

612.43/44(075.8)

6-19

რენიკო საკანდელიძე  
ერეპლე ჯულაყიძე



კუნთოვანი და ნერვული  
სისტემების ფიზიოლოგია

## რენიკო საკანდელიძე ერეკლე ჭულავიძე

კუნთოვანი  
და  
ნერვული სისტემების  
ფიზიოლოგია



ქუთაისი  
2018

UDC 612(075.8)  
ს 19

წინამდებარე სახელმძღვანელო წიგნში განხილულია  
ცოცხალი ორგანიზმის სომატური ფუნქციების ძირითადი  
სასიცოცხლო პროცესების ფიზიოლოგია. იგი მთლიანად  
შეესაბამება საქართველოს განათლების სამინისტროს აკ-  
რედიტაციის საბჭოს მიერ აკრედიტირებულ სილაბუსში  
„ადამიანის და ცხოველთა ფიზიოლოგიაში“ განსახილ-  
ელ თემატიკას, ბიოლოგიის სპეციალობის სტუდენტები-  
სათვის.

წიგნი რეკომენდებულია აკადი წერეთლის სახელმწი-  
ულ უნივერსიტეტის ზუსტ და საბუნებისმეტყველო მეცნი-  
ერებათა ფაკულტეტის ბიოლოგიის სპეციალობის სტუ-  
დენტებისათვის, როგორც დამხმარე სახელმძღვანელო.

#### რედაქტორი:

თეიმურაზ ლომსიანიძე,  
მედიცინის მეცნიერებათა დოქტორი,  
ანატომოსი, აკადი წერეთლის სახელმწი-  
ულ უნივერსიტეტის ასოცირებული  
პროფესორი.

#### რეცენზენტები:

იზოლდა ლომსიანიძე,  
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი,  
ბიოქიმიკოსი, აკადი წერეთლის  
სახელმწიფო უნივერსიტეტის ასოცირე-  
ბული პროფესორი.

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

აკადი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის გამომცემლობა  
ISBN 978-9941-408-88-5

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

და

მომავლის რწმენით – ჩვენი ხელმძღვანელობით  
აღზრდილ მოწაფეებს ფიზიოლოგ მაგისტრებსა  
და დოქტორანტებს

„აწმყო, შობილი წარსულისაგან არის  
მშობელი მომავალისა“.

ილია.

## შესაფალი

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ზიოლოგია.

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

სპეციალური ანუ გერძო ფიზიოლოგია – მასში იმდენი დარღია, რამდენიც არსებობს ცოცხალ არსებათა სხვადასხვა ჯგუფი, სხვადასხვა ორგანო და ქსოვილი, და ბოლოს, რამდენიც არსებობს ორგანიზმის მოქმედების სხვადასხვა სახე.

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

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

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

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

ფიზიოლოგია მუდმივად ემყარება ფიზიკისა და ქი-

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

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

### ზოზიოლოგიური კვლევის მეთოდოლოგია

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

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

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

ფორმის დანერგვას ტექნიკაში აწარმოებს მეცნიერება ბიონიკა.

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

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

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

ორგანიზმის ფუნქციათა კვლევის ყველა მოყვანილი მეთოდიკების უმრავლესობა საჭიროებს ცოცხალი ორგანიზმის გაპვეთას ანუ ქირურგიულ ოპერაციას. ამ ოპერაციებს იყენებენ მწვავე და ქრონიკულ ცდებში. მწვავე ცდის ანუ ვიგისექციის დროს დანარეკოზებულ ან სხვა წესით გაუტკივარებულ ორგანიზმზე ატარებენ შესაბამის თაქვაციას და სწავლობენ ამა თუ იმ ორგანოს ფუნქციონირებას სხვადასხვა ზემოქმედებისას. ქრონიკული ცდების დროს ცხოველს უკეთდება სხვადასხვა ქირურგიული ოპერაცია და გამოკვლევებს იწყებენ, როდესაც ცხოველი გამოკვეთდება გადატანილი ოპერაციისაგან. ასეთ ცხოველებზე შესაძლებელია დაკვირვებების წარმოება წლების განმავლობაში.

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

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

კავშირისა და ურთიერთდამოკიდებულების გათვალისწინებით. ასეთი კვლევისას ფიზიოლოგი ისტრაფეის შესასწავლი ორგანიზმის არსებობის პირობები მაქსიმალურად მიუახლოეს ბუნებრივ პირობებს.

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

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

## ზოზიოლოგიის განვითარება სამართველოში

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

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

## ქციების ცოდნა.

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

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

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

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

ასეთი შინაარსის წიგნები იწერებოდა მომდევნო სა-უკუნეებშიც. მაგალითად, ზაზა ფანასქერტელის სამკურ-ნალო წიგნი (XV საუკუნეში), „იადგარ დაუდი“, შედგენი-ლი დაით ბატონიშვილის მიერ (მე-16 საუკუნეში).

XIX საუკუნეები ქართველი ფიზიოლოგები მუ-შაობდნენ რუსეთის სხვადასხვა სამეცნიერო დაწე-სებულებებში და თავიანთი წვლილი შეპქონდათ ფიზიო-ლოგიური მეცნიერების განვითარებაში. ამ მხრივ დიდი ღვაწლი მიუძღვის ქართველ ფიზიოლოგებს ივანე თარხნიშვილს და ივანე ბერიტაშვილს.



ივანე თარხნიშვილი

ივანე თარხნიშვილმა (1846-1908 წწ.) უმაღლესი განათლება მიიღო პეტერბურგის სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემიაში, რო-მელიც დაამთავრა 1869 წელს. კალეგითი მუშაობა მან სტუდენტობიდანვე დაიწყო ი. სეჩენოვის სელმძღვანელობით. მისი სადოქ-ტორო დისერტაცია ეხებოდა სითბოს გავლენას ნერვებზე და ტვინზე. ამის შემდეგ იგი ორი წლის განმავლობაში მუშაობდა საზღვარგარეთ, ცნობილი ფიზიოლოგების ლაბორატორიებში. საზღვარგარეთიდან დაბრუნების შემდეგ ი. თარხნიშვილი მიიწვიეს სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემიაში ჯერ პრივატ-დოკუმენტად, შემდეგ პროფე-

შემდეგ ი. თარხნიშვილი მიიწვიეს სამედიცინო-ქირურგიულ აკადემიაში ჯერ პრივატ-დოკუმენტად, შემდეგ პროფე-

სორად და ფიზიოლოგიის კათედრის გამგედ 1877-1895 წლებში.

ი. თარხნიშვილი ეკლევას აწარმოებდა ფიზიოლოგიის სხვადასხვა დარღვი. სხვა პრობლემებთან ერთად, იქვევდა ცენტრალური და პერიფერიული ნერვული სისტემის ბიოლოგიას. მის მნიშვნელოვან დამსახურებად ითვლება კანში ელექტრომამოძრავებელი ძალების აღმოჩენა, სხვადასხვა გაღინიანებისა და ფსიქიკური მოქმედების საპასუხოდ, რასაც მან ფსიქოგადგანური რეფლექსი უწოდა.

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

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

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

ბას გააცნო ნერეული სისტემის ფიზიოლოგიის უკანას-ჯელი მიღწევები.

იგანე ბერიტაშვილი (1885-1974) ქართული ფიზიოლო-  
გიური სკოლის ფუძემდებელი და მისი შეუცვლელი მეც-  
ნიერ-ხელმძღვანელი იყო.

ევლევითი მუშაობა ი. ბერი-  
ტაშვილმა პეტერბურგის უნივერსი-  
ტეტში ჯერ კიდევ სტუდენტმა და-  
იწყო. უნივერსიტეტის დამთავრების  
შემდეგ (1910) იქვე მუშაობდა (1910-  
1915) პროფ. ნ. გედენსკის ხელმძღვა-  
ნელობით. 1912 წელს მივლინებულ  
იქნა ქ. ყაზანში პროფ. სამოილოვ-  
თან, სადაც აითვისა ენთოპოვენის  
სიმიანი გალვანომეტრით ბიოპოტენ-  
ციალების რეგისტრაციის მეთოდი.

1914-1915 წლებში მივლინებული იყო  
ქ. უტრეხტში (ჰოლანდია) პროფ. მაგ-  
ნუსის ლაბორატორიაში. აქ დაიწყო მან ცხოველთა ტო-  
ნური რეფლექსების შესწავლა. 1915-1919 წლებში ოდესის  
უნივერსიტეტის პრივატ-დოცენტიია. 1919 წელს იგი მოიწ-  
ვიეს თბილისის ახლად დაარსებულ უნივერსიტეტში, სა-  
დაც ჩამოაყალიბა ადამიანისა და ცხოველთა ფიზიოლო-  
გიის კათედრა. ამ კათედრის ბაზაზე 1935 წელს შეიქმნა  
კვლევითი ინსტიტუტი, რომელიც 1941 წელს გამოეყო  
უნივერსიტეტს და შევიდა საქართველოს სსრ მეცნ. აკა-  
დემიის სისტემაში, როგორც ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი. 1951 წლამდე ი. ბერიტაშვილი ამ ინსტიტუტის დირექტო-  
რია, ხოლო 1951 წლიდან სიცოცხლის უკანასკნელ წუ-  
თამდე მისი მეცნიერ-ხელმძღვანელი.

1930 წელს საქართველოს მთავრობის მიერ თბილი-  
სის სახელმწიფო უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის შე-  
დეგად მის ბაზაზე ჩამოყალიბდა ოთხი სახელმწიფო  
ინსტიტუტი: 1. პედაგოგიური, 2. სამედიცინო, 3.  
საფინანსო კოოპერაციული, 4. სამართლის.

1933 წლის 8 იანვრის მთავრობის დადგენილებით



ივანე ბერიტაშვილი

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

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

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

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

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

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



გიგანტება  
№ 17

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

1. ნერვ-კუნთოვანი სისტემა - პესიმალური და ოპტიმალური რეაქციების შესწავლა კუნთის მოქმედების სხვადასხვა რეენიმის პირობებში, ასევე ჩერნოვ-ტურის, ორბელ-გინეცინსკის ფენომენების და ტალღისებური ტეტანუსის ფორმების შესწავლა.

2. სპინალური რეფლექსების ცვლილებების შესწავლა ცოორმილი ნერვის ტეტანიზაციის პირობებში.

3. პერიფერიული გაღიზიანების როლის შესწავლა ძეგლებარეობისა და სტატოენეტიკური რეფლექსების მიმართ.

4. ყველაზე მნიშვნელოვანი, ხანგრძლივი და პროდუქტიულია მისი მოღვაწეობა უმაღლესი ნერეული მოქმედების ფიზიოლოგიაში. ჯერ კიდევ აღრე პროფ. ი. ბერიტაშვილთან მუშაობის პერიოდში იგი შეისწავლიდა პირობით რეფლექსებს კვოლუციურად დაბალი განვითარების ცხოველებზე (თევზები, ამფიბიები). შემდეგ მან ქ. ქუთაისში მსხაობი მუშაობა განაგრძო ძუძუმწოვარ ცხოველებზე (ძაღლები). გამოიყენა ბერიტაშვილისეული მეთოდი - თავისუფალი მოძრაობის წესი ერთი საკეებურის მიმართ.

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

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

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

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

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

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

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



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

ფიზიოლოგიის კათედრის შემადგენლობა:

- I რიგში (მარცხნიდან): უფროსი მასწავლებელი თინათინ  
შუბლაძე, მეცნიერების დამსახურეული მოღვაწე,  
პროფესორი ალექსანდრე გოცირიძე (კათედრის გამგე),  
დოცენტი დარეჯან ჩომახიძე, ვალენტინა მოსეშველი.
- II რიგში: დოცენტი ლამარა ციცაშვილი, მასწავლებელი  
გარდამ ბოჭორიშვილი, ბიოლოგიის მეცნიერებათა  
კანდიდატი, უფროსი მასწავლებელი (შემდეგ - დოცენტი,  
პროფესორი) რენიქო საქანდელიძე, მასწავლებელი მედეა  
ასათიანი, გულნარა ჩიხლაძე.

# თავი I.

## ორგანიზმის ძირითადი უზიოლოგიური პროცესები

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

ორგანიზმის სტრუქტურულ და ფუნქციურ ერთეულს წარმოადგენს უჯრედი. სიცოცხლის სრულყოფის (ეკოლუციის) პროცესში უმარტივესი მრავალუჯრედიანი ორგანიზმები წარმოადგენილი იყვნენ ასე თუ ისე ერთგვაროვანი უჯრედებისაგან. მრავალუჯრედებიან ორგანიზმებში მათი ეკოლუციური განვითარების პროცესში ხდებოდა უჯრედთა დიფერენციაცია, ე.ი. განჩნდა განსხვავება მათ ზომებში, ფორმაში, შენებასა და ფუნქციებში. ერთნაირად დიფერენცირებული უჯრედებიდან წარმოიქმნებიან ქსოვილები, რომელთა დამახასიათებელი თვისებაა სტრუქტურული გაერთიანება, მორფოლოგიური და ფუნქციური მსგავსება და ურთიერთობიქმედება. სხვადასხვა ქსოვილი სპეციალიზირებულია თავისი ფუნქციებით. მაგრამ გარდა სპეციალიზირებული ფუნქციებისა ყველა ამ უჯრედებს ახასიათებთ საერთო ფუნქციებიც, როგორიც არის ნივთიერებათა ცვლა, კეება, სუნთქვა, გამოყოფა. ადამიანს და უმაღლეს ცხოველებს აქვთ ოთხი სახის ქსოვილი: ეპითელური, შემაგრობებელი, კუნთოვანი და ნერვული.

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

ქმლები - ორგანიზმიდან ნივთიერებათა ცელის საბოლოო პროდუქტების გამოყოფის ფუნქციას, ძვლის ტენი - სისხლწარმოქმნის ფუნქციას და ა.შ.

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

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

ცოცხალი ორგანიზმების ორგანიზაციის თითოეული დონე ხასიათდება განსაკუთრებული, მისთვის დამახასია-

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

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

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

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

ორგანიზმის ცხოველმოქმედება შეიძლება ნორმალურად ხორციელდებოდეს გარემოს მხოლოდ გარემოების პირობებში. გარემოს სხვადასხვა ცვლილება, როგორც მაგალითად, საკედ ნივთიერებათა რაოდენობისა და შედგენილობის ცვლილებები, პაერის შედგენილობის ცვლი-

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

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

ლების და შაქრის შემცველობა, წყალბადის იონთა კონ-  
ცენტრაცია და სხვა.

პომეოსტაზის კონკრეტული მექანიზმები, რომელებიც  
უზრუნველყოფენ ორგანიზმის კონსტანტების მდგრა-  
დობას, მეტად მრავალფეროვანია. აღნიშნული მექანიზ-  
მების დადგენამ შესაძლებელი გახდა პომეოსტაზის მოქ-  
ლი რიგი პრინციპების ჩამოყალიბება, რომელსაც ექვემ-  
დებარება მრავალი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობა. მათ  
შორის უმნიშვნელოვანესია ფუნქციათა თვითრეგულაცი-  
ის, სიგნალურობის, შეგუებითი მექანიზმების დუბლი-  
რების პრინციპები.

პომეოსტაზის საფუძველს წარმოადგენს ორგანიზმი  
შეელა პროცესის თვითრეგულაცია. თვითრეგულაციის  
არსი მდგომარეობს იმაში, რომ ცხოველმოქმედების  
ნებისმიერი პარამეტრის გადახრა ნორმიდან წარმოადგენს  
მისი ნორმისაკენ დაბრუნების სტიმულს. სხვანაირად რომ  
კონკრეტული მახასიათებლის გადახრა ფიზიოლო-  
გიური ნორმიდან ხდება მიზეზი დაცვით-შეგუებითი რეაქ-  
ციების ჩართვისა, რომელიც მიმართული არიან ამ პარა-  
მეტრის ადსადგენად. პომეოსტაზური რეაქციების რეალი-  
ზაცია წარმოებს ორგანიზმის ცხოველმოქმედების სხვა-  
დასხვა დონეზე. მეტაბოლური თვითრეგულაციის მაგალი-  
თად შეიძლება მოვიყვანოთ ფერმენტის აქტივობის შე-  
გუებითი დაქვეითება ამ რეაქციაში საბოლოო პროცეს-  
ტის დაგროვების შედეგად. ორგანოების დონეზე პომეოს-  
ტაზური თვითრეგულაციის მექანიზმები განსაზღვრავენ  
ორგანოს მასის აღდგენას (მაგალითად დვიძლის) მისი  
რეჟიმებისას. შინაგანი გარემოს რომელიმე მნიშვნელო-  
ვანი კონსტანტის გადახრისას (გლუკოზის კონცენტრაცი-  
ა, მჟავა-ტიუტოვანი წონასწორობა, ჟანგბადის და ნახში-  
რორჟანგის რაოდენობა და სხვა) სისტემის დონეზე  
თვითრეგულაციის მექანიზმები უზრუნველყოფენ მათ აღ-  
დგენას. ამ გადახრების შედეგად შესაძლებელია ჩაირ-  
ოოს ქცევითი ადაპტიური რეაქციები, რომელიც ადამია-  
ნის ორგანიზმი ყველაზე რთულ რეაქციებს წარმოადგე-  
ნებ.

პომეოსტაზის

შენარჩუნებისათვის

პრინციპული

მნიშვნელობა ენიჭება სიგნალურობას ამ გადახრების შესახებ. შინაგანი გარემოს რომელიმე პარამეტრის ცელილებისას, სპეციალური რეცეპტორები აღიქვამება ამ ცელილებებს მანამ, სანამ იგი მიიღებდეს ორგანიზმისათვის საშიშ სიდიდეს. სიგნალი აღწევს მართვის ცენტრალურ აპარატს, ხდება მისი სწრაფი რეალიზაცია, ჩაირთვება შეგუების სხვადასხვა მექანიზმები (სუნთქვა, სისხლის მიმოქცევა, პორმონები და ა.შ.), რომლებიც ზღვდავენ აღნიშნული პარამეტრის შემდგომ ცელილებებს და უზრუნველყოფებ მის აღდგენას.

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

აუცილებელია აღნიშნოს, რომ პომეოსტაზი არ შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც შინაგანი გარემოს აბსოლუტური მუდმივობა. ეს მუდმივობა არის შეფარდებითი და დინამიკური. იგი მიიღწევა სხვადასხვა ორგანოთა და ქსოვილთა განუწყვეტელი მუშაობით.

პომეოსტაზს გარევეული საზღვრები გააჩნია. თუ ორგანიზმი ხანგრძლივად იმყოფება ისეთ პირობებში, რომლებიც მნიშვნელოვნად განსხვავდებიან შეგუებული პირობებიდან, პომეოსტაზი ირდვევა და შეიძლება განვითარდეს ნორმალურ ცხოვრებასთან შეუთავსებელი ძვრები. მაგალითად, გარემოს ტემპერატურის მნიშვნელოვანი

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

პომეოსტაზის მაღალი დონე აღმოცენდება სახეობრივი ან ინდივიდუალური განვითარების მხოლოდ გარკვეულ ეტაპზე. უმდაბლეს ცხოველებს არ გააჩნიათ საკმარისად განვითარებული შემაგუებელი მოწყობილობანი გარემოს ცელილებათა გავლენის შერძილების ან თავიდან აცილებისათვის. ასე მაგალითად, სხეულის ტემპერატურის შეფარდებითი მუდმივობა (პომეოოთერმია) დაცულია მხოლოდ თბილისხმლიან ცხოველებში. ე.წ. ციგნისხმლიან ცხოველთა ტემპერატურა კი უახლოვდება გარემოს ტემპერატურას და წარმოადგენს ცვალებად სიდიდეს (პოიკილოთერმია).

ახალგაზრდა ასაქში პომეოსტაზის მექანიზმები არასრულყოფილია, რის გამოც შინაგანი გარემოს ზოგიერთი მაჩეკნებელი შეიძლება მერყეობდეს ფართო დიაპაზონში, ხოლო შეგუებითი რეაქციები დიფუზური და ნაჯლებად სპეციფიკურია. მომწიფებულ ასაქში პომეოსტაზის მექანიზმები უფრო სრულყოფილია, მაჩეკნებლები მდგრადი, ხოლო შეგუებითი რეაქციები სპეციფიკური და ადეკვატური. ხანდაზმულ ასაქში იწყება პომეოსტაზის მექანიზმების აქტივობის შესუსტება, ორგანიზმის რეზისტენტობის დაქვეითება დამაზიანებელი ფაქტორების მიმართ და ქსოვილების რეგულირაციული თვისებების შესუსტება.

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

და სხვა) პომეოსტაზის შესანარჩუნებლად, რაც აძლევს მას საშუალებას ექსტრემალურ პირობებშიაც კი იარ-სებოს ნორმალურად.

სხვადასხვა პათოლოგიისას, პომეოსტაზის მექანიზ-მების დაზიანების გამო ორგანიზმის შინაგანი გარემოს მახასიათებლები შესაძლებელია გამოვიდნენ ნორმის ფარგლებიდან, რაც გარკვეულად ზღუდავს მის ქცევას, მის შრომით საქმიანობამდეც კი. აგადმყოფობის დროს შესაძლებელია შეიქმნას ისეთი სიტუაციები, როდესაც პომეოსტაზის მექანიზმების დარღვევა გამოიხატება ცენ-ტრალური მარეგულირებელი აპარატების სხვა, არანორ-მალურ დონეზე გადასვლაში. აგვარ სიტუაციას ადგილი აქვს შემცირებისას, პიპერტონული დაავადებებისას და სხვა. აღნიშნულ შემთხვევებში შესაბამისი პარამეტრის რეგულაცია შენარჩუნებულია, მხოლოდ იგი უფრო მა-ლალ დონეზეა. რეგულაციის ასეთი დარღვევა ქმნის სა-შიშროებას სიცოცხლისათვის. პათოლოგიის დროს აღმო-ცენებული პომეოსტაზის მექანიზმების დარღვევა, რაც გა-მოიხატება შინაგანი გარემოს მთელი რიგი მახასია-თებლების გადახრაში, გამოიყენება დიაგნოსტიკაში და სხვადასხვა დავადების მკურნალობის ეფექტურობის შე-საფასებლად.

**ადაპტაცია.** ადაპტაცია ეს არის ყველა ცოცხალი არსების თვისება შეეგუოს გარემოს სხვადასხვა ცვლი-ლებებს. აღნიშნული თვისების კონკრეტული გამოხატუ-ლებაა თავდაცვითი, აღდგენითი და კომპენსატორული შეგუებითი (ადაპტაციური) რეაქციები.

ნორმალურ ფიზიოლოგიურ პირობებში შეგუებითი რეაქციები ხელს უწყობენ არსებობის ოპტიმალური პი-რობების შენარჩუნებას, და მათ შორის პომეოსტაზის შე-ნარჩუნებას. სხვადასხვაგვარი ადაპტაციური რეაქციები უზრუნველყოფენ სხვადასხვა ბიოლოგიური (კვებითი, სქესობრივი და სხვა), ხოლო ადამიანებში სოციალური მოთხოვნების დაკმაყოფილებას.

ორგანიზმის ადაპტაცია ხდება მრავალმხრივი შე-გუებითი რეაქციების გამოყენებით. ადაპტაციაში მონაწი-ლეობას იღებენ მეტაბოლური რეაქციები, მაგალითად

ნივთიერებათა ცვლის გადასვლა სხვა რეჟიმში კვების თავისებურების ცვლილებასთან დაკავშირებით. ზემოლექ- ჯულური ღონის შეგუებითი ორაქციის მაგალითად შეიძლება მოვიყენოთ მიტოქონდრიების მემბრანების გამავლობის მომატება უჯრედების პიპერფუნქციის დროს. ადაპტაციის ქსოვილოვან და უჯრედოვან ფორმად შეიძლება წარმოვიდგინოთ ფაგოციტოზი, დაზიანების საპასუხო რეგენერაცია და გულის კუნთის მასის მომატება სპორტსმენებში, რომელი სისტემური ადაპტაციის მაგალითებია უველა ქცევითი ორაქციები, რომლებიც მიმართულია საკებების მოპოვების, თავდაცვის და სახეობის გაზრდებისათვის.

არჩევენ სწრაფი (გენოტიპური) და ხანგრძლივი (ფენოტიპურ) ადაპტაციას. სწრაფი ადაპტაციისათვის დამახასიათებელია გაღიზიანების საპასუხოდ დაუყოვნებელი გამოვლინება და მემკვიდრეობით მიღებული შეგუებით მექანიზმებში მონაწილეობა. იგი ფორმით მეტად მრავალგვარია და ხშირად უზრუნველყოფს საკმაოდ სასარგებლოვანების. ეს ორაქციები გამადიზიანებელი აგენტის მოცილებისთანავე ქრებიან.

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

არჩევენ აგრეთვე სპეციფიკურ და არასპეციფიკურ ადაპტაციას. სპეციფიკურ ადაპტაციას უწოდებენ როდე-

საც ადაპტაცია ვითარდება რაიმე გარევეული ფაქტორის მიმართ. ასე მაგალითთად, ფიზიკური დატვირთვებით ვარჯიში ზრდის ორგანიზმის გამძლეობას ფიზიკური დატვირთვის მიმართ. ამავე დროს, ადაპტაცია ფიზიკური დატვირთვების მიმართ აძლიერებს ორგანიზმის გამძლეობას და მდგრადობას უანგბადის ნაკლებობის მიმართ, ფიზიკომოციური სტრესის და სხვათა მიმართ. ასეთ ადაპტაციას უკვე უწოდებენ არასპეციფიკურს.

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

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

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

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

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

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

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

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

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

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

ციების აღმოცენებას იწვევს ყოველგვარ არასტანდარტულ სიტუაციას. ამ დროს წარმოებს ყველა სისტემის გააქტივდა: ნერვულის, გულ-სისხლძარღვთა, კუნთოვანის და სხვ. ორგანიზმი ააქტიურებს შინაგან რესურსებს. კერძოდ, არა მარტო ადადგენს დაზიანებებს, არამედ საწყის მდგომარეობასთან შედარებით, აუმჯობესებს ქსოვილების მდგომარეობას. არაიშვითათად, ზომიერი სტრესი იწვევს დაბერებასთან დაკავშირებული პროცესების შენელებას, ინდივიდის სიცოცხლის გახანგრძლივებას. ამასთან დაკავშირებით საყურადღებოა შედარებით ახალი კალებების შედეგები (Callista Yee, Wen Yang, Siegfried Hekimi, Cell, published online 8 May, 2014), რომელთა მიხედვით, სტრესოგნერული ფაქტორების დაბალი დოზებით მოქმედების ეფექტი ვლინდება არა როგორც ორგანიზმის რომელიმე კერძო მაჩვენებლის გაუმჯობესებით, არამედ მთელი ორგანიზმის ცხოველმყოფელობის ინტეგრაციური მაჩვენებლით - სიცოცხლის გახანგრძლივებით.

ორგანიზმში წარმოქმნილ თავისუფალ რადიკალებს შეუძლია გამოიწვიოს უჯრედების, ცილების და დნმ-ს დაზიანება მათ ქიმიურ სტრუქტურაში ჩარევით. თუმცა, კანადელების გამოკვლევა, გამოქვენებული აგტორიტეტულ სამეცნიერო ჟურნალში "Cell" საწინააღმდეგოს ამტკიცებს. მკვლევარებმა დაამტკიცეს, რომ თავისუფალ რადიკალებს შეუძლია შეაფეროს უჯრედის ნეკროზი (დაბერება და სიკვდილი). ეს ხდება იმ მექანიზმების ცელილების ხარჯზე, რომელსაც აპოპტოზი ჰქვია. აპოპტოზი - ეს არის პროცესი, რომლის დროს ხდება დაზიანებული უჯრედების თვითმოცილება, რათა ისინი სიმსივნეურ უჯრედებად არ გადაიქცეს, არ განიცადოს მუტაცია ან მოკლას უჯრედში შეჭრილი ვირუსი. სხვა სიტყვებით, აპოპტოზი - ეს არის უჯრედის თვითლიკეთიდაციის რეგულირებადი პროცესი, უჯრედის პროგრამირებული სიკვდილი. ფაქტიურად ესაა დნმ-ში კოდირებული ბრძანება და სამოქმედო ინსტრუქციები უჯრედის თვითლიკეთიდაციისათვის; აუცილებელი არაა ეს უჯრედი იყოს დაბერებული, ან ქიმიური თუ ფიზიკური ფაქტორებით დაზიანებული; ის შეიძლება სრულიად ჯანმრთელიც კი იყოს,

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

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

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

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

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

2012-2013 წლებში კი ორი განსხვავებული სტრესფაქტორის გამოყენებით (მთელი სხეულის პიპოთერმია და წყალბადის ზეჟანგის სუბქრონიკული შევანა) ი. ბერიტაშვილის ექსპერიმენტული ბიომდედიცინის ცენტრში აკად. 6. მითაგვარიას ხელმძღვანელობით ჩატარებულ ცდებში (ვირთაგვებში ინდუცირებული ოქსიდაციური სტრესის პირობებში) პირველად იქნა დადგენილი და აღწერილი ძუძუმწოვრებში პორმეზისის ეფექტის ქცევითი გამოვლენა. დადგინდა აგრეთვე, რომ პორმეზისის ეფექტის განვითარებაში აზოვის ოქსიდი არ ასრულებს გადამწყვეტ როლს, განსხვავებით იმ შედეგებისგან, რომლებიც მიღებული იყო ლოკალური პიპეროვერმინის პირობებში და სადაც დადგინდა, რომ გარდა პიპეროვერმინის თვით ტემპერატურული ფაქტორისა, სწორედ მის მიერ სტიმულირებული აზოვის ოქსიდის სიჭარე არის ერთ-ერთი ძირითადი მოთამაშე ექსპოზიცირებულ უბანში სისხლის ნაკადის და, შესაბამისად, გლუკოზის მიწოდების შეწყვეტაში, რაც მომაკვდინებელია სიმსიცნური უფჯერედისათვის.

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

და გაძოქექნებული საერთშაორისო და ადგილობრივ გა-  
მოცემებში) ორგანიზმში როგორც ლოკალური, ისე მთე-  
ლი სხეულის პიაერთერმიის შედეგად განვითარებულ  
პროცესებს საფუძვლად უდევს ოქსიდაციური სტრესი,  
რომელმაც შესაძლოა დუალური როლი შეასრულოს -  
დააზიანოს ან გადაარჩინოს დაზიანებისგან ცოცხალი  
უჯრედები, რაც დამოკიდებულია სტრესული ზემოქმედე-  
ბის სიძლიერებზე და განაპირობებს პორმეზული მექანიზ-



აკად. ნოღარ მითაგვარია

მების ჩართვას ან მათ დათ-  
რგუნვას. ამიტომ არის, რომ  
პორმეზისის მოვლენას აგრეთვე  
„დაბალი დოზების ეფექტს“  
უწოდებენ, რაც გამოიხატება  
ცოცხალი სისტემების არაწ-  
რფივ, პარადოქსულ პასუხში -  
დაბალი დოზა (დიდოან შედა-  
რებით) იწვევს სისტემის უფრო  
ძლიერ საპასუხო რეაქციას და  
ამ რეაქციის განვითარებაში,  
როგორც ირკევევა, წამყვან  
როლს ასრულებს ეწ. სითბური  
ცილებს შერჩა, რომ ეს დასახელება ამ  
მოხდა სითბური შოკის პირობებში. თუმცა მოგვიანებით  
დადგინდა, რომ იგივე სურათი ვითარდება სხვა, ნებისმიე-  
რი სტრესის პირობებშიც. ამ ცილების დეფიციტისას,  
რაც შესაძლოა განვითარდეს მრავალი მიზეზის გამო,  
ორგანიზმი კარგავს დაცვით უსწევიას და ვითარდება  
ამა თუ იმ სახის პათოლოგია. ამდენად, ორგანიზმში ამ  
ცილების შეყვანა (მაგალითად, ისე როგორ შეგვყავს ვი-  
ტამინები) გვაძლევს პორმეზისის მექანიზმის ჩართვის სა-  
შუალებას და პრინციპულად აძლიერებს ორგანიზმის  
ბრძოლისუნარიანობას.

საქართველოში პორმეზისის მოვლენის პლევის  
დამუშავებელი, საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული  
აკადემიის აგადემიკოსი, ივანე ბერიტაშვილის სახელობის  
პრექტორის ლაურეატი, საერთაშორისო ორდენის „სიცოც-

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

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

უარყოფითი) არ მიიღწევა. ამრიგად, აკადემიკოსმა ნოდარ მითაგვარიამ პირველად აჩვენა, რომ ონკოლოგიურ ქლინიკებში მიღებული პიპერთერმული მქურნალობის დადგბითი უფლები ძირითადად განპირობებულია სწორედ პორმენის ფენომენის გააქტივებით.

## ბიოლოგიური ომარციები

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

გალიზიანებადობა. ორგანიზმის ყველა უჯრედს გა-აჩნია გაღინიშანებაზე საპასუხო რეაგირების უნარი. გაღი-ნიშანებადობა ცოცხალი უჯრედის ძირითადი თვისებაა, რომელიც საზღვრავს მისი შეგუების უნარს საარსებო გარემოს ცვლადი პირობებისადმი.

უჯრედების რეაქციები ვლინდებიან მათი ფორმის და სტრუქტურის ცვლილებებში, ზრდის და გაყოფის პროცესებში, მათში სხვადასხვა ნაერთების წარმოქმნასა, პოტენციური ქნერგიის კინეტიკურში გარდაქმნასა, ამა თუ იმ სამუშაოს შესრულებაში და სხვა. მოლიანი ორგა-ნიზმის რეაქციები მეტად რთულია და მრავალფეროვანი. მათი განხორციელების პროცესში იცვლება მრავალი ორ-განობა და უძრავი უჯრედის მოქმედება, მაგრამ ამ რე-აქციების დაყვანა ცალკეული უჯრედების რეაქციამდე არ შეიძლება. ამაში კლინიდება ზოგადი წესი - სისტემის კა-ნონზომიერების დაყვანა მის შემადგენელ კლემენტთა კა-ნონზომიერებამდე.

გაღიზიანება. უჯრედის ან ორგანიზმის გამაღიზია-ნებელი შეიძლება იყოს გარემოს ან შინაგანი მდგრმა-რეობის ყოველგვარი ცვლილება თუ კი იგი საქმაო სიდი-ლისაა, სწრაფად ცვლადი და საკმაოდ დიდხანს გრძელ-დება. გამაღიზიანებლები თავისი ხასიათის მიხედვით შე-იძლება დავყოთ სამ ჯგუფად: ფიზიკური, ფიზიკო-ქიმიუ-

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

თავისი ფიზიოლოგიური მნიშვნელობით ყველა სახის გამაღიზიანებელს ყოფენ აღექვატურად და არააღექვატურად.

აღექვატურს უწოდებენ იმ გამაღიზიანებელს, რომელიც ბუნებრივ პირობებში მოქმედებს მოცემულ ბიოლოგიურ სტრუქტურებზე, რომელთა აღქმისათვის ეს სტრუქტურები სპეციალურად არიან შეგუებული და რომლისადმისაც მათი მგრძნობელობა მეტად მაღალია. ასე მაგალითად, თვალის ბალურის ჩირებისა და კოლბებისათვის აღექვატური გამაღიზიანებელია მზის სპექტრის ხილული ნაწილის სხივები, კანის თერმორეცეპტორებისათვის ტემპერატურის (ცვლილებები, ენის საგემოვნო დერილებისათვის სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერებანი და სხვა).

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

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

გუების გამოხატულება გამომუშავებულია ევოლუციის პერიოდში.

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

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

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

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

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

დების მდგომარეობაში გადადიან, კუნთოვანი ბოჭკოები იქუმშებიან, ჯირკელოვანი უჯრედები გამოყოფენ სეპ-რეტს და ა.შ. მხოლოდ ნერვულ უჯრედსა და ბოჭკოში ვპოულობთ აგზნებას სუჟეთა სახით, რომელიც არ გამოკლინდება რაიმე ქმედებით.

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

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

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

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

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

გარეგან ან შინაგან გარემოდან მომავალი ყველა გაღიზიანება აღიქმება ნერვული სისტემის მგრძნობიარე დაბოლოებებით, რომელთაც ეწოდება რეცეპტორები. რეცეპტორებში გაღიზიანების საპასუხოდ წარმოიქმნება ნერვულ იმპულსთა რიტმული წყება. ინფორმაცია, რომელიც გადაიცემა რეცეპტორებიდან კოდირებულიდა სიხშირესა და რითმში. სხვადასხვა რეცეპტორი ერთმანეთისა-გან განსხვავდება სტრუქტურითა და ფუნქციებით. ისინი შეგუებული არიან სხვადასხვა სახის გაზიდიანებათა აღ-ქმისადმი, რომელიც მათთვის აღექვაბურია.

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

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

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

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

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

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

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

**ფუნქციათა რეგულაცია.** ორგანიზმის ცხოველმოქმედების პროცესში მასში ერთდროულად მიმდინარეობს

მრავალრიცხოვანი ფიზიოლოგიური პროცესები, რომ-  
ლებიც უზრუნველყოფს სასიცოცხლო მნიშვნელობის და  
შეგუებითი ფუნქციების შესრულებას. ყველა ეს პროცესი  
კოორდინირებულია, რაც უზრუნველყოფს ორგანიზმის  
მდგომარეობის მუდმივობას და მისი ორგანოების და სის-  
ტემების მიზანშეწონილად მიმდინარე მოქმედებას. ფუნ-  
ქციათა ასეთი სრულყოფილი კოორდინაცია შედეგია იმი-  
სა, რომ ცოცხალი ორგანიზმი წარმოადგენს თვითმარე-  
გულირებელ სისტემას. თვითრეგულაცია წარმოადგენს  
მოძრაობის ბიოლოგიური ფორმის არსეს, ე.ი. სიცოცხლის  
არსეს. თვითმარეგულირებელ სისტემას აქვს სპეციალური  
ავტომატური მექანიზმები ფუნქციების მართვისათვის. რო-  
გორც კი რომელიმე ფუნქციის ხარისხობრივი და რაოდე-  
ნობრივი მაჩვენებლები შეიცვლება, მაშინვე, ავტომატუ-  
რად, უკუკავშირების საშუალებით ჩაირთვება სპეციალუ-  
რი მექანიზმები და ხდება ამ მაჩვენებლების გამოსწო-  
რება. ასე მაგალითად, რამე მიზეზით გამოწვეული არ-  
ტერიული წნევის მომატება იწვევს გარკვეული რეცეპტო-  
რების გაღიზიანებას, რომლებიც მოთავსებულია თვით  
სისხლის ძარღვებში. აქედან იმპულსაცია მიემართება  
ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და ააგზნებს სისხლძარ-  
ღვთა მამოძრავებელ ცენტრებს. აქედან იმპულსები მიე-  
მართება პერიფერიაზე და იწვევენ სისხლის ძარღვების  
გაფართოებას, რის შედეგადაც სისხლის არტერიული  
წნევა უბრუნდება საწყის დონეს.

თვითრეგულაცია ხორციელდება ცოცხალი სისტე-  
მის ორგანიზაციის ყველა დონეზე, ზოგიერთ ორგანოს  
(გული, კუჭი, ნაწლავები) გააჩნია საკუთარი ავტომატიზ-  
მი და შესაბამისად ლოკალური თვითრეგულაცია.

ორგანიზმის შინაგანი გარემოს შეფარდებითი მუდ-  
მივობა ხორციელდება სისხლის, ლიმფის და ქსოვილთა  
სითხის ქიმიური შედეგნილობის და ფიზიურ-ქიმიური  
თვისებების თვითრეგულაციით. ნებისმიერ თვითმარეგუ-  
ლირებელ სისტემაში ცენტრალური ადგილი უკავია ორ-  
განიზმისათვის სასარგებლო შეგუებით შედეგს. თვითრე-  
გულაციის აპარატს წარმოადგენს ფუნქციური სისტემა.

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

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

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

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

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

მარტო უშეულოდ იქ მოსული იმპულსებით, არამედ არა-პირდაპირაც, პუმორულ-ქიმიური გამაღიზიანებლების მეშვეობით.

## ნივთიერებათა ცვლა უჯრედსა და გარემოს შორის

უოველი უჯრედი გარშემორტყმულია მემბრანით, რომელშიდაც უნდა გაიარონ უჯრედში, ან უჯრედიდან გარეთ გამომავლმა ნივთიერებებმა. უჯრედები თითქმის ყოველთვის მოთავსებული არიან ისეთ არეში, რომელიც ძირითადად შედგება წყალსნარებისაგან. ჩვეულებრივად მემბრანაში შეიძლება გავიღნენ გახსნილი ნივთიერებანი, თუმცა ამ ნივთიერებათა გამავლობა ერთნაირი არ არის. იქნება შთაბეჭდილება, თითქოს მემბრანაში იყოს ულტრამიკროსკოპული ფორები, რომლებშიც გადიან ეს ნივთიერებები, ხოლო ამ ფორების სიდიდე განსაზღვრავს მოლეკულების იმ მაქსიმალურ სიდიდეს, რომლებსაც შეუძლია გავიღნენ მათში. ნივთიერების მემბრანაში გავლის შესაძლებლობა განისაზღვრება არა მარტო მოლეკულების სიდიდით, არამედ მათი ელექტრული მუხტით, ამ ნაწილაკების მიერ შებოჭილი წყლის მოლეკულების რაოდენობით და მათი სნადობით ცხიმებში.

მემბრანის უნარი, გაატაროს ესა თუ ის ნივთიერება, დამოკიდებულია მის სტრუქტურაზე და ფორების სიდიდეზე. მემბრანას უწოდებენ შელწევადს, თუ იგი ატარებს ნებისმიერ ნივთიერებას, შეუდწევადს - თუ არ ატარებს არცერთ ნივთიერებას და ნახევრად შელწევადს (ან არჩევითად შელწევადს) თუ იგი ატარებს ზოგიერთ ნივთიერებას. ყველა უჯრედის, უჯრედის ბირთვის და სხვა ორგანოების ზედაპირული მემბრანები ნახევრად შელწევადია, ე.ი. მათ ახასიათებს შერჩევითი შელწევადობა.

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

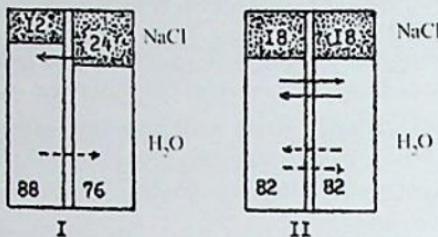
ზია, 4) დიალიზი, 5) აქტიური ტრანსპორტი, 6) პინოკი-ტოზი და ფაგოციტოზი.

**ფილტრაცია.** ფილტრაციის პროცესი განპი-რობებულია სისხლის ძარღვის შიგნით და გარეთ წნევა-თა სხვაობით (ΔP) და მისი გამავლობით სისხლის პლაზ-მისა და დაბალმოლექულური ნივთიერებების მიმართ. მაკრომოლექულური ნივთიერებები მემბრანის ფორებში არ გადიან.

**დიფუზია.** მოლექულების გადაადგილებას მაღალი კონცენტრაციის ადგილიდან დაბალი კონცენტრაციის ადგილისაკენ ეწოდება პასიური დიფუზია. ამ გადაადგი-ლებას აქვს ალბათობითი ხასიათი. დიფუზიის სიჩქარე განისაზღვრება: 1) ხსნარის კონცენტრაციული(ქიმიური) გრადიენტით; 2) ელექტრული გრადიენტით, ე.ი. ონების ელექტრული მუხტით; 3) მემბრანის გამავლობით, ე.ი. მემბრანის ფორების და ნივთიერების მოლექულების ზო-მების შეფარდებით; 4) ნივთიერების მოლექულების ზო-მით: დიფუზიის სიჩქარე მოლექულების სიდიდის უკუ-როპორციულია. წყლის დიფუზია ყველა სხვა ნივთიე-რების დიფუზიაზე მაღალია (სურ.1).

**გაადგილებული დიფუზია.** ეს პროცესი ხდება მაშინ, როდესაც რომელიმე ნივთიერებას შეუძლია თავისუფლად დიფუზირდეს სხვა რომელიმე ნივთიერების ან მოლექუ-ლის დახმარებით, ე.ი. იგი გადაიტანება ამ მოლექულის საშუალებით. ასეთი დიფუზია მიმდინარეობს კონცენტრა-ციის გრადიენტის მიმართულებით. მაგალითად, გლუკო-ზის დიფუზია სისხლიდან (სადაც მისი კონცენტრაცია მაღალია) უჯრედებში (სადაც მისი კონცენტრაცია დაბალია). ეს დიფუზია ადვილდება გაშუალებული გა-დამტანი მოლექულის საშუალებით. რაც შეეხება გლუ-კოზის ტრანსპორტს კონცენტრაციული გრადიენტის სა-წინააღმდეგოდ (შეწოვა ნაწლავიდან). იგი აქტიური პრო-ცესია და მოითხოვს ენერგიის ხარჯებს.

**დიალიზი** - წარმოადგენს ნივთიერების დიფუზიას ნახევრადშეეღწევად მემბრანაში, რომელიც ატარებს წერილ და აკავებს მსხვილ მოლექულებს.



### სურ.1

- I. დიფუზია. (სხვადასხვა კონცენტრაციის ხენარები გაყოფილი არიან ერთმანეთისაგან მებრანით.
- II. მებრანის ორივე მხარეს NaCl და წყლის კონცენტრაცია გათანაბრებულია და დიფუზია მიმდინარეობს ორივე მიმართულებით (ორმაგი ისრები).

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

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

მაშინ წყალი ცდილობს გამოვიდეს გარეთ, რის გამოც უჯრედი შეიჭმუხება. ასეთ სითხეებს უწოდებენ პიპერტონულს უჯრედის მიმართ. თუ კი გარე სითხეში გახსნილ ნივთიერებათა კონცენტრაცია უფრო დაბალია, ვიდრე უჯრედში, მაშინ წყალი ცდილობს შევიდეს უჯრედში, რაც გამოიწვევს მის გაჯირჯვებას და გასკომასაც კი. ასეთ ხსნარებს ეწოდება პიპოტონური. სუფრის მარილის 0,9% ხსნარი ადამიანის უჯრედების მიმართ იზოტონურია. სისხლის წითელი ბურთულები მარილის 0,6% ხსნარში იძერებიან და სკდებიან, ხოლო 1,3% ხსნარში იჭმუხებიან.

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

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

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

ადმდეგო პროცესია უგზოციტოზი. ამ შემთხვევაში უჯრედის შიგნით არსებული გრანულა (მარცვალი) გადაინაცვლებს მემბრანისაკენ; გრანულის და უჯრედის მემბრანები შეერწყმებიან ერთმანეთს და ბოლოს გრანულა გამოდის უჯრედიდან. ასე წარმოებს მაგალითად სხვადასხვა სექტეტის გამოსელა უჯრედიდან.

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

**ბუფერული** სისტემები. ორგანიზმში მიმდინარე პროცესების უმრავლესობა ხორციელდება გარემოს რეაქციისას, რომელიც ახლოა ხეიტრალურთან. ასეთი რეაქციის მუდმივობის შენარჩუნება წარმოებს მთელი რიგი ბუფერული სისტემების საშუალებით. ეს ისეთი ნივთიერებებია, რომლებიც არეში ძლიერი მუავე ან ტუტე ნივთიერების შეუვანისას ეწინააღმდეგებიან pH-ის მნიშვნელოვან ძვრებს. ბუფერები წარმოადგენენ სუსტი მუავის ან ფუძის ან მარილის ნარევს. ამ სისტემებში წარმოებს ძლიერი მუავის შენაცელება სუსტით, რომლის დისოციაციისას წარმოიქმნება ნაკლები რაოდენობის  $H^+$  იონები, რის შედეგადაც ხსნარის pH ნაკლებად მცირდება. მიუხდავად ამისა, ზოგჯერ ხდება pH-ის გადახრა ხორმიდან: რეაქციის გადახრას მუავიანობისაკენ აცილოზი ეწოდება, ხოლო ტუტიანობისაკენ გადახრას ალკალოზი ეწოდება.

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

## თავი II აბზნებადი უჯრედების ელექტრული ეფექტები

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

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

ქუნთის ბოჭკოს და კუნთს მთლიანად, ისევე როგორც ნერვულ ბოჭკოს და ნერვს მთლიანად აქვთ უნარი აიგზნონ პირდაპირი გაღიზიანებისას. თუ გაღიზიანების ძალა საკმარისია, მაშინ ნერვში წარმოშობა გავრცელდება და კუნთი უპასუხებს შეკუმშვით.

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

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

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

ყველა უჯრედს აქვს უნარი გაღიზიანების საპასუხოდ მოსვენების მდგომარეობიდან გადავიდეს აგ-

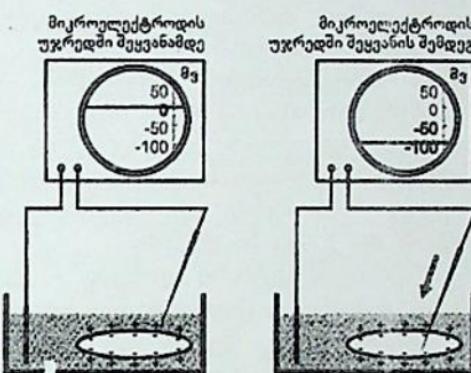
ზნების მდგომარეობაში, მაგრამ ცნება „აგზნებადი ქსოვილები“ იხმარება სპეციალურად ნერვული, კუნთოგანი და ჯირკვლოვანი ქსოვილების მიმართ, რომლებშიც აგზნების პროცესს თან სდევს ელექტრული იმპულსის წარმოქმნა.

### პიოელებთომული მოვლენები

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

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

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



სურ. 2. კუნთის ბოჭკოს მემბრანული პოტენციალის გაზომვა მიკროელექტროდით.

უჯრედის ზედაპირსა და მის შიგთავსს შორის პოტენციალთა სხვაობის გამოსავლენად იყენებენ მიკროელექტროდებს, რომლებსაც ძალიან წერილი დიამეტრი აქვთ (18 კმ), რაც იძლევა საშუალებას შევიყვანოთ იგი მემბრანის გავლით, უჯრედში, პრაქტიკულად მისი დაზიანების გარეშე. ელექტროდები უერთდება სპეციალურ გამაძლიერებელს, რომელიც აძლიერებს ბიოპოტენციალის ამპლიტუდას; გაძლიერებული პოტენციალის რეგისტრაცია წარმოებს ოსცილოგრაფზე. ამ შემთხვევაში ელექტროგამზომი ხელსაწყო აჩვენებს მოსვენების პოტენციალს.

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

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

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

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

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

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

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

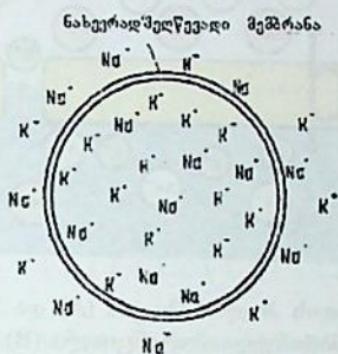
**მოსვენების პოტენციალის ახსნა ფიზიკის პოზიციიდან -**  
ადამიანის სხეულს გააჩნია აგზენებადი ქსოვილები, მაგალითად ნერვული და კუნთოვანი. მათი შემადგენელი უჯრედები შემოსაზღვრულია სელექციური შეღწევადობის მქონე მემბრანებით (ნახევრდგანგლადი მემბრანებით), რომლებიც ატარებენ ერთი სახის ნივთიერებებს და ამაგდროულად ეფექტურად აკავებენ სხვებს. თუმცა მემბრანის სტრუქტურა საკმაოდ კარგადაა შესწავლილი, მაგრამ მისი შეღწევადობის მართვის ნამდვილი მექანიზმები ჯერ კიდევ სათანადოდ არ არის დადგენილი. მიუხედავად ამი-

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

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

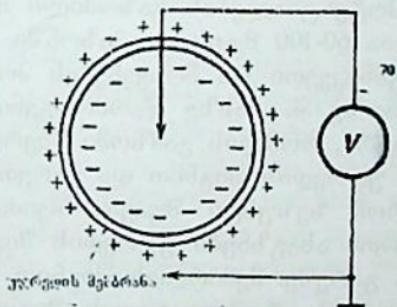
რამდენადაც ნატრიუმის და კალიუმის იონები დადგბითია, ამიტომ უჯრედის შიგნით კალიუმის იონების უფრო მაღალი კონცენტრაცია მისისწრაფის უჯრედის გარეთ არსებული ნატრიუმის იონების ბალანსირებისაკენ. მაგრამ კალიუმის იონებს ნატრიუმის იონებისგან განსხვავებით, ადვილად გაელა შეუძლია მემბრნანაში, ამის შედეგად წარმოქმნილი კონცენტრაციის გრადიენტი უჯრედის

გარეთა მიმართულებით იწვევს კალიუმის იონების დიფუზიას.

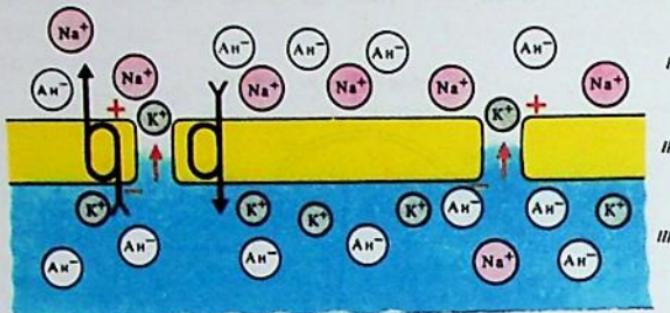


სურ.3. მუხტის ფარდობითი კონცენტრაცია აგზნებადი უჯრედის მოსვენებულ მდგომარეობაში

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



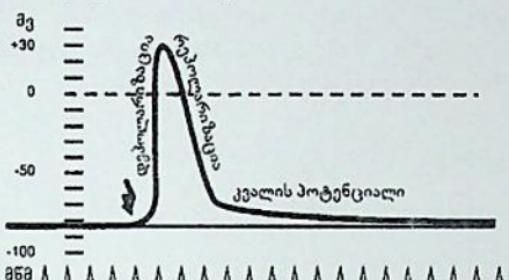
A



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

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

ახლოებით 75 მეტრის ტოლია, ხოლო პარკურის, ან წინაგულისა, დაახლოებით 90 მეტრი.

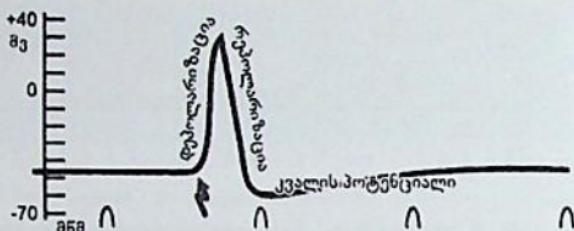


სურ. 5. უჯრედებიდა მიკროელექტროლით რეგისტრირებული  
ჩინჩხის კუნთის მოქმედების პოტივნციალი (ა. პოჯგუნი, 1965)

მოქმედების პოტენციალი. მოქმედების პოტენციალი  
აღმოცენდება მემბრანული პოტენციალის დროებითი რე-  
ვერსიის შედეგად, რომელიც წალღისებურად კრიელდება  
მემბრანის გასწვრივ. მოქმედების პოტენციალი შეიძლება  
გამოვიწვიოთ მისი მემბრანის გაღიზიანებით ხანმოკლე  
ელექტრული იმპულსით. მოქმედების პოტენციალის ამ-  
ალიტუდა ( $100\text{--}125$  მვ) და ხანგრძლივობა ( $1\text{--}2$  მ/წმ)მცირება,  
და იმისათვის, რომ მივიღოთ შესატყვისი გამოსახულება,  
საჭიროა მისი გაძლიერება და ოსცილოგრაფის ეკრანზე  
გამოწანა.

მემბრანის გადიზიანების შედეგად მკეთრად იცვლება  
მისი განვლადობა. სწრაფად მატულობს განვლადობა  
ნატრიუმის იონების მიმართ და გარკვეული დროის გან-  
მავლობაში იგი აღემატება კალიუმის განვლადობას. იმის  
გამო, რომ ნატრიუმის იონების რაოდენობა, ე.ი. კონცენ-  
ტრაციული გრადიენტი და დაღებითი ელექტრული გრა-  
დიენტი უჯრედგარე სითხეში მნიშვნელოვნად მაღალია,  
ამიტომ ისინი ისწრაფვიან უჯრედში და ნულამდე ამცი-  
რებენ მემბრანულ პოტენციალს; რაღაც დროის განმაგ-  
ლობაში პოტენციალთა სხვაობა საწინააღმდეგო მუხ-  
ტსაც კი იღებს. მემბრანის შიგნითა სედაპირი კარგავს  
უარყოფით მუხტს და რამდენიმე ხნით იღებს დადებით

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



სურ. 6. კალმარის გიგანტური აქსონის მოქმედების პოტენციალი

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

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

მემბრანის ზღურძლოვანი დეპოლარიზაცია იწევეს ნატრიუმის გამავლობის მომატებას ( $\text{Na}^+$ ), რაც განაპირობებს მოქმედების პოტენციალის აღმავალ ფაზას. დაღმა-

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

დეპოლარიზაციის ფაზა გამოირობებულია აქსონის მებბრანის ნატრიუმის იონების მიმართ გამტარებლობის დროებით მომატებით. ამ დროს იხსნება ნატრიუმის სპეციფიკური არხები და ნატრიუმი ზეავისებურად მიისწრაფვის უჯრედში. დადგებითი იონების ეს ნაკადი განაპირობებს მემბრანის დეპოლარიზაციას.

მოქმედების პოტენციალის რეპოლარიზაციის ფაზა დაკავშირებულია ნატრიუმის არხების ჩაკეტებასა და კალიუმის არხების გადიდებასთან. მემბრანაში ნატრიუმის შესვლა მცირდება მის მიმართ გამავლობის შემცირების გამო; კალიუმის მიმართ გამავლობის მომატება იწვევს მის გაძლიერებულ გამოსვლას. იმის გამო, რომ კალიუმი გამოდის გარეთ აღდგება დადგებითი მუხტები და მემბრანა განიცდის რეპოლარიზაციას. მოსევენების პოტენციალთან შედარებით უფრო მაღალი პიპერპოლარიზაცია გაპირობებულია რეპოლარიზაციის ფაზაში კალიუმის ძლიერ მაღალი გამავლობით. კალიუმის არხების ჩაკეტება იწვევს მემბრანული პოტენციალის აღდგენას საჭყის დონემდევ კალიუმის და ნატრიუმის მიმართ გამავლობის მნიშვნელობა ასევე უძრუნდება საჭყის დონეს.

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

## გაღიზიანების პაროვები

ყოველი აგენტი, რომელიც ზრდის მემბრანის შეღწევა-დობას ნატრიუმისათვის, წარმოადგენს აგზნებადი ქსოვილის გამაღიზიანებელს.

ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკოებისათვის გამაღიზიანებლად შეიძლება იყვნენ: ელექტრული დენი, მექანიკური ზემოქმედება, მკეთრი გაცივება, გათბობა ანუ თერმული, ქიმიური - მჟავეები, ტუტები, მარილთა კონცენტრული ხსნარები და სხვა.

ლაბორატორიულ პირობებში და ზოგიერთი კლინიკური გამოკვლევის ჩატარებისას ნერვების და კუნთების გასაღიზიანებლად იყვნებენ სხვადასხვა ფორმის ელექტრულ სტიმულს: სწორკუთხა, სინუსოიდურს, ხაზობრივად და ექსპონენციალურად მზარდს, ინდუქციურ კვარებებს და სხვა. იმისათვის, რომ გამაღიზიანებელმა გამოიწვიოს აგზნება, მას საქმარისი ძალა, ხანგრძლივობა და მატების სიციცაბე უნდა გააჩნდეს.

ბიოლოგიური მნიშვნელობის მიხედვით გამდიზიანებლები იყოფა აღექვატურ და არააღექვატურებად. აღექვატურები ეწოდება ისეთ გამდიზიანებლებს, რომლებიც ზემოქმედებას ახდენენ მოცემულ ბიოლოგიურ სტრუქტურებს ბუნებრივ პირობებში და რომელთა აღქმაზე ის სპეციალურად შეგუებულია ევოლუციის პროცესში. ასე მაგალითად, აღექვატურ გამდიზიანებელს თვალის ბაღურის ფოტორეცეპტორებისათვის წარმოადგენს სინათლის სპექტრის ხილული ნაწილი, ძარღვების ბარორეცეპტორებისათვის - სისხლის წნევის ცვალებადობა, წონჩხის კუნთებისათვის - ნერვული იმპულსი და სხვ.

არააღექვატურები ეწოდება ისეთ გამდიზიანებლებს, რომელთა აღქმისათვის მოცემული სტრუქტურა არ არის სპეციალიზებული, მაგალითად, წონჩხის კუნთებისათვის აღექვატურ გამდიზიანებელს წარმოადგენს ნერვული იმპულსი, მაგრამ ის შეიძლება შეიკუმშოს მექანიკური დარტყმისას ან სწრაფი გახურებისას. ეს, და აგრეთვე რიგი სხვა გამდიზიანებლები წონჩხის კუნთისათვის არის არააღექვატური; მათ შეუძლიათ გამოიწვიონ საპასუხო

რეაქცია, მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ მათი ძალა მნიშვნელოვნად აღმატება გადიზიანების ზღურბლს.

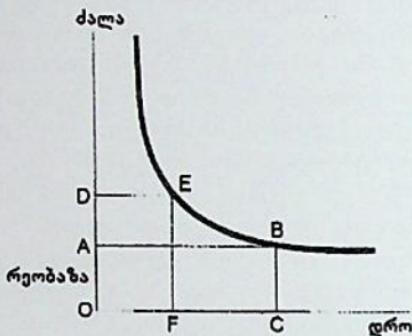
გადიზიანების ზღურბლი. გადიზიანების იმ უმცირეს ძალას, რომელიც საჭიროა აგზნებად ქსოვილში მოქმედების პოტენციალის წარმოსაქმნელად, გადიზიანების ზღურბლს უწოდებენ. სტიმულებს, რომელთა ძალა ნაკლებია ზღურბლოვან სიდიდეზე უწოდებენ ქვეზღურბლოვანს, ხოლო ზღურბლოვანზე უფრო ძლიერს - ზეზღურბლოვანს.

გადიზიანების სასარგებლო დრო. მინიმალური დრო, რომლის დროსაც ელექტრულმა დენძა უნდა იმოქმედოს ქსოვილზე გავრცელებადი აგზნების გამოსაწვევად, უკუდამოკიდებულებაში იმყოფება დენის ძაბვასთან და ძალასთან. თუ კოორდინატთა სისტემის აპსცისთა დერმზე გადავზომავთ ელექტრული სტიმულის მოქმედების მინიმალურად აუცილებელ დროს, მილიწამებში, ხოლო ორდინატთა დერმზე კი დენის ძაბვას ან ძალას, მივიდებთ ძალა-დროს მრულს. მრულის განხილვიდან პირველ რიგში გამომდინარეობს, რომ მინიმალურ ძალაზე ან ძაბვაზე ნაკლები ოდენობის დენი აგზნებას არ იწვევს, რაც უნდა ხანგრძლივადაც არ მოქმედებდეს იგი.

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

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

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



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

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

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

ქრონაქსიმეტრიამ გავრცელება მიიღო კლინიკურ პრაქტიკაში, რაც აძლევს ნერვოპათოლოგს საშუალებას დაადგინოს სხვადასხვა სახის პათოლოგია.

## აგზების პანონები

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

2. აგზნების უდევრებენტო გაურცელება, ანუ აგზნება ვრცელდება შესუსტების გარეშე.

3. რეფრაქტერული ფაზები. მოქმედების პოტენციალის წარმოშობისა და მისი პიკის განვითარების პერიოდში ადგილი აქვს აგზნებადობის სრულ მოსპობას, რასაც აბსოლუტური რეფრაქტერობა ეწოდება. ამ ფაზაში მეორე, მომდევნო გადიზიანებას, რა დიდი ძალისაც არ უნდა იყოს იგი, არა აქვს უნარი წარმოშეას ახალი მოქმედების პოტენციალი. აბსოლუტური რეფრაქტერობის ხანგრძლივობა სხვადასხვა აგზნებად ქსოვილში ფართოდ ცვალებადობს. ასე, ხერვულ ბოჭკოებში მისი ხანგრძლივობა განისაზღვრება მეათედი მილიწამებით, ხოლო გულის კუნთში - ასეული მილიწამებით.

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

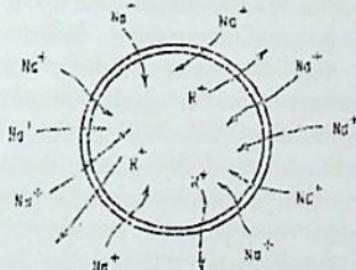
შეფარდებითი რეფრაქტერობის ფაზა გადადის სუპერნორმალური აგზნებადობის ანუ აღმატებული აგზნებადობის ფაზაში. დროში განვითარების მიხედვით ეს

ფაზა თან ხვდება კვალის უარყოფით პოტენციალის პერიოდს.

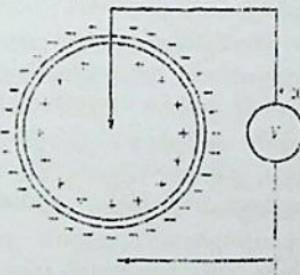
მოქმედების პოტენციალის გარჩევა ფიზიკის პოზიციიდან.

როცა უჯრედის მემბრანის რაღაც მონაკვეთი გადინიანდება ულექტრული დენით ან სხვა ფორმის გარეთა ენერგიით, მემბრანა იცვლის თავის განვლადობას ნატრიუმის იონებისთვის და ისინი შეიძლება მოხვდნენ უჯრედის შეგნით. ამ დროს წარმოიქმნება იონური დენი, რომელიც ეძღვებ უფრო ამცირებს ნატრიუმისათვის მემბრანის წინააღმდეგობას. ამის შედეგად დადგებითად დამუხტული ნატრიუმის იონების დიდი რაოდენობა სწრაფად აღწევებს უჯრედის შეგნით და ცდილობენ უჯრედის გარეთ არსებულ ნატრიუმის იონებთან ბალანსის შენარჩუნებას. ამავდროულად კალიუმის იონები, რომლებსაც უჯრედის შეგნით მოსვენების მდგომარეობაში გააჩნდათ უფრო მაღალი კონცენტრაცია, ცდილობენ უჯრედის დატოვებას, მაგრამ ისინი ვერ გადაადგილდებიან ისე სწრაფად, როგორც ნატრიუმის იონები. საბოლოოდ უჯრედის შეგასივრცე ხდება სუსტად დადგებითი გარე სივრცესთან შედარებით კალიუმის იონების დისპალანსის გამო. ჯამური დადგებითი პოტენციალი უჯრედის შეგნით (გარე სივრცის მიმართ), რომელიც დაახლოებით 20 მე-ის ტოლია, არსებობს არახანგრძლივად. აგ წევდული უჯრედი, რომლის შეგასივრცე დადგებითია გარე სივრცის მიმართ იწოდება დეპოლარიზებულად. მოსვენების მდგომარეობიდან (მისთვის მახასიათებელი მოსვენების პოტენციალით) დადგებითი პოტენციალის მდგომარეობაში გადასცლას დეპოლარიზაცია (სურათი 8,9). როგორც კი მემბრანაში ნატრიუმის იონების ნაკადი შეწყდება (მიღწეული იქნება წონასწორობის ახალი მდგომარეობა), ნატრიუმის იონების ბარიურის შემამცირებელი იონური ნაკადები გაქრებიან და მემბრანა მიიღებს საწყის სელექციურ განვლადობას, რომლის დროსაც უჯრედის შეგნით ნატრიუმის იონთა გადაადგილება ეფექტურად შემცირდება. ეს რომ ყოფილიყო ურთადერთი უფექტი, მაშინ მოსვენების პოტენ-

ციალთან დასაბრუნებლად ხალზე დიდი დრო მოითხოვებოდა, მაგრამ სიტუაცია სხვანაირია: კალიუმის იონები დიდი სიჩქარით ტოვდენ უჯრედს მის შიგნით არსებული დადგებითი იონების დიდი რაოდინობისა და კონცენტრაციის მაღალი გრადიუნგის არსებობის გამო. იმავდროულად ნატრიუმის ტუმბო უზრუნველყოფს უჯრედიდან ნატრიუმის ტრანსპორტს. უჯრედი ისევ ხდება პოლარიზებული და იძენს თავის მოსეუნების პოტენციალს. ეს პორველ რიგში ხორციელდება უჯრედიდან კალიუმის იონების პასიური დიფუზიის გამო. ამ პროცესს რეპოლარიზაცია ეწოდება. მისთვის აუცილებელი დრო, მეტწილად განისაზღვრება ნატრიუმისა და კალიუმის იონების სითხეში კონცენტრაციით. დეპოლარიზაციისა და რეპოლარიზაციის მომდევნო პროცესები ხტიმულირებულ აგ ზედულ უჯრედებში წარმოქმნას მოქმედების პოტენციალებს.



სურ.8. უჯრედის დეპოლარიზაცია ( $\text{Na}^+$  იონები იჭრებიან უჯრედში, ხოლო  $\text{K}^+$  იონები ცდილობენ მის დატოვებას).



სურ.9. დეპოლარიზებული უჯრედი მოქმედების პოტენციალის დროს.

**დაბილობა.** ბუნებრივ პირობებში ნერვულ ბოჭკოებში გაივლის მოქმედების პოტენციალის არა ერთხელობრივი იმპულსი, არამედ რიტმულ იმპულსთა მთელი წყება. აგზნებად ქსოვილებში იმპულსთა განმუხტების სიხშირე შეიძლება ფართოდ ცვალებადობდეს გაღისიანების ძალისაგან, ქსოვილთა თვისებისა და მდგომარეობისაგან და რიტმული აგზნების ცალკეული აქტების მიმდინარეობის სიჩქარისაგან დამოკიდებულებით. ამ სიჩქარის დამახასიათებლად 6. ვეღვნების მიერ ფორმულირებული იყო სპეციალური ცნება ლაბილობა. ლაბილობის ანუ ფუნქციური ძრადობის ქვეშ ვეღვნები გულისხმობდა იმ ელემენტარულ რეაქციების სიჩქარეს, რომელიც თან ახლავს მოცემული აპარატის ფიზიოლოგიურ მოქმედებას. ლაბილობის საზომს წარმოადგენს მოქმედების პოტენციალთა ის უდიდესი რიცხვი, რომელიც შეუძლია წარმოქმნას მასზე მიყენებულ ხშირ გაღისიანებათა გაელერით ერთი წამის განმავლობაში. გაღისიანებათა მაქსიმალური რითმი, რომლის ასახვაც შეუძლია ცივსისხლიანთა ნერვებს 500 იმპულსამდევა წამში, ხოლო თბილსისხლიანთა ნერვებში - 1000 იმპულსამდე. უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებრივ პირობებში ამ ნერვებში აგზნების რითმი მნიშვნელოვნად უფრო დაბალია. ამასთან, ნერვული ბოჭკოების ლაბილობა მნიშვნელოვნად აღემატება შესაბამისი კუნთოვანი ბოჭკოების ლაბილობას. კიდევ უფრო დაბალი ლაბილობა ახასიათებს სინაპიურ აარატს, რომელიც განაპირობებს აგზნების გადაცემას ნერვიდან კუნთხე.

ლაბილობა მნიშვნელოვნად არის დამოკიდებული ნივთიერებათა ცვლის იმ პროცესებზე, რომლებიც განპირობებენ აგზნების დროს შემბრანის გზით უჯრედში შესული ნატრიუმის იონების აქტიურ „ამოტუმბვას“ (პოტოპლაზმიდან უჯრედგარე სივრცეში).

**ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბო.** მემბრანაზი იონთა მოპრაობისა და ნივთიერებათა ცვლის კავშირის გარკვევის ცდებმა განაპირობა კ.წ. ნატრიუმ-კალიუმის ტუმბოს აღმოჩნდა.

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

ტუმბოს მუშაობისათვის უშუალო ენერგეტიკულ წეაროს წარმოადგენენ ენერგიით მდიდარი ფოსფოროვანი შენაერთები - აღნოზინტრიფოსფორმეავა (ატფ) და ფოსფაგენი (კრეატინფოსფატი). ერთი გრამმოლეკულა ატფ დაშლისას გამოიყოფა 8000-10000 მცირე კალორია. ეს დაშლია ხორციელდება მემბრანაში ლოკალიზებული ფერმენტით - აღნოზინტრიფოსფატაზით, რომელიც აქტიურდება ნატრიუმის და კალიუმის იონებით.

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

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

მუდგინი დანის კოლუსური მოძღვანება

პირობით მიღებულია, რომ ელექტრული დენი მოძრაობს მაღალი პოტენციალიდან დაბალისაკენ, ანუ დაღებითად დამუხტებული სხეულიდან უარყოფითისაკენ. ამ შეთანხმების მიხედვით (ოუ ნერგულ დეროზე მოვათავსებოთ ორ ელექტროდს, რომლებიც მიერთებული იქნება მუდმივი დენის წყაროსთან (გალვანურ ელემენტთან) და წრედს ჩავრთავთ, ნერგში გაიღლის მუდმივი (გალვანური) დენი, რომლის მიმართულება იქნება დადგითი პოლუსი-დან უარყოფითისაკენ. მაშასადამე, გალვანური წრედის ჩართვის დროს მუდმივი დენი ანოდთან შევა ნერგულ დეროში, გაიღლდის ელექტროდებს შორის არსებულ ნერგის მონაკეთს და კათოდთან ისევ გამოვა ნერგული დეროდან.

ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ჩატარებული ცდებით გაირკეა, რომ ნერვში მუდმივი დენის გატარების დროს აგ-ზნება თავდაპირებელად წარმოიშობა არა ნერვის მთელ მონაკვეთში, არამედ მხოლოდ იმ უბნებში, რომლებიც უშუალოდ ეხება ელექტროდენბს. ჟემდეგ ეკი აგზნება გაფ-რცელდება ნერვული დეროს მთელ სიგრძეზე. ამ კანონ-ზომიერების რეალობაში ადვილად დავრწმუნდებით მარ-ტივი ცდით ნერვულ დეროსე მოვათავოსთ მუდმივი დე-ნის წყაროსთან მიერთებული ორი ელექტროდი. ჟეიძ-ლება ჟეირჩეს დენის ისეთი ინტენსივობა, რომ ამ ნერ-ვთან დაკავშირებულმა კუნთმა ჟეკუმშვით უასაუხოს ალექტრული წრედის როგორც ჩართვას, ისე ამორთვას. ამის ჟემდეგ თუ ნერვს დავაზიანებთ ელექტროდებს შო-რის (გავსრესთ ან დავადებთ ლიგაბრუას), ვნახავთ, რომ კუნთის ჟეკუმშვას გამოიწვევს ელექტრული წრედის მხო-ლოდ ჩართვა ან მხოლოდ ამორთვა და ეს დამოკი-დებული იქნება მუდმივი დენის „მიმართულებაზე“. თუ კათოდი (წრედის უარყოფითი პოლუსი) მოთავსებული იქნება კუნთთან ახლოს, ხოლო ანოდი - კუნთიდან და-შორებით (ასეთი მიმართულების დენის ჩამაგალს უწ-დებენ), მაშინ, ელექტროდებს შორის ლიგაბრუის და-

დების შემდეგ, კუნთი შეიკუმშება მხოლოდ წრედის ჩართვის საპასუხოდ. დენის ამორტვისას კი კუნთი არ შეიკუმშება. პირიქით, ხდება კ.წ. ამავალი დენის შემთხვევაში (როცა კუნთან ახლოს ანოდია, ხოლო მოშორებით - ჯათოდი): კუნთი იკუმშება წრედის ამორტვის დროს და არ იკუმშება ჩართვისას. აღწერილი ცდის შედეგი მიუთოთებს, რომ ელექტრული წრედის ჩართვის დროს ნერვში აგზნება აღიძვრება კათოდთან, ხოლო ამორტვის დროს - ანოდთან.

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

აგზნების მემბრანული თეორიიდან გამომდინარე, მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება შემდეგნაირად იხსნება: წრედის ჩართვის დროს კათოდი იწვევს ნერვული ბოჭკოს მოსვნების პოტენციალის შემცირებას ანუ მემბრანის ნაწილობრივ დეპოლარიზაციას. თუ მუდმივი დენის ინტენსივობა ზღურბლოვანია ან უფრო მეტი, მაშინ მემბრანის დეპოლარიზაცია „ერიტიულ დონეს“ აღწევს; სწრაფად იზრდება მემბრანის განვლადობა  $Na^+$ -ის მიმართ და იწყება აგზნების პროცესი. ანოდის უბანში კი, პირიქით, დადგებითი პოლუსის მოქმედებით მოსვენების პოტენციალი იზრდება. ე.ი. ხდება მემბრანის არა დეპოლარიზაცია, არამედ პიპერპოლარიზაცია. ასეთ პირობებში, ცხადია, აგზნება არ წარმოიშობა



სურ.10. მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება

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

**ფიზიოლოგიური ელექტროტონი.** მუდმივი დენის ჩართვა და ამორთვა ნერვულ დეროში აგზნებას იწვევს მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ დენის ინტენსივობა ზღურბლზე მეტია. ჰეზლურბლოგანი დენი, მართალია აგზნებას არ იწვევს არც ჩართვის და არც ამორთვის დროს, მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ მისი მოქმედება უკვალოდ რჩება. ულიუგერი იყო პირველი, რომელმაც აჩვენა, რომ მუდმივი დენის გატარების შედეგად ნერვში იცვლება აგზნებადობის ხარისხი. ამ მოვლენას მან ფიზიოლოგიური ელექტროტონი უწოდა. მანვე აჩვენა, რომ აგზნებადობის ელექტროტონური ცვლილება თავს იჩენს დენის როგორც ჩართვის, ისე ამორთვის შემდეგ, თანაც ურთიერთსაწინააღმდეგო ხასიათს ატარებს კათოდისა და ანოდის მიდამოში. კერძოდ, ჩართვის დროს კათოდთან ახლოს (1-2 სმ-ის ფარგლებში) აგზნებადობა იზრდება. აგზნებადობის ელექტროტონური მომატება განპირობებულია იმით, რომ წრედის ჩართვის დროს მუდმივი დენი ნერვული დეროდან გამოდის კათოდთან და გამააჩტივებლად მოქმედებს ნერვულ ბოჭკოზე. აგზნებადობის ამგვარ მატებას კათოდურ ელექტროტონს ანუ კათოდებუროტონს უწოდებენ. საწინააღმდეგო მოვლენა იჩენს თავს ანოდის ფარგალში. წრედის ჩართვის დროს. ამ უბანში დენი შედის ნერვულ დეროში და აგზნებადობის დაქვეითებას, ანუ ანელექტროტონს იწვევს. დიამეტრალურად განსხვავებული ელექტროტონი მიიღება წრედის ამორთვისას: კათოდთან ახლოს (1-2 სმ-ის ფარგალში) აგზნებადობა მცირდება, ხოლო ანოდთან ახლოს - იზრდება.

მემბრანული თეორიის პოზიციიდან კარგად იხსნება აგზნებადობის კათოდებუროტონური ცვლილება. კერძოდ, გალვანური წრედის ჩართვის დროს კათოდის უბანში, მართალია ჰეზლურბლოგანი დენით გამოწვეული დეპო-

ლარიზაცია ვერ აღწევს კრიტიკულ დონეს და აგზნება არ აღიძერება, მაგრამ მემბრანის პოტენციალი მეტ-ნაკლებად უახლოვდება კრიტიკულ დონეს. ამის გამო, კრიტიკული დეპოლარიზაციის მიღწევა და აგზნების გამოწვევა შესაძლებელი ხდება მცირე ინტენსივობის გამღიზიანებლითაც, რაც ზღურბლის დაქვეითებაზე ანუ აგზნებადობის მომატებაზე მიუთითებს. დიამეტრულად განსხვავებული მოვლენა იჩენს თავს ბოჭკოს ანელექტროტონურ უბანში.

### კუნთოვანი მსოფლის ზოგადი ფიზიოლოგია

ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოების აგებულება. ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკო წვრილია და წაგრძელებული. ფორმით იგი ძეხვს მოგვაგონებს მისი სიგრძე ადამიანის სხვადასხვა კუნთში ერთი და იგივე არ არის და მერყეობს 6,3-12 სანტიმეტრის ფარგლებში. მოკლე კუნთებში ცალკეული ბოჭკოს სიგრძე შეიძლება ნაკლებიც იყოს. სიგანეში ჩონჩხის კუნთის ბოჭკო შესაძლოა 10 მიკრომეტრიდან 100

მიკრომეტრს (მკმ-ს) აღწევდეს (მკმ მილიმეტრის ერთი მეათასევდი ნაწილია).

ჩონჩხის კუნთის განივზოლიანი ბოჭკო გახვეულია ძალიან თხელ (0,1 მკმ) გამჭვირვალე შემაერთებელქსოვილოვან გარსში. ეს სარკოლეგმაა. სარკოლეგმიდან გამოდის მრავალი შემაერთებელქსოვილოვანი ძაფი, რომლებიც კუნთოვან ბოჭკოებს ფაშარად აკავშირებს ერთმანეთთან, აგრეთვე, ენდომიზიუმთან და პერიმიზიუმთან.

კუნთოვანი ბოჭკოების ბოლოებთან ეს ძაფები ქმნის მყესოვან მორჩებს, რომლებიც შემდეგ ერთიანდება მყესებად და კუნთს ჩონჩხის ნაწილებთან აკავშირებს.

სარკოლეგმისაგან შექმნილი „პარკი“, რომელსაც წერილი და წაგრძელებული ფორმა აქვს, ამოვსებულია ციტოპლაზმური ნივთიერებით - სარკოპლაზმით. თითოეული ბოჭკოს სარკოპლაზმა რამდენიმე ბირთვს შეიცავს. ეს ბირთვები ადამიანისა და ძუძუმწოვართა კუნთოვან

ბოჭკოებში პერიფერიულადაა განლაგებული. სარეკლამაზე, გარდა ძირთვებისა, შეიცავს ძალისმაგვარ წარმონაქმნებს - მიოფიბრილებს. მიოფიბრილები ბოჭკოებში განლაგებულია სიგრძივი ღერძის პარალელურად.

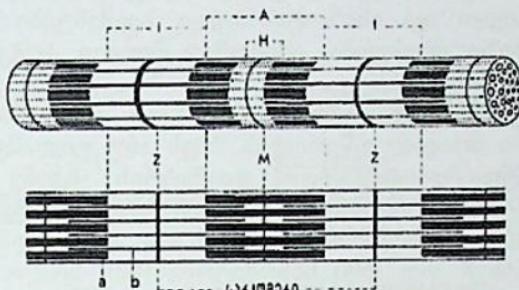
ჩონჩხის კუნთოვანი ბოჭკოები ერთმანეთისაგან განსხვავდება მიოფიბრილების შემცველობით. ზოგიერთი ბოჭკო შედარებით ნაკლები რაოდენობით შეიცავს მიოფიბრილებს, რომლებიც თითქმის თანაბრადაა განაწილებული სარკოპლაზმის სისქეში. ასეთი ბოჭკოების სარკოპლაზმა მდიდარია მიოგლობინით (კუნთის ჰემოგლობინით) და ამიტომ მოწითალო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

კუნთოვანი ბოჭკოების სარკოპლაზმაში, გარდა ბირთვების, მიოფიბრილების და სხვა სტრუქტურული ნაწილებისა, გვხვდება სხვადასხვა ნივთიერებათა წყალხსნარები, აგერთვე, წყალში გაუხსნელი ნივთიერებები, როგორიცაა: გლიკოგენი, ლიპიდები და ცილები.

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

მიოფიბრილების მიკროსკოპული სტრუქტურა. მიოფიბრილები განლაგებულია კუნთოვანი ბოჭკოს მთელ სიგრძეზე - ერთი ბოლოდან მეორემდე. ცალკეული მიო-

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



სურ. 11. მიოფიბრილების მიკროსკოპული სტრუქტურის სქემა.  
ა - მსხვილი ფილამენტი, ბ - წრილი ფილამენტი, ზ - სარკომეზი შემოშაზდებული ფირფატები, ა - ანიზოტროპული სეგმენტი, ი - იზოტროპული სეგმენტი, ჰ - ჰენზენის ზონა, მ - ცენტრალური ზოლი.

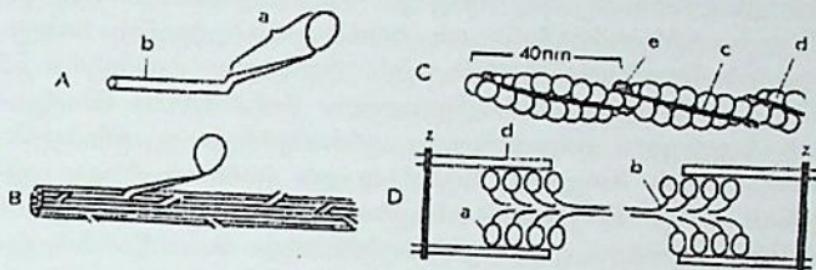
მიოფიბრილების სტრუქტურა როგორია (სურ.11). სინათლის მიკროსკოპით დათვალიერების დროს მიოფიბრილში გაირჩევა მორიგეობით განლაგებული ნათელი და ბნელი სეგმენტები. ნათელი და ბნელი სეგმენტების არსებობა განპირობებულია მიოფიბრილის არათანაბარი ოპტიკური თვისებებით. ის უბნები, რომლებიც სუსტი ორმაგ შუქმეტებობით ხასიათდება, სინათლის მიკროსკოპში ნათელია. ამ უბნების იზოტროპულ სეგმენტებს (I დისკებს) უწოდებენ. ხოლო ის უბნები, რომელთაც ძლიერი ორმაგ შუქმეტებობა ახასიათდება, სინათლის მიკროსკოპში მუქად ჩანს. მათ ანიზოტროპული სეგმენტების (A დისკების) სახელწოდებით აღნიშნავენ. ყოველი ნათელი ანუ იზოტროპული სეგმენტი თანაბარ ნაწილებად იყოფა ვიწრო მუქი ზოლის Z ფირფატის საშუალებით. ანიზოტროპული (ბნელი) სეგმენტის შუა ნაწილი შედარებით ნათელია და ჰენზენის (H) ზოლის სახელით არის ცნობილი. ეს უკანასკნელი, თავის მხრივ, ორად არის გაყოფილი ვიწრო M ზოლით. მიოფიბრილის მონაკვეთს, რომელიც ორ Z ფირფატას შორის არის მოთავსებული, სარკომეზი ეწოდება.

თბილსისხლიან ცხოველებში სარკომერის სიგრძე დაახლოებით 2-2,2 მეტ-ს უდრის. ჩონჩხის კუნთის ბოჭ-კოებში მიოფიბრილები ისეა განლაგებული, რომ მათი იზოტროპული და ანიზოტროპული სეგმენტები ზუსტად ერთ დონეზე თავსდება. ამიტომაც მთელი ბოჭკო განივ დახასულობას იჩენს.

ელექტრონულ მიკროსკოპში ჩანს, რომ თითოეული სარკომერი მრავალ უწყრილეს ძაფს ანუ ფილამენტს შეიცავს. შედარებით დიდი ღიამეტრის მქონე ძაფები (მსხვილი ფილამენტები) განლაგებულია სარკომერის შუა ნაწილში - ანიზოტროპული ღისკოს ფარგალში. მათი სიგრძე 1,6მმ ანუ 1600 ნანომეტრია (ნმ), ხოლო სისქე - 0,012 მეტ ანუ 12 ნმ. უფრო მცირე ღიამეტრის ძაფები (წერილი ფილამენტები), რომელთა სიგრძე დაახლოებით 1100 ნმ-ია, ხოლო სისქე 8 ნმ, ერთი ბოლოთი ემაგრება Z ფირფიტას, ხოლო მეორე, თავისუფალი ბოლოთი შესულია მსხვილ ფილამენტებს შორის, როცა კუნთოვანი ბოჭკო მოსევენების მდგომარეობაშია, წერილი ფილამენტები მხოლოდ ნაწილობრივ გადაფარავს მსხვილ ფილამენტებს, რის გამოც A ღისკოს ეს უბანი სინათლის მიკროსკოპში გაცილებით უფრო მუქია, ვიდრე წერილი ფილამენტებისაგან თავისუფალი ცენტრალური ნაწილი ანუ H ზოლი.

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

საც შეუძლია მიიერთოს ცილა აქტინი და წარმოქმნას აქტომიოზინის კომპლექსი.



სურ. 12. სარკომერის ულტრასტრუქტურა

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

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

C - წვრილი ფილამენტის ულტრასტრუქტურა. იგი შეიცავს სამაგარ ცილას: 1. აქტინის, რომელიც წარმოდგენილია სეეროსეპრი მოლეკულებისაგან შექმნილი ძაფისებრი აქტინის ორი სპირალით (d), 2. ტროპომიოზინის (c) და 3. ტროპორინის (e).

D - მიოზინის მოლეკულების განლაგება მსხვილ ფილამენტში და მათი ურთიერთობა წვრილ ფილამენტებთან ქუნთის მოხვენებულ მდგომარეობაში (ჟაქსლი).

მიოფიბრილის დათვალიერება ელექტრონულ მიკროსკოპი გვიჩვენებს, რომ მსხვილი ფილამენტი ორი ნახევრისაგან შედგება, რომლებიც ერთიმეორეს ებჯინება M ზოლის უბანში. ფილამენტის თითოეულ ნახევარში მიოზინის მოლეკულები აგრეგირებულია ისე, რომ თავები პერიფერიულადაა განლაგებული, ხოლო ეუდები - ცენტრალურად და მიმართულია M ზოლისაკენ. ამიტომ არის, რომ მსხვილი ფილამენტის ორივე ბოლო შეიცავს განივ მორჩებს, ხოლო ცენტრალური ნაწილი თავისუფალია ასეთი მორჩებისაგან. ხაზი უნდა გაესვას, რომ მიოზინის მოლეკულების თავები სხვადასხვა სიბრტყეშია მოთავსებული, თანაც ისე, რომ იქმნება 6 რიგიანი სპირალი. M ზოლი წარმოადგენს საჭრდენი ცილების

ქსელს, რომელიც, როგორც ჩანს, ხელს უწყობს მიოზინის მოლეკულების ფიქსირებას ერთი კონის სახით.

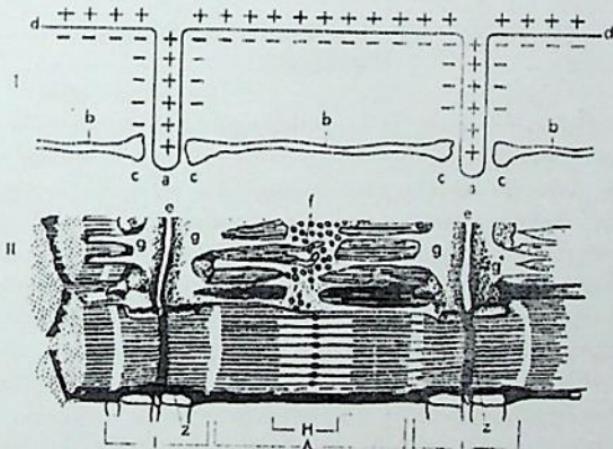
სარკომერის წვრილი ფილამენტები უფრო რთული შედგენილობისაა და შეიცავს სამ სხვადასხვა ცილის: აქტინს, ტროპომიოზინს და ტროპონინს. აქტინის მოლეკულების სფერული ფორმა აქვს, რომელთა დიამეტრი 5,5 მმ-ია. ეს G აქტინია (მოლეკულური წონა 42000). G აქტინის სფერული მოლეკულები ერთიმეორეს უკავშირდება მარგალიტის მძივების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

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

ტროპომიოზინი (მოლ. წონა 70000) წვრილი ფილამენტების 10%-ს შეადგენს. იგი ჩინისებრი ფორმისაა. სიგრძით, დაახლოებით, 40 მმ-ს ანუ 400 ანგსტრემს (E) აღწევს და მოთავსებულია აქტინის ერთმანეთზე დაგრეხილი ორი ძეწკეის მიერ შექმნილ დარში. ვარაუდობენ, რომ კუნთოვანი ბოჭკოს მოსვენების მდგომარეობაში ტროპომიოზინის ისეთი მდებარეობა აქვს, რომ იგი ხელს უშლის აქტინის დაკავშირებას მიოზინის თავებთან. იქნება ისეთი შთაბეჭდილება, რომ ტროპომიოზინი გზას „ჟკეტავს“ მიოზინის თავზე არსებულ რეცეპტორს აქტინისაკენ.

სარკომერის წვრილ ფილამენტებში კიდევ ერთი ცილა - ტროპონინი გვხვდება. ტროპონინი გლობულარულ ცილას წარმოადგენს და აქტინის ძაფში განლაგებულია ყოველი 40ნმ-ის მანძილზე. ვარაუდობენ, რომ იგი შედგება ფუნქციურად განსხვავებული სამი სუბერთეულისაგან. ერთი სუბერთეულით ტროპონინი დაკავშირებულია აქტინთან, მეორეთი - ტროპომიოზინთან, ხოლო მესამეს შეუძლია დაიკავშიროს კალციუმის თავისუფალი იონები, ე.ი. გააჩნია  $\text{Ca}^{2+}$ -ის რეცეპტორი.

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



სურ. 13. კუნთოვანი ბოჭკოს უდირასტრუქტურის სქემა.

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

დებს" უწოდებენ. b - რეტიკულუმის პორიზონტალური მილაკები, d - ხედაირული მებრანა.

II - T მილაკების და სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ურთიერთობის სქემა, რეტინსტრუირებული კლეტტორონული მიქროსიმიის მონაცემების საფუძველზე (პინის მიხედვით): e-T მილაკები, რომელთა პროექტიები გმთხვევა Z ფირფიტებს, f - სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ცენტრალური (დაცხრილული) უბნები, g - ტერმინალური ცისტურნები.

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

მოსვენებულ მდგომარეობაში სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ცისტერნები დიდი რაოდენობით შეიცავს  $\text{Ca}^{2+}$ -ის თავისეუფალ იონებს, რომელთა გადატუმბვა სარკოპლაზმიდან ხდება რეტიკულუმის მებრანებში მოქმედი აქტიური მექანიზმის (კალციუმის ტუმბოს) საშუალებით.

### ჩოჩჩის პუნქტის აასიური მეძანიპური თვისებები

კუნთოვან ქსოვილს მოსვენების მდგომარეობაშიც გააჩნია გარეგებული მექანიკური თვისებები, რომლებსაც კუნთის პასიურ მექანიკურ თვისებებს უწოდებენ. კუნთის პასიური მექანიკური თვისებები შეიძლება შევისწავლოთ თუ მოსვენების მდგომარეობაში კუნთს მოვდებთ გარეგებული სიდიდის ტვირთს და აღვრიცხავთ კუნთში აღმოცვენებულ მექანიკურ ცვლილებებს. დატვირთვის საპასუხოდ მოსვენებული კუნთი დაგრძელდება და დაიძაბება, ტენის მოხსნის შემდეგ კი კვლავ დამოკლდება სწრაფად; გაქრება დაძაბულობაც. გაჭიმვის დროს კუნთში დაბაბულობის განვითარება დატვირთვის მოხსნის შემდეგ კუნთის სწრაფი დამოკლება, კუნთის ელასტიკური თვისებითაა განპირობებული. კუნთის ელასტიკურობა არ არის აბსოლუტური. რაც იქიდან ჩანს, რომ დატვირთვის

მოხსნის შემდეგ კუნთი, მართალია, სწრაფად მოკლდება, მაგრამ მისი სიგრძე საწყის დონეს ზუსტად მაინც არ უბრუნდება: კუნთი რჩება მეტ-ნაკლებად დაგრძელებული ანუ დეფორმირებული. ასეთი ნარჩენი დეფორმაცია კუნთის მეორე პასიურ მექანიკურ თვისებას - პლასტიკურობას გამოხატავს. ამრიგად, ჩონჩხის კუნთი ელასტიკურ-პლასტიკური წარმოხაქმნია.

ელასტიკური და პლასტიკური თვისებები ჩონჩხის კუნთებში თანაბრად არ არის გამოხატული. ზოგში ჭარბობს ელასტიკურობა, ზოგში კი - პლასტიკურობა. ასე მაგალითად, ელასტიკური თვისება უკეთ არის გამოხატული ჩონჩხის თეთრ კუნთებში, რომელთა ბოჭკოებში ცოტაა სარკოპლაზმა და მრავლად გვხვდება კონხებად დალაგებული მიოფიბრილები. წითელ კუნთოვან ბოჭკოებში კი პლასტიკური თვისებები ჭარბობს. პლასტიკური თვისებები კარგად არის გამოხატული აგრეთვე გლუვ კუნთებში, ამიტომ მცირე ტვირთიც კი, თუ ის საქმაოდ დიდხანს მოქმედებს გლუვ კუნთზე, მის მნიშვნელოვან დაგრძელებას იწვევს. მიუხედავად ამისა, მასში დაძაბულობა არ კითარდება. გლუვი კუნთის ამ თვისებას დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აქვს, რადგან, წინააღმდეგ შემთხვევაში დრუ ორგანოებში (როგორიცაა კუჭი, შარდის ბუშტი, საშვილოსნო) კედლების დაძაბულობა ძლიერ გაიზრდებოდა საკვების მიღების, შარდის დაგროვების და ორსულობის დროს, რაც მეტად არასიამოვნო სუბიექტურ შეგრძნებას (ტკივილს) და ჩანასახის დაღუპვასაც კი გამოიწვევდა.

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

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

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

### ჩონჩხის პუნის შეპამჟვის მემანიზმი

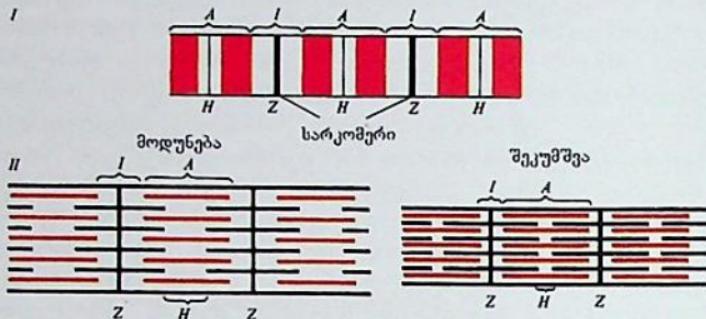
ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ კუნთოვანი ბოჭქოს შეკუმშვისათვის დიდი მნიშვნელობა აქვს არამარტო მიოფიბრილებში განლაგებულ ცილინგრან ძაფებს (მსხვილ და წერილ ფილამენტებს), არამედ მაკროერგული ბმების შემცველ აღნოზინტრიფოსფატს (ატფ-ს). როცა კუნთოვან ბოჭქოში არ მიმდინარეობს ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და სარკოპლაზმა მას მაღალი კონცენტრაციით შეიცავს, კუნთი მოდუნებულია. ატფ-ის ინტენსიური დაშლა კი შეკუმშვას იწვევს.

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

აქტინი წვრილი ფილამენტების ძირითად მასას ქმნის; წვრილი ფილამენტები თავისუფალი ბოლოებით შეცვრებულია მიოზინის ძაფებს შორის ისე, რომ აქტინი თითქმის ეხება მიოზინის განივ მორჩებს. აქტინისა და მიოზინის ტოპოგრაფიული სიახლოების მიუხედავად, მოსვენებულ მდგომარეობაში, მათ შორის არ არის ძლიერი კავშირი. ასეთი კავშირის დამყარებას ეწინააღმდეგება

წერილ ფილამენტებში არსებული ტროპომიოზინ-ტროპონინის კომპლექსები, რომლებიც გზას „პეტავს“ აქტინსა და მერომიოზინის თავებს შორის. აგზზნების დროს სარკოპლაზმური რეტიკულუმის ტერმინალური ცისტერნებიდან დიდი რაოდენობით გადმოდის  $\text{Ca}^{2+}$ -ის იონები, რის გამოც კუნთოვან ბოჭკოში იზრდება თავისუფალი კალციუმის კონცენტრაცია.  $\text{Ca}^{2+}$  უკავშირდება ცილა ტროპონინს და იწვევს მის დეფორმაციას. ტროპონინის დეფორმაციის გამო, მასთან დაკავშირებული ჩხირმის ტროპომიოზინი გადაადგილდება და უფრო ღრმად ჩაეშვება აქტინის ორმაგი სპირალის დარში. ამით თავისუფლდება გზა აქტინსა და მიოზინს შორის; აქტინი დაუკავშირდება მიოზინს; წარმოიქმნება აქტო-მიოზინის კომპლექსი, რომელიც იწყებს ატფ-ის ინტენსიურ დაშლას ადენოზინდიფორმფარად (ადფ-დ) და ფოსფორმეავად. გამოყოფილი ენერგია ხმარდება განივი მორჩების მოხრას, რის შედეგადაც, მათთან დაკავშირებული წერილი ფილამენტები უფრო ღრმად შეცურდება მიოზინის ძაფებს შორის; ამას მოჰყება შეზობები Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება და სარკომერის სიგრძის შემცირება. ვინაიდან ასეთი პროცესი (წერილი ფილამენტების შეცურება და Z ფირფიტების ერთმანეთთან დაახლოება) ყველა სარკომერში და ყველა მიოფიბრილში ხდება, ცხადია, ამას მოჰყება ყველა მიოფიბრილისა და მთელი ბოჭკოს დამოკლება ანუ შეცუმშვა. უნდა აღინიშნოს, რომ კუნთის ძლიერი შეცუმშვის პირობებში Z ფირფიტები იმდენად უახლოვდება ერთიმეორებს, რომ წერილი ფილამენტები ნაწილობრივ გადაფარავს კიდეც ერთმანეთს.

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



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

შეეუმშევის დამთავრების შემდეგ იწყება კუნთის მოდუნება: სარკოპლაზმური რეტიკულუმის კედლებში არსებული კალციუმის ტუმბო იწყებს  $\text{Ca}^{2+}$ -ის იონების დაბრუნებას ტერმინალურ ცისტერნებში. როცა სარკომერის ექსტრარეტიკულურ არეში  $\text{Ca}^{2+}$ -ის კონცენტრაცია  $10^{-8}$  მოლ/ჰე მეტად შემცირდება, ტროპონინის ჩამოცილდება კალციუმის იონები და აღდგება მისი ნორმალური კონფიგურაცია;

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

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

## გუნთების შეაუმშვის უორმები

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

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

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

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

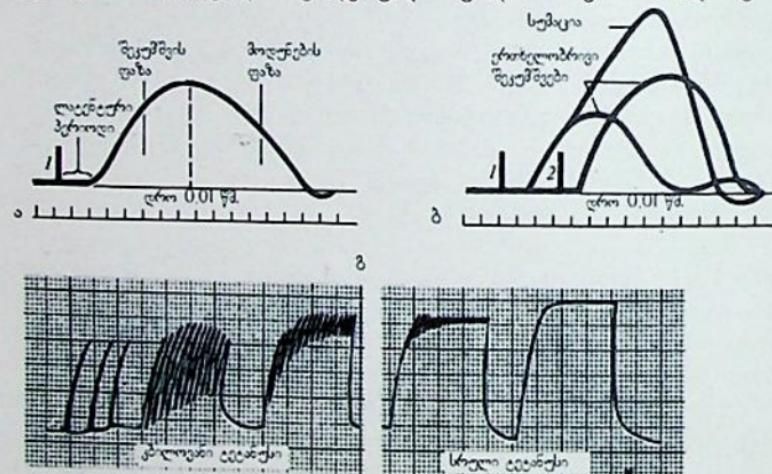
კუნთის ბუნებრიელი შეკუმშვები ორგანიზმში არასოდეს არ არის სუფთა იზოტონური ან იზომეტრული, რადგანაც კუნთები ტვირთის აწევისას მოკლდებიან და ამავე დროს ჭიმავენ რა ანტაგონისტურ კუნთებს, ცვლიან თა-

ვის დაძაბულობას. ეს შერეული ანუ აუქსოტონური შეკუმშვაა.

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

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

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



სურ. 15. შეკუმშვის უორმები

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

ზღურბლოვანი ძალის გადიზიანებისას მიღებული შეკუმ-შვა ოდნავ შესამჩნევია, გადიზიანების ძალის მომატებას-თან ერთად იგი იხრდება (სუბმაქსიმალური შეკუმშვა), სანამ არ მიაღწევს განსაზღვრულ სიღიღეს, რომლის შემდეგ, ძალის მომატების მიუხედავად, შეკუმშვის ამ-პლიტუდა უცვლელი რჩება (მაქსიმალური შეკუმშვა). ეს იმით აისხება, რომ კუნთი შედგება მრავალი ბოჭკოსა-გან, რომელთაგანაც ყოველი ბოჭკო გადიზიანებაზე პა-სუხობს „ან სულ ან არაფრის“ კანონის შესაბამისად. მაგრამ რადგანაც ცალკეულ ბოჭკოებს სხვადასხვა ხა-რისხის აგზნებადობა გააჩნიათ, სუსტი გადიზიანებისას აიგზნება მხოლოდ მათი ნაწილი (მაღალი აგზნებადობის მქონე). რაც უფრო ძლიერია გამადიზიანებელი, მით მე-ტია აგზნებულ ბოჭკოთა რაოდენობა. მაქსიმალური შე-კუმშვის ღროს იკუმშება კუნთის ყველა ბოჭკო.

ტეტანური შეკუმშვა. ბუნებრივ პირობებში ჩონჩხის კუნთი ნერვული სისტემიდან ერთხელობრივ გადიზია-ნებებს კი არ ღებულობს, არამედ ნერვულ იმპულსთა წევებას, რომლებიც სწრაფად მოსდევენ ერთიმეორეს. რითმულ გადიზიანებათა ზეგავლენით მიიღება კუნთის ძლიერი და ხანგრძლივი დამოკლება. ასეთ შეკუმშვას ტე-ტანურ შეკუმშვას ანუ ტეტანუსს უწოდებენ. მოქმედების პოტენციალების რეგისტრაციით ადვილად დასტურდება ის გარემოება, რომ კუნთის ხანგრძლივი შეკუმშვა ნამ-დვილად იმპულსების წყების მოქმედებით არის გამოწვეუ-ლი. კუნთის ტეტანური შეკუმშვა ერთხელობრივ შეკუმ-შვათა სუმაციის (შეჯამების) შედეგს წარმოადგენს (სურ. 9).

ხელოვნურ პირობებში ტეტანური შეკუმშვის მისა-ღებად კუნთზე მოქმედებენ გადიზიანებათა დადი რიც-ხვით, რომლებიც ერთიმეორეს მოსდევეს ისეთი სიხშირით, რომ ხდება მათი სუმაცია. შედარებით ნაკლები სიხშირი-სას მიიღება ქბილოვანი ტეტანური შეკუმშვა, ხოლო მე-ტი სიხშირით გადიზიანებისას კი სრული ტეტანური შეკუმშვა. ტეტანური გადიზიანების შეწყვეტის შემდეგ ბოჭკოები მაშინვე მოღიანად არ უბრუნდებიან საწყის

სიგრძეს. ამ მოვლენას ნარჩენი შეკუმშვა - კონტრაქტურა ეწოდება.

### პუნთის მუშაობა და ძალა

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

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

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

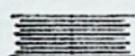
ვეოთის ჯამი შეიძლება ბევრად აღემატებოდეს კუნთის გუ-  
ომეტრიულ განიკვეთს (სურ. 16).



მხრის ორთავა კუნთი,  
ბოჭკოთა თითოისტარისებრი განლაგებით.



კანჭის ტყუპი კუნთი,  
ბოჭკოთა ფრთისებრი განლაგებით.



თერძის კუნთი,  
ბოჭკოთა პარალელური განლაგებით.  
სურ. 16. სხვადასხვა ტიპის კუნთის  
ფიზიოლოგიური განიკვეთი

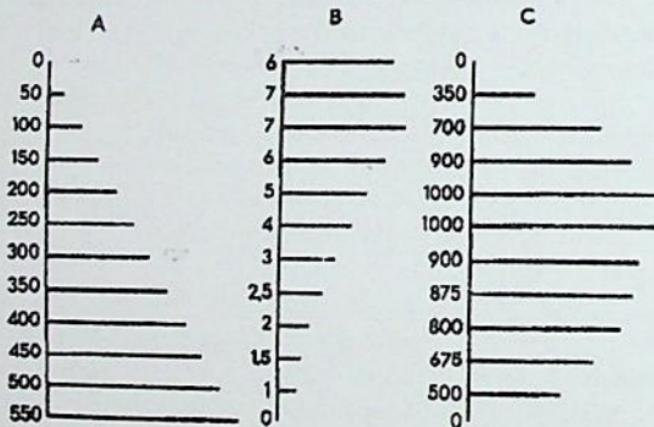
ამ მიზეზის გამო კუნთის ძალა ირიბად განლა-  
გებულ ბოჭკოების მქონე კუნთებში მნიშვნელოვნად მე-  
ტია, ვიდრე ამავე სისქის პარალელურად განლაგებული  
ბოჭკოების მქონე კუნთებში. სხვადასხვა კუნთის ძალის  
ერთმანეთთან შედარების მიზნით მაქსიმალური ტვირთის  
მასა, რომელიც შეუძლია ასწიოს კუნთმა გაიყოფა მისი  
ფიზიოლოგიური განიკვეთის ფართობზე. ასე გამოით-  
ვლება კუნთის აბსოლუტური ძალა. აბოსლუტური ძალა,  
გამოხატული კგ/სმ<sup>2</sup>-ში, ადამიანის კანჭის ტყუპი კუნთი-  
სათვის უდრის 5,9-ს, მხრის მომხრელისათვის - 8,1-ს, სა-  
დეჭი კუნთისათვის 10,0-ს, მხრის ორთავა კუნთისათვის -  
11,4-ს, მხრის სამთავა კუნთისათვის - 16,8-ს, გლუკი კუნ-  
თისათვის - 1-ს.

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

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

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

მოცემულ უოლერის მრუდზე ბაყაყის კანჭის ტყუპი კუნთის მაგალითზე ნაჩვენებია შეფარდება დატვირთვის სიდიდეს, კუნთის დამოკლების ხარისხესა და მუშაობის სიდიდეს შორის. როგორც ჩანს, კუნთი კველაზე მეტ მუ-შაობას ასრულებს საშუალო დატვირთვის დროს, მოცე-მულ შემთხვევაში - 200-250 გ დატვირთვის დროს. კუნ-თის სიმძლავრე, გაზომილი მუშაობის სიდიდით დროის ერთეულში, მაქსიმალურ სიდიდეს ასევე საშუალო დატ-ვირთვის დროს აღწევს. ამიტომ კუნთის მუშაობისა და სიმძლავრის დამოკიდებულებას დატვირთვაზე საშუალო დატვირთვის წესი ეწოდება.



სურ. 17. უოლერის დიაგრამა.

დიაგრამაში გრაფიკულად წარმოდგენილია სამი სიდიდე:

A - კუნთის დატვირთვა გრამებში;

B - კუნთის შეკუმშვის სიდიდე მილიმეტრებში;

C - შესრულებული მუშაობის რაოდენობა გრამ/მილიმეტრებში

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

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

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

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

გამოფიტვისაგან, რაც გამოწვეულია ხანგრძლივი მუშაობით.

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

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

ძუნთის პიპერტროფია და ატროფია. კუნთების სისტემატურ ინტენსიურ მუშაობას მოსდევს კუნთის ქსოვილის მასის გაზრდა. ამ მოვლენას კუნთის მუშაობითი პიპერტროფია ეწოდება და გაპირობებულია ბოჭკოვების პროტოპლაზმური მასის გაზრდით. მატულობს ცილების და გლიკოგენის, აგრეთვე ატფ-ს მარაგი. ალბათ ამიტომაც პიპერტროფირებული კუნთის შეკუმშვის ძალა და სიჩქარე მეტია არაპიპერტროფირებულთან შედარებით.

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

## გლუკი პუნთები

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

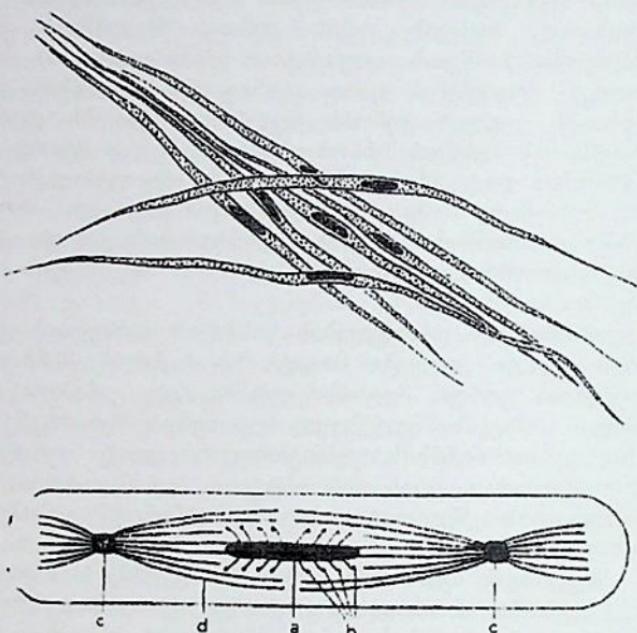
ისევე, როგორც განივზოლიანი კუნთები, გლუკი კუნთებიც ხასიათდებიან აგზნებადობით, გამტარებლობით და შეკუმშვადობით. მაგრამ მათგან განსხვავებით გლუკ კუნთებს ახასიათებს უფრო დაბალი აგზნებადობა. მათი

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

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

შეკუმშვის მექანიზმი. აქტიური შეკუმშვის პროცესი გლუკი კუნთები, ძირითადად, ისეთივე მექანიზმით სრულდება, როგორც ჩონჩხის კუნთებში. გლუკი კუნთებიც შეიცავს ცილა აქტინს და, უფრო მცირე რაოდენობით, მიოზინს. სარკოპლაზმაში 2 ფირფიტების ნაცვლად გვხვდება ე.წ. მკვრივი სხეულაკები (სურ. 18), რომლისგანაც დიდი რაოდენობით გამოდის აქტინის წვრილი ფილაგენტები, რითაც იქმნება თითისტარისებრი კომპლექსი. აქაც შეკუმშვა იწყება როცა უჯრედშიდა არეში თავისუფალი კალციუმის კონცენტრაცია  $10^{-8}$  მოლ-ს გადაჭარბებს. განსხვავება მხოლოდ ისაა, რომ ბოჟეოს უჯრედშიდა (ანუ ინტრაცელულარულ) არეში თავისუფალი კალციუმის კონცენტრაციის მომატება ხდება არა ტერმინალური ცისტერნებიდან, არამედ უჯრედგარე (ანუ ექსტრაცელულარულ) არედან. გარდა ამისა, გლუკი კუნთები ცილა

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



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

წემოთ აღნიშნულიდან გამომდინარე გლუვი ბოჭკოს შეკუმშვის მექანიზმი შემდეგნაირად შეიძლება წარმოვიდგინოთ. გლუვი კუნთის აგზნების შედეგად ექსტრაცელულარული ორედან  $\text{Ca}^{2+}$ -ის იონები დიდი რაოდენობით შედის ბოჭკოში და უკავშირდება კლმოდულინს; კალციუმ-კალმოდულინის კომპლექსი ააქტივებს მიოზინ-კინას; ეს უკანასკნელი იწევეს მიოზინის მოლეკულის ფოსფორილებას, რის შედეგადაც აქტინი უკავშირდება მიოზინის თავს და აძლიერებს მის ატეფაზურ აქტივობას.

ამას მოყვება ატფ-ის ინტენსიური დაშლა და გამოყოფილი ენერგიის ხარჯზე, აქტინის ძაფების შეცურება მიოზინის ფილამენტებს შორის.

შეკუმშვის დამთავრების შემდეგ, კუნთის მოდუნებას დასაწყის აძლევს მიოზინის მოლეკულის დეფორმილება უკრმენტ მიოზინ ფოსფატაზას ზეგავლენით. ამის შედეგად იშლება აქტომიოზინის კომპლექსი; მიოზინის თავს სცილდება აქტინი და მნიშვნელოვნად ეცემა მისი ატეფაზური აქტივობა.

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

გლუკი გუნთის აფტომატური მოქმედება. გლუკი კუნთის ერთ-ერთ დამახსასიათებელ თავისებურებას, რომლითაც იგი განსხვავდება ჩონჩხის კუნთისაგან, წარმოადგენს სპონტანური, ავტომატური მოქმედების უნარი. სპონტანურ მოქმედებას ზოგიერთი გლუკი კუნთი ამჟღავნებს არამარტო მთლიან ორგანიზმში (მაგ., კუჭის, ნაწლავის, შარდის ბუშტის, შარდსაწვეთის და სხვა ორგანოების კუნთები), არამედ ორგანიზმიდან ამოჭრის შემდეგაც, თუ იგი მოთავსებული იქნება სათანადო პირობებში.

სპონტანური რითმული მოქმედება საკუთრივ გლუკი კუნთოვანი ბოჭკოების თვისებადა.

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

## გულის კუნთის უიზიოლოგია

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

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

გულის შუა შრე - მიოკარდიუმი - წარმოადგენს გულის ძირითად მასას. იგი აგებულია განივზოლიანი კუნთოვანი უჯრედებისაგან. არჩევენ ორგვარ უჯრედებს: ტიპიურ შექმშვად მუშა მიოკარდიუმის კუნთოვან უჯრედებს და სპეციფიკურ კარდიომიოციტებს, რომლებისგანაც შედგება გულის აგზების გამტარებელი სისტემა.

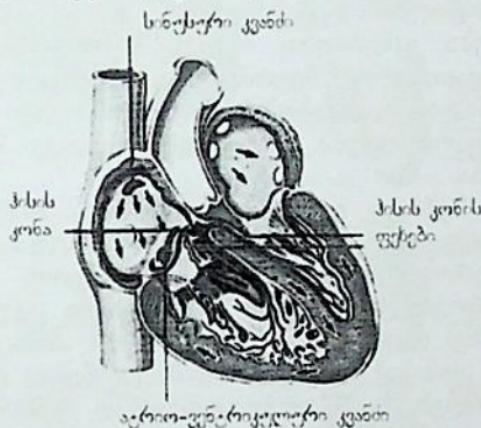
გულის აგზების გამტარებელი სისტემა იწყება მარჯვენა წინაგულის ღრუ ვენების შესართავის მიდამოში, სადაც მოთავსებულია სინოატრიალური კვანძი. ეს კვანძი ატარებს მათი აღმომჩენების კეით-ფლაკის სახელს. აქედან ეს სისტემა გრძელდება ორი ტოტით, რომელთაგან ერთი მიემართება ქვედა ღრუ ვენის შესართავისაკენ, ხოლო მეორე - მარჯვენა წინაგულის კედლით; მარჯვენა წინაგულსა და პარკუჭს შორის ძგიდებთან მოთავსებულია ატიპიური უჯრედების მეორე გროვა - ატრიოვენტრიკულური კვანძი (აშოფ-ტავარას კვანძი). ამ კვანძიდან პარკუჭთაშორის ძგიდეში გამოდის პისის კონა, რომელიც იძლევა მარჯვენა და მარცხენა ტოტებს, შესაბამისად ორივე პარკუჭისათვის. აქ თითოეული ღეროსაბოლოოდ ტოტიანდება და იძლევა წერილ ტოტებს, პურკინიეს ბოჭკოვებს, რომლებიც ბოლოვდებიან ენდოკარდიუმსა და ღერილისებრ კუნთებში. ამგვარად წინაგულები დაკავშირებული არიან ერთმანეთთან სინოატრიულური კვანძით, ხოლო პარკუჭები - ატრიოვენტრიკულური კვანძით.

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

ლურ კვანძამდე, იგი II რიგის ცენტრია, საიდანაც პისის კონით იმპულსი გადადის პარკუჭებში და იწვევს მათ შე-გუმშვას.

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

გულის შიგნითა გარსი - ენდოკარდიუმი შედგება შემაერთებელი ქსოვილისაგან, რომელშიაც ჩართულია დიდი რაოდენობით კლასტიკური და გლუვი კუნთოვანი ბოჭკოები. გულის სარქეელები წარმოადგენენ ენდოტელიუმის (რომლითაც დაფარულია ენდოკარდიუმის ზედაპირი) ნაოჭებს (სურ. 19).



სურ. 19. გულის გამტარი სისტემა

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

გულის შეკუმშვის (სისტოლის) პერიოდში ეს სარ-

ქველები ხურავს გვირგვინოვან არტერიების შესავალს, რის გამოც სისხლი მათში შედის უმთავრესად მოდუნების (დიასტოლის) დროს. ამის მიზანშეწონილობა აშკარაა, თუ გავითვალისწინებთ იმ გარემოებას, რომ სისტოლის დროს ორგანოს შიგნითა სისხლძარღვების სანათური დახშული იქნება და შესაბამისად გაძნელებული იქნება სისხლის მოძრაობა. გულის არტერიები ქმნიან არტერიოლების ბადეს. კაპილარების ქსელი გულის კუნთში მეტად განვითარებულია. ერთიდაიგივე ფართობზე გულის კუნთში 6-ჯერ მეტი კაპილარი მოდის ჩონჩხის კუნთთან შედარებით.

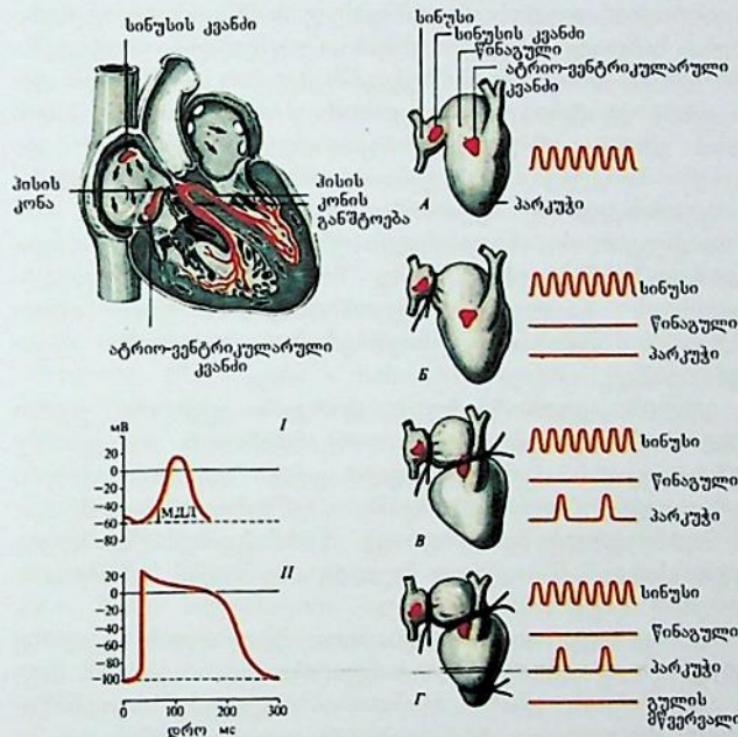
გულის კუნთი სისხლიდან იღებს ყველა ორგანოზე მეტ ჟანგბადს, რაც განპირობებულია არა სისხლის დინების მაღალი სიჩქარით, არამედ არამოფუნქციონირე კაპილარების ადრე გაღების გამო. გულის კუნთის არასაქმარისი მომარაგება ჟანგბადით იწვევს მისი მუშაობის დარღვევას და ტკივილის შეგრძნებას. ფიზიოლოგიურ პირობებში, ჟანგბადის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

სხვადასხვა ხერხით დამტკიცებული იყო, რომ აგზება გულში პირველად წარმოიქმნება სინოატრიალურ კვანძში. ელექტროფიზიოლოგიური მეთოდების გამოყენებით (მიკროელექტროდების მოთავსება გულის სხვადასხვა უბანზე) დადგინდა, რომ აგზების პროცესის ყველაზე უფრო დამახასიათებელი გამოვლინება, ბიოელექტრული ცვლილებები, სწორედ პირველად სინოატრიულური კვანძის უბანში წარმოიქმნება, შემდგა კი კრცელდება წინაგულებსა და პარკუჭებზე. სინოატრიალურ კვანძში აგზების პირველადი წარმოშობა მტკიცდება აგრეთვე ამ უბნის გათბობით ან გაცივებით. ამ კვანძის გათბობა იწვევს გულის მუშაობის ასტარებას, ხოლო გაცივება - გულის მუშაობის შენელებას. აღნიშნულის გარდა, ამ უბნის დაზიანება იწვევს გულის მუშაობის შენელებას ან გაჩერებას.

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

ედებოდა ლიგატურა (კვანძი), რის შედეგადაც პარკუ-  
ჭების შეკუმშვები წყდება, მაშინ როდესაც სინუსი აგრძე-  
ლებს შეკუმშვებს (სტანიუსის I ლიგატურა) (სურ.20).

ეს განპირობებულია იმით, რომ ლიგატურა ხელს  
უშლის ვენურ სინუსში აღმოცენებულ აგზნების იმპულ-  
სების გავრცელებას წინაგულებსა და პარკუჭებში.



სურ.20. გულის გამტარი სისტემა, ავტომატური მოქმედების კვანძებით; А. Б. В. Г - სტანიუსის ლიგატურები.

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

ცენდება გულის შეკუმშვების გამომწვევი აგზნება და რომელსაც უწოდებენ გულის რითმის წამყვანს. სინოატ-რიალური კვანძიდან აგზნება გადადის მარჯვენა და შემ-დეგ მარცხენა წინაგულზე და ვრცელდება ატრიოვენტრი-კულურ კვანძზე, რომელიც აგზნების გამტარებელი სის-ტემის ნაწილს წარმოადგენს. მისი უუნქცია მდგომარეობს წინაგულებიდან პარკუჭების მიოკარდზე აგზნების გადა-ცემაში.

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

გულის ძუნთის ავტომატია. ავტომატია ეწოდება ორ-განოს, ქსოვილის, ან უჯრედის უნარს, აიგზნოს გარეგა-ნი გამაღიზიანებლის გარეშე, მათშივე აღმოცენებული იმპულსების გავლენით. ავტომატიის მიზეზია თვით უჯრედებში მიმდინარე ნივთიერებათა ცვლის თავი-სებურებები.

გულის ავტომატიაზე დაკვირვება ყველაზე უფრო ადგილია იზოლირებულ, ვ.ი. ორგანიზმიდან ამოკვეთილ გულზე. ბაყაყის იზოლირებული გული ფიზიოლოგიური სსნარით პერფუზიის პირობებში იკუმშება რამდენიმე სა-ათის განმავლობაში. ასეთივე წარმატებით შეიძლება თბილსისხლიან ცხოველთა გულის ამუშავება შესაბამისი პირობების დაცვისას.

როგორც უკვე აღნიშნული იყო, ავტომატიის ყველაზე დიდი უნარით აღჭურვილია სინოატრიალური კვანძი, მაგ-რამ ავტომატიის უნარი ახასიათებს გულის სხვა ნაწი-ლებსაც, მაგალითად ატრიოვენტრიკულურ კვანძს. ამაში შეიძლება დაკრწმუნდეთ ატრიოვენტრიკულური კვანძის ზემოთ ლიგატურის დადებით, რის შედეგადაც ჯერ წყდება პარკუჭების შეკუმშვები, ხოლო გარკვეული დრო-ის გავლის შემდეგ შეკუმშვები კელავ განახლდება ატრი-ოვენტრიკულური კვანძის ხარჯზე, თუმცა უფრო ნაკ-ლები სისტორით. პარკუჭების შეკუმშვა წარმოებს მას

შემდგაც, როდესაც ატრიოვენტრიკულურ კვანძს ლიგა-ტურით გამოვთიშავთ მის ქვემოთ მდებარე გამტარებელი სისტემის უბნებიდან. ამ შემთხვევაში რითმის წამყვანი ხდებიან მარჯვენა და მარცხენა პარკუჭში არსებული ავტომატიის უნარით აღჭურვილი პურეკინეს უჯრედები.

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

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

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

ალექტროფიზიოლოგიური გამოკვლევების შედეგად დადგენილ იქნა, რომ ორ შეკუმშვას შორის შუალედში, დიასტოლაში, აგნებად უჯრედებში წარმოებს მემბრანული პოტენციალის შემცირება. როდესაც პოტენციალთა სხვაობა გარკვეულ კრიტიკულ დონეზე შემცირდება, უეცრად ხდება უჯრედის ელექტრული მუხტის მკვეთრი ძერა, რაც მის აგზებას მოწმობს. წარმოქმნილი აგ-

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

ბულის კუთის პირითაღი უზოღლობიური  
თვისებები

როგორც ყოველ კუნთს, გულის კუნთსაც ახასია-  
თებს აგზნებადობა, შეკუმშვადობა და გამტარებლობა.  
გარდა ამისა, გულის კუნთს გააჩნია რიტმული ავტომა-  
ტიის უნარი.

სხვადასხვა გადიზიანების საპასუხოდ (ელექტრული, მექანიკური, თერმული, ქიმიური) გულის კუნთში წარმო-იშვება აგზნება და იგი იკუმშება.

აღსანიშნავია, რომ სუსტი, ქვეზდურბლოვანი გადი-  
ზიანებისას გულის კუნთი არ იკუმშება. ზღურბლოვანი  
გადიზიანებისას გულის კუნთი უპასუხებს მაქსიმალური  
ძალის შეკუმშვით. გადიზიანების ძალის შემდგომი გაძ-  
ლიერებისას შეკუმშების სიღიღე არ იცვლება, ე.ი. გულის  
კუნთი ან სრულიად არ პასუხობს გადიზიანებაზე (თუ ის  
შევზღურბლოვანია) ან პასუხობს მაქსიმალური ძალის  
შეკუმშვით. ამ ფაქტებზე დაყრდნობით ჩამოყალიბდა  
„სულ ან არაფრის“ ქანონი. აქვე უნდა აღინიშნოს, რომ  
გულის კუნთი გველა პირობებში ერთნაირად არ პა-  
სუხობს სხვადასხვა ძალის გაფიზიანებაზე: „სულ“ ცვა-

ლებადია ტემპერატურის, დატენიროვის, დაღლის, მეცნიერის სითხის შედგენილობის და სხვა ფაქტორებზე დამოკიდებულებით.

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

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

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

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

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

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

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

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

Նեյն մեռլուց 0,12-0,18 վամուս մշտակա ովագու-  
լցին աղնենքին դաշտացնան.

Րաշ Մշտակա աղնենքին բաշրաւալցին.

Ցանուած ցանուած Ռոտմանու մոխմացին ցանուած և ա-  
նենքագունքին դունամուա. Ցանուած Ռոտմանու մոխմացին ցր-  
տո պերուած ուր ցանուած մշտակա: Տունացին սուստուած և ա դուստո-  
լուա.

Տունացին ցանուած ցանուած ուրանուած ծովայուցին Մշտակ-  
ման Մշտակա և ա ցանուած ուրանուած Վոնացանցին և ա Ար-  
արակացին մուստուած մշտակա: Վոնացանցին Տունացին սուստո-  
լու Վոն Մանքացին Արակացին սուստուած և ա Մշտարացին  
հանուալցա (0,2 լ).

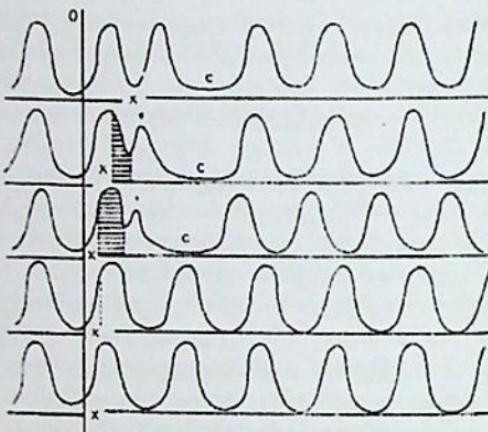
Դուստուած ցանուած աղնենքին ծովայուցին մուստուած Մշտա-  
գա և ա մուստաց Վոնացանցին և ա Արակացին մուստու-  
լուած ցանուած ցանուած և ա Տունացին եցան Վոն-  
ացանցին և ա Արակացին ացնենքին.

Ռոտմանու մոխմացին ցրտ պերուած ցանուած աղնենքին  
ծովայուցին աղնենքագունքին Ցանուած ցանուած ցանուած աղնենքին  
մոմարտաց Արակացին և ա մամարտաց ցանուած ցանուած ցանուած  
Տունացին ցանուած Վոնացին, Ռուսա Արակացին մեսեցուած  
ծովայուցին աղնենքին աղնենքին, Արակացին և ա մամարտաց ցանուած  
անքա արազուած ցանուած էր օվացին, Րաշ մուստուած էր, Ռուս  
Տունացին ցանուած մշտա մուստուած ուրանուած ծովայուցին ածսու-  
լութիւն Ռյուրակիւթիւն մուստուած մուստուած մուստուած մուստուած  
ցանուած Արակացին և ա մամարտաց ցանուած ցանուած ցանուած  
եցան և ա օվացին և ա մամարտաց ցանուած Տունացին անց ցիւրասու-  
թուած, տանաշ ուր Ռուս Տունացին ցանուած ըստ Ռաշ Մանուկյան ադրբ-  
յան Տիագուած մուստուած և ա մամարտաց ցանուած ցանուած, մուստ  
Մանուկյան մուստուած ամառութիւն օվացին ցիւրասութուած. Ա-  
մասաւած ամասաւած Տունացին օվացին ցանուած աղնենքին ծովայուցին  
աղնենքագունքին տանցատան օվացին և ա սածուած նորմա-  
լութ Տունացին աղնենքին ցանուած մուստուած Տունացին աղնենքին  
ցանուած.

Ցիւրասութուած Մանուկյան Ռուս Տունացին ա մուստուած  
Համապատասխան պատճեն (Տաշ. 21).

Համապատասխան պատճեն Վանական պատճեն

რობებულია გულის რითმული მოქმედებიდან ერთი ნორ-  
მალური სისტოლის ამოვარდნით. ეს იმიტომ ხდება, რომ  
ექსტრასისტოლის პერიოდში კუნთოვან ბოჭკოებში ისევ  
აბსოლუტური რეფრაქტურული მდგომარეობა მყარდება,  
რის გამოც გამტარი სისტემის გზით მოსული ნორმალუ-  
რი იმპულსი ვეღარ იწვევს ამ ბოჭკოების აგზნებასა და  
შეკუმშებას.



სურ. 21. გულის რითმული მოქმედების შექანობრამა

გულის რითმული მოქმედების ფორჩე დროდადრო ხდება პარკუტის ერთხელობრივი გაღიზიანება. გადაინანების მომენტები აღინიშნება X-ით. შეოგრამიდან ჩანს, რომ სისტოლის პერიოდში პარკუტის გაღიზიანება არ იწვევს ახალ შეკუმშებას (1,2), ხოლო დიასტოლის პერიოდში გამოიწვევა პარკუტის დამატებითი შეკუმშება - ექსტრასისტოლა, რომლის ამძლიტუდა მით მეტია, რაც უფრო გვიან ხდება გაღიზიანება (3,4,5). ექსტრასისტოლის შემდეგ მყარდება კომპენსაციური პაუზა (c) (მარკი).

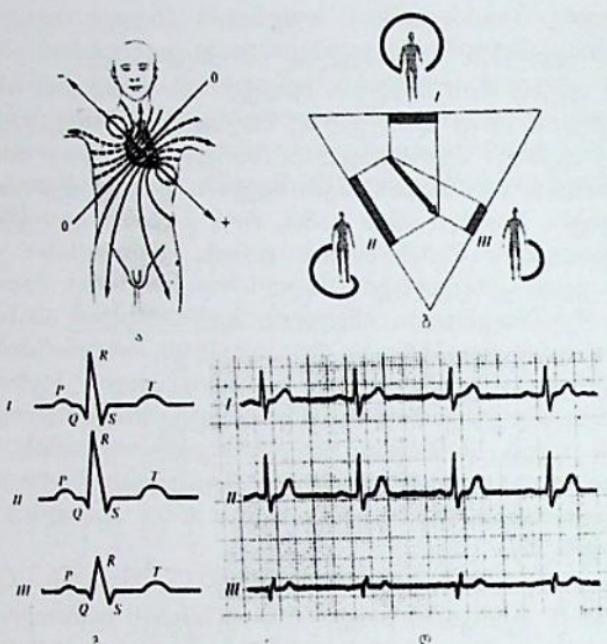
**ელექტროკარდიოგრამა.** მოლიანი გულის ელექტრული აქტივობის სურათი საკმაოდ რთულია. იგი რამდენიმე კომპონენტს შეიცავს. ეს იმით არის გამოწვეული, რომ გულში მეზობელი კუნთოვანი ბოჭკოები ანასტომოზებით უერთდება ერთმანეთს და ფუნქციურ სინციტიუმის წარმოქმნის. მიოკარდიუმის ასეთი სტრუქტურა განაპირობებს აგზნების ფართო და სხვადასხვა მიმართულებით გაფრცელებას. ამიტომ ელექტრული აქტივობის სურათი

როულდება.

ცხოველებში რითმულად მოქმედი გულის ელექტრული აქტივობის ჩაწერა შემდეგნაირად ხდება: ისსწება გულმკერდის ღრუ და გულზე თავსდება ორი ელექტროდი, რომლებიც შეერთებულია სარეგისტრაციო აპარატთან. ცხადია, ადამიანის შემთხვევაში ასეთი მეთოდი არ გამოიყენება. მაგრამ იმის გამო, რომ გულში ელექტრული პოტენციალების წარმოშობის დროს, შესაბამისი ელექტრული ველი ერცელდება მთელს ორგანიზმში, მათი აღრიცხვა შესაძლებელია სხეულის ზედაპირიდან ამისათვის საჭიროა ორი ელექტროდი მოვათავსოთ ორგანიზმის ორ, ერთმანეთისაგან დაშორებულ უბანში. გულის სუჟმარული ელექტრული აქტივობის ჩანაწერს ელექტროკარდიოგრამა ეწოდება (კეგ). ტიპიური ელექტროკარდიოგრამის ერთი პერიოდი, რაც გულის რითმული მოქმედების ერთ პერიოდს შეესაბამება, ხუთ კომპონენტს (ანუ „ქბილს“) შეიცავს (სურ. 22).

Р ქბილი წინაგულების აგზნებას ასახავს, QRS - აარკუჭების აგზნებას, ხოლო T - აგზნების დამთავრებას.

სხეულის ზედაპირზე აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების მიხედვით არჩევენ ეგზ-ს ჩაწერის რამდენიმე სტანდარტულ წესს ანუ „განხრას“. აინთოვენის მიერ მოწოდებული წესის მიხედვით ელექტროდები თავსდება კიდურებზე: ერთი ელექტროდი მარჯვენა ხელზე, მეორე - მარცხენაზე (I განხრა), ან მარჯვენა ხელზე და მარცხენა ფეხზე (II განხრა). ან კიდევ მარცხენა ხელზე და მარცხენა ფეხზე (III განხრა). აღწერილ განხრებში გულის ელექტრული აქტივობა ბიპოლარულად რეგისტრირდება (სურ. 15). გილსონის მიერ მოწოდებულია სხვაგვარი წესი, რომლის დროსაც გამოიყენება მონოპოლარული რეგისტრაციის მეთოდი. ასეთ შემთხვევაში ერთი ელექტროდი „ინდიფერენტულია“, ხოლო მეორე თავსდება გულმკერდის პროექციაში სხეულის ზედაპირის სხვადასხვა წერტილებში. სხეულის ზედაპირზე ელექტროდების განლაგების მიხედვით იცვლება ცალკეული ქბილების ამპლიტუდა და ფორმა, მაგრამ კარდიოგრამის კომპონენტებური შედგენილობა პრინციპულად იგივე რჩება.



სურ. 22. ელექტროკარდიოგრაფია  
(ძღასიკური ძაბოლარული გამოყვანა)

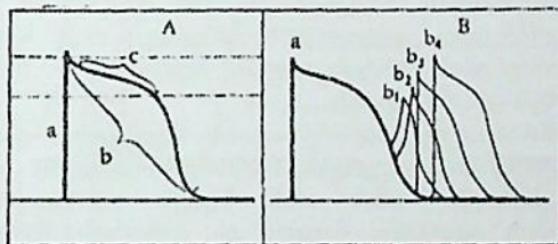
ა. გულის ბიოლექტრული ღანის გავრცელება სხულზე (უოლკი); ბ. აღმრიცხველი ელექტროდების განლაგების სტანდარტული წესი (განხრა) აინთელექტურის მიხედვით; გ - ელექტროკარდიოგრამა: P - წინაგულების აგზება, QRS-პარკუჭების აგზება, T - აგზების დამთავრება; დ - ეგ-ს მრუდების ჩანაწერი.

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

## გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა

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

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



სურ. 23. გულის კუნთოვანი ბოჭკოს ელექტრული აქტივობა

A - გულის კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების დენი

a - დეპოლარიზაცია

b - რეპოლარიზაცია

c - პლატო

B - კუნთოვანი ბოჭკოს აგზნების პოტენციალები

a - პოტენციალი პირველ სტიმულზე

B1-B4 - აგზნების პოტენციალები მსარდი ინტერვალით მიუენუბულ მეორე სტიმულებზე. ამპლიტუდის შემცირება განპირობებულია შეფარდებითი რეფრაქტერული მდგომარეობით

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

ვან ბოჭკოვბში. იგი გამოწვეულია მემბრანის განვლადობის სწრაფი გაზრდით  $\text{Na}^+$ -ის იონების მიმართ და ამ იონების ზეავისებური შესვლით მემბრანის შიგნით. როდესაც აგზნების პოტენციალი თავის პიქს მიაღწევს, მემბრანის პოლარიზაცია რეერსირებულია (მოსვენების პოტენციალი ნაცვლად -90 მვ-სა ხდება +30 მვ).

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

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

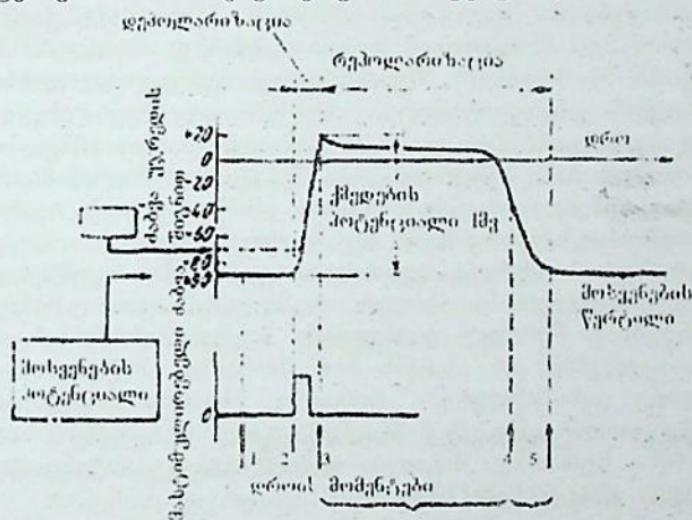
მუშა მიოკარდიუმის უჯრედებში (წინაგულებში და პარეუქებში) მემბრანული პოტენციალი ორ მიმყოლ აგზნებას შორის მეტნაკლებად მუდმივ დონეზეა შენარჩუნებული. რაც შეეხება სინოატრიალურ კვანძს, აქ საქმე სხვაგვარად არის. დიასტოლის ბოლო ეტაპზე სინოატრიალური კვანძის სპეციფიკურ ბოჭკოებში იწყება ზედაპირული მემბრანის სპონგიანური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

პეისმეიკერული უჯრედების დიასტოლური დეპოლარი-

ზაფირის იონური მექანიზმი ჯერ კიდევ არ არის ბოლომდე გარკვეული. დადგენილია მხოლოდ, რომ მის შექმნაში წამყანა როლს თამაშობს არა ნატრიუმის, არამედ კალციუმის არხები.

გულის კუნთის უჯრედის მოქმედების პოტენციალის გარჩევა ფიზიოსტ პოზიციიდან.

სურათზე (24) ნაჩვენებია მოქმედების პოტენციალის მრუდი გულის კუნთის ტიპიური უჯრედისათვის, როცა ის რეაგირებს მოდებულ მასტიმულირებელ ძაბაზე. დროის რადაც ერთ მომენტში უჯრედი არ სტიმულირდება (მოსვენებულია), ის პოლარიზებულია. მის შიგა სიც-რცეს გააჩნია -90 მგ უარყოფითი პოტენციალი.



სურ.24. გულის კუნთოვანო ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალი

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

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

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

ლი უჯრედისათვის მას ჩვეულებრივ გააჩნია ერთნაირი მნიშვნელობა მიუხედავად სტიმულაციის ინტენსივობისა.

გულის ზოგიერთ უჯრედს შეუძლია შექმნას მოქმედების პოტენციალი მცირე გარე სტიუმლაციის დროს, ან კიდევ მის გარეშეც. ეს არის იმჟულსის მომცემი უჯრედები, რომლებიც თითქოს რთავენ გულის ყოველ შეკუმშვას, პერიოდულად წარმოქმნიან მოქმედების პოტენციალს, რომლებიც მნიშვნელოვაწილად განისაზღრებიან უჯრედთა მემბრანული მახასიათებლებით.

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

### მოქმედების პოტენციალის გაფრცელება გულის კუნთოვან ბოჭკოებს შორის.

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

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

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

თავი III.  
ნერვული სისტემის სტრუქტურული  
და ფუნქციური ორგანიზაცია

ნერვული სისტემის მნიშვნელობა და პლასილიკაცია

ადამიანის ორგანიზმი ნერვული სისტემა წამყვან როლს ასრულებს. იგი არეგულირებს ორგანიზმის მიმღინარე უცელა ფიზიოლოგიურ პროცესს და ამყარებს კაფ-შირს ორგანიზმსა და გარემოს შორის.

ნერვული სისტემა არეგულირებს ორგორც ცალკე-ული ორგანოების, ისე მთლიანი ორგანიზმის მოქმედებას, ნერვული სისტემა ამყარებს კაფშირს ცალკეულ ორგანოებსა და სისტემებს შორის და ამით უზრუნველყოფს მთელი ორგანიზმის ერთიანობასა და მოლიანობას. ნერ-ვული სისტემის საშუალებით ადამიანის ორგანიზმი ეგუება გარემო პირობებს.

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

ნერვული სისტემა იყოფა ცენტრალურ და პერიფე-რიულ ნერვულ სისტემებად. ცენტრალურ ნერვულ სისტემას ეკუთვნის თავისა და ზურგის ტვინი, ხოლო პერიფე-რიულს - თავისა და ზურგის ტვინის ნერვები. თავის ტვი-ნიდან გამოდის 12 წყვილი ნერვი, ხოლო ზურგის ტვინი-დან 31 წყვილი. ნერვული სისტემის დაყოფა ცენტრალურ და პერიფერიულ ნერვულ სისტემებად პირობითია, რად-განაც უუნდციური თვალსაზრისით ისინი ერთ მოლიან სისტემას ქმნიან.

თავისა და ზურგის ტვინი შედგება რუხი და თეთრი ნივთიერებისაგან. რუხი ნივთიერება ნერვული უჯრე-დებითა წარმოდგენილი, ხოლო თეთრი - ნერვული ბოჭ-კოებით, რომლებიც ნერვული უჯრედების მორჩებს წარ-მოადგენს.

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

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

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

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

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

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

პერიფერიული ნერვული სისტემის სტრუქტურა გაცილებით უფრო მარტივია. იგი შეიცავს ნეირონთა აქსონებს თავისი კოლაგერალებითა და დაბოლოებებით და იმ ნეირონთა სომებს, რომლებიც ლოკალიზებულია ცნს-ის გარეთ ორგანიზმის სხვადასხვა ნაწილში განლაგებულ ნერვულ კვანძებში. შედარებით მარტივია პერიფერიული ნერვული სისტემის ფუნქციაც. იგი პერიფერიაზე მიღებულ ინფორმაციას, აფერენტული, ანუ მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოებით, აგზავნის ცენტრალური ნერვული სისტემისაკენ, ხოლო ცნს-დან ინფორმაციას აგზავნის ეფერენტული ანუ მამოძრავებელი ბოჭკოებით - პერიფერიაზე, მომუშავე ანუ უფექტორული ორგანოებისაკენ. ამრიგად, პერიფერიული ნერვული სისტემა ორ ნაწილს შეიცავს: აფერენტულს და ეფერენტულს.

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

## ნეირონული თეორია

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

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

შეიმუშავა ნერგული ქსოვილის ვერცხლით იმპრეგნაციის  
მეთოდი, რაც ნერგული უჯრედის აღნაგობის შესწავლის  
საშუალებას იძლეოდა. შემდგომში, გააუმჯობესა რა  
გოლჯის მიერ დამუშავებული მეთოდი, ს. რამონ-კახალმა  
გამოიტანა მოსაზრება, რომ ნერგული „სიგნალები“  
ვრცელდებიან როგორც დენდრიტებში, ასევე აქსონებში,  
ხოლო უჯრედებს შორის სიგნალების გადაცემია ხორცი-  
ელექტრის აქსონების დენდრიტებთან დაკავშირების აღგო-  
ლებში. ს. რამონ-კახალის ეს მოსაზრება მთლიანად  
ეთანხმება დღეს დამკვიდრებულ დებულებას აქსო-დენ-  
დრიტული სინაფსების არსებობის შესახებ.

შისისა და ფორელის მიერ 1886-1887 წლებში ფორ-  
მულირებული იქნა კონცეპცია, რომლის მიხედვითაც ნეი-  
რონი (ანუ ნერგული უჯრედი) ნერგული სისტემის მორ-  
ფოლოგიური ერთეულია. ნეირონული თეორიის მიხედვით  
ნერგული სისტემის როლ ძალები უჯრედები მხოლოდ  
ფუნქციურადაა ერთმანეთთან დაკავშირებული; სტრუქტუ-  
რულად კი იზოლირებული, ერთმანეთისაგან გამოცალკე-  
ვებული რჩება.

ნეირონული თეორია, უპირველეს ყოვლისა, ემყარე-  
ბოდა ხერხემლიან ცხოველებზე შესრულებულ ანაგომი-  
ურ გამოკვლევებს. მრავალი პისტოლოგის აზრით, თითო-  
ეული ნერგული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით ნერგული  
სისტემის სხვა ელექტრებისაგან სრულიად განცალკე-  
ვებულად არსებობს, ე.ი. სხვა ნეირონთან მისი კავშირი  
მხოლოდ შეხებით შემოიფარგლება.

ნეირონული თეორია გარეკეულად ეყრდნობა ფიზი-  
ოლოგიური ექსპერიმენტის შედეგებსაც. სხვა სიტყვებით  
რომ ეთქვათ, ნეირონულ თეორიას ფიზიოლოგიური სა-  
ფუძველიც გააჩნდა, თანაც საკმაოდ სარწმუნო. აღნიშნუ-  
ლი ექსპერიმენტი ემყარებოდა კარგად დადგენილ ფაქტს,  
რომ უკლებლივ ყველა ნეირონში უჯრედის სხეული  
ტროფიკულ (მასაზრდოებელ) გავლენას ახდენს თავის  
მორჩებზე. აქედან ცხადია, რომ თუ დაირღვა რომელიმე  
მორჩის კავშირი სხეულთან, ეს მორჩი გადაგვარდება -  
განიცდის ე.წ. გალერის დეგენერაციას.

მიუხედავად იმისა, რომ მრავალ ფიზიოლოგიურ გა-

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

## ნეირონი

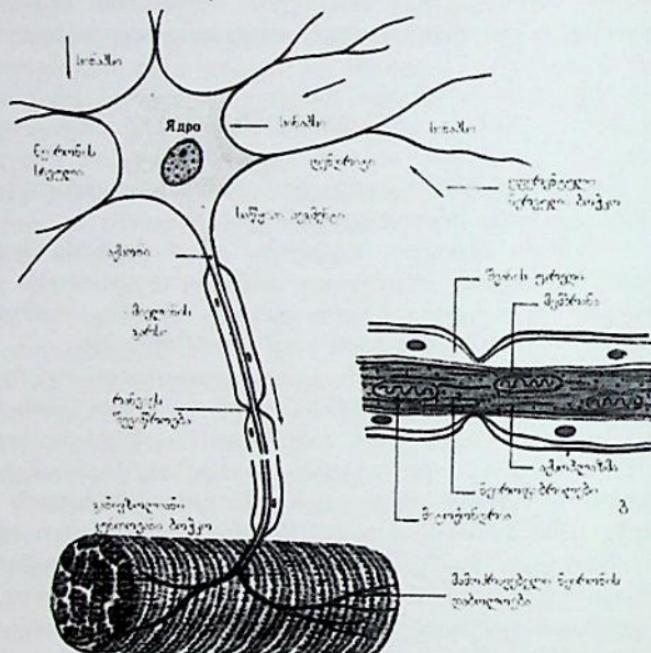
ძუძუმწოვართა ნერვული სისტემის ნეირონების ფორმა და ზომა მრავალგვარია.

ნეირონი შედგება სხეულისა და რამდენიმე მორნისაგან: შედარებით მოკლე და დატოტვილ მორნებს დენდრიტები ეწოდებათ, ხოლო გრძელ მორნს, რომელიც მხოლოდ პოლოში იტოვება - აქსონი. (სურ. 25)

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

ბალოვდებიან. სწორედ სინაპური ბალთების საშუალებით ხორციელდება მოცემული ნეირონის კონტაქტი სხვა უჯრედთან.

**მიელინის გარსი.** ზოგიერთი ნეირონის აქსონი, ისევე როგორც მისი კოლატერალები, თითქმის მთელ სიგრძეზე დაფარულია რთული აგებულების გარსით, რომელიც უხ-ვად შეიცავს ცხიმის მსგავს ნივთიერებას - მიელინს. ამი-ტომაც მას მიელინის გარსს უწოდებენ, ხოლო თვით აქ-სონს - მიელინიან აქსონს ანუ მიელინიან ნერვულ ბოჭ-კოს (სურ. 25).



სურ. 25. ნეირონი და მისი კომპონენტები.

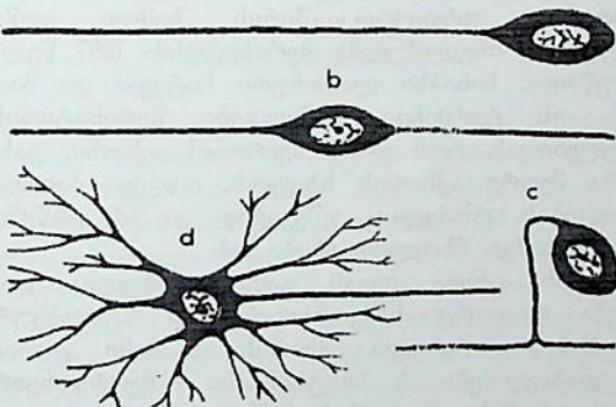
- ა. ნერგული უჯრედი, აქსონი, კუნთი.  
ბ. ნერგული ბოჭკოს აგებულება

მიელინით, მირითადად მსხვილი ნერვული ბოჭკოებია დაფარული. წვრილი ბოჭკოების უმრავლესობა კი მოქლებულია მას. მიელინის გარსი მთელ სიგრძეზე არ ფარავს მსხვილ ბოჭკოს. მაგალითად, ნეირონის სხეულის ბორცვაკთან ახლოს აქსონის ნაწილი, კ.ი. აქსონის საწყისი სეგმენტი, მოკლებულია მიელინის გარსს. ამ გარსს მოკლებულია აგრეთვე აქსონისა და მისი კოლატერალების ტერმინალური განშტროებები.

მიელინის გარსი ზემოდან დაფარულია ოხელი შრით, რომელიც შექმნილია ბირთვიანი უჯრედებისაგან - შეანის უჯრედებისაგან.

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

a



სურ. 26. ნერვული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები  
მორჩების რიცხვის ზისვეგით

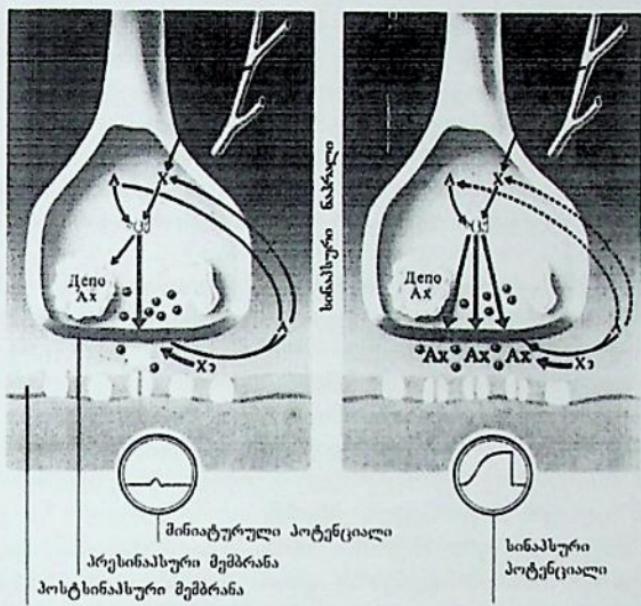
- a - უნიპოლარული, b - ბიპოლარული,
- c - ფსევდოუნიპოლარული, d - მულტიპოლარული

ნერგული უჯრედების სტრუქტურული ტიპები. ნერგული უჯრედის სხეულიდან გამოსული მორჩების რიცხვის მიხედვით განასხვავებენ ნეირონთა რამდენიმე სტრუქტურულ ტიპს (სურ. 26) უნიპოლარულს (როცა უჯრედს მხოლოდ ერთი მორჩი აქვს), ბიპოლარულს (კ.ი. ორმორჩიანს) და მულტიპოლარულს (როცა უჯრედის სხეულიდან რამდენიმე ან მრავალი მორჩი გამოდის).

განსაკუთრებულ ტიპს ქმნის ისეთი უჯრედი, რომლის სხეულიდან თავდაპირველად მხოლოდ ერთი მორჩი გამოდის, მაგრამ შემდეგ იგი იტოტება ორად. ერთი ტოტი მიემართება პერიფერიაზე, ხოლო მეორე ტოტი შედის ზურგის ტვინში. მაშასადამე, ასეთი უჯრედი თავდაპირველად უნიპოლარულია, მაგრამ შემდეგ ბიპოლარულად იქცევა. ამიტომ მათ ფსევდოუნიპოლარულ ნეირონებს უწოდებენ. ასეთ ტიპს მიეკუთვნება, მაგალითად, მგრძნობიარე ნეირონები, რომელთა სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტვინის ფარგლებს გარეთ - მალოთაშუა კვანძებში. სინაპი. ნეირონული თეორიის მიხედვით ნეირონები ერთმანეთთან მხოლოდ ფუნქციურ კავშირს ამყარებს და ამ კავშირის საფუძველს ნეირონთა სტრუქტურული ელემენტების ერთმანეთთან კონტაქტი წარმოადგენს.

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

სინაპის ცნება დღეს გაფართოებულია და განიხილება როგორც სამკომპონენტიანი სტრუქტურა: 1. პრესინაპი - ძირითადი აქსონის ან მისი კოლატერალების დაბოლოება, 2. პოსტსინაპი - მეორე ნეირონის სხეულის ან მისი მორჩების ნაწილი, რომელსაც უშუალოდ ესაზღვრება პრესინაპი და 3. სინაპსური ნაპრალი, რომელიც მოთავსებულია პრესინაპისა და პოსტსინაპის შორის (სურ. 27).



სურ. 27. სინაპსის აგებულება და მისი მოქმედება

### გლიური უჯრედები

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

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

**გაეროგლიას** ქმნის უჯრედები: ასტროციტები, ოლივოდენდროგლიოციტები და ეპენდიმოციტები. მაკროგლიას ეს უჯრედები ნერვული მილის გლიობლასტებისგან ვითარდება.

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

**ასტროციტები** (ბერძნ. astron - ვარსკელავი) გლიურ უჯრედებს შორის ყველაზე დიდი ზომისაა და ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში გვხვდება. ისინი გრძელ-მორჩებიან ვარსკელავისებური ფორმის უჯრედებს წარმოადგენენ. ასტროციტები ერთმანეთს, ასევე ოლიგოდენდროციტებსა და ეპენდიმოციტებს ნაპრალისებური კავშირებით (ნექსუსებით) უერთდება.

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

**ასტროციტები** გავლენას ახდენენ ნეირონების ცხოველმყოფელობაზე. ერთის მხრივ, ისინი უჯრედშორისი მატრიქსის შემადგენლობას არეგულირებენ, ნეიროგრანსტიტერების ჭარბ რაოდენობას შთანთქავენ.

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

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

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

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

ე.წ. ოვაქტიული მიკროგლია ტვინში ნებისმიერი სახის ტრამგის შემდეგ წარმოიქმნება. ამ დროს მიკროგლია სწრაფად მრავლდება და მისი ფაგოციტური აქტივობა მკვეთრად ისრდება.

პერიფერიული ნერვული სისტემა. ნერვული ბოჭკოები

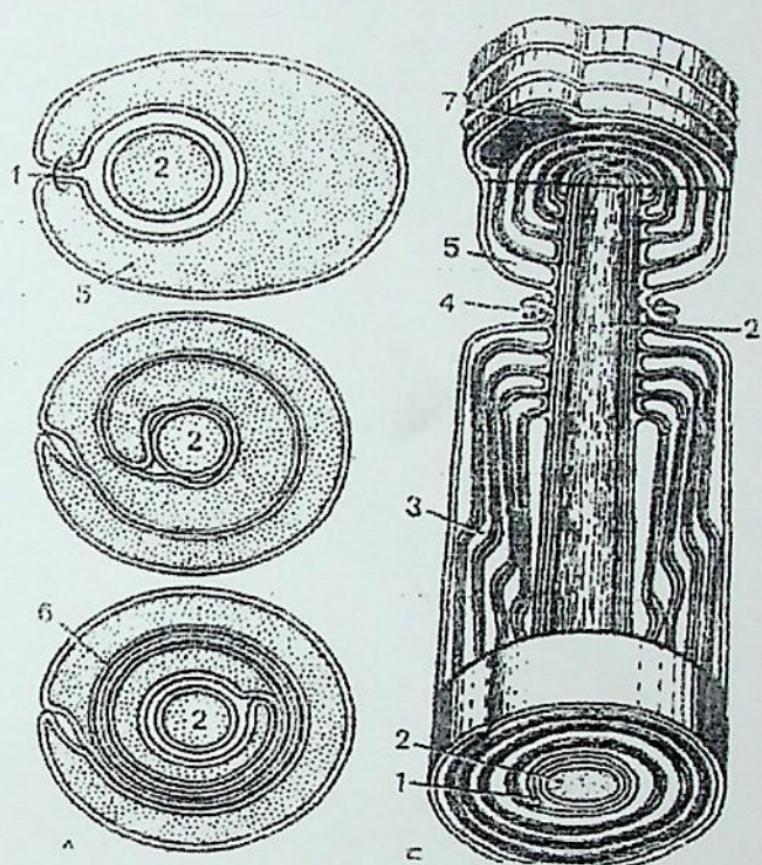
გარსით დაფარულ ნერვული უჯრედის - გამონაზარდს აქსონს ნერვული ბოჭკო ეწოდება. ხოლო მის ირგვლივ გარსი გლიური უჯრედებისგანაა წარმოქმნილი. აქსონს ნერვულ ბოჭკოში დერმულა ცილინდრს უწოდებენ. აქსონის გარსის წარმოქმნაში ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ოლიგოდენდროგლიოციტები, ხოლო პერიფერიულში - შეანის უჯრედები მონაწილეობს.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

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

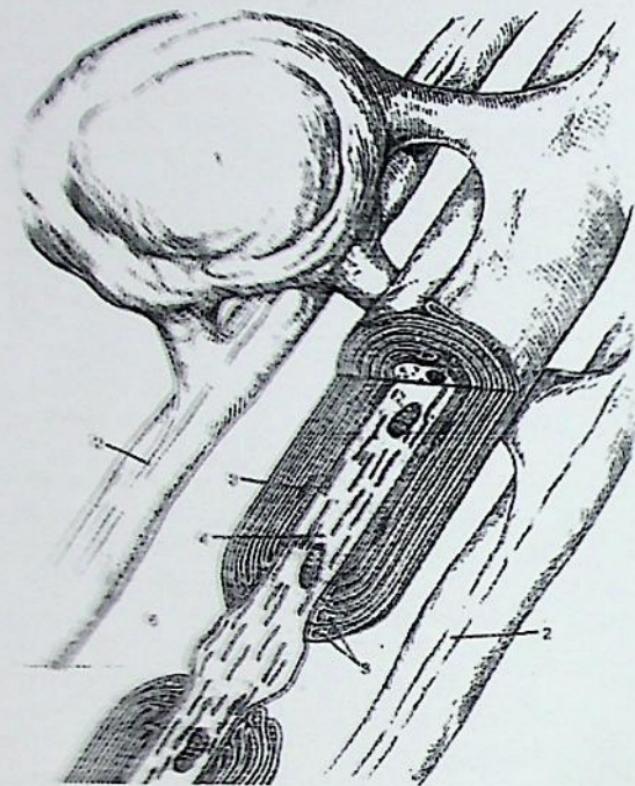
შემდინარი ნერვული ბოჭკოები გვხვდება როგორც ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში, ისე პერიფერიულში. ისინი ნერვულ იმპულსებს მაღალი სიჩქარით ატარებენ (5-120 მ/წმ). ჩვეულებრივ მიეღინიანი ნერვული ბოჭკოები უმიელინოზე სქელია და დიდი დიამეტრის ქქონე დერმული ცილინდრისგან შედგება. (სურ28)

მიეღინის გარსი აქსონის ირგვლივ ოლიგოდენდროგლიოციტების (შეანის უჯრედები) პლაზმური მემბრანის მრავალჯვერადი დახვევით წარმოიქმნება. მიეღინის გარსის წარმოქმნა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში და პერიფერიულ ნერვულ სისტემაში განსხვავდებულად მიმდინარეობს.

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



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



სურ. 29 ოლიგოდენდროციტი და მიელინის  
გარსის წარმოქმნა ცნს-ში

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აქსონის ირგვლივ მიელინის გარსის წარმოქმნაში ოლიგოდენდროციტი ების მორჩები მონაწილეობს (სურ. 29). აქ ერთი გლოური უჯრედი რამდენიმე (3-დან 50-დე) აქსონის მიელინურ გარსს ქმნის. აქსონის ირგვლივ მიელინის გარსის სისქეს მეზაპლაზინის ნახვევების რაოდენობა განსაზღვრავს. აქსონის სიგრძე მნიშვნელოვნობა აღემატება გლოური უჯრედის ზომებს და შესაბამისად, მის მთელ სიგრძეზე მიელი-

ნის გარსის შექმნაში მრავალი გლიური უჯრედი დაბულობს მონაწილეობას. ამის გამო გლიური გარსი აქსონის მთელ სიგრძეე უწყვეტი არ არის. იმ უბნებში, სადაც ორი მეზობელი გლიური უჯრედი ერთმანეთს უკავშირდება, აქსონი მიელინის გარსით არ არის დაფარული. ამ უბნებს რანვიეს შევიწროებები ეწოდება. მანძილი ორ მეზობელ შევიწროებას შორის 1-2 მმ-ია. რანვიეს შევიწროებებს შორის ნერვული ბოჭკოს მონაკვეთებს კეანძთაშორის სეგმენტებს უწოდებენ. ამ სეგმენტის სიგრძე და მიელინური შრის სისქე დერმული ცილინდრის სისქეზეა დამკიდებული. ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში რანვიეს შევიწროების უბნებში აქსონი შიშველია, ხოლო პერიფერულ ნერვულ სისტემაში მეზობელი შვანის უჯრედები მცირე ხომის ციტოპლაზმური გამონაზარდებითაა დაფარული.

რანვიეს შევიწროების უბანში აქსონი, სხვა მიღამოებთან შედარებით, უფრო სქელია და მისი მემბრანა დიდი რაოდენობით ნატრიუმის იონის არხებს შეიცავს. ეს არხები ციტოპლაზმის მხრიდან ცილდა ანკირინის მეშვეობით აქსონის ციტოჩონჩხის ელემენტებს უკავშირდება. მიელინით დაფარულ უბნებში აქსონი მემბრანულ იონურ არხებს არ შეიცავს. ნატრიუმის არხების ლიკალური განლაგების გამო, მიელინურ ნერვულ ბოჭკოში იმპულსი ხახობონისებურად ვრცელდება.

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

მიელინიანი ნერვული ბოჭკოსგან განსხვავებით, უმიელინო ნერვული ბოჭკო იმპულსის დაბალი სიჩქარით (0,5-2 მ/წმ) და ტალღისებრი გავრცელებით ხასიათდება.

## ნერვული ბოჭკოს ცვლილება გადაჰრის შემდეგ

ნერვული ბოჭკოს გადაჰრა იწვევს განსხვაებულ რეაქციებს ნეირონის სხეულში, ნეირონის სხეულსა და გადაჰრის ადგილს შორის (პროქსიმალური სეგმენტი), თვით გადანაჰერში და ტრამგის დისტალურ მონაკეთში (დისტალური სეგმენტი). დაზიანების უბანში დერძულა ცილინდრი და მიელინის გარსი იშლება, ნეირონის სხეული იძერება, ბირთვი პერიფერიისკენ გადაინაცვლება, ქრომატოფილური სუბსტანცია იშლება.

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

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

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

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

## ნერვული ბოჭკოს ფიავაი

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

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

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

B ტიპის ბოჭკოებს ყოფენ B<sub>1</sub> და B<sub>2</sub>, ქვეჯგუფებად ამ ტიპის ბოჭკოების დიამეტრი მერყეობს 1-3 მკმ-ის ფარგლებში; აქეს თხელი მიელინის გარსი; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილსისხლიანებში - 3-15 მ/წმ, ხოლო ცივსისხლიანებში - 2-6 მ/წმ. აგზნება ვრცელდება, უპირატესად, ზურგის ტვინიდან პერიფერიისაკენ.

სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოს მორფო-ფუნქციური  
მახასიათებლები და ფუნქციები

ცხრილი 1.

პარამეტრი	მეტ პოტენციალ დამტკიცირის განმახილა	მოვალეობის გასასის სისტემა	აგზნების გატარების სიჩქარე მ/წმ		უნქცია
			ციფრის სისტემაში ცხრილები 20°	თბილის სისტემაში ცხრილები 27°	
Aα	10-20	სქელი	20-40	60-120	უფერენტული ბოჭკოები აუგრენტები კუნთის რეცეპტორებდან
Aβ	7-15	შედარების თხელი	25-30	40-90	აუგრენტები კანის შეხების რეცეპტორებიდან
Aγ	4-8	"	8-15	30-45	უფერენტები კანის სითბოს, სიცონის და ტენიოლის რეცეპტორებიდან
Aδ	2,5-5	"	5-9	15-25	აუგრენტები კანის სითბოს, სიცონის და ტენიოლის რეცეპტორებიდან
B	1-3	თხელი	2-6	3-15	პრეგანგლიური გეგებაზე რი ბოჭკოები
C	0,5-1,3	უზიღლინო	0,5	0,5	სიმათოებრი სისტემის პონტიანგლიური ბოჭკოები

C ტიპის ბოჭკოებში არჩევენ C<sub>1</sub>, C<sub>2</sub>, C<sub>3</sub> ქვეჯგუფებს. ამ ჯგუფებში გაერთიანებულია ყველაზე მცირე დიამეტრის (0,3-1,5 მეტ) უმიერლინო ბოჭკოები; აგზნების გატარების სიჩქარე დაბალია: თბილისისხლიანებში - 0,5-2 მ/წმ, ხოლო ცივსისხლიანებში - 0,3-0,8 მ/წმ. C ტიპის ბოჭკოების ერთ ნაწილში აგზნება ვრცელდება პერიფერიისაკენ, ხოლო დანარჩენებში - პერიფერიიდან ცენტრისაკენ.

ნერვული დეროს შემადგენელი ბოჭკოების სტრუქტურული და ფუნქციური მახასიათებლები უფრო დაწერილებით იხილეთ ცხრილი №1-ში.

სხვადასხვა ტიპის ნერვული ბოჭკოები განსხვავებულ რეაქტიულობას იჩინს გარეშე ფაქტორების მიმართ. მაგალითად, ჟანგბადის (O<sub>2</sub>) ნაკლებობის პირობებში ფუნქცი-

ონირებას წყვეტს ჯერ B ტიპის ბოჭკოები, შემდეგ A ტიპის ბოჭკოები და ბოლოს C ტიპის ბოჭკოები. ნერვულ ღეროზე ზომიერი მექანიკური დაწოლა ყველაზე აღრე გამოთიშვას მსხვილ A ტიპის ბოჭკოების. C ტიპის ბოჭკოების გამოთიშვისათვის კი საჭირო ხდება დაწოლის ძალის გაძლიერება. შებრუნებული სურათი მიიღება ნარკოტიკების (მაგ., კოქაინის) მოქმედების დროს: თავდაპირებელად გამოთიშვა წვრილი C ტიპის ბოჭკოები, ხოლო ყველაზე ბოლოს – A ტიპის ბოჭკოები. ნარკოტიკების არაერთგვარი მოქმედება ნერვულ ბოჭკოებზე გამოიყენება მედიცინაში: ლოკალური ანესტეზიის დოზირებით შესაძლებელია ტკივილის გამტარი წვრილი ბოჭკოების შერჩევითი ბლოკირება, ვინაიდან მსხვილ მამორაგებელ აქსონებში გატარების ბლოკის დამყარებისათვის აუცილებელია ანესტეზიის უფრო დრმა დონე.

### აზზნების გატარების მიმანიშვილი ნერვულ ბოჭკოები

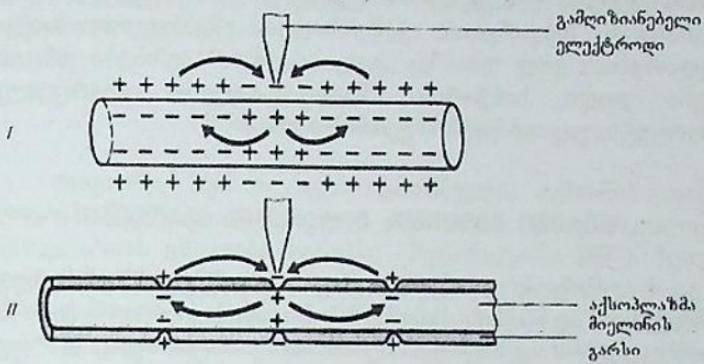
უმიელინო ბოჭკოებში აგზნება ერცელდება მთელი მისი მემბრანის გასწერივ აგზნებული უბნიდან – მეზობელ უბანზე. ნერვული იმპულსის გატარება ბოჭკოებში შეიძლება შევადაროთ ალის გავრცელებას პატრუქში. პროცესი ემორჩილება „ან სულ ან არაფრის“ კანონს. იმისათვის, რომ გაიხსნას ნატრიუმის არხები აქსონში, აუცილებელია მისი დეპოლარიზაცია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

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

ლის დეპოლარიზაციის ფაზაში.

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

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



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

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

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

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

მიელინიან ბოჭკოებში სალტატორული გატარების

უპირატესობა უმიელინო ბოჭკოვებში განუწყვეტილ გატარებასთან შედარებით გამოიხატება შემდეგით: ბოჭკოს შედარებით დიდ უბანზე „გადახტომით“ აგზნება ვრცელდება დიდი სიჩქარით, სალტატორული გავრცელება ენერგეტიკულად უფრო ეკონომიურია.

## ერვში აბზების გატარების კანონები

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

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

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

ნერვული დეროს ცალკეული ბოჭკოდან მოქმედების პოტენციალის გამოყვანით.

## სინაპის ზოზიოლოგია

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

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

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

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

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

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

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

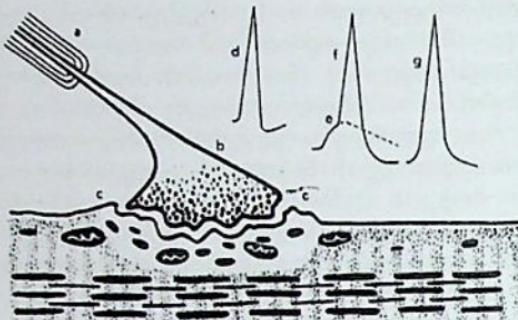
როგორც უკვე აღნიშნეთ, პრესინაპსურ დაბოლოუბებში უხვად არის წარმოდგენილი სინაპსური ბუშტუკები, რომლებიც შეიცავენ მაგ. ნერვ-კუნთოვანი შეერთების შემთხვევაში მედიატორ აცეტილქოლინს. პოსტსინაპსური მემბრანის მაღალი მგრძნობელობა აცეტილქოლინის მიმართ განისაზღვრება იმით, რომ მემბრანაში მოთავსებულია განსაკუთრებული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

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

### ნერვ-ჟუნიოვანი შევრთების სტრუქტურა

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

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



სურ. 31. ნერვული ბოჭკო სინაპსის სქემატური სურათი

ა - მიედინიანი ნერვული ბოჭკო, ბ - აქსონის დაბოლოება სინაპსური ბუშტუკებით, ც - მამოძრავებელი ფირფიტა, დ - აქსონის მოქმედების პოტენციალი, ე - მამოძრავებელი ფირფიტის ნელი პოტენციალი, ფ და გ - კუნთოვანი ბოჭკოს მოქმედების პოტენციალები. ჩანს, რომ მამოძრავებელი ფირფიტის ახლოს აღირიცხება ორეომპონენტიანი პოტენციალი (ე), ხოლო დაშორებულ უბანში - ერთკომპონენტიანი (გ).

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

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

მამოძრავებელი ფირფიტა თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით განსხვავდება კუნთოვანი ბოჭკოს და-

ნარჩენი ნაწილებისაგან, აგრეთვე ნერვული ბოჭკოვებისა—  
გან. იგი არ ემორჩილება „სულ ან არაფრის კანონს“,  
რაც იმას ნიშნავს, რომ: а) მისი გააქტივება მუდამ ლო-  
კალური აგზების ხასიათს ატარებს, რომლის ინტენსი-  
ვობა მით მეტია, რაც უფრო მძლავრად მოქმედებს მასზე  
გამდინიანებელი აგენტი; б) აგზების დროს მამოძრა-  
ვებელ ფირფიტაში არ მყარდება რეფრაქტერული მდგო-  
მარება და ამიტომ მისი განმეორებითი გადიზნანება  
ეფექტს იძლევა ჯერ კიდევ მაშინ, როცა წინამორბედი  
აგზება დამთავრებული არ არის.

მამოძრავებელი ფირფიტის გააქტივებასაც თან  
სდევს ელექტრული დენის წარმოშობა. იგი ლოკალურია  
და დიდი ხანგრძლივობით ხასიათდება. ამიტომ მამოძრა-  
ვებელი ფირფიტის ელექტრულ ეფექტს ნელ პოტენციალს  
უწოდებენ.

ამგვარად, ნერვული ბოჭკოდან აუნთოვანზე აგ-  
ზების გადაცემის პროცესი უკიძღება წარმოვიდგინოთ  
შემდეგნაირად: ნერვული იმპულსი - აქსონის დაბოლო-  
ების დეპოლარიზაცია - ცერილქილინის გამოსროლა  
სინაპსურ ნაპრალში (აქ დიდ როლს თამაშობს კალციუ-  
მის იონები) - აცეტილქილინის დიფუზია და დაკავში-  
რება ქოლინორეცეპტორებთან - პოსტსინაპსური მემბრა-  
ნის იონური განვლადობის მომატება ნატრიუმის და კა-  
ლიუმის მიმართ - ნატრიუმის შესვლა და კალიუმის გა-  
მოსვლა უჯრედიდან - პოსტსინაპსური პოტენციალის  
წარმოქმნა, რომელიც კრცხლდება კუნთოვანი ბოჭკოს  
გასწერივ.

არსებობს რიგი ნივთიერებებისა, რომლებსაც ახასი-  
ათებს ქოლინორეცეპტორებთან ნათესაობა. ამასთან, ეს  
ნივთიერებები ქოლინორეცეპტორებს უფრო მიტკიცებ  
უკავშირდებიან, ვიდრე აცეტილქილინი. მათ რიცხვებს მიე-  
კუთვნება შხამი კურარე კუნთებზე მათი მოქმედების შე-  
დეგად ქოლინორეცეპტორული სუბსტანცია ბლოკირდება  
და არავითარ გაღიზიანებას არ შეუძლია აგზების გა-  
მოწვევა.

ქოლინესტერაზა და მისი მნიშვნელობა. დადგენი-  
ლია, რომ ნერვულთოვანი შექროების მიღამოში დიდი

კონცენტრაციით მოიპოვება ფერმენტი ქოლინესოფრაზა, რომელიც სწრაფად შლის ნერვულ დაბოლოებაში გა- მოყოფილ აცეტილქოლინს. ამ პროცესის მნიშვნელობა მეტად დიდია, რადგანაც ყოველი ნერვული იმპულსის შედეგად გამოყოფილი აცეტილქოლინი საჭიროებს ღროულად „ალაგებას”, რათა მომდევნო იმპულსისათვის ქოლინორეცეპტორები მზად იყვნენ. სწორედ ამ ფუნქციას ასრულებს ქოლინესოფრაზა. არსებობს მრავალი ფაქტო- რი, რომელიც თრგუნავს ქოლინესოფრაზას აქტივობას. ამ ნივთიერებებს უწოდებენ ინიბიტორებს.

**ჯირებლოგანი უჯრედების აგზნება.** აგზნების ნერვ- კუნთოფანი გადაცემის მსგავსად, ადგილი აქვს აგზნების გადაცემას ჯირებლოვან ქსოვილზე, რასაც მოყვება მისი გააქტივება, ამიტომ ჯირებლოგანი ქსოვილიც აგ- ზნებადობით ხასიათდება. მაგრამ სეკრეციული უჯრე- დების (გლანდულოციტების) ბიოპოტენციალებს მოსვე- ნების მდგომარეობაში და სეკრეციის პროცესშიც, ცვლი- ლებების დაბალი სიჩქარე ახასიათებთ. სხვადასხვა ეგ- ზოკრინული ჯირებლების გლანდულოციტების მოსვე- ნების პოტენციალის სიღიდე - 30-75-მდება. გაღიზიანებით ეს სიღიდე იცვლება. ამ ცვლილებას სეკრეციული პო- ტენციალი ეწოდება. იგი განსაზღვრავს სეკრეციის პრო- ცესს. მემბრანის დეპოლარიზება განისაზღვრება ჯირ- ებლოვანი უჯრედის მემბრანაში  $\text{Na}^+$  იონების შესვლით და  $\text{K}^+$  - იონების გამოსვლით. ამ დროს ხდება სეკრეციუ- ლი გრანულების გადაადგილება უჯრედის აპიკალური პოლუსისაკენ და სეკრეტის გამოსვლა უჯრედიდან, ე.ი. სეკრეცია. ამ პროცესში აქტიურ როლს ასრულებს  $\text{Ca}^{++}$ - იონები, კერძოდ მათი კონცენტრაციის ზრდა. გლანდუ- ლოციტების მემბრანაზე ამგზნები და შემაკავებელი სი- ნაპსებია, რომელთა გაელენით სეკრეციული აქტივობა იცვლება.

**ელექტრული სინაპსები.** ძუძუმწოვართა თავის ტვი- ნის ზოგიერთ უბანში ნანახია ნეირონთა შორის სინაპ- სები, რომელებშიაც აგზნება გადაეცემა არაქიმიური გზით. მათ მიეკუთვნებიან ნაპრალოვანი კონტაქტები. ასეთ შეერთებებში პრე- და პოსტსინაპსურ მემბრანებს

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

ელექტრული სინაპსები ნაკლებად დამახასიათებელია ძუძუმწოვრებისათვის.

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

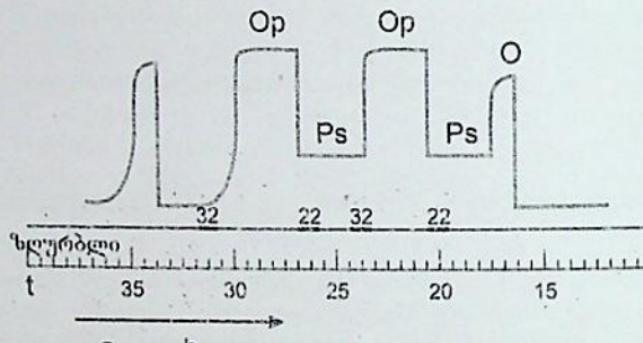
## ნერვ-პუნქტის აესიზალური და ოატიზალური უცემაშები

როგორც ცნობილია, თუ კუნთის რითმული გაღიზიანება ისეთი სიხშირისაა, რომ ყოველი მომდევნო კეთება კუნთზე მოქმედებს წინა გაღიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დამთავრებამდე, ხდება ცალკეული შეკუმშვების ერთმანეთთან შერწყმა და მიღება ტეტანური შეკუმშვა. ტეტანური შეკუმშვის ამპლიტუდა მეტია, ვიდრე ერთხელობრივის და მით უფრო მეტი, რაც უფრო მაღალია გაღიზიანების სიხშირე. მთლიანი კუნთის ტეტანური შეკუმშვის ინტენსივობა დამოკიდებულია არამარტო გაღიზიანების სიხშირეზე, არამედ გამოიზიანებელი ეპთუბების სიძლიერეზეც. რაც უფრო ძლიერია გაღიზიანება, მით უფრო მძლავრად იკუმშვება კუნთი. ეს იმიტომ, რომ ძლიერი გაღიზიანების დროს შოქებები მოდის

უფრო მეტი ნერვული და კუნთოვანი ბოჭკო და კუნთის შეკუმშვის საერთო სიმძლავრე იზრდება.

ვედენსკიმ ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ჩატარებულ ექ-საერთომცნებებში შეამჩნია, რომ გარკვეულ პირობებში ზე-მოთ აღწერილი კანონზომიერება ირღვევა. კერძოდ მან ნახა, რომ თუ რითმული გაღიზიანების სიხშირის ან ინ-ტენსივობის გაძლიერებამ გარკვეულ საზღვარს გადაა-გარდა, მაშინ კუნთის შეკუმშვები, გაძლიერების ნაც-ვლად, შემცირებას განიცდის.

თუ კუნთოვანი ბოჭკო ისეთი სიხშირით დიზიანდება, რომ ყოველი მომდევნო აგზნება შეფარდებითი რეფრაქ-ტერული ფაზის შემდეგ გამოიწევა, მაშინ კუნთის თი-თოვეული აგზნება მაქსიმალური ინტენსივობის იქნება. ამიტომაც კუნთი მდლავრად შეიკუმშება, ე.ი. მიიღება ოპ-ტიმალური ეფექტი (სურ.32).



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

თუ გაღიზიანება ისე გახშირდა, რომ ყოველი მომ-დევნო აგზნება წინამორბედული აგზნების შეფარდებით რეფრაქტერულ ფაზაში წარმოიშვა, მაშინ აგზნების ინ-ტენსივობა ნორმასე მცირე იქნება და მით უფრო მცირე, რაც უფრო დიდი იქნება გაღიზიანების სიხშირე. აგ-ზნების შესუსტება შეამცირებს შეკუმშვისათვის აუცი-ლებელ პროცესებს; შესუსტდება ატფ-ის გარდაქმნაც და კუნთოვანი ბოჭკო უფრო ნაკლები ინტენსივობით შეიკუმ-

შება, ე.ი. მიიღება პესიმალური ეფექტი.

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

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

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

ამრიგად, ნ. ვედენსკის მიერ შესწავლილი იქნა რო-

კორც ხიბზირის, ასევე ძალის პესიმუმი. ეს „უკანასკნელი და გავშირებული ინდუქციური დენის „ჩართვისა“ და „ფართვის“ კვლებასთან.

ପ୍ରକାଶନକାରୀ

კოცხალ ქსოვილებში სხვადასხვა გარეგანი აგენ-  
ტის შემთხვევაში ხანგრძლივი მოქმედების შედეგად  
თავის მნიშვნელოვანი ფიზიკურ-ქიმიური ძერები, რომ-  
ლის შედეგადც ქეყითდება ამ ქსოვილების სასი-  
ცოცხლო თვისებები. ასეთ აგენტებს მიეკუთვნება: ნივთი-  
უნივერსიტეტი, რომელიც არ შედის სისხლის შედგენილობაში  
ან განსხვავდება მისგან კონცენტრაციით, და კულტურა ის  
უაქტურია. რომელიც არღვევს ქსოვილში მიმდინარე ნივ-  
თიურებათა ცვლის ნორმალურ პროცესს. ასეთებია: ნარ-  
კოზული ნივთიერებები (ეთერი, ქლოროფილი, კოკაინი  
და სხვ.), ძლიერ მაღალი და დაბალი ტემპერატურა,  
მაღალი ჰლექტოროდენი, მაღალი კონცენტრაციის  
მცუკნები, ტუბები, მარილები და სხვ. მათი ძლიერი და  
სანიტარიული მოქმედების შემთხვევაში ქსოვილი ბოლოს  
და ბოლოს შეუქცევადად კარგავს სასიცოცხლო თვი-  
სებებს, ანუ კვდება. კვდომის პროცესი, რომელი დამაზი-  
ანებული აგენტითაც არ უნდა იყოს გამოწვეული, ერთ და  
უფრო ქსოვილში თვისებრივად ერთნაირად მიმდინარეობს.  
ეს მოვლენა პირველად ჩერვულ დეროში აღმოაჩინა ბ. კუკინისტ (1902 წ.) და პარაბიოზი უწოდა მას. პარაბიოზი  
შემუშავილი სიჩქარა (ბერ. para-aხლოს, bios - სიცოცხლე)  
და ქსოვილის ისეთ მდგომარეობას გულისხმობს, როცა  
მას მოვლინად აქვს დაკარგული მისი სპეციფიკური სა-  
სიცოცხლო თვისებები, მაგრამ მკვდარი არ არის. ეს იქი-  
მის ნიში, რომ პარაბიოზის გამოწვევი აგენტის მოცი-  
კული შემთხვევა ქსოვილის სასიცოცხლო თვისებები აღ-  
მდინარეობს.

ასეთისას მოვლენა ვეღენს კიმ დაწერილებით შეის-  
უვა ბუფის ნერ-კუნთის პრეპარატზე. მამოძრავებელი  
ნერი უმოკმდ უხანწევ იგი მოქმედებდა ისეთი ნივთიე-

რებით, რომელიც ნერვის ამ მონაკვეთის დაზიანებას ანუ ალტერაციას იწვევდა. დამაზიანებელი აგენტის მოქმედების მთელ პერიოდში ვეღენს კი აღიზიანებდა ნერვის ალტერირებულ და ინტაქტურ (დაუზიანებელ) უბნებს და გამოწვეული შეკუმშეის მიხედვით ცდილობდა დაედგინა ნერვის მოწამლულ უბანში მომხდარი ცვლილებები. ვეღენს კის აზრით პარაბიოზის არსი ქსოვილის ლაბილობის დაქვეითება და საბოლოოდ სრული გაჭრობა.

6. ვეღენს კის მიხედვით, ნერვული დერო პარაბიოზის განვითარების პროცესში 4 სტადიას გადის. პირველ სტადიას მან მოსამზადებელი (პროფიზორული) ანუ გამათანაბრებელი (ტრანსფორმაციული) უწოდა. ეს სტადია ხასიათდება იმით, რომ ნერვის სხვადასხვა ინტენსივობის რითმული გადიზიანება, ნორმალური მდგრმარეობისაგან განსხვავებით, კუნთის თანაბარ შეკუმშეებს იწვევს. მჟღარე სტადიაში, რომელსაც ვეღენს კიმ პარადოქსული უწოდა, ნერვის ნორმალური პროქსიმალური ნაწილის ძლიერი რითმული გადიზიანება საერთოდ ეფექტის გარეშე რჩებოდა, ან კიდევ კუნთის მხოლოდ საწყის შეკუმშეას იწვევდა. ამავე უბნის სუსტი გადიზიანებით კი ნორმალური, ე.ი. უფრო ძლიერი ეფექტი მიიღებოდა. ამ სტადიის „პარადოქსულობა“ კარგად ჩანს იქიდან, რომ ალტერირებული (მოწამლული) ნაწილის მაღალსიხშიროვანი გადიზიანება, რომელიც ნორმალურ პრეპარატზე პესიმალურ ეფექტს იწვევდა, ახლა ოპტიმალურ შეკუმშეას იწვევს, ხოლო მანამდე „ოპტიმალური“ გადიზიანება - პესიმალურს. პარაბიოზის შესამე სტადია ცნობილია შემკავებელი სტადიის სახელწოდებით. ეს სახელი მან იმიტომ მიიღო, რომ ნერვის ნორმალური პროქსიმალური უბნის იზოლირებული გადიზიანება, მართალია, არავითარ უფაქტს არ იწვევს კუნთში, მაგრამ ამცირებს ან სრულიად აკავებს იმ სუსტ შეკუმშეას, რომელიც პარაბიოზული ნაწილის გადიზიანებით მიიღება. კვდომის პროცესის კიდევ უფრო გაღრმავების შედეგად მიიღება ისეთი მდგრმარეობა, როცა ნერვულ დეროს სრულიად დაკარგული აქვს როგორც აგზნებადობა, ისე გამტარებლობა, მაგრამ

იგი ჯერ კიდევ მკვდარი არ არის: საკმარისია ნერვს მო-  
გაცილოთ ალტერაციის გამომწვევი აგენტი, რომ მან  
დაიბრუნოს აგზნებადობაც და გამტარებლობაც. ამ სტა-  
ლიას ვედენსკიძე საქუთრივ პარაბიოზი უწოდა -მეოთხე  
სტადია, რაც ქსოვილის ისეთ ფუნქციურ მდგომარეობას  
გამოხატავს, რომელიც შეალედურია სიკედილსა და სი-  
ცოცხლეს შორის.

დღეისათვის ცნობილია, რომ ცოცხალ ქსოვილზე  
გარეგანი დამაზიანებელი აგენტების მოქმედების ეფექ-  
ტები გაპირობებულია სასიცოცხლო პროცესების შენე-  
ლებითა და შესუსტებით. პირველ რიგში ეს ვლინდება  
აბსოლუტური და, განსაკუთრებით, შეფარდებითი რეფ-  
რაქტერული ფაზების გახანგრძლივებით. ამავე დროს  
რაც უფრო დრომა პარაბიოზი, მით უფრო ხანგრძლივია  
რეფრაქტერული ფაზები და მით უფრო ნაკლები სიხში-  
რისა და მცირე ინტენსივობის გაღიზიანება გამოიწვევს  
პესიმალურ ეფექტს. ახეთი შეხედულების თანახმად, პა-  
რაბიოზი უწყვეტი პროცესია, რომლის დროს სასი-  
ცოცხლო თვისებები თანდათან ქვეითდება, პარაბიოზის  
ამა თუ იმ სტადიის დამახასიათებელი ეფექტების მიღება  
კი დამოკიდებულია გაღიზიანების პარამეტრებზე.

სტრმატოლოგიურ პრაქტიკაში გაუტივარებისათვის  
უფრო ხშირად იყენებენ ადგილობრივ ანესთეზიას, რომე-  
ლიც წარმოადგენს გამტარულ გაუტეივარებას. ნარკოტი-  
კული ნივთიერებების შეშვება არღვევს ნერვის ფიზიო-  
ლოგიურ მთლიანობას, ე.ი. იწვევს მის ალტერაციას.  
აფერხებს აგზნების გავრცელებას ფარმაკოლოგიური  
(ალტერირებული) ბლოკადის ხონაში. გაუტეიივარების  
ეფექტი მაშინევ არ დგება, იმიტომ რომ ნარკოტიკული  
ნივთიერების ზემოქმედებით შეინიშნება სამი, თანმიმდევ-  
რული ცვლადი პარაბიოზული სტადია: გათანაბრების,  
პარადოქსული და შეკავების.

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

ტური) ნერვის ნაწილში, გაივლის პარაბიოზულ მონაქ-  
ვეთს, სადაც აგზნებადობა დაქვეითებულია. გადიზია-  
ნების მაღალი ძალისა და სიხშირის დროს ყოველი შემ-  
დგომი იმპულსი, რომელიც გაივლის პარაბიოზულ მო-  
ნაკვეთს, წინმსწრები იმპულსის შემდეგ, მოხედება შე-  
ფარდებით რეფრაქტურულ ფაზაში. ამ ფაზაში ბოჭ-  
კოების აგზნებადობა კი დაქვეითებულია და შესაბამისად  
მცირდება პოტენციალის ამპლიტუდაც.

პირაბიოზის განვითარების დროს, ნერვის უნარი  
წარმოქმნას ხშირი რითმი, ქვეითდება. სწორედ ამას მიუ-  
ყავაროთ ზემოთადწერილი მოვლენების განვითარებისაქენ.

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

### ვეგეტატიური ნერვული სისტემა

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

ვეგეტატიური ნერვული სისტემა შედგება ბირ-  
თვების, კვანძებისა და ბოჭკოებისაგან. ვეგეტატიური  
ბირთვები მოთავსებულია თავისა და ზურგის ტეინში და  
ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ცენტრალურ ნაწილს  
წარმოადგენს. რაც შეეხება ვეგეტატიურ კვანძებს, ისინი  
განლაგებულია ხერხემლის სვეტთან, შინაგან ორგა-  
ნოებთან ან მათი კედლის სისქეში. ვეგეტატიური ნერვუ-  
ლი ბოჭკოები თავისა და ზურგის ტეინიდან გამოდის თა-

გისა და ზურგის ტვინის ზოგიერთ ნერვთან ერთად და ვეგეტატიური ქვანძის უჯრედებს აღწევს. ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოვების ამ ნაწილს პრეგანგლიურ (კვანძთა წინა) ბოჭკოვებს უწოდებენ. ქვანძებიდან, თავის მხრივ, გამოდის ე.წ. პოსტგანგლიური (კვანძთა შემდგომი) ბოჭკოვები, რომლებიც ანერვიანებენ შინაგან ორგანოებს (სურ. 33).

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

ვეგეტატიურ ნერვულ სისტემაში არჩევენ სიმპათიკურ და პარასიმპათიკურ ნაწილებს.

სიმპათიკური სისტემა, სიმპათიკურ სისტემას ექუთვნის: ზურგის ტვინის გვერდითი რქები, სიმპათიკური წევლი და ნერვული ბოჭკოვები.

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

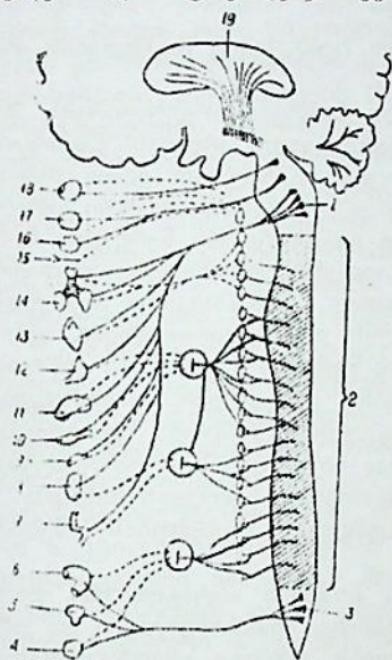
სიმპათიკური წევლი წყვილია (მარჯვენა და მარცხენა), განლაგებულია ხერხემლის სვეტის გვერდით. იგი შედგება ნერვული ქვანძებისა (განგლიუბი) და მათი დამაკავშირებელი ტოტებისაგან. ქვანძის წინა ბოჭკოვებს პრეგანგლიური, ხოლო ქვანძის შემდგომ ბოჭკოვებს პოსტგანგლიური ეწოდება.

სიმპათიკურ წევლში კისრის, გულმკერდის, წელის, გავისა და კუდუსუნის ნაწილებია.

პარასიმპათიკური სისტემა შედგება პარასიმპათიკური ბირთვებისა, ქვანძებისა და ბოჭკოვებისაგან. ბირთვები მოთავსებულია თავის ტვინის დეროსა და ზურგის ტვინის გავის ნაწილში. თავის ტვინის პარასიმპათიკური ბირთვებიდან დასაწყისს დებულობს პარასიმპათიკური ბოჭკოვები, რომლებიც თავის ტვინის III, VII, IX წყვილი ნერვების შემადგენლობაში შედის.

სახის ნერვის (VII წყვილის) შემადგენლობაში მყო-

ფი ბოჭკოები ანერვიანებს ყბისქვეშა და ენისქვეშა ჯირ-  
კვლებსა და საცრემლე ჯირებალს.



სურ. 33. გეგეტატიური ნერვუ-  
ლი სისტემა (სქემა). პუნქტი-  
რით აღნიშნულია ორგანოები-  
საქვენ მომავალი სიმპათიური  
სისტემის პილგანგლიური  
ბოჭკოები, განუწყვეტებლი ხა-  
ზით - პარასიმპათიური ბოჭ-  
კოები და სიმპათიური სისტე-  
მის პრეგანგლიური ბოჭკოები.

1. პარასიმპათიური სისტე-  
მის ცენტრები თავის ტკინში,
2. სიმპათიური ნერვული სის-  
ტემის ცენტრები, 3. პარასიმპა-  
თიური სისტემის ცენტრები  
ზურგის ტკინის გავის ნაწილ-  
ში, 4. სასქესო ორგანოები,
5. შარლის ბუშტი, 6. მსხვილი  
ნაწლავი, 7. წერილი ნაწლავი,
8. თირკმელი, 9. თირკმელზედა  
ჯირებალი, 10. კუტუანა ჯირ-  
ებალი, 11. დვიძლი, 12. კუჭი,
13. გული, 14. ფილტები,
15. თავის სისხლის ძარღვები,
16. და 17. სანერწყვე ჯირკვლე-  
ბი, 18. თვალი, 19. ზოლიანი  
სხეული.

ბოჭკოები, რომლებიც ენა-ხახის ნერვის (IX წევილი)  
შემადგენლობაში შედის, ანერვიანებს ყბაურა ჯირ-  
კვალს.

(კომილი ნერვის (X წევილი) შემადგენლობაში  
მყოფი ბოჭკოები ანერვიანებს კისრის, გულმკერდისა და  
მუცლის ღრუს შინაგან ორგანოებს (ფარისებრ, ფარი-  
სებრახლო, ხორხის, მკერდუკანა ჯირკვლებს, გულს,  
ფილტებს, საყლაპავ მილს, კუჭს, წერილ ნაწლავებს,  
მსხვილი ნაწლავების უმეტესობას, დვიძლს, პანკრას,  
თირკმლებს, თირკმელზედა ჯირკვლებს, სასქესო ჯირ-  
კვლებს).

ადსანიშნავია, რომ შუამდებარე ტკინის ბორცვებეშა  
მიღამოში მოთავსებულია უმაღლესი გეგეტატიური ნერ-

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

ვეგეტატიური ნერვული ცენტრების მოქმედებას თავის ტვინის ქრეპი განაგებს.

მებმტატიური ნერვული სისტემა არეგულირებს შინაგან ორგანოებში მიმღინარე ყველა პროცესს. შინაგანი ორგანოები ორმაგ ინერვაციას განიცდის: ერთი მხრივ, სიმპათიკური, მეორე მხრივ კი - პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის. ჩვეულებრივ ვეგეტატიური ნერვული სისტემის ამ ორი ნაწილის გავლენა ორგანოებზე ურთიერთსაწინააღმდეგოა. მაგალითად, სიმპათიკური ნერვული სისტემის გავლენით ოვალის გუგა ფართოვდება, ჯირძვლის სეპრეცია მცირდება, წვრილი არტერიები ვიწროდება, გულის გვირგინოვანი არტერიები ფართოვდება, სისხლის წნევა იზრდება, გულის მუშაობა ძლიერდება, ბრონქის კუნთები დუნდება, ნაწლავების პერისტალტიკა ნელდება და სხვ. პარასიმპათიკური ნერვული სისტემა კი ზემოაღნიშნულის საწინააღმდეგო მოქმედებას ამჟღავნებს.

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

**აგზნების გადაცემა ვეგეტატიურ სინაპსებში.** აგზნების გადაცემა ვეგეტატიური სისტემის სინაპსებში იგივე მექანიზმით ხორციელდება, როგორც სომატურ სისტემაში. კერძოდ, აგზნების დროს ნერვული ბოჭკოს დაბოლოვებიდან (ე.ი. პრესინაპსიდან) გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება - მედიატორი (ანუ ტრანსმიტერი). მედიატორი, ჩაიღვრება რა სინაპსურ ნაპრალში, დაუკავშირდება პოსტსინაპსური მემბრანის ზედაპირზე არსებულ ქვემორეცეპტორულ მოლეკულებს და გამოიწვევს მემბრანის განვლადობის გაზრდას გარევეული იონების მიმართ. ამას მოჰკვება მემბრანის დეპოლარიზაცია ან პიკერპოლარიზაცია და შესაბამისად პოს-

ტსინაპსური უჯრედის აგზნება ან შეეავება.

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

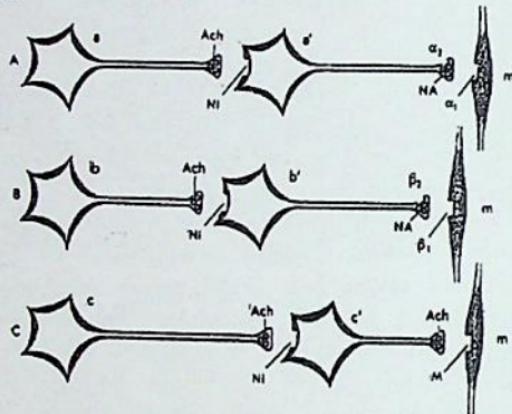
ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ ვეგეტატიური ნერვული ბოჭკოს მოქმედების ეფექტი პოსტსინაპსურ მემბრანაზე დამოკიდებულია არამარტო ტრანსმიტერის ქიმიურ შედგენილობაზე, არამედ პოსტსინაპსური მემბრანის რეცეპტორების თავისებურებაზეც. ასე მაგალითად, პარასიმპათიკურ სისტემაში ორივე ნეირონის ტრანსმიტერი აცეტილქოლინია, მაგრამ პოსტსინაპსურ მემბრანაზე პრეგანგლიური იმპულსის მოქმედების იმიტირება შეიძლება ნიკოტინით და არ შეიძლება მუსკარინით. ხოლო პოსტგანგლიური იმპულსის მოქმედების იმიტირება შეიძლება მუსკარინით და არ შეიძლება ნიკოტინით. აქედან წარმოიშვა შეხედულება, რომ ქოლინერგული რეცეპტორები განსხვადებიან ერთმანეთისაგან. ერთ-ერთს უწოდეს ნიკოტინური, ხოლო მეორეს - მუსკარინული რეცეპტორები (სურ. 34).

ქიმიური ნივთიერებები, რომლებიც ისევე მოქმედებს ეფექტორულ ორგანოზე, როგორც აცეტილქოლინი და პარასიმპათიკური ბოჭკოები, პარასიმპათომიმეტებად იწოდება. ხოლო ის ნივთიერებები, რომლებიც ასუსტებს აცეტილქოლინის მოქმედებას - პარასიმპათოლიტებად. ატროპინი ტიპიური პარასიმპათოლიტია.

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

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

**ადრენერგული რეცეპტორების ტიპები.** ისევე როგორც აცეტილქოლინი, ქატექსილამინებიც არაერთგვაროვან ეფექტებს იწვევს სხვადასხვა სინაპისში. მაშასადამე, ადრენერგული პოსტსინაპსური მემბრანებიც განსხვავებული ტიპის რეცეპტორებს უნდა შეიცავდეს. დღეისათვის არჩევნ ა და  $\beta$  ადრენორეცეპტორებს.



სურ. 34. გეგეტატიური ნერვული ბოჭოების ტრანსმიტერები

ა და b - სიმპათიკური პრეგანგლიოური ნეირონები; a და b - სიმპათიკური პოსტგანგლიოური ნეირონები, c - პარასიმპათიკური პრეგანგლიოური ნეირონი, c - პარასიმპათიკური პოსტგანგლიოური ნეირონი. ორივე პრეგანგლიოური ბოჭოების ტრანსმიტერია აცეტილქოლინი (Ach), რომელსაც მიმღებლობს პოსტგანგლიოური ნეირონების ნიკოტინური ქოლინორეცეპტორები (Ni). სიმპათიკური სისტემის პოსტგანგლიოური ბოჭოების ტრანსმიტერს ნორადრენალინი წარმოადგენს (Na), რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული ორგანოს  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ , ადრენორეცეპტორები. პარასიმპათიკური პოსტგანგლიოური ბოჭოების ტრანსმიტერი ისევ აცეტილქოლინია, რომელსაც მიმღებლობს ეფექტორული უჯრედის მუსკარინული ქოლინორეცეპტორი.  $\alpha_1$ ,  $\alpha_2$ ,  $\beta_1$ -პრეგსინაპსური ადრენორეცეპტორებია.

## ვეგეტატიური ბოჟკოვას უზნებიშრი მახასიათებლები

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

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

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

გლიური ნეირონები სხვადასხვა შინაგანი ფაქტორის ზე-  
გავლენით სპონტანურ, მუდმივ აგზნებას განიცდის. ამი-  
ტომაც ვეგეტატიური სისტემის მოქმედება ზოგიერთ ში-  
ნაგან ორგანოზე და ორგანოთა სისტემებზე ტონურ  
ხასიათს ატარებს. ვეგეტატიური სისტემის ტონური გავ-  
ლენა კარგად ჩანს სისხლძარღვებზე და გულზე. ნორმა-  
ლურ პირობებში სისხლძარღვები გარკვეული ხარისხით  
მუდამ შევიწროვებულია სიმპათიკური სისტემის ტონური  
მოქმედების გამო. ამიტომ, თუ რომელიმე ორგანოს გადა-  
უჭრით სიმპათიკურ ნერვს (ანუ მოვახდენოთ ორგანოს  
დესიმპათიზაციას), ამ ორგანოს სისხლძარღვები მაშინვე  
გაფართოვდება. გულზე ტონურად მოქმედებს პარასიმპა-  
თიკური სისტემა, რის შედეგადაც გულის ავტომატიური  
მოქმედება შედარებით ნელია. ცოორმილი ნერვის გადაჭრა  
გულის ცემის აჩქარებას იწვევს. ეს ეფექტი განპი-  
რობებულია პარასიმპათიკური სისტემის ტონური გავლე-  
ნის მოხსნით.

## თავი IV. ცენტრალური ნერვული სისტემა

**ზოგადი ცნობები ცენტრალური ნერვული სისტემისა  
და მისი შესწავლის მეთოდებზე**

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

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

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

ზურგის და თავის ტვინის ნეირონების უმრავლესობა მულტიპლარული წარმონაქმნებია. ისინი შეიძლება დაიყოს მგრძნობიარე ანუ აფერენტულ, უფერტორულ ანუ

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

ეფექტორული ნეირონები იმპულსებს გზავნიან პერიფერიულ ორგანოებთან და ქსოვილებთან, რაც ხორციელდება მათი გრძელი აქსონებით. ჩონჩხის კუნთებთან მიმავალ მამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებს უწოდებენ მოტონეირონებს. მათი სხეულები მოთავსებულია ზურგის ტკინის რუხი ნივთიერების წინა რქებში. ეფექტორული ნეირონები, რომლებიც ვეგეტატურ ნერვულ სისტემას ეპუზნიან, განლაგებული არიან ცნების გარეთ, პერიფერიულ განგლიოებში (კანძებში).

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

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

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

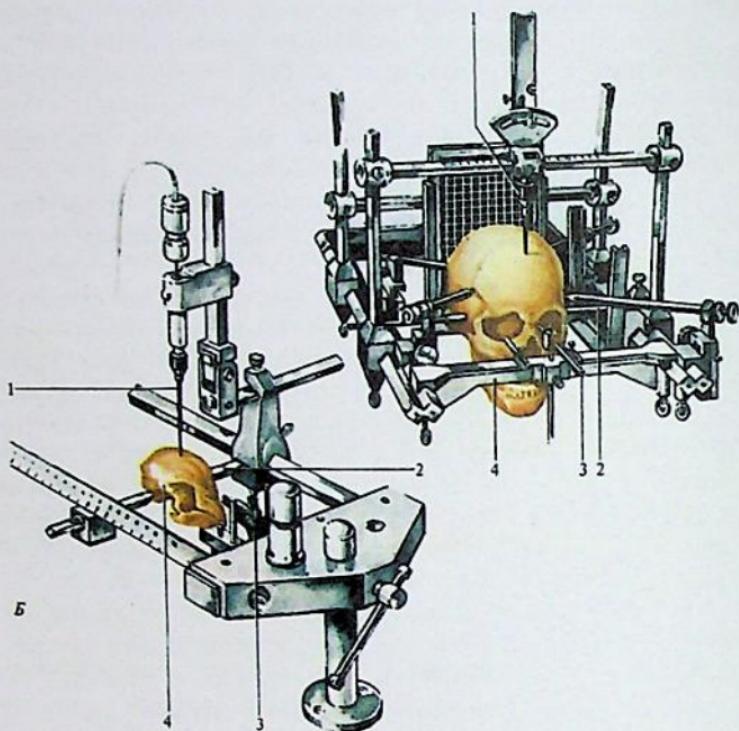
უესწავლა. დღეს ელექტროფიზიოლოგიური კვლევის მეთოდით შეისწავლიან არამერტო ტვინის ამა თუ იმ განყოფილების მოქმედებას, არამედ მისი ცალკეული ნეირონების ელექტრულ მოვლენებაც.

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

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

გარდა ელექტრული გაღიზიანებისა, გამოიყენება აგრეთვე ქიმიური გამაღიზიანებლებიც, რისთვისაც ტვინის სხვადასხვა უბანზე წარმოებს ამა თუ იმ სამკურნალ-წამლო ნივთიერებების აპლიკაცია (დადგება). ამჟამად ქიმიური ნივთიერებები ტვინის სიღრმეში შეაქვთ სპეციალური მიკრონექტორების საშუალებით უწვრილესი მიკროპიპეტებით.

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



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

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

და მასალა სხვადასხვაგვარია.

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

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

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

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



სურ.36.  
ზურგის  
ტვინი  
ხერხემლის  
ასაკი

## ზურბის ტვინის გიზიოლობის

ზურგის ტვინი მოთავსებულია ხერხემლის არხში  
და წარმოადგენს გრძელ (ცილინდრულ წარმონაქმნის, რო-  
მელიც ზემოთ (კრანიალურად) უშუალოდ გადადის მოგ-  
რძო ტვინში, ხოლო ქვემოთ (კაუდალურად) მთავრდება  
კონკუსური წვეტით წელის II მაღასთან (სურ. 36).

ზურგის ტვინის ორივე (მარცხნა და მარჯვენა)  
მხრიდან გამოდიან ზურგის ტვინის ნერვები. იმასთან და-  
კავშირებით, რომ ზურგის ტვინი უფრო მოქლეა ვიდრე  
ხერხემლის არხი, ფესვების გამოსვლის ადგილი არ შეე-  
საბამება მაღათაშორის ხერელებს.

ზურგის ტვინი შედგება რუხი ნივთიერებისაგან, რო-  
მელიც ძირითადად შეიცავს ნერვული უჯრედების სხეუ-  
ლებს და თეთრი ნივთიერებისაგან, რომლებშიც ნერვული  
ბოჭკოები შედიან, თეთრი ნივთიერება გარს ექვრის რუხ  
ნივთიერებას. რუხი ნივთიერება წარმოქმნის გვერდით  
სვეტებს, რომელთა შორისაც მოქცეულია ვიწრო ცენტრა-  
ლური არხი და რომელიც შეიცავს ზურგის ტვინის  
სითხეს.

ზურგის ტვინი ახორციელებს ორ ძირითად ფუნქცი-  
ას: 1. რეფლექსურს, 2. გამტარებლობითს.

**რეფლექსი.** ცნს-ის მოქმედების ძირითად ფორმას  
წარმოადგენს რეფლექსი. რეფლექსი არის ორგანიზმის  
ძინანმიმართული რეაქცია რეცეპტორების გადიზიანების  
საპასუხოდ ცნს-ის მონაწილეობით. ორგანიზმის რეფლექ-  
სები მეტად მრავალფეროვანია. ძიოლოგიური დანიშნუ-  
ლების მიხედვით რეფლექსები იყოფა: ქვებით, თავდაც-  
ვით, სახქესო, საორიენტაციო და ლოკომოციურ რეფლექ-  
სებად. რეფლექსში მონაწილე რეცეპტორების ლოკალი-  
ზაციის შესაბამისად არჩევენ ექსტეროცენტრულ (ორგა-  
ნიზმის ზედაპირზე განლაგებული რეცეპტორები), ინტე-  
როცეპტულ (შინაგან ორგანოებასა და სისხლის ძარ-  
ღვებში განლაგებული რეცეპტორები) და პროპრიოცეპ-  
ტულ (კუნთებსა, მყენებში და ოოგებში განლაგებული რე-  
ცეპტორები) რეფლექსებს. რეფლექსის ფორმირებაში მო-  
ნაწილე ეფექტორული ორგანოების მიხედვით არჩევენ:

მოტორულ (მამოძრავებელ), სეპრეციულ და სისხლძარ-  
ლვთა მამოძრავებელ რეფლექსებს.

იმისდა მიხედვით, თუ ტვინის რომელი უბნები  
იღებენ მონაწილეობას რეფლექსის ფორმირებაში არჩე-  
ვენ: სპინალურ (ზურგის ტვინის), ბულბარულ (მოგრძო  
(შუამდგებარე ტვინის), დიენცეფალურ (თავის ტვინის  
ქერქის) რეფლექსებს. თუმცა ეს უკანასკნელი კლასიფი-  
კაცია შეფარდებითია, ენიადან რეფლექსთა უმრავლე-  
სობის ფორმირებაში მონაწილეობას იღებს თავის ტვინის  
როგორც უმაღლესი ისე უმდაბლესი განყოფილებები.  
რეფლექსები აგრეთვე იყოფა ორ დიდ ჯგუფად: უპი-  
რობო (თან დაყოლილი) და პირობითი (შეძენილი).

ცენტრალური ნერვული სისტემის რეაქციას, რომე-  
ლიც გარეგანი ან შინაგანი გაღიზიანების საპასუხოდ  
აღმოცენდება და ერთი ან რამდენიმე ორგანოს ამოქმე-  
დებით გამოვლინდება, რეფლექსი ეწოდება.

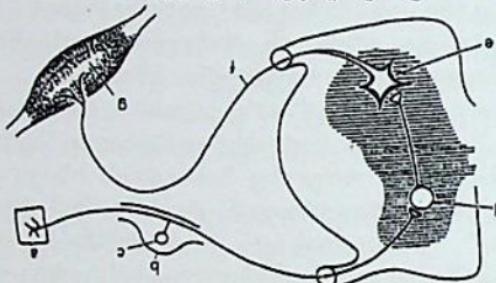
სიტყვა „რეფლექსი“ არეკვლას ნიშნავს. აღნიშნული  
ტერმინის შემოღებას საფუძვლად დაედო შემდეგი ფორ-  
მალური მსგავსება: როგორც სინათლის სხივი აირეკლება  
სარეიდან, ისე პერიფერიიდან ტვინში მოსული აგზნება  
„აირეკლება“ პერიფერიისაკენ მოძრაობის ან რაიმე სხვა  
რეაქციის გამოსაწვევად. ნერვული სისტემის რეფლექსუ-  
რი მოქმედების პრინციპი პირველად აღწერა ფრანგმა  
მეცნიერმა დეკარტებმ 1662 წელს, ხოლო თვით ტერმინი -  
რეფლექსი - შემოღებულ იქნა მე-18 საუკუნეში ჩეხი ფი-  
ზიოლოგის პორხაზეას მიერ.

რეფლექსის რალი. იმ ნერვულ გზას, რომელსაც  
გაივლის იმპულსი რეცეპტორიდან შემსრულებელ ორგა-  
ნომდე, ეწოდება რეფლექსური რალი. მის შემადგენ-  
ლობაში შედის: 1. რეცეპტორი, 2. აცერენტული ბოჭკო, 3.  
ნერვული ცენტრი, 4. უფერენტული ბოჭკო, 5. შემსრუ-  
ლებელი ორგანო, და 6. მგრძნობიარე ბოჭკოები, რომელ-  
თა საშუალებითაც უფერენტორებიდან რეფლექსის ცენტრში  
მიემართება უფაფერენტაცია მიღწეული შედეგის შესრუ-  
ლების შესახებ (სურ. 37).

უნდა აღინიშნოს, რომ ბუნებრივ პირობებში რეფ-

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

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



სურ. 37. ზურგის ტეინის რეფლექსური რეალის პრინციპული სქემა.

ა - გრძელი ორგანო, ბ - სპინალური ქანძა, ც - მგრძნობარე ნეირონის სხეული, დ - შეამღებარე ნეირონის სხეული, ე - მამოძრავებელი ნეირონის სხეული, ფ - მამოძრავებელი ნეირონის აქსონი, გ - ნენენის კუნთი.

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

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

რული ნეირონიდან შეამდებარე ნეირონის გავლით ეფექტორულ ნეირონთან. ამ მოვლენას ნერვულ ცენტრებში აგზნების ერთმხრივი გატარების ქანონი ეწოდება.

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

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

სინაპსებისათვის დამახასიათებელი მაღალი მგრძნობელობა ქიმიური გამაღიზიანებლების მიმართ, მათი დაბალი უუნქციური ძერალობა, ადვილი დაღლა და სხვა, განსაზღვრავენ ნერვული ცენტრების მრავალ თავისებურებებს.

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

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

ექსპერიმენტებით დადგენილია, რომ სინაპისებში ამ პროცესებისათვის საჭიროა დაახლოებით 0,5 მილიწამი. ამ დროს უწოდებენ სინაპისურ დაყოვნებას. სხვადასხვა რეფლექსებში სინაპისების სხვადასხვა რაოდენობა იღებს მონაწილეობას, შესაბამისად რეფლექსის დროც სხვა-დასხვა იქნება.

აგზნებათა სუმაცია. აგზნებათა სუმაცია წარმოადგენს ნერვული ცენტრების დამახასიათებელ თვისებას, რაც იმაში გამოიხატება, რომ პერიფერიული რეცეპტორების ან აფერენტული ნერვების ორი ან რამდენიმე ქვეზღურბლოვანი გაღიზიანების შეუდლება იწვევს რეფლექსს, მაშინ, როდესაც თითოეული ამ გამდიზიანებელთაგანი ცალკე გამოყენებისას. არ არის საქმარისი რეფლექსური რეაქციის გამოსაწვევებად.

არჩევენ სუმაციის ორ სახეს: თანამიმდევრულს (სუ-მაციას დროში) და სივრცით.

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

სივრცითი სუმაციის მექანიზმი დაკავშირებულია ნეირონის სხეულზე ან დენდრიტებზე განლაგებული აგზნებული სინაპისების რაოდენობაზე. რაც უფრო მეტია უჯრედის მემბრანაზე ამგზნები პოსტსინაპური პოტენციალები, მით მეტია გავრცელებადი სუმარული აგზნების განვითარების აღდათობა.

სუმაცია დროში შეიძლება მიეკითხოთ ერთი და იგუვე პოსტსინაპურ უბანში თანამიმდევრულ რამოდენიმე ლოკალურ აგზნებათა შეჯამებით.

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

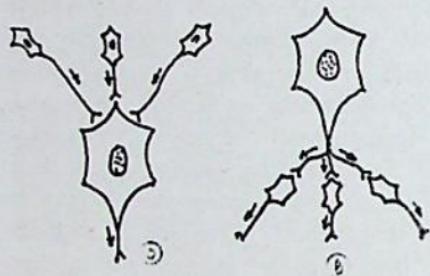
ნებისას, როდესაც აფერენტულ ნერგზე მიყენებული ერთხელობრივი სტიმულის საპასუხოდ ცნს-ში აფერენტული ბოჭკოებით მოდის ერთმანეთის მომდევნო იმპულსების მთელი რიგი. მით უმეტეს ცენტრალურ ნეირონს არ ახასიათებს კვალის პიპერპოლარიზაცია, ამის გამო მისი რითმული აგზნების სიხშირე ზოგჯერ 1000-1500 ჰც-ის ტოლია. მოტონეირონების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

**აგზნების ირადიაცია.** რეცეპტორების ხანგრძლივი და ძლიერი გადიზიანებისას წარმოქმნილ იმპულსებს შეუძლიათ ააგზნონ არა მარტო მოცემული რეფლექსის ცენტრის ნეირონები და შესაბამისად აგზნების პროცესი ერცელდება სათანადო რეფლექსურ რეალში, არამედ გადადის სხვა ცენტრალურ ნეირონებზე, კრედლდება მათ რეფლექსურ რეალებში, საბოლოოდ შეიძლება მოიცვას მთელი ზურგის ტიპიზი ამ მოვლენას ეწოდება აგზნების ირადიაცია. ამ ფენომენს საფუძვლად უდევს ის გარემოება, რომ სხვადასხვა ცენტრების ნეირონები ურთიერთშორის დაკავშირდებული არიან კონტაქტური ნეირონებით, რომლებითაც ხდება აგზნების გავრცელება. ირადიაციის სასღვრები დამოკიდებულია ცნს-ის ფუნქციურ ძლიერებულების მიზანით თავი მოიყარონ (კონვერგირდნენ) ერთსა და იმავე შუამდებარე და ეფექტორულ ნეირონებთან. ნერვული იმპულსების კონვერგენცია აიხსნება იმით, რომ ცნს-ში თითოეული ნეი-

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

რონის სხეულზე და დენდრიტებზე ბოლოვდება მრავალი სხვა ნერვული უჯრედების აქსონები. განსაკუთრებით და-მახასიათებელია კონვერგენცია ქრეპეშა ბირთვების დი-დი პერისფეროების ქრეპის ნეირონებისათვის.

**დიგერგენცია.** ნეირონის ოაგისებურებას დაამყაროს მრავალრიცხოვანი სინაპსური კაშირი სხვადასხვა ნერ-ვულ უჯრედებთან, ეწოდება დიგერგენცია. სწორედ დი-ვერგენციის პროცესის შედეგად ერთ და იგივე ნერვულ უჯრედს შეუძლია მონაწილეობა მიიღოს სხვადასხვა ნერვულ რეაქციებში და კონტროლი გაუწიოს მრავალ-რიცხოვან სხვა ნეირონებს, ხოლო თითოეულ ნეირონს შეუძლია უზრუნველყოს იმპულსების გადანაწილება, რის შედეგადაც ვითარდება აგზნების ირადიაცია (სურ. 38).



სურ. 38. კონვერგენციის (ა) და დიგერგენციის (ბ) სქე-მატური გამოსახულება.

**ოკლუზია** (დახშობა) მდგომარეობს იმაში, რომ აფე-რენტული ბოჭკოების ორი ჯგუფის ერთდროული გაღი-ზიანებისას, რომელთაგან თითოეული იწვევს კუნთის ძლიერ რეფლექსურ შეკუმშვას, აღმოცენდება ჟვაბები, რომელიც თავისი სიდიდით ნაკლებია ცალ-ცალკე აღზ-ბულ ამ რეფლექსების სიდიდეთა არითმეტიკულ ჯამზე.

ნერვული ცენტრების ნორმალურ მოქმედებაში სიუ-რცობრივი სუმაცია და ოკლუზია მუდმივად ენაცვლებიან ერთმანეთს, ხდებიან ხან მეტად, ხან ნაკლებად გა-მოხატულნი ურთიერთმოქმედ აფერენტულ გაღიზია-ნებათა ძალისაგან დამოკიდებულებით: მათი სუსტი ძა-ლის გამოყენებისას ვლინდება სუმაცია, ძლიერი გაღიზი-ანებისას კი - ოკლუზია.

რეფლექსური შემდეგმოქმედება. რეფლექსური აქტების ხანგრძლივობა მეტია ვიდრე გადიზიანების დრო, ვინაიდან აგზებია ნერვულ ცენტრებში რჩება გარევეული დროის განმავლობაში გადიზიანების შეწყვეტის შემდეგ. ამ მოვლენას ეწოდება რეფლექსური შემდეგმოქმედება და მას უკავშირებენ რეფლექსურ ცენტრის ჩაქეტილ ნეირონულ წრებში ნერვული იმპულსების ცირკულაციას. წრიული კავშირების არსებობის მეოხებით შესაძლებელია აგზების ხანგრძლივი ცირკულაცია ანუ რევერბრაცია ნერვულ ცენტრში მანამდე, სანამ არ მოხდება ერთ-ერთი სინაპის დაღლა ან ნეირონების აქტივობა არ შეჩერდება შემაკავებელი იმპულსის მოსვლით. აგზების რევერბრაცია იწვევს შუამდებარე ნეირონებისა და მოტონეირონების მრავალჯერად რითმულ აგზებას. ამიტომ რეფლექსის გამოწვევი გამდიზიანებლის შეწყვეტის შემდეგაც გრძელდება რეფლექსის გამოვლინება ანუ რეფლექსური შემდეგმოქმედება

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

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

სინაპსების არსებობა, ნივთიერებათა ცვლის ძალა-

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

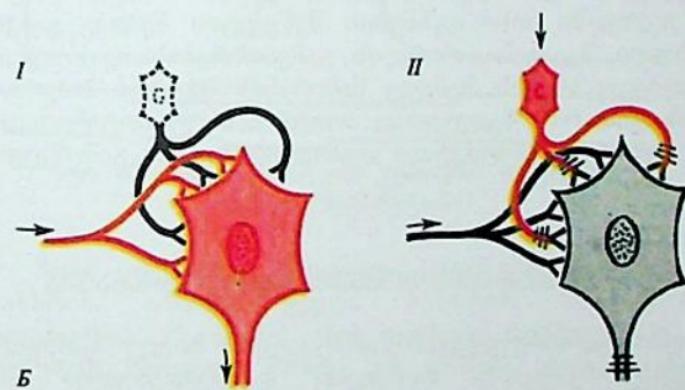
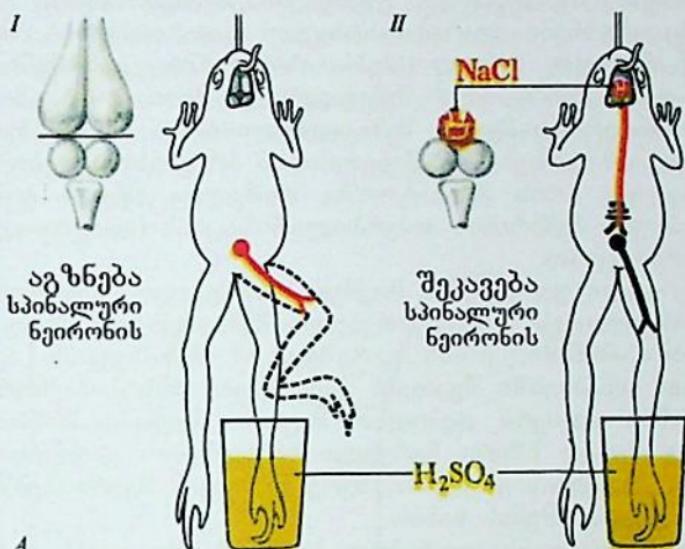
**შეკავება ცნს-ში.** ცენტრალური შეკავების მოვლენა აღმოაჩინა ი. სეჩენოვმა. ექსპერიმენტების საფუძველზე სეჩენოვი მივიღა დასკვნამდე, რომ ბაყაყის ტვინის მხედველობის ბორცვების უბანში არსებობს ნერვული ცენტრები, რომლებიც შემაკავებელ გავლენას ახდენენ საინალურ რეფლექსებზე. (სურ. 39).

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

სეჩენოვის შემდეგ მრავალი მკვეთრარის მიერ ნაჩვენები იქნა, რომ ცნს-ის უვალა განყოფილების მოქმედებაში შეკავება მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. ამასთან ნაჩვენები იყო, რომ შეკავება მიიღება არა მარტო ნერვული ცენტრების გაღიზიანებისას, არამედ რეფლექსურადაც რეცეპტორულ პაპარატზე ზემოქმედების გზით.

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

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



სურ. 39 სეჩენოვისეული შეკავება

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

ნეირონები ანუ რენშოუს უჯრედები. ამ ნეირონების აქ-  
სონები ამგზნები უჯრედის სხეულსა და დენდრიტებზე  
ქმნიან ნერვულ დაბოლოებებს, რომლებშიც გამომუშავ-  
დება განსაკუთრებული შემაკავებელი მედიატორი (მაგ.  
გამა-ამინოერბოს მჟავა). შემაკავებელი და ამგზნები ნეი-  
რონების იმპულსები ერთმანეთისაგან არ განსხვავდებიან,  
განსხვავება არის მედიატორში, რომელიც იწვევს პოს-  
ტსინასური მემბრანის პიპერპოლარიზაციას (და არა დუ-  
პლაზიზაციას).

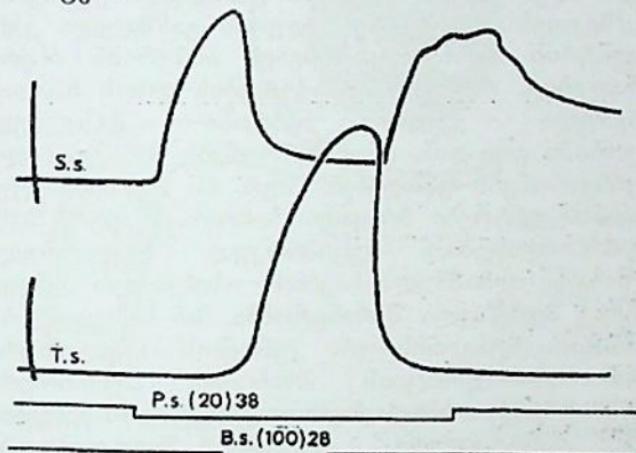
ნერვული უჯრედების მოქმედების შეკავება შეიძლება  
განსხვარციელდეს განსაკუთრებული შემაკავებელი სტრუქ-  
ტურების მონაწილეობის გარეშეც. ამ შემთხვევაში აგ-  
ზნებად სინაპსებში შეკავება ვითარდება პოსტსინაპსური  
მემბრანის ძლიერი დეპოლარიზაციის შედეგად მასთან  
მოსულ მეტად ხშირი ნერვული იმპულსების გაელენით.  
მსგავს შეკავებას ვხვდებით ნერვ-კუნთოვან შეერთებებში  
ვედენსკის პესიმუმის სახით.

შეკავების განსაკუთრებულ სახეს წარმოადგენს ნერ-  
ვულ უჯრედში მისი აგზნების შეწყვეტის შემდეგ განვი-  
თარებული შეკავება, რომლის განვითარებისათვის აუცი-  
ლებელია აგზნების შემდეგ მემბრანის ძლიერი პიპერპო-  
ლარიზაცია, რის შედეგებაც პოსტსინაპსურ პოტენციალს  
ადარ შეუძლია კრიტიკული დეპოლარიზაციის გამოწვევა.

## ნერვული სისტემის მოძრავების პოორდინაცია

თითოეული რეფლექსი წარმოადგენს მთელი ნერვული  
სისტემის რეაქციას, რომელიც დამოკიდებულია მის  
მდგომარეობაზე მოცემულ მომენტში და ნერვულ ცენ-  
ტრებში ურთიერთობათა ერთობლიობაზე. ნერონების ურ-  
თიერთოქმედებას და ამის შესაბამისად ცნის-ში ნერვული  
პროცესების ერთობლიობას, რომელიც უზრუნველყოფს  
მათ შეთანხმებულ მოქმედებას, ეწოდება კოორდინაცია.  
კოორდინაცია მიიღწვევა გარევეული ცნებრების აგზნებით  
და სხვა ცენტრების შეკავებით.

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



სურ. 40. ანტაგონისტური კუნთების რეციპროკული ინერგაცია (შერინგბონი)

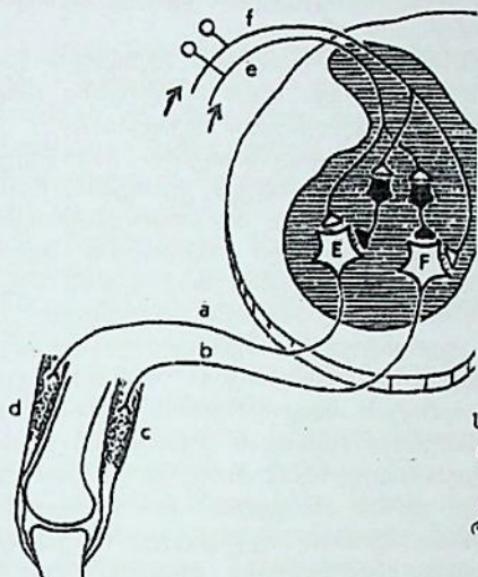
მათი აგზნების შედეგად გააქტივდება არა ერთი სახსრის, არამედ ყველა საპატიო სინერგიისტული რეფლექსის რეალები, რის გამოც მოქმედებაში მოვა კიდურის მხოლოდ მოხრა ან გაშლა, ხოლო ანტაგონისტური რეფლექსური რეალების საკოორდინაციო აპარატებში განვითარდება შეკავება. (სურ.40) ამრიგად, კოლატერალური სისტემა და აგზნების ირადიაციის მოვლენა დადგებითი შენაძენია ფილოგენეზის პროცესში. ასევე მნიშვნელოვანი შენაძენია ირადიაციის შემზღვეულებები, მისი საწინააღმდეგო პროცესი შეგძლია.

რეფლექსების უმრავლესობა საკმაოდ რთულია და

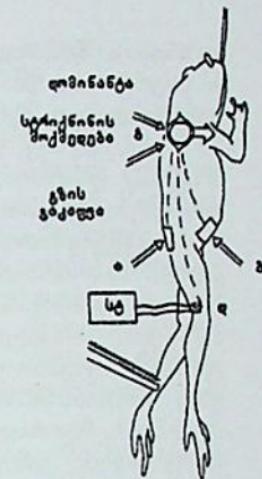
მათი კოორდინაციისათვის ცნს გააჩნია გარკვეული მექანიზმები. მათ მიეკუთვნება: რეციპროკული შეკავება, დომინანტის პრინციპი, ცენტრების სუბორდინაცია, საერთო საბოლოო გზის პრინციპი, უკუკავშირის პრინციპი და ზოგადი შეკავების პრინციპი.

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

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



სურ. 41. რეციმროკული ინერვაციის  
სქემა



სურ. 42. დომინანტის პრინ-  
ცია (უხტომშებით) აღნიშ-  
ვნები:

გ - წინა კოდურების მოხ-  
რის ცენტრების დომინანტა  
(სტრიქნის აძლიერების), ა, ბ, დ - რეცეპტო-  
რული ელემენტი, რომელთა  
გადაზიანება აძლიერებს  
დომინანტას

მაგალითად, თუ ცხოველს ყლაპვის აქტის წინა მო-  
მენტში გაუდინიანებთ დიდი პერისფეროების ქრექის მო-  
ტორულ წერტილებს, რომელთა გადაზიანება ჩვეულებრი-  
ვად იწვევს წინა კიდურის მოხრას, ასეთ პირობებში კი-  
დურის მოძრაობა ადარ აღმოცენდება, ხოლო მის ნაც-  
ვლად ჩქარდება და ძლიერდება ყლაპვა.

ცხოველების და ადამიანის არსებობის ბუნებრივ პი-  
რობებში დომინანტი მოიცავს რეფლექსების დიდ სისტე-  
მებს - ასე აღმოცენდება კვებითი, სასქესო, თავდაცვის  
და სხედა სახის დომინანტები. ეს ფაქტი მიუთითებს იმაზე,  
რომ ყლაპვის ცენტრის რეფლექსური აგზნება ძირფესვია-  
ნად ცელის შიდაცენტრალურ ურთიერთობებს.

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

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

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

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

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

დადებითი უპურაგშირის ჩართვისას აღმოცენებული პროცესი ძლიერდება და ინარჩუნებს მუდმივობას.

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

რეზლემსის ოპალის ნაშილთა ოოლი  
რეზლემსის კოორდინაციაში

ერთი ნებისმიერი რეცეპტორული ფარგლის გაღიზიანების შემთხვევაშიც კი ორგანიზმის საბასუხო რეაქცია არასოდეს არ არის ერთი მარტივი რეფლექსით წარმოდგენილი. იგი მეტნაკლებად რთული აქტია, რომელიც განპირობებულია რამდენიმე რეფლექსური რეალის ერთდროული ან მიმღერობითი გააქტივებით. შემადგენელი მარტივი რეფლექსები ისევა ერთმანეთთან შეთანხმებული, რომ მთლიანი რეაქცია მიზანშეწონილ აქტს წარმოადგნას და ემსახურება ორგანიზმის გარკვეული მოთხოვნილების დაკმაყოფილებას.

რეალის ნაწილთა როლი კოორდინაციაში მტკიცდება შემდეგი ფაქტებით:

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

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

2. ზურგის ტეინის რეფლექსური რეაქციის კოორდინაციული ხასიათი შენარჩუნებულია - იმ შემთხვევაშიც, როცა რეფლექსური რეალიდან გამოთიშულია მგრძნობიარე ნეირონის სხეული. კერძოდ, თუ გადავჭრით ზურგის ტეინის დორსალურ ფესვს და ელექტრულად გავაღიზონებთ მის ცენტრალურ მონაკვეთს, გამოწვეული რეფლექ-

სური რეაქცია საესებით კოორდინირებული ხასიათის იქნება. მაშასადამე, ზურგის ტვინის რეფლექსების კოორდინაციისათვის არავითარი მნიშვნელობა არ აქვს არც მგრძნობიარე ნეირონის სხეულებს, რომლებიც განლაგებულია მაღლაშუა კვანძებში.

3. რეფლექსთა კოორდინაციაში მამოძრავებელი და შუამდებარე ნეირონების ხევდრითი როლის გასარკვევად მიმართავენ ისეთი ფარმაკოლოგიური ნივთიერების გამოყენებას, რომელიც იწვევს უჯრედის ფუნქციური მდგომარეობის შეცვლას. ზურგის ტვინის ნერვული უჯრედების სხეულების თავისებური განლაგება რუს ნივთიერებაში საშუალებას იძლევა, რომ ქიმიური ზემოქმედება მათზე იზოლირებულად განხორციელდეს. ასე, მაგალითად, თუ ზურგის ტვინის დორსალურ ზედაპირზე მოვათავსებთ ფილტრის ქაღალდის პატარა ნაჭერს, რომელიც გაუდენ-თილი იქნება სტრიქნინის 0,1%-იანი ხსნარით, მაშინ სტრიქნინი დიფუზიით შეაღწევს რა რუსი ნივთიერების დორსალურ რქაში, პირველ რიგში იმოქმედებს მხოლოდ შუამდებარე ნეირონებზე. ამას თან მოჰყვება სათანადო რეფლექსის მნიშვნელოვანი გაძლიერება, მაგრამ მისი კოორდინაციული ხასიათი არ დაირღვევა.

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

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

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

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

## შამოძრავებელი ნეირონების აზხნების მექანიზმი

ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ცალკეული უჯრედების აგზნებისა და შეკავების ელექტრული ელექტრობის რეგისტრაცია და მათი იონური მექანიზმების შესწავლა შესაძლებელი გახდა მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ნეიროფიზიოლოგიური კვლევის პრაქტიკაში შემოვიდა მიკროელეტროდევლი ტექნიკა. ამჟამად დღი სიძნელეს არ წარმოადგენს ისეთი მიკროელექტროდის დამზადება, რომელიც ნერვულ უჯრედში შესვლის დროს არ არღვევს ამ უჯრედში მიმდინარე სასიცოცხლო პროცესებს. ზურგის ტვინის უჯრედებს შორის დღეისათვის ყველაზე უკეთ შესწავლილია მამოძრავებელი ნეირონები. ამის მიზნი, ერთი მხრივ, ის არის, რომ მამოძრავებელი უჯრედის სხეული ზომით ყველაზე დიდია (დიამეტრი 100 მკმ-ს აღწევს), ხოლო მეორე მხრივ, შედარებით ადგილია მისი იდენტიფიცირება ანუ იმის გარევევა, რომ საქმე გვაქვს მართლაც მამოძრავებელ ნეირონთან.

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

მამოძრავებელი ნეირონის მოქლ სედაპირზე (გარდა აქსონისა), განლაგებულია მრავალი სინაპისი. დაღგენილია, რომ თითოეულ მოტონეირონს 6 ათასამდე აქსონობაზური და აქსოდენტრიტული სინაპისი აქვს. ზოგიერთი მათგანი უჯრედის აგზნებას იწვევს, ზოგი კი - შეკავშირს.

შესწავლის შედეგად გაირკვა, რომ ცენტრალური სინაპსების შემთხვევაში პრესინაპსური დაბოლოებები სინაპსურ ბუშტუკებს შეიცავს. პოსტსინაპსური მემბრანის გარკვეული უბნები (კერძოდ, სუბსინაპსური მემბრანა) ელექტრულად აუგზნებადია, მაგრამ მაღალ მგრძნობელობას იჩენს სპეციფიკური ქიმიური ნივთიერების მიმართ. პოსტსინაპსური მემბრანის გააქტივება არ ხდება „სულ ან არაფრის კანონის“ მიხედვით. ე.ი. არ ახასიათებს გადიზიანების ზღურბლი, იგზნება ლოკალურად და გრადუალურად და არ გადადის რეჟირაქტერულ მდგომარეობაში. მაშასადამე, მოტონეირონების სუბსინაპსური მემბრანა, თავისი ფიზიოლოგიური მახასიათებლებით, ძლიერ წააგავს ჩონჩხის კუნთის მამოძრავებელი ფირფიტის მემბრანას, ე.ი. ტიპიური „ქიმიური“ მემბრანაა.

ბუნებრივ პირობებში მამოძრავებელი ნეირონების გააქტივება ტრანსინაპსურად ხდება და თანაც ქიმიური მექანიზმით: პრესინაპსიდან გამოიყოფა ფიზიოლოგიურად აქტიური ნივთიერება - ტრანსმიტერი, რომელიც მოქმედებს მოტონეირონის პოსტსინაპსურ მემბრანაზე და სათანადო ეფექტს იწვევს. ცენტრალურ სინაპსებში ტრანსმიტერის როლს სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერება ასრულებს. იგი შეიძლება იყოს - აცეტილქოლინი, ნორადინოლინი, გლუტამინის მჟავა, გლიცინი, გამა-ამინოჟირბოსმჟავა და სხვ.

ექსპერიმენტის პირობებში მამოძრავებელი უჯრედების აგზნება შეიძლება გამოვიწყოთ სათანადო სეგმენტის ოგოროც დორსალური, ისე ვენტრალური ფეხის გადიზიანებით. დორსალური ფეხის გადიზიანების შემთხვევაში ნერვული იმპულსი მოტონეირონს მიაღწევს მგრძნობიარე ან შეუადებარე ნეირონის აქსონით და სინაპსის საშუალებით იმოქმედებს მასზე. მოტონეირონის აგზნებას, რომელიც ასეთი გზით გამოიწვევა, ორთოდრომულს უწოდებენ ვენტრალური ფეხის გადიზიანების შემთხვევაში აგზნების ტალღა წარმოიშობა თვით მოტონეირონის არეში. აქედან იგი გავრცელდება ოგოროც პერივერტიულად (კუნთებისაკენ), ისე ნეირონის სხეულისაკენ. კინაიდან უჯრედის სხეულის მემბრანა უწყვეტად გრძელ-

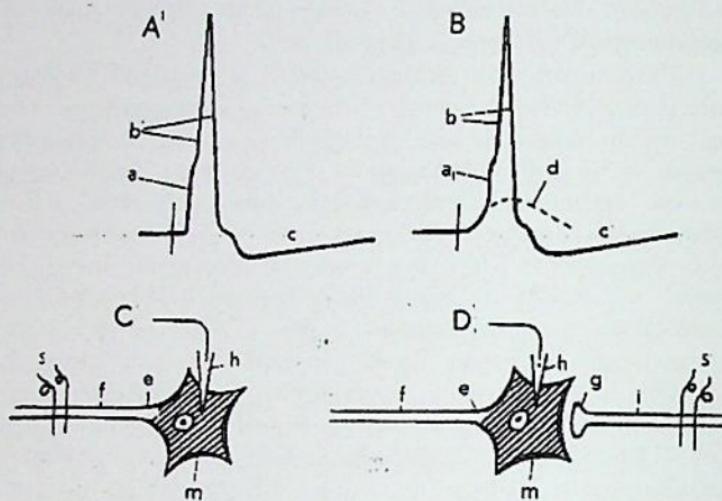
დება აქსონის მემბრანაში, აგზნების ტალღა აქსონიდან უჯრედის სხეულზე გადავა იგივე მექანიზმით, როგორც ეს ხდება აქსონის მეზობელ უბნებს შორის. ე.ი. არასინაპსურად. მოტონეირონის გააქტივების ამგვარ ტიპს ან-ტიდრომულს უწოდებენ. (სურ.43 A)

მოტონეირონის აგზნების დროს ადიძერება მოქმედების დენი, რომლის კონფიგურაცია დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა გზით მოხდა უჯრედის გააქტივება. ანტიდრომული აგზნების შემთხვევაში უჯრედშიდა მიკროელექტროდი აღრიცხავს პოტენციალს, რომელიც ორი კომპონენტისაგან შედგება. პირველი კომპონენტი წარმოდგენილია შედარებით ნელი და მცირე ამპლიტუდის პოტენციალით. თუ რაიმე მისეზით მოტონეირონის სხეულის აგზნებადობა დაკვითობულია, მაშინ ანტიდრომულად გავურელებული აგზნება შეიძლება უერ შევიდეს სხეულში. ამგვარი ცდებით დამტკიცებულია, რომ ანტიდრომული აგზნების პირველი კომპონენტი აქსონის საწყისი სეგმენტის (სს) აგზნებას შეესაბამება, ხოლო მეორე კომპონენტი (მაღალამპლიტუდინი პიკი) - სხეულისა და დენდრიტების (სდ) აგზნებას. შესაბამისად, მათ „სს სპაიქს“ და „სდ სპაიქს“ უწოდებენ (სპაიქი პიკოვანი პოტენციალის სინონიმია).

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

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

დის სხეულისაკენ.



სერ.43. მოტონეირონებში უჯრედშიდა გამოწეული პოტენციალები  
A-ანტიდრომული გააქტივება, B-ორთოდრომული გააქტივება

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

## შუამდებარე ნეირონების აგზების მემანიზმი

აფერენტული იმპულსების ზეგავლენით შუამდებარე ნეირონების გააქტივებაც ქიმიური მექანიზმით ხდება. შუამდებარე ნეირონებში აპსპ-ს ხანგრძლივობა გაცილებით მეტია, ვიდრე მოტონეირონებში. ამის მიზეზია ის, რომ, შუამდებარე ნეირონებთან დაკავშირებულია სხვადასხვა დიამეტრის აფერენტული ბოჭკოები, რომლებიც აგზნებას სხვადასხვა სისწრაფით ატარებს. ამიტომ მგრძნობიარე ნერვის ერთხელობრივი გაღიზიანების შემთხვევაშიც კი აფერენტული იმპულსები სხვადასხვა დროს მიაღწევს შუამდებარე ნეირონს, რის გამოც იონური განელადობის გაზრდა უფრო დიდი ხნით მოხდება და შესაბამისად, განაგრძლივდება პოსტსინაპსური პოტენციალი. მაშასადამე, შუამდებარე ნეირონებში აპსპ უფრო დიდი ხნის განმავლობაში მოქმედებს ნეირონის სხეულზე და აქსონის საწყის სეგმენტზე და ამ უკანასკნელის რიტმულ აგზნებას განაპირობებს. უჯრედშიდა მიკროელექტროდების გამოყენებით, ნაჩვენებია რომ შუამდებარე ნეირონებში გავრცელებადი აგზნება აქსონის საწყისი სეგმენტიდან მხოლოდ პერიფერიულად გრცელდება და არ შედის ნეირონის სხეულში. არსებული ვარაუდის მიხედვით ამის მიზეზი ის უნდა იყოს, რომ შუამდებარე ნეირონის ზედაპირი, წითელი კუნთოვანი ბოჭკოს მსგავსად, მხოლოდ ქიმიურ მემბრანას შეიცავს. ამ ნეირონების ერთ-ერთ თავისებურებას წარმოადგენს კვალის პიპერპოლარიზაციის არარსებობა, რის გამოც უჯრედს შეუძლია მაღალი სიხშირით აიგზნოს. ზოგიერთი შუამდებარე ნეირონის რითმული აგზნების სიხშირე 1000-1500 ჰც-ის ტოლია.

## საინალურ ნეირონთა შეკავების მემანიზმები

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

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

### მამოძრავბელი ნეირონების შეკავების ფორმები

არჩევენ მამოძრავბელი ნეირონების შეკავების სხედასიხეა ფორმებს, მათ შორის მნიშვნელოვანია პოსტსინაპსური და პრესინაპსური შეკავება

პოსტსინაპსურ შეკავებას იწევებს: 1. ანტაგონისტური რეფლექსის მგრძნობიარე ნერვის გაღიზიანება (რეციპროკური შეკავება). რეციპროკური შეკავების დროს შპსა მოტონეირონში აღმოცენდება პირდაპირ, ამ ნეირონის წინასწარი აგზნების გარეშე. მსგავსი შეკავება გამოიწვევა მოტონეირონში შესაბამისი კუნთის მყესში არსებული რეცეპტორების გაღიზიანებით. პოსტსინაპსური შეკავების ასეთ სახეს პირდაპირ შეკავებას უწოდებენ (ლოიდი).

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

ტვინიდან ვენტრალურ ფესტი გამოსვლის წინ, გამოეყოფა განსაკუთრებული კოლაცირალი. იგი ბრუნდება უკან რუს ნივთიერებაში და ამაგზნებელი სინაპსით მთავრდება ვენტრალურ რქაში განლაგებულ მცირე ზომის ინტერნეირონებზე. ასეთი ინტერნეირონები ზურგის ტვინში პირველად აღწერა რენშოუმ. ამიტომაც მათ რენშოუს ნეირონები უწოდეს, ხოლო მამოძრავებული აქსონის კოლაცირალს, რომელიც მათ აგზნებას იწვევს - უკუკცევითი კოლაცირალი.

რენშოუს უჯრედები განიმუხება მაღალი სიხშირის რითმული იმპულსებით, რასაც მოტონეირონების ძლიერი შეკავება მოჰყვება. შეკავების ასეთ ფორმას რენშოუს შეკავებას ანუ უკუკცევით თვითშეკავებას უწოდებნ.

3. რენშოუს უჯრედების ერთი ნაწილი შემაკავებული სინაპსებით უკავშირდება არა მარტო იმავე მოტონეირონს, რომლის უკუკცევითი კოლაცირალით აქტივდება თვითონ, არამედ სხვა მოტონეირონებსაც. ამიტომაც, თუ აგზნების ტალღა უკუკცევითი კოლაცირალის გზით ასეთ მოტონეირონებთან მოდის, მაშინ შეკავებას განიცდის არამარტო შესატყვისი მოტონეირონი, არამედ სხვა, მეზობლად განლაგებული მოტონეირონებიც. უკუკცევითი შეკავების ასეთ ფორმას დატერალური შეკავება ეწოდება

ზურგის ტვინში პოტსინაპსური შეკავების ტრანსმიტერი, ძირითადად, ამინომჟავა გლიცინია. თავის ტვინში შემაკავებული ტრანსმიტერი შეიძლება იყოს: გამა-ამინოერბონიმეავა, ნორადრენალინი, სეროტონინი და სხვ.

პრესინაპსური შეკავება. ნერვული უჯრედის შეკავება შეიძლება მოხდეს, როცა თვითონ ეს უჯრედი შეკავებული არ არის და უჯრედშიგა ელექტროლი არ აღრიცხავს მისი მებრანის არც ჰიპერპოლარიზაციას და არც დეპოლარიზაციას. ზუსტი ცდებით ნაჩვენებია, რომ ასეთი შეკავების დროს გარკვეული ფუნქციური ძრები ხდება ნეირონზე განლაგებულ ტერმინალურ (სინაპსურ) დაბოლოებებში-პრესინაპსებში, რის გამოც ძნელდება აგზნების გადასვლა პრესინაპსიდან პოსტსინაპსუ ანუ აღნიშნულ ნერვულ უჯრედზე. ასეთ შეკავებას ეკლისა პრესინაპსური შეკავება უწოდა პრესინაპსურ შეკავებას,

ეკლსის მიხედვით, შემდეგი ნერვული სუბსტრატი უდევს საფუძვლად. აფერენტული ბოჭქო ზურგის ტვინის რუხ ნივთიერებაში იძლევა მრავალ კოლატერალს. ერთ-ერთი მათგანი უშუალოდ, ან შუამდებარე ნეირონის გზით, უკავშირდება განსაკუთრებული ტიპის ინტერნეირონს, ე.წ. დ ნეირონს, რომელიც ერთხელობრივი გადიზიანების საპასუხოდ მაღალი სიხშირის რიტმულ განმუხტვას იძლევა. დ ნეირონის აქსონები სინაპისურად უკავშირდება აუტონერენტული ბოჭქოების ტერმინალურ დაბოლოებებს, ე.ი. ქმნის აქსო-აქსონურ სინაპსებს (გრეი, სენტაგოტა). ამ სქემის მიხედვით, მგრძნობიარე ბოჭქოებით მოსული იმპულსაცია ზურგის ტვინში, ერთი მხრივ სათანადო რეფლექსს გამოიწვევს, ხოლო მეორე მხრივ გააქტიურებს დ ნეირონს, რომელიც განიმუხტება გავრცელებადი აგზნების მაღალსიხშიროვანი რითმით, რაც აქსო-აქსონური სინაპისთ ტერმინალური დაბოლოების ხანგრძლივ (150-200მ/წმ) დეპოლარიზაციას იწვევს, შესაბამისად მცირდება პრესინაპიდან მედიატორის გამოყოფა, რაც აგზნების ტრანსინაპიდურ გადაცემას აუტორებს და რეფლექსური რეაქციის შექავებას განაპირობებს. პრესინაპიდური შექავება პოსტსინაპისურისაგან განსხვავდება დიდი ხანგრძლივობით – (150-200 მ/წმ).

## ელექტრული სინაპები

ცნობილია, რომ პრესინაპისი პოსტსინაპისიდან გამოყოლდა 20 ნმ-ის სიფართის სინაპისური ნაპრალით. ამის გამო პრესინაპისური დაბოლოების აგზნების დენი შუნგირებას განიცდის და იმდენად შესუსტებული აღწევს პოსტსინაპიდურ მემბრანას, რომ ამ უკანასკნელის მხოლოდ უმნიშვნელო დეპოლარიზაცია (0,1 მგ-ით) შეუძლია გამოიწვიოს. აქედან ცხადია, რომ ასეთ სინაპსებში აგზნების ტრანსინაპიდური გადაცემის აუცილებელ პირობას მედიატორის გამოყოფა წარმოადგენს. მაგრამ ზოგჯერ მეზო-

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

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

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

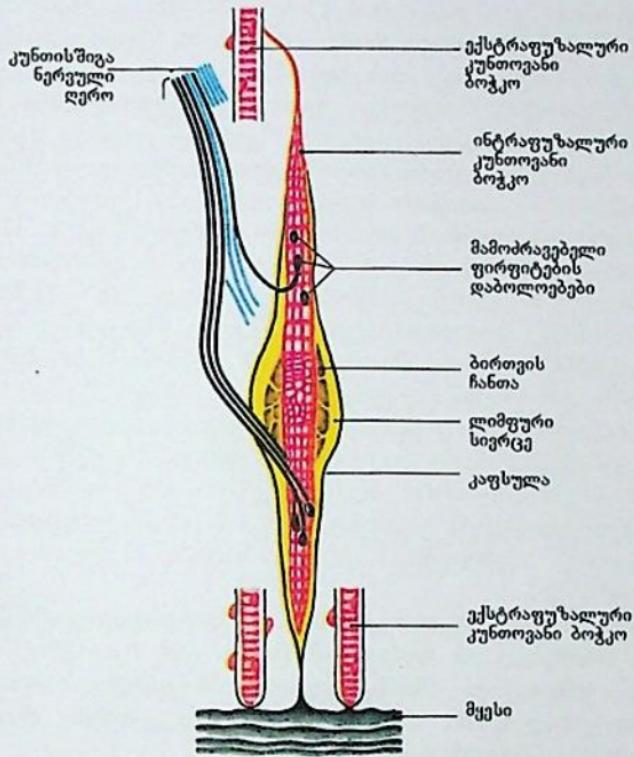
### პროპრიოცეპტულ რეფლექსებს უწოდებენ ცნს-ის

ისეთ რეაქციებს, რომლებიც კუნთების, მყესებისა და სახსრების რეცეპტორთა გადიზიანებით გამოიწვევა. ასეთი რეაქციების მნიშვნელობა, ძირითადად, იმ რეფლექსების გაძლიერებასა და გახანგრძლივებაში მდგომარეობს, რომლებსაც გარეგანი გალიზიანება გამოიწვევს. გარდა

ამისა, პროპრიოცეპტორები ის მგრძნობიარე აპარატებია, რომლებიც მოთავსებულია მყესებსა და კუნთებში ბოჭკოებს შორის და გამუდმებით აგზავნის ცნს-ში ინფორმაციას კუნთებისა და სახსრების მდგომარეობის შესახებ.

**მყესის რეფლექსი.** პროპრიოცეპტულ რეფლექსებს შორის განსაკუთრებულ ყურადღებას იპყრობს ე.წ. მყესის რეფლექსი. ასე ეწოდება კუნთის რეფლექსურ შეკუმშვას, რომელსაც გამოიწვევს კუნთის მყესზე რაიმე ბლაგვი საგნის ერთჯერადი დარტყმა. ასე, მაგალითად, მუხლის სახსარში კეირისტავის ქვეშ მყესზე ჩაქუჩის მსუბუქი დარტბა მუხლის სახსრის გამშლელი კუნთის (ოთხთავა კუნთის) სწრაფ რეფლექსურ შეკუმშვას იწვევს. ეს რეაქცია მყესის რეფლექსის ტიპს მიეკუთვნება და მას მუხლის ანუ პატელარტულ რეფლექსს უწოდებენ. ეს რეფლექსი, ზურგის ტკინის ნორმალური აგზნებადობის დროს, ისე ერთგვაროვნად მიმდინარეობს, რომ კლინიკაში მას დიაგნოსტიკურ საშუალებადაც კი იყენებენ. მყესის რეფლექსს უმატესად გამოიყენება კუნთებზე აკვირდებიან, მაგრამ მისი გამოწვევა შესაძლებელია მომხრელ კუნთებზეც.

**ზიოტატური რეფლექსი.** ჩონჩხის კუნთში პროპრიოცეპტული რეფლექსის გამოწვევა შეიძლება თვით ამ კუნთის გაჭიმვითაც. ამ შემთხვევაშიც რეფლექსურად იკუმშება იგივე კუნთი, რომლის გაჭიმვაც ხდება, დანარჩენი კუნთები კი ცენტრალურ შეავებას განიცდის. ასეთ რეფლექსს მიოტატური რეფლექსი ეწოდება (შერინგტონი). მიოტატურ რეფლექსში კუნთის შეკუმშვა ტეტანური ხასიათისაა, რადგან იგი ცნს-დან მრავალ ნერვულ იმპულსს იღებს სხვადასხვა ფარული პერიოდით. ჩონჩხის კუნთი ორი ტიპის ბოჭკოს შეიცავს, პირველი – ძირითადი და მეორე – თითისტარის ფორმის ე.წ. ინტრაფუზალური ბოჭკოები (სურ. 44).



სურ. 44. ქუნთის თითისტარას რეცეპტორი

### ზოგადი შეკავების პრინციპი

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ერთი სახსრის ანტაგონისტურ რეფლექსურ რეალებს შორის არსებული ნერვული კავშირების ერთობლიობას შეუდლებული ანუ რეციპ-როცული ინერვაცია ეწოდება. ხოლო ნერვულ უჯრედთა შეკავებას, რომელსაც იწვევს ანტაგონისტური რეფლექ-სური რეალის გააქტივება, - რეციპროცული შეკავება (შე-

რინგტონი).

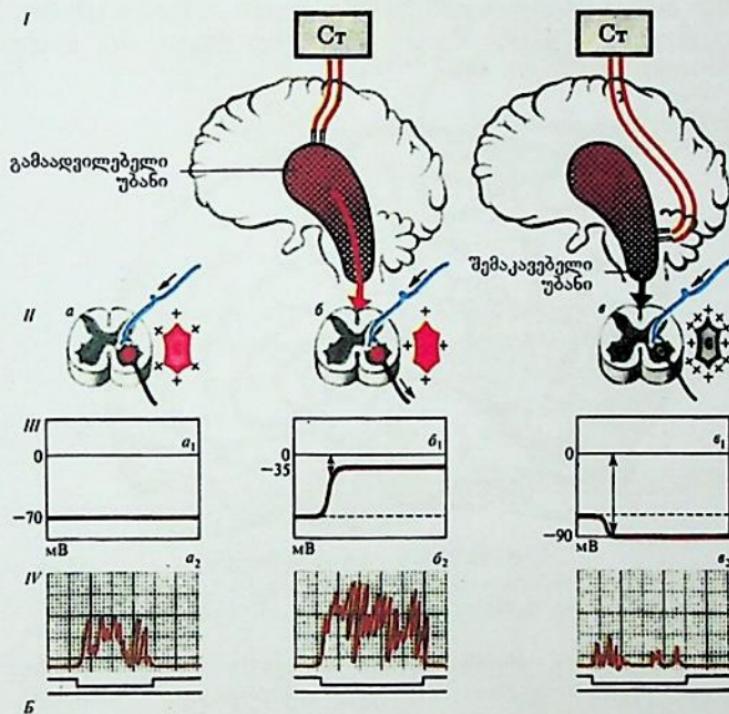
შერინგტონის მიერ მოწოდებული ეს პრინციპი რეციპ-როცული შეკავების შესახებ საფუძვლად უდევს ერთი სახსრის ანტაგონისტური კუნთების რეფლექსური რეაქ-ციების კოორდინაციას. მაგრამ ზურგის ტკინის რეფლექსური მოქმედება გაცილებით უფრო რთულია და ხშირად გულისხმობს თითქმის ყველა სახსრის კუნთების რეფ-ლექსური მოქმედების ერთმანეთთან შეთანხმებას. ასე მა-გალითად, სპინალურ კატას თუ გავუდიზიანებთ ერთ-ერთ დორსალურ ფესვს, რომელიც კუდიდან გამოსულ მგრძნობიარე ბოჭკოებს შეიცავს. კუდი გადაიხრება გალი-ზიანებული ფესვის მხარეზე. ამ რეფლექსის მიმღინა-რეობის პერიოდში ცენტრალურ შეკავებას განიცდის არა მარტო კუდის ის კუნთები, რომელებიც გადიზიანების სა-წინააღმდეგო მხარეზეა, არამედ უკანა კიდურის ყველა კუნთებიც: როგორც მომხრელები, ისე გამშლელები. მსგავსი ფაქტების საფუძველზე ი. ბერიტაშვილმა ჩა-მოაყალიბა რეფლექსთა კოორდინაციის შემდეგი ქანონ-ზომიერება:

„ნებისმიერი რეფლექსური რეაქციის პერიოდში აქტივ-დება მხოლოდ ის ნერვული რეალი (ან რკალები), რომე-ლიც უშუალოდ მონაწილეობს მოცემული რეაქციის განხორციელებაში, ხოლო სხვა რეფლექსური რეალები შეკავებულ მდგომარეობაში გადადის.“

ადნიშნული განმარტებიდან გამომდინარეობს, რომ ნებისმიერი რეფლექსური რეაქცია რეალიზდება ცნის-ში განვითარებული ზოგადი (დიუზუზური) შეკავების ფონზე.

1936-1937 წლებში ი. ბერიტაშვილი, ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ მონაცემებზე დაყრდნობით, მიეკიდა დასკვნამდე, რომ ზოგადი შეკავება წარმოადგენს ტკინის დეროს იმ სტრუქტურის ფუნქციას, რომელსაც იგი უწო-დებდა „ნეიროპილს“. ამასთან, ამ უკანასკნელს შეეძლო ცნის-ზე არა მარტო ზოგადი შემაკავებელი, არამედ ზოგა-დი ამაგზნებელი მოქმედებაც. ამჟამად ეს სტრუქტურა კარგად არის ცნობილი რეტიულური ფორმაციის სახელ-წოდებით. (სურ.45) სამწუხაოოდ, ამ საკითხისადმი მიმ-დღინილი ბერიტაშვილის ოთხი სტატია გამოქვეყნდა „საბ-

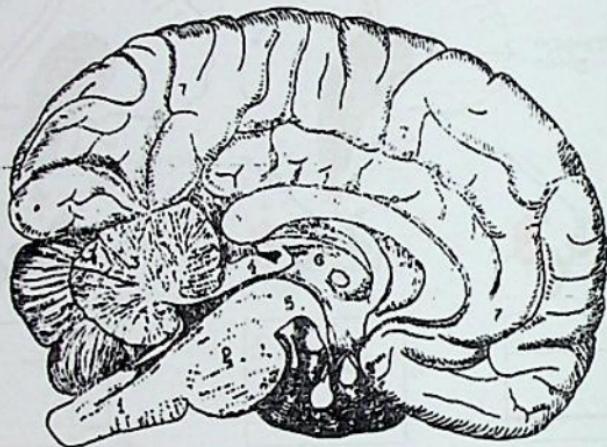
ჭოთა “ უურნალებში და მსოფლიო ფიზიოლოგიური სა-  
ზოგადოებისათვის უცნობი დარჩა. 12-13 წლის შემდეგ,  
ბერიტაშვილისაგან დამოუკიდებლად 1949 წელს  
ამერიკელმა ჸ. მეგუნმა და იტალიელმა ჯ. მორუციმ აღ-  
მოაჩინეს და დეტალურად აღწერეს ეს მოვლენა.



ურ. 45. რეტინულური ფორმაციის გამაადვილებელი და  
შემაკავებელი გავლენა ზურგის ტეინის რეფლექსებზე

## V თავი. თავის ტკინი

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

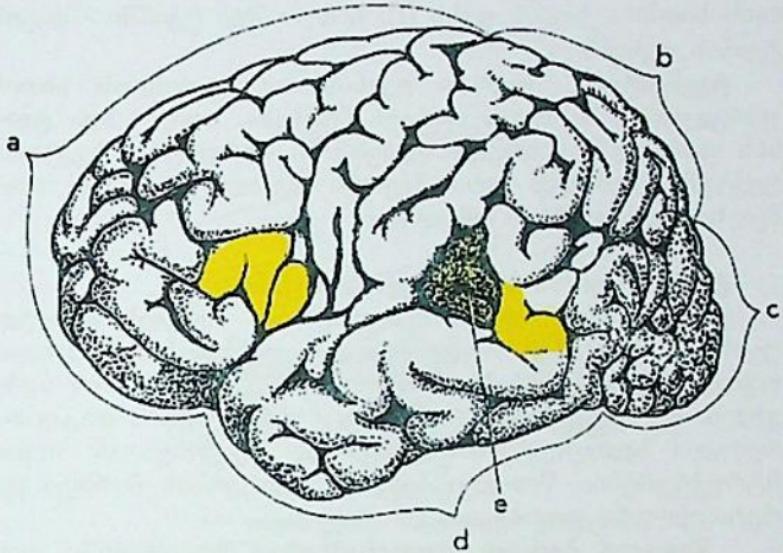


სურ. 46. თავის ტკინის ნაწილები.

1. მოგრძო ტკინი,
2. ვაროლის ხიდი,
3. ნათხემი,
4. ოთხორაკი,
5. ტკინის ფეხი,
6. მხედველობის ბირცვი,
7. დიდი პემისფერო.

უუნქციური ორგანიზაციის მიხედვით თავის ტკინი იყოფა: ტკინის დერო, ნათხემი, შუამდებარე ტკინი და დიდი ნახევარსფეროები ბაზალური ბირთვებით.

თავის ტკინის დერო წარმოდგენილია მოგრძო ტკინით, ვაროლის ხიდით და შუა ტკინით. დიდი პემისფეროები ტკინის სხვა ნაწილებთან შედარებით ყველაზე უფრო განვითარებულია. (სურ. 47)



სურ. 47. მარცხენა ნახევარსფერო

a-შუბლის წილი, b - თხემის წილი,

c-კეფის წილი, d-საფეთქლის წილი, e - ეკრნიერეს ზონა

..

#### ტპინის ღეროს მორზო-უნძლიური გახასიათებლები

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

ქოქბი მოგრძო ტვინში ქმნის ე.წ. პირამიდებს (e), ვაროლის ხიდში - ხიდის ფეხს (f), ხოლო შუა ტვინში - თავის ტვინის ფეხებს (g).

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

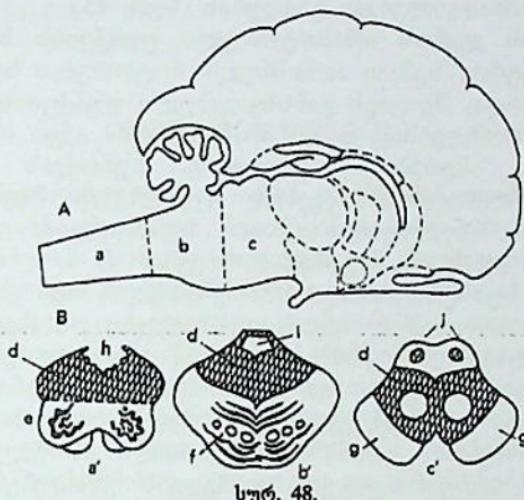
### ტვინის დეროს მამოძრავებელი ცენტრები.

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

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

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

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



სურ. 48.

A - თავისი ტენის საგიტალურ ჭრილში:

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

B - ტენის დერმის აგებიულება ფრონტალურ ჭრილში:

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

e - პირამიდები, f - ხიდის ფეხი, g - ტენის ფეხები,

d - ტენმენტუმი, h - რომბის ხედი ფოსო, i - ხილვის წყალსადნის სანათური, j - ტენტუმი თოხვითოაკით.

ხოლო კონტრალატერალურ მხარეზე მოგრძო ტენიდან ქმნის ლატერალურ რეტიკულოსპინიალურ გზას. შუა ტენიდან კი რფ-ის ნეირონთა აქსონები აღმავალი გზით აღწევს ქერქისაკენ. 1949 წელს ამერიკულმა მეგუნიშ და იტალიელმა მორუციმ გამოიკვლიერ რფ-ის ამავალი ნეირონების ზოგად გამატებით გავლენა თავის ტენის ქერქზე. ამ აუკრენტული გზის გადაკვეთა ექსპერიმენტში იწვევს თავის ტენის ქერქის ტონუსის დაჭვებითებას და ცხოველი გადადის ძილის მდგრმარეობაში.

რეტიკულური ფორმაციის სხვადასხვა უბანი განსხვავებულ გავლენას ახდენს ზურგის ტენის რეფლექსებზე, კერძოდ, კაუდალური ფორმაციის გადიზიანება იწვევს საინალური რეფლექსების შეკავებას, ხოლო კრანიალური უბნის გაღიზიანება კი პირიქით-

იწვევს გამაადვილებელ გავლენას (სურ. 45.)

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

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

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

ნაკერის ბირთვები. ეს კომპლექსი რამდენიმე ბირთვისაგან შედგება, რომლებიც ძეგლებისებურადაა განლაგებული ტვინის დეროს შუა ხაზზე. კრანიალურად განლაგებული ბირთვები დიდი რაოდენობით შეიცავს სეროტრონინერგულ უჯრედებს, ანუ ისეთ უჯრედებს, რომლებშიც ხდება სეროტრონინის სინთეზი. სეროტრონინი ამ უჯრედების ტრანსმიტერს წარმოადგენს.

ნაკერის ბირთვები, ისევე როგორც ცისფერი ლაქა, ფართოდაა ჩართული თავის ტვინის ინტეგრაციულ მოქმედებაში. ვარაუდობენ, რომ ორივე სტრუქტურა აქტიურად მონაწილეობს ცხოველთა ძილ-დვიძილის ციკლის

### ტონური რეფლექსის

ტონური რეფლექსის არსი და მნიშვნელობა. ტვინის დეროს, განსაკუთრებით შუა ტვინის, ერთ-ერთ სპეციფიკურ ფუნქციას ტონური რეფლექსური მოქმედება წარმოადგენს. ტონურ რეფლექსს უწოდებენ ცნს-ის ისეთ რეაქციას, რომელიც დაღლის გარეშე მიმდინარეობს დიდი ხნის განმავლობაში (ზოგჯერ რამდენიმე საათსაც კი). ასეთი რეაქციებია: ფეხზე დგომა, თავის ვერტიკალურად დაჭრა და სხვა. ტონური რეფლექსების საშუალებით ადამიანი ერთი მხრივ, ეწინააღმდეგება სიმძიმის ძალით დაცემას. მეორე მხრივ, იგი იღებს და ინარჩუნებს ამა თუ იმ პოზას. ყველა ეს რეაქცია თანშობილი ნერვული მექანიზმებით ხორციელდება. ამიტომ არის, რომ დიდი ტეინის მოცილების შემდეგაც ცხოველი არ კარგავს ფეხზე დგომის უნარს.

ტონური რეფლექსის ნერვული რეალი. ნებისმიერი ტონური რეაქციის რეფლექსური რეალი იწყება რეცეპტორული წარმონაქმნით და შეიცავს სულ ცოტა სამ ნეირონს: მგრძნობიარე, შუამდებარე და მამოძრავებელ ნეირონებს.

ერთი სახის ტონური რეაქციის გამომწვევი რეცეპტორები მეტნაკლებად ერთადაა შეჯგუფული და ტონური რეფლექსების რეცეპტორულ ველებს ქმნის. ასეთი რეცეპტორული ველები, ძირითადად, ორგანიზმის შიგნითაა განლაგებული. შუამდებარე ნეირონთა სხეულების ერთობლიობა საკოორდინაციო ააარატებს ქმნის, რომლებიც განლაგებულია ცნს-ის იმ უბნებში, სადაც სათანადო აფერენტული ბოჭკოები შედის. ტონური რეფლექსური რეალები მთავრდება მამოძრავებელი უჯრედებით, რომელთაც ტონურ ნეირონებს უწოდებენ. მათი სხეულები ლოკალიზებულია ზურგის ტვინის რუხი ნივთიერების ვენტრალურ რეკებში.

ტონური რეფლექსებზე დაკვირვება ექსპერიმენტში  
მოსახერხებელია დეცერებრიორებულ ან ე.წ. მეზენცეფა-  
ლურ ცხოველებზე, რომლებსაც შეზღუდული აქვთ  
ნებითი მოძრაობები.

**ჯდომის ტონური რეფლექსი.** მოსვენების მდგომა-  
რებაში დეცერებრიორებული შინაური კურდდლის უკანა  
კიდურები ისეგა მოხრილი, რომ ცხოველი ჯდომის პოზას  
იღებს. ასეთი პოზა ცხოველს დიდხანს შეუძლია შეინარ-  
ჩუნოს დადლის გარეშე, რაც მის ტონურ ხასიათს ადას-  
ტურებს. ბავაშის შემთხვევაში ჯდომის პოზა გამოვლინ-  
დება სპინალურ პრეპარატზეც. ორივე შემთხვევაში  
ცხოველის პოზა განკიორობებულია რეფლექსური მექანიზ-  
მებით, რაც იმით დასტურდება, რომ უკანა კიდურის  
მგრძნობიარე ნერვების გადაკვეთის შემდეგ დაცერებრი-  
რებული ცხოველი არ იღებს ჯდომის პოზას.

**ძისრისა და ლაბირინთის ტონური რეფლექსები.** და-  
მახასიათებელი ტონური რეაქციები აღმოცენდება  
ცხოველში, როცა იცვლება თავის მდებარეობა სივრცეში.  
დეცერებრიორებულ ცხოველში თავის გადახრა ნებისმიერ  
მხარეზე (ე.ი. თავის აწევა, დაწევა ან გვერდზე გადახრა)  
იწვევს კუნთური ტონუსის სათანადო გადანაწილებას,  
რის შედეგადაც ცხოველი იღებს შესაბამის პოზას.  
საყურადღებოა, რომ უგეხე მდგომი ცხოველის თავის გა-  
დაწევის შედეგად თავის მდებარეობა იცვლება არამარტო  
სივრცეში, არამედ სხეულის მიმართაც. აქედან ცხადია,  
რომ კუნთური ტონუსის გადანაწილება შეიძლება განპი-  
რობებული იყოს შიგნითა ყურის ლაბირინთიდან მოსული  
იმპულსებით, რომელთაც ინფორმაცია მიაქვთ სივრცეში  
თავის მდებარეობის შესახებ, ან კიდვე იმ იმპულსებით,  
რომლებიც მოდის კისრის რეცეპტორებიდან და ინფორმა-  
ცია მოაქს სხეულის მიმართ თავის მდებარეობის შე-  
სახებ. პირველი მათგანი ლაბირინთის ტონური რეფლექ-  
სებია, მეორე კი კისრის ტონური რეფლექსია. სწორედ ამ  
რეფლექსების საშუალებით იღებს და ინარჩუნებს ორგა-  
ნიზმი გარევეულ პოზას.

ცოცხალი ორგნიზმის მიერ ნორმალური პოზის  
შენარჩუნება სივრცეში ცნობილია, მდებარეობის

რეფლექსის სახელწოდებით (მაგნუსი). მაგალითად, ადამიანისათვის ტიპიური მდებარეობა ვერტიკალურია, ცხოველებისათვის ძირითად ში პორიზონტალური.

მდებარეობის რეფლექსი როლია და შედება რამდენიმე მარტივი რეფლექსისაგან: თავდაპირველად ნორმალურ მდებარეობას იღებს თავი, შემდეგ მას მიყენება სხეულის წინა ნახევარი, ბოლოს კი უკანა ნახევარიც და ორგანიზმი ნორმალურ, ტიპიურ მდებარეობას უბრუნდება.

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

ტვინის ლეროს შნიშვნელობა ტონური რეფლექსებისათვის. ტვინის ლეროს სხვადასხვა დონეზე გადაკეთა შესაბამის დარღვევებს იწევს ტონური რეაქციების გამოვლენაში. ეს მონაცემები აშკარად მიუთითებს, რომ ტონური რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატები, ძირითადად, ტვინის ლეროშია მოთავსებული. ცხადია, ტვინის ლეროს ბირთვები მონაწილეობენ არამარტო ტონურ რეაქციებში, არამედ მიზანმიმართულ მოტორულ აქტებშიც. ეს უკანასკნელი, როგორც ჩანს, მიიღწევა იმ მრავალრიცხვანი ნერვული კავშირებით, რომელსაც ტვინის ლერო ამყარებს დიდი ტვინის ქერქის სხვადასხვა უბანთან და ნათხემთან.

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

## ლოკომოცია

დანაცელებას სივრცეში. ცნს-ის ერთ-ერთ ფუნქციას ლოკომოციის წარმართვა და ქოორდინაცია შეადგენს. ლოკომოციის რამდენიმე ტიპია ცნობილი: სიარული, სირბილი, ხტუნგა, ცურგა, ფრენა, ხოხვა და სხვა. ყველა ცხოველს ლოკომოციის გარეშეული ტიპი ახასიათებს, რომელიც ძირითადია მისთვის. თუმცა გარეშეულ პირობებში იგი სხვა ტიპის ლოკომოციის უნარსაც შეიძლება ამჟღავნებდეს. მაგალითად, ფრინველებისათვის ტიპურია ფრენა, მაგრამ მათ უმრავლესობას ხმელეთზე სიარული და ხტუნგაც შეუძლია. ხმელეთზე მოსიარულე ძუძუმწოვრებიდან ზოგიერთი კარგი მოცურავეც არის.

ლოკომოცია ყველა ცხოველისათვის და ადამიანის-თვისაც თანშობილი აქტია და ინდივიდურ გამოცდილებას ანუ დასწავლას არ საჭიროებს. ცხადია, ეს ეხება ცხოველისათვის დამახასიათებელი ლოკომოციის ძირითად ტიპს. ასე მაგალითად, ძალები დიდი ტვინის ქსტირაციის (ამოკეთის) შემდგაც არ კარგავენ სიარულისა და სირბილის უნარს. გარდა ამისა, მრავალი ცხოველი დაბადებისთანავე ამჟღავნებს ლოკომოციის უნარს. ასეთებია: ქვიცი, ხბო, შვლის ნუკრი და სხვა. სხვა წარმომადგენლს დაბადების შემდეგ დიდხანს არ შეუძლიათ სიარული. მაგრამ ამის მიზანი ის არის, რომ მათ ცნს-ში შედარებით გვიან ხდება სათანადო ცენტრების დიფერენცირება. ლოკომოციისათვის შედარებით მოუმზადებელია ძვალ-ქუნთოვანი ქსოვილიც. აღნიშნული სისტემების მომწიფება-დიფერენცირების შემდეგ, ეს ორგანიზმებიც, ყოველგვარი დასწავლის გარეშე, იწყებენ სიარულს.

ადამიანის ლოკომოცია საკმაოდ რთულია. იგი შედგება ოთხი ძირითადი ელემენტისაგან: 1. კიდურების ფაზური მოძრაობები, 2. გაშლის სტატიკური ტონუსი, 3. მდებარეობის რეფლექსი და 4. წონასწორობის რეფლექსი. კიდურების ფაზური მოძრაობები. ლოკომოციის დროს

თითოეული კიდურის მოძრაობა ორი ფაზისაგან შედგება: მოხრისა და გაშლის ფაზებისაგან. სხვადასხვა კიდურებს შორის ფაზების ურთიერთობა დამოკიდებულია ლოკომოციის თავისებურებაზე. ასე მაგალითად, ადამიანებში სიარულის დროს როცა ერთი ფეხი გაშლილია, მაშინ მეორე იხრება და პირიქით. ხტუნვის დროს მოხრისა და გაშლის ფაზები ორივე ფეხზე სინქრონულად აღმოცენდება.

კიდურის მოძრაობის ესა თუ ის ფაზა განსხვავდულ ფუნქციას ასრულებს ლოკომოციაში: გაშლის ფაზაში ხდება სხეულის სიმძიმის ცენტრის (ე.ი. მთელი სხეულის) წინ წაწევა. მოხრის ფაზა კი ემსახურება მხოლოდ ერთი ფეხის წინ გადატანას. აქედან ცხადია, რომ სივრცეში ორგანიზმის გადაადგილებისათვის პრინციპული მნიშვნელობა გაშლის ფაზას აქვს. ლოკომოციის ცალქეული ელემენტების კოორდინაცია მიმდინარეობს ცნს-ის სხვადასხვა განყოფილებაში. კერძოდ, კიდურების ფაზური მოძრაობა და დგომა-გაშლის ტონური კოორდინირება ზურგის ტენიდან, მდებარეობისა და წონასწორობის რეალექსები - შუა ტენიდან კოორდინირდება. ხოლო ლოკომოციის ყველა ელემენტის ერთმანეთთან შეთანხმებული მოქმედება ხორციელდება შუამდებარე ტენიდან.

## ნათხევი

ტენის დეროსა და ცნს-ის უმაღლესი განყოფილებების რეფლექსური რეაქციების განხორციელებაში არსებითი როლი ეპოთენის ნათხემს. იგი მონაწილეობს ორგანიზმის ყველა როგორ სამოძრაო აქტების, მათ შორის, ნებისმიერი მოძრაობის კოორდინაციაში.

ნათხემის დაზიანების ან ამოკვეთის შედეგად ვითარდება შემდეგი მოელენები: ატონია, ასთენია, ასტაზია და ატაქსია.

ატონია ვლინდება კუნთების ტონუსის დარღვევაში. ასთენია გამოიხატება ადვილად დაღლაში.

ასტაზია ვლინდება კიდურების და თავის კანკალში.

ატაქსია გამოიხატება მოძრაობის კოორდინაციის მოშლაში.

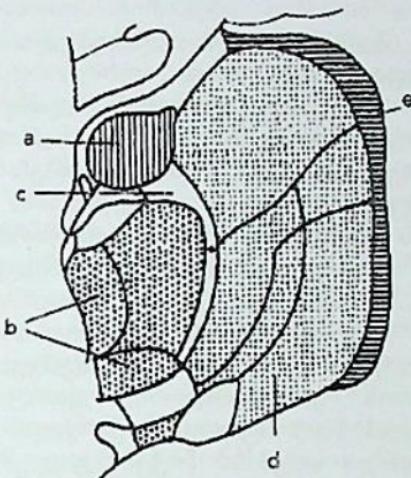
ნათხემის გავლენის მექანიზმი მოძრაობით ფუნქციაზე მდგომარეობს იმაში, რომ სიგნალები, რომლებიც მოღიან მასთან პროპრიოცეპტორებიდან, ვესტიბულური, სმენის, მხედველობის და ტაქტილურ რეცეპტორებიდან, გადამუშავდებიან მასში და იგი თავის მხრივ გავლენას ახდენს წითელ ბირთვსა და ორგენეტურ ფორმაციაზე, რომლებიც უშუალოდ განაგებენ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

ნათხემი გავლენას ახდენს აგრეთვე ვებეტატიურ ფუნქციებზე, რის გამოც მას თვლიან ვებეტატიური ფუნქციების მნიშვნელოვან სარეგულაციო ცენტრად.

## შუამდებარე ტვინი

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

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



სურ. 49. თალამუსის განივი განაკვეთი

- ა - წინაბირთვების ქომპლექსი,
- ბ - მედიალური ბირთვები,
- ც - ინტრალამინური ბირთვები,
- დ - ლატერალური ბირთვები,
- ე - რეტრიკულური ბირთვი

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

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

ასოციაციურ ბირთვებს პერიფერიაზე არ აქვთ საკუთარი რეცეპტორულ აპარატთა წარმომადგენლობა,

ხოლო ცნს-კენ ისინი პროეცირდება ქერქის კონკრეტულ უბნებში.

თაღმბური ბირთვები ლოკალზებულია თაღამუსის წინა განყოფილრბაში და სხვა ბირთვებიდან გამოყოფილია შინაგანი ფირფიტის -ლამინა ინტერნას განშტოებით. ისინი დაკავშირებული არიან თავის ტვინის ლიმბურ სისტემასთან და მონაწილეობენ ორგანიზმის ემოციურ რეაქციებში.

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

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

თაღამუსის ფუნქციის დარღვევისას ადამიანს უვითარდება ძლიერი თავის ტკიფილი, ძილის მოშლა, მგრძნობელობის დარღვევა, მოძრაობათა სიზუსტის დაკარგვა.

პიპოთალამუსი წარმოადგენს ვეგეტატიური ფუნქციების უმაღლეს ქერქქეშა ცენტრს. მასში მოთავსებულია ცენტრები, რომლებიც არეგულირებენ ორგანიზმის შინაგან გარემოს მუდმივობას; ცილოვან, ცხიმოვან, ნახშირწყლოვან, წყლის და მინერალურ ცვლას. სიმპათიური და პარასიმპათიური ნერვების გაღიზიანებით მიღებული ყველა ეფექტები შეიძლება მიღებულ იქნას პიპოთალამუსის გაღიზიანებითაც. პიპოთალამუსს კავშირი აქვს როგორც ცნს-ის ყველა განყოფილებასთან, ისე შინაგანი სეკრეციის ჯირკელებთან. პიპოთალამუსში აღმოჩენილი იყო პირველადი მოტივაციის (შიმშილის,

წყურვილის, სქესობრივი დატოლვის) ცენტრები.

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

ფართო ნერვული და სისხლძარღვოვანი კავშირები არსებობს პიპოთალამუსისა და პიპოფიზის შორის. პიპოთალამუსის ბირთვების ნერვული უჯრედები გამოიმუშავებენ და გამოყოფენ პორმონის ტიპის ნივთიერებებს. ამ პროცესს ეწოდება ნეიროსეპტორეცია. ნეიროსეპტორეციული ბირთვები - სუპრაოპტიკური (მხედველობისზედა), პარაგენტრიკულური (პარკუჭახლო), ვენტრომედიალური (წინაგენერაციითი) და ძაბრის (ინფუნდიბულური) - თავისი ნეიროსეპტორებით ახდენენ ზემოქმედებას პიპოფიზე და განაპირობებენ მისი პორმონების გამომუშავების და გამოყოფის გააქტიურებას ან შეკავებას. მრავალრიცხვანი ნერვული კავშირების გამო პიპოთალამუსი ორგანიზმის სომატური, ვეგეტატიური და ენდოერინული ფუნქციების მნიშვნელოვან ინტეგრაციულ ცენტრს წარმოადგენს. პიპოთალამუსი პიპოფიზის უკავშირდება პირტალური (კარის) სისხლის ძარღვებით. პიპოთალამუსიდან პიპოფიზის წინა წილში გადადიან ნეიროსეპტორები, რომლებმაც მიიღეს სახელწოდება გამანთავისუფლებელი ანუ რილიზინგ-ფაქტორებისა, და როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ასტიმულირებენ პიპოფიზის პორმონების გამოყოფას. ეს უკანასკნელი უშუალოდ, ან შესაბამისი ჯირკვლების აგზების გზით არეგულირებენ ვეგეტატიურ ფუნქციებს. პიპოფიზის უკანა წილს უშუალო კავშირი აქვს პიპოთალამუსის ბირთვებთან. დადგენილია, რომ ანტიდიურეზული პორმონი და ოქსიტოცინი

გამომუშავდება პიპოთალამუსის ბირთვების უჯრედებში და მისი აქსონების საშუალებით გადადიან პიპოფიზის უკანა წილში, სადაც ისინი დეპონირდებიან და გადადიან სისხლში საჭიროებისდა მიხედვით.

ამრიგად, მჟიდრო ურთიერთქმედება პიპოთალამუსია და პიპოფიზის შორის იძლევა საფუძველს ვილაპარაკოთ ორგანიზმის ერთიან პიპოთალამოპიპოფიზარული სისტემის შესახებ, ორმელიც უსრუნველყოფს ნეირო-კუმირულ რეგულაციას, პომეოსტაზის მუდმივობას და ორგანიზმის დაცვით და შეგუებითი ძალების მობილიზაციის დაძაბვის და პათოლოგიის პირობებში.

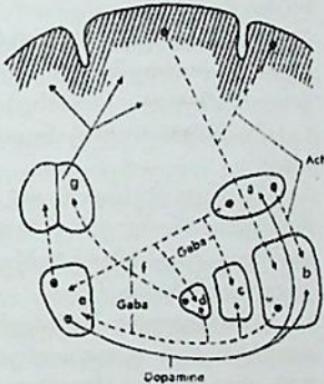
პიპოთალამუსი მრავალ ნერვულ კომპლექსებს შეიცავს, ორმლებიც ჩართულია სხვადასხვა ფუნქციის მარებულიორებელ მექანიზმებში. ასეთი ფუნქციური კომპლექსების დაზიანება ან ელექტრული გაღიზიანება განსხვავებულ ეფექტებს იძლევა, მაგ. ლატერალური პიპოთალამუსის ზოგიერთი ზონის დაზიანება ცხოველებში აფაგიას იწვევს, ხოლო მათი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

## ბაზალური ბირთვების პომალები

ბაზალური ბირთვები განლაგებულია დიდი ტკინის წინა განყოფილებაში, დიდი პემისფეროების სიღრმეში. ბირთვების ეს კომპლექსი, ნათხემის მსგავსად, ფუნქციონირებს არა როგორც დამოუკიდებელი მოტორული სისტემა, არამედ დიდი ტკინის ქერქთან და კორტიკოსპინალურ მოტორულ სისტემებთან მჰიდრო კავშირში. იგი მრავალრიცხვან აფერენტაციას იღებს ქერქის მოტორული ზონებიდან და თავის მხრივ, სხვადასხვა სტრუქტურების გავლით, მძლავრ კოდერენტაციას აგზავნის უკან, ქერქის მოტორული ზონებისაკენ. ასეთი ორმხრივი კავშირების საფუძველზე ბაზალური ბირთვების კომპლექსი კორტიკოფუგალური მოტორული ინფორმაციის მნიშვნელოვან მაინტეგრირებელ ცენტრს წარმოადგენს.

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

კუდიანი ბირთვი და ჩენიო ფილოგენეზურად ახალი წარმონაქმნებია. ისინი უჯრედული აგებულებითაც პგვანან ერთმანეთს. ამიტომაც ამ ორ ბირთვს ერთიან სისტემად განიხილავთ, რომელსაც ზოლიან სხეულს (*Striatum*) უწოდებ. მკრთალი ბირთვი უფრო ძველი წარმონაქმნია (ადამიანში იგი თითო მხარეს ორ-ორი ბირთვითაა წარმოდგენილი). იგი დიფერენცირდება მეორე ჩანასახოვანი ბუშტუკის სუბთალამური ნა-



სურ. 50. ბაზალური ბირთვები და მათი ნერვული კავშირები (სქემა).  
ა - კუდიანი ბირთვი, ბ - ჩენიო, ც და დ - მკრთალი ბირთვები, ე - რუხი ნერიოერება, ფ - პალიდოლამური გზა, გ - თაღამური, ჩ - ლიდი ტკინის ქერქი.

წილიდან, რომელიც ონტოგენეზური განვითარების პრე-ნატალურ სტადიაზე გამოეყოფა დიენცეფალონს; უახლოვდება ხენჩის; ნერვულ კავშირებს ამჟარებს სტრი-ატუმთან და იქვევა ბაზალური ბირთვების ერთ-ერთ მნიშვნელოვან კომპონენტად. სუბთალამუსის დანარჩენი ნაწილიდან დიფერენცირდება სუბთალამური ბირთვი. სუბთალამური ბირთვი, ისევე როგორც შავი სუბსტანცია, ინარჩუნებს მორფოლოგიურ და ფუნქციურ კავშირებს მკრთალ ბირთვთან, რის გამოც მას ბაზალური სისტემის ფუნქციურ ნაწილად მიიჩნევენ.

ბაზალურ ბირთვებს ორმხრივი ნერვული კავშირები აქვს თავის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებებთან. ბაზა-ლურ ბირთვებთან მომავალი აფერენტული გზების უმ-რავლესობა ზოლიან სხეულში შედის. მათ შორის აღსა-ნიშნავია:

1) დიდი ტვინის ქერქიდან ჩამომავალი გზა, რომელიც კუდიან ბირთვში და პუტამენში მთავრდება ამაგზნებელი ქოლინერგული სინაცხებით;

2) შავი სუბსტანციიდან მომავალი დოფამინერგული გზა;

3) თალამუსიდან და ტვინის დეროდან მომავალი აფე-რენტები, რომლებიც ზოლიან სხეულში გამოყოფენ სხვა-დასხვა ტრანსმიტერებს; ნორადრენალინს, სეროტონინს, ენკეფალინს და სხვა.

ბაზალური ბირთვების ფუნქციები. კუდიანი ბირთვის ელექტრული გაღიზიანებით სხვადასხვა სახის მოტორუ-ლი რეაქცია გამოიწვევა: თავისა და ტანის მიბრუნება გაღიზიანების საწინააღმდეგო მხარეს, კიდურის კუნ-თების, აგრეთვე საღეჭი და მიმიკური კუნთების შეკმ-შები.

ზოლიან სხეულში ისეთი უბნებიც არის ადმოჩენი-ლი, რომელთა გააქტივება მოტორული რეაქციების შეკა-ვებას იწვევს. ვარაუდობენ, რომ ამ უბნების გაღიზია-ნების პერიოდში სენსორული სისტემებიც კავდება. ასეთი ვარაუდი ადამიანზე ჩატარებულ დაკვირვებას ემფარება, რომლის შედეგად ცნობილი გახდა, რომ კუდიანი ბირ-თვის გააქტივების პერიოდში პაციენტები წყვეტენ ნებით

მოძრაობებს. გადიზიანების შეწყვეტის შემდეგ კი მათ წარმოდგენა არა აქვთ რა ხდებოდა გადიზიანების დროს. ეს კი ცნობიერების გამოთიშვაზე მიუთითებს.

კუდიანი ბირთვის ორმხრივი ანუ ბილატერალური დაზიანების შედეგად ვითარდება კწ. ემოციური სიჩლუნ-გე, რომელიც დორდადრო იცელება დღე-დამური მოტო-რული პიპერაქტიურობით. მცირდება ძილის პერიოდის ხანგრძლიობა.

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

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

ბაზალური ბირთვების დაზიანებით გამოწევული ცვლილებებიდან ყველაზე ცნობილია პარკინსონის სინ-დრომი, რომელშიც გაირჩევა შემდეგი სამი ფენომენი: რიგიდობა, ტრემორი და აქინეზია.

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

ტრემორი ანუ ჯანკალი თავდაპირველად ელინდება ხელებზე. შემდეგ იგი ძლიერდება და გადადის სხეულის სხვა ნაწილებზეც. ნათხემისეული ტრემორისაგან განსხვავებით, იგი ვლინდება არა მხოლოდ ნებითი მოძ-რაობის დასაწყისა და დასასრულს, არამედ მოსვენების მდგომარეობაშიც.

აქინეზია ვლინდება სიმპტომების შემდეგი კომპლექ-სით: პაციენტს უძნელდება ნებითი მოძრაობების დაწყება და დამთავრება. თითქმის შეუძლებელი ხდება ორი განსხვავებული მოძრაობის ერთდროულად შესრულება. შეცვლილია სახის გამომეტველება. დარღვეულია ნორ-მალური მეტყველება და ა.შ.

პარკინსონიზმი, ძირითადად, განპირობებულია შავი სუბსტანციის დოფამინერგული უჯრედების დაზიანებით. ეს უჯრედები სინაპისებით მთავრდება ბაზალური ბირ-

თვების ნეირონებზე და მათ შეკავებას იწვევს. აღნიშნული ნეირონების დაზიანების შედეგად ბაზალური ბირთვები თავისუფლდება შეკავებისაგან, რასაც თან სდევს უნებლივ მოტორული რეაქციების აღმოცენება. დოფამინის პრეკურსორის (წინამორბედის) - L დოფას ინექცია ორგანიზმში დროებით ამსუბუქებს პარკინსონიზმის სიმპტომებს. ბოლო პერიოდში განხორციელდა ტრანსპლანტაციის (ქსოვილთა გადანერგვის) უნიკალური ოპერაციები: პარკინსონიზმით დაავადებულ პაციენტებს გადაუნერგეს თირკმელზედა ჯირკელის ტვინოვანი შრის დოფამინერგული უჯრედები (ან ჩანასახოვანი თავის ტვინის იმ უბინის უჯრედები, რომლიდანაც ნორმალურ პირობებში კითარდება შავი სუბსტანცია). აღნიშნული ოპერაციის შედეგად პაციენტებს მნიშვნელოვნად შეუძლიათ პარკინსონის დაავადების სიმპტომები.

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

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

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

### თავის ფაზის დიდი პემისფეროების ძარძი

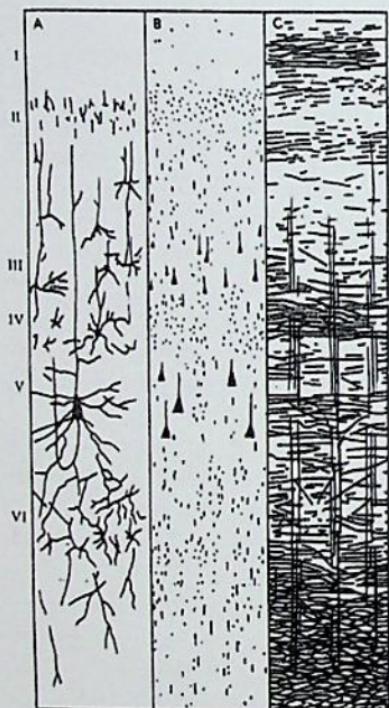
თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ქერქი წარმოადგენს ცნს-ის უმაღლეს, ყველაზე გვიან განვითარებულ და თავისი სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციით განსაკუთრებით რთულ განყოფილებას.

პემისფეროების ქერქის მნიშვნელობა აშკარად ელინდება მისი სხვადასხვა უბნის ოპერაციული გზით მოცილებისას, კ.ი. ექსტრაპაციით. ქერქის ექსტრაპაციის ცდები მიზნად ისახავენ დაადგინონ რა ფუნქციებს კარგას და რას ინარჩუნებს ცხოველი ასეთი ოპერაციის შედეგად.

მრავალი ექსპრიმენტის შედეგად დადგინდა, რომ თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ან მათი ქერქის მოცილება იწვევს მკეთრად გამოხატულ ცელილებებს ცხოველის ქცევაში. ამასთან, რაც უფრო მაღლა დგას ცხოველი ევოლუციური განვითარების საფეხურზე, მით უფრო ძლიერია ეს ცელილებები. ძალაშემი თავის ტვინის პემისფეროების მოცილების შედეგად ძლიერ ქვეით დება სქესობრივი ინსტინქტი, იგი ტოვებს ბრმისა და ნაწილობრივ ყრუს შთაბეჭდილებას, ვერ არჩევს სუნს და სხვა.

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

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

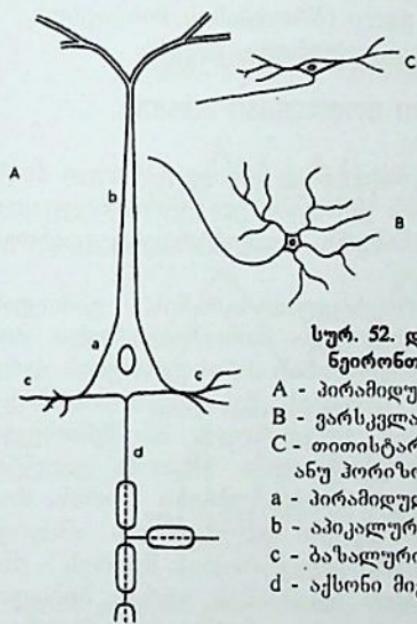


სურ. 51. ადამიანის დიდი ტენის ქერქის გერტი-პალური შრეები ბროდბანის ზონებით.

A - პრეპარატი ვერცხლის იმპრეგნაციით, B - ნისლით შეღებილი პრეპარატი, ჩანს მხოლოდ უჯრედების სხეულები; C - შეღებილია მიულინის გარსი, რის გამოც ჩანს მხოლოდ მიულინიანი ბოჭქოები.

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

ქერქის სისქე 3-5 მმ-ის ფარგლებში მერყეობს. ზედაპირი დანაოჭებულია, მასზე განირჩევა მრავალი ხევ-ული და ღარი, რაც ზრდის ქერქის ზედაპირის საერთო ფართობს. იგი საშუალოდ შეადგენს 2200 სმ<sup>2</sup>. ამ ფართობის 2/3 დაფარულია დარებში. ქერქის ზედაპირი ანატომიური თვალსაზრისით დანაწილებულია შუბლის, თხემის, საფეხქლის და კეფის წილებად. ქერქისათვის დამახასიათებელია 3 ტიპის ნეირონები: 1. პირამიდული, 2. ვარსკელავისებური, 3. თითისგარისებური. სხეულის მწერვალიდან გამოდის მძლავრი აპიკალური დენდრიტი, ხოლო სხეულის სხვა დენდრიტებს ბაზალურს უწოდებენ (სურ. 52).



სურ. 52. დიდი ტეინის ქერქის  
ნეირონთა ზოგადი ტიპები

- A - პირამიდული ნეირონი,
  - B - ვარსკელავისებრი ნეირონი,
  - C - თითისგარისებრი
- ანუ პორიზონგალური ნეირონი.
- a - პირამიდული ნეირონის სომა,
  - b - აპიკალური დენდრიტი,
  - c - ბაზალური დენდრიტები,
  - d - აქსონი მიელინის გარსით.

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

რი კავშირები - ხორციელდება ერთი ნახევარსფეროს სხვადასხვა უბნებს შორის.

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

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

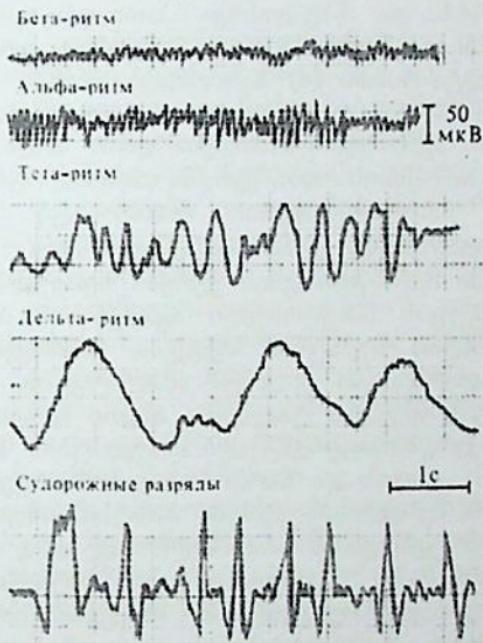
### ელექტრული მოვლენები ძროში

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

არსებობს ელექტროენცეფალოგრამის გამოყვანის ორი მეთოდი: ბიპოლარული და მონოპოლარული. ბიპოლარული მეთოდის გამოყენებისას პერიოდების ქერქზე ან თავის ქალას კანის საფარის შესატყვის მიღამოებზე ამაგრებენ ორ გამოყვან ელექტროდეს. ამ შემთხვევაში იწერება ელექტრულ პოტენციალთა სხვაობა ელექტროდების ქვეშ მოთავსებული ქერქის უბნებს შორის. მონოპოლარული გამოყვანისას ერთ ელექტროდს ამაგრებენ ქერქის მიღამოში (აქტიური ელექტროდი), მეორეს - ინდიურენტულს კი ათავსებენ აღამიანის ყურის ბიბილოზე ან ცხოველის ცხეირის ჭვალზე. ამ შემთხვევაში რეგისტრირდება პოტენციალთა სხვაობა აქტიური ელექტროდის ქვეშ. აღამიანის თავის ქალას კანის საფარეველიდან გამოყვანილ პოტენციალთა ამპლიტუდა გერუებს 5-300 მკვ-მდე, სიხშირე კი 0,5 დან 70 და მეტ პერცამდე.

ელექტროენცეფალოგრაფიის საშუალებით შეისწავლიან ელექტრულ პოტენციალთა ცვალებადობას ქერქისა და ქერქებულისა წარმონაქმნით სხვადასხვა უბნებს შორის, რისთვისაც იყენებენ მრავალარხიან ელექტროენცეფალოგრაფებს, რომლებიც საშუალებას იძლევიან ერთდროულად აღვრიცხოთ ტკინის რამდენიმე წერტილის აქტივობა.

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



სურ. 53. ელექტროენცეფალოგრამა. (ძირითადი რითმები განხილულია ბეჭედში)

**ალფა-რითმი (I)** ხასიათდება სინუსოიდალური ფორმის პოტენციალთა რითმული რხევებით წამში 8-13 სიხშირით, 50 მკვ ამპლიტუდით. ეს რითმი კარგადაა გა-

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

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

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

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

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

ელექტროგნეზუალოგრამაზე ნელი რითმებიდან ხშირზე გადასვლას ეწოდება დესინქრონიზაცია ანუ აქტივაცია. ასეთი რეაქციის მაგალითს წარმოადგენს ადამიანის მიერ თვალის გახელისას ალფა-რითმის შეცვლა ბეტა-რითმით.

**გამოწევული პოტენციალები.** ყოველი რეცეპტორუ-

ლი ველის გაღისიანებისას ან აფერენტული ბოჭკოების პირდაპირი გაღიზიანებისას ექსპერიმენტში თან სდევს ელექტროენცეფალოგრამაზე პირველადი ან მეორადი პასუხების სახით დამახასიათებელი გამოწვეული პოტენციალების გაჩენა.

გამოწვეულ პოტენციალთა რეგისტრაციის მეთოდი კა ფართოდ არის გამოყენებული ანალიზატორთა ქერქული წარმომადგენლობის რუქის შედგენაში, ტვინის სხეადასხვა განყოფილებას შორის კაშირის დასამყარებლად, სხეადასხვა სისტემების ურთიერთგავლენის შესასწავლად და ფარმაკოლოგიური პრეპარატების მოქმედების გამოსაკვლევად.

**ნარკოზი.** ელექტროენცეფალოგრამის დამახასიათებლი ცვლილებები აღინიშნება ნარკოზის დროს. ეს ცვლილებები დამოკიდებულია ნარკოზის გამომწვევი ფაქტორის ხასიათზე. ნარკოზის დროს ქერქული რითმები მნიშვნელოვნად ხშირდება. ნარკოზის გაღრმავებასთან ერთად რითმი იშვიათდება და ეთერის ნარკოზის ხანგრძლივი მოქმედებისას ელექტრული ოქტივობა ითრგუნება. ნარკოზიდან გამოსვლისას ცვლილებები ვითარდება შებრუნებული თანამიმდევრობით. ნარკოზის დროს დიდი ჰემისფეროების ქერქის მდგრმარეობის ელექტროენცეფალოგრაფიულ კონტროლს დიდი პრაქტიკული მნიშვნელობა აქვს ქირურგიულ კლინიკაში, რომლითაც შეიძლება სანარკოზო ნივთიერების რეგულაცია და ნარკოზის აუცილებელი სიღრმის შენარჩუნება.

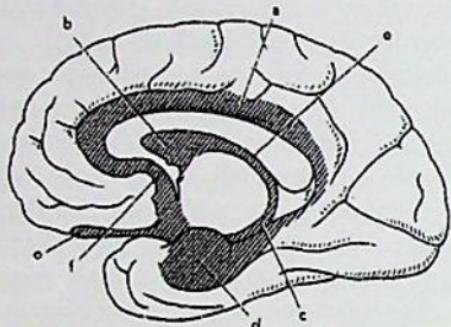
პიოპქსია. პიოპქსიის განვითარებისას აღინიშნება ალფა-რითმის გადასვლა ბეტა-რითმში. შემდეგ ბეტა-რითმი იცვლება დელტა-რითმით, რაც აღმიანის შემთხვევაში ემთხვევა ცნობიერების დაკარგვას.

### ლიმბური სისტემა

ტერმინი „დიდი ლიმბური წილი“ ბროკას ეკუთვნის. თავდაპირეელად ამ ტერმინის ქვეშ აერთიანებდნენ ქერქის იმ უბნებს, რომლებიც ორივე ჰემისფეროში რგოლურადაა განლაგებული ახალი ქერქის საზღვარზე და გამოყოფს მას ტვინის დეროდან და პიოპთალამუსიდან

(ლიმბუს - ლათინური სიტყვაა და არშიას ნიშნავს). ასეთ უძნებს მიეკუთვნება: სარტყლისებრი და პიპოკამპური ხეეულები, აგრეთვე ის უძნები, რომლებიც ლოკალიზებულია საყნოსავი ბოლქებიდან გამომავალი ბოჭკოების გვერდით ლიმბურ სისტემაში ორ ნაწილს არჩევენ: ქერქულ და ქერქებაშა განყოფილებებს (სურ. 54).

ქერქული ნაწილი (ანუ ლიმბური ქერქი), ძირითადად, წარმოდგენილია ფილოგრენზურად ძველი სტრუქტურებით (ე.ი. არქიპალეორტექსით), როგორიცაა: პიპოკამპი, პარაპიპოკამპური ხეეული, სარტყლისებრი ხეეული და საყნოსავი ტენისი სტრუქტურები.



ლიმბური სისტემის ქერქებაშა ნაწილს მიეკუთვნება: ნუშისებრი კომალებისი, გამჭვირვალე ძგიდე და თალამუსის წინა ბირთვები.

ლიმბურ სისტემას ნერვული კავშირები აქვს ახალი ქერქის ორ მნიშვნელოვან უბანთან: საფეთქლისა და შებლის წილებთან. გაერცელებული შეხედულების თანახმად, სწორედ საფეთქლის წილების გზით ხდება ინფორმაციის გადაცემა ახალი ქერქიდან ნუშისებრ კომალებსზე და პიპოკამპზე. შებლის წილი კი უნდა წარმოადგენდეს ახალი ქერქის იმ განყოფილებას, რომელიც არეგულირებს ლიმბური სისტემის შემადგენელი კომპონენტების ურთიერთმოქმედებას. ჯერ კიდევ მაკლინი თვლიდა, რომ ლიმბური სისტემის ქერქული და ქერქებაშა სტრუქტურები ქმნის ერთიან ფუნქციურ კომპლექსს, რომელიც ემსახურება ემოციური რეაქციების წარმო-

სურ. 54. თავის ტანის ლიმბური სტრუქტურები.  
ა - სარტყლისებრი ხეეული, ბ - გამჭვირვალე ძგიდე, გ - პიპოკამპური ფილომაცია, დ - პარაპიპოკამპური ხეეული, ე - თალი, ფ - სუბკალოზური ზონა, ი - საყნოსავი ბოლქები.

შობას და გამოვლენას.

ემოციის მნიშვნელობა და არსი. ბუნებრივ პირობებში ცხოველური ორგანიზმები კექითი ჯაჭვებით ისეა ერთმანეთოან დაკავშირებული, რომ ზოგი მათგანი საკვებად იყენებს სხვა ცხოველს, ე.ი. მტაცებელია, ან თვითონ არის სხვისი საკვები ანუ მსხვერპლი. თავისთავად ცხადია, რომ არსებობისათვის ბრძოლაში განსაკუთრებული მნიშვნელობა უნიჭება იმ როგორ, კომპლექსურ რეაქციებს, რომელთა საფუძველზეც ცხოველი თავს ესხმის მსხვერპლს ან განერიდება მტაცებელს. ორივე ტიპის ქცევა სრულდება სათანადო მოტორული, ვეგეტატიური და ენდოკრინული რეაქციების საფუძველზე. პირომაც აგრესიისა და განრიდების ქცევების წარმატებით განხორციელებისათვის ღიღი მნიშვნელობა აქვს იმას, თუ რამდენად ეფექტურად შეუძლია ცხოველს აღნიშნული რეაქციების მობილიზება. ეს კი თავის მხრივ, ღიღად არის დამოკიდებული ორგანიზმის სპეციფიკურ უზუნქციურ მდგომარეობასე, რომელსაც ემოციურ მდგომარეობას უწოდებენ.

ემოციის ზოგადი ცნება. ემოცია ფრანგული სიტყვაა, რომელიც ლათინურიდან მოდის (emovere - აღელვება). სხვადასხვა ემოციური მდგომარეობა ყველა ადამიანს აქვს განცდილი და ამიტომ კარგად ესმის მისი არსი. მიუხედავად ამისა, ემოციის ზუსტი მეცნიერული განმარტება საკმაოდ მნელია. გამარტივებული სახით იგი შეიძლება ასე ჩამოვაყალიბოთ:

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

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

ლენს კატა კეთილგანწყობის მდგომარეობის დროს. ეხახუნება პატრონის ფეხებს, დამახასიათებელ პოზას იღებს სავარძელში და სხვა. ინტროსპექციის (თვითდაკვირვების) საფუძველზე შეიძლება ვივარაუდოთ, რომ ასეთ შემთხვევაში ცხოველი სიამოვნებას განიცდის.

ემოციური განცდების დროს ტიპიურად იცვლება ვეგეტატიური მაჩვენებლებიც. თუ ადამიანი საინტერესო ფილმს უცქერს, მაღლა იწევს მისი არტერიული წნევა; ხშირდება გულის ცემა, ძლიერდება ოფლის გამოყოფა, იზრდება კატექოლამინების შემცველობა სისხლში.

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

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

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

გამშევები მექანიზმი - დრაივი. ორგანიზმი იქმაყოფილებს მოთხოვნილებას და აღადგენს დარღვეულ პომეოსტაზს.

აღნიშნული მოვლენების ზუსტი ნერვული მექანიზმები დღეისათვის დაზუსტებული არ არის.

### ძერძის სენსორული (მიმღებლობითი) ზონები

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

სომატური და ვისცერალური მგრძნობელობის წარმომადგენლობა განლაგებულია უკანა ცენტრალურ ხევულში, როლანდის დარის ქვეშ და სილვიის დარის ზემოთ.

მხედველობის ზონები განლაგებული არიან ორივე ჰემისფეროს კეფის წილის შიდა ზედაპირზე.

სმენის ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი ლოკალიზდება საფეთქლის ხევულებში.

გემოგნების ანალიზატორის ქერქული დაბოლოებანი მოთავსებულია პიპოკამპურ და პარაპიპოკამპურ ხევულებში.

ენოსეითი რეცეპციის წარმომადგენლობა მოთავსებულია მსელისმაგარი წილის წინა ნაწილში, იქ სადაც მოთავსებულია გემოგნებითი ანალიზატორის ქერქული ბოლო.

სენსორული ზონების ლოკალიზაცია ადამიანებში

შესწავლითა უმთავრესად ტვინზე ოპერაციების დროს ქერქის სხვადასხვა წერტილის ელექტრული გაღიზიანების მეთოდით. რადგანაც ასეთი ოპერაციები ადგილობრივი ანგსოთების პირობებში მიმდინარეობს, პაციენტის შეუძლია აღმოცენებული შეგრძნებების ზუსტი სიტყვიერი დახასიათება. კველა ჩამოთვლილი ზონის გაღიზიანება ელექტრული დენიო იწვევს შესაბამის ელემენტარული ხასიათის რეაქციას. მხედველობის ზონის გაღიზიანებისას წარმოიქმნება შუქის უცვარი ანთების და ფერების შეგრძნება; სმენის ანალიზატორის გაღიზიანება იწვევს სხვადასხვა ბგერის შეგრძნებას; სომატოსენსორული ზონის გაღიზიანება იწვევს ჩხელეტის, შეხების ან მტკიფენულ შეგრძნებას და ა.შ.

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

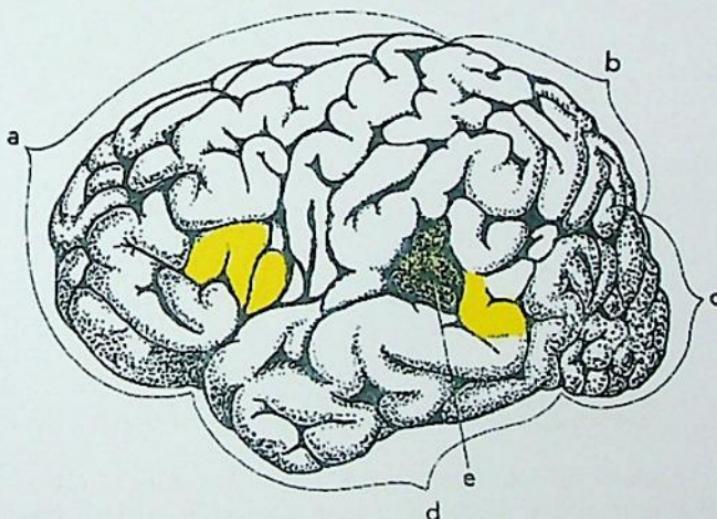
### ძერძის ასოციაციური ზონები

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

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

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

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

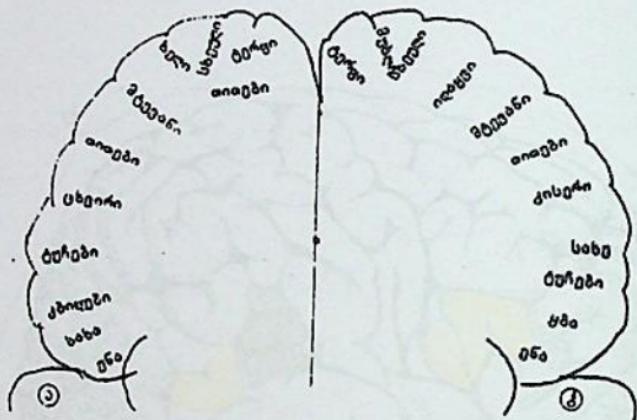


სურ. 55. დიდი ტეინის მარცხენა ნახევარსფერო ბროკას და ვენტრიკეს ზონებით, ანგულარული ხელულით.

## ძერძის მიმრაობითი (მოტორული) ზონები

მოტორული ზონა მოთავსებულია ქერქის წინა ცენტრალურ ხეელში როლანდის დარის წინ, ე.ი. პრეცენტრალურ ხეელში (სურ. 56).

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



სურ. 56. მგრძნობიარე ფუნქციის წარმომადგენლობა უკანა ცენტრალურ ხეელში (ა) და მოტორული ფუნქციის წარმომადგენლობა წინა ცენტრალურ ხეელში (ბ).

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

## ძალისა და ძრეძვება სტრუქტურების ურთიერთქმედება

ქერქის უბნების უმეტესობა დაქავშირებულია ორმხრივი-აფერენტული და ეფერენტული გზებით თაღა-მუსის საეკიფიკურ ბირთვებთან. ეს ორმხრივი კავშირი საფუძვლად უდევს ქერქისა და თაღამუსის უჯრედებს შორის წრიულ ურთიერთმოქმედებას. ფიქრობენ, რომ იმ-პულსების ასეთი ცირკულაცია წარმოადგენს დადი პემისფეროების ქერქში გაღიზანების კვალის შენახვის ერთერთ მნიშვნელოვან მექანიზმს.

ქერქსა და ტვინის დეროს რეტიკულურ ფორმაციას შორის არსებობს რთული ურთიერთმოქმედება - რეტიკულური ფორმაცია ახდენს ქერქს მართნისებელ გავლენას, ხოლო ეს უკანასკნელი აგზავნის რეტიკულურ ფორმაციაში თავის დაღმავალ ამგზნებ და შემაკავებელ იმ-პულსებს, რომლებიც აძლიერებენ ან ასუსტებენ რეტიკულური ფორმაციის აგზნებადობას. აგზნებათა ცირკულაცია ქერქსა და რეტიკულურ ფორმაციას შორის უზრუნველყოფს ტვინის ფხიზელი მდგომარეობის ხანგრძლივ და მყარ შენარჩუნებას. ამ ურთიერთობის დაღვევება იწვევს ტვინის გადაყვანას ნარკოზულ ძილის მდგომარეობაში.

ცნობილია, რომ თაღამოკორტიკალური აფერენტების ნაწილი უშუალოდ მოტორულ ქერქს უკავშირდება, რაც იმაზე მიუთითებს, რომ მოტორული ქერქი ნაწილობრივ სენსორულ ფუნქციასაც ასრულებს. ამიტომ ქერქის აღნიშნულ უბანს სენსორორულს უწოდებენ. დადგინდა მოტორული ქერქის ორი კანონზომიერება: 1.სომატოტოპიური ორგანიზაცია და 2.მრავლობითი წარმომადგენლობა.

სომატოტოპიური ორგანიზაცია ნიშნავს, რომ მოტორულ ქერქში სხეულის ყველა ორგანოს თავისი პროექცია აქვს და მათი ტოპოგრაფიული განაწილება შეესაბამება სხეულის ნაწილების სივრცით განლაგებას.

მრავლობითი წარმომადგენლობა ნიშნავს იმას, რომ ქერქში არსებობს პირველადი ანუ ძირითადი და

დამატებითი ანუ მეორადი მოტორული ზონები.

### ფინის კვება და ლიმპორი

ტვინის სისხლით მომარაგება ხორციელდება ორი საძილე და ორი ხერხემლის არტერიით. თავის ტვინის გაწყვეტილი მომარაგება სისხლით მნიშვნელოვანი პირობაა მისი ნორმალური მოქმედებისათვის. სისხლის მომარაგების მკვეთრი შემცირების ან შეწყვეტისას არცერთი სხვა უჯრედი არ წევებს ისე სწრაფად თავის მოქმედებას, როგორც ნერვული უჯრედები. ტვინის დროებითი ანგია იწვევს გულის წასვლას. თავის ტვინის დიდი პემისფეროების ქერქის გაძლიერებული მუშაობისას იზრდება მისი სისხლით მომარაგება ტვინის სიხლძარღვთა გაფართოების გამო.

ტვინის შიგნით და მისი გარსების ქვეშ არის დიდი სიერცები, რომლებიც ამოქსებულია ე.წ. თავის და ზურგის ტვინის სითხით, ანუ ლიქვორით. ადამიანის ლიქვორის რაოდენობა უდრის 120-150 მლ-ს. ლიქვორი ტვინის თავისებური შინაგანი გარემოა, რომელიც ხელს უწყობს მისი მინერალური შედგენილობისა და ოსმოსური წნევის მუდმივობას. იგი ქმნის აგრეთვე ტვინის პიდრაგლიკურ ბალიშს, რითაც საიმედო იცავს ნერვულ უჯრედებს მექანიკური ზემოქმედებისაგან.

ლიქვორის ცირკულაციის დარღვევა იწვევს ცნა-ის ფუნქციონირების მოშლას. ლიქვორის მთავარი მნიშვნელობა მდგრამარეობს იმაში, რომ იგი წარმოადგენს ტვინის მკვებავ გარემოს. მისი საშუალებით ტვინიდან გამოიტანება და გადადის სისხლში დაშლის ის პროცესში, რომელიც ტვინის ქსოვილების ნივთიერებათა ცელის პროცესში წარმოიქმნებიან.

ჰემატო-ენცეფალური ბარიერი. ლიქვორის შემადგენლობა დიდად არის დამოკიდებული ე.წ. ჰემატო-ენცეფალური ბარიერის თვისებებზე. ასეთ ბარიერს წარმოადგენს სისხლისა და ლიქვორის ერთმანეთისაგან განმაცალევებელი კაპილარების კედლები, და შესაძლებელია,

ზოგიერთი ნეიროგლიური უჯრედები. სისხლისა და ლიჭვორის განმაცალევებელი მემბრანები აღჭურვილი არიან შერჩევითი განვლადობის უნარით. მის გამო, რომ ბევრი სამკურნალო ნივთიერება არ გადადის ლიქვორში, ამიტომ არ ახდენს გავლენას ნერვულ ცენტრებზე. ასეთი ნივთიერებები უნდა შეყვანილ იქნას პირდაპირ ლიქვორში ზურგის ტვინის პუნქციის გზით.

## ანალიზატორები

ადამიანი მუდმივად იღებს ინფორმაციას მრავალფეროვანი ცვლილებების შესახებ, რომელიც ხდება გარე და შიგა გარემოში. ეს ხორციელდება ანალიზატორების ანუ სენსორული სისტემის დახმარებით.

ცნება ანალიზატორების შესახებ ფიზიოლოგიაში შემოტანილი იქნა ი. პ. პავლოვის მიერ, უმაღლესი ნერვული ქმედების შესახებ მოძღვრების დამუშავების დროს. ი. პ. პავლოვის მოძღვრების თანახმად, ყოველი ანალიზატორი შედგება 3 განცოფილებისაგან:

1. პერიფერიული ანუ რეცეპტორული განცოფილება, ახორციელებს გამღიზიანებლის ენერგიის აღქმას და მის ტრანსფორმაციას აგზნების სპეციფიურ პროცესში.

2. გამტარი განცოფილება წარმოდგენილია აფერენტული ნერვებით, ზურგის ტვინის ცენტრებით და თავის ტვინის ღეროვანი ნაწილით. ის ახორციელებს სპეციფიური აგზნების პირველად დამუშავებას და მის გატარებას დიდი ტვინის ქრექამდე.

3. ცენტრალური ანუ დიდი ნახევარსფეროების ქრექოვანი განცოფილება. წარმოდგენილია ქრექის შესაბამისი ზონებით, სადაც ხორციელდება აგზნების საბოლოო დამუშავება - უმაღლესი ანალიზი და შესაბამისი შეგრძნების ფორმირება.

ამრიგად, ანალიზში იგულისხმება წარმონაქმნია შერწყმა, რომელიც უსრუचებულყოფს გამღიზიანებლის ენერგიის აღქმას, მის ტრანსფორმაციას აგზნების სპეციფიურ პროცესში, ამ აგზნებათა შეფასება და გატარება

ცნს სტრუქტურებზე, მისი ანალიზი დიდი ტენის ქერქის სპეციფიურ ზონებში, შესაბამისი შეგრძნებების ფორმირებით.

ანალიზატორების ორლი, ორგანიზმის შემუშავლობის პროცესის ჩამოყალიბებაში განსაკუთრებულად დიდია და მრავალმნიშვნელოვანი.

ცოცხალი სამყაროს ეკოლუციის პროცესში ჩამოყალიბდა სპეციალური სტრუქტურები, ორმლებიც აღიქვამებ თრგანიზმის გარე და შინაგან არედან მომავალ გადიზიანებებს. სამყაროში არსებული საგნები და მოვლენები აირეკლებიან თრგანიზმში შეგრძნებების და წარმოდგენების სახით. ამის გამო გადიზიანების შემგრძნებ თრგანოებს უწოდებენ აგრეთვე გრძნობათა ორგანოებს.

გრძნობათა ორგანოები წარმოადგენენ რეცეპტორების, ე.ი. მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოების დაბოლოებების გროვას. რეცეპტორული აპარატის გზით მომავალი ინფორმაციის საშუალებით ცნს-ში ყალიბდება რეზლექსური, ქცევითი და ფსიქიკური მოქმედების აქტები. რეცეპტორებიდან სიგნალები აღწევენ თავის ტენის ქერქამდე და იწვევენ შესაბამის შეგრძნებებს. გადიზიანების აღქმის ანალიზში ნეირონული ჯაჭვის უველა რგოლს აქვს მნიშვნელობა, მაგრამ მათი უმაღლესი ანალიზი ხორციელდება თავის ტენის ქერქის საშუალებით.

ნეირონთა ერთობლიობას, რომლებიც მონაწილეობენ გადიზიანების მიმღებლობაში (რეცეპტორები) და აგზნების გატარებაში (აფერენტული პროექცია) და მთავრდება თავის ტენის სენსორული უჯრედებით, ი. პავლოვით თელიდა ერთიან სისტემად და უწოდა მას „ანალიზატორი“. რეცეპტორები ეს ანალიზატორის პერიფერიული რგოლია. აფერენტული ნეირონები და გამტარი გზები შეადგენენ ანალიზატორის გამტარ განყოფილებას; ტენის დიდი ჰემისფეროების ქერქის უნები, რომლებიც გადიზიანებას მიმღებლობენ რეცეპტორებიდან, წარმოადგენენ ანალიზატორთა ქერქულ წარმომადგენლობას.

პერიფერიული რეცეპტორები იყოფა სამ დიდ ჯგუფად: ექსტეროცეპტორები, ინტეროცეპტორები და პროპ-

რიოცეპტორები.

ექსტროცეპტორები მიმდებლობენ გადიზიანებას გარემოდან. სიგნალები, რომლებიც ფორმირდებიან ექსტრორეცეპტორებში და აღწევენ თავის ტვინს, გაძლევენ ინფორმაციას გარე სამყაროს საგნებზე და მოვლენებზე. მათ შორის არიან ისეთი რეცეპტორები, რომლებიც მიმდებლობენ გადიზიანებას მანძილზე (თვალი, ური), ე.წ. დისტანციური რეცეპტორები. რეცეპტორების მეორე ჯგუფი აიგზნება გამლიზიანებლით უშუალო მოქმედებისას - კონტაქტური რეცეპტორები.

ინტერორეცეპტორები აიგზნებიან შინაგან ორგანოებსა და სისხლის ძარღვებში მიმდინარე პროცესების ცელილებათა შედეგად.

პროპრიორეცეპტორები კუნთებში, მყესებსა და სახსრებში განლაგებული რეცეპტორებია, რომლებიც აგზნებით ინფორმაციას აგზავნიან თავის ტვინში მოძრაობითი აქტების მდგომარეობის შესახებ.

გამლიზიანებლის ფიზიური ბუნების მიხედვით არჩევენ: ფონორეცეპტორებს, ფოტორეცეპტორებს, მექანორეცეპტორებს, თერმორეცეპტორებს, ქემორეცეპტორებს და ბარორეცეპტორებს.

ფსიქოფიზიოლოგიური ქლასიფიკაციის თანახმად არჩევენ: მხედველობის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, შეხების, სითბოს და სიცივის მიმდებ, სხეულის მდგომარეობის და ტეივილის რეცეპტორებს.

რეცეპტორების ძირითადი ფაზისებები. რეცეპტორები ხასიათდებიან მეტად მაღალი აგზნებადობით ადექვატურ გამაღალიზიანებლების მიმართ, იმ გამაღალიზიანებლებზე, რომელთა მიღებისადმი ისინი საეციალურად არიან მოწყობილი. რეცეპტორის აგზნებადობაზე მსჯელობენ ენერგიის იმ მინიმალური რაოდენობის მიხედვით, რომელიც საჭიროა აგზნების აღმოსაცენებლად, ე.ი. გაღიზიანების ზღურბლის მიხედვით. ადექვატურ გამაღალიზიანებლების მიმართ ზღურბლი მეტად მცირეა. ასე მაგალითად, ფოტორეცეპტორები აიგზნებიან სინათლის ერთეული ქვანტების მოქმედებით.

რეცეპტორები შეიძლება აგრეთვე აიგზონ არა-

ღექვატური გამაღიზიანებული მოქმედებითაც. მაგალითად, თვალზე ელექტრული დენის ან მექანიკური გამდიზიანებლის ნებლის მოქმედებისას აღმოცენდება სინათლის შეგრძნება, ხოლო ამავე გამაღიზიანებლების მოქმედებისას უურზე აღმოცენდება ბევრის შეგრძნება. მაგრამ ასეთ გამაღიზიანებლების მიმართ რეცეპტორების აგზნებადობა ბევრად უფრო დაბალია.

რეცეპტორების აგზნებადობა მუდმივი არ არის; იგი იცვლება მათ უსნეციურ მდგომარეობასთან დაკავშირდით.

**რეცეპტორების აგზნების მექანიზმი.** გაღიზიანების გავლენით რეცეპტორში აღმოცენდება ნერვული იმპულსი, ე.ი. წარმოებს გაღიზიანების ტრანსფორმაცია აგზნების პროცესში. განსხვავებით ტექნიკური სისტემებისაგან (რომლებშიაც მუშაობა წარმოებს მათზე მოქმედი ენერგიების ბის ხარჯზე გადამწოდებ-გარდამქნელებში), რეცეპტორებში გაღიზიანების უნერგიის ტრანსფორმირება აგზნების პროცესად წარმოებს თვით რეცეპტორების ნივროზე მოქმედებისას იწვევს მისი ზედაპირული მემბრანის დეპოლარიზაციას, რომელიც თავისი თვისებებით ემსგავსება დოკალურ პოტენციალს და მას რეცეპტორულ ან გვენერაციორულ პოტენციალს უწოდებენ. რეცეპტორული პოტენციალი არ მქვემდებარება „სულ ან არაფრის პანონს“, იგი დამოკიდებულია გაღიზიანების ძალაზე, აქეს სუმაციის უნარი და რითმულად ვრცელდება ნერვული ბოჭკოს გასწერივ. რეცეპტორული პოტენციალის ერთერთ განმასხვავებელ თავისებურებას წარმოადგენს მისი ხანგრძლივობა - ზოგიერთ რეცეპტორში იგი შეუცვლელად გრძელდება მრავალი წუთის განმავლობაში, სანამ მოქმედებს გამაღიზიანებლით. ამიტომ რეცეპტორის ერთჯერადი გაღიზიანებით, შესაბამის ნერვულ ბოჭკოში აღმოცენდება და ვრცელდება მრავალჯერადი, რითმული აგზნება. ეს იმიტომ, რომ რეცეპტორებისგან განსხვავებით, ნერვულ ბოჭკოში აგზნებას ახასიათებს აგზნების ქანონის მიხედვით რეფრაქტერული ფაზები (ა.რ.ფ. და

**ტემპერატურული რეცეპცია.** სომატოსენსორულ ანალიზატორს მიეკუთვნება აგრეთვე ტემპერატურული ანალიზატორი. ზოგიერთი სენსორული მიღამო ფლობს მაღალ მგრძნობელობას ტემპერატურულ ცვალებადობისადმი, მაგრამ სპეციფიური მორფოლოგიური წარმონაქმნი, რომელიც დაკავშირებულია ტემპერატურულ მგრძნობელობასთან, არ არის აღმოჩენილი. თერმორეცეპტორები იყოფიან სიცივისა და სითბოს, უგრძნების რეცეპტორებად. უკელაზე მეტად ისინი იმყოფებიან სახის და კისრის მიღამოს კანში.

სითბური მგრძნობელობის რეცეპტორებისათვის დამახასიათებელია მზარდი გრადიენტის არსებობა პირის დაღუს წინა ნაწილებიდან უკანა ნაწილებამდე, ხოლო ცივი მგრძნობელობისათვის - უძრუნებით. სიცივის - რეცეპტორების მოჭარბება პირის ღრუს წინა ნაწილში, ხოლო სითბურის - უკანა ნაწილში, განაპირობებულია მათი ფუნქციის სპეციფიურობით და ორგანიზმის თერმორეგულიაციის პროცესებში მათი მნიშვნელობით. სიცივის რეცეპტორული სისტემა არის წამყვანი თერმორეგულიაციაზე, იგი სწრაფად და ადექვატურად აღიქვამს გარემოს ტემპერატურულ ცვალებადობას, მაშინ, როდესაც სითბურ სიგნალებს ძირითადად მხოლოდ ორგანიზმის ტემპერატურულ პომეოსტაზე აქვს გავლენა.

ლოფის ლორწოვანი გარსი ნაკლებ მგრძნობიარეა სიცივეზე და უფრო ნაკლები - სითბოზე. სითბოს უეგრძნება საერთოდ არ ხდება მაგარი სასის ცენტრში, ხოლო ენის უკანა ზედაპირის ცენტრალური ნაწილი არ უიგრძნობს არც სიცივეს და არც სითბოს.

მაღალი მგრძნობელობა ტემპერატურულ გამდიზიანებულზე აქვს ენის წევრს და ტუნების ვარდისფერ კანს. ეს განპირობებულია ფუნქციური თავისებურებით, რომ საქვების მიღების დროს პირველ რიგში ღიზიანდება ეს ადგილები. ინფორმაცია ნივთიერებათა ტემპერატურის შესახებ ამ ადგილებიდან საჭიროების შემთხვევაში ჩართავს შესაბამის დამცავ რეაქციებს.

კბილებს აქვთ როგორც სიცივის, ისე სითბოს უეგრძნება. საჭრელებისათვის ცივი მგრძნობელობის

ზღურბლს საშუალოდ წარმოადგენს  $20^{\circ}\text{C}$  ტემპერატურა, დანარჩენი კბილებისათვის იგი  $11\text{-}13^{\circ}\text{C}$ . თბილი მგრძნობელობის ზღურბლს საჭრელებისათვის წარმოადგენს  $52^{\circ}\text{C}$ . დანარჩენი კბილებისათვის 60-70°C. კბილების ტემპერატურული მგრძნობელობის ზღურბლის გამოკვლევისათვის მათ რწყავენ დაბალი ან მაღალი ტემპერატურის მქონე წყლით ან ხმარობენ ბამბის ტამპონს, რომელიც დასველებულია წყალში ან ეთერში, რომელიც სწრაფად ორთქლდება და კბილს აცივებს. თუ ტემპერატურული გამლიზიანებლები იწვევს ადექვატურ შეგრძნებებს, ეს მოწმობს პათოლოგიური ცვლილებების არარსებობაზე. კარიესის დროს თერმულ გაღიზიანებას თან ახლავს ტეივოლი. დეპულპირებული კბილი ასეთ გაღიზიანებაზე არ რეაგირებს.

### ჰაიგილის ანალიზატორი

ტეკილის შეგრძნების შესწავლას განსაკუთრებული მნიშვნელობა აქვს მთლიანად ორგანიზმის ყველა ანატომიურ-ფიზიოლოგიურ სისტემების მიმართ. ტეკილის შეგრძნება შეიძლება წარმოიქმნას პერიფერიაზე დამაზიანებელი ფაქტორის სემორქედებით სპეციალურ „მტკიცნეულ“ რეცეპტორზე ან სხევა რეცეპტორების ძლიერი გაღიზიანების დროს, ამიტომ ტეკილის ანუ ნოციცეპტურ შეგრძნებას თრგანიზმისათვის დაცვითი მნიშვნელობა აქვს. აქედან გამომდინარე ცხადია, რომ როცა ადამიანი იცილებს ტეკილის გამომწვევე მიზეზს, ამით იგი ქსოვილის დამაზიანებელ აგენტსაც იცილებს. წინააღმდეგ შემთხვევაში, გაგრძელდებოდა დამაზიანებელი აგენტის მოქმედება და ქსოვილის დანეკროზება მოხდებოდა.

ნოციცეპტორები, როგორც კანის, ისე ლორწოვანი გარსის, წარმოდგენილია თავისუფალი, არაინკაფსული-რებული ნერვული დაბოლოებებით, რომლებსაც აქვთ სხეადასხვაგარი ფორმა (ომებისებრი, სპირალური ფირფიტები და სხვა).

პირის დრუში უფრო მეტად შესწავლილია ლორწოვა-

ნი გარსის, ალვეოლარული მორჩების და მაგარი სასის ტკივილის შეგრძნება, რომლებიც წარმოადგენენ პროთეზის კალაპოტის მიღამოებს. ტკივილის გამოხატულ შეგრძნებას ფლობს ლორწოვანი გარსის ნაწილი ქვედა ყბის ვესტიბულარულ ზედაპირზე გვერდითი საჭრელების მიღამოებში. ნუნების ლორწოვანი გარსის ორალური ზედაპირი ფლობს ტკივილის მნიშვნელოვან შეგრძნებას. ლოკის შიგა ზედაპირზე არის ვიწრო მონაკვეთი, რომელიც მოკლებულია მტკივნეულ შეგრძნებას. ყველაზე დიდი რაოდენობა ტკივილის რეცეპტორებისა განლაგებულია ქბილის ქსოვილებში. დენტინის 1 სმ<sup>2</sup> მოთავსებულია 15000-30000 ტკივილის რეცეპტორები, დენტინისა და ემალის ზღვარზე მათი რაოდენობა აღწევს 75000, ხოლო კანის სმ<sup>2</sup>-ზე არა უმეტეს 200 ტკივილის რეცეპტორებისა.

ქბილის პელპის რეცეპტორების გაღიზიანება იწვევს ტკივილის უძლიერეს შეგრძნებას. თუნდაც სულ უმნიშვნელო შეხებაც კი იწვევს მძაფრ ტკივილს. ქბილის ტკივილი, რომელიც განეკუთვნის ყველაზე მძაფრ ტკივილს, აღმოცენდება ქბილის დაზიანების პათოლოგიური პროცესების დროს. ქბილის მკურნალობა აღქვეთს ტკივილს, მაგრამ თვით მკურნალობაც წარმოადგენს განსაკუთრებულ მტკივნეულ მანიშულაციას. ამის გარდა, ქბილის პროთეზირების დროს არაიშიათად გვიწევს ჯანმრთელი ქბილის პრეპარირება, რაც აგრეთვე იწვევს მტკივნეულ შეგრძნებებს.

**ტკივილის ტიპები.** არჩევენ ტკივილის ორ ტიპს: სწრაფ და ნელ ტკივილს. სწრაფი ეწოდება იმიტომ, რომ იგი შეიგრძნობა მტკივნეული გაღიზიანების დაწყებიდან დაახლოებით 0,1 წამის შემდეგ. მას „მწვავე ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ. „ნელი ტკივილი“ კი შეიგრძნობა გაღიზიანებიდან 1 წამის შემდეგ და ვითარდება ნელა, ზოგჯერ რამდენიმე წუთის განმავლობაში. ამიტომაც ნელ ტკივილს, ზოგჯერ, „ქრონიკული ტკივილის“ სახელითაც აღნიშნავენ.

სწრაფი ტკივილი თან სდევს ნემსით ჩხვლებას, კანის გაჭრას ან დაწეას. სხეულის ღრმა სტრუქტურებში კი სწრაფი ტკივილი იშვიათად აღმოცენდება.

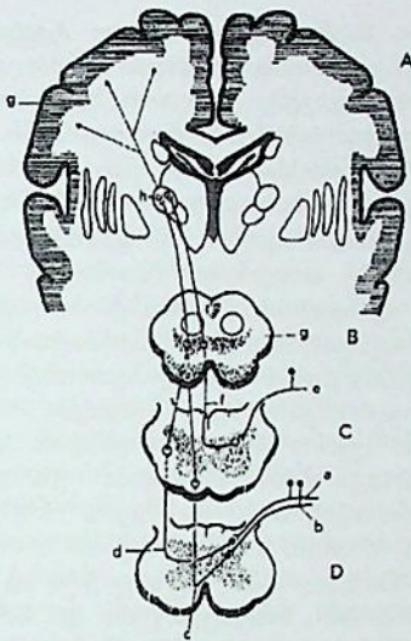
ნელი ანუ ქრონიკული ტკივილი, ძირითადად, დაკავ-  
შირებულია ღრმა ქსოვილების დაზიანებასთან, თუმცა  
ზოგჯერ კანიდანაც შეიგრძნობა. ნელი ტკივილი შეიძ-  
ლება იქცეს გახანგრძლივებულ, აუტანელ ტკივილად.

ტკივილის რეცეპტორების ადაპტაცია, სხვა რეცეპ-  
ტორებისაგან განსხვავდით ძალიან ნელი ხდება. ზოგი  
რეცეპტორი კი საერთოდ არ განიცდის ადაპტაციას.  
მტკიცებული გაღიზიანების გახანგრძლივებული მოქმე-  
დების პირობებში ზოგჯერ ადაპტაციის საპირისპირ  
მოვლენაც კი იჩენს თავს - ხდება რეცეპტორების  
მოგრძნობელობის გაზრდა. ამ მოვლენას პიპერალგეზიას  
უწოდებენ.

ტკივილის სიგნალების გატარება ცნე-ში. ტკივილის  
სიგნალები, ზურგის ტვინში შესკლის შემდეგ, თავის  
ტკინისაკენ მიემართება ორი გზით: ძველი და ახალი  
სპინოთალამური გზებით (სურ. 57).

ძველი სპინოთალამური გზა, რომელიც იწყება C  
ჯგუფის წერილი აუკრენტებით, ატარებს ნელი ტკივილის  
სიგნალებს. ახალი სპინოთალამური გზა კი, რომელსაც  
დასაწყისს ადლენს შედარებით მსხვილი აბ ტიპის აუკ-  
რენტები, ატარებს სწრაფი ტკივილის სიგნალებს. პირვე-  
ლადი აუკრენტები ზურგის ტკინის დორსალურ რქაში  
გადაერთვება მეორე რიგის ნეირონებზე, რომელთა აქსო-  
ნები გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და ანტერო-  
ლატერალური ლარის გზით მიემართება თავის ტკინისა-  
კენ.

ნელი ტკივილის გამტარი ბოჭკოები თავის ტკინში  
მთავრდება ტკინის დეროს თითქმის ყველა უბანში. აქე-  
დან სიგნალები იგზავნება თალამუსის, პიპოთალამუსის  
და ბაზალური ბირთვების ნეირონებზე, რომელთა აქსო-  
ნები გადადის კონტრალატერალურ მხარეზე და ანტერო-  
ლატერალური ლარის გზით მიემართება თავის ტკინისა-  
კენ. სწრაფი ტკივილის გამტარი ბოჭკოების მცირე ნაწი-  
ლი მთავრდება ტკინის დეროს რეტიცულურ ფორმაცაში.  
ბოჭკოების უმეტესობა კი მთავრდება თალამუსის  
ვენტრობაზალურ კომპლექსში ტაქტილური შეგრძნების  
აუკრენტებთან ერთად. აქედან, სწრაფი ტკივილის სიგნა-  
ლები იგზავნება ქერქის სომატოსენსორული ზონისაკენ.



სურ. 57. კინესოფეზური შეგრძნების გამტარისისტემა (სქემა).

A - პემისფეზოფების ფრთხილადური ჭრილი, B - შუა ტვინი, C და D - სურგის ტვინის სეგმენტები. a - თერმული აფერენტი, რომელიც შეორენირონს სინაპსური გადართვის შემდეგ დასაწყისს აძლევს დატერალურ სინოვეზებრულ აფერენტულ გზას (d); b - თერმული აფერენტი - მეორე ნეირონს გადართვის შემდეგ დასაწყისს აძლევს წინა სპინო-ვერებრულ აფერენტულ გზას, რომელიც გადის უცანა დარის და მედიალური მარცვების (f) შემადგენლობაში. აღნიშნული აფერენტული გზები საპროექციო ზონებს აღწევს თალამუსის სპეციფიკური ბირთვების (g) გზით.

პირის ღრუს ლორწოვანი გარსის, პერიოდონტის, ენის და კბილის პულპის ოცეპტორების აგნენება ნოცი-ცეპტორებიდან გადაეცემა A და C ტიპის ნერვული ბოჭკოებით.

ამ ბოჭკოების დიდი ნაწილი მიეკუთვნება სამწვერა ნერვის მეორე და მესამე ტოტებს. მგრძნობიარე ნეირონები მოთავსებულია სამწვერა ნერვის განგლიოებში. ცენ-

ტრალური მორჩები მიემართება მოგრძო ტვინისაკენ, და მთავრდება სამწვერა ნერვის ბირთვის კომპლექსის ნეირონებზე, რომელიც შედგება მთავარი სენსორული ბირთვისა და სპინალური ტრაქტის ბირთვისაგან. სამწვერა ნერვის სპინალური ტრაქტის ბირთვის ნეირონთა გზა (პირის ღრუს რეცეპტორების, კბილის და სასის მიდამოს ქსოვილების პროექციისა) იყოფა სამ ნაწილად: *nucl.oralis, interpolaris, caudalis* n.V. ბოლო ორ ბირთვზე მთავრდება სამწვერა ნერვის განგლიის ნეირონების ცენტრალური მორჩები, რომლებიც გადაცემენ ინფორმაციას ნიცოცეპტორებიდან (ანალიზატორის მეორე ნეირონები). ამ ნერვის წინა და მთავარ სენსორულ ბირთვში ინფორმაცია ძირითადად მოდის მექანო რეცეპტორებიდან. კოლაციურალების დიდი რაოდენობით არსებობა უზრუნველყოფს უნიქციურ ურთიერთეაგშირს სამწვერა ნერვის სხეადასხევა ბირთვებს შორის, რაც არსებით როლს ასრულებს სხეადასხევა მოდალობის სპეციფიური აგზნების ინტეგრაციაში, მათ შორის ნოციცეპტური და არანოციცეპტური ხასიათის აგზნებათა ურთიერთქმედებაში.

სამწვერა ნერვის ბირთვების ნეირონებიდან აგზნება მიემართება თალამუსის უკანა და ვენტრალური სპეციფიური ური ბირთვებისაკენ (VPM - უკანა მედიალური ბირთვი, VPL - უკანა ლატერალური ბირთვი), რომლებიც შედის სამწვერა-თალამურ და მეორადი დორსალური სამწვერა თალამური გზების შემადგენლობაში.

ამასთან ერთად, მოგრძო ტვინის რეტინულური ფორმაციის ერცელი კოლაციურალების ხარჯზე ნოციცეპტური აგზნება პალიდო-სპინო-ძულბო-თალამური პროექციური გზებით, რომლებიც მიმართულია თალამუსის ბირთვების შუა და შიგა ფირფიტოვანი ჯგუფებისაკენ, რაც უზრუნველყოფს ნოციცეპტური აგზნების ფართო გენერალიზაციას. ტვინის წინა ნაწილებში და ანტინოციცეპტური სისტემის მექანიზმების ჩართვას.

თალამუსის უკანა ჯგუფის ბირთვების ნეირონებიდან ნოციცეპტური აგზნება მიემართება ქრექის I და II სომატოსენსორული ზონისაკენ (უკანა ცენტრალური ხელული), და დიდი ტვინის ორბიტალური ქრექის მედიალური მო-

ნაკვეთებისაკენ.

თვლიან, რომ I სომატოსენსორული ზონა არეგულირებს და ორგანიზებას უკეთებს მამოძრავებელ აქტებს, რომლებიც წარმოიშობიან მტკიცნეული ზემოქმედების შედეგად, ხოლო II ზონა პასუხისმგებელია ტკიფილის როგორც სენსორული მოდალობის აღქმაზე.

ორბიტალური ქერქი ორგანიზებას უწევს ტკიფილის აფექტურ, ემოციურ კომპონენტებს, ჩართავს მათ ადამიანის ფსიქიკურ და ინტელექტუალურ მახასიათებლებში.

ნოციცეპტური აგზნების გენერალიზაცია თაღამუსის შიგა ფირფიტოვანი ბირთვიდან უზრუნველყოფს მიწოდებული ნოციცეპტური ინფორმაციის გადამუშავების პროცესში ლიმბური სტრუქტურების ჩაბმას და ეეგეტატიური „ელეფრის“ ფორმირებას, ტკიფილის რეაქციის ემოციურ კომპონენტებს და აგრეთვე მისი სუბიექტური და ადაპტური კომპონენტების გახანგრძლივებას.

თავის ტვინის ცენტრალურ ნაწილებში აგზნების შესვლის შედეგს წარმოადგენს ტკიფილის შეგრძნების ფორმირება, ცოტად თუ ბევრად გამოხატული მოქმედებით, ემოციურ-აფექტური და ვებეტატიური რეაქციებით, რომელიც მიმართულია პირის დრუს ქსოვილების მთლიანობის შესანარჩუნებლად.

ცნებაში „ტკიფილი“ ჩადებულია სხვადასხვა აზრი. ყურადსაღებია ტკიფილი განვიხილოთ, როგორც წვეულებრივი სენსორული მოდალობა მსგავსად სმენისა, გვმოსი, მხედველობის და ა.შ., რომელიც იძლევა სიგნალს ფუნქციების ფიზიოლოგიურ ზღვართან მიღწევის შესახებ, რომლის იქით აღგილი აქვს დაზიანებას. ამის მაგალითს წარმოადგენს ტკიფილის შეგრძნების გამოვლინება ძალიან მაგარი თხილის გატეხვის მცდელობისას.

ტკიფილი შეიძლება წარმოადგენდეს პათოლოგიური პროცესების შედეგს, მაგ. პულპიტების და პერიოდონტიტების.

ქრონიკული, ხანგრძლივი ტკიფილი შეიძლება გახდეს ახალი პათოლოგიური პროცესების წყარო, მაგ. მანიაკალურ-დეპრესიული მდგომარეობა, ოდონტოგენური ეთიოლოგიის სამწვერა ნერვის ნევრალგიის დროს.

ტკივილი ძირითადად ლოკალიზდება დაზიანებული ქბილის არეში, მაგრამ შეიძლება ირადირებდეს ყბის მუზობელ მონაკვეთებზეც, თვალის ბუღეზეც, შუბლის, საცეფქლის და კაფის არეშიც. რამდენიმე ქბილის დაავადების დროს შეიძლება წარმოიშვას ოდონტოგენური წარმოშობის დიფუზური თავის ტკივილი, რომლის მექანიზმი მნიშვნელოვანია სამწვერა ნერვის მე-2 და მე-3 ტორების მგრძნობიარე დაბოლოებების და სახის ვეგეტატიური კვანძების გაღიზიანება.

მტკივნეული შეგრძნებები წარმოიშობა ლორწოვანი გარსის ანთებითი პროცესების დროსაც: სტომატიტები, გლოსიტები, გალვანიზმის მოვლენების დროს და სხვა

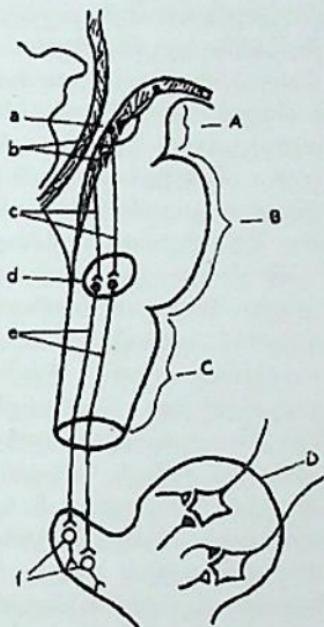
### მნიშვნელოვანი სისტემის კონტროლი და ფაიზილის მზრდობებების რეგულირება

ტკივილის მგრძნობელობის წარმოქმნისათვის საერთოდ არ არის აუცილებელი პერიფერიული რეცეპტორების აქტივაცია. ელინიკაში აღწერილია შემთხვევები ტკივილის წარმოქმნისა ქსოვილებში რაიმე პათოლოგიური ცელილების არარსებობის დროს. მაგალითად, ფარულ დეპრესიას თან ახლავს ძნელად გადასატანი ტკივილები სხეულის სხეადასხევა აღგილებში, მათში პათოლოგიური პროცესების არარსებობის დროს. ამის გარდა, ცნობილია შემთხვევები ტკივილის შეგრძნების არარსებობისა, მაშინ როცა ადგილი აქვს ორგანოების ვრცელდა და დრმა დაზიანებებს, რაც შეინიშნება მაღალი ემოციური დაბაბულობის დროს. დადგინდა, რომ ეს პროცესი მრავალერმანენტურია და მასში ჩართულია ცნს-ის მრავალი სტრუქტურა. ისინი წარმოქმნიან ორგანიზმის ურთიანი ინტეგრაციული ანტინოციცეპტური ფუნქციის სხვადასხევა დონეს.

დღეისათვის თელიან, რომ ანალგეზიური ეფექტების წარმოშობაში ჩართულია ნეიროქიმიური მექანიზმები, ოპიოდური და სეროტონინერგული. ამასთან, სეროტონინერგული მექანიზმი უზრუნველყოფს მოკლევადიან ანალ-

გეტიკური ეფექტის განვითარებას, ხოლო ოპიოდური მექანიზმის მეშვეობით მიღწევება ხანგრძლივი ანალგეზია.

სხვადასხვა ადამიანის რეაქცია ტკივილზე მნიშვნელოვნად განსხვავდება ერთმანეთისაგან. ეს განსხვავება, ძირითადად, განპირობებულია იმ ნერვული მექანიზმით, რომლის საშუალებითაც ცნს ახდენს ტკივილის შეგრძნების დათრგუნვას.



სურ. 58. თავის და ზურგის ტკინის ანალგეზიური სისტემა.

A - შუა ტკინი; B - გაროლის ხიდი, C - მოგრძო ტკინი, D - ზურგის ტკინის სეგმენტი, a - ხილვის წყალსადენი, b - ხილვის წყალსადენი,

b - ხილვის წყალსადენის ირგვლივი რუხი ნივთიერება, c - შუა ტკინის ენეუფალინერგული ნეირონების აქსონბი, d - ნაკერის დიდი ბირთვი, e - სეროტონინერგული ნეირონების აქსონები, f - ზურგის ტკინის უკანა რქის ენეუფალინერგული ნეირონები.

ნერვულ მექანიზმს, რომელიც აკონტროლებს ტკივილის აფერენტულიას, ანალგეზიური სისტემა ეწოდება. ადამიანის ანალგეზიური სისტემა შედგება შემდეგი კომ-

პონენტებისაგან (სურ. 58):

I კომპონენტი ლოკალიზებულია ტვინის დეროს ზედა ნახევარში და მოიცავს სილვიის წყალსადენს, IV პარკუ- ჭის ირგვლივ მდებარე უბნებს და ნაკერის ბირთვებს:

II კომპონენტის წარმოადგენს პიპოთალამუსი;

III კომპონენტი წარმოდგენილია დიდი ტვინის ქერ- ქით;

IV კომპონენტი მოთავსებულია ზურგის ტვინის უკანა რქაში და შეიცავს ტკივილის შემაკავებელ კომპლექსს.

ბირველ დონეს წარმოადგენს ტვინის დერო: სილვიის წყალსადენი, IV პარკუჭის უბნები და ნაკერის ბირთვები. ნაკერის უკანა ბირთვის ელექტროსტიმულაცია (ცხოვე- ლებში იწვევს ანალგეტიურ ეფექტს. ეს ფენომენი ატა- რებს „სტიმულაციური ანალგეზიის“ სახელს.

ძლიერი მტკიცნეული გაღიზიანების საპასუხოდ, ნაკე- რის დიდ ბირთვში შუა ტვინიდან ჩამავალი ბოჭკოების პრესინაპსებიდან გამოიყოფა ენკეფალინი, რომელიც ააქ- ტივებს ნაკერის დიდი ბირთვის ნეირონებს. ამ უკანას- კნელთა ტრანსმიტერი სეროტონინია, რომელიც გა- მოიყოფა ზურგის ტვინის უკანა რქაში და ააქტივებს საინალურ ენკეფალინერგულ ნეირონებს. გამოიყოფილი ენკეფალინი მოქმედებს ტკივილის პირველადი აფერენ- ტების პრესინაპსებზე და იწვევს  $Cat^+$ -ის იონური არხების დახურვას და ამ უკანასკნელებიდან ადარ გამოიყოფა საკემარისი რაოდენობით ტრანსმიტერი, რის გამოც წყდება ტკივილის სიგნალების გადაცემა მეორე რიგის ნეირონებზე. ამრიგად, ტკივილის აფერენტაციის დათ- რგუნვა ანალგეზიური სისტემის მიერ ხორციელდება მე- თრადი ნეირონების პრესინაპსური შეკავებით.

ამრიგად, ტვინის დერო წარმოადგენს ტკივილის მგრძნობელობის პირველ დონეს, რომელიც ფუნქციონი- რებს, როგორც დეროვანი სუპრასაინალური ფილტრი, რომელიც ნოციცეპტურ სიგნალებს გამოაცალკევებს სა- ერთო სომატური აქტივობებიდან.

ტკივილის მგრძნობელობის კონტროლის მეორე დო- ნეს წარმოადგენს პიპოთალამუსი. გაუტკივარების ეფექტი მიღებული იყო პიპოთალამუსის ვენტრომედიალური და

დორსომედიალური ბირთვების ელექტრო სტიმულაციით: პიპოთალამურ ბირთვებს პირდაპირი კავშირები აქვთ ტვინის რეტიკულურ ფორმაციასთან, სილვიის წეალსაღვნის და IV პარკუჭის ირგვლივ მდებარე უბნებთან და ნაკერის ბირთვებთან.

პიპოთალამური რეგულაციის დონე თავისი ნეიროქიმიური ბუნებით არაერთგვაროვანია, სტიმულაციური ანალგეზია, რომელიც აღმოცენდება ლორსომედიალური ბირთვის გაღიზიანებით, ოპიოდური ბუნებისაა, ხოლო ვენტრომედიალური ბირთვის გაღიზიანების დროს აქტიურდება ცნს ადრენერგული მექანიზმები. ვენტრომედიალური ბირთვი წარმოადგენს უარყოფით ემოციურ ზონას, რომლის სტიმულაცია წარმოშობს უარყოფით რეაქციებს, რაც იწვევს სტრესის განვითარებას.

ამრიგად, პიპოთალამურის წარმოადგენს ტკიფილის მგრძნობელობის კონტროლის მეორე დონეს; ისევე როგორც დეროვანი დონე ტკიფილის მგრძნობელობის რეგულაციისა, პიპოთალამურის თავის მოქმედებას ახორციელებს ნეიროქიმიური მექანიზმებით - ადრენერგული და ოპიოდური. ტკიფილის მგრძნობელობის კონტროლის მესამე დონეს წარმოადგენს დიდი ტვინის ქერქი, ნაწილობრივ II სომატო-სენსორული ზონა, რომელსაც წამყვანი როლი ენიჭება ტვინის ანტინოციცეპტური სისტემის სტრუქტურების აქტივაციის მოდულაციაში.

ქერქის ეს უბანი ექსტრემალური ზემოქმედების ინფორმაციას იდებს უფრო ადრე, ვიდრე სხვა დანარჩენი უბნები და შეუძლია ანტინოციცეპტური სისტემის სტრუქტურების აქტივიზირება ადგეჭაბრური რეაქციის ფორმირებით დამაზიანებელ ქმედებაზე. II სომატოსენსორულ ზონას ტვინის დეროვანი დონის სტრუქტურებზე აქვს მეტად გამოხატული დაღმავალი ზემოქმედება, ამ ზონის სტიმულაცია იწვევს გამაუტკიფარებელ ეფექტს, იმ დროს როცა ანალოგიური სტიმულაცია დიდი ტვინის ქერქის სხვა ზონებისა იძლევა ნაკლებ გამოხატულ და მოკლევადიან გაუტკიფარებას.

დიდი ტვინის ქერქის ამ ზონის მოცილების შემდეგ შეუძლებელი ხდება აკუპუნქტურული გაუტკიფარება.

ანალგეზიური სისტემის კიდევ ერთი მეოთხე კომპონენტი მოთავსებულია ზურგის ტკინის უკანა რქაში, რომელიც შეიცავს ტკივილის შემაკავებელ კომპლექსს (იოსელიანი).

ცნს-ის ჩამოთვლილი სტრუქტურების გარდა ანტინოციცეპტურ სისტემაში ჩართულია მრავალი სხვა წარმონაქმნი: თაღამუსის სპეციფიკური და არასპეციფიკური ბირთვები, წითელი და კუდიანი ბირთვები, შუა და მოგრძო ტკინის რეტიულური ფორმაციის ბირთვები, ლურჯი ლაქა და სხვ. რომელთა როლი არასაკმარისადაა შესწავლილი.

ამრიგად, ანტინოციცეპტურ ფუნქციებს ახორციელებს ცენტრალური ნერვული სისტემის რიგი სტრუქტურები, მასში გაფანტული უჯრედოვანი ელემენტები, რომლებიც იღებენ მონაწილეობას ტკივილის მგრძნობელობის კონტროლზე. ამასთან ანტინოციცეპტური სისტემის ყველა დონის ზეგავლენა რეალიზდება ტკივილის ჩამხშობი მრავალი ნეიროქიმიური მექანიზმებით. ცნობილ ოპიდურ და სეროტონინერგულ მექანიზმებთან ერთად მონაწილეობენ დოფამინერგული, ქოლინერგული და ადრენერგული მექანიზმები, რომლებიც ერთვებიან ტკივილის მგრძნობელობის რეგულაციაში ცნს-ის სხვადასხვა დონეზე.

ტკივილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემის ურთიერთქმედება, როგორც ტკივილის მგრძნობელობის რეგულაციის მექანიზმი.

ნორმალურად ფუნქციონირებადი ორგანიზმის ანტინოციცეპტური სისტემა მდგომარეობს აქტიურობის განსაზღვრულ დონეზე. ჯანმრთელ ადამიანს, რომელიც არ განიცდის არაეითარი ტკივილის შეგრძნებას, ზურგის ტკინის სითხეში აქვს ენდორფინების და ენკეფალინების გარეული რაოდენობა. ცხოველებზე ექსპერიმენტით, რომლებიც შშვიდად ფხისელ მდგომარეობაში იმყოფებიან დარეგისტრირებულია ცნს-ის ყველა ანტინოციცეპტური ნეირონების განსაზღვრული ფონური აქტიურობა.

ნაჩევნებია, რომ ნოციცეპტური გამდიზიანებლების ზემოქმედებისას პირველად შეკავდება პიპოთალამუსის და ტვინის დეროს ანტინოციცეპტური ნეირონები და მხოლოდ ამის შემდეგ აქტიურდება ტკიფილის ანალიზატორების ნეირონები. ეს ფაქტორები მიანიშნებენ იმაზე, რომ ტკიფილის აგზნება აღმოცენდება არა მარტო ტკიფილის ანალიზატორის აქტივაციისას, არამედ ანტინოციცეპტური სისტემების შეკავების შედეგად. კარგად ცნობილია ექსპერიმენტული მონაცემები ტკიფილის შეგრძნების აღმოცენება ანტინოციცეპტური სისტემების დაზიანების ან დარღვევების დროს. ეს მიუთითებს იმაზე, რომ ორგანიზმში მუდმივად ხდება ტკიფილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემის ურთიერთქმედება. უკანასკნელი ახდენს მუდმივ ტონურ შეკავებას ტკიფილის ანალიზატორის ცალკეულ სტრუქტურებზე. შეკავების მოხსნამ შეიძლება მიგიყვანოს ჰიპერალგიის მდგომარეობამდე ან სპონგანური ტკიფილის შეგრძნების წარმოშობამდეც კი. ანტინოციცეპტური სისტემის მიერ ტონური შეკავების გავლენის გაძლიერება ტკიფილის ანალიზატორის სტრუქტურებზე იწვევს თანდაყოლილი ანალგიის განვითარებას - ტკიფილების შეუგრძნებლობას. საინტერესოა, რომ ასეთი ადამიანებისათვის ნალოქსონის შეუვანა იმ დოზებში, რომელიც მოქმედებს ჯანმრთელი ადამიანის ტკიფილის ზღვრბლზე, იწვევს ტკიფილის ზღურბლის 300%-ით დაქვეითებას და მიღის ტკიფილისმაგარი შეგრძნებების განვითარებამდე.

ამგვარად, ანტინოციცეპტური და ტკიფილის ანალიზატორის ურთიერთქმედება უზრუნველყოფს ორგანიზმის ტკიფილის შეგრძნების ზღურბლის ფორმირებას. გასათვალისწინებელია, რომ ანტინოციცეპტური სისტემის და ტკიფილის ანალიზატორის აქტიურობის დონე ინდიკირდულურია და ყოველ ორგანიზმს აქვს თავისი საკუთარი ოპტიმუმი. შეიძლება ითქვას, რომ ტკიფილის ზღურბლის დონეც მკაცრად ინდიკირდულურია. ამასთან, ტონური შეკავების გავლენა, რომელიც ხორციელდება ანტინოციცეპტური სისტემებით, რეალიზდება ცნნს-ის მრავალი ნეიროქიმიური სისტემებიდან, მათ შორის ოპიატური, სერო-

ტონინერგული და ადრენერგული.

ტკივილის ზღურბლის სიძიდე დამოკიდებულია ტკივილის ანალიზატორის და ანტინოციცეპტური სისტემების ურთიერთქმედებაზე და შეიძლება იყოს მოღულირებული აქტიურობის ცვლილების ხარჯზე არა მარტო ტკივილის ანალიზატორის აფერენტული სისტემით, არამედ ანტინოციცეპტური სისტემის აქტიურობის ხარჯზე. ხშირად ტკივილის ზღურბლი იცვლება ემოციური მდგომარეობის დროს, რომლებიც ემოციის სახეობიდან გამომდინარე ან ააქტიურებს ანტინოციცეპტურ სისტემას (აგრესია, მრისსხანება), და ამაღლებს ტკივილის ზღურბლს, ან აქვეთებს მის აქტიურობას (შიში), რაც გამოიხატება ტკივილის ზღურბლის დაქვეითებით.

ტკივილის შეგრძნების ზღურბლის ფორმირების გარდა, ანტინოციცეპტური სისტემა ასრულებს ტკივილის ანალიზატორის აფერენტული სისტემის „შემზღვეველ“ როლს. ეს გამოიხატება მომატებული შეკავების გავლენაში, რომელიც ჩანს ანტინოციცეპტური სისტემის ზურგის ტენის გადამრთველ ნეირონებზე ნოციცეპტური სტიმულის ძალის მატების პასუხად: რაც უფრო ძლიერია ნოციცეპტური ზემოქმედება, მით უფრო ძლიერია ანტინოციცეპტური სისტემის შემაკავებელი გავლენა. ამგარად, ანტინოციცეპტური სისტემა წინააღმდეგობას უწევს ნოციცეპტური აგზების განვითარებას ორგანიზმისთვის საზიანო ერიტიკულ დონეზე მაღლა. რა თქმა უნდა, ამ შეზღუდვას აქვს თავისი ზღვარი და ორგანიზმზე ძლიერი მტკიცნეული ზემოქმედების დროს ანტინოციცეპტურ სისტემას არ შეუძლია შეასრულოს თავისი შემზღვეველი ფუნქცია, რაც იწვევს კიდევ მტკიცნეული შოკის განვითარებას.

მაშასადამე, ანტინოციცეპტური სისტემის ფუნქციებს წარმოადგენს: ტკივილის ზღურბლის რეგულაცია, ტკივილის ანალიზატორის აგზების დონის შეზღუდვა, ინფორმაცია ორგანიზმზე მოქმედი გამდიზიანებლის ნოციცეპტურ ბუნებაზე.

ამრიგად, ორგანიზმის ტკივილის მგრძნობელობა დამოკიდებულია ყველა ფუნქციური მექანიზმების როგორც

ტკივილის ანალიზატორის, ასევე ანტინოციცეპტური სის-  
ტემის ურთიერთქმედებაზე, რომლებსაც შეუძლიათ გააძ-  
ლიერონ, ან შეასუსტონ ერთმანეთი. ტკივილის ანალიზა-  
ტორი და ანტინოციცეპტური სისტემა შედიან ერთ ფუნ-  
ქციურ სისტემაში, რომელიც მიმართულია ორგანიზმის  
მთლიანობის შენარჩუნებაში. მოცემული სისტემის ნორ-  
მალური ფუნქციონირება შესაძლებელია მხოლოდ ორივე  
ურთიერთმოქმედი ნაწილის აქტიურობის შენარჩუნებისას.

## თავი VI. უსიძოვიზიოლოგია

### თავის ტვინის ინტებრაციული მოძმედება

დასწავლა და მეხსიერება

ეპოლუციური განვითარების მაღალ საფეხურზე მყოფი ხერხემლიანი ცხოველები მემკვიდრეობით იღებენ სხვადასხვა სირთულის რეფლექსურ მექანიზმებს. გარე-მოსთან ორგანიზმის ურთიერთობის ყველა კონკრეტულ შემთხვევაში სათანადო რეფლექსები ერთიანდება კორ-დინირებულ აქტებად და ვლინდება გარკვეული ქცევების სახით. მაგრამ ზრდასრულ ცხოველთა ქცევების მრავალ-ფეროვნება არ ამოიწურება იმ რეაქციებით, რომლებიც ცხოველებს დაბადებითეუ დაჟყვება. ონტოგენეზის პოს-ტნატალურ პერიოდში მიღებული მდიდარი გამოცდი-ლების საფუძველზე მათ დამატებითი რეფლექსები უმუ-შავდებათ. ახლად შეძენილი რეფლექსებით კიდევ უფრო მრავალფეროვანი ხდება ცხოველის ქცევა, რაც აადვი-ლებს მის შეგუებას გარემოს ცვალებად პირობებთან.

ქცევის შეგუებით ცვლილებას, რომელიც განპი-რობებულია ცხოველის ინდივიდური გამოცდილებით, დასწავლა ეწოდება.

დასწავლის პროცესთან მჭიდრო კავშირშია მეხსიე-რება. სწორედ მეხსიერების საშუალებით გროვდება წარ-სული გამოცდილება, რომლის საფუძველზეც ხდება ქცე-ვის შეგუებითი ცვლილებები. აღნიშნული ფუნქციის გამო მეხსიერებას შემდგენაირად განმარტავენ:

მეხსიერება არის წარსული გამოცდილების შესახებ ინფორმაციის შენახვა და ამოკითხვა.

დასწავლა და მეხსიერება, ისევე როგორც ნებისმიე-რი ფსიქიკური მოვლენა, დაკავშირებულია ცნს-თან. ცნობილია, რომ ცნს-ში ნეირონთა ფუნქციური კომპლექ-სები სპეციფიკურ ხერკულ წრეებს ქმნის, სადაც ნეირო-ნები სინაპებით არის ერთმანეთთან დაკავშირებული. ნე-იროფიზიოლოგთა უმეტესობის ვარაუდით სწორედ ამ სი-ნაპების პლასტიკური ცვლილებები უნდა ედოს საფუძ-

ვლად დასწავლასა და მეხსიერებას.

მეხსიერების არსი და ფორმები. მრავალი საგანი ან მოვლენა ისე შემოინახება მეხსიერებაში, რომ ზოგჯერ ვერც კი ვგრძნობთ მას. პიპნოზით ან რაიმე სხვა ზემოქმედებით ზოგჯერ ხერხდება ისეთი მოვლენების გახსენება, რომელიც დიდი ხანია დავიწყებული იყო. ასეთი ფაქტები დაედო საფუძვლად მეხსიერების კვალის ოქორიას. ამ ოქორის მიხედვით გარეშე ობიექტის აღქმა თავის ტვინში იწვევს საეციფიკურ ცვლილებებს, რომლებიც შემოინახება აღქმული ობიექტის კვალის სახით. სათანადო ნერვული შექანიზმებით თავის ტვინს შეუძლია ამ ცვლილებების ხელახლა გამოწვევა, რის შედეგადაც „კვალი“ გაცნობიერებულ მეხსიერებად იქცევა. აღნიშნულ „ქვალს“ ანუ ენგრამას ხშირად ადარებენ მაგნიტურ ფირზე ჩანაწერს, რომლის რეპროდუქცია შესაძლებელია სურვილისამებრ.

მეხსიერება როგორი ფენომენია. იგი შეიძლება სამ ბლოკად დაიყოს: 1. კვალის ფიქსაცია (როცა ხდება აღქმული მოვლენის კვალის გამყარება ანუ კონსოლიდაცია), 2. კვალის რეტენცია (შექახვა) და 3. კვალის რეპროდუქცია (ამოკითხვა).

ცხოველები გარეშე საგნებს და მოვლენებს სხვადასხვა პირობებში აღიქვამენ. ამიტომ მათ ნერვულ სისტემაში კვალის დაფიქსირების მოლექულური საფუძველი და რეტენციის ხანგრძლივობა შეიძლება განსხვავებული იყოს. იმის გამო, რომ მეხსიერების ფორმების შესახებ ავტორთა შორის ერთიანი აზრი არ არსებობს, მიზანშეწონილია მეხსიერების იმ ორი ფორმის განხილვა, რომლებიც საყოველოთაოდაა აღიარებული. ეს ფორმებია: მოკლევადიანი და გრძელვადიანი მეხსიერება.

მეხსიერება მოკლევადიანია იმ შემთხვევაში, როცა აღქმული მოვლენის კვალი ინახება მცირე ხნით და მისი რეპროდუქცია შესაძლებელია მხოლოდ რამდენიმე წამის ან რამდენიმე წუთის განმავლობაში.

გრძელვადიანია მეხსიერება, როცა აღქმული მოვლენების კვალი ინახება ხანგრძლივად, ზოგჯერ მთელი სიცოცხლის განმავლობაშიც კი.

მეხსიერების მოლექულური საფუძვლები ჯერ დადგნილი არ არის. ვარა უდობენ, რომ მოკლევადიანი მეხსიერება დაკავშირებული უნდა იყოს გააქტივებულ ნერვულ წრეებში სინაპსების პოსტტეტანურ პოტენციაციასთან. გრძელებადიანი მეხსიერება კი, არსებული ვარაუდის მიხედვით, განპირობებული უნდა იყოს გააქტივებულ ნერვულ წრეებში მომხდარი სტრუქტურული ცვლილებებით.

### დასტავლის ზორმები

უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე გამოვლენილია დასწავლის რამდენიმე ფორმა, რომლებიც ერთმანეთისაგან განსხვავდება არამარტო დასწავლის მიმდინარეობით, არამედ მიღებული შედეგითაც ანუ ათვისებული ქცევების ნაირგვარობით. დღეისათვის დასწავლის შემდგენ ფორმებია ცნობილი: 1. იმპრიტინგი (შთაბეჭდვა), 2. ლატენტური (ფარული) დასწავლა, 3. ვიქარული (სხვაზე დაკვირვებით) დასწავლა და 4. ასოციაციური დასწავლა.

იმპრიტინგი. იმპრიტინგი კლინიდება მხოლოდ ადრეული პოსტნატალური ონტოგნეზის გარეულ მონაკვეთში. თუ ამ კრიტიკულ პერიოდში არ განხორციელდა შთაბეჭდვა, მაშინ სათანადო ქცევის შემდგომი განვითარება მეტნაკლებად ირდვევა. იმპრიტინგი დიდ როლს თამაშობს ინდივიდის სიცოცხლეში. მასზეა დამოკიდებული მშობლებთან მიჯაჭვის ბიოლოგიური მოვლენა. ახალშობილი ორგანიზმების მიჯაჭვა იმპრიტინგის გზით შეიძლება მოხდეს არაცოცხალ საგნებთანაც კი, თუ ეს საგნები ფორმის მიხედვით მსგავსებას ისენს მშობელ ინდივიდებთან. მაგალითად, თუ ახლად გამოჩეკილი წიწილის მხედველობის არეში ბურთი მოძრაობს, ხდება წიწილას მიჯაჭვა მასთან. ამის შემდეგ იგი ისევვე დასდევს ბურთს, როგორც წვეულებრივ პირობებში - კრუხს.

იმპრიტინგი შეიძლება განხორციელდეს არამარტო მხედველობითი, არამედ სმენითი, ყნოსვითი და სხვა ანა-

ლიზატორების საშუალებითაც. ამის კარგ მაგალითს წარმოადგენს მგალობელი ფრინველების მიერ გალობის დასწავლა. თუ „მრავალ მუხლიანი“ (მრავალფეროვანი) გალობის დასწავლა არ მოხდა ბარტყობის პერიოდში, მაშინ ასეთი ფრინველის გალობა მნიშვნელოვნად „პრიმიტიული“ რჩება.

**ლატენტური დასწავლა.** დასწავლის თავისებური ფორმა ვლინდება, როცა ცხოველს (მაგ. თაგვს) ათავსებენ ლაბირინთში. ასეთ პირობებში თაგვი ცდილობს თავი დააღწიოს ლაბირინთს და გარევეული ხნის შემდეგ ახერხებს კიდეც ლაბირინთიდან გამოსვლას. მთელ ამ პერიოდში არ მჟღავნდება დასწავლის არავითარი ნიშნები. მაგრამ როგორც ირკვევა, აღნიშნულ სიტუაციაში ცხოველის ტვინში ხდება გარევეული ცვლილებები, რომელიც ლატენტური ანუ ფარული დასწავლის ხასიათს ატარებს. ამას ამტკიცებს ის ფაქტი, რომ თუ ამ ცხოველს კვლავ მოვათვესებთ ანალოგიურ ლაბირინთში, იგი უფრო ადგილად გადაწყვეტს მის წინ დასმულ ამოცანას - გაცილებით უფრო მაღალ დააღწევს თავს ლაბირინთს.

**გიგარული დასწავლა.** რაიმე მარტივი რეაქციის ან რთული ქცევის დასწავლა შეიძლება განხორციელდეს არა მარტო საკუთარი გამოცდილების საფუძველზე, არა-მედ სხეის მოქმედებაზე დაკეირვებითაც. დასწავლის ეს ფორმა ეფექტურია ადამიანებში; გაცილებით ძნელად ვლინდება უმაღლეს ჟექტოფიზიკურებში და საერთოდ არ ახასიათებს დაბალი განვითარების ხერხემლიანებს - მით უმეტეს უხერხებელობებს.

**სოციაციური დასწავლა.** ასოციაციურ დასწავლას საფუძვლად უდევს ორი გამდიზიანებლის მოქმედების შეუდლება, რაც საეციფიურ ცვლილებებს იწვევს თავის ტვინის შესაბამის უბნებში. ასოციაციური დასწავლა არ არის ერთგვაროვანი. მასში დასწავლის სამ ქვეტის გამოყოფენ: 1. პირობითრეფლექსურს, 2. სატისმიერს და 3. უარყოფით ემოციურს (ანუ ავერსიულს).

**პირობითრეფლექსური დასწავლა.** პირობითრეფლექსური დასწავლა შეიძლება ორგვარად მიმდინარეობდეს.

დასწავლის ერთი ფორმა, რომელსაც რესპონდენტულს უწოდებენ, აღმოჩენილ იქნა მე-20 საუკუნის დასაწყისში. ი. პავლოვის მიერ. ასეთი დასწავლის შედეგად ცხოველს უმუშავდება ახალი ტიპის რეფლექსი, რომელსაც კლასიკურ პირობით რეფლექსს უწოდებენ.

პირობითრეფლექსური დასწავლის მეორე ფორმა ოპერანტულის სახელით არის ცხობილი, ვინაიდან დასწავლის პროცესში თვითონ ცხოველი მონაწილეობს აქტიურად. იგი ეჩვევა გარეჭეული მოტორული აქტის შესრულებას, რომლის დახმარებითაც წევეტს მის წინ დასმულ ამოცანას. ასეთ პირობებში გამომუშავებულ რეაქციას ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი ეწოდება.

### თანდაყოლილი და შემძიმელი რეზლემსები

ცხოველს, რომელსაც მოცილებული აქტები დიდი ტენის ქერქი, შეუძლია განახორციელოს მხოლოდ ისეთი რეფლექსური აქტები, რომელთა ნერვული მექანიზმები მას დაბადებითვე აქტებს და რომლებიც ცხოველთა მოცემულ სახეობას გამოუშავდა ფილოგნეზური განვითარების პროცესში. ასეთი რეფლექსების გამოვლენისათვის სრულიად არ არის საჭირო ინდიგიდის პირადი გამოცდილება. ამიტომ უწოდებენ მათ თანმობილ რეფლექსებს ანუ, ი. პავლოვის ტერმინლოგიით, უპირობო რეფლექსებს.

თანმობილი რეფლექსები შედარებით მცირებიცხოვანია და ეერ უზრუნველყოფს ორგანიზმის შეგუებას გარე სამყაროს მრავალფეროვან და ცვალებად პირობებთან. გარე პირობებთან ორგანიზმის შეგუებისათვის ძირითადი მნიშვნელობა აქტებს იმ რეფლექსურ აქტებს, რომლებიც დამატებით გამოუშავდებათ ცხოველებს პირადი გამოცდილების საფუძველზე და რომლებსაც ი. პავლოვი პირობით რეფლექსებს, ხოლო ი. ბერიტაშვილი ინდიგიდური გამოცდილებით შეძენილ რეფლექსებს უწოდებდა.

### საორიენტაციო რეზლემსის პრინციპები

ნებისმიერი მოდალობის უჩვეულო, მაგრამ არადამაზიანებელი გაღიზიანება ცხოველში დამახასიათებელ რეაქციას იწვევს, რაც გამოიხატება: ცხოველის დაყურადებით, ყურებისა და ნესტონების მოძრაობებით, თავის, თვალებისა და ზოგჯერ მოელი ტანის მიბრუნებით გამდიზიანებლისაკენ. ეს რეაქცია თავდაცვითი ხასიათის არ არის, რადგან გაღიზიანება დამაზიანებელი არ იყო. ცხოველიც არავითარ აგერსიულ მოძრაობას არ ამჟღავნებს. პირიქით, იგი შეიძლება მიუახლოვდეს კიდეც გამდიზიანებელს... დაუნოსოს ან შეეხოს მას. მაშასადამე, ცხოველი არ გაურბის გაღიზიანებას, არამედ ცდილობს უკეთ აღიქვას იგი და „გაერკვეს“ მის რაობაში. ასეთ რეაქციას საორიენტაციო რეფლექსს უწოდებენ. ი. პაკლოვი მას ხატოვნად „რა არის რეფლექსს“ უწოდებდა იმის აღსანიშნავად, რომ ცხოველის ქცევა მიმართულია გაღიზიანების არსის გამოსაქველევად.

ტუმუმწოვარ ცხოველებში თითქმის ყველა საორიენტაციო რეფლექსი დიდი ტვინის ქერქის მონაწილეობით ხორციელდება. ცნობილია, რომ დეკორტიკაციის ანუ დიდი ტვინის ქერქის მოცილების შემდეგ ძაღლებსა და ქარებს უქრებათ საორიენტაციო რეფლექსები. შედარებით დაბალ საფეხურზე მდგომ ხერხემლიანებში, რომელთაც დიდი ტვინის ქერქი სუსტად აქვთ განვითარებული, საორიენტაციო რეფლექსი შეიძლება აღმოცენდეს დეკორტიკაციის შემდეგაც. უფრო დაბალ ხერხემლიანებს, როგორიცა თევზები და ამფიბიები, საერთოდ არ ახასიათებთ საორიენტაციო რეფლექსები.

საორიენტაციო რეფლექსის თავისებურება. უჩვეულო გაღიზიანებით გამოწვეული საორიენტაციო რეფლექსი სწრაფად შესუსტდება და გაქრება კიდეც, თუ ეს გადიზიანება ზედიზედ რამდენჯერმე განმეორდება. გარკვეული ხნის შემდეგ იგივე გაღიზიანება კვლავ გამოიწვევს საორიენტაციო რეაქციას, მაგრამ ამ შემთხვევაში იგი კიდევ უფრო მაღლე გაქრება გაღიზიანების განმეორების საპასუხოდ. ასე ხდება მუდამ, თუ საორიენტაციო რეაქციას თან არ სდევს ცხოველისათვის ბიოლოგიურად მნიშვნე-

დოვანი ეფექტი: საკვების მიღება, დამაზიანებელი აგენტისაგან განრიცება და სხვა. იმ შემთხვევაში კი, ორცა უჩვეულო გაღიზიანება, ორგანიზმისათვის სასარგებლო უფექტს იწვევს, მაშინ საორიენტაციო რეფლექსი ძლიერდება და მომდევნო სუსტ გაღიზიანებაზე ცხოველი მძლავრად რეაგირებს.

უჩვეულო გაღიზიანება ადამიანებშიც იწვევს საორიენტაციო რეფლექსს, რომელიც სუსტდება და ქრება ამ გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად. საყურადღებოა, რომ ჩაქრობას განიცდის საორიენტაციო რეფლექსის ყველა კომპონენტი, როგორც სომატური და ჰეგეტიატიური რეაქციები, ისე კლექტროგრაფიული კორელატები. ასე მაგალითად, მოსვენების მდგომარეობაში მყოფი მდვინარი ადამიანის კლექტროენცეფალოგრამა, ძირითადად, წარმოდგენილია ა აქტივობით (8-13ტც). უჩვეულო მოულოდნელი გაღიზიანება საორიენტაციო რეაქციას იწვევს მასში, რაც გამოვლინდება: კუნთური ტონუსის ამაღლებით, გულის ცემის გახშირებით, ეგ-ში ა ტალღების გაქრობით და მათ ნაცვლად მ აქტივობის (14-30ტც) გაჩენით. გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად სუსტდება და ქრება არამარტო სომატური და ჰეგეტიატიური რეაქციები, არამედ კლექტროგრაფიული უფექტიც - გაღიზიანება აღარ იწვევს ა აქტივობის გაქრობას ანუ ალფა-ბლოკადას.

გაღიზიანების მიმართ შეჩვევის მოვლენას პაბიტუაცია ეწოდება. ზოგიერთი მკვლევარი პაბიტუაციას „უარყოფით“ დასწავლასთან აიგივებს, რადგან მათი აზრით ცოცხალი ორგანიზმი სწავლობს, რომ ამ გაღიზიანებას მისთვის არაეთარი მნიშვნელობა არა აქვს.

„უპირობო“ და „პირობითი“ გაღიზიანების არსი. ტერმინი „უპირობო გაღიზიანება“ ი. პავლოვს კუთვნის. იგი ამ ტერმინს აბსოლუტური მნიშვნელობით არ ხმარობდა. ნებისმიერი გაღიზიანება მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ შეიძლება იყოს „უპირობო“. მაგალითად, კლექტრული დენის პირველივე მოქმედება ორგანიზმზე თავდაცვითი რეაქციების აღვრას იწვევს, ამიტომ იგი „უპირობო გაღიზიანებაა“ დაცვითი რეფლექსისათვის.

ამავე მიზეზით, საკვების მოხვედრა პირის ღრუში „უპი-რობოა“ ქვებითი რეფლექსისათვის, კაშაშა სინათლე კი - გუგის რეფლექსისათვის და ა.შ.

ამრიგად, ნებისმიერი რეფლექსის მიმართ უპირობო გამდიზიანებელი ეწოდება ისეთ აგენტს, რომელიც ამ რეფლექსს იწვევს თანშობილი ნერვული მქანიზმებით.

უარღობითი მნიშვნელობა აქს აგრეთვე ტერმინს - „ინდიფერენტული გამდიზიანებელი“. ასილუტურად ინდიფერენტული გამდიზიანებელი არ არსებობს, რადგან გარეშე აგენტი თუ არავითარ ეფექტს არ იწვევს ორგანიზმში, იგი არც არის გამდიზიანებელი. გაღიზიანება შეიძლება ინდიფერენტული იყოს მხოლოდ კონკრეტული რეფლექსის მიმართ. ასე, მაგალითად, თავდაცვის რეფლექსის გამომწვევი მტკიცნებული გადიზიანება ინდიფერენტულია კვებითი რეაქციების მიმართ. საკვების მიღება კი ინდიფერენტულია დაცვითი რეფლექსისათვის.

მაშასადამე, ნებისმიერი რეფლექსისათვის ინდიფერენტულია ყველა ის გამდიზიანებელი, რომელიც არ იწვევს ამ რეფლექსს ცხოველის წინასწარი გამოცდილების გარეშე.

### კლასიკური აირობითი რეზლუსები

როცა უჩვეულო გამდიზიანებლის რამდენჯერმე მოქმედებას თან სდევს ცხოველისათვის რაიმე ბიოლოგიურად მნიშვნელოვანი ეფექტი, მაშინ არამარტო გაძლიერდება საორიენტაციო რეაქცია, არამედ გამომუშავდება ახალი რეაქცია, რომელსაც პირობითი რეფლექსი ეწოდება. მაგალითად, ელექტროზარის ხმა ცხოველში არ იწვევს კვებით რეაქციებს: ლოკას, ნერწყვის გამოყოფას და ა.შ. ზარის ხმა, ისევე როგორც ყველა სხვა უჩვეულო გამდიზიანებელი, მხოლოდ საორიენტაციო რეფლექსს აღძრავს, რომელიც გამდიზიანებლის ხშირი განმეორების შემდეგ თანდათან სუსტდება და ბოლოს ქრება კიდეც. მაშასადამე, ელექტროზარი კვებითი რეფლექსისათვის ინდიფერენტული გამდიზიანებელია მაგრამ თუ ელექ-

ტროზარს მოჰყვება ცხოველის კვება (ე.ი. „ინიდფირენტული“ გამღიზიანებელი შეუძლებელი „უპირობოს“) და ეს პროცედურა განმეორდება რამდენჯერმე, მაშინ ელექტროზარი შეიძენს კვებითი რეფლექსის გამოწვევის უნარს ანუ გადაიქცევა „პირობით გამღიზიანებლად“.

ინდიფერენტული და უპირობო გაღიზიანებათა შეუძლების საფუძველზე შესაძლებელია გამოვიმუშაოთ არამარტო კვებითი რეფლექსი, არამედ თავდაცვითი ხასიათის პირობითი რეფლექსიც. ამისათვის „უპირობო“ გამღიზიანებლად უნდა გამოვიყენოთ ცხოველის მტკიცნეული გაღიზიანება.

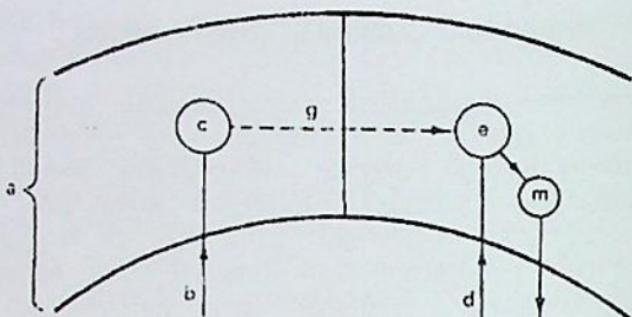
#### პირობითი რეფლექსის გამომუშავების პირობები.

კლასიკური პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია, რომ „ინდიფერენტული“ გაღიზიანება დროში რამდენადმე წინ უსწრებდეს „უპირობო“ გაღიზიანებას.

მეორე აუცილებელი პირობაა სათანადო მოტივაციის არსებობა. ალიმენტარული (კვებითი) პირობითი რეფლექსის გამოსამუშავებლად აუცილებელია, რომ ცხოველს პქონდეს კვებითი მოტივაცია და შიმშილის ემოცია, მაძღარ ცხოველს კვებითი პირობითი რეფლექსი არ უმუშავდება. სათანადო მოტივაციის არსებობა აუცილებელია აგრეთვე თავდაცვითი პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის. მაგრამ ასეთი მოტივაცია ნორმალურ ცხოველებს ყოველთვის აქვთ. მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა რაიმე მიზეზის გამო დაქვეეთებულია სათანადო ემოციისა და მოტივაციის გამომწვევი ნერვული ცენტრების აქტივობა, საკმაოდ ძნელდება და შეუძლებელიც კი ხდება თავდაცვითი პირობითი რეფლექსის გამომუშავება. ასე მაგალითად, ნარკოზის ან ბუნებრივი ძილის დროს პირობითი რეფლექსის გამომუშავება, როგორც წესი, არ ხდება.

პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას საფუძვლად უდევს თავის ტკინში ინდივიდუალური და უპირობო გაღიზიანებათა მიმღებ ნერვულ კომპლექსებს შორის ახალი უზრუნველყოფით ნერვული კავშირების დამყარება, რომელთაც დროებით კავშირებს უწოდებენ. ეს სახელწოდება იქნიან წარმოდგება, რომ აღნიშნული ნერვული კავშირები ცხოველებს დაბადებითოვე არ გააჩნიათ და იგი უკითარდებათ მხოლოდ ინდივიდური გამოცდილების საფუძველზე. ცხოველებს ასეთი კავშირები ენახებათ გარეული ხნის განმავლობაში. თუ მომდგრინ დღეებში არ გაიმორდა აღნიშნულ გაღიზიანებათა შეუდლება, დროებითი კავშირი შესუსტდება და ბოლოს გაქრება კიდევ პარიგად, დროებითი კავშირის ხანგრძლივი უმოქმედობის შედეგად პირობითი რეფლექსი ირღვვევა. ამ მოვლენას რეფლექსის ჩაქრობას უწოდებენ. პირობითი რეფლექსის ჩაქრობა მნიშვნელოვნად სქარდება და ხშირად ერთი საცდელი დღის განმავლობაში მიიღწევა, თუ პირობითი გამდიზიანებელი სისტემაგრიუად მოქმედებს უპირობო გაღიზიანებასთან შეუდლების გარეშე.

**დროებითი ქავშირების სტრუქტურა.** ი. პავლოვის მიხედვით დროებითი ქავშირები მყარდება ინდივიდუალუ-  
ლი და უმირობო გადაზიანებათა ქერქულ საპროექციო  
ზონებს შორის. დროებითი ქავშირის ჩართვის მექანიზმი  
ი. პავლოვს ასე წარმოედგინა: პერიფერიული გადაზია-  
ნების საასეუხოდ ქერქულ საპროექციო ზონაში ვითარ-  
დება აგზების პროცესი, რომელიც განიცდის ირადიაცი-  
ას, ე. ე. ვრცელდება ქერქის შეზობელ უბნებზეც. ორი ანა-  
ლიზატორის სინქრონული აგზების შემთხვევაში ადგი-  
ლი აქვს ორი ქერქული კერიდან ირადირებული აგზების  
ერთმანეთან შეხვედრას, რაც განაპირობებს ამ ორ კერას  
შორის ნერვული ქავშირის გაჩენას - დროებითი ქავში-  
რის ჩართვას (სურ. 59).



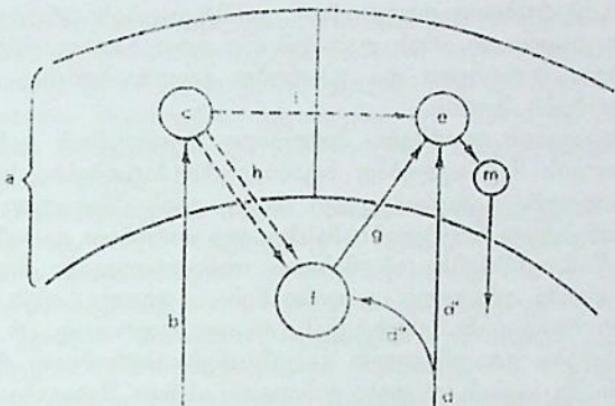
სურ. 59. ორკომპონენტიანი დროებითი კავშირის პიპოთეზური სქემა.  
 а - დიდი ტვინის ქერქი, б - „ინდიფერენტული“ იმპულსაცია, ც - „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, დ - „უპირობო გაღიზიანების“ იმპულსაცია, ე - „უპირობო გაღიზიანების“ საპროექციო ზონა ქერქში, თ - სათანადო მოტორული უბანი ქერქში,  
 გ - დროებითი ნერგული კავშირი.

დროებითი კავშირი მით უფრო მტკიცეა და ნატიფი, რაც უფრო მეტჯერ მოხდება აღნიშნული ქერქული ზონების სინკრონული აგზნება, ე.ი. რაც უფრო მეტჯერ შეუძლებება პირობითი გაღიზიანება უპირობოს.

ამრიგად, ი. პავლოვის სქემის თანახმად, დროებითი კავშირის პრინციპული სტრუქტურა ორკომპონენტიანია და წარმოდგენილია პირობითი და უპირობო გაღიზიანებების ქერქული საპროექციო ზონებით.

თანამედროვე პიპოთეზის მიხედვით დროებითი კავშირების სტრუქტურა უფრო რთულია და სამ კომპონენტს შეიცავს (სურ. 60).

როგორც ზემოთ იყო აღნიშნული, პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისათვის აუცილებელია სათანადო მოტივაციის არსებობა. მაგალითად, ალიმენტარული პირობითი რეფლექსის გამომუშავება შესაძლებელია მხოლოდ ცხოველის მშიერ მდგომარეობაში, როცა მას საკვების მიღების მოტივაცია და შიმშილის ემოცია აქვს.



სურ. 60. სამკონტაქტო დროებითი კავშირის პიპოვზური სქემა.  
 а - დიაზო ტეინის ქერქი, б - „ინდიფერენტული“ იმპულსაცია, გ - „ინდიფერენტული“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, დ - „უპირობო“ იმპულსაცია, დ' - ქერქული აფერენტული იმპულსაცია, გ" - აფერენტული იმპულსაცია პიპოვალამუსისქნ, ე - „უპირობო“ გაღიზიანების საპროექციო ზონა ქერქში, ფ - „უპირობო“ გაღიზიანების მიმღები სტრუქტურა პიპოვალამუსში, გ - ნერვული კავშირი, ჰ - დროებითი კავშირი, ი - დროებითი ქერქული კავშირი, მ - მოტორული უბანი ქერქში.

ასეთ ცხოველში საცვების მოხევდრა პირის დრუში, უპირველეს ყოვლისა, იმ ნერვული კომპლექსების აქტივობის გაზრდას გამოიწვევს, რომლებიც განაპირობებენ შიმშილის ემოციისა და სათანადო მოტივაციის გაძლიერებას. ამ უკანასკნელთა ბაზაზე შეიქმნება დრაივი, რომელიც ჩართავს მოტორულ და გეგეტატიურ რეაქციების ჯაჭვების საკვების მისაღებად, ე.ი. გამოვლინდება ევებით-მოძრაობითი უპირობო რეფლექსი. თუ უპირობო რეაქციას წინ უსწრებს რაიმე ინდიფერენტული გაღიზიანება (მაგ. ელექტროზარის მოქმედება) და ეს კომბინაცია რამდენჯერმე მეორდება, მაშინ ელექტროზარი სიგნალურ მნიშვნელობას იქნება და პირობით გამდიზანებლად გადაიცვევა. ამის შემდეგ, ზარის იზოლირებული მოქმედებაც გააძტივებს შიმშილის ცენტრს, რასაც მოპყვება კვებითი რეაქციის გამოვლენა ზემოთ აღწერილი მექა-

ნიზმით. პირობითი რეფლექსის განმტკიცების პროცესში გამორიცხული არ არის დამატებითი დროებითი კავშირის დამყარება პირობითი და უპირობო გაღიზიანებათა ანალიზატორებს შორის.

**შეკავების ფორმები.** პირობითი რეფლექსის გამოვლენისათვის მეტნაკლებად სტაბილური პირობებიდან საჭირო. ზოგჯერ გარემომცველი სიტუაციის შეცვლაც კი დამაკნინებლად მოქმედებს მასზე, თუ პირობით გაღიზიანებას წინ უსწრებს (ან მასთან თანადროულად მოქმედებს) რამე უჩვეულო გაღიზიანება, ადგილი აქვს პირობითი რეაქციის შესუსტებას, ან იგი საერთოდ არ გამოვლინდება. ე.ი. უჩვეულო გაღიზიანება პირობითი რეფლექსის შეკავებას იწვევს. ვინაიდან ასეთი შეკავება გამოიწვევა უჩვეულო გაღიზიანების პირველივე მოქმედებით და არ საჭიროებს წინასწარ გამომუშავებას, ი. პავლოვმა მას გარეგანი შეკავება უწოდა.

გარეგანი შეკავების მქანიზმი მას შემდეგნაირად პქონდა წარმოდგენილი, რომ უჩვეულო ძლიერი გაღიზიანება ქერქის სათანადო უბანში ინტენსიური აგზზნების კერას ქმნის, რომელიც შემაკავებლად მოქმედებს პირობითი რეფლექსის ნერვულ მექანიზმებზე.

შეკავების ფორმას, რომელიც ვითარდება ქერქში პირობითი გაღიზიანების რამდენჯერმე განმეორების შედეგად, როცა მას არ უუდლდება უპირობო გაღიზიანება, ი. პავლოვმა შინაგანი ანუ პირობითი შეკავება უწოდა.

**ქლასიგური** პირობითი რეფლექსების ტიპები. თუ პირობითი რეფლექსის გამომუშავება ისეთი წესით ხდება, რომ ინდიურენტულ გაღიზიანებას რამდენიმე წამის შემდეგ თან ერთვის უპირობო გაღიზიანება, მაშინ ვითარდება ე.წ. თანადროული პირობითი რეფლექსი. თანადროული რეფლექსი იმით ხასიათდება, რომ იგი პირობითი გაღიზიანების დაწყებიდან მცირე ფარული პერიოდით ვლინდება. მაგრამ თუ უპირობო გაღიზიანება მაშინვე არ ერთვის პირობით გაღიზიანებას, არამედ მოქმედებას იწყებს გარეგეული ხნის (50-60 წმ) შემდეგ, მაშინ გამომუშავდება პირობითი რეფლექსი, რომელიც შედარებით დიდი ფარული პერიოდით (50-60 წმ) ვლინდება.

ასეთ პირობით რეფლექსის ი. პავლოვმა მოგვიანო რეფლექსი უწოდა. ხაურადღებოა, რომ აღნიშნული წესით მუშაობის დროსაც თავდაპირველად თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი ვლინდება და მხოლოდ შეუძლებათა მრავალჯერადი განმეორების შემდეგ ყალიბდება მოგვიანო რეფლექსი.

შესაძლებელია ისეთი პირობითი რეფლექსის გამომუშავებაც, როცა რეფლექსური რეაქცია იწყება არა პირობითი გაღიზიანების პერიოდში, არამედ მისი შეწყვეტიდან რამდენიმე ხნის შემდეგ. ასეთ რეფლექსს მიმყოლ ანუ კვალის პირობით რეფლექსს უწოდებენ. კვალის რეფლექსი გამომუშავდება იმ შემთხვევაში, თუ ყოველი შეუძლების დროს უპირობო გამდიზიანებელი ცხოველზე მოქმედებს პირობითი გაღიზიანების დამთავრებიდან გარკვეული ხნის შემდეგ. აქაც, გამომუშავების პირველ სტადიაზე თანადროული ტიპის პირობითი რეფლექსი მიიღება, რომელიც გაღიზიანებათა მრავალჯერადი შეუძლების შემდეგ გადაიქცევა მიმყოლ ანუ კვალის რეფლექსად.

**უარყოფითი პირობითი რეფლექსი.** პირობითი რეფლექსის განმტკიცების შემდეგ თუ პირობითი გადიზიანების წინ დროდადრო რაიმე უჩეულო გამდიზიანებელი მოქმედებს განმტკიცების გარეშე, მაშინ ეს ინდიფერენტული გაღიზიანება შეიძენს პირობითი რეფლექსის შემაკავებელ თვისებას. უფრო მეტი, ეს გამდიზიანებელი შემაკავებლად იმოქმედებს ნებისმიერ სხვა პირობით რეფლექსზეც. აღნიშნული მოვლენა შესწავლილი იქნა ი. პავლოვის ლაბორატორიაში და მას პირობითი ანუ შინაგანი შეაგება უწოდეს. ი. ბერიტაშვილი მას განიხილავდა როგორც უარყოფით პირობითრეულებელს.

**ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი.** ინსტრუმენტული პირობითი რეფლექსი გამომუშავდება ოპერანტული დასწავლის შედეგად ანუ ისეთ შემთხვევაში, როცა ცხოველი მის წინაშე დასმული ამოცანის გადასაწყვეტად იძულებულია შეასრულოს რაიმე აქტიური მოქმედება: კიდურის მოხრა, ბერკეტზე თათის დაჭერა, გალიიდან გაქცევა და ა.შ. ნათქვამის საილუსტრაციოდ შეიძლება შემ-

დუგი მაგალითის განხილვა. ექსპერიმენტის გეგმის თანახმად „ინდიფირენტული“ გამდიზიანებლის მოქმედებას თან სდევს „უპირობო“ მტკიცნეული გაღიზიანება (მაგ. ელექტრული დენის მოქმედება ერთ-ერთ კიდურზე). მაგრამ ოუ გაღიზიანებათა შორის ინტერვალში ცხოველი გარევეულ კიდურს მოხსრის, მაშინ აღარ მოხდება მისი მტკიცნეული გაღიზიანება. ცხადია, ექსპერიმენტის პირველ ეტაპზე ცხოველი არ ხრის კიდურს და ამიტომ ყოველთვის იღებს მტკიცნეულ გაღიზიანებას, რასაც იგი შიშის ემოციით და ზოგადი მოძრაობით პასუხობს. რამდენიმე შეუდლების შემდეგ ცხოველს უმუშავდება შიშის პირობითი რეფლექსი - პირობითი სიგნალის იზოლირებული მოქმედებაც შიშის ემოციას და ზოგად მოტორულ რეაქციას იწვევს. თანდათან ცხოველი სწავლობს კიდურის მოხრას და სათანადოდ ჯილდოვდება იმით, რომ აღარ იღებს მტკიცნეულ გაღიზიანებას. ამრიგად, პირობითი სიგნალის შემდეგ კიდურის მოხრა ცხოველისათვის ერთგვარ იარაღად, ინსტრუმენტად იქცევა, რომლითაც იგი თავიდან იცილებს მტკიცნეულ გაღიზიანებას. ამიტომაც უწოდეს ასეთი ტიპის პირობით რეფლექსს ინსტრუმენტული.

მსგავსი პირობითი რეფლექსების გამომუშავება შესაძლებელია კვებითი უპირობო რეაქციების საფუძველზეც. ასეთ რეფლექსებს ალიმენტარულ ინსტრუმენტულ რეფლექსებს უწოდებენ.

**ხატისმიერი დასწავლა.** ხატისმიერ დასწავლას საფუძვლად უდევს ცხოველის მიერ გარეშე ობიექტების ერთჯერადი აღქმა და მათი ერთმანეთთან დაკავშირება. ი. ბერიტაშვილის მიხედვით, რაიმე საგნის ან მოვლენის აღქმის დროს, თავის ტვინის სტრუქტურებში შემონახება საგნის ფიზიკური მახასიათებლების კომპლექსური კვალი. გარევეულ სიტუაციაში შეიძლება მოხდეს ამ კვალის რეპროდუქცია გაცნობიერებული ხატის სახით, რომელიც ისევე წარმართავს ცხოველის ქცევას, როგორც თვით ეს საგანი აღქმის პერიოდში. ამიტომ უწოდებდა ი. ბერიტაშვილი ასეთ ქცევას ხატით წარმართულ ქცევას.

## უარყოფით ემოციური ანუ ავტოსიული დასტაგლა

ავერსიული დასწავლის არსი მდგომარეობს რაიმე ფაქტორზე (მაგ. საკვებზე) განრიდების რეაქციის გამომუშავებაში. მას საფუძვლად უდევს ამ ფაქტორის ერთჯერადი შეუდლება არასასიამოვნო ემოციის გამომწვევ გაღიზნიანებასთან. მაგალითად, თუ ჯამიდან საკვების მიღების მომენტში კატაზე იმოქმედებს მტკიცნეული გაღიზნიანება (ძლიერი ელექტრული დენი), ცხოველს გამოუშავდება ტიპიური განრიდების რეაქცია - იგი დიდი ხნის განმავლობაში აღარ მიეკარება აღნიშნულ ჯამს. ხოლო ჯამთან ძალით მიყვანის შემთხვევაში უარს ამბობს საკვების მიღებაზე.

ავერსიული დასწავლის საინტერესო შემთხვევა იქნა აღწერილი ვირთაგვებზე. გარკვეული შედგენილობისა და სუნის საკვები ხსნარის მიღების შემდეგ ცხოველები დაასხივეს რენტგენის სხივებით. გარკვეული ხნის შემდეგ ვირთაგვები დააგადლენენ, რადგან რენტგენის სიხვებმა გამოიწვია ამ ცხოველების ნაწლავების დაზიანება. გამოჯანმრთელების შემდეგ დასხივებულ ვირთაგვებს განუვითარდათ ძლიერი განრიდების რეაქცია - მშიერ მდგომარეობაშიც კი თავს არიდებდნენ ისეთ საკვებს, რომელსაც აღნიშნული ხსნარის სუნი და გემო პქონდა. საყურადღებოა, რომ ასეთი ტიპის ავერსიული დასწავლა შეიძლება წარმატებით განხორციელდეს იმ შემთხვევაშიც კი, როცა ცხოველის დასხივება ხდება საკვების მიღებიდან რამდენიმე საათის შემდეგ.

## თავის ტვინის ძერძის ანალიზრი და სინთეზრი მომზედება

თავის ტვინის ქერქის ფუნქციონირება უსრუნველყოფს გარე და შიდა გარემოდან მომავალი სიგნალების ანალიზს და სინთეზს. ეს პროცესები ურთიერთშორის მჭიდროდ არიან დამოკიდებული.

გაღიზნიანებათა სინთეზი კლინიკური თავის ტვინის ქერქის სხვადასხვა ნაწილში აღმოცენებულ გაღიზნია-

ნებათა დაკავშირებაში, გაერთიანებაში; სხვადასხვა ნეირონთა და მათ ჯგუფებს შორის დამყარებული ურთიერთოქმედების მეოხებით. ტკინის ქერქის სინთეზური მოქმედების გამოვლინებას წარმოადგენს დროებითი კავშირების წარმოქმნა, რომელიც საფუძვლად უდევს ყოველგვარი პირობითი რეფლექსის გამომუშავებას.

გადიზიანებათა ანალიზი მდგომარეობს ორგანიზმზე სხვადასხვა ზემოქმედებათა გარჩევაში, სხვადასხვა სიგნალების განცალკევებაში, დიფერენცირებაში.

გადიზიანებათა ანალიზი იწყება უკვე რეცეპტორულ აპარატში, რომლის სხვადასხვა ელემენტი რეაგირებს სხვადასხვა ხასიათის გადიზიანებზე; იგი წარმოებს ნერვული სისტემის ქვემდებარე განყოფილებებშიაც, მაგარმ ანალიზის პროცესი უმაღლეს განვითარებას აღწევენ დიდი ჰემისფეროების ქრეჭში.

გადიზიანებათა ანალიზის და სინთეზის ფიზიოლოგიური პროცესები, მათი უმაღლესი ფორმები - წარმოადგენს ადამიანში მოვლენათა და ცნებათა დოგიური ანალიზისა და სინთეზის თვისობრივად თავისებური პროცესების აღმოცენების საფუძველს.

## უბალდუსი ეორველი მოძმევების ფიავე

პირობითი რეფლექსური მოქმედება დამოკიდებულია ნერვული სისტემის ინდივიდურ თვისებებზე. ამ თვისებათა ერთობლიობას, რომელიც მნიშვნელოვნად განსაზღვრავს უმაღლესი ნერვული მოქმედების (უნდ) ხასიათს, განპირობებულია მოცემული ინდივიდის მემკვიდრეობითი თავისებურებებით და მისი ცხოვრების გამოცდილებით - ნერვული სისტემის ტიპი ეწოდება. უკანასკნელზე დამოკიდებულია ერთიდაიგივე სახის ცხოველებში პირობითი რეფლექსების გამომუშავების სხვადსხვა სიჩქარე, მათი სიღილე და სიმტკიცე, შინაგანი და გარეგანი შეკავების ინტენსივობა, ნერვული პროცესის ირადიაციისა და კონცენტრაციის სისწავე, უნარი ინდუქციისადმი და მეტი თუ ნაკლები წინააღმდეგობის

უნარი უნმ პათოლოგიური მდგომარეობის გამომწვევ  
სხვადასხვა გაელენისადმი.

უნმ ინდივიდურ თვისებათა მთელი კომპლექსის  
შესწავლის საფუძველზე დადგენილია ნერვული სისტემის  
ძირითადი ტიპები და შეიძლება განისაზღვროს, თუ რო-  
მელ ტიპს მიეკუთვნება ესა თუ ის ორგანიზმი. ი. პავლო-  
ვი ტიპების კლასიფიკაციის დროს ძირითად მნიშვნე-  
ლობას ანიჭებდა აგზნების და შეეავების პროცესების და-  
ლას, მათ წონასწორობას და ძერადობას.

აგზნებისა და შეეავების ძალა დამოკიდებულია თა-  
ვის ტენის ქრექის უჯრედების შრომისუნარიანობაზე.  
რომლის ზღვარი ზოგჯერ მაღალია, ზოგჯერ კი პირიქით  
- დაბალია.

რაც შეეხება აგზნებისა და შეეავების წონასწორო-  
ბას, ზოგჯერ ეს ორი პროცესი გაწონასწორებულია,  
ზოგჯერ კი ერთ-ერთი მათგანი სჭარბობს მეორეს. უმეტე-  
სად აგზნება ჭარბობს შეეავებას.

აგზნებისა და შეეავების ძერადობა დამოკიდებულია  
თუ რამდენად სწრაფად ხდება თავის ტენის ქრექში აგ-  
ზნების შეცვლა შეეავებით და პირიქით.

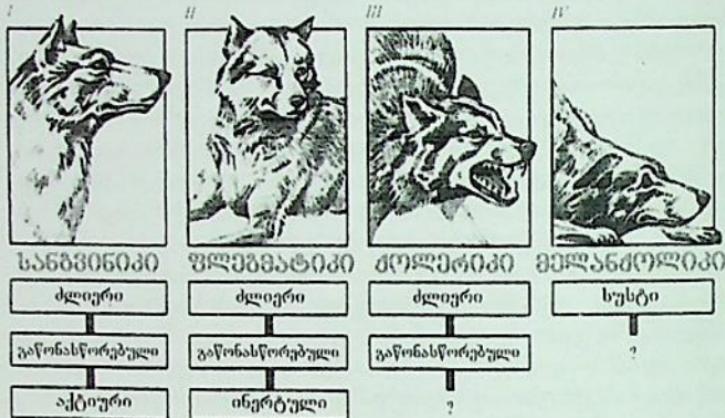
ექსპერიმენტულ პრაქტიკაში გვხვდება ოთხი ძირი-  
თადი ტიპი:

1. ძლიერი გაწონასწორებული ტიპი, ნერვული პრო-  
ცესების ძლიერი ძერადობით („ცოცხალი“, მოძრავი ტი-  
პი);

2. ძლიერი გაწონასწორებული ტიპი, ნაკლებად  
ძერადი ნერვული პროცესებით („მშვიდი“, ნაკლებად მოძ-  
რავი ანუ ინერტული);

3. ძლიერი, მაგრამ გაუწონასწორებელი ტიპი, რომე-  
ლიც ხასიათდება აგზნების პროცესების სიჭარბით შეე-  
ვების პროცესებზე;

4. სუსტი ტიპი, აგზნების და შეეავების სუსტი გან-  
ვითარებით; მისთვის დამახასიათებელია სწრაფი და-  
ძაბუნება, რაც იწვევს შრომის უნარის დაკარგვას.  
**(სურ.61)**



სურ. 1. უმაღლესი ნერვული მოქმედების ტიპი ი. პავლოვის  
მიხედვით: სანგეინიკი, ფლეგმატიკი, ქოლერიკი, მელაქტოლიკი.

ი. პავლოვის მიერ დადგენილი ცხოველების ნერვული სისტემის ეს ოთხი ტიპი ემთხვევა ჯერ კიდევ პიოპრატებს მიერ დადგენილ ადამიანთა ოთხ ტემპერამენტს; ძლიერი გაუწონასწორებელი ტიპი აგზების სიჭარბით ემთხვევა ქოლერიკულ ტემპერამენტს; ძლიერი გაწონასწორებული მოძრავი - სანგეინიკურს; ძლიერი გაწონასწორებული, ნაკლებად მოძრავი - ფლეგმატიკურს, და ბოლოს სუსტი ტიპი - მელაქტოლიკურს.

ნერვული სისტემის სხვადასხვა ტიპის ინდივიდები განსხვავდებიან თავისი არაერთნაირი შეგუებადობით გარემოსადმი და სხვადასხვანაირი მდგრადობით ავადმყოფიბის გამომწვევე აგენტების მიმართ. ასე, მაგალითად გაწონასწორებული ნერვული სისტემის მქონე ტიპებში ძალიან ძნელია უნმ მოშლილობის - ნევროზების გამოწვევა. ინდივიდებს, რომელთაც აქვთ სუსტი ან ძლიერი, მაგრამ გაუწონასწორებელი ნერვული სისტემა, უმეტესად მიღრეკილება აქვთ პირობით უფლექსური მოქმედების დარღვევისადმი. განსაკუთრებით ხშირად უვითარდებათ სხვადსხვა სახის ნევროზი ნერვული სისტემის სუსტი ტიპის წარმომადგენლებს.

მხედველობაში უნდა მივიღოთ ის გარემოება, რომ  
მოტანილი კლასიფიკაცია სქემატურია, ვინაიდან ცხოვ-  
რებაში გეხვდება მრავალი გარდამავალი ფორმა.

უნდ ტიპი წარმოადგენს გენეტიკურად დეტერმინი-  
რებულ თვისებას. მაგრამ ვინაიდან იგი ასახავს ცნს-ის  
თვისებებს, ინდივიდური ცხოვრების პროცესში გარემო  
ფაქტორების (მათ შორის სოციალურიც) გავლენით შე-  
საძლებელია შეიცვალოს ტიპოლოგიური მახასია-  
თებლები. მაგალითად, ხანგრძლივი მძიმე ავადმყოფობა  
ან ხშირი ფსიქოლოგიური კონფლიქტები შეიძლება გახ-  
დეს სუსტი ტიპის ნიშნების გაჩენისა. ამავე შედეგამდე  
შეიძლება მიიყვანოს ბავშვის არასწორმა აღზრდამ, გან-  
საკუთრებით როდესაც აღმზრდელები ცდილობენ თავი-  
დან ააცილონ ასე თუ ისე ძლიერი ფიზიკური და ფსიქო-  
ლოგიური ზემოქმედებები, წინააღმდეგობის დაძლევის  
საშუალება და ა.შ.

## ექსაერიბენტული ნეიროზები

ი. პაცილოვმა საფუძველი ჩაუყარა უნდ ექსპერიმენ-  
ტულ პათოლოგიას, რომელსაც ესოდენ დიდი მნიშვნე-  
ლობა აქვს ფსიქიატრიისა და კლინიკური ნეკროლოგიი-  
სათვის. უნდ პათოლოგიის მიზეზი შეიძლება იყოს შხამე-  
ბის მოქმედება, ქრონიკული მოწამვლები, ინფექციები,  
სხვადასხვა ორგანოთა ფუნქციების დარღვევები, მტკივ-  
ნეული გაღიზიანებანი და ა.შ.

განსაკუთრებით საინტერესოა ექსპერიმენტული ნეკ-  
როზები, რომლებიც წარმოადგენენ უნდ ფუნქციურ მოშ-  
ლას. იგი შეიძლება აღმოცენდეს: 1) ძლიერი და ხან-  
გრძლივი გამაღიზიანებლის მოქმედებით გამოწვეული აგ-  
ზნების პროცესების გადაძვის შედეგად; 2) ღიუერენცი-  
რებული გამაღიზიანებლის ხანგრძლვი მოქმედების ან  
ძალიან ნატიფი ღიუერენცირების გამომუშავებისას შექა-  
ვების პროცესების დაძაბვის შედეგად; 3) ნერვული პრო-  
ცესების ძრაღობის გადაძვისას, მაგ., დაღებითი გამა-  
ღიზიანებლის გარდაქმნისას უარყოფითად, გამაღიზია-

ნებლების სწრაფი ცელისას ან შემაკავებელი პირობითი რეფლექსის დადგებითად გადაკეთების შემთხვევაში.

ასეთი ზემოქმედებების შედეგად ვითარდება უნტ „ჩაშლა“, რაც შეიძლება გამოიხატოს აგზნების ან შეკავების პროცესების უპირატესი სიჭარბით. აგზნების პროცესების სიჭარბისას ითრგუნება შემაკავებელი რეფლექსები, აღმოცენდება სამოძრაო და ვეგეტატიური აგზნება. შეკავების პროცესების სიჭარბისას სუსტდება ან სულ გამოვარდება ფარული პირობითი რეფლექსები, ცხოველები ვარდებიან ძილის მდგომარეობაში.

უუნქციური ნევროზები განსაკუთრებით ადვილად ვითარდება ნერვული სისტემის უკიდურესი ტიპების მქონე ადამიანებში (გაუწონასწორებელ, აგზნებადს და სუსტ ტიპებს). ნევროზის არსი მდგომარეობს ნერვული უჯრედების შრომისუნარიანობის დაქვეითებაში, და პირობითრეფლექსურ მოქმედებასა და ქცევის ქაოტურ ხასიათში.

ნევროზული მდგომარეობის განვითარების დასაწყისში აღინიშნება გათანაბრების ფაზა: სხვადასხვა ძალის გამადიზიანებლები იწვევენ დაახლოებით თანაბარ რეფლექსურ პასუხებს. ამ ფაზას მოყვება პარადოქსული ფაზა, რომლის დროსაც პირობით სიგნალის ძალასა და პირობით რეფლექსის სიდიდეს შორის ნორმალური თანაფარდობა დარღვეულია. ძლიერი გამადიზიანებელი იწვევს სუსტ ეფექტს და პირიქით. ნევროზული მდგომარეობის შემდგომი განვითარებისას მკვეთრად ქვეითდება როგორც ძლიერი, ისე სუსტი პირობითი აგენტების ეფექტები (ნარკოზული ფაზა).

და ბოლოს, განსაზღვრულ შემთხვევებში შესაძლებელია ულტრაპარადოქსული ფაზის განვითარება; ამ დროს პირობითი დადგებითი გამადიზიანებლები იძლევიან შემაკავებელ ეფექტს, შემაკავებელი კი - დადგებით პირობით რეაქციას.

უნტ დარღვევები შეიძლება გაგრძელდეს რამდენიმე დღიდან რამდენიმე წლამდე. მას შეიძლება მოყვეს პათოლოგიური ცვლილებები სხვა ორგანოებში. ასე ვითარდება კანის დაზიანება, თმის ცვენა, საჭმლის მომნელებე-

ლი ორგანოების პათოლოგია, ენდოკრინული ჯირ-კალების ფუნქციის მოშლა, სიმსივნეების განვითარება და ა.შ.

ექსაერიმენტული ნეეროზების ქერქული მექანიზ-მების დადგენამ მნიშვნელოვანი როლი ითამაშა ნეერო-ტული მდგომარეობის პათოგენეზის შესწავლაში და შე-საბამისი მკურნალობის მეოთხების დამუშავებაში. პი-რობითრეფლექსურ დარღვევებით მკურნალობაში კარგ შე-დეგს იძლევა ბრომის და კოფეინის მარილების გა-მოყენება. ბრომიდები აძლიერებენ შეკავების პროცესებს, კოფეინი კი - აგზნების პროცესებს.

### ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოძმედება

პირობითრეფლექსური მოქმედების ზემოთაღწერილი კანონზომიერებანი დამახასიათებელია უმაღლესი ცხოვე-ლების და ადამიანისათვის. ეს პირობითი რეფლექსები გამოიწვავდება გარე სამყაროს და ორგანიზმის შინაგანი მდგომარეობის სხვადასხვა სიგნალზე ექსტერო და ინტე-რორეცეპტორების გაღიზიანების შედევად, რაც წარმოადგენს სინამდვილის ასახვის პირველ სასიგნალო სისტე-მას.

ადამიანს მისი სოციალური განვითარების პროცეს-ში, შრომითი მოქმედების შედევად გაუჩნდა ტეინის მუ-შაობის მექანიზმის საგანგებო დამატება - მეორე სასიგ-ნალო სისტემა, რომელიც დაკავშირებულია სიტყვიერ სიგნალიზაციასთან, მეტყველებასთან. სიგნალიზაციის ეს უაღრესად სრულყოფილი სისტემა მდგმოარეობს წარ-მოთქმული, გაგონილი ან დანახულის სიტყვებით აღქმა-ში. მეორე სასიგნალო სისტემის განვითარებამ არაჩვეუ-ლებრივად გააფართოვა და თვისობრივად შეცვალა ადა-მიანის უნმ. სიტყვა, როგორც „სიგნალთა სიგნალი“ იძ-ლევა განვითარების საშუალებას კონკრეტულ საგნებიდან და მოვლენებიდან. სიტყვიერი აღნიშვნები ცელიან რეა-ლური საგნების და მოვლენების მოქმედებას. ამ რეაქ-ციების მექანიზმი იმასთანაა დაკავშირებული, რომ ლაპა-

რაკის სწავლის დროს წარმოიქმნება დროებითი კავშირები სხვადასხვა საგნებიდან მომავალ სიგნალების მიმღებ ქერქულ პუნქტებსა და მეტყველების ცენტრებს შორის, რომელებიც აღიქვამენ საგნების სიტყვიერ გამოხატულებას. ამგვარად, მეტყველების ცენტრები ჩაერთებიან ადამიანის ტვინის ქერქში დროებითი კავშირების წარმოქმნაში.

სინამდვილის ასახვის ფორმები სხვადასხვაა განვითარების სხვადასხვა ერაუზე. შედარებით უბრალოს წარმოადგენს ეონერეტულ-გრძნობადი ასახვა, რომელიც თავის გამოხატულებას პოულობს შეგრძნებებში, აღქმებში, წარმოადგენებში. შეუდარებლად რთულია გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განზოგადოებული ასახვა, რომელიც თავის გამოვლინებას პოულობს ლოგიკურ აზროვნებაში - ცნებებში, მსჯელობაში, დასკვნებში, რაც წარმოიქმნება ადამიანის ტვინის აბსტრაგირებული მუშაობის საფუძველზე. პირები სასიგნალო სისტემის საშუალებით მოიღწევა გარე სამყაროს და თვით ორგანიზმის მდგომარეობის შეგრძნება, აღქმა, წარმოდგენა.

ცხოველებში შეგრძნების ფიზიოლოგიურ საფუძველს წარმოადგენს რეცეპტორების აგზნება, ნერვული იმპულსების გადაცემა ნერვულ ცენტრებთან და ამ უკანასკნელის აგზნება. შეგრძნებათა საფუძველზე წარმოიქმნება სინამდვილის ასახვის ყველა სხვა ფორმა, კერძოდ აღქმები და წარმოდგენები.

შეგრძნებებიდან განსხვავებით აღქმა არის საგნის ასახვა მთლიანად, როგორც მისი თვისებების ერთობლიობისა. საგნების და მოვლენების სხვადასხვა თვისებათა აღქმისას ხდება ტვინის ქერქის მრავალი პუნქტების ერთდროული აგზნება, რომელიც იწვევს მათ შორის დროებითი კავშირების წარმოქმნას. დროებითი კავშირი - უმნიშვნელოვანესი ფიზიოლოგიური და მასთან ერთად ფსიქიკური მოვლენაა, ეს არის ის, რასაც ფსიქოლოგები ასოციაციას უწოდებენ.

სინამდვილის ეონერეტულ გრძნობადი ასახვის უფრო სრულყოფილი ფორმაა წარმოდგენები. ამ შემთხვევაში აღმოცენდება იმ საგანთა და მოვლენათა კონერეტულ

გამოსახულებაში, რომლებმაც წარსულში მოახდინეს ზეგავლენა ორგანიზმები. წარმოდგენა არის საგნის ან მოვლენის გამოსახულებითი ასახვა მათვის დამახასიათებელი სივრცობრივ-დროით კავშირში. სინამდვილის ასახვის ეს ფორმა გამომუშავდა დინამიკური სტერეოტიპის საფუძველზე. წარმოდგენას საფუძვლად უდევს ასოციაციები და ასოციაციათა ჯაჭვები.

კონკრეტულ-გრძნობადი ასახვის ზოგიერთი პროცესი შეიძლება უფრო უკეთ პქონდეთ განვითარებული ცხოველებს, კიდრე ადამიანს. ეს ეხება ცალკეულ ყნოსვით, სმენით - გაღიზიანებათა ანალიზს. ამასთან ერთად, გაღიზიანებათა ანალიზის და სინთეზის უმაღლესი ფორმები - კომპლექსურ გაღიზიანებათა ანალიზი და სინთეზი მნიშვნელოვნად აქვს განვითარებული ადამიანს.

ადამიანის ფსიქიკა ცხოველის პრიმიტიული ფსიქიკი-საგან ძირითადად განსხვავდება მით, რომ მას აქვს უნარი იაზროვნოს აბსტრაქტული (განყენებული) ცნებებით, რომელსაც გამოხატავს მოფიქრებული, გამოთქმული ან დაწერილი სიტყვებით. მეორე სასიგნალო სისტემამ შექმნა გარე სამყაროს აბსტრაქტულ-განყენებული ასახვის შესაძლებლობა. ასახვის ეს ფორმა ადამიანს ცხოველთან შედარებით აძლევს უდიდეს უპირატესობას ბუნების მოვლენათა შეცნობასა და გამოყენებაში.

სწავლება ორ სასიგნალო სისტემაზე, აშუქებს ადამიანის ცნობიერებაში სინამდვილის ასახვის ფიზიოლოგიურ საფუძვლებს.

ამასთან ერთად უნდა აღინიშნოს, რომ სხვადასხვა ადამიანს პირველ და მეორე სასიგნალო სისტემას შორის სხვადასხვანაირი თანაფარდობა აქვთ, რამაც ი. პავლოვს მისცა საშუალება გამოყეო ადამიანის უნმ-ის სამი ტიპი: მხატვრული, მოაზროვნე და შერეული.

მოაზროვნე ტიპის პირვენებებს განვითარებული აქვთ განყენებული აზროვნების, კონკრეტული მოვლენების განზოგადოებისა და მიზანმიმართული მოქმედების უნარი. საწინააღმდეგოდ მხატვრული ტიპისა, ისინი ნაკლებად ექვემდებარებიან შთაბეჭდილებებს. მხატვრული ტიპისათვის კი დამახასიათებელია შეგრძნებათა საფუძ-

ველზე მიღებული სიგნალების და მოვლენების ანალიზი, რომელიც უქვემდემ-დებარებიან მხოლოდ შთაბეჭდილებებს. ამიტომ მათში პირველი სასიგნალო სისტემა ჰარბობს მეორეს. შერეული ტიპის პირვენებებში თანაბრად არის გამოხატული ორივე სასიგნალო სისტემა

### ძებების ფიზიოლოგია<sup>1</sup>

ფიზიოლოგიურ ასპექტში ქცევა არის ადამიანის და ცხოველების ცხოველმოქმედების ფორმა, ფიზიოლოგიური რეაქცია, რომლითაც ხორციელდება ორგანიზმის ურთიერთობა გარემოს მუდმივ ცვლად პირობებთან, მათთან შეებულის უზრუნველსაყოფად. ი. პავლოვი ქცევის ცენტრალურ ნერვულ მექანიზმებს, დაფუძნებულს მხოლოდ რეფლექსურ (სტიმულ-რეაქციის) პრინციპზე, განიხილავდა, როგორც უმაღლეს ნერვულ მოქმედებას.

ჩვეულებრივ, მიღებულია ქცევის დიფერენცირება თანდაყოლილ და ინდივიდუალურ ფორმებად.

თანდაყოლილი ქცევის შესწავლაში ერთ-ერთ ძირითად მიმართულებას წარმოადგენს ეთოლოგია (ბერძნ. *ethos* - ზნე, წვეულება), რომელიც შეისწავლის ქცევას, დაწყებული უხერხემლოებიდან დამთავრებული ადამიანით, მათთვის ბუნებრივ საარსებო გარემოში.

ეთოლოგიის მიღწევები ქცევის ფორმების გამოკვლევაში. ქცევის მეცნიერული შესწავლა XIX საუკუნეში დაიწყო. ძირითადად განიხილებოდა ინდივიდისა და საარსებო გარემოს ურთიერთზემოქმედების მექანიზმი. ეს მექანიზმი განიმარტებოდა კლასიკური, რეფლექსური თეორიის საფუძველზე. ასეთმა მიღგომამ შესაძლებელი გახდა ქცევის ფიზიოლოგიური საფუძვლებისა და მისი რეგულაციის პრინციპების დადგენა.

ქცევის უფრო ფართო ბიოლოგიური შესწავლა დაკავშირებულია ეერლუციური თეორიის ჩამოყალიბებას-

<sup>1</sup> სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე კვაჭაძის რედაქციით. თბილისი. 2008 წ. გვ. 414.

თან. იმთავითვე დადგა საკითხი ქცევის დამემკვიდრების შესახებ: არის თუ არა ის ეკოლუციის პროცესში ბუნებრივი გადარჩევის შედეგი? ცხოველების ქცევის ფორმები, ფიზიკური მახასიათებლების მსგავსად, მემკვიდრეობით გადაეცემა თუ არა? დარცინიზმია თავიდანეე გამოკვეთა, აგრეთვე, ისეთი კითხვები, როგორიცაა: სხვადასხვა ცხოველთა შორის და, ასევე, ცხოველებისა და ადამიანის ქცევაში განსხვავება თვისებრივია, თუ მხოლოდ რაოდუნობრივი? რამდენად შეიძლება იყოს ადამიანის ქცევის ამხსნელი პრინციპები მისადაგებული ცხოველების ქცევის ასახსნელად და პირიქით? ამ საკითხების შესწავლა, რაც ამჟამადაც ინტენსიურად მომდინარეობს, დაკავშირებულია ეთოლოგიისა და მასთან ახლოს მდგომი მეცნიერებების - ზოოფსიქოლოგიისა და ქცევის გენეტიკის განვითარებასთან. კვლევის ობიექტური სპეციალიზებული მეთოდების (ქრონომეტრაჟი, ფიტო- და ენო გადაღვება, ქცევის ვიდეომაგნიტოფონური ჩაწერა) გამოყენებით ბუნებრივ პირობებში გამოვლენილ იქნა ცხოველთა ცალკეული სახეობის დამახასიათებელი ინდივიდუალური და საზოგადოებრივი ქცევის აქტები - ეთოგრამები, ამ ქცევის განმაპირობებელი ფაქტორები და ცხოველთა შორის განსაკვიფრებელი კომუნიკაციები. დადგინდა, რომ ქცევის კომპლექსში თანდაყოლილი (ინსტინქტური) საფუძველი გამდიდრებულია მრავალი ინდივიდუალურად შეძენილი ელემენტით, რომლითაც ქცევა მოქნილი და ადაპტური ხდება. ეს კი განაპირობებს მის ცვალებადობას გარკვეულ ფარგლებში. ამასთან, სხვადასხვა უილოგენეზური დონის ცხოველები შესამჩნევად განსხვავდებიან ქცევის სირთულით, თუმცა ამ განსხვავების შეფასება უაღრესად როულია.

დადგინდა, აგრეთვე, უილოგენეზური ტენდენცია, რომ რაც უფრო მაღალია განვითარების დონე, მაგალითად, ძუძუმწოვრებში, ქცევის რეპერტურში (გვერდი), მით უფრო მეტია დასწავლილი ფორმები.

აღნიშნული მიღწევები წარმატება: შეიძლება იყოს გამოყენებული ადამიანის ქცევის ეკოლუციური გენეტიკური წანამძღვრების შესასწავლად. თუმცა, აღნიშნული მი-

მართულებით დაუშეგველია გადაჭარბებული ბიოლოგიზაცია, რაც ზოგჯერ ეთოლოგების ნაშრომებში აღინიშნება.

ი. პავლოვმა ცხოველთა ქცევის ანთროპომეტრულ (მხოლოდ ადამიანისათვის დამახასიათებელი თვისების) ასაკებელს დაუპირისისირა მოძღვრება უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ, რომელსაც საფუძვლად პირობითი რეფლექსის ცნება დაუდო. ამ სწავლებამ დასაბამი მისცა ნეიროფიზიოლოგიურ მიდგომას ქცევის ცენტრალური მექანიზმების შესასწავლად.

XIX საუკუნის დასაწყისში ფსიქოლოგიაში ჩამოყალიბდა ახალი მიმდინარეობა - ბიჰევიორიზმი (ინგ. behaviour - ქცევა), რომლის წარმომადგენლები უარყოფნენ ქცევის შესწავლაში ინტროსექციას (თვითდაკვირვებით განსაზღვრული საკუთარი განცდები, შეგრძნებების, აზრების სხვაზე გავრცელებას), ისწრაფოდნენ მაქსიმალური ობიექტებისაციისაკენ, ნაკედად ინტერესდებოდნენ ქცევის ცენტრალური მექანიზმებთ. ამ თვალსაზრისით ბიჰევიორიზმი გულისხმობდა ფსიქოლოგიისგან ცნობიერებისა და აზროვნების გამორიცხვას.

## უსიძოვისიოლოგიის საბაზი<sup>2</sup>

ტერმინი „ფსიქოფიზიოლოგია“ შემოიდო ფრანგმა ფილოსოფობმა მასიასმა XIX საუკუნის I ნახევარში. ამ ტერმინით განისაზღვრება კვლევის სფერო, რომელიც ეხება ფსიქიკის მატერიალურ საფუძვლებს. მის ამოცანას შეადგენს იმ ობიექტურად რეგისტრირებადი ფიზიოლოგიური ფუნქციების შესწავლა, რომლებც თან სდევს აღქმის, დამახსოვრების, აზროვნების, მისწრაფების, ემოციების და სხვა ფსიქიკურ პროცესებს. რამდენადაც ფსიქოფიზიოლოგიის ძირითად საგანს წარმოადგენს ფსიქიკურ და ფიზიოლოგიურ ფუნქციათა შორის კორელაციის ფაქ-

<sup>2</sup> სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე ევაჭაძის რედაქციით. თბილისი. 2008 წ. გვ. 417.

ტი, გამოკვლევის საგანი შეიძლება იყოს ნებისმიერი სირ-თულის ფსიქიკური პროცესი. ფსიქიკური ასახვის ბუნე-ბის მიეკლევა გამორიცხავს შეხედულებას ფსიქიკაზე, როგორც წმინდა სულიერ პროცესებზე, რომლებიც არ არიან დაკავშირებული ტვინის მოქმედებასთან.

ფსიქიკა გააჩნდა ცოცხალი სამყაროს განვითარების გარეულ ეტაპზე ცოცხალი არსების სივრცეში აქტიური გადაადგილების უნარის ფორმირებასთან დაკავშირებით. ცხოველების ეკოლუციური განვითარების პროცესში ფსიქიკა ბიოლოგიური კანონებით ვითარდებოდა უმარტივესი-დან რთულ ფორმამდე, რომელიც გააჩნია, მაგ., პრიმატებს. შესაბამსად, ვითარდება ქცევაც. ქცევის სხვადასხვა ფორმა იყოფა ინდივიდუალური განვითარების პროცესში თანდაყოლილსა და შეძენილზე, თუმცა, ჩვეულებრივ, ისინი ერთმანეთისაგან პრაქტიკულად განუყოფელია. ამი-ტომ, ქცევის ფიზიოლოგიაში ერთ-ერთ ყველაზე რთულ საკითხს წარმოადგენს თანდაყოლილი და შეძენილი რე-აქციების დიფერენცირება. რთული საეითხია, აგრეთვე, თოთოეული ქცევითი აქტის აუცილებელი რეფლექსური საფუძველის გარევა. ამ აუცილებლობის იდეამ ი. პავ-ლოვი მიიყვანა რთული უპირობო რეფლექსებისა და ინ-სტინქტების გაიგივებასთან.

ცხოველები თავის მოთხოვნილების დაქმაყოფილე-ბას აღწევენ საარსებო გარემოში აქტიური მოძრაობების მეშვეობით, რომელთა ერთობლიობა მათ ქცევას ახასია-თებს. წარმატებულ ქცევას წინ უძღვის გარევეული სა-მოძრაო პროგრამის არჩევანი, რომელსაც უნდა შეეძლოს აღმოცენებული მოთხოვნილების ოპტიმალური დაქმაყო-ფილება. უნიკალურ რეალურ სიტუაციაში ქცევის აგების ამოცანა უაღრესად რთულია. მის გადასაწყვეტად ინდივი-დუმი იძულებულია ჩაწერეს რეალური სივრცის ურთუ-ლეს ფიზიკას და შეათანხმოს ის საკუთარი სხეულის ბი-ომექანიკასთან. ელემენტარული მოძრაობის შესრულების შემდეგ, ცოცხალი ორგანიზმი ახდენს მის კორექტირებას შემდგომი გზის დასასახად. ამ მოძრაობის საფუძველზე, აიგება სიტუაციის განზოგადოებული ხატი მთლიანობა-ში, რომელიც ასახავს რეალური სივრცის ობიექტურ მა-

ხასიათებლებს ცოცხალი ორგანიზმის ბიომექანიკურ მა-  
ხასიათებლებთან შესაბამისობაში. სამუშაო სივრცის მო-  
სინჯვის, საძიებო მოძრაობების პროცესში წარმოქმნილი  
განხოგადოებული ხატი, თავის მხრივ, იძენს ახალ მოძ-  
რაობათა რეგულატორის მნიშვნელობას, საზღვრავს მათ  
ტრაექტორიას, ძალას და სამოძრაო მოქმედების სხვა მა-  
ხასიათებლებს.

მაშასადამე, ფსიქიკის ერთ-ერთ ძირითად ფუნქციას  
წარმოადგენს აღმოცენებული მოთხოვნილების საფუძ-  
ველზე იმ მოძრაობისა და მოქმედების ძიება, რომელიც  
გამიზნულია მის დასაკმაყოფილებლად.

### მოთხოვნილების (მოტივაციის) უსიძოვიზიოლოგია<sup>3</sup>

ორგანიზმის მოთხოვნილების და მოტივაციის არსი.  
უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიური მექა-  
ნიზმის გააზრებისას აუცილებელია იმ პროცესების გათ-  
ვალისწინება, რომლებიც ასახავენ სუბიექტურ მდგომარე-  
ობას და ექვემდებარებიან ობიექტურ ნეიროფიზიოლოგი-  
ურ ანალიზს.

ასეთ მდგომარეობებს, უპირველეს ყოვლისა, უნდა  
მივაკუთხოოთ ორგანიზმის მოთხოვნილება. ეს ცნება ფი-  
ზიოლოგიაში ფსიქოლოგიდან შემოვიდა, მაგრამ დღეს  
საესებით ცხადია, რომ უმაღლესი ნერვული მოქმედების  
ანალიზის დროს თანამედროვე მკვლევარების მიერ ამ  
მდგომარეობის გაუთვალისწინებლობა შეუძლებელია.

მოთხოვნილება ადამიანისა და ცხოველის ორგანიზ-  
მების სპეციფიკური (არსობის) ძალაა, რომელიც უზრუნ-  
ველყოფს მათ კავშირს გარემოსთან თვითგადარჩენისა  
და თვითგანვითარებისათვის. იგი ცოცხალი სისტემების  
გარე სამყაროში აქტივობის წყაროა. ამ ძალის გამოვლი-  
ნება შესაძლებელია მხოლოდ იმიტომ, რომ სამყაროში  
არსებობს მისი დაკმაყოფილების შესაძლებლობა.

<sup>3</sup> სახელმძღვანელო წიგნიდან: „ადამიანის ფიზიოლოგია“ ირინე კვაჭა-  
ძის რედაქციით. თბილისი. 2008 წ. გვ. 420.

მოტივაციისა და მოთხოვნილების ცნებები არ უნდა გაიგივდეს. არაიშვიათად მოთხოვნილება არ გარდაიქმნება მოტივაციურ აგზებად. გამომდინარე აქედან, შეუძლებელი ხდება მისი დაქმაყოფილება მიზანმიმართული ქცევითი რეაქციის რეალიზაციით. ამიტომ უპრიანი იქნება მოტივაცია განისაზღვროს, როგორც გასაგნებული მოთხოვნილება, ან თანდაყოლილი რეფლექსები, რომლებიც ენდოგენური გამდიზიანებლებით გამოიწვევა.

თანამედროვე ფიზიოლოგიური ანალიზი მიუთითებს, რომ მოტივაციის აღმოცენება და რეალიზაცია უკავშირდება ცნების სპეციალიზებული უბნების აქტივობას. აღნიშნული მკაფიოდ დემონსტრირდება ამ უბნების დაზიანების ან ელექტრული დენით და ფარმაკოლოგიური ნივთიერებით გაღისიანების დროს.

წარმოდგენა მოთხოვნილებაზე, როგორც ქცევითი აქტივობის ერთადერთ მაინიცირებელ ფაქტორზე, მრავალი აეტორის მიერ გაზიარებული არ არის, მაგრამ ეს, ალბათ, უნდა აიხსნას ჩვენი ცოდნის შეზღუდულობით რეალურად არსებული მოთხოვნილებების მრავალგარობის შესახებ.

აღნიშნულთან დაკავშირებით, აქტუალობას იძენს მოთხოვნილებათა სრულყოფილი კლასიფიკაციის როლი საკითხი. მისაღებად მიგვაჩინია პ. სიმონოვის მიერ აღმიანის მოთხოვნილებების დაყოფა სამ ძირითად, აღმოცენების მიხედვით ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელ ჯგუფად: ვიტალური, სოციალური და იდეალური (სხვაგვარად - იდეური) მოთხოვნილებები.

### ვ გ რ ა ბ

შფოთვა, როგორც ნორმალური ემოცია, თავისი განცდით, ვეგეტატიური და გამომსახულობითი კომპონენტებით, ფსიქოფიზიოლოგიის კვლევის ობიექტია.

პაველ სიმონოვი როდესაც აყალიბებდა ემოციათა ე.წ. ინფორმაციულ თეორიას, მიიჩნევდა, რომ შფოთვის მდგომარეობა, არსებითად, იანპირობებულია იმ ინფორმა-

კითხ დეფიციტით, რომელიც აუცილებელია მიზნის მისაღწევად. ინფორმაციის დეფიციტის გააზრება (ადამიანისათვის) საქმაოდ როგორიცაც და, ალბათ ამიტომაა, რომ შეკორვა, როგორც ასეთი, არის უსაგნო შიში.

საინტერესოა, რომ შეფოთვის განხილვისას, სიმონოვის შეხედულებასთან მიახლოებული აზრი, თითქმის ოცი წლით ადრე, გამოიყენა რ. ლაზარუსმა. შეფოთვა ნებისმიერი ჯანმრთელი ადამიანისათვის და, სავარაუდოდ, ნებისმიერი ძუძუმწოვარი ცხოველისთვის დამახასიათებელი ემოციური მდგომარეობაა, რომელსაც გარეგანი გამოხატულება ხშირად არ გააჩნია, მაგრამ მისი განცდა საქმაოდ ერთგვაროვანია და, არსებითად, საფრთხის, მარცხის ან უსიამოვნების მოლოდინში გამოიხატება. ამერიკელი ფსიქიატრი აარონ ბერი სპეციალურად მსჯელობს შეფოთვაზე, როგორც ჭეშმარიტ ემოციაზე და განასხვავებს მას შიშისაგან, რომელსაც აქვს კონკრეტული მიზეზი. შიშს ავტორი უწოდებს იდეაციას, რამდენადაც კონკრეტული საფრთხის შეფასება ან წარმოდგენა ადამიანს თავისუფლად შეუძლია და, რაც მოავარია, შეუძლია ამ განცდის მიზეზის მკაფიოდ ჩამოყალიბება და სხვებისთვის გაზიარება. ამგვარად, ბერის მიხედვით შეფოთვა სრულიად ნორმალური ემოციური მდგომარეობაა, რომელიც ნორმის ფარგლებში სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანია. შეფოთვის განცდა (ემოცია) უზრუნველყოფს ინდივიდის მზადყოფნას სიცოცხლისათვის სახითათ მოვლენისადმი.

## თავი VII. ნეიროფიზიოლოგია და ცნობილება<sup>4</sup>

თეორიული და პრაქტიკული დირექტულების, კარგად გაცნობიერებული პრობლემა - მატერია და ცნობიერება - დღეისათვის კვლავ საკამათოდ რჩება. „ჩემთვის უცნობია ნეიროფიზიოლოგიური მონაცემები ან თეორია, რომელიც ახსნიდა ან თუნდაც განსაზღვრავდა ცნობიერებას“, განაცხადა ბეარსმა (Beahrs, 1982, გვ. 52). ტერმინის „ცნობიერება“ შესახებ რ. პერი აღნიშნავს: „როგორ შეიძლება ტერმინი აღნიშნავდეს რაიმეს, თუ ის გამოყენებულია უველავერის აღსანიშნავად, მათ შორის საკუთარი უარყოფისათვისაც“.

ცნობიერების ბუნების შესახებ ნეიროფიზიოლოგებმა შექმნეს მრავალი თეორია, რომლის დიდი ნაწილი მოკლებულია ექსპერიმენტულ დასაბუთებას. შეიძლება ითქვას, რომ ტერმინის შესწავლის დროს არც ერთ პრობლემას არ მოჰყოლია იმდენი სპეციალური მოსახრება, რამდენიც ცნობიერების კვლევას. მაგალითად, კლეიტმანმა (Kleitman, 1960), რომელიც აქტიურად სწავლობდა ძილვიძილის ციკლსა და სიზმრებს, ცნობიერება განსაზღვრა პოეტურად: იგი არის ინდივიდის უნარი გამოიყენოს წარსული მომავლის ინტერესებისათვის. მორუცის ფორმულირებით, ცნობიერება არის ინდივიდის უნარი, ფიზიოლოგიურ ფაქტორთა მეშვეობით შეავსოს სენსორული ინფორმაცია, მოახდინოს მასზე გონებრივი ან მოტორული რეაგირება და შემოინახოს იგი მეხსიერებაში. დ. სერვი ამტკიცებს, რომ ფსიქიური მოვლენები წარმოიქმნება ტვინის მოქმედებით და რეალიზდება მისივე სტრუქტურებით.

ცნობილია, რომ მრავალი სენსორული (მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური) სიგნალი ტვინში გაცნობიერდება, თუმცა არსებობს ისეთი სიგნალებიც, მაგ., ინტერორეცეფციული, რომელიც არ ცნობიერდება, ვინაიდან

<sup>4</sup> სახელმძღვანელო წიგნიდან: სულხან ცაგარელი - ცნობიერება. თბილისი. 2008 წ. გვ. 41-48.

არ იწვევს განცდას. ამ ორი ტბის - ცნობიერებამდე მიღწევადი და მიუღწევადი - სიგნალების არსებობის გამო, ემპირიულმა კონცეფციამ დაუშვა შესაბამისად ორი ნერვული მქანიზმის არსებობა. ერთი ცნობიერია, მეორე კი - არაცნობიერი.

ზოგიერთ ფიზიოლოგთა აზრით, ცნობიერების ნეიროფიზიოლოგიურ სუბსტრატს სიფხიზლე წარმოადგენს. აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ სიფხიზლე არ შეიძლება მიჩნეული იქნას ცნობიერების იდენტურად. სიფხიზლის მდგრმარეობაში ნერვული ცენტრების აქტივობა იზრდება, ხოლო აგზნების ზღურბლი ქვეითდება. ეს პროცესები ხორციელდება ახალი ქერქისა და ბადებრივი ფორმაციის მონაწილეობით. სიფხიზლის გარეშე, მაგალითად, ნელი ძილის სტადიაში, არავითარი აღქმა და ცნობიერი პროცესები არ ხდება. ცნობილია, რომ ნელი ძილის დროს ნეირონთა ელექტრული აქტივობის სიმძლავრე აჭარბებს 22 ვატს, ხოლო სიფხიზლის დროს 20 ვატია (Хамори, 1985). ნორმალური ადამიანის ტვინი მოიხმარს იმდენვე უანგბადს, რამდენსაც ფსიქიკურად აშლილი ადამიანის ტვინი. ამიტომ, განაცხადა ფრანგმა ფიზიოლოგმა ფესარმა, ნორმალურ აზრს სჭირდება იმდენივე უანგბადი, რამდენიც არანორმალურს. ექსპერიმენტულად დადგენილია, რომ მედიტაციაში მყოფი პიროვნება მოიხმარს გაცილები ნაკლებ უანგბადს, ვიდრე ჩვეულებრივ მდგრმარეობაში.

დღეისათვის შეიძლება ითქვას, რომ ორი თვეისობრივად განსხვავებული კომპონენტით განხორციელებული ცნობიერება დამახასიათებელია მხოლოდ ადამიანის ტვინისათვის. ცხოველებზე ჩატარებული ცდები და დაკვირვება კლინიკებში იმ ავაღმყოფებზე, რომელთაც გადაკვეთილი ჰქონდათ ჰემისფეროთა დამაკავშირებელი ბოჭქოები, პირველ ხანებში ქმნიდა შთაბეჭდილებას, თითქოს ნორმალურ ადამიანებს გააჩნიათ ორი დამოუკიდებული ცნობიერება. თითოეული ჰემისფერო დაკავებულა თავისი საქმით, ასრულებს მასზე დაკისრებულ სპეციფიკურ ფუნქციებს და მოქმედებს დამოუკიდებლად. ჰემისფეროგაუყილ ადამიანებზე დაკვირვებით გამომჟღავნდა საინტერე-

სო ფაქტი. ორგორც კი მათ წარმოექმნებოდათ სულ მცირე დაბრკოლებაც კი ისინი ცდილობდნენ გააერთიანებინათ პემისფეროთა მოქმედება. ადამიანებს გაგვაჩნია არა ორი, არამედ ერთი მთლიანი ფუნქციური ტვინი. იგი შედგება მრავალი ცალკეული ბლოკისგან და ასრულებს ევოლუციურად ჩამოყალიბებულ, სპეციფიკურ ფუნქციებს ინფორმაციის მიღებაში, შენახვასა და ანალიზში. მიახლოებით შეგვიძლია ვივარაუდოთ, რომ ცნობიერება ყალიბდება ოთხი სხვადასხვა ბლოკის მოქმედებით. ესენია: მეხსიერება (ინფორმაციის შენახვა), აზროვნება, ემოცია და განწყობა.

ამ მოსაზრების საილუსტრაციოდ მოვიყვანოთ ცნობილი ნეიროფიზიოლოგის ბ. დელგადოს (Дельгадо, 1971) მონოგრაფიაში თავმოყრილ ცნობიერების რამდენიმე განმარტებას:

ცნობიერება არის ნერვულ ქსოვილში მიმდინარე ორგანიზებული პროცესების ერთობლიობა, რომლებიც წარმოიქმნება ინტრაფსიქიკურ და ექსტრაფსიქიკურ მოვლენათა საპასუხოდ. ისინი დებულობენ ინფორმაციას, ახდენენ მის კლასიფიკაციას, ტრანსფორმირებას, კოორდინირებას მანამდე, სანამ ორგანიზმი დაიწყებდეს მოქმედებას. მოქმედების ხასიათი შეიძლება განისაზღვროს მიღებული ინფორმაციით (Oxford Universal Dictionary, 1955. გვ. 2515).

ცნობიერება ადრე გაიგივებული იყო მეხსიერებასთან, აზროვნებასთან, მიზანსა და სურვილთან, რაც არც ისე ზუსტია. ცნობიერება ფსიქიკური თვისებების მაგარებელია. ნებელობისა და ემოციისაგან განსხვავებით, ის დაკავშირებულია სულთან. ცნობიერება ორგანიზებულია ტვინის შესაბამისი სტრუქტურებით (Oxford Universal Dictionary, 1955. გვ. 2515).

ცნობიერება არის გაცნობიერებული, გაუცნობიერებული და ენდოფსიქიკური პროცესების ერთობლიობა (Drever, 1953. გვ. 3126).

ცნობიერება არის ორგანიზმის იმ პროცესების ჯამი, რომლის მეშვეობითაც ის რეაგირებს გარეგან ზემოქმედებაზე წარსულისა და მომავლის შესაბამისად, როგორც ერთიანი დინამიკური სისტემა, ცდით გაცნობიერებული

ორგანიზებული მთლიანობა (Warren, 1934. გვ. 372).

ცნობიერება ეხება მხოლოდ ფხიზელი გონების ყველა ძირითად თვისებას: პერცეპციას, გრძნობას, აზროვნებას, მეხსიერებას და სურვილს. ფსიქიკური მოვლენა არის ცდის შედეგი (Eccl., 1953. გვ. 314).

ცნობიერება არის მაღალგანვითარებული ნერვული სისტემის მქონე ცხოველთა უნარი, შეაფასოს შინაგანი და გარეგანი გამდინანებლები. სიფხიზლის მდგომარეობაში ცნობიერება იწყებს და ასრულებს მოქმედებას, ან აქაებს მას (Rainer, 1962. გვ. 65).

ცნობიერება არის წარსულსა და მომავალთან მეხსიერებით დაკავშირებულ პროცესთა სისტემა. მატერიის მსგავსად, ცნობიერება პროცესების სისტემაა. ზოგიერთი პროცესი არც ფსიქიკურია და არც მატერიალური (Sadger, 1941. გვ. 334).

ცნობიერება ითვლება სიფხიზლის სინონიმად. სიფხიზლე არის გამდინანებელთა მიღებისა და განცდის მოწესრიგებული პროცესი. გამდინანებლებია: მხედველობითი, სმენითი, ყნოსვითი და ტაქტილური. არსებობს აგრეთვე ხატების დამახსოვრება, აბსტრაგირება, აზრები, ემოციები და გაურკვეველი განცდები (Kuhlenbeck, 1961. გვ. 543).

ცნობიერების განმარტების მრავალფეროვნების მიუხედავად, დელგადოს მიაჩნია, რომ ზემოთ ჩამოთვლილ კონცეფციათა უმრავლესობას გააჩნია შემდეგი სამი სართო ნიშანი:

X 1. ცნობიერების განმარტება არ პასუხობს კითხვას, რა არის ცნობიერება და როდის წნდება იგი. მხოლოდ მისი ფუნქციებია ჩამოთვლილი.

2. ცნობიერების ფუნქციები აღწერილია არა როგორც ინერტული ობიექტები, არამედ როგორც აქტიური პროცესი.

3. ცნობიერების ძირითადი ფუნქციებია შინაგან და გარეგან ზემოქმედებათა შეფასება, შენახვა და მისი შემდგომი მობილიზაცია დამახსოვრების, აზროვნების, გრძნობების, სურვილებისა და სხვა პროცესების მეშვეობით.

სამოთვლილი საკითხები უფრო კონკრეტულად რომ იყოს განხილული, საჭიროა გაირკვეს:

არსებობს თუ არა ცნობიერების ერთი ისეთი ფუნქციაც კი, რომელიც არ არის დაკავშირებული შინაგან და გარეგნის გამდიზიანებელთან.

შეიძლება თუ არა ცნობიერება ქცევის გარდა, სხვა რომელიმე პროცესშიც გამოვლინდეს.

შესაძლებელია თუ არა ცნობიერების არსებობა ფუნქციონირებადი ტვინის გარეშე.

ცნობიერება იმდენად რთული ფენომენია და იმდენად მრავალუროვნად ვლინდება, რომ ტრადიციულ კითხვაზე - „რა არის ცნობიერება და სად არის იგი ლოკალიზებული“ - ცოდნის დღვევანდებულ დონეზე ამომწურავი პასუხის გაცემა შეუძლებელია. ზოგიერთ მკელევარს კითხვის ასეთი ფორმით დასმაც კი არაკორექტულად მიაჩნია, ამიტომ თანამედროვე ნეიროფსიქოლოგია ცდილობს პრობლემას ახლებურად მიუდგეს. თუ გვინდა, რომ შემცინებაში წინ წავიდეთ, დროებით უნდა შევწყვიტოთ ცნობიერების ზოგადი, ერთიანი პრობლემების კვლევა და შემოვიყარგლოთ მხოლოდ მისი ამა თუ იმ ფორმის გამოვლენის თუნდაც მცირე ნაწილის შესწავლით. ნეიროფსიქოლოგიის დღვევანდებული თეორიული და ტექნიკური საშუალებებით დადგინდა, რომ ცნობიერების რომელიმე კონკრეტულ პროცესში მონაწილეობს თავის ტვინის სტრუქტურები. ასეთი სტრუქტურებია:

1. თავის ტვინის ღეროს ბადებრივი ფორმაცია, რომელიც არეგულირებს სიფხიზლის დონეს და მონაწილეობს ყურადღებაში.

2. თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქის მეორადი აფერენტული ზოგნები, რომელიც მონაწილეობს სენსორული ინფორმაციის მიღებასა და შენახვაში.

3. შუბლის წილის მედიალური უბნები, რომელიც აქტიურად მონაწილეობს მიზანმიმართული ქცევების რეგულრებაში და აყალიბებს მოქმედების გეგმას.

4. ლიმბური სისტემის სტრუქტურები, რომელიც მონაწილეობს ემოციებში და ახდენს ძველი და ახალი ინფორმაციის გადარჩევას.

5. მარცხენა დიდი პემისფეროს ქერქში მოთავსებული ვერნიკება და ბროკას მეტყველების სენსორული და მოტორული ცენტრები.

როდესაც ვსაუბრობთ ტვინსა და ცნობიერებაზე, არ შეიძლება გვერდი ავუაროთ ცნობილი ფილოსოფოსის კარლ პოპერისა და ნეიროფიზიოლოგის ჯონ ეპლისის წიგნს „პიროვნება და ტვინი“ (Popper and Eccles, 1977). წიგნის შესავალიდან ცნობილი ხდება, რომ პირველი ჩაწილი დაწერილია აგნოსტიკოს<sup>5</sup> პოპერის, მეორე კი მორწმუნე ეპლისის მიერ, რომელიც იზიარებს ზეგრძნობადი მოვლენების არსებობას. წიგნი მთავრდება ავტორთა დიალოგით. ნაშრომის მთავარი თეზისია ინტერაქციონიზმი<sup>6</sup>. ავტორები თვლიან, რომ ცნობიერება შეიძლება იყოს როგორც მოგანიხებულ ნეირონთა ფუნქცია, და რომ ცნობიერული ცდა ძნელად ასახსნელია სხვადასხვაგვარი, წყვეტილი და სიერცობრივად გაძნეული ნეირონების აქტივობით. თვითცნობიერება და ნებელობითი აქტები მოითხოვს იმ ახსნას, რომელიც არ არის დაკავშირებული ტვინში მიმდინარე პროცესებთან. ისეთი მოვლენა, როგორიცაა მოლოდინი, როდესაც ცნობიერი აქტივობა არ მიჰყვება უშუალოდ სტიმულაციას და გადაწეულია დროში, არ ეთანხმება ნერვულ-ფსიქიური მთლიანობის პიპოთეზას. ჩვენ არ ვიცით, ზუსტად როგორი ფიზიოლოგიური პროცესები მონაწილეობს პერცეფციის ჩამოყალიბებაში. ეკლისი აღნიშნავს, რომ ქერქის უარყოფითი ზედაპირული პოტენციალი, რომელიც რეგისტრირდება მარტივ თავისუფალ მოძრაობამდე (მზაობის პოტენციალი), არსებობს ხანგრძლივად და ერცელდება მთელ ქერქში. ეკლისის მიხედვით, ეს მოვლენა ამტკიცებს იმას, რომ გაცნობიერებული ფსიქიური მოქმედება გავლენას ახდენს ქერქში სპეციფი-

<sup>5</sup> აგნოსტიციზმი (ბერძ. a - უარყოფა, gnosis - ცოდნა) არის მოძრებება, რომელიც უარყოფს სამყაროს შემეცნების შესაძლებლობას.

<sup>6</sup> ინტერაქციონიზმი არის სოციოლოგიასა და სოციალურ ფსიქოლოგიაში ჩამოყალიბებული თეორიულ-მეთოდური მიმართულება, რომელიც სოციალურ რეალობაში ძირითად როდეს ინდივიდებსა და ჯგუფებს შორის ურთიერთობას ანიჭებს. ბიპენიორული ინტერაქციონიზმი ურთიერთობას განიხილავს სტიმულ-რეაქციის პრინციპით

კურ მოდულზე, რომელიც არჩევითად რეაგირებს გარკვეული დონის აქტივობაზე და წარმოქმნის ცნობიერ, მიმართულ მოქმედებას.

აღსანიშნავია ის გარემოება, რომ კატის, შიმპანზება და ადამიანის ქერქის მოდულური სტრუქტურა მსგავსია. განსხვავება შეიმჩნევა მხოლოდ რაოდენობაში. შიმპანზესთან შედარებო, ადამიანს 10-ჯერ მეტი მოდული გააჩნია. თითოეული მოდული მოიცავს 10000 ნეირონს. ადამიანის ქერქული მოდულის ნეირონთა კონტაქტები - სინაფსთა რაოდენობაც - დიდია. ლოგიკურია, იბადება შეკითხვა: შეიძლება მოდულთა მარტო რაოდენობრივი მახასიათებელით ვიმსჯელოთ ადამიანის ცნობიერებაზე? ტვინის ფუნქციის კვლევაში მარტო რაოდენობრივმა პარამეტრმა შეიძლება შეცდომაში შეგვიყვანოს.

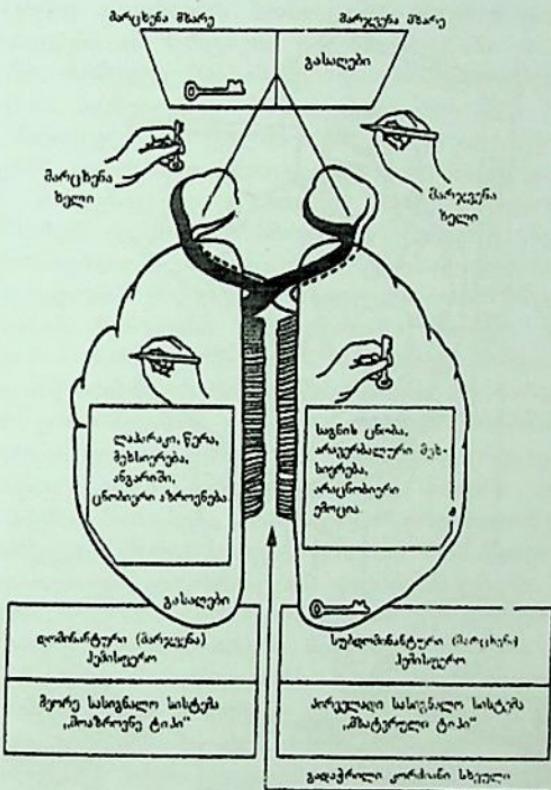
### პემისცეროთა დამაკავშირებელი ბზების გადაკვეთის ბაზლენა აღამიანის ცნობილებაზე

1960 წლიდან როჯერ სპერმა ლოს-ანჯელესში თანამშრომლებთან ერთად დაიწყო ოპერაციები ეპილეფსიით დაავადებულ ადამიანებზე, რომელთა კრუნჩხვითი მოვლენები არ ექვემდებარებოდა მეურნალობას. ნეიროქირუგიული ოპერაციის დროს გადაიკვეთებოდა დიდი ჰემისფეროს ქერქის მარცხენა და მარჯვენა უბნების შემაკავშირებელი კორძიანი სხეულის ორასი მილიონი ნერვული ბოჭქო, აგრეთვე წინა და უკანა კომისურები. ოპერირებულ ადამიანებს კრუნჩხვები არ ემართებოდათ, ან ემართებოდათ იშვიათად. პაციენტთა თანხმობით, სპერი იქველევდა ოპერირებულ ადამიანთა თავის ტვინს. კვლევამ აჩვენა საინტერესო შედეგები, რაშიც მკვლევარს 1981 წელს მიენიჭა ნობელის პრემია.

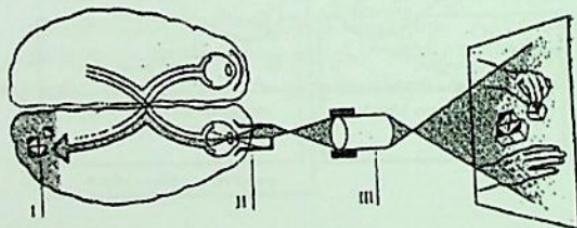
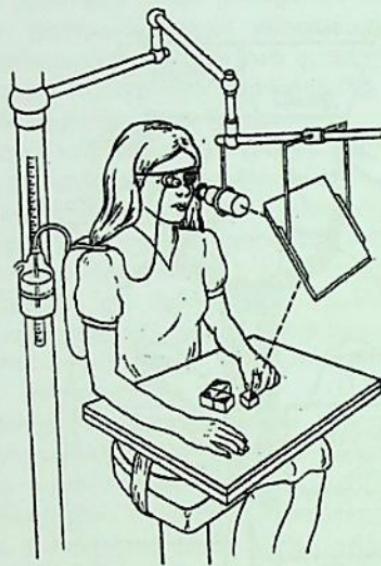
ოპერაციის შემდეგ პაციენტების ცნობიერებაში რაიმე მნიშვნელოვანი ცვლილებები არ გამომჟღავნდა. ისინი კარგად ხედავდნენ, უცურებდნენ ტელევიზორს, საქმიანობდნენ ჩვეულებრივად. შთაბეჭდილება რჩებოდა, თითქოს მათ ცხოვრებაში არაფერი მომხდარა. პიროვნულ

თვისებებში ცვლილელები არ აღინიშნებოდა. დაირღვა მოკლევადიანი მეხსიერება, რაც საგრძნობი იყო ოპერაციიდან ერთი წლის განმავლობაში, კითხვა და სხვა გონიერივი დატვირთვა უფრო სწრაფად დღიდა ოპერირებულებს, ვიდრე ოპერაციამდე. ოპერაციას გავლენა არ მოუხდებია მოსწავლეთა აქადემიურ მოსწრებაზე, ზოგიერთ შემთხვევაში აღინიშნებოდა მისი ზრდა.

მოულოდნელი აღმოჩნდა ის ფაქტი, რომ თითქოს ოპერირებულებს ერთდროულად გააჩნიათ ორი, სრულიად განსხვავებული და დამოუკიდებელი ცნობიერება, რომელიც გამომჯდავნდა დასწავლის მეთოდით. ორივე ჰემისფეროს ქერქს გააჩნია ინფორმაციის განსხვავებული, თავისებური მიმღებლობა და მეხსიერების განსხვავებული მოცულობა - „სპეციფიური“ ერთი ქერქისათვის და მიუწვდომელი მეორისათვის“ (სურ. 62). გაჩნდა მოსაზრება, რომ ემოციებში ჰემისფეროთა როლი განსხვავებულია. ემოციურ მდგომარეობის ფორმირებაში სუბდომინანტურია მარჯვენა ნახევარსფერო - აქ წარმოქმნილი ემოციური მდგომარეობა გულწრფელია, ხოლო მარცხენა ნახევარსფერო დომინანტურია - მასში წარმოქმნილი ემოციური მდგომარეობა მართვადია. „ორი ჭეუის არსებობა ერთ სხეულში“ ან „ორი ცნობიერება ერთ ტვინში“ გამოვლინდა „შემდეგი ექსპერიმენტებით. შეირჩა მარტივი ტესტი - გარკვეულ გამოსახულების პროცესირება მხოლოდ მარჯვენა ან მარცხენა მხედველობის ველში (სურ. 63).



სურ. 62. როგორ სპერის ზიერ ჩატარებული ექსპერიმენტების შედეგები პემისუეროგაცოფილ ადამიანებში. დადგინდა, რომ ცნობიერი აპსტრაქტული აზროვნება და მოსმენილი ინფორმაციის გადამუშავება მიმდინარეობს დომინანტურ პემისუეროში, გარემოს ქონქრეტული აღქმა და ემოციური ინფორმაციის გადამუშავება - სუბდომინანტურ პემისუეროში. დ. ადამის (Adam, 1983) ზიერდებით.

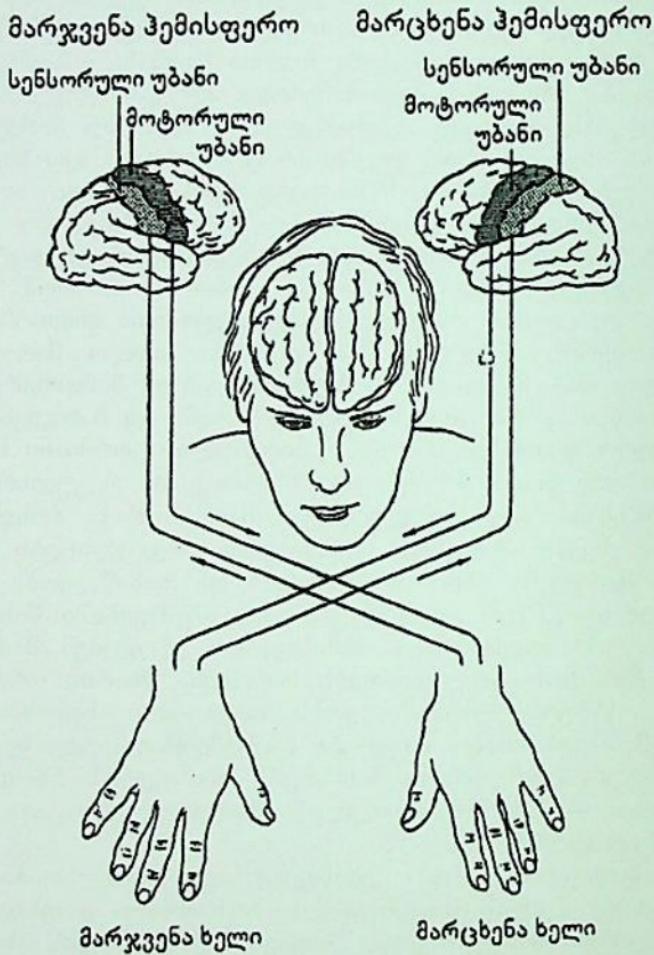


სურ. 63. საეციალური დინზის მეშვეობით ხდება პროეციოგება  
ხან გარჯვენა, ხან კი გარცხენა თვალზე. ს. სპრინგერის და გ. დეინის  
(Springer, Дейч, 1983) მიხედვით.

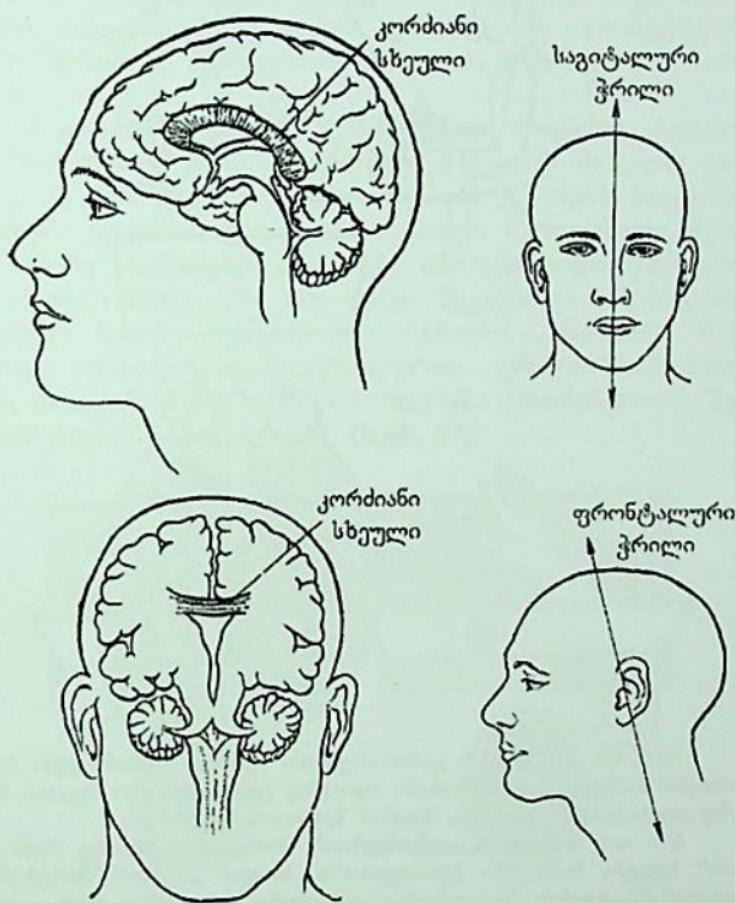
პროეცირება ხდებოდა ძალიან სწრაფად, 0,1 წმ-ის განმავლობაში, რათა მხედველობითი გამდიზიანებელი არ მოხვედრილიყო ორმხრივ მხედველობით ველში. შემდეგ ოპერირებულ ცდისპირის სთხოვდნენ შეუხედავად, შეხებით, მარჯვენა ან მარცხენა ხელით მოქნახა და ამოედო ის საგანი, რომელც შეესაბამებოდა პროეცირებულ გამოსახულებას. აგრეთვე დაესახელებინა იგი. თუ მარჯვენა მხარეს მხედველობით ველში პროეცირებული იყო სიტყვა „გასაღები“, ცდისპირი სწრაფადვე განაცხადებდა - „გასაღები“. როდესაც იგივე სიტყვა პროეცირდებოდა მარცხენა მხარეს, ცდისპირი ამბობდა „ვერაფერს ვხედავ“.

ნეიროფიზიოლოგებისათვის ცნობილია, რომ მარცხენა თვალიდან მიღებული მხედველობითი ინფორმაცია თაგეს იყრის მარჯვენა პემისფეროში, ხოლო მარჯვენა თვალიდან - მარცხენაში (სურ. 64). ასევე მიმდინარეობს სმენითი ინფორმაციის მიღება. მარცხენა და მარჯვენა პემისფერო ერთმანეთთან დაკავშირებულია კორძიანი სხეულით. ორგანოთა და ფსიქიკურ პროცესთა რეგულირების შექანიზმები გადანაწილებულია მათ შორის. არსებობს ასეთი სქემა: მარცხენა პემისფერო არეგულირებს სხეულს მარჯვენა მხრის ორგანოებს და მონაწილეობს ვერბალურ-ლოგიკურ ინფორმაციის გადამუშავებაში. მას დომინანტურ „მოლაპარაკე“ პემისფეროს უწოდებენ. მარჯვენა პემისფერო არეგულირებს მარცხენა მხარის ორგანოებს, აქტიურად მონაწილეობს სივრცითი ინფორმაციის გადამუშავებაში და ითვლება დაქვემდებარებულ, სუბდომინანტურ პემისფეროდ. მას „ჩუმ“ პემისფეროს უწოდებენ. დღეისათვის ეს სქემა ითვლება მოძველებულად და არა-ზუსტად (სურ. 65).

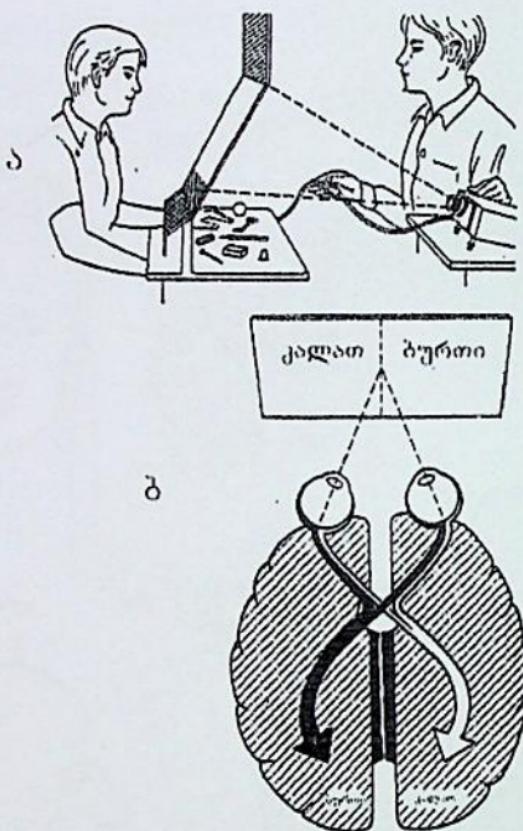
დადგინდა, რომ პემისფეროგაყოფილი ადამიანები მარცხენა ხელის თავისუფალი მოძრაობით დაუხედავად პოულობენ პროეცირებულ საგნებს, მაგრამ ვერ ახერხებენ საგნის სახელის წარმოთქმასა და დაწერას. წერა და წარმოთქმა უჭირდათ ცაცია პაციენტებსაც (სურ. 66).



**სურ. 64.** მოტორული და სენსორული გზები, რომელთა მეშვეობითაც თავის ტკიბი უკავშირდება სხეულის ნაწილებს. ს. სარინგერის და გ. დეიჩის (Springer, Deich, 1983) მიხედვით.



სურ. 65 კორძიანი სხეულის ორი ჭრილი ს. სარინგერისა და გ. დეიჩის (Springer, Дейч, 1983) მიხედვით.

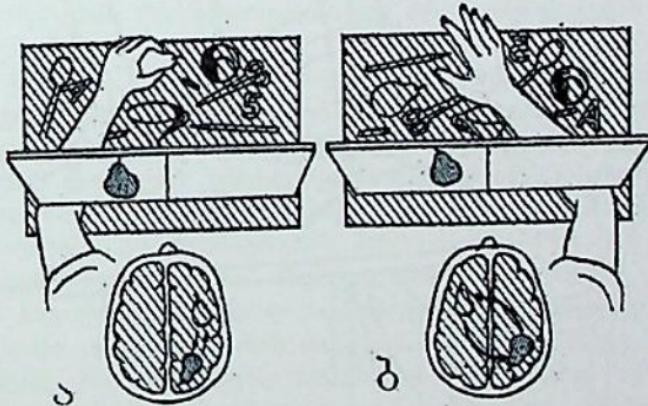


სურ. 66. ა - საგნის გამოსახულება ან მისი დასახელება პროცესირდება მარჯვენა ან მარცხენა ოფალზე. ცდისპირი ეკრ ხედავს მაგიდაზე დადაგებულ საგნებს, მაგრამ შეუძლია შეხება.

ბ - თუ სიტყვა „პალატურთი“ პროცესირდება ისე, რომ „ბურთი“ ხედგბა მარჯვენა პერისფეროში, ხოლო „ბურთი“ მარცხენაში, ექსპერიმენტორის შეეითხებაზე ცდისპირი პასუხობს, რომ დაინახა სიტყვა „ბურთი“. სიტყვა „პალატზე“ მოღაპარაკე პერისფეროს ინფორმაცია არ გააჩნია. ი. ხამორის (Хамори, 1985) მიხედვით.

ცდისპირს ერთდროულად წარუდგინეს ორი განსხვავებული გამოსახულება: მარჯვენა, „ჩუმ პემისფეროს - წრე, მარცხენა „მოლაპარაკე“ პემისფეროს - კითხვის ნიშანი. მარცხენა ხელი ხატავდა წრეს, მაგრამ შეკითხვაზე, რა არის დახატული, ცდისპირი პასუხობდა - კითხვის ნიშანი. ასეთმა ტესტირებამ გამოავლინა საინტერესო ფაქტი: მარცხენა პემისფერომ არ იცის, რას აკეთებს მარჯვენა.

ანალოგიური შედეგი გამოვლინდა, როდესაც ტესტირება ჩატარდა საგნის დაუნახავად 2 ხელის შეხებით აღქმაზე. ამ შემთხვევაში ცდის პირი არ უყურებს საგნებს, მარცხენა ხელით იღებს ერთს, ხოლო მარჯვენათი მეორეს. მცირე ხნის შემდეგ საგნები ამოიცნობოდა უშეცდომოდ. ძიების პროცესში თუ ხელი შეეხებოდა იმ საგანს, რომელიც მეორე ხელით იყო ნაპოვნი, ცდისპირი მას თვლიდა არასაჭიროდ, ნეიტრალურად. იქმნება შთაბეჭდილება, თოთქოს ძიებაში ორი პიროვნება ერთმანეთთან შეუთანხმებლად მონაწილეობს (სურ. 67).



სურ. 67. ცდისპირი იღებს საგნებს დაუხედავად. იქმნება შთაბეჭდილება, თოთქოს ძებნაში მონაწილეობს ორი პიროვნება. ს. სპრინგერისა და გ. დეიქის (Springer, Дейк, 1983) მიხედვით.

თუ პიროვნება დაუხედავად, მარცხენა ხელით იღებდა რომელიმე საგანს (მაგ., კოვზს), ეს ინფორმაცია გა-

დაეცემოდა მარჯვენა „ჩუმ“ პემისფეროს. ამ საგნის შესახებ დასმულ შეკითხვაზე ცდისპირი პასუხობდა, რომ ხელში არაფერი ეჭირა. ტესტირების შემდეგ პიროვნება „მოლაპარაკე“ პემისფეროთი ვერ ამბობდა, თუ რა გააკეთა მარცხენა ხელით. იმ შემთხვევაში, როდესაც მას შეაქებდნენ მარცხენა ხელით განხორციელებული მომქედებისათვის, იგი პასუხობდა: „ეს მოხდა შემთხვევით“, ან „დარწმუნებული ვარ, რომ ეს გაუცნობიერებლად შევასრულე“ (სურ. 68).



სურ. 68. დანადგარი, რომელიც გამოიყენება მხედველობითი და შეხებითი ინფორმაციის დატერადიზაციის გამოსავლენად ს. სპრინგერისა და გ. დეისის (Springer, Дейч, 1983) მიხედვით.

პემისფეროგაყოფილ ადამიანებზე ჩატარებული ექსპერიმენტის შედეგებით ცნობილი ხდება, რომ უმეტეს შემთხვევაში ადამიანი თავის სუბიექტურ განცდებს, რომ-

ლებიც საკუთარი ცნობიერების გამოხატვის შედეგია, აფ-  
ლენს მარცხენა პემისფეროს მოქმედებით. თვითშემეცნება  
ხორციელდება მეტყველების, წერისა და უსტიკულაციის  
საშუალებით. ადამიანის მეტყველება და ცნობიერება  
მჭიდროდაა ერთმანეთთან დაკავშირებული დღეისათვის  
უცნობი მექანიზმებით. იქმნება შთაბეჭდილება, რომ ცნო-  
ბიერების გავლენით მარცხენა პემისფერო ზეგავლენას  
ახდენს მარჯვენას მოქმედებაზე, ამიტომ ფართოდ გავ-  
რცელდა გამოთქმა - დომინანტური ქარქი. ექსპერიმენტუ-  
ლად დადგინდა, რომ გამოვლეულ ადამიანთა უმრავლე-  
სობას - 95%-ს მეტყველების ცენტრი მარცხენა პემისფე-  
როში აქვს მოთავსებული, მარჯვენაში კი მხოლოდ 5%-ს.

ეკლსის (Eccles, 1965) მიხედვით, ჰეშმარიტად ადამია-  
ნური ცნობიერებისათვის დამახასიათებელი თვისებები  
სათავეს იღებს მარცხენა პემისფეროში, რომელშიც მოთა-  
ვებულია მეტყველების სენსორული და მოტორული ცენ-  
ტრები. მრავალი მკვლევარი იზიარებს აზრს, რომ მარ-  
ჯვენა პემისფერო მონაწილეობს დაბალი „ცხოველური“  
ინსტინქტების რეგულირებაში და არ მონაწილეობს ცნო-  
ბიერებაში.

სპერის შემდეგ უსიქოლოგების მონაწილეობით პე-  
მისფეროგაყოფილ ადამიანებში ჩატარებული ექსპერიმენ-  
ტებით გამოვლინდა მრავალი ფაქტი, რომლითაც დადგინ-  
და, რომ მარჯვენა პემისფერო მონაწილეობს ინფორმაცი-  
ის მიღებაში, გადამუშავებასა და მასთან დაკავშირებული  
დასწავლისა და მეხსიერების პროცესებში. თუ მარჯვენა  
პემისფეროს მარცხენა მხედველობითი ველიდან ვაჩვე-  
ნებთ სიგარას, ცდისპირი საგნებიდან თავისუფლად პოუ-  
ლობს და იღებს სიგარას მარცხენა ხელით. ასევე შეუც-  
დომლად ხორციელდება საპასუხო რეაქციები შეხებით  
მიღებულ ინფორმაციაზე. ყველა ეს რეაქცია ხორციელ-  
დება მარცხენა პემისფეროს მონაწილეობის გარეშე. მარ-  
ჯვენა პემისფეროს გააჩნია საკუთარი ლოგიკა და მოტი-  
ვაცია. ის წარმოქმნის იდეებსა და აზრებს, აქვს ასოცია-  
ციის უცნობი დონე. მაგ., თუ მარჯვენა პემისფეროს ვაჩ-  
ვენებთ კედლის საათს, ცდისპირი საგანთა სიმრავლიდან,  
რომელშიც არ არის კედლის საათი, ამოიღებს სხვა სა-

ათს (მაგ., მაღვიძარას). აქედან ცხადია, რომ მარჯვენა პე-  
მისფერომ იცის საათის დანიშნულება. მარჯვენა ჰემის-  
ფეროს გააჩნია აბსტრაქტული აზროვნება, 20-ის ფარ-  
გლებში წყვეტის მარტივ არითმეტიკულ ამოცანებს.

მოყვანილი მაგალითებიდან ჩანს, რომ მარჯვენა პე-  
მისფეროს აქვს უნარი გაიგოს დაწერილი სიტყვის მნიშ-  
ვნელობა, მაგრამ უჭირს მისი წარმოთქმა დამოუკიდებ-  
ლად. მას აქვს ინფორმაციის მიღების უნარი, მაგ., სიტ-  
ყვის „ტელეფონი“ პროცესირების შემდეგ ცდის პირს მარ-  
ცხენა ხელით შეუძლია საგნებიდან ამოარჩიოს და აიღოს  
ტელეფონი, ხოლო შეეითხეაზე, თუ რა უჭირავს, პასუხის  
გაცემას ვერ ახერხებს. სხვაგვარი ტესტირებისას ცდის-  
პირს სთხოვდნენ, რომ დაუხედავად, საგნების სიმრავლი-  
დან მარცხენა ხელით ამოელო ხადილისათვის საჭირო  
საგანი. თუ ცდისპირმა შემთხვევებით ამოიღო კოვზი, შე-  
კითხეაზე, რა უჭირავს ხელში: დანა, ჩანგალი თუ კოვზი,  
მიუხედავად იმისა, რომ იცის, სწორად მაინც ვერ პასუ-  
ხობს. ე.ი. მარჯვენა პემისფერომ გააანალიზა, რა ეჭირა  
მარცხენა ხელს, მაგრამ სიტყვიერად ვერ გადმოსცა. 5-10  
წთ-ის შემდეგ პროცესირებისას ცდისპირი დარწმუნებუ-  
ლიდა ცოდნაში და უშეცდომოდ იღებს სურათს ჩანგლის  
გამოსახულებით.

როცა საქმე ეხება სიერცით ორინეტაციას, მარჯვე-  
ნა პემისფერო უკეთ წყვეტის ამოცანას. აბსტრაქტული აზ-  
როვნება, ფორმათა და სახეთა გარჩევა უფრო ეხერხება  
მარჯვენას, ვიდრე მარცხენას. აღრე ფიქრობდნენ, რომ  
ადამიანის მუსიკალურობა განპირობებულია მარჯვენა პე-  
მისფეროს მოქმედებით. ირკვევა, რომ ეს ასე არ არის.  
ორივე პემისფერო მუსიკალურია, მაგრამ სხვადასხვანაი-  
რად. მარჯვენა პემისფერო იმასს სოვერებს და ამოიცნობს  
მელოდიას მთლიანად, მარცხენა კი ახდენს მელოდიის  
ანალიზს, ანაწერებს მას და აქტიურად მონაწილეობს  
პირველად მოსმენილი მელოდიის ათვისება-დამახსოვრე-  
ბაში.

საყოველთაოდ ცნობილია პოეტური გამოთქმა - თვა-  
ლი სულის სარკეაო. ზოგიერთი ნეიროფსიქლოგი კი  
თვალს მარჯვენა და მარცხენა ტვინის სარკედაც მიიჩ-

ნევს. ზოგი ადამიანი მოსაუბრებს პირდაპირ თვალებში უყურებს, ზოგი კი განზე იყურება, რაც სოციალური ურთიერთობის განმასხვავებელ ნიშნად ითვლება. ადამიანთა უმრავლესობა შეკითხვის დროს შემკითხველს პირდაპირ უყურებს, პასუხის დროს კი განზე იყურება. მ. დეი (Day, 1964). კურდნობოდა რა კლინიკურ პრაქტიკას, აღნიშნავდა, რომ პასუხის დროს აგადმყოფები მუდმივად მარჯვნივ ან მარცხნივ იხედებიან. იგი განზე უყურებას პიროვნულ მახასიათებლად მიიჩნევდა. მოგვიანებით პ. ბეკენმა (Bakan, 1969) დაადასტურა დეის მოსაზრება და გამოთქავა ვარაუდი, რომ თვალების მოძრაობა დაკავშირებულია პემისფეროთა ასიმეტრიასთან. ბეკენის პიმოთება ემყარებოდა დადასტურებულ ფაქტს., რომ თვალის მოძრაობა ერთი მიმართულებით განპირობებულია კონტრლატერალური პემისფეროს შუბლის წილში არსებული ცენტრის მოქმედებით. მან აღნიშნა, რომ შემეცნებით პროცესში ჯერ გააქტიურდება ერთი პემისფერო, რომელიც გააძრიულებს მეორეს. თვალის მოძრაობა ხდება ორივე პემისფეროს ფარდობითი აქტივობით. მარცხნივ მომზირალ ადამიანებს დომინირებადი აქვთ მარჯვენა პემისფერო, მარჯვნივ მომზირალებს კი - მარცხენა. ბეკენი გვერდით გახედვას თვლის ინდივიდის სტაბილურ მახასიათებლად. მოგვიანებით დადგინდა, რომ თუ პასუხი საჭიროებდა ვერბალურ ანალიზს, მემარჯვენე ადამიანებში აქტივდებოდა მარცხენა პემისფერო, ხოლო თუ საკითხი მოითხოვდა სიერცითი ორიენტაციის ანალიზს, აქტივდებოდა მარჯვენა პემისფერო. დადგენილია, რომ ტვინის ნახევარსფეროს აქტივობის (დომინანტობის) მაჩვენებელია თვალებით მარჯვნივ ან მარცხნივ გახედვის მიმართულება, რაც დადასტურებულია ექსპერიმენტებით.

პარი შვარცმა (Schwartz et al., 1975) კოლეგებთან ერთად გამოიკვლია ემოციური ხასიათის შეკითხვებზე პასუხისას თვალებით გვერდზე უყურების მიმართულება. მეკვლევართა მიერ შედგენილ იქნა კომბინირებული შეკითხვები. პირველ გარიანტში ცდისპირებს გადასაწყვეტად ეძლეოდათ ვერბალურ-არაემოციური (წამყვანია მარჯვენა პემისფერო) და სიერცით-ემოციური (წამყვანია მარ-

(ცხენა პემისსფერო) ხასიათის შეკითხვები, მეორე ვარიანტში კი - ვერბალურ-ემოციური და სივრცით-არაემოციური. როდესაც ცდისპირს ეძღვოდა ვერბალურ-არაემოციური ხასიათის ამოცანა, მაგ., შეედგინა წინადაღება შემდეგი სიტყვების გამოყენებით: „კოდი“ და „მათე-მატიკა“, ის თვალებს ატრიალებდა მარჯვნივ. როდესაც ამავე ცდისპირს უხდებოდა ფიქრი სივრცით-ემოციური ხასიათის კითხვაზე, მაგ.: „თუ თქვენ გადადიხართ ქუჩაზე დასავლეთიდან აღმოსავლეთით და გეჯახებათ სამხრეთიდან მომავალი მანქანა, რომელი ფეხი დაგიზიანდებათ პირველად?“ მისი თვალები მარცხნივ ტრიალდებოდა. შერული შეკითხვებისას თვალების მოძრაობა მარცხნივ და მარჯვნივ ერთნაირი სიხშირით ხორციელდებოდა. ექსპრიმენტის შედეგებით დადგინდა, რომ ემოციური ხასიათის შეკითხვები დიდი სიხშირით იწვევს თვალების მარცხნივ მოძრაობას, ეს ფაქტი კი მიუთითებს იმაზე, რომ ემოციური ინფორმაციის გადამუშავებაში უფრო აქტიურად ჩაბმულია მარჯვენა პემისსფერო (სუბდომინანტური).

ბეკენბა (Bakan, 1971) გამოთქვა მოსახრება, რომ სხვადასხვა აროფესიის ადამიანებში თვალების მოძრაობის მიმართულება განსხვავებულია. მხატვრებს კარგად აქვთ განვითარებული სივრცითი აზროვნება, ამიტომაც ყველა შეკითხვაზე მათ ექნებათ თვალებით მარცხნივ ყურების ტენდენცია, რაღაც ისინი ძირითადად მარჯვენა პემისსფეროთი აზროვნებენ. იურისტებში, რომელთა საქმიანობაც დაკავშირებულია ვერბალურ-ლოგიკურ აზროვნებასთან, თვალების მოძრაობა მიმართული იქნება მარჯვნივ. შესაძლოა, ადამიანის თვალების მოძრაობის მიმართულებას განსაზღვრავდეს მრავალი გარეგანი ფაქტორის ზემოქმედებაც და არა მხოლოდ ბეკენის მიერ შემოთავაზებული სქემა. მიუხედავად იმისა, თვალების მოძრაობის მიართულების ანალიზმა შესაძლოა მოგვცეს საჭირო ინფორმაცია უუნდამენტურ ნეიროფსიქოლოგიურ პროცესებზე.

დომინანტურ და სუბდომინანტურ პემისსფეროებში გაბნეულ ფსიქიურ პროცესთა რეგულირების მექანიზმების კვლევა მიმდინარეობს არა მარტო კორძიანი სხეუ-

ლის ბოჭკოების გადაკეთით, არამედ ენცეფალოგრაფიული და ტომოგრაფიული მეთოდებითაც. პოპულარულია აგრეთვე ვადას მეთოდი, რომელიც საშუალებას იძლევა, არჩევითად იქნეს შესწავლილი დომინანტური ან სუბდომინანტური პემისფერო. ამ მეთოდით ადამიანის ტვინის მკეციავი ორი საძილე არტერიიდან ერთ-ერთში შეჰქანით ნარკოზული ნივთიერება, რომელიც აძინებს ერთ პემისფეროს, მეორე კი ფხიზლობს და ასრულებს თავის ფუნქციებს. გაირკვა, რომ იმ შემთხვევაში, როცა მარჯვენა პემისფეროს სძინავს და მოქმედებს მხოლოდ მარცხენა, ადამიანი ამაღლებულ განწყობილებაზეა, არაბუნებრივად ბევრს ლაპარაკობს, ზოგჯერ უაზროდაც კი. დაკარგული აქვს ქრიტიკული აზროვნების უნარი. საწინააღმდეგო შემთხვევაში, როდესაც სძინავს მარცხენა პემისფეროს და აქტიურია მხოლოდ მარჯვენა (სუბდომინანტური), ადამიანი განრისხებულია და გაჩუმებული, მაგრამ კარგად ესმის ხმები, შენარჩუნებული აქვს კონსტრუქციული აზროვნების უნარი, კარგად წყვეტს პრობლემებს, განსაკუთრებით პროფესიულს (წერს მუსიკას, აყალიბებს ექსპერიმენტის ვარიანტებს). დადგინდა, რომ პემისფეროთა ერთობლივი მოქმედებით ბალანსირდება სუბიექტის განწყობა. ორივე პემისფერო მონაწილეობს სიტყვის აღქმაში, მაგრამ სხვადასხვანაირად. მარცხენა შიფრავს მოსმენილის მნიშვნელობას, ხოლო მარჯვენა - მუსიკალურ ელერადობას. გარემოს მხედველობით აღქმაში ძირითადია მარჯვენა პემისფერო, შეხებით აღქმაში კი - მარცხენა. მარჯვენა პემისფერო სწრაფად გამოარჩევს ნაცნობ საგანს უცნობისაგან, მაგრამ ვერ ასახელებს მას. მარჯვენა პემისფერო პასუხისმგებელია დადუქციურ დასკნებზე (მთლიანიდან ქერძოზე), მარცხენა კი - ინდუქციაზე. განსხვავება შეიმჩნევა მათემატიკურ აზროვნებაშიც (Moscidze ი. დრ., 1990, გუგუშვილი ი. დრ., 1994). მარჯვენა პემისფერო მონაწილეობს გეომეტრიული ამოცანების გადაწყვეტაში, მარცხენა კი - ანგარიშში.

დადგენილია შუბლის წილების მონაწილეობა ქცევათა რეგულირებაში. მარჯვენა შუბლის წილი ემოციებს გარდაქმნის ქცევით მოქმედებად, მარცხენა კი არჩევს სა-

შუალებებს მიზნის მისაღწევად. დაკვირვების შედეგად დადგინდა, რომ მემარჯვენე ადამიანები, რომელთა დომინანტური პერისტერო მარცხნაა, შეუპოვარი არიან და ვერბალურ-ლოგიკური აზროვნებით მარტივად წყვეტენ მათ წინაშე წამოჭრილ პრობლემებს. იმ შემთხვევაში, როდესაც დომინირებადია მარჯვენა შუბლის წილი, იქმნება მიზანთა სიჭარებე. ხატოვნად: „ტვინი დანაგვიანებულია განუხორციელებელი მიზნებით“. ეს კი ვლინდება ადამიანის ქრონიკულ დაუკმაყოფილებლობასა და უხასიათობაში, ზოგიერთ შემთხვევაში თვითმკვლელობაშიც კი.

აღსანიშვნავია საინტერესო ფაქტი, რომ ქალებსა და მამაკაცებს პერისტეროები სხვადასხვანირად აქვთ განვითარებული. ქალების აზროვნების პროცესში მონაწილეობს ორივე პერისტერო, მამაკაცებში კი - ერთი, ამიტომაც ქალები ორჯერ უფრო სწრაფად ლაპარაკობენ, ვიდრე მამაკაცები. სიტყვებსაც უფრო სწრაფად გამოთქვამენ და კარგად ითვლიან. მამაკაცები კი სჯობნიან აბსტრაქტული მათემატიკური მოდელების შექმნაში.

ნორმალური ტვინის ორივე პერისტეროში მიმდინარე პროცესები მრავალი ბოჭკოს მეშეერბით უკავშირდება ერთმანეთს და ხდება ინფორმაციის უწყებელი ცვლა. სხვაგვარად, ადამიანის ცნობიერება მარცხნა და მარჯვენა პერისტეროების ერთობლივი ფუნქციონირების გამოვლინებაა. იბადება შეკითხვა, რამდენადაა პერისტეროთა ურთიერთობა თანამშრომლობა და რამდენად - მეტოქეობა. რასაკეირველია, ამ საკითხის გამოკვლევა პერისტეროგაყოფილ ადამიანებში ვერ მოხერხდება. მეთოდურად მოხერხდა ისეთი ექსპერიმენტის ჩატარება, რომლითაც შესაძლებელი გახდა ერთ პიროვნებაში მომხდარიყო ფსიქოფიზიოლოგიური დაკვირვება პერისტეროთა დამოუკიდებელი, ინდივიდუალური, აგრეთვე ერთდროული მოქმედების რეჟიმში, ე.ი. შესწავლილიყო პერისტეროთა თანამშრომლობა და მეტოქეობა. მეთოდი შემოთავაზებული იყო იტალიელი მ. გაზანიგას (Gazzaniga, LeDoux, 1978) მიერ და ფართოდ დაინტერგა ლაბორატორიებში. მიღებული იქნა საინტერესო შედეგები.

ამზიგად, ცნობიერების ბუნების შესახებ ნეიროფი-

ზიოლოგებმა შექმნეს მრავალი თეორია, რომლის დიდი ნაწილი მოქლებულია ექსპერიმენტულ დასაბუთებას. შეიძლება ითქვას, რომ ტვინის შესწავლისას არც ერთ პრობლემას არ მოჰყოლია იმდენი სპეციალური მოსაზრება, რამდენიც ცნობიერების კვლევას. ბეარსი წერდა: „ჩემთვის უცნობია ნეიროფიზიოლოგიური მონაცემები ან თეორია, რომელიც ახსნიდა ან თუნდაც განსაზღვრავდა ცნობიერებას“. პ. პერი აღნიშნავს: „როგორ შეიძლება ტერმინი აღნიშნავდეს რაიმეს, თუ იგი გამოყენებულია ყველაფრის აღსანიშნავად, მათ შორის უარყოფისათვისაც“. კლეიტმანმა ცნობიერება განსაზღვრა პოეტურად: „იგი არის ინდივიდის უნარი, ფიზიოლოგიურ ფაქტორთა მეშვეობით შეავსოს სენსორული ინფორმაცია, მოახდინოს მასზე გონებრივი ან მოტორული რეაგირება და შემოინახოს იგი მექანიკურაში“.

**ცნობილია**, რომ მრავალი სენსორული (მხედველობითი, სმენითი, ტაქტილური) სიგნალი ტვინში გაცნობიერდება. არსებობს ისეთი ინტერირეცენციული სიგნალები, რომლებიც არ გაცნობიერდება, ვინაიდან არ იწვევს განცდას. ამ ორი ტიპის ცნობიერებამდე მიღწევადი და მიუღწევადი სიგნალების არსებობის გამო ემპირიულმა კონცეფციამ დაუშვება შესაბამისად ორი ნერვული შექანიშმის - ცნობიერის და არაცნობიერის არსებობა.

**მარცხენა და მარჯვენა პერისფერო ერთმანეთთან დაკავშირებულია** კორძიანი სხეულით. ორგანოთა და ფსიქიურ პროცესთა რეგულირების მექანიზმები გადანაწილებულია მათ შორის. არსებობს ასეთი სქემა: მარცხენა პერისფერო არეგულირებს მარჯვენა მხარის ორგანოებს და მონაწილეობს ერობალურ-ლოგიკური ინფორმაციის გადამუშავებაში. მას დომინანტურ „მოლაპარაკე“ პერისფეროს უწოდებენ. მარჯვენა პერისფერო არეგულირებს მარცხენა მხარის ორგანოებს, აქტიურად მონაწილეობს სიერციოი ინფორმაციის გადამუშავებაში და ითვლება დაქვემდებარებულ, სუბდომინანტურ პერისფეროდ. მას „ჩუმ“ პერისფეროს უწოდებენ. დღვისთვის ეს სქემა ითვლება მოქელებულად და არაზუსტად. ეკლსის მიხედვით, ჰეშმარიტად ადამიანური ცნობიერებისთვის დამახა-

სიათებელი თვისებები სათავეს იდებს მარცხენა პემისფუროში, რომელშიც მოთავებულია მეტყველების სენსორული და მოგორული ცენტრები. მრავალი მქელევარი იზიარებს აზრს, რომ მარჯვენა პემისფერო მონაწილეობს დაბალი „ცხოველური“ ინსტინქტების რეგულირებაში და არ მონაწილეობს ცნობიერებაში.

უხელესი გამოკვლევებით დადგენილია, რომ ტვინის ორივე პემისფეროში მიმდინარე ფსიქიკური პროცესები მრავალი გზებით უკავშირდება ერთმანეთს და ხდება ინფორმაციის უწყვეტი ცვლა. ადამიანის ცნობიერება მარცხენა და მარჯვენა პემისფეროების ერთობლივი ფუნქციონირების გამოყლინება.

### ძველობიერი უსიძიპური პროცესები

საუკუნეების განმავლობაში ცნობიერების პრობლემა ფილოსოფოსთა და თეოლოგთა ინტერესის სფეროს წარმოადგენდა. XIX საუკუნიდან ცნობიერების კვლევაში აქტიურად ებმებიან ფსიქოლოგები, მოგვიანებით კი - ნეიროფიზიოლოგები და ნეიროფსიქოლოგები.

სპინზადან და ლაიბნიციდან დაწყებული, ფილოსოფოსები ხშირად აღნიშნავდნენ, რომ ადამიანთა ყოფაში მონაწილეობს ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესები. თანამედროვე ფსიქიატრიის ფუძემდებლები შარქო და უანე პირველები იყვნენ, რომლებმაც პათოლოგიით გამოწეულ ცნობიერებამოშლილ ადამიანებში დაიწყეს ქვეცნობიერის ნერვული მექანიზმების ექსპრიმენტული კვლევა. ცნობიერისა და ქვეცნობიერის პრობლემა პოპულარული გახდა და ურადღების ცენტრში მოქმედი ფროიდის (Фрейд, 1998) შრომების შედეგად. ფროიდის გავლენით, ნეიროფსიქიატრიაში, ფსიქოლოგიასა და ფილოსოფიაში არსებულ შეხედულებათა სხვადასხვაობის მიუხედავად, ცნობიერისა და ქვეცნობიერის პრობლემის კვლევაში აქტიურად ჩაეძნენ ფსიქიატრები და ფიზიოლოგები. ფროიდის მიხედვით, ადამიანის ქცევა ხორციელდება არა მარტო საარსებო გარემოსა და სოციალური ფაქტორების

გაცნობიერებული ფსიქიკური პროცესების გავლენით, არამედ ზოგიერთი იმ პროცესითაც, რომელიც ქვეცნობიერად მიმდინარეობს ნერვულ სისტემაში. ფროიდი განარჩევდა წინაცნობიერსა და ქვეცნობიერს. წინაცნობიერი შეიძლება გახდეს ცნობიერი. ქვეცნობიერი ძნელად გადადის ცნობიერში, ანდა არც გადადის. თანამედროვე ნეიროფსიქოლოგები ამ შეხედულებას არ იზიარებენ (ადამ, 1983, გვ. 101) და ქვეცნობიერს მიიჩნევენ ადამიანის ფსიქიკური მოქმედების გამააღვილებელ და სარეზერვო ფაქტორად. იუნგის (Юнგ, 1998) გაგებით, სუბიექტის ფსიქიკური პრევალირებს კოლექტიური ქვეცნობიერის ფენომენი. კოლექტიური ქვეცნობიერება მუდავნდება არქეტიპებით. არქეტიპი არის ხარჯების, სიმბოლოების იმპლიკაციის მოდუსი. ადამიანთა შემოქმედებითი პროცესი განსაზღვრულია არქეტიპით. არქეტიპი არის აგრეთვე ადამიანის ფსიქიკის სისტემურ-სტრუქტურული ელემენტი, რომელიც დაფარულია კოლექტიურ ცნობიერებაში.

არაცნობიერ პროცესებში ადამიანის ტენი წამში  $10^9$  ბიტ ინფორმაციას ძლიერდება, ცნობიერში კი - მხოლოდ  $10^2$ . უცნობია, თუ რა რაოდენობის ინფორმაცია მუშავდება ქვეცნობიერსა და წინაცნობიერში. არაცნობიერ პროცესებში უფრო აქტიურია მარჯვენა პერიოდის ფურო.

ცნობიერების ჩამოყალიბებაში აქტიურად მონაწილეობს განვეობა. დ. უზნაძემ (Узнадзе, 1941, 1946, 1966) შექმნა ფსიქოლოგიური კალეჯის ახალი მიმართულება - განვეობის ფსიქოლოგია.

განწყობა რაიმეს მიმართ სუბიექტის დამოკიდებულების განმსაზღვრელი მდგომარეობაა, რომელიც მის შეხედულებებში, გრძნობებსა და მიზანმიმართულ ქცევაში იჩენს თავს. ფსიქიკის გამოვლენის ეს ფორმა მონაწილეობს ადამიანის სოფლმხედველობის ჩამოყალიბებაში.

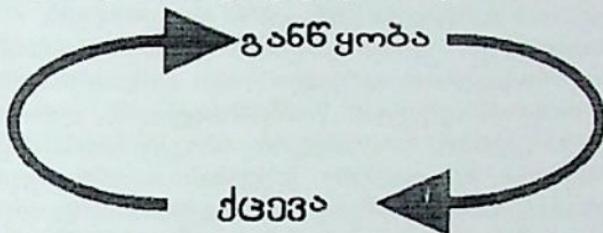
ლოვანესი მომენტია ადამიანის ბუნების კვლევისათვის. საინტერესოა, რა კავშირია წევნის სულიერ განცდებსა და ყოფით ქმედებას შორის. ნებისმიერი ქმედება გრნის შედეგია, რომლის განხორციელების პროგრამა თავის ტვინში ყალიბდება.

გრნისა და ქმედების, ხასიათისა და ქცევის, შინაგანი სამყაროსა და საზოგადოებრივი საქმიანობის ურთიერთდამოკიდებულება თეოლოგთა, ფილოსოფოსთა და ნეირომეცნიერთა გაცხოველებული მსჯელობის საგნად იქცა. განწყობის აღწერისას გათვალისწინებულ უნდა იქნეს სამი. მასასიათებელი: აუქტიო (რომელიც გრძნობიდან წარმოიქმნება), ქცევა (რომელიც მიზანსწრაფულია) და შემცნება (რომელიც გრნით განისაზღვრება).

სოციალურ ფსიქოლოგიაში დიდხანს ბატონობდა მოსაზრება, რომ ადამიანის განწყობით შესაძლებელია განისაზღვროს მომავალი ქცევები. ჯერადმა (Хекхаязенის მიხედვით, 1986) ცდებით დაასაბუთა, რომ ხშირად განწყობა და ქცევა ერთმანეთის საწინააღმდეგორა; ადამიანი ამბობს იმას, რისი გაგონებაც მისგან სურთ. ინდივიდის განწყობა ზოგჯერ არ შეესაბამება მის მიერ განხორციელებულ ქმედებას. ამით აიხსნება ალან „უიკერის სიტყვებიც: „კარგი იქნებოდა, საერთოდ მოვრიდებოდით განწყობის კონცეფციის“. კითხველს, ბუნებრივია, დაეხადება შეკითხვა, რა ურთიერთკავშირშია განწყობა და ქცევა. განწყობა ქცევას განსაზღვრავს სამი პირობის შემთხვევაში: 1) თუ მინიმუმად შემცირდება ქცევაზე მოქმედი სხვა ფაქტორები; 2) განწყობა უნდა იყოს ძლიერი; 3) განწყობა ვალისახად უნდა შეესაბამებოდეს მოსალოდნელ კონკრეტულ ქცევის. ასეთ პირობებში ადამიანი იმოქმედებს ისე, როგორც გრძნობს და ფიქრობს (Надирашвили, 1978; Имедадзе, 1991).

წვენ განვიხილეთ განწყობის გავლენა ქცევაზე. ასელა მივაპყროთ ყურადღება არანაკლებ საინტერესო საკითხს - იმას, თუ რა როლს ასრულებს ქცევა განწყობის ჩამოყალიბებაში. ქცევის გავლენა თავს იჩენს კოგნიტური დისონანსის დროს (Хекхаязен, 1986), რითაც აიხსნება წვენი განწყობის ცვალებადობა. ფსიქოლოგიურად შეუთავ-

სებადი ორი აზრისა თუ შეხედულების შემთხვევაში ადა-  
მიანი იძაბება. ანალოგიურ მდგომარეობაში აღმოჩნდე-  
ბით მაშინაც, როცა გვიწევს იმის თქმა ან გაკეთება, რის  
მიმართაც გაორებული გრძნობა გვაქვს. დაძაბულობის  
შემცირების ან სრული მოხსნისთვის ვიწყებთ ფიქრს.  
ამის შედეგად ქცევა ასუსტებს განწყობას. მათ შორის  
როგორი ურთიერთდამოკიდებულებაა (სურ. 69).



სურ. 69. განწყობისა და ქცევის ურთიერთქმედება ქათმისა და  
პვერცხის მაგალითის მსგავსია მაიერსის (Maierec, 1977) მიხედვით

ექსპერიმენტულ ფსიქოლოგიაში განწყობის ცნება  
პირველად გერმანელმა ფსიქოლოგებმა შემოიტანეს XIX  
საუკუნის მეორე ნახევარში. 6. ახი (Maierec-ის მიხედვით  
1997) შეისწავლიდა რეაგირების ხარისხსა და სისწრაფეს  
მოხალოდნელ სიტუაციებში ჩატარებული - უკვე განველი-  
ლი ცდის ანალიზის მეშვეობით. მომდევნო პერიოდში  
განწყობის კვლევამ მოიცეა პრობლემათა ფართო სპექ-  
ტრი. დღეს შეისწავლიან განწყობის როლს ცხოველთა  
მიზანმიმართულ ქცევებში, პიროვნების ფორმირებაში,  
ქცევით აქტებში, დასწავლაში, ფსიქიკურ ადაპტაციებში,  
სოციალური ყოფის სხვადასხვა ფორმებში და ა.შ.

განწყობის ცნებას მრავალი მნიშვნელობით ხმარო-  
ბენ. ფსიქოლოგიაში პოპულარულია განწყობის შემდეგი  
ფორმები: აქტუალური, ფიქსირებული, ელემენტარული და  
სოციალური.

აქტუალური განწყობა, განწყობის ისეთი ფორმაა,  
რომელიც მისი ზეგავლენით განხორციელებული მოქმე-  
დების დამთავრებისთანავე ქრუბა. მის ადგილს იკავებს  
სხვა განწყობა.

ფიქსირებული განწყობა იქმნება მოთხოვნილების

საფუძველზე, ერთი და იმავე სიტუაციის მრავალჯერადი განმეორების შედეგად. მოქმედების შეწყვეტის შემდეგ ასეთი განწყობა არ ქრება. იგი „პოტენციური მდგომარეობით“ შემოინახება და აგრძელებს მოქმედებას, თუ განმეორდება მოთხოვნილებისა და სიტუაციის თანხვდრა.

ელემენტარული განწყობა ინდივიდუში სასიცოცხლო მოთხოვნილებათა საფუძველზე, გაუცნობიერებულად ყალიბდება და მარტივ სიტუაციებში რეალიზდება.

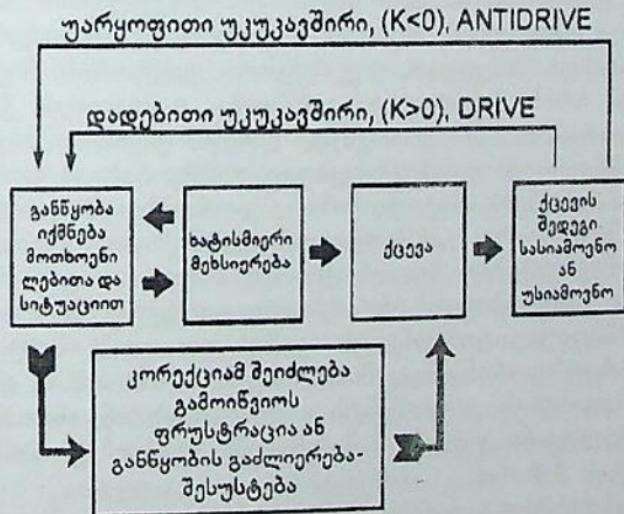
სოციალურ ფსიქოლოგიაში განწყობა მოქმედებს სამი მიმართულებით: პირველი - იგი განაპირობებს ინდივიდის, როგორც ჯგუფის წარმომადგენლის, დამოკიდებულებას ზოგიერთი სოციალური ობიექტისადმი; მეორე - მონაწილეებს სოციალური ქცევების თვითრეგულაციასა და შეთანხმებაში; მესამე - მონაწილეობს სოციალიზაციის პროცესში და შეხედულებების ცვლილებაში (მაგალითად, პროაგანდის გავლენა).

ზოგჯერ ახდენენ განწყობათა კლასტერიზაციას მსგავსებთა მიხედვით: ორ და ზოგჯერ მეტ განწყობას ერთ ჯგუფად წარმოადგენენ, რასაც განწყობათა კრება-დობას უწოდებენ.

ღ. უზნაძის თეორიის მიხედვით, ვერც ერთი ცნობიერი ფსიქიკური მოვლენა ქმნებით ვერ გამოვლინდება განწყობის გარეშე. იმისათვის, რომ ცნობიერებამ დაიწყოს გარევაული მიმართულებით მუშაობა, აუცილებელია სახეზე იყოს აქტუალური წინასწარგანწყობა, რომელიც შოგელ ცალკეულ შემთხვევაში განსაზღვრავს ქცევის მიზანსწარიულობასა და მოწესრიგებულობას.

ღ. უზნაძისა და მისი თანამშრომლების ოვალსაზრისით, განწყობა შეიძლება დახასიათდეს ოთხი ასპექტით: პირველი - განწყობა არის მზაობა გარევაული მოქმედების შესასრულებლად, იგი ყოველთვის წინ უსწრებს ქცევას. მასში პოტენციურად ჩადებულია მომავალი ქცევის ხასიათი; მეორე - განწყობა მთლიანი ორგანიზმის და არა მისი რომელიმე ნაწილის მდგომარეობაა; მესამე - განწყობა ქმნებიერია; მეოთხე - განწყობის საფუძველზე ყალიბდება მიზანსწარაული შეგუებითი ქცევა. იგი არ წარმოადგენს ფსიქიკური პროცესის ინერციას ან

მდგრადობას, რომელსაც პიროვნება მიჰყავს მცდარი მოქნიათ ფიზიოლოგიური მოთხოვნილებები, რომლებსაც იქმაყოფილებენ საარსებო გარემოდან. მოთხოვნილებების დასაკმაყოფილებლად მათ უხდებათ მრავალი ქცევითი აქტის განხორციელება: პარტნიორის მომოვება გამრავლებისათვის, ზრუნვა შთამომავლობაზე, საკვებმომოვებითი ქცევები, მიგრაცია და სხვა მრავალი. დ. უზნაძის მიხედვით, ცხოველთა ქცევა ამა თუ იმ მოთხოვნილების დასაქმაყოფილებლად, აღმიანთა ქცევის მსგავსად, წარიმართება განწყობით. გარემოს მრავალფეროვან ფაქტორთა ზემოქმედებასა და ცხოველთა საბასუხო რეაქციებს შორის არ არის პირდაპირი კავშირი. მათ შორის დგას განწყობა. თავის ტკინში მიმდინარე აფერენტულ დ ეფერენტულ ნერვულ იმპულსთა დინამიკა, რომელიც არეგულირებს ნებისმიერ ქცევას, დამოკიდებულია განწყობის ხასიათზე. **სურ. 70-ზე** წარმოდგენილია განწყობის სისტემის მოქმედების პიპოთეტური ნეირობიოლოგიური სქემა.



**სურ. 70.** განწყობის მოქმედების პიპოთეტური ნეირობიოლოგიური სქემა (ხატისმიერი მეხსიერება ი. ბერიტაშვილის მიხედვით, Drive და Antidrive ი. კონტრასკის მიხედვით). ( $K<0$ ), ( $K>0$ ) უპარაზირის მოქმედების კოეფიციენტებია.

განწყობის ბუნება ფსიქიკური ცხოვრების სხვადასხვა სფეროში მეღავნდება. განწყობა შეიძლება იყოს მოტორული, პერცეზციული და გრივრული ხასიათისა.

განწყობის ფუნქცია, ეფექტი და არსი მისი გავლენით წარმართული ქმედების რეგულირების შესწავლისას ვლინდება. განწყობის ფუნქციებია: 1) განწყობა წარმართავს მდგრად, თანმიმდევრულ, მიზანმიმართულ მოქმედებას მუდმივად ცვლად სიტუაციებში; 2) განწყობა შესაძლებლობას აძლევს ინდივიდს მიიღოს გადაწყვეტილება და თავისუფლად აკონტროლოს მოქმედების მსვლელობა სტანდარტულ, უკვე ნაცნობ სიტუაციაში. იგი არის მოქმედების რეგულირების სტაბილურობის განმსაზღვრელი; 3) განწყობამ შეიძლება განსაზღვროს ინერტულობა და ხელი შეუშალოს ახალ სიტუაციასთან შეგუებას.

ზოგჯერ განწყობამ შეიძლება შეცდომაში შეგვიყვანოს. „მცდარი განწყობა“ გავლენას ახდენს ქმედებაზე, იწევეს მცდარ აღქმებს, მცდარად შეიძლება შეფასდეს ესა თუ ის მოვლენა. ამ ფაქტს დიდი მნიშვნელობა ენიჭება ფსიქოთერაპიაში. განწყობის არააღეკვატურმა ჩამოყალიბებამ შეიძლება გამოიწვიოს გონიერივი აშლილობა.

იმისდა მიხედვით, თუ როგორი ფაქტორის მოქმედებისაკენ არის მიმართული განწყობა, გამოყოფენ ქცევის რეგულირების სამ იერარქიულ დონეს. ესენია: აზრისმიერი, მიზნობრივი და მოქმედებითი. განწყობის ამ ფორმებს კი განაპირობებს მოტივი, მიზანი და მოქმედების პირობა.

აზრისმიერი განწყობა ობიექტებისადმი სუბიექტის დამოკიდებულებით მეღავნდება და საწყისს იდებს სოციალური განწყობიდან. აზრისმიერი განწყობა მოიცავს: 1) ინფორმაციულ კომპონენტს - შეხედულებას სამყაროსა და იმ ხაზზე, რისენაც მიისწავის ადამიანი; 2) ემოციური შეფასების კომპონენტს - სიმპათიას ან ანტიპათიას მნიშვნელოვანი ობიექტებისადმი; 3) ქცევით კომპონენტს ობიექტის მიმართ.

აზრისმიერი განწყობის ფუნქციებია: 1) ინსტრუმენტული, რომლის მეშვეობითაც ინიდვიდი იდებს არსებულ კონკრეტულ სოციალურ გარემოში ჩამოყალიბებულ ნორმებსა და დირექტულებებს; 2) ოვითდაცვითი, რომელიც ეხ-

მარება პიროვნებას შეინარჩუნოს წონასწორობა დაძაბულ სიტუაციებში; 3) ღირებულ-ექსპრესიული, რომელიც ხელს უწყობს პიროვნებას თვითდამკავიდრებაში; 4) შემცნებითი, რომელიც მუდავნდება პიროვნების მისწრაფებაში, სრულყოს ყოფითი ფასეულობები ცოდნა და ნორმები.

მიზნობრივი განწყობა ყალიბდება მიზნიდან და აპირობებს ქმედების მდგრად მიმდინარეობას. ქმედების შეწყვეტისას ის ვლინდება, როგორც შეწყვეტილი მოქმედების დასრულების ტენდენცია. მიზნობრივი განწყობა მოქმედებს ზეიგარნიკის (Zeigarnik, 1927) ეფექტის მსგავსად, რომლის არსი ასეთია: მოტივაციური დაძაბულობის გამო დაუმთავრებელი ამოცანის დახსომება ხდება უკეთ, ვიდრე დამთავრებულის. დადგენილია, რომ ადამიანი ორჯერ მეტი ხანგრძლივობით იმახსოვრებს შეწყვეტილ ამოცანას, ვიდრე დამთავრებულს. მრუხედავად დიდი ექსპერიმენტული მასალისა, ეფექტი აუხსნელი რჩება.

მოქმედებითი განწყობა მუდავნდება ისეთი ტიპის ამოცანების გადაწყვეტისას, როდესაც სუბიექტს უხდება მომავალი სიტუაციის შეფასება - მისი ალბათური პროგნოზირება, გამომდინარე წინა, მსგავსი სიტუაციებიდან. იგი დამახასიათებელია სტერეოტიპული აზროვნებისათვის.

განწყობა შეიძლება იყოს როგორც გაცნობიერებული, ასევე გაუცნობიერებელი (ქვეცნობიერი). ამჟამად დიდი უურადღება ექცევა ქვეცნობიერ განწყობას და ინტენსიურად მიმდინარეობს მისი კვლევა.

ზოგიერთ სოციალურ-ფსიქოლოგიურ შრომაში ნაჩვენებია, რომ აფექტი და ცოდნა დამოუკიდებელი, მაგრამ ურთიერთობის ცვლადებია განწყობის ცენომენტი. კილტი (Kilty, 1969) ერთმანეთს შეადარა კოგნიტური განწყობისა და დამოუკიდებლად მიღებული აფექტური მაჩვენებლების გაზომვის შედეგები. ამ მაჩვენებლებს შორის დაბალი კორელაციის გამოვლენის გამო მან გააკეთა შემდეგი დასკვნა: აფექტი და ცოდნა განწყობაში დამოუკიდებელი ცვლადებია, ესე იგი, ერთმანეთზე არ მოქმედებს.

გაუცნობიერებელი განწყობა ექსპერიმენტულად

კლინდება ასიმილირებული და კონტრასტული ილუზიების სახით. ცდისპირს ორივე ხელში აჭერინებდნენ, სხვადასხვა მოცულობის მოგვალ ბურთებს. აფიქსირებინებდნენ რომელ ხელში ეჭირა დიდი მოცულობის ბურთი. ამგვარ პროცედურას იმეორებდნენ ათჯერ და ზოგჯერ უფრო მეტჯერაც. შემდეგ მოულოდნელად აძლევდნენ თრივე ხელში ერთნაირი მოცულობის ბურთებს. მას უნდა დაეფიქსირებინა ბურთების მოცულობა. საკონტროლო სინჯში ცდის პირი ცდებოდა და პასუხობდა ისვეგ, როგორც წინა სინჯებში, როდესაც მართლა სხვადასხვა მოცულობის ბურთები ეჭირა. თუ მარჯვენა ხელში ეჭირა დიდი მოცულობის ბურთი, ერთნაირი მოცულობის შემთხვევაში ამბობდა, რომ მარჯვენა ხელში უჭირავს დიდი ბურთი. ასეთ აღქმას ეწოდება ასიმილირებული. იმ შემთხვევაში, როცა ცდისპირი ამბობდა საწინააღმდეგოს, ასეთ აღქმას ეწოდება კონტრასტული ილუზია.

აქედან გამომდინარე, გარაუდობენ, რომ ქვეცნობიერის შემდეგ მოქმედებს გენეტიკურად და ფუნქციურად განსაზღვრული ფსიქიკის განსაკუთრებული ფორმა, რომელსაც აღქმა გადააქვს ცნობიერ პროცესში. ცნობიერსა და ქვეცნობიერს შორის არსებობს ფსიქიკის რაღაც შუალედური ფორმა, რომელსაც ცნობიერებამდევლი განწყობა ეწოდება.

დ. უზნაად თვლის, რომ ქვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესი არ განსხვავდება ცნობიერისაგან. ქვეცნობიერ ფსიქიკურ პროცესს არ გააჩნია არც ერთი სპეციფიკური თვისება, რომლის მეშვეობით შესაძლებელი იქნებოდა მისი გამოყოფა ცნობიერისაგან. ამიტომ, მისი შეხედულებით, ქვეცნობიერი პროცესი, რომელიც რეალურად არსებობს და ინტენსიურად შეისწავლება, განსაკუთრებით ფსიქოანალიტიკოსების (Freud, 1989) მიერ, არის განწყობა. განწყობა არ წარმოადგენს სუბიექტის ცნობიერებისაგან გამოყოფილ აქტს. იგი განხილული უნდა იყოს როგორც სუბიექტის მთლიანობის გარკენეული შემადგენელი მოღვესი. ის, რაც რეალურად ქვეცნობიერად მიმდინარებს ჩვენს ფსიქიკაში, არის განწყობა. როგორც წესი, განწყობის გავლენა სუბიექტზე თავიდან დიფუზური ხა-

სიათით ვლინდება. მოგვიანებით იგი დიფერენცირებული და ფიქსირებული ხდება.

ქვეცნობიერი პროცესის ფუნქციონირების გარევევისათვის საინტერესო გამოკვლევები ჩატარდა სან-ფრანცისკოს მაუნტსიონის სააგადმყოფოს ფისიქოთერაპევტთა ჯგუფის მიერ ჯოზევ ვეისის (Beiss, 1990) ხელმძღვანელობით ფისიქოლოგებთან ერთად. გავრცელებულია შეხედულება, რომ ადამიანის არ შეუძლია ქვეცნობიერად გადაწყვიტოს ისეთი ინტელექტუალური ამოცანები, როგორებიცაა მოქმედების გეგმის შედგენა და რისკის შეფასება. ამ ჯგუფმა მკურნალობის ფისიქოთერაპიული მეთოდების გამოყენებით დაადგინა საინტერესო ფაქტები. თურმე ადამიანს განარიან უნარი ქვეცნობიერად იაზროვნოს, განკვრიტოს მომავალი შედეგი, მიიღოს გადაწყვეტილება, შეადგინოს და მოახდინოს მოქმედების გეგმების რეალიზება. უფრო მეტიც - ქვეცნობიერი აზროვნების ამ უნარის გამოყენებამ ხელი შეუწყო ავადმყოფთა განკურნებას. შეიცვალა მათი განწყობა, ემოციური მდგომარეობა და ქცევები.

დადგინდა, რომ ფისიქოთერაპიული მკურნალობა უფასოდ იმ შემთხვევაში, თუ პაციენტები დარწმუნებული არიან თავიანთ უსაფრთხოებაში. ამ დროს ისინი გულახლილად საუბრობენ საქუთარ პათოლოგიურ განწყობებზე, ქვეცნობიერ აზრებსა და გრძნობებზე.

ზუსტი რაოდენობრივი შეფასების შედეგად დადგინდა ის, რასაც ადრე არ ეძღვოდა სათანადო უურადვება. ადამიანს ქვეცნობიერად გადაწყვიტოს ინტელექტუალური ამოცანები.

## ძილის ზოზიოლოგია

ძილი წარმოადგენს ორგანიზმის ფიზიოლოგიურ მოთხოვნილებას. ადამიანი თავისი ცხოველების 1/3 აგრებს ძილში. არსებობს ძილის სხვადასხვა სახე: I. პერი-

ოდული დღედამის ძილი; 2. პერიოდული სეზონური ძილი (ცხოველების ზამთრის ან ზაფხულის ძილი); 3. ნარკოზული ძილი (სხვადასხვა ქიმიური ან ფიზიკური აგენტებით გამოწვეული); 4. ჰიპნოზური ძილი; 5. პათოლოგიური ძილი.

ძილის პირველი ორი სახე ფიზიოლოგიურ მოვლენას წარმოადგენს. უკანასკნელი სამი კი - ორგანიზმზე არაფიზიოლოგიური ზემოქმედების შედეგია. ასე, ნარკოზული ძილი გამოიწვევა სხვადასხვა ნარკოტიკის მოქმედებით (ეთერი, ქლოროფორმი და სხვა). პათოლოგიური ძილი ვითარდება სხვადასხვა დაავადებების დროს და შეიძლება მეტად ხანგრძლივიც იყოს (მრავალი დღე და წელიწადიც). დიდ ინტერესს იწვევს ჰიპნოზი ძილი, რომლის გამოწვევაც შეიძლება გარემოს დამაპირობირებელი, ძილის მომგერელი მოქმედებით და ჰიპნოტიზატორის ზემოქმედებით. ამ დროს შესაძლებელია ნებისმიერი ქერქული აქტივობის გამოთიშვა გარე სამყაროსთან ნაწილობრივი კონტაქტის შენახვისა და სენსომოტორული აქტივობის არსებობისას.

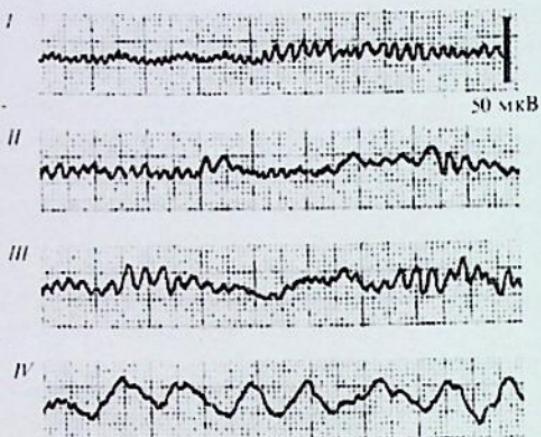
პერიოდული დღედამიური ძილი ახასიათებს ადამიანს. ზრდასრულ ადამიანებს აქვთ ძილის მონიფაზური (დღედამეში ერთჯერ) ან უყრო იშვიათად დიფაზური (დღედამეში ორჯერ) ტიპი; ბავშვებს კი - ძილის პოლიფაზური ტიპი. ძილის ხანგრძლივობა დამოკიდებულია ასაქზე. ახალშობილის დღედამიური ძილის ხანგრძლივობა აღწევს 21 საათს. 5-6 წლისათვის იგი უკვე შეადგენს 9-11 საათს; 10 წლისას - 10 საათამდე; 20 წლის ზემოთ 6-8 საათს. ზრდასრულ ადამიანებში ძილის ხანგრძლივობა 7-8 საათს შეადგენს.

ძილის დროს ორგანიზმში ვითარდება მთელი რიგი ცვლილებები. ყველაზე მუდმივ და არსებით სიმპტომად ითვლება ნერვული სისტემის, კერძოდ, თავის ტკინის ქერქის აქტივობის დაქვეითება და გარემოსთან კონტაქტის გაწყვეტა. ამის მიზეზია გრძნობათა ორგანოების აგრძელების დაქვეითება გარე გამაღლიზიანებლების მიმართ. ქვეითდება ჩონჩხის კუნთების ტონუსი და კუნთები დუნდებიან, ვიწროვდება თვალის გუგები; ქვეითდება

საცრემლე და სანერწყვე ჯირკვლების აქტივობა, რის შედეგადაც ვითარდება სიმშრალე პირის ღრუსა და თვალის გარსებში. ოფლის გამოყოფა კი ძლიერდება, განსაკუთრებით ბავშვებში. ქვეითდება გულის ცემის სიხშირე და არტერიული წნევა. სუნთქვა ხდება იშვიათი და ზერელე. ქვეითდება სხეულის ტემპერატურა. გადიზიანებებს, რომელთა მიმართაც რეაქტიულობა შენახულია და რომლებიც სწრაფად იწვევენ გაღვიძებას, მიუკუთვნებიან მოცემული ინდივიდისათვის განსაკუთრებული ინტერესის მქონე სიგნალები. მაგალითად, დედა, რომელიც იღვიძებს ბავშვის სუსტ ამოკვნესაზე, სრულიად არ რეაგირებს სხვა უფრო ძლიერ ბგერებზე.

ძილის ახსნის თაობაზე მოწოდებული იყო რიგი თეორიებისა. ი. პავლოვის თანახმად, ძილი წარმოადგენს შინაგანი შეკავების სახეს, რომელიც ვრცელდება თავის ტვინის ქერქზე და მის ქვემდებარე ქერქებში უბნებზე. მოწოდებული იყო პუმორული და ტოქსიური თეორიები, რომელთა მიხედვით თითქოს ძილის მიზეზია ტვინის ნეირონებზე ტოქსიური ნივთიერებების მოქმედება. გამოირკვა ძილის სპეციალური ცენტრების არსებობა და ქერქებში ნეირონების როლი (პიპოთალამუსი, თალამუსი) ძილის წარმოშობაში.

უკანასკნელ წლებში ცალქული ნეირონების და რეტიკულური ფორმაციის ფუნქციის შესწავლასთან დაკავშირებით ჩამოყალიბდა ახალი წარმოდგენა ძილის და დეინილის მექანიზმებზე. დადგინდა, რომ ტვინის ბიოპოტენციალები ძილის დროს არაერთგვაროვანია და განიცდიან კანონზომიერ ტრანსფორმაციას. დაძინებისას აღიალი აქვს ტვინის ბიოდენების რიტმის ცვლილებებს. დგინდილისათვის დამახასიათებელი ხშირი ბეტა-რიტმები გადადიან უფრო ნელ ალფა-რიტმში, ხოლო ღრმა ძილის დროს - მაღალი ამპლიტუდის თეტა- და დელტა რითმებში. ამ მოვლენას ეწოდება რითმის სინქრონიზაცია. რაც უფრო ღრმაა ძილი, მით უფრო ნელია პოტენციალების რითმი (სურ. 71).

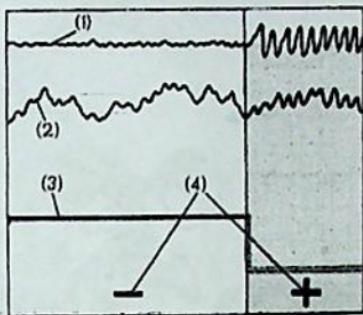


სურ. 71. ტფინის ბიოპოტენციალების ცვლილებები ძიღლის  
განვითარების სტადიების მიხედვით.

- I. დვიძილის აქტიური ბეტა რითმის გადასევდა (\*) ალფა რითმში;
- II. თვლება; III. ძიღლის თეტა რითმი; IV. ღრმა ძიღლის დელტა რითმი  
(რითმის სინქრონიზაცია).

დადგენილია, რომ მძინარე ადამიანის ელექტროგენ-ცენტროგრამაში დრო და დრო (დამეში 4-5-ჯერ) ჩნდება უფრო სწრაფი, დაბალი ამპლიტუდის მქონე პოტენციალები, ე.ი. ხდება რითმის დესინქრონიზაცია. ამის საფუძველზე არჩევენ ე.წ. „ნელ ძიღლს“ (ბიოპოტენციალების ნელი რითმისას) და „სწრაფ ძიღლს“ (ბიოპოტენციალების სწრაფი რითმისას) (სურ.72).

სწრაფი ძიღლისას აღინიშნება თვალების მოძრაობა, სუნთქვის გახშირება. სწრაფი ძიღლის დროს ადამიანი ნახულობს სიზმრებს. ნელი ძიღლისას სიზმრები იშვიათია.



სურ. 72. ნელი (I) და სწრაფი (II) ძილი:

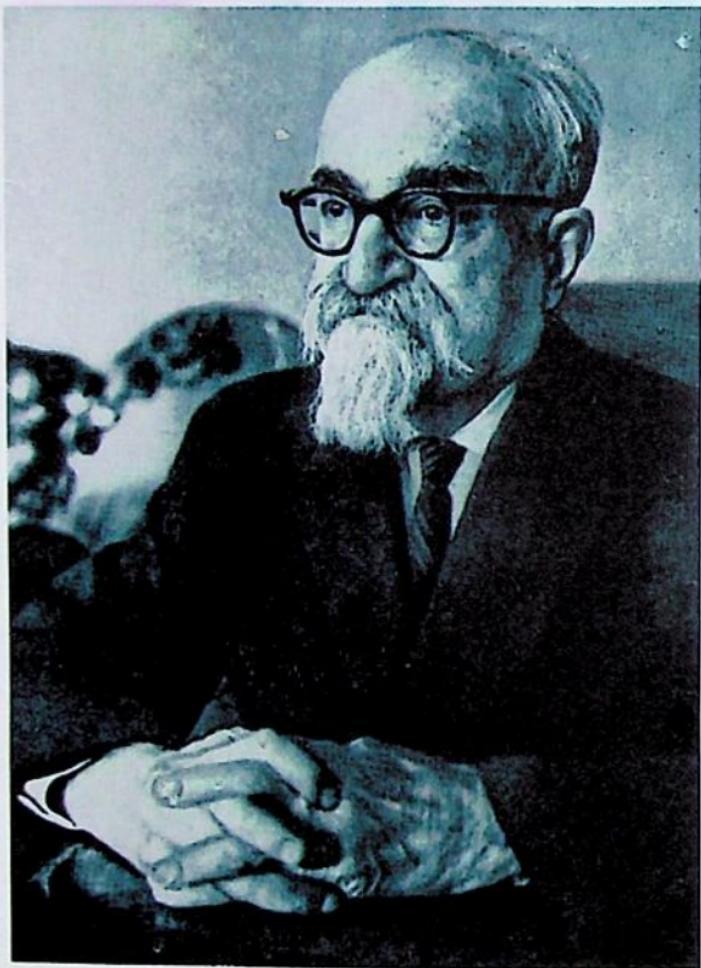
1. თვალის მოძრაობა, 2. ელექტროენცეფალოგრამა, 3. ძილის სიღრმე,
4. სისმოგები (- არა; + კი)

დადგენილია, რომ სწრაფი ძილი თავისი არსით განსხვავდება ნელი ძილისაგან, და მის წარმოშობაში მნიშვნელოვანი როლი აქვს გაროლის ხილის რეტიკულურ ფორმაციას.

ამჟამად გამორკეულია თავის ტვინის სხვადასხვა უბნის როლი ძილის ფორმირებაში. ეს უბნები განლაგებული არიან თავის ტვინის სხვადასხვა დონეზე (ტვინის დერო, პიპოთალამუსი, თალამუსი). ეს უბნები უზრუნველყოფენ ნელი და ხანგრძლივი ძილის აღმოცენებას.

ამგვარად, ძილის ფორმირების სისტემა მეტად რთულია და მოიცავს ტვინის მრავალ უბანს. ასევე რთულია ამ სისტემის ნეიროქიმიური მექანიზმები.

გაღვიძება და ღვიძილი ხორციელდება სხვა სისტემით. იგი მიეკუთვნება ტვინის დეროს რეტიკულური ფორმაციის და პიპოთალამუსის უკანა წილის ფუნქციებს. ამ უბნების გაღიზიანებისას ელექტროენცეფალოგრამაზე ჩნდება პოტენციალების სწრაფი რითმი და გაღვიძება.



М. Горький в синем (бумага)

## ივანე ბერიტაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა

ივანე სოლომონის ძე ბერიტაშვილი დაიბადა 1884 წლის 19 დეკემბერს (ძვ.სტ.) ქახეთის პატარა სოფელ ვეჯინში, რომელიც იმხანად ერთ-ერთ რელიგიურ ცენტრს წარმოადგენდა. ის მშობლების მეთერთმეტე შვილი იყო. სულ ბერიტაშვილებს 12 შვილი შეეძინათ, რომელთაგან სამი აღრეულ ასაკში გარდაიცვალა. მამამისი წმ. იოანე ნათლისმცემლის ეკლესიის მღვდელი იყო. წერა-კითხება პატარა ვანომ სოფლის სკოლაში ის-წავლა. 1892 წელს მშობლებმა იგი დაწყებითი განათლების მისაღებად თელავის სასულიერო სასწავლებელში მიაბარეს, სადაც დაჟო 1899 წლამდე. ვანო ბერიტაშვილს სწავლის სიუკარული სწორედ თელავის სასულიერო სასწავლებელში გადაიძებია, რადგან იმხანად სასწავლებელში ბევრი შესანიშნავი პედაგოგი და საზოგადოებისათვის ცნობილი პიროვნება მოღვაწეობდა. გეოგრაფიას ასწავლიდა მწერალი ვასილ ბარნოვი, სიმღერას - კომპოზიტორი ნიკო სულხანიშვილი, ქართულსა და ბუნებისმცოდნეობას - ილია ზარაფიშვილი, ხოლო რუსულს მისი ძმა ქრისტეფორე. მათი გავლენით პატარა ვანოს წიგნის კითხება ისე შევარებია, რომ რაც კი ქართული წიგნი ყოფილა სასწავლებლის ბიბლიოთეკაში, ყველა გადაუკითხავს.

რუსულის უკეთ შესწავლის მიზნით თელავის სასულიერო სასწავლებლიდან მამამ ვანო ტფილისის სასულიერო სასწავლებელში გადაიყვანა. ორი წლის სწავლის შემდეგ, 1901 წელს იგი ტფილისის სასულიერო სემინარიაში ჩაირიცხა. სოლომონს სურდა, რომ ვაჟი მის კვალს გაჟყოლოდა და მღვდელ-მსახური გა-

## მოსულიყო.

სემინარიაში სწავლის დროს, 1902 წლის აპრილი-დან, ვანომ დაიწყო დღიურის წარმოება. ჩანაწერებს თითქმის ყოველდღე აკეთებდა, ხან ქართულ, ხან კი რუსულ ენებზე. თავის ფიქრებს და გრძნობებს დღიურს ანდობდა და უზიარებდა. გასაოცარია ახალგაზრდა კაცის კრიტიკული დამოკიდებულება სასწავლებელში არსებულ ვითარებაზე, სოფელში არსებულ ცხოვრების წესზე, საკუთარი ოჯახის წევრებზე და სხვ. ის ვერ იტანდა უქმად ყოფნას, დროის ტყუილუბრალოდ ფლანგვას უასრო მასლაათში, სტუმრად სიარულს ფორმალური მიზეზების გამო და ა.შ. მას ერჩია რაიმე წიგნი წაეკითხა და სულიერად, ინტელექტუალურად გამდიდრებულიყო. იშვიათად ლექსებსაც წერდა.

სემინარიაში ვანომ მისთვის დამახასიათებელი გულმოდგინეობით დაიწყო მეცადინეობა, მაგრამ შემდგომ სასწავლებელმა ძირეული ცვლილება მოახდინა ყმაწევილის აზროვნების განვითარებასა და მსოფლმხედველობის ჩამოყალიბებაზე. იმ დროისათვის თბილისის სასულიერო სემინარია რევოლუციურად განწყობილი მარქსისტი ახალგაზრდების საბუდარად გადაქცეულიყო. სემინარიაში გამეფებული შავრაზმული რეჟიმით აღშფოთებულმა ჭაბუკმა 1903 წელს მიატოვა სემინარია და სოციალ-დემოკრატიულ მოძრაობაში აქტიურად ჩაება. ივ. ბერიგაშევილი თავის ავტობიოგრაფიაში, რომლის სემინარიისადმი მიძღვნილი ნაწილი მან ჩაწერა 1940 წელს, ასე იგონებს იმ პერიოდს: „სემინარიამ მომცა ის, რაც არ შეეძლო მოეცა არც ერთ სკოლას, - ხანგრძლივი გონებრივი მეცადინეობის უნარი, მუშათა სოციალ-დემოკრატიულ მოძრაობასთან მიერთება. პროპაგანდისტული მუშაობისათვის ახალგაზრდა კაცის კრიტიკული დამოკიდებულება სასწავლებელში არსებულ ვითარებაზე, სოფელში არსებულ ცხოვრების წესზე, საკუთარი ოჯახის წევრებზე და სხვ. ის ვერ იტანდა უქმად ყოფნას, დროის ტყუილუბრალოდ ფლანგვას უასრო მასლაათში, სტუმრად სიარულს ფორმალური მიზეზების გამო და ა.შ. მას ერჩია რაიმე წიგნი წაეკითხა და სულიერად, ინტელექტუალურად გამდიდრებულიყო. იშვიათად ლექსებსაც წერდა.“

რდა ვანო ორჯერ სცემეს ჩაფრებმა 1905-1906 წლების  
რეაქციის პერიოდში.

არსებული ვითარების გამო, ივ. ბერიტაშვილმა  
გადაწყვიტა რუსეთში წასულიყო სახწავლებლად და  
განათლება მიეღო სოციალ-ეკონომიკურ საქითხებში.  
იგი სათანადოდ მოემზადა და 1906 წელს ახალგაზრდა  
ივანემ წარმატებით ჩააბარა გამოცდები ტფილისის მუ-  
2 გიმნაზიაში სიმწიფის ატესტატის მისაღებად. იგი  
თავდაპირველად გაემზავრა მოსკოვს, ხოლო აქედან  
სანკტ-პეტერბურგს. ეს ფაქტი ნათლად მიუთითებს, თუ  
როგორ უსწრებდა დამოუკიდებელი ყმაწევილი კაცის  
ასროვნება და მისწრაფება დროს, მისდა სამწუხარდ,  
სოციალურ-ეკონომიკური მიმართულების ფაკულტეტი  
იმ დროისათვის არც მოსკოვისა და არც სანკტ-პეტერ-  
ბურგის უნივერსიტეტში არ ადმონიდა. ამის გამო ივა-  
ნემ გადაწყვიტა დროებით პეტერბურგის უნივერსიტე-  
ტის ფიზიკა-მათემატიკის ფაკულტეტის საბუნებისმეტ-  
ყველო განყოფილებაზე შესულიყო იმ იმედით, რომ  
მოგვიანებით გაიხსნებოდა მისთვის სასურველი მიმარ-  
თულება. ამასთან, იგი კარგად იცნობდა ჩარლზ დარ-  
ვინისა და სხვა ბუნებისმეტყველ მეცნიერთა შრომებს.  
თუმცა მესამე კურსზე სწავლისას, სტუდენტი ივანე  
ისე გაიტაცა ფიზიოლოგიამ, რომ სულ გადაავიწყდა  
თავისი პირვანდელი გატაცება.

საინტერესო აღინიშნოს, რომ გამოჩენილი რუსი  
ფიზიოლოგი ივანე პეტრეს ძე პავლოვი (1849-1936 წ.)  
ასევე გახლდათ მღვდლის შეილი და ასევე დაამთავრა  
სასულიერო სემინარია, სანამ ჩაირიცხებოდა სანკტ-პე-  
ტერბურგის უნივერსიტეტის იმავე განყოფილებაზე 1870  
წელს. ორივე ივანე იკვლევდა პირობით რეფლექსებს  
და ქართველი ფიზიოლოგი ყოველთვის უწევდა ლირსე-

ულ კონკურენციას ივ. პავლოვსა და მის სკოლას თავის ტვინისა და ცხოველთა ქცევის შესწავლაში.

ბერიტაშვილმა, მესამე კურსის სტუდენტმა, ექსპერიმენტული კვლევა დაიწყო ცნობილი რუსი ფიზიოლოგის ნიკოლაი ვედენსკის (1852-1922 წ.) ხელმძღვანელობით, რომელიც აგრეთვე გახდათ მდგდლის შვილი და სწავლობდა სასულიერო სასწავლებელში. მსოფლიო ფიზიოლოგიური საზოგადოება მას იცნობს, როგორც ე.წ. „ოპტიმუმი“-სა და „პესიმუმი“-ს ფენომენების აღმომჩენს.

მის ლაბორატორიაში ბერიტაშვილი სწავლობდა ბაყაყის ჩონჩხის კუნთების რეციპროკული ინერვაციის პრობლემას და დაადგინა, რომ დორსალური რქის ლოკალური სტრიქნიზაცია არ არღვევს „მოცილების“ რეფლექსის კოორდინაციას. მისი პირველი შრომა გამოქვეყნდა 1911 წელს. წინა წელს ბერიტაშვილმა დაამთავრა უნივერსიტეტი და ვედენსკიმ მიიწვია იგი უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში სამუშაოდ, თავდაპირველად 2,5 წლით, ხოლო შემდგომ კიდევ 2 წლით.

1911 წელს ბერიტაშვილი ვედენსკის რეკომენდაციით გაემგზავრა ქ. ყაზანს პროფ. ა. სამოილოვთან, ნერვებიდან და კუნთებიდან ელექტრული დენის სიმიანი გალვანომეტრით რეგისტრაციის მეთოდის ასათვისებლად. თავის მხრივ, სამოილოვმა აღნიშნული მეთოდი შეისწავლა 1904 წელს ქ. ლეიიდენში პოლანდიელ ვილემ ეინგჰოვენთან მუშაობისას. მოგვიანებით, 1921 წელს, ეინგჰოვენმა დაიმსახურა ნობელის პრემია ელექტროკარდიოგრაფიის აღმოჩენისათვის.

1914 წლის გაზაფხულზე, ედენსკის მხარდაჭერით, ბერიტაშვილი გაემგზავრა პოლანდიის ქ. უტრეხტში, რუდოლფ მაგნუსთან სამუშაოდ, რათა აეთვისებინა ძუძუმწოვრებში ნეიროქირურგიული ოპერაციები (დეცერებრაცია, დორსალური ფესვების გადაჭრა და სხვ.), შეესწავლა სხეულის მდგომარეობის, ქისისა და ლაბირინთის ტონური რეფლექსები. პირველი მსოფლიო ომის დაწყების გამო ბერიტაშვილი იძულებული შეიქნა შეეწყვიტა კელევითი მუშაობა და დაბრუნებულიყო სანკტ-პეტერბურგში.

როგორც ცნობილი ამერიკელი მეცნიერი მერი ბრეზიე იგორნებს, 1962 წლის აგვისტოში, პოლანდიის ქ. ლეიდენში ფიზიოლოგიურ მეცნიერებათა საერთაშორისო კონგრესის დროს. პროფესორი ბერიტაშვილი მეუღლესთან ერთად ესტუმრნენ რუდოლფ მაგნუსის საფლავს. „როდესაც ვიდექით ხეებს შორის და ვისმენდიოთ ბერიტაშვილის სიტყვას, მიძღვნილს რუდოლფ მაგნუსისადმი, რომელსაც ის კითხულობდა გერმანულ ენაზე, ბედნიერი სამეცნიერო თანამშრომლობის მოგონებები წარმოგვიდგა, რომელიც ნახევარი საუკუნის წინათ ჩაისახა და რასაც ახლდა ძლიერი ნოსტალგია.

1915 წელს ბერიტაშვილმა დატოვა სანკტ-პეტერბურგი და გადავიდა ქ. ოდესაში, ნოვოროსიისკის უნივერსიტეტის ფიზიკა-მათემატიკის საბუნებისმეტყველო განყოფილების ფიზიოლოგიის კათედრაზე.

ერთი წლის შემდეგ ბერიტაშვილი არჩეული იქნა პრივატ-დოცენტად და დავვალა ნერვ-კუნთოვანი სისტემის ფიზიოლოგიის კურსის კითხვა. ამავე პერიოდში მან დაიწყო ძაღლებში თავდაცვითი რეფლექსების შესწავლა ვ. ბეხტერევის მეთოდით.

1917 წლის რუსეთის რევოლუციის შემდეგ საქარ-

თვეუდომ მცირე ხნით, 1918-1921 წლებში, მიიღო დამოუკიდებლობა. სწორედ ამ დროს, 1918 წელს სანქტ-პეტერბურგიდან დაბრუნებულმა ივანე ჯავახიშვილმა თანამოაზრებთან ერთად დააარსა ტფილისის უნივერსიტეტი და ბერიტაშვილი მიიწვია ფიზიოლოგიის კათედრისა და ფიზიოლოგიის სასწავლო კურსის შესაქმნელად. 1919 წელს ბერიტაშვილმა დააარსა აღნიშნული კათედრა და ამ დროიდან მოყოლებული, პროგრესულად განავითარა ფიზიოლოგიის სწავლება და ექსპრიმენტული კვლევა საქართველოში. უკვე 1920-1921 წლებში მან გამოსცა ფიზიოლოგიის პირველი ქართულენოვანი სახელმძღვანელო ორ ტომად, პრაქტიკულ წიგნთან ერთად, ხოლო 1922 წელს რუსულ ენაზეც იმავე დროს მან ჩამოყალიბა ფიზიოლოგიის კელევითი ლაბორატორია და დაიწყო ინტენსიური მუშაობა. ამით ბერიტაშვილმა ხორცი შეასხა რუსეთში მოდგაწევნობილი ფიზიოლოგის ივანე თარხნიშვილის (1846-1908 წ.) ოცნებას - საქართველოში არსებულიყო ფიზიოლოგიური ლაბორატორია.

1937 წელს ბერიტაშვილმა გამოაქვეყნა ფუნდამენტური სახელმძღვანელო მოსკოვში, რუსულ ენაზე, სახელწოდებით „Общая физиология мышечной и нервной системы“, რომლისთვისაც იგი დაჯილდოვდა სტალინური პრემიით 1941 წელს. შემდგომ ამ წიგნის შესწორებული და გაფართოებული გამოცემები დაიბეჭდა 1947 და 1959 წლებში. ეს წიგნი სამაგიდო სახელმძღვანელოს წარმოადგენდა „საბჭოთა“ ფიზიოლოგების მრავალი თაობისათვის. კიდევ ორი ფუნდამენტური მონოგრაფია - „Общая физиология нервной системы“ (მეორე გამოცემა 1948 წ., მესამე შესწორებული და გაფართოებული 1966 წ.) და „Структура и функция коры головного

მიზანი, 1969 წელს, - გამოიცა მოსკოვში.

1935 წელს ობილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიის ბაზაზე ბერიტაშვილმა დააარსა ფიზიოლოგიის სამეცნიერო-ეკლევითი ინსტიტუტი, რომელსაც ფაქტიურად დაარსებისთანავე (ბერიტაშვილის დაბადებიდან 50 და სამეცნიერო მოღვაწეობიდან 25 წლისთავის გამო) მიენიჭა მისი სახელი. სულ მაღვე ინსტიტუტი გადაიქცა ფიზიოლოგიისა და ნერვული სისტემის კვლევის ერთ-ერთ წამყვან ცენტრად. ამავე პერიოდში მან საფუძველი ჩაუყარა ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის შრომათა კრებულების გამოცემას, რომლის პირველი ტომი უკვე 1936 წელს დაიბეჭდა.

1938 წელს ივანე ბერიტაშვილი დაჯილდოვდა ივ. პავლოვის სახელობის პრემიით მნიშვნელოვანი წელი-ლისათვის, რომელიც მან შეიგრანა პერიფერიული და ცენტრალური ნერვული სისტემის შესწავლაში. ხოლო 1962 წელს ივ. ბერიტაშვილი დაჯილდოვდა ივ. სეჩენოვის სახელობის პრემიით წიგნისათვის „Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных“, რომელიც პ. ჯასპერის თანადგომით ითარგმნა რუსულიდან ინგლისურ ენაზე ამერიკელი პროფესორის უოლტერ ტ. ლიბერსონის მიერ და გამოიცა ქ. ბოსტონში (აშშ) (Beritashvili, 1965).

1939 წელს ბერიტაშვილმა დააარსა საქართველოს ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა საზოგადოება. იმავე წელს იგი არჩეული იქნა საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის აკადემიკოსად, ხოლო 1944 წლიდან იგი იყო საბჭოთა კავშირის მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის დამფუძნებელი წევრი და აკადემიკოსი.

ამ პერიოდში ის იყო საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ერთ-ერთი ორგანიზაციონი და დამფუძნებელი, ბიოსამედიცინო მეცნიერებათა განყოფილების ხელმძღვანელი. ივ. ბერიტაშვილი იყო სულისჩამდგმელი ამიერკავკასიის რესპუბლიკების ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა ურილობების მოწვევისა, რომლებიც მორიგეობით იმართებოდა ამ რესპუბლიკებში. პირველი ურილობა გაიმართა ერევანში 1948 წელს. საქართველოში თბილისის გარდა ის იმართებოდა ბორჯომისა და წყალტუბოში. სამწუხაროდ, ბერიტაშვილის გარდაცვალების შემდეგ ეს ურილობები ადარ გამართულდა.

ხანგრძლივი და აქტიური სიცოცხლის მანძილზე ბერიტაშვილი იყო თითქმის 400 სამეცნიერო შრომის, მათ შორის მრავალი მიმოხილვითი სტატიის ავტორი. თანამედროვე მეცნიერებისაგან განსხვავებით, შრომებს იგი თავად წერდა და არასოდეს მიეწერებოდა თავის თანამშრომლების სტატიებსა და თეზისებს. მან გამოსცა 12 მონოგრაფია, ფუნდამენტური 3-ტომიანი მონოგრაფია-სახელმძღვანელო, 2-ტომიანი სახელმძღვანელო სტუდენტებისათვის, რომელთა გადამუშავებული და შევსებული გამოცემები რამდენჯერმე დაიბეჭდა. მან გამოსცა თავისი პირველი წიგნი 1916 წელს, 32 წლის ასაკში, ხოლო უკანასკნელი მონოგრაფია, შესწორებული და გაფართოებული 1974 წელს, მისი გარდაცვალების წელს, თითქმის 90 წლის ასაკში. სულ მალე მისი გარდაცვალებიდან რჩეული შრომების დიდგრანიანი პრეცედული გამოიცა მოსკოვში რუსულ ენაზე (Бериташвили, 1975), ხოლო მეორე, უფრო დიდი კრებული, მიძღვნილი მისი დაბადებიდან 100 წლისთავისადმი, გამოიცა რუსულ ენაზე თბილისში (Бериташвили, 1984).

ივანე პავლოვის მსგავსად, ივანე ბერიტაშვილი გარდაიცვალა პნევმონიით 1974 წლის 29 დეკემბერს, მისი დაბადებიდან 90-ე წლისთავის იუბილემდე რამდენიმე დღით ადრე. იგი დაკრძალულია თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაღში, უნივერსიტეტის დამაარსებლის ივანე ჯავახიშვილის სიახლოესში.

## 03ანე ბერიტაშვილი საცდო-კულტურული

ივანე ბერიტაშვილის სამეცნიერო გენეალოგია დაკავშირებულია სანქტ-პეტერბურგის ფიზიოლოგიურ სკოლასთან. როგორც აღვნიშნეთ მანამდე, სანქტ-პეტერბურგის სამხედრო-ქირურგიულ აკადემიაში მოღვაწეობდა ივანე თარხნიშვილი, რომელიც ფიზიოლოგიის კათედრას ხელმძღვანელობდა 1877-1895 წლებში.

ივანე ბერიტაშვილი მეორე კურსის სტუდენტი იყო, როდესაც მისი წინამორბედი ქართველი ფიზიოლოგი ივანე თარხნიშვილი გარდაიცვალა. მესამე კურსიდან კი მან მოელი თავისი ცხოვრება ფიზიოლოგიას დაუკავშირა. პეტერბურგის უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში, რომელსაც იმხანად ხელმძღვანელობდა ნიკოლაი ვედენსკი, ის გაიზარდა და ჩამოყალიბდა საერთაშორისო მასშტაბის თვალსაჩინო მეცნიერად. იქ მიღებული ცოდნა და გამოცდილება ბერიტაშვილმა წარმატებით გამოიყენა თბილისში ქართული ფიზიოლოგიური და ნეირობიოლოგიური სკოლების ჩამოსაყალიბებლად (Григорян, 1986).

სტუდენტი ივანე ბერიტაშვილი მივიდა ვედენსკის ლაბორატორიაში 1909 წლის აპრილში, ფიზიოლოგია-ში ლაბორატორიული პრაქტიკის გავლის შემდეგ. ამ

პერიოდში გედენსკი შეისწავლიდა სხვადასხვა ქიმიური ნივთიერების გავლენას ბაყაყის ზურგის ტვინის რეფლექსების ცენტრებზე. მან ბერიტაშვილს ამოცანად მისცა ამ რეფლექსებზე ქიმიური ნივთიერების, სტრიქნინის, ლოკალური აპლიკაციის გავლენის შესწავლა. საინტერესო აღინიშნოს, რომ ბერიტაშვილმა, უაღრესად მონდომებულმა სტუდენტმა, ვადაზე ადრე ჩააბარა გამოცდები მესამე და მეოთხე კურსის საგნებში, რათა სწავლების ბოლო წელს დრო არ დაეკარგა ლექციას ემინარებზე დასწრებით და მთელი დრო დაეთმო ლაბორატორიაში ინტენსიური მუშაობისთვის. წელიწადნახევრის შემდეგ მან წარადგინა კვლევის შედეგები, როგორც სადიპლომო ნაშრომი, რომელიც შემდგომ გამოქვეყნდა სტატიის სახით. ამ ნაშრომისათვის იგი დაჯილდოვდა პირველი ხარისხის დიპლომით. ეს ფაქტი ნათლად მიუთითებს, თუ როგორი ენთუზიასტი და ბეჭითი ახალგაზრდა იყო ივანე. მართლაც, მის პირველ პუბლიკაციებში ბერიტაშვილი წარმოდგა, როგორც თამამი, დამოუკიდებელი მეცნიერი. მნიშვნელოვანია ხაზგასმით ითქვას, რომ ჩონჩხის კუნთების რეციპროკული ინერვაციის შესწავლით იგი გასცდა სეჩენოვის შრომას ზოგადი შეკავების შესახებ

იმ წელს, როდესაც ბერიტაშვილი ჩაირიცხა სანქტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტში (1906), ვედენსკის რედაქტორობით გამოიცა უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიის შრომათა პირველი კრებული. ამ ტომში ვედენსკის სტატიამ „რეფლექსური აპარატის აგზნება“ და შეკავება სტრიქნინით მოწამელისას“ დასაბამი მისცა ახალ მიღვომას, ან ერას ლაბორატორიის კვლევით მუშაობაში. სახელდობრ, სტრიქნინიზაციის პირობებში ცერებრო-სპინალურ საკორდინაციო ცენ-

ტრებში აგზნებისა და შეკავების პროცესებს შორის ურთიერთქმედების შესწავლას. ვვედენს ეი და მისი სკოლა ამ პროცესებს ხსნიდა მისი ე.წ. „პარაბიოზის“ თეორიით, რომ სენსორული ნერვის აგზნებადობა და-მოკიდებულია მხოლოდ გამღიზიანებელი ელექტრული დენის სიმძლავრესა და სიხშირეზე. ბერიტაშვილის დასკვნა განსხვავდებოდა ვედენსკის კონცეფციისგან (Григорян, 1986). თავის პირველ სტატიაში (Реципрокная иннервация скелетной мускулатуры при локальном сртихническом отравлении спинного мозга), რომელიც ორ ნაწილად გამოვიდა 1911 წელს, ბერიტაშვილმა აჩვენა, რომ ზურგის ტვინის მხოლოდ ერთი სეგმენტის მოწამ-ვლა მკაცრად ზრდის მის რეფლექსურ მოქმედებას; ამ-დენად, აგზნებისა და შეკავების პროცესების ურთიერ-თქმედების ბუნება დამოკიდებულია მხოლოდ ზურგის ტვინის მაკორდინირებელი „აპარატის“ აქტივობაზე. ის ვარაუდობდა, რომ განურჩეველად ძალისა და სიხში-რის ეფექტისა, სტრიქნინით მოწამვლის პირობებში, მოხრის რეფლექსის რეცეპტორული ველის სტიმულა-ცია მხოლოდ ძალიერებს მოხრის რეფლექსს.

შემდგომ ამისა, ვედენსკისა და სხვათა მოლოდი-ნის საწინააღმდეგოდ, ბერიტაშვილმა აჩვენა, რომ რე-ციპროკული შეკავება არ აღმოცენდება აგზნების სუს-ტი ფორმიდან, არამედ მის ნაცვლად, - როგორც ცნო-ბილი ინგლისელი მეცნიერი ჩარლზ შერინგტონი (1857- 1952 წწ.) ვარაუდობდა, - უნდა წარმოადგენდეს აგზნე-ბის ზუსტად საწინააღმდეგოს. როდესაც ორი სენსო-რული ნერვის სტიმულაცია, რომელთაგან ერთი იწვევს მაინერეციორებელი კუნთის აგზნებას, მაშინ როცა მეორე - შეკავებას, მათი კომბინაციის შემთხვევაში, ერთეული მოქმედების პოტენციალები ან მათი ჯგუფი რეგულა-

რულად ამოვარდება ან სუსტდება აგზნებული კუნთის ელექტრომიოგრამაზე შემაკავებელი სტიმულაციის რიტმის შესაბამისად. ბერიტაშვილი იმდენად იყო აღფრთოვანებული ამ შედეგებით, რომ სასწრაფოდ სურდა ეცნობებინა ამის შესახებ შერინგტონისათვის ტელეგრაფით, მაგრამ გადააფიქრებინა მისმა უშუალო ხელმძღვანელმა, პროფ. ა. უხტომსეიმ (1875-1942 წწ.). პროფ. რ. დოტის სიტყვებით, ბაყაყის მოცილების რეფლექსის მსგავსება კატის გაშლის რეფლექსთან, რომელსაც იმ ხანად შერინგტონი შეისწავლიდა, უეჭველად თვალშინ წარმოუდგა ბერიტაშვილს, იმდენად ძლიერი იყო მასზე შერინგტონის შრომის გავლენა. ბერიტაშვილმა სპეციალურად ისწავლა ინგლისური, რათა წაეკითხა შერინგტონის ცნობილი წიგნი „ნერვული სისტემის ინტეგრაციული მოქმედება“, რომელმაც დიდი გავლენა მოახდინა ვადენსკის ლაბორატორიის შემდგომ მუშაობაზე და თავად ბერიტაშვილზე. აღსანიშნავია, რომ ახალგაზრდა ბერიტაშვილმა მიიღო ორი უაღრესად დაღებითი გამოხმაურება შერინგტონისგან მის მიერ Pfluger's Archive-ში გამოქვეყნებულ სტატიებზე.

ე. ედრიანი, რომელმაც გაინაწილა 1932 წელს ნობელის პრემია შერინგტონთან ერთად, მოგვიანებით იგონებდა თავის წერილში, რომელიც გამოქვეყნდა ბერიტაშვილის 90-ე წლისთავისადმი მიძღვნილ შრომათა კრებულში, - რომ „პროფესორ ბერიტაშვილის შრომის გაცნობა მე მაბრუნებს საწყის პერიოდთან - 1913 წელთან, როდესაც ის იყო 28 წლის, ხოლო მე - 24. ბერიტაშვილი მუშაობდა, როგორც მახსოვეს, პროფესორ ვედენსკის ლაბორატორიაში სანკტ-პეტერბურგში, ხოლო მე გიყავი ქვიტ ლუგასის მოწაფე პროფესორ ლენგლის

განყოფილებაში, კემბრიჯში. ბერიტაშვილი და მე, ორივე ვსწავლობდით იმპულსის გაგრცელებას ნერვულ ბოჭქოებში. ნერვის ან კუნთის „მოქმედების დენის“ ჩასაწერად კეიტ ლუკასი იყენებდა „ძაბილარულ ელექტრომეტრს“, რომელიც ძირითადად მის მიერ იყო კონსტრუირებული. ჩვენზე ორივეზე დიდი შთაბეჭდილება მოახდინა ი.ს. ბერიტაშვილის სტატიაში სათაურით "Zur Kenntnis der Erregungsrhythmik des Nerven - und Muskel-systems", Zeitschrift für Biologie, 62 Band, 1913. ბერიტაშვილი იყენებდა ეინტოვენის სიმიან გალვანომეტრს, რომელიც საკმაოდ მგრძნობიარე იყო, რათა ეჩვენებინა ნერვულ ღეროში მოქმედების პოტენციალის წარმოქმნა, რაც ადასტურებდა, რომ ყველა ნერვული ბოჭქო ერთად იყო ჩართული მოქმედებაში (Adrian, 1975).

როგორც აღვნიშნეთ, თავის პირველ სტატიაში ბერიტაშვილი გამოვიდა მისი პროფესორის, პარაბიოზის თეორიის მოწინააღმდეგებელ და აღწერა აგზნებისა და შეკავების პროცესები, როგორც ერთმანეთისაგან დამოუკიდებელი ფენომენები. ეს დასკვნა უფრო მკაცრად და გარკვევით იქნა წარმოდგენილი მის პირველ მონოგრაფიაში "Учение об основных элементах центральной координации скелетной мускулатуры" (1916), რომელიც წარუდგინა სანკტ-პეტერბურგის (პეტროგრადის) საუნივერსიტეტო საბჭოს, როგორც სამაგისტრო დისერტაცია. ამ წიგნის ზერელე გადახედვაც კი არწმუნებს მნახველს, რომ იგი სრულიად შეესაბამება და აკმაყოფილებს არა თუ სამაგისტრო, არამედ სადოქტორო ხარისხის მოთხოვნებს.

1917 წლის აპრილში პავლოვმა უაღრესად დადგებითი და საქები შეფასება მისცა ბერიტაშვილის წიგნს. კერძოდ, მან ხაზგასმით აღნიშნა, რომ ბერიტაშვილის

ადმონიენას, რეციპიროებული შეკავების რითმული ბუნების შესახებ, დიდი მნიშვნელობა გააჩინია. ასევე მან თქვა, რომ „საზოგადოდ, ახალგაზრდა ფიზიოლოგის შრომებში ნათლად გამოსჭივივის აგტორის ქრიტიკული აზროვნება, ინიციატივის ძლიერი უნარი, ექსპერიმენტული ოსტატობა და შემოქმედებითი ენთუზიაზმი“.

თუმცა, ამას წინ უსწრებდა უაღრესად არასასიამოებო ფაქტი იმისა, რომ პეტროგრადის საუნივერსიტეტო საბჭომ ნება არ დართო ბერიტაშვილს დაეცეა სამაგისტრო დისერტაცია ვედენსკის ქრიტიკული დასკვნის გამო. ფორმალური მიზეზი კი ის იყო, როგორც ვედენსკი წერდა თავის დასკენაში, რომ ბერიტაშვილის წიგნში თავმოყრილია სხვადასხვა დროს გამოქვეყნებული სტატიები, რომლებიც არ არიან ქონცეპტუალურ ერთიანობაში. მეორე ფორმალური მიზეზი იყო ის, რომ სამაგისტრო ფიზიოლოგის გამოცდაში მას პქონდა დაბალი, „დამაკმაყოფილებელი“ ნიშანი. საგამოცდო კომისიის თაქმჯდომარე აქაც ნ. ვედენსკი იყო.

როგორც ბერიტაშვილი იგონებს თავის მემუარებში (1969), იგი იმ დროს იმდენად იყო გატაცებული ლაბორატორიაში ექსპერიმენტული მუშაობით, რომ სრულიად უპასუხისმგებლოდ მოეკიდა სამაგისტრო გამოცდებს და მხოლოდ „დამაკმაყოფილებელი“ ნიშნები დაიმსახურა. მოგვიანებით, სპეციალური მომზადების შემდეგ, მან წარმატებით გადააბარა ეს გამოცდები, მაგრამ დისერტაციის დაცვა ვედარ მოახერხა რუსეთში დიდი არეულობის გამო, აგრეთვე იმის გამო, რომ საცხოვრებლად და სამუშაოდ გადავიდა ოდესაში, ხოლო შემდეგ კი დაბრუნდა საქართველოში.

აქ უნდა აიღნიაშნოს, რომ ერთის მხრივ, მონოგრაფიის დაწერა და გამოქვეყნება, რომელიც შეიცავდა

ვედენსკის პარაბიოზის ძირითადი დოქტრინის მწვავე კომენტარებს და ხელმძღვანელის სამეცნიერო კრედოს დაუფარავ კრიტიკას, მიუთითებს სანქტ-პეტერბურგის უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის ლაბორატორიაში არსებულ დამოუკიდებელი კვლევისა და სამეცნიერო აზროვნების თავისუფლებაზე. მაგრამ მეორეს მხრივ, სავარაუდოდ, სწორედ ამ წიგნის გამო ბერიტაშვილი იძულებული იქნა მიეტოვებინა უნივერსიტეტი და პეტროგრადი 1915 წლის ბოლოსთვის. ამ შემთხვევაში ფორმალური მიზეზი შეიქმნა ის, რომ 4,5 წლიანი მუშაობის შემდეგ, მას ვერ გამოუყვეს ვერც ასისტენტის ადგილი კაოვლირაზე და ვერც მკვლევარის ადგილი ლაბორატორიაში.

სამოილოვისადმი გაგზავნილ წერილში ბერიტაშვილი აღწერს, თუ რა მძიმე პირობებში უწევდა ცხოვრება და წიგნზე მუშაობა, უსახსროდ დარჩენილი, მხოლოდ წყალზე და პურზე იყო, და ამ უკანასკნელითაც მომჰირნედ იქვებებოდა. მიუხედავად დიდი გაჭირვებისა, ბერიტაშვილმა თავის წიგნში გამოკვეთა ღრმა, მისთვის იღუმალი სამეცნიერო იდეები, რომელთაც იგი ატარებდა მრავალი წლის მანძილზე და ჩვენს წინაშე წარმოდგა, როგორც პირდაპირი, უკომპარომისო და არაეონფორმისტული პიროვნება, თავისი მოსაზრებების დამკველი განურჩევლად ავტორიტეტებისა. ვედენსკი იყო სეჩენოვის მოწაფე და გაემიჯნა თავის მასწავლებელს; ასევე არ დაეთანხმა ბერიტაშვილი თავის პროფესორს, ვედენსკის, მის მიერ მიღებული ექსპერიმენტული შედეგების ახსნაში.

მიუხედავად გარკვეული რთული ურთიერთობებისა თსტატსა და შეგირდს შორის, ბერიტაშვილი ყოველთვის მადლიერი იყო ვედენსკისა, რომელმაც მნიშ-

ვნელოვანი როლი შეასრულა მის მეცნიერად ჩამოყალიბებაში, და აგრეთვე კვლევით მუშაობაში იმ მხარდაჭერისთვის, რომელსაც იჩენდა ცნობილი პროფესორი ახალგაზრდა მეცნიერისადმი. ამას ბერიტაშვილი ხაზგასმით აღნიშნავდა თავის პირველი წიგნის შესავალში. მოგვიანებით, ის თავის მემუარებში წერდა: „ცხოვრებაში მე მქონდა რამდენიმე კრიტიკული მომენტი, როდესაც ვმუშაობდი ვედენსკის ლაბორატორიაში, მაგრამ ყველა ისინი უაღრესად წამადგნენ შემდგომ სამეცნიერო მოდებაში“.

მის სამეცნიერო ხარისხთან დაკავშირებით, როგორც დაშვებული შეცდომების გამოსწორება, სანკტ-პეტერბურგის (ლენინგრადის) უნივერსიტეტმა 1935 წელს ბერიტაშვილს მიანიჭა დოქტორის სამეცნიერო ხარისხი დაბადებიდან 50-ე და სამეცნიერო მოდვაწეობის 25-ე წლისთავის გამო.

### სამეცნიერო დაპრუნება: უზიღოლობისა და ნეიროზეცნიერების ეროვნული სკოლების დაზუძნება

ჯერ კიდევ არ იცოდა რა, რომ ცხოვრების უდიდეს ნაწილს გაატარებდა სამშობლოში, ივანე ბერიტაშვილი სამუშაოდ გადავიდა ქ. ოდესაში, ნოვოროსიისკის უნივერსიტეტში, სადაც დაჟყო თოხი წელი 1915 წლის შემოდგომიდან 1919 წლის შემოდგომამდე. მიუხედავად სამეცნიერო ხარისხის არქონისა, სულ მაღალ არჩეული იქნა პრივატ-დოცტორიად. აქ ბერიტაშვილი კითხულობდა ლექციებს და დიდი სიბეჯითოთ მუშაობდა ლაბორატორიაში.

რუსეთში სამოქალაქო ომით გამოწვეული მძიმე მდგომარეობის მიუხედავად, მან ჩატარა საინტერესო ექსპერიმენტები ძაღლებსა და მტრედებში პირობითი რეფლექსების გამომუშავების საკითხებზე. მან აგრეთვე შეისწავლა ძაღლების ოვის ტვინის ქერქზე სტრიქნინის მოქმედების ეფექტები. მაშინდელი მდგომარეობისა და საქართველოში დაბრუნების გამო, მისი ეს შრომები მოგვიანებით გამოქვეყნდა.

მაგრამ ყველაზე მნიშვნელოვანი მოვლენა მისი ოდესაში ცხოვრების დროს იყო შეხედრა ოლდა ანტონის ას. ნიკინსკაიასთან. იგი გახლდათ ბერიტაშვილის სტუდენტი და გაცნობიდან ორი წლის შემდგომ ეს ახალგაზრდა, სიმპათიური ქალიშვილი გახდა ბერიტაშვილის მეუღლე. 1919 წლის სექტემბერში ახლად-ქორწინებული წყვილი ოდესიდან გემით გამოემგზავრა საქართველოში.

ტფილისის უნივერსიტეტის დამფუძნებელთან წინასწარი მოლაპარაკების შედეგად 1919 წლის შემოდგომიდან ივანე ბერიტაშვილი შეუდგა ფიზიოლოგიის სასწავლო კურსის კიოხვას ექსპერიმენტული დემონსტრაციებით და აგრეთვე კვლევით მუშაობას მის მიერ დაარსებულ ფიზიოლოგიის კათედრაზე. აქ, მშობლიურ მიწაზე, მან მყარი საფუძველი ჩაუყარა ფიზიოლოგიისა და ნეირომეცნიერების ქართულ ეროვნულ სკოლებს, სამეცნიერო ტრადიციებსა და ექსპერიმენტულ პრაქტიკას, რომელთაც დღეს აგრძელებს ქართველ მეცნიერთა მექქანის თაობა.

უაღრესად რთულ პირობებში უხდებოდა ივანე ბერიტაშვილს სრულიად ახალი სამეცნიერო მიმართულების განვითარება სამშობლოში. როდესაც იგი ოდესიდან თბილისში გადმოვიდა, უნივერსიტეტის ხელმძღვა-

ნელობამ მას საკმაოდ დიდი ფართობი გამოუყო ლა-  
ბორატორიის მოსაწყობად. მაგრამ ცარიელი კედლების  
მეტი არაფერი იყო. საქართველოში ფიზიოლოგიური  
ხელსაწყოები არსად მოიძებნებოდა, უცხოური აპარა-  
ტურის შესაძენი ფული კი უნივერსიტეტს არ გააჩნდა.

პატრიოტული სულისეკვეთებით გულანთებულმა  
ახალგაზრდა მეცნიერმა დიდი ორგანიზაციორული ნიჭი  
გამოვლინა და სულ მაღა იპოვა გამოსავალი. მან თბი-  
ლისის სხვადასხვა სახელოსნოს დაუკვეთა ზოგიერთი  
ხელსაწყო, ხოლო შემდგომ ლაბორატორიასთან გახ-  
სნა მექანიკური სახელოსნო. ამ მიზნით ბერიტაშვილმა  
სამუშაოდ მიიწვია თავისი საქმის შესანიშნავი ოსტატი  
კარლ შტრაუსი, რომელმაც უმოკლეს ვადაში დაამზა-  
და სხვადასხვა ხელსაწყო არა მარტო სტუდენტებთან  
პრაქტიკული მეცანიერებების ჩასატარებლად, არამედ  
კვლევითი მუშაობისთვისაც. შემდგომ ბერიტაშვილმა  
ისიც მოახერხა, რომ საქართველოს შავი ქვის (მარგა-  
ნეცის) მრეწველობის სააქციო საზოგადოების ფინან-  
სური დახმარებით გერმანიიდან გამოიწერა იმ დროი-  
სათვის მეტად იშვიათი აპარატურა, მათ შორის სიმია-  
ნი გალვანომეტრი ელექტროფიზიოლოგიური ექსპერი-  
მენტებისთვის. ამასობაში მოგვარდა სხვა ორგანიზაცი-  
ული საკითხებიც: აშენდა ვივარიუმი ცხოველების შე-  
სანახად და გამოიყო მომელელი პერსონალის შტატი;  
სტუდენტი ახალგაზრდები დაინტერესდნენ ფიზიოლო-  
გიით და მხარში ამოუდგნენ ახალგაზრდა მასწავლე-  
ბელს. შემდგომში სწორედ ეს ფიზიოლოგიური ლაბო-  
რატორია გახდა საფუძველი კვლევითი ინსტიტუტის  
დასაარსებლად.

სამეცნიერო-კვლევითი ინსტიტუტის დაარსების  
იდეა ბერიტაშვილს მოუვიდა 1920-იან წლებში, რათა

მთავრობის მხრიდან უფრო მეტი დაფინანსება მიეღო ექსპერიმენტული მუშაობისთვის. თავიდან იდეოლოგიური და თავდაცვის მიზნით იგი ფიქრობდა შრომის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის დაარსებას, რომელთა მსგავსი მრავალდ იყო იმდროინდელი საბჭოთა კავშირის დიდ ქალაქებში. საბოლოოდ, 1934 წელს, ბერიტაშვილმა უნივერსიტეტში დაარსა ექსპერიმენტული ბიოლოგიის ინსტიტუტი, რომელსაც ერთი წლის შემდეგ გადაერქეა სახელი ფიზიოლოგიის ინსტიტუტად.

მანამდე, 1930 წელს, უნივერსიტეტს ცალკე გამოეყო სამედიცინო ინსტიტუტი, ამჟამად თბილისის სახელმწიფო სამედიცინო უნივერსიტეტი, რომლის ფიზიოლოგიის კათედრის ორგანიზებაში ბერიტაშვილმა უდიდესი წელი შეიტანა. პირველი კათედრის გამგე გახდათ გ. ვაწაძე. ხოლო შემდგომ აღ. ბაქურაძე ბერიტაშვილის ერთ-ერთი მოწაფე და უახლოესი მეგობარი. კათედრის კვლევითი მუშაობა მიმართული იყო ვისცერალური სისტემების შესწავლისადმი. კერძოდ, საჭმლის მონელებისა და კუჭ-ნაწლავის სისტემის ფუნქციის რეგულაციის, სუნთქვის, ენერგიის ცვლისა და კვებისადმი.

სამედიცინო ინსტიტუტისგან განსხვავებით, უნივერსიტეტის ფიზიოლოგიის კათედრასა და ფიზიოლოგიის ინსტიტუტში ფუნდამენტური გამოკვლევები ძირითადად მიმართული იყო ცენტრალური ნერვული სისტემის შესწავლისკენ. თუმცა იმავე დროს პერიფერიული ნერვული სისტემის არანაკლებ მნიშვნელოვანი პრობლემებიც შეისწავლებოდა. 1938-1939 წლებში სიმიანი გავალომეტრი შეცვალა კათოდურმა ოსცილოსკოპმა, ბერიტაშვილი პირველი იყო საბჭოთა კავშირში, რომელმაც გამოიყენა ოსცილოსკოპი და აგრეთვე ფარ-

თოდ დანერგა ინსტიტუტში იმ დროისათვის ახლად შემოსული პორსლი-კლარკის სტერეოტაქსული აპარატი ექსპერიმენტული ცხოველის თავის ტვინში ელექტროდების ჩასანერგად.

1940-იანი წლების დასაწყისში ივ. ბერიგაშვილმა ერთ-ერთმა პირველმა ყოფილ საბჭოთა კავშირში წარმატებით გამოიყენა ფიზიოლოგიური ექსპერიმენტებისათვის ელექტროენცეფალოგრაფიული ტექნიკა. მან და მისმა მოწაფეებმა ეს მეთოდი შემოიღეს არა მარტო თავის ტვინის ნორმალური მოქმედების შესასწავლად, არამედ თავის ტვინის სხვადასხვა დაავადებათა გამოსავლენად. ამ მხრივ განსაკუთრებული აღნიშვნის ღირსია ეპილეფტის შესასწავლა. ბერიგაშვილმა და მისმა თანამშრომლებმა ვრცელი გამოკვლევები მიუძღვნეს ელექტრო-ენცეფალოგრაფიულ ცვლილებებს სხვადასხვა სახის ეპილეფტის დროს. საინტერესოა, რომ მეორე მსოფლიო ომის დროს თბილისის ევაკო-პოსპიტლებში ბერიგაშვილი და მისი კოლეგები ელექტრო-ენცეფალოგრაფიულად იკვლევდნენ დაჭრილ და ეპილეფტით დაავადებულ მეორებს და ამით ეხმარებოდნენ ექიმებს დიაგნოსტის დაზუსტებაში. ამის შემდგომ ელექტროენცეფალოგრაფია ფართოდ და წარმატებით იქნა დანერგილი საქართველოს საავადმყოფოების ნეკროლოგიურ განყოფილებებსა და კლინიკური და ექსპერიმენტული ნეკროლოგიის ინსტიტუტში პროფ. პ. სარაჯიშვილის მიერ.

ფიზიოლოგიის ინსტიტუტში ჩატარებული ელექტროენცეფალოგრაფიული გამოკვლევებიდან აღსანიშნავია ბერიგაშვილის ერთ-ერთი ნიჭიერი მოწაფის, ნაილრევად გარდაცვლილი მეცნიერის, ლ. ცქიფურიძის (1903-1950 წლ.) შრომები. განსაკუთრებული აღნიშვნის

დირსია მის მიერ ცხოველის ძილის ფაზების შესწავლა. ფაქტიურად, მან პირველმა აღწერა კატის ძილის ელექტროენცეფალოგრაფიულ სურათში განსაკუთრებული ფაზა, რომელსაც უწოდა „მოუსევენარი“ ძილი. მოგვიანებით, 1955 წელს, მოზარდებისა და ზრდასრული ადამიანების ძილის შესწავლის საფუძველზე, ამერიკულმა მკვლეფარებმა ე. აზერნსკიმ და ნ. კლეიტმანმა, - ამერიკულ ფიზიოლოგიურ ჟურნალში გამოქვეყნებულ ორ სტატიაში, - იგივე ფენომენს ძილის „პარადოქსული“ ფაზა უწოდეს და აღმოჩენის პრიორიტეტიც მათ დაიმსახურეს. ქართველი მეცნიერის აღმოჩენას კი, რომელიც ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის შრომათა კრებულში დაიბეჭდა, სათანადო მნიშვნელობა არ მიენიჭა, რის გამოც საერთაშორისო რეზონანსიც არ ჰქონია.

1941 წელს საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის დაარსებასთან დაკავშირებით, მის შემადგენლობაში ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის გადასვლისას ინსტიტუტი გადაიქცა ფიზიოლოგიისა და ნეირომეცნიერების ერთერთ მთავარ ცენტრად საბჭოთა კავშირში, დაიკავა რა მესამე ადგილი ლენინგრადისა და მოსკოვის შემდეგ.

### „გაგრის საუბრები“ და ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის დაფუძნება

მეორე მსოფლიო ომის შემდეგ ივანე ბერიტაშვილმა გადაწყვიტა მოეწყო კონფერენციები სიმპოზიუმების სტილში, როდესაც მონაწილეობის არ იქნებოდნენ შეზღუდული დროში. ცნობილია, რომ წვეულებრივი კონფერენციების დროს, როგორც მოსხენებებისთვის, ისე დისკუსიებისთვის დრო ლიმიტირებულია. ბერიტაშვილი გეგმავდა შეეზღუდა მონაწილეობა რიცხვი (15-20),

და არა მოხსენებისა და კამათის დრო.

ნეირომეცნიერების ცნობილი ისტორიკოსის ამე-რიკელი ლუიზა მარშალის (1996) თანახმად, ატლანტი-კის ოკეანის ორივე მხარეზე ისტორიულ მოვლენათა მსევლელობამ დასაბამი მისცა ოთხ სრულიად ახალ, გზისგამევალავ კონფურენციათა სერიებს სხვადასხვა ქვეყნებში, რომელთა შორის იყო ბერიტაშვილის სიმ-პოზიუმი, მოგვიანებით ცნობილი „Гагрские беседы“-ს სახელწოდებით. ისინი იქცნენ ტვინის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის (International Brain Research Organization - IBRO) შექმნის წინაპირობად.

ამ ოთხი პროგრამიდან ერთ-ერთის ინიციატორი იყო ბერიტაშვილი. 1948-დან 1972 წლამდე საქართვე-ლოს მეცნიერებათა აკადემიის ეგიდით მან ჩაატარა ექ-ესი სიმპოზიუმი ნეიროფიზიოლოგიისა და ქცევათმეც-ნიერების პრობლემებზე ძირითადად „საბჭოთა მეცნი-ერთა მონაწილეობით. სიმპოზიუმები იმართებოდა გაგ-რაში, შავი ზღვის სანაპიროს ერთ-ერთ ულამაზეს აუ-რორტზე. ბერიტაშვილის უნიკალური მხარდაჭერით ახალგაზრდა მეცნიერებს საშუალება ეძლეოდათ წარ-მოედგინათ საკუთარი შრომები და შეხვედროდნენ უფ-როს კოლეგებს. „გაგრის საუბრების“ მესამე სიმპოზიუ-მი გაიმართა 1958 წელს იანვარში და მიედგვნა პირო-ბითი რეფლექსების ფორმირებაში დროებითი ნერვული კავშირების წარმოქმნის საკითხებს. ერთ-ერთი ახალ-გაზრდა ამერიკელი მეცნიერი გახლდათ ფრენკ მორე-ლი, რომელიც მოწვეული იყო მის მიერ ელექტროენცე-ფალოგრამაში სარეისებურად ფოკუსირებული წერტი-ლების აღმოჩენისათვის.

განსაკუთრებით ადსანიშნავია, რომ ბერიტაშვი-ლის სიმპოზიუმი ჩატარდა რამდენიმე თვით ადრე მოს-

კოვში გამართულ ცნობილ კოლოქვიუმამდე, რომელიც მიეძღვნა უმაღლესი ნერვული მოქმედების ელექტრონულობრაფიის საკითხებს. საინტერესოა, რომ „გაგრის საუბრების“ 21 მონაწილეოთაგან 15 ესწრებოდა მოსკოვის კოლოქვიუმს, ასე რომ გაგრა წარმოადგენდა მოსამზადებელ კონფერენციას მოსკოვისთვის.

ზემოთ აღნიშნული კონფერენციათა სერიებიდან სამი იმართებოდა ნიუ-იორკში, ლონდონსა და მარსელში, რაც მიუთითებდა ამ დროისათვის თავის ტკინისა და ცხოველთა ქცევის შესწავლის გაძლიერებულ ინტერესზე. ამ მოვლენებმა გადამწყვეტი როლი ითამაშა ნერვული სისტემის შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციისა და მოგვიანებით აშშ-ში ნეირომეცნიერების საზოგადოების (Society for Neuroscience) ჩამოყალიბებაში.

IBRO-ს შექმნის მთავარი სულისჩამდგმელის კანადელი ჰერბერტ ჯასპერის (1991) თანახმად, ორგანიზაცია დაიბადა უშუალოდ მოსკოვში, 1958 წლის ოქტომბერში გამართული კოლოქვიუმის დასრულებისას მონაწილეოთ მიერ მიღებული რეოზლუციით. ეს გახდათ თანამშრომლობის პირველი შემთხვევა დასაგლელ და „საბჭოთა“ ფიზიოლოგიებს შორის სტალინის ერის დასრულებისა და რკინის ფარდის გაქრობის გამო. ფიზიოლოგიურ მეცნიერებათა მე-15 საერთაშორისო კონგრესის შემდეგ, რომელიც გაიმართა 1935 წელს მოსკოვსა და ლენინგრადში, და რომლის პრეზიდენტიც გახდათ ი. პავლოვი, ხოლო ვიცე-პრეზიდენტები ივანე ბერიტაშვილი და ლეონ ორბელი, 1958 წლის კოლოქვიუმი მეორე უმნიშვნელოვანესი მოვლენა იყო საბჭოთა კავშირში. მას ესწრებოდა 49 დელეგატი მსოფლიოს 17 ქვეყნიდან, დაახლოებით თანაბრად დასავლეთი-

დან და აღმოსავლეთიდან. საპატიო პრეზიდენტები იყვნენ ივანე ბერიტაშვილი და ერძერტ ჯასპერი, ხოლო მოქმედი პრეზიდენტები - პენრი გასტო და ელადიმერ რუსინვი. რეზოლუცია, რომელსაც ხელს აწერდნენ ივ. ბერიტაშვილი, ჰ. ჯასპერი, ჰ. გასტო და ვ. რუსინვი, და რომელიც ერთხმად მიიღო კოლოქვიუმის დელფინურმაც, შეიძლება მიჩნეული იქნას IBRO-ს დაბადებად. ორი წლის შემდეგ, 1960 წელს კანადის პარლამენტმა დაამტკიცა თავის ტეინის საერთაშორისო ორგანიზაციის დაფუძნება, რომელმაც ბინა დაიდო ეგროპაში, პარიზში.

მოსკოვის კოლოქვიუმის უცხოელი მონაწილეები გაეცნენ საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის ფიზიოლოგიურ ინსტიტუტებს არა მარტო მოსკოვში, არამედ გაემგზავრნენ ლენინგრადში, კიევსა და თბილისში, სადაც ესტუმრნენ ლირსშესანიშნაობებს და დაათვალიერეს მრავალი ლაბორატორია, მათ შორის პავლოვის ლაბორატორიები და ინსტიტუტი ლენინგრადში, კიევის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტი და ბერიტაშვილის ინსტიტუტი თბილისში. საქართველოს დედაქალაქს ესტუმრნენ მეგუნი, ბრეზიი და რობერტ გალაშიოს. სტუმრები უაღრესად დაინტერესდნენ ინსტიტუტში მიმდინარე სამეცნიერო მუშაობით და ესაუბრნენ თანამშრომლებს კალევების საერთო პრობლემებზე. მიუხედავად ხანმოკლე ფიზიტისა უცხოელი ფიზიოლოგები იმდენად განიმსჭვალენ უდარესად თბილი გრძნობით მასპინძლების მიმართ ნანახისა და განცდილის გამო, რომ ძალიან უჭირდათ ახალშეძენილ მეგობრებთან დამშვიდობება.

მრავალი ცნობილი მეცნიერი სწვევებია ფიზიოლოგიის ინსტიტუტს თბილისში, მათ შორის სამი ნობე-

ლის პრემიის ლაურეატი რ. გრანიტი, ა. ჭოვაძინი და ბ. კატცი. აგრეთვე ვ. ეიდი, ტ. ბალლოები, რ. დოტი, ჰ. გასტო, ჰ. ჰაქსლი, ე. კონორსკი, კ. ლისაკი, მ. მისკინი, ვ. ნაუტა.

### ბერითაშვილის მემკვიდრეობა - ეიროზიზოლოგია

როგორც ზეომთ აღვნიშნეთ, ბაყაფის ზურგის ტენიის ლოკალური სტრიქნინზაფიის ექსპერიმენტებზე დაყრდნობით, 1910 წელს ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ მოხრის რეფლექსის საქოორდინაციო აპარატი ლოკალიზებულია დორსალური რქის იმ სეგმენტში, რომელშიც შედიან შესაბამისი რეცეპტორული ველიდან გამომავალი სენსორული ბოჭკოები. ეს იყო მისი პირველი შრომა, რომელიც 40 წლის შემდეგ იმავე ექსპერიმენტული სქემით განმეორებული იქნა ოსცილოსკოპის გამოყენებით დორსალური და ვენტრალური რქების ელექტრული პოტენციალების რეგისტრაციისას. ამ ცდებით ბერიტაშვილმა დაამტკიცა მის მიერ აღრე ფორმირებული პრინციპების სისტორე. ეერძოდ, 1950 წელს მან აჩვენა, რომ სტრიქნინით მოწამელის პირობებშიც კი, ერთი სეგმენტის შუამდებარე ნეირონები აიგზნებიან უპირატესად შესაბამისი უკანა ფესვის ბოჭკოებით. სხვა ნეირონებიდან მომავალი ამაგზნებული იმპულსები ააქტივებენ მოცემულ სეგმენტში მამოძრავებელ ნეირონებს, მაგრამ აქ არსებული შუამდებარე ნეირონების ჩართვის გარეშე.

## საინალური რეზლემსების ცენტრალური კოორდინაცია

ვედენსკის ლაბორატორიაში, შერინგტონის თანადოულად, ბერიტაშვილი იყენებდა სიმიან გაღვანომეტრს ზურგის ტვინის რეფლექსების ცენტრალური კოორდინაციის შესასწავლად, ანტაგონისტურ კუნთებში მოქმედების დენების რეგისტრაციით. 1913-1914 წლებში მან აღმოაჩინა რეციპროკული შეკავების რიტ-მული ბუნება. ამ ამბავთან დაკავშირებით პროფ. ა. უხტომსკი, მეორე მნიშვნელოვანი პირი ვედენსკის ლაბორატორიაში, - რომელიც ცნობილია, როგორც ზურგისა და თავის ტვინის ცენტრულებში ე.წ. „დომინანტის პრინ-ციპის“ ავტორი, ბრძანებდა, რომ „ახალგაზრდა ბერიტოგმა ამ აღმოჩენით გაითქვა სახელი ეკროპულ ფიზიოლოგიაში“. ათი წლის შემდეგ, ე. ედრიანმა, ჯ. უულტონმა და ე. ლიდელმა (1924) დაადასტურეს ეს შედეგები.

1940-იანი წლების ბოლოს ბერიტაშვილმა, მის მოწაფესთან ა. როიტბაკთან ერთად, შეისწავლა, კელავ თსცილოსკოპის გამოყენებით, სპინალური რეფლექსები სტრიქნიზაციის პირობებში. მათ აღმოაჩინეს, რომ მაღალი სიხშირით სტიმულაციისას მიღებული მოტორული ფესვის ელექტრული პოტენციალების სწრაფი შემცირება გამოწვეული უნდა იყოს შუამდებარე ნეირონების რეფრაქტორული პერიოდით.

გაცილებით ადრე, ჯერ კიდევ 1912 წელს, უხტომსკიმ შესთავაზა ბერიტაშვილს შეესწავლა რეციპროკული აგზნებისა და შეკავების მოვლენები კატებში, და ორი წლის შემდეგ, როდესაც ბერიტაშვილი დაბრუნდა პოლანდიდან მაგნუსთან მუშაობის შემდეგ, მათ მოამზადეს შრომა დეცერებრიორებულ კატებში ტონური

რეფლექსებისა და კუნთების ელექტრული პოტენციალების შესახებ. ამას გარდა ბერიგაშვილმა უფრო მეტი წარმატებით განაახლა ექსპერიმენტები კისრისა და ლაბირინთული ტონური რეფლექსების შესასწავლად. მან აჩვენა, რომ სხეულის მიმართ კისრის ბრუნვის დრო, როდესაც აიგზნებიან კისრის კუნთების რეცეპტორები, და თავის მდგომარეობის ცვლილებისას, როდესაც სტიმულირდებიან ლაბირინთის რეცეპტორები, ადგილი აქვს მხოლოდ გარევეული ცენტრების აგზნებადობის მატებას. 1915 წ. მან დაასკვნა, რომ ამ ცენტრების აგზნებით გამოწვეული ტონური რეფლექსი აღმოცენდება დამატებითი პერიფერიული სტიმულაციის შედეგად. ეს მონაცემები რ. მაგნუსმა შეიტანა თავის ცნობილ წიგნში 1924 წელს.

1937 წელს, როდესაც შეისწავლიდა ტონურ რეფლექსებს ზურგის ტვინისა და თავის ტვინის ქერქის ლოკალური მოწამვლისას, და შერეული (სენსორული და მოტორული) ნერვული ბოჭკოების სტიმულაციის და ხანგრძლივობის პარამეტრების ცვლილებისას, ბერიგაშვილმა იპოვა გასაღები რეფლექსური მოქმედების დინამიკისა და უარიაბელობის როცელი ფენომენის ასახსნელად. უაღრესად მაღალი აგზნებადობის კერის პირობებში, ამ უბანში არსებული ნეირონები აიგზნებიან ცნისის სხვა უბნებიდან წამოსული ირადირებული იმპულსებით.

### ზოგადი შეკავება

ბერიგაშვილი ძლიერ იყო დაინტერესებული ზოგადი შეკავების პრობლემით. თავის თანამშრომლებთან

ერთად მან უჩვენა, რომ ეს ფენომენი, რომელიც პირველად აღმოჩინა ივ. სეჩენოვმა 1862 წელს, შეიძლება გამოწეული იყოს კანის, სენსორული და ვებეტატიური ნერვების, ვისცერალური ორგანოებისა და თავის ტკინის ზედაპირის სტიმულაციით. 1928-1943 წლების პერიოდის გამოკვლევებმა, - ისეთი როლი რეფლექტორული აქტებისა, როგორებიცაა კვება ძალლებში, კიდურებით შემოხვევის რეაქციები ბაჟაჟებში, თავის კანის გაღიზიანება ბაჟაჟებსა და ძალლებში, გამოავლინეს, რომ გარეულ მოძრაობით რეაქციებთან ერთად ადგილი აქვს ზოგად შეკავებას. ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ ზოგადი შეკავება წარმოადგენს ცნს-ის რეაქციის აუცილებელ კომპონენტს ნებისმიერ გაღიზიანებაზე, ქვეზღურბლოვან გაღიზიანებაზეც კი, გარეგანი პასუხის მიღების თვალსაზრისით. ზოგადი შეკავების ბიოლოგიური მნიშვნელობა იმაში მდგრმარეობს, რომ: 1) მოცემული სასიცოცხლოდ მნიშვნელოვანი გაღიზიანების საპასუხოდ აგზნება შემოიფარგლება იმ ნერვული ცენტრებით, რომლებიც განაპირობებენ ცხოველის გარეგან რეაქციას; 2) სუსტი გაღიზიანებისას ზოგადი შეკავება იცავს ორგანიზმს ენერგიის უსარგებლო ხარჯვისაგან.

ივ. ბერიტაშვილმა და მისმა თანამშრომლებმა დაწერილებით გამოიკვლიეს, თუ რა პირობებში უნდა ხდებოდეს ზოგადი შეკავების საუკეთესოდ გამოწევევა, შეისწავლეს ის ნერვული გზები, რომლითაც ხდება თავისა და ზურგის ტკინში შეკავების გავრცელება. სხვათაშორის, მათ ისიც დაადგინეს, რომ ზოგად შეკავებას ზოგადი გააღილება მოსდევს. სახელმობრ, იმ ნერვულ გზებში, რომლებიც შეკავებულია, შეკავების დამთავრების შემდეგ ერთხანს გააღვილებულია აგზნე-

ბის გამოწვევა. ბერიტაშვილის აზრით, ამაგზნებელი და შემაკავებელი გავლენები ზურგის ტვინზე უნდა ხორციელდებოდეს ზურგის ტვინის ე.წ. როლანდოს ჟელატინისებური სუბსტანციის მეშვეობით.

1936-1937 წლებში ივ. ბერიტაშვილი, ფიზიოლოგიურ და მორფოლოგიურ მონაცემებზე დაყრდნობით, მივიღდა დასკვნამდე, რომ ზოგადი შეკავება წარმოადგენს ტვინის დეროს იმ სტრუქტურის ფუნქციას, რომელსაც იგი უწოდებდა „ნეიროპილს“. ამასთან, ამ უკანასკნელს შეეძლო ცნისზე არა მარტო ზოგადი შემაკავებელი, არამედ ზოგადი ამაგზნებელი მოქმედებაც. ამჟამად ეს სტრუქტურა კარგად არის ცნობილი რეტიკულური ფორმაციის სახელწოდებით. სამწუხაროდ, ამ საკითხისადმი მიძღვნილი ბერიტაშვილის ოთხი სტატია გამოქვეყნდა „საბჭოთა“ ჟურნალებში და მსოფლიო ფიზიოლოგიური საზოგადოებისთვის უცნობი დარჩა. 12-13 წლის შემდეგ, ბერიტაშვილისგან დამოუკიდებლად, 1949 წელს პ. მეგუნმა და ჯ. მორუციმ აღმოაჩინეს და დეტალურად აღწერეს ეს მოვლენა.

1941 წელს კატებში კუნთების ერთხელობრივი რეფლექტორული შეკუმშვების რეგისტრაციისას ბერიტაშვილმა ამერიკელი მკვლევარის პ. რენშოუსგან დამოუკიდებლად და მის თანადროულად აღწერა ანტიდრომული შეკავების ეფექტი. უფრო მეტიც, აჩვენა რომ ანტიდრომული შეკავება შეიძლება გარეცელდეს რამდენიმე სეგმენტზე და ზურგის ტვინის ორივე მხარეზეც კი.

ბერიტაშვილმა ფიზიოლოგებიდან პირველმა განსაკუთრებული ჟურადება მიაქცია დენდრიტულ განშტოებებს და 1941 წელს ჩამოაყალიბა პოსაზრება, რომ მოსულ იმპულსებზე საპასუხხოდ დენდრიტები გენერი-

რებენ ლოკალურ, არაგავრცელებად დენებს. ამჟამად ეს პრინციპი პირდაპირ არის დამტექცებული პირამი-დული ნეირონების აპიკალური დენდრიტებისათვის.

### აემისზეროთა ურთიერთობა

ქართველი ფიზიოლოგი ივ. თანხნიშვილი ერთ-ერთი პირველი იყო, რომელმაც უწრადდება მიაქცია მარცხენა და მარჯვენა პემისფეროებს შორის არსებულ ასიმეტრიას (1878). იგი ატარებდა ცდებს ახალ შობილ გოჭებზე, ბოცვრებსა და ლუკვებზე და ელექტრულად აღიზიანებდა მარჯვენა და მარცხენა ნახევარსფეროების ფსიქო-მოტორულ ცენტრებს. შედეგად, მან მიიღო განსხვავებული სიძლიერის მამოძრავებელი პასუხები. ეერძოდ, მარცხენა პემისფეროს ცენტრების სტიმულაცია იწვევდა უფრო ძლიერ რეაქციებს სხეულის საწინააღმდეგო მხარის კიდურებში, ვიდრე მარჯვენა პემისფეროს გაღისიანება. ეს ფაქტი სავარაუდოდ მან დაუკავშირა ადამიანებში არსებულ მარჯვენა ხელის უძირატესობის განვითარებას ბავშვის ზრდასთან ერთად.

მოგვიანებით იგივე საკითხებს შეისწავლიდა ნ. ვედენსკიც. მე-20 საუკუნის დასაწყისში ფ. კიოლერმა მიაგნო საინტერესო გადაწყვეტას პემისფეროთა ურთიერთობის შესასწავლად. ცალი თვალით დასწავლილი წიწილები (მეორე თვალი ახვეული პერნდათ), რომლებიც კენგავდნენ მხოლოდ ერთი ფერის ფონზე დაყრიდ მარცვლებს, ამას ადვილად ახერხებდნენ მეორე დაუსწავლელი თვალითაც. ეს მითუმატეს საინტერესოა, რადგან ქათმებში ერთი თვალით აღქმული ინფორმაცია მთლიანად პროეცირდება მხოლოდ ერთ ნახევარ-

სფეროში. ამ ცდებით დამკიცდა, რომ ერთი პემისფეროდან მეორეში გადადის დასწავლილი ინფორმაცია და რომ გადაცემა უნდა ხორციელდებოდეს პემისფეროთა შორის დამაკავშირებელი ნერვული ბოჭქოების საშუალებით. ფრინველებში ეს გახდავთ სუპრაოპტიკური კომისურა, ხოლო ძუძუმწოვრებში კორძიანი სხეული.

ივ. პავლოვის ლაბორატორიაში 1924 წელს კ. ბიკოვმა (1886-1959 წწ.) და ა. სპერანსკიმ (1888-1961 წწ.) პირველად გადაჭრეს კორძიანი სხეული, რათა შეესწავლათ შეიცვლებოდა თუ არა ამის შედეგად ძაღლების ტაქტილური პირობითი რეფლექსები, გამომუშავებული მხოლოდ სხეულის ერთ მხარეს. მათ ნახეს, რომ ასეთი რეფლექსების გადატანა სხეულის მეორე მხარეს არ ხდებოდა, ამასთან დარღვეული იყო ცხოველთა სივრცითი ორიენტაცია ბერით და მხედველობით სიგნალებზე. ეს ის ბიკოვია, რომელმაც უკვე აკადემიკოსის რანგში, 1950-იანი წლების დასაწყისში, ბრალი დასდო ბერიტაშვილსა და სხვა ცნობილ მეცნიერებს ეწ. „ანტიპავლოვიზმში“ და ითხოვდა მათ მოკვეთას მეცნიერებიდან და გადასახლებას.

აქ არ შეიძლება არ გავიხსენოთ ივ. ბერიტაშვილისა და მისი თანამშრომლის ნინო ჭიჭინაძის (1896-1972 წწ.) მიერ 1930-იანი წლების მე-2 ნახევარში კიოლერის მეთოდით ჩატარებული უაღრესად მახვილგონიგრული ექსპერიმენტები, რომლებიც ეძღვნებოდა მეხსიერების კვალის გადატანას თავის ტვინის ერთი ნახევარსფეროდან მეორეში. მტრედებს უხვევდნენ ერთ-ერთ თვალს და მეორე თვალზე გამოუმუშავებდნენ პირობით, მოძრაობით-კვებით რეფლექსს მხედველობით გამდიზიანებელზე. აღმოჩნდა, რომ მოძრაობით-კვებითი

რეაქცია ადვილად აღმოცენდებოდა მეორე, „დაუსწავლელი“ ოვალის სტიმულაციითაც, თუკი შენარჩუნებული იყო სუპრაოპტიკური კომისურა. როგორც აღვნიშნეთ, იგი შედგება ნერვული ბოჭოკების გროვისგან, რომელიც აკავშირებს მარცხენა და მარჯვენა ნახევარსფეროებს და წარმოადგენს ქორძიანი სხეულის პოზილობს ცხოველებისთვის. ნახევარსფეროების დამაკავშირებელი კომისურის გადაჭრისას მეორე, დაუსწავლელი ოვალის მხედველობითი გადიზიანება აღარ იწვევდა პირუელ თვალზე გამომუშავებული რეფლექსის აღმოცენებას. ე.ი. პემისფეროთა შორის ყოველგვარი ურთიერთქმედება შეწყდა. ჩვენდა სამწუხაროდ, მხოლოდ უნდა ვივარაულოდ, რომ მეორე მსოფლიო ომის დაწყების გამო და ომის შემდეგაც ბერიტაშვილსა და ჭიჭინაძეს ამ მიმართულებით მუშაობა აღარ გაუგრძელებით.

სანაცვლოდ, ცნობილი ამერიკელი მეცნიერის კარლ სპენსიერ ლეშლის (1890-1958 წწ.) ახალგაზრდა თანამშრომლებმა ჯ. ლივაინმა და რ. სპერიმ ინტენსიური მუშაობა დაიწყეს ამ თვემაზე, მოტივირებული იყვნენ რა კიოლერისა და ბერიტაშვილი-ჭიჭინაძის შრომებით. როგორც ჩანს, ბერიტაშვილს გაგზავნილი პქონდა თავისი სტატიების ამონაბეჭდები, ერთ-ერთი გერმანულ ენაზე, ლეშლისათვის, რადგან ამერიკელი მეცნიერები მათ ციტირებას ახდენენ. იმ დროისათვის ჯერ კიდევ ცნობილი არ იყო ოვის ტვინის ნახევარსფეროებს შორის დამაკავშირებელი ნერვული გზების ფუნქციები და მათი მნიშვნელობა. 1950-იანი წლებიდან მეცნიერები ინტენსიურად დაინტერესდნენ ამ პრობლემით. ქართველი სწავლულების აღმოჩნდან 20 წლის შემდეგ როჯერ სპერიმ დაადასტურა კატებში, რომ

յորմօանո სხეულու გადაჭრու შეմდეგ յրտո პემისფეროւ տեսակ წარდგენու მხედველობու ინფორმაციա სრულու მიუწვდომელու მეორე տეսակ. მოგვიანებით, 1981 წელს რ. საერთო ნობელու პრემია მიენიჭა თავის ტკინის პემისფეროւ ფუნქციური სპეციალიზაციის საკითხების შესწავლისათვის.

### ბერიტაშვილის მემკვიდრეობა - ძირისათვისის მიმღებელი

1920-იანი წლების დასასრულიდან იგ. ბერიტაშვილი სწავლობდა პირობითი რეფლექსების გამომუშავებას ბეხტერევისა და პავლოვის მეთოდებით. მაგრამ სულ მალე იმ დასკვნამდე მივიდა, რომ ცხოველთა ქცევა და სასოგადოდ ფსიქიკური მოქმედება ვერ აიხსნება მხოლოდ პირობით-რეფლექსური მოქმედებით, ან უპირობო და პირობით რეფლექსთა უწყვეტი ჯაჭვი. ბერიტაშვილმა შემოიტანა სრულიად ახალი ექსპერიმენტული მიდგომა, რომელიც მდგომარეობდა ცხოველთა თავისუფალ მოძრაობაში. პავლოვისგან განსხვავებით, მან უარყო ექსპერიმენტული ცხოველის (ძაღლის) სპეციალურ სადგარში მოთავსება და დააქვირდა ცხოველთა (კურდღლელი, კატა, ძაღლი, მაიმუნი) ქცევას შეუზღუდუავი ლოკომოციის პირობებში - ფართო ექსპერიმენტულ ოთახში. ეს იყო ძაღლის კარგი და თამაში მიდგომა, რადგანაც ის იძლეოდა შესაძლებლობას უფრო ბუნებრივ პირობებში მომხდარიყო შეძენილ რეფლექსთა და ზოგადად ქცევის შესწავლა. ამ განსაკუთრებული მეთოდით ბერიტაშვილმა მნიშვნელოვანი წელილი შეიტანა ცხოველთა ქცევის შესწავლის დარგში - ქცევათმეცნიერებაში.

როგორც ზევით იყო აღნიშნული, ჯერ კიდევ ოდესაში მუშაობისას ივ. ბერიტაშვილი დაინტერესდა ცხოველთა პირობით-რეფლექსური მოქმედების კანონზომიერებათა შესწავლით. ამისთვის მან პავლოვისგან განსხვავებული, ბეხტერევის მეოთოდი გამოიყენა. პავლოვი და მისი მიმდევრები შეისწავლიდნენ ძაღლის პირობით-სანერწყვე რეფლექსებს. ამ დროს ცხოველს სპეციალურ ბგერაგაუმტარ კაბინაში ათავსებდნენ, რათა მასზე არ ემოქმედა სხვადასხვა გარეშე გამდიზიანებელს მაგ. ქუჩისა თუ ეზოს ხმაურის. სხვათა შორის ამ მიზნით პავლოვმა ეწ. „სიჩუმის კოშკიც“ ააგებინა პეტერბურგის მახლობლად, სოფელ კოლტუშოში. პავლოვისგან განსხვავებით, ბერიტაშვილმა საკელევად პირობით-მოძრაობითი რეფლექსების შესწავლა არჩია. იგი ძაღლს არ ამყოფებდა გარეშე ხმაურისგან იზოლირებულად, არამედ პირიქით, ცდილობდა ცხოველი მაქსიმალურად ჩაეყუნებინა ბუნებრივ პირობებში. ამ გზით ბერიტაშვილმა შეისწავლა ეწ. დაცვით-მამოძრავებელი პირობითი რეფლექსები. სახელდობრ, კიდურის მტკიცნეულ გაღიზიანებას იგი „აუღლებდა“ ამა თუ იმ ეწ. „ინდიფერენტულ“ გამდიზიანებელს (მაგ, ტონი, სინათლე). ამ ცდებით ბერიტაშვილმა დაამტკიცა, რომ პირობით-მოძრაობითი რეფლექსების გამომუშავება მიმდინარეობს იგივე კანონზომიერებით, როგორც ეს პავლომა აღწერა პირობით-სანერწყვე რეფლექსებისათვის. ამასთან, უაღრესად საყურადღებოა ის ფაქტი, რომ ბერიტაშვილმა აღმოაჩინა ზოგიერთი ისეთი კანონზომიერება, რომელიც მანამდე არ იყო აღწერილი. კერძოდ, მან პირველმა განაცხადა სათანადო ექსპერიმენტულ

შედეგებზე დაყრდნობით, რომ თავის ტეინში დროებითი ნერვული კავშირები ყალიბდება არა მარტო ერთი მიმართულებით - პირობითი გამდიზიანებლის მიმდები კერიდან უპირობო გამდიზიანებლის მიმდებ კერამდე, როგორც ეს პავლოვმა აღმოაჩინა მანამდე, - არამედ საპირისპირო მიმართულებითაც, - უპირობო გამდიზიანებლის მიმდები კერიდან პირობითი გამდიზიანებლის მიმდებ კერამდე. მოგვიანებით ბერიტაშვილის ეს დებულება, დროებითი გაგშირების ორმხრივი მიმართულებით განვითარების შესახებ, მრავალმა მეცნიერმა და-ამტკიცა. საინტერესოა აღინიშნოს, რომ ერთ-ერთი პირველთაგანი, ვინც ბერიტაშვილის აღნიშნული დებულება აღიარა, თავად პავლოვი იყო.

ივ. ბერიტაშვილმა აღწერა აგრეთვე ე.წ. „ეფექტო-რული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის“ ფენო-მენი, რის შემნენვაც ნერწყვის გამოყოფის პირობითი რეფლექსის შესწავლისას თითქმის შეუძლებელია. მისი დაკეირებით აღმოჩნდა, რომ თუ ერთი რომელიმე კიდური მტკიცნეულად დიზიანება, ამ გადიზიანებას მოსდევს მეტად ფართო, ანუ გენერალიზებული პასუხი, კერძოდ, ძალით ამ დროს ამოძრავებს არა მარტო გა-დიზიანებულ კიდურს, არამედ გაუდიზიანებელ კიდუ-რებსაც, ამოძრავებს თავსაც და ტანსაც, თან მოუსვენ-რობს, ყმუის. იგივე გამდიზიანებლის მრავალგზის გან-მეორების შემთხვევაში, სტიმულის საპასუხოდ შეზღუ-დული რეაქციები სულ უფრო და უფრო დიფერენ-ცირებულად აღმოცენდება, ე.ი. ცხოველი აღარ ყმუის და აღარც მოუსვენრობს, შემდეგ წყვეტს ტანის მოძრა-ობას, გაუდიზიანებელი კიდურების მოძრაობას, და ბო-ლოს მოხდება ისე, რომ მხოლოდ გადიზიანებული კი-დური ამოძრავდება; ამრიგად, ხდება გენერალიზებული

რეაქციის თანდათან დახვეწა და გადასვლა მოძრაობათა დიფერენცირებაში. ამ მოვლენას ბერიტაშვილმა ეფექტორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის ფენომენი უწოდა. სახელწოდება „ეფექტორული“ იმაზე მიუთითებს, რომ საქმე გვაქვს ეფექტორის, ანუ შემსრულებელი ორგანოს (სტიმულირებული კიდურის) მოქმედების დიფერენცირებასთან. მანამდე კი პავლოვს დეტალურად პქონდა გამოკვლეული ე.წ. „სენსორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის“ ანუ პროცესორ ალექსანდრე გოცირიძის ტერმინოლოგიით „რეცეპტორული გენერალიზაციისა და დიფერენციაციის“ მოვლენა (რ.ს.) ე.ი. თავდაპირველად პირობითი რეფლექსი გამომუშავდება არა მარტო იმ გამდიზანებელზე, რომელზედაც ხდება პირობითი რეაქციის გამომუშავება, არამედ სხვა, მსგავს სტიმულებზეც (მაგ, სხვადასხვა სიმაღლის ტონები).

კიდევ ერთი ფენომენი, რომლის აღმოჩენითაც გაამდიდრა ბერიტაშვილმა პავლოვის თეორია „უმაღლესი ნერვული მოქმედების შესახებ“, იყო თავის ტვინის ფუნქციონირების ე.წ. „სინეზური მოქმედების“ უნარი, განსვავებით ე.წ. „ანალიზური მოქმედებისგან“. პავლოვის თეორიულ განზოგადებათა ერთ-ერთ მთავარ დებულებას წარმოადგენს თავის ტვინის ქერქის თვისება, მოახდინოს სხვადასხვა გამდიზანებელთა ურთიერთისგან განსხვავება, გამორჩევა, დიფერენციაცია, ანუ ანალიზი. ბერიტაშვილმა კი ითავა თავის ტვინის სინთეზის უნარის გამოკვლევა. ამ როლი ფუნქციის გამოსავლენად, ბერიტაშვილი და მისი მოწაფეები სხვადასხვა კლასის უმაღლეს სერხემლიან ცხოველებს გამოუმუშავებდნენ პირობით რეფლექსებს რთულ, კომპლექსურ სტიმულებზე. მრავალნაირი ცდების შედეგთა

ანალიზით ბერიტაშვილი იმ დასკვნამდე მივიღა, რომ კომპლექსური გამდიზიანებლის მოქმედება არ შეიძლება განხილული იქნას, როგორც კომპლექსში შემავალი ცალკეული კომპონენტთა მოქმედების უბრალო ჯამი. თავის ტვინი აწარმოებს კომპონენტების გამოლიანებას, სინთეზს. კომპლექსურ გამდიზიანებელზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისას საბოლოოდ დგება ისეთი მომენტი, როდესაც პირობით რეფლექსს გამოიწვევს მხოლოდ და მხოლოდ სიგნალად აღებული კომპლექსური ბერა და არა მასში შემავალი ერთი ან რამდენიმე კომპონენტი. უფრო მეტიც, თუ ამ კომპლექსს გამოაკლდა ერთი ან რამდენიმე ბერა, იგი პირობით რეაქციას ადარ გამოიწვევს.

ამ ექსპერიმენტული ფაქტებით ბერიტაშვილმა დასკვნა, რომ კომპლექსურ გამდიზიანებელზე პირობითი რეფლექსის გამომუშავებისას დროებითი ნერვული კავშირები ვითარდება ისეთ ნერვულ უჯრედებთან, რომლებიც მხოლოდ და მხოლოდ კომპლექსური სტიმულით ამოქმედდებიან; ანუ თავის ტვინში ჩნდება ისეთი ნერვული კერა, რომელსაც კომპლექსური გამდიზიანებელი აამოქმედდებს. ამრიგად, საბუთდება თავის ტვინის სინთეზური ფუნქცია, რომელიც ბერიტაშვილის შემდეგ მრავალმა ფიზიოლოგმა დაასაბუთა.

### გერიტაშვილის მემკვიდრეობა - ცსიძონერული ძცვა

თავისუფალი მოძრაობის მეთოდით პირობითი რეფლექსების შესწავლისას, ბერიტაშვილი წააწყდა მოვლენებს, რომელთა ახსნა ან აღწერა შეუძლებელი იყო მხოლოდ პირობითი რეფლექსებით. მაგ, თუკი

ცხოველი მოცემულ ადგილას მხოლოდ ერთხელ მიიღებდა საკვებს, იმავე ან მეორე დღეს იგი თავად გარბოდა იმავე ადგილისკენ გადიზიანების გარეშე. ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ უმაღლეს ხერხემლიანებს საკვების აღქმისას წარმოექმნებათ „ხატი“ საკვებსა და მის ადგილმდებარეობის შესახებ. ეს ხატი რეპროდუცირდება, როდესაც ცხოველი აღმოჩნდება იგივე ადგილმდებარეობაში; უფრო მეტიც, მოგვიანებით ცხოველი იქცევა ისეთნაირადვე (დაყნოსვა და სხვა ქცევითი გამოვლინებანი), როდესაც იგი უბრუნდება იმ ადგილს, სადაც პირველად აღმოაჩინა საკვები. ეს საორიენტაციო ან კვლევითი ხატით წარმართული ქცევა სავარაუდო უნდა წარმოადგენდეს ობიექტის (საკვებურის) ხატის პროექციას, რომელიც ცხოველმა შეიცნო გარემოში, სადაც პირველად მიიღო საკვები. ასეთ ხატით რეგულირებად, ხატით-წარმართულ ქცევას ბერიტაშვილმა ფსიქონერვული, ან ხატისმიერი ქცევა უწოდა. 1932-1936 წლებში მან ჩამოაყალიბა თავისი დოქტრინის ფუნდამენტური პრინციპები: 1) ნეირონულ ანსამბლებს გააჩნიათ გარემოს ელემენტების ინტეგრაციის უნარი ერთ მთლიან გამოცდილებაში, ანუ გარემოს ინტეგრაცია ხატში. ამისთვის საკმარისია, რომ ცხოველმა მხოლოდ ერთხელ შეიცნოს გარემოს „სცენა“, რომლის ხატიც რეპროდუცირდება კვირებისა და თვეების შემდეგაც; 2) დროებითი კავშირები ფსიქონერვულ წრეებსა, ქერქისა და ქერქებების მოტორულ ცენტრებს შორის ინტეგრირდებიან იმ შედეგით, რომ ხატით წარმართული ქცევა ადვილად ავტომატიზდება; 3) ფსიქონერვული ქცევა განსაზღვრავს ცხოველის ძირითად ქცევას, და ზოგიერთ შემთხვევაში თრგუნავს პირობით და უპირობო რეფლექსურ ქცევას. მორფოლოგიურ მონაცემებ-

ზე დაყრდნობით, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ თავის ტვინის ქერქის III და IV შრეებში არსებული მოკლე აქსონიან ვარსკვლავისებურ ნეირონებს უნდა გააჩნდეთ განსაკუთრებული ფუნქცია ფსიქონერვულ მოქმედებაში.

ბერიტაშვილმა თავისი ოეორია სრულად ჩამოაყალიბა მონოგრაფიაში „Об основных формах нервной и психонервной деятельности“, რომელმაც უარყოფითი გამოძახილი პძოვა პავლოვის სეოლის მხრიდან. ბერიტაშვილის დასკვნა, რომ ფსიქონერვული მოქმედება პრინციპულად განსხვავდება პირობითი რეფლექსებისგან, გახდა განსაკუთრებული მიზეზი საბოლოო კონფრონტაციისთვის რასი ფიზიოლოგიის მხრიდან. ბერიტაშვილის თანახმად, პირობით-რეფლექსური ქცევის ნერვულ საფუძვლებთან შედარებით, ფსიქონერვული ქცევის ნერვული სუბსტრატი განსხვავდება მორფოლოგიური თავისებურებებით. სენსირული, ვარსკვლავისებური ფორმის ინტერნეირონები არ უნდა ყზრუნველყოფდნენ დახურული ნერვული წრეების ჩამოყალიბებას კლასიკური პირობითი რეფლექსების წარმოქმნისას. იმდენად, რამდენადაც ქერქული ნეირონების ფუნქციური სისტემა, რომელიც წარმოქმნის ხატს ყალიბება პირველი აღქმის დროს, ხოლო პირობითი რეფლექსის ფორმირება საჭიროებს განვითარებით განმტკიცებებს, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ პირობითი რეფლექსის სწრაფი განვითარების სიმნელე დაქავშირებულია საპროექციო პირამიდული ნეირონების განსაკუთრებულ თავისებურებობას.

აღნიშნული განსხვავება ბერიტაშვილის მოსაზრებასა და პავლოვის სკოლის წარმომადგენლებს შორის გახდა საფუძველი ბერიტაშვილის „ანტიპავლოვისტად“

გამოცხადებისა. ეს მოხდა 1950 წელს მოსკოვში საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიისა და სამედიცინო აკადემიის ერთობლივ სესიაზე, რომელიც მიეძღვნა აკადემიკოს ივ. პავლოვის ფიზიოლოგიურ კონცეფციებსა და სამეცნიერო მემკვიდრეობას. ბერიტაშვილი, პროფესორებთან ლ. ორბელთან, პ. ანოხინთან, ა. სპერანსკისთან, ლ. შტერნთან, ნ. როჟანსკისთან და სხვა გამოჩენილ მეცნიერებთან ერთად გამოცხადდა „აკვლოვის მოძღვრების მტრად“. მნიშვნელოვანია, რომ ერთ-ერთმა გამომსვლელთა ბერიტაშვილს უწოდა საბჭოთა კავშირის იდეოლოგიური და პოლიტიკური მტრი, რომელიც უცხადებს სოლიდარობას აშშ-ს რეაქციონერ მეცნიერებს, რომელთაც სურო ატომური ბომბების ჩამოგდება საბჭოთა ქალაქებზე. ყოველივე ეს იყო შედეგი მეცნიერების პოლიტიზაციისა და მეცნიერებაზე სახელმწიფო კონტროლის სისტემის დამყარებისა, უნიკო, „წითელი“ კომუნისტი მეცნიერებისა საბჭოთა კავშირის კომპარტიის ლიდერებთან კავშირში. ამის შედეგად ბერიტაშვილი გადააყენეს ინსტიტუტის დირექტორის თანამდებობიდან და აუკრძალეს სამეცნიერო მოღვაწეობა. ის ჩამოშორდა ლაბორატორიაში კელევით მუშაობას, ხოლო მის თანამშრომლებსა და მოწაფეებს ეშინოდათ მასთან სახლში მისვლა. მაგრამ ბერიტაშვილს არ შეეძლო უქმად ყოფნა. მან დაიწყო საქართველოში ბიოლოგიური აზოვნების განვითარების შესწავლა უძველეს ქართულ ხელნაწერებში. ეს სრულიადნ დამახასიათებელი იყო მისი პიროვნებისთვის. იგი ინტენსიურად მუშაობდა არქივებსა და ბიბლიოთეკებში. ბერიტაშვილის ცხოვრების ეს პერიოდი დაგვირგვინდა წიგნით „მოძღვრება ადამიანის ბუნების შესახებ საქართველოს უძველესი დროიდან მე-14 საუ-

კუნემდეგ“, რომელიც თბილისში ქართულად გამოიცა 1957 წელს, ხოლო რუსულად - 1961 წელს.

საბედნიეროდ, სტალინის გარდაცვალების შემდეგ, ე.წ. „დათბობის“ პერიოდისთვის, 1955 წელს ფიზიოლოგთა, ბიოქიმიკოსთა და ფარმაკოლოგთა საკავშირო ყრილობამ, ხოლო შემდეგ საბჭოთა კავშირის მეცნიერებათა აკადემიის პრეზიდიუმმა დაგმო და უარყოფითად შეაფასა 1950-1953 წწ. პერიოდის ყველა რეზოლუცია და გადაწყვეტილება. უკლებლივ ყველა, ერთ დროს მტრად შერაცხეული, რეპრესირებული მეცნიერი ხელახლა დაუბრუნდა თავის სამუშაოს. ივ. ბერიტაშვილი არჩეული იქნა ცხოველთა ქცევის განყოფილების გამგედ და ინსტიტუტის სამეცნიერო საბჭოს თავმჯდომარედ.

## სივრცითი ორიენტაცია

ინსტიტუტში დაბრუნების შემდეგ ბერიტაშვილმა ყურადღება მიაპყრო სივრცითი ორიენტაციის პრობლემებს უმაღლეს ხერხემლიანებში, ბაეშვებსა და მოზრდილებში. გარემოს სივრცითი ორიენტაცია ვლინდება აღქმული ობიექტის მდგომარეობის პროეცირების ან ლოკალიზაციის უნარში საკუთარ თავთან და/ან სხვა გარეშე ობიექტებთან. ბერიტაშვილმა დაადგინა, რომ ზოგიერთი ტიპის რეცეპტორი ჩართულია სივრცითი ორიენტაციის წარმოსახვაში, მაგრამ მხოლოდ მხედველობითი, სმენითი და ლაბირინთის რეცეპტორების სტიმულაციას შეუძლია გარეგანი ობიექტების სივრცითი განლაგების წარმოსახვის გამოწვევა და მათი სივრცითი კავშირების განსაზღვრა ცხოველის აღგილმდე-

ბარეობასთან. მახვილგონივრული ექსპერიმენტებით მან უჩვენა, რომ ცხოველის ლოკომოტივის დროს ლაბირინტული რეცეპტორების გაღიზიანება ძალიან მნიშვნელოვანია გარემოში სივრცითი ორიენტაციისთვის და რომ კუნთებისა და მყესების პროპიროცეპტული აგზნება არ მონაწილეობს ცხოველის მიერ განვლილი გზის ხატის წარმოქმნაში. მაგრამ მარტოზების განმეორებითი გავლისას ამ რეცეპტორების სტიმულაცია გადაიქცევა დეგ აგტომატურად მოქმედებს, როგორც პირობითი რეფლექსების უწყვეტი ჯაჭვი.

სივრცითი ორიენტაციისათვის შიგნითა უურის ლაბირინტის, ანუ წონასწორობის რეცეპტორების მნიშვნელობის განსაზღვრისათვის პერიტაშვილმა უაღრესად მახვილგონივრული ექსპერიმენტები ჩაატარა. იგი კარდახურულ გალიაში სვამდა თვალებახვეულ ძაღლს ან კატას, რათა ცხოველს არ დავნახა საქვებურის ადგილსამყოფველი. ამასთან, კუნთებისა და მყესების რეცეპტორთა (პროპიროცეპტორთა) უშუალო მონაწილეობის გამოსათიშად გალიაში მყოფ ცხოველს ექსპერიმენტაციონი გადაადგილებდა სხვადასხვა მიმართულებით. ამის შემდეგ გალიას იატაქზე დადგამდნენ, ცხოველს გამოუშვებდნენ საქების მისაღებად, კვლავ გალიაში ჩასვამდნენ და საწყის ადგილზე წაიყვანდნენ. საქმარისი იყო ცხოველი ასეთი მეთოდით ერთი-ორჯერ წაეყვანათ საჭმლის ადგილსამყოფველისკენ, რათა მას თავადეუ შეუცდომლად მიეგნო გზა საკვებურისკენ. ასეთი მარტივი ცდით გამოიირკა, რომ იმ შემთხვევაშიც, როდესაც მხედველობა გამოითხულია (თვალებახველია ცხოველი), კიდურების კუნთებიც არ მონაწილეობენ გადაადგილებაში (ცხოველი გალით გადაჭ-

ყავთ) და ყნოსვაც გამოთიშულია, მაღლი ან კატა მშვენივრად ახდენს სივრცეში ორიენტაციას და ზუსტად აგნებს გზას საკვებურისკენ.

შემდეგ, სპეციალური ცდებით დადგინდა, რომ ორივე ყურის ლაბირინთის დაზიანებისას ცხოველი ველარ ახერხებდა საკვებურის მიგნებას და უმწეოდ დაუხეტებოდა ექსპერიმენტულ ოთახში. ასეთი შესანიშნავად გააზრებული ცდებით დამტკიცდა წონასწორობის რეცეპტორების მნიშვნელობა ცხოველთა სივრცით ორიენტაციაში. ძალებსა და კატებში სხვადასხვა ქერქული უბნების ექსტირპაციის ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ სუპრასილვიური ხვეულის წინა ნახევარი პასუხისმგებელია სივრცით ორიენტაციაზე ლაბირინტული და სმენითი სტიმულაციის შემთხვევებში. ახლანანს უცხოელმა მეცნიერებმა თანამედროვე ექსპერიმენტული მეოთხებით დაადასტურეს ვირთაგვებისთვის და ადამიანებისთვის ბერიტაშვილის მიერ ჯერ კიდევ 50 წლის წინ მიღებაული შედეგები და ის დაუკავშირეს თავის ტვინის ერთ-ერთ მნიშვნელოვან სტრუქტურას - პიპოკამპს.

ივ. ბერიტაშვილისა და მისი თანამშრომლების მიერ ჩატარებულმა ექსპერიმენტებმა უჩვენეს, რომ მოზარდთა ონტოგენეზში სივრცითი წარმოსახვები (ხატები) პირველად წარმოიქმნება მხედველობითი აღქმისათვის, შემდეგ ვესტიტულური, და ბოლოს, სმენითი აღქმისათვის. ბორმა ადამიანებში სპეციალურმა სივრცითი ორიენტაციის გამოკვლევებმა უჩვენეს, რომ მათ გააჩნიათ მანძილზე წინაღობების შეფასების უნარი სახის მიდამოში, რადგანაც კანის რეცეპტორების სტიმულაცია იწვევს სახის კუნთვების პირობით რეფლექსურ შეკუმშვას. ეს გამოკვლევები ჩართული იქნა ბერიტაშვი-

ლის წიგნში „О первых механизмах пространственной ориентации высших позвоночных животных“ (Бериташвили, 1959).

### ემოციების ჟასტაგლა

ბერიტაშვილი იყო პირველი საბჭოთა კავშირში, რომელიც შეისწავლიდა ემოციების ფუნდამენტურ ფიზიოლოგიურ საფუძვლებს 1950-1965 წლებში. ქერქული ექსტირპაციისა და ქერქქვეშა სტრუქტურების დაზიანების მეთოდებით, და ამ სტრუქტურების ელექტრული სტიმულაციით ცხოველთა თავისუფალი მოძრაობის პირობებში, მან აღმოაჩინა, რომ თავის ტვინის ძველი ქერქი, ანუ პალეოკორტექსი წარმოადგენს ძირითად სუბსტრატს ემოციური რეაქციებისთვის. აქ ხდება ტკივილის, შიმშილის, შიშის, გააფორმების შეგრძნება და ამავე დროს ახალი ქერქი, ანუ ნეოკორტექსი ჩართულია ემოციური რეაქციების რეგულაციაში. ამის შემდგომ, ბერიტაშვილმა დაასკვნა, რომ ქცევის ორგანიზაცია, მისი შინაგანი ემოციური შეგრძნებებითა და გარეგანი გამოვლინებებით, უნდა აღიძვრებოდეს ლიმბურ სისტემაში. ნეოკორტექსი წარმოქმნის მათ ხატებს გარეგანი სამყაროს არეკვლით და მრავალი თანშობილი და შეძენილი ნეირონული კავშირებით რთავს ლიმბური სისტემის მექანიზმებს, რაც განაპირობებს ორგანიზმის ადაპტაციას ცვლადი გარემომცველი პირობების მიმართ.

## მესაიორების პროგლემა

ბერიტაშვილმა ცხოვრების უკანასკნელი პერიოდი  
მიუძღვნა მეხსიერების შესწავლას. მან ხერხემლიან  
ცხოველთა მეხსიერება დაჲყო 3 ტიპად: 1. ხატისმიერი,  
2. ემოციური, 3. პირობით-რეფლექსური. იგი ხატისმიერ  
მეხსიერებას სწავლობდა დაყოვნებული რეაქციების მე-  
თოდით ცხოველთა თავისუფალი მოძრაობის პირობებ-  
ში. ბერიტაშვილმა თავის თანამშრომლებთან ერთად  
განახორციელა ხატისმიერი მეხსიერების ფილოგენე-  
ზის ფუნდამენტური გამოკვლევა და აღმოაჩინა, რომ  
თევზებს, ამფიბიებსა და რეპტილიებს მხოლოდ ხატის  
ხანმოკლე მეხსიერება უყალიბდებათ, მაშინ როცა  
ფრინველებს (ქაომები, მტრედები) მასთან ერთად ხა-  
ტის ხანგრძლივი მეხსიერებაც უნდოთარდებათ.

ფილოგენეზური განვითარებისას თევზიდან მაიმუ-  
ნამდე, ხანმოკლე მეხსიერება გრძელდება თევზისთვის  
რამდენიმე წამს, ხოლო უმაღლესი ხერხემლიანების-  
თვის რამდენიმე ათეულ წუთს. ხანგრძლივი მეხსიერე-  
ბა აღწევს ფრინველისთვის რამდენიმე წუთს, ხოლო  
ძაღლებისა და მაიმუნებისთვის რამდენიმე თვეს. ბერი-  
ტაშვილის თანახმად, ყველა ხერხემლიანისთვის ხატის-  
მიერი მეხსიერება არის წინა ტვინის აქტიობის შედეგი;  
ქერქის განვითარებასთან ერთად, ხატისმიერი მეხსიე-  
რება გადაიქცევა სულ უფრო მნიშვნელოვან ფუნქცი-  
ად. მაგ, პრორეალური ხევულის ასოციური უბნები და  
საფეთქლის წილი თამაშობენ გადამწყვეტ როლს შეც-  
ნობილი ობიექტების ხატების შენახვაში. ბერიტაშვილს  
მიაჩნდა, რომ ხატისმიერი მეხსიერების სუბსტრატს უნ-  
და წარმოადგენდეს ნერვული წრეები პრორეალური

ხევულსა, მხედველობით ქერქსა, ქვედა საფეხქლის წილის ქერქსა და პიპოკამპს შორის.

მეხსიერების თანამედროვე თეორიების კონტექსტში ბერიტაშვილის ხატისმიერი მეხსიერება შეესაბამება დასავლელი მეცნიერების დეფინიციებს, როგორებიცაა ლ. სქუირის „დეკლარაციული მეხსიერება“, „ე. კენდელის „ჰეშმარიტი მეხსიერება“, პ. გოლდმან-რაკიჩის „შინაგანი წარმოდგენა“, და ჯ. ოკიფის „კოგნიტიური რუქა“.

მეხსიერების როული პრობლემის ამოსასსნელად ბერიტაშვილი ფიზიოლოგიურ მეთოდებთან ერთად ფართოდ იყენებდა პისტოლოგიურ და ბიოქიმიურ მეთოდებს. ცნობილი შევდი ბიოქიმიურის პ. პიდენის თანადროულად ბერიტაშვილმა დიდი ყურადღება მიაკცია მეხსიერების პრობლემის მოლეკულურ ასპექტებს. მისი თანამშრომლის პროფ. პ. ქომეთიანის მონაცემებზე დაყრდნობით მან გამოთქვა მოსაზრება, რომ ხატისმიერ მეხსიერებაში საკვების ადგილმდებარეობის ხანგრძლივი დროით შენარჩუნება განპირობებული უნდა იყოს ცილების მოლეკულური და სუბმოლეკულური ცვლილებებით ნეირონების პოსტსინაპსურ უბანში. ეს ახლად სინთეზირებული ცილები უნდა მოქმედებდნენ პოსტსინაფსურ მემბრანაზე და ხელს უწყობდნენ იმპულსების გავრცელების გაადვილებას ამ უბანში. ეს პროცესი შეიძლება გრძელდებოდეს დღეებისა და კვირეების განმავლობაში და ამდენად, ქმნიდეს პირობებს ხანგრძლივი მეხსიერებისთვის. დღეს ამ საკითხების შესწავლა თანამედროვე ნეირომეცნიერების ერთ-ერთ მთავარ მიმართულებას წარმოადგენს, რისი დადასტურებაც გახლდათ ამერიკელი მეცნიერისთვის ერთი კენდელისთვის 2000 წელს ნობელის პრემიის მინიჭება

მეხსიერების მოლექულური ასპექტების გარკვევისათვის.

ბერიტაშვილის მეხსიერების პრობლემისადმი მიძღნილი წიგნი „Память позвоночных животных: ее характеристика и происхождение“ პირველად გამოქვეყნდა თბილისში რუსულად 1968 წელს. სამი წლის შემდეგ იგი გადათარგმნილი იქნა ინგლისურად პარგარდის უნივერსიტეტის პროფ. ჯონ ბარლოუს მიერ და გამოქვეყნდა ნიუ-იორკში. მეორე, გადამუშავებული და გაფართოებული გამოცემა გამოვიდა მოსკოვში (Бериташвили, 1974).

ბერიტაშვილის ხატისმიერი მეხსიერების დოქტრინასთან დაკავშირებით, მსურს მოვიყვანო ცნობილი კანადელი ფსიქოლოგის დონალდ ჰების ციტატა: „ჩემთვის უაღრესად სასიამოვნოა პატივი მიგაგო ბერიტაშვილის ფართო და უշნდამენტურად მნიშვნელოვან შრომას, მიძღვნილს ქცევის ფიზიოლოგიისა და ფსიქოლოგიისადმი. როგორც ამ შრომის ნაწილი, მან უჩვენა ხატის კონცეფციის მნიშვნელობა ცხოველთა ქცევის ანალიზისა და გარკვევისათვის. სრულიად ცხადია, რომ იგი ასევე მიესადაგება ადამიანის ქცევასაც, და შეიძლება კიდევ უფრო მეტადაც“.

სიცოცხლის უკანასკნელ წლებში ბერიტაშვილმა გამოთქვა მოსაზრება, რომ ცხოველთა როტული, მიზანმიმართული ქცევისთვის დამახასიათებელი რაციონალური მოქმედების საფუძველს წარმოადგენს მეხსიერებაში შენახული გარემოს ხატი, და რომ ცხოველები მასზე დაყრდნობით აგებენ საკუთარი მიზნების მიღწევის გზებს.

## მოღვაწეობა ძუთაისში

თბილისის სახელმწიფო უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის (1930) შემდეგ, საქართველოს სსრ ცენტრალური აღმასრულებელი კომიტეტის დადგენილების საფუძველზე, განათლების სახალხო კომისრის 1933 წლის 8 იანვრის დადგენილებით, თბილისის უნივერსიტეტის ბაზაზე შექმნილი პედაგოგიური ინსტიტუტი გადაყვანილ იქნა ქ. ქუთაისში. პირველი რიგის ამოცანას წარმოადგენდა პროფესორ-მასწავლებელთა კადრებით ინსტიტუტის დაკომპლექტების საკითხის მოგვარება. ამ მიზნით ქუთაისში წამოსვლაზე თანხმობა განაცხადეს ქართული მეცნიერებლი ელიტის ცნობილმა წარმომადგენლებმა: გიორგი ახვლედიანმა, ანდრია ბენაშვილმა, ივანე ბერიტაშვილმა, მოსე გოგიბერიძემ, სარგის კაკაბაძემ, კორნელი კეკელიძემ, იასონ მოსეშვილმა, შალვა ნუცუბიძემ, დიმიტრი უზნაძემ, სიმონ ყაუხჩიშვილმა, აკაკი შანიძემ, ალექსანდრე ჯავახიშვილმა და ალექსანდრე ჯანელიძემ. მათ მიბაძეს უნივერსიტეტის აღზრდილებმა, შემდეგში აკადემიკოსებმა: ალექსანდრე ბარამიძემ, კოტე ბაქრაძემ, ნიკო ბერძენიშვილმა, ანგია ბოჭორიშვილმა, ლევან გოგიელმა, ვარლამ თოფურიამ, ნიკო კეცხოველმა, მათე მირიანაშვილმა, მიხეილ საბაშვილმა, ალექსანდრე ფრანგიშვილმა, არნოლდ ჩიქობქამ, შოთა მიძიგურმა, გიორგი ძოწენიძემ და გიორგი ჯიბლაძემ. აღნიშნულ პროცესში ჩაერთნენ აგრეთვე ახალგაზრდა თაობა, შემდეგში პროფესორები: მექი ბექაია, ალექსანდრე გოცირიძე, გიორგი თავზიშვილი კონსტანტინე მემკელია, ლუკა ჭელიძე, გრიგოლ ხავალია და სხვები.

1933 წლის 3 თებერვალს გამოიცა განათლების სახალხო კომისრის № 61 ბრძანება კათედრის

გამგების დანიშნის შესახებ, მათ შორის იყვნენ ცნობილი მეცნიერები: დიმიტრი უზნაძე-ფსიქოლოგიის, ივანე ბერიტაშვილი-ფიზიოლოგიის, სარგის კაკაბაძე-საქართველოს ისტორიის, ნიკოლოზ კეცხოველი-ბოგანიკის იასონ მოსეშვილი - ქიმიის, ალექსანდრე ჯავახიშვილი-გეოგრაფიის, კორნელი კეკელიძე-ქართული ლიტერატურის, არნოლდ ჩიქობაგა-ქართული ენის, ლევან გორგილი-მათემატიკის, გიორგი ახვლედიანი - ენათმეცნიერების და სხვა. სექტემბრიდან დაემატა ახალი კათედრები: ტექნიკური ქიმიის- მექინიკაია, გეოლოგია-მინერალოგიის - გიორგი ძოწენიძე, ორგანული ქიმიის-ივანე გვერდწითელი და სხვ., სულ ჩამოყალიბდა 21 კათედრა. განსკუთორებით უნდა აღინიშნოს ის ფაქტი, რომ უნივერსიტეტის რეორგანიზაციის შედეგად ჩამოყალიბებულ სხვადასხვა ინსტიტუტებში ფიზიოლოგიის კათედრებს ხელმძღვანელობდნენ ივანე ბერიტაშვილის რეკომენდაციით მისი აღზრდილი სპეციალისტი ფიზიოლოგები. ის აგრეთვე ატიურად იყო ჩართული ახლადშექმნილი ლაბორატორიების მოწყობაში. თვითონ კი დარჩა უნივერსიტეტში ბიოლოგიის სპეციალის სტუდენტებთან სამუშაოდ. როცა საკითხი დადგა ქუთაისის პედაგოგიურ ინსტიტუტში კათედრის შექმნის, მის ხელმძღვანელობასა და ფიზიოლოგიის სწავლებაზე, იგი დათანხმდა შემოთავაზებას, გაფორმდა, როგორც „ჩამომსელელი ლექტორი“ და დიდი ენთუზიაზმით შეუძგა მუშაობას. მან, როგორც დიდი გამოცდილების მქონე მკვლევარმა, ყველა პირობა შექმნა ქუთაისში ფიზიოლოგიის, როგორც მეცნიერების დარგის ჩამოყალიბებისა და განვითარებისათვის. მასზე მიუთითებს ის ფაქტი, რომ მან თბილისის უნივერსიტეტის კათედრიდან ქუთაისში თან წამოიყვანა მისი

აღზრდილი საუკეთესო მოწაფეები, შემდეგში პროფესორები: ალექსანდრე ბრეგაძე, ალექსანდრე გოცირიძე, ლევან ცქიფურიძე, ნიკოლოზ ძიძიშვილი, ნინო ჭიჭინაძე და მიხეილ წერეთელი. სწორედ ამ დიდებულმა შვიდეულმა შექმნა ქუთაისში ფიზიოლოგიის ლაბორატორია, მოამზადეს იგი სასწავლო ექსპერიმენტული სამუშაოებისათვის, დანერგეს სწავლებისა და კვლევის ახალი მეთოდები, გაამდიდრეს იგი ფიზიოლოგიური აპარატურით და ლიტერატურით, რომლებიც დღესაც დაცულია და გამოიყენება ლაბორატორიაში, საფუძველი ჩაუყარეს კვლევითი საქმიანობის ტრადიციებს.

მომდევნო, 1934-1935 სასწავლო წლიდან ივანე ბერიტაშვილმა ქუთაისში ჩამოსვლა ვეღარ შეძლო, ვინაიდან თბილისში ფიზიოლოგიის კვლევითი ინსტიტუტის შექმნასთან დაკავშირებით იგი დაკავებული იყო მრავალი ორგანიზაციული საკითხებით და ინტენსიური კვლევითი მუშაობით.

ივანე ბერიტაშვილის მიერ ქუთაისის პედაგოლიურ ინსტიტუტში დაწყებული სასწავლო და კვლევითი ტრადიციები შემდეგში ბრწყინვალედ განაგრძო და განავითარა მისმა აღზრდილმა მოწაფემ პროფესორმა ალექსანდრე გოცირიძემ. იგი, საბოლოოდ დარჩა ეწ. „ჩამომსვლელ ლექტორად“, რომელიც ივანე ბერიტაშვილის შემდეგ 53 წელი ხელმძღვანელობდა ფიზიოლოგიის კათედრას ქუთაისში, აღზარდა ფიზიოლოგთა 4 თაობის კადრები, მისი ორგანიზებით გაიმართა 48 საერთაშორისო და ადგილობრივი კონფერენცია, გამოაქვეყნა 300-ზე მეტი სამეცნიერო ნაშრომი.

ივანე ბერიტაშვილს მეცნიერული ურთიერთობა ქუთაისის პედაგოგიურ ინსტიტუტთან არ შეუწყვეტია.

იგი ხშირად აწყობდა ქუთაისში სამეცნიერო გამსვლელ სამეცნიერო კონფერენციებს. მისი ინიციატივით შეიქმნა „საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოება“. სწორედ ამ საზოგადოების სახელით 1964 წლის ოქტომბრის თვეში ქუთაისის პედაგოგიური ინსტიტუტის ბაზაზე (რექტორი ლოცენტი ივანე გიშევეთელიანი) ი. ბერიტაშვილის ინიციატივით ჩატარდა გამსვლელი სამეცნიერო სესია, სადაც თვითონ იყო მთავარი მომხსენებელი ახალი გამოკვლეულებისა „მეხსიერებისა და მისი სტრუქტურულ-ფუნქციური საფუძვლების შესახებ“. ასე, რომ აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის ხანგრძლივი მეცნიერული და პედაგოგიური ბიოგრაფიის მცირე მონაკვეთს ქუთაისის უნივერსიტეტში (მაშინდელ პედაგოგიურ ინსტიტუტში) მოდვაწეობაც წარმოადგენს.

მისი შეხედულებების, მეცნიერული იდეებისა და ორგანიზაციული საქმიანობის გაგრძელების მიზნით ბოლო წლებში მრავალი შემსვედრი დონისძიებები გატარდა აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის „ადამიანის ნორმალური ანატომიისა და ფიზიოლოგიის“ კათედრის მიერ (გამგე პროფესორი რენიო საკანდიდო), კერძოდ:

2001 წელს ი. ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის (დირექტორი . . . ), საქართველოს მეცნიერებათა ეროვნული აკადემიის ფიზიოლოგიის განყოფილების (გამგე აკადემიკოსი თემურ იოსელიანი) და ი. ბერიტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების (პრეზიდენტი აკადემიკოსი ვაჟა ოკუჯავა) სახელით (ბერიტაშვილის შემდეგ პირველად) ოქტომბრის თვეში ქუთაისის აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნი-

ვერსიტეტის ბაზაზე მათი ინიციატივით ჩატარდა გამხსელელი სამეცნიერო სესია,

**2004** წელს ქუთაისის აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე დაარსდა ი. ბერიტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების ქუთაისის განყოფილება,

**2009** წელს აკადემიკოს თემურ ნანეიშვილთან ერთად ი. ბერიტაშვილის მეცნიერული კონცეფციების მიხედვით შეიქმნა სადოქტორო პროგრამა „მეხსიერებისა და დასწავლის ნერვული მექანიზმები“, ხოლო **2011** წლიდან დღემდე აქტიურად მოქმედებს სადოქტორო პროგრამა „ნეირომეცნიერებები“.

**2017** წლიდან ი.ბერიტაშვილის მეცნიერული კონცეფციების განვითარების მიზნით აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე ფუნქციონირება დაიწყო „ფსიქოფიზიოლოგიის“ კვლევითი ლაბორატორიამ.

**2017** წელს უნივერსიტეტის აკადემიური საბჭოს დადგენილებით აღმინისტროვა კორპუსის ერთ-ერთ აუდიტორიას მიენიჭა აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის სახელი.

ამრიგად, ივანე ბერიტაშვილის თითქმის 70-წლიანი ორიგინალური ექსპერიმენტული და თეორიული კვლევა, რომელიც დაიწყო ნერვ-კუნთოვანი პრეპარატისა და ზურგის ტვინის მარტივი რეფლექსების გარკვევით, და რთული ხატისმიერი მეხსიერებისა და ცხოველთა ფსიქონერვული ქცევის შესწავლით, წარმოადგენს მონუმენტურ წვლილს ფიზიოლოგიასა და ნეირომეცნიერებაში. ფენომენები, რომლებიც მან გამოთქვა, წარმოადგენ მნიშვნევან წყაროს თანამედროვე ნეიროფიზიოლო-

გიისა და ნეიროფსიქოლოგიის მრავალი პრობლემის შემდგომი დეტალური შესწავლისთვის.

ბერიტაშვილის მოღვაწეობა აგრეთვე გამოხატავს არა მარტო მის მიერ თავის ტვინის ნერვული მექანიზმების ძიებას, არამედ მის სიმამაცეს, გამბედაობას და პატრიოტიზმს, და უსაზღვრო ერთგულებას მეცნიერებისადმი, სამეცნიერო იდეებისადმი, პრინციპებისა და ტრადიციებისადმი, და აგრეთვე მის პირად პატიოსნებასა და სამართლიანობის გრძნობას.

მისი დამსახურება და მეცნიერული მზრუნველობა ქუთაისის სახელმწიფო უნივერსიტეტისადმი მეტად მნიშვნელოვანი და ძალზედ საამაყოა, ამავდროულად მისი მეცნიერული კონცეფციების მიხედვით კვლევითი მუშაობის წარმართვა უაღრესად საპასუხისმგებლოა.



მარცხნიდან: 1. პროფესორი თენგიზ ქარტოზია, 2. აკადემიკოსი ივანე ბერიტაშვილი, 3. პროფესორი ალექსანდრე გოცირიძე, 4. პროფესორი გასილ ვერულაშვილი. 1964 წელი, ქუთაისი.

## გამოყენებული ლიტერატურა

1. ადამიანის ფიზიოლოგია - პროფესორ ირინე კვაჭაძის რედაქციით, თბილისი, 2008.
2. გურამ ბექაძა - საოცრებანი მედიცინაში, თბილისი, 2016 წ
3. თეიმურაზ იოსელიანი - ზოგადი ნეიროფიზიოლოგია, თბილისი, 1993.
4. თეიმურაზ იოსელიანი - ადამიანის ფიზიოლოგია, თბილისი, 2001.
5. თემურ ნანეიშვილი - ქვევის ფსიქოფიზიოლოგია, თბილისი, 2002.
6. სულხან ცაგარელი - ცნობიერება, თბილისი, 2008.
7. მერაბ ცაგარელი - ივანე ბერიგაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა, თბილისი, 2010.
9. რენიკო საკანდელიძე - ნორმალური ფიზიოლოგია. I. ქუთაისი. 2013.
10. Общий курс физиологии человека и животных - под. ред. проф. А. Ноздрачева, Москва, 1991.
11. Механизмы деятельности мозга человека, часть I - нейрофизиология человека, ред. Н.П. Бехтерева, - Л. Наука, 1988.
12. Д. Хюбел- Глаз, Мозг, зрение, Москва, 1987.
13. Словарь физиологических терминов - ред. О. Г. Газенко, Москва, 1987.
14. В.Н. Черниговский - Интероцепция, Л. "Наука", 1985.

## შინაარსი

<b>შესაფალი</b>	4
ფიზიოლოგიური ქვლევის მეთოდოლოგია	7
ფიზიოლოგიის განვითარება საქართველოში	11
<b>თავი I. ორგანიზმის ძირითადი ფიზიოლოგიური</b>	
პროცესები	23
ბიოლოგიური რეაქციები	40
ნივთიერებათა ცვლა უჯრედსა და გარემოს შორის	48
<b>თავი II. აგზნებადი უჯრედების ელექტრული</b>	
ეფექტები	53
ბიოელექტრული მოვლენები	54
გაღიზიანების კანონები	64
აგზნების კანონები	67
მუდმივი დენის პოლუსური მოქმედება	72
კუნთოვანი ქსოვილის ზოგადი ფიზიოლოგია	75
ჩონჩხის კუნთის აასიური მექანიკური თვისებები	82
ჩონჩხის კუნთის შეკუმშვის მექანიზმი	84
კუნთების შეკუმშვის ფორმები	87
კუნთის მუშაობა და ძალა	90
გლუკი კუნთები	94
გულის კუნთის ფიზიოლოგია	97
გულის კუნთის ძირითადი ფიზიოლოგიური	
თვისებები	104
გულის კუნთის ელექტრული აქტივობა	111
<b>თავი III. ნერვული სისტემის სტრუქტურული და</b>	
უზნქციური ორგანიზაცია	
ნერვული სისტემის მნიშვნელობა და	
კლასიფიკაცია	117

ნეირონული ოკურია	119
ნეირონი	121
გლიური უჯრედები	125
ნერვული ბოჭკოს ცელილება გადაჭრის შემდეგ	132
ნერვული ბოჭკოს ტიპები	133
აგზნების გატარების მექანიზმი ნერვულ ბოჭკოში	135
ნერვში აგზნების გატარების კანონები	138
სინაპის ფიზიოლოგია	139
ნერვ-კუნთოვანი შეერთების სტრუქტურა	141
ნერვ-კუნთის პესიმალური და ოპტიმალური ეფექტები	145
პარაბიოზი	148
ვეგეტატიური ნერვული სისტემა	151
ვეგეტატიური ბოჭკოების ფუნქციური მახასიათებლები	157

#### თავი IV. ცენტრალური ნერვული სისტემა

ზოგადი ცნობები ცენტრალური ნერვული სისტემისა და მისი შესწავლის მეთოდებზე	159
ზურგის ტენის ფიზიოლოგია	164
ნერვული სისტემის მოქმედების კოორდინაცია	174
რეფლექსის რკალის ნაწილთა როლი რეფლექსის კოორდინაციაში	179
მამოძრავებელი ნეირონების აგზნების მექანიზმი	181
შუამდებარე ნეირონების აგზნების მექანიზმი	185
საინალურ ნეირონთა შეკავების მექანიზმები	185
ელექტრული სინაპისები	188
პროპრიოცეპტიული რეფლექსები	189
ზოგადი შეკავების პრინციპი	191

<b>V. თავის. თავის ტვინი</b>	194
ტვინის დეროს მორფო-ფუნქციური	
მახასიათებლები	195
ტონური რეფლექსები	199
ლოკომოცია	202
ნათხემი	203
შუამდებარე ტვინი	204
ბაზალური ბირთვების კომპლექსი	209
თავის ტვინის დიდი ჰემისფეროების ქერქი	213
ელექტრული მოვლენები ქერქში	216
ქერქის სენსორული (მიმღებლობითი) ზონები	223
ქერქის ასოციაციური ზონები	224
ქერქის მიძრაობითი (მოტორული) ზონები	226
ქერქისა და ქერქების სტრუქტურების	
ურთიერთქმედება	227
ტვინის კვება და ლიქვორი	228
ანალიზატორები	229
ტკივილის ანალიზატორი	234
ენდოგენური სისტემის კონტროლი და ტკივილის	
მგრძნობელობის რეგულიაცია	240

## თავი VI. ფსიქოფიზიოლოგია

თავის ტვინის ინტეგრაციული მოქმედება.	248
დასწავლა და მეხსიერება	
დასწავლის ფორმები	250
თანდაყოლილი და შეძენილი რეფლექსები	252
საორიენტაციო რეფლექსის არსი	253
კლასიკური პირობითი რეფლექსები	255
დროებითი კავშირის ზოგადი ცნება	257
უარყოფით ემოციური ანუ ავერსიული	
დასწავლა	263
თავის ტვინის ქერქის ანალიზური და სინთეზური	

მოქმედება .....	263
უმაღლესი ნერვული მოქმედების ტიპები .....	264
ექსიციური ნერვოზები .....	267
ადამიანის უმაღლესი ნერვული მოქმედება .....	269
ძველის ფიზიოლოგია .....	272
ფსიქოფიზიოლოგიის საგანი .....	274
მოთხოვნილების (მოტივაციის) ფსიქოფიზიოლოგია .....	276
შფორთვა .....	277
 თავი VII. ნეიროფიზიოლოგია და ცნობიერება .....	279
ჰემისფეროთა დამაკავშირებელი გზების გადაქვეთის გავლენა ადამიანის ცნობიერებაზე .....	285
ძვეცნობიერი ფსიქიკური პროცესები .....	302
ძილის ფიზიოლოგია .....	311
 იგანე ბერიტაშვილის ცხოვრება და მოღვაწეობა .....	317
გამოყენებული ლიტერატურა .....	370



რენიკო ბესარიონის ძე საგანდელიძე  
ბიოლოგიის მეცნიერებათა დოქტორი, აკადი წერეთლის  
სახელმწიფო უნივერსიტეტის პროფესორი.

უიზიოლოგიის კათედრის გამგის, მეცნიერების დამსახურებული მოღვაწის, პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის მიწევით 1971 წელს მუშაობა დაიწყო ადამიანისა და ცხოველთა უიზიოლოგიის კათედრაზე ლაბორანტად. იმავე წელს, კათედრის გადაწყვეტილებით, იგი ასპირანტურაში სასწავლებლად გაგზავნეს ქ. თბილისში საქართველოს მეცნიერებათა აკადემიის ი. გოგებაშვილის სახელობის პედაგოგიკის სამეცნიერო-კვლევით ინსტიტუტში „ბავშვთა და მოზარდთა უიზიოლოგიის“ სპეციალობით.

1974 წლის სექტემბრის თვიდან ინსტიტუტის სამეცნიერო საბჭოს გადაწყვეტილებით იგი ხანგრძლივი (ერთი სასწავლო წელი) სამეცნიერო მივლინებით გაგზავნეს ქ. მოსკოვში სსრ კავშირის მედიცინის მეცნიერებათა აკადემიის ტვინის საკვლევ-სამეცნიერო ინსტიტუტის ნეიროკიბერნეტიკის ლაბორატორიაში პროფესორ ნიკოლაი

ლიუბიმოვთან. სადაც მისი ხელმძღვანელობით შეასრულა სადისერტაციო შრომა „ნორმალურ ფიზიოლოგიაში“ (შიგრი 14.00.17), თემაზე: „წინა კიდურების კონტრალატერალური, იპსილატერალური და ტრანსკომისურული აფერენტული პროექციების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაცია წინა ტვინის სტრუქტურებზე“. ნაშრომმა აპრობაცია გაიარა მოსკოვის ი. სენჩნოვის სახელობის №1 სამედიცინო ინსტიტუტის ნორმალური ფიზიოლოგიის კათედრაზე (გამგე პროფ. კ. სუდაკოვი) და ქ. ლენინგრადის (სანქტ-პეტერბურგი) ი. პავლოვის სახელობის №1 სამედიცინო ინსტიტუტის, ნორმალური ფიზიოლოგიის კათედრაზე (გამგე-მედიცინის მეცნიერებათა პაკადეგმიის წევრ-კორესპონდენტი, პროფესორი ნ. ბელენკოვი). სადისერტაციო ნაშრომის დაცვა შედგა 1982 წელს აკადემიოს პ. ანოხინის სახელობის ნორმალური ფიზიოლოგიის. სამეცნიერო-კულებითი ინსტიტუტის საეციალიზირებულ სადისერტაციო საბჭოს სხდომაზე. რ. საკანდელიძის სამეცნიერო კელეგითი მუშაობა ეძღვნება უმაღლესი ნერვული მოქმედების ფიზიოლოგიის პრობლემებს. ამ მიმართულებით მას გამოქვეყნებული აქვს 90-მდე სამეცნიერო ნაშრომი, რომელთა უმეტესობა გამოქვეყნებულია საერთაშორისო კონფერენციებისა და სიმპოზიუმების მასალებში (ევროპის ნეიროფიზიოლოგთა კონგრესებზე - 1986 წ. საფრანგეთი, 1989 წ. იტალია, აღდგენითი ნევროლოგიის პრობლემებზე - მოსკოვი 1992 და 1995 წწ., სანქტ-პეტერბურგი 2000, ევროპის ნეიროფიზიორმაკოლოგთა 23-ე კონგრესი - 2010 წ. ამსტერდამი; „გაგრის საუბრები - 9“, ნეირომეცნიერების ფუნდამენტურ საკითხებზე 2010წ.ქ. თბილისი, აგსტრია 2016წ. ვენა და სხვ.).

კათედრამ, რ. საკანდელიძის ხელმძღვანელობით 2000 წლიდან შეიმუშავა სამეცნიერო კელეგითი მუშაობის კომპლექსური გეგმა „ემოციური მდგომარეობისა და ქცევის ფიზიოლოგიის“ საკითხების ქსპერიმენტული შესწავლის შესახებ, რომელიც 2001 წელს მოხსენდა მეცნიერებათა პაკადეგმიის ივანე ბერიტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგიის ინსტიტუტის, საქართველოს ივანე ბერი-

ტაშვილის სახელობის ფიზიოლოგთა საზოგადოებისა და აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ერთობლივ გამსვლელ სამეცნიერო სესიას. მისი ორგანიზებით ჩატარდა სამეცნიერო კონფერენცია: 2004 წელს – საქართველოს ფიზიოლოგთა, 2014 წელს – XII ეროვნული სამეცნიერო კონფერენცია „ფიზიოლოგისა და ბიომედიცინის აქტუალური პრობლემები“, 2015 წელს – რეოლოგთა I საერთაშორისო კონფერენცია.

პროფესორ რ. საკანდელიძის მეცნიერული მუშაობა შეიძლება დავყოთ სამ ძირითად მიმართულებად:

1. „სიერცოპირივად მრავალწევრული მოძრაობითი ხასიათის პირობითი რეალურების შესწავლა ბავშვებში“, ასაკობრივი ფიზიოლოგის მიმართულებით, პროფესორ ალ. გოცირიძის ხელმძღვანელობით 1973-1976 წლები (ქუთაისი).

2. „სომატოსენსორული აფერენტული პროექციების სტრუქტურულ-ფუნქციური ორგანიზაციის“ შესწავლა, პროფესორ ნ. ლიუბიმოვის ხელმძღვანელობით 1976-1999 წლები (მოსკოვი);

3. „ბიოლოგიურად აქტიური ნიეროებების გავლენა შფოთვის ემოციურ მდგრმარეობაზე“ - ქცევის ფსიქოფიზიოლოგის მიმართულებით 2000 წლიდან დღემდე.

რენიკო საკანდელიძე კონკურსის წესით არჩეული იყო შემდეგ აკადემიურ თანამდებობებზე:

1978-1983 წ. - ასისტენტი, 1983-1988 წ. - უფროს მასწავლებლი, 1988-2006 წ. დოკონტი, 1992-2006 წ. ში (14 წელი) „ადამიანის ნორმალური ანატომიისა და ფიზიოლოგიის კათედრის გამგე“, 2006-2013 წ. ასოცირებული პროფესორი, 2014 წლიდან დღემდე არის სრული პროფესორი. მისი ინიციატივით მოხდა კათედრის რეორგანიზაცია, კერძოდ: უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს გადაწყვეტილებით კათედრას ეწოდა „ადამიანის ნორმალური ანატომია და ფიზიოლოგია“. იგი შეივსო ახალი მაღალკალიფიციური კადრებით (6 ფიზიოლოგი და 1 ანატომოსი), გაძლიერდა სასწავლო ბაზა, შეიქმნა „ფიზიოლოგიის“ და „ადამიანის ნორმალური ანატომიის“ სასწავლო ლაბორატორიები. ხოლო 2010 წელს მისი

ხელმძღვანელობით შეიქმნა „პროფესორ ალექსანდრე გოცირიძის სახელობის ფიზიოლოგიის სახავლო ექსპერიმენტული ლაბორატორია“, 2017 წლიდან ი. ბერი-ტაშვილის მეცნიერული კონცეფციების მიხედვით აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის ბაზაზე ფუნქციონირება დაიწყო „ფსიქოფიზიოლოგიის“ კვლევითმა ლაბორატორიამ. მის მიერ დაყენებული საკითხის მიხედვით.

2017 წელს უნივერსიტეტის აკადემიური საბჭოს დადგენილებით ადმინისტრაციული კორპუსის №1121 აუდიტორიას მიენიჭა აკადემიკოს ივანე ბერიტაშვილის სახელი.

1999 წლიდან საბუნებისმეტყველო ფაკულტეტის ისტორიაში კათედრამ პირველმა მოამზადა სამაგისტრო პროგრამები ფიზიოლოგიაში. დღემდე მომზადდა 36 მაგისტრი, რომლებმაც წარჩინებით დაიცვეს სამაგისტრო შრომები ქვევის ფიზიოლოგიაში.

2009 და 2011 წლებში აკადემიკოს თემურ ნანეიშვილთან ერთად, მოამზადა სადოქტორო პროგრამები: 1. „მეცნიერებისა და დასწავლის ნერვული მექანიზმები“ (2009), 2. „ნეირომეცნიერებები“ (2011). მათი ხელმძღვანელობით სადოქტორო დისერტაციები დაიცვეს ხათუნარუსაძემ და ნინო ხალინაძემ.

1994-1995 წლებში როგორც კათედრის გამგე და უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს წევრი, აქტიურად მონაწილეობდა სამედიცინო ფაკულტეტის გახსნასა და სამოქალაქობებაში. ამასთან დაკავშირებით, იგი იყო უნივერსიტეტის სამეცნიერო საბჭოს დადგენილებით (რექტორი პროფესორი მაგალით თოლუა) 1995 წელს შექმნილი. სპეციალური კომისიის წევრი. (საკითხის დადგებითად გადაწყვეტაში დიდი როლი შეასრულა აგრეთვე პროფესორმა დოდო შელიაზ, რომელიც იმ პერიოდში ქუთაისის მერიაში ხელმძღვანელობდა ჯანმრთელობის განყოფილებას). სამედიცინო ფაკულტეტის ადმინისტრაციის ხამოქალაქობებამდე I-II კურსის აკადემიური პერსინალის შერჩევას და სასწავლო პროცესს ხელმძღვანელობდა „ადამიანის ნორმალური ანატომია ფიზიო-

ლოგიის „კათედრა“ (გამგე დოცენტი რენიკო  
საკანდელიძე).

1978 წელს ახალგაზრდა მეცნიერს მიენიჭა საქალა-  
ქო პრემიის ლაურეატის წოდება.

2000 წელს საქართველოს ფიზიოლოგთა მეორე კრი-  
ლობაში იგი აირჩია აკდ. ივანე ბერიტაშვილის სახელობის  
საქართველოს ფიზიოლოგთა საზოგადოების პრეზდიუმის  
წევრად. 2001 წელს სამეცნიერო და პედაგოგიურ მუ-  
შაობაში განსაკუთრებული წვლილის შეტანისათვის იგი  
აირჩიეს კავკასიის ხალხთა მეცნიერებათა აკადემიის წევ-  
რად. 2002-2006 წლებში აკადემიის თემურაზ იოსელია-  
ნის რეკომენდაციით იყო საქართველოს მეცნიერებათა  
ეროვნული აკადემიის ფიზიოლოგისა და ექსპერიმენ-  
ტული მედიცინის საკოორდინაციო საბჭოს წევრი. მისი  
ინიციატივით 2004 წელს – საქართველოს ფიზიოლოგთა  
კონფერენციის საორგანიზაციო კომიტეტისა და იქ. ბერი-  
ტაშვილის სახელობის საქართველოს ფიზიოლოგთა სა-  
ზოგადოების პრეზიდენტის გამსვლელი სესიის გადაწყვე-  
ტილებით აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტის  
ბაზაზე შეიქმნა აღნიშნული საზოგადოების ქუთაისის  
განყოფილება, რომლის ხელმძღვანელად არჩეული იქნა რ.  
საკანდელიძე.

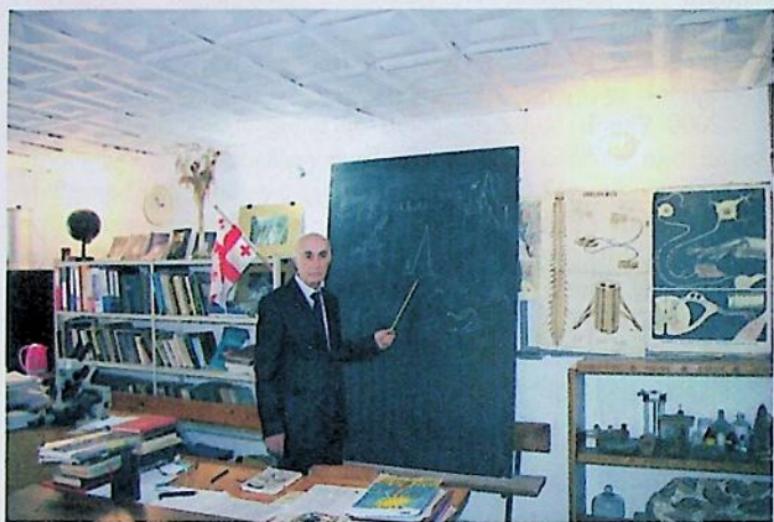
2016 წლიდან არის ევროპის ნეირომეცნიერთა საზო-  
გადოებების ფარგლების (FENS) წევრი და თავის ტვინის  
შემსწავლელი საერთაშორისო ორგანიზაციის (IBRO)  
წევრი.

2006-2008, 2009-2011 და 2012-2014 წლებში იგი იყო  
საქართველოს შოთა რუსთაველის ეროვნული სამეცნიე-  
რო ფონდის (სესფ) სამი გამარჯვებული გრანტის მირი-  
თადი შემსრულებელი. ხოლო 2009, 2010 და 2013 წლებში  
იყო საუნივერსიტეტო სამეცნიერო სამი გამარჯვებული  
გრანტის ხელმძღვანელი.

2013 წელს, საქართველოს პრეზიდენტის 26 ივნისის  
განკარგულებით, დაჯილდოვდა „ღირსების ორდენით“.

2014 წლიდან არჩეულია უნივერსიტეტის მმართვე-  
ლობით ორგანოში - აკადემიური საბჭოს წევრად.

ასოცირებული პოლიტიკური ერებლე ჯულაყიძე



აროზუსორი რენიკო საპალეოლიგი ლექციაზე. აუდიტორია  
№1001.  
06.05.2014

**RENIKO SAKANDELIDZE  
EREKLE JULAKIDZE**

**PHISIOLOGY OF MUSCULAR AND  
NERVOUS SYSTEM  
(in Georgian Language)**

**Kutaisi-2018**

ISBN 994140888

A standard linear barcode is positioned vertically in the center of the book cover. It consists of vertical black bars of varying widths on a white background.

9 789941 408885