედეგად. შარდის რეაქცია უფრო ნაკლებ მუდმივია, ვიდრე სისხლისა: შარდის pH შეადგენს 4,7-დან 6,5-მდე, მაშინ როცა სისხლის pH უდრის 7,36. შარდი ხდება მქავე რეაქციისა, როცა ის გაივლის თირკმლის მილაკებში. ეს იმიტომ განპირო-

ბებულო, რომ ორნახშირმჟავა ნატრიუმის მილაკოვანი რეაბსორბციის ზღურბლი მნიშვნელოვნად მაღალია, ვიდრე ფოსფატებისა. ამიტომ მილაკებში გავლისას პირველადი შარდი კარგავს მასში შემავალი ორნახშირმჟავა ნატრიუმის მნიშვნელოვან რაოდენობას და მასში იქმნება მჟავე ფოსფატების სიჭარბე, რაც შარდის რეაქციას ხდის მჟავეს.

ხორცით კვებისას, როდესაც ორგანიზმში წარმოიქმნება სხვადასხვა მჟავეები, შარდი ხდება უფრო მეტად მჟავე, ხოლო ტუტე მცენარეული საკვების მიღებისას შარდის რეაქცია გადაიხრება ტუტიანობის მხარეზე. შარდის მჟავეანობა მატულობს ფიზიკური მუშაობის დროსაც. ამასთან კუნთებში წარმოიქმნება და სისხლში გადადის რძისა და ფოსფორის მჟავათა დიდი რაოდენობა, რაც უფრო მჟავე რეაქციის შარდის გამოყოფას იწვევს.

სისხლის pH მუდმივობის რეგულაცია თირკმლებით მნიშვნელოვნად იმაზეცაა დამოკიდებული, რომ სისხლის სარეზერვო ტუტიანობის დაქვეითებისას (აციდოზის დროს) თირკმლები გამოყოფენ NaH_2PO_4 შემცველ შარდს, ე. ი. უფრო მჟავე შარდს, მაშინ, როცა ალკალოზის დროს თირკმლები, პირიქით, გამოყოფენ Na_2HPO_4 შემცველ, ე. ი. უფრო ტუტე რეაქციის შარდს.

სისხლში წყალბადის იონთა კონცენტრაციის მუდმივობის შენარჩუნებისა და ცვლის მჟავე პროდუქტების ნეიტრალიზაციისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს თირკმლების მიერ ამონიაკის სინთეზს, რომელიც იკავშირებს შარდთან ერთად გამოყოფილ მჟავე რადიკალებს, ჩაენაცვლება ნატრიუმსა და კალიუმს და ქმნის არაქროლადი მჟავეების ამონიუმის მარილებს. ეს ხელს უწყობს ორგანიზმში ნატრიუმისა და კალიუმის იონების დაზოგვას.

თირკმლების როლი სისხლის იონური შედგენილობის რეგულაციაში. თირკმლებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ აგრეთვე ნატრიუმის, კალიუმის, კალციუმის, ფოსფორისა და სხვა იონების სისხლსა და ქსოვილოვან სითხეში მუდმივი თანაფარდობის შენარჩუნებაში.

ამ რეგულაციაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის მეორე რიგის კლაკნილი მილაკების ეპითელიუმს. ნატრიუმის რეაბსორბცია ნეფრონის პროქსიმალურ ნაწილებში — პირველი რიგის კლაკნილ მილაკებსა და ჰენლეს მარყუჟში — ნაკლებ იცვლება სისხლში ნატრიუმის იონების დონის მერყეობისას. ნეფრონის დისტალურ ნაწილებში — მეორე რიგის კლაკნილ მილაკებში ნატრიუმის რეაბსორბცია მნიშვნელოვნად იცვლება სისხლის პლაზმის იონური შედგენილობის ცვლილებებთან დაკავშირებით. სისხლის პლაზმაში ნატრიუმის ნაკლებობისას მისი ე. წ. ფაკულტატური რეაბსორბცია ნეფრონის დისტალურ ნაწილებში მკვეთრად იზრდება, ხოლო კალიუმის რეაბსორბცია შესაბამისად მცირდება. ამის შედეგად სისხლში ნატრიუმის რაოდენობა მატულობს, ხოლო კალიუმისა — მცირდება და ნატრიუმისა და კალიუმის იონებს შორის დარღვეული შეფარდება ნორმალიზდება. პირიქით ხდება სისხლში ნატრიუმის სიჭარბისას: მისი რეაბსორბცია მეორე რიგის კლაკნილ მილაკებში ითრგუნება, ხოლო კალიუმის რეაბსორბცია შესაბამისად იზრდება და სისხლში ნატრიუმისა და კალიუმის იონებს შორის შეფარდება ნორმალიზდება.

ამრიგად, თირკმელი არეგულირებს არა მარტო სისხლში ნატრიუმის იონების დონეს, არამედ ნატრიუმისა და კალიუმის იონებს შორის შეფარდების მუდმივობასაც.

ნატრიუმის ფაკულტატური რეაბსორბციის ინტენსივობის რეგულაცია ხორციელდება თირკმელზედა ჯირკვლების ჰერქოვანი შრის ჰორმონებით, კერძოდ ალდოსტერონით.

თირკმლის გამომყოფ ფუნქციას მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე სისხლში სხვა იონების (კალციუმის, ფოსფორის, ქლორის) შემცველობის რეგულაციაშიც.

თირკმლის როლი არტერიული წნევის დონის რეგულაციაში. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, თირკმლის სისხლით მომარაგების გაუარესებისას, მასში წარმოიქმნება ფერმენტი — რენინი, რომელიც მოქმედებს სისხლის პლაზმის ერთ-ერთ გლობულინზე — ჰიპერტენზინოგენზე და გარდაქმნის მას ჰიპერტენზინად. ეს უკანასკნელი წარმოადგენს 10 ამინომჟავას ნარჩენებისაგან შემდგარ პოლიპეტიდს. იგი არტერიოლების შევიწროებას იწვევს და ამიტომ მაღლა სწევს არტერიულ წნევას. ჰიპერტენზინი მოქმედებს შარდის გამოყოფაზეც: იგი ავიწროებს გორგლების გამოტან არტერიოლებს, რაც ზრდის მათში საფილტრაციო წნევას და აძლიერებს შარდის წარმოქმნას. რენინის წარმოქმნა ხდება იუქსტაგლომერულურ კომპლექსებში.

თირკმლის მოქმედების რეგულაცია

ჰორმონალური რეგულაცია. თუ ამოკვეთილი თირკმელი ცხოველს გადაენერგება კისერზე, თირკმლის არტერია შეუერთდება საძილე არტერიას, ხოლო თირკმლის ვენა—საუღლე ვენას, ასეთი თირკმელი, რომელიც მოკლებულია ორგანიზმთან ნერვულ კავშირებს, იმოქმედებს მრავალი კვირისა და თვის განმავლობაში, გამოყოფს ცოტად თუ მეტად ნორმალურ შარდს. ორგანიზმის წყლით ან სუფრის მარილით დატვირთვისას იზრდება გადანერგილი თირკმლის მიერ გამოყოფილი წყლისა და მარილების რაოდენობა. მაშასადამე, სრული დენერვაციის პირობებშიც კი შესაძლებელია თირკმლების თითქმის ნორმალური მოქმედება. უფრო მეტიც, მიუხედავად დენერვაციისა, გადანერგილი თირკმლის მოქმედება იცვლება ნერვულ სისტემაზე მოქმედი გალიზიანებების გავლენით. ასე, მაგალითად, მტკივნეული გალიზიანებისას, დენერვირებული თირკმელი წყვეტს შარდის გამოყოფას ისევე, როგორც ნორმალურად ინერვირებული თირკმელი.

ეს ხდება იმის გამო, რომ ტკივლით გალიზიანებისას აიგზნება ჰიპოთალამუსი. მისი სუბრაობტიკური ბირთვიდან იმპულსები აღწევენ ჰიპოფიზის უკანა წილს და აძლიერებენ ანტიდიურეზული ჰორმონის სეკრეციას (სურ. 104). ეს უკანასკნელი სისხლში მოხვედრის შემდეგ აძლიერებს შარდის უკან შეწოვას, რითაც ამცირებს დიურეზს (აქედან წარმოსდგება ჰორმონის სახელწოდება).

ანტიდიურეზული ჰორმონის მოქმედების მექანიზმი გარკვეული იყო ა. გინეცინსკის გამოკვლევებით. ეს ჰორმონი აძლიერებს თირკმლის შემკრები მილაკების კედლის განვლადობას, რის შედეგადაც წყალი შარდიდან გადადის თირკმლის ტვინოვანი შრის ქსოვილთა სითხესა და სისხლში.

შემკრები მილაკების განვლადობის გაზრდა ხდება ფერმენტ ჰიალურონიდაზის გავლენით. ეს უკანასკნელი აწარმოებს ჰიალურონის მჟავას დეპოლიმერიზაციას, რომელიც შედის შემკრები მილაკების კედლის უჯრედშორისი ნივთიერების შედგენილობაში. ჰიალურონის მჟავას დეპოლიმერიზაციისას შემკრები მილაკების კედლები ფოროვანნი ხდებიან და ატარებენ წყალს. ჰიალურონიდაზა აქტივდება ან წარმოიქმნება შემკრები მილაკების ეპითელიუმის მიერ ანტიდიურეზული ჰორმონის გავლენით, რაც იწვევს წყლის შეწოვის გაძლიერებას.

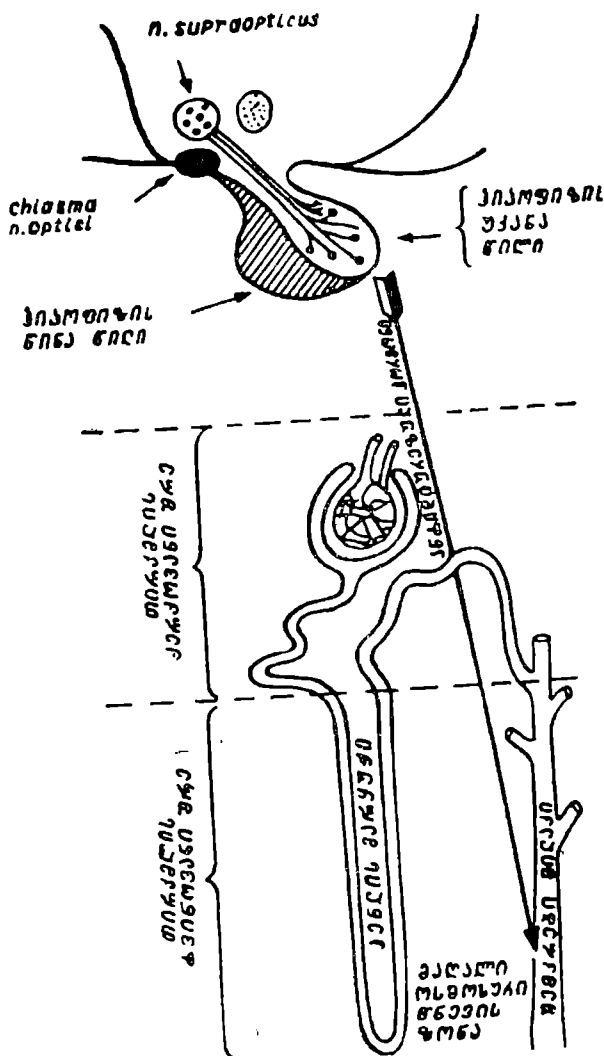
ძაღლის ერთ-ერთი თირკმლის არტერიაში ჰიალურონიდაზის პრეპარატე-

ბის შეყვანა იწვევს ამ თირკმლის დიურეზის მკვეთრ დაქვეითებას, მაშინ როცა მეორე თირკმელი გამოყოფს შარდის ჩვეულებრივ რაოდენობას. ჰიალურონიდაზის ინჰიბიტორები (ჰეპარინი, ასკორბინის მჟავა) თავიანთი მოქმედებით წარმოადგენენ ანტიდიურეზული ჰორმონის ანტაგონისტებს და მკვეთრად ზრდიან შარდთან ერთად წყლის გამოყოფას.

ანტიდიურეზული ჰორმონის გამოყოფის — ჰიპოფიზის უკანა წილის ფუნქციის ნაკლოვანება გამოითავს ზემოთ აღწერილი სარეგულაციო მექანიზმის მოქმედებას. ნეფრონის დისტალური ნაწილების კედელი წყლისათვის სრულიად განუვლადი ხდება და თირკმელი გამოყოფს შარდთან წყლის დიდ რაოდენობას. ასეთ შემთხვევებში დღე-ღამის განმავლობაში შეიძლება გამოიყოს 20—25 ლ შარდი (უშაქრო პოლიურია). ჰიპოფიზის ანტიდიურეზული ჰორმონის გამოყოფა რეგულირდება ჰიპოთალამუსის ბირთვებით.

დიურეზზე გავლენას ახდენს აგრეთვე თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი შრის ჰორმონი — ადრენალინი. თირკმლის სისხლძარღვებში ადრენალინის მცირე დოზების შეყვანისას იზრდება თირკმლის მოცულობა. ეს იმით აიხსნება, რომ ადრენალინი ავიწროებს გამტანი არტერიული სისხლის ძარღვებს (vas efferens) და ამით იწვევს გორგლებში საფილტრაციო წნევის გაზრდას.

ადრენალინის დიდი დოზები ავიწროებს მომტანი სისხლის ძარღვებსაც, რაც ამცირებს გორგლებთან მიტანილი სისხლის ნაკადს და იწვევს დიურეზის შეწყვეტას.



სურ. 104. სქემა, რომელიც იძლევა დიურეზზე ჰიპოთალამუსის გავლენის ილუსტრაციას.

თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქოვანი შრის ზოგიერთი ჰორმონი, ე. წ. მი-
ნერალოკორტიკოიდები — ალდოსტერონი, დეჰოქსიკორტიკოსტერონი, მოქმე-
დებენ მილაკების ეპითელიუმზე და აძლიერებენ ნატრიუმის სისხლში შეწო-
ვას. თირკმელზედა ჯირკვლების დაავადება ან მათი ამოცლა გამოართავს ამ მე-
ქანიზმს და იწვევს შარდთან ერთად ნატრიუმის დიდი რაოდენობის დაკარგ-
ვასა და ორგანიზმის მდგომარეობის მძიმე დარღვევებს.

თირკმლების მოქმედებაზე გავლენას ახდენს აგრეთვე ფარისებრი და ფარისებრახლო
ჯირკვლების ჰორმონები.

ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონი ამცირებს ქსოვილთა მიერ წყლისა და მარილების შეკავ-
შირებას, იწვევს მათ გადასვლას სისხლში და ასეთი გზით ზრდის დიურეზს. გარდა ამისა იგი
აძლიერებს ცვლის ყველა სახეს, კერძოდ ცილოვან ცვლას, რის შედეგადაც იზრდება ცვლის
საბოლოო პროდუქტების წარმოშობა, რაც აგრეთვე იწვევს დიურეზის გაძლიერებას. პარა-
თირეოიდული ჯირკვლების ჰორმონი ხელს უწყობს ძვლებიდან კალციუმისა და ფოსფორის
სისხლძარღვთა კალაპოტში გადასვლას და სისხლში მათი რაოდენობის მკვეთრ გაზრდას, რის
შედეგადაც ძლიერდება შარდთან ერთად მათი გამოყოფა.

თირკმლების ფუნქციის ნერვული რეგულაცია. რეაბსორბციასა და მილა-
კებში სეკრეციის პროცესებზე ნერვული სისტემის უშუალო გავლენა არ შეიძ-
ლება ჩაითვალოს სავსებით დამტკიცებულად, თუმცა არის ზოგიერთი ფაქტი,
რომელიც ამაზე მიუთითებს. ასე, მაგალითად, თირკმელთა დესიმპატიზაციის
შემდეგ იზრდება სუფრის მარილის გამოყოფა. ლ. ორბელის ლაბორატორიის
მონაცემებით, ცთომილი ნერვის გაღიზიანება იწვევს შარდში სუფრის მარილის
შემცირებას, ხოლო მათი გადაკვეთა — მომატებას. შესაძლებელია, რომ პარა-
სიმპათიკური ინერვაცია გავლენას ახდენს რეაბსორბციაზე მილაკებში.

თირკმლის მაინერვირებელი სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანებისას აღი-
ნიშნება თირკმლის სისხლის ძარღვების შევიწროება. თირკმლის სისხლძარღვთა
შევიწროება დიურეზზე სხვადასხვანაირად მოქმედებს, იმის მიხედვით, თუ სად
მოხდა შევიწროება. თუ იგი მოხდა გორგლებთან სისხლის მომტან არტერიო-
ლებში, გორგლებში საფილტრაციო წნევა მცირდება და შესაბამისად მცირდე-
ბა პირველადი შარდის ფილტრაცია, ხოლო თუ შევიწროვდნენ გორგლიდან გა-
მომავალი არტერიოლები, მაშინ გორგლებში წნევა მატულობს და ფილტრაცია
კი არ მცირდება, არამედ, პირიქით, ძლიერდება.

თირკმლის მოქმედების რეფლექსური ცვლილებები ხორციელდება თირკ-
მლის სისხლის ძარღვების შევიწროების ან გაფართოების შედეგად, აგრეთვე
ჰიპოფიზისა და თირკმელზედა ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციის ცვლილებების
შედეგად. ასეთია კერძოდ ტკივილით გამოწვეული ანუროის, ე. ი. მტკივნეული
გაღიზიანებისას შარდის წარმოქმნის შეწყვეტის მექანიზმი. ასეთ გაღიზიანე-
ბათა დროს ჰიპოთალამუსის ცენტრები აძლიერებენ ჰიპოფიზის ანტიდიურეზუ-
ლი ჰორმონის სეკრეციას, რაც იწვევს დიურეზის შემცირებას. ერთდროულად
ხდება თირკმლის სისხლძარღვების შევიწროება, რაც აგრეთვე ამცირებს დი-
ურეზს.

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, მტკივნეული გაღიზიანებისას დიურეზის
რეფლექსური შემცირება შეიძლება ვნახოთ კისერზე გადანერგილ თირკმელ-
ზეც, რომელსაც არა აქვს ორგანიზმთან ნერვული კავშირი. თუ ამოვკვეთავთ
ჰიპოფიზს, მტკივნეული გაღიზიანება უკვე აღარ მოქმედებს დენერვირებული
თირკმლის მიერ შარდის გამოყოფაზე. ამასთან ერთად ჰიპოფიზის მოკლეობი-
სას მტკივნეული გაღიზიანება კვლავ იწვევს შარდის გამოყოფის შეწყვეტას ნო-

რმალური ინერვაციის მქონე თირკმლიდან. ეს ხდება სიმპათიკური ნერვებით თირკმლის სისხლის ძარღვებთან მიმავალი იმპულსებით. შარდის გამოყოფის რეფლექსური ცვლილებები ხდება აგრეთვე ზოგიერთი შინაგანი ორგანოს გაღიზიანებისას. ასე, მაგალითად, შარდის კენჭებით შარდსაწვეთის დაცობისას შარდის გამოყოფა წყდება არა მარტო იმ თირკმელში, საიდანაც გამოდის შარდსაწვეთი, არამედ მეორე თირკმელშიც.

დიურეზის მართვა, ისე როგორც ორგანიზმის ყოველი ფუნქციისა, ვერ დაიყვანება მხოლოდ უპირობო რეფლექსურ, ქერქქვეშა მექანიზმამდე. ეს მექანიზმი ექვემდებარება უმაღლეს, კორტიკალურ მართვას, რაც პირობით რეფლექსური გზით ხორციელდება. ჰიპნოზით ჩატარებულ ცდებში ადამიანის შთაგონებისას, რომ მან დალია ბევრი წყალი, აღინიშნება შარდის გამოყოფის გაძლიერება. კ. ბიკოვის ცდებში შარდსაწვეთის ფისტულიან ძაღვებზე კუჭში წყლის მრავალჯერადი შეყვანის შეუღლება საყვირის ხმასთან იწვევდა იმას, რომ შემდეგში მხოლოდ ეს ხმა (წყლის შეყვანასთან შეუღლების გარეშე) აღიერებდა დიურეზს. ეს პირობითი რეფლექსი ქრებოდა ჰიპოფიზის ამოკვეთის შემდეგ.

პირობით რეფლექსური გზით შეიძლება აგრეთვე ანურიის გამოწვევაც. თუ ძაღვებს ხშირად აყენებდნენ მტკივნეულ გაღიზიანებას ელექტროდენიო უკანა კიდურზე, რაც იწვევდა დიურეზის რეფლექსურ შემცირებას, მაშინ რამდენიმე ხნის შემდეგ მათი მხოლოდ მოთავსება საცდელ დაზგაში (მტკივნეული გაღიზიანების გარეშე) იწვევდა დიურეზის შემცირებას.

თირკმელზე პირობით რეფლექსური გავლენები ხორციელდება თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან ჰიპოთალამუსთან და ჰიპოფიზთან მომავალი იმპულსებით, რაც იწვევს ანტიდიურეზული ჰორმონის სეკრეციის ცვლილებას.

შარდის რაოდენობა, შედგენილობა და თვისებები

შარდის რაოდენობა. ადამიანის მიერ დღე-ღამეში გამოყოფილი შარდის რაოდენობა ფართო საზღვრებში მერყეობს და საშუალოდ 1,5 ლ შეადგენს. მისი ხვედრითი წონა უდრის 1,012—1,020, გაყინვის წერტილი — 1,3—2,2°. შარდი შეიცავს 4%-მდე მკვრივ ნივთიერებებს.

ოფლის ძლიერი გამოყოფის დროს, მაგალითად, გარემოს მაღალი ტემპერატურის პირობებში შარდის რაოდენობა მცირდება, ოფლის საშუალებით წყლის დაკარგვის გამო.

ძილის დროს, განსაკუთრებით, იმ საათებში, როდესაც ძილი ყველაზე მეტად ღრმაა, შარდის წარმოქმნა მკვეთრად მცირდება. ღამის შარდი უფრო მუქი ფერისაა და უფრო კონცენტრირებულია, ვიდრე დღის.

საჭმლის მიღების შემდეგ შარდის გამოყოფა მატულობს უმთავრესად იმის გამო, რომ ნაწლავების ტრაქტში წარმოებს წყლისა და საკვების მარილების შეწოვა. ჭამის შემდეგ უხვად გამოყოფილი შარდი ნაკლებ კონცენტრირებულია და დაბალი ხვედრითი წონა აქვს.

შარდის შედგენილობა. თირკმლები წარმოადგენენ იმ მთავარ გზას, რომლითაც გამოიყოფა სხეულიდან ცილის დაშლის აზოტოვანი პროდუქტები — შარდოვანა, შარდის მჟავა, ამონიაკი, პურინის ფუძეები, კრეატინი, ინდიკანი.

ადამიანისა და ძუძუმწოვართა შარდოვანა წარმოადგენს ცილების დაშლის

მთავარ პროდუქტს. მასზე მოდის შარდის მთელი აზოტის 90%-მდე. მისი კონცენტრაცია შარდში 2%-მდეა.

ადამიანის შარდი შარდის მყავას ჩვეულებრივად შეიცავს 0,5% და მისი რაოდენობა დღე-ღამეში არ აღემატება 0,5—1,0 გრამს, მაგრამ პურინებით მდიდარი საკვებით კვებისას მისი რაოდენობა მატულობს 2-დან 3 გ-მდეც კი. უპურინო საკვების მიცემისას (თეთრი პური, რძე, კვერცხი, ბრინჯი) შარდის მყავას რაოდენობა ქვეითდება. პურინის სხვა ნაერთების რაოდენობა ადამიანის შარდში დაახლოებით ათჯერ ნაკლებია, ვიდრე შარდის მყავას რაოდენობა.

შარდთან გამოყოფილი ამონიაკის (შარდში მისი შემცველობა დაახლოებით 0,04%) უდიდესი ნაწილი თვით თირკმლებში წარმოიქმნება.

კრეატინი, რომელიც კუნთების შეკუმშვის დროს დაშლილი ფოსფოკრეატინისაგან წარმოიქმნება, გადადის კრეატინინად და შარდთან ერთად გამოიყოფა 0,075% რაოდენობით.

ზემთ აღწერილი აზოტის პროდუქტების გარდა, შარდი შეიცავს აგრეთვე ცილების ლპობის პროდუქტთა გარკვეულ რაოდენობას — ინდოლს, სკატოლს, ფენოლს, რომელნიც წარმოიქმნებიან ნაწლავებში ლპობის გამომწვევი ბაქტერიების მოქმედებით. ეს ნივთიერებანი ღვიძლში უვნებელნი ხდებიან და წარმოქმნიან წყვილ ნაერთებს გოგირდმყავასთან. შარდში ისინი გადადიან ინდოქსილ-გოგირდის (ინდიკანი), სკატოქსილ-გოგირდის, ოქსიფენილ-ძმრისა და ოქსიფენილ-პროპიონის მყავათა სახით.

დაუშლელ ცილებს ნორმალური შარდი არ შეიცავს. შარდში ცილის გაჩენა თირკმლების დაავადებას მოწმობს. მაგრამ ზოგიერთ შემთხვევაში ცილა შეიძლება გამოჩნდეს ჯანმრთელი ადამიანის შარდში, სახელდობრ დაძაბული კუნთოვანი მუშაობის დროს (მაგალითად, სპორტულ შეჯიბრებათა დროს დიდ დისტანციაზე გადარბენისას) იმის გამო, რომ თირკმლის ფილტრის განვლადობა მატულობს. განვლადობის ასეთი გაზრდა არ არის პათოლოგიური და დასვენების შემდეგ უკვალოდ ქრება.

არაცილოვანი წარმოქმნის ორგანულ ნაერთთა შორის შარდში გვხვდება: მჟაუნმჟავას მარილები, რომელნიც ნაწილობრივ უშუალოდ საკვებიდან, განსაკუთრებით მცენარეული საკვებიდან წარმოსდგებიან, ნაწილობრივ კი წარმოიქმნებიან თვით ორგანიზმში; რძის მჟავა, რომელიც გამოიყოფა ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობის შემდეგ; აცეტონის სხეულები, რომელნიც წარმოიქმნებიან ღიაბეტის დროს ორგანიზმში ცხიმების შექრად გადაქცევის დროს.

ყურძნის შექარი შარდში არ არის, თუ მისი კონცენტრაცია სისხლში არ აჭარბებს 150—180 მგ%. გლუკოზა ჩნდება შარდში მხოლოდ იმ შემთხვევებში, როდესაც ადგილი აქვს ჰიპერგლიკემიას, რითაც არ უნდა იყოს გამოწვეული ეს ჰიპერგლიკემია.

ამ ორგანულ ნივთიერებათა გარდა, შარდი შეიცავს პიგმენტებს, რომელზედაც დამოკიდებულია შარდის ყვითელი ფერი. ეს პიგმენტები წარმოიქმნებიან ნაღვლის ბილირუბინისაგან ნაწლავებში, სადაც ბილირუბინი იქცევა ურობილინად და უროქრომად, რომელნიც ნაწლავის კედლის გზით ნაწილობრივ შეიწოვებიან უკან სისხლში და გამოიყოფიან თირკმლებით. ამასთან ერთად თვით თირკმლებსაც აქვთ ჰემოგლობინის პროდუქტების დაეანგვის უნარი, რომლებსაც გარდაქმნიან შარდის პიგმენტებად. შარდთან ერთად გამოიყოფა არაორგანული მარილების დიდი რაოდენობა (15—25 გ დღე-ღამის განმავლობაში), ძირითადად ნატრიუმის ქლორიდი (10—15 გ), კალიუმის ქლორიდი

(3—5 გ). გოგირდმეცავა მარილები (2,5 გ) და ფოსფორმეცავა მარილები (2,5 გ), ადამიანის შარდის მეხვე რეაქცია დამოკიდებულია უმთავრესად უკანასკნელებზე.

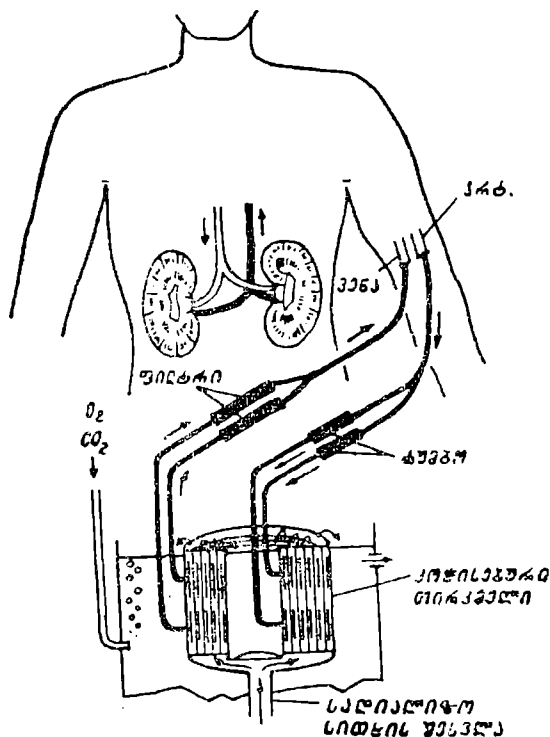
შარდში შემავალი გოგირდმეცავა მარილები წარმოიქმნებიან სხეულში დაშლილი ცილების გოგირდისაგან; ფოსფორმეცავა მარილები სხეულში დაშლილი ლეციტინის ფოსფორისაგან, ფოსფორშემცველი ცილებისაგან, ძელის ქსოვილის ფოსფორმეცავა მარილებისაგან და სხვა.

თირკმლის ამოკვეთის შედეგები და ხელოვნური თირკმელი

ორივე თირკმლის ამოკვეთის შემდეგ ან შარდის წარმოქმნის და შარდის გამოყოფის მკვეთრი დარღვევის პირობებში ადამიანს განუვითარდება ურემიის მდგომარეობა, რაც კლინდება მზარდ სისუსტეში, სუნთქვის მოშლაში, და გონების დაკარგვაში, რომელიც 6—7 დღის შემდეგ მთავრდება სიკვდილით. ამ მდგომარეობის ძირითადი მიზეზი სისხლში ცილის დაშლის პროდუქტების დაგროვებაა, რომელიც ორგანიზმიდან აღარ გამოიყოფიან. კერძოდ შარდოვანას რაოდენობა სისხლში ურემიის დროს ზოგჯერ აღწევს მეტად დიდ ციფრებს 900 მგ%, ნორმით კი იგი უნდა იყოს 30 მგ %-მდე.

ერთი თირკმლის ამოკვეთისას მეორე კარგად ართმევს თავს გაძლიერებულ დატვირთვას და შარდის შედგენილობისა და რაოდენობის მხრივ ჩვეულებრივად არავითარი ცვლილებები არ ვითარდება.

თირკმლის ფუნქციის დროებითი შენაცვლებისათვის მათი მკვეთრი დარღვევის დროს, ორგანიზმიდან აზოტური შლაკების გამოტანის მიზნით, რომელთა დაგროვება იწვევს მოწამვლას, 1943 წლიდან დაწყებული, სხვადასხვა მკვლევარის მიერ გამოყენებულა ხელსაწყო სისხლში არსებული სხვადასხვა ნივთიერების დიალიზისათვის, რომელსაც ხ ე ლ ო ვ ნ უ რ ი თ ი რ კ მ ე ლ ი ეწოდება. ეს ხელსაწყო შედგება სპირალურად დახვეული ცელოფანის წვრილი მილისაგან, რომელიც წარმოადგენს ნახევრადგანვლად მემბრანას. ეს მილი მოთავსებულია რეზერვუარში, რომელშიც გაივლის 37° გამთბარი მარილის იზოტონური ხსნარი. ცელოფანის მილი შეერთებულია ორ კანულასთან, ერთი შეჰყავთ არტერიაში, მეორე კი ვენაში. სისხლში გახსნალი რიგი ნივთიერება, ცელოფანის მილში გავლისას, დიფუნდირებს მარილის ხსნარში, რომელშიც მოთავსებულია ცელოფანის მემბრანა.



სურ. 105. ავადმყოფთან შეერთებული კოლფის ხელოვნური თირკმლის სქემა (ა. პიტელის მიხედვით).

სისხლის დიალიზისათვის (ჰემოდიალიზისათვის) გამოიყენება აგრეთვე ცელოფანის მემბრანის საშუალებით ხელოვნური თირკმლის სხვა კონსტრუქციებიც (სურ. 105). ამ მემბრანას დიდი ზედაპირის პირობებში შესაძლებელია ადამიანის სისხლიდან 1 საათში 6,5—16 გ და მეტი შარდოვანას დიალიზი. ამრიგად, შესაძლებელია რამდენიმე წლის განმავლობაში შეუნარჩუნონ სიცოცხლე ავადმყოფს, რომელსაც თირკმლის ფუნქცია აქვს დარღვეული. ამ დროს ხელოვნურ ჰემოდიალიზს აწარმოებენ ხელოვნური თირკმლის დახმარებით 2—3-ჯერ კვირაში.

შ ა რ დ ის ბ ა მ ო უ ო ჯ ა

შარდის გადსვლა შარდის ბუშტში

თირკმლებში წარმოქმნილი შარდი მილაკებიდან გადადის თირკმლის ბენჯში და ავსებს მის ფიალებს (calices renalis). როდესაც ფიალები გაივსება, ისინი იკუმშებიან და ჩაწურავენ შარდს შარდსაწვეთებში, რაც ამ უკანასკნელთა პერიტალტიკურ შეკუმშვებს იწვევს. შეკუმშვათა ტალღები, რომელნიც წარმოებს წუთში 1—5-ჯერ, შარდსაწვეთის გასწვრივ ვრცელდება 2—3 სმ სიჩქარით წამში. ეს შეკუმშვები აღინიშნება აგრეთვე ამოკვეთილი და გამთბარი რინგერის ხსნარში მოთავსებულ შარდსაწვეთებზეც; მამასადამე, ისინი განპირობებულია თვით შარდსაწვეთის კედლის ავტომატიით.

შარდის ბუშტში შარდის გამოსვლაზე დაკვირვებისათვის მასში შეყავთ ცისტოსკოპი — ხელსაწყო, რომელიც აღჭურვილია გამაშუქებელი ნათურითა და ლინზებისა და სარკეების სპეციალური სისტემით. ცისტოსკოპი საშუალებას გვაძლევს დავინახოთ შარდის ბუშტის შიგნითა კედელი და შარდსაწვეთების ხვრელები; სისხლში წინასწარ ისეთი საღებავის შეყვანის შემდეგ, რომელიც გამოიყოფა შარდთან ერთად, ჩანს ბუშტში შეღებილი შარდის მცირე ულუფების პერიოდული გადმოსვლა შარდსაწვეთების პერიტალტიკური შეკუმშვების შესატყვისად.

შარდსაწვეთების ირიბი მდებარეობის გამო ბუშტში მათი შესვლის ადგილას იქმნება თავისებური სარქველი, რომელიც ხელს უშლის შარსაწვეთში შარდის უკან დაბრუნებას.

შარდის ბუშტის გავსება

შარდის ბუშტი ღრუ კუნთოვანი ორგანოა, რომელიც წარმოადგენს რეზერვუარს შარდის დასაგროვებლად. მისი დაცლა ხდება პერიოდულად.

შარდის ბუშტის გამოსავალთან — შარდსადინარში მოთავსებულია კუნთოვანი რგოლი, რომელიც ქმნის შარდის ბუშტის სფინქტერს. ანუ მომჭერს (sphincter vesicae). ცოტა ქვემოთ არის შარდსადინარის მეორე სფინქტერი (sphincter uretrae), რომელიც შედგება განივზოლიანი კუნთებისაგან. ეს სფინქტერები ხელს უშლიან შარდის გამოსვლას ბუშტიდან. მოშარდვის დროს სფინქტერების მუსკულატურა დუნდება, ხოლო ბუშტის კედლის კუნთები იკუმშებიან, რაც იწვევს ბუშტის დაცარიელებას.

ზოგიერთი სხვა გლუვკუნთოვანი ღრუ ორგანოების მსგავსად შარდის ბუშტსაც შეუძლია გავსებისას გაზარდოს თავისი მოცულობა მისი კედლის დაძაბვის მნიშვნელოვანი გაზარდის გარეშე. გლუვი კუნთების ამ თვისებას **პლასტიკური ტონუსი** ეწოდება. ამ მიზეზის გამო ბუშტში წნევა მატულობს მასში შესული შარდის რაოდენობის არაპროპორციულად. ბუშტის თანდათანობითი გავსებისას მასში წნევა დასაწყისში არ იცვლება, ხოლო შემდგომ მკვეთრად მატულობს. როდესაც ადამიანის შარდის ბუშტში დაგროვილი შარდის რაოდენობა მიაღწევს 250 — 300 მლ, მაშინ ბუშტის კუნთოვანი კედლის დაძაბვა იზრდება, მასში წნევა მატულობს წყლის სვეტის 15—16 სმ-მდე და შესაძლებელია მოხდეს ბუშტის რეფლექსური შეკუმშვა.

ამ დროს მნიშვნელობა აქვს ბუშტის გავსების სიჩქარეს, ე. ი. მისი კუნთოვანი კედლის გაჭიმვის სიჩქარეს. როდესაც ბუშტში სწრაფად გადმოდის შარდის მცირე რაოდენობაც კი, ბუშტის კუნთი გაჭიმვაზე რეაგირებს დაჭიმულობის გაზრდით და ბუშტის შიგნითა წნევა იზრდება უფრო სწრაფად, ვიდრე შარდის უფრო დიდი რაოდენობით ბუშტის უფრო ნელა გავსებისას.

მოშარდვა

მოშარდვა წარმოადგენს რთულ რეფლექსურ აქტს, რომელიც მდგომარეობს ერთდროულად შარდის ბუშტის შეკუმშვაში, sphincter vesicae და sphincter uretrae მოღუნებაში. ამის შედეგად ხდება შარდის გამოდევნა შარდის ბუშტიდან. შარდის ბუშტის გაჭიმვა და მასში წნევის მომატება წყლის სვეტის 15—16 სმ-მდე იწვევს ბუშტის კედელში მოთავსებული რეცეპტორების გაღიზიანებას და იმპულსების ნაკადის გავრცელებას ცენტრისკენული ნერვებით ზურგის ტვინში. ზურგის ტვინის საკრალური ნაწილის მეორე, მესამე და მეოთხე სეგმენტში მოთავსებულია მოშარდვის რეფლექსური ცენტრი, რომლისგანაც ცენტრიდანული ნერვებით იმპულსები მოდიან შარდის ბუშტთან. ეს ცენტრი თავის მხრივ იმყოფება მოგრძო და შუა ტვინის ცენტრებიდან და დიდი ტვინის ქერქიდან მოსული იმპულსების გავლენის ქვეშ. მოშარდვის სპინალური იმპულსები რეფლექსურად იწვევენ შარდის ბუშტის შეკუმშვას და სფინქტერის (sphincter vesicae) მოღუნებას.

შარდის გამომტან აპარატს გააჩნია როგორც ეფერენტული (ცენტრიდანული, მოტორული), ისე აფერენტული (ცენტრისკენული, მგრძნობიარე) ინერვაცია. შარდსაწვეთების, შარდის ბუშტის და მისი სფინქტერების ეფერენტული ინერვაცია ხორციელდება როგორც სიმპათიკური, ისე პარასიმპათიკური ნერვებით. შარდსაწვეთის ზედა ნაწილთან სიმპათიკური ბოჭკოები მიდიან თირკმლის წნულიდან (plexus renalis), ხოლო შარდსაწვეთის ქვედა ნაწილთან, ბუშტთან და მის სფინქტერთან ganglion mesentericum inferius-დან.

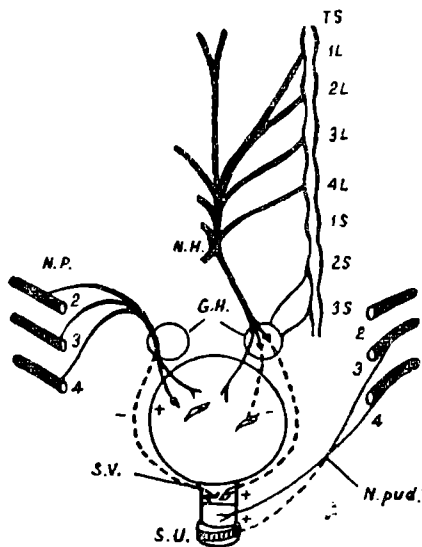
სიმპათიკური იმპულსები აძლიერებენ შარდსაწვეთების პერისტალტიკას, მაგრამ აკავებენ ბუშტის კედლების ტონურ შეკუმშვას — აღუწევენ მათ და იწვევენ ბუშტის სფინქტერის ტონუსის მომატებას. შარდის გამომტან აპარატზე სიმპათიკური სისტემის ასეთი მოქმედების გამო ამ სისტემის აგზნება აპრობადებს ბუშტის ავსებას. შარდის გამომტანი აპარატის — ბუშტისა და მისი სფინქტერის პარასიმპათიკური ინერვაცია ხორციელდება n. pelvici-ით. პარასიმპათიკური სისტემის გავლენა შარდის გამომტან აპა-

რატზე სიმპათიკური სისტემის მოქმედების საწინააღმდეგოა. პარასიმპათიკური ნერვები ააგზნებენ ბუშტის კედლების შეკუმშვას (*m. detrusor vesicae*) და აღუწევენ *sphincter vesicae*, ე. ი. პირობებს ქმნიან ბუშტის დაცარიელებისათვის.

შარდის ბუშტის კედელში და მის ირგვლივ არსებულ შემაერთქსოვილში განლაგებულია მრავალი განგლიოზური უჯრედი.

ასეთი, ორგანოს შიგნითა ნერვული სისტემის არსებობით აიხსნება ის, რომ ბუშტის დენერვაციის შემდეგ, მისი ტონუსი ირღვევა მხოლოდ დროებით და შემდეგ კვლავ აღდგება.

Sphincter uretrae შარდის გამომტანი გზების სხვა კუნთებისაგან განირჩევა როგორც თავისი აღნაგობით, აგრეთვე ფუნქციებით; იმ დროს, როდესაც ბუშტის კედლები და *sphincter vesicae* შეიცავენ ვეგეტატიური ნერვული სისტემით ინერვირებული გლუვი კუნთების ბოჭკოებს, *sphincter uretrae* განივზოლიანი კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან არის აგებული და ინერვირებულია სომატური ნერვით — *n. pudendus*-ის ტოტით (სურ. 106).



სურ. 106. შარდის ბუშტისა და მისი სფინქტერების ინერვაციის სქემა.

N. H. — *n. hypogastricus*; G. H. — *ganglion mesentericum inferius*; N.P. — *n. pelvici*; N. pud. — *n. pudendus*; S. V. — შარდის ბუშტის სფინქტერი, S. U. — შარდადინარის სფინქტერი, TS — *truncus sympathicus*. უწყვეტი ხაზი — აფერენტული ბოჭკოები, წყვეტილი ხაზი, — ეფერენტული ბოჭკოები. ბოჭკოები, რომლებიც შეკუმშვას იწვევენ, აღნიშნულია პლუს ნიშნით, ხოლო ბოჭკოები, რომლებიც მოღუწებას იწვევენ — მინუს ნიშნით.

აფერენტული ნერვები შარდაწვეთისა და ბუშტის რეცეპტორებიდან ნაწილობრივ გაივლიან სიმპათიკური ნერვების შედგენილობაში და შემდეგ შედიან ზურგის ტვინში გულმკერდის ქვედა და წელის ზედა სეგმენტებში უკანა ფესვებით, ნაწილობრივ კი პარასიმპათიკურ ნერვებთან ერთად შედიან ტვინის გავის ნაწილის უკანა ფესვებით. აფერენტული გზებით შარდის გამოყოფი აპარატიდან ტვინში მოღიან პრესორული და მტკივნეული იმპულსები. პირველნი წარმოიქმნებიან შარდის ბუშტის შარდით გავსებისას, მეორენი — შარდაწვეთებისა და შარდის ბუშტის კედლების ლორწოვანი გარსის გაღიზიანებისას, მაგალითად, შარდის კენჭების წარმოქმნისას. შარდის ბუშტის გაჭიმვისას მასში დაგროვილი შარდით, მის ნერვულ დაბოლოებებში წარმოიქმნილი იმპულსები მიდიან რა ზურგის ტვინში ზურგის ტვინის აღმა-ვალი გზებით, აღწევენ ზემოთ მდებარე ცენტრებს, კერძოდ დიდი ტვინის

პემისფეროების ქერქს. ეს იმპულსები აპირობადებენ მოშარდვის სურვილის აღმოცენების შეგარძნებას. ეს იმპულსები აუცილებელია მოშარდვის ქერქული კონტროლისათვის.

ქერქული კონტროლი ვლინდება მოშარდვის შეკავებაში, გაძლიერებასა და მის ნებისმიერ გამოწვევაში.

მოშარდვის ნებისმიერი შეკავების უნარი ბავშვს თანდათანობით უვითარდება. ზოგიერთი ბავშვი არა მარტო სკოლამდელ, არამედ სკოლის ასაკშიც მხოლოდ დღისით იკავებს შარდს, ძილის დროს კი ადვილი აქვს მის შეუკავებლობას.

ოფლის გამოყოფა

საოფლე ჭირკვლები ახორციელებენ ოფლის გამოყოფას და აქვთ მნიშვნელობა: 1) ნივთიერებათა ცვლის შედეგად წარმოქმნილი დაშლის პროდუქტების გამოყოფაში; 2) თერმორეგულაციაში, რადგან კანის ზედაპირიდან ოფლის აორთქლება სითბოს გაცემის ფაქტორია; 3) ოსმორეგულაციაში, ე. ი. წყლისა და მარილების გამოყოფის გზით ოსმოსური წნევის მუდმივობის დაცვაში.

საოფლე ჭირკვლები მოთავსებულია შემაერთებელ ქსოვილოვან კანქვეშა უჯრედანაში და სხეულის ზედაპირზე განაწილებულნი არიან არათანაბრად. მათი ყველაზე დიდი რაოდენობა გვხვდება ხელის გულებზე, ფეხის გულებზე და ილიის ფოსოში, სადაც კანის 1 სმ² მოდის 400—500 საოფლე ჭირკვალი.

ოფლის რაოდენობა, შედგენილობა და თვისებები

ოფლი ჩვეულებრივ შეიცავს 0,7—2,0% მკვრივ ნივთიერებებს; მათ შორის 0,4—1,0% შეადგენენ არაორგანული და 0,31% ორგანული ნაერთები. ოფლი შეიცავს შარდოვანას (ოფლში მისი რაოდენობა უდრის 0,02—0,05%), შარდის მჟავას, ამონიაკს, ჰიპურის მჟავას. ინდიკანს. მათ გარდა, ოფლი შეიცავს სხვა ორგანულ არაზოტოვან შენაერთებსაც, ასე, მაგალითად შაქრიანი დიბეტით დაავადებულთა ოფლი შეიცავს გლუკოზას.

ოფლის რეაქცია სუსტი ტუტეა, სხეულის ზედაპირზე იგი იშლება და მასში შემავალი ცხიმებიდან წარმოიქმნება აქროლადი ცხიმოვანი მჟავები, რის გამოც ოფლი მჟავა ხდება. ოფლი უფრო ღარიბია მკვრივი ნივთიერებებით, ვიდრე შარდი, მისი ხვედრითი წონა უდრის 1,005—1,010, იმ დროს, როდესაც შარდის ხვედრითი წონა 1,012—1,020 აღწევს.

ოფლის რაოდენობა ტემპერატურული კომფორტის დროს დღე-ღამეში შეადგენს 500 მლ. ოფლის ამ რაოდენობასთან ერთად გამოიყოფა 2 გ-მდე ქლორთან ნატრიუმი და 1 გ-მდე აზოტი. ოფლი განუწყვეტლივ გამოიყოფა, მაგრამ ჩვეულებრივ იგი ორთქლდება კანის ზედაპირზე გამოყოფისთანავე.

ოფლისა და შარდის შედგენილობის განსხვავების მიუხედავად საოფლე ჭირკვლებს ნაწილობრივ შეუძლიათ შეცვალონ თირკმლები იმ შემთხვევაში, როდესაც თირკმლების დაავადების შედეგად გამოყოფილი შარდის რაოდენობა მცირდება. ამ შემთხვევებში საოფლე ჭირკვლები ორჯერ-სამჯერ მეტ ოფლს გამოყოფენ, ვიდრე ჩვეულებრივად; გარდა ამისა, იცვლება თვით ოფლის შედგენილობაც, იგი მეტ შარდოვანას შეიცავს.

ოფლის გამოყოფა სხვადასხვა პირობებში

სხეულის ამა თუ იმ უბანში ან მთელ სხეულში ოფლის გამოყოფის დაკვირვების მიზნით ცდილობენ გამოიწვიონ საოფლე ჭირკვლების სეკრეციის მკვეთრი გაძლიერება.

ადამიანებზე ოფლის გამოყოფის გამოკვლევა წარმოებს ე. მინორის იოდსახამებლის მე-
თოდით. ეს მეთოდი იმაში მდგომარეობს, რომ კანს წაუსვამენ იოდის სპირტიან ხსნარს.
სპირტის აორთქლების შემდეგ მშრალ კანს წაუსვამენ ცხიმის მცირე რაოდენობას და შემდეგ
მოაყრიან სახამებლის ფხვნილს. იქამდე, ვიდრე სახამებელი მშრალია, იოდი მასზე არ მოქმე-
დებს; იწყება თუ არა ოფლის დენა, სახამებელი სველდება ოფლით და იოდით ლურჯად
იღებება.

ოფლის გამოყოფის გამოკვლევისათვის იყენებენ აგრეთვე კანის ელექტრული წინააღმ-
დეგობის განსაზღვრის მეთოდს. ეს მეთოდი იმაზეა დამყარებული, რომ ოფლის სეკრეცი-
ისას ქვეითდება კანის ელექტრული წინააღმდეგობა და უფრო მეტად, რაც მეტია კანის
ოფლით დასველების ინტენსივობა.

ოფლის გაძლიერებულ გამოყოფას ადგილი აქვს გარემოს მაღალი ტემპე-
რატურის პირობებში. გამოკვლევის ქვეშ მყოფი პირის მოთავსება სპეციალურ
კამერაში, სადაც ჰაერის ტემპერატურა 50—60° უდრიდა, 1,5 საათში იწვევდა
2,5 ლიტრამდე ოფლის გამოყოფას. ოფლის გამოყოფა ძლიერდება აგრეთვე
სხვა ზემოქმედებების დროს, რომელნიც იწვევს სხეულის ტემპერატურის
მომატებას, მაგალითად, ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობის დროს, როდესაც
ნივთიერებათა ცვლის გაცხოველების გა-
მო მკვეთრად მატულობს სითბოს პროდუქ-
ცია.



სურ. 107. ოფლის გამოყოფა მა-
ღალი ტემპერატურისას სახის მარ-
ცხენა ნახევრისა და მარცხენა ხე-
ლის დესიმპატიზაციის შემდეგ
ე. მინორის სინჯი (ე. ბაბსკისა და
ფ. ლამპერტის მიხედვით).

ოფლის გამოყოფა ძლიერდება ორგანიზმ-
ში სითბის დიდი რაოდენობით მიღებისას.
განსაკუთრებით ძლიერდება ოფლის გამო-
ყოფა ცხელი სასმელის მიღების შემდეგ.
ორგანიზმის გაღარიბება წყლით, მაგალითად,
ფაღარათობის დროს, იწვევს ოფლის გამო-
ყოფის შემცირებას. ეს ფაქტები მაჩვენებე-
ლია, რომ საოფლე ჯირკვლები მონაწილეო-
ბენ ორგანიზმის წყლის ბალანსის რეგული-
რებაში.

ოფლის გამოყოფას ხშირად აქვს ადგი-
ლი ფსიქიკური აგზნების, მრავალი ემოცი-
ური მდგომარეობის — გაბრაზებისას, შიშის,
ტკივილის დროს. ამით აიხსნება გამოთქმა
„შიშისგან ცივმა ოფლმა დაასხა“ (ეს ოფლი
ცივი იმიტომაა, რომ ერთდროულად ადგი-
ლი აქვს სისხლძარღვთა შევიწროებას, რაც
იწვევს კანის გაცივებას, მისი სისხლით მო-
მარაგების შემცირების გამო). ეს დიდი ტვი-
ნის ქერქის გავლენის მაჩვენებელია ოფლის
გამოყოფაზე.

საოფლე ჯირკვლების ინერვაცია და მათი მოქმედების რეგულაცია

საოფლე ჯირკვლების სეკრეციულ ნერვებს სიმპათიკური ნერვები წარ-
მოადგენენ.

სხეულის გარკვეული ნაწილის საოფლე ჯირკვლების ინერვაცია ხორ-

ციელდება ზურგის ტვინის გარკვეული სეგმენტებიდან. ადამიანში ზურგის ტვინის ოფლის გამომყოფი ცენტრების ლოკალიზაცია შესწავლილია ზურგის ტვინის სხვადასხვა ფარგლების დაზიანების შემთხვევაში — ჭრილობის მიყენების შედეგად. თავის, კისრისა და გულმკერდის ზედა ნაწილის საოფლე ჯირკვლების სეკრეციული ნერვების ბირთვები მოთავსებულია ზურგის ტვინის კისრის უკანასკნელ და გულმკერდის მეექვსე სეგმენტებს შორის; ზედა კიდურების ოფლის გამომყოფი ნერვების ბირთვები თავსდება ზურგის ტვინის გულმკერდის მე-5 და მე-7 სეგმენტებს შორის; ქვედა კიდურების ოფლის გამომყოფი ნერვების ბირთვები კი გულმკერდის უკანასკნელ და წელის ზედა სეგმენტშია მოთავსებულნი.

სიმპათიკური ნერვების მთლიანობის დარღვევის შემდეგ, მაღალი ტემპერატურით გამოიწვეული ოფლის გამოყოფა სრულიად წყდება დესიმპატიზირებულ, ე. ი. სიმპათიკურ ინერვაციას მოკლებულ კანის ფარგლებში. როგორც 107-ე სურათი გვიჩვენებს, მინორის სინჯი, წარმოებული კისრის სიმპათიკური ნერვების ერთმხრივი გადაჭრის შემდეგ, ამჟღავნებს ოფლის გამოყოფის სრულ შეწყვეტას, ეგრეთწოდებულ **ანჰიდროზს**, სახის ერთი ნახევრის მიდამოში, მიუხედავად იმისა, რომ ადამიანი მაღალი ტემპერატურის პირობებში იყო მოთავსებული. სიმპათიკური ნერვებით მომარაგებული სახის მეორე ნახევარი კი ნორმალურად ოფლიანდება.

მიუხედავად იმისა, რომ ანატომიურად საოფლე ჯირკვლების ნერვები სიმპათიკურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნიან, მათი დაბოლოებები საოფლე ჯირკვლებში პარასიმპათიკური ნერვების დაბოლოებათა მსგავსად, ¹ ქოლინერგულნი არიან, ე. ი. აგზნების დროს მათში გამოიშვავდება აცეტილქოლინი.

ადამიანში ემოციური მდგომარეობის დროს ოფლის გამოყოფა შეიძლება მოხდეს საოფლე ჯირკვლების მაინერვირებელი სიმპათიკური კვანძების ამოკვეთის შემდეგაც.

ზურგის ტვინის ოფლის გამოყოფის ცენტრების გარდა, მოგრო ტვინში არსებობს ოფლის გამოყოფის მთავარი ცენტრი, რომელიც თავის მხრივ დაკავშირებულია შუამდებარე ტვინში მოთავსებულ ნივთიერებათა ცვლის უმაღლეს ვეგეტაციურ ცენტრებთან. როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ოფლის გამოყოფაზე არსებობს კორტიკალური გავლენებიც.

ოფლის გამოყოფა რეფლექსურად ხდება. გარემო ჰაერის მაღალი ტემპერატურის მოქმედებისას რეფლექსი გამოიწვევა სითბოს მიმღები კანის ნერვულ დაბოლოებათა გაღიზიანებით. კანის მცირე ფარგლის გათბობა, მაგალითად, მხოლოდ ერთი ხელისა, მარტო ამ ხელზე კი არ იწვევს ოფლის გამოყოფას, არამედ მთელ სხეულზე. ეს იმის მაჩვენებელია, რომ აგზნება ოფლის გამოყოფის რეფლექსის დროს ადვილად ვრცელდება როგორც ზურგის ტვინის იმ სეგმენტთა ფარგლებში, რომელნიც ანერვიანებენ კანის მოცემულ უბანს, ისე სხვა სეგმენტების ფარგლებშიც.

▲ '...'

ქონის ჯირკვლავი

კანის ზედაპირზე ოფლს მიერევა ხოლმე კანის ქონის ჯირკვლებიდან გამოყოფილი ქონის გარკვეული რაოდენობა. კანის ქონი არბილებს კანს და წაეცხება თმებს. გამოყოფის მომენტში კანის ქონი თხიერია, მაგრამ ჩქარა სქელდება. იგი უმთავრესად ნეიტრალური ცხიმებისაგან შედგება. ოფლში შეშავალი მკავეების გავლენით ქონი იშლება და წარმოიქმნებიან ცხიმოვანი მკავეები, რომელთაც აქვთ დამახასიათებელი სუნი.

კანის ქონის ჯირკვლები უმთავრესად თმების მახლობლად არიან მოთავსებული; მათი სადინარების ზვრელები იხსნებიან თმის პარკში. ქონის ჯირკვლები ეკუთვნიან ეგრეთწოდებულ **ჰოლოკრინულ** ჯირკვლებს, რომელთა მოქმედება დაკავშირებულია უჭრედების სრულ დარღვევასთან. მათ აქვთ განშტოებული გარსით დაფარული პარკების მოყვანილობა; ამ პარკების კედლებს აქვთ მრავალშრიანი ეპითელიუმი. ეპითელიუმის ზრდასთან დაკავშირებით, მისი უჭრედებიც იწყებენ გადაადგილებას ჯირკვლის სანათურისაკენ, განიცდიან ცხიმოვან გადაგვარებას და ილუპებიან. ქონის ჯირკვლები ინერვირდებიან სიმპათიკური ნერვებით.

სარძევე ჯირკვლავი და რძის გამოყოფა

ქალის რძე შეიცავს ცილებს (1,5%), ცხიმებს (4,5%), ნახშირწყლებს (6,5%), A, B, C, D ვიტამინებს, მინერალურ ნივთიერებებს (Ca, Mg, P და სხვა — 0,3%) და 87% წყალს. რძეში არის ბაქტერიოციდული ნივთიერებები და ანტისხეულები, რომლებიც ხელს უწყობენ ამ რძით ნაკვებ ბავშვში პასიური იმუნიტეტის განვითარებას.

რძის ცილები — კაზეინი, ლაქტოალბუმინი და ლაქტოგლობულინი შეიცავენ ორგანიზმისათვის აუცილებელ ყველა ამინომკავეს საჭირო პროპორციით. ეს გარემოება, აგრეთვე რძის ცილების მაღალი შეთვისებადობა ხდის მას მეტად სრულღირებულოვან საკვებ პროდუქტად. მაგრამ რძე შეიცავს ცოტა რაოდენობით რკინას, რის გამოც იგი დიდი ხნის განმავლობაში არ შეიძლება იყოს კვების ერთადერთი წყარო.

რძეს გამოიმუშავენ სარძევე ჯირკვლები, რომლებიც ვითარდებიან ქალის სასქესო ჰორმონის — ესტროგენის, აგრეთვე ჰიპოფიზის მიერ გამოიმუშავებული ზრდის ჰორმონის გავლენით. ჯირკვლოვანი ეპითელიუმის მომწიფება და მისი სეკრეციისათვის მომზადება ხორციელდება ქალის სხვა სასქესო ჰორმონის — პროგესტერონის გავლენით. ესტროგენისა და პროგესტერონის დიდი რაოდენობა, რომელსაც პლაცენტა გამოიმუშავენს, ცირკულირებს სისხლში ორსულობის დროს, უზრუნველყოფს სარძევე ჯირკვლების განვითარებას და მათ მომზადებას რძის სეკრეციისათვის. თვით სეკრეცია აღიძვრება ჰორმონ პროლაქტინის (ლაქტოგენური ანუ მამოტროპული ჰორმონის) გავლენით, რომელსაც გამოიმუშავენს ჰიპოფიზის უკანა წილი.

ესტროგენები და პროგესტერონი აკავებენ პროლაქტინის პროდუქციას, ურომლისოდაც რძის წარმოქმნა არ ხდება, რძე არ გამოიყოფა. მშობიარობის შემდეგ სისხლში ესტროგენებისა და პროგესტერონის შემცველობის მკვეთრი დაცემა, რაც გამოწვეულია ორგანიზმიდან მათი გამომუშავებული პლაცენტის მოცილებით, იწვევს იმას, რომ ამ პორმონთა შემაკავებელი გავლენა ჰიპოფიზზე მოიხსნება და იგი იწყებს პროლაქტინის მნიშვნელოვანი რაოდენობით სინთეზირებას. ამ უკანასკნელის გავლენით სარძეო ჯირკვალში იწყება რძის სეკრეცია.

პროლაქტინის გავლენით რძის გამომუშავება ხდება განუწყვეტლივ, მაგრამ მისი გამოყოფა ხდება მხოლოდ ბავშვის კვებისას. იმისათვის, რომ რძემ დაიწყოს გამოყოფა, აუცილებელია მისი გადასვლა სარძეო ჯირკვლის ალვეოლებიდან სარძეო სადინარებში. ეს გადასვლა ხორციელდება მიოეპითელური უჯრედების შეკუმშვის მეოხებით, რომლებიც გარს ერტყმიან ჯირკვლის ალვეოლებს; იგი რეგულირდება რთული ნერვულ-ჰუმორალური გზით.

ბავშვის წოვითი მოძრაობები აღიზიანებენ ძუძუს დვრილის მგრძნობიარე ნერვულ დაბოლოებებს. ამ დროს წარმოქმნილი იმპულსები ჰიპოთალამუსის გზით რეფლექსურად ააგზნებენ ჰიპოფიზის უკანა წილის სეკრეციას. მასში გამოყოფილი პორმონი **ოქსიტოცინი** სისხლის ნაკადით მოიტანება ჯირკვლის მიოეპითელურ უჯრედებთან, იწვევს მათ შეკუმშვას, ალვეოლებიდან რძის გადმოსვლას სარძეო სადინარებში და მის გამოყოფას.

ამრიგად, ბავშვის წოვითი მოძრაობები რძის გამოყოფაზე ახდენენ რეფლექსურ მასტიმულირებულ გავლენას, მაგრამ ჰუმორალური მექანიზმის ჩართვის გამო თვით გამოყოფა იწყება არა მაშინვე, არამედ წოვის დაწყებიდან რამდენიმე ათეული წამის შემდეგ.

ნერვული სისტემა არეგულირებს არა მარტო რძის გამოყოფას, არამედ მის გამომუშავებასაც. რძის ნორმალურ სეკრეციას ხელს უწყობს დედის კარგი თვითგრძნობა და გუნებგანწყობა; მძიმე ფსიქიკური განცდები, შიში, დათრგუნული გუნებგანწყობა ამცირებენ რძის სეკრეციას და შეიძლება გამოიწვიონ მისი სრული დათრგუნვა.

ცნობილია, აგრეთვე, რომ ბავშვის კვების (ან ცხოველის წველის პროცესის) თანმხლებ პირობით გამაღიზიანებელთა გავლენით იზრდება რძის გამომუშავება. რძის გამოყოფა შეიძლება გაგრძელდეს მშობიარობიდან მრავალი თვის განმავლობაში და რამდენიმე წელიც კი, თუ ბავშვი არ ცილდება ძუძუს.

შინაგანი სეპკაზია

პირითადი ცნებები

ორგანოთა, ქსოვილთა და უჯრედთა ჰუმორალურ ურთიერთქმედებაში ზოგიერთ მათგანს განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის იმასთან დაკავშირებით, რომ მათში წარმოიქმნება ნივთიერებანი, რომელთაც შეუძლიათ გამოიწვიონ ნივთიერებათა ცვლის, სხვა ორგანოთა და ქსოვილთა ფუნქციისა და სტრუქტურის სპეციფიკური ცვლილებები. ამ ნივთიერებებს ჰორმონები (ბერძნული სიტყვიდან „horman“-აგზნება) ეწოდება, სოლო მათ გამოყოფ ორგანოებს — ენდოკრინულ ჯირკვლებს, ანუ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებს უწოდებენ. მათ ასე იმიტომ უწოდებენ, რომ გარეგანი სეკრეციის ჯირკვლებისაგან განსხვავებით მათ არა აქვთ სადინარები და მათში წარმოქმნილ ნივთიერებებს გამოყოფენ უშუალოდ სისხლში.

ჰორმონებს მთელი რიგი სპეციფიკური თვისებები აქვთ. 1. თითოეული ჰორმონი მოქმედებს მხოლოდ განსაზღვრულ ორგანოებსა და ფუნქციებზე, იწვევს მათ სპეციფიკურ ცვლილებებს. 2. ჰორმონებს ახასიათებთ მაღალი ბიოლოგიური აქტივობა. ასე, მაგალითად, ადრენალინის (თირკმელზედა ჯირკვლების ჰორმონი) 1 გ საკმარისია იმისათვის, რომ გააძლიეროს 10 მილიონი ბაყაყის იზოლირებული გულის მოქმედება, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ადრენალინი გულზე მოქმედებს 1×10^{-7} გ რაოდენობით. ინსულინის 1 გრამი (პანკრეასის ლანგერჰანსის კუნძულების მიერ გამოყოფილი ჰორმონი) საკმარისია იმისათვის, რომ 125 000 კურდღლის სისხლში გამოიწვიოს შაქრის დონის დაქვეითება. 3. ჰორმონები დისტანტურად მოქმედებენ. ისინი გავლენას ახდენენ არა იმ ორგანოებზე, სადაც ისინი წარმოიქმნებიან, არამედ ენდოკრინული

ჯირკვლებისაგან მოშორებით მოთავსებულ ორგანოებსა და ქსოვილებზე. 4. ჰორმონებს აქვთ მოლეკულის შედარებით მცირე ზომა, რაც უზრუნველყოფს მათ გასვლას კაპილარების ენდოთელიუმში, რომელიც უჯრედებსა და ქსოვილებს ყოფს სისხლის ნაქადისაგან, და, აგრეთვე, უჯრედთა მემბრანაში (გარსში). 5. ჰორმონებს ქსოვილები შედარებით სწრაფად შლიან. ამ მიზეზის გამო სისხლში ჰორმონთა საკმარისი რაოდენობის შენარჩუნებისა და მათი შედარებით ხანგრძლივი ან განუწყვეტელი მოქმედების უზრუნველყოფისათვის აუცილებელია შესაბამისი ჯირკვლის მიერ მათი მუდმივი გამოყოფა. 6. ჰორმონთა უმრავლესობას არ ახასიათებს სახეობრივი სპეციფიკურობა. ამიტომ კლინიკაში შეიძლება მსხვილი რქოსანი საქონლის, ღორებისა და სხვა ცხოველთა ჯირკვლებისაგან მომზადებული ჰორმონალური პრეპარატების გამოყენება. თუმცა ზოგიერთი ჰორმონი, რომელსაც აქვს ცილოვანი ან პოლიპეპტიდური სტრუქტურა, რამდენადმე განსხვავდება ერთმანეთისაგან სხვადასხვა სახეობის ცხოველებში.

უკანასკნელ ათეულ წლებში შესწავლილია ჰორმონთა უმრავლესობის შედგენილობა და მრავალი მათგანი მიღებულია ლაბორატორიაში ქიმიური გზით: დადგენილია ორგანიზმში ზოგიერთი ჰორმონის სინთეზისა და მათი სისხლის ნაქადში მოხვედრის შემდეგ ქიმიურ გარდაქმნათა ეტაპები.

ჰორმონები არ წარმოადგენენ ფერმენტებს ან ფერმენტთა აქტივატორებს და არ ახდენენ გავლენას არაუჯრედოვან გარემოში ქიმიური პროცესებას მიმდინარეობაზე. ჰორმონები მოქმედებენ მხოლოდ უჯრედებსა და მათ სტრუქტურებში მიმდინარე პროცესებზე. ასე. მაგალითად, ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონი — თიროქსინი — მოქმედებს მიტოქონდრიებში მიმდინარე ქიმიურ პროცესებზე და მალა სწევს აქ მიმდინარე ენერგიით პროცესების ინტენსივობას. კუჭუკანა ჯირკვლის ჰორმონი — ინსულინი — ზრდის უჯრედთა მემბრანის განვლადობას გლუკოზის მიმართ. ჰიპოფიზის ანტიდიურეზული ჰორმონი ზრდის თირკმლის შემკრები მილაკების კედლების განვლადობას წყლისათვის.

ჯირკვლების მიერ ჰორმონების გამომუშავება დამოკიდებულია ორგანიზმის მდგომარეობასა და გარემოს პირობებზე. ჰორმონების წარმოქმნის ინტენსივობის მარეგულირებელ მნიშვნელოვან ფაქტორს წარმოადგენს მათ მიერ რეგულირებული პროცესების მდგომარეობა.

ამაში შეიძლება ვნახოთ ურთიერთქმედების იმ ფორმის გამოხატულება, რომელსაც განსაზღვრავენ, როგორც „უკუკავშირის პრინციპი“. რეგულატორსა და მის მიერ რეგულირებულ პროცესს შორის ორმხრივი კავშირია. არა მხოლოდ რეგულატორი მოქმედებს მის მიერ რეგულირებულ პროცესზე, არამედ ამ უკანასკნელის მდგომარეობის ცვლილებაც მოქმედებს რეგულატორის მოქმედებაზე.

შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა უჯრედები სისხლში გამოყოფენ ნივთიერებებს, რომლებიც ცვლიან ნივთიერებათა ცვლის გარკვეულ პროცესებს. როგორც კი ეს ცვლილებები მაღწევენ გარკვეულ დონეს, ჰორმონის შემდგომი წარმოქმნა და გამოყოფა მცირდება. ასე, სისხლში შაქრის დონის დაქვეითება აკავებს ინსულინის (ჰორმონის, რომელიც იწვევს სისხლში შაქრის კონცენტრაციის შემცირებას) სეკრეციას; სისხლში ნატრიუმის ან კალციუმის იონთა კონცენტრაციის გაზრდა შესაბამისად აკავებს ალდოსტერონის ან პარატჰორმონის სეკრეციას (პირველი იწვევს სისხლში ნატრიუმის იონთა კონცენტრა-

ციის მომატებას, მეორე — კალციუმის იონთა კონცენტრაციის მომატებას).

ჰორმონების გამოყოფის რეგულაცია ზორციელდება რთული ნერვულ-ჰუმორალური გზით. ფიზიოლოგიურ პროცესთა მდგომარეობის ან სისხლსა და ქსოვილებში ამა თუ იმ ნივთიერებების დონის ცვლილებები შეიმჩნევა ორგანოებსა და ქსოვილებში განლაგებული სპეციალური ნერვული დაბოლოებების საშუალებებით, ან სპეციალური ნერვული უჯრედებით, რომლებიც განლაგებულნი არიან შუამდებარე ტვინში — ჰიპოთალამუსის ბირთვებში. ეს ბირთვები არეგულირებენ ორგანიზმში ნივთიერებათა ცვლას და შინაგანი გარემოს მდგომარეობას. ისინი გავლენას ახდენენ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა მოქმედებაზე, ზოგიერთ მათგანს უგზავნიან ნერვულ იმპულსებს ან გამოყოფენ ბიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს, რომლებიც ხელს უწყობენ ჰიპოფიზის მიერ ზოგიერთი ჰორმონის წარმოქმნას. ჰიპოფიზის წინა წილის მიერ გამოყოფილ ჰორმონებს კი ახასიათებთ შინაგანი სეკრეციის სხვა ჯირკვლების — ფარისებრი, სასქესო, თირკმელზედა ჯირკვლების მოქმედების რეგულირების უნარი.

ჰიპოთალამუსის ბირთვების გარდა ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებსაც შეუძლიათ გავლენა მოახდინონ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების ფუნქციაზე.

ამრიგად, ჰორმონები არ წარმოადგენენ დამოუკიდებელ რეგულატორებს. მათი წარმოქმნა და სისხლში გადასვლა — ორგანიზმის ფუნქციათა ნერვულ-ჰუმორალური რეგულაციის პროცესთა ერთიანი ჯაჭვის რგოლებია.

რამდენადაც ჰორმონალური რეგულაცია განსხვავდება მისთვის დამახასიათებელი რიგი სპეციფიკური თავისებურებებით, მოძღვრება ჰორმონების წარმოქმნისა და მოქმედების შესახებ წარმოადგენს ფიზიოლოგიის დამოუკიდებელ ნაწილს. ფიზიოლოგიის ამ ნაწილს შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა მოქმედების დარღვევაზე მოძღვრებასთან ერთად ე ნ დ ო კ რ ი ნ ო ლ ო გ ი ა ეწოდება.

შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა ფუნქციების გამოკვლევის მეთოდები

შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა ფუნქციების შესწავლისათვის ჩვეულებრივ გამოიყენება შემდეგი მეთოდები:

1. იმ შედეგების დაკვირვება, რომლებიც მიიღება შინაგანი სეკრეციის შესაბამისი ჯირკვლის მთლიანი ან ნაწილობრივი ამოკვეთისას, ან მათზე ზოგიერთი ქიმიური ნაერთის მოქმედებისას. ასეთ ნივთიერებებს წარმოადგენენ მეთილთიოურაცილი (თრგუნავს ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის — თიროქსინის სინთეზს), მეტაპირონი (თრგუნავს თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქში ჰიდროკორტიზონის სინთეზს), ალოქსანი (იწვევს კუჭუკანა ჯირკვლის ლანგერჰანის კუნძულაკების ბეტა-უჯრედების გადაგვარებას).

ამ წესით შესაძლებელია გარკვეულ ჰორმონთა გამომუშავების რეგულირება.

2. ნორმალური ცხოველის ან ისეთი ცხოველის ორგანიზმში, რომელსაც ამოკვეთილი აქვს შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალი ამა თუ იმ ჯირკვლიდან მიღებული ექსტრაქტის ან ქიმიურად სუფთა ჰორმონების შეყვანა, ან ორგანიზმში ამ ჯირკვლის ქსოვილის გადანერგვა.

3. ორი ორგანიზმის შეზრდა (პარაბიოზი), რომელთაგან ერთ-ერთს დაზიანებული ან ამოკვეთილი აქვს ესა თუ ის შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალი. ამასთან შეისწავლება ჯირკვლის ამოკვეთის შედეგების კომპენსაციის პროცესები, რომლებიც ვითარდებიან თანამონაწილის ჯირკვლიდან ჰორმონების გადამოსვლის ხარჯზე.

4. ჯირკვალთან მიმდინარე და მისგან გამოსული სისხლის ფიზიოლოგიური აქტივობის შედარება.

5. იმ ავადმყოფთა გამოკვლევა, რომელთაც აქვთ ამა თუ იმ ჯირკვლის ფუნქციის ნაკლოვანება ან გაძლიერება, აგრეთვე იმ ქირურგიული ოპერაციების შედეგთა შესწავლა, რომლებიც ნაწარმოებია ასეთ ავადმყოფებზე სამკურნალო მიზნით.

ორგანოების ექსტრაქტებისა და სისხლში ჰორმონების რაოდენობის განსაზღვრა ხდება სხვადასხვა წესით, იმის მიხედვით, ცნობილია თუ არა ჰორმონის ქიმიური სტრუქტურა. თუ იგი ცნობილია, ჰორმონის რაოდენობას წონით ერთეულებში გამოხატავენ. თუ ჰორმონის ქიმიური ფორმულა გაურკვეველია, ამ შემთხვევაში ჰორმონის შემცველობას გამოხატავენ პირობითი ბიოლოგიური ერთეულებით.

ერთ ბიოლოგიურ ერთეულს უწოდებენ პრეპარატის იმ რაოდენობას, რომელიც აუცილებლად უნდა შევუყვანოთ გარკვეულ ცხოველს, რომ მივიღოთ სპეციფიკური ფიზიოლოგიური ეფექტი. პრეპარატის აქტივობა მით უფრო მაღალია, რაც მეტია მის 1 გ-ში ან 1 მლ-ში შემავალი ბიოლოგიური ერთეულების რაოდენობა.

ფარისებრი ჯირკვლის შინაგანი სეკრეცია

ფარისებრი ჯირკვალი შედგება ნახევრად თხიერი კოლოიდით სავსე ჯირკვლოვანი ფოლიკულებისაგან; კოლოიდს ახასიათებს მაღალი ჰორმონალური აქტივობა. ფოლიკულების კედლები შედგება ჯირკვლოვანი ეპითელიუმისაგან.

ჯირკვალი უხვადაა მომარაგებული სისხლისა და ლიმფური ძარღვებით. ადამიანის შემთხვევაში 1 საათის განმავლობაში ჯირკვალში გაივლის 5 ლიტრამდე სისხლი, რაც შეესაბამება მთელ ორგანიზმში არსებულ სისხლის რაოდენობას, თუმცა თითონ ჯირკვალი საშუალოდ იწონის სულ 25—30 გ. ე. ი. მისი წონა შეადგენს სხეულის წონის 0,05%-ზე ნაკლებს.

ორგანიზმის მდგომარეობის ცვლილებაში ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციის ნაალგოვანების ან სიზარბის დროს

ახალგაზრდა ცხოველში (ბაჭიები, ლეკვები, ბატყნები და სხვა) ფარისებრი ჯირკვლის ამოკვეთა იწვევს ჩონჩხის ზრდის, სხეულის განვითარებისა და სქესობრივი მომწიფების შეფერხებას; აღინიშნება ძირითადი ცვლის მკვეთრი

დაცემა. კანი ხდება უხეში, თმები იშვიათდება, ხდება მშრალი და მტვრევადი. ასეთ ცხოველთა კვებისას ფარისებრი ჯირკვლის პრეპარატებით, ან სხვა ცხოველის ფარისებრი ჯირკვლის მათში გადანერგვისას ანდა ამ ჯირკვლის ექსტრაქტის შეყვანისას აღნიშნული მოვლენები სუსტდება, ან ქრება.

თავკომბალებში ფარისებრი ჯირკვლის ამოკვეთა იწვევს მათი განვითარების დაყოვნებას: ამ დროს თავკომბალები იზრდებიან, მაგრამ არ ხდება ბაყაყად გარდაქმნა. პირიქით, ფარისებრი ჯირკვლის ექსტრაქტების შეყვანა აჩქარებს თავკომბალის ბაყაყად გარდაქმნას (მეტამორფოზს); ამ დროს ვითარდება პატარა ზომის ბაყაყი.

პრმტინიზმი. თუ აღამიანს ბავშვობის ასაკში განუვითარდა ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციის ნაკლოვანება (**ჰიპოთირეოზი**), ეს იწვევს დაავადების განვითარებას, რომელსაც **კრეტინიზმი** ეწოდება. ამ დაავადების დამახასიათებელი ნიშნებია ზრდის შეჩერება და სხეულის პროპორციების დარღვევა. სქესობრივი განვითარების შეჩერება, ფსიქიკის ჩამორჩენა. კრეტინის გარეგნობისათვის დამახასიათებელია ღია პირი და მუღმივად გამოყოფილი ენა, რაც ხელს უშლის ყლაპვასა და სუნთქვას. ეს იმითაა განპირობებული, რომ ენა ძლიერ იზრდება და პირის ღრუში ვეღარ ეტევა. კრეტინიზმს თან ახლავს მიქსედემის ნიშნებიც.

მიქსედემა. მოზრდილ აღამიანში ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციის ნაკლოვანება იწვევს მიქსედემის განვითარებას. ამ დაავადების დროს ძირითადად ცვლა ქვეითდება 30—40%. სხეულის წონა მატულობს, ნაწილობრივ ცხიმოვან ქსოვილში ცხიმის რაოდენობის გაზრდის ხარჯზე, ძირითადად, ქსოვილთა სითხის რაოდენობის მომატების შედეგად.

ორგანოთა და ქსოვილთა უჯრედთაშორის სივრცეებში იზრდება მუცინი-სა და ალბუმინების რაოდენობა ცილოვანი ცვლის დარღვევის გამო. ცილები ზრდიან ქსოვილთა სითხის ონკოზურ წნევას, რაც იწვევს ქსოვილებში, ძირითადად კი კანქვეშა ქსოვილში, წყლის შეკავებას. ვითარდება ე. წ. ლორწოვანი შეშუპება (სიტყვა „მიქსედემა“ ლათინურია და ნიშნავს „ლორწოვან შეშუპებას“). ვითარდება აზროვნებისა და მეტყველების სიზანტე, აპათია, სახისა და სხეულის შეშუპება, სქესობრივი ფუნქციების დარღვევა (ქალებს უწყდებათ მენსტრუაცია), სხეულის ტემპერატურის დაქვეითება.

ენდემური ჩიყვი. ზოგიერთ ადგილებში აღინიშნება მრავალრიცხოვანი შემთხვევები ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციის ნაკლოვანებისა, მისი ქსოვილის გადაჭარბებული ზრდით, რაც წარმოქმნის ე. წ. ჩიყვს. ამ დროს ფარისებრი ჯირკვლი ჰიპერტროფირებულია, მასში ფოლიკულების რაოდენობა მომატებულია, თუმცა ჰორმონის საერთო პროდუქცია დაქვეითებულია.

ჰიპოთირეოზის სხვადასხვანაირი ფორმები, განსაკუთრებით ჩიყვი, ფართოდაა გავრცელებული იმ ადგილებში, სადაც ნიადაგი და მასთან ერთად სასმელი წყალი და საკვები, როგორც მცენარეული, ისე ცხოველური წარმოშობის. ღარიბია იოდით. ასეთია ძირითადად მთიანი რაიონები. ბევრ მათგანში ჩიყვი წარმოადგენს ენდემიურ დაავადებას (ენდემიები ეწოდება დაავადებებს, რომლებიც ამა თუ იმ ადგილას მუდმივადაა გავრცელებული). თუ რამდენად ხშირია ჰიპოთირეოზი წყალსა და საკვებში იოდის ნაკლოვანებისას, ამას გვიჩვენებს შვეიცარიასა და ნორვეგიაში ჩატარებული გამოკვლევები. ამ ქვეყნების ზოგიერთ მთიან რაიონებში სკოლის ასაკის ბავშვთა ნახევარზე მეტს აღმოაჩნდა ჰიპოთირეოზის მეტად თუ ნაკლებად გამოხატული ნიშნები. საბჭოთა

კავშირში ენდემიური ჩიყვი გვხვდება ურალის, კავკასიის, ტიან-შანის და პამირის ზოგიერთ რაიონში. ამჟამად იგი ნაკლებადაა გავრცელებული იმის გამო, რომ ამ რაიონებში ჩვეულებრივ სუფრის მარილს ან სასმელ წყალს უმატებენ კალიუმის იოდიდის მცირე რაოდენობას.

ჰიპერთირეოზი. გასული საუკუნის 60-იან წლებში ბაზედოვმა და გრევსმა აღწერეს დაავადება, რომლის დამახასიათებელი ნიშნებია ფარისებრი ჯირკვლის გადიდება (ბაზედოვური ჩიყვი), თვალბგადმოკარკლულობა, გულის ცემათა გახშირება, გადაჭარბებული გაღიზიანებადობა, ძირითადი ცვლისა და სხეულის ტემპერატურის მომატება, საკვების მოხმარების გაზრდა და მასთან ერთად გამხდრობა (სურ. 108).



სურ. 108. ბაზედოვის ავადმყოფობით დაავადებული.
მარცხნივ ოპერაციამდე, მარჯვნივ — ოპერაციის შემდეგ (ნ. შერეშევსკის მიხედვით)

ბაზედოვის დაავადება წარმოადგენს ჰიპერთირეოზის შედეგს, ე. ი. ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების პროდუქციის სიჭარბის გამო სისხლში მათი შემცველობა იზრდება ისეთ კონცენტრაციამდე, რომლებიც ტოქსიკურ ეფექტებს იწვევენ. ამიტომ ამ დაავადებას კიდევ თირეოტოქსიკოზი ეწოდა.

სუსტად გამოხატული ჰიპერთირეოზის დროს ბაზედოვის დაავადებისათვის დამახასიათებელი რიგი სიმპტომებისა არ აღინიშნება: არ არის თვალბგადმოკარკლულობა, არც ძლიერი გამხდრობა, არც ავადმყოფთა ძლიერი გაღიზიანებადობა, არც თვალითა და არც ხელის შეხებით შესამჩნევი ჩიყვი. ასეთ შემთხვევებში ჰიპერთირეოზის გამოვლინებებია: ძირითადი ცვლის გაძლიერება, მუშაობის დროს ორგანიზმის ენერგეტიკულ დანახარჯთა მეტად გაზრდა ჯანმრთელი ადამიანის დანახარჯებთან შედარებით, დასვენების დროს ნივთიერებათა ცვლის ნელი დაქვეითება მოსვენების სიდიდემდე, გულის ცემათა გახშირება, სისხლში იოდის შემცველობის მომატება. ავადმყოფებს გაძლიერებული აქვთ მყესის რეფლექსები, ზოგჯერ აღენიშნებათ კუნთების კანკალი. ავადმყოფები გამოირჩევიან ცოცხალი ტემპერამენტით, მოუსვენრობით და ზოგჯერ თავშეუკავებელი საქციელით.

ფარისებრი ჯირკვლის ქსოვილი შეიცავს იოდს, რომელიც შედის ამ ჯირკვლის ჰორმონთა შედგენილობაში. თუ ცხოველს შევუყვანთ რადიოაქტიურ იოდს (J^{131}), მისი ნაწილი თირკმლებით გამოიყოფა შარდთან ერთად, მეორე ნაწილი გადადის ნერწყვში, კუჭის წვენსა და ნაღველში, ხოლო შეყვანილი იოდის მცირე ნაწილი შედის ფარისებრი ჯირკვალში. ამ ჯირკვლის უჯრედთა დამახასიათებელი თავისებურებაა მათი უნარი — დააგროვონ იოდი, ისე რომ მისი კონცენტრაცია უჯრედს შიგნით იყოს 360-ჯერ მეტი, ვიდრე სისხლის პლაზმაში. ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების სინთეზისათვის აუცილებელი იოდის ნაკლებობის დროს ჯირკვლის ქსოვილი იზრდება — წარმოიქმნება ჩიყვი.

ფარისებრი ჯირკვლის უჯრედების მიერ ათვისებული იოდი გამოიყენება რიგი იოდირებულ ნაერთთა: მონოიოდთიროზინის, დიიოდთიროზინის, ტრიიოდთიროზინის, აგრეთვე ტეტრაიოდთიროზინის (თიროქსინი) სინთეზისათვის. ეს იოდირებული ნაერთები ფარისებრი ჯირკვლის ფოლიკულთა უჯრედებში ცილებთან ქმნიან კომპლექსურ ნაერთებს — თირეოგლობულინს. თირეოგლობულინი შეიძლება ინახებოდეს ფოლიკულებში რამდენიმე თვის განმავლობაში. ჯირკვლის უჯრედების მიერ გამომუშავებული პროტეინზით მისი ჰიდროლიზისას თავისუფლდება აქტიური ჰორმონები — ტრიიოდთირონი და ტეტრაიოდთირონი ანუ თიროქსინი. ისინი გადადიან სისხლში, სადაც უკავშირდებიან სისხლის პლაზმის აგლობულინებს, რომლებიც წარმოადგენენ ამ ჰორმონთა გადამტანებს. სისხლში თიროქსინის ან ტრიიოდთიროზინის შემცველობის მომატებისას ისინი შეიძლება დაუკავშირდნენ აგრეთვე სისხლის პლაზმის ალბუმინებს. ქსოვილებში ეს კომპლექსები იხლიჩება და თავისუფლდება თიროქსინი და ტრიიოდთიროზინი.

ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონთა დამახასიათებელი მოქმედება — ენერგეტიკული ცვლის გაძლიერება — თიროქსინის შეყვანისას იწყება არა მაშინვე, არამედ 24 საათის შემდეგ და მაქსიმუმს აღწევს 12 დღის შემდეგ. ტრიიოდთიროზინის შეყვანისას ენერგეტიკული ცვლის გაძლიერება იწყება ადრე — 6—12 საათის შემდეგ. თუ შეიყვანება სხვა ნაერთი — ტრიიოდთიროქმრის მჟავა — ცვლის გაძლიერება იწყება დაუყოვნებლივ. ამის საფუძველზე ასკენიან, რომ ნივთიერებათა ცვლაზე მოქმედ აქტიურ საწყისს წარმოადგენს ტრიიოდთიროქმრის მჟავა. მისი წარმოქმნა ქსოვილებში ტრიიოდთიროზინიდან ხდება უფრო სწრაფად, ვიდრე თიროქსინიდან.

შარისმბრი ჯირკვლის ჰორმონების მოქმედება. თიროქსინი, ტრიიოდთიროზინი, ტრიიოდთიროქმრის მჟავა და ფარისებრი ჯირკვლის მიერ წარმოქმნილი ზოგიერთი სხვა იოდირებული ნაერთები მკვეთრად აძლიერებენ ჟანგვითსა და პროტეოლიზურ პროცესებს. ყველაზე მეტად აქტიურება ჟანგვითი პროცესები მიტოქონდრიებში, რაც იწვევს უჯრედის ენერგეტიკული ცვლის გაძლიერებას.

ცხოველებში თიროქსინის ან ტრიიოდთიროზინის შეყვანა იწვევს მათი ძირითადი ცვლის მნიშვნელოვან გაზრდას. ადამიანში 1 მგ თიროქსინის შეყვანა იწვევს მისი ენერგიის საღლეღამისო დანახარჯის დაახლოებით 1000 კილოკალორით გაზრდას. ჟანგვითი პროცესების გაძლიერებას მოსდევს მისი ბუნებრივი შედეგი — ჟანგბადის მოხმარებისა და ნახშირმჟავას გამოყოფის

გაზრდა. ჟანგვითი პროცესების ზრდა ორგანიზმს ხდის უაღრესად მგრძნობიარეს ჟანგბადის ნაკლებობის მიმართ; ამ დროს ძნელად გადასატანია დიდ სიმალეებზე ყოფნა.

სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის ჰარბად გადასვლისას, ძირითადი ცვლის ზრდასთან ერთად იზრდება ენერგიის ხარჯვა გარეგანი მუშაობის შესასრულებლად. ფარისებრი ჯირკვლის ნორმალური ფუნქციის დროს ცვლის სამუშაო ნამატი 1 კილოგრამომეტრ შესრულებულ სამუშაოზე საშუალოდ შეადგენს 1,2 კილოკალორიას; ფარისებრი ჯირკვლის მკვეთრად გამოხატული ჰიპერფუნქციისას კი ნამატმა შეიძლება მიაღწიოს 2,8 კილოკალორიას. ამრიგად, ჯირკვლის ჰიპერფუნქცია იწვევს სითბოს წარმოქმნის მკვეთრ გაზრდას კუნთოვანი მუშაობის დროს.

თიროქსინი აძლიერებს ორგანიზმის ყველა სახის საყუათო ნივთიერების — ნახშირწყლების, ცხიმებისა და ცილების — ხარჯვის გაძლიერებას. თიროქსინის გავლენით ხდება სისხლის გლუკოზის ინტენსიური მოხმარება ქსოვილების მიერ. სისხლში გლუკოზის დანაკლისი შეივსება გლიკოგენის გაძლიერებული დაშლით, რომელიც ღვიძლში და კუნთებში წარმოებს. ცხიმების გაძლიერებული ხარჯვა თიროქსინის ხანგრძლივი ყოველდღიური შეყვანისას იწვევს სუნთქვის კოეფიციენტის შემცირებას 0,75-მდე, ე. ი. მას უახლოებს ცხიმის დაჟანგვისათვის დამახასიათებელ სუნთქვით კოეფიციენტს. ამასთან, კუნთებში რჩება ცხიმის ნორმალური რაოდენობის მხოლოდ $\frac{1}{3}$, ხოლო ღვიძლში — $\frac{1}{2}$. თიროქსინის შეყვანით გამოწვეული ცილების გაძლიერებული ხარჯვა აპირობადებს შარდში აზოტის რაოდენობის მომატებას. ცხოველებს, რომლებიც იღებენ თიროქსინს, ღვიძლში აღენიშნებათ ამინომჟავების დეჰამინირების გაზრდა.

თიროქსინი აძლიერებს ორგანიზმის არა მარტო ენერგეტიკულ, არამედ აგრეთვე პლასტიკურ ცვლასაც. ეს გამოიხატება განვითარების დაჩქარებაში.

ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონები მასტიმულირებელ გავლენას ახდენენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე. ძაღლებში თიროქსინის დიდი დოზების მრავალდღიური შეყვანისას ისინი ხდებიან მოუსვენრები, ხშირად კრთებიან; მათი მყესის (მაგალითად, მუხლის) რეფლექსები გაძლიერებულია; უვითარდებათ კიდურების კანკალი (ტრემორი), განსაკუთრებით იმ შემთხვევაში, თუ კიდური გაჭიმულია და საყრდენს მოკლებულია. ანალოგიური მოვლენები აღენიშნება ადამიანსაც ფარისებრი ჯირკვლის ფუნქციის გაძლიერებისას.

ნ. ვალკოვის გამოკვლევებით ძაღლებს, რომელთაც ამოკვეთილი აქვთ ფარისებრი ჯირკვალი, მეტად გაძნელებული აქვთ პირობითი რეფლექსების წარმოქმნა. ერთი დღით ადრე გამომუშავებული პირობითი რეფლექსი მეორე დღეს დაკარგულია და საჭირო ხდება მისი ხელახლა გამომუშავება. დადგენილია, რომ ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონებს ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქზე შეუძლიათ იმოქმედონ არა მხოლოდ უშუალოდ, არამედ ტვინის დროს რეტიკულური ფორმაციის გზითაც. ისინი ამ ფორმაციის სტრუქტურებში უფრო დიდი რაოდენობით გროვდებიან, ვიდრე ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა ნაწილებში, მაღლა სწევენ მის ტონუსს და გამააქტივებელ გავლენას ახდენენ ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქზე.

ფარისებრი ჯირკვალი უზვადაა მომარაგებული აფერენტული და ეფერენტული ნერვებით. სიმპათიკური ნერვებით ჯირკვალთან მოსული იმპულსები იწვევენ მისი აქტივობის სტიმულაციას. ეს მტკიცდება ცდებით, სადაც კატის ღიაფრაგმული ნერვის ცენტრალურ მონაკვეთს აკერებენ კისრის სიმპათიკური ნერვის პერიფერიულ ბოლოს, რომლის ტოტებიც ანერვიანებენ ფარისებრი ჯირკვალს. ამ ოპერაციიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ ღიაფრაგმული ნერვი ჩაიზრდება ჯირკვალში და უჯრედებთან მისი ბოჭკოებით სუნთქვის ცენტრიდან მიიტანება რიტმული იმპულსები. ჯირკვლოვან უჯრედებთან მუდმივად მიმავალი ნერვული იმპულსების შედეგად ძლიერდება ჯირკვლის უჯრედების სეკრეცია და იზრდება სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონის გადმოსვლა, რაც იწვევს ცხოველში ჰიპერთირეოზის განვითარებას: მატულობს ძირითადი ცვლა. კლებულობს წონა, მატულობს გულის ცემათა სიხშირე.

ძალღებზე ცდებით აგრეთვე იქნა ნაჩვენები, რომ თავის ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის ზოგიერთი უბნის ელექტრული გაღიზიანება მათში ჩანერგილი ელექტროდების საშუალებით ცვლის ფარისებრი ჯირკვლის მიერ სისხლიდან არაორგანული იოდის შთანთქმისა და სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების გამოყოფის ინტენსივობას.

რეფლექსური რეგულაცია აპირობადებს სიცივეში ფარისებრი ჯირკვლის მოქმედების გაძლიერებას, რაც ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერებით ხელს უწყობს აკლიმატიზაციას. ფარისებრი ჯირკვალზე ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი განყოფილებების გავლენა იმით მტკიცდება, რომ ფარისებრი ჯირკვლის ჰიპერფუნქციის მქონე ადამიანებში ფსიქიკური განცდები, სისხარული ან განსაკუთრებით დამამწუხრებელი ამბები, ცხოვრების მძიმე ამოცანები, იწვევენ დაავადების გამწვავებას და რეფლექსურად აძლიერებენ ფარისებრი ჯირკვლის უამისოდაც ინტენსიურ მოქმედებას.

ფარისებრი ჯირკვლის მოქმედება რეგულირდება თირეოტროპული ჰორმონით, რომელიც გამოიყოფა ჰიპოფიზის წინა წილის მიერ. ეს ჰორმონი აძლიერებს თირეოგლობულინის დაშლას და ჯირკვალში არსებული დებოდან აქტიური ჰორმონების გადასვლას სისხლში. აძლიერებს იოდის შესვლას უჯრედებში და ჰორმონების სინთეზს, ზრდის ჯირკვლოვანი უჯრედების ზომებსა და რაოდენობას.

ჰიპოფიზის თირეოტროპული ჰორმონის გამოყოფა რეგულირდება ჰიპოთალამუსის ბირთვებით. ეს პროცესი დამოკიდებულია სისხლში არსებული თიროქსინისა და ტრიიოდთირონინის რაოდენობაზე. სისხლში თიროქსინის შეყვანა თრგუნავს თირეოტროპული ჰორმონის გამოყოფას. ჰიპოთალამუსის დარღვევისას ეს რეაქცია აღარ აღინიშნება. ამრიგად, ფარისებრი ჯირკვლის მოქმედების ჰორმონალური რეგულაციაც დაქვემდებარებულია ნერვული სისტემისადმი. ამ ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ ნერვულ სისტემას ფარისებრი ჯირკვლის მუშაობის რეგულირება შეუძლია ორი გზით: ჯირკვლის მაინერვიზრებელი სიმპათიკური ნერვებით უშუალოდ იმპულსების გაგზავნით და გარდა ამისა, ჰიპოფიზის თირეოტროპული ჰორმონის გამოყოფის გაძლიერების გზით. ვარაუდობენ, რომ ფარისებრი ჯირკვლის ჰიპერფუნქციას იწვევს ჰიპოფიზის წინა წილის თირეოტროპული ჰორმონის ჭარბი გამოყოფა. ქრონიკული ჰიპერთირეოზის განვითარების მექანიზმი ჯერ კიდევ არ არის საკმარის-

ზად შესწავლილი, მაგრამ კლინიკური დაკვირვებები გვიჩვენებს, რომ ხშირად ჰიპერთირეოზის წარმოქმნას ხელს უწყობს მძიმე ფსიქიკური განცდები. ასე. მაგალითად, აღწერილია ქალის მძიმე ჰიპერთირეოზის შემთხვევა, რომელიც მეტად სწრაფად განვითარდა მისი ორი ბავშვის ინფექციური დაავადებით სიკვდილის შემდეგ.

ჰორმონების წარმოქმნის შემცირების მიზნით ჰიპერთირეოზის დროს ხმარობენ პრეპარატებს (თიოზარდოვანის ნაწარმებს — მეთილთიოურაცილს და სხვა), რომლებიც სპეციფიკურად მოქმედებენ ფარისებრი ჯირკვლის შინა-ჯანი სეკრეციის უჩრდებზე და თრგუნავენ ჰორმონების გამომუშავებას.

ფარისებრასლო (პარათირეოიდული) ჯირკვლების შინაგანი სეკრეცია

ადამიანს აქვს ოთხი პარათირეოიდული ჯირკვალი, რომელთაგან ორი მოთავსებულია ფარისებრი ჯირკვლის უკანა ზედაპირზე, დანარჩენი ორი კი — ფარისებრი ჯირკვლის ქვედა პოლუსთან, ან ზოგჯერ მის ქსოვილში. ისინი წარმოადგენენ ოდნავ გაბრტყელებულ ოვალურ წარმოქმნებს, სიგრძით 6—7 მმ, სიგანით 3—4 მმ და სისქით 1,5—2 მმ. ჯირკვლოვანი ქსოვილი უხვადაა მომარაგებული სისხლისა და ლიმფური ძარღვებით. ჯირკვლები ინერვაციას იღებენ ხახის ზედა ნერვიდან.

ფარისებრასლო ჯირკვლების ფუნქციის ნაალბოგის ან სიზარბისას ორგანიზმში განვითარებული ცვლილებები

ფარისებრასლო ჯირკვლების ფუნქციის გამოვარდნის შედეგები ის-წავლემოდა ცდებით ძაღლებზე, რომელთაც ამოკვეთილი ჰქონდათ ეს ჯირკვლები. ამ ოპერაციიდან რამდენიმე დღის შემდეგ აღინიშნება მთელი ჩონჩხის მუსკულატურის კრუნჩხვითი შეტევები, რომლებიც თანდათანობით ძლიერდებიან და ხშირდებიან. ვითარდება ე. წ. პარათირეოპრივული ტეტანია.

ფარისებრასლო ჯირკვლების უარსებობა საბოლოოდ იწვევს სიკვდილს, რომლის უშუალო მიზეზია სასუნთქი კუნთების კრუნჩხვების შედეგად განვითარებული სუნთქვის დარღვევა. ფარისებრასლო ჯირკვლების ამოკვეთის შედეგად განვითარებული კრუნჩხვითი შეტევები განპირობებულია არა ჩონჩხის მუსკულატურის, არამედ ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობის დარღვევით. ეს იქიდან ჩანს, რომ მამოძრავებელი ნერვების გადაკვეთის შემდეგ დენერვირებული კუნთების კრუნჩხვები აღარ ვითარდება.

პარათირეოპრივული ტეტანია ვითარდება სისხლში კალციუმის დონის დაქვეითების შედეგად. ეს იმით მტკიცდება, რომ ფარისებრასლო ჯირკვ-

ლებმოცილებული ცხოველებისათვის კალციუმის მარილების შეყვანა. ხელს უშლის ტეტანიის განვითარებას. ტეტანიის დროს აღინიშნება აგრეთვე ღვიძლის სინთეზური ფუნქციის დარღვევა; სისხლში აღინიშნება კარბამინის მჟავა ამონიუმის გაჩენა, რაც ორგანიზმისათვის ტოქსიკურია.

ადამიანის პარათირეოიდული ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციული ფუნქციის ნაკლებობა — **ჰიპოპარათირეოზი** — შეიძლება იყოს შემე-
ნილი და თანდაყოლილი. ჰიპოპარათირეოზისას სისხლში კალციუმის დონის დაქვეითების გამო მკვეთრად მატულობს ცენტრალური ნერვული სისტემის ავზნებადობა, რაც იწვევს ტეტანური კრუნჩხვების შეტევებს.

ადამიანებში აღწერილია ტეტანიის როგორც მწვავე, ისე ლატენტური ფორმა. ლატენტური, ანუ ფარული ტეტანიის დროს, რაც ვითარდება პარათირეოიდული ჯირკვლების ფუნქციის არამკვეთრად გამოხატული ნაკლებობის შედეგად, სახისა და კიდურების კუნთების კრუნჩხვები ჩნდება მხოლოდ ამ კუნთის მაინერვირებელ ნერვზე ზეწოლისას.

პარათირეოიდული ჯირკვლების ფუნქციის თანდაყოლილი ნაკლებობის მქონე ბავშვებს დარღვეული აქვთ ძვლების, კბილებისა და თმების ზრდა, აღენიშნებათ კუნთების ჭგუფის (წინამხრის, გულმკერდის, ხახის და სხვა) ხანგრძლივი შეკუმშვები. ჰიპოპარათირეოიდული ტეტანიით დაავადებულითა სისხლში დაქვეითებულია კალციუმის შემცველობა.

ფარისებრასლო ჯირკვლების ჰარბი შინაგანი სეკრეციული ფუნქცია (ჰიპერფუნქცია) მეტად იშვიათი დაავადებაა, რომელიც აღინიშნება ფარისებრასლო ჯირკვლის ავთვისებიანი სიმსივნის დროს. ამ დაავადებისას მომატებულია სისხლში კალციუმის შემცველობა, ხოლო არაორგანული ფოსფორის შემცველობა შემცირებულია. დიდი ხნის განმავლობაში დაავადების რაიმე სხვა დამახასიათებელი ნიშნები არ არის. შემდგომ რენტგენის სხივებით გაშუქებისას აღინიშნება ოსტეოპოროზი, ე. ი. ძვლოვანი ქსოვილის დარღვევა. ვითარდება კუნთოვანი სისუსტე, რაც აიძულებს ავადმყოფს მუდმივად იწვეს. ჩნდება ტკივილები ზურგში, ფეხებსა და ხელებში. ფარისებრასლო ჯირკვლის სიმსივნის დროული ოპერაციული მოცილება მნიშვნელოვნად აუმჯობესებს კალციუმისა და ფოსფორის ცვლას, სპობს ტკივილებს, ამა თუ იმ ხარისხით აღადგენს ნორმალურ მდგომარეობას.

ფარისებრასლო ჯირკვლების ჰორმონის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა

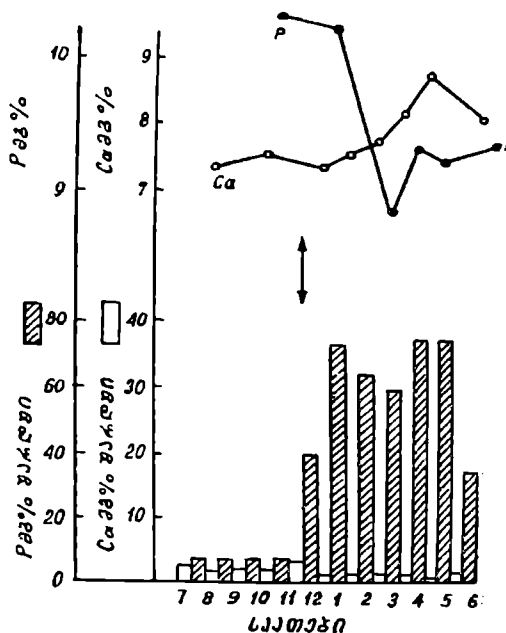
ფარისებრასლო ჯირკვლების ფუნქციის დარღვევისას ორგანიზმში განვითარებული მოშლილობანი დამოკიდებულია სისხლში კალციუმის იონების შემცველობის ცვლილებაზე. ამ ჯირკვლების ჰორმონის, მას **პარათ-ჰორმონი** უწოდეს, ნაკლებობისას სისხლში კალციუმის შემცველობა ქვეითდება, ხოლო სიჭარბისას მატულობს. პარათჰორმონი წარმოადგენს ცილას ან მსხვილ პოლიპეპტიდს, რომელიც იშლება ტრიპსინით, აგრეთვე მჟავებთან და ტუტეებთან დუდილისას. ამ ჰორმონის პრეპარატების საკვებთან ერთად მიღებისას ისინი იშლებიან საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში და ამის გამო შეყვანილი უნდა იქნენ კანკევე. პარათჰორმონის ზუსტი შედგენილობა და ქიმიური შენება არაა ცნობილი.

პარათჰორმონს ახასიათებს სპეციფიკური მოქმედება — ააქტივებს ძვლის ქსოვილის დამშლელ ოსტეოკლასტების ფუნქციას. ჰორმონის ეს მოქმედება მელანინდება არა მარტო ორგანიზმში, არამედ იზოლირებული ძვლის ქსოვილის

კულტურაშიც. მასში ამ ნივთიერების შეტანა მკვეთრად ზრდის ოსტეოკლასტების აქტივობასა და რაოდენობას.

პარათჰორმონი ორგანიზმში იწვევს ძვლოვანი ქსოვილის დაშლას მისგან კალციუმის იონების გამოსვლით, რის შედეგადაც იზრდება სისხლში მათი კონცენტრაცია. პარათჰორმონი აძლიერებს სხვა ფუნქციებსაც, რომლებიც იწვევენ სისხლში კალციუმის დონის მომატებას: იგი აძლიერებს ნაწლავებში კალციუმის შეწოვასა და თირკმლის მილაკებში მისი რეაბსორბციის პროცესებს. ყოველივე ეს მნიშვნელოვნად ზრდის სისხლში კალციუმის დონეს (ნორმალური 10—11 მგ% ნაცვლად 18 მგ%-მდე და მეტი). ერთდროულად მცირდება სისხლში ფოსფორის შემცველობა, რადგანაც პარათჰორმონი აძლიერებს შარდთან ერთად ფოსფორის გამოყოფას (სურ. 109).

სისხლში პარათჰორმონის არასაკმარისი რაოდენობით გადასვლისას სისხლის პლაზმაში კალციუმის კონცენტრაცია შეიძლება დაეცეს 5 მგ%-მდე.



სურ. 109. პარათჰორმონის 75 ერთეულის ინექციის გავლენა სისხლის შრატში კალციუმისა და ფოსფორის შემცველობაზე (ზევით) და კალციუმისა და ფოსფორის შარდით გამოყოფაზე (ქვევით) ავადმყოფში, რომელსაც აქვს ფარისებრძალო ჯირკვლების ფუნქციის ნაკლებობა (ფ. ელბრაიტის მიხედვით). ისრით აღნიშნულია ჰორმონის შეყვანის მომენტი.

ფარისებრძალო ჯირკვლების მოქმედების რეზულატი

ჩვეულებრივ, სისხლის პლაზმაში კალციუმის კონცენტრაცია მეტად ზუსტადაა დაცული და ჯანმრთელ ინდივიდუმში იშვიათად მერყეობს ნორმალურ დონეზე 0,5 მგ %-ით ზევით ან ქვევით; იგი შინაგანი გარემოს ერთ-ერთი ყველაზე ზუსტად რეგულირებული ფაქტორია.

ის ეიწრო საზღვრები, რომელთა შორისაც მერყეობს სისხლში კალციუმის შემცველობა, განპირობებულია პარათჰორმონის სისხლში გადმოსვლის რეგულაციით. სისხლში კალციუმის დონის დაცემა იწვევს ფარისებრძალო ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციის გაძლიერებას, რასაც თან სდევს ძვლოვანი დეპოზიტიდან სისხლში კალციუმის გადმოსვლის გაძლიერება. პირიქით, ამ

ელექტროლიტის სისხლში შემცველობის მომატება თრგუნავს პარათჰორმონის გამოყოფას, რაც იწვევს კალციუმის დონის დაქვეითებას. ამრიგად, ფარისებრძოლო ჯირკვლების მოქმედებასა და სისხლში კალციუმის შემცველობას შორის ორმხრივი კავშირია.

რიგი მკვლევარებისა ვარაუდობენ, რომ ფარისებრძოლო ჯირკვლების უჭრედთა აქტივობა უშუალოდ დამოკიდებული უნდა იყოს ჯირკვლებთან მიტანილ სისხლში კალციუმის იონების კონცენტრაციაზე, ამასთან ერთად ამ იონთა შემცველობის მომატება ავტომატურად თრგუნავს პარათჰორმონის სეკრეციას.

პანკრეასის (კუჭუქანა ჯირკვლის) შინაგანი სეკრეცია

კუჭუქანა ჯირკვლის ანუ პანკრეასის ჰისტოლოგიური გამოკვლევებით დადგენილია, რომ სეკრეციულ ეპითელიუმთან ერთად, რომელიც გამოყოფს საჭმლის მომნელებელ წვენს, მასში არის განსაკუთრებული უჭრედთა ჯგუფები, რომელთაც მათი აღმომჩენის სახელის მიხედვით ლანგეჩანსის კუნძულები ეწოდება. ამ კუნძულებს არა აქვთ გამომტანი სადინარები და თავიანთ სეკრეტს გამოყოფენ უშუალოდ სისხლში.

ორგანიზმში განვითარებული ცვლილებები პანკრეასის შიდასეკრეციული ფუნქციის დარღვევისას

ჯერ კიდევ 1889 წ. მერინგისა და მინკოვსკის მიერ ნაჩვენები იყო, რომ ძალს, რომელსაც ამოკვეთილი აქვს პანკრეასი, უკვე 4—5 საათის შემდეგ ეწყება შარდთან ერთად შაქრის გამოყოფა. ამასთან ერთად მკვეთრად მატულობს სისხლში გლუკოზის შემცველობა. შარდთან ერთად შაქრის დაკარგვა იწვევს იმას, რომ ცხოველი გახდება, სვამს ბევრ წყალს, ხდება გაუმადლარი.

ყველა ეს მოვლენა აღმოჩნდა იმის ანალოგიური, რაც აღენიშნება ადამიანს დაავადებისას, რომელსაც შაქრიანი დიაბეტი ეწოდება. იმის დამამტკიცებელი საბუთები, რომ დიაბეტი განპირობებულია პანკრეასის შიდასეკრეციული ფუნქციის ნაკლებობით, მოცემული იყო მინკოვსკის მიერ, რომელმაც დაადგინა, რომ პანკრეასის გადანერგვა დიაბეტით დაავადებული ცხოველის სხეულის სხვა მიდამოში, მაგალითად, კანქვეშ, წყვეტს უკვე განვითარებულ დიაბეტს.

დიაბეტის ძირითადი გამოვლინებაა სისხლში გლუკოზის შემცველობის მომატება (ჰიპერგლიკემია), რამაც ნორმაში არსებულის 100—120 მგ % ნაცვლად შეიძლება მიაღწიოს 200 მგ % და მეტსაც კი. განსაკუთრებით მკვეთრად მატულობს სისხლში გლუკოზის შემცველობა ნახშირწყლებით მდიდარი საკვების მიღების შემდეგ. ეს იმასთანაა დაკავშირებული, რომ დიაბეტის დროს ქსოვილების მიერ სისხლში გადასული გლუკოზის უტილიზაცია ხდება არასრულად და არ გარდაიქმნება გლიკოგენად.

სისხლსა და შესაბამისად თირკმლის გორგლების ფილტრატში გლუკოზის შემცველობის მომატება იწვევს იმას, რომ თირკმლების მილაკების ეპითელიუმში მთლიანად ვერ აწარმოებს მის რეაბსორბციას, რის გამოც გლუკოზი გამოიყოფა შარდთან ერთად (გლიკოზურია). დიაბეტის დროს შარდთან შაქ-

რის დაკარგვა გახდა იმის საფუძველი, რომ ღიაბეტს ეწოდა შაქრის ავადმყოფობა (**შარდისმიერი ღონემიხდილობა**).

ღიაბეტის დროს მატულობს შარდის რაოდენობა (**პოლიურია**). ამის მიზეზი იმაში მდგომარეობს, რომ საშარდე მილაკების შარდში გლუკოზის დიდი რაოდენობით შემცველობისას, იგი ქმნის შარდის მაღალ ოსმოსურ წნევას და აკავებს მასში წყალს. წყალი არასაკმარისად შეიწოვება მილაკებში და თირკმლების მიერ გამოყოფილი შარდის რაოდენობა იზრდება. ღიაბეტით დაავადებულების ორგანიზმის წყლით გაღარიბება იწვევს წყურვილის გრძნობას და აიძულებს მათ სვან დიდი რაოდენობით წყალი (**პოლიდიპსია**). ღიაბეტის დროს ნახშირწყლების გამოყენება ენერგეტიკული საჭიროებისათვის შეზღუდულია და წარმოებს ცილებისა და ცხიმების გაძლიერებული ხარჯვა ორგანიზმის ენერგეტიკული ცვლის უზრუნველსაყოფად. ცხიმებისა და ცილების წვის პროცესების გაზრდაზე მიუთითებს სუნთქვის კოეფიციენტის დაქვეითება (ხშირად 0,7-მდე).

ღიაბეტის დროს ორგანიზმში გროვდება ცხიმების არასრული დაჟანგვის პროდუქტები. ამ პროდუქტთა რიცხვს ეკუთვნის კეტონური სხეულები: ბეტა-ოქსიერბოსი და აცეტოჰმრის მჟავები.

ღიაბეტის მძიმე შემთხვევებში ცხიმების დაშლის მჟავე პროდუქტების ინტენსიური წარმოქმნა და ღვიძლში ამინომჟავების გაძლიერებული დეზამინირება იწვევს სისხლის აქტიური რეაქციის გადახრას მჟავიანობისაკენ — **აციდოზს**. აციდოზი იწვევს (სისხლის პლაზმის ტუტე მეტალების შეკავშირების გამო ცხიმებისა და ამინომჟავების არასრული დაჟანგვის პროდუქტებთან) სისხლის სარეზერვო ტუტოვანობის შემცირებას, კომპენსაციურ ქოშინს და შარდის რეაქციის გადახრას მჟავიანობისაკენ.

გამოხატულმა აციდოზმა შეიძლება ღიაბეტით დაავადებულში გამოიწვიოს სიცოცხლისათვის საშიში მდგომარეობა — **ღიაბეტური კომა**, სუნთქვის დარღვევითა და გონების დაკარგვით.

აღწერილი დარღვევები დაკავშირებულია პანკრეასის მიერ ერთ-ერთი ჰორმონის — **ინსულინის** — არასაკმარის გამომუშავებასთან.

პანკრეასის ჰორმონები

ლანგერჰანსის კუნძულები შედგებიან სამი ტიპის უჯრედებისაგან: ალფა-, ბეტა-და გამა-უჯრედებისაგან. მათ შორის ყველაზე მეტია (ძალეებში 75%-მდე) ბეტა-უჯრედები; მათ აქვთ მცირე ზომები და მარცვლოვანი პროტოპლაზმა.

ბეტა-უჯრედები გამოყოფენ ჰორმონ **ინსულინს** (ლათინური სიტყვიდან *insula*-კუნძული). ცხოველებში ალოქსანის შეყვანა იწვევს ამ უჯრედების დაღუპვას და როგორც ამის შედეგს, ინსულინის გამოყოფის შეწყვეტასა და ღიაბეტის განვითარებას.

კუნძულების ალფა-უჯრედები წარმოქმნიან ჰორმონ **გლუკაგონს**. ცხოველებში კობალტის მარილების დიდი დოზებით შეყვანა იწვევს ალფა-უჯრედების დაღუპვას და გლუკაგონის პროდუქციის დათრგუნვას.

არსებობს მითითებანი, რომ პანკრეასის წვრილი სადინარების ეპითელიუმში გამოყოფს ჰორმონ **ლიპოკაინს**.

ჯირკვლის ექსტრაქტებში ნაპოვნია კიდევ ორი ჰორმონი — **ვაგოტონინი** და **ცენტრონინი**.

ინსულინი. პანკრეასიდან ინსულინის გამოყოფის ცდები დიდი ხნის განმავლობაში ამოიყუდა, რადგანაც ეს ჰორმონი წარმოადგენს ცილოვან ნივთიერებას და ამოკვეთილ და დაქუცმაცებულ პანკრეასში განიცდის პანკრეასის წვენიტ მონელებას. 1902 წ. ლ. სობოლევის მიერ მოწოდებული იყო ორი წესი, რომლებიც ინსულინის მონელების თავიდან აცილების საშუალებას იძლეოდნენ. ერთ-ერთი წესი იმაში მდგომარეობს, რომ კუჭქვეშა ჯირკვლის ამოკვეთიდან რამდენიმე დღით ადრე ცხოველს გადაუკვანძავენ ამ ჯირკვლის სადინარებს; ეს იწვევს გარესეკრეციული ეპითელიუმის დეგენერაციასა და დაღუპვას. ამის შედეგად ჯირკვალს უკვე აღარ შეეცავს წვენი, რომელსაც შეუძლია ინსულინის დაშლა პანკრეასის წვენის ფერმენტებით. მეორე წესი მდგომარეობს ჰორმონის გამოყოფაში ემბრიონის პანკრეასიდან, რომელიც ჯერ არ შეეცავს საჭმლის მომნელებელ წვენს. 1922 წ. ფ. ბანტინგმა და ჩ. ბესტმა პირველი წესის გამოყენებით მიიღეს ინსულინის აქტიური პრეპარატები.

დიდი ხანი არაა მას შემდეგ, რაც გამოირკვა ინსულინის ქიმიური სტრუქტურა. იგი აღმოჩნდა პოლიპეტიდი, რომელიც შედგება 17 სხვადასხვა ამინომჟავას ორი ჯაჭვისაგან. ისინი ერთმანეთთან შეერთებულია დისულფიდური ხიდაკებით (ერთი ჯაჭვი შედგება 21, ხოლო მეორე — 30 ამინომჟავასაგან). ქიმიური სინთეზის გზით მოხერხდა ინსულინის პრეპარატების მიღება, რომელიც ჯერჯერობით ნაკლებად აქტიური არიან. ეს არის პირველი ცილა, რომელიც მიღებულია სინთეზურად ორგანიზმის გარეშე. სხვადასხვა ცხოველის პანკრეასიდან მიღებული ინსულინები ერთმანეთისაგან განსხვავდებიან მოლეკულაში ამინომჟავების განლაგებით. ინსულინის მოლეკულა არ შეიცავს თუთიას, თუმცა აქვს მისი შეკავშირების უნარი; ამასთან, ინსულინის ეფექტი ძლიერდება და ხანგრძლივდება.

ინსულინი ზრდის უჯრედის მემბრანის განვლადობას გლუკოზის მიმართ და მკვეთრად აჩქარებს გლუკოზის გადასვლას უჯრედშორისი სითხიდან უჯრედის შიგნით. იმ გარემოში, რომელიც ინსულინს არ შეეცავს, გლუკოზის გადასვლა უჯრედის შიგნით 20-ჯერ შენელებულია იმ გარემოსთან შედარებით, რომელიც შეიცავს ინსულინის საკმარის რაოდენობას. რადგანაც გლუკოზის უტილიზაციის გამომწვევი ფერმენტული რეაქციები — ფოსფორილირება და მისი დაჟანგვა, აგრეთვე გლიკოგენის წარმოქმნა მიმდინარეობენ უჯრედის შიგნით, ამდენად ინსულინი უწყობს რა ხელს გლუკოზის ტრანსპორტს უჯრედში, უზრუნველყოფს გლუკოზის უტილიზაციის განხორციელების ყველა პროცესს. ამასთან ერთად ინსულინი არავითარ გავლენას არ ახდენს ქსოვილთა არაუჯრედოვანი ჰომოგენატების მიერ ნახშირწყლების უტილიზაციაზე (ჰომოგენატებს იღებენ უჯრედების გასრვის გზით, რომლის დროსაც ხდება უჯრედთა მემბრანების დარღვევა). ეს იმის დამამტკიცებელია, რომ ნახშირწყლოვან ცვლაზე ინსულინის გავლენის მექანიზმი დაკავშირებულია უჯრედოვანი სტრუქტურის მთლიანობასთან და მის მოქმედებასთან უჯრედოვანი მემბრანის განვლადობაზე.

ინსულინის მოქმედებისას გლუკოზის ტრანსპორტის გაზრდა კუნთოვანი ბოჭკოებისა და ღვიძლის უჯრედების მემბრანის გავლით უჯრედების შიგნით, ხელს უწყობს გლიკოგენის სინთეზს და მის დაგროვებას ღვიძლისა და კუნთების უჯრედებში. გლუკოზის უტილიზაციის გაზრდით ინსულინი ორგანიზმ-

ში იწვევს ცხიმის წარმოქმნის სტიმულაციას. ინსულინის დიდი დოზების შეყვანის შედეგად გლუკოზის მნიშვნელოვანი რაოდენობის გადასვლა სისხლის პლაზმიდან ჩონჩხის კუნთების, გულის კუნთის, გლუვი კუნთების, აგრეთვე მკერდუკანა ჯირკვლის, ღვიძლისა და ზოგიერთი სხვა ორგანოს უჯრედებში, იწვევს სისხლში გლუკოზის დონის დაცემას და ამის შედეგად გლუკოზის არასაკმარისი რაოდენობით გადასვლას ნერვული სისტემის უჯრედებში, რომელთა განვლადობაზეც ინსულინი არ მოქმედებს. ამიტომ თავისა და ზურგის ტვინი განიცდიან მწვავე ნაკლებობას გლუკოზისას, რომელიც ყველა უჯრედისა და მათ შორის, ნერვული უჯრედების ენერგიის ძირითადი წყაროა. ამასთან დაკავშირებით სისხლში გლუკოზის შემცველობის მკვეთრი შემცირება იწვევს ტვინის მოქმედების მწვავე მოშლილობას — ინსულინურ ანუ ჰიპოგლიკემიურ შოკს. შოკის მოვლენები ვითარდება მაშინ, როცა სისხლში შაქრის შემცველობა ეცემა 45—50 მგ %—მდე. ეს იწვევს ძლიერი კრუნჩხვების პერიოდულ შეტევებს, მას მოსდევს კუნთოვანი ტონუსის დაცემა, სხეულის ტემპერატურის დაქვეითება და გონების დაკარგვა. ჰიპოგლიკემიური შოკი შეიძლება განვითარდეს ინსულინის მცირე დოზით გამოყენების დროსაც, თუ იგი შეიყვანება უზმოდ, როდესაც საკმლის მომწელებელი ტრაქტიდან სისხლში არ გადადის გლუკოზი. გლუკოზის ინტრავენური შეყვანა სწრაფად წყვეტს ინსულინურ შოკს.

ბლჰაქმონი. პანკრეასის მეორე ჰორმონი — გლუკაგონი გამოიყოფა ლანგერჰანის კუნძულების ალფა-უჯრედების მიერ და წარმოადგენს შედარებით დაბალი მოლეკულური წონის (დაახლოებით 3500) მქონე პოლიპეტიდს. ქიმიური გამოკვლევებით დადგენილია ამ ნივთიერების სტრუქტურა. გლუკაგონი იწვევს უჯრედის შიგნით არააქტიური ფოსფორილაზის (ფერმენტის, რომელიც მონაწილეობს გლიკოგენის დაშლასა და გლუკოზის წარმოქმნაში) გარდაქმნას აქტიურ ფორმად და ამის შედეგად იწვევს სისხლში შაქრის დონის მკვეთრ მომატებას. ამ მხრივ გლუკაგონი წარმოადგენს ინსულინის ანტაგონისტს, რომელიც იწვევს სისხლში შაქრის დონის დაქვეითებას. გლუკაგონის გამოყენება თერაპიული მიზნით შეზღუდულია სისხლში მისი სწრაფი დაშლის გამო.

ლიპოკაინი. ლიპოკაინი წარმოადგენს პოლიპეტიდს, რომელიც, როგორც ჩანს, წარმოიქმნება ჯირკვლის გამომტანი საღებავების ეპითელიუმის უჯრედების მიერ. მისი ქიმიური სტრუქტურა არ არის გარკვეული. ეს ჰორმონი არ იშლება საკმლის მომწელებელი წვენების ფერმენტებით და ამიტომ ორგანიზმზე მოქმედებს პერორალურად შეყვანის დროსაც. ლიპოკაინი იწვევს ფოსფატიდების (ლეციტინის) წარმოქმნასა და ღვიძლში ცხიმოვანი მჟავების დაჟანგვის სტიმულაციას, ე. ი. ხელს უწყობს ცხიმების უტილიზაციას. იგი ხელს უშლის ღვიძლის ცხიმოვან გადაგვარებას იმ საღებოში, რომელთაც ამოკვეთილი აქვთ პანკრეასი (ასეთი ცხოველების ნახშირწყლოვანი ცვლა რეგულირდება ინსულინის სისტემატური შეყვანით კანქვეშ).

ვაგოტონი. ვაგოტონი — ცალკეანი ნივთიერებაა, რომლის შედგენილობა ჯერ დაუდგენელია. ორგანიზმში ვაგოტონის შეყვანა იწვევს ცთომილი ნერვების ბირთვების ტონუსის აწევას და ძლიერებს პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის აქტივობას. გარდა ამისა, ეს ნივთიერება იწვევს სისხლწარმოქმნის პროცესების, კერძოდ კი ერითროციტების წარმოქმნის სტიმულაციას.

ცენტროპნეინი. ცენტროპნეინი — აგრეთვე უცნობი შედგენილობის ცილოვანი ნივთიერებაა. იგი ააგზნებს სუნთქვის ცენტრს და აფართოებს ბრონქების სანათურს, ამიტომ მისი შეყვანა ბრონქიალური მესესულატურის სპაზმისას, რაც აღინიშნება ბრონქიალური ასთმით დაავადებულებში, აუმჯობესებს ავადმყოფთა მდგომარეობას.

გარდა ამისა, ცენტროპნეინი აღიერებს ჰემოგლობინის მიერ ქანგაღის შეკავშირების

უნარს და აუქმობესებს ქანგბადის ტრანსპორტს. ამიტომ ეს ნივთიერება გარკვეულ ფარგ-
ლებში მალა სწევს ორგანიზმის გამძლეობას ქანგბადით შიშვლის მიმართ.

პანკრეასის შინაგანი სეკრეციის რეგულაცია

ლანგერჰანის კუნძულების მიერ ინსულინის გამოყოფა ხდება განუწყვე-
ტლივ, მაგრამ გამოყოფილი ინსულინის რაოდენობა მატულობს საჭმლის მო-
ნელების დროს და მცირდება უზმოდ. ინსულინის გაზრდილი სეკრეცია საჭმ-
ლის მონელების დროს უზრუნველყოფს ღვიძლსა და კუნთებში გლუკოზიდან
გლიკოგენის წარმოქმნის გაძლიერებას. იმ გლუკოზიდან, რომელიც ამ დროს
ნაწლავებიდან გადმოდის სისხლში.

ინსულინის სეკრეციის რეგულაცია ზორციელდება ნერვული სისტემით
ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების საშუალებით. ცთომილი ნერვის გაღი-
ზიანება იწვევს ინსულინის გამოყოფის სტიმულაციას, ხოლო სიმპათიკური
ნერვული ბოჭკოების გაღიზიანება აკავებს მის გამოყოფას.

საჭმლის მონელების დროს ინსულინის სეკრეციის გაზრდა ხდება რეფ-
ლექსურად, n. vagi-ს ბირთვებიდან ჯირკვალთან მოსული იმპულსებით.

გლუკოზის დიდი რაოდენობით მიღების შემდეგ სისხლში მისი შემცვე-
ლობის გაზრდა, აგრეთვე დაძაბულ ფიზიკურ მუშაობასთან და ემოციებთან
დაკავშირებული ჰიპერგლიკემია, აძლიერებს ინსულინის სეკრეციას. პირიქით,
სისხლში გლუკოზის დონის დაქვეითება აკავებს ინსულინის სეკრეციას, მაგრამ
აძლიერებს გლუკაგონის სეკრეციას. ამრიგად, ინსულინისა და ალბათ გლუკა-
გონის სეკრეციის ინტენსივობა დამოკიდებულია სისხლში გლუკოზის დონე-
ზე. ამიტომ იმ ჰორმონებმა, რომლებიც არ მოქმედებენ უშუალოდ პანკრეას-
ზე, შეუძლიათ გამოიწვიონ ინსულინის სეკრეციის გაძლიერება იმის გამო,
რომ ისინი ცვლიან ნახშირწყლოვან ცვლას. ასეთი ჰორმონებია: თირკმელ-
ზედა ჯირკვლების ტინოვანი შრის ჰორმონი — ადრენალინი, რომელიც იწ-
ვევს გლუკოზიდან გლიკოგენის წარმოქმნის სტიმულაციას; თირკმელზედა ჯირ-
კვლების ქერქოვანი შრის ჰორმონები — გლუკოკორტიკოიდები. — რომლებიც
იწვევენ ამინომჟავებიდან გლუკოზის წარმოშობის პროცესების სტიმულაციას;
ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონი — თიროქსინი, რომელიც ადიდებს ენერგე-
ტიკულ დანახარჯებს და აძლიერებს გლუკოზის დაშლას.

თირკმელზედა ჯირკვლების შინაგანი სეკრეცია

თირკმელზედა ჯირკვლები შედგებიან ტინოვანი და ქერქოვანი ნივთიე-
რებისაგან, რომლებიც თავიანთი განსხვავებული სტრუქტურითა და ფუნქციე-
რებით წარმოადგენენ შინაგანი სეკრეციის სხვადასხვა ჯირკვლებს. ისინი გამოყო-
ფენ ჰორმონებს, რომელნიც თავისი მოქმედებით მკვეთრად განსხვავდებიან
ერთმეორისაგან.

თირკმელზედა ჯირკვლების ტვინოვანი ნივთიერება ქელდება ქრომაფინური უჯრედების საგან, რომლებიც ემბრიოგენურად ენათესავენ სიმპათიკური ნერვული სისტემის უჯრედებს. ისინი იღებებიან ორქრომაფინური უჯრედები მოყვითალო-ყავისფრად, რაც გახდა მიზეზი იმისა, რომ მათ ქრომაფინური უჯრედები უწოდეს.

ქრომაფინური უჯრედები გვხვდება არა მხოლოდ თირკმელზედა ჯირკვლების ტვინოვან ნივთიერებაში, არამედ სხეულის სხვა ნაწილებშიც: აორტაზე, საძილე არტერიების გაყოფის ადგილას, მცირე მენჯის სიმპათიკური განგლიების უჯრედებს შორის, ზოგჯერ აგრეთვე სიმპათიკური წველის ცალკეული განგლიების სისტემაში. ყველა ამ უჯრედს მიაკუთვნებენ ე. წ. ადრენალურ სისტემას, რადგანაც ისინი გამოიმუშავებენ ადრენალინთან ახლოს მდგომ ფიზიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს.

ორგანიზმში განვითარებული ცვლილებები ქრომაფინური ქსოვილის შინაგანი სეკრეციული ფუნქციის დარღვევისას. ცხოველებში ორივე თირკმელზედა ჯირკვლის ქრომაფინური ქსოვილის მოცილებისას (მათი ქერქოვანი შრე უსათუოდ უნდა იყოს შენარჩუნებული) ისინი არსებობის მძიმე პირობებს უფრო ცუდად იტანენ: მაგალითად, ტრავმული დაზიანებისას ისინი უფრო ადვილად იღუპებიან ტრავმული შოკით, ვიდრე ცხოველები, რომელთაც თირკმელზედა ჯირკვლები დაუზიანებელი აქვთ. ადამიანის სხვადასხვა ენდოკრინულ დაავადებათა შორის არ არის აღნიშნული ისეთი, რომელიც განპირობებული იყოს თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი ნივთიერების ქრომაფინური ქსოვილის ნაკლებობით. შესაძლებელია ეს იმაზე დადგინებული, რომ თირკმელზედა ჯირკვლების ქრომაფინური ქსოვილი არსებობს ორგანიზმის სხვა ნაწილებშიც, აგრეთვე იმაზეც, რომ თირკმელზედა ჯირკვლების მეორე გამომუშავებული ნივთიერებები გამომუშავდება აგრეთვე სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებების მიერ.

თირკმელზედა ჯირკვლების ქრომაფინური ქსოვილის ჰიპერფუნქცია აღნიშნულია ადამიანებში ამ ქსოვილის სიმსივნეების დროს (ქრომაფინური სიმსივნეები, პარაგანგლიომები). ასეთ ავადმყოფებს აღენიშნებათ პაროქსიზმული ჰიპერტონია, ე. ი. დროდრო უვითარდებათ სისხლის წნევის უეცარი და ძლიერი მომატება (ვერცხლისწყლის სვეტის 200 მმ-მდე და მეტიც). ამასთან მათ აღენიშნებათ ფერმკრთალობა, კუნთოვანი კანკალი, თვალის გუგების გაფართოება, გულის ცემის გახშირება, პირღებინება, თავბრუსხვევა.

ადრენალინის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა

თირკმელზედა ჯირკვლების ტვინოვანი შრის ჰორმონი — ადრენალინი — წარმოადგენს თირამინის ნაწარმს; თირამინი კი თავის მხრივ თირკმლებში თიროზინის დეკარბოქსილირების პროდუქტია. ადრენალინის უშუალო წინამორბედი თირკმელზედა ჯირკვლებში მისი სინთეზისას არის ნორადრენალინი, რომელიც წარმოადგენს დემეთილირებულ ადრენალინს და ახასიათებს ადრენალინის მსგავსი მოქმედება.

ადრენალინსა და ნორადრენალინს აერთიანებენ კატექოლამინების სახელწოდების ქვეშ, რადგანაც ისინი არიან კატექოლის ნაწარმი. მათ კიდევ უწოდებენ სიმპათომიმეტიურ ამინებს, რადგანაც ადრენალინისა

და ნორადრენალინის მოქმედება ქსოვილებსა და ორგანოებზე მსგავსია სიმპათიკური ნერვების მოქმედებისა. სიმპათომიმეტიური ამინები სისხლსა და ქსოვილებში იწლებიან ფერმენტ ამინოქსიდაზით. ამასთან წარმოიქმნება ა. უტევსკის მიერ შესწავლილი ადრენალინის დაჟანგვის სხვადასხვა პროდუქტი, რომლებიც, მართალია, თავიანთი სტრუქტურით ახლოს არიან ადრენალინთან, მაგრამ არა აქვთ მისთვის დამახასიათებელი მოქმედება.

ადრენალინი გავლენას ახდენს ორგანიზმის მრავალ ფუნქციაზე, მათ შორის ნივთიერებათა ცვლის უჭრედშიდა პროცესებზე. მაგალითად, იგი აძლიერებს გლიოგენის დაშლას და ამცირებს მის მარაგს კუნთებსა და ღვიძლში; ამ მხრივ იგი წარმოადგენს ინსულინის ანტაგონისტს, რომლის გავლენითაც იზრდება გლიოგენის სინთეზი.

ადრენალინის გავლენით კუნთებში ძლიერდება გლიოგენოლიზი, რასაც თან სდევს გლიოკოლიზი და პიროყუარძლისა და რძის ძევათა დაჟანგვა. ღვიძლში კი გლიოგენიდან წარმოიქმნება გლუკოზა, რომელიც შემდგომ სისხლში გადადის, ამის შედეგად სისხლში მატულობს გლუკოზის რაოდენობა (აღრენალინი პიპერგლიკემია). ამრიგად, ადრენალინის მოქმედების შედეგად, ჯერ ერთი, ხდება კუნთების გლიოგენური რეზერვის გამოყენება მათი მუშაობისათვის საჭირო ენერგიის წყაროს სახით, და მეორე, ღვიძლიდან სისხლში გადმოსული გლუკოზის მომატება, რომელიც აგრეთვე შეიძლება გამოყენებული იყოს კუნთების მიერ მათი მუშაობის დროს.

ადრენალინი იწვევს გულის შეკუმშვათა გაძლიერებასა და გახშირებას, გულში აგზნების გატარების გაუმჯობესებას. ადრენალინის განსაკუთრებით მკვეთრი მოქმედება გულზე აღინიშნება იმ შემთხვევებში, როდესაც გულის კუნთი დასუსტებულია. ადრენალინი ავიწროებს კანის, მუცლის ღრუს ორგანოებისა და მოსვენებაში მყოფი ჩონჩხის კუნთების არტერიოლებს. ადრენალინი არ მოქმედებს მომუშავე კუნთების არტერიოლებზე, რადგანაც მათში წარმოიქმნება სისხლძარღვთა გამაფართოებელი ცვლის პროდუქტები. გულის შეკუმშვათა გაძლიერებისა და არტერიოლების შეკუმშვის შედეგად მატულობს არტერიული წნევა.

ადრენალინი თრგუნავს კუჭისა და წვრილი ნაწლავების შეკუმშვებს. პერიტალტიკური და ქანქარისებური შეკუმშვები მცირდება ან სრულიად წყდება. ქვეითდება კუჭისა და ნაწლავების გლუვი კუნთების ტონუსი. ადრენალინის მოქმედებით ბრონქიალური მუსკულატურა დუნდება. რის შედეგადაც ბრონქებისა და ბრონქოლების სანათური ფართოვდება. ზოგიერთ სხვა ორგანოში ადრენალინის გავლენით გლუვი კუნთები იკუმშებიან. მაგალითად, ადრენალინი იწვევს ფერადი გარსის რადიალური კუნთის შეკუმშვას, რის შედეგადაც გულები ფართოვდებიან. კანის გლუვი კუნთების შეკუმშვის შედეგად, რომლებიც სწევენ თმებს (პილომოტორები), ჩნდება ე. წ. ბატის კანი და ხდება თმების აწევა.

ადრენალინის შეყვანა აძლიერებს ჩონჩხის კუნთების მუშაობისუნარიანობას, განსაკუთრებით, თუ მანამდე კუნთები დაიღალა. ადრენალინის გავლენით მატულობს რეცეპტორების, კერძოდ თვალის ბადურის, სმენისა და ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორების აგზნებადობა. ეს აუმჯობესებს ორგანიზმის მიერ გარეშე გაღიზიანებათა აღქმას.

ამრიგად, ადრენალინმა შეიძლება გამოიწვიოს ფუნქციითა სასწრაფო გარდაქმნა, რომელიც მიმართულია საგანგებო პირობებში ორგანიზმის მუშაობისუნარიანობის გაზრდისაკენ.

ორგანიზმის ფუნქციებზე ნორადრენალინის მოქმედება, რომელიც დაწვრილებით შეისწავლა უ. ეილერმა, მსგავსია ადრენალინის მოქმედებისა, მაგრამ საესებით ერთნაირი არ არის. ზოგიერთ ფუნქციებზე მათი გავლენა შეიძლება ურთიერთსაწინააღმდეგოც კი იყოს. ასე, მაგალითად, ადრენალინი აჩქარებს ადამიანის გულის შეკუმშვათა სიხშირეს და ადუნებს ორსულ საშვილოსნოს, ზოლო ნორადრენალინი ანელებს გულის მუშაობის რიტმს და იწვევს ორსული საშვილოსნოს შეკუმშვათა სტიმულაციას.

თირკმელზედა ჯირკვლის პროჰაფინური კსოვილის ზიდასპარაციული ფუნქციის ნერვული რეგულაცია

1910 წ. მ. ჩებოსაროვმა დაადგინა, რომ თირკმელზედა ჯირკვლების მაინერვირებელი შიგნეულობის ნერვის ბოჭკოების გაღიზიანებისას, ვითარდება ადრენალინის სეკრეციის გაძლიერება, ზოლო ამ ნერვის გადაკვეთისას — ადრენალინის სეკრეციის შესუსტება. აქედან გამომდინარეობს, რომ თირკმელზედა ჯირკვლების ქრომაფინური ქსოვილის მიერ ჰორმონის პროდუქცირება ნერვული სისტემით, კერძოდ, იმ სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოების გზით, რომლებიც გადიან შიგნეულობის ნერვის შედგენილობაში.

თირკმელზედა ჯირკვლების ქრომაფინური ქსოვილის სეკრეციული ფუნქციის მარეგულირებელი ნერვული ცენტრი მოთავსებულია ჰიპოთალამუსში, სადაც განლაგებულია უმაღლესი ვეგეტაციური ცენტრები. ექსპერიმენტში ჰიპოთალამუსის გაღიზიანება იწვევს სისხლში კატექოლამინების შემცველობის გაზრდას.

თირკმელზედა ჯირკვლების სეკრეციული ნერვების გაღიზიანებისას ძლიერდება მათ მიერ როგორც ადრენალინის, ისე ნორადრენალინის გამოყოფა. დასაწყისში გამოყოფილი ადრენალინის რაოდენობა მნიშვნელოვნად მეტია ნორადრენალინის რაოდენობაზე, მაგრამ გაღიზიანების შემდგომი გაგრძელებისას ეს შეფარდება იცვლება ადრენალინის გამოყოფის შემცირებისა და ნორადრენალინის შემცველობის გადიდებისაკენ. თირკმელზედა ჯირკვლებს მათი მუშაობის ზანგრძლივი სტიმულირებისას სულ უფრო ნაკლებად მიყავთ ჰორმონის სინთეზი ადრენალინის სტადიამდე და სულ უფრო მეტად გამოყოფენ მის წინამორბედ შუალედ პროდუქტს — ნორადრენალინს.

ყველა იმ მდგომარეობათა დროს, რომელსაც თან სდევს ორგანიზმის აქტიური მოქმედება ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერებით, მაგალითად, ემოციური აგზნებისას, კუნთოვანი მუშაობისას, ორგანიზმის გაცივებისას და ა. შ., თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ ადრენალინის სეკრეცია მატულობს.

ემოციური აგზნების დროს თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ ადრენალინის გამოყოფის გაძლიერება დადგენილი იყო უ. კენონის მიერ. ამ მკვლევარმა შეამჩნია თირკმელზედა ჯირკვლების ვენურ სისხლში ადრენალინის რაოდენობის მომატება კატებში, მყეფარი ძაღლის დანახვისას.

ადრენალინის გაძლიერებული სეკრეცია აგვიხსნის რიგი იმ ფიზიოლოგიური ცვლილებების აღმოცენების მექანიზმს, რომლებიც ვითარდებიან ადამიანის ემოციურ მდგომარეობათა დროს. ასე, მაგალითად, სისხლში გლუკოზის დონის მომატება და მისი შარდთან ერთად გამოყოფა, რაც აღენიშნებათ სტუდენტებს გამოცდების დროს და სპორტსმენებს სტარტის წინა პერიოდში,

როცა ისინი უცდიან სიგნალს შეჯიბრების დაწყების შესახებ, ვითარდება თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ ადრენალინის გაძლიერებული გამოყოფის შედეგად. ეს ფაქტი იმაზე მიუთითებს, რომ თავის ტვინის ცენტრები გავლენას ახდენენ ადრენალინის სეკრეციაზე.

თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ ადრენალინის გამოყოფა სტიმულირდება სისხლში გლუკოზის დაკლებით. თუ, მაგალითად, ინსულინის შეყვანით ცხოველში გამოვიწვევთ ჰიპოგლიკემიას, ამის შედეგად ვითარდება ადრენალინის გაძლიერებული სეკრეცია, რაც ღვიძლში გლიკოგენის მობილიზაციას იწვევს და რის მეოხებითაც სისხლში გლუკოზის შემცველობა მატულობს.

თირკმელზედა ჯირკვლების ჰერმი

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის უჯრედები გენეტიკურად ახლოს არიან ეპითელურ უჯრედებთან. ისინი ქმნიან სამ ზონას: გარეთა — გორგოლვან ზონას (*Zona glomerulosa*), შუა—კონოვან ზონას (*Zona fasciculata*) და შიგნითა — ბადისებრ ზონას (*Zona reticularis*). თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქიდან გამოყოფილია 40-ზე მეტი კორტიკოსტეროიდი, მაგრამ მათგან მხოლოდ 8 არის ფიზიოლოგიურად აქტიური.

ორგანიზმში განვითარებული ცვლილებები თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის ჰიპერ-და ჰიპოფუნქციის დროს. ცხოველებში თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის ამოკვეთა სწრაფად იწვევს სიკვდილს. უკანასკნელ ხანებში გამოიკვია, რომ სიკვდილი ძირითადად ვითარდება შარდთან ერთად ნატრიუმის დიდი რაოდენობით დაკარგვის გამო, რაც იწვევს სისხლსა და ქსოვილებში ნატრიუმის დონის მკვეთრ დაცემას. ორგანიზმში დიდი რაოდენობით ნატრიუმის შეყვანით ხერხდება ასეთი ცხოველებისათვის რამდენიმე ხნით სიცოცხლის გახანგრძლივება.

თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის ჰორმონების პროდუქციის მკვეთრი ნაკლებობა ადამიანში აღინიშნება მძიმე დაავადებისას, რომელიც 1885 წ. აღწერილი იყო ადისონის მიერ და მიიღო ბრინჯაოს დაავადების ანუ ადისონის დაავადების სახელწოდება. მისი აღრეული ნიშნებია: კანის ბრინჯაოსფერი შეფერვა (აქედან სახელწოდება — ბრინჯაოს დაავადება), განსაკუთრებით ხელებზე, კისერზე, სახეზე; გულის კუნთის დასუსტება; ასთენია (კუნთოვანი და აგრეთვე გონებრივი მუშაობისას დაღლის ადვილად განვითარება). ავადმყოფი კარგავს მადას, ვითარდება გულის რევა, პირღებინება, ფაღარათი, ქვეითდება კუჭის წვენის მქაფიანობა. ავადმყოფი მგრძნობიარე ხდება სიცივის და მტკივნეულ გაღიზიანებათა მიმართ, და ადვილად ავადდება ინფექციური სნეულებებით. ავადმყოფი ძლიერ ხდება და თანდათანობით სრულიად იფიტება. დაავადება ხშირად სიკვდილით მთავრდება. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის პრეპარატების გამოყენება ამსუბუქებს ადისონის დაავადებით ავადმყოფთა მდგომარეობას და გარკვეულ ფარგლებში უნარჩუნებს მათ შრომის უნარს.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის მკვეთრად გამოხატული ჰიპერფუნქცია შედარებით იშვიათად გვხვდება. იგი ვითარდება თირკმელზედა ჯირკვლის სიმ-სივნის — ჰიპერნეფრომის დროს. თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის მიერ ჰორ-მონების პროდუქცია ამ დროს არა მარტო გაძლიერებულია, არამედ ოვისობ-რივადაც შეცვლილია: უმთავრესად გამოიყოფა ორი სასქესო ჰორმონი — მა-

მაკაცის და დედაკაცის, რომლებიც ნორმალურად თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქში უმნიშვნელო რაოდენობით წარმოიქმნებიან. ამიტომ ჰიპერნეფრომიტ დაავადებულებს აღენიშნებათ ცოტად თუ ბევრად გამოხატული ცვლილებები სქესობრივ განვითარებაში. აღნიშნულია ჰიპერნეფრომის შემთხვევები 3—4 წლის ბიჭებში, რომელნიც ნაადრევად მომწიფდნენ სქესობრივად და რომელთაც ეზრდებოდათ წვერი და თმები ბოქვენის მიდამოში. ცნობილია აგრეთვე ჰიპერნეფრომის შემთხვევები ქალებში, რომელთაც შეუწყდათ მენსტრუაცია. გაეზარდათ წვერი და გაუჩნდათ უხეში მამაკაცური ხმა. სიმსივნის ამოკვეთა იწვევს ამ მოშლილობათა ლიკვიდაციას.

თირკმელზედა ჯირკვლების ძირითადი ჰორმონები

თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის ჰორმონები შეიძლება დაიყოს სამ ჯგუფად: I. მინერალოკორტიკოიდები — ალდოსტერონი, კორტიკოსტერონი, დეჰოქსიკორტიკოსტერონი, რომლებიც გამოიყოფიან გორგლოვანი ზონის მიერ და არეგულირებენ მინერალურ ცვლას.

II. გლუკოკორტიკოიდები — კორტიზონი, ჰიდროკორტიზონი და კორტიკოსტერონი (უკანასკნელი ერთდროულად წარმოადგენს მინერალოკორტიკოიდსაც), რომლებიც გამოიყოფიან კონოვანი ზონის მიერ და მოქმედებენ ნახშირწყლოვან, ცილოვან და ცხიმოვან ცვლაზე.

III. სასქესო ჰორმონები — ანდროგენები, ესტროგენები, პროგესტერონი. რომლებიც გამოიყოფიან ბადისებრი ზონის მიერ.

მინერალოკორტიკოიდები. მინერალოკორტიკოიდები არეგულირებენ ორგანიზმის მინერალურ ცვლას და პირველ რიგში სისხლის პლაზმაში ნატრიუმისა და კალიუმის დონეს.

მინერალოკორტიკოიდებს შორის ყველაზე აქტიურია ალდოსტერონი. ის აძლიერებს თირკმლის მილაკებში ნატრიუმისა და ქლორის რეაბსორბციას. რაც იწვევს სისხლში, ლიმფასა და ქსოვილთა სითხეში სუფრის მარილის შემცველობის მომატებას, ერთდროულად იგი აქვეითებს თირკმლის მილაკებში კალიუმის რეაბსორბციას, რაც აძლიერებს კალიუმის დაკარგვას და ამცირებს ორგანიზმში მის შემცველობას.

ალდოსტერონის გავლენით სისხლსა და ქსოვილოვან სითხეში სუფრის მარილის კონცენტრაციის გაზრდა იწვევს ოსმოსური წნევის მომატებას, ორგანიზმში წყლის შეკავებას და ხელს უწყობს არტერიული წნევის აწევას. ნატრიუმის გაძლიერებული რეაბსორბციის გამო შეიძლება განვითარდეს ალკალოზი.

მინერალოკორტიკოიდების ნაკლებობა იწვევს საწინააღმდეგო ძალებს. თირკმლის მილაკებში მცირდება ნატრიუმის რეაბსორბცია, რის შედეგადაც ორგანიზმში კარგავს ნატრიუმის დიდ რაოდენობას; ეს კი იწვევს შინაგანი გარემოს ისეთ ცვლილებებს, რაც შეუთავსებელია სიცოცხლისათვის და თირკმელზედა ჯირკვლების ამოკვეთიდან რამდენიმე დღის შემდეგ ცხოველი იღუპება. მხოლოდ ნატრიუმისა და მინერალოკორტიკოიდების დიდი რაოდენობის შეყვანით არის შესაძლებელი თირკმელზედა ჯირკვლებამოკვეთილი ცხოველის სიცოცხლის შენარჩუნება. ამიტომ მინერალოკორტიკოიდებს ხატოვნად უწოდებენ „სიცოცხლის შემნარჩუნებელ ჰორმონებს“.

სისხლში მინერალოკორტიკოიდების დონის რეგულაცია. თირკმელზედა

ჯირკვლების მიერ გამოყოფილი მინერალოკორტიკოიდების რაოდენობა პირდაპირ დამოკიდებულებაშია ორგანიზმში ნატრიუმისა და კალიუმის შემცველობასთან. ნატრიუმის რაოდენობის მომატება, მაგალითად, მისი ორგანიზმში შეყვანისას, აკავებს ალდოსტერონის სეკრეციას, რაც აძლიერებს შარდთან ერთად ნატრიუმის გამოყოფას. ორგანიზმში ნატრიუმის ნაკლებობა, პირიქით, აძლიერებს ალდოსტერონის სეკრეციას და მის შედეგად ზრდის თირკმლის მილაკებში ნატრიუმის რეაბსორბციას. ალდოსტერონი ამცირებს აგრეთვე ოფლთან ერთად ნატრიუმის გამოყოფას. ასეთი გზით მას შეუძლია თავიდან ააცილოს ნატრიუმის დაკარგვა გადახურების დროს ძლიერი ოფლიანობისას.

გამოყოფილი ალდოსტერონის რაოდენობა დამოკიდებულია არა მხოლოდ სისხლის პლაზმასა და ქსოვილთა სითხეში ნატრიუმის აბსოლუტურ რაოდენობაზე, არამედ აგრეთვე ნატრიუმისა და კალიუმის იონთა კონცენტრაციის შეფარდებაზე. ამის დამამტკიცებელია ის ფაქტი, რომ ალდოსტერონის სეკრეციის გაძლიერება აღინიშნება არა მარტო ნატრიუმის იონების ნაკლებობისას, არამედ აგრეთვე სისხლში კალიუმის იონების სიჭარბის დროსაც, ხოლო ალდოსტერონის სეკრეციის დათრგუნვა აღინიშნება სისხლში კალიუმის იონების შემცველობის ნაკლებობის დროსაც. ამრიგად, ნატრიუმისა და კალიუმის იონები ურთიერთსაწინააღმდეგოდ მოქმედებენ მინერალოკორტიკოიდების გამოყოფის პროცესებზე, მაგრამ სისხლში კალიუმის იონების შემცველობის ცვლილებები თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქზე ბევრად უფრო სუსტად მოქმედებენ, ვიდრე ნატრიუმის იონთა კონცენტრაციის ცვლილებები.

მინერალოკორტიკოიდების სეკრეციის ცვლილებების გამომწვევ ფაქტორთა რიცხვს ეკუთვნის აგრეთვე ქსოვილთა სითხისა და სისხლის პლაზმის რაოდენობა. მათი გაზრდა თრგუნავს ალდოსტერონის სეკრეციას და იწვევს ორგანიზმიდან ნატრიუმისა და შესაბამისად მასთან შეკავშირებული წყლის გამოყოფას.

ალდოსტერონის გამოყოფის აქტივობის რეგულაცია ხორციელდება ნატრიუმისა და კალიუმის არა უშუალოდ თირკმელზედა ჯირკვლების უჯრედებზე მოქმედების გზით, არამედ ჰიპოთალამუსის მიდამოს გზით. ჰიპოთალამუსის დანერგვა სპობს მინერალოკორტიკოიდების შინაგანი სეკრეციის დამოკიდებულებას ორგანიზმში ნატრიუმის, კალიუმისა და წყლის რაოდენობაზე და იწვევს ამ სეკრეციის მკვეთრ დათრგუნვას. თირკმელზედა ჯირკვლების მაინერვირებელი ნერვების გადაკვეთის შემდეგ კი, აგრეთვე თირკმელზედა ჯირკვლის გადანერგვისას, ჰიპოთალამუსის მარეგულირებელი გავლენები მინერალოკორტიკოიდების სეკრეციაზე შენარჩუნებულია. ეს გავლენები შენარჩუნებულია აგრეთვე ჰიპოფიზის ამოკვეთის შემდეგაც. ჰიპოთალამუსის მიდამო ალდოსტერონის სეკრეციას არეგულირებს ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ბოჭკოების, და აგრეთვე ჰუმორალური გზით. ვარაუდობენ, რომ ჰიპოთალამუსის ზოგიერთ უჯრედს ახასიათებს უნარი სისხლში გამოყოს ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება, რომელიც მოქმედებს თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქზე და იწვევს ალდოსტერონის სეკრეციის სტიმულაციას.

გლუკოკორტიკოიდები. გლუკოკორტიკოიდები (ჰიდროკორტიზონი, კორტიკოსტერონი, კორტიზონი) გავლენას ახდენენ ნახშირწყლების, ცილებისა და ცხიმების ცვლაზე. მათ შორის ყველაზე აქტიურია ჰიდროკორტიზონი. თავიანთი სახელწოდება გლუკოკორტიკოიდებმა მიიღეს მათი უნარის გამო გამოიწვიონ სისხლში შაქრის დონის მომატება ღვიძლში გლუკოზის წარმოქმნის

სტიმულაციის შედეგად. ვარაუდობენ, რომ ეს პროცესი ხორციელდება ამინომჟავათა დეზამინირების პროცესის აჩქარებისა და მათი არააზოტოვანი ნარჩენების ნახშირწყლებად გარდაქმნის გზით. ამ დროს ღვიძლში გლიკოგენის შემცველობამ შეიძლება მოიმატოს კიდევ. ამით გლუკოკორტიკოიდების მოქმედება განსხვავდება ადრენალინის მოქმედებისაგან, რომლის შეყვანის დროსაც სისხლში გლუკოზის შემცველობა მატულობს, მაგრამ ღვიძლში გლიკოგენის მარაგი მცირდება.

გლუკოკორტიკოიდების შეყვანისას ქსოვილთა ცილების დაშლა ძლიერდება და სინთეზი ითრგუნება, რის შედეგადაც ქსოვილებში მათი საერთო რაოდენობა მცირდება. მაგრამ, ამასთან ერთად ორგანოებისა და ქსოვილების სპეციფიკური ფუნქციის განხორციელებისათვის აუცილებელი ცილის რაოდენობა (მაგალითად, კუნთის კუმშვადი ცილები) არ იცვლება.

ცილების დაშლის გაძლიერების შედეგად სისხლში მატულობს ამინომჟავების შემცველობა, რომლებიც ღვიძლში განიცდიან უტილიზაციას და ნაწილობრივ გარდაიქმნებიან გლუკოზად და გლიკოგენად. გლუკოკორტიკოიდები აძლიერებენ აგრეთვე ცხიმების ცვლის ინტენსივობას. ისინი აძლიერებენ ცხიმოვანი დეპოებიდან ცხიმის მობილიზაციის პროცესებს და ამით ხელს უწყობენ ენერგეტიკული ცვლის გაძლიერებას. გლუკოკორტიკოიდები მოქმედებენ აგრეთვე პლასტიკური ცვლის პროცესებზეც და ხელს უწყობენ აღდგენით-რეპარაციულ პროცესებს.

გლუკოკორტიკოიდები არ წარმოადგენენ სიცოცხლისათვის აუცილებელ ჰორმონებს და მათი უარსებობა არ იწვევს ორგანიზმის დაუყოვნებლივ სიკვდილს, მაგრამ გლუკოკორტიკოიდების სეკრეციის ნაკლებობისას ქვეითდება სხვადასხვა მავნე გავლენათა მიმართ ორგანიზმის წინააღმდეგობის უნარი და ამიტომ ინფექციები და სხვა არაკეთილსასურველი ზემოქმედებანი მიმდინარეობს მძიმედ და ხშირად იწვევს სიკვდილს.

გლუკოკორტიკოიდები თრგუნავენ ანტისხეულების წარმოქმნას, აქვეითებენ ანთების, რევმატიზმისა და ზოგიერთ დაავადებათა დროს არსებულ ორგანიზმის რეაქციებს. ამაზეა დამყარებული გლუკოკორტიკოიდების კლინიკური გამოყენება რევმატიზმის, ალერგიულ მდგომარეობათა და სხვ. დროს. რადგან გლუკოკორტიკოიდები თრგუნავენ ანთებადი პროცესების განვითარებას, მათ ანთების საწინააღმდეგო ჰორმონებს უწოდებენ. ხოლო მინერალოკორტიკოიდები ხელს უწყობენ რა ორგანიზმში ნატრიუმისა და წყლის შეკავებას, აძლიერებენ ანთების დროს განვითარებულ ქსოვილთა შეშუპების მოვლენებსა და ანთებითი რეაქციისათვის დამახასიათებელ ზოგიერთ სხვა გამოვლინებებს. ამიტომ მინერალოკორტიკოიდებს უწოდებენ (ანთების ხელშემწყობ) პროანთებად ჰორმონებს.

ფაქტორები, რომლებიც გავლენას ახდენენ გლუკოკორტიკოიდების წარმოშობის ინტენსივობაზე. გლუკოკორტიკოიდების გამოყოფა ძლიერდება ტყვილის, ტრავმის, სისხლის დაკარგვის, გადახურების, გადაციების, ზოგიერთი მოწამვლების, ინფექციურ დაავადებათა, მძიმე ფსიქიკურ განცდათა დროს. როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, ამ მდგომარეობათა დროს რეფლექსურად ძლიერდება თირკმელზედა ჯირკვლების ტვინოვანი შრის მიერ ადრენალინის გამოყოფა. სისხლში გადმოსული ადრენალინი მოქმედებს ჰიპოთალამუსზე და მის ზოგიერთ უჯრედებში წარმოქმნის ნივთიერებებს, რომლებიც აძლიერებენ ჰიპოფიზის წინა წილის ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონის სეკრეციას. ეს

ჰორმონი წარმოადგენს ფაქტორს, რომელიც იწვევს თირკმელზედა ჯირკვლებში გლუკოკორტიკოიდების გამომუშავების სტიმულაციას. ჰიპოფიზის ამოკვეთისას ვითარდება თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის კონოვანი ზონის ატროფია და მკვეთრად ქვეითდება გლუკოკორტიკოიდების სეკრეცია.

მდგომარეობა, რომელიც წარმოიქმნება რიგი არაკეთილსასურველი ფაქტორების მოქმედებისას და რომლის დროსაც ძლიერდება ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონის შესაბამისად გლუკოკორტიკოიდების სეკრეცია, სელიემ აღნიშნა ტერმინით „დაძაბვა“ ანუ „სტრესი“ (stress). სტრესის მდგომარეობის განვითარებაში სელიე არჩევს სამ სტადიას, ანუ ფაზას: 1) „განგაშის“ ფაზას, როდესაც არაკეთილსასურველი ფაქტორები იწყებენ მოქმედებას და იწყება ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონისა და გლუკოკორტიკოიდების გაძლიერებული სეკრეცია; 2) რეზისტენტობის ფაზას, როცა სისხლში არსებული გლუკოკორტიკოიდების მომატებული რაოდენობა იწვევს არაკეთილსასურველი ზემოქმედების მიმართ ორგანიზმის გამძლეობის განვითარებას; 3) „გამოფიტვის“ ფაზას, რომლის დროსაც თირკმელზედა ჯირკვლები წყვეტენ საკმაო რაოდენობით გლუკოკორტიკოიდების გამოყოფას, რომლებიც სელიეს მიხედვით წარმოადგენენ დაცვით (ადაპტიურ) ჰორმონებს და ორგანიზმის მდგომარეობა უარესდება.

თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი და ქერქოვანი შრეების შინაგანი სეკრეციის ფუნქციურ მნიშვნელობებს შორის არსებობს გარკვეული ერთობა. მათი ჰორმონების შინაგანი სეკრეცია უზრუნველყოფს დაცვითი რეაქციების გაძლიერებას ორგანიზმის ნორმალური მდგომარეობისათვის საგანგებო, საშიშ ზემოქმედებათა დროს, ასე ვთქვათ „ავარიული“ სიტუაციისას. ამასთან ადრენალინის გამომყოფი ტვინოვანი ნივთიერება ხელს უწყობს ორგანიზმის აქტიური, მამოძრავებელი რეაქციების გაძლიერებას, ხოლო ქერქოვანი ნივთიერება, რომლის მოქმედებაც სტიმულირდება ჰიპოთალამუსის გზით იმავე ადრენალინის საშუალებით, გამოყოფს ჰორმონებს, რომლებიც აძლიერებენ ორგანიზმის წინააღმდეგობის გაწევის უნარის შინაგან ფაქტორებს.

მაგრამ უნდა აღინიშნოს, რომ ორგანიზმის წინააღმდეგობის გაწევის უნარის გაძლიერება დამოკიდებულია ძალიან ბევრ ფაქტორზე და არ შეიძლება მისი სავსებით დაყვანა მხოლოდ იმ პროცესებამდე, რომლებიც სტიმულირდებიან გლუკოკორტიკოიდებით.

თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის სისხლში ჰორმონები. თირკმელზედა ჯირკვლის სასქესო ჰორმონები — ანდროგენები და ესტროგენები მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ ბავშვთა ასაკში სასქესო ორგანოების განვითარებაში, ე. ი. ონტოგენეზის იმ ეტაპზე, როდესაც სასქესო ჯირკვლების შიდა-სეკრეციული ფუნქცია ჯერ კიდევ უმნიშვნელოა. სქესობრივი მომწიფების შემდეგ ადამიანის ორგანიზმისათვის მათი მნიშვნელობა მცირეა. თუმცა მოხუცებულობისას, სასქესო ჯირკვლების შიდასეკრეციული ფუნქციის შეწყვეტის შემდეგ, თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქი კვლავ ხდება ანდროგენებისა და ესტროგენების ერთადერთ წყაროდ.

**ზოგადი ცნებანი სასქესო ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციული
ფუნქციის შესახებ**

სასქესო ჯირკვლები წარმოადგენენ სასქესო უჯრედების — სპერმატოზოიდებისა და კვერცხუჯრედების წარმოქმნის ადგილს და აღჭურვილნი არიან რა შიდასეკრეციული ფუნქციით, გამოყოფენ სისხლში სასქესო ჰორმონებს. სასქესო ჰორმონები იყოფიან ორ ჯგუფად: მამაკაცის სასქესო ჰორმონები—**ანდროგენები** (ბერძნულად andros — მამაკაცი) და ქალის სასქესო ჰორმონები — **ესტროგენები** (oestrus — ქუნობა). ანდროგენები და ესტროგენები წარმოიქმნებიან როგორც მამაკაცის, ისე ქალის ორგანიზმში, მაგრამ არათანაბარი რაოდენობით. ამის შესახებ მსჯელობა შეიძლება შარდის გამოკვლევით, რომელთან ერთად ხდება ორგანიზმიდან ჰორმონების გამოყოფა. მამაკაცის დღე-ღამის შარდი შეიცავს 3—10 მიკროგრამ (ე. ი. მილიგრამის მეათასედს) ანდროგენებს და 5—15 მიკროგრამ ესტროგენებს, ქალის დღე-ღამის შარდში ანდროგენებია 3—10 მიკროგრამი და ესტროგენები 18—36 მიკროგრამი.

სასქესო ორგანოების ჰორმონების ფიზიოლოგიური როლი მდგომარეობს ორგანიზმის უზრუნველყოფაში სქესობრივი ფუნქციის შესრულების უნარით. ეს ჰორმონები აუცილებელია სქესობრივი მომწიფებისათვის, ე. ი. ორგანიზმისა და მისი სასქესო აპარატის ისეთი განვითარებისათვის, რომლის დროსაც შესაძლებელია სქესობრივი აქტი და შეილების გაჩენა. ამ ჰორმონების მეოხებით ხორციელდება მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარება, ე. ი. სქესობრივად მომწიფებული ორგანიზმის იმ თავისებურებების განვითარება, რომლებიც უშუალოდ დაკავშირებული არ არიან სასქესო მოქმედებასთან, მაგრამ განასხვავებენ მამაკაცისა და ქალის ორგანიზმს ერთმანეთისაგან. ქალის ორგანიზმში სასქესო ჰორმონებს აქვთ არსებითი მნიშვნელობა ნორმალური სქესობრივი ციკლების წარმოქმნაში, ორსულობის ნორმალური მიმდინარეობისათვის და ახალშობილის გამოსაყვებად ორგანიზმის მომზადების უზრუნველყოფისათვის.

**ორგანიზმში განვითარებული ცვლილებები სასქესო ჯირკვლების
შიდასეკრეციული ფუნქციის ნაკლებობისას**

სასქესო ჯირკვლების ამოკვეთას **კასტრაცია** ეწოდება. მას აწარმოებენ არა მარტო ცხოველებში, არამედ ზოგჯერ ადამიანებშიც სამედიცინო ჩვენებათა მიხედვით ზოგიერთი დავადების დროს.

ადმოსავლეთის რიგ მუსულმანურ ქვეყნებში გავრცელებული იყო მამაკაცებისა და ბიჭების კასტრაციის ჩვეულება, მათი საჭურისად (პარამხანების მცველებად) გამოყენების მიზნით. დასავლეთ ევროპაში, გასული საუკუნის ნახევრამდე რომის პაპის საეკლესიო გუნდში მომღერალ ბიჭებს უკეთებდნენ კასტრაციას მაღალი დისკანტის შენარჩუნების მიზნით. რევოლუციამდელ რუსეთში კასტრაცია გავრცელებული იყო საჭურისთა ურჯუყული რელიგიური სექტის წევრებს შორის.

კასტრაცია არ სპობს ორგანიზმში სასქესო ჰორმონების წარმოქმნას. კასტრაციის შემდეგ შარდში გამოიყოფა თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქოვანი შრი-

დან ანდროგენები და ესტროგენები, თუმცა გაცილებით უფრო ნაკლები რაოდენობით, ვიდრე სასქესო ჭირკვლების არსებობისას. სასქესო ჰორმონთა ნაკლებობა იწვევს რიგ დამახასიათებელ ცვლილებებს. თუ კასტრაცია ნაწარმოებია სქესობრივ მომწიფებამდე დიდი ხნით ადრე, სქესობრივი მომწიფება წყდება; სასქესო ასო, წინამდებარე ჭირკვალი, საშო, საშვილოსნო არ აღწევს მომწიფების მდგომარეობას და რეგრესირდება კიდევ (უკუგანვითარებას განიცდიან); მეორადი სასქესო ნიშნები არ ვითარდება. თუ კასტრაცია ნაწარმოებია სქესობრივი მომწიფების შემდეგ, სასქესო აპარატის უკუგანვითარება ნაკლებად ხდება და მეორადი სასქესო ნიშნები მხოლოდ ნაწილობრივად შენარჩუნებული. იმ მეორად სასქესო ნიშნებს, რომლებიც რჩებიან სქესობრივად მომწიფებული ორგანიზმის კასტრაციის შემდეგ, დამოუკიდებელი სასქესო ნიშნები ეწოდება, ხოლო მათ კი, რომლებიც ისპობიან დამოკიდებულ (მ. ზავადოვსკი).

ადამიანის ჩონჩხის აღნაგობა წარმოადგენს დამოუკიდებელ სასქესო ნიშანს, რადგან სქესობრივად მომწიფებული მამაკაცის და ქალის კასტრაციის შემდეგ მათი სქესისთვის დამახასიათებელი ჩონჩხის თავისებურება შენარჩუნებულია. ადამიანის დამოკიდებულ სასქესო ნიშნებს ეკუთვნის მამაკაცისთვის წვერი, დაბალი ხმა, ბოქვენის თმისაობა, რომელიც მიიმართება ზევით, მუცლის შუა ხაზის მიმართულებით. ქალებისათვის ასეთ ნიშნად ითვლება განვითარებული სარძევე ჭირკვლები. სქესობრივად მომწიფებულ ასაკში ჩატარებულ კასტრაციის შემდეგ ეს ნიშნები როგორც მამაკაცებში, ისე დედაცაცებში განიცდიან რეგრესირებას მათ სრულ გაქრობამდე. თუ კასტრაცია ნაწარმოებია ადრეულ ასაკში, ორგანიზმს უჩნდება ასექსუალური, ე. ი. უსქესო ნიშნები. მამაკაცის შემთხვევაში ასეთ ნიშნებს ეკუთვნიან: წვერის უარსებობა. მაღალი ხმა, უფრო კარგად გამოხატული კანკეშა ცხიმოვანი შრე, ბოქვენზე თმისაობის ჰორიზონტალური საზღვარი. ეს ნიშნები გააჩნია არა მარტო მამაკაც-კასტრატებს, არამედ ნორმალურ ქალებსაც, მაგრამ ეს ნიშნები (მათ ასექსუალურს უწოდებენ) არ უნდა ავირიოთ მდებარეობით სქესის მეორად სასქესო ნიშნებთან. ასექსუალური ნიშნები არაა დამოკიდებული სასქესო ჭირკვლების შინაგან სეკრეციაზე. ასექსუალური ნიშნების რიცხვს ეკუთვნის კიდურების ნორმაზე მეტი სიგრძე, რაც განპირობებულია ლულოვანი ძვლების ხრტილოვანი ზონების გვიანი გაძვლებით. ეს ნიშანი არ ვლინდება, ვუ კასტრაცია ნაწარმოებია ზრდის დამთავრების შემდეგ, მაგრამ მკვეთრად გამოხატული, თუ კასტრაცია ნაწარმოებია ადრეულ ასაკში, აგრეთვე ევსუოიდიზმის დროს — იმ დავადების დროს, რომელსაც საფუძვლად უდევს ბავშვთა ასაკში განვითარებული სასქესო ჰორმონების უკმარისობა.

ნორმალურად ორივე სქესის ორგანიზმში წარმოიქმნება როგორც მამაკაცის, ისე დედაცაცის სასქესო ჰორმონები. ერთერთის, საკვერცხეების ან სათესლეების ფუნქციის მოშლის დროს, რომელიც გვხვდება ადამიანებში, იცვლება ამ ჰორმონთა პროდუქციის შეფარდება. ასეთ დარღვევას ინტერსექსუალობა ეწოდება და შეიძლება გამოიხატოს მამაკაცებში ზოგიერთ თავისებურებათა (ფიზიკური და ფსიქიკური) არსებობით, რომელიც ახასიათებს ქალებს, ხოლო ქალებში — მამაკაცის ზოგიერთ თვისებათა არსებობით.

ინტერსექსუალობა მცირე ხარისხით გამოხატული საკმაოდ ხშირად გვხვდება და არ განიხილება როგორც პათოლოგია. მკვეთრად გამოხატული ინტერსექსუალობა იშვიათად გვხვდება, უფრო იშვიათია ჰერმადროდიტიზმი, რომლის დროსაც სხეულის ერთ მხარეს არის სათესლე, ხოლო მეორე მხარეს — საკვერცხე.

მამალ ცხოველებზე სათესლე ბაგირაკის გადასცენის პირობებში ადგილი აქვს სათესლე ჯირკვლების თესლის წარმომშობი მილაკების დეგენერაციას, რომელიც შეიცვლება შემადგერებელი ქსოვილით, ხოლო მათ შორის განლაგებული ინტერსტიციალური ქსოვილის უჯრედების გროვები დეგენერაციას კი არ განიცდიან, არამედ პირიქით, იზრდებიან კიდევ. ამასთან მამალი ცხოველები ინარჩუნებენ მეორად სასქესო ნიშნებს. მსგავსი ცდების საფუძველზე ამტკიცებენ, რომ მამრობითი სასქესო ჰორმონი—**ტესტოსტერონი**, ხოლო უახლესი მონაცემებით აგრეთვე ესტროგენიც წარმოიქმნება ინტერსტიციალურ ქსოვილში. ამის გამო სათესლე ჯირკვლების ინტერსტიციალურ ქსოვილს უწოდებენ **პუბერტატულ ჯირკვალს** (სიტყვიდან „pubertas“—დავაჟაცებულობა, მომწიფებულობა). ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით ანდროგენების წარმოქმნაში, რომელთა შორის ყველაზე აქტიური ზემოთ ხსენებული ტესტოსტერონია, თესლის წარმომშობი მილაკების ეპითელიუმიც მონაწილეობს.

საკვერცხეებში სასქესო ჰორმონები ესტროგენები (**ესტრონი**, **ესტრიოლი**, **ესტრადიოლი**) წარმოიქმნება ფლიკულებისა და გრააფის ბუშტუკების მარცვლოვან შრეში (stratum granulosum), აგრეთვე მათ შიგნითა გარსში (theca interna). საკვერცხის სტრუქტურებში წარმოიქმნება აგრეთვე ანდროგენებიც.

ნიშანდებული ატომებით ჩატარებული ცდებით დამტკიცებულია, რომ მასალად სასქესო ჰორმონების სინთეზისათვის სათესლეებსა და საკვერცხეებში გამოიყენება ქოლესტერინი და თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქში წარმოშობილი დეჰოქსიკორტიკოსტერონი.

საკვერცხის ყვითელ სხეულებში, რომლებიც ვითარდებიან გამსკდარი გრააფის ბუშტუკების ადგილზე (მათი გასკდომისა და მათგან კვერცხუჯრედის გამოსვლის შემდეგ), წარმოიქმნება ჰორმონი, რომელიც ხელს უწყობს ორსულობის ნორმალურ მიმდინარეობას. მას **პროგესტერონი** ეწოდება.

სასქესო ჯირკვლების მოქმედების რეგულაცია

სასქესო ჯირკვლების მოქმედება რეგულირდება ნერვული სისტემითა და ჰიპოფიზის, აგრეთვე ეპიფიზის ჰორმონებით.

საკვერცხეები, სხვა შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების მსგავსად, უზვადაა მომარაგებული ეფერენტული და აფერენტული ნერვებით. მაგრამ მათი ფუნქციის რეფლექსური რეგულაცია ნაკლებადაა შესწავლილი. ცნობილია, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა მნიშვნელოვან როლს თამაშობს ნორმალური სქესობრივი ციკლის უზრუნველყოფაში. ძლიერ ემოციებს — შიშს, ღიღ მწუხარებას — შეუძლიათ დაარღვიონ სქესობრივი ციკლი და ცოტა თუ ღიღი ხნით მისი შეწყვეტაც კი გამოიწვიონ (ემოციური ამენორეა).

დადგენილია, რომ სასქესო ჯირკვლების ნერვული რეგულაცია შეიძლება განხორციელდეს ჰიპოფიზის შინაგანი სეკრეციის რეფლექსური შეცვლის გზით. ამაზე მიუთითებს შემდეგი ფაქტორები. შინაურ კურდღელში სქესობრივი აქტი იწვევს ოვულაციის პროცესის (გრააფის ბუშტუკიდან კვერცხუჯრედის გამოსვლა) სტიმულაციას ჰიპოფიზის ჰორმონების სეკრეციის რეფლექსური გაძლიერების გზით. ზოგიერთ ფრინველში ოვულაციის სტიმულირება, რაც სინათ-

ლის გავლენით ხდება, აგრეთვე დამოკიდებულია ჰიპოფიზის ფუნქციის გაძლიერებაზე.

სასქესო ჯირკვლების მოქმედების რეგულაციაში დიდი მნიშვნელობა აქვს ჰიპოფიზის წინა წილის მიერ წარმოქმნილ გონადოტროპულ ჰორმონებს.

მოზარდ ორგანიზმში მათი შეყვანა აჩქარებს და აძლიერებს სასქესო აპარატისა და მეორადი სასქესო ნიშნების განვითარებას, რადგანაც ისინი იწვევენ სასქესო ჯირკვლების ენდოკრინული ფუნქციის სტიმულირებას..

ჰიპოფიზის წინა წილის გონადოტროპული ჰორმონი სამია: ფოლიკულო-მასტიმულირებელი, მალუტენინიზირებული და პროლაქტინი. ფოლიკულო-მასტიმულირებელი ჰორმონი დედალი ცხოველების საკვერცხეებში აჩქარებს ფოლიკულების განვითარებას და მათ გრაფის ბუშტუკებად გარდაქმნას, მამალ ცხოველებში იგი აჩქარებს სათესლეებში სპერმატოგენური მილაკების (tubulae seminiferae) განვითარებასა და სპერმატოგენეზს, ე. ი. სპერმატოზოიდების წარმოქმნას, აგრეთვე წინამდებარე ჯირკვლის განვითარებას. მალუტენინიზირებელი ჰორმონი იწვევს სათესლეებსა და საკვერცხეებში შიდასეკრეციული ელემენტების განვითარების სტიმულაციას, რითაც აძლიერებს სასქესო ჰორმონების (ანდროგენებისა და ესტროგენების) წარმოქმნას. იგი განსაზღვრავს საკვერცხეში ოვულაციას და გამსკდარი გრაფის ბუშტუკის ადგილზე ყვითელი სხეულის წარმოქმნას, რომელიც გამოიმუშავებს ჰორმონს — პროგესტერონს. პროლაქტინი ანუ ჰიპოფიზის ლუტეოტროპული ჰორმონი იწვევს ყვითელ სხეულში პროგესტერონის წარმოქმნის სტიმულაციას და ლაქტაციას.

გონადოტროპულ ჰორმონებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ სქესობრივ მომწიფებაში. სქესობრივად მოუმწიფებელ ცხოველებში ჰიპოფიზის ამოკვეთის შემდეგ წელდება სასქესო ჯირკვლების განვითარება და იგი დაუმთავრებელი რჩება. არ მთავრდება აგრეთვე სასქესო აპარატის: ასოს, წინამდებარე ჯირკვლის, საშოს, საშვილოსნოს, კვერცხსავლების განვითარება. სათესლეში არ ხდება სპერმატოზოიდების წარმოქმნა, ხოლო საკვერცხეებში ფოლიკულები არ აღწევენ სიმწიფეს და არ გარდაიქმნებიან გრაფის ბუშტუკებად.

სქესობრივად მომწიფებულ ცხოველში ჰიპოფიზის ამოკვეთისას აღინიშნება სათესლეებში თესლის წარმომქმნელი მილაკებისა და ინტერსტიციური (პუბერტატული) ქსოვილის ატროფია და საკვერცხეებში გრაფის ბუშტუკებისა და ყვითელი სხეულების გაქრობა და ფოლიკულების ატროფია. თუ ასეთ ცხოველებს გადავუნერგავთ ჰიპოფიზს, მივიღებთ სასქესო ჯირკვლების ნორმალური მდგომარეობის აღდგენას.

სასქესო აპარატის ფუნქციებზე ჰიპოფიზის საწინააღმდეგო მოქმედებას ახდენს ეპიფიზის ჰორმონი — **მელატონინი**, რომელიც თრგუნავს სასქესო ჯირკვლების განვითარებასა და მათ აქტივობას.

აღამიანის სქესობრივი მომწიფება

აღამიანის სქესობრივი განვითარების პროცესი შეიძლება დაიყოს ხუთ სტადიად: ბავშვობის, ყრმობის, ჭაბუკობის სქესობრივი სიმწიფისა და სქესობრივი ფუნქციების გაქრობის სტადიებად.

ბავშვობის სტადია ბიჭებში საშუალოდ გრძელდება 10 წლამდე, ხოლო გოგონებში 8 წლამდე. ამ დროს ბიჭების სათესლეების თესლის წარმოშობი მილაკები მცირედაა

დაკლანჩილი, ვიწროა და გაანჩათ გერმინატიული ეპითელიუმის ჯერ კიდევ მცირედ დიფერენცირებული უჯრედების ერთი ფენა. ინტერსტიციალური ქსოვილი მცირედაა განვითარებული. გოგონების საკვერცხეებში პრიმორდიული, ე. ი. პირველადი ფოლიკულები, რომლებიც ჯერ კიდევ ემბრიონალურ პერიოდშია წარმოშობილი, იზრდებიან, მაგრამ ძლიერ ნელა. გარსის მქონე ფოლიკულების რაოდენობა მცირეა; გრააფის ბუშტუკები არ არსებობს. ბიჭების და გოგონების შარდში არის ძალიან მცირე, მაგრამ თანაბარი რაოდენობით ანდროგენები და ესტროგენები, რომლებიც ძირითადად თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქში წარმოიქმნება.

ყ რ მ ბ ის ს ტ ა დ ი ა ბიჭებში საშუალოდ გრძელდება 10—14, გოგონებში კი 9—12 წლამდე. ბიჭების სათესლე მილაკები ამ დროს იზრდება ძლიერ სწრაფად, ხდება ძლიერ დაკლანჩილი და ორჯერ უფრო განიერი. ეპითელიურ ფენათა რაოდენობა მათში მატულობს; სპერმატოგონიებთან ერთად ჩნდება სპერმატოციტები, ე. ი. უჯრედები, რომლებიც სპერმატოზოიდების უშუალო წინამორბედნი არიან. ხდება სათესლეების ინტერსტიციალური ქსოვილის უხვი ზრდა. გოგონების საკვერცხეებშიც მიმდინარეობს ფოლიკულების სწრაფი ზრდა და მატულობს გარსის მქონე ფოლიკულების რაოდენობა; ჩნდება გრააფის ბუშტუკების სულ უფრო მეტი რაოდენობა. უკანასკნელნი წარმოიქმნებიან ფოლიკულებში ზღანტი სითხის დარგვების გამო, რომელიც გარშემორტყმულია ეპითელიუმით და შეადგენს ფოლიკულის მარცვლოვან შრეს (*stratum granulosum*). კვერცხუჯრედი და მისი გარემომცველი ეპითელიალური უჯრედები ქმნიან ბუშტუკის ცენტრისაკენ მიმართულ კონუსისებურ წანაზარდს. ამ სტადიაში ანდროგენებისა და ესტროგენების რაოდენობა შარდში მატულობს; ბიჭების შარდში ჭარბობს ანდროგენების რაოდენობა, გოგონების შარდში კი — ესტროგენებისა.

ჭ ა ბ უ კ ბ ის ს ტ ა დ ი ა (ბიჭებში შეადგენს 14—18 წლებს, გოგონებში კი 13—16 წლებს) გარეგნულად ვლინდება მეორადი სასქესო ნიშნების სწრაფი განვითარებით. დაჭაბუკებულ ბიჭებს ამ სტადიაში თანმიმდევრულად უვითარდებათ უნარი სქესობრივი აქტის შესრულებისა, შემდეგ ეიაკულაციისა (თესლის დანთხევა) და ბოლოს განაყოფიერებისა.

ქ ა ლ ი შ ვ ი ლ ე ბ ს ამ სტადიაში ემჩნევათ სისხლსა და შარდში ესტროგენების რაოდენობის პერიოდული მერყეობა — ჯერ გაურკვეველ ვადებში, შემდეგ კი დაახლოებით ზრდასრული ქალების სქესობრივი ციკლის შესატყვის ვადებში. ეს მერყეობა მოწმობს ქალის ორგანიზმისათვის დამახასიათებელი შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების პერიოდული მოქმედების ჩამოყალიბებას, რომელიც უზრუნველყოფს ქალის სასქესო ციკლს. ამ ენდოკრინული პერიოდის გაჩენის დაახლოებით 1 1/2 წლის შემდეგ, შარდში ესტროგენების მორიგი პრობატების დროს, ხდება პირველი ოველაცია, ე. ი. ყველაზე მომწიფებული გრააფის ბუშტუკის გასკდომა მისგან კვერცხუჯრედის გამოსვლით, ხოლო რამდენიმე დღის შემდეგ კი ადგილი აქვს პირველ მენსტრუაციას. ამის შემდეგ, რამდენიმე თვის განმავლობაში, სქესობრივი ციკლები არაა რეგულარული და არაიშვიათად მიმდინარეობს ოველაციის გარეშე, ე. ი. მენსტრუაციის წინ არ ხდება გრააფის ბუშტუკების გასკდომა.

ს ქ ე ს ო ბ რ ი ე ა დ მომწიფებას ადგილი აქვს სრულად მხოლოდ მაშინ, როდესაც ციკლი საკმარის რეგულარულია და როდესაც მას, დიდ უმრავლეს შემთხვევაში წინ უსწრებს ოველაცია.

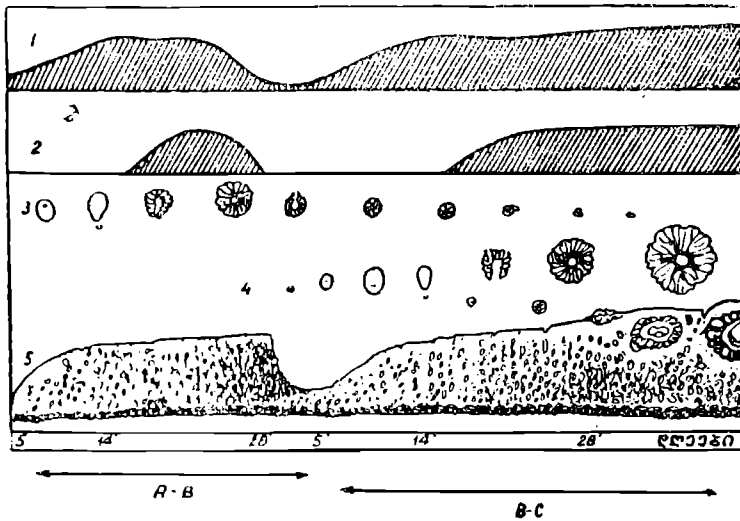
ხ ა ნ შ ი შ ე ს უ ლ ა ს ა კ შ ი — ქალებში ჩვეულებრივ 45 — 50 წლის შემდეგ, ხოლო მამაკაცებში 60 წლის შემდეგ (ზოგჯერ კი ბევრად უფრო გვიან) თანდათანობით ვითარდება კლიმაქტერიუმის ხანა, ე. ი. სქესობრივი ფუნქციის დაკარგვა. ქალებში სქესობრივი ციკლები ხდება არარეგულარული და უფრო ხშირად ოველაციის გარეშე, შემდეგ კი სრულიად წყდება. მათთან ერთად წყდება მენსტრუაცია (ასაკობრივი ამენორეა). საკვერცხეებში ფოლიკულები სავსებით ქრება. მამაკაცებში ჯერ ისპობა სპერმატოზოიდების მოძრაობის უნარიანობა, მათთან ერთად განაყოფიერების უნარიც, შემდეგ ისპობა ეიაკულაციის უნარიც და ბოლოს სქესობრივი აქტის შესრულების უნარი. თესლის წარმოშობი მილაკები, სათესლეების ინტერსტიციალური ქსოვილი და წინამდებარე ჯირკვალი განიცდიან ატროფიას. ზემოთმოყვანილი ვადები განიცდიან დიდ ინდივიდუალურ მერყეობას ცხოვრების პირობების, გადატანილი დაავადების, ჰაერის და სხვ. გავლენით.

ქალის სქესობრივი ციკლი

ქალებს სქესობრივი სიმწიფის დადგომის შემდეგ პერიოდულად უმეორდებათ ოველაცია. სქესობრივი ციკლი გრძელდება 27—28 დღეს. მას ყოფენ ოთხ

პერიოდად: 1. ოვულაციამდელი (praeoestrus), 2. ოვულაციის (oestrus), 3. ოვულაციის შემდგომი (metaoestrus), 4. სიმშვიდის პერიოდი (dioestrus). თითოეულ ამ პერიოდს ახასიათებს გარკვეული ცვლილებები ორგანიზმში (სურ. 110).

ოვულაციის წინა პერიოდი. ამ პერიოდში ხდება მომზადება ორსულობისათვის. ცხოველთა მრავალი სახისათვის, რომელთათვისაც დამახასიათებელია



სურ. 110. ცვლილებების სქემა საკვერცხესა და საშვილოსნოს ღორწოვან გარსში ჩვეულებრივი მენსტრუალური ციკლისა (A—B) და ორსულობით დამთავრებული მენსტრუალური ციკლის დროს (B—C) (შრედერის მიხედვით).

1 — ესტროგენების დონე სისხლში; 2 — პროგესტერონის დონე სისხლში; 3 — A — B ციკლის ფოლიკული და ყვითელი სხეული; 4 — B—C ციკლის ფოლიკული და ყვითელი სხეული; 5 — საშვილოსნოს ღორწოვანის ცვლილებები. ციფრები ქვევით — ციკლის დღეები.

სეზონური შეწყვილება, ოვულაციის პერიოდი წარმოადგენს აგრეთვე დედლების სასქესო აპარატის მომზადებას სქესობრივი აქტისათვის. მათ ამ დროს აქვთ ძუნაობა და დედალი მიუშვებს მამალს ამ აქტის შესასრულებლად.

ოვულაციის წინა პერიოდში ქალებს აღენიშნებათ შემდეგი ცვლილებები: საშვილოსნო მოცულობაში იზრდება და ხდება სისხლსავსე; საშვილოსნოს ღორწოვანი და მისი ჯირკვლები იზრდება; ძლიერდება და ხშირდება ფალოპის ლულებისა და საშვილოსნოს კუნთოვანი შრის პერისტალტიკური შეკუმშვები; საშოს ღორწოვანი იზრდება და საშოს გამონაყოფ ღორწოში მატულობს ჩამოფტქვნილი ეპითელური უჯრედების რაოდენობა.

განვითარებული ცვლილებების მიზეზს წარმოადგენს ჰიპოფიზის ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონის გაძლიერებული გამოყოფა.

ეს ჰორმონი მოქმედებს აგრეთვე სქესობრივად მოუმწიფებელ დედალ ცხოველებზე: თუ მათ შეეუყვანთ ჰიპოფიზის წინა წილის გამონაწელი ან ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონის ყოველდღიურად მზარდ რაოდენობას, მათ უჩნდებათ ოვულაციის წინა პერიოდისათვის დამახასიათებელი ცვლილებები საშვილოსნოსა და საშოში, და შეიძლება მოხდეს ოვულა-

ცია. თუ სქესობრივად მომწიფებულ დედალ ცხოველებს ოვულაციის წინა პერიოდის დასაწყისში ოპერაციის გზით მოვაცილებთ ჰიპოფიზს, მაშინ საშვილოსნოსა და საშოში ოვულაციის წინა პერიოდისათვის დამახასიათებელი ცვლილებების შემდგომი განვითარება შეწყდება და ოვულაცია არ მოხდება.

ჰიპოფიზის წინა წილში გონადოტროპული ჰორმონების შემცველობა მატულობს ოვულაციის წინა და ოვულაციის პერიოდებში, ხოლო ოვულაციის შემდეგ მკვეთრად ქვეითდება.

ოვულაციის წინა პერიოდის ყველა ცვლილებას იწვევენ ჰიპოფიზის გონადოტროპული ჰორმონები საკვერცხეების შიდასეკრეციულ ფუნქციაზე მათი მოქმედების გზით. ამ დროს საკვერცხეებში ძლიერდება ესტროგენების გამომუშავება, რომლებიც ასტიმულირებენ საშვილოსნოს და მისი ლორწოვანი გარსის გაზრდას, საშოს ლორწოვანი ეპითელიუმის პროლიფერაციას და აძლიერებენ საშვილოსნოსა და ფალოპის ლულების შეკუმშვებს. თუ ქალებს, რომელთაც სამედიცინო ჩვენებების მიხედვით ამოკვეთილი ჰქონდათ საკვერცხეები და ამის შედეგად არა აქვთ სქესობრივი ციკლი, შეეუყვანთ რამდენიმე დღის მანძილზე ესტროგენების მზარდ რაოდენობას, მათ საშვილოსნოსა და საშოში უვითარდებათ ოვულაციის წინა პერიოდისათვის დამახასიათებელი ტიპური ცვლილებები.

ნორმალურ ორგანიზმში ფოლიკულომასტიმულირებელი გონადოტროპული ჰორმონის თანდათანობით მზარდი რაოდენობა აჩქარებს ყველაზე უფრო მწიფე გრავის ბუშტუკის საბოლოო მომწიფებას. ამ გრავის ბუშტუკის ზედაპირი სკდება და მისგან გამოდის კვერცხუჯრედი, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ხდება ო ვ უ ლ ა ც ი ა.

ოვულაციის პერიოდი. ეს პერიოდი იწყება გრავის ბუშტუკის გასკდომის, მისგან კვერცხუჯრედის გამოსვლისა და ფალოპის ლულით საშვილოსნოსაკენ მისი გადაადგილების მომენტიდან. ფალოპის ლულაში კვერცხუჯრედის გაღლის პერიოდში ხდება მისი განაყოფიერება. განაყოფიერებული კვირცხი საშვილოსნოში მოხვედრის შემდეგ უმაგრდება მის ლორწოვან გარსს. ამით სასქესო ციკლი წყდება და იწყება ორსულობა. კვერცხუჯრედის გამოსვლის შემდეგ გამსკდარი გრავის ბუშტუკის ადგილას განვითარებას იწყებს ყვითელი სხეული. ყვითელი სხეულის უჯრედების მიერ წარმოქმნილი ჰორმონი უკვე წარმოადგენს არა ესტროგენს, არამედ პ რ ო გ ე ს ტ ე რ ო ნ ს. ეს, რასაკვირველია, არ ნიშნავს, რომ საკვერცხეებში ესტროგენის პროდუქცია შეწყდა: მას ძველებურად გამოყოფს სხვა მრავალრიცხოვანი ფოლიკულები, რომლებიც მომწიფების სტადიაში იმყოფებიან.

გამსკდარი გრავის ბუშტუკიდან გამოსული კვერცხუჯრედი შედის ფალოპის ლულაში, რომელშიც მას შედევის ლულის ფიმბრიების გამომტენი მოციმციმე ეპითელიუმის მოძრაობები, ფიმბრიების, რომლებიც ჩამოკიდებულია საკვერცხეების ზევით. ამ დროს ლულების გლუვი კუნთების მოძრაობები გაძლიერებულია სისხლში ესტროგენის გაზრდილი რაოდენობის გამო. ამის მეოხებით კვერცხუჯრედი მილში გადაადგილდება დასაწყისში საკმაოდ სწრაფად. შემდეგში კი, როდესაც საკვერცხეში ყვითელი სხეულის განვითარებასთან ერთად იწყება სულ უფრო მეტი და მეტი რაოდენობით პროგესტერონის გამოყოფა, ლულების შეკუმშვები სულ უფრო იშვიათი და სუსტი ხდება. რადგანაც პროგესტერონი ხელს უშლის ესტროგენის მასტიმულირებელ მოქმედებას ლულებისა და საშვილოსნოს კუნთების შეკუმშვაზე. მთლიანად კვერცხუჯრედის გავლას მილში და საშვილოსნომდე მისვლას სჭირდება დაახლოებით სამი დღე-ღა-

მე. თუ კვერცხუჯრედის განაყოფიერება არ მოხდა, დგება ოვულაციის შემდგომი პერიოდი.

ოვულაციის შემდგომი პერიოდი. ამ პერიოდში ქალებს ეწყებათ მენსტრუაცია. ცხოველებს (მაიმუნებს გარდა) მენსტრუაცია არა აქვთ.

განაყოფიერებელი კვერცხუჯრედი საშვილოსნოში შესვლის შემდეგ ცოცხლად რჩება მასში რამდენიმე დღეს, შემდეგ კი იღუპება. ამ დროისათვის პროგესტერონის გავლენით ჰიპოფიზის წინა წილის მიერ გონადოტროპული ჰორმონის გამოყოფა მცირდება.

ჰიპოფიზის ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონის დაკლება იწვევს საკვერცხეებში ესტროგენების წარმოქმნის შემცირებას, მაშასადამე, გამოვარდება ფაქტორი, რომელიც იწვევს და ხელს უწყობს ლულების, საშვილოსნოსა და საშოს ოვულაციის წინა პერიოდის ცვლილებებს. ჰიპოფიზის მალუტეინიზირებელი ჰორმონის შემცირება კი იწვევს ყვითელი სხეულის ატროფიას — იგი შეიცვლება შემაერთქოვილოვანი ნაწიბურით, რის შედეგადაც წყდება პროგესტერონის პროდუქცია საკვერცხეში. საშვილოსნოში, ლულებსა და საშოში ოვულაციის წინა პერიოდის ცვლილებები მცირდება.

ამ პერიოდში სისხლში საკვერცხის ჰორმონების შემცირებასთან დაკავშირებით ძლიერდებიან საშვილოსნოს ტონური შეკუმშვები, რომლებიც იწვევენ მისი ლორწოვანი გარსის მოცილებას. ამ უკანასკნელის ნაფლეთები გამოდის სისხლთან ერთად — ხდება მენსტრუალური სისხლდენა, რომლის დამთავრების შემდეგ სწრაფად ხდება საშვილოსნოს ლორწოვანი გარსის რეგენერაცია.

ოვულაციის შემდგომი პერიოდის დამთავრების შემდეგ დგება ოვულაციისათაშორისო სიმშვიდის პერიოდი, ხოლო მას მოყვება ახალი ციკლის ოვულაციის წინა პერიოდი.

კვერცხუჯრედის განაყოფიერების შემდეგ წარმოქმნილი ჰორმონალური ცვლილებები

კვერცხუჯრედის განაყოფიერება ქალებში შესაძლებელია მხოლოდ ოვულაციის შემდეგ პირველი ორი დღის განმავლობაში, ე. ი. იმ დროს, როცა კვერცხუჯრედი მოთავსებულია ფალოპის ლულაში. მესამე დღეს კვერცხუჯრედი იფარება ცილოვანი გარსით, რომელიც ხელს უშლის მასში სპერმატოზოიდების შეჭრას. აქედან გამომდინარეობს, რომ სქესობრივი აქტი შეიძლება ორსულობით დამთავრდეს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ იგი მოხდა ოვულაციამდე ცოტა ხნით ადრე (მკვლევართა უმრავლესობის აზრით არა უმეტეს 5—7 დღით ადრე) და ქალის ორგანიზმის სასქესო გზებში არის ჭერ კიდევ ცოცხალი, განაყოფიერების უნარის მქონე სპერმატოზოიდები, ან თუ აქტი მოხდა ოვულაციის შემდეგ პირველი ორი დღის განმავლობაში. სპერმატოზოიდების გადასვლას საშოდან საშვილოსნოში და შემდეგ ფალოპის ლულებში და ოვულაციის პერიოდში კვერცხუჯრედის განაყოფიერებას ხელს უწყობს ის გარემოება, რომ ოვულაციის წინა და ოვულაციის პერიოდში საშვილოსნოსა და ლულების ლორწოვანი გარსის მიერ გამოყოფილ ლორწოს აქვს უფრო მეტად მჟავა რეაქცია, ვიდრე ოვულაციის შემდეგ ან ოვულაციისათაშორის მოსვენების პერიოდში გამოყოფილ ლორწოს: მჟავიანობისაგან გარემოს რეაქციის გადახრისას სპერმატოზოიდების მოძრაობა და მათი კვერცხუჯრედში შეჭრის უნარი იზრდება.

საშვილოსნოში განაყოფიერებული კვერცხუჯრედის მოხვედრის შემდეგ იგი რამდენიმე დღის განმავლობაში თავისუფალ მდგომარეობაში იმყოფება, ხოლო შემდეგ იმპლანტირდება საშვილოსნოს ლორწოვან გარსში (სურ. 110). კვერცხის იმპლანტაციას ხელს უწყობს ლორწო-

ვანის გაზრდა, რასაც ადგილი აქვს ოველაციის წინა პერიოდში და გაზრდილი ლორწოვანი გარსის აღმატებული მგრძნობელობა შეხების მიმართ, რაც გამოწვეულია საშვილოსნოზე ყვითელი სხეულის მიერ გამოყოფილი პროგესტერონის ზემოქმედებით.

პროგესტერონი ხელს უწყობს კვერცხის იმპლანტაციას იმით, რომ აკავებს საშვილოსნოს მუსკულატურის შეკუმშვებს და ამით შესაძლებელს ხდის კვერცხუჯრედის საკმაოდ ხანგრძლივ შეხებას ლორწოვანი გარსის ერთსა და იმავე პუნქტთან, რის გარეშეც კვერცხის იმპლანტაცია ვერ მოხდება.

თუ საშვილოსნოს კედელში მოხდა კვერცხუჯრედის იმპლანტაცია, მაშინ ჰიპოფიზის წინა წილის მიერ გონადოტროპული ჰორმონების პროდუქცია არ მცირდება; პირიქით, ლუტეოტროპული ჰორმონი მეტი რაოდენობითაც კი წარმოიქმნება. ჰიპოფიზში გონადოტროპული ჰორმონების წარმოქმნის სტიმულაცია ხდება ალბათ იმ ნერვული იმპულსების გავლენით, რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიიმართებიან საშვილოსნოდან მასში კვერცხის იმპლანტირების შემდეგ. მალუტეინიზირებელი ჰორმონის დიდი რაოდენობით წარმოქმნის გამო საკვერცხეში ყვითელი სხეული არ შეიცვლება ნაწიბუროვანი ქსოვილით, არამედ იგი კიდევ უფრო მეტად იზრდება (ორსულობის ყვითელი სხეული) და შესაბამისად გამოყოფს პროგესტერონის დიდ რაოდენობას.

პროგესტერონი, აკავებს რა საშვილოსნოს შეკუმშვებს, ხელს უწყობს ორსულობის შენარჩუნებას. მაიმუნებზე დაყენებული ცდებით გარკვეულია, რომ ორსულობის პირველ პერიოდში ყვითელი სხეულის ამოკვეთა იწვევს აბორტს.

დიდი მნიშვნელობა აქვს პროგესტერონისა და ესტროგენის მასტიმულირებელ გავლენას სარძეო ჯირკვლების განვითარებაზე. ეს დადგენილია ცდებით მამალ ცხოველებზე: მათთვის ესტროგენის და პროგესტერონის საკმაოდ ხანგრძლივად შეუვანისას სარძეო ჯირკვლები იმდენად უვითარდებოდა, რომ შეუძლიათ რძის გამოყოფა. მიღებულია მონაცემები, რომლებიც მიუთითებენ, რომ ესტროგენი ასტიმულირებს სარძეო ჯირკვლების სადინარების განვითარებას, მაშინ როცა პროგესტერონი ასტიმულირებს ჯირკვლოვანი წილების განვითარებას. ესტროგენისა და პროგესტერონის გარდა რძის გამოყოფის უზრუნველყოფაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობს ჰიპოფიზის წინა წილის ჰორმონი — პროლაქტინი, რომელიც არ მოქმედებს სარძეო ჯირკვლების განვითარებაზე, მაგრამ განვითარებულ ჯირკვლებში იწვევს რძის სეკრეციის სტიმულაციას.

ყვითელი სხეულიდან და პლაცენტიდან (განსაკუთრებით დიდი რაოდენობით ამ უკანასკნელიდან) გამოყოფილია ჰორმონი, რომელიც იწვევს მენჯის ბოქვენის ნაწილების სიმფიზის გაფართოებას, რის გამოც მას რელაქსინი ეწოდა (ლათინური სიტყვიდან „relaxo“ — ვაფაროებ). მისი მოქმედების შედეგად ორსულობის ბოლოს მცირე მენჯის ძვლოვანი სტრუქტურები იწვეიან განზე, რაც ხელს უწყობს მშობიარობის აქტს.

პლაცენტის ჰორმონები

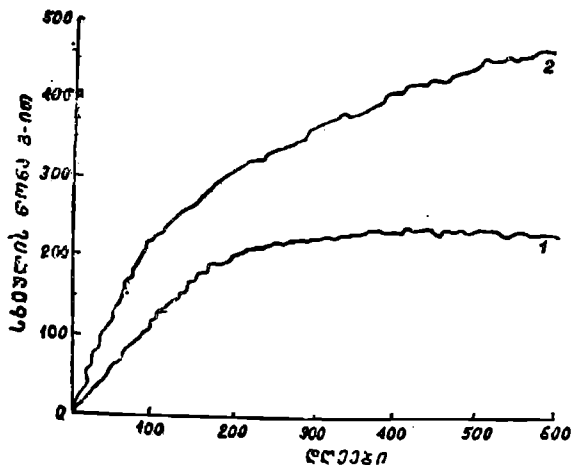
ორსულობის შიდასეკრეციულ რეგულაციაში მონაწილეობს აგრეთვე პლაცენტა. იგი გამოყოფს ესტროგენს, პროგესტერონს და ქორიონულ გონადოტროპინს. ამის გამო ისეთი ოპერაციები, როგორიცაა ჰიპოფიზის ან საკვერცხეების ამოკვეთა, თუ ისინი ნაწარმოებია ცხოველზე ორსულობის მეორე ნახევარში, ე. ი. მაშინ, როცა პლაცენტა უკვე კარგადაა განვითარებული და წარმოქმნის დასახელებულ ჰორმონებს საკმაოდ დიდი რაოდენობით, არ იწვევენ აბორტს; ამ პირობებში პლაცენტურ ჰორმონებს შეუძლიათ შეენაცვლონ ჰიპოფიზისა და საკვერცხეების შესაბამის ჰორმონებს.

ქორიონული გონადოტროპინი თავის მოქმედებით ახლოსაა ჰიპოფიზის მალუტეინიზირებელ ჰორმონთან. იგი დიდი რაოდენობით გამოიყოფა ორსულთა შარდში. ეს ფაქტი გამოიყენება ორსულობის დიაგნოსტიკისათვის მეტად უზრალო სინჯის დახმარებით. ეს უკანასკნელი იმაში მდგომარეობს, რომ თუ მამალ ბაჟაქს კანქვეშ ზურგის მიდამოში შეუყვანენ 5-დან 10 მლ-მდე შარდს, მაშინ არა უგვიანეს 2 საათისა ცხოველის კლოაკაში ჩნდება სპერმატოზოიდები იმ შემთხვევაში, თუ შარდი შეიცავს გონადოტროპინს.

ჰიპოფიზი წარმოადგენს შინაგანი სეკრეციის რთულ ჯირკვალს, რომელიც სამი წილისგან შედგება: წინა, შუამდებარე და უკანა.

ჰიპოფიზის წინა წილის სტრუქტურა

ჰიპოფიზის წინა წილი, ანუ ადენოჰიპოფიზი შედგება სამი სახის უჯრედებისაგან: ძირითადი ანუ ქრომოფობური (ყველა უჯრედის 55—60%), ქრომო-



სურ. 111. წონის მატების დინამიკა ნორმალური ვირთაგვისა (1) და იმ ვირთაგვისა, რომელიც ყოველდღიურად იღებდა ზრდის ჰორმონის ინექციებს (2).

ფილური, სხვანაირად აციდოფილური (30—35%) და ბაზოფილური (5—10%). ქრომოფობური უჯრედები ალბათ ჰორმონებს არ წარმოქმნიან და წარმოადგენენ ქრომოფილური უჯრედების წინამორბედებს. ბაზოფილური უჯრედები წარმოქმნიან ადრენოკორტიკოტროპულ, თირეოტროპულ და გონადოტროპულ (ფოლიკულომასტიმულირებელ და მალუტეინიზირებელ ჰორმონებს. აციდოფილური უჯრედები წარმოქმნიან

ზრდის ჰორმონს და პროლაქტინს.

წინა წილის ყველა ჰორმონი წარმოადგენს ცილოვან ნივთიერებას.

ზრდის ჰორმონი

ზრდის ჰორმონი (სომატოტროპული ჰორმონი, ანუ სომატოტროპინი) ასტიმულირებს ახალგაზრდა ცხოველების ზრდას (სურ. 111).

ზრდის ჰორმონის ზუსტი ქიმიური სტრუქტურა ჯერ არაა ცნობილი. ადამიანის შემთხვევაში მისი მოლეკულა შედგება ერთი პეპტიდური ჯაჭვისაგან, რომელიც შეიცავს 240 ამინომჟავას (მოლეკულური წონა დაახლოებით 27000). ხარებში ამ ჰორმონის მოლეკულა შედგება ორი პეპტიდური ჯაჭვისაგან 369 ამინომჟავას ნარჩენებით (მოლეკულური წონა დაახლოებით 46 000).

სომატოტროპინი გავლენას ახდენს ორგანიზმის მეტაბოლიზმის მთელ რიგ პროცესებზე. იგი ორგანიზმის ყველა უჯრედში აძლიერებს ცილების სინთეზს

და ზრდის უჭრედებში რიბონუკლინის მჟავას შემცველობას. სისხლში ამინო-
მჟავების რაოდენობა მცირდება და შარდთან ერთად გამოყოფილი აზოტის
დონე ქვეითდება.

ის მექანიზმები, რომელთა მეოხებითაც სომატოტროპული ჰორმონი აძლი-
ერებს უჭრედებში ცილის სინთეზს, სადღეისოდ ჯერ კიდევ არ არის საკმარისად
შესწავლილი. ცნობილია, რომ სომატოტროპინის ამ ეფექტისათვის აუცილე-
ბელია ნახშირწყლებისა და ინსულინის არსებობა. ცხოველებს, რომელთაც ამო-
კვეთილი აქვთ პანკრეასი, აგრეთვე ნორმალურ ცხოველებს თუ დიეტიდან
გამოთრიცხავთ ნახშირწყლებს, მათში ზრდის ჰორმონის მოქმედება კავდება. ამ
ჰორმონის შეყვანა ახალგაზრდა ცხოველებში აძლიერებს ინსულინის სეკრე-
ციას. ხოლო ზრდასრულ ცხოველებში ინსულინის სეკრეციის გაძლიერება არ
ხდება, პანკრეასში კუნძულები განიცდიან გადაგვარებას და ვითარდება დია-
ბეტი. ზრდის ჰორმონის შეყვანისას ძლიერდება ცხიმის დეპოზიციონი ცხიმის
შობილიზაცია და ენერგეტიკულ ცვლაში მისი გამოყენება. ეს იწვევს ცხიმების
ხარჯვის გაზრდას, აგრეთვე სისხლში აცეტონისა და კეტონის სხეულების დო-
ნის მომატებას და მათ გამოყოფას შარდთან ერთად.

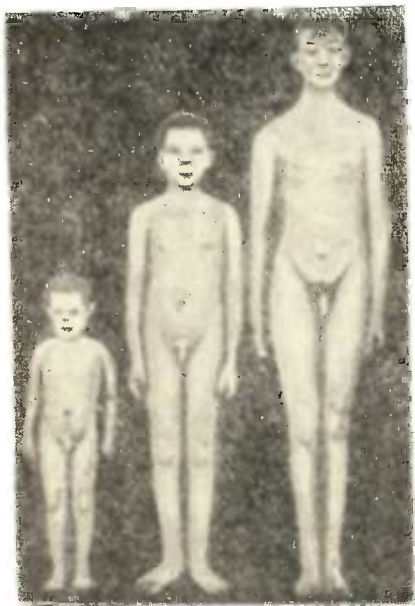
სომატოტროპული ჰორმონი გამოიყოფა განუწყვეტლივ ორგანიზმის მთე-
ლი სიცოცხლის განმავლობაში. ის სარეგულაციო ფაქტორები, რომლებსაც შე-
უძლიათ შეცვალონ სომატოტროპინის პროდუქციის ინტენსივობა, ჯერჯერობით
არაა ცნობილი.

**ცვლილებები, რომლებიც ვითარდება ორგანიზმში ზრდის ჰორმონის
პროდუქციის ნაკლებობის ან სიჭარბის პირობებში.** ცვლილებები, რომლებიც
ვითარდება ზრდის ჰორმონის გამომუშავების ნაკლებობისას, გამოვლინდება
სხვადასხვანაირად ორგანიზმის ასაკის მიხედვით. ადრეული ასაკის ბავშვებში
ვითარდება ზრდის მკვეთრი შეკავება. ამასთან ერთად ადამიანი მთელი სიცო-
ცხლის განმავლობაში რჩება ჯუჯად (ჰიპოფიზური ჯუჯა) (სურ. 112).

ასეთი ადამიანების სხეულის აღნაგობა შედარებით პროპორციულია;
თუმცა მათი ხელის მტევნები და ფეხის ტერფები პატარებია, თითები წვრილი,
ჩონჩხის გაძვალეა დაყოვნებულია, სასქესო ორგანოები ჯანუვითარებული
რჩება, მეორადი სასქესო ნიშნები ნაკლებადაა გამოხატული და თმები გამოირ-
ჩევა სირბილითა და აბრეშუმის მაგვარობით, რაც ბავშვებს ახასიათებს. ასეთი
ავადმყოფები ცუდად იტანენ ინფექციურ და სხვა დაავადებებს და ხშირად
ახალგაზრდა ასაკში იღუპებიან. ამ დაავადებით შეპყრობილ მამაკაცებს აღენიშ-
ნებათ სქესობრივი იმპოტენცია, ე. ი. სქესობრივი აქტის შესრულების უუხა-
რობა, ხოლო ქალებს — სტერილობა, ე. ი. ჩასახვის უნარის უქონლობა.

ადრეულ ასაკში ზრდის ჰორმონის ჭარბი პროდუქციისას, ვითარდება გი-
განტიზმი, რომლის დროსაც ადამიანის სიმაღლე აღწევს 240--250 სმ, ხო-
ლო სხეულის წონა 150 კგ-მდე. ხოლო თუ ზრდის ჰორმონის ჭარბი პროდუქცია
წარმოებს მოზრდილ ადამიანში, მაშინ სხეული სიმაღლეში არ იზრდება, რად-
გან იგი უკვე დასრულებულია, მაგრამ მატულობს სხეულის იმ ნაწილების ზო-
მები, რომლებსაც ჯერ კიდევ შენარჩუნებული აქვთ ზრდის უნარი: ხელებისა
და ფეხების თითები, ხელის მტევნები და ფეხის ტერფები, ცხვირი და ქვედა
ყბა, ენა, გულმკერდისა და მუცლის ღრუს ორგანოები. ამ დაავადებას ეწო-
დება აკრომეგალია (ბერძნული სიტყვიდან „აკრონ“ და „მეგალოს“ —
სიტყვასიტყვით ნიშნავს „დიდი წანაზარდები“) (სურ. 113). როგორც ჰიპოფი-

ზურ-გიგანტებს, ისე აკრომეგალიით დაავადებულებს აღენიშნებათ იმ შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა ფუნქციების მოშლა, რომლებიც რეგულირდებიან ჰიპოფიზის წინა წილით, კერძოდ, აღინიშნება სასქესო ჯირკვლების შიდასეკრეციული ფუნქციის ნაკლოვანება. აკრომეგალიის დროს ნახულობენ აგრეთვე



სურ. 112. ჰიპოფიზური ჯუჯა (14 წლის ბიჭი; სიმაღლე 100 სმ), ჰიპოფიზური გიგანტიზმი (13 წლის და 10 თვის ბიჭი; სიმაღლე 187 სმ), ცენტრში — იშვევ ასაკის ნორმალური სიმაღლის ბიჭი (სიმაღლე 148 სმ) (ნ. შერეშევსკის მიხედვით).



სურ. 113. აკრომეგალია. ცხვირის, ქვედა ყბის, ხელებისა და ფეხების წაგრძელება. სიკვდილის შემდეგ გაკვეთაზე დაღვნილი იყო, რომ ჰიპოფიზი იყო არანორმალურად დიდი და ქმნიდა ალუბლის ოდენობის სიმსივნეს (მიუღერის მიხედვით).

პანკრეასის ინსულარული აპარატის ნაკლოვანებას, რაც იწვევს შაქრის დაავადებას. აკრომეგალიის მიზეზს ჩვეულებრივ წარმოადგენს ჰიპოფიზის წინა წილის სიმსივნე, რომელიც შედგენილია აციდოფილური უჯრედებისაგან.

გონადოტროპული ჰორმონები

ჰიპოფიზის წინა წილის აციდოფილური უჯრედების მიერ გამოიშვება ბული პროლაქტინი, ანუ ლუტეოტროპული ჰორმონი, წარმოადგენს პროტეინს. რომლის მოლეკულური წონა შეადგენს 25 000—30 000. იგი იშლება საჭმლას მომწელებელი ტრაქტის ფერმენტებით და ამიტომ აუცილებელია მისი ორგანიზმში შეყვანა კანკვეშ ან ვენაში. ეს ჰორმონი ასტიმულირებს სარძეო ჯირკვლების მიერ რძის გამოყოფას მას შემდეგ, რაც ამ ჯირკვლებმა განიცადეს ესტროგენებისა და პროგესტერონის გავლენა. გარდა ამისა, იგი ასტიმულირებს ყვითელი სხეულის განვითარებას.

თუ ძუძუმწოვარ დედალ ვირთაგვებს ამოუყევთავთ ჰიპოფიზს, მათ უწყდება ლ ა ქ ტ ა ც ი ა, ე. ი. რძის გამოყოფა. პროლაქტინის შეყვანა აძლიერებს რძის გამოყოფას არა მხოლოდ ძუძუმწოვარ ვირთაგვებში, არამედ იწვევს აგრეთვე მისი მცირე რაოდენობით გამოყოფას არაძუძუმწოვარ ვირთაგვებშიც, თუ მათ უკვე მიაღწიეს სქესობრივ მომწიფებას.

პროლაქტინი იწვევს ზრადსრულ ვირთაგვებში რძის გამოყოფას იმ შემთხვევაშიც, თუ ისინი კასტრირებული არიან. მისი ინექციით ლაქტაციის გამოწვევა შეიძლება მამლებშიც კი. მაგრამ ამ შემთხვევაში მათ რამდენიმე ხნის განმავლობაში წინასწარ უნდა შეუყვანოთ ესტროგენი და პროგესტერონი, რადგანაც მამლებს სარძეო ჯირკვლები რუდიმენტულ მდგომარეობაში აქვთ და არ შეუძლიათ რძის გამოყოფა, თუ ხელოვნური გზით არ გამოვიწვევთ მათი ჯირკვლოვანი ქსოვილის განვითარებას. პროლაქტინის შეყვანა, თუნდაც იგი წარმოებდეს სქესობრივი მომწიფების მიღწევამდე, იწვევს დედობრივი ინსტინქტის გაჩენას.

პროლაქტინი იწვევს ქსოვილების მიერ გლუკოზის მოხმარებას შემცირებას, რასაც მიყვარათ სისხლში გლუკოზის რაოდენობის მომატებამდე, ე. ი. ამ მხრივ იგი მოქმედებს სომატოტროპინის მსგავსად, თუმცა მასზე ბევრად უფრო სუსტად. პროლაქტინის სეკრეციის სტიმულაცია ხორციელდება რეფლექსურად ჰიპოთალამუსის მიდამოს ცენტრებით. რეფლექსი აღმოცენდება სარძეო ჯირკვლების დვრილების რეცეპტორების გაღიზიანებისას წოვის დროს. ამ გაღიზიანებათა დროს ადგილი აქვს ჰიპოთალამუსის ბირთვების აგზნებას, რომელიც ნეიროსეკრეციის მეოხებით ჰუმორალური გზით მოქმედებს ჰიპოფიზის ფუნქციაზე.

ჰიპოფიზის წინა წილის აციდოფილური უჯრედების მიერ, პროლუცირებული პროლაქტინისაგან განსხვავებით, ორი სხვა გონადოტროპული ჰორმონი — ფოლიკულომასტიმულირებელი და მალუტეინიზირებელი — წარმოიშობიან ამ წილის ბაზოფილური უჯრედების მიერ. სხვადასხვა ცხოველების ჰიპოფიზისაგან მიღებულია ამ ჰორმონების პრეპარატები, რომლებიც წარმოადგენენ დაახლოებით 30 000 მოლეკულური წონის მქონე გლუკოპროტეიდებს. პრეპარატები თავიანთ აქტივობას კარგავენ ამილაზას მოქმედებისას. ეს იმის დამამტკიცებელია, რომ ჰორმონების აქტიური ჯგუფის შედგენილობაში შედის პოლისაქარიდი.

ფოლიკულომასტიმულირებელი და მალუტეინიზირებელი ჰორმონების მიერ გამოწვეული ფიზიოლოგიური ეფექტები განხილულია ზევით. ეს ეფექტები განპირობებულია ამ ჰორმონთა მოქმედებით დედალი და მამალი ცხოველების სასქესო ჯირკვლებზე — პუბერტატული ჯირკვლისა და ფოლიკულების განვითარების სტიმულაციით და მათში სასქესო ჰორმონების წარმოქმნით.

კასტრატებში ჰიპოფიზის გონადოტროპული ჰორმონების შეყვანისას დამახასიათებელი ისეთი ფიზიოლოგიური ეფექტები არ აღინიშნება, რომლებიც აღენიშნებათ სქესობრივად მოუმწიფებელ ცხოველებს. ეს იმის დამაჯერებლად დამამტკიცებელია, რომ სქესობრივად მოუმწიფებელი ცხოველებისათვის გონადოტროპული ჰორმონების რეგულარული შეყვანისას სქესობრივი მომწიფების აჩქარება, რასაც თან სდევს სასქესო ორგანოების ზომების მომატება და მეორადი სასქესო ნიშნების ადრე გაჩენა, წარმოადგენს ამ ჰორმონთა სასქესო ჯირკვლებზე მოქმედების შედეგს. აღნიშნული ეფექტების უშუალო

მიზეზს წარმოადგენს სასაქესო ჯირკვლების მიერ წარმოქმნილი ჰორმონების, და არა თვით ჰიპოფიზის გონადოტროპინების მოქმედება. მხოლოდ წინამდებარე ჯირკვლების გაზრდა, რაც ხდება ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონის შეყვანის გავლენით არა მარტო ნორმალურ მამალ ცხოველებში, არამედ კასტრატებშიც, წარმოადგენს ამ ჰორმონის პირდაპირი მასტიმულირებელი მოქმედების შედეგს.

გონადოტროპული ჰორმონების გამოყოფის ინტენსივობა დამოკიდებულია სასაქესო აქტის რეფლექსურ გავლენასა და სათესლეებისა და საკვერცხეების სასაქესო ჰორმონების ჰუმორალურ მოქმედებაზე, აგრეთვე გარემოს სხვადასხვა ფაქტორზე. ადამიანში გონადოტროპული ჰორმონების გამომუშავებაზე გავლენას ახდენენ ფსიქიკური განცდები. ასე, მაგალითად, მეორე მსოფლიო ომის დროს შემჩნეული იყო, რომ ბომბდამშენი ავიაციის თავდასხმით ან საკონცენტრაციო ბანაკში მოთავსებით გამოწვეული შიში მკვეთრად არღვევდა გონადოტროპული ჰორმონების გამომუშავებას და იწვევდა მენსტრუალური ციკლის შეწყვეტას.

თირეოტროპული ჰორმონი (თირეოტროპინი)

ჰიპოფიზის წინა წილის ბაზოფილური უჯრედების მიერ გამოყოფილი თირეოტროპული ჰორმონი წარმოადგენს 26 000—30 000 მოლეკულური წონის მქონე გლუკოპროტეიდს. ეს ჰორმონი იწვევს ფარისებრი ჯირკვლის მიერ მისი ჰორმონების გამოყოფის სტიმულაციას. ამ სტიმულაციათა მექანიზმები მრავალია. თირეოტროპინი ააქტივებს რა პროტეაზებს, აძლიერებს ფარისებრ ჯირკვალში თირეოგლობულინის დაშლას, რაც იწვევს თიროქსინისა და ტრიიოდთირონინის გაძლიერებულ გამოყოფას. თირეოტროპინი ხელს უწყობს ფარისებრ ჯირკვალში იოდის დაგროვებას; გარდა ამისა იგი აძლიერებს ფარისებრი ჯირკვლის სეკრეციული უჯრედების აქტივობას და ზრდის ამ უჯრედთა რიცხვს.

თირეოტროპული ჰორმონის შეყვანა იწვევს ფარისებრი ჯირკვლის გაზრდას, ხოლო ჰიპოფიზის ამოკვეთა ახალგაზრდა ცხოველებში იწვევს მის განუვითარებლობას, მოზრდილებში კი — მის შემცირებასა და ნაწილობრივ ატროფიას. ცხოველებს, რომელთაც ამოკვეთათ ჰიპოფიზი, უქვეითდებათ ძირითადი და ცილოვანი ცვლა, რაც შეიძლება კვლავ გაძლიერდეს ჰიპოფიზის გადანერგვით, თიროქსინის ან თირეოტროპული ჰორმონის შეყვანით. თიროქსინის შეყვანა იმიტომ იწვევს ძირითადი და ცილოვანი ცვლის ნორმალიზაციას, რომ ამ გზით შეივსება ცხოველის ატროფირებულ ფარისებრ ჯირკვალში თიროქსინის არასაკმარისი პროდუქცია, ხოლო ჰიპოფიზის გადანერგვა და თირეოტროპული ჰორმონის შეყვანა იწვევენ ნივთიერებათა ცვლის ნორმალიზაციას იმიტომ, რომ ადგილი აქვს ატროფირებული ფარისებრი ჯირკვლის გაზრდას ამ ჰორმონის უარსებობის პირობებშიც.

თუ ხანგრძლივი დროის განმავლობაში ცხოველებს ყოველდღიურად შევუყვანთ თირეოტროპული ჰორმონის საკმარის დიდ რაოდენობას, მათ უვითარდებათ ადამიანის ბაზედოვის დაავადების მსგავსი სიმპტომები.

თირეოტროპინი გამოიყოფა მცირე რაოდენობით განუწყვეტლივ. თირეოტროპინის სეკრეციის სტიმულაცია ხორციელდება ჰიპოთალამუსით, რომ-

ლის ნერვული უჯრედები გამოყოფენ ჰიპოფიზის წინა წილის შინაგანი სეკრეციის ამგზნებ ფიზიოლოგიურად აქტიურ ნივთიერებებს. თირეოტროპინის სეკრეციის დონე დამოკიდებულია სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების რაოდენობაზე. ამ უკანასკნელთა საკმაო რაოდენობისას თირეოტროპინის სეკრეცია ითრგუნება და, პირიქით, სისხლში ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების არასაკმარისი შემცველობა ასტიმულირებს თირეოტროპინის სეკრეციას. ამრიგად, აქ მოქმედებაშია უკუკავშირის მექანიზმი.

ორგანიზმის გაცივებისას თირეოტროპინის სეკრეცია ძლიერდება და მატულობს ფარისებრი ჯირკვლის ჰორმონების წარმოქმნა, რის შედეგადაც სითბოს წარმოქმნა ძლიერდება. თუ ორგანიზმი განიცდის გაცივების განმეორებით გავლენას, მაშინ თირეოტროპინის სეკრეციის სტიმულაცია პირობითი რეფლექსის გამომუშავების გამო აღმოცენდება იმ სიგნალების მოქმედებისას, რომლებიც წინ უსწრებდნენ გაცივებას. აქედან გამომდინარეობს, რომ თავის ტვინის ქერქს შეუძლია გავლენა მოახდინოს თირეოტროპული ჰორმონის სეკრეციაზე. ამ მდგომარეობას მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის გაკაუებისას, ე. ი. სიცვიის მიმართ მისი გამძლეობის გაზრდისას ტრენირების გზით.

ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი

სხვადასხვა ცხოველთა ადრენოკორტიკოტროპულ ჰორმონებს (აკტჰ) აქვთ სხვადასხვა სტრუქტურა და განსხვავდებიან თავიანთი აქტივობით. ისინი წარმოადგენენ პოლიპეტიდებს, რომელთა მოლეკულებს აქვთ ამინომჟავათა 39 ნარჩენისაგან შემდგარი ჯაჭვის ფორმა. ჰიპოფიზის წინა წილიდან გამოყოფილია აკტჰ-ს სხვადასხვა წინამორბედი, რომლებიც დაშლისას გარდაიქმნებიან აკტჰ-დ.

ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი იწვევს თირკმელზედა ჯირკვლის კოროზი და ბადისებრი ზონის გაზრდას და აძლიერებს მათ ჰორმონთა სინთეზს. აკტჰ-ს ეს მოქმედება იმ შემთხვევაშიც აღინიშნება, თუ ცხოველს წინასწარ მოცილებული ჰქონდა ჰიპოფიზი და თირკმელზედა ჯირკვლის აღნიშნულმა ზონებმა განიცადეს ატროფია ორგანიზმში საკუთარი ადრენოკორტიკოტროპული ჰორმონის უარსებობის გამო.

ჰიპოფიზის ამოკვეთა არ იწვევს თირკმელზედა ჯირკვლის ქერქის გორგლოვანი ზონისა და ტვინოვანი ნივთიერების ატროფიას. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ აკტჰ-ს მოქმედება სპეციფიკურია და ვრცელდება მხოლოდ თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქის კონოვან და ბადისებრ ზონებზე.

ჰიპოფიზის მიერ აკტჰ-ს სეკრეცია ძლიერდება ყველა განსაკუთრებული გამაღიზიანებლების დროს, რომლებიც ორგანიზმში იწვევენ დაძაბვის (სტრესის) მდგომარეობას. ასეთი გამაღიზიანებლები რეფლექსურად, აგრეთვე თირკმელზედა ჯირკვლების ქერქოვანი შრის მიერ ადრენალინის გამოყოფის გაძლიერების საშუალებით მოქმედებენ ჰიპოთალამუსის ბირთვებზე, რომლებშიც ძლიერდება ნეიროსეკრეცია, ე. ი. ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნა. ეს ნივთიერებები ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის სისხლძარღვოვანი კავშირის მეოხებით აღწევენ წინა წილის უჯრედებს და აძლიერებენ აკტჰ-ს სეკრეციას. ეს უკანასკნელი მოქმედებს თირკმელზედა ჯირკვალზე, აძლიერებს

გლუკოკორტიკოიდების გამომუშავებას, რომლებიც ხელს უწყობენ ორგანიზმის წინააღმდეგობის უნარიანობის გაზრდას არახელსაყრელი ფაქტორების გავლენის მიმართ.

ჰიპოფიზის შუამდებარე წილი

ცხოველთა უმრავლესობასა და ადამიანს შუამდებარე წილი გამოყოფილი აქვთ წინა წილისაგან და შეზრდილია უკანასთან. შუამდებარე წილის ჰორმონი — ინტერმედინი — ანუ მელანოციტომასტიმულირებელი ჰორმონი, — გამოიყოფა უკანა წილის ჰორმონებთან ერთად.

ამფიბიებსა (კერძოდ ბაყაყს) და ზოგიერთ თევზებში ინტერმედინი იწვევს კანის პიგმენტური უჯრედების — მელანოფორების გაფართოებისა და მათ პროტოპლაზმაში მოთავსებული პიგმენტური მარცვლების უფრო ფართო გავრცელების შედეგად კანის გამუქებას. ინტერმედინის მნიშვნელობა მდგომარეობს სხეულის საფარველის ფერის გარემოს ფერთან შეგუებაში. ადამიანებში უპიგმენტო კანის ნაწილების არსებობისას შესაბამის მიდამოებში ინტერმედინის შეშხაპუნება იწვევს მათი ფერის თანდათანობით ნორმალიზაციას. ალბათ ინტერმედინი ადამიანისთვისაც წარმოადგენს კანის პიგმენტაციის რეგულატორს.

ჰიპოფიზის შუამდებარე წილის მიერ ინტერმედინის სეკრეცია რეგულირდება რეფლექსურად თვალის ბაღურაზე სინათლის მოქმედებით. ძუძუმწოვარა ცხოველებსა და ადამიანებში ინტერმედინის მნიშვნელობა აქვს თვალში შავი პიგმენტური შრის უჯრედების მოძრაობათა რეგულაციაში. კაშკაშა სინათლისას პიგმენტური შრის უჯრედები გამოუშვებენ ფსევდოპოდებს, რის მეოხებითაც სინათლის ზედმეტი სხივები შთაინთქმებიან პიგმენტის მიერ და ბაღურა არ გაინიცდის მეტად ინტენსიურ გაზილიანებას.

ჰიპოფიზის უკანა წილი

ჰიპოფიზის უკანა წილი (ნეიროჰიპოფიზი) შედგება უჯრედებისაგან, რომლებიც წააგავს გლიის უჯრედებს, — ე. წ. პიტუიტებისაგან. ეს უჯრედები ინერვირდებიან ნერვული ბოჭკოებით, რომლებიც გადიან ჰიპოფიზის ფეხში და წარმოადგენენ ჰიპოთალამუსის ნეირონების მორჩებს.

ცვლილებები, რომლებიც ვითარდება ორბანიზმში ჰიპოფიზის უკანა წილის შედარებითი უნაყოფიერების შემთხვევაში. უკანა წილის ჰიპოფუნქცია წარმოადგენს უშაქრო დიაბეტის (უშაქრო შარდის დიდ რაოდენობით გამოყოფას) მიზეზს. ამ დროს აღინიშნება დიდი რაოდენობით (ზოგჯერ დღე-ღამეში ათობით ლიტრი) შარდის გამოყოფა, რომელიც არ შეიცავს შაქარს და ავადმყოფს აწუხებს ძლიერი წყურვილი. ჰიპოფიზის უკანა წილის პრეპარატის კანქვეშ შეყვანა უშაქრო დიაბეტით შეპყრობილ ავადმყოფებში შარდის დღეღამურ რაოდენობას ნორმამდე აქვეითებს. ამ დაავადებით გარდაცვლილ ავადმყოფთა პათანატომიური გამოკვლევისას შემჩნეულია ჰიპოფიზის უკანა წილის დაზიანება.

ჰიპოფიზის უკანა წილის პრომონები. ჰიპოფიზის უკანა წილიდან მიღებულია ორი პრეპარატი, რომელთაგან ერთი მკვეთრად თრგუნავს შარდის წარმო-

ქმნას და მაღლა სწევს სისხლის წნევას, ხოლო მეორე იწვევს საშვილოსნოს მუსკულატურის შეკუმშვას. პირველს ანტიდიუტორეზული ჰორმონი ანუ ვაზოპრესინი ეწოდა, მეორეს — ოქსიტოცინი.

ვაზოპრესინის ანტიდიუტორეზული მოქმედების მექანიზმი მდგომარეობს მილაკებში მოთავსებული შარდიდან შემკრები მილაკების კედლების გზით წყლის უკუშეწოვის გაძლიერებაში. ამ მიზეზის გამო ცხოველებში ან ადამიანში ამ ჰორმონის შეყვანისას მათ არა მარტო უმცირდებათ დიურეზი, არამედ აღენიშნებათ აგრეთვე შარდის ხვედრითი წონის გაზრდა.

ვაზოპრესინი იწვევს სისხლძარღვთა (განსაკუთრებით არტერიოლების) გლუვი მუსკულატურის შეკუმშვას და მაღლა სწევს სისხლის არტერიულ წნევას. სწორედ ეს გახდა ამ ჰორმონის სახელწოდების მიზეზი. მაგრამ პრესორულ ეფექტს უფრო დიდი მნიშვნელობა აქვს ფარმაცოლოგიისათვის, ვიდრე ფიზიოლოგიისათვის. იგი აღინიშნება მხოლოდ ჰორმონის დიდი დოზების ხელოვნური შეყვანისას; ხოლო ნორმალურ პირობებში გამოყოფილი ვაზოპრესინის რაოდენობა ახდენს მხოლოდ ანტიდიუტორეზულ გავლენას და არ მოქმედებს სისხლძარღვთა გლუვ მუსკულატურაზე.

ოქსიტოცინი იწვევს საშვილოსნოს გლუვი მუსკულატურის შეკუმშვათა სტიმულაციას, განსაკუთრებით ორსულობის ბოლოს. ამ ჰორმონის არსებობა წარმოადგენს აუცილებელ პირობას მშობიარობის აქტის ნორმალური მსვლელობისათვის. თუ მკაცრ ცხოველებს ამოუკვეთავთ ჰიპოფიზს, მათ მშობიარობა უძნელდებათ და უხანგრძლივდებათ. ოქსიტოცინის მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე რძის გამოყოფაში.

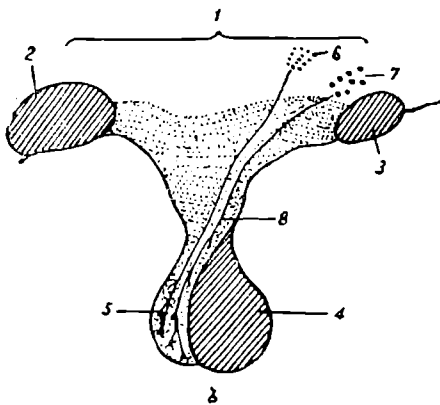
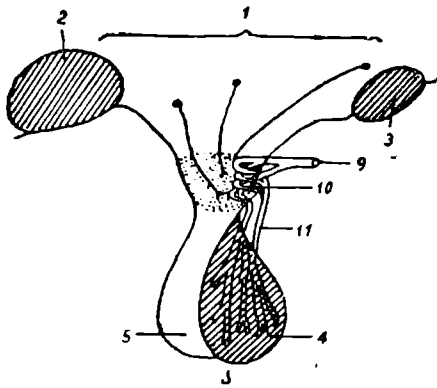
უქანასკნელ წლებში გარკვეულ იქნა ვაზოპრესინისა და ოქსიტოცინის ქიმიური სტრუქტურა და ისინი მიღებულია სინთეზურად. აღმოჩნდა, რომ თითოეული მათგანის მოლეკულა შედგება რვა ამინომჟავასაგან და ამინიკის სამი მოლეკულისაგან. ვაზოპრესინისა და ოქსიტოცინის შედგენილობაში ექვსი ამინომჟავა ერთნაირია, ხოლო ორი ამინომჟავა სხვადასხვაა (ოქსიტოცინში — ლეიკინი და იზოლეიკინი, ხოლო ვაზოპრესინში — ფენილალანინი და არგინინი). ამრიგად, წინა წილის ჰორმონებისაგან განსხვავებით ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონები წარმოადგენენ არც თუ ისე რთული შედგენილობის პოლიპეპტიდებს.

ჰიპოფიზის შინაგანი სეკრეციის რეგულაცია

ჰიპოფიზის შინაგანი სეკრეცია, რომელიც არეგულირებს მთელ რიგ სხვა ენდოკრინულ ჯირკვალთა სასქესო, თირკმელზედა, ფარისებრი ჯირკვლების ფუნქციებს, თავის მხრივ დამოკიდებულია ამ ჯირკვალთა ფუნქციონირებაზე. ასე, მაგალითად, სისხლში ანდროგენებისა და ესტროგენების, გლუკოკორტიკოიდების და თიროქსინის ნაკლებობა იწვევს შესაბამისად ჰიპოფიზის გონადოტროპული, ადრენოკორტიკოტროპული და თირეოტროპული ჰორმონების პროდუქციის სტიმულირებას. პირიქით, სასქესო ჯირკვლების, თირკმელზედა და ფარისებრი ჯირკვლების ჰორმონების სიჭარბე თრგუნავს ჰიპოფიზის შესაბამისი ჰორმონების პროდუქციას.

ამრიგად, ჰიპოფიზი ჩართულია ნერვულ-ჰუმორული რეგულაციის სისტემაში, რომელიც მუშაობს უკუკავშირის პრინციპით და ავტომატურად ინარჩუნებს შესაბამის ჯირკვალთა ჰორმონების პროდუქციას საჭირო დონეზე. ამ ავტომატური რეგულაციის მექანიზმები და შესაბამისი ინფორმაციის გადაცემის

გზები ბოლომდე ჯერ კიდევ არაა გარკვეული. ჰიპოთეზის წინა წილი მარაგდება სიმპათიკური ნერვის ტოტებით, რომლებიც ალბათ ძირითადად არეგულირებენ სისხლის ძარღვების სანათურს და არა ჯირკვლოვანი უჯრედების სეკრეციულ აქტივობას.



სურ. 114. ჰიპოთალამუსისა და ჰიპოფიზის წინა წილის სისხლძარღვოვანი კავშირისა (ა) და ჰიპოთალამუსისა და ჰიპოფიზის უკანა წილის ნერვული კავშირის სქემები (ბ).

1 — შუამდებარე ტვინი; 2 — მამილარული სხეულები; 3 — მხედველობის ნერვთა ჯვარედინი; 4 — ჰიპოფიზის წინა წილი; 5 — ჰიპოფიზის უკანა წილი; 6 — ჰიპოთალამუსის პარავენტრიკულური ბირთვი; 7 — სუპრაოპტიკური ბირთვი; 8 — ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური ტრაქტი; 9 — არტერია; 10 — პირველადი კაპილარული ბადე; 11 — ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური კარის ვენა.

მთავრდებიან უკანა წილში (სურ. 114, ბ).

ჰიპოფიზისა და ჰიპოთალამუსის ურთიერთკავშირი არ დაიყვანება მხოლოდ ჰიპოფიზის ფუნქციებზე ჰიპოთალამუსის მარეგულირებელ გავლენაზე. არის მონაცემები, რომ ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეციის ფიზიოლოგიურად აქ-

ტივობის წინა წილის ფუნქციონირების რეგულაციის მექანიზმში დიდი მნიშვნელობა აქვს მისი სისხლით მომარაგების თავისებურებებს, სახელდობრ იმით, რომ იგი საერთოა ჰიპოთალამუსისა და ჰიპოფიზის წინა წილისათვის. ამასთან ერთად ჰიპოთალამუსის მიდამოს კაპილარებიდან მომდინარე სისხლი მოხვდება ჰიპოფიზის ე. წ. პორტალურ სისხლის ძარღვებში და გარს უვლის ჰიპოფიზის უჯრედებს (სურ. 114, ა). ჰიპოთალამუსის მიდამოში ამ კაპილარების ირგვლივ არსებობს ნერვული ბადე, რომელიც შედგება ნერვული უჯრედების მორჩებისაგან და კაპილარებზე ქმნის თავისებურ ნეიროკაპილარულ სინაქსებს. ამ წარმონაქმნების გზით ნეიროსეკრეციის პროდუქტები, ე. ი. ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები, რომლებიც წარმოიქმნება ჰიპოთალამუსის ნერვულ უჯრედებში, გადადიან სისხლში და სისხლის ნაკადით უშუალოდ აღწევენ ჰიპოფიზის წინა წილის უჯრედებს და იწვევენ მათი ფუნქციების სტიმულაციას. ამრიგად, ჰიპოფიზის წინა წილის შინაგანი სეკრეცია რეგულირდება ნერვული სისტემით — ჰიპოთალამუსის ბირთვებით, ამასთან რეგულატორული გავლენები გადაეცემა არა ნერვული, არამედ ჰუმორული გზით.

წინა წილისაგან განსხვავებით ჰიპოფიზის უკანა წილს უშუალო ნერვული კავშირი აქვს ჰიპოთალამუსის ბირთვებთან, რადგანაც ამ ბირთვებში მოთავსებული ნერვული უჯრედების აქსონები გადიან ჰიპოფიზის ფხვში და

ტიური პროდუქტები, რომლებიც მოხვდებიან ჰიპოფიზის უკანა წილში მასში დაბოლოებული ნერვული უჯრედების აქსონების გზით, წარმოადგენენ ჰიპოფიზში წარმოქმნილი ჰორმონების ქიმიურ წინამორბედებს. კერძოდ, ოქსიტოცინისა და ანტიდიურეზული ჰორმონის წინამორბედებია ჰიპოთალამუსის უჯრედების მიერ გამომუშავებული რთული ცილოვანი ნაერთები, რომლებიც ამ უჯრედთა აქსონების გზით მოხვდებიან ჰიპოფიზის უკანა წილში, სადაც გროვდებიან პიტუიტებში. ამ უკანასკნელებში ეს ნივთიერებები გარდაიქმნებიან უკანა წილის ჰორმონებად და გამოიყოფიან სისხლში.

სხვაწარად ზორციელდება კავშირი ჰიპოფიზის წინა წილის უჯრედებსა და ჰიპოთალამუსს შორის. ამ წილის ჰორმონები წარმოიქმნება მასთან ჰიპოთალამუსის ბირთვების ნეიროსეკრეციის პროდუქტების გადმოსვლის გავლენით. ვარაუდობენ, რომ ნერვული იმპულსები, რომლებიც აღმოცენდებიან განსაკუთრებული გაღიზიანებების ზემოქმედებისას და იწვევენ დაძაბვის მდგომარეობას, აპირობებენ ჰიპოთალამუსის უკანა ბირთვების მიერ ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერების — კორტიკოტროპინ-მასტიმულირებელი ფაქტორის სეკრეციას. სწორედ ასევე ჰიპოფიზის გონადოტროული ჰორმონების გამოყოფა დამოკიდებულია ჰიპოთალამუსის ბირთვების მიერ გონადოტროპინ-მასტიმულირებელი ფაქტორის სეკრეციაზე, თირეოტროული ჰორმონის გამოყოფა დამოკიდებულია თირეოტროპინ-მასტიმულირებელი ფაქტორის მოქმედებაზე. ამ მოსაზრებათა სასარგებლოდ ის მიუთითებს, რომ კისერზე გადაწერილი ჰიპოფიზი აღნიშნულ ჰორმონებს არ გამოყოფს. თუ კვლავ ჰიპოფიზის ქსოვილს კისრიდან თურქული კეხის მიდამოში გადაწერგავთ, ჰიპოფიზის წინა წილის ჰორმონების გამოყოფა აღდგება. ამრიგად, ჰორმონების ნორმალური გამოყოფისათვის აუცილებელია ჰიპოფიზთან ჰიპოთალამუსის ნეიროსეკრეციის პროდუქტების განუწყვეტელი მიტანა.

იმ უკუკავშირის მექანიზმი, რომლის დახმარებითაც სისხლში ფარისებრი, თირკმელზედა და სასქესო ჯირკვლების ჰორმონების დონე არეგულირებს შესაბამისად ჰიპოფიზის თირეოტროული, ადრენოკორტიკოტროული და გონადოტროული ჰორმონების გამოყოფას, ზორციელდება ჰიპოთალამუსის მიდამოს ბირთვების საშუალებით. ასე, მაგალითად, ფარისებრი ან სასქესო ჯირკვლების ჰორმონების უშუალოდ ჰიპოფიზის წინა წილზე მოქმედება არ იწვევს შესაბამისად თირეოტროპინისა და გონადოტროპინების გამომუშავების დათრგუნვას; მაშინ, როდესაც ამ ჯირკვალთა ჰორმონების ჰიპოთალამუსის მიდამოზე მოქმედება იწვევს აღნიშნულ ეფექტს. უკანასკნელი აღინიშნება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როდესაც არ არის დარღვეული კავშირი ჰიპოფიზისა ჰიპოთალამუსთან; იგი ქრება, თუ ეს კავშირები დარღვეულია.

ამრიგად, ჰიპოფიზი და ჰიპოთალამუსი წარმოადგენენ ორგანიზმის ენდოკრინული ფუნქციების რეგულაციის ერთიან სისტემას, რომელიც ზორციელდება როგორც ჰიპოფიზის შესაბამისი ჰორმონების გამოყოფის საშუალებით, ე. ი. ჰუმორული გზით, ისე უშუალოდ ენდოკრინული ნერვული სისტემის საშუალებით, რომლის უმაღლეს ცენტრს ჰიპოთალამუსის მიდამო წარმოადგენს.

ეპიფიზის ფუნქციები უკანასკნელ ხანებამდე სრულიად უცნობი იყო. XVII საუკუნეში რ. დეკარტი ვარაუდობდა, რომ ეპიფიზი წარმოადგენს „სულის სამყოფს“. XIX საუკუნის ბოლოს აღმოჩენილი იქნა, რომ ბავშვებში ეპიფიზის დაზიანებას თან სდევს ნაადრევი სქესობრივი მომწიფება და გამოთქმული იყო მოსაზრება, რომ ეპიფიზს კავშირი აქვს სასქესო აპარატის განვითარებასთან.

უკანასკნელ ხანებში ლერნერმა დაადგინა, რომ ეპიფიზში წარმოიქმნება მელატონინი და წოდებული ნივთიერება. ასეთი სახელწოდება იმიტომ იყო მოწოდებული, რომ ამ ნივთიერებას ახასიათებს აქტიური მოქმედება მელანოფორებზე (ბაყაყისა და ზოგიერთი სხვა ცხოველის კანის პიგმენტური უჯრედები). მელატონინის მოქმედება საწინააღმდეგოა ინტერმედიინის მოქმედებისა და მისი გავლენით კანი ნათელი ხდება.

ძუძუმწოვართა ორგანიზმში მელატონინი მოქმედებს სასქესო ჯირკვლებზე და სქესობრივად მოუმწიფებელ ცხოველებში იწვევს სქესობრივი განვითარების დაყოვნებას, ხოლო მოზრდილ დედალ ცხოველებში საკვერცხეების ზომის შემცირებასა და ესტრალური ციკლების შეკავებას.

ეპიფიზის შინაგანი სეკრეცია იცვლება იმის მიხედვით, თუ რამდენ ხანს იყო ორგანიზმი სიბნელეში ან სინათლეში. განათების გავლენით ეპიფიზში მელატონინის წარმოქმნა ითრგუნება. ამ ფაქტთან იმას აკავშირებენ, რომ რიგ ცხოველებში, კერძოდ, ფრინველებში, სქესობრივ აქტივობას სეზონური ხასიათი აქვს და მატულობს გაზაფხულსა და ზაფხულში, როდესაც უფრო ხანგრძლივი დღის შედეგად შემცირებულია მელატონინის წარმოქმნა.

ეპიფიზი შეიცავს აგრეთვე დიდი რაოდენობით სეროტონინს, რომელიც მელატონინის წინამორბედი. ეპიფიზში სეროტონინის წარმოქმნა მატულობს ყველაზე დიდი განათების პერიოდში. ეპიფიზის შინაგანი სეკრეცია რეგულირდება სიმპათიკური ნერვული სისტემით. რადგანაც ჯირკვალში ბიოქიმიური პროცესების ციკლი ასახავს დღისა და ღამის პერიოდების ცვლას, ფიქრობენ, რომ ეს ციკლური აქტივობა წარმოადგენს ორგანიზმის თავისებურ „ბიოლოგიურ საათს“.

ქსოვილთა ჰორმონები

სპეციფიკური მოქმედების მქონე ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებანი გამოუმუშავდებიან არა მარტო შინაგანი სეკრეციის ჯირკვალთა უჯრედების მიერ, არამედ აგრეთვე სხვადასხვა ორგანოში განლაგებული სპეციალიზებული უჯრედების მიერ. მრავალ ამ ნივთიერებათაგანს — მათ შორის მთავრებს, ანუ პარაჰორმონებს უწოდებენ — აქვს ე. წ. „ადგილობრივი“ მნიშვნელობა; ისინი გავლენას ახდენენ არა მთლიან ორგანიზმზე, არამედ იმ ორგანოს, უჯრედის ან მისი ნაწილის მოქმედების რეგულაციაზე, სადაც ისინი წარმოიქმნებიან. ზოგიერთი ამ ნივთიერების ბუნება, მათი მოქმედების მექანიზმი და ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა განხილულია შესაბამის თავებში. წინამდებარე თავში მოცემულია მხოლოდ ზოგადი ცნობები ამ ნივთიერებების შესახებ.

საქმლის მომწოდებელი ტრაქტის ჰორმონები. როგორც უკვე აღნიშნული იყო ზევით, საქმლის მომწოდებელი ორგანოების მოქმედება რეგულირდება არა მხოლოდ ნერვული სისტემით, არამედ „ადგილობრივი“ ჰორმონების დიდი რაოდენობით, რომლებიც გამოიყოფიან საქმლის მომწოდებელი ტრაქტის სხვადასხვა ნაწილის მიერ და რომელთაც აქვთ ლოკალური მნიშვნელობა. ამ ჰორმონებს ეკუთვნის: გასტრინი, ენტეროგასტრინი, ენტეროგასტრონინი, სეკრეტინი, პანკრეოზიმინი, ქოლეცისტოკინინი, ენტეროკრინინი, ეილიკინინი.

სისხლძარღვოვან სისტემაზე მოქმედი ჰორმონები. ზემოთ აღწერილი ადრენალინის, ნორადრენალინის, ჰიპოფიზის ანტიდიურეზული ჰორმონის (ვაზოპრესინის) გარდა, არტერიული წნევა შეიძლება შეიცვალოს მთელი რიგი ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების გავლენით. მათ ეკუთვნის რენინი, რომელიც გამოიშვება თირკმლის იუქსტაგლომერულარული აპარატით და იწვევს პლაზმის ჰიპერტენზიოგენის ვარდენას ჰიპერტენზიად. ეს უკანასკნელი იწვევს არტერიოლების გლუვი კუნთების შეკუმშვის სტიმულაციას.

მთელი რიგი ცხოველების ყბისქევა სანერწყვე ჯირკვლიდან, ფილტვებიდან და კუჭ-უკანა ჯირკვლიდან გამოყოფილი იქნა აქტიური ნივთიერება — კალიკრეინი, რომელიც იწვევს სისხლის პლაზმის გლობულინის ერთ-ერთი ფრაქციის დაშლას, რის შედეგადაც წარმოიქმნება ჰორმონი — კალიდინი. ეს უკანასკნელი იწვევს არტერიოლების გლუვი მუსკულატურის მოღუნებას, აქვეითებს არტერიულ წნევას და ამ მხრივ წარმოადგენს ნორადრენალინის ანტაგონისტს.

სისხლძარღვთა გამაფართოებელი მოქმედებით ხასიათდება აგრეთვე პოლიპეტიდი — ბრადიკინინი, რომელსაც წარმოქმნის მრავალი უჩრდილი. ბრადიკინინი კანში ჩნდება სითბოს მოქმედებისას და წარმოადგენს ერთ-ერთ ფაქტორს, რომელიც აპირობადებს სისხლის ძარღვების გაფართოებას გათბობისას. ვარაუდობენ, რომ სისხლძარღვთა გაფართოების გარდა, ბრადიკინინი იწვევს ტკივილის შეგრძნებას, რადგანაც წარმოადგენს ტკივილის რეცეპტორების გამაღიზიანებელს. მსგავსი მოქმედებით ხასიათდება ჰისტამინიც, იგი წარმოიქმნება კანში მისი სხვადასხვა გაღიზიანებისას, მათ შორის მტკივნეული გაღიზიანებისას, კუჭში საქმლის მოწოდების დროს, კუნთებში მათი შეშლისას. ჰისტამინის გაჩენა (ნაშვრამკვას, რძისა და ფოსფორის მკვასა და მეტაბოლიზმის სხვა პროდუქტების გაჩენასთან ერთად) წარმოადგენს მომუშავე კუნთების არტერიოლებისა და კაპილარების გაფართოების ერთ-ერთ მიზეზს, რაც უზრუნველყოფს მათში სისხლის მიმოქცევის გაძლიერებას.

ჰისტამინი ტკივილის რეცეპტორებზე მოქმედებისას, ისე როგორც ბრადიკინინი, მონაწილეობს ტკივილისა და ქავილის გრძნობის აღმოცენებაში. ჰისტამინი ზრდის კაპილარული კედლის განვლადობას და ხელს უწყობს წყლისა და პლაზმის ცილების ქსოვილებში გადასვლას (ტრანსუდაციას).

არტერიოლების შემავიწროებელ და არტერიული წნევის ამწვე ნივთიერებათა რიცხვს ეკუთვნის სეროტონინი (5—ჰიდროოქსიტრამინი). იგი წარმოიქმნება ნერვულ ქსოვილში, ნაწლავებში, ეპიფიზში, რეტიკულურ-ენდოთელურ უჯრედებში, სისხლის ფირფიტებში.

სეროტონინს ახასიათებს ფართო, ადრენალინის მსგავსი, მოქმედების სპექტრი. ვარაუდობენ, რომ სეროტონინი მონაწილეობს ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული იმპულსების გადაცემაში.

სხვა ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებები. მოიპოვება ქსოვილთა ჰორმონების მთელი რიგი, რომლებიც მონაწილეობენ სხვადასხვა ფიზიოლოგიური პროცესების რეგულაციაში. ასე, მაგალითად, ყბისქევა ჯირკვლების ექსტრაქტებში აღმოჩენილია პაროტინი — ნივთიერება, რომელიც ასტიმულირებს ხრტილოვანი ქსოვილის ტროფიკას (კვებას), კბილების დენტინისა და ძვლის ქსოვილის განვითარებას. არის დავიკრებები, რომ სქესობრივ მომწიფებამდე მკერდუკანა ჯირკვალი გამოყოფს ნივთიერებას, რომელიც აკავებს ფარისებრი და სასქესო ჯირკვლების მოქმედებას.

აგზნებადი ქსოვილების ზოგადი ფიზიოლოგია

• ყველა უჯრედს აქვს უნარი გამაღიზიანებლის მოქმედების საპასუხოდ ... მოსვენების მდგომარეობიდან გადავიდეს აგზნების მდგომარეობაში. მაგრამ ტერმინი „აგზნებადი ქსოვილები“ იხმარება სპეციალურად ნერვული, კუნთოვანი და ჭირკვლოვანი ქსოვილების მიმართ, რომლებშიც აგზნებასთან სდევს ელექტრული იმპულსის წარმოქმნა, რომელიც ვრცელდება უჯრედის მემბრანის გასწვრივ.

აგზნება ხასიათდება ცოცხალი უჯრედის ელექტრული, ტემპერატურული, ქიმიური, ფუნქციური და სტრუქტურული ცვლილებების ერთობლიობით. მათ შორის განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვთ ბიოელექტრულ მოვლენებს.

ბიოელექტრული მოვლენები

მოკლე ისტორიული ცნობები

„ცხოველობითი ელექტრობის“, ე. ი. ცოცხალ ქსოვილში აღმოცენებულ ელექტრულ მოვლენათა შესახებ სწავლების ჩასახვა XVIII საუკუნის მეორე ნახევარს მიეკუთვნება. ლეიდენის ქილის აღმოჩენის მოკლე ხნის შემდეგ ნაჩვენები იყო, რომ ზოგიერთი თევზი (ელექტრული სკაროსი, ელექტრული გველივება) დიდი ძალის ელექტრული განმუხტვების საშუალებით მოძრაობას უზღუდავს თავის მსხვერპლს. ჯ. პრისტლიმ მაშინვე გამოთქვა ვარაუდი, რომ ნერვული იმპულსის გავრცელება წარმოადგენს „ელექტრული სითხის“ გადაადგილებას ნერ-

ვის გასწვრივ. ბერტოლნი კი ცდილობდა აეშენებინა მედიცინის თეორია — თვლიდა რა დაავადების აღმოცენების მიზეზად ორგანიზმში ამ სითხის სიჭარბეს ან მის ნაკლებობას.

„ცხოველობითი ელექტრობის“ მოძღვრების თანმიმდევრობით დამუშავების ცდა წარმოებული იყო დ. გალვანის მიერ მის ცნობილ „ტრაქტატში ელექტრული ძალების შესახებ კუნთური მოძრაობის დროს“ (1791). შეისწავლიდა რა ელექტრული მანქანისა და აგარეთვე ჭექა-ქუხილის დროს აღმოსფრეული ელექტრობის განმუხტვის ფიზიოლოგიურ გავლენას, გალვანი თავის ცდებში იყენებდა ხერხემალთან შეერთებული ბაყაყის უკანა თათების პრეპარატს. გალვანმა მიაქცია ყურადღება, რომ ამ პრეპარატის აივნის რკინის მოაჯირზე სპილენძის კაკვით ჩამოკიდებისას ქარით შერხევის დროს პრეპარატის მოაჯირთან ყოველი მიხსლებისას თათის კუნთები იკუმშებოდნენ. ამის საფუძველზე გალვანმა დაასკვნა, რომ თათების მოძრაობა გამოწვეულია „ცხოველობითი ელექტრობით“, რომელიც ჩაისახება ბაყაყის ზურგის ტენიში და გავრცელდება ლითონის გამტარით (კაკვით და აივნის მოაჯირით) თათის კუნთებთან.

გალვანის ცდები გაიმეორა ა. ვოლტამ (1792) და დაადგინა, რომ გალვანის მიერ აღწერილი მოვლენა „ცხოველობით ელექტრობით“ არ უნდა იყოს განპირობებული; გალვანის ცდებში დენის წყარო იყო არა ბაყაყის ზურგის ტენი, არამედ წრელი, რომელიც შექმნილი იყო სხვადასხვაგვარი ლითონებით — სპილენძისა და რკინისაგან. ვოლტას საპასუხოდ გალვანმა ჩაატარა ახალი ცდა, ლითონების მონაწილეობის გარეშე. მან გვიჩვენა, რომ თუ ბაყაყის უკანა თათებს მოვაცლით კანს, შემდეგ გადავჭრით საჯდომ ნერვს ზურგის ტენიდან მისი ფესვების გამოსვლის ადგილზე და გამოვაცალკევებთ ნერვს ბარძაყის გასწვრივ წვივამდე, წვივის გაშლვლელ კუნთებზე ნერვის მოთავსებით, უკანასკნელნი იკუმშებიან. ე. დიუბუა-რეიმონმა ამ ცდას „ნერვ-კუნთის ფიზიოლოგიის ჰეშმარითად ძირითადი ცდა“ უწოდა.

XIX საუკუნის 20-იან წლებში გალვანომეტრისა (მულტიპლიკატორის) და სხვა ელექტროგამზომი ხელსაწყოების გამოგონებით ფიზიოლოგებმა შესძლეს სპეციალური ფიზიკური ხელსაწყოების საშუალებით ცოცხალ ქსოვილში აღმოცენებული ელექტრული დენების ზუსტი გაზომვა.

პირველად კ. მათუჰიმ (1838) მულტიპლიკატორის გამოყენების პირობებში გვიჩვენა, რომ კუნთის გარეთა ზედაპირი შინაგანი შიგთავსის მიმართ დადებითადაა დამუხტული და პოტენციალთა ეს სხვაობა, რომელიც დამახასიათებელია მოსვენებითი მდგომარეობისათვის, აგზნებისას მკვეთრად ეცემა. მათუჰის მიერ ჩატარებული იყო აგრეთვე ცდა, რომელიც მეორადი შეკუმშვის სახელითაა ცნობილი. კუნთის შეკუმშვის დროს მასზე მეორე ნერვ-კუნთის პრეპარატის ნერვის მოთავსებისას უკანასკნელის კუნთებიც იკუმშებიან. მათუჰის ცდა იმით აიხსნება, რომ აგზნების დროს კუნთში აღმოცენებული მოქმედების პოტენციალები საკმარისად ძლიერნი არიან იმისათვის, რომ აგზნონ მასზე მოთავსებული ნერვი, რასაც მეორე კუნთის შეკუმშვა მოსდევს.

სწავლება ცოცხალ ქსოვილებში ელექტრული მოვლენების შესახებ ყველაზე ვრცლად დამუშავებული იყო გასული საუკუნის 40—50 წლებში ე. დიუბუა-რეიმონის მიერ. მის განსაკუთრებულ დამსახურებად უნდა ჩაითვალოს ცდების ჩატარების ტექნიკური უმწიკვლობა. დიუბუა-რეიმონმა მის მიერ გაუმჯობესებულ და ფიზიოლოგთა მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად გამოყენებული გალვანომეტრისა, ინდუქტორიუმისა და არამაპლარიზებელი ელექტროდების დახმარებით მოგვცა დასაბუთება იმისა, რომ ცოცხალ ქსოვილებში, როგორც მოსვენების, ისე აგზნების დროს არსებობს ელექტრული პოტენციალები. XIX საუკუნის მეორე ნახევარში და XX საუკუნის განმავლობაში ბიოპოტენციალთა რეგისტრაციის ტექნიკა განუწყვეტლივ უმჯობესდებოდა. ასე, გასული საუკუნის 80-იან წლებში ელექტროფიზიოლოგიური კვლევისას ნ. ვედენსკის მიერ გამოყენებული იყო ტელეფონი, ლიპმანის მიერ — კაპილარული ელექტრომეტრი, ზოლო ჩენი საუკუნის დასაწყისში - ვ. ენტპოფენის მიერ — სიმიანი გალვანომეტრი.

ამჟამად ელექტრონიკის განვითარების წყალობით ფიზიოლოგიის ხელთაა სრულყოფილი ელექტროგამზომი ხელსაწყოები. რომელნიც მცირე ინერციულობით ხასიათდებიან (**შლეიფიანი ოსცილოგრაფი**), პრაქტიკულად თითქმის უინერციო (**ელექტრონულ-სხივური მილები**). ბიოდენების გაძლიერების აუცილებელი ხარისხი უზრუნველყოფილია მუდმივი და ცვალებადი დენის **ელექტრონული გამაძლიერებლებით**. დამუშავებულია კვლევის მიკროფიზიოლო-

გიური წესები, რომელთა საშუალებითაც შესაძლებელი ხდება პოტენციალთა გამოყვანა ცალკეული ნერვული და კუნთოვანი უჯრედებიდან და ნერვული ბოჭკოებიდან. ამ მხრივ განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს კალმარის — თავფეხა მოლუსკის გიგანტური ნერვული ბოჭკოების (აქსონების) კვლევის ობიექტად გამოყენებას. მათი დიამეტრი აღწევს 1 მმ, რაც იძლევა საშუალებას შევიყვანოთ ბოჭკოს შიგნით წვრილი ელექტროდები, ვაწარმოოთ მათი პერტუზია, სხვადასხვა შედგენილობის ხსნარებით, გამოვიყენოთ ნიშანდებული იონები ავზნებადი მემბრანის იონური განვლადობის შესასწავლად. თანამედროვე წარმოდგენები ბიოპოტენციალთა აღმოცენების მექანიზმის შესახებ ძირითადად ეყრდნობა ასეთ აქსონებზე მიღებული ექსპერიმენტების მონაცემებს.

• მოსვენების პოტენციალი

მოსვენების მდგომარეობაში უჯრედის გარე ზედაპირსა და მის პროტოპლაზმას შორის არსებობს 60—90 მვ სიდიდის პოტენციალთა სხვაობა. ამასთან უჯრედის ზედაპირი პროტოპლაზმის მიმართ ელექტროდადებითადაა დამუხტული. პოტენციალთა ამ სხვაობას უწოდებენ მოსვენების პოტენციალს ან უმემბრანულ პოტენციალს. მოსვენების პოტენციალის ზუსტი გაზომვა შესაძლებელია მხოლოდ მიკროელექტროდების დახმარებით, რომელნიც განკუთვნილი არიან უჯრედშიგნითა გამოყვანისათვის.

მიკროელექტროდი წარმოადგენს მიკროპიპეტს, ე. ი. მინის მილიდან გაწეილ წვერი კაპილარს. მისი წვერის დიამეტრი დაახლოებით 0.5 მკ ტოლია. მიკროპიპეტს ავსებენ მარილხსნარით (3M KCl), ჩაუშვებენ მასში ლითონის ელექტროდს და აერთებენ მას ელექტროგამზომ ხელსაწყოსთან — ოსცილოგრაფთან მუღმივი დენის გამაძლიერებლით. მიკროელექტროდს ათავსებენ გამოსაკვლევ ობიექტზე, მაგალითად, კუნთზე და შემდეგ მიკრომანიპულატორის დახმარებით — ხელსაწყოთი, რომელსაც დართული აქვს მიკრომეტრული ღრანჩი, შეყავთ უჯრედის შიგნით. მეორე ჩვეულებრივი ზომის ელექტროდს ათავსებენ კუნთის ზედაპირზე ან ჩაუშვებენ მას რინგერის ხსნარში, რომელშიც მოთავსებულია გამოსაკვლევი ობიექტი (სურ. 115).

როგორც კი მიკროელექტროდი გაჩხვლევს უჯრედის მფარავ მემბრანას, მაშინვე ოსცილოგრაფის სხივი თავისი საწყისი მდგომარეობიდან გადაიხრება ქვევით და ახალ დონეზე დგება (სურ. 115), გამოავლენს რა ამით უჯრედის შიგთავსსა და მის ზედაპირს შორის პოტენციალთა ნახტომის არსებობას.

მიკროელექტროდის მოხერხებულად შეყვანისას მემბრანა მჭიდროდ შემოეკვრება მის წვერს და უჯრედი რამდენიმე საათის განმავლობაში ინარჩუნებს ფუნქციონირების უნარს და დაზიანების ნიშნებს არ ამჟღავნებს.

უჯრედის ზედაპირსა და მის შიგთავს შორის პოტენციალთა სხვაობის არსებობა შეიძლება გამოვლინდეს მიკროელექტროდების დახმარების გარეშეც. ამისათვის საკმარისია ნერვი ან კუნთი გარდამავად მოდ გაიკვეთოს და გამოიყვანოს ელექტროდები მოთავსდეს ისე, რომ ერთი ბოლო ეხებოდეს გაჭრილ, ხოლო მეორე დაუზიანებელ ზედაპირს. ამ შემთხვევაში ელექტროგამზომი ხელსაწყო აჩვენებს, რომ ქსოვილის აღნიშნულ ნაწილებს შორის მიმდინარეობს დენი (მოსვენების დენი), თანაც დაუზიანებელი ნაწილი გაკვეთის

ადგილის მიმართ დადებითადაა დამუხტული. მაგრამ გამოყვანის ასეთი მეთო-
დი არ იძლევა პოტენციალთა მთელი სხვაობის გაზომვის საშუალებას გარე
ზედაპირსა და უჯრედის შიგთავსს შორის, რადგან სითხე, რომელიც ფარავს
ქსოვილს ზედაპირიდან და იმყოფება უჯრედშორის სივრცეებში, იწვევს მარე-
გისტრირებული სისტემის შუნტირებას
(მოკლე ჩართვას). ამიტომ ქსოვილის
დაზიანებულ და დაუზიანებელ ნაწი-
ლებს შორის პოტენციალთა სხვაობა
ჩვეულებრივ 30—50 მვ არ აღემატება.

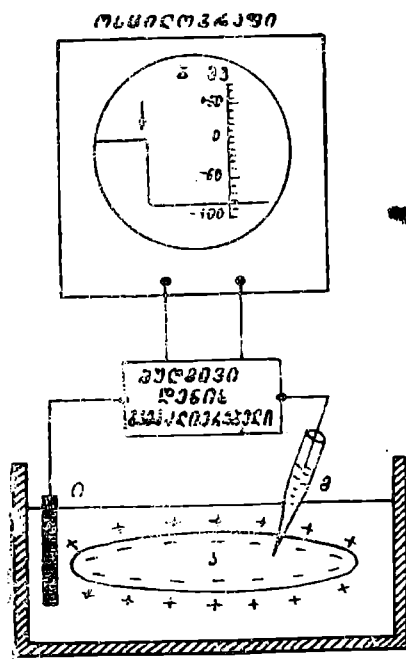
მოსვენების პოტენციალის წარმოშობა

მოსვენების პოტენციალის ბუნების
ასახსნელად შემუშავებული იყო სხვა-
დასხვა თეორია. ამ პრობლემის თანა-
მედროვე გაგების სათავეში დგას ჩა-
გოვეცის შრომა, რომელმაც ჯერ კი-
დეც 1896 წელს, როდესაც იგი იყო
სტუდენტი-მედიკოსი, გამოთქვა აზ-
რი ბიოელექტრული პროცესების
იონური ბუნების შესახებ და ამ პო-
ტენციალთა წარმოშობის ასახსნელად
სცადა გამოეყენებინა არენიუსის ელექ-
ტროლიზური დისოციაციის თეორია.
შემდგომში 1902 წ. ი. ბერნშტეინმა
განავითარა მემბრანული იონუ-
რი თეორია, რომელიც მოდიფიცირე-
ბული და ექსპერიმენტულად დასაბუ-
თებულია ა. ჰოჯკინსისა და ა. ჰაქსლის
(1952) მიერ და ამჟამად ფართოდ არის
აღიარებული. ამ თეორიის თანახმად
ბიოელექტრული პოტენციალები გან-
პირობებულია K^+ , Na^+ , Cl^- იონთა
არათანაბარი კონცენტრაციით უჯრე-
დის შიგნით და მის გარეთ და აგრეთვე
მათთვის ზედაპირული მემბრანის არა-
თანაბარი განვლადობით.

ნერვული და კუნთოვანი უჯრედების
პროტოპლაზმა უჯრედგარეშე სითხესთან შედარებით 30—50-ჯერ მეტ კალი-
უმის იონებს შეიცავს, 8—10-ჯერ ნაკლებ ნატრიუმისა და 50-ჯერ ნაკლებ
ქლორის იონებს.

კონცენტრაციების ამ სხვაობის სწრაფი გამოსწორების დამაბრკოლებელია
უწყვრილესი (დაახლოებით $100 \text{ \AA}$) პლაზმური მემბრანა, რომელიც ფარავს
ცოცხალ უჯრედს.

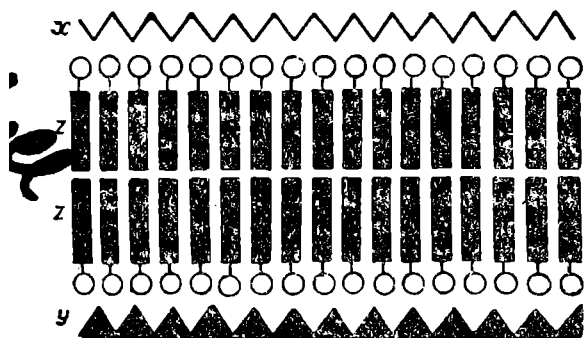
წარმოდგენები ამ მემბრანის სტრუქტურის შესახებ შენდება იმ მონაცე-



სურ. 115. კუნთური ბოჭკოს (ა) მემბრანული პოტენციალის გაზომა უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის საშუალებით (სქემა).

მ — მიკროელექტროდი; ი — ინდიფერენტული ელექტროდი. ოსცილოგრაფის ეკრანზე (ბ) სხივი უჩვენებს, რომ მიკროელექტროდით მემბრანის გაჩხვლეტამდე პოტენციალთა სხვაობა მ და ი შორის იყო ნულის ტოლი. გაჩხვლეტის მომენტში (ნახევნებია ისრით) გამოვლინებულია პოტენციალთა სხვაობა, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ მემბრანის შიგნითა მხარე, მისი გარე ზედაპირის მიმართ ელექტროუარყოფითადაა დამუხტული.

შეხების საფუძველზე, რომელიც ელექტრონული მიკროსკოპიის, ოპტიკური მიკროსკოპიის, რენტგენური სხივების დიფრაქციისა და ქიმიური ანალიზის მეთოდებითაა მიღებული; ვარაუდობენ, რომ მემბრანა შედგება ფოსფოლიპიდების მოლეკულების ორმაგი შრისაგან, რომელიც შიგნიდან მოფენილია ცილოვან მოლეკულათა შრით, ხოლო გარედან რთული ნახშირწყლოვანი — მუკოპოლისაქარიდების მოლეკულათა შრით. მემბრანის სამშრიანი სტრუქტურა გამოხატულია 116-ე სურათზე.



სურ. 116. მემბრანის მოლეკულური სტრუქტურის სქემა. ნაჩვენებია ბიომოლეკულური ლიპიდური ფენა Z (წრებით აღნიშნულია ფოსფოლიპიდების პოლარული ჯგუფები) და ორი არალიპიდური მონოფენა. გარეგანი — მუკოპოლისაქარიდული — X, შინაგანი — ცილოვანი — Y (რობერტსონის მიხედვით).

მემბრანის სტრუქტურულ ელემენტებზე ფიქსირდება სხვადასხვა იონები, რაც მისი ფორების კედლებს ამა თუ იმ მუხტს ანიჭებს და ამით აძნელებს ან აადვილებს მათში იონების განვლადობას. ასე, იგულისხმება, რომ მემბრანაში დისოცირებული ფოსფატური და კარბოქსილის ჯგუფების არსებობა წარმოადგენს იმის მიზეზს, რომ ნერვულ ბოჭკოთა მემბრანა ანიონებისათვის მნიშვნელოვნად ნაკლებადაა შეღწევადი, ვიდრე კათიონებისათვის.

მემბრანის შეღწევადობა სხვადასხვა კათიონებისათვისაც არაა თანაბარი და იგი ქსოვილის სხვადასხვა ფუნქციური მდგომარეობისას კანონზომიერად ცვალებადობს. მოსვენებაში ნერვულ ბოჭკოთა მემბრანა დაახლოებით 20-ჯერ—100-ჯერ უფრო მეტადაა შეღწევადი K^+ იონისათვის, ვიდრე Na^+ იონისათვის. აგზნების დროს კი ნატრიუმის შეღწევადობა მემბრანაში საგრძნობლად აღემატება K^+ შეღწევადობას.

იმისათვის, რომ გავიგოთ მოსვენების მემბრანული პოტენციალის წარმოქმნის მექანიზმი ბერნტეინ-პოჯკინის თვალთახედვით, განვიხილოთ მოლეკული ცდა. ჭურჭლის მარჯვენა მხარეს (სურ. 117) ხელოვნურად გაყოფილ ნახევრადგანვლადი მემბრანით, რომლის ფორები იავისუფლად ატარებენ დადებითად დამუხტულ K^+ იონებს და, არ ატარებენ უარყოფითად დამუხტულ SO_4^{2-} იონებს. ავსებენ K_2SO_4 კონცენტრირებული ხსნარით. ჭურჭლის მარცხენა მხარეს კი ავსებენ K_2SO_4 ნაკლები კონცენტრაციის ხსნარით. კონცენტრაციული გრადიენტის არსებობის შედეგად K^+ იონები იწყებენ დიფუნდირებას მემბრანაში, უპირატესად, ჭურჭლის მარჯვენა მხარეიდან (სადაც მათი კონცენტრაცია C_1 ტოლია) მარცხენაში (C_2 კონცენტრაციით). ამის შესაბამისად უარყოფითად დამუხტული SO_4^{2-} ანიონები, რომელთათვისაც მემბრანა შეუღწევადია, კონცენტრირდებიან ჭურჭლის მარჯვენა მხარეს მემბრანის ზედაპირზე. თავისი უარყოფითი მუხტით ისინი ელექტროსტატიკურად აკავებენ K^+ იონებს მემბრანის ზედაპირზე — მარცხენა მხარეს, რის შედეგადაც მემბრანა პოლარიზდება: მის ორ ზედაპირს შორის წარმოიქმნება პოტენციალთა სხვაობა.

ახლა, თუ ჭურჭლის მარჯვენა და მარცხენა ნახევარში ჩაუშვებთ ელექტროდებს, ელექ-

ტროგაზოში ხელსაწყო გამოთვლენს პოტენციალთა სხვაობას. ამასთან იონთა ნაკლები კონცენტრაციის K_2SO_4 ხსნარი, რომელშიც ხდება უპირატესად დადებითად დამუხტული K^+ იონების დიფუზია, ღებულობს დადებით მუხტს მეტი კონცენტრაციის K_2SO_4 ხსნარის მიმართ.

განხილულ შემთხვევაში პოტენციალთა სხვაობის (E) გამოთვლა შესაძლებელია ნერნსტის ფორმულით:

$$E = 59 \log \frac{C_1}{C_2} \text{ მვ } 18^\circ\text{-ისას.}$$

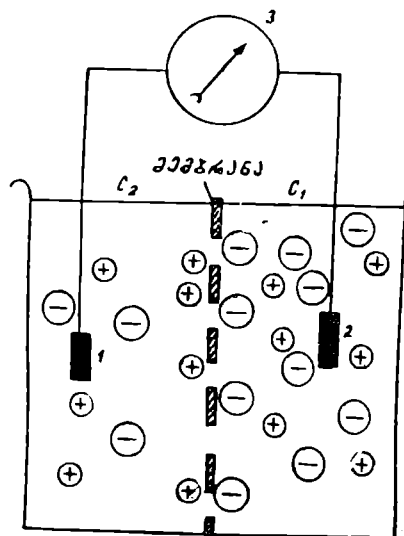
მრავალი მონაცემი არსებობს იმის სასარგებლოდ, რომ ცოცხალ ნერვულ ბოჭკოში აღილი აქვს მსგავსი შეფარდება, რადგანაც K^+ იონების კონცენტრაცია პროტოპლაზმაში 30-ჯერ აღემატება ამ იონების კონცენტრაციას გარეთა ხსნარში, ხოლო პროტოპლაზმის ორგანული (ცილოვანი და სხვა) ანიონები მემბრანაში პრაქტიკულად არ გადიან. ფიზიოლოგიურად მოსვენების მდგომარეობაში დადებითად დამუხტული K^+ იონების დიფუზია პროტოპლაზმიდან გარე სითხეში ანიჭებს მემბრანის გარეთა ზედაპირს დადებით მუხტს, შიგნითას კი უარყოფითს.

ამ წარმოდგენის მართებულობის მნიშვნელოვანი დამადასტურებელი საბუთია ის ფაქტი, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანის გარეთა და შიგნითა მხარეს შორის პოტენციალთა სხვაობა (90 მვ), გამოთვლილი ნერნსტის ფორმულით ახლო დგას უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის დახმარებით გაზომილ სიდიდესთან.

აგრეთვე დადგინდა, რომ უჯრედის გარეთ K^+ იონთა კონცენტრაციის მომატებას და, მაშასადამე, ამ მემბრანის ორ მხარეთა შორის იონთა კონცენტრაციის სხვაობის შემცირებას მიეყვარათ მოსვენების პოტენციალის დაქვეითებასთან: ამასთან კონცენტრაციების გარკვეულ დიაპაზონში ეს გადახრები რაოდენობრივად კარგად ეთანხმება

ნერნსტის ფორმულით გამოთვლილ სიდიდეს. ამ წარმოდგენის მართებულობის ყველაზე მნიშვნელოვანი, უშუალო დამამტკიცებელი საბუთი მიიღეს ა. პოჯკინმა და მისმა თანამშრომლებმა ცდებში, სადაც მოლუსკ-კალმარის გიგანტური ნერვული ბოჭკოების პროტოპლაზმა შენაცვლებული იყო მარილის ხსნარებით. 1 მმ დიამეტრის მქონე ბოჭკოებიდან ფრთხილად გამოწურავდნენ პროტოპლაზმას და დაჩუტულ ბოჭკოს აესებდნენ მარილის ხელოვნური ხსნარით.

იმ შემთხვევაში, როდესაც კალიუმის იონთა კონცენტრაცია ამ ხსნარში ახლო იდგა უჯრედშიგნით არსებულ კონცენტრაციასთან, მემბრანის გარეთა და შიგნითა მხარეებს შორის მყარდებოდა პოტენციალთა სხვაობა, რომელიც



სურ. 117. პოტენციალთა სხვაობის აღმოცენება K_2SO_4 ხსნარის სხვადასხვა კონცენტრაციის (C_1 და C_2) გამოყვანით ხელოვნურ მემბრანაზე.

მემბრანა არჩევითად შელწევადია K^+ კათიონებისათვის (პატარა რგოლები) და შეუღწევადია SO_4^{--} ანიონებისათვის (დიდი რგოლები).

1 და 2 — ხსნარში ჩაშვებული ელექტროდები.

3 — ელექტროგამზომი ხელსაწყო.

უახლოვდებოდა ნორმალური ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალს (50—80 მვ). K^+ იონთა კონცენტრაციის შემცირება შეყვანილ ხსნარში იძლეოდა მოსვენების პოტენციალის კანონზომიერ დაცემას ან მის გაუქვლმართებასაც კი.

ასეთმა ცდებმა გვიჩვენა, რომ K^+ იონთა კონცენტრაციის გრადიენტი ნამდვილად წარმოადგენს ნერვული ბოჭკოს მოსვენების პოტენციალის სიდიდის ძირითად განმსაზღვრელ ფაქტორს.

K^+ იონთან ერთად მოსვენების პოტენციალის წარმოქმნაში მონაწილეობას ლებულობენ Na^+ იონებიც, რომლებიც დიფუნდირებენ პროტოპლაზმაში უკრედგარეთა სითხიდან, სადაც მათი კონცენტრაცია მეტად დიდია. ეს დიფუზია ძლიერ შეფერხებულია მოსვენების დროს მემბრანაში ნატრიუმის დაბალი განვლადობის გამო. ამისდა მიუხედავად, Na^+ იონებს, დიფუნდირებენ რა მემბრანის გზით, პროტოპლაზმის შიგნით, იქ შეაქვთ თავისი დადებითი მუხტი, რაც რამდენადმე ამცირებს მოსვენების პოტენციალის სიდიდეს, რომელიც იქმნება უკრედიდან K^+ იონთა დიფუზიით. სწორედ ამით აიხსნება ის ფაქტი, რომ უმრავლესი ნერვული უკრედებისა და ბოჭკოების მოსვენების პოტენციალის სიდიდე არის არა 90 მვ, როგორც ეს მოსალოდნელი იყო იმ შემთხვევაში, თუ ეს პოტენციალი შეიქმნებოდა მხოლოდ K^+ იონებით, არამედ იგი 60—70 მვ ტოლია.

ამრიგად, ნერვული ბოჭკოებისა და უკრედების მოსვენების პოტენციალის სიდიდე განისაზღვრება დადებითად დამუხტული K^+ იონების რაოდენობის შეფარდებით, რომელნიც დიფუნდირებენ დროის ერთეულში უკრედიდან გარეთ, დადებითად დამუხტულ Na^+ იონების რაოდენობასთან, რომელნიც დიფუნდირებენ მემბრანაში საწინააღმდეგო მიმართულებით. რაც უფრო მაღალია ეს შეფარდება, მით მეტია მოსვენების პოტენციალის სიდიდე და პირიქით.

მოქმედების პოტენციალი

თუ ნერვული ან კუნთოვანი ბოჭკოს უბანი საემარისად ძლიერი გამაღიზიანებლის (მაგ., ელექტრული დენის კვეთების) მოქმედებას განიცდის, ამ უბანში აღმოცენდება აგზნება, რომლის ერთ-ერთი მნიშვნელოვანი გამოვლინებაა მემბრანული პოტენციალის სწრაფი რხევა, რომელსაც მოქმედების პოტენციალს უწოდებენ.

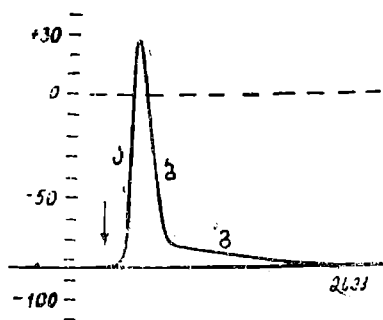
მოქმედების პოტენციალის რეგისტრირება შესაძლებელია 2 გზით: ბოჭკოს გარეთა ზედაპირზე მიღებული ელექტროდების დახმარებით (უკრედგარეთა გამოყვანა) და პროტოპლაზმის შიგნით შეყვანილი მიკროელექტროდის დახმარებით (უკრედშიგნითა გამოყვანა).

უკრედგარეთა გამოყვანის დროს შეიძლება ვნახოთ, რომ ბოჭკოს აგზნებული უბნის ზედაპირი ძალიან მცირე დროის მანძილზე, რომელიც წამის მეათასედი ნაწილებით განიზომება, იმუხტება ელექტროუარყოფითად ბოჭკოს მეზობელი მოსვენებული უბნის მიმართ.

ფიზიოლოგები დიდხანს ვარაუდობდნენ, რომ მოქმედების პოტენციალი წარმოადგენს მხოლოდ მოსვენების დროს მემბრანის გარეთა და შიგნითა მხარეებს შორის არსებულ პოტენციალთა სხვაობის ხანმოკლე გაქრობის შედეგს. მაგრამ უკრედშიგნითა მიკროელექტროდებით ჩატარებულმა ზუსტმა გაზომვებმა გვიჩვენა, რომ მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა 30—50 მვ-ით აღემატება მოსვენების პოტენციალს. ამ გადამეტების მიზეზი იმაში მდგომარეობს,

რომ აგზნების დროს მოსვენების დენის უბრალო გაქრობა კი არ ხდება, არამედ აღმოცენდება მოპირდაპირე ნიშნის პოტენციალთა სხვაობა. რის შედეგადაც მემბრანის გარეთა ზედაპირი მის შიგნითა ზედაპირის მიმართ იმუხტება ელექტროუარყოფითად.

118-ე სურათზე ნაჩვენებია ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი, რეგისტრირებული უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის დახმარებით. მოცემულ შემთხვევაში პოტენციალთა სხვაობა მემბრანის გარეთა და შინაგან მხარეებს შორის მოსვენების დროს შეადგენდა 85 მვ (მემბრანის შინაგანი მხარის მუხტი — 85 მვ ტოლია). ერთხელობრივი სტიმულის გავლენით (მისი მიყენების მომენტი ნაჩვენებია ისრით) მემბრანაზე პოტენციალთა სხვაობამ იწყო მკვეთრი დაცემა; იგი დაეცა ნულამდე, რის შემდეგ კვლავ აღმოცენდა, მაგრამ მოპირდაპირე ნიშნით: მემბრანის შიგნითა მხარე მისი გარეთა მხარის მიმართ დადებითად დამუხტული გახდა. როდესაც პოტენციალის ამ გაუქმდობა 30 მვ მიაღწია — დაიწყო აღდგენითი პროცესი, რის შედეგადაც მემბრანული პოტენციალი საწყის სიდიდეს დაუბრუნდა.



სურ. 118. ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი, რეგისტრირებული უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის საშუალებით.

ა — დეპოლარიზაციის ფაზა; ბ — რეპოლარიზაციის ფაზა, ბ — კვალის უარყოფითი პოტენციალი. გაღიზიანების მიყენების მომენტი ნაჩვენებია ისრით.

მოქმედების პოტენციალის მრუდზე არჩევენ აღმავალ და დაღმავალ ფაზებს, რამდენადაც აღმავალი ფაზის დროს მემბრანის საწყისი პოლარიზაცია ქრება, მას დეპოლარიზაციის ფაზას უწოდებენ (სურ. 118-ზე ა); შესაბამისად დაღმავალ ფაზას, რომლის დროსაც მემბრანის პოლარიზაცია უბრუნდება მოსვენების დონეს, რეპოლარიზაციის ფაზას უწოდებენ (სურ. 118-ზე ბ).

მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობა ნერვულ და ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებში 0,1—5 მწამის ფარგლებში ცვალებადობს. ამასთან რეპოლარიზაციის ფაზა დეპოლარიზაციის ფაზასთან შედარებით ყოველთვის უფრო ხანგრძლივია. ბოჭკოს გაცივება 10°-ით მოქმედების პოტენციალს ახანგრძლივებს დაახლოებით 3-ჯერ, განსაკუთრებით მის დაღმავალ ფაზას.

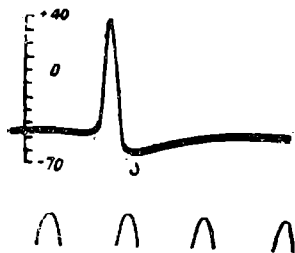
კვალის პოტენციალები

მოქმედების პოტენციალს, როგორც წესი, თან სდევს ე. წ. კვალის პოტენციალები. მათი პირველი რეგისტრაცია გააკეთა ს. ვორონცოვმა (1926) და შემდეგ დაწვრილებით შეისწავლეს ჯ. ერლანგერმა და დ. გასერმა და სხვ.

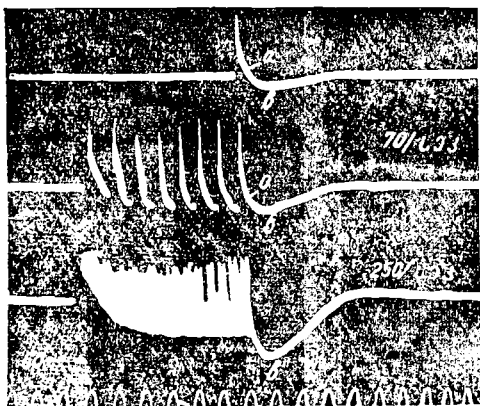
არჩევენ უარყოფითი და დადებითი კვალის პოტენციალებს. როგორც ერთის, ისე მეორის ამპლიტუდა არ აღემატება რამდენიმე მვ-ს, ხოლო ხანგრძ-

ლივობა რამდენიმე მილიწამიდან ათეულ და ასეულ მილიწამამდეც მერყეობს. კვალის პოტენციალები დაკავშირებული არიან აღდგენით პოტენციალებთან, რომლებიც ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში ვითარდებიან ნელა, აგზნების დამთავრების შემდეგ.

ურთიერთდამოკიდებულება მოქმედების პოტენციალსა და კვალის უარყოფით პოტენციალს შორის შეიძლება განვიხილოთ ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალის მაგალითზე. 118-ე სურათზე მოცემული ჩანაწერიდან ჩანს, რომ რეპოლარიზაციის ფაზა ხანგრძლივობის მიხედვით ორ არათანაბარ ნაწილად იყოფა. დასაწყისში მემბრანის რეპოლარიზაცია მიმდინარეობს სწრაფად, შემდეგ კი ნელდება და ჩერდება. სწორედ ამ მომენტს შეესაბამება უარყოფითი კვალის პოტენციალის დაწყება (ბ). მემბრანა რამდენიმე ხნის განმავლობაში ნაწილობრივ დეპოლარიზებული რჩება, მხოლოდ დაახლოებით 15 მწამის შემდეგ ხდება მემბრანული პოტენციალის სრული აღდგენა საწყის — 85 მვ სიდიდემდე. უარყოფით კვალის პოტენციალს ხშირად მემბრანის კვალის დეპოლარიზაციას უწოდებენ.



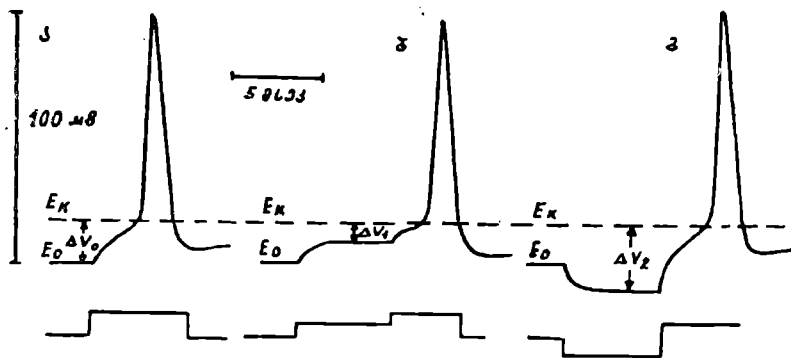
სურ. 119. კალმარის გიგანტური აქსონის მოქმედების პოტენციალი, ჩაწერილი უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის საშუალებით (პოჯინისა და პაკსლის მიხედვით). გამოხატულია კვალის დადებითი პოტენციალი (ა). სურათის ქვემო ნაწილში დროს აღნიშვნა — 500 რხევა 1 წამში.



სურ. 120. კვალს პოტენციალების სუმატაცის დიფერენციალურ ნერვში მისი რიტმული სტიმულებით ხანმოკლე გაღიზიანების დროს. მოქმედების პოტენციალის აღმავალი ნაწილი არ ჩანს. ჩანაწერი იწყება უარყოფითი კვალის პოტენციალებით (ა), რომლებიც გადადიან დადებით პოტენციალებში (ბ). ზემო მრუდზე ჩანს ერთხელობრივ გაღიზიანებაზე მიღებული პასუხი. გაღიზიანების სტიმულაციის სიხშირის მომატებასთან ერთად კვალის დადებითი პოტენციალი მკვეთრად მატულობს (გასერის მიხედვით).

დადებითი კვალის პოტენციალი ნორმალური პოლარიზაციის გაძლიერებაში — მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციაში გამოიხატება. ის განსაკუთრებით კარგადაა გამოხატული უმიელინო ნერვულ ბოჭკოებში. ასე, კალმარის უმიელინო გიგანტურ აქსონში მოქმედების პოტენციალის დადამავალი ფაზა გადადის უშუალოდ დადებით კვალის პოტენციალში, რომლის ამპლიტუდა დაახლოებით 15 მვ აღწევს და მხოლოდ ამის შემდეგ მემბრანული პოტენციალი უბრუნდება მოსვენების საწყის დონეს (სურ. 119).

მიელინიზებულ ნერვულ ბოჭკოებში პოტენციალის კვალის ცვლილე-



სურ. 133. მოსვენების პოტენციალის (E_0) საწყისი დონის შეფარდება დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონესთან (E_k) და ზღურბლოვან პოტენციალთან (ΔV) ნორმაში (ა) და ელექტროტონის (ბ და გ) დროს (ბ. ი. ხოდოროვის მიხედვით). ბ — ზღურბლის კათელექტროტონური დაქვეითება ΔV_1 მიიღება მოსვენების პოტენციალის E_0 მიახლოების შედეგად დეპოლარიზაციის კრიტიკულ E_k სიდიდემდე. გ — ზღურბლის ΔV_2 ანელექტროტონური მომატება მოსვენების პოტენციალის E_0 საწყისი დონის E_k -გან დაშორების შედეგია. ქვემო ხაზი — გამაღიზიანებელი და მაპოლარიზებელი დენები: კათოდური დენი ზევით; ანოდური — ქვევით.

ქსოვილის აგზნებადობის ცვლილებაში მასში მუდმივი ელემენტური დენის გატარებისას (ელემენტარობით)

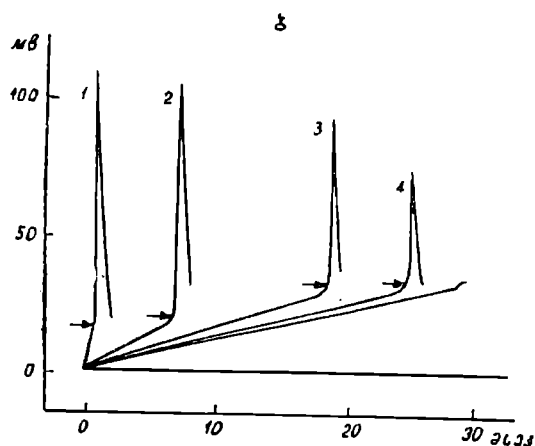
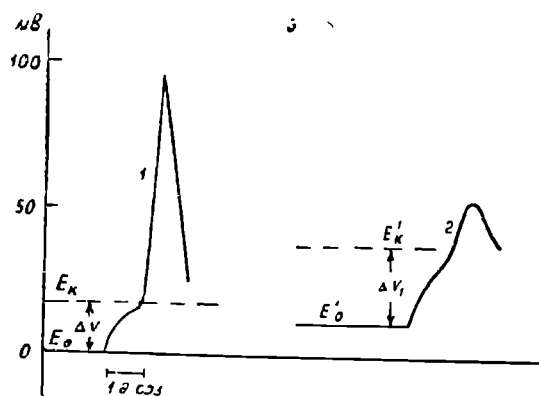
გალიზიანების პოლარული კანონის თანახმად ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალი წარმოიქმნება დენის ჩართვის დროს კათოდის ქვეშ, დენის ამორთვისას — ანოდის ქვეშ. ე. ფლუგერის მიერ (1859) ნაჩვენები იყო, რომ ელექტრული დენი არა მარტო აგზნებს ქსოვილს, არამედ მას აქვს აგრეთვე უნარი შეცვალოს მისი აგზნებადობა.

დადგენილია, რომ ნერვში ან კუნთში მუდმივი დენის გატარებისას კათოდის არეში (ე. ი. უშუალოდ კათოდის ქვეშ და მის მეზობელ მიდამოებში) გალიზიანების ზღურბლი კლებულობს, აგზნებადობა მატულობს, ხოლო ანოდის არეში, პირიქით, ზღურბლი იზრდება, ე. ი. აგზნებადობა ქვეითდება.

აგზნებადობის ამ ცვლილებებს, რაც განსაკუთრებით მკვეთრად გამოხატული უშუალოდ კათოდისა და ანოდის არეში და თანდათანობით კლებულობს პოლუსებიდან დაცილებისას, აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილებები უწოდეს. ისინი მჭიდროდ არიან დაკავშირებულნი ზევით განხილულ მემბრანული პოტენციალის ელექტროტონურ ცვლილებებთან.

ბ. ვ. ვერიგომ (1883) ფლუგერის ფორმულაში მნიშვნელოვანი დამატება შეიტანა: კათოდი ზრდის აგზნებადობას და ააგზნებს, ანოდი არ ააგზნებს და აქვეითებს აგზნებადობას. მან გვიჩვენა, რომ მუდმივი დენის ხანგრძლივი მოქმედებისას აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილებები გაუქმდებარებას განიცდიან: კათოდის ქვეშ აგზნებადობის საწყისი მომატება მისი დაქვეითებით შეიცვლება (კათოდური დეპრესია), ანოდის ქვეშ კი დაქვეითებული აგზნებადობა თანდათან მატულობს.

მუდმივი დენის პოლუსებთან ქსოვილის მიზეზი გაირკვა მხოლოდ მის შემდეგ, რაც



სურ. 134. ბ. ბ. ფ. ვერიგოს კათოდური დეპრესია.

1. ნორმალური ნერვული ბოჭკოს პასუხი ზღურბლოვან გამაღიზიანებელ დენზე. 2. იმავე ნერვული ბოჭკოს პასუხი ქვეზღურბლოვანი მუდმივი დენის კათოდის მოქმედების დაწყებიდან 10 წამის შემდეგ. E_0 , E_k და ΔV — მოსვენების პოტენციალის, დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონისა და ზღურბლოვანი პოტენციალის საწყისი სიდიდეები. E_0^1 , E_k^1 და ΔV_1 , — იმავე პარამეტრების სიდიდეები კათოდური დეპრესიის დროს.

ბ — ბაყაყის იზოლირებული ნერვული ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდისა და დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონის (ნაჩვენებია ისრებით) ცვლილებები გამაღიზიანებელი დენის ძალის მატების თანდათანობით შენელების დროს. 1 — გაღიზიანება დენის სწორკუთხოვანი ბიძგით; 2-5 — ხაზობრივად მზარდი სტიმულები. დენის ზრდის სიციცაბის დაქვეითებისას მინიმალურ გრადიენტზე დაბლა (მრუდი 5) აღმოცენდა მხოლოდ ლოკალური პასუხი.

დენის კათოდის ქვეშ დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონეს აქვს თანდათანო-

აგზნებადობის ამ ცვლილებების დადგინდა, რომ გაღიზიანების ზღურბლის სიდიდე დამოკიდებულია მემბრანული პოტენციალის საწყისი E_0 და კრიტიკულ E_k დონეთა შეფარდებაზე.

მართლაც. ნერვულ ან კუნთოვან ბოჭკოზე კათოდის მოთავსებარს წერტილში ხდება მემბრანის ნაწილობრივი დეპოლარიზაცია, მოსვენების E_0 პოტენციალი უახლოვდება E_k კრიტიკულ დონეს (სურ. 133, ბ), რის შედეგადაც ΔV ზღურბლი მცირდება — აგზნებადობა მატულობს. იგივე ცვლილებები აღინიშნება ბოჭკოს კათოდის მეზობელ უბნებშიც მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ მემბრანის დეპოლარიზაცია აქ უფრო სუსტია და ამიტომ აგზნებადობის მატება აქ ნაკლებადაა გამოხატული.

ანოდის მიდამოში მოსვენების E_0 პოტენციალი იზრდება (მრუდის გადახრა ქვევით სურ. 133, ბ), შორდება რა იგი E_k კრიტიკულ დონეს. ამას მიეყვარათ დეპოლარიზაციის ზღურბლის მატებასთან — აგზნებადობის დაქვეითებასთან.

ქსოვილში მუდმივი დენის გატარების დროს მემბრანის დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონე სრულებით რომ არ იცვლებოდეს, მაშინ ზღურბლი კათოდის ქვეშ — მუდმივი დენის მოქმედების მთელი დროის განმავლობაში, საწყისი სიდიდესთან შედარებით, დაქვეითებული იქნებოდა, ხოლო ანოდის ქვეშ მომატებული.

სინამდვილეში კი მუდმივი

ბითი გაზრდის ტენდენცია, რის შედეგადაც აგზნების წარმოქმნისათვის აუცილებელი მემბრანული პოტენციალის ზღურბლოვანი ძვრა ΔV იზრდება, და მაშასადამე, აგზნებადობა ეცემა.

ქვეზღურბლოვანი ძალის ძალიან ხანგრძლივი დროით მოქმედებისას (სურ. 134, ა) დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონე კათოდის ქვეშ (E_k) იმდენად იზრდება, რომ ΔV_1 ზღურბლი საწყის ΔV სიდიდეზე მეტი ხდება. ხანგრძლივად მოქმედი დენის კათოდის ქვეშ დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონის მომატებასთან ერთად, ადგილი აქვს მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდის მნიშვნელოვან დაქვეითებას (იხ. სურ. 134, ბ). საბოლოო ჯამში მოქმედების პოტენციალები საერთოდ ქრებიან და შენაცვლდებიან ლოკალური პასუხებით.

ხანგრძლივად მოქმედი დენით კათოდის ქვეშ დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონის მომატებისა და მოქმედების პოტენციალების შემცირების ანდა, მისი სრული გაქრობის მიზეზს წარმოადგენს მემბრანის თვისებების ცვლილებები. ა. პოჭინისა და მისი თანამშრომლების მიერ ნაჩვენები იყო, რომ გამაღიზიანებელ სტიმულთა მოქმედებაზე მემბრანის ხანგრძლივ დეპოლარიზაციას მიეყვარათ იქითეენ, რომ მემბრანა კარგავს უნარს გამაღიზიანებელ სტიმულებს უპასუხოს ნატრიუმისათვის შეღწევადობის მომატებით; ამასთან ერთად მნიშვნელოვნად მატულობს მისი შეღწევადობა კალიუმის იონებისათვის. მემბრანის ასეთივე ცვლილებები ვითარდება კათოდის ქვეშ ნელად ზრდადი დენის მოქმედების დროსაც. სწორედ ეს უღევს საფუძვლად ზევით განხილულ აკომოდაციის მოვლენას. სპეციალური გამოკვლევები გვიჩვენებენ, რომ გამაღიზიანებელი დენის მატების შენელებას მიეყვარათ მემბრანის დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონის თანდათანობით გაზრდასთან და მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდის შემცირებასთან (სურ. 134, ბ).

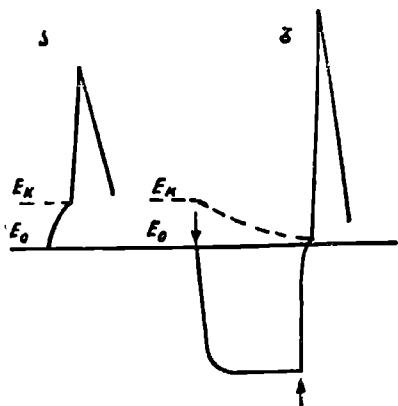
თუ დენის ძალის მატების სიჩქარე გარკვეულ სიჩქარეზე დაბალია (მინიმალური გრადიენტი), მაშინ მოქმედების პოტენციალის ნაცვლად წარმოიქმნება მხოლოდ ლოკალური პასუხი.

იმ დროს, როდესაც ხანგრძლივად მოქმედი დენით კათოდის ქვეშ დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონე იზრდება, ხოლო მოქმედების ამპლიტუდა ეცემა, ხანგრძლივად მოქმედი დენის ანოდის ქვეშ კრიტიკული დონე ეცემა, ხოლო მოქმედების პოტენციალი მნიშვნელოვნად მატულობს.

ძალიან ძლიერი მუდმივი დენის მოქმედების დროს დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონე E_k ანოდის ქვეშ იმდენად კლებულობს, რომ იგი მოსვენების პოტენციალის საწყის E_0 სიდიდეს აღწევს (სურ. 135, ბ) ამ შემთხვევაში დენის ამორთვის, რაც იწვევს მემბრანული პოტენციალის სწრაფ დაბრუნებას საწყის E_0 დონემდე, მიეყვარათ მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებასთან (ანოდამორთველი აგზნება).

ანოდის ეფექტი განსაკუთრებით ძლიერადაა გამოხატული, თუ მას მოათავსებენ ნერვის ან კუნთის ბოჭკოს იმ მიდამოზე, რომელმაც განიცადა რაიმე დამორგუწველი აგენტის: მექანიკური დაზიანების, ნარკოტიკების, ანესთეტიკების და სხვა ქიმიური აგენტების ზემოქმედება (ლ. ლ. ვასილევს და სხვ.). თავისთავად ეს ზემოქმედებანი შევეთრად ამცირებენ მოქმედების

პოტენციალს — მის სრულ დათრგუნამდე. ანოდით ზემოქმედება აღადგენს მოქმედების პოტენციალების გენერაციას. ანოდის აღმდგენელ მოქმედებას საფუძვლად უდევს მისი უნარიანობა, ჯერ ერთი, შეასუსტოს მემბრანაში



სურ. 135. ანოდამორთველი აგზნების წარმოქმნა.

ა — კათოდის ქვეშ წარმოშობილი მოქმედების პოტენციალი დენის ჩართვის დროს. ბ — მოქმედების პოტენციალი ანოდის ქვეშ ძლიერი დენის ამორთვის დროს. ქვევით მიმართული ისარი უჩვენებს ანოდური დენის ჩართვას, ზევით მიმართული — მის ამორთვისას.

ნატრიუმის შეღწევადობის ინაქტივაცია და მეორე, შეამციროს კალიუმის შეღწევადობა, თუ იგი გაძლიერებული იყო.

ამრიგად, ქსოვილში ქვეზღურბლოვანი ძალის მქონე მუდმივი დენის გატარებისას აგზნებადობის ზღურბლი კათოდის ქვეშ დასაწყისში კლებულობს (აგზნებადობის კათელექტროტონური მატება ფლუგერისა) და შემდეგ იზრდება (ვერიგოს კათოდური დებრესია). ამისგან განსხვავებით ქსოვილის აგზნებადობა ანოდის ქვეშ ჯერ ეცემა, შემდეგ იწყებს თანდათანობით აღდგენას და საწყის სიდიდემდე მიახლოებას.

კათელექტროტონისა და ანელექტროტონის მიდამოში ნერვის ან კუნთის აგზნებადობის ცვლილებებს თან სდევს აგრეთვე აგზნების გატარების სიჩქარის ცვლილებები. კათოდის ქვეშ აღმატებული აგზნებადობის ფაზაში აგზნების გატარების სიჩქარე რამდენადმე იზრდება, ხოლო კათოდური დებრესიის პერიოდში ეცემა და ბოლოს და ბოლოს კათოდის ქვეშ გამტარებლობის ბლოკი ვითარდება. რაც უფრო ძლიერია მოქმედი დენი, კათოდური დებრესია მით უფრო სწრაფად ვითარდება და მით უფრო ადრე ბლოკირდება კათოდით ნერვული იმპულსის გატარება.

აგზნებადობის დაცემას ანოდის ქვეშ მიეყვართ ნერვული იმპულსის გატარების შენელებასთან. ძალიან ძლიერი დენის მოქმედების შემთხვევაში ვითარდება გამტარებლობის ანოდური ბლოკი.

ანოდის ქვეშ აგზნებადობის შემდგომი თანდათანობითი აღდგენისას ნერვის გამტარებლობაც აღდგება.

აგზნებადი ქსოვილების თვისებებზე მუდმივი დენის კათოდისა და ანოდის გავლენის შესახებ ზემოაღნიშნული მონაცემები მოცემულია ცხრილში.

ფიზიოლოგიური პარამეტრები	კათელექტროტონი	ანელექტროტონი
მემბრანული პოტენციალი აგზნებადობა	დეპოლარიზაცია დასაწყისში მომატება, შემდეგ დაქვეითება	ჰიპერპოლარიზაცია დასაწყისში დაქვეითება, შემდეგ შედარებით მატება
მოქმედების პოტენციალი	დაქვეითება, დროში პროგრესირებული მის სრულ დათრგუნვამდე	მატება, დროში პროგრესირებული
გამტარებლობის სიჩქარე	დასაწყისში მომატება, შემდეგ შემცირება სრულ ბლოკირებამდე კი	დასაწყისში შემცირება ბლოკირებამდე (ძლიერი დენის დროს), შემდეგ თანდათანობითი აღდგენა
ნატრიუმის შეღწევადობა	დასაწყისში მომატება, რომელიც ქვეზღურბლოვანი ძალის მოქმედებისას იწვევს ლოკალურ პასუხს, ზღურბლოვანი ძალისას — მოქმედების პოტენციალს, შემდეგ თანდათანობითი ინაქტივაცია.	თანდათანობითი შესუსტება ინაქტივაციისა, თუ მას ჰქონდა ადგილი
კალიუმის შეღწევადობა	თანდათანობითი მატება	დაქვეითება, თუ იგი იყო მომატებული

ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების აგზნებადობის ცვლილებები ადგილობრივი ანესთეზიკების მოქმედების დროს

ადგილობრივად მოქმედი ტკივილის დამაყუჩებელ ნივთიერებათა ე. წ. ანესთეტიკების (ნოვოკაინი, კოკაინი, დიკაინი და სხვა) გავლენის შესწავლა ნერვულ ბოჭკოებზე შესაძლებლობას გვაძლევს გავიგოთ ის მექანიზმი, რომლის საშუალებითაც ეს აგენტები თრგუნავენ ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების აღმოცენებასა და ახდენენ მისი გამტარებლობის ბლოკირებას.

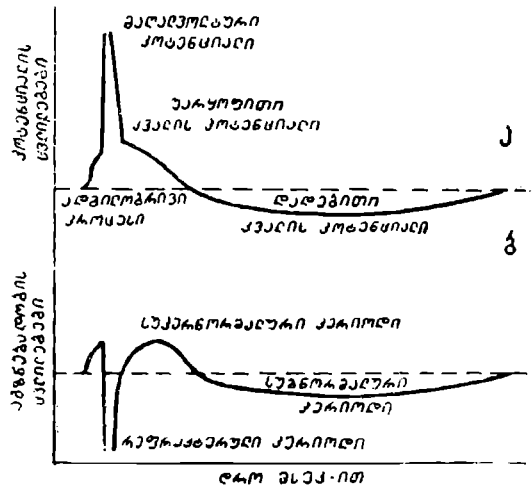
ადგილობრივი ანესთეტიკების მოქმედების დროს ხდება დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონის მომატება და მოქმედების პოტენციალთა დაქვეითება, რომელთაც არ სდევთ თან მემბრანის დეპოლარიზაცია. ნოვოკაინი და სხვა ადგილობრივი ანესთეტიკები უშუალოდ მოქმედებენ მემბრანის ლიპოიდურ და ცილოვან სტრუქტურებზე, რის შედეგადაც მემბრანა კარგავს უნარს გამაღიზიანებელი დენის მოქმედებას უპასუხოს ნატრიუმისათვის განვლადობის მომატებით.

მემბრანის ამ ცვლილებათა არსი ჯერჯერობით არ არის ცნობილი, მაგრამ მათი შედეგი ცხადია: ნერვული ბოჭკოს მიდამო, რომელშიც საანესთეზიო ნივთიერების გავლენით აგზნებადობა და მოქმედების პოტენციალი მკვეთრად და ქვეითებული ან სრულიადაა დათრგუნული, აღარ პასუხობს იქ მოსულ იმპულსებზე, რის შედეგადაც აგზნების გატარება ნერვული ბოჭკოების გასწვრივ წყდება.

აგზნებადობის ცვლილება აგზნების დროს

ნერვულ ან კუნთოვან ბოჭკოში მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებას თან სდევს აგზნებადობის მრავალფაზიანი ცვლილებები. მათ შესასწავლად ნერვზე ან კუნთზე აწარმოებენ გარკვეული ინტერვალით ერთმანეთის მომდევნო ორ მოკლე, მაგრამ ძლიერი ელექტრული სტიმულით მოქმედებას. ამ გაღიზიანების საპასუხოდ წარმოშობილ მოქმედების პოტენციალების რეგისტრაციამ შესაძლებლობა მოგვცა დაგვედგინა მნიშვნელოვანი ფაქტები (სურ. 136).

მოქმედების პოტენციალის წარმოშობისა და მისი პიკის განვითარების პერიოდს აგზნებადობის სრული მოსპობა შეესაბამება, რასაც **აბსოლუტური რეფრაქტურობა ეწოდება**. ამ ფაზაში მეორე გაღიზიანებას, როგორც მეტად დიდი ძალისა, არ უნდა იყოს იგი, არა აქვს უნარი გამოავლინოს ახალი მოქმედების პოტენციალი. აბსოლუტური რეფრაქტურობის ხანგრძლივობა სხვადასხვა აგზნებად ქსოვილებში

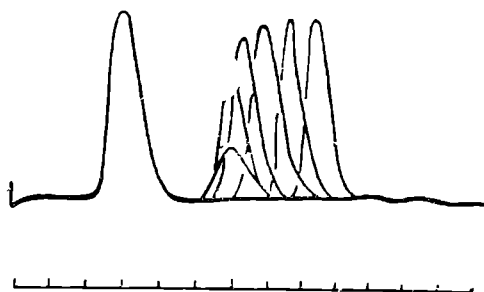


სურ. 136. ნერვული ბოჭკოს აგზნებადობის ცვლილებები მოქმედების პოტენციალის განვითარების სხვადასხვა ფაზაში და კვალის მემბრანული ცვლილებებისას (ლ. მორგანით). თვალსაჩინოებისათვის ყოველ მრუდზე პირველი ორი ფაზის ხანგრძლივობა რამდენადმე გაზრდილია. პუნქტირით სურ. ბ-ზე აღინიშნება მოსვენების პოტენციალი, სურ. ბ-ზე — აგზნებადობის საწყისი დონე.

ფართოდ ცვალებადობს. თბილისისხლიანთა

ქსოვილებში აგზნების სწრაფად გამტარ ნერვულ ბოჭკოებში მისი ხანგრძლივობა შეადგენს დაახლოებით 0,5 მილიწამს. გულის კუნთის ბოჭკოებში, რომლებიც ძალიან ხანგრძლივი პლატოსმაგვარი მოქმედების პოტენციალით ხასიათდებიან, აბსოლუტური რეფრაქტერული ფაზა გრძელდება 250—300 მილიწამამდე.

აბსოლუტური რეფრაქტერული ფაზის შემდეგ იწყება **შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა**. ნერვულ ბოჭკოებში იგი 4—8 მილიწამს გრძელდება. ამ დროს აგზნებადობა თანდათანობით უბრუნდება გაღიზიანებამდე არსებულ დონეს. შეფარდებითი რეფრაქტერული პერიოდის დროს ნერვულ ან კუნთოვან ბოჭკოს პასუხის გაცემა მხოლოდ ძლიერ გაღიზიანებაზე შეუძლია, მაგრამ მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა ამ დროს მკვეთრად დაქვეითებული. მხოლოდ პირველ და მეორე გაღიზიანებათა შორის არსებულ ინტერვალთა ხანგრძლივობის შესაბამისი გაზრდითაა შესაძლებელი მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდის თანდათანობითი მატება მეორე გაღიზიანების საპასუხოდ. ამ კანონზომიერების ილუსტრაციას იძლევა სურ. 137.



სურ. 137. ნერვული ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალის ცვლილებები შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზაში (ბრიუკე, ირლისა და ფორბისის მიხედვით).

ნერვს მიაყენებენ მრავალჯერ მაქსიმალური ძალის ორ გაღიზიანებას 1,4; 1,6; 2,0; 3,6; 4,4 მილიწამის ინტერვალებით (მოხდა მოქმედების პოტენციალების შერწყმა პირველ გაღიზიანებებზე).

პოკინ-პაკსლის აგზნების იონური თეორიის თანახმად, აბსოლუტური რეფრაქტერობა მემბრანის თვისებათა ცვლილებებით არის განპირობებული, მსგავსად იმ ცვლილებებისა. რომელიც ვითარდებიან კათოდური დეპრესიისა და აკომოდაციის დროს, სახელდობრ: მემბრანა კარგავს უნარს გამაღიზიანებლის მოქმედებას უპასუხოს ნატრიუმისათვის განვლადობის მომატებით (ინაქტივაცია) და ამავე დროს მისი განვლადობა K^+ იონებისათვის მატულობს. ორივე ეს პროცესი აფერხებს მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებას ახალ გაღიზიანებაზე.

აბსოლუტური რეფრაქტერული ფაზა მკვეთრად ხანგრძლივდება ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოების ვაციების დროს. ეს გვაძლევს უფლებას ვივარაუდოთ, რომ მემბრანის იონური შეღწევადობის შემოშლავით ცვლილებებს რაღაც ქიმიური პროცესები უდევს საფუძვლად.

შეფარდებითი რეფრაქტერული ფაზა შეიცვლება **სუპერნორმალურობის**, ე. ი. აღმატებული აგზნებადობის ფაზით. დროში განვითარების მიხედვით სუპერნორმალურობის მდგომარეობა თანხვედრა კვალის დეპოლარიზაციის (კვალის უარყოფითი პოტენციალის) პერიოდს, რომელიც მოქმედების პოტენციალის შემდეგ ვითარდება. შემოქმედებანი, რომლებიც აძლიერებენ ან ახანგრძლივებენ ნერვული ან კუნთოვანი ბოჭკოების მემბრანის კვალის დეპოლარიაციას (მაგალითად, ვერატრინით მოწამვლა), აძლიერებენ და ახანგრძლივებენ აგრეთვე სუპერნორმალურ ფაზას. ამის საწინააღმდეგოდ კვალის დეპოლარიზაციის დათრგუნვას ამ ფაზის გაქრობამდე მივყავართ. სუპერნორმალობა არ აღინიშნება იმ ნერვულ ბოჭკოებში, რომლებშიც არ არსებობს კვალის უარ-

ყოფითი პოტენციალი. თბილისისხლიანი ცხოველების მამოძრავებელ სწრაფ ნერვულ ბოჭკოებში სუპერნორმალური ფაზის ხანგრძლივობა 12—20 მილიწამს უდრის.

აგზნებადობის კვალისმიერი მომატების შემდეგ ზოგიერთ აგზნებად წარმონაქმნში ვითარდება **სუბნორმალური აგზნებადობის** ფაზა, რომელიც კვალის დადებით პოტენციალს (მემბრანის კვალის ჰიპერპოლარიზაციას) შეეფარდება.

ლ ა ბ ი ლ ო ბ ა

ზევით განხილული იყო ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების ერთხელობრივი ტალღის აღმოცენებისა და გავრცელების ძირითადი მექანიზმები. მაგრამ ორგანიზმის არსებობის ბუნებრივ პირობებში ნერვულ ბოჭკოებში გაივლის მოქმედების პოტენციალის არა ერთხელობრივი იმპულსი, არამედ რიტმულ იმპულსთა მთელი წყება, მგრძნობიარე ნერვულ დაბოლოებებში — რეცეპტორებში, რომლებიც მდებარეობენ კანში, კუნთში და სხვა ქსოვილებში, ძალიან ხანმოკლე გალიზიანების დროსაც კი წარმოიშვებიან, და მათგან გამოსულ აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოებით ვრცელდებიან იმპულსთა რიტმული განმუხტვები. ასევე, ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ეფერენტული ნერვებით მოდის იმპულსთა წყება პერიფერიაზე შემსრულებელ ორგანოებთან, თუ შემსრულებელ ორგანოს წარმოადგენენ ჩონჩხის კუნთები, მაშინ მათში აგზნების იმპულსების წარმოქმნა ნერვით მოსულ იმპულსთა რიტმის შესატყვისად ხდება.

აგზნებად ქსოვილებში იმპულსთა განმუხტვის სიხშირე შეიძლება ფართოდ ცვალებადობდეს გამალიზიანებელი აგენტის ძალისაგან, ქსოვილთა თვისებებისა და მდგომარეობისაგან და რიტმულ რიგში აგზნების ცალკეული აქტების მიმდინარეობის სიჩქარისაგან დამოკიდებულებით. ამ სიჩქარის დამახასიათებლად ნ. ე. ვედენსკის მიერ ფორმულირებული იყო **ლაბილობის** ცნება.

ლაბილობის ან ფუნქციური ძვრადობის ქვეშ ნ. ე. ვედენსკი გულისხმობდა „მეტსა თუ ნაკლებ სიჩქარეს იმ ელემენტარულ რეაქციებისას, რომელნიც თან ახლავთ მოცემული აპარატის ფიზიოლოგიურ მოქმედებას“.

დაბოლოს, ლაბილობის საზომს, ვედენსკის მიხედვით, წარმოადგენს მოქმედების პოტენციალთა ის უდიდესი რიცხვი, რომელიც შეუძლია წარმოქმნას აგზნებადმა სუბსტრატმა მასზე მიყენებულ ხშირ გალიზიანებათა გავლენით 1 წამის განმავლობაში.

დასაწყისში ვარაუდობდნენ, რომ რიტმულ წყებაში იმპულსთა შორის მინიმალური ინტერვალი ზუსტად უნდა შეეფარებოდეს აბსოლუტური რეფრაქტერული ფაზის ხანგრძლივობას. მაგრამ ზუსტმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ სტიმულთა მოქმედება ისეთი სიხშირით, როდესაც მათ შორის ინტერვალი აბსოლუტური რეფრაქტერული ფაზის ტოლია, წარმოქმნის მხოლოდ ორ იმპულსს, მესამე კი, გამოვარდება გალიზიანებულ მიდამოში განვითარებული დეპრესიის გამო. ამიტომ სტიმულთა წყებაში გალიზიანების რიტმის ასახვისათვის აუცილებელია, რომ მათ შორის ინტერვალი რამდენადმე აღემატებოდეს აბსოლუტურ რეფრაქტერულ პერიოდის ხანგრძლივობას. თბილისისხლიანი ცხოველების მამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებში აბსოლუტური რეფრაქტე-

რული პერიოდი დაახლოებით 0.5 მილიწამს შეადგენს, გალიზიანების მაქსიმალური რიტმი კი მხოლოდ 1000-მდე წამში; კიბოსნაირთა ნერვულ ბოჭკოებში აბსოლუტური რეფრაქტერობის პერიოდის ხანგრძლივობა დაახლოებით 1 მილიწამის ტოლია, ხოლო გალიზიანების მაქსიმალური რიტმი კი შეადგენს დაახლოებით 500 იმპულსს წამში. ხაზი უნდა გაეყვას იმ გარემოებას, რომ ეს სიხშირე, მნიშვნელოვნად აღემატება იმათ, რომლებიც გვხვდება ჩვეულებრივ ორგანიზმის ცხოველმოქმედების ნორმალურ პირობებში: 100—200 იმპულსი წამში. მხოლოდ სმენის ნერვის მგრძნობიარე და შემაკავებელ რენშოუს უჯრედებში რეგისტრირებული იყო 1000 სიხშირეზე მეტი იმპულსი წამში.

თუმცა სხვადასხვა ცხოველების ან ერთი და იგივე ცხოველის მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოები თავისი ლაბილობით მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან, ნერვული ბოჭკოს ლაბილობა მაინც მნიშვნელოვნად აღემატება შესაბამის კუნთოვან ბოჭკოების ლაბილობას. კიდევ უფრო დაბალი ლაბილობა ახასიათებს სინაპსურ აპარატს, რომელიც განაპირობებს აგზნების გადაცემას კუნთიდან ნერვზე.

მაქსიმალური რიტმის განსაზღვრასთან ერთად ზოგიერთი მკვლევარი ლაბილობის დასახისათვლად მოგიწოდებს გამოიყენოთ აგზნების ოპტიმალური რიტმი (ი. ა. არშავსკი, ლ. ვ. ლატმანიშოვა). თურმე აგზნებად წარმონაქმნებს აგზნების მაქსიმალური რიტმით ხანგრძლივად რეაგირების უნარი არ გააჩნიათ: ხშირი გალიზიანების გავლენით ზდება რეფრაქტერული პერიოდების თანდათანობითი გახანგრძლივება და როგორც შედეგი — მოქმედების პოტენციალთა ამპლიტუდის შემცირება და მათი რიტმის გაიშვიათება. მაგრამ არსებობს რიტმი, რომელიც ძალიან მტკიცედ და ხანგრძლივად წარმოისახება აგზნებადი წარმონაქმნებით, ამასთანავე გამაღიზიანებელი სტიმულის ძალა, აუცილებელი ამ რიტმის შესანარჩუნებლად, ნაკლებია, ვიდრე სხვა როგორც მეტი, ისე ნაკლები აქტივობის წარმოქმნისათვის.

ლ. ვ. ლატმანიშოვას მონაცემებით, მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოების აგზნების ოპტიმალური რიტმი მერყეობს წამში 75—150 ფარგლებში. კუნთოვანი ბოჭკოებისათვის ოპტიმალური რიტმი ტოლია 20—50 წამში.

ლაბილობა შეიძლება ცვალებადობდეს ნერვის ან კუნთის რიტმული გალიზიანების მსვლელობის დროსაც, რადგან რიტმულ წყებაში აგზნების ტალღები ერთმანეთთან ურთიერთმოქმედებენ. ამ ურთიერთმოქმედებამ ზოგ შემთხვევაში შეიძლება გამოიწვიოს ლაბილობის დაქვეითება, სხვა შემთხვევაში, პირიქით — მისი მომატება.

ლაბილობის ასეთი მომატების ან როგორც მას ა. ა. უხტომსკი უწოდებდა, „რიტმის ათვისების“ მაგალითად მოვიყვანოთ მ. მევესის მიერ ბაყაყის იზოლორებულ ნერვულ ბოჭკოზე ჩატარებულ შემდეგ ცდას. ერთხელობრივ ნერვულ ბოჭკოს აღიზიანებდნენ წამში 460 სიხშირის რიტმული სტიმულებით. ყოველ სტიმულზე აღმოცენდებოდა მოქმედების პოტენციალი. შემდეგ სტიმულაციის სიხშირეს ზრდიდნენ 740-მდე წამში. დასაწყისში ბოჭკო მხოლოდ ყოველ მეორე სტიმულზე პასუხობდა, ე. ი. ზდებოდა გალიზიანების რიტმის ტრანსფორმაცია. მაგრამ ასეთი გალიზიანებიდან რამდენიმე წამის შემდეგ ბოჭკომ დაიწყო მასზე მოხვეული რიტმის ათვისება და პასუხების სიხშირემ იმატა 740 იმპულსამდე წამში.

რიტმის ათვისება დაკავშირებულია ნივთიერებათა ცვლის იმ პროცესების დაჩქარებასთან, რომლებიც განაპირობებენ აგზნების დროს მემბრანის გზით უჯრედში შესული ნატრიუმის იონების აქტიურ „ამოტუმბვას“ პროტოპლაზმიდან და მათ გადაყვანას გარეთა ხსნარში.

ნერვულ უჯრედებსა და კუნთოვან ბოჭკოებში ავზნების აღმოცენებისა და გატარების დროს ხდება ნივთიერებათა ცვლის გაძლიერება. ეს ვლინდება როგორც მემბრანაში და უჯრედის პროტოპლაზმაში მომხდარ მთელ რიგ ბიოქიმიური ცვლილებების, ისე სითბოს პროდუქციის გაძლიერებით.

კვლევის ბიოქიმიური და პისტოქიმიური მეთოდების დახმარებით დადგენილია, რომ ავზნების დროს ხდება: უჯრედში ენერგიით მდიდარი ფოსფორის შენაერთების — ადენოზინტრიფოსფატის (ატფ), კრეატინფოსფატის (კფ) დაშლის გაძლიერება; ნახშირწყლების, ცილებისა და ლიპიდების დაშლისა და სინთეზის პროცესების გაძლიერება; ქანგვითი პროცესების გაძლიერება, რომლებსაც გლიკოლიზის პროცესთან ერთად მიეყვება ატფ-სა და კფ-ის რესინთეზისაკენ; აცეტილქოლინისა და ადრენალინის ტიპის ნაერთების სინთეზი და გამოყოფა; რიბონუკლეინის მჟავის სინთეზის გაძლიერება.

ნერვებსა და კუნთებში ავზნების ყოველ ტალღას თან სდევს სითბოს ორი ულუფის გამოყოფა, რომლიდანაც პირველს ეწოდება საწყისი, ხოლო მეორეს — დაგვიანებითი სითბო. **საწყისი სითბო** წარმოიქმნება ავზნების მომენტში და მთელი სითბოს პროდუქციის უმნიშვნელო ნაწილს შეადგენს — ავზნების დროს გამოყოფილი მთელი სითბოს $\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{50}$. ვარაუდობენ, რომ ეს საწყისი სითბო იმ ფიზიკურ-ქიმიურ პროცესებთანაა დაკავშირებული, რომელნიც ვითარდებიან ავზნებად წარმონაქმნში მოქმედების პოტენციალის გენერაციის მომენტში.

დაგვიანებული სითბოს წარმოქმნა ხდება უფრო ხანგრძლივ დროში, ვიდრე საწყისისა და მრავალი წუთის განმავლობაში გრძელდება. იგი დაკავშირებულია იმ ქიმიურ პროცესებთან, რომლებიც მიმდინარეობენ ქსოვილებში ავზნების ტალღის შემდგომ და რომლებიც ა. ა. უხტომსკის ხატოვანი გამოთქმით „ავზნების კომეტის მეტაბოლურ კუდს“ შეადგენენ.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო

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

ნერვულ ბოჭკოებში იმპულსთა სერიის გატარებას თან სდევს პროტოპლაზმის გამდიდრება Na^+ იონებით და K^+ იონების დაკარგვა. კალმარის გიგანტური აქსონისათვის გამოთვლილია, რომ ერთხელობრივი ნერვული იმპულსის დროს მემბრანის ყოველ კვადრატულ მიკრონში პროტოპლაზმის შიგნით შედის დაახლოებით Na^+ 2000 იონი და K^+ იონთა ასეთივე რაოდენობა ტოვებს ბოჭკოს. ამის შედეგად ყოველი იმპულსის დროს 0,5 მმ დიამეტრის მქონე აქსონი კარგავს კალიუმის საერთო შედგენილობის დაახლოებით ერთ მემილიონედს. თუმცა ეს დანაკარგი ძალიან უმნიშვნელოა, მაგრამ იმპულსთა რიტმული თანმიმდევრობის პირობებში მათ, შეჯამების გამო, უნდა გამოეწვიათ კონცენტრაციული გრადიენტების მეტ-ნაკლებად შესამჩნევი ცვლილებები. საბოლოო ჯამში იონთა კონცენტრაციის სხვაობა გარეგან გარემოსა და პროტო-

პლაზმას შორის უნდა გათანაბრებულიყო, რომ მემბრანაში არ ყოფილიყო სპეციალური მექანიზმი, რომელიც უზრუნველყოფს პროტოპლაზმიდან Na^+ იონების აქტიურ გამოყვანას („ამოტუმბვას“) და მასში K^+ იონების „ჩატუმბვას“.

სწორედ ასეთ მექანიზმს უწოდეს ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო. მისი მოქმედება ნივთიერებათა ცვლის ენერგიის ხარჯვასთან არის დაკავშირებული. მართლაც Na^+ იონების გამოყვანისათვის პროტოპლაზმიდან გარეგან ხსნარში, სადაც მათი კონცენტრაცია მნიშვნელოვნად აღემატება უჯრედშიგნით არსებულ კონცენტრაციას, საჭიროა გარკვეული მუშაობის ჩატარება. მოსვენების დროს ეს მუშაობა უმნიშვნელოა, რადგან ნატრიუმისათვის მოსვენებული მემბრანის განვლადობა ძალიან დბალი სიდიდეებით ხასიათდება. აგზნების დროს კი Na^+ იონების გაძლიერებული გადასვლა პროტოპლაზმის შიგნით ააქტივებს ტუმბოს მუშაობას, რაც განაპირობებს დარღვეული კონცენტრაციული გრადიენტების აღდგენას. ამასთან ზაზი უნდა გაეცვას იმ გარემოებას, რომ ეს აღდგენითი პროცესი მიმდინარეობს ძალიან ნელა — მრავალი წუთისა და ზოგჯერ საათების განმავლობაში.

ტუმბოს მუშაობისათვის უშუალო წყაროს წარმოადგენენ ენერგიით მდიდარი ფოსფოროვანი ნაერთები — ადენოზინტრიფოსფორმეაჰა (ატფ) და ფოსფაგენი (კრეატინ- ან არგინინფოსფატი). 1 გრამმოლეკულა ატფ დაშლისას გამოიყოფა 8000—10000 მცირე კალორია. ეს დაშლა ხორციელდება მემბრანაში ლოკალიზებული ფერმენტით — ადენოზინტრიფოსფატაზით, რომელიც აქტიურდება Na^+ და K^+ იონებით.

ატფ-ისა და ფოსფაგენის სინთეზის დარღვევა ნერვული ბოჭკოების ისეთი მზამებით მოწამვლისას, რომლებიც გამოთიშავენ გლიკოლის (მონოიდაცეტატი), სუნთქვას (ციანიდები) ან ქანგვით ფოსფორილირებას (დინიტროფენოლი, ნატრიუმის აზიდი და სხვა), იწვევს ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობის დარღვევას. რის შედეგადაც მოშხამული ნერვული ბოჭკოს პროტოპლაზმა მდიდრდება ნატრიუმით და კარგავს კალიუმს. ამასთანავე ხდება მოსვენების პოტენციალის დაქვეითება ან მისი სრული გაქრობა. ბოჭკო კარგავს აგზნებადობასა და გამტარებლობას. მაგრამ თუ მიკროკანიულის დახმარებით დინიტროფენოლით ან ციანიდებით მოწამლულ გიგანტურ ნერვულ ბოჭკოში შევიყვანთ ადენოზინტრიფოსფატის ან ფოსფაგენის გარკვეულ რაოდენობას, მაშინ Na^+ და K^+ იონების აქტიური ტრანსპორტი აღდგება.

ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობის კონკრეტული მექანიზმი ჯერ გამოკვლეული არ არის. ვარაუდობენ, რომ მემბრანაში ნივთიერებათა ცვლის პროცესის მიმდინარეობის დროს წარმოიქმნებიან განსაკუთრებული გადამტანები, რომლებიც ბოჭკვენ ამ იონებს და ასეთი შებოჭილი ფორმით გადაიტანენ მათ მემბრანის ორივე მხარეზე. ზოგიერთი მკვლევარი თვლის, რომ არსებობს მხოლოდ ერთი სახის გადამტანები: მემბრანის შიგნითა მხარედან ისინი წარიტაცებენ Na^+ იონებს და გადაიტანენ მათ გარეთა მხარეში, იქ მათ მოცილებენ და შეიერთებენ კალიუმის იონებს, რომელნიც გადააქვთ მემბრანის შიგნითა მხარეზე და ა. შ.

კუნთის შეკუმშვა

ხერხემლიან ცხოველებსა და ადამიანს აქვთ სამი სახის კუნთები: გლუვი კუნთები, რომლებიც დრუ ორგანოების კედლების შედგენილობაში შედიან, გულის განივზოლიანი კუნთები და ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთები. ეს კუნთები განირჩევიან ერთმანეთისაგან აღნაგობითა და ფიზიოლოგიური თვისებებით.

გულის კუნთის ფუნქციები განხილული იყო „სისხლის მიმოქცევის“ თავში, ამიტომ აქ ჩვენ განვიხილავთ ჩონჩხის განივზოლიან და გლუვი კუნთების ფუნქციებსა და თვისებებს.

ჩონჩხის კუნთები

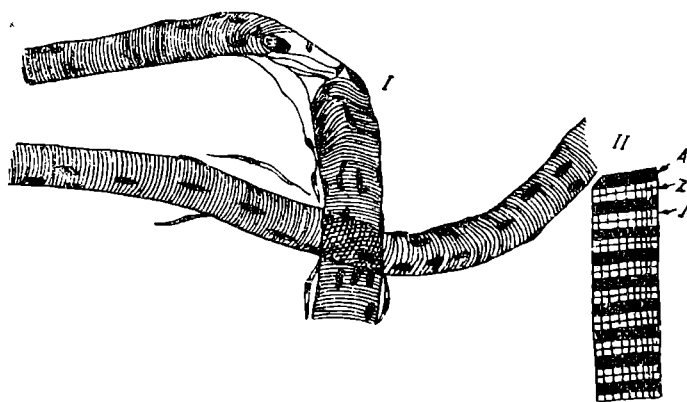
ჩონჩხის კუნთების აღნაგობა

ჩონჩხის განივზოლიანი კუნთები შედგებიან ბოჭკოებისაგან, რომელთა სიგრძე რამდენიმე მილიმეტრიდან დაწყებული რამდენიმე სანტიმეტრს, ხოლო მისი დიამეტრი 10—100 მკ აღწევს. ყოველი კუნთოვანი ბოჭკო წარმოადგენს სიმპლასტიკურ მრავალბირთვიან სტრუქტურას, ე. ი. ისეთ წარმოქმნას, რომელშიც არაა გამოხატული უჯრედების გამიჯვნა (სურ. 138). ბოჭკოს ზედაპირი დაფარულია გამჭვირვალე გარსით — სარკოლემით, რომელიც მიკროსკოპის ქვეშ უსტრუქტურო ჩანს. ბოჭკოს შიგთავსი შედგება სარკოპლაზმისაგან, რომელშიც თავსდება შეკუმშვადი ძაფები — მიოფიბრილები, და, აგრეთვე უჯრედშიგნითა ჩანარები — სარკოსომები.

და მ ი ტ რ ი ე ბ ი, რომლებშიც ჟანგვითი და ზოგიერთი სხვა ფერ-
მენტული პროცესები ხორციელდება.

მრავალ ხერხემლიანთა ჩონჩხის კუნთები შეიცავენ ორი სახის ბოჭკოებს -- წი-
თელსა და თეთრს. წითელი კუნთების ბოჭკოები მდიდარია პროტოპლაზმით, რომე-
ლიც შეიცავს მيوგლობინს, ხოლო მასში შედარებით მცირეა -- მيوფიბრილები. თეთრი კუნ-
თების ბოჭკოებში, პირიქით, ბევრი მيوფიბრილია, შედარებით ცოტა -- პროტოპლაზმა,
მიოგლობინის მცირე შემცველობით. წითელი კუნთების მაგალითებად შეიძლება დავასახელოთ
შინაური კურდღლის ნახევრადმეცხოვანი კუნთი ან კატის *m. soleus*. თეთრი კუნთის მაგალი-
თებად კი -- შინაური კურდღლისა და კატის კანკის ტუპი კუნთები.

განივზოლიანი კუნთების ბოჭკოთა მيوფიბრილები მთელ სიგრძეზე იყო-
ფა ერთიმეორეს მომდევნო უბნებად (დისკოებად), რომელთაც სხვადასხვა
ობტეკური თვისებები აქვთ. ერთნი ამ უბანთაგან **ანიზოტროპულია**, ე. ი. ხა-
სიათდებიან **ორმაგი შუქმტეხობით**. ჩვეულებრივ სინათლეზე ისინი მუქია.
ხოლო პოლარიზებულ სინათლეში -- გასწვრივი მიმართულებით გამჭვირვალეა
და განივი მიმართულებით კი არაგამჭვირვალე. სხვა უბნები ჩვეულებრივ სი-
ნათელზე ნათელია, ისინი **იზოტროპულნი** არიან, ე. ი: ორმაგი შუქმტე-
ხობით არ ხასიათდებიან (იხ. სურ. 138 II). ანიზოტროპულ უბნებს აღნიშნავენ
A ასოთი, იზოტროპულს I ასოთი. A დისკოს შუა ნაწილში არჩევენ ნათელ H
ზოლს, I დისკოს შუა ნაწილში გაივლის მუქი Z ზოლი, რომელიც წარმოად-
გენს თხელ აპკს, რომელთა ფორებში გაივლიან მيوფიბრილები. ამ საყრდენი
სტრუქტურის შემწეობით კუნთის ერთი ბოჭკოს შიგნით პარალელურად გან-
ლაგებული ცალკეული ფიბრილების ერთი მნიშვნელობის დისკოები შეკუმშ-
ვის დროს ერთიმეორის მიმართ არ გადაადგილდებიან.



სურ. 138. განივზოლიანი კუნთის ჰისტოლოგიური აღნაგობა. I --
აღამიანის ორი კუნთოვანი ბოჭკო. ზემოთა ბოჭკო შუაში გაჭყლეტი-
ლია და მოჩანს სარკოლემა. ბოჭკოებს შორის მოჩანან შემაერთე-
ბელქსოვილოვანი უჯრედები. II -- მيوფიბრილები დიდი გადიდე-
ბის დროს. ნაჩვენებია დისკოები A, I და ზოლი Z (ა. მაქსიმო-
ვის მიხედვით).

ჩონჩხის კუნთების შეაჯუფება

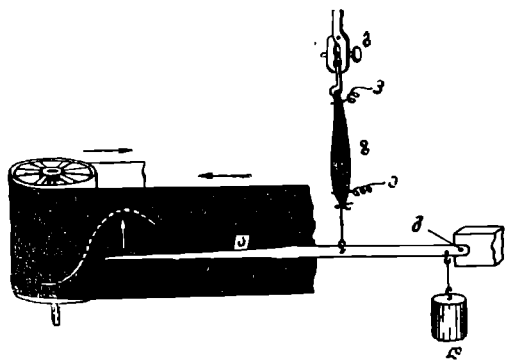
კუნთის ძირითად ფიზიოლოგიურ თვისებებს წარმოადგენს მისი **აგზნება-
ლობა**, **გამტარებლობა** და **შეკუმშვადობა**. უკანასკნელი გამოვლინდება ან კუნ-
თის შემოკლებაში ან დაძაბვის განვითარებაში.

მიომგრაფია. კუნთის შეკუმშვის რეგისტრაციისათვის გამოიყენება **მიომგრაფიის** მეთოდით, ე. ი. კუნთის შეკუმშვის გრაფიკული რეგისტრაცია ბერკეტის დახმარებით, რომელიც კუნთის ერთ ბოლოსთანაა დაკავშირებული (სურ. 139). ბერკეტის თავისუფალი ბოლო კიმოგრაფის ლენტზე ხაზავს შეკუმშვის მრუდს — მიომგრამას. კუნთის შეკუმშვის რეგისტრაციის ეს მეთოდი მარტივია და რთულ მოწყობილობას არ მოითხოვს, მაგრამ მისი ნაკლი ისაა, რომ ბერკეტის ინერცია და მისი ხახუნი კიმოგრაფის ლენტზე რამდენადმე ამახინჯებს ჩანაწერს: ამ ნაკლის გამოსწორების მიზნით ახლა სპეციალურ გადამწოდს იყენებენ, რომელიც მექანიკურ ცვლილებებს (ხაზოვან გადაწვევებს ან კუნთის ძალვას) გარდაქმნის ელექტრული დენის ძალის რხევებად. უკანასკნელნი კი რეგისტრირდებიან შლეიფიანი ან კათოდური ოსცილოგრაფის საშუალებით.

ზუსტ მეთოდებს წარმოადგენს, აგრეთვე, ოპტიკური რეგისტრაცია, რომელიც წარმოებს ფოტოკიმოგრაფზე სინათლის კონის დახმარებით, რომელიც კუნთზე დაწებებული სარკიდან აირეკლება.

იზოტონური და იზომეტრიული შემთხვევები.

იზოტონური შეკუმშვას კუნთის ისეთ შეკუმშვას უწოდებენ, რომლის დროსაც მისი ბოჭკოები მოკლდებიან, მაგრამ მათი ძაბვა მუდმივი რჩება. **იზოტონური შეკუმშვის** მაგალითს წარმოადგენს კუნთის მიერ ტვირთის (რომელიც განაპირობებს მის მუდმივ ძაბვას) თავისუფალი აწევა. **იზომეტრული** ისეთ შეკუმშვას ეწოდება, რომლის დროსაც კუნთს დამოკლება არ შეუძლია — მაგალითად, როდესაც მისი ორივე ბოლო უძრავადაა დამაგრებული. ამ შემთხვევაში კუნთის ბოჭკოს სიგრძე უცვლელი რჩება, მაგრამ სამაგიეროდ მისი ძაბვა იზრდება. **იზომეტრული შეკუმშვის** ჩასაწერად კუნთს გამოაბამენ ღრეკად ზამბარას, რომელიც მას თითქმის არ აძლევს შემოკლების საშუალებას. ამგვარ შემთხვევაში სხვადასხვა სახის გამაძლიერებლების გამოყენებისას, ჩაიწერენ კუნთის იმ უმნიშვნელო (რამდენიმე მიკრონის) შემოკლებას, რომელიც არსებითად ასახავს მის მიერ ძაბვის განვითარებას.



სურ. 139. მიომგრაფიული მეთოდით კუნთის იზოტონური შეკუმშვის რეგისტრაციისათვის (ი. ს. ბერკეტის მიხედვით). **ზ** — კუნთი, რომელიც შეკუმშვის დროს ასწევს **ბ** ბერკეტსა და ბერკეტის ღრეკთან (**ბ**) მიმაგრებულ **დ** ტვირთს. **გ** — კუნთის მოძვერი. **ა** და **ვ** — ელექტროდები გალიზიანებისათვის.

კუნთის ბუნებრივი შეკუმშვები ორგანიზმში არასოდეს არ არის სუფთა იზოტონური ან სუფთა იზომეტრული, რადგან კუნთები ტვირთის აწევისას (მაგალითად, სახსარში კუნთის მოხრის დროს) მოკლდებიან და ამავე დროს გაჭიმავენ რა ანტაგონურ კუნთებს, ცვლიან თავის ძაბვას.

კუნთების გალიზიანების მეთოდები. კუნთის შეკუმშვის გამოწვევის მიზნით ექსპერიმენტში აწარმოებენ კუნთის გალიზიანებას. თვით კუნთის უშუალო გალიზიანებას (მაგალითად, ელექტრული დენით) უწოდებენ **პირდა-**

პირგალიზიანებას. მამოძრავებელი ნერვის გაღიზიანებას, რომელსაც მოსდევს ამ ნერვით ინერვირებული კუნთის შეკუმშვა, ეწოდება არაპირდაპირი გალიზიანება. იმის გამო, რომ კუნთოვანი ქსოვილის აგზნებადობა ნერვთან შედარებით უფრო ნაკლებია, ელექტროდების უშუალოდ კუნთზე მოთავსება ჯერ კიდევ ვერ უზრუნველყოფს პირდაპირ გაღიზიანებას: დენი, რომელიც კუნთოვან ქსოვილზე ვრცელდება, პირველ რიგში, მასში მოთავსებულ ნერვის დაბოლოებებზე მოქმედებს და ააგზნებს მას, რასაც კუნთის შეკუმშვა მოყვება; კუნთის შეკუმშვის პირდაპირი გაღიზიანების მისაღებად აუცილებელია ან მამოძრავებელი ნერვული დაბოლოებების კუარარეს შხამით გამოთიშვა, ან მისი სტიმულირება უშუალოდ კუნთის ბოჭკოს შიგნით შეყვანილი მიკროელექტროდების საშუალებით.

ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს მოსვენებისა და მოქმედების პოტენციალი

კუნთის ბოჭკოს მოსვენების მემბრანული პოტენციალი შეადგენს 80—90 მვ, ხოლო მოქმედების პოტენციალი 120—135 მვ. მოქმედების პოტენციალის აღმოცენების პირობას მემბრანის კრიტიკული დეპოლარიზაცია წარმოადგენს. კუნთის არაპირდაპირი გაღიზიანების დროს მემბრანის კრიტიკული დეპოლარიზაცია ხორციელდება აცეტილქოლინით, რომელიც გამოიყოფა ნერვულ დაბოლოებებში ნერვული იმპულსის მოსვლისას. ნერვ-კუნთოვანი შეერთების არეში წარმოქმნილი მოქმედების პოტენციალი შემდეგ მთელ ბოჭკოს სიგრძეზე ვრცელდება. ელექტრული დენის პირდაპირი გაღიზიანების დროს მოქმედების პოტენციალი კუნთის ბოჭკოში აღმოცენდება კათოდის ქვეშ და ამ წერტილიდან ვრცელდება ბოჭკოს გასწვრივ.

კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობა 3—5 მილიწამია, ე. ი. კუნთის მაინერვირებელი მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას 5—10-ჯერ აღემატება. ამიტომ იმპულსთა მაქსიმალური რიცხვი, რომელიც შეიძლება წარმოსახოს კუნთმა წამში 200—250 არ აღემატება.

ჩონჩხის კუნთოვან ბოჭკოში მოსვენების პოტენციალის წარმოქმნაში მთავარ როლს თამაშობენ K^+ იონები, რომლებიც დიფუნდირებენ უჯრედიდან გარემოში და, Cl^- იონები, რომლებიც დიფუნდირებენ მოპირდაპირე მიმართულებით. მოქმედების პოტენციალი განპირობებულია Na^+ იონისათვის მემბრანის განვლადობის მომატებით და Na^+ იონთა ნაკადით ბოჭკოს შიგნით.

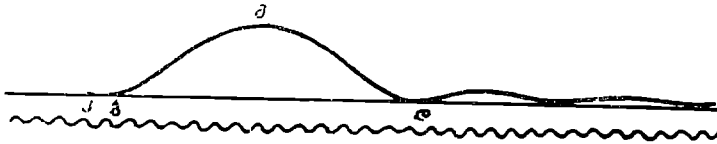
პრთხელობრივი შეკუმშვა

პირდაპირ ან არაპირდაპირ ერთხელობრივ გაღიზიანებას კუნთი პასუხობს ერთხელობრივი შეკუმშვით. უკანასკნელი სამ ფაზად იყოფა: შეკუმშვის ლატენტური პერიოდი, შეკუმშვის ფაზა და მოდუნების ფაზა.

ყოველი კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვის დაწყებას წინ უსწრებს მოქმედების პოტენციალი.

ჩვეულებრივი მიოგრაფიული მეთოდით კუნთის შეკუმშვის რეგისტრაციის დროს ლატენტური პერიოდი დაახლოებით 0.01 წამს შეადგენს.

უფრო სრულყოფილი მეთოდით — შეკუმშვის ოპტიკური რეგისტრაციის დროს ლატენტური პერიოდი უფრო ხანმოკლეა (დაახლოებით 0.0025 წამი). ამიტომ ზოგიერთი მკვლევარი ვარაუდობს, რომ იგი უდრის მოქმედების პოტენციალის ლატენტურ პერიოდს ან თითქმის ეტოლება მას., ე. ი. შეკუმშვა იწყება მოქმედების პოტენციალთან ერთდროულად ან თითქმის ერთდროულად. შეკუმშვის ჩაწერის დაგვიანების მიზეზი სინამდვილეში მის დაწყებასთან შედარებით იმაშია, რომ კუნთი იწყებს შეკუმშვას არა ერთბაშად: კუნთი ჯერ გაღიზიანების მიდამოში იკუმშება, არაპირდაპირი გაღიზიანების დროს კი — იმ უბნებში, სადაც მამოძრავებელი ნერვული დაბოლოებებია მო-



სურ. 140. ჩონჩხის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის მრუდი.
ა — გაღიზიანების მომენტი; ბ — ლატენტური პერიოდი;
ბ — ბ — დამოკლების პერიოდი; შ — მოღუნების პერიოდი.
კუნთის შეკუმშვის მრუდის ქვეშ დროის აღნიშვნის ჩანაწერი
(0.01 წამი).

თავსებული, კუნთის შეკუმშული ნაწილი გაწელავს მეზობელ მიდამოს, რომელიც საკუთარი გაჭიმვალობის გამო აყვება ამ წევას. ამრიგად, კუნთის სიგრძე გარკვეული დროის განმავლობაში არ იცვლება და მიოგრაფის ბერკეტი პირველ მომენტში უძრავი რჩება.

შეკუმშვა, ისევე როგორც აგზნება, ბოჭკოს გასწვრივ ვრცელდება; ამაში შეიძლება დავრწმუნდეთ შემდეგი ცდის საშუალებით: ბაყაყის პარალელურად განლაგებული ბოჭკოების კუნთზე, მაგალითად თერძის კუნთზე, ათავსებენ ორ ბერკეტს და კუნთის ერთ ბოლოს აღიზიანებენ. აგზნების გატარებისას ბერკეტები მორიგეობით აიწევიან, ჯერ აიწევა გაღიზიანების ადგილთან ახლო მყოფი, შემდეგ კი მოშორებული ბერკეტი.

აგზნებისა და შეკუმშვის ტალღების გატარების სიჩქარე ერთნაირია. ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდით აღმოჩენილია აგზნების გატარების სიჩქარე ადამიანის მხრის ორთავა კუნთში, რაც შეადგენდა დაახლოებით 3.5—5 მ/წამს. შეკუმშვის შედარებით დიდი ხანგრძლივობის გამო დგება ისეთი მომენტი, როდესაც მთელი კუნთი შეკუმშულ მდგომარეობაშია, რადგან კუნთის ბოლო ნაწილი, რომელშიც აგზნების ტალღამ მიაღწია, უკვე შეკუმშულია, ხოლო მისი პირველი ნაწილი ჯერ კიდევ არ მოღუნებულა. ეს მომენტი კუნთის მაქსიმალურ დამოკლებას შეეფარდება.

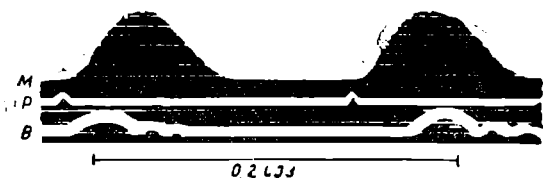
ერთხელობრივი შეკუმშვის მიოგრამა, მოცემულია 140-ე სურათზე. მრუდზე ჩანს აღმავალი და დაღმავალი მუხლები: მათი ფორმა დაახლოებით ერთნაირია. დაღმავალი მუხლის შემდეგ აღინიშნება მცირეოდენი დამატებითი რხევები. უკანასკნელი არსებითად თვით შეკუმშვას აღარ ეკუთვნის. გაშვებული სიმის დრეკადი რხევების მსგავსად ისინი ელასტიკურ რხევებს წარმოადგენენ. ამავე მრუდზე აღინიშნება გაღიზიანების მომენტი (ა). მანძილი ა წერ-

ტილიდან შეკუმშვის დაწყებამდე შეკუმშვის ლატენტურ ანუ ფარულ პერიოდს შეადგენს. მრუდის ტალღისებური ხაზით მოცემულია დროის აღნიშვნა (წამში 100 რხევა), რომელიც კუნთის შეკუმშვათა ცალკეული კომპონენტების ხანგრძლივობის გაზომვის საშუალებას გვაძლევს. როგორც ეს 140-ე სურათზე ჩანს, მოცემულ შემთხვევაში ლატენტური პერიოდი დაახლოებით 0.01 წამს. შეადგენს, ხოლო შეკუმშვისა და მოღუნების პერიოდები დაახლოებით — 0.1 წამს.

სხეულის სხვადასხვა კუნთის შეკუმშვის სიჩქარე ერთნაირი არ არის. ასე. თბილისისლიანების თვალის მამოძრავებელი კუნთების ერთხელობრივი შეკუმშვის ხანგრძლივობა მუშაობის იზომეტრიული რეჟიმის დროს შეადგენს დაახლოებით 10 მწამს. კანკის ტყუპი კუნთის შეკუმშვის ხანგრძლივობა — 50 მწამს, m. soleus-ისა — 100 მწამს.

კუნთის მუშაობის იზოტონური რეჟიმის დროს მის მიერ აწეული ტვირთის მატებისას შეკუმშვის სიჩქარე კლებულობს.

ჩონჩხის კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის სიდიდე გაღიზიანების ძალაზეა დამოკიდებული. ზღურბლოვანი გაღიზიანების დროს მიღებული შეკუმშვა ოდნავ შესამჩნევია, გაღიზიანების ძალის მომატებასთან ერთად იგი იზრდება (ს უ ბ მ ა ქ ს ი მ ა ლ უ რ ი შე კ უ მ შ ვ ა), სანამ არ მიაღწევს განსაზღვრულ



სურ. 141. კუნთის იზოლირებული ბოჭკოს ორი ერთხელობრივი შეკუმშვათა მრუდების ოპტიკური რეგისტრაცია (ფ. ნ. სერკოვის მიხედვით).

M — მიოგრამა; P — გაღიზიანების აღნიშვნა. B — დროის აღნიშვნა 0,2 წამი.

სიდიდეს, რომლის შემდეგ. ძალის მომატების მიუხედავად, შეკუმშვის სიმაღლე უცვლელი რჩება (მ ა ქ ს ი მ ა ლ უ რ ი შე კ უ მ შ ვ ა). ეს იმით აიხსნება, რომ კუნთი მრავალი ბოჭკოებისაგან შედგება. თითოეული კუნთოვანი ბოჭკო გაღიზიანებას პასუხობს „ან სულ ან არაფრის“ კანონის შესაბამისად, მაგრამ რადგან ცალ-

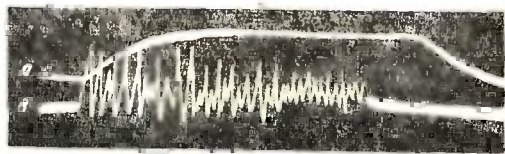
კეულ ბოჭკოებს სხვადასხვა ხარისხის აგზნებადობა გააჩნიათ, სუსტი გაღიზიანების დროს მხოლოდ მათი ნაწილი აიგზნება. რაც უფრო ძლიერია გამაღიზიანებელი, მით მეტია აგზნებულ ბოჭკოთა რაოდენობა. მაქსიმალური შეკუმშვის დროს იკუმშება კუნთის ყველა ბოჭკო.

141-ე სურათზე გადმოცემულია კუნთის იზოლირებული ბოჭკოს ერთხელობრივი შეკუმშვების მრუდები. მთლიანი კუნთის შეკუმშვის მრუდესთან მათი შედარება ააშკარავებს, ერთი მხრივ, ამ მრუდეთა ფორმის მსგავსებას, მეორე მხრივ, იზოლირებულ ბოჭკოს უფრო ხანმოკლე ლატენტურ პერიოდს და შეკუმშვის ნაკლებ ხანგრძლივობას, მთლიან კუნთთან შედარებით.

შეკუმშვათა სუმატია და ბატანუსი

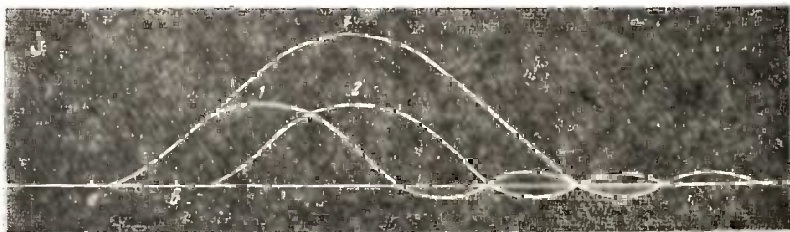
ბუნებრივ პირობებში ორგანიზმში ჩონჩხის კუნთი ნერვული სისტემიდან ჩვეულებრივ ერთხელობრივ გაღიზიანებებს კი არ ღებულობს, არამედ ნერვულ იმპულსთა წყებას, რომლებიც სწრაფად მოსდევს ერთიმეორეს. რიტმულ გა-

ღიზიანებათა ზეგავლენით მიიღება კუნთის ძლიერი და ხანგრძლივი დამოკლება. ასეთ შეკუმშვას **ტეტანურ შეკუმშვას** ანუ **ტეტანუსს** უწოდებენ. ტეტანურად შეკუმშულ კუნთში მოქმედების პოტენციალის რეგისტრირებით აღვიღად დასტურდება ის გარემოება, რომ კუნთის ხანგრძლივი დამოკლება ნამდვილად მრავალ აგზნებათა ცალკეული იმპულსების შედეგადაა მიღებული (სურ. 142). ასე, ადამიანის კიდურების ნებისმიერი მოძრაობის დროს მოქმედების პოტენციალთა რიცხვი, რომელიც წარმოიქმნება შეკუმშვის დროს მის კუნთში წამში 50—70 შეადგენს.



სურ. 142. ტეტანური შეკუმშვისა (A) და კუნთის მოქმედების დენის (B) ერთდროული ჩანაწერი (ა. გ. გინეცინსკის მიხედვით).

კუნთის ტეტანური შეკუმშვა ერთხელობრივ შეკუმშვათა **სუმაციის** შედეგს წარმოადგენს. შეკუმშვათა სუმაციის გამოსაკვლევად კუნთს ორ ერთხელობრივ გაღიზიანებას მიაყენებენ. გაღიზიანებათა შორის დროის ინტერვალი ისეთი უნდა იყოს, რომ მეორე გაღიზიანებამ კუნთზე იმოქმედოს უფრო ადრე, ვიდრე იგი მოღუწდება წინა შეკუმშვის შემდეგ. ამ დროს ორი შემთხვევაა შესაძლებელი; თუ მეორე გაღიზიანება მოდის მაშინ, როდესაც კუნთი წინა შეკუმშვის შემდეგ უკვე მოღუწებას იწყებს, მაშინ მხოგრაფიულ მრუდზე მეორე შე-

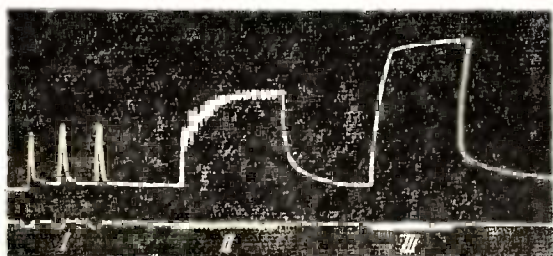


სურ. 143. კუნთის შეკუმშვათა სუმაცია.

a — პირველი გაღიზიანების მომენტი; B — მეორე გაღიზიანების მომენტი;
1 — შეკუმშვა მხოლოდ a გაღიზიანების საპასუხოდ; 2 — შეკუმშვა მხოლოდ B გაღიზიანების საპასუხოდ; 3 — შეჯამებული შეკუმშვა a და B გაღიზიანებათა საპასუხოდ. ა — მეორე გაღიზიანება მოქმედებს შეკუმშვის პერიოდში. ბ — მეორე გაღიზიანება მოქმედებს მოღუწების პერიოდში.

კუმშვის მრუდი პირველისაგან გამოცალკევებული იქნება მრუდის პატარა ჩაყარდნით (სურ. 143, ბ). თუ კი მეორე გაღიზიანება მოქმედებს მაშინ, როდესაც წინა შეკუმშვამ ჯერ თავის უმაღლეს წერტილს ვერ მიაღწია, მაშინ მეორე შეკუმშვა სავსებით ერთვის წინა შეკუმშვას და მასთან ერთად ქმნის ერთიან შეჯამებულ მწვერვალს (სურ. 143, ა).

ამრიგად, შესაძლებელია ორი ტიპის სუმაცია. მაგალითისათვის, განვიხილოთ, თუ როგორ ხდება ეს ბაყაყის კანჭის ტყუპ კუნთში. ამ კუნთის ერთხელობრივი შეკუმშვის ხანგრძლივობა ოთახის ტემპერატურის პირობებში საშუალოდ 0.1 წამს უდრის. თუ დავუშვებთ, რომ შეკუმშვის აღმავალი და დაღმავალი მუხლები დაახლოებით ტოლია, თითოეულ მუხლზე მოვა 0.05 წამი. ამიტომ ამ კუნთზე პირველი ტიპის შეკუმშვათა სუმაციის მისაღებად (არასრული სუმაცია) აუცილებელია, რომ პირველ და მეორე გაღიზიანებათა შორის ინტერვალი 0,05 წამზე მეტი იყოს, ხოლო მეორე ტიპის სუმაციის მისაღებად (ეგრეთწოდებული სრული



სურ. 144. კუნთის შეკუმშვა სხვადასხვა სიხშირით გაღიზიანების პირობებში. იშვიათი გაღიზიანებები ერთხელობრივ შეკუმშვას (I) იწვევენ, უფრო ხშირი კბილოვან ტეტანუსს (II), ხოლო კიდევ უფრო ხშირი — სრულ ტეტანუსს (III).

ლი სუმაციის) 0,05 წამზე ნაკლები.

სრული და კბილოვანი ტეტანუსი. ხელოვნურ პირობებში ტეტანუსის მისაღებად კუნთზე მოქმედებენ გაღიზიანებათა დიდი რიცხვით, რომლებიც ერთმეორეს მოსდევს ისეთი სიხშირით, რომ ხდება მათი სუმაცია. შედარებით ნაკლები სიხშირის დროს მიიღება კბილოვანი ტეტანუსი, ხოლო მეტი სიხშირით გაღიზიანებისას კი — სრული ტეტანუსი. (სურ. 144 და 145).

ტეტანური გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ბოჭკოები მაშინვე მთლიანად არ დუნდებიან და მათი საწყისი სიგრძე მხოლოდ გარკვეული დროის განვლის შემდეგ აღსდგება. ამ მოვლენას ტეტანუსის შემდგომი ანუ ნარჩენი, კონტრაქტურა ეწოდება.

რაც უფრო სწრაფად იკუმშება და დუნდება კუნთი, იმდენად მეტი სიხშირისა უნდა იყოს ის გაღიზიანება, რომელიც საჭიროა ტეტანუსის გამოსაწვევად. ასე, მაგალითად, შინაური კურდღლის თეთრი (სწრაფი) კუნთების ტეტანუსისათვის საჭიროა 30 ინდუქციური კვეთება წამში, ხოლო იმავე ცხოველის წითელი (ნელი) კუნთებისათვის კი მხოლოდ ათი კვეთება წამში.

შეკუმშვათა სუმაციის მექანიზმი ტეტანუსის დროს. კუნთის ტეტანური შეკუმშვის სიმაღლე მნიშვნელოვნად აღე-



სურ. 145. კუნთის იზოლირებული ბოჭკოს ტეტანუსი (ფ. ნ. სერკოვის მიხედვით).

ზემოთა ჩანაწერი — კბილოვანი ტეტანუსი მიღებულია გაღიზიანებათა სიხშირით 18 ერთ წამში. ქვემო მრუდი — სრული ტეტანუსი მიღებულია გაღიზიანებათა სიხშირით 35 ერთ წამში. M — მიოგრამა. P — გაღიზიანებათა აღნიშვნები. B — დროის აღნიშვნა 1 წამ:

მატება მის ერთხელობრივი შეკუმშვის მაქსიმალურ ამპლიტუდას (სურ. 144). ეს ფაქტი აიხსნება იმით, რომ რიტმული გაღიზიანების დროს აგზნების ყოველი ახალი ტალღა იწვევს კუნთის დამატებით შეკუმშვას, რომელიც შეჯამდება წინა შეკუმშვასთან. გ. პელმპლოცმა (1847) ამ პროცესს უწოდა **სუპერპოზიცია**, ე. ი. შეკუმშვათა ერთიმეორეზე დადება, ვარაუდობდა რა, რომ ყოველი შემდგომი იმპულსის დროს კუნთი ისე მოკლდება თითქოს იგი ამ მომენტში მოღუტებული ყოფილიყო.

მაგრამ შემდგომმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ სუპერპოზიციის მოვლენის დაყვანა ორი მექანიკური ეფექტის უბრალო შეჯამებაზე არ შეიძლება (ნ. ე. ვედენსკი, 1886). ვამოიკვავ, რომ ერთი მეორის მომდევნო გაღიზიანებებით მიღებული ეფექტი სულაც არ ეტოლება ერთხელობრივ შეკუმშვათა არითმეტიკულ ჯამს. იგი როგორც წესი, მოცემულ პირობებზე ან მეტი ან ნაკლებია ხოლმე. ეს იმას მოწმობს, რომ აგზნების ყოველი იმპულსის შემდგომ ახალი შეკუმშვადობის უნარი მნიშვნელოვნად იცვლება. ნ. ე. ვედენსკიმ ეს გარემოება ახსნა იმით, რომ ყოველი აგზნების იმპულსი და შეკუმშვა ქსოვილში ტოვებს კვალს მომატებული აგზნებადობის სახით. თუ მეორე გაღიზიანება მოქმედებს იმ მომენტში, როდესაც კუნთის აგზნებადობა მომატებულია, მეორის ამპლიტუდა, ხოლო რიტმული გაღიზიანებების დროს კი ტეტანური შეკუმშვის ამპლიტუდა, ხდება უფრო მეტი, ვიდრე ერთხელობრივისა.

კუნთის მდგომარეობის შეცვლას ტეტანუსის პროცესის დროს შეიძლება კარგად ვაღწევოთ თვალყურით კუნთის არაპირდაპირი გაღიზიანების დროს. თუ ბაყაყში თერძის კუნთის ტეტანური შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ უშუალოდ ნერვს მივაყენებთ მაქსიმალური ძალის ერთხელობრივ გაღიზიანებას (ე. ი. ისეთ ძალას, რომელიც საკმარისია ყველა ნერვული ბოჭკოს ასაგზნებად), მაშინ მიიღება ერთხელობრივი შეკუმშვა, რომელიც თავისი ამპლიტუდით გაცილებით მეტია, ვიდრე იგი იყო ტეტანუსამდე.

ე. ბ. ბაბსკის თანახმად, კუნთის მდგომარეობის ცვლილებები, რომელიც ტეტანური შეკუმშვის ფორმირებას უდევს საფუძვლად, დაკავშირებულია კუნთში ყოველი ერთხელობრივი შეკუმშვის დროს ადენოზინტრიფოსფორმაციის განთავისუფლებასთან, რომელიც შემდგომი აგზნების დაწყებამდე ვერ ასწრებს მთლიანად დაშლას. ეს ნივთიერება ძალიან მცირე კონცენტრაციებში მნიშვნელოვან გავლენას ახდენს კუნთის აგზნებადობასა და შეკუმშვადობაზე და შეუძლია ხელი შეუწყოს, რომ კუნთთან მომავალმა ყოველმა შემდგომმა იმპულსმა წინასთან შედარებით უფრო მეტი ეფექტი მოგვცეს.

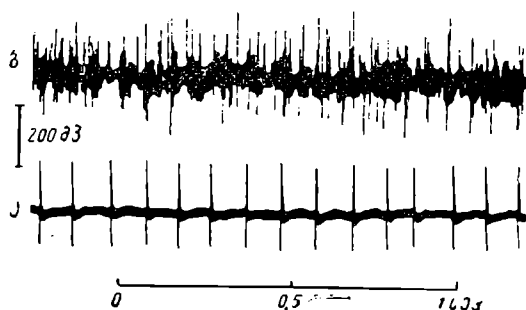
მოტორული ერთეულები

ზევით განხილული იყო მხოლოდ იმ მოვლენების ზოგადი სქემა, რომელიც ტეტანურ შეკუმშვას უდევს საფუძვლად. ორგანიზმის ბუნებრივი მოქმედების პირობებში ამ პროცესის მიმდინარეობის უფრო დაწვრილებით გაცნობის მიზნით აუცილებელია შევჩერდეთ ჩონჩხის კუნთების მამოძრავებელი ნერვით ინერვაციის ზოგიერთ თავისებურებებზე.

ყოველი მოტორული ნერვული ბოჭკო, რომელიც წარმოადგენს ზურგის ტვინის წინა რქის მამოძრავებელი უჯრედის მორჩს, აწარმოებს არა ერთ, არამედ კუნთოვან ბოჭკოთა მთელი ჯგუფის ინერვაციას. ასეთ ჯგუფს **მოტორული ერთეული** უწოდეს. კუნთოვან ბოჭკოთა რაოდენობა, რომელიც შედის ადამიანის სხვადასხვა კუნთთა მოტორული ერთეულის შედგენილობაში მერყეობს 10—3000 ფარგლებში. ბოჭკოთა ყველაზე ნაკლები რაოდენობა შედის სწრაფი კუნთების მოტორულ ერთეულებში, რომელიც ყველაზე უფრო ნატიფ მოძრაობებს განაპირობებენ. ასე, თვალის კუნთებსა და ხელის თითების კუნთებში მოტორული ერთეულები თავის შედგენილობაში 10—25 კუნთოვან ბოჭკოს შეიცავს, თანაც თითოეული მათგანი რამდენიმე ნერვული ბოჭკოთი ინერვირდება. ამისაგან განსხვავებით, შედარებით ნელი კუნთები, რომლებიც სხეულის პოზის რეგულაციაში მონაწილეობენ და არ საჭიროებენ ნატიფ

კონტროლს, შედგებიან მოტორული ერთეულებებისგან, რომლებიც თავის შედგენილობაში 2000—3000 ბოჭკოს შეიცავენ. კანჭის ტყუპი კუნთის მოტორული ერთეულები დაახლოებით 1500 ბოჭკოს შეიცავენ.

იმის გამო, რომ აგზნების გავრცელება ნერვულ ბოჭკოებში, რომლებიც აწარმოებენ ჩონჩხის კუნთების ინერვაციას, ძალიან დიდია, ამიტომ მოტორული ერთეულების შემადგენელი კუნთის ბოჭკოები აგზნების მდგომარეობაში



სურ. 146. ადამიანის ცალკეული მოტორული ერთეულისა (ა) და მთლიანი კუნთის (ბ) ელექტრული აქტივობა (ფ. ბუხტალის მიხედვით) (ახსნა ტექსტში).

პრაქტიკულად ერთდროულად მოდიან. მოტორული ერთეულის ელექტრული აქტივობა წააგავს მესერს. (სურ. 146, ა), რომელშიც თითოეულ პიკს შეესაბამება ერთდროულად აგზნებულ მრავალ ბოჭკოთა შეჯამებული მოქმედების პოტენციალი.

მოტორული ერთეულის ელექტრული აქტივობის რეგისტრაციისათვის აუცილებელია ძალიან წვრილი

ელექტროდები; იგი მთელ სიგრძეზე — მისი წვერის გარდა, დაფარულია საიზოლაციო ლაქით. ასეთი ელექტროდი შეჰყავთ კუნთის შუა ნაწილში. ასეთი ელექტროდების საშუალებით აწარმოებენ ადამიანის სხვადასხვა კუნთის ერთი მოტორული ერთეულის აქტივობის რეგისტრაციას.

მოტორული ერთეულების შემადგენელი ბოჭკოები. თითოეული მოტორული ერთეულის კუნთოვანი ბოჭკოებისაგან განსხვავებით, რომელნიც სინქრონულად, ე. ი. ერთდროულად აიგზნებიან მოსული იმპულსის საპასუხოდ, კუნთის სხვადასხვა მოტორული ერთეულების კუნთოვანი ბოჭკოები, როგორც წესი, ასინქრონულად მუშაობენ. ეს იმით აიხსნება, რომ მოტორული ერთეულები ინერვირდებიან სხვადასხვა მამოძრავებელი ნეირონებით, რომლებიც სხვადასხვა სიხშირითა და სხვადასხვა დროს გზავნიან იმპულსებს. სხვადასხვა მოტორული ერთეულების შეკუმშვის დაწყებისა და დამთავრების არაერთდროულობის მიუხედავად, მთლიანად კუნთის სუმატულ შეკუმშვას, ნორმალური მოქმედების პირობებში, აქვს შერწყმითი ხასიათი, რომელიც თავისი ფორმით სრულ ტეტანუსს გვაგონებს, იმ შემთხვევაშიც კი, როდესაც თითოეული მოტორული ერთეული იშვიათ რიტმში მუშაობს (მაგალითად, 5 შეკუმშვა წამში).

ამრიგად, მოტორულ ერთეულთა ასინქრონული მოქმედებისას, რომელიც განპირობებულია ზურგის ტვინის შესაბამისი ნეირონების ასინქრონული მუშაობით, მთელი ჩვენი სხეულის მოძრაობებს აქვთ მწყობრი, ნარნარა ხასიათი უკვე სამოძრაო იმპულსაციის მცირე სიხშირის დროს. მთლიანი კუნთიდან პოტენციალების გამოყვანისას იმის გამო, რომ მოტორული ერთეულების აგზნება ასინქრონულად ხდება, ჩვენ არა გვაქვს საშუალება გავარჩიოთ ერთმანეთისაგან თითოეული მათგანის ელექტრული აქტივობა: არაერთდროულად აღმოცენებული მოქმედების პოტენციალთა პიკი ალგებრულად ჯამდება (ინტერფერირდება) ელექტროდებზე, რის შედეგაც მიიღება რთული სურათი, რომ-

ლის მიხედვითაც მხოლოდ არაპირდაპირი გზითაა შესაძლებელი მსჯელობა ცალკეულ კუნთოვან ბოჭკოს აგზნების ხარისხზე (იხ. სურ. 146, ბ).

ადამიანის კიდურების მოტორული ერთეულები მოსვენების დროს მეტად იშვიათი მოქმედების პოტენციალთა განმუხტვებს ამჟღავნებენ. ეს განაპირობებს კუნთების ტონუსს. მცირე დაძაბვის დროს ჩნდება განმუხტვები სიხშირით 5—10 წამში. დაძაბვის მატება ზრდის მოქმედების პოტენციალთა სიხშირეს 20—50 წამში.

კუნთის შეკუმშვის ძალა დამოკიდებულია მოტორულ ერთეულთა რიცხვზე, რომლებიც ერთდროულად ერთეებიან რეაქციაში და აგზნების სიხშირეზე თითოეულ მათგანში.

ჩონჩხის კუნთების ტონუსი

მოსვენებისას (მუშაობის გარეშე) კუნთები მთლიანად მოდუნებული არ არიან, არამედ ინარჩუნებენ გარკვეულ ძაბვას, რომელსაც **ტონუსს** უწოდებენ. ტონუსის გარეგნულ გამოხატულებას წარმოადგენს კუნთების ღრეკადობის განსაზღვრული ხარისხი. ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევები გვიჩვენებენ, რომ ჩონჩხის კუნთების ტონუსი დაკავშირებულია კუნთში ცალკეულ, დიდი ინტერვალით, ერთიმეორის მომდევნო ნერვულ იმპულსების მოსვლასთან, რომლებიც სხვადასხვა კუნთოვან ბოჭკოებს რიგრიგობით ააგზნებენ. ეს იმპულსები აღმოცენდებიან ზურგის ტვინის მოტონეირონებში, რომელთა აქტივობა თავის რიგში დამოკიდებულია იმპულსებზე, რომლებიც მომდინარეობენ როგორც ზემომდებარე ცენტრებიდან, ისე პერიფერიიდან — თვით კუნთებში მოთავსებული გაჭიმვის რეცეპტორებიდან („კუნთოვანი თითისტარები“).

ჩონჩხის კუნთის ტონუსის რეგულაციურ ბუნებაზე მიუთითებს ის ფაქტი, რომ უკანა ფესვების გადაჭრას, რომლებითაც მგრძნობიარე იმპულსები კუნთოვან თითისტარებიდან მოდიან ზურგის ტვინში, კუნთის სრულ მოდუნებამდე მივყავართ.

ადამიანში კუნთის ტონუსი გარკვეულ ფარგლებში შეიძლება რეგულირდებოდეს ნებისმიერად — სურვილის მიხედვით ადამიანს შეუძლია მთლიანად მოაღუნოს კუნთები ან დაძაბოს ისინი, ისე რომ ამ დროს მოძრაობა არ აწარმოოს.

არსებობს მრავალი მონაცემი, რომელიც მოწმობს, რომ ჩონჩხის კუნთების ტონუსის განხორციელებაში განსაკუთრებულ როლს ე. წ. ნელი — **ტონური ბოჭკოები** ასრულებენ. ტეტანური ბოჭკოებისაგან ისინი განსხვავდებიან შეკუმშვისა და მოდუნების პროცესების მცირე სიჩქარით და პასუხთა სუბერპოზიციის დიდი უნარით. ამის გამო კუნთოვანი ბოჭკოს ხანგრძლივად შემოკლებულ მდგომარეობაში შენარჩუნებისათვის გაღიზიანების იშვიათი რიტმიც კი საკმარისია.

კუნთოვან ბოჭკოების დაყოფა ტონურად და ტეტანურად — არ არის აბსოლუტური. ცივისხსლიანებშიც კი, სადაც ამ ბოჭკოებს შორის განსხვავება ძალიან მნიშვნელოვანია, შეიძლება ენახოთ ბოჭკოთა გარდამავალი ტიპები. მხედველობაში უნდა მივიღოთ ისიც, რომ ზოგიერთმა ტეტანურმა ბოჭკოებმა დალისა და სხვა შემოქმედების გავლენით (მათ შორის პორბონალური გავლენით) შეიძლება ტონური თვისებები შეიძინონ.

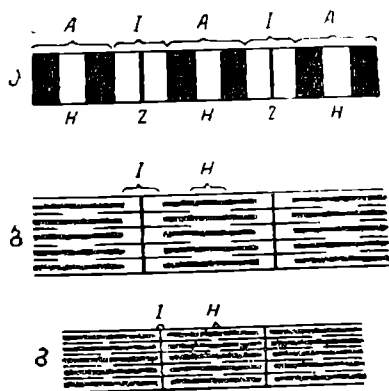
უკანასკნელ წლებში მიღებულია მონაცემები, რომლებიც მოწმობენ, რომ ძუძუმწოვარა ცხოველებს აქვთ სპეციალიზებული რეფლექსური რკალები, რომელთაგან ერთნი უზრუნველყოფენ სწრაფ შეკუმშვებს, მეორენი კი — კუნთოვან ტონუსს (ე. ყუკოვი). ალბათ, ორგანიზმის ბუნებრივ პირობებში მოქმედებისას, ჩონჩხის კუნთების ტონუსი უზრუნველყოფილია როგორც სწრაფი, ისე ნელი ტონური კუნთების ბოჭკოების ერთიანი მოქმედებით.

კუნთის უკუმშვის მაქსიმუმი

მიოფიბრილების ულტრამიკროსკოპული სტრუქტურა მოსვენებისა და შეკუმშვის დროს. როგორც ზევით იყო ნათქვამი, ჩონჩხის კუნთების მიოფიბრილები ოპტიკურად ერთგვაროვანი არ არიან: შედგებიან I — იზოტროპულ და A — ანიზოტროპულ დისკოებისაგან.

ამ არაერთგვაროვნების მიზეზი ახსნილი იყო ა. ჰაკსლისა და გ. ჰაკსლის შრომებში; მათ კუნთის ბოჭკოს სტრუქტურის გამოსაკვლევად ჰისტოქიმიურ მეთოდთან ერთად გამოიყენეს ელექტრონული მიკროსკოპია, რენტგენოსტრუქტურული ანალიზი, ფაზოკონტრასტული და ინტერფერენციული მიკროსკოპია.

დადგინდა, რომ კუნთის ბოჭკოს თითოეული მიოფიბრილი, დაახლოებით 1 მკ დიამეტრით, საშუალოდ შედგება 2500 პროტოფიბრილისაგან, რომლებიც წარმოადგენენ ცილების მიოზინისა და აქტინის წაგრძელებულ პოლიმერიზებული მოლეკულებს. მიოზინის პროტოფიბრილები, ან როგორც ჩვეულებრივ მიღებულია მათი აღნიშვნა, ძაფები, აქტინის ძაფთან შედარებით ორჯერ უფრო სქელია. მათი დიამეტრი მიახლოებით 100 Å შეადგენს. კუნთის ბოჭკოს მოსვენებისას ძაფები მიოფიბრილებში ისეა განლაგებული, რომ აქტინის წვრილი,



სურ. 147. ა — მიოფიბრილების ელექტრონულმიკროსკოპული სურათი (სქემატიზებული). ნაჩვენებია დისკოები A და I, ზოლები Z და H. ბ და გ — სქელი (მიოზინი) და წვრილი (აქტინის) ძაფების ურთიერთგანლაგება მოდუნებულ (ბ) და შეკუმშულ (გ) მიოფიბრილში

გრძელი ძაფები თავისი ბოლოებით შედიან მიოზინის სქელ და უფრო მოკლე ძაფების შუალედებში (სურ. 147,ბ). ამის გამო I დისკოები, როგორც გვიჩვენებს სურათი, შედგებიან მხოლოდ აქტინის ძაფებისაგან, ხოლო A დისკოები მიოზინისა და აქტინის ძაფებისაგან. ნათელი ზოლი H წარმოადგენს აქტინის ძაფებისაგან თავისუფალ ვიწრო ზონას. მემბრანა Z, I დისკოს შუაში გავლისას ამაგრებს ამ ძაფებს ერთმანეთთან.

მიოფიბრილების ულტრამიკროსკოპული სტრუქტურის მნიშვნელოვან კომპონენტს წარმოადგენს, აგრეთვე, მრავალრიცხოვანი, გარდიგარდმო ხიდაკები, რომლებიც მიოზინისა და აქტინის ძაფებს ერთმანეთთან აერთებენ.

კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვის დროს, ა. ჰაკსლისა და გ. ჰაკსლის თეორიის თა-

ნახმად, მითითებული ძაფები არ მოკლდებიან, არამედ იწყებენ ერთმანეთისაგან „სრიალს“: აქტინის ძაფები შეიწვევიან მიოზინის ძაფებს შორის მოთავსებულ შუალედებში, რის შედეგადაც I — დისკოს სიგრძე მოკლდება, ხოლო

A — დისკო ინარჩუნებს თავის ზომას. ნათელი ზოლი **H** თითქმის ქრება, რადგან აქტივის ძაფები შეკუმშვის დროს თავისი ბოლოებით ერთმანეთს უახლოვდებიან (იხ. სურ. 148,ბ).

კონკრეტული მექანიზმი, რომელიც განაპირობებს შეკუმშვის დროს ძაფების სრიალს, ჯერჯერობით გამორკვეული არ არის. არის საფუძველი ვივარაუდოთ, რომ ამ სრიალის მიზეზია ცილების — აქტივისა და მიოზინს შორის ქიმიური ურთიერთმოქმედება ადენოზინტრიფოსფორმეზას თანაარსებობისას. სხვა სიტყვებით, ივარაუდება, რომ აქ არსებობს თავისებური ქიმიური „კბილა თვალი“, რომელიც თითქოს და აბამს ერთი ჯგუფის ძაფებს მეორეზე. „კბილაკების“ როლს ამ პროცესში მიაწერენ ზევით აღნიშნულ გარდიგარდმო ხიდაკებს, რომლებიც უზრუნველყოფენ ცილა მიოზინისა და აქტივის ძაფების აქტიური ჯგუფების ურთიერთმოქმედებას.

მოქმედების პოტენციალის როლი კუნთის შეკუმშვის აღმოცენებაში. ჩონჩხის კუნთში, მისი არსებობის ბუნებრივ პირობებში, კუნთის შეკუმშვის ინიციატორია მოქმედების დენი, რომელიც აგზნების დროს ვრცელდება კუნთის ბოჭკოს ზედაპირულ მემბრანაზე.

თუ მიკრომეტრული ხარხანის მქონე სპეციალურ ხელსაწყოს — მიკრომანიპულატორის საშუალებით მიკროელექტროდის წვერს მოვთავსებთ კუნთის ბოჭკოს ზედაპირზე — მემბრანის მიდამოში, მაშინ ძალიან სუსტი ელექტრული სტიმულით მოქმედების დროს, რომელიც იწვევს დეპოლარიზაციას, **I** დისკოები **Z** მემბრანის ორივე მხარეზე იწვევენ დამოკლებას, მაგრამ ამ დროს შეკუმშვა ვრცელდება ბოჭკოს სიღრმეში **Z** მემბრანის გასწვრივ. მიოფიბრილების სხვა მიდამოებზე ქვეზღუდლოვანი კათოდური სტიმულით მოქმედება ასეთ ეფექტს არ იწვევს. აქედან ასკვნიათ, რომ მოქმედების პოტენციალის გავრცელებისას, კუნთის ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანის დეპოლარიზაცია **I** დისკოების მიდამოში, შეკუმშვის პროცესის გამწვანებ მქანიზმს წარმოადგენს.

შემდგომმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ მემბრანის დეპოლარიზაციასა და კუნთის შეკუმშვის დაწყებას შორის მნიშვნელოვან შუამდებარე რგოლს წარმოადგენს ბოჭკოში თავიუფალი Ca^{++} იონების შეჭრა. ამას მოწმობს ორი ფაქტი: 1) კუნთის აგზნების დროს Ca^{++} იონების დიფუზიის მკვეთრი გაძლიერება ბოჭკოს სიღრმეში; 2) **I** დისკოს ნათლად გამოხატული ადგილობრივი დამოკლება მასში Ca^{++} იონების წვრილი შუშის კაპილარის — მიკროპიპეტის საშუალებით შეყვანისას. ეს შეკუმშვა უფრო ლოკალურია, ვიდრე ელექტრული დენით მემბრანის დეპოლარიზაციის შემთხვევაში: მიკროპიპეტის სათანადო მდებარეობისას შესაძლებელია მივიღოთ **I** დისკოს მხოლოდ ერთი ნახევრის დამოკლება (**Z** მემბრანადან ერთ მხარეზე) მეორე ნახევრის სიგრძის შეცვლის გარეშე.

ამ ცდების საფუძველზე გამოითქვ, ვარაუდი, რომ მოქმედების დენი გავრცელებული კუნთის ბოჭკოს ზედაპირული მემბრანის გასწვრივ **Z** მიდამოში იწვევს განთავისუფლებას Ca^{++} იონებისას, რომლებიც დიფუნდირდებიან რა მიოფიბრილების შიგნით, იწვევენ ძაფების მოძრაობას.

ადენოზინტრიფოსფორმეზას როლი კუნთის შეკუმშვის მექანიზმში.

ვ. ენგელგარტმა და მ. ლიუბიმოვამ ნახეს, რომ კუნთის ცილა მიოზინი აღჭურვილია ფერმენტ ადენოზინტრიფოსფატაზის თვისებებით. ე. ი. იგი შლის ადენოზინტრიფოსფორმეზას (ატფ) და ამრიგად ანთავისუფლებს ამ შენაერთში მოთავსებულ ენერგიას (დაახლოებით 10 000 კალ 1 მოლზე). მათვე გამოააშქარავეს, რომ ატფ გავლენით იცვლება აგრეთვე მიოზინისაგან დამზადებული ძაფების მექანიკური თვისებები, მკვეთრად იზრდება მათი გაჭიმადობა. ამის შემდეგ — მალე, უნგრეთის ბიოქიმიკოსმა ა. სცენტ-დიორდიმ გვიჩვენა, რომ კუნთში მიოზინთან ერთად არის მეორე დამოუკიდებელი ცილა — აქტინი, რომელიც მიოზინთან ურთიერთმოქმედების

დროს წარმოქმნის კომპლექსს — აქტომიოზინს. უკანასკნელს მნიშვნელოვნად მეტი უნარი აქვს უფრო სწრაფად დაშალოს ატფ, ვიდრე სუფთა მიოზინს. აქტომიოზინისაგან დამზადებული ძაფები ფიზიოლოგიურად ადექვატური იონურ გარემოში დაშლიან მიმატებულ ატფ-ს, რის შედეგადაც ისინი იკუმშებიან. ასეთი იზოლირებული შეკუმშვადი სტრუქტურების დამოკლება ძალიან ემსგავსება კუნთის ბოჭკოს დამოკლებას. მნიშვნელოვანია, რომ აქტომიოზინის ძაფები ატფ თანდასწრებით მხოლოდ იმ შემთხვევაში იკუმშებიან, როდესაც გარემოს პირობები ატფ დაშლას არ აფერხებენ. თუ კი ატფ დაშლას შეეფერხება რომელიმე შხამით, შეკუმშვა აღარ წარმოებს.

ეს მონაცემები გვაძლევენ უფლებას ვივარაუდოთ, რომ კუნთის ბოჭკოს შეკუმშვა ბუნებრივ პირობებშიც აქტინის, მიოზინისა და ატფ ურთიერთმოქმედების შედეგად ხორციელდება. ეს ურთიერთმოქმედება წარმოიქმნება ალბათ უჩრედშიგნითა გარემოს იონური შემადგენილობის ცვლილებების შედეგად. კერძოდ, უჩრედში Ca^{++} იონების შესვლით, რაც განპირობებულია აგზნებით. ატფ იშლება და ამ დროს განთავისუფლებული ენერგია გამოიყენება კუნთის ბოჭკოში აქტინისა და მიოზინის ძაფების სრიალის პროცესის განსახორციელებლად.

არსებული წარმოდგენის თანახმად, კუნთის ბოჭკოს მოდუნების მექანიზმში მთავარ როლს კუნთის ბოჭკოებში მოთავსებული ქიმიური ფაქტორი (მარშის ნოდუნების ფაქტორი) თამაშობს. ამ აგენტის გავლენით წარმოებს ცილა აქტინისა და მიოზინის გათიშვა, რის შედეგადაც შესაძლებელი ხდება ძაფების ჩამოსრიალება და კუნთის გაჭიმვა.

კუნთის მოდუნებისათვის დიდი მნიშვნელობა ეძლევა, აგრეთვე ატფ-ის თანაარსებობას. თუ გარემოს, სადაც მოთავსებულია იზოლირებული შეკუმშვადი სტრუქტურა (მაგალითად, აქტომიოზინის ძაფი ან კუნთიდან გამოყოფილი მიოფიბრილები) მოვაცილებთ ატფ-ს, მაშინ უკანასკნელი არ დუნდება და ხდება რიგიდული, ე. ი. ძნელად გასაჭიმო. ატფ თანაარსებობა კი შხამებით მისი დაშლის დათრგუნვის პირობებში აქტომიოზინის ძაფს ხდის პლასტიკურს.

ატფ აუცილებელია ყველა კუნთის შეკუმშვისათვის და, აგრეთვე, ბევრი სხვა ბიოლოგიური სტრუქტურისათვის, რომლებიც მოძრაობის უნარით არიან აღჭურვილნი (მაგალითად სპერმატოზოიდების შოლტი). ნაჩვენებია, რომ ატფ ამ შეკუმშვადი სტრუქტურების ცილების მოქმედებით იშლება. იმ შემთხვევაში კი, როდესაც ატფ არ იშლება, არამედ ამ სტრუქტურებთან მარტივადაა დაკავშირებული, მაშინ ის ზრდის მათ პლასტიკურობას და ამიტომ ხელს უწყობს მოდუნებას. აქტინისა და მიოზინის გათიშვას, რომელიც მოდუნების ფაქტორის გავლენით წარმოებს, თან სდევს მიოზინის ფერმენტული აქტივობის შესამჩნევ დამცირება და ატფ დაშლის შემცირება.

ატფ, რომელიც იშლება კუნთის მოქმედების პროცესში, რესინთეზირდება ორი ძირითადი გზით. პირველი მდგომარეობს ფოსფატური ჯგუფის გადატანაში ენერგიით. მდიდარი ფოსფორის ნაერთიდან — კრეატინფოსფატიდან — აღენოზინდიფოსფორის შექმნა. კრეატინფოსფატს კუნთი გაცილებით უკეთი რაოდენობით შეიცავს, ვიდრე ატფ-ს და უზრუნველყოფს ატფ რესინთეზს წამის მეთასვლი ნაწილების განმავლობაში. მაგრამ კუნთის ხანგრძლივი მუშაობის დროს კრეატინფოსფატის მარაგი იფიტება, ამიტომ მნიშვნელოვანია მეორე გზა — ატფ-ის უფრო ნელი რესინთეზი. იგი დაკავშირებულია გლიკოლიზურ და ჟანგვით პროცესებთან, რომელიც მიმდინარეობს კუნთში მისი, როგორც

მოსვენების, ისე, განსაკუთრებით ინტენსიურად მოქმედების დროს. რჩისა და პიროყურძნის მკვება დაჟანგვას, რომლებიც წარმოიქმნებიან კუნთში მისი შეკუმშვის დროს, თან სდევს აღენოზინდიფოსფორმეზასა და კრეატინის ფოსფორილება, ე. ი. კრეატინფოსფატისა და ატფ რესინთეზი.

ატფ რესინთეზის პროცესების დარღვევას შხამებით, რომლებიც თრგუნავენ გლიკოლიზურ ჟანგვით ფერმენტებს, მიყვევართ კუნთის ბოჭკოებში ატფ მთლიან გაქრობამდე, რის შედეგადაც ვითარდება კუნთის გათოშვა (კონტრაქტურა).

სითბოს წარმოქმნა შეკუმშვის დროს და შეკუმშვის ენერგია

სითბოს წარმოქმნა მუშაობის დროს კუნთოვან ქსოვილში ნათლად იყო ნაჩვენები XIX საუკუნის მეორე ნახევარში გ. ჰელმპოლცისა და ვ. დანილევისკის მიერ. შემდეგში ა. ჰილმა თავისი თანამშრომლებით შექმნა მაღალი მგრძნობიარობის მქონე ხელსაწყოები, რომელთა საშუალებებით შესაძლებელი გახდა კუნთებსა და ნერვებში სითბოს პროდუქციის რეგისტრაცია და გაზომვა, როგორც მოსვენების, ისე აგზნების დროს.

თავისი წარმოქმნისა და დროში განვითარების მიხედვით სითბოს წარმოქმნა ა. ჰილის მიერ ორ ძირითად ფაზად იყო დაყოფილი. პირველი ფაზა მეორეზე დაახლოებით 1 000-ჯერ მოკლეა და საწყისი სითბოს წარმოქმნა ეწოდება. ის იწყება კუნთის აგზნების მომენტიდან და გრძელდება მთელი შეკუმშვის პერიოდში მოდუნების ფაზის ჩათვლით. სითბოს პროდუქციის მეორე ფაზა მიმდინარეობს რამდენიმე წუთის განმავლობაში კუნთის მოდუნების დამთავრების შემდეგ და დაგვიანებული ანუ ალდგენითი სითბოს წარმოქმნას უწოდებენ.

თავის მხრივ საწყისი სითბოს წარმოქმნა შეიძლება დაიყოს რამდენიმე ნაწილად: ა) აქტივაციის სითბო, ბ) დამოკლების სითბო, გ) მოდუნების სითბო.

აქტივაციის სითბო თავისუფლდება უშუალოდ გაღიზიანების მიყვნების შემდეგ, სანამ წარმოიქმნება კუნთის ბოჭკოთა რამდენიმე შესამჩნევი შეკუმშვა. ამიტომ სითბოს ეს ულუფა განიხილება, როგორც იმ ქიმიური პროცესების სითბური ეფექტი, რომლებსაც კუნთი არააგზნებული მდგომარეობიდან აქტიურში გადაყავთ. ტეტანური შეკუმშვის დროს აქტივაციის სითბო გამოიყოფა კუნთის გაღიზიანების მთელი დროის განმავლობაში, ყოველი მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებასთან ერთად.

დამოკლების სითბო თვით შეკუმშვის პროცესით არის განპირობებული. თუ კუნთის ძლიერი გაჭიმვით დავაბრკოლებთ მის შეკუმშვას, მაშინ სითბოს ეს პროდუქცია არ გამოიყოფა.

მოდუნების სითბო მოდუნების დროს წარმოშობილ ენერგიის განთავისუფლებასთან არის დაკავშირებული. ვარაუდობენ, რომ სითბოს ამ ულუფის გამოყოფა არ არის დაკავშირებული უშუალოდ მოცემულ მომენტში მიმდინარე ქიმიურ პროცესებთან, არამედ განპირობებულია მით, რომ კუნთის ბოჭკოების შეკუმშვაზე დახარჯული ენერგია სითბოს სახით გაიცემა კუნთის მიერ მისი მოდუნების დროს. თუ კუნთმა ასწია ტვირთი შეკუმშვის დროს, მაშინ მისი დამთავრების შემდეგ გამოყოფილი სითბოს პროდუქცია მატულობს.

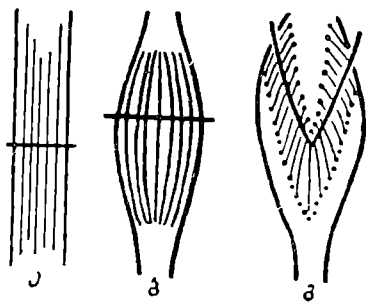
მეორე ფაზა — სითბოს წარმოქმნის ალდგენითი ფაზა — დაკავშირებულია

ქიმიურ პროცესებთან, რომლებიც უზრუნველყოფენ ატფ-ის რესინთეზს. იმ ცდებით, რომლებშიც კუნთის შეკუმშვა წარმოებდა უქანგბადო არეში, ა. ჰილ-მა გვიჩვენა, რომ განსხვავებით საწყისი სითბოს წარმოქმნისაგან, რომლისთვისაც უანგბადი საჭირო არ არის, აღდგენითი სითბოს 90% დაუანგვის პროცესების შედეგად წარმოიქმნება და ამ სითბოს მხოლოდ 10% ნივთიერებათა ცვლის ანაერობული პროცესებითაა განპირობებული. აღდგენითი სითბო თავისი სიდიდით დაახლოებით ტოლია კუნთის მიერ შეკუმშვის დროს გამოყოფილი სითბოსი. ეს შესაბამისობა საესებით გასაგები ხდება, თუ გავითვალისწინებთ, რომ ქიმიური პროცესები, რომლებიც განაპირობებენ აღდგენითი სითბოს წარმოქმნას, მიმართულია ატფ რესინთეზისაკენ, რომელიც კუნთის შეკუმშვის ენერგიის ძირითად და უშუალო წყაროს წარმოადგენს. ატფ რესინთეზში და აღდგენითი სითბოს წარმოქმნაში მთავარ როლს თამაშობენ რძის მჟავასა და პიროყურძნის მჟავას დაუანგვითი პროცესები. მონოიდომპრის მჟავათი კუნთის მოწამვლა, რომელიც წყვეტს რძისა და პიროყურძნის მჟავას გლიკოლიზურ წარმოქმნას, თითქმის მთლიანად გამორიცხავს დაგვიანებული სითბოს წარმოქმნას და ატფ რესინთეზს უანგბადის არსებობის პირობებშიც კი.

კუნთების მუშაობა და ძალა

კუნთის შეკუმშვის სიდიდე (დამოკლების ხარისხი) გალიზიანების მოცემული ძალის დროს 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 სიმაღლე ეცემა.

კუნთის ძალის გასაზომად საზღვრავენ იმ მაქსიმალურ ტვირთს, რომლის აწევაც მას შეუძლია. ეს ძალა შეიძლება იყოს ძალიან დიდი. ასე, დადგენილია, რომ ძალის ყუბის კუნთებით შეუძლია ასწიოს ტვირთი, რომელიც მისი სხეულის წონას 8,3-ჯერ აღემატება. ადამიანის კანჭის ტყუბი კუნთების ძალაზე მსჯელობენ მხრებზე მოთავსებული იმ ტვირთის სიდიდის მიხედვით, რომელსაც ასწევს ადამიანი თითის წვერებზე დადგომით.



სურ. 148. სხვადასხვა კუნთების აღნაგობის ტიპები. ა — კუნთები პარალელურად განლაგებული ბოჭკოებით; ბ — თითისტარისებრი კუნთი; გ — ფრთისებრი კუნთი.

სხვა თანაბარ პირობებში კუნთის ძალა დამოკიდებულია არა მის სიგრძეზე არამედ მის განივკვეთზე: რაც მეტია ფიზიოლოგიური განივი კვეთის, ე. ი. მისი ყველა ბოჭკოს განივკვეთის ჯამი, მით მეტია ის ტვირთი, რომლის აწევაც მას შეუძლია. ფიზიოლოგიური განივკვეთი,

თანხვდება გეომეტრიულ განივკვეთს მხოლოდ სიგრძივად განლაგებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში; კუნთებში, რომელთაც ბოჭკოები ირიბად აქვთ გან-

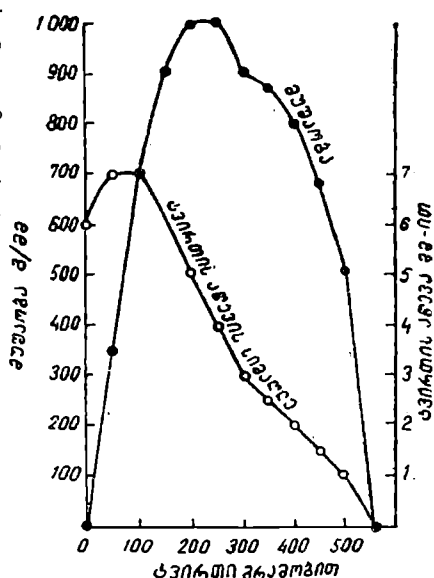
ლაგებული, ყველა ბოჭკოს განივკვეთის ჯამი შეიძლება გაცილებით აღემატებოდეს თვით კუნთის გეომეტრიულ განივკვეთს (სურ. 148). ამ მიზეზის გამო კუნთის ძალა ირიბად განლაგებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში მნიშვნელოვნად მეტია, ვიდრე ამავე სისქის პარალელურად განლაგებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში. რომ გვეჩვენებს შესაძლებლობა ერთმანეთს შევადაროთ სხვადასხვა კუნთის ძალა, მაქსიმალურ ტვირთს, რომელიც შეუძლია ასწიოს კუნთმა, ყოფნ მისი ფიზიოლოგიური განივკვეთის კვადრატული სანტიმეტრების რიცხვზე. ასე გამოთვლიან კუნთის აბსოლუტურ ძალას. აბსოლუტური ძალა გამოხატული კგ/სმ², ადამიანის კანჭის ტყუბი კუნთისათვის უდრის 5,9, მხრის მომხრელისათვის — 8,1, საღეჭი კუნთისათვის — 10, მხრის ორთავა კუნთისათვის — 11,4, მხრის კუნთისათვის — 16,8, გლუვი კუნთებისათვის 1 კგ/სმ².

სიგრძივად განლაგებული ბოჭკოების მქონე კუნთის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ *m. sartorius*-ი, ხოლო ირიბად განლაგებული კუნთის მაგალითად — *mm. intercostales*. ძუძუმწოვრებისა და ადამიანის კუნთების უმრავლესობას აქვთ ფრთისებური აღნაგობა. ფრთისებურ კუნთს დიდი ფიზიოლოგიური განივი კვეთი აქვს და ამიტომ დიდი ძალით არის აღჭურვილი.

კუნთის მუშაობა განიზომება აწეული ტვირთისა და კუნთის შეკუმშვის დამოკლების ნამრავლით, ე. ი. გამოიხატება კილოგრამომეტრობით ან გრამსანტიმეტრობით.

კუნთის მიერ აწეულ ტვირთსა და შესრულებულ მუშაობას შორის შემდეგი დამოკიდებულება არსებობს. კუნთის გარეგანი მუშაობა ნულის ტოლია, თუ კუნთი დატვირთვის გარეშე იკუმშება. ტვირთის მომატებასთან ერთად მუშაობა ჯერ იზრდება, შემდეგ კი თანდათანობით კლებულობს. ძალიან დიდი დატვირთვის დროს, როდესაც კუნთს ტვირთის აწევა აღარ შეუძლია, მუშაობა ნულის ტოლი ხდება. 149-ე სურათი გვიჩვენებს შეფარდებას, რომელიც არსებობს დატვირთვის სიდიდესა, კუნთის დამოკლების ხარისხსა და მუშაობის სიდიდეს შორის. როგორც ჩანს, კუნთი ყველაზე მეტ მუშაობას ასრულებს ზოგიერთი 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 მუშაობისა და სიმძლავრის დამოკიდებულებას დატვირთვისაგან, საშუალო დატვირთვის წესი ეწოდება.



სურ. 149. შეფარდება ბაყაყის კანჭის ტყუბი კუნთის დატვირთვისა გრამობით, შეკუმშვისა (ტვირთის აწევა მილიმეტრობით) და მუშაობისა (გრამმილიმეტრებში) (უოლერის მონაცემებით).

დაღლა ეწოდება უჯრედის, ორგანოს ან მთელი ორგანიზმის მუშაობის-უნარიანობის დროებით დაქვეითებას, რომელიც მუშაობის შედეგად ვითარდება და დასვენების შემდეგ ქრება. თუ ბაყაყის იზოლირებულ ჩონჩხის კუნთს, რომელზედაც მცირე ტვირთია ჩამოკიდებული, ხანგრძლივად გავაღიზიანებთ რიტმული ელექტრული სტიმულებით, მისი შეკუმშვის ამპლიტუდა თანდათანობით მცირდება, ვიდრე იგი ნულს არ მიაღწევს. ასეთნაირად მიღებულ მრუდს დაღლის მრუდს უწოდებენ. თუ გავზომავთ და შევაჯამებთ ყველა შეკუმშვის სიმაღლეს, შეიძლება გავიგოთ ტვირთის აწევის საერთო სიმაღლე, ხოლო ტვირთის გადამრავლებით ამ სიდიდეზე შეიძლება გავიგოთ კუნთის მიერ შესრულებული მუშაობის ოდენობა სრული დაღლის დაწყებამდე.

შეკუმშვის ამპლიტუდის შემცირებასთან ერთად დაღლის დროს მატულობს შეკუმშვის ფართული პერიოდი და იზრდება გაღიზიანების ზღურბლი და ქრონაქსია, ე. ი. მცირდება აგზნებადობა. ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ ყველა ეს ცვლილება კუნთის მუშაობის დაწყებისთანავე არ წარმოიქმნება — არსებობს გარკვეული ისეთი პერიოდიც, რომლის დროსაც ვნახულობთ შეკუმშვის ამპლიტუდის მატებას და კუნთის აგზნებადობის მცირეოდენ ზრდას. ამ დროს კუნთი ადვილად გაჭიმვადი ხდება. ასეთ შემთხვევაში ამბობენ, რომ კუნთი „შედის მუშაობაში“, ე. ი. მოცემული რიტმისა და გაღიზიანების ძალის პირობებში, ის ეგუება მუშაობას. შემდგომი ხანგრძლივი გაღიზიანებისას ვითარდება კუნთის ბოჭკოების დაღლა.

ორგანიზმიდან იზოლირებული კუნთის მუშაობის უნარიანობის შემცირება მისი ხანგრძლივი გაღიზიანების დროს ორი ძირითადი მიზეზით არის განპირობებული. პირველი მათგანი არის ის, რომ შეკუმშვის დროს კუნთში დაგროვილი ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტები (კერძოდ რძის მჟავა, რომელიც გლიკოგენის დაშლის დროს წარმოიქმნება) კუნთის ბოჭკოების მუშაობისუნარიანობაზე დამთრგუნველ მოქმედებას ახდენენ. ამ პროდუქტების ნაწილი და, აგრეთვე კალიუმის იონები დიფუნდირებენ ბოჭკოდან გარეთ უჯრედშორის სივრცეში და ახდენენ დამთრგუნველ გავლენას აგზნებადი მემბრანის მიერ მოქმედების პოტენციალების გენერირების უნარზე.

თუ რინგერის ხსნარში მოთავსებულ იზოლირებულ კუნთს, ხანგრძლივი გაღიზიანებებით მივიყვანთ სრულ დაღლამდე, კუნთის შეკუმშვების აღდგენისათვის საკმარისია შევცვალოთ ახალი ხსნარით ის ხსნარი, რომელშიც კუნთი მანამდე მუშაობდა.

იზოლირებული კუნთის დაღლის განვითარების მეორე მიზეზია მასში ენერგეტიკული მარაგის თანდათანობით გამოფიტვა. იზოლირებული კუნთის ხანგრძლივი მუშაობის დროს ხდება გლიკოგენის მარაგის მკვეთრი შემცირება, რის შედეგადაც ირღვევა ატფ და კრეატინფოსფატის რესინთეზი, რომელთა მონაწილეობა აუცილებელია შეკუმშვის განსახორციელებლად.

დაღლის პრობლემის განხილვისას ხაზი უნდა გაესვას იმ გარემოებას, რომ იზოლირებული ჩონჩხის კუნთის დაღლა მისი პირდაპირი გაღიზიანების პირობებში წმინდა ლაბორატორიულ ფენომენს წარმოადგენს და ორგანიზმის არსებობის ბუნებრივ პირობებში მამოძრავებელი აპარატის დაღლა ხანგრძლივი მუშაობით სრულიად განსხვავებულად ვითარდება იმასთან შედარებით, რასაც ვნახულობთ ექსპერიმენტში. ეს არა მარტო იმიტია განპირობებული, რომ

ორგანიზმში კუნთის მოძრაობა სისხლით წარმოებს განუწყვეტლივ და, მაშა-
სადამე, ღებულობს სისხლით საკვები ნივთიერების (გლუკოზა, ამინომჟავე-
ები) გარკვეულ რაოდენობას და თავისუფლდება ნივთიერებათა ცვლის პროდუ-
ქტებისაგან, რომლებიც არღევენ კუნთის ბოჭკოების ნორმალურ ცხოველმოქ-
მედებას. მთავარი განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ ორგანიზმში კუნთთან
აგზნების იმპულსები მოდიან ნერვის საშუალებით. ნერვ-კუნთის შეერთება გა-
ცილებით ადრე ილღება, ვიდრე კუნთის ბოჭკოები, რის გამოც ნერვიდან კუნ-
თზე აგზნების გადაცემის ბლოკირება კუნთს იცავს გამოფიტვისაგან, რაც გამო-
წვეულია ხანგრძლივი მუშაობით. მთლიან ორგანიზმში მუშაობის დროს ნერვ-
კუნთის შეერთების დაღლაზე უფრო ადრე ილღებიან ნერვული ცენტრები.

პირველად ი. სეჩენოვმა (1903) გვიჩვენა, რომ თუ ადამიანს ხელით ტვირთის
აწევით ხანგრძლივი მუშაობის შედეგად განუვითარდა კუნთის დაღლა, მაშინ
დაღლილი კუნთების მუშაობისუნარიანობის აღდგენა მკვეთრად ჩქარდება.
თუ დასვენების პერიოდში იგი აწარმოებს მეორე ხელით მუშაობას. დაღლილი
ხელის კუნთების მუშაობისუნარიანობის დროებითი აღდგენა შეიძლება მიღწე-
ულ იქნას აქტიური მოძრაობის სხვა სახეების დროსაც, მაგალითად, ქვემო კი-
დურების სხვადასხვა კუნთის მუშაობის დროს. უბრალო მოსვენებისაგან განს-
ხვავებით ასეთ დასვენებას ი. სეჩენოვმა **აქტიური** დასვენება უწოდა. სეჩენოვი
ამ ფაქტებს განიხილავდა როგორც იმის დამამტკიცებელს, რომ დაღლა პირველ
რიგში ვითარდება ნერვულ ცენტრებში.

დამაჯერებელ საბუთს იმისას, რომ მთლიან ორგანიზმში დაღლის განვი-
თარებისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ნერვული ცენტრების მდგომარეობის
შეცვლას, წარმოადგენს ცდები შთაგონებით. ასე მაგალითად, გამოსაკვლევ
პირს შეუძლია მძიმე საწონის აწევა ხანგრძლივი დროის განმავლობაში, თუ მას
შთავაგონებთ, რომ ის ეწევა მსუბუქ კალათას. პირიქით, თუ გამოსაკვლევ
პირს, რომელიც ეწევა მსუბუქ კალათს შთავაგონებთ, რომ მას მძიმე საწონი
აქვს მიცემული ხელში, მაშინ დაღლა სწრაფად ვითარდება. ამასთან პულისის,
სუნთქვის, გაზთა ცვლის ცვლილება შეესაბამება არა რეალურ, ადამიანის მიერ
შესრულებულ მუშაობას, არამედ ისეთს, რომელიც ადამიანს აქვს შთაგონებუ-
ლი (ვ. ვასილევსკი, დ. შატენშტეინი).

აქედან გამომდინარეობს, რომ ჩონჩხის იზოლირებული კუნთის დაღლა
მისი პირდაპირი გაღიზიანების დროს, ნერვ-კუნთის პრეპარატის დაღლა მა-
მოძრავებელი ნერვის გაღიზიანებისას და მამოძრავებელი აპარატის დაღლა
მთლიანად ორგანიზმში ბუნებრივი მოქმედების პირობებში ერთმანეთს ემს-
გავსებიან მხოლოდ თავისი გარეგანი გამოვლინების — კუნთის ძალისა და შე-
კუმშვის სიდიდის შემცირებით. თავისი წარმოქმნის მექანიზმით კი ეს მოვლე-
ნები მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან.

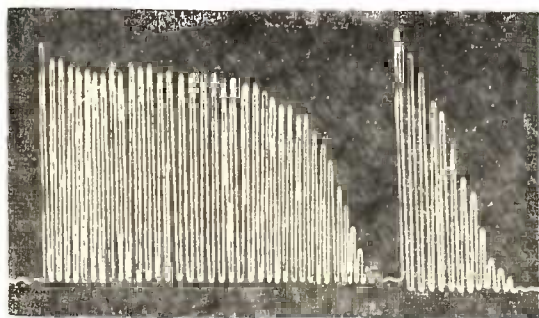
მრმომრმში. ლაბორატორიულ პირობებში ადამიანის კუნთოვანი დაღ-
ლის შესასწავლად სარგებლობენ **ერგოგრაფებით** — ხელსაწყოებით, რომელ-
თა საშუალებითაც წარმოებს კუნთთა ჯგუფის მიერ რიტმულად შესრულე-
ბული მოძრაობის ამპლიტუდის ჩაწერა.

ასეთი ხელსაწყოთა მაგალითად შეიძლება დავასახელოთ მოსოს ერგოგრაფი, რომელიც
აწარმოებს დატვირთული თითის მუშაობის ჩაწერას მისი მოხრისა და გაშლის დროს და იძ-
ლევა შეჯამებულ ცნობებს მოცემული თითის საკუთარი მოხრებისა და ამავე ხელის საერ-
თო მომხრელის მუშაობის შესახებ. ცდის პირი თითის მოხრისა და გაშლის დროს ასწევს
ზევით და დაუშვებს ქვევით თითზე ჩამოკიდებულ ტვირთს მეტრონომის დარტყმათა რიტმის

შესაბამისად. განსაკუთრებულ ინტერესს წარმოადგენენ ერგოგრაფები, რომელნიც ადამიანის ამა თუ იმ შრომის მოძრაობებს წარმოსახვენ. პირველი ასეთი ხელსაწყო იყო ი. სეჩენოვის მიერ გამოყენებული ერგოგრაფი, რომლითაც სწავლობდნენ მუშაობით მოძრაობებს ზელის ხერხით ხერხვის დროს.

ტვირთის ოდენობისა და მეტრონომის დარტყმათა სიხშირის შეცვლით შეიძლება დადგინდეს ის რიტმი და ტვირთი, რომლის დროსაც გამოსაკვლევი პირი, ექსპერიმენტის მოცემულ პირობებში, უდიდეს მუშაობას შეასრულებს უმოკლეს ვადაში.

დადლის მრუდის ფორმა და შესრულებული მუშაობის ოდენობა ერთობ მერყეობს სხვადასხვა საცდელ პირებში და ერთიდაიგივე საცდელ პირშიც კი.



სურ. 150. დადლის ორი მრუდი (ერგოგრაფები). ჩაწერილი სტუდენტებთან ჩათვლების ჩატარებამდე და ექვსი საათის განმავლობაში ჩატარებული ჩათვლების შემდეგ (მოსოს მიხედვით).

მაგრამ სხვადასხვა პირობებში. ამ თვალსაზრისით ძალიან დამახასიათებელია მოსოს მიერ თავის თავზე ჩაწერილი ერგოგრაფები სტუდენტებთან ჩათვლების ჩატარებამდე და მის შემდეგ. ეს ერგოგრაფები გვიჩვენებენ კუნთების მუშაობის უნარიანობის მკვეთრ შემცირებას დაძაბული გონებრივი მუშაობის შემდეგ (სურ. 150).

კუნთების მუშაობითი ჰიპერტროფია და ატროფია უმოკლესი დროისა

კუნთის სისტემატურ ინტენსიურ მუშაობას კუნთის ქსოვილის მასის გაზრდისავენ მიეყვართ. ამ მოვლენას კუნთის მუშაობით ჰიპერტროფია ეწოდება. ჰიპერტროფიას საფუძვლად უდევს კუნთის ბოჭკოების პროტოპლაზმური მასის გაზრდა, რომელსაც მათ გასქელებამდე მიეყვართ. ამ დროს მატულობს ცილებისა და გლიკოგენის შემცველობა და აგრეთვე შემცველობა ენერგიით მდიდარ ნივთიერებების ადენოზინტრიფოსფატისა და კრეატინფოსფატისა, რომელნიც გამოყენებულია კუნთის შეკუმშვის დროს. ალბათ, ამასთან დაკავშირებით კუნთის ძალა და მისი შეკუმშვის სიჩქარე ჰიპერტროფირებულ კუნთში უფრო მეტია, ვიდრე არაჰიპერტროფირებულში.

კუნთის ქსოვილის მასის მომატებას ნაგარჯიშვე პირებში, რომელთაც მრავალი კუნთი ჰიპერტროფირებული აქვთ, იქამდე მიეყვართ, რომ სხეულის მუსკულატურა შეიძლება შეადგენდეს სხეულის წონის 50% (ჩვეულებრივი 35—40% მაგიერ).

ჰიპერტროფია ვითარდება, თუ ადამიანი ყოველდღიურად ხანგრძლივი დროის განმავლობაში აწარმოებს ისეთ კუნთურ მუშაობას, რომელიც დიდ დაძაბვას თხოულობს (ძალისმიერი დატვირთვა). კუნთური მუშაობა რომელიც ძალის გარეშე წარმოებს, თუნდაც ხანგრძლივი დროის განმავლობაში, კუნთის ჰიპერტროფიას არ იწვევს.

მუშაობითი ჰიპერტროფიის საწინააღმდეგო მოვლენას წარმოადგენს

კუნთების ატროფია უმოქმედობისაგან. იგი ვითარდება ყველა შემთხვევაში, როდესაც კუნთი რაღაც მიზეზის გამო თავისი ნორმალური მუშაობის უნარს კარგავს. ეს ხდება მაგალითად, თაბაშირის ნახვევში კიდურის უმოძრაო მდგომარეობაში ხანგრძლივად ყოფნის დროს, საწოლში ავადმყოფის ხანგრძლივად წოლისას, მყესის გადაჭრის შემდეგ, რის შედეგადაც კუნთი წყვეტს მუშაობის შესრულებას და სხვა.

ატროფიის დროს კუნთის ბოჭკოების დიამეტრი და მათში კუმშვადი ცილების, გლიკოგენის, ატფ და შეკუმშვის მოქმედებისათვის სხვა მნიშვნელოვანი ნივთიერებების შედგენილობა მკვეთრად ეცემა. კუნთის ნორმალური მუშაობის აღდგენისას ატროფია თანდათან ქრება.

კუნთის ატროფიის განსაკუთრებული სახე შეიმჩნევა კუნთის დენერვაციისას ე. ი. მისი მამოძრავებელი ნერვის გადაჭრის შემდეგ. ატროფიის ამ სახეს შემდგომ განვიხილავთ.

გ ლ უ ვ ი კ უ ნ თ ე ბ ი

გლუვი კუნთების ფუნქცია სხვადასხვა ორგანოებში

უმაღლეს ცხოველთა ორგანიზმსა და ადამიანში გლუვი მუსკულატურა მოთავსებულია შინაგან ორგანოებში, სისხლძარღვებსა და კანში. გლუვ კუნთებს შეუძლიათ განახორციელონ შედარებით ნელი მოძრაობები და ხანგრძლივი ტონური შეკუმშვები.

შედარებით ნელი, ხშირად რიტმული ხასიათის შეკუმშვების მქონე ღრუ ორგანოების კედლების გლუვი კუნთები: კუჭის, ნაწლავების, საჭმლის მომნელებელი ჭირკვლების სადინარების, შარდის ბუშტის, ნაღვლის ბუშტისა და სხვა — უზრუნველყოფენ ამ ღრუ ორგანოების შიგთავსის გადანაცვლებასა და გამოყოფას. ამის მაგალითს წარმოადგენს ნაწლავის მუსკულატურის საქანისებური და პერისტალტიკური მოძრაობა.

გლუვი კუნთების ხანგრძლივი ტონური შეკუმშვები განსაკუთრებით მკვეთრად ღრუ ორგანოთა სფინქტერებში არის გამოხატული. მათი ტონური შეკუმშვა აბრკოლებს ორგანოს შიგთავსის გამოსვლას. ამით უზრუნველყოფილია ნაღვლის დაგროვება ნაღვლის ბუშტში და შარდისა შარდის ბუშტში, განავლის მასის ფორმირება სწორ ნაწლავში და სხვა.

მკვეთრად გამოხატული ტონუსი აქვს აგრეთვე, სისხლის ძარღვების, განსაკუთრებით არტერიებისა და არტერიოლების კედლის კუნთებს. არტერიების კედლის კუნთოვანი შრე არეგულირებს მათი სანათურის სიდიდეს და ამით სისხლის წნევის დონესა და ორგანოების სისხლით მომარაგებას.

გლუვი კუნთების ტონუსი და სამოძრაო ფუნქცია რეგულირდება ვეგეტაციური ნერვებით მოსული იმპულსებით და ჰუმორალური გავლენებით.

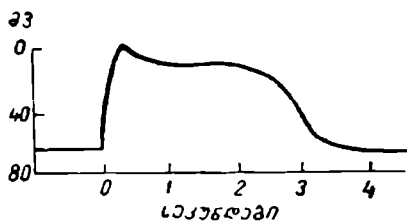
გლუვი კუნთის პლასტიკურობა. გლუვი კუნთის მნიშვნელოვანი თვისებაა მისი დიდი პლასტიკურობა, ე. ი. თვისება — შეინარჩუნოს გაჭიმვით მიწიჭებული სიგრძე დაძაბვის შეცვლის გარეშე. განსხვავება ჩონჩხის კუნთსა, რომელსაც მცირე პლასტიკურობა და გლუვ კუნთს შორის, რომელსაც კარგად გამოხატული პლასტიკურობა ახასიათებს, ადვილად აშკარავდება, თუ კი მათ ჯერ ნელა გავჭიმავთ და შემდეგ მოვხსნით გამჭიმავ ტვირთს. ჩონჩხის კუნთი ტვირთის მოხსნის შემდეგ მაშინვე მოკლდება. ამისაგან განსხვავებით გლუვი კუნთი ტვირთის მოხსნის შემდეგ გაჭიმული რჩება, ვიდრე რაიმე გაღიზიანების გავლენით არ წარმოიქმნება მისი აქტიური შეკუმშვა.

პლასტიკურობის თვისებას ძალიან დიდი მნიშვნელობა აქვს ღრუ ორგანოების კედლების გლუვი კუნთების ნორმალური მოქმედებისათვის, მაგალითად. შარდის ბუშტის კედლების გლუვი მუსკულატურის პლასტიკურობის გამო წნევა მის შიგნით ნაკლებად იცვლება მისი სხვადასხვა ხარისხით ავსების დროს.

გლუვი კუნთის აგზნებადობა და აგზნება. გლუვი კუნთები ჩონჩხის კუნთებთან შედარებით ნაკლებად აგზნებადი არიან: მათი გაღიზიანების ზღურბლი უფრო დიდია, ქრონაქსია უფრო ხანგრძლივი. გლუვკუნთოვანი ბოჭკოების უმრავლესობის მოქმედების პოტენციალებს აქვთ მცირე ამპლიტუდა (60 მვ ნაცვლად 120 მვ, რაც ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოებშია) და დიდი ხანგრძლივობა — 1—2 წამამდე. 151-ე სურათზე ნაჩვენებია საშვილოსნოს კუნთის ცალკეული ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი.

რეფრაქტორული პერიოდი გრძელდება იმდენ ხანს, რამდენსაც მოქმედების პოტენციალი, ე. ი. 1—3 წამი. აგზნების გატარების სიჩქარე სხვადასხვა ბოჭკოებში მერყეობს რამდენიმე მილიმეტრიდან რამდენიმე სანტიმეტრამდე წამში.

ცხოველებისა და ადამიანის სხეულში გლუვი კუნთის სხვადასხვა ტიპის დიდი რიცხვია. სხეულის ღრუ ორგანოების უმრავლესობა ამოფენილია გლუვი კუნთებით, რომელთაც სინციტიური ტიპის აღნაგობა აქვთ. ასეთი კუნთების ცალკეული ბოჭკოები ძალიან მჭიდროდ



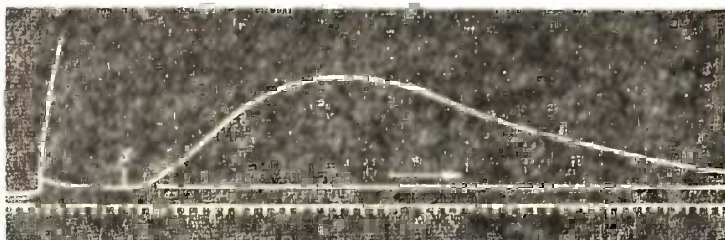
სურ. 151. საშვილოსნოს ერთი კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი, ჩაწერილი უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის გამოყენების პირობებში.

უკავშირდებიან ერთმანეთს და ისეთი შთაბეჭდილება იქმნება, რომ მორფოლოგიურად ისინი, ერთ მთლიან წარმონაქმნს შეადგენს. მაგრამ ელექტრონულმიკროსკოპულმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ კუნთური სინციტიუმის ცალკეულ ბოჭკოებს შორის მემბრანული და პროტოპლაზმური განუწყვეტელობა არ არსებობს. ისინი ერთმანეთისაგან გამოცალკევებულნი არიან ვიწრო (200—500 Å) ნაპრალებით. ცნება „სინციტიური შენება“ ამჟამად უფრო ფიზიოლოგიურია, ვიდრე მორფოლოგიური. **სინციტიუმი** — ეს ისეთი ფუნქციური წარმონაქმნია, რომელიც უზრუნველყოფს რომ მოქმედების პოტენციალები და დეპოლარიზაციის ნელი ტალღები შეუფერხებლად გავრცელდეს ერთი ბოჭკოდან მეორეზე. ნერვული და ბოლოებები განლაგებულია მხოლოდ სინციტიუმის მცირე რაოდენობის ბოჭ-

კლებზე. მაგრამ აგზნების ერთი ბოჭკოდან მეორეზე შეუფერხებელი გავრცელების გამო შეიძლება მოხდეს მთელი კუნთის ჩათრევა რეაქციაში, თუ ნერვული იმპულსი მოდის კუნთთან ბოჭკოების მცირე რიცხვთან.

ზოგიერთ გლუვ კუნთებში, მაგალითად თვალის ცილიარულ კუნთებში ან ფერადი გარსის რადიალურ კუნთებში ბოჭკოები განცალკევებულად არიან განლაგებული (**აღნაგობის დისკრეტული ტიპი**) და თითოეულ მათგანს, ჩონჩხის კუნთის მსგავსად, აქვთ საკუთარი ინვერცია.

გლუვი კუნთის შეკუმშვა. დიდი ძალის მქონე ერთხელობრივი გაღიზიანებისას შეიძლება აღმოცენდეს გლუვი კუნთის შეკუმშვა. ამ კუნთის შეკუმშვის ფარული პერიოდი მნიშვნელოვნად მეტია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთისა და აღწევს, მაგალითად, შინაური კურდღლის ნაწლავის მუსკულატურაში 0,25—1 წამს. თვით შეკუმშვის ხანგრძლივობაც დიდია (სურ. 152). შინაური კურდღლის



სურ. 152. ბაყაყის კუჭის გლუვი კუნთის შეკუმშვა ერთხელობრივი გაღიზიანების დროს (მარჯვნივ) და შედარებისათვის—კანკის ტყუბი კუნთის შეკუმშვა (მარცხნივ) (ე. სტარლინგის მახედვით). S—გლუვი კუნთის გაღიზიანების მომენტი. დროის აღნიშვნა — 2 წამი.

კუჭში იგი 5 წამს, ხოლო ბაყაყის კუჭში კი 1 წუთსა და მეტსაც აღწევს. მოდუნება შეკუმშვის შემდეგ მიმდინარეობს განსაკუთრებით ნელა. შეკუმშვის ტალღა გლუვ კუნთში ვრცელდება აგრეთვე ნელა. იგი გაივლის მხოლოდ 3 სმ წამში. მაგრამ გლუვი კუნთების კუმშვადობის ასეთი სინელე უღლდება მათ დიდ ძალასთან. ასე მაგალითად, ფრინველების კუჭის მუსკულატურას თავისი განივი კვეთის 1 სმ²-ით შეუძლია ასწიოს 1 კგ.

გლუვი კუნთის ტონუსი. გლუვი კუნთის შეკუმშვის სინელის გამო იგი იშვიათ რიტმულ გაღიზიანებების დროსაც კი (ბაყაყის კუჭისათვის საკმარისია წუთში 10—12 გაღიზიანება) ადვილად გადადის ხანგრძლივ, მდგრადი შეკუმშვის მდგომარეობაში, რომელიც გვაგონებს ჩონჩხის კუნთების ტეტანურ შეკუმშვას. მაგრამ ენერგეტიკული დანახარჯი გლუვი კუნთის ასეთი მდგრადი შეკუმშვის დროს ძალიან მცირეა, რაც განასხვავებს ამ შეკუმშვას განივზოლიანი კუნთის ტეტანუსისაგან.

მიზეზები, რომელთა გამო გლუვი კუნთები ჩონჩხის კუნთთან შედარებით ბევრად უფრო ნელა იკუმშებიან და ღუნდებიან, სავსებით გამორკვეული არ არის. ცნობილია, რომ გლუვი კუნთების მიოფიბრილები, ისევე როგორც ჩონჩხის კუნთებისა, შედგებიან მიოზინისა და აქტინისაგან. მაგრამ გლუვ კუნთებს განივზოლიანობა არა აქვთ გამოხატული, იქ არ არის Z მემბრანა და ისინი გაცილებით მდიდარი არიან სარკოპლაზმით. ალბათ, გლუვი კუნთების ბოჭკოების სტრუქტურის ეს თავისებურებანი განაპირობებენ შეკუმშვის პროცესის ნელ ტემპს. ამას შეესაბამება გლუვი კუნთების ნივთიერებათა ცვლის შედარებით დაბალი დონე.

გლუვი კუნთების ავტომატია. გლუვი კუნთების დამახასიათებელ თავისებურებას, რომლითაც იგი განსხვავდება ჩონჩხის კუნთებისაგან, წარმოადგენს სპონტანური, ავტომატური მოქმედების უნარი. სპონტანური შეკუმშვები შეიძლება ვნახოთ კუჭის, ნაწლავების, ნაღვლის ბუშტის, შარდსაწვეთებისა და სხვა რიგ გლუვკუნთოვან ორგანოების გლუვი კუნთების გამოკვლევის დროს.

გლუვი კუნთების ავტომატია მიოგენური წარმოშობისაა. იგი ახასიათებს თვით კუნთოვან ბოჭკოებს და რეგულირდება ნერვული ელემენტებით, რომლებიც გლუვკუნთოვან ორგანოთა კედლებში მდებარეობენ. ავტომატიის მიოგენური ბუნება დამტკიცებულია ამოჭრილი ნაწლავის კედლის პატარა ზოლზე, რომელიც გულდასმითი პრეპარირებით განთავისუფლებულია ნერვული წნულისაგან. ასეთ ზოლებს, მოთავსებულს რინგერ-ლოკის ხსნარში, რომელიც გაჯერებულია ქანგბადით, ავტომატური შეკუმშვების წარმოების უნარი აქვთ. შემდგომი ჰისტოლოგიური შემოწმებისას გამოაშკარავდა, რომ ამ კუნთის ზოლებში ნერვული უჯრედები არ არსებობენ.

გლუვკუნთოვან ბოჭკოებში მემბრანული პოტენციალის შემდეგ სპონტანურ რხევებს არჩევენ: 1) დეპოლარიზაციის ნელი ტალღები, რომელთა ციკლის ხანგრძლივობა შეადგენს რამდენიმე წუთს, ხოლო მათი ამპლიტუდა დაახლოებით 20 მვ ტოლია; 2) პოტენციალის მცირე სწრაფი რხევები, რომელნიც წინ უსწრებენ მოქმედების პოტენციალების აღმოცენებას; 3) მოქმედების პოტენციალები.

ყველა გარეგან ზემოქმედებაზე გლუვი კუნთი რეაგირებს სპონტანური რიტმიკის სიხშირის ცვალებადობით, რის შედეგაც კუნთის შეკუმშვა და მოდუნებაა. ნაწლავის გლუვი მუსკულატურის გაღიზიანების ეფექტი დამოკიდებულია სტიმულაციის სიხშირისა და სპონტანური რიტმიკის საკუთარი სიხშირის შეფარდებაზე: დაბალი ტონუსის დროს — იშვიათი სპონტანური მოქმედების პოტენციალისას — მიყენებული გაღიზიანება ტონუსს აძლიერებს; მაღალი ტონუსის დროს გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენდება მოდუნება, რადგან იმპულსაციის ზედმეტად გახშირების გამო ყოველი შემდგომი იმპულსი წინა გაღიზიანებით გამოწვეულ რეფრაქტერულ ფაზაში ხვდება.

გლუვი კუნთების გამაღიზიანებლები

გლუვი კუნთების ერთ-ერთ ფიზიოლოგიურ, ადექვატურ გამაღიზიანებელს მათი სწრაფი და ძლიერი გაწევა წარმოადგენს. უკანასკნელი იწვევს კუნთის ბოჭკოს მემბრანის დეპოლარიზაციას და გავრცელებადი მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებას. ამის შედეგად ხდება კუნთის შეკუმშვა. გლუვი კუნთის ამ თვისებას — გაჭიმვას უპასუხოს აქტიური შეკუმშვით, დიდი მნიშვნელობა აქვს მრავალ გლუვკუნთიანი ორგანოების, კერძოდ, ნაწლავის, შარდსაწვეთისა და სხვა ღრუ ორგანოების ნორმალური ფიზიოლოგიური მოქმედების განსახორციელებლად. გლუვი კუნთების დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს მათი მაღალი მგრძნობელობა ზოგიერთ ქიმიურ გამაღიზიანებლების, კერძოდ აცეტილქოლინის მიმართ, რომელიც პარასიმპათიკური ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებებზე გამოიყოფა, ნორადრენალის მიმართ, რომელიც წარმოიქმნება თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი შრის მიერ და სიმპათიკურ ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებებზე და რიგ სხვა ნივთიერებების მიმართ (ჰისტამინი, სეროტონინი).

ეფექტი, რომელსაც ეს აგენტები სხვადასხვა გლუვი კუნთებში იწვევენ, არ არის ერთნაირი. ასე, აცეტილქოლინი კუჭნაწლავის ტრაქტის გლუვი კუნთებისათვის ამგზნებ აგენტს წარმოადგენს, ადრენალინი შემაკავებელს, ამისაგან განსხვავებით სისხლძარღვთა კედლების კუნთების შეკუმშვა ადრენალინით გამოიწვევა, აცეტილქოლინი კი მის მოდუნებას განაპირობებს. ეს განსხვავება დაკავშირებულია მასთან, რომ აღნიშნული აგენტები სხვადასხვანაირად ცვლიან იონურ განვლადობას და ამის შესაბამისად სხვადასხვა გლუვიკუნთოვან უჯრედების მემბრანულ პოტენციალს.

იმ შემთხვევებში, როდესაც გამაღიზიანებელი აგენტი იწვევს მემბრანის დეპოლარიზაციას, აღმოცენდება აგზნება; პირიქით, ქიმიური აგენტების გავლენით გამოწვეულ მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციას აქტივობის შეკავებასთან და მაშასადამე, გლუვი კუნთის მოდუნებასთან მიეყავართ.

გლუვი კუნთები ინერვირდება პარასიმპათიკური და სიმპათიკური ნერვებით, რომლებიც, როგორც წესი, კუნთის ბოჭკოებზე ახდენენ ერთი მეორის საწინააღმდეგო გავლენას.

ნერვული იმპულსის გაზიარება და ნერვ-კუნთოვანი გადაცემა

ნერვული იმპულსის გაზიარება

ნერვული ბოჭკოების სტრუქტურა

• ნერვი, ანუ ნერვული ღერო წარმოადგენს დიდი რაოდენობით ნერვული ბოჭკოებისაგან შემდგარ რთულ წარმონაქმნს, რომელიც მოთავსებულია პერინერვულ გარსად წოდებულ საერთო შემაერთქსოვილოვან გარსში.

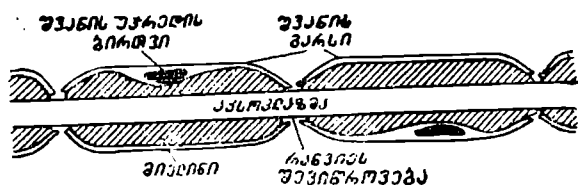
ნერვული ბოჭკოები წარმოადგენენ ნერვული უჯრედების წანაზარდებს. მათ ყოფენ რბილ გარსიან ანუ მიელინიან ბოჭკოებად, და მიელინის გარსსმოკლებულ, უმიელინო ბოჭკოებად. რბილგარსიანი ბოჭკოები შედიან (სომატიური ნერვული სისტემის, ე. ი. გრძნობათა ორგანოებისა და ჩონჩხის კუნთების მაინერვირებელი მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ნერვების შედგენილობაში); ეს ბოჭკოები არის აგრეთვე ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემაშიც. ხერხემლიანი ცხოველების უმიელინო ბოჭკოები ძირითადად ეკუთვნიან სიმპათიკურ ნერვულ სისტემას.

შერეული ნერვების შედგენილობაში, როგორც წესი, უმიელინო ბოჭკოების რიცხვი აჭარბებს მიელინიანთა რიცხვს;

153-ე სურათზე სქემატურად ნაჩვენებია მიელინიანი ნერვულ ბოჭკოსადნაგობა. აქ ჩანს, რომ იგი შედგება ღერძ-ცილინდრისაგან და მის

მფარავ მიელინისა და შვანის გარსებისაგან, ლერძ-ცილინდრის ზედაპირი შედგება პლაზმური მემბრანისაგან, ხოლო მისი შიგთავსი წარმოადგენს უწყვილესი ნეიროფიბრილებით ($100-400 \text{ \AA}$ დიამეტრის) დასერილ აქსოპლაზმას, რომელთა შორისაც არის დიდი რაოდენობით მიტოქონდრიები და მიკროსომები. ნერვული ბოჭკოების დიამეტრი მერყეობს $0,5-2,5 \text{ მკ}$ ფარგლებში.

საერთო ანგარიშში მიელინისა და შვანის გარსებს დაახლოებით ისეთივე დიამეტრი აქვთ, როგორც თვით ლერძ-ცილინდრს. ყოველ $1-2,5 \text{ მმ-ზე}$ მიელინის გარსი წყდება. ამ გარსით დაუფარავ ლერძ-ცილინდრის ნაწილებს (მათი სიგანე არ ჭარბობს $0,5-1 \text{ მკ}$) რანვიეს შევიწროებები ეწოდება.



სურ. 153. მიელინის ნერვული ბოჭკოს აღნაგობა (სქემა).

უმიელინო ნერვულ ბოჭკოებს არა აქვთ მიელინის გარსი და რანვიეს შევიწროებები. მათი ლერძ-ცილინდრი დაფარულია მხოლოდ შვანის გარსით.

ნერვული ბოჭკოს სტრუქტურული ელემენტების ფიზიოლოგიური როლი

ახლა დამტკიცებულად შეიძლება ჩაითვალოს, რომ ნერვული იმპულსის აღმოცენებასა და გატარებაში ძირითად როლს ლერძ-ცილინდრის ზედაპირული მემბრანა თამაშობს. მიელინის გარსი ასრულებს ორმაგ ფუნქციას: ელექტრული იზოლაციისა და ტროფიკულ ფუნქციებს. მიელინის გარსის იზოლაციური თვისებები იმასთანაა დაკავშირებული, რომ მიელინი, როგორც ლიპოიდური ბუნების ნივთიერება ხელს უშლის იონების გატარებას, რის გამოც მას აქვს მეტად მაღალი წინააღმდეგობა ელექტრული დენისადმი. მიელინის გარსის არსებობის გამო მიელინის ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების აღმოცენება ხდება ლერძ-ცილინდრის არა მთელ სიგრძეზე, არამედ მხოლოდ შემოფარგლულ ნაწილებში — რანვიეს შევიწროებებში. ამას დიდი მნიშვნელობა აქვს ნერვული იმპულსის გავრცელების მექანიზმში.)

მიელინის გარსის ტროფიკული ფუნქცია, ე. ი. მისი მონაწილეობა ლერძ-ცილინდრის ნივთიერებათა ცვლის პროცესში, ჯერ კიდევ არაა საკმარისად შესწავლილი. არსებობს აზრი, რომ მიელინის გარსი მონაწილეობს აცეტილქოლინის ტიპის ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების წარმოქმნაში.

შვანის გარსის როლიც, ალბათ, იმაში მდგომარეობს, რომ იგი მონაწილეობს ლერძ-ცილინდრის ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციასა და მის ზრდაში. ნერვულ ბოჭკოს ნეიროფიბრილების როლი ჯერ კიდევ არ არის მთლიანად შესწავლილი, თუმცა ცოცხალ აქსოპლაზმაში ამ სტრუქტურული წარმონაქმნების არსებობა დამტკიცებულია პოლარიზაციული მიკროსკოპის დახმარებით ჩატარებული უახლესი გამოკვლევებით. ვარაუდობენ, რომ ნეიროფიბრილები გარკვეულ როლს თამაშობენ ნერვული ბოჭკოს ზრდის პროცესებში, და, შესაძლებელია, უზრუნველყოფენ ნერვულ უჯრედის სხეულში წარმოქმნილი რაღაც აქტიური ნივთიერებების პერიფერიულ დაბოლოებებთან გადატანას.

• ნერვულ ბოჭკოებს არ შეუძლიათ არსებობა ნერვული უჯრედის სხეულთან კავშირის გარეშე. ამიტომ ნერვის გადაკვეთა იწვევს იმ ბოჭკოების სიკვდილს, რომლებიც აღმოჩნდებიან უჯრედის სხეულიდან მოცილებულნი. თბილისის-ლიან ცხოველებზე ნერვის გადაკვეთიდან უკვე 2—3 დღის შემდეგ მისი პერიფერიული ბოლო კარგავს ნერვული იმპულსების გატარების უნარს. ამის შემდეგ იწყება ნერვული ბოჭკოების დეგენერაცია, ამასთან მიეღინებული გარსი განიცდის ცხიმოვან გადაგვარებას. ეს შემდეგში მდგომარეობს: 'რბილი გარსი კარგავს მიეღინს, რომელიც გროვდება წვეთების სახით, დაშლილი ბოჭკოები და მათი მიეღინი შეიწოვება და ნერვულ ბოჭკოების ადგილზე რჩება ზონარები, რომლებიც წარმოქმნილი არიან ყოფილი შვანის გარსისაგან. ყველა ეს ცვლილება პირველად აღწერა ა. ვალერმა და ეწოდა ვალერის გადაგვარება.

ნერვის რეგენერაცია ძალზე ნელა მიმდინარეობს. შვანის უჯრედები, რომლებიც ღარჩენილი არიან გადაგვარებული ნერვული ბოჭკოების ადგილზე, იწყებენ ზრდას გადაკვეთის ადგილიდან ნერვის ცენტრალური მონაკვეთის მიმართულებით. თავის მხრივ აქსონების ცენტრალური მონაკვეთის გადაკვეთილი ბოლოები ქმნიან ე. წ. ზრდის კოლებებს—შემსხვილებებს, რომლებიც იზრდებიან ნერვის გადაგვარებული პერიფერიული მონაკვეთის მიმართულებით. ბოჭკოების ცენტრალური მონაკვეთის გამსხვილებული ბოლოებიდან გამოდის მრავალრიცხოვანი (10-დან 100-მდე) ტოტები, აგრეთვე შემსხვილებული ბოლოებით, რომლებიც იზრდებიან პერიფერიული მონაკვეთის მიმართულებით. ამ ტოტების ნაწილი მოხვდება გადაჭრილი ნერვის ძველ ადგილას და აქვე განაგრძობს ზრდას, 0,5—4,5 მმ სიჩქარით დღე-ღამეში მანამდე, სანამ არ მიაღწევს შესაბამის პერიფერიულ ქსოვილს ან ორგანოს, სადაც ბოჭკოები ქმნიან ნერვულ დაბოლოებებს. ამ დროიდან აღდგება ორგანოს ან ქსოვილის ნორმალური ინერვაცია.

ნერვის გადაჭრის შემდეგ სხვადასხვა ორგანოში ფუნქციის აღდგენა ხდება სხვადასხვა დროის შემდეგ. კუნთებში ფუნქციების აღდგენის პირველი ნიშნები შეიძლება გაჩნდეს 5—6 კვირის შემდეგ; საბოლოო აღდგენა კი ხდება ბევრად უფრო გვიან, ზოგჯერ წლების შემდეგ.

✶ ნერვში აგზნების გატარების კანონები

• ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების გატარების შესწავლისას დადგენილ იქნა ამ პროცესის მსვლელობის მიმდინარეობის რამდენიმე წესი, ანუ კანონი.

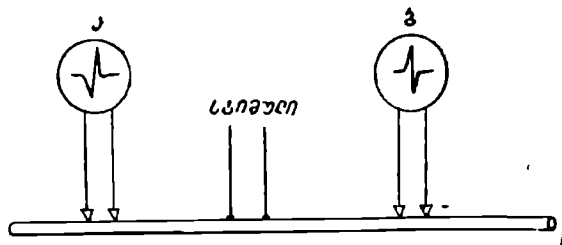
ნერვის ფიზიოლოგიური უწყვეტობის კანონი. ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გატარების აუცილებელ პირობას წარმოადგენს ლერძ-ცილინდრის აგზნებადი მემბრანის ანატომიური და ფუნქციური მთლიანობა. ამიტომ ნერვის არა მარტო გადაჭრა, არამედ მასზე ყოველი ზემოქმედება, რომელიც არღვევს ლერძ-ცილინდრის მემბრანის მთლიანობას, მაგალითად ნერვის გადაკვანძვა. ნერვული ბოჭკოების ზედმეტად გაჭიმვა, ქმნიან გაუმტარებლობას. გაუმტარებლობა ვითარდება აგრეთვე ისეთი ზემოქმედებისას, როცა ირღვევა ნერვული იმპულსის გენერაცია. ასე მაგალითად, ზედმეტი გაცივება ან გაცხელება; სისხლით მომარაგების შეწყვეტა, სხვადასხვა ქიმიური აგენტი, კერძოდ ადგილობრივი ტი-

ვილდამაყუჩებლები — ნოვოკაინი, კოკაინი, დიკაინი წყვეტენ ნერვში აგზნების გატარებას.

• მსგავსი ფაქტების საფუძველზე ჩამოყალიბებული იქნა კანონი, რომლის მიხედვითაც გატარება შესაძლებელია მხოლოდ ნერვული ბოჭკოების ფიზიოლოგიური უწყვეტობის პირობებში.

ორმხრივი ბატარმის ქანონი. ნერვულ ბოჭკოზე გაღიზიანების მიყენებისას მასში გაღიზიანება ვრცელდება ორმხრივად, ე. ი. როგორც ცენტრისკენული, ისე ცენტრიდანული მიმართულებით. ეს მტკიცდება შემდეგი ცდით.

ანერვულ ბოჭკოზე; სულერთია იქნება იგი მამოძრავებელი თუ მგრძნობიარე, ათავსებენ ორ წყვილ ელექტროდებს, რომლებიც დაკავშირებულია ორ ელექტროსაზომ ა და ბ ხელსაწყოებთან (სურ. 154). გაღიზიანებას აყენებენ ამ ელექტროდებს შორის. აგზნების ორმხრივი გატარების შედეგად ხელსაწყოები გვიჩვენებენ იმპულსის გავლას როგორც ა, ისე ბ ელექტროდების ქვეშ.



სურ 154. ნერვში აგზნების ორმხრივი გატარების დადასტურება (ახსნა ტექსტში).

აგზნების ორმხრივი გატარების დადასტურება შეიძლება სპეციალური ელექტროფიზიოლოგიური აპარატურის გარეშეც. აბაყაყის ბარძაყის ერთ-ერთი კუნთი — *m. gracilis* — ინერვირდება ისე, რომ მის ორ ნახევართან მიდის ერთიდაიმავე მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოების აქსონების ტოტები. ვ. კიუნემ ამ კუნთზე გააკეთა შემდეგი ცდა: მან კუნთი ორ ნაწილად გაჭრა, რომლებიც დაკავშირებული იყვნენ მხოლოდ ნერვული ბოჭკოების დატოტიანებით, შემდეგ კუნთის ერთი ნაწილი გააღიზიანა ელექტრული დენით. ეს იწვევდა კუნთის ორივე ნახევრის შეკუმშვას, რადგანაც აგზნება ვრცელდებოდა ერთი და იგივე აქსონის ტოტებში ჯერ ცენტრისკენულად, ხოლო შემდეგ ცენტრიდანულად.

ნერვის ორმხრივი გატარების კანონი არ ეწინააღმდეგება იმ ფაქტს, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემის რეფლექსურ რკალებში და პერიფერიაზე ნერვულ დაბოლოებებში აგზნება ვრცელდება ერთმხრივად. ეს ერთმხრივობა არის თვისება არა ნერვული ბოჭკოსი, არამედ სინაპსისა, ე. ი. ერთი ნეირონიდან მეორეზე ან ნეირონიდან მის მიერ ინერვირებულ ქსოვილზე აგზნების გადასვლის ადგილისა.

ნერვში იზოლირებული ბატარმის ქანონი. ყოველი პერიფერიული ნერვული ღერო შედგება მამოძრავებელი, მგრძნობიარე და ვეგეტაციური ნერვული ბოჭკოების დიდი რაოდენობისაგან. ნერვული ღეროების ბოჭკოები ამარაგებენ ზოგჯერ ერთმანეთისაგან დაშორებულ პერიფერიული წარმონაქმნების დიდ რიცხვს. ასე მაგალითად, ცთომილი ნერვი ანერვიანებს გულმკერდის ღრუს ყველა ორგანოს და მუცლის ღრუს ორგანოების მნიშვნელოვან ნაწილს, საჯდომი ნერვი ანერვიანებს ქვედა კიდურის მთელ მუსკულატურას, ძვლოვან აპარატს, სისხლის ძარღვებს და კანს. 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.

შერეული ნერვის ცალკეულ ბოჭკოებში იზოლირებული გატარება შეიძლება დამტკიცებული იქნას ისეთი შერეული ნერვით ინერვირებული ჩონჩხის კუნთზე, რომლის წარმოქმნაშიც მონაწილეობს ზურგის ტვინის რამდენიმე ფესვი. თუ გავალიზიანებთ ერთ-ერთ ამ ფესვთაგანს, შეიკუმშება არა მთელი კუნთი. როგორც ეს იქნებოდა იმ შემთხვევაში, თუ აგზნება გადავიდოდა ერთი ნერვული ბოჭკოდან მეორეზე, არამედ კუნთოვანი ბოჭკოების ის ჯგუფები, რომლებიც ინერვირდებიან გალიზიანებული ფესვით. აგზნების იზოლირებული გატარების უფრო მეტად ზუსტი დასაბუთება შეიძლება მიღებული იქნას ნერვული ღეროს სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოდან მოქმედების პოტენციალის გამოყვანით.

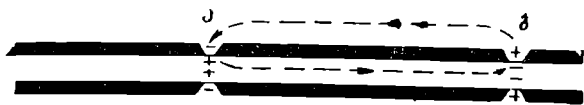
4 უმიელინო და მიელინის ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების გატარება

• უმიელინო ნერვულ ბოჭკოებში აგზნება მთელი მისი მემბრანის გასწვრივ ვრცელდება განუწყვეტლივ ერთი აგზნებული უბნიდან მეორე მეზობლად მდებარე უბნისაკენ.

ამისაგან განსხვავებით მიელინის ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალი შესაძლებელია გავრცელდეს მხოლოდ **ნახტომისებურად**, მაიზოლირებული მიელინის გარსით დაფარული ბოჭკოს ნაწილებზე „გადახტომით“.

გ. კატოს და შემდეგ ი. ტასაკის მიერ ბაყაყის ცალკეულ მიელინის ნერვულ ბოჭკოებზე ჩატარებულმა პირდაპირმა ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ ამ ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალი წარმოიქმნება მხოლოდ რანვიეს შევიწროებებში, ხოლო მიელინით დაფარული შევიწროებათაშორის უბნები პრაქტიკულად აუგზნებადს წარმოადგენენ. 155-ე სურათზე წარმოდგენილი სქემა გასაგებს ხდის, თუ როგორ ხდება ნერვული იმპულსის გადახტომა ერთი შევიწროებიდან მეორეზე.

• მოსვენების მდგომარეობაში რანვიეს ყველა შევიწროებათა აგზნებადი მემბრანის გარეთა ზედაპირი დამუხტულია დადებითად. მეზობელ შევიწროებათაშორის პოტენციალთა სხვაობა არ არსებობს, აგზნების მომენტში ა შევიწროების მემბრანის ზედაპირი მეზობელ ბ შევიწროების მემბრანის ზედაპირის მიმართ იმუხტება ელექტროუარყოფითად. ეს იწვევს ელექტრული დენის (იო-



სურ. 155. მიელინის ნერვულ ბოჭკოში აგზნების გავრცელება შევიწროებიდან შევიწროებისაკენ. ისრებით ნაჩვენებია მიმართულება დენისა, რომელიც წარმოიქმნება აგზნებულ (ა) და მეზობლად მდებარე (ბ) შევიწროებათა შორის.

ნთა ნაკადის) წარმოიქმნას, რომელიც ვრცელდება ბოჭკოს ირგვლივ მყოფი ქსოვილთაშორისი სითხით, მემბრანითა და აქსოპლაზმით. იმ მიმართულებით, რომელიც ნაჩვენებია ისრით 155-ე სურათზე. ბ შევიწროებიდან გამომავალი

დენი ააგზნებს მას და იწვევს მემბრანის გადამუხტვას, ხოლო ა შევიწროებაში აგზნება ჯერ კიდევ გრძელდება და ეს მიდამო დროებით ხდება რეფრაქტერი. ამიტომ ბ შევიწროებას შეუძლია აგზნებაში მოიყვანოს მხოლოდ მომდევნო ბ შევიწროება და ა. შ.

• მოქმედების პოტენციალის „გადახტომა“ შევიწროებათაშორის უბანზე, რომლის სიგრძე სხვადასხვა ნერვულ ბოჭკოში მერყეობს 1-დან 2.5 მმ-მდე, შესაძლებელია, მხოლოდ იმიტომ, რომ თითოეულ შევიწროებაში მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა 5—10-ჯერ აჭარბებს იმ მინიმალურ (ზღურბლოვან) სიდიდეს, რომელიც აუცილებელია მეზობელი შევიწროების ასაგზნებლად. მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდის ასეთ დამოკიდებულებას ზღურბლთან ეწოდა გატარების საიმედოობის ფაქტორი. ტასაკის მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ ერთ შევიწროებაში წარმოქმნილმა მოქმედების პოტენციალმა შეიძლება ააგზნოს არა მხოლოდ მეზობლად მდებარე, არამედ შემდეგი ორი შევიწროებაც. თუ გვერდზე მდებარე შევიწროებათა აგზნებადობა დათვრულია კოეფიციენტით.

ნერვულ ბოჭკოებში აგზნების ნახტომისებური გავრცელების შესახებ მოსაზრება პირველად გამოთქვა ბ. ვერიგომ. გატარების ასეთ წესს აქვს მთელი რიგი უპირატესობანი უმიეღინო ბოჭკოებში განუწყვეტელ გატარებასთან შედარებით: ჯერ ერთი, ბოჭკოს შედარებით დიდ უბნებზე „გადახტომებით“ აგზნება შეიძლება გავრცელდეს უფრო მეტი სიჩქარით, ვიდრე განუწყვეტელ გატარებისას; მეორე, ნახტომისებური გავრცელება ენერგეტიკულად უფრო ეკონომიურია, რადგანაც აქტიურ მდგომარეობაში მოდის არა მთელი მემბრანა, არამედ შევიწროებათა ადგილებში მყოფი მისი პატარა უბნები, რომელთა სიგანე ერთ მიკრონზე ნაკლებია. იონთა დანაქარგები, რომელიც თან სდევს მემბრანის ასეთ შემოსაზღვრულ უბნებში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას. მეტად მცირეა. შესაბამისად მცირეა აგრეთვე ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობაზე ენერგეტიკული დანახარჯები, რომლებიც აუცილებელია ნერვულ ბოჭკოს შიგთავსისა და ქსოვილოვან სითხეს შორის დარღვეულ იონთა წონასწორობის აღდგენისათვის.

ნერვული ღეროს მოწყობის კოტენციალის უაღვანელოებით ხასიათი და ნერვულ ბოჭკოთა კლასიფიკაცია

მთლიანი ნერვული ღეროდან გამოყვანილი ელექტრული იმპულსების ამპლიტუდა დამოკიდებულია მიყენებული გაღიზიანების ძალაზე. სუსტი ძალით გაღიზიანებას შეესაბამება მოქმედების მცირე პოტენციალი; გაღიზიანების გაზრდასთან ერთად კი პიკის ამპლიტუდა მატულობს, აღწევს მაქსიმალურ სიდიდეს და შემდეგ მიუხედავად გაღიზიანების ძალის შემდგომი გაზრდისა, რჩება უცვლელი (სურ. 156). ეს იმით აიხსნება, რომ მთლიანი ნერვული ღეროდან გამოყვანილი მოქმედების პოტენციალი წარმოადგენს მისი ცალკეული ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალთა ალგებრულ ჯამს. თითოეულ ბოჭკოში მოქმედების პოტენციალის ამპლიტუდა „ან სულ ან არაფრის“ კანონის შესაბამისად არ არის დამოკიდებული გაღიზიანების ძალაზე. ცალკეულ ბოჭკოთა გაღიზიანების ზღურბლი კი ერთმანეთისაგან განსხვავდება. სტიმულის სუსტი ძალისას აგზნება წარმოიქმნება ყველაზე მეტად აგზნებად ზედაპირულად მოთავსებულ ნერვულ ბოჭკოში. სტიმულის გაძლიერება იწვევს აგზნებულ ბოჭკოთა რიცხვის გაზრდას, რის გამოც სუმატული პიკი იზრდება იქამდე, ვიდრე ყველა ბოჭკო არ ჩაირთვება რეაქციამ.

ასეთი სურათის ნახვა შეიძლება, თუ გამოყვან ელექტროდებს შოვთავსებთ ნერვზე გამაღიზიანებელი ელექტროდების ახლოს. ელექტროდების ამ ორ

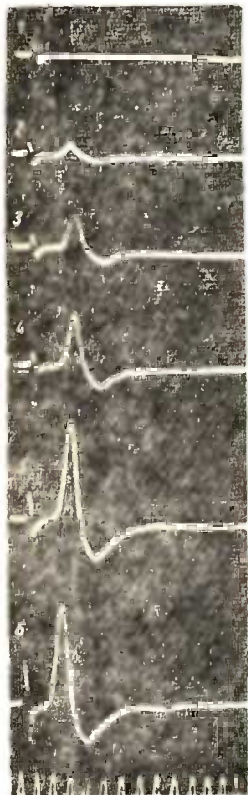
წყვილს შორის მანძილის გაზრდისას მოქმედების სუბარული პოტენციალი იწვებს რამდენიმე ცალკე რხევად დანაწევრებას, რომლებიც ყველაზე მკვეთრად გამოხატული გაღიზიანების ადგილიდან გამომყვანი ელექტროდების 10—15 სმ მოცილებისას (სურ. 157). ეს მოვლენა პირველად დაწვრილებით შეისწავლეს ერლანგერმა და გასერმა (1937). მათ დაადგინეს, რომ მოქმედების სუბარული პოტენციალის კომპონენტებად დანაწევრების მიზეზს წარმოადგენს სხვადასხვა ბოჭკოში აგზნების გავრცელების არაერთნაირი სიჩქარე, რის შედეგადაც გამომყვან ელექტროდებთან ნერვული იმპულსები ამ ბოჭკოების გზით არაერთდროულად აღწევენ.

დეტალურმა ანალიზმა გვიჩვენა, რომ იმპულსის გატარების სიჩქარესა და ნერვული ბოჭკოს დიამეტრს შორის არსებობს პირდაპირპროპორციული დამოკიდებულება: ნერვული ბოჭკოები ატარებენ მით სწრაფად, რაც უფრო მეტია მათი დიამეტრი.

ამეამად აგზნების გატარების სიჩქარის, მოქმედების პოტენციალის სხვადასხვა ფაზის ხანგრძლივობისა და აღნაგობის მიხედვით ნერვულ ბოჭკოებს ყოფენ სამ ძირითად ტიპად, რომლებსაც აღნიშნავენ ასოებით A, B და C (სურ. 158).

A ტიპის ბოჭკოები იყოფა ოთხ ქვეჯგუფად: α , β , γ და Δ . ისინი დაფარული არიან მიელების გარსით. მათ შორის ყველაზე მსხვილებს — ე. წ. ალფა-ბოჭკოებს (A α) — თბილისისხლიან ცხოველებსა და ადამიანებში აქვს 12 — 22 მკ დიამეტრი და ხასიათდებიან აგზნების გატარების მნიშვნელოვანი სიჩქარით: 70—120 მ/წამში. ასეთი ბოჭკოები აგზნებას ატარებენ ზურგის ტვინის მოტორული ნერვული ცენტრებიდან ჩონჩხის კუნთებისაკენ („მამოძრავებელი“ ბოჭკოები) და კუნთების რეცეპტორებიდან შესაბამისი ნერვული ცენტრებისაკენ. A α ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალი თბილისისხლიან ცხოველებში გრძელდება 0,4—0,5 მწამს. მისი დამთავრების შემდეგ ვითარდება კვალის უარყოფითი პოტენციალი, რომელიც გრძელდება 15—20 მწამს და გადადის კვალის დადებით პოტენციალში, რომლის ხანგრძლივობაა დაახლოებით 40—60 მწამი.

A ტიპის ბოჭკოების დანარჩენ სამ ჯგუფს: ბეტა (A β)-, გამა (A γ)- და დელტა (A δ)-ბოჭკოებს აქვთ ნაკლები დიამეტრი — 2-დან 12 მკ-მდე,

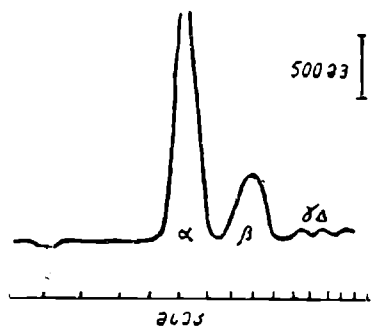


სურ. 156. ბაყაყის საჯდომი ნერვის პასუხები მზარდი ძალის ელექტრულ სტიმულებზე (ი. ბურეშის მიხედვით). მოქმედების პოტენციალების გამოყვანა ორფაზიანია. ყოველი ჩანაწერის დასაწყისში ჩანს გაღიზიანების არტეფაქტი. ღენის ძალა იზრდება თანდათანობით 1-დან 6-მდე. დროის აღნიშვნა 1 მწამი.

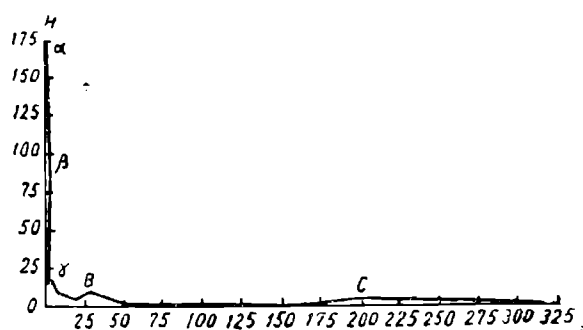
გატარების ნაკლები სიჩქარე და უფრო ხანგრძლივი მოქმედების პოტენციალი. ესენია ძირითადად მგრძნობიარე ბოჭკოები, რომლებიც სხვადასხვა რეცეპტორებიდან (ტაქტილური, ზოგიერთი ტკივილის, ტემპერატურული და ში-

ნაგანი ორგანოების რეცეპტორებიდან) აგზნებას ატარებენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

გამონაკლისს შეადგენს, მხოლოდ გამა-ბოჭკოები, რომელთა მნიშვნელოვანი ნაწილი აგზნებას ცენტრიდანული მიმართულებით ატარებს — ზურგის ტვინის უჭრედიდან ე. წ. ინტრაფუზალურ კუნთოვან ბოჭკოებისაკენ, რომლებზედაც განლაგებულია მგრძნობიარე ნერვული დაბოლოებები — კუნთოვანი თითისტარები.



სურ. 157. ბაყაყის შერეული ნერვული ღეროს მოქმედების პოტენციალის კომპლექსი (ერლანგერისა და გასერის მიხედვით).



სურ. 158. შერეული ნერვის მოქმედების პოტენციალის ყველა შემადგენელი ნაწილის სტეპატური გამოსახულება (ერლანგერისა და გასერის მიხედვით).

B ტიპის ბოჭკოებს ეკუთვნიან მიელინიანი, უპირატესად ავტონომიური ნერვული სისტემის პრეგანგლიური ბოჭკოები. თბილისისხლიანი ცხოველების ამ ბოჭკოებში აგზნების გატარების სიჩქარე შეადგენს 3—14 მ/წამ. B ტიპის ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობა დაახლოებით 2-ჯერ აღემატება A ტიპის ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობას. საშუალოდ იგი შეადგენს 1,2 მწამს. ამ ბოჭკოების განმასხვავებელი თავისებურება ისაა, რომ მათში არ აღინიშნება კვალის უარყოფითი პოტენციალი: რეპოლარიზაციის ფაზა უშუალოდ გადადის კვალის დადებით პოტენციალში, რომელსაც დიდი ხანგრძლივობა — 100 — 300 მწამი — აქვს.

C ტიპის ბოჭკოებს მიაკუთვნებენ მეტად მცირე დიამეტრის დაახლოებით 0.5 მკ მქონე უმიელინო ნერვულ ბოჭკოებს. ამ ბოჭკოებში აგზნების გატარების სიჩქარე შეადგენს 2—6 მ/წამში. C ბოჭკოების უმრავლესობა ეკუთვნის სიმპათიკური ნერვული სისტემის პოსტგანგლიურ ბოჭკოებს.

C — ბოჭკოებს მიაკუთვნებენ აგრეთვე იმ ნერვულ ბოჭკოებს, რომლებიც მონაწილეობენ ტვინის რეცეპტორებიდან და სიცივის, სითბოს და წნევის ზოგიერთი რეცეპტორებიდან აგზნების გატარებაში.

C — ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალებს ახასიათებთ ყველაზე დიდი ხანგრძლივობა (თბილისისხლიან ცხოველებში 2 მწამი). მათ აქვთ ხანგრძლივი კვალის უარყოფითი პოტენციალი (50—80 მწამი), რომელსაც თან სდევს უფრო ხანგრძლივი კვალის პოზიტიურობა (300—1000 მწამი).

ყველა ეს მონაცემი შეჯამებულია ქვემოთ მოცემულ ცხრილში.

თბილისისლიანთა სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოს თვისებები

ბოჭკოს ტიპი	ბოჭკოს დიამეტრი (მკ)	გატარების სიჩქარე (მ/წამ.)	მოქმედების პოტენციალის ხანგრძლივობა (მ/წამ.)	მალის ურყეოთი პოტენციალის ხანგრძლივობა (მ/წამ.)	მალის დამბნის პოტენციალის ხანგრძლივობა (მ/წამ.)	ფუნქცია
A (α)	12—22	70—120	0,4—0,5	12—20	40—60	ჩონჩხის კუნთების მოტორული ბოჭკოები, კუნთოვანი რეცეპტორებიდან აფერენტული ბოჭკოები.
A (β)	8—12	40—70	0,4—0,6	—	—	აფერენტული ბოჭკოები შეხების რეცეპტორებიდან.
A (γ)	4—8	15—40	0,5—0,7	—	—	აფერენტული ბოჭკოები შეხებისა და წნევის რეცეპტორებიდან.
A (Δ)	1—4	5—15	0,6—1,0	—	—	აფერენტული ბოჭკოები, კუნთოვანი თითისტარები-საკენ.
B	1—3	3—14	1—2	არ არის	100—300	პრეგანგლიური ვეგეტატიური ბოჭკოები.
C	0,5—1,0	0,5—2	2,0	50—80	300—1000	პოსტგანგლიური ვეგეტატიური ბოჭკოები, აფერენტული ბოჭკოები ტკივილის, წნევისა და სითბოს ზოგიერთი რეცეპტორებიდან

ქიმიური ცვლილებები ნერვში მოსვენებისა და აგზნების პატარაებისას

მოსვენების მდგომარეობაში ნერვი მოიხმარს ქანგბადს და გამოყოფს ნახშირმჟავას. თუ ნერვის ერთ ნაწილს მოვითავსებთ აზოტის ატმოსფეროში, ხოლო მეორეს დავტოვებთ ჰაერში, უკვე რამდენიმე წუთის შემდეგ შეიძლება ვნახოთ, რომ ნერვის უქანგბადო ნაწილი ნორმალურის მიმართ იძენს ელექტროუარყოფით მუხტს. ეს იმით აიხსნება, რომ უქანგბადო არეში ცვლის პროცესების მოშლის გამო ირღვევა ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობა, რის შედეგადაც ხდება ნერვული ბოჭკოების მოსვენების პოტენციალის პროგრესული დაცემა. დაახლოებით 1½ საათის შემდეგ მოსვენების პოტენციალი იმდენად ეცემა, რომ ნერვის ამ უბანში ნერვული იმპულსების გატარება სრულიად წყდება. ქანგბადის ატმოსფეროში ნერვის დაბრუნებისას მოსვენების პოტენციალი სწრაფად აღდგება და რამდენიმე ხნის განმავლობაში აჭარბებს კიდევ საწყის სიდიდეს. ერთდროულად აღდგება აგზნების გატარებაც.

ნერვის აგზნებას თან სდევს ქანგბადის მოხმარების გაზრდა, ამასთან ერთად გაღიზიანების სიხშირის გაზრდის შესაბამისად მატულობს ქანგბადის შთანთქმის დონე (სურ. 159). ამასთანავე იზრდება ენერგიით მდიდარი ფოსფორის ნაერთების — ადენოზინტრიფოსფატის და კრეატინფოსფატის დამლა და რძის მჟავას გაძლიერებული წარმოქმნა (გლუკოზისა და გლიკოგენის დამლის ხარჯზე).

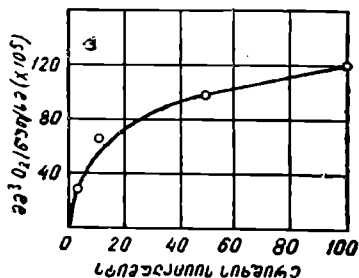
აგზნების დროს ძლიერდება აგრეთვე ნერვული ბოჭკოს ცილოვანი ცვლა, რაზედაც კერძოდ მიუთითებს, ამონიაკის მნიშვნელოვანი რაოდენობის გამოყოფა. ვარაუდობენ, რომ ამონიაკი წარმოიქმნება გლუტამინის ენზიმატური დაშლის შედეგად. ნერვის ინტენსიური გაღიზიანება, გარდა ამისა. იწვევს ნუკლეინის მჟავებისა და ფოსფოლიპიდების დაშლას.

ნერვულ ბოჭკოთა უმრავლესობის გაღიზიანებისას მათში მატულობს აცეტილქოლინის შემცველობა. ხოლო უმიე-ლინო სიმპათიკურ ნერვულ ბოჭკოებში გა-ღიზიანებისას აღმოჩენილია ნორადრენალი-ნი. ნერვულ ბოჭკოთა ერთ ჯგუფში აცეტილ-ქოლინის, ხოლო მეორე ჯგუფში ნორადრე-ნალის წარმოქმნა მიუთითებს ნერვული ბოჭკოების სხვადასხვა ტიპების ქიმიურ ჰეტეროგენობაზე.

ნერვულ დაბოლოებებში აცეტილქოლინი და ნო-რადრენალინი წარმოადგენენ ნერვული იმპულსის ქიმიურ გადამცემებს — მედიატორებს. მიუხედავად მრავალრიცხოვანი გამოკვლევებისა და სხვადასხვა მოსაზრებისა, რომლებიც გამოთქმული იყო ამ სა-კითხზე, ამ მედიატორების როლი ნერვულ ბოჭკოში ჯერ კიდევ არაა ნათელი.

მოსაზრებას იმის შესახებ, რომ აცეტილქოლინი წარმოადგენს ნივთიერებას, რომელიც ცვლის ნერვული ბოჭკოს აგზნებადი მემბრანის იონურ განვლადობას, მრავალი მკვლევარი არ ეთანხმება, რამდენადაც ცნობილია, რომ აცეტილქოლინის აპლიკაცია იზოლირებულ ნერვულ ბოჭკოზე იწვევს მემბრანული პოტენციალის მხოლოდ უმნიშვნელო ძვრებს.

ზოგიერთი ავტორის მიერ წამოყენებულია ჰიპოთეზა იმის შესახებ, რომ ნერვულ ბოჭ-კოებში სინთეზირებული მედიატორი დიფუნდირებს ამ ბოჭკოების გასწვრივ (შესაძლებელია სერიოზოზობრილების გასწვრივ) ნერვული დაბოლოებებისაკენ, საიდანაც იგი გამოიყოფა კიდევ აგზნების დროს.



სურ. 159. ნერვის მიერ ჟანგბადის მოხმარების გავრდა სტიმულაცი-ის სისხრისაგან დამოკიდებუ-ლებით.

ნერვის სითბოს პროდუქცია

მოსვენებისა და აგზნების დროს ნერვში ნივთიერებათა ცვლის დინამიკაზე მსჯელობა შეიძლება მისი სითბოს პროდუქციის მიხედვით, რისი რეგისტრირე-ბაც პირველად მოახერხა ა. ჰილმა 1926 წ. სპეციალურად კონსტრუირებული მაღალი მგრძნობელობის თერმოელემენტების დახმარებით.

მ. ბერეზინას მონაცემებით ბაყაყის საჯდომი ნერვის სითბოს წარმოქმნა მოსვენების დროს შეადგენს $4 \cdot 14 \cdot 10^{-3}$ კალორიას ნერვის 1 გრამზე წუთში 20° ტემპერატურისას. კიბორჩხალის უმიელინო ნერვის სითბოს წარმოქმნა რამდე-ნადმე მაღალია: $1 \cdot 10^{-2}$ კალ 1 გ-ზე წუთში 20° დროს. ეს კარგად ეთანხმება მონა-ცემებს იმის შესახებ, რომ მოსვენების დროს უმიელინო ნერვის მიერ ჟანგბა-დის მოხმარება მნიშვნელოვნად დიდია. თუ ნერვს აზოტის ატმოსფეროში მო-ვათავსებთ, მოსვენებისას სითბოს წარმოქმნა მკვეთრად ქვეითდება.

ნერვის გაღიზიანებისას სითბოს წარმოქმნა მნიშვნელოვნად იზრდება, ამას-თან ისევე, როგორც კუნთში, სითბო გამოიყოფა ორ ფაზაში, რომლებიც აღი-ნიშნება როგორც საწყისი და დაგვიანებული სითბოს წარმოქმნა.

ს ა წ ყ ის ი ს ი თ ბ ო ს წარმოქმნა ნერვულ ბოჭკოებში ერთხელობრივი

იმპულსის გავლისას გრძელდება წამის მეათედების განმავლობაში, ხოლო დავგვიანებულ სითბოს წარმოქმნა გრძელდება წუთების განმავლობაში.

უკანასკნელ დროს მაღალ მგრძნობიარე და მცირე ინერციის საზომი აპარატურის დახმარებით ა. ჰილის მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ კიბორჩხალის უმიელინო ნერვებში (მათში აგზნების პროცესი მიმდინარეობს უფრო ნელა, ვიდრე ხერხემლიანების ნერვებში) იმპულსის გატარებისას საწყისი სითბოს წარმოქმნა ასევე ორი ფაზისაგან შედგება. საწყისი სითბოს წარმოქმნის პირველი ფაზა დროში ემთხვევა ნერვული იმპულსის წარმოქმნის მომენტს და გამოიხატება ტემპერატურის $1 \cdot 10^{-5}$ გრადუსით მომატებაში. საწყისი სითბოს წარმოქმნის მეორე ფაზა გრძელდება დაახლოებით 300 მწამს. მის დროს ნერვის ტემპერატურა $8 \cdot 10^{-6}$ გრადუსით ქვეითდება. ნელა მორეაგირე ხელსაწყოთი ტემპერატურის გაზომვისას აღინიშნება მხოლოდ ტემპერატურის მარეზულტირებელი მომატება $2 \cdot 10^{-6}$ გრადუსით.

ბაყაყის მიელინთან ნერვებში სითბოს წარმოქმნა ხდება უფრო სწრაფად, ვიდრე კიბორჩხალის უმიელინო ნერვებში და ალბათ ამის გამო ვერ მოხერხდა თანამედროვე აპარატურით, რომელსაც გარკვეული ინერცია ახასიათებს, მისი დაყოფა ორ ფაზად: სითბოს პროდუქციის მომატებისა და დაქვეითების ფაზებად.

ბაყაყის ნერვში საწყისი სითბოს წარმოქმნა ერთხელობრივი იმპულსისას შეადგენს $0.8 \cdot 10^{-6}$ კალ/გ. ე. ი. უმიელინო ნერვებში ჯამური სითბოს პროდუქციის დაახლოებით 40%. მაგრამ, თუ გავითვალისწინებთ, რომ მიელინზებულ ნერვულ ბოჭკოებში აგზნება წარმოიქმნება მხოლოდ რანვიეს შევიწროებების ადგილას, მიიღება სიდიდე, რომელიც უდრის 0.05 კალ 1 გ შევიწროებათა ნივთიერების წონაზე.

დავგვიანებულ სითბოს წარმოქმნა ნერვის რიტმული გაღიზიანების შემდეგ გრძელდება ათეული წუთების განმავლობაში.

ნერვის ღაღლა

პირველად ნ. ვედენსკის მიერ იქნა ნაჩვენები, რომ ჰაერის ატმოსფეროში ნერვი მრავალსაათიანი (დაახლოებით 8 საათის განმავლობაში) განუწყვეტელი გაღიზიანების დროსაც კი ინარჩუნებს აგზნების გატარების უნარს. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ ჰაერის ატმოსფეროში ნერვი პრაქტიკულად არ იღლება, ან ნაკლებ იღლება. შემდგომში ნაჩვენები იყო, რომ თუ ნერვს აზოტის ატმოსფეროში მოვათავსებთ, ე. ი. შევუქმნით ისეთ პირობებს, რომელთა დროსაც ნერვის ნორმალური ნივთიერებათა ცვლა დარღვეულია, და ვაწარმოებთ მის რიტმულ გაღიზიანებას, ნერვული ბოჭკოების მოქმედების პოტენციალითა აპლიტუდა ქვეითდება, ხოლო ნერვის აგზნების გატარებისა და გაღიზიანებათა მაღალი რიტმის ათვისების უნარი პროგრესულად ეცემა.

ნერვის შეფარდებითი დაუღლელობა ნაწილობრივ იმაზეა დამოკიდებული, რომ თავისი აგზნებისას ნერვი ხარჯავს მცირე ენერგიას. ასე მაგალითად, ა. ჰილის მონაცემებით, ბაყაყის ნერვის 1 გ მაქსიმალური გაღიზიანებისას გამოყოფს მხოლოდ 20—100%-თ მეტ სითბოს, ვიდრე მოსვენებისას. ასეთი ნამატი მეტად უმნიშვნელოა იმასთან შედარებით, რასაც ადგილი

აქვს კუნთის აგზნებისას. ამის მეოხებით ნერვში რესინთეზის პროცესს შეუძლია დაფაროს აგზნების დროს მისი შედარებით მცირე დანახარჯები იმ შემთხვევაშიც კი, თუ ეს აგზნება გრძელდება მრავალი საათის განმავლობაში.

ნერვული ბოჭკოების აგზნებისას ენერგეტიკული დანახარჯები ძირითადად დაკავშირებულია ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს მუშაობასთან, რომელიც აქტიური ხდება პროტოპლაზმის შიგნით Na^+ იონების შესვლით. ნერვის სისხლით ნორმალური მომარაგების პირობებში ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო უზრუნველყოფს პროტოპლაზმის იონური შედგენილობის მუდმივობის შენარჩუნებას, რადგანაც ბოჭკოს შიგნით შესული Na^+ იონების რიცხვი და ყოველი იმპულსის დროს ბოჭკოდან გამოსული K^+ იონების რიცხვი მეტად მცირეა პროტოპლაზმისა და უჯრედთაშორის სითხეში მათ საერთო შემცველობასთან შედარებით. გამოთვლები გვიჩვენებს, რომ თუ მეგმარანის ფართობის ერთეულში გამავალ იონთა რიცხვი სხვადასხვა ბოჭკოში ერთნაირია, მაშინ პროტოპლაზმაში ამ იონთა კონცენტრაციის ცვლილებები უნდა იყოს ბოჭკოს დიამეტრის უკუპროპორციული. ამიტომ 0.5 მკ დიამეტრის მქონე ბოჭკომ, ყოველი იმპულსის დროს უნდა დაკარგოს K^+ იონების შემცველობის 1/1000, ნაცვლად 1/1 700 000-სა, როგორც ეს აღინიშნება კალმარის გიგანტურ აქსონებში.

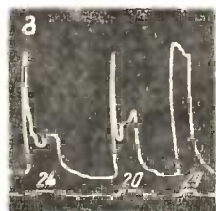
ამით აიხსნება, ალბათ, ის ფაქტი, რომ წვრილი ნერვული ბოჭკოები ილღებიან ბევრად უფრო ჩქარა, ვიდრე მსხვილი ბოჭკოები.

პედენსკის პარაბიოზი

1902 წ. ნ. ვედენსკიმ დაადგინა, რომ ნერვის ის ნაწილი, რომელიც განიცდის ალტერაციას — მოწამვლას ან დაზიანებას, — იძენს დაბალ ლაბილობას. ეს ნიშნავს, რომ ამ უბანში წარმოქმნილი აგზნების მდგომარეობა უფრო ნელა ქრება, ვიდრე ნორმალურ უბანში. ამიტომ მოწამვლის გარკვეულ სტადიაში, მეზობელ ნორმალურ უბანზე გაღიზიანების ხშირი რიტმით ზემოქმედებისას მოწამულ უბანს არ შესწევს უნარი აითვისოს ეს რიტმი და მასზე გავლით აგზნება არ გადაეცემა. დაქვეითებული ლაბილობის ასეთ მდგომარეობას ნ. ვედენსკიმ პარაბიოზი უწოდა (სიტყვიდან „para“ — ახლოს და „bios“ — სიცოცხლე). რათა ხაზი გაესვა იმისათვის, რომ პარაბიოზის უბანში დარღვეულია ნორმალური ცხოველმოქმედება. პარაბიოზი — შექცევადი ცვლილებაა, რომელიც მისი გამომწვევი აგენტის უფრო ღრმა და ძლიერი მოქმედებისას გადადის ცხოველმოქმედების შეუქცევად დარღვევაში — სიკვდილში.

ნ. ვედენსკის კლასიკური ცდები ჩატარებული იყო ბაყაყის ნერვ-კუნთოვან პრეპარატზე. გამოსაკვლევი ნერვის მცირე უბანზე რომელიმე ქიმიური აგენტის — კოკაინის, ქლოროფორმის, ფენოლის, ქლორიანი კალიუმის, ძლიერი ფარადიული დენის, მექანიკური დაზიანების და ა. შ. — გავლენით იწვევდნენ მისი მდგომარეობის ცვლილებას — ალტერაციას. გაღიზიანებას აყენებდნენ ან ნერვის მოწამულ უბანზე, ან მის ზემოთ, ე. ი. ისე რომ იმპულსები წარმოიქმნებოდნენ პარაბიოზულ უბანში ან მასში კუნთთან მისვლამდე. ნერვში აგზნების გავლის შესახებ ნ. ვედენსკი მსჯელობდა კუნთის შეკუმშვით.

ნერვის რიტმული გაღიზიანების ძალის გაზრდა ნორმალურ ნერვში იწვევს კუნთის ტეტანური შეკუმშვის ძალის მომატებას (სურ. 160, ა). პარაბიოზის განვითარებისას კი ეს ურთიერთობა კანონზომიერად იცვლება და აღინიშნება შემდეგი ერთმანეთის შემცველი სტადიები.



სურ. 160. პარაბიოზული სტადიები ნ. ვედენსკის მიხედვით.

ა — რიტმული სტიმულებით ნერვის გაღიზიანების ძალასა და ჩონჩხის კუნთის ტეტანუსის სიმაღლეს შორის ნორმალური შეფარდება. სურათზე ციფრებით აღინიშნება ნერვის გაღიზიანების ძალა (ინდუქციური აპარატის კოჭებს შორის მანძილი სანტიმეტრებში). რაც უფრო ახლოსა კოჭები ერთმანეთთან, მით ძლიერია გაღიზიანება და მით მაღალია კუნთის ტეტანუსი. ბ — პარაბიოზის გათანაბრების ფაზა. სხვადასხვა ძალის გაღიზიანებები დაახლოებით ერთნაირ ეფექტს იწვევენ. გ — პარაბიოზის პარადოქსული ფაზა. ძლიერი გაღიზიანებანი იძლევიან უფრო სუსტ ეფექტს, ვიდრე სუსტი გაღიზიანებანი.

1. პროვიზორული ანუ გათანაბრების ფაზა. ალტერაციის ამ დასაწყის ფაზაში ნერვის უნარი, გაატაროს რიტმული იმპულსები, ქვეითდება გაღიზიანების ყოველნაირი ძალისას. თუმცა, როგორც ნ. ვედენსკიმ დაადგინა, ეს დაქვეითება უფრო მკვეთრად ემჩნევა შედარებით ძლიერი გაღიზიანების ეფექტს, ვიდრე ზომიერი გაღიზიანებისას; ამის შედეგად როგორც ძლიერი, ისე ზომიერი გაღიზიანების ეფექტი თანაბრდება (სურ. 160, ბ).

2. პარადოქსული ფაზა მოყვება გათანაბრებითს და წარმოადგენს პარაბიოზის ყველაზე დამახასიათებელ ფაზას. ნ. ვედენსკის მიხედვით, იგი იმით ხასიათდება, რომ „ნერვის ნორმალური წერტილებიდან გამომავალი ძლიერი აგზნებები ან სრულიად არ გადაეცემა ნარკოზული უბნით კუნთისაკენ, ან იწვევს მხოლოდ საწყის შეკუმშვებს, მაშინ როდესაც მეტად ზომიერ აგზნებებს შეუძლიათ გამოიწვიონ საკმაოდ მნიშვნელოვანი ტეტანური შეკუმშვები“ (სურ. 160, გ).

3. შეკავებითი ფაზა — პარაბიოზის უკანასკნელი სტადია. ამ პერიოდში ნერვი სავსებით კარგავს ყოველი ინტენსივობის აგზნების გატარების უნარს.

ნერვის გაღიზიანების ეფექტების დამოკიდებულება დენის ძალაზე განპირობებულია იმით, რომ სტიმულთა ძალის მომატებისას იზრდება აგზნებული ნერვული ბოჭკოების რიცხვი და მატულობს თითოეულ ბოჭკოში წარმოქმნილი იმპულსების სიხშირე, რადგანაც ძლიერ სტიმულს შეუძლია გამოიწვიოს იმპულსების წყება.

ამრიგად, ძლიერი გაღიზიანების საპასუხოდ ნერვი რეაგირებს აგზნებათა მაღალი სიხშირით. პარაბიოზის განვითარებისას, ნერვის უნარი, აითვისოს უშირი რიტმი. ე. ი. მისი ლაბილობა, ეცემა. სწორედ ეს იწვევს ზემოაღწერილი ცვლილებების განვითარებას.

მცირე ძალის ან იშვიათი რიტმის გაღიზიანებისას თითოეული ნერვის დაზიანებულ უბანში წარმოქმნილი იმპულსი გაივლის პარაბიოზულ უბანშიც,

რადგანაც მისი ამ უბანში მოსვლის მომენტისათვის წინა იმპულსის შედეგად დაქვეითებული აგზნებადობა სავსებით ასწრებს აღდგენას.

ძლიერი გაღიზიანებისას, როდესაც იმპულსები ღიდი სიხშირისა არიან, მაშინ პარაბიოზულ უბანში მოსული თითოეული შემდგომი იმპულსი ხვდება წინა იმპულსის შედეგად განვითარებულ შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში. ამ სტადიაში ბოჭკოს აგზნებადობა მკვეთრად და ქვეითებული, ხოლო პასუხის ამპლიტუდა შემცირებული. ამიტომ, გავრცელებადი აგზნება არ წარმოიქმნება და ხდება აგზნებადობის კიდევ უფრო მეტად დაქვეითება.

პარაბიოზის უბანში ერთიმეორის შემდეგ სწრაფად მოსული იმპულსები თითქოს თავიანთ თავს უკეტავენ გზას. პარაბიოზის გათანაბრების სტადიაში ყველა ეს მოვლენა ჯერ კიდევ სუსტადაა გამოხატული, ამიტომ წარმოებს მხოლოდ მაღალი სიხშირის რიტმის ტრანსფორმაცია იშვიათ რიტმად. შედეგად ხშირი (ძლიერი) და შედარებით იშვიათი (სუსტი) ძალის გაღიზიანებათა ეფექტები თანაბრდებიან. პარადოქსულ სტადიაში კი აგზნებადობის აღდგენის ციკლები იმდენად გაჭიანურებულია, რომ ხშირი (ძლიერი) გაღიზიანებები საერთოდ ნაკლებად ეფექტურნი ხდებიან.

განსაკუთრებით თვალსაჩინოდ ამ მოვლენების დაკვირვება შეიძლება ცალკეულ ნერვულ ბოჭკოებზე სხვადასხვა სიხშირის სტიმულებით მათი გაღიზიანებისას. ასე მაგალითად, ი. ტასაკი მოქმედებდა ბაყაყის მიელინის ნერვული ბოჭკოს რანვიეს ერთ შევიწროებაზე ურეთანის ხსნარით და იკვლევდა ასეთ შევიწროებაში ნერვული იმპულსის გატარებას. მან დაადგინა, რომ მაშინ, როცა იშვიათი იმპულსები შევიწროებაში გადიოდნენ შეუფერხებლად, ხშირი იმპულსები მასში კავდებოდნენ.

ნ. ვედენსკი პარაბიოზს განიხილავდა როგორც მდგრადი, ურყევი აგზნების განსაკუთრებულ სახეს, რომელიც თითქოს ნერვის ერთ უბანში გაიყინა. იგი ვარაუდობდა, რომ ნერვის ნორმალური ნაწილებიდან ამ უბანში მოსული აგზნების ტალღები თითქოს შეჭამდებიან აქ არსებულ „სტაციონარულ“ აგზნებასთან და აღრმავებენ მას. ნ. ვედენსკი ასეთ მოვლენას განიხილავდა როგორც ნერვულ ცენტრებში აგზნების შეკავებაში გადასვლის წინასახეს. ნ. ვედენსკის აზრით შეკავება — ეს არის ნერვული ბოჭკოს ან ნერვული უჯრედის „ზეაგზნების“ შედეგი.

ნერვ-კუნთოვანი გადაცემა

წინა თავებში ნაჩვენები იყო, რომ ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში აგზნების გატარება ხორციელდება ელექტრული იმპულსების დახმარებით, რომლებიც ვრცელდებიან ზედაპირულ მემბრანაზე. ერთ აგზნებად წარმოქმნიდან აგზნების გადაცემა მეორეზე, მაგალითად ნერვული ბოჭკოდან კუნთოვანზე ან ერთი ნერვული უჯრედიდან მეორეზე, ემყარება სულ სხვა მექანიზმს. იგი ხორციელდება ნერვული დაბოლოებების მიერ ნერვული იმპულსის **მედიატორად** (გადამცემად) წოდებული მაღალეფექტური ქიმიური ნერთების გამოყოფის გზით.

მოსაზრება იმის შესახებ, რომ ნერვ-კუნთოვანი შეერთების ადგილას გადაცემაში მონაწილეობენ რაღაც ქიმიური აგენტები, პირველად გამოთქმული იყო ა. სამოილოვის მიერ 1924 წ. მოგვიანებით ნაჩვენები იყო, რომ მამოძრავებელი

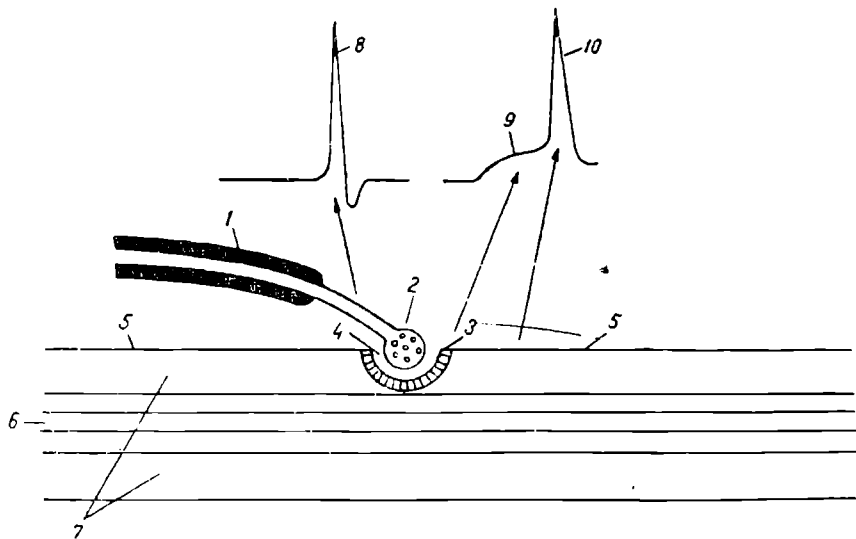
ნერვის გაღიზიანებისას ჩონჩხის კუნთის ნერვის დაბოლოებებში ხდება აცეტილქოლინის წარმოქმნა. გ. დილის მიერ დადგენილი იქნა, რომ აცეტილქოლინის აპლიკაცია ნერვ-კუნთოვან შეერთებაზე იწვევს კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანის დეპოლარიზაციას და საკმარისად მაღალი კონცენტრაციისას იწვევს გავრცელებად აგზნებასა და კუნთის შეკუმშვას.

ამჟამად სამოილოვის ჰიპოთეზას ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში აგზნების გადაცემის ქიმიური მექანიზმის შესახებ, იზიარებს მკვლევართა დიდი უმრავლესობა.

პ ნერვ-კუნთოვანი სინაპსი

(სტრუქტურულ წარმონაქმნებს, რომელიც უზრუნველყოფს ნერვული ბოჭკოდან აგზნების გადასვლას ამ ბოჭკოს მიერ ინერვირებულ უჯრედზე — კუნთოვან, ნერვულ თუ ჯირკვლოვან უჯრედზე, ეწოდება სინაპსი.)

ელექტრონულმიკროსკოპიული გამოკვლევებით გამოირკვა, რომ როგორც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ისე პერიფერიაზე სინაპსები შედგებიან სამი ძირითადი ელემენტისაგან: პრესინაპსური მემბრანის, პოსტსინაპსური მემბრანისა და სინაპსური ნაპრალისაგან (სურ. 161).



სურ. 161. ნერვულ ბოჭკოსა, ნერვულ დაბოლოებასა და ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს შორის ურთიერთდამოკიდებულება (სქემა).

1 — მიელინიზებული ნერვული ბოჭკო; 2 — ნერვული დაბოლოება მედიატორის ბუშტუკებით; 3 — კუნთის ბოჭკოს პოსტსინაპსური მემბრანა; 4 — სინაპსური ნაპრალი; 5 — კუნთის ბოჭკოს სინაპსგარეშე მემბრანა; 6 — მიოფიბრილები; 7 — სარკოლაზმა; 8 — ნერვული ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი; 9 — საბოლოო ფირფიტის პოტენციალი (პოსტსინაპსური პოტენციალი); 10 — კუნთის ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი.

პრესინაპსური მემბრანა ეწოდება მემბრანას, რომელიც ფარავს ნერვულ დაბოლოებას. ეს უკანასკნელი წარმოადგენს თავისებურ ნეიროსეკრეტულ აპარატს. აქ გამოიშვება და გამოიყოფა მედიატორი, რომელიც აზოროციელებს ინერვირებულ უჯრედზე ამგზნებ ან შემაკავებელ მოქმედებას.

მოსვენების მდგომარეობაში მედიატორს შეიცავს ე. წ. სინაპსური ბუშტუკები, რომლებიც აშკარად ჩანან ნერვულ დაბოლოებათა ელექტრონულ მიკროფოტოგრაფიებზე (იხ. სქემა). პრესინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციისას ეს ბუშტუკები სკდება, მედიატორი თავისუფლდება და მემბრანის გზით ჩაიქცევა **სინაპსის ნაპრალში**. ამ უკანასკნელის სიგანე შეადგენს დაახლოებით $200-500 \text{ \AA}$. იგი გავსებულია უჯრედშორისი სითხით, რომელიც მარილოვანი შედგენილობით უახლოვდება სისხლის პლაზმის მარილოვან შედგენილობას. მედიატორი ნაპრალის გზით სწრაფად დიფუნდირებს და მოქმედებს ინერვირებული (კუნთოვანი, ნერვული ან ჭირკვლოვანი) უჯრედის მემბრანაზე. ამ უჯრედის მემბრანის იმ ნაწილს, რომელიც უშუალოდ ესაზღვრება ნერვულ დაბოლოებას, ეწოდება **პოსტსინაპსური მემბრანა** (ნერვ-კუნთოვან შენაერთში ნერვულ დაბოლოებასა და პოსტსინაპსურ მემბრანას ხშირად უწოდებენ **საბოლოო ანუ მამოძრავებელ ფირფიტას**). თავისი თვისებებით პოსტსინაპსური მემბრანა განსხვავდება იმ მემბრანისაგან, რომელიც ფარავს უჯრედის დანარჩენ ნაწილს. ძირითადი განსხვავება იმაშია, რომ ახასიათებს მედიატორის მიმართ მეტად მაღალი ქიმიური მგრძნობელობა და აუგზნებადია ელექტრული დენის მიმართ.

სწორედ მედიატორსა და პოსტსინაპსურ მემბრანას შორის ურთიერთმოქმედებაზეა დამოკიდებული აგზნების სინაპსური გადაცემის მექანიზმი.

ამ გადაცემის მექანიზმში ქიმიური რგოლის არსებობა გასაგებს ხდის სინაპსების ორ საერთო თვისებას: 1) სინაპსებში აგზნების ერთმხრივი გატარებას (ნერვულ ბოჭკოში ორმხრივი გატარებისაგან განსხვავებით) და 2) სინაპსური დაყოვნების არსებობას.

სინაპსებში **ერთმხრივი გატარება** იმასთანაა დაკავშირებული, რომ ნერვული დაბოლოებების მიერ გამოყოფილი მედიატორი ააგზნებს კუნთოვანი ბოჭკოს, ჭირკვლოვანი უჯრედის ან ნერვული უჯრედის პოსტსინაპსურ მემბრანას. ხოლო კუნთოვან ბოჭკოში, ნერვულ ან ჭირკვლოვან უჯრედში აღმოცენებულ მოქმედების პოტენციალს სინაპსური ხერხლის არსებობის გამო არ შეუძლია ააგზნოს ნერვული დაბოლოება და ნერვული ბოჭკო.

სინაპსური დაყოვნება, ე. ი. აგზნების გატარების შენელება სინაპსზე გადაცემისას ძირითადად განისაზღვრება იმ დროით, რომელიც სჭირდება მედიატორის დიფუზიას ნერვული დაბოლოების მემბრანიდან კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანისაკენ. ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში სინაპსური დაყოვნება დაახლოებით **1—3 მიწამის ტოლია**. გლუვი კუნთის ნერვულ დაბოლოებებში სინაპსური დაყოვნება მეტია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთის ნერვულ დაბოლოებებში.

აქ ჩვენ აღვწერეთ ნერვ-კუნთოვანი სინაპსების ფუნქციონირების მექანიზმი. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სინაპსურ შეერთებათა შენება და ფუნქცია განხილული იქნება ქვევით.

ა ნერვიდან ჩონჩხის კუნთზე აგზნების გადაცემის მექანიზმი

მედიატორს, რომელიც ახორციელებს აგზნების გადაცემას მამოძრავებელი ნერვიდან ჩონჩხის კუნთზე, წარმოადგენს აცეტილქოლინი. პოსტსინაპსური მემბრანის მაღალი მგრძნობელობა ამ მედიატორისადმი, იმით არის განპირობებული, რომ მემბრანაში მოთავსებულია განსაკუთრებული ცილა — **ქოლი-**

ნორეცეპტორი, რომელსაც აქვს ნათესაობა მედიატორის მოლეკულის გარკვეულ დაჯგუფებებთან. მოსული იმპულსის საპასუხოდ ნერვულ დაბოლოებიდან გამოყოფილი აცეტილქოლინი ურთიერთმოქმედებს ქოლინორეცეპტორთან. რაც იწვევს მისი სტრუქტურის შეცვლას; ამის შედეგად პოსტსინაპსური მემბრანის განვლადობა Na^+ და K^+ იონებისათვის მნიშვნელოვნად იზრდება. პოსტსინაპსური მემბრანის იონური განვლადობის მომატება აპირობადებს მის დეპოლარიზაციას, რაც ვლინდება ელექტროუარყოფითი (**პოსტსინაპსური პოტენციალის**) სახით.

პოსტსინაპსური პოტენციალი აღიზიანებს კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანის მეზობელ უბნებს მსგავსად გარედან მიღებული გამაღიზიანებელი დენის კათოდისა. ამიტომ რა წამს პოსტსინაპსური პოტენციალი მიაღწევს კრიტიკულ სიდიდეს, მემბრანის სინაპსგარეშე უბნებში წარმოიქმნება მოქმედების პოტენციალი, რომელიც ვრცელდება კუნთოვანი ბოჭკოს გასწვრივ.

161-ე სურათზე სქემატურადაა ნაჩვენები ნერვ-კუნთოვანი სინაპსის სხვადასხვა სტრუქტურებში პოტენციალის ცვლილებათა თანმიმდევრობა ნერვულ დაბოლოებასთან იმპულსის მოსვლის შემდეგ. როგორც ჩანს, ყველაზე ადრე აღმოცენდება კუნთოვანი ბოჭკოს მემბრანული პოტენციალის შედარებით ნელი ცვლილებები, და როდესაც ეს ცვლილება მიაღწევს კრიტიკულ სიდიდეს, ჩნდება მოქმედების გავრცელებადი პოტენციალი.

თავისი თვისებებით პოსტსინაპსური პოტენციალი მნიშვნელოვნად განსხვავდება მოქმედების პოტენციალისაგან. პირველყოფლისა, იგი არ ემორჩილება „ან სულ ან არაფრის“ წესს. მისი სიდიდე დამოკიდებულია ნერვულ დაბოლოებაში გამოყოფილი მედიატორის რაოდენობაზე და პოსტსინაპსური მემბრანის მგრძნობელობაზე აცეტილქოლინისადმი. რაც მეტია მედიატორის რაოდენობა და რაც მაღალია მისდამი მგრძნობელობა, მით უფრო დიდი ამპლიტუდა აქვს პოსტსინაპსურ პოტენციალს. პოტენციალის სიდიდესა და გაღიზიანების ძალას შორის მსგავს გრადუალურ დამოკიდებულებას ჩვენ უკვე შევხვდით იმ ლოკალური პასუხების თვისებათა გარჩევისას, რომლებიც აღმოცენდებიან ნერვულ და კუნთოვან ბოჭკოებში ქვეზღუდლოვანი გამაღიზიანებლებით მოქმედებისას.

ნერვული ბოჭკოდან კუნთოვანზე აგზნების გადაცემის პროცესი სქემატურად შეიძლება გამოსახული იქნეს მოვლენათა შემდეგი ჯაჭვის სახით: ნერვული იმპულსი → ნერვული დაბოლოების მიერ მედიატორის — აცეტილქოლინის — განთავისუფლება → აცეტილქოლინის ურთიერთმოქმედება პოსტსინაპსური მემბრანის ქოლინორეცეპტორთან → პოსტსინაპსური მემბრანის იონური განვლადობის მომატება → პოსტსინაპსური პოტენციალის წარმოქმნა — მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა, რომელიც ვრცელდება კუნთოვანი ბოჭკოს გასწვრივ.

კურარეს გავლენა ნერვ-კუნთოვან შეერთებაზე

არსებობს რიგი ნივთიერებებისა, რომელთაც აგრეთვე ახასიათებთ ქოლინორეცეპტულ სუბსტანციასთან ნათესაობა, მაგრამ ისინი მის მოლეკულებთან ქმნიან უფრო მტკიცე კავშირს, ვიდრე აცეტილქოლინი. ასეთ ნივთიერებათა რიგს მიეკუთვნება კურარე და ზოგიერთი სხვა ნაერთი (დ — ტუბოკურანინი, დიპლაცინი, ფლაქსიდილი და სხვა). კუნთზე მათი ზემოქმედების შემდეგ ქოლინორეცეპტული სუბსტანცია ბლოკირდება და არც ნერვულ იმპულსს, არც ზელოვნურად მიტანილ აცეტილქოლინს არ შესწევთ უნარი გამოიწვიონ კუნთის ბოჭკოს აგზნება.

კურარეს ზომიერი დოზებისას შეიძლება ვნახოთ სტადია, რომლის დროსაც ნერვული იმპულსი ჯერ კიდევ ინარჩუნებს უნარს პოსტსინაპსურ მემბრანაში გამოიწვიოს ადგილობრივი

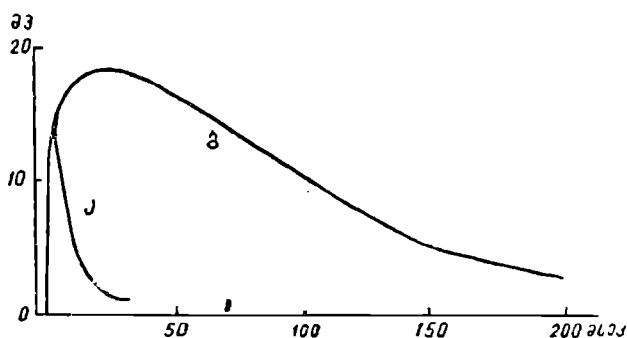
დეპოლარიზაცია, მაგრამ ეს პოსტინაპსური პოტენციალი მეტად სუსტია გავრცელებადი აგზების გამოსაწვევად. ამ შემთხვევაში რამდენიმე ერთიმეორის მომდევნო იმპულსი იწვევს პოსტინაპსური პოტენციალების სუმაციას და როდესაც სუმარული პოტენციალი მიაღწევს ზღურბლოვან დონეს, კუნთის ბოკკოში წარმოიქმნება მოქმედების გავრცელებადი პოტენციალი.

შედარებით ახლო წარსულში ნერვ-კუნთოვან გადაცემაზე კურარეს მოქმედების შესწავლას ჰქონდა მხოლოდ თეორიული ინტერესი და ფიზიოლოგები შორს იყვნენ იმ აზრისაგან, რომ ეს პრეპარატი ოდესმე გამოყენებული იქნებოდა სამედიცინო პრაქტიკაში. მაგრამ ქირურგიის სწრაფ განვითარებასთან დაკავშირებით გაჩნდა აუცილებლობა იმ საშუალებათა გამოყენებისა, რომლებიც საშუალებას მისცემდნენ ექიმს ოპერაციული ჩარევა ეწარმოებია ბუნებრივი სუნთქვის გამოთიშვის პირობებში. და აი აქ კურარემ და მისმა ნაწარმებმა მედიცინას დიდი დახმარება გაუწიეს. ამჟამად გულმკერდისა და მრავალი მუცლის ღრუს ოპერაცია კლინიკებში კეთდება ხელოვნური სუნთქვის პირობებში კურარეს მსგავსი მოქმედების მქონე პრეპარატებით ნერვ-კუნთოვანი ბლოკადის ფონზე.

ქოლინესთერაზა და მისი როლი ნერვ-კუნთოვან გადაცემის პროცესებში

დადგენილია, რომ ნერვ-კუნთოვანი შეერთების მიდამოში დიდი კონცენტრაციით მოიპოვება ფერმენტი **ქოლინესთერაზა**, რომელიც სწრაფად შლის ნერვულ დაბოლოებაში გამოყოფილ აცეტიქოლინს. ამ პროცესის მნიშვნელობა ნათელი გახდება, თუ გავითვალისწინებთ, რომ ბუნებრივ პირობებში კუნთში მოდიან ერთმანეთთან სწრაფად მომდევნო ნერვული იმპულსები და აცეტილქოლინის წინა ულუფით დეპოლარიზებული მემბრანა ნაკლებ მგრძნობიარე ხდება შემდგომი ულუფის მოქმედების მიმართ: იმისათვის, რათა ერთიმეორის მომდევნო იმპულსებმა შეძლონ განახორციელონ ნორმალური ამგზნება მოქმედება, აუცილებელია, რომ თითოეული მათგანის მოსვლის მომენტისათვის მოხდეს მედიატორის წინა ულუფის „ალაგება“. სწორედ ამ ფუნქციას ასრულებს ქოლინესთერაზა.

არსებობს მთელი რიგი ფარმაცოლოგიური აგენტებისა, რომლებიც მკვეთრად თრგუნავენ ქოლინესთერაზის აქტივობას (მათ **ინჰიბიტორებს** უწოდებენ). ასეთ ნივთიერებათა რიგს მიეკუთვნება ეზერიინი და პროსტრეგმინი. თუ ნერვ-კუნთოვან შეერთებაზე ვიმოქმედებთ ერთ-ერთი ამ ნივთიერებით, მაშინ



სურ. 162. ქოლინესთერაზის ინჰიბიტორის (ნეოსტიგმინის) გავლენა კუნთის ერთი ბოკკოს საბოლოო ფირფიტის პოტენციალის ხანგრძლივობაზე. ა — ნეოსტიგმინის გამოყენებამდე, ბ — მის შემდეგ (ფატისა და კატცის მიხედვით).

პოსტინაპსური პოტენციალი იზრდება თავისი ამპლიტუდით და მკვეთრად ხანგრძლივდება დროში.

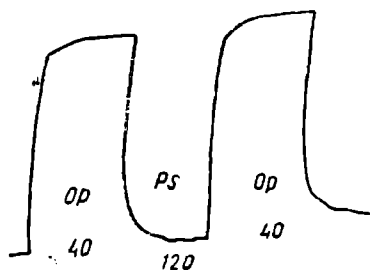
ამის ილუსტრაციას წარმოადგენს 162-ე სურათზე გამოსახული პოსტინაპსური პოტენციალის ჩანაწერი, რომელიც რეგისტრირებულია ბაყაყის ნერვ-კუნთოვან სინაპსზე, ნეოსტიგმინის — ქოლინესთერაზის აქტივობის დამორგუწველი ნივთიერების — მოქმედებამდე (ა) და მოქმედების შემდეგ (ბ).

ქოლინესთერაზის ინჰიბიტორის მოქმედებისას ნერვის რიტმული გაღიზიანება იწვევს პოსტინაპსური პოტენციალების გამოხატულ სუმაციას და ამის შედეგად პოსტინაპსური მემბრანის მყარ დეპოლარიზაციას და ნერვული ბოჭკოდან კუნთოვანზე იმპულსის გატარების ბლოკს. ამასთან პოსტინაპსური მემბრანის მყარ დეპოლარიზაციას კუნთოვანი ბოჭკოს მეზობელი უბნები გადაჰყავს დათრგუნვის მდგომარეობაში, იმის მსგავსად, როგორც ეს ხდება მუდმივი დენის კათოდის ხანგრძლივი მოქმედებისას (კათოდური დეპრესია).

უნდა აღინიშნოს, რომ ქოლინესთერაზის ინჰიბიტორების უარსებობის დროსაც ნერვის მეტად ხშირი გაღიზიანების პირობებში თითოეული ნერვული იმპულსით გამოწვეული პოსტინაპსური პოტენციალი სუმირდება ერთმანეთთან, რამდენადაც ქოლინესთერაზა ვერ ასწრებს მთლიანად დაშალოს ნერვულ დაბოლოებაში გამოყოფილი აცეტილქოლინი. პოტენციალთა სუმაციის შედეგად პოსტინაპსური მემბრანა სულ უფრო მეტად და მეტად დეპოლარიზდება.

პედენსკის პესიმუმი

ერთმანეთის მომდევნო მეტად ხშირი ნერვული იმპულსებისას პოსტინაპსური მემბრანის მყარი დეპოლარიზაციის აღწერილი მექანიზმი უდევს საფუძვლად ვ. ვედენსკის მიერ აღმოჩენილ პესიმუმის მოვლენას. ამ მოვლენას ხშირად „ვედენსკის შეკავებას“ უწოდებენ. მისი



სურ. 163. ნერვ-კუნთოვანი პრეპარატის ოპტიმუმი (OP) და პესიმუმი (PS). სურათზე ციფრები აღნიშნავენ გაღიზიანების სიხშირეს.

არსი შემდეგში მდგომარეობს. ნერვის რიტმული გაღიზიანების საპასუხოდ ჩონჩხის კუნთის ტეტანური შეკუმშვების სიმალლე იზრდება გაღიზიანების სიხშირის მომატებასთან ერთად. გაღიზიანებათა გარკვეული ოპტიმალური (სიტყვიდან optimum — საუკეთესო) სიხშირისას ტეტანუსი აღწევს ყველაზე დიდ სიმალლეს. თუ ნერვის სტიმულაციის სიხშირეს შემდეგაც გავზრდით, კუნთის ტეტანური შეკუმშვის გაზრდის ნაცკლად იგი იწყებს მკვეთრ შესუსტებას და გარკვეული დი-

დი პესიმალური (სიტყვიდან „pessimum“ — ყველაზე უარესი) სიხშირით ნერვის გაღიზიანებისას კუნთი, მიუხედავად არსებული გაღიზიანებისა, თითქმის სავსებით დუნდება. სტიმულაციის სიხშირის შემცირება მაშინვე იწვევს ტეტანური შეკუმშვების საწყისი მაღალი დონის აღდგენას (სურ. 163).

ბაყაყის ნერვულ-კუნთოვან პრეპარატში პესიმუმი აღმოცენდება წამში 50—100 სიხშირის სტიმულით გაღიზიანების ფარგლებში, ე. ი. ბევრად უფრო ნაკლები სიხშირისას, ვიდრე შეუძლია აითვისოს ნერვმა (500—1000 ფარგლებში) ან კუნთმა (200—300 ფარგლებში).

ნეირონების სტრუქტურა და სიდიდე ძალიან სხვადასხვანაირია. ასე მაგალითად, ზოგიერთი მათგანის დიამეტრი სულ 4—6 მკ, სხვების დიამეტრი კი (თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროების ქერქში გიგანტური პირამიდული უჯრედებისა) აღწევს 130 მკ. ნეირონების ფორმა მეტად მრავალფეროვანია.

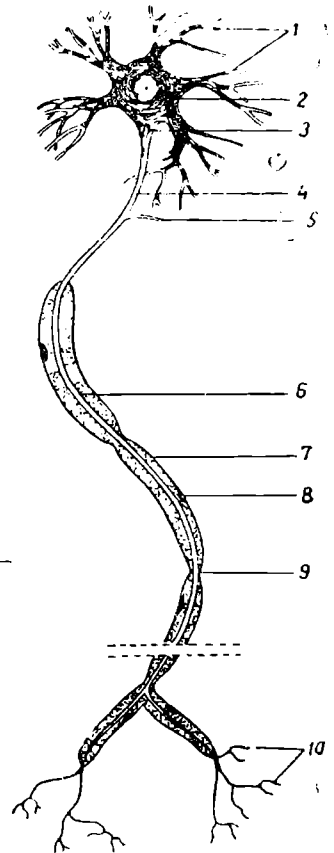
ყველაზე რთული აღნაგობისაა დიდი ჰემისფეროების ქერქისა და ნათხემის ნეირონები, რაც, ალბათ, დაკავშირებულია ტვინის ამ ნაწილების მიერ შესრულებული ფუნქციების სირთულესთან.

თითოეულ ნეირონში არჩევენ სომას, ანუ სხეულს და მორჩებს. ამ უკანასკნელს ყოფენ აქსონებად და დენდრიტებად. აქსონი — გრძელი მორჩია, რომლის ფუნქციასაც წარმოადგენს აგზნების გატარება უჯრედის სხეულიდან სხვა უჯრედების ან პერიფერიული ორგანოების მიმართულებით. აქსონის თავისებურება ისაა, რომ უჯრედის სხეულიდან გამოდის მხოლოდ ერთი ასეთი მორჩი. ნერვული უჯრედის სხეულიდან აქსონის გამოსვლის ადგილს ეწოდება აქსონის ბორცვაკი. დასაწყისში 50—100 მკ მანძილზე აქსონს არა აქვს მიელების გარსი. აქსონის ამ უმეილინო ნაწილს აქსონურ ბორცვაკებთან ერთად, საიდანაც იგი იღებს თავის დასაწყისს, უწოდებენ საწყის სემენტს. მისი თავისებურებაა მალალი აგზნებადობა. მისი გაღიზიანების ზღურბლი დაახლოებით 3-ჯერ უფრო დაბალია ნეირონის სხვა მიდამოებთან შედარებით.

დენდრიტები — ესენია მრავალრიცხოვანი დატოტიანებული მორჩები, რომელთა ფუნქციაც მდგომარეობს სხვა ნეირონებიდან მოსული იმპულსების მიღებაში და ნერვული უჯრედის სხეულთან აგზნების გატარებაში.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნეირონთა სხეულები თავმოყრილია თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქქვეშა წარმონაქმნების, ტვინის ლეროს, ნათხემისა და ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში. ნეირონების მიელინით დაფარული მორჩები კმნიან თავისა და ზურგის ტვინის სხვადასხვა განყოფილების თეთრ ნივთიერებას.

ნერვული უჯრედის სხეული და მისი მორჩები დაფარულია მემბრანით, რომელიც მოსვენების მდგომარეობაში ამორჩევითად შეღწევადია კალიუმის იონებისათვის, ხოლო აგზნებისას — ნატრიუმის იონებისათვის. მოსვენების მემბრანული პოტენციალი დაახლოებით 70 მვ შეადგენს, ხოლო მოქმედების პოტენციალი — 110 მვ. ამ უკანასკნელის ხანგრძლივობა თბილისისხლიან ცხოველებში უდრის 1—3 მწამს.



სურ. 165. ნეირონის სქემატური გამოხატულება.

1 — დენდრიტები; 2 — უჯრედის სხეული; 3 — აქსონის ბორცვაკი; 4 — აქსონი; 5 — აქსონის კოლატერალი; 6 — მიელინის გარსი; 7 — შვანის გარსი; 8 — შვანის უჯრედის ბირთვი; 9 — რანვიესი შევიწროება; 10 — აქსონის საბოლოო დატოტიანება, რომელნიც მოკლებულნი არიან მიელინის გარსს. თვალსაჩინოებისათვის ნეირონის ნაწილების ზომებს შორის პროპორციები შეცვლილია.

ნეირონის მოქმედების პოტენციალი წარმოიქმნება მათი მემბრანის გარკვეულ კრიტიკულ დონემდე დეპოლარიზაციისას. ნეირონის ყველაზე უფრო აგზნებად უბანში — მის დასაწყის სეგმენტში — მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებისათვის საკმარისია მემბრანის დეპოლარიზება საშუალოდ 10 მილივოლტით; ხოლო ნერვული უჯრედის სხეულში ამ პოტენციალის აღმოცენებისათვის აუცილებელია მემბრანის დეპოლარიზება 20—35 მე-ით.

ნერვული უჯრედების სხეულები ასრულებენ მათი მორჩების მიმართ ტროფიკულ ფუნქციას. ე. ი. არეგულირებენ მათ ნივთიერებათა ცვლას და კვებას („ტროფიკას“). ამის შედეგად ნერვული უჯრედის სხეულიდან აქსონის გამოყოფა (პერიფერიული ნერვის გადაკვეთის შედეგად) ან ნერვული უჯრედის დაღუპვა იწვევს მისი მორჩების დეგენერაციას.

ნერვული უჯრედის სხეულის ტროფიკული გავლენის მექანიზმი ჯერაც არ არის გამოვლენილი. ვარაუდობენ, რომ უჯრედის სხეულში, ძირითადად მის ბირთვში, სინთეზირდება ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებანი, რომელნიც ციტოპლაზმის გზით (შესაძლებელია ნეიროფიბრილების გასწვრივ) დიფუნდირებს აქსონებსა და დენდრიტებში და ჩაირთვებიან მათ ნივთიერებათა ცვლაში. არსებობს აგრეთვე აზრი, რომ ამ ნივთიერებებს შეუძლიათ დიფუნდირება კუნთოვანი ან კრიკლოვანი უჯრედების სინაპსებში, რომლებზედაც ბოლოვდებიან პერიფერიული აქსონები.

ნერვული უჯრედების ფუნქციონირების ნორმალური პირობების შენარჩუნებისათვის მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის **ნეიროგლიას**. ერტყპიან რა გარს ნეირონს ყოველი მხრიდან, ნეიროგლიის უჯრედები და მათი მორჩები ასრულებენ, ერთი მხრივ, მექანიკურ საყრდენ ფუნქციას, მეორე მხრივ, უზრუნველყოფენ ნერვული უჯრედების ერთმანეთისაგან ელექტრულ იზოლაციას. ვარაუდობენ, რომ ნეიროგლია მარეგულირებელ გავლენას ახდენს აგრეთვე ნეირონების ნივთიერებათა ცვლაზე.

სინაპსები ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში

მრავალი წლის განმავლობაში მიმდინარეობდა კამათი იმის შესახებ, არსებობს თუ არა პროტოპლაზმური განუწყვეტლობა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვულ უჯრედებს შორის, თუ ისინი ერთმანეთისაგან სტრუქტურულად მოცილებულნი არიან.

ამჟამად დადგენილია, რომ ნერვული უჯრედების მორჩებს შორის პროტოპლაზმური განუწყვეტლობა არსებობს მხოლოდ უმდაბლეს უხერხემლო ცხოველებში — ღრუნაწლავიანებში, რომელთა ნერვული სისტემაც აგებულია სინციტიუმის ტიპის მიხედვით. ასეთ სინციტიუმს **ნეიროპილი** უწოდეს. ნეიროპილი აგზნებას დიფუზურად ატარებს, თანაც მას შეუძლია ყოველი მიმართულებით გავრცელება.

უმადლეს უხერხემლო ცხოველებისა და ყველა ხერხემლიანის ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში უჯრედები ერთმანეთთან მხოლოდ სინაპსებით არიან დაკავშირებული.

ათითოეული ნეირონის აქსონი სხვა ნერვულ უჯრედთან მისელისას იტოტება და ამ უჯრედთან სხეულებზე და მათ დენდრიტებზე წარმოქმნის მრავალრიცხოვან დაბოლოებებს. ასე მაგალითად, ზურგის ტვინის წინა რქების მსხვილი მოტორული ნერვული უჯრედის ან თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის პირამიდული უჯრედის სხეულსა და დენდრიტებზე არის ათასობით ნერვული დაბოლოებები — სინაპსები, წარმოქმნილი მრავალი სხვა ნეირონის ნერვული დაბოლოებებიდან (სურ. 166). ერთ ნერვულ ბოჭკოს შეუძლია წარმოქმნას 10 000-დე სინაპსი მრავალ ნერვულ უჯრედზე.

ნეირონის სხეულზე (სომაზე) განლაგებულ სინაპსებს აქსო-სომატურს უწოდებენ, ხოლო დენდრიტებზე განლაგებულს — აქსო-დენდრიტულს.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სინაპსები, ისე როგორც პერიფერიული სინაპსები შედგებიან საკუთრივ ნერვული დაბოლოების, სინაპსური ნაპრალისა და პოსტსინაპსური მემბრანისაგან.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვულ დაბოლოებებს აქვთ ღილაკის, ბეჭდის ან ბალთის სახე. როგორც ელექტრონული მიკროფოტოგრაფიები გვიჩვენებს (სურ. 167), თითოეული სინაპსური ღილაკი ან ბალთა დაფარულია მემბრანით, — ე. წ. პოსტსინაპსური მემბრანით, ხოლო ღილაკის ან ბალთის შიგნით მოთავსებულია ბუშტუკები, რომლებიც გავრცელებული შეხედულების თანახმად შეიცავენ ამგზნებ ან შემაკავებელ მედიატორს.

პრესინაპსური მემბრანა გამოყოფილია სინაპსური ნაპრალით პოსტსინაპსური მემბრანისაგან, რომელიც მოთავსებულია ნეირონის სხეულზე ან დენდრიტებზე და რომელსაც გადაეცემა ნერვული იმპულსი.

გამოწვეული ეფექტის ხასიათის მიხედვით სინაპსები იყოფა ამგზნებად და შემაკავებლად. ქვევით ჩვენ განვიხილავთ ამგზნებადი სინაპსების გზით აგზნების გადაცემის პრინციპულ მექანიზმს, ხოლო შემაკავებელი სინაპსების მოქმედების მექანიზმს კი აღწერთ ცენტრალური შეკავებისადმი მიძღვნილ განყოფილებაში.

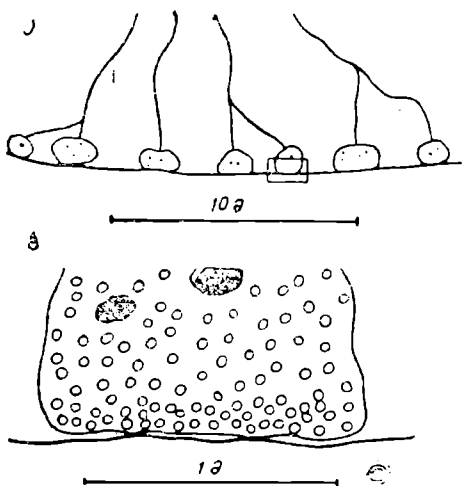
ცენტრალური ნერვული სისტემის სინაპსებში აგზნების გადაცემის მექანიზმი.

ამ სინაპსების ნერვულ დაბოლოებებში გამომუშავებული მედიატორი მათთან მოსული ნერვული იმპულსის გავლენით თავისუფლდება შეკავშირებული მდგომარეობიდან და გადისროლება სინაპსურ ნაპრალში. რადგანაც ამ ნაპრალის სიგანე მეტად მცირეა ($200 \text{ \AA}$ -მდე), მედიატორი სწრაფად დიფუნდირებს (დაახლოებით 0.5 მწამის განმავლობაში) პოსტსინაპსური მემბრანისკენ და ურთიერთქმედებს მის სტრუქტურულ კომპონენტებთან — გარკვეულ ცილოვან-ლიპოიდურ კომპლექსებთან. ამის შედეგად, მნიშვნელოვნად მატულობს პოსტსინაპსური მემბრანის შეღწევადობა ნატრიუმისა და კალიუმის იონებისათვის. ეს იწვევს პოსტსინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციას და ე. წ. აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალის გაჩენას. იმ მომენტში, როცა ეს პოტენციალი აღწევს კრიტიკულ დონეს, უჯრედში წარმოიქმნება გავრცელებადი აგზნება — მოქმედების პოტენციალი, ანუ პიკური პოტენციალი (სურ. 168), რადგანაც აქსონის დასაწყისის სეგმენტის მემბრანას დეპოლარიზაციის ყველაზე

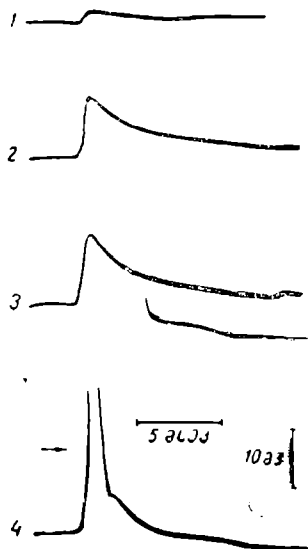


სურ. 166. ნეირონის სხეულსა და მის დენდრიტებზე სინაპსების განლაგება (ჰაჩის და ბარუს მიხედვით).

დაბალი დონე აქვს, მოქმედების პოტენციალი პირველ რიგში წარმოიქმნება ნე-
ირონის ამ უბანში და უკვე აქედან ვრცელდება როგორც უჯრედის სხეულზე,
ისე აქსონის გასწვრივ.



სურ. 167. ნერვული უჯრედის სხეულის ზედაპირის მცირე უბანი სინაპსური ბალთებით (ა) და ერთი სინაპსური ბალ-
თის გასწვრივი განაკვეთი (ბ). ნაჩვენებია
სინაპსური ბუშტუკები და მიტოქონდ-
რიები (უაიკოვის და იუნგის მიხედვით).



სურ. 168. მოქმედების პოტენციალის აღმოცენება აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალის კრიტიკულ სიდიდემდე მიღწევისას (ჯ. ეკლსის მიხედვით).

1—3 აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალები აფერენტული გაღიზიანების ქვეზღურბლოვანი ძალისას; 4 — მოქმედების პოტენციალების აღმოცენება გაღიზიანების ზღურბლოვანი ძალისას. დეპოლარიზაციის კრიტიკული დონე ნაჩვენებია ისრით.

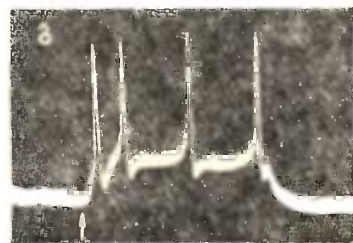
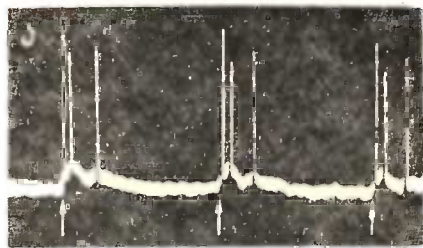
თუ აფერენტული გაღიზიანებით გამოწვეულ აგზნებად პოსტსინაპსურ პოტენციალს აქვს დიდი ხანგრძლივობა, ნერვულ უჯრედში შეიძლება წარმოიქმნას ერთმანეთის მომდევნო მოქმედების პოტენციალების რიტმული განმუხტვა (სურ. 169, ა).

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მრავალ უჯრედს ახასიათებს ავტომატია, ე. ი. გარეშე გაღიზიანების გარეშეც კი ისინი გენერირებენ რიტმულ იმპულსებს. უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდების დახმარებით ასეთ უჯრედებში შეიძლება აღმოვაჩინოთ მემბრანული პოტენციალის მუდმივი ნელი რხევები, რომელთაც თან სდევს მოქმედების პოტენციალების ერთჯერადი ან მრავალჯერადი განმუხტვები. ეს განმუხტვები აღმოცენდებიან, როცა მემბრანა დეპოლარიზდება გარკვეულ კრიტიკულ დონემდე.

ასეთ ავტომატურად განმუხტვად უჯრედთან ამგზნებადი სინაპსების გზით ნერვული იმპულსების მოსვლა იწვევს მემბრანის დეპოლარიზაციის გაძლიერებას და როგორც შედეგს ნერვული იმპულსების განმუხტვის სიხშირის გაზრდას.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ამგზნები მედიატორების ბუნება ჯერ კიდევ არ არის საკმარისად გარკვეული. ხოლო თავისა და ზურგის ტვინში ზოგიერთი ამგზნები სინაპსების მიმართ დადგენილია, რომ მათში მედიატორს აცეტილქოლინი წარმოადგენს. ცნობილია აგრეთვე, რომ ძლიერი აგზნებისას თავისა და ზურგის ტვინის ქსოვილში იზრდება ზოგიერთი სხვა მაღალაქტიური ნაერთების — ნორადრენალინის, სეროტონინის, P ნივთიერების — შემცველობა, რომლებიც, შესაძლებელია, აგრეთვე წარმოადგენენ მედიატორებს.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სინაპსებისა და მათი იმპულსების ქიმიური გადაცემის არსებობა განაპირობებს აგზნების გატარების რიგ თავისებურებებს.



სურ. 169. მოტონეირონის პასუხები აფერენტული ნერვის ერთხელობრივ გალიზიანებაზე (ა) და მოტონეირონის უშუალოდ მუდმივი დენით გალიზიანებაზე (ბ და გ) (ა. შაპოვალოვის მიხედვით). მიკროელექტროდული გამოყვანა. ბ — პასუხი გამლიზიანებელი დენის ზღურბლოვანი ძალისას; გ — პასუხები დენის ზეზღურბლოვანი ძალისას. სტიმულაციის მომენტები აღნიშნულია ისრებით.

ნეირონების კვლევის წესები

ნეირონების ფუნქციების კვლევის ერთ-ერთ ყველაზე გავრცელებულ წესს წარმოადგენს აფერენტული ნერვული ბოჭკოების ელექტრული გალიზიანება. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების გადაცემა ერთი ნერვული უჯრედიდან მეორეზე ამ დროს ხორციელდება ისევე, როგორც ბუნებრივ პირობებში. ამგზნებადი სინაპსების გზით. აგზნების გადაცემის ამ გზას **ორთოდრიმულს** უწოდებენ.

ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტის პირობებში გამოიყენება ნერვული უჯრედის აგზნების გამოწვევის კიდევ სხვა წესი — მისი აქსონის ხელოვნური გალი-

ზიანება. ამ წესმა დიდი როლი ითამაშა ნერვული მოქმედების მექანიზმების ანალიზში. აქსონში წარმოქმნილი მოქმედების პოტენციალი ვრცელდება გალიზიანების ადგილიდან ორივე მიმართულებით: როგორც პერიფერიაზე ცენტრიდანულად, ისე ცენტრისკენულად — უჯრედის სხეულის მიმართულებით. აგზნების გავრცელების ასეთ გზას **ანტიდრომული** ეწოდება.

ორთოდრომულ და ანტიდრომულ გატარებას შორის განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ პირველ შემთხვევაში ნეირონის მემბრანაზე მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნას წინ უსწრებს აგზნებადი პოსტინაპსური პოტენციალი, მეორე შემთხვევაში — ნეირონის მემბრანის უშუალო გამაღიზიანებელს წარმოადგენს აქსონის გასწვრივ გავრცელებადი მოქმედების პოტენციალი.

ექსპერიმენტულ პირობებში ნერვული უჯრედი შეიძლება მოყვანილ იქნას აგზნების მდგომარეობაში აგრეთვე მისი პირდაპირი გალიზიანების გზით (სურ. 169. ბ და ბ). ეს მიიღწევა ან ნეირონზე ელექტრული სტიმულის უშუალო მოქმედებით (უჯრედგარეშე, ან უმჯობესია უჯრედშიგნითა მიკროელექტროდის გზით), ან უჯრედზე სხვადასხვა ნივთიერების ზემოქმედებით.

ნეირონებისა და მათი სინაპსების ფუნქციითა შესასწავლად იყენებენ აგრეთვე ზოგიერთი შხამითა და ნივთიერებით (მაგალითად სტრიქნინით, აცეტილქოლინით და სხვა) ქიმიურ ზემოქმედებას, რომელთა მიმართ ნერვული ქსოვილი მაღალმგრძნობიარეა.

ძველ გამოკვლევებში ნეირონების აგზნების მაჩვენებლები იყო მხოლოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის გარკვეული განყოფილების მიერ ინერვირებული პერიფერიული ორგანოების რეაქციები. ამჟამად ყველაზე გავრცელებულია ნეირონების აგზნების რეგისტრაციის ელექტროფიზიოლოგიური წესები. კერძოდ ნერვულ უჯრედში შეყვანილი მიკროელექტროდების დახმარებით ბიოელექტრული პოტენციალების უჯრედშიგნითა გამოყვანის წესები.

ნეირონების კლასიფიკაცია

ცენტრალური ნერვული სისტემის ნეირონებს ყოფენ რეცეპტორულ, ეფექტორულ და კონტაქტურ ნეირონებად.

რეცეპტორული ნეირონები ბიპოლარული ნერვული უჯრედებია, რომლებიც პერიფერიული რეცეპტორებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნებათა მიღებისა და გატარების ფუნქციებს ასრულებენ.

რეცეპტორული ნეირონების სხეულები განლაგებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის გარეშე, ზურგის ტვინის განგლიებში (კვანძებში) ან წარმოშობით მათ მონათესავე თავის ტვინის ნერვების განგლიებში. რეცეპტორული ნეირონის გრძელი მორჩი მიდის პერიფერიაზე და წარმოქმნის მიმღებ დაბოლოებას — რეცეპტორს. ამ მორჩის აგზნება მოაქვს პერიფერიიდან. რეცეპტორული ნეირონის მეორე მორჩი შედის ზურგის ან მოგრძო ტვინში და ქმნის სინაპსებს კონტაქტურ ან ეფექტორულ ნეირონებზე.

რეცეპტორულ ნეირონებს აკუთვნებენ აგრეთვე ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთ ნეირონს, რომლებიც იმპულსებს იღებენ არა უშუალოდ რეცეპტორებიდან, არამედ სხვა ქვევით განლაგებული ნეირონების საშუალებით. ასეთია, მაგალითად, მხედველობის ბორცვებში განლაგებული ნეირონები. რეცეპტორულ ნეირონებს ხშირად უწოდებენ **სენსორულს**, ან **მგრძნობიარეს**, რადგანაც მათ მოაქვთ სხვადასხვა შეგრძნების გამომწვევი იმპულსები.

ცენტრალური ნერვული სისტემის **ეფექტორული ნეირონები** იმპულსებს ვაზნიან პერიფერიულ ორგანოებთან და ქსოვილებთან. პერიფერიაზე ავზნების კატარებას ახორციელებენ ეფექტორული ნეირონების გრძელი აქსონები. ეფექტორულ ნეირონთაგან ისინი, რომლებიც ქმნიან ჩონჩხის კუნთებისაკენ მიმავალ ჰამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებს, იწოდებიან **მოტონეირონებად**. მათი სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების წინა რქებში.

მრავალი ეფექტორული ნეირონი ავზნებას გადასცემს არა პირდაპირ პერიფერიაზე, არამედ სხვა — ქვევით განლაგებული ნეირონების გზით. ასეთია, მაგალითად, დიდი ჰემისფეროების ქერქის და შუა ტვინის წითელი ბირთვის ეფექტორული ნეირონები, რომელთაგან იმპულსები მიდიან ზურგის ტვინის მოტონეირონებთან. ეფექტორული ნეირონები, რომლებიც ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნიან, განლაგებულნი არიან ცენტრალური ნერვული სისტემის გარეშე, პერიფერიულ განგლიებში.

კონტაქტური, ანუ შუამდებარე, ანუ ჩართული ნეირონები შეადგენენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნეირონების ერთ-ერთ ყველაზე მრავალრიცხოვან ჯგუფს. მათ ეკუთვნის რეცეპტორულ და ეფექტორულ ნერვულ უჯრედებს შორის კავშირის ფუნქცია. მათ მიერ გამოწვეული ეფექტის ხასიათის მიხედვით შუამდებარე ნეირონებს ყოფენ ამგზნებად და შემაკაებლად.

ნერვული სისტემის რეფლექსური მოქმედება

რეფლექსის ცნება

ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების ძირითად სპეციფიკურ გამოვლინებას წარმოადგენს რეფლექსური აქტების ანუ რეფლექსების განხორციელება. ამის შესახებ. ი. პავლოვი წერდა: „რთული ორგანიზმის ცხოვრებაში რეფლექსი არის უაღრესად არსებითი და ყველაზე ხშირი ნერვული მოვლენა. მისი დახმარებით მყარდება მუღმივი, სწორი და ზუსტი ურთიერთობა ორგანიზმის ნაწილებს შორის და მთლიანი ორგანიზმის კავშირი გარემო პირობებთან“.

რეფლექსი — ეს არის ორგანიზმის კანონზომიერი რეაქცია გარე სამყაროს და შინაგანი გარემოს ცვლილებაზე, რომელიც ხორციელდება რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის საშუალებით. რეფლექსები გამოიხატება ორგანიზმის რომელიმე მოქმედების წარმოქმნასა ან შეწყვეტაში: კუნთის შეკუმშვასა ან მოღუნებაში, ჭირკვლის სეკრეციაში ან სეკრეციის შეწყვეტაში, სისხლის ძარღვების შევიწროებასა ან გაფართოებაში და ა. შ.

რეფლექსური მოქმედების მეოხებით ორგანიზმს შეუძლია სწრაფი რეაგირება გარემოს ან თავისი შინაგანი მდგომარეობის სხვადასხვა ცვლილებაზე და შეგუება ამ ცვლილებებთან. ხერხემლიან ცხოველებში ცენტრალური ნერვული სისტემის რეფლექსური ფუნქციის მნიშვნელობა იმდენად დიდია, რომ მისი ნაწილობრივი გამოვარდნაც კი (ნერვული სისტემის ცალკეული უბნების ოპერაციული მოცილებისას ან მისი დაავადების დროს) ხშირად იწვევს ღრმა ინვა-

ლიდობას და განსაკუთრებული მოვლის გარეშე ორგანიზმს არ შეუძლია განახორციელოს აუცილებელი სასიცოცხლო ფუნქციები.

ცენტრალური ნერვული სისტემის რეფლექსური მოქმედების მნიშვნელობა სრული მასშტაბით იყო ახსნილი ი. სეჩენოვისა და ი. პავლოვის კლასიკური შრომებით. ი. სეჩენოვი ჯერ კიდევ 1862 წ. თავის შრომაში „თავის ტვინის რეფლექსები,“ რომელმაც შექმნა ეპოქა, ამტკიცებდა: „შეგნებული და შეუგნებელი ცხოვრების ყველა აქტი წარმოშობის მიხედვით რეფლექსებია“.

რეფლექსების სახეები

რეფლექსები, ანუ რეფლექსური აქტები გამოირჩევიან დიდი მრავალფეროვნებით. სხვადასხვა ჯგუფებად მათი კლასიფიცირება შეიძლება რიგი ნიშნების მიხედვით. ასე მაგალითად, ორგანიზმისათვის მათი ბიოლოგიური მნიშვნელობის მიხედვით რეფლექსებს ყოფენ კვებით, თავდაცვით, სასქესო, საორიენტაციო, პოზურ-ტონურ და ლოკომოციურ რეფლექსებად (სივრცეში სხეულის მდებარეობისა და გადაადგილების რეფლექსები).

იმის მიხედვით, თუ სადაა განლაგებული რეცეპტორები, რომელთა გაღიზიანებაც იწვევს მოცემულ რეფლექსურ აქტს, რეფლექსებს ყოფენ **ექსტეროცეპტულად**, ე. ი. სხეულის გარე ზედაპირის რეცეპტორების გაღიზიანებით გამოწვეული, ან **ვისცერო** — ანუ **ინტეროცეპტულად**, რომლებიც აღმოცენდებიან შინაგანი ორგანოებისა და სისხლის ძარღვების რეცეპტორების გაღიზიანებისას, **პროპრიოცეპტულად**, რომლებსაც იწვევენ ჩონჩხის კუნთების, სახსრების, მყესების გაღიზიანებით.

რეფლექსების კლასიფიკაციას აწარმოებენ აგრეთვე იმის მიხედვით, თუ ტვინის რომელი განყოფილებაა მათი განხორციელებისათვის აუცილებლად საჭირო. ამ ნიშნის მიხედვით რეფლექსებს ყოფენ **სპინალურად**, რომელშიც მონაწილეობას იღებს ზურგის ტვინში მოთავსებული ნეირონები; **ბულბარულად**, რომლებიც ხორციელდებიან მოგრძო ტვინის ნეირონების აუცილებელი მონაწილეობით; **მეზენცეფალურად**, რომლებიც ხორციელდება შუა ტვინის ნეირონების მონაწილეობით; **დიენცეფალურად**, მათში მონაწილეობენ შუამდებარე ტვინის ნეირონები; **კორტიკალურად**, რომელთა განხორციელებაში მონაწილეობენ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქში მოთავსებული ნეირონები. აუცილებელია აღინიშნოს, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებში მოთავსებული ნეირონების მონაწილეობით განხორციელებულ რეფლექსურ აქტებში ყოველთვის მონაწილეობენ აგრეთვე დაბალ განყოფილებებში — შუამდებარე, შუა, მოგრძო და ზურგის ტვინში — მოთავსებული ნეირონებიც. მეორე მხრივ, ზურგის ან მოგრძო, შუა ან შუამდებარე ტვინით განხორციელებული რეფლექსებისას ნერვული იმპულსები აღწევენ ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებას. ამრიგად, რეფლექსური აქტების ეს კლასიფიკაცია გარკვეულ ფარგლებში პირობითია.

რეფლექსების დაყოფას აწარმოებენ კიდევ საპასუხო რეაქციის ხასიათის მიხედვით. იმის მიხედვით, თუ რომელი ორგანოები მონაწილეობენ მასში. ასე მაგალითად, რეფლექსებს ყოფენ **მოტორულად**, ანუ **მამოძრავებელად**, მასში შემსრულებელი ორგანოა — კუნთები; **სეკრეტორულად**, იგი მთავრდება სეკრეციული რეაქციით; **სისხლძარღვთა მამოძრავებელად**, რომელიც გამოიხატება

სისხლის ძარღვების შევიწროებაში ან გაფართოებაში. ეს კლასიფიკაცია მისაღებია ცოტად თუ ბევრად შედარებით მარტივი რეფლექსებისათვის. ხოლო რთული რეფლექსებისას, რომლებშიც მონაწილეობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებში მოთავსებული ნეირონები, როგორც წესი, რეფლექსური რეაქციის განხორციელებაში ჩაირთვებიან სხვადასხვა შემსრულებელი ორგანოები.

მთლიანი ორგანიზმის ყველა რეფლექსურ აქტებს ყოფენ **უპირობო** და **პირობით** რეფლექსებად, რომელთა შორის განსხვავება განხილული იქნება ქვევით.

მოვიყვანთ ზოგიერთ შედარებით მარტივი რეფლექსის მაგალითს, რომლებსაც ყველაზე ხშირად იკვლევენ ხოლმე ცხოველზე ლაბორატორიული ექსპერიმენტის პირობებში ან კლინიკაში ადამიანის ნერვული სისტემის დაავადებათა დროს.

ბაყაყის თათის კანზე მიყენებული ჩხვლეტა ან თათის მოთავსება მკავას შედარებით სუსტ ხსნარში იწვევს ამ თათის კუნთების რეფლექსურ შეკუმშვას — ეს უკანასკნელი მოიხრება და დასცილდება გამაღიზიანებელს. ეს — **მოხრის რეფლექსია**.

ბაყაყის სხეულის გვერდით ზედაპირის კანზე მკავაში დასველებული ფილტრის ქაღალდის ნაჭრის დადება იწვევს იმავე მხარეზე თათის კუნთების შეკუმშვას, გაღიზიანებულ ადგილზე თათის მოსმას და ქაღალდის მოცილებას. ასეთ რეფლექსურ აქტს მოცილების **რეფლექსი ეწოდა**.

ძალზე ფეხის კანის ელექტრული დენით გაღიზიანება აგრეთვე იწვევს მოხრის რეფლექსურ მოძრაობებს. სხეულის გვერდის კანის მოფხანა იწვევს **ფხანის რეფლექსის** წარმოქმნას: გაღიზიანების მხარეზე უკანა თათი მიიზიდება სხეულის გვერდით ზედაპირთან და იწვევს ფხანის რიტმულ მოძრაობებს.

ადამიანის ფეხისგულისმხრივი კანის გაღიზიანება იწვევს ტერფისა და თითების რეფლექსურ მოხრას — **ფეხის გულის რეფლექსი**. ჭანმრთელ ბავშვებში სიცოცხლის პირველ თვეებში და მოზრდილებში ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთ დაავადებათა დროს ფეხის გულის გაღიზიანების საპასუხოდ გამოწვეულია ე. წ. **ბაბინსკის რეფლექსი** — დიდი თითის გაშლა და ფეხის დანარჩენი თითების მაროსებური დაცილება.

კუნთის მყესზე მსუბუქი ხანმოკლე დარტყმით გამოწვეული მისი გაჭიმვა იწვევს კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას — **პროპრიორეცეპტულ მყეს-კუნთოვანი რეფლექსი**. რეფლექსების ამ სახეს ეკუთვნის, კერძოდ, **მუხლის რეფლექსი** (მუხლში ფეხის მკვეთრი გაშლა კვირისთავის ქვეშ ბარძაყის ოთხთავა კუნთის მყესზე დარტყმისას) და **აქილესის რეფლექსი** (აქილესის მყესზე დარტყმისას წვივის კუნთის მკვეთრი შეკუმშვა).

ახალშობილების ტუჩებზე შეხება იწვევს რიტმული წოვითი მოძრაობების გაჩენას — **წოვის რეფლექსი**. ხახის უკანა კედლის გაღიზიანებამ მკვრივი საგნით შეიძლება გამოიწვიოს რეფლექსური პირღებინება (**პირღებინების რეფლექსი**). თვალის რქოვანაზე შეხება იწვევს ქუთუთოს დახუჭვას — **კორნეალური რეფლექსი**. თვალის კაშკაშა სინათლით გაშუქება იწვევს გუგის შევიწროებას — **გუგის რეფლექსი**.

ჩამოთვლილი რეფლექსებიდან ზოგიერთი სპინალურია, ე. ი. მათი განხორციელებისათვის საკმარისია ზურგის ტვინის შენარჩუნება. ასეთებია თათის მოხრისა და გვერდზე კანის მოფხანის რეფლექსები, რომელთა დაკვირვება შეი-

იმ ფარგალს (მაგალითად, კანის უბანი), რომლის გაღიზიანებაც იწვევს გარკვეულ რეფლექსს **რეფლექსოგენური ზონა**, ანუ **რეფლექსის რეცეპტიული ველი** ეწოდება. კანის ზედაპირზე მოთავსებულ სხვადასხვა რეფლექსის რეცეპტიული ველები შეიძლება ერთი მეორეში იჭრებოდნენ. ამის შედეგად კანის გარკვეულ უბანზე მიყენებულმა გაღიზიანებამ, მისი ძალისა და ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობის მიხედვით, შეიძლება გამოიწვიოს ხან ერთი, ხან მეორე რეფლექსი.

რეფლექსური რკალების სქემები უნდა წარმოვიდგინოთ როგორც შემდგარი მთელი. რიგი რეცეპტორული, შუამდებარე და ეფექტორული ნეირონებისაგან. აქედან გამომდინარეობს, რომ უმარტივეს რეფლექსურ რკალს მხოლოდ პირობითად შეიძლება ვუწოდოთ „მონოსინაპსური“, რადგანაც მასში ჩართულია არა ერთი სინაპსი ორ ნეირონს შორის, არამედ ერთი რიგი პარალელურად განლაგებული სინაპსებისა, რომლებიც რეცეპტორული ნეირონების ჯგუფს აერთებენ ერთი და იგივე საპასუხო რეაქციის გამომწვევ ეფექტორულ ნეირონების ჯგუფთან.

მონოსინაპსური რეფლექსური რკალები გვხვდება მეტად იშვიათად. მაგალითად გამოდგება კუნთის გაჭიმვის რეფლექსის, ანუ **მიოტატური რეფლექსის რკალი**. რეცეპტორები — **კუნთოვანი თითისტარები**, — რომელთა გაღიზიანებაც იწვევს ამ რეფლექსებს, განლაგებულია ჩონჩხის კუნთებში, რეცეპტორული ნერვული უჯრედების სხეულები — სპინალურ განგლიებში, ეფექტორული უჯრედების სხეულები — ზურგის ტვინის წინა რქებში. კუნთის გაჭიმვა რეცეპტორებში იწვევს ნერვული იმპულსების განმუხტვას. ეს უკანასკნელნი რეცეპტორული ნეირონების მორჩებით მიემართებიან ზურგის ტვინისაკენ და უშუალოდ (შუამდებარე ნეირონების მონაწილეობის გარეშე) გადაეცემიან მამოძრავებელ ნეირონებს, საიდანაც ნერვული იმპულსების განმუხტვები მიემართებიან იმავე კუნთში მოთავსებულ საბოლოო ფირფიტებისაკენ. საბოლოოდ კუნთის გაჭიმვა იწვევს მისივე რეფლექსურ დამოკლებას. რამდენადაც ასეთ რეფლექსურ რკალში აგზნება გაივლის მხოლოდ ერთ ნეირონთაშუა სინაპსს, ასეთა „მონოსინაპსური“ რეფლექსები ხორციელდებიან უფრო სწრაფად, ვიდრე სხვა რეფლექსები, რომელთა რეფლექსურ რკალში შედის ნეირონებისა და სინაპსების უფრო მეტი რიცხვი.

პოლისინაპსური რეფლექსური რკალები შეიცავენ რამდენიმე ერთმანეთთან თანმიმდევრობით შეერთებული ნეირონებისა და სინაპსების რიგს. ასეთი რეფლექსის მაგალითად გამოდგება გამაღიზიანებლისაგან კიდურის დაცილების რეფლექსი ცხოველებსა და ადამიანში ხელის ან ფეხის კანის მტკივნეულ გაღიზიანების პასუხად. ეს რეფლექსი მრავალნეირონიანია იმ შემთხვევაშიც კი, როცა იგი გამოწვეულია ხელოვნურად მხოლოდ და მხოლოდ ერთი რეცეპტორის გაღიზიანებით.

რეფლექსურ რკალზე წარმოდგენა უნდა განვიხილოთ როგორც ანალიზისათვის მოხერხებული სქემა, რომელშიც ნაჩვენებია ამა თუ იმ რეფლექსურ აქტში აუცილებლად მონაწილე ნეირონები. ამასთან ერთად მხედველობაშია მისაღები, რომ ყოველი რეფლექსის დროს ნერვულ იმპულსებს ფართოდ შეუძლიათ გავრცელება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მრავალრიცხოვანი გამტარი გზებით. ასე მაგალითად, დაუზიანებელი ცენტრალური ნერვული სისტემის მქონე ცხოველებში მტკივნეულ გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენებული აგზნება ვრცელდება ქერქქვეშა ბირთვებსა და ღიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქ-

ში, ხოლო იქიდან, ეფერენტული გზებით ბრუნდება ზურგის ტვინში. სწორედ იმის მეოხებით, რომ ძლიერ მტკივნეულ გაღიზიანებაზე დაცვით რეაქციაში მონაწილეობენ ქერქვეშა ბირთვებისა და ქერქის ნეირონები, წარმოიქმნება ტკივილის შეგრძნება, რომელსაც თან სდევს რიგი ვეგეტაციური რეაქციებისა — პულსის სიხშირის, სუნთქვის სიხშირისა და სილრმის, სისხლძარღვოვანი ტონუსის ცვლილებებისა და სხვათა სახით.

ასევე კვებითი რეფლექსების (ღეჭვის, ნერწყვის გამოყოფის, ყლაპვის, საჭმლის მომნელებელი წვენების სეკრეციის), ან სუნთქვითი და სისხლძარღვთა მამოძრავებელი რეფლექსების განხორციელებაში მონაწილეობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა დონეზე — ზურგისა და მოგრძო ტვინში, მხედველობის ბორცვების ბირთვებში, დიდი ჰემისფეროების ქერქში — განლაგებული ნეირონები. ყველაზე უფრო მარტივი რეფლექსური რეაქციების — მყესკუნთოვანი პროპრიორეცეპტული რეფლექსების დროსაც კი, რომელთა განხორციელებისათვის საკმარისია ორი ნეირონის მონაწილეობა, აგზნება ფართოდ ვრცელდება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. ასე მაგალითად, მყესზე დარტყმა იწვევს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ელექტრული აქტივობის ცვლილებას.

ამრიგად, სპინალური რეფლექსის დროს ნერვულმა იმპულსმა შეიძლება მიაღწიოს ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებს, რომლებსაც ამა თუ იმ მასშტაბით შეუძლიათ მონაწილეობა მიიღონ რეფლექსურ რეაქციაში.

ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილების ნერვული უჯრედების ჩართვის ხარისხი გაღიზიანების საპასუხოდ დამოკიდებულია მიყენებული გაღიზიანების ძალაზე, მისი მოქმედების ხანგრძლივობასა და ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობაზე.

რეფლექსური რეაქციების განვითარება

ძუძუმწოვრებს რეფლექსური რეაქციები წარმოექმნებათ განვითარების მუცლადყოფნის პერიოდში. ძუძუმწოვართა ემბრიონების რეფლექსური მოქმედების კვლევა წარმოებს ოპერაციული ჩარევის გზით მათი საშვილოსნოდან ამოღების შემდეგ.

ადამიანის ემბრიონს პირველი რეფლექსური რეაქციები გამოაჩნდება ჩანასახოვანი მდგომარეობის მე-3 თვის მეორე ნახევარში. სხვაზე ადრე უჩნდება თავის რეფლექსოგენური ზონების გაღიზიანების საპასუხო მოძრაობები, შემდეგ — ზედა კიდურებისა და ტანის, მოგვიანებით — ქვედა კიდურების. ძუძუმწოვართა ჩანასახების პირველ რეფლექსურ მოძრაობებს აქვს სხეულის ერთი ნაწილის მოკლე იზოლირებული მოძრაობების ხასიათი (ა. ვოლოხოვი). ადამიანის ნაყოფს ძლიერ ადრე უვლინდება ფეხის გულის რეფლექსი, მუხლის რეფლექსი და ხელის თითებით ჩაეღების რეფლექსური მოძრაობა.

პირველი რეფლექსური მოძრაობების გაჩენიდან რამდენიმე დღის შემდეგ ისინი კარგავენ ლოკალურ, იზოლირებულ ხასიათს; კანის ყოველი შემოსაზღვრული უბნის გაღიზიანებისას აგზნება მოიცავს მთელი სხეულის კუნთებს. მ. მინკოვსკიმ, რომელიც სწავლობდა მუცლადყოფნის მე-3-6 თვეზე საშვილოსნოდან ამოღებული ადამიანის ჩანასახის რეთოქსურ მოძრაობებს, ნახა, რომ ნაყოფის ფეხის გულზე სუსტად ზედაწოლისას იხრება არა მხოლოდ გაღიზიანებული ფეხი, არამედ მოპირდაპირეც, და აგრეთვე იკუმშება ხელების, ტანისა და თავის კუნთები. სხეულის ყოველი უბანი ამ ასაკის ჩანასახისათვის წარმოადგენს რეფლექსურ ზონას, რომელსაც შეუძლია გამოიწვიოს სხეულის მნიშვნელოვანი ნაწილის ან მთელი სხეულის მოძრაობაც კი. მასმადამე, ემბრიონული განვითარების ამ პერიოდში აღინიშნება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების ფართო გავრცელება — ირადიაცია, რის შედეგადაც იგი მთლიანად ჩაითრევა ყოველი გაღიზიანების საპასუხო რეაქციის განხორციელებაში.

ემბრიონული განვითარების უფრო მოგვიანებით პერიოდში ხდება აგზნების ირადიაციის თანდათანობითი დაქვეითება. რეაქციები ხდება უფრო შემოსაზღვრული და სპეციალიზირებული. ნაყოფის სხეულის რომელიმე ნაწილის გაღიზიანების საპასუხოდ უპირატესად ხდება სხეულის გაღიზიანებული ნაწილის მოძრაობა. თუმცა მუცლადყოფნის განვითარების დამთავრებისასაც კი ახალშობილ ბავშვს აქვს ბევრად უფრო მეტი აგზნების ირადიაცია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ვიდრე მოზრდილს, რის შედეგადაც რეაქციები აქვთ უფრო განზოგადოებული და განვრცობილი. ბავშვის ერთი ფეხის კანის გაღიზიანების საპასუხოდ ხშირად აღინიშნება არა მარტო ამ ფეხის მოძრაობები, არამედ მოწინააღმდეგე ფეხის, ზოგჯერ აგრეთვე ხელუბისა და თავის მოძრაობები. სპეციალიზებული ლოკალური რეფლექსების განვითარების პროცესში აღნიშნავენ, რომ დასაწყისში ჩნდება ტონური მოძრაობები, შემდეგ კი რიტმული.

შემოზღუდული და ლოკალიზებული სამოძრაო რეაქციების გაჩენა და ნერვული იმპულსის ირადიაციის შეპყრობა ემთხვევა ონტოგენეზში ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული გზების მიეღიზიანებას, ე. ი. ღერძ-ცილინდრების ირგვლივ მიეღიზიანების გარსების გაჩენას. მიეღიზიანება წარმოადგენს ნერვული სისტემის ანატომიური განვითარების დამამთავრებელ ეტაპს. ადამიანში იგი იწყება მუცლადყოფნის პერიოდის მე-4 თვიდან და მთავრდება დაბადების შემდეგ მე-2 წელზე.

ნერვული იმპულსების ირადიაციის შემცირებისა და ლოკალური და სპეციალიზირებულ რეფლექსების განვითარების მნიშვნელოვან მიზეზს წარმოადგენს შეკავების პროცესის თანდათანობითი სრულყოფა, რაც აუცილებელია რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციისათვის.

ნერვული ცენტრები

ცენტრალური ნერვული სისტემის რეფლექსური მოქმედების შესახებ სწავლებამ განაპირობა ნერვულ ცენტრზე წარმოდგენის განვითარება.

ნერვულ ცენტრს უწოდებენ ნეირონთა ერთიანობას, რომელიც აუცილებელია გარკვეული რეფლექსის განხორციელებისათვის ან ამა თუ იმ ფუნქციის რეგულაციისათვის.

ნერვული ცენტრების ლოკალიზაციას განსაზღვრავენ ექსპერიმენტულად თავის ან ზურგის ტვინის სხვადასხვა უბნის გაღიზიანებით, ვიწროდ შემოფარგლული დარღვევით, ექსტირპაციით ან გადაკვეთით. თუ ცენტრალური ნერვული სისტემის რომელიმე უბნის გაღიზიანებისას წარმოიქმნება ესა თუ ის ფიზიოლოგიური რეაქცია, ხოლო მისი ამოკვეთის ან დარღვევისას იგი გაქრება, მაშინ თვლიან, რომ ამ უბანში მოთავსებულია ნერვული ცენტრი, რომელიც არეგულირებს გარკვეულ ფუნქციას ან მონაწილეობს გარკვეულ რეფლექსში. მოვიყვანთ რამდენიმე მაგალითს. იმის საფუძველზე, რომ დიდი ჰემისფეროების თხემის წილის გარკვეული უბნის გაღიზიანება იწვევს ძაღლში წინა თათის მოხრას, აღნიშნავენ, რომ აქ მოთავსებულია თათის მოხრის ქერქული ცენტრი. მსგავსად ამისა, რადგან დიდი ჰემისფეროების კეფის წილის ქერქის ამოკვეთას თან სდევს მხედველობის დაკარგვა, ამტკიცებენ, რომ მასში მოთავსებულია მხედველობის ქერქული ცენტრი. შემდეგ, იმასთან დაკავშირებით, რომ მოგრძო ტვინის ზევით ტვინის ღეროს გადაკვეთა არ იწვევს სუნთქვის შეწყვეტას, ხოლო მის ქვემოთ გადაკვეთას თან სდევს სუნთქვითი მოძრაობების შეწყვეტა, და, ბოლოს, იმასთან დაკავშირებით, რომ მოგრძო ტვინის ვიწროდ ლოკალიზებული უბნის დაზიანება იწვევს სუნთქვის შეუქცევად გაჩერებას, თვლიან, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემის ამ მიდამოში ლოკალიზდება სუნთქვის ცენტრი. ზურგის ტვინის სხვადასხვა დონეზე გადაკვეთის მეთოდის საშუალებით შესაძლებელი გახდა დადგენილი ყოფილიყო მთელი რიგი მარტივი საზურგტვინო რეფლექსების ნერვული ცენტრების ლოკალიზაცია (მაგალითად, მუხლის რეფლექსის ცენტრი მოთავსებულია ზურგის ტვინის მეორე —

მეოთხე სეგმენტებში, ფეხის გულის რეფლექსისა — გავის პირველ — მეორე სეგმენტებში).

ნერვული ცენტრის, როგორც ტვინის ვიწროდ შემოსაზღვრული უბნის, ასეთნაირი გაგება მისაღებია, მაგრამ რამდენადმე პირობითად. იგი მისაღებია იმდენად, რამდენადაც მიუთითებს, თუ ცენტრალური ნერვული სისტემის რომელი უბნები აუცილებლად მონაწილეობენ ამა თუ იმ შედარებით მარტივი რეფლექსის განხორციელებასა ან გარკვეული ფუნქციის რეგულაციაში. იგი ამავე დროს პირობითიცაა, რადგანაც მთლიანი ორგანიზმის ფუნქციის რეგულაციაში და თითოეულ, განსაკუთრებით უფრო რთულ რეფლექსურ აქტში მონაწილეობენ ნეირონების არა ცალკეული ჯგუფები, მოთავსებული ტვინის ვიწროდ შემოფარგლულ უბნებში, არამედ კიდევ მრავალი სხვა ნეირონები, რომლებიც ფართოდ გაფანტულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. ასე მაგალითად, მოგრძო ტვინის სუნთქვის ცენტრის ნეირონები თავის აქსონებს გზავნიან ზურგის ტვინის მოტონეირონებთან, რომლებიც ანერვიანებენ სასუნთქ კუნთებს; ამიტომ შესაძლებელია სუნთქვის ცენტრზე ცნების გაფართოება, თუ მასში ჩავრთავთ არა მხოლოდ მოგრძო ტვინის ნეირონებს, არამედ ზურგის ტვინის მოტონეირონებსაც.

წარმოდგენა სუნთქვის ცენტრზე კიდევ უფრო გაფართოვდება, თუ მასში ჩავრთავთ შუა და შუამდებარე ტვინის რეტიკულური ფორმაციის ნეირონებს. აგრეთვე დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონებს, რომლებიც მარეგულირებელ გავლენას ახდენენ მოგრძო ტვინის სუნთქვის ცენტრის ფუნქციაზე.

ნერვული ცენტრების ვიწრო ლოკალურ გაგებას ვერ მიუყენებთ მთლიანი ორგანიზმის რთულ რეფლექსურ აქტებს. სწორედ ასეთი აქტების ანალიზმა და ნეირონთაშორის კავშირების შესწავლამ მიგვიყვანა ნერვული ცენტრების უფრო ფართო ფიზიოლოგიურ გაგებად. მაგალითისათვის მივუთითებთ სიარულის აქტზე, რომელიც შედგება ხან მარჯვენა და ხან მარცხენა ბარძაყის, მუხლისა და ტერფის მოშვრელებისა და გამშვრელების მორიგეობითი შეკუმშვისა და მოდუნებისაგან და ყლაპვის აქტზე, რომელიც შედგება ენის, სასის, ხახის, ზორხის და საყლაპავი მილის კუნთების თანმიმდევრული შეკუმშვისაგან. ასეთი რეფლექსური აქტების ცენტრები შეიცავენ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილებაში განლაგებულ სხვადასხვა რეცეპტორული, შუამდებარე და ეფექტორული ნეირონების ერთობლიობას. ამასთან ერთად გათვალისწინებული უნდა იქნას, რომ ერთმა და იგივე ნეირონმა შეიძლება მონაწილეობა მიიღოს სხვადასხვა რეფლექსურ აქტში. ასე, მაგალითად, რბილი სასის აწევა ხდება არა მარტო ყლაპვისას, არამედ პირღებინების აქტის დროსაც, ე. ი. რბილი სასის მანიერვირებელი მოტორული ნეირონები შედიან არა მარტო ყლაპვის ცენტრის, არამედ აგრეთვე პირღებინების ცენტრის შედგენილობაშიც.

ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით ამა თუ იმ ფუნქციის მარეგულირებელი ან რთული რეფლექსური აქტის განმახორციელებელი ნერვული ცენტრი — ეს არის ნეირონების რთული შეუღლება, „ანსამბლი“, რომლებიც შეთანხმებულად, კოორდინირებულად მონაწილეობენ ფუნქციების რეგულაციასა და რეფლექსურ რეაქციებში. ამასთან ანსამბლში სხვადასხვა ნეირონის როლი არაა ერთნაირი: მათი ზოგიერთი ჯგუფის მონაწილეობა აუცილებელია, სხვების მონაწილეობა არაა აუცილებელი, ზოგიერთ მათგანს შეუძლია სხვისი შეცვლა, ზოგიერთი კი შეუცვლადია.

აღნიშნულიდან გამომდინარეობს რომ წარმოდგენა ნერვულ ცენტრებზე, როგორც თავის ან ზურგის ტვინში ლოკალიზებულ, შემოსაზღვრულ ნაწილებზე მოითხოვს იმის გათვალისწინებას, რომ ასეთი ცენტრები წარმოადგენენ ნერვული ცენტრის მხოლოდ განსაკუთრებული მნიშვნელობის მქონე ნაწილებს, ცენტრის, რომელიც უნდა გვესმოდეს უფრო ფართო მნიშვნელობით.

ნერვული ცენტრების თვისებები

ნერვულ ცენტრებს აქვთ მთელი რიგი დამახასიათებელი თვისებები, რომლებიც განისაზღვრებიან ნერვული იმპულსების სინაპსური გატარების თავისებურებებითა და ამ ცენტრების წარმომქმნელ ნეირონთა ჯაჭვების სტრუქტურით.

ერთმხრივი გატარება

ნერვულ ბოჭკოში იმპულსების გატარება შეიძლება ორივე მიმართულებით. ხოლო ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნება შეიძლება გავრცელდეს მხოლოდ ერთი მიმართულებით: რეცეპტორული ნეირონიდან შუამდებარე ნეირონის გავლით ეფექტორულ ნეირონთან. ამ მოვლენას ნერვულ ცენტრებში აგზნების **ერთმხრივი გატარების კანონი** ეწოდება. იგი განსაზღვრავს ნერვული იმპულსების მოძრაობის მიმართულებას, დამახასიათებელს რეფლექსური რკალისათვის.

ნერვულ ცენტრებში აგზნების ერთმხრივი გატარება ყველაზე ნათლად ილუსტრირდება შემდეგი ცდით. ცხოველს გადაუკვეთავენ ზურგის ტვინის რომელიმე სეგმენტის წინა და უკანა ფესვებს. წინა ფესვში გადის ეფერენტული, ხოლო უკანაში — აფერენტული ნერვული ბოჭკოები. თუ უკანა ფესვის ცენტრალურ ბოლოს გავალიზიანებთ ელექტრული დენით, ხოლო წინა ფესვის ცენტრალური ბოლოდან გამოვიყვანთ ელექტრულ პოტენციალებს გამაძლიერებლისა და ოსცილოგრაფისაკენ, შესაძლებელია დავაკვირდეთ მოქმედების პოტენციალების განმუხტვას. ხოლო თუ გავალიზიანებთ წინა ფესვს, და პოტენციალს გამოვიყვანთ უკანა ფესვიდან, ოსცილოგრაფი არ აღრიცხავს მოქმედების პოტენციალს. ეს იმით არის განპირობებული, რომ სინაპსებში ნერვული იმპულსები გადიან მხოლოდ ერთი მიმართულებით. ამრიგად, ერთმხრივი გატარება წარმოადგენს ყველა სინაპსის — როგორც პერიფერიულის, ისე შიდაცენტრალურის — საერთო თვისებას.

დაყოვნებული გატარება

ნერვულ ცენტრებში აგზნების გატარება ხორციელდება ბევრად უფრო ნელა, ვიდრე ნერვულ ბოჭკოებში. ეს აიხსნება შედარებით ხანგრძლივი **რეფ-**

ლექსის დროით, ე. ი. იმ დროით, რომელიც გაივლის რეცეპტორის გაღიზიანებიდან საპასუხო რეაქციის გაჩენამდე. ამ დროს ეწოდება აგრეთვე **რეფლექსის ლატენცთური პერიოდი**. ამ ხნის განმავლობაში ხდება შემდეგი პროცესები: რეცეპტორის აგზნება (ა). აგზნების გატარება ცენტრისკენული ნერვული ბოჭკოებით ნერვულ ცენტრებთან (ბ), ცენტრალური ნერვული სისტემის შიგნით ერთი ნეირონიდან სხვა ნეირონებზე აგზნების გადაცემა (გ), ცენტრალური ნერვული სისტემიდან ცენტრიდანული ნერვული ბოჭკოებით აგზნების გატარება (დ), აგზნების გადაცემა ნერვიდან მომუშავე ორგანოზე და მისი მოქმედების ლატენცთური პერიოდი (ე). ამრიგად, რეფლექსის დრო (რ) წარმოადგენს ყველა ამ პროცესების ხანგრძლივობის სუმარულ გამოხატულებას: $r = a + b + g + d + e$.

იმ დროს, რომლის განმავლობაშიც ხდება აფერენტული ნეირონიდან ეფერენტულზე აგზნების შიდაცენტრული გატარება (ბ), **რეფლექსის კეშმარიტი ანუ ცენტრალური დრო** ეწოდება. მისი განსაზღვრისათვის აუცილებელია რეფლექსის საერთო დროს გამოეკლოთ ყველა დანარჩენ ზევით ჩამოთვლილ პროცესზე დახარჯული დრო: $b = r - (a + g + d + e)$.

ადამიანის შემთხვევაში ყველაზე ნაკლები ხანგრძლივობა აქვს მყესის რეფლექსებს, მაგალითად მუხლის რეფლექსი: იგი შეადგენს სულ 0,0196 — 0,0238 წამს. ამ რეფლექსების ცენტრალური დრო უდრის 0,003 წამს.

მნიშვნელოვნად ხანგრძლივია თვალის დახამხამების რეფლექსის დრო; ეს რეფლექსი წარმოიქმნება ქუთუთოს გაღიზიანებისას და თვალის კაშკაშა განათებისას. ამ რეფლექსის დრო შეადგენს 0,05—0,2 წამს, ამავე რეფლექსის ცენტრალური დრო კი 0,036—0,186 წამის ტოლია. ყველაზე მეტად ხანგრძლივია შინაგანი ორგანოების, სისხლის ძარღვებისა და საოფლე ჯირკვლების რეფლექსური რეაქციების დრო, რომლებთანაც იმპულსები მიდიან ვეგეტაციურ ნერვული სისტემის გზით. ასე, მაგალითად, სისხლის ძარღვების გაფართოების გამო კანის გაწითლების რეფლექსის საერთო დრო შეადგენს 20 წამსა და მეტს. ვეგეტაციური რეფლექსების დროის ასეთი ხანგრძლივობა აიხსნება არა მარტო რეფლექსური გადაცემის დიდი ხანგრძლივობით, არამედ აგრეთვე პერიფერიული ეფექტორული ორგანოს ნელი პასუხით.

რეფლექსის დრო დამოკიდებულია გაღიზიანების ძალასა და ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობაზე. ძლიერი გაღიზიანებისას იგი უფრო მოკლეა, ვიდრე სუსტი გაღიზიანებისას, დადლისას იგი ხანგრძლივდება. ნერვული ცენტრების აწეული აგზნებადობისას მნიშვნელოვნად მოკლდება.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების დაყოვნებული გატარება განპირობებულია სინაპსებში აგზნების გადაცემის თავისებურებებით.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, სინაპსებში აგზნების გადაცემას საფუძვლად უდევს სამი ძირითადი პროცესი: 1) ნერვული დაბოლოების მიერ მედიატორის გამოყოფა მასთან აქსონით მოსული იმპულსის საპასუხოდ; 2) მედიატორის დიფუზია სინაპსური ნაპრალით პოსტსინაპსური მემბრანისაკენ; 3) ამ მედიატორის გავლენით აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალის წარმოქმნა. ზუსტი გაზომვებით დადგინდა, რომ ნერვულ დაბოლოებასთან იმპულსის მოსვლის მომენტსა და აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალის დაწყებას შორის გადის დაახლოებით 0,5 მწამი, რომელიც აუცილებელია ნერვული დაბოლოების მიერ მედიატორის გამოყოფისა და პოსტსინაპსური მემბრანისაკენ მისი დიფუზიისათვის. ამ დროს უწოდებენ **სინაპსურ დაყოვნებას**. პოსტ-

სინაპსური პოტენციალის აღმოცენების მომენტსა და პიკური პოტენციალის გაჩენას შორის გადის კიდეც 1,5—2 მწამი. ეს არის დრო, რომელიც საჭიროა აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალის კრიტიკულ დონემდე გაზრდისათვის. ამრიგად, მთლიანად ერთ სინაპსში აგზნების გატარებას სჭირდება 2—3 მწამი.

აქედან გამომდინარე, შეიძლება განისაზღვროს რამდენ სინაპსში გაივლის ნერვული იმპულსი ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. მაგალითად, რადგანაც მყეს-კუნთოვანი რეფლექსების უმრავლესობის, მათ შორის მუხლის რეფლექსის, ცენტრალური დრო ადამიანისათვის შეადგენს დაახლოებით 3 მწამს, თვლიან, რომ ამ რეფლექსების რკალი თავის შედგენილობაში შეიცავს მხოლოდ ერთ სინაპსს (უფრო ზუსტად — პარალელურად ჩართული სინაპსების ერთ რიგს). ამიტომაც ასეთ რეფლექსებს მონოსინაპსური ეწოდება.

სხვა რეფლექსების უმრავლესობას კი, როგორც უკვე აღნიშნული იყო, აქვს არა ნაკლებ 2—3 სინაპსისაგან ან მათი რიგისაგან შედგენილი რკალი.

რეფლექსური პასუხის დამოკიდებულება გაღიზიანების ძალასა და ხანგრძლივობაზე

რეფლექსური პასუხი დამოკიდებულია რეცეპტორის გაღიზიანების ძალასა და ხანგრძლივობაზე. რეცეპტული ველის გაღიზიანების გაძლიერებისას იზრდება აგზნებული რეცეპტორებისა და იმ ნეირონების რიცხვი, რომლებითაც იმპულსები აღწევენ ნერვულ ცენტრს, შესაბამისად იზრდება რეაქციაში ჩართული შუამდებარე და ეფექტორული ნეირონების რიცხვიც. ამასთან ერთად იზრდება რეცეპტორებში და შესაბამისად თითოეულ ნეირონში აღმოცენებული ნერვული იმპულსების სიხშირე, რაც აგრეთვე იწვევს რეფლექსის გაძლიერებას (კუნთის შეკუმშვის გაძლიერებას, ჭირკვლის სეკრეციის გაძლიერებას და ა. შ.).

გაღიზიანების ხანგრძლივობის გაზრდა ამ უკანასკნელის ძალის მუდმივობის დროსაც კი რიგ შემთხვევებში იწვევს აგრეთვე რეფლექსის გაძლიერებას რეაქციაში ახალი ელემენტების ჩათრევის ხარჯზე.

აგზნებათა სუმაციის

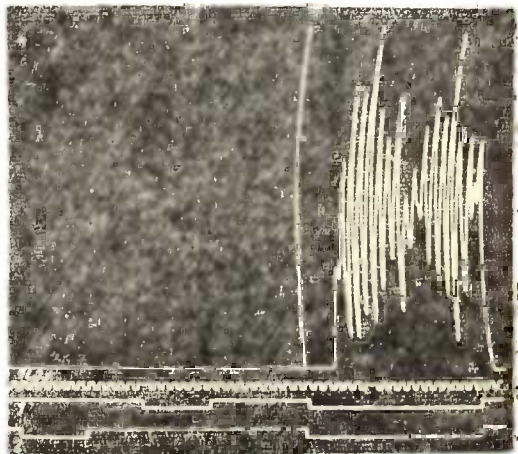
აგზნებათა სუმაცია წარმოადგენს ნერვული ცენტრების დამახასიათებელ თვისებას, რომელიც პირველად აღწერილი იქნა 1863 წ. ი. სეჩენოვის მიერ. ეს იმით გამოიხატება, რომ პერიფერიული რეცეპტორების ან აფერენტული ნერვების ორი ან რამდენიმე გაღიზიანების შეუღლება იწვევს რეფლექსს, მაშინ, როდესაც თითოეული ამ გაღიზიანებათაგანი ცალკე გამოყენებისას არ არის საკმარისი რეფლექსური რეაქციის გამოსაწვევად. არჩევენ სუმაციის ორ სახეს: თანმიმდევრულს (სუმაციას დროში) და სივრცობრივს.

თანმიმდევრულ სუმაციას უწოდებენ აგზნებათა ურთიერთქმედებას, რომლებიც ნერვულ ცენტრში მოდიან ერთიმეორის შემდეგ ხანმოკლე ინტერვალით ერთი და იგივე აფერენტული ნერვული ბოჭკოებით.

თანმიმდევრულ სუმაციაზე დაკვირვება შეიძლება ექსპერიმენტში, რეფლექსის ერთსა და იმავე აფერენტულ ნერვზე ან რეფლექსის ერთსა და იგივე რეცეპტულ ველზე რიტმული სტიმულების სერიის მიყენებისას. თუ თითო-

ეული ამ სტიმულის ძალა საკმარისია რეფლექსის გამოწვევისათვის, მათი რიტმული გამოყენებისას რეფლექსი ძლიერდება, ხოლო თუ გაღიზიანების ძალას ისე შევარჩევთ, რომ თითოეული ერთჯერადი იმპულსი თითონ რეფლექსს ვერ იწვევდეს, მათი ერთიმეორის შემდეგ თანმიმდევრული გამოყენებისას შეიძლება ვნახოთ რეფლექსური პასუხის აღმოცენება. ზოგიერთი რეფლექსი საერთოდ არ შეიძლება გამოწვეულ იქნას რეცეპტორებზე დიდი ძალის მქონე ერთხელობრივი იმპულსის მიყენებისას. ასე მაგალითად, სპინალურ ძალზე არ შეიძლება ფხანის რეფლექსის გამოწვევა, ერთხელობრივი ინდუქციური კვებებით, რაც არ უნდა დიდი ინტენსივობისა იყოს ეს კვება, ხოლო ამ რეფლექსის კანის რეცეპტული ველის გაღიზიანებისას სუსტი ინდუქციური გაღიზიანებებით, რომელთა სიხშირეა 18 კვება წამში, გაღიზიანებიდან 2 — 3 წამის გავლის შემდეგ იწყება რეფლექსური რეაქცია.

აგზნებათა სივრცობრივი სუმაცია აღინიშნება იმ შემთხვევაში, როცა ორი ან რამდენიმე გაღიზიანება მოქმედებს ერთდროულად ერთსა და იმავე რეცეპტული ველის სხვადასხვა რეცეპტორზე. ასე მაგალითად, ძალზე ფხანის რეფლექსის გამოწვევა შეიძლება თუ ერთდროულად ქვეზღურბლოვან გაღიზიანებას მივაყენებთ ამ რეფლექსის რეცეპტული ველის ფარგლებში მყოფ კანის ორ უბანს, რომლებიც ერთმანეთისაგან მოცილებულია 10 სმ. ცალკე მოქმედი თითოეული ასეთი გამაღიზიანებელი არ იწვევს ფხანის რეფლექსს, მათი ერთად გამოყენებისას კი აღმოცენდება რეფლექსური რეაქცია (სურ. 172).



სურ. 172. გაღიზიანებათა სუმაცია (ჩ. შერისბტონის მიხედვით).

სივრცობრივი სუმაცია მაშინაც ხდება, თუ ორ ქვეზღურბლოვან გაღიზიანებას, მათ შორის არა უმეტეს 15 მწამის ინტერვალით, მივაყენებთ რეფლექსის ერთსა და იმავე რეცეპტული ველის ორ ცენტრისკენულ ნერვულ ბოჭკოს.

1—ერთი ცენტრისკენული გზის ქვეზღურბლოვანი გაღიზიანება; 2—მეორე ცენტრისკენული გზის ქვეზღურბლოვანი გაღიზიანება. 1 და 2 გაღიზიანებები ცალკე გამოყენებული ეფექტს არ იძლევა. მათი ერთდროული გამოყენება იწვევს ფხანის რეფლექსს.

ნერვულ ცენტრებში აგზნებათა სუმაციის მექანიზმი ზემოთაა აღწერილი. ნეირონში მოქმედების პოტენციალის აღმოცენებისათვის აუცილებელია, რომ ნერვული უჯრედის პოსტსინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციამ მიაღწიოს გარკვეულ კრიტიკულ დონეს. პოსტსინაპსური მემბრანის ასეთი დეპოლარიზაცია აღმოცენდება ნერვული დაბოლოებების მიერ გამოყოფილი აგზნები მედიატორის გავლენით. მაგრამ ერთხელობრივი იმპულსის საპასუხოდ თითოეული ცალკე ნერვული დაბოლოების მიერ გადმოსროლილი მედიატორის ულუფა მეტად მცირეა, რის შედეგადაც ერთეულ სინაპსში წარმოქმნილი აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალი ზღურბლოვან სიდიდეზე 8—10-ჯერ ნაკლებია. ამიტომ გავრცელებადი აგზნების აღმოცენებისათვის აუცილებელი მემბრანის კრიტიკული დეპოლარიზაცია შესაძლებელია ან პირდაპირი სინაპსის, რომლებიც ერთსადაიმევე უჯრედზეა განლაგებული, ერთდროული აგზნე-

ბით, ან ერთსადაიმევე სინაპსთან ხანმოკლე ინტერვალებით ერთმანეთის მომდევნო ნერვული იმპულსების სერიის მისვლისას. როგორც ერთ, ისე მეორე შემთხვევაში წარმოებს პოსტსინაპსური პოტენციალების შეჯამება. განსხვავება მხოლოდ იმაშია, რომ ერთმანეთის გვერდზე მდებარე რამდენიმე სინაპსის ერთდროული აგზნებისას პოსტსინაპსური პოტენციალები სუმირდება სივრცეში, ხოლო მათი თანმიმდევრობითი აგზნებისას ისინი სუმირდებიან დროში (სურ. 173).



სურ. 173. ზურგის ტვინის მოტორეონში აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალების სუმაცია, გამოწვეული ორი სუსტი აფერენტული გალიზიანებით, რომლებიც მიყენებულია ერთმანეთის შემდეგ სხედასხვა ინტერვალთ. თითოეული აფერენტული გალიზიანება იწვევდა მხოლოდ ქვეზღვრბლოვან პოსტსინაპსურ პოტენციალს. გალიზიანებათაშორის ინტერვალის შემცირებისას სუმატულმა პოსტსინაპსურმა პოტენციალმა მიაღწია კრიტიკულ დონეს (ნაჩვენებია ისრით) და გამოიწვია მოქმედების პოტენციალი (ეკლსის მიხედვით).

აგზნებათა რიტმის ტრანსფორმაცია

ნერვული ცენტრები აღჭურვილნი არიან ტრანსფორმირების უნარით, ე. ი. უნარით შესცვალონ მათთან მოსული იმპულსების რიტმი. ამიტომ ცენტრალური ნერვული სისტემის მიერ მომუშავე ორგანოსთან გაგზავნილი იმპულსების სიხშირე შედარებით დამოუკიდებელია გალიზიანების სიხშირისგან. ნერვული ცენტრების მიერ აგზნებათა რიტმის ტრანსფორმაცია განსაკუთრებით მკვეთრად გამოიხატება მათი ერთხელობრივი სტიმულებით გალიზიანებისას. აფერენტულ ნერვზე მიყენებული ერთხელობრივი სტიმულის საპასუხოდ ეფერენტული ნერვული ბოჭკოებით ცენტრები მუშა ორგანოსთან გზავნიან გარკვეული რიტმით ერთმანეთის მომდევნო იმპულსების მთელ რიგს. მხატვრულად რომ ვთქვათ თოფის ერთხელობრივ გასროლაზე ნერვული ცენტ-

რები პასუხობენ ტყვიამფრქვევის ცეცხლით.

არსებობს აგზნებათა რიტმის ტრანსფორმაციის რამდენიმე მიზეზი. რიგ შემთხვევებში იგი იმითაა განპირობებული, რომ აგზნებადი პოსტსინაპსური პოტენციალი მეტად ხანგრძლივი აღმოჩნდება და მოქმედების პირველი პოტენციალის დამოაყენების შემდეგ იწვევს მეორეს და ა. შ. (სურ. 169, ა და ბ). უჯრედთან აგზნების ერთხელობრივი ტალღის მისვლისას იმპულსთა მრავალი განმუხტვის აღმოცენების სხვა მიზეზს წარმოადგენს მემბრანული პოტენციალის კვალის რხევები. თუ კვალის ნეგატიური პოტენციალის თანხლები მოქმედების პოტენციალი დიდია, მას შეუძლია მიაღწიოს მემბრანის დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონეს და განპირობოს მეორე იმპულსის გაჩენა და ა. შ.

შემდეგმოქმედება

რეფლექსური აქტები მთავრდება არა მათი გამომწვევი გალიზიანების შეწყვეტასთან ერთდროულად, არამედ რამდენიმე, ზოგჯერ შედარებით ხანგრძლივი პერიოდის შემდეგ. ამ მოვლენას რეფლექსური შემდეგმოქმედება უწოდეს. შემდეგმოქმედების ხანგრძლივობა შეიძლება მრავალჯერ აჭარბებდეს გალიზიანების ხანგრძლივობას. რეფლექსის შემდეგმოქმედება ჩვეულებრივ მით უფრო ხანგრძლივია, რაც უფრო ძლიერია გალიზიანება და რაც უფრო ხანგრძლივად მოქმედებს იგი რეცეპტორებზე.

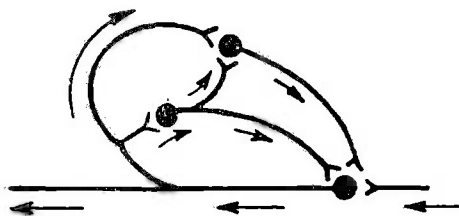
174-ე სურათზე გადმოცემულია ძალის თათის მოხრის ხუთი რეფლექსის კიმოგრაფიული ჩანაწერი ერთი და იგივე ძალის გამაღიზიანებლების სხვადასხვა ხახგო-ლივობით (0,1 დან 0,45 წამამდე) მოქმედებისას. მრუდზე ვერტიკალური ხაზებით აღნიშნულია გაღიზიანების დაწყებისა და დამთავრების დრო. როგორც ჩანს გაღიზიანების გახანგრძლივებასთან ერთად მატულობს რეფლექსის შემდეგმოქმედების ხანგრძლივობაც.

ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით შესაძლებელი გახდა შემდეგმოქმედების ეფექტის გამაპირობებელი ორი ძირითადი მექანიზმის დადგენა.

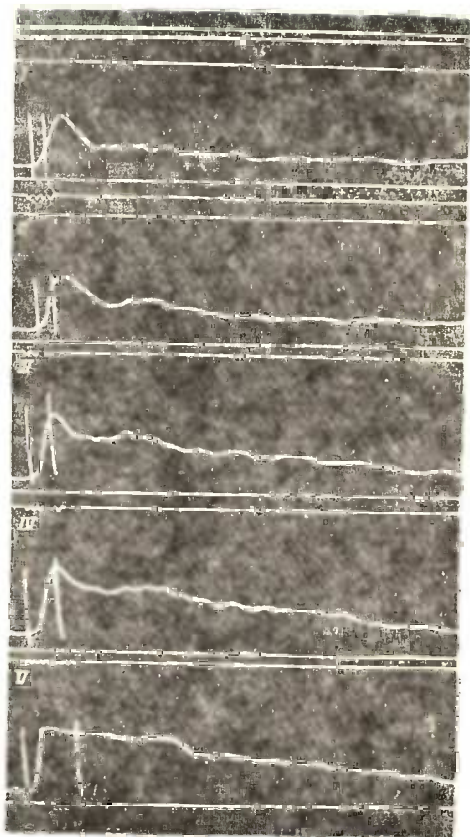
პირველი დაკავშირებულია ნეირონის მემბრანის კვალისმიერ დეპოლარიზაციასთან ხანგრძლივი რიტმული გაღიზიანების შემდეგ. იმ შემთხვევაში, როცა აფერენტული ნერვული ბოჭკოების (ან რეცეპტორების) რიტმული გაღიზიანების დროს აღმოცენებული ნეირონის პოსტინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაცია არა ქრება გაღიზიანების შეწყვეტისთანავე, ნერვული უჯრედი რამდენიმე ათეული მილიწამის განმავლობაში განაგრძობს იმპულსებით რიტმულ განმუხტვას, მაგრამ იგი დეპოლარიზაციის შესუსტებასთან ერთად სულ უფრო და უფრო იშვიათდება.

მაგრამ კვალისმიერ დეპოლარიზაციას შეუძლია განაპირობოს მხოლოდ შედარებით ხანმოკლე შემდეგმოქმედების ეფექტი.

ხანგრძლივ რეფლექსურ შემდეგმოქმედებას უკავშირებენ რეფლექსური ცენტრის ჩაკეტილ ნეირონულ წრეებში ნერვული იმპულსების ცირკულაციას. 175-ე სურათზე სქემატურად ნაჩვენებია მსგავსი ჩაკეტილი ნეირონების წრე. ნეირონების



სურ. 175. ნერვულ ცენტრში ნეირონების წრიული კავშირები (ლორენტო დე ნოს მიხედვით).



სურ. 174. თათის რეფლექსური მოხრის ხანგრძლივობა გაღიზიანების სხვადასხვა ხანგრძლივობისას (ჩ. შერინგტონის მიხედვით)

ასეთი ჩართვისას ერთი მათგანის აგზნება გადაეცემა სხვას (ან სხვებს), ხოლო მათი აქსონების კოლატერალებით კვლავ უბრუნდება პირველ უჯრედს და ა. შ. მსგავსი წრიული კავშირების არსებობის მეოხებით შესაძლებელია აგზნების ხანგრძლივი ცირკულირება ნერვულ ცენტრში მანამდე, სანამ არ მოხდება ერთ-

ერთი სინაპსის დაღლა ან ნეირონების აქტივობა არ შეჩერდება შეკავებითი იმპულსის მოსვლით.

ნერვული ცენტრების დაღლა

ნერვული ბოჭკოებისაგან განსხვავებით ნერვული ცენტრები ადვილად დაღლებიან. ნერვული ცენტრის დაღლა გამოიხატება აფერენტული ნერვული ბოჭკოების ხანგრძლივი გაღიზიანებისას რეფლექსური პასუხის თანდათანობით დაქვეითებაში ან საბოლოოდ მის სრულ შეწყვეტაში. რომ მოცემულ შემთხვევაში პირველ რიგში ხდება ნერვული ცენტრის დაღლა, შეიძლება დამტკიცდეს ცენტრალური ნერვული სისტემიდან კუნთისაკენ მიმავალ ეფერენტულ (მოტორულ) ნერვულ ბოჭკოზე გაღიზიანების მიყენებით. ასეთი გაღიზიანების საპასუხოდ კუნთმა შეიძლება შეკუმშვით უპასუხოს მაშინ, როცა აფერენტული ნერვული ბოჭკოს გაღიზიანება უკვე არ გამოიწვევს კუნთის შეკუმშვას.

ახლა თვლიან, რომ ნერვული ცენტრების დაღლა პირველ რიგში დაკავშირებულია ნეირონთა შორის სინაპსებში აგზნების გადაცემის დარღვევასთან. ასეთი დარღვევა შეიძლება განპირობებული იყოს ნერვულ დაბოლოებებში სინთეზირებული მედიატორის მარაგის შემცირებით, ნერვული უჯრედის პოსტსინაპსური მემბრანის მედიატორისადმი მგრძნობელობის შემცირებით, მისი ენერგეტიკული რესურსების შემცირებით.

არა ყველა რეფლექსური აქტი თანაბარი მასშტაბითა და ერთნაირი სიჩქარით იწვევს დაღლის განვითარებას. ზოგიერთი რეფლექსი შეიძლება მიმდინარეობდეს ხანგრძლივი დროის განმავლობაში დაღლის განვითარების გარეშე. ასეთ რეფლექსებს ეკუთვნიან ე. წ. ტონური რეფლექსები, რომელთა დროსაც ხდება კუნთოვანი ტონუსის ხანგრძლივი, ზოგჯერ მრავალსაათიანი შენარჩუნება.

ნერვული ცენტრების ტონუსი

ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით დადგინდა, რომ ნერვული ცენტრებიდან პერიფერიაზე შესაბამის ორგანოებთან და ქსოვილებთან ნერვული იმპულსების ნაკადი მიდის არა მარტო ამა თუ იმ რეფლექსის განხორციელებისას, არამედ შედარებითი მოსვენების დროსაც.

განსხვავება მხოლოდ იმაშია, რომ გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენებული რეფლექსური რეაქციის განხორციელებისას ამ იმპულსებს აქვთ დიდი სიხშირე (მაგალითად, მამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებში ძლიერი ნებისმიერი მოძრაობისას 50-დან 100-მდე იმპულსი წამში) და იგზავნებიან მრავალ ეფერენტულ ბოჭკოში ცოტად თუ მეტად ერთდროულად, ხოლო მოსვენებისას იმპულსთა სიხშირე და ერთდროულად მომუშავე ერთეულების რიცხვი მეტად მცირეა.

ნერვული ცენტრებიდან პერიფერიაზე განუწყვეტლივ მიმავალი იშვიათი იმპულსები აპირობადებენ ჩონჩხის კუნთების, ნაწლავების გლუვი კუნთებისა და სისხლის ძარღვების ტონუსს.

ნერვული ცენტრების ასეთ მუდმივ აგზნებას ნერვული ცენტრების ტონუსი ეწოდება. მასში მონაწილეობენ როგორც პერიფერიული რეცეპტორებიდან ცენ-

ტრალურ ნერვულ სისტემაში განუწყვეტელი მომავალი აფერენტული იმპულსები, ისე სხვადასხვა ჰუმორული გამლიზიანებლები (ჰორმონები, CO_2 და სხვა).

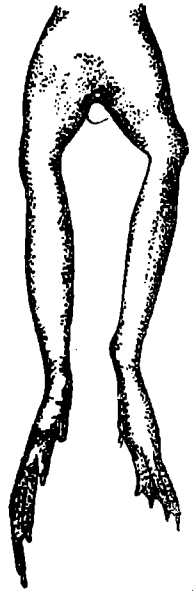
ნერვული ცენტრების ტონუსის შენარჩუნებაში აფერენტული იმპულსების როლზე მიუთითებს **ბრონჯესტის** შემდეგი ცდა. თუ ბაყაყს გადაუკვეთავთ უკაბა თათების მაინერვირებელ ზურგის ტვინის მგრძნობიარე ფესვებს, აღინიშნება კუნთოვანი ტონუსის თითქმის ისეთივე დაცემა (სურ. 176), როგორც პოტორული ნერვების გადაკვეთისას. ეს ცდა გვიჩვენებს, რომ კუნთოვანი ტონუსი განპირობებულია ნერვული ცენტრების ტონუსით, ეს უკანასკნელი კი თავის მხრივ შენარჩუნებულია კუნთოვანი და სხვა პერიფერიული რეცეპტორებიდან მომავალი აფერენტული იმპულსებით.

განსაკუთრებითაა გამობატული მოგრძო, შუა და შუამდებარე ტვინის ცენტრების ტონური გავლენა. კატის თავის ტვინის გადაკვეთა ოხზგორაკის წინა ბორცვების ღონეზე, ე. წ. **დეცერებრაცია**, აწვევს ყველა გამშლელი კუნთების ტონუსის ჰომატებას, იმის ანალოგიურად, რაც აღინიშნება ფეხზე დგომისას. აღნიშნული ოპერაციის შემდეგ კუნთები დაძაბულია, კიდურის მოხრა მეტად ჩნელია. ნაძალადევი მოხრის შემდეგ მეტად ჩქარა კვლავ აღდგება საწყისი მდგომარეობა — გაძლიერებული გაშლა.

ტონურ შეკუმშვას, რომლის დროსაც აღინიშნება მუდმივი სიდიდის მდგრადი და ნაკლებ ცვალებადი კუნთების დაჭიმვა, **ტეტანური, კონტრაქტილური** ანუ **შეკუმშვითი ტონუსი** ეწოდება. ტონუსის ამ ფორმის დროს კუნთში ისევე, როგორც ტეტანუსის დროს, აღინიშნება ხშირი რიტმული იმპულსები.

ტონუსის სხვა ფორმა გვხვდება თავის ტვინის უფრო მაღალ ღონეზე გადაკვეთისას, ტვინის ჰემისფეროების მოცილების შემდეგ შუამდებარე ტვინის მთლიანობის შენარჩუნებისას (თალამურ ცხოველებში). ამ შემთხვევაში აღინიშნება კუნთების განსაკუთრებული მდგომარეობის აღმოცენება — ისინი „ცვილისებურნი“ ხდებიან; კიდურებისათვის ადვილია ნებისმიერი მდებარეობის მიცემა, რომელსაც ისინი ხანგრძლივად, ზოგჯერ საათობით ინარჩუნებენ შეუცვლელად. კუნთების ასეთ მდგომარეობას **პლასტიკური ტონუსი** უწოდეს. იგი გვხვდება ცენტრალური ნერვული სისტემის მთლიანობის დროსაც ზოგიერთი შხამებით მოწამვლისას, ნერვული სისტემის დაავადებათა დროს, აგრეთვე ჰიპნოზის გავლენით. ადამიანში პლასტიკური ტონუსის გაჩენა დამახასიათებელია ნერვული სისტემის განსაკუთრებული მდგომარეობისას, რასაც **კატალექსია** ანუ **ცვილოვანი რიგილობა** ეწოდება, როდესაც ადამიანი რამდენიმე ხნის განმავლობაში გაშეშებულია რაღაც არაბუნებრივ პოზაში და დიდი ხნის განმავლობაში არ იცვლის მას.

პლასტიკურ ტონუსს, ისევე როგორც კონტრაქტილურს, აქვს რეფლექსური წარმოქმნა. კიდურის **დეაფერენტაციის** შემდეგ, ე. ი. მისი აფერენტული ინერვაციის მოცილების შემდეგ, ამ კიდურის კუნთის კონტრაქტილური და პლასტიკური ტონუსის ყველა გამოვლინებები ქრება.



სურ. 176. ბაყაყის კიდურებში კუნთის ტონუსის გამოვარდნა ერთ მხარეზე უკანა ფესვების გადაკვეთის შემდეგ.

ტონური რეფლექსები წარმოადგენენ ყველა სამოძრაო აქტის აუცილებელ თანამგზავს. მათი მნიშვნელობა განსაკუთრებით დიდია **ლოკომოციაში**, ე. ი. სივრცეში სხეულის გადაადგილებაში.

ნერვული ცენტრების ფუნქციონალური დამოკიდებულება ჟანგბადით მათი მოვარაზებისაზე

ნერვული უჯრედები გამოირჩევიან ჟანგბადის ინტენსიური მოხმარებით. ასე მაგალითად, ძალის თავის ტვინის ქსოვილის 100 გ მოიხმარს 22-ჯერ მეტ ჟანგბადს, ვიდრე მოსვენებაში მყოფი კუნთის 100 გ ქსოვილი, და 10-ჯერ უფრო მეტს, ვიდრე 100 გ ლვიძლის ქსოვილი. ადამიანის ტვინი 1 წუთში შთანთქმავს დაახლოებით 40—50 მლ ჟანგბადს, რაც შეადგენს მოსვენების მდგომარეობაში სხეულის მიერ მოხმარებული ჟანგბადის მთელი რაოდენობის დაახლოებით $1/6—1/8$ ნაწილს.

ნერვული უჯრედები მოიხმარებენ რა ჟანგბადის დიდ რაოდენობას. მეტად მგრძნობიარენი არიან მისი ნაკლებობისადმი. ამიტომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან ჟანგბადის მიწოდების შემცირებას სწრაფად სდევს თან ცენტრების ფუნქციონალური დარღვევა. ამით აიხსნება ის ფაქტი, რომ ტვინის სისხლის მიმოქცევის მთლიანი ან ნაწილობრივი შეწყვეტა (მაგალითად, სისხლის ძარღვის თრომბოზის ან გასკდომისას) იწვევს ნერვული სისტემის მძიმე მოშლას და ნერვული ელემენტების დაღუპვას. ტვინის სისხლის მიმოქცევის ხანმოკლე შეჩერებაც კი ან თავის ტვინის სისხლის ძარღვებში წნევის ხანმოკლე მკვეთრი დაცემა ადამიანში იწვევს გონების უეცარ დაკარგვას. განსაკუთრებით ძლიერ ზიანდება სისხლით მომარაგების შეწყვეტისას თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის უჯრედები: უკვე 5—6 წუთის შემდეგ ამ უჯრედებში ვითარდება შეუქცევადი ცვლილებები და ისინი იღუპებიან. ტვინის ღეროს ცენტრები ნაკლებ მგრძნობიარენი არიან ჟანგბადის ნაკლებობისადმი: მათი ფუნქცია აღდგება 15—20 წუთით სისხლის მიმოქცევის სრული შეწყვეტის შემდეგაც კი. ზურგის ტვინის ცენტრები უფრო ამტანია: მათი ფუნქცია შეიძლება აღდგეს მათთან სისხლის მიტანის 20—30 წუთით სრული შეწყვეტის შემდეგაც კი.

ჰიპოთერმიისას, ე. ი. სხეულის ტემპერატურის ხელოვნური დაქვეითებისას, როდესაც ქვეითდება ორგანიზმის ნივთიერებათა ცვლა, ცენტრალური ნერვული სისტემა უფრო ხანგრძლივად იტანს ჟანგბადის ნაკლებობას.

ზოგიერთი შხამის საეტიოპიური მოქმედება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე

ნერვულ უჯრედებსა და სინაპსებს ახასიათებთ შერჩევითი მგრძნობელობა **ზოგიერთი შხამების** მიმართ. ამიტომ ამ შხამებს უწოდებენ **ნერვულ შხამებს**. მათ რიცხვს მიაკუთნიან: სრულიად სხვადასხვა ქიმიური შენების მქონე ნივთიერებათა მეტად დიდ რაოდენობას: **სტრიქნინი**, **მოროფინი**, **ფენამინი**, **კარდიაზოლი**, **სანარკოზო ნივთიერებები** (ეთერი, ქლოროფორმი, ბარბიტურატები და სხვ.), **ალკოჰოლი** და **მრავალი სხვა**.

პრაქტიკულად მეტად მნიშვნელოვანია, რომ **ზოგიერთი ნივთიერება**, უპირატესად **მოქმედებს** გარკვეულ ნერვულ ცენტრებზე. ასე მაგალითად, **აპომორფინი** უფრო მკვეთრად **მოქმედებს** პირღებინების ცენტრზე, **ლობელინი** — სუნთქვის ცენტრზე. არის ნივთიერებები,

რომლებიც უპირატესად მოქმედებენ განვლიერებში ავზების გადაცემაზე (განვლიერობა-კატორები).

ფიზიოლოგიურ ექსპერიმენტში ხშირად ხმარებული სტრეინი იწვევს შემავსებელი სინაპსების ფუნქციის ბლოკირებას და ამიტომ იწვევს ცენტრალური ნერვული სისტემის, განსაკუთრებით ზურგის ტვინის ავზნებადობის აწევას. ამის შედეგად სტრეინით მოწამლული ცხოველები ყოველგვარ გაღიზიანებაზე რეაგირებენ ჩონჩხის ყველა კუნთის ძლიერი რეფლექსური კრუნჩხვებით.

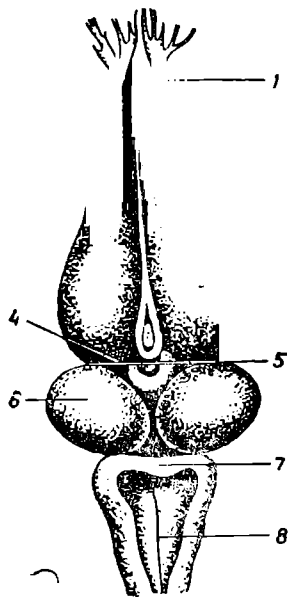
ცენტრალური ნერვული სისტემის ცალკეულ უბნებში ლოკალიზებული ნეირონებისა და სინაპსების ამორჩეული მგრძნობელობა ზოგიერთი შხამებისადმი, ალბათ, მიუთითებს მათში მიმდინარე ქიმიური პროცესების თავისებურებაზე.

არის შხამები, რომლებიც მოქმედებენ დიდი ჰემისფეროების ცალკეულ მიდამოებზე, მაგალითად, კარდიაზოლი ამორჩეული მოქმედებს დიდი ჰემისფეროების მამოძრავებელ ზონაზე, მესკალინი (ალკალიდი მექსიკური კაქტუსიდან) გავლენას ახდენს თავის ტვინის მხედველობის ცენტრებზე.

უკანასკნელი ორი ათწლეულის განმავლობაში აღმოჩენილი იქნა ნივთიერებები, რომლებიც მნიშვნელოვან გავლენას ახდენენ უმაღლეს ნერვულ მოქმედებაზე. მათ შესწავლას აწარმოებს ფარმაკოლოგიის სპეციალური დარგი — ფსიქოფარმაკოლოგია.

შეკავება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში

ცენტრალური შეკავების მოვლენა აღმოაჩინა ი. სეჩენოვმა 1862 წ. მისი ძირითადი ცდა შემდეგნაირად მდგომარეობდა. ბაყაყს გადუჭრიდა თავის ტვინის მხედველობის ბორცვების ღონეზე და აცილებდა დიდ ჰემისფეროებს. ამის შემდეგ იგი აწარმოებდა გოგირდის მჟავის ხსნარში ჩაყოფილი უკანა თათების მოხრის რეფლექსის დროის განსაზღვრას (ტიურკის მეთოდიკა). ეს რეფლექსი ხორციელდება ზურგის ტვინის ცენტრებით და მისი დროის ხანგრძლივობა წარმოადგენს ცენტრების ავზნებადობის მაჩვენებელს. ი. სეჩენოვმა აღმოაჩინა, რომ თუ მხედველობის ბორცვების განაკვეთზე (სურ. 177) დავადებთ სუფრის მარილის კრისტალს ან ტვინის ამ მიდამოს მივაყენებთ სუსტ ელექტრულ გაღიზიანებას, რეფლექსის დრო მკვეთრად ხანგრძლივდება. ამ ფაქტის საფუძველზე ი. სეჩენოვი მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ ბაყაყის ტვინის თალამურ მიდამოში არსებობს ნერვული ცენტრები, რომლებიც შემავსებელ გავლენას ახდენენ სპინალურ რეფლექსებზე.



სურ. 177. ბაყაყის თავის ტვინი და ტვინის გავსების ხაზი სეჩენოვის ცდაში.

1 — ცნოსვის ნერვი; 2 — ცნოსვის წილი; 3 — დიდი ჰემისფეროები; 4 — მხედველობის ბორცვი; 5 — თავის ტვინის გავსების ხაზი; 6 — ორგორაკი; 7 — ნათხემი; 8 — მოგრძო ტვინი და რომბისებრი ფოსო.

მაღე აღმოჩენილი იყო ახალი ფაქტები, რომლებიც ამტკიცებდნენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შეკავების მოვლენის არსებობას. ფ. გოლცის მიერ ნაჩვენები იყო, რომ ბაყაყის

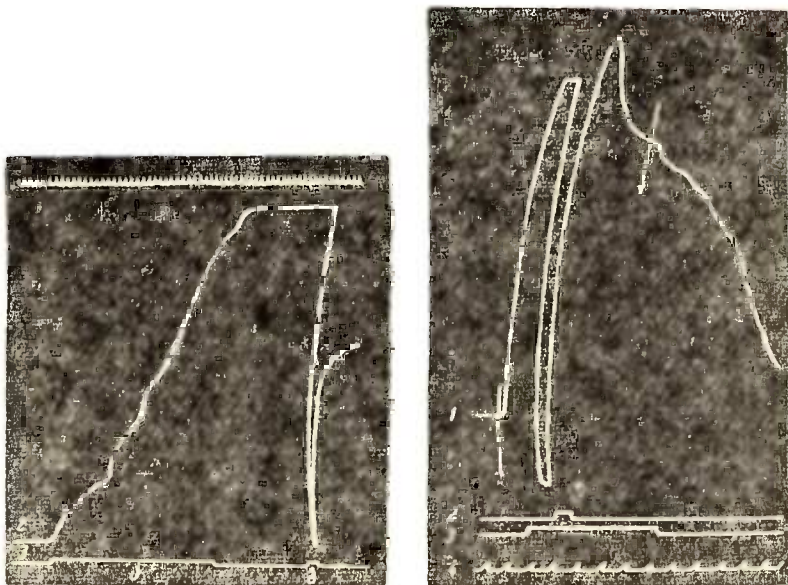
უკანა თათის მოხრის რეფლექსი მისი მჟავას ხსნარში მოთავსების საპასუხოდ, შეიძლება შეკავებული იქნას ერთდროულად მეორე თათის ძლიერი მექანიკური გაღიზიანებით, მაგალითად, მასზე პინცეტის მოჭერით. ფ. გოლცმა დაადგინა აგრეთვე, რომ ტანის გვერდით კედლებზე ზედაწოლისას აღმოცენებული ბაყაყის ყიყინის რეფლექსი, კავდება თათების გაღიზიანებით.

ფ. გოლცმა აღნიშნა საზურგტვანო რეფლექსების შეკავება ბაყაყში თალამური მიდამოს მოცილების შემდეგაც, რის გამოც იგი გამოვიდა ტვინის ღეროში სპეციალური შემაკავებელი ცენტრების არსებობაზე შეხედულების წინააღმდეგ. გოლცი თვლიდა, რომ შეკავება შეიძლება განვითარდეს ცენტრალური ნერვული სისტემის კოველ უბანში სხვადასხვა რეფლექსის გამომწვევი ორი ან რამდენიმე გამაღიზიანებლის შეხვედრისას.

ჩ. შერინგტონის, ნ. ვედენსკის, ა. უხტომსკის და მრავალი სხვა მკვლევარის მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილების მოქმედებაში შეკავება თამაშობს მნიშვნელოვან როლს.

მოვიყვანთ შიდაცენტრალური შეკავების რამდენიმე მაგალითს ჩ. შერინგტონის შრომებიდან. ჩ. შერინგტონმა საფუძვლიანად შეისწავლა ძუძუმწოვარა ცხოველების ზურგას ტვინში აგზნებისა და შეკავების პროცესების ურთიერთქმედების კანონზომიერებანი.

დიდი პემისფერობმოცილებულ კატას უღიზიანებენ *n. popliteus* ცენტრალურ ბოლოს, რაც იწვევს მუხლის გამშლელი კუნთის — *m. vastus crureus* — რეფლექსურ შეკუმშვას მოპირდაპირე კიდურზე (სურ. 178). აღნიშნულ რეფლექსს აქვს ხანგრძლივი შემდეგმოქმედება. თუ ამ შემდეგმოქმედების ფონზე იმავე *n. popliteus* მივაყენებთ მეორე გაღიზიანებას, მიიღება პირველი გაღიზიანებით გამოწვეული რეფლექსის შეკავება და კუნთის მოღუწება.



სურ. 178. *M. vastus cruris* შეკუმშვის რეფლექსური შეკავება *n. popliteus* განმეორებითი გაღიზიანებისას (მარცხნივ) და თანამოსახელე მხარეზე კანის ძლიერი გაღიზიანებისას (მარჯვნივ) (ჩ. შერინგტონის მიხედვით). მარცხენა სურათზე:

1 — დროის აღნიშვნა; 2 — კუნთის შეკუმშვა; 3 — *n. popliteus* გაღიზიანების აღნიშვნა, რომელიც იწვევს კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას (ა) და რეფლექსურ შეკავებას (ბ). მარჯვენა სურათზე: 1 — კუნთის შეკუმშვის ჩანაწერი; 2 — თანამოსახელე მხარეზე თათის კანის გაღიზიანების აღნიშვნა; 3 — მოპირდაპირე მხარეზე თათის კანის გაღიზიანების აღნიშვნა, 4 — დროის აღნიშვნა (1/5 წამი).

მუხლის გამშლელი კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა შეიძლება გამოიწვიოს მოპირდაპირე მხარეზე თათის კანის გაღიზიანებით (გაშლის ჭვარდინი რეფლექსი). თანამოსახლე მხარეზე თათის კანზე ძლიერი გაღიზიანების მიყენებას თან სდევს ამ კუნთის მკვეთრი რეფლექსური მოღუნება, ცენტრებში შეკავების აღმოცენების შედეგად (სურ. 178). ასევე თანამოსახლე მხარეზე ნერვის გაღიზიანებისას კატას მოხრის რეფლექსი უკავდება სიმეტრიულ მხარეზე ნერვის ან კანის გაღიზიანებით.

რეფლექსური შეკავების ინტენსივობა დამოკიდებულია ნერვული ცენტრის ამგზნებ და შემაკავებელ გაღიზიანებათა ძალის შეფარდებაზე.

თუ რეფლექსის გამომწვევი გაღიზიანება ძლიერია, ხოლო შემაკავებელი გაღიზიანება სუსტია, შეკავების ინტენსივობა არ არის დიდი. რეფლექსის ამ გაღიზიანებათა ძალის საწინააღმდეგო შეფარდებისას რეფლექსი საკვებით შეკავებული იქნება.

თუ ნერვს მივაყენებთ ნერვული ცენტრის შემაკავებელ რამდენიმე სუსტ გაღიზიანებას, მაშინ შეკავება გაძლიერებული აღმოჩნდება, ე. ი. აღინიშნება **შემაკავებელ გავლენათა სუმაცია**.

ნ. ე. ვედენსკი აკვირდებოდა შეკავების მოვლენებს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქში. მის ცდებში ერთი ჰემისფეროს ქერქის მამოძრავებელი ზონის გარკვეული წერტილის გაღიზიანების ფონზე (ეს იწვევდა სხეულის მოპირდაპირე მხარეზე ერთი თათის მოხრას) ღიზიანდებოდა მეორე ჰემისფეროს ქერქის სიმეტრიული წერტილი. შედეგად, პირველი გაღიზიანების ეფექტი კავდებოდა (მოხრილი თათი იშლებოდა).

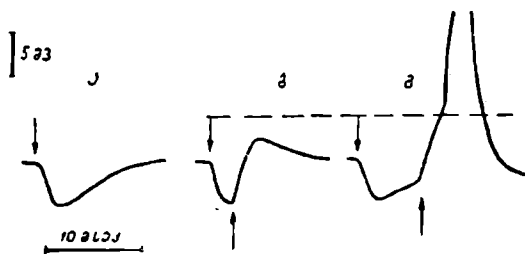
ცენტრალური შეკავების შესახებ სწავლებაში მეტად დიდი წვლილი შეიტანა ი. პავლოვმა, იგი სწავლობდა პირობითი რეფლექსების შეკავებას და დაადგინა, რომ შეკავების მოვლენებს დიდი მნიშვნელობა აქვთ უმაღლესი ნერვული მოქმედებისა და ორგანიზმის ქცევის ყველა გამოვლინებაში.

ცენტრალური შეკავების მექანიზმის საკითხზე გამოთქმული იყო სხვადასხვა ერთი შეხედვით ურთიერთსაწინააღმდეგო მოსაზრება. მკვლევართა ერთი ჯგუფი ვარაუდობდა, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში არის განსაკუთრებული სტრუქტურები, რომლებიც სპეციალიზებული არიან შეკავების ფუნქციონზე და რომ შეკავება თავისი ფიზიკურ-ქიმიური ბუნებით აგზნების საწინააღმდეგოა. მეორე ჯგუფი კი თვლიდა, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შეკავება წარმოიქმნება რამდენიმე აგზნების კონფლიქტის შედეგად ან ზედმეტად ძლიერი ან ხანგრძლივი აგზნების („ზეაგზნების“) შედეგად, ე. ი. ყალიბდება ვედენსკის პესიმუმის მექანიზმით.

ჯ. ეკლსის, დ. პურბურას, პ. კოსტიუკის და სხვათა თანამედროვე ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა მოგვცეს საშუალება დადგენილი ყოფილიყო, რომ გარკვეულ ფარგლებში მართალი იყო ორივე ჯგუფი მკვლევარებისა, რამდენადაც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შეკავების რამდენიმე სახეა, რომელთაც აქვთ სხვადასხვა ბუნება და სხვადასხვა ლოკალიზაცია.

პოსტინაპასური შებამშბ. სადღეისოდ დადგენილია, რომ როგორც ზურგის ტვინში, ისე თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში აგზნებად ნეირონებთან ერთად არსებობენ აგრეთვე ე. წ. **შემაკავებელი ანუ შეკავების გამომწვევი ნეირონები**. ამ ნეირონების აქსონები ამგზნები უჭრედების სხეულზე და დენდრიტებზე ქმნიან ნერვულ დაბოლოებებს, რომლებშიც გამომუშავდება განსაკუთრებული შემაკავებელი მედიატორი და რომლის ბუნებაც საბოლოოდ არ არის დადგენილი (ზოგიერთი მკვლევარის აზრით შემაკავებელი მედიატორია **გამა-ამინოფერბოს მჟავა**). შემაკავებელი ნეირონების აგზნებისას აღმო-

ცენებული იმპულსები არ განსხვავდებიან ჩვეულებრივი ამგზნებ ნეირონების მოქმედების პოტენციალებისაგან. მაგრამ შემაკავებელი ნეირონების ნერვულ დააოლოგებში აქსონით მოსული იმპულსის გავლენით გამოიყოფა მედიატორი, რომელიც იწვევს არა პოსტსინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაციას, არამედ, პირიქით, მის ჰიპერპოლარიზაციას. ეს ჰიპერპოლარიზაცია რეგისტრირდება ელექტროდადებითი ტალღის ფორმით და აღინიშნება როგორც **შეკავებითი პოსტსინაპსური პოტენციალი** (სურ. 179). ცალკეულ სინაპსებში აღმოცენებული შეკავების პოტენციალები, ისევე როგორც აგზნების პოტენციალები, სუმირდებიან სივრცესა და დროში; ამიტომ ნერვული ცენტრების შემაკავებელი გალიზიანების ძალის გაზრდა იწვევს შეკავების პოტენციალის გაზრდას.



სურ. 179. შეკავების პოსტსინაპსური პოტენციალი (შპსპ) და მისი ურთიერთკავშირი აგზნების პოსტსინაპსურ პოტენციალთან (აპსპ).

ა — ბარძაყის ორთავა კუნთის მოტონეირონის შპსპ, რომელიც გამოიწვევა ორთავა კუნთის აფერენტული ნერვის გალიზიანებით (ა ბ და გ — შემაკავებელ გალიზიანებაზე (ა) ამგზნები სტიმულის (ა) დამატება; ურთიერთსაწინააღმდეგოდ მიმართული შპსპ და აპსპ ალგებრულად სუმირდებიან. სტიმულებს შორის მოკლე ინტერვალისას (ბ) აპსპ არ აღწევს დეპოლარიზაციის კრიტიკულ დონეს (ნაჩვენებია პუნქტით) და მოქმედების პოტენციალი არ აღმოცენდება. გალიზიანებათა შორის ინტერვალის გაზრდისას (გ) შპსპ მცირდება და აპსპ იწვევს მოქმედების პოტენციალს (სურათზე მისი მწვერვალი არ არის ნაჩვენები).

მოქმედების პოტენციალი წარმოიქმნება. ხოლო თუ შემაკავებელი გამალიზიანებელი გამოიყენება უკვე დაწყებული აგზნების დროს, ე. ი. ნერვული იმპულსების რიტმული განმუხტვების ფონზე, მაშინ ეს უკანასკნელნი იშვიათდებიან ან სრულიად წყდებიან (სურ. 180).

უჩრდლის შეკავების ეფექტურობა დამოკიდებულია აგზნებისა და შეკავების პოტენციალების სიდიდეთა შეფარდებაზე და რეაქციაში ჩათრეული ამგზნებ და შემაკავებელ სინაპსების რიცხვზე.

თუ ამგზნებ პოტენციალს აქვს ზეზღურბლოვანი სიდიდე. ხოლო შეკავების პოტენციალი მცირეა, მაშინ მიუხედავად შესუსტებისა ამგზნები პოტენციალი შეიძლება მაინც საკმარისი იყოს ნეირონის მემბრანის კრიტიკულ დეპოლარიზაციისა და გავრცელებადი აგზნების აღმოცენებისათვის. შეკავების პოტენციალის გალიერებისას ნეირონის მემბრანის კრიტიკული დეპოლარიზაცია ამგზნები სტიმულის გავლენით შეუძლებელი ხდება.

შეკავების პოსტსინაპსური პოტენციალის სიდიდე სწრაფად მცირდება

თითოეულ ნერვულ უჩრდზე გაილაგებულია მრავალი ამგზნებადი და შემაკავებელი სინაპსი, რომლებიც ერთმანეთთან ახლოს არიან განლაგებული. ეს ქმნის პირობებს მათი ურთიერთმოქმედებისათვის.

შეკავების პოსტსინაპსური პოტენციალი ასუსტებს აგზნების პოტენციალს და ამით ხელს უშლის მემბრანის დეპოლარიზაციის იმ კრიტიკული დონის მიღწევას, რომელიც აუცილებელია გავრცელებადი აგზნების აღმოსაგენებლად (სურ. 179). ამიტომ იმ შემთხვევაში, როდესაც შეკავების გამომწვევი რომელიმე აფერენტული ნერვის გალიზიანება დროში რამდენიმე წინ უსწრებს ამგზნებ სტიმულს ნერვულ უჩრდში

დროში (ერთხელობრივი გალიზიანებისას მისი ხანგრძლივობა არ აჭარბებს 10 მწამს), რის გამოც ამგზნებელ და შემაკავებელ სტიმულებს შორის ინტერვალის გაზრდისას შეკავების ეფექტი სუსტდება.

რაც უფრო ძლიერია რეფლექსი, ე. ი. რაც მეტია მის აღმოცენებაში მო-
ნაწილე ნერვული უჯრედების რიცხვი, მით უფრო მეტი ძალა უნდა ჰქონდეს შემაკავებელ გალიზიანებას ასეთი რეფლექსის დათრგუნვისათვის.

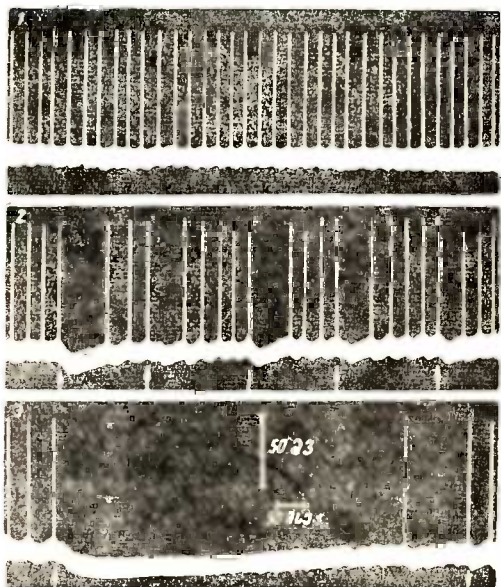
შეკავების განხილულ სახეს უწოდეს **პოსტინაპსური შეკავება**, რადგანაც იგი განპირობებულია პოსტინაპსური მემბრანის ჰიპერპოლარიზაციით. მის ერთ-ერთ განმასხვავებელ თავისებურებას ის წარმოადგენს, რომ სტრიქნინის გავლენით, რომელიც იწვევს შემაკავებელ სინაპსების ბლოკირებას, იგი მოიხსნება.

პრესინაპსური შეკავება. შეკავების მეორე სახე — **პრესინაპსური შეკავება** აღმოჩენილი იყო ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რამდენიმე ხნის წინათ და ამიტომ შესწავლილია უფრო ნაკლებად, ვიდრე პოსტინაპსური შეკავება.

პრესინაპსური შეკავება, როგორც ეს თვით სახელწოდებიდან გამომდინარეობს, ლოკალიზდება პრესინაპსურ ელემენტებში, სახელდობრ, აქსონების უწყვილეს განტოტებებში მათ გადასვლამდე ნერვულ დაბოლოებებში. ამ განტოტებებზე — **პრესინაპსურ ტერმინალიებზე** — მოთავსებულია სხვა ნერვული უჯრედების დაბოლოებები, რომლებიც

აქ ქმნიან განსაკუთრებულ **შემაკავებელ სინაპსებს** (სურ. 181). ამ შემაკავებელ სინაპსებში გამოყოფილი მედიატორები იწვევენ ტერმინალების მემბრანის დეპოლარიზაციას და გადაყავთ ისინი ვერიგოს კათოდური დეპრესიის მსგავს მდგომარეობაში; ეს აპირობადებს ნერვული დაბოლოებებისაყენ ნერვული იმპულსების გატარების ნაწილობრივ ან სრულ ბლოკირებას.

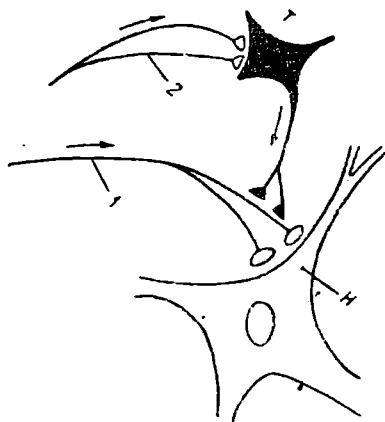
პრესინაპსური შეკავება ფართოდაა გავრცელებული ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.



სურ. 180. ცალკეული მოტონეირონის სპონტანური რიტმული განმუხტვების შეწყვეტა შემაკავებელი ნერვის გალიზიანებისას (ა. შაპოვლოვის მიხედვით).

1 — მოტონეირონის რიტმული განმუხტვები შემაკავებელი გალიზიანების გამოყენებამდე; 2 — იმპულსების გამოვარდნა ერთხელობრივი შემაკავებელი სტიმულების მიყენების მომენტში (ნაჩვენებია ისრებით); 3 — განმუხტვების მდგრადი შეკავება შემაკავებელი ნერვის რიტმული გალიზიანებისას. ჩანს მემბრანის მდგრადი ჰიპერპოლარიზაცია, რომელიც აღმოცენდება შეკავების პოსტინაპსური პოტენციალების სუპაციის შედეგად. შემაკავებელი გალიზიანების გამოთიშვისას რიტმული განმუხტვები აღდგება.

პესიმალური შეკავება ნერვულ ცენტრებში. ნერვული უჯრედის მოქმედების შეკავება შეიძლება განხორციელდეს განსაკუთრებული შემთხვევითი სტრუქტურების მონაწილეობის გარეშეც. ამ შემთხვევაში აგზნებად სინაპსებში შეკავება ვითარდება პოსტსინაპსური მემბრანის ძლიერი დეპოლარიზაციის შედეგად მასთან მოსულ მეტად ხშირი ნერვული იმპულსების გავლენით.



სურ. 181. აქსონების პრესინაპსურ განტოტებებზე შემაკავებელი სინაპსების განლაგება (სქემა).

H — ნეირონი, რომლის აგზნება წარმოებს ბოჭკოთი (1) მოსული აფერენტული იმპულსებით; **T** — ბოჭკოს (1) პრესინაპსურ განტოტებზე შემაკავებელ სინაპსების წარმომქმნელი ნეირონი; 2 — შემაკავებელ ნეირონის (T) აქტივობის გამოწვევი აფერენტული ბოჭკოები.

პოსტსინაპსური პოტენციალი ხდება არასაკმარისი მემბრანის კრიტიკული დეპოლარიზაციისათვის და გავრცელებადი აგზნება არ აღმოცენდება.

ასეთი შეკავების მსგავსს ჩვენ ვხვდებით ნერვ-კუნთოვან შეერთებაში ვედენსკის პესიმალურის სახით. პესიმალური შეკავებისადმი განსაკუთრებულ მიდრეკილებას იჩენენ ზურგის ტვინის შუამდებარე ნეირონები. რეტკულური ფორმაციის ნეირონები და ზოგიერთი სხვა უჯრედები, რომლებშიაც პოსტსინაპსური მემბრანის დეპოლარიზაცია ხშირი რიტმული გაღიზიანებისას შეიძლება იყოს ისეთი ინტენსიური და მდგრადი, რომ უჯრედში ვითარდება ვერიგოს კათოდური დეპრესიის მსგავსი მდგომარეობა.

შეკავება აგზნების შემდეგ. შეკავების განსაკუთრებულ სახეს წარმოადგენს ნერვულ უჯრედში მისი აგზნების შეწყვეტის შემდეგ განვითარებული შეკავება. იგი იმ შემთხვევაში აღმოცენდება, თუ აგზნების ტალღის დამთავრების შემდეგ უჯრედში ვითარდება მემბრანის ძლიერი ჰიპერპოლარიზაცია. ასეთ პირობებში ამგზნები

რეფლექსური პროცესების კოორდინაცია

თითოეული რეფლექსი წარმოადგენს მთელი ცენტრალური ნერვული სისტემის რეაქციას, დამოკიდებულია მის მდგომარეობაზე მოცემულ მომენტში და ცენტრებში ურთიერთობათა და ურთიერთმოქმედებათა ერთობლიობაზე. ნეირონების ურთიერთმოქმედებას და შესაბამისად ამისა, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ნერვული პროცესების ურთიერთმოქმედებას, რომელიც უზრუნველყოფს ცენტრალური ნერვული სისტემის შეთანხმებულ მოქმედებას, ეწოდება **კოორდინაცია**.

კოორდინაციის მოვლენებს ჩვენ ვხვდებით ყოველი რეფლექსური აქტის ანალიზის დროს. ისინი მიმდინარეობენ ყოველ ნერვულ ცენტრში, ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში.

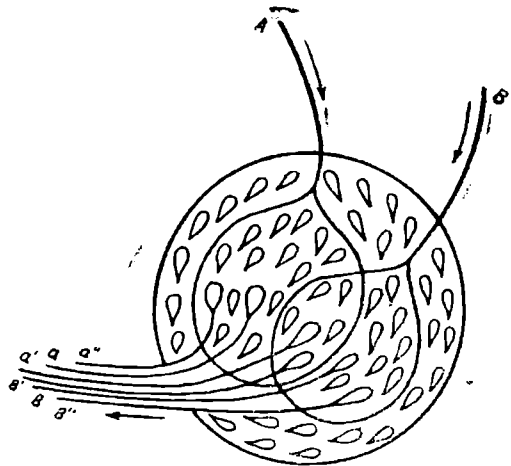
კოორდინაცია უზრუნველყოფს კუნთების მოძრაობების ზუსტ შესრულებას, ახორციელებს სხვადასხვა გარემო სიტუაციებთან შეგუებული ისეთი რეფლექსური აქტების ფორმირებას, რომელთა შედეგნილობაში შედიან მამოძრავებელი, სეკრეციული, სისხლძარღვოვანი და სხვა კომპონენტები.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სხვადასხვა აფერენტული ბოჭკოებით მოსულ იმპულსებს შეუძლიათ თავი მოიყარონ (კონვერგირდნენ) ერთსა და იმავე შუამდებარე და ეფექტორულ ნეირონებთან. ეს ფაქტი დაედო საფუძვლად ჩ. შერინგტონის მიერ დადგენილ კონვერგენციის პრინციპს. ნერვული იმპულსების კონვერგენცია აიხსნება იმით, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში თითოეული ნეირონის სხეულზე და დენდრიტებზე ბოლოვდება მრავალი სხვა ნერვული უჯრედის აქსონები. ზურგისა და მოგრძო ტვინში კონვერგენციას აქვს შედარებით შეზღუდული ხასიათი. შუამდებარე და მოტორულ ნეირონებზე კონვერგირდებიან სხვადასხვა აფერენტული იმპულსები, რომლებიც აღმოცენდებიან მხოლოდ ერთი და იგივე რეფლექსის რეცეპტიული ველის სხვადასხვა უბანში. ამისაგან განსხვავებით ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებში — ქერქქვეშა ბირთვებსა და დიდი ჰემისფეროების ქერქში — აღინიშნება სხვადასხვა რეცეპტიული ველებიდან მომავალი იმპულსების კონვერგენცია. ამიტომ ერთი და იგივე ნეირონი შეიძლება აიგზნოს როგორც სმენის, ისე მხედველობის, ისე კანის რეცეპტორების გაღიზიანებისას აღმოცენებულ იმპულსებით.

კონვერგენცია აგვისონის აგზნებათა სივრცობრივ სუმაციას და ოკლუზიის მოვლენას.

ოკლუზიის (დახშობის) არსი იმაში მდგომარეობს, რომ აფერენტული ბოჭკოების ორი ჯგუფის ერთდროული გაღიზიანებისას, რომელთაგან თითოეული იწვევს კუნთის ძლიერ რეფლექსურ შეკუმშვას, აღმოცენდება ეფექტი, რომელიც თავისი სიდიდით ნაკლებია ცალ-ცალკე აღებული ამ რეფლექსების სიდიდეთა

არითმეტიკულ ჯამზე. ასე მაგალითად. ძალის ერთ-ერთი იმ. *plantares*, რომელიც შეიცავს აფერენტულ ბოჭკოებს, მაქსიმალურ გაღიზიანებას თან სდევს *m. tibialis anticus* რეფლექსური შეკუმშვა, რომლის ძაბვა უდრის 1.57 კგ, ხოლო ამავე კიდურის მეორე იმ. *plantaris* გაღიზიანება იწვევს იმავე კუნთის 1.58 კგ ტოლი ძაბვის განვითარებას. ორივე ნერვის ერთდროული გაღიზიანებისას კი კუნთის ძაბვის სიდიდე შეადგენს მხოლოდ 1.81 კგ, რაც ბევრად უფრო ნაკლებია ცალ-ცალკე ამ რეფლექსთა დროს აღმოცენებულ ძაბვათა არითმეტიკულ ჯამზე. ასეთი ეფექტის დამოკიდებულება კონვერგენციისაგან გასაგები ხდება 182 სურათის განხილვისას. ამ სურათზე წარმოდგენილია მოტორული ნეირონები, რომლებიც იმპულსებს იღებენ აფერენტული ბოჭკოების ორი A და B ჯგუფიდან. ცალკე თითოეული ამ ჯგუფის მაქსიმალური გაღიზიანებისას აგზნება მოიცავს 4 ნეირონს. A და B ბოჭკოების ერთდროული გაღიზიანებისას კი აგზნება წარმოიქმნება არა 8, არამედ მხოლოდ 6 ნეირონში, რადგანაც 2 ნერვული უჯრედი კონვერგენციის გამო ინერვირდება ნერვული



სურ. 182. სქემა, რომლითაც ილუსტრირდება ოკლუზიის მოვლენა (ჩ. შერინგტონის მიხედვით). წრის შიგნით გამოსახულია მოტორული უჯრედების დიდი რაოდენობა. ექვსი უჯრედი ნაჩვენებია მათგან გამოშვებული აქსონებით.

A და B მოტორულ ნეირონებთან პერიფერიიდან აგზნების მომტანი ნერვული ბოჭკოები. A ან B ბოჭკოს მაქსიმალური გაღიზიანებისას იმპულსთა განშუქვა აღმოცენდება 4 ნეირონში; ორი მათგანი კი აიგზნება ორთავე ბოჭკოს გაღიზიანებით.

ბოჭკოების ორივე ჯგუფით. ამიტომ A და B ბოჭკოების ერთდროული გაღიზიანების რეფლექსური პასუხი ნაკლებია ცალ-ცალკე გამოწვეული ამ რეფლექსების არითმეტიკულ ჯამზე.

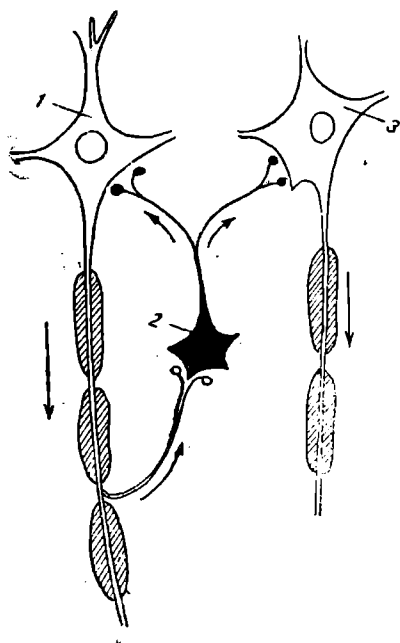
ნერვული ცენტრების ნორმალურ მოქმედებაში სივრცობრივი სუმაცია და ოკლუზია მუდმივად ენაცვლებიან ერთმანეთს, ხდება ხან მეტად, ხან ნაკლებად გამოხატულნი ურთიერთმოქმედ აფერენტულ გაღიზიანებათა ძალისაგან დამოკიდებულებით: მათი სუსტი ძალის გამოყენებისას პირველ პლანზეა სუმაცია, ძლიერი გაღიზიანების დროს კი — ოკლუზია.

აგზნების ირადიაცია

ძლიერი და ხანგრძლივი გაღიზიანებისას ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მოსული იმპულსები იწვევენ არა მარტო მოცემული რეფლექსური ცენტრის აგზნებას, არამედ სხვა ნერვული ცენტრების ნეირონების აგზნებასაც. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების ამ გავრცელებას ირადიაცია ეწოდება.

საილუსტრაციოდ მოვიყვანთ შემდეგი ცდის შედეგებს. თუ კატას ტვინის ღეროს გადაუჭრით ისე, რომ თავის ტვინის ზემდებარე განყოფილებები (მაგალითად, დიდი ჰემისფეროები) აღმოჩნდნენ გამოცალკევებულნი ქვემდებარე

განყოფილებებისაგან და ასეთი პრეპარატის უკანათათის ტერფს მივაყენებთ სუსტ გაღიზიანებას, აღინიშნება კოჰ-წვევის სახსარში მხოლოდ ამ თათის მოხრა. გაღიზიანების გაძლიერება დასახელებული მოძრაობის გარდა იწვევს მოხრას მუხლის სახსარშიც, ხოლო გაღიზიანების კიდევ მეტად გაძლიერებისას — მოხრას მენჯ-ბარძაყის სახსარშიც. კიდევ უფრო მეტად ძლიერი გაღიზიანება მოცემულ კიდურის ჩამოთვლილ მოძრაობათა გარდა იწვევს მოწინააღმდეგე მხარეზე უკანა კიდურის გაშლას. გაღიზიანების შემდგომი გაგრძელებისას ხდება თანამოსახელე მხარეზე წინა კიდურის გაშლა და ბოლოს, სიმეტრიული წინა კიდურის მოხრა.



სურ. 183. მოტონეირონსა და რენშოუს უჯრედებს შორის კავშირების სქემატური გამოსახულება. მოტონეირონის აქსონის კოლატერალები (1) კონტაქტობდებიან რენშოუს უჯრედის სხეულთან (2), რომლის მოკლე აქსონი იტოტება და მოტონეირონ 1-ზე და მოტონეირონ 3-ზე წარმოქმნის შემავადებელ სინაპსებს.

მორფოლოგიურმა და ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების ირადიაციის შესაძლებლობა განპირობებულია ნერვული უჯრედების წანაზარდების (აქსონებისა და დენდრიტების) მრავალრიცხოვანი დატოტინებებით და შუამდებარე ნეირონების ჯაჭვებით, რომლებიც ერთმანეთთან აერთიანებენ სხვადასხვა ნერვულ ცენტრებს. აგზნების ირადიაციის მექანიზმში განსაკუთრებულ როლს თამაშობს რეტიკულური ფორმაცია.

აგზნების ირადიაციას ხელს უშლის სხვადასხვა რეფლექსური ცენტრების შედგენილობაში შემავალი მრავალრიცხოვანი

შემაკავებელი ნეირონები და სინაპსები.

აგზნების ირადიაციის შეზღუდვაში შეკავების მნიშვნელობა კარგად ილუსტრირდება ცხოველში სტრიქინის შეყვანით დაყენებული ცდით. სტრიქინი იწვევს ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შემაკავებელი სინაპსების ბლოკირებას და ამით პოსტსინაპსური შეკავების მოხსნას. თუ ბაყაყს კანქვეშ შევუყვანთ სტრიქინის 0.1% ხსნარს, უკვე რამდენიმე წუთის შემდეგ საკმარისია ბაყაყის თათს შევეხოთ, ან მაგიდაზე, რომელზედაც ბაყაყი ზის ხელი დავარტყათ, რომ აღმოცენდეს ცენტრალური ნერვული სისტემის უძლიერესი ზოგადი აგზნება, რომელსაც თან სდევს ყველა ჩონჩხის კუნთების კრუნჩხვები. ცდა გვიჩვენებს, რომ შემაკავებელი სინაპსების გამოთიშვის შედეგად ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ვითარდება აგზნების ფართო ირადიაცია.

ანალოგიური მოვლენები აღინიშნება აგრეთვე ორგანიზმზე ტეტანუსის ტოქსინის მოქმედებისას, რომელიც გამოთიშავს შემაკავებელ სინაპსებს.

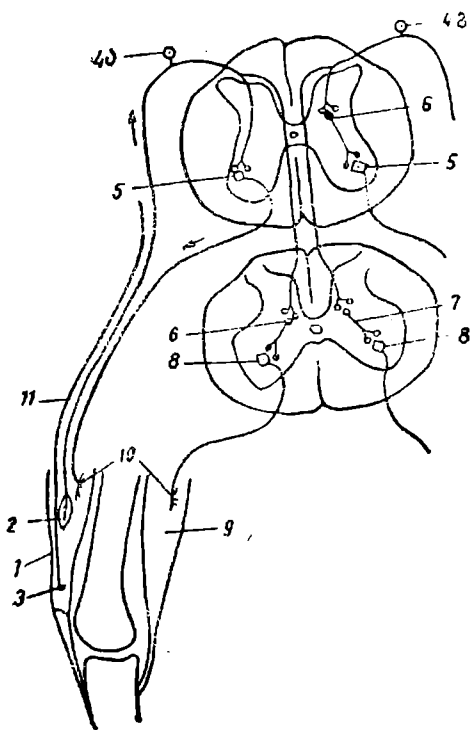
აგზნების ირადიაციის შეზღუდვის მექანიზმში დიდი მნიშვნელობა აქვს ბ. რენშოუს მიერ ზურგის ტვინში აღმოჩენილ ნერვულ უჯრედებს. ამ მკვლევარმა გვაჩვენა, რომ მოტონეირონების აქსონები ზურგის ტვინიდან გამოსვლაზე ხშირად იძლევიან ერთ ან რამდენიმე კოლატერალს. ეს უკანასკნელნი ბოლოვდებიან რენშოუს უჯრედებზე, რომელთა აქსონებიც ზურგის ტვინის მოცემული სეგმენტის მოტონეირონებზე წარმოქმნიან შემაკავებელ სინაპსებს (სურ. 183). ამის მეოხებით მოტონეირონში აღმოცენებული აგზნება პირდაპირი გზით ვრცელდება პერიფერიაზე ჩონჩხის კუნთთან, ხოლო კოლატერალით — აქტივებს შემაკავებელ უჯრედს, რომელიც თრგუნავს მოტონეირონის აგზნებას. რაც უფრო ინტენსიურია მოტონეირონის აგზნება და, შესაბამისად, რაც უფრო მეტია მის მიერ პერიფერიაზე გაგზავნილი იმპულსების სიხშირე, მით უფრო ძლიერ აიგზნება რენშოუს უჯრედი, რომელიც აკავებს მოტონეირონის აქტივობას. ამრიგად, არსებობს მექანიზმი, რომელიც ავტომატურად იცავს ნერვულ უჯრედს ზედმეტი აგზნებისაგან.

შეკავებას, რომელიც ხორციელდება რენშოუს უჯრედების მონაწილეობით, **შებრუნებული შეკავება** ეწოდება. როგორც ჯ. ეკლსის და სხვ. უკანასკნელმა გამოკვლევებმა აჩვენეს მას აქვს მნიშვნელობა ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილების მოქმედებაში.

რამიპროკული (შეზღუდული) ინერვაცია

1896 წ. ე. ვედენსკიმ ნახა, რომ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ზონის მიდამოს გაღიზიანება, რომელიც იწვევს მოპირდაპირე მხარეზე წინა კიდურის მომხრელი კუნთების შეკუმშვას, აღუწერს ამ კიდურის გამშლელ კუნთებს და ერთდროულად კუმშავს გაღიზიანების მხარეზე წინა კიდურის გამშლელ კუნთებს. ეს მოვლენა იმით აიხსნება, რომ ერთი კიდურის მომხრელი მუსკულატურის ცენტრის აგზნებისას ხდება იგივე კიდურის გამშლელი მუსკულატურის ცენტრის შეკავება და მეორე კიდურის გამშლელი კუნთების ცენტრების აგზნება.

ჩ. შერინგტონმა ანალოგიური ურთიერთობა დაადგინა სპინალური ცხოველის მომხრელი და გამშლელი კუნთების ცენტრებს შორის, ცხოველის, რომელსაც ზურგის ტვინი განცალკევებული ჰქონდა თავის ტვინისაგან. ასე მაგალითად, თუ სპინალურ კატას თათის კანს გავუღიზიანებთ ელექტრული დენით, ეს გამოიწვევს მოხრის რეფლექსს: მომხრელი კუნთების შეკუმშვას და გამშლელი კუნთების მოდუნებას. ერთდროულად ხდება გაშლის ჯვარედინი რეფლექსი, რომელიც მდგომარეობს მოწინააღმდეგე მხარეზე გამშლელ კუნთების შეკუმშვასა და მომხრელი კუნთების მოდუნებაში. ეს მოვლენა იმით აიხსნება, რომ ერთი კიდურის მოხრის გამომწვევი ცენტრის აგზნებისას ხდება ამ კიდურის გამშლელი კუნთების ცენტრის შეკავება. ერთდროულად აიგზნება მეორე სიმეტრიული კიდურის გამშლელი კუნთების ცენტრი და შეკავდება მომხრელი კუნთების ცენტრი.



სურ. 184. რეცეპტორული შეკავების მექანიზმის საილუსტრაციო სქემა. კუნთის თითისტარას (მარცხნივ) ან მყესებში განლაგებულ გოლჯის სხეულაკების (მარჯვნივ) გაღიზიანებით გამოწვეული რეფლექსის დროს (ჯ. ეკლის მიხედვით).

1 — ბარძაყის ოთხთავა კუნთი; 2 — კუნთის თითისტარა; 3 — მყესებში მოთავსებული გოლჯის სხეულაკი; 4 — საზურგტვინო განვლიაში მოთავსებული რეცეპტორული უჯრედები (4 ა — თითისტარიდან იმპულსების მიმღები ნერვული უჯრედი; 4 ბ — გოლჯის სხეულაკიდან იმპულსების მიმღები ნერვული უჯრედი); 5 — გამშლელი კუნთების მაინერვირებელი-მოტონეირონები; 6 — შემაკავებელი შუამდებარე ნეირონი; 7 — ამგზნები შუამდებარე ნეირონი; 8 — მომხრელი კუნთების მაინერვირებელი მოტონეირონები; 9 — მომხრელი კუნთი; 10 — კუნთებში მოტორული ნერვული დაბოლოებები; 11 — გოლჯის სხეულაკიდან წამოსული ნერვული ბოჭკო.

აგზნებას თან სდევს ანტაგონისტ კუნთების (შეუღლებული) შეკავება. ზურგის ტვინის მამოძრავებელი ცენტრების რეცეპტორული შეკავების მექანიზმი გარკვეული იყო შედარებით უახლოეს ხანაში ჯ. ეკლის და მისი თანამშრომლების გამოკვლევებით

(სურ. 184). აფერენტული ნერვული ბოჭკოები — სპინალური განგლიის ბიპოლარული უჯრედების გრძელი მორჩები — ზურგის ტვინში განიცდიან განტოტვას, რომელთაგან ზოგიერთი მათგანი ააგზნებს მომხრელი კუნთების მაინერვირებელ მოტონეირონებს, ხოლო მეორენი ააგზნებენ გამშლელი კუნთების მაინერვირებელ მოტონეირონებს, რომლებზედაც ეს აფერენტული ბოჭკოები ქმნიან შემაკავებელ სინაპსებს. ამრიგად, აფერენტულ ბოჭკოს გაღიზიანება ერთდროულად იწვევს: მომხრელი კუნთების ცენტრის აგზნებას და გამშლელი კუნთების ცენტრის შეკაებას.

ვარაუდობენ, რომ მსგავს მექანიზმზეა დაფუძნებული სხვა უფრო რთული რეფლექსების შეუღლებული შეკაებაც: მოცემული რეფლექსური ცენტრის აგზნები აფერენტული იმპულსი შემაკავებელი შეუღლებარე ნეირონების საშუალებით თრგუნავს სხვა ცენტრების მოქმედებას. მაგალითად, ამა თუ იმ რთული რეფლექსური აქტის (კვებითი, სასქესო, თავდაცვითი და სხვა) განხორციელებისას ცხოველებსა და ადამიანს სხვა რეფლექსები, როგორც წესი, უსუსტდებათ, ან სრულიად უკავდებათ. ასე მაგალითად, ჭამის აქტის დროს მიყენებული ძლიერი მტკივნეული გაღიზიანება იწვევს თავდაცვით რეაქციას და აკავებს კვების ცენტრს. პირიქით, მშვიტ ცხოველში კვების ცენტრის ძლიერი აგზნება იწვევს თავდაცვითი რეფლექსის ცენტრების აგზნებადობის დაქვეითებას, რის შედეგადაც ცხოველი ნაკლებ მგრძნობიარე ჯდება სუსტი მტკივნეული გაღიზიანების მიმართ.

რეციპროკულ შეკაებაზე დაფუძნებულ რეფლექსთა ურთიერთშემაკავებელ გავლენას ხშირად უწოდებენ ერთდროულ უარყოფით ინდუქციას.

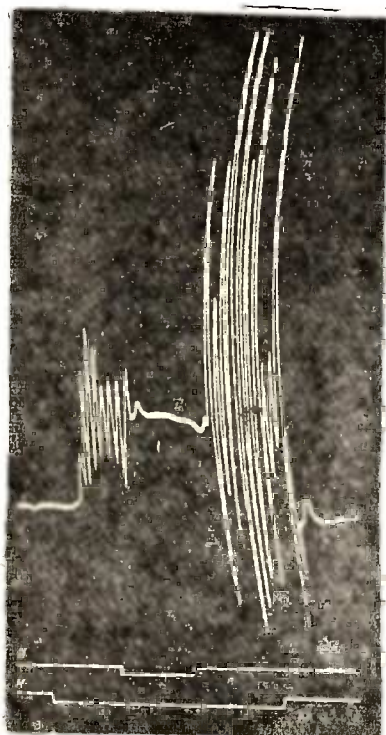
ზაზი უნდა გავსვას, რომ სხვადასხვა ცენტრის შორის რეციპროკული დამოკიდებულება არ არის აბსოლუტურად მუდმივი. ასე მაგალითად, მოხრისა და გაშლის სპინალურ ცენტრებს შორის ზემოაღწერილი ურთიერთდამოკიდებულება ყველაზე მეკეთრი ფორმით შეიძლება გამოვლინებული იყოს მხოლოდ სპინალურ ცხოველებზე, ხოლო ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში მთლიან ორგანიზმში, როგორც ეს დაადგინა ი. ბერიტაშვილმა, სპინალურ ცენტრებს შორის რეციპროკული დამოკიდებულებანი შეიძლება შეიცვალოს და დაითრგუნოს ლაბორინთული და კისრის პროპრიორეცეპტული რეფლექსების გავლენით, რომელთა ცენტრები მოთავსებულია თავის ტვინის ღეროვან ნაწილში. ამ ცენტრების კოორდინაცია, თავის მხრივ დაქვემდებარებულია ქერქქვეშა წარმონაქმნებიდან და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან გამომდინარე გავლენებისადმი. ამის გამო შესაძლებელია რეაქციების დიდი ცვალებადობა; ამიტომაც ნორმალურ ცხოველში შესაძლებელია რეციპროკული ინერვაციის პრინციპის თვალსაზრისით შეუთავსებელი მოძრაობების განხორციელება, მაგალითად სიმეტრიული კიდურების ერთდროული მოხრა და გაშლა.

თანმიმდევრობითი ინდუქციის მოვლენები

რეფლექსური მოქმედების კოორდინაციის მექანიზმებში მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ აგზნები ან შემაკავებელი გაღიზიანების შეწყვეტის შედეგად აღმოცენებული ნერვული ცენტრის მდგომარეობის კონტრასტული ცვლილებები.

ასეთ ცვლილებათა რიცხვს აკუთვნებენ „აგზნებას, რომელიც მოსდევს შეკაებას“ — დადებით თანმიმდევრობით ინდუქციას და „შეკაებას, რომელიც მოსდევს აგზნებას“ — უარყოფით თანმიმდევრობით ინდუქციას.

ნერვულ ცენტრში აგზნების ტალღის აღმოცენება შემთავებული გამაღი-
ზიანებლის გამოთიშვის შემდეგ პირველად აღწერილი იყო ი. სეჩენოვის მიერ.
მოგვიანებით ჩ. შერინგტონმა ნახა, რომ თუ ძალს გაუღიზიანებთ გვერდის



სურ. 185. ფხანის რეფლექსის შეკავება
თათის ძლიერი ელექტრული გაღიზიანებით და რეფლექსის გაძლიერება შემთავებული სტიმულის შეწყვეტის შემდეგ აღმოცენებული თანმიმდევრობითი ინტუქციის შედეგად (ჩ. შერინგტონის მიხედვით).

A — ფხანის რეფლექსის გამომწვევი გაღიზიანება; B — ძალის კანის ძლიერი ელექტრული დენით გაღიზიანება.

რილი შემდეგი მოვლენა. ნერვის რიტმულ გაღიზიანებას, რომელიც იწვევს ბაყაყის თათის მოხრის რეფლექსს, უმატებენ სხვა ნერვის გაღიზიანებას, რომელიც იწვევს იმავე მოხრის რეფლექსს. მეორე გაღიზიანების შეწყვეტას თან სდევს რეფლექსის მკვეთრი შემცირება იმასთან შედარებით, რაც აღინიშნებოდა დასაწყისში (სურ. 186).

ინტუქციის მოვლენების დაკვირვება შეიძლება ცენტრალური ნერვული

კანს, რომელიც იწვევს ფხანის სუსტ რეფლექსს, და მას დაუშვებთ თათის კანის გაღიზიანებას, ხდება ფხანის რეფლექსის შეკავება. მაგრამ ეს უკანასკნელი მკვეთრად აღიერდება შემთავებული გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ (სურ. 185).

აგზნების მომდევნო შეკავების მაგალითად გამოდგება ა. უხტომსკის მიერ აღწე-



სურ. 186. აგზნების მომდევნო შეკავება და უკუცემული შეკუმშვა (ა. უხტომსკისა და ი. ვეტუოვის მიხედვით).

1 — ბაყაყის მუხლის მომხრელი კუნთის შეკუმშვათა მრუდი; 2 — მუხლის გამშლელი კუნთის შეკუმშვათა მრუდი; 3 და 4 — რეფლექსური მოხრის გამომწვევი ორი ნერვის გაღიზიანების აღნიშვნა. ერთი მათგანი — n. peroneus — ღიზიანდება რიტმულად; მეორე ნერვის — n. brachialis — გაღიზიანების დამატება იწვევს მოხრის რეფლექსის გაძლიერებას (ა); აგზნების ამ გაძლიერებას თან სდევს მომხრელის შეკავება (ბ); ამავე დროს ხდება უკუცემული რეფლექსი — გამშლელის ძლიერი შეკუმშვა.

სისტემის ყველა განყოფილების მოქმედებაში. ი. პავლოვმა აღმოაჩინა თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქში მიმდინარე ინდუქციის მოვლენები.

„უკუთმეული უკუთმეულის“ ფენომენი და რიტმული რეფლექსები

უკუთმეული უკუთმეულის ფენომენი. უკუთმეული უკუთმეულის ფენომენი მდგომარეობს ერთი რეფლექსის მეორე მოპირდაპირე მნიშვნელობის რეფლექსით სწრაფ შეცვლაში. ასე მაგალითად, მოხრის ძლიერი რეფლექსის გამოწვევი გაღიზიანების შეწყვეტისას ხდება მოხრილი კიდურის მკვეთრი გაშლა. ეს იმით აიხსნება, რომ კიდურის მოხრისას გაშლის ცენტრი იმყოფება რეცეპტორული შეკავების მდგომარეობაში; მაგრამ ამ ცენტრთან მოდუნებული და გაჭიმული კუნთიდან განუწყვეტლივ მოდის სუსტი ამგზნები იმპულსები. როგორც კი დამთავრდება რეფლექსური მოხრა და გამშლელის ცენტრში ქრება შეკავება, წარმოიქმნება მათი ძლიერი აგზნება (სურ. 186). ამ უკანასკნელის მიზეზია იმპულსების ნაკადი გამომდინარე გაჭიმული გამშლელი მუსკულატურიდან, უფრო ზუსტად მისი რეცეპტორებიდან.

ასეთი მექანიზმის მეოხებით ერთმა რეფლექსმა შეიძლება გამოიწვიოს მეორე მისი საწინააღმდეგო რეფლექსი, რომლის შემდეგ გაჩნდება მესამე, მის შემდეგ მეოთხე და ა. შ.

ჩაჭვრი და რიტმული რეფლექსები. რთულ რეფლექსურ აქტებს, რომლებშიც ერთი რეფლექსი განაპირობებს მეორის აღმოცენებას და მით შეიცვლება, **ჩაჭვური რეფლექსები** ეწოდება. ხშირად ჩაჭვური რეფლექსების დროს გარკვეული თანმიმდევრობით ხდება ცალკეული მარტივი რეფლექსური აქტების მორიგეობა, რაც რიტმულად მეორდება. ასეთ რეფლექსებს უწოდებენ **რიტმულს**. მათ ეკუთვნის სიარულის ტიპის რეფლექსები, ფხანის და სხვა რეფლექსები. ასეთი რეფლექსების დროს, რომლებიც შეიძლება აღინიშნებოდეს სპიხალურ ცხოველებზეც, ხდება გარკვეულ რიტმში ერთი ან რამდენიმე კიდურის მოხრისა და გაშლის მოძრაობების თანმიმდევრული შეცვლა. ჩაჭვის რიტმული რეფლექსის ცალკეული ფაზების შემადგენელი მოძრაობების შეცვლა უზრუნველყოფილია თანმიმდევრული ინდუქციით, აგრეთვე მომუშავე კუნთებიდან მეორადი ცენტრისკენული იმპულსებით.

უკუთმეულის პრინციპი

ამა თუ იმ აფერენტული გაღიზიანებით გამოწვეულ ყველა მამოძრავებელ აქტს თან სდევს კუნთების, მყესებისა და სასახსრე პარკების რეცეპტორების — პროპრიორეცეპტორების აგზნება, რომლებიდანაც ნერვული იმპულსები მიდიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. თუ ადამიანის მიერ განხორციელებული მოძრაობა კონტროლდება მხედველობით, მაშინ პროპრიორეცეპტულ იმპულსებს ემატება აგრეთვე მხედველობითი სიგნალები. ხოლო იმ შემთხვევაში, როცა მოძრაობის შედეგს წარმოადგენს რომელიმე ბგერის წარმოქმნა (მაგალითად, თითის როიალის კლავიშებზე დაჭერისას), ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიდის სმენითი სიგნალებიც.

ორგანოებისა და ქსოვილების მოქმედების შედეგად ორგანიზმში წარმოქმნილ მსგავს აფერენტულ იმპულსებს **მეორადი აფერენტული იმპულსები** ეწოდება გ. ნ. ხვავებით იმათგან, რომლებიც პირველად იწვევდნენ მოცემულ რეფლექსურ აქტს.

კოორდინაციის მექანიზმებში მეორადი აფერენტული იმპულსაციის მნიშვნელობა მეტად დიდია. ამაზე მიუთითებს როგორც ექსპერიმენტები ცხოველებზე კიდურის ყველა მგრძნობიარე ნერვის გადაჭრით, ისე კლინიკური დაკვირვებები ავადმყოფებზე, რომელთაც დაკარგული აქვთ მგრძნობელობის ესა თუ ის სახე. ასე მაგალითად, ავადმყოფები, რომელთაც დაზიანებული აქვთ პროპრიორეცეპტული მგრძნობელობა, მოძრაობები, განსაკუთრებით სიარული, კარგავენ თავის ნარჩარობას (მოქნილობას) და სიზუსტეს, ამ მოძრაობებს არაჩვეულებრივი მძაფრი ხასიათი აქვთ, ხდება თითქოს გაუზომავი, აქვთ გლეჯითი ან მკვეთრი ბიძგის ხასიათი. ეს იმიტომ ხდება, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა კარგავს კონტროლს მოძრაობებზე. მეორადი აფერენტული იმპულსები განუწყვეტლივ ატყობინებენ ნერვულ ცენტრებს სამოძრაო აპარატის მდგომარეობის შესახებ და ამ სიგნალების პასუხად ცენტრალური ნერვული სისტემიდან კუნთებთან მოდიან ახალი მამოძრავებელი იმპულსები, რომლებიც ჩართავენ მოძრაობის მომდევნო ფაზას ან ცვლიან მას მოქმედების პირობებთან შესაბამისად.

აფერენტული ნერვების გადაკეთას მოსდევს შეკავების შემცირება და ნერვული იმპულსის ირადიაციის გაძლიერება. ასეთი ოპერაცია, რომელიც **დეაფერენტაციის** სახელს ატარებს. წარმოებს მოზრდილ ცხოველებზე ზურგის ტვინის უკანა ფესვების გადაკეთის გზით, რომლებიც შეიცავენ ცენტრისკენულ ბოჭკოებს. დეაფერენტირებული კიდური რეაგირებს ისე, როგორც გაღიზიანებაზე, რომლებზეც ნორმალური ინერვაციის მქონე კიდური არ პასუხობს. ასე მაგალითად, მგრძნობელობას მოკლებული კიდური აწარმოებს რიტმულ მოძრაობებს, რომლებაც თან ხდება სუნთქვის რიტმს; როცა ძალი ჰამს, მისი დეაფერენტირებული თათი განუწყვეტლივ მოძრაობს. ამ კიდურის მაინერვირებული ცენტრები ჩაირთვებიან რეაქციებში. რაც ხორციელდება სხვა ნერვული ცენტრებით. ლ. ორბელის აზრით ამ მოვლენათა მიზეზი იმაშია, რომ მეორადი აფერენტული იმპულსების უარსებობა იწვევს შეკავების პროცესის შესუსტებას და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების ირადიაციის გაძლიერებას.

ამრიგად, მეორადი აფერენტული იმპულსები ახორციელებენ ფუნქციას, რომელსაც ტექნიკაში „უჟუჟავშირი“ ეწოდება. ნერვულ ცენტრებსა და მომუშავე აპარატს შორის უჟუჟავშირის არსებობის მეოხებით ნერვულ ცენტრში ნეირონთა სხვადასხვა ჯგუფის აგზნების ინტენსივობა და მისი სხვადასხვა ელემენტების ჩართვის თანმიმდევრობა ხდება ზუსტად შეთანხმებულ ეფექტთან, ე. ი. კუნთურ მოძრაობასთან.

უჟუჟავშირი აფერენტული იმპულსების როლის შესწავლას ადამიანისა და ცხოველთა სამოძრაო აქტების რეგულაციისა და მართვის მექანიზმებში აწარმოებდნენ ი. სეჩენოვი, ჩ. შერინგტონი, ნ. ბერნსტეინი, პ. ანოხინი და სხვა.

მეორად აფერენტულ იმპულსებს (უჟუჟავშირებს) მნიშვნელობა აქვს გეგმაციური ფუნქციების: სისხლის მიმოქცევის, სუნთქვის, საჭმლის მონელების, გამოყოფის რეგულაციაშიც. მიუთითებთ სისხლძარღვთა რეფლექსოგენური ზონების პრესორეცეპტორებში წარმოქმნილი აფერენტული იმპულსების როლზე არტერიული წნევის მუდმივი დონის შენარჩუნებაში, ფილტვების რეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსების როლზე შესუნთქვისა და ამოსუნთქვის რეგულაციაში და ოსმორეცეპტორებიდან მომდინარე იმპულსების მნიშვნელობაზე გამოყოფის პროცესებში.

საერთო საბოლოო გზის პრინციპი

ერთი და იგივე რეფლექსური მოძრაობა შეიძლება გამოწვეული იყოს მრავალი სხვადასხვა გაღიზიანებით, რომლებიც სხვადასხვა რეცეპტორულ აპარატზე მოქმედებენ. მაგალითად, კატის თათის მომხრელი კუნთების რეფლექსური

შეკუმშვის მიღება შეიძლება სხეულის გვერდითი ზედაპირის კანის გაღიზიანებისას, ფხანის რეფლექსის დროს, პროპრიოცეპტორების გაღიზიანების შედეგად კუნთების გაჭიმვისას, მოცემული კიდურის მოხრის რეცეპტიული ველის ან მოწინააღმდეგე კიდურის გაშლის რეცეპტიული ველის გაღიზიანებისას. დაბოლოს, შეიძლება კიდურის მოხრის გამოწვევა ბგერითი ან მხედველობითი გაღიზიანებით, თუ იგი ადრე შეუღლებული იყო მოხრის რეფლექსთან (მოხრის პირობითი რეფლექსი). ყოველივე ეს მიუთითებს, რომ ერთი და იგივე მოტორული ნეირონი შედის მრავალი რეფლექსური რკალის შედგენილობაში. ეფექტორული ნეირონები ქმნიან საერთო საბოლოო გზას რეფლექსებში, რომელნიც სულ სხვადასხვა წარმოშობისაა არიან და შეიძლება დაკავშირებულნი იყვნენ ორგანიზმის ყოველ რეცეპტორულ აპარატთან. ეს კავშირი ხორციელდება შუამდებარე ნეირონების გზით, რომლებზედაც ბოლოვდება რეცეპტორულ ნეირონთა უმრავლესობის აქსონები. ხოლო რეცეპტორული ნეირონების საერთო რაოდენობა 5-ჯერ ჰჭარბებს ეფექტორული ნეირონების რაოდენობას.

რეფლექსები, რომელთა რკალებს აქვთ საერთო საბოლოო გზა, მიღებულია დაყოფილ იქნას **მოკავშირე** ანუ **ალიირებულ** და **ანტაგონისტურ** რეფლექსებად. პირველნი ურთიერთს განამტკიცებენ, აძლიერებენ, მეორენი ერთმანეთზე შემაკავებელ გავლენას ახდენენ, თითქოს ერთმანეთს კონკურენციას უწევენ საერთო საბოლოო გზის ხელში ჩასაგდებად.

ალიირებული რეფლექსების მაგალითად გამოდგება კიდურის მოხრის რეფლექსები, რომლებიც გამოიწვევა ძალზე მისი სხეულის გვერდითი ზედაპირის კანის რამდენიმე სანტიმეტრით ერთმანეთისაგან დაშორებული ორი უბნის გაღიზიანებით. მათი ერთდროული გაღიზიანებისას მოხრის რეფლექსი ძლიერდება. რეფლექსების ურთიერთგაძლიერება შეიძლება ენახათ გამაღიზიანებლის მოქმედებისას სხვადასხვა ბუნების რეცეპტორებზე. ასე მაგალითად, პირის ღრუს ტაქტილური (წნევით გაღიზიანება) და გემოვნების (ჭიმიური) რეცეპტორების ერთდროულ გაღიზიანებას თან სდევს უფრო მეტი რაოდენობით ნერწყვის გამოყოფა, ვიდრე ცალ-ცალკე გამოყენებულ თითოეულ ამ გაღიზიანებას.

რეფლექსის ურთიერთგაძლიერება იმით არის განპირობებული, რომ ამ რეფლექსების გამომწვევი აფერენტული იმპულსები კონვერგირდებიან ერთსა და იმავე შუამდებარე და ეფექტორულ ნეირონებზე, რის შედეგადაც აგზნებები ერთმანეთთან სუმირდებიან.

ანტაგონისტური რეფლექსების მაგალითად გამოდგება ძალის ფხანისა და კიდურის მოხრის რეფლექსების შეფარდება მტკივნეული გამაღიზიანებლის საპასუხოდ. თუ ფხანის რეფლექსის დროს მის განხორციელებაში მონაწილე კიდურის კანს მიეყენებთ ძლიერ მტკივნეულ გაღიზიანებას, წარმოიქმნება თათის მოხრა და ფხანის რეფლექსი ადგილს უთმობს მოხრის რეფლექსს. ორივე ამ რეფლექსს აქვს ერთი საბოლოო გზა — მოხრელი კუნთების მაინერვირებელი მოტონეირონები, ხოლო მათი აფერენტული და შუამდებარე ნეირონები სხვადასხვაა; დაცივით რეფლექსის ცენტრის აგზნებისას ფხანის რეფლექსში მონაწილე შუამდებარე ნეირონები კავდებიან. აქედან გამომდინარეობს, რომ ანტაგონისტური რეფლექსების დროს აფერენტულ იმპულსებს შორის „ბრძოლა“ საერთო საბოლოო გზის ჩასაგდებად ხორციელდება შეუღლებული შეკავების მექანიზმით, რომელიც თითქოს კეტავს საერთო საბოლოო გზას გარეშე აფერენტული იმპულსებისათვის.

ანტაგონისტური რეფლექსების „ბრძოლის“ გამოსავალი დამოკიდებულია მიყენებული გაღიზიანების ძალასა და ნერვული ცენტრების ფუნქციურ მდგომარეობაზე. ზოგიერთი გამაღიზიანებელი — ისინი, რომლებიც იწვევენ ტკივილს, შიმშილს, სასქესო აქტს, რომელთაც აქვთ განსაკუთრებული ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა, უფრო ადვილად იწვევს რეაქციას და ზდება გაბატონებული.

დომინანტის პრინციპი ფორმულირებული იყო ა. უხტომსკის მიერ, როგორც ნერვული ცენტრების მუშაობის ძირითადი პრინციპი. მისი მიხედვით, ნერვული სისტემის, როგორც ერთი მთლიანის მოქმედებისათვის ორგანიზმის არსებობის ბუნებრივ პირობებში, დამახასიათებელია აგზნების დომინანტური, ე. ი. გაბატონებული კერების არსებობა, რომლებიც შეცვლიან და თითქმის იქვემდებარებენ ყველა სხვა ნერვული ცენტრების მუშაობას. ასეთ დასკვნამდე ა. უხტომსკი მივიდა ექსპერიმენტების საფუძველზე და ცხოველების სხვადასხვა პირობებში ცხოველებისა და ადამიანის ქცევის ცვლილებებზე დაკვირვების შედეგად.

მოვიყვანოთ ექსპერიმენტულად დადგენილი დომინანტის ორ მაგალითს. თუ დეფეკაციის აქტის წინა მომენტში ცხოველს გავუღიზიანებთ დიდი ჰეპისფეროების ქერქის მოტორულ წერტილებს, რომელთა გაღიზიანებაც ჩვეულებრივ იწვევს წინა კიდურის მოხრას, ასეთ პირობებში კიდურის მოძრაობა არ აღმოცენდება, ხოლო მის ნაცვლად ჩქარდება და ძლიერდება დეფეკაცია. ქერქის ამავე წერტილების გაღიზიანება კატაზე ყლაპვითი რეფლექსის დროს აპლიკირებს რეფლექსს და არ იწვევს თათის მოხრას.

ეს ფაქტები მიუთითებენ, რომ დეფეკაციისა და ყლაპვის ცენტრების რეფლექსური აგზნება ძირფესვიანად ცვლის შიდაცენტრალურ ურთიერთობებს. ზურგის ტვინის მოტონეირონები, რომლებთანაც მიემართებიან იმპულსები დიდი ჰეპისფეროების ქერქიდან, ამ დროს შეკავებულიან აღმოჩნდებიან, ამავე დროს კი ყლაპვისა და დეფეკაციის ცენტრების უკრედთა აგზნებადობა იმდენად მატულობს, რომ ისინი იწყებენ მათთვის გარეშე აგზნებებზე გამოხმაურებას.

ანალოგიური ურთიერთობის მიღება შეიძლება ნერვულ ცენტრზე ქიმიური აგენტების პირდაპირი მოქმედების გზით, რომლებიც მაღლა სწევენ მის აგზნებადობას, ასე მაგალითად, სტრიქინინის ხსნარში დასველებული ქაღალდის პატარა ნაჭრის დადება ბაყაყის ზურგის ტვინზე მოცილების რეფლექსის ცენტრების ფარგალში, იწვევს ამ ცენტრების აგზნებადობის მომატებას (შემაკავებელი სინაპსების ბლოკადის შედეგად), რის შედეგადაც რამდენიმე ხნის განმავლობაში სხეულის ზემო ნაწილების სხვადასხვა გაღიზიანებები, რომლებიც ჩვეულებრივ არასოდეს არ იწვევენ მოცილების რეფლექსს, ხდება მისი გამომწვევნი და არ იძლევიან იმ რეაქციას, რომელსაც ისინი იწვევდნენ ნორმალურ პირობებში.

აგზნების დომინანტური კერა შეიძლება შეიქმნას ხელოვნურად დიდი ჰეპისფეროების ქერქშიც ამა თუ იმ მამოძრავებელ ცენტრზე სტრიქინინის აპლიკაციით (ი. ბერიტაშვილი და სხვ.), ან მუდმივი დენის ანოდის (ე. რუსინოვი) მოქმედებით.

ცხოველებისა და ადამიანის არსებობის ბუნებრივ პირობებში დომინანტა მოიცავს რეფლექსების დიდ სისტემებს — ასე აღმოცენდება კვებითი, სასქესო, თავდაცვის და სხვა დომინანტები.

დომინანტის მსგავსი მოვლენები გვხვდება კლინიკურ პრაქტიკაშიც. ასე მაგალითად, ნერვული ღეროების ტრამვის შემდეგ ზოგჯერ ჩნდება დაჭრილ კიდურში მწველი ტკივილები (კუზალუია), რომელიც სხვადასხვა გარეშე გაღიზიანებების დროს, მაგალითად სხეულის ნებისმიერ ნაწილთან მიკარებისას, ძლიერი ბგერისას და ა. შ. ძლიერდება.

ა. უხტომსკის მონაცემების მიხედვით აგზნების დომინანტური კერა ხასიათდება შემდეგი ძირითადი თვისებებით: 1) მომატებული აგზნებადობით; 2) აგზნების მდგრადობით; 3) აგზნებათა სუმირების 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.

დომინანტის ფორმირების კონკრეტული მექანიზმი ჯერ კიდევ არ არის საესეებით გარკვე-
ული. აშკარაა, რომ დომინანტა ვერ წარმოიქმნებოდა, თუ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში
ყოველ აგზნებას არ ჰქონდეს ტენდენცია მეტად ფართო, ფაქტიურად უსაზღვრო ირადიაცი-
ისაკენ. მაგრამ ირადირებული აგზნება ნორმალურ პირობებში, ე. ი. შეკავებითი მექანიზმების
წესიერი მუშაობისას, ალბათ მეტად სუსტია (ე. ი. მოიცავს აგზნებადი სინაპსების მცირე
რიცხვს) იმისათვის, რომ სხვადასხვა რეფლექსური ცენტრები დამოუკიდებლად მოიყვანოს
აქტივობის მდგომარეობაში. და მხოლოდ რომელიმე ცენტრის მომატებული აგზნებადობის
შემთხვევაში ირადირებული აგზნება მისთვის ხდება ზღურბლოვანი და იძენს უნარს გამოიწ-
ვიოს ან გააძლიეროს მის მიერ განხორციელებული რეფლექსები.

ახლა გამოთქმულია მოსაზრებანი, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების ფარ-
თო ირადიაციაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობს თავის ტვინის რეტიკულური ფორმაცია.

დომინანტის მოვლენის აღმოჩენამ გვიჩვენა პირობითობა კლასიკურ ფიზი-
ოლოგიაში არსებული შეხედულებებისა რეფლექსურ რეაქზე, როგორც ნერ-
ვულ იმპულსების გატარების ერთმანეთისაგან იზოლირებული გზების და ნერ-
ვულ ცენტრებს შორის კოორდინაციულ დამოკიდებულებათა სტაბილობის შე-
სახებ.

ახლა შეიძლება დამტკიცებულად ჩაითვალოს, რომ ნეირონებს შორის უამ-
რავი კონტაქტებისა და შუამდებარე კონტაქტური ნეირონების სისტემის არსე-
ბობის მეოხებით ნერვული სისტემა მისი მოქმედების ყოველ მომენტში მუშა-
ობს როგორც ერთი მთლიანი. ცენტრებს შორის კოორდინაციული ურთიერთო-
ბანი შეიძლება შეიცვალოს ნერვულ ცენტრებში მოსული აფერენტული იმპულ-
სების გავლენით.

ნერვული ცენტრების პლასტიკურობა

კომპენსატორი შეგუებაანი

ნერვული ცენტრების შეგუებადობასა და მათი ფუნქციური მნიშვნელობის
ცვალებადობას ა. ბეტემ **პლასტიკურობა** უწოდა.

ნერვული ცენტრების პლასტიკურობა მეტად დემონსტრაციულ ფორმაში
გამოვლინდება ნერვულ სისტემაზე სხვადასხვა ოპერაციული ჩარევებისას, კერ-
ძოდ ცდებში ნერვული ღეროების ჯვარდინი შეკერვით. ორ სხვადასხვა ნერ-
ვულ ღეროს კვეთავენ და მათ ბოლოებს — ერთის ცენტრალურსა და მეორის
პერიფერიულს — ნაკერით აერთებენ. ნერვული ბოჭკოების გადაკვეთა იწვევს
მათი პერიფერიული ბოლოების დეგენერაციას, მაგრამ შემდეგ ხდება რეგენე-
რაცია: ნერვის ცენტრალური ბოლოდან პერიფერიისაკენ იზრდება ნერვული
ბოჭკოები, რომლებიც კვლავ ქმნიან დაბოლოებებს იმ ორგანოში, სადაც ადრე
მიდიოდა გადაკვეთილი ნერვის პერიფერიული ბოლო. ამასთან პერიფერიაზე
კვლავ წარმოქმნილი დაბოლოებები სპეციფიკური არიან არა მოცემული ნერ-
ვული ბოჭკოსათვის, არამედ იმ ორგანოსათვის, სადაც ჩაზრდილია ნერვული
ღერო. ასე მაგალითად, ცთომილი ნერვი, რომელიც შეერთებულია ჩონჩხის
კუნთის ნერვთან და ჩაზრდილია მასში, იძლევა ისეთსავე დაბოლოების ფირ-
ფიტებს, როგორც ყოველი მოტორული ნერვი, ხოლო სიმპათიკურ ნერვში ჩაზ-

რდისას ნერვული ღერო წარმოქმნის სიმპათიკური ნერვისათვის დამახასიათებელ დაბოლოებებს.

ნერვების ასეთი შეკერვის შედეგად დროის გარკვეული მონაკვეთის შემდეგ (ჩვეულებრივ რამდენიმე თვის შემდეგ) ხდება ნერვული ცენტრების ძირფესვიანი გადახალისება და ისინი იღებენ ახალ, ადრე მათთვის არადამახასიათებელ ფუნქციებს.

მაგალითად, ენის კუნთები ამაინერვირებელი ენისქვეშა ნერვის ცენტრალური ბოლოს მიკერებისას დიაფრაგმის ნერვის პერიფერიულ ბოლოსთან, ენისქვეშა ნერვის ბირთვის ნერვული უჯრედები იძენენ უნარს გააზავნონ იმპულსების რიტმული განმუხტვები დიაფრაგმისაკენ, რის შედეგადაც აღდგება მისი სასუნთქი მოძრაობები. სხვანაირად, ეს ნერვული უჯრედები ფუნქციურად ჩაირთვებიან სუნთქვის ცენტრის შედგენილობაში.

ბ. ანოზინმა ნახა ძაღლის კიდურის მოძრაობებისა და მგრძნობელობის აღდგენა ცთომილი ნერვის მიკერებისას წინა თათის ნერვულ ღეროებთან.

სამედიცინო ჩვენებებისას, მაგალითად სახის ნერვის დამბლის დროს, ადამიანზეც აწარმოებდნენ სხვადასხვა ფუნქციური მნიშვნელობის ნერვის მიკერების ოპერაციებს. ამ დროს დადამბლავებული სახის ნერვის პერიფერიულ ბოლოს მიაკერებდნენ ერთ-ერთი მეზობელი ნერვის ცენტრალურ ბოლოსთან.

ოპერაციის შემდეგ აღინიშნებოდა სახის კუნთების ნორმალური ინერვაციის აღდგენა.

დარღვეული ფუნქციების აღდგენა (კომპენსაცია) აღინიშნება აგრეთვე ცენტრალური ნერვული სისტემის ცალკეული უბნების დარღვევის ან მოცილების შემდეგ. ასე მაგალითად, ნათხემის მთლიანი ან ნაწილობრივი ამოკვეთის, თავის ტვინის ცალკეული უბნების მოცილების ან ლაბირინთების დარღვევის შემდეგ პირველ ხანებში ცხოველში მკვეთრად მოშლილი მოძრაობები რამდენიმე ხნის შემდეგ გარკვეულ ფარგლებში შეიძლება აღდგენენ ნერვული ცენტრების პლასტიკურობის შედეგად. როგორც წესი ასეთი აღდგენისათვის საჭიროა მრავალი თვე.

ნერვული ცენტრების დაზიანებისადმი კომპენსაციური შეგუების მოვლენებში და მათ ფუნქციურ გარდაქმნებში უმაღლესი ცხოველებისა და ადამიანის შემთხვევაში მეტად დიდი მნიშვნელობა აქვს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს, როგორც პირობითრეფლექსური კავშირების ორგანოს. ე. ასრატინის მიერ ნაჩვენები იყო, რომ თუ სხვადასხვაგვარი ნერვების ერთმანეთთან მიკერების ან თათების ამპუტაციის, ან ნათხემის ექსტირპაციის შემდეგ იმ პერიოდში, როდესაც მოხდა შეგუება დაზიანებისადმი და მოძრაობის ფუნქციის აღდგენა, ცხოველებს მოვაცილებთ დიდი ტვინის ჰემისფეროების ქერქს, მაშინ ეს კვლავ გამოიწვევს მოძრაობათა ისეთ მოშლას, რასაც ადგილი ჰქონდა ადრე გაკეთებული ოპერაციის შემდეგ. ალბათ, ჰემისფეროების ქერქს, ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველაზე უფრო ახალგაზრდა და სრულყოფილ განყოფილებას, აქვს მაქსიმალურად გამოხატული პლასტიკურობა და უზრუნველყოფს ყველა დანარჩენი განყოფილებების შეგუებას ფუნქციონირების ახალ, დაზიანების მიყენების შემდგომ წარმოშობილ პირობებთან.

ნერვული სისტემის ბროფიკული ფუნქცია

ნერვული სისტემის ტროფიკული ფუნქცია გამოიხატება ორგანოებისა და ქსოვილების ნივთიერებათა ცვლასა და კვებაზე მის მარეგულირებელ გავლენაში.

ნერვული სისტემის ტროფიკულ ფუნქციაზე პირველი მითითებები ემყარებოდა ნერვის გადაკვეთის ექსპერიმენტების შედეგებს, რაც ხშირად ღენერირებულ ქსოვილებში სხვადასხვა მოშლილობებს იწვევს. ეს ფაქტები სავსებით ეთანხმებიან მრავალრიცხოვან კლინიკურ დაკვირვებებს კანში, ძვლებსა და შინაგან ორგანოებში პათოლოგიური ცვლილებების შესახებ, რაც ზოგჯერ უვითარდება ავადმყოფებს ნერვებისა და ნერვული ცენტრების დაზიანებათა დროს (სურ. 187). პათოლოგიების მონაცემებთან ერთად ფიზიოლოგების მიერ, რომლებიც სწავლობენ ნორმალურ ორგანიზმს, აგრეთვე მიღებული იყო მონაცემები, რომლებიც მიუთითებენ ნერვული სისტემის ტროფიკული ფუნქციის არსებობის შესახებ. ასე მაგალითად, თ. პეიდენჰაინმა დაადგინა, რომ სანერწყვე ჯირკვლის სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება იწვევს ბლანტი, სქელი, ორგანული ნივთიერებებით მდიდარი ნერწყვის გამოყოფას და ეს ფაქტი იმით ახსნა, რომ სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოები არეგულირებენ სანერწყვე ჯირკვლის ურედეების ტროფიკას, კვებას.

სწავლება ნერვული სისტემის ტროფიკული ფუნქციის შესახებ განავითარა ი. პავლოვმა. ამ მხრივ მისი წარმოდგენების წყაროდ გახდა მის მიერ ნერვების აღმოჩენა, რომლებიც აძლიერებდნენ და ასუსტებდნენ გულის კუნთის შეკუმშვებს. ამ ნერვების მოქმედება ახსნილი იყო მათი



სურ. 187. ფეხის დიდ თითზე განვითარებული ტროფიკული წყლული საჯდომი ნერვის დაზიანების შემდეგ (ა. საზონ-იაროშევიჩის მიხედვით).

გავლენით გულის კუნთის ნივთიერებათა ცვლასა და მის ძირითად ფიზიოლოგიურ ოვისებებზე. შემდგომში ი. პავლოვი დარწმუნდა, რომ არა მარტო გული, არამედ ყველა სხვა ორგანო და ქსოვილი მომარაგებულია ტროფიკული ნერვებით, რომლებიც გავლენას ახდენენ „სიცოცხლის ქიმიზმზე“. ეს ნერვები იმპულსებს გადასცემენ პერიფერიულ ორგანოებს და წარმოადგენენ ტროფიკული რეფლექსების ეფექტორულ გზებს.

მოქმედებენ რა ნივთიერებათა ცვლაზე. ტროფიკული ნერვები ამით ცვლიან ქსოვილთა ძირითად ფიზიოლოგიურ თვისებებს: მათ ავზნებადობას, გამტარებადობას, შრომისუნარიანობას.

ნერვული სისტემის ტროფიკული გავლენის არსებობას მოწმობენ ცდები, რომლებმაც გვიჩვენეს, რომ სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება გავლენას ახდენს კუნთში ჟანგვა-აღდგენით პროცესებზე, ქსოვილთა სუნთქვაზე, კუნთოვანი ქსოვილის ფიზიკურ-ქიმიურ თვისებებზე, კერძოდ მის დრეკადობასა და სიბლანტეზე, ფერმენტულ აქტივობასა და ადენოზინტრიფოსფორმჟავას ცვლაზე, რასაც ასეთი დიდი როლი აქვს კუნთის შეკუმშვის ქიმიურ დინამიკაში.

ქსოვილებზე ტროფიკული გავლენების განხორციელებაში მნიშვნელოვან როლს თამაშობენ ადრენტული ნერვული ბოჭკოებიც. ყველაზე აშკარად ამაზე მიუთითებს ცდები სამწვერა ნერვის გადაკვეთით ან გასერის კვანძის დაზიანებით, სადაც განლაგებულია იმ რეცეპტორული ნეირონების სხეულები, რომელთა მორჩებიც ქმნიან ნერვს. მსგავსი ცდების შედეგად თვალის ღენერირებულ რქოვანა გარსზე ჩნდება წყლულები.

ა. ლებედინსკის გამოკვლევების თანახმად სამწვერა ნერვის გადაკვეთის შემდეგ რქოვანა გარსის დაწყულულების მიზეზს წარმოადგენს რეგენერაციის პროცესის დარღვევა, რაც დაკავშირებულია უჯრედთა მიტოზური აქტივობის შეკავებასთან, რის გამოც მუდმივად მიმდინარე უჯრედთა დარღვევა არ კომპენსირდება ახალი უჯრედების წარმოქმნით. ჰისტოქიმიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, რომ ქსოვილის დენერვაციის შემდეგ აღმოცენებული მიტოზური აქტივობის შეკავებას საფუძვლად უდევს უჯრედებში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის ღრმა ცვლილებები, კერძოდ ნუკლეინის ნაერთების დაშლა. რეცეპტორული ნეირონების ტროფიკული გავლენის მექანიზმი ჯერ კიდევ არ არის ნათელი — ვარაუდობენ რაღაც ბიოლოგიურად აქტიური ნივთიერებების არსებობას, რომლებიც სეკრეტირდებიან რეცეპტორების მიდამოში.

ნერვული სისტემის ტროფიკული როლისა და ტროფიკული რეფლექსების არსებობის დამამტკიცებელი ფართო გამოკვლევები ჩატარებული იყო ა. სპერანსკის მიერ, მან დაადგინა, რომ საჯდომი ნერვის გადაჭრა და მის ცენტრალურ მონაკვეთში გამაღიზიანებელი ნივთიერებების, მაგალითად ნაღვლის ან ფორმალინის სუსტი ხსნარის შეყვანა იწვევს ხანგრძლივად შეუხორცებელი წყლულის გაჩენას და ქსოვილთა განგრენოზულ დაშლას არა მარტო შესაბამის კიდურზე, არამედ არაიშვიათად სხეულის მოშორებულ ნაწილებზეც, რომლებიც არ ინერვირდებიან დაზიანებული ნერვით, მაგალითად, კუჭსა და ნაწლავებში.

ორგანიზმზე ტროფიკული გავლენების განზოგადიებაში მონაწილეობს ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილება, მაგრამ განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ჰიპოთალამუსს, სადაც მოთავსებულია ნივთიერებათა ცვლის რეგულაციის ცენტრები, და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს.



სურ. 188. ძალის ქსოვილების ტროფიკული დაზიანება თავის ქალას ფუძეზე თურქულ კეზზე შუშის ბურთულის მოთავსების შემდეგ (ა. დ. სპერანსკის მიხედვით).

ჰიპოთალამუსის როლი დემონსტრირდება ა. სპერანსკის მრავალრიცხოვანი ექსპერიმენტებით. ასე მაგალითად, თავის ქალას ძირითადი ძვლის თურქულ კეზზე — მუხუდოს ოდენობის შუშის ბურთულის დადება ქრონიკულად აღიზიანებს შუამდებარე ტვინის (ჰიპოთალამუსის) ბირთვებს და იწვევს კანზე და საჭმლის მომნელებელ ტრაქტში მძიმე ტროფიკული წყლულების გაჩენას (სურ. 188).

კლინიკური დაკვირვებები ავადმყოფებზე, რომელთაც აქვთ ჰიპოთალამუსის დაზიანება, ადასტურებენ ექსპერიმენტების მონაცემებს და გვიჩვენებენ, რომ ამ დროს ქსოვილებში ვითარდება ნივთიერებათა ცვლის მოშლა — **დისტროფია** და ხდება ორგანოებისა და ქსოვილთა სტრუქტურების რღვევა.

ცხოველებს ტროფიკული მოშლილობანი აღენიშნებათ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილებისასაც (ე. ასრატიანი და სხვ.). ქსოვილთა ტროფიკაში დიდი ჰემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა ნაჩვენებია იყო მ. პეტროვას მიერ, რომელიც ხელოვნურად ქმნიდა მძიმე პირობებს ცხოველის უმაღლესი ნერვული მოქმედებისათვის და ამ დროს აღნიშნავდა ტროფიკული მოშლილობების გაჩენას.

ცხოველებს ტროფიკული მოშლილობანი აღენიშნებათ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილებისასაც (ე. ასრატიანი და სხვ.). ქსოვილთა ტროფიკაში დიდი ჰემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა ნაჩვენებია იყო მ. პეტროვას მიერ, რომელიც ხელოვნურად ქმნიდა მძიმე პირობებს ცხოველის უმაღლესი ნერვული მოქმედებისათვის და ამ დროს აღნიშნავდა ტროფიკული მოშლილობების გაჩენას.

გალიზიანებათა ჩატეხვა^{*)}

ზოგადი ნაწილი

ცენტრალური ნერვული სისტემა ინფორმაციას გარე სამყაროსა და ორგანიზმის შინაგანი მდგომარეობის შესახებ ღებულობს გალიზიანებათა მიმდებლობისადმი სპეციალიზებული რეცეპციის ორგანოებიდან. რეცეპციის მრავალ ორგანოს გრძნობათა ორგანოებს უწოდებენ, იმის გამო, რომ მათი გალიზიანებისა და მათგან თავის ტვინის დიდ ჰემისფეროებში იმპულსების მოსვლის შედეგად ჩვენში აღმოცენდებიან შეგრძნებები, აღქმები, წარმოდგენები, ე. ი. გარე სამყაროს გრძნობადი ასახვის სხვადასხვა ფორმები.

მხოლოდ რეცეპციის ორგანოების მიერ მიწოდებული ინფორმაციის მეოხებით შეიძლება განხორციელდნენ როგორც მარტივი რეფლექსები, ისე ქცევის სხვადასხვა აქტები და ფსიქიკური მოქმედება. ამაზე უკვე დიდი ხანია მიუთითებდნენ ფილოსოფოსები და ფიზიოლოგები. ი. სეჩენოვი თავის კლასიკურ ნაშრომში „თავის ტვინის რეფლექსებში“ წერდა: „ფსიქიკური აქტი არ შეიძლება წარმოიქმნას ცნობიერებაში გარეგანი გრძნობადი აგზნების გარეშე“.

რეცეპტორები წარმოადგენენ გალიზიანების მიმდებ ნერვულ დაბოლოებებს ან სპეციალიზებულ ნერვულ უჯრედებს, რომელნიც რეაგირებენ გარე სამყაროში მომხდარ გარკვეულ ცვლილებებზე.

იმპულსები რეცეპტორებიდან აფერენტული ნერვული ბოჭკოების გზით მიდიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში. პირველი რეცეპტორული ნეირონი-

* ამ თავში ნაწილობრივ გამოყენებულია პროფ. ნ. კ. ვერეშჩაგინის შიერ დაწერილი ტექსტი.

დან აგზნება გადაირთვება მეორეზე და შემდეგ მესამეზე (უკანასკნელი მოთავე-სებულისა თალამუსში) და აღწევს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს. ამ ნეირონული ჯაჭვის ყველა რგოლს აქვს მნიშვნელობა მიღებულ გაღიზიანებათა ანალიზში. ანალიზის უმაღლესი ფორმები ხორციელდება დიდი ჰემისფეროების ქერქით.

ნეირონთა მთელ ერთიანობას, რომელიც მონაწილეობს გაღიზიანების მიმღებლობაში და აგზნების გატარებაში და აგრეთვე თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების სენსორულ უჯრედებს ი. პავლოვი სთვლიდა ერთიან სისტემად. რომელიც მან აღნიშნა ტერმინით „ანალიზატორი“. რეცეპტორები ეს ანალიზატორის პერიფერიული რგოლია. აფერენტული ნეირონები და გამტარი გზებზე შეადგენენ ანალიზატორის გამტარ განყოფილებას, ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის უბნები, რომელნიც გაღიზიანებას მიმღებლობენ რეცეპტორებიდან. წარმოადგენენ ანალიზატორთა ქერქულ ბოლოებს.

ასრებობს მრავალი რეცეპტორული აპარატი, რომლებიც განსხვავდებიან მორფოლოგიური დიფერენცირებითა და ფიზიოლოგიური სპეციალიზაციით. რეცეპტორთა მორფოლოგიური დიფერენცირება ვლინდება სტრუქტურის სხვადასხვაობაში და აგრეთვე მით, რომ მრავალი რეცეპტორი მოქცეულია სპეციალიზებულ მრავალუჯრედიან ორგანოებში — რეცეპციის ორგანოებში. რომელნიც მოწყობილი არიან გამაღიზიანებელ ზემოქმედებათა გადაცემისათვის რეცეპტორულ უჯრედებზე ან ნერვულ დაბოლოებებზე. რეცეპტორების სპეციალიზაცია ვლინდება, ჯერ ერთი, მათ შეგუებაში გაღიზიანების გარკვეული სახის — სინათლის, ბგერის, ქიმიურის, მექანიკური, სითბური, სიცივის და ა. შ. მიღებისადმი და მეორეც, მათ მეტად მაღალ აგზნებადობაში, ე. ი. უნარით, რათა ისინი აიგზნონ გარე გამაღიზიანებლის მინიმალური ენერგიით.

1. რეცეპციის ორგანოების კლასიფიკაცია

რეცეპტორებს ორ დიდ ჯგუფად ჰყოფენ: შინაგან და გარეგან რეცეპტორებად. შინაგანი რეცეპტორები — ინტერორეცეპტორები — გზავნიან იმპულსებს, რომელნიც წარმოადგენენ სიგნალებს შინაგანი ორგანოების (ვისცერორეცეპტორები) მდგომარეობის შესახებ და სხეულის ან მისი ცალკე ნაწილების მდებარეობისა და მოძრაობის შესახებ სივრცეში (ვესტიბულორეცეპტორები და პროპრიორეცეპტორები). გარეგანი რეცეპტორები (ექსტერორეცეპტორები) იძლევიან სიგნალებს გარე სამყაროს საგნებისა და მოვლენების თვისებებისა და ორგანიზმზე მათი მოქმედების შესახებ.

რეცეპტორების კლასიფიკაცია შესაძლებელია იმ გაღიზიანებათა ფიზიკური ბუნების შესაბამისად, რომელთა მიმართ ისინი განსაკუთრებით მგრძნობიარენი არიან. ასეთი კლასიფიკაციის თანახმად არჩევენ: ფონორეცეპტორებს, ფოტორეცეპტორებს, მექანორეცეპტორებს, თერმორეცეპტორებს, ქემორეცეპტორებს, ბარორეცეპტორებს.

გარდა ამისა რეცეპციის ორგანოების დაყოფა შეიძლება იმ შეგრძნებათა ხასიათის მიხედვით, რომელნიც აღმოცენდებიან მათი გაღიზიანებისას. ამ ფსიქოფიზიოლოგიური კლასიფიკაციის თანახმად ჩვენ ვარჩევთ: მხედველო-

ბის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხების, სითბოსი და სიცვიის მიმღებ, სხეულის მღებარეობის, ტკივილის ორგანოებს.

ზოგიერთი რეცეპტორი აღჭურვილია უნარით გალიზიანება მიიღოს ორგანიზმიდან მნიშვნელოვანი მანძილით დაცილებული საგნებიდან. ასეთ რეცეპტორებს დისტანტურ რეცეპტორებს უწოდებენ. სხვა რეცეპტორები კი — კონტაქტური რეცეპტორები აღჭურვილნი არიან უნარით გალიზიანება მიიღონ მხოლოდ ისეთი საგნებიდან, რომელთანაც რეცეპტორული აპარატები უშუალო შეხებაში მოდიან.

რეცეპტორების აგზნებადობა

რეცეპტორები ხასიათდებიან მეტად მაღალი აგზნებადობით **ადექვატურ გამაღიზიანებლების** მიმართ, იმ გამაღიზიანებლების მიმართ, რომელთა მიღებისადმი ისინი სპეციალურად არიან მოწყობილნი. რეცეპტორების აგზნებადობაზე მსჯელობენ ენერგიის იმ მინიმალური რაოდენობის მიხედვით, რომელიც საჭიროა აგზნების აღმოსაცენებლად, ე. ი. გალიზიანების ზღურბლის მიხედვით.

რეცეპტორთა გალიზიანების ზღურბლი ადექვატურ გამაღიზიანებლების მიმართ მეტისმეტად მცირეა. ასე, მაგ., ფოტორეცეპტორები შეიძლება აიგზნონ სინათლის ერთეული ქვანტების მოქმედებით. კორტიის ორგანოს ბუსუსიანი უჯრედები რეაგირებენ ბგერითი რხევების ისეთი ენერგიის მოქმედებისას, რომელიც უდრის $1 \cdot 10^{-9}$ $\frac{\text{ერგი}}{\text{სმ}^2 \cdot \text{წამ}}$ — ამრიგად, რიგი რეცეპტორების ორგანოების

მგრძნობელობა შეიძლება შევადაროთ თანამედროვე ყველაზე სრულყოფილ ფიზიკურ ხელსაწყოს მგრძნობელობას.

რეცეპტორები აღჭურვილნი არიან უნარით აიგზნონ ეგრეთწოდებული **არაადექვატური გამაღიზიანებლების მოქმედებითაც**. მაგალითად, თვალზე ელექტრული დენის მოქმედებისას ან მექანიკური გალიზიანებისას (დარტყმისას) აღმოცენდება სინათლის შეგრძნება (აქედან გამოთქმა: „თვალებიდან ნაპერწკლები წამოცვიდა“), ხოლო ამავე გამაღიზიანებლების მოქმედებისას ყურზე აღმოცენდება ბგერის შეგრძნება („ყურებში მიწკრიალებს“), მაგრამ არაადექვატური გამაღიზიანებლების მოქმედების მიმართ რეცეპტორების აგზნებადობა ბევრად უფრო მცირეა და იმისათვის, რომ აღმოცენდეს, მაგალითად, სინათლის შეგრძნება თვალზე მექანიკური გალიზიანების მოქმედებისას, მისი ძალა უნდა იყოს რამდენიმე მილიარდჯერ მეტი იმაზე, რაც საჭიროა ადექვატური გამაღიზიანებლის მოქმედებისას.

რეცეპტორების აგზნებადობა არაა მუდმივი. იგი შეიძლება იცვლებოდეს როგორც უშუალოდ თვით რეცეპტორების მდგომარეობის შეცვლისას, ისე იმ იმპულსების გავლენით, რომლებიც მოდიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემიდან (თავის ტვინის ქერქიდან და რეტისულურ ფორმაციიდან) და რომელნიც სცვლიან რეცეპტორული აპარატების მგრძნობელობის დონეს („აწყობას“).

რეცეპტორების აგზნების მუხანდობა

გალიზიანების გავლენით რეცეპტორებში წარმოიქმნება ნერვული იმპულსები, ე. ი. ისინი აწარმოებენ გალიზიანების ტრანსფორმაციას აგზნებად. ამის საფუძველზე რეცეპტორებს ხშირად ადარებენ ტექნიკაში გამოყენებულ გა-

დამწოდებს — გარდამქნელებს, რომლებშიც გარეგანი ზემოქმედების მიყენებისას წარმოებს ელექტრული დენის ან ძაბვის გენერირება ან მათი ელექტრული მახასიათებლების შეცვლა. ასეთი შედარება მეტად პირობითია.

იმ პროცესებისაგან განსხვავებით, რომელთაც აღვნიშნეთ აქვს გადამწოდებში-გარდამქნელებში და რომელთა მუშაობა წარმოებს მათზე მოქმედი ენერგიის ხარჯზე, რეცეპტორებში გალიზიანების ენერგიის ტრანსფორმირება ავზნების პროცესად წარმოებს თვით რეცეპტორების ნივთიერებათა ცვლის ხარჯზე, და არა მათზე მოქმედი გარეგანი ენერგიის ხარჯზე. რეცეპტორებში ავზნების წარმოქმნის მექანიზმი მეტად რთულია.

გარეგანი სტიმული რეცეპტორზე მოქმედებისას იწვევს მისი ზედაპირული მემბრანის დეპოლარიზაციას; ეს დეპოლარიზაცია, თავისი თვისებებით ემსგავსება ლოკალურ პოტენციალს, მას ეწოდება რეცეპტორული ანუ გენერატორული პოტენციალი. რეცეპტორული პოტენციალი არ ექვემდებარება „ან სულ ან არაფრის“ კანონს, დამოკიდებულია გალიზიანების ძალაზე, აქვს სუმირების უნარი და არ ვრცელდება ნერვული ბოჭკოს გასწვრივ.

რეცეპტორული პოტენციალის ერთ-ერთ განმასხვავებელ თვისებებზეა წარმოადგენს მისი ხანგრძლივობა: ზოგიერთ რეცეპტორში იგი შეუცვლელად გრძელდება მრავალი წუთის განმავლობაში, სანამ მოქმედებს გამალიზიანებელი: კაროტიდული სინუსის პრესორეცეპტორებში, რომლებიც რეაგირებენ არტერიული წნევის აწევაზე, რეგისტრირებულია რეცეპტორული პოტენციალები რამდენიმე საათის განმავლობაში. ასეთი ხანგრძლივი დეპოლარიზაციის შენარჩუნება დაკავშირებულია ენერგიის ხარჯვასთან, რომელიც თავისუფლდება ნივთიერებათა ცვლის შედეგად; ამიტომ გასაგებია, რომ უჯრედშიგნითა ქანგვითი პროცესების დარღვევის გამომწვევი ნივთიერებები იწვევენ რეცეპტორული პოტენციალების გაქრობას.

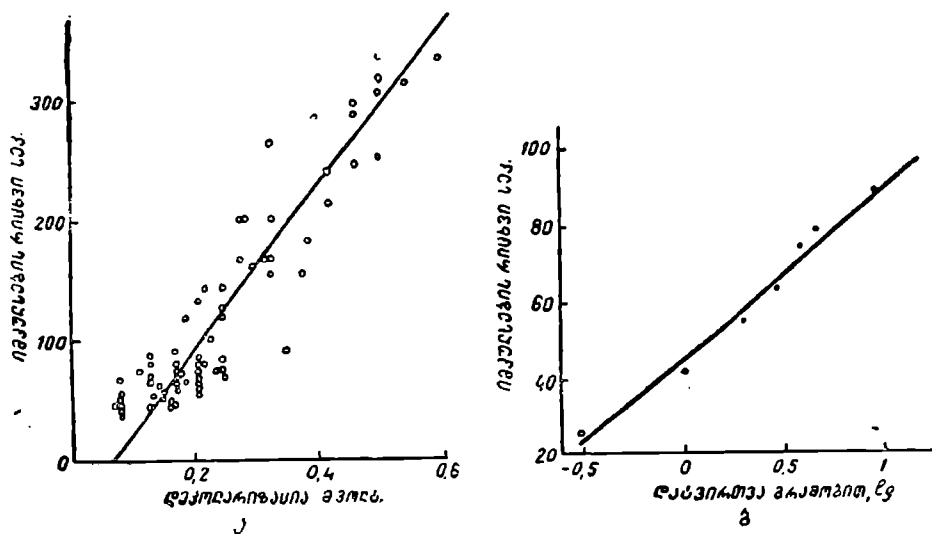
ასეობის მითითება, რომ რეცეპტორული პოტენციალი წარმოიქმნება გალიზიანების შედეგად რეცეპტორში წარმოქმნილი აცეტილქოლინით, რომელიც ცვლის მემბრანის განვლობას, რაც მის დეპოლარიზაციას იწვევს. ასეთ ეფექტს იწვევდნენ აცეტილქოლინის შეყვანით რეცეპტორების განლაგების ფარგლებში.

ფოტორეცეპტორში გენერატორული პოტენციალის წარმოქმნა დაკავშირებულია მხედველობითი პურპურის დაშლის რეაქციასთან. რეცეპტორული პოტენციალი შეიძლება წარმოიქმნას მთელ რიგ რეცეპტორებში ზედაპირული მემბრანის თვისებების უშუალო შეცვლის გამო მასზე მოქმედი გალიზიანების შედეგად, შუალედი ქიმიური რგოლის გარეშე.

როდესაც რეცეპტორული პოტენციალი აღწევს გარკვეულ კრიტიკულ სიდიდეს, იგი იწვევს რეცეპტორთან დაკავშირებულ ნერვულ ბოჭკოში აფერენტული იმპულსების განმუხტვას. ეს განმუხტვა წარმოიქმნება რეცეპტორთან უახლოეს, რანეის პირველ შევიწროებაში. ნოვაკინი, რომელიც სპობს რეცეპტორის მგრძნობელობას, არ მოქმედებს რეცეპტორულ პოტენციალზე, მაგრამ სპობს აფერენტულ იმპულსთა განმუხტვას ნერვულ ბოჭკოებში.

ზოგიერთ ობიექტებზე, მაგ., ბაყაყის კუნთოვან თითისტარებზე წარმოებული პირდაპირი გაზომვით ნაჩვენებია, რომ ნერვულ ბოჭკოებში აფერენტულ იმპულსთა სიხშირე პირდაპირ პროპორციულია მემბრანის დეპოლარიზაციის ოდენობისა, ე. ი. რეცეპტორული პოტენციალის ოდენობისა (სურ. 189, ა). ამასთან ერთად, აფერენტულ იმპულსთა სიხშირე ნერვულ ბოჭკოში პირდაპირ პროპორციულია გალიზიანების ძალის ლოგარითმისა (სურ. 189, ბ).

ამ ფაქტების დაპირისპირებით ირკვევა, რომ გაღიზიანების ძალასა და რეცეპტორული პოტენციალის ოდენობას შორის არსებობს არა პირდაპირი,



სურ. 189. შეფარდება ბაყაყის კუნთური თითისტარას რეცეპტორის მემბრანის დეპოლარიზაცია-
სა და იმპულსთა სიხშირეს შორის (ბ. კაციტ) (ა) და შეფარდება კუნთის თითისტარას
იმპულსთა სიხშირისა და კუნთზე მოქმედი დატვირთვის ლოგარითმს შორის (ბ. მეტიუსით)
(ბ). რგოლებით ნაჩვენებია ცალკეულ ცდათა შედეგი.

არამედ ლოგარითმული დამოკიდებულება. ეს ელექტროფიზიოლოგიური დაკ-
ვირვებანი შეესაბამება გ. ფენხერის მიერ მოწოდებულ ვებერის კანონის მათე-
მატიკურ გამოხატულებას.

ვებერ-ფენხერის კანონი

• 1834 წ. ვებერმა ჩამოაყალიბა კანონი, რომლის თანახმად გაღიზიანების ნა-
მატი, იმისათვის, რომ იგი გახდეს შესამჩნევი, ყოველთვის გარკვეული ოდენო-
ბით უნდა აღემატებოდეს მანამდე მოქმედ გაღიზიანებას. თავის ცდებში ვებე-
რი ხელის კანზე ათავსებდა გარკვეული წონის ტვირთს. ზედაწოლის შეგრძ-
ნების გაძლიერება აღმოცენდებოდა მხოლოდ მაშინ, თუ დამატებითი ტვირთი
გარკვეული ოდენობით აღემატებოდა მანამდე მოქმედ ტვირთს. ასე მაგალი-
თად, თუ კანზე მოქმედებს 100 გ სიდიდის ტვირთი, ზედაწოლის შეგრძნების
გაძლიერებისათვის საჭიროა დაემატოს 3 გ ტვირთი. თუ კანს აწევება 200 გ
წონის ტვირთი, ზედაწოლის გაძლიერების მინიმალური შეგრძნების აღმოსა-
ცენებლად საჭიროა დაემატოს 6 გ ტვირთი, კანზე 600 გ მოქმედებისას უნდა
დაემატოს 18 გ ტვირთი.

ვებერის მიერ შემჩნეული დამოკიდებულების გამოსახვა შეიძლება უბრა-
ლო განტოლებით.

$$\frac{\Delta I}{I} = K,$$

სადაც I გაღიზიანებაა, ΔI — გაღიზიანების ნამატი, K მუდმივი სიდიდე. ანა-

ლოგიური შეფარდება გალიზიანების გაძლიერებასა და შეგრძნების გაძლიერებას შორის დამტკიცებული იყო ვებერისა და სხვა მკვლევარების მიერ. სმენის, მხედველობის, კუნთური გრძნობისა და სხვა რეცეპტორების მიმართაც. ამასთან ნაჩვენებია იყო, რომ ვებერის კანონი მართებულია მხოლოდ გარკვეულ ფარგლებში: მეტად ძლიერი ან მეტად სუსტი გალიზიანებებისას K ოდენობა იცვლება. იგი იცვლება აგრეთვე რეცეპტორული აპარატის მდგომარეობასთან, კერძოდ მის ადაპტაციასთან დაკავშირებით.

გ. ფენჩერმა დამატებით გამოიკვლია შეგრძნების დამოკიდებულება გალიზიანების ძალაზე და მიღებული მონაცემების მათემატიკური ანალიზის შედეგად გამოიყვანა ფორმულა, რომელიც რამდენადმე სხვანაირად გამოსახავს ვებერის კანონს:

$$S = a \log R + B,$$

სადაც: S შეგრძნების სიდიდეა, R — გალიზიანების სიდიდე, a და B მუდმივნი. ამრიგად, ფენჩერის ფორმულის თანახმად შეგრძნება იზრდება გალიზიანების ძალის ლოგარითმის პროპორციულად.

რეცეპტორების ადაპტაცია

თითქმის ყველა რეცეპტორის საერთო თვისებას წარმოადგენს მათი ადაპტაცია, ე. ი. შეგუება გალიზიანების ძალისადმი. ადაპტაცია ვლინდება მგრძნობელობის დაქვეითებაში მუდმივად მოქმედ გალიზიანების მიმართ. სუბიექტურად ადაპტაცია ვლინდება „მიჩვევაში“ მუდმივად მოქმედ გამაღიზიანებლის სუნის, ბგერის, ტანისამოსის ზედაწოლის და სხვ. მიმართ. შენობაში შესვლისას, სადაც თამბაქოს ეწეოდნენ, ადამიანი მაშინვე გრძნობს თამბაქოს სუნს, მაგრამ თუ ამ ოთახში რჩება რამდენიმე წუთს, იგი უკვე ვერ გრძნობს მას. სწორედ ასევე ადამიანი ვერ ამჩნევს ტანისამოსის დაწოლას კანზე, ან ჩვეულ ხმაურს. ბნელი შენობიდან გამოსვლისას ადამიანი „ბრმავდება“ მზის კაშკაშა შუქის მოქმედებით, მაგრამ გარკვეული დროის განვლის შემდეგ თვალი განიცდის ადაპტაციას შუქისადმი და მხედველობა აღდგება.

ადაპტაციის დროს კლებულობს გენერატორული პოტენციალის სიდიდე და აფერენტულ ნერვში გამავალ იმპულსთა სიხშირე. ეს ნაჩვენებია იყო ე. ედრიანის ცდებით, რომელმაც აწარმოვა კანის რეცეპტორებიდან მომავალ აფერენტულ ბოჭკოების ელექტრული აქტივობის ჩაწერა. როგორც 190-ე სურათზე ჩანს, კანის გალიზიანება ნემსის წვერით იწვევს აფერენტულ ბოჭკოებში ნერვული იმპულსების წარმოქმნას, რომელთა სიხშირე თანდათან კლებულობს, მიუხედავად იმისა, რომ რეცეპტორზე მოქმედი გალიზიანების ძალა არ იცვლება.

ადაპტაციის უნარით მეტ-ნაკლებად აღჭურვილია თითქმის ყველა რეცეპტორი. გამონაკლისს წარმოადგენენ ვესტიბულო-და პროპრიორეცეპტორები.

როდესაც მუდმივად მოქმედ გამაღიზიანებლის მოქმედება წყდება, მისი გავლენით წარმოშობილი ადაპტაცია თანდათან ქრება და რეცეპტორის მგრძნობელობა მატულობს. ასეთია შიგნითა ყურის რეცეპტორების მგრძნობელობის მომატების მიზეზი მანამდე მოუსმენელ ბგერებისადმი, როდესაც ეს ხმაური წყდება იმ შენობაში, სადაც ადამიანი იმყოფებოდა. ასეთივეა თვალის რეცეპტორების მგრძნობელობის მომატების მიზეზი განათებული შენობიდან ბნელში

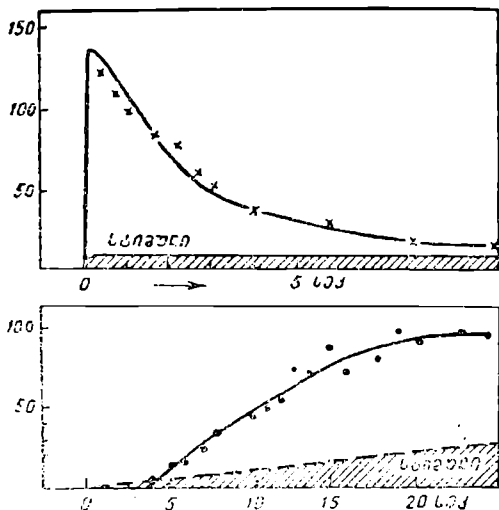
ვადასვლის შემდეგ (ამ მოვლენას არც თუ ისე მოხდენილად „სიბუნელისადმი ადაპტაციას“ უწოდებენ).

• გრძნობათა ორგანოების ადაპტაციის მექანიზმები მეტად რთულია. აქ მნიშვნელობა აქვს არა მარტო რეცეპტორებში მიმდინარე პროცესებს, არამედ **იმ ნერვული ცენტრების მდგომარეობის ცვლილებებს**, რომლებთანაც მოდიან იმპულსები ამ და სხვა რეცეპტორებიდან.

როგორც ლ. ა. ორბელისა და მისი თანამშრომლების მიერ ნაჩვენები იყო ანალიზატორების ყველა განყოფილების აგზნებადობის დონის „აწყობის“ პროცესებში მნიშვნელოვან როლს მონაწილეობს სიმპათიკური ნერვული სისტემა (სიმპათიკური ნერვული სისტემის ადაპტაციურ-ტროფიკული გავლენა), და როგორც უკანასკნელ დროს იყო ნაჩვენები, აგრეთვე ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაცია.

რ. გრანიტმა აღმოაჩინა სპეციალური იმპულსების გამტარებელი ნერვული ბოჭკოები (გამა-ეფერენტები), რომლებიც ცვლიან პროპრიოცეპტულ მოწყობილობის კენთოვანი თითისტარების აგზნებადობას. ე. ღესმეტმა კი დაადგინა, რომ ნერვულ ბოჭკოთა ეფერენტულ კონას, რომელიც პოდის რეტიკულურ ფორმაციიდან ლოკოკინასთან (რასმუსენის კონა), მიაქვს იმპულსები, რომელნიც ცვლიან კორტიის ორგანოს მგრძნობელობას ბგერებისადმი.

გრძნობათა ორგანოების მგრძნობელობა შეიძლება ცვალებადობდეს მოუწყვეტად რეცეპტორების რაოდენობისაგან დამოკიდებულებითაც. ამ მოვლენას პ. გ. სნაიკინმა რეცეპტორების ფუნქციური მობილობა უწოდა.



სურ. 190. კანის რეცეპტორებში აღმოცენებული იმპულსების სიხშირის ცვლილებები ნემსის წვერით გაღიზიანებისას (ე. ედრიანის მიხედვით). ზედა სურათი — კანში ჩასობილი ნემსის მდებარეობა არ იცვლება. ადაპტაცია ხდება სწრაფად და იმპულსების სიხშირე კლებულობს. ქვედა სურათი — ნემსი თანდათანობით შეჰყავთ კანის სიღრმეში. ადაპტაცია არ ხდება და ნერვულ იმპულსთა სიხშირე მატულობს, ორდინატაზე აღნიშნულია იმპულსის სიხშირე წამში.

ნერვულ სისტემაში ინფორმაციის კოდირება

რეცეპტორებზე მოქმედი გაღიზიანებანი ორგანიზმისათვის უსასრულო იმ სხვადასხვა ცვლილების ინფორმაციის წყაროა, რომლებიც წარმოიქმნებიან გარემოში და მის შინაგან მდგომარეობაში. რეცეპტორის მიერ მიღებული ინფორმაცია გადაეცემა ცენტრალურ ნერვულ სისტემას, სადაც ხდება მისი გადამუშავება და გაანალიზება. გადაცემა ხორციელდება აფერენტული ბოჭკოებით ნერვულ იმპულსთა ნაკადის სახით. მიმღებლობენ გრძნობათა ორგანოები სინათლეს თუ ბგერას, ქიმიურ თუ მექანიკურ ზემოქმედებას, სითბოს თუ სიცივეს, ინფორმაცია მათ შესახებ მიდის ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ერთგვაროვანი სიგნალების სახით. ბუნებრივად ისმება საკითხი: როგორ არის ორგანიზმის მიერ მიღებული ინფორმაცია „კოდირებული“, „შიფრირებული“ ნერვულ იმპულსთა ერთი შეხედვით მონოტონურ ერთგვაროვან ნერვულ იმპულსებში?

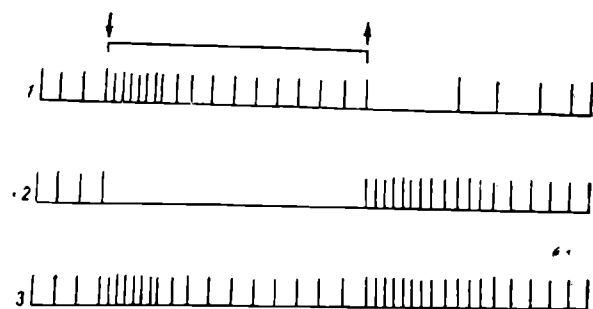
ელექტროფიზიოლოგიის მიღწევებმა, კავშირგაბმულობის ტექნიკის განვითარებამ და ინფორმაციის თეორიის დამუშავებამ დაგვაახლოვა ამ თეორიულად მნიშვნელოვან საინტერესო საკითხის გაგებასთან.

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რეცეპტორიდან ერთი აფერენტული ბოჭკოთი მოსულ სიგნალების ელექტროფიზიოლოგიური ანალიზი გვიჩვენებს, რომ ინფორმაცია მოქმედ გაღიზიანებების შესახებ გადაეცემა იმპულსთა ცალკეული ჯგუფების — „ბათქის“ სახით. ერთ და იმავე ბოჭკოში გამავალ ცალკეულ იმპულსთა ამპლიტუდა და ხანგრძლივობა თანაბარია, ხოლო თითოეულ ბათქში იმპულსთა სიხშირე და რიცხვი შეიძლება იყოს სხვადასხვა. აქედან დასკვნა — დროის თითოეული მცირე ინტერვალის განმავლობაში ნერვული ბოჭკო ან გადასცემს იმპულსს ან არ გადასცემს მას, ე. ი. იმყოფება ორიდან ერთ რომელიმე მდგომარეობაში: აგზნებულ ან არააგზნებულ მდგომარეობაში. ამის საფუძველზე ვარაუდობენ, რომ აგზნების გადაცემა ნერვულ ბოჭკოში ხორციელდება ორმაგი კოდით: იმპულსის არსებობით — იმპულსის უარსებობით.

კოდირება ეწოდება ინფორმაციის გარდაქმნას პირობით ფორმად — კოდად. ორმაგი კოდი ორი ციფრისაგან — 0 და 1 შემდგარ სხვადასხვა კომბინაციის სახით გამოიყენება ინფორმაციის შეყვანისას ელექტრონულ რიცხვულ გამომთვლელ მანქანაში. იგი შესაძლებლობას იძლევა მანქანაში შეყვანილი იყოს ინფორმაციათა დიდი რაოდენობა ნაირგვარი მოვლენებისა და ამბების შესახებ.

ინფორმაციის მოცულობა, რომელიც შეიძლება გადაცემული იყოს დროის ერთეულში, განისაზღვრება ორმაგი ერთეულების, ანუ ბიტების რაოდენობით.

თუ ვიცით იმპულსთა რაოდენობა, რომელიც შეუძლია გადასცეს ცალკეულ ნერვულ ბოჭკოს წამში, შეიძლება გაიზომოს ინფორმაციის გადაცემის



სურ. 191. ფონის იმპულსაცია და რეაქცია განათებაზე მხედველობის ნერვის სამ სხვადასხვა ბოჭკოში. სქემა (რ. გრანიტით). ისრით აღნიშნულია სინათლის ჩართვა და გამორთვა.

- 1 — რეცეპტორი რეაგირებს სინათლის ჩართვაზე;
- 2 — რეცეპტორი რეაგირებს სინათლის გამორთვაზე;
- 3 — რეცეპტორი რეაგირებს სინათლის ჩართვასა და გამორთვაზე. რეაქციის დაწყებამდე და მის შემდეგ ადგილი აქვს ფონურ იმპულსაციას.

ცალკეული არხების ტევადობა. თუ ნერვული ბოჭკო წარმოსახავს 100 იმპ/წამში, ეს ნიშნავს, რომ ყოველ 0,01 წამში შეიძლება გაიაროს ინფორმაციის 1 ორმაგმა ერთეულმა (1 იმპულსი და ერთი პაუზა. რომელიც გამოჰყოფს მას მომდევნო იმპულსისაგან): მაშასადამე, ცალკეულ ნერვული ბოჭკო ამ შემთხვევაში გადასცემს 1 წამში ინფორმაციის 100 ბიტს. თუ მივიღებთ მხედველობაში ბათქში იმპულსთა სხვადასხვა დაჯგუფებას, რომელიც დამოკიდებულია

გაღიზიანების ხასიათსა და რეცეპტორის თვისებებზე, ერთმა ნერვულმა ბოჭკომაც კი შეიძლება მოგვცეს რეცეპტორზე მოქმედი გამაღიზიანებლის თვისებების განსხვავების ფართო შესაძლებლობა.

სიგნალის ხასიათის გარკვევა, ერთდაგვარად, ხდება უკვე პერიფერიულ რეცეპტორებში, იმის გამო, რომ ისინი „აწყობილნი“ არიან გარკვეული სიგნალების აღქმისათვის, რომლებიც მათთვის ადექვატურია და რომელთა მიმართაც ისინი განსაკუთრებით მგრძნობიარენი არიან.

ზოგიერთ გრძნობათა ორგანოში, მაგალითად თვალში, არსებობს რეცეპტორები, რომლებიც სხვადასხვანაირად რეაგირებენ გამაღიზიანებლის მოქმედებასა და შეწყვეტაზე (სურ. 191). ზოგი რეცეპტორი აიგზნება მხოლოდ გაღიზიანების დასაწყისში (რეცეპტორი, რომელიც რეაგირებს გამაღიზიანებლის „ჩართვაზე“), სხვები — გაღიზიანების შეწყვეტის მომენტში (რეცეპტორი, რომელიც აიგზნება გაღიზიანების „ამორთვაზე“), მესამე სახის რეცეპტორები — გაღიზიანების დასაწყისში და დამთავრებისას (რეცეპტორები, რომლებიც რეაგირებენ გაღიზიანების „ჩართვაზე“ და „ამორთვაზე“). არსებობენ რეცეპტორები, რომლებიც წარმოადგენენ უწყვეტი (ფონური) იმპულსაციის წყაროს და იძლევიან ინფორმაციას ორგანოთა მუშაობის დაწყებისათვის მზადყოფნისა (მათი ტონუსის) და ორგანიზმის მდგომარეობის შესახებ. გამაღიზიანებლის მოქმედებისას მათ შეუძლიათ რეაგირება იმპულსაციის გახშირებით, ან გაიშვიათებისა და შეწყვეტის სახით.

გრძნობათა ორგანოზე მოქმედ გამაღიზიანებლის ძალაზე დამოკიდებულებით შეიძლება აიგზნეს რეცეპტორთა მეტი ან ნაკლები რაოდენობა, რომელთაგან იმპულსები გადაეცემა აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოთა სხვადასხვა რაოდენობას. რადგან ერთ და იმავე გრძნობათა ორგანოში ან რეფლექსის ერთსა და იგივე რეცეპტორული ველის ფარგლებში მოთავსებული სხვადასხვა რეცეპტორი შეიძლება განსხვავდებოდეს თავისი აგზნებადობით, ამიტომ სუსტი გაღიზიანებისას აიგზნებიან ყველაზე მაღალი აგზნებადობის მქონე რეცეპტორები; ძლიერი გაღიზიანებისას კი აიგზნება დაბალი აგზნებადობის მქონე რეცეპტორებიც. გარდა ამისა სივრცობრივი განლაგება — ტოპოგრაფია — აგზნებული რეცეპტორებისა შეიძლება იყოს სხვადასხვა, იმისაგან დამოკიდებულებით თუ გაღიზიანებათა რა ერთობლიობა მოქმედებს. ასე მაგალითად, ორი სხვადასხვა პეიზაჟის დათვალიერებისას ან ორი სხვადასხვა მუსიკალური ნაწარმოების მოსმენისას აიგზნება რეცეპტორთა სხვადასხვა ჯგუფი და ნერვულ იმპულსთა ბათქები, რომლებიც განსხვავდებიან სიხშირით და რაოდენობით, შედიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სხვადასხვა აფერენტული ბოჭკოებით. ეს იმპულსები ააგზნებენ რა მრავალ სხვადასხვანაირად ლოკალიზებულ ნეირონებს, წარმოადგენენ მათთვის მეტად ფართო ინფორმაციის წყაროს. ამ ინფორმაციის ანალიზი ხდება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და მის უმაღლეს ნაწილში — დიდი ჰემისფეროების ქერქში.

ტკივილის რეცეპცია

ყველა სხვა დანარჩენი რეცეპტორებისაგან განსხვავებით, ტკივილის რეცეპტორებს არ გააჩნიათ რაიმე ადექვატური გამაღიზიანებელი. ტკივილის ანუ ნოციცეპტიკური შეგრძნებები შეიძლება წარმოიქმნან ყოველი მეტად ძლიერი გამაღიზიანებლის მოქმედებით. რადგანაც ასეთი გამაღიზიანებლები იწვევენ ქსოვილების დაზიანებას, ამიტომ მათი გავლენით წარმოიქმნილ მტკივნეულ შეგრძნებებს დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვთ. ისინი აცნობებენ ორგა-

ნიშმს საშიშროების შესახებ და იწვევენ თავდაცვით რეფლექსებს, რათა აიცილონ ტკივილის გამომწვევი გაღიზიანებანი. სწორედ ამიტომ 200 წლის წინათ ფრანგი ფილოსოფოსი ვოლტერი წერდა, რომ ტკივილი „ყველა ჩვენი საშიშროების ერთგული დარაჯია. ტკივილი ხმამაღლა და განუწყვეტელი დაუძინებთ გვაფრთხილებს: იყავით ფხიზლად, გაუფრთხილდით, შეინარჩუნეთ თქვენი სიცოცხლე“.

ტკივილის შეგრძნებები არაიშვიათად დაავადების ერთ-ერთი პირველთაგანი, ზოგჯერ კი მხოლოდ ერთადერთი გამოვლინებაა, რითაც ექიმს საშუალება ეძლევა დასვას დიაგნოზი, განსაზღვროს დაავადების სიმძიმე და საჭირო სამკურნალო ღონისძიებანი. მაგრამ ყოველთვის როდია შესაბამისობა დაავადების სიმძიმესა და ტკივილის შეგრძნების ინტენსივობას შორის. ხშირად შინაგანი ორგანოების სერიოზულ დაზიანებას თან არ ახლავს ტკივილის შეგრძნება და, პირიქით, არაიშვიათად მეტისმეტად ძლიერი ტკივილის შეგრძნებები აღმოცენდება მეტად უმნიშვნელო და არასაშიში დაზიანების დროს და წარმოადგენენ ტანჯვის უმთავრეს მიზეზს.

ტკივილის მიმღები რეცეპტორული აპარატები

საკითხი იმის შესახებ, თუ რომელი ნერვული სტრუქტურა მიმღებლობს ტკივილს, ჯერ გადაწყვეტილი არ არის. ერთნი ფიქრობენ, რომ ტკივილის მიმღებლობისათვის არ არსებობენ გარკვეული რეცეპტორები, რადგან ყოველი რეცეპტორისა და ნერვული ღეროს ძლიერ გაღიზიანებას შეუძლია გამოიწვიოს ტკივილის გრძნობა. მეორენი თვლიან, რომ მტკივნეულ გაღიზიანებათა მიმღებლობა ხდება „მტკივნეულ“ ნერვულ ბოჭკოთა თავისუფალი დაბოლოებებით.

მეორე შეხედულების მთავარ დამამტკიცებლად შემდეგ ფაქტებს ასახელებენ: 1. არსებობს მდგომარეობა, რომელსაც ანალგეზიას უწოდებენ და რომლის დროსაც ტკივილი არ არსებობს, მაგრამ შეხების გრძნობა შენარჩუნებულია (იგი ჩნდება მსუბუქი ნარკოზის დროს და აგრეთვე ზურგის ტვინის ზოგიერთი დაავადების დროს) და მაშინ კანზე ჭრილობა შეიგრძნობა როგორც შეხება და ზედაწოლა და არა როგორც ტკივილი. 2. კანში მოთავსებულია ტკივილის განსაკუთრებული წერტილები: თუ კანის სხვადასხვა უბნებს ეუჩხვლეტთ ნემსით, შეიძლება მოვხვდეთ კანის ისეთ უბანში, როდესაც ტკივილი წარმოიქმნება ერთბაშად, შეხების წინასწარი გრძნობის გარეშე. თვალის რქოვანა გარსის შუაში შეხების წერტილები არ მოიპოვება, მაგრამ არიან მტკივნეული წერტილები; ჰისტოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ იქ ტოტიანდებიან მხოლოდ მგრძნობიარე ნერვების შიშველი ბოჭკოები შეხების ყოველგვარი სპეციფიკური სხეულაკების გარეშე. 3. ნერვის გადაჭრისა და გადაჭრილი ბოლოების ერთმანეთთან მიკერების შემდეგ ნერვული ბოჭკოების რეგენერაციის პროცესში ჯერ აღსდგება ტკივილის მგრძნობელობა და მხოლოდ შემდეგ, მნიშვნელოვანი დროის განვლის შემდეგ, მგრძნობელობის დანარჩენი სახეები. ჯერ როდესაც მხოლოდ ტკივილის მგრძნობელობაა აღდგენილი, კანის ყოველგვარი გაღიზიანება — შეხება, ხელის წასმა, ზეწოლა — ხშირად იწვევს მოუთმენელი ტკივილის შეგრძნებას. მგრძნობელობის სხვა სახეების (ტაქტილური, სითბოსი, სიცივის) აღდგენისას გადაჭარბებული

ტკივილის შეგრძნებები ქრებიან და ტკივილის გრძნობა იძენს ჩვეულებრივ ხასიათს. არსებითია ის, რომ ნერვის დაზიანების შემდეგ შეგრძნებათა აღდგენის ასეთი თანმიმდევრობა შესაბამება დაზიანებული ნერვული ღეროებისა და რეცეპტორების რეგენერაციის გარკვეულ მორფოლოგიურ ეტაპებს. ნერვულ ბოჭკოთა რეგენერაციის ადრეულ ეტაპზე მათ არა აქვთ მიელების გარსი და წარმოადგენენ თავისუფალ ნერვულ დაბოლოებებს (შიშველი ღერძ-ცილინდრები). სწორედ ამ დროს ყოველგვარი გაღიზიანება აღიქვება როგორც ტკივილი. მიელების გარსის გამოჩენის შესაბამისად და რეცეპტორთა სტრუქტურის აღდგენისას, ჩნდება კანის ჩვეულებრივი მგრძნობელობა, ხოლო გადაჭარბებული ტკივილის შეგრძნებები ქრებიან.

ტკივილის იმპულსების გაზომვითი გოჭოვები

ნერვული ღეროებისა და ბოჭკოების აფერენტული იმპულსაციის ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა მტკივნეულ გაღიზიანებათა დროს გვიჩვენეს, რომ იმპულსები, რომელნიც ტკივილს იწვევენ, ტარდება ორი ტიპის აფერენტული ბოჭკოებით. ერთი მათგანი ეკუთვნის A δ ჯგუფს. ეს წვრილი მიელინური ბოჭკოებია, რომლებშიც აგზნება ტარდება 5—15 მ/წამის სიჩქარით, მეორე წვრილი უმიელინო ბოჭკოებია, რომელნიც მიეკუთვნებიან C ჯგუფს და რომელშიც აგზნება ტარდება 1—2 მ/წამის სიჩქარით. მტკივნეულ იმპულსთა გავრცელების სხვადასხვა სიჩქარის შესაბამისად და, მაშასადამე, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მათი სხვადასხვა დროს მოსვლის შესაბამისად, მტკივნეული გაღიზიანება იწვევს ორმაგ შეგრძნებას — დასაწყისში სწრაფ-წარმავალს, ზუსტად ლოკალიზებულს, მაგრამ არა ძლიერს, რომელიც შეიცვლება განფენილ „ჩლუნგ“, სუბიექტურად მეტად არასასიამოვნო ძლიერი მტკივნეული შეგრძნებით.

არსებობს მოსაზრება, რომ ტკივილის გრძნობა აღმოცენდება იმ შემთხვევაში, როდესაც აფერენტულ ბოჭკოთა მეტად დიდ რაოდენობაში ერთდროულად ჩნდება სინქრონული ნერვული განმუხტვები. ეს მოსაზრება გვეხმარება გავიგოთ ის ფაქტი, რომ ნერვულ ბოჭკოთა რეგენერაციის დროს, როდესაც მიელების გარსის ფორმირება ჯერ არ მომხდარა, კანის რეცეპტორთა ყოველგვარი გაღიზიანება აღიქვება როგორც მტკივნეული. მიელების გარსის უარსებობა აადვილებს ნერვულ ბოჭკოთა ერთდროულად დიდი რაოდენობით ჩათრევას აგზნების პროცესში.

ტკივილის რეცეპტორთა ადაპტაცია

ტკივილის რეცეპტორთა ადაპტაცია შეიძლება გამოვალინოთ შემდეგი ცდით: თუ კანში ჩაეურჭობთ ნემსს და ადგილიდან არ დაეჭრავთ მას, მაშინ ჩხვლევით აღმოცენებული ნერვული იმპულსები და ტკივილის შეგრძნება წყდება. ისინი კვლავ გამოჩნდებიან ყოველი მოძრაობისას, რადგანაც ამ დროს ხდება ნემსის გადაადგილება და ტკივილის ახალი არაადაპტირებული რეცეპტორების გაღიზიანება (სურ. 190).

მტკივნეული გაღიზიანებანი იწვევენ მრავალნაირ რეფლექსურ რეაქციებს. მათ დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს ის, რომ რეფლექსური აქტის განხორციელებაში ჩაირთვება სხეულის მრავალი ორგანო.

ტკივილის რეფლექსების დროს ადგილი აქვს: კუნთური ტონუსის გაზრდას, გულის მოქმედებისა და სუნთქვის გახშირებას, სისხლის ძარღვების შევიწროებას, არტერიული წნევის მომატებას, შარდის გამოყოფისა და საჭმლის მომნელებელი წვენების სეკრეციის შემცირებას, ოფლის გამოყოფის გაძლიერებას, ნაწლავთა მოტორული მოქმედების შეკავებას, სისხლში შაქრის შემცველობის მომატებასა და გლიკოგენის გაძლიერებულ დაშლას, თვალის გუგების შევიწროებას და მთელ რიგ მოვლენებს. მრავალი ამ ჩამოთვლილ რეაქციებიდან სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებისა და ადრენალინისა და ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონების გაძლიერებული სეკრეციის შედეგია. გაძლიერებულია აგრეთვე კორტიკოსტეროიდების სეკრეცია. ტკივილის რეფლექსის ყველა ჩამოთვლილ ვეგეტაციურ კომპონენტს მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის ძალების მობილიზაციისათვის, რაც აუცილებელია სიცოცხლისათვის საშიში სიტუაციების დროს, როდესაც ადგილი აქვს ქსოვილთა დაზიანებას და მის თანმხლებ ტკივილის შეგრძნებას.

**მტკივნეულ გაღიზიანებათა ლოკალიზაციის განსაზღვრა
და არაქლონი ტკივილვა**

ადამიანი კარგად განსაზღვრავს მტკივნეულ უბნებს კანის ზედაპირზე. ამასთან ერთად შინაგან ორგანოების ტკივილებისას, მტკივნეული გაღიზიანების ადგილის ლოკალიზების უნარი ხშირად არა მკაფიოდ არის გამოხატული. სხეულის შინაგანი ორგანოების დაავადებისას ტკივილი შეიძლება შეიგრძნობოდეს არა დაავადების ადგილზე, არამედ სხეულის სხვა ნაწილებში, მაგალითად კანის ზედაპირზე. ასეთ ტკივილებს არ ეკლია ტკივილებს უწოდებენ.

მაგალითად შეიძლება დავსახელოთ გულის ანგინის (სტენოკარდიული) შეტევა, გულის მეკებავი სისხლის ძარღვების სპაზმის დროს, როდესაც ტკივილის შეგრძნებები აღმოცენდება არა მხოლოდ გულის მიდამოში, არამედ არაიშვითად მარცხენა ხელსა და ბეჭში, კისრისა და თავის მარცხენა ნახევარში. არტერიული ტკივილის ეს შეგრძნებები შეიძლება გაცილებით ძლიერი იყოს, ვიდრე ტკივილები გულის მიდამოში. სხვა შინაგანი ორგანოების დაავადებათა დროსაც აქვს ადგილი არაქლონი ტკივილებს კანის გარკვეულ უბნებში. კანის იმ უბანს, რომელშიც აღმოცენდება ტკივილი რომელიმე შინაგანი ორგანოს დაზიანების დროს, უწოდებენ ზანარინ-კედის ზონას.

კანის გაღიზიანების დროს აღმოცენებული ტკივილის შეგრძნებას ახასიათებს უფრო სრულყოფილი ლოკალიზაცია, ალბათ იმის გამო, რომ კანის მტკივნეულ წერტილების გაღიზიანებასთან ერთდროულად ღიზიანდებიან ტაქტილური რეცეპტორები, რომელთა გაღიზიანების ლოკალიზაცია ადამიანის მიერ ზუსტად წარმოებს.

ქ ა ვ ი ლ ი

კანის რეცეპტორების გაღიზიანების დროს აღმოცენებულ თავისებურ არა სასიამოვნო შეგრძნებას წარმოადგენს ქ ა ვ ი ლ ი, რომელიც იწვევს კანის ფხანის რეფლექსურ რეაქციას. ქავილის შეგრძნებას უკავშირებენ ტკივილის რეცეპტორებს, რომელნიც ეპიდერმისის ქვეშ

არაან მოთავსებულნი. სწორედ ტკივილის რეცეპტორების როლის შესახებ მოწმობს ის ფაქტი, რომ ტაქტილური მგრძნობელობის დაკარგავს არ ახლავს თან ქაეილის გაქრობა. ხოლო ტკივილის მგრძნობელობის დაკარგვა, რაც ადგილობრივ ტკივილდამაღმელებელ საშუალებებით (მაგალითად, კოკაინით) გამოიწვევა, სპობს ქაეილს.

რეცეპტორებს, რომელთა გაღიზიანების დროსაც წარმოიქმნება ქაეილი, წარმოადგენენ ეპიდერმისის ქვეშ მოთავსებული თავისუფალი ნერვული დაბოლოებები, ისინი დაკავშირებული არიან წერილ უგარსო ნერვულ ბოჭკოებთან.

ქაეილის წარმოქმნაში მნიშვნელობა აქვთ კანში ზოგიერთი ქიმიური ნაერთების წარმოქმნას, რომელნიც აღიზიანებენ რეცეპტორებს. ამ ნივთიერებათა რიცხვს ზოგიერთი მკვლევარი ნიკოტინებს ჰისტამინს, რომლის კანქვეშ შეყვანა მეტად მცირე დოზით იწვევს მკვეთრ ქაეილს, რასაც თან ახლავს კაპილარების გაფართოება და ბუშტულის გაჩენა. ჰისტამინზე უფრო აქტიურნი არიან ზოგიერთი პეპტიდაზები — პოლიპეპტიდების დამშლელი ფერმენტები. მათი შეყვანა უმნიშვნელო რაოდენობით შიგ კანში, იწვევს მოუთმენელ ქაეილს. ამ ნივთიერებათა მოქმედება ითვლება სპეციფიკურად, რადგანაც მათი გავლენით ჩნდება ქაეილი, რომელსაც თან არ ახლავს კაპილართა გაფართოების, ანთებისა და ბუშტულის არავითარი ჩნშნები.

მ ი ს ც ე რ ო რ ე ც ე პ ც ი ა

შინაგანი ორგანოებისა და სისხლძარღვების რეფლექსური რეგულაცია ხორციელდება მათში მოთავსებულ იმ რეცეპტორების მონაწილეობით, რომელნიც მიმღებლობენ შინაგანი გარემოს უნატიფეს ცვლილებებს და წარმოადგენენ რეფლექსურ რეაქციათა გამომწვევ აფერენტული იმპულსების წყაროს.

ამ რეცეპტორთა შესაძლებელი მნიშვნელობის შესახებ მიუთითებდა ჯერ კიდევ ი. სეჩენოვი, რომელიც ხაზს უსვამდა შინაგანი ორგანოების მგრძნობელობის როლს ადამიანის ქცევისა და ფსიქიკური მდგომარეობის რეგულაციაში.

შინაგან ორგანოებსა და სისხლის ძარღვებში მოთავსებულ რეცეპტორებს, რომელნიც მიეკუთვნებიან შინაგან რეცეპტორებს, ვ ი ს ც ე რ ო რ ე ც ე პ ც ო რ ე ბ ს უწოდებენ. ისინი ფართოდაა წარმოდგენილი ორგანიზმში.

ვისცერორეცეპტორების გამოკვლევისათვის ცხოველებზე დაყენებულ ცდებში სწავლობენ რეფლექსურ რეაქციებს წარმოქმნილს მათი გაღიზიანების დროს და აწარმოებენ იმ ბიოელექტრული პოტენციალების რეგისტრაციას, რომელნიც აღმოცენდებიან აფერენტულ ბოჭკოებსა და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში.

შინაგანი ორგანოების რეცეპტორების შესწავლისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს ვ. ჩერნიგოვსკის მიერ გამოყენებულ ორგანოთა იზოლირებული პერფუზიის მეთოდიკას, რომლის დროსაც შენარჩუნებულია ორგანოების დაუზიანებელი აფერენტული და ეფერენტული ნერვული კავშირები ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან. იზოლირებულ სისხლძარღვთა კალაპოტში ზოგიერთ ნივთიერებათა შეყვანა, ორგანოს სისხლის ძარღვებში გატარებულ რინგერ-ლოკის ხსნარის ტემპერატურისა და წნევის შეცვლა, იწვევენ სუნთქვის, სისხლის მიმოქცევისა და სხვა ფუნქციათა რეფლექსურ ცვლილებებს. ამ ცდებში ღებულობენ ზომებს, რათა საპერფუზიო ხსნარი არ გადავიდეს სისხლის საერთო ცირკულაციაში და ამ გზით გამორიცხავენ ორგანიზმზე მის ჰუმორალურ მოქმედებას. გამოკვლეული რეაქციების რეფლექსურ ბუნებაზე

ლაპარაკობენ იმ შემთხვევაში, თუ ეს რეაქცია ქრება პერფუზირებულ ორგანოსთან მიმავალი ნერვების გადაჭრის შემდეგ.

ინტერორეცეპციის გამოსაკვლევად კ. ბიკოვმა თანამშრომლებით გამოიყენა შინაგანი ორგანოების გაღიზიანებაზე პირობითი რეფლექსების გამომუშავების მეთოდი. მის ცდებში ვისცერორეცეპტული გაღიზიანება, რომელსაც თან ახლდა რომელიმე უპირობო რეფლექსური გამაღიზიანებელი, ხდებოდა პირობითი რეფლექსის სიგნალი. ამგვარი ცდებით დამტკიცდა შინაგანი ორგანოების კავშირი დიდი ჰემისფეროების ქერქთან, როგორც ორგანიზმის ფუნქციათა რეგულაციის უმაღლეს ცენტრთან.

ყველა ამ მეთოდით ნაჩვენებია, რომ შინაგანი ორგანოების რეცეპტორებს გააჩნიათ რთული და ნატიფი მგრძნობელობა და სპეციფიკურად რეაგირებენ მრავალ ზემოქმედებაზე.

ერთი წყება ვისცერორეცეპტორების ადექვატურ გამაღიზიანებელს წარმოადგენს წნევის ცვლილებები, მეორის—მექანიკური გაღიზიანებანი, მესამის — ქიმიური აგენტები, რომელნიც ცირკულირებენ სისხლში ან წარმოიშვებიან ნივთიერებათა ცვლის შედეგად, მეოთხის—ტემპერატურის ცვლილებები. ეს იმას ნიშნავს, რომ შინაგან ორგანოებსა და სისხლის ძარღვებში მოიპოვებიან პრესო-, მექანო-, ქემო- და თერმორეცეპტორები.

ვისცერორეცეპტორების ფიზიოლოგიური როლი ძირითადად მდგომარეობს შინაგანი ორგანოების მუშაობის რეგულაციაში; ვისცერორეცეპტორული იმპულსების მეშვეობით ხორციელდება რეფლექსური კავშირი ორგანოებს შორის. ასეთი რეგულაციის მაგალითები უკვე აღწერილი იყო წინა თავებში ორგანიზმის ცალკულ სისტემათა ფიზიოლოგიის გადმოცემის დროს. ტიპურ ვისცერორეცეპტორულ რეფლექსებს წარმოადგენენ: ჰერინგისა და ბრაიერის რეფლექსი, რომელიც ახორციელებს სუნთქვის აქტის თვითრეგულაციას; რეფლექსები კაროტოიდულ სინუსში და კაროტიდულ სხეულში მოთავსებული პრესო-და ქემორეცეპტორებიდან, კუჭის წვენის რეფლექსური გამოყოფა, მოშარდვისა და დეფეკაციის რეფლექსური აქტები, რეფლექსური ხველა, რეფლექსური პირღებინება და სხვ.

ზოგიერთ ვისცერორეცეპტორთა გაღიზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს ესა თუ ის შეცნობადი შეგრძნებები. მაგალითად შარდის ბუშტისა და სწორი ნაწლავის კედლების გაჭიმვის გზით ვისცერორეცეპტორების გაღიზიანებისას აღმოცენდებიან დეფეკაციისა და შარდზე მიდგომის სურვილის დამახასიათებელი შეგრძნებები. ვისცერორეცეპტულ იმპულსებს მნიშვნელობა აქვთ ზოგიერთ ისეთ შეგრძნებათა აღმოცენებაში, რომელნიც ასახავენ ორგანიზმის როგორც მთლიანის მდგომარეობას; ასეთებია შიმშილისა და წყურვილის შეგრძნებები.

მრავალი შინაგანი ორგანოს (ჯული, ღვიძლი, თირკმელი, ელენთა, საშვილოსნო და სხვა) და აგრეთვე სისხლის ძარღვების ვისცერორეცეპტორების გაღიზიანება არ იწვევენ შეცნობად შეგრძნებებს. მაგრამ ზოგიერთი პათოლოგიური პროცესების დროს ინტერორეცეპტორებიდან მომდინარე იმპულსებმა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში შეიძლება ფართო ირადიაცია განიცადონ და გამოიწვიონ გაურკვეველი „ბუნდოვანი“ შეგრძნებები, რომელთაც ხშირად თან ახლავთ ძლიერი ტკივილები.

მკვეთრად გამოხატული მგრძნობელობით არიან ალჰურვილი ჩვენი სხეულის სეროზული გარსები. მათი გაღიზიანება (ოპერაციის, ჭრილობის მიყენების, ან ანთებითი პროცესის დროს) მეტად მტკივნეულია.

იმ ცდების საფუძველზე რომლებშიც წარმოებდა პირობითი რეფლექსების გამომუშავება, უნდა ვივარაუდოთ, რომ ვისცერორეცეპტულ იმპულსებს

მნიშვნელობა აქვთ ქცევის რთულ აქტებში. ამ იმპულსების გავლენით აიხსნება ის, რომ შინაგანი ორგანოების მდგომარეობის ცვლილებებს მათი დაავადების დროს, თან სდევს ავადმყოფის გუნებგანწყობის, თვითგრძნობისა და ქცევის შეცვლა.

ტაქტილური და ტემპერატურული რეცეპცია

ტემპერატურული რეცეპცია

ინფორმაცია გარე სამყაროს ტემპერატურის შესახებ აუცილებელია სხეულის ტემპერატურის რეგულირებისათვის. მას ღებულობენ თერმორეცეპტორები, რომელნიც მოთავსებულნი არიან კანში და აგრეთვე თვალის რქოვანა გარსზე და ლორწოვან გარსებში.

თერმორეცეპტორები იყოფიან 2 ჯგუფად: 1) სიცივის მიმღები და 2) სითბოს მიმღები. საკითხი იმის შესახებ სახელდობრ რომელი რეცეპტორები ღებულობენ ტემპერატურულ გაღიზიანებებს, საკმაოდ ნათელი არაა. სიცივისადმი ან სითბოსადმი განსაკუთრებით მგრძნობიარე კანის უბნების ჰისტოლოგიური გამოკვლევების საფუძველზე თვლიან, რომ სითბოს რეცეპტორებს წარმოადგენენ რუფინის სხეულაკები, ხოლო სიცივის რეცეპტორებს — კრაუზეს კოლბები (სურ. 192). მაგრამ კანის ზოგიერთ უბნებში, რომელნიც მიმღებლობენ სიცივეს და სითბოს. არც კრაუზეს კოლბებია და არც რუფინის სხეულაკები. ამიტომ ფიქრობენ, რომ სითბოსა და სიცივის რეცეპტორებს შეიძლება წარმოადგენდნენ აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოთა შიშველი დაბოლოებანი.

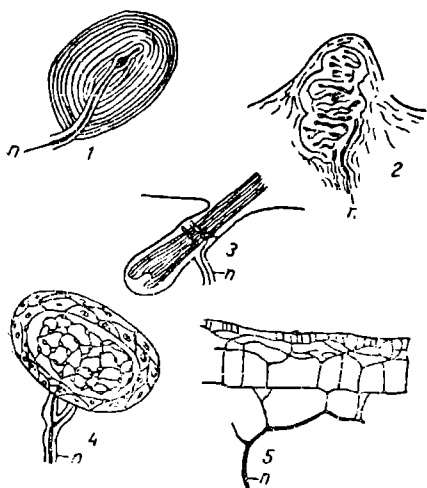
სიცივისა და სითბოს რეცეპტორები სხვადასხვა სიღრმეზე თავსდებიან: სიცივისა 0,17 მმ სიღრმეზე, ხოლო სითბოსი 0,3 მმ სიღრმეზე კანის ზედაპირიდან. ამით იძლევიან იმის ახსნას, რომ რეაქციის დრო სიცივით გაღიზიანებაზე ნაკლებად ხანგრძლივია, ვიდრე სითბოთი გაღიზიანებაზე.

ტემპერატურული რეცეპტორები კანის განსაკუთრებულ წერტილებშია თავმოყრილი. შესატყვის წერტილების ლოკალიზაციას არკვევენ კანის სხვადასხვა უბანზე თბილი ან ცივი წვეტით შეხების გზით.

სიცივის წერტილების საერთო რიცხვი ადამიანის სხეულის ზედაპირზე დაახლოებით 250 000-ია, სითბოს წერტილები კი მხოლოდ 30 000-ია.

ტემპერატურული რეცეპტორები შეიძლება ავაგზნოთ არაადექვატური გამაღიზიანებლებითაც. ასე, სიცივის რეცეპტორები შეიძლება ავაგზნოთ სითბოთი. ამით და აგრეთვე სიცივისა და სითბოს რეცეპტორების მდებარეობის სხვადასხვა სიღრმით ხსნიან სიცივის პარადოქსულ შეგრძნებას სითბოს ზემოქმედებით. მაგალითად, კანზე რომ მოვათავსოთ გამთბარი ვერცხლის თხელი ფირფიტა, წარმოიქმნება სიცივის შეგრძნება. უმნიშვნელო სითბოტევადობის გამო ფირფიტა ასწევს მაღლა კანის მხოლოდ ზერელე შრეების ტემპერატურას, რის გამოც ღიზიანდებიან მხოლოდ და მხოლოდ სიცივის რეცეპტორები. იმის გამო, რომ სიცივის რეცეპტორები უფრო ზედაპირულად არიან მოთავ-

სებულნი, გამაღიზიანებელმა შეიძლება იმოქმედოს მხოლოდ მათზე, ისე რომ სრულიად არ მოქმედებდეს სითბოს რეცეპტორებზე. სიცივის პარადოქსული შეგრძნება არაიშვიათად უჩნდება ადამიანს ცხელ აბაზანაში ჩასვლის პირველ მომენტში.



სურ. 192. კანის რეცეპტორთა სხვადასხვა სახეები. 1 — პაჩინის სხეულაქი; 2 — მეისნერის სხეულაქი; 3 — წერვული წნული თვის პარკში; 4 — კრაუნის კოლბა; 5 — წერვული წნული რქოვანა გარსში; 6 — წერვული ბოჭკო.

ბოს რეცეპტორებიდან, იმპულსთა სიხშირე $37,5-40^{\circ}$ დროს წამში უდრის 1,5—3,5-ს. ტემპერატურულ რეცეპტორებში იმპულსთა განუწყვეტელ განმუხტვების არსებობას მნიშვნელობა აქვს თერმორეგულაციაში.

ი. ცოტერმანის ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ ტემპერატურული რეცეპტორებიდან იმპულსებს ატარებენ წვრილი მიე-ლინიანი ბოჭკოები.

ტემპერატურათა გარკვეულ დიაპაზონში როგორც სიცივისა, ისე სითბოს რეცეპტორები, აწარმოებენ იმპულსთა მუდმივ განმუხტვას. მაგალითად, ცდებში, აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალების რეგისტრაციისას, რომელიც ენის სიცივის რეცეპტორიდან მოდის, გამოვლინდა რომ 38° დროს იმპულსთა სიხშირე წამში 5-ის ტოლია. თუ ტემპერატურა 30° -ია, იმპულსთა სიხშირე წამში უდრის 10—12. უფრო დაბალი ტემპერატურის დროს იმპულსთა სიხშირე კლებულობს და 10° -ის დროს სიცივის რეცეპტორებიდან მომდინარე აფერენტულ იმპულსთა ნაკადი წყდება. იმ ბოჭკოებში, რომლებიც მოდიან სით-



სურ. 193. იმპულსაცია ენის სიცივის რეცეპტორიდან მომდინარე ბოჭკოებში ტემპერატურის დაქვეითებისას 40° -დან 38° -მდე (გ. ჰენზელისა და ი. ცოტერმანის მიხედვით).

1 — ტემპერატურის მრუდი; 2 — პოტენციალთა ჩანაწერი; 3 — დროის აღნიშვნა 0,02 წამი.

კანის ან ენის ზედაპირის სწრაფი გაცივებით 2° -ით (40° -დან 38° -ზე გადასვლა) სიცივის რეცეპტორიდან მომავალ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსთა სიხშირე შეიძლება აღწევდეს 50—140 იმპ/წამს, შემდეგ იგი იშვიათდება

(სურ. 193). მევეთრი გათბობისას სითბოს რეცეპტორიდან მომავალ ნერვულ ბოჭკოებში აგრეთვე აღმოცენდება იმპულსთა ხშირი განმუხტვები, რომელნიც ადაპტაციის გამო სწრაფად იშვიათდებიან და ხდებიან არარეგულარულნი. გათბობის შეწყვეტისას სითბოს რეცეპტორში კვლავ ჩნდებიან ხშირი განმუხტვები (ამორთვის ეფექტი), მაგრამ ხანმოკლე.

ტემპერატურულ შეგრძნებათა ინტენსივობა დამოკიდებულია რიგ პირობებზე, კერძოდ, გაღიზიანების ადგილზე, გაღიზიანებული ზედაპირის სიდიდეზე და გარეგან ტემპერატურაზე. ასე, თუ ხელი მოთავსებული იყო 27°-მდე გამთბარ წყალში, სიცივის შეგრძნება აღმოცენდება მაშინ, თუ ხელს გადავიტანთ წყალში, რომლის ტემპერატურა უდრის 24—25°-ს. თუ კი ხელი მოთავსებული იყო 34°-მდე გამთბარ წყალში, მაშინ 31°-მდე გამთბარი წყალი ცივად გვეჩვენება (ტემპერატურული კონტრასტი).

შეხებისა და ზედაწოლის რეცეპცია

ტაქტილური რეცეპტორები ანუ შეხებისა და ზედაწოლის რეცეპტორები მოთავსებულნი არიან კანის ზედაპირზე.

შეხების რეცეპტორებს წარმოადგენენ მეისნერის სხეულაკები, რომელნიც დვრილებშია მოთავსებულნი, და მერკელის დისკოები, განსაკუთრებით უხვად განლაგებულნი თითის წვერებზე და ტუჩებზე. თმით დაფარულ კანზე, შეხებისადმი მაღალმგრძნობიარე არიან თმები. ეს იმით აიხსნება. რომ თმის ძირს გარს ერტყმის ნერვული წნული და თმაზე ყოველი შეხება გადაეცემა ამ წნულს და იწვევს მის აგზნებას. თმების მოპარკვა ძლიერ აქვეითებს კანის მგრძნობელობას შეხებისადმი. ზედაწოლის რეცეპტორებს წარმოადგენენ პაჩინის სხეულაკები.

ტაქტილური რეცეპციის გამტარებლებს წარმოადგენენ მსხვილი მიელონური ბოჭკოები. მოქმედების პოტენციალთა ელექტროფიზიოლოგიურმა რეგისტრაციამ გვიჩვენა, რომ ტაქტილური რეცეპტორების მეტად ხანმოკლე გაღიზიანების დროსაც მათში აღმოცენდება არა ერთი იმპულსი, არამედ განმუხტვათა მთელი წყება.

ტაქტილურ რეცეპტორთა ადაპტაცია. ტაქტილურ რეცეპტორებს აქვთ სწრაფი ადაპტაციის უნარი, ამიტომ შეიგრძნობა მხოლოდ ზედაწოლის ცვლილება და არა თვით ზედაწოლა. თუ კატის ტერფის ბალიშზე მოვათავსებთ ტვირთს, მაშინ რეცეპტორებში წარმოიქმნებიან ნერვული იმპულსები, რომელთა სიხშირემ შეიძლება მიაღწიოს 250—350 იმპ/წამს, ეს იმპულსაცია გრძელდება რამდენიმე წამს და შემდეგ წყდება ადაპტაციის განვითარების გამო. ადამიანში იმპულსთა სიხშირის შემცირებას თან ახლავს შეგრძნების ძალის შემცირება.

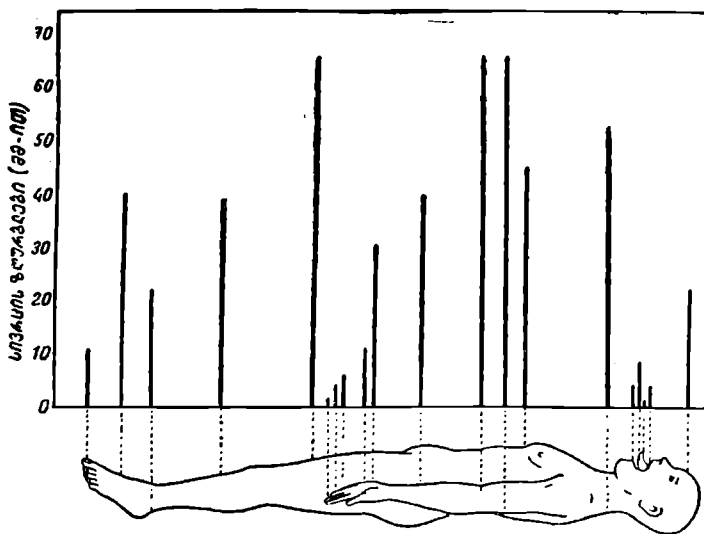
კანის სხვადასხვა რეცეპტორთა ადაპტაციის სიჩქარე არ არის ერთნაირი. ყველაზე სწრაფად ადაპტირდებიან თმების ძირში მოთავსებული რეცეპტორები და პაჩინის სხეულაკები.

ადაპტაციის გამოა ის, რომ ადამიანი ტანსაცმლის ზედაწოლას შეიგრძნობს მხოლოდ მისი ჩაცმისას ან მოძრაობის დროს, როცა ტანსაცმელი ეხახუნება კანს.

ტაქტილურ შეგრძნებათა ლოკალიზაცია. შეხებისა და ზედაწოლის ყველა შეგრძნებას ადამიანი ზუსტად კანის გარკვეულ ადგილს მიუჩნევს. ტაქტილურ შეგრძნებათა ლოკალიზაცია გამომუშავდება გამოცდილების საფუძველზე სხვა გრძნობის ორგანოების კონტროლის ქვეშ, უმთავრესად მხედველობისა და კუნთური გრძნობის კონტროლის ქვეშ. ამის დასამტკიცებლად შეიძლება მოვიყვანოთ არისტოტელეს შესანიშნავი ცდა: გადაჯვარედინებული საჩვენებელი და შუა თითების შეხება პატარა ბურთულთან ჩვენში იწვევს ორ ბურთულთან შეხების შეგრძნებას, რადგანაც ყოველდღიური გამოცდილება გვასწავლის, რომ საჩვენებელი თითის შიგნითა ზედაპირით და შუა თითის გარეთა ზედაპირით ერთდროულად შეიძლება შევეხოთ მხოლოდ ორ განცალკევებულ ბურთულს.

ტაქტილური მგრძნობელობის გაზომვა. ტაქტილური მგრძნობელობა კანის სხვადასხვა ადგილზე მეტად სხვადასხვანაირად არის განვითარებული. ტაქტილურ მგრძნობელობას ზომავენ ფ რ ე ი ს ე ს თ ე ზ ი ო მ ე ტ რ ი თ, რომლის საშუალებითაც არკვევენ ზედაწოლის იმ ძალას, რომელიც საჭიროა რეცეპტორების გასაღიზიანებლად და შეგრძნების აღმოსაცენებლად.

კანის ყველაზე მგრძნობიარე უბნების გაღიზიანების ზღურბლი უდრის 50 მგ, ყველაზე ნაკლებ მგრძნობიარე უბნისა — 10 გ. ტუჩების, ცხვირის, ენის მგრძნობელობა ყველაზე მაღალია, ზურგის, ფეხის ძირის, მუცლის მგრძნობელობა ყველაზე დაბალია.



სურ. 194. სივრცის ზღურბლის სიდიდეები ადამიანის სხეულის სხვადასხვა უბნებში.

სივრცის ზღურბლი. კანის ორ წერტილზე შეხებისას ყოველთვის არ შეიგრძნობა ორი შეხება. თუ ეს ორი წერტილი ერთმანეთთან ახლოს მდებარეობენ, მაშინ შეიძლება წარმოიქმნეს მხოლოდ ერთი შეგრძნება. კანის იმ ორ წერტილთა შორის უმცირეს მანძილს, რომელთა გაღიზიანების დროს წარმოიქმნება ორი შეხების შეგრძნება, სივრცის ზღურბლი ეწოდება.

სივრცის ზღურბლს ზომავენ ვ ე ბ ე რ ი ს ფ ა რ გ ლ ი ს ანუ ე ს თ ე ზ ი ო მ ე ტ რ ი ს საშუალებით. იგი წარმოადგენს ფარგალს შკალით, რომელიც აღ-

ნიშნავს მანძილს ფარგლის ფეხებს შორის მილიმეტრობით. სივრცის ზღურბლი ფრიად სხვადასხვაა კანის სხვადასხვა ადგილში, ე. ი. ორის შეხების შეგრძნება წარმოიქმნება ფარგლის ფეხებს შორის სხვადასხვა მანძილის დროს (სურ. 194).

სივრცის ზღურბლი ნაწილობრივ დამოკიდებულია მასზე, თუ რამდენად ტოტიანდებიან აფერენტული ბოჭკოები პერიფერიაზე და რეცეპტორთა რა რიცხვიდან გადასცემს იმპულსებს ერთი ნერვული ბოჭკო. ელექტროფიზიოლოგიურ დაკვირვებათა თანახმად კანის ზედაპირის მოედანი, რომელიც ინერვირებულია ერთი აფერენტული ბოჭკოთი, სხეულის სხვადასხვა უბანში სხვადასხვაა და შეადგენს რამდენიმე კვადრატულ მილიმეტრიდან 2—3 კვადრატულ სანტიმეტრამდე და მეტსაც.

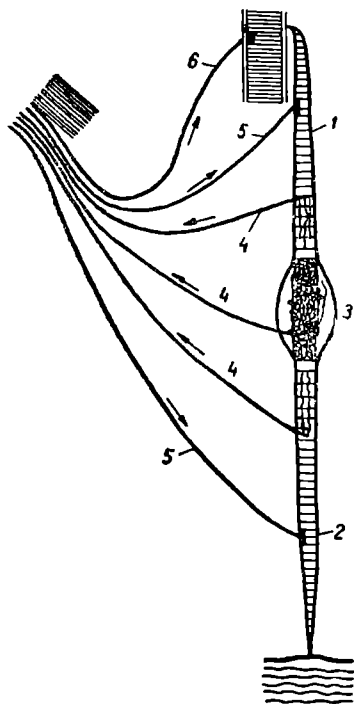
კუნთ-სახსრების რეცეპცია (პროპრიოცეპცია)

ნორმალური კუნთური მოქმედებისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს ინფორმაციის მიღება სივრცეში სხეულის მდებარეობისა და ცალკეულ კუნთის შეკუმშვის ხარისხის შესახებ. ეს ინფორმაცია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მოდის ვესტიბულური აპარატის, თვალის, კანისა და აგრეთვე კუნთებისა და სახსრების (პროპრიორეცეპტორები) რეცეპტორებიდან. უკანასკნელთა რიცხვს ეკუთვნის კუნთურ ბოჭკოებს შორის მოთავსებული კუნთური თითისტარები, გოლჯის სხეულაკები, რომლებიც მყესებშია მოთავსებული და პაჩინის სხეულაკები, რომელნიც მოთავსებული არიან კუნთების მფარავ ფასციებში, აგრეთვე მყესებში, იოგებში, პერიოსტეუმში. ყველა ეს რეცეპტორი მიეკუთვნება მექანორეცეპტორების ჯგუფს. კუნთური თითისტარები და გოლჯის სხეულაკები აიგვნიებიან გაჭიმვისას, ხოლო პაჩინის სხეულაკები — ზედაწოლისას.

კუნთების აფერენტული ინერვაციის დიდ მნიშვნელობას მოწმობს ის ფაქტიც, რომ კუნთთან მომავალ ყოველ ნერვში აფერენტული ნერვული ბოჭკოები, რომლებსაც იმპულსები გამოაქვთ, პროპრიორეცეპტორებიდან შეადგენენ 30—50%-ს. როგორც უკვე აღნიშნული იყო კუნთების აფერენტული ინერვაციის გამორიცხვის დროს, მაგალითად, ზურგის ტვინის უკანა ფესვების გადაჭრის დროს, ადგილი აქვს კოორდინირებული კუნთური მოქმედების დარღვევას, მიუხედავად იმისა, რომ კუნთების მამოძრავებელი ინერვაცია შენარჩუნებულია.

კუნთური თითისტარები წარმოადგენენ მაღალდიფერენცირებულ რეცეპტორულ წარმონაქმნებს, რომელნიც მომარაგებულნი არიან აფერენტული და ეფერენტული ნერვული ბოჭკოებით. თითოეული თითისტარა შედგება რამდენიმე წვრილ ეგრეთწოდებულ ინტრაფუზალურ განივ-ზოლიან კუნთურ ბოჭკოსაგან (სურ. 195). ცალკეული ასეთი ბოჭკო შედგება ცენტრალური ნაწილის — ბირთვის ჩანთისაგან და შეკუმშვის უნა-

რით აღჭურვილ ორი უბნისაგან. ბირთვის ჩანთაში მოთავსებულია რეცეპტორები, რომელნიც წარმოადგენენ მიელინის გარსით დაფარული მსხვილი აფერენტული ნერვული ბოჭკოების სპირალისებურ დაბოლოებებს. ინტრაფუზალური ბოჭკოს შეკუმშვადი უბნები ინერვირებულნი არიან წვრილი მოტორული ეგრეთწოდებული გამა-ეფერენტული ბოჭკოებით. ისინი ქმნიან თხელ საბოლოო ფირფიტებს.



სურ. 195. შინაური კურდღლის კუნთური თითისტარას სქემატური გამოსახულება.

1 — ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოზე მიმაგრებული ინტრაფუზალური კუნთური ბოჭკოს პროქსიმალური ბოლო; 2 — ფასციაზე მიმაგრებული ინტრაფუზალური ბოჭკოს დისტალური ბოლო; 3 — ბირთვის ჩანთა; 4 — ინტრაფუზალურ ბოჭკოს რეცეპტორებიდან მომავალი აფერენტული ბოჭკოები; 5. — გამა-ეფერენტული ბოჭკოები; 6 — მოტორული ბოჭკო, რომელიც მიდის ჩონჩხის კუნთთან.

ბულები აადვილებენ ამ კუნთის რეფლექსური რეაქციების წარმოქმნას და აკავებენ ანტაგონისტ-კუნთების შეკუმშვას. მოპირდაპირე რეფლექსურ რეაქციებს იწვევენ მყესის რეცეპტორებიდან — გოლჯის სხეულაკებიდან წამოსული იმპულსები.

როგორც რ. გრანტიის მიერ იყო ნაჩვენები, კუნთური თითისტარებიდან მომდინარე იმპულსაცია შეიძლება შეიცვალოს სპეციალური სარეგულაციო მექანიზმით. ასეთი მექანიზმი შექმნილია სპეციალური შემკუმშველი ელემენ-

ინტრაფუზალური ბოჭკოს ერთი ბოლო უმაგრდება ჩვეულებრივი ჩონჩხის კუნთის ბოჭკოს, მეორე — მყესს. ამრიგად, ინტრაფუზალური ბოჭკოები განლაგებულია იმ კუნთოვანი ბოჭკოების პარალელურად, რომელთა შორის ისინი იმყოფებიან. თუ კუნთი გაწეილია ან მოდუნებული, კუნთური თითისტარებიც გაწეილია და ბირთვის ჩანთის რეცეპტორებში წარმოიქმნებიან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიმავალი იმპულსები. თუ კუნთი შეკუმშულია, კუნთური თითისტარების გაჭიმვა სუსტდება და იმპულსაცია წყდება.

პროპრიორეცეპტორების მეორე სახე — გოლჯის სხეულაკები მოთავსებულია მყესებში. კუნთის შეკუმშვის დროს გოლჯის სხეულაკები იჭიმება და მათში წარმოიქმნება ნერვულ ცენტრებთან მიმავალი ნერვული იმპულსები. მყესის რეცეპტორები უფრო ნაკლებად აგზნებადნი არიან, ვიდრე კუნთური თითისტარები.

ამრიგად, მამოძრავებელ აპარატში არიან რეცეპტორები კუნთოვანი თითისტარები, — რომლებიც აიგზნებიან დაგრძელებისას (მოდუნებისას და გაწევისას) და გოლჯის სხეულაკები, რომლებიც აიგზნებიან კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვის დროს.

კუნთურ თითისტარებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიმავალი იმ-

ტებით, რომლებიც განლაგებული არიან ინტრაფუზალური ბოჭკოს ბირთვის ჩანთის ორივე მხარეზე. მათი შეკუმშვა იწვევს ბირთვის ჩანთის გაჭიმვას და თითისტარის რეცეპტორების გაღიზიანებას. ამრიგად, ამ რეცეპტორებს შეუძლიათ ინტენსიური იმპულსაციის გაგზავნა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში განივზოლიანი კუნთის მცირე შეკუმშვის ან მოღუნების დროსაც.

თითისტარის შემკუმშველი ელემენტების შეკუმშვის ხარისხი რეგულირდება გამა-ეფერენტული ნერვული ბოჭკოებით, რომლებიც წარმოადგენენ ზურგის ტვინის გამა-მოტონეირონების მორჩებს. გამა-ეფერენტული ბოჭკოებით მოსული იმპულსები იწვევენ ინტრაფუზალური კუნთოვანი ბოჭკოების შეკუმშვას, რასაც მოსდევს ბირთვის ჩანთის რეცეპტორების გაჭიმვის გამო აფერენტულ იმპულსთა ნაკადის გაძლიერება. გამა-მოტონეირონების აქტივობა რეგულირდება შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციით.

კუნთური თითისტარების შემკუმშველი ელემენტები გამუდმებით იმყოფებიან ერთგვარი ტონუსის მდგომარეობაში, რადგან ცენტრალურ ნერვულ სისტემიდან გამა-ეფერენტული ბოჭკოებით მათთან მუდმივად მოდიან იმპულსები. ეს იწვევს აფერენტულ იმპულსაციას კუნთურ თითისტარებიდან, რომელიც თავის მხრივ, იწვევს ზურგის ტვინის მოტონეირონების ტონიზირებას; ეს არის ჩონჩხის მუსკულატურის რეფლექსური ტონუსის ერთ-ერთ მიზეზთაგანი.

პროპრიორეცეპტორების განმასხვავებელი თავისებურებაა — მათი ადაპტაციის მცირე უნარი, რის გამოც ცენტრალური ნერვული სისტემა იღებს განუწყვეტელ სიგნალებს ჩონჩხის მუსკულატურის მდგომარეობის შესახებ და შეუძლია სამოძრაო აქტების განუწყვეტელი რეგულაციის განხორციელება.

კ ი ნ ე ს ტ ე ტ ი კ უ რ ს ი გ ნ ა ლ ე ბ ს, ე. ი. სიგნალებს სხეულის ცალკეული ნაწილების მოძრაობის შესახებ, მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ორგანიზმის აღქმათა განვითარებაში. ისინი წარმოადგენენ სხვა გრძნობათა ორგანოების ძირითად კონტროლს, მაგალითად, ისეთისას, როგორიცაა მხედველობის ორგანო. ასე მაგალითად, მხედველობის საშუალებით მანძილის შეფასება რომელიმე საგანამდე გამომუშავდება კუნთური გრძნობის დახმარებით. კუნთის მუშაობასთან დაკავშირებული აგზნებები, რომელნიც აღმოცენდებიან საგანზე ხელის მოკიდებით ან მასთან მიახლოებების დროს, ულღდება მხედველობითი შეგრძნებებთან და წარმოადგენენ უმნიშვნელოვანეს კრიტერიუმს იმის განსჯისათვის, თუ რამდენადაა დაშორებული საგანი ჩვენგან.

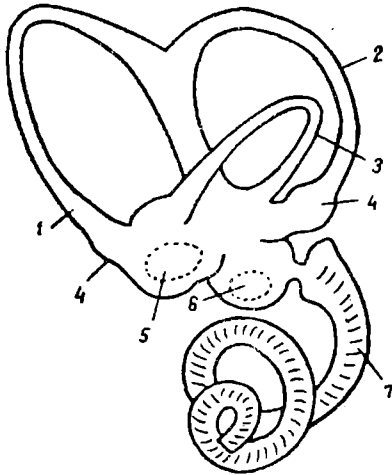
ვესტიბულური აპარატი და სხეულის მდებარეობისა და მოძრაობის რეცეპცია

ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორები იძლევიან ინფორმაციას სივრცეში სხეულის მდებარეობისა და მოძრაობის შესახებ. ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მოსული იმპულსები განაპირობებენ სხეულის წონასწორობის შენარჩუნებისათვის საჭირო რეფლექსების წარმოქმნას. ამ რეფლექსების შედეგად წარმოებს ჩონჩხის მუსკულატურის სრულად კოორდინირებული ტონური შეკუმშვები, რომელთა მეშვეობით

თაც გამოსწორდება სხეულის მდებარეობა და შენარჩუნებული იქნება წონასწორობა.

საფეთქლის ძვლის პირამიდაში იმყოფება შიგნითა ყური ანუ **ლაბირინტი**, რომელიც შედგება ლოკოკინასა და ვესტიბულური აპარატისაგან. უკანასკნელი შეიცავს **კარიბჭეს** (vestibulum) და სამ **ნახევარკალოვან არხს** (canales semicirculares). ნახევარკალოვანი არხები წარმოადგენენ სწორი ფორმის, არა ზუსტად ურთიერთპერპენდიკულარულად სამ სიბრტყეში განლაგებულ ვიწრო სავალბს. ზედა ანუ წინა არხი მდებარეობს ფრონტალურ, უკანა — საგიტალურ და გარეთა — ჰორიზონტალურ სიბრტყეში. თითოეული არხის ერთი ბოლო გაფართოებულია კოლბის მსგავსად და ეწოდება **ამპულა**.

ძვლოვან ლაბირინტში მოთავსებულია თითქმის იგივე ფორმის აპკისებური ლაბირინტი. უკანასკნელი კარიბჭის ფარგალში იყოფა ორ პარკად: ერთი **sacculus** მდებარეობს ძვლის სფერიულ ჩაზნექილობაში ლოკოკინასთან უფრო ახლოს, მეორე **utrículus** — ძვლის ელიპსისებურ ჩაზნექილობაში და მოთავსებულია ნახევარკალოვან არხებთან ახლოს (სურ. 196).



სურ. 196. ძუძუმწოვრის მარცხენა ლაბირინტის სქემა.

1, 2 და 3 — ნახევარკალოვანი არხები; 4 — არხების ამპულები; 5, 6 — კარიბჭე (vestibulum), რომელიც იყოფა ორ პარკად: utrículus (5) და sacculus (6); პუნქტირით აღნიშნულია „სასმენი ლაქები“ — macula utriculae და macula sacculae; 7 — ლოკოკინა.

ძვალსა და აპკისებურ ლაბირინტს შორის არის მცირე სივრცე ამოვსებული სითხით — **პერილიმფით**. აპკისებური ლაბირინტის შიგნით არსებულ სითხეს **ენდოლიმფა** ეწოდება; მისი სიბლანტე 2—3-ჯერ მეტია, ვიდრე წყლისა.

კარიბჭის პარკებში — sacculus და utrículus-ში მოთავსებულია **ე. წ. ოტოლიტური აპარატი**, რომელსაც აქვს რთული სტრუქტურა.

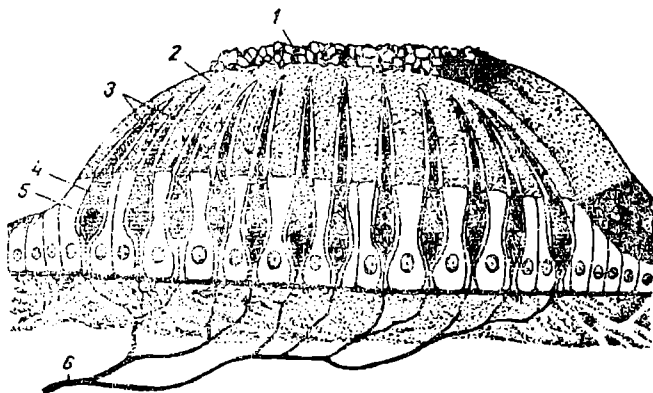
თითოეულ პარკში არის შემადგენელი, რომელთაც ლაქები — **macula sacculi** და **macula utriculi** ეწოდებათ; ისინი წარმოადგენენ რეცეპტორული უჯრედების გროვებს. ასეთი უჯრედის ერთ ნახევარს აქვს ცილინდრული ფორმა, მეორე შევიწროებულია და აღჭურვილია ერთი მოძრავი ბუსუსით და 60—80 შეწებებული უმოძრავი ბუსუსით (სურ. 197).

რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსები შეიჭრებიან ბადისებრ, ქეჩის მსგავს ქსოვილებში, რომელსაც აქვს ლაბისებური კონსისტენცია და ფარავს **maculae**-ს. ამ ლაბისებური მასის მარყუებებში მრავალი მიკროსკოპული კრისტალური წარმონაქმნია, რომელიც შედგება ფოსფორ-ნახშირმჟავა კალციუმის ორგანულ შენაერთისაგან და აქვს მოგრძო ექვსკუთხედის ფორმა. ამ წარმონაქმნებს **ოტოლიტები** ეწოდებათ. ოტოლიტური ფენა ანუ ოტოლიტური მემბრანა უფრო მძიმეა დანარჩენ ქსოვილზე და შეუძლია მექანიკური ზედაწოლა რეცეპტორულ უჯრედების ბუსუსებზე.

აკისებურ ნახევარკალოვან არხებში რეცეპტორული უჯრედები არის მხოლოდ ამჟღაღში, სადაც მათ გროვებს *cristae ampularis* უწოდეს. ამ რეცეპტორულ უჯრედებს აქვთ გრძელი ბუსუსები. სხეულის ბრუნვისას ხდება არხების ენდოლიმფის მოძრაობა და შეიძლება ამის გამო მოხდეს რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსების მოღუნვა.

ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორულ უჯრედებთან მოდიან ნერვული ბოჭკოები, რომლებიც წარმოადგენენ *ganglion scarpae*-ს შემქმნელი ბიპოლარული უჯრედების მორჩებს. რეცეპტორულ უჯრედსა და ბიპოლარული ნეირონის დენტრიტს შორის არის სინაპსი, რომელშიც ავზნების გადაცემა წარმოებს მედიატორ აცეტილქოლინის მეშვეობით. ბიპოლარული ნეირონების მეორე მორჩები *ganglion scarpae*-დან გამოსვლის შემდეგ ქმნიან თავის ტვინის VIII წყვილი ნერვების ვესტიბულურ ტოტს.

ვესტიბულური აპარატის ადექვატურ გამაღიზიანებელს წარმოადგენს სხეულის ბრუნვითი ან სწორხაზოვანი აჩქარებული ან შენელებული მოძრაობა. ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორების გაღიზიანება წარმოებს მხოლოდ მოძრაობის სიჩქარის შეცვლის გავლენით. თანაზომიერი მოძრაობა, აჩქარების ან შენელების გარეშე, არ იწვევს გაღიზიანებას.



სურ. 197. ოტოლიტური აპარატის აღნაგობის სქემა (აღებულია კოლბას შრომიდან).

1 — ოტოლიტები; 2 — ოტოლიტური მემბრანა; 3 — რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსები; 4 — რეცეპტორული უჯრედები; 5 — საყრდენი უჯრედები; 6 — ნერვული ბოჭკოები.

ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა დაადასტურეს ეს დიდი ხნის წინ ცნობილი ფაქტები. ვესტიბულურ აპარატიდან მიმდინარე აფერენტული ნერვული ბოჭკოებით ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში გამუდმებით მოდიან იშვიათი იმპულსები მოსვენების მდგომარეობაშიც კი. იმპულსთა სიხშირის მკვეთრ გაზრდას აქვს ადგილი ბრუნვითი მოძრაობის დასაწყისში და მის დასასრულს. იმპულსის ხშირი ბათქები გრძელდება 25 წამამდე. თუ ბრუნვითი მოძრაობა თანაბარია, ნახევარკალოვან არხებიდან მომდინარე აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოებში იმპულსაცია არ არის.

მოძრაობის ხასიათის მიხედვით შეიძლება აღმოცენდეს ან უპირატესად ოტოლიტური რეცეპტორების ან უპირატესად ნახევარკალოვანი არხების რეცეპტორების გაღიზიანება.

ოტოლიტური აპარატის გამაღიზიანებლებს წარმოადგენენ სხეულის აჩქარებული ან შენელებული სწორხაზოვანი მოძრაობანი. აგრეთვე ნჯღრევა, რწყვა და სხეულის ან თავის გვერდზე გადახრა, რაც იწვევს ოტოლიტური მემბრანის რეცეპტორულ უჯრედების ბუსუსებზე ზედაწოლის შეცვლას.

ერთ-ერთი თეორიის — ბრეიერის თეორიის თანახმად ოტოლიტური აპარატის რეცეპტორების გაღიზიანება წარმოებს მაშინ, როდესაც ოტოლიტური მემბრანა თავისი საკუთარი სიძიმის ან თავის მოძრაობის გავლენით გადაინაცვლებს კარიბჭის შიგნით და დაჭიმავს რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსებს. მეორე თეორიის თანახმად, რეცეპტორული უჯრედები ღიზიანდებიან იმ შემთხვევაში, როდესაც ოტოლიტური მემბრანა იმავე მიზეზებით აწევს მის ბუსუსებს.

ოტოლიტური აპარატის რეცეპტორები სწორხაზოვანი მოძრაობის დროს იძლევიან შესაძლებლობას აღვიქვათ აჩქარება, რომელიც ტოლია $2 - 20$ სმ/წამ² (აჩქარების გარჩევის ზღურბლი). თავის დახრის გარჩევის ზღურბლი თავის გვერდზე დახრისას შეადგენს 1° -მდე. წინ და უკან დახრისას $1,5 - 2^{\circ}$ -მდე.

თანხლებ გაღიზიანებათა დროს შეიძლება ვნახოთ ამ ზღურბლის მნიშვნელოვანი მომატება, ე. ი. დახრის გარჩევის გაუარესება. ასე მაგალითად. თვითმფრინავში არსებული ვიბრაცია ზრდის ამ ზღურბლს — წინ ან უკან დახრისას 5° -ით, გვერდზე გადახრისას 10° -ით.

ნახევარკალოვანი არხების გამაღიზიანებელია აჩქარებული ან შენელებული ბრუნვითი მოძრაობა რომელიმე სიბრტყეში. ბრუნვითი ცენტრიდანული აჩქარების ან შენელების ხასიათის მიხედვით წარმოებს სხვადასხვა ნახევარკალოვანი არხების რეცეპტორების არაერთნაირი გაღიზიანება: ბრუნვის მიმართულების სიბრტყეში მოთავსებული არხის რეცეპტორები ღიზიანდებიან უფრო ძლიერ, ვიდრე სხვები.

ბრუნვის გარჩევის ზღურბლი საშუალოდ უდრის კუთხის აჩქარების $2 - 3^{\circ}$ /წამ².

ნახევარკალოვანი არხების რეცეპტორების გამაღიზიანებელი არის ენდოლიმფის მოძრაობა. ეს დადასტურებული იყო ევალდის ცდებით: ნატიფი ოპერაციის მეშვეობით მას შეჰყავდა ცხოველის ერთ-ერთ ნახევარკალოვან არხში „პნევმატიური ჩაქუჩი“ რომლის მოძრაობით შესაძლებელი იყო ენდოლიმფის გადაადგილება. ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ ამ დროს ცხოველში წარმოიქმნება ისეთივე რეფლექსური მოძრაობები, როგორსაც იწვევს მისი სხეულის ბრუნვა შესატყვის მხარეზე.

ლაბირინთის დანგრევის შედეგები

ლაბირინტული აპარატის მნიშვნელობა ნათელი გახდება, თუ შევისწავლით მისი დანგრევის, დაზიანებისა და გაღიზიანების შედეგებს.

ლაბირინტის ორმხრივ დაზიანებასთან დაკავშირებული მოვლენები ადამიანში ვლინდება დაზიანებიდან პირველ ორ თვეში. ასეთ მოვლენებს ეკუთვნიან თავბრუსხვევა, გულის რევა, სტატიკის დარღვევა, სხეულის ვერტიკალური მდგომარეობის შენარჩუნების შეუძლებლობა და სხვ. გარკვეული დროის შემ-

დევ ნორმალური სტატისტიკა აღსდგება და ლაბორინტის გამოთიშვის სიმპტომები ქრება.

ლაბორინტის ერთმხრივი ექსტირპაციის შემდეგ აღვილი აქვს თავის გადახრას ოპერირებულ მხარეზე მოპირდაპირე მხარის ლაბორინტის რეცეპტორების ცალმხრივი აგზნების გამო. ეს თავის მხრივ იწვევს კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორების აგზნებას და კუნთების ტონუსის გადანაწილებას: იზრდება კიდურის გამშლელების ტონუსი ოპერირებულ მხარეზე და მომხრელების ტონუსი მოპირდაპირე მხარეზე. აღმოცენდება ბრუნვის ძალდატანებითი მოძრაობები და ხშირად აღვილი აქვს სხეულის ვარდნას ოპერირებულ მხარეზე.

ლაბორინტის ცალმხრივი დაზიანებისას წარმოქმნილი დარღვევები ადამიანსა და ცხოველებში მიმდინარეობენ უფრო მძიმედ, ვიდრე ორმხრივი დაზიანებისას.

ვესტიბულარული აპარატის დაზიანების შემდეგ დარღვევების აღდგენა წარმოებს პროპრიორეცეპციითა და მხედველობით.

ვესტიბულარული აპარატის დაზიანების შედეგები განპირობებულია, როგორც ოტოლიტებთან დაკავშირებული რეცეპტორების გამოთიშვით, ისე ნახევარკალოვანი არხების ფუნქციის დარღვევით. ოტოლიტური აპარატის იზოლირებულ დარღვევას ზღვის გოჭებში აღწევდნენ მათი ცენტრიფუგირებით 1000 ბრუნვის სიჩქარით წუთში. ბრუნვის ამ სიჩქარის დროს აღვილი აქვს ოტოლიტური მემბრანის მოგლეჩას. ამ შემთხვევაში ისპობოდა რეაქციები სწორხაზოვან აჩქარებაზე, მაგრამ შენარჩუნებული იყო რეაქციები კუთხურ აჩქარებაზე, დამოკიდებული ნახევარკალოვანი არხების რეცეპტორებზე.

ჰორიზონტალური არხების დანგრევისას ცხოველი (მაგალითად, მტრედი) განუწყვეტლივ უმწოდ არხეც თავს ჰორიზონტალურ სიბრტყეში. ვერტიკალური ან ფრონტალური არხების დანგრევისას ეს რხევა წარმოებს შესატყვისი სიბრტყეში. ყველა არხის დანგრევის შემდეგ ცხოველს ოპერაციის შემდეგ პირველ ხანებში, სრულებით არ შეუძლია აწარმოოს რაიმე მოძრაობა და შეინარჩუნოს წონასწორობა. რამდენიმე ხნის გავლის შემდეგ მოძრაობათა კონტროლი შეიძლება განხორციელდეს მხედველობით; ხდება დარღვეული სამოძრაო ფუნქციების კომპენსაცია.

ვესტიბულური აპარატის გაღიზიანების ეფექტები

ვესტიბულური აპარატის ბრუნვის გზით გაღიზიანების ერთ-ერთი დამახასიათებელი ეფექტი არის თავის ნისტაგმი. იგი მდგომარეობს თვალელების რიტმულ მოძრაობაში; თითოეული მოძრაობის დროს თვალი ჯერ ნელა მოძრაობს ბრუნვის მოპირდაპირე მხარეს, შემდეგ სწრაფად ბრუნვის მიმართულელებით. ზოგჯერ სხეულის მოძრაობა იწვევს თავის რხევით ბიძგისებრ მოძრაობებს — თავის ნისტაგმს.

ბრუნვითი ნისტაგმის აღმოცენებაში ძირითადი მნიშვნელობა აქვს ნახევარკალოვანი არხების გაღიზიანებას, რომლებშიც მოძრაობის დროს ხდება ენდოლიმფის გადაადგილება; ამასთან ერთგვარი მნიშვნელობა აქვს ოტოლიტურ აპარატსაც, რომელიც ღიზიანდება თავის გადახრით ბრუნვის დროს.

ვესტიბულური აპარატის გაღიზიანებისას სხეულის ან თავის მოძრაობის დროს, აღვილი აქვს ჩონჩხის მუსკულატურის ტონუსის გადანაწილებას და

აღმოცენდება ტონური რეფლექსები. ამ რეაქციათა უმრავლესობა აიხსნება ოტოლიტური აპარატის ფუნქციით. ოტოლიტური აპარატის რეცეპტორული უჯრედების გაღიზიანება იწვევს კისრის, სხეულისა და კიდურების ტონურ რეფლექსურ მოძრაობებს.

ჩონჩხის მუსკულატურის ჩამოთვლილი რეფლექსური რეაქციების (ვესტიბულო-მოტორული რეფლექსები) გარდა, ვესტიბულური რეცეპტორების გაღიზიანება, განსაკუთრებით ამ რეცეპტორების აღმატებული აგზნებადობის დროს, იწვევს თავბრუდახვევის დამახასიათებელ შეგრძნებებს (ვესტიბულო-სენსორული რეაქცია). ეს შეგრძნება წარმოადგენს გარე სამყაროში ორიენტირების თავისებურ დარღვევას, რომელსაც თან სდევს გარეშე საგნების ბრუნვის შეგრძნება.

ცხოველებსა და ადამიანებს ვესტიბულური აპარატის გაღიზიანებისას უვითარდებათ აგრეთვე იმ ორგანოების რეფლექსური რეაქციები, რომლებიც ინერვირებულია ვეგეტაციური ნერვული სისტემით. ეს ხდება იმის გამო, რომ ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორებში აღმოცენებული იმპულსები ვრცელდება ვეგეტაციურ ნერვულ ცენტრებზე და იწვევენ ვესტიბულო-ვეგეტაციური რეფლექსების კომპლექსს. უკანასკნელნი ვლინდებიან გულის რიტმის ცვლილებაში, სისხლძარღვთა შევიწროებაში ან გაფართოებაში, არტერიული წნევის დაქვეითებაში, კუჭის და ნაწლავების მოძრაობათა გაძლიერებასა, პირღებინებაში და სხვ.

ჯანმრთელ ადამიანში ვესტიბულო-ვეგეტაციური რეფლექსები უფრო ძლიერი გაღიზიანებისას იწვევა, ვიდრე ვესტიბულო-მოტორული, კერძოდ თვალის მამოძრავებელი რეფლექსები. ეს იმასთანაა დაკავშირებული, რომ ვეგეტაციური რეფლექსების ცენტრების აგზნებადობა უფრო დაბალია, ვიდრე მოტორული რეფლექსების ცენტრებისა. ზოგიერთი დაავადებებისას ვესტიბულო-ვეგეტაციური რეფლექსები ვლინდებიან გაღიზიანების მცირე ძალის დროს.

ვესტიბულურ აპარატის გაღიზიანებით წარმოქმნილ სხვა რეაქციების მსგავსად, ვესტიბულო-ვეგეტაციური რეფლექსები ბრუნვითი ან სწორხაზოვანი მოძრაობის დროს აღმოცენდებიან მხოლოდ მისი აჩქარების ან შენელებისას; თანაზომიერი მოძრაობის დროს ისინი არ აღმოცენდებიან. ამ რეფლექსების კავშირი ვესტიბულურ აპარატის გაღიზიანებასთან მტკიცდება მით, რომ ეს რეფლექსები ლაბირინთის დანგრევის შემდეგ ქრებიან.

ზოგიერთი ადამიანი, რომელსაც მკვეთრად გამოხატული აქვს ვესტიბულო-ვეგეტაციური რეფლექსები, გამოუხადებარია ზღვის ფლოტის, ავიაციისა და ტრანსპორტზე სამსახურისთვის. მაგრამ გამძლეობა ვესტიბულური აპარატის გაღიზიანებებისადმი შეიძლება გაიზარდოს ადამიანთა თანდათანობითი ვარჯიშით, მათი მრავალგზისი ბრუნვით სპეციალურ სავარძელში ან ქანაობით სპეციალური საქანელით. ასეთი ვარჯიში იძლევა შესაძლებლობას მომზადდეს მფრინავი ისეთი ადამიანისაგან, რომელიც მანამდე სრულიად უვარგისი იყო ფრენისთვის ვესტიბულური აპარატის მაღალი აგზნებადობის გამო.

ზღვის ავადმყოფობა. ვესტიბულური აპარატისა და მასთან დაკავშირებული ნერვული ცენტრების მაღალი აგზნებადობის დროს ზღვის ღელვის პირობებში ადვილად ვითარდება პათოლოგიური მდგომარეობა, რომელსაც ზღვის ავადმყოფობა ეწოდება. იგი ზასიათდება შემდეგი სიმპტომებით: სახის გაფითრება, ცივი ოფლი, თავბრუდახვევისა და გულისრევის გრძნობა, შემდეგ ვითარდება წონასწორობის დარღვევა, იწყება ნერწყვის დენა, სუნთქვის აჩქარება, არტერიული წნევის დაცემა, გულის ცემა ჯერ ჩქარდება, შემდეგ იშვიათდება, იწყე-

ა პირლებინება. მძიმე შემთხვევებში ვითარდება ცენტრალური ნერვული სისტემის საერთო ჯაჭვების მდგომარეობა. ზღვის ავადმყოფობის სიმპტომოკომპლექსში ძირითადი მნიშვნელობა აქვს ვესტიბულო-ვეგეტაციურ და ვესტიბულო-სენსორულ რეაქციებს. მთავარი მნიშვნელობა მათ აღმოცენებაში ექვთენის ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორებს; ერთგვარი მნიშვნელობა აქვს პროპრიოტექციის და მხედველობით შევრძნებებს (კერძოდ მხედველობის იმ მოშლას, რომელსაც ადგილი აქვს ნისტაგმის შედეგად).

ზღვის ავადმყოფობის ანალოგიურ პათოლოგიურ მდგომარეობას ადგილი აქვს თვითმფრინავით (ფრენის ავადმყოფობა), აეტომობილით და მატარებლით მგზავრობის დროს.

ყნოსვისა და გემოვნების რეცეპტორები

ყნოსვას და გემოვნებას ხშირად უწოდებენ „ქიმიურ გრძნობებს“, რადგან მათ იწვევს რეცეპტორებზე ქიმიური გამაღიზიანებლების მოქმედება.

ყნოსვის რეცეპტორები

ყნოსვის რეცეპტორები მოთავსებულია ცხვირის ღრუს ზედა ნაწილში, ცხვირის ძვლის lamina perforata-ს ქვეშ.

ყნოსვითი ეპითელიუმი მდებარეობს მთავარი სასუნთქი გზის გარეშე. შესუნთქული ჰაერი შეიძლება იქ მოხვდეს დიფუზიის გზით, ე. ი. შედარებით ნელა ან გრიგალისებური მოძრაობებით — უფრო სწრაფად. ასეთი გრიგალისებური მოძრაობები მიიღება „დაყნოსვის“ დროს, ე. ი. სწრაფი, ხანმოკლე შესუნთქვისას ცხვირის საშუალებით, როცა ნესტოები ფართოვდება და ადვილდება შესუნთქული ჰაერის შესვლა ცხვირის ღრუს ზედა ნაწილში — ყნოსვის რეცეპტორებთან.

ყნოსვის რეცეპტორები ანუ საყნოსავი უჯრედები, წარმოადგენენ 5—10 მკ დიამეტრის მქონე ბიპოლარულ ნეირონებს. ისინი მოთავსებულნი არიან ცილინდრული საყრდენი უჯრედების ირგვლივ. ძალში ითვლიან 125 მილ, ადამიანში კი 60 მილ ყნოსვის უჯრედს. ელექტრონულმა მიკროსკოპიამ გამოავლინა თითოეული ყნოსვის უჯრედის ზედაპირზე წვრილი წამწამების, ანუ წანაზარდების დიდი რაოდენობით არსებობა. ამ წამწამების გამო მკვეთრად მატულობს სუნიანი ნივთიერების შეხება გასაღიზიანებელ რეცეპტორულ უჯრედთან. ასე, მაგალითად, ადამიანის ყნოსვის ზონის ფართობი შეადგენს 5 სმ²; ყნოსვითი უჯრედების წამწამების სუმატული ზედაპირი 100—150-ჯერ მეტია.

ყნოსვის რეცეპტორების მგრძნობელობა საოცრად დიდია. საილუსტრაციოდ ტაბულის სახით მოგვყავს ადამიანისათვის საზღურბლე კონცენტრაციები სხვადასხვა სუნიან ნივთიერებებისა ჰაერში.

ნივთიერების დასახელება	ნივთიერებას საზღურბლე კონცენტრაცია ჰაერში (მკ/კუ)
ეთილ-მერკაპტანი	0,00004
იოდოფორმი	0,06
ვანლინი	0,0005
ქლორფენოლი	0,004
სკატოლი	0,0005
ტრინიტრობუტილალკოლი	0,000005

ცხოველების მგრძნობელობა, განსაკუთრებით ისეთებისა, რომელთაც კარგად აქვთ განვითარებული ყნოსვა, მაგალითად ძაღლებისა, კიდევ უფრო მაღალია.

ტაბულაში მოყვანილი ციფრები საკმარისად არ ახასიათებენ ყნოსვის უჩრედების მგრძნობელობას, რადგან მათ აღწევს ცხვირში გამავალ ჰაერში მყოფი სუნნიანი ნივთიერების მხოლოდ 2%. სტუფერის გამოთვლით ერთი საყნოსავი უჩრედის საზღურბლე გაღიზიანებისათვის საკმარისია მერკაპტანის 8 მოლეკულა. სხვა გამოთვლების თანახმად, სუნის შეგრძნების მისაღებად საჭიროა აიგზნოს არა ნაკლებ 40 რეცეპტორული უჩრედისა, რომელთაგანაც თითოეულზე მოქმედებს თითო მერკაპტანის მოლეკულა.

მექანიზმი, რომლის მეშვეობითაც სხვადასხვა ნივთიერებები აღიზიანებენ ყნოსვის უჩრედებს ჯერჯერობით ნათელი არ არის. გამოთქმულია ვარაუდი, რომ ყნოსვის უჩრედების გაღიზიანება დაკავშირებულია ზოგიერთი ატომური ჯგუფის ქიმიურ მოქმედებასთან, მაგრამ ქიმიურ ჰიპოთეზებს ეწინააღმდეგება ის ფაქტი, რომ ზოგიერთი სტრუქტურით და ქიმიური თვისებით ახლომდგომ ნივთიერებას შეიძლება ჰქონდეს სხვადასხვა სუნი.

ყნოსვითი შეგრძნების ინტენსივობა დამოკიდებულია სუნნიანი ნივთიერების კონცენტრაციაზე ჰაერში, ცხვირში მისი ნაკადის სიჩქარეზე და აგრეთვე ყნოსვის რეცეპტორის ფიზიოლოგიურ მდგომარეობაზე. რაც უფრო მეტია ცხვირში სუნნიანი ნივთიერების შემცველი ჰაერის გავლის სიჩქარე, მით უფრო ძლიერია ყნოსვითი შეგრძნება.

ყნოსვითი შეგრძნების მაქსიმალური ინტენსივობა, ჰაერში სუნნიანი ნივთიერების ერთი და იგივე კონცენტრაციის პირობებში, აღინიშნება საყნოსავ უჩრედებზე მისი მოქმედების მხოლოდ პირველ მომენტში. სუნის შეგრძნება შემდეგ სუსტდება. ეს აიხსნება რეცეპტორების სწრაფი ადაპტაციით, რის გამო კლებულობს მათი მგრძნობელობა. ამის გამო ადამიანი აღარ შეიგრძნობს სუნს თუ ერთ ხანს იმყოფება შენობაში, რომლის ჰაერი შეიცავს სუნიან ნივთიერებას მაღალი კონცენტრაციით. საყნოსავი აპარატის ადაპტაცია ვითარდება სწრაფად თუ სუნნიანი ნივთიერება მოქმედებს განუწყვეტლივ; ადაპტაცია ვითარდება ნელა, თუ იგი რიტმულად შეისუნთქება და ამოსუნთქება, ე. ი. მოქმედებს საყნოსავ რეცეპტორებზე წყვეტილად. ეს იმიტომ განპირობებულია, რომ ყნოსვის რეცეპტორში იმპულსები აღმოცენდება ჰაერის ცხვირში მოძრაობის მხოლოდ შესუნთქვის ფაზაში. ამოსუნთქვის ფაზაში ჰაერის უკან მოძრაობა აღარ იწვევს იმპულსაციას ყნოსვის რეცეპტორებში, რადგან ამოსუნთქვის დროს ჰაერი ცხვირში მოძრაობს მოკლე გზით და არ შედის საყნოსავ ფარგალში. იმ შემთხვევაში, როდესაც ჰაერი სუნნიანი ნივთიერებით მოზღდა ცხვირში და ეს ჰაერი შიგ არ მოძრაობს, და თუ ამის შემდეგ შესუნთქვებს ეწარმოებთ პირის ნაშუალებით, იმპულსაცია საყნოსავ უჩრედებში წარმოიქმნება მხოლოდ პირველ მომენტში, შემდეგ კი ქრება ადაპტაციის გამო. უკანასკნელი ვითარდება რამდენიმე წამში ან წუთში.

საყნოსავი რეცეპტორების მგრძნობელობის ხარისხი და ადაპტაციის სისწრაფე რეგულირდება სიმპათიკური ნერვული სისტემით: სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოების გაღიზიანება მკვეთრად ზრდის იმპულსაციას საყნოსავ ნერვში სუნის მოქმედებისას, რაც შეესაბამება ლ. ა. ორბელის თეორიას სიმპათიკური ნერვული სისტემის ადაპტაციური ფუნქციის შესახებ.

შესაძლებელია სწრაფი ადაპტაცია ერთი სუნის მიმართ, მაშინ როდესაც

სხვა სუნების შეგრძნება გრძელდება. ეს გარემოება საფუძვლად დაედო ყნოსვის ერთ-ერთ თეორიას. ვარაუდობენ, რომ სხვადასხვა სუნის გამომწვევი ნივთიერებანი მოქმედებენ სხვადასხვა რეცეპტორებზე. ასე აიხსნება ადაპტაციის შესაძლებლობა ერთი სუნის მიმართ მაღალი მგრძნობელობის შენარჩუნებით სხვა სუნიან ნივთიერებისადმი. ეს თეორია ხსნის ერთი სახის სუნის მიმღებლობის ამოვარდნას მგრძნობელობის შენარჩუნებით სხვების მიმართ (ასეთ მოვლენას ეწოდება ნ ა წ ი ლ ო ბ რ ი ვ ი ა ნ ო ს მ ი ა; მას ადგილი აქვს ზოგიერთი სამკურნალო წამლის მოქმედების ან ცხვირის ლორწოვანი გარსის ზოგიერთი დაავადების დროს). ამ თეორიის თანახმად არსებობს ყნოსვის რეცეპტორების მრავალი სახე.

მეორე თეორია ვარაუდობს, რომ არსებობს საყნოსავი რეცეპტორების სახეების შედარებით ნაკლები რაოდენობა; საყნოსავი შეგრძნებების მთელი სიმდიდრე მიიღწევა იმით, რომ სუნიანი ნივთიერებები აღიზიანებენ რეცეპტორების სხვადასხვა ჯგუფებს სხვადასხვა კომბინაციით მოქმედებისას.

სუნების კლასიფიკაციის მრავალრიცხოვანი ცდა აღმოჩნდა მოუხერხებელი. მაგალითისათვის მოვიყვანო პენინგის კლასიფიკაციას, რომელიც არჩევს ცხარე, ყვავილოვან, ხილის, დამწვრის, ფისის, დამპლის სუნს. ცვაარდერმაკერი არჩევს 9 ძირითად სუნს; ამათგან 7 მოქმედებს მხოლოდ საყნოსავი ნერვის დაბოლოებებზე, ორი კი n. trigeminus და n. glossopharyngeus-ის დაბოლოებებზედაც.

ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევები ადასტურებენ საყნოსავი ტრაქტის ბოჭკოებში უწყვეტი იმპულსაციის არსებობას. სუნების მოქმედება ცვლის ამ იმპულსაციის ხასიათს (იმპულსების სიხშირესა და დაჯგუფებას სერიებში), და სწორედ ამ გზით გადაეცემა ყნოსვითი ინფორმაცია.

გემოვნების რეცეპტორები

გემოვნების რეცეპტორები იძლევიან ინფორმაციას იმ ნივთიერებების ხასიათის შესახებ, რომლებიც მოხვდებიან პირში საკვებთან ერთად. გემოვნების რეცეპტორების გაღიზიანება წარმოადგენს ამგზნებს იმ მრავალ უპირობო რეფლექსებისას, რომელნიც იწვევენ საჭმლის მომნელებელი ორგანოების მოქმედებას.

გემოვნების რეცეპტორები — ე. წ. გ ე მ ო ვ ნ ე ბ ი ს კ ვ ი რ ტ ე ბ ი — განლაგებულია ენის ღვრილებზე, აგრეთვე ხახის უკანა კედელზე, რბილ სასახეზე, ნუშისებურ ჭირკვლებზე და ხორხსარქველზე. ყველაზე მეტი გემოვნების რეცეპტორები მოთავსებულია ენის წვერზე, მის კიდეებზე და ენის უკანა ნაწილზე; ენის შუა ნაწილში და მის ქვედა ზედაპირზე გემოვნების რეცეპტორები არ არის. გემოვნების კვირტებს აქვთ ბოლქვის ფორმა; ისინი წარმოდგენილია თითისტარისმაგვარი გემოვნების უჯრედებით. რომლებიც ერთმანეთისაგან გაყოფილია საყრდენი უჯრედებით. გემოვნების კვირტები ვერ აღწევენ ლორწოვანი გარსების ზედაპირს და დაცილებულია მისგან მცირე ჩაღრმავებით — გემოვნების ფორებით. გემოვნების რეცეპტორული უჯრედის, ფორისკენ მიმართულ ბოლოზე არის მიკროსკოპულად დასანახი წკირები — მიკროხაობები. გემოვნების კვირტების საერთო რაოდენობა 2000-მდეა. თითო კვირტს უკავშირდება 2-3 აფერენტული ნერვული ბოჭკო რომელიც მთავრდება გემოვნების უჯრედზე.

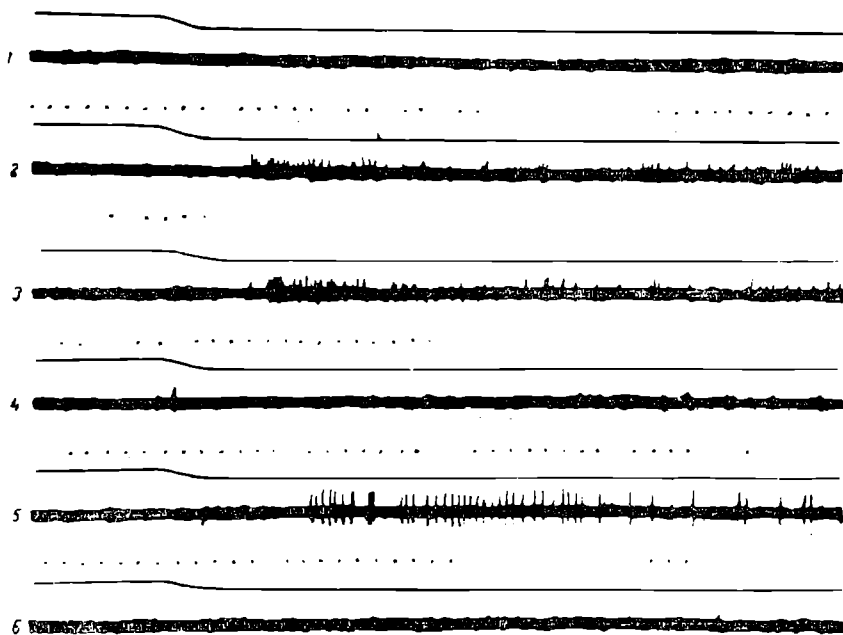
ენის პირველი ორი მესამედი ინერვირებულია n. lingualis-ის ტოტებით, უკანა მესამედი n. glossopharyngeus-ის ტოტებით. ხორხსარქველთან ახლოს

მყოფი ენის მცირე უბანი ინერვაციას ღებულობს *n. vagus*-ისგან. ამ ნერვების გადაჭრა გემოვნების დაკარგვას იწვევს. ადამიანში საგემოვნო შეგრძნება შეიძლება გამოვიწვიოთ *n. lingualis*-ის ელექტრული დენით გაღიზიანებისას.

რასაც ყოველდღიურ ცხოვრებაში ნივთიერების გემოს უწოდებენ, განისაზღვრება არა მარტო გემოვნების, არამედ პირისა და ცხვირის ღრუში არსებული სხვა რეცეპტორების გაღიზიანებითაც. გემოვნების შეგრძნების აღმოსა-ცენებლად მნიშვნელობა აქვს არა მარტო გემოვნების, არამედ ყნოსვისა და აგრეთვე პირის ღრუს ტაქტილური, მტკივნეული და ტემპერატურული რეცეპტორების გაღიზიანებას; ისინი აპირობებენ „მწვავეს“ ან „მწკლარტე“ გემოს აღმოცენებას.

არსებობს გემოვნების შეგრძნების ოთხი სახე: მწარე, ტკბილი, მჟავე და მლაშე.

სხვადასხვა ნივთიერებების წერტილოვანი აპლიკაციისას ენის სხვადასხვა ღვრილზე, გამოირკვა, რომ ერთი ღვრილის გაღიზიანება იწვევს მხოლოდ



სურ. 193. მაიმუნ-მაკაის *chorda tympani*-ს წვირლ ბოჭკოში აღმოცენებული იმპულსები ენაზე სხვადასხვა ხსნარების აპლიკაციისას (ი. ცოტერმანის მიხედვით)

1 — წყალი; 2 — შაქარი; 3 — სახარინი; 4 — ქლორიანი ნატრიუმი; 5 — ძმრის მჟავა; 6 — ქინაქინი; წერტილები — დროის აღრიცხვა 10 წამი.

ტკბილის შეგრძნებას, მეორე — მხოლოდ მწარის და ა. შ. მაგრამ არის ღვრი-ლები, რომელთა გაღიზიანება იწვევს გემოვნების ორ ან სამ შეგრძნებას.

ტკბილის შეგრძნება მიიღება ძირითადად ენის წინა ნაწილის გაღიზიანები-სას; მწარის — ენის ძირის გაღიზიანებისას.

სხვადასხვა ქიმიური ზემოქმედებისას ხშირად ირღვევა გარკვეული სახის გემოვნების შეგრძნება. ასე მაგალითად, ენაზე გიმნემის მჟავას ხსნარის წას-მისას ისპობა მწარის და ტკბილის შეგრძნება, მჟავისა და მლაშის შეგრძნება კი შენარჩუნებულია.

ნაჩვენებია, რომ მკაფიო გემო განპირობებულია თავისუფალი წყალბად-იონების არსებობით. მლაშე გემოს იძლევა სხვადასხვა მარილი. მწარე და ტკბილ გემოს სხვადასხვა აღნაგობის ნივთიერება. ასე, მაგალითად, ტკბილის შეგრძნების მიღება შესაძლებელია არა მარტო შაქრის, არამედ სახარინის მოქმედებისას. ამრიგად, ყოველთვის არ ხერხდება კანონზომიერი კავშირის დადგენა ნივთიერების ქიმიურ აღნაგობასა და მის მიერ გამოწვეულ საგემოვნო შეგრძნებას შორის.

გემოვნების რეცეპციის ობიექტური გამოკვლევა შესაძლებელია ენიდან მომავალ აფერენტულ ნერვში იმპულსების რეგისტრაციის გზით. მაიმუნის chorda tympani-ის წვრილი კონის ბოჭკოებისაგან გამოყვანილი ასეთი იმპულსების ჩანაწერი მოცემულია 198-ე სურათზე.

საგემოვნო შეგრძნებათა გამოკვლევისას აღინიშნება საგემოვნო შეგრძნების მკვეთრი ადაპტაცია ერთი რომელიმე გემოს მიმართ; შესაძლებელია ადაპტაცია ნივთიერებებისადმი, რომლებიც იწვევენ მხოლოდ ტკბილ და მწარე გემოს. გემოვნების რეცეპტორების ადაპტაცია აღინიშნება ენის აფერენტულ ნერვში მოქმედების პოტენციალების რეგისტრაციის დროსაც. ქინაქინის ან მარილის ხსნარის ენის ზედაპირზე მოთავსების 0,1 წამის შემდეგ აღინიშნება ხშირი იმპულსები, რომელნიც თანდათან იშვიათდებიან და თითქმის სრულებით ისპობიან.

რამდენიმე საგემოვნო გამაღიზიანებლის ერთდროულად მოქმედებისას დადგენილია გემოვნების კონტრასტისა და გემოვნების შერევის ფენომენები. საგემოვნო კონტრასტი მდგომარეობს ერთი რომელიმე გემოს გამახვილებაში მეორე საგემოვნო გაღიზიანების გავლენით: მაგალითად მკაფიო გემოს გამახვილება ტკბილის შეგრძნების გამომწვევი გამაღიზიანებლის გავლენით. გემოვნების შერევა ეწოდება ზოგიერთ შემთხვევაში ახალი შეგრძნების აღმოცენებას ორი ან სამი საგემოვნო გამაღიზიანებლის მოქმედების გავლენით; ახალი შეგრძნება არა გავს თავის კომპონენტებს.

სმენის რეცეპცია

სმენის რეცეპტორები მდებარეობენ შიგნითა ყურის ლოკოკინაში, რომელიც საფეთქლის ძვლის პირამიდაშია მოთავსებული. რეცეპტორებს ბგერითი რხევები გადაეცემა სპეციალურ წარმონაქმთა სისტემის: გარეთა სასმენი მილის, დაფის აპკის, სასმენი ძვლების, ლაბირინტის სითხისა და ლოკოკინას ძირითადი აპკის მეშვეობით. მოცემულ შემთხვევაში ადგილი აქვს რეცეპტორების „გარშემოზრდას“ დამხმარე წარმონაქმნებით, რის შედეგადაც ბგერითი მოვლენების უფრო სრულყოფილი და ნატიფი აღქმა მიიღება.

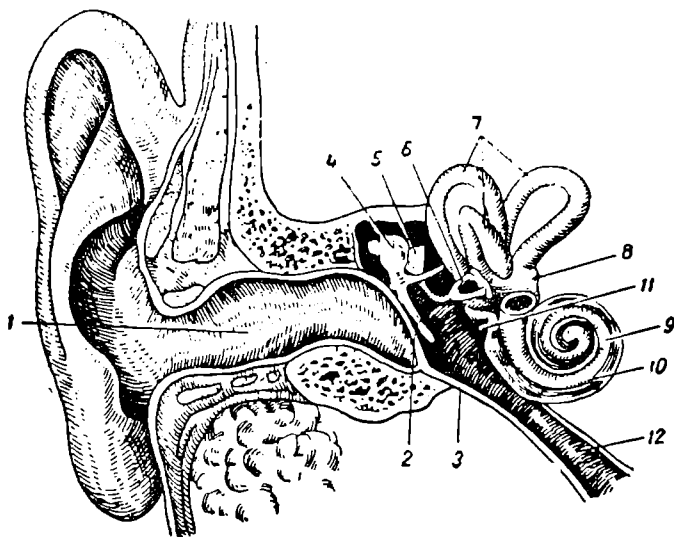
გარეთა და შუა ყურის ფუნქციები

გარეთა ყური და ბგერის მიმართულების განსაზღვრა. გარეთა სასმენი მილი ემსახურება ბგერითი რხევების გატარებას დაფის აპკისაკენ. გვერდიდან მომავალი ყოველი ბგერა ერთ ყურს მილიწამის რამდენიმე ნაწილით უფრო გვიან აღწევს, ვიდრე მეორეს. ბგერითი ტალღების შესვლის ეს სხვაობა დროში, რომელსაც აღიქვამს მარჯვენა და მარცხენა ყური, საშუალებას

აძლევს ადამიანს საკმაოდ ზუსტად (3—4° სიზუსტით) განსაზღვროს ბგერის მიმართულება. ეს შემდეგი ცდით მტკიცდება: ბგერა მიიტანება გამოსაკვლევი პირის ორივე ყურთან სხვადასხვა სიგრძის მილების საშუალებით განცალკევებულად. მილების სიგრძის სხვადასხვაობის გამო აღმოცენდება ბგერის სხვადასხვა მიმართულების შეგრძნება. ბგერის მიმართულების განსაზღვრისათვის მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე იმას, რომ ყური, რომელიც ბგერის წყაროს საწინააღმდეგო მხარეზეა, ბგერას აღიქვამს შესუსტებულად. თუ თითოეულ ყურზე ერთი და იგივე, მაგრამ სხვადასხვა ინტენსივობის ბგერა მოქმედებს, მაშინ აღიქვება არა ორი სხვადასხვა ბგერა, არამედ ერთი, რომელიც გვეჩვენება მომავალი უფრო ძლიერი ბგერის მხრიდან.

ამრიგად, ბგერის მიმართულების განსაზღვრა დაკავშირებულია, ბინაურულ სმენასთან, ე. ი. ორივე ყურით მოსმენასთან. ყრუ ერთი ყურით ბგერის მიმართულებას განსაზღვრავს მხოლოდ თავის ტრიალის საშუალებით.

დაფის აპკი, რომელიც გარეთა ყურს აცალკევებს დაფის ღრუდან ანუ შუა ყურიდან, წარმოადგენს 0,1 მმ სისქის თხელ აპკს და თითქმის დაწნულია სხვა-



სურ. 199. ყურის აღნაგობის სქემა.

1 — გარეთა სასმენი მილი. 2 — დაფის აპკი; 3 — შუა ყურის ღრუ (დაფის ღრუ); 4 — ჩაქუჩი; 5 — გრდემლი; 6 — უზანგი; 7 — ნახევარკალკანი არხები; 8 — კარბიჭი; 9 — ვესტიბულური კიბე; 10 — დაფის კიბე; 11 — ოვალური სარკმელი; 12 — ევსტახის მილი.

დასხვა მიმართულებით მიმავალ ბოჭკოებისაგან. თავისი ფორმით იგი შიგნით შეზნექილ ძაბრს მოგვაგონებს. მის შუა ნაწილში შიგნითა ზედაპირის მხრიდან ჩაწნულია ჩაქუჩის ტარი.

დაფის აპკი რხევას იწყებს მაშინ, როდესაც მასზე ეცემა გარეთა სასმენი მილის მხრიდან შესული ბგერითი რხევები. არასწორი ფორმისა და სხვადასხვა ნაწილებში არათანაბარი დაჭიმულობის გამო დაფის აპკს არ გააჩნია თავისი საკუთარი რხევათა პერიოდი და იგი ყოველი ბგერის ტალღის სიგრძის

შესაბამისად ირხევა. დაფის აპკის ეს თვისება მეტად მნიშვნელოვანია, რადგან წინააღმდეგ შემთხვევაში იმ ბგერებს, რომლებიც მისი რხევის საკუთარ პერიოდს შეიძლება დამთხვეოდნენ, ჩვენ უფრო ხმამაღლა მოვისმენდით.

შუა ყურის. შუა ყურის არსებით ნაწილს წარმოადგენს სასმენ ძვალთა ჯაჭვი — ჩაქუჩი, გრდემლი და უზანგი, რომლებიც დაფის აპკის რხევებს გადასცემენ შიგნითა ყურს (სურ. 199). ერთი ამ ძვალთაგანი — ჩაქუჩი — თავისი ტარით ჩაწნულია დაფის აპკში, ჩაქუჩის მეორე ბოლო კი გრდემლთანაა შენაწევრებული.

დაფის აპკის რხევები გადაეცემა ბერკეტის გრძელ მხარეს, რომელიც წარმოქმნილია ჩაქუჩის ტარისა და გრდემლის მორჩით. ამიტომ უზანგი ამ რხევებს ღებულობს ამპლიტუდაში შემცირებულს, მაგრამ სამაგიეროდ ძალაში გაზრდილს. უზანგის ზედაპირი, რომელიც ოვალური სარკმლის მემბრანას ებჯინება, 3,2 მმ² ტოლია. დაფის აპკის ზედაპირი 70 მმ² უდრის. დაფის აპკის ზედაპირის შეფარდება უზანგის ზედაპირთან უდრის 1:22, რაც ბგერითი ტალღების ზედაწოლას ოვალური სარკმლის მემბრანაზე ზრდის დაახლოებით 22-ჯერ. ამ გარემოებას დიდი მნიშვნელობა აქვს, რადგან შედარებით სუსტ ბგერით ტალღებს, რომლებიც დაფის აპკს ეცემიან, შეუძლიათ გადალახონ ოვალური სარკმლის მემბრანის წინააღმდეგობა და აამოძრავონ სითხის ფენა (პერი-და ენდოლიმფა) ლოკოკინაში.

ბგერითი ტალღები, რომლებიც ვრცელდებიან ჰაეროვან გარემოში, სასმენი ძვლების საშუალებით გადაეცემიან ოვალურ სარკმელს და ტრანსფორმირდებიან სითხის — ენდოლიმფის რხევებად.

კედელში, რომელიც შუა ყურს შიგნითა ყურისაგან განაცალკევებს, ოვალური სარკმლის გარდა არსებობს კიდევ თავისუფალი მრგვალი სარკმელი. ლოკოკინის ენდოლიმფის რხევები, რომლებიც აღმოცენდებიან ოვალურ სარკმელთან, გაივლიან ლოკოკინის ხვეულებს და მიაღწევენ მრგვალ სარკმელს შეუსუსტებლად. ეს სარკმელი რომ არ ყოფილიყო, სითხის უკუმშვადობის გამო, რხევაც შეუძლებელი იქნებოდა.

შუა ყურში ორი კუნთია მოთავსებული: m. tensor tympani და m. stapedius. პირველი მათგანი შეკუმშვისას აძლიერებს დაფის აპკის დაჭიმულობას და ამით ზღუდავს მისი რხევების ამპლიტუდას ძლიერი ბგერების დროს, მეორე, აწარმოებს უზანგის ფიქსაციას და ამით ზღუდავს მის მოძრაობებს.

ამ კუნთების შეკუმშვის ხარისხი იცვლება ბგერების რხევათა ამპლიტუდის შეცვლისას და სწორედ ამით ავტომატურად არეგულირებს ბგერათა ენერგიის რაოდენობას, რომელიც სასმენი ძვლების გზით გადაეცემა შიგნითა ყურს. იცავს რა მას გადაჭარბებული რხევისაგან და დანგრევისაგან. შუა ყურის ორივე კუნთის შეკუმშვა აღმოცენდება რეფლექსურად ყურზე ძლიერი ბგერის მოქმედებიდან უკვე 10 მილიწამის შემდეგ. ამ რეფლექსის რკალი ტვინის ლეროვან მიდამოს დონეზე ირთება.

წამიერი ძლიერი გაღიზიანებისას (დარტყმისას, აფეთქებისას) ეს დაცვითი მექანიზმი ვერ ასწრებს ამოქმედებას. ამიტომ მექანაზმები, რომლებსაც ყოფილი ტექნოლოგიის შესაბამისად უნდა ეწარმოებინათ რკინის ქვაბის კედელზე ჩაქუჩით დარტყმა, იმყოფებოდნენ რა თვითონ ამ ქვაბის შიგნით, რამდენიმე ხნის შემდეგ ყრუვდებოდნენ შუა და შიგნითა ყურის ბგერის გამტარი და ბგერის მიმღები აპარატების დარღვევის გამო.

ეკსტახის მილის შემწობებით, რომელიც დაფის ღრუს ცხვირ-ხახასთან აერთებს, წნევა დაფის ღრუში ატმოსფერულს ეტოლება, რაც დაფის აპკის რხევისათვის საუკეთესო პირობას ქმნის.

ბგერათა ძვალოვანი გადაცემა. დაფის აპკისა და სასმენი ძვლების საშუალებით. ბგერის ჰაეროვანი გადაცემის გარდა — ბგერის გადაცემა შესაძლებელია ქალას ძვლების გზით. თუ: კამერტონის ფეხს თხემზე ან ღვრილისებრ მორჩზე მოვათავსებთ, მაშინ ბგერა ისმის გარეთა სასმენი მილის დახშობის დროსაც. როგორც ჩანს, მკლეჩაი სხეული იწვევს რხევას ქალას ძვლებისას, რომლებიც რხევაში სასმენ აპარატსაც ჩაითრევენ. ეს იქიდან ჩანს, რომ თუ თხემზე მოთავსებულ კამერტონის გარდა, მეორე, აქლერებულ კამერტონს სასმენ მილთან მივიტანთ, მაშინ ტალღათა ინტერფერენციის გამო, თუ მათი ფაზები ერთმანეთს არ ემთხვევიან, შეიძლება შესუსტებული ბგერის შეგრძნება მივიღოთ. აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ როგორც ჰაეროვანი გადაცემა, ისე გადაცემა ძვლის საშუალებით — ერთი და იგივე სუბსტრატზე მოქმედებს.

შიგნითა ყური და ბგერების აღქმა

შიგნითა ყურში კარიბჭისა და ნახევარკალოვანი არხების გარდა, რომელთა ფუნქციები განვიხილეთ, მოთავსებულია ლოკოკინა, რომელიც სმენის ანალიზატორის მიმღებ ნაწილს წარმოადგენს.

ლოკოკინის აღნაგობა. ლოკოკინა წარმოადგენს ძვალოვან სპირალურ არაერთნაირი დიამეტრის არხს, და ადამიანში წარმოქმნის $2\frac{1}{2}$ ხვეულს. ძვალოვანი არხი ფუძესთან ვიწროა და მწვერვალისაკენ თანდათანობით ფართოვდება, ისე რომ მისი დიამეტრი ფუძესთან უდრის 0,04 მმ, მის მწვერვალზე — 0,5 მმ. მთელ სიგრძეზე, თითქმის ლოკოკინის ბოლომდე, ძვალოვანი არხი ორი აპკითაა გაყოფილი: უფრო თხელი — ვესტიბულური მემბრანით ანუ რეისნერიის მემბრანით და უფრო მკვრივი და დრეკადი — ძირითადი მემბრანით. ლოკოკინის მწვერვალზე ორივე ეს მემბრანა ერთდება, მაგრამ მათში არის ხვრელი — helicotrema. ვესტიბულური მემბრანა და ძირითადი მემბრანა ლოკოკინის ძვლის არხს ყოფს სამ ვიწრო სავალად: ზემო, შუა და ქვემო (სურ. 200).

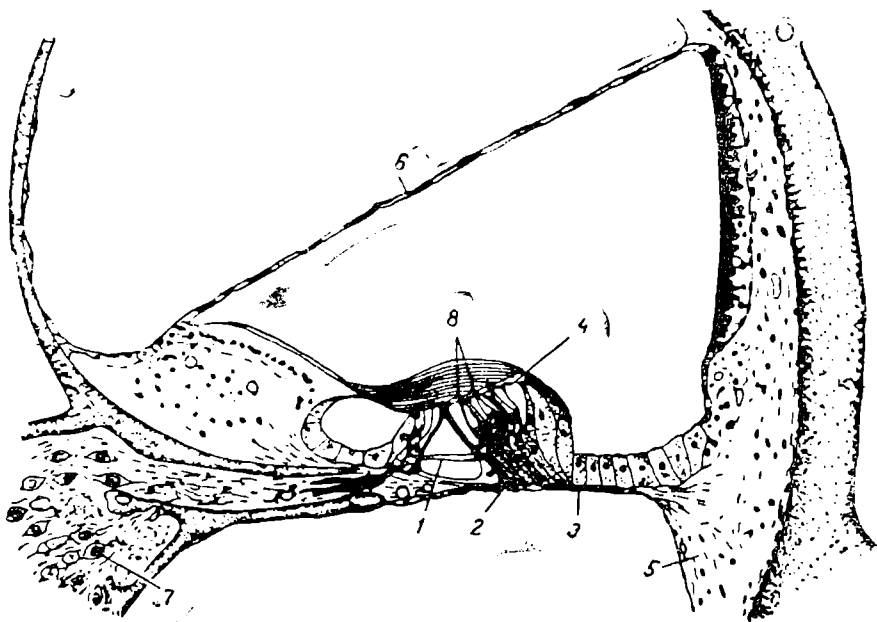
ლოკოკინის ზემო არხი ანუ ვესტიბულური კიბე (scala vestibuli) დასაწყისის იღებს ოვალური სარკმლიდან და ლოკოკინის მწვერვალამდე გრძელდება, სადაც იგი ხვრელის გზით უკავშირდება ლოკოკინის ქვემო არხს — დაფისებურ კიბეს (scala tympani), რომელიც მრგვალი სარკმლის მიდამოში იწყება.

პელიკოტრემის საშუალებით დაკავშირებული ზემო და ქვემო არხები თითქმის ერთიან არხს წარმოადგენენ; იგი იწყება ოვალური სარკმლითა და თავდება მრგვალი სარკმლით. ლოკოკინის ზემო და ქვემო არხები ამოვსებულია პერილიმფით, რომელიც თავისი შედგენილობით საზურგტვინო სითხეს მოგვაგონებს. არხების პერილიმფა შუა ყურის ჰაეროვანი ღრუსაგან გაყოფილია ოვალური და მრგვალი სარკმლების მემბრანით.

ზემო და ქვემო არხების — ვესტიბულურ და ძირითად მემბრანებს შორის მოთავსებულია შუა — აპკოვანი არხი (scala media). ამ არხის ღრუ ლოკოკინის სხვა არხებს არ უკავშირდება და ენდოლიმფითაა შევსებული. ენდოლიმფა პროდუცირდება სპეციალური ძარღვოვანი წარმონაქმნით — stria vascularis-ის მიერ, რომელიც აპკოვანი არხის გარე კედელზეა მოთავსებული. ენდოლიმფის შედგენილობა განსხვავდება პერილიმფის შედგენილობისაგან კალიუმის იონების დაახლოებით 30-ჯერ მეტი და ნატრიუმის იონების 20-ჯერ ნაკლები შემცველობით. ენდოლიმფის ასეთი განსხვავება პერილიმფისაგან არის მიზეზი იმისა, რომ პირველი მეორის მიმართ დადებითად არის დატენილი.

ლოკოკინის შუა არხის შიგნით, ძირითად მემბრანაზე მდებარეობს ბგერის მიმღები აპარატი — კორტიის ორგანო; იგი შეიცავს რეცეპტორულ ბუსუსიან უჯრედებს. ეს უჯრედები ბგერის რხევებს ტრანსფორმირებენ ნერვულ აგზნების პროცესად.

ბგერათა რხევების გადაცემა ლოკოკინის არხებით. ბგერათა ტალღები უზანგით გადაეცემა ოვალური სარკმლის მემბრანას და ლოკოკინის ზემო და



სურ. 200. ლოკოკინის ზეულის განივი კვეთი (სქემა).

1 — სმენის ნერვის ბოჭკოები; 2 — კორტიის ორგანო; 3 — ძირითადი მემბრანა; 4 — საფარი მემბრანა; 5 — სპირალური მყესი; 6 — რეისნერის მემბრანა; 7 — სპირალური კვანძი; 8 — ბუსუსიანი უჯრედები.

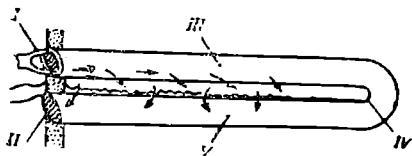
ქვემო არხებში, ე. ი. ვესტიბულურ და დაფის კიბეებში, იწვევს პერილიმფის რხევებს. პერილიმფის რხევები მრგვალ სარკმელამდე აღწევენ და იწვევენ მრგვალი სარკმელის მემბრანის გადაადგილებას გარეთკენ, შუა ყურის ღრუს მიმართულებით. ზ. შო არხის პერილიმფის რხევების ქვემო არხის პერილიმფისაკენ გადაცემა შეიძლება წარმოებდეს არა მარტო ლოკოკინის მწვერვალის არეში პელიოტრემის საშუალებით, არამედ ვესტიბულური მემბრანითაც. აპოვანი არხის ენდოლიმფის და ლოკოკინის არხის მთელ სიგრძეზე ძირითადი მემბრანის საშუალებითაც.

ვესტიბულური მემბრანა წარმოადგენს ძალიან თხელ აპკს, რომლის საშუალებითაც ზემო არხის პერილიმფის რხევების გადაცემა შუა არხის ენდოლიმფაზე თავისუფლად წარმოებს. ამრიგად, სითხე ზემო და ქვემო არხებში გადასცემს რხევებს ისე, თითქოს იგი მემბრანით კი არაა გაყოფილი, არამედ ორივე არხი ერთიან საერთო არხს წარმოადგენს.

დრეკად ელემენტს, რომელიც ამ თითქოს და საერთო ზემო არხს ქვემოსაგან განაცალკევებს, ძირითადი მემბრანა წარმოადგენს. ბგერათა რხევებს, რომელნიც ზემო და ქვემო არხების პერილიმფითა და ენდოლიმფით ვრცელდე-

ბიან, მოყავთ მოძრაობაში ძირითადი მემბრანა და იმის საშუალებით შესაძლებელია გადაეცეს ქვემო არხის პერილიმფას (სურ. 201).

გ. ბეკეშიმ ახლად გარდაცვლილ ადამიანის შიგნითა ყურზე ჩატარებული ცდებით გვიჩვენა, რომ ლოკოინაზე დაბალი სიხშირის ბგერათა რხევების მოქმედებისას რხევათა პროცესში ჩაითრევა მთელი სითხე მოთავსებული ლოკოინის ზემო და ქვემო არხების მთელ სიგრძეზე. სიხშირის რხევები ზემო არხიდან ქვემო არხს გადაეცემა ძირითადი მემბრანით მთელ მის სიგრძეზე და



სურ. 201. ლოკოინის არხებში რხევების გავრცელების სქემა. სიმარტივისათვის ლოკოინა გასწორებული სახით არის წარმოდგენილი. ტალღისებური ბაზი კორტიის ორგანოს გამოსახავს (ბესტისა და ტეილორის მიხედვით). I — უზანგი და ოვალური სარკმელი; II — მრგვალი სარკმელი; III — scala vestibuli; IV — membrana basilaris; V — scala tympani.

პელიკოტრემითაც. ეს ხდება იმიტომ, რომ ლოკოინის ზემო და ქვემო არხებში მოქცეულ სითხის გრძელი სვეტის საკუთარი რხევების სიხშირე შედარებით დიდი არაა და ამიტომ იგი დაბალი სიხშირის რხევებს (800—1000 ჰერცზე დაბალი) ზუსტად წარმოსახავს. მაღალი სიხშირის ბგერათა რხევების მოქმედების დროს რხევათა პროცესში ჩაითრევა ლოკოინის არხების სითხის არა მთელი სვეტი, არამედ მხოლოდ მისი ნაწილი, ოვალურ სარკმელთან უფრო ახლო, ე. ი. ლოკოინის ხვეულების დასაწყისთან. რაც უფრო მაღალია ბგერათა რხევების

სიხშირე, მით უფრო მოკლეა სითხის სვეტი, რომელიც რხევათა პროცესში ჩაითრევა და მით უფრო ახლოა ოვალურ სარკმელთან ძირითადი მემბრანის ის უბანი, რომლითაც რხევები ზემო არხიდან ქვემოს გადაეცემა.

კორტიის ორგანოს რეცეპტორული უჯრედების განლაგება და სტრუქტურა. ძირითად მემბრანაზე რეცეპტორული უჯრედების ორი ფენაა განლაგებული. მათი შიგნითა ფენა წარმოქმნილია რეცეპტორული უჯრედების ერთი რიგით, რომელთა საერთო რაოდენობა აპკოვანი არხის მთელ სიგრძეზე 3500 აღწევს. გარეგანი ფენა წარმოქმნილია უჯრედების 3—4 რიგით, რომელთა საერთო რაოდენობა 12000—20000 შეადგენს. კორტიის ორგანოს ყოველ რეცეპტორულ უჯრედს აქვს წაგრძელებული ფორმა. უჯრედის ერთი პოლუსი ძირითად მემბრანაზეა ფიქსირებული; მისი მეორე პოლუსი ლოკოინის აპკოვანი არხის ღრუში მდებარეობს. რეცეპტორული უჯრედის ამ პოლუსის ბოლოზე 60—70 ბუსუსია მოთავსებული, თითოეული 4 მკ სიგრძით, რომლებიც აპკოვანი არხის ენდოლიმფაში არიან ჩაშვებული.

აპკოვანი არხის მთელ სიგრძეზე რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსების ზემოდ მოთავსებულია საფარი ფირფიტა (membrana tectoria).

ბგერების მოქმედებისას ძირითადი მემბრანა იწყებს რხევას და რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსები შეხებაში მოდიან საფარ ფირფიტასთან, რის გამოც ბუსუსები დეფორმაციას განიცდიან. ბუსუსების ეს დეფორმაცია რეცეპტორულ უჯრედში აგზნების აღმოცენების მიზეზია.

ელექტრული მოვლენები ლოკოინაში. ლოკოინის სხვადასხვა ნაწილებიდან ელექტრული პოტენციალების გამოყვანისას გ. დევისმა და სხვა მკვლევარებმა 5 სხვადასხვა ელექტრული ფენომენი გამოავლინეს. ორი მათგანი — სმენის რეცეპტორული უჯრედის მემბრანული პოტენციალი და ენდოლიმფის

პოტენციალი, — ბგერის მოქმედებასთან არ არიან დაკავშირებული (ისინი ბგერითი გაღიზიანებების გარეშეც მქლავდებიან). სამი ელექტრული მოვლენა — ლოკოკინის მიკროფონული პოტენციალი, სუმარული პოტენციალი და სმენის ნერვის პოტენციალი — აღმოცენდებიან ბგერითი გაღიზიანებების გაელენით.

სმენის რეცეპტორული უჯრედის მემბრანული პოტენციალი რეგისტრირდება მასში მიკროელექტროდის შეყვანისას. ისევე როგორც სხვა ნერვულ ან რეცეპტორულ უჯრედებში, სმენის უჯრედების მემბრანის შიგნითა ზედაპირი გარეგანის მიმართ ელექტროუარყოფითია. პოტენციალთა სხვაობა მათ შორის 70 მვ აღწევს.

ენდოლიმფის პოტენციალი ანუ კოხლეარული პოტენციალი გამოვლინდება ერთი ელექტროდის აპკოვან არხში შეყვანისას და მეორე ელექტროდის მრგვალ სარკმელთან მოთავსებისას. ენდოლიმფას პერილიმფისა და ირგვლივ მყოფ ქსოვილების მიმართ გააჩნია დადებითი მუხტი, რომელიც 80 მვ ტოლია. ენდოლიმფის პოტენციალი, რომელიც მისი იონური შედგენილობის თავისებურებებზეა დამოკიდებული, სისხლძარღვოვანი წნულის (*stria vascularis*) ცხოველმოქმედებით არის უზრუნველყოფილი და დამოკიდებულია ჟანგვითი პროცესების ინტენსივობაზე. სუნთქვის დარღვევისას ან ციანიდებით ქსოვილების ჟანგვითი პროცესების დათრგუნვისას ენდოლიმფის პოტენციალი ეცემა ან ქრება კიდევ. ენდოლიმფის პოტენციალი იცვლება ძირითადი მემბრანის რხევის დროს.

რადგანაც სმენის რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსები ჩაშვებულნი არიან ენდოლიმფაში, რომელიც არსებითად ამ უჯრედების შინაგან გარემოს წარმოადგენს, მათი მემბრანის შიგნითა ზედაპირსა და ბუსუსების გარეთა ზედაპირს შორის არსებობს პოტენციალთა სხვაობა $70 + 80 = 150$ მვ ტოლი. სმენის რეცეპტორულ უჯრედთა ბუსუსების ზედაპირზე მემბრანული პოტენციალის ასეთი მაღალი სიდიდის მნიშვნელობა ჯერჯერობით არაა ნათელი. ვარაუდობენ, რომ ეს აადვილებს ბგერათა რხევების აღქმას.

თუ ლოკოკინაში შევიყვანთ ელექტროდებს და მათ შევეერთებთ დენისა და ხმის გამაძლიერებლებთან და ვიმოქმედებთ ბგერითი გამღიზიანებლით, მაშინ ხმის გამაძლიერებელი ზუსტად წარმოსახავს ბგერას. ასე, თუ კატის ყურთან ექსპერიმენტატორი წარმოსთქვამს რაიმე წინადადებას, მეორე ოთახში მოთავსებული ხმის გამაძლიერებელი შეერთებული ლოკოკინაში შეყვანილ ელექტროდებთან, წარმოსახავს წარმოთქმულ სიტყვებს. ამ ფაქტიდან, რომელიც 1930 წ. უივერისა და ბრეეს მიერ იყო აღმოჩენილი, გამომდინარეობს, რომ ლოკოკინა მუშაობს მიკროფონის მსგავსად — ბგერით რხევებს გარდაქმნის ელექტრულ რხევებად ზუსტად მისი სიხშირის შესაბამისად. ამიტომ აღწერილ მოვლენას ლოკოკინის მიკროფონული ეფექტი ეწოდება, ხოლო რეგისტრირებულ ელექტრულ პოტენციალს — კოხლეარული მიკროფონული პოტენციალი. ვარაუდობენ, რომ იგი ბუსუსებიანი უჯრედის ზედაპირის მიერ გენერირდება და რომ ბუსუსების დეფორმაციას თან სდევს პოტენციალთა სხვაობის წარმოშობა იმის მსგავსად, როგორც ეს ხდება მიკროფონებში პიეზოელექტრული კრისტალების დეფორმაციის დროს. კოხლეარული მიკროფონული პოტენციალების სიხშირე შეესაბამება ბგერათა რხევების სიხშირეს, ხოლო ამ პოტენციალთა ამპლიტუდა გარკვეულ საზღვრებში ყურზე მოქმედი ბგერის ინტენსივობის პროპორციულია.

მიკროფონული პოტენციალები განიხილებიან, როგორც რეცეპტორული უჯრედების მოქმედების მაჩვენებლები.

მიკროფონული კოხლეარული პოტენციალების რეგისტრაციის დროს ძალიან ძლიერი ბგერისა და ბგერითი რხევის დიდი სიხშირის დროს (მაღალი ტონების დროს) ელექტრული რხევების ჩანაწერზე აღინიშნება ნულოვანი ხაზის მდგრადი ცვლილება, ე. ი. პოტენციალთა სხვაობის ძვრა. ამ მოვლენას სუ მ ა რ უ ლ ი პოტენციალი უწოდეს. მისი სიდიდე ბგერის წნევის ინტენსივობისა და რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსებზე საფარი მემბრანის ზეწოლის პროპორციულია.

სმენის ნერვის ბოჭკოების ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევის დროს რეგისტრირდება იმპულსები, რომელთა სიხშირე ყურზე მოქმედი ტონის სიმალისაგან დამოკიდებულებით სხვადასხვაა. უფრო დაბალი ტონების დროს, როდესაც ყურზე მოქმედი ბგერების სიხშირე არ აღემატება 1000 სეკუნდში, სმენის ნერვში შესაბამისი სიხშირის იმპულსები აღმოცენდებიან. ყურზე უფრო მაღალი ტონების მოქმედების დროს იმპულსთა სიხშირე ნერვულ ბოჭკოებში ბგერის რხევების სიხშირეზე გაცილებით დაბალია. სმენის ნერვის მიერ წარმოქმნილი იმპულსების უმაღლესი ზღვარი განისაზღვრება რეფრაქტორული პერიოდის ხანგრძლივობით; იგი დაახლოებით 1 მწამს უდრის.

სმენის ნერვის ცალკეული ბოჭკოებიდან ელექტრული რხევების გამოყვანისას ი. ტასაკიმ გამოავლინა, რომ დაბალი ტონების დროს იმპულსაციას ადგილი აქვს ნერვულ ბოჭკოთა დიდ რაოდენობაში, ხოლო მაღალი ტონებისას -- ნაკლებ რაოდენობაში.

სმენის ნერვში იმპულსები აღმოცენდებიან სმენის რეცეპტორული უჯრედების ბუსუსების აგზნების შედეგად და მათში მიკროფონული და სუ მ ა რ უ ლ ი პოტენციალების გაჩენის გამო. ეს იმპულსები გადასცემენ ინფორმაციას ცენტრალურ ნერვულ სისტემას შიგნითა ყურზე მოქმედ ბგერების შესახებ.

ტონების სიმაღლის აღქმა. ხანგრძლივი დროის განმავლობაში ფართოდ იყო გავრცელებული ჰელმჰოლცის რეზონანტორული თეორია (1863), რომელიც ხსნიდა სხვადასხვა სიმაღლის (რხევათა სხვადასხვა სიხშირის) ბგერების აღქმის მექანიზმს. ჰელმჰოლცმა მიაქცია ყურადღება იმ გარემოებას, რომ განივი მიმართულების მქონე მკვრივ ბოჭკოებს, რომლებიც ქმნიან ძირითად მემბრანას, სხვადასხვა სიგრძე აქვთ. ისინი ყველაზე მოკლეები ლოკოკინის ფუძესთან (მათი სიგრძეა 0,04 მმ); მის მწვერვალთან ისინი გაცილებით უფრო გრძელები არიან (0,5 მმ). ჰელმჰოლცი ვარაუდობდა, რომ ძირითადი მემბრანის ბოჭკოები არფის სიმების მსგავსად არიან დაჭიმულნი და გააჩნიათ სხვადასხვა საკუთარი სიხშირის რხევები, რომელზედაც მათ რეზონირების უნარი აქვთ. ბგერის მოქმედების დროს ყველაზე მეტად იწყებს რხევას ის ბოჭკო, რომელიც მოცემული რხევის რეზონანსშია „აწყობილი“, ე. ი. შეუძლია მისი წარმოსახვა. ძირითადი მემბრანის თითოეული ბოჭკოს რხევას მიმდებლობენ კორტიის ორგანოს ის რეცეპტორული უჯრედები, რომლებიც სწორედ ამ ბოჭკოზეა განლაგებული. ამრიგად, ჰელმჰოლცის მიხედვით თითოეული სიმაღლის ტონისათვის თავისი ინდივიდუალური რეცეპტორი არსებობს.

მთელმა რიგმა ფაქტებმა უარყვეს ჰელმჰოლცის თეორია. უპირველეს ყოვლისა, არ დადასტურდა ის ვარაუდი, რომ ძირითადი მემბრანის ბოჭკოები არფის სიმების მსგავსად იმყოფებიან დაჭიმულ მდგომარეობაში. შემდგომ

დადგინდა, რომ გარკვეული სიმაღლის ტონის მოქმედებისას აღმოცენდებიან ძირითადი მემბრანის არა ერთი რომელიმე ბოჭკოს რხევები, არამედ ამ მემბრანის ფართო უბნის რხევები. ამის გარდა, დაბალი ტონების ჟღერისას იმპულსები აღმოცენდებიან სმენის ნერვის დიდი რაოდენობის ბოჭკოებში და არა მის ცალკეულ ბოჭკოში, როგორც ეს პელმპოლცის თეორიით უნდა გვეგულისხმა.

სმენის მეორე თეორია იყო რეზერფორდის ტელეფონური თეორია (1880), რომელიც ვარაუდობდა, რომ სმენის ნერვში პოტენციალთა რხევების სიხშირე სხვადასხვა სიმაღლის ბგერების აღქმისას შეესაბამება აღქმულ ბგერების სიხშირეს, როგორც ეს ხდება ტელეფონის კაბელში ტელეფონით ბგერების გადაცემის დროს. ლოკოკინის მიკროფონული ეფექტის აღმოჩენის შემდეგ იქმნებოდა ისეთი შთაბეჭდილება, რომ იგი ტელეფონურ თეორიას ადასტურებს. მაგრამ მალე გამოიკვეთა, რომ სმენის ნერვში მაღალი ბგერების მოქმედების დროს (წამში 1 000 მეტი რხევა) იმპულსთა სიხშირე ბგერათა რხევების სიხშირეს არ შეესაბამება. რადგან რეფრაქტორული პერიოდის ხანგრძლივობა ძალიან სწრაფად გამტარ ნერვულ ბოჭკოებშიც კი 1 მწამ ნაკლები არ არის ხოლმე; ამიტომ ყურზე მოქმედი მაღალი ტონების შესახებ ინფორმაცია არ შეიძლება გადაეცეს ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ბგერის სინქრონულ პოტენციალთა რხევების სახით, ე. ი. იმ პრინციპით, რომელიც ტელეფონში გამოიყენება. მაღალი სიხშირის ბგერათა რხევების შესახებ ინფორმაციის გადაცემისათვის აუცილებელია მისი გარდაქმნა.

ამჟამად სხვადასხვა სიმაღლის ბგერის აღქმის მექანიზმის საკითხი შეიძლება ჩაითვალოს გამორკვეულად. ზოგიერთი წარმოდგენა, რომელნიც საფუძვლად უდევს როგორც რეზონატორულ, ისე ტელეფონურ თეორიას, მართებული აღმოჩნდა.

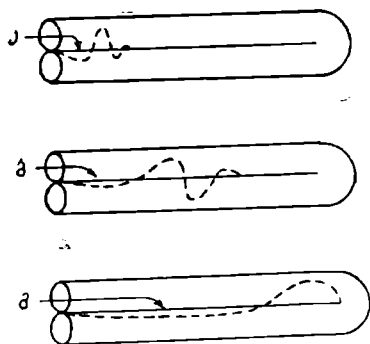
როგორც ზევით იყო ნათქვამი, მაღალი სიხშირის ბგერითი რხევები ჩაითრევენ რხევის პროცესში ლოკოკინის ზემო და ქვემო არხების, ე. ი. ვესტიბულური და დაფის კიბის პერილიმფას, მაგრამ ამ არხების არა მთელ სიგრძეზე. ოვალური სარკმლის მემბრანის მიერ აღქმული რხევები იწვევენ სითხის (პერილიმფისა და ენდოლიმფის) სვეტის რხევით მოძრაობებს მხოლოდ მის შეზღუდულ უბანში ოვალური სარკმლის მახლობლად. ზემო არხის პერილიმფის რხევები ქვემო არხის პერილიმფას გადაეცემა ძირითადი მემბრანის საშუალებით, ლოკოკინის დასაწყისიდან განსაზღვრულ მანძილზე. ეს მანძილი მით უფრო ნაკლებია და, მაშასადამე, ზემო არხიდან ქვემო არხზე რხევათა გადაცემის ადგილი მით უფრო ახლოსაა ოვალურ და მრგვალ სარკმელთან, რაც უფრო მაღალია ლოკოკინაზე მოქმედი ტონი.

ლოკოკინაში ადგილი აქვს რეზონანსის მოვლენას. მაგრამ მორეზონირე სუბსტრატს ძირითადი მემბრანის განსაზღვრული ბოჭკო კი არ წარმოადგენს, როგორც პელმპოლცი ვარაუდობდა, არამედ განსაზღვრული სიგრძის სვეტი. გ. ბეკემის მონაცემებით, რაც უფრო მაღალია ბგერა, ე. ი., რაც მეტია ყურით აღქმულ რხევათა სიხშირე, მით ნაკლებია ლოკოკინის არხებში რხევაში მოსული სითხის სვეტის სიგრძე და მით უფრო ახლოა ამ სითხის სვეტის რხევის მაქსიმალური ამპლიტუდის ადგილი ლოკოკინის ფუძესთან და ოვალურ სარკმელთან. დაბალი სიხშირის ბგერის მოქმედებისას რხევადი სითხის სვეტის სიგრძე მატულობს და მაქსიმალური ამპლიტუდის რხევის ადგილი ლოკოკინის მწვერვალის მიმართულებით გადაინაცვლებს (სურ. 202). ლოკოკინის არხებში

სითხის რხევის დროს ირხევა ძირითადი მემბრანაც, თანაც არა მისი ცალკეული ბოჭკოები, არამედ მისი (სიგრძის) მეტი ან ნაკლები უბნები. ბუნებრივია, რომ ამ დროს აიგზნება ამ მემბრანაზე მოთავსებული რეცეპტორული უჯრედების სხვადასხვა რაოდენობა.

დაბალი სიხშირის ბგერების მოქმედების დროს რეცეპტორული უჯრედები აგზნებულნი აღმოჩნდებიან ძირითადი მემბრანის მთელ სიგრძეზე; მაღალი ტონების მოქმედების დროს კი აიგზნება უჯრედების ნაკლები რაოდენობა — მხოლოდ ისინი, რომლებიც ძირითად მემბრანაზე ლოკოკინის ფუძესთან არიან მოთავსებულნი.

სხვადასხვა სიმაღლის ბგერების აღქმისათვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს ლოკალიზაციას კორტიის ორგანოს იმ რეცეპტორულ უჯრედებისას, რომ-



სურ. 202. ძირითადი მემბრანის რხევის სქემა მაღალი (ა), საშუალო (ბ) და დაბალი (გ) ბგერების დროს.

ლებიც აგზნებაში ჩაებმებიან. ეს მტკიცდება მრავალი ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტით. ლ. ა. ანდრეევმა პავლოვის ლაბორატორიაში ძალს გამოუმუშავა პირობითი რეფლექსები სხვადასხვა ტონზე. შემდეგ ანგრევდა ერთი ყურის კორტიის ორგანოს და წვრილი ნემსით აზიანებდა მეორე ყურის კორტიის ორგანოს სხვადასხვა უბნებს. თუ ზიანდებოდა ლოკოკინის პირველი ხვეული მის ფუძესთან, მაშინ ისპობოდა მაღალ ტონებზე გამოუმუშავებული პირობითი რეფლექსები. თუ კი დაზიანება ხდებოდა ლოკოკინის მწვერვალის მიდამოში, მაშინ ქრებოდნენ დაბალ ტონებზე გამოუმუშავებული პირობითი

რეფლექსები. ლოკოკინის მხოლოდ შუა ხვეულის დანგრევა კი იწვევდა საშუალო დიაპაზონის ტონების ამოვარდნას.

ზღვის გოჭებზე ჩატარებულ ცდებში, რომელთა ლოკოკინას $4\frac{1}{2}$ ხვეული აქვს, გ. დევისმა გამოავლინა, რომ ლოკოკინის ფუძიდან ელექტრული პოტენციალების გამოყვანისას მიკროფონური ეფექტი მიიღებოდა ყველა სიხშირის ბგერებზე, ხოლო ლოკოკინის მწვერვალის მახლობელ ფარგლებიდან მათი გამოყვანისას, მხოლოდ დაბალი ბგერების მოქმედების დროს.

მოყვანილ ფაქტებს იმ დასკვნამდე მივყავართ, რომ სხვადასხვა სიმაღლის ტონების მოქმედებისას, ე. ი. სხვადასხვა სიხშირის ბგერითი რხევების მოქმედების დროს, ლოკოკინაში წარმოებს ბგერითი ინფორმაციის სივრცობრივი კოდირება. ტონის ყოველ სიმაღლეს შეესაბამება რხევით პროცესში ჩართული ძირითადი მემბრანის განსაზღვრული სიგრძის უბანი და ამ მემბრანაზე გარკვეული ადგილი, რომლის საშუალებითაც ზემო არხის პერილიმფის რხევები ქვემო არხის პერილიმფას გადაეცემა. ამის შედეგად ტონის ყოველ სიმაღლეს შეესაბამება რეცეპტორთა გარკვეული რაოდენობა, რომლებშიც აგზნების პროცესი აღმოცენდება და, აგრეთვე, რეცეპტორების გარკვეული ჯგუფი, რომელნიც ყველაზე მეტი ძალით ღიზიანდებიან.

წაში 100—150 რხევაზე მაღალი სიხშირის ბგერების დროს ძირითადი მემბრანის რხევათა მაქსიმალური ამპლიტუდის უბანი ვერ აღწევს მის ბოლომდე ლოკოკინის მწვერვალთან და ზემო არხებიდან პერილიმფის რხევის-

გადაცემა ქვემო არხზე ამ მემბრანით წარმოებს. უფრო დაბალი სიხშირის დროს პერილიმფის რხევების გადაცემა ჰელიოტრემის გზით წარმოებს, რაც სმენის ყველა უჯრედების გალიზიანებას იწვევს. ამ შემთხვევაში სივრცობრივი კოდირება შეუძლებელი ხდება. მაგრამ ამ დროს ის არცაა საჭირო, რადგან დაბალი სიხშირის რხევები შეიძლება დამახინჯების გარეშე, წარმოსახულ იქნეს სმენის ნერვის ბოჭკოების მიერ. ამ შემთხვევაში ინფორმაცია ტონის სიმაღლის შესახებ შეიძლება გადაეცეს შესაბამისი სიხშირის იმპულსებით, რომლებიც სმენის ნერვით გაივლიან მსგავსად იმისა, როგორც ბგერათა სიხშირის ელექტორხევების გადაცემა ხდება კაბელში.

ამრიგად, ტონების სიმაღლის გასარჩევად ორი მექანიზმი არსებობს. დაბალი ტონების დროს ინფორმაცია მათ შესახებ გადაეცემა სმენის ნერვის ბოჭკოებით იმპულსთა სახით, რომელთა სიხშირე ლოკოკინას მიერ აღქმულ ბგერათა სიხშირეს შეესაბამება, მაღალი ტონების მოქმედებისას კი წარმოებს სივრცობრივი კოდირება.

საშუალო სიმაღლის ტონების განსაზღვრულ დიაპაზონში წამში 1000-მდე რხევათა სიხშირით (ზოგიერთი მონაცემებით რამდენადმე უფრო მაღალიც) შეიძლება მოქმედებდეს ბგერათა ინფორმაციის ორივე სისტემა: ერთი, დამყარებული იმპულსთა გადაცემაზე, რომელთა სიხშირე გალიზიანების სიხშირეს შეესაბამება და მეორე დაფუძნებული აგზნებულ რეცეპტორულ უჯრედების არაერთნაირ განლაგებაზე და არაერთნაირ რაოდენობაზე.

ბ გ ე რ ა თ ა ინ ტ ე ნ ს ი ვ ო ბ ი ს ა ლ ქ მ ა . რეცეპტორების გალიზიანების ინტენსივობის კოდირება ჩვეულებრივ იმ იმპულსთა სიხშირით ხდება, რომელიც აფერენტული ნერვებით ცენტრალურ ნერვულ სისტემას გადაეცემა. სმენის ნერვში გალიზიანების ძალის კოდირების ასეთი ხერხი არ შეიძლება გამოყენებულ იქნეს, რადგან სმენის რეცეპტორებზე დაბალი და საშუალო სიმაღლის ტონების მოქმედების დროს, სმენის ნერვებით გადაეცემა იმპულსები, რომელთა სიხშირე შეესაბამება ბგერათა რხევის სიხშირეს. შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ბგერის გალიზიანების ძალის შესახებ ინფორმაციის გადაცემაში მნიშვნელობა აქვს იმ ფაქტს, რომ კორტიის ორგანოს რეცეპტორული უჯრედების შიგნითა და გარეთა შრის გალიზიანების ზღურბლი არ არის ერთნაირი. შიგნითა შრის სმენის რეცეპტორები თავისი აგზნებისათვის მოითხოვენ მეტი ძალის ბგერით გალიზიანებას. შესაძლებელია ბგერითი გალიზიანების ინტენსივობისაგან დამოკიდებულებით არსებობს შიგნითა და გარეთა აგზნებული უჯრედების რიცხვის სხვადასხვა შეფარდება.

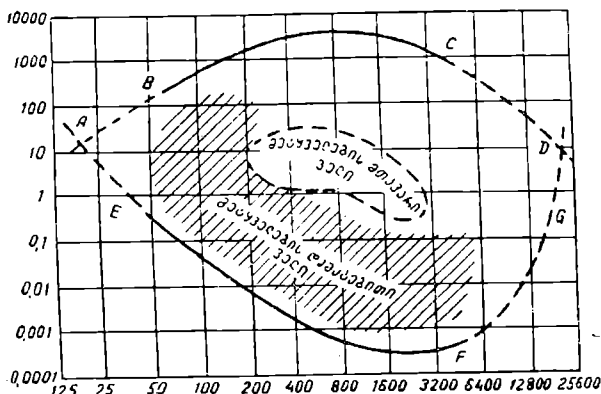
ბგერითი შეგრძნებები

ბგერების აღქმის დიაპაზონი. ადამიანი აღიქვამს ბგერებს, რომელთა რხევათა სიხშირეა წამში 16-დან 20000-მდე. ეს დიაპაზონი შეესაბამება 10—11 ოქტავას. აღქმული ბგერების ზემო საზღვარი ასაკზეა დამოკიდებული. რაც უფრო მეტი ხნისაა ადამიანი, ის მით უფრო დაბალია. მოხუცებულებს ხშირად მაღალი ტონები არ ესმით, მაგალითად ჭრიჭინას მიერ წარმოქმნილი ბგერები. ბევრ ცხოველებს სმენის უმაღლესი საზღვარი გაცილებით მაღალი აქვთ: მაგა-

ლითად, ძალის შეიძლება გამოუმუშავოთ პირობითი რეფლექსი ისეთ ძალიან მაღალ ბეგრავზე, რომელიც ადამიანს არ ესმის.

სმენის ორგანოს მგრძნობელობა. სმენის მგრძნობელობის გაზომვა შესაძლებელია ოდნავ გასაგონი ძალის ბეგრით, ამასთან ბეგრის რხევის ენერგია შეიძლება გამოვსახოთ ერგ/სმ²წამ. ასეთი გაზომვების საფუძველზე დადგენილია, რომ ბეგრის სიმაღლესთან დაკავშირებით მგრძნობელობა ძალიან იცვლება.

წამში 1000—3000-მდე რხევის ფარგლებში ადამიანის ყურს გააჩნია მაქსიმალური მგრძნობელობა. აღნიშნული სიხშირის ფარგლებში მოისმინება ბეგრა, რომლის ენერგია მხოლოდ $1 \cdot 10^{-9}$ ერგ/სმ²წამის ტოლია. წამში 1000-მდე და 3000 მეტი სიხშირის დროს მგრძნობელობა მკვეთრად კლებულობს: მაგალითად, წამში 20 რხევისას და 20.000 რხევის დროს ბეგრის ენერგია უნდა იყოს 1 ერგ/სმ²წამი.



სურ. 203. ბეგრების ალქმის ფართობი (ვეგელისა და გილდმეისტერის მიხედვით).

აბცისაზე გადმოცემულია რხევათა რაოდენობა წამში, ორდინატზე — ბეგრის ძალა გამოხატული დინებში 1 სმ² ფართობზე (ზედაწოლა დაფის აკვაზე).

ამ მონაცემებს ასახავს სურ. 203-ზე მოცემული ქვემო მრუდი EFG.

ბეგრის ძალის გაზრდისას, როდესაც მისი სიმაღლე უცვლელი რჩება, შეიძლება მივალწიოთ ისეთ ძალას, როდესაც ბეგრა იწვევს არასასიამოვნო ზედაწოლის შეგრძნებასა და ყურში ტკივილსაც კი. ასეთი ძალის ბეგრები ალბათ მოსმენის უმაღლეს ზღვარს წარმოადგენენ.

სმენადობის უმაღლესი ზღვარის მრუდი ზღურბლის მრუდს ორ

A და D ადგილას (წამში 20 და 20000 რხევის დროს) გადაკვეთავს და მასთან ერთად სმენის ალქმის ფართობს შემოსაზღვრავს. ეს ფართობი წარმოადგენილია 203-ე სურათზე.

ბეგრის სიძლიერის შეგრძნება. ბეგრის ობიექტური ინტენსივობისაგან, რომელიც იზომება ერგ/სმ² წამ, საჭიროა გავარჩიოთ ბეგრის სიძლიერის სუბიექტური შეგრძნება. სიძლიერის სუბიექტური შეგრძნება ბეგრის ინტენსივობის მატების პარალელურად არ მიმდინარეობს.

ბეგრის სიძლიერის ერთეულად მიჩნეულია, ამჟამად ფართოდ გავრცელებული ბეღი. ეს ერთეული წარმოადგენს მოქმედი ბეგრის I ინტენსივობის მის ზღურბლოვან I_0 ინტენსივობასთან შეფარდების ათწილად ლოგარითმს. პრაქტიკაში ბეგრის სიძლიერის ერთეულად ჩვეულებრივ დეციბელით სარგებლობენ, ე. ი. 0,1 ბელით, სხვანაირად რომ ვთქვათ $10 \lg I/I_0$.

I დეციბელის სიძლიერის ბეგრის მისაღებად, ე. ი. იმისათვის, რომ $10 \lg I/I_0 = 1$, $\lg I/I_0$ უნდა იყოს 0,1 ტოლი. აქედან გამომდინარეობს, რომ 1 დეციბელის სიძლიერისას შეეფარდება I/I_0 უნდა უდრიდეს 1,26, რადგან $\lg 1,26 = 0,1$. ეს იმას ნიშნავს, რომ 1 დეციბელი სიძლიერის მისაღებად ბეგრა I ინტენსივობა ზღურბლოვან ინტენსივობაზე 26% მაღალი უნდა იყოს.

ასეთივე გზით შეიძლება ვიპოვოთ, რომ 10 დეციბელის ტოლი ბეგრის სიძლიერე იმ შემთხვევაში აღმოცენდება, თუ ბეგრის ძალა I 10-ჯერ მეტი იქნება, ვიდრე I_0 ($\lg 10 = 1$),

50 დეციბელის ტოლი — იმ შემთხვევაში, თუ 1 და 10 ბგერების ძალთა შეფარდება იქნება 1.000.000 ტოლი ($10^{10} 10^6 = 6$)

ბგერის ზღურბლოვანი ინტენსივობა და ბგერის სიძლიერის გაზრდის შეგრძნება მის გაძლიერებისას სხვადასხვაა ბგერის სიმაღლისაგან დამოკიდებულებით. თუ სურთ სხვადასხვა სიმაღლის ბგერები შეადარონ მათი სიძლიერის დონის განსაზღვრისას დეციბელებში, გამოსაკვლევ ბგერებს ადარებენ თანაბარი სუბიექტური სიმძლავრის ბგერასთან, რომელსაც წამში 1000 რხევა გააჩნია.

ბგერის სიძლიერის მაქსიმალური დონე, როდესაც ბგერა ტივილის შეგრძნებაში გადადის, 130—140 დეციბელს უდრის (ბგერის ძალა 10^{13} — 10^{14} მეტია ზღურბლოვანზე).

სმენის სიმახვილის განსაზღვრა. კლინიკურ პრაქტიკაში მეტად მნიშვნელოვანია ხოლმე მოცემული სუბიექტის სმენის სიმახვილის დონის დაქვეითების განსაზღვრა. ეს დაქვეითება შეიძლება გამოვჩაბოთ დეციბელებში. რადგანაც ზღურბლი სმენადობის უმაღლესი საზღვრიდან 140 დეციბელითაა დაშორებული, სრული სიყრუე მიიღება სმენის დაქვეითებისას 140 დეციბელით.

სმენის სიმახვილის ზუსტ განსაზღვრას აწარმოებენ ბგერის გენერატორებით — აუდიომეტრებით, რომელთა საშუალებითაც შესაძლებელი ხდება ბგერების სიმაღლისა და ძალის რეგულირება. ბგერის აღქმის შესახებ მსჯელობენ ან გამოსაკვლევი ადამიანის სიტყვიერი ანგარიშის მიხედვით („მესმის“, „არ მესმის“) ან საბასუხო რეაქციებით. გ. ვ. გერშენიმ დაამუშავა ბგერების აღქმის განსაზღვრის მეთოდი ბგერით გაღიზიანებაზე კან-გალვანური რეფლექსის აღმოცენების მიხედვით.

ადაპტაცია. თუ ყურზე დიდი ძალის ბგერა ხანგრძლივად მოქმედებს, მაშინ სმენის მგრძნობელობა ეცემა. ამაში ევლინდება სმენის აპარატის ადაპტაცია. დადგენილია, რომ რაც მეტია ბგერის ძალა, მით ნაკლებია ყურის საბოლოო მგრძნობელობა ადაპტაციის შედეგად. ამრიგად, ბგერის ინტენსივობის სულ უფრო და უფრო მატების მიუხედავად, ბგერის სუბიექტური სიძლიერე მხოლოდ განსაზღვრულ ზღვარამდე შეიძლება ავიდეს.

ადაპტაციის მოვლენათა მექანიზმი ჯერ მთლიანად შესწავლილი არ არის. ბგერის ანალიზატორის ცენტრალურ რგოლებში მიმდინარე პროცესების გარდა, გარკვეული მნიშვნელობა აქვს რეცეპტორული აპარატის „აწყობის“ გარკვეულ დონეს. ზევით იყო აღნიშნული, რომ *m. tensor tympani* და *m. stapedius*-ს შეკუმშვამ შეიძლება შესცვალოს ლოკოკინაზე გადასაცემი ბგერის ენერგიის რაოდენობა.

დესმეტმა აღმოაჩინა, რომ შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის გარკვეული წერტილების გაღიზიანება თრგუნავს კოლზლეარული ბირთვებისა და თავის ტვინის ქერქის იმ ელექტრულ აქტივობას, რომელიც იწვევდა მუდმივი ძალის ბგერით გაღიზიანებისას (ბგერითი წკიპურთით). ანატომიურ წარმონაქმს, რომლის საშუალებითაც რეტიკულურ ფორმაციას შეუძლიან აწარმოოს სმენის რეცეპტორების უჩრდების მგრძნობელობის რეგულაცია, წარმოადგენენ ბოჭკოები, რომლებიც რეტიკულური ფორმაციიდან ლოკოკინასაკენ და სმენის გადამცემ ნეირონებისაკენ მიიმართებიან და წარმოქმნიან ეგრეთწოდებულ რასმუსენის კონას.

— მხედველობითი რეცეპცია

მხედველობის რეცეპციის ორგანო — თვალი — შეიცავს ბადურაში მოთავსებულ რეცეპტორულ აპარატს და ოპტიკურ სისტემას, რომელიც აწარმოებს სინათლის სხივების, ფოკუსირებას და უზრუნველყოფს ბადურაზე საგანთა მკაფიო გამოსახულებას, შემცირებული და შეზრუნებული სახით.

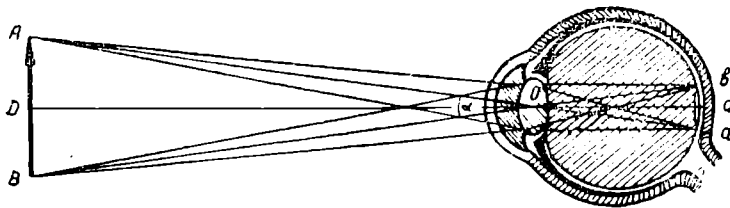
თვალში მოხვედრილი სინათლის სხივები, ვიდრე ისინი ბადურაზე მოხვდებოდნენ, გაივლიან რამდენიმე გარდამტეხ ზედაპირს — რქოვანა გარსის, ბროლისა და მინისებური სხეულის წინა და უკანა ზედაპირებს.

სხივების მსვლელობა დამოკიდებულია რქოვანა გარსის, ბროლისა და მინისებური სხეულის ზედაპირების გარდატეხის მაჩვენებლებისა და სიმრუდის რადიუსზე. თვალის ოპტიკური სისტემის შუქტეხის ძალა შეიძლება გამოვხატოთ დიოპტრიებში.

ერთი დიოპტრია (D) — ეს ისეთი ლინზის შუქტეხის ძალაა, რომლის ფოკუსის მანძილი 100 სმ უდრის. შუქტეხის ძალის მომატებისას ფოკუსური მანძილი მცირდება. 50 სმ ფოკუსური მანძილისას ლინზის შუქტეხის ძალა უდრის 2D, 25 სმ ფოკუსური მანძილისას — 4D და ა. შ.

თვალის ოპტიკური სისტემის შუქტეხის ძალა, მთლიანად, დაშორებული საგნების დათვალიერებისას დაახლოებით 59D ტოლია, ახლოს მდებარე საგნების დათვალიერებისას კი 70,5D ტოლი. რქოვანა გარსის შუქტეხის ძალა 43,05D ტოლია, ბროლისა — 19,11D შორეული საგნებისა და 33,6D ახლოს მოთავსებული საგნების დათვალიერებისას.

თვალის შუქმტეხ არეთა შუქტეხის სხვადასხვა კოეფიციენტი და თვალის სფერიულ წარმონაქმთა სიმრუდის სხვადასხვაობა აძნელებს ბადურაზე გამოსახულების სიდიდის განსაზღვრას. ამის გამო რიგი მკვლევარებისა გვირჩევდა გვესარგებლა გამარტივებული მოდელით ე. წ. რედუცირებული თვალით. ასეთ გამარტივებულ მოდელში ყველა შუქმტეხ არეებს აქვთ შუქტეხის ერთი და იგივე და ერთიანი სფერიული ზედაპირი — რქოვანა გარსი. ბროლი ამ მოდელში ამოღებულია. თვალის ორი, ერთმანეთისაგან 0,3 მმ მანძილით დაშორებული, საკვანძო წერტილების მაგიერ რედუცირებული თვალის მოდელში მხოლოდ ერთი საკვანძო წერტილია, რომელიც მოთავსებულია რქოვანას მწვერვალთან 7,15 მმ დაშორებით უკან და 15 მმ მანძილზე ბადურის წინ. იმისათვის, რომ ბადურაზე ავაგოთ გამოსახულება, საჭიროა დასათვალიერებელი საგნის ბოლოებიდან ხაზები გატარდეს საკვანძო წერტილისაკენ და გაგრძელდეს ბადურასთან გადაკვეთამდე. გამოსახულება ბადურაზე წამდვლი, შემცირებული და შებრუნებული მიიღება (სურ. 204).



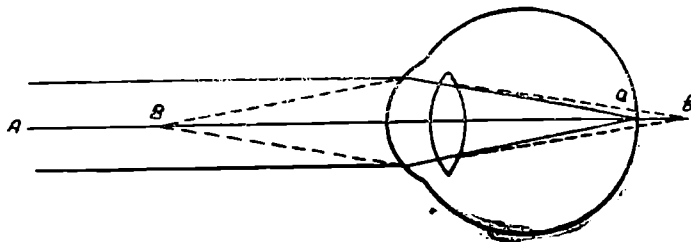
სურ. 204. გამოსახულების აგება
AB — საგანი; ab — მისი გამოსახულება; O — საკვანძო წერტილი.

ბადურაზე გამოსახულების ასაგებად საჭიროა ვიცოდეთ საგნის სიდიდე და თვალის რქოვანა გარსიდან მისი მანძილი.

ABO და abo სამკუთხედების მსგავსობიდან აშკარაა, რომ $\frac{ab}{AB} = \frac{do}{DO}$,
 ე. ი. გამოსახულება (ab) იმდენჯერ ნაკლებია თვით საგანზე (AB), რამდენჯერ-
 რაც do (15 მმ) ნაკლებია თვალსა და საგანს შორის მანძილზე (DO).

საკომოდაციო

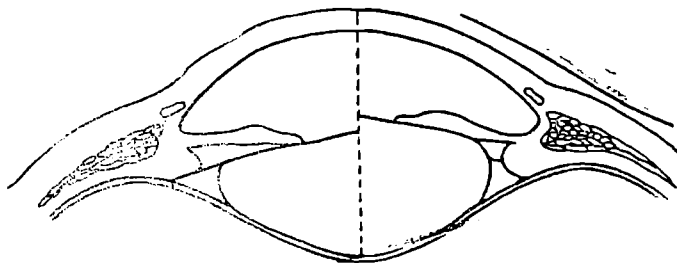
საგნის მკაფიოდ დანახვისათვის აუცილებელია, რომ საგნის თითოეული
 წერტილიდან გამოსული სხივები ფოკუსირდებოდნენ ბადურაზე (სურ. 205).



სურ. 205. სხივების მსგავსება სხვადასხვა მანძილით დაშორებუ-
 ლი წერტილებიდან.

შორეულ A წერტილის (პარალელური სხივები) a გამოსახულება
 მიიღება ბადურაზე სააკომოდაციო აპარატის დაუძაბავად; იმავე
 პირობებში ახლო მდებარე B წერტილის (გაშლადი სხივები) b
 გამოსახულება ბადურის უკან თავსდება.

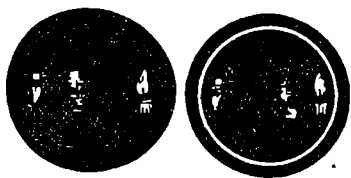
შორს ცქერის დროს ახლოს მყოფი საგნები არამკაფიოდ და ბუნდოვ-
 ნად მოჩანან. ეს იმაზეა დამოკიდებული, რომ ახლოს მყოფი წერტილებიდან
 სხივები ბადურას უკან იკრიფებიან და ბადურაზე შეუთგანბნევის წრეები მიი-
 ლება. თვალიდან სხვადასხვა მანძილით დაშორებული საგნების ერთნაირად მკა-
 ფიოდ დანახვა შეუძლებელია. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ წიგნის
 კითხვის დროს წიგნსა და ჩვენ თვალს შორის დოლბანდის ბადეს მოვათავსებთ
 ისე, რომ წიგნი ბადიდან საკმაო მანძილით იყოს დაშორებული. ამ შემთხვევაში
 მკაფიოდ დავინახავთ ან წიგნის შრიფტს ან დოლბანდის ბადეს, მაგრამ მკაფი-
 ოდ ორთავეს ერთდროულად ვერასოდეს ვერ დავინახავთ.



სურ. 206. აკომოდაციის მექანიზმი (პელმპოლცის მიხედვით).
 სურათის მარცხენა ნახევარი გამოსახავს ბროლის შორეულ მანძილ-
 ზე მოთავსებული საგნის დათვალიერების დროს, მარჯვენა კი —
 ახლოს მდებარე საგნის დათვალიერებისას, ე. ი. სააკომოდაციო
 ძალის დროს. მარჯვნივ ჩანს ბროლის დიდი ამოწნეკილობა.

თვალის შეგუებას სხვადასხვა მანძილით დაშორებული საგნების დანახვი-
სადმი აკომოდაცია ეწოდება (თვალის აკომოდაცია არასოდეს არ უნდა
ავურიოთ აგზნებადი ქსოვილების აკომოდაციასთან, მოვლენასთან, რომელსაც
გამაღიზიანებელი დენის გაზრდის მცირე სიციცაბის დროს ვნახულობთ).

აკომოდაცია ხორციელდება ბროლის სიმრუდის შეცვლის გზით, და მა-
შასადამე, მისი გარდამტეხი უნარიანობის შეცვლის გზით. ახლო მყოფი საგნე-
ბის დათვალეირებისას ბროლი უფრო ამოზნექილი ხდება, რის გამოც განშლა-
დი სხივები ერთ წერტილში იკრიფებიან (სურ. 206).



სურ. 207. პურკინე — სანსონის
გამოსახულებანი.

ბროლის ამოზნექილობის შეცვლაში შე-
იძლება დავრწმუნდეთ, თუ გამოსაკვლევი
თვალის წინ ან გვერდიდან ორ მნათ საგანს
მოვათავსებთ, მაგალითად ორ სანთელს ან
ნათურას; ამ დროს ჩანს ანარეკლები, ე. წ.
პურკინე — სანსონის ხატები. სა-
მამოზნექიდან: პირველი ყველზე მკა-
ფიო ანარეკლი რქოვანას ამოზნექილ ზედა-
პირიდან, შემდეგ — ბროლის წინა ამოზნე-
ქილი მხარიდან და ოდნავ შესამჩნევი გამოსახულება — ბროლის უკანა შეზნე-
ქილი მხარიდან. (სურ. 207).

თუ ადამიანს, რომელიც შორს იცქირება, ვთხოვთ თვალის ფიქსირებას
რომელიმე ახლო მყოფ საგანზე, მაშინ რქოვანაზე აღმოცენებული პირველი
ნათელი ანარეკლები არ შეიცვლებიან, სამაგიეროდ ბროლის წინა ზედაპირზე
აღმოცენებული ანარეკლები შემცირდებიან და ერთმანეთს მიუახლოვდებიან.
ეს ბროლის ამრეკლი ზედაპირის ამოზნექილობის გადიდების მაჩვენებელია.
ბროლის წინა ზედაპირის სიმრუდის რადიუსი აკომოდაციის დროს მცირდება
10-დან 6 მმ-დე, უკანა ზედაპირისა კი — 6-დან 5,5 მმ-დე.

აკომოდაციის მექანიზმი. ჰელმპოლცმა გვიჩვენა, რომ თვალის აკომოდა-
ციის მექანიზმში არსებითი როლი წამწამოვანი კუნთების შეკუმშვას მიეკუთვნე-
ბა: ამ კუნთების შეკუმშვა ბროლის ამოზნექილობას ცვლის. ბროლი მოთავსე-
ბულია კაფსულაში, რომელიც კიდეებში გადადის ცინის იოგების ბოჭკოებში.
იოგები წამწამოვან სხეულთან (corpus ciliare) არის მიმაგრებული. ცინის იო-
გები ყოველთვის დაჭიმულია და მათი დაჭიმულობა გადაეცემა ბროლის კაფ-
სულას, რომელიც კუმშავს და აბრტყელებს ბროლს. წამწამოვანი სხეული შეი-
ცავს გლუვ კუნთოვან ბოჭკოებს. მათი შეკუმშვისას ცინის იოგების გაჭიმვა
სუსტდება და, მაშასადამე, ბროლზე ზედაწოლა მცირდება. უკანასკნელი თავისი
ელასტიურობის გამო უფრო გამოზნექილ ფორმას ღებულობს. წამწამოვანი
კუნთები, ამრიგად, სააკომოდაციო კუნთებს წარმოადგენენ. ისინი
ინერვირდებიან თვალის მამოძრავებელი ნერვის პარასიმპათიკური ბოჭკოებით.
თვალში ალკალოიდ ატროპინის შეყვანა იწვევს ამ კუნთთან აგზნების გატარე-
ბის დარღვევას და, მაშასადამე, ახლოს მყოფი საგნების დასანახად აკომოდი-
რების შეუძლებლობას. პირიქით, პარასიმპათიკომიმეტიკური ნივთიერებები —
პილოკარპინი და ეზერიინი — იწვევენ ამ კუნთის შეკუმშვას.

ახალგაზრდა ასაკის ადამიანის ნორმალური თვალის ნათელი მხედველო-
ბის უშორესი წერტილი უსასრულო მანძილზე მდებარეობს. შორს მყოფ საგ-
ნებს იგი ათვალეირებს აკომოდაციის ყოველგვარი დაძაბვის გარეშე, ე. ი. წამ-
წამოვანი კუნთების შეკუმშვის გარეშე. ნათელი მხედველობის უახლოესი წერ-

ტილი კი თვალიდან 10 სმ დაშორებით მდებარეობს. 10 სმ-ზე უფრო ახლოსმდებარე საგნების მკაფიოდ დანახვა 20 წლის ასაკის ადამიანისათვის წამყამოვანი კუნთების მაქსიმალური შეკუმშვის პირობებში, ე. ი. აკომოდაციის უდიდესი დაძაბვის დროსაც კი, შეუძლებელია. აკომოდაციის ძალა შეიძლება გამოეხატოთ დიოპტრებში.

თუ ადამიანის მკაფიო მხედველობის უახლოესი წერტილი ადამიანის თვალიდან 10 სმ არის დაშორებული, მაშინ 10 სმ ფოკუსური მანძილის მქონე ლინზა, ე. ი. 10 D-ით, მკაფიო მხედველობის უახლოესი წერტილიდან მომავალ სხივებს პარალელურად გადააქცევს. მაშასადამე, ლინზის დახმარებით აკომოდაციის აუცილებლობა აცილებული იქნება. ამიტომ ადამიანის მაქსიმალური სააკომოდაციო ძალვა შეიძლება შევცვალოთ, თუ მისი თვალეზის წინ 10 D ძალის მქონე ლინზას მოვათავსებთ. აქედან გამომდინარეობს, რომ აკომოდაციის მაქსიმალური ძალა 10 D უდრის.

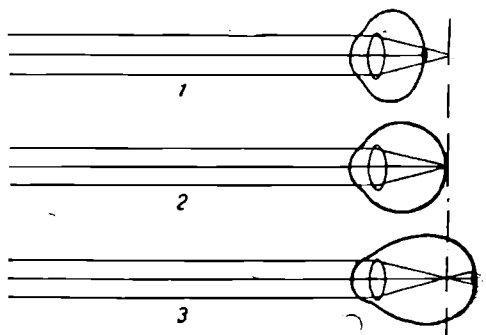
მოხუცებულობითი შორსმხედველობა. ასაკის შესაბამისად აკომოდაციის ძალა მცირდება და ამიტომ მკაფიო მხედველობის უახლოესი წერტილიც თვალს შორდება. ეს იმის გამო ხდება, რომ ასაკთან ერთად ბროლი ხდება ნაკლებად ელასტიკური და ცინის იოგების მოღუნებისას მისი ამოზნექილობა ან არ იცვლება ან მხოლოდ უმნიშვნელოდ იზრდება. ამ მდგომარეობას მოხუცებულობითი შორსმხედველობა ანუ პრეზბიოპია ეწოდება. ამის გამო, ასაკში შესული ადამიანები კითხვის დროს ან შორს იჭერენ წიგნს ანდა თუ ეს არ შეეღობათ, აკომოდაციის ნაკლს ორმხრივ ამოზნექილი სათვალეებით შეივსებენ.

თვალის რეფრაქციის ანომალიები

თვალში სხივების გარდატეხის (რეფრაქციის) ორი მთავარი ანომალია არსებობს: სიბეცე, სხვანაირად რომ ვთქვათ, მიოპია და შორსმხედველობა —

პიპერმეტროპია. ეს ანომალიები, როგორც წესი, განპირობებულია არა შუქმტეხი არეების ნაკლოვანებით, არამედ თვალის კაკლის არანორმალური სიგრძით (სურ. 208).

სიბეცე. თუ თვალის სიგრძევი ღერძი მეტად გრძელია, მაშინ მთავარი ფოკუსი იქნება არა ბადურაზე, არამედ მის წინ, მინისებრ სხეულში. ამ შემთხვევაში პარალელური სხივები შეიკრიბებიან ერთ წერტილში არა



სურ. 208. რეფრაქციის სქემა შორსმხედველ (1), ნორმალურსა (2) და ბეც (3) თვალებში.

ბადურაზე, არამედ სადღაც მასზე ახლოს და ბადურაზე წერტილის ნაცვლად შუქგანზნევის წრე წარმოიქმნება. ასეთ თვალს ბეც — მიოპიური თვალი ეწოდება. სიბეცის შემთხვევაში მკაფიო მხედველობის უშორესი წერტილი უსასრულოდან გადმონაცვლებულია სასრულ (და საკმაოდ ახლო) მანძილზე. შორი საგნების დანახვისათვის, ბეცმა თვალის წინ უნდა მოითავსოს ჩაზნექილი შუშები, რომლებიც ბროლის შუქმტეხს ძალას შეამცირებენ და ამით ფოკუსს გადასწევენ ბადურაზე.

შორსმხედველობა. სიბეცის საწინააღმდეგო მოვლენას წარმოადგენს შორსმხედველობა — ჰიპერმეტროპია. შორსმხედველ თვალში სიგრძივი ღერძი მოკლეა და ამიტომ შორეული საგნებიდან მომავალი პარალელური სხივები ბადურის უკან იკრებიებიან. ბადურაზე კი მიიღება შუქგანზნევის წრე, ე. ი. საგნის არამკაფიო, ბუნდოვანი გამოსახულება. რეფრაქციის ნაკლის კომპენსირება შესაძლებელია აკომოდაციის დაძაბვით, ე. ი. ბროლის ამოზნექილობის გადიდებით. ამიტომ შორსმხედველი ადამიანი ძაბავს სააკომოდაციო კუნთს, არა მარტო ახლოს, არამედ შორს ცქერის დროსაც.

შორსმხედველ ადამიანებს მკაფიო მხედველობის უახლოესი წერტილი თვალებიდან უფრო შორს აქვთ მოთავსებული, ვიდრე ადამიანებს ნორმალური მხედველობით. ამის გამო სააკომოდაციო ძალვა ახლოსმდებარე საგნების დათვალიერებისას არ არის საკმარისი. ამის გამო შორსმხედველმა ადამიანებმა კითხვის დროს უნდა გაიკეთონ ორმაგამოზნექილი სათვალეები, რომლებიც სხივების გარდატეხას აძლიერებენ.

ჰიპერმეტროპია, არ უნდა ავურიოთ მოხუცებულობით ასაკთან დაკავშირებულ შორსმხედველობას. ორთავე ამ ნაკლს საერთო მხოლოდ ის აქვთ, რომ მათ დროს ადამიანები ორმხრივ ამოზნექილი სათვალეებით სარგებლობენ.

ასტიგმატიზმი. რეფრაქციის ანომალიებს უნდა მივაკუთვნოთ აგრეთვე ასტიგმატიზმი, ე. ი. სხივების არათანაბარი გარდატეხა სხვადასხვა მიმართულებით (მაგალითად, ჰორიზონტალური და ვერტიკალური მერიდიანების მიმართულებით).

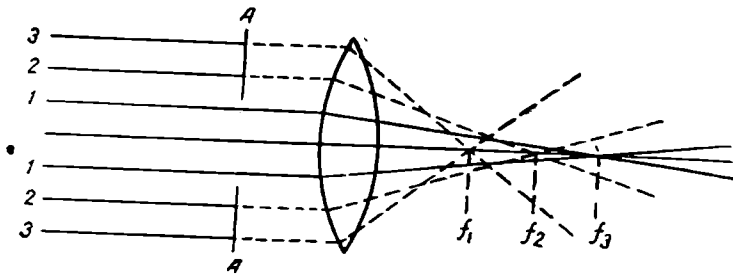
ყოველი ადამიანი ცოტად თუ ბევრად ასტიგმატიკია. ამიტომ ასტიგმატიზმი თვალის, როგორც ოპტიკური ინსტრუმენტის აღნაგობის არასრულყოფილობას უნდა მიეკუთვნოს.

ასტიგმატიზმი იმითაა განპირობებული, რომ რქოვანა გარსი არ წარმოადგენს ზუსტ სფერულ ზედაპირს: სხვადასხვა მიმართულებით მას სიმრუდის სხვადასხვა რადიუსი აქვს. მკვეთრად გამოხატული ასტიგმატიზმის დროს ეს ზედაპირი ცილინდრულს უახლოვდება, რაც ბადურაზე დამახინჯებულ გამოსახულებას იძლევა. ასტიგმატიზმის გამოსწორება შესაძლებელია თვალის წინ სპეციალური ცილინდრული შუშების მოთავსებით. თუ, მაგალითად, რქოვანა გარსი სხივებს ვერტიკალური მიმართულებით უფრო სუსტად გარდატეხს, შუშამ ამ მიმართულებით უფრო ძლიერად უნდა გარდატეხოს.

გუგა და გუგის რეფრაქცია

გუგას უწოდებენ ფერადი გარსის ცენტრში მოთავსებულ ხვრელს, რომლითაც თვალის შიგნით მოხვედრილი სინათლის ყველა სხივი ტარდება, გუგა ხელს უწყობს ბადურაზე მკაფიო გამოსახულების წარმოქმნას, რადგან იგი მხოლოდ ცენტრალურ სხივებს გაატარებს და ამით ე. წ. სფერულ აბერაციას სპობს.

სფერული აბერაცია იმაში მდგომარეობს, რომ ბროლის პერიფერიულ ნაწილებზე მოხვედრილი სხივები ცენტრალურ სხივებზე უფრო ძლიერად გადატყდებიან (სურ. 209). ამიტომ, თუ პერიფერიული სხივები არ იქნება მოცილებული, ბადურაზე მიიღება შუქგანზნევის წრეები.



სურ. 209. სფერული აბერაციის სქემა.

ცენტრალური სხივები 1—1 იკრიფებიან f_3 ფოკუსში, რომელიც ბაღურაზე მდებარეობს; განაპირა სხივები — 2—2 და 3—3 იკრიფებიან f_2 — f_1 ფოკუსებში, რომლებიც ბაღურის წინ მდებარეობენ. A—A ვერტიკალური ხაზება ბროლის წინ გამოხატავენ ფერად გარსს, რომელიც არ ატარებს განაპირა სხივებს; რაც ხელს უწყობს გამოსახულების მკაფიოდ გამოხატვას.

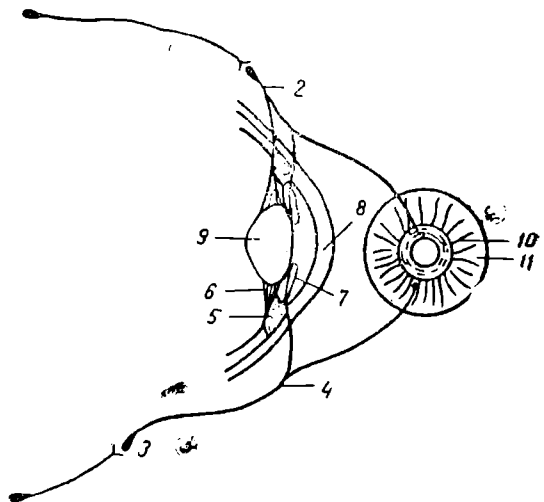
ფერადი გარსის მუსკულატურას შეუძლია შეცვალოს გუგის სიდიდე და ამ გზით განახორციელოს თვალში სინათლის შესვლის რეგულაცია. თუ თვალს ჯერ სინათლისაგან დავფარავთ და შემდეგ კვლავ გავაშუქებთ მას, დაბნელების დროს გაფართოებული გუგა სინათლეზე სწრაფად შევიწროვდება. ეს შევიწროება ხდება რეფლექსურად.

ფერადი გარსი შეიცავს ორი სახის კუნთოვან ბოჭკოებს, რომელნიც გუგას გარს ერტყმიან: ერთი რგოლურია (m. sphincter iridis), რომელნიც თვალის მამოძრავებელი ნერვის პარასიმპათიკური ბოჭკოებით ინერვირდებიან, მეორე — რადიალურია (m. dilatator iridis), — სიმპათიკური ნერვებით ინერვირებული (სურ. 210). პირველთა შეკუმშვა იწვევს გუგის შევიწროებას, ხოლო მეორეთა — გუგის გაფართოებას.

ამის შესაბამისად ადრენალინი იწვევს გუგის გაფართოებას, ხოლო აცეტილქოლინი და ეზერინი მის შევიწროებას. ემოციების დროს, რასაც თან ახლავს სიმპათიკური სისტემის აგზნება (შიშის, გააფთრებისა და ტკივილის დროს) გუგები ფართოვდებიან.

გუგები ფართოვდებიან აგრეთვე ასფიქსიის დროსაც. ამიტომ გუგების გაფართოება ღრმა ნარკოზის დროს ასფიქსიაზე მიუთითებს და წარმოადგენს საშიშ სიმპტომს, რომელიც ნარკოზის შემცირების აუცილებლობას მოითხოვს.

57. ბაბსკი და სხვ.



სურ. 210. ფერადი გარსისა და წამწამოვანი კუნთის ინერვაციის სქემა.

1 — ცილიარული კვანძი; 2 — მოკლე ცილიარული ნერვები; 3 — კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძი; 4 — სიმპათიკური ნერვები; 5 — ცილიარული კუნთი; 6 — ბროლის კაფსულის ბოჭკოები; 7 — ფერადი გარსი; 8 — რქოვანა გარსი; 9 — ბროლი; 10 — ფერადი გარსის რგოლური კუნთები; 11 — ფერადი გარსის რადიალური კუნთები.

ჯანმრთელ ადამიანებს ორივე თვალის გუგა ერთნაირად აქვთ გაფართოებული ან შევიწროებული. ერთი თვალის განათების დროს ვიწროვდება მეორის გუგაც.

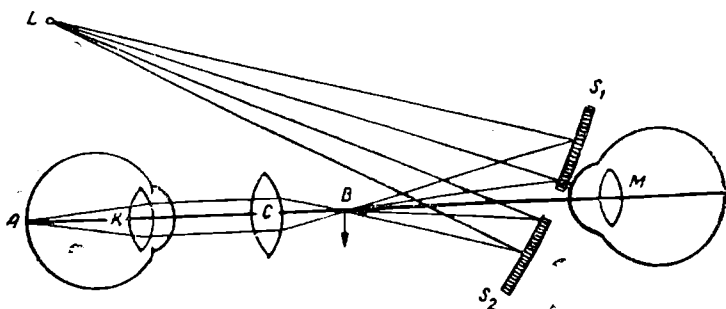
გუგების შევიწროება იწყება აგრეთვე საგნების დათვალიერებისას, როდესაც ზღბა. აკომოდაცია და ორთავე თვალის მხედველობის ღერძების დაახლოება (კონვერგენცია).

ზოგიერთ შემთხვევებში ორივე თვალის გუგების სიდიდე სხვადასხვაა (ან იზოკორია). ეს შესაძლებელია აღმოცენდეს სიმპათიკური ნერვის ერთ მხარეზე დაზიანებით, რასაც თან სდევს გუგის შევიწროება (მიოზია) და ერთდროულად თვალის ნაპრალის შევიწროება (პორნერიის სიმპტომი). ერთი თვალის გუგის გაფართოება შეიძლება მოხდეს *n. oculomotorius*-ის დამბლის ან *n. sympathicus*-ის გაღიზიანების შედეგად.

ოფთალმოლოგია

გუგის გზით თვალში ჩახედვისას თვალის შიგნითა ზედაპირის — ბადურის დანახვა შეუძლებელია, რადგანაც თვალი არეკლავს ყველა სხივს იმავე მიმართულებით, რა მიმართულებითაც ისინი შევიდნენ მასში. სინათლის წყაროდან წამოსული სხივები მასვე უბრუნდებიან და დამკვირვებლის თვალში არ მოხვდებიან. თუ ჩვენს თვალს ამ სხივების მსვლელობის გზაზე მოვათავსებთ, ამით დაეფარავთ სინათლის წყაროს. ამის გამო გუგა ჩვენ ყოველთვის შავად გვეჩვენება.

თვალის შიგნითა ზედაპირის დასანახავად პელმპოლცმა მოგვაწოდა თვალის სარკე ანუ ოფთალმოკოპი, რომელშიც სხივთა მსვლელობა 211-ე სურათზეა მოცემული. გამოსაკვლევი თვალი (*K*) ნათდება (*S₁* — *S₂*) სარკიდან არეკლილი კაშკაშა (*L*) სინათლის წყაროს სხივებით. ეს სხივები მიემართებიან რა გამოსაკვლევ თვალიდან უკან, ხელახლად აირეკლებიან სარკისაგახ და ისევ (*L*) სინათლის წყაროსაკენ მიდიან. მაგრამ გამოსაკვლევი თვალიდან დაბრუნებული სინათლის სხივები ორმხრივ ამოზნექილ (*C*) ლინზით კონ-



სურ. 211. პელმპოლცის თვალის სარკის სქემა.

S₁—*S₂* — სარკე ზერელთ; *C* — ლინზა; *L* — სინათლის წყარო; *A* — გამოსაკვლევი *K* თვალის ფსკერი; *M* — გამომკვლევის თვალი.

ცენტრირდებიან და გადაჯვარდინდებიან; მათი ნაწილი სარკეში არსებული პატარა ზერელის გზით გაივლის და (*M*) დამკვირვებლის თვალში მოხვდება. ამგვარად, გამომკვლევი პირი თვალის (*A*) ფსკერის უკუღმა გამოსახულებას ხედავს. გამოსახულება ლინზასა და სარკეს შორის *B* წერტილში მიიღება და ამიტომ სწორედ ამ წერტილში უნდა უყურებდეს დამკვირვებელი, აწარმოებდეს შესატყვის აკომოდაციას. არსებობენ აგრეთვე გამოსაკვლევი თვალის პირდაპირი გამოსახულების მიღების წესები.

ოფტალმოსკოპის დახმარებით შეიძლება განათებული ვნახოთ თვალის ბადებრივი გარსი, ე. წ. თვალის ფსკერი. თვალის ფსკერის დათვალიერებისას ჩანს თვალის კაკალში მხედველობის ნერვის შესვლის ადგილი, ეგრეთწოდებული მხედველობის ნერვის დერი. ნერვთან ერთად თვალში შედიან სისხლის ძარღვებიც, რომელიც კარგად მოჩანან. თუ თვალის ფსკერს დათვალიერებთ, სინათლის ფილტრების საშუალებით წითელ სხივებს მოკლებულ მომწვანო სინათლეში, მაშინ კარგად ჩანს აგრეთვე ყვითელი ლაქა — ბადურის ყველაზე უკეთესი მხედველობის ადგილი.

ბადურის ცალკეული შრეების სტრუქტურა და ფუნქცია

ბადურა წარმოადგენს თვალის შიგნითა გარსს, მასში განლაგებულია ფოტორეცეპტორები — ჩხირები და კოლბები. რომლებიც მიმღებლობენ სინათლეს და თვალის საკუთარ ნერვული აპარატის შემქმნელი ნერვული უჯრედები თავისი მრავალრიცხოვანი მორჩებით.

ბადურის ყველაზე გარეთა შრე შემქმნილია პიგმენტური ეპითელიუმით, რომელიც პიგმენტი — ფუცინის შეიცავს. ეს პიგმენტი, ფოტოაპარატის შიგნითა კედლების შავი შეფერვის მსგავსად შთანთქავს სინათლეს, ხელს უშლის მის არეკვლასა და გაფანტვას, რაც ხელს უწყობს მკაფიო მხედველობით აღქმას.

ზოგიერთ ღამის ცხოველს ფოტორეცეპტორებსა და პიგმენტურ უჯრედს შორის აქვთ სინათლის ამრეკველი შრე, რომელიც განსაკუთრებული კრისტალებისა და ძაფებისაგან შედგება. მათგან სინათლის არეკლა არის მიზეზი ღამის ცხოველთა თვალის შეუქებისა, გარეგანი განათების დროს, სინათლის ამრეკლავი შრის არსებობა განაპირობებს ფოტორეცეპტორებზე არა მარტო პირდაპირი სინათლის სხივების მოქმედებას, არამედ არეკლილსაც, რაც მცირე განათების პირობებში სინათლის აღქმის შესაძლებლობას ზრდის.

ბადურას შიგნითა ზედაპირის მხრივ პიგმენტურ ეპითელიუმის შრეს ემიჯნება ფოტორეცეპტორთა შრე; ისინი თავისი სინათლისადმი მგრძნობიარე წილაკებით მიმართულნი არიან სინათლის მოპირდაპირე მხარისაკენ.

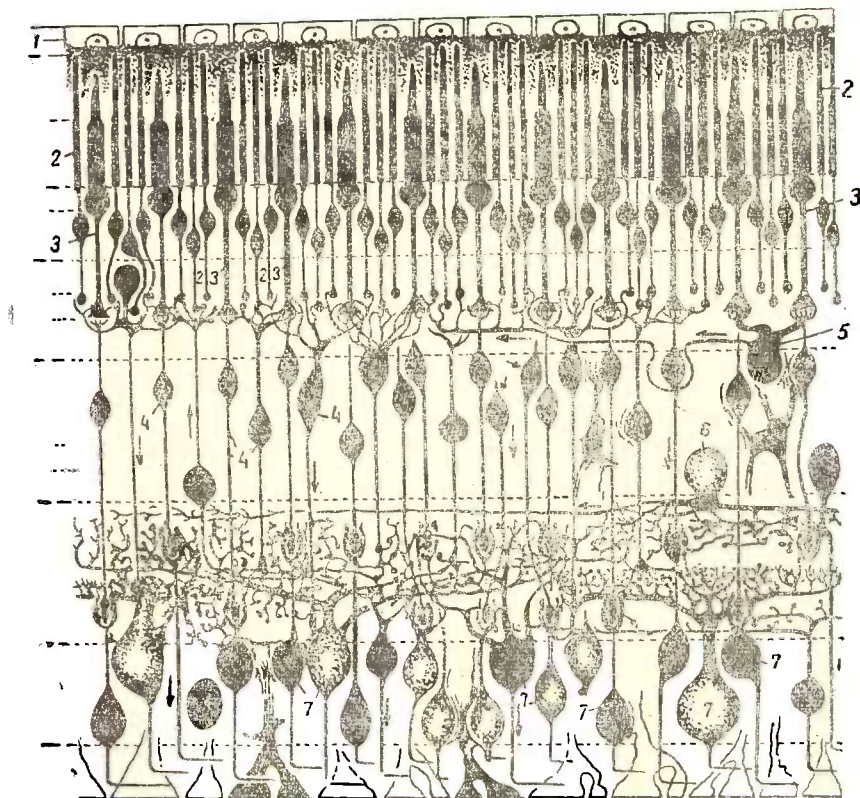
პიგმენტური უჯრედები, რომელთა მორჩები გარსერტყმიან ჩხირებსა და კოლბების სინათლისადმი მგრძნობიარე წილაკებს, როგორც ჩანს, მონაწილეობენ ფოტორეცეპტორთა ნივთიერებათა ცვლაში და სამხედველო პიგმენტის სინთეზში. ფოტორეცეპტორთა და პიგმენტურ უჯრედთა შორის კავშირზე მუთითებს ელექტრონომიკროსკოპულ გამოკვლევის დროს პიგმენტურ ეპითელიუმში აღმოჩენილი მიკროხაოების დიდი რაოდენობა, რომლებიც აღიღებენ ამ უჯრედებთან ჩხირებისა და კოლბების შეხების ზედაპირს.

ყოველი ჩხირი ან კოლბა შედგება სინათლის მოქმედებისადმი მგრძნობიარე სამხედველო პიგმენტის შემცველ გარეთა წილაკისაგან, ბირთვისა და პიტოქონდრიების შემცველ შიგნითა სეგმენტისაგან, რომელიც უზრუნველყოფს ფოტორეცეპტორულ უჯრედში ენერგეტიკულ პროცესებს.

ელექტრონომიკროსკოპიულმა გამოკვლევებმა გამოავლინეს, რომ ჩხირის ყოველ წილაკს აქვს ფირფიტისებური აღნაგობა, წარმოადგენს თითქოს თხელი დისკოების დასტას, რომელთა რიცხვი 400 — 800-დე აღწევს, ზოლო დისკოს დიამეტრი დაახლოებით 6 მკტოლია. თითოეული დისკო წარმოადგენს ორმაგ მემბრანას, რომელიც ლიპიდების ორ მონომოლეკულურ შრისაგან შედგება და რომელიც ცილის მოლეკულის ორ შრეს შორის თავსდება. ცილის მოლეკულებთან ჯაჭვშირებულია რეტინენი; ის შედის სამხედველო პიგმენტის — რო-

დოპსინის შემადგენლობაში. ვარაუდობენ, რომ დისკოები შედგენილია უჯრედის ზედაპირული მემბრანის მრავალი ნაკეცებისაგან — მისი შეზნეულობებით ფოტორეცეპტორის წილაკის შიგნით.

სტაილსმა და კროუფორდმა დაადგინეს, რომ სინათლე ყველაზე ძლიერ ამგზნებ მოქმედებას ამჟღავნებს იმ შემთხვევაში, თუ სხივის მიმართულეა



სურ. 212. ბაღურას აღნაგობის სქემა (ს. პოლიაკის მიხედვით).

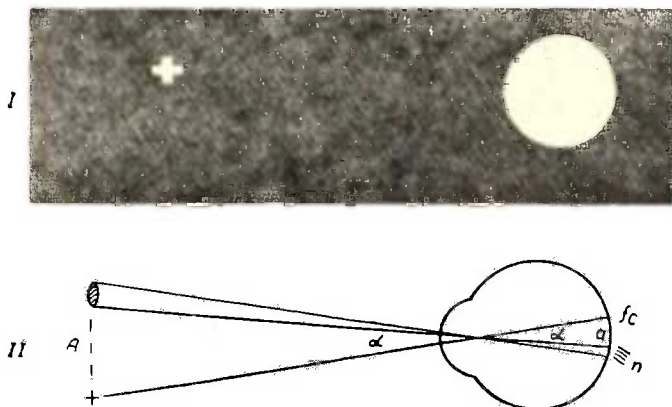
1 — პიგმენტური ფენა; 2 — ჩხირები; 3 — კოლბები; 4 — ბიპოლარული ნეირონები; 5 — პორიზონტალური უჯრედი; 6 — ამაკრინული უჯრედი; 7 — განგლიოზური უჯრედები. პუნქტირით გამოყოფილია ბაღურას შრეები.

ჩხირის ან კოლბის გრძელ ღერძს ემთხვევა. ჩხირის ან კოლბის განივად მიმართული სინათლის სხივი რეცეპტორს ააგზნებს მნიშვნელოვნად ნაკლები ხარისხით. ამ მოვლენას დირექციონალური ეფექტი (სხივთა მიმართულების ეფექტი) უწოდეს. შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ეს ეფექტი დამოკიდებულია იმაზე, რომ სინათლის სხივი გარეთა სეგმენტის ღერძის გასწვრივ მიმართულებით გაივლის, მაშინ ყოველი ფოტონი ფოტორეცეპტორის ყველა დისკოში თანმიმდევრულად მიდის და ყველაზე მეტ ეფექტსაც იწვევს.

ფოტორეცეპტორული უჯრედის გარეთა და შიგნითა სეგმენტი გაყოფილია მემბრანებით, რომლებშიც გადის 16 — 18 წვრილი ფიბრილისაგან შემდგარი კონა. შიგნითა სეგმენტი გადადის მორჩში; მისი დახმარებით ფოტორეცეპტორული უჯრედი აგზნებას გადაცემს მასთან კონტაქტში მყოფ ბიპოლარულ უჯრედს.

ადამიანის თვალში მოიპოვება დაახლოებით 6—7 მილიონი კოლბა და 110 — 125 მილ ჩხირი. ბადურაში ჩხირები და კოლბები არა თანაბრად არიან განაწილებულნი. ბადურის ცენტრალურ ფოსოში (fovea centralis) მხოლოდ კოლბები მოიპოვება (აქ 1 მმ²-ზე 140 ათასი კოლბაა). ბადურის პერიფერიული მიმართულებით კოლბების რიცხვი მცირდება, ხოლო ჩხირების რაოდენობა შესატყვისად იზრდება და ბადურას პერიფერია მხოლოდ და მხოლოდ ჩხირებს შეიცავს.

თვალის კაკალში მხდველობის ნერვის შესვლის ადგილი — მხედველობის ნერვის დვრილი — ფოტორეცეპტორებს სრულიად არ შეიცავს და ამის გამო სინათლისადმი მგრძნობიარე არ არის; ის წარმოქმნის ეგრეთწოდებულ ბრმა ლაქას. ბრმა ლაქის არსებობაში შეიძლება მარიოტის ცდის საშუალებით დავრწმუნდეთ. თუ მარცხენა თვალს დავხუჭავთ, ხოლო მარჯვენათი ვაწარმოებთ ფიქსირებას (სურ. 213, I) გამოხატულ ჯვარზე, მაშინ თვალიდან სურათის განსაზღვრულ მანძილზე (დაახლოებით 25 სმ) მოთავსებისას წრე ქრება. რადგანაც მისი გამოხატულება თავსდება ბრმა ლაქაზე (სურ. 213, II).



სურ. 213. მარიოტის ცდის ჩატარებისათვის საჭირო სურათი (I) და ამ ცდაში სხივთა მხედველობის სქემა (II); დაშტრიხული ოვალი II სურათზე წარმოადგენს ნათელ წრეს. თუ მარჯვენა თვალი ჯვარზეა ფიქსირებული, მაშინ წრის გამოსახულება თავსდება ბრმა ლაქაზე, რომელიც მხედველობის ნერვის (n) შესვლის ადგილას მდებარეობს. ჯვარის გამოსახულება ცენტრალურ ფოსოზე (f_c) თავსდება.

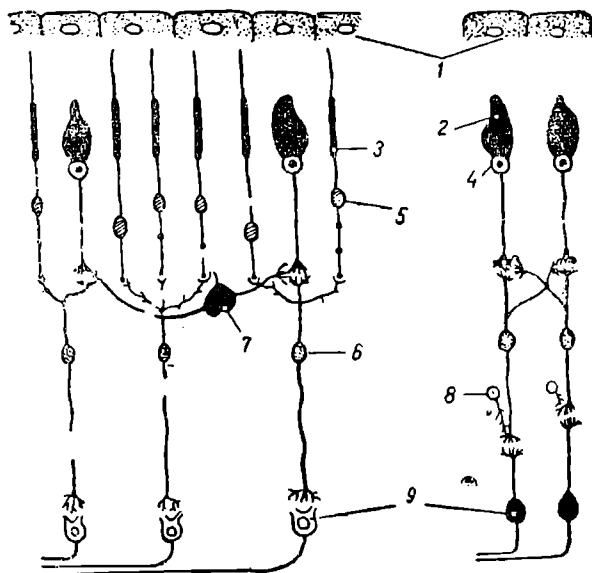
ბრმა ლაქის ზომები შეიძლება შეიცვალოს რიგი ფიზიოლოგიური პირობებისაგან დამოკიდებულებით. ამ მოვლენას ანალიზი გაუყეთა პ. გ. სნიაკინმა და მას ფუნქციური მობილობა უწოდა.

ფოტორეცეპტორების უჩრდელთა შრის შიგნით მოთავსებულია ბიპოლარული ნეირონების შრე, რომელსაც შიგნიდან განგლიოზური ნერვული უჩრდელბის შრე ემიჯნება (სურ. 212 და 214). რადგანაც ჩხირები და კოლბები განლაგებული არიან გარეგან შრეში, ხოლო განგლიოზური უჩრდელბი ქმნიან მინისებური სხეულის მოსაზღვრე ბადურის შიგნითა შრეს, ამიტომ სინათლე ხვდება რა ბადურაზე მინისებური სხეულის გავლით, უნდა გაიაროს მისი ყველა შრე, ვიდრე მიაღწევდეს თვით ფოტორეცეპტორებს.

განგლიოზური უჯრედების მორჩები შეადგენენ მხედველობის ნერვის ბოჭკოებს. ამგვარად, აგზნება, რომელიც სინათლის მოქმედების შედეგად აღმოცენდება ფოტორეცეპტორებში, მხედველობის ნერვს გადაეცემა ორი ნერვული უჯრედის — ბიპოლარული და განგლიოზური უჯრედების საშუალებით. ამ უჯრედების კონტაქტის ადგილას არის სინაპსები.

ბიპოლარულ და განგლიოზურ უჯრედთა შორის არსებულ სინაპსებში ჰისტოქიმიური მეოთხედით გამოვლინებულია ქოლინესთერაზის არსებობა; ეს ერთგვარად იმის მიჩვენებელია, რომ იმპულსის გადაცემა ერთ ნერვულ უჯრედიდან მეორეზე აცეტილქოლინის გამოყოფით წარმოებს. ფოტორეცეპტორული უჯრედიდან ბიპოლარულზე აგზნების გადაცემის მექანიზმი ნათელი არ არის.

დაახლოებით 130 მილიონ ფოტორეცეპტორულ უჯრედზე მოდის სულ 1 მილიონამდე მხედველობის ნერვული ბოჭკო, რომლებიც განგლიოზურ უჯ-



სურ. 214. ჩხირებისა და კოლბების ნერვული კავშირების გამარტივებული სქემა.

1 — პიგმენტური შრე; 2 — კოლბები; 3 — ჩხირები; 4 — კოლბების ბირთვები; 5 — ჩხირების ბირთვები; 6 — ბიპოლარული უჯრედები; 7 — ჰორიზონტალური უჯრედები; 8 — ამაკრინული უჯრედები; 9 — განგლიოზური უჯრედები.

რედების მორჩებს წარმოადგენენ. ამ ციფრებიდან ნათელია, რომ იმპულსები მრავალი ფოტორეცეპტორიდან კონვერგირდება ერთ განგლიოზურ უჯრედზე. და მართლაც, პოლიაკის მიერ ნაჩვენებია, რომ ერთი ბიპოლარული ნეირონი დაკავშირებულია მრავალ ჩხირთან და რამდენიმე კოლბასთან, ხოლო თავის მხრივ ერთი განგლიოზური უჯრედი მრავალ ბიპოლარულ უჯრედთან არის დაკავშირებული. ამგვარად, ყოველი განგლიოზური უჯრედი წარმოადგენს საერთო საბოლოო გზას აგზნების პროცესებისათვის, რომლებიც ფოტორეცეპტორებში დიდი რაოდენობით აღმოცენდებიან. მხოლოდ ბადურას ცენტრში, ცენტრალურ ფოსოს მიდამოში, ყოველი კოლბა უერთდება ერთ, ეგრეთწოდე-

ბულ ჯუჯა ბიპოლარულ უჯრედს, რომელთანაც დაკავშირებულია ასევე მხოლოდ ერთი განგლიოზური უჯრედი.

ერთ განგლიოზურ უჯრედთან დაკავშირებული ფოტორეცეპტორები ქმნიან განგლიოზურ უჯრედის რეცეპტორულ ველს. სხვადასხვა განგლიოზურ უჯრედთა რეცეპტორული ველები ერთმანეთს ფარავენ და ურთიერთდაკავშირებული არიან. ეს მნიშვნელოვნად განპირობებულია მით, რომ ბადურაში არსებობს ეგრეთწოდებული ჰორიზონტალური (ვარსკვლავისებური) და ამაკრინული უჯრედები, რომლებიც იძლევიან განტოტილ მორჩებს და რომლებიც ამ მორჩებით ჰორიზონტალურად აერთებენ ბიპოლარულ და განგლიოზურ უჯრედებს (სურ. 212 და 214). ამის გამო ერთი განგლიოზური უჯრედი ათეულ ათასამდე ფოტორეცეპტორთან შეიძლება იყოს დაკავშირებული.

ცენტრისკენულ ბოჭკოთა გარდა, თვალში ნახულია აგრეთვე ცენტრიდანული ბოჭკოები, რომლებსაც იმპულსები ცენტრალურ ნერვულ სისტემიდან მიაქვთ ბადურასთან; ფიქრობენ, რომ ამ ბოჭკოთა დახმარებით ცენტრალურ ნერვულ სისტემას შეუძლია ბადურის ნეირონთაშორისი სინაპსების გამტარებლობა შეცვალოს და ამით აწარმოოს აგზნებით მოცულ ნეირონთა რაოდენობის რეგულაცია. ბადურის ცენტრიდანურ ნერვულ ბოჭკოთა მეორე ტიპი წარმოადგენს სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ბოჭკოებს; მათი დახმარებით ცენტრალური ნერვული სისტემა არეგულირებს ბადურას სისხლძარღვთა სანათურს.

ბადურის საკუთარი საკმაოდ რთული ნერვული აპარატი მონაწილეობს მხედველობითი ინფორმაციის ანალიზსა და გადაამუშავებაში. ბადურა — არა მარტო ფოტორეცეპტორთა განლაგების ადგილია; ის ერთდროულად ცენტრალური ნერვული სისტემის ნაწილია, რომელიც გამოტანილია პერიფერიაზე.

ორმაგობის თეორია. მთელი რიგი ფაქტებისა მოწმობს იმას, რომ ჩხირები ბინდისას არსებული სინათლის სხივთა მიმღებ რეცეპტორებს წარმოადგენენ, ხოლო კოლბები ფუნქციონირებენ კაშკაშა განათების პირობებში და ფერებს აღიქვამენ. წარმოდგენა ჩხირებისა და კოლბების სხვადასხვაგვარ ფუნქციებზე საფუძვლად დაედო ორმაგობის თეორიას. ამ თეორიის სასარგებლოდ მრავალი ფაქტი მეტყველებს.

ლამის ცხოველების, მაგალითად ზუს და ლამურას, ბადურაში ჰარბობენ ჩხირები; დღის ცხოველებში — მტრედებში, ქათმებსა და ხელიკებში — ჰარბობენ კოლბები.

ბადურის სხვადასხვა უბნის სინათლის წერილი კონთი გაღიზიანებისას გამოვლინებულია, რომ სხვადასხვა ფერი ყველაზე კარგად აღიქვება სინათლის გამღიზიანებლებით ცენტრალურ ღოსოზე მოქმედებისას, სადაც თითქმის მხოლოდ კოლბებია განლაგებული. ბადურის ცენტრიდან დაშორების შესაბამისად ფერთა აღქმა სულ უფრო და უფრო უარესდება. ბადურის პერიფერია, სადაც მხოლოდ ჩხირებია მოთავსებული, ფერებს ვერ აღიქვამს. ბადურის პერიფერიულ ნაწილზე სხვადასხვა სიგრძის ტალღის სხივთა მოქმედების დროს უფერული სინათლის შეგრძნება წარმოიშობა. კოლბების მგრძნობელობა ჩხირების მგრძნობელობაზე ბევრად ნაკლებია. ამის გამო ბინდისას, ნაკლები განათების პირობებში, ცენტრალური კოლბებით განხორციელებული მხედველობა მკვეთრად დაქვეითებულია და პერიფერიული ჩხირების მონაწილეობით განხორციელებული მხედველობა სჭარბობს. რადგანაც ჩხირები ფერებს ვერ აღიქვამენ, ბინდისას აღამიანი ფერებს ვერ არჩევენ (აქედან რუსული ანდაზა: „ლამე ყველა კატა რუხია“).

ჩხირების ფუნქციის დარღვევისას, რომელიც, მაგალითად, საკვებში A ვიტამინის ნაკლებობისას აღმოცენდება, ბინდისას ადგილი აქვს მხედველობის დარღვევას, ეგრეთწოდებულ ქათმის სიბრმავეს, რომლის დროსაც აღამიანი დაბინდებისას სრულიად ბრმადება,

ამავე დროს დღისით შენარჩუნებული აქვს ნორმალური მხედველობა. პირიქით, კოლბების დაზიანებისას წარმოიქმნება სინათლის შიში — მდგომარეობა, რომლის დროსაც ადამიანი მხოლოდ სუსტი განათების პირობებში ზედავს და კაშკაშა განათებისას ბრმავდება. ამ შემთხვევაში ვითარდება აგრეთვე სრული სიბრმავე ფერებზე — აქრომაზია.

ფოტოქიმიური რეაქციები ბადურის რემედიაციაში

ბადურაზე სინათლის მოქმედებისას, ჩხირებისა და კოლბების გარეთა მორჩებში არსებული პიგმენტი განიცდის ცვლილებებს. ამ ფოტოქიმიური რეაქციის შედეგად მიიღება ბადურის ფოტორეცეპტორების აგზნება.

გასული საუკუნის 70-იანი წლების დასასრულს ცხოველთა თვალის ბადურაში აღმოაჩინეს სინათლისადმი მგრძნობიარე პიგმენტები და დაადგინეს, რომ ეს ნივთიერებანი სინათლეზე უფერულდებიან. ადამიანისა და მრავალ ცხოველთა ბადურის ჩხირები შეიცავენ პიგმენტს როდოპსინს ანუ სამხედველო პურპურს, რომლის შედგენილობა, თვისებები და ქიმიური გარდაქმნები დავჯილგებით არის შესწავლილი უკანასკნელ ათეულ წლებში (უოლდი და სხვები). ფრინველთა კოლბებში ნახულია პიგმენტი იოდოპსინი. როგორც ჩანს, კოლბები შეიცავენ აგრეთვე სინათლისადმი მგრძნობიარე სხვა პიგმენტებს. რაშტონი მიუთითებს კოლბებში პიგმენტი — ქლოროლაბასა და ერითროლაბას არსებობაზე. პირველი მათგანი შთანთქავს სხივებს სპექტრის მწვანე, ხოლო მეორე — წითლის შესატყვის ნაწილში.

როდოპსინი მაღალმოლეკულური ნაერთია, რომელიც შედგება რეტინენისაგან — A ვიტამინის ალდეჰიდისაგან — და ცილაოპსინისაგან. სინათლის მოქმედებისას წარმოიქმნება ამ ნივთიერებათა ქიმიური გარდაქმნების ციკლი. შთანთქავს რა სინათლეს, რეტინენი გადადის მის გეომეტრიულ იზომერში, რომელიც იმით ხასიათდება, რომ მისი გვერდითი ჯაჭვი სწორდება, რასაც შედეგად მოსდევს ცილასთან რეტინენის კავშირის დარღვევა. ამასთან დასაწყისში წარმოიქმნება ზოგიერთი შუამდებარე ნივთიერება — ლიუმინოროდოპსინი და მეტაროდოპსინი, რის შემდეგაც რეტინენი მოვხლიჩებაოპსინს. ეს უკანასკნელი, რეტინენის რედუქტაზად წოდებულ ფერმენტის მოქმედების შედეგად, გადადის A ვიტამინში, რომელიც ჩხირების გარეთა წილაკებიდან შედის პიგმენტური შრის უჯრედებში.

თვალეების დაბნელების დროს ზდება სამხედველო პურპურის რეგენერაცია, ე. ი. როდოპსინის რესინთეზი. ამ პროცესისათვის აუცილებელია, რომ ბადურამ მიიღოს A ვიტამინის ცის-იზომერი, რომლისგანაც წარმოიქმნება რეტინენი. ორგანიზმში A ვიტამინის უარსებობის დროს როდოპსინის წარმოქმნა მკვეთრად ირღვევა. რასაც მიეყავართ ქათმის სიბრმავემდე. A ვიტამინიდან რეტინენის წარმოქმნა წარმოადგენს უანგვით პროცესს, რაც ფერმენტული სისტემის მონაწილეობით მიმდინარეობს. ძუძუმწოვარ ცხოველთა იზოლირებულ ბადურაში, რომელშიც უანგვითი პროცესები დარღვეულია, როდოპსინის აღდგენა არ წარმოებს.

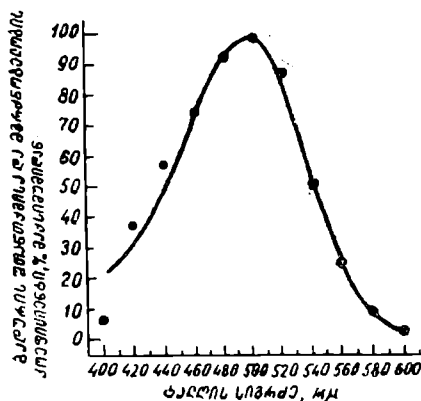
ბადურაში ფოტოქიმიური პროცესები ძალიან ეკონომიურად ზდება, ე. ი. კაშკაშა სინათლის მოქმედების დროსაც კი ჩხირებში არსებული როდოპსინის მხოლოდ მცირე რაოდენობა იშლება. ასე მაგალითად, უოლდის მონაცემების მიხედვით, 100 ლუქსის ინტენსივობის სინათლის მოქმედების დროს 5 წამის შემდეგ თითოეულ ჩხირში, მასში არსებული სამხედ-

ჯგოლ პურპურის 18 მილიონი მოლეკულიდან იშლება ამ ნივთიერების სულ 1230 მოლეკულა, ე. ი. იშლება დაახლოებით როდოპსინის 0,005%.

სინათლის შთანთქმა როდოპსინის მიერ და მისი დაშლა სხვადასხვანაირია მასზე მოქმედი სინათლის სხივის ტალღის სიგრძის მიხედვით. ადამიანის თვალის ბაღურიდან ექსტრაგირებული როდოპსინი ამჟღავნებს მაქსიმალურ შთანთქმას დაახლოებით 500 მმკ სიგრძის ტალღის სინათლის სხივების გავლენით, რომლებიც მოთავსებული არიან სპექტრის მწვანე ნაწილში. სწორედ ეს სხივები გვეჩვენება სიბნელეში ყველაზე კაშკაშად. სხვადასხვა სიგრძის ტალღის მქონე სინათლის მოქმედებით გამოწვეული როდოპსინის შთანთქმისა და გაუფერულების მრუდის შედარება, სიბნელეში სინათლის სიკაშკაშის სუბიექტური შეფასების მრუდთან ამჟღავნებს მათ სრულ დამთხვევას (სურ. 215).

თუ ბაღურას შაბის ხსნარით დავამუშავებთ, ე. ი. ვაწარმოებთ მის ფიქსაციას, მაშინ ეს როდოპსინის დაიცავს შემდეგი დაშლისაგან და ბაღურაზე შეიძლება ვნახოთ ამ საგნის გამოსახულება (ე. წ. ოპტოგრაფი), რომელსაც მანამდე უყურებდა თვალი.

იოდოპსინის სტრუქტურა ახლოდგას როდოპსინთან. იოდოპსინიც წარმოადგენს რეტინენის ნაერთს ცილა ოპსინთან, რომელიც წარმოიქმნეა კოლბებში და განსხვავდება ჩხირების ოპსინისაგან. იოდოპსინისა და როდოპსინის მიერ სინათლის შთანთქმა სხვადასხვანაირია. იოდოპსინი ყველაზე კარგად შთანთქავს დაახლოებით 560 მმკ სიგრძის ტალღის მქონე სინათლის სხივებს, რომლებიც მოთავსებულია სპექტრის ყვითელ ნაწილში.



სურ. 215. სიბნელეში მყოფი ადამიანის თვალის მგრძნობელობის შედარება სამხედველო პურპურის შთანთქმით სპექტრთან. წერტილებით ნაჩვენებია მგრძნობელობა.

ელექტრული მოვლენები ბაღურასა და მხედველობის ნერვში

ჩხირებისა და კოლბების სამხედველო პიგმენტების ფოტოქიმიური ცვლილებები საწყის რგოლს წარმოადგენენ მხედველობის რეცეპტორების სინათლით გაღიზიანების დროს აღმოცენებული აგზნების ჯაჭვურ მოვლენებში. მხედველობის რეცეპტორებში და შემდეგ მხედველობის ნერვშიც, ფოტოქიმიური რეაქციების კომპლექსს მოსდევს ელექტრული რხევები, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან თვალის რთული რეცეპტორული აპარატის აგზნებასთან.

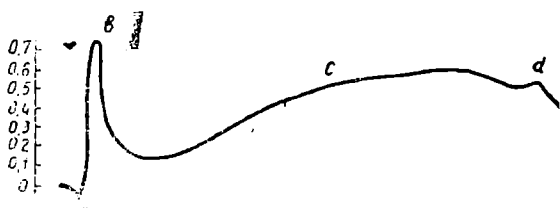
ელექტრორეტინოგრამა. ელექტრული რხევები, რომელთა ჩანაწერს ელექტრორეტინოგრაფიას უწოდებენ, შეიძლება ვნახოთ სინათლით გაღიზიანების გამოყენების პირობებში დაუზიანებელი თვალიდან ანდა უშუალოდ ბაღურიდან.

ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის გამოყენისას ელექტრორეტინოგრამის ჩანაწერად ექსპერიმენტში, ამოკვეთილ თვალზე ერთ ელექტროდს ათავსებენ რქოვანა გარსზე, ხოლო

ბეორეს — თვალის კაკლის მოპირდაპირე პოლუსზე. ელექტრორეტინოგრამა შეიძლება გამოვიყვანოთ აგრეთვე, თუ ერთ ელექტროდს მოვათავსებთ ტვინთან გარსის ზედაპირზე და მეორე ელექტროდს კი ცხვირში ან მოვათავსებთ თვალთან ახლოს სახის კანზე.

ჩხირებსა და კოლბებში ელექტრორეტინოგრამა რომ მიმდინარე ფოტოქიმიური პროცესებისაგან დამოკიდებულებით აღმოცენდება, მტკიცდება იმით, რომ თვალის ელექტრული რეაქციები აღმოცენდებიან ონტოგენეზში, სინათლისადმი მგრძნობიარე რეცეპტორების — ჩხირებისა და კოლბების — განვითარებასთან და მათში სამხედველო პიგმენტის გამოჩენასთან ერთად. ამ პიგმენტთა რაოდენობა კორელირდება ელექტრორეტინოგრამის ამპლიტუდასთან. დღეისათვის ჯერ კიდევ არ არის ნათელი, თუ სამხედველო პიგმენტის დაშლა რაწილად იწვევს უჭრედთა მემბრანების ცვლილებებს, რომელთა შედეგადაც წარმოიშევა ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობა. ალბათ ფოტოქიმიურ და ელექტრულ პროცესთა შორის არსებობს ფერმენტაციული რეაქციის ტიპის რომელიღაც შუამდებარე რგოლი.

უმრავლეს ცხოველთა ელექტრორეტინოგრამაზე, რომელიც რეგისტრირდება თვალის 1—2 წამით განათებისას (გაშუქებისას). არჩევენ რამდენიმე დამახასიათებელ ტალღას (სურ. 216). პირველი a — ტალღა წარმოადგენს, მცირე ამპლიტუდის მქონე ელექტროუარყოფით რხევას, რომელიც მოსვენების პოტენციალის შემცირების მაჩვენებელია. ის გადადის მნიშვნელოვნად მეტი ამპლიტუდის მქონე b — ელექტროდადებით ტალღაში; იგი სწრაფად მატულობს და ნელა კლებულობს. b — ტალღის დაცემის ფონზე არაიშვიათად



სურ. 216. ელექტრორეტინოგრამა (რ. გრანიტის მიხედვით).

აღინიშნება ნელი ელექტროდადებითი c — ტალღა. სინათლით გაღიზიანების შეწყვეტის მომენტში აღმოცენდება კიდევ ერთი ელექტროდადებითი ტალღა — d . ადამიანის ელექტრორეტინოგრამას აქვს ანალოგიური ფორმა მხოლოდ იმ განსხვავებით, რომ მასზე a და

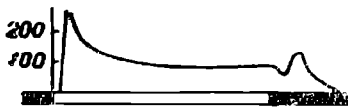
b ტალღათა შორის აღინიშნება ხანმოკლე x — ტალღა.

რ. გრანიტმა ანალიზი გაუკეთა სხვადასხვა ზეგავლენის დროს მიღებული ელექტრორეტინოგრამის ფორმას და იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ მისთვის დამახასიათებელი ტალღები განპირობებულია სამი სხვადასხვა კომპონენტის სუმირებით. მისი აზრით ის კომპონენტი, რომელიც გამოვლინდება c — ტალღის ფორმის სახით, დაკავშირებულია ჩხირებით მხედველობასთან. ამის გამო ეს ტალღა არ არის ისეთი ცხოველების (მაგალითად, კუს) ელექტრორეტინოგრამაზე, რომელთა ბადურაში ჩხირები არ მოიპოვება. c — ტალღასა და ჩხირებით მხედველობას შორის კავშირი იმითაც მტკიცდება, რომ წითელი ფერით თვალის განათებისას, რომელიც მხოლოდ კოლბებზე მოქმედებს, ელექტრორეტინოგრამაზე c — ტალღა არ არის.

საკითხი იმის შესახებ, თუ ბადურის რომელ სტრუქტურებში აღმოცენდებიან ელექტრული რხევები, რომლებიც რეგისტრირდებიან ელექტრორეტინოგრამის ფორმით, ჯერ გადაწყვეტილი არ არის. ამ საკითხის გამოსაკვლევად გამოყენებულ იქნა ბადურის სხვადასხვა შრიდან პოტენციალთა გამოყვანის

მიკროელექტროდული მეთოდით. ამასთან მიღებულ იქნა ურთიერთსაწინააღმდეგო შედეგები. ერთი რიგი მკვლევართა აზრით, ელექტრორეტინოგრამი-ათვის დამახასიათებელი ტალღები წარმოიქმნებიან ბიპოლარულ უჯრედებში. სხვათა აზრით, ელექტრორეტინოგრამის a ტალღა დაკავშირებულია ფოტორეცეპტორთა გარეთა ნაწილაკებში არსებულ პროცესთან, b ტალღა წარმოიქმნება გარეთა ბირთვოვან შრეში, c — ტალღა პიგმენტურ ეპითელიუმში. ელექტრორეტინოგრამის b ტალღის ამპლიტუდა იზრდება სინათლის ძალის ლოგარიტმის პროპორციულად; ის იზრდება აგრეთვე მაშინ, თუ სინათლით გაღიზიანების წინ თვალი დიდ ხანს იმყოფებოდა სიბნელეში. d ტალღა ასახავს ბადურაში სინათლის გამორთვის დროს აღმოცენებულ რეაქციებს. რაც უფრო ხანგრძლივად იყო თვალი სინათლის მოქმედების ქვეშ, მით მეტია d ტალღის ამპლიტუდა სინათლით გაღიზიანების შეწყვეტის მომენტში.

მოქმედების პოტენციალი მხედველობის ნერვში. სინათლით გაღიზიანების დროს აღმოცენებულ ელექტრულ პოტენციალთა ნელ რხევებს, რომელნიც რეგისტრირდებიან ელექტრორეტინოგრამის სახით, თან ახლავს მოქმედების პოტენციალების აღმოცენება ბადურის განგლიოზურ უჯრედებში, საიდანაც იწყება მხედველობის ნერვის ბოჭკოები. პირველად ამ ნერვში მოქმედების პოტენციალი რეგისტრირებული იყო 1927 წელს ცდებში ზღვის გველთევზაზე ე. ედრიანისა და ბ. მეტიუსის მიერ. ობიექტის არჩევანი აიხსნებოდა იმით, რომ გველთევზას მხედველობის ნერვი შედგება მცირე რაოდენობის შედარებით გრძელი ბოჭკოებისაგან. ცდებმა გამოავლინეს, რომ სინათლით გაღიზიანების გარეშე — სიბნელეში, მოქმედების პოტენციალები არ იყო ან იყო ძა-

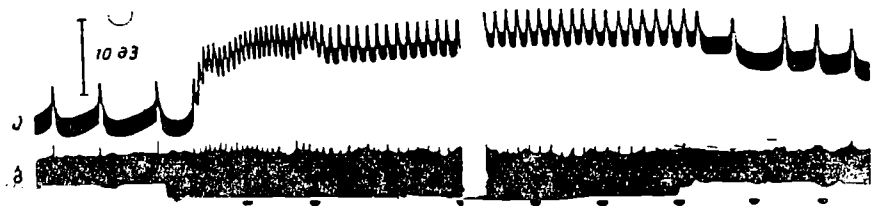


სურ. 217. მხედველობის ნერვში იმპულსთა სიხშირის ცვლილება თვალის განათების დროს. სურათის ქვემო ნაწილში აღნიშნულია თვალის განათების დრო (ე. ედრიანისა და ბ. მეტიუსის მიხედვით).

ლიან იშვიათი ტალღების სახით. თვალის განათების $0,1—0,5$ წამის შემდეგ წარმოიქმნებოდა ხშირი იმპულსური აქტივობა, ამასთან პირველ მომენტში პოტენციალთა სიხშირე იყო ძალიან დიდი, შემდეგ კი პიუხედავად იმისა, რომ სინათლით გაღიზიანება გრძელდებოდა, პოტენციალთა სიხშირე მცირდებოდა (სურ. 217). სინათლის მოქმედების შეწყვეტისთანავე მხედველობის ნერვში წარმოიქმნებოდა ისევ იმპულსთა ხანმოკლე ნაკადი.

კავშირი ფოტორეცეპტორში მემბრანულ პოტენციალთა ცვლილებისა და აფერენტულ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსთა ნაკადს შორის შესწავლილია ჰარტლიანის მიერ ექსპერიმენტში მახვილკუდას (*Limulus*) თვალზე. ამ ცხოველის თვალი შედგება სინათლისადმი მგრძნობიარე ცალკე წარმონაქმნებისაგან — ო მ ა ტ ი დ ი ე ბ ი ს ა გ ა ნ. თითოეულ მათგანში მოთავსებულია ნერვული უჯრედი, რომლისაგანაც იწყება ნერვული ბოჭკო. ჰარტლიანი აწარმოებდა ნერვულ ბოჭკოსა და ომატიდიებში წარმოქმნილ ელექტრულ პოტენციალების რეგისტრაციას მიკროელექტროდებით. თვალის განათება იწვევს ნელი, 50 მვ ტოლი ელექტრული რხევების რეცეპტორული პოტენციალის აღმოცენებას, რის შედეგადაც ნერვულ ბოჭკოში ჩნდება ხშირი იმპულსები (სურ. 218). რამდენადაც მეტია სინათლით გაღიზიანების ინტენსივობა, მით მეტია ნერვში რეცეპტორული პოტენციალის სიდიდე და იმპულსთა სიხშირე. თვალის ხანგრძლივი განათებისას რეცეპტორული პოტენციალის სიდიდე და იმპულსთა სიხშირე ნერვულ ბოჭკოში მცირდება.

შემდგომში რეგისტრირებული იყო მხედველობის ნერვის ცალკეულ ბოჭკოთა ელექტრული აქტივობა სერხემლიან ცხოველებში. ამასთან ნანახი იყო ბოჭკოთა სამი სხვადასხვა ჯგუფი. ბოჭკოთა პირველ ჯგუფში ხშირი იმპულსური აქტივობა აღმოცენდება მხოლოდ სინათლის გაღიზიანების დასაწყისში და სწრაფად ქრება, ბოჭკოთა მეორე ჯგუფში ხშირი იმპულსები ჩნდებიან თვალზე სინათლის მოქმედების შეწყვეტის მომენტში, ხოლო მესამე ჯგუფში —



სურ. 218. *Limulus*-ის თვალის ელექტრული რეაქცია განათებაზე (პარტლანის მიხედვით).

ა — ერთი ომატიდის ელექტრულ პოტენციალთა მიკროელექტროდული რეგისტრაცია; ბ — ომატიდიდან გამოსული ნერვული ბოჭკოს ელექტრული აქტივობის ერთდროული ჩანაწერი.

სინათლით გაღიზიანების როგორც დასაწყისში, ისე შეწყვეტის მომენტში (იხ. სურ. 191). ცხადია, რომ ბოჭკოთა პირველი ჯგუფი იწყება იმ რეცეპტორებიდან, რომლებიც რეაგირებენ სინათლით გაღიზიანების ჩართვაზე, ბოჭკოთა მეორე ჯგუფი დაკავშირებულია იმ რეცეპტორებთან, რომლებიც რეაგირებენ გამორთვაზე, ხოლო ბოჭკოთა მესამე ჯგუფი ატარებს იმპულსებს იმ რეცეპტორებიდან, რომლებიც რეაგირებენ სინათლის როგორც ჩართვაზე, ისე ამორთვაზე.

ერთი ნერვული ბოჭკოდან მოქმედების პოტენციალის გამოყვანის შეუძლებლობამ სინათლის სხივთა ვიწრო კონით (დაახლოებით 0,1 მმ დიამეტრის) წერტილოვან გაღიზიანების მეთოდისათვის, საშუალება მოგვცა განგვესაზღვრა ბადურაზე ფოტორეცეპტორების მიერ დაკავებული ფართობი, იმ ფოტორეცეპტორებისა, რომელთა სტიმულაცია იწვევს ერთი და იგივე განგლიოზური უჯრედის აგზნებას. ბადურის ეს ფართობი მოცემული უჯრედის რეცეპტორულ ველს წარმოადგენს. მისი დიამეტრი დაახლოებით 1 მმ-ს უდრის. ამგვარად, ერთი განგლიოზური უჯრედი მრავალ ბიპოლარულ და პორიზონტალურ ნეირონთა საშუალებით (იხ. სურ. 212) დაკავშირებულია ათასეულ ფოტორეცეპტორთან. ეს ეთანხმება ბადურის სტრუქტურაზე არსებულ ჰისტოლოგიურ მონაცემებს და იმასაც, რომ 130 მილ. ჩხირსა და კოლბაზე მოდის მხედველობის ნერვის 1 მილიონამდე ნერვული ბოჭკო. რეცეპტორული ველის შუა ნაწილი (0,2 მმ-დე დიამეტრით ცენტრალურ ფოსოს მიდამოში და 0,6 მმ-დე ბადურის პერიფერიულ ნაწილებში) მაქსიმალური მგრძნობელობითაა აღჭურვილი. ერთი და იმავე განგლიოზური უჯრედის რეცეპტორული ველის კიდეები ნაკლები მგრძნობელობით არიან აღჭურვილი.

თუ სინათლის სხივთა 2 წვრილი კონა — ორივე ქვეზღურბლოვანი ინტენსივობისა მოქმედებენ ერთი რეცეპტორული ველის ფარგლებში, მაშინ მიიღება რეცეპტორულ პოტენციალთა შეჯამება და განგლიოზური უჯრედში აღმოცენდება იმპულსაცია, რომლის რეგისტრაცია შეიძლება მხედველობის ნერვის ბოჭკოში.

თუ კი სხივის 2 წვრილი კონა — ზეზღურბლოვანი ინტენსივობისა მოქმედებს სხვადასხვა რეცეპტულ ველზე, რომლებიც ბადურის სხვადასხვა განვლიოზურ უჯრედებს მიეკუთვნება, მაშინ აღინიშნება შეკავების მოვლენა; ერთი რეცეპტული ველის გაღიზიანება ზრდის მეორე რეცეპტული ველის გაღიზიანების ზღურბლს. ამგვარად, ბადურის ნეირონებს ახასიათებთ ისეთივე მოვლენები (სუმატია, შეკავება), როგორც ნერვულ ცენტრებს ახასიათებთ. ამან მოგვცა საფუძველი ვიფიქროთ, რომ ბადურის ნეირონები, პერიფერიაზე გამოტანილი ცენტრალური ნერვული სისტემის ნაწილს წარმოადგენენ.

თვალის მოძრაობის როლი მხედველობაში

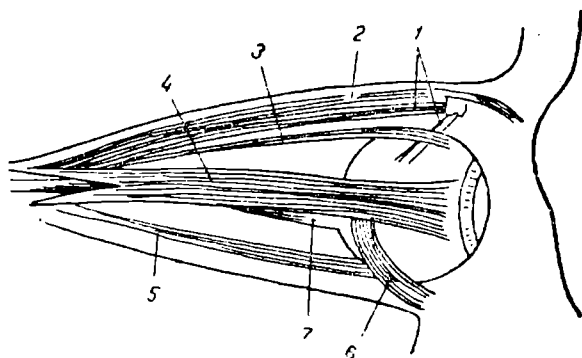
როგორც უმოძრაო, ისე მოძრავი, ახლოს თუ შორს მდებარე საგნების დათვალიერებისას, თვალის მოძრაობა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს.

ადამიანის თვალი შეიძლება მოძრაობდეს ყოველგვარი ღერძის გარშემო, რომელიც გაივლის თვალის ბრუნვის ცენტრში და რომელიც დაახლოებით თვალის ცენტრის 1,3 მმ უკან მდებარეობს.

თვალი თავისი პირვანდელი მდებარეობიდან, როდესაც ის პირდაპირ წინ იყურება, შეიძლება მობრუნდეს გარეთ 42° -ით, შიგნით — 45° -ით, ზევით 54° -ით და ქვევით 57° -ით.

თვალის მოძრაობა ხორციელდება 6 კუნთის დახმარებით, რომლებიც თვალზე მიმაგრებული არიან მისი ეკვატორის ოდნავ უფრო წინ. ესენი არიან 2 ირიბი და 4 სწორი კუნთი — გარეთა, შიგნითა, ზემო და ქვემო(სურ. 219). მათგან მხოლოდ გარეთა კუნთი აბრუნებს თვალს პირდაპირ გარეთ, ხოლო შიგნითა — პირდაპირ შიგნით. ზედა და ქვედა სწორი კუნთები კი, თვალის ზემოდ ან ქვემოდ მოძრაობის გარდა, აბრუნებს მას ცოტა შიგნით; ამიტომ იმისათვის, რომ მობრუნდეს თვალი პირდაპირ ზევით, ან ქვევით, სწორი კუნთების შეკუმშვას უნდა შეუერთდეს ირიბი კუნთის შეკუმშვა.

თვალის მოძრაობა ხდება ყოველთვის შეთანხმებულად, ე. ი. მხედველობის ღერძები ყოველთვის ერთი და იმავე საგანზე არიან მიმართულნი. თვალისაკენ ერთ და იმავე მანძილზე განლაგებული საგანთა დათვალიერებისას, ორივე თვალი ერთი და იგივე მოძრაობას აწარმოებს. უფრო ახლობელი საგნების დათვალიერებისას მხედველობის ღერძები საჭიროა დაუახლოვდნენ ერთმანეთს, ხოლო უფრო შორეული საგნების დათვალიერებისას —



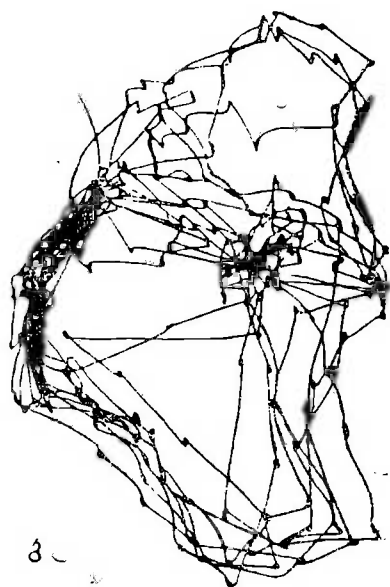
სურ. 219. თვალის კუნთები.

- 1 — ზედა ირიბი; 2 — ქუთუთოს ამწევი კუნთი;
3 — ზედა სწორი; 4 — გარეთა სწორი; 5 — ქვედა სწორი; 6 — ქვედა ირიბი; 7 — მხედველობის ნერვი.

დაშორდნენ. ახლობელ საგანთა დათვალიერებისას ღერძთა დაახლოება ხორციელდება ორივე შიგნითა სწორი კუნთის დაძაბვით და მას უწოდებენ კონვერგენციას. მხედველობის ღერძთა დაშორება ხორციელდება გარეთა სწორი კუნთთა დახმარებით და უწოდებენ დივერგენციას.

მხედველობის პროცესში თვალის მოძრაობის მნიშვნელოვანი როლი უპირველეს ყოვლისა, განისაზღვრება იმით, რომ მხედველობითი ინფორმაციის განუწყვეტელი მიღებისათვის საჭიროა ბადურაზე გამოსახულების მოძრაობა. როგორც ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, მხედველობის ნერვში იმპულსები აღმოცენდებიან სინათლის გამოსახულების მხოლოდ ჩართვისა და ამორთვის მომენტში. მხედველობის რეცეპტორზე სინათლის განუწყვეტელი მოქმედების დროს იმპულსაცია მხედველობის ნერვის შესატყვის ბოჭკოებში სწრაფად წყდება და მხედველობითი შეგრძნება, როდესაც თვალები უმოძრაოა, ქრება. ა. ლ. იარბუსმა ეს შემდეგი ექსპერიმენტით დაამტკიცა. თვალის რქოვანა გარსზე მაგრდება სინათლით გამაღიზიანებელი წყაროს მქონე მაწოვარა, რომელიც თვალის მოძრაობის დროს მასთან ერთად გადაადგილდება ისე, რომ გაღიზიანება მოქმედებს ყოველთვის ბადურის ერთი და იმავე ელემენტებზე. ამ შემთხვევაში გამოსაკვლევი პირი სინათლეს ხედავს მისი ჩართვის შემდეგ მხოლოდ 1 — 2 წამის განმავლობაში.

სარკიანი მაწოვარის დახმარებით, რომლის მოძრაობაც ფოტოგრაფირდებოდა, ა. ლ. იარბუსი დარწმუნდა, რომ ყოველი საგნის დათვალიერების დროს



სურ. 220. თვალის მოძრაობის ჩანაწერი (ბ) ეგვიპტის დედოფლის ნეფერტიტის სკულპტურული პორტრეტის ფოტოგრაფიული სურათის (ა) 2 წუთის განმავლობაში დათვალიერების დროს (ა. ლ. იარბუსის მიხედვით).

თვალი ადამიანის მიერ შეუგრძნებელ განუწყვეტელ ნახტომებს აწარმოებს. ამის შედეგად გამოსახულება ბადურაზე განუწყვეტლივ გადაადგილდება ერთი წერტილიდან მეორეზე, ამით აღიზიანებს ახალ ფოტორეცეპტორებს და ხელახლა იწვევს იმპულსაციას განგლიოზურ უჯრედებსა და მათგან გამოსულ ნერვულ ბოჭკოებში. თითოეული ცალკეული ნახტომის ხანგრძლივობა წამის მეასედის ტოლია, ხოლო მისი ზომა $20''$ -ს არ აღემატება. ნახტომის სიჩქარე მერყეობს 200-დან 400 გრადუსამდე წამში. თითოეულ ნახტომთა შორის ინტერ-

ვალის ხანგრძლივობა, ე. ი. დასათვალისწინებელ საგანზე ან განათებულ წერტილზე თვალის მიპყრობის ხანგრძლივობა უდრის დაახლოებით 0,2 — 0,5 წამს, მაგრამ შეიძლება 10-ჯერ მეტიც იყოს.

რამდენადაც რთულია ობიექტი, რომელსაც ათვალისწინებენ თვალი, მით უფრო რთულია მისი მოძრაობის მრუდი. ადამიანის თვალი თითქმის მოსინჯავს: გამოსახულების კონტურებს, ჩერდება და უბრუნდება მის იმ უბნებს, რომლებიც ამა თუ იმ მიზეზის გამო იპყრობენ განსაკუთრებულ ყურადღებას. ამგვარად, ადამიანი გამოსახულების დეტალების შესახებ უფრო დაწვრილებით ინფორმაციას ღებულობს. თვალის მოძრაობის მრუდები, რომელიც მიიღება სკულპტურული პორტრეტის დათვალისწინების დროს, მოცემულია 220-ე სურათზე.

მოძრაობა და ახლოს მდებარე საგნების დათვალისწინებისას თვალების მოძრაობა ხდება ბრუნვების მნიშვნელოვნად დიდი კუთხით. ვიდრე სწრაფი ნახტომებისას. ასეთი მოძრაობებისა და თვალების კუნთების პროპორიულეცუბირებისაგან წამოსული იმპულსების მეოხებით მიიღება საგანთა მოძრაობის აღქმა და აგრეთვე ნაწილობრივად მანძილის შეფასება.

სინათლისადმი მგრძნობელობა

თვალის აბსოლუტური მგრძნობელობა. იმისათვის, რომ აღმოცენდეს მხედველობითი შეგრძნება, სინათლის წყაროს უნდა ჰქონდეს განსაზღვრული ენერგია. ენერგიის ის მინიმალური რაოდენობა, რომელიც აუცილებელია მხედველობითი შეგრძნების აღმოცენებისათვის, წარმოადგენს თვალის აბსოლუტური მგრძნობელობის მაჩვენებელს. ერგ/წამობით გაზომილი ზღურბლოვანი ენერგიის სიდიდე, ყველაზე უფრო ხელშემწყობ პირობებში ძალიან მცირეა და შეადგენს $1 \cdot 10^{-10}$ — $1 \cdot 10^{-11}$ ერგ/წამ.

ს. ი. ვავილოვმა დაამტკიცა, რომ სიბნელეში მოთავსებულ თვალში აგზნების აღმოცენებისათვის საჭირო სინათლის ქვანტების მინიმალური რაოდენობა მერყეობს 8-დან 47-დე. რადგანაც ბაღურის განათების დროს სინათლე მოქმედებს არა ერთ, არამედ რეცეპტორთა მთელ ჯგუფზე, ამიტომ ამის საფუძველზე ფიქრობენ, რომ ერთი რეცეპტორის ასაგზნებად საკმარისი უნდა იყოს სინათლის 1—2 ქვანტი. ამგვარად, სინათლის შეგრძნების ყველაზე უკეთეს პირობებში (სიბნელისადმი თვალის მაქსიმალურ ადაპტაციისას; იხ. ქვემოთ) თვალის მგრძნობელობა, ფიზიკურად ზღვრულ მგრძნობელობასთან არის ახლოს.

ბაღურის სხვადასხვა უბნის აბსოლუტური მგრძნობელობა სხვადასხვაა. დღის ფერადი მხედველობის დროს მაქსიმალური მგრძნობელობა აქვს ბაღურის ცენტრალურ ჩაღრმავებას — ყვითელ ლაქას. ეგრეთწოდებული ბინდის პირობებში მხედველობისას, როდესაც მხოლოდ ჩხირები ფუნქციონირებენ. ბაღურის ცენტრის მგრძნობელობა საგრძნობლად ნაკლებია, ვიდრე პერიფერიისა.

ადაპტაცია. თვალის მგრძნობელობა დამოკიდებულია საწყის განათებულობაზე, ე. ი. იმაზე, თუ სად იმყოფება ადამიანი ან ცხოველი — კაშკაშა განათებულ, თუ ბნელ შენობაში.

ბნელი ოთახიდან ნათელში გადასვლის შემთხვევაში, პირველ ხანებში მიიღება დაბრმავება. თვალების მგრძნობელობა თანდათან ქვეითდება; ისინი

განიცდიან სინათლისადმი ადაპტაციას. თვალის ამ შეგუებას კაშპაშა განათების პირობებისადმი სინათლისადმი ადაპტაცია ეწოდება. საწინააღმდეგო მოვლენაა მაშინ, როდესაც ნათელი ოთახიდან, სადაც სინათლისადმი თვალის მგრძნობელობა ძლიერ დაჩლუნგებულია, ადამიანი გადადის ბნელ ოთახში. პირველ ხანებში ის თვალის დაქვეითებული აგზნებადობის გამო ვერაფერს ვერ ხედავს. თანდათანობით იწყებს გამოჩენას საგანთა კონტურები, შემდეგ კი იწყება დეტალების გარჩევა; ბაღურის აგზნებადობა თანდათან მატულობს. სიბნელეში თვალის მგრძნობელობის ეს მომატება, წარმოადგენს თვალის შეგუებას მცირე განათების პირობებისადმი და სიბნელისადმი ადაპტაციას ეწოდება.

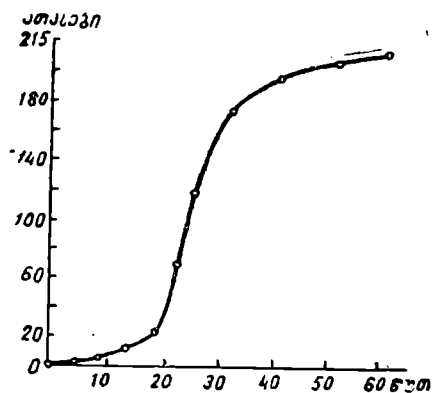
ცხოველებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში, როდესაც წარმოებს ელექტრორეტინოგრამის ან მხედველობის ნერვში იმპულსთა რეგისტრაცია, სინათლისადმი ადაპტაცია გამოვლინდება სინათლით გაღიზიანების ზღურბლის მომატებასა (ფოტორეცეპტორული აპარატის აგზნებადობის დაქვეითება) და მხედველობის ნერვში მოქმედების პოტენციალის სიხშირის შემცირებაში.

სიბნელეში ყოფნისას თანდათანობით ისპობა სინათლისადმი ადაპტაცია, ე. ი. ბაღურის მგრძნობელობის დაქვეითება, რომელსაც მუდამ აქვს ადგილი დღის ბუნებრივი ან ღამის ხელოვნური განათების პირობებში. ამის შედეგად დგება ბაღურას მაქსიმალური აგზნებადობა; მაშასადამე, სიბნელისადმი ადაპტაცია, ე. ი. მხედველობის აპარატის აგზნებადობის მომატება სინათლით გაღიზიანების პირობებში, შეიძლება განვიხილოთ როგორც სინათლისადმი ადაპტაციის თანდათანობითი გაქრობა.

სიბნელეში ყოფნის დროს მგრძნობელობის მატების მსვლელობა მოცემულია 221-ე სურათზე. პირველ 10 წუთში თვალის მგრძნობელობა 50—80-ჯერ, ხოლო შემდეგ ერთი საათის განმავლობაში მრავალ ათეულ ათასჯერ იზრდება. სიბნელეში თვალის მგრძნობელობის გაზრდას რთული მექანიზმი აქვს. დიდი მნიშვნელობა ამ მოვლენაში, პ. პ. ლაზარევის თეორიის თანახმად, მიეკუთვნება მხედველობის პიგმენტთა აღდგენას. სიბნელეში კოლბების იოდოპსინი აღდგება უფრო ჩქარა, ვიდრე ჩხირების როდოპსინი და ამის გამო სიბნელეში ყოფნის პირველ წუთებში ადაპტაცია დამოკიდებულია კოლბებში მიმდინარე პროცესებზე. ადაპტაციის ეს პირველი პერიოდი მთლიანად თვალის მგრძნობელობის დიდ ცვლილებებს არ იწვევს, რადგანაც კოლბების აბსოლუტური მგრძნობელობა დიდი არ არის. ადაპტაციის მომდევნო პერიოდი როდოპსინის აღდგენასთან არის დაკავშირებული. ეს პროცესი ნელა მიმდინარეობს და მხოლოდ სიბნელეში ყოფნის პირველი საათის ბოლოს მთავრდება როდოპსინის აღდგენა. როდოპსინის აღდგენას თან სდევს ბაღურის ჩხირების სინათლისადმი მგრძნობელობის მკვეთრი მატება. სიბნელეში ხანგრძლივად ყოფნის შემდეგ ის 100.000—200.000-ჯერ მეტი ხდება, ვიდრე მკვეთრი განათების პირობებში იყო. რადგანაც სიბნელეში ხანგრძლივად ყოფნის შემდეგ მაქსიმალური მგრძნობელობით ჩხირებია აღჭურვილი, ამიტომ ძალიან სუსტად განათებული საგნები მხოლოდ მაშინ ჩანან, როდესაც ისინი თავსდებიან მხედველობის ველის არა ცენტრში, ე. ი. მათ მიერ ბაღურის პერიფერიულ ნაწილთა გაღიზიანებისას. თუ კი სუსტი სინათლის წყაროს პირდაპირ ვუყუარებთ, მაშინ ის უხილავი ხდება, რადგანაც ბაღურის ცენტრში არსებული კოლბების მგრძნობელობის მატება სიბნელისადმი ადაპტაციის შედეგად ძალიან

მცირეა იმისათვის, რომ მათ შეეძლოთ მცირე ინტენსივობის სინათლით გალიზიანების აღქმა.

წარმოდგენა სინათლისა და სიბნელისადმი ადაპტაციის მოვლენებში სამხედველო პერაპტორის დაშლისა და აღდგენის მნიშვნელობის შესახებ ხედება ზოგიერთ წინააღმდეგობას. ეს იმასთან არის დაკავშირებული, რომ თვალზე დიდი სიკაშკაშის მქონე სინათლის მოქმედების დროს როდოპსინის რაოდენობა მხოლოდ უმნიშვნელოდ მცირდება და სათანადო გაანგარიშებით ამას არ შეუძლია გამოიწვიოს ბადურის მგრძნობელობის ისეთი მნიშვნელოვანი დაქვეითება, როგორიც მიიღება სინათლისადმი ადაპტაციის დროს. ამის გამო ეხლა ფიქრობენ, რომ ადაპტაციის მოვლენა სინათლისადმი მგრძნობიარე პიგმენტის დაშლისა და რესინთეზზე კი არ არის დამოკიდებული, არამედ სხვა მიზეზებზე; კერძოდ, ბადურის ნერვულ ელემენტებში მიმდინარე პროცესზე. ამაზე მეტყველებს ის ფაქტი, რომ ადაპტაცია ხანგრძლივად მოქმედი გალიზიანებისადმი წარმოდგენს მრავალი რეცეპტორის თვისებას.



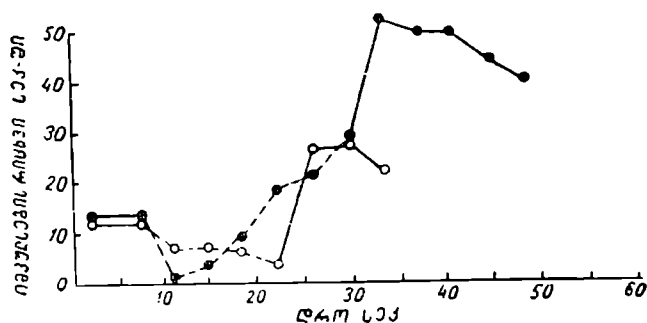
სურ. 221. სიბნელისადმი ადაპტაციის მრუდი. აბსცისაზე ნაჩვენებია სიბნელეში ყოფნის დრო. ორდინატაზე — თვალის შეფარდებითი მგრძნობელობა. მსგავსი მრუდი მიიღება თვალის წინასწარი კაშკაშა განათებისას.

შესაძლებელია, რომ განათებულობისადმი ადაპტაციისას მნიშვნელობა აქვს განგლიოზურ უჯრედებთან ფოტორეცეპტორების დაკავშირების წესს. დადგენილია, რომ სიბნელეში განგლიოზური უჯრედის რეცეპტული ველის ფართობი დიდდება, ე. ი. ფოტორეცეპტორთა მეტი რაოდენობა შეიძლება იყოს დაკავშირებული განგლიოზურ უჯრედთან. ფიქრობენ, რომ სიბნელეში ფუნქციონირებას იწყებენ ბადურის ეგრეთწოდებული ჰორიზონტალური ნეირონები — დოგელის ვარსკვლავისებური უჯრედები, რომელთა მორჩები ბოლოვდებიან მრავალ ფოტორეცეპტორზე. ამის გამო, ერთი და იგივე ფოტორეცეპტორი შეიძლება იყოს დაკავშირებული სხვადასხვა ბიპოლარულ და განგლიოზურ უჯრედებთან, ხოლო ყოველი ასეთი უჯრედი ხდება დაკავშირებული ფოტორეცეპტორთა დიდ რაოდენობასთან (იხ. 212 სურათი). ამის გამო ძალიან სუსტი განათების პირობებში სუმაციის პროცესთა შედეგად იზრდება რეცეპტორული პოტენციალი, რომელიც იწვევს განგლიოზურ უჯრედებსა და მხედველობის ნერვის ბოჭკოებში იმპულსთა განმუხტვებს. სინათლეზე განგლიოზურ უჯრედთა ფუნქციონირება წყდება და მაშინ ფოტორეცეპტორთა ნაკლები რაოდენობა დაკავშირებული განგლიოზურ უჯრედთან და მაშასადამე, ახლა სინათლის მოქმედებისას ფოტორეცეპტორთა ნაკლები რაოდენობა ააგზნებს მას. როგორც ჩანს, ჰორიზონტალურ უჯრედთა ჩართვა ცენტრალური ნერვული სისტემით რეგულირდება. თვალის მგრძნობელობის დამოკიდებულება ცენტრალურ ნერვულ სისტემის გავლენებისაგან დამტკიცებულია რიგი ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტებით. რ. გრანიტმა გვაჩვენა, რომ ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის ზოგიერთი უბნების გალიზიანება ერთი და იმავე

ინტენსივობის სინათლის მოქმედების დროს ზრდის მხედველობის ნერვის ნერვულ ბოჭკოებში იმპულსთა სიხშირეს (სურ. 222).

ცენტრალური ნერვული სისტემის გავლენა სინათლისადმი ბადურის ადაპტაციაზე ილუსტრირდება ს. ვ. კრავკოვის დაკვირვებებით; მან დაადგინა, რომ ერთი თვალის განათება იწვევს მეორე გაუნათებელი თვალის სინათლისადმი მგრძნობელობის მკვეთრ მატებას. ამის მსგავსად მოქმედებენ სხვა გრძნობათა ორგანოების გაღიზიანებანი, მაგალითად, სუსტი და საშუალო ძალის ბგერითი სიგნალები, ყნოსვითი და საგემოვნო გაღიზიანებანი.

თუ სინათლის მოქმედებას სიბნელისადმი ადაპტირებულ თვალზე შევუღლებთ რომელიმე ინდიფერენტულ გაღიზიანებასთან, მაგალითად, ზართან. მაშინ რიგ შეუღლებათა შემდეგ მხოლოდ ზარის ჩართვა იწვევს ბადურის



სურ. 222. ზანმოკლე განათების საპასუხოდ ბადურის განგლიოზურ უჯრედებში აღმოცენებულ იმპულსთა სიხშირის ცვლილებები გამოწვეული რეტიკულურ ფორმაციის გაღიზიანების გავლენით (რ. გრანიტის მიხედვით).

უღის მრუდები რეტიკულური ფორმაციის გაღიზიანების დროს აღნიშნულია პუნქტირით.

მგრძნობელობის ისეთივე დაქვეითებას, რომელიც მანამდე შემჩნეული იყო მხოლოდ სინათლის ჩართვის დროს. ეს ცდა გვიჩვენებს, რომ ადაპტაციის პროცესები შეიძლება რეგულირდებოდნენ პირობითრეფლექსური გზით, ე. ი. ისინი ექვემდებარებიან თავის ტვინის ქერქის მარეგულირებელ გავლენას (ა. ვ. ბოგოსლოვსკი).

ბადურის ადაპტაციის პროცესებზე მოქმედებს აგრეთვე სიმპათიკური ნერვული სისტემა. ადამიანზე კისრის სიმპათიკური კვანძების ერთმხრივი ამოკვეთის შემდეგ დესიმპათიზირებული თვალის სიბნელისადმი ადაპტაციის სიჩქარე ქვეითდება. აღრენალინის შეყვანა იწვევს საწინააღმდეგო ეფექტს.

სინათლის კონტრასტი. ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა, რომლებშიც წარმოებდა ბადურის პოტენციალების გამოყვანა ცალკეულ განგლიოზურ უჯრედებიდან და მათი გაღიზიანება სინათლის ვიწრო კონით, გვიჩვენებს, რომ ერთი განგლიოზური უჯრედის რეცეპტორული ველის გაღიზიანება მეორეზე ახდენს შემაკავებელ გავლენას. ეს მოვლენა მოგვაგონებს ერთდროულ უარყოფით ინდუქციას. იგი ხორციელდება ბადურის ნერვულ უჯრედებს შორის ურთიერთმოქმედების შედეგად.

ურთიერთშეკავება უჯრედებისა, რომლებიც ბადურის სხვადასხვა რეცეპტორულ ველებს მიეკუთვნებიან, წარმოადგენს სინათლის კონტრასტის

ტი ს ფენომენის მიზეზს. სინათლის კონტრასტის მაგალითისათვის შეიძლება მოვიყვანოთ შემდეგი ცდა — რუხი ფერის ქაღალდი შავ ფონზე უფრო ნათელი ჩანს, ვიდრე იგივე ქაღალდი ღია ფონზე.

სინათლის თვალისმომჭრელი სიკაშკაშე. მეტად კაშკაშა სინათლე იწვევს თვალის მოჭრას უსიამოვნო შეგრძნებას, თითქმის ადამიანი ბრმავდებოდეს. სიკაშკაშის უმაღლესი თვალის მოჭრელი საზღვარი თვალის წინასწარ ადაპტაციაზეა დამოკიდებული: რაც უფრო ადაპტირებულია თვალი სიბნელესთან, მით უფრო ნაკლები სიკაშკაშის შუქი გამოიწვევს თვალის მოჭრას. სიკაშკაშის ამ სიდიდის გამოანგარიშება შეიძლება შემდეგი ფორმულით: $g = 8 \sqrt{B}$, სადაც g — თვალისმომჭრელი სიკაშკაშეა, ხოლო B — იმ ველის სიკაშკაშე, რომლის მიმართაც თვალი უკვე წინასწარ იყო ადაპტირებული. ამ ფორმულიდან აშკარაა, რომ B — გაზრდისას — g -ც იმატებს, მაგრამ შეფარდება მათ შორის g/B სულ უფრო და უფრო შემცირდება. ზოგიერთი სიკაშკაშის დროს — თვალის მოჭრას იწვევს თვით მნათი ველი, რომლის მიმართაც, მაშასადამე, თვალს ადაპტირება არ შეუძლია. ასეთი დამაბრმავებელი, თვალის მოჭრელი ველის სიკაშკაშე 22,5 სტილბის ტოლია, ე. ი. დაახლოებით 7-ჯერ მეტია. ვიდრე ზაფხულის შუა დღეს მზის სხივებით განათებულ თეთრი ქაღალდის სიკაშკაშეზე.

თვალის განმასხვავებელი მგრძნობელობა. თუ თვალების წინ რაიმე განათებული ზედაპირია, რომლის სიკაშკაშეს აღვნიშნავთ I -თი და შემდეგ ამავე ზედაპირის დამატებით განათებას ΔI , ვებერის კანონის თანახმად ადამიანი განათებაში განსხვავებას მხოლოდ ΔI და I შორის გარკვეული შეფარდების დროს შეამჩნევს. სუსტი განათების დროს (I პატარა სიდიდის დროს) შესამჩნევია მცირეოდენი ცვლილებები (ΔI მცირე იქნება); ძლიერი განათების დროს (როდესაც I დიდია) აუცილებელია სიკაშკაშის მნიშვნელოვნად გაზრდა, რომ ნამატის გარჩევა შესაძლებელი გახდეს (ΔI მეტად მაღალია). მათემატიკურად

ეს შემდეგნაირად შეიძლება გამოვსახოთ $\Delta \Sigma = K \frac{\Delta I}{I}$, სადაც აგზნების ნამა-

ტი ($\Delta \Sigma$) პროპორციულია განათების ნამატის (ΔI) შეფარდებისა საწყის განათებასთან (I). K — პროპორციულობის კოეფიციენტი $\Delta I/I$ სიდიდე თვალის მგრძნობელობის სხვაობის ზღურბლად არის წოდებული. იგი დაახლოებით $1/60$ — $1/100$ ტოლია. ეს იმას ნიშნავს, რომ ორი ზედაპირის განათებულობის სხვაობის აღქმისათვის ერთი მათგანი მეორეზე მეტი უნდა იყოს $1/60$ — $1/100$ -ით. $\Delta I/I$ შეფარდება წარმოადგენს მუდმივ სიდიდეს მხოლოდ საშუალო განათებულობის პირობებში. ძლიერი და განსაკუთრებით სუსტი განათებულობის დროს ეს შეფარდება რამდენადმე იცვლება.

თანმიმდევრული გამოსახულებები. გამაღიზიანებლის მოქმედების შემდეგ მხედველობითი შეგრძნების აღმოცენება არ ხდება უეცრად. ვიდრე აგზნება თავის ტვინის ქერქის მხედველობის არეში აღმოცენდებოდეს, ბაღურაში, ნერვულ ბოჭკოებში, მხედველობის ქერქქვეშა ცენტრებში უნდა განვითარდნენ მთელი რიგი ფიზიკური და ფიზიოლოგიური პროცესებისა. მხედველობის შეგრძნების აღმოცენებისათვის საჭირო დრო საშუალოდ 0,1 წამის ტოლია. სწორედ ასევე გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ, შეგრძნება მაშინვე არ ქრება. იგი რჩება რამდენიმე ხანს და შემდეგ თანდათანობით ქრება. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით მარტივი ცდით. თუ ჩვენ სიბნელის პირობებში ჰაერში ვამოძრავებთ გახურებულ ნახშირს, დავინახავთ არა მოძრავ წერტილს, არამედ მთლიან ხაზს.

თვალის ამ თვისებაზე დამყარებულია კინემატოგრაფია. ჩვენ ვერ ვხედავთ შუალედებს ცალკეულ კადრებს შორის. მხედველობითი შეგრძნება გრძელდება ერთი კადრიდან მეორის გამოჩენამდე, რის გამოც მიიღება მოძრაობის უწყვეტობის ილუზია.

შეგრძნებებს, რომლებიც გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგაც გრძელდება თანმიმდევრული გამოსახულებები ეწოდებათ.

თუ შევხედავთ ნათურას და შემდეგ დავხუჭავთ თვალებს, ნათურას ეხედავთ თვალის დახუჭვის შემდეგ კიდევ გარკვეული დროის განმავლობაში. თუ კი განათებული საგნის ხანგრძლივი ფიქსაციის შემდეგ თვალის მზერას გადავიტანთ ნათელ ეკრანზე, რამდენიმე ხნით ჩვენ აღვიქვამთ ამ საგნის ნეგატიურ გამოსახულებას. ე. ი. მისი უფრო ნათელი ნაწილი მუქად, ხოლო უფრო მუქი კი ნათლად ჩანს. ამ მოვლენას უარყოფითი თანმიმდევრული გამოსახულება უწოდეს. განათებულ საგანზე მზერის ფიქსირება ბადურის გარკვეული არეების მდგომარეობის შეცვლას იწვევს; თუ ამის შემდეგ ვუმზეროთ თანაბრად განათებულ ეკრანს, მაშინ მისგან არეკილი სინათლე მეტ ამგზნებ გავლენას იქონიებს ბადურის იმ ნაწილზე, რომელიც აგზნებული არ იყო.

კრთომათა შერწყმა. რადგან შეგრძნებები უეცრად არ ჩნდება და არც უეცრად ქრება, არამედ მატებისა და დაკლებისათვის განსაზღვრულ დროს მოითხოვს, ამიტომ ერთიმეორის სწრაფად მომდევნო სინათლით გაღიზიანებები შეირწყმებიან ერთ სუმარულ შეგრძნებად. თუ შავ და თეთრ სექტორებად დაყოფილ წრეს ვაბრუნებთ, დიდი სისწრაფით ბრუნვისას დავინახავთ წრეს, რომელიც თანაბრად იქნება შეფერილი რუხ ფერად.

ამ რუხი ფერის სიკაშკაშე დამოკიდებულია თეთრი ფერის საერთო რაოდენობის შეფარდებაზე, შავი ფერის საერთო რაოდენობასთან. შავი ფერის თეთრად შეცვლის მინიმალურ სისწრაფეს, რომლის დროსაც ხდება ცალკეული გაღიზიანებების შერწყმა განუწყვეტელ ფონად, კრთომათა კრიტიკული სიხშირე ეწოდება. ეს სიხშირე მით უფრო მეტია, რაც უფრო მეტია გაღიზიანების სიკაშკაშე.

განათებულობის ძალიან სუსტი ინტენსივობის დროს იშვიათმა კრთომებმაც შეიძლება მოგვეცეს განუწყვეტლობის შეგრძნება. ეს გარკვეული მასშტაბით დამოკიდებულია იმაზე, რომ სუსტი ინტენსივობა აღიქმება ჩხირებით, რომლებშიც მოცემულია ფოტორეცეპციის მეტად მგრძნობიარე, მაგრამ ამავე დროს ინერტიული როდოპსინური მექანიზმი.

ფერადი მხედველობა

ადამიანი ხედავს სხვადასხვა საგნიდან გამოსხივებულ ან მათ მიერ არეკილ სინათლის სხივებს, რომელთა სიგრძე 400-დან 800 მმკ-ია. სხივებს, რომელთაც ტალღის სხვადასხვა სიგრძე აქვთ, აღიქვებიან როგორც სხვადასხვა ფერის სხივები. სხივებს, რომელთაც ტალღის სიგრძე 800 მმკ მეტი აქვთ (ინფრაწითელი სხივები) და 400 მმკ ნაკლები (ულტრაიისფერი სხივები) უხილავნი არიან. თეთრი ფერი არის მრავალი ფერის შერევის შედეგი. მათ ჯამში ცალკეული კომპონენტების გარჩევა არ შეიძლება, რაც ფერთა შერევის ცდით თვალსაჩინოდ დემონსტრირდება.

ფერების შერევა სხვადასხვა გზით შეიძლება ვაწარმოოთ. მაგალითად, მბრუნავი წრის (მაკსელის დისკო) დახმარებით. წრეზე აწებებენ სხვადასხვა ფერის ქაღალდებს ისე, რომ თითოეულ ფერს შეეძლოს დაიკავოს ყოველი სიდიდის სექტორი. ბრუნვის საკმაოდ დიდი სისწრაფის შემთხვევაში წრე ჩვენ გვეჩვენება თანაბრად შეფერილი ერთ გარკვეულ ფერში. თუ ასეთ წრეზე მოვთავსებთ სპექტრის ყველა ფერს, მაშინ მისი ბრუნვის დროს იგი

რუხ ფერებს მოგვეცემს (რუხი და არა თეთრი ფერი იმის გამო მიიღება, რომ საღებავები ჩვეულებრივ უსუფთაოა). სექტორის ყველა ფერის ჯამი შეფერვას მოკლებულ შეგრძნებას გვაძლევს.

ცდებით დამტკიცდა, რომ შეფერვას მოკლებულ შეგრძნების მისაღებად არ არის აუცილებელი სპექტრის ყველა ფერის სუმირება; საკმარისია ავიღოთ ქვემოთ მითითებული ფერებიდან ნებისმიერი ორი ფერი: 1) წითელი და მწვანე-მოცისფერი; 2) ნარინჯის ფერი და ცისფერი; 3) ყვითელი და ლურჯი; 4) ყვითელ-მწვანე და იისფერი; 5) მწვანე და მეწამული.

თითოეული ამ ორი ფერის შერევის დროს მიიღება თეთრი ან რუხი ფერი. ამიტომ ამ ფერებს უწოდებენ ერთიმეორის შემავსებელ ფერებს. რუხი ფერი მიღებული ზემოდ მითითებული ორი რომელიმე ფერის შერევით, მის მიერ გამოწვეულ შეგრძნებით არაფრით არ განსხვავდება იმ ფერისაგან, რომელიც სხვა ორი ფერის შერევით მიიღება. სხვადასხვა წყვილიდან აღებული ფერების შერჩევით შეიძლება მივიღოთ ყოველი შუამდებარე ფერი. იმისაგან დამოკიდებულებით, თუ რა პროპორციით იყო აღებული ძირითადი ფერები, სუმარული ფერი ახლოს იქნება ხან ერთ აღებულ ძირითად ფერთან, ხან მეორესთან.

ფერთა შეგრძნების თეორიები. ფერთა შეგრძნების მთელი რიგი თეორიები არსებობს. ყველაზე მეტი აღიარებით სარგებლობს ს ა მ კ ო მ პ ო ნ ე ნ ტ უ რ ი თ ე ო რ ი ა. იგი აღიარებს ბადურაში ფერების მიმღები სამი სხვადასხვა ტიპის ფოტორეცეპტორის — კოლებების არსებობას.

ფერების აღქმის სამკომპონენტური მექანიზმის არსებობაზე ჯერ კიდევ მ. ვ. ლომონოსოვი ლაპარაკობდა. შემდეგ ეს თეორია ფორმულირებული იყო ტ. იუნგისა და გ. ჰელმჰოლცის მიერ. ამ თეორიის თანახმად კოლებები სხვადასხვა შექმგრძნობიარე ნივთიერებებს შეიცავენ. ერთი წყება კოლებებისა შეიცავს წითელი ფერისადმი მგრძნობიარე ნივთიერებებს, მეორე — მწვანე ფერისადმი და მესამე — იისფერისადმი. ყოველი ფერი ახდენს გავლენას ყველა სამი სახის ფერის შემგრძნებელ ელემენტებზე, მაგრამ სხვადასხვა ხარისხით. შექმგრძნობიარე ნივთიერებების დაშლა ნერვული დაბოლოებების გაღიზიანებას იწვევს. თავის ტვინში მისული აგზნებანი ჯამდებიან და ერთი სახის შეგრძნებას იწვევს.

სამკომპონენტური თეორია უკანასკნელ ხანებში დადასტურებულია ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით. ცხოველებზე ჩატარებულ ექსპერიმენტებში რ. გრანიტს მიკროელექტროდების დახმარებით გამოყავდა იმპულსები ბადურის ცალკეულ განგლიოზურ უჯრედებიდან მისი სხვადასხვა სპექტრალური ფერებით გაშუქების დროს. აღმოჩნდა, რომ ელექტრული აქტივობა უმრავლეს ნეირონებში წარმოიქმნებოდა ხილული სინათლის ყოველი სიგრძის ტალღების მქონე სხივების მოქმედებისას. ასეთნაირად მორეაგირე ბადურის ელემენტებს დ ო მ ი ნ ა ტ ო რ ე ბ ი უწოდება. ბადურის სხვა განგლიოზურ უჯრედებში იმპულსები წარმოიქმნებოდნენ მხოლოდ გარკვეული სიგრძის ტალღის მქონე სხივებით განათებისას. ასე რეაგირებდნენ ბადურის ელემენტები, რომლებსაც მ ო დ უ ლ ა ტ ო რ ე ბ ი უწოდეს. გრანიტის მიხედვით არსებობს 7 სახის მოდულატორი, ისინი რეაგირებენ სხვადასხვა სიგრძის (400-დან 600 მმკ-მდე) მქონე სხივებზე. რ. გრანიტი თვლის, რომ ტ. იუნგისა და გ. ჰელმჰოლცით ნაგარაუდები ფერთა აღქმის სამი კომპონენტი მიიღება მოდულატორების სპექტრალური მგრძნობელობის მრუდეთა გასაშუალებით. მოდულატორები შეიძლება დაჯგუფებულ იქნან სპექტრის სამი ძირითადი ნაწილის შესაბამისად: ლურჯი-იისფერი, მწვანე და ნარინჯის ფერი.

მეორე თეორიის თანახმად, რომელიც ე. ჰერინგის მიერ იყო მოწოდებული, ბაღურაში არსებობს 3 ჰიპოთეზური შუქმგარძნობიარე ნივთიერება: 1) თეთრ-შავი; 2) წითელ-მწვანე და 3) ყვითელ-ლურჯი. ამ ნივთიერებების დაშლა (დისიმილაცია) სინათლის სხივების გავლენით ხდება, ამასთან ღიზიანდებიან ნერვული დაბოლოებები და მიიღება თეთრი, წითელი ან ყვითელი ფერის შეგარძნება. სინათლის სხვა სხივები იწვევენ ამ ჰიპოთეზურ ნივთიერებების სინთეზს (ასიმილაციას), რის შედეგადაც მიიღება შავი, მწვანე და ლურჯი ფერის შეგარძნება.

ე. ჰერინგის თეორიით სხივები, რომლებიც სპექტრის ამა თუ იმ ნაწილს შეესაბამებოდა, იწვევენ წითელ-მწვანე ან ყვითელ-ლურჯ ნივთიერებების ასიმილაციას და დისიმილაციას და მასთან ერთდროულად თეთრ-შავ ნივთიერების დისიმილაციას. აღნიშნული 4 ფერის კომბინაციით შესაძლებელია ყველა დანარჩენი ფერის მიღება. თუ რომელიმე ორი ფერი ერთდროულად იწვევს ერთი და იგივე ნივთიერების დისიმილაციასაც და ასიმილაციასაც და მასთან თანაბარი ხარისხით, მაშინ, ცხადია, რომ ორივე ეს პროცესი ურთიერთწონასწორდება და რჩება მხოლოდ თეთრ-შავი ნივთიერების დისიმილაცია, რაც თეთრი ფერის შეგარძნებას გამოიწვევს.

გ. ჰარტრიჯმა უკანასკნელ ხანებში წამოაყენა პოლიქრომატიული თეორია. მას დასაშვებად მიაჩნია ბაღურაში სხვადასხვა ფერზე მარეაგირებელი 7 ტიპის რეცეპტორის არსებობა. ჰარტრიჯის მიერ ნაგარაუდები რეცეპტორების რაოდენობა ემთხვევა გრანიტის მიერ აღწერილ მოდულატორების რაოდენობას, თუმცა ამ რეცეპტორების დამოკიდებულება სპექტრის სხივებთან ზუსტად არ შეესაბამება გრანიტის მოდულატორების მიერ სინათლის სხივების შთანთქმით მრუდეებს.

ყველაზე მეტი აღიარებით სარგებლობს სამკომპონენტური თეორია. იგი, როგორც სხვა ჩამოთვლილი თეორიები იძლევა ფერადი მხედველობის ფიზიოლოგიიდან და პათოლოგიიდან მრავალი ფაქტის ახსნას, თუმცა ზოგიერთი ფაქტი ყველა ამ სამი თეორიის საფუძველზე დამაკმაყოფილებლად არ არის ახსნილი. უპირველესად ყოვლისა ეს არის ფერების ბინოკულარული შერევის ფაქტი. თუ, მაგალითად, ერთი თვალით წითელი სინათლის ფილტრით ვიციქვრებით, ხოლო მეორეთი მწვანე ფილტრით, მაშინ მიიღება ყვითელი და არა თეთრი ფერის შეგარძნება, როგორც მონოკულარული შერევისას. რაც შეეხება ყვითელსა და ლურჯ ფერებს, როგორც ბინოკულარული, ისე მონოკულარული შერევისას იძლევიან უფერადობის შეგარძნებას. ალბათ, ფერების შეგარძნების განმსაზღვრელი პროცესები მიმდინარეობენ არა მარტო ბაღურაში, არამედ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაშიც, რამაც აიძულა ზოგიერთი მკვლევარი შეემუშავებინათ ფერთა შეგარძნების უფრო რთული თეორიები. ამ თეორიებით ბაღურაში მიმდინარე პროცესებს გარდა, გათვალისწინებულია ნერვულ ცენტრებში მიმდინარე პროცესებიც.

თანმიმდევრული ფერადი გამოსახულებანი. თუ დიდხანს ვუშვერთ ფერად საგანს და შემდეგ თეთრ ზედაპირს შევხედავთ, მაშინ ჩანს იგივე საგანი, მაგრამ შეფერილი დამატებით ფერში.

ჰელმჰოლცის თეორიით, რომელიმე ფერზე ხანგრძლივად ცქერისას, წარმოებს ფერთა აღქმის რომელიმე ერთ-ერთი კომპონენტის დაღლა: ამის გამო მომდევნო თეთრ ფერს გამოაკლდება შესატყვისი ფერი, რის შედეგადაც მიიღება დამატებითი ფერის შეგარძნება. ჰერინგის თეორიის თანახმად შუქმგარძნობიარე ერთ-ერთი ნივთიერების გაძლიერებული

დისიმილაცია, ამავე ნივთიერების გაძლიერებული ასიმილაციით შეიცვლება, როდესაც თვალზე უფრო ფონი იწყებს მოქმედებას.

ფერებისადმი სიბრმავე. ცნობილია შემთხვევები, როდესაც ადამიანები ამა თუ იმ ფერს ვერ არჩევენ. ასეთ ანომალიას დალტონიზმი ეწოდება. 8% მამაკაცებისა შეპყრობილნი არიან ამა თუ იმ ხარისხის დალტონიზმით. ქალებში დალტონიკების პროცენტი მნიშვნელოვნად ნაკლებია — 0,5%.

გენეტიკურად დალტონიზმის აღმოცენება განპირობებული და დაკავშირებულია მამაკაცებში სქესის განმსაზღვრელ კენტ X-ქრომოსამაში განსაზღვრული გენების უარსებობით.

დალტონიზმზე გამოკვლევისათვის საცდელ პირს სთხოვენ შეარჩიოს სხვადასხვა ფერის შალის ძაფები ფერის მიხედვით. დალტონიზმით დაავადებული წითელ ძაფთან მოათავსებს მწვანეს ან პირიქით. ჩვეულებრივად ფერად მხედველობას სპეციალური ცხრილების დახმარებით იკვლევენ.

დალტონიზმზე გამოკვლევას მნიშვნელობა აქვს ზოგიერთი პროფესიის შერჩევის დროს. დალტონიკები არ შეიძლება ტრანსპორტის მძღოლები იყვნენ, რადგან ამისათვის აუცილებელია წითელი და მწვანე ფერის გარჩევა.

ფერადი მხედველობის მოშლა ყველაზე უფრო ხშირად გვხვდება ორი სახესხვაობით — პროტანოპიისა და დეიტერანოპიის სახით. პროტანოპებს „წითელზე ბრმებს“, რომელთაც დალტონიკებს უწოდებენ, სპექტრი ეჩვენებათ შემოკლებული წითელ ბოლოდან, ხოლო სპექტრის ნაწილი 490 მმკ ტალღის სიგრძით (ლუთჯ-ცისფერი სხივები) ეჩვენებათ კუერო.

დეიტერანოპები — „მწვანეზე ბრმები“ ურევენ მწვანე ფერს მუქ წითელში, რუხში, ყვითელში; ცისფერს იისფერში. სპექტრი მათ დამოკლებული არა აქვთ, ხოლო უფრო წერტილი ახლო ძვეს წითელ ბოლოსთან (500 მმკ).

არსებობს იშვიათი შემთხვევები ტრიტანოპიისა — „იისფერზე ბრმები“, რომლებსაც სპექტრი დამოკლებული აქვთ იისფერ ბოლოდან.

გვხვდება, აგრეთვე, ფერების სრული სიბრმავე, როდესაც საგნები (უფრო ფოტოგრაფიული სურათის მსგავსად) სხვადასხვა ფერის რუხ ფერად ეჩვენებათ.

პერიფერიული თეორია დალტონიზმს ხსნის ბადურაში შესაფერისი სუბსტანციის უქონლობით, მაგრამ დალტონიზმის სხვადასხვა ვარიაციებს — პროტანოპიას და დეიტერანოპიას, იგი ვერ ხსნის. იუნგ-ჰელმჰოლცის თეორიის თანახმად ფერების სიბრმავეს შემთხვევები ახსნილია ბადურის შესაბამისი ელემენტების ამოვარდნით, რომლებიც წითელ, მწვანე ან იის ფერებზე რეაგირებენ.

სივრცის აღქმა

მხედველობის სიმახვილე. მხედველობის სიმახვილეს განსაზღვრავს ორ წერტილს შორის ის უმცირესი მანძილი, რომელსაც გაარჩევს თვალი.

წერტილებს შორის მანძილის გარჩევის უნარი დამოკიდებულია იმ კუთხეზე, რომლის ქვეშაც ეს წერტილები ჩანან. ნორმალური თვალი ორ წერტილს არჩევს მოთავსებულს 60 წამის კუთხის ქვეშ.

მაქსიმალური მხედველობის სიმახვილე გააჩნია ყვითელ ხალს. მისგან პერიფერიულად მხედველობის სიმახვილე გაცილებით დაბალია.

მხედველობის სიმახვილე განიზომება სპეციალური ცხრილებით, რომლებიც სხვადასხვა ზომის რამდენიმე მწკრივი ასოებისაგან ან დაუხურავი რგოლებისაგან შედგება. თითოეული სტრიქონის გასწვრივ აღნიშნულია რიცხვი, რომელიც გამოსახავს იმ მანძილს მეტრებში, რომლიდანაც ნორმალურმა თვალმა უნდა გაარჩიოს ამ სტრიქონის ფიგურები.

ამ ცხრილებით გამოკვლეული მხედველობის სიმახვილე, ჩვეულებრივად, შეფარდებითი რიცხვებით გამოისახება, ამასთან ნორმალური სიმახვილე მიღებულია ერთეულად. თუ გამოსაკვლევი პირი ხედავს სტრიქონს, რომლის გასწვრივაც აღნიშნულია ციფრი 8, არა 8 მ, არამედ 4 მ მანძილიდან, მისი მხედველობის სიმახვილე ნორმალური მხედველობის ნახევარს უდრის და ა. შ.

მხედველობის ველი. თუ ჩვენ მოვახდენთ თვალის ფიქსაციას ერთ რომელიმე წერტილზე, მაშინ მისი გამოსახულება ეცემა ყვითელ ლაქას. ამ შემთხვევაში წერტილს ჩვენ ცენტრალური მხედველობით ვხედავთ. წერტილებს, რომელთა გამოსახულებანი ბადურის სხვა ნაწილებზე თავსდება პერიფერიული მხედველობით ვხედავთ.

წერტილთა ერთობლიობას, რომლებსაც ერთდროულად ვხედავთ თვალის ერთ წერტილში მზერის დროს — მხედველობის ველი ეწოდება.

პერიფერიული მხედველობის ველის საზღვრის გაზომვას აწარმოებენ სპეციალური ხელსაწყოთი, რომელსაც პერიმეტრი ეწოდება.

უფრო საგნებისათვის მხედველობის ველის საზღვრები შეადგენენ ქვემოთკენ 70° , ზემოთკენ 60° და გარეთკენ 90° . ადამიანის ორთავე თვალის მხედველობის ველი ნაწილობრივ ემთხვევა ერთმანეთს, რასაც სივრცის აღქმის დროს დიდი მნიშვნელობა აქვს.

სხვადასხვა ფერისათვის მხედველობის ველი ერთნაირი არ არის. მხედველობის ველი ყველაზე დიდია უფრო საგნებისათვის. ლურჯი და ყვითელი ფერისათვის იგი გაცილებით ნაკლებია, წითელისათვის კი — უფრო ნაკლები. მწვანისათვის კი მხოლოდ $20-30-40^\circ$ ვრცელდება.

მანძილის შეფასება. სიღრმის აღქმა და მაშასადამე მანძილის შეფასება შესაძლებელია, როგორც ერთი თვალით ცქერის დროს (მონოკულარული მხედველობა), ისე ორთავე თვალით (ბინოკულარული მხედველობა). მეორე შემთხვევაში მანძილის შეფასება გაცილებით უფრო ზუსტია.

მონოკულარული მხედველობის დროს მანძილის შეფასებაში ერთგვარი მნიშვნელობა აქვს აკომოდაციის მოვლენას. ახლომდებარე საგნების გათვალისწინებისას ხდება წამწამოვანი კუნთის დაძაბვა; ამ კუნთური დაძაბვის აღქმა (პროპრიორეცეპცია) გვეხმარება საგნამდე არსებული მანძილის განსაზღვრაში.

მანძილის შეფასებაში მნიშვნელობა აქვს იმ გარემოებასაც, რომ ბადურაზე საგნის გამოსახულება მით უფრო მეტია, რაც უფრო ახლოსაა ჩვენგან იგი.

მანძილისა და რელიეფის შეფასებაში კი მთავარი მნიშვნელობა ბინოკულარულ მხედველობას აქვს.

ორთავე თვალთ მხედველობა. როდესაც ადამიანი უმზერს რაიმე საგანს ორთავე თვალთ, მას არ რჩება ორი საგნის შთაბეჭდილება, მიუხედავად იმისა, რომ მას აქვს ორი გამოსახულება ორ ბადურაზე. ორთავე თვალთ მხედველობის შემთხვევაში ყველა საგნების გამოსახულებანი ბადურის შესატყვის ანუ იდენტურ ადგილებზე თავსდებიან (წერტილები 1, 2, 3, სურ. 223) და ადამიანის წარმოდგენაში ეს ორი გამოსახულება ერთ გამოსახულებაში შეირწყმება. რომ ეს ასეა, ადვილად დავრწმუნდებით, თუ ერთ-ერთ თვალს გვერდიდან ოდნავ დავაწვებით, მაშინვე ერთი საგანი ორად მოგვეჩვენება, როგორც ამბობენ, გაორდება, ვინაიდან დაირღვა ბადურათა შესატყვისობა. თუ კი ვუმზერთ მახლობელ საგანს და ვახდენთ თვალების კონვერგენციას,

უფრო დაშორებული წერტილის (B) გამოსახულება ვერაფრით ვერ მოთავსდება შესატყვის წერტილებში (სურ. 223). ისინი თავსდება ან იდენტურ წერტილებში, რომლებსაც სხვანაირად დისპარაციულს უწოდებენ (ლათინურ *disparatus*-დან — გაყოფილი, განცალკევებული), ამიტომ გამოსახულება გაორებული მოგვეჩვენება. თუ თვალის წინ სხვადასხვა მანძილზე გვიჭირავს ორი ფანქარი და ვუმზეროთ მახლობელს, მაშინ დაშორებული გაორდება. ამასთან მარცხენა გამოსახულება აღიქვება მარცხენა თვალით, მარჯვენა კი — მარჯვენათი. ამ მოვლენას თანამოსახელე დისპარაცია ეწოდება. თუ კი ჩვენ დაშორებულ საგანს ვუმზეროთ, მაშინ „გაორდება“ ახლოს მოთავსებული საგანი (A). ამ შემთხვევაში მარჯვენა გამოსახულება აღიქვება მარცხენა თვალით და პირიქით. ამ შემთხვევაში გვაქვს საქმე არათანამოსახელე დისპარაციასთან.

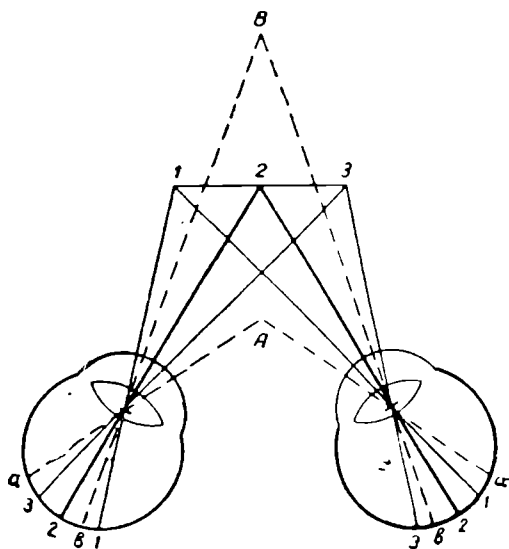
დისპარაცია მეტად დიდ როლს თამაშობს მანძილის შეფასებაში და, მაშასადამე, სიღრმისა და რელიეფის აღქმაში. ყოველ საგანზე, რომელსაც ჩვენ ვხედავთ თანამოსახელე დისპარაციით, ადამიანს რჩება ისეთი შთაბეჭდილება, თითქოს იგი უფრო დაშორებულია, ვიდრე ის საგანი, რომელსაც ის უყურებს. პირიქით, არათანამოსახელე დისპარაცია დიდი სიახლოვის შთაბეჭდილებას სტოვებს.

რელიეფის სიღრმის შეფასებისათვის მნიშვნელობა აქვს კუნთური ძალვის შეგრძნებასაც, რომელიც თან ახლავს კონვერგენციას, მაგრამ მანძილის აღქმის მთავარი მიზეზი არის ბაღურაზე გამოსახულებათა დისპარაციული დაცილება.

საგნის სიდიდის შეფასება.

საგნის სიდიდე შეფასდება როგორც ორი ცვალებადი სიდიდის ფუნქცია: 1) ბაღურაზე საგნის გამოსახულების სიდიდისა და 2) საგნის თვალიდან დაშორების მანძილის. ამას გვიჩვენებს სურ. 204. AB (საგნის სიდიდე) სავსებით განისაზღვრება ab და OD საშუალებით.

იმ შემთხვევაში, როდესაც ძნელია საგანადე არსებული მანძილის შეფასება მისი არასაკმაო რელიეფურობის გამო ან მისი ერთი თვალით დათვალიერებისას, საგნის ოდენობის განსაზღვრაში შესაძლებელია უხეში შეცდომების დაშვება.



სურ. 223. ორთავე თვალის ბაღურაში იდენტური და დისპარატული წერტილების განლაგების სქემა (ლანდულადან). თვალისგან ერთნაირად დაშორებული 1 და 3 წერტილის გამოსახულებანი, ისევე როგორც ფიქსირებული წერტილის (2), თავსდება ბაღურის იდენტურ ადგილებზე (1, 2, 3). სხვადასხვა მანძილით დაშორებული A და B წერტილების a და b გამოსახულებანი თავსდება ბაღურას დისპარაციულ წერტილებში; ამიტომ A და B საგნებს გაორებულად ვხედავთ.

თვალის კაკლის მთავარ დამცველს ზემო და ქვემო ქუთუთო წარმოადგენს. ქუთუთოების დახურვა დაცვითი რეფლექსური აქტია, რომელიც წარმოიქმნება ძლიერ კაშკაშა სინათლის ზოქმედების დროს, რქოვანა გარსის ან კონიუნქტივის, ან წამწამების გაღიზიანებისას. რეფლექსური რაკლის ცენტრისკენულ ნაწილს წარმოადგენს *n. trigeminus*; ამ რეფლექსის ცენტრი მოგვრძო ტვინშია მოთავსებული.

ქუთუთოების პერიოდულ გაღებას და დახურვას — თვალის ხამხამს — გარდა ამისა ის მნიშვნელობა აქვს, რომ ამ დროს წარმოებს რქოვანა გარსის წინა ზედაპირის დასველება.

ცრემლდენა. თვალის ლორწოვანი გარსის დასველება წარმოებს ცრემლის სითხის, ორბიტის ზედა ნაწილის გარეთა კიდეში მოთავსებულ საცრემლე ჯირკვლების პროდუქტით. ცრემლი აქედან ეფინება კონიუნქტივის ზადაპირს და გროვდება თვალის შიგნითა კუთხეში მოთავსებულ საცრემლე ლაქუნებში. აქედან საცრემლე წერტილებისა და საცრემლე მილაკების გზით იგი ცხვირ-ცრემლის არხში გადადის. თვალის ხამხამი ხელს უწყობს სითხის ამ მოძრაობას, ვინაიდან ქუთუთოების დახურვისას საცრემლე პარკი ფართოვდება და შეიწოვს ცრემლს; ქუთუთოების გაღების შემთხვევაში პარკი იკუმშება და ცრემლს ცხვირის მიმართულებით განდევნის.

ცრემლი ანესტიანებს რქოვანა გარსს და კონიუნქტივას და აცილებს უცხო სხეულებს. იგი შეიცავს 99% წყალს და 1% მარილებს (უპირატესად NaCl). ცრემლი შეიცავს ბაქტერიოციდულ თვისებების მქონე ნივთიერებას *ლიზოციმს*.

ზოგიერთ შემთხვევაში ცრემლის წარმოქმნა იმდენად მატულობს, რომ სითხე ვერ ასწრებს ცხვირის ღრუში გადასვლას და გადმოდის ქუთუთოს კიდეზე. ამას აღვცილ აქვს ზოგიერთი ემოციური განცდების დროს, კონიუნქტივისა და რქოვანა გარსის მექანიკური და ქიმიური გაღიზიანებისას, ძლიერი სინათლის, სიცივის, ცხვირის ლორწოვანი გარსის გაღიზიანებისას და მტკივნეულ გაღიზიანების დროს. ცრემლის დენის ცენტრი მოთავსებულია მოგვრძო ტვინში. სეკრეტული ბოჭკოებზე მიმართებიან *n. facialis*-იდან და უერთდებიან *n. trigeminus*-ის ტოტს — *n. lacrimalis*.

თვალის მომარაგება სისხლით და წყლის ნაში. თვალის კაკალი იკვებება უმთავრესად *a. carotis interna*-დან მომავალი *a. ophthalmica*-ს საშუალებით, ამასთან ბაღურა იკვებება *a. centralis retinae*-ს სპეციალური ტოტით, რომელიც თვალის კაკალში შედის მხედველობის ნერვთან ერთად. ამ არტერიის ტოტები მოჩანს თვალის ფსკერის დათვალეირების დროს. თვალის გამჭვირვალე არეებს სისხლის ძარღვები არ გააჩნიათ და იკვებებიან განსაკუთრებული თვალის შიგნითა სითხით, რომელსაც წყლის ნაში ეწოდება.

წყლის ნამის წარმოშობა და ცირკულაცია მოგვაგონებს იმას, რაც ცნობილია საზურგტვინო სითხის შესახებ. იგი შეიცავს 1% მეტ მკვრივ ნივთიერებას, რომელთა უმრავლესობა არაორგანულ მარილებს წარმოადგენს. წყლის ნაში წარმოიქმნება წამწამოვან სხეულში სეკრეტის მსგავსი პროცესის მეოხებით. მისი რაოდენობა მატულობს და კლებულობს სისხლის წნევის ცვალებადობასთან დაკავშირებით, მაგრამ სრული პარალელიზმი სისხლის წნევის სიდიდესა და წარმოქმნილი ნამის რაოდენობას შორის არ არსებობს. ზოგიერთ შემთხვევაში სისხლის ძარღვის განვლადობის გადიდებისას (მაგალითად, მტკივნეული გაღიზიანების დროს) წარმოებს სითხის ფილტრაციის გაძლიერება წყლის ნაშში, ამასთან მასში ჩნდება შაქრის, ცილის მნიშვნელოვანი რაოდენობა და აგრეთვე ანტისხეულები, რომელთაც იგი ჩვეულებრივად არ შეიცავს.

წარმოქმნილი ნაში გუვის საშუალებით გადის თვალის წინა კამერაში და ფერადი გარსის კიდეებთან გაიდევნება შლემის არხის გზით. წყლის ნამის წარმოქმნა და გატანა დაახლოებით ერთნაირი სისწრაფით წარმოებს, ამიტომ თვალის კაკლის შიგნითა წნევა მცირე ფარგლებში მერყეობს.

თვალის შიგნითა წნევა ჩვეულებრივად ვერცხლის წყლის სვეტის 18—26 მმ უდრის და გააჩნია დღე-ღამის პერიოდიკა. ყველაზე მეტია იგი ღილით აღრე, საღამოთი კი 2—3 მმ-ით მცირდება.

თვალის შიგნითა წნევის მომატება ხდება ნამის წარმოქმნის გაძლიერებისა ან მისი გატანის შემცირების გამო. მტკივნეული გაღიზიანების დროს, ნამის გაძლიერებული წარმოქმნის გამო, თვალის შიგნითა წნევამ შეიძლება ვერცხლის წყლის სვეტის 50 მმ მიაღწიოს. ნამის გატანის დროებით შემცირებას ენახულობთ თვალის გუვის გაფართოებისას, რადგან შეკუმშული ფერადი გარსი ხელს უშლის სითხის გატანას შლემის არხის გზით.

ცენტრალური ნერვული სისტემის სენსორული ფუნქციები და მოძრაობათა კაპულაცია

ცენტრალური ნერვული სისტემა ფუნქციონირებს როგორც მთლიანი და აწყობილი მექანიზმი. ამის მეოხებით მიიღწევა ის, რომ ჩვეულებრივ ფიზიოლოგიურ პირობებში ორგანოების რეაქციებს სხვადასხვა გალიზიანების საპასუხოდ აქვთ ქცევის ერთიანი ინტეგრირებული აქტების ხასიათი. ყოველ ასეთ აქტში შეიძლება სამი კომპონენტის გამოყოფა: ს ე ნ ს ო რ უ ლ ი (მ გ რ ძ ნ ო ბ ი ა რ ე), რომელიც უზრუნველყოფილია რეცეპტორებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში იმპულსების მოსვლით, მ ო ტ ო რ უ ლ ი (მამოძრავებელი), რომელიც ზორციელდება ჩონჩხის მუსკულატურით და რეგულირდება მოტონეირონების იმპულსებით, და ე ე გ ე ტ ა ც ი უ რ ი, რომელიც მდგომარეობს სხეულის შინაგანი ორგანოების მოქმედების, სისხლძარღვთა სანათურის, ნივთიერებათა ცვლისა და ქსოვილთა ფუნქციური მდგომარეობის რეგულაციაში. ორგანიზმის სენსორულსა და მოტორულ ფუნქციებს ხშირად აერთიანებენ ს ო მ ა ტ უ რ ი ფ უ ნ კ ც ი ე ბ ი ს სახელწოდებით.

ამ თავში ჩვენ განვიხილავთ სხეულის მოძრაობათა რეგულაციას და ცენტრალური ნერვული სისტემის სენსორულ ფუნქციებს. ჩვენს გადმოცემაში დავიცავთ მის ანატომიურ დაყოფას ზურგის ტვინად, მოგრძო ტვინად, ვაროლის ხიდად, შუა ტვინად, ნათხემად, შუამდებარე ტვინად და დიდ ჰემისფეროებად.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციების კვლევის მეთოდები

✕ ავსტირაპაცია და გადაკვეთები

ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა უბნის ექსტირპაციისა, ე. ი. ამოკვეთისა და გადაკვეთის მეთოდები უკვე დიდი ხანია გამოიყენება, როგორც ექსპერიმენტულ-ფიზიოლოგიური კვლევის ხერხები.

ისინი იძლევიან გარკვეულ ცნობებს თავისა და ზურგის ტვინის სხვადასხვა განყოფილების ფუნქციური მნიშვნელობის შესახებ და გამოიყენებიან როგორც მწვავე, ისე ქრონიკულ ექსპერიმენტებში. მათი დახმარებით ფიზიოლოგი არკვევს, თუ ცენტრალური ნერვული სისტემის რა ფუნქციები ქრება და რა რჩება გამოყენებული ოპერაციული ჩარევის შემდეგ.

ტვინის გადაკვეთა ხდება სხვადასხვა დონეზე. ზურგის ტვინის ან ტვინის ღეროს სრული განივი გადაკვეთა აცალკევებს ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებს ქვემდებარე განყოფილებებისაგან და საშუალებას იძლევა შესწავლილი იქნას ის რეფლექსური რეაქციები, რომლებიც ხორციელდება გადაკვეთის ქვევით მდებარე თავისა და ზურგის ტვინის ცენტრებით. ასეთი გზით შეიძლება შესწავლა აგრეთვე იმისა, თუ რა მნიშვნელობა აქვს ცენტრალური ნერვული სისტემის ამა თუ იმ განყოფილების მოქმედებაში ზემდებარე განყოფილებებიდან მოსულ იმპულსებს.

გადაკვეთის მეთოდის საშუალებას იძლევა მიღებულ იქნას სპინალური ცხოველი (ამისათვის გადაკვეთას აწარმოებენ ზურგის ტვინის ზედა სეგმენტების დონეზე), ბულბარული ცხოველი (განივი განაკვეთით მოგროძო ტვინის აცილებენ შუა ტვინს), მეზენცეფალური ცხოველი (გადაკვეთას აწარმოებენ შუა და შუამდებარე ტვინის შორის), დიენცეფალური ცხოველი (გადაკვეთას აწარმოებენ შუამდებარე ტვინის ზევით, აცილებენ რა მას დიდი ჰემისფეროებისაგან).

ტვინის განივი გადაკვეთით სარგებლობენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე ნაწილების ფუნქციების შესასწავლად. ასე, მაგალითად, ფ. ბრემერი სწავლობდა თავის ტვინის ელექტრულ აქტივობას, რომელიც იზოლირებული იყო ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვევით მდებარე განყოფილებებისაგან (გადაკვეთას აწარმოებდნენ მოგროძო ტვინის დონეზე) და იზოლირებული ჰემისფეროების ელექტრულ აქტივობას (გადაკვეთას აწარმოებდნენ შუამდებარე ტვინის დონეზე).

ექსტირპაციისა და გადაკვეთის მეთოდები ზემოქმედების უკიდურესად უხეში ხერხებია ისეთ რთულ და ნატიფად ორგანიზებულ მექანიზმზე, როგორაც ცენტრალური ნერვული სისტემა წარმოადგენს. ამ მეთოდის გამოყენებისას ექსპერიმენტატორი ხვდება მთელ რივ მოვლენებს, რომლებიც ართულებენ ოპერაციის შედეგად მიღებული შედეგების შეფასებას. პირველ დღეებში ოპერაციული ტრავმა (ქსოვილის მთლიანობის დარღვევა, ანთება, ტკივილი) დამორგუწველ გავლენას ახდენს ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციებზე. შემდგომში ტვინის გადაკვეთის ან ამოცილი უბნის ადგილას ჩაიზრდება ნაწიბუროვანი ქსოვილი, რომელიც გამაღიზიანებელ გავლენას ახდენს ირგვლივ მდებარე ნერვულ ქსოვილზე. ასე, მაგალითად, დიდი ჰემისფეროების გარკვეული უბნების მოცილებისას ნაწიბურის წარმოქმნისა და მისი გამაღიზიანებელი გავლენის შედეგად ზოგჯერ ადგილი აქვს კრუნჩხვით (ეპილეფსიურ) შეტევებს.

ტვინის დიდი ნაწილების მოცილებასთან ერთად ხშირად გამოიყენება ნერვული ცენტრების ლოკალური (შემოსაზღვრული) დაზიანებანი. წარსულში ამ მიზნისათვის იყენებდნენ მექანიკურ დაზიანებას — ნემსით ან სკალპელით ჩხვლეტა. ამჟამად ნერვული ცენტრების ლოკალურ დაზიანებას აწარმოებენ ტვინში წვრილი ელექტროდების შეყვანით, რომლებშიც ატარებენ მუდმივ დენს და იწვევენ ქსოვილების ელექტროლიზურ დაშლას. იყენებენ აგრეთვე ტვინის ნაწილების გაყინვას ან თერმოკოაგულაციას. ცენტრალური ნერვული სისტემის ვიწროდ შემოფარგლული დაზიანებებისათვის, გარდა ამისა, იყენებენ გარედან ზუსტად მიმართული მძლავრი ფიზიკური აგენტის მოქმედებას, რომელიც არღვევს ნერვულ ქსოვილს.

ცენტრალური ნერვული სისტემის გარკვეული უბნები შეიძლება დაზიანდეს რენტგენის სხივების ან ულტრაბერითი სხივების რამდენიმე ვიწრო მძლავრი ნაკადით ერთ წერტილში მოქმედების გზით. ამისათვის რენტგენის მილებს ან ულტრაბერის გენერატორებს ათავსებენ ცხოველის თავზე ისე, რომ მათგან გამოშვებული მძლავრი და ვიწრომიმართული რენტგენის სხივები ან ულტრაბერის რხევები ფოკუსირებული იყოს ტვინის გარკვეულ წერტილში. ამ გზით შეიძლება დაზიანდეს ერთი კუბური მილიმეტრის ან უფრო ნაკლები მოცულობის მქონე ტვინის ქსოვილი.

ულტრაბერის მოქმედებისადმი განსაკუთრებით მგრძნობიარეა მიელინის გარსი; ამის გამო ნერვული გზები შეიძლება დაზიანდეს ისეთი ინტენსივობის ზემოქმედებით, რომელიც ნერვულ უჯრედებს არ აზიანებს.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ზუსტად განსაზღვრული უბნების დაზიანებისათვის იყენებდნენ აგრეთვე პროტონული გამოსხივების ვიწრო კონას, რომელსაც იღებდნენ მძლავრი სინქროციკლოტრონის დახმარებით (კონის დიამეტრი შეიძლება უდრიდეს თმის სისქეს). პროტონული დასხივების გარკვეული ინტენსივობისას კანის საფარველი და ძვლოვანი ქსოვილი შეიძლება დაუზიანებელი დარჩეს, ხოლო ნერვული ქსოვილი, რომელიც მნიშვნელოვნად უფრო მგრძნობიარეა დასხივების ამ სახისადმი, ირღვევა.

ტვინის სხვადასხვა უბნის მოცილება, ნერვული გზების გადაკვეთა და ცალკეული ნერვული ცენტრების ვიწროდ ლოკალიზებული დარღვევა წარმოებს არა მხოლოდ ექსპერიმენტში ცხოველებზე, არამედ ადამიანზეც ნეიროქირურგიულ კლინიკებში სამკურნალო მიზნით. ასეთი ოპერაციული ჩარევის შედეგები ხშირად მნიშვნელოვან მონაცემებს იძლევიან ფიზიოლოგიისათვისაც.

გალიზიანების მეთოდика

✕ ელექტრული გალიზიანება. ელექტრული გალიზიანების მეთოდика ცენტრალური ნერვული სისტემის კვლევის ერთ-ერთი ძირითადი საშუალებაა. 1870 წ. ფრატჩმა და ჰიტციგმა, ხოლო შემდეგ ვ. დანილევსკიმ, ვ. ბესტერევმა და მრავალმა სხვა მკვლევარმა გვიჩვენეს, რომ თავის ტვინის დიდი ჰემისფერობის ქერქის გარკვეულ უბნებზე სუსტი ელექტრული დენით მოქმედება ცხოველებში იწვევს სხვადასხვა მოძრაობით რეაქციებს. ლოკალურ გალიზიანების საშუალებით შეიძლება გამოვიწვიოთ კუნთების ცალკე ჯგუფების შეკუმშვები და მხოლოდ ერთი კუნთის იზოლირებული შეკუმშვაც კი.

მას შემდეგ, რაც ელექტრული გალიზიანების მეთოდика აპრობირებული იყო ცხოველებზე ექსპერიმენტებში, იგი გამოყენებული იქნა აგრეთვე ადამიანზე ნეიროქირურგიული ოპერაციების დროს. მისი დახმარებით ქირურგი არკვევს ტვინის ქერქის სხვადასხვა მიდამოს ფუნქციურ როლს, რადგანაც ასეთი ოპერაციები კეთდება ადგილობრივი გაუტკივარების პირობებში; როცა ოპერირებულს შენარჩუნებული აქვს ცნობიერება, შეუძლია გადმოგვცეს გალიზიანების დროს აღმოცენებული შეგრძნება. აღმოჩნდა, რომ ადამიანის დიდი ჰემისფერობის ქერქის ზედაპირზე ელექტროდების ლოკალიზაციის მიხედვით, ადამიანს ქერქის გალიზიანებისას შეიძლება გაუჩნდეს სითბოს, სიცივის, ჩხვლეტის, სხეულის სხვადასხვა მიდამოში ჭიანჭველების ცოცვის, აგრეთვე სინათლის, ბგერის, სუნის შეგრძნება. შეგრძნების ხასიათი — მისი მოდ ა ლ ო ბ ა — დამოკიდებულია ტვინის გალიზიანების ადგილზე.

გალიზიანების მეთოდикаს იყენებენ ტვინის ღეროს ქერქქვეშა სტრუქტურებისა და ზურგის ტვინის ფუნქციათა გამოკვლევის დროსაც. გალიზიანებებს აწარმოებენ არა მარტო მწვავე, არამედ ქრონიკულ ცდებშიც. ამისათვის ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურაში ნერვავენ ელექტროდებს, რომლებსაც კბილის ცემენტის საშუალებით ამაგრებენ თავის ქალას ძვლებზე. ელექტროდებთან

სტიმულატორის შეერთებით შესაძლებელია რამდენიმე თვის განმავლობაში ღიზიანდებოდეს გარკვეული ნერვული ცენტრები და შევისწავლოთ ამ გაღიზიანებით გამოწვეული ფუნქციური ცვლილებები. გაღიზიანებისათვის იყენებენ წვირელ ელექტროდებს და ელექტრული დენის ზღურბლოვანთან ახლო სიდიდეს, რათა იგი მოქმედებდეს ცენტრალური ნერვული სისტემის შემოსაზღვრულ უბანზე, რამდენიმე კუბური მილიმეტრის ფარგლებში. ამ დროს მეტად მნიშვნელოვანია ტვინის საჭირო უბანთან ელექტროდების მიტანის სიზუსტე, რაც ხერხდება სტერეოტაქსიკური ტექნიკის დახმარებით (იხ. ქვევით).

✧ **ქიმიური გაღიზიანება.** ცენტრალური ნერვული სისტემის ფუნქციების შესასწავლად ქიმიური გაღიზიანების მეთოდის პირველად ი. სეჩენოვმა გამოიყენა თავის კლასიკურ ცდაში; რითაც დაამტკიცა, რომ მხედველობის ბორცვების მიდამოს გაღიზიანება მასზე NaCl კრისტალის მოთავსებით, იწვევს სპინალური რეფლექსების შეკავებას.

ზურგისა და თავის ტვინის სხვადასხვა მიდამოების ქიმიური გაღიზიანებისათვის მრავალი გამოკვლევებისას იყენებენ სხვადასხვა ნივთიერების ადგილობრივ ზემოქმედებას, მაგალითად, ნარკოტიკებით, ან ნივთიერებებით, რომლებიც იწვევენ კრუნჩხვებს და სხვ. ნეიროფიზიოლოგიურ კვლევებში განსაკუთრებით ფართოდ გამოიყენება ლოკალური სტრიქნინიზაციის მეთოდის.

ამისათვის ტვინის გაშიშვლებულ ზედაპირზე ათავსებენ სტრიქნინის ხსნარში დასველებულ ფილტრის ქაღალდის რამდენიმე მილიმეტრის ფართობის მქონე ნაჭერს ან ამ ხსნარის უმცირესი წვეთი შეყავთ ქერქქვეშა ბირთვებში ან ტვინის ღეროში. სტრიქნინი გამოთიშავს შემკავებელ სინაპსებს, რის შედეგადაც მკვეთრად ძლიერდებიან აფერენტული იმპულსების საპასუხოდ აღმოცენებული რეფლექსური რეაქციები. სტრიქნინიზაციის მეთოდისას იყენებდა დიუსე-დე-ბარენი სენსორული ფუნქციების ლოკალიზაციის განსაზღვრისათვის. თავის ტვინის ქერქის ლოკალური მოწამვლისას ან მხედველობის ბორცვების სხვადასხვა მიდამოში სტრიქნინის ხსნარის შეყვანისას ადგილი აქვს კანის ზედაპირის სხვადასხვა მიდამოში — იმ მიდამოში, საიდანაც იმპულსები მიდიან სტრიქნინით მოწამლული ტვინის უბნიდან — შეხებისადმი მგრძნობელობის მომატებას.

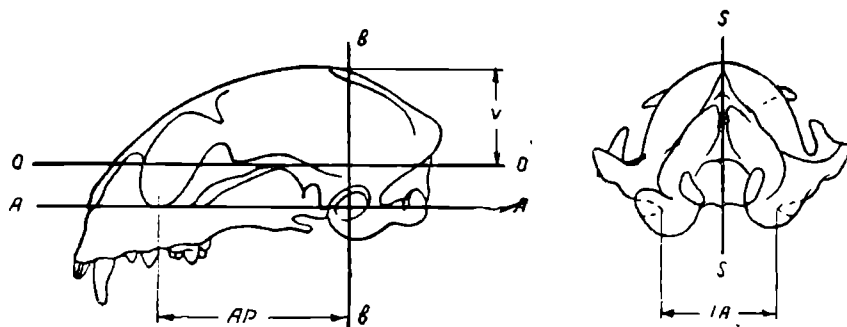
უკანასკნელ წლებში ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში სხვადასხვა ნივთიერებათა შესყვანად იყენებენ ელექტროფორეზული მიკროინექციის მეთოდს. ამ მიზნით გამოსაკვლევ ნერვულ ცენტრში შეყავთ უწყრილესი მიკროპიპეტი, რომელიც ავსებულია გამოსაკვლევი ხსნარით. რადგანაც პიპეტის ზერელი მეტად წვილია, ზედაპირული დაქიმულობის ძალები ხელს უშლიან ხსნარის გადმოღვრას; ამიტომ ნივთიერების ქსოვილში გადასვლისათვის იყენებენ ელექტროფორეზის მეთოდს. მიკროპიპეტის გარეთა, უფრო ფართო ბოლოში შეყავთ ერთი ელექტროდი, ხოლო მეორეს ათავსებენ სხეულის ზედაპირზე. ელექტროდში სუსტი მუდმივი დენის გატარებით აღწევენ ქსოვილში იმ ნივთიერების გადასვლას, რომლის ხსნარითაც სავსეა პიპეტი. თუ ეს ნივთიერება კათიონია, იგი ქსოვილში შედის იმ შემთხვევაში, როდესაც მიკროპიპეტში მოთავსებული ელექტროდი შეერთებულია ანოდთან. ხოლო თუ ეს ნივთიერება ანიონია, იგი ქსოვილში შედის მაშინ, როცა მიკროპიპეტის შიგნით მოთავსებული ელექტროდი შეერთებულია კათოდთან.

სტერეოტაქსიკური ტექნიკა

სტერეოტაქსიკური ტექნიკა გამოიყენება ელექტროდების, მიკროპიპეტების, მინიატურული თერმომწვევილებისა და მიკროინსტრუმენტების ტვინის ღრმად მდებარე სტრუქტურებში ზუსტად შესაყვანად. მან მნიშვნელოვნად გააფართოვა ნეიროფიზიოლოგიური გამოკვლევების შესაძლებლობანი.

სტერეოტაქსიკური მეთოდიკა დაფუძნებულია თავის ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურების განლაგების დეტალურ ანატომიურ გამოკვლევაზე თავის ქალის გარკვეული უბნების მიმართ. ტვინის სტრუქტურების ლოკალიზაციას გამო-
ხატავენ სპეციალური სამკოორდინატიანი სისტემით, რომლის გამოყენებითაც საზღვრავენ ცალკეული ნერვული ცენტრების სივრცობრივ მდებარეობას. მე-
თოდიკის სახელწოდება წარმოდგება ბერძნული სიტყვიდან სტერეოს (მოცუ-
ლობითი) და ტაქსის (განლაგება). პირველად იგი მოწოდებული იყო ანატომის
დ. ზერნოვის მიერ ჯერ კიდევ 1889 წ., ხოლო შემდეგ დეტალურად იყო
დამუშავებული ნეიროქირურგ ვ. ჰორსლეის, ინჟინერ რ. კლარკისა და მათ
შემდეგ ს. რენსონის მიერ.

სტერეოტაქსიკური მეთოდიკის გამოყენებისას აწარმოებენ ცხოველის
თავის ფიქსაციას სპეციალურ თავის დამჭერში ისე, რომ ჰორიზონტალური
სიბრტყე, რომელიც გადის გარეთა სასმენი ხვრელების ცენტრებსა და თვალის
ორბიტების ქვედა კიდეის წერტილებზე, იყოს სტერეოტაქსიკური ხელსაწყო
დერძის პარალელური. ამ სიბრტყეს უწოდებენ ძირითად ჰორიზონტალურ
სიბრტყეს, რომელიც საჭიროა სტერეოტაქსიკური კოორდინატების გამოსათვ-
ლელად. პრაქტიკული მოსაზრებიდან გამომდინარე, უფრო ხშირად, გამოანგარი-
შებების დროს სარგებლობენ ე. წ. ნულოვანი ჰორიზონტალური სიბრტყით.



სურ. 224. კატის ქალას დაყენების სქემა სტერეოტაქსიკურ ხელსაწყოში ჰორს-
ლეი-კლარკის მეთოდით.

ხაზები შეესაბამებია: ძირითად ჰორიზონტალურ სიბრტყეს — AA; ნულოვან ჰორიზონტალურ სიბრტყეს — OO; ნულოვან ფრონტალურ სიბრტყეს — BB; ნულოვან საგიტალურ სიბრტყეს — SS; V — მანძილი თხე-
მიდან ნულოვან ჰორიზონტალურ სიბრტყემდე; AP — მანძილი თვალბუდის
ქვედა კიდიდან გარეთა სასმენი ხვრელის ცენტრამდე; IA — მანძილი ყურის
დამჭერთა წვეტებს შორის.

რომელიც 10 სმ მაღლაა ძირითად სიბრტყეზე (სურ. 224). ნულოვანი ფრონტალური სიბრტყე გადის ხაზზე, რომელიც აერთებს გარეთა სასმენი ხვრელების ცენტრებს ჰორიზონტალურ სიბრტყესთან ზუსტად პერპენდიკულარულად. ნულოვანი საგიტალური სიბრტყე გადის ქალას შუა საგიტალური ხაზით ჰორი-
ზონტალური და ფრონტალური სიბრტყეების პერპენდიკულარულად.

სხვადასხვა ცხოველთა ტვინის სტრუქტურების კოორდინატები განსაზღვ-
რულია და გადმოცემულია სპეციალურ სტერეოტაქსიკურ ატლასებში. ამ

კოორდინატების მიხედვით, მანიპულატორის დახმარებით, რომელშიც დამაგრებულია ელექტროდი ან სხვა მიკროინსტრუმენტი, იგი შეყავთ ტვინის საჭირო წერტილში მიკრომეტრული ზრახნის დახმარებით.

ამჟამად სტერეოტაქსიკური ტექნიკა გამოიყენება ნეიროქირურგიულ კლინიკაში ოპერაციული ჩარევების დროს, როდესაც აუცილებელია ავადმყოფის თავის ტვინის გარკვეულ უბანში ელექტროდების შეყვანა პათოლოგიური კერის დასარღვევად.

✂ ელემენტარული ნეიროლოგიური მეთოდები

ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილებების მდგომარეობისა და მოქმედების შესწავლისას განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი შედეგები მიღებულია ბიოელექტრული მოვლენების რეგისტრაციის გზით. ასეთ გამოკვლევებს ატარებენ ცხოველებზე როგორც მწვავე, ისე ქრონიკულ ცდებში, აგრეთვე ადამიანებზე ნეიროქირურგიული ოპერაციებისა და დიაგნოსტიკური პროცედურების დროს. ყველა ამ შემთხვევაში იყენებენ ელექტროდებს. მათ ადებენ თავის კანზე ან თავის ან ზურგის ტვინის ამა თუ იმ განყოფილების გაშიშვლებულ ზედაპირზე. ღრმად მდებარე ნერვულ ცენტრებთან ელექტროდები შეყავთ სტერეოტაქსიკური აპარატურის დახმარებით.

ელექტროდების ზომა და ფორმა შეიძლება სხვადასხვა იყოს კვლევის ამოცანის მიხედვით. თუ საჭიროა ელექტრული პოტენციალების გამოყვანა უჩრდელა შემოსაზღვრული ჯგუფიდან, მაშინ იყენებენ რამდენიმე მიკრონის სისქის ლითონის ან მინის ელექტროდებს. ლითონის ელექტროდები წარმოადგენს წვრილ მავთულს, რომელიც მთელ სიგრძეზე, გარდა ბოლოსი, დაფარულია საიზოლაციო ლაქით; ხოლო მინის ელექტროდები — KCl სამმოლარული ხსნარით შევსებული მიკროპიპეტა. ხშირად როგორც მონო, — ისე ბიპოლარულ გამოყვანას. პირველ შემთხვევაში ერთი ელექტროდი მიტანილია ცენტრალური ნერვული სისტემის გამოსაკვლევ უბანთან, ხოლო მეორე — უფრო დიდი ზომისა, თავსდება პირველისაგან მოცილებით, ჩვეულებრივ, კანის ზედაპირზე. ბიპოლარული გამოყვანისას ორივე ელექტროდი თავსდება ტვინის გამოსაკვლევ უბანში.

ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეობის გამოკვლევისათვის მისი ზოგიერთი დაავადების დროს ამაჟამად ხშირად ავადმყოფის თავის ტვინის სხვადასხვა უბანში დიდი რაოდენობით ოქროს ან პლატინის მავთულების — ელექტროდების — შეყვანას, რომელთა ბოლოებიც გამოყავთ თავის ქალას ზედაპირზე. ასეთი წესით ტვინის სხვადასხვა უბნის ელექტრული აქტივობის ხასიათის მიხედვით მსჯელობენ პათოლოგიური კერის ლოკალიზაციაზე (გრეი უოლტერი, ნ. პ. ბენტერევა). ამის შემდეგ ტვინის დაზიანებულ უბანში მასში შეყვანილი მავთულის ელექტროდის საშუალებით ატარებენ ძლიერ მუდმივ დენს და იწვევენ პათოლოგიური კერის ელექტროლიზურ დარღვევას.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევისას აწარმოებენ ფონურ, ანუ ე. წ. სპონტანური ელექტრული აქტივობის რეგისტრაციას და მის ცვლილებებს სხვადასხვა აფერენტული გაღიზიანებების გავლენით. სწავლობენ აგრეთვე ელექტრულ იმპულსაციას ცენტრიდანულ ნერვებში, რომლებსაც იმპულსაცია მოაქვთ პერითერიაზე, ან შიდაცენტრალურ გამტარ გზებში, რომლებიც იმპულსებს გადასცემენ ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთი უბნიდან მეორეს.

ფონური ელექტრული აქტივობა აღინიშნება ცენტრალურ ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში გარედან რაიმე ხილული გაღიზიანებების მიყენების გარეშე. ამიტომ მას ხშირად სპონტანურს უწოდებენ. იგი გამოიხატება მუდმივად მიმდინარე რიტმულ ელექტრულ რხევებში. ამ სპონ-

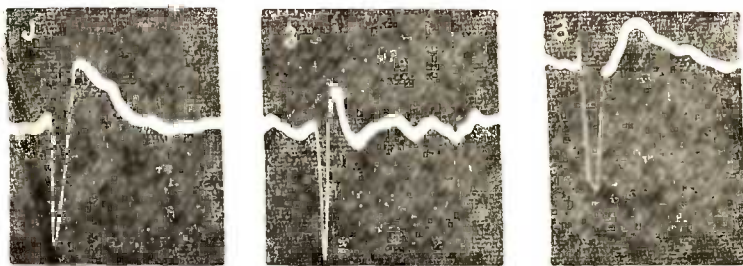
ტანური რხევების ერთ-ერთი პირველი აღმოჩენათაგანია სეჩენოვი. მას გამო-
ყავდა ელექტრული პოტენციალები ბაყაყის მოგრძო ტვინიდან. ნერვული
ცენტრების სპონტანური აქტივობისათვის დამახასიათებელია ელექტრულ
პოტენციალთა სხვაობის რხევები სიხშირით 10-დან 40-მდე წამში და უჯრედ-
გარეშე გამოყვანისას მათი ამპლიტუდა 100 მკვ ფარგლებშია. რხევების სიხ-
შირე და ამპლიტუდა იცვლება ცენტრალური ნერვული სისტემის მდგომარეო-
ბის მიხედვით.

ტალღისებური ელექტრული აქტივობა წარმოადგენს ნეირონებსა და
სინაპსებში მიმდინარე სხვადასხვა ელექტრული პროცესების სუმარულ გამო-
ხატულებას. ამიტომ მისი კვლევის საფუძველზე არ შეიძლება მივიღოთ ზუსტი
წარმოდგენა ტვინის გამოსაკვლევ სტრუქტურაში მიმდინარე ინტიმური პრო-
ცესების შესახებ.

ე. ედრიანის შრომების შემდეგ, 30-იან წლებიდან დაწყებული ფართოდ
გამოიყენება ცენტრალური ნერვული სისტემის გარკვეული ნაწილის — ზურ-
გის ტვინის, ნათხემის, მხედველობის ბორცვების, დიდი ჰემისფეროების ქერქის
უბნების — ელექტრული რეაქციის კვლევა აფერენტული იმპულსების საპა-
სუხოდ, რომლებიც წარმოიქმნებიან რეცეპტორების ან აფერენტული ნერვე-
ბის გაღიზიანებისას. ამ ელექტრულ რეაქციას გამოწვეული პოტენ-
ციალი უწოდეს. გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრაცია საშუალებას
იძლევა საკმაოდ დიდი სიზუსტით გამოკვლეულ იქნას ინფორმაციის გადაცემის
გზები ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურაში და სენსორული გაღიზიანების მიმღები
სისტემების ლოკალიზაცია.

გამოწვეულ პოტენციალებს ყველაზე დიდი ამპლიტუდა და ყველაზე
მცირე ლატენცური პერიოდი აქვთ იმ ნერვულ ცენტრებში, სადაც აფერენ-
ტული იმპულსები მიდის რეცეპტორების გარკვეული ჯგუფიდან.

ამ ნერვულ ცენტრებში წარმოქმნილ გამოწვეულ პოტენციალებს პირ-
ველადი პასუხები უწოდეს. 225-ე სურათზე წარმოდგენილია დიდი
ჰემისფეროების ქერქში პირველადი პასუხის მრუდი, გამოწვეული აფერენტულ



სურ. 225. გამოწვეული პოტენციალების (პირველადი პასუხების) მრუდები
დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან (ა), მხედველობის ბორცვის უკანა ვენტრალუ-
რი ბირთვიდან (ბ), ზურგის ტვინიდან (ვ) გამოყვანისას (რ. ედრიანის მიხედვით).

ნერვზე ერთხელობრივი ელექტრული სტიმულის მიყენებით. როგორც წესი,
დამახასიათებელი პირველადი პასუხი წარმოადგენს 400 — 600 მკვ ამპლიტუ-
დის მქონე ორბაზიან პოტენციალს. დასაწყისში რეგისტრირდება 10 — 12
მწამის ხანგრძლივობის დადებითი რხევა; მის შემდეგ აღმოცენდება 15 — 20
მწამის ხანგრძლივობის უარყოფითი რხევა. პირველად პოტენციალებს აქვთ

გავრცელების მტკიცედ გარკვეული ზონა, რის მეოხებითაც შეიძლება ზუსტად განისაზღვროს ის ზონა, სადაც მიდიან გარკვეული სენსორული სიგნალები, ამ ზონიდან (მაქსიმალური აქტივობის ფოკუსი) დაცილებასთან ერთად გამოყვანილი პოტენციალების ხასიათი იცვლება: ხანგრძლივდება პასუხის ლატენცური პერიოდი, მცირდება მისი ცალკეული ფაზების ამპლიტუდა, იზრდება მათი ხანგრძლივობა, ჩნდება დამატებითი რხევები.

პირველადი პასუხების რეგისტრაცია, აფერენტული ნერვის ორი თანმიმდევრული ელექტრული სტიმულით გაღიზიანებისას მათი სხვადასხვა დროის ინტერვალისას, საშუალებას იძლევა გაიზომოს იმ ნეირონების რეფრაქტურობის ხანგრძლივობა, საიდანაც გამოიყვანება პირველადი პასუხი. ხოლო თუ სხვადასხვა თანმიმდევრობით გავაღიზიანებთ სხვადასხვა ნერვს ან რეცეპტორს, მაშინ შეიძლება განვსაზღვროთ აგრეთვე ისიც, აღწევს თუ არა სხვადასხვა იმპულსი ერთსა და იმავე ჯგუფის ნეირონს, ე. ი. შეიძლება დავადგინოთ არსებობს თუ არა აფერენტული გზების კონვერგენცია. ასეთივე წესით შეიძლება შესწავლილ იქნას სხვადასხვა აფერენტული სიგნალის მიმღები ნეირონების ურთიერთმოქმედება.

გარდა პირველადი პასუხებისა, რომლებიც აღმოცენდებიან ყველაზე მოკლე ლატენტური პერიოდით, ნერვულ ცენტრებში, კერძოდ დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა უბანში, აღინიშნება მთელი რიგი უფრო დაგვიანებული, ე. წ. მეორადი პასუხები. ეს უკანასკნელნი პირველადი პასუხებისაგან გამოირჩევიან თავიანთი, როგორც წესი, უფრო რთული კონფიგურაციით და ხანგრძლივი ლატენტური პერიოდით. ისინი განსაკუთრებით გამოკვეთილად რეგისტრირდებიან დაუნარკოზებელ ცხოველებზე.

ცალკეული ნეირონების აქტივობისა და სინაპსური გადაცემის მექანიზმის შესწავლისათვის გამოიყენება უჭრედშიდა პოტენციალების მიკროელექტროდული გამოყვანა. V

ზურგის ტვინი

* ზურგის ტვინი ახორციელებს ორ ძირითად ფუნქციას: რეფლექსურსა და გამტარებლობითს. იგი იმპულსებს იღებს კანის ზედაპირის ექსტერორეცეპტორებისაგან, კიდურებისა და ტანის პროპრიორეცეპტორებისაგან და ვისცერორეცეპტორებისაგან (გარდა იმ ვისცერორეცეპტორული იმპულსებისა, რომლებიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მიდიან ცთომილი ნერვებით). ზურგის ტვინი ანერვიანებს ჩონჩხის მთელ მუსკულატურას, გარდა თავის კუნთებისა, რომლებიც ინერვირდება თავის ტვინის ნერვებით. ზურგის ტვინი მონაწილეობს სხეულის ყველა რთული სამოძრაო რეაქციების განხორციელებაში.* მრავალი მათგანი შეიძლება იყოს თვით ზურგის ტვინის რეფლექსური ფუნქციის შედეგი. სხვები კი აღმოცენდებიან იმ რეფლექსების შედეგად, რომლებსაც ახორციელებს ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებები. ამ შემთხვევაში ზურგის ტვინი არის მხოლოდ იმპულსების გამტარებელი.

† რეცეპტორებიდან ზურგის ტვინში მოსული ინფორმაცია მრავალირიცხოვანი გამტარი გზებით, რომლებიც მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა და გვერდით სვეტებში, გადაეცემა ტვინის ღეროს ცენტრებს და აღწევს დიდი ჰემისფეროების ქერქს და ნათხემს. თავის მხრივ ცენტრალური ნერვული სის-

ტემის ზემდებარე განყოფილებებიდან ზურგის ტვინი იღებს იმპულსებს, რომლებიც მასთან მოდიან წინა და გვერდითი სვეტების გამტარი გზებით; ეს იმპულსები ამგზნებ ან შემაკავებელ გავლენას ახდენენ ზურგის ტვინის შუამდებარე და მოტორულ ნეირონებზე, რის შედეგადაც იცვლება ჩონჩხის მუსკულატურისა და შინაგანი ორგანოების მოქმედება. პერიფერიული რეცეპტორებიდან თავის ტვინისაკენ და იქიდან ეფექტორულ აპარატებთან იმპულსების გატარებაში მდგომარეობს ზურგის ტვინის გამტარებლობითი ფუნქცია.

ზურგის ტვინის შესაბამის ფუნქციები

• ზურგის ტვინის კავშირი პერიფერიასთან ხორციელდება ნერვული ბოჭკოების საშუალებით, რომლებიც გადიან ზურგის ტვინის ფესვებში. მათი საშუალებით ზურგის ტვინთან მოდიან აფერენტული იმპულსები და მისგან პერიფერიაზე მიდიან ეფერენტული იმპულსები. ზურგის ტვინის ორივე მხარეს არის წინა და უკანა ფესვების 31-31 წყვილი.

საზურგტვინო ფესვების ფუნქციები გარკვეული იყო გადაკვეთისა და გაღიზიანების მეთოდების დახმარებით და დადასტურებული იყო ბიოელექტრული პოტენციალების გამოყვანის გზით. წინა ფესვები შეიცავენ ცენტრიდანულ, ეფერენტულ ბოჭკოებს, ხოლო უკანა ფესვები — ცენტრისკენულ, აფერენტულ ბოჭკოებს. ამ ფაქტს ეწოდა ზურგის ტვინის ფესვებში აფერენტულ და ეფერენტულ ბოჭკოთა განაწილების კანონი, ანუ მაჟანდის კანონი (იმ ფიზიოლოგის, რომელმაც პირველად აღწერა შესაბამისი დაკვირვებები).

ბაყაყის ან სხვა რომელიმე ცხოველის ყველა წინა ფესვის ცალმხრივ გადაკვეთის შემდეგ მათ უჭრებათ სხეულის შესაბამისი ნახევრის რეფლექსური მოძრაობები, მისი მგრძნობელობა კი შენახულია. უკანა ფესვების გადაკვეთა არ იწვევს მოძრაობის უნარის დაკარგვას, მაგრამ ქრება სხეულის იმ უბნების მგრძნობელობა, რომლებიც ინერვირდებოდნენ შესაბამისი ფესვებით.

წინა და უკანა ფესვების ფუნქციური როლის ეფექტური დადასტურება მოგვცა ი. მიულერმა. იგი ბაყაყს ერთ მხარეზე უკეთავდა ზურგის ტვინის წინა ფესვებს, ხოლო მეორე მხარეზე — უკანას, რომელიც ანერვიანებს უკანა კიდურებს. სხეულის იმ მხარეზე, სადაც გადაკვეთილი იყო წინა ფესვები, თათი ეკიდა როგორც ჩამოშვებული მათრახი, მაგრამ მისი გაღიზიანება იწვევდა სხეულის სხვა ნაწილების, კერძოდ მოწინააღმდეგე კიდურის, მოძრაობებს. ხოლო მეორე მხარეზე, სადაც გადაკვეთილი იყო უკანა ფესვები, თათი აწარმოებდა მოძრაობებს სხეულის სხვა ნაწილების გაღიზიანების პასუხად, მაგრამ არ რეაგირებდა თვით მის გაღიზიანებაზე მგრძნობელობის სრული დაკარგვის შედეგად.

შემდგომში ნაჩვენები იყო, რომ წინა ფესვებში, ჩონჩხის მუსკულატურის მოტორული ნერვების გარდა გადის აგრეთვე სხვა ეფერენტული ნერვული ბოჭკოები! სისხლძარღვოვანი და სეკრეციული, აგრეთვე გლუვ კუნთებთან მიმავალი. მათი არსებობა არ ეწინააღმდეგება მაჟანდის კანონს, რადგანაც ყველა ისინი ეფერენტულია.

ერთი შეხედვით პარადოქსულია ის ფაქტი, რომ წინა ფესვების გაღიზიანებას ხშირად თან სდევს ტკივილის შეგრძნება. მაგრამ ეს ფაქტი არ ეწინააღმდეგება მაჟანდის კანონს, რადგანაც დადგენილია, რომ უკანა ფესვებში გამავალი ბოჭკოების ნაწილი უხვევს წინა ფესვებისაკენ და მიემართება ზურგის ტვინის გარსებთან და ამარაგებს მათ მგრძნობიარე დაბოლოებებით. ზურგის ტვინში ისინი შედიან ისე, როგორც დანარჩენი ნერვები, უკანა ფესვების გზით.

ამაში შეიძლება დარწმუნება, თუ გადავტოვებთ რამდენიმე უკანა ფესვს და ამის შემდეგ გავაღწიანებთ შესაბამის წინა ფესვებს: ამ დროს უკვე არ აღინიშნება ტკივილის შეგრძნებები, რომელთაც შე ბ რ უ ნ ე ბ ი თ ი მ გ რ ძ ნ ბ ე ლ ბ ა უწოდეს.

წინა ფესვების შედგენილობაში შემავალი ბოჭკოები წარმოადგენენ წინა რქების მოტორული უჯრედების აქსონებს, აგრეთვე ზურგის ტვინის გულ-მკერდისა და წელის სეგმენტების გვერდით რქებში მოთავსებული იმ უჯრედების აქსონებს, რომლებიც ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნიან. უკანა ფესვების წარმომქმნელი ბოჭკოები წარმოადგენენ მალთაშუა სპინალური განგლიების ბიპოლარული უჯრედების მორჩებს.

იმ ნეირონების სხეულთა ადგილმდებარეობა, საიდანაც დასაწყისს იღებენ ზურგის ტვინის ფესვებში გამავალი ბოჭკოები, დგინდება იმ ცდებით, სადაც აწარმოებენ ფესვების გადაჭრას ან ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების შემოფარგლულ დაზიანებას, ხოლო რამდენიმე დღის შემდეგ პსიტოლოგიურ ანათომზე აკვირდებიან ნერვული ბოჭკოების გადაგვარებას.

უკანა ფესვების გადაკვეთა ზურგის ტვინის მალთაშუა კვანძის ქვემოთ იწვევს პერიფერიულ მიმავალი ბოჭკოების გადაგვარებას. თვით კვანძის მიდამოში ნერვული უჯრედების სხეულები არ გადაგვარდებიან, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ აქ მოთავსებულია ნერვული უჯრედების სხეულები, საიდანაც დასაწყისს იღებენ უკანა ფესვების ბოჭკოები. ხოლო წინა ფესვების ბოჭკოები გადაგვარდება გადაკვეთის ადგილიდან პერიფერიისაკენ რა დონეზედაც არ უნდა იყოს ნაწარმოები ეს გადაკვეთა, აგრეთვე წინა და გვერდითი რქების დაზიანებისას. ეს მიუთითებს, რომ ამ უკანასკნელებში მოთავსებულია იმ ნეირონების სხეულები, რომელთა მორჩებიც გადიან წინა ფესვების შედგენილობაში.

• ზურგის ტვინის ფესვებში მოთავსებულია სხვადასხვა სისქის ნერვული ბოჭკო, რომელთაც აქვთ გატარების სხვადასხვა სიჩქარე.¹

უკანა ფესვებში მოთავსებულია მსხვილი ბოჭკოები (12—22 მკ), რომლებიც ეკუთვნიან A α ჯგუფს და წარმოადგენენ აფერენტულ გამტარებს, მიმავალს კუნთის თითისტარის ბირთვის ჩანთიდან და მყესებში განლაგებული გოლის სხეულაკებიდან. ამ ბოჭკოებით მიმავალი იმპულსები იწვევენ მიოტატურ რეფლექსებს, რომლებიც წარმოიქმნიან კუნთების გაჭიმვის პასუხად. საშუალო სისქის ბოჭკოები (5—12 მკ), რომლებიც ეკუთვნიან A β და A γ ტიპს, მოდიან ტაქტილური რეცეპტორებიდან და ბირთვის ჩანთის პერიფერიულად მოთავსებული კუნთოვანი თითისტარების რეცეპტორებიდან და გაივლიან უკანა ფესვებით. მსგავსი ბოჭკოები მოდიან ღრუ შინაგანი ორგანოების (შარდის ბუშტის, კუჭის, წვრილი და მსხვილი ნაწლავების, სწორი ნაწლავის და ა. შ.) რეცეპტორებიდან. A β და A γ აფერენტულ ბოჭკოებს იმპულსები მიაქვთ მექანორეცეპტორებიდან. ზურგის ტვინში შესვლის შემდეგ ეს ბოჭკოები შედიან უკანა სვეტებში, აძლევენ რა კოლატერალურ შეუამდებარე (ე. წ. კომისურალურ) ნეირონებს, რომლებიც განლაგებულია ზურგის ტვინის ზემოთ და ქვემოთ მდებარე სეგმენტების რუხ ნივთიერებაში. ამ ჯგუფის მცირერიცხოვანი აფერენტული ბოჭკოებით მომავალ იმპულსებს შეუძლიათ გამოიწვიონ ზურგის ტვინის მრავალრიცხოვანი ნეირონების აგზნება. ამით რეცეპტორების მცირე რაოდენობის გაღიზიანებამ, მაგალითად თითის ჩხვლეტამ, შეიძლება გამოიწვიოს კუნთების დიდი ჯგუფის შეკუმშვა, რასაც მოყვება ხელის ან ფეხის მოხრა. უკანა ფესვების A Δ ჯგუფის ყველაზე წვრილი ბოჭკოები (დიამეტრით 2—5 მკ) იმპულსებს ატარებენ აერმორეცეპტორებიდან და ტკივილის რეცეპტორებიდან. ამ უკანასკნელიდან ზურგის ტვინში იმპულსები მიდის აგრეთვე წვრილი უმიელანი ბოჭკოებით, რომლებიც C ჯგუფს ეკუთვნიან.

წინა ფესვებში გადიან აგრეთვე სხვადასხვა ტიპის აფერენტული ნერვული ბოჭკოები. აქ არის: 1) მსხვილი ბოჭკოები (საშუალო დიამეტრით 16 მკ) A α ტიპის, რომლებიც იმპულსებს ატარებენ ჩონჩხის მუსკულატურისაკენ; 2) A γ ტიპის წვრილი ბოჭკოები (საშუალო დიამეტრით 8 მკ), რომლებიც ანერვიანებენ კუნთოვანი თითისტარის შემკუმშავ ელემენტებს და 3) პრეგანგლიური სამათიუტრი ბოჭკოები, რომლებიც ეკუთვნიან B ტიპს.

• უკანა ფესვების გადაკვეთის შემდეგ მგრძნობელობის გაქრობასთან ერთად აღინიშნება აგრეთვე მოძრაობის მოშლა. ასე მაგალითად, თუ ძაღლს ორივე მხარეზე გადაუუკვეთავთ უკანა კიდურების მაინერვირებელ ყველა უკანა ფესვს, წინა ფესვებს კი მთლიანად შევუწარჩუნებთ, მაშინ ოპერაციის პირველ ხანებში ცხოველი კარგავს ამ კიდურების დახმარებით გადაადგილების უნარს.

რამდენიმე ხნის შემდეგ მგრძნობელობადაკარგულ უკანა თათების მოძრაობა აღდგება, მაგრამ აქვს არანორმალური ხასიათი: მოძრაობები აჩქარებული ხასიათისაა, მკვეთრია; თათები ზედმეტად ძლიერ მოიხრება და ასევე ძლიერ გაიშლება. ასეთ მოძრაობებს უწოდებენ ატაქსიურს. იგი გვხვდება ადამიანშიც ზურგის ტვინის დაავადებათა დროს, რომელთაც თან სდევს აღმავალი გზების დაზიანება (ზურგის ტვინის ატაქსია).

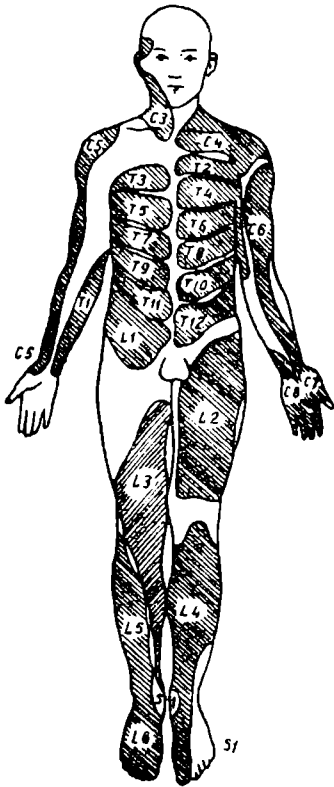
მოძრაობათა კოორდინაციის მოშლა ვითარდება პირველ რიგში სამოძრაო აპარატის რეცეპტორებიდან, ე. ი. პროპრიორეცეპტორებიდან, აგრეთვე კანის ექსტერორეცეპტორებიდან ტვინთან მიმავალი აფერენტული იმპულსების ნაკადის შეწყვეტის შედეგად. მოძრაობის ყოველ მოცემულ მომენტში სამოძრაო აპარატის მდგომარეობის შესახებ ინფორმაციის უქონლობა იწვევს იმას, რომ ტვინი კარგავს უნარს გააკონტროლოს, შეაფასოს მოძრაობის ხასიათი და მოძრაობის აქტის ყველა ეტაპზე შეიტანოს შესწორება. მართალია, ტვინიდან ეფერენტული იმპულსები მიდიან კუნთებთან და იწვევენ მათ შეკუმშვას, მაგრამ ეს პროცესი არ კონტროლდება და არ რეგულირდება, უკუკავშირის გაწყვეტის გამო, რის გარეშეც შეუძლებელია მოძრაობის აქტების მართვა და ზუსტი და თანაზომიერი მოძრაობების შესრულება. აი ამიტომ ხელის კანის მგრძნობელობის დაქვეითების ან გაქრობის — ანესთეზიის შემდეგ სიცივით, ან რეცეპტორების დამადამბლავებელი შხამის — კოკაინის კანში შეყვანით, ირღვევა სამოძრაო აქტები, რომლებიც მოითხოვენ ხელების ზუსტ მოძრაობას, მაგალითად პიანინოზე დაკვრის ან წერის დროს. გარდა ამისა, მგრძნობელობის დაკარგვა იწვევს კუნთოვანი ტონუსის შესუსტებას.

წინა და უკანა ფესვების ბოჭკოების განაწილება კერიფორიაზე

ჩ. შერინგტონმა ცდებში ფესვების გადაჭრით გვიჩვენა, რომ ზურგის ტვინის თითოეული სეგმენტი, საიდანაც თითოეულ მხარეზე თითო უკანა ფესვი გამოდის, ანერვიანებს სხეულის სამ განივ მონაკვეთს — მეტამერს (ერთი მეტამერი შეესაბამება ზურგის ტვინის სეგმენტს, მეორე მას ზევით არის მოთავსებული, ხოლო მესამე — ქვევით). თითოეული მეტამერი მგრძნობიარე ბოჭკოებს იღებს ერთი მეორეზე განლაგებული სამი საზურგტვინო ფესვიდან. ამიტომ ერთი ფესვის გადაკვეთა ცხოველში არ იწვევს შესაბამის მეტამერში მგრძნობელობის სრულ გამოვარდნას. ხოლო თუ ზურგის ტვინის გასწვრივ გადაკვეთავთ ყველა უკანა ფესვს, ერთის გარდა, მაშინ მგრძნობელობა შენარჩუნებული იქნება სამ მეტამერში და არა ერთში, ამასთან შუა მეტამერში მგრძნობელობა თითქმის უცვლელი დარჩება, ხოლო მეზობელ მეტამერებში რამდენიმედ დაქვეითდება. ეს მონაცემები იმაზე მიუთითებენ, რომ პერიფერიაზე არის აფერენტული ნერვული ბოჭკოების გავრცელების გადახურული ზონები. უკანასკნელ ხანებში ეს დადგენილია ელექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევებით, რომლებმაც გვიჩვენეს, რომ სხეულის სამი მეზობელი მეტამერის კანის გაღიზიანებისას აფერენტული იმპულსების ნაკადი ერთსა და იმავე უკანა ფესვში აღინიშნება.

ადამიანის კანის სეგმენტური მგრძნობიარე ინერვაციის განაწილების სქემა წარმოდგენილია სურ. 226.

მოძრაობის სისტემის მიმართ სეგმენტური ინერვაცია დადგენილია მხოლოდ ნეკნთაშუა კუნთებისათვის. დანარჩენი კუნთები ეკუთვნიან რამდენიმე მეტამერს და ინერვირდებიან რამდენიმე ფესვში გამავალი ბოჭკოებით.



სურ. 226. ადამიანის ზურგის ტვინის უკანა ფესვების ნერვული ბოჭკოების განაწილების სქემა (ფერსტერის მიხედვით).

ასოებიტა და ციფრებით სურათზე აღნიშნულია ზურგის ტვინის სეგმენტები: C — კისრის, T — გულმკერდის, L — წელის, S — გავის სეგმენტები.

სპინალური შოკი

ზურგის ტვინის რეფლექსურ ფუნქციას სწავლობენ ცხოველებზე ჩატარებული ცდებით სხვადასხვა დონეზე მისი მთლიანი ან ნაწილობრივი გადაკვეთის პირობებში.

ძუძუმწოვრებში ზურგის ტვინის მაქსიმალურად მაღალი გადაკვეთა, რომლის დროსაც შესაძლებელია ცხოველის ხანგრძლივად სიცოცხლე მიღწევა, შესაძლებელია კისრის მე-4—5 სეგმენტის დონეზე. ამ სეგმენტებს ზევით გადაკვეთა იწვევს სიკვდილს სუნთქვით შეწყვეტის გამო. რადგანაც ამ შემთხვევაში დიაფრაგმისა და ნეკნთაშუა ნერვების ბირთვები არ იღებენ იმპულსებს სუნთქვის ცენტრიდან, ხოლო თუ გადაკვეთა ნაწარმოებია კისრის მე-4 სეგმენტის ქვევით, მაშინ შენარჩუნებულია დიაფრაგმული სუნთქვა (დიაფრაგმული ნერვი გამოდის კისრის მე-3—4 სეგმენტიდან) და ამიტომ შესაძლებელია ფილტვების ვენტილაციის საკმარისი მოცულობა. ზურგის ტვინის უფრო მაღალი გადაკვეთისას ცხოველს სიცოცხლე შეიძლება შევეუნარჩუნოთ მხოლოდ ხელოვნური სუნთქვით.

ზურგის ტვინის სრული განივი გადაკვეთის შემდეგ ვითარდება სპინალური შოკი, რომელიც გამოიხატება გადაკვეთის ადგილის ქვევით განლაგებული ყველა ნერვული ცენტრის აგზნებადობის მკვეთრ და-

ცემასა და რეფლექსური ფუნქციის დათრგუნვაში. გადაკვეთის ადგილის ზევით განლაგებული ნერვული ცენტრები კი განაგრძობენ ფუნქციონირებას მაგალითად, ზურგის ტვინის გადაკვეთა დიაფრაგმული ნერვის გამოსვლის ქვევით იწვევს ზურგის ტვინის იმ რეფლექსების დათრგუნვას, რომლებიც ზორციელდებიან გადაკვეთის ადგილის ქვევით მოთავსებული ცენტრებით. ამასთან ერთად დიაფრაგმის სუნთქვითი მოძრაობები გრძელდება, ალბათ იმიტომ, რომ მოგრძო ტვინში მოთავსებული სუნთქვის ცენტრი განაგრძობს რიტმული იმპულსების გაგზავნას დიაფრაგმის მაინერვირებელი მოტონეირონებისაკენ, კისრის სეგმენტების დონეზე ძალის ზურგის ტვინის გადაკვეთის შემდეგ ქრება ტანისა და კიდურების გაღიზიანების საპასუხო ყველა მამოძრავებელი რეფ-

ლექსები, ქრება აგრეთვე მოშარდვისა და დეფექაციის რეფლექსური აქტები. მკვეთრად ეცემა არტერიული წნევა, სისხლის ძარღვების გაფართოების გამო, რაც წარმოადგენს სისხლძარღვთა მამოძრავებელი სპინალური ცენტრების შოკის შედეგს. რამდენიმე საათის შემდეგ ოპერირებულ ძალს აღუდგება ჩონჩხის მუსკულატურის რეფლექსური შეკუმშვები; რამდენიმე დღის შემდეგ არტერიული წნევა უბრუნდება ნორმალურ დონეს; რამდენიმე კვირის შემდეგ აღდგება მოშარდვისა და დეფექაციის რეფლექსები, ჩნდება სისხლძარღვთა შემავიწროებელი რეფლექსები, რაც გამოიხატება მტკივნეული გაღიზიანების საპასუხოდ არტერიული წნევის მომატებაში. ასევე ადამიანსაც ზურგის ტვინის სრული განივი გადაჭრის ან გაგლეჯის შემდეგ, დანით ან ცეცხლმსროლელი იარაღით მიყენებული ტრავმის გამო, რომლის დროსაც ტყვია ან ლითონის, ან ძვლის ნამსხვრევი შეიჭრა ზურგის ტვინის არხში, რამდენიმე კვირის ან თვის შემდეგ აღუდგება ზურგის ტვინის ზოგიერთი რეფლექსი.

• შოკის მოვლენებისა და რეფლექსური ფუნქციების დარღვევის სიმძიმე და მათი ხანგრძლივობა სხვადასხვა ცხოველში სხვადასხვაა. შოკის მოვლენები ყველაზე მეტად გამოხატული აქვთ ადამიანსა და მაიმუნებს. ასე მაგალითად, მაიმუნებში გულმკერდის ძალების დონეზე ზურგის ტვინის გადაჭრის შემდეგ დღე-ღამის და მეტი ხნის განმავლობაში მუხლის რეფლექსი ვერ გამოიწვევა. მაშინ როდესაც შინაურ კურდღელს ეს რეფლექსი არ აღენიშნება მხოლოდ 15 წუთის განმავლობაში. ეს ნიშნავს, რომ რაც უფრო მაღალორგანიზებულია ცხოველის ცენტრალური ნერვული სისტემა, მით უფრო ძლიერ არის განვითარებული ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების ცენტრალური კონტროლი.

• სპინალური შოკის ფენომენის ბუნების გაგებისათვის პრინციპული მნიშვნელობა აქვს ორ ფაქტს: ჯერ ერთი, იმას, რომ შოკს განიცდიან მხოლოდ გადაკვეთის ადგილის ქვევით განლაგებული ნერვული ცენტრები, და მეორე, ის, რომ ზურგის ტვინის განმეორებითი გადაკვეთა წარმოებული პირველი გადაკვეთის ქვევით ზურგის ტვინის ფუნქციების აღდგენის პერიოდში, როგორც წესი, არ იწვევს კვლავ სპინალური შოკის მოვლენების განვითარებას. ამ ფაქტების საფუძველზე ა. შვარცმა და ჩ. შერინგტონმა სპინალური შოკის ფენომენი ახსნეს იმ იმპულსების მოხსნით, რომლებიც ზურგის ტვინთან მოდიან ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებიდან. სპინალური შოკის განვითარებაში დიდი მნიშვნელობა აქვს ზურგის ტვინის გამაქტივებული იმ იმპულსების გამოთიშვას, რომლებიც მოდიან ტვინის ღეროს რეტროკულური ფორმაციის ნეირონებიდან. *

მრავალჯერ იყო გამოთქმული მოსაზრება, რომ სპინალური შოკი განპირობებულია იმით, რომ ზურგის ტვინის გადაკვეთა წარმოადგენს სპინალური რეფლექსების შეკავების გამოწვევას ძლიერ ხანგრძლივად მოქმედ გაღიზიანებას. ეს მოსაზრება იმით ბათილდება, რომ ზურგის ტვინის განმეორებითი გადაკვეთა რეფლექსური ფუნქციის აღდგენის პერიოდში მასზე გავლენას არ ახდენს. გარდა ამისა, იმ მოსაზრების წინააღმდეგ, რომ სპინალური შოკი განპირობებულია ზურგის ტვინის გადაკვეთასთან დაკავშირებულ გაღიზიანებასთან, მოუთხოვენ ცდები, სადაც წარმოებდა მისი ერთი ან რამდენიმე სეგმენტის ლოკალური გაციელება („სიცივით გადაკვეთა“). ამ შემთხვევაში ტრავმა არ იყო, სპინალური შოკი კი ვითარდებოდა.

• სპინალური შოკის მოვლენების გაქრობიდან ხანგრძლივი დროის გავლის შემდეგ რეფლექსური მოქმედება მკვეთრად ძლიერდება — აღიზიანება აქიპერეფლექსია. ასე მაგალითად, ადამიანს, რომელსაც მიაყენეს ზურგის ტვინის ტრავმა, მოგვიანებით პერიოდში აღენიშნება ე. წ. მასიური რეფ-

ლექსები: ტერფის გაღიზიანება იწვევს ორივე ფეხის მოხრას, ოფლის გამოყოფას, მოშარდვას და დეფეკაციას. ჰიპერარეფლექსია განპირობებულია გადაკვეთის შემდეგ თავის ტვინის შემაკავებელი გავლენების გამოვარდნით, კერძოდ, რეტიკულური ფორმაციიდან მომდინარე ზურგის ტვინის შემაკავებელი იმპულსების შეწყვეტით. შემაკავებელი გავლენების მოცილებაზე დამოკიდებული ეფექტები შეიძლება გაჩნდეს მხოლოდ მას შემდეგ, რაც სპინალური შოკის მოვლენები თანდათან გაქრება.

ზურგის ტვინის რეფლექსები

ზურგის ტვინის სრული განივი გადაკვეთის შემდეგ სხვაზე აღრე აღდგება მოხრის, ანუ ფლექსორული რეფლექსები, რომლებიც აღმოცენდებიან კანის მტკივნეული, მაგალითად, ჩხვლეტით გაღიზიანებისას. მოხრის რეფლექსის დროს, როდესაც იგი სავსებით აღდგენილია, კუნთების — კიდურის მომხრელების — შეკუმშვასთან ერთდროულად რეციპროკული შეკალების შედეგად ხდება გამშლელი კუნთების მოღუნება. ერთდროულად ხდება მოწინააღმდეგე — კონტრალატერალური — კიდურის გამშლელების შეკუმშვა და მომხრელი კუნთების მოღუნება. მოხრის რეფლექსი შეიძლება გამოწვეული იყოს კანის სხვადასხვა მიდამოს გაღიზიანებით; ამასთან საპასუხო რეაქციის ზასიათი შეიძლება იყოს სხვადასხვა, ე. ი. მასში შეიძლება მონაწილეობდეს სხვადასხვა ჯგუფის კუნთები. ერთი და იგივე რეფლექსური აქტის თავისებურებებს, რომელიც დამოკიდებულია გაღიზიანების ადგილზე, უწოდებენ რეფლექსის ლოკალურ ნიშნებს.

სპინალურ ცხოველებზე შეიძლება ვნახოთ აგრეთვე გაშლის რეფლექსი თათზე ტერფის ძირის ბალიშზე სუსტი დაწოლისას, ფხანის რეფლექსი სხეულის გვერდითი ზედაპირის გაღიზიანებისას, აგრეთვე მთელი რიგი მიოტატიური რეფლექსები კუნთის გაჭიმვაზე მის მყესზე დარტყმისას. ცალკეულ შემთხვევებში ძლიერ გაღიზიანებაზე უკუცემული შეკუმშვის ფენომენის წარმოქმნის შედეგად, რომელიც იწვევს მოხრის რეფლექსს, ადგილი აქვს კიდურის რიტმულ მოძრაობებს. სპინალური ძაღლის სხეულის ჩამოკიდებისას ერთ-ერთი თათის ტერფზე დაწოლა იწვევს ყველა ოთხივე თათის სიარულის ტიპის რეფლექსურ მოძრაობებს (ფილიპსონის რეფლექსი). ზურგის ტვინის ცენტრები ახორციელებენ აგრეთვე შინაგანი ორგანოების ზოგიერთ რეფლექსებს: მოშარდვის, დეფეკაციის, სისხლძარღვთა მამოძრავებელ.

რადგანაც ყველა ჩამოთვლილი რეფლექსი შენარჩუნებულია ზურგის ტვინის მაღალი გადაკვეთისას და ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებიდან მისი მოცილებისას, კანონზომიერია დასკვნა, რომ ყველა ამ რეფლექსის ცენტრი მოთავსებულია ზურგის ტვინში, გადაკვეთის ადგილის ქვევით. ზურგის ტვინის დიდი ნაწილის მოცილებისას დაწყებული გულმკერდის სეგმენტებიდან და წელის ქვედა სეგმენტებით დამთავრებული, მისი ხერხემლის არხიდან გამოდენის გზით, ზურგის ტვინის ყველა რეფლექსი ქრება. ესა თუ ის რეფლექსები ქრებიან აგრეთვე ზურგის ტვინის გარკვეული უბნების დარღვევისას ან მათი შესაბამისი საზურგტვინო ფესვების გადაკვეთის შემდეგ.

ადამიანს ზურგის ტვინის გაწყვეტიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ გარდა

მოხრის რეფლექსებისა, მკვეთრად აქვს გამოხატული მუხლის რეფლექსი (მუხლის სახსარში ფეხის გაშლა ბარძაყის ოთხთავა კუნთის მეყსზე დარტყმისას) და აქილევსის რეფლექსი, (აქილევსის მეყსზე დარტყმისას კოჭ-წვივის სახსარში გაშლა). „სპინალურ“ ადამიანს ეს რეფლექსები მნიშვნელოვნად გაძლიერებული აქვს. ზურგის ტვინის სრული გაწყვეტიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ ადამიანს აღუდგება მოშარდვისა და დეფეკაციის რეფლექსები, რომლებიც წარმოიქმნებიან შარდის ბუშტისა და სწორი ნაწლავის გარკვეული ხარისხით გაჭიმვისას. მამაკაცის სასქესო ასოს გაღიზიანებისას შეიძლება მოხდეს რეფლექსური ერექცია და ეიაკულაცია, ე. ი. სასქესო ასოს გამსხვილება და თესლის დაქცევა.

გადაკვეთილი ზურგის ტვინის მქონე ადამიანის ყველა სპინალური რეფლექსი ზურგის ტვინში აგზნების ფართო ირადიაციის გამო კარგავს ნორმალურ შემოსაზღვრულობასა და ლოკალიზებულობას. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ ტვინის ღეროს შემაკავებელი გავლენების გამოთიშვის გამო ღრმად არის დარღვეული რეფლექსური რეაქციების კოორდინაცია. ალბათ, ზურგის ტვინში კოორდინაცია ადამიანს უფრო ნაკლებ აქვს განვითარებული, ვიდრე ცხოველს, იმასთან დაკავშირებით, რომ ადამიანში ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებში მიმდინარე კოორდინაციის პროცესებს დიდი როლი აქვთ.

ადამიანის საზურგტვინო რეფლექსები

რეფლექსის სახელწოდება	გამოყენებული გაღიზიანება	რეფლექსური რეაქციის ხასიათი	რეფლექსში მონაწილე ნეირონების ლოკალიზაცია
მეყსის პროპრიოცეპტული რეფლექსები:			
იდაყვის	m. biceps brachii-ს მეყსზე ჩაქუჩის დარტყმა (ხელოდნავ მოხრილია იდაყვი)	m. biceps brachii-ს შეკუმშვა და ხელის მოხრა	ზურგის ტვინის კისრის მე-5—6 სეგმენტები
მუხლის	კვირისთავის ქვევით m. quadriceps-ის მეყსზე ჩაქუჩის დარტყმა	m. quadriceps-ის შეკუმშვა და წვივის გაშლა	წელის მე-2—4 სეგმენტები
აქილევსის	აქილევსის მეყსზე დარტყმა	ტერფის ძირისკენ მოხრა	გავის 1—2 სეგმენტები
მუცლის რეფლექსები:	კანის შტრიხული გაღიზიანება:	მუცლის მუსკულატურის შესაბამისი უბნების შეკუმშვა	გულმკერდის მე-8—9 სეგმენტები
ზედა	ქვედა ნეკნების პარალელურად		
შუა	ჭიპის დონეზე (ჰორიზონტალურად)		იგივე მე-9-10
ქვედა	საზარდულის ნაოჭის პარალელურად		იგივე მე-11—12
კრემასტერული სათესლეს რეფლექსი	ბარძაყის შოგნითა ზედაპირის შტრიხული გაღიზიანება	m. cremaster-ის შეკუმშვა და სათესლეს აწევა	წელის 1—2 სეგმენტები
ანალური რეფლექსი	უკანა გასავლის ახლოს შტრიხი ან ჩხვლეტა	სწორი ნაწლავის გარეთა სფინქტერის შეკუმშვა	გავის მე-4—5 სეგმენტები
ტერფის ძირის რეფლექსი	ტერფის ძირის სუსტი შტრიხული გაღიზიანება ტერფის ძირის ძლიერი გაღიზიანება	თითებისა და ტერფის მოხრა თითების გაშლა და ფეხის მოხრა	გავის 1—2 სეგმენტები

ადამიანის ზურგის ტვინის ლოკალური დაზიანებისას შეიძლება ვნახოთ 'სხვადასხვა რეფლექსის გაქრობა დაზიანების უბნის ლოკალიზაციასთან დაკავშირებით. ასე მაგალითად, ზურგის ტვინის გულმკერდის რამდენიმე სეგმენტის დაზიანებისას აღინიშნება ოფლის გამოყოფისა და სისხლძარღვთა მამოძრავებელი რეაქციების გამოვარდნა და გულმკერდისა და მუცლის შეხებათა პეტამერებში კანის საფარველის მგრძნობელობის დაკარგვა, აგრეთვე ცალკეული კუნთების ჯგუფის მოძრაობითი დამბლა. მსგავსი მრავალრიცხოვანი დაკვირვებები მიუთითებენ საზურგტვინო ცენტრების შედარებით სეგმენტურ განლაგებაზე.

როდესაც ლაპარაკია რიგ საზურგტვინო ცენტრების სეგმენტურ ლოკალიზაციაზე ხაზი უნდა გაესვას იმას, რომ ზურგის ტვინში არის მრავალრიცხოვანი სეგმენტურობის კავშირები, რომლებიც უზრუნველყოფენ მთელი ზურგის ტვინის ფუნქციურ ერთიანობას.

ადამიანის უმნიშვნელოვანესი საზურგტვინო რეფლექსები, რომლებსაც იკვლევენ კლინიკურ პრაქტიკაში, მათი გამოწვევის წესები, არსებული რეაქციის ხასიათი და საზურგტვინო ცენტრების, ე. ი. ამ რეფლექსების განხორციელებაში მონაწილე ნეირონების ჯგუფის, ლოკალიზაცია მოცემულია ცხრილში.

ზურგის ტვინში მოთავსებულია აგრეთვე მთელი რიგი ეფექტორული ცენტრები, რომლებიც ეკუთვნიან ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემას: თვალის მუსკულატურის სპინალური ცენტრი, სისხლძარღვთა მამოძრავებელი და ოფლის გამოყოფის ცენტრი, შარდსასქესო ორგანოებისა და სწორი ნაწლავის ფუნქციების რეგულაციის ცენტრი და სხვ. ამ ცენტრების ლოკალიზაცია განხილული იქნება თავში, რომელიც მიძღვნილია ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციისადმი.

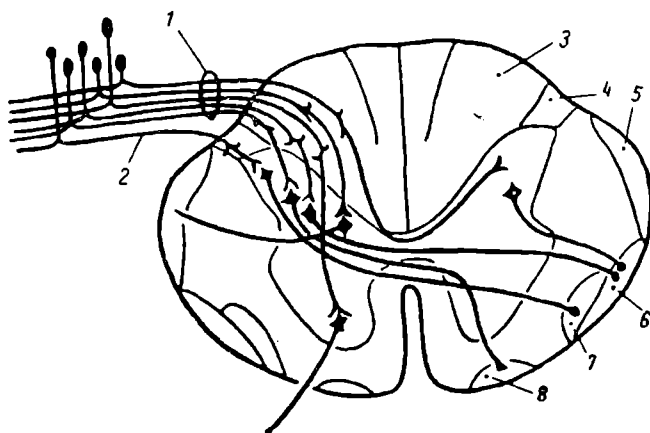
ზურგის ტვინის გამტარი გზების ფუნქციები

ზურგის ტვინის კავშირი ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებთან (ტვინის ღეროსთან, ნათხემთან და დიდ ჰემისფერებთან) ხორციელდება აღმავეალი და დაღმავეალი გამტარი გზების საშუალებით. აღმავეალი გზებით გადაიცემა რეცეპტორებიდან მიღებული ინფორმაცია.

კუნთების, მყესებისა და ორგანოების პროპრიოცეპტორებიდან ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე ნაწილებში იმპულსები მიდის ნაწილობრივ გოლისა და ბურღახის კონის ბოჭკოებით, რომლებიც მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა სვეტებში, ნაწილობრივაც პოვერისა და ფლექსიის ზურგის ტვინ-ნათხემის გზების ბოჭკოებით, რომლებიც განლაგებულია გვერდით სვეტებში. გოლისა და ბურღახის კონები წარმოქმნილია იმ რეცეპტორული ნეირონებით, რომელთა სხეულებიც მოთავსებულია ზურგის ტვინის განვლიერებში (სურ. 227). ზურგის ტვინში შესვლის შემდეგ ეს მორჩევი მიდის აღმავეალი მიმართულებით. აქლევან მოკლე ტოტებს ზურგის ტვინის ზევით და ქვევით განლაგებული რამდენიმე სეგმენტის რუხ ნივთიერებას. ეს ტოტები ქმნიან სინაპსებს, შუამდებარე და ეფექტორულ იმ ნეირონებზე, რომელნიც შედიან საზურგტვინო რეფლექსური რკალის შედგენილობაში. გოლისა და ბურღახის კონები მოლოდებთან მოგრძო ტვინის ბირთვებში, საიდანაც იწყება აფერენტული გზების მეორე ნეირონი, რომელიც გადაჯვარდინების შემდეგ მიემართება თალამუსისაკენ; აქ მოთავსებულია მესამე ნეირონი, რომლის მორჩევიც აფერენტულ იმპულსებს ატარებენ დიდი ჰემისფერების ქერქისაკენ (სურ. 228).

იმ ბოჭკოებს გარდა, რომლებიც შედიან გოლისა და ბურღახის კონების შედგენილობაში და გაწყვეტის გარეშე მიდის მოგრძო ტვინში, უკანა ფესვების ყველა დანარჩენი აფერენტული ნერვული ბოჭკოები შედიან ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში და აქ წყდებიან, ე. ი.

სხვადასხვა ნერვულ უჯრედებზე ქმნიან სინაპსებს. უკანა რქის ე. წ. სეპტოვანი, ანუ კლარკის უჯრედიდან და ნაწილობრივ ზურგის ტვინის კომისურალური უჯრედებიდან საწყისი იღებს ჰოვერსისა და ფლეგსიგის კონების ნერვული ბოჭკოები. ზურგის ტვინ-ნათხემის გზებით აფერენტული იმპულსების გატარების დარღვევას თან სდევს რთული მოძრაობების მოშლა, რომელთა დროსაც აღინიშნება კუნთოვანი ტონუსის დარღვევა და ატაქსიის მოვლენები, როგორც ეს შეიმჩნევა ნათხემის დაზიანებისას. პროპრიორეცეპტორებიდან იმპულსები ვრცელდება გატარების მაღალი სიჩქარის



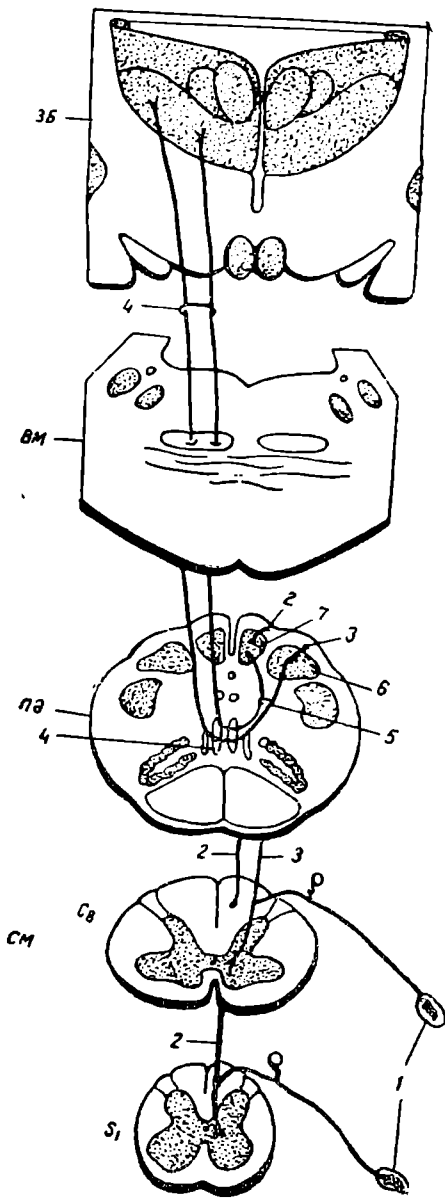
სურ. 227. ზურგის ტვინში უკანა ფესვების ბოჭკოთა მსვლელობის სქემატური გამოსახულება (რენსონისა და კლარკის მიხედვით).

1 — უკანა ფესვის მსხვილი ბოჭკოები; 2 — უკანა ფესვის წვრილი ბოჭკოები; 3 — უკანა სვეტები; 4 — უკანა-ლატერალური ბაგირი (ლისაუერის ტრაქტი); 5 — დორსალური ზურგის ტვინ-ნათხემის ტრაქტი; 6 — ენტერალური ზურგის ტვინ-ნათხემის ტრაქტი; 7 — ლატერალური სპინო-თალამური ტრაქტი; 8 — ენტერალური სპინო-თალამური ტრაქტი.

(140 მ/წამ-მდე) მქონე Ax ჯგუფის მსხვილი მიელინინიანი ბოჭკოებით. რომლებიც ქმნიან ზურგის ტვინ-ნათხემის გზას და გოლისა და ბურდახის კონების უფრო ნელა გამტარი (70 მ/წამ-მდე) ბოჭკოებით. კუნთების, სახსრებისა და მყესების რეცეპტორებიდან იმპულსების გატარების დიდი სიჩქარე, ალბათ, დაკავშირებულია შესრულებული მამოძრავებელი აქტის ხასიათის შესახებ ინფორმაციის სწრაფად მიღების მნიშვნელობასთან ორგანიზმისათვის, რაც უზრუნველყოფს მის მუდმივ კონტროლს.

ტკივილისა და ტემპერატურული რეცეპტორებიდან იმპულსები წილიან ზურგის ტვინის უკანა რქების უჯრედებთან; აქედან იწყება აფერენტული გზის მეორე ნეირონი. ამ ნეირონის მოჩივები ამავე სეგმენტის დონეზე, სადაც მოთავსებულია ნერვული უჯრედის სხელი, გადადიან საწინააღმდეგო მხარეს, შედიან გვერდითი სვეტების თეთრ ნივლიერებაში და ლატერალური სპინო-თალამური გზის შედგენილობაში (იხ. სურ. 227) მიდიან მხედველობის ბორცვებისაკენ. სადაც იწყება მესამე ნეირონი, რომელიც იმპულსებს ატარებს დიდი ჰემისფეროების ქერქისაკენ. ტკივილისა და ტემპერატურული რეცეპტორებიდან იმპულსები ნაწილობრივ გაივლიან იმ ბოჭკოებშიც, რომლებიც მიემართებიან ზევით ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების უკანა რქებით. ტკივილისა და ტემპერატურული მგრძნობელობის გამტარებლები წარმოადგენენ AΔ ჯგუფის წვრილ მიელინინიან ბოჭკოებსა და უმიელინო ბოჭკოებს, რომლებიც გამოირჩევიან გატარების მცირე სიჩქარით.

ზურგის ტვინის ზოგიერთ დაზიანებათა დროს შეიძლება აღინიშნებოდეს მხოლოდ ტკივილის ან მხოლოდ ტემპერატურული მგრძნობელობის მოშლა. უფრო მეტიც, შეიძლება დარღვეული იყოს მხოლოდ სითბოს, ან მხოლოდ სიცივის შეგრძნება. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ შესაბამისი რეცეპტორებიდან ზურგის ტვინისაკენ იმპულსიცაა მიდის სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოებით.



სურ. 228. ზურგის ტიკინის უკანა სვეტების გამტარი გზების სქემა.

1 — კანის ტაქტილური რეცეპტორები; 2 — გოლის ნაზი კონა (*fasciculus gracilis*); 3 — ბურღახის სოლისკონა (*fasciculus cuneatus*); 4 — მედიალური მარჯულო (*lemniscus medialis*); 5 — მედიალური მარჯულის ჯვარედინი; 6 — ბურღახის ბირთვი მოგრძო ტიკინში; 7 — გოლის ბირთვი მოგრძო ტიკინში; CM — ზურგის ტიკინი (C₈ და S₁ სეგმენტები); BM — მოგრძო ტიკინი; 3B — მხედველობის ბორცვები (ჩანს ბირთვები, განსაკუთრებით უკანა კენტრალური, სადაც მთავრდება მედიალური მარჯულის ბოჭკოები).

კანის ტაქტილური რეცეპტორებიდან იმპულსები მიდიან უკანა რქების უჯრედებთან, რომელთა მორჩებიც რუხი ნივთიერების გზით რამდენიმე სეგმენტზე აღინიშნება, გადადიან ზურგის ტიკინის მოპირდაპირე მხარეზე, შედიან თეთრ ნივთიერებაში და კენტრალური სპინო-თალამური გზის შედგენილობაში გავლით იმპულსები მიჰყავთ მხედველობის ბორცვების ბირთვებთან. სადაც მოთავსებულია მესამე ნეირონი, რომელიც მიღებულ ინფორმაციას გადასცემს დიდი ჰემისფეროების ქერქს. კანის შეხებისა და ზეწოლის რეცეპტორებიდან იმპულსები ნაწილობრივ გადიან აგრეთვე გოლისა და ბურღახის კონებში.

არსებითი განსხვავებაა გოლისა და ბურღახის კონების ბოჭკოებით და სპინო-თალამური გზების ბოჭკოებით მოტანილი ინფორმაციის ხასიათში, აგრეთვე ერთი და მეორე გზით იმპულსების ვავრცელების სიჩქარეში. უკანა სვეტების აღმავალი გზებით იმპულსების ვავრცელების სიჩქარეში. უკანა სვეტების აღმავალი გზებით იმპულსები გადაიცემა შეხების რეცეპტორებიდან, რაც უზრუნველყოფს გაღიზიანების ადგილის ზუსტი ლოკალიზაციის შესაძლებლობას. ამ გზების ბოჭკოები ატარებენ აგრეთვე დიდი სიხშირის იმპულსებს, რომლებიც აღმოცენდებიან რეცეპტორებზე ვიბრაციის მოქმედებისას. აქვე ტარდება იმპულსები ზეწოლის რეცეპტორებიდან, რომლებიც იძლევიან გაღიზიანების ინტენსივობის ზუსტად განსაზღვრის საშუალებას. სპინო-თალამური გზებით იმპულსები ტარდება შეხების, წნევის, აგრეთვე ტემპერატურული და ტკივილის რეცეპტორებიდან, რაც არ უზრუნველყოფს გაღიზიანების ლოკალიზაციისა და ინტენსივობის ზუსტ დიფერენცირებას.

გოლისა და ბურღახის კონებში გამავალი ბოჭკოები, რომლებიც გადასცემენ უფრო დიფერენცირებულ ინფორმაციას მოქმედ გაღიზიანებაზე, იმპულსებს ატარებენ დიდი სიჩქარით, ამასთან ერთად ამ იმპულსთა სიხშირე შეიძლება მნიშვნელოვან ფარგლებში ცვალებადობდეს. სპინო-თალამური გზების ბოჭკოებს აქვთ გატარების მცირე სიჩქარე; გაღიზიანების სხვადასხვა ძალისას მათში გამავალი იმპულსების სიხშირე ოდნავ იცვლება.

აფერენტული გზებით გამავალი იმპულსება, როგორც წესი, გენერირებენ ამგზნებ პოსტინაპსური პოტენციალს, რომელიც საკმაოდ ძლიერია იმისათვის, რომ გამოიწვიოს აღმავალი აფერენტული გზას შემდგომ ნეირონში ვავრცელებადი იმპულსის წარმოქმნა. თუმცა ერთი ნეირონიდან მეორეზე გადასული იმპულსები შეიძლება შეკავდეს, თუ მოცემულ მომენტში ცენტრალური ნერვული სისტემა სხვა აფერენტული

ბული გამტარებით იღებს ორგანიზმისათვის რომელიმე უფრო მნიშვნელოვან ინფორმაციას.

ზურგის ტვინის დაღმავალ გზებით მასთან იმპულსები მოდიან ზემდებარე ეფექტორული ცენტრებიდან. თავის ტვინის ცენტრებიდან დაღმავალი გზებით იმპულსების მიღებითა და ამ იმპულსების მომუშავე ორგანოებთან გადაცემით ზურგის ტვინი ასრულებს გამტარ-შემსრულებლის როლს.

კორტიკოსპინალური, ანუ პირამიდული გზებით, რომლებიც გაივლიან ზურგის ტვინის წინა და გვერდით სვეტებში, ზურგის ტვინთან უშუალოდ მოდის იმპულსები დიდი ჰემისფეროების ქერქის მსხვილი პირამიდული უჯრედებიდან. პირამიდული გზების ბოკოები შუამდებარე და მოტორულ ნეირონებზე ქმნიან სინაპსებს (პირდაპირი კავშირი პირამიდული ნეირონებისა მოტონეირონებთან აქვთ მხოლოდ აღმანასა და მიმუშებელს). კორტიკოსპინალური გზების შედგენილობაში არის მილიონამდე ნერვული ბოკო, რომელთა შორის 3%-დეა 16 მკ მქონე დამეტრის მსხვილი ბოკოები, რომლებიც ეკუთვნიან A α ტიპს და ახასიათებთ გატარების დიდი სიჩქარე (120—140 მ/წამ-მდე). ეს ბოკოები წარმოადგენენ ქერქის მსხვილი პირამიდული უჯრედების მორჩებს. დანარჩენ ბოკოებს აქვთ 4 მკ-დე დამეტრი და გატარების ბევრად უფრო ნაყლები სიჩქარე. ამ ბოკოთა მნიშვნელოვანი რაოდენობა იმპულსებს ატარებს ეფექტაციური ნერვული სისტემის სპინალურ ნეირონებთან.

გვერდითი სვეტების კორტიკოსპინალური გზები ჩვარედინდებიან მოგრძო ტვინის ქვედა მესამედის დონეზე. წინა სვეტების კორტიკოსპინალური გზები (ე. წ. პირდაპირი პირამიდული გზები) მოგრძო ტვინში არ ჩვარედინდებიან; ისინი მოპირდაპირე მხარეს გადადიან იმ სეგმენტთან ახლოს, სადაც ბოლოვდებიან. კორტიკოსპინალური გზების ამ გადაჩვარედინებასთან დაკავშირებით ერთი ჰემისფეროს მოტორული ცენტრების დარღვევა იწვევს სხეულის საწინააღმდეგო მხარის მუსკულატურის დამბლას.

პირამიდული ნეირონების ან მათგან დაღმავალი კორტიკოსპინალური ტრაქტის ნერვული ბოკოების დაზიანებიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ ჩნდება ზოგიერთი პათოლოგიური რეფლექსი. პირამიდული გზების დაზიანების ტიპიურ სიმპტომს წარმოადგენს ბაბინსკის გაუკუღმართებელი კანტერფის ძირის რეფლექსი. იგი იმაში გამოიხატება, რომ ტერფის ძირის შტრიხული გალიზიანება იწვევს დიდი თითის განზიდვას და ფეხის დანარჩენი თითების მარაოსებრ გაშლას; ასეთი რეფლექსი მიიღება ახალშობილებშიც, რომელთა პირამიდულ გზებს თავიანთი განვითარება ჯერ არ დაუმთავრებიათ. ჯანმრთელ ზრდასრულ ადამიანებში ტერფის ძირის კანის შტრიხული გალიზიანება იწვევს თითების რეფლექსურ მოხრას.

კორტიკოსპინალური ტრაქტის ბოკოებით წარმოქმნილ სინაპსებში შეიძლება აღმოცენდეს როგორც ამგზნები, ისე შემაკავებელი პოსტსინაპსური პოტენციალები. ამის შედეგად შეიძლება აღმოცენდეს მოტონეირონების აგზნება ან შეკავება.

კორტიკოსპინალური გზების წარმოქმნილი პირამიდული უჯრედების აქსონები იძლევიან კოლატერალებს, რომლებიც ბოლოვდებიან ზოლიანი სხეულისა და ჰიპოთალამუსის ბირთვებში, წითელ ბირთვში, ნათხევში, ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაში. ყველა ჩამოთვლილი ბირთვებიდან, იმპულსები ექსტრაკორტიკოსპინალურად ანუ ექსტრაპირამიდულად წოდებული დაღმავალი გზებით აღწევენ ზურგის ტვინის შუამდებარე ნეირონებს. ამ დაღმავალი გზებიდან მთავარია რეტიკულო-სპინალური, რუმბრო-სპინალური, ტექტო-სპინალური და ვესტიბულო-სპინალური ტრაქტები. რუმბრო-სპინალური ტრაქტით (მონაკოვის კონით) ზურგის ტვინთან იმპულსები მოდის ნათხევიდან, ოთხგორაკიდან და ქერქქვეშა ცენტრებიდან. ამ გზით გამავალ იმპულსებს მნიშვნელობა აქვთ მოძრაობათა კოორდინაციასა და კუნთების ტონუსის რეგულაციაში. ვესტიბულო-სპინალური ტრაქტი მიდის მოგრძო ტვინში არსებული ვესტიბულური ბირთვებიდან წინა რქის უჯრედებთან. ამ გზით მომავალი იმპულსები უზრუნველყოფენ სხეულის მდებარეობის ტონური რეფლექსების განხორციელებას. რეტკულო-სპინალური გზები რეტკულური ფორმაციის გამაქტივებელ და შემაკავებელ გავლენებს გადასცემენ ზურგის ტვინის ნეირონებს. ისინი გავლენას ახდენენ როგორც მოტორულ, ისე შუამდებარე ნეირონებზე. გარდა ამ გრძელი დაღმავალი გზებისა (ზურგის ტვინის თეთრ ნივთიერებაში) არის კიდევ მოკლე გზებიც, რომლებიც აკავშირებენ ზემდებარე სეგმენტებს ქვემდებარე სეგმენტებთან.

მოგრძო ტვინი და ვაროლის ხიდი (უკანა ტვინი)

მოგრძო ტვინისა და ვაროლის ხიდს აერთიანებენ უკანა ტვინის საერთო სახელწოდების ქვეშ. ისინი შუა ტვინთან ერთად წარმოქმნიან ტვინის ღეროს, რომლის შედგენილობაშიც შედის მრავალი ბირთვი და აღმავალი და დაღმავალი გზები. დიდი ფუნქციური მნიშვნელობა აქვს ტვინის ღეროში მოთავსებულ ბადისებურ წარმონაქმნს — რეტიკულურ ფორმაციას.

ანატომიურად და ფუნქციურად ტვინის ღერო დაკავშირებულია ზურგის ტვინთან, ნათხემთან და დიდ ჰემისფეროებთან. მასში შეიკვრება მრავალი რთულ-მაკოორდინირებელი რეფლექსების რკალი. აქ მოთავსებულია სუნთქვის, გულის მოქმედების, სისხლძარღვთა ტონუსის მარეგულირებელი სასიცოცხლო ცენტრები. აქვეა საჭმლის მომნელებელი და მთელი რიგი სხვა ორგანოების ფუნქციათა მარეგულირებელი ცენტრები.

ტვინის ღეროს ფიზიოლოგიის ექსპერიმენტული შესწავლისას არსებითი სიძნელე იმაში მდგომარეობს, რომ მისი გადაკვეთები ცხოველებში იძლევა ფუნქციური მოშლის სხვადასხვა სურათს, რადგანაც სხვადასხვა სახის ცხოველებში ტვინის ანალოგიური განყოფილებების როლი სხვადასხვაა. ამიტომ ადამიანის ტვინის ღეროს ფიზიოლოგიის გასაგებად დიდი მნიშვნელობა აქვს სხვადასხვა დაავადებათა დროს ფუნქციათა მოშლის კლინიკურ დაკვირვებებს, რომელთა დროსაც ადგილი აქვს ღეროს ბირთვებისა ან გამტარი გზების დაზიანებას.

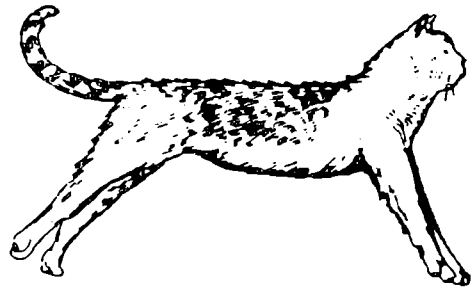
უკანა ტვინის გამტარი გზები

ზურგის ტვინიდან თავის ტვინში და თავის ტვინიდან ზურგის ტვინში მიმავალი ყველა ნერვული იმპულსი გაივლის ვაროლის ხიდსა და მოგრძო ტვინს. ზოგიერთი მათგანი აქ გადაირთვება ახალ ნეირონზე, რომელიც იმპულსებს გადასცემს ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებს. ასე მოსდის იმ იმპულსებს, რომლებიც გადიან გოლისა და ბურდახის კონებში. უკანა ტვინში ზღემა მთელი რიგი გამტარი გზების გადაჯვარედინება, მაგალითად გვერდითი კორტიკოსპინალური ტრაქტისა და გოლისა და ბურდახის ბირთვებიდან მომავალი აფერენტული გზებისა (მოგრძო ტვინის აღმავალი გზების გადაჯვარედინება ზღემა მედიალური მარყუჟის მიდამოში). ზოგიერთი გამტარი გზის ბოჭკოები ბოლოვდება უკანა ტვინში, სადაც შუამდებარე და მოტორულ ნეირონებზე ქმნის სინაპსებს. ასე მაგალითად, უკანა ტვინში ბოლოვდება კორტიკო-ბულბარული ტრაქტი, რომლითაც ქერქიდან იმპულსები მოდიან თავის ტვინის ნერვების მამოძრავებელ ბირთვებთან (სურ. 229). უკანა ტვინიდან გამოდიან ზოგიერთი დაღმავალი გზები, რომლებითაც ზურგის ტვინთან აღწევენ მისი ნეირონების მდგომარეობისა და მოქმედების შემცველი იმპულსები. ასეთებია რეტიკულო-სპინალური გზები და ვესტიბულო-სპინალური კონა.

თუ კატას ან შინაურ კურდღელს გადავუკვეთავთ ტვინის ღეროს მოგრძო ტვინის ზევით ისე, რომ წითელი ბირთვი აღმოჩნდეს გადაკვეთის ხაზის ზევით (ასეთ ოპერაციას დეცერებრაციას უწოდებენ), მაშინ ცხოველს განუვითარდება სხეულის მუსკულატურის განსაკუთრებული მდგომარეობა, რომელსაც დეცერებრაციული რიგიდობა ეწოდება (ჩ. შერინგტონი). ეს მდგომარეობა ხასიათდება გამშლელი მუსკულატურის ტონუსის მკვეთრი მომატებით. ცხოველის კიდურები ძლიერ გაჭიმულია, თავი გადაგდებულია უკან, კუდი აწეულია (სურ. 230). საჭიროა ძალის დახარჯვა იმისათვის, რათა კიდურები სახსრებში მოიხაროს; ნაძალადევი მოხრის შეწყვეტის შემდეგ კიდურები კვლავ გააშლება. დეცერებრაციული რიგიდობის მდგომარეობაში მყოფი ცხოველი შეიძლება ფეხებზე დაეყენოთ და იგი უმოძრაოდ იდგება გაშლილ თათებზე, თუ სხეულის სიმძიმის ცენტრის პროექცია გადის საყრდენი სიბრტყის შუა წერტილში.

უკანასკნელ ხანებამდე დეცერებრაციული რიგიდობის განვითარებას უკავშირებდნენ მხოლოდ წითელი ბირთვის გამოთიშვას და მისი მარეგულირებელი გავლენის შეწყვეტას ზურგის ტვინის იმ სეგმენტურ აპარატებზე, რომლებიც მართავენ კუნთოვან ტონუსს. ამჟამად ნაჩვენებია, რომ დეცერებრაციული რიგიდობის განვითარებაში არსებითი როლი ეკუთვნის წითელი ბირთვის გარდა

აგრეთვე მოგრძო და შუა ტვინის რეტკულურ ფორმაციასაც. წითელი ბირთვები იმპულსებს იღებენ დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან, ქერქ-ქვეშა ბირთვებიდან და ნათხემიდან. ისინი წარმოადგენენ ექსტრაკორტიკოსპინალური გზის ერთ-ერთ შუამდგომარე სადგურს და გზავნიან მაკორეგირებელ იმპულსებს ზურგის ტვინის ნეირონებთან რუბროსპინალური ტრაქტით. წითელ ბირთვებს აქვთ მრავალრიცხოვანი კავშირები ტვინის ღეროს რეტკულურ ფორმაციასთან და მასთან ერთად არეგულირებენ კუნთოვან ტონუსს. წითელი ბირთვის კავშირის გაწყვეტა მოგრძო ტვინის ზემო ნაწილის რეტკულურ ფორმაციასთან ალბათ დეცერებრაციული რიგიდობის განვითარების ძირითად მიზეზს წარმოადგენს. ეს მდგომარეობა ქრება რომბისებური ფოსოს ქვედა საზღვრის ღონეზე მოგრძო ტვინის გადაკვეთის შემდეგ, რაც მიუთითებს ტვინის ამ ნაწილის რეტკულური ფორმაციის როლზე დეცერებრაციულ რიგიდობაში.



სურ. 230 კატის დეცერებრაციული რიგიდობა.

მუსკულატურის ტონურ დაჭიმვას, რაც ვითარდება დეცერებრაციის შემდეგ, აქვს რეფლექსური წარმოშობა. ამაზე ის მიუთითებს, რომ ერთ-ერთი უკანა კიდურის მაინერვირებელი უკანა ფესვების გადაკვეთის შემდეგ მისი მუსკულატურის რიგიდობა ქრება.

უკანა კიდურების მუსკულატურის რიგიდობის წარმოქმნაში ძირითადი მნიშვნელობა აქვს მისი პროპრიორეცეპტორებიდან მომავალ იმპულსებს. წინა კიდურების რიგიდობა ვითარდება კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორები-

დან და ვესტიბულორეცეპტორებიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში იმპულსების მოსვლის შედეგად. ამ რეცეპტორებიდან მოსულ იმპულსებს, როგორც ნაჩვენებია იქნება ქვევით, განსაკუთრებული მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნით ტონურ რეფლექსებში.

ადამიანს ხშირად უვითარდება რიგიდობა ტვინის ღეროს ზემდებარე ნაწილებისა და ქერქქვეშა ბირთვების დაზიანებისას შუა ტვინის დაზიანების გარეშე. ადამიანის ზემო კიდურების რიგიდობა გამოვლინდება მომხრელების, და არა გამშლელების ტონუსის გაძლიერებაში, როგორც ამას ადგილი აქვს კატისა და ძაღლის შემთხვევაში.

ტვინის ღეროს ტონური რეფლექსები

ტვინის ღეროს — მისი ბულბარული და განსაკუთრებით მეზენცეფალური ნაწილების — უმნიშვნელოვანეს ფუნქციას წარმოადგენს სივრცეში სხეულის მდებარეობის მიხედვით კუნთოვანი ტონუსის გადანაწილება. ტონუსის გადანაწილება ხორციელდება რეფლექსური გზით და უზრუნველყოფს სხეულის წონასწორობის დაცვას.

მრავალფეროვანი ტონური რეფლექსების მთელი ერთიანობა რ. მაგნუსმა დაყო ორ დიდ ჯგუფად: 1) სტატიკური რეფლექსები, რომლებიც აპირობადებენ სხეულის გარკვეულ მდგომარეობას სივრცეში, და 2) სტატოკინეტიკური რეფლექსები, რომლებიც გამოიწვევა სხეულის გადაადგილებით. სტატიკური რეფლექსები თავის მხრივ იყოფა ორ დიდ ჯგუფად. პირველი მათგანი უზრუნველყოფს სხეულის გარკვეულ მდებარეობას ან პოზას; ესენია მდებარეობის, ანუ პოზურ-ტონური რეფლექსები. მეორე ჯგუფი უზრუნველყოფს არაბუნებრივი მდგომარეობიდან სხეულის ნორმალურ მდგომარეობაში დაბრუნებას. ამ რეფლექსებს დაყენებითი, ანუ გამმართველი რეფლექსები ეწოდება.

მდებარეობის რეფლექსების ღეროს ხდება ტონუსის გადანაწილება, მაგალითად ამა თუ იმ კიდურებში გამშლელი კუნთების ტონუსის შემცირება და მომხრელი კუნთების ტონუსის გაზრდა. ასეთი რეფლექსები ხორციელდება მოგრძო ტვინის ცენტრებით. სხეულის მდებარეობის რეფლექსების აღმოცენებაში ძირითადი მნიშვნელობა ენიჭება ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორებიდან და კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორებიდან მოსულ აფერენტულ იმპულსებს.

ლაბირინთების მონაწილეობა მოგრძო ტვინის ტონურ რეფლექსებში. ლაბირინთების მნიშვნელობა ტონურ რეფლექსებში შემდეგნაირად იყო ნაჩვენები რ. მაგნუსისა და ა. დე-კლეინის მიერ. დეცერებრირებულ ცხოველს კისერზე უკეთებდნენ თაბაშირის ნახვევს ისე, რომ სხეულის მიმართ თავი ინარჩუნებდა მუდმივ მდებარეობას და შესაბამისად, კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორებიც ვერ ღიზიანდებოდა. შემდეგ, ცხოველის ატრიალებდნენ ორივე საფეთქელზე გამავალი ღერძის გარშემო. თუ ცხოველი იწვა ზურგით ქვევით, მაშინ გამშლელების ტონუსი ხდებოდა მაქსიმალური; თუ იგი იწვა ზურგით ზევით, მაშინ ამ კუნთების ტონუსი მცირდებოდა. ამ შემთხვევაში სხეულის ყველა ნაწილის შეფარდებითი მდებარეობა უცვლელი იყო, იცვლებოდა მხოლოდ სიმძიმის ძალის მიმართულება სხეულის მიმართ;

აქედან გამომდინარეობს, რომ ტონური რეფლექსი შეიძლება დაწყებულიყო მხოლოდ იმ რეცეპტორებში, რომლებიც მგრძნობიარენი არიან დედაქმნის მაზიდულობის მიმართულების შეცვლისადმი, ე. ი. ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორებში.

მართლაც, თუ ამ ცდებს ჩავატარებთ დეცერებრივად ცხოველებზე, რომელთაც წინასწარ დაზიანებული აქვთ ლაბირინთები, მაშინ ტრიალის დროს ტონუსის განაწილებაში არავითარი ცვლილებები არ აღინიშნება.

კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორების მონაწილეობა მხარეში ტვინის ტონურ რეფლექსებში. დაზიანებული ლაბირინთის მქონე ცხოველებს შეიძლება აღმოუჩინოთ ტონური რეფლექსები, თუ შევცვლით თავის მდებარეობას სხეულის მიმართ. ამ დროს ხდება კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორების გაღიზიანება, რის შედეგადაც სხვადასხვა კუნთოვან ჯგუფში წარმოიქმნება ტონუსის რეფლექსური გადანაწილება. თავის უკან გადაწევისას მაღლა იწევს წინა კიდურების გამშლელი კუნთების ტონუსი და ქვეითდება უკანა კიდურების გამშლელი კუნთების ტონუსი. წინა და უკანა კიდურების კუნთების ტონუსის საწინააღმდეგო ცვლილებები ხდება გულმკერდისაკენ თავის დახრისას. თავის მობრუნებისას წარმოიქმნება კუნთოვანი ტონუსის შემდეგი ცვლილებები: წინა კიდურების გამშლელების ტონუსის მომატება იმ მხარეზე, საითაც არის მიბრუნებული თავი და საწინააღმდეგო მხარეზე კიდურების მომხრელების ტონუსის მომატება. ასეთი რეფლექსები დამოკიდებულია კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორებზე; ზურგის ტვინის კისრის სეგმენტების უკანა ფესვების გადაკვეთის შემდეგ ტონუსის გადანაწილება არ ხდება.

აღწერილი ტონური რეფლექსები ყველაზე უკეთესად მიიღება დეცერებრივად ცხოველებზე, რომლებსაც ტვინის ზემდებარე ნაწილებიდან მომავალი იმპულსები არ ურთულებენ სურათს. მსგავსი რეფლექსები აღინიშნებათ ახალშობილებს, რომლებსაც ტვინის ზემდებარე ნაწილების დაავადების, მაგალითად, ტვინში სისხლის ჩაქცევის ან თავის წყალმანკის შემდეგ ფაქტიურად ჰქონდათ დეცერებრაცია. ზოგიერთ შემთხვევებში ასეთი რეფლექსები აღინიშნებათ მოზრდილ ადამიანებსაც ტვინში სისხლის ჩაქცევის შემდეგ, რაც იწვევს სხეულის ნახევრის დამბლას — პ ე მ ი პ ლ ე გ ი ა ს.

აღწერილის ანალოგიური მუსკულატურის ტონუსის გადანაწილების მოვლენებს ადგილი აქვს ნორმალურ, არაოპერირებულ ცხოველშიც. თუ კატის თავის ზემოდ დაიჭერთ ხორცის ბაჭერს, იგი ასწევს თავს, ამ დროს წინა კიდურები გაიშლება, უკანა მოიხრება და ცხოველი ჯდება და იღებს გადახტომისათვის მოხერხებულ პოზას (სურ. 231, ა). ხოლო თუ კატის თავის წინ დავდგამთ თევზს რძით, იგი თავს ხრის დაბლა, რაც იწვევს წინა თავების მოხრას და უკანა თავების მცირე გაშლას; ტონუსის ასეთი გადანაწილების შედეგად კატას შეუძლია დაიწყოს რძის ლოკვა (სურ. 231, ბ). თუ თავის ფახუნზე კატა თავს მიაბრუნებს მარჯვნივ, მაშინ ამ მოძრაობის მეოხებით მას უძლიერდება სხეულის მარჯვენა ნაწილში გამშლელების ტონუსი, რაც ქმნის კარგ საყრდენს და საწინააღმდეგო მხარეზე მცირდება გამშლელების ტონუსი. ტონუსის ასეთი გადანაწილება ხელს უწყობს სწორედ მარცხენა მხარის კიდურების შემდგომ მოძრაობას და შესაბამისად სხეულის მობრუნებას მარჯვნივ, გაქცეული თავის მხარეზე.

მაგნუსის მიერ ნანახი კანონზომიერებანი აღინიშნება ადამიანშიც სპორტული და გიმნასტიკური ვარჯიშებისას; მათ სწორ გამოყენებას მნიშვნელობა აქვს უფრო რაციონალური ვარჯიშისათვის. ამ კანონზომიერებით საბუთდება სპორტის ფიზიოლოგიის პრინციპი, რასაც „თავის წამყვანი როლის პრინციპი“ ეწოდება. ამ უკანასკნელის თანახმად, სხეულის მოძრაობები აღვივდება, თუ მათ წინ უსწრებს თავის შესაბამისი მოძრაობები, რაც აპირობებს სხეულისა და კიდურების მუსკულატურის ტონუსის ყველაზე ხელსაყრელ განაწილებას გარკვეული მოძრაობის შესასრულებლად. ასე მაგალითად, ციგურებზე სრიალისას სარბენ ბილიკებზე

მობრუნების დროს თავი უნდა ტრიალდებოდეს შესაბამისი მიმართულებით. შტანგის ატაცის ან აკვრისას თავის მიბრუნება იმ ხელის მხარეზე, რომელიც აწარმოებს ატაცს ან აკვრას, და თავის ოდნავ უკან გადაწევა, ადვილეს მოძრაობას. ფიზიოლოგიური თვალსაზრისით თავის არასწორ მდებარეობისას ზოგიერთი გიმნასტიკური ვარჯიში ძნელდება და შეუძლებელიც კი ხდება.

გამმართველი რეფლექსები. ტონური გამმართველი ანუ დაყენებითი რეფლექსები ხორციელდება შუა ტვინით და შესაბამისად ისინი არა აქვთ ბულბარულ ცხოველებს. ოთხგორაკის ზევით ტვინის გადაკვეთის ოპერაციის შემდეგ ცხოველი რამდენიმე ხნის განმავლობაში თავს სწევს მაღლა, ხოლო შემდგომ სწევს მთელ სხეულსაც და დგება ფეხებზე, ე. ი. იღებს ბუნებრივ პოზას. ასეთი რეფლექსები აღენიშნება მხოლოდ მთლიანი შუა ტვინის მქონე ცხოველებს. ამ რეფლექსების განხორციელებაში მონაწილეობენ ლაბირინთების, კისრის კუნთებისა და სხეულის კანის საფარველის რეცეპტორები.

თუ ცხოველი გვერდზე წევს, მაშინ იგი თავს ასწევს და დაყენებს მას ბუნებრივ მდებარეობაში თხემით ზევით. ეს ხდება რეფლექსურად ვესტიბულური აპარატის რეცეპტორების გაღიზიანების შედეგად, რომლებიც ღიზიანდებიან სიმძიმის ძალის არაბუნებრივი მიმართულებით. მაგრამ ვესტიბულური აპარატის დაზიანების დროსაც კი თავი სწორდება; ცხოველი თავს წამოსწევს იმ შემთხვევაში, თუ სხეული წევს გვერდზე რომელიმე მყარ ზედაპირზე, როცა ღიზიანდება კანის რეცეპტორები მხოლოდ ერთ მხარეზე. ასეთ შემთხვევაში კანის ერთმხრივი გაღიზიანების საპასუხოდ ხდება თავის რეფლექსური გასწორება. რომ ამ შემთხვევაში საქმე სწორედ კანის ნერვების ერთმხრივ გაღიზიანებაშია, მტკიცდება შემდეგნაირად: თუ გვერდზე დაწოლილ ცხოველს ზევიდან დავადებთ ფიცარს მცირე ტვირთით, მაშინ ამ შემთხვევაში ადგილი ექნება კანის ნერვების ორმხრივ სიმეტრიულ გაღიზიანებას და თავი კვლავ დაეშვება ძირს. როგორც კი ფიცარს მოვაცილებთ და კვლავ განხორციელდება ერთმხრივი გაღიზიანება, თავი რეფლექსურად კვლავ აიწევს ზევით.

თავის აწევა შეადგენს გამმართველი რეფლექსების მხოლოდ პირველ ფაზას. მეორე ფაზა მდგომარეობს სხეულის რეფლექსურ გამართვაში, რაც თან სდევს თავის გამართვას. ამ რეფლექსსაც ორმაგი საწყისი აქვს: იგი აღმოცენდება კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორებისა და სხეულის კანის რეცეპტორების გაღიზიანებით.

როცა პირველი ფაზის შედეგად გვერდზე მწოლიარე დეცერებრივებული ცხოველის თავი მაღლა აიწევს, მაშინ ღიზიანდებიან კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორები და ამ გაღიზიანების საპასუხოდ იკუმშებიან სხეულის გამმართველი კუნთები. ამრიგად, ჯერ აიწევა თავი, ხოლო შემდეგ, როგორც თავის აწევის შედეგი, — სხეული, და ცხოველი იღებს ნორმალურ პოზას.

თუ მწოლიარე მდგომარეობაში თავის ფიქსირებისას არ მივცემთ მას გამართვის საშუალებას, მაშინ სხეული მაინც გაიმართება, ამჯერად კისრის კუნთების პროპრიორეცეპტორების გაღიზიანებისაგან დამოუკიდებლად, სხეულის იგივე მხარეზე, რომელზედაც წევს ცხოველი, კანის ცალმხრივი გაღიზიანების შედეგად. ეს შეიძლება დადასტურდეს ზემოთ მოყვანილის ანალოგიური ცდით: თუ ცხოველს ზევიდან დავადებთ ფიცარს, მაშინ კანის ასეთი ორმხრივი გაღიზიანებისას სხეულის გამმართველი რეფლექსი არ აღინიშნება.

ამრიგად, როგორც თავის, ისე სხეულის გამართვისათვის არსებობს ორი მექანიზმი: პირველ შემთხვევაში — ვესტიბულური აპარატისა და კანის ზედაპირის რეცეპტორების გაღიზიანება, მეორეში — კისრის კუნთების პროპრიო-

რეცეპტორებისა და სხეულის კანის რეცეპტორების¹ გაღიზიანება. ამ ტონური რეფლექსების ცენტრები მოთავსებულია შუა ტვინში და წითელი ბირთვი მათ განხორციელებაში აქტიურად მონაწილეობს.

ვესტიბულური აპარატისა და კისრის კუნთების რეცეპტორებიდან მიმავალი იმპულსები განაპირობებენ აგრეთვე თავის მოძრაობას თავის სხვადასხვა მდებარეობისას.

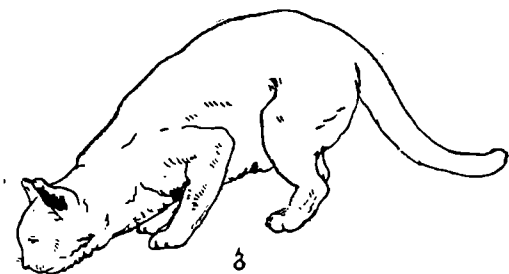
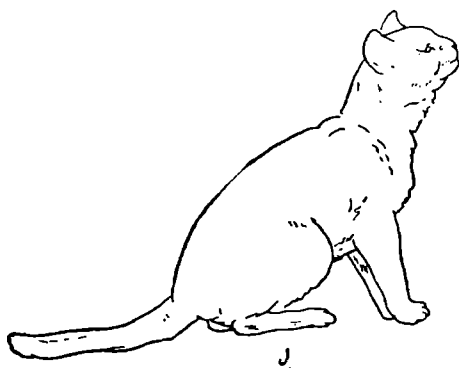
სტატო-კინეტიკური რეფლექსები. სტატო-კინეტიკური რეფლექსები წარმოიქმნება სხეულის ტრიალისას ან სხეულის მიმართ მისი ცალკეული ნაწილების განაცვლებისას.

სხეულის ტრიალისას აღინიშნება თავის შემდეგი მოძრაობები: დასაწყისში თავი, რამდენადაც ეს შესაძლებელია მოძრაობს ნელა, სხეულის მოძრაობის მოპირდაპირე მხარეზე, შემდეგ სწრაფი მოძრაობით იღებს სხეულის მიმართ ნორმალურ მდებარეობას, ამის შემდეგ იწყება ახალი ნელი მოძრაობა საწინააღმდეგო მიმართულებით და კვლავ სწრაფი მობრუნება და ა. შ. თავის ასეთ მოძრაობას თავის ნისტაგმი ეწოდება.

ტრიალზე თავლები ანალოგიურად რეაგირებენ, ე. ი. ტრიალის მოპირდაპირე მხარეს ნელი მიბრუნებითა და საწყის მდგომარეობაში სწრაფი დაბრუნებით (თვალის ნისტაგმი).

სხეულის მოძრაობების დროს, როცა ხდება სხეულის ცალკეული ნაწილების მდებარეობის შეცვლა, წარმოიქმნება სხეულისა და კიდურების კუნთოვანი ტონუსის გადანაწილება. თუ, მაგალითად, ძალდი მალა ასწევს ერთ ფეხს, მაშინ ტონუსი ძლიერდება დანარჩენ სამ ფეხში, რაც უზრუნველყოფს დგომისას სხეულის უფრო მყარ მდებარეობას.

ცხოველებში სტატო-კინეტიკური რეფლექსები ხორციელდება შუა ტვინის ბირთვების აუცილებელი მონაწილეობით.



სურ. 231. ნორმალური კატის ვესტიბულური ტონური რეფლექსები, რომლებიც დამოკიდებულია თავის მდებარეობაზე.

ტვინის ღეროს რეპროდუქციული ფორმაცია

ტვინის ღეროს ცენტრალურ ნაწილში ანატომიურად გამოყოფილია წარმონაქმნი, რომელიც შედგება სხვადასხვა ტიპისა და ზომის უჯრედთა დიფერენციალური გროვებისაგან; ისინი ერთმანეთთან გადახლართულია სხვადასხვა მიმართულებით მიმავალი მრავალი ბოჭკოთი. რადგანაც მიკროსკოპის ქვეშ ამ

მიდამოს ნერვული ქსოვილის გარეგანი შეხედულება წააგავს ბადეს, ამიტომ ო. დეიტერსმა, რომელმაც წარსული საუკუნის მეორე ნახევარში პირველად აღწერა მისი შენება, მას ბადისებური ანუ რეტეკულური ფორმაცია უწოდა. მისი აღნაგობის ზუსტი აღწერა მოგვცეს ვ. ბეზტერეჟმა და რამონ-კახალმა. რეტეკულურ ფორმაციასთან თავისი სტრუქტურით ახლოს მყოფი ბირთვები მოიპოვება თალამუსშიც; მათგან ქერქისაკენ მიმავალი ნერვული ბოჭკოები ქმნიან ე. წ. არასპეციფიკურ გზებს.

რეტეკულური ფორმაციის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა გამოვლინებული იყო შედარებით გვიან, დიდი ჰემისფეროებისა და ზურგის ტვინის ელექტრული აქტივობის ცვლილებების კვლევის გზით, ცდებში, როცა ჩატარდა რეტეკულური ფორმაციის სხვადასხვა მიდამოს ზუსტად ლოკალიზებული დაზიანება ან გაღიზიანება და მისგან მიმავალი ნერვული გზების გადაკვეთა. რეტეკულური ფორმაციის სხვადასხვა უბნის გასაღიზიანებლად გამოიყენება უწყრილესი ელექტროდები და იხმარება მათი ჩანერგვის სტერეოტაქსიკური პეოლოგია.

დადგენილია, რომ რეტეკულურ ფორმაციას დიდი მნიშვნელობა აქვს ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილების აგზნებადობისა და ტონუსის რეგულაციაში. დაღმავალი რეტეკულო-სპინალური გზებით რეტეკულურ ფორმაციას შეუძლია მოახდინოს ზურგის ტვინის რეფლექსურ მოქმედებაზე როგორც გამააქტივებელი, ისე შემაკავებელი გავლენა. აღმავალი გზებით იგი გამააქტივებელ გავლენას ახდენს დიდი ჰემისფეროების ქერქზე; რეტეკულური ფორმაციიდან და თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან მიმავალი იმპულსები ხელს უწყობენ ქერქის ფხიზელ მდგომარეობაში ყოფნას. რეტეკულური ფორმაციის გავლენით რეფლექსური რეაქციები უფრო ძლიერი და ზუსტი ხდება.

რეტეკულური ფორმაციის აქტივობას, რომლის მეოხებითაც ზორციელდება მისი აღმავალი და დაღმავალი გავლენები, ხელს უწყობს მასთან სხვადასხვა აფერენტული გზების კოლატერალებით მოსული იმპულსები (სურ. 232). ამის შედეგად რეცეპტორების სრულიად სხვადასხვა გაღიზიანებები გავლენას ახდენენ რეტეკულური ფორმაციის მდგომარეობაზე. ამ უკანასკნელის წარმოქმნილი ნეირონები, გარდა იმისა, მაღალმგრძნობიარენი არიან სხვადასხვა ქიმიური აგენტების — ჰორმონებისა და ნივთიერებათა ცვლის ზოგიერთი პროდუქტის მიმართ. რეტეკულური ფორმაცია იმპულსებს იღებს აგრეთვე დიდი ჰემისფეროების ქერქისა და ნათხემის ეფექტრული ცენტრებიდან.

რეტეკულურ ფორმაციაში ხდება როგორც აღმავალი აფერენტული, ისე დაღმავალი ეფერენტული იმპულსების ურთიერთმოქმედება. შესაძლებელია აგრეთვე იმპულსების ცირკულაცია ნეირონების წრიული დახშული ჯაჭვით. ამრიგად, არსებობს რეტეკულური ფორმაციის ნეირონების აგზნების მუდმივი დონე, რომლის მეოხებითაც უზრუნველყოფილია ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილების ტონუსი და მოქმედებისათვის მზადყოფნის გარკვეული ხარისხი.

რეტეკულური ფორმაციის მნიშვნელოვანი როლის აღნიშვნასთან ერთად ზაზი უნდა გაესვას იმას, რომ მისი აგზნების ხარისხს არეგულირებს დიდი ჰემისფეროების ქერქი. ამ უკანასკნელიდან მოსულ იმპულსებს შეუძლიათ კონტროლი გაუწიონ რეტეკულური ფორმაციის აქტივობას.

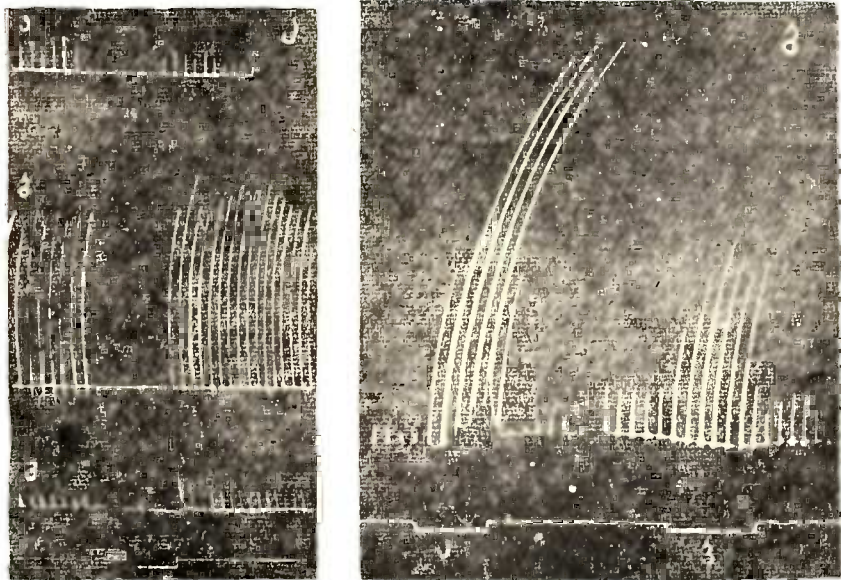
100-ზე მეტი წლის წინათ ი. სეჩენოვმა ბაყაყებზე ექსპერიმენტებით გვიჩვენა, რომ მხედველობის ბორცვების გაღიზიანება სუფრის მარილის კრისტალებით იწვევს ზურგის ტვინის რეფლექსების დათრგუნვას. თავისი ცდების საფუძველზე მეცნიერმა გააკეთა ორი კარდინალური აღმოჩენა. ერთი მათგანი — შეკალების პროცესის აღმოჩენა — დაფასებული იყო მაშინვე. მეორე — რეტიკულო-სპინალური გავლენების აღმოჩენამ — ფართო აღიარება მიიღო მხოლოდ უკანასკნელი 20 წლის განმავლობაში, გ. მეგუნისა და მისი თანამშრომლების შრომების შემდეგ.

გ. მეგუნმა და რ. რეინისმა გვიჩვენეს, რომ ცხოველის მოგრძო ტვინის რეტიკულური ფორმაციის უბნების ელექტრული გაღიზიანება აკავებს საზურგტვინო რეფლექსებს (სურ. 232, ა), ხოლო ცხოველის დეცერებრაციის შემდეგ აქვეითებს მუსკულატურის რიგიდობას. ერთ მხარეზე რეტიკულური ფორმაციის სუსტი გაღიზიანებების დროს შეკავება მოიცავს ზურგის ტვინის ნეირონებს მხოლოდ ამავე მხარეზე. უფრო ძლიერი გაღიზიანებისას კავდება ზურგის ტვინის ორივე ნახევრის ნეირონები; შეკავება აღინიშნება როგორც მომხრელი, ისე გამშლელი რეფლექსების გამოკვლევისას. მსგავსი ეფექტები აღმოცენდებიან მხოლოდ მოგრძო ტვინის ვენტრომედიალური ნაწილის გაღიზიანებისას. ღეროს სხვა უბნების გაღიზიანება არ იწვევს მსგავს მოვლენებს.

ზურგის ტვინის გამტარი გზების გადაკვეთამ მოგვცა საშუალება დადგენილი ყოფილიყო იმ ბოჭკოების მსვლელობა, რომლებითაც ვრცელდება იმპულსები რეტიკულური ფორმაციის ნეირონებიდან და რომლებიც იწვევენ ზურგის ტვინის რეფლექსების დათრგუნვას. ეს ბოჭკოები მოქმედებენ რენშოუს უჯრედებზე და აძლიერებენ მოტონეირონებზე მათ შემაკავებელ ეფექტს. გარდა ამისა, რეტიკულური ფორმაციიდან მოსულ იმპულსებს შეუძლიათ შეაკავონ უშუალოდ მოტონეირონების აქტივობაც.

რეტიკულური ფორმაციის უბნების ხანმოკლე გაღიზიანების შემდეგ წარმოიქმნება ზურგის ტვინის რეფლექსური მოქმედების გაადვილება. ამის საფუძველზე გამოთქმულია მოსაზრება, რომ რეტიკულურ ფორმაციაში არის ნეირონები, რომლებიც გამაქტივებლად მოქმედებენ ზურგის ტვინის ნერვულ უჯრედებზე. ტვინის ღეროს სხვადასხვა უბნის გაღიზიანებით ჩატარებულმა ექსპერიმენტმა დაადასტურა ეს მოსაზრება. აღმოჩნდა, რომ შუამდებარე ტვინში — ჰიპოთალამუსში, შუა ტვინის სახურავისა და ვაროლის ხიდის რუხ ნივთიერებაში და მოგრძო ტვინში იმ მიდამოების პერიფერიულად, რომელთა გაღიზიანებაც ახდენს შემაკავებელ გავლენას, განლაგებულია ზურგის ტვინის რეფლექსური ფუნქციის გამაქტივებელი რეტიკულური ფორმაციის ნეირონები (სურ. 233). ამ უბნების გაღიზიანება აძლიერებს საზურგტვინო რეფლექსებსა და დიდი ჰემისფეროების ქერქის გაღიზიანებით გამოწვეულ ჩონჩხის მუსკულატურის შეკუმშვებს (სურ. 232, ბ). იმ გზების შესწავლით, რომლებითაც ტარდება ზურგის ტვინის ნეირონების გამაქტივებელი იმპულსები, გამოირკვა, რომ ასეთს წარმოადგენენ რეტიკულო-სპინალური ტრაქტის ბოჭკოები. ამასთან გამოირკვა, რომ გამაქტივებელი და შემაკავებელი ბოჭკოები სხვადასხვაა. რეტიკულური ფორმაციის გამაქტივებელი ბოჭკოები ბოლოვდებიან რეფლექსური რკალების შუამდებარე ნეირონებზე. არ არის გამორიცხული, რომ რეტიკულუ-

ჩი ფორმაციის გავლენით საზურგტვინო რეფლექსების გაადვილება ხდება რენ-შოუს უჯრედების შემაკავებელი განმუხტვების დათრგუნვის გამო, რაც იწვევს მოტონერიონების აგზნებადობის მომატებას.



სურ. 232. რეტიკულური ფორმაციის სხვადასხვა უბნების: ზურგის ტვინის შემაკავებელი (ა) და გამაქტივებელი (ბ) უბნების გაღიზიანების ეფექტები (გ. გენის მიხედვით)

ა სურათზე — კუნთის შეკუმშვათა ჩანაწერები მოხრის (ა), მუხლისა (ბ) და დახამხამების (გ) რეფლექსების დროს. ბ სურათზე კუნთის შეკუმშვათა ჩანაწერები დიდი ჰემისფეროების ქერქის გაღიზიანების საპასუხოდ (ა) და მუხლის რეფლექსის დროს (ბ). ორივე სურათზე ქვევით — რეტიკულური ფორმაციის გაღიზიანების აღნიშვნა.

რეტიკულური ფორმაცია გავლენას ახდენს არა მარტო რეფლექსურ მოძრაობებზე (ფ ა ზ უ რ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ი), არამედ ჩონჩხის მუსკულატურის ტონუსზეც (ტ ო ნ უ რ ი რ ე ფ ლ ე ქ ს ე ბ ი).

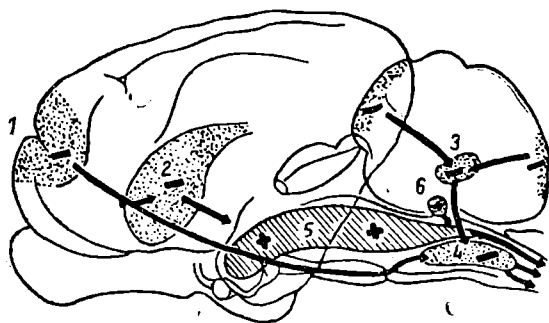
ზურგის ტვინის მაღალი გადაკვეთისას რეტიკულური ფორმაციის გამააქტივებელი და შემაკავებელი მოქმედების აცილება, ალბათ წარმოადგენს სპინალური შოკის აღმოცენებისა და მოგვიანებით განვითარებული ჰიპერრეფლექსიის ერთ-ერთ მიზეზს.

ექსპერიმენტულად დადგენილია რეტიკულური ფორმაციის როლი დეცერებრაციული რიგიდობის წარმოშობაში. ტვინის ლეროს გადაკვეთა მოგრძო ტვინის ზევით ხელს უშლის იმ იმპულსების მოსვლას, რომელიც აქვეითებს ბულბარული რეტიკულური ფორმაციის იმ ნეირონების აქტივობას, რომლებიც შემაკავებელ გავლენას ახდენენ ზურგის ტვინის ცენტრებზე (იხ. სურ. 233). ამასთან ერთად გამააქტივებელი გავლენის მქონე ნეირონები, რომლებიც მოთავსებულია ვაროლის ხიდის სახურავის მიდამოში, განაგრძობენ ვესტიბულური ბირთვებიდან და ზურგის ტვინიდან აფერენტული იმპულსების მიღებას. ამრიგად, ირღვევა რეტიკულური ფორმაციის შემაკავებელ და გამაადვილებელ იმპულსთა შორის ბალანსი — სჭარბობენ გამააქტივებელი იმპულსები. ამის შედეგად წარმოიქმნება ჩონჩხის მუსკულატურის განსაკუთრებით გამშლელი კუნთების ტონუსის მკვეთრი მომატება. ვაროლის ხიდის სახურავის მიდამოში რეტიკულური ფორმაციის გამააქტივებელი უბნების დარღვევისას დეცერებრაციული რიგიდობა არ ვითარდება.

შუა ტვინის ზოგიერთი უბნის დაზიანებისას ვითარდება უპირატესად მომხრელი მუსკულატურის რიგილობა. შუა ტვინის რეტიკულური ფორმაციის მკვეთრად შემოფარგლული დაზიანებების დროს შეიძლება მხოლოდ ერთი კიდეურის რიგილობის გამოწვევა.

კუნთოვან ტონუსზე რეტიკულური ფორმაციის გავლენის მექანიზმი ცნობილი გახდა რ. გრანიტის შრომების მეოხებით, რომელმაც გვაჩვენა, რომ რეტიკულური ფორმაცია იწვევს ზურგის ტვინის გამა-მოტონეირონების აქტივობის შეცვლას. ეს უკანასკნელნი ანერვიანებენ კუნთოვანი თითისტარების პერიფერიული ნაწილების კუნთოვან ბოჭკოებს. თავისი სახელწოდება მათ ამიტომ მიიღეს, რომ მათი აქსონები, ე. წ. გამა-ეფერენტები, წარმოადგენენ Aγ ტიპის წვრილ ბოჭკოებს, რომლებსაც ახასიათებთ მნიშვნელოვნად უფრო ნაკლები გატარების სიჩქარე, ვიდრე ჩონჩხის კუნთების მოტორულ ნეირონებს.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო გამა-ეფერენტები, იწვევენ რა თითისტარების შეკუმშვას, აპირობადებენ მათ დაჭიმვას და როგორც მის შედეგს, იწვევენ თითისტარების ბირთვოვანი ჩანთის რეცეპტორებიდან აფერენტული იმპულსაციის გაძლიერებას. თითისტარებიდან აფერენტული იმპულსები, მუდმივად მიდიან რა ზურგის ტვინთან, ააგზნებენ ალფა-მოტონეირონებს, რაც კუნთების ტონუსის მიზეზია. კუნთოვან ტონუსში აფერენტული იმპულსების როლი დემონსტრირდება იმით, რომ ზურგის ტვინის უკანა ფესვების გადაკვეთა იწვევს კუნთოვანი ტონუსის გაქრობას. თავის მხრივ თითისტარებიდან აფერენტული იმპულსების ნაკადი რეგულირდება გამა-მოტონეირონებით. ამრიგად, არსებობს რთული ურთიერთდამოკიდებულებანი და უკუკავშირები ზურგის ტვინის ნეირონებსა და ჩონჩხის მუსკულატურას შორის. ეს ურთიერთქმედება რეგულირდება რეტიკულური ფორმაციით, რომელიც გამა-მოტონეირონებზე თავისი გავლენის მეოხებით ცვლის თითისტარებიდან აფერენტული იმპულსის ნაკადს და ამით გავლენას ახდენს კუნთოვან ტონუსზე.



სურ. 233. კატის ტვინის სქემატური გამოსახულება, რომელზედაც აღნიშნულია ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის გამაადილეგელი (+) და შემაკავებელი (—) ზონები და მისი კავშირები ქერქთან, ქერქქვეშა სტრუქტურებთან და ნათხემთან (გ. მეგუნის მიხედვით).

შემაკავებელი გზები: 1 — კორტიკო-რეტიკულური გზა; 2 — კალატო-სპინალური გზა; 3 — ნათხემ-რეტიკულური გზა; 4 — რეტიკულო-სპინალური გზა. გამაადილეგელი გზები: 5 — რეტიკულო-სპინალური გზა; 6 — ვესტიბულო-სპინალური გზა.

კუნთოვანი ტონუსის რეგულაცია შუა ტვინის სახურავით ხორციელდება ორი რეტიკულო-სპინალური გზით — სწრაფგამტარი და ნელაგამტარი გზებით. პირველი გზით ტარდება სწრაფი მოძრაობების მკონტროლებელი იმპულსები; მეორე გზით მიმავალი იმპულსები აკონტროლებენ ნელ ტონურ შეკუმშვებს.

რეტიკულო-სპინალური მექანიზმები იმყოფებიან ნათხემისა და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მუდმივი კონტროლის ქვეშ.

დიდი ჰემისფეროების ქერქში მიმდინარე ბიოელექტრული პროცესების კვლევამ გვიჩვენა, რომ ფხიზელი მდგომარეობისათვის დამახასიათებელი სწორი დაბალვოლტიანი ელექტრული რხევები ძლიერდება ან გამოიწვევა ციდეც სხვადასხვა რეცეპტორების — სმენის, მხედველობის, ტაქტილური და სხვა გალიზიანებით. მსგავს ეფექტს აქტივაციის რეაქცია ეწოდება. იგი აღმოცენდება არა მხოლოდ ქერქის იმ სენსორული უბნის ფარგლებში, სადაც აღწევნენ იმპულსები შესაბამისი რეცეპტორებიდან, არამედ მთელ ქერქში და გრძელდება კიდეც რამდენიმე ხნის განმავლობაში მისი გამომწვევი გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ. ამ ფაქტებიდან დასკვნეს, რომ არსებობს ცენტრალური მექანიზმი, რომელიც მაღლა სწევს ქერქის აქტივობას მთლიანად და უნარჩუნებს მას აგზნების გარკვეულ დონეს.

ფ. ბრემერი აწარმოებდა ისეთი კატის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ელექტრული პოტენციალების რეგისტრაციას, რომელსაც ტვინის ღერო გადაკვეთილი ჰქონდა მოგრძო ტვინის ან ვაროლის ხიდის ქვევით. ამ დროს შენარჩუნებულია სიფხიზლის მდგომარეობისათვის დამახასიათებელი ელექტრული აქტივობის სურათი. ხოლო თუ ტვინის ღეროს გადაკვეთა ნაწარმოები იყო შუა ტვინის დონეზე, მაშინ დიდი ჰემისფეროების ქერქში ჩნდებოდა ძილის მდგომარეობისათვის დამახასიათებელი ნელი მაღალი ვოლტაჟის ელექტრული რხევები. ეს მიუთითებს ქერქზე შუა ტვინის გამაქტივებელი მოქმედების შესახებ. სტერეოტაქსიკური აპარატურის დახმარებით ტვინის ღეროს სხვადასხვა უბანში მიკროელექტროდების შეყვანის გზით გ. მეგუნმა და გ. მორუციმ 1949 წ. აღმოაჩინეს, რომ რეტიკულური ფორმაციის გალიზიანება იწვევს ტვინის ქერქის ელექტრული აქტივობის ისეთ ცვლილებებს, რაც დამახასიათებელია გაღვიძებისა და ბუნებრივი ფხიზელი მდგომარეობისათვის. ანალოგიური რეაქციის გამოწვევა შეიძლება თალამუსის ე. წ. არასპეციფიკური ბირთვებისა და ჰიპოთალამუსის დორსალური განყოფილების გალიზიანებით.

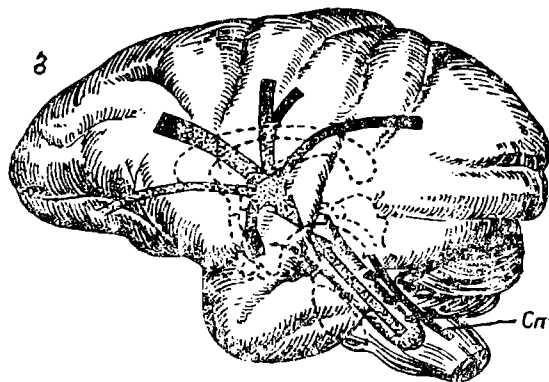
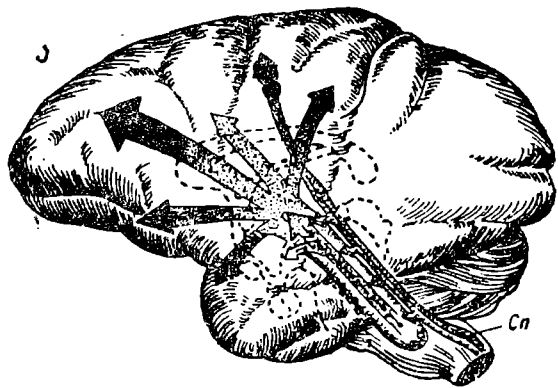
ტვინის ღეროს ზედა ნაწილების რეტიკულური ფორმაციის ღარღვევისას ცხოველი ვარდება ღრმა ძილის მდგომარეობაში, თუმცა სპეციფიკური გამტარი გზებით აფერენტული იმპულსების მოსვლა დიდი ჰემისფეროების სენსორულ უბნებში არ წყდება. ასეთი ოპერაციის შემდეგ განუწყვეტელი ძილის მდგომარეობაში მყოფი ცხოველი თითქმის არ რეაგირებს გარეშე გალიზიანებებზე. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ დიდი ჰემისფეროებისა და მათი ქერქის მუშაობა მნიშვნელოვნადაა დამოკიდებული ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციისა და თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გამაქტივებელ მოქმედებაზე.

მთელი რიგი მონაცემები იმაზე მიუთითებენ, რომ სხვადასხვა აფერენტულ გალიზიანებათა დროს აქტიურ მდგომარეობაში გადადის რეტიკულური სისტემის უჯრედების სხვადასხვა ჯგუფი, რის შედეგადაც მისი გამაქტივებული გავლენა ქერქზე ერთნაირი არ არის. ასე მაგალითად, პ. ანონინის ლაბორატორიაში ნაჩვენები იყო, რომ კვებითი რეფლექსებისას რეტიკულური სისტემისა და დიდი ჰემისფეროების ქერქის ელექტრული რეაქციები არსებითად განსხვავდებიან იმათგან, რომლებიც აღინიშნება ცხოველის თავდაცვითი რეაქციის დროს.

რეტიკულური ფორმაციის აღმავალ გამაქტივებელ მოქმედებას (სურ. 234) ხელს უწყობს ორგანიზმის ყველა რეცეპტორიდან მოსული იმპულსები, რადგანაც თალამუსთან იმპულსების მომტანი აფერენტული ბოჭკოებიდან რეტიკულური ფორმაციისაკენ გამოდის მრავალრიცხოვანი კოლატერალი. გარდა:

ამისა, რეტიკულური ფორმაცია იმპულსებს იღებს ნათხემიდან, ქერქქვეშა გან-
გლიებიდან, ლიმბიკური სისტემიდან და დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან. რეტი-
კულური ფორმაცია ახდენს რა დიდ გავლენას ჰემისფეროების ქერქზე და ხელს-
უწყობს მისი აქტივობის დონეს, ამასთან ერთად იმყოფება ქერქიდან მომავალ-
ი იმპულსების მუდმივი მარეგულირებელი გავლენის ქვეშ (სურ. 234, ბ).

რეტიკულური ფორმა-
ცია მჭიდროდაა დაკავში-
რებული ქერქქვეშა ბირ-
თვებთან და ჰიპოთალამუს-
თან. ეს იმით მტკიცდება,
რომ ზოგიერთი მისი უბნის
გალიზიანება შუა ტვინში,
ისევე როგორც უკანა
ჰიპოთალამუსის, ქერქქვეშა
ბირთვებისა და ლიმბიკური
სისტემის გალიზიანება, იძ-
ლევა ზოგიერთ, გარკვე-
ულად ერთნაირ ეფექტებს,
რომელთაც პირდაპირი კავ-
შირი აქვთ ცხოველის ქცე-
ვასთან. არაჩვეულებრივად
საყურადღებოა ჯ. ოლდის
ცდები, რომლებშიც წარ-
მოებდა ელექტროდების
ქრონიკული ჩანერგვა ვირ-
თავის თავის ტვინის სხვა-
დასხვა უბანში — ჰიპოკამპის
მიდამოში, უკანა ჰიპოთა-
ლამუსში და შუა ტვინში.
ელექტროდები შეერთებუ-
ლი იყო სტიმულატორთან,
რომლის ჩართვაც შეეძლო
თავს ბერკეტზე თათის და-
ჭერით. ექსპერიმენტებმა
გვიჩვენა, რომ ვართავგამ,
რომელმაც შემთხვევით და-
აჭირა თათი ბერკეტს და
ამით გამოიწვია ტვინის
გარკვეული სტრუქტურე-
ბის ხანმოკლე ელექტრული



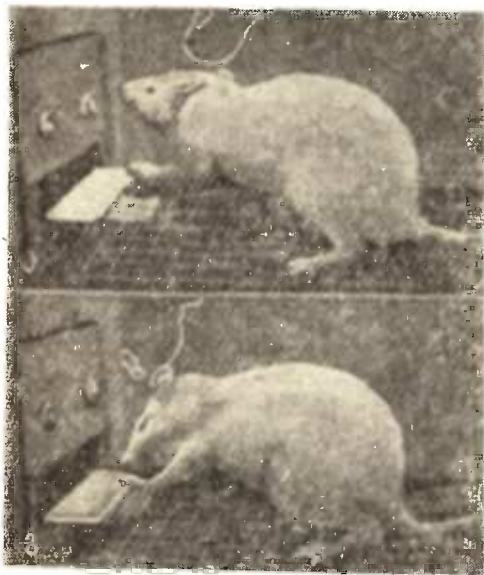
სურ. 234. კორტიკო-რეტიკულური კავშირები (გ. მე-
გუნის მიხედვით).

ა — რეტიკულური ფორმაციის აღმავალი, დიდი
ჰემისფეროების ქერქის გამაქტივებელ გავლენათა
გავრცელების გზების სქემატური გამოსახულება; ბ —
დიდი ჰემისფეროების რეტიკულური ფორმაციისაკენ
დაღმავალი გზების სქემატური გამოსახულება. ნაჩვე-
ნებია ამ გზების კონვერგენცია სპეციფიკური აფე-
რენტული გზების კოლატერალებთან. Cn — სპეცი-
ფიკური აფერენტული გზები ქერქისაკენ, რომლებიც
იძლევიან კოლატერალებს რეტიკულური ფორმაციაში.

გალიზიანება, იწყებდა ბერკეტზე თათის სისტემატურ დაჭერას და თავისი
ტვინის ცენტრების გალიზიანებას (სურ. 235). თუ ელექტროდები სწორად
იყო მოთავსებული უკანა ჰიპოთალამუსში ან შუა ტვინის რეტიკულურ ფორ-
მაციაში, მაშინ ვირთავგა უარს აცხადებდა რა ყოველგვარ სხვა მოქმედებაზე.
არ ინტერესდებოდა საკვებით, აჭერდა ბერკეტზე თათს საათში დაახლოებით
8000-ჯერ. ელექტროდების თავის ტვინის ზემდებარე განყოფილებებში მო-

თავსებისას თვითგალიზიანებათა სიხშირე ნაკლები იყო. ამ ცდებიდან შეიძლება გაკეთდეს დასკვნა, რომ ტვინის გარკვეული სტრუქტურის გალიზიანება ცხოველში იწვევს რაღაც დადებით რეაქციებს, რომლებსაც პირობითად უწოდებენ „დაკმაყოფილების“ ან „სიამოვნების რეაქციებს“.

თუ ელექტროდები მოთავსებული იყო ჰიპოთალამუსის მედიალურ ნაწილში, მაშინ თვითგალიზიანებათა სიხშირე იცვლებოდა იმასთან დაკავშირებით,



სურ. 235 ვირთაგვა ტვინში ჩანერგილი ელექტროდებით. ცდები თვითგალიზიანებით (ჯ. ოლდ-სის მიხედვით).

ა — ვირთაგვის თათი დევს ბერკეტზე;
ბ — ბერკეტზე დაჭერით ცხოველი აღიზიანებს საკუთარ ტვინს.

ლამუსის ცენტრო-მედიალურ ბირთვში. ამ შემთხვევაში ერთგვარადი თვითგალიზიანების შემდეგ ცხოველი გაუბრუნდა ბერკეტის მიკარებას. აშკარაა, ასეთი გალიზიანება იწვევდა უარყოფით ემოციებს. კატის ამ მიდამოს გალიზიანებას ხშირად თან სდევდა გაშმაგების რეაქცია, რომლის დროსაც იგი თავს ესხმოდა გვერდით მყოფ ცხოველებს.

აღწერილი ცდები მიუთითებენ, რომ რეტიკულური ფორმაცია, შუამდებარე ტვინის ცენტრებთან, ქერქქვეშა ბირთვებთან და ლიმბიკურ სისტემასთან ერთად მონაწილეობს ქცევით უპირობო რეფლექსური, ინსტინქტური რეაქციების განხორციელებაში. მათი შესრულების შედეგად ხდება ორგანიზმის სასიცოცხლო მნიშვნელობის იმ მოთხოვნილებათა დაკმაყოფილება, რომელთაც ცხოველის ქცევაში აქვთ გამომწვევე მიზეზების (მოტივაციის) მნიშვნელობა. მაგრამ ცდები ქერქქვეშა ბირთვებისა ან ტვინის ღეროს გალიზიანებით არ შეიძლება განხილული იქნას როგორც ქცევაში ტვინის ამ განყოფილებების განმსაზღვრელი როლის დადასტურება, რადგანაც ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვემდებარე განყოფილებები კონტროლდება დიდი ჰემისფეროების ქერქით.

აღამიანს კორტიკალიზაციასთან, ე. ი. რთული ნერვული პროცესების

ბით, ცდამდე ცხოველი მშვიდი იყო, თუ მიღებული ჰქონდა საკმაო რაოდენობით საკვები; უკანასკნელ შემთხვევაში თვითგალიზიანებათა სიხშირე ნაკლები იყო. ხოლო თუ ელექტროდები შეყვანილი იყო ჰიპოთალამუსის ლატერალურ უბნებში, მაშინ თვითგალიზიანებათა სიხშირე იზრდებოდა სასქესო ჰორმონების შეყვანისას და მცირდებოდა კასტრაციისას. ეს მონაცემები მიუთითებენ, რომ თვითგალიზიანებით ცდებში მიღებული რეაქციები დაკავშირებულია კვებით ან სასქესო უპირობო რეფლექსებთან, რომლებიც ხორციელდება დიდი ჰემისფეროების ლიმბიკური სისტემის ქერქქვეშა ბირთვების, რეტიკულური ფორმაციისა და ჰიპოთალამუსის მონაწილეობით.

სხვა ხასიათის რეაქციები წარმოიქმნებოდნენ ელექტროდების ჩანერგვისას შუამდებარე ტვინის დორსალურ ნაწილში და ჰიპოთა-

დიდი ჰემისფეროების ქერქში გადატანასთან დაკავშირებით ქერქქვეშა წარმონაქმნების, შუამდებარე ტვინისა და რეტიკულური ფორმაციის მოქმედება ბევრად უფრო მეტადაა დაქვემდებარებული ქერქისადმი, ვიდრე ცხოველებში.

ნათხემი

ტვინის ღეროსა და ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი განყოფილებების — ქერქქვეშა ბირთვებისა და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის — რეფლექსური რეაქციების განხორციელებაში არსებითი როლი ეკუთვნის ნათხემს. იგი მონაწილეობს ორგანიზმის ყველა რთულ სამოძრაო აქტების, მათ შორის, ნებისმიერი მოძრაობების კოორდინაციაში.

ანატომიური ცნობები

ნათხემი (cerebellum) შედგება შუა ნაწილისა — ჰიისაგან (vermis) და მის გვერდებზე განლაგებული ორი ჰემისფეროსა და ორი პატარა გვერდითი წილისაგან (lobi flocculodulares). ფილოგენეზურად ყველაზე ძველი წარმონაქმნებია ფლოკულონოლურული წილები, რომლებსაც სხვანაირად უძველეს ნათხემს უწოდებენ. ნათხემის ჰემისფეროებს ყოფენ წინა და უკანა წილებად; ამ უკანასკნელს ყოფენ კიდევ ორ ნაწილად. ფილოგენეზურად ნათხემის ყველაზე ახალგაზრდა წარმონაქმნია უკანა წილის წინა ნაწილი — ახალი ნათხემი; იგი მაქსიმალურ განვითარებას აღწევს ადამიანსა და უმაღლეს მამიძუნებში.

ნათხემის ჰემისფეროს ზემო ზედაბირი შედგება ნათხემის ქერქად წოდებული 1-დან 2,5 მმ-მდე სისქის რუხი ნივთიერებისაგან. მასში არჩევენ სამ შრეს: — ზედაპირულს, ანუ მოლექულურს, პურკინეს უჯრედების შრეს და შიგნითა — გრანულარულს.

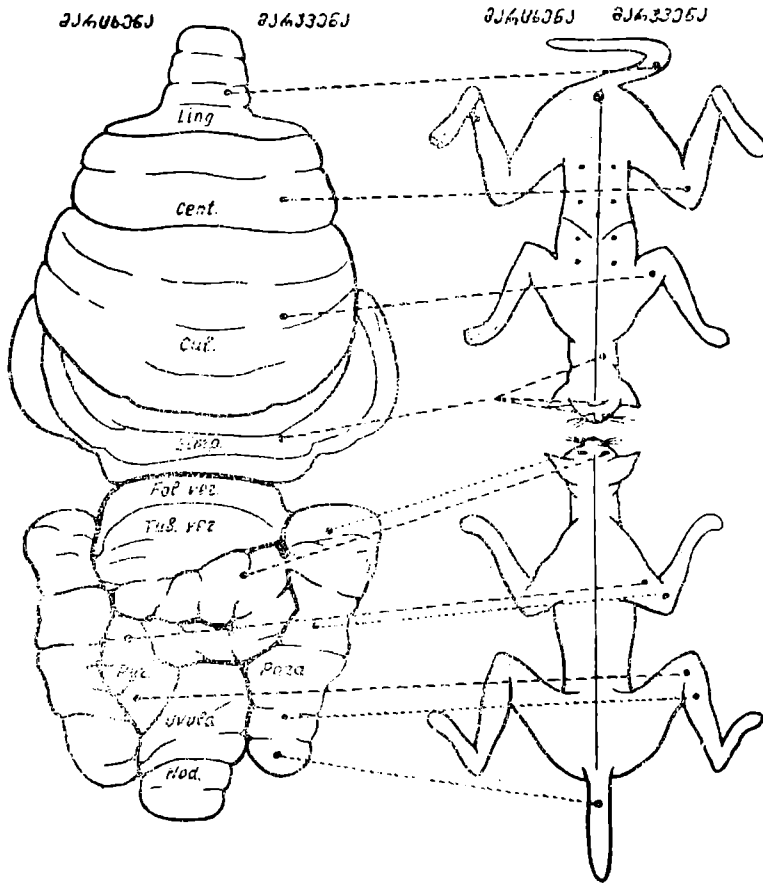
ნათხემის თეთრ ნივთიერებაში, რომელიც შეადგენს მის ძირითად მასას, თავსდება რუხი ნივთიერების გროვები — ნათხემის ბირთვები. ისინი თითოეულ ჰემისფეროში სამ-სამია: კბილოვანი ბირთვი (nucleus dentatus), საცობის მავვარი ბირთვი (nucl. emboliformis) სფეროსებური ბირთვი (nucl. globosus). ნათხემის შუა ნაწილში (vermis) განლაგებულია კარავის 2 ბირთვი (nucl. fastigii).

ნათხემის კავშირი ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებთან ხორციელდება დიდი რაოდენობა ნერვული ბოჭკოების საშუალებით, რომლებიც ქმნიან მსხვილ კონებს: ნათხემის ქვედა, შუა და ზედა ფეხებს.

ქვედა ფეხებში გადის ფლექსიის ზურგის ტვინ-ნათხემის კონები და მოგრძო ტვინში მოთავსებული გოლისა და ბურღახის კონების ბირთვების ბოჭკოები, აგრეთვე ბოჭკოები ვესტიბულური ბირთვიდან, რომელთაც იმპულსები მიაქვთ პროპრიო- და ვესტიბულორეცეპტორებიდან. შუა ფეხებით (ნათხემის ფეხები ვაროლის ხიდისაკენ) ნათხემთან მოდის ბოჭკოები, რომელთაც იმპულსები მოაქვთ დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან (უბირატესად პრეცენტრალური ჰეფულიდან). ზედა ფეხებით ნათხემში შედის პოვერისის საზურგტვინო კონები და წინა ოთხგორაკიდან მომავალი ბოჭკოები.

ნათხემიდან მომავალი ეფერენტული ბოჭკოები იწყება მის ცენტრალურ ბირთვებში. ისინი ძირითადად გადიან ნათხემის ზედა ფეხებს და ბოლოვდებიან (გადაჯვარდინებით) შუა ტვინის წითელ ბირთვში, თალამუსისა და ჰიპოთალამუსის ბირთვებში, ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაში, ქერქქვეშა ბირთვებსა და მოგრძო ტვინში. ნათხემიდან თალამუსთან მოსული იმპულსები აქ გადაირთვებიან ახალ ნეირონზე, რომელნიც ბოლოვდებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორულ ზონაში. წითელ ბირთვთან მოსული იმპულსები გადაირთვებიან ნეირონებზე, რომლებიც ქმნიან რუბრო-სპინალურ კონას, მიმავალს ზურგის ტვინისაკენ. ამრიგად, ნათხემი აფერენტული და ეფერენტული ბოჭკოებით დაკავშირებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებასთან.

ნათხემის ზედაპირიდან ელექტრული პოტენციალების გამოყვანისას რეგისტრირდება სხვადასხვა სიხშირის (150—200 და 8—12 წამში) ელექტრული რხევები. ხშირი რხევები შენარჩუნებულია ნათხემის სრული იზოლაციის შემდეგაც, ხოლო ნელი რხევები ქრება დიდი ჰემისფეროების ქერქთან ნათხემის შემაერთებელი გზების გადაკვეთის შემდეგ. ამიტომ თვლიან, რომ ნათხემის ელექტრულ რხევათა ნელი რიტმები განპირობებულია დიდი ჰემისფეროების ქერქის გავლენით.



სურ. 236. სხვადასხვა რეცეპტორული სისტემის წარმომადგენლობა კატის ნათხემის ქერქში.

Ling.—lingula; Cent.—centralis; Cul.—culmen; Simp.—simplex; Fol. ver.—folium vermis; Tub. ver.—tuber vermis; Pyr.—pyramis; Nod.—nodulus; Para—parafloculus.

კუნთების, მცენებებისა და იოგების პროპრიოტეცტორების. აგრეთვე კანის, თვალისა და ყურის ექსტეროტეცტორების გაღიზიანებისას ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბანში რეგისტრირდება გამოწვეული პოტენციალები. უკანასკნელ ხანს ნაჩვენები იქნა, რომ ნათხემის ქერქში გამოწვეული პოტენცია-

ლები ჩნდება ზოგიერთი შინაგანი ორგანოს ინტერორეცეპტორების გაღიზიანების დროსაც.

კანის ცალკეული ნაწილებისა და ცალკეული აფერენტული გამტარების გაღიზიანებისა და ნათხემის ქერქში გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრირების დროს მკვლევარებმა გამოავლინეს უბნები, სადაც პირველ რიგში აღმოცენდება ელექტრული აქტივობა, ე. ი. სადაც გაღიზიანებული რეცეპტორებიდან პირველად მიდის იმპულსები. ამრიგად, შედგენილია ნათხემის ქერქის ზედაპირზე რეცეპტორული აპარატების პროექციების განაწილების ტოპოგრაფიული რუქები, საითაც მიიმართებიან სიგნალები მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური, კუნთ-სახსროვანი და ვესტიბულური რეცეპტორებიდან, აგრეთვე ინტერორეცეპტორებიდან.

ე. ედრიანის, რ. სნაიდერის და ა. სტოუელის მონაცემებით ტაქტილური კუნთ-სახსროვანი, სინათლისა და ბგერითი რეცეპტორული სისტემების წარმომადგენლობანი განაწილებულია ნათხემის ჰემისფეროს ზედაპირზე შემდეგნაირად: წინ მოთავსებულია უკანა კიდურების წარმომადგენლობის ზონა, მის უკან — სხეულის, კიდევ უკან — წინა კიდურების, შემდეგ — თავის; ნათხემის ქერქში ამ ზონების უკან მოთავსებულია სმენითი ზონა, მისგან უფრო მედი-ალურად — მხედველობითი ზონა (სურ. 236). სნაიდერისა და სტოუელის ექსპერიმენტებში მაიმუნის კიდურებისა და სახის ტაქტილური გაღიზიანებისას აღმოჩენილია კანისა და კუნთოვანი მგრძნობელობის წარმომადგენლობის კიდევ ერთი ზონა, რომელიც მოთავსებულია ნათხემის უკანა წილში.

ნათხემის სხვადასხვა უბნის გაღიზიანებათა ეფექტები

ნათხემის სხვადასხვა უბნის ელექტრული გაღიზიანება იწვევს დიდი ჰემისფეროების ქერქის გარკვეული უბნების, შუამდებარე, შუა და მოგრძო ტვინის ბირთვებისა და რეტიკულური ფორმაციის ნეირონთა ელექტრული აქტივობის ცვლილებას. ნათხემის ზედაპირის ან მისი ცალკეული ბირთვების საკმაოდ ძლიერი ელექტრული გაღიზიანებისას აღინიშნება თვალის, თავისა და კიდურების მოძრაობები. ნათხემის გაღიზიანებისას აღმოცენებული მოძრაობები განსხვავდება იმათგან, რომლებიც გამოიწვევა დიდი ჰემისფეროების ქერქის გაღიზიანებით. (ნათხემის გაღიზიანებისას ისინი ნელია და აქვთ ტონური ხასიათი. გაღიზიანების ეფექტი დიდი ხნის განმავლობაში გრძელდება.

ნათხემის სხვადასხვა უბნებს კავშირი აქვთ სხვადასხვა კუნთოვანი ჯგუფების შეკუმშვის რეგულაციასთან. ამიტომ წინა წილის გაღიზიანება დეცერებრაციული რიგიდობის არსებობისას იწვევს გამშლელების ტონუსის შეკავებას, ზურგის ტვინის ჯვარედინი გამშლელი რეფლექსების დათრგუნვას და იმ კუნთოვან შეკუმშვათა შესუსტებას, რომლებიც აღმოცენდებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ზონის უბნების ელექტრული გაღიზიანებისას. ნათხემის უკანა წილის გაღიზიანებისას აღინიშნება თვალების მოძრაობა და გამოიწვევა დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ზონის აგზნებადობის ცვლილებები. ნათხემის სფეროსებური ბირთვის გაღიზიანება იწვევს გაღიზიანებულ მხარეზე კიდურების მოხრას, ხოლო კარავის ბირთვების გაღიზიანება — ორივე წინა კიდურების მოხრას.

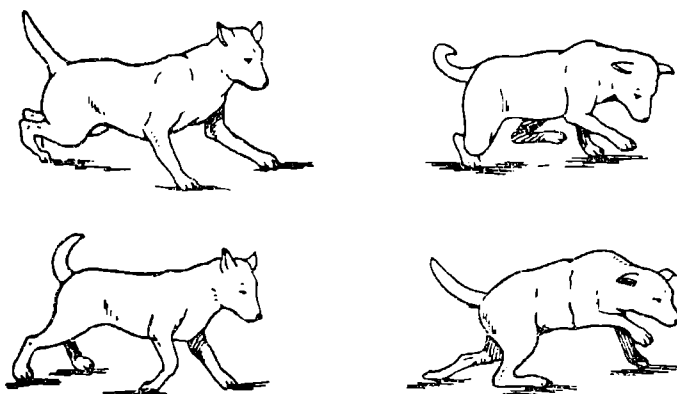
ნათხემის ქერქში გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრაციამ დიდი ჰემისფეროების ქერქის გარკვეული უბნების გაღიზიანებისას, ან პირიქით, დიდი ჰე-

მისფეროების ქერქში გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრაციამ ნათხემის ქერქის სხვადასხვა უბნის გაღიზიანებისას გვიჩვენა მათ გარკვეულ უბნებს შორის ორმხრივი კავშირების არსებობა. ასე მაგალითად, ნათხემის ქერქში წინა კიდურების წარმომადგენლობის მიდამო დაკავშირებულია დიდი ჰემისფეროების ქერქში წინა კიდურების წარმომადგენლობის უბანთან. ნათხემის მხედველობის ზონას ორმხრივი კავშირი აქვს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მხედველობის ზონასთან, ხოლო ნათხემის სასმენ ზონას — დიდი ჰემისფეროების ქერქის სასმენ ზონასთან. რეცეპტორული ხასიათის მქონე ასეთი კავშირების არსებობა ნათხემსა და დიდი ჰემისფეროების ქერქს შორის უზრუნველყოფს ორგანიზმის მამოძრავებელ სისტემათა მართვის მექანიზმების უზუსტეს კორელაციას.

ნათხემის მოცილების შედეგები

ნათხემის მოცილება ან დაზიანება იწვევს სტატიკური და სტატო-კინეტიკური რეფლექსების მოშლას; განსაკუთრებით ირღვევა ნებითი მოძრაობები. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ ნათხემის გავლენა, ერთი მხრივ, ვრცელდება სხეულის მდებარეობის ტონურ რეფლექსებსა და დაყენებით რეფლექსებზე, რომლებიც ხორციელდება ტვინის ღეროს ცენტრებით, მეორეს მხრივ — დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორულ ზონაზე და მასთან დაკავშირებულ ნერვულ ცენტრებზე.

ნათხემის ერთი ნახევრის ამოკვეთისას შესაბამის მხარეზე კიდურები ძალიან გაჭიმულია: როდისაც ცხოველი ცდილობს ადგეს ფეხზე, იგი ეცემა



სურ. 237. ნათხემამოცილი ძაღლის სიარული (დიუსე დე ბარენის მიხედვით).

გვერდზე, ან იწყებს წრიულ მოძრაობებს ნაოპერაციებ მხარეზე, (მ ა ნ ე ე უ რ ი მ ო ძ რ ა ო ბ ე ბ ი). შემდგომში, როცა პირველი მძიმე მოვლენები გაივლიან, ცხოველი იწყებს აღდგომასა და სიარულს, მაგრამ მას მუდმივად რჩება მოუხერხებლობის ელემენტები და ნაოპერაციებ მხარეზე მოძრაობათა მოშლა.

ნათხემის სრული მოცილებისას აღინიშნება უფრო მძიმე დარღვევები. ოპერაციის შემდეგ პირველ დღეებში ცხოველი სრულიად უძლურია; ფეხზე დად-

გომის ცდები წარუმატებლად მთავრდება. მოძრაობები თანდათან აღდგება, მაგრამ რჩება უწყსრივო. ცხოველი ბარბაცებს, ეცემა, აწარმოებს ბევრ ზედმეტ მოძრაობებს თავითა და კიდურებით; ეს მოძრაობები შეუსაბამოდ დიდია და არაზუსტი (სურ. 237). ფეხზე დგომისას მყარი მდებარეობის შენარჩუნებისათვის ცხოველს სჭირდება ფეხების განზე გადგმა.

აღამიანში ნათხემის დაზიანებით გამოწვეული მოშლილობანი იმაში გამოიხატება, რომ იგი ღია თვალებით დგომისას ძლიერ ბარბაცებს, ხოლო თვალების დახუჭვისას ძირს ეცემა, დადის ზიგზაგებით; მოძრაობები არაკორდინირებულია, დარღვეულია ანტაგონისტური ჯგუფის კუნთებით სწრაფი მოძრაობების წარმოების შესაძლებლობა, მაგალითად რამდენიმეჯერ ხელის ზედიზედ მოხრისა და გაშლის შესაძლებლობა (ამ სიმპტომს ადიადოხიკინეზს უწოდებენ).

ცხოველზე ნათხემის მოცილების შემდეგ სამოძრაო აპარატის დარღვევათა სიმპტომების პირველი ზუსტი აღწერა ეკუთვნის ლ. ლუჩინის (1832). იგი ნახულობდა შემდეგი სამი სიმპტომის გაჩენას: ატონიას, ასთენიასა და ასტაზიას. შემდგომში აღწერილი იყო კიდევ სხვა სიმპტომები: ატაქსია, დეზეკვილიბრაცია და დისმეტრია.

დეზეკვილიბრაცია წარმოადგენს წონასწორობის დარღვევას. ეს სიმპტომი აღენიშნება მაიმუნებს ნათხემის ფლოკულო-ნოდულარული წილის ამოკვეთისას, რომელიც მჭიდროდ არის დაკავშირებული მოგრძო ტვინის ვესტიბულურ ბირთვებთან. ასეთი ოპერაციის შემდეგ ადგილი აქვს წონასწორობის გამოხატულ დარღვევებს სხეულის მდებარეობის რეფლექსებისა და ნებისმიერი მოძრაობების რაიმე დარღვევათა გარეშე. როდესაც ოპერირებული მაიმუნი წევს, მას არავითარი დარღვევები არ აღენიშნება. ცხოველს შეუძლია დამოუკიდებლად ხელებით აიღოს საკვები და პირთან მიიტანოს, ხოლო ჯდომა შეუძლია მხოლოდ მაშინ, თუ იგი ზურგიით კედელს ეყრდნობა, დგომა კი სრულიად არ შეუძლია. სიარულის დროს მაიმუნი იძულებულია ხელი ჩასჭიდოს ჯალის კედლებს.

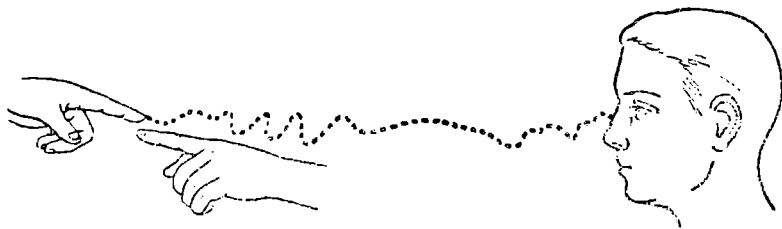
ატონია, ე. ი. კუნთების ტონუსის დაკარგვა, ვითარდება ნათხემის ამოკვეთიდან რამდენიმე დღის შემდეგ (ოპერაციის პირველ ხანებში კუნთების, განსაკუთრებით გამშლელების, ტონუსი მკვეთრადაა მომატებული). ლ. ორბელის დაკვირვებებით, ოპერაციიდან დიდი ხნის გავლის შემდეგ ზოგიერთი კუნთების ტონუსი შეიძლება აღმოჩნდეს მომატებული. ამიტომ უფრო სწორია ვილაპარაკოთ იმაზე, რომ ნათხემის მოცილება გამოვლინდება არა კუნთების ტონუსის დაკარგვაში — ატონიაში, არამედ დისტონიაში, ე. ი. კუნთოვანი ტონუსის რეგულაციის დარღვევაში. კუნთოვანი ტონუსის მართვაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს ნათხემის უკანა წილის წინა ნაწილს და დაკბილულ ბირთვს.

ასტაზია იმაში მდგომარეობს, რომ კუნთები კარგავენ ზერწყმული ტეტანური შეკუმშვის უნარს. ამის შედეგად ცხოველის თავი, სხეული და კიდურები განუწყვეტლივ კანკალებენ ან ირხევიან. ეს მოვლენები ვანსაკუთრებით აშკარად ვლინდება ცხოველის რაიმე ნებისმიერი მოძრაობის შემდეგ.

ასთენია გამოვლინდება ნივთიერებათა ცვლის მომატების შედეგად ადვილად დაღლაში, რაც ალბათ იმასთანაა, დაკავშირებული, რომ წარმოებს არაეკონომიური მოძრაობები, რომელშიც ბევრი კუნთი მონაწილეობს.

ატაქსია გამოიხატება მოძრაობათა არასაკმარის კოორდინაციასა და

მოძრაობების ძალის, სიდიდის, სიჩქარისა და მიმართულების მოშლაში (დის-მეტრია). ატაქსია გამოვლინდება სიარულის მკვეთრად გამოხატულ მოშლა-ში, რომელიც ხდება ბარბაციით, მსგავსად მთვრალი კაცის სიარულისა. ფეხები-სა და ხელების მოძრაობები სიარულის დროს არა სხარტი, შენელებული, ზედ-მეტად ძლიერი და დიდი ამპლიტუდისაა. ნათხემის ცალმხრივი დაზიანებისას აღმინას აღენიშნება მოძრაობის დასახული მიმართულებიდან გადახრა. ნათხე-მის დაზიანების მქონე ავადმყოფებს აშკარად აქვთ გამოხატული ხელების მოძ-რაობათა მოშლა. ასე მაგალითად, ავადმყოფს არ შეუძლია ხელით ზუსტი მოძ-რაობის წარმოება. თუ მაგალითად საჩვენებელი თითით იგი უნდაა შეეხოს რო-მელიმე საგანს ან საკუთარ ცხვირს, მაშინ თითის მოძრაობა რთული ტრაექტო-რით წარმოებს და თითი ვერ ხვდება დანიშნულ ადგილს (სურ. 238).



სურ. 238. ნათხემდაზიანებული ავადმყოფის ხელის მოძრაობის ტრაექტორია თით-ცხვირის სიჩქარის დროს (ჰულერის მიხედვით).

ნათხემის მოცილებიდან დიდი ხნის შემდეგ მოძრაობათა მოშლილობანი რამდენადმე მცირდება, მაგრამ სავსებით არ ქრება რამდენიმე წლის გავლის შემდეგაც. როგორც ე. ასრატიაჩმა გვაჩვენა, ნათხემის მოცილების შემდეგ დარ-ღვეულ ფუნქციათა კომპენსაცია მიიღწევა ტვინის ჰემისფეროების ქერქში ახა-ლი პირობითრეფლექსური კავშირების დამყარების მეშვეობით. თუ სამოძრაო ფუნქციათა შედარებითი კომპენსაციის პერიოდში ნათხემმოცილებულ ძალს ამოუკვეთავთ ქერქის მოტორულ ზონას, მაშინ კვლავ აღმოცენდება სამოძრაო აპარატის მდგომარეობის გამოხატული მოშლილობანი, როგორც აღინიშნებოდა ნათხემის ექსტირპაციის პირველ ხანებში.

ორგანიზმის სამოძრაო ფუნქციებზე ნათხემის გავლენის მექანიზმი

ნათხემის გაღიზიანებისა და დანგრევის ეფექტების დაპირისპირება და თა-ნამედროვე ელექტროფიზიოლოგიურ გამოკვლევათა მონაცემები საშუალებას იძლევიან გარკვეული წარმოდგენა ვიქონიოთ მისი მნიშვნელობის შესახებ ორ-განიზმში.

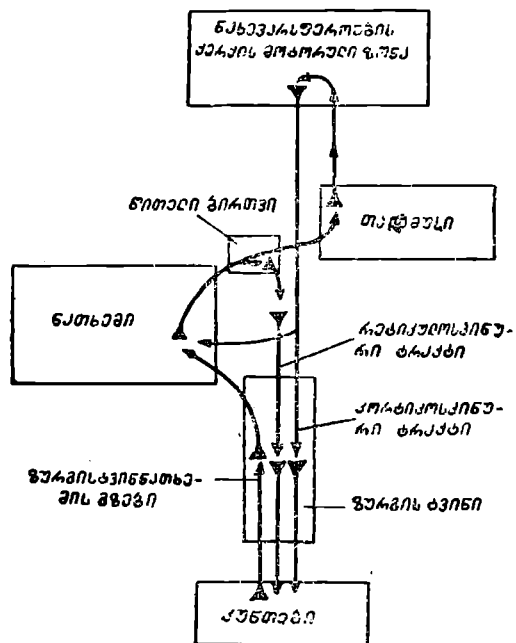
ნათხემის მოცილება არ იწვევს რეფლექსური რეაქციების გაქრობას; კერ-ძოდ, შენარჩუნებულია ტვინის ღეროს ტონური რეფლექსები; ამასთან ერთად აღინიშნება მუსკულატურის ტონუსის ზოგიერთი ცვლილება და ირღვევა რეფ-ლექსური რეაქციების სიზუსტე და კოორდინირება.

ნათხემი ღებულობს აფერენტულ იმპულსებს, რომელნიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მოდიან „უკუკავშირის“ არხით ყველა იმ რეცეპტორიდან, რომელთა გაღიზიანებაც ხდება სხეულის მოძრაობის დროს. ნათხემთან იმპულ-სები მოდიან პროპრიო-და ვესტიბულორეცეპტორებიდან, აგრეთვე მხედვე-

ჯობის, სმენისა და ტაქტილური რეცეპტორებიდან. ამრიგად, ნათხემი იღებს რა ინფორმაციას სამოძრაო აპარატის მდგომარეობის შესახებ, გავლენას ახდენს წითელ ბირთვსა და ტვინის ღეროს რეტოკულურ ფორმაციაზე, რომლებიც უშუალოდ არეგულირებენ კუნთოვან ტონუსს (სურ. 239). ნათხემზე რეტოკულური ფორმაციის გავლენის შესახებ მიუთითებს ექსპერიმენტები, სადაც მიკროელექტროდები შეყავდათ მოგრძო ტვინის რეტოკულური ფორმაციის გარკვეულ უბნებში და წარმოებდა ნათხემის გაღიზიანება. ამ ცდებში აღინიშნებოდა რეტოკულური ფორმაციის ნეირონების სპონტანური ელექტრული აქტივობის ცვლილება. ელექტრული აქტივობის ცვლილებათა ხასიათი შეიძლება სხვადასხვა იყოს იმისგან დამოკიდებულებით, თუ ნათხემის რა უბანი ღიზიანდება. ნათხემის გავლენა მოგრძო ტვინის რეტოკულურ ფორმაციაზე კიდევ იმაშიც გამოიხატება, რომ მისი წინა წილის გაღიზიანება იწვევს გამშლელი მუსკულატურის დეცერებრაციული რიგიდობის შემცირებას.

რეტოკულურ ფორმაციაზე ნათხემის გავლენა ზოგჯერ დიდი ჰემისფერობის ქერქის გავლენის საწინააღმდეგოა. ასე მაგალითად, აღნიშნულია, რომ ნათხემის გაღიზიანება დამორგუნავ გავლენას ახდენს რეტოკულური ფორმაციის ცალკეული ნეირონების განმუხტვაზე, მაშინ როცა დიდი ჰემისფერობის ქერქის მოტორული ზონების ელექტრული გაღიზიანება იწვევს იგივე ნეირონების განმუხტვის განზირებას.

კუნთოვან ტონუსზე ნათხემის გავლენის მექანიზმში გარკვეული როლი ეკუთვნის ზურგის ტვინის გამამოტონეირონების განმუხტვათა ცვლილებებს. რ. გრანიტი აღნიშნავდა, რომ ნათხემის წინა წილის ზოგიერთი უბნების გაღიზიანებისას ითრგუნება კუნთის თითისტარის გამაფერენტულ ბოჭკოებზე გამავალი განმუხტვები, რაც იწვევს კუნთოვანი ტონუსის რეფლექსურ დაქვეითებას, ხოლო ნათხემის წინა წილის სხვა უბნების გაღიზიანებისას ხშირდება თითისტარის რეცეპტორების იმპულსები, რაც იწვევს კუნთოვანი ტონუსის მომატებას.



სურ. 239. ნათხემისა და წითელ ბირთვს, თაღმუხს, დიდი ჰემისფერობის ქერქსა და ზურგის ტვინის შორის კავშირები, რომელთა საშუალებითაც ხორციელდება მოძრაობათა კონტროლი ნათხემით (პაიტონის მიხედვით).

ნათხემის ბირთვებიდან მომავალი ეფერენტული იმპულსები შემაკავებელ გავლენას ახდენენ პროპრიორეცეპტულ (მიოტატურ) რეფლექსებზე. თითოეულ კუნთოვან შეკუმშვას, პროპრიორეცეპტორების გაღიზიანებით შეუძლია თავის მხრივ გამოიწვიოს ახალი რეფლექსის აღმოცენება. მარტივი რეფლე-

ქსის ასეთი გარდაქმნა რთულ ჯაჭვურ რეფლექსად ჩვეულებრივ არ ხდება, რადგანაც არსებობს შემაკავებელი მექანიზმი, რომელიც წყვეტს რეფლექსების ჯაჭვს. ასტაზიისათვის დამახასიათებელ კუნთოვან კანკალს, ქანაობას და რხევებს, რაც აღინიშნება ნათხემის მოცილებისას, უსათუოდ, საფუძვლად უდევს შეუკავებელი პროპრიორეცეპტული რეფლექსები.

ამრიგად, ნათხემი აწარმოებს ორგანიზმის მამოძრავებელი რეაქციების კორეგირებას, სხვანაირად რომ ვთქვათ, შეაქვს მათში აუცილებელი შესწორებები, უზრუნველყოფს მათ სიზუსტეს. ნათხემის ეს როლი განსაკუთრებით მკვეთრად გამოვლინდება ნებისმიერი მოძრაობების განხორციელებისას. მისი მთავარი ფუნქცია მდგომარეობის სამოძრაო აქტების სწრაფ (ფ ა ზ უ რ) და ნელ (ტ ო ნ უ რ) კომპონენტების შეთანხმებაში.

ნათხემის გავლენები ნებისმიერ მოძრაობებზე ხორციელდება ნათხემსა და დიდი ჰემისფეროების ქერქს შორის ორმხრივი კავშირის არსებობის მეოხებით, აგრეთვე ტვინის ღეროს რეტოკულური ფორმაციის საშუალებით.

ნათხემი არეგულირებს დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონების აქტივობის მდგომარეობას. ეს იმით მტკიცდება, რომ ნათხემის ქერქის გარკვეული უბნების გაღიზიანება იწვევს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ცენტრების აგზნებადობის ცვლილებას. გ. მორუცის მონაცემების მიხედვით, ნათხემის ზოგი უბნის გაღიზიანება ახდენს დამთრგუნველ, ხოლო სხვა უბნების გაღიზიანება — გამაღვილებელ გავლენას დიდი ჰემისფეროების ქერქის გაღიზიანებათა ეფექტებზე. ნათხემიდან გამომავალ და თალამუსის გზით ქერქში შემავალ იმპულსებს შეუძლიათ პირდაპირი გავლენა მოახდინონ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონებზე. ნათხემის იმპულსები დიდი ჰემისფეროების ქერქზე მოქმედებენ არაპირდაპირი გზითაც, რეტოკულური ფორმაციის მდგომარეობის შეცვლით. ამიტომ ნათხემის გაღიზიანებისას ან დარღვევისას იცვლება იმ იმპულსების ხასიათი, რომელსაც გზავნის დიდი ჰემისფეროების ქერქი კორტიკოსპინალური გზებით ნათხემის მოცილებისას ან მისი დაზიანებისას ნებისმიერ მოძრაობათა კორტიკალურ მექანიზმს არ შეუძლია ამ მოძრაობათა მოცულობა შეუსატყვისოს იმას, რაც საჭიროა მოცემულ მომენტში. ამის შედეგს წარმოადგენს სწორედ ატაქსიისა და დისმეტრიის აღმოცენება. მოძრაობები კარგავენ სიზუსტეს და ხდებიან ფართო ამპლიტუდის, ცუდად კოორდინირებულნი. მამოძრავებელი აქტების განხორციელებაში ჩართვებიან ის კუნთები, რომლებიც ნორმალურად მასში არ მონაწილეობენ. ნათხემის მიერ კონტროლის დარღვევისას ერთ-ერთ დამახასიათებელ სიმპტომს წარმოადგენს სამოძრაო აქტების დაწყების შენელება და დაწყებული მოძრაობის დამთავრებისას მათი მკვეთრი გაძლიერება.

დიდი ჰემისფეროების ქერქის გავლენით განხორციელებული სამოძრაო აქტების რეგულაციაში განსაკუთრებით მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ნათხემის ფილოგენეზურად ყველაზე უფრო ახალგაზრდა განყოფილებას — ლკინა წილის წინა ნაწილს.

„შუამდებარე ტვინი და ძირითადი ბირთვები“

ანატომიურად შუამდებარე ტვინი (diencephalon) წარმოადგენს ტვინის ღეროს განყოფილებას. მაგრამ შუა და მოგრძო ტვინისაგან განსხვავებით ემბრიოგენეზის პროცესში შუამდებარე ტვინი ყალიბდება დიდ ჰემისფეროებათა ერთად ტვინის წინა ბუშტიდან.

შუამდებარე ტვინის ძირითადი წარმონაქმნებია მხედველობის ბორცვები — thalami optici და ბორცვებში მდებარე — hypothalamus, რომლის ფუნქციაც მდგომარეობს ორგანიზმში ვეგეტაციური პროცესების რეგულაციაში და განხილული იქნება ქვევით.

თალამუსის ფუნქციები

თალამუსი წარმოადგენს დიდ ჰემისფეროებთან მიმავალი ყველა აფერენტული (სენსორული) გზების (გარდა ყნოსვის გზებისა) კოლექტორს. ეს თითქოს ქერქისავენ მიმავალი გზის ჭიშკარია, რომელშიც გაივლის გარეშე და ორგანიზმის შინაგანი გარემოს გაღიზიანებათა მიმღები რეცეპტორებიდან მომავალი ინფორმაცია. თალამუსის ზოგიერთი ბირთვის ლოკალური დაზიანებისას დიდი ჰემისფეროების ქერქმა შეიძლება დაკარგოს ესა თუ ის ინფორმაცია (მხედველობის, სმენის, გემოვნების, ტაქტილური და ა. შ.).

ტვინის ანატომიის შესწავლის გარიჟრაჟზე თვლიდნენ, რომ თალამუსზე გადის მხოლოდ მხედველობის გზები. სწორედ აქედან წარმოდგება ამჟამად მოქველებული სახელწოდება „მხედველობის ბორცვები“. ამჟამად უფრო სწორი იქნება ვუწოდოთ „მგრძნობიარე ბორცვები“, რადგანაც ისინი წარმოადგენენ ყველა მგრძნობიარე გზების შემკრებს.

თალამუსი თეთრი ნივთიერების ფენებით იყოფა სამ მიდამოდ: წინა, ლატერალური და მედიალური. თითოეული მათგანი წარმოადგენს რიგი ბირთვების თავმოყრას. ამჟამად არჩევენ თალამუსის 40-მდე ბირთვს.

რ. ლორენტე დენოს წინადადებით ფუნქციურად თალამუსის ბირთვები იყოფა ორ დიდ ჯგუფად — სპეციფიკური და არასპეციფიკური და ასეთი დაყოფა დამყარებულია იმ ბოჭკოთა დაბოლოებების მორფოლოგიურ დახასიათებაზე, რომლებიც თალამუსის ბირთვებიდან დიდი ჰემისფეროების ქერქში მიდიან და ამ ბირთვების გაღიზიანებისას ქერქის ელექტრული აქტივობის ცვლილებათა ელექტროფიზიოლოგიურ დახასიათებაზე. სპეციფიკური ბირთვებიდან მიმავალი ბოჭკოები — სპეციფიკური თალამური გზები — ბოლოვდებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის მე-3—4 შრეებში და სინაპსებს ქნიან სენსორული და ასოციაციური ზონების უჭრედთა შეზღუდულ რიცხვზე. ხოლო არასპეციფიკური ბირთვებიდან მომავალი იმპულსები — არასპეციფიკური თალამური გზები — ქერქის სხვადასხვა უბნებში იძლევიან მრავალრიცხოვან დატოტიანებას და აგზნების პროცესში ჩართავენ მრავალრიცხოვან ქერქულ ნეირონებს. თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვებს პირდაპირი კავშირები აქვთ დიდი ჰემისფეროების ქერქის გარკვეულ უბნებთან. ხოლო არასპეციფიკური ბირთვები უხშირესად სიგნალებს გადასცემენ ქერქებში ბირთვებს, საიდანაც იმპულსები ერთდროულად მიდიან ქერქის სხვადასხვა განყოფილებაში.

ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა მორფოლოგიური მონაცემების შესაბამისად გვიჩვენა, რომ სპეციფიკური ბირთვების გაღიზიანება იწვევს ელექტრული აქტივობის ცვლილებებს და პირველად პასუხებს მხოლოდ დიდი ჰემისფეროების ქერქის შემოსაზღვრულ უბნებში (პ. ჯასპერი). ხოლო არასპეციფიკური ბირთვების გაღიზიანება გავლენას ახდენს ელექტრულ აქტივობაზე — იწვევს „აქტივაციის რეაქციას“ — დიდი ჰემისფეროების ქერქის ფართო უბნებში.

დიდი ჰემისფეროების ქერქში გამოწვეული პოტენციალის აღმოცენების

ლატენტური პერიოდი თალამუსის სპეციფიკური ბირთვების გალიზიანებას 1—6 მწამის ტოლია, მაშინ როცა ქერქის ელექტრული აქტივობის ცვლილებების ლატენტური პერიოდი თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გალიზიანებისას 10—15 მწამს შეადგენს. უკანასკნელ შემთხვევაში ლატენტური პერიოდის ასეთი დიდი ხანგრძლივობა იმის მტკიცე დამადასტურებელია, რომ თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან დიდი ჰემისფეროების ქერქისაკენ მიმავალ გზაზე არსებობს თანმიმდევრულად ჩართული ნეირონებისა და სინაპსების დიდი რიცხვი.

თალამუსის სპეციფიკური ბირთვები. თალამუსის ბირთვების ამ ფუნქციურ სისტემას ყოფენ ორ ჯგუფად: გადამრთავი ბირთვები (თალამური რელე) და ასოციაციური ბირთვები. მათ შორის განსხვავება იმაში მდგომარეობს, რომ თითოეული გადამრთავი ბირთვი მიმღებლობს გარკვეული სენსორული ტრაქტიდან (მხედველობის, სმენის, ლემნისკური, სპინო-თალამური და ა. შ.) მომავალ იმპულსებს. ხოლო ასოციაციური ბირთვები იღებენ არა უშუალოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებიდან მომავალ იმპულსებს, არამედ თალამუსის გადამრთველი ბირთვებიდან მომავალ იმპულსებს. ამრიგად, ასოციაციურ ბირთვებთან მიდის თვით თალამუსში გადამუშავებული ინფორმაცია.

მთავარი გადამრთველი ბირთვებია: წინა (დორსალური, ვენტრალური და მედიალური), ვენტროლატერალური, უკანა ვენტრალური (ლატერალური და მედიალური) და დამუხლული სხეულები (ლატერალური და მედიალური).

ლატერალური დამუხლული სხეული წარმოადგენს მხედველობითი სიგნალების გადამრთველ ბირთვს. ამ ბირთვის ნეირონებთან იმპულსები მოდის წინა ოთხგორაკის პირველადი მხედველობის ცენტრებიდან. ლატერალური დამუხლული სხეულის ნეირონთა მორჩები მიემართებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის მხედველობის ზონაში.

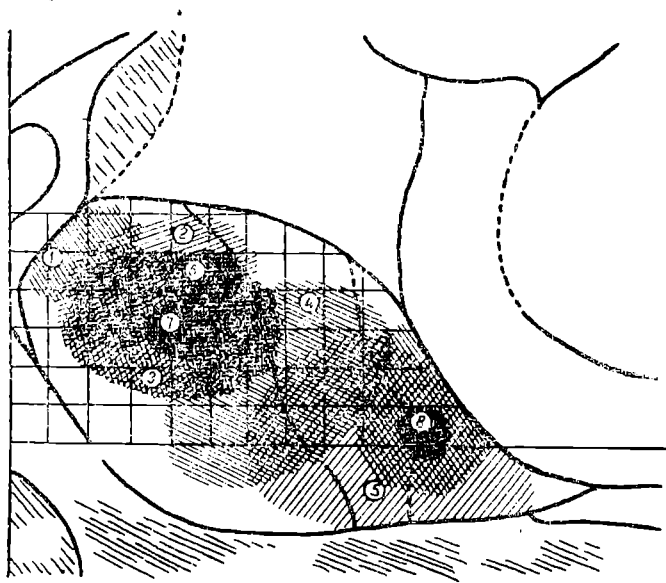
მედიალური დამუხლული სხეული წარმოადგენს სასმენი გზის გადამრთველ ბირთვს. აქ განლაგებულია ნეირონები, რომლებთანაც იმპულსები მიდის უკანა ოთხგორაკის პირველადი სმენის ცენტრებიდან. მედიალური დამუხლული სხეულის ნეირონთა მორჩები მიემართებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის სმენის ზონაში.

თალამუსთან იმ ბოჭკოებით მომავალი იმპულსები, რომლებიც აქ მოდიან მოგრძო ტვინში არსებული გოლისა და ბურდახის ბირთვებიდან (ლემნისკური გზები) და სპინო-თალამური გზებით, აგრეთვე სამწვერა ნერვის ბირთვებიდან მომავალი ბოჭკოებით, ინფორმაციას გადასცემენ სახის, სხეულისა და კიდურების კანის რეცეპტორებიდან, აგრეთვე პროპრიოცეპტორებიდან. ეს ინფორმაცია მიდის თალამუსის უკანა ვენტრალურ ბირთვში. ამ ბირთვის ნეირონები მათ მიერ მიღებულ ინფორმაციას გადასცემენ დიდი ჰემისფეროების ქერქის უკანა ცენტრალურ ხვეულს — სომატოსენსორულ ზონას. უკანა ვენტრალურ ბირთვში იმპულსები მოდის გემოვნების რეცეპტორებიდანაც. ვისცეროცეპტორებიდან იმპულსები მოდის აგრეთვე უკანა მედიალურ ვენტრალურ ბირთვშიც. ეს ფაქტი გამოვლინებული იყო ცთომილი, შიგნეულობისა და მენჯის ნერვების გალიზიანებისას ამ ბირთვებში გამოწვეული პოტენციალების გამოკვლევის დროს (რ. დურინიანი). ვენტრომედიალურ ბირთვში იმპულსები მოდის ნათხემიდან, ხოლო ამ ბირთვიდან იმპულსები მოდის წინა ცენტრალური ხვეულისაკენ, ე. ი. ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ზონი-

საკენ. ზოგიერთი მონაცემის მიხედვით, თალამუსის წინა ბირთვები იმპულსებს იღებენ აგრეთვე ვისცერორეცეპტორებიდან და იმპულსების ნაწილს ყნოსვის რეცეპტორებიდან. თალამუსის წინა ბირთვებიდან იმპულსები მიდის დიდი ჰემისფეროების ლიმბიკურ მიდამოში.

ასხვადასხვა მეთოდებით შესწავლილია თალამუსში იმ ნეირონების ლოკალიზაცია, რომლებიც იღებენ იმპულსებს, მომავალს რეცეპტორების გარკვეული ჯგუფებიდან.

მაიმუნებზე ჰ. დიუსე დე-ბარენის მიერ ჩატარებულ ცდებში თალამუსის ბირთვები ცალკეულ უბნებში წმინდა ნემსით შეყავდა სტრიქინინის ხსნარი და ამის შემდეგ იკვლევდა სხეულის კანის საფარველის სხვადასხვა უბნის მგრძნობელობის ცვლილებებს. მან გამოავლინა, რომ სტრიქინინის ხსნარის შეყვანის ადგილის მიხედვით მგრძნობელობის მომატება (ჰიპერესთეზია) წარმოიქმნება ხან სახის მიდამოში, ხან წინა ან უკანა კიდურების მიდამოში. მგრძნობელობის დარღვევა განსაკუთრებით გამოხატული იყო სხეულის მოპირდაპირე



სურ. 240. კატის თალამუსის უკანა ვენტრალურ ბირთვში აფერენტული სისტემების წარმომადგენლობის სქემატური რუკა (რ. დუ-რინიანის მიხედვით).

წარმომადგენლობის მიდამოები: 1 — კულისა და გავის; 2 — უკანა კიდურის; 3 — ტანის; 4 — წინა კიდურის; 5 — თავის; 6 — მენჯის ნერვის; 7 — შიგნეულობის ნერვის; 8 — ცთომილი ნერვის. რუკა შედგენილია გამოწვეული პოტენციალების გამოკვლევის საფუძველზე.

მხარეზე. მაუნდკასტლი და ე. ჰენემანი წვრილი ელექტროდების საშუალებით, რომლებიც შეყავდათ თალამუსის უკანა ვენტრალური ბირთვის სხვადასხვა უბანში, სხეულის სხვადასხვა ნაწილის გაღიზიანებისას აწარმოებდნენ გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრაციას. ცდებმა კატებზე, შინაურ კურდღლებზე და მაიმუნებზე, გვიჩვენა, რომ სხეულის სხვადასხვა უბნის რეცეპტორებიდან იმპულსები შედის ბირთვის სხვადასხვა უბანში (სურ. 240). თავის სა-

ხის ნაწილისა და წინა კიდურების, განსაკუთრებით მათი დისტალური ნაწილების (მაიმუნების თითების) მგრძნობელობის თალამური წარმომადგენლობის მიდამო მნიშვნელოვნად უფრო ფართოა, ვიდრე სხეულისა და უკანა კიდურების მგრძნობელობის წარმომადგენლობათა მიდამო. ეს იმას ნიშნავს, რომ იმ ნეირონების რიცხვი, რომლებთანაც იმპულსები მოდის სახისა და წინა კიდურების რეცეპტორებიდან, ბევრად აჭარბებს იმ ნეირონების რიცხვს, რომლებიც ინფორმაციას იღებენ სხეულისა და უკანა კიდურების რეცეპტორებიდან. ბირთვში სხეულის ცალკეული ნაწილების წარმომადგენლობათა მიდამო არ არის მკაცრად შემოსაზღვრული ველი, ისინი ნაწილობრივ ერთმანეთში გადადიან. გამოწვეული პოტენციალების მეთოდით ნაჩვენებია, რომ ვისცერორეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსების მიმღები ზონები განლაგებულია ბირთვის იმავე უბნებში, სადაც მოთავსებულია ის ნეირონები, რომლებთანაც სიგნალები მოდიან სხეულის შესაბამისი ნაწილების ექსტერორეცეპტორებიდან.

ამის გამო შესაძლებელია ექსტერო-და ვისცერორეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსების ურთიერთმოქმედება. შესაძლებელია, ამით აიხსნება ე. წ. არეკლილი ტკივილები, რომელთა დროსაც გარკვეულ შინაგან ორგანოში პათოლოგიური პროცესის დროს ვისცერორეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსების ნაკადი იწვევს ამ ორგანოს ზევით მოთავსებული კანის საფარველის მგრძნობელობის მოშლას.

სხეულის სხვადასხვა ნაწილის გაღიზიანების შესახებ სიგნალების მამლები თალამური ნეირონებიდან იმპულსები მიდიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის სომატოსენსორული ზონის სხვადასხვა უბანში, სადაც კანისა და კუნთ-სახსროვანი რეცეპციის წარმომადგენლობას აგრეთვე გარკვეული სივრცობრივი განაწილება აქვს.

ბჯდურის სხვადასხვა უბნის რეცეპტორებიდან იმპულსების მიმღები ნეირონების სივრცობრივი განლაგება აღინიშნება ლატერალურ დამუხლულ სხეულშიც. ასევე კორტიკის ორგანოს სხვადასხვა უბანში განლაგებული რეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსების მიმღები ნეირონების სივრცობრივი განაწილებაც აღინიშნება მედიალურ დამუხლულ სხეულშიც.

თალამუსის ასოციაციური ბირთვები ძირითადად განლაგებულია მის წინა ნაწილში. ეს ბირთვები იმპულსებს იღებენ თალამუსის გადართველი ბირთვებიდან და მათ გადასცემენ ტვინის ქერქის ასოციაციურ ზონებში. ასოციაციური ბირთვების რიცხვს ეკუთვნის ლატერალური ბირთვები, მედიოდორსალური და ბალიშისებური (pulvinar) ბირთვები. ფილოგენეზის პროცესში იზრდება თალამუსის ასოციაციური ბირთვების ზომები, კიდევ უფრო მეტად იზრდება დიდი ჰემისფეროების ქერქის ასოციაციური ზონების ზომები. განსაკუთრებით კარგად აქვს განვითარებული თალამუსის ასოციაციური ბირთვები ადამიანს.

თალამუსის ლატერალური ბირთვები იმპულსებს გადასცემენ დიდი ჰემისფეროების ქერქის თხემის მიდამოს. ბალიშისებური ბირთვის ლატერალური ნაწილი იმპულსებს გადასცემს დიდი ჰემისფეროების ქერქის კეფის მიდამოში მხედველობის ასოციაციურ ზონას, ხოლო pulvinar-ის მედიალური ნაწილი — საფეთქლის მიდამოში სმენის ასოციაციურ ზონას.

მედიოდორსალური ბირთვი დაკავშირებულია დიდი ჰემისფეროების ქერქის შუბლის წილთან, ლიმბიკურ სისტემასთან, აგრეთვე ჰიპოთალამუსთან.

ქერქის ასოციაციურ ზონებსა და თალამუსის ბირთვებს შორის, აგრეთვე ქერქის სენსორულ ზონებსა და გადაჭრველ ბირთვებს შორის არსებობს უკუკავშირები, რომელთა გზითაც შეიძლება მოხდეს ქერქისათვის გადაცემული და მისგან მიღებული იმპულსების წრიული ურთიერთქმედება.

თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვები. თალამუსის არასპეციფიკურ ბირთვებს ზოგიერთი განიხილავს, როგორც რეტყულური ფორმაციის დიენცეფალურ ნაწილს. მაგრამ თავისი მორფოლოგიური სტრუქტურითა და ფუნქციური თვალსაზრისით თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვები განსხვავდებიან ტვინის ღეროს რეტყულური ფორმაციისაგან. ელექტროფიზიოლოგიური ექსპერიმენტების საფუძველზე პ. ჯასპერი მივიდა დასკვნამდე, რომ თალამუსის არასპეციფიკური სისტემა მონაწილეობს ქერქის სწრაფ და ხანმოკლე აქტივაციაში, წინააღმდეგ ნელი და ხანგრძლივი აქტივაციისა, რომელიც ხორციელდება ტვინის ღეროს რეტყულური ფორმაციით.

შუა ტვინის რეტყულური ფორმაცია ასრულებს მთელი ქერქის ტონუსის შენარჩუნების ფუნქციას, ხოლო თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვები ააქტივებენ მხოლოდ მის იმ სტრუქტურებს, რომლებიც მონაწილეობენ კონკრეტული რეფლექსური რეაქციების განხორციელებაში. კერძოდ, თვლიან, რომ არასპეციფიკური თალამური სისტემა მონაწილეობს მღვიძარ (ფხიზელ) ორგანიზმში ყურადღების პროცესების ორგანიზაციაში.

რეტყულური ფორმაციის გზით ქერქში მიმავალი იმპულსები ადამიანში არ იწვევენ გარკვეულ შეგრძნებებს, მაგრამ ისინი აძლიერებენ ქერქის რეაქციებს იმ იმპულსებზე, რომლებიც მოდიან სპეციფიკური სენსორული გზებით.

თალამუსის არასპეციფიკურ ბირთვებს ფართო ურთიერთკავშირი აქვთ თალამუსის გადამრთველ და ასოციაციურ ბირთვებთან და ქერქქვეშა წარმონაქმნებთან. თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვებიდან მხოლოდ ორი — ვენტრალური წინა და რეტყულური — თავიანთ ბოჭკოებს უშუალოდ გზავნიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა უბანში.

თალამუსის მონაწილეობა შეგრძნებათა ფორმირებაში. თალამუსს შეგრძნებათა აღმოცენებაში მნიშვნელობა აქვს არა მარტო იმიტომ, რომ იგი დიდი ჰემისფეროების ქერქს გადასცემს სხვადასხვა რეცეპტორის გაღიზიანებისას აღმოცენებულ იმპულსებს, არამედ იმიტომაც, რომ მის ბირთვებში ხდება მიღებული ინფორმაციის გადამუშავება, რის შედეგადაც იცვლება შეგრძნებათა სასიათი.

მრავალი მკვლევარი (გ. ჰელი და სხვ.) თვლის, რომ თალამუსი წარმოადგენს ტკივილის გრძნობის უმაღლეს ცენტრს. ეს შეხედულება ემყარება შემდეგ ფაქტებს. ადამიანზე ნეიროქირურგიული ოპერაციების დროს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა უბნის უშუალო გაღიზიანებისას მხოლოდ ძალიან იშვიათად ჩნდება ტკივილის გრძნობა. ხოლო თუ გამაღიზიანებელ ელექტროდებს მოვათავსებთ თალამუსზე, მაშინ წარმოიქმნება ტკივილებით გამოხატული რეაქციები და უსიამოვნო შეგრძნებები. ამის შესაბამისად კლინიკისტ ნევროპათოლოგების მიერ დიდი ხანია შემჩნეულია, რომ თალამუსის ზოგიერთი დაზიანების დროს ჩნდება შემაწუხებელი მტკივნეული შეგრძნებები. ყველაზე უმნიშვნელო გაღიზიანებანი — კანზე შეხება, ქინძისთავით სუსტი ჩხვლეტა, ბგერითი ან სინათლით გაღიზიანებანი — ასეთ ავადმყოფებში იწვევენ უმძიმესი ტკივილის შეტევებს. ზოგჯერ კი თალამუსის დაზიანებისას ირღვევა მტკივნეული შეგრძნებების აღქმა, ჩნდება ანალგეზიის მდგომარეობა, რომლის დროსაც მტკივნეული გაღიზიანებები არ იწვევენ ტკივილის შეგრძნებას. ბოლოს, ცხოველზე ექსპერიმენტისას ორგანიზმის ტიპური რეაქციები, რომელიც თან ახლავს ტკივილის გრძნობას, შეიძლება გამოწვეული იქ-

ნეს თალამურ ცხოველებზე — დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგ.

უკანასკნელ წლებში ჩატარებული გამოკვლევებით დადგინდა ტკივილის რეაქციების აღმოცენებაში ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის დიდი მნიშვნელობა. ზოგიერთი ნარკოტიკების, მაგალითად ბარბიტურატების შეყვანის გზით, რომლებიც იწვევენ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქზე სისტემის აღმავალი გამაქტივებელი გავლენის ბლოკირებას, რეტიკულური ფორმაციის გამოთიშვა იწვევს მტკივნეული რეაქციების დათრგუნვას.

ზემოთ გადმოცემული ყველა ფაქტი მაინც არ იძლევა უფლებას სრულიად უარვყოთ დიდი ჰემისფეროების ქერქის მონაწილეობა მტკივნეული შეგრძნების ფორმირებაში. ქერქის მნიშვნელობა იმით მტკიცდება, რომ მტკივნეული გაღიზიანებებისას სენსორულ ზონებში რეგისტრირდება გამოწვეული პოტენციალები; მაშასადამე, იმპულსები მტკივნეული რეცეპტორებიდან აღწევენ ქერქს. შთაგონებით შეიძლება დათრგუნულ იქნას მტკივნეული შეგრძნებები (ეს ფაქტი გამოყენებულია მშობიარობის გაუტკივარებისათვის). ქერქის სენსორული ზონების დაზიანებისას ირღვევა მტკივნეული გაღიზიანების ადგილის ლოკალიზაციის სიზუსტე.

მკრთალი ბირთვის ფუნქციები

შუამდებარე ტვინს ემიჯნება მკრთალი ბირთვი, ანუ პალიდუმი (*pallidus*). იგი შედის დიდ ჰემისფეროებში მდებარე ოსისებური ბირთვის (*nucleus lentiformis*) შედგენილობაში და თალამუსისაგან გამოცალკევებულია შიგნითა კაფსულით.

პალიდუმი წარმოადგენს მამოძრავებელ ბირთვს, მისი გაღიზიანების დროს შეიძლება კისრის, კიდურებისა და მთელი სხეულის კუნთების შეკუმშვის გამოწვევა, უპირატესად მოპირდაპირე მხარეზე.

მკრთალი ბირთვი აფერენტულ იმპულსებს იღებს ბოჭკოებით, რომლებიც მოდიან თალამუსიდან და შეკრავენ თალამო-პალიდარულ რეფლექსურ რკალს.

რაკი მკრთალი ბირთვი ეფექტორულად არის დაკავშირებული შუა და უკანა ტვინის ცენტრებთან, ამიტომ იგი ახორციელებს მათი მუშაობის რეგულაციას და კოორდინაციას. მკრთალი ბირთვის ერთ-ერთ ფუნქციად ითვლება უფრო ქვემოთ მდებარე ბირთვების, უმთავრესად შუა ტვინის წითელი ბირთვის შეკავება. ამიტომ მკრთალი ბირთვის დაზიანებისას ჩვეულებრივ ნახულობენ ჩონჩხის მუსკულატურის ტონუსის მეტად გაძლიერებას — ჰიპერტონუსს, რადგანაც წითელი ბირთვი თავისუფლდება მკრთალი ბირთვის შემაკავებელი გავლენისაგან.

მკრთალი ბირთვის ელემენტრული გაღიზიანება აკავებს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოტორული ზონის გაღიზიანებით გამოწვეულ ჩონჩხის კუნთების შეკუმშვებს. ეს ფაქტები ასევე განპირობებულია მკრთალ ბირთვსა და შუა ტვინის წითელ ბირთვებს შორის კავშირების არსებობით.

უმაღლეს ცხოველებში თალამურ-ჰიპოთალამურ-პალიდური სისტემა მონაწილეობს რთული უპირობო — თავდაცვის, საორიენტაციო, კვების, სასქესო

და სხვ. რეფლექსების განხორციელებაში. ყველა ეს რეფლექსი გააჩნია პ ა ლ ი -
დ უ რ ც ხ ო ე ლ ს; ამ რეფლექსთა რკალები მკრთალ ბირთვზე გაივლიან.

ავადმყოფებს, რომელთაც დაზიანებული აქვთ მკრთალი ბირთვი, აღარ გააჩნიათ მრავალი რეფლექსური აქტი; ასე მაგალითად, ისინი არ ამქდანებენ თავდაცვის რეაქციებს უეცარ ძლიერ შეგერებზე ან ძლიერი სინათლით გაღიზიანებაზე.

პალიდურ სისტემაზე გაივლიან რეფლექსური რკალები, რომლებზეც დაზოკიდებულია ყოველი რჩეული სამოძრაო აქტის თანმხლები დამხმარე მოძრაობები. როდესაც დაზიანი აწარმოებს რომელიმე მოძრაობას, უშუალოდ ამ მოძრაობის მწარმოებელი კვანთებას აკლავს იგი ძაბვას მთელ რიგ სხვა კუნთებს, რომლებიც იწვევენ ამა თუ იმ სახსრის ფიქსაციას. როდესაც მოძრაობაში მოყვით სხვა სახსრები, რის გამოც ძირითადი მოძრაობა ჯდება უფრო სწრაფი, ყოფილი და პარმონიული. ამათ შეიძლება მიეკუთვნონ, მაგალითად, ხელის ქნევა სიარულის დროს და რიგი დამხმარე მოძრაობების სხეულის მდებარეობის შეცვლისას. პალიდურს დაზიანებისას მოძრაობანი კუთხოვანი, ერთგვაროვანი ხდება; სამოძრაო აქტები, რომლებიან დამატებითი მოძრაობებით (ჰიპოკინეზი). ამიტომ პალიდური ავადმყოფებისათვის დამახასიათებელია სახის მიმიკური უძრავობა (ნილბისმავარი სახე) — სიმპტომი, რომლითაც ასეთ ავადმყოფებს ერთი შეხედვით ცნობენ.

ზოლიანი სხეულის ფუნქცია

საბოლოო ტვინის ქერქქვეშა ცენტრებიდან ყველაზე დიდი მნიშვნელობა აქვს ზოლიან სხეულს (corpus striatum).

ძუძუმწოვრებში ზოლიანი სხეული ქერქიდან მომავალ და შიგნითა კაფსულად წოდებულ ნერვულ ბოჭკოთა კონით იყოფა ორ ნაწილად: კუდიან ბირთვად (nucleus caudatus) და ნაჭუჭად (putamen).

ზოლიანი სხეული აფერენტულ იმპულსებს ღებულობს ძირითადად თალამუსიდან, ნაწილობრივ კი ქერქიდან, ხოლო ეფერენტულ იმპულსებს ძირითადად მკრთალი ბირთვისკენ გზავნის. ზოლიან სხეულს განიხილავენ როგორც ეფექტორულ ბირთვს, რომელსაც არა ქვს დამოუკიდებელი მამოძრავებელი ფუნქციები, მაგრამ იგი კონტროლს უწევს ფილოგენეზურად უფრო ძველი მამოძრავებელი ბირთვის — პალიდუმის ფუნქციებს. ზოლიანი სხეული არეგულირებს და ნაწილობრივ აკავებს მკრთალი ბირთვის უპირობო რეფლექსურ მოქმედებას, ე. ი. მოქმედებს მასზე ისევე, როგორც მკრთალი ბირთვი მოქმედებს წითელზე.

ახლანა ნაჩვენები იყო, რომ კუდიანი ბირთვის დაბალი სიხშირის ელექტრული გაღიზიანება იწვევს ცხოველის ქცევის შეცვლას — თვლემისა და ძილის აღმოცენებას და დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონთა რეაქციის დროის გახანგრძლივებას. ეს ეფექტები დამოკიდებულია კუდიანი სხეულის გავლენით თალამუსის არასპეციფიკურ ბირთვებზე, რომლებიც გამააქტივებლად მოქმედებენ ქერქზე.

ადამიანში ზოლიანი სხეულის დაზიანებისას აღინიშნება ათეოთოზი — კიდურთა სტერეოტიპული რიტმული მოძრაობანი — და ქორეა — ძლიერი, არაწესიერი მოძრაობები, რომლებიც წარმოებს ყოველგვარი წესრიგისა და თანმიმდევრობის გარეშე და მოიცავს თითქმის მთელ მუსკულატურას („წმინდა ვიტის ცეკვა“). ათეოთოზი და ქორეა განიხილება როგორც იმ შემკავებელი გავლენის გამოვარდნის შედეგი, რომელსაც ზოლიანი სხეული ახდენს მკრთალ ბირთვზე.

ზოლიანი სხეულის დაზიანებისას აღინიშნება აგრეთვე უპირობო რეფლექსების — თავდაცვითი, საკრიენტაციო და სხვ. — გაძლიერება. მნიშვნელოვნად გაძლიერებულია თითოეული ძირითადი მოძრაობის თანმხლები დამხმარე მოძრაობებიც (დამხმარე მოძრაობათა ეს გაძლიერება წოდებულია ჰიპერკინეზად). ერთდროულად ირღვევა კუნთების ტონუსი, ჩვეულებრივ მისი დეკვიეთების სახით — ჰიპოტონუსი. ეს იმით აიხსნება, რომ ზოლიანი სხეულის დაზიანებისას პალიდუმი შეკავდება. ზოლიანი სხეულის დაზიანებისას აღინიშნული ჰიპოტონუსისა და ჰიპერკინეზის მოვლენა პირდაპირ საწინააღმდეგოა მკრთალი ბირთვის დაზიანებისას აღმოცენებულ (ჰიპერტონუსის და ჰიპოკინეზის) მოვლენებისა.

ზოლიანი სხეული ამჟამად განიხილება როგორც სამოძრაო აპარატის უმაღლესი ქერქქვეშა სარეგულაციო-საკოორდინაციო-ცენტრი.

ზოგიერთი ექსპერიმენტული მონაცემების მიხედვით ზოლიან სხეულში არის აგრეთვე ნივთიერებათა ცვლის, სითბოს წარმოქმნის, სითბოს გამოყოფის, სისხლძარღვოვანი რეაქციების მარეგულირებელი უმაღლესი ვეგეტაციური საკოორდინაციო ცენტრები. ამაზე მიუთითებენ კერძოდ, ვ. დანილევსკის ძველი მონაცემები; იგი ზოლიანი სხეულის გალიზიანების შედეგად ნახულობდა რიგ შინაგან ორგანოთა ფუნქციების ცვლილებებს. როგორც ჩანს, ზოლიან სხეულში არის ცენტრები, რომლებიც ახორციელებენ უპირობო-რეფლექსურ სამოძრაო და ვეგეტაციური რეაქციების ინტეგრაციასა და გაერთიანებას ერთი მთლიანი ქცევის აქტში. ზოლიანი სხეული ჰიპოთალამუსთან არსებული თავისი კავშირების გზით გავლენას ახდენს ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებულ ორგანოებზე.

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი წარმოადგენს ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს, ყველაზე გვიან განვითარებულ და თავისი სტრუქტურითა და ფუნქციებით განსაკუთრებით რთულ განყოფილებას.

დიდი ჰემისფეროებისა და მათი ქერქის მნიშვნელობა აშკარად ვლინდება ცდებში მათი ექტირპაციით, ე. ი. ოპერაციული მოცილებით.

დიდი ჰემისფეროების ექსტირპაცია და მისი შედეგები

ჯერ კიდევ XIX საუკუნის პირველ მეოთხედში ფლურანსმა პირველად განახორციელა ფრინველებში თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ექსტირპაცია. შემდგომში მრავალი მკვლევარი აწარმოებდა ძუძუმწოვრებში დიდი ჰემისფეროებისა და მათი ქერქის მოცილებას.

დიდი ჰემისფეროების ან მათი ქერქის ექსტირპაციის ცდები მინზად ისა-ავეს დაადგინოს რომელ ფუნქციებს კარგავს და რომელს ინარჩუნებს ცხოველი ასეთი ოპერაციის შემდეგ.

ფრინველებს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების მოცილების შემდეგაც შესწევთ ფრენის უნარი, თუ მათ ავისვრით ჰერში, შესწევთ გაღიაში მოძრაობის უნარი, თუ ვუბიძგებთ. გამაღიზიანებლის უარსებობისას ნაოპერაციები ფრინველები სხედან გაუნძრევლად მრავალი საათის განმავლობაში. ისინი მთლიანად არ კარგავენ სმენით და მხედველობით გამაღიზიანებელზე რეაქციების უნარს და შეუძლიათ გვერდი აუარონ წინააღმდეგობებს, რომლებიც იძლევიან მკვეთრ ჩრდილს. სივრცეში სხეულის მდებარეობის შეცვლის რეაქცია ნორმალურია. ფრინველებში თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ექსტირპაციის შემდეგ დამახასიათებელ ცვლილებებს წარმოადგენენ ქცევის იმ რთული აქტების დარღვევა, რომლებიც დაკავშირებულია ინდივიდუალურად შეძენილ ცხოვრებისეულ გამოცდილებასთან. ნაოპერაციებ ფრინველებს არ შეუძლიათ დამოუკიდებლად მონახონ და მიიღონ საკვები. საჭირო ხდება მათი ხელოვნურად კვება და წყლის მიცემა. ცხოველები კარგავენ წრთნის უნარს.

შედარებით უფრო მკვეთრადაა გამოხატული ქცევის დარღვევა თავის ტვინის ჰემისფეროების მოცილების შემდეგ ქუძმწოვრებში. ძაღლებში თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგ, როცა თვით ოპერაციით გამოწვეული შედეგები ქრება და პრილობაც შეზორცდება, ძაღლებს შესწევთ გადაადგილების უნარი. ამასთან ერთად ასრულებენ საკმაოდ ზუსტად კოორდინირებულ მოძრაობებს. ეს აიხსნება იმით, რომ ცხოველების მდებარეობა და გადაადგილება სივრცეში წარმოებს შუა ტვინის მხედველობის ბორცვებისა და ზოლიან სხიულის ფუნქციებით, რომლებიც იზიკება ოპერაციის დროს და რჩება დაუზიანებელი. ასეთი ცხოველის მოქმედებაზე დაყირვების დროს აღინიშნება მხოლოდ მოძრაობათა სისხარტისა და სიზუსტის დაქვეითება.

ძაღლებს, რომლებსაც მოცილებული აქვს დიდი ჰემისფეროების ქერქი, სქესობრივი ინსტიქტი ძლიერ დაქვეითებული აქვთ. ძილისა და სიფხიზლის მორიგეობა ნორმალურაა; აღინიშნება ძილის რამდენადმე გახანგრძლივება.

ძლიერი ცვლილებები აღინიშნება სენსორულ. სფეროში. ოპერაციის შემდეგ ძაღლი ტოვებს ბრმისა და ნაწილობრივ ყრუს შთაბეჭდილებას. ის ეჯახება წინააღმდეგობებს, ვერ ცნობს პატრონს, ვერ პასუხობს დამახეზაზე, ვერ მიდის მის წინ დადგმულ საკმელთან, ვერ არჩევს სუნს. რეაქტია კანის სუსტ გაღიზიანებაზე შესამჩნევად დაქვეითებულია. ამასთან ერთად დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგ ზოგიერთი სმენითი და მხედველობითი აღქმები ძაღლებში შენარჩუნებულია. ასე, თავის განათებისას სინათლის ძლიერი წყაროთი მას შეუძლია მისგან მიაბრუნოს თავი. მასში აღინიშნება გუვის რეფლექსი. გემოვნების შეგრძნება დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილების შემდეგ შენარჩუნებულია. თუ საკვებს მიეუშაბებთ რაიმე მწარეს, ძაღლი გადმოავდებს ასეთ საკვებს პირიდან.

იმისათვის, რომ შეუნარჩუნოს სიცოცხლე თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქ-მოცილებულ ძაღლს ექსპერიმენტატორი ზელოვნურად კვებავს, ასმევს წყალს, ჩაუდებს რა ძაღლს პირში საკვებს და ჩაუხსამს წყალს. როგორც გ. პ. ზელიონის ცდები გვიჩვენებს ნაოპერაციებ ძაღლებში საკვების გადაყლაბვა იწვევს კუჭის წვენის ნორმალურ რეფლექსურ სეკრეციას.

უფრო მკვეთრი დარღვევები აღინიშნება დიდი ჰემისფეროების ქერქის ექსტირპაციის შემდეგ ძაღლისთავიან მაიმუნებში (Macacus rhesus), რომლებიც ძალიან ძნელად იტანენ ამ ოპერაციის და სწრაფად იღუპებიან. ინდივიდუალურად შეძენილი რეაქციები სხვადასხვა გამ-ღიზიანებელზე ქრება. ნაოპერაციებ მაიმუნებში აღინიშნება სამოძრაო აქტების გამოხატული დარღვევა. ნებისმიერი მოძრაობა მასში სავსებით ქრება. მიმიკა და ჟესტიკულაცია ქრება. გარეგანი გაღიზიანებით გამოწვეული მოძრაობა დუნე და ნელია. გამაღიზიანებლის უარსებო-ბისას, მაიმუნი, რომელსაც მოცილებული აქვს დიდი ჰემისფეროების ქერქი, უძრავადაა, დროის უმეტეს ნაწილს ის ძილის მდგომარეობაში ატარებს.

ღრმა გადახრები ნორმალური ქცევისაგან აღინიშნება მახინჯ ადამიანებში ეგრეთწოდე-ბულ ანენცეფალიზში. რომლებსაც აა აქვთ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი. ანენცეფალები ცოცხლობენ ჩვეულებრივად რამდენიმე დღეს. მაგრამ 1913 წელს აღწერეს იშვიათი შემთხვევა: ბავშვა ანენცეფალმა 3 წელი და 9 თვე იცოცხლა. გაკვეთისას დიდი ჰემისფეროების ქერქის ადგილზე აღმოჩნდა ორი თხელკედლიანი ბუშტი. ცენტრალური ნერვე-ლი სისტემის კვემდებარე ნაწილებისაკენ გამტარი პირამიდული გზები არ არსებობდა. განუვითარებელი ჰქონდა მხედველობის ბორცვები: ნათხემი, ოთხჯოაკი და შუამდლობარე ტვინი არ იყო შეცვლილი. სიცოცხლის პირველი ერთი წლის განმავლობაში ბავშვი ანენცე-ფალი განუწყვეტლივ ძილის მდგომარეობაში იყო. დედის ქუძუსთან ან საწოვარის პირთან მიტანისას ის ასრულებდა სწორ წოკით მოძრაობებს. ბგერასა და სინათლოზი რაიმე შეგნე-ბული რეაქტია არ ჰქონდა, მხოლოდ აღინიშნებოდა ზოგიერთი რეფლექსური მოძრაობა: ასე, მკვეთრი სინათლით თვალის განათებაზე ქუთუთოების დახუჭვით პასუხობდა.

შედგები თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ან მათი ქერქის მოცილე-ბის შემდეგ სხვადასხვა სახის ცხოველებში მეტყველებს იმაზე, რომ ფილოგენე-ზური განვითარების პროცესში იზრდება ცენტრალური ნერველი სისტემის უმაღლესი განყოფილებების მნიშვნელობა. დიდი ჰემისფეროების ქერქი იძენს უფრო მეტ მნიშვნელობას, აჭარბებს რა შესამჩნევად სხვა ნერველ წარმონაქ-მნებს. ამაზე მეტყველებს უმაღლეს ცხოველებში თავის ტვინის დიდი ჰემის-ფეროების ან მათი ქერქის მოცილების შემდეგ უფრო მკვეთრი და ღრმა დარ-

ღვევების ფაქტი უმდაბლეს ცხოველებთან შედარებით. ეს ხდება ფუნქციების კორტიკალიზაციის შედეგად, ე. ი. რთული ნერვული ფუნქციების ნერვული სისტემის უმაღლესი და უფრო მოგვიანებით განვითარებულ განყოფილებაში — დიდი ჰემისფეროების ქერქში გადანაცვლების შედეგად.

უფრო რთული ნერვული ფუნქციების გადანაცვლება ცენტრალური სისტემის ისტორიულად უფრო ახალგაზრდა განყოფილებებში, წარმოადგენს მისი განვითარების ერთ-ერთ ყველაზე მნიშვნელოვან და დამახასიათებელ ფაქტს. საილუსტრაციოდ მივუთითებთ, რომ თევზებსა ან ამფიბიებში დიდი ჰემისფეროების ექსტირპაციის შემდეგ მხედველობითი შეგრძნება თითქმის არ ირღვევა, მაშინ როცა ძაღლებში მარტო დიდი ჰემისფეროების ქერქის მოცილებისას რთული მხედველობითი შეგრძნებანი მთლიანად გამოვარდნილია. შემდეგ, ბაყაყებში და კუებში დიდი ჰემისფეროების ექსტირპაციის შემდეგ შესაძლებელია იმ პირობითი რეფლექსების წარმოქმნა, რომლებიც ამ ცხოველებში შეიძლება განხორციელდეს შუამდებარე და შუა ტვინის საშუალებით. ძაღლებში კი, მარტო ჰემისფეროების ქერქის მოცილება იწვევს ყველა ძველის გაქრობას და შეუძლებელი ხდება ახალი ინდივიდუალურად შეძენილი რეფლექსების წარმოქმნა.

განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია დარღვევები ადამიანებში ჰემისფეროების ქერქის დაზიანების შემთხვევაში. ადამიანებში სხეულის ვერტიკალური მდებარეობა და, რთული მოძრაობების შესრულება, რომელთა განვითარება დაკავშირებულია შრომით საქმიანობასთან, მოითხოვს ნერვული პროცესების მეტად სრულყოფილ კოორდინაციას, რაც დამოკიდებულია თავის ტვინის ჰემისფეროების ქერქზე. განვითარების პროცესში ყალიბდება მამოძრავებელ სფეროზე — განივზოლიან მუსკულატურაზე და აგრეთვე ვეგეტატიურ პროცესებზე ქერქული კონტროლი.

დიდი ჰემისფეროების ქერქის სტრუქტურული უზრაველობანი სტრუქტურა (ციტოარქიტექტონიკა)

დიდი ჰემისფეროების ქერქის სტრუქტურული ელემენტებია ნერვული უჯრედები მათგან გამოძვალა მორჩებით — აქსონებითა და დენდრიტებით — და ნეიროგლიის უჯრედები.

ქერქი ფარავს დიდი ჰემისფეროების მთელ ზედაპირს; მისი სისქე მერყეობს 1,5-დან 3 მმ-მდე. ზრდასრული ადამიანის ორივე ჰემისფეროს ქერქის საერთო ზედაპირი შეადგენს 1450-დან 1700 სმ²-დე. ჰემისფეროების ქერქში არის 12-დან 18 მილიარდამდე ნეირონი.

დიდი ჰემისფეროების ქერქის სტრუქტურის თავისებურებას წარმოადგენს ნერვული უჯრედების განლაგება ერთმანეთზე მდებარე რამდენიმე შრედ (სურ. 241). ეს შრეები განსხვავდებიან შემდეგი თავისებურებებით:

I შრე, მოლექულურად წოდებული, ღარიბია ნერვული უჯრედებით და ძირითადად წარმოქმნილია ბოჭკოების ქსელით.

II შრეს ეწოდება გარეთა მარცვლოვანი, მასში ხშირად განლაგებული წვრილი უჯრედების არსებობის გამო; ამ უჯრედთა დიამეტრია 4—8 მკ, მიკროსკოპულ პრეპარატებზე აქვთ მრგვალი, სამკუთხოვანი და მრავალკუთხოვანი მარცვლების ფორმა.

III შრე უფრო სქელია, ვიდრე პირველი ორი შრე. იგი შეიცავს სხვადასხვა ზომის პირამიდულ უჯრედებს.

IV შრეს ეწოდება შიგნითა მარცვლოვანი, მეორე შრის მსგავსად იგი შედგება წვრილი უჯრედებისაგან. ზრდასრული ორგანიზმის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ზოგიერთ უბანში ეს შრე შეიძლება არ იყოს: ასე მაგალითად, იგი არ არის ქერქის მორტორულ უბანში.

V შრე შედგება ბეცის, დიდი პირამიდული უჯრედებისაგან. ამ უჯრედების ზემო ნაწილიდან გამოდის მსხვილი მორჩი—დენდრიტი, რომელიც მრავალჯერ იტოტება ქერქის ზედაპირულ

შრეებში. დიდი პირამიდული უჯრედების მეორე გრძელი მორჩი — აქსონი — მიდის თეთრ ნივთიერებაში და მიემართება ქერქქვეშა ბირთვების ან ზურგის ტვინისაკენ.

VI შრე — მულტიფორმული — შედგება სამკუთხა ფორმისა და თითისტარისებური უჯრედებისაგან.

ფუნქციური ნიშნის მიხედვით დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნეირონები შეიძლება დავყოთ სამ ძირითად ჯგუფად. პირველ მათგანს ეკუთვნიან ის უჯრედები, რომლებზედაც ბოლოვდებიან სპეციფიკური აფერენტული გზების მესამე ნეირონთა აქსონები. ამ უჯრედებს შეიძლება ვუწოდოთ სენსორული, რადგანაც ისინი უზრუნველყოფენ მხედველობის ბორცვთა ბირთვებიდან დიდი ჰემისფეროების ქერქში მოსული აფერენტული იმპულსების მიღებას. ასეთ ფუნქციას ძირითადად ასრულებენ ე. წ. ვარსკვლავისებური ნეირონები, რომლებიც განსაკუთრებით დიდი რაოდენობითაა ქერქის სენსორული უბნის III და IV შრეებში.

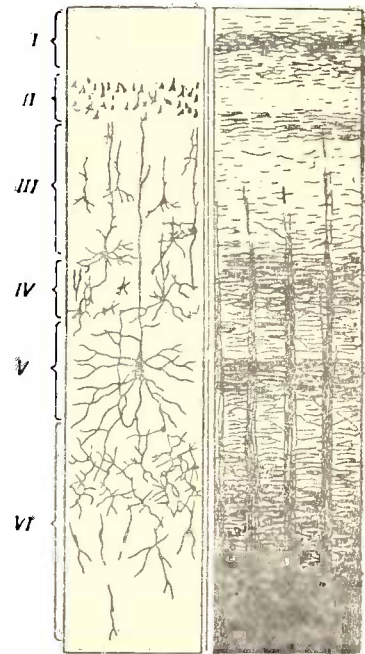
მეორე ჯგუფს ეკუთვნიან უჯრედები, რომლებიც იმპულსებს გზავნიან ტვინის ქვემდებარე განყოფილებებში — ქერქქვეშა ბირთვებში, ტვინის ღეროს და ზურგის ტვინში. ესენია დიდი პირამიდული ნეირონები, რომლებიც პირველად აღწერა ე. ბეცმა 1874 წ. ისინი ძირითადად კონცენტრირებულია ქერქის მოტორული ზონის V შრეში. მათ თვლიან მოტორულად, ანუ ეფექტორულად. ქერქის ეფექტორული ფუნქციის განხორციელებაში მონაწილეობს ზოგიერთი თითისტარისებური უჯრედიც.

მესამე ჯგუფია — უჯრედები, რომლებიც ახორციელებენ კავშირის ქერქის ერთსა და იმავე ან სხვადასხვა ზონების ნეირონებს შორის. ესენია კონტაქტური ანუ შუამდებარე ნეირონები. მათ რიცხვს ეკუთვნიან წვრილი და საშუალო სიდიდის პირამიდული და თითისტარისებური უჯრედები.

ექვსშრიან უჯრედოვან სტრუქტურასთან ერთად არის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნერვულ ბოჭკოთა რთული სტრუქტურა. ქერქში არჩევენ ჰორიზონტალურ ბოჭკოებს, რომლებიც აერთებენ ქერქის სხვადასხვა უბნებს და რადიალურ ბოჭკოებს, რომლებიც აერთებენ რუხ და თეთრ ნივთიერებას. ნერვული ბოჭკოებიც 6 შრედაა განლაგებული. მათი სტრუქტურა და მათ შორის ურთიერთობა უფრო რთული და ცვალებადია, ვიდრე უჯრედოვანი შრეების სტრუქტურა.

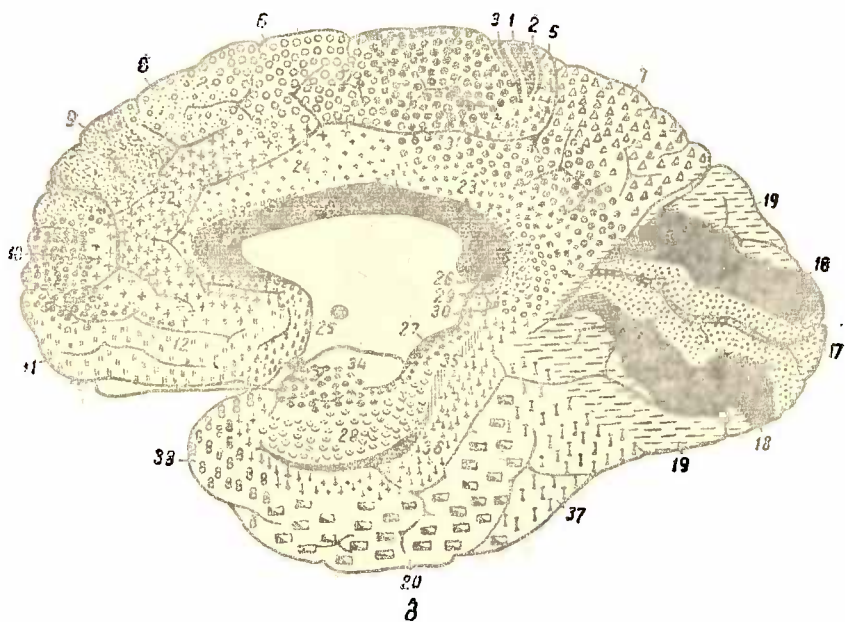
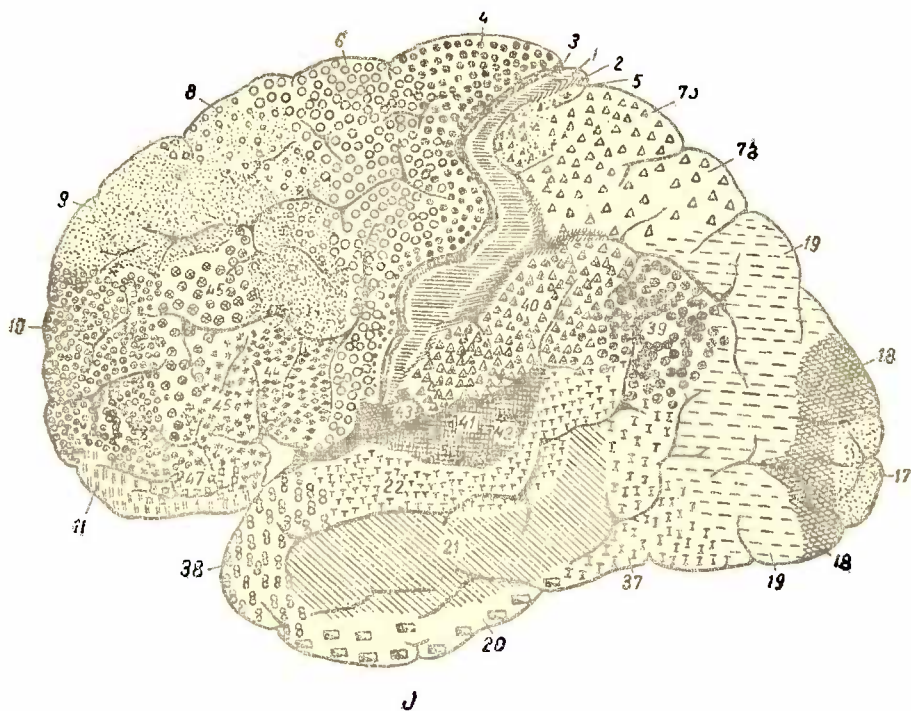
ქერქის უჯრედოვანი სტრუქტურის მოცემული აღწერა გარკვეულ ფარგლებში სქემატურია, რადგანაც არის ქერქის სხვადასხვა უბანში აღნიშნული შრეების განვითარების ხარისხის მნიშვნელოვანი ვარიაციები.

უჯრედოვანი შედგენილობის თავისებურებისა და ქერქის აღნაგობის მიხედვით დიდი ჰემისფეროების ქერქს ყოფენ მთელ რიგ უბნებად, რომლებსაც ქერქულ ველებს უწოდებენ. ფართო საერთაშორისო აღიარებით სარგებლობს ბროდმანის ციტარქიტექტონიკური რუკა, რომელმაც ადამიანში აღწერა 52 უჯრედოვანი ველი (სურ. 242). უჯრედოვანი ველების უფრო დეტალური კლასიფიკაცია მოწოდებულია სსრკ მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ტვინის ინსტიტუტის მიერ.



სურ.241. ნეირონებისა და ნერვული ბოჭკოების განლაგება დიდი ჰემისფეროების ქერქში.

ციფრები გვერდით — ქერქის შრეების ნომრები.



სერ. 242. ადამიანის დიდი ჰემისფეროების ქერქის გარეთა (ა) და შიგნითა (ბ) ზედაპირის ციტოარქიტექტონიკური ველები (ბროდმანის მიხედვით).
ციფრებით აღნიშნულია უჯრედოვანი ველების ნომრები.

თუ დიდი ჰემისფეროების ქერქის ზედაპირს ან თავის კანს მივაღებთ ორ ელექტროდს და მათ შევეერთებთ გამაძლიერებლებთან, მაშინ შეიძლება ჩავწეროთ სხვადასხვა ფორმის, ამპლიტუდისა და სიხშირის ელექტრულ პოტენციალთა განუწყვეტელი რხევები. ამ რხევათა ჩანაწერს ეწოდება ელექტროენცეფალოგრაფია (სიტყვიდან encephalon—ტვინი). პირველად ელექტროენცეფალოგრაფია ჩაწერილი იყო ცხოველებზე ვ. პრავდინ-ნემინსკის მიერ 1913 წ. სიმინი გალვანომეტრის საშუალებით. მოგვიანებით გ. ბერგერმა, ელექტრონული გამაძლიერებელი ტექნიკის გამოყენებით გვიჩვენა ელექტროენცეფალოგრაფიის გამოყენების შესაძლებლობა ადამიანში დაუზიანებელი თავის კანის საფარველიდან. იმ დროიდან ეს მეთოდი ფართოდ დაინერგა ექსპერიმენტულ და კლინიკურ გამოკვლევათა პრაქტიკაში.

ასეგობს ელექტროენცეფალოგრაფიის გამოყენების ორი მეთოდი: ბიპოლარული და მონოპოლარული. ბიპოლარული მეთოდის დროს დიდი ჰემისფეროების ქერქზე ან ქალას კანის საფართა შესატყვის მიდამოებზე ამაგრებენ ორ გამომყვან ელექტროდს. ამ შემთხვევაში ხელსაწყო—ელექტროენცეფალოგრაფი — იწერს ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობის ცვალებადობას ელექტროდების ქვეშ არსებულ ქერქის უბნებს შორის.

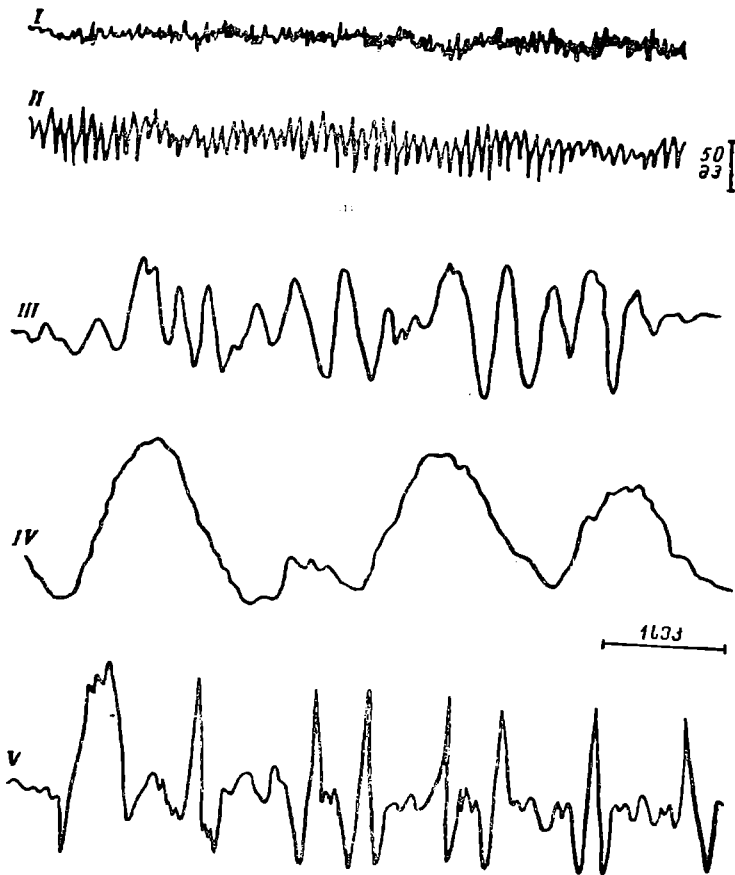
მონოპოლარული მეთოდის დროს ერთ ელექტროდს ამაგრებენ ქერქის მიდამოში (აქტიური ელექტროდი), მეორეს, ინდიფერენტულს კი ათავსებენ ადამიანის ყურის ბიბილოზე ან ცხოველის ცხვირის ძვალზე. გამოყვანის ამ მეთოდის დროს აღრიცხავენ აქტიური ელექტროდის ქვეშ პოტენციალთა ცვალებადობას. ადამიანის ქალას კანის საფარველიდან გამოყვანილ პოტენციალთა ამპლიტუდა მერყეობს 5—10-დან 200—300 მკვ-დე, სიხშირე კი 0,5-დან 70 და მეტ რხევამდე წამში.

ელექტროენცეფალოგრაფიის საშუალებით შეისწავლიან ელექტრულ პოტენციალთა ცვალებადობას ქერქისა და ქერქქვეშა წარმონაქმნთა სხვადასხვა უბნებს შორის. ამისათვის იყენებენ მრავალარხიან ელექტროენცეფალოგრაფებს, რომლებიც საშუალებას იძლევიან ერთდროულად აღვრიცხოთ ტვინის აქტიუობა 4-დან 32 წერტილში. ამ მხრივ უფრო მეტ შესაძლებლობებს იძლევა მ. ლივანოვისა და ვ. ანანიევის მიერ მოწოდებული ელექტროენცეფალოსკოპიის მეთოდიკა. მათ მიერ კონსტრუირებული ხელსაწყო — ელექტროენცეფალოსკოპი — აღრიცხავს აქტიუობას ქერქის 50 და 100 უბნისა ცი, განათებული და მუდმივად ცვალებადი კაშკაშა წერტილების სახით. ყველა ამ წერტილში პოტენციალთა ცვალებადობის ანალიზისათვის იყენებენ ელექტრონულ გამომთვლელ მანქანებს.

ელექტროენცეფალოგრაფიის რიტმები. ელექტრული რხევების სიხშირის, ამპლიტუდისა და ფიზიოლოგიური დახასიათების მიხედვით ელექტროენცეფალოგრაფიაში განასხვავებენ ოთხ ძირითად ტიპს (სურ. 243).

ალფა-რიტმი — ეს პოტენციალთა რიტმული რხევებია თითქმის სინუსოიდალური ფორმის, წამში 8—13 სიხშირით, 50 მკვ ამპლიტუდით. ალფა-რიტმი გარკვევითაა გამოხატული, თუ ცდის ქვეშ მყოფი პირი იმყოფება ფიზიკურ და გონებრივი მოსვენების პირობებში — დაწოლილი ან მოხერხებულ სავარძელში დამჯდარი, მოდუნებული კუნთებით და დახუჭული თვალებით, გარეგან

გამალიზიანებელთა გარეშე. ბევრი მკვლევარი თვლის, რომ არსებობს ქერქის ორი მიდამო, რომლებშიც ალფა-რიტმს აქვს უდიდესი ამპლიტუდა და ხასიათდება დიდი მუდმივობით. ერთი მათგანი კეფის წილშია, მეორე კი — თხემის ნაწილში. კ ე ფ ის ა ლ ფ ა რ ი ტ მ ი წ ა რ მ ი ქ მ ნ ე ბ ა ქ ე რ ქ ის მ ხ ე დ ვ ე ლ ო ბ ი თ ზ ო ნ ა შ ი; ის როგორც წესი, არა აქვთ ან სუსტად აქვთ გამოხატული ბრმებს.



სურ. 243. ელექტროენცეფალოგრამის ძირითადი რიტმები (სქემატიზირებული). I — ბეტა-რიტმი; II — ალფა-რიტმი; III — ტეტა-რიტმი; IV — დელტა-რიტმი; V — კრუნჩხვითი განმუხტვები.

თ ხ ე მ ის ა ლ ფ ა რ ი ტ მ ს როლანდის ალფა-რიტმი ეწოდება, რადგან ის დაკავშირებულია როლანდის მიდამოს აქტივობასთან, რომელშიც არის პროპრიორეცეპტული (მამოძრავებელი) ანალიზატორის ქერქული ბოლო.

ადამიანის ალფა-რიტმის მსგავსი რხევები ლაბორატორიულ ცხოველებში რეგისტრირდება მსგავს პირობებში და ეწოდებათ ალფასმსგავსი რიტმები.

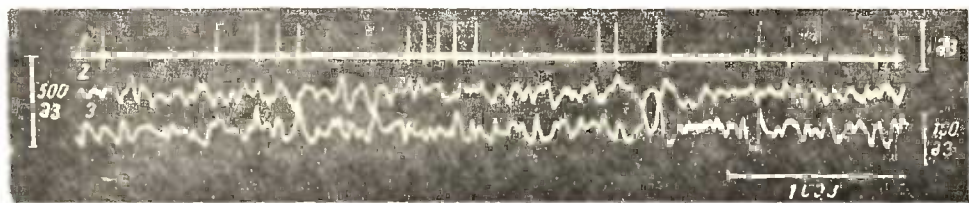
ბ ე ტ ა რ ი ტ მ ი ხასიათდება წამში 13-ზე მაღალ რხევათა სიხშირით და 20—25 მკვ-დე ამპლიტუდით. ეს რიტმი ყველაზე უფრო გამოხატულია ქერქის შუბლის და რამდენიმედ ნაკლებად თხემის ნაწილში. ქერქის კეფის მიდამოში ალფა-რიტმი სწრაფად იცვლება ბეტა-რიტმით სხვადასხვა, განსაკუთ-

რებით სინათლის გამადიზიანებლის მოქმედების შემდეგ. გონებრივი მუშაობისას, მაგალითად, არითმეტიკული ამოცანების ამოხსნისას, ემოციური აგზნებისას და სხვ. გონებრივი მუშაობისას, რაც მეტია ყურადღების დაძაბვა, ან რაც ძლიერია რეცეპტორებზე მოქმედი გაღიზიანება, მით უფრო სწრაფად შეიცვლება ალფა-რიტმი ბეტა-რიტმით. სხვადასხვა გაღიზიანების დროს როლანდის რიტმი ასევე იცვლება ბეტა-რიტმით, მაგრამ განსაკუთრებით მკვეთრად მოქმედებს მასზე კიდურების მოძრაობის დროს წარმოქმნილი პროპრიორეცეპტული გაღიზიანებანი.

ბეტა-რიტმი წარმოადგენს წამში 4—8 სიხშირის, 100—150 მკვ ამპლიტუდის პოტენციალთა რხევებს. იგი აღინიშნება ძილის დროს და სხვადასხვა პათოლოგიურ პირობებში: ჰიპოქსიისა და ზომიერად ღრმა ნარკოზის დროს.

დელტა-რიტმი ხასიათდება წამში 0,5—3,5 სიხშირის, 250—300 მკვ ამპლიტუდის პოტენციალთა ნელი რხევით. დელტა-ტალღები რეგისტრირდება ღრმა ძილის, ღრმა ნარკოზის, ჰიპოქსიისა და დიდი ჰემისფეროების ქერქში სხვადასხვა პათოლოგიური პროცესების დროს.

ამჟამად მთლიანად არ არის გადაწყვეტილი საკითხი ელექტროენცეფალოგრამის ტალღების წარმოქმნის შესახებ. უჩრედშიდა და უჩრედგარეშე მიკროელექტროდების დახმარებით გამოკვლევები გვიჩვენებენ, რომ ქერქის ნეარონებს, ისევე როგორც ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებების უჩრედებს, აქვთ უნარი მათი გაღიზიანებისას ან მათთან სხვა ნერვული უჩრედებიდან იმპულსების მოსვლისას აწარმოონ მოქმედების პოტენციალთა გენერირება. გარდა ამისა, დიდი ჰემისფეროების ქერქის მრავალრაცხვან სი-



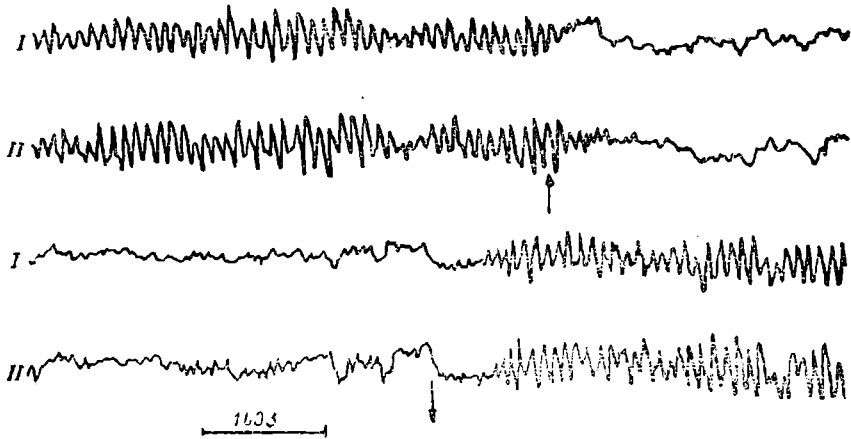
სურ. 244. ქერქის ცალკეული ნეირონის იმპულსური აქტივობისა (მიკროელექტროდული გამოყვანა) (1) და ქერქის სიღრმიდან (2) და მისი ზედაპირიდან (3) გამოყვანილი ელექტროენცეფალოგრამის ერთდროული ჩანაწერი კატაზე (ე. გოლოვინსკის მიხედვით).

ნაპსებში წარმოიქმნებიან მნიშვნელოვნად უფრო ნელა მიმდინარე პოსტინაბსურ (ამგზნები და შემოაკავებელი) პოტენციალები, რომლებიც წინ უსწრებენ მოქმედების პოტენციალების აღმოცენებას.

ვარაუდობენ, რომ ელექტროენცეფალოგრამის ნელი ტალღები წარმოადგენენ მრავალ, ასინქრონულად მომუშავე ცალკეულ ნეირონთა მოქმედების პოტენციალთა ალგებრულ ჯამს. მაგრამ ე. ედრიანის მიერ წამოყენებული ეს თვალსაზრისი ამჟამად უარყოფილია, რადგან დამტკიცებულია, რომ ცალკეულ ნეირონთა იმპულსურ აქტივობასა და ელექტროენცეფალოგრამის ტალღებს შორის არ არსებობს რაიმე კავშირი (სურ. 244). ზოგიერთ ზემოქმედებათა დროს აქტივობის ეს ორი სახე შეიძლება სრულიად დაშორდნენ. მაგალითად, ეთერის ნარკოზის დროს ქერქის უჩრედები კარგავენ უნარს მოქმედების პო-

ტენციალთა გენერაციისადმი, მაშინ როდესაც ელექტროენცეფალოგრამის პოტენციალთა ნელი რხევის რეგისტრირება გრძელდება და ძლიერდება.

უმრავლეს მკვლევართა აზრით, ელექტროენცეფალოგრამის ტალღების წარმოქმნა დაკავშირებულია პოსტინაპსურ პოტენციალთა აღგებრულ სუმაციასთან. მათი სუმაციის შედეგები სხვადასხვა იქნება დიდი ჰემისფეროების ქერქში ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა ნაწილებიდან მოსულ იმპულსებზე დამოკიდებულებით.



სურ. 244 ბ. ქერქის კეფის წილის ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილებები, რომელიც უჩვენებს ალფა-რიტმის გადასვლას ბეტა-რიტმში თვალების გაღებისას (ისარი ზევით) და ალფა-რიტმის აღდგენას თვალების დახუჭვისას (ისარი ქვევით).

დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნერვული უჯრედების დიდი კვლევის სინქრონული აგზნებისას პოსტინაპსურ პოტენციალთა სუმაციის შედეგად გამოყვან ელექტროდებზე აღირიცხება ელექტროენცეფალოგრამის მაღალი ამპლიტუდის, ნელი, ალფა-ან დელტას მსგავსი ტალღები. ასეთი მდგომარეობა აღინიშნება ქერქში აფერენტული იმპულსების შესვლის შეზღუდვისას (თვალების დახუჭვისას, წყნარ და დაბნელებულ ოთახში ყოფნისას), ასევე ძილისა და ნარკოზის დროს. თუ აფერენტული იმპულსები შედიან ქერქში, მაშინ ელექტროდების ქვეშ მყოფ უჯრედებში პოსტინაპსური პოტენციალები აღმოცენდებიან არაერთდროულად და ელექტროენცეფალოგრამაზე რეგისტრირდება ბეტა-რიტმის ტიპის ხშირი დაბალამპლიტუდიანი რხევები. ასეთი ცვლილებები ელექტროენცეფალოგრამაში ხდება გამოღვიძებისას და სიუზიზლის დროს. ელექტროენცეფალოგრამაში ნელი რიტმებიდან ხშირზე გადასვლა აღინიშნება ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციის გაღიზიანებისას. ამ მოვლენას დ ე ს ი ნ კ რ ი ნ ი ზ ა ც ი ი ს რ ე ა ქ ც ი ა ა ნ უ ა ქ ტ ი ვ ა ც ი ა (პ. ჯასპერი) უწოდეს. ასეთი რეაქციის წარმოქმნის ერთ-ერთ მაგალითს წარმოადგენს ადამიანის მიერ თვალის გახელისას ალფა-რიტმის შეცვლა ბეტა-რიტმით (სურ. 244, ბ). ელექტროენცეფალოგრამის რიტმების აღმოცენებასა და შენარჩუნებაში აფერენტული იმპულსაციის წამყვან როლს მოწმობს ცდები ეგრეთწოდებული ქერქის შემოჭრით. თუ ქერქის პატარა მიდამოსთან ქერქქვეშა ბირთვებიდან მომავალ ნერვულ ბოჭკოებს გადავჭრით, მაგრამ მას შეგვენარჩუნებთ სისხლძარღვთა კალაპოტთან კავშირს („ქერქის იზოლირებული ზოლის“ პრეპა-

რატი), მაშინ ამ უბანში ელექტრული აქტივობა მთლიანად წყდება. მაგრამ თუ მივაყენებთ პირდაპირ ელექტრულ გალიზიანებას, მასში ისევ აღმოცენდება თანდათან ქრობადი პოტენციალების რხევათა სერია.

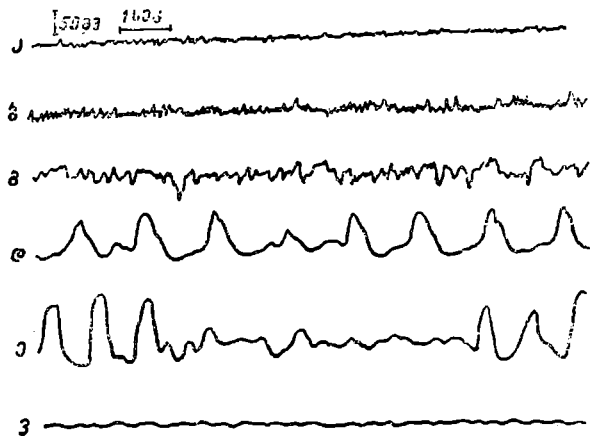
ელექტროენცეფალოგრამის რიტმების ცვლილებაში დიდი ჰემისფერობის ჰერაჟი წოვიარტო ზამოყმადებათა დროს

გამოწვეული პოტენციალები. ყოველი რეცეპტორული ველის რეცეპტორ-თა გალიზიანებას ან აფერენტული ნერვული ბოჭკოების პირდაპირ გალიზიანებას ექსპერიმენტში თან სდევს ელექტროენცეფალოგრამაში პირველადი ან მეორადი პასუხების სახით დამახასიათებელ გამოწვეულ პოტენციალების გაჩენა (სურ. 225, ა).

დიდი ჰემისფერობის ქერქის სხვადასხვა განყოფილებიდან გამოყვანისას რეგისტრირებულმა პირველადი პასუხების ანალიზმა მიგვიყვანა დასკვნამდე, რომ პირველი — დადებითი რხევა დაკავშირებულია ქერქის I—IV შრეებში მოთავსებულ პირამიდული უჯრედების აგზნებასთან; მეორე — ურავოფითი რხევა ასახავს ქერქის I—II შრეების აგზნებას, და ალბათ, განპირობებულია ამ შრეებში მყოფ მწვერვალოვანი (აპიკალური) დენდრიტების სინქრონული დეპოლარიზაციით.

გამოწვეულ პოტენციალთა რეგისტრაციის მეთოდიკა ფართოდ არის გამოყენებული ანალიზატორთა ქერქული წარმომადგენლობის რუქის შედგენაში, ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებს შორის კავშირის დასამყარებლად, სხვადასხვა სისტემების ურთიერთ გავლენის შესასწავლად და ფარმაცოლოგიურ პრეპარატთა მოქმედების გამოსაკვლევად.

ნარკოზი. ელექტროენცეფალოგრამის დამახასიათებელი ცვლილებები აღინიშნება ნარკოზის დროს. ისინი სხვადასხვა გამოყენებული ნარკოტიკისაგან დამოკიდებულებით. ეთერის ორთქლის შესუნთქვა დასაწყისში იწვევს ქერქული რიტმების მნიშვნელოვან გახშირებას — წარმოიშობა ბეტა-რიტმი. ნარკოზის ამ ფაზას შეესაბამება მოძრაობითი და მეტყველებითი აგზნება. ნარკოზის გაღრმავებასთან ერთად ბეტა-რიტმი იცვლება ტეტა-რიტმით. მალე ტეტა-ტალღები იცვლებიან დელტა-ტალღებით, შემდეგ წარმოიქმნება „სიჩუმის“ პერიოდები, ე. ი. ელექტრული რხევების ხანმოკლე უარსებობა. საბოლოოდ ეთერის ნარკოზის ხანგრძლივი მოქმედებისას იწყება ელექტრული აქტივობის სრული დათრგუნვა (სურ. 245). ნარკოზიდან გამოსვლისას ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილებები ხდება „შებრუნებული“ თანმიმდევრობით.



სურ. 245 ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილება ეთერით ნარკოზის დროს (ე. ბაბსკის და ს. ეფუნიის მიხედვით).

ა — დანარკოვებამდე; ბ — ნარკოზის საწყისი სტადია — ელექტრული აქტივობის გაძლიერების პერიოდი; გ — უფრო ღრმა ნარკოზი — ქარბოვენ ტეტა-ტალღები; დ — ღრმა ნარკოზი — მაღალამპლიტუდიანი დელტა-ტალღების სტადია; ე — ნარკოზის შემდგომი გაღრმავება — სიჩუმის პერიოდების წარმოქმნა; ვ — ნარკოზის აგონალური სტადია — ელექტრული აქტივობის სრული დათრგუნვა.

ბარბიტურატებით გამოწვეულ ნარკოზის დროს დასაწყისში ასევე აღინიშნება ბეტა-რიტმის ტიპის სწრაფი რხევების წარმოქმნა. ნარკოზის გაღრმავებასთან ერთად სწრაფი რხევების სიხშირე კლებულობს, ამ რხევათა ამპლიტუდა და სინქრონულობა კი მატულობს. წარმოიქმნება მაღალამპლიტუდიანი (150 მკვ-დე) წამში 14—16 სიხშირის რიტმულ რხევათა აფეთქება. ამ აფეთქებებს ბარბიტურული თითისტარები უწოდეს. ნარკოზის შემდგომი გაღრმავებისას ბარბიტურული თითისტარები ქრებიან, იცვლებიან რა ტეტა, შემდეგ კი დელტა-ტალღებითაც; ტალღათა შორის ქერქის სიხშირის ინტერვალები იზრდება.

ნარკოზის დროს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მდგომარეობის ელექტროენცეფალოგრაფიულ კონტროლს დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს ქირურგიულ კლინიკაში, რომლითაც შეიძლება სანარკოზო ნივთიერების მიცემის რეგულირება და ნარკოზის აუცილებელი სიღრმის შენარჩუნება.

ჰიპოქსია. სუნთქვის შეჩერებით ან სუფთა აზოტის ჩასუნთქვით გამოწვეული ჰიპოქსიის დროს აღინიშნება აგრეთვე ელექტროენცეფალოგრამის დამახასიათებელი ცვლილებები. ჰიპოქსიის დაწყებით სტადიაში აღფარ-რიტმი იცვლება წამში რხევათა 15—40 სიხშირის ბეტა-რიტმით. შემდეგ ბეტა-რიტმი იცვლება დელტა-ტალღებით. ადამიანში დელტა-ტალღების წარმოქმნა ემთხვევა ცნობიერების დაკარგვას. ჰიპოქსიის შემდგომი გაგრძელებისას ქერქის ელექტრული აქტიუობა აღარ რეგისტრირდება. თუ ამ მომენტში აღვადგენთ ჟანგბადის მიწოდებას, მაშინ ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილებები ხდება შებრუნებული თანმიმდევრობით.

კრუნჩხვითი შეტევები. ელექტროენცეფალოგრამის ტიპური ცვლილებები აღინიშნება კრუნჩხვითი (ეპილეფსიური) შეტევების დროს, რომელიც გამოწვეულია კრუნჩხვითი ნივთიერების, ან ქერქში ან ქერქქვეშა სტრუქტურებში პათოლოგიური კერის, მაგალითად, ნაწიბურის, სიმსივნის და სხვ. არსებობით. ამ შემთხვევაში წარმოიქმნება ელექტროენცეფალოგრამის დამახასიათებელი ცვლილებები — კომპლექსები, რომლებიც შედგებიან მცირე ხანგრძლივობის მაღალამპლიტუდიანი პიკისაგან, რომელსაც მისდევს მნიშვნელოვნად მცირე ამპლიტუდისა და დიდი ხანგრძლივობის ნელი ტალღები. ხშირად აღინიშნება ერთეული მაღალამპლიტუდიანი რხევები — კრუნჩხვითი პიკები (იხ. სურ. 243, V). კრუნჩხვით პიკებს ხშირად თანახლავს ჩონჩხის მუსკულატურის კრუნჩხვები.

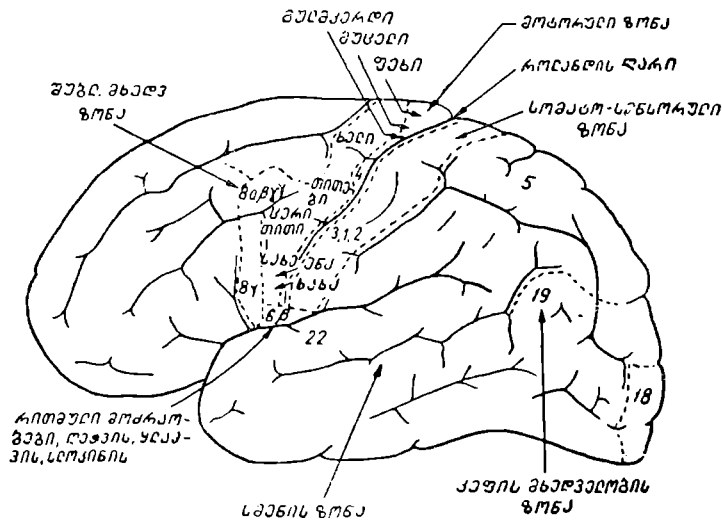
დიდი ჰემისფეროების ძირის სენსორული ზონები

დიდი ჰემისფეროების ქერქში აფერენტული იმპულსები შედიან ორგანიზმის ყველა რეცეპტორიდან. ქერქისათვის ამ იმპულსების უშუალო გადამცემ სადგურად (ყნოსვის რეცეპტორებისაგან გამომავალი იმპულსების გამოკლებით) ითვლებიან თალამუსისა და მისი მოსაზღვრე წარმონაქმნების ბირთვები, სადაც განლაგებული არიან აფერენტული გზების მესამე ნეირონები. ქერქის იმ უბნებს, რომლებშიც შედიან უმთავრესად აფერენტული იმპულსები, ი. პავლოვმა ანალიზატორების ცენტრალური განყოფილებები უწოდა. მრავალი ანალიზატორის ცენტრალური განყოფილებები, სხვანაირად ანალიზატორების ქერქული წარმომადგენლობა, მაგალითად, კანის, სახსროვან-კუნთოვანი (კინესთეზური), ვისცერალური, სივრცობრივად ემთხვევიან და ნაწილობრივ გადაფარავენ ერთმანეთს. ქერქის მიდამოებს, რომლებშიც განლაგებულია ანალიზატორების ცენტრალური განყოფილებები, მიღებულია ვუწოდოთ დიდი ჰემისფეროების ქერქის სენსორული ზონები (სურ. 246). ეს ზონები წარმოადგენენ პერიფერიული რეცეპტორული ველების ქერქულ პროექციას.

სომატიური და ვისცერალური მგრძნობელობის წარმომადგენლობა. თითოეულ ნახევარსფეროში არის სომატიური (კანის და სახსროვან-კუნთოვანი) და ვისცერალური მგრძნობელობის ორი ზონა, რომლებიც პირობითი იწოდებიან I და II სომატოსენსორულ ზონებად. ქერქის პირველი სომატოსენსორული ზონა განლაგებულია უკანა ცენტრალურ ხვეულში. მისი ზომა

მნიშვნელოვნად დიდია მეორეზე. ამ ზონაში შედიან აფერენტული იმპულსები თალამუსის უკანა ვენტრალური ბირთვიდან, რომლებიც ინფორმაციას ღებულობენ სხეულის საწინააღმდეგო მხარის კანის (ტაქტილური და ტემპერატურული), სახსროვან-კუნთოვანი და ვისცერალური რეცეპტორებით.

247-ე სურათზე ნაჩვენებია ამ ზონაში ადამიანის სხეულის სხვადასხვა ნაწილის პროექციების განლაგება. როგორც ჩანს, უმეტეს ფართობს ხელის მტე-



სურ. 246. ზოგიერთი სენსორული და მოტორული ზონების ლოკალიზაცია ადამიანის დიდი ჰემისფეროების ქერქში (სქემატურად).

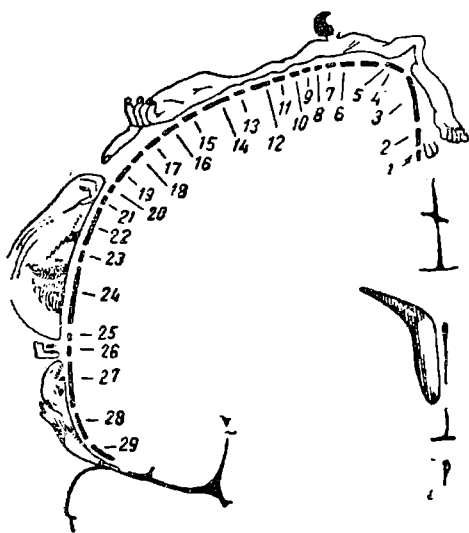
ნის, ხმოვანი აპარატისა და სახის რეცეპტორების ქერქული წარმომადგენლობა იკავებს, უმცირეს ფართობს — ტანის, ბარძაყისა და წვივის წარმომადგენლობა.

ქერქული პროექციის ფართობი განისაზღვრება ქერქის ნერვული უჯრედების რაოდენობით, რომლებიც მონაწილეობენ ამა თუ იმ რეცეპტორული გელისაგან გაღიზიანების მიღებაში. რამდენადაც უჯრედების რაოდენობა მეტია, მით მეტად დიფერენცირებულია პერიფერიული გაღიზიანებების ანალიზი. ვისცერალური აფერენტული სისტემის (საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის, გამომყოფი აპარატის, გულსისხლძარღვთა სისტემა) რეცეპტორების ქერქული პროექციები განლაგებული არიან სხეულის შესაბამისი ნაწილების კანის რეცეპტორების წარმომადგენლობის მიდამოში.

მეორე სომატო-სენსორული ზონა განლაგებულია როლანდის ღარის ქვეშ და ვრცელდება სილივის ღარის ზემო მხარეზე; ამ ზონაში აფერენტული იმპულსები მოდიან აგრეთვე თალამუსის უკანა ვენტრალური ბირთვიდან.

მხედველობითი რეცეპციის წარმომადგენლობა. მხედველობითი ანალიზატორის ქერქული ბოლოები, ეგრეთწოდებული მხედველობითი ზონები, განლაგებული არიან ორივე ჰემისფეროს კეფის წილის შიდა ზედაპირზე დეზისებური ღარისა და მოსაზღვრე ხეულების მიდამოში. მხედველობითი ზონები წარმომადგენენ თვალის ბადურის პროექციას. ამ მიდამოში აფერენტული იმპულსები მოდიან გარეთა დამუხლული სხეულიდან, სადაც იმყოფებიან მხედველობითი გზის მესამე ნეირონები.

სმენითი რეცეპციის წარმომადგენლობა. სმენითი ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი ლოკალიზდება საფეთქლის პირველ და ე. წ. საფეთქლის განივ გეგმის სხეულში. ამ ზონაში აფერენტული იმპულსები შედიან შიგნითა დამუხლული სხეულის უჯრედებიდან (სმენითი გზების მესამე ნეირონები) და მოაქვთ ინფორმაცია შიგნითა ყურის ლოკოკინის სმენითი რეცეპტორებიდან. სხვადასხვა სიმაღლის ტონების აღქმისას ლოკოკინის რეცეპტორებში წარმოქმნილი იმპულსები შედიან სმენითი ზონების სხვადასხვა ჯგუფის უჯრედებში.



სურ. 247. ადამიანის დიდი პემისფეროების ქერქის სომატოსენსორულ ზონაში სხეულის სხვადასხვა ნაწილის განლაგება (უ. პენფილდისა და რასმუსენის მიხედვით).

1 — სასქესო ორგანოები, 2 — თითები, 3 — ტერფი, 4 — წვივი, 5 — ბარძაყი, 6 — ტანი, 7 — კისერი, 8 — თავი, 9 — მხარი, 10 — იდაყვის სახსარი, 11 — იდაყვი, 12 — წინამხარი, 13 — მაჯა, 14 — მტევანი, 15 — ნეკი, 16 — არათითი, 17 — შუა თითი, 18 — საჩვენებელი თითი, 19 — ცერი, 20 — თვალი, 21 — ცხვირი, 22 — სახე, 23 — ზედა ტუჩი, 24 — კბილები, 25 — ქვედა ტუჩი, 26 — კბილები, ღრძილები და ყბა, 27 — ენა, 28 — ხახა, 29 — შინაგანი ორგანოები. სხეულის ნაწილების ზომები შეესაბამება სენსორულ წარმომადგენლობათა ზომებს.

გემოვნებითი რეცეპციის წარმომადგენლობა. გემოვნებითი ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი პენფილდის მონაცემებით, ადამიანებში განლაგებული არიან საფეთქლის წილში, სილვიისა და ცირკულარული ღარის ახლოს, ქერქის იმ მიდამოს გვერდით, რომლის გაღიზიანებაც იწვევს ნერწყვის გამოყოფას. გემოვნების ზონაში აფერენტული იმპულსები შედიან თალამუსის უკანა ბირთვიდან.

ყნოსვითი რეცეპციის წარმომადგენლობა. ყნოსვითი მგრძნობელობის გზები ითვლებიან ერთადერთ აფერენტულ გზებად, რომლებიც არ გადიან მხედველობის ბორცვის ბირთვებზე. მათი პირველი ნეირონები — ყნოსვითი უჯრედები — განლაგებული არიან ცხვირის ღორწოვან გარსში. მეორე ნეირონები იმყოფებიან ყნოსვით ბოლქვში.

მეორე ნეირონის მორჩები ქმნიან ყნოსვით ტრაქტს, რომელიც მოდის იმ უჯრედებამდე, რომლებიც გან-

ლაგებული არიან მსხლისმაგვარი წილის წინა ნაწილში (ა. ბროდალი), სადაც მოთავსებულია ყნოსვითი ანალიზატორის ქერქული ბოლო.

სენსორული ზონების გაღიზიანებისა და დარღვევის ეფექტები ადამიანებში. სენსორული ზონების ლოკალიზაცია ადამიანებში უმთავრესად შესწავლილია ტვინის ოპერაციების დროს ქერქის სხვადასხვა წერტილის ელექტრული გაღიზიანების მეთოდით. რამდენადაც ასეთი ოპერაციები ადგილობრივი ანესთეზიით მიმდინარეობენ, პაციენტს შეუძლია მასში აღმოცენებული შეგრძნებების ზუსტი სიტყვიერი დახასიათება. უკანასკნელნი როგორც პენფილდის და სხვების მიერ ჩატარებულმა დეტალურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, ყოველ-

თვის ელემენტარულ ხასიათს ატარებენ. ასე, ადამიანებში მხედველობითი ზონის გაღიზიანებისას წარმოიქმნებიან შუქის უეცრად ანთების, სიბნელისა და სხვადასხვა ფერების შეგრძნება. არავითარი რთული მხედველობითი პალუცინაციები ამ მიდამოს გაღიზიანებისას არ აღინიშნება, ქერქის სმენითი მიდამოს გაღიზიანება იწვევს სხვადასხვა ბგერის შეგრძნებას, რომლებიც შეიძლება იყვნენ მაღლები და დაბლები, ხმამაღალი და ჩუმი. მაგრამ პაციენტში ელექტრული გაღიზიანებისას არასოდეს არ წარმოიქმნება სამეტყველო ბგერების აღქმა. სომატოსენსორული ზონის გაღიზიანება იწვევს შეხების, ჩხვლეტის, დაბუყების, იშვიათად სუსტ ტემპერატურულ ან მტკივნეულ შეგრძნებას. გამოხატული ტკივილების შეგრძნება თითქმის არასოდეს არ აღინიშნება. ყნოსვითი ან გემოვნებითი ზონის გაღიზიანებისას აღმოცენდებიან სხვადასხვა ყნოსვითი ან გემოვნებითი (უმთავრესად არასასიამოვნო) შეგრძნებები.

ადამიანებში სენსორული ზონების დარღვევა იწვევს მოცემული სახის მგრძნობელობის უხეშ დარღვევას. დაზიანების კერის მოპირდაპირე მხარეზე. მხედველობითი ზონების ორმხრივი დაზიანება იწვევს სრულ სიბრმავეს, სმენითი ზონების ამოკვეთა — სიყრუეს. ადამიანებში სენსორული ზონების ფუნქციის დარღვევა აღმოცენებული სისხლჩაქცევის, სიმსივნის, ჭრილობის შედეგად მნიშვნელოვნად ცუდად კომპენსირდება ვიდრე ცხოველებში. ძაღლებზე ჩატარებული ცდების საფუძველზე, რომელთაც ამოკვეთილი ჰქონდათ დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა მიდამო, ი. პავლოვი მივიდა იმ დასკვნამდე, რომ თითოეული ანალიზატორის ქერქულ ბოლოში განსხვავებული უნდა იქნეს ცენტრალური ნაწილი, ანუ ბ ი რ თ ვ ი და გ ა ფ ა ნ ტ უ ლ ი ე ლ ე მ ე ნ ტ ე ბ ი. იგი ამ ელემენტების ქვეშ გულისხმობდა ნერვულ უჯრედებს, განლაგებულს ფართო არეში, რომელშიც იმპულსები შედიან იმავე რეცეპტორებიდან, რომლებიც აწვდიან ინფორმაციას ანალიზატორის ბირთვს. ამ ელემენტების არსებობა უზრუნველყოფს ფუნქციის კომპენსაციის შესაძლებლობას ანალიზატორის ბირთვის დარღვევისას. ადამიანებში ფუნქციის კომპენსაცია ნაკლებადაა გამოხატული, ცხადია, იმიტომ, რომ ანალიზატორების ქერქული დაბოლოებების ნერვული უჯრედები უფრო მეტად არიან კონცენტრირებულნი სენსორულ ზონაში.

დიდი ჰემისფეროების ქერქის ასოციაციური ზონები

გამოწვეული პოტენციალების რეგისტრაციამ გვიჩვენა, რომ აფერენტული იმპულსები თალამუსის ბირთვიდან შედიან არა მარტო სენსორულ ზონაში, არამედ ერთდროულად მის მოსაზღვრე მიდამოებშიც. დიდი ჰემისფეროების ქერქის ამ მიდამოებს ეწოდება ასოციაციური ზონები (ზევით განხილული პირველადი სენსორული ზონებისაგან განსხვავებით მათ უწოდებენ აგრეთვე მეორად სენსორულ ზონებს).

ასოციაციური ზონები განლაგებული არიან სენსორული ზონების კიდეებზე და ვრცელდებიან მისგან ყოველმხრივ 1.—5 სმ-ზე.

ასოციაციური ზონების უჯრედების მნიშვნელოვან თავისებურებას წარმოადგენს მათი უნარი გამოეხმაურონ სხვადასხვა რეცეპტორების გაღიზიანებას. ასე, მაგალითად, კატებში მეორად სმენის ზონაში შემჩნეული იყო უბნები, რომლებშიც გამოწვეული პოტენციალები წარმოიქმნებოდნენ არა მარტო ბგერის, არამედ სინათლით ან კანის ელექტროგაღიზიანებისას. ეს იმას ნიშნავს,

რომ მეორადი სენსორული ზონების ქერქულ უჯრედებზე კონვერტირებენ ავტო-რენტული გზები, რომელთაც იმპულსები მოაქვთ სხვადასხვა რეცეპტორული სისტემიდან.

ასოციაციური ზონების ამოკვეთა არ იწვევს მოცემული სახის მგრძნობელობის დაკარგვას, მაგრამ ამ დროს ხშირად ირღვევა მოქმედი გალიზიანების მნიშვნელობის სწორი ინტერპრეტაციის უნარი. ასე, ადამიანებში, მე-18 და მე-19 ველის (პროდჰანის მიხედვით) დარღვევა, რომელიც მეორად მხედველობით ზონას წარმოადგენს, არასოდეს არ იწვევს სიბრმავეს, მაგრამ ავადმყოფი კარგავს ნანახის შეფასების უნარს. კერძოდ, იგი ვერ გეტულობს კიოხვის დროს სიტყვების მნიშვნელობას.

მეორადი სმენითი ზონის დარღვევა ქერქის საფეთქლის მიდამოში ხშირად იწვევს ავადმყოფში გაგონილი სიტყვების მნიშვნელობის გაგების უნარის დაკარგვას.

ყველა ეს ფაქტი იმას მოწმობს, რომ ასოციაციური ზონები თამაშობენ მნიშვნელოვან როლს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მიერ გალიზიანების ანალიზისა და სინთეზის პროცესში. ამას მოწმობს ის ფაქტიც, რომ ევოლუციური განვითარების პროცესში დიდი ჰემისფეროების ქერქში ასოციაციური ზონებით დაკავებული ფართობი პროგრესულად იზრდება და ყველაზე ბევრ სიდიდეს აღწევს ადამიანებში.

სენსორულისაგან განსხვავებით ადამიანებში ასოციაციური ზონების მნიშვნელოვან თვისებას წარმოადგენს ის, რომ მათი დაზიანება იწვევს მხოლოდ ამა თუ იმ ფუნქციის დროებით დარღვევას. შემდეგში ქერქის დარჩენილი ნაწილები იღებენ თავის თავზე დარღვეული ასოციაციური ზონების ფუნქციას და მათი დაზიანება კომპენსირდება.

დიდი ნახევარსფეროების ქერქის მოტორული ზონები

როგორც უკვე ითქვა, დიდი ნახევარსფეროების ქერქში მოთავსებულია ნერვული უჯრედები, რომელთა აქსონები მიემართებიან ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვემოთ მდებარე განყოფილებებისაკენ — ქერქქვეშა ბირთვებისაკენ, ტვინის ლეროსაკენ, ზურგის ტვინისაკენ. ამ ნეირონების დიდი ნაწილი თავს იყრის წინა ცენტრალურ ხვეულში, როლანდის ღარის წინ. აღნიშნულ მიდამოს მოტორული ზონა უწოდეს. მისი უჯრედოვანი შენების დამახასიათებელ თავისებურებას წარმოადგენს ბეცის გიგანტური პირამიდული უჯრედების არსებობა, რომელთა გრძელი მორჩები პირამიდული გზის შედგენილობაში აღწევენ ზურგის ტვინის შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს.

ადამიანის მოტორული ზონის სივრცობრივი ორგანიზაცია ნახევნებია 246-ე და 248-ე სურათებზე. როგორც ჩანს, მამოძრავებელი წერტილები (ე. ი. დიდი ნახევარსფეროების ქერქის პუნქტები, რომელთა გალიზიანება იწვევს გარკვეული კუნთების მოძრაობას) განლაგებული არიან ქერქში არათანაზომიერად. მათი ლოკალიზაცია წინა ცენტრალურ ხვეულში შეესაბამება სენსორული წარმომადგენლობის თანმიმდევრობას უკანა ცენტრალურ ხვეულში (სურ. 247).

ყველა დანარჩენზე მაღლა განლაგებულია ქვედა კიდურების მამოძრავებელი წერტილები; მის ქვემოთ — სხეულის კუნთების მამოძრავებელი წერტი-

ლები; უფრო ქვემოთ — ზედა კიდურებისა, ყველაზე ქვემოთ — თავის კუნთებისა. ვინაიდან დაღმავალი მამოძრავებელი გზები ჯვარედინდებიან, ამიტომ ყველა აღნიშნული წერტილის გაღიზიანება იწვევს სხეულის მოწინააღმდეგე მხარის კუნთების შეკუმშვას.

მოტორულ ზონაში ისევე, როგორც სენსორულში, ყველაზე მეტი ფართობი უკავია ხელის მტევნის, სახის, ტუჩებისა და ენის მუსკულატურის წარმომადგენლობის, და ყველაზე მცირე — სხეულისა და ქვედა კიდურებისას. ქერქის მოტორული წარმომადგენლობის ზომებს შეესაბამება სხეულის მოცემული ნაწილის მოძრაობის სიზუსტე და სინატიფე.

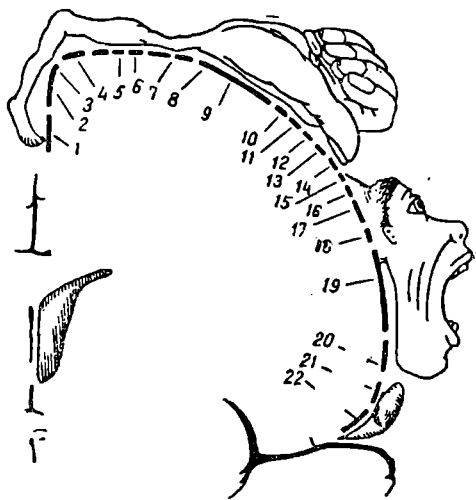
ადამიანის დიდი ნახევარსფეროების ქერქის მოტორული ზონის ელექტროგალიზიანება ხელის თითების მამოძრავებელი წერტილების მიდამოში იწვევს რიგ შემთხვევებში ცალკეული კუნთების ან ცალკეული მოტორული ერთეულების შეკუმშვასაც კი. ამისაგან განსხვავებით ტანის მუსკულატურის მამოძრავებელი წერტილების გაღიზიანებას თან ერთვის 30—50 კუნთ-სინერგისტების ერთდროული შეკუმშვა.

როლანდის ღარი, რომელიც ყოფს წინა და უკანა ცენტრალურ ხვეულებს, წარმომადგენს მოტორული და სენსორული ზონების მხოლოდ პირობით საზღვარს. ჰისტოლოგიური გამოკვლევები უჩვენებენ, რომ მოტორულ ზონაში დიდი რაოდენობითაა მგრძნობიარე ელემენტები; სწორედ ასევე სენსორულ ზონაში ნახულობენ გიგანტურ პირამიდულ უჯრედებს.

პენფილდის მონაცემებით, ადამიანზე წინა ცენტრალური ხვეულის ელექტრული გაღიზიანება იწვევს შემთხვევათა 25%-ში მოძრაობასთან ერთად ან მოძრაობის ნაცვლად შეგრძნებას. შესაბამისად, უკანა ცენტრალური ხვეულის გაღიზიანება იწვევს შემთხვევათა 20%-ში ნაცვლად შეგრძნებისა ან შეგრძნებასთან ერთად, აგრეთვე მოძრაობას.

ცხოველებზე მოტორული და სენსორული ზონების გადაფარვა უფრო მეტადაა გამოხატული, ვიდრე ადამიანში.

ითვალისწინებენ რა ქერქის ამ ორი ზონის ფუნქციურ სიახლოვეს, მათ ზშირად აერთიანებენ ს ე ნ ს ო მ ო ტ ო რ უ ლ ი ზ ო ნ ის საერთო სახელ-



სურ. 248. ადამიანის დიდი ნახევარსფეროების ქერქის მოტორულ ზონაში მამოძრავებელი წერტილების განლაგება (პენფილდისა და რას-მუსენის მიხედვით).

1 — თითები; 2 — გოჯი; 3 — მუხლი; 4 — ბარძაყი; 5 — სხეული; 6 — მხარი; 7 — იდაყვი; 8 — მაჯა; 9 — მტევანი; 10 — ნეკი; 11 — უსახელო თითი; 12 — შუა თითი; 13 — საჩვენებელი თითი; 14 — ცერი; 15 — კისერი; 16 — წარბი; 17 — ქუთუთო და თვალის კაკალი; 18 — სახე; 19 — ტუჩები; 20 — ყბა; 21 — ენა; 22 — ზორხი. სურათზე სხეულის ნაწილების ზომები შეესაბამება სამოძრაო წარმომადგენლობის ზომებს.

წოდებით. ი. პ. პავლოვი განიხილავდა ამ ზონას როგორც კინესტეტიკური (მა-
მოძრაებელი) ანალიზატორის ქერქულ დაბოლოებას.

ადამიანის ტვინის ნახევარსფეროების ქერქის მოტორული ზონის დაზიანების შედეგები. ტვინის ქერქის მოტორული ზონის მიდამოს ჭრილობა ან ამ მიდამოში სისხლის მიმოქცევის მოშლა (მაგალითად, სისხლჩაქცევა) ადამიანში იწვევს სხეულის მოპირდაპირე ნახევრის მუსკულატურის სრულ ან ნაწილობრივ დამბლას (პემიპლეგია). დამბლის სიმპტომების გაქრობა და მოძრაობების აღდგენა ხდება მხოლოდ ძალიან ნელა და თანდათანობით. ადამიანის მოტორული ზონის დაზიანებისას განსაკუთრებით ძლიერ ზიანდება ცალკეულ მცირე მოძრაობათა უნარი, მაგალითად, ხელის ან ფეხის თითებისა. რთული მოძრაობები, რომლებშიც მონაწილეობენ ორთავე კიდურების კუნთები, აღდგებიან შედარებით სწრაფად, მაშინ როდესაც ოპერირებული ნახევარსფეროს მოპირდაპირე მხარის კიდურების ცალკეული მოძრაობები დარღვეული რჩებიან უფრო ხანგრძლივი დროის განმავლობაში, ამასთან უფრო მეტი ხარისხით.

მოტორული ზონის დაღმავალი გზები. მოტორული ზონის პირამიდული უჯრედების მორჩების ნაწილი ქმნის კორტიკოსპინალურ ტრაქტს, დაღმავალი ნერვული ბოჭკოების მეორე ნაწილი, ძირითადად მათი კოლატერალები, მიემართება მოტორული ზონიდან ქერქქვეშა სტრუქტურებში, სადაც წარმოქმნის ორი სახის გზას. ერთი მათგანი აკავშირებს მოტორული ზონის უჯრედებს ზოლიან სხეულთან, წითელ ბირთვთან და შავ სუბსტანციასთან. მეორე, გაივლის რა ვაროლის ხიდს, უზრუნველყოფს მოტორული ზონის კავშირს ნათხემთან და ქმნის პონტო-ცერებულურ ტრაქტს.

გზავნის რა იმპულსებს ამ გზებით ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვემოთ მდებარე განყოფილებებისაკენ, დიდი ნახევარსფეროების ქერქის მოტორული ზონა მართავს ორგანიზმის სამოძრაო აპარატის მოქმედებას.

ქერქის მოტორული ზონის დაღმავალი ბოჭკოების ნაწილი, გარდა ამისა, მიემართება უშუალოდაც რეტიკულური ფორმაციისა და ჰიპოთალამუსის უჯრედებთანაც, რაც ზმირად მამოძრავებელი ზონის გაღიზიანებისას განაპირობებს სისხლძარღვთა რეაქციების წარმოქმნას.

ქერქის პრემოტორული ზონა. მოტორულის წინ მოთავსებულია ე. წ. ქერქის პრემოტორული ზონა, რომელიც იკავებს ბროდმანის მე-6 და მე-8 ველს (სურ. 242). პრემოტორული ზონა აგრეთვე ძალიან მდიდარია პირამიდული უჯრედებით. ამ უჯრედების მორჩები მიდიან როგორც სინაპსურ ნეირონებთან, ისე ზოლიან სხეულთან, კუდიან ბირთვთან, წითელ ბირთვთან, შავ სუბსტანციასთან და სხვ. აქედან გაღიზიანებები რეტიკულო-, ტექტო-, რუბრო-და ვესტიბულო-სინაპსური გზებით აღწევენ ზურგის ტვინის შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს.

მე-6 ველის ცალკეული უბნების ელექტრული გაღიზიანება იწვევს თავისა და ტანის კუნთების მოძრაობას გაღიზიანებული ნახევარსფეროს მოპირდაპირე მხარეზე. ამ მოძრაობებს აქვთ კოორდინირებული ხასიათი და თან ახლავს კუნთების ტონუსის ცვლილებები. მე-6 ველის ერთ-ერთი უბნის გაღიზიანების შედეგად წარმოიქმნება ყლაპვითი მოძრაობები, სუნთქვის მკვეთრი ცვლილებები და ყვირილი.

ადამიანზე პრემოტორული ზონის მცირე უბნის ამოკვეთა (ნეიროქირურგიული ჩარევის დროს) იწვევს მოძრაობითი ჩვევების დარღვევას, თუმცა ამ დროს ხელის ნატიფი მოძრაობები შენარჩუნებულია.

დიდი ნახევარსფეროების ქერქის პრემოტორული ზონის ზოგიერთი უბნის მოცილება იწვევს ზრდასრული ადამიანისათვის არადაძმასიათებელი რეფლექსების აღმოცენებას. ასე, ქერქის იმ პრემოტორული მიდამოს ამოკვეთის შემდეგ, რომლისგანაც დამოკიდებულია ხელების მოძრაობა, წარმოიქმნება გაძლიერებული ხელის ტაცების რეფლექსი: ხელის გულზე მსუბუქი ტაქტილური შეხება იწვევს ძლიერ სატაც მოძრაობას. იგი მოგვაგონებს ახალშობილის სატაც რეფლექსს იმ პერიოდისას, რომელიც წინ უძღვის პირამიდული ტრაქტის ფუნქციურ მომწიფებას.

მოტორულ ან პრემოტორულ ქერქიდან იმ მიდამოს ამოკვეთა, სადაც მოთავსებულია ფეხის კუნთების წარმომადგენლობა, ზრდასრულებში იწვევს ბაზინსკის რეფლექსის გაჩენას.

დამატებითი მოტორული მიდამო. დამატებითი მოტორული მიდამო მოთავსებულია ნახევარსფეროს მედიალურ ზედაპირზე. ამ მიდამოს დიამეტრი 1—2 სმ არ აღემატება. მისი სხვადასხვა ნაწილის გაღიზიანება გვიჩვენებს, რომ ამ ზონაში მოთავსებულია სხეულის ყველა ნაწილის მუსკულატურის წარმომადგენლობა.

დამატებითი მოტორული მიდამოს გაღიზიანებისას აღინიშნება პოზის შეცვლა, რასაც თან ახლავს ფეხებისა და ტანის ორმხრივი მოძრაობები. ხშირად ამ მიდამოს სტიმულაციისას წარმოიქმნებიან სხვადასხვა ვეგეტაციური რეაქციები — გუვის სიფართის ცვლილება, გულის ცემის აჩქარება და სხვა. ფიქრობენ, რომ დამატებითი მიდამო ასრულებს ადამიანის პოზის მართვის დამხმარე როლს, ხოლო თვით პოზის მართვა ხორციელდება მოტორული და პრემოტორული მიდამოებით.

ქერქის უბნები, რომლებიც მართავენ თვალის მოძრაობებს. მე-19 და მე-18 ველების სხვადასხვა პუნქტების გაღიზიანებას თან ახლავს ორთავე თვალის კოორდინირებული მოძრაობები. ნაჩვენებია, რომ გზები კეფის წილის მე-19 ველიდან მიემართებიან პირდაპირ ტვინის ღეროში და განაპირობებენ თვალების ფიქსაციას მიპყრობილ საგანზე. კეფის წილის მე-19 ველისაგან განსხვავებით მე-18 ველი, რომელიც მოთავსებულია შუბლის წილში, დაკავშირებულია თვალების ნებისმიერ მოძრაობებთან.

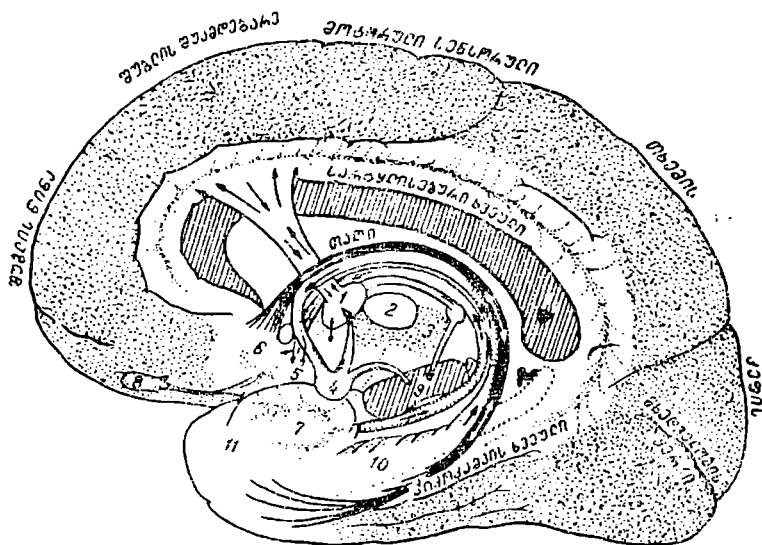
ლიმბიკური სისტემის ფუნქციები

ლიმბიკურ სისტემაში აერთიანებენ სარტყლის ზეეულს, გარდამავალს ჰიპოკამპის ზეეულში, საკუთრივ ჰიპოკამპს, დაკბილულ ფსციას, თალს და ნუშისებრ ბირთვს (სურ. 249). თვლიან, რომ იმის გამო რაკი ყველა ამ წარმონაქმნს მრავალრიცხოვანი კავშირი აქვს თხემის, მხედველობის, საფეთქლის, სმენისა და ქერქის სხვა მიდამოებთან, ლიმბიკური სისტემა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს აფერენტულ გაღიზიანებათა სინთეზის პროცესში. რიგი ექსპერიმენტული მონაცემები (ცდები გაღიზიანებით და პოტენციალების გამოყვანით) და კლინიკური გამოკვლევები მოწმობენ, რომ ლიმბიკური სისტემა და, კერძოდ, ჰიპოკამპი უშუალოდ მონაწილეობს ემოციურ რეაქციებში, რომლებითაც ცხოველი ან ადამიანი ამყლავნებს თავის დადებით ან უარყოფით დამოკიდებულებას ამა თუ იმ გამაღიზიანებლებისადმი. ამ რეაქციებში უმნიშვნელოვანესი როლი ეკუთვნის რეტიკულარულ ფორმაციას და ნუშისებრ ბირთვებს, რომ-

ლებთანაც ჰიპოკამპს აქვს მრავალი ორმხრივი ნერვული კავშირი. აღნიშნული წარმონაქმნების ერთობლივი მოქმედება უზრუნველყოფს ისეთ რთულ ბიოლოგიურ რეაქციების რეგულაციას, როგორიცაა ძეხნითი, სქესობრივი, თავდაცვითი და სხვა.

ჰერმისა და ჰერმეზუს ნარვული სტრუქტურების წარმონაქმნები

დიდი ჰემისფეროების ქერქის სენსორული ზონის ორმხრივი კავშირები თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვებთან. ქერქის მიდამოების უმეტესობა დაკავშირებულია ორმხრივი — აფერენტული და ეფერენტული — გზებით თალამუსის სპეციფიკურ ბირთვებთან. აღმავალი გზებით აფერენტული იმპულსები პერიფერიიდან მოდიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის სენსორულ ზონაში. თავის მხრივ ამ ზონის უჯრედები გზავნიან დაღმავალ ბოჭკოებს თალამუსის იმავე ბირთვებისაკენ. ამ დაღმავალი ბოჭკოებით გაივლიან იმპულსები, რომლებსაც



სურ. 249. ადამიანის ტვინის ქერქქვეშა მიდამოს ლიმბიკურ სისტემასთან ძირითადი კავშირის სქემა (უ. პენფილდის მიხედვით). გამოსახულია ჰემისფეროს შიგნითა ზედაპირი.

1, 2, 3 — თალამუსის ბირთვები, 4 — დვრილისებრი სხეული, 5 — პიპოკამპუსი, 6 — ყნოსვისაგან მიდამო, 7 — ნუშისებრი ბირთვი, 8 — ყნოსვის ბოლქვი, 9 — ტვინის ღერო, 10 — პიპოკამპი, 11 — კავისებური სხეული.

შეუძლიათ თალამუსის ბირთვების გზით შესცვალონ ქერქისაკენ მიმავალი აფერენტული სიგნალების გადაცემა. გამოწვეული პოტენციალები თალამუსში, რომლებიც აღმოცენდებიან რეცეპტორების გაღიზიანების საპასუხოდ, კავდებიან ადგილობრივი გაცივებით, რომელიც ხსნის ქერქის სენსორული ზონის შესაბამისი უბნების ფუნქციურ აქტივობას. ეს ამტკიცებს, რომ გარკვეული

აფერენტული სისტემის ქერქული პროექციის გამორთვა იწვევს იმ სიგნალების აფერენტულად გატარების ბლოკირებას, რომლებიც მიდიან მასთან თალამუსის ბირთვების გზით. დიდი ჰემისფეროების ქერქის ვიწრო შემოსაზღვრული უბნის გაცივებისას სხვა აფერენტული სისტემების სიგნალების გატარება თალამუსის ბირთვების გზით არ ირღვევა. ამრიგად, დიდი ჰემისფეროების ქერქი გავლენას ახდენს მასთან მიმავალ აფერენტულ ნაკადებზე, თითქოს მათ ფილტრავს. უკანასკნელ ხანებში წარმოდგენილია მონაცემები იმის შესახებ, რომ დაღმავალ, კორტიკო-ფუგალურ, იმპულსებს შეუძლიათ იმოქმედონ თალამუსის როგორც არასპეციფიკურ, ისე სპეციფიკურ ბირთვებზე და აგრეთვე დამუხლულ სხეულზე და გოლისა და ბურდახის ბირთვებზე მოგრძო ტვინში. ამის გამო ქერქს შეუძლია აწარმოოს სენსორულ ტრაქტში აფერენტული სიგნალების გატარების რეგულაცია, გაატაროს რა ის ინფორმაცია, რომელიც მოცემულ მომენტში აღმოჩნდება ყველაზე უფრო არსებითი, და არ გაატაროს ინფორმაციები, რომლებსაც აქვთ მეორეხარისხოვანი მნიშვნელობა. ამაში მდგომარეობს, როგორც ჩანს „ყურადღების ორგანიზაციის“ ერთ-ერთი მექანიზმი, ე. ი. ყურადღების მიპყრობა განსაზღვრულ გაღიზიანებათა აღქმაზე.

იმის გამო, რომ არსებობს ორმხრივი კავშირი ქერქისა და თალამუსის უჯრედებს შორის მყარდება წრიული ურთიერთმოქმედება. ფიქრობენ, რომ თალამოკორტიკალურ წრეში იმპულსების ცირკულაცია წარმოადგენს დიდი ჰემისფეროების ქერქში გაღიზიანების კვალის შენახვის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან მექანიზმს. ასე, ნაჩვენებია, რომ მოკლე, მაგრამ საგრძნობლად ძლიერი სტიმული, რომელიც მიყენებულია ქერქის ზედაპირზე, იწვევს ქერქსა და თალამუსს შორის პოტენციალთა დაბალი სიხშირის რხევების ხანგრძლივ ცირკულაციას.

დიდი ჰემისფეროების ქერქისა და რეტიკულურ ფორმაციის ორმხრივი კავშირი. ქერქსა და ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციას შორის არსებობს რთული ურთიერთმოქმედება: რეტიკულური ფორმაცია ახდენს დიდი ჰემისფეროების ქერქზე მატონიზებელ გავლენას, ხოლო ეს უკანასკნელი აგზავნის რეტიკულურ ფორმაციაში თავის დაღმავალ ამგზნებ და შემაკავებელ იმპულსებს, რომლებსაც შეუძლიათ გააძლიერონ ან დააქვეითონ რეტიკულური ფორმაციის აგზნებადობა. როგორც წესი, დიდი ჰემისფეროების ქერქი ახდენს რეტიკულურ სტრუქტურებზე უპირატესად შემაკავებელ გავლენას. როდესაც რეტიკულური ფორმაცია აძლიერებს ქერქზე თავის გამააქტივებელ გავლენას, იგი ამით თვით ჩართავს მოქმედებაში საწინააღმდეგოდ მოქმედ ქერქის შემაკავებელ მექანიზმს, რომელიც კორტიკო-რეტიკულური უკუკავშირის საშუალებით აკავებს რეტიკულურ ფორმაციას. ასეთი თვითრეგულაციის გამო უზრუნველყოფილი ხდება სტაბილური დონე ტვინის მექანიზმების აქტივობისა.

აგზნებათა ცირკულაცია ქერქსა და რეტიკულურ ფორმაციას შორის უზრუნველყოფს ტვინის ფიზიკური მდგომარეობის ხანგრძლივ და მყარ შენარჩუნებას. ამ წრიული ურთიერთმოქმედების დარღვევა, აღმავალი გამააქტივებელი გავლენის გამოთიშვა, რაც ფარმაკოლოგიური გზით მიიღწევა, იწვევს ტვინის გადაყვანას ნარკოზული ძილის მდგომარეობაში.

ადამიანში და უმაღლეს ცხოველებში თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი მართავს მთლიანი ორგანიზმის ყველა სამოძრაო აქტს. მოძრაობები, რომლებიც უმრავლეს მოზრდილ ძუძუმწოვრებში შეიძლება ხორციელდებოდეს ქერქის მონაწილეობის გარეშე (მაგალითად, სიარული, სირბილი) და რჩებიან მისი ექსტერპაციის შემდეგაც, მაიმუნიებში და განსაკუთრებით ადამიანში ხორციელდებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის აუცილებელი მონაწილეობით. ამაში ვლინდება ფუნქციათა კორტიკალიზაციის ფენომენი. ადამიანში, ქერქის მოტორული ზონის მიდამოში მცირე დაზიანებაც კი (მაგალითად, თრომბოზისა და სისხლჩაქევეების დროს) იწვევს სხეულის მოპირდაპირე მხარის სრულ მოძრაობით დამბლას.

მამოძრავებელი აქტების კორტიკალური კონტროლი იმიტომაცა შესაძლებელი, რომ ქერქის მოტორულ, პრემოტორულ და სხვა ზონებში არსებობენ ნეირონები, რომლებიც გზავნიან ეფერენტულ იმპულსებს როგორც ზურგის ტვინში (მის უშუაღებარე და მოტორულ ნეირონებთან), ისე ექსტრაკორტიკოსპინალური სისტემის ბირთვებში (ზოლიან სხეულში, წითელ ბირთვში, შავ სუბსტანციაში და სხვ.). მოძრაობათა კორტიკალური კონტროლის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს სხეულის რეცეპტორებიდან — მხედველობითი, ვესტიბულარული, კუნთ-სახსართა, ტაქტილური რეცეპტორებიდან ქერქში ყოველ მოცემულ მომენტში აფერენტული იმპულსების მისვლა, რომლებიც ინფორმაციას აწვდიან მოძრაობის შესრულების მიმდინარეობის შესახებ (მისი მიმართულების, ძალის, ამპლიტუდის და ა. შ.) და მის შედეგებზე.

ამრიგად, ქერქსა და მამოძრავებელ აპარატს შორის არსებობს წრიული ურთიერთმოქმედება: ქერქი გზავნის მოძრაობის გამომწვევ ეფერენტულ იმპულსებს და ღებულობს მოძრაობის შედეგად აღმოცენებულ უკანმოქმდინარე აფერენტულ იმპულსებს. ამით ხდება უზრუნველყოფა მოძრაობის ზუსტი შეგუების შესაძლებლობისა მისი განხორციელების ცვალებად პირობებთან და სამოძრაო რეაქციის გზადაგზა გარდაქმნა, ასე ვთქვათ, მიღებულ შედეგებასაგან დამოკიდებულებით.

იმ მამოძრავებელი რეაქციების დამახასიათებელ თავისებურებას, რომელთაც მართავს ქერქი, წარმოადგენს ის, რომ ისინი გამომუშავდებიან წვრთნის პროცესში ინდივიდუალური ცხოვრებისეული გამოცდილების შედეგად.

წვრთნა, ე. ი. მოძრაობათა განსაზღვრული ერთობლიობის მრავალჯერადი განმეორება იწვევს მათ ავტომატიზაციას, რის გამოც ისინი ღლებიან უფრო ზუსტნი, საჭირო სისწრაფით, ზომიერი ამპლიტუდისა და ძალის, იმ ამოცანის შესაბამისად, რომელიც წყდება მოცემული მოძრაობის აქტის შესრულება. წვრთნის პროცესში ზედმეტი მოძრაობები გამოითიშებიან.

ადამიანში ავტომატიზებულ მოძრაობათა აქტებია სიარული, სირბილი, დგომა და მრავალი შრომითი მოძრაობა.

ადამიანის მოძრაობათა შესწავლის მეთოდები

ადამიანის სხეულის ცალკეული ნაწილების ურთიერთგადაზაცვლება სიარულის, სირბილის, ზტომის, ასევე სხვადასხვა შრომითი მოძრაობების დროს მიმდინარეობს იმდენად სწრაფად, რომ მომენტალური ფოტოგრაფიის ან კინემატოგრაფიის გამოყენების გარეშე შეუძლებელია მათი დეტალური დაკვირვება.

მოძრაობათა კინოგადღების დროს თითოეული მომდევნო კადრი აღრიცხავს მხოლოდ სხეულის ცალკეულ პოზას, რაც აძნელებს მთელი მოძრაობითი აქტის მიმდინარეობის ანალიზს. ამიტომ კინემატოგრაფიასთან ერთად დამუშავებული იყო მოძრაობათა რეგისტრაციის სხვა მეთოდები — ციკლოგრაფია. ციკლოგრაფიის დროს მოძრავე ადამიანის (ან მისი ერთ-ერთი კიდურის) თანმიმდევრული პოზები რეგისტრირდება ერთდროივად ფოტოგრაფიულ ფირფიტაზე. ამისათვის დაკვირვების ქვეშ მყოფი პირი იცვამს შავი, არაბრჭყვიალა ქსოვილის ტანსაცმელს. სახსრების შესაბამის ადგილებზე და სხეულის ზოგიერთ სხვა წერტილებზე ამავრებენ პატარა ელექტრულ ნათურებს. დაკვირვების ქვეშ მყოფი ადამიანის გადანაცვლება ფოტოფირფიტაზე ტოვებს კვალს. ამასთან თითოეულ განათებულ ნათურას ფირფიტაზე შეესაბამება თავისი სინათლის ტრაექტორია ხაზის სახით.

სხეულის ცალკეული რგოლების მოძრაობათა სიჩქარის განსაზღვრისათვის, ფოტოკამერის წინ ათავსებენ ერთი ან რამდენიმე ხერხის მქონე მბრუნავ დისკოს. ფოტოკამერის ობიექტივის წინ თანაბარი სიჩქარით ბრუნვისას დისკო ანაწევრებს ნათურების სინათლის ტრაექტორიებს დროის თანაბარი ინტერვალთა, ერთიმეორისაგან დაშორებულ ცალკეულ წერტილებად.

ნ. ბერნშტეინის მეთოდით ციკლოგრაფიის დამუშავებისას შეიძლება ადამიანის სხეულისა და მისი ცალკეული რგოლების მოძრაობის დაწვრილებითი ანალიზი სივრცესა და დროში. ეს საშუალებას იძლევა გამოვლინდეს არა მარტო სხეულისა და მისი ცალკეული პუნქტების ნამდვილი და შეფარდებითი გადანაცვლება, არამედ განისაზღვროს ამ გადანაცვლებათა როგორც გასწვრივ, ისე ვერტიკალურ შემადგენელთა სიჩქარე და აჩქარება.

ციკლოგრაფიის მეთოდის ნაკლს წარმოადგენს მიღებული მონაცემების დამუშავების სიდიდე და შრომატევადობა. ამიტომ ციკლოგრაფიის მეთოდთან ერთად, რომელიც იძლევა მოძრაობის მთლიან სურათს, სიარულისა და სხვა მოძრაობითი აქტების შესასწავლად ასევე გამოიყენება მოძრაობის ცალკეული ელემენტების (მაგალითად, მუხლის, იდაყვის და სხვა სახსრებში კუთხური გადაადგილების, შრომითი მოძრაობების დროს სამუშაო ინსტრუმენტზე მიყენებული ძალის, ნაბიჯის სიგრძისა და მისი ფაზების ხანგრძლივობის და სხვ.) რეგისტრაციის სხვადასხვა მეთოდიცა.

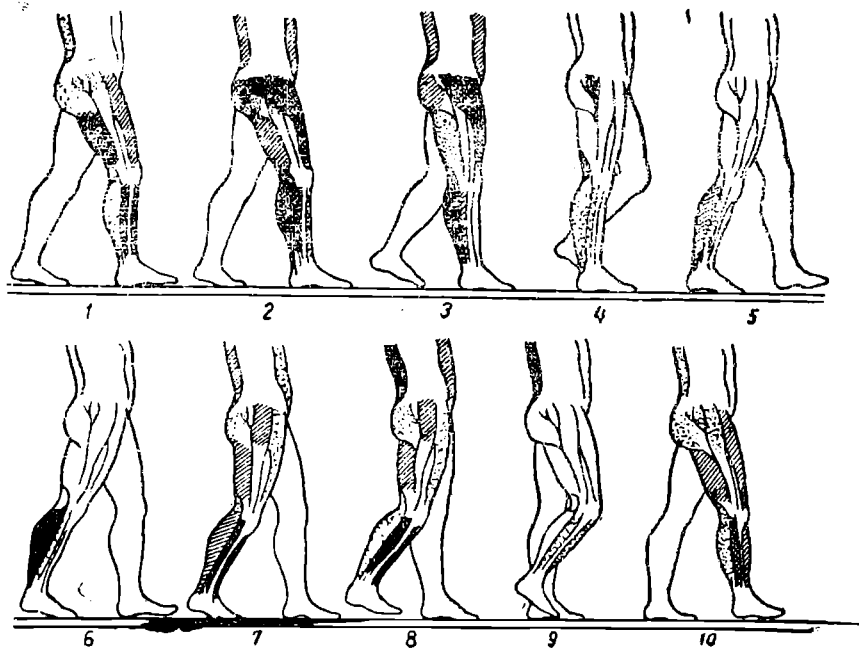
მოძრაობითი აქტის განხორციელებაში სხვადასხვა კუნთის მონაწილეობას შეისწავლიან ელექტრომიოგრაფიის საშუალებით, ე. ი. მათი ელექტრული აქტივობის გამოკვლევის გზით. ამ მიზნით ადამიანის შესატყვისი კუნთის ზემოთ კანზე ამავრებენ გამომყვან ელექტროდებს. მრავალარხიანი ელექტრომიოგრაფიების გამოყენებით ერთდროულად აღრიცხავენ რამდენიმე კუნთის ელექტრულ აქტივობას.

სიარული

ადამიანის სიარული ხორციელდება ტანისა და კიდურების ჩონჩხის კუნთების რთული კოორდინირებული მოქმედების შედეგად. ეს კოორდინაცია ბავშვში გამომუშავდება თანდათან, დაწყებული ერთი წლის ასაკიდან და ავტომატიზირდება შემდგომი განვითარების პროცესში.

მოზრდილი ადამიანის კიდურების თანმიმდევრობითი მდგომარეობა სიარულის დროს გამოსახულია 250-ე სურათზე. სიარულის დროს სხეული რიგრიგობით ეყრდნობა ხან მარჯვენა, ხან მარცხენა ფეხს (ეგრეთწოდებული ერთსაყრდენიანი პერიოდი). ვიდრე მარჯვენა საყრდენი ფეხი სხეულს იჭერს. თავისუფალი მარცხენა ფეხი წინ წაიწევს. როდესაც წინწაწეული ფეხი ქუსლით ეხება მიწას, მარჯვენა ფეხი კიდევ არ დაშორებია მიწას და ტანი რამდენიმე ხნით ეყრდნობა ორივე ფეხს (ორსაყრდენიანი პერიოდი). შემდეგ სხეულის წონა მთლიანად გადადის უკვე წინა მარცხენა ფეხზე, რომელიც ახალა საყრდენ ფეხს წარმოადგენს. ქუსლიდან ფეხის წვერზე გადაადგილებულ საყრდენადქცეულ მარცხენა ფეხს გადააქვს ტანი წინ, მას შემდეგ, რაც მარჯვენა ფეხი თავის მხრივ წინ წაიწევს და ქუსლზე დგას, რათა მიიღოს ტანის

სიმძიმე. სიარულის აქტი გამოირჩევა მისი ცალკეული კომპონენტების მეტის-
მეტი ზუსტი განმეორებით, ისე რომ თითოეული მათგანი წარმოადგენს ნაბიჯ-
ში მის ზუსტ ასლს.



სურ. 250. სიარულის დროს (ორი ნაბიჯი) ფეხების თანმიმდევრობითი მდებარეობა (ვ. გურფინკელის მიხედვით). ნაჩვენებია სხვადასხვა კუნთის მონაწილეობა ცილურთა მოძრაობის განხორციელებაში.

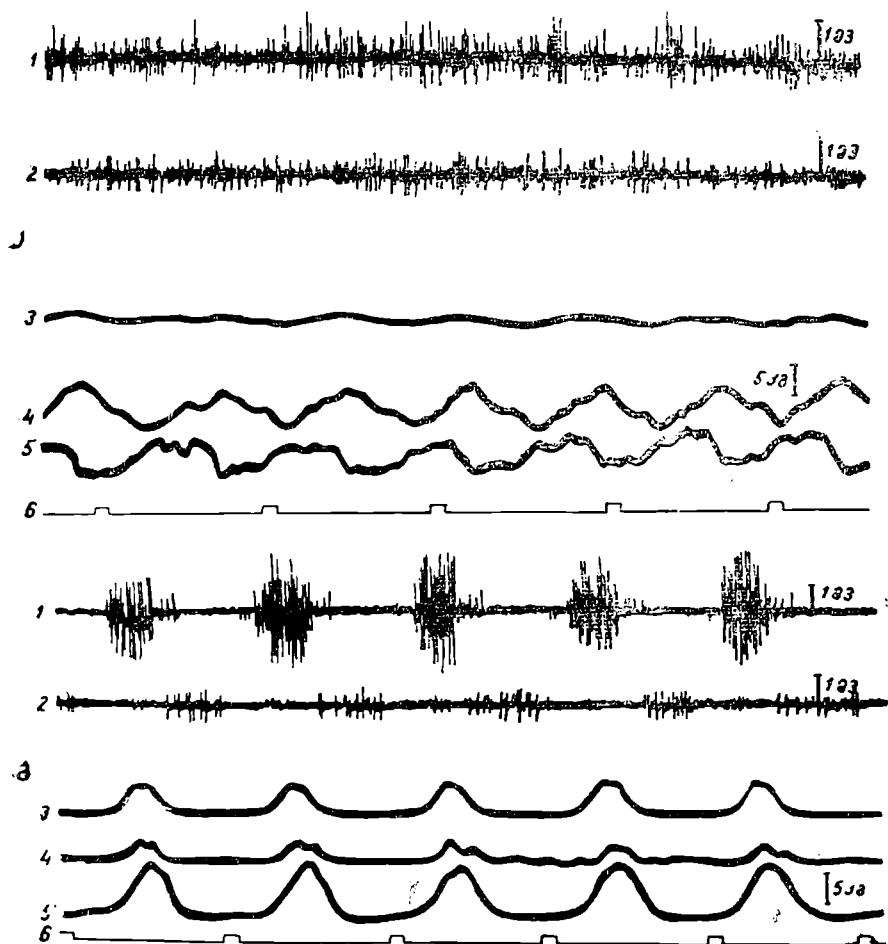
1 — და 2 — პირველი ნაბიჯის ორსაყრდენიანი პერიოდი; 6 და 7 — მეორე ნაბიჯის ორსაყრდენიანი პერიოდი; 3, 4, 5 და 8, 9, 10 — ერთსაყრდენიანი პერიოდები. კუნთების დაშტრისვის სიხშირე შეესაბამება მათი შეკუმშვის ძალას.

სიარულის აქტში ქმედითად მონაწილეობენ აგრეთვე ადამიანის ზედა კიდურები: მარჯვენა ფეხის წინ გადატანისას მარჯვენა ხელი იწევს უკან, მარცხენა კი გადაადგილდება წინ. მარცხენა ფეხით გადატანისას, პირიქით, მარცხენა ხელი იწევს უკან, მარჯვენა კი წინ. სხვანაირად რომ ვთქვათ, ადამიანის სიარულის დროს ხელები და ფეხები მოძრაობენ საპირისპირო მიმართულებით.

თავისუფალი ფეხის ცალკეული რგოლების (ბარძაყის, მუხლისა და ტერფის) მოძრაობა განისაზღვრება არა მარტო კუნთების შეკუმშვით, არამედ ინერციითაც. რაც უფრო ახლოსაა რგოლი ტანთან, მით ნაკლებია მისი ინერცია და მით უფრო ადრე შეუძლია მას გაყვეს ტანს. ასე მაგალითად, თავისუფალი ფეხის ბარძაყი წინ გადაინაცვლებს ყველაზე ადრე, რადგან იგი ყველაზე ახლოსაა მენჯთან. მეჩვიდან დაშორებული წვივი ჩამორჩება, რაც იწვევს წვივში ფეხის მოხრას. სწორედ ასევე, წვივისაგან ტერფის ჩამორჩენა იწვევს მოხრას წვივ-ტერფის სახსარში.

ადამიანში სიარულის დროს მუშაობაში კუნთების თანმიმდევრობით ჩართვას და მათი შეკუმშვის ზუსტ კოორდინაციას უზრუნველყოფს კენტრალური ნერვული სისტემა და ძირითადად კი თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი. ნერვული მექანიზმის თვალსაზრისით სიარული წარმოადგენს ავტომატიზებულ ჯაჭვურ რეფლექსს, რომლის აფერენტული იმპულსაცია, რომელიც თან სდევს მოძრაობის თითოეულ წინა ელემენტს, წარმოადგენს სიგნალს შემდგომი მოძრაობის დაწყებისათვის.

სირბილი. სირბილის დროს უკანა ფეხი ძალიან გაიმართება და მიწას მოწყდება უფრო ადრე. ვიდრე მეორე ფეხი (წინ წაწეული) მოასწრებდეს მიწასთან შეხებას. ამის გამო სირბილის დროს სხეული გარკვეული დროის მანძილზე ჰაერშია, მიწაზე დაყრდნობის გარეშე. ამის შედეგად ხდება მთელი ტანის მნიშვნელოვანი გადანაცვლება ვერტიკალური მიმართულებით (ზევით და ქვევით).



სურ. 251. მუშის ელექტრომიოგრამისა და მოძრაობათა რეგისტრაცია ხერხვის დროს (რ. პერსონის მიხედვით).

ა — შესწავლამდე, ბ — ორი კვირის სწავლების შემდეგ. 1 — მხრის საშუალო კუნთის ელექტრომიოგრამა; 2 — მხრის ორთავა კუნთის ელექტრომიოგრამა; 3, 4, 5 — კუნთური ძალების ჩანაწერები ქვევით, გვერდზე და წინ; 6 — დროის აღნიშვნა (1 წამი).

სხვადასხვა პირობების გავლენა მოძრაობაზე

მოძრაობის ყოველ აქტში ორგანიზმისათვის არსებითია არა ის მოძრაობათა ჯაჭვი, რომლისგანაც ეს აქტი შედგება, არამედ მისი საბოლოო ეფექტი. ციკლოგრაფიის მეთოდიკით გამოვლენებულა, რომ ერთი და იგივე შედეგი შეიძლება მიღწეულ იქნეს სხვადასხვა გზით. გამოუცდელი მუშის შრომითი მოძრა-

ობები წარმოებს სხვანაირი თანაფარდობით მამოძრავებელი აპარატის ცალკეულ რგოლებს შორის, ვიდრე გამოცდილი მუშისა, რომლის მოძრაობები უფრო ეკონომიური და ზუსტია.

ეს კარგად ჩანს 251-ე სურათზე, რომელზეც გადმოცემულია ადამიანის ხელის კუნთების მოძრაობათა და ელექტრული აქტივობის ჩანაწერი ისეთი შრომითი ციკლური მოძრაობების დროს, როგორიცაა ხერხვა. ხერხვის დროს წინამხარი რიტმულად იხრება და იშლება; ვიდრე ცდის ქვეშ მყოფი პირი ისწავლიდა ხერხვას, მისი მოძრაობები არასაკმარისად კოორდინირებულია, ბიძგისებური ხასიათი აქვთ. მზრის ორთავა და სამთავა კუნთების ელექტრომიოგრამები გვიჩვენებენ, რომ მიუხედავად მოხრისა და გაშლის რიტმული ცვლისა, მომხრელი და გამშლელი კუნთები აგზნებულია განუწყვეტლივ. დასწავლის შემდეგ მუშის მოძრაობები უფრო კოორდინირებულია, ძალები მიყენებულია მოქნილად, ცალკეული ციკლები ხდება უფრო სტანდარტული. ელექტრომიოგრამაში ჩნდება მოსვენების პერიოდები; მომხრელი და გამშლელი კუნთების აგზნების პერიოდები მკაფიოდ გაყოფილია.

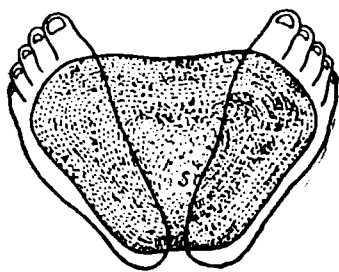
ადამიანის ყოველდღიურ ცხოვრებაში არის მოძრაობითი აქტების შუალედოვანი რგოლების ცვალებადობის მრავალი დამამტკიცებელი საბუთი. ნათელ მაგალითს წარმოადგენს უსწორმასწორო გზაზე სიარული: მოძრაობათა ხასიათი ეგუება აღმართებს, დაღმართებს და არასწორ გზებს იმის გამო, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა შესაბამისად ცვლის მუშაობაში შესვლის დროს, ასევე თითოეული იმ კუნთის შეკუმშვის ხარისხსა და ხანგრძლივობას, რომელნიც მონაწილეობენ სიარულის აქტში. დაღლის დროს ცენტრალური ნერვული რეგულაცია ირღვევა და მოძრაობითი აქტი სრულდება მეტი კუნთების მონაწილეობით, ვიდრე ადრე.

დგომის აქტი

ჩონჩხის კუნთების მოქმედების კოორდინაცია, რომელიც ხორციელდება თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით, მედავნიდება არა მარტო რთული მოძრაობითი აქტების განხორციელებაში, არამედ ადამიანის მიერ ამა თუ იმ პოზის შენარჩუნებაში. მაგალითის სახით განვიხილოთ ფეხზე დგომის აქტი. დგომისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს წონასწორობის დაცვა; უკანასკნელნი შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მთელი სხეულის სიმძიმის ცენტრი განლაგებულია სხეულის საყრდენ სიბრტყეზე, ე. ი. სიბრტყეზე, რომელიც შემოსაზღვრულია ფეხისგულის იატაკთან შეხების ფართობით (სურ. 252).

სპეციალური გამოკვლევები გვიჩვენებენ, რომ ადამიანის წყნარად დგომისას ხდება სხეულის მუდმივი რხევა როგორც ფრონტალურ, ისე საგიტალურ სიბრტყეში (სურ. 253). ეს რხევები მიუთითებენ დგომის დროს სხეულის წონასწორობის არამყარ ხასიათზე. არსებითად ადამიანის დგომა წარმოადგენს უწყვეტ მორიგეობას სხეულის დაცემის დაწყებისა და წონასწორობის სწრაფი აღდგენისას. სხეულის დაცემა განპირობებულია მისი ნაწილების სიგრძის ძალების მოქმედებით, რომელიც მიმართულია მენჯ-ბარძაყისა და მუხლის სახსრების გაშლაზე და იწვევს კიდურების მოხრას წვივ-ტერფის სახსრებში. ამიტომ წონასწორობის მდებარეობის ხანგრძლივი შენარჩუნება შესაძლებელია მხოლოდ იმ

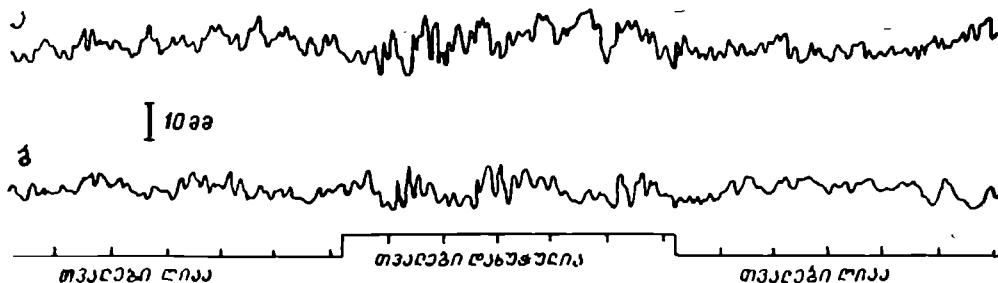
კუნთების მონაწილეობით, რომელთა შეკუმშვები სიმძიმის ძალის საწინააღმდეგოდ მოქმედებენ. თუ სხეულის სიმძიმის ცენტრის მერყეობის ჩაწერასთან ერთად ვაწარმოებთ სხვადასხვა კუნთის ელექტრული აქტივობის რეგისტრაციას, მაშინ შეიძლება დავრწმუნდეთ, რომ მათი შეკუმშვები ხდება ვერტიკალური ღერძიდან სხეულის გადახრის მომენტებში, ე. ი. დაცემის დაწყებისას (სურ. 254). ეს შეკუმშვები ხდება რეფლექსურად და უზრუნველყოფენ სხეულის ვერტიკალურ მდგომარეობაში დაბრუნებას. დგომის დროს კუნთების რეფლექსური შეკუმშვების წარმოქმნაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის ვესტიბულურ რეცეპტორებს, პროპრიოცეპტორებს და მხედველობით რეცეპტორებს.



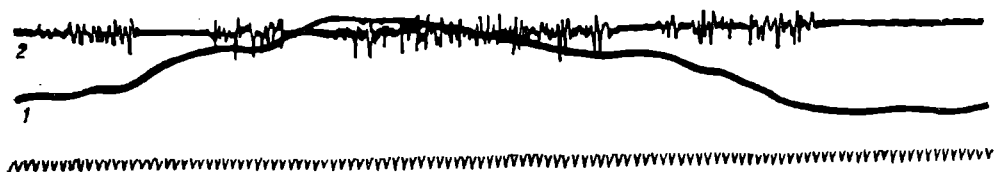
სურ. 252. თავისუფალი დგომის დროს სხეულის საყრდენი სიბრტყე.

S — წერტილი, რომელიც შეესაბამება სხეულის სიმძიმის საერთო ცენტრის პროექციას.

დგომის დროს სხეულის რხევა რეგისტრირდება ე. ბაბსკისა და მის თანამშრომელთა მიერ დამუშავებული ხელსაწყოთი სტაბილოგრაფიით, რომელიც წარმოადგენს გადამწოდებზე დამაგრებულ ფოლადის მოედანს და რომელზედაც დგას ადამიანი გამოკვლევის დროს. სტაბილოგრაფიით შესაძლებელია სხეულის სიმძიმის საერთო ცენტრის გადანაცვლების სიდიდის განსაზღვრა. ჯანმრთელ ადამიანში სიმძიმის საერთო ცენტრის ამპლიტუდა არ აღემატება 12 მმ-ს.



სურ. 253. დგომის დროს ადამიანის სხეულის რხევის ჩანაწერი საგიტალურ (ა) და ფრონტალურ (ბ) სიბრტყეში (სტაბილოგრაფიები). დროის აღმნიშვნელი 5 წამია.



სურ. 254. ელექტრული აქტივობის ფთქებების აღმოცენება ადამიანის წვივის კუნთში დგომის დროს სხეულის წინ გადახრის მომენტში (ვ. გურფინკელის მიხედვით).

1 — საგიტალურ სიბრტყეში სხეულის რხევის ჩანაწერი; 2 — წვივის კუნთის ელექტრომოგრაფია. ქვემოთ დროის აღნიშვნა 1/50 წამი.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგიერთი დაავადებების დროს (მაგალითად, ზურგის ტვინის უკანა სვეტების დაზიანებისას, რომლებიც ატარებენ იმპულსებს პროპრიოცეპტორებიდან, — ზურგის ტვინის ტაბესის დროს, ასევე ნათხემის სიმსივნეების დროს) სხეულის რხევების

ამპლიტუდა იმატებს და ჰყარი დგომა შეუძლებელი ხდება, განსაკუთრებით თავლების დახუჭვისას.

ადამიანის დგომის აქტში დიდი ჰემისფეროების ქერქის მონაწილეობა მტკიცდება იმით, რომ სენსომოტორული ზონის დაზიანებისას იგი კარგავს ფეხზე დგომის უნარს. ბავშვის სხეულის (ასევე მოზრდილებში, საყრდენ-მამოძრავებელი აპარატის დაზიანების შემდეგ) ვერტიკალური მდგომარეობის მდგრადობა შეიძლება ხანგრძლივი წვრთნის შემდეგ.

ტვინის კვება და ლიქვორი

ტვინის სისხლით მომარაგება

ტვინის სისხლით მომარაგება ხორციელდება ორი საძილე და ორი ხერხე-მლის არტერიით, რომლებიც ქმნიან ვილიზის წრეს; უკანასკნელისაგან გამო-დის ტვინის ქსოვილის შვეებავი არტერიული ტოტები.

თავის ტვინის განუწყვეტელი მომარაგება სისხლით მნიშვნელოვანი პირო-ბაა მისი ნორმალური მოქმედებისათვის. სისხლით მომარაგების მკვეთრი შემ-ცირების ან შეწყვეტისას არც ერთი სხვა უჯრედი არ წყვეტს ისე სწრაფად თა-ვის მოქმედებას, როგორც ნერვული უჯრედები; ტვინის დროებითი ანემია იწ-ვევს გულის წასვლას. სისხლით მომარაგებისადმი ტვინის ალეთი მგრძნობილო-ბის მიზეზია მისი დიდი მოთხოვნილება ჟანგბადსა და საკვებ ნივთიერებებში, კერძოდ გლუკოზაში.

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის გაძლიერებული მუშაობისას იზრდება მისი სისხლით მომარაგება ტვინის სისხლძარღვთა გაფართოების გა-მო. ეს ხდება კერძოდ არითმეტიკული ამოცანების ამოხსნისას, კითხვის დროს და ა. შ. ასეთი დაკვირვებები ჩატარებული იყო ადამიანებზე, რომელთაც გადა-ტანილი ტრავმის შემდეგ ქალას ძვლებში ჰქონდათ ხვრელი, საიდანაც შეიძ-ლებოდა ტვინის პულსაციისა და მისი სისხლსავსეობის რეგისტრირება. ამასვე ნახულობდნენ თანამედროვე ელექტრონული ხელსაწყოების (რეოპლეთიზმოგ-რაფების და სხვ.) დახმარებით, რომელთა საშუალებითაც შეისწავლება ტვინ-ში სისხლის მიმოქცევა ქალას დაზიანების გარეშე (იხ. 45-ე სურათი).

ლიქვორი

ტვინის შიგნით და მისი გარსების ქვეშ არის დიდი სივრცეები, რომლებიც ამოვსებულია ეგარეოწოდებული თავისა და ზურგის ტვინის სითხით, ანუ ლიკ-ვორით (liquor cerebrosus). ლიქვორით ამოვსებულია ტვინის პარაკუ-ჭები, ზურგის ტვინის ცენტრალური არხი და როგორც თავის, ისე ზურგის ტვი-ნის სუბარაჩნოიდული სივრცეები (cisterna subarachnoidalis).

პარაკუჭებსა და ქსელქვეშა ხვრელებში მოთავსებული ლიქვორი ერთი-

მეორეს უერთდება მოგარძო ტვინის არეში. მოთავსებულ კენტხ foramen Luschka-ს და წყვილი foramina Magendie-ის საშუალებით.

ადამიანში ლიქვორის რაოდენობა უდრის 120—150 მლ, ამასთან მისი დიდი ნაწილი თავსდება ქსელქვეშა სივრცეებში და მხოლოდ 20—40 მლ თავსდება პარაკუქებში.

ლიქვორი გამჭვირვალე და უფერულია. მისი ხვედრითი წონა 1,005—1,007 უდრის. რეაქცია სუსტი ტუტეა; pH უახლოვდება სისხლის pH-ს (7,4). ლიქვორში არის ძლიერ მცირე რაოდენობით უჯრედები — ლიმფოციტები (1 მმ³ არის 1—5). ლიქვორი თავის შედგენილობით განსხვავდება სისხლისა და ლიმფისაგან ცილების ნაკლები შემცველობით (სისხლში ცილები დაახლოებით 7—8%-მდეა, ლიმფაში — 0,3—0,5%-მდე, ლიქვორში კი მხოლოდ 0,02%-მდე), არაორგანულ მარილთა შემცველობა ლიქვორში დაახლოებით ისეთივეა, როგორც სისხლში. ლიქვორი არ შეიცავს ფერმენტებსა და იმუნურ სხეულებს.

რიგი მონაცემების თანახმად ლიქვორის წარმოქმნა ხდება პარაკუქების სისხლძარღვოვანი წნულის ამომფენი უჯრედების აქტიური სეკრეციის შედეგად.

რადგან ლიქვორის რაოდენობა მეტ-ნაკლებად მუდმივია და მისი წარმოქმნა კი განუწყვეტლივ ხდება, ამიტომ მუდმივად უნდა ხდებოდეს მისი შეწოვა. შეწოვა წარმოებს ნაწილობრივ ლიმფურ, უმთავრესად კი ქსელქვეშა სივრცეებიდან ვენურ სისტემაში. ამაში მთავარი როლი ეკუთვნის, ე. წ. პაქიონის გრანულაციებს.

ლიქვორი ტვინის თავისებური შინაგანი გარემოა, რომელიც ხელს უწყობს მისი მარილოვანი შედგენილობისა და ოსმოსური წნევის შენარჩუნებას. გარდა ამისა, საიმედოდ იცავს რა ნერვულ უჯრედებს მექანიკური ზემოქმედებისაგან, ლიქვორი ქმნის ტვინის ჰიდრავლიკურ ბალიშს.

ლიქვორის ცირკულაციის დარღვევა იწვევს ცენტრალური ნერვული სისტემის დარღვევებს. ლიქვორის მთავარი მნიშვნელობა მდგომარეობს იმაში, რომ იგი წარმოადგენს ტვინის მკვებავ გარემოს. ამაზე მიგვიჩვენებს პარაკუქების (სადაც ლიქვორი წარმოიქმნება) ლიქვორში შაქრის დიდი რაოდენობით შემცველობა. იმ ლიქვორთან შედარებით, რომელიც ქსელქვეშა სივრცეში (სადაც ლიქვორი შეიწოვება) მოიპოვება. ლიქვორის მნიშვნელობა მდგომარეობს კიდევ იმაში, რომ მისი საშუალებით ტვინიდან გამოიტანება და გადაეცემა სისხლს დაშლის ის პროდუქტები, რომელნიც ტვინის ქსოვილთა ნივთიერებათა ცვლის პროცესში წარმოიქმნებიან.

ჰემატო-ენცეფალური ბარიერი

ლიქვორის შედგენილობა დიდად არის დამოკიდებული ეგრეთწოდებულ ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის თვისებებზე (ლ. შტერნი). ასეთ ბარიერს წარმოადგენს სისხლისა და ლიქვორის ერთიმეორისაგან განმაცალკევებელი კაპილარების კედლები, და შესაძლებელია, ზოგიერთი ნეიროგლიური უჯრედები — ასტროციტები. ამ ბარიერის არსებობას მოწმობს რიგი ფაქტებისა, კერძოდ, ის განსხვავება, რომელიც არსებობს სისხლისა და ლიქვორის შედგენილობებს შორის. სისხლში მყოფი ან ხელოვნურად მასში შეყვანილი მრავალი ნივთიერება, ლიქვორში სრულიად არ მოიპოვება, მაშინ როდესაც სხვა, თავისი ქიმიური აღნაგობით პირველებთან ახლოს მდგომი ნივთიერებანი, როგორც სისხლის, ასევე ლიქვორის შედგენილობაში ერთნაირი, ან თითქმის ერთნაირი კონცენტრაციით მოიპოვებიან. როგორც ჩანს, სისხლისა და ლიქვორის განმაცალკევებელი მემბრანები ალჭურვილნი არიან შერჩევითი განვლადობის უნარით.

ადვილი შესაძლებელია, რომ გარდა ამისა, ბარიერი არსებობს ლიქვორსა და ტვინის უჯრედებს შორის, მაგრამ, ალბათ, მთავარი მნიშვნელობა აქვს ჰემატო-ლიქვორულ, ან სხვანაირად რომ ვთქვათ, ჰემატო-ენცეფალურ ბარიერს.

იოდის ნაერთები, აზოტმჟავას მარილები, სალიცილმჟავას მარილები, მეთილენის ლილა, ყველა კოლოიდი, იმუნური სხეულები, ანტიბიოტიკები (პენიცილინი და სტრეპტომიცინი) ნორმალურ პირობებში არ გადადიან სისხლიდან ლიქვორში, და მაშასადამე, მათ არ ატარებს ბარიერი. ბარიერის გზით ლიქვორში ადვილად გადადიან ალკოჰოლი, ქლოროფორმი, სტრიქნინი, მორფიუმი, ტეტანოტოქსინი (ალბათ, ამით აიხსნება სისხლში მათი მოხვედრის შემდეგ ამ ნივთიერებათა სწრაფი მოქმედება ნერვულ სისტემაზე).

იმის გამო, რომ ბევრი სამკურნალო ნივთიერება არ გადადის ლიქვორში, ამიტომ არ ახდენს გავლენას ნერვულ ცენტრებზე. ლ. შტერნის რჩევით, ასეთი ნივთიერებანი უნდა შეყვანილი იქნეს უშუალოდ ლიქვორში, ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის გარეშე, ამისათვის აწარმოებენ სუბოქციპიტალურ ან ლუმბალურ ჩხვლეტას და სამკურნალო ნივთიერება შეყავთ ლიქვორში.

სამკურნალო ნივთიერებათა შეყვანის ეს მეთოდი გამოიყენება ტვინის ზოგიერთ ინფექციურ დაავადებათა მკურნალობისას იმ შემთხვევაში, როდესაც სამკურნალო ნივთიერებანი, მაგალითად, ანტიბიოტიკები არ გადიან ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის გზით, აგრეთვე იმ შემთხვევაშიც, როდესაც აუცილებელია ზოგიერთ ქიმიურ ნივთიერებათა უშუალო ზემოქმედება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე მისი აქტივობის შესაცვლელად.

სისხლში ან ლიქვორში შეყვანილ ზოგიერთ ნივთიერებათა ორგანიზმზე მოქმედების ზასიათი შეიძლება სხვადასხვა იყოს. თუ სისხლში შეყვანილი ნივთიერება არ გადის ჰემატო-ენცეფალურ ბარიერში, მაშინ მისი შეყვანით გამოწვეული ორგანიზმის რეაქცია დამოკიდებულია მხოლოდ იმაზე, თუ როგორ რეაგირებენ მოცემული ნივთიერების შეყვანაზე პერიფერიული ორგანოები. თუ ეს ნივთიერება შეყვანილია უშუალოდ ლიქვორში, მაშინ მიღებული რეაქცია პირველ რიგში დამოკიდებულია ნერვულ ცენტრებზე ნივთიერებათა მოქმედებისაგან. ამით აიხსნება, მაგალითად, შემდეგი ფაქტი: ადენოზინტრიფოსფორმჟავას სისხლში შეყვანა იწვევს არტერიული წნევის დაცემას არტერიებისა და არტერიოლების გაფართოების შედეგად: სუბოქციპიტალური ჩხვლეტის გზით ამ ნივთიერების უშუალოდ ლიქვორში შეყვანისას ხდება არტერიული წნევის მომატება, მოგრძო ტვინში არსებულ სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ცენტრზე ადენოზინტრიფოსფორმჟავას ამგზნებელი მოქმედების შედეგად.

პეგეზაციური ფუნქციების ნერვული რეგულაცია

ფრანგი ფიზიოლოგის ფ. ბიშას დროიდან — XIX საუკუნის დასაწყისიდან — ორგანიზმის ფუნქციებს ყოფენ ანიმალურად, ანუ სომატიურად და ვეგეტაციურად. ანიმალურ ანუ სომატიურ ფუნქციებს აკუთვნებენ გალიზიანებების მიღებას და ჩონჩხის მუსკულატურით განხორციელებულ სამოძრაო რეაქციებს. ვეგეტაციურ ფუნქციებს უწოდებენ ნივთიერებათა ცვლას და იმ ფუნქციებს, რომლებზედაც დამოკიდებულია მთლიან ორგანიზმში ზისი განხორციელება (საჭმლის მონელება, სისხლის მიმოქცევა, სუნთქვა, გაზოცობა), აგრეთვე ზრდა და გამრავლება. ფუნქციათა ასეთი დაყოფის შესაბამისად ნერვულ სისტემას ყოფენ სომატიურად და ვეგეტაციურად. სომატიური ნერვული სისტემა უზრუნველყოფს ორგანიზმის სენსორულ და მოტორულ ფუნქციებს. ვეგეტაციური ნერვული სისტემა უზრუნველყოფს ყველა შინაგანი ორგანოს, სისხლის ძარღვებისა და საოფლე ჯირკვლების ეფერენტულ ინერვაციას, აგრეთვე ჩონჩხის კუნთების, რეცეპტორებისა და ნაწილობრივ თვით ნერვული სისტემის ტროფიკულ ინერვაციას.

გამოვყოფთ რა ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციას, უნდა აღვნიშნოთ, რომ ორგანიზმის მთლიან რეაქციებში, როგორც უკვე მივუთითებდით, სენსორული, მოტორული და ვეგეტაციური კომპონენტები ერთმანეთთან მჭიდროდ არიან დაკავშირებული.

ორგანიზმის რეაქციების სომატიური კომპონენტები, რომლებიც ხორციელდება ჩონჩხის მუსკულატურით, ვეგეტაციურისაგან განსხვავებით შეიძლება გამოწვეული იქნეს, გაძლიერდეს ან შეკავდეს ნებისმიერად. რეაქციის მთელი მსვლელობის განმავლობაში ისინი იმყოფებიან თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების კონტროლის ქვეშ. ხოლო ვეგეტაციური კომპონენტები, როგორც წესი, ნებისმიერად არ კონტროლდებიან. ამის საფუძველზე ზოგიერთი მკვლევარი ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემას უწოდებს ავტონომიურს (ჯ. ლენგლი)

ან უნებლიეს (გ. გასკელი). მაგრამ ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი განყოფილებებისაგან ვეგეტაციური ნერვული სისტემის „ავტონომიურობაზე“ წარმოდგენა, მეტად პირობითია.

მრავალი ცდით წარმოებდა პირობითი რეფლექსების გამომუშავება შინაგან ორგანოებზე, რის შედეგადაც დამაჯერებლად დადასტურებულია, რომ თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი არეგულირებს ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებული ყველა ორგანოს მოქმედებას და აკორდინირებს მათ მოქმედებას ორგანიზმის მიმდინარე მოთხოვნილებების შესაბამისად, ორგანიზმის გარე და შინაგანი გარემოდან მოსულ გაღიზიანებებზე მისი რეაქციების შესაბამისად.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის აღნაგობის საერთო გეგმა და მისი ძირითადი ფიზიოლოგიური თვისებები

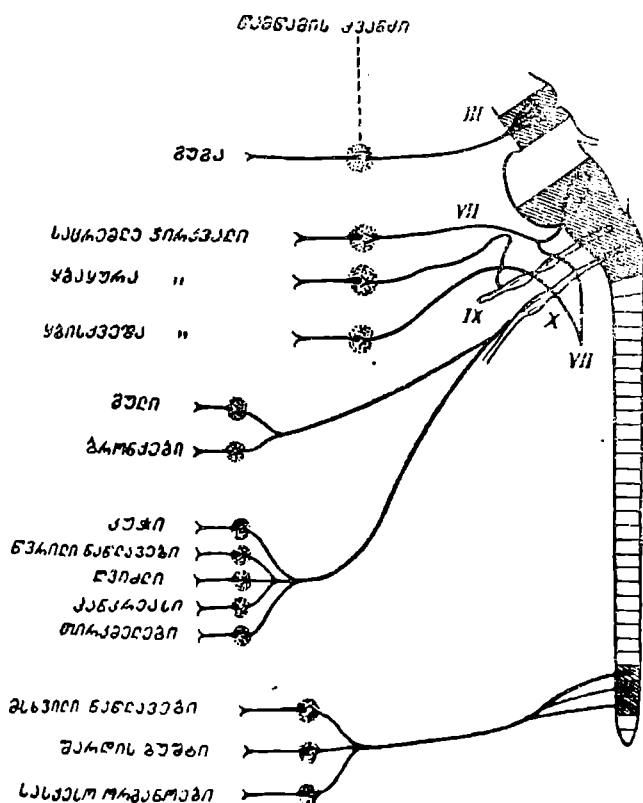
ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ცენტრები განლაგებულია ტვინის ღეროვან და ზურგის ტვინში. 1. შუა ტვინში მოთავსებულია პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის მეზენცეფალური განყოფილება; მისგან ვეგეტაციური ბოჭკოები მიდიან თვალის მამოძრავებელი ნერვის შედგენილობაში. 2. მოგრძო ტვინში მოთავსებულია პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის ბულბარული განყოფილება; მისგან ეფერენტული ბოჭკოები გადიან სახის, ენა-ხახის და ცთომილი ნერვების შედგენილობაში. 3. ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტებში (გულმკერდის პირველი სეგმენტიდან წელის მეორე — მეოთხემდე) მოთავსებულია ვეგეტაციური ნერვული სისტემის სიმპათიკური, იგივე თორაკო-ლუმბალური განყოფილება; მისგან ვეგეტაციური ბოჭკოები გამოდიან ზურგის ტვინის შესაბამისი სეგმენტების წინა ფესვებით ზურგის ტვინის ნეირონების მორჩებთან ერთად. 4. ზურგის ტვინის გავის სეგმენტში მოთავსებულია პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის საკრალური განყოფილება; მისგან ბოჭკოები გამოდიან მენჯის ნერვის შედგენილობაში.

ამრიგად, ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ცენტრები განლაგებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის ოთხ განყოფილებაში. მეზენცეფალურ, ბულბარულ და საკრალურ განყოფილებებში მოთავსებული ბირთვები შეადგენენ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის პარასიმპათიკურ ნაწილს, ხოლო თორაკო-ლუმბალურ განყოფილებაში მოთავსებულნი კი — მის სიმპათიკურ ნაწილს.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილება დაქვემდებარებულია შუამდებარე ტვინში — ჰიპოთალამუსსა და ზოლიან სხეულში — განლაგებულ უმაღლესი ვეგეტაციური ცენტრებისადმი. ეს ცენტრები აწარმოებენ ორგანიზმის მრავალ ორგანოსა და სისტემის ფუნქციათა კოორდინაციას. ისინი თავის მხრივ ექვემდებარებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქს, რომელიც უზრუნველყოფს ორგანიზმის მთლიან რეაგირებას, აერთიანებს რა მის სომატიურ და ვეგეტაციურ ფუნქციებს ქცევის ერთიან აქტებში.

პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის ბოჭკოების გავრცელება წარმოდგე-

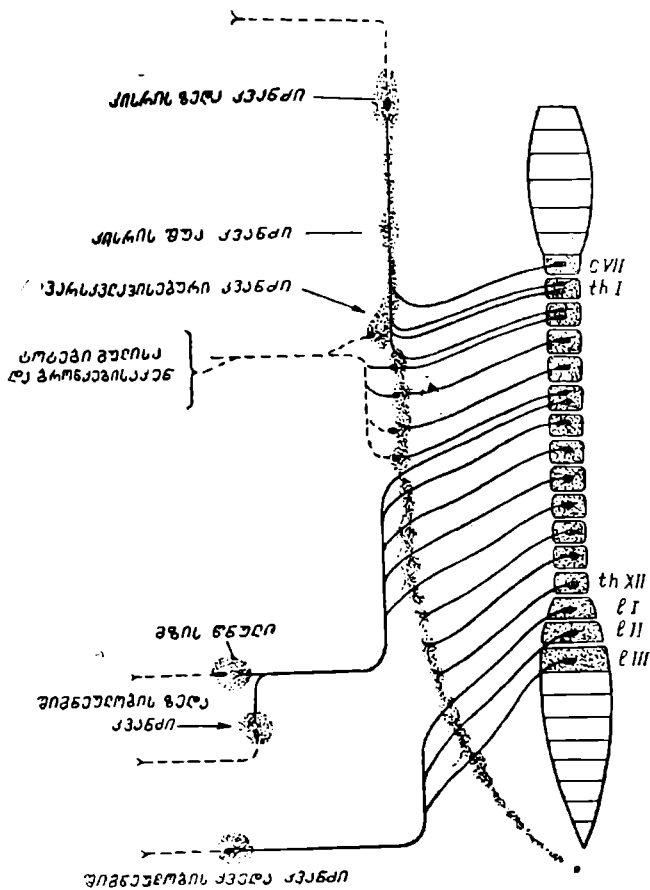
ნილია 255-ე სურათზე. მრავალ ორგანოსთან პარასიმპათიკური ბოჭკოები მი-
დიან ცთომილი ნერვის შედგენილობაში, რომელიც ანერვიანებს ბრონქებს,
გულს, კუჭს, წვრილ ნაწლავებს, პანკრეასს, თირკმელზედა ჯირკვლებს, ელენ-
თას, თირკმლებს, მსხვილი ნაწლავების ნაწილს.



სურ. 255. პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის სქემა (ვილიგერის მიხედვით).

დაშტრიხულია: შუა ტვინი, საიდანაც იღებენ დასაწყისს თვა-
ლის მამოძრავებელი ნერვის შედგენილობაში გამავალი პარასიმპა-
თიკური ბოჭკოები (III); მოგზო ტვინი, საიდანაც გამოდის სახის
(VII), ენა-ხანის (IX) და ცთომილი (X) ნერვების შემადგენლობა-
ში მყოფი პარასიმპათიკური ბოჭკოები; ზურგის ტვინის გავის გან-
ყოფილება, საიდანაც იწყება მენჯის ნერვი (n. pelvici).

სიმპათიკური სისტემის ბოჭკოების გავრცელება წარმოდგენილია 256-ე
სურათზე. ვეგეტაციური ნერვული სისტემის სიმპათიკური განყოფილების ზედა
სეგმენტები თავიანთ ბოჭკოებს გზავნიან კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძის
გზით თავში განლაგებულ ორგანოებთან. მომდევნო სეგმენტები ბოჭკოებს
გზავნიან ქვემდებარე სიმპათიკური კვანძის გზით გულმკერდის ღრუს ორგა-
ნოებთან და ზედა კიდურებთან; შემდეგ მოდის გულმკერდის სეგმენტების
რიგი, რომლებიც ბოჭკოებს გზავნიან მზის წნულისა და ჯორჯლის ზედა კვანძის
გზით მუცლის ღრუს ორგანოებთან და ბოლოს, წელის სეგმენტებიდან ბოჭ-
კოები მიემართებიან ჯორჯლის ქვედა წნულის გზით მცირე მენჯის ძირითად
ორგანოებთან და ქვედა კიდურებთან.



სურ. 256. სიმპათიკური ნერვული სისტემის სქემა (ვილი-გერის მიხედვით). პრეგანგლიური ბოჭკოები გამოხატულია მთლიანი ხაზით, პოსტგანგლიური ბოჭკოები — წყვეტილი ხაზებით.

დაშტრიხულია ზურგის ტვინის თორაკო-ლუმბალური ნაწილი (კისრის VII სეგმენტიდან წელის III სეგმენტამდე), საიდანაც დასაწყისს იღებენ პრეგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოები.

ვეგეტაციური ნერვების ორგანიზონიანი სტრუქტურა

ყველა სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვული გზების პერიფერული ნაწილი შედგება ორი თანმიმდევრულად განლაგებული ნეირონისაგან. პირველი ნეირონის უჩრდელელი სხეული მოთავსებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, მისი აქსონი მიემართება პერიფერიაზე და ბოლოვდება ამა თუ იმ ნერვულ კვანძში. აქ მოთავსებულია მეორე ნეირონის უჩრდელელი სხეული, რომელზედაც პირველი ნეირონის აქსონი ქმნის სინაპსურ დაბოლოებას. მეორე ნეირონის აქსონი მიემართება პერიფერიაზე და ანერვიანებს შესაბამის ორგანოს. პირველი ნეირონის ბოჭკოებს უწოდებენ პრეგანგლიურს, ხოლო მეორე ბოჭკოებს — პოსტგანგლიურს.

სად მოავრდება ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ერთი ნეირონი და იწყება მეორე, ამას არკვევენ ორი მეთოდის — მორფოლოგიური და ფარმაკოლოგიური მეთოდის საშუალებით.

მორფოლოგიური მეთოდი იმაზეა დამყარებული რომ უჩრდელ სხეულიდან მოცილებული აქსონის პერიფერიული ნაწილები და მათი დაბოლოებანი 6—14 დღის შემდეგ გადაგვარდებიან. თუ გადაკვეთავთ პრეგანგლიურ ბოჭკოს, მაშინ გადაგვარება ვრცელდება მხოლოდ გადაკვეთის ადგილიდან პრეგანგლიური ნეირონის პოსტგანგლიურთან შემაერთებულ აინაპსამდე. ხოლო თუ გადაკვეთავთ პოსტგანგლიურ ბოჭკოს, მაშინ ნერვული ბოჭკოების გადაგვარება ხდება გადაკვეთის ადგილიდან კუნთში ან ჯირკვალში ამ ბოჭკოს საბოლოო დატოტიანებამდე. ამრიგად, ნერვულ ბოჭკოთა გადაგვარებაზე დაკვირვებით ზუსტ წარმოდგენას იღებენ ნერვული ბოჭკოს დაბოლოების ადგილზე და აღგენენ სად არის მათი გაწყვეტის ადგილი.

ჟ. ლენგლის ფარმაკოლოგიური მეთოდი მდგომარეობს იმაში, რომ ცხოველს სისხლში შეუყვანენ ნიკოტინის ხსნარს ან გამოსაჰკლევი ვეგეტაციური გზის ამა თუ იმ უბანს წაუსვამენ მას. ნიკოტინი თავისი მოქმედების დასაწყისში ააგზნებს ვეგეტაციური ნერვული გზების ნეირონთაშორის სინაპსებს, ხოლო შემდგომ ადამბლავებს მათ. ნერვულ კვანძზე ნიკოტინის მოქმედების შემდეგ იმ პრეგანგლიური ბოჭკოს გაღიზიანება, რომელიც ბოლოვდება ამ კვანძში, აღარ ახდენს გავლენას მის მიერ ინერვირებულ პერიფერიულ ორგანოზე. ხოლო იმ პრეგანგლიურ ბოჭკოს გაღიზიანება, რომელიც ბოლოვდება ნიკოტინით მოწყობილ ამ კვანძში, რომელშიც იგი შეწყვეტის გარეშე გაივლის ნიკოტინით მოუწყობლავ ახვა რომელიმე კვანძში, იწვევს ნერვის გაღიზიანებისათვის ჩვეულებრივ ეფექტს.

მორფოლოგიური და ფარმაკოლოგიური მეთოდების გამოყენებით სისტემატური კვლევის შედეგად დადგენილია ვეგეტაციური ნერვული ბოჭკოების შეწყვეტის ადგილები. აღმოჩნდა, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემიდან გამოსვლის შემდეგ ვეგეტაციური ნერვების გზაზე ყოველთვის არის ნერვული ბოჭკოს მხოლოდ ერთი შეწყვეტა, ე. ი. პერიფერიულ ნეირონებს შორის ჩართულია მხოლოდ ერთი სინაპსი. თუ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ნერვული ბოჭკო თანმიმდევრობით გადის რამდენიმე პერიფერიულ ნერვულ კვანძს, მაშინ იგი შეწყვეტის გარეშე გაივლის ყველა კვანძს ერთის გარდა, რომელშიც მთავრდება პრეგანგლიური ბოჭკო და რომლიდანაც იწყება პოსტგანგლიური.

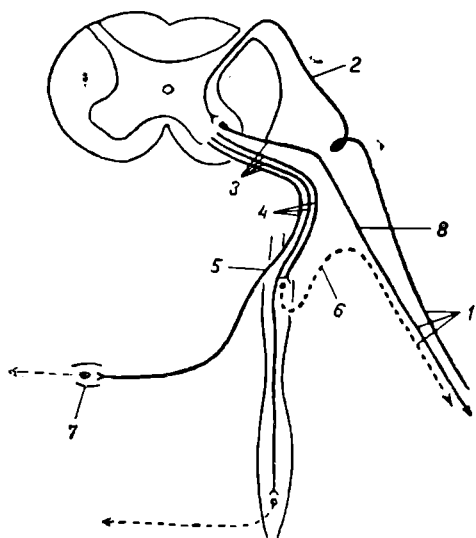
უმრავლეს შემთხვევაში პირველი პარასიმპათიკური ნეირონის აქსონი შეწყვეტის გარეშე მიაღწევს ინერვირებულ ორგანოს, ხოლო მეორე ნეირონი მთლიანად იმყოფება ინერვირებულ ორგანოში. ამის მაგალითად გამოდგება გულის პარასიმპათიკური ინერვაცია: პირველი ნეირონის აქსონი მოდის ცთომილი ნერვის ცენტრიდან; ე. ი. მოგარძო ტვინიდან თვით გულამდე და ბოლოვდება გულის კედელში, აქ მოთავსებულ მეორე ნეირონის სხეულზე. პერიფერიულ ნერვულ ღეროს გზაზე განლაგებული ორი ერთმანეთთან თანმიმდევრობით დაკავშირებული ნეირონის არსებობა წარმოადგენს ვეგეტაციური ნერვების ტიპურ ნიშანს, რაც ანსხვავებს მას სომატიური ნერვებისაგან. სომატიური ნერვული ბოჭკოები ცენტრალური ნერვული სისტემიდან გამოსვლისას არსად პერიფერიაზე არ წყდებიან, ბოლოვდებიან განივზოლიანი კუნთების უჩრდებლზე, წარმოქმნიან რა სარკოლემის ქვეშ განლაგებულ საბოლოო დატოტიანებებს.

ვეგეტაციური განგლიების კლასიფიკაცია

ვეგეტაციური განგლიები (კვანძები) თავისი ლოკალიზაციის მიხედვით, შეიძლება დაეყოთ სამ ჯგუფად: ხერხემალზე განლაგებული (ვერტებრალური), ხერხემლის წინ მოთავსებულნი (პრევერტებრალური) და ორგანოს შიგნით მდებარე (ინტრაორგანული).

ვერტებრალური განგლიები ეკუთვნიან სიმპათიკურ ნერვულ სისტემას. ისინი განლაგებულია ხერხემლის ორივე მხარეზე და ქმნიან ორ სიმ-

პათიკურ წველს (მათ უწოდებენ აგრეთვე სიმპათიკურ ძეწკვს). ვერტებრალური განგლიები ზურგის ტვინთან დაკავშირებულია ბოჭკოებით, რომლებიც ქმნიან თეთრ და რუხ შემაერთებელ ტოტებს. თეთრი შემაერთებელი ტოტებით — *rami communicantes albi* — კვანძებთან მიდის სიმპათიკური ნერვული სისტემის პრეგანგლიური ბოჭკოები. პოსტგანგლიური სიმპათიკური ნეირონების ბოჭკოები კვანძებიდან პერიფერიულ ორგანოებისაკენ მიემართებიან ან დამოუკიდებელი ნერვული გზებით, ან სომატიური ნერვების შედგენილობაში. უკანასკნელ შემთხვევაში სიმპათიკური წველის კვანძებიდან ისინი მიდიან სომატურ ნერვებთან წვრილი რუხი შემაერთებელი ტოტების — *rami communicantes grisei*-ს სახით (მათი რუხი ფერი იმაზეა დამოკიდებული, რომ პოსტგანგლიურ სიმპათიკურ ბოჭკოებს არა აქვთ მიელინის გარსი). ამ ბოჭკოთა მსვლელობის ნახვა შეიძლება 258-ე სურათზე.



სურ. 258. სიმპათიკური წველის კავშირები ზურგის ტვინთან და საზურგთვინო ნერვებთან (მეიერისა და გოტლიბის მიხედვით ღრუხელის ცვლილებებით).

1 — სპინალური ნერვი; 2 — უკანა ფესვი; 3 — წინა ფესვი; 4 — *ramus communicans albus*; 5 — სიმპათიკური წველის კვანძი; 6 — *ramus communicans griseus*; 7 — პრევერტებრალური კვანძი; 8 — მოტონეირონებიდან მომავალი ნერვული ბოჭკოები. მთლიანი ხაზით გამოხატული პრეგანგლიური ბოჭკოები, წყვეტილით — პოსტგანგლიური.

სიმპათიკურ წველში წყდება სიმპათიკური პრეგანგლიური ნერვული ბოჭკოების უმრავლესობა; მათი მცირე ნაწილი სიმპათიკურ წველს გაივლის შეწყვეტის გარეშე და მათი გაწყვეტა ხდება პრევერტებრალურ განგლიებში.

პრევერტებრალურ განგლიებში განლაგებულია ხერხემლიდან უფრო მეტი დაშორებით, ვიდრე სიმპათიკური წველის კვანძები, ამავდროულად ისინი გარკვეულად დაცილებულნი არიან მათ მიერ ინერვირებული ორგანოებიდანაც. პრევერტებრალური განგლიების რიცხვს აკუთვნებენ წამწამოვან კვანძს, კისრის ზედა და შუა სიმპათიკურ კვანძებს, მზის წნულის, ზედა და ქვედა ჯორჯლის კვანძებს. ყველა მათგანში, გარდა წამწამოვანი კვანძისა, წყდება ის სიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოები, რომლებმაც შეწყვეტის გარეშე გაიარეს სიმპათიკური

წველი. წამწამოვან კვანძში კი წყდება თვალის კუნთების მაინერვირებელი პარასიმპათიკური პრეგანგლიური ბოჭკოები.

ორგანოს შიდა განგლიების ეკუთვნიან შინაგან ორგანოებში განლაგებული ნერვული უჯრედებით მდიდარი წნულები. ასეთი წნულები (ინტერმურული წნულები) ჩართულნი არიან მრავალი შინაგან ორგანოს, მაგალითად გულის, ბრონქების, საყლაპავის შუა და ქვედა მესამედის, კუჭის, ნაწლავის

გების, ნაღვლის ბუშტის, შარდის ბუშტის კუნთოვან აედლებში და აგრეთვე გარე და შინაგანი სეკრეციის ჭირკვლებში. როგორც ბ. ლაქრენტიევისა და სხვ. გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, ამ ნერვული წნულების უჭრედებში წყდებთან პარასიმპათიკური ბოჭკოები.

ვეგეტაციური განვლიების ფუნქციები

ვეგეტაციური განვლიები მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ მათში გავალი ნერვული იმპულსების განაწილებასა და გავრცელებაში. ნერვულ უჭრედთან რიცხვი განვლიებში რამდენიმეჯერ მეტია განვლიასთან მომავალი პრეგანგლიური ბოჭკოების რიცხვზე (კისრის ზედა სიმპათიკურ კვანძში 32-ჯერ მეტია, წამწამოვან კვანძში 2-ჯერ). თითოეული ამ ბოჭკოთაგანი ქმნის სინაპსს განვლიის მრავალ უჭრედზე. ამიტომ პრეგანგლიური ბოჭკოებით განვლიასთან მოსულმა ნერვულმა იმპულსებმა შეიძლება გავლენა მოახდინონ პოსტგანგლიური ბოჭკოების დიდ რაოდენობაზე და შესაბამისად, ინერვირებული ორგანოს კიდევ უფრო მეტი რაოდენობა კუნთოვან და ჭირკვლოვან უჭრედებზე. ამგვარად, აქ ხდება პრეგანგლიურ ბოჭკოთა გავლენის ზონის გაფართოება.

თუ რამდენად ფართოდ ვრცელდება პრეგანგლიური ბოჭკოებით მოსული იმპულსები, ამაზე მიუთითებს ის ფაქტი, რომ ძაღლის მუცლის ღრუს რამდენიმე მსხვილ ორგანოსთან—პანკრეასთან, წვრილ ნაწლავებთან, თირკმელზედა ჭირკვლებთან და თირკმლებთან — საშუალოდ მიდის ცთომილი ნერვის მხოლოდ დაახლოებით 70 ბოჭკო. ორგანოს შიდა ნერვულ კვანძებთან თავისი სინაპსური კავშირებისა და წნულების გზით ცთომილი ნერვის ბოჭკოების ეს განსაზღვრული რიცხვი სრულიად უზრუნველყოფს ყველა ჩამოთვლილი შინაგანი ორგანოს პარასიმპათიკურ ინერვაციას.

ყოველ პოსტგანგლიურ ნეირონზე მრავალი პრეგანგლიური ბოჭკოების მიერ წარმოქმნილი სინაპსებია. ამასთან დაკავშირებულია ნერვული იმპულსების სივრცობრივი სუმაციის მოვლენა. თუ ერთ პრეგანგლიურ ბოჭკოს გავალიზიანებთ ქვეზღურბლოვანი ძალის სტიმულებით, მაშინ პოსტგანგლიურ ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალები არ აღმოცენდებიან, ხოლო თუ იგივე ძალის სტიმულირებით, რაც გამოიყენებოდა ერთი ბოჭკოს გასალიზიანებლად, გავალიზიანებთ რამდენიმე პრეგანგლიურ ბოჭკოს, მაშინ პოსტსინაპსური ამგზნები პოტენციალების სივრცობრივი სუმაციის შედეგად პოსტგანგლიურ ბოჭკოებში ჩნდება მოქმედების პოტენციალები.

სიმპათიკურ ნერვულ კვანძებში ცალკეული პრეგანგლიური ბოჭკოების გავლენის ზონები ნაწილობრივ ფარვენ ერთმანეთს. ამიტომ ბოჭკოთა ორი კონის ერთდრული გალიზიანებისას ვლინდება ოკლუზიის მოვლენა: პრეგანგლიური ბოჭკოების ორი კონის ერთდრული ზეზღურბლოვანი გალიზიანების ეფექტი ყოველთვის ნაკლებია, ვიდრე ბოჭკოთა ამ კონების ცალ-ცალკე გალიზიანებისას აღმოცენებული ეფექტების არითმეტიკული ჯამი.

პრეგანგლიური ნერვული ბოჭკოების გალიზიანებისას მკვეთრად არის გამოხატული აგრეთვე ნერვული იმპულსების დროის სუმაციის მოვლენა. ერთხელობრივი სტიმულით გალიზიანება, როგორც წესი, გალიზიანების დიდი ძალის დროსაც კი ეფექტს არ იძლევა. (ერთხელობრივი სტიმულების გავლენით ამგზნების შეუძლებლობას, რაც დამახასიათებელია ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ნეირონებისა და ცენტრალური ნერვული სისტემის მრავალი ნეირონისათვის, უწოდებენ იტერაქტულობას). ამისაგან განსხვავე-

ბით პრეგანგლიური ბოჭკოების რიტმული სტიმულებით გაღიზიანების პასუხად პოსტგანგლიურ ნეირონებში წარმოიქმნება აგზნება პოსტსინაპსური აგზნები პოტენციალების სუმაციის შედეგად დროში.

ნეირონთაშორის სინაპსებში წერტილო იმპულსების ცალმხრივი გატარება, კვანძში შესული ცალკეული პრეგანგლიური ბოჭკოების გავლენის ზონების გადაფარვა, დროსა და სივრცეში სუმაციისა და ოკლუზიის არსებობა მიუთითებენ, რომ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის განგლიების ნეირონებისა და სინაპსების სტრუქტურული ორგანიზაცია და თვისებები ისეთივეა, როგორც ცენტრალური ნერვული სისტემის ნეირონებისა და სინაპსებისა.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ნეირონების დამახასიათებელი თავისებურებაა მათ მიერ გენერირებული იმპულსების შედარებით იშვიათი რიტმი, რომელიც არ აჭარბებს 10—15 იმპულსს წამში. ასე მაგალითად, სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნერვული ბოჭკოებით გამავალი იმპულსების მაქსიმალური რიტმი არ აღემატება 6—8 წამში. პრეგანგლიური ბოჭკოების აგზნებათა ხშირი რიტმი, რომელიც აჭარბებს ბუნებრივი იმპულსების სიხშირეს, აღმოცენებულს ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ნეირონებში, ნაწილობრივ ბლოკირდება სინაპსებში და პოსტგანგლიური ნეირონი აიგზნება უფრო იშვიათი რიტმით. ამრიგად, ვლინდება ნერვული იმპულსების რიტმის ტრანსფორმაცია. სტიმულაციის სიხშირე, რომელიც აღემატება 100 წამში, იწვევს სინაპსში გატარების სრულ ბლოკადას.

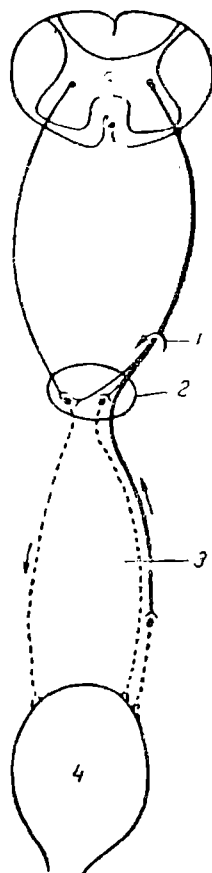
წარმოდგენენ თუ არა ვეგეტაციური ნერვული სისტემის განგლიები რეფლექსურ ცენტრებს, ე. ი. ზდება თუ არა მათი ჩართვა რეფლექსურ რკალებში? ამ საკითხზე ცხარე კამათი იყო, მაგრამ ჭერჯერობით საბოლოოდ არ არის გარკვეული. ასეთი შესაძლებლობის სასარგებლოდ მოყავთ ის ფაქტი, რომ ზოგიერთ ორგანოს ნერვულ წნულებში, კერძოდ კუჭისა და ნაწლავების აუერბახის წნულებში, არის ა. დოგელის მიერ აღმოჩენილი ნერვული უჯრედების ორი ტიპი, რომლებიც განსხვავდებიან თავიანთი სტრუქტურით და ქმნიან კონტაქტებს ურთიერთშორის. მაგრამ არ არის მოყვანილი საკმარისი დამაჯერებელი დამამტკიცებელი საბუთები იმის სასარგებლოდ, რომ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის განგლიებსა და წნულებში არის რეცეპტორული ნეირონები, რომელთაც აგზნება მოაქვთ რეცეპტორებიდან და აქვე გადასცემენ იმპულსებს ეფექტორულ ნეირონებს.

აქსონრეფლექსები

ვეგეტაციური ნერვების გაღიზიანებისას შემჩნეულია თავისებური რეაქციები, რომელთაც აქსონრეფლექსი, ანუ ფსევდორეფლექსი უწოდეს. ისინი რეფლექსებისაგან იმით განსხვავდებიან, რომ მათ დროს არ ზდება აგზნების გადაცემა რეცეპტორული ნეირონიდან ეფექტორულზე. აქსონრეფლექსები შეიძლება აღმოცენდნენ იმ შემთხვევაში, თუ პრე-და პოსტგანგლიური ნეირონების აქსონები ისე იტოტებიან, რომ ერთი ტოტი ანერვიანებს ერთ ორგანოს ან ორგანოს ერთ ნაწილს, ხოლო მეორე ტოტი ანერვიანებს მეორე ორგანოს ან ორგანოს სხვა ნაწილს. აქსონის ასეთი დატოტვის გამო ერთი ტოტის გაღიზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს აგზნების გავრცელება მეორე ტოტშიც; შედეგად შეიძლება მივიღოთ გაღიზიანების ადგილიდან დაშორებულ ორგანოს რეაქცია.

აქსონრეფლექსის კლასიკური მაგალითი აღწერილია ნ. სოკოვნიჩის მიერ გასული საუკუნის 70-იან წლებში, როცა იგი სწავლობდა შარდის ბუშტის ინერვიაციას. მან ნახა, რომ ერთი *n. hypogastricus*-ის ცენტრალური ბოლოს გაღიზიანებისას, რომელიც შარდის ბუშტთან მიდის ჭორჭლის ქვედა კვანძიდან, ხდებოდა შარდის ბუშტის შეკუმშვა. რეაქცია ხორციელდება მეორე *n. hypogastricus*-ის გზით ბუშტზე აგზნების გადაცემით. ერთ მხარეზე *n. hypogastricus*-ის ცენტრალური ბოლოს გაღიზიანების საპასუხოდ ბუშტის შეკუმშვა იმ შემთხვევაშიც ხდება, თუ გადაკვეთილია ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან ჭორჭლის ქვედა კვანძის შემადარებელი პრეგანგლიური ბოჭკოები. აშკარაა, რომ მოცემულ შემთხვევაში ჩვენ არა გვაქვს საქმე ჩვეულებრივ რეფლექსთან, რომელიც ხორციელდება ცენტრალური ნერვული სისტემის მონაწილეობით, არამედ გადაკვეთილი *n. hypogastricus*-დან ნერვული იმპულსების გადაცემა ხდება ჭორჭლის ქვედა კვანძის გზით, გადაუჭრელ *n. hypogastricus*-ზე და შემდეგ შარდის ბუშტზე.

ლენგლისა და სხვათა გამოკვლევებით გარკვეული იყო, რომ ერთი *n. hypogastricus*-იდან მეორეზე აგზნების გადაცემა ხდება პრეგანგლიური ბოჭკოს დატოტვის შედეგად. მისი ტოტების დიდი ნაწილი ბოლოვდება ჭორჭლის ქვედა კვანძის განგლიურ უჯრედებზე; ხოლო მისი ტოტების ნაწილი კი არ წყდება კვანძში, იგი აგრძელებს გზას *n. hypogastricus*-ის შედგენილობაში და ბოლოვდება განგლიურ უჯრედებზე, რომლებიც განლაგებულია ჭორჭლის კვანძიდან მოშორებით პერიფერიაზე, შარდის ბუშტის ფუძესთან (სურ. 259). გადაკვეთილი *n. hypogastricus*-ის ცენტრალური მონაკვეთის გაღიზიანებისას აგზნებიან მის შედგენილობაში გაშვალა პრეგანგლიური ბოჭკოები. აგზნება აღწევს ამ ბოჭკოების დატოტვის ადგილს და შემდეგ მიდის ჭორჭლის ქვედა კვანძის განგლიურ უჯრედებთან, საიდანაც იგი ვრცელდება შარდის ბუშტისაკენ მეორე *n. hypogastricus*-ის ბოჭკოებით. აქ პრეგანგლიური ბოჭკოების მნიშვნელობა იმით მტკიცდება, რომ პრეგანგლიური ბოჭკოების გადაკვეთიდან 8—10 დღის შემდეგ, როდესაც ისინი გადაკვარდებიან, გადაკვეთილი *n. hypogastricus*-ის ცენტრალური მონაკვეთის გაღიზიანება, მიუხედავად მეორე *n. hypogastricus*-ის შენარჩუნებისა, შარდის ბუშტზე გავლენას არ ახდენს. ასევე ნერვულ კვანძზე ნიკოტინის წასმის შემდეგ, რომელიც იწვევს პრეგანგლიური ნეირონის სინაპსებში აგზნების გატარების ბლოკირებას, *n. hypogastricus*-ის ცენტრალური მონაკვეთის გაღიზიანება ეფექტს არ იძლევა.



სურ. 259. სქემა, რომელიც ხსნის ლენგლის აქსონრეფლექსს (დრეხელის მიხედვით). მთლიანი ხაზით აღნიშნულია პრეგანგლიური ბოჭკოები, წყვეტილით — პოსტგანგლიური.

1 — პრეგანგლიური ბოჭკოს გადაკვეთის ადგილი; 2 — ჭორჭლის ქვედა კვანძი; 3 — გადაკვეთის შემდეგ გაღიზიანების ადგილი; 4 — შარდის ბუშტი. ისრით აღნიშნულია აქსონის ერთი ტოტიდან მეორეზე აგზნების გადასვლის ადგილი.

მეგეტაციური ცენტრების ტონუსი

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მრავალი ცენტრი მუდმივად იმყოფება ტონუსის მდგომარეობაში, რის შედეგადაც მათ მიერ ინერვირებული ორგანოები მათგან განუწყვეტილად იღებენ ამგზნებ ან შემაკავებელ იმპულსებს. ამის ილუსტრაციას წარმოადგენს უკვე აღრე განხილული ორი მაგალითი. თუ ძალს კისერზე ორივე ცთომილ ნერვს გადავუკვეთავთ, მას თან სდევს გულის შეკუმშვათა გახშირება, რადგანაც ამ დროს გამოვარდება ის შემაკავებელი

გავლენა, რომელსაც მუდმივად აწარმოებენ გულზე ტონუსის მდგომარეობაში მყოფი ცთომილი ნერვის ბირთვები. შინაურ კურდღელს კისრის მიდამოში ერთ მხარეზე გადაუჭრათ სიმპათიკური ნერვი, მას მოსდევს გადაკვეთილი ნერვის მხარეზე ყურის ნიჟარის სისხლძარღვთა გაფართოება, რადგან სისხლის ძარღვები კარგავენ ვაზოკონსტრიქტორულ ტონუსს. თუ კი გადაკვეთილი ნერვის პერიფერიულ ბოლოს წამში 1—2 სტიმულის რიტმით გავლიზიანებთ, მაშინ აღსდგება გულის შეკუმშვათა ის რიტმი, რომელიც იყო ცთომილი ნერვების გადაკვეთამდე, ან ყურის სისხლის ძარღვების შევიწროების ის ხარისხი, რაც იყო სიმპათიკური ნერვის მთლიანობისას.

ვეგეტაციური ცენტრების ტონუსი განპირობებულია მათთან აფერენტული ნერვული იმპულსების ნაკადით, რომლებიც მოდიან შინაგანი ორგანოების რეცეპტორებიდან და ნაწილობრივ ექსტეროაფერენტორებიდან, აგრეთვე მათზე სისხლისა და ცერებროსპინალური სითხის ქიმიური შემადგენელი ნაწილების ზემოქმედებით. მაგალითად, ცთომილი ნერვის ბირთვის იმ ნერვული უჯრედების ჯგუფების ტონუსი, რომელიც იმპულსებს აგზავნის გულთან, განპირობებულია ერთი მხრივ არტერიული კედლის ბარორეცეპტორებიდან მასთან მოსული ნერვული იმპულსებით, ხოლო, მეორე მხრივ ჰუმორალური ფაქტორებით (ადრენალინი, კალციუმი).

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის გოჰომაზის თვისებები

მორფოლოგიურ თავისებურებებს, რომლებიც ანსხვავებენ ვეგეტაციურ ნერვულ გზებს სომატურისაგან, ეკუთვნის: მათი ორნეირონიანი სტრუქტურა (ნეირონების დაკავშირება ხდება ნერვულ განგლიებში), ცენტრალური ნერვული სისტემიდან კეროვანი გამოსვლა, პერიფერიაზე მათი განაწილების სეგმენტურობის უარსებობა და მცირე დიამეტრი. პრეგანგლიური ბოჭკოები ეკუთვნიან B ტიპს. მათ აქვთ 2—3,5 და იშვიათად 5 მკ დიამეტრი და თხელი მიელების გარსი. პოსტგანგლიური ბოჭკოები ეკუთვნიან C ტიპს; მათი დიამეტრი არ აჭარბებს 2 მკ, პოსტგანგლიური ბოჭკოების უდიდეს ნაწილს არა აქვს მიელების გარსი.

ვეგეტაციური, განსაკუთრებით პოსტგანგლიური, ბოჭკოები გამოირჩევიან შედარებით დაბალი აგზნებადობით: მათი გალიზიანებისათვის საჭიროა ელექტრული დენის უფრო მეტი ძაბვა, ვიდრე ჩონჩხის კუნთების მაინერვირებელი მოტორული ბოჭკოების გალიზიანებისათვის. მათში ნერვული იმპულსების გატარების სიჩქარეც შედარებით მცირეა: ძუძუმწოვრებში ის შეადგენს პრეგანგლიურ ბოჭკოებში 3-დან 20 მ/წამში; ხოლო პოსტგანგლიურში — 1-დან 5/წამში. ვეგეტაციური ბოჭკოებისათვის დამახასიათებელია საერთო კანონზომიერება: რაც უფრო წვრილია მოცემული ბოჭკო, მით მეტია მისი რეობაზა და ქრონაქსია (ე. ი. მცირეა აგზნებადობა), უფრო ხანგრძლივია რეფრაქტურობა და ნაკლებია იმპულსების გატარების სიჩქარე.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვულ ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალები გამოირჩევიან თავისი ხანგრძლივობით (ცალკეული პიკური პოტენციალის ხანგრძლივობა შეიძლება მიაღწიოს 150 მწამს, ე. ი. დაახლოებით 100-ჯერ გადაჭარბოს მის ხანგრძლივობას სომატურ ნერვულ ბოჭკოებში). სიმპათიკურ ბოჭკოებში მოქმედების პოტენციალს თან სდევს ხანგრძლივი (0,5 წამამდე) ჰიპერპოლარიზაცია.

სისხლის მიმოქცევისა და საჭმლის მონელებისადმი მიძღვნილ თავებში უკვე გადმოცემული იყო მონაცემები ვეგეტაციური ნერვების გაღიზიანებისას მათ დაბოლოებებში მედიატორების წარმოქმნის შესახებ. ეს ფაქტი აღმოჩენილი იყო 1921 წ. ო. ლევის მიერ იზოლირებულ გულზე ჩატარებული ცდებისას, სადაც წარმოებდა ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება, ხოლო შემდეგ დადასტურდა სხვა ორგანოებზე ჩატარებული ექსპერიმენტების დროსაც. ყველა პარასიმპათიკური ნერვებისა და საოფლე ჯირკვლების სიმპათიკური ნერვების დაბოლოებებში წარმოქმნილი მედიატორია აცეტილქოლინი, ხოლო ყველა პოსტგანგლიური სიმპათიკური ნერვების დაბოლოებებში (გარდა საოფლე ჯირკვლების ნერვებისა) წარმოქმნილი მედიატორია ნორადრენალინი (ადრენალინი, რომელსაც მოკლებული აქვს ერთი მეთილის ჯგუფი).

სხვადასხვა ნერვის დაბოლოებებში ნერვული იმპულსების ქიმიური გადაცემის არსებობის ასაბუთებლად ძირითადი დამამტკიცებელია შემდეგი ფაქტები: 1) აცეტილქოლინის ან ნორადრენალინის არსებობა იზოლირებული ორგანოს პერფუზიის დროს სისხლის ძარღვებიდან გამოძვალ სითხეში ან გარკვეული ნერვის გაღიზიანების დროს ორგანოდან გამოძვალ სისხლში (მედიატორების განსაზღვრას, რომლებიც წარმოიქმნებიან მეტად მცირე რაოდენობით. მაგრამ ახასიათებთ მეტად დიდი ფიზიოლოგიური აქტივობა, აწარმოებენ გამოსაკვლევ სითხის იმ აიოლოგიურ ობიექტზე მოქმედების გზით, რომელიც მეტად მგრძნობიარეა აცეტილქოლინის ან ადრენალინის მიმართ); 2) სისხლის ძარღვებში შეყვანილი აცეტილქოლინის მოქმედების იდენტურობა პარასიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების ეფექტთან ან ნორადრენალინისა და სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების ერთნაირი მოქმედება; 3) პარასიმპათიკური მედიატორის დაშლა ფერმენტ ქოლინესტერაზით, რომელიც შლის აცეტილქოლინს და სიმპათიკური მედიატორის დაშლა ფერმენტ ამინოქსილოზით, რომელიც შლის ადრენალინსა და ნორადრენალინს; 4) ზოგიერთი შხამის სეკციფიკური მოქმედება: პარასიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების ეფექტის გაძლიერება ეზერინისა და პროსტიგმინის გავლენით, რომლებიც თრგუნავენ ქოლინესტერაზას და ხელს უშლიან აცეტილქოლინის დაშლას; პარასიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების ეფექტის გაქრობა ატროპინის გავლენით, რომელიც სპობს აცეტილქოლინზე ორგანოს რეაგირების უნარს; სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების ეფექტის გაძლიერება კოკაინის გავლენით, რომელიც ზრდის ქსოვილის მგრძნობელობას ადრენალინისა და ნორადრენალინის მოქმედებისადმი.

მედიატორები წარმოიქმნებიან აგრეთვე პრეგანგლიურ სინაპსებში, ვეგეტაციური ნერვული სისტემის განგლიებში. ამ ფაქტის პირველი დადასტურება მოცემული იყო ა. კიბიაკოვის მიერ 1933 წ. ცდებში, რომლებშიც იგი კატის კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძის სისხლის ძარღვებში ატარებდა რინგერ-ლოკის ხსნარს და პრეგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოების გაღიზიანებისას კვანძიდან გამომდინარე ხსნარში ნახულობდა ადრენალინის მსგავს ნივთიერებას. შემდგომში ვ. ფელდბერგისა და ჯ. გადუმის მიერ ნაჩვენები იყო, რომ პრეგანგლიური ბოჭკოების სინაპსებში ამგზნები მედიატორია აცეტილქოლინი. ვ. შეველიოვს ცდების თანახმად, ადრენალინი აღმოჩნდა მედიატორი, რომელიც იწვევს სიმპათიკური განგლიის ნეირონების აქტივობის შეკავებას. შესაძლებელია, რომ შემთავებული ბოჭკოები, რომლებშიც წარმოიქმნება ადრენალინის მსგავსი ნივთიერება, წარმოადგენენ პოსტგანგლიურ ბოჭკოებს, რომლებიც ანერვიანებენ კვანძს და ცვლიან მის ფუნქციურ მდგომარეობას.

განგლიების სინაპსებში აცეტილქოლინის მოქმედების თავისებურება იმაშია, რომ ატროპინით კვანძის მოწამლის შემდეგ მისი ეფექტები არ ქრება, მაგრამ ნიკოტინით მოწამლის შემდეგ ქრებიან. ამის საფუძველზე თვლიან, რომ არსებობს აცეტილქოლინისადმი მგრძნობიარე ორი სახის სტრუქტურა; ერთი მათგანი აცეტილქოლინისადმი მგრძნობელობას კარგავს

ატროპინის გავლენით, ხოლო მეორე — ნიკოტინისა და ზოგიერთი სხვა განგლიო-ბლოკატორად (პექსონიუმი და სხვა) წოდებული ნივთიერების გავლენით.

აცეტილქოლინი და ადრენალინი ან ნორადრენალინი აღმოჩენილია არა მარტო დაბოლოებათა აპარატებში, არამედ პარასიმპათიკურ და სიმპათიკურ ნერვულ ბოჭკოებშიც. ასე მაგალითად, აცეტილქოლინი ნაწახნია ცთომილი ნერვის ელექტრული დენით გაღიზიანებულ ბოჭკოებში, ხოლო ადრენალინის მსგავსი ნივთიერება (ალბათ ნორადრენალინი) ნაწახნია სიმპათიკურ ნერვებში.

იმის მიხედვით, თუ ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებებში რომელი მედი-ატორი წარმოიქმნება, გ. დელიმა გამოთქვა მოსაზრება მათი ქოლინერ-გულ და ადრენერგულ ბოჭკოებად დაყოფის შესახებ. ყველა პარა-სიმპათიკური ნერვი, პრეგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოები, აგრეთვე საოფ-ლე ჭირკვლების მაინერვირებელი და კუნთების სისხლის ძარღვების გამა-ფართოებელი პოსტგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოები არიან ქოლინერგი-ული. მათ ნერვულ დაბოლოებებში წარმოიქმნება აცეტილქოლინი. ადრენერ-გულია ყველა პოსტგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკო, გარდა იმათი, რომლე-ბიც იწვევენ ოფლის გამოყოფას მაღალი ტემპერატურის დროს და ჩონჩხის კუნთების სისხლის ძარღვების გაფართოებას. ადრენერგული ბოჭკოების დაბოლოებებში წარმოიქმნება ნორადრენალინი.

ვეგეტაციური ნერვების გადაკვეთისა და გადაგვარების შემდეგ დენერვი-რებული ორგანოების მგრძნობელობა შესაბამისი მედიატორებისადმი იზრდე-ბა. თუ ვაწარმოებთ სიმპათიკური ნერვული სისტემით ინერვირებული რომე-ლიმე ორგანოს: გულის, კუჭის, ნაწლავების, სისხლის ძარღვების, თვალის ფე-რადი გარსის და სხვა დესიმპათიზაციას, მაშინ იგი ხდება ზედმეტად მგრძნო-ბიარე ადრენალინისა და ნორადრენალინის მიმართ. სწორედ ასევე, თუ ვაწარ-მოებთ ორგანოს პარასიმპათიკურ დენერვაციას, იგი ზედმეტად მგრძნობიარე ხდება აცეტილქოლინის მიმართ. დენერვირებული ქსოვილების ასეთი მომატე-ბული მგრძნობელობის ერთ-ერთი მიზეზია ქსოვილებში ადრენალინის დამშ-ლელი (ამინოოქსიდაზის) და აცეტილქოლინის დამშლელი (ქოლინესტერაზის) ფერმენტის შემცირება.

კსოვილებისა და ორგანოების ვეგეტაციური ინერვაცია

ვეგეტაციური ინერვაციის მნიშვნელობა

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის როლი მდგომარეობს პერიფერიული ორგანოების, აგრეთვე თვით ცენტრალური ნერვული სისტემის ნივთიერებათა ცვლის, აგზნებადობისა და ავტომატიის რეგულაციაში. ვეგეტაციური ნერვუ-ლი სისტემა არეგულირებს და ცვლის ქსოვილთა და ორგანოთა ფიზიოლო-გიურ მდგომარეობას და უგუებს მათ მთლიანი ორგანიზმის მიმდინარე მოქმე-დებას.

ორგანოთა ფუნქციონირების პირობების მიხედვით ვეგეტაციური ნერვუ-ლი სისტემა მათზე ახდენს მაკორეგირებელ ან გამშვებ გავლენას. თუ ორგა-

ნოს ახასიათებს ავტომატია და მუდმივად ფუნქციონირებს, ხოლო სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვებით მოსული იმპულსები მხოლოდ აძლიერებენ ან ასუსტებენ მის მოქმედებას, ასეთ შემთხვევაში ლაპარაკობენ მაკორეგირებელ (შემასწორებელ) გავლენაზე. ხოლო თუ ორგანოს მუშაობა არ წარმოებს განუწყვეტლივ და იგი აიგზნება სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვებით მოსული იმპულსებით, ასეთ შემთხვევაში ამბობენ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის გამწვანება გავლენაზე.

ორგანიზმის ვეგეტაციური ინერვაცია

ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებული ორგანოების უმრავლესობა დაქვემდებარებულია მისი ორივე განყოფილებისადმი — სიმპათიკური და პარასიმპათიკურისადმი. ორგანოების მოქმედების ცვლილება ვეგეტაციური ნერვული სისტემით მათთან მოსული იმპულსების გავლენით ნაჩვენებია ქვემოთ მოთავსებულ ცხრილში.

მრავალ ორგანოზე სიმპათიკური და პარასიმპათიკური განყოფილებები ურთიერთსაწინააღმდეგო გავლენას ახდენენ, ე. ი. ისინი ფუნქციური ანტაგონისტები არიან. ნერვული სისტემის ამ განყოფილებებს შორის ფუნქციური ანტაგონიზმი იმაშიც გამოვლინდება, რომ ერთი მათგანი შეიძლება ანერვიანებდეს შინაგანი სეკრეციის იმ ჯირკვალს, რომელიც ორგანიზმის მდგომარეობას ცვლის ერთი მიმართულებით, ხოლო მეორე ანერვიანებდეს მეორე ჯირკვალს, რომელიც ორგანიზმის მდგომარეობას ცვლის საწინააღმდეგო მიმართულებით. ასე მაგალითად, სიმპათიკური ნერვები ანერვიანებენ თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვან შრეს და ზრდიან ადრენალინის სეკრეციას, რაც იწვევს სისხლში შაქრის შემცველობის მომატებას — ჰიპერგლიკემიას, ხოლო პარასიმპათიკური ცთომილი ნერვები ანერვიანებენ პანკრეასის კუნძულებს და ზრდიან ინსულინის პროდუქციას, რასაც თან სდევს სისხლში შაქრის შემცველობის შემცირება — ჰიპოგლიკემია.

ორგანიზმში სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემებით გამოწვეული ფუნქციური ცვლილებების ერთობლიობის ანალიზი გვიჩვენებს, რომ სიმპათიკური ნერვული სისტემა ხელს უწყობს ორგანიზმის ინტენსიურ მოქმედებას ისეთ პირობებში, რომლებიც მოითხოვენ მისი ძალების დაჭიმვას, მაშინ, როცა პარასიმპათიკური სისტემა, პირიქით, ხელს უწყობს იმ რესურსების აღდგენას, რომლებიც დახარჯა ორგანიზმმა ამ დაჭიმულობისას. მართლაც, სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებისას ძლიერდება და ხშირდება გულის მოქმედება, მატულობს სისხლის არტერიული წნევა, მობილიზდება ღვიძლის გლიკოგენი, სისხლში მატულობს გლუკოზის შემცველობა, მატულობს ჩონჩხის კუნთების შრომისუნარიანობა; ხოლო პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებისას, პირიქით, კავდება გულის მოქმედება და ქვეითდება სისხლის წნევა, მატულობს ინსულინის სეკრეცია, რაც ხელს უწყობს გლიკოგენის დაგროვებას და სისხლში გლუკოზის შემცველობის დაკლებას, სტიმულირდება კუჭისა და პანკრეასის სეკრეცია, რაც ხელს უწყობს საკვების მონელებას. აქედან გასაგებია ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა იმ ფაქტისა, რომ ყველა იმ სიტუაციებისას, რომლებიც ორგანიზმისაგან მოითხოვენ სასწრაფო მოქმედებას, მატულობს სიმპათიკური ნერვული სისტემის ტონუსი, ხოლო ძილის დროს, პირიქით, იზრდება პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის ტონუსი.

სიმპათიური და პარასიმპათიური ნერვების გავლენა ორგანიზმზე

ორგანო	პარასიმპათიური ნერვების გავლენა	სიმპათიური ნერვების გავლენა
გული სისხლის ძარღვები: კანის შინაგანი ორგანოების ენისა და სანერწყვე ჯირკვლების სასქესო ორგანოების თვალი	რიტმის შენელება და შეკუმშვის ძალის შემცირება გაფართოება გაფართოება გუგის შევიწროება (ფერადი გარსის ირგვლივ მუსკულატურის შეკუმშვა) შევიწროება: სეკრეცია სეკრეცია სეკრეცია სეკრეცია	რიტმის გახშირება და შეკუმშვის ძალის გაზრდა შევიწროება შევიწროება შევიწროება შევიწროება გუგის გაფართოება (ფერადი გარსის რადიალური მუსკულატურის შეკუმშვა). გაფართოება სეკრეცია სეკრეციის შეკავება სეკრეცია სეკრეცია
ბრონქები სანერწყვე ჯირკვლები კუჭის ჯირკვლები პანკრეასი: გარესეკრეციული ქსოვილი ლანგერჰანის კუნძულები თირკმელზედა ჯირკვლის ტვინოვანი შრე გლუვი კუნთები: კანის კუჭისა და ნაწლავების ქალწული საშვილოსნოს ორსული საშვილოსნოს შარდის ბუშტის შარდის ბუშტის სფინქტერის	შეკუმშვათა გაძლიერება, ტონუსის მომატება შეკუმშვა მოღუნება	შეკუმშვა შეკუმშვათა შეკავება, ტონუსის დაქვეითება. მოღუნება შეკუმშვა მოღუნება შეკუმშვა

ვეგეტაციური ნერვების გაღიზიანების ეფექტის დამოკიდებულება ინერვირებული ორგანოს მდგომარეობაზე

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მონაწილეობით განხორციელებული რეაქციები შეიძლება მნიშვნელოვნად შეიცვალოს ნერვული ცენტრების ტონუსის, აგრეთვე პერიფერიული ორგანოების მდგომარეობის — მათი აგზნებადობისა და ნივთიერებათა ცვლის მიხედვით. ნერვების გაღიზიანების ეფექტის ინტენსივობა და ხასიათი შეიძლება სრულიად განსხვავებული იყოს მოცემულ მომენტში მოქმედი და ადრე გამოყენებული გაღიზიანებების ძალისა და ხანგრძლივობის მიხედვით. სიმპათიური და პარასიმპათიური ნერვების მოქმედების ხასიათი და მათ შორის ანტაგონიზმი, ამრიგად, არ არის აბსოლუტურად მუდმივი და უცვლელი.

სხვადასხვა გაღიზიანებაზე რეაქციების ცვალებადობის შესახებ ჯერ კიდევ XVIII საუკუნის ბოლოს მიუთითებდა ა. გუმბოლდი: „ყოველი აგენტის მოქმედება იქნება დამორგუნავი ან ამგზნები იმის მიხედვით, თუ როგორ

მდგომარეობაში იმყოფება ის ორგანო, რომელზედაც იგი მოქმედებს“. ორგანოზმის, მისი ორგანოების ფუნქციურ მდგომარეობას, რომელზედაც დამოკიდებულია რეაგირების ინტენსივობა, რეაქტიულობას უწოდებენ.

ორგანოს რეაქტიულობის მნიშვნელობის მაგალითად გამოდგება კუჭისა და წვრილი ნაწლავების მოძრაობათა ცვლილებების სხვადასხვა ხასიათი ცთომილი ნერვის გაღიზიანებისას იმის მიხედვით, თუ როგორია მოცემულ მომენტში ამ ორგანოების მუსკულატურის ტონუსი. ჩვეულებრივ პირობებში ცთომილი ნერვი იწვევს მათი მოძრაობების აგზნებას, ხოლო კუჭისა და ნაწლავების მუსკულატურის მკვეთრად აწეული ტონუსის ფონზე ამ ნერვის გაღიზიანებისას მათი ავტომატური შეკუმშვები კი არ ძლიერდება, არამედ კავდება. მეორე მაგალითად გამოდგება კალიუმისა და კალციუმის იონების გავლენა გულის რეაქტიულობაზე: კალიუმის იონების სიჭარბისას გულის სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება იწვევს გულის მოქმედების არა გაძლიერებას, არამედ შეკაეებას, ხოლო კალციუმის იონების სიჭარბისას ცთომილი ნერვის გაღიზიანება იწვევს გულის მოქმედების არა შეკაეებას, არამედ გაძლიერებას. ვეგეტაციური ნერვის გაღიზიანების ეფექტის ასეთ ცვლილებას უწოდებენ ფუნქციურ „გაუკუღმართებას“ ანუ „პარადოქსულ მოქმედებას“. ამ მოვლენათა მიზეზი ჯერ არ არის საკმარისად შესწავლილი.

საოფლე ჭირკვლებისა და სისხლის კარღვების ინერვაციის თავისებურება

საოფლე ჭირკვლები ინერვირებულია მხოლოდ სიმპათიკური ნერვული ბოჭკოებით. საოფლე ჭირკვლების პოსტგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოების უმრავლესობის დაბოლოებათა თავისებურებაა ის, რომ მათში წარმოიქმნება არა ნორადრენალინი, არამედ აცეტილქოლინი, ამიტომ ატროპინის შეყვანა, რომელიც სპობს საოფლე ჭირკვლების უჯრედების უნარს მოახდინონ რეაგირება აცეტილქოლინზე, სრულიად წყვეტს ოფლის გამოყოფას გარემოს მაღალი ტემპერატურისას.

უკანასკნელ ხანებში ნაჩვენები იქნა, რომ ადამიანის სხეულის ზოგიერთი ნაწილის, მაგალითად ხელის გულზე, ოფლის გამოყოფა შეიძლება გამოწვეული იყოს არა მხოლოდ აცეტილქოლინის კანკევშ შეყვანით, არამედ ადრენალინითაც. ალბათ, არსებობს ოფლის გამოყოფის ორი სხვადასხვა სახე: ტემპერატურული და ემოციური („ცივი ოფლი“ შიშის დროს) ტემპერატურული ოფლის გამოყოფის გამომწვევი იმპულსები საოფლე ჭირკვლებს გადაეცემათ ქოლინერგული დაბოლოებებით, ხოლო ემოციური ოფლის გამოყოფის გამომწვევი იმპულსები — სიმპათიკური ნერვების ადრენერგული დაბოლოებებით.

არტერიები და არტერიოლები ძირითადად მომარაგებული არიან სიმპათიკურ სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნერვებით. ორმაგი ინერვაცია — შემავიწროებელი და გამაფართოებელი — არსებობს ორგანიზმის მხოლოდ გარკვეულ უბნებში, მაგალითად სანერწყვე ჭირკვლებში, ენაზე. სასქესო ასოს მღვინოვან სხეულებში. აქ სისხლის ძარღვები ინერვირებულია არა მხოლოდ სიმპათიკური სისხლძარღვთა შემავიწროებლებით, არამედ პარასიმპათიკური სისხლძარღვთა გამაფართოებლებითაც. გარკვეული თავისებურებები ჩონჩხის მუსკულატურის არტერიების ინერვაციაში, რომლებიც მომარაგებული არიან ადრენერგული სისხლძარღვთა შემავიწროებელი სიმპათიკური ბოჭკოებით და ქოლინერგულ სისხლძარღვთა გამაფართოებელი სიმპათიკური ბოჭკოებით (ეს უკანასკნელნი, ალბათ, კუნთოვანი მუშაობის დროს იწვევენ ძარღვების გაფართოებას).

ფიზიოლოგიურ ლიტერატურაში დიდი კამათი გამოიწვია შტრიკერის ცდების შედეგებმა. ეს შედეგები ცნობილი იყო ჯერ კიდევ გასული საუკუნის 70-იან წლებში. ეს ცდები შემდგომში სხვა მკვლევარებმა დაადასტურეს. ამ ცდებით ნახულობდნენ სხეულის შესაბამის სეგმენტებში სისხლის ძარღვების გაფართოებას ზურგის ტვინის გადაკვეთილი უკანა ფესვების პერიფერიული ბოლოების გაღიზიანების გავლენით, რომლებშიც გაივლიან აფერენტული

ბოჭკოები. ამის საფუძველზე გამოითქვა მოსაზრება, რომ პერიფერიიდან ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში იმპულსების გადაცემასთან ერთად უკანა ფესვების ბოჭკოები მათ გადასცემენ საწინააღმდეგო მიმართულებითაც. იმის შესახებ, თუ როგორ ხდება ეს ეფერენტული გადაცემა — სპეციალური ნერვული ბოჭკოებით, თუ იმავე ბოჭკოებით, რომლებიც გადასცემენ აფერენტულ ნერვულ იმპულსებს — არ არსებობს ერთიანი აზრი. ე. ბეილისისა და ლ. ორბელის თეორიის თანახმად უკანა ფესვების ერთი და იგივე ბოჭკოები იმპულსებს გადასცემენ ორივე მიმართულებით. თითოეული ბოჭკოს ერთი ტოტი მიდის რეცეპტორთან, ხოლო მეორე — სისხლის ძარღვთან. რეცეპტორულ ნეირონებს, რომელთა სხეულები მოთავსებულია მალთაშუა საზურგტვინო კვანძებში, აქვთ ორმაგი ფუნქცია: ზურგის ტვინში აფერენტული იმპულსების გადაცემისას ისინი ასრულებენ რეცეპტორული ნეირონების ფუნქციას, ხოლო იმპულსების საწინააღმდეგო — ანტიდრომული — მიმართულებით სისხლის ძარღვებისაკენ გადაცემისას, ისინი სისხლძარღვთა გამფართოებლების ფუნქციას ასრულებენ. ორი მიმართულებით იმპულსების გადაცემა იმიტომაც შესაძლებელი, რომ აფერენტულ ბოჭკოებს, ისე როგორც ყველა სხვა ნერვულ ბოჭკოებს, ახასიათებთ ორმხრივი გამტარებლობა.

სხვა მოსაზრების მიხედვით, უკანა ფესვების გალიზიანებისას კანის სისხლის ძარღვების გაფართოება ხდება იმის შედეგად, რომ რეცეპტორულ ნერვულ დაბოლოებებში წარმოიქმნება აცეტილქოლინი და ჰისტამინი, რომლებიც დიფუნდირებენ ქსოვილებში და აფართოებენ ახლომდებარე სისხლის ძარღვებს.

კლინიკაში ადამიანის სისხლძარღვთა რეაქციების გამოკვლევისათვის რამდენიმე სინჯს იყენებენ. ერთ-ერთი მათგანია ე. წ. დერმოგრაფია, რომელიც იმაში მდგომარეობს, რომ კანს მიაყენებენ მექანიკურ გალიზიანებას მასზე ბლაგვი საგნის გატარებით. ჯანმრთელ ადამიანთა უმრავლესობაში ეს იწვევს არტერიოლების რეფლექსურ შევიწროებას, რაც გამოიხატება კანის გალიზიანებული ნაწილის ხანმოკლე გაფერმკრთალებაში (თეთრი დერმოგრაფიზმი). უფრო მეტი მგრძნობელობისას ჩნდება კანის გაფართოებული სისხლძარღვების წითელი ზოლი, რომელიც გარშემოტყვულია შევიწროებული სისხლის ძარღვების მკრთალი ზოლით (წითელი დერმოგრაფიზმი). ხოლო მეტად მაღალი მგრძნობელობისას აღინიშნება კანის შებერილი ზოლი. ე. ი. კანის შეშუპება. გამოიყენება აგრეთვე ჰისტამინური და ადრენალინური სინჯები, ე. ი. ჰისტამინის ან ადრენალინის სუსტი ხსნარების კანში შეყვანა. ამ შემთხვევაში კანის სისხლის ძარღვების რეაქტიულობაზე მსჯელობენ ინექციის ადგილზე წითელი (ჰისტამინი) ან მკრთალი (ადრენალინი) ლაქის სიდიდისა და ამ ლაქის შენარჩუნების ხანგრძლივობის მიხედვით. მეტად მაღალი რეაქტიულობისას ჰისტამინის ინექციის ადგილზე ჩნდება არა მხოლოდ შეწითლება, არამედ შეშუპებაც.

ჩოჩხის კუნთების, ცენტრალური ნერვული სისტემისა და რამპაპტორების სინაპტიკური ინერვაცია

დადლილი ჩოჩხის კუნთის სიმპათიკური ნერვის გალიზიანება აღადგენს მის შრომისუნარიანობას. ლ. ორბელი და ა. გინეცინსკი ზურგის ტვინის შესაბამისი წინა ფესვების ხანგრძლივი რიტმული გალიზიანებისას აწარმოებდნენ კანჭის ტყუბი კუნთის შეკუმშვათა რეგისტრაციას. კუნთის დაღლასთან ერთად მისი შეკუმშვის ამპლიტუდა თანდათანობით მცირდებოდა. როდესაც შეკუმშვები მეტად მცირდებოდა, წინა ფესვების რიტმულ გალიზიანებებს უმატებდნენ სიმპათიკური წველისაკენ მიმავალი პრეგანგლიური სიმპათიკური ბოჭკოების ხანმოკლე გალიზიანებას მის იმ უბანში, რომელიც ამარაგებს სიმპათი-

კური ინერვაციით წვივის კუნთს. დროის საკმაოდ მნიშვნელოვანი მონაკვეთის — რამდენიმე ათეული წამის შემდეგ — მამოძრავებელი ფესვების რიტმულ გაღიზიანებათა საპასუხოდ კუნთის შეკუმშვების ამპლიტუდა მატულობდა და ზოგჯერ აღწევდა კიდევ საწყის ამპლიტუდას (სურ. 260).



სურ. 260. სიმპათიკური ბოჭკოების გაღიზიანების გავლენა ბაყაყის იზოლირებული კანკის ტუბში კუნთის დაღლის მრუდზე (გინეცინსკის მიხედვით).

დაღლილი კუნთის შეკუმშვები გამოიწვევა მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოების რიტმული (30-ჯერ წუთში) გაღიზიანებით. სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანების მომენტები აღნიშნულია სასიგნალო ხაზის აწევით.

ამ ცდების შესახებ გამოთქმული იყო მოსაზრება, რომ კუნთის შრომის უნარიანობის აღდგენა შედეგია არა კუნთოვან ბოჭკოებზე სიმპათიკური ნერვების უშუალო მოქმედებისა, არამედ მათი მოქმედებისა კუნთის სისხლის ძარღვებზე, ე. ი. ჟანგბადითა და საკვები ნივთიერებებით კუნთის მომარაგების გაუმჯობესებისა მაგრამ ეს მოსაზრება უარყვეს ცდებით. ამ ცდების მიხედვით კუნთის სისხლის ძარღვები ამოივსებოდა თხიერი ვაზელინით: ასეთ პირობებში დაღლილი კუნთის სიმპათიკური ნერვების გაღიზიანება მაინც იწვევდა მისი შრომისუნარიანობის აღდგენას.

სიმპათიკური ნერვული სისტემა გავლენას ახდენს აგრეთვე გრძნობათა ორგანოებზე და ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე. ასე მაგალითად, ლ. ორბელის თანამშრომლების დაკვირვებებით, სიმპათიკური ნერვული სისტემა ცვლის ცხოველების კანის რეცეპტორების აგზნებადობას. გვაქვს მონაცემები, რომ ადამიანზე კისრის სიმპათიკური კვანძების მოცილების შემდეგ ქვეითდება ვესტიბულური და მხედველობითი აპარატების აგზნებადობა; ამასთან მკვეთრად ქვეითდება სიბნელისადმი ადაპტაცია; ჯღერნალინის კანქვეშ შეყვანა იწვევს საწინააღმდეგო ეფექტს (ე. ბაბსკი).

ექსპერიმენტული გამოკვლევებით დადგენილია, რომ სიმპათიკური გზებით მიმავალი იმპულსები გავლენას ახდენენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზეც, კერძოდ მოგროძო და შუა ტვინის რეფლექსურ ფუნქციაზე. ე. ასრატინის, ს. გალპერინის და ბ. პავლოვის მონაცემებით, ძაღლის კისრის ზედა სიმპათიკური კვანძების მოცილების შემდეგ აღინიშნება პირობითრეფლექსური მოქმედების მოშლა, რაც ალბათ, ნაწილობრივ დამოკიდებულია სისხლძარღვთა ტონუსის ცვლილებებზე, რაც ამ დროს ხდება, ნაწილობრივ კი იმაზე, რომ გამოირიცხება სიმპათიკური ნერვების გავლენა თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ნერვულ უჯრედებზე. დიდი ჰემისფეროების ქერქზე სიმპათიკური ნერვული სისტემის გავლენის დამამტკიცებელია აგრეთვე კისერზე სიმპათიკური ნერვის გაღიზიანებისას ქერქის ნეირონების ქრონაქსიის გაზრდა და ელექტრული აქტივობის ცვლილებები.

ამ ფაქტების ერთობლიობაზეა დამყარებული ლ. ორბელის თეორია სიმპათიკური ნერვული სისტემის ადაპტაციურ-ტრო-

ფიკული ფუნქციის შესახებ. ამ თეორიის თანახმად, სიმპათიკური სისტემა არეგულირებს სხეულის ყველა ორგანოსა და ქსოვილის ნივთიერებათა ცვლას, ტროფიკას და აგზნებადობას. ადაპტაციურ-ტროფიკული ფუნქციის ბიოლოგიური მნიშვნელობა იმაშია, რომ იგი სრულიად გარკვეულად განაწყოფს ორგანიზმს მოქმედებისადმი.

ვეგეტაციური რეფლექსები და ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციის ცენტრები

ვეგეტაციური რეფლექსები

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ნეირონები მონაწილეობენ **ვეგეტაციურ რეფლექსებად** წოდებული მრავალი რეფლექსური რეაქციის განხორციელებაში. მათი გამოწვევა შეიძლება როგორც ექსტერორეცეპტორების, ისე ინტერორეცეპტორების გაღიზიანებებით. ვეგეტაციური რეფლექსებისას იმპულსები ცენტრალური ნერვული სისტემიდან პერიფერიული ორგანოებისაკენ გადაიცემა სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვების გზით.

სხვადასხვა ვეგეტაციური რეფლექსების რიცხვი მეტად დიდია. სამედიცინო პრაქტიკაში დიდი მნიშვნელობა აქვთ ვისცერო-ვისცერულ, ვისცერო-კუტანურ და კუტანო-ვისცერულ რეფლექსებს. ისინი განსხვავდებიან ერთმანეთისაგან იმის მიხედვით, თუ როგორია ლოკალიზაცია იმ რეცეპტორებისა. რომელთა გაღიზიანებაც იწვევს რეფლექსს და ეფექტორებისა (მუშა ორგანოებისა), რომელნიც საბოლოო რეაქციის განხორციელებაში მონაწილეობენ.

ვისცერო-ვისცერული რეფლექსები — ეს არის რეაქციები, რომლებიც გამოიწვევა შინაგან ორგანოებში განლაგებული რეცეპტორების გაღიზიანებით და მთავრდება ასევე შინაგანი ორგანოების მოქმედების შეცვლით. ვისცერო-ვისცერული რეფლექსების რიცხვს ეკუთვნიან: გულის მოქმედების, სისხლძარღვთა ტონუსის, ელენთის სისხლსავესების, რეფლექსური ცვლილებები აორტაში, კაროტიდულ სინუსში ან ფილტვის სისხლის ძარღვებში წნევის მომატების ან დაკლების შედეგად; გულის რეფლექსური გაჩერება მუცლის ღრუს ორგანოების გაღიზიანებისას, შარდის ბუშტის გლუვი მუსკულატურის რეფლექსური შეკუმშვა და სფინქტერის მოღუწება ბუშტშიდა წნევის მომატებისას და მრავალი სხვა.

ვისცერო-კუტანური რეფლექსები აღმოცენდებიან შინაგანი ორგანოების გაღიზიანებისას და ვლინდებიან სხეულის ზედაპირის შემოფარგლულ მიდამოებში ოფლის გამოყოფის, კანის ელექტრული წინააღმდეგობის (ელექტროგამტარებლობის) და კანის მგრძნობელობის ცვლილებებში. ასე მაგალითად, შინაგანი ორგანოების დაზიანებასთან დაკავშირებულ ზოგიერთ დაავადებათა დროს აღინიშნება კანის მგრძნობელობის მომატება და კანის ზოგიერთ უბნებში ელექტრული წინააღმდეგობის დაქვეითება, რომელთა ტოპოგრაფია სხვადასხვაა იმის მიხედვით, თუ რომელი ორგანოა დაზიანებული.

კუტანო-ვისცერული რეფლექსები იმაში გამოიხატება, რომ კანის ზოგიერთი უბნების გაღიზიანებისას ვითარდება სისხლძარღვოვანი

რეაქციები და გარკვეული შინაგანი ორგანოების მოქმედების ცვლილებები. ამაზეა დამყარებული ზოგიერთი სამკურნალო პროცედურის გამოყენება, მაგალითად კანის ადგილობრივი გათბობა ან გაცივება, ტკივილების დროს შინაგან ორგანოებში.

რიგი ვეგეტაციური რეფლექსების გამოყენება პრაქტიკულ მედიცინაში ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მდგომარეობაზე მსჯელობისათვის (ვეგეტაციური ფუნქციური სინჯები). მათ რიცხვს ეკუთვნის აშნერის თვალ-გულის რეფლექსი (თვალის კაკლებზე დაწოლისას გულის ცემათა ხანმოკლე გაიშვიათება), სასუნთქ-გულის რეფლექსი, ანუ ე. წ. სუნთქვითი არტიმია (გულის ცემათა გაიშვიათება ამოსუნთქვის ბოლოს მომდევნო შესუნთქვის დაწყების წინ), ორთოსტატიკური რეაქცია (გულის ცემათა გახშირება და არტერიული წნევის მომატება წოლითი მდგომარეობიდან დგომით მდგომარეობაში გადასვლისას) და სხვები.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მონაწილეობა ორგანიზმის რეაქციაში

ვეგეტაციური ნერვებით ინერვირებული ორგანოების მოქმედების რეფლექსური ცვლილებები წარმოადგენენ ქცევის ყველა რთული აქტების — ორგანიზმის ყველა უპირობო და პირობითრეფლექსური რეაქციების — მუდმივ კომპონენტებს. ქცევის სრულიად სხვადასხვა აქტებს, რომლებიც გამოვლინდებიან კუნთოვან მოქმედებაში, აქტიურ მოძრაობებში, ყოველთვის თან სდევს შინაგანი ორგანოების, ე. ი. სისხლის მიმოქცევის, სუნთქვის, საჭმლის მონელების, გამოყოფის, შინაგანი სეკრეციის ორგანოების ფუნქციათა ცვლილებები.

აღნიშნულ ორგანოთა ფუნქციების ცვლილებათა მეოხებით უზრუნველყოფილია მაქსიმალურად ეფექტური და ხანგრძლივი კუნთოვანი მუშაობა. რომელიც შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ გაზრდილია კუნთების სისხლით მომარაგება და გაძლიერებულია მათში ნივთიერებათა ცვლა. მართლაც, ყოველი კუნთოვანი მუშაობის დროს ხდება გულის შეკუმშვათა გახშირება და გაძლიერება, სხვადასხვა ორგანოში გამავალი სისხლის გადანაწილება (შინაგანი ორგანოების სისხლძარღვების შევიწროება და მომუშავე კუნთების სისხლძარღვების გაფართოება), ცირკულაციაში არსებული სისხლის რაოდენობის მომატება სისხლის დეპოებიდან მისი გადმოსროლის ხარჯზე, სუნთქვის გაძლიერება და გაღრმავება, დეპოებიდან შაქრის მობილიზაცია და ა. შ. ყველა ეს და მრავალი სხვა შეგუებითი რეაქცია, რომელიც ხელს უწყობს კუნთოვან მოქმედებას, ხდება ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი განყოფილებების გავლენით ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მეშვეობით.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მონაწილეობას დიდი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შედარებითი მუდმივობის შენარჩუნებაში გარემოსა და ორგანიზმის შინაგანი მდგომარეობის სხვადასხვა ცვლილებებისას. მაგალითად გამოსადეგია შემდეგი მოვლენები: ჰაერის ტემპერატურის მომატებას თან სდევს ოფლის რეფლექსური გამოყოფა, პერიფერიული სისხლის ძარღვების რეფლექსური გაფართოება და სითბოს გაძლიერებული გაცემა, რაც ხელს უწყობს სხეულის ტემპერატურის მუდმივ დონეზე შენარჩუნებას და ხელს უშლის გადახურებას. მძიმე სისხლდენას თან სდევს გულის რიტმის გახშირება, სისხლძარღვების შევიწროება, ელენთაში დეპონირებული სისხლის გადმოსროლა სისხლის მიმოქცევის საერთო ცირკულაციაში. ჰემორდი-

ნამიკაში ამ ძვრების შედეგად სისხლის წნევა შედარებით მაღალ დონეზე რჩება და უზრუნველყოფილია ორგანოების მეტად თუ ნაკლებად სისხლით ნორმალური მომარაგება.

ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მონაწილეობა ორგანიზმის, როგორც მთლიანის საერთო რეაქციებში და მისი შეგუებითი მნიშვნელობა განსაკუთრებით ნათლად ჩანს იმ შემთხვევებში, როცა იქმნება საფრთხე თვით ორგანიზმის არსებობისათვის: მაგალითად, მტრის თავდასხმისას, ტკივილის გამოწვევი დაზიანებისას, მოხრჩობისას და ა. შ. ასეთ სიტუაციებში წარმოიქმნება დაძაბვის რეაქცია (სტრესი) და ემოციური მდგომარეობები (რისხვა, შიში). ისინი ხასიათდებიან თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქისა და მთელი ცენტრალური ნერვული სისტემის ფართოდ გავრცელებული აგზნებით, რაც იწვევს ინტენსიურ კუნთოვან მუშაობას და ვეგეტაციური რეაქციების რთულ კომპლექსს. ამ უკანასკნელთა შედეგად მიიღწევა ორგანიზმის ყველა ძალის მობილიზაცია მოსალოდნელი საფრთხის დასაძლევად. ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მონაწილეობა ვლინდება ადამიანის ემოციური რეაქციების ფიზიოლოგიური ანალიზისას, რითაც არ უნდა იყოს გამოწვეული ეს რეაქციები. საილუსტრაციოდ მივუთითებთ სიხარულის დროს გულის რიტმის გაზვიადებაზე, კანის სისხლძარღვების გაფართოებაზე, სახის გაწითლებაზე, შიშის დროს კანის საფარველის გაფერმკრთალებაზე, ოფლის გამოყოფაზე, ბატის კანის გაჩენაზე, კუჭის სეკრეციის შეკავებასა და ნაწლავთა პერისტალტიკის შეცვლაზე, განრისხების დროს გუგების გაფართოებაზე და ა. შ. ემოციური მდგომარეობათა ყველა ეს ფიზიოლოგიური გამოვლინებანი იმით აიხსნება, რომ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნების გავრცელებისას რეაქციების განხორციელებაში ჩაირთვება ვეგეტაციური ნერვული სისტემაც.

რეფლექსური აქტის მაგალითს, რომელიც თან სდევს ემოციურ აგზნებას და რომელშიც მონაწილეობს ვეგეტაციური ნერვული სისტემა, წარმოადგენს ე. წ. ფსიქოგალვანური, ანუ კან-გალვანური რეფლექსი. ამ უკანასკნელის შესწავლისათვის საოფლე ჭირკვლებით მდიდარ კანზე ამაგრებენ გალვანომეტრთან შეერთებულ ელექტროდებს. ემოციური აგზნების გამომწვევი სხვადასხვა გაღიზიანებებისას: ნემსით ჩხვლეტისას, ელექტრული დენით მოჭედებისას, ამაღელვებელი თხრობისას, აღინიშნება გალვანომეტრის ისრის გადახრა. ეს მოვლენა, რომელიც პირველად აღწერა რ. თარხნიშვილმა, აიხსნება პოტენციალთა სხვაობის ცვლილებებით და კანის ელექტრული წინააღმდეგობის შემცირებით; იგი ძირითადად განპირობებულია საოფლე ჭირკვლების მოჭედებით.

ემოციურ მდგომარეობათა ფიზიოლოგიური გამოვლინებანი ძირითადად დაკავშირებულია სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებასთან. მაგრამ ამ დროს შეიძლება აღმოცენდეს პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნებაც. ემოციების დროს, მაგალითად კატას მყეფავი ძაღლის დანახვისას უძლიერდება ინსულინის სეკრეცია ცთომილი ნერვებით მოსული იმპულსების გავლენით.

უ. კენონის მონაცემებით ემოციურ მდგომარეობათა მრავალი ფიზიოლოგიური გამოვლინება განპირობებულია როგორც ვეგეტაციური ნერვების უშუალო გავლენით, ისე ადრენალინის მოჭმედებით, რომლის შემცველობაც სისხლში მატულობს ემოციების დროს სიმპათიკური იმპულსების გავლენით.

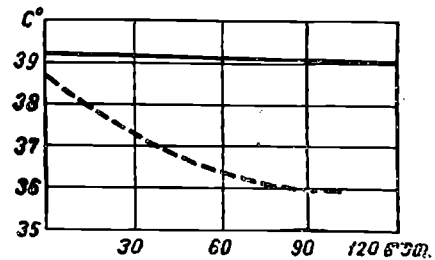
ორგანიზმის ზოგიერთი საერთო, მაგალითად ტკივილით გამოწვეული, რეაქციების დროს ვეგეტაციური ნერვული სისტემის უმაღლესი ცენტრების აგზნების შედეგად ხდება ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონის — ვაზოპრესინის სეკრეცია, რაც იწვევს სისხლის ძარღვების შევიწროებას და შარდის გამოყოფის შეწყვეტას.

მოყვანილ მაგალითებში რეფლექსური რკალის ეფექტორული ნაწილი

შევსებულია ჰუმორალური რგოლით. ცენტრალური ნერვული სისტემა ორგანოების მუშაობაზე გავლენას ახდენს არა მარტო მათკენ ნერვული იმპულსების გაგზავნით, არამედ იმითაც, რომ ამ იმპულსების გავლენით შინაგანი სეკრეციის ჭირკვლებში ხდება ჰორმონების წარმოქმნა, რომლებიც გადადიან სისხლის საერთო მიმოქცევაში და ცვლიან სხეულის მრავალ ორგანოს მდგომარეობასა და მოქმედებას.

სხვადასხვა სასიცოცხლო სიტუაციებთან ორგანიზმის შეგუებაში სიმპათიკური ნერვული სისტემის მნიშვნელობა დემონსტრირდება ცდებით მისი სრული ამოკვეთით. უ. კენონმა კატებს მთლიანად ამოუკვეთა ორივე სიმპათიკური წველი და ყველა სიმპათიკური კვანძი. გარდა ამისა, მან ამოუკვეთა ერთი თირკმელზედა ჭირკვალი და მეორეს გაუკეთა დენერვაცია (იმისათვის, რათა გამოეთიშა სხვადასხვა ზემოქმედებათა დროს სისხლში სიმპათიკომიმეტურად მოქმედი ადრენალინის გადმოსვლა). ოპერირებული ცხოველები მოსვენების პირობებში თითქმის არ განსხვავდებოდნენ ნორმალური ცხოველებისაგან. მაგრამ სხვადასხვა პირობებში, რომლებიც მოითხოვდნენ ორგანიზმის დაძაბვას — ინტენსიური კუნთოვანი მუშაობისას, გადახურებისას, გაციებისას, სისხლდენისას, ემოციური აგზნებისას — ადგილი ჰქონდა სიმპათექტომირებული ცხოველების ნაკლებ გამძლეობას. მაგალითად, გარემოს ისეთი ტემპერატურისას, როდესაც ნორმალურ ცხოველებში არ აღინიშნებოდა სხეულის ტემპერატურის დაქვეითება, სიმპათიკურ ინერვაციას მოკლებულ ცხოველებში ხდებოდა სხეულის სწრაფი გაცივება (სურ. 261).

ანალოგიური შედეგებია მიღებული სიმპათიკური ნერვული სისტემის იმუნოლოგიური „ექსტირპაციის“ (ამოკვეთის) ჟეანასკნელ ხანებში დამუშავებული მეთოდის გამოყენებით. ეს მეთოდი დამუშავებული იყო მას შემდეგ, რაც 1958 წ. ს. კონმა თაგვების სანერწყვე ჭირკვლებში აღმოაჩინა ცილოვანი ნივთიერება, რომელიც ხელს უწყობდა სიმპათიკური ნერვული სისტემის უჯრედების ზრდას. სხვა ცხოველებისათვის ამ ნივთიერების შეყვანის გზით მოხერხდა სისხლის შრატის მიღება, რომელიც შეიცავდა ისეთ იმუნურ სხეულებს, რომლებიც ბოჭავდნენ სიმპათიკური ნეირონების ზრდის ხელშემწყობ ნივთიერებას. ასეთი შრატის შეყვანა ახალშობილ ცხოველებში რომელთაც არ დაუშთავრდათ სიმპათიკური ნერვული სისტემის განვითარება, ხელს უშლის მის განვითარებას და იწვევს სიმპათიკური ნერვული უჯრედების დარღვევას.



სურ. 261. ნორმალური (განუწყვეტელი ხაზი) და სიმპათექტომირებული (წყვეტილი ხაზი) კატის სხეულის ტემპერატურა ხელოვნური გაცივებისას (უ. კენონის მიხედვით).

ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციის ცენტრები ზურგის, მოგრძო და შუა ტვინში

როგორც უკვე იყო აღნიშნული, ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ეფექტორული ნეირონები მოთავსებულია შუა ტვინში თვალის მამოძრავებელი ნერვის ბირთვებში, მოგრძო ტვინში სახის, ენა-ხახისა და ცთომილი ნერვების

ბირთვებში, ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტების გვერდით რქებში და გავის სეგმენტების წინა რქებში. ცენტრალური ნერვული სისტემის ამავე განყოფილებებში შეიკვრება რიგი ვეგეტაციური რეფლექსების რკალე-ბისა. ეს იმითაა განპირობებული, რომ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის ეფექტორულ ნეირონებთან იმპულსები მოდის შუამდებარე ნეირონებიდან, რომლებიც აიგზნებიან მრავალი ექსტერო-და ვისცერორეცეპტორებიდან მომავალი იმპულსებით. ამიტომ შეიძლება მივიჩნიოთ, რომ ზურგის ტვინის სეგმენტებში, მოგრძო და შუა ტვინში მოთავსებულია ვეგეტაციური ფუნქციების რეფლექსური რეგულაციის უმდაბლესი ცენტრები. ამ ცენტრებთან იმპულსები მოდის ცენტრალური ნერვული სისტემის ზემდებარე განყოფილებებიდან, კერძოდ ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციიდან, ჰიპოთალამუსიდან, ნათხებიდან, ქერქქვეშა ბირთვებიდან და დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან.

ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციის სპინალური ცენტრები. ზურგის ტვინის კისრის უკანასკნელი და გულმკერდის ორი ზედა სეგმენტის დონეზე მოთავსებულია ნეირონები, რომლებიც ანერვიანებენ თვალის სამ გლუვ კუნთს: გუგის გამაფართოებელ კუნთს (*m. dilatator pupillae*), თვალის ირგვლივი კუნთის თვალბუდის ნაწილს (*pars orbitalis m. orbicularis oculi*) და ზედა ქუთუთოს ერთ-ერთ კუნთს (*m. palpebralis tertius*). ზურგის ტვინის იმ ნაწილმა, საიდანაც ნერვები მიდის ამ კუნთებთან, მიიღო ბუდგეს ცენტრის ანუ *centrum cilio-spinale*-ს სახელწოდება. ამ უბნიდან ნერვული ბოჭკოები სიმპათიკური ნერვის შედგენილობაში გამავალი მიდის კისრის ზედა სიმპათიკურ კვანძთან, სადაც იწყება მეორე ნეირონი, რომელიც ბოლოვდება თვალის კუნთებში. ამ ბოჭკოების გაღიზიანება იწვევს გუგის გაფართოებას (*მიდრიასი*), თვალის ნაპარალის გახსნას და თვალის გადმოკარკვლას (*ეგზოფტალმიუსი*). ზურგის ტვინის ზემოაღნიშნული სეგმენტების დაზიანება ან სიმპათიკური ნერვების გადაჭრა იწვევს *პორნერიის სიმპტომს*: გუგის შევიწროება (*მიოზი*), თვალის ნაპარალის შევიწროება და თვალის კაკლის შიგნით შეწევა (*ენოფტალმიუსი*).

ზურგის ტვინის გულმკერდის ხუთი ზედა სეგმენტის მიდამოში მოთავსებულია გულისა და ბრონქების მაინერვირებელი სიმპათიკური ნეირონები. ისინი გზავნიან იმპულსებს, რომლებიც ახშირებენ და აძლიერებენ გულის შეკუმშვებს და აფართოებენ ბრონქებს.

ზურგის ტვინის გულმკერდის ყველა და წელის ზედა სეგმენტებში მოთავსებულია სიმპათიკური ნერვული სისტემის ნეირონები, რომლებიც ანერვიანებენ სისხლის ძარღვებსა და საოფლე ჯირკვლებს. ცალკეული სეგმენტების დაზიანება იწვევს სისხლძარღვოვანი ტონუსისა და სხვადასხვა გაღიზიანებათა საპასუხოდ სისხლძარღვოვანი რეაქციების გაქრობას და ოფლის გამოყოფის შეწყვეტას სხეულის იმ უბნებში, რომლებიც მოკლებულია სიმპათიკურ ინერვაციას.

ზურგის ტვინის გავის ნაწილში მოთავსებულია მოშარდვის, დეფეკაციის, ერექციის (სასქესო ასოს გამაგრება) და ეაკულაციის (თესლის დანთხევა) რეფლექსების სპინალური ცენტრები. აღნიშნული ცენტრების დარღვევა იწვევს სქესობრივ უძლურებას, შარდისა და განავლის შეუკავებლობას. მოშარდვისა და დეფეკაციის მოშლილობანი ვითარდება შარდის ბუშტისა და სწორი ნაწლავის სფინქტერების დამბლის გამო.

ვეგეტაციური ფუნქციების რეგულაციის ბულბარული და მეზენცეფალური ცენტრები. შუა და შუამდებარე ტვინში მოთავსებულია ცენტრები,

მარეგულირებელი იმ ორგანოების მოქმედებისა, რომლებიც ინერვირებულია ცთომილი, ენა-ხახის, სახისა და თვალის მამოძრავებელი ნერვების შედგენილობაში გამავალი პარასიმპათიკური ბოჭკოებით. ნერვული სისტემის ამ განყოფილებებში განლაგებულია რეცეპტორული, შუამდებარე და ეფექტორული ნეირონების ჯგუფები, რომლებიც ქმნიან მრავალი ვეგეტაციური რეფლექსის რკალს.

მოგრძო ტვინში განლაგებულია ნერვული ცენტრები, რომლებიც აკავებენ გულის მოქმედებას, ააგზნებენ ცრემლის გამოყოფას და სანერწყვე, კუჭისა და პანკრეასის ჯირკვლების სეკრეციას, იწვევენ ნაღვლის ბუშტიდან და ნაღვლის სადინარიდან ნაღვლის გამოყოფას, ააგზნებენ კუჭისა და წვრილი ნაწლავების შეკუმშვებს. აქვე რეტიკულურ ფორმაციაში მოთავსებულია სისხლძარღვთა მამოძრავებელი (ვაზომოტორული) ცენტრი, რომელიც აწარმოებს სიმპათიკური ნერვული სისტემის იმ ნეირონების მოქმედების კოორდინაციასა და ინტეგრაციას, რომლებიც განლაგებულია ზურგის ტვინის გულმკერდისა და წელის სეგმენტებში და რომლებიც პერიფერიაზე გზავნიან სისხლძარღვთა შემავიწროებელ იმპულსებს.

მოგრძო ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრისა და ცთომილი ნერვის ბირთვის გულის მოქმედების შემაკავებელი ნეირონების დამახასიათებელ თავისებურებას ის წარმოადგენს, რომ ისინი მუდმივი ტონუსის მდგომარეობაში იმყოფებიან, რის შედეგადაც არტერიები და არტერიოლები ყოველთვის რამდენიმედ შევიწროებულია, ხოლო გულის მოქმედება რამდენადმე შენელებული.

ცთომილი ნერვის ბირთვის ნეირონების მონაწილეობით ხორციელდება სხვადასხვა რეფლექსი გულზე, მათ შორის გოლცის, თვალ-გულის (აშნერის რეფლექსი), სასუნთქ-გულის რეფლექსები, რეფლექსები სინოკაროტიდული და აორტალური რეფლექსოგენური ზონებიდან. გულის მრავალი რეფლექსური რეაქცია ხორციელდება სისხლძარღვთა ტონუსის ცვლილებებთან შეუღლებულად. ეს განპირობებულია გულის მოქმედების მარეგულირებელ და სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრის ნეირონებს შორის არსებული კავშირებით.

სისხლძარღვთა მამოძრავებელ ცენტრში არჩევენ პრესორულსა და დეპრესორულ ზონებს. პირველი იწვევს სისხლძარღვთა რეფლექსურ შევიწროვებას, ხოლო მეორე — მათ რეფლექსურ გაფართოებას. სისხლძარღვთა მაინერვირებელ სიმპათიკური ნერვული სისტემის საზურგტვინო ნეირონებს სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრიდან იმპულსები გადაეცემა რეტიკულოსპინალური გზებით. სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრის სისხლძარღვთა გაფართოებელ რეფლექსებს, როგორც წესი, აქვთ რეგიონული ხასიათი. ე. ი. შემოსაზღვრული არიან სხეულის გარკვეული უბნით; ხოლო სისხლძარღვთა შემავიწროებელი რეფლექსები მოიცავენ სხეულის ფართო უბნებს.

სუნთქვის ცენტრისაგან განსხვავებით, გულის მოქმედებისა და სისხლძარღვთა ტონუსის რეგულაციის ცენტრები, მართალია, იმყოფებიან ტვინის ჰემისფეროების ქერქის გავლენის ქვეშ, მაგრამ არ შეუძლიათ ნებისმიერად მათი აგზნება ან შეკავება.

მოგრძო ტვინის რეფლექსური ცენტრები, რომლებიც მარეგულირებენ საჭმლის მომნელებელი ორგანოების მოქმედებას, თავიანთ გავლენას ახორციელებენ პარასიმპათიკური ნერვული ბოჭკოების საშუალებით; ეს ბოჭკოები

სანერწყვე ჯირკვალთან მიდინა ენა-სახისა და სახის წერეების შედგენილობაში, ხოლო კუჭთან, პანკრეასთან, წვრილ ნაწლავებთან, ნაღვლის ბუშთან და ნაღვლის სადინარებთან — ცთომილი ნერვის შედგენილობაში. საცრემლე ჯირკვალთან რეფლექსური იმპულსები გადაიცემა სახის ნერვის ტოტით (n. lacrimalis).

შუა ტვინში — ოთხგორაკის წინა ბორცვებში — მოთავსებულია გუგის რეფლექსისა და თვალის აკომოდაციის ნერვული ცენტრები. ზურგის, მოგრძო და შუა ტვინში მოთავსებული ორგანიზმის ვეგეტაციური ფუნქციების მარეგულირებელი ცენტრების მოქმედება ინტეგრირდება ჰიპოთალამუსის უმაღლესი ვეგეტაციური ცენტრებით.

1 ჰიპოთალამუსის ფუნქციები

ჰიპოთალამუსი ანუ ბორცვქვეშა სტრუქტურები, მოთავსებულია თალამუსის ქვევით და წარმოადგენს 32 წყვილი ბირთვის გროვას, რომლებიც შეიძლება გაიყოს სამ ჯგუფად: წინა, შუა და უკანა. ჰიპოთალამუსის ბირთვები ნერვული ბოჭკოებით დაკავშირებულია თალამუსთან, ლიმბიკურ სისტემასთან (ნუშისებრი ბირთვი, ჰიპოკამპი, თაღოვანი ხვეული), აგრეთვე ქვემდებარე წარმონაქმნებთან, კერძოდ, ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციასთან. ფართო ნერვული და სისხლძარღვოვანი კავშირები არსებობს ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს შორის, რომელთა მეოხებითაც ხორციელდება მრავალი ორგანოს ფუნქციათა ნერვული და ჰორმონალური რეგულაციების ინტეგრირება. ეს წარმოადგენს იმის მიზეზს, რომ ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს ხშირად აერთიანებენ ერთიან ჰიპოთალამურ-ჰიპოფიზურ სისტემად.

ჰიპოთალამუსის ბირთვები სისხლით კარგად არიან მომარაგებული. ჰიპოთალამუსის კაპილარული ქსელი თავისი დატოტიანებით რამდენიმეჯერ აჭარბებს ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებში არსებულ ქსელს. ჰიპოთალამუსის კაპილარების ერთ-ერთი თავისებურებაა მათი მაღალი განვლადობა ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა კაპილარებთან შედარებით. ამასთან დაკავშირებულია ის გარემოება, რომ ჰიპოთალამუსის ნერვულ უჯრედებზე შეიძლება იმოქმედოს ზოგიერთმა ისეთმა მაღალმოლეკულურმა ნაერთმა, რომლებიც არ გადადიან ტვინის სხვა ნაწილებში ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის გზით.

ჰიპოთალამუსის ბირთვების გაღიზიანებითა და დანგრევით მიღებული ცდების საფუძველზე დადგენილია მათი გავლენა გულისსხლძარღვთა სისტემაზე, საკმლის მომწვლელ ორგანოებზე, თერმორეგულაციაზე, წყლისა და მარილების, ნახშირწყლების, ცხიმებისა და ცილების ცვლაზე, შარდის გამოყოფაზე, შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლების ფუნქციებზე.

ჰიპოთალამუსის გაღიზიანებით მიღებული ეფექტები ნაწილობრივ განპირობებულია მისი კავშირებით რეტიკულურ ფორმაციასთან, სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემების ცენტრებთან, ნაწილობრივ კი — ჰიპოფიზის ჰორმონთა სეკრეციის გაძლიერებით, რომლებიც მოქმედებენ ორგანიზმის მრავალ ფუნქციაზე უშუალოდ ან შინაგანი სეკრეციის სხვა ჯირკვლების ამოქმედებით. (იხ. თავი „შინაგანი სეკრეცია“). ამრიგად, ჰიპოთალამუსის გაღიზიანე-

ბისას წარმოიქმნებიან რთული რეაქციები, რომელთა ნერვული კომპონენტი შეესებულა ჰორმონალურით.

ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ბირთვის აგზნება ხდება როგორც თალამუსიდან და თავის ტვინის სხვა ნაწილებიდან მომდინარე ნერვული იმპულსებით, ისე იმის გამო, რომ ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი უჯრედები გამოირჩევიან შერჩევითი მგრძნობელობით ფიზიკურ-ქიმიურ ზემოქმედებათა მიმართ. ჰიპოთალამუსში არიან ო ს მ ო რ ე ც ე პ ტ ო რ ე ბ ი — უჯრედები, რომელნიც იჩენენ მაღალ მგრძნობელობას შინაგანი გარემოს ოსმოსური წნევის ცვლილებებზე და თ ე რ მ ო რ ე ც ე პ ტ ო რ ე ბ ი, მგრძნობიარენი სისხლის ტემპერატურის მომატების (და არა დაკლების) მიმართ.

ჰიპოთალამუსის უკანა ბირთვების გაღიზიანება იწვევს თვალის ნაპრალისა და გუგის გაფართოებას, გულის ცემის გაზრდას, სისხლის ძარღვების შევიწროებას და არტერიული წნევის მომატებას, კუჭისა და ნაწლავების მოტორული ფუნქციის შეკავებას, სისხლში ადრენალინისა და ნორადრენალინის შემცველობის მატებასა და გლუკოზის კონცენტრაციის გაზრდას. დესიმპათიზაციის შემდეგ ყველა ეს მოვლენა ქრება, რაც მიუთითებს ჰიპოთალამუსის უკანა ბირთვებში სიმპათიკური ნერვული სისტემის უმაღლესი ცენტრების არსებობაზე.

ჰიპოთალამუსის წინა ბირთვების გაღიზიანება იწვევს თვალის ნაპრალისა და გუგის შევიწროებას, გულის მოქმედების შენელებას, არტერიების ტონუსის დაქვეითებას და არტერიული წნევის დაწევას, კუჭის ჯირკვლების სეკრეციის მომატებას, კუჭისა და ნაწლავების მოტორული მოქმედების გაძლიერებას, მოშარდვას და დეფეკაციას, ინსულინის სეკრეციის გაძლიერებას და ამის შედეგად, სისხლში გლუკოზის შემცველობის დაკლებას. ყველა აღნიშნული მოვლენა დაკავშირებულია იმასთან, რომ ჰიპოთალამუსის წინა ბირთვებში მოთავსებულია პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის უმაღლესი ცენტრები.

გაღიზიანება ან დანგრევა ჰიპოთალამუსის შუა ბირთვებისა — იმ მიდამო-სი, რომელიც წოდებულია რუხ ბორცვად — იწვევს ნივთიერებათა ცვლის სხვადასხვა ცვლილებას. რუხი ბორცვის დაზიანებისას შეიძლება წარმოიქმნას საერთო სიმსუქნე და სქესობრივი ინფანტილიზმი. ცხოველებში რუხი ბორცვის ქრონიკული გაღიზიანებისას აღინიშნებოდა სისხლში ლიპიდების შემცველობის მომატება და აორტაში ათეროსკლეროზული ცვლილებების აღმოცენება. ჰიპოთალამუსის ზოგიერთი ბირთვის რამდენიმე თვის მანძილზე გაღიზიანება მაიმუნებში იწვევდა კუჭისა და თორმეტგოჯა ნაწლავის წყლულების გაჩენას. ეს ცდები მიგვითითებენ, რომ ჰიპოთალამურ ბირთვებს აქვთ მნიშვნელობა ტროფიკული ფუნქციის რეგულაციაში.

ჰიპოთალამუსის წინა, შუა და უკანა ბირთვები კომპლექსურად მონაწილეობენ თერმორეგულაციაში. ჰიპოთალამუსის დანგრევის შემდეგ ცხოველი კარგავს სხეულის ტემპერატურის მუდმივ დონეზე შენარჩუნების უნარს და ხდება პოიკილოთერმული. რუხი ბორცვის მექანიკური ან ელექტრული გაღიზიანება ზოგჯერ იწვევს სხეულის ტემპერატურის მყარ მომატებას.

ჰიპოთალამუსის ბირთვების ელექტრული გაღიზიანება იწვევს რთულ ჰორმონალურ ცვლილებებს. მატულობს ჰიპოფიზის წინა წილის ადრენოკორტროული, თირეოტროული და გონადოტროული ჰორმონებისა და აგრეთვე მისი უკანა წილის ჰორმონების სეკრეცია. ჰიპოფიზის წინა წილის ჰორმონთა სეკრეციაზე ჰიპოთალამუსის გავლენა რეგულირდება უკუქცევითი კავშირის პრინციპის თანახმად, სისხლში ამ ჰორმონთა და სხვა ჰორმონების შემცვე-

ლობით. ამის საილუსტრაციოდ მოგვყავს წრიული ურთიერთმოქმედების შემდეგი მაგალითი. ჰიპოთალამუსის გალიზიანება იწვევს გონადოტროპული ჰორმონის სეკრეციის გაძლიერებას, რასაც მოყვება სასქესო ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციის გაძლიერება. სასქესო ჰორმონების კონცენტრაციის მომატება კი აკავებს ჰიპოთალამუსის იმ ბირთვს, რომელიც ააგზნებს გონადოტროპული ჰორმონის სეკრეციას. დედალ შინაურ კურდღელს რუხ ბორცვში რომ შეუყვანოთ ესტროგენის კრისტალი, მაშინ გონადოტროპული ჰორმონის ჰიპოთალამური სტიმულაცია წყდება და იწყება საკვერცხეების ატროფია. ხვადი ძაღლების ჰიპოთალამუსის რუხ ბორცვში ტესტოსტერონის კრისტალის შეყვანა სათესლეების ატროფიას იწვევს აგრეთვე ჰიპოფიზის გონადოტროპული ჰორმონის სეკრეციის შეწყვეტის შედეგად. ჰიპოთალამუსის სპეციფიკური მგრძნობელობა სქესობრივი ჰორმონების მიმართ მტკიცდება იმით, რომ ტვინის სხვა მიდამოებში ჰორმონების შეყვანა არ იწვევს იმის მსგავს მოქმედებას, რასაც იწვევს მათი შეყვანა ჰიპოთალამუსში.

ჰიპოფიზის უკანა წილის ჰორმონთა სეკრეციაზე ჰიპოთალამუსის გავლენა რეგულირდება აგრეთვე უუქცევითი კავშირების პრინციპის თანახმად სისხლის ოსმოსური წნევით. ჰიპოთალამუსის წინა ბირთვების დანგრევა აძლიერებს თირკმლების მიერ შარდის გამოყოფას, ამ ბირთვების გალიზიანება კი ანტიდიურეზული ჰორმონის გაძლიერებული სეკრეციის გამო მკვეთრად ამცირებს დიურეზს.

ჰიპოთალამუსის სხვადასხვა მიდამოს გალიზიანებისას აღმოცენებულ საპასუხო რეაქციებს ახასიათებთ ის თავისებურება, რომ მასში მონაწილეობს სხეულის მრავალი ორგანო. ეს რეაქციები არიან კომპლექსური და ინტეგრირებული. ჰიპოთალამუსის ბირთვები მონაწილეობენ ბევრ საერთო, ქცევით რეაქციებში. ჰიპოთალამუსი ღებულობს რა იმპულსებს თალამუსიდან, მკრთალი ბირთვიდან, რეტიკულური ფორმაციიდან მონაწილეობს კვებით ქცევაში. ჰიპოთალამუსის ერთ-ერთი ბირთვის — ვენტრომედიალური ბირთვის გალიზიანებისას ცხოველი უარს ამბობს საკვების მიღებაზე დიდი ხნის შიმშილის შემდეგაც კი. ამ ბირთვის დანგრევა იწვევს გაზრდილ მოთხოვნილებას საკვებზე. სხვა ბირთვის — პარავენტრიკულური ბირთვის გალიზიანება იწვევს წყურვილს და გაძლიერებულ მოთხოვნილებას წყალზე. ჰიპოთალამუსი მონაწილეობს აგრეთვე სქესობრივ და აგრესიულ-თავდაცვით რეაქციებში. კატებში ჰიპოთალამუსის ვენტრომედიალური ბირთვის წერტილოვანი გალიზიანება იწვევს მკვეთრად გამოხატულ აგრესიულ რეფლექსს — ეგრეთწოდებულ მოჩვენებითი გაშმაგების რეაქციას.

ამრიგად, ჰიპოთალამუსი არეგულირებს რა სიმპათიკური და პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის ფუნქციებს და ენდოკრინული ჯირკვლების სეკრეციულ ფუნქციებს, უზრუნველყოფს ორგანიზმის ყველა რთულ რეაქციათა ვეგეტატიურ კომპონენტის განხორციელებას. თავის მხრივ, ჰიპოთალამუსის მოქმედება ექვემდებარება ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებებს — ქერქქვეშა ბირთვებს, ნათხემსა და დიდი ჰემისფეროების ქერქს, რომლებთანაც ჰიპოთალამუსი დაკავშირებულია როგორც პირდაპირი ნერვული გზებით, ისე ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაციით. ✓

რეტიკულური ფორმაციის, ნათხემისა და ჰერმეზუა ბირთვების მნიშვნელობა ვეგეტატიურ ფუნქციათა რეგულაციაში

რეტეკულური ფორმაციის მნიშვნელობა. ანხორციელებს რა გამააქტივებელ და შემაკავებელ გავლენას ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვადასხვა განყოფილებებზე რეტეკულური ფორმაცია ასევე უზრუნველყოფს აქტივობის განსაზღვრულ დონეს იმ ნერვულ ცენტრებისას, რომელნიც არეგულირებენ ორგანიზმის ვეგეტატიურ ფუნქციებს. ის ახდენს მათზე მატონიზირებელ

გავლენას. მაგალითად შეიძლება აღებული იქნას ბუღბარულ სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრის ფუნქციები, რომელიც არის რეტიკულური ფორმაციის სპეციალიზებული წარმონაქმნი და რომელიც აინტეგრირებს ზურგის ტვინის სისხლძარღვთა მამოძრავებელი სეგმენტური ცენტრების მოქმედებას და უზრუნველყოფს მათ ტონუსს.

აღსანიშნავია, რომ რეტიკულური ფორმაციის გამააქტივებელ ფუნქციასა და სიმპათიკური ნერვული სისტემის ადაპტაციურ-ტროფიკულ ფუნქციას შორის არსებობს პრინციპული ერთობა. რეტიკულური ფორმაცია „განაწყობს მოქმედებისადმი“ და უზრუნველყოფს ცენტრალური ნერვული სისტემის აქტიურ, ფხიზელი მდგომარეობისათვის დამახასიათებელ მდგომარეობას. სიმპათიკური ნერვული სისტემა კი უზრუნველყოფს აუცილებელ მდგომარეობას პერიფერიული ორგანოების მოქმედებისათვის, ჩონჩხის მუსკულატურისა და რეცეპტორული აპარატის ჩათვლით. ამის გამო, სიმპათიკური ნერვული სისტემა შეიძლება განხილულ იქნას რეტიკულურ ფორმაციასთან ფუნქციურ ერთიანობაში, სადაც რეტიკულური ფორმაციის გავლენა პერიფერიაზე ვრცელდება სიმპათიკური ნერვული სისტემის საშუალებით. რეტიკულური ფორმაციისა და სიმპათიკური ნერვული სისტემის კავშირზე მიუთითებს ისიც, რომ დადგენილია რეტიკულურ ფორმაციაში ადრენალინის (ან ნორადრენალინის) წარმოქმნა, რომელსაც შეიძლება აქ ჰქონდეს ნერვული იმპულსების მედიატორის მნიშვნელობა (პ. ანოხინი). ადრენალინის შეყვანა იწვევს რეტიკულური ფორმაციის ტონუსის მომატებას, რის შედეგადაც ძლიერდება მისი გამააქტივებელი მოქმედება დიდ ჰემისფეროებზე. ადრენალინი, რომელიც ემოციების დროს გამოიყოფა თირკმელზედა ჯირკვლების მიერ, მოქმედებს რა რეტიკულურ ფორმაციაზე, ზრდის და ახანგრძლივებს სიმპათიკური ნერვული სისტემის აგზნების ეფექტს.

ნათხემის მნიშვნელობა ვეგეტაციურ ფუნქციათა რეგულაციაში. ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემაზე და მის მიერ ინერვირებულ ორგანოებზე გავლენას ახდენს აგრეთვე ნათხემი. ამაზე მიუთითებენ უკვე დიდი ხნის წინ ჩატარებული გამოკვლევები, რომელთაც გვიჩვენებს, რომ ნათხემის მოცილებისა და გაღიზიანების დროს აღმოცენდება შინაგანი ორგანოების ფუნქციათა სხვადასხვა დარღვევები, კერძოდ, გულის მუშაობისა და სისხლძარღვთა ტონუსის ცვლილებები.

ნათხემის მოცილების შემდეგ ვეგეტაციური ნერვული სისტემის მდგომარეობის ცვლილებები განსაკუთრებით დაწვრილებითაა შესწავლილი ლ. ორბელის ლაბორატორიაში, სადაც ნაჩვენებია იყო, რომ ამ დროს ხდება მოტორული, კერძოდ, საჭმლის მომნელებელი ტრაქტის პერიოდული მოქმედებისა და კუჭისა და ნაწლავების ჯირკვლების სეკრეციული ფუნქციის შეკავება, ასევე ვლინდება რიგი სხვა ეფექტებისა, რომლებიც მიუთითებენ სიმპათიკური ნერვული სისტემის მდგომარეობის ცვლილებებზე. ამის საფუძველზე, ლ. ორბელი თვლიდა, რომ ნათხემი მონაწილეობს არა მარტო ნებისმიერი და რეფლექსური სამოძრაო აქტების, არამედ ვეგეტაციური ფუნქციების კოორდინაციაშიც. ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებულ ორგანოებზე ნათხემის გავლენა განპირობებულია მისი მოქმედებითი რეტიკულურ ფორმაციაზე და ჰიპოთალამუსზე.

ქერქქვეშა წარმონაქმნების როლი ვეგეტაციურ ფუნქციათა რეგულაციაში. ქერქქვეშა ბირთვები, კერძოდ ზოლიანი სხეული (corpus striatum), მონა-

წილებზე ორგანიზმის რთული უბირობორეფლექსური რეაქციების განხორციელებაში, რომლებშიც ყოველთვის არის ვეგეტაციური და სომატური კომპონენტები. ვეგეტაციური რეაქციები შეიძლება აღმოცენდნენ ქერქვეშა კვანძების ავზებისას იმის გამო, რომ არსებობს პირდაპირი კავშირები ამ ბირთვებისა ტვინის ღეროს რეტაკულურ ფორმაციასთან და ჰიპოთალამუსთან. ვეგეტაციურ ნერვულ სისტემაზე ზოლიანი სხეულის გავლენის დამამტკიცებელს წარმოადგენს ვ. დანილევსკის მიერ აღმოჩენილი ფაქტი, რომ corpus striatum-ის გაღიზიანება იწვევს მრავალ შინაგან ორგანოს ფუნქციათა ცვლილებებს. როგორც ჩანს, ზოლიან სხეულში არსებობს, ნეირონთა ჯგუფი, რომლებიც გავლენას ახდენენ ჰიპოთალამუსის როგორც სიმპათიკურ, ისე პარასიმპათიკურ ბირთვებზე.

ბანიის დიდი ჰემისფეროების ჰერმის როლი ვეგეტატიურ ფუნქციათა რეგულაციაში

1874 წ. ვ. დანილევსკიმ გვიჩვენა, რომ ძაღლებში დიდი ჰემისფეროების ქერქის ზოგიერთი მიდამოს გაღიზიანება იწვევს სუნთქვის, გულის მოქმედების, სისხლძარღვოვანი ტონუსის ცვლილებებს. შემდგომში, ვ. ბესტერევი. ნ. მისლავსკა, ჯ. ფულტონი და სხვა მკვლევარები — ფიზიოლოგები და ნეიროქირურგები — აკვირდებოდნენ მრავალ ვეგეტაციურ ფუნქციათა ცვლილებებს დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა ნაწილების გაღიზიანებისას. ჯ. ფულტონის აზრით, ვეგეტაციურ ფუნქციათა რეგულაციაში განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ქერქის შუბლის წილებს. რადგან ამ წილების გაღიზიანება იწვევს სუნთქვის, საჭმლის მონელების, სისხლის მიმოქცევის, სქესობრივი მოქმედების ცვლილებებს, თვლიან, რომ დიდი ჰემისფეროების ქერქის წინა ნაწილებში არსებობს ვეგეტაციური ნერვული სისტემის უმაღლესი ცენტრები.

ვეგეტაციურ ფუნქციათა რეგულაციაში დიდი ჰემისფეროების ქერქის როლის გასაგებად მიღებულია მნიშვნელოვანი შედეგები კვლევის ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდების დამუშავებისა და გამოყენების და პირობითი რეფლექსების მეთოდის მეოხებით.

გამოწვეული პოტენციალების გამოკვლევით ნაჩვენებია იქნა, რომ შინაგანი ორგანოების რეცეპტორებიდან აფერენტული იმპულსები შედიან დიდი ჰემისფეროების ქერქში პირველ და მეორე სომატოსენსორულ ზონაში (ვ. ჩერნიგოვსკი, რ. დურინიანი). ადამიანებში ქერქის ცალკეული წერტილების გაღიზიანება როლანდის ხვეულის უკან და სილივის ხვეულთან ახლოს იწვევენ შინაგან ორგანოებთან დაკავშირებულ ზოგიერთ შეგრძნებას, მაგალითად, გულის რევასა და დეფეკაციის სურვილს. ქერქის სხვა წერტილების გაღიზიანება, ძირითადად შუბლისა და თხემის წილებში, იწვევს ვეგეტაციურ რეაქციებს: გულის მოქმედების, არტერიული წნევის დონისა და სუნთქვის რიტმის ცვლილებებს, ნერწყვის გამოყოფას, ნაწლავების მოძრაობებს, პირღებინებას.

მრავალი მკვლევარის აზრით შინაგანი ორგანოების მოქმედებაში მნიშვნელოვანი როლი ეკუთვნის იმ ნერვულ წარმონაქმნებს, რომლებიც შედიან ე. წ. ლიმბიკური სისტემის, ანუ ეისცერული ტვინის შედგენილობაში: ჰიპოკამპს. სარტყლის ხვეულს, ნუშისებრ ბირთვებს. ი. პავლოვის სკოლა შინაგანი ორგანოების ფუნქციათა რეგულაციაში მონაწილე დიდი ჰემისფეროების

ქერქის ნეირონებს განიხილავს, როგორც ინტეროცეპტული ანალიზატორის ქერქულ დაბოლოებას.

ის გზები, რომლებითაც დიდი ჰემისფეროების ქერქი ახორციელებს ამ ეფექტორულ გავლენებს, დადგინდა უკანასკნელ ხანს ელექტროფიზიოლოგიური და მორფოლოგიური გამოკვლევების მეოხებით.

დადგენილია, რომ ცხოველებისა და ადამიანის დიდი ჰემისფეროების ქერქში არსებობს მთელი რიგი ზონები, რომლებიც დაკავშირებულია ტვინის ღეროს რეტკულურ ფორმაციასთან დაღმავალი გზებით. ეს ზონები მოთავსებულია სენსომოტორულ ქერქში, შუბლის თვალის მამოძრავებელ ველებში, სარტყლის ხვეულში, საფეთქლის ზედა ხვეულში და კეფის ახლოს მიდამოში. ქერქის ამ ზონებიდან მომავალი დაღმავალი (კორტიკოფუგალური) გზებით იმპულსები აღწევენ რეტკულურ ფორმაციას, ხოლო იქიდან ჰიპოთალამუსსა და ჰიპოფიზს.

ვეგეტაციური ფუნქციების ქერქული რეგულაციის მექანიზმებში დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე პირდაპირ გზებს, რომლებიც მიდიან შუბლის წილიდან და სარტყლის ხვეულიდან ჰიპოთალამუსთან.

ბოჭკოების ნაწილი, რომლითაც ხორციელდება ვეგეტაციური ფუნქციების კონტროლი, გადის პირამიდული გზების შედგენილობაში. მათი გადაკვეთა იწვევს სხეულის ტემპერატურის დაქვეითებას, არტერიული წნევის ცვლილებების გაქრობას ან შესუსტებას, რაც ქერქის ზოგიერთი მიდამოს გაღიზიანებით იყო გამოწვეული.

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებული ორგანოების ფუნქციათა რეგულაციაში და ვეგეტაციური ნერვული სისტემის როლი, როგორც იმპულსების გამტარებლისა დიდი ჰემისფეროების ქერქიდან პერიფერიული ორგანოებისაკენ აშკარაა და ჩანს ცდებში შინაგანი ორგანოების მოქმედების ცვლილებებზე პირობითი რეფლექსების გამომუშავებით. როგორც მრავალრიცხოვანმა გამოკვლევებმა გვიჩვენა, ცხოველებსა და ადამიანში შეიძლება ვნახოთ ვეგეტაციური ნერვული სისტემით ინერვირებული ყველა ორგანოს მოქმედების პირობით-რეფლექსური ცვლილებები.

მრავალ შინაგან ორგანოზე თავის ტვინის ქერქის გავლენის დამამტკიცებელია აგრეთვე ცდები ადამიანზე ჰიპნოზური შთაგონების ზემოქმედებით. შთაგონებით შეიძლება გამოვიწვიოთ გულის მოქმედების გახშირება ან შენელება, სისხლის ძარღვების გაფართოება ან შევიწროება, თირკმლების მიერ შარდის გამოყოფის გაძლიერება, ოფლის გამოყოფა, ნივთიერებათა ცვლის პროცესების ინტენსივობის 20—30%-ით შეცვლა.

ცნობილია შემთხვევები, როცა ტვინის ჰემისფეროების ქერქის გავლენა იმდენად მკვეთრად გამოხატული, რომ ადამიანს შეეძლო ნებისმიერად გამოეწვია გულის მოქმედების აჩქარება, შემდეგ თმების აწევა და ბატის კანის გაჩენა, რაც ჩვეულებრივ გამოჩნდება ხოლმე სიცივის დროს, შეეძლო ნებისმიერად შეეცვალა გულების სიფართე, რაც დამოკიდებულია თვალის ფერადი გარსის გლუვი მუსკულატურის ტონუსზე.

უმაღლესი ნერვული მოქმედება

თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროები — მათი ქერქი და მისი უახლოესი ქერქვეშა წარმონაქმნები — წარმოადგენენ ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებას, რომელთა მოქმედებაზეც დამოკიდებულია ორგანიზმის ქცევა. ორგანიზმის ქცევა წარმოადგენს მის უმაღლეს ნერვულ მოქმედებას, რომლის შედეგიც ორგანიზმის გარემოსთან ურთიერთობის შეცვლაა.

უმაღლესი ნერვული მოქმედებისაგან განსხვავებით უმაღლესი ნერვული მოქმედება შედგება იმ რეაქციათა ერთობლიობისაგან, რომლებიც მიმართულია ორგანიზმის შიგნით ფუნქციათა გაერთიანებისაკენ, ინტეგრაციისაკენ.

უმაღლესი ნერვული მოქმედება გამოიხატება რთული რეფლექსური რეაქციების სახით, რომლებიც ხორციელდებიან დიდი ჰემისფეროების ქერქის და მასთან უახლოესი ქერქვეშა წარმონაქმნების აუცილებელი მონაწილეობით.

თავის ტვინის მოქმედების რეფლექსური ხასიათის შესახებ წარმოდგენა ფართოდ და დეტალურად პირველად განვითარებული იყო სამამულო ფიზიოლოგიის ფუძემდებლის ი. სეჩენოვის მიერ მის წიგნში „თავის ტვინის რეფლექსები“. ამ კლასიკური ნაშრომის იდეური დაყენება გამოხატულია მის პირველ, შემდგომში ცნნუტრის მიერ შეცვლილ სათაურში: „ფსიქიკურ პროცესებში ფიზიოლოგიური საფუძვლის შეტანის ცდა“. ი. სეჩენოვამდე ფიზიოლოგები და ნევროლოგები ვერ ბედავდნენ საკითხის დასმასაც კი ფსიქიკური პროცესების ობიექტური, სუფთა ფიზიოლოგიური ანალიზის შესაძლებლობის შესახებ.

ი. სეჩენოვის იდეებმა ბრწყინვალე განვითარება ჰპოვეს ი. პავლოვის შესანიშნავ შრომებში; ი. პავლოვმა გახსნა დიდი ჰემისფეროების ქერქის ობიექტური ექსპერიმენტული კვლევის გზა და შექმნა უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ მწყობრი სწავლება.

ი. პავლოვმა გვიჩვენა, რომ მაშინ როცა ცენტრალური ნერვული სისტემის ქვემდებარე განყოფილებებში — ქერქვეშა ბირთვებში, ტვინის ლეროში,

ზურგის ტვინში — რეფლექსური რეაქციები ხორციელდება თანდაყოლილი, მემკვიდრეობით განმტკიცებული ნერვული გზებით, დიდი ჰემისფეროების ქერქში ნერვული კავშირები გამომუშავდება, იქმნება ცხოველებისა და ადამიანის ინდივიდუალური ცხოვრების პროცესში, ორგანიზმზე მოქმედ ურიცხვ გალიზიანებათა შეუღლების შედეგად.

ამ ფაქტის აღმოჩენამ მოგვცა ორგანიზმში მიმდინარე რეფლექსურ რეაქციათა მთელი ერთიანობის ორ ძირითად ჯგუფად დაყოფის შესაძლებლობა: უპირობო და პირობით რეფლექსებად.

დიდი ჰემისფეროების ქერქის პირობითრეფლექსური მოქმედება

პირობითი და უპირობო რეფლექსების განსხვავება

უპირობო რეფლექსები — ესაა ორგანიზმის თანდაყოლილი, მემკვიდრეობით გადაცემული რეაქციები. პირობითი რეფლექსები — ესენი არიან ორგანიზმის მიერ ინდივიდუალური განვითარების პროცესში ცხოვრების გამოცდილების საფუძველზე შეძენილი რეაქციები.

უპირობო რეფლექსები სახეობითია, ე. ი. დამახასიათებელია მოცემული სახის ყველა წარმომადგენლისათვის. პირობითი რეფლექსები კი ინდივიდუალურია: ერთი და იმავე სახის ერთ წარმომადგენელში ისინი შეიძლება იყოს, ხოლო მეორეში არა.

უპირობო რეფლექსები შედარებით მუდმივია; ხოლო პირობითი რეფლექსები არამუდმივი და განსაზღვრული პირობებისაგან დამოკიდებულებით ისინი შეიძლება გამომუშავდნენ, განმტკიცდნენ ან გაქრნენ; ესაა მათი თვისება, რაც ასახულია მათ სახელწოდებაში.

უპირობო რეფლექსები ხორციელდებიან ადექვატური გამაღიზიანებლების საპასუხოდ, რომლებიც მოქმედებენ ერთ განსაზღვრულ რეცეპტორულ ველზე. პირობითი რეფლექსები შეიძლება წარმოიქმნან მეტად სხვადასხვაგვარ გალიზიანებებზე, მათი სხვადასხვა რეცეპტორულ ველზე მოქმედებით.

ცხოველებისათვის, რომელთაც განვითარებული აქვთ დიდი ჰემისფეროების ქერქი, პირობითი რეფლექსები შეადგენენ ტვინის ქერქის ფუნქციას. დიდი ჰემისფეროების ქერქის ამოკვეთის შემდეგ გამომუშავებული პირობითი რეფლექსები ქრებიან და რჩებიან მხოლოდ უპირობო რეფლექსები. ეს ადასტურებს იმას, რომ პირობითი რეფლექსებისაგან განსხვავებით უპირობო რეფლექსების განხორციელებაში წამყვანი როლი მიეკუთვნება ც. ნ. სისტემის ქვემომდებარე განყოფილებებს — ქერქქვეშა ბირთვებს, ტვინის ღეროსა და ზურგის ტვინს. ხოლო უნდა აღინიშნოს, რომ ადამიანებსა და მაიმუნებში, რომელთაც გააჩნიათ ფუნქციათა კორტიკალიზაციის მაღალი ხარისხი, მრავალი რთული უპირობო რეფლექსები ხორციელდებიან დიდი ჰემის-

ფეროების ქერქის აუცილებელი მონაწილეობით. ეს მტკიცდება იმით, რომ მისი დაზიანება პრიმატებში იწვევს უპირობო რეფლექსების პათოლოგიურ დარღვევასა და ზოგიერთი მათგანის სრულიად გაქრობას.

ხაზი უნდა გაესვას აგრეთვე იმას, რომ არა ყველა უპირობო რეფლექსი ჩნდება დაბადებისთანავე. მრავალი უპირობო რეფლექსები, მაგალითად, დაკავშირებული ლოკომოციასთან, სქესობრივ აქტთან, ადამიანებში და ცხოველებში. ვლინდებიან დაბადებიდან დიდი ხნის შემდეგ, მაგრამ ისინი აუცილებლად გამოჩნდებიან ნერვული სისტემის ნორმალური განვითარების პირობებში. უპირობო რეფლექსები შედიან ფილოგენეზურ პროცესში განმტკიცებული და შთამომავლობით გადაცემული რეფლექსური რეაქციების ფონდის შედგენილობაში.

პირობითი რეფლექსები გამოიყვანებიან უპირობო რეფლექსების ბაზაზე. პირობითი რეფლექსების წარმოქმნისათვის აუცილებელია დიდი ტვინის ქერქის მიერ აღქმული ორგანიზმის გარე სამყაროს ან მისი შინაგანი მდგომარეობის რაიმე ცვლილებების შეუღლება დროში ამა თუ იმ უპირობო რეფლექსის განხორციელებასთან. მხოლოდ ამ პირობებში ორგანიზმის გარეგანი სამყაროს ან შინაგანი მდგომარეობის ცვლილება ხდება პირობითი რეფლექსის გამაღიზიანებლად — პირობით გამაღიზიანებლად ანუ სიგნალად. გაღიზიანება, რომელიც იწვევს უპირობო რეფლექსს — უპირობო გამაღიზიანება — პირობითი რეფლექსის წარმოქმნის დროს თან უნდა სდევდეს პირობით გამაღიზიანებელს, ამტკიცებდეს მას.

იმისათვის რომ სასაღილოში დანების და ჩანგლების წკრიალი, ან თეფშების ხმაური, რომლითაც ძაღლებს კვებავენ, იწვევდეს ნერწყვის გამოყოფას, პირველ შემთხვევაში ადამიანებში, ხოლო მეორე შემთხვევაში ძაღლებში, აუცილებელია ამ ხმაურის განმეორებით შეუღლება ჭამასთან — საჭიროა ნერწყვის სეკრეციის მიმართ ეს ინდიფერენტული გამაღიზიანებლები განვაპტიკოთ კვებით, ე. ი. სანერწყვე ჯირკვლების უპირობო გაღიზიანებით. სწორედ ასევე, ძაღლების თვალების წინ ელექტრონათურის ანთება ან ზარის ხმა მხოლოდ იმ შემთხვევაში გამოიწვევს ფეხის პირობითრეფლექსურ მოხრას, თუ კი მას მრავალჯერ სდევდა ფეხის კანის ელექტრული გაღიზიანება, რომელიც მისი ყოველი გამოყენების დროს იწვევდა უპირობო მოხრის რეფლექსს. მსგავსად ამისა, ბავშვის ტირილი და ხელის დაცილება ანთებული სანთლისაგან აღინიშნება მხოლოდ იმ პირობებში, თუ სინათლის დანახვა ერთხელ მაინც დაემთხვა დაწვის შეგრძნებას. ყველა მოყვანილ მაგალითებში მანამდე შედარებით ინდიფერენტული გარეგანი აგენტები — ჭურჭლის წკარუნი, ანთებული სანთლის დანახვა, ელექტრონათურის ანთება, ზარის ხმა — იქცევიან პირობით გამაღიზიანებლად მათი უპირობო გამაღიზიანებლებთან შეუღლების შემთხვევაში. მხოლოდ ამ პირობებისას დასაწყისში ინდიფერენტული გარეგანი სამყაროს სიგნალები ხდებიან განსაზღვრული სახის მოქმედების აღმძვრელები.

პირობითი რეფლექსების წარმოსაქმნელად აუცილებელია დროებითი კავშირის აღმოცენება, პირობითი გაღიზიანების მიმღები ქერქული უჯრედების დაკავშირება უპირობო რეფლექსის რკალის შედგენილობაში შემავალ ქერქულ ნეირონებთან.

პირობითი და უპირობო გაღიზიანების თანადამთხვევისას და შეუღლები-სას მყარდება კავშირი თავის ტვინის ქერქის სხვადასხვა ნეირონს შორის, წარმოებს მათ შორის დაკავშირების პროცესი.

მიღებულია, რომ უპირობო და მათ საფუძველზე წარმოქმნილი პირობითი რეფლექსების მთელი ერთობლიობა მათი ფუნქციური მნიშვნელობის მიხედვით დაიყოს რიგ ჯგუფებად. მათ შორის მთავარს წარმოადგენენ კვებითი, დაცვითი, სასქესო, სტატო-კინეტიკური და ლოკომოტორული, საორიენტაციო, ჰომეოსტაზის უზრუნველყოფი და სხვა რეფლექსები. კვებითი რეფლექსების რიცხვს აკუთვნებენ ყლაპვის, ღეჭვის, წოვის, ნერწყვის გამოყოფის, კუჭისა და პანკრეასის წვენის სეკრეციის და სხვა რეფლექსურ აქტებს. დაცვით რეფლექსებს შეადგენენ რეაქციები, რომლებითაც ორგანიზმი ცდილობს თავი დააღწიოს დამაზიანებელ და მტკივნეულ გაღიზიანებებს. სასქესო რეფლექსების ჯგუფში შედიან ყველა ის რეფლექსები, რომლებიც დაკავშირებულია სქესობრივი აქტის განხორციელებასთან. ამავე ჯგუფს შეიძლება მიეკუთვნოს ე. წ. მშობლიური რეფლექსები, დაკავშირებული შთამომავლობის გამოკვებასთან და მოვლა-პატრონობასთან. სტატო-კინეტიკურ და ლოკომოტორულ რეფლექსებს წარმოადგენენ სივრცეში სხეულის განსაზღვრული მდებარეობისა და სივრცეში მისი გადაადგილების ხელშემწყობი რეფლექსური რეაქციები. ჰომეოსტაზის შენარჩუნების ხელშემწყობ რეფლექსებს შეიძლება მიეკუთვნოს სითბოს მარეგულირებელი, სუნთქვის, გულისა და ის სისხლძარღვთა რეფლექსები, რომლებიც ხელს უწყობს არტერიული წნევის მუდმივობის შენარჩუნებას, და ზოგიერთი სხვა.

უპირობო რეფლექსებს შორის განსაკუთრებული ადგილი უჭირავს საორიენტაციო რეფლექსს. ესაა — რეფლექსი სიახლეზე. იგი აღმოცენდება გარემოს ყოველ, საკმაოდ სწრაფად მიმდინარე ცვლილებებზე და გარეგნულად გამოიხატება ყურადღების დაძაბვაში, ახალი ბგერისადმი მიყურებაში, დაყნოსვაში, თვალისა და თავის, ხოლო ზოგჯერ მთელი სხეულის მიბრუნებაში სინათლით გაღიზიანების მხარეზე და ა. შ. ამ რეფლექსის განხორციელება უზრუნველყოფს მოქმედი აგენტის უკეთ აღქმას და აქვს დიდი შეგუებითი მნიშვნელობა. ი. პავლოვმა ხატოვნად საორიენტაციო რეაქციას უწოდა რეფლექსი „არ არის ეს?“ ეს რეაქცია თანდაყოლილია და არ ქრება ცხოველის დიდი ჰემისფეროების ქერქის სრული მოცილებისას; იგი აღინიშნება განუვითარებელი დიდი ჰემისფეროების მქონე ბავშვებშიც — ანენცეფალებში. საორიენტაციო რეფლექსის სხვა უპირობო რეფლექსური რეაქციებისაგან განმასხვავებელია ის, რომ ერთი და იგივე გამაღიზიანებლის განმეორებით გამოყენებისას იგი შედარებით სწრაფად ქრება. საორიენტაციო რეფლექსის ეს თავისებურება დამოკიდებულია მასზე დიდი ჰემისფეროების ქერქის გავლენაზე.

რეფლექსური რეაქციების აქ გადმოცემული კლასიფიკაცია ძალიან ახლოსაა სხვადასხვა ინსტიქტების კლასიფიკაციასთან, რომლებსაც აგრეთვე ყოფენ კვების, სქესობრივ, მშობლიურ, დაცვით ინსტიქტებად. ეს გასაგებია იმასთან დაკავშირებით, რომ ი. პავლოვის მიხედვით, ინსტიქტები — ესაა რთული უპირობო რეფლექსები. მათ განმასხვავებელ თავისებურებად ითვლება რეაქციის ჯაჭვური ხასიათი (ერთი რეფლექსის დასასრული ემსახურება შემდეგი რეფლექსის წარმოქმნას) და მათი დამოკიდებულება ჰორმონალურ და მეტაბოლურ ფაქტორებისაგან. ასე, სასქესო და მშობლიური ინსტიქტების წარმოქმნა დაკავშირებულია სასქესო ჰორმონების ფუნქციონირების ციკლურ ცვლილებებთან, ხოლო კვების ინსტიქტი დამოკიდე-

ბულია ნივთიერებათა ცვლის ცვლილებებზე, რომლებიც ვითარდებიან საკვების უქონლობისა. ინსტიტუტი რეაქციების ერთ-ერთ თავისებურებად ითვლება აგრეთვე ისიც, რომ ისინი ხასიათდება დომინანტის მრავალი თვისებით.

უპირობო და პირობითი რეფლექსების კომპონენტები

უპირობო რეფლექსების უმრავლესობა წარმოადგენს რთულ რეაქციებს, რომელთა შედგენილობაში შედის რამდენიმე კომპონენტი. ასე, მაგალითად, უპირობო დაცვითი რეფლექსის დროს, რომელიც გამოწვეულია ძაღლებზე კიდურის კანის ძლიერი ელექტროგალიზიანებით, თავდაცვით მოძრაობებთან ერთად ხდება აგრეთვე სუნთქვის გაძლიერება და გახშირება, გულის მოქმედების აჩქარება, ჩნდებიან ხმოვანი რეაქციები (წყმუტუნი, ყეფა), იცვლება სისხლის სისტემა (აღმოცნდება ლეიკოციტოზი, თრომბოციტოზი და სხვა). კვების რეფლექსში აგრეთვე არჩევენ მის მამოძრავებელ (საკვების აღება, ლეჩვა, ყლაპვა), სეკრეციულ, სუნთქვით, გულ-სისხლძარღვოვან და სხვა კომპონენტებს.

როგორც წესი, პირობითი რეფლექსები წარმოსახავენ უპირობო რეფლექსების სტრუქტურას, რამდენადაც პირობითი გამაღიზიანებელი ააგზნებს იგივე ნერვულ ცენტრებს, რასაც უპირობო. ამიტომ პირობითი რეფლექსების კომპონენტების შედგენილობა მსგავსია უპირობო რეაქციის კომპონენტების შედგენილობისა.

პირობითი რეფლექსების კომპონენტებს შორის არჩევენ მთავარ, მოცემული სახის რეფლექსისათვის სპეციფიკურს და მეორეხარისხოვან, არასპეციფიკურ კომპონენტებს. დაცვით რეფლექსში მთავარს წარმოადგენს მამოძრავებელი კომპონენტი, კვებითში — მამოძრავებელი და სეკრეციული.

სუნთქვის, გულის მოქმედების, სისხლძარღვოვანი ტონუსის ცვლილებები, რომლებიც თან სდევნენ მთავარ კომპონენტებს, აგრეთვე მნიშვნელოვანია ცხოველის მთლიანი რეაქციისათვის გამაღიზიანებელზე, მაგრამ ისინი როგორც ი. პავლოვი ამბობდა, „თამაშობენ წმინდა სამსახურებრივ როლს“. ასე, პირობითი სუნთქვის გახშირება და გაძლიერება, გულის შეკუმშვის გახშირება, სისხლძარღვთა ტონუსის გაზრდა ხელს უწყობს ჩონჩხის კუნთებში ნივთიერებათა ცვლის პროცესების გაძლიერებას და ამით იქმნება ოპტიმალურ პირობები დაცვითი მოძრაობითი რეფლექსების განხორციელებისათვის.

პირობითი რეფლექსების გამოკვლევის დროს ექსპერიმენტატორი ხშირად ირჩევს მაჩვენებლის სახით ერთ-ერთს, რომელიმე მთავარ კომპონენტაგანს. ამიტომ ლაპარაკობენ პირობით და უპირობო მამოძრავებელ ან სეკრეციულ ან ვაზომოტორულ რეფლექსებზე. მაგრამ აუცილებელია მივიღოთ მხედველობაში ის, რომ თავისთავად ისინი წარმოადგენენ მხოლოდ ორგანიზმის მთლიანი რეაქციის ცალკეულ კომპონენტებს.

პირობითი რეფლექსების სხვადასხვა სახეები

ყოველგვარი უპირობო რეფლექსის საფუძველზე შეიძლება წარმოიქმნას პირობითი რეფლექსები.

პირობითი სეკრეციული რეფლექსები. ყველაზე უკეთესად და დაწვრილებით შესწავლილია სანერწყვე პირობითი რეფლექსები. სანერწყვე პირობითი

თი რეფლექსების განსაკუთრებით კარგი შესწავლა აიხსნება იმით, რომ ძალზე ცდებით, სახელდობრ ამ გარეგანი გამოვლინების გამოკვლევებით, დაკავებული იყო ი. პავლოვის ლაბორატორია, და პირობითი რეფლექსების ყველა უმნიშვნელოვანესი კანონზომიერება მიღებულია ნერწყვის გამოყოფის რეაქციის ექსპერიმენტული ანალიზის დროს. იგივე რეფლექსები ადამიანებში და კერძოდ, ბავშვებში, შეისწავლა ნ. კრასნოგორსკიმ.

კვების პირობითი რეფლექსები შეიძლება გამოვლინდეს კუჭისა და პანკრეასის სეკრეციის გამოკვლევის დროსაც. ორგანიზმისათვის საჭმლის მომწოდებელ ჭირკვლების ამ პირობითი რეფლექსების ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა მდგომარეობს საჭმლის მოწოდების უკეთესი პირობების შექმნაში ორგანიზმში საკვების მოხვედრამდე.

პირობითი მამოძრავებელი რეფლექსები.

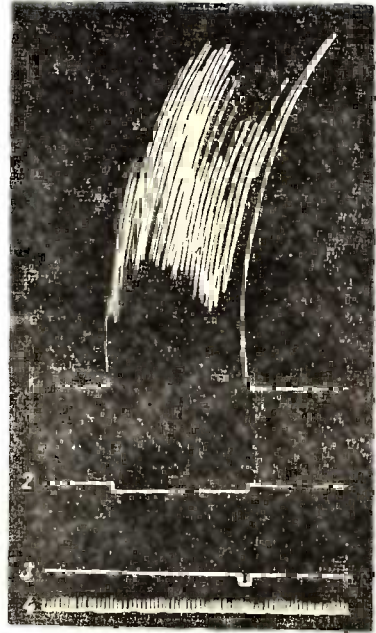
სხვადასხვა მკვლევარი სწავლობდა პირობითი მამოძრავებელ კვებისა და თავდაცვით რეფლექსებს. პირობითი მამოძრავებელი კვების რეფლექსები ვლინდებიან საკვების მიღებაში, ღეჭვაში, ლოკვაში, ყლაპვაში, წოვაში.

პირობითი მამოძრავებელი დაცვითი რეფლექსები ადვილად წარმოიქმნებიან, თუ პირობითი სიგნალების განმტკიცებას მოვახდენთ კანის ელექტრული გაღიზიანებით, რომელიც იწვევს მოხრის რეფლექსს (სურ. 262).

პირობითი დაცვითი რეფლექსების ბიოლოგიური მნიშვნელობა მდგომარეობს ორგანიზმის მიერ ერთ-ერთი პირობითი სიგნალის გავლენით დამაზიანებელი გამაღიზიანებლის მოცილებაში ჯერ კიდევ მანამდე, ვიდრე ეს გამაღიზიანებელი იმოქმედებს ორგანიზმზე, და მასასადამე, აიცილებს თავიდან იმ შესაძლებელ, ხანდახან დამლუპველ და დამავადებელ მოქმედებას.

გულის პირობითი რეფლექსები. ადამიანებში მიღებულია პირობითი რეფლექსები, რომლებიც იწვევენ გულის მოქმედების ცვლილებებს. ამისათვის რომელიმე პირობითი გამაღიზიანებელი ეუღლება თვალის კაკალზე ხელის დაჭერას, რაც იწვევს გულის რიტმის რეფლექსურ ვაგუსურ შენელებას—აშენი რეფლექსი. რიგი მსგავსი ცდების შედეგად წარმოიქმნება პირობითი რეფლექსი და მაშინ მარტო ერთი პირობითი გამაღიზიანებლის გამოყენება იწვევს გულის შეკუმშვების შენელებას.

სუნთქვისა და გაზთა ცვლის პირობითი რეფლექსური ცვლილებები. როგორც ცხოველებში, ისე ადამიანშიც სუნთქვის პირობითი რეფლექსური ცვლილებების შესაძლებლობა უკვე დიდი ხანია ნაჩვენებია ვ. ბეხტერევის ლაბო-



სურ. 262. პირობითი მამოძრავებელი თავდაცვითი რეფლექსის კომპარაზა.

1 — ძალის თათის მოძრაობათა ჩანაწერი; 2 — პირობითი გამაღიზიანებლის აღნიშვნა; 3 — კანის უპირობო ელექტროგაღიზიანების აღნიშვნა; 4 — დროის აღნიშვნა — 1 წამი.

რატორიაში. რ. ოლნიანსკია ნახულობდა ფილტვის ვენტილაციისა და ჟანგბადის შთანთქმის პირობითრეფლექსურ გაძლიერებას მხოლოდ პირობითი გამაღიზიანებლის ზემოქმედებით, რომელსაც რამდენიმე ცდის განმავლობაში თან ახლდა კუნთოვანი მუშაობა.

კუნთოვან მუშაობასთან დაკავშირებული ამ პირობითი რეფლექსის ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა, მდგომარეობს ორგანიზმის სამუშაოდ მომზადებაში. გაზთა ცვლის გაძლიერება და ფილტვის ვენტილაციის გადიდება ჯერ კიდევ მუშაობის დაწყებამდე, ხელს უწყობს ორგანიზმის დიდ ამტანობას და უკეთეს შრომისუნარიანობას კუნთოვანი მუშაობის დროს.

სხვა შინაგანი ორგანოების მოქმედების პირობითრეფლექსური ცვლილებები. უპირობო გაღიზიანებებთან სხვადასხვა სიგნალის შეუღლების გზით შეიძლება პირობითი რეფლექსების გამომუშავება, რომლებიც იწვევენ მრავალი შინაგანი ორგანოს მოქმედების ცვლილებებს. ასე იქნა გამომუშავებული პირობითი რეფლექსები, რომლებიც ვლინდებოდა ელენთის შეკუმშვაში, სისხლძარღვების შევიწროებაში, თირკმლების მიერ შარდის გამოყოფის შემცირებაში და ა. შ.

რიგმა მკვლევარებმა ნახეს ჰორმონალური ცვლილებები, რომლებიც ჩნდებიან ორგანიზმში პირობითი რეფლექსების შედეგად. ასე, მტკიცნეული გაღიზიანების პირობითი სიგნალის გამოყენებისას იზრდება ადრენალინის შემცველობა სისხლში.

პირობითი რეფლექსები ზარმაცოლოგიური აგენტების მოქმედებაზე

ი. პავლოვის ლაბორატორიაში ნაჩვენები იყო პირობითი რეფლექსების გამომუშავების შესაძლებლობა მორფინის მოქმედებაზე. ძალში მორფინის შემსაპუნების რამდენიმე წუთის შემდეგ ვითარდება ორგანიზმის ფუნქციის ცვლილებების რთული კომპლექსი: ნერწყვის გამოყოფა, პირღებინება, დეფეკაცია, სუნთქვის ცვლილებები, ბარბაცი, ძილიანობა და ბოლოს ძილი. მორფინის 8—17 დღის განმავლობაში მრავალჯერადი შემსაპუნება ერთნაირ პირობებსა და ერთ და იმავე დროში იწვევს პირობითი რეფლექსის წარმოქმნას, რაც გამოიხატება ზემოთ აღწერილ ფიზიოლოგიურ მოვლენებში (ნერწყვის გამოყოფა, პირღებინება, სუნთქვის ცვლილებები, ბარბაცი), რომლებიც გამოწვეულია ცდის მოწყობილობის გავლენით, მხოლოდ შემსაპუნების მომზადების ან კანქვეშ ფიზიოლოგიური ხსნარის შეყვანის დროს. მორფინით მოწამვლისათვის დამახასიათებელი სიმპტომები პირობითი რეფლექსის დროს ვლინდება უფრო სუსტად, ვიდრე მისი უშუალოდ ორგანიზმზე მოქმედების დროს.

პირობითი რეფლექსები შეიძლება გამოვიმუშაოთ მრავალ სხვა ნივთიერებათა მოქმედებაზე, თუ კი ისინი უშუალოდ ან რეფლექსურად მოქმედებენ ტვინის ქერქის ცენტრებზე. ასე, ა. დოლინი ინდიფერენტულ გამაღიზიანებელს აუღლებდა ბუღბოკაპნინის კანქვეშ შეყვანასთან. 10—12 შეუღლების შემდეგ ეს გამაღიზიანებელი იძენდა ბუღბოკაპნინის მოწამვლის სურათის პირობით რეფლექსად წარმოსახვის უნარს. ცხოველებს უვითარდებათ კატალეპსიის მდგომარეობა, რომლის დროსაც, ისე როგორც, თვით ბუღბოკაპნინის მოქმედებისას, კიდურები თითქოს ცვილისმავარი, შეშდება ყოველგვარ მდგომარეობაში ისე, რომ ძალს შეიძლება მივცეთ მეტად სხვადასხვა უცნაური პოზა.

ყველა ეს ცდა ამტკიცებს, რომ ორგანიზმში არაა ისეთი ორგანო, რომლის

მოქმედების შეცვლა — აგზნება ან შეკავება — არ შეიძლებოდა პირობითი რეფლექსების წარმოქმნის შედეგად. ორგანიზმის ყოველგვარი ფუნქცია შეიძლება გამოვიწვიოთ ან შევაკავოთ პირობითრეფლექსური მოქმედების გავლენით. თანამედროვე გამოკვლევებმა გვიჩვენეს ფუნქციების რეგულაციის ფართო შესაძლებლობანი, რომლებიც გააჩნია თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქს.

პირობითი რეფლექსების წარმოქმნის წესები

ი. პავლოვის ლაბორატორიაში ჩატარებულმა მრავალრიცხოვანმა გამოკვლევებმა, გვიჩვენეს, რომ პირობითი რეფლექსი შეიძლება გამომუშავდეს გამაღიზიანებლის მხოლოდ ისეთი შეუღლებისას, რომლის დროსაც ინდიფერენტული (შემდგომში პირობითი) სიგნალის მოქმედების დასაწყისი წინ უსწრებს უპირობო გაღიზიანების დასაწყისს. ყველა სხვა წესის შეუღლებისას, ე. ი. ორივე გამაღიზიანებლის ერთდროულად გამოყენების ან პირობითი სიგნალის ჩართვისას, უკვე დაწყებული უპირობო გაღიზიანების ფონზე, პირობითი რეფლექსი არ გამომუშავდება, ან თუ გამომუშავდება, ძალზე სუსტი აღმოჩნდება და ჩქარა ჩაქრება.

შემდგომი გამოკვლევებით შესაძლებელი გახდა ამ წესის რამდენადმე დაზუსტება. გამოირკვა, რომ არსებობს რაღაც მინიმალური დრო, რომელშიც პირობითი სიგნალის დასაწყისმა წინ უნდა გაუსწროს უპირობო გაღიზიანებას. პირობითი დაცვითი მოძრაობითი რეფლექსისათვის ეს მინიმალური დრო აღმოჩნდა 0,1 წამის ტოლი. უფრო მოკლე ინტერვალისას პირობითი რეფლექსი, არ გამომუშავდება.

პირობითი რეფლექსების გამომუშავების აუცილებელ პირობად ითვლება, ტვინის დიდი ჰემისფეროების ნორმალური ქმედითი მდგომარეობა, ორგანიზმში უარსებობა რაიმე პათოლოგიური პროცესებისა და გარეშე გაღიზიანებისა, რომლებიც გარდა გამოსაკვლევი პირობითი და უპირობო რეფლექსებისა, იწვევენ საორიენტაციო ან ვისცერალურ რეფლექსებს.

პირობითი რეფლექსების შესწავლის მეთოდთა

პირობითრეფლექსური მოქმედების კანონზომიერების შესწავლისათვის განსაკუთრებული უპირატესობა აქვს ნერწყვისა და დაცვით მამოძრავებელი პირობითი რეფლექსების შესწავლას. ამ რეფლექსების შესწავლის უპირატესობა მდგომარეობს იმაში, რომ მათი რეგისტრაცია მარტივია და ზუსტი, რეაქცია გამოიწვევა სწრაფად და თვით რეაქციის ხასიათი სტერეოტიპულია, ამასთან პირობითი რეფლექსების როგორც წარმოქმნა, ისე ჩაქრობა შედარებით იოლია.

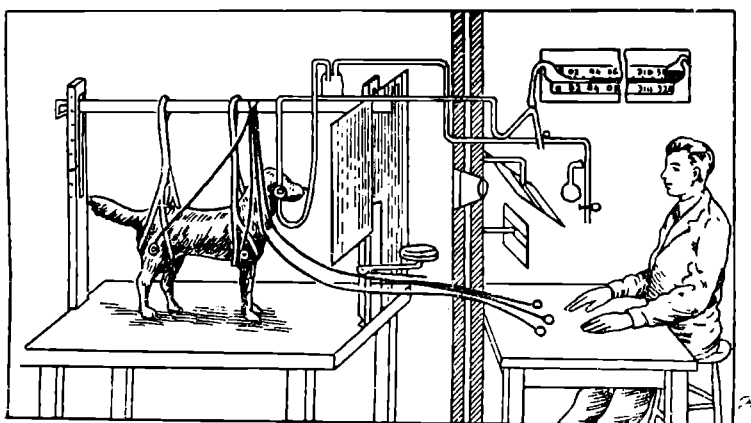
პირობითი რეფლექსების შესასწავლად ი. პავლოვმა შეიმუშავა გამოკვლევის ორიგინალური მეთოდთა. გამოსაკვლევ ობიექტს — ცხოველს ან ადამიანს — განაცალკევებენ ექსპერიმენტატორისა და ცდის მიმდინარეობაში არა საჭირო გარეგანი ზემოქმედებისაგან. ეს ნაკარნახევია პირობითი რეფლექსების განსაკუთრებული ცვალებადობით და მათი სხვადასხვა გარეგანი ფაქტორებისაგან დამოკიდებულებით. საცდელ ცხოველს ან ადამიანს ათავსებენ სპეცია-

ლურ კამერაში, რომელშიაც ვერ შეაღწევს გარეგანი ხმაური, სუნი, ტემპერატურული და სინათლით გამოწვეული გაღიზიანებები.

პირობითი და უპირობო გაღიზიანების ყველა ხელსაწყო იმყოფება კამერის შიგნით. პირობით გამაღიზიანებლებად ჩვეულებრივ გამოიყენება სასტვენები, ზარები, სხვადასხვა ტონები, მეტრონომის კაკუნი, შუქსიგნალები, ეკრანზე სხვადასხვა ფიგურების გამოსახულება, მექანიკური გაღიზიანება, კანის გაცივება ან გათბობა და ა. შ.

ძალებზე ცდებში უპირობო გაღიზიანებისათვის ყველაზე ხშირად გამოიყენება საკვების ავტომატურად მიწოდება პირში, სხვადასხვა ხსნარის შესხმა ლოყაზე დამაგრებული სპეციალური მასხურებლის დახმარებით ან კანზე დადებული ელექტროდების საშუალებით მუდმივი ან ცვლადი ელექტრული დენით გაღიზიანება.

ექსპერიმენტატორი, ხელსაწყოს გამშვები მექანიზმები, რომლებიც იწვევენ პირობით და უპირობო გაღიზიანებას, აგრეთვე მამოძრავებელი, სეკრეციული და სისხლძარღვოვანი პირობითი რეფლექსების სარეგისტრაციო და რაოდენობრივი აღრიცხვის ხელსაწყოები მოთავსებულია კამერის გარეთ (სურ. 263).



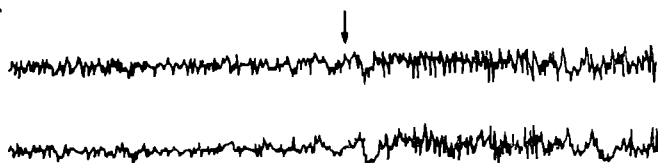
სურ. 263. კვებითი პირობითი რეფლექსების გამოკვლევის მოწყობილობის სქემატური გამოსახულება (ი. პაელოვის მიხედვით).

ბავშვებში პირობითი რეფლექსების გამკვლევის წესები დაამუშავა ა. ივანოვ-სმოლენსკიმ. იგი იყენებდა პირობითი სიგნალების განმტკიცებას კვებით, სიტყვიერი ან საორიენტაციო რეაქციების გამომწვევი (სურათების ჩვენება) გაღიზიანებებით. კვებითი სამოძრაო რეფლექსების კვლევისას ბავშვი იღებს კვებით განმტკიცებას — კამფეტს, პირობითი გაღიზიანების მოქმედებისას ხელს აჭერს მის ხელში მოთავსებულ რეზინის ბალონს. ამასთან ერთად ბალონზე ხელის დაჭერა პირობითი კვებითი რეფლექსის რეგისტრაციის საშუალებაა.

პირობითი რეფლექსების გამომუშავების დროს სიგნალი ჩვეულებრივ 1—5 წამით წინ უსწრებს უპირობო გაღიზიანებას. ცდების ასეთი დაყენებისას გამომუშავდება უპირობო გამაღიზიანებლის მოქმედებასთან თითქმის თანმთხვეული პირობითი რეფლექსი. მისი წარმოქმნისა და განმტკიცების შემდეგ ზრდიან შუალედს პირობითი და უპირობო გაღიზიანების დასაწყისებს შო-

რის, — როგორც მიღებულია გამოთქმა, უპირობო გამაღიზიანებელს „დაშორებენ“ პირობით გამაღიზიანებელის დასაწყისიდან. კვებითი რეფლექსების შემთხვევაში ასეთი „დაშორება“ შეადგენს ჩვეულებრივ 20—30 წამს. მამოძრავებელი დაცვითი რეფლექსებზე მუშაობისას კანის ელექტრული გაღიზიანება „დაშორდება“ 5—10 წამით. პირობითი გაღიზიანების უპირობისაგან დაშორება“ იძლევა პირობითი რეფლექსის სიდიდის გაზომვის შესაძლებლობას.

უკანასკნელ წლებში პირობითი რეფლექსების შესწავლის პავლოვურ კლასიკურ მეთოდს მ. ლივანოვი, ა. კოვანი, ა. როიტბაკი და სხვები აუღლებენ ელექტროფიზიოლოგიური ხერხებით ქერქისა და ქერქქვეშა სტრუქტურების სხვადასხვა მიდამოების გამოკვლევასთან. ამ მიზნით პირობითი რეფლექსების გამომუშავებამდე დიდი ხნით ადრე ცხოველს უნერგავენ ტვინის სხვადასხვა სტრუქტურებში ელექტროდებს, ხოლო ცდის დროს ამ ელექტროდებს აერთებენ ელექტროენცეფალოგრაფთან. ეს შესაძლებლობას იძლევა თვალყური ვადევნოთ ტვინის იმ სხვადასხვა წარმონაქმნის ელექტრული აქტივობის



სურ. 264. ძალის ტვინის ქერქის მამოძრავებელი ზონის III და V შრის ელექტრული აქტივობის ცვლილებები პირობითი მამოძრავებელი დაცვითი რეფლექსის დროს ბევრით გაღიზიანებაზე (მ. რაბინოვიჩის მიხედვით). პირობითი სიგნალის ჩართვა ნაჩვენებია ისრით.

ცვლილებებს, რომლებიც პირობითი რეფლექსის განხორციელებაში მონაწილეობენ (სურ. 264).

ჯასპერის ლაბორატორიაში დამუშავებული იყო დიდი ჰემისფეროების ქერქის ცალკეული უჯრედების ელექტრული აქტივობის რეგისტრაციის მეთოდიკა მაიმუნებში პირობითი რეფლექსის განხორციელების დროს. ცხოველი ფიქსირდებოდა სპეციალურად კონსტრუირებულ დაზგაში. ქალაში ინერგებოდა მოწყობილობა, რომელიც საშუალებას იძლევა მიკროელექტროდები შეყვანილი იქნას დიდი ჰემისფეროების ქერქის სხვადასხვა სიღრმეში. ცდის დროს გამოყავდათ ქერქის ცალკეული უჯრედების მოქმედების პოტენციალები გაღიზიანების გარეშე და სხვადასხვა პირობითი გამაღიზიანებლების მოქმედებისას.

პირობითი რაფლექსის სიგნალები

პირობითი გამაღიზიანებლად შეიძლება გახდეს ორგანიზმის გარე სამყაროს ან შინაგანი მდგომარეობის ყოველგვარი ცვლილება, რომელმაც გარკვეულ ინტენსივობას მიაღწია და აღქმულია დიდი ჰემისფეროების ქერქის მიერ.

ბგერები (ტონები და ხმაური), შუქის ინტენსივობა, განათებული საგნების კონტურები, ფერები, სხვადასხვა სუნის, საგემოვნო საშუალებანი, კანთან შეხება, წნევა, სითბოსა და სიცივის გავლენა, კუნთების დაძაბვის ხარისხი. მათი შეკუმშვა და მოღუნება, სხეულის მდგომარეობა, შინაგანი ორგანოების

მდგომარეობა, მათ ლორწოვან გარსზე ზემოქმედება, აგრეთვე ნივთიერებათა ცვლისა და ენერგიის ცვლილებები ორგანიზმში — ყველა ესენი, თავისი ბუნებით სრულიად სხვადასხვაგვარი ზეგავლენები, უპირობო გამაღიზიანებელთან მათი შეუღლებით იქცევიან პირობითი რეფლექსების სიგნალებად.

პირობითი გამაღიზიანებლად შეიძლება იყოს არა მხოლოდ დასაწყისში ინდიფერენტული გაღიზიანებები, არამედ ისინიც, რომლებიც ჩვეულებრივად იწვევენ ორგანიზმის რომელიმე რეაქციებს, მათ რიცხვში უპირობო რეფლექსებსაც. რომელიმე უპირობო რეფლექსის გამოწვევი გამაღიზიანებელი სხვა უპირობო გაღიზიანებასთან შეუღლებისას ხანდახან ხდება ზეორის პირობითი სიგნალად, თავისი ბუნებით სხვაგვარი უპირობო რეფლექსისა. პავლოვის ლაბორატორიაში წარმოებულ ცდებში გაღიზიანება, რომელიც იწვევდა ძლიერ დაცვით უპირობო რეფლექსს, იქცეოდა კვების რეფლექსის პირობითი გამაღიზიანებლად. ამისათვის თათის ელექტროდებით გაღიზიანება ეხამებოდა საკვების მიღებას. რიგი მსგავსი ცდების საფუძველზე შემდგომში თათის გაღიზიანება ელექტროდებით იწვევდა პირობითი კვებით რეფლექსს, მათ რიცხვში ნერწყვის გამოყოფას. უპირობო დაცვითი რეფლექსი კი — თათის მოხრა — თანდათანობით სუსტდებოდა და წარმოქმნილი კვების პირობითი რეფლექსის განმტკიცების მომენტისათვის, სრულიად ქრებოდა, კავდებოდა.

ამ შემთხვევაში ხდებოდა ნერვული პროცესის გადართვა ერთი უპირობო რეფლექსის ცენტრიდან სხვა ნერვულ ცენტრებზე; ნერვულ ცენტრებს შორის დროებითი კავშირის წარმოქმნის გზით უპირობო დაცვითი გაღიზიანება გარდაიქმნებოდა კვების პირობითი რეფლექსის სიგნალად.

კვალის პირობითი რეფლექსები. არა მარტო სხვადასხვა გარეგანი სიგნალების მოქმედება, არამედ მათი მოქმედების შეწყვეტაც, მაგალითად, განათებული ოთახის დაბნელება, ტონის ხმანობის ან ხმაურის შეწყვეტა შეიძლება ვაქციოთ ე. წ. კვალის პირობითი რეფლექსის სიგნალად.

კვალის პირობითი რეფლექსის განვითარებისათვის (მაგალითად კვების) აუცილებელია უპირობო რეფლექსის მიღება არა სასიგნალო აგენტის მოქმედების დროს, არამედ მისი დაბრუნების დროს მხოლოდ განსაზღვრული დროის შემდეგ (1—3 წუთის შემდეგ). ამ შემთხვევაში სიგნალი თავისთავად არ გამოიწვევს პირობით რეფლექსს, მხოლოდ მისი შეწყვეტის შემდეგ ხდება პირობითი რეფლექსური ნერწყვის გამოყოფა. ეს ნიშნავს, რომ სახელობრი პირობითი აგენტის კვალმა დიდი პემისფეროების ქერქში შეიძინა ცხოველისათვის სასიგნალო მნიშვნელობა.

პირობითი რეფლექსები დროზე. ი. პავლოვმა დაამტკიცა, რომ არსებობენ განსაკუთრებული პირობითი რეფლექსები დროზე. თუ მრავალჯერად კვებავთ ძალღს ყოველი 10 წუთში, მაშინ გამოიშვება პირობითი რეფლექსი, რომელიც მდგომარეობს მასში, რომ წინა კვებიდან მე-10 წუთის ბოლოსათვის ცხოველი იწყებს ნერწყვის გამოყოფას და აღმოცენდება სამომხრო რეაქცია საკვები ყუთის მიმართულებით. ამის მსგავსად შეიძლება თათის მოხრის პირობითი რეფლექსის გამოიშვება ძალღებში დროის განსაზღვრულ მონაკვეთში. ამისათვის აუცილებელია ცდების დროს, დროის მუდმივად ერთნაირი მონაკვეთის, მაგალითად, ყოველი 5 წუთის შემდეგ, ვაწარმოთ თათის ელექტრული გაღიზიანება.

შეიძლება მიღებულ იქნას პირობითი რეფლექსები დროის გაცილებით უფრო ხანგრძლივ პერიოდზე. ასე, თუ ყოველდღე განსაზღვრულ საათში გამოკვებავთ ძალღს, მაშინ ამ საათისათვის მას ჯერ კიდევ გამოკვებამდე დაეწყება კუჭის წვენის სეკრეცია.

შრომისა და ყოფა-ცხოვრების მუდმივი რეჟიმის პირობებში შრომის ზუსტად განსაზღვრული საათების, ერთ და იმავე დროს საკვების მიღების, ერთ და იმავე საათებში ძილის დროს — სხვადასხვა პირობითი რეფლექსები დროზე აღინიშნება ადამიანებშიაც.

ხანგრძლივი და ხანმოკლე დროის მონაკვეთში პირობითი რეფლექსების წარმოქმნის მექანიზმები სხვადასხვანაირია. დროის ხანმოკლე მონაკვეთში, რომელიც იზომება წუთობით, პირობითი რეფლექსები წარმოიქმნება თვით ნერვული ცენტრების მდგომარეობაზე, მათი ავზნებადობის ცვლილებებზე და განსაზღვრულ დონეზე, წინა გაღიზიანების კვალზე. პირობითი რეფლექსები დროის ხანგრძლივ მონაკვეთში შეიძლება გაგებულ იქნას, როგორც რეაქციები ორგანიზმის მდგომარეობაზე მთლიანად, კერძოდ ნივთიერებათა ცვლის მდგომარეობასა და ინტენსივობაზე და საკმლის მომწოდებელი ორგანოების მოქმედებაზე.

ცხოველებში პირობითი რეფლექსის სიდიდე ყველა სხვა თანაბარ პირობებში დამოკიდებულია როგორც უპირობო რეფლექსის ძალაზე, რომლის საფუძველზეც იგი გამომუშავდება, ისე პირობითი გამალიზიანების ძალაზე. მაგალითად, თუ შევადარებთ ბგერითი აგენტის მოქმედებას ძალის კიდურების კანის ძლიერ სუსტ ელექტროგამალიზიანებელთან, მაშინ გამომუშავებული პირობითი რეფლექსი აღმოჩნდება სუსტი, არამყარი. თუ უპირობო გალიზიანების ძალას გავზრდით, მაშინ მას მივყავართ უფრო ძლიერი და მყარი დაცვითი რეფლექსის წარმოშობასთან.

პირობითი რეფლექსის სიდიდის უპირობო რეფლექსის ძალისაგან დამოკიდებულების გამოკვლევის დროს აღმოჩნდა, რომ გადამწყვეტი მნიშვნელობა აქვს უპირობო სტიმულის არა აბსოლუტურ ძალას, არამედ მისგან გამოწვეულ გალიზიანების ინტენსივობას. ასე, ცდების წინ გამოკვებულ ძაღლებში უპირობო კვებითი რეაქციები შესუსტებულია და შესაბამისად სუსტდება პირობითი რეფლექსის სიდიდე.

უპირობო გალიზიანების მუდმივი ძალის დროს პირობითი რეფლექსის სიდიდე დამოკიდებულია სასიგნალო გამალიზიანების ფიზიკური ძალისაგან, რაც უფრო ძლიერია იგი, მით პირობითი რეფლექსი ინტენსიურია.

ამ მონაცემებმა ი. პავლოვს უფლება მისცა ჩამოეყალიბებინა ძალთა შეფარდების კანონი, რომელიც მიუთითებს პირობითი გამალიზიანების ძალისაგან პირობითი რეფლექსის სიდიდის პირდაპირ დამოკიდებულებაზე.

მაგრამ, „ძალის კანონი“ ძალაშია მხოლოდ განსაზღვრულ ფარგლებში — ყოველგვარი პირობითი აგენტისათვის არსებობს ძალის საზღვარი, რომლის იქითაც გამალიზიანების შემდგომი გაძლიერება იწვევს პირობითი რეაქციის შესუსტებას (იხ. ქვევით).

მეორე და მესამე რიგის პირობითი რეზოლუციები

პირობითი რეფლექსი შეიძლება გამომუშავდეს არა მარტო უპირობო რეფლექსის ბაზაზე, არამედ ადრე წარმოშობილი სხვა პირობითი რეფლექსის საფუძველზეც. ამ დროს გამოიყენება ცდების შემდეგნაირი დაყენება. მაგალითად, კვების უპირობო გამალიზიანებელთან უღლდება რაიმე გარეგანი ინდიფერენტული სიგნალი. პირობითი რეფლექსის წარმოქმნისა და განმტკიცების შემდეგ ამ სიგნალზე, მაგალითად, ზარის წკრიალზე, აწარმოებენ ახალი ინდიფერენტული აგენტის შეუღლებას, მაგალითად კანის ფხანის შეუღლებას ზართან. ამ შემთხვევაში ჯერ აწარმოებენ კანის ფხანას რამდენიმე წამის განმავლობაში, მხოლოდ შემდეგ ჩართავენ ზარს. რამდენიმე ასეთი შეუღლების შემდეგ კანის ფხანა, რომელიც ადრე არასოდეს არ უღლდებოდა საკვების მიღებასთან და უღლდებოდა მხოლოდ სხვა პირობით გამალიზიანებელთან, იწყებს პირობითი რეფლექსის გამოწვევას.

უპირობო გამალიზიანების სიგნალთან შეუღლების გზით წარმოშობილმა პირობითმა რეფლექსებმა მიიღეს პირველი რიგის პირობითი რეფლექსების სახელწოდება. ხოლო პირობითმა რეფლექსებმა, წარმოშობილმა გარეგანი

აგენტის შეუღლებით (ჩვენს მაგალითზე — კანის ფხანა) პირობით გალიზიანებასთან (ზართან), რომელიც იწვევდა ადრე გამომუშავებულ მყარ მუდმივ პირველი რიგის პირობით რეფლექსს, მიიღეს მეორე რიგის პირობითი რეფლექსების სახელწოდება.

მეორე რიგის პირობითი რეფლექსის გამოსამუშავებლად აუცილებელია, რომ გამაღიზიანებელი, რომელზეც ეს პირობითი რეფლექსი წარმოიქმნება, არა ნაკლებ 10—15 წამით წინ უსწრებდეს პირველი რიგის პირობითი გამაღიზიანებლის მოქმედებას.

ინდიფერენტული გამაღიზიანებლის მეორე რიგის პირობითი გამაღიზიანებელთან შეუღლების გზით ძაღლებში შეიძლება გამომუშავდეს მესამე რიგის პირობითი რეფლექსი. უკანასკნელის წარმოქმნა შესაძლებელი გახდა დაცვითი სამოძრაო რეფლექსის ცდებში, რომლებიც გამოწვეული იყო თათის ელექტრული გაღიზიანებით. ძაღლებში მეოთხე რიგის პირობითი რეფლექსების გამომუშავება არ ხერხდება. ბავშვებში აღწერილია მეექვსე რიგის პირობითი რეფლექსები.

დროებითი კავშირის წარმოქმნის სტრუქტურა და მქანნიზმი

ახლა ფართოდ აღიარებულია ი. პავლოვის წარმოდგენა იმის შესახებ, რომ პირობითი რეფლექსის წარმოქმნა დაფუძნებულია ქერქის უჯრედების ორ ჯგუფს შორის დროებითი კავშირის დამყარებაზე; ერთი ამ ჯგუფთაგანი ლეზულოზი, პირობით და მეორე კი უპირობო გაღიზიანებებს. თავდაპირველად ფიქრობდნენ, რომ აგზნება ამ უჯრედებს შორის გადაეცემა მხოლოდ ჰორიზონტალური ნერვული ბოჭკოებით, რომლებიც გადიან ქერქის სიღრმეში და დიდი ჰემისფეროების თეთრი ნივთიერების გზით (ასოციაციური და კომისურალური ბოჭკოები).

შემდგომში დადგენილ იქნა, რომ ქერქის სხვადასხვა მიდამოების ურთიერთმოქმედების მექანიზმში განსაკუთრებულ როლს ასრულებენ აგრეთვე გზები: ქერქი — ქერქვეშა — ქერქი. პირობითი აგზნების გატარებისათვის ამ გზების მნიშვნელობაზე მოწმობენ შემდეგი ფაქტები. ძაღლებში ქერქის სხვადასხვა მიდამოების გათიშვა რუხი ნივთიერების გაჭრით არ აბრკოლებს დროებითი კავშირის წარმოქმნას ამ უბნის უჯრედებს შორის (ე. ასრატინი). ადამიანებში უკანა ცენტრალური ხვეულის ღრმა გაკვეთით (პირველი სომატოსენსორული ზონა) გამოყოფა წინისაგან (მოტორული ზონა) არ არღვევს მოძრაობით ჩვევებს, მიუხედავად ამ უბნებს შორის ყველა ჰორიზონტალური კავშირის სრული გაწყვეტისა. ადამიანებში მოძრაობითი ჩვევების სერიოზულ დარღვევებს არ იწვევს კორძიანი სხეულის გადაკვეთაც კი (უ. პენფილდი). ყველა ამ შემთხვევაში ქერქის უბნების ურთიერთმოქმედება ხორციელდება შემდეგნაირად. პირობითი გამაღიზიანებლით გამოწვეული აფერენტული იმპულსები თალამუსის და რეტიკულური ფორმაციის გზით შედიან ქერქის სენსორულ ზონაში; აქ ისინი ვადამუშავდებიან, რის შემდეგ ქვევით მიმავალი გზით ბრუნდებიან ქერქქვეშა სპეციფიკურ და არასპეციფიკურ წარმონაქმნებში, საიდანაც ხელახლა შედიან ქერქში — უპირობო რეფლექსის ქერქული წარმომადგენლობის ზონაში.

ახლა მკვლევართა უმრავლესობა ვარაუდობს, რომ პირობითი რეფლექსის წარმოქმნის მექანიზმში მნიშვნელოვან როლს ასრულებს დომინანტის მოვ-

ლენა. თვლიან, რომ უპირობო გაღიზიანების დროს შესაბამისი ანალიზატორის ქერქის უჯრედების აგზნებადობა მკვეთრად იზრდება, რის მეოხებითაც ეს უჯრედები იძენენ უნარს გამოეხმაურნონ ქერქის სხვა მიდამოების აგზნებას. ამის შედეგად ინდიფერენტული და უპირობო გამაღიზიანებლების შეუღლები-სას მათ მიერ გამოწვეული აგზნება სუპირდება, წარმოიქმნება ი. პავლოვის მი-ხედვით, სუმატური რეფლექსი.

დომინანტის მოვლენას და აგზნების სუმაციას ადგილი აქვს ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში, მაგრამ იმ დროს, როცა ქერქქვეშა და ზურგის ტვინის ცენტრებში სუმატური რეფლექსი ხანმოკლე მოვლენას წარმოადგენს, დიდი ჰემისფეროების ქერქში იგი აღიბეჭდება, ფიქსირდება, რაც იწვევს პირობითი რეფლექსის წარმოქმნას.

რიგი ავტორების ექსპერიმენტულმა გამოკვლევებმა ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდების გამოყენებით დაადასტურეს ი. პავლოვის ვარაუდი აგზნების სუმაციაზე სხვადასხვა გამაღი-ზიანებლის შეუღლების მომენტში. აგრეთვე დადგინდა იქნა, რომ დიდი ჰემისფეროების ქერქ-ში, რეტიკულურ ფორმაციაში და თალამუსის ბირთვებში არსებობს მრავალი ნერვული უჯ-რედი, რომლებზედაც კონვერგირებენ აფერენტული იმპულსები. მომავალი სხვადასხვა რეცეპტორებიდან — მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური, ტემპერატურული, კუნთური და სხვა. ბუნებრივია წარმოიშვა აზრი, რომ სწორედ ეს უჯრედები ღებულობენ ქმედით მონაწი-ლეობას დროებითი კავშირების ფორმირებაში.

გადაუჭრელი იყო და რჩება მთავარ საკითხად ის, თუ რაწილად აღიბეჭდება გამაღიზი-ანებლების შეუღლების მომენტში წარმოქმნილი ნერვული უჯრედების ურთიერთმოქმედება დიდი ჰემისფეროების ქერქში.

ზოგიერთი მკვლევარი ვარაუდობდა, რომ პირობითი და უპირობო გამაღიზიანებლებით აგზნებული ქერქული უჯრედები ებმებიან წრიულ აქტივობაში და რომ დახურული ნეირო-ნული ჯაჭვით აგზნების ცირკულაცია უზრუნველყოფს დროებითი კავშირების წარმოქმნას. მაგრამ სპეციალურმა ექსპერიმენტებმა გვიჩვენეს, რომ გამომუშავებული პირობითი რეფლექ-სები არ ქრებიან ღრმა ნარკოზის, ტვინის ძლიერი გაცივების, კრუზნჩხითი შეტევების და სხვა ზემოქმედების შემდეგ. რომლებიც მიმდინარეობენ ქერქული აქტივობის თითქმის სრული დათრგუნვით. რიტმების ცირკულაციისა და აგზნებადობის ცვლილებების განუწყვეტლობა ამ დროს ირდევს. ხოლო კავშირები არ ქრება.

ამიტომ ახლა უფრო სარწმუნოა ვიფიქროთ, რომ გამაღიზიანებლების შეუღლების დროს აღმოცენებულ ფუნქციურ ძვრებს შეიძლება მნიშვნელობა ჰქონდეს მხოლოდ გაღიზიანების კვალის ხანმოკლე აღბეჭდვისათვის ქერქში („ხანმოკლე მეხსიერება“). დროებითი კავშირების ხანგრძლივი შენარჩუნება კი („ხანგრძლივი მეხსიერება“) დაფუძნებულია რაღაც მოლეკულურ, პლასტიკურ ცვლილებებზე, რომლებიც წარმოიქმნებიან სინაპსებში ან თვით დიდი ჰემისფე-როების ქერქის ნერვულ უჯრედებში. ამ პლასტიკური ცვლილებების არსის შესახებ გამოთქ-მულია სხვადასხვა მოსაზრება. ერთი მათგანის თანახმად, ერთი და იმავე გზით იმპულსების უჯრედთან ხშირი მოსვლის გამო ხდება პრესინაპსური ტერმინალების გაზრდა და ნერვული სინაპსების რიცხვის გადიდება. მეორე მოსაზრების თანახმად, სინაპსის გზით იმპულსების უჯრედთან ხშირი მოსვლის გამო ხდება პრესინაპსური ტერმინალების გაზრდა და ნერვული დაბოლოებებში, რის შედეგადაც ადვილდება ნერვული გამტარებლობა. უკანასკნელ წლებში დიდ მნიშვნელობას ანიჭებენ იმ ახლად აღმოჩენილ ფაქტს, რომ ნერვული უჯრედის აგზნების დროს მასში დიდდება ნეულენინის მჟავას შემცველობა. ვარაუდობენ, რომ უჯრედის წინა გაღიზიანების კვალის აღბეჭდვა დაკავშირებულია რიბონუკლეინის მჟავას სტრუქტურის ცვლილებებთან, რაც იწვევს ცილების სინთეზის ცვლილებებს უჯრედის პროტოპლაზმაში, მორჩეპსა და სინაპსებში. შეიძლება ეს იწვევს სინაპსების გაზრდას განსაზღვრულ ნერვულ უჯრედებზე.

პირობითი რეფლექსების ბიოლოგიური მნიშვნელობა

პირობითი რეფლექსებს გააჩნიათ ძალიან დიდი შემგუებლობითი მნიშე-ნელობა. ისინი უზრუნველყოფენ ცხოვრების გამოცდილების პროცესში შექმ-ნილ ორგანიზმის შეგუებლობას გარე სამყაროსთან და აუცილებელია მისი

უფრო სრულყოფილი ორიენტაციისათვის არსებობის ცვალებად პირობებში. პირობითი რეფლექსების წარმოქმნის შედეგად ორგანიზმი რეაგირებს არა მარტო უშუალოდ უპირობო გაღიზიანებაზე, არამედ მათი მოქმედების შესაძლებლობაზეც; რეაქცია ელინდება ჯერ კიდევ უპირობო გაღიზიანებამდე რამდენიმე ხნით ადრე. ამით ორგანიზმი აღმოჩნდება წინასწარ მომზადებული იმ მოქმედებისათვის, რომელიც მან მოცემულ სიტუაციაში უნდა განახორციელოს. პირობითი რეფლექსები ხელს უწყობენ საკვების მოპოვებას, დროულად ხიფათის თავის დაღწევას და მავნე ზემოქმედების აცილებას და ა. შ.

პირობითი რეფლექსების შემგუებლობითი მნიშვნელობა პ. კუპალოვისა და ბ. ზოდროვის მონაცემებით ელინდება აგრეთვე მით, რომ უპირობო წინმასდროი პირობითი გამაღიზიანებელი აძლიერებს უპირობო რეფლექსს და აჩქარებს მის განვითარებას. ასე, მაგალითად, ის, რომ პირობითი კვებითი გამაღიზიანებელი წინ უსწრებს საკვების მიღებას, აჩქარებს ჭამის აქტს, ე. ი. აძლიერებს სამოძრაო რეაქციებს და ზრდის უპირობო ნერწყვის გამოყოფის სიჩქარეს. უპირობო სამოძრაო დაცვითი რეფლექსი, რომელიც გამოწვეულია ცხოველის კიდურების კანის სუსტი ელექტროგაღიზიანებით, მკვეთრად ძლიერდება, თუ მას წინ უსწრებს პირობითი გამაღიზიანებელი. ეს იმით აიხსნება, რომ პირობითი და უპირობო გამაღიზიანებლების ეფექტი სუმირდება, რამდენადაც როგორც ერთი, ისე მეორე, იწვევს მოცემული უპირობო რეფლექსის (კვების, დაცვითი, სქესობრივი და სხვა) ცენტრების აგზნებას.

პირობითი რეფლექსების გარეგანი (უპირობო) შეაკვება

სხვადასხვაგვარი გარეგანი გაღიზიანების მოქმედებით პირობითი რეფლექსები ადვილად შეკავდებიან. ასე, თუ პირობითი კვებითი რეფლექსის დაწყების წინ უეცრად აღმოცენდება გარეგანი ბგერა ან ჩნდება რაიმე უცხო სუნი, ან და მკვეთრად იცვლება განათება, მაშინ პირობითი რეფლექსი ქვეითდება ან მთლიანად ქრება კიდევაც. ეს იმით აიხსნება, რომ ყოველი ახალი გამაღიზიანებელი იწვევს ძალებში საორიენტაციო რეფლექსს, რომელიც პირობით რეაქციას აკავებს.

პირობით რეფლექსებზე შემაკავებელ ეფექტს ახდენენ გაღიზიანებები, რომლებიც იწვევენ ცხოველებში ან ადამიანებში გარეშე, ე. ი. სხვა ნერვული ცენტრების მოქმედებასთან დაკავშირებულ რეფლექსურ რეაქციებს. მაგალითად, კანის მტკივნეული ელექტროგაღიზიანება ან მისი სიგნალი მკვეთრად აკავებს კვებით პირობით რეფლექსებს. ასევე შეიძლება მოქმედებდეს შინაგანი ორგანოებიდან მომავალი გაღიზიანებანი: შარდის ბუშტის გადაესება. ღებინება, სქესობრივი აგზნება, ანთებითი პროცესი რომელიმე ორგანოში იწვევენ პირობითი კვებითი რეფლექსის დათრგუნვას.

შეკავების ყველა ამ შემთხვევას ერთმანეთთან ისა აქვს საერთო, რომ ისინი წარმოქმნიებიან ისეთი გაღიზიანების ზეგავლენით, რომელიც იწვევს ახალ რეფლექსურ რეაქციებს.

ასეთ შეკავებას ი. პავლოვმა გარეგანი უწოდა და მისი წარმოქმნის მექანიზმი თავის ტვინის ქერქში ერთდროული უარყოფითი ინდუქციის მოვლენით ახსნა.

უახლესმა ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ გარეგანი შეკავების განხორციელებაში მონაწილეობენ რეტიკულური ფორმაციის განსაზღვრული სტრუქტურები. ამ სტრუქტურების ნეირონებში აღმოცენებულ ნერვულ იმპულსებს გამაღიზიანებლის მოქმედების დროს შეუძლიათ მოახდინონ ძლიერი შემაკავებელი გავლენა რეფლექსური რეაქციის არა მარტო ეფექტორულ, არამედ სენსორულ ელემენტებზეც. ამის თვალსაჩინო დამამტკიცე-

ბელია შემდეგი ექსპერიმენტი. კატის უნერგავენ ელექტროდებს აფერენტული სმენითი გზის სხვადასხვა ნაწილებში: კოხლარულ ბირთვში, დამუხლულ სხეულში, ქერქის სმენის ზონაში. მათგან პოტენციალების გამოყვანისას ყველა იმ წარმონაქმნებში ბგერითი გალიზიანების საპასუხოდ აღმოცენდება გამოწვეული პოტენციალები. შემდეგ ცხოველს უჩვენებენ თავეს, ამ გამაღიზიანებელზე ძლიერი საორიენტაციო და საკვების მოპოვების რეაქციის მომენტში ხელახლა იყენებენ იმავე ბგერით გალიზიანებას. მასზე გამოწვეული ელექტრული პასუხები აღმოჩნდება მკვეთრად დათრგუნული არა მარტო ქერქში, არამედ კოხლარულ ბირთვშიც, ე. ი. სმენითი გზის მეორე ნეირონის დონეზე. როდესაც თავეს აღარ უჩვენებენ, პასუხები ბგერით სტიმულებზე მთლიანად აღდგებიან (სურ. 265).

ზეზღვრული შეკავება. პირობითი რეფლექსის შეკავება შეიძლება გამოწვეულ იქნას აგრეთვე პირობითი გალიზიანების ძალის გადაჭარბებული გაზრდით. შეკავების ამ სახეს ი. პავლოვმა ზეზღვრული უწოდა.

ზეზღვრული შეკავება არსებითად გარეგანი შეკავების ნაირსახეობას წარმოადგენს. გარეგანი შეკავება წარმოიქმნება იმ აგენტების გავლენით, რომლებიც მოქმედების რაიმე ახალ სახეს იწვევენ, ხოლო ზეზღვრული შეკავების დროს აგენტის როლს, რომელიც ამ მოქმედებას იწვევს, სტიმულის გადაჭარბებული ძალა ასრულებს.

როგორც გარეგანი, ასევე ზეზღვრული შეკავება დაკავშირებულია ნერვული სისტემის თანდაყოლილ თვისებებთან, ამიტომ ი. პავლოვმა ისინი უპირობო შეკავების ჯგუფს მიაკუთვნა.

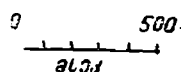
შინაგანი (პირობითი) შეკავება

დროებითი ნერვული კავშირების შესწავლამ ი. პავლოვს საშუალება მისცა უპირობო შეკავების გვერდით, რომელიც ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა ნაწილის თვისებას შეადგენს, აღმოეჩინა სპეციფიკური ქერქული შეკავება, რომელსაც შინაგანი ან უპირობო შეკავება უწოდა.

უპირობო (გარეგანი და ზეზღვრული) შეკავებისაგან განსხვავებით (რომელიც წარმოიქმნება გამაღიზიანებლის პირველსავე გამოყენებისას), პირობითი შეკავებას ესაჭიროება გამომუშავება.

შინაგანი შეკავების გამომუშავების ძირითად მეთოდს წარმოადგენს რომელიმე სიგნალის იზოლირებული გამოყენება უპირობო გამაღიზიანებლით განმტკიცების გარეშე. ამ დროს შინაგანი შეკავება აღმოცენდება არა მაშინვე; როგორც წესი, საჭიროა სიგნალის მრავალჯერადი გამოყენება უპირობო გამაღიზიანებელთან შეუღლების გარეშე.

შინაგანი შეკავების თვისებას წარმოადგენს მისი დიდი სისუსტე — ადვილად განიცდის ცვლილებებს. სხვადასხვა დაავადება, გადაღლა, გადაძაბვა იწვევენ პირველ რიგში შინაგანი შეკავების ცვლილებას, რომელიც ამ დროს, როგორც წესი, მნიშვნელოვნად სუსტდება.



სურ. 265. კატაში ბგერითი სიგნალის საპასუხოდ აღმოცენებული კოხლარული ბირთვის რეაქციის შეკავება გარეგანი გალიზიანებით (ერნანდეს-პეონისა და სხვ. მიხედვით).

ა და ბ რეაქცია ბგერაზე კატის მშვიდი მდგომარეობის დროს; გ — რეაქციის დათრგუნვა ბგერაზე თავისი ჩვენებისას. ბგერითი გალიზიანების მომენტები აღნიშნულია თათოულის მრუდის ქვეშ გასმული ხაზით.

დიდი ჰემისფეროების ქერქში შინაგანი შეკავების გამოსამუშავებლად არსებობს რამდენიმე ხერხი: პირობითი რეფლექსის ჩაქრობა, პირობითი გამალიზიანებლების დიფერენციაცია, პირობითი შეკავების გამომუშავება, დაგვიანებული პირობითი რეფლექსის წარმოქმნა.

ჩაქრობა. პირობითი რეფლექსი შეიძლება არსებობდეს მანამდე, სანამ პირობით სიგნალს თან ახლავს უპირობო გამალიზიანებელი, ე. ი. ხდება მისი განმტკიცება ამ უკანასკნელით. თუ კი პირობით სიგნალს გამოვიყენებთ იზოლირებულად, არ გავამტკიცებთ მას უპირობო გამალიზიანებელით, მაშინ რამდენიმე ასეთი გამოყენების შემდეგ გამომუშავებული მყარი პირობითი რეფლექსი თანდათანობით სუსტდება და საბოლოოდ მთლიანად ჩაქრება.

რაც უფრო ძლიერია პირობითი რეფლექსი, რაც მეტჯერ იყო პირობითი სიგნალი შეუღლებულ უპირობო გამალიზიანებელთან, მით ძნელია პირობით-რეფლექსური რეაქციის სრული ჩაქრობა. პირიქით, სუსტი, ახლადგამომუშავებული პირობითი რეფლექსები სწრაფად ჩაქრებიან.

უპირობო გამალიზიანებლებით განმტკიცების განახლება იწვევს პირობითი რეფლექსის აღდგენას.

ჩამქრალი პირობითი რეფლექსი შეიძლება თავისთავად აღდგეს, თუ აღარ გამოვიყენებთ ერთხანს პირობით გამალიზიანებელს. ჩამქრალი პირობითი რეფლექსის აღდგენა შეიძლება აგრეთვე მაშინ, თუ პირობით გამალიზიანებელს შევუღლებთ რამე სუსტი საორიენტაციო რეფლექსის გამომწვევ უცხო გამალიზიანებას. ამ დროს აღმოცენებული ქერქული აგზნებადობის მომატება შინაგან შეკავებას სპობს დროებით. ამგვარ მოვლენას შეკავების მოხსნა უწოდეს.

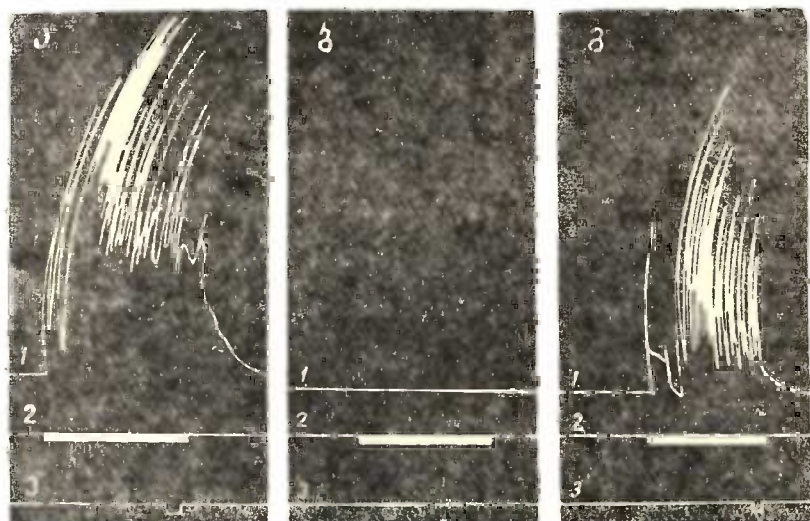
პირობითი გამალიზიანებლების დიფერენციაცია. თუ რამე გალიზიანებაზე, მაგალითად 1000 ჰც ტონზე გამოვიმუშავებთ კვებით პირობითი რეფლექსს, მაშინ მის მსგავს სხვა ბგერებსაც, მაგალითად 900—800 ჰც, აგრეთვე 1100 და 1200 ჰც, შეუძლიათ გამოიწვიონ პირობითი რეაქცია. ასეთ მოვლენას პირობითი რეფლექსის გენერალიზაცია ეწოდება.

თუ წინასწარ არ იქნება მიღებული სპეციალური ზომები, მაშინ პირობითი რეფლექსი ხანგრძლივად ინარჩუნებს თავის გენერალიზებულ ხასიათს. მისი ზუსტი სპეციალიზაციის მისაღებად საჭიროა ერთი გამალიზიანებელი (მაგალითად, 1000 ჰც ტონი) მუდმივად უღლებოდეს უპირობო გამალიზიანებელთან, ხოლო სხვა მასთან ახლოს მდგომი სიგნალები გამოვიყენებოდეს იზოლირებულად, უპირობო გამალიზიანებელით განმტკიცების გარეშე. მაშინ რეფლექსები მათზე თანდათანობით ჩაქრებიან, ხოლო რეფლექსი განმტკიცებულ სიგნალზე (ჩვენს მაგალითზე 1000 ჰც ტონაზე) შენახული იქნება (სურ. 266).

ასეთ პროცესს ი. პავლოვმა გალიზიანებათა დიფერენცირება ანუ დიფერენცირება უწოდა. დიფერენცირება ემყარება ქერქში პირობითი შეკავების განვითარებას.

დიფერენცირების განსაკუთრებულ ფორმას წარმოადგენს გარჩევა თავისი ფიზიკური თვისებებით ორი ახლოებული სიგნალისა, რომელთაგან ერთს აუღლებენ ერთთან, მაგალითად, კვებით გამალიზიანებელთან, მეორეს — მეორესთან, მაგალითად, დაცვით უპირობო გალიზიანებასთან. პროცესის გენერალიზაციის შედეგად დასაწყისში გამალიზიანებელთაგან თითოეული იძენს ორმაგ სასიგნალო მნიშვნელობას: იგი იწვევს როგორც კვების, ისე დაცვით პირობით რეფლექსებს. მხოლოდ ერთი სიგნალის ერთთან, მეორე სიგნალის მეორე უპირობო გალიზიანებასთან მრავალჯერადი შეუღლების შემდეგ პირველი სიგნალის საპასუხოდ წარმოიქმნება მარტო კვებითი, ხოლო მეორის საპასუხოდ — მარტო დაცვითი პირობითი რეფლექსი. ამის მიღ-

წვეა შეიძლება იმით, რომ პირობითი კვებითი რეფლექსის სიგნალის დროებითი კავშირი დაცივითი რეფლექსის ცენტრთან და პირობითი დაცივითი რეფლექსის სიგნალის დროებითი კავშირი კვების რეფლექსის ცენტრთან შეკავდება. ამის შედეგად ხდება თითოეული პირობითი გამაღიზიანებლის სასიგნალო მნიშვნელობის დიფერენცირება.



სურ. 266. თათის მოძრაობის კომოგრამა პირობითი რეფლექსის (ა და ბ) და დიფერენცირების (ბ) დროს.

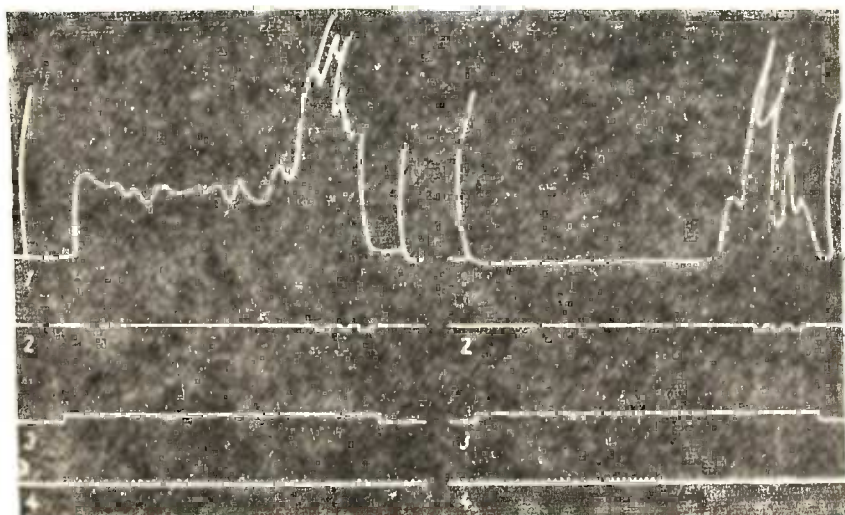
1 — თათის მოძრაობის ჩანაწერი; 2 — პირობითი გამაღიზიანებლის აღნიშვნა; 3 — უპირობო გამაღიზიანებლის აღნიშვნა.

პირობითი შეკავება (მუხრუჭი). შინაგანი შეკავება გამომჟღავნდება ე. წ. პირობითი მუხრუჭის წარმოქმნის დროსაც. პ ი რ ო ბ ი თ ი მ უ ხ რ უ ჭ ი შეიძლება გამომჟღავნდეს, თუ სიგნალი ა (მაგალითად, მეტრონომის კაკუნი) მუდმივად ეუღლება უპირობო გაღიზიანებას, ხოლო ბ და ა სიგნალების კომბინაცია (მაგალითად, ზარის ხმა და მეტრონომის კაკუნი) არასდროს არ უღლება უპირობო გაღიზიანებასთან. პირველად ბ+ა გამაღიზიანებლების კომბინაცია იწვევს ისეთსავე პირობით რეფლექსს, როგორც მიიღება ა სიგნალის იზოლირებულად გამოყენების დროს. შემდეგში ბ+ა გამაღიზიანებლის კომბინაცია კარგავს თავის დადებით სასიგნალო მნიშვნელობას; პირობითი გამაღიზიანებელი ა კი იზოლირებულად გამოყენების დროს ინარჩუნებს პირობითი რეფლექსის გამოწვევის უნარს. ბ გამაღიზიანებელს, რომელიც აკავებს ა სიგნალით გამოწვეულ პირობით რეფლექსს, ი. პავლოვმა პირობითი მუხრუჭი უწოდა.

პირობითი მუხრუჭის გამოსამჟღავნებლად აუცილებელია, რომ ბ გამაღიზიანებელი დროში ემთხვეოდეს ა სიგნალის მოქმედებას, და არ უნდა უსწრებდეს მას წინ (უკანასკნელ შემთხვევაში ბ სიგნალზე შეიძლება გამოჟღავნდეს მეორე რიგის პირობითი რეფლექსი).

პირობითი რეფლექსების დაუოვნება. თუ უპირობო გამაღიზიანებელი (მაგალითად, საკვები) ეძლევა პირობითი აგენტის მოქმედების დაწყების ხანმოკლე (1—5 წამი) დროის შემდეგ, მაშინ პირობითი რეფლექსური რეაქცია წარმოიქმნება სწრაფად — სასიგნალო გამაღიზიანებლის დაწყებისთანავე. მაგრამ თუ უპირობო განმამტკიცებელი გაღიზიანება ეძლევა უფრო გვიან პირობითი გამაღიზიანებლის დაწყებიდან 2—3 წუთის შემდეგ, მაშინ პირობითი

რეფლექსური რეაქცია იწყება დაყოვნებით. პირობითი რეფლექსი იგვიანებს. საბოლოო ჯამში ასეთი გზით დაყოვნება შეიძლება დაყვანილ იქნეს 1—2 წუთამდე; ასე რომ რეფლექსი გამოვლინდება მხოლოდ პირობითი სიგნალის მოქმედების ბოლოს, ოდნავ ადრე უპირობო გაღიზიანების დაწყებამდე (სურ. 267). პირობითი რეფლექსის დაყოვნება აგრეთვე დამყარებულია შინაგანი შეკავების მექანიზმზე. მისი განვითარების მიზეზი იმაშია, რომ პირობითი გაღიზიანების მოქმედება პირველი წუთების განმავლობაში არ მტკიცდება უპირობო რეფლექსით. ამიტომ გამაღიზიანებელი პირველ წუთებში იძენს შემაკავებლის მნიშვნელობას და მხოლოდ შემდეგ — დადებით სიგნალურ მნიშვნელობას.



სურ. 267. პირობითი მამოძრავებელი დაცვითი რეფლექსის კიმოგრამა დაყოვნებული რეფლექსის გამომუშავების სხვადასხვა სტადიაში (ი. ბერიტაშვილის მიხედვით).

მარცხენა კიმოგრამა მიღებულია დაყოვნებული რეფლექსის გამომუშავების დასაწყისში; უკანასკნელი აღმოცენდება პირობითი გაღიზიანების დაწყების 3—4 წამის შემდეგ. მარჯვენა კიმოგრამა მიღებულია მსგავსი ცდების მე-11 დღეზე. ნათლად ჩანს რეფლექსის დაყოვნება; 1 — ძალის თათის მოჭრაობის ჩანაწერი; 2 — უპირობო გაღიზიანების აღნიშვნა; 3 — პირობითი გაღიზიანების აღნიშვნა; 4 — დროის აღნიშვნა.

შინაგანი შეკავების მნიშვნელობა. შინაგანი შეკავების აღმოჩენამ საშუალება მოგვცა ყველა პირობითი სიგნალი დაგვეყო ორ კატეგორიად: დადებითად, რომელიც იწვევს პირობით რეაქციას, და უარყოფითად, რომელიც იწვევს პირობით შეკავებას.

პირობითი შეკავების მნიშვნელობა ორგანიზმის შეგუებით მოქმედებაში ძალზე დიდია: თუ კი არ გამომუშავდება შინაგანი შეკავება, მაშინ ორგანიზმი განახორციელებდა დიდი რაოდენობით ზედმეტ, ბიოლოგიურად არამიზანშეწონილ რეაქციებს სხვადასხვა გაღიზიანების საპასუხოდ, რომლებიც აღარ უღლდებოდნენ უპირობო გამაღიზიანებლებთან ან არასდროს არ უღლდებოდნენ მასთან, მაგრამ ახლოს იყვნენ იმ პირობით გამაღიზიანებლებთან, რომელთა განმტკიცება წარმოებდა უპირობო გამაღიზიანებლით.

შეკავების მეოხებით მიიღწევა ორგანიზმის რეაქციის მნიშვნელოვნად უკეთესი შეხამება გარეშე პირობებთან, მისი უფრო სრულყოფილი შეგუება გარემოსთან. ერთიანი ნერვული პროცესის გამოვლინების ორი ფორმის — აგზნებისა და შეკავების შეუღლება და მათი ურთიერთმოქმედება ორგანიზმს აძლევს საშუალებას განახორციელოს ორიენტაცია სხვადასხვა რთულ სიტუაციაში და წარმოადგენს გაღიზიანებათა ანალიზისა და სინთეზის პირობებს.

გაღიზიანებათა ანალიზი და სინთეზი დიდი ჰემისფეროვანის ქერქში

გაღიზიანებათა ანალიზი და სინთეზი წარმოადგენს თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროვანის ქერქის უმნიშვნელოვანეს ფუნქციას.

გაღიზიანებათა სინთეზი ვლინდება ტვინის ქერქის სხვადასხვა ნაწილში აღმოცენებულ გაღიზიანებათა დაკავშირებაში, გაერთიანებაში. სხვადასხვა ნეირონთა და მათ ჯგუფებს შორის დამყარებული ურთიერთმოქმედების მეოხებით. ტვინის ქერქის სინთეზური მოქმედების გამოვლინებას წარმოადგენს დროებითი კავშირის წარმოქმნა, რომელიც საფუძვლად უდევს ყოველგვარი პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას.

გაღიზიანებათა ანალიზი მდგომარეობს ორგანიზმზე სხვადასხვა ზემოქმედებათა გარჩევაში, სხვადასხვა სიგნალების განცალკევებაში, დიფერენცირებაში.

გაღიზიანებათა ანალიზი იწყება უკვე რეცეპტორულ აპარატში, რომლის სხვადასხვა ელემენტი რეაგირებს სხვადასხვა ხასიათის გაღიზიანებებზე; იგი წარმოებს ნერვული სისტემის ქვემდებარე განყოფილებებშიც. მაგრამ ანალიზის პროცესები უმაღლეს განვითარებას აღწევენ დიდი ჰემისფეროვანის ქერქში.

ქერქის სენსორული ზონების ნერვული გზები და სტრუქტურა ისეთია, რომ თითოეული სახის რეცეპტორიდან იმპულსები შედიან ქერქის ნერვული უჯრედების განსაზღვრულ ჯგუფებში. გარდა ამისა, რეაქციაში ჩართულ უჯრედთა რაოდენობა და იმპულსთა სიხშირე თითოეულ მათგანში ძლიერ ცვალებადობს გამაღიზიანებლის ძალის ხანგრძლივობისა და გაძლიერების სისწრაფისაგან დამოკიდებულებით. ამიტომ იქმნება პირობები, რომელთა დროს თითოეულ პერიფერიულ გაღიზიანებას შეესაბამება თავისი გაღიზიანების სივრცობრივ-დროითი სურათი, პავლოვის მიხედვით თავისი „დინამიკური სტრუქტურული კომპლექსი“. ამრიგად მიიღწევა თავისი თვისებებით მსგავს გამაღიზიანებელთა გარჩევა.

დიდი ჰემისფეროვანის ქერქისათვის ანალიზის სპეციფიკური ფორმა მდგომარეობს გამაღიზიანებელთა გარჩევაში, დიფერენცირებაში მათი სიგნალური მნიშვნელობის მიხედვით, რაც მიიღწევა შინაგანი შეკავების გამომუშავებით.

ანალიზი და სინთეზი განუწყვეტლად არიან ერთმანეთთან დაკავშირებული. ორგანიზმზე ორი ცალკეული გაღიზიანების ზემოქმედებისას ჩვენ ვხვდებით ანალიზისა და სინთეზის ყველაზე უფრო პრიმიტიულ ფორმებს. ტვინის ქერქის ანალიზურ-სინთეზურ მოქმედების უფრო რთულ ფორმებზე შეიძლება ვიმსჯელოთ რიგი კომპონენტების შემცველ კომპლექსურ გაღიზიანებათა ანალიზის საფუძველზე.

ამ მიზნით პირობით გამაღიზიანებლად გამოიყენება განსაზღვრული წესით

ერთიმეორის მომდევნო რამდენიმე სიგნალი. სხვა თანმიმდევრობით იგივე სიგნალები გამოიყენება განმტკიცების გარეშე. თუ დიფერენცირება გამოიყენება, მაშინ ეს მიუთითებს, რომ დიდი ჰემისფეროების ქერქი სიგნალებს მიიღებს არა მხოლოდ თითოეულს ცალკეულად, და არა მარტო მათ ჯამს, არამედ მათ მორიგეობას იმ თანმიმდევრობით, რომელშიაც ისინი გამოიყენებიან.

ანალიზისა და სინთეზის რთული ფორმების გამოკვლევისათვის ა. ივანოვ-სმოლენსკიმ ოთხი ბგერის ა+ბ+ბ+დ თანმიმდევრობითი გამოყენებით გამოიმუშავა მყარი პირობითი რეფლექსი. შემდეგ ხუთი თვის მანძილზე ცდილობდნენ ბგერების აღნიშნული თანმიმდევრობა განესხვავებინათ მეორისაგან: ა+ბ+ბ+დ. ძალში ამ რთულ გამაღიზიანებელთა სრული გარჩევა ვერ მოხერხდა. ამ ამოცანის გადაჭრა მისთვის შეუძლებელია. ადამიანებში კი მსგავსი გარჩევა მიიღწევა ადვილად, საშუალოდ მაღიფერენცირებელი კომბინაციის მე-7-ჯერ გამოყენებისას.

ბევრ ცხოველს ანალიზის მარტივი ფორმები განვითარებული აქვთ უფრო კარგად, ვიდრე ადამიანებს. ასე მაგალითად, საყოველთაოდ ცნობილია ძაღლებში ყნოსვის სიმპხილე. რომელიც განასხვავებს სუნს შეუდარებლად უკეთ და ზუსტად, ვიდრე ადამიანი. ძაღლი აღჭურვილია აგრეთვე სმენითი გაღიზიანების დიფერენცირების მაღალგანვითარებული უნარით. ძაღლებში შეიძლება ვნახოთ ორი ისეთი ბგერის გარჩევა, რომელიც განსხვავდებიან $\frac{1}{3}$ ტონით, თუ ერთი ბგერა სისტემატურად განმტკიცდება, მეორე კი არ განმტკიცდება უპირობო გაღიზიანებით. ძაღლი აღიქვამს ისეთი სიმაღლის ბგერებს, რომელიც ადამიანის ყურით არ აღიქვება.

ამრიგად, ცალკეულად გამოყენებულ გაღიზიანებათა განსხვავება, ე. ი. კორტიკალური ანალიზის უმდაბლესი ფორმა ცხოველებში შეიძლება განვითარებული იყოს უფრო კარგად, ვიდრე ადამიანებში. მაგრამ ადამიანი აღემატება ცხოველს გაღიზიანებათა ანალიზისა და სინთეზის უმაღლესი ფორმების უფრო მაღალი განვითარებით. ფ. ენგელსის განსაზღვრით „არწივის თვალი ხედავს ადამიანის თვალზე უფრო შორს, მაგრამ ადამიანის თვალი საგნებში ამჩნევს უფრო მეტს, ვიდრე არწივის თვალი“.

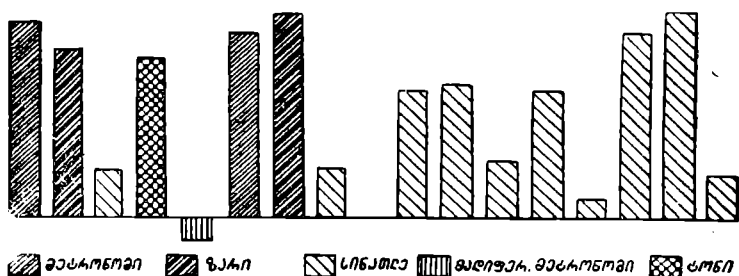
ადამიანში დიდი ჰემისფეროების ქერქის სინთეზური მოქმედების პროცესებში მთავარ როლს თამაშობს არა მარტო პირობით და უპირობო გამაღიზიანებელთა ქერქულ წარმომადგენლობათა უჯრედებს შორის აღმოცენებული დროებითი კავშირები, არამედ ის დროებითი კავშირებიც, რომლებიც წარმოიქმნებიან ინდიფერენტულ გაღიზიანებათა ერთობლობის აღქმაში მონაწილე ნერვულ უჯრედთა ჯგუფებს შორის. ასე მაგალითად, რომელიმე მელოდიის ბგერების დროს სმენის ანალიზატორის შესაბამისი ქერქული უჯრედები აღიგზნება პერიფერიიდან მოსული გაღიზიანებით განსაზღვრული თანმიმდევრობით და ამ უჯრედებს შორის აღმოცენდება დროებითი კავშირები. მელოდიის დამახსოვრება არის სმენის ანალიზატორში დროებითი კავშირების წარმოქმნის შედეგი. მათ აღმოცენებას მოწმობს ის ფაქტი, რომ უკვე რამდენიმე დაწყებითი ნოტის ჟღერა საკმარისია მეხსიერებაში მთელი მელოდიის აღსადგენად. რომელიმე სურათის ან საგნის დეტალიზაციისას თვალის ბადურიდან და თვალის კუნთებიდან მომდინარე აფერენტული იმპულსები განსაზღვრული თანმიმდევრობით შედიან მხედველობითი და პროპრიოცეპტული ანალიზატორის ქერქულ უჯრედებში, რაც ამყარებს ამ უჯრედებს შორის დროებით კავშირებს, რასაც შედეგად მოყვება მხედველობითი ხატის აღბეჭდვა.

რაც რთულია გამაღიზიანებელი, ე. ი. კომპონენტების რაც უფრო მეტი რიცხვისაგანაა იგი შემდგარი, მით მეტი რიცხვი დროებითი კავშირებისა უნდა აღმოცენდეს გაღიზიანებათა აღმქმელ ქერქულ უჯრედებს შორის.

გაღიზიანებათა ანალიზისა და სინთეზის ფიზიოლოგიური პროცესები — მათი უმაღლესი ფორმები — წარმოადგენს ადამიანში მოვლენათა და ცნებათა ლოგიკური ანალიზისა და სინთეზის თვისობრივად თავისებური პროცესების აღმოცენების საფუძველს.

ტვინის ქერქის სინთეზური მოქმედების რთული ფორმები მკაფიოდ არის გამოხატული მოვლენებში, რომელიც აღინიშნება დინამიკური სტერეოტიპის ან სისტემურობის ცნებით.

თუ ძალებზე ცდების ჩატარებისას დღითი დღე მკაცრად განსაზღვრული თანმიმდევრობით გამოიყენება სხვადასხვა პირობითი გამაღიზიანებლები, რომელნიც იწვევენ სხვადასხვა ძალის პირობით რეფლექსებს, მაშინ ცხოველში მთელ ამ გაღიზიანებათა სისტემის მიმართ წარმოიქმნება ქერქის რეაქციათა განსაზღვრული სტერეოტიპი. ამაში შეიძლება დაერწმუნდეთ, თუ რომელიმე ცდაში განმეორებით გამოვცდით პირობით გამაღიზიანებელთაგან მხოლოდ ერთის მოქმედებას. აღმოჩნდა, რომ მისი ეფექტი სხვადასხვა ძალისაა იმისაგან დამოკიდებულებით გამოიყენება იგი ძლიერი, სუსტი, თუ შემაკვებელი გამაღიზიანებლის ადგილზე (სურ. 268). ქერქი სიგნალზე რეაგირებს განსაზღვრულ შაბლონით, წარმოქმნილი დინამიკური სტერეოტიპის შესაბამისად. პირობითი სიგნალი აღიქვება არა როგორც იზოლირებული გამაღიზიანებელი, არამედ როგორც სიგნალთა განსაზღვრული სისტემის ელემენტი, რომელიც იმყოფება წინა და მომდევნო გაღიზიანებებთან კავშირში.



სურ. 268. პირობითი რეფლექსების სიდიდეები სტერეოტიპის ცდებში (მარცხნივ) და მხოლოდ ერთი გამაღიზიანებლის — სინალის გამოყენებით, როცა მყარად გამოქმნეულია პირობითი რეფლექსური მოქმედების სტერეოტიპი (მარჯვნივ) (ე. ასრატინის მიხედვით).

სვეტების სიმალე შეესაბამება პირობითი რეფლექსის სიდიდეს.

პირობითრეფლექსური გადართვა

ე. ასრატინმა დაადგინა, რომ ორგანიზმის არსებობის ბუნებრივ პირობებში გაღიზიანებათა ქერქული ანალიზისა და სინთეზის პროცესებში მნიშვნელოვანი ადგილი უჭირავს პირობითრეფლექსური გადართვის მოვლენას. მისი არსი მდგომარეობს იმაში, რომ პირობითი გამაღიზიანებლის ეფექტი შეიძლება გარკვეულად დამოკიდებული იყოს იმ გარემო პირობებზე, სადაც იგი გამოიყენება.

თუ რომელიმე ზგერით აგენტს, მაგალითად მეტრონომის 120 დარტყმას წუთში დღის საათებში თან ახლავს ცხოველისათვის საკვების მიცემა, დღის საათებში კი მისი კიდეურის ელექტრული გაღიზიანება, მაშინ ასეთი გამაღიზიანებელი შეუღლების შემდეგ იძენს სხვადასხვა სიგნალურ მნიშვნელობას დღის დროსთან დაკავშირებით — დღით იგი გამოიწვევს პირობით კვებით რეაქციას, ღამე — კი თავდაცვით რეაქციას. დღის დრო ზღუდა ფაქტორი, რომელიც განსაზღვრავს პირობითი რეაქციის ხასიათს და თითქმის გადართავს ქერქს ერთი სახის მოქმედებიდან მეორეზე.

ცდები გვიჩვენებენ, რომ „გადამრთველებად“ შეიძლება იყოს სრულიად სხვადასხვა გამაღიზიანებელი, რომელიც დაკავშირებულია ექსპერიმენტების გარე პირობებთან ან თვით ექსპერიმენტატორთან. გადამრთველები არ იწვევენ რაიმე ხილულ ეფექტს, ისინი მხოლოდ სპეციფიკურად ცვლიან ქერქის მდგომარეობას, რიგი დროებითი კავშირების შეკავებით და სხვა დროებითი კავშირების აგწნებადობის მომატებით. გამოკვლევის სხვადასხვა პირობებში ერთი და იგივე გამაღიზიანებელი (მაგალითად, საყვირი) ხან შეიძლება იყოს პირობითი სიგნალი, ხან კი შემაკავებელი გამაღიზიანებელი. გადართვის მეოხებით მიიღწევა ორგანიზმის უფრო სრულყოფილი შეგუება გარე სამყაროს მუდმივად ცვალებად პირობებთან.

გადართვას განსაკუთრებით დიდი მნიშვნელობა აქვს ადამიანის უმაღლეს ნერვულ მოქმედებაში. ყოველდღიური ცხოვრება უსაზღვროდ მდიდარია ერთი და იგივე გამაღიზიანებლებზე სხვადასხვა რეაქციით მაგალითებით (ერთი და იგივე სიტყვაზე და ერთი და იგივე საგნებზე) იმასთან დაკავშირებით, ადამიანი იმყოფება სახლში, სამსახურში, სტუმრად, თეატრში, კაზინო და ა. შ.

დიდი ჰემისფეროვანის ქერაში აგწნებისა და შეკავების ურთიერთობა

აგწნებისა და შეკავების ირადიაცია და კონცენტრაცია. პირობითი რეფლექსების გამომუშავებისას შემჩნეული პირობითი რეფლექსის გენერალიზაცია ი. პავლოვმა ახსნა იმით, რომ პირობითი გამაღიზიანებლის ყოველი მოქმედების დროს აგწნება ქერქის იმ უჯრედებიდან, რომლებიც ამ დროს უშუალოდ ღიზიანდებიან, ირადიაციას განიცდის მეზობელ უჯრედებზე და მათაც ჩართავს წარმოქმნილ დროებით კავშირში.

თანამედროვე ჰისტოლოგიურმა და ელექტროფიზიოლოგიურმა გამოკვლევებმა გვიჩვენეს, რომ ქერქის როგორც სენსორულ, ასევე განსაკუთრებით ასოციაციურ ზონებში არსებობს მრავალრიცხოვანი ნერვული გზები (ჰორიზონტალური ბოჭკოები), რომლებიც აერთებენ მეზობლად მდებარე ნერვულ უჯრედებს.

მაგრამ ამ ჰორიზონტალურ გზებთან ერთად ქერქის ერთი ნაწილიდან მეორეში აგწნების ირადიაციაში, როგორც ჩანს, მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ვერტიკალური გზებიც: ქერქი — ქერქქვეშა — ქერქი, განსაკუთრებით ისინი, რომლებიც გაივლიან ტვინის ღეროს რეტიკულურ ფორმაციაზე. ასე მაგალითად, ნერვული იმპულსების განმუხტვა, რომელიც გამოწვეულია სტრაჟენში დასველებული ქაღალდის მოთავსებით ქერქის ერთ-ერთ ნაწილზე, ვრცელდება მოპირდაპირე ნახევარსფეროებზე ორივე ჰემისფეროების ქერქის შემაერთებელი კორძიანი სხეულის გადაკვეთის მიუხედავად. რეტიკულური სისტემის ფუნქციითა დათრგუნვა ფარმაკოლოგიური აგენტით — ამინაზინით (ქლორპრომაზინი) — წყვეტს აგწნებათა ასეთ გადაცემას.

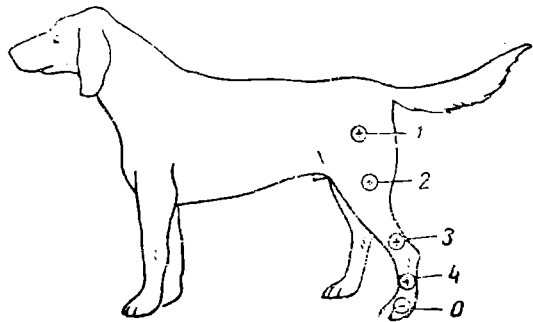
გამაღიზიანებელთა დიფერენცირებას პროცესში შინაგანი შეკავება ზღუდავს აგწნების ირადიაციას, ხელს უწყობს მის კონცენტრაციას ნეირონთა განსაზღვრულ ჯგუფებში.

პირობით რეფლექსებზე შემაკავებელ გამაღიზიანებელთა მოქმედების შესწავლამ ი. პავლოვი მიიყვანა დასკვნამდე, რომ არა მარტო აგწნებას, არამედ შეკავებასაც ასევე აქვს უნარი ირადიაციისა და კონცენტრაციისა.

შეკავების ირადიაცია ნაჩვენებია იყო ნ. კრასნოგორსკის შემდეგი ცდით. ძაღლის უკანა ფეხზე ერთიმეორის გვერდით ამაგრებდნენ 5 შემხებს კანის სხვადასხვა უბნების მექანიკური გაღიზიანებისათვის, როგორც ეს ნაჩვენებია 269-ე სურათზე. ოთხი ზედა შემხები გამოიყენებოდა დადებითი პირობითი

გამალიზიანებლის სახით: მათი მოქმედებით ძალში იწვევდნენ ნერწყვის გამოყოფას. ქვედა შემხებით გალიზიანება კი არ უღლებოდა საკვების მიცემასთან და ამიტომ იწვევდა შეკავების ეფექტს. ცდებმა გვიჩვენეს, რომ თუ კანის სხვა უბნების გალიზიანება გამოიყენებოდა ქვედა შემხების მოქმედების შემდეგ, მაშინ კანის ამ სხვა უბნების გალიზიანების ეფექტები მკვეთრად იცვლებოდა: კანის მახლობელი პუნქტის გალიზიანება სრულიად აღარ იწვევდა ეფექტს, ხოლო კანის უფრო მოშორებული პუნქტების გალიზიანების ეფექტები შესუსტებული იყო და მხოლოდ ყველაზე დაშორებული შემხებით კანის გალიზიანება იწვევდა ძლიერ პირობით რეფლექსს. ასეთი შედეგის ნახვა შეიძლება მაშინ, თუ დადებითი გამალიზიანებლები გამოიყენება შემაკავებელი აგენტის მოქმედების მხოლოდ მოკლე დროის (მაგ. 1 წუთის) გავლის შემდეგ. უფრო მეტი დროის გავლის შემდეგ რეფლექსის შეკავება სუსტდება და პირობითი რეფლექსები აღდგებიან.

ი. პავლოვმა ეს მონაცემები ახსნა იმით, რომ შემაკავებელი პირობითი გამალიზიანებლის მოქმედებისას ქერქის უჯრედებში, რომელნიც მიმდებლობენ გალიზიანებას, ვითარდება შეკავება; ეს პროცესი ჯერ ირადირებს ქერქში, შემდეგ კონცენტრირდება გამოსავალ პუნქტში. შეკავების ირადიაცია სხვადასხვა ძალში ვითარდება სხვადასხვა სიჩქარით დაწყებული 20 წამიდან 5 წუთამდე, შეკავების კონცენტრირება წარმოებს 4—5-ჯერ უფრო ნელა.



სურ. 269. ნ. კრასნოგორსკის ცდის სქემა, რომელიც გვიჩვენებს კანის ანალიზატორში მდიფერენცირებული შეკავების ირადიაციას.

0 — მდიფერენცირებული გამალიზიანებელი, 1, 2, 3 და 4 — დადებითი პირობითი გამალიზიანებლები.

შინაგანი შეკავების ირადიაციის მოვლენის ბუნება ჯერ ნათელი არ არის. აგზნებისა და შეკავების ინდუქცია დიდი ზემოქმედების ქერქში. პირობითი რეფლექსების შესწავლის მიზნით დაყენებულ ცდებში შემჩნეული იყო, რომ შემაკავებელი გამალიზიანებლის (მაგ. დიფერენცირების) გამოყენების რამდენიმე წამის შემდეგ, პირობითი გამალიზიანებელთა ეფექტი რიგ შემთხვევებში იყო მნიშვნელოვნად გაძლიერებული. სწორედ ასევე შემჩნეული იყო, რომ დადებითი გამალიზიანებელთა მოქმედების შემდეგ მდიფერენცირებული აგენტის შემაკავებელი მოქმედება ძლიერდება. ეს წარმოადგენს დადებითი და უარყოფითი თანმიმდევრული ინდუქციის პროცესების შედეგს (აგზნება შეკავების შემდეგ და შეკავება აგზნების შემდეგ), რაც დამახასიათებელია ცენტრალური ნერვული სისტემის სხვა განყოფილებებისათვისაც. რამდენადაც დადებითი ინდუქციის მოვლენები (დადებითი რეფლექსის გაძლიერება შემაკავებელი გალიზიანების შემდეგ) ვლინდებიან შემაკავებელი აგენტის მოქმედების ჩათავების შემდეგ მხოლოდ პირველ წამებში და შეიცვლებიან პირობითი რეფლექსების შესუსტებით, დაასკვნეს, რომ ინდუქციის მოვლენები წინ უსწრებენ შეკავების ირადიაციას. ინდუქცია მხოლოდ იმ შემთხვევაში

აღმოცენდება, თუ შემთავებული გამალიზიანებული ქერქში იწვევს კონცენტრირებულ შეკავებას.

დადებითი და უარყოფითი ინდუქციის ფენომენებს ბევრი საერთო აქვთ: რეცეპციის ორგანოთა შესწავლისას აღწერილ კონტრასტის მოვლენებთან.

ნერვული სისტემის ტიპი

პირობითი რეფლექსური მოქმედება დამოკიდებულია ნერვული სისტემის ინდივიდუალურ თვისებებზე. ამ თვისებათა ერთობლიობა, რომელიც მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს უმაღლესი ნერვული მოქმედების ხასიათს, განპირობებულია მოცემული ინდივიდის მემკვიდრეობითი თავისებურებებით და მისი ცხოვრების გამოცდილებით და ნერვული სისტემის ტიპი ეწოდება. უკანასკნელზე, ყველა დანარჩენ თანასწორ პირობებში, დამოკიდებულია ერთი და იგივე სახის ცხოველებში პირობითი რეფლექსების განვითარების სხვადასხვა სიჩქარე, მათი სიდიდე და სიმტკიცე, შინაგანი და გარეგანი შეკავების ინტენსივობა, ნერვული პროცესის ირადიაციისა და კონცენტრაციის სისწრაფე, უნარი ინდუქციისადმი და მეტი თუ ნაკლები წინააღმდეგობის უნარიანობა უმაღლესი ნერვული მოქმედების პათოლოგიური მდგომარეობის გამომწვევ სხვადასხვა გავლენისადმი.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების ინდივიდუალურ თავისებურებათა მთელი კომპლექსის შესწავლის საფუძველზე დადგენილია ნერვული სისტემის ძირითადი ტიპები და შეიძლება განსაზღვრული იქნეს, თუ რომელ ტიპს ეკუთვნის ესა თუ ის ორგანიზმი. ი. პავლოვი ხელმძღვანელობდა რა მრავალი წლის განმავლობაში ძაღლების პირობითი რეფლექსების ლაბორატორიული შესწავლით, ტიპების კლასიფიკაციის დროს ძირითად მნიშვნელობას აკუთვნებდა ნერვული სისტემის რამდენიმე თვისებას, რომელთაც იგი თვლიდა ნერვული აქტივობის საიმედო მაჩვენებლად. ამ მაჩვენებლებს წარმოადგენენ ჯერ-ერთი, აგზნებისა და შეკავების პროცესების ძალა, მეორე, მათი წონასწორობა, ანუ სხვანაირად რომ ვთქვათ, აგზნების ძალისა და შეკავების ძალის ურთიერთშეფარდება და მესამე, მათი ძვრადობა, ანუ სიჩქარე, რომლითაც აგზნება შეიძლება შეიცვალოს შეკავებით, და პირიქით.

რექსპერიმენტულ პრაქტიკაში გვხვდება ოთხი ძირითადი ტიპი: 1) ძლიერი, მაგრამ გაუწონასწორებელი, წონასწორობას მოკლებული ტიპი, რომელიც ხასიათდება მით, რომ მასში აგზნების პროცესები ჭარბობენ შეკავების პროცესებს; 2) ძლიერი, გაწონასწორებული ტიპი, ნერვული პროცესების ძლიერი ძვრადობით („ცოცხალი“, მოძრავი ტიპი); 3) ძლიერი, გაწონასწორებული ტიპი, ნაკლებად ძვრადი ნერვული პროცესებით („მშვიდი“, ნაკლებად მოძრავი, ანუ ინერტული ტიპი); 4) სუსტი ტიპი, რომელიც ხასიათდება როგორც აგზნების, ასევე შეკავების ძალიან სუსტი განვითარებით; მისთვის დამახასიათებელია სწრაფი დაძაბუნება, რომელიც იწვევს შრომის უნარის დაკარგვას.

ი. პავლოვის აზრით, ცხოველებზე ჩატარებულ ცდებში გამოვლინებული ნერვული სისტემის ეს ოთხი, ზევით აღნიშნული ტიპი, ემთხვევა ჯერ კიდევ პიპოკრატეს მიერ დადგენილ ადამიანთა ოთხ ტემპერამენტს. ძლიერი, გაუწონასწორებელი ტიპი აგზნების სიჭარბით ქოლერიკულ ტემპერამენტს ემთხვე-

ვა; ძლიერი გაწონასწორებული, მოძრავი — სანგვინიკურს; ძლიერი, გაწონასწორებული, ნაკლებად მოძრავი — ფლეგმატიკურს, და ბოლოს, სუსტი — მელანქოლიკურს.

ნერვული სისტემის სხვადასხვა ტიპის ცხოველები განსხვავდებიან თავისი სხვადასხვა შეგუებადობით გარემოს სხვადასხვა გავლენისადმი და სხვადასხვანაირი მდგრადობით ავადმყოფობის გამომწვევი აგენტების მიმართ. ასე, მაგალითად, გაწონასწორებული ნერვული სისტემის მქონე ცხოველთა ტიპებში ძალიან ძნელია უმაღლესი ნერვული მოქმედების მოშლილობის — ნევროზის, ანუ პავლოვის ტერმინოლოგიით ნერვული მოქმედების „ჩაშლის“ გამოწვევა. ცხოველებს, რომელთაც აქვთ სუსტი ან ძლიერი, მაგრამ გაუწონასწორებელი ნერვული სისტემა, უმეტესად მიდრეკილება აქვთ პირობითრეფლექსური მოქმედების დარღვევებისადმი. განსაკუთრებით ხშირად უვითარდებათ სხვადასხვა სახის ნევროზი და ნერვული მოქმედების „ჩაშალი“ ნერვული სისტემის სუსტი ტიპის წარმომადგენლებს. ნერვული სისტემის ამ ტიპის წარმომადგენლებს ძნელი სასიცოცხლო მდგომარეობების, სიგნალთა დიფერენცირების რთული ამოცანების, მეტისმეტად ძლიერი შემზარავი გაღიზიანებებისა და სხვ. ზეგავლენით განსაკუთრებით ადვილად უვითარდებათ უმაღლესი ნერვული მოქმედების ხანგრძლივი მოშლილობანი.

პირობითრეფლექსური მოქმედების პათოლოგიური დარღვევები

პირობითრეფლექსური მოქმედების ძირითად კანონზომიერებათა გამორკვევამ ი. პავლოვს საშუალება მისცა შეესწავლა მისი დარღვევებიც. ამით ჩაეყარა საფუძველი უმაღლესი ნერვული მოქმედების ექსპერიმენტულ პათოლოგიას, რომელსაც ესოდენ დიდი მნიშვნელობა აქვს ფსიქიატრიისა და კლინიკური ნევროლოგიისათვის.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების პათოლოგიის მიზეზი შეიძლება იყოს შხამების მოქმედებით გამოწვეული მწვავე ან ქრონიკული მოწამელები, ინფექციები, სხვადასხვა ორგანოთა ფუნქციების დარღვევები, კერძოდ, სისხლის მიმოქცევის, სუნთქვის, საჭმლის მონელების, გამოყოფის დარღვევები, მტკივნეული გაღიზიანებანი, ენდოკრინული ჯირკვლების შინაგანი სეკრეციის ცვლილებები და ა. შ.

განსაკუთრებით საინტერესოა ეგრეთწოდებული ექსპერიმენტული ნევროზები, რომლებიც წარმოადგენს დიდი პემისფეროების ქერქის პათოლოგიურ მდგომარეობას და შეიძლება აღმოცენდნენ ნერვული სისტემისა და ორგანიზმის სხვა ორგანოთა რაიმე ანატომიური დაზიანების გარეშე. ექსპერიმენტული ნევროზი წარმოადგენს უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფუნქციურ დარღვევას, ანუ მოშლას. იგი შეიძლება აღმოცენდეს თავის ტვინის მოქმედების რთულ პირობებში, რომელიც იწვევს ნერვული პროცესების გადაძაბვას. ასე, მაგალითად, ექსპერიმენტული ნევროზები ვითარდებოდნენ ძლიერი პირობითი და უპირობო გამღიზიანებელთა გამოყენების, რთული და ნატიფი დიფერენცირების (ორი, ძალიან ახლოს მყოფი ტონის ან ორი მსგავსი ფიგურის დიფერენცირება) მრავალ შემთხვევაში, შემაკავებელი სიგნალების ხანგრძლივი (რამდენიმე წუთის მანძილზე) გამოყენებისა და შემაკავებელი გაღიზიანებიდან პირობით გაღიზიანებაზე სწრაფი გადასვლისას.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების პათოლოგიური მდგომარეობა ხშირად აღმოცენდება სიცოცხლისათვის საშიშ სიტუაციაში. ამ მხრივ აღსანიშნავია ა. სპერანსკის მიერ აღწერილი ექსპერიმენტული ნევროზის შემთხვევა. ლენინგრადში დიდი წყალდიდობის შემდეგ ძალს განუვითარდა ნორმალური პირობითრეფლექსური მოქმედების დარღვევა, რომელიც გამოიხატებოდა ყველა პირობითი რეფლექსების გაქრობაში და პირობით რეფლექსებზე ცდის დროს, საჭმელზე უარის თქმაში. უმაღლესი ნერვული მოქმედების შედარებით ნორმალური მდგომარეობა აღდგა მხოლოდ 1 1/2 თვის შემდეგ. მაგრამ საკმარისი იყო იმ კაბინაში, სადაც ცდა წარმოებდა, წყლის ნაკადის შეშვება, რათა კვლავ აღმოცენებულიყო პირობითი რეფლექსების დარღვევა. ხმაური წყლის დაქცევისას და იატაკზე ტბორის დანახვა, წარმოადგენდა

იმ უპირობო გაღიზიანებათა პირობით სიგნალებს, რომელნიც ცხოველმა მიიღო წყალიდობის დროს და ამიტომ მათ გამოიწვიეს პათოლოგიური მდგომარეობის განვითარება.

ექსპერიმენტული ნევროზები ვლინდებიან ან შეკავების, ან აგზნების შესუსტებაში, ან მათი ძვრადობის ცვლილებებში. შეკავების პროცესის ძალის დაქვეითებისას ირლვევა გამაღი-ზიანებელთა დიფერენცირება, პირობითი რეფლექსების ჩაქრობა და დაყონება; აგზნების შე-სუსტებისას პირობითი რეფლექსების სიდიდე მცირდება. ნერვულ პროცესთა ძვრადობის ცვლილება ვლინდება ან მათ ინერტულობაში, შეჩერებაში ან მეტისმეტ ძვრადობაში, ირა-ლიაციისადმი კარგად გამოხატულ მიდრეკილებაში.

ექსპერიმენტული ნევროზების დროს ხშირად დამახასიათებლად იცვლება ურთიერთშე-ფარდება პირობით გამაღიზიანებლის ძალასა და პირობითი რეფლექსის სიდიდეს შორის.

ნევროზული მდგომარეობის განვითარების დასაწყისში აღინიშნება გათანაბრების ფაზა: სხვადასხვა ძალის გამაღიზიანებლები იწვევენ დაახლოებით თანაბარ რეფლექსურ პასუხებს, ამ ფაზას მოყვება პარადოქსული ფაზა; აქ ხდება პირობითი სიგნალის ძა-ლასა და პირობითი რეფლექსის სიდიდეს შორის ნორმალური თანაფარდობის გაუქმდართება: ძლიერი პირობითი გამაღიზიანებლები იწვევენ სუსტ ეფექტს, სუსტები კი — ძლიერ ეფექტს. ნევროზული მდგომარეობის შემდგომი განვითარებისას მკვეთრად ქვეითდებიან როგორც ძლიერი, ისე სუსტი პირობითი აგენტების ეფექტები (ნარკოზული ფაზა) და ბოლოს, განსაზღვრულ შემთხვევებში შესაძლებელია ულტრაპარადოქსული ფაზის ნახვა. იგი ხასიათდება იმით, რომ დადებითი პირობითი გამაღიზიანებლები იძლევიან შემაკავებელ ეფექტს, შემაკავებელი გამაღიზიანებლები კი, პირიქით, იწვევენ დადებით პირობით რეაქციას.

გათანაბრების, პარადოქსალური და ულტრაპარადოქსალური ფაზების ხანგრძლივობამ შეიძლება მიაღწიოს რამდენიმე დღეს ან რამდენიმე კვირასაც კი. ზოგიერთ შემთხვევაში მყარი ნევროზული მდგომარეობის დროს პირობითი გამაღიზიანებლის ძალასა და პირობითი რეფ-ლექსის სიდიდეს შორის არსებული არანორმალური ურთიერთშეფარდება იღებს ქრონიკულ ხასიათს.

მსგავსი მოვლენები გვხვდება ზოგჯერ ექსპერიმენტული ნევროზის გარეშეც, სიფიზი-ლიდან ძილში გადასვლისას. ამასთან ძალღებზე ჩატარებულ ცდებში ხშირად აღინიშნება მდგომარეობა, რომელიც ხასიათდება კვებითი პირობითი რეფლექსის მამოძრავებელი კომპო-ნენტის შეკავებით და სეკრეტულის შენარჩუნებით: პირობითი გამაღიზიანებლის მოქმედებას საპასუხოდ გამოიყოფა ნერწყვი, ხოლო მოძრაობები საკვების ყუთისაკენ საკვების მიცემის შემდეგაც კი არ წარმოებს. რთული რეაქციის ცალკეული კომპონენტების ასეთი განცალკე-ვება აღინიშნება პიპნოზის დროსაც, რომელსაც ი. პავლოვი განიხილავდა როგორც პარცია-ლურ, ნაწილობრივ ძილს, რომელიც მოიცავს არა მთლიან ქერქს, არამედ მხოლოდ მის დიდ რაიონებს.

ყურადღებას იპყრობს ჩამოთვლილი ფაზების მსგავსება ნ. ვედენსკის მიერ აღწერილი პარაპიოზის ფაზებთან. მაგრამ არის ეს მსგავსება მხოლოდ გარეგნული თუ განპირობებულია პირობითი შეკავებისა და ნ. ვედენსკის პარაპიოზული შეკავების ბუნების პრინციპული ერთ-ნაირობით, ჯერ გაურკვეველია.

ნევროზულმა დარღვევებმა შეიძლება მოიცვას მთელი ჰემისფეროების ქერქი ან მისი ის ცალკეული უბნები, რომლებმაც განიცადეს გადაძახვა ან ფუნქციური დასუსტება. ქერქის ცალკეული უბნების ფუნქციითა დარღვევის შემთხვევაში უმაღლესი ნერვული მოქმე-დების ცვლილებები შეიძლება გამოვლინდნენ მხოლოდ განსაზღვრული მხედველობითი ან სმენითი, ან კანის გამაღიზიანებელთა გამოყენებისას.

მ. პეტროვას დაკვირვებით ღრმა ნევროზულმა მდგომარეობამ შეიძლება გამოიწვიოს სომატური დარღვევები, მაგალითად, კანის ეგზემატოზური დაზიანება, ზოგიერთ ზოგად დაავადებათა გაუარესება და გამწვავება.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების დარღვევები შეიძლება გრძელდებოდეს სხვადასხვა დროის მანძილზე: რამდენიმე დღიდან და კვირიდან რამდენიმე წლამდე. ტვინის ქერქის პათო-ლოგიური მდგომარეობის სიღრმე და ხანგრძლივობა დამოკიდებულია მის გამომწვევ მიზეზზე და ცხოველის ინდივიდურ თავისებურებაზე — მისი ნერვული სისტემის ტიპზე.

ნერვულ პროცესთა გადაძახვის შედეგად ცხოველში განვითარებულ პათოლოგიურ დარ-ღვევათა მოსპობა შეიძლება დასვენების გზით, ე. ი. პირობით რეფლექსებზე ცდების შეწყვე-ტით, რამდენიმე კვირით ან თვით, ცდის პირობების გაუმჯობესებით (ამისათვის ნევროზული მდგომარეობის გამომწვევ გაღიზიანებებს აღარ გამოიყენებენ). პირობითრეფლექსური მოქ-

მედების დარღვევათა სამკურნალოდ კარგ შედეგს იძლევა სამკურნალო ნივთიერებათა ხანით ბრომისა და კოფეინის მარილების გამოყენება. ნატრიუმის ბრომიდი აძლიერებს შეკავების პროცესებს, კოფეინი კი — აგზნების პროცესებს.

მოძრაობითი ჩვევების წარმოქმნის ფიზიოლოგიური მექანიზმები

დიდი ჰემისფეროების ქერქში დროებითი კავშირების წარმოქმნა და გან-
მტკიცება საფუძვლად უდევს მოძრაობითი ჩვევების წარმოქმნას
ე. ი. ტრენირების შედეგად ავტომატიზებული სამოძრაო აქტების გამომუშავე-
ბას. ადამიანის მიერ მისი სიცოცხლისა და მოღვაწეობის პერიოდში შეძენილი
ჩვევების რიცხვი მეტად დიდია. მათ ეკუთვნის ღვამაც, სიარულიც, სირბილიც
და სხვა შრომითი და სპორტული მოძრაობები.

ჩვევების გამომუშავებისას დროებითი ნეირონთაშორისი კავშირები ფორ-
მირდება ქერქის ეფექტორულ — პირამიდულ — ნეირონებსა და სამოძრაო და
სხვა ანალიზატორთა სენსორულ ქერქულ უჯრედთა შორის.

ასეთი კავშირების წარმოქმნის მექანიზმი შეიძლება შემდეგნაირად წარ-
მოვიდგინოთ.

ადამიანსა და უმაღლეს ცხოველებში ყოველი მოძრაობის წარმოქმნა არის
ქერქის პირამიდული ნეირონების პირობითი და უპირობო რეფლექსური აგზ-
ნების შედეგი. ამავე დროს თითოეულ მოძრაობას თან სდევს ქერქში აფე-
რენტული იმპულსების ნაკადის მოსვლა როგორც თვით მამოძრავებელი
აპარატის პროპრიოცეპტორებიდან, ისე სხეულის მრავალრიცხოვანი რეცეპ-
ტორებიდან, რომლებიც მონაწილეობენ ამ მოძრაობის შედეგების, ე. ი. ამ
მუშაობის ეფექტების აღქმაში.

ქერქის მოტორული ზონის ნეირონებისა და სხვა ზონების იმ ნეირონების
აგზნების განმეორებითი შეუღლება, სადაც აღწევს მოძრაობით და მისი შედე-
გებით წარმოებული აფერენტული იმპულსები, იწვევს დროებითი კავშირების
წარმოქმნას. ეს კავშირები უზრუნველყოფენ ნებისმიერი მოძრაო-
ბების განხორციელების შესაძლებლობას, ე. ი. მოძრაობებისა, რომლებიც
მიმართულია გარკვეული შედეგის მისაღებად.

თუ ცხოველის მოძრაობის შედეგს, მაგალითად თათის აწევის ან ბერკეტზე
თათის დაჭერის შედეგს, წარმოადგენს საკვების მიღება და ასეთი ეფექტი
რამდენიმეჯერ მეორდება, მაშინ ერთი მხრივ ჩონჩხის მუსკულატურის სახსრე-
ბისა და იოგების რეცეპტორებიდან მომავალი აფერენტული იმპულსაციის
მიმღებ სამოძრაო ანალიზატორის ქერქულ უჯრედებსა და მეორე მხრივ,
კვების ცენტრის უჯრედებს შორის მყარდება დროებითი კავშირები (ი. კო-
ნორსკი). ამ კავშირთა გამომუშავების მეოხებით ცხოველი თათის აწევას
ან ბერკეტზე თათის დაჭერას იწყებს ყოველთვის, როცა მისი კვების ცენტრი
აიგზნება; ექსპერიმენტში ძალზე ასეთი მდგომარეობა შეიძლება გამოწვეული
იყოს იმ გარემოს მოქმედებით, რომელშიც ჩვეულებრივ ძალს აკმევენ, ან
სხვადასხვა პირობით გამაღიზიანებელთა მოქმედებით, რომლებიც ადრე გა-

ნმტიცებული იყო უპირობო კვებითი გაღიზიანებით; ასევე თუ ადამიანის ხელის მოძრაობა — ღილაკზე ხელის დაჭერა — იწვევს სინათლის ჩართვას, მაშინ მხედველობისა და მამოძრავებელ ანალიზატორთა ნეირონებს შორის, რომლებიც მონაწილეობენ ამ მოძრაობისა და მისი შედეგების აღქმაში, წარმოიქმნებიან დროებითი კავშირები. ამიტომ ადამიანი ბნელ ოთახში შესვლისას ხელს აჭერს გამომრთველის ღილაკს სინათლის ჩასართველად და ა. შ.

არსებობის ბუნებრივ პირობებში ცხოველისა და ადამიანის მოძრაობითი ჩვევები უხშირესად წარმოიქმნება ს ი ნ ჯ ი ს ა და შ ე ც დ ო მ ე ბ ი ს მ ე - თ ო დ ი თ, ე. ი. სასინჯი საძიებო მოძრაობების შედეგად.

განვიხილოთ შემდეგი ცდა. მშვიდი ძალის მოთავსებულია გალიაში, რომლის კარის გაღება შეიძლება მხოლოდ საკეტზე თათის დაჭერით. ექსპერიმენტატორი გალისთან ახლო მანძილზე დებს ძეხვის ნაჭერს, რომელიც ცხოველში იწვევს კვების ცენტრის ძლიერ პირობითრეფლექსურ აგზნებას. დასაწყისში ძალის ცდილობს ღინგი გაყოს წნელებს შორის, რათა მიუახლოვდეს საკვებს. ამას იგი ვერ ახერხებს, მაშინ იგი ყოფს თათებს, რათა რომელიმე მათგანით მოიახლოვოს საკვები. ეს აგრეთვე არ იძლევა ეფექტს. ცხოველი ძლიერ აიგზნება, დგება უკან თათებზე და მთელი სხეულით აწევს კარს. ამ დროს ცხოველი შემთხვევით აწევს საკეტს, რომელიც მოტირალდება, კარი იღება და ცხოველი იღებს საკვებს. ასეთი ცდების განმეორებისას ცხოველი საკვების მისაღებად მაშინვე აკეთებს საკვების მიღებისათვის საჭირო მოძრაობას.

ასეთი მოძრაობითი ჩვევის წარმოქმნის მექანიზმი შემდეგში მდგომარეობს. საკვების დანახვით ან სუნით გამოწვეული კვების ცენტრის ძლიერი აგზნებისას, აგზნება კვების ცენტრიდან ირადირებს ქერქის სენსომოტორულ ზონაში (სამოძრაო ანალიზატორის ქერქული ბოლო), რაც იწვევს სხვადასხვა საძიებო მოძრაობების გაჩენას. ძალის მიერ ნაწარმოებ მრავალ მოძრაობათაგან მხოლოდ ერთი იწვევს საჭირო შედეგს, ე. ი. საკვების მიღებას. რამდენადაც ამ დროს საკეტის გახსნის სამოძრაო რეაქციების განხორციელებასთან დაკავშირებული პროპრიოცეპტული და მხედველობითი გაღიზიანებანი ულღდება უპირობო კვებით გაღიზიანებასთან. ამდენად, ერთი მხრივ, მამოძრავებელ და მხედველობის ანალიზატორის უჯრედებსა და, მეორე მხრივ, კვების ცენტრის უჯრედებს შორის წარმოიქმნებიან დროებითი კავშირები. მათი წარმოქმნა ცხოველს საშუალებას აძლევს შემდგომში სწრაფად გადაწყვიტოს ეს სამოძრაო ამოცანა.

მეტად მნიშვნელოვანია ის, რომ ყოველი ახალი ამოცანის გადაწყვეტისას ცხოველი პირველ რიგში იყენებს ადრე გამომუშავებულ მოძრაობით ჩვევებს ან მათ ცალკეულ შემადგენელ კომპონენტებს. თუ ზემოთ განხილულ მაგალითში შევცვლით გალიის გახსნის წესს, მაგალითად გავაკეთებთ ისე, რომ საკეტი იღებოდეს არა მასზე დაწოლით, არამედ მისი აწევის გზით, მაშინ ძალის ყველაზე ადრე ცდილობს გამოიყენოს თათის დაჭერის ძველი ხერხი და მხოლოდ შემდგომში, რამდენიმე უშედეგო ცდის შემდეგ, ე. ი. ძველი პირობითრეფლექსური რეაქციის განმეორებითი გაუმტკიცებლობის შემდეგ, იგი იწყებს სხვა სასინჯ მოძრაობების წარმოებას.

სასინჯი საძიებო მოძრაობების დახმარებით გამოუმუშავდება მრავალი მოძრაობითი ჩვევები ადამიანსაც. ამაში ადვილად დავრწმუნდებით, თუ დავაკვირდებით ბავშვის მოძრაობათა განვითარებას.

ბავშვი სიცოცხლის მე-4 — 5 თვეზე უკვე ცდილობს ხელი მოკიდოს საგანს, მაგალითად თვლების წინ დაკიდებულ კაშკაშა სათამაშოს, დასაწყისში ბავშვის ეს ცდა ქაოტური ხასიათისაა, რადგანაც ბავშვს ჯერ კიდევ არა აქვს ის დროებითი კავშირები, რომლებიც უზრუნველყოფენ თვლებისა და ხელების შეთანხმებულ მოძრაობებს. ბავშვი თვალებით აფიქსირებს სათამაშოს, მისკენ იწვდის ხელებს, მრავალჯერ უშედეგოდ და ეს გრძელდება მანამ, სანამ

ხელის გულით არ შეეხება საგანს, რაც საშუალებას აძლევს ხელი მოჰკიდოს მას. ასეთ მოძრაობებში დასაწყისში ჩვეულებრივ მონაწილეობს მთელი სხეულისა და სახის მუსკულატურა.

წვრთნასთან დაკავშირებით ბავშვის მოძრაობა ხდება სულ უფრო და უფრო ზუსტი. საგნის ხელით შეხება მიიღწევა სულ უფრო და უფრო მცირერიცხოვანი მცდარი მოძრაობების შედეგად და ბოლოს ბავშვი სწავლობს პირველსავე ცდაზე შეეხოს საგანს, მაგრამ იმისათვის, რომ საგანს ხელი ჩასჭიდოს, აუცილებელია მის მიმართ სწორად განალაგოს ხელის გული და თითები. ეს ცოდნა კი ბავშვს ჯერ კიდევ არა აქვს და აქაც კვლავ ჩნდება საძიებო მოძრაობების მთელი სერია, სანამ არ გამომუშავდება აუცილებელი მოძრაობითი ჩვევა. მნიშვნელოვნად გვიან ბავშვს უვითარდება უნარი ხელი ჩასჭიდოს პატარა საგნებს ცერი და საჩვენებელი თითების ურთიერთდაპირისპირების გზით.

დროებითი კავშირების წარმოქმნის იგივე მექანიზმი სასინჯი საძიებო მოძრაობათა გზით მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ბავშვის მყარად დგომის, სიარულის, სიბილის და ა. შ. ჩვევების გამომუშავების დროსაც. მოძრაობები, რომლებიც უზრუნველყოფენ სხეულის წონასწორობის შენარჩუნებას ან სივრცეში მის საჭირო გადაადგილებას, მტკიცდებიან, ყველა დანარჩენი კი, რომლებიც არღვევენ წონასწორობას, ან არ უზრუნველყოფენ სხეულის გადაადგილებას, კავდებიან.

დროებითა კავშირებმა შეიძლება იარსებონ მანამდე, სანამ პირობითი აგზნება ერთგვარად ავტომატურად განიცდის განმტკიცებას იმ აფერენტული იმპულსებით, რომლებიც წარმოიქმნებიან თვით მოძრაობით ან მისი შედეგებით.

ეს კავშირები შეკავდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მოძრაობა რაიმეს გამო შეწყვეტს სასარგებლო შედეგის მოცემას, როცა პირობითი აგზნების განმტკიცება უპირობო გაღიზიანებით აღარ ხდება.

სხვადასხვა ნებისმიერი მოძრაობების ანალიზს მივყავართ დასკვნამდე, რომ ყოველი მათგანის დასაწყისს წინ უსწრებს თვითონ იმ ქერქული უჯრედების კომპლექსის პირობითრეფლექსური აგზნება, სადაც შედიან აფერენტული იმპულსები მოძრაობის საჭირო შედეგის მიღებისას. უჯრედთა ეს კომპლექსი პ. ანოხინის მიერ წოდებულია მოქმედების აქცეპტორად.

მოქმედების აქცეპტორის უჯრედთა პირობითრეფლექსური აგზნება შეიძლება განხილული იყოს როგორც მომავლის წინასწარ ხედვის, მოძრაობის შედეგის წინასწარ განჭვრეტის მექანიზმი. ხოლო მოქმედების აქცეპტორის უჯრედებში აფერენტული იმპულსების მისვლა ამ შედეგის მიღებისას შეადგენს კმაყოფილების, წახალისების, მიზნის მიღწევის ემოციათა ფიზიოლოგიურ საფუძველს. არის იმის საფუძველი, რომ ამ შემთხვევაში რეაქციაში ჩაირთვებიან აგრეთვე გარკვეული ქერქქვეშა სტრუქტურები, რომლებიც დაკავშირებულია ემოციურად დადებითი რეაქციების განხორციელებასთან.

ძ ი ლ ი

ძილი წარმოადგენს უმაღლესი ცხოველების ორგანიზმის დაუძლეველ მოთხოვნილებას. ადამიანი სიცოცხლის მესამედს ატარებს ძილში, რომელიც პერიოდულად ვითარდება.

ძილის ყველაზე მუდმივ და არსებით სიმპტომებად ითვლება ნერვული სისტემის, კერძოდ, თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის აქტივობის დაქვეითება და გარემოსთან კონტაქტის შეწყვეტა.

გარე სამყაროსთან ორგანიზმის კონტაქტის გაწყვეტა წარმოებს ჩვეულებრივ სწრაფად, თითქოს უეცრად, და ასევე სწრაფად შეიცვლება სიფხიზლით ე. ი. ნერვული სისტემის აქტივობის აღდგენით და მასთან დაკავშირებულ გარემო სამყაროსთან ადექვატური კონტაქტის აღდგენით. განსაკუთრებით მკვეთრ ცვლილებებს ძილის დროს ადგილი აქვს უმაღლეს ნერვულ მოქმედებისა და სენსომოტორულ სფეროში.

დამახასიათებელია ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილებები ძილის დროს. სიფხიზლიდან ძილში გადასვლა, როგორც წესი, მიმდინარეობს ქერქული რიტმების შენელებით, ელექტროენცეფალოგრამაში მაღალამპლიტუდიანი ალფა-, ტეტა- და დელტა-რხევების გამოჩენით, სიფხიზლის მდგომარეობისათვის დამახასიათებელი სწრაფი ბეტა-რიტმის ნაცვლად. თუმცა უკანასკნელ დროს აღწერილია ღრმა ძილის ფორმები, რომლის დროსაც ელექტროენცეფალოგრამაზე ნელი რიტმები შეიცვლება დაბალამპლიტუდიანი მაღალი სიხშირის მქონე რხევებით, იმის მსგავსი რხევებით, რომელნიც სიფხიზლის დროს გვხვდება; ვარაუდობენ, რომ ეს დაკავშირებულია სიზმართან.

ღრმა ძილის დროს მკვეთრადაა გამოხატული კუნთოვანი ტონუსის დაქვეითება. მძინარე ადამიანს კუნთების უმრავლესობა მთლიანად მოდუნებული აქვს. ამით აიხსნება მჯდომარე მდგომარეობაში მძინარე ადამიანს თუ რატომ უვარდება ხელებიდან საგნები, რომლებიც მას ძილის წინ ეჭირა ხელში, რატომ იხრება თავი გვერდზე, ხოლო ტანი ეშვება.

მაგრამ მუსკულატურის მოდუნება და მისი ტონუსის დაცემა არ წარმოადგენენ ძილის მუდმივ და აუცილებელ კომპონენტებს. თვით ნორმალური ძილის პირობებში შესაძლებელია სხვადასხვა მოძრაობა და გარკვეული პოზიის ხანგრძლივად შენარჩუნება, მაგალითად, მჯდომარე მდგომარეობაში ძილის დროს. ეგრეთწოდებული ჰიპნოზური ძილის ზოგიერთი ფორმის, მაგალითად, კატალეპსიური ძილის დროს, აღინიშნება კუნთოვანი ტონუსის მკვეთრი მომატება: კი: მგრძნობელობის ყველა სახე, ე. ი. მხედველობა, სმენა, გემოვნება, ყნოსვა და კანის მგრძნობელობა, ძლიერ დაქვეითებულია. მძინარე ადამიანში ამა თუ იმ რეაქციის გამოსაწვევად საჭიროა გაღიზიანების გაცილებით დიდი ძალის გამოყენება, ვიდრე სიფხიზლის პერიოდში.

ძილის დროს რეფლექსური ფუნქცია მკვეთრადაა შესუსტებული. პირობითი რეფლექსები შეკავებულია, უპირობო — მნიშვნელოვნად დაქვეითებული. ამ რეფლექსების გაღიზიანების ზღურბლი მნიშვნელოვნად მომატებულია, ლატენტური პერიოდი გახანგრძლივებულია. ძილის სურათში ვეგეტაციური ფუნქციის ცვლილებებთან შედარებით დომინირებენ სენსომოტორული ცვლილებები.

ღრმა, მშვიდი ძილის დროს სუნთქვა ხდება მნიშვნელოვნად იშვიათი, თანაბარი; გაზთა ცვლა და ძირითადი ცვლა რამდენიმედ ქვეითდება; გულის შეკუმშვების სიხშირე მცირდება; არტერიული წნევა ეცემა; თირკმლების მიერ წარმოქმნილი შარდის რაოდენობა მცირდება.

ადამიანის სხეულის ტემპერატურა დამის ძილის დროს დაქვეითებულია.

მაგრამ, ეს ძილის რაიმე პირდაპირ სპეციფიკურ გავლენასთან უშუალო დამოკიდებულებაში არ იმყოფება. ადამიანში ტემპერატურის დღე-ღამური მერყეობა — სხეულის ტემპერატურის დაკლება ღამით და მომატება დღისით (დღე-ღამური მინიმალური ტემპერატურა აღინიშნება დაახლოებით 3—5 საათზე, მაქსიმალური 16 — 18 საათზე) — აღინიშნება აგრეთვე ძილის გარეშე ან მისი გაუქმდობის დროს, ე. ი. დღისით ძილისა და ღამის სიფხიზლის დროს.

ძილის სახეები

არსებობს ძილის რამდენიმე სხვადასხვა სახე: 1) პერიოდული დღე-ღამური ძილი; 2) პერიოდული სეზონური ძილი (ცხოველების ზამთრის ან ზაფხულის ძილი); 3) სხვადასხვა ქიმიური ან ფიზიკური აგენტებით გამოწვეული ნარკოზული ძილი; 4) ჰიპნოზური ძილი; 5) პათოლოგიური ძილი. ძილის პირველი ორი სახე ძილის ფიზიოლოგიურ სახეს წარმოადგენს. უკანასკნელი სამი სახე კი — ორგანიზმზე განსაკუთრებული არაფიზიოლოგიური ზემოქმედების შედეგია. ასე, ნარკოზული ძილის გამოწვევა შეიძლება ეთერის ან ქლოროფორმის ორთქლის შესუნთქვით, ორგანიზმში ალკოჰოლის, მორფიუმის და სხვა მრავალი მხამების შეყვანით, წყვეტილი ელექტრული დენით (ელექტრონარკოზი) და სხვა მრავალი ზემოქმედებებით. პათოლოგიური ძილი თავისი ეტიოლოგიისა და გამოვლინების მიხედვით შეიძლება დაიყოს რიგ ნაირსახეობად. იგი წარმოიქმნება ტვინის ანემიის დროს, ე. ი. მისი სისხლით მომარაგების უკმარისობის, ტვინზე ზეწოლის, დიდ ჰემისფეროებში სიმსივნის განვითარების ან ტვინის ღეროს ზოგიერთი მიდამოს დაზიანების დროს. ხშირად პათოლოგიური ძილი შეიძლება გრძელდებოდეს ხანგრძლივი დროის: მრავალი დღის, კვირის, თვისა და წლების განმავლობაშიც კი. პათოლოგიური ძილი შეიძლება მიმდინარეობდეს, როგორც კუნთოვანი ტონუსის დაქვეითებით, ასევე მისი მომატებით.

დიდ ინტერესს იწვევს ჰიპნოზური ძილი, რომლის გამოწვევა შეიძლება გარემოს დამაჰიპნოზებელი, ძილის მომგვრელი მოქმედებით და ჰიპნოტიზატორის მოქმედებებით, რომელიც შთააგონებს ძილის მოთხოვნილებას. ჰიპნოზური ძილის დროს შეიძლება ნებისმიერი ქერქული აქტივობის გამოთიშვა გარე სამყაროსთან ნაწილობრივი კონტაქტის შენახვისა და სენსორიკული მოქმედების არსებობისას. კუნთოვანი სისტემის ნერვული ცენტრები ჰიპნოზური ძილის დროს შეიძლება იმყოფებოდეს. როგორც უკიდურესი დათრგუნვის, შეკავების, ასევე აგზნების მდგომარეობაში.

პერიოდული დღე-ღამური ძილი. ზრდასრულ ადამიანებს აქვთ ძილის მონოფაზური (დღე-ღამეში ერთჯერ) ან უფრო იშვიათ შემთხვევაში დიფაზური (ორჯერ დღე-ღამეში) ტიპი; ბავშვებს კი — ძილის პოლიფაზური ტიპი.

ახალშობილის დღე-ღამური ძილის საერთო ხანგრძლივობა აღწევს 21 საათს; 6 თვიდან 1 წლამდე ასაკის ბავშვს სძინავს დღე-ღამეში 14 საათამდე. 4 წლის ასაკში — 12 საათამდე, 10 წლის ასაკში — 10 საათამდე, ზრდასრულ ადამიანებს დღე-ღამეში სძინავთ საშუალოდ 7 — 8 საათამდე. მოხუცებულობაში ძილის ხანგრძლივობა რამდენადმე მცირდება.

ხანგრძლივი სრული უძილობის დროს 3 — 5 დღე-ღამის განმავლობაში ჩნდება ძილის ნებისმიერად დაუძლეველი მოთხოვნილება: ძილის თავიდან

აცილება შეიძლება მხოლოდ ძლიერი მტკიცეული გამაღიზიანებლებით, მაგალითად ნემსის ჩხვლეტით ან ელექტრული დენის მოქმედებით. 60—80 საათიანი ხანგრძლივობის უძილობის შედეგად ადამიანებში აღინიშნება ფსიქიკური რეაქციების სიჩქარის დაქვეითება, ადამიანი ადვილად იღლება გონებრივი მუშაობის დროს და თვით მუშაობა ნაკლებად ზუსტია. ხანგრძლივი უძილობის დროს ვეგეტაციური ფუნქციის ცვლილებები ძლიერ მცირეა; აღინიშნება მხოლოდ სხეულის ტემპერატურის მცირე დაქვეითება და პულსის უმნიშვნელო შენელება. ასეთი მცირე ცვლილებების არსებობის მიუხედავად, რომლებიც შეიძლება რეგისტრირებულ იქნას ფიზიოლოგიური ან ობიექტური ფსიქოლოგიური მეთოდებით, სუბიექტური შეგრძნებები 40—80 საათის უძილობის დროს შეიძლება მეტად მძიმე იყოს.

ძილის დროს ორგანიზმის რეაქციების გამოკვლევისას და გალვიებისათვის საჭირო გამაღიზიანებელი ძალის ზღურბლის განსაზღვრით შეიძლება წარმოდგენა ვიქონიოთ ძილის სიღრმეზე მის სხვადასხვა მომენტში.

ძილის სიღრმე მაქსიმალურია პირველ 2—3 საათში, შემდეგ იგი თანდათანობით მცირდება, ზოგიერთ ადამიანში ძილის სიღრმე კვლავ ძლიერდება ძილის მე-6 — 7 საათზე.

ძილის სიღრმეზე და სხვადასხვა გაღიზიანების საპასუხო რეაქციებზე დაკვირვებით გამოვლინდა, რომ ქერქული მოქმედების ზოგიერთი სახე და რეაქცია გარკვეულ გაღიზიანებებზე შეიძლება შენარჩუნებული იქნას ნორმალური პერიოდული ძილის დროს. ამ მოვლენას ნაწილობრივი სიფხიზლე ეწოდება.

გაღიზიანებებს, რომელთა მიმართაც რეაქტიულობა შენახულია და რომლებიც სწრაფად იწვევენ გაღვიძებას, მიეკუთვნებიან მოცემული ინდივიდისათვის განსაკუთრებული ინტერესის მქონე სიგნალები. ძილის დროს ტვინის ქერქის ნაწილობრივი სიფხიზლის მაგალითები შეიძლება ვნახოთ დედაზე, რომელიც იღვიძებს ბავშვის სუსტ ამოკენსაზე, მაგრამ სრულიად არ რეაგირებს სხვა უფრო ძლიერ ბგერებზე; მორიგეზე, რომელიც იღვიძებს ტელეფონის ზარზე; სამხედრო პირზე, რომელიც უცბად წამოხტება ლოგინიდან სასიგნალო საყვირის ხმაზე.

ძილის თეორიები

ი. პავლოვმა დაამუშავა ძილის მწყობრი თეორია, რომლის თანახმად ძილი და შინაგანი შეკავება — ერთი და იგივე პროცესია. პავლოვის სწავლების თანახმად, ძილი არის ფართოდ გავრცელებული, ირადირებული შეკავება, რომელიც მოიცავს დიდი ჰემისფეროების მთელ ქერქს და ეშვება ქერქქვეშა კვანძებში, შუამდებარე და შუა ტვინში.

ასეთ დასკვნამდე მიგვიყვანა იმ ცდებმა, რომლებშიც იყო ნაჩვენები, რომ სხვადასხვა პირობითი შემაკავებელი გამაღიზიანებლების განმეორებითი გამოყენება ძაღლებში იწვევს ძილიანობას, ხოლო რიგ შემთხვევებში, ღრმა ძილსაც, რომელიც მიმდინარეობს მუსკულატურის სრული მოღუწებით.

ფიზიოლოგიური ძილისა და პირობითი შეკავების დროს ელექტროენცეფალოგრამის ცვლილებების დაპირისპირებით დამტკიცდა ვარაუდი ამ პროცესების ბუნების ერთიანობისა და სისწორის შესახებ.

ორივე შემთხვევაში არსებობს ქერქული რიტმების მნიშვნელოვანი შენელება. განსხვავება მარტო იმაშია, რომ პირობითი შეკავების დროს რიტმების ეს შენელება ლოკალიზებულია ქერქის განსაზღვრულ მიდამოებში, რომლებიც დაკავშირებულნი არიან მოცემული პირობითი

რეფლექსის განხორციელებასთან, ხოლო ძილის დროს ნელი ტალღოვანი აქტივობა მთლიანად მოიცავს მთელ ქერქს.

ძილი ასრულებს მნიშვნელოვან დაცვით როლს, იცავს უჯრედებს გაღიზიანებათა გამომწვევლი გავლენისაგან. ქერქული უჯრედების ასეთი დაცვის აუცილებლობა დაკავშირებულია იმასთან, რომ ისინი განუწყვეტლივ იმყოფებიან აქტივობის მდგომარეობაში, რომელსაც თან ახლავს ენერგიით მდიდარი ფოსფოროვანი ნაერთების დაშლა, ცილებისა და ამინომჟავების გახლეჩა. ხანგრძლივი აქტივობა იწვევს იონური წონასწორობის ძვრებს (პროტონალაზ-მაში Na^+ იონების დაგროვებას და K^+ იონების დაკარგვას), ხოლო ეს იწვევს მოსვენების პოტენციალის, აგზნებადობის დონის, სინაპსური და მოქმედების პოტენციალების ამპლიტუდების ცვლილებებს და ა. შ.

პერიოდული ძილი, ე. ი. ქერქისა და უმაღლესი ქერქქვეშა ცენტრების განფენილი შეკავება უზრუნველყოფს მათ აღდგენას შემდგომი მოქმედებისათვის.

აღამიანებასა და ცხოველებში შემაკავებელი პირობითი გამაღიზიანებლების გავლენით განვითარებულ ძილს, ი. პ. პავლოვმა აქტიური უწოდა, დაუპირისპირა რა მას პასიური ძილი, რომელიც წარმოიქმნება დიდი ჰემისფეროების ქერქში აფერენტული იმპულსების ნაკადის მოსვლის სრული შეწყვეტის ან მკვეთრი შეზღუდვის შემთხვევებში.

აფერენტული იმპულსაციის მნიშვნელობა სიფხიზლის მდგომარეობის შენარჩუნებაში სავსებით სრულად შეფასა ჯერ კიდევ ი. სეჩენოვმა; მან ამ ფაქტს არგუმენტაცია გაუკეთა კლინიკური პრაქტიკიდან ტონილი ხანგრძლივი ძილის მდგომარეობის შემთხვევებით ისეთ ავადმყოფებში, რომელთაც აღენიშნებოდათ გრძნობათა ორგანოების ფუნქციების ფართო მოშლილობანი. ასე, შტრიუმპელის კლინიკაში აწარმოებდნენ დაკვირვებას ავადმყოფზე, რომელსაც ყველა გრძნობათა ორგანოებიდან შენარჩუნებული ჰქონდა მხოლოდ ერთი თვალისა და ერთი ყურის ფუნქცია. ვიდრე მისი თვალი ხედავდა, ხოლო ყური ისმენდა — აღამიანი ფხიზლობდა. მაგრამ როგორც კი ექიმები ავადმყოფს უზმობდნენ გარე სამყაროსთან კავშირის ამ ერთადერთ გზას, პაციენტი მაშინვე იძინებდა. ბოტკინის კლინიკაში დაკვირვების ქვეშ მყოფი ავადმყოფი ქალის ყველა გრძნობათა ორგანოებიდან ფუნქციონირებდა მხოლოდ ერთი — ხელის შეხებისა და უკნითოვანი გრძნობის რეცეპტორები. დღე-ღამის უმეტეს ნაწილს ეს ავადმყოფი ძილში ატარებდა და იღვიძებდა მხოლოდ ხელზე შეხებისას.

შემდეგში ნაჩვენებია იყო, რომ ძილი წარმოიქმნება ცხოველებშიც სამი ძირითადი ანალიზატორის — მხედველობითი, სმენითი და ყნოსვითი — პერიფერიული ნაწილების ოპერაციული დარღვევების შედეგად. ვ. გალკინი ძალეებს გადაუკვეთავდა შიგნითა ყურის ორივე ლოკოკინას. ასეთი ოპერაციის შემდეგ ძალლი ვარდებოდა ძილის მდგომარეობაში, რომელიც გრძელდებოდა დღე-ღამეში 23 საათზე მეტს. იგი იღვიძებდა მხოლოდ მოკლე ხნით შიმშილის გამო ან სწორი ნაწლავისა და შარდის ბუშტის რეცეპტორებისაგან მომავალი იმპულსების შედეგად.

ი. პავლოვის თეორიას ეწინააღმდეგებოდა ზოგიერთი კლინიციკისა და ფიზიოლოგის მიერ წამოყენებულ ძილის ცენტრის თეორია. ამ თეორიის დასადასტურებლად მთავარი საბუთი იყო ვ. პესის დაკვირვება; იგი კატებზე აწარმოებდა ტვინის ლეროვანი ნაწილის წინა განყოფილებების ელექტრულ გაღიზიანებას და ნახა, რომ განსაზღვრული პუნქტების გაღიზიანება იწვევს ძილს. ამ დროს გამოყენებული იყო წვრილი ელექტროდები, რომლებიც ქალაში გაკეთებული ზერელისა და დიდი ჰემისფეროების გავლით შეყავდათ შუამდებარე ტვინის უკანა ნაწილში. მრავალრიცხოვანი ცდების დროს ელექტრული გაღიზიანება იწვევდა ძილს, რომელიც არაფრით არ განსხვავდებოდა ნორმალური ძილისაგან. ცხოველები რამდენიმე წუთის მანძილზე მიტრიალ-მოტრიალდებოდნენ, ამოირჩეოდნენ ადგილს დასაწოლად, ნორმალური კატებივით კრუტუნებდნენ ძილის წინ და იძინებდნენ. ძილი გრძელდებოდა გამაღიზიანებლის შეწყვეტის შემდეგ რამდენიმე ხნის განმავლობაში. ძილის შეწყვეტა შეიძლებოდა გარეგანი ძლიერი გაღიზიანებებით და მისი ხელახლა გამოწვევა ელექტრული დენით, რომელიც გადიოდა შუამდებარე ტვინზე მოთავსებულ ელექტროდების გზით.

ჰესის მონაცემები კარგ კორელაციაში იყო ნევროპათოლოგიების დაკვირვებებთან და ლეოთარგიული ენცეფალიტით გარდაცვლილი აღამიანების თავის ტვინის ჰისტოლოგიური გამოკვლევების შედეგებთან. ამ დაავადებისათვის დამახასიათებელია ძილის მოშლა, ე. ი. პათოლოგიური ძილი ან პათოლოგიური სიფხიზლე მრავალი დღის განმავლობაში. დაზიანებული თავის ტვინის ჰისტოლოგიური სურათის გამოკვლევით ეკონომო პათოლოგიური ძილი მიმდინარე ენცეფალიტის შემთხვევებში ცვლილებები აღმოაჩინა ტვინის მე-3 პარაკუჭის უკანა კედელში და სილივის წყალსადენის კედლებში, ე. ი. შუამდებარე და შუა ტვინის საზღვარზე

მოთავსებულ მიდამოში. ეკონომოს თანახმად, ამ მიდამოში განლაგებულია ცენტრი, რომლისაგანაც დამოკიდებულია ძილის რეგულაცია. ძილის ცენტრის წინ მოთავსებულია მიდამო, რომელსაც ეკონომო სიფხიზლის ცენტრად თვლიდა. მის დაზიანებას თან ახლავს პათოლოგიური სიფხიზლის შემთხვევები.

ყველა ეს ფაქტი ახლებურად ახსნეს მას შემდეგ, რაც დადგინდა რეტიკულური ფორმაციის ფუნქციური მნიშვნელობა და გამოირკვა ურთიერთმოქმედება მასსა და დიდი ჰემისფერობის ქერქს შორის. შუამდებარე ტვინის რეტიკულური ფორმაციის და თალამუსის არასპეციფიკური ბირთვების გზით აფერენტული იმპულსების შესვლა ქერქში გამაქტივებელ გავლენას იჩენს ქერქულ ნეირონებზე და ხელს უწყობს ქერქის ქმედით ფხიზელ მდგომარეობას. ამ გავლენების მოცილება, რეტიკულური ფორმაციის დაზიანების ან ზოგიერთი სანარკოზო ნივთიერებების, მაგალითად ბარბიტურატების მოქმედებით, რეტიკულური ფორმაციის ფუნქციის გამოთიშვის გზით იწვევს ღრმა ძილს. თავის მხრივ ტვინის ღეროს რეტიკულური ფორმაცია იმყოფება დიდი ჰემისფერობის ქერქის განუწყვეტელი მატონიზებელი გავლენის ქვეშ.

როგორც ჩანს, ქერქსა და რეტიკულურ ფორმაციას შორის წრიული კავშირის არსებობა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ნორმალური ძილის წარმოქმნის მექანიზმში. მართლაც ქერქის უბნებში განვითარებულია შეკავება, რომელიც ატონიზირებს რეტიკულურ ფორმაციას, შეიძლება გამოიწვიოს ამ უკანასკნელის აღმავალი გამაქტივებელი გავლენის შესუსტება. ეს კი იწვევს მთელი ქერქის აქტივობის დაქვეითებას. ამრიგად, დასაწყისში ქერქის შემოსაზღვრულ უბნებში წარმოქმნილ შეკავებას შეუძლია მთლიანად დიდი ჰემისფერობის ქერქის შეკავების გამოწვევა.

ყველა შემთხვევაში ადამიანის ნორმალური ფიზიოლოგიური ძილი დაკავშირებულია ქერქში აღმოცენებულ შეკავებასთან. ამასთან ეს შეკავება შეიძლება გამოწვეული იქნას, როგორც ხანგრძლივი მუშაობის შედეგად განპირობებული ქერქული უჭრედების გადაღლით, ასევე გარემო პირობების ერთფეროვნებით, ე. ი. ერთი და იგივე ვამპლიზიანების ხანგრძლივი მონოტონური მოქმედებით. ძილის განვითარებაში დიდმნიშვნელოვან ფაქტორად ითვლება მოძრაობითი აქტივობის შემცირებაც, როდესაც ადამიანი წევბა საწოლში, რაც აქვეითებს აფერენტულ იმპულსაციას, და მასასადამე რეტიკულურ ფორმაციისა და ქერქის აქტივაციას.

უკანასკნელ წლებში ნაჩვენებია, რომ ძილის წარმოქმნაში მნიშვნელოვან როლს ასრულებენ აგრეთვე თალამუსის ზოგიერთი არასპეციფიკურ ბირთვებში განლაგებული ნეირონების განსაკუთრებული ჯგუფები. ამ ნეირონების აგზნება იწვევს ქერქული რიტმების შენელებას (სინქრონიზაციას), დამახასიათებელს სიფხიზლიდან ძილში გადასვლისათვის. თალამუსის რეტიკულური ფორმაციის ეს ნეირონები ანტაგონისტურ დამოკიდებულებაში იმყოფებიან შუა ტვინის აღმავალ გამაქტივებელ რეტიკულურ ფორმაციასთან, რომელიც იწვევს ქერქული რიტმების დესინქრონიზაციას და გაღვიძებას. პეისის ცდებში ცხოველებში ძილის წარმოქმნა წარმოადგენდა თალამუსის რეტიკულური ფორმაციის აღნიშნული ნეირონების აგზნების შედეგს.

ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედების თავისებურებანი

პირველი და მეორე სასიხანალო სისტემები

პირობითრეფლექსური მოქმედების ყველა ზემოაღწერილი კანონზომიერებანი საერთოა უმაღლესი ცხოველებისა და ადამიანისათვის. გარე სამყაროსა და ორგანიზმის შინაგანი მდგომარეობის სხვადასხვა სიგნალზე ადამიანსაც გამოუმუშავდება პირობითი რეფლექსები, თუ ექსტერო- და ინტერო-

რეცეპტორების სხვადასხვა გაღიზიანება შეუძლებელია უპირობო ან პირობითი რეფლექსის გამომწვევ რომელიმე გაღიზიანებებთან. შესაბამის პირობებში ადამიანსაც უვითარდება გარეგანი (უპირობო) ან შინაგანი (პირობითი) შეკავება. ადამიანშიც აღინიშნება აგზნებისა და შეკავების ირადიაცია და კონცენტრაცია, ინდუქცია, დინამიკური სტერეოტიპია და პირობითრეფლექსური მოქმედების სხვა დამახასიათებელი გამოვლინებანი.

ცხოველებისა და ადამიანისათვის საერთოა გარე სამყაროს უშუალო სიგნალების ანალიზი და სინთეზი, რაც შეადგენს სინამდვილის პირველ სასიგნალო სისტემას. ამის შესახებ ი. პავლოვი ამბობდა: „ცხოველისათვის სინამდვილე სიგნალიზირდება თითქმის მხოლოდ იმ გაღიზიანებებითა და მათი კვლით დიდ ჰემისფეროებში, რომლებიც უშუალოდ მოდიან ორგანიზმის მხედველობის, სმენისა და სხვა რეცეპტორების სპეციალურ უჯრედებში. ეს ის არის, რაც ჩვენ გვაქვს შთაბეჭდილებების, შეგრძნებებისა და წარმოდგენების სახით გარე სამყაროზე როგორც ზოგადბუნებრივ, ისე ჩვენ სოციალურ გარემოზე, გაგებული და დანახული სიტყვის გამოკლებით. ესაა — პირველი სასიგნალო სისტემა, რაც ჩვენ საერთო გვაქვს ცხოველებთან“.

ადამიანს მისი სოციალური განვითარების პროცესში, შრომითი მოქმედების შედეგად გაუჩნდა ტვინის მუშაობის მექანიზმის საგანგებო დამატება — მეორე სასიგნალო სისტემა, რომელიც დაკავშირებულია სიტყვიერ სიგნალიზაციასთან, მეტყველებასთან. სიგნალიზაციის ეს უაღრესად სრულყოფილი სისტემა მდგომარეობს წარმოთქმული (ხმამალა ან თავისთვის), გაგონილი და დანახული (კითხვისას) სიტყვების აღქმაში. მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარებამ არაჩვეულებრივად გააფართოვა და თვისობრივად შესცვალა ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედება. სიტყვიერი სიგნალიზაციის აღმოცენებამ ახალი პრინციპი შეიტანა დიდი ჰემისფეროების მოქმედებაში. „თუ ჩვენი შეგრძნებები და წარმოდგენები, — ამბობდა ი. პავლოვი, — რომლებიც ეხება გარე სამყაროს, ჩვენთვის არის სინამდვილის პირველი სიგნალები, კონკრეტული სიგნალები, — მაშინ მეტყველება, სპეციალურად პირველ რიგში მეტყველების ორგანოებიდან ქერქში მიმავალი კინესთეზური გაღიზიანებები მეორე სიგნალებია, სიგნალთა სიგნალები. ისინი წარმოადგენენ სინამდვილიდან განყენებას და იძლევიან განზოგადოების შესაძლებლობას, რაც შეადგენს ჩვენს ზედმეტ, სპეციალურად ადამიანურ, უმაღლეს აზროვნებას, რომელიც ჯერ ქმნის საერთო საკაცობრიო ემპირიზმს, და ბოლოს მეცნიერებასაც — გარემო სამყაროსა და თვით თავის თავში ადამიანის უმაღლესი ორიენტირების იარაღს“.

ადამიანი სიტყვიერი სიგნალებით აღნიშნავს ყველა იმას, რასაც აღიქვავს თავისი რეცეპტორების საშუალებით. სიტყვა, როგორც „სიგნალთა სიგნალი“ იძლევა განყენების საშუალებას კონკრეტულ საგნებიდან და მოვლენებიდან. სიტყვიერი სიგნალიზაციის განვითარებამ შესაძლებელი გახადა განზოგადოება და განყენება, რამაც თავისი გამოხატულება ჰპოვა ადამიანის ცნებებში „ყოველი სიტყვა (მეტყველება) უკვე ანზოგადოებს. გრძნობები გვიჩვენებენ რეალობას; აზრი და სიტყვა — ერთიანია“¹ — წერდა ვ. ლენინი. მეორე სასიგნალო სისტემა განუყრელადაა დაკავშირებული ადამიანის სოციალურ ცხოვრებასთან, წარმოადგენს იმ რთულ ურთიერთქმედებათა შედეგს, რომელ-

¹ ვ. ი. ლენინი. თხზულებათა სრული კრებული, მე-5 გამოცემა, ტ. 29, გვ. 246.

შიც იმყოფება ინდივიდუმი მის ირგვლივ საზოგადოებრივ გარემოსთან. სიტყვიერი სიგნალიზაცია, მეტყველება, ენა წარმოადგენენ ადამიანთა ურთიერთობის საშუალებებს, ისინი ადამიანს განუვითარდა კოლექტიური შრომის პროცესში. ამრიგად, მეორე სასიგნალო სისტემა სოციალურადაა დეტერმინებული.

საზოგადოების გარეშე — სხვა ადამიანებთან ურთიერთობის გარეშე — მეორე სასიგნალო სისტემა არ ვითარდება. აღწერილია შემთხვევები, როცა გარეული ცხოველების მიერ მოტაცებული ბავშვები ცოცხალი რჩებოდნენ და იზრდებოდნენ მხეცის ბუნავში. მათ არ ესმოდათ და არ იცოდნენ ლაპარაკი. ცნობილია აგრეთვე, რომ ადამიანები, რომლებიც ახალგაზრდა ასაკში ათეული წლებით იზოლირებულნი იყვნენ სხვა ადამიანების საზოგადოებიდან, იგიწყებდნენ ლაპარაკს; მათი მეორე სასიგნალო სისტემა აღარ ფუნქციონირებდა.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების მოძღვრების საფუძველზე შესაძლებელი გახდა მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციონირების კანონზომიერებათა გარკვევა. აღმოჩნდა, რომ აგზნებისა და შეკავების ძირითადი კანონები საერთოა პირველი და მეორე სასიგნალო სისტემებისათვის. ადამიანის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ყოველი აგზნება უკავშირდება მეტყველების აღქმისა და მისი გამოხატვის ზონებს, ე. ი. მეტყველების სენსორულსა და მოტორულ ცენტრებს. ამის დადასტურება მოცემულია ა. ივანოვ-სმოლენსკისა და მისი თანამშრომლების მიერ ბავშვებზე ჩატარებულ დაკვირვებებში.

რომელიმე ბგერით ან სინათლის სიგნალზე პირობითი რეფლექსის წარმოქმნის შემდეგ, მაგალითად ზარზე ან წითელი ნათურის ანთებისას პირობითი სიგნალის სიტყვიერი აღნიშვნა, ე. ი. სიტყვა „ზარი“ ან „წითელი სინათლე“ მაშინვე, უპირობო გამაღიზიანებელთან წინასწარი შეუღლების გარეშე იწვევს პირობით რეფლექსს. ცდის შებრუნებული პირობებისას, როცა პირობითი რეფლექსი გამომუშავებულია სიტყვიერ სიგნალზე, ე. ი., როდესაც პირობითი გამაღიზიანებლად არის სიტყვა „ზარი“ ან „წითელი სინათლე“, პირობითი რეფლექსი იწვევს გამაღიზიანებლად ზარის წკრიალის ან წითელი ნათურის ანთების პირველივე გამოყენებისას, თუმცა ეს გამაღიზიანებლები ადრე არასდროს არ ყოფილან შეუღლებული უპირობო გაღიზიანებასთან.

ლ. კოტლიარევსკის ზოგიერთ ცდებში უპირობო გამაღიზიანებლად იყო თვალის დაბნელება, რაც გუგის გაფართოებას იწვევს. ამ დროს პირობითი გამაღიზიანებლად იყო ზარი. ზარის წკრიალზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავების შემდეგ საკმარისი იყო სიტყვა „ზარის“ წარმოთქმა, რომ მაშინათვე ვლინდებოდა პირობითი რეფლექსი. უფრო მეტიც, თუ დაკვირვების ქვეშ მყოფი პირი წარმოთქვავდა ამ სიტყვას, მაშინვე წარმოიქმნებოდა გუგის შევიწროების ან გაფართოების რეფლექსი. ასეთივე მოვლენები აღინიშნებოდა, თუ უპირობო გამაღიზიანებლად იყო თვალის კაკალზე ზეწოლა, რაც იწვევს გულის მოქმედების რეფლექსურ შენელებას.

მსგავსი პირობითრეფლექსური რეაქციების მექანიზმი იმასთანაა დაკავშირებული, რომ ლაპარაკის სწავლის დროს, ცდებამდე ბევრად ადრე, წარმოიქმნა დროებითი კავშირები სხვადასხვა საგნებიდან მომავალი სიგნალების მიმღებ ქერქულ პუნქტებსა და მეტყველების ცენტრებს შორის, რომლებიც აღიქვამენ საგნების სიტყვიერ გამოხატულებას. ამრიგად, მეტყველების ცენტრები ჩაირთვებიან ადამიანის ტვინის ქერქში დროებითი კავშირების წარმოქმ-

ნაში. ყველა აღწერილ ცდებში ჩვენ ვხვდებით ელექტიური ირადიაციის მოვლენას, რაც იმაში მდგომარეობს, რომ აგზნებანი პირველი სასიგნალო სისტემიდან გადაეცემიან მეორეს და პირიქით. ელექტიური ირადიაცია არის არსებითად ახალი ფიზიოლოგიური პრინციპი, რომელიც გამოიხატება მეორე სასიგნალო სისტემის მოქმედებაში და ახასიათებს მის შეფარდებას პირველთან.

სიტყვა ადამიანის მიერ აღიქვება არა მხოლოდ როგორც ცალკეული ბგერა ან ბგერათა ჯამი, არამედ როგორც გარკვეული ცნება, ე. ი. აღიქმება მისი აზრობრივი მნიშვნელობა. ეს მტკიცდება ლ. შვარცის ცდებით, რომელიც რაიმე სიტყვაზე მაგალითად „ბილიკი“ პირობითი რეფლექსის გამომუშავების შემდეგ ცვლიდა ამ სიტყვას მისი სინონიმით, მაგალითად გზა. სიტყვა — სინონიმი იწვევდა ზუსტად ისეთივე პირობითრეფლექსურ რეაქციას, როგორსაც ის სიტყვა, რომელზედაც გამომუშავებული იყო პირობითი რეფლექსი. ანალოგიური მოვლენა აღინიშნებოდა პირობით გამაღიზიანებლად გამოყენებული რუსული სიტყვის შეცვლისას დაკვირვების ქვეშ მყოფი პირისათვის ცნობილი იგივე მნიშვნელობის უცხო სიტყვით. არსებითი მნიშვნელობა აქვს იმას, რომ „ნეიტრალური“ სიტყვები, ე. ი. ის სიტყვები, რომლებზედაც არ იყო გამომუშავებული პირობითი რეფლექსი, რეაქციას არ იწვევდნენ. მსგავსი ჟღერადობის სიტყვა, მაგალითად სიტყვა „ბოლი“, თუ პირობითი რეფლექსი გამომუშავებული იყო სიტყვა „ბალზე“, პირობით რეფლექსს იწვევდა მხოლოდ დასაწყისში. ძალიან ჩქარა ასეთ სიტყვებზე გამომუშავდებოდა დიფერენცირება და ისინი აღარ იწვევდნენ პირობით რეფლექსებს.

ტვინის ქერქის სხვადასხვა უბნებსა და კითხვისა და წერის აქტებში მონაწილე ცენტრებს შორის სწავლების პროცესში აგრეთვე წარმოიქმნება კავშირები. სწორედ ამიტომ ზარის წკრიალზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავების შემდეგ წარწერა „ზარი“ კითხვის მცოდნე ადამიანში იწვევს პირობით რეფლექსს.

ადამიანზე ცდებისას მეტყველებითი სიგნალები შეიძლება წარმატებით იქნან გამოყენებული პირობითი გამაღიზიანებლის განსამტკიცებლად. ამ მიზნით, პირობითი გამაღიზიანებელს, მაგალითად ზარის წკრიალს, თან სდევს სიტყვიერი ინსტრუქცია — ბრძანება: „ხელით დააწეკით გასაღებს“, „აღეკით“, „გასწიეთ ხელი“ და ა. შ. სიტყვიერ ინსტრუქციასთან პირობითი გაღიზიანების (ჩვენს შემთხვევაში — ზარის წკრიალის) მრავალი შეუღლების შემდეგ წარმოიქმნება პირობითი რეფლექსი, რომლის ხასიათიც შეესაბამება ინსტრუქციას. სიტყვა წარმოადგენს მძლავრ განმამტკიცებელს, რომლის ბაზაზედაც შეიძლება წარმოიქმნას მეტად მყარი პირობითი რეფლექსები.

პირველი და მეორე სასიგნალო სისტემები ერთმანეთისაგან განუყოფელია. ადამიანის ყველა აღქმისა და წარმოდგენის და შეგრძნებათა დიდი ნაწილის გამოხატვა შეიძლება სიტყვიერად. აქედან გამომდინარეობს, რომ პირველი სასიგნალო სისტემის აგზნებები, რომლებიც გამოიწვევა ირგვლივი სამყაროს საგნებისა და მოვლენების კონკრეტული სიგნალებით, გადაეცემა მეორე სასიგნალო სისტემას.

პირველი სასიგნალო სისტემის განცალკევებული ფუნქციონირება მეორე სასიგნალო სისტემის მონაწილეობის გარეშე (გარდა პათოლოგიური შემთხვევისა) შესაძლებელია მხოლოდ ბავშვებში მეტყველების დაუფლებამდე.

თავის ტვინის დიდი ჰემისფერების ქერქში პირველი სასიგნალო სისტემის დროებითი კავშირების ფორმირების უნარი დროზე დაბადებულ ბავშვს უჩნდება უკვე დაბადებიდან რამდენიმე დღის შემდეგ. 7—10 დღის ასაკის ბავშვში უკვე შეიძლება პირველი პირობითი რეფლექსების გამოუმუშავება. ბავშვის გადაყვანისას ძუძუს წოვის მდებარეობაში ჩნდება ტუჩების წოვითი მოძრაობები მანამდე, სანამ ძუძუს დვრილი მოხვდებოდეს პირში. სიცოცხლის პირველი თვის ბოლოს შესაძლებელია პირობითი რეფლექსების გამოუმუშავება ბგერით სიგნალებზე, ხოლო მეორე თვეზე — სინათლის სიგნალებზე.

ვალაზე აღრე დაბადებულ ბავშვებს პირობითი რეფლექსები გამოუმუშავდებოდა ბევრად უფრო გვიან, დაახლოებით იმ დროისათვის, რომელიც შესაბამისაა დროზე დაბადებულ ბავშვის ერთი კვირის ასაკს (ნ. კასატინი, ა. ვოლოხოვი). ალბათ მხოლოდ ამ დროისათვის ტვინი აღწევს განვითარების იმ დონეს, რაც აუცილებელია დროებითი კავშირების დასამყარებლად.

სიცოცხლის პირველი თვეების განმავლობაში პირობითი რეფლექსების წარმოქმნის სიჩქარე სწრაფად იზრდება. ასე მაგალითად, ერთი თვის ასაკში პირობითი რეფლექსის გამოუმუშავებისათვის აუცილებელია პირობითი და უპირობო გაღიზიანებათა ათეული შეუღლება; 2—4 თვის ასაკში ამისათვის საკმარისია რამდენიმე შეუღლება. პირობითი შეკავება ბავშვს უმუშავდება მოგვიანებით მე-2—4 თვეზე; ამასთან, შეკავების სხვადასხვა ფორმა ჩნდება არა ერთდროულად. აღრე წარმოიქმნება მაღიფერენცირებელი შეკავება, მოგვიანებით — დაყოვნებით. ბავშვის განვითარების შესაბამისად შინაგანი შეკავების სხვადასხვა სახე უფრო ადვილად და სწრაფად გამოუმუშავდება.

ბავშვის სიცოცხლის პირველი ნახევარი წლის განმავლობაში ირგვლივ მყოფი ადამიანების მეტყველების ბგერებს ბავშვისათვის არა აქვთ განსაკუთრებული მნიშვნელობა; ისინი სმენის ანალიზატორის ისეთივე გამაღიზიანებლებია, როგორც ყოველი სხვა ბგერა; მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარების პირველი ნიშნები ბავშვს გამოაჩნდება სიცოცხლის პირველი წლის მეორე ნახევარში.

მეორე სასიგნალო სისტემის კავშირების ფორმირებისათვის აუცილებელია ადამიანთა და საგნების სიტყვიერი აღნიშვნის შეუღლება მათ კონკრეტულ გამოსახულებასთან. თუ რომელიმე ადამიანის ან საგნის დასახელება და ჩვენება ხდება მრავალჯერ, მაშინ შესაბამის სიტყვაზე ბავშვს უჩნდება რეაქცია. ასე მაგალითად, სიტყვაზე „დედა“ ბავშვი ბრუნდება დედისკენ. მოგვიანებით, მას შემდეგ რაც ვითარდება ზოგიერთი სიტყვის გაცემა, ბავშვი თვითონ ასახელებს საგნებს. ბოლოს, უფრო მოგვიანებით ბავშვი მოიხმარს სიტყვათა იმ მარაგს, რომელიც მას გააჩნია, იმისათვის, რათა იმოქმედოს სხვა ადამიანებზე. ასე მაგალითად, თუ მას სურს სათამაშოს ალება, მაგრამ არ შეუძლია მას მისწვდეს, მაშინ იგი მრავალჯერ სულ უფრო მეტად მომთხოვნი ხმით ასახელებს ამ საგანს, მანამ, სანამ იგი ამ საგანს არ მიიღებს. ეს იმაზე მიუთითებს, რომ მეორე სასიგნალო სისტემა აღწევს განვითარების იმ დონეს, როცა იგი ხდება სხვა ადამიანებთან ბავშვის აქტიური ურთიერთობის საშუალებად.

ადამიანში მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარება და სრულყოფა ხდება განუწყვეტელი სწავლების პროცესში. ყოველი სწავლება და ყოველი შემოქმედებითი მოქმედება დაკავშირებულია მეორე სასიგნალო სისტემის განუწყვეტელ სრულყოფასთან. უმაღლეს განვითარებას იგი აღწევს ბუნებისა და საზოგადოების კანონზომიერებათა შეცნობის პროცესში.

ქერქის სხვადასხვა ზონის მნიშვნელობა მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციონირებაში

„დინამიკის შეფარდებას სტრუქტურასთან“, სხვანაირად რომ ვთქვათ, ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების ამა თუ იმ გამოვლინებაში სხვადასხვა ნერვული სტრუქტურების მნიშვნელობის გარკვევას ი. პავლოვი თვლიდა ფიზიოლოგიის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან ამოცანად. ამ ამოცანის გადაწყვეტა მეორე სასიგნალო სისტემის მიმართ მეტად რთულია. ამ საკითხის ირგვლივ არსებობს რამდენიმე შეხედულება. ერთი უკიდურესი შეხედულების — ფსიქომორფოლოგიური მიმართულების მომხრეები თვლიან, რომ ადამიანის ინტე-

ლექტთან დაკავშირებულ უმაღლეს ნერვულ ფუნქციათა სხვადასხვა გამოვლინებას ტვინში გარკვეული ლოკალიზაცია აქვს. ასე მაგალითად, ზოგიერთმა ავტორმა შედარებით მცირე ხნის წინ შეადგინა თავის ტვინის ქერქის „ფუნქციური რუკები“ და გარკვეულ უბნებში მოათავსა ფსიქიკური მოქმედების ისეთი გამოვლინებანი, როგორიცაა „აქტიური აზროვნება“, „რიცხობრივი წარმოდგენები“ და „პირადი, სოციალური და რელიგიური „მე“-ც კი. მეორე უკიდურესი შეხედულება აღიარებს უმაღლესი ნერვული მოქმედების რთულ გამოვლინებათა და მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციების გარკვეულ ნერვულ სტრუქტურებთან დაკავშირების აბსოლუტურ შეუძლებლობას. ამ შეხედულების მიხედვით ქცევის ყოველ რთულ აქტში მონაწილეობს მთელი ქერქი მთლიანად.

ორივე ეს შეხედულება მცდარია. უპირველესად ყოვლისა, უნდა აღინიშნოს მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციებში თავის ტვინის მარცხენა და მარჯვენა ჰემისფეროების არა ერთნაირი მნიშვნელობა. ადამიანთა უმრავლესობაში (მემარჯვენეებში) დომინირებს მარცხენა ჰემისფერო და მისი გარკვეული უბნების ტრავმა, ჭრილობა, სისხლჩაქცევა ან სიმსივნე, იწვევს მეტყველების ფუნქციების, გამოცნობისა და მიზანდასახული მოქმედების ფუნქციების, ე. ი. ადამიანის იმ სპეციფიკური ფუნქციების დარღვევას, რომლებიც დაკავშირებულია მეორე სასიგნალო სისტემასთან. ანალოგიური მოვლენები აღინიშნება ცაციებში (მემარცხენეებში), თუ დაზიანება ეხება მარჯვენა ჰემისფეროს, რომელიც ამ ადამიანებში დომინირებს მარცხენა ჰემისფეროზე. ეს ფაქტები ორნაირადაა საინტერესო: ჯერ-ერთი, ისინი მიუთითებენ მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციებში ერთი ჰემისფეროს უპირატეს მნიშვნელობაზე; მეორე, ისინი გვიჩვენებენ, რომ ერთი ჰემისფეროს დომინირებული მნიშვნელობა რალაცნაირად დაკავშირებულია იმ ხელთან, რომელიც უპირატესად მონაწილეობს შრომით საქმიანობაში.

მეორე სასიგნალო სისტემის ნორმალური ფუნქციონირებისათვის აუცილებელია ქერქის ფართო ზონები. მაგრამ უდავოა, რომ ტვინის ზოგიერთ უბნებს მეორე სასიგნალო სისტემის მოქმედებაში აქვთ უპირატესი მნიშვნელობა. რთული ფუნქციები, რომლებიც დაკავშირებულია მეტყველებასთან, სიტყვების აზრის გაგებასა და მათ წარმოქმნასთან, საგნების გააზრებულ ცნობასა და მიზანდასახულ მოქმედებასთან და მისი შედეგის წინასწარ განჭვრეტასთან, თავისი განხორციელებისათვის მოითხოვენ რთულ, დინამიკურად შექმნილ ნერვულ სტრუქტურებს, ე. ი. ტვინის ქერქის შეთანხმებულად მომუშავე მრავალრიცხოვან აპარატებს. ეს უკანასკნელები ქმნიან ფუნქციურ სისტემებს, ასე ვთქვათ, ნეირონებისა და მათი ჯაჭვების მეტად მრავალი რიცხვის „თანავარსკვლავედებს“.

მხედველობაში უნდა იქნას მიღებული, რომ ტვინის ჰემისფეროების ქერქში არ არსებობს ნერვული ელემენტების ანატომიური განცალკევება, რომლებიც მიეკუთვნებიან ან მხოლოდ პირველ და ან მხოლოდ მეორე სასიგნალო სისტემებს.

მეორე სასიგნალო სისტემის ნერვული სტრუქტურების ლოკალიზაციის გარკვევის ძირითად მეთოდს წარმოადგენს კლინიკურ-ანატომიური დაკვირვებები, რომელნიც ეხებიან გამოცნობის მიზანდასახული მოქმედებისა და მეტყველების დარღვევებს ადამიანში და რომელნიც გვხვდებიან საკმაოდ ხშირად.

აგნოზია. გამოცნობის დარღვევას აგნოზია უწოდეს (ბერძნული სიტყვიდან — გნოზის — ცოდნა). არსებობს აგნოზიის მთელი რიგი სხვადასხვა ფორმა, მაგალითად მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური.

მხედველობითი აგნოზია გამოიხატება საგნების შეუცნობლობაში. ობიექტური აგნოზიით შეპყრობილი ადამიანი ხედავს საგნებს, გვერდს უვლის მათ, რომ არ დაეჭაბოს, მაგრამ მათ ვერ შეიცნობს; ამისათვის, რომ მან საგანი შეიცნოს, აუცილებელია შეეხოს მას ან გაიგოს მისი ხმაური. უხშირესად ობიექტური აგნოზია დაკავშირებულია ტვინის ყეფის წილების დაზიანებასთან.

სმენითი აგნოზია გამოიხატება საგნების შეუცნობლობაში მათ მიერ გამოცემული ბგერის მიხედვით. ეს ბგერა ადამიანს ესმის, მაგრამ არ უკავშირებს გარკვეულ მბგერავ საგანს. აკუსტიკური აგნოზიით დაავადებულმა შეიძლება ვერ შეიცნოს ზარის წკრიალი ან წყლის ხმაური, მაგრამ ზარს იცნობს გარეგანი შეხედულებით. ხოლო წყალს — შეხებით, რომელსაც იგი გრძნობს მასში ხელის ჩაყოფისას. აკუსტიკური აგნოზია ჩვეულებრივ გვხვდება ტვინის საფუთქლის წილის დაზიანებისას. სმენითი აგნოზიის დროს აღინიშნება მეტყველების ალქმის მოშლა.

ტაქტილური აგნოზია გამოიხატება საგნის შეუცნობლობაში მისი შეხებისას. მიუხედავად იმისა, რომ ავადმყოფი შეიგრძნობს შეხებას და მაშასადამე, მას შენარჩუნებული აქვს მარტივი ტაქტილური შეგრძნებები. ეს მოშლილობა აღინიშნება თხემის ზედა წილის დაზიანებისას (უფრო ხშირად მარცხენა, და არა მარჯვენა ჰემისფეროების დაზიანებისას).

აპრაქსია. აპრაქსია (ბერძნული სიტყვიდან პრაქსია — მოქმედება) გამოიხატება გარკვეული მიზანდასახული მოქმედების, მაგალითად, გარკვეული ნებისმიერი მოძრაობის დარღვევაში. ასე მაგალითად, აპრაქსიით შეპყრობილ ავადმყოფს ხშირად არ შეუძლია ასანთის ანთება, ხელით მისალმებითი მოძრაობის გაკეთება, პურის დაკრა და ა. შ. ამავე დროს მისი ხელი არ არის დადამბლავებული და მას შეუძლია შეასრულოს მთელი რიგი მარტივი მოძრაობები — ყოველ სახარში ხელის მოხრა და გაშლა. აპრაქსიისათვის დამახასიათებელია, რომ ავადმყოფს ესმის, რომ მან უნდა გააკეთოს მიზანდასახული მოძრაობა, მაგრამ ამასთან ერთად მას არ შეუძლია ამ მოძრაობის გაკეთება. აპრაქსიისას მკვეთრად არის დატყევილი ინიციატივა მოძრაობისადმი, რის შედეგსაც წარმოადგენს ნებისმიერი მოძრაობის შემცირება.

აფაზია. აგნოზიები და აპრაქსიები ხშირად შერწყმულია მეტყველების დარღვევასთან. ზოგჯერ ეს უკანასკნელი სუფთა სახითაც გვხვდება ისე, რომ მას არ ერთვის თან რაიმე, მეტყველების გარდა, სხვა გამოცნობისა და მოქმედების მოშლილობანი. მეტყველების დარღვევამ მიიღო აფაზიის სახელწოდება. არჩევენ მის რამდენიმე სახეს. სხვა ფორმებზე აღდგენილი იყო მოძრაობითი (მოტორული) ანუ შუბლის აფაზია, ანუ ბროკას აფაზია. მის დროს ნალაპარაკების გაგება შეიძლება არ იყოს დარღვეული, თვით მეტყველება კი უკიდურესად გაძნელებულია და შეუძლებელიც კი. მძიმე შემთხვევაში ბროკას აფაზიით შეპყრობილ ავადმყოფს შეუძლია იყვიროს და გამოსცეს ცალკეული ბგერები: ტა-ტა. არა და ა. შ., მაგრამ ამასთან ერთად არ შეუძლია არც ერთი სიტყვის გამოთქმა ნორმალურად.

მოტორულ აფაზიასთან ერთდროულად ჩვეულებრივ გვხვდება წერის მოშლა — აგრადია და ხმამაღლა კითხვის, უნარის დაკარგვა, თუმცა წაკითხვის გაგება შეიძლება შენარჩუნებული იყოს. მოტორული აფაზიის გამომწვევი დაზიანების კერა განლაგებულია მარცხენა ჰემისფეროში შუბლის ქვედა ზეეულში; მხოლოდ ადამიანთა მცირე რიცხვს (ცაციებს) დაზიანება კერა შეიძლება ჰქონდეთ მარჯვენა ჰემისფეროში.

მეტყველების ფუნქციის მოშლის სხვა ფორმა — სენსორული, ანუ საფეთქლის აფაზია, ანუ ვერნიკეს აფაზია — ხასიათდება მეტყველების ალქმის მოშლით. სენსორული აფაზიით შეპყრობილი ავადმყოფი ვერ იგებს ლაპარაკს, მას შერჩევითი სიყრუე აქვს სიტყვების მიმართ, მეტყველების უნარი კი არა თუ შენარჩუნებულია, გამოვლინდება ზედმეტ ლაპარაკშიც კი. საკუთარი მეტყველების ალქმის უქონლობის გამო სენსორული აფაზიის დროს ხშირად სიტყვები დამახინჯებულია და აფაზიით შეპყრობილის განუწყვეტელი ლაპარაკი შეიძლება სრულიად გაუგებარიც იყოს. სენსორულ აფაზიას ჩვეულებრივ თან სდევს ალქმისა, ე. ი. თავისთვის და ხმამაღლა კითხვის უნარის მოშლა, და ამუზია, ე. ი. მუსიკალური ალქმის მოშლა. სენსორული აფაზიის დროს დაზიანების კერა მოთავსებულია მარცხენა ჰემისფეროს (მემარჯვენეებში) საფეთქლის პირველ ზეეულში.

აფაზიის განსაკუთრებული ფორმაა აქინეზია, ანუ თხემის ამენეზიური აფაზია. იგი ხასიათდება ცალკეული სიტყვების, პირველ რიგში არსებითი სახელების, დეიწ-

ყველაზე. ამანგზით ავადმყოფმა იცის რის თქმა უნდა, მაგრამ ხშირად არ შეუძლია გაიხსენოს მისთვის საჭირო სიტყვა და იძულებულია საგნის აღნიშვნისათვის მიმართოს მის გრძელ აღწერას. აფაზიის ამ ფორმის დროს დაზიანების კერა მოთავსებულია თხემის მარცხენა ქვედა სვეულში. ამ ხვეულის დაზიანებისას ხშირად აღინიშნება აგნოზიისა და აპრაქსიის სხვა სიმპტომებიც, კერძოდ ანგარიშის მოშლა — აკალკულია.

მთელი რიგი დაკვირვებების საფუძველზე ვარაუდობენ, რომ თხემის მიდამოს უკანა ნაწილს და შუბლის ხვეულს სპეციალური მნიშვნელობა აქვთ გამოცნობის, მიზანდასახული მოქმედებისა და მეტყველების პროცესებში.

მართალია, ტვინის ქერქის ზოგიერთი უბნის დაზიანება განსაკუთრებულ გავლენას ახდენს მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციებზე, მაგრამ უნდა მხედველობაში მივიღოთ, რომ ტვინის მრავალი, ერთმანეთისაგან დაცილებული უბნების დაზიანებისას, როგორც ეს ნაჩვენებია იყო ა. ლურიასა და სხვა მკვლევარების მიერ, შეიძლება დარღვეული იყოს მრავალი რთული ფუნქცია (გამოცნობა, მიზანდასახული მოქმედება, მეტყველება, წერა, კითხვა, ანგარიში). ამასთან ერთად ერთი უბნის დაზიანება ჩვეულებრივ იწვევს არა მხოლოდ ერთი, არამედ მთელი რიგი ფუნქციების მოშლას. ამრიგად, მხოლოდ პირობით შეიძლება ვილაპარაკოთ მეორე სასიგნალო სისტემის გარკვეულ ფუნქციათა ცენტრებზე.

პირველი და მეორე სასიგნალო სისტემებისა და ქერქვეშა წარმონაქმნების ურთიერთობა

ადამიანის ქცევის თითოეულ აქტში ვლინდება სამი ჯგუფის ნეირონთა-შორისი კავშირების მონაწილეობა: 1) უპირობო რეფლექსურის; 2) პირველი სასიგნალო სისტემის დროებითი კავშირების; 3) მეორე სასიგნალო სისტემის დროებითი კავშირების. ის ნერვული სტრუქტურები, სადაც ფორმირდებიან ეს კავშირები, შეადგენენ თითქოს სამ ინსტანციას, რომლებიც მუდმივად ურთიერთქმედებენ. ადამიანის ქცევის ფიზიოლოგიური მექანიზმების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ იგი წარმოადგენს ორივე სასიგნალო სისტემისა და ქერქვეშა მიდამოს ერთიანი მოქმედების შედეგს.

ი. პავლოვის სიტყვებით, მეორე სასიგნალო სისტემა, — „ადამიანის ქცევის უმაღლესი რეგულატორი“ — ჭარბობს პირველს და გარკვეული მასშტაბით თრგუნავს მას. ამასთან ერთად, პირველი სასიგნალო სისტემა გარკვეულ ფარგლებში აკონტროლებს მეორე სასიგნალო სისტემის მოქმედებას.

მეორე სასიგნალო სისტემის აღმოცენება თვისობრივად ცვლის პირველ სასიგნალო სისტემას. მეორე სასიგნალო სისტემის სოციალური დეტერმინირება მოქმედებს პირველზეც: ადამიანში პირველი სასიგნალო სისტემის რეაქციებიც დიდი მასშტაბით განისაზღვრება სოციალური გარემოთი.

როგორც პირველი, ისე მეორე სასიგნალო სისტემის მოქმედება მოწმდება პრაქტიკით. თუ პირობით რეფლექსური რეაქციები არ არის შეხამებული იმ გარემოს პირობებთან, სადაც ორგანიზმი იმყოფება, ეს იწვევს მათ გარდაქმნას, იცვლება დროებითი კავშირები, კავდება ესა თუ ის პირობითი რეფლექსი. პრაქტიკის კონტროლი განსაკუთრებით მნიშვნელოვანია მეორე სასიგნალო სისტემის ფუნქციებზე. სწორედ ამასთანაა დაკავშირებული ცნობილი გამოთქმა. რომ სიტყვა საქმით უნდა იყოს განმტკიცებული.

ორივე სასიგნალო სისტემის მოქმედება, ტვინის ჰემისფეროების ქერქის მოქმედება მთლიანად რთულ ურთიერთობაში იმყოფება ქერქვეშა ცენტრებ-

თან. ადამიანს ნებისმიერად შეუძლია შეაკავოს თავისი უპირობო რეაქციები, შეიკავოს თავისი ინსტინქტებისა და ემოციების მრავალი გამოვლინება. მას შეუძლია დათრგუნოს მტკივნეული გაღიზიანების საპასუხოდ აღმოცენებული თავდაცვითი რეფლექსები, აგრეთვე კვებითი და სასქესო რეფლექსები. ამასთან ერთად ქერქქვეშა ბირთვები, ტვინის ღეროს ბირთვები და რეტკულური ფორმაცია წარმოადგენენ იმ იმპულსთა წყაროს, რომლებიც ქერქს უნარჩუნებენ ნორმალურ ტონუსს.

ქერქისა და ქერქქვეშა წარმონაქმნების ურთიერთშეფარდების არასწორმა გაგებამ ზოგიერთი მეცნიერი მიიყვანა პრინციპულად არასწორ დასკვნამდე იმის შესახებ, რომ ადამიანის აზროვნებაში თითქმის წამყვანი როლი ეკუთვნის არა ქერქს, არამედ ქერქქვეშა წარმონაქმნებს. ე. ი. ინსტინქტურ ცენტრებს და არა ადამიანის შეგნებული მოქმედების ორგანოს.

ჩვენი საუკუნის დასაწყისში ავსტრიელი ფსიქიატრის ზ. ფრეიდის მიერ გამოთქმული იყო მცდარი შეხედულება ადამიანის ფსიქიკურ ცხოვრებაში შეუგნებელ ინსტინქტურ მიღრეკილებათა ვითომ წამყვანი როლის შესახებ. იგი თვლიდა, რომ შეუგნებელი ბიოლოგიური მიღრეკილებანი, რომელთა შორის იგი განსაკუთრებულ მნიშვნელობას სქესობრივ ინსტინქტს ანიჭებდა, მნიშვნელოვან ფარგლებში განსაზღვრავენ ადამიანის ფსიქიკას — მისი აზრით ისინი შეურიგებელ წინააღმდეგობაში იმყოფებიან სოციალური მორალის მოთხოვნებთან, რომელთაც ადამიანი, — როგორც საზოგადოების წევრი, იძულებულია დემორჩილოს. სქესობრივი ინსტინქტის შეკავების აუცილებლობა, ფრეიდმა აზრით იწვევს „სუბლიმაციას“, ე. ი. ადამიანის გადართვას საზოგადოების ინტერესის შესაბამ აქტივობის სხვა ფორმებზე: წარმოებაში შრომაზე, მხატვრულ და მეცნიერულ შემოქმედებაზე, საზოგადოებრივ მოღვაწეობაზე. ფრეიდი ამ წარმოდგენებს საფუძვლად უდებს ბიოლოგიურსა და სოციალურს შორის კონფლიქტის იდეას. აქედან გამომდინარე ფრეიდი ხსნიდა ადამიანების ნორმალური ქცევიდან სხვადასხვა გადახრებს. ფრეიდის შეცდომა მდგომარეობს თანდაყოლილი ინსტინქტების როლის უკიდურეს გადაჭარბებაში, ადამიანის საზოგადოებრივი აღზრდით გამოწვეული შეგნებული აზროვნების მნიშვნელობის შეუფასებლობაში, სოციალურისა და ბიოლოგიურის არასწორ ურთიერთდაპირისპირებაში. ის გარემოება, რომ არსებობენ პათოლოგიური პიროვნებები, რომელთაც დარღვეული აქვთ შეგნების პრიმატზე დამყარებული ცნობიერისა და ქვეცნობიერის ნორმალური ერთიანობა, არ შეიძლება საფუძვლად დაედოს ადამიანის ქცევის ახსნას. ფრეიდის მოძღვრება წარმოადგენს უსუსურ ცდას ადამიანის ქცევის შეგნებულ და ინსტიქტურ კომპონენტებს შორის ურთიერთობა ახსნას არა ფიზიოლოგიური ნორმის, არამედ პათოლოგიის საფუძველზე. პავლოვური კონცეპცია პირველ და მეორე სასიგნალო სისტემათა ურთიერთკავშირის შესახებ მეორე სასიგნალო სისტემის წამყვანი როლის პირობებში, კონცეპცია ქერქისა და ქერქქვეშა წარმონაქმნების ურთიერთქმედების შესახებ ქერქის წამყვანი როლის პირობებში ამხობს ფრეიდის წარმოდგენებს, ავლენს რა მათ მეცნიერულ უსუსურობას.

ქერქქვეშა წარმონაქმნების როლის გაზეიადების კიდევ ერთ ფორმას წარმოადგენს უ. პენფილდის „ცენტროენცეფალური თეორია“. იმის საფუძველზე, რომ ზოგიერთი ფარმაკოლოგიური პრეპარატების საშუალებით ტვინის ღეროს რეტკულური ფორმაციის გამოთიშვა სპობს მის გამააქტივებელ გავლენას ქერქზე და იწვევს ცნობიერების დაბნელებას, თვლემას და ძილს, პენფილდი მივიდა დასკვნამდე, რომ აზროვნებასა და ცნობიერებას თავის ტვინში აქვთ სხვადასხვა ლოკალიზაცია: აზროვნება არის დიდი ჰემისფეროების ქერქის ფუნქცია, ხოლო ცნობიერება თავის ტვინის ღეროში მოთავსებული „ცენტროენცეფალური სისტემის“ ფუნქცია. მართალია, თვით პენფილდი, დარწმუნდა რა თავისი თეორიის უსაფუძვლობაში. უარყო იგი, მაგრამ ამ „თეორიას“ მაინც ყავს თავისი მომხრეები. მისი შეცდომა მდგომარეობს, ჯერ ერთი, აზროვნებისაგან ცნობიერების ზელოვან მორყევებაში. მეორე, ის ფაქტი, რომ ცნობიერება ითიშება რეტკულური ფორმაციის ქერქის გამააქტივებელი იმპულსების უარსებობისას, სრულიადაც არ მიუთითებს იმაზე, რომ ცნობიერება ლოკალიზებულია რეტკულურ ფორმაციაში. ცნობიერება ირღვევა საძილე ანტერის დახშობისას თავის ტვინის ქერქის კვების დარღვევის შედეგად; მაგრამ აქედან არავითარ შემთხვევაში არ შეიძლება გავითვდეს დასკვნა, რომ ცნო-

ბერება დაკავშირებულია საძილე არტერიებთან ან ლოკალიზდება სისხლში. ცნობიერება, აზროვნება — დიდი ჰემისფეროების ქერქის ფუნქციებია, რომელთა განხორციელებისათვის აუცილებელია ქერქსა და ქერქქვეშა წარმონაქმნების და რეცეპტორული აპარატების¹ მთელ ეროზიობას შორის ნორმალური შეფარდება, რაც უზრუნველყოფს გარემოსთან ორგანიზმის ადექვატურ ურთიერთქმედებას.

შეგრძნებებისა და აღქმების უზრუნველყოფა

გარე სამყაროსთან ადამიანის ადექვატური ურთიერთქმედება და მისი შესაძლებლობის მოქმედების განხორციელება შესაძლებელია მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ გრძნობათა ორგანოები ცენტრალურ ნერვულ სისტემას აწვდიან ისეთ ინფორმაციას, რომელიც უტყუარად ასახავს სამყაროს ობიექტურ რეალობას. ამ ინფორმაციის უტყუარობის, შეგრძნებათა და აღქმათა უტყუარობის პრობლემა მატერიალისტურ და იდეალისტურ მსოფლმხედველობათა მწვავე ბრძოლის საგანს წარმოადგენდა. მის გადასაწყვეტად გამოყენებულ იქნა აგრეთვე ფიზიოლოგიის მონაცემებიც.

გრძნობათა ორგანოების სპეციფიკური ენერგიის კანონი და ფიზიოლოგიური იდეალიზმა. გასული საუკუნის დასაწყისში ი. მიულერმა დაადგინა, რომ რეცეპტორებზე როგორც ადექვატურ, ისე არაადექვატური გაღიზიანებების ზემოქმედებისას წარმოიქმნება შეგრძნება, რომელიც ახასიათებს მოცემული რეცეპტორის აგზნებას. თვალში მორტყმა ან ელდენით გაღიზიანება იწვევს სინათლის უეცარ შეგრძნებას; ელექტროდენით ენის გაღიზიანებისას მკავე გემო შეიგრძნება; სიცივის წერტილების სითბოთი გაღიზიანებაც კი მხოლოდ სიცივის შეგრძნებას იწვევს და ა. შ. ამ ფაქტების საფუძველზე ი. მიულერმა ჩამოაყალიბა ეგრეთწოდებულ გრძნობათა ორგანოების სპეციფიკური ენერგიის კანონი, რომლის თანახმადაც „გრძნობათა ორგანოები, როგორც ადექვატურ, ისე არაადექვატურ გამაღიზიანებლებზე იძლევა მხოლოდ მისთვის დამახასიათებელ შეგრძნებებს“. ეს მტკიცება არ ითვალისწინებს იმას, რომ არაადექვატური გამაღიზიანებლები არ იწვევენ თვისობრივად ესოდენ სხვადასხვაგვარ და ნატიფ შეგრძნებებს, როგორც ადექვატური.

ი. მიულერმა მის მიერ აღმოჩენილი ფაქტები იდეალისტურად განმარტა. იგი ამტკიცებდა, რომ გრძნობათა ორგანოებს არ შეუძლიათ გვემსახურონ გარე სამყაროს შესაცნობად, რადგანაც ყოველი გამაღიზიანებელი ადამიანის ორგანიზმში იწვევს მხოლოდ ისეთ პროცესებს, რომელიც დამახასიათებელია გაღიზიანების მიმდებ ორგანოსათვის და არაა დამოკიდებული გამაღიზიანებლის თვისებებზე.

მიულერი ფიქრობდა, რომ „რეაქციის ხასიათი, არსებითად გამაღიზიანებლებზე კი არაა დამოკიდებული, არამედ ცხოველურ ორგანიზმში არსებულ ენერგიაზე“. ამიტომ რაიმეს შეგრძნებისას ჩვენ შევიგრძნობთ მხოლოდ საკუთარ თავს და ამ შეგრძნებათა საფუძველზე არა გვაქვს უფლება გავაკეთოთ რაიმე დასკვნა გარე სამყაროს თვისებების შესახებ. „სინათლე, სიბნელე, ბგერები, სითბო, სიცივე, სხვადასხვა სუნი“ და გემო — ერთი სიტყვით, ყველაფერი ის, რასაც შევიგრძნობთ ჩვენი ზუთივე გრძნობით, — არიან კონკრეტული საგანთა არა ნამდვილი თვისებები, არამედ მხოლოდ ჩვენი გრძნობების თვისებები“ — ამბობდა მიულერი და ამგვარად, უარყოფდა გარე სამყაროს შეცნობის შესაძლებლობას და ჩვენი აღქმის უტყუარობას.

მიულერის ამ შეხედულებებმა, რომლებსაც იზიარებდა ზოგიერთი სხვა ფიზიოლოგიც, წარმოშვეს ისეთი ფილოსოფიური მიმართულება, რომელსაც ლ. ფეიერბახმა უწოდა „ფიზიოლოგიური იდეალიზმი“.

ამ მიმართულების წარმომადგენლები გამოდიოდნენ ცრუ გნოსეოლოგიური პოზიციებიდან, ცდილობდნენ თავიანთი იდეალისტური წარმოდგენები დაესაბუთებინათ ფიზიოლოგიური ფაქტებით.

ჰ. ჰელმპოლცის შეხედულებები და „სიმბოლოთა თეორია“. ნაწილობრივ იზიარებდა ამ შეხედულებებს XIX საუკუნის უდიდესი მკვლევარი ჰ. ჰელმპოლცი. ჰელმპოლცი იყო არა

თანამიმდევარი მატერიალისტი, როგორც ვ. ლენინი ამბობდა, წარმომადგენელი სიმბოლიური მატერიალიზმისა, ანუ ნახევარმატერიალიზმისა, იგი ერთგვარად ეთანხმებოდა აგნოსტიციზმსა და კანტიანობას. ჰელმპოლცი წერდა: „მე აღვნიშნე შეგარძნებები, როგორც გარე მოვლენათა სიმბოლოები და უარყვავი იმ საგნებისადმი მათი ყოველგვარი ანალოგია, რომელთაც ისინი წარმოადგენენ... რამდენადაც ჩვენი შეგარძნების თვისება გვატყობინებს ჩვენ იმ გარე ზემოქმედებით თვისებებზე, რომლითაც გამოწვეულია ეს შეგარძნება, იმდენად შეგარძნება ჩაითვლება ნიშნად, და არა მის გამოხატულებად, რადგანაც გამოხატულება მოითხოვს გარკვეულ მსგავსებას იმ საგნისადმი, რომელსაც გამოხატავენ. ნიშანი კი არ მოეთხოვება არავითარი მსგავსება იმათთან, რის ნიშნისაც ის წარმოადგენს“.

ამასთან ერთად ჰელმპოლცი, მისდევდა რა მატერიალისტ-ფილოსოფოსების შეხედულებებს, აღიარებდა გარე სამყაროს რეალურ ობიექტურ არსებობას და სთვლიდა, რომ „ჩვენი ცნებები და შეხედულებები არიან მოქმედებები, რომლებსაც ახდენენ ჩვენს ნერვულ სისტემასა და ჩვენს ცნობიერებაზე ის საგნები, რომელთაც ჩვენ ვხედავთ ან რომელთაც ჩვენ წარმოვიდგენთ“.

ი. მიულერის შეხედულებები და პირობით ნიშანთა ანუ სიმბოლოთა თეორია, მოქცეა მატერიალისტ-ფილოსოფოსთა მართებული გამანადგურებელი კრიტიკის ქვეშ.

შეგარძნებათა მატერიალისტური გაგება, როგორც გარე სამყაროს ობიექტური რეალობის ასახვა. თანამიმდევრული მატერიალიზმის თვალთახედვით შეგარძნება ობიექტური სამყაროს სუბიექტური გამოსახულებაა. „შეგარძნება — წერდა ვ. ლენინი — მართლაც ცნობიერების უშუალო კავშირია გარეგან სამყაროსთან, გარეგანი გაღიზიანების ენერგიის გარდაქმნაა ცნობიერების ფაქტად“¹. ჩვენი ცნობიერებისაგან დამოუკიდებლად არსებობს ობიექტური რეალობა — მოძრავი მატერია, რომელთა თვისებებიც აისახება ჩვენს ცნობიერებაში რეცეპციის ორგანოების მიერ მოწოდებული ინფორმაციის მეოხებით.

„ჩვენი შეგარძნებანი ობიექტურ რეალობას ასახავენ, ე. ი. იმას, რაც კაცობრიობისა და ადამიანის შეგარძნებათა დამოუკიდებლად არსებობს“² (ვ. ლენინი). შეგარძნებები არ წარმოადგენენ რაღაც აბსტრაქტულ სიმბოლოებს ან ნიშნებს. ისინი ასახავენ საგანთა თვისებებს, იძლევიან ცოტად თუ მეტად მათ ზუსტ სურათებს, გამოხატულებას. ვ. ლენინის თანახმად „უცილობელია, რომ გამოხატულება ვერასოდეს ვერ შეედრება სავსებით მოდელს, მაგრამ ერთია გამოხატულება, ხოლო სულ სხვაა სიმბოლო, პირობითი ნიშანი. გამოხატულება აუცილებლად და გარდაუვალად გულისხმობს „გამოსახატავის“ ობიექტურ რეალობას. პირობითი ნიშანი, სიმბოლო, იეროგლიფი ისეთი ცნებებია, რომელთაც აგნოსტიციზმის სრულიად უმაქნისი ელემენტი შემოაქვთ“³.

მეცნიერების მთელი ისტორია და კაცობრიობის მთელი პრაქტიკა უარყოფენ აგნოსტიციზმს, ე. ი. გარე სამყაროს შეცნობის უარყოფას და ადასტურებს მის შეცნობადობას.

პრაქტიკა, როგორც შეგარძნებათა და აღქმათა უტყუარობის კრიტერიუმი. ადამიანი შეიცნობს სამყაროს, ლებულობს რა მის შესახებ ინფორმაციას თავისი რეცეპტორებით, გადაამუშავებს მას ანალიზატორული აპარატების მთელი ერთობლიობით, განსაკუთრებით თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით და ამოწმებს მიღებული ინფორმაციის სისწორეს თავისი მოქმედებით, ცხოვრების პრაქტიკით. პრაქტიკით კონტროლი (ადამიანებში — საზოგადოებრივი პრაქტიკით) უზრუნველყოფს რეცეპტორების გაღიზიანებისა და ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლესი განყოფილებების აგზნების შედეგად აღმოცენებული შეგარძნებებისა და აღქმების უტყუარობას.

¹ ვ. ი. ლენინი — თხზულებათა სრული კრებული, მე-5 გამოცემა, ტ. 18, გვ. 46.

² იქვე, გვ. 320.

³ ვ. ლენინი — თხზულებათა სრული კრებული, მე-5 გამოცემა, ტ. 18, გვ. 248.

აღქმისა და შეგრძნების უტყუარობის უზრუნველსაყოფად დიდი მნიშვნელობა ენიჭება რეცეპციის ერთი ორგანოს ჩვენებების დაპირისპირებას მეორის ჩვენებებთან. მაგალითად, საგნის სიდიდის, მანძილს ამ საგნამდე, მათი მოძრაობის ან მოსვენების აღქმა მიიღწევა მხედველობის, შეხებისა და კუნთური გრძნობის ორგანოებიდან იმპულსების ერთდროული მოწოდებით. ბავშვი პატარაობიდანვე აერთიანებს მიღებულ ინფორმაციას ერთ მთლიანში და თავისი მოქმედებით ამოწმებს ამ ინფორმაციის უტყუარობას — აქედან მოზრდილი ადამიანის მტკიცე რწმენა გარე სამყაროს მართებულ აღქმაზე. პრაქტიკის როლი გრძნობათა ორგანოების მიერ მიწოდებული ინფორმაციის შეფასებაში, შეიძლება ილუსტრირებულ იქნეს იმით, რომ თუმცა თვალის ოპტიკური სისტემა იძლევა ბაღურაზე გამოსახულებას გადმობრუნებულად, ჩვენ მას აღვიქვამთ პირდაპირ და სწორად. ეს განპირობებულია იმით, რომ გავება „ზედა“ და „ქვედა“ წარმოდგენს თვალის მიერ მიწოდებული ინფორმაციის შედარების შედეგს იმ ინფორმაციასთან, რომელსაც იძლევიან სხვა რეცეპტორები, რომლებიც აღიქვამენ სიძიმის ძალას, სივრცეში სხეულის მდებარეობას და სხვა. მთავარი კი, რომელიც განსაზღვრავს მხედველობითი შეგრძნებების მართებული შეფარდების შესაძლებლობას, — ადამიანის პრაქტიკული მოღვაწეობაა.

სტრატონი 8 დღე ატარებდა სათვალეს, რომელიც იძლეოდა გარე საგანთა შებრუნებულ გამოსახულებას, ე. ი. მათი გამოსახულება ბაღურაზე იყო პირდაპირი. დასაწყისში ექსპერიმენტატორი ურევდა „ზედას“ „ქვედაში“ შემდეგ ახალი პრაქტიკის შედეგად თანდათან გამოუმუშავდა სწორი აღქმა და ზემოთ და ქვემოთ არსებული საგნები ისევ აღიქმებოდა სწორად, თუმცა ბაღურაზე მათი გამოსახულება იყო პირდაპირი. თავდაყირა გადაბრუნებული სამყაროს შეგრძნება ისევ გაჩნდა რამდენიმე ხნით, მას შემდეგ, რაც მან მოიხსნა სათვალეები.

ამრიგად, ყველა აფერენტული გზით ტვინში მოსული სიგნალების ურთიერთქმედება უზრუნველყოფს გარე სამყაროს ზუსტ აღქმას, კომპლექსურ სუბარულ წარმოდგენას მასზე. ამასთან ცენტრალური ნერვული სისტემის უმაღლეს განყოფილებაში — თავის ტვინის ქერქში — აფერენტული იმპულსები ურთიერთქმედებენ არა მარტო ამჟამად მიღებულ სხვა აფერენტულ იმპულსებთან, არამედ წარსული შთაბეჭდილებების კვალთანაც ანუ, კვალთან, რომელიც დატოვა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში გამაღიზიანებელმა, რომელიც მოქმედებდა ორგანიზმზე წარსულში. ეს ურთიერთმოქმედება უზრუნველყოფს მოვლენათა შეფასებას, მიმდინარეს არა მარტო სივრცეში, არამედ დროშიც. ამით იქმნება წინაპირობა ირგვლივ არსებულ სინამდვილის სწორი ასახვისა ტვინის მიერ. კაცობრიობის მიღწევა ბუნებისა და საზოგადოების შეცნობისა და გარდაქმნის საქმეში, მეცნიერებისა და ტექნიკის წარმატება საუკეთესო დადასტურებაა იმისა, თუ რამდენად მართებულია, ზუსტია, ობიექტური რეალობის შესაბამისი ის ინფორმაცია, რომელსაც იღებს და აანალიზებს ადამიანი გრძნობათა ორგანოებისა და თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქით.

მოძღვრება უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ და ფსიქოლოგია

1902 წელს, როდესაც ი. პავლოვი შეუდგა უმაღლესი ნერვული მოქმედების ექსპერიმენტულ კვლევას, მან მიზნად დაისახა ცხოველებში მიღებული

(ცდებს აწარმოებდა ძალებზე) კანონზომიერებანი გამოეყენებინა ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედების ასახსნელად. ამაზე, რომელიც იმ დროისათვის საკმაოდ შორეულ მიზანს წარმოადგენდა, 1903 წელს მადრიდის საერთაშორისო სამედიცინო კონგრესზე ი. პავლოვი თავის პირველ, პირობითი რეფლექსებისადმი მიძღვნილ მოხსენებაში ამბობდა: „იხელმძღვანელებს რა მსგავსებითა თუ იგვევობით, მეცნიერება მიღებულ ობიექტურ მონაცემებს ადრე თუ გვიან გადაიტანს ჩვენს სუბიექტურ სამყაროზეც...“ ამავე დროს ი. პავლოვმა მტკიცედ უარჰყო იდეალისტური შეხედულება ადამიანის ფსიქიკის ზებუნებრივ არსზე: „ნატურალისტისათვის — ამბობდა ის — ყველაფერი მეთოდშია, შესაძლებლობებში მიიღოს ურყევი, მტკიცე ჭეშმარიტება, და მხოლოდ ასეთი, მისთვის სავალდებულო, თვალსაზრისით სული, როგორც ნატურალისტური პრინციპი მას არა თუ ესაჭიროება, არამედ მავნე გავლენასაც მოახდენდა მის მუშაობაზე, ამოდ შეზღუდავდა მისი ანალიზის გამბედაობასა და სიღრმეს“. ეს გამოთქმა სავსებით შეესაბამება ვ. ლენინის აზრებს. იგი 1894 წელს წერდა, ფსიქიკური პროცესების შესწავლის პროგრესი „სწორედ იმაში უნდა მდგომარეობდეს, რომ უკუაგდო ზოგადი თეორიები და ფილოსოფიური მსჯელობანი იმის შესახებ, თუ რა არის სული და შესძლო მეცნიერულ ნიადაგზე დააყენო იმ ფაქტების შესწავლა, რომელნიც ამა თუ იმ ფსიქიკურ პროცესებს ახასიათებენ“¹. ვ. ლენინი მიესალმებოდა იმას, რომ „მეცნიერმა ფსიქოლოგმა უკუაგდო ფილოსოფიური თეორიები სულის შესახებ და პირდაპირ ხელი მოჰკიდა ფსიქიკური მოვლენების მატერიალური სუბსტრატის — ნერვული პროცესების — შესწავლას და ვთქვათ, მოგვცა ამა თუ იმ ფსიქიკური პროცესის, თუ პროცესების ანალიზი და განმარტება“¹.

თანამედროვე ფიზიოლოგია ლენინის ამ მითითების სრული შესაბამისობით ისწრაფვის ზუსტი ობიექტური მეთოდებით ამოხსნას ბუნება ნერვული პროცესებისა, რომლებიც საფუძველს შეადგენენ სააზროვნო მოქმედებისათვის დაწყებული სულ მარტივით და დამთავრებული მისი უმაღლესი გამოვლინებებით. ფიზიოლოგიის ამოცანას წარმოადგენს ცნობიერებაში გარე სამყაროს ობიექტური რეალობის ასახვის ფიზიოლოგიური მექანიზმების გამოკვლევა.

სინამდვილის ასახვის ფორმები სხვადასხვაა განვითარების სხვადასხვა ეტაპზე. შედარებით უბრალოს წარმოადგენს კონკრეტულ-გრძნობადი ასახვა, რომელიც თავის გამოხატულებას პოულობს შეგრძნებებში, აღქმებში, წარმოდგენებში. შეუდარებლად რთულია გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განზოგადოებული ასახვა, რომელიც თავის გამოვლინებას პოულობს ლოგიკურ აზროვნებაში — ცნებაში, მსჯელობაში, დასკვნებში, რაც წარმოიქმნება ადამიანის ტვინის აბსტრაგირებული მუშაობის საფუძველზე.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესწავლამ საშუალება მოგვცა შეგვეცნო მრავალი ფიზიოლოგიური მექანიზმი, რომლის წყალობითაც მიიღწევა ტვინში გარე სამყაროს ასახვის სხვადასხვა ფორმა.

პირველ სასიგნალო სისტემის საშუალებით მიიღწევა გარე სამყაროსა და თვით ორგანიზმის მდგომარეობის კონკრეტულ-გრძნობადი ასახვა, ე. ი. შეგრძნება, აღქმა, წარმოდგენა. ცხოველებში, რომელთაც აქვთ ნერვული სისტემა, შეგრძნების ფიზიოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენს რეცეპტორების

¹ ვ. ლენინი — თხზულებათა სრული კრებული, მე-5 გამოცემა ტ. 1, გვ. 142.

აგზნება, ნერვული იმპულსების გატარება ნერვულ ცენტრებთან და ამ უკანასკნელთა აგზნება. ამასთან ორგანიზმი იღებს სიგნალებს რეცეპტორების გამაღიზიანებელი საგნებისა და მოვლენების ცალკეული თვისებების შესახებ. ნერვული სისტემის განვითარების პროცესში შეგარძნებათა მექანიზმი რთულდება და მასთან ერთად რთულდება და უფრო ნატიფი და ზუსტი ხდება თვით შეგარძნებაც. შეგარძნებათა საფუძველზე წარმოიქმნება სინამდვილის ასახვის ყველა სხვა ფორმა კერძოდ, აღქმები და წარმოდგენები.

შეგარძნებებიდან განსხვავებით აღქმა არის საგნის ასახვა მთლიანად როგორც მისი თვისებების ერთობლიობისა. საგანი აღიქმება, როგორც მთლიანი და ამასთან ერთად ცოტად თუ მეტად დანაწევრებული. ეს გარდაუვალად დაკავშირებულია დიდი ჰემისფეროების ქერქის ანალიზურ-სინთეზურ მოქმედებასთან. საგნებისა და მოვლენების სხვადასხვა თვისებათა აღქმისას ხდება ტვინის ქერქის მრავალი პუნქტების ერთდროული აგზნება, რომელიც იწვევს მათ შორის დროებითი კავშირების წარმოქმნას. დროებითი კავშირების ფორმირების შესაძლებლობა, რომელიც აღმოცენდა ნერვული სისტემის ევოლუციური განვითარების პროცესში, გარე სამყაროს ასახვის თვისობრივად ახალ ფორმას მოასწავებს. დროებითი კავშირი — უმნიშვნელოვანესი ფიზიოლოგიური და მასთან ერთად ფსიქიკური მოვლენაა, ეს არის ის, რასაც ფსიქოლოგიაში ასოციაციას უწოდებენ. დროებითი კავშირის წარმოქმნის შედეგად, რაც ერთი და იგივე საგნიდან ან მოვლენიდან სიგნალებს მრავალგზისი მიღების საფუძველზე შეიქმნება, საკმარისია საგნის ან მოვლენის თვისებათა ნაწილისაგან შეგარძნების აღმოცენება, რომ წარმოიშვას ისეთივე რეაქცია, როგორიც მიიღება საგანსა და მოვლენაზე მთლიანად. ეს არის ტვინის — ქერქში გაღიზიანების გენერალიზაციის შედეგი. შემდგომ აღქმათა პროცესში ხდება საგნის სხვადასხვა თვისების დიფერენცირება — განსხვავება. რთული აღქმები დაკავშირებულია იმ კომპლექსურ გაღიზიანებათა ანალიზსა და სინთეზთან, რომელიც მოცემულ მომენტში მოქმედებენ ორგანიზმზე.

სინამდვილის კონკრეტულ-გრძნობადი ასახვის უფრო სრულყოფილი ფორმაა წარმოდგენები. ამ შემთხვევაში აღმოცენდებიან იმ საგანთა და მოვლენათა კონკრეტული გამოსახულებანი, რომლებმაც წარსულში მოახდინეს ზეგავლენა ორგანიზმზე. წარმოდგენა არის საგნის ან მოვლენის გამოსახულებითი ასახვა მათთვის დამახასიათებელ სივრცობრივ-დროით კავშირში. წარმოდგენის აღმოცენება წარსულში ჰემისფეროების ქერქზე მოქმედი სიგნალის კვალის ანალიზისა და სინთეზის შედეგია. წარმოდგენათა ფორმირებისას აუცილებელია ფიზიოლოგიური სინთეზისა და ანალიზის უმაღლესი გამოვლინებანი. სინამდვილის ასახვის ეს ფორმა გამომუშავდა სისტემურობის საფუძველზე, სხვაგვარად რომ ვთქვათ, დინამიკური სტერეოტიპის საფუძველზე. წარმოდგენას საფუძვლად უდევს ასოციაციები და ასოციაციათა ჯაჭვები, ე. ი. უფრო რთული დროებითი კავშირები.

უნდა აღინიშნოს, რომ ზოგიერთი პროცესები, რომლებიც მიეკუთვნება ბოდა კონკრეტულ-გრძნობად ასახვას, შეიძლება უფრო უკეთ ჰქონდეთ განვითარებული ცხოველებს, ვიდრე ადამიანს. ეს ეხება ცალკეულ — ყნოსვით, სმენით — გაღიზიანებათა ანალიზს. ეს გაღიზიანებები ცხოველების მიერ, მაგალითად ძაღლის მიერ, დიფერენცირდება უკეთ, ვიდრე ადამიანის მიერ.

ამასთან ერთად გაღიზიანებათა ანალიზისა და სინთეზის უმაღლესი ფორმები — კომპლექსურ გაღიზიანებათა ანალიზი და სინთეზი — როგორც ეს გვაჩვენებს ა. ივანოვ-სმოლენსკიმ და ლ. ვორონინმა ძალს მნიშვნელოვნად სუსტად აქვს განვითარებული, ვიდრე ადამიანს. უმაღლეს ცხოველებსაც კი, აქვთ მხოლოდ კონკრეტულ-გრძნობადი, ხატოვანი ასახვის სხვადასხვა ფორმები. ცხოველს არ შეუძლია აწარმოოს უშუალო სინამდვილისაგან გადახვევა; მას არ შეუძლია აბსტრაგირება, მას არა აქვს საგანთა და მოვლენათა არსზე გაგების უნარი.

მაიმუნებზე ჩატარებული პირობითი რეფლექსების მრავალრიცხოვანი ცდების ვარიანტების საფუძველზე, ი. პ. პავლოვი თვლიდა, რომ შიმპანზე ზოგიერთ ხელსაყრელ პირობებში იჩენს უნარს აწარმოოს მხედველობითი ხატის ანალიზი და ეს წარმოდგენს მათი ელემენტარული აზროვნების ზღვარს.

მალაგანვითარებული მაიმუნების აზროვნების შეზღუდულობის მაგალითად შეიძლება მოვიყვანოთ ი. პავლოვის კლასიკური ცდა შიმპანზე. სამაიმუნეში დგამდნენ ყუთს, რომელშიც ათავსებდნენ ბანანს. ყუთის ზედაპირს წინ ანთებდნენ ცეცხლს. იმისათვის, რომ მაიმუნს ყუთიდან გამოეღო ბანანი, საჭირო იყო აეცო წყლით ტოლჩა იქვე მდგომი ავზიდან და დაესხა ცეცხლისათვის. მას შემდეგ, რაც მაიმუნს რამდენჯერმე უჩვენეს ეს ოპერაცია, მან სწრაფად მიიღო საჭირო გამოცდილება. იგივე ცდა განმეორებულ იქნა ტივზე, რომელიც იმყოფებოდა ტბის შუაგულში. ავზი წყლით მოთავსებული იყო მეზობელ ტივზე. მაიმუნმა რათა ჩაეჭრო ცეცხლი და ამოეღო ბანანი, გადალახა მრავალი სიძნელეები, გადავიდა მეორე ტივზე და ავზიდან იღებდა წყალს. ცეცხლის ჩაქრობა მის წარმოდგენაში დაკავშირებული იყო ავზიდან წყლის აღებასთან, თუმცა ბევრად უფრო იოლი იყო ტივის ირგვლივ მყოფი წყლის გამოყენება. წარმოდგენა წყალზე და მის თვისებებზე მაიმუნს არა აქვს. მას არ შესწევს განყენებული და განზოგადოებული აზროვნების უნარი. მისი აზროვნება თუმცა უფრო სრულყოფილია სხვა ძუძუმწოვრებთან შედარებით, მაგრამ მაინც იგი მხოლოდ ხატოვანია, იგი შეზღუდულია გარე სამყაროს ცალკეულ საგნებსა და მოვლენებზე წარმოდგენებით.

ადამიანის ფსიქიკა ცხოველის პრიმიტიული ფსიქიკისაგან ძირითადად განსხვავდება მით, რომ მას აქვს უნარი იაზროვნოს აბსტრაქტული (განყენებული) ცნებებით, რომელსაც გამოხატავს მოფიქრებული, გამოთქმული ან დაწერილი სიტყვებით. მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარებამ შექმნა გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განყენებული ასახვის შესაძლებლობა. ასახვის ეს ფორმა ადამიანს ცხოველთან შედარებით აძლევს უდიდეს უპირატესობას ბუნების მოვლენათა შეცნობასა და გამოყენებაში. მეორე სასიგნალო სისტემა — ადამიანის მიერ სინამდვილის აბსტრაქტულ-განყენებული ასახვის მატერიალური საფუძველი — ხდის ადამიანს, ი. პავლოვის გამოთქმით, „სინამდვილის ბატონ-პატრონად“.

უმაღლესი ნერვული მოქმედების ძირითად ფიზიოლოგიურ კანონზომიერებათა გამორკვევის საფუძველზე შესაძლებელი გახდა დასმულიყო საკითხი ფიზიოლოგიური და ფსიქოლოგიური კვლევების გაერთიანების შესახებ.

სწავლება ორ სასიგნალო სისტემაზე აშუქებს ადამიანის ცნობიერებაში სინამდვილის ასახვის ფიზიოლოგიურ საფუძველს.

ე. ბაბსკის რედაქციით „ადამიანის ფიზიოლოგიის“ სახელმძღვანელოს გამოცემის ქართული თარგმანი გამოდის მეორედ. ქართულ ენაზე იგი პირველად გამოქვეყნდა 1944 წელს, ე. ი. 25 წლის წინათ. ამ დროის მანძილზე ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლოგია გამდიდრდა ახალი, მეტად მნიშვნელოვანი ფაქტობრივი მასალებითა და უფრო სრულყოფილი შესვლულებით ფიზიოლოგიურ ფუნქციათა შესახებ. განსაკუთრებით დიდი მიღწევებია მოპოვებული ცენტრალური ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიაში. ფართოდაა გავრცელებული აგრეთვე ორგანიზმის შესწავლა მისი ორგანიზაციის უკრედეულ და მოღვაწეულურ ღონეზე.

მეცეს გარეშეა, რომ ფიზიოლოგიის თანამედროვე მიღწევები უშუალოდ დაკავშირებულია უკრედებში, ქსოვილებში, ორგანოებსა და ორგანოთა სისტემებში და მთლიან ორგანიზმში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესების შესწავლის ძველი მეთოდების გაუმჯობესებასა და ახალი მეთოდების დამუშავებასთან. ფიზიოლოგიის განვითარების ეს პროგრესი მნიშვნელოვანი მასშტაბით განპირობებულია მეცნიერების ისეთი დარგების განვითარებით, როგორცაა: ქიმია, ფიზიკა, ტექნიკა და სხვ. ჩვენს დროში განსაკუთრებულად განვითარდა ინსტრუმენტული ტექნიკა. ფიზიოლოგიის კვლევის საქმიანობაში ფართოდაა გამოყენებული ისეთი ხელსაწყო-იარაღები, რომლებიც შექმნილია ქიმიის, ფიზიკის, ელექტრონიკის, კიბერნეტიკის თანამედროვე მიღწევების საფუძველზე. მეცნიერებისა და ტექნიკის ამ მიღწევების შედეგად ფიზიოლოგია აღიჭურვა ისეთი ხერხებითა და ხელსაწყოებით, რომელთა საშუალებითაც შესაძლებელია ყოველმხრივი ინფორმაციის მიღება ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების, უკრედების, ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემების ფიზიოლოგიური ფუნქციების შესახებ. ამ პროგრესის საფუძველზე შექმნილია კვლევისა და ანალიზის პრინციპულად ახალი მეთოდები, სასიცოცხლო მოვლენებზე ინფორმაციის შეროვების, შენახვისა და დამუშავების ახალი წესები.

განსაკუთრებით ხაზი უნდა გასვას იმ დიდ მეთოდიკურ მიღწევებს, რომლებიც მოპოვებულია ადამიანის ორგანიზმის ფიზიოლოგიის შესწავლის დარგში. ადამიანის ორგანიზმის ყოველგვარი დაზიანების, რაიმე არასასიამოვნო მანიპულაციების წარმოების გარეშე, დღეს შესაძლებელია შევისწავლოთ ადამიანის ორგანოებისა და ორგანოთა სისტემების მთელი რიგი ფუნქციები და თანაც მისი არსებობის სხვადასხვა პირობებში, მაშინაც კი, როდესაც ადამიანი იმყოფება სხვა კოსმოსურ სპეულზე (მთვარეზე). ეს მეთოდები საყურადღებოა არა მარტო ცოცხალი ორგანიზმის სასიცოცხლო ფუნქციების გასაგებად, არა მარტო ცოცხალი ორგანიზმის როგორც მთლიანის, შექნობისათვის, არამედ ავადმყოფობის ამოცნობისა, პროფილაქტიკისა და მკურნალობისათვის. ისინი საშუალებას იძლევიან ორგანიზმზე ვიმოქმედოთ და მასში მიმდინარე პროცესები შევცვალოთ საჭირო მიმართულებით. უფრო მეტიც, განვასხორციელოთ ორგანოთა ფუნქციების ავტომატური მართვა. ძნელია აღვნიშნოთ ფიზიოლოგიის ყველა ის ახალი მონაპოვარი, რომლებიც მიღებულია უკანასკნელი რამდენიმე ათეული წლის მანძილზე. თამამად უნდა ვთქვათ, რომ ფიზიოლოგიის განვითარებაში მოხდა ისეთი თვისობრივი სასიათის ცვლილებები, რომელთაც შეიძლება ვუწოდოთ ტემზარიტად რ ე ვ ო ლ უ ც ი უ რ ი.

ე. ბაბსკის რედაქციით გამოქვეყნებულ წინამდებარე სახელმძღვანელოში, ფიზიოლოგიის კლასიკური მონაცემების გვერდით, საკმაოდ მოხდენილად არის ასახული ფიზიოლოგიის თანამედროვე მიღწევები, მაგრამ არ უნდა დაგავიწყდეს ის გარემოება, რომ თანამედროვე მეცნიერება და ტექნიკა ვითარდება საოცარი სიჩქარით და ასეთივე სიჩქარით ვითარდება ფიზიოლოგიაც. ამიტომ წინამდებარე წიგნი, რომელიც რუსულად გამოქვეყნდა 1966 წელს, სრულად ვერ ასახავს ფიზიოლოგიის უახლეს მიღწევებს.

წიგნი მოკლე დროის განმავლობაში ითარგმნა. თარგმანზე ენერგიულად იმუშავეს, პირველ რიგში. პროფ. ა. აბესაძემ და დოც. ნ. ბებურიშვილმა; მათ ეხმარებოდნენ მედ. მეცნ. კანდიდატები: თ. ნიკოლაევა, მ. დათეშიძე და გ. ბექიაი. წიგნის მომზადების საქმეში საკმაოდ დიდი მუშაობა გასწიეს საქართველოს სსრ ჯანდაცვის სამინისტროს ჰემატოლოგიისა და სისხლის გადასხმის სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიის თანამშრომლებმაც.

პროფესორი ალ. ბაბურიძე

თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო ინსტიტუტის ნორმალური ფიზიოლოგიის კათედრის გამგე, საქართველოს სსრ მეცნიერებათა აკადემიის წევრ-კორესპონდენტი

საბანთა საძიებელი

- აბერაცია სფერული 576
 აბსორბირებული კოეფიციენტი 174
 აგზნება 47
 — ანოდამომრთველი 429
 — გლუვი კუნთების 457
 — ადგილობრივი 47
 — გავრცელების სიჩქარე 426
 — ირადიაცია 497
 — ნივთიერებათა ცვლა 435
 — რიტმის ტრანსფორმაცია 504
 — სუმატა 502
 აგზნებადი ქსოვილები 402
 აგზნებადობა 46, 426
 — გლუვი კუნთების 459
 — გულის 93
 — რეცეპტორების 531
 — სუბნორმალური 433
 — სუპერნორმალური 97, 432
 — ცვლილებები 431
 აგზნების გადაცემა სინაპსებში 487
 — — ნერვ-კუნთოვანი 462, 477
 აგლუტინაცია 65
 აგლუტინინი 77
 აგლუტინოგენი 77
 აგნოზია 754
 აგრანულოციტები 80
 ადაპტაცია რეცეპტორების 534
 — — თვალის 591
 — — სიბნელის 592
 — — სინათლის 592
 — — სმენის 571
 — — ტაქტილური 545
 — — ტემპერატურის 539
 ადაპტაციურ-ტროფიკული ფუნქცია 701
 ადაპტიური ჰორმონები 330
 ადენოზინტრიფოსფატაზა 449
 ადენოზინტრიფოსფორმეზა 43, 436, 445, 449
 — როლი კუნთოვან შეკუმშვაში 449
 ადექვატური გაღიზიანება 531
 — ევსტიმულური აპარატის 551
 ადიადოქინეზი 645
 აღისონის დაავადება 376
 აღრენალინი 125, 148, 373
 — გავლენა გულზე 125
 — გავლენა დიურეზზე 343
 — გავლენა სისხლის ძარღვებზე 148
 — ემოციური აგზნებისას 374
 — ფიზიოლოგიური მოქმედება 388
 აღრენოკორტიკოტროპული ჰორმონი (აქტჰ) 395
 ავითამინოზი 289
 — A 296
 — ბიოტინური 293
 — B₁ 290
 — B₂ 291
 — B₁₂ 294
 — C 295
 — D 297
 — E 293
 — K 299
 — P 296
 ავტომატა გლუვი კუნთების 459
 — გულის 89
 — ნაწლავის 249
 — სუნთქვის ცენტრის 190
 აზოტი, ნარჩენი 62
 — ბალანსი 271
 — რეტენცია 275
 — წონასწორობა 274
 ათეთოზი 655
 ათვისება რიტმის 434
 აქალკულია 735
 აკომოდაცია 416, 573
 — თვალის 573, 708
 — კუნთები 574
 — მექანიზმი 574
 — სისწრაფე 417
 აქტჰ 395
 ალდოსტერონი 377
 ალექსია 775
 ალკალოზი 60
 — გაზოვანი 61
 ალტერაცია 473

ალტერნირებული დამბლები 623
 ალფა-რიტმი 661
 ამაკრინული უჯრედები 583
 ამგზნები პოსტინაპსური პოტენციალი 487
 ამენორეა 383
 ამილაზა 239, 246
 ამინომჟავები 272
 — შეუნაცვლებადი 272
 — შენაცვლებადი 272
 ამინოპეპტიდაზა 239
 ამინოპოლიპეპტიდაზა 246
 ამნეზია 754
 ამოსუნთქვა 165
 ამუზია 754
 ანაკროტა 134
 ანალიზატორი 530
 ანალგეზია 538
 ანაფილაქსია 83
 ანგიოსტომია 260
 ანგიოტონინი 149
 ანდროგენები 377, 380, 381
 ანელექტროტონი 419, 430
 ანემია 70
 ანემიური ჰიპოქსია 304
 ანენცეფალი 657
 ანიზოკორია 578
 ანიზოტროპია 438
 ანოღამომრთველი აგზნება 429
 ანოსმია 557
 ანურია, მტკივნეული 344
 ანტიდიურეზული ჰორმონი 340, 397
 — მოქმედების მექანიზმი 342
 ანტიდრომული გავრცელება 490
 ანტიკოაგულანტები 68
 ანტიპელაგრული ფაქტორი 292
 ანტისხეულები 92
 ანტიტოქსინი 82
 ანტიჰემოფილური გლობულინი 67
 ანჰიდროზი 353
 აპკოვანი არხი 562
 აპნოე 191
 აპრაქსია 754
 არგინინფოსფატი 436
 არიტმია სუნთქვითი 103, 121, 703
 — მოციმციმე 104
 არტერიული სისხლის წნევა 129
 არტერიული პულსი 133
 — ტონუსი 142
 არტერიო-ვენური ანასტომოზები 138
 ასიმილაცია 40
 ასისტოლია 91
 ასკორბინის მჟავა 295
 ასოციაცია 761

ასოციაციური ზონები 669
 ასტაზია 645
 ასტენია 645
 ასტიგმატიზმი 576
 ატაქსია 645
 — ზურგის ტვინის 613
 ატონია 645
 ატრიოვენტრიკულური რიტმი 90
 ატფ 43, 436
 აუდიომეტრი 571
 აფაზია 754
 — ბროქას 754
 — ვერნიკეს 754
 აქილევსის რეფლექსი 493
 აქსონი 485
 აქსონრეფლექსი 692
 აქსონური ბორცვაკი 485
 აქტინი 449
 აქტომიოზინი 450
 აქცელორეცეპტორები 49
 აქცეპტორი მოქმედების 743
 აღჭმა 761
 — სივრცის 599
 — ტონების სიმაღლის 566
 აშნერის რეფლექსი 124, 703, 707
 აცეტილქოლინი 120, 149, 474, 695
 აციდოზი 60, 369
 — გაზოვანი 61
 ბადურა 579
 ბაზედოვის დაავადება 361
 ბაზოფილები 81
 ბალანსი აზოტური 271
 — წყლის 287
 ბალისტოკარდიოგრაფია 111
 ბარკროფტის აპარატი 176
 ბარორეცეპტორები 49
 ბგერითი შეგრძნებები 569
 ბერი-ბერი 290
 ბეტა-რიტმი 662
 ბილიეერდინი 243
 ბილირუბინი 243
 ბინაურალური სმენა 560
 ბინოკულარული მხედველობა 600
 ბინოკულარული შერევა ფერების 595
 ბიოელექტრული მოვლენები 402
 ბიოლოგიური ერთეული 359
 ბიოტინი 293
 ბირთვი არასპეციფიკური 653
 — ჯადამრთველი 650
 — კულდანი 655
 — თალამუსის ასოციაციური 652
 — სპეციფიკური 650
 — შუა ტვინის 627

— ცთომილი ნერვების 116
 — — ტონუსი 121
 ბიტი 536
 ბლოკადა ატრიოვენტრიკულური 102
 ბლოკადა ჰისის კონის ფეხების 102
 ბოს-ვეალდის საცდელი საუზმე 222
 ბრადიკარდია 103
 ბრადიკინინი 401
 ბრინჯაოს დაავადება 376
 ბრმა ლაქა 581
 ბროდმანის ველები 659
 ბრონქების ცდა 507
 ბრუნერის ჭიკვლები 238, 246
 ბუღბარელი ცხოველი 604
 ბუღბარე 263
 ბუღბარის კონა 618
 ბუღბარული სისტემები 59
 გადამწოდი 12
 გაზთა ცვლა ფილტვებში 183
 — — ქსოვილებში 187
 გამა-ამინოჰეზოს მჟავა 51, 511
 გამა-გლობულინი 64
 გამა-მონოკონიერონები 549
 გამა-ეფერენტული ბოჭკოები 548, 637
 გამოყოფა 325
 გამოწვეული პოტენციალი 609
 გამტარებლობა 93
 გამტარი გზები, ექსტრაკორტიკოსპინალური 621
 — — ექსტრაპირამიდული 631
 — — ზურგის ტვინის 618
 — — თალამური 649
 — — კორტიკოსპინალური 621
 — — პირამიდული 621
 — — უკანა ტვინის 622
 განყოფიერება კვერცხუჯრედის 338
 განგლები ვეგეტაციური 689
 — პრევერტებრალური 690
 — შიდაორგანული 690
 განგლობლობატორები 509, 696
 გარეთა ყური 559
 გარსი მიელინური 462, 463
 — შვანის 462, 463
 გასტრინი 230
 გატარება აგზნების 424, 465
 — — ანტიდრომული 490
 — — დაყვნებული 500
 — — მიელინის ნერვულ ბოჭკოებში 466
 — — ნერვში იზოლირებული 466
 — — ორთოდრომული 489
 — — ორმხრივი 465
 — — საიმედო 98
 — — უმიელინო ნერვულ ბოჭკოებში 466

— ნერვული იმპულსის 462
 გალიზიანება 44
 — ადექვატური 45, 531
 — არაადექვატური, 45, 531
 — არაპირდაპირი 440
 — გლუვი კუნთების 459
 — ელექტრული 46
 — ზღუდრული 46
 — ოტოლიტური აპარატის 552
 — პირდაპირი 439
 — პოლარული კანონი 417, 427
 გალიზიანებადობა 44
 გალიზიანებათა ანალიზი 733
 — სინთეზი 733
 გენერატორული პოტენციალი 532
 გემოვნების რეცეპტა 557
 — ანალიზატორი 668
 — კვირტები 557
 — კონტრასტი 559
 — შეგრძნებები 558
 — შერევა 559
 გვირგვინოვანი სისტემარეგულირება 153
 გზები ექსტრაკორტიკოსპინალური 621
 გიგანტიზმი 391
 გლიოგენი 280
 გლიოზური 280, 368
 გლიოქოლის მჟავა 243
 გლიოქოლის მჟავა 243
 გლობინი 72
 გლობულინაქცელერატორი 67
 გლუვი კუნთები, კუჭის 235
 — — ავტომატია 235
 — — გამალიზიანებლები 460
 — — ტონუსი 459
 გლუკოკონი 371
 გლუკოზა 280
 — რეაბსორბცია 333
 — შემცველობა სისხლში 368
 — შეწოვა 260
 გლუკოკორტიკოიდები 377, 378
 გოლის კონა 618
 გონადოტროპინი 389
 გორგალი მალპიგის 326
 გორგოლოვანი ფილტრები 330
 გრადიენტი ავტომატიის 91
 გრანულოციტები 80
 გულ-ფილტვის პრეპარატი 114
 გულის ბიჭვი 111
 გული 87
 — აგზნების გატარების სიჩქარე 97
 — ავტომატია 89
 — — ბუნება 90
 — ატრიოვენტრიკულური რიტმი 90
 — გამტარებელი სისტემა 87

- გავსება სისხლით 110
- თრთოლვა 104
- ინერვაცია 116
- კანონი „ან სულ ან არაფერი“ 93
- კუნთის აგზნება 94
- კუნთის შეკუმშვა 97
- ლიმფური 160
- მასაჟი 91
- მემბრანული პოტენციალი 95
- მიოგენური თეორია 91
- მოქმედების პოტენციალი 95
- მოქმედების ჰუმორალური რეგულაცია 125
- მუშაობის რეგულაცია 116
- მუშაობის ციკლი 106
- რეფრაქტერობა 95
- რიტმის წამყვანი 89
- სარქველვანი აპარატი 105
- სიმპათიკური ნერვები 118
- სტარლინგის კანონი 97
- ტონები 112
- ციმციმი 104
- ცთომილი ნერვები 117

- დალტონიზმი 599
- დამუხლული სხეული 650
- დაფის აპკი 560
- დაფისებური კიბე 562
- დაღლა 454
- ნერვის 473
- ნერვული ცენტრების 506
- დაჯენებული გატარება 500
- დაძაბვის მდგომარეობა 395
- დეაფერენტაცია 507, 522, 625
- დეზეკვილიბრაცია 645
- დეზოქსიკორტიკოსტერონი 377
- დეზოქსირიბონუკლეინის მკავე 41
- დეიტერანოზია 599
- დეელტა-რიტმი 663
- დენდრიტები 485
- დენერვაცია 10
- დეპოლარიზაცია 47, 95, 418, 420
- კრიტიკული დონე 421
- პასიური 419
- რეგენერაციული 420
- დეპრესია კათოდური 427
- დერმოგრაფიზმი 700
- დეფეკაცია 254
- დექსტრანი 63
- დეცერებრაციული რიგიდობა 629
- დეცერებრაცია 629
- დეციბელი 570
- დეჰიდროგენაზა ქარვის მკავეს 334
- დვრილი მხედველობის ნერვის 579

- დიაბეტი 368
- უშაქრო 396
- დიაბეტური კომა 369
- დიასტოლა 87
- პარკუჭების 109, 110
- დიდი ჰემისფეროები 656
- ექსტრაპაცია 656
- დიენცეფალური ცხოველი 604
- დიფერენცია 589
- დიკროტული აწევა 134
- დინამიკური სტერეოტიპი 735
- დინამოკარდიოგრაფია 112
- დიოდრასტი 338
- დიოპტრია 572
- დიპეპტიდაზა 246
- დისიმილაცია 40
- დისმეტრია 646
- დისპარაცია თანამოსახელე 601
- არათანმოსახელე 601
- დისპნოე 191
- დიურეზი მილაკოვანი 340
- განზავების 339
- დიფერენცირება პირობითი ვამალიზია-ნებლის 730
- დმნ 41
- დომინანტა 524
- დომინანტორები 597
- დონდრისის მოდელი 165
- დონორი 77
- უნივერსალური 78
- დროებითი კავშირი 52, 716, 761
- წარმოშობის მექანიზმი 726
- დრო რეფლექსის 500
- დუგლასის ტომარა 304
- ეგზოფტალმუსი 706
- ედრაი 75
- ევაკუაცია საკვების 236
- ეზოფაგოტომია 220
- ეიკულაცია 617
- ექსკრეტინი 242
- ელასტიკური წვევა ფილტვის ქსოვილის 167
- ელენთა, რეზერვუარული ფუნქცია 151
- ელექტროვასტროგრაფია 209
- ელექტროდები უკრედშიდა 408
- ინდიფერენტული 99
- „ნულოვანი“ 99
- ელექტროკარდიოგრამა 98
- ელექტროკარდიოგრაფია 98
- სტანდარტული გამოყვანა 99
- უნიპოლარული 99
- ელექტროკიმიოგრაფია 111
- ელექტრომიოგრაფია 677

ელექტრორეტინოგრაფია 585
 ელექტროტონი 427
 ელექტროფიზიოლოგია 7
 ელექტროფორეზი 64
 ელექტროენცეფალოგრაფია 661
 — კრუნჩხვებისას 666
 — ნარკოზისას 665
 — ჰიპოქსიის დროს 666
 ელექტროენცეფალოგრაფია 661
 ელექტროენცეფალოსკოპია 661
 ემბოლია 139
 ენდემიური ჩიყვი 360
 ენდოკრინული ჭირკვლები 356
 ენდოკრინოლოგია 25
 ენდოლიმფა 550, 562
 ენდოფტალმუსი 706
 ენტეროგასტრინი 231
 ენტეროგასტრონი 233
 ენტეროკინაზა 239, 246
 ენტეროკრინინი 247
 ეოზინოფილები 80
 ეპითელიუმი არშინი 257
 ეპიფიზი 400
 ერგოგრაფი 455
 ერგოგრაფია 455
 ერგოკალციფეროლი 297
 ერექცია 617
 ერთხელობრივი შეკუმშვა 440
 ერითრობლასტები 83
 ერითროპოეზი 84
 ერითროპოეტინი 84
 ერითროციტები 69
 — დალექვის სიჩქარე 75
 — რეზისტენტობა 75
 ესთეზიომეტრი ვებერის 534
 — ფრეის 546
 ესტრადიოლი 383
 ესტრიოლი 383
 ესტროგენები 380, 381, 383
 ესტრონი 383
 ეფექტი ბათმოტროპული 117
 — დრომოტროპული 117
 — ინოტროპული 117
 — ქრონოტროპული 117
 ექსპირაცია 165
 ექსპირატორული ცენტრი 189
 ექსტერორეცეპტორები 50, 530
 ექსტირპაცია 10, 603
 ექსტრასისტოლა 103
 ვაგოტონი 370, 371
 ვაზოდილატაცია 142
 ვაზოკონსტრიქტორები 141
 ვაზოპრესინი 148, 397, 401

ვალერის გადაგვარება 464
 ვან-სლაიკის აპარატი 176
 ვაროლის ხიდი 622
 ვეგეტაციური ნერვული სისტემა 685
 ვენები 138
 — ნაკადის სიჩქარე 139
 ვენური წნევა 138
 ვესტიბულორეცეპტორები 49, 530
 ვესტიბულური კიბე 562
 — მემბრანა 562
 — აპარატი 549
 — — აღქმითური გამალიზიანებელი 551
 ვივისექცია 11
 ვივიდიფიზია 260
 ვიოტრისი კეება 220
 ვილიკინინი 259
 ვისცერალური ტვინი 712
 ვისცერორეცეპტორები 530, 541
 ვიტამინები 288
 — A 296
 — B₁ 290
 — B₂ 291
 — B₆ 292
 — B₁₂ 294
 — B₁₅ 295
 — C 295
 — D 297
 — E 293
 — K 299
 — H 293
 — P 296
 — PP 292
 — ანტირაქიტული 297
 — ანტიჰემორაგიული 299
 — განვლადობის 296
 — გამრავლების 293
 — წყალში ხსნადი 289
 — ცხიმში ხსნადი 290
 ვიტამინოლოგია 25
 ზახარინ-ჰედის ზონები 540
 ზოლიანი სხეული 654, 711
 ზურგის ტვინი 610
 — რეტეკულური ფორმაციის გავლენა 634
 — გამტარი გზები 618
 ზურგის ტვინის ატაქსია 613
 ზღვის ავადმყოფობა 554
 ზღუდბლი აჩქარების 552
 — ბრუნვის გარჩევის 552
 — გამოყვანის 333
 — გალიზიანების 46, 413
 — სივრცის 546

ზღურბლოვანი ნივთიერებანი 333

— პოტენციალი 426

თანმიმდევრული გამოსახულებები 595

— — ფერადი 598

თალამური გზები არასპეციფიკური 649

— — სპეციფიკური 649

თალამუსი 649

— მონაწილეობა შეგრძნებათა ფორმი-
რებაში 653

თეორია კუნთოვანი შეკუმშვის 448

— ლიმფის წარმოშობის 158

— მემბრანულ-იონური 405

— ორმაგობის 583

— რეზონატორული 566

— სიმბოლოთა 757

— ტელეფონური 566

— ფილტრაციულ-რეაბსორბციული
329

— ფერთა შეგრძნების 597

— ძილის 746

— ძილის ცენტრის 747

თერმორეგულაცია 316

— ნერვული 321

— ფიზიკური 318

— ქიმიური 317

— ჰუმორალური 323

თერმორეგეპტორები 49, 153, 543, 709

თვალის აბსოლუტური მგრძნობელობა
591

— ადაპტაცია 592

— აკომოდაცია 573, 708

— კუნთები 589

— მოძრაობა 589, 673

— ოპტიკური სისტემა 572

— რეფრაქციის ანომალიები 575

— სარკე 578

— ფერადი გარსი 577

— ფსკერი 579

— ხამხამი 602, 626

თვითგაღიზიანება 640

თიამინი 290

თირეოგლობულინი 362

თირეოტროპინი 394

თირეოტროპული ჰორმონი 364, 394

თირკმელი ზელენური 347

— მოქმედების რეგულაცია 342

— სისხლით მომარაგება 327

— ფუნქცია 326

— ჰორმონალური რეგულაცია 342

თიროქსინი 362

თორმეტგოჯა ნაწლავი 238

თრომბინი 67

თრბი 65

თრომბოპლასტინი 67

თრომბოპლასტინოგენი 67

თუთია 283

იზოდინამია საკვები ნივთიერებების 314

იზოფერმია 316

იზოინია 325

იზოლირებული ორგანო 11

იზოოსმია 325

იმპულსები მეორადი აფერენტული 521

იმუნიტეტი 82

იმუნური სხეულები 82

ინაქტივაცია 411

ინერვაცია გულის 116

— ეგეტაციური 696

— რეცეპტორული 518

— საოფლე ჭირკვლების 352

— სისხლის ძარღვების 141

— შარდსაწვეთების 350

ინერტაზა 246

ინდუქცია ჰემისფეროების ქერქში 737

— უარყოფითი 519

— თანმიმდევრული 519, 520

ინკრეტინი 242

ინსპირაციული ცენტრი 189

ინსპირაცია 163

ინსულინი 369, 370

— ქიმიური სტრუქტურა 370

ინტერმედინი 396

ინტერორეგეპტული ანალიზატორი 713

ინტერორეგეპტორები 50, 530, 541

ინტერსექსუალიზმი 382

ინულინი 331

ინჰიბიტორი ქოლინესთერაზის 479

იოდი 283

იოდოპსინი 585

იონური შეღწევადობა 419

ირადიაცია 516, 736

— აგზნების 497, 736

— შეკავების 736

იტერატულობა 691

იუქსტამედულარული კომპლექსი 329

— ნეფრონები 329

კათეტერი 106

კათეტერიზაცია 10

— კორონარული სინუსის 154

კათელექტროტონი 430

კალიდინი 401

კალიკრინი 216, 401

კალორიმეტრია არაპირდაპირი 303

— პირდაპირი 302

კალორიმეტრი უინულის 39

— ეტუოტერის 303

კალორიულობა „ბრუტო“ 313
 — „ნეტო“ 313
 კამერა კალორიმეტრული 301
 — რესპირაციული 303
 კანონი ვებერ-ფენჩერის 533
 — „ან სულ ან არაფრის“ 423
 — — — გულსათვის 91
 — გრძნობათა ორგანოების სპეციფიკური
 ენერგიის 757
 — ნერვში აგზნების გავრცელების 464
 — მაქანდის 611
 — სტარლინგის 97
 — სხეულის ზედაპირის 310
 კაპილარები 136
 — მაგისტრალური 136
 — სისხლის მიმოქცევა 136
 კარბონაჰიდრაზა 179
 კარბოგენი 180
 კარბოქსილაზა 290
 კარბოქსიპოლიპეპტიდაზა 239
 კარბოქსიპემოგლობინი 74
 კარბოპემოგლობინი 180
 კარდიოგრამა 111
 კაროტიდული სინუსი 144
 კასტრაცია 391
 კატაკრატა 134
 კატალეპსია 507
 კატექოლამინი 373
 კაფულა ლეშლი-კრასნოგორსკის 212
 — შუმლიანსკი-ბაუმანის 326
 კესონის დაავადება 205
 კვანძი ატრიოვენტრიკულური 89
 — სინოატრიალური 87
 კვება 269
 — ნორმები 314
 კვების ცენტრი 263
 კვერცხუჯრედი 388
 კიბე დაფისებური 562
 — ბოლდიჩის 93
 — ეესტიბულური 562
 კინესტეტიკური სივანლები 549
 კლაცილი მილაკები 326
 კობალტი 283
 კოდი 536
 კოდირება ნერვულ სისტემაში 535
 კოეფიციენტი გაზთა ხსნადობის 174
 — გაცვეთის 274
 — ინჟინის გასუფთავების 332
 — კალორიული 312
 — მარგი მოქმედების 310
 — სუნთქვის 306
 — — მუშაობისას 307
 — სითბური 312
 — ჯანგბადის უტილიზაციის 187

კოლბები 579, 580
 კომა ღიაბეტური 369
 კომპენსაცია ფუნქციების 526
 კომპენსაციური პაუზა 104
 კომპრესიული კამერა 129
 კონვერგენცია 515, 589
 კონტრაქტურა 451
 — ტეტანუსის შემდგომი 444
 კოორდინაცია რეფლექსური პროცესე-
 ბის 514
 კორონარული სისხლის ძარღვები 153
 კოროტკოვის მეთოდი 132
 კორტიის ორგანო 563
 კორტიზონი 377
 კორტიკოსპინალური ტრაქტი 621, 672
 კორტიკოსტერონი 377
 კორტიკოტროპინი 399
 კოსლეარული პოტენციალი 565
 კრეატინფოსფატი 435, 450
 კრისტმასის ფაქტორი 67
 კრეტინიზმი 360
 კრთომათა კრიტიკული სინშირე 596
 კუნთები სააკომოდაციო 574
 — აგზნება 458
 — აგზნებადობა 458
 — ანტაგონისტები 518
 — ატროფია 457
 — გალიზიანების მეთოდები 439
 — გლუვი 457
 — დერილისებრი 105
 — დენერვაცია 480
 — თეთრი 438
 — მუშაობა 452
 — პლასტიკურობა 458
 — სიმძლავრე 453
 — ტონუსი 447, 459
 — წითელი 438
 — შეკუმშვა 440, 459
 — ჩონჩხის 438
 — ძალა 452
 — ჰიპერტროფია 456
 კუნთის ბოჭკო 437
 — შეკუმშვაში ადენოზინტრიფოსფორ-
 მუცის როლი 449
 — მოქმედების პოტენციალი 449
 კუნთური თითისტარები 496, 547
 კუნძულაკები ლანგერჰანსის 368, 372
 კურარე 478
 კუჭი, გლუვი კუნთები 235
 — იზოლირებული კლემენსიევიჩ-ჰაი-
 დენჰანის 221
 — — პავლოვის 221
 — მოტორული მოქმედება 234
 — საკვების ევაკუაცია 236

— საჰმლის მონელება 219
 — სეკრეცია 221, 225
 — შეწოვა 256
 კუპქეშა ჯირკვალა, შინაგანი სეკრეცია 368
 — ჰორმონები 369
 — სეკრეციის მექანიზმი 239, 240

 ლაბილობა 433
 — სინაპსების 481
 ლაბირინტი 550
 ლატენტური პერიოდი 48
 — რეფლექსის 501
 — ნერწყვის გამოყოფის 214
 — შეკუმშვის 440
 ლაქტაზა 246
 ლაქტაცია 393
 ლეიკოპენია 80
 ლეიკოციტები 80
 ლეიკოციტოზი 80
 — საჰმლის მონელებითი 80
 ლიმფოკუნის ჯირკვლები
 ლიზოციმი 602
 ლიქვორი 632
 ლიმფიკური სისტემა 673
 ლიმფა 156
 — ნაკადის სიჩქარე 160
 — წარმოქმნა 158
 — შედგენილობა და თვისებები 157
 ლიმფური კვანძები 157
 ლიმფური ვეული 160
 ლიმფდამდენი ნივთიერებები 159
 ლიმფოციტები 82, 159
 ლიპაზა 207, 239, 246
 — კუჭის 223
 ლიპიდები 276
 ლიპოკაინი 377,
 ლიპოკაინაზა 223
 ლიმფოროდოპსინი 584
 ლოკალური პასუხი 422
 ლუტეოტროპული ჰორმონი 384, 392

 მავნე სივრცე 170
 მაკროფაგი 82
 მაკროერგული შენაერთები 43
 მალპიგის გორგალი 326
 მალტაზა 246
 მამოძრავებელი ფორფიტა 477
 მანეჟური მოძრაობები 644
 მარიოტის ცლა 581
 მარჯვენაგარამა 101
 მარცხენაგარამა 101
 მარყუჯი ჰენლესი 326
 — — ფუნქციები 335

მედიატორები 48, 475, 695
 — ვეგეტაციური ნერვული სისტემის 695
 — აღმოჩენა 26
 მეზენცეფალური ცხოველი 604, 628
 მელანოციტომატიმულირებელი ჰორ-
 მონი 396
 მელატონინი 384, 400
 მეთოდები 9
 — აღმაშენის მოძრაობების გამოყვლევის 676
 — ექსტირაპაციის 603
 — ვივიდიფუზიის 260
 — ვივისექციის 11
 — ლანგენდორფის 89
 — რადიოტელემეტრული 210
 — სტერეოტაქსიკული 606
 — სტრიქნიზაციის 606
 — ფისტულის 209
 მემბრანა ეესტიბულური 562
 — პოსტსინაპსური 477
 — პრესინაპსური 476
 — რეისნერის 562
 მემბრანულ-იონური თეორია 405
 მემბრანული პოტენციალი 47, 404, 440, 485
 — — სმენის რეცეპტორული 565
 მენსტრუაცია 388
 მეორადი პასუხი 610
 მეორე სასიგნალო სისტემა 748
 მეტაბოლიზმი 32
 მეტაროდოპსინი 584
 მეტპემოგლობინი 74
 მექანორეცეპტორები 49
 მიდრიაზი 705
 მიელინიზაცია 498
 მიელინის გარსი 462, 463
 მიელოციტები 81
 მიკროხაოები 257
 მიკროტონომეტრი კროვის 188
 მიკროელექტროდი 48, 404
 მიკროფიზიოლოგია 24
 მიკროფონული პოტენციალი 565
 მილაკოვანი დიურეზი 340
 მინერალოკორტიკოიდები 377
 — სეკრეციის რეგულაცია 377
 მინერალური შიმშილი 284
 მინერალური მარილები, შეწოვა 261
 — ცვლა 283
 მინორის სინჯი 352
 მიოგრაფია 439
 მიოდისტროფია 299
 მიოზინი 448, 449
 მიოზი 578
 მიოპია 575

მიოფიბრილები 437, 448
 მიოეპითელური უჯრედები 212
 მიქსედემა 360
 მკრთალი ბირთვი 654
 მოგრძო ტვინი 622
 — ფუნქციები 624
 მოღალბა შეგრძნებების 605
 მოღულატორები 597
 მონაკვეთის კონა 621
 მონოციტები 81
 მოტივაცია ქეცეის 640
 მოტონეირონები 491
 მოტორული ზონები 650
 მოტორული ერთეულები 445
 მოცულობითი სიჩქარე 127
 მოქმედების აქცეპტორი 743
 მოძრაობა ადამიანის 767
 — თვალის 589
 — მანეჟური 644
 — მსხვილი ნაწლავების 253
 — პერისტალტიკური 249
 — წვრილი ნაწლავების 248
 — ქანქარისებური 248
 მჟავა ადენოზინტრიფოსფორის 445
 — გამა-ამინოვარდოს 511
 — ოლეინის 276
 — პალმიტინის 276
 — პანტოთენის 293
 — პარამინოპიპურის 338
 — სტეარინის 276
 — ფოლიუმის 294
 — ცხიმოვანი 261, 278
 — ჰიპურის 338
 მსხვილი ნაწლავი 252
 მუცინი 213
 მუშაობა კუნთის 452
 მხედველობა ბინოკულარული 600
 — მონოკულარული 600
 — პერიფერიული 600
 — სიმახვილე 599
 — ცენტრალური 600
 მხედველობითი რეცეპტა 571
 მხედველობის ბორცვები 649
 — ველი 600
 ნათხები 641
 — ბირთვები 641
 — გავლენა სამოძრაო ფუნქციაზე 646
 — გამოწვეული პოტენციალები 642
 — გალიზიანების ეფექტი 643
 — ელექტრული აქტივობა 642
 — კვებტაციურ ფუნქციათა რეგულაცია 711
 — ქერტი 641

ნატრიუმი, გავლენა მინერალოკორტიკო-
 იდების გამოყოფაზე 377
 — დეპო 284
 — ცვლა 284
 ნახშირის მჟავა, მოქმედება სუნთქვის
 ცენტრზე 193, 194
 — — დისოციაციის მრუდები 181
 — — როლი სუნთქვის რეგულაციაში
 192
 ნახშირმჟავა გაზი, აბსორბირებული კოე-
 ფიციენტი 174
 — — პარციალური წნევა 174
 — — ტრანსპორტი 179
 — — შემცველობა ჰაერში 172
 — — — სისხლში 175
 — — შეკავშირება სისხლით 179
 ნაწლავის წვენი 246
 ნაწლავი მსხვილი 252
 — — მოძრაობა 253
 — — შეწოვა 257
 ნაწლავი წვრილი, შეწოვა 256
 ნაღველი 242
 — გამოყოფა 244
 — მჟავები 243
 — პიგმენტები 243
 ნაღვლის ბუშტი 243
 ნებისმიერი მოძრაობები 741
 ნეკროზი ექსპერიმენტული 739
 ნეიროგლია 486
 ნეირონი 484, 485
 — ბიპოლარული 581
 — ეფექტორული 491
 — კვლევის წესები 489
 — კლასიფიკაცია 490
 — კონტაქტური 491
 — რეცეპტორული 491
 — სტრუქტურა 484
 — ჩართული 491
 — შემაკავებელი 511
 — შუამდებარე 491
 ნეიროსეკრეცია 398
 ნეიროპილი 486
 ნეიროპიპოფიზი 396
 ნეიტროფილები 81
 ნერვი ცთომილი, გავლენა გულზე 117
 — — — კუჭის სეკრეციაზე 227
 — — — კუჭის მოძრაობაზე 235
 — — — კუჭქვეშაჭირკვლის სეკრეცია-
 ზე 240
 — — — ნაწლავის მოტორულ აქტი-
 ვობაზე 250
 — — — სუნთქვაზე 196
 — რეგენერაცია 464

— ნერწყვის გამოყოფის 214
 — პანკრეასის სეკრეციის 240, 372
 — სასქესო ჰორმონების 393
 — სისხლის ძარღვებში სისხლის მოძრაობის 141
 — სისხლწარმოქმნის 84
 — სისხლძარღვთა ტონუსის 142
 — სუნთქვის 188
 — ფარისებრი ჯირკვლის 364
 — წყლისა და მარილების ცვლის 287
 — ცილოვანი ცვლის 276
 — ცირკულაციაში არსებული სისხლის რაოდენობის 150
 — ცხიმოვანი ცვლის 278
 — ჰიპოფიზის შინაგანი სეკრეციის 397
 — ჰუმორალური 53
 — რედუქტაზა რეტინენის 584
 — რეზონატორული თეორია ჰელმჰოლცის 566
 — რეზუს-ფაქტორი 79
 — რელაქსინი 389
 — რენინი 140, 401
 — რეობაზა 415
 — რეპოლარიზაცია 47, 95
 — რესპირაციული კამერები 303
 — რეტენცია ზოტის 275
 — რეტიკულო-ენდოთელიური ურთიერთ-მოქმედებანი 638
 — რეტიკულური ფორმაცია 633, 710
 — — გამაქტივებული ფუნქცია 711
 — — გაუღენა კუნთოვან ტონუსზე 625
 — — — ზურვის ტვინზე 634
 — — ენდოთელი ჰიპოთალამუსთან 639
 — — ტვინის დეროს 633
 — — ენდოთელი ეპიქსეფში ბირთვებთან 639
 — რეტაქულოციტება 83
 — რეტიენი 579, 584
 — რეტანოლი 396
 — რეტრაქტობიმი 69
 — რეფლექსი 49, 491
 — აღმოჩენა 14
 — ალიირებული 523
 — ანალური 617
 — ანტაგონისტური 523
 — აქილევის 493, 617
 — აზნერის 124, 703, 707
 — ბაზინსკის 493, 721
 — ბეინბრიჯის 122
 — ბულბარული 492
 — ვაგალური 122
 — ვეგეტაციური 702
 — ვესტიბულარ-ვეგეტაციური 554
 — ვესიკულო-მოტორული 554

— ვისცერო-ვისცერული 702
 — ვისცერო-კუტანური 702
 — ვისცეროცეპტული 492
 — გამლის ჯვარდინი 511, 516
 — გოლცის 707
 — გუგის 576
 — დაციოთი 717
 — დეპრესორული 144
 — დეფეკაციის 617
 — დიენცეფალური 492
 — იდაყვის 617
 — ექსტეროცეპტული 492
 — ინტეროცეპტული 492
 — კოორდინაცია 514
 — კორნეალური 493
 — კორტიკალური 492
 — კრემასტერული 617
 — ლატენტური პერიოდი 501
 — ლოკომოციური 717
 — მეზენცეფალური 492
 — მიოტატური 496, 616
 — მოჩრის 493, 616
 — მოცილების 493
 — მზობლიური 717
 — მყვის 493
 — პილორუსის 236
 — პირობითი 715
 — — ბიოლოგიური მნიშვნელობა 727
 — — გადართვა 735
 — — გარეგანი შეკავება 728
 — — გენერალიზაცია 730
 — — გულის 719
 — — დაყოვნება 731
 — — დროზე 724
 — — მამოძრავებელი 719
 — — მეორე რიგის 725
 — — პირველი რიგის 725
 — — სიგნალები 723
 — — წარმოქმნის წესი 721
 — — შესწავლის მეთოდები 721
 — — შინაგანი შეკავება 728
 — — ფარმაკოლოგიური აგენტების მოქმედება 720
 — — სეკრეტული 718
 — პრესორული 145
 — პროპრიოცეპტული 492
 — სასქესო 717
 — სისხლძარღვოვანი 145
 — სიმპათიკური 122
 — სპინალური 492
 — სტატიკური 630
 — სტატოკინეტიკური 630, 717
 — სუმაიური 727

— სუნთქვა-გული 625
 — ტივილის 540
 — ტონური 636
 — ფაზური 636
 — ფილიპსონის 616
 — ფლექსორული 616
 — ფეხის გულის 493, 617
 — ფსიქოგალვანური 704
 — ფუნანის 493, 616
 — გაჭურბი 521
 — ჰერინგ-ბრაიერის 197
 რეფლექსური რკალი 494
 — მონოსინაპსური 494
 — ორნეირონიანი 494
 — პოლისინაპსური 494
 რეფლექსოგენური ზონები 496
 — — სისხლძარღვოვანი 144
 რეფლექსური შემდეგმოქმედება 504
 რეფრაქტურობა აბსოლუტური 96, 431
 — შეფარდებითი 96, 432
 — გულის 96
 რეცეპტორული ველი რეფლექსის 496
 რეცეპტორული პოტენციალი 532, 586
 რეცეპტორი 46
 — ადაპტაცია 534
 — აგზნებადობა 531
 — აგზნების მექანიზმი 531
 — გემოვნების 557
 — ვესტიბულური აპარატის 549
 — დისტანტური 531
 — ზედაწოლის 545
 — კლასიფიკაცია 530
 — კონტაქტური 531
 — კორტიის ორგანოს 564
 — კუნთ-სახსრების 547
 — მხედველობის 571
 — სითბური 543
 — სიცივის 543
 — სმენის 559
 — სპეციალიზაცია 530
 — სხეულის მდებარეობის 549
 — ტაქტილური 545
 — ტივილის 537
 — ფუნქციური მობილობა 535, 581
 — შეხების 545
 — შინაგანი ორგანოების 541
 — ყნოსვის 555
 რეცეპიენტი 77
 რეცეპტორული ინერვაცია 517
 რიბონუკლეინის მჟავა 41
 რიბოფლავინი 291
 რიგიდობა ცვილისებური 507
 — დეცერებრაციული 629
 რიტმი ბრლანდური 652

რიტმული სეგმენტაცია 248
 რიტმები ელექტროენცეფალოგრამის 661
 რნმ 41
 როდოქსინი 579, 592
 რუხი ბირთვი 709
 რძის წვენი 261
 საბოლოო ფირფიტა 477
 საგემოვნო კონტრასტი 559
 საერთო საბოლოო გზა 522
 საყვები, კალორიულობა 321
 — სპეციფიკურ-დინამიური მოქმედება 312
 — შეთვისებადობა 313
 საკვერცხეები 383
 სარკოპლაზმა 437
 სარქველი აორტალური 105
 — გულის 105
 — ვენების 139
 — ლიმფური ძარღვების 160
 — მიტრალური 105
 — ნამგლისებური 105
 — პულმონალური 106
 სარქველ ჯირკვლები 354
 სასარგებლო დრო 415
 სასიცოცხლო ტევადობა ფილტვების 381
 სასქესო ჯირკვლები 381
 — შინაგანი სეკრეცია 381
 — მოქმედების რეგულაცია 383
 სასქესო ნიშნები 381
 სასქესო ჰორმონები 383
 — — ჰორმონულად ჯირკვლის 380
 — — მაჰაყის 381
 საყლაპავი მილი 218
 საკმლის მონელება 207
 — კედლთან მიმდინარე 247
 — კუჭში 219
 — თორმეტგოჯა ნაწლავში 238
 — მნაშენლობა 207
 — მსხვილ ნაწლავში 252
 — ნაღვლის როლი 242
 — პირის ღრუში 211
 — წვრილ ნაწლავში 246
 სეგმენტური ინერვაცია 613
 სეკრეტინი 241
 სეკრეცია კუჭის ჯირკვლების 219
 — კუჭქვეშა ჯირკვლის 239
 — მილაოვანი 337
 — მორფონეკროზული 247
 — მორფოსტატიკური 247
 — ნაწლავთა ჯირკვლების 246
 — სანერწყვე ჯირკვლების 211, 214
 — სხვადასხვა საყვებ ნაწარმებათა ღებისას 240

— შინაგანი 356
 აეროტონი 79, 401
 სეჩენოვის აპარატი 176
 — ცდა 509
 სიარული 677
 სიბნელის ადაპტაცია 591
 სითბო აქტივაციის 451
 — მოდუნების 451
 — შეკუმშვის 451
 სითბოს გაცემა კონვექციური 319
 — — რადიაციული 319
 სითბოს გამტარებლობა 319
 სითბოს განსხივება 319
 სითბოს პროდუქცია ნერვში 435
 სითბოს წარმოქმნა 316, 451
 — — დაგვიანებული 451
 — — კუნთებში 435
 — — ნერვებში 435
 — — საწყისი 451
 სიმახვილე მხედველობის 599
 — სმენის 571
 სიმაღლის დაავადება 202
 სიმპათიკი 120
 სიმპათიკური ნერვი, გაღვნი გულზე 118
 — — — კუჭის ჯირკვლებზე 235
 — — — ნაწლავის მოძრაობაზე 250
 — — — სანერწყვე ჯირკვლებზე 214
 — — — საოფლე ჯირკვლებზე 352, 699
 — — — სისხლძარღვებზე 141
 — — — სუნთქვის ცენტრზე 198
 — — — ჩონჩხის კუნთებზე 700
 სიმპათიკური ნერვული სისტემა 686
 — — — ადაპტაციურ-ტროფიკული
 ფუნქცია 701
 სიმპათომიმეტური ამინები 373
 სიმპტომი ჰორნერის 578, 706
 სინათლის ადაპტაცია 591
 სინათლის კონტრასტი 594
 სინათლის გერმინობიარე პიგმენტები 584
 სინაპსები, აქსო-დენდრიტულ 487
 — აქსო-სომატური 487
 — გატარების ერთმხრივობა 477
 — ლაბილობა 480
 — ნერვ-კუნთოვანი 476
 — ენტერალური ნერვული სისტემის 487
 სინაპსური დაოვნება 477
 სინუსი კარდიდული 144
 სინუსური ექსტრასისტოლა 103
 სინციტიუმი 458
 სისტემურობა 735
 სისტოლა 87
 — პარკუჭების 87
 — წინაგულეების 87

სისტოლური გამოტყორცნა 107
 სისტოლური მოცულობა სისხლის 113.
 სიჩქარე აგზნების გატარების, გულში 97
 — — — ნერვში 426
 — სისხლის ნაკადის არტერიებში 127
 — — — მოცულობითი 127
 — — — ხაზოვანი 127
 სისხლი 55
 — აგლუტინაცია ერთოროციტების 76
 — აქტიური რეაქცია 59
 — აქტიურ რეაქციაში თირკმლების როლი 340
 — გაზების ტრანსპორტი 173
 — დეფიბრინირებული 66
 — ერთოროციტების რაოდენობა 70
 — იმუნიტეტი 82
 — იონური შედგენილობა 69, 341
 — კალციუმი პლაზმაში 62
 — ლაქური 75
 — ლეიოციტები 80
 — მინერალური შედგენილობა 62
 — მოძრაობის სიჩქარე ვენებში 138
 — მჟავე-ტუტოვანი წინასწორობა 60
 — ნახშირმჟავას დისოცია 181
 — ოსმოსური წნევა 57
 — ოსმოსური წნევა ცილების 64
 — პლაზმა 61
 — რაოდენობა ორგანიზმში 56
 — რეგულაცია 150
 — სიბლანტე 57
 — სისტოლური მოცულობა 113
 — შედგება 65
 — შრეები 66
 — ცილების რაოდენობა 63
 — ჟანგბადის ტევადობა 176
 — წნევა არტერიული 129
 — წუთის მოცულობა 113
 — — მუშაობის დროს 115
 — ჯგუფები 76
 — ხვედრითი წონა 57
 — ჰემოგლობინი 72
 სისხლის გადასხმა 78
 სისხლის დეპო 150
 სისხლის მიმოქცევა 86
 — — აღმოჩენა 13
 — — გულის გვირგვინოვან სისხლძარღვებში 153
 — — დრო 140
 — — კაპილარებში 136
 — — ფილტვებში 154
 სისხლის ფირფიტები 79
 — შედედება 65
 — — თეორიები 65

— სენტეკიო-გული. 625
 — ტივილის 540
 — ტონური 636
 — ფაზური 636
 — ფილიპსონის 616
 — ფლექსორული 616
 — ფუხის გულის 493, 617
 — ფსიქოგალვანური 704
 — ფხანის 493, 616
 — ჯაჭვური 521
 — პერინგ-ბრაიერის 197
 რეფლექსური რქალი 494
 — მონოსინაპსური 494
 — ორნეირონიანი 494
 — პოლისინაპსური 494
 რეფლექსოგენური ზონები 496
 — — სისხლძარღვოვანი 144
 რეფლექსური შემდეგმოქმედება 504
 რეფრაქტურობა აბსოლუტური 96, 431
 — შეფარდებითი 96, 432
 — გულის 96
 რეცეპტორული ველი რეფლექსის 496
 რეცეპტორული პოტენციალი 532, 586
 რეცეპტორი 46
 — ადაპტაცია 534
 — აგზნებადობა 531
 — აგზნების მექანიზმი 531
 — გემოვნების 557
 — გესტიულური აზარატის 549
 — დისტანტური 531
 — ზედაწოლის 545
 — კლასიფიკაცია 530
 — კონტაქტური 531
 — კორტიის ორგანოს 564
 — კუნთ-სახსრების 547
 — მხედველობის 571
 — სითბური 543
 — სიცივის 543
 — სმენის 559
 სპეციალიზაცია 530
 — სხეულის მდებარეობის 549
 — ტაქტილური 545
 — ტივილის 537
 — ფუნქციური მობილობა 535, 581
 — შეხების 545
 — შინაგანი ორგანოების 541
 — ყნოსვის 555
 რეცეპიენტი 77
 რეცეპტორული ინერვაცია 517
 რიბონუკლეინის მჟავა 41
 რიბოფლავინი 291
 რიგიდობა ცვილისებური 507
 — დეცერებრაციული 629
 რიტმი როლანდური 652

რიტმული სეგმენტაცია 248
 რიტმები ელექტროენცეფალოგ
 661
 რნმ 41
 როდოპსინი 579, 592
 რუხი ბირთვი 709
 რძის წვენი 261
 საბოლოო ფირფიტა 477
 საგემოვნო კონტრასტი 559
 საერთო საბოლოო გზა 522
 საყვები, კალორიულობა 321
 — სპეციფიკურ-დინამიური მოქ
 312
 — შეთვისებადობა 313
 საყვერცხეები 383
 საკოპლასმა 437
 სარქველი აორტალური 105
 — გულის 105
 — ვენების 139
 — ლიმფური ძარღვების 160
 — მიტრალური 105
 — ნამგლისებური 105
 — პულმონალური 106
 სარქველ ჯირკვლები 104
 სასარგებლო დრო 415
 სასიცოცხლო ტევადობა ფილტვებ
 სასქესო ჯირკვლები 381
 — შინაგანი სეკრეცია 381
 — მოქმედების რეგულაცია 383
 სასქესო ნიშნები 381
 სასქესო პორმონები 383
 — — ჰორმელზედა ჯირკვლის
 — — მამაკაცის 381
 საყლაპავი მილი 218
 საკმლის მონელება 207
 — კედელთან მიმდინარე 247
 — კუჭში 219
 — თორმეტგოჯა ნაწლავში 238
 — მნიშვნელობა 207
 — მსხვილ ნაწლავში 252
 — ნაღვლის როლი 242
 — პირის ღრუში 211
 — წვრილ ნაწლავში 246
 სეგმენტური ინერვაცია 613
 სეკრეტინი 241
 სეკრეცია კუჭის ჯირკვლების 21
 — კუჭქვეშა ჯირკვლის 239
 — მილაკოვანი 337
 — მორფონეკროზული 247
 — მორფოსტატიკური 247
 — ნაწლავთა ჯირკვლების 246
 — სანერწყვე ჯირკვლების 211, 2
 — სხედასხვა საყვებ ნერვებზე
 ლებისას 240

— შინაგანი 356
 სეროტონინი 79, 401
 სეჩენოვის აპარატი 176
 — ცლა 509
 სიარული 677
 სიბნელის ადაპტაცია 591
 სითბო აქტივაციის 451
 — მოღუწების 451
 — შეკუმშვის 451
 სითბოს გაცემა კონვექციური 319
 — — რადიაციული 319
 სითბოს გამტარებლობა 319
 სითბოს განსხივება 319
 სითბოს პროდუქცია ნერვში 435
 სითბოს წარმოქმნა 316, 451
 — — დავიანთებული 451
 — — კუნთებში 435
 — — ნერვებში 435
 — — საწყისი 451
 სიმპავილე მხედველობის 599
 — სმენის 571
 სიმაღლის დაავადება 202
 სიმპაიზი 120
 სიმპათიკური ნერვი, გაგონა გულზე 118
 — — — კუჭის ჭირკვლებზე 235
 — — — ნაწლავის მოძრაობაზე 250
 — — — სანერწყვე ჭირკვლებზე 214
 — — — საოფლე ჭირკვლებზე 352, 699
 — — — სისხლძარღვებზე 141
 — — — სუნთქვის ცენტრზე 198
 — — — ჩონჩხის კუნთებზე 700
 სიმპათიკური ნერვული სისტემა 686
 — — — ადაპტაციურ-ტროფიკული ფუნქცია 701
 სიმპათომიმეტური ამინები 373
 სიმპატიკი ჰორნერის 578, 706
 სინათლის ადაპტაცია 591
 სინათლის კონტრასტი 594
 სინათლის მგრძნობიარე პიგმენტები 584
 სინაქსები. აქსო-დენდრიტულ 487
 — აქსო-სომატური 487
 — გატარების ერთმხრივობა 477
 — ლაბილობა 480
 — ნერვ-კუნთოვანი 476
 — ცენტრალური ნერვული სისტემის 487
 სინაპსური დაყოფნა 477
 სინუსი კარტიდული 144
 სინუსური ექსტრასისტოლა 103
 სინციტიუმი 458
 სისტემურობა 735
 სისტოლა 87
 — პარკუჭების 87
 — წინაგულების 87

სისტოლური გამოტყორცნა 107
 სისტოლური მოცულობა სისხლის 113
 სიჩქარე აგზნების გატარების, გულში 97
 — — — ნერვში 426
 — სისხლის ნაკადის არტერიებში 127
 — — — მოცულობითი 127
 — — — ხაზოვანი 127
 სისხლი 55
 — აგლუტინაცია ერითროციტების 76
 — აქტიური რეაქცია 59
 — აქტიურ რეაქციაში თირკმლების როლი 340
 — გაზების ტრანსპორტი 173
 — დეფიბრინირებული 66
 — ერითროციტების რაოდენობა 70
 — იმუნოტეტი 82
 — იონური შედგენილობა 69, 341
 — კალციუმი პლაზმაში 62
 — ლაქური 75
 — ლეიკოციტები 80
 — მინერალური შედგენილობა 62
 — მოძრაობის სიჩქარე ვენებში 138
 — მკავე-ტუტოვანი წონასწორობა 60
 — ნაწშირმკავეს დისოცია 181
 — ოსმოსური წნევა 57
 — ოსმოსური წნევა ცილების 64
 — პლაზმა 61
 — რაოდენობა ორგანიზმში 56
 — რეგულაცია 150
 — სიბლანტე 57
 — სისტოლური მოცულობა 113
 — შედგება 65
 — შრატი 66
 — ცილების რაოდენობა 63
 — ჟანგბადის ტევადობა 176
 — წნევა არტერიული 129
 — წუთის მოცულობა 113
 — — მუშაობის დროს 115
 — ჯგუფები 76
 — ჰეოდროთი წონა 57
 — ჰემოგლობინი 72
 სისხლის გადასხმა 78
 სისხლის დეპო 150
 სისხლის მიმოქცევა 86
 — — აღმოჩენა 13
 — — გულის გვირგვინოვან სისხლძარღვებში 153
 — — დრო 140
 — — კაპილარებში 136
 — — ფილტვებში 154
 სისხლის ფირფიტები 79
 — შედგება 65
 — — თეორიები 65

— სუნთქვით-გული 625
 — ტკივილის 540
 — ტონური 536
 — ფაზური 636
 — ფილიპსონის 616
 — ფლექსორული 616
 — ფუნქსიის გულის 493, 617
 — ფსიქოგალვანური 704
 — ფუნანის 493, 616
 — ჯაჭვური 521
 — ჰერინგ-ბრაიერის 197
 რეფლექსური რკალი 494
 — მონოსინაპსური 494
 — ორნეირონი 494
 — პოლისინაპსური 494
 რეფლექსოგენური ზონები 496
 — — სისხლძარღვოვანი 144
 რეფლექსური შემდეგმოქმედება 504
 რეფრაქტრობა აბსოლუტური 96, 431
 — შეფარდებითი 96, 432
 — გულის 96
 რეცეპტორული ველი რეფლექსის 496
 რეცეპტორული პოტენციალი 532, 586
 რეცეპტორი 46
 — ადაპტაცია 534
 — აგზნებადობა 531
 — აგზნების მექანიზმი 531
 — გემოვნების 557
 — ვესტიბულური აპარატის 549
 — დისტანტური 531
 — ზედაწოლის 545
 — კლასიფიკაცია 530
 — კონტაქტური 531
 — კორტიის ორგანოს 564
 — კუნთ-სახსრების 547
 — მხედველობის 571
 — სიბუთრი 543
 — სიცივის 543
 — სმენის 559
 — სპეციალიზაცია 530
 — სხეულის მდებარეობის 549
 — ტაქტილური 545
 — ტკივილის 537
 — ფუნქციური მოთხოვნა 535, 581
 — შეხების 545
 — შინაგანი ორგანოების 541
 — ყნოსვის 555
 რეცეპტივი 77
 რეცეპტორული ინერვაცია 517
 რიბონუკლეინის მჟავა 41
 რიბოფლავინი 291
 რიგიდობა ცვილისებური 507
 — დეცერებრაციული 629
 რიტმი როლანდური 652

რიტმული სეგმენტაცია 248
 რიტმები ელექტროენცეფალოგრაფის
 661
 რნმ 41
 როდოპსინი 579, 592
 რუხი ბირთვი 709
 რძის წვენი 261
 საბოლოო ფირფიტა 477
 საგემოვნო კონტრასტი 559
 საერთო საბოლოო გზა 522
 საკვები, კალორიულობა 321
 — სპეციფიკურ-დინამიური მოქმედება
 312
 — შეთვისებადობა 313
 საკვებცხეები 383
 სარკოპლაზმა 437
 სარქველი აორტალური 105
 — გულის 105
 — ვენების 139
 — ლიმფური ძარღვების 160
 — მიტრალური 105
 — ნამგლისებური 105
 — პულმონალური 106
 სარქველ ჭირკვლები 344
 სასარგებლო დრო 415
 სასიცოცხლო ტევადობა ფილტვების 169
 სასქესო ჭირკვლები 381
 — შინაგანი სეკრეცია 381
 — მოქმედების რეგულაცია 383
 სასქესო ნიშნები 381
 სასქესო ჰორმონები 383
 — — ჰორმონულა ჭირკვლის 380
 — — მამაკაცის 381
 საყლაპავი მილი 218
 საკმლის მონელება 207
 — კედელთან მიმდინარე 247
 — კუჭში 219
 — თორმეტგოჯა ნაწლავში 238
 — მნიშვნელობა 207
 — მსხვილ ნაწლავში 252
 — ნაღვლის როლი 242
 — პირის ღრუში 211
 — წერტილ ნაწლავში 246
 სეგმენტური ინერვაცია 613
 სეკრეტინი 241
 სეკრეცია კუჭის ჭირკვლების 219
 — კუჭქვეშა ჭირკვლის 239
 — მილაკოვანი 337
 — მორფონეკროზული 247
 — მორფოსტატიკური 247
 — ნაწლავთა ჭირკვლების 246
 — სანერწყვე ჭირკვლების 211, 214
 — სხვადასხვა საკვებ ნაწარმების მი-
 ლებისას 240

— შინაგანი 356
 სეროტონინი 79, 401
 სეჩენოვის აპარატი 176
 — ცდა 509
 სიარული 677
 სიბნელის ადაპტაცია 591
 სითბო აქტივაციის 451
 — მოღუენების 451
 — შეკუმშვის 451
 სითბოს გაცემა კონვექციური 319
 — — რადიაციული 319
 სითბოს გამტარებლობა 319
 სითბოს განსხივება 319
 სითბოს პროდუქცია ნერვში 435
 სითბოს წარმოქმნა 316, 451
 — — დაგვიანებული 451
 — — კუნთებში 435
 — — ნერვებში 435
 — — საწყისი 451
 სიმახვილე მხედველობის 599
 — სმენის 571
 სიმალის დაავადება 202
 სიმპათიკა 120
 სიმპათიკური ნერვი, გაგლემა გულზე 118
 — — — კუჭის ჯირკვლებზე 235
 — — — ნაწლავის მოძრაობაზე 250
 — — — სანერწყვე ჯირკვლებზე 214
 — — — საოფლე ჯირკვლებზე 352, 699
 — — — სისხლძარღვებზე 141
 — — — სუნთქვის ცენტრზე 198
 — — — ჩონჩხის კუნთებზე 700
 სიმპათიკური ნერვული სისტემა 686
 — — — ადაპტაციურ-ტროფიკული
 ფუნქცია 701
 სიმპათომიმეტური ამინები 373
 სიმპტომი ჰორნერის 578, 706
 სინათლის ადაპტაცია 591
 სინათლის კონტრასტი 594
 სინათლის მგრძნობიარე პიგმენტები 584
 სინაპსები, აქსო-დენდრიტულ 487
 — აქსო-სომატური 487
 — გატარების ერთმხრივობა 477
 — ლაბილობა 480
 — ნერვ-კუნთოვანი 476
 — ცენტრალური ნერვული სისტემის 487
 სინაპსური დაყოვნება 477
 სინუსი კაროტიდული 144
 სინუსური ექსტრასისტოლა 103
 სინციტიუმი 458
 სისტემურობა 735
 სისტოლა 87
 — პარკუჭების 87
 — წინაგულების 87

სისტოლური გამოტყორცნა 107
 სისტოლური მოცულობა სისხლის 113
 სიჩქარე აგვანების გატარების, გულში 97
 — — — ნერვში 426
 — სისხლის ნაკადის არტერიებში 127
 — — — მოცულობითი 127
 — — — ხაზოვანი 127
 სისხლი 55
 — აგლუტინაცია ერთოროციტების 76
 — აქტიური რეაქცია 59
 — აქტიურ რეაქციაში თირკმლების ტო-
 ლი 340
 — გაზების ტრანსპორტი 173
 — დეფიბრინირებული 66
 — ერთოროციტების რაოდენობა 70
 — იმუნიტეტი 82
 — იონური შედგენილობა 69, 341
 — კალციუმი პლაზმაში 62
 — ლაქური 75
 — ლეიკოციტები 80
 — მინერალური შედგენილობა 62
 — მოძრაობის სიჩქარე ვენებში 138
 — მკაფიო-ტუტოვანი წონასწორობა 60
 — ნაწმირმკაფას დისოცია 181
 — ოსმოსური წნევა 57
 — ოსმოსური წნევა ცილების 64
 — პლაზმა 61
 — რაოდენობა ორგანიზმში 56
 — რეგულაცია 150
 — სიბლანტე 57
 — სისტოლური მოცულობა 113
 — შედგება 65
 — შრეები 66
 — ცილების რაოდენობა 63
 — ჟანგბადის ტევადობა 176
 — წნევა არტერიული 129
 — წუთის მოცულობა 113
 — — მუშაობის დროს 115
 — ჯგუფები 76
 — ხვედრითი წონა 57
 — ჰემოგლობინი 72
 სისხლის გადასხმა 78
 სისხლის დეპო 150
 სისხლის მიმოქცევა 86
 — — აღმოჩენა 13
 — — გულის გვირგვინოვან სისხლძარ-
 ლვებში 153
 — — დრო 140
 — — კაპილარებში 136
 — — ფილტვებში 154
 სისხლის ფირფიტები 79
 — შედედება 65
 — — თეორიები 65

სისხლწარმოქმნა 83
 — რეგულაცია 84
 სისხლძარღვთა მამოძრავებელი ცენტრი 143
 სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ნერ-
 ვები 141
 სისხლძარღვები 125
 — ელასტიკური ტიპის 129
 — ინერგია 141
 — კუნთოვანი ტიპის 129
 — ტონუსის რეგულაცია ქერქული 147
 სმენა, ადაპტაცია 571
 — სიმახვილე 571
 სმენის რეცეპტა 559
 სომატოტროპინი 390
 სომატოტროპული ჰორმონი 390
 სპეციფიკური თალამური გზები 649
 სპინალური ცხოველი 604
 სპინო-თალამური გზები 620
 სპონტანური ელექტრული აქტივობა 608
 სტაბილოგრამა 681
 სტაბილოგრაფი 681
 სტანიუსის ლიგატურა 88
 სტარლინგის „გულის კანონი“ 97
 სტერეოტაქსიკური მეთოდია 606
 სტერეოტაქსიკური ხელსაწყო 607
 სტიმული 44
 სტრესი 380, 395
 სუპარული პოტენციალი 566
 სუმატა აგზნებათა 501
 — დროის 502, 691
 — თანმიმდევრული 502
 — მოტორული ერთეულების 446
 — სივრცობრივი 503, 691
 — შეკუმშვების 442
 — შემაკავებელი 511
 ხუნთქვა 162
 — გარეგანი 162
 — დაბალი ატმოსფერული წნევისას 202
 — კუნთოვანი მუშაობისას 200
 — მაღალი წნევისას 205
 — რეგულაცია 190
 — ნახშირმჟავას როლი 192
 — პერიოდული 205
 — რეგულაცია 190
 — უჯრედთა 162
 — ჟანგბადის უქმარისობის გავლენა 194
 — ხელოვნური 206
 — ჩეინ-სტოქსის 205
 — ჰემისფეროების ქერქის როლი 199
 ხუნთქვითი არიტმია 103, 121, 625
 — კოფიციენტი 306

— — მუშაობისას 307
 — ცენტრი 188, 624
 — — ავტომატა 190
 — — ლოკალიზაცია 189
 — — ნახშირმჟავას გავლენა 193
 — — ნეირონებს შორის თანაფარდობა 196
 სუპერპოზიცია 442
 სურფაქტანი 168
 სფერული აბრაცია 576
 სფიგმოგრაფი 133
 სფიგმომანომეტრი რივა-როჩის 130
 სფინქტერი ილეოცეკალური 252
 — ნაღვლის საერთო სადინარის 245
 — პილორული 234
 — პრეპილორული 234
 — შარდსადინარის 348
 — შარდის ბუშტის 348
 სხეულაკი აორტალური 146
 — გოლჯის 547
 — კაროტიდული 146
 ტაქიკარდია 103
 ტაქტილური რეცეპტორები 545
 ტემპეზიის სისხლის ძარღვები 153
 ტელეელექტროკარდიოგრაფი 98
 ტემპერატურა ოპტიმალური 317
 — სხეულის 316
 ტემპერატურული რეცეპტა 543
 ტენდოტომია 483
 ტეტანური ტონუსი 507
 ტეტანია პარათირეოპრიუული 365
 ტეტანუსი 442
 ტეტა-რიტმი 663
 ტეტრაიოდითირონი 362
 ტვინი, კვება 682
 — ზურგის 610
 — მოგრძო 622
 — სისხლით მომარაგება 682
 — შუა 627
 — შუამდებარე 648
 ტიპები ნერვული სისტემის 738
 ტირი-ველას ოპერაცია 247
 ტვინილი არეკლილი 540
 ტვინილის რეცეპტა 537
 ტოკოფეროლი 293
 ტონური ბოჭკოები 447
 ტონუსი 51, 143
 — არტერიული 143
 — გლუვი კუნთების 459
 — ვეგეტაციური ცენტრების 693
 — კონტრაქტილური 507
 — ნაწლავთა მუსკულატურის 249
 — ნერვული ცენტრების 506
 — პლასტიკური 507

— რეტიკულური ფორმაციის გავლენა 636
 — სისხლძარღვთა შემავიწროებელი ცენტრის 105
 — ტეტანური 507
 — ცთომილი ნერვების ბირთვების 120
 — ჩონჩხის კუნთების 447
 ტონები გულის 112
 ტოქსინი 82
 ტრაქტი ვესტიბულო-სპინალური 622
 — კორტიკო-ბულბარული 622
 — რეტიკულოსპინალური 622
 — რუბრო-სპინალური 623
 — ტექტო-სპინალური 623
 ტრანსპლანტაცია 10
 ტრანსფერინი 285
 ტრანსფორმაცია აგზნებათა რიტმის 504
 ტრიოდთერონინი 362
 ტრიოდთერომარმეა 362
 ტრიპსინი 239
 ტრიპსინოგენი 239
 ტროფიკული ფუნქცია 526
 — — ნერვული ბოჭკოების 482
 ტუმბო ნატრიუმ-კალიუმის 36, 435

უარყოფითი ინდუქცია 519
 — წნევა 111
 უზღუდლო ნივთიერებანი 340
 უკანა ფესვები 611
 — ტვინი 622
 — — გამტარი გზები 622
 უკუეაქშირი 51, 357, 521
 უმაღლესი ნერვული მოქმედება 714
 უპირობო რეფლექსი 52
 უროგასტრონი 233
 ურჯედები ამყარებული 583
 — პიგმენტური 579
 — რენშოუს 517
 — ფოტორეცეპტორული 579, 582
 — ქრომაფინური 373
 — ყნოსვის 555

ფაგოციტოზი 81
 ფაზა დეპოლარიზაციის 409, 411
 — იზომეტრული შეკუმშვის 110
 — კუჭის სეკრეციის 225
 — პარკუჭების გაღების 110
 — პარკუჭების იზომეტრული მოდუნების 110
 — სუპერნორმალურობის 432
 — რეპოლარიზაციის 409, 411
 — ულტრაპარადოქსული 740
 ფარისებრანო ქირკვალი 365
 ფარისებრი ქირკვალი 359
 — — ფუნქციის რეგულაცია 364

— — ჰორმონები 362
 ფარინოზინი 300
 ფაქტორი ანტიპელაგრული 292
 — კესტლის 294
 ფერების შერევა 596
 ფერებისადმი სიბრმავე 599
 ფერმენტები კუჭის წველის 223
 — კუჭქვეშა ჯირკვლის 239
 — ნაწლავის წველის 246
 — ნერწყვის 213
 — პილროლიზური 207
 ფერიტინი 286
 ფიბრილატია 104
 ფიბრინი 65
 ფიბრინოგენი 65
 ფიბრინოკინაზა 69
 ფიბრინოლიზინი 69
 ფიზიოლოგია, განსაზღვრა 5
 — განვითარება მე-17—18 სს. 141
 — — მე-19 ს. 16
 — — მე-20 ს. 23
 — კავშირი სხვა მეცნიერებებთან
 — კვლევის მეთოდები 9
 — კლინიკური 8
 — ნორმალური 6
 — პათოლოგიური 6
 — შედარებითი 5
 ფიზიოლოგიური იდეა 38, 269
 ფილოქინონი 300
 ფილტვები 165
 — გაზთა ცვლა 183
 — ვენტილაცია 171
 — ელასტიკური წევა 167
 — მოცულობა სუნთქვისას 86
 — სასიცოცხლო ტევადობა 69
 — სისხლის მიმოქცევა 15
 ფისტულა 208
 ფისტულური მეთოდია 10
 ფლებოგრაფია 140
 ფლექსიის კონა 619
 ფოლიუმის მკვება 294
 ფოლიკულები 385
 ფოლიკულოსტიმულინი 36, 393
 ფონოკარდიოგრაფია 112
 ფონორეცეპტორები 49
 ფორმის ჩამოყალიბება 41
 ფორმულა ბაზეტის 101
 — დიუბუას 310
 — დრეიერის 308
 — ფრიდერიჩის 101
 ფოტორეცეპტორები 49,
 ფოტოქიმიური რეაქციები
 ფრედერიკის ცდა 191
 ფსევდორეფლექსი 692

— ქცია (ებო) ანიმალური 585
 — სისტემატიკური 208
 — სისტემატიკური 685
 — სისტემატიკური 691
 — სისტემატიკური 526
 — სისტემატიკური 656
 — სისტემატიკური 624
 — სისტემატიკური 208
 — სისტემატიკური 208
 — სისტემატიკური 685
 — ფიზიოლოგიური 29
 — ჰენლეს მარყუქების 335
 — ფუნქციური მობილობა 535, 581
 — ძვრადობა 333
 — სისტემატიკური 579
 — სისტემატიკური 540
 — სისტემატიკური სიბრძნე 584
 — სისტემატიკური სისტემატიკური ციკლი 385
 — სისტემატიკური 49
 — სისტემატიკური 145
 — სისტემატიკური ჰემისფერების 656
 — სისტემატიკური სუნთქვაზე 199
 — სისტემატიკური ანალოზი 733
 — სისტემატიკური სინთეზი 733
 — სისტემატიკური მოქმედებაზე 124
 — სისტემატიკური მოგონებები 661
 — სისტემატიკური 44
 — სისტემატიკური 380, 391
 — სისტემატიკური კალამის ბიძგებთან 674
 — სისტემატიკური ფორმაციისთან 675
 — სისტემატიკური რეაქციის კონტროლი 67
 — სისტემატიკური წერტილები 670
 — სისტემატიკური ზონები 670
 — სისტემატიკური ზონები 667
 — სისტემატიკური ზონები 666
 — სისტემატიკური 735
 — სისტემატიკური ზონა მეორე 667
 — სისტემატიკური 666
 — სისტემატიკური სტრუქტურა 658
 — სისტემატიკური 223
 — სისტემატიკური 229
 — სისტემატიკური 239
 — სისტემატიკური 231
 — სისტემატიკური 245
 — სისტემატიკური 295
 — სისტემატიკური 487
 — სისტემატიკური 180, 488, 695
 — სისტემატიკური 489
 — სისტემატიკური 416
 — სისტემატიკური 15
 — სისტემატიკური 400

დერმ-ცილინდრი 462
 დეილი, ბარეული ფუნქცია 262
 — ნალვლის წარმოშობა 244
 — სისტემის დეპო 152
 — ცილების სინთეზი 64
 — შარდოვანას წარმოშობა 274
 — ლექვა 211, 625
 — სისტემატიკური 579
 — სისტემატიკური 388
 — სისტემატიკური 217, 626
 — სისტემატიკური ანალიზატორი 668
 — სისტემატიკური 555
 — სისტემატიკური 668
 — სისტემატიკური 555
 — სისტემატიკური კალორიმეტრული 313
 — სისტემატიკური 559
 — სისტემატიკური 559
 — სისტემატიკური 561
 — სისტემატიკური 628
 — სისტემატიკური 348
 — სისტემატიკური, გამოყოფა 348
 — სისტემატიკური 332
 — სისტემატიკური 330
 — სისტემატიკური 345
 — სისტემატიკური 345
 — სისტემატიკური 345
 — სისტემატიკური 345
 — სისტემატიკური 274
 — სისტემატიკური 348
 — სისტემატიკური 350
 — სისტემატიკური მგრძნობელობა 512
 — სისტემატიკური რანევისი 463
 — სისტემატიკური ნეირონები 511
 — სისტემატიკური უკუდინების სისტემა 335
 — სისტემატიკური უკუდინების 219
 — სისტემატიკური 50
 — სისტემატიკური 514
 — სისტემატიკური 729
 — სისტემატიკური 480
 — სისტემატიკური 729
 — სისტემატიკური 736
 — სისტემატიკური 232
 — სისტემატიკური 730
 — სისტემატიკური ნერვულ ცენტრებში 514
 — სისტემატიკური 728
 — სისტემატიკური 511
 — სისტემატიკური 513
 — სისტემატიკური 728
 — სისტემატიკური 517
 — სისტემატიკური 728
 — სისტემატიკური ნერვულ სისტემაში 590
 — სისტემატიკური 91

შეკუმშვა გლუვი კუნთის 459
 — გულის კუნთის 97
 — ერთხელობრივი 440
 — იზომეტრული 439
 — იზოტონური 439
 — მაქსიმალური 442
 — მექანიზმი 448
 — სიჩქარე გატარების 441
 — სუბმაქსიმალური 442
 — სუმატა 442
 — ტეტანური 442
 — ჩონჩხის კუნთის 438
 შერევა ფერების 596
 — გემოვნების 559
 შესუნთქვა 163
 — ახალშობილის 195
 შეწოვა 255
 — კუჭში 256
 — მექანიზმი 258
 — მინერალური მარილების 261
 — მსხვილ ნაწლავებში 257
 — ნახშირწყლების 260
 — ცილების 259
 — ცხიმების 261
 — წვრილ ნაწლავებში 256
 — წყლის 261
 — უკან 332
 შიმშილი 263
 — თეორიები 264
 — მინერალური 284
 — ცილოვანი 275
 შინაგანი გარემო 35, 55
 შინაგანი სეკრეცია 355
 — — ეპიფიზის 400
 — — თირკმელზედა ჯირკვლის 372
 — — ქერქის 376
 — — კვლევის მეთოდები 358
 — — კუჭუკანა ჯირკვლის 368
 — — სასქესო ჯირკვლების 381
 — — ფარისებრახლო ჯირკვლების 365
 — — ფარისებრი ჯირკვლის 359
 — — ჰიპოფიზის 390
 შოკი ანაფილაქსიური 83
 — სპინალური 614
 — ჰემორტანსფუზიული 77
 შორსმხედველობა 575, 576
 — მოხუცებულობითი 575
 შუა ტვინი 627
 — ყური 561
 შუამდებარე ტვინი 648
 ჩაშლა უმალესი ნერვული მოქმედებისა 739
 ჩაქრობა 730

ჩეინ-სტოქსის სუნთქვა 205
 ჩვევები მოძრაობითი 741
 ჩონჩხის კუნთი 437
 — — აღნაგობა 437
 ჩხირები 579
 ცენტრი ბუდგესი 706
 — გულის რეფლექსის 708
 — ვაზომოტორული 145, 707
 — კეგეციატორ ფუნქციონირება რეგულაციის 705
 — კვების 263
 — მოგრძო ტვინის 624
 — მხედველობის 627
 — ნერვული 498
 — ოფლის გამოყოფის 353
 — სისხლძარღვთა მამოძრავებელი 143, 707
 — სისხლძარღვთა შემავიწროებელი 141
 — სითბოს წარმოშობის 321
 — — გაცემის 322
 — სმენის 628
 — სუნთქვის 188, 624
 — — რეგულაცია 188
 — შარდის გამოყოფის 349
 — წყურვილის 268
 — ყლაპვის 217
 ცვლა ნეოთერებათა 42, 38, 269
 ციანოზი 204
 ციანოკოლაამინი 294
 ციკლოგრაფია 677
 ცილები 270
 — ამინომჟავური შედგენილობა 272
 — ბიოლოგიური ღირებულება 273
 — ბუფერული თვისებები 59
 — დაშლა ორგანიზმში 273
 — კალორიული კოეფიციენტი 312
 — ოსმოსური წნევა 64
 — რძის 354
 — სისხლის 63
 — სპეციფიკურობა 42
 — ფიზიოლოგიური მნიშვნელობა 40
 — ცვლა 270
 — შეწოვა 259
 ცილის მინიმუმი 314
 ცილოვანი ცვლა 270
 — — რეგულაცია 276
 — — ოპტიმუმი 315
 — შიმშილი 275
 ცისტოსკოპი 348
 ციტოარქიტექტონიკა 658
 ცრემლდენა 602
 ცხვირის დაცემინება 199, 626
 ცხიმების ცვლა 276

ძვრადობა ფუნქციური 333

ძილი 743

— თეორიები 746

— ნარკოზული 745

— პათოლოგიური 745

— პიპნოზური 745

ძირითადი მემბრანა 562

ძირითადი ცვლა 307

წვენი კუჭის 222

— კუჭქვეშა ჭირკვლის 239

— პილორუსის ჭირკვლების 224

— სამადო 227

წვრილი ნაწლავები, მოტორული ფუნქცია 248

— — საკმლის მონელება 246

— — სეკრეცია 246

წითელი ბირთვი 628

წინააღმდეგობა პერიფერიული 126

წინა ფესვები 611

წნევა დიასტოლური 131

— ვენური 138

— თვალშიდა 602

— მაქსიმალური 131

— მინიმალური 131

— ონკოზური 64

— ოსმოსური 57, 64

— პარკუჭებში 107

— პარციალური 174

— პლევრის ღრუში 167

— პულსური 131

— საბოლოო დიასტოლური 110

— საშუალო 126, 132

— სისტოლური 131

— უარყოფითი 111

— ფილტვის არტერიაში 155

— წინაგულეებში 106

წყალი, ბალანსი 287

— კონსტიტუციური 286

— შებმული 286

— შეწოვა 261

წყლის ნაბი 602

წყურვილი 267

— ცენტრი 268

ხამხამი 602 626

ხაოები 256

ხელფენური თირკმელი 347

ხველა 199, 626

ხსნარი თიროდეს 62

— იზოოსმოსური 62

— იზოტონური 62

— ლოკის 62

— რინგერის 62

— ფიზიოლოგიური 62

— ჰიპერტონიული 62

— ჰიპოტონიური 62

ჭირკვალი ბრუნერის 238, 245

— კუჭის 219

— კუჭქვეშა 238

— ლიბერკუნის 238, 246

— ნაწლავების 246

— სანერწყვე 211

— საოფლე 351

— სასქესო 381

— სარძევე 354

— პუბერტატული 383

— ფარისებრი 359

— ქონის 354

ჭუჯა ჰიპოფიზური 391

პერი ალვეოლური 172

— ამოსუნთქული 172

— ატმოსფერული 172

— დამატებითი 169

— ნარჩენი 169

— სარეზერვო 169

— სასუნთქი 169

პელიოტრემა 562

პემატოკრიტი 56

პემატოპორფირინი 72

პემატო-ენცეფალური ბარიერი 683

პემი 72

პემინი 72

პემიპლეგია 631, 672

პემოგლობინი 72, 177

— ემბრიონული 73

— ზუფერული თვისებები 59

— სინთეზი 73

პემოლინამიკა 125

პემოლიზი 74

პემოლიზინები 75

პემოფილია 67

პეპარინი 68

პერინგის ნერვი 144

პერმაფროდიტიზმი 382

პეტეროტრანსპლანტაცია 42

პიალურ ორნიდაზა 342

პიდრემია 340

პიდროკორტიზონი 377, 378

პიპერესთეზია 651

პიპერგლიცემა 280

— ადრენალინური 374

— ალიმენტალური 280

პიპერვენტილაცია 192, 194

ჰიპერთერმია 323
 ჰიპერთირეოზი 361
 ჰიპერკაპნია 191
 ჰიპერკინეზი 655
 ჰიპერმეტროპია 575
 ჰიპერპოლარიზაცია 50, 410, 418
 — პასიური 419
 ჰიპერრეფლექსია 615
 ჰიპერტენზიონი 149
 ჰიპერტენზიანაზა 149
 ჰიპერტენზიოგენი 148
 ჰიპერტონია თირკმლოვანი 149
 — სისხლძარღვოვანი 145
 ჰიპოგლიკემია 280
 ჰიპოვიტამინოზი 289
 ჰიპოთალამუსი 708
 — ურთიერთუკუქმირი ჰიპოფიზთან 398
 — ბირთვები 709
 ჰიპოთალამო-ჰიპოფიზური სისტემა 708
 ჰიპოთერმია 323
 ჰიპოთირეოზი 360
 ჰიპოკამპი 673
 ჰიპოკაპნია 202
 ჰიპოკინეზი 655
 ჰიპოპარათირეოზი 366
 ჰიპოფიზი 390
 — კავშირი ჰიპოთალამუსის ბირთვებთან 398
 — რეგულაცია შინაგანი სეკრეციის 397
 — უკანა წილი 396
 — ფოლიკულომასტიმულირებელი ჰორმონი 393
 — წინა წილი 390
 — შუამდებარე წილი 396
 ჰიპოფიზური ჯუჯა 391
 ჰიპოქსემია 191, 204
 ჰიპოქსია 203

ჰიპურის გეგა 338
 ჰირუდინი 68
 ჰისის კონა 89
 ჰისტამინაზა 231
 ჰისტამინი 149, 230, 401
 ჰისტამინური შოკი 149
 ჰისტოპორმონი 401
 ჰოვერსის კონა 618
 ჰომეოსტაზი 35
 ჰომოიოთერმია 38, 316
 ჰომოტრანსპლანტაცია 42
 ჰორმონი 356
 — ადაპტიური 330
 — ადრენოკორტიკოტროპული 395
 — ანტიდიურეზული 340, 397
 — — მოქმედების მექანიზმი 342
 — ეპიფიზის 400
 — ზრდის 390
 — თირეოტროპული 394
 — კორტიკოტროპინ-მასტიმულირებელი 399
 — კუპქვეშა ჯირკვლის 369
 — თირკმელზედას ქერქის 477
 — ლუტეოტროპული 384, 392
 — მალუტეინიზირებელი 393
 — მელანოციტომასტიმულირებელი 396
 — პლაცენტის 389
 — სასქესო მამაკაცის 381
 — — ქალის 381
 — საკმლის მომწელებელი ტრაქტის 401
 — სომატოტროპული 390
 — ფარისებრი ჯირკვლის 359, 362
 — ფოლიკულომასტიმულირებელი 393
 — ქსოვილთა 400
 — ჰიპოფიზის უკანა წილის 396
 — — წინა წილის 390
 — ჰონადოტროპული 392
 ჰუმორალური რეგულაცია 52