

პროფ. ი. გერითაშვილი

კუთარის და ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია

სახელგამის 1-ლი სტამბა. პლენ. პრ. 91 შეკე. № 749. მთავ. № 501. ტირ. 2000.

შ ე ს ა ვ ე ლ ი

ფიზიოლოგიის საგანი. ფიზიოლოგიის საგანს შეადგენს ორგანიზმის შინაგანი მოქმედების ანუ შინაგანი ფუნქციების შესწავლა, როგორც არის საკმლის მონელება, სუნთქვა, სისხლის მიმოქცევა, კიდურების და სხვა ორგანოთა მოძრაობა, ოფლის, შარდის და სხვათა გამოყოფა, სითბოს რეგულაცია, ორგანოთა ნერვული ურთიერთობა, შინაგანი სეკრეცია, გამრავლება. თითოეულ ფუნქციას აქვს თავისი სამუშაო ორგანო, და მეტწილად თავისი ნიშანდობლივი ქაოვილიც. შიუხედავად ამისა არცერთი დასახელებული ფუნქცია არ შეიძლება წარმოებდეს ერთი რომელიმე ორგანოს საშუალებით. შეიძლება ითქვას, რომ თითოეული დასახელებული ფუნქცია თითქმის ყველა ორგანოს მონაწილეობით ხორციელდება. მაგალ., მოძრაობის ფუნქცია, კონკრეტულად კიდურების მოძრაობა, - დამოკიდებულია არა მარტო კიდურების სტრუქტურაზე და იმ თვისებებზე, რომლებიც მასში შემავალ ქსოვილებს აქვთ, არამედ აგრეთვე ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე, სისხლის და სუნთქვის ორგანოებზე და სხვ.

შინაგანი მოქმედების თუ ფუნქციების სახელწოდებით ჩვენ ვგულისხმობთ პირველ ყოვლისა ორგანოთა მოქმედებას, როგორც არის, მაგ., საკმლის მონელება საკმლის მომწელებელი მილის მიერ, სისხლის დენა სისხლის მილბით, ჰაეოს შესუნთქვა-ამოსუნთქვა ფილტვების მიერ, კიდურთა მოძრაობა და სხვ. შემდეგ, ყველა იმ ბიოლოგიურ ან სასიცოცხლო პროცესს, რომელიც ორგანიზმის თითოეულ ქსოვილში წარმოებს, როგორც, მაგალითად, კუნთების შეკუმშვა, ჯირკვლთა მიერ სეკრეტების წარმოშობა და გამოყოფა, ნერვის საშუალებით ორგანიზმში აგზნების გავრცელება, რეცეპტორთა ამოქმედება გალიზიანებათა გავლენით და სხვ. ბოლოს, ფიზიოლოგიის საგანს ეკუთვნის ყველა იმ ფიზიკურ-ქიმიური პროცესის შესწავლა, რომელიც ორგანიზმის უჯრედებში და მათ გარშემო არსებულ ლიმფურ და სისხლის არეში, ეგრეთწოდებულ შინაგან არეში წარმოებს

წარსული საუკუნის პირველ ნახევარში, იოჰანე მიულერის დროს, სწორედ იმ დროს, როდესაც ფიზიოლოგიის ექსპერიმენტული შესწავლა დაიწყო, ფიზიოლოგიის საგანი უმთავრესად ორგანოთა მოქმედებით განისაზღვრებოდა. წარსული საუკუნის მეორე ნახევარში ამას მიემატა, როგორც ფიზიოლოგიური კვლევის მთავარი საგანი, აგრეთვე ქსოვილების მოქმედების შესწავლა და თითქმის კიდევ გაბატონდა. ბოლო ამ საუკუნეში, მეტადრე უკანასკნელ ოც წელს, ფიზიოლოგიის კვლევის საგნად უმთავრესად უჯრედების და შინაგანი არეს ფიზიკურ-ქიმიური პროცესებია გადაქცეული.

ფიზიოლოგიის თეორიული ამოცანები. ფიზიოლოგიის თეორიულ ამოცანებს შეადგენს პირველ ყოვლისა იმ კანონზომიერებათა შესწავლა, რომლის მიხედვითაც წარმოებს უჯრედების და ქსოვილების სასიცოცხლო მოვლენები, მაგ., კუნთოვანი და ნერვული სისტემის მოქმედების გამოწვევა; ამ მოქმედების გაერკვლევა უჯრედის თუ ქსოვილის გალიზიანებული ნაწილიდან გაულისიანებელ ნაწილზე; ამ მოქმედების ცვალებადობა გარემოს ზეგავლენით; ამ მოქმედების გავლენა ერთი ქსოვილიდან მეორე ქსოვილზე, სახელობარ, ნერვისა კუნთზე, ნერვისა ჯირკვლზე, ჯირკვლისა ნერვზე და სხვ. შემდეგ, ფიზიოლოგიის ამოცანას შეადგენს იმ კანონზომიერებათა შესწავლა, რომლის მიხედვითაც წარმოებს თითოეულ ორგანოს მოქმედება და ყველა ორგანოს ურთიერთობა, მაგ., კიდურების კოორდინაციული მოძრაობა და მისი დამოკიდებულება ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაზე, საკმლის მილის ჯირკვლთან მიერ სეკრეციის გამოყოფა საკმლის მოსანელებლად, მისი დამოკიდებულება სისხლის შემადგენლობაზე და ნერვულ სისტემაზე, გულის მოქმედებით სისხლის ამოძრავება სისხლის კალაპოტში და აგრეთვე სიმპატიკური და თირკმელზედა ჯირკვლის გავლენა ამ მოძრაობაზე და სხვ. და სხვ. ბოლოს, ფიზიოლოგიის ამოცანას უნდა შეადგენდეს, რასაკვირველია, იმ კანონზომიერებათა შესწავლა, რომლის მიხედვითაც შიგნით უჯრედებში და მათ გარეშე არსებულ ლიმფურ და სისხლის არეში ფიზიკურ-ქიმიური პროცესები წარმოებს. ასე, მაგ., ჟანგბადის შეთვისება ფილტვებში სისხლის მიერ, მისი გადატანა უჯრედებში და იქ მოხმარება; მონელებული საკმლის პროდუქტების შეწოვა შეთვისება უჯრედების მიერ; ნახშირწყლების დაშლა რძის მჟავადის კუნთის უჯრედებში. ქიმიური, ელექტრული, თერმული და სხვა ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილება. გარეგანი ზეგავლენით წარმოებული უჯრედის შიგნით; ბიოლოგიური პროცესის მიერ გამოწვეული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებები უჯრედის შიგნით და ზის გარეშე:ო არეში და სხვ. და სხვ.

ფიზიოლოგიის პრაქტიკული ამოცანები. ფიზიოლოგიის მრავალნაირი პრაქტიკული ამოცანა აქვს. პირველ ყოვლისა მისი პრაქტიკული ამოცანა მდგომარეობს ადამიანის ჯანმრთელობისთვის სამსახურში, ვინაიდან ადამიანის ყოველსავე დაავადებას საფუძვლად უდევს ნორმული ფიზიოლოგიური მოქმედების მოშლილობა. ფიზიოლოგიური არანორმული მდგომარეობის სწორი გაგება და მისი ხელოვნური მოსპობა კი მკურნალობის საშუალებით შეიძლება მხოლოდ ზემოაღნიშნულ ფიზიოლოგიურ კანონზომიერებათა შესწავლის ნიადაგზე, ასე მაგ., არ შეიძლებოდა მეცნიერული მკურნალობა საკმლის მომნელებელი მილის ავადმყოფობისა, რომ მისი ნორმული მოქმედება უცნობი ყოფილიყო. შეიძლება ითქვას, რომ რამდენადაც წინ მიდიოდა მისი ფიზიოლოგიური შესწავლა, იმდენად აღვილდებოდა მისი მკურნალობაც; კერძოდ შეიძლება ითქვას, რომ მხოლოდ მას შემდეგ, რაც ფიზიოლოგ ივანე პავლოვის მიერ შესწავლილ იქნა საკმლის მომნელებელი მილის ინერვაცია და ფერმენტული მოქმედება, შესაძლებელი გახდა მისი კედლების და ჯირკვლების დაავადებათა თერაპევტული და პროგნოზული წესით მკურნალობა.

ფიზიოლოგიის მეორე მთავარ პრაქტიკულ ამოცანას შეადგენს კვების ჰიგიენა და რაციონალიზაცია, როგორც ადამიანის, ისე შინაურ ცხოველთა მიმართ. საკვებ ნივთიერებათა შერჩევა, მათი რაოდენობა და პროპორციული ურთიერთობა, მათი შეფარდება მუშაობასთან და კვების სხვა საკითხები შეიძლება მეცნიერულად მოგვარებულ იქნეს მხოლოდ ორგანიზმის ფიზიოლოგიური შესწავლის მონაცემთა საფუძველზე.

შემდეგ უდიდეს პრაქტიკულ ამოცანას შეადგენს ადამიანის შრომის ჰიგიენა და რაციონალიზაცია. პირველ ყოვლისა აქ მნიშვნელობა აქვს მუშაობისათვის საჭირო ძალის, მუშაობის რითმის და საერთოდ დასვენების დროს ისეთი ურთიერთობის დადგენას, რომელიც შეადგენს მუშაობის უალრეს ნაყოფიერების პირობას, მაგრამ ამასთან ერთად არ გამოიწვევს ორგანიზმის გადაღლვას, არც დაამახინჯებს ორგანიზმის ამათუივ ფუნქციას, პირიქით, ხელს შეუწყობს ადამიანის ინტელექტუალურ და ფიზიკურ განვითარებას. ცხადია, ამის დადგენას წინ უნდად უძღოდეს მშრომელი ადამიანის ფიზიოლოგიური გამოკვლევა შრომის პროცესში და ეს გამოკვლევა მით უფრო ზუსტი და ნაყოფიერი იქნება თავისი შედეგებით, რაც უფრო კარგად იქნება შესწავლილი ორგანიზმის წარმოული შინაგანი ფუნქციები, რაც უფრო ზუსტად იქნება ჩამოყალიბებული ამ ფუნქციათა კანონზომიერებანი.

ფიზიოლოგიის დიდი მნიშვნელობის პრაქტიკულ ამოცანას შეადგენს აგრეთვე სკოლების პოლიტექნიზაცია. აქ ფიზიოლოგიის მოვლეობას შეადგენს ირველ ყოვლისა სკოლების სახელოსნოებში შრომის რაციონალურად წარმოების დამყარება: სამუშაო იარაღების შერჩევა, ოპტიმალური მუშაობის რითმის და დასვენების პერიოდის გამორკვევა, მოწაფეთა მუშაობის უნარიანობის აწევა და სხვ. ფიზიოლოგიის სამსახური უდიდესია აგრეთვე სასკოლო ავეჯის შერჩევაში, სკოლის ჰიგიენური პირობების დამყარებაში.

აგრეთვე მნიშვნელოვან პრაქტიკულ ამოცანას შეადგენს ფიზკულტურის ფიზიოლოგიურ საფუძვლებზე დამყარება. ფიზკულტურამ არ შეიძლება სწორი სამსახური გაუწიოს ადამიანის ჯანმრთელობას, ხელი შეუწყოს მის ფიზიკურ და გონებრივ განვითარებას, თუ ის მთლიანად მეცნიერულ საფუძვლებზე არ იქნება დამყარებული. მაგ., აუცილებლად საჭიროა, რომ თითოეული ტიპის ვარჯიშობას გამოენახოს თავისი რითმი და ხანგრძლივობა სქესის, ასაკის და ფიზიკური განვითარების მიხედვით. ეს შეფარდება უნდა წარმოებდეს ფიზიოლოგიური კვლევისა საშუალებით.

ფიზიოლოგიის კიდევ ერთ პრაქტიკულ ამოცანას შეადგენს ბრძოლა რელიგიურ ნაშთებთან, მევენე ადარჩეულებებთან, რომელსაც დიდი მნიშვნელობა აქვს საეციალურად ჩვენს გარდამავალ ეპოქაში. არცერთ მეცნიერებას არ შეუძლია ისე ნათლად და უშუალოდ, პირდაპირი ცდების საშუალებით, დამატკიცოს ალკოჰოლის ხმარების, თამბაქოს წვევის, მორფის თუ კოკაინის მიღების მევენე მოქმედება ამათუივ შინაგან ფუნქციაზე, როგორც ეს ფიზიოლოგიას შეუძლია. არცერთ მეცნიერებას არ შეუძლია ისეთი სრული გარკვევით გვიპასუხოს სასიცოცხლო მოვლენების დამოკიდებულების შესახებ მხოლოდ და მხოლოდ მატერიალურ პროცესებზე, როგორც ფიზიოლოგიას. დიდი ხანია

უკვე, რაც სულის ცნება სრულიად აღმოიფხვრა ფიზიოლოგიიდან. შეიძლება ითქვას, რომ ამ საუკუნეში მას აკადემიური არცერთი მიმდევარი ცნობილი ფიზიოლოგთა შორის. მაშასადამე, ორგანიზმის შინაგანი ფუნქციების შესწავლა უნდა წარმოადგენდეს საუკეთესო საშუალებას მატერიალისტური მსოფლმხედველობის შესაქმნელად და გასაფრთხილებლად.

ბოლოს, ფიზიოლოგიის ერთერთ უდიდეს პრაქტიკულ ამოცანად უნდა ჩაითვალოს ახალგაზრდა ბუნებისმეტყველთა შორის დიალექტიკური მატერიალიზმის ანუ მარქსისტული ფილოსოფიის გაბატონებისთვის სამსახური. თითოეული ფიზიოლოგიური მოვლენა, როგორც მთლიანი პროცესი და პირობადებული მთელი ორგანიზმის მიერ, მისი ურთიერთობა სტრუქტურასთან, მისი დამოკიდებულება შინაგან და გარეგან პირობებზე, შემდეგ თითოეული შინაგანი ფუნქციის ონკოგენეზური განვითარება, აგრეთვე მისი ფილოგენეზური განვითარება, — ყველა ეს ისეთი კატეგორიის მოვლენაა, რომელთა მიმართ მეტისმეტად ადვილი უნდა იყოს დიალექტიკური ანალიზის წარმოება, დიალექტიკური კანონების გამოყენება.

ფიზიოლოგიის მეთოდი. ვინაიდან ფიზიოლოგია შეისწავლის შინაგან ფუნქციებს იმკვარად, როგორც ისინი გამოივლინებიან ამათუიზმ ორგანოდან, ქაოვილიდან თუ უჯრედიდან, — ფიზიოლოგიის უმთავრესი მეთოდი მდგომარეობს ორგანოთა, ქსოვილებისა და უჯრედების ორგანიზმიდან ცოტად თუ ბევრად გამოცალკეებაში და მათი მოქმედების შესწავლაში, როგორც მთელი დანარჩენი ორგანიზმიდან დამოუკიდებლად, ისე ამათუიზმ ორგანოსთან დამოკიდებულებით. ამ სახით შეისწავლებოდა როგორც თითოეული ორგანოს, ქსოვილის და უჯრედის ძირითადი თვისებები, ისე მათი ცვალებადობა ამათუიზმ ორგანოს გავლენით, ასე, მაგ., სანერწყვო ჯირკვლის მოქმედების შესასწავლად ამ ჯირკვლის სადინარს გარეთ გამოიყვანენ და ჯირკვლიდან გამოსულ ნერწყვს ქურქელში მოათავსებენ. ამ ნერწყვს შეისწავლიან რაოდენობის, ფიზიკური თვისებების, ქიმიური შემადგენლობის და ფერმენტული მოქმედების მხრივ. ამაირად იკვლევენ ნერწყვს სანერწყვო ჯირკვლის მოქმედების სხვადასხვა პირობებში: სახელობრ, როცა საკმელი ნივთიერებით პირის ღრუ ღიზიანდება, და როცა, პირიქით, არ ღიზიანდება, როცა ჯირკველში დაცულია ნორმული სისხლის მიმოქცევა და როცა არაა დაცული, როდესაც მას აქვს ნერვული კავშირი ცენტრალურ ნერვულ სისტემასთან და როცა არა აქვს. როდესაც ეს ცენტრალური ნერვული სისტემა დაუზიანებელია და როცა დაზიანებულია, და სხვ. და სხვ.

თავდაპირველად გამოცალკეების მეთოდს მიმართავენ ორგანოთა მოქმედების შესასწავლად, შემდეგში დაიწყეს ქსოვილთა გამოცალკეება და ამ ბოლო დროს უჯრედების გამოცალკეებასაც აწარმოებენ. ამ შემთხვევაში ფიზიოლოგიური კვლევა-ძიება მიკროსკოპის საშუალებით წარმოებს.

ვინაიდან ყველა ამ ორგანიულ წარმოქმნათა მოქმედება გამოიხატება ამათუიზმ ენერგიის წარმოშობაში: მექანიკური, ქიმიური, ელექტრული ან სიბოზს ენერგიის წარმოშობაში, — ამ მოქმედების ავტომატური რეგისტრაციისთვის არსებობს მრავალნაირი სპეციალური იარაღი. ავტომატური რეგისტრაცია საშუა-

ლებას იძლევა ორგანიზული პროცესების ინტენსივობის, ხანგრძლივობის, ცვალებადობის და მთელი მათი დინამიკურობის ზუსტად შესწავლისთვის. ხოლო ეინაიდან იარაღების მგრძნობელობა და სიზუსტე საერთო ტექნიკის მდგომარეობასთან არის დაკავშირებული, ამიტომ, ცხადია, საერთო ტექნიკის განვითარებასთან ერთად წარმოებდა ფიზიოლოგიური იარაღების დაზუსტება და მგრძნობელობის მომატება. დღევანდელი ფიზიოლოგიური ტექნიკა, მაგ., შესაძლებლობას იძლევა ნერვის ერთი ბოჭკოს ელექტრული ქვეტრის რეგისტრაციისთვის, რომლის ოდენობა ერთი ამპერის მემბლიარდელზე უფრო ნაკლებია, ანდა სითბოს ისეთი მცირე ცვლილების რეგისტრაციისთვის, რომელიც კალორის მემბლიონედით განიზომება.

ფიზიოლოგია და მორფოლოგიური მეცნიერებანი. ფიზიოლოგიას არსებითი მნიშვნელობა აქვს მრავალ ბიოლოგიურ მეცნიერებათა განვითარებისთვის, მაგ., მორფოლოგიურ მეცნიერებათა განვითარებისთვის. ის ღრო დინა ხანია წავიდა, როდესაც ზოოლოგები, ემბრიოლოგები, ჰისტოლოგები, ანატომები ორგანიზულ წარმოქმნათა მაკროსკოპულ და მიკროსკოპულ აღნაგობას მხოლოდ აწერის წესით შეისწავლიდნ. დღეს ასეთი ხასიათის ცოდნას მეცნიერულ ცოდნადაც არ თვლიან. დღეს ნამდვილ მეცნიერებას მხოლოდ ის დარგი წარმოადგენს, რომელშიაც ესპერიმენტული ანალიზი ბატონობს, ე. ი., რომელიც შეისწავლის საგნის თუ მოვლენის არა ერთ რომელიმე სტატიკურ მდგომარეობას, არამედ მის განვითარებას და მრავალ ცვალებადობას შინაგან და გარეგან პირობათა ცვალებადობის მიხედვით, ე. ი. ფუნქციასთან ერთად. დღეს ბიოლოგიის უმთავრეს საგნებს შეადგენენ: ექსპერიმენტული ზოოლოგია, ექსპერიმენტული ემბრიოლოგია, ექსპერიმენტული ჰისტოლოგია, ექსპერიმენტული მორფოლოგია და სხვ. აი, სწორედ აუცილებელ საჭიროებას წარმოადგენს თითოეული აღნიშნული ბიოლოგიური მეცნიერების გასავითარებლად ფიზიოლოგიურ კანონზომიერებათა და მეთოდების ცოდნა და მოხმარება; მაგ., ჰისტოლოგი მკვლევარი დღეს ცხოველთა ქსოვილს თუ უჯრედს ასე იკვლევს: ჯერ იგი შეისწავლის მის სტრუქტურას ერთ რომელიმე ფიზიოლოგიურ მდგომარეობისას; ამის შემდეგ ქსოვილის ფუნქციურ მდგომარეობას ცვლის და შემდგომ ხელახლა შეისწავლის იმავე ქსოვილის სტრუქტურას. ასე იყო გამოკვლეული კუქის ჯირკვლები, კუნთის უჯრედი, ნერვული ბოჭკო, ნერვული უჯრედი და სხვ. აღნიშნულ ქსოვილთა ფუნქციური მდგომარეობის მიზანშეწონილი შეცვლა, რასაკვირველია, ფიზიოლოგიის კანონების და მეთოდების ზედმიწევნით ცოდნას მოითხოვს. აქიდან ცხადია, რომ დღეს ჰისტოლოგია, როგორც ნამდვილი ექსპერიმენტული და თეორიული მეცნიერება, უფიზიოლოგიოდ არ განვითარდება და არ შეისწავლება. ამავე მდგომარეობაშია თითოეული ზემოდასახელებული ბიოლოგიური მეცნიერებაც. მაშასადამე, ბუნებისმეტყველ ბიოლოგისთვის უსაჭიროეს მოვალეობად უნდა ჩაითვალოს ფიზიოლოგიის უმთავრესი მეთოდების გაცნობა ძირითადი ფიზიოლოგიური პროცესების პრაქტიკულად შესწავლასთან ერთად.

ფიზიოლოგია და ფსიქოლოგია. ადამიანის სხეიდასხვა სუბიექტური განცდის, კერძოდ აზროვნების და სხვა ფსიქიურ მოვლენათა მეცნიერული შე-

სწავლა აუცილებლად გულისხმობს ყველა იმ ფიზიოლოგიურ კანონზომიერების ცოდნას, რომლის მიხედვითაც საზოგადოდ ფსიქიური რეაქციები გამოიწვევინება. ამ რეაქციებში კი, როგორც ცნობილია, მონაწილეობას ღებულობენ როგორც რეცეპტორები, ტვინი, ეფექტორები, ისე ყველა სხვა ორგანო, მაგ., სისხლის მიმოქცევისა, საკმლის მონელებისა და სხვ. აქიდან ცხადია, რომ შეუძლებელია მეცნიერული ფსიქოლოგიური კვლევა-ძიება გარეშე ფიზიოლოგიის მონაცემების და მეთოდებისა. მაგრამ ფიზიოლოგიის პირდაპირ ამოცანას არ შეადგენდა ფსიქიური ფუნქციის მატარებელი მატერიალური სუბსტრატის მოქმედების უშუალო შესწავლა. ამიტომ ფიზიოლოგია არ იძლევა იმ კანონზომიერებებს, რომელთა მიხედვითაც უნდა წარმოებდეს მოქმედება სუბიექტურ განცდების უშუალოდ წარმოშობა ტვინის ნაწილში. ფსიქიური ფუნქციის მატარებელი ნერვული სუბსტრატის მოქმედება, ცხადია, დაშახსიათებლად განიჩევა სხვა ნერვულ სუბსტრატიდან, რომელიც თავის მოქმედებისას სუბიექტურ განცდებს არ წარმოშობს. ამიტომ ფსიქიური თვისების მატარებელ სუბსტრატში მატერიალური პროცესების შესწავლა, უეჭველია, როგორც ეს ლენინმა გამოთქვა, ფსიქოლოგიის უპირველეს საგანს უნდა შეადგენდეს (ტომი X).

ფიზიოლოგია და ქცევითმეცნიერება. ქცევითმეცნიერების საგანს შეადგენს შესწავლა ორგანიზმის მთლიანი მოქმედებისა, რომელიც წარმოებს ყოველ მომენტში საკუთარი თავისა და თავის მოდგმის არსებობის დასაცავად. ეს მთლიანი მოქმედება გამოიწვევინება ორგანიზმის ქცევის აქტებიდან, რომელიც, ერთი მხრით, შეაგუებს ორგანიზმს გარემოსადმი და, მეორე მხრით, თიფონ გაეროს უჯრეტს ორგანიზმის მოთხოვნილებებს. ორგანიზმის ასეთი მთლიანი მოქმედება ხორციელდება შინაგანი ფუნქციების საშუალებით, ამიტომ, ცხადია ქცევის აქტების შესწავლის დროს ფიზიოლოგიას უალერესი მნიშვნელობა აქვს. სეს მისი მნიშვნელობა იმდენად დიდია, რომ, ზოგიერთი მეცნიერის აზრით, ქცევის შესწავლა აგრეთვე ფიზიოლოგიის საგანს უნდა შეადგენდეს. მაგრამ ასეთი წარმოდგენა ეწინააღმდეგება არა მარტო ფიზიოლოგიის ისტორიულ განვითარებას, არამედ იმასაც, რომ ქცევა საკმლის მონელების, სუნთქვისა და სხვ თანაბრად არ შეიძლება ჩაითვალოს ორგანიზმის ერთერთ შინაგან ფუნქციად. ქცევა გამოხატავს ჩამ ფუნქციათა გაერთმთლიანებას შეგუების აქტების სახით. აღამიანის შრომითი ქცევის აქტები უალერსად ცნობიერია, და მასთან ცნობიერება უალერს როლს თამაშობს შინაგანი ფუნქციების გაერთმთლიანებაში. ამიტომ ქცევის შესწავლის ამოცანა მდგომარეობს იმ კანონზომიერებათა დადგენაში, რომლის მიხედვითაც წარმოებს შინაგან ფუნქციათა ცნობიერი თუ უცნობიერო გაერთმთლიანება ქცევის აქტებში. ამისდა მიხედვით თითონ კვლევის მეთოდებიც სრულიად თავისებურია: ის მდგომარეობს მთლიანი ორგანიზმის მოქმედების შესწავლაში ცოტად თუ ბევრად თავისუფალი მოძრაობის პირობების დროს. ამასთან აღამიანის მიმართ ქცევის კვლევის მეთოდი უნდა გულისხმობდეს როგორც ორგანიზმის გარეგან რეაქციების, ისე სუბიექტური განცდები აღრიცხვას.

ფიზიოლოგია და ბედოლოგია. პედოლოგია შეისწავლის ბავშვის ქცევას პოსტემბრიონალური განვითარების პერიოდში. ბავშვის შინაგანი ფუნქციები,

რომელთა გაერთმთლიანებული მოქმედება ქვეყნის აქტებს იძლევა, არსებითად განსხვავდებიან მოზრდილ ადამიანის ფუნქციებისაგან. სახელდობრ, ბავშვის საკმლის მონელება, შინაგანი სეკრეცია, კიდეურის მოძრაობა, ტვინის მოქმედება და სხვ. სრულიად თავისებურ ფუნქციებს წარმოადგენენ. ამაზე დამოკიდებულებით, რასაკვირველია, ბავშვის ქვედაც არსებითად იჩრევა მოზრდილ ადამიანის ქვეყისგან. რამდენადაც ბავშვის შინაგანი ფუნქციების განვითარება წარმოებს პოსტემბრიონალურ პერიოდში, იმდენად, რასაკვირველია, ცვალებადობს და ვითარდება ბავშვის ქვედაც. ამიტომ, ცხადია, ბავშვის შინაგანი მოქმედების კანონზომიერებათა შესწავლა ანუ ბავშვის ფიზიოლოგია წარმოადგენს პედოლოგიის საფუძველს.

ჩვენი კურსი შეიცავს მხოლოდ ფიზიოლოგიის ზოგად ნაწილს, სახელდობრ, კუნთოვანი და ნერვული სისტემის ზოგად ფიზიოლოგიას. ამ ფიზიოლოგიის საგანს შეადგენს, ერთი მხრით, კუნთოვანი და ნერვული უჯრედების ცოცხალი აგზნებადი სისტემის და, მეორე მხრით, უალრესად კუნთოვანი და ნერვული ორგანოების (კიდეურები, ზურგისა და თავის ტვინი) მოქმედების შესწავლა.

ზოგადი ფიზიოლოგია ძირითადია ფიზიოლოგიის კურსის გაულისას. პირველ ყოვლისა ძირითადია იმით, რომ აქ ვეცნობით ცოცხალი აგზნებადი სისტემის მოქმედების მთავარ კანონებს; შემდეგ კუნთოვანი და ნერვული სისტემა აუცილებელ ხელმძღვანელ როლს თამაშობს ყველა ორგანოს მოქმედებაში. ამიტომ ორგანოთა დამახასიათებელი ფუნქციების სწორი გაგება შეუძლებელი უნდა იყოს, თუ წინასწარ ცნობილი არაა კუნთოვანი და ნერვული სისტემის მოქმედების ზოგადი კანონები. ასე, მაგ., უამისოდ სრულიად გაუგებარი იქნებოდა სისხლის დენა სისხლის კალაპოტში, მისი მომარაგება დიდი რაოდენობით მომუშავე ორგანოებში, გულის და ტვინის როლი სისხლის მოძრაობაში და სხვ.

ზოგადი ფიზიოლოგია ძირითადია კიდევ იმით, რომ ფიზიოლოგიური კვლევა ძიების მეთოდები შეისწავლება უმთავრესად ზოგადი ფიზიოლოგიის გავლისას. ამიტომ ბიოლოგ-ბუნებისმეტყველს, აგრეთვე პედოლოგს პირველად ყოვლისა ზოგადი ფიზიოლოგიის შესწავლა ესაჭიროება.

ბოლოს, ზოგადი ფიზიოლოგია წარმოადგენს უმთავრეს საფუძველს ფსიქოლოგიისათვის და ქცევათმცნიერებისთვის, ვინაიდან იგი იძლევა დიდი ტვინის ნერვული მოქმედების ზოგად კანონებს. ამ ნერვულ მოქმედებას კი უშუალო კავშირი აქვს ფსიქიურ მოვლენათა მსვლელობაში, და მასთან იგი დიდ როლს თამაშობს ქცევის წარმოებაში.

ვინაიდან ეს კურსი დაიწერა დაუსწრებელი პედაგოგიური ინსტიტუტის სტუდენტებისთვის, იგი მნიშვნელოვნად შემოკლებულია 1927 წელში ჩვენ მიერ გამოცემულ ზოგად ფიზიოლოგიასთან შედარებით. ახალი კურსი წარმოადგენს სისტემატურ თეორიულ კურსს და არ შეიცავს პრაქტიკუმს, არც ლიტერატურას და არც მრავალ ისეთ საკითხს, რის შესწავლაც ცდების უდემონსტრაციოდ და მასწავლებლის დაუხმარებლად ძნელი უნდა ყოფილიყო, მაგრამ სამაგიეროდ ის შედგენილია ახალ ფაქტიურ მასალიდან და მასთან ისეთი მსოფლმხედველობით. რომელიც აუცილებლად ხელს შეუწყობს სტუდენტების დიდიგტიკური აზროვნების განვითარებას.

კუნთოვანი სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია

1. ზოგადი ცნება კუნთის ანთაქსის შესახებ

კუნთების კლასიფიკაცია. კუნთოვანი სისტემა შედგება ორნაირი კუნთებისაგან, — განივზოლიანი და გლუვი კუნთებისაგან. განივზოლიანი კუნთები აწარმოებენ ჩონჩხის მოძრაობას, ამიტომ ამ კუნთებს ჩონჩხის კუნთებს უწოდებენ. განივზოლიანი კუნთებისაგან შედგება აგრეთვე გული, საყლაპავი მილის წინა ან ზედა ნაწილი და ზოგიერთი სხვა ნაწილი, რომელთაც ჩონჩხთან არ აქვთ კავშირი. განივზოლიან კუნთებს სხვანაირად ნებისმიერ უწოდებენ, რადგან მათი ამოქმედება შეიძლება მოხდეს ჩვენი ნების გავლენით. გული და საყლაპავი მილი აქაც გამონაკლისს შეადგენენ, — თუმცა ისინი განივზოლიანი კუნთებისაგან შედგებიან, მაგრამ მიუხედავად ამისა არ ემორჩილებიან ჩვენს ნებისყოფას.

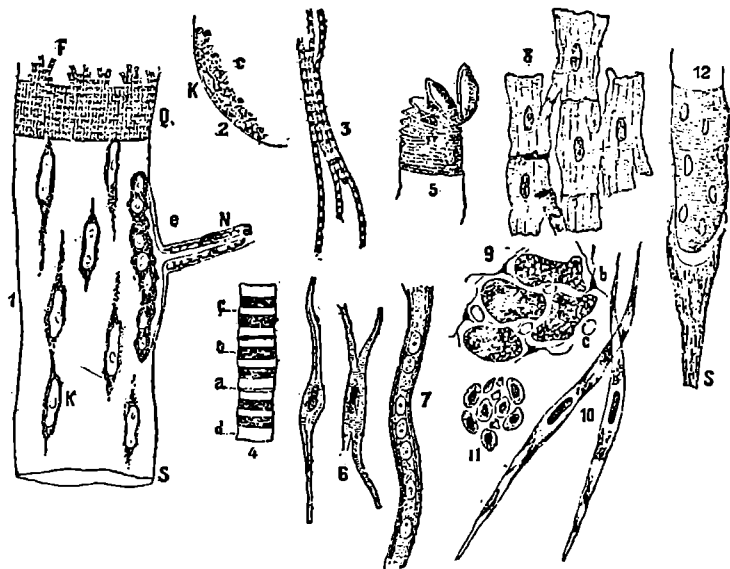
გლუვი კუნთი ემსახურება ყველა დანარჩენ მამოძრავებელ ორგანოს. ის წარმოადგენს ამ ორგანოების — საჭმლის მომნელებელი მილის, სისხლის ძარღვების, გარეგანი სტრუქტურის ჯირკვლელთა სადინარების და რეზერვუარების, ფილტვების საჰაერო გზების კედელთა მთავარ მასას. მასზეა დამოკიდებული თმის, ფრთისა და სხვათა მოძრაობაც. გლუვი კუნთი სხვანაირად უნებლიოდ იწოდება, ვინაიდან ის არ მოქმედებს ჩვენი ნებით.

განივზოლიანი კუნთის უჯრედის მიკროსკოპული აგებულება. კუნთის ძირითად მორფოლოგიურ ელემენტს — უჯრედს — კუნთის ბოქო ეწოდება, რადგანაც ის ბოქოსავე წვრილი და გრძელია. მისი სიგრძე აღამიანის კუნთში 5,3-დან 9,8 სანტიმეტრამდე აღწევს, ხოლო სისქე 10 — 100 მიკრონს (მილიმეტრის მეათასედი) უდრის. თითოეული ბოქო გახვეულია ძალიან წვრილ, უსტრუქტურო და გამჭვირვალე გარსში, რომელსაც სარკოლემას უწოდებენ. წებოსებრი ნივთიერებით ბოქოები ერთმეორეს ეკვრიან.

განივზოლიანი კუნთის ბოქო შეიცავს თავისებურ პროტოპლაზმურ და ფიბრილოვან ნივთიერებას. ამ პროტოპლაზმურ ნივთიერებას სარკოპლაზმაც უწოდებენ.

ცოცხალი კუნთის უჯრედის სარკოპლაზმა უსტრუქტუროდ მოსჩანს მიკროსკოპში. ხოლო ჰისტოლოგიურად დამუშავების შემდეგ (გამაგრება სპირტით, შეღებვა) იგი იძლევა სტრუქტურას — ბადისებრ აგებულებას, მეტადრე ნერვის დაბოლოების ფარგალში, როგორც ამას სურ. 2 იძლევა (ბუკე). სარკოპლაზმა შეიცავს აგრეთვე სხვადასხვა ნივთიერების წყლის ხსნარს: ნახშირწყალს — გლიკოგენს და მისი დაშლის პროდუქტებს, როგორც ლექტრინი,

მალტოზა, გლუკოზა, რძის მჟავა, ხორცის მჟავა; შემდეგ ცილების დაშლის სხვადასხვა პროდუქტს, როგორიცაა: კრეატინი, ჰიპოქსანტინი, შარდმანი, კარნოზინი, ალანინის და ჰისტიდინის დიპეპტიდი, ნუკლეინის მჟავა, რომელიც დაშლისას იძლევა ფოსფორ-მჟავას, ჰიპოქსანტინის და პენტოზას; ცხიმებიდან აქ მოიპოვება უცვლელი ცხიმის მარცვლები, შემდეგ ცხიმის მსგავსი ლიპოიდები: ლეციტინი და ქოლესტერინი. ამავე წყლის ხსნარში გახსნილია სხვადასხვა მარილი:



სურ. 1.

კუნთის ქსოვილის ჰისტოლოგია. 1. განივზოლიანი კუნთის ბოჭკო: S — სარკოლემი; Q — განივი დახაზულობა; F — ფიბრილები, რომელნიც სიგრძის დახაზულობას იძლევიან; K — კუნთის ბოჭკოს ბირთვები; N — მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკო, რომელიც მამოძრავებელ საბოლოო ფირფიტას წარმოქმნის; იგი ბირთვიან პროტოპლაზმურ ფენაში ძვეს. 2. განივზოლიანი ბოჭკოს გარდღეარდმო ნაკვეთის ნაწილი; K — კუნთის ბირთვი, რომელიც სარკოლემის საზღვარზეა მოთავსებული. 3. განივზოლიანი ბოჭკოს განცალკევებული ფიბრილები. 4. ფიბრილის ელემენტები მწერის კუნთისგან, ბევრად გადიდებული: a — ხაზი, რომელიც განსაზღვრავს კუნთის ელემენტებს, b — ბნელი ორად გამტები ანუ ანიზოტროპული ნივთიერება, c — მათ შუა ნათელი ხაზი, d — ერთხელ გამტები ანუ იზოტროპული ნივთიერება. 5. განივზოლიანი კუნთის ბოჭკო, დაშლილი დისკოებად. 6. ბაყაყის გულის განივზოლიანი უჯრედები — ბოჭკოები. 7. ზოლიანი კუნთის ბოჭკოს ჩასახვა სამი თვის ადამიანის ემბრიონში. 8. ბალნისებრი შეერთება ბაყაყის გულის კუნთის უჯრედებისა. 9. გულის კუნთის გარდღეარდმო ნაკვეთის პირი: c — კაპილარები, b — შემეწვრთვებული ქსოვილის უჯრედები. 10. გლუვი კუნთის ბოჭკოები. 11. გლუვი კუნთის ბოჭკოების გარდღეარდმო ნაკვეთის პირი. 12. განივზოლიანი კუნთის ბოჭკო თავისი მესხით (S), რომელიც ბოჭკოს ჩამოშორდება (ლანდუა).

აზშირ-, ფოსფორ- და მარილ-მკვებების ნატრიუმის, კალციუმის, კალციუმის და მაგნიუმის მარილები.

მიოფიბრილად წოდებული კუნთის ფიბრილები განეწყობიან კუნთის ბოჭკოს გასწვრივ ერთი ბოლოდან მეორემდე. მათი სისქე მეტად მცირეა — 1 — 1,7 მიკრონი. მათ აქვთ ძალიან როული აგებულება. თითოეული მათგანი წარმოადგენს სრულიად ერთნაირ ცილინდრულ ელემენტებისგან შემდგარ კოლონას. თითოეული ელემენტის სიმაღლე 2 — 2,8 მიკრონს უდრის. როგორც პირველ სურათზეა ნაჩვენები, საშუალო ფენა უფრო ბნელია და უფრო მძლავრად ტეხს სინათლეს (4b). იგი ანიზოტროპული ნივთიერებაა, ე. ი. სინათლის შუქს ორად ტეხს. ამ ბნელი ფენის ორივე მხარეზე მდებარეობს ნათელი ფენა. იზოტროპული, ე. ი. მარტივამტეხი ნივთიერებისა (4d). იქ, სადაც ერთი ელემენტი ეხება მეორეს, მოჩანს ერთი მოსახლეურ ფენა წვრილი ხაზის სახით (4a). ზოგიერთ ცხოველის კუნთში, მაგ., მწერების, ბნელი ფენა არ არის ჰომოგენური: მისი ცენტრალური ნაწილი ნათელია და იზოტროპულს ეკუთვნის (ენგელმანი, ბრიუკე). რადგან ყველა მიოფიბრილში ბნელი და ნათელი ფენების მორიგეობა თანაბრად წარმოებს, ამიტომ კუნთის ბოჭკოს განივი მოხაზულობა ეტკობა.

უმაღლესი ხერხემლიანი ცხოველების კუნთის ბოჭკოებში სარკოლემის ქვეშ მრავალი ბირთვი მდებარეობს. თითოეული მათგანი გახეულია სარკოპლაზმაში (სურ. 1). უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში, როგორცაა ამფიბიები და ფრინველები, და აგრეთვე მწერებში კუნთის ბოჭკოს ბირთვები განეწყობიან ბოჭკოს ღერძის გასწვრივ მიოფიბრილთა შორის.

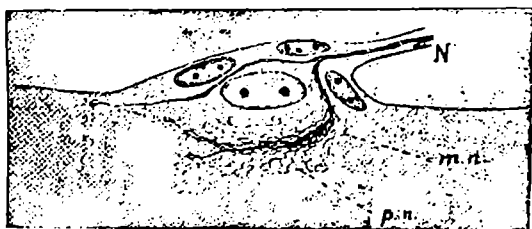
მაშობრავებელი ნერვი და მისი დაბოლოება კუნთის უჯრედში. მამოძრავებელი ნერვის თითოეული ბოჭკო რამდენჯერმე იტოტება კუნთში, ვიდრე ის კუნთის უჯრედს მიაღწევდეს. თითოეული კუნთის უჯრედი იღებს ერთ ასეთ ტოტს მაინც. ადამიანის თვალის კუნთში, სამ ნერვულ ბოჭკოზე, კუნთის შვიდი ბოჭკო მოდის. სხვა კუნთებში კიდეც 40 — 83 კუნთის ბოჭკო მოდის ერთ ნერვულ ბოჭკოზე (ძალი). ნერვული ტოტი თავდება კუნთის ბოჭკოში განსაკუთრებული აგებულობის დაბოლოებით (სურ. 2). ასეთი დაბოლოება ზოგიერთი კუნთის ბოჭკოში რამდენიმეა. ნერვული ტოტი, როდესაც ის უახლოვდება კუნთის ბოჭკოს, კარგავს მიელინის გარსს. ჰენლეს შემაერთებული ქსოვილის გარსი გადადის სარკოლემის ზედაპირზე და აქ ჰქრება. შეანის გარსი აგრეთვე ჰქრება. ნერვულ ბოჭკოვან კუნთის ბოჭკოში შედის მხოლოდ ღერძის ცილინდრი. ამ ალაგას სარკოპლაზმა მეტი რაოდენობით იკრთება და ამიტომ აქ კუნთის ბოჭკო ამოზრტულია. ღერძის ცილინდრის ნეიროფიბრილები მრავალნაირად იტოტებიან სარკოპლაზმაში და წარმოშობენ ერთგვარ ნეიროფიბრილარულ წნულს. ეს წნული, პირდაპირ, უშუალოდ უერთდება სარკოპლაზმის პროტოპლაზმურ ბადეს (სურ. 2).

გლუვი კუნთის უჯრედები. კუნთის უჯრედებს თითისტარისებრი ფორმა აქვთ: მათი შუა ნაწილები ცოტად თუ ბევრად სქელია, ბოლოები კი თანდათან წვრილდება, წვეტიანდება. გლუვი კუნთის უჯრედები აგრეთვე შეიცავენ სარკოპლაზმას და მიოფიბრილებს. თითოეულ ბოჭკოს აქვს მხოლოდ ერთი ბირთვი, რომელსაც

ცენტრალური მდებარეობა უჭირავს (სურ. 1). გლუვი კუნთის ბოკოს სარკო-
ლემა არა აქვს, იგი უგასხია. მრავალი მიოფიბრილი მკიდრად განწყობა
ბოკოს გასწვრივ მთელ სიგრძეზე. ხოლო ეს ფიბრილები მთელ მანძილზე
სრულიად ჰომოგენური არიან და მთელ სიგრძეზე ორად გამტებ ნივთიერებას წარ-
მოადგენენ. ამიტომ გლუვ კუნთს განივი მოხაზულობა არა აქვს. სარკოპლასმა
უფრო მეტი რაოდენობით არსებობს ბირთვის გარშემო. უხერხემლო ცხოველთა
გლუვი კუნთები სარკოპლასმას შედარებით ბლომად შეიცავენ. ხშირად სარკო-
პლასმას მთელი უჯრედის ცენტრალური ნაწილი უჭირავს. მიოფიბრილები ამ
შესაბამებოში ცოტად თუ ბევრად სქელი ფენით განწყობიან უჯრედის პერიფე-
რიაზე. ასეთია სხვათა შორის მოლუსკების კუნთები.

გლუჯი კუნთის ბოკოები უკემრდებიან ერთიმეორეს პროტოლზმური
ოჩქით. თითოეული უკრედი იძლევა რამდენიმე მორჩს, რომლითაც იგი
სსყა, მეზობელ კუნთის, უკრედეზსურთდება (კულჩიკი).

გლეგი კეთის უკრეღში მამოძრავებელი ნერვული ბოკო აგრეთვე წარმოშობა ნეირაფიბრილარულ წნულს ანუ ბადეს. ამით ეს წნული კუნთის საროლაზმურ ბადეს უკავშირდება (ბუკე).



სურ. 2.

ნერეული მამოძრავებელი დაბოლოება ლამერას ჩონჩხის კუნთის ბოკეზი. p. n — პერი-
თერმინალური (სარკალაზმური) ბადე; N — ნერეული ბოკე, რომელიც იტოვება და ნერი-
ფიბრილარულ (უფრო გაშვებულია, ვიდრე პერითერმინალური) ბადეს .m. n. წარმოშობს
n — მიოფიბრილის ანიზოტროპული ნივთიერება, is — იზოტროპული ნივთიერება (ბუკე).

2. აზიზებადობა, ჩუბრუკც კუნთის ძხრვილუის მთავარი თვისება.

ზოგადი ცნება ცოცხალი აგზნებადი სისტემის, აგზნებადობის, აგზნებისა და გაღიზიანების შესახებ. ცოცხალ აგზნებად სისტემას ჩვენ ვუწოდებთ იმეთ ორგანიზულ წარმოქმნას, რომელიც განსაზღვრულ გარეგან ზეგავლენას, შინაგანი პირობების მიხედვით, სრულიად განსაზღვრული გარე არი რეაქციით უპასუხებს. ასე, მაგ., ცოცხალი კუნთის ქსოვილი გარეგანი ძალის ზეგავლენას ანდა ნერვულ იმპულსს შეკუმშვით უპასუხებს. ცოცხალი ქსოვილი ამ თვისებას, რომ იგი გარემოსთან ურთიერთმოქმედებისას განსაზღვრულ რეაქციას იძლევა, აგზნებადობა ეწოდება. ხოლო იმ ბიოლოგიურ სისტემებს, რომელიც კუნთის აგზნებად სისტემაში იწვევა და ამით პირობა აქვთ აღნიშნულ

რეაქციას — შეეუბნება — აგზნება ეწოდება. იმ გარეგან ზეგავლენას კი, რომელიც აგზნებას იწვევს, გამაღიზიანებელ ძალას ვუწოდებთ. მაგრამ გარეგანი ძალა უშუალოდ აგზნებად სისტემაზე არ მოქმედობს. ეს გარეგანი ზეგავლენა იწვევს ფიზიკურ ქიმიურ ცვლილებას სარკოპლაზმის სითხის შემადგენლობაში, და აგზნებადი სისტემის ცვლილება ანუ აგზნების პროცესი, აი, ამ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებასავე უშუალოდ დამოკიდებული. ამ აგზნების გამომწვევ ფიზიკურ ქიმიურ ცვლილებას გაღიზიანება ეწოდება.

აგზნებადობა ყველა ცოცხალ სისტემას აქვს ამითუამ ხარისხით. მაგრამ შეიძლება ითქვას, რომ კუნთოვან და ნერვულ სისტემაში აგზნებადობა უალრესად არის განვითარებული, იგი მის სპეციფიკურ თვისებას შეადგენს. ეს პირველ ყოვლისა იმაში გამოიხატება, რომ, როდესაც აგზნების პროცესი აღმოცენდება კუნთოვანი ან ნერვული ერთეულის ერთ რომელიმე ადგილს, იგი მაშინვე თავისთავად ვრცელდება მთელ ერთეულში და შემდეგ გადავა სხვა ერთეულებშიც, თუ კი მათთან აქვს რაიმე უშუალო კავშირი. მაშასადამე, შეიძლება ითქვას, რომ, როდესაც რომელიმე გარეგანი თუ შინაგანი გავლენით სადმე ერთ ნაწილში აღმოცენდება აგზნების პროცესი, ეს პროცესი თვით იქნება მეზობელი ნაწილის აგზნების მიზეზად. ასეთი თვისების განვითარება ცოცხალ სისტემაში, ცხადია, გამომუშავდა რთული ორგანიზმების წარმოქმნასთან დაკავშირებით, შედეგად ცოცხალი სისტემის ფილოგენიური განვითარებისა. როდესაც პირველყოფილი მიკროსკოპული, თაღუთქინარი, ორგანიზმები გარდაიქმნენ მაკროსკოპულად, ე. ი. გადიდდნენ, მაშინ ბუნებრივი შერჩევის ნიადაგზე ისეთი ორგანიზმები იმარჯვებდნენ და კიდევ უფრო ვითარდებოდნენ, როველთაც ჰქონდათ უალრესად განვითარებული აგზნებადობის მქონე ცოცხალი სისტემა. ასეთი სისტემა შესაძლებლობას იძლევა, რომ ორგანიზმი მთლიანად ამოქმედდეს ერთი რომელიმე ნაწილის გაღიზიანებისას და მით თავი დაიქცვას, როგორც ერთმა მთლიანმა არსებამ. ამავე დროს ასეთ დიფერენცირებულ ორგანიზმში მრავალნაირი ცოცხალი სისტემაა, რომელსაც აგზნებადობა უალრესად მცირე აქვს. ანდა შეიძლება ითქვას - სრულიად არ აქვს. ასეთია პირველ ყოვლისა ძვლის და ზოგიერთი შემაერთებული ქსოვილის უჯრედი, აგრეთვე ზოგიერთი ეპითელიარული ელემენტი.

ჩვენ ვამბობთ ცოცხალ სისტემას და არა ცოცხალ ნივთიერებას, ანდა ცოცხალ ცილას, ან ცოცხალ მოლეკულას. ამას ჩვენ განგებ ვგვრებით. ჩვენ არ შეგვიძლია წარმოვიდგინოთ, რომ ცოცხალი სხეულის უმარტივესი ან უპირისპირი ნაწილაკი იყოს ცოცხალი ცილოვანი ნივთიერების მოლეკულა ან, თუ გნებავთ, ამ მოლეკულაა რთული კომპლექსი. მართალია, როგორც ენგელსი აღნიშნავს, ცილოვან სხეულს უკავშირდება სიკოცხლე, იგი მთავარ ხელმძღვანელ როლს თამაშობს ორგანიზმის მოქმედებაში, მაგრამ ეს მისი როლი ხორციელდება ორგანიზმის სხვა შემადგენელ ნაწილებთან ურთიერთმოქმედებით. ორგანიზმს მოცილებული ცილა ცოცხალი არაა, ვინაიდან იგი არ განიცდის ნივთიერებათა ცვლას. ჩვენ შეგვიძლია ცოცხალ, ბიოლოგიურ ერთეულად მივიჩნიოთ სხეულის ის უმარტივესი, ან უმცირესი ნაწილი, რომელსაც აქვს ყველა ჩვეულებრივი სასიცოცხლო თვისება: ნივთიერებათა ცვლა, ზრდა, გამრავ-

ვლება, ხოლო თუ ვიგულისხმებთ აგზნებად სისტემას, მაშინ ამ ნიშნებს უნდა დაუფუძრეთ აგრეთვე აგზნებადობის თვისებაც. ასეთ ერთეულს წარმოადგენს უჯრედი ყველა თავისი შემადგენლობით: პროტოპლაზმა, ბირთვი, ცენტროზომა, გარსი და სხვ. აქიდან ცხადად ჩანს, რომ ცოცხალი სხეული ნიშანდობლივად განიჩქევა ყველა ცნობილ არაორგანიულ და ორგანიულ სხეულებიდან. ამ სხეულთა ერთეული მუდამ მოლეკულაა ან მისი განსაზღვრული კომპლექსი. ცოცხალი სხეულის ერთეული კი უჯრედი, ე. ი. მთელი უმარტივესი ორგანიზმი.

ერთ დროს გამოთქმული იყო ისეთი აზრი, რომ ვითომ თითოეული უჯრედი შედგება უამრავ პაწაწა ცოცხალ ერთეულიდან, ისე როგორც რომელიმე მკვდარი სხეული შედგება მოლეკულებისაგან (ჰეიდენჰაინი), მაგრამ დღეს ამ თეორიას დამკვეთი არ უნდა ჰყავდეს. დღეს გაბატონებულია ის აზრი, რომ თუმცა უჯრედის თითოეულ ნაწილს აქვს ნივთიერებათა ცვლის, ზრდის, გამრავლების და, აგრეთვე, აგზნებადობის ფუნქცია, მაგრამ ეს მათი ფუნქცია მხოლოდ უჯრედის ერთ მთლიანობაში არსებობისას გამოივლინება (გ. ჰერტვიგი). ამნაირად, მკვდარ და ცოცხალ სხეულთა შორის არის არსებითი თვისებრივი გარჩევა მათი შინაგანი სტრუქტურის მხრივ. მკვდარი სხეული შეიძლება დაყვანილ იქნეს მოლეკულამდე, ან მის ერთგვარ კომპლექსამდე, ისე, რომ იგი არ დაჰქარგავს თავის დამახასიათებელ თვისებებს, ცოცხალი სხეული კი არ შეიძლება დაყვანილ იქნეს ამგვარადვე მოლეკულამდე. მისი ერთეულია რთული ორგანიზებული უჯრედი.

დიუ ბუა რეიმონის გაღიზიანების კანონი. ყოველი გარეგანი ზეგავლენა არ იწვევს აგზნებას, ე. ი. არ წარმოადგენს გაღიზიანების წყაროს. როდესაც გარეგანი არე (ცოცხალ ქსოვილზე დიდი თანდათანობით მოქმედობს, იგი არ აღიზიანებს. საჭიროა, რომ გარეგანი ზემოქმედება იყოს სწრაფი, რომ მისი ინტენსივობა სწრაფად იცვლებოდეს ნულიდან, ან რომელიმე უმოქმედო ოდენობიდან რომელიმე დიდ ოდენობამდე, ანდა პირიქით. მაშასადამე, აგზნებას გამაღიზიანებელის აბსოლუტური ძალა ან ოდენობა კი არ იწვევს, არამედ მისი ცვლილება ერთი რომელიმე ოდენობიდან მეორემდე; ამასთან გაღიზიანება მით უფრო ძლიერია, რაც უფრო სწრაფად ხდება აღნიშნული ცვლილება. ამას უწოდებენ დიუ-ბუა რეიმონის გაღიზიანების კანონს, — ვინაიდან იგი გამოჩენილმა ფიზიოლოგმა დიუ-ბუა რეიმონმა წამოაყენა. თუ კუნთს მდულარე ფიზიოლოგიურ ხსნარს დავაწვეთებთ, ის იკუმშება. თუ ის ძვილ ფიზიოლოგიურ ხსნარში ჩავდეთ და შემდგომ გავაცხელეთ თანდათანობით იმ წვეთის სითბომდე, მაშინ ის მოიხარშება სრულიად შეუკუმშველად. ასევე ხდება მაშინ, როდესაც გამაღიზიანებლად ელექტრულ ძალას ვიხმართ. როდესაც მოქმედი ელექტრული დენი თანდათანობით მატულობს, მაშინ კუნთი არ ღიზიანდება. ის მაშინ ღიზიანდება, როცა დენი სწრაფად იცვლება, როგორც, მაგ., დენის ჩაკეტვის ან გაღების დროს.

მაგრამ ზოგიერთ შემთხვევაში აბსოლუტურ ძალასაც დიდი მნიშვნელობა აქვს აგზნების გამოწვევაში, მაგ., მაშინ, როდესაც ის მეტად დიდია. სუსტი განუწყვეტელი დენის ხპარების დროს აგზნებას მხოლოდ მისი ჩაქრება ან გაღება იწვევს; თუ ძლიერი დენი ვიხმართ, მაშინ აგზნება აგრეთვე მისი მიმდინარეობის დროს გამოიწვევა (ფლუგერი). ეს, ალბათ, იმაზე დაშვებით დგას, რომ ქსოვილის გაღიზიანებულ უჯრედებში ძლიერი ქიმიური, თერმული და ფიზიკური ცვლილებები ხდება, რომელნიც თავის მხრივ აღიზიანებენ ცოცხალ ნოვითერებას.

დიუ-ბუა რეიმონის გაღიზიანების კანონს რამდენიმე შესწორება გაუკეთეს. არსებითი მნიშვნელობა აქვს იმ შესწორებას, რომელიც ბიღერმანმა წამოაყენა. (ცნობილია. რომ გამაღიზიანებელმა ძალამ განსაზღვრული დროის განმავლობაში უდა იმოქმედოს კუნთზე, რომ მან აგზნება გამოიწვიოს. რაც უფრო მცირეა კუნთის და საზოგადოდ ცოცხალი ქსოვილის აგზნებადობა, მით უფრო დიდხანს უნდა იმოქმედოს გამაღიზიანებელმა ძალამ, ე. ი. მით უფრო ხანგრძლივი უნდა იყოს გარეგანი ძალის ცვალებადობა ერთი ოდენობიდან მეორემდე, რომ მას ეფექტი ჰქონდეს. იმ მოკლე დროს, რომელიც აუცილებლად საჭიროა, რომ გამაღიზიანებელმა ძალამ იმოქმედოს და აგზნება გამოიწვიოს, გილდემეისტერმა სასარგებლო დრო უწოდა. სასარგებლო დრო უცვლელ ოდენობას არ წარმოადგენს. ის დამოკიდებულია ფიზიოლოგიურ პირობებზე, პირველ ყოვლისა კუნთის აგზნებადობაზე. ის მით უფრო გრძელია, რაც უფრო ნაკლებია აგზნებადობა. ის დამოკიდებულია აგრეთვე ნოვითერებათა ცვლის ცხოველმყოფელობაზე ცხოველის მოდგმის მიხედვით, მაგ., ადამიანის კუნთებში სასარგებლო დრო 1—2 სიგმას (სეკუნდის მეათადედი) უდრის, ბაყაყის კუნთებში—3—7 სიგმას, კიბოს გაზის კუნთში—300 სიგმას.

სასარგებლო დრო დამოკიდებულია აგრეთვე ფიზიკურ გარემოებაზე, სახელობრ, იმაზე, თუ რა სისწრაფით ცვალებადობს გამაღიზიანებლის ძალა კუნთზე მოქმედების დროს. რაც უფრო სწრაფია გამაღიზიანებელი ძალის ცვლილება, მით უფრო მოკლეა მისი სასარგებლო დრო. ამიტომ ელექტრული დენის ხმარებისას საზღურბლო გაღიზიანების სასარგებლო დრო პირდაპირ დამოკიდებულია იმაზე, თუ რა სისწრაფით ცვალებადობს ელექტროდენი, როდესაც ის კუნთზე მოქმედებს.

განიადან ელექტროდენის გამაღიზიანებელი მოქმედება დამოკიდებულია, ჯერ ერთი, მის ხანგრძლივობაზე და მეორე მის ინტენსივობაზე, ამიტომ ხსენებული სასარგებლო დრო არ შეიძლება ჩაითვალოს ცოცხალი ქსოვილის ფუნქიური მდგომარეობის ანდა მისი ნამდვილი ცხოველმყოფელობის გამომხატველად. ამ ბოლო დროს შემუშავებულ იქნა ლაპიკის მიერ ისეთი გაღიზიანების წესი, რომლის საშუალებითაც მიიღება ცოცხალი ქსოვილის ცხოველმყოფელობის საუკეთესოდ გამომხატველი სასარგებლო დრო. ამ წესით ჯერ უნდა იყოს ნაპოვნი ჰუდმივი დენის ის მინიმალური ძალა, რომელიც ეფექტს იწვევს. ამ ძალას ლაპიკმა რეობა აწოდა. შემდეგ ეს ძალა უნდა გაორდეს და მისი საშუალებით ნაპოვნი უნდა იქნეს სასარგებლო დრო. ამ დროს

ლაპიკმა ქრონაქსია უწოდა. ლაპიკმა და მისმა მიმდევრებმა შეისწავლეს ამ მხრივ მრავალგვარი ცხოველის კუნთები მრავალგვარი ფიზიოლოგიური მდგომარეობის დროს. თითოეულ კუნთს აღოაჩნდა განსაზღვრული პირობებში განსაზღვრული ოდენობის ქრონაქსია. ადამიანის კუნთის ქრონაქსია, მაგ., უდრის $0,1 - 0,7$ სიგმას, ბაყაყის კუნთისა — $3,3 - 6,8$ სიგმას. როდესაც კუნთი დეგენერაციას განიცდის მამოძრავებელი ნერვის გადაჭრის შემდეგ, ქრონაქსია ზეტისმეტად იზრდება, სახელობრ, $0,01 - 0,07$ სიგუნდამდე (ბუ რ გ ი ნ ი ო ნ ი).

ქრონაქსია იმდენად დამახასიათებელია კუნთის ფუნქციონალური მდგომარეობისათვის, რომ ის დღეს კლინიკაშიც იხმარება ადამიანის დაავადებული კუნთის ცხოველმყოფელობის განსასაზღვრავად.

კუნთის ქსოვილის გამაღიზიანებელნი. კუნთის ქსოვილი ნორმულად ღიზიანდება იმ აგზნების პროცესის მიერ, რომელიც მას აღწევს მამოძრავებელი ნერვის საშუალებით. მაგრამ ის ღიზიანდება აგრეთვე მაშინაც, როცა მასზე ხელოვნურად რომელიმე ჭარბადი ძალით ვიმოქმედებთ: ქიმიური ნივთიერებით, სათბოთი, ელექტრობით და სხვ.

ქიმიურ ნივთიერებას შეუძლია გამოიწვიოს აგზნება, თუ ის საკმარისად სწრაფად შედის კუნთის უჯრედში და თუ აქ მის პროტოპლაზმურ ბადეში არსებულ ორგანულ ნივთიერებათა ხსნარში სწრაფ ცვლილებას გამოიწვევს. ასე მოქმედება მრავალი არაორგანიული და ორგანიული მჟავა, ტუტე, მარილი, გაზი, სპირტი და სხვ. ისეთ ნივთიერებათა ხსნარები, რომელთაც არ შეუძლიათ გამოიწვიონ კუნთის შემადგენლობაში არსებითი ცვლილება, ცხადია, კუნთს არ გააღიზიანებენ. ასეთია სხვათა შორის საკმევი მარილის (NaCl) ეგ. წოდ. ფიზიოლოგიური ხსნარი, რომელიც იხმარება ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიებში ამოკრილ ცოცხალ ქსოვილთა ფიზიოლოგიური მოქმედების უნარიანობის დასაცავად. ბაყაყის და საზოგადოდ ცივისხლიან ცხოველთა ქსოვილთათვის ხსნარებენ $0,7\%$ -იან ხსნარს, თბილისისხლიან ცხოველთათვის კი — $0,9\%$ -იანს. ამ ხსნარებს იღებენ იმიტომ, რომ მათი ოსმოსური წნევა აღნიშნულ ცხოველთა სისხლის ახ ლიმფის მარილთა ხსნარების წნევას უდრის. ცოცხალი ქსოვილის ოსმოსური წნევა დაცული იქნება ასეთ ხსნარში ჩადების დროს. ფიზიოლოგიური ხსნარი მარტო იმიტომ არ არის ცოცხალი ქსოვილის დამცველი სითხე, რომ ის იზოტონიურ ხსნარს წარმოადგენს. მთავარი მნიშვნელობა აქვს იმ გარეგნობას, რომ ეს ხსნარი ნატრიუმის იონებს შეიცავს, რაც აუცილებლად საჭიროა კუნთის ქსოვილების ცხოველმყოფელობის დასაცავად (ოვერტონი). ასეთივე მნიშვნელობა აქვს მხოლოდ ლითიუმის იონებს. სხვა მარილების ან რომელიმე ნივთიერების იზოტონურ ხსნარებს ასეთი უნარი არა აქვთ. მაგ., ლერწმის შაქრის იზოტონური ხსნარი (6%) არ დაიცავს კუნთის ცხოველმყოფელობას. საკმარისია ამ ხსნარს მიუუპატოთ სულ ცოტა ნატრფტმის იონები, არანაკლებ $0,1\%$ -ისა, რომ მან (ხსნარმა) ფიზიოლოგიური ხსნარის მსგავსად იმოქმედოს (ოვერტონი).

კუნთის ქსოვილის და საერთოდ ცოცხალი ქსოვილის ცხოველყოფილობის საუკეთესოდ შესანახად ხმარობენ ისეთ ხსნარს, რომელიც ზედმიწევნით მიემსგავსება სისხლის პლაზმას არა მარტო თავისი ოსმოსური თვისებით, არამედ აგრეთვე თავისი ქიმიური შემადგენლობითაც. ასეთია რინგერის მიერ მომზადებული ხსნარი, რომელიც შეიცავს ყველა იმ მარილს და ისეთი რაოდენობისას, როგორსაც საზოგადოდ ციკლისხლიანთა სისხლი ანდა ლიმფა შეიცავს. სახელდობრ, რინგერის ხსნარი შეიცავს $6,5 \text{ NaCl}$, $0,14 \text{ KCl}$, $0,12 \text{ CaCl}_2$ და $0,2 \text{ NaHCO}_3$, ერთ ლიტრა გამოხდილ წყალზე თბილისხლიან ცხოველებისთვის ანალოგიური ხსნარი პირველად ლოკემ მოამზადა. ის შეიცავს $9,0 \text{ NaCl}$, $0,42 \text{ KCl}$, $0,25 \text{ CaCl}_2$, $0,2 \text{ NaHCO}_3$ და აგრეთვე $0,1$ გრამ დექსტროზას ერთ ლიტრ გამოხდილ წყალზე.

ტემპერატურა მოქმედებს კუნთის ქსოვილზე გაღიზიანებით, როცა გათბობა ან გაცივება სწრაფად წარმოებს. ხოლო სითბომ არ უნდა გადაამეტოს 45°C -ს, წინააღმდეგ შემთხვევაში ცოცხალი ნივთიერება მოკვდება.

მექანიკური ზეგავლენა კუნთზე: დარტყმა. სწრაფი გაქიმება აგრეთვე იწვევს აგზნებას. თანდათანობითი გაქიმება ან დაწოლა კუნთს არ აღიზიანებს.

გალვანური დენის გამაღიზიანებელი მოქმედება უკვე იყო ზემოთ აღნიშნული. მაგრამ ვინაიდან ელექტროდენით გაღიზიანება ყველაზე უფრო ხშირად იხმარება ფიზიოლოგიის ლაბორატორიებში ცოცხალი აგზნებადი სისტემის ასა-მოქმედებლად, ამიტომ საჭიროა ელექტროდენის გამაღიზიანებელ მოქმედებაზე უფრო დაწვრილებით შევჩერდეთ.

ელექტროდენის პოლუსებრივი მოქმედება. გალვანური დენის და საზოგადოდ ელექტროდენის აგზნებად სისტემაში ჩაქცევისას აგზნება აღმოცენდება იმ ადგილს, რომელიც კათოდს უერთდება; გაღებისას კი, პირიქით, ანოდის ადგილზე. ამნაირად, ელექტროდენის გატარება აგზნების პროცესს გწვევს მთელ იმ ნაწილში კი არა, რომელიც პოლუსთა შორის არის მოქცეული, არამედ მხოლოდ იქ, სადაც ელექტროდენი შედის და გამოდის, ე. ი. სადაც კათოდი და ანოდი მდებარეობს. ამის გარდა ელექტროდენი იძლევა აგზნებადობის ცვალებადობას მთელ ამ პოლუსთა შორის მოქცეულ ფარგალშიც კი არა, არამედ მხოლოდ პოლუსების ადგილზე და მასთან მოპირისპირე მიმართულებით: ჩაქცევის დროს კათოდზე და მის მახლობელ ადგილებში აგზნებადობა მატულობს, ხოლო ანოდზე და მასთან ახლო—კლებულობს. მათ შუა ადგილში კი აგზნებადობა უცვლელი რჩება. გაღების დროს, პირიქით, კათოდზე აგზნებადობა კლებულობს, ხოლო ანოდის ფარგალში მატულობს. ამ მოვლენებს უწოდებენ ფიზიოლოგიურ ელექტროტონს.

აგზნების და აგზნებადობის ცვლილების გამოწვევას მხოლოდ პოლუსებზე სათუქნაოდ უძევს ის ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებები, რომელთაც ელექტროდენი იძლევა ნერვული და კუნთოვანი ქსოვილის მარილთა ხსნარში. აქ არსებული ნატრიუმის, კალიუმის, მაგნიუმის და კალციუმის მარილები განიცდიან ელექტროლიზს. ამასთან ერთად ზდება ელექტროდენის მიმართულებით იონთა გადანაცვლება. ცნობილია, რომ კალიუმის და ნატრიუმის იონები უფრო სწრაფად გადინავენ ან ადგილს, ვიდრე კალციუმის და მაგნიუმის იონები. ამიტომ

ჩაკეტვის დროს კათოდზე კალიუმის და ნატრიუმის იონების კონცენტრაცია მატულობს, ანოდზე კი პირიქით ხდება. ცნობილია აგრეთვე, რომ კალიუმის და ნატრიუმის იონების მოქმედება ცოცხალ აგზნებად სისტემაზე გამოვიწინება აგზნების გამოწვევაში და აგზნებადობის მომატებაში. კალიუმის და მაგნიუმის იონების მოქმედება კი, პირიქით, აგზნებადობას ამცირებს და აგზნებას აბრკოლებს (ლიობი). აქედან ლიობმა შემდეგი განმარტება მოგვცა ზემოაღნიშნული მოვლენების ასახსნელად: აგზნების გამოწვევა და აგზნებადობის მატება კათოდზე ელექტროდენის ჩაკეტვისას დამოკიდებულია შენდები კოეფიციენტის მომატებაზე $\frac{Na, K}{Ca, Mg}$, ე. ი. ერთვალენტნი და ორვალენტიანი იონების მიმართების მომატებაზე; ხოლო ამ მიმართების შეცვლაზე, რომელიც შეიძლება მოხდეს ერთვალენტიანი იონების დაკლებით ანდა ორვალენტიანთა მომატებით, დამოკიდებულია ანოდზე აგზნების დაბრკოლება და აგზნებადობის შემცირება.

ინდუქციური ელექტროდენი, როგორც საუკეთესო გამალიზიანებელი ძალა. ცოცხალი ქსოვილის ფუნქციები მხოლოდ მისი მოქმედების დროს შეისწავლება. ეს მოქმედება გამოიწვევა სხვადასხვა გარეგანი ძალის გავლენით. ექსპერიმენტული გამოკვლევის დროს უმეტეს წილად ელექტროძალით, სახელობრ, ინდუქციური კვეთებებით სარგებლობენ. ის მიჩნეულია საუკეთესო გამალიზიანებლად. ჯერ ერთი, ინდუქციური ელექტროდენის მამოძრავებელი ძალა მეტად დიდია და ამიტომ ქსოვილებს, რომელთა დაბრკოლება საერთოდ დიდია, ის გაივლის დიდი ინტენსივობით; შემდეგ, ინდუქციური ელექტროდენის კვეთებათა მიმართულება ცვალებადია და, ამიტომ, ის არ იძლევა ისეთ ცუდ შედეგებს, როგორც გაღვანური დენი; ბოლოს, ინდუქციურ კვეთებათა ხანგრძლივობა მეტისმეტად მცირეა, სულ რამდენიმე სიგმას უდრის; ამის გამო მათი გამალიზიანებელი მოქმედება გოძელდება სულ მცირე ხანს, მისი შეწყვეტის შემდეგ გამალიზიანებელი მოქმედებაც ისპობა. სულ სხვანაირია სხვა გამალიზიანებელთა მოქმედების ხასიათი. მაგ., კიმიური გამალიზიანებლის სავსებით სწრაფი მოსპობა შეუძლებელია, რადგან კიმიური ნივთიერება შედის ქსოვილში და იქიდან მის გამოსვლას დიდი დრო უნდა. სითბო-სიცივის გავლენის სასწრაფოდ მოსპობაც აკრეთვე შეუძლებელია.

ჩაკეტვის და გაღების ინდუქციის კვეთებათა ფიზიოლოგიური მქმედება. ჩაკეტვისა და გაღების ინდუქციურ კვეთებებს თანაბარი ფიზიოლოგიური მოქმედება არა აქვთ, თუმცა ელიქტრობის რაოდენობა მათში ერთნაირია. გაღების ინდუქციის კვეთება უფრო მძლავრ გამალიზიანებლებს წარმოადგენს, ვიდრე ჩაკეტვისა. ეს დამოკიდებულია კვეთებათა ვოლტაჟის და ხანგრძლივობის სხვადასხვაობაზე. სახელობრ, ჩაკეტვის კვეთება უფრო მცირე ამპლიტუდისა არის, ვიდრე გაღებისა; ხანგრძლივობა კი პიოველის უფრო მეტია, ვიდრე მეორესი. გაღების ინდუქციური კვეთების ხანგრძლივობა ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიაში ხმარებულ ინდუქტორიუმებისა უდრის დაახლოებით 2 სიგმას, ჩაკეტვისა კიდევ 3 — 5-ჯერ მტრია. ამპლიტუდა კი პიოველისა ორ-ჯერ უფრო დიდია, ვიდრე მეორისა. აღნიშნული გარჩევა გაღებისა და ჩაკეტვის ინდუქციის კვეთებათა შორის მით უფრო დიდია, რაც უფრო მეტია კოქ-

თა შუა მანძილი. კოჭთა დაახლოებისას ინდუქციის კვეთებათა ხანგრძლივობა მატულობს, მაგრამ გაღებისა უფრო მეტად, ვიდრე ჩაქეტვისა. ამიტომ მათი განსხვავება ამ მხრივ მცირდება და, ბოლოს, სრულიად ისპობა. იგივე ითქმის კვეთებათა ამპლიტუდის შესახებ. ინდუქციის კოჭთა დაახლოებისას ჩაქეტვის და გაღების კვეთებათა ამპლიტუდა თანაბრდება.

გაღების და ჩაქეტვის ინდუქციურ კვეთებათა თავისებურებაზე დამოკიდებულა მათი გამაღიზიანებელი მოქმედების თავისებურება. ვინაიდან ჩაქეტვის ინდუქციის კვეთება უფრო ხანგრძლივად მიმდინარეობს, ვიდრე გაღებისა, ამიტომ, თანახმად დიუბუა რეიმონის გაღიზიანების კანონისა, იგი წარმოადგენს გაღების კვეთებასთან შედარებით სუსტ გამაღიზიანებელ ძალას. ჩვეულებრივი დიუბუა რეიმონის ინდუქტორიუმის საშუალებით, რომელიც ფიზიოლოგიის ლაბორატორიებში იხმარება, კუნთის და ნერვის გაღიზიანების საზღვრულე ძალა უდრის ჩაქეტვის მიმართ 15—25 სანტიმეტრს, ე. ი. ინდუქტორიუმის კოჭთა შუა მანძილი უნდა უდრიდეს ამ მანძილს, როდესაც გაღების მიმართ იგივე ძალა 35—50 სანტიმეტრს უდრის (იხ. დიუბუა რეიმონის ინდუქტორიუმი, სურ. 5).

კუნთის საკუთარი აგზნებადობა. ნორმალური კუნთი შეიცავს მამოძრავებელ ნერვულ ბოჭკოებს. ამ ნერვულ ბოჭკოებსაც აქვთ აგზნებადობის თვისება. ამიტომ ნორმალური კუნთი რომ გავაღიზიანოთ, ის შეიძლება ამოქმედდეს ნერვის გაღიზიანების გამო და არა იმიტომ, რომ თვით კუნთის აგზნებადი ნივთიერება გაღიზიანდა. რომ კუნთს აქვს თავისი საკუთარი აგზნებადობა და მისი ამოქმედებისათვის არაა საჭირო ნერვის გაღიზიანება, — ბევრნაირად შეიძლება იქნეს დამტკიცებული.

1. ზოგიერთ კუნთში არის ისეთი ნაწილი, რომელიც მამოძრავებელ ნერვებს არ შეიცავს. მიუხედავად ამისა ასეთი ადგილები გაღიზიანებას აგზნებით უპასუხებენ. იყო, მაგალითად, აღნიშნული, რომ ბაყაყის sartorius-ის დისტალური და პროქსიმალური ბოლო მამოძრავებელ ნერვებს არ შეიცავდენ, მაგრამ მათი მექანიკური გაღიზიანება შეეკუმშვას იწვევდა (კიუნე).

2. ცხოველს რომ გადაუტყაოთ რამდენიმე მამოძრავებელი ნერვი, რამდენიმე დღის ან კვირის შემდეგ ამ ნერვის პერიფერიული ნაქერი გარდაიქმნება, ის ჰქარავს ყველა სასიცოცხლო ფუნქციას, ამ ნერვის ნაქერის გაღიზიანება არაერთარ ეფექტს არ იძლევა. ამავე დროს კუნთის გაღიზიანება შეეკუმშვას იწვევს (ბაროუნ-სეკარი, ბიდერი).

3. არსებობს ისეთი ნივთიერება, რომელიც ნორმულ კუნთზე ისე მოქმედებს, რომ კუნთს უქარავს უნარს შეიკუმშოს ნერვის გაღიზიანების საპასუხოდ. ამავე დროს კუნთი იკუმშება, თუ იგი პირდაპირ ლიზიანდება. ასე მოქმედებენ სხვათა შორის მაგნეზიუმის იონები (ვიხმანი).

4. კუნთის ქსოვილის ნერვიდან დამოუკიდებელი მოქმედების გამოსაკლებად საუკეთესო საშუალებას წარმოადგენს კუნთის მოწამლევა კურარით. ეს შხამი ალკოლოიდების რიგიდან მაგნეზიუმის მსგავსად მოქმედებს. კურარითი მოწამლევის შემდეგ ნერვის გავლენა კუნთზე ისპობა. პირდაპირი გაღიზიანების უნარი კი მას ენახება (კიუნე, კლოდ-ბერნარი).

კუნთის რომელ შემადგენელ ნაწილს ეკუთვნის აგზნებადობის თვისება? ზევით აღნიშნეთ, რომ კუნთის შემადგენლობაში შედის სარკოპლაზმა და შემკუმშველი ნივთიერება. უნდა გავითვალისწინოთ, — აქვს თუ არა ორივე ამ ნაწილს აგზნებადობის თვისება. ლენგლის და სხვა მეცნიერთა ნაშრომიდან ჩანს, რომ აგზნებადობის თვისება მხოლოდ სარკოპლაზმას ანუ, უფრო ნამდვილად, მის ერთერთ შემადგენელ ნაწილს აქვს, რომელსაც ლენგლიმ მიმღები ნივთიერება უწოდა, და რომელიც ჰისტოლოგიური დამუშავების დროს ბადისებრ სახეს ღებულობს (ბუკე). სარკოპლაზმის ბადისებრი სტრუქტურული ნაწილი უნდა წარმოადგენდეს კუნთის უჯრედის აგზნებად სისტემას. ის უნდა მიჰღებლობდეს ნერვულ აგზნებას და მისი საშუალებით უნდა გრცელდებოდეს კუნთის საკუთარი აგზნება კუნთის ბოქკოს ფარგლებში. კუნთის აგზნება პირდაპირი გალიზიანების საპასუხოდ აგრეთვე ამ სარკოპლაზმური ბადის ფუნქციას უნდა შეადგენდეს. ეს პირდაპირ გამომდინარეობს ლენგლის დაკვირვებიდან დენერვულ კუნთზე. ამას კარგად ეთანხმება შემდეგი გარემოება: კუნთის საკუთარი აგზნებადობა მუდამ უფრო მაღალია სწორედ იმ ადგილებში, სადაც ნერვი ბოლოვდება, ე. ი. სადაც უფრო განვითარებული სარკოპლაზმური ბადე არსებობს, აგრეთვე კუნთის აგზნების პროცესი უფრო ინტენსიურია ამ ალბას, ვიდრე სხვაგან (ბერიტაშვილი).

აგზნებადობის ხარისხის განსაზღვრა. ჩვენ ვთქვი, რომ აგზნებადობა კუნთის მიმღები ნივთიერების თვისებაა, მაგრამ ეს თვისება მუდამ ერთნაირი როდია. ის არამც თუ სხვადასხვანაირია სხვადასხვა მოდემის ცხოველებზე, ის ერთნაირი არ არის ერთდამევე კუნთშიაც მისი სხვადასხვა ფუნქციონალურ მდგომარეობის დროს. მაგ., შესვენებული კუნთი უფრო მეტი აგზნებადობის მქონეა, ვიდრე დაღლილი. 20°C-დან 40°C-მდე გათბობისას ბაყაყის კუნთის აგზნებადობა მატულობს. ამის ზევით გათბობისას აგზნებადობა ეცემა. 45°C-ზე იგი სრულიად ისპობა. აგზნებადობის ხარისხის გათვალისწინება აშინაირად შეიძლება: აიღებენ რომელიმე ნაკლებ გამაღიზიანებელ ძალას, — ვთქვათ, სუსტ ინდუქციურ კეთებას და ცდიან მის მოქმედებას კუნთზე. თუ მან ეფექტი არ გამოიწვია, მის ინტენსივობას ცოტას უმატებენ და კიდევ ცდიან. აშინაირად მიაგნებენ იმ მცირე გარეგან ძალას, რომელიც უმცირეს ეფექტს გამოიწვევს; ამ უმცირეს გაღიზიანებას ეწოდება ზღურბლობრივი გაღიზიანება. ზღურბლობრივი გაღიზიანების ინტენსივობა სწორედ იმ ოდნობას წარმოადგენს, რომელიც აგზნებადობის ოდნობის საზომად იხმარება.

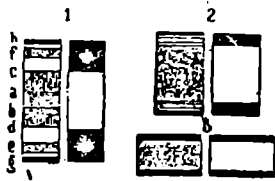
რასაკვირველია, რაც უფრო მეტი იქნება კუნთის აგზნებადობა, მით უფრო მცირე უნდა იყოს ზღურბლობრივი გაღიზიანების ინტენსივობა. როცა აგზნებადობა რაიმე მიზეზით კლებულობს, ამის შესაფერისად საზღურბლე გაღიზიანებაც მატულობს; მაშინ ამბობენ — ზღურბლმა იმატაო. პირიქით, როცა აგზნებადობა აიწევს და საზღურბლე გაღიზიანება კლებულობს, მაშინ ვიტყვი — ზღურბლმა იკლოო.

3. კუნთის შეკუმშვადობის ფუნქცია.

კუნთის აგზნებადი სისტემის მოქმედების შესახებ ცნობა ერთი მხრით გამოდინარეობს კუნთის მექანიკური ეფექტის, ე. ი. შეკუმშვის შესწავლიდან, და, მეორე მხრით, კუნთის ელექტრული ეფექტის, ე. ი. იმ ელექტრობის შესწავლიდან, რომელიც თან სდევს აგზნების პროცესს. ამიტომ საჭიროება მოითხოვს, რომ ვიდრე აგზნებადი სისტემის მოქმედების გამორკვევას შევუდგებოდეთ, დაწვრილებით შევისწავლოთ კუნთის მექანიკური ფუნქცია.

კუნთის მაკროსკოპული ცვლილება შეკუმშვის დროს. როდესაც კუნთი აგზნებაში მოდის, ის ორნაირ მაკროსკოპულ ცვლილებას განიცდის: კუნთი მოკლდება და სქელდება. ამ მოვლენას შეკუმშვას უწოდებენ. აღნიშნული ცვლილება წარმოებს თითოეული კუნთის ბოქვოში. შეიძლება ითქვას, რომ მთელი კუნთის ფორმის ცვლილება შეკუმშვის დროს წარმოადგენს ყველა კუნთის ბოქვოს ცვლილებების საერთო ჯამს.

კუნთის მაკროსკოპული ცვლილება შეკუმშვის დროს. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, შეკუმშვის დროს თითოეული კუნთის ბოქვო მოკლდება და სქელდება. ეს არის შედეგი მიოფიბრილების შემოკლებისა და გასქელებისა. მე-3 სურათზე მოცემულია მაკროსკოპული სახე მიოფიბრილებისა მწერის კუნთში მოსვენებისა და შეკუმშვის დროს. ამ სურათზე მარცხნივ წარმოდგენილია კუნთის ელემენტი მოსვენებაში (1): c—d ეკუთვნის ორად გამტებს ანუ ანიზოტროპულ შემკუმშველ ნივთიერებას, cf და de მარტივად გამტები ანუ იზოტროპული ნივთიერება; h და g წარმოადგენენ საბოლოო დისკოებს. იქვე დახატულია იგივე ელემენტები პოლარიზაციურ სინათლეში. ელემენტის შუა ალაგი, სადაც საკუთრივ ორად გამტები შემკუმშველი ნივთიერებაა მოქცეული, წარმოადგენს ნათელ ზოლს. მარტივად გამტები ნაწილი კი შავად მოჩანს. სურათის მარცხნივ მოცემულია ზემოდან შეკუმშვის გარდამავალი სტადია. ქვემოთ კი მაქსიმალური შეკუმშვის სტადია. ორივე მოცემულია მარცხნივ უბრალო სინათლეში, მარჯვნივ კი — პოლარიზაციურში (ენგელმან ი).



სურ. 3.

მაკროსკოპული მოვლენები მიოფიბრილის

დროს. განმარტება იხ. ტ
(ენგელმანი).

hydrophilus). ხერხეზლიან ცხოველთა კუნთებზე ასეთ ცვალებადობას დიდხანს ვერ ამჩნევდნ. ჩვენს დროს ჰისტოლოგიური ტექნიკის საშუალებითაც კი შტიუბელმა (1920) ვერ აღმოაჩინა ხერხეზლიანი ცხოველების ჩონჩხის კუნთზე რაიმე დამახასიათებელი ცვლილება შეკუმშვის დროს. პირველად ფრანკმა (1927) შეამჩნია ბაყაყის კუნთის მიოფიბრილებში შეკუმშვის დროს ისეთივე ცვლილებები, როგორც ენგელმანმა მწერის კუნთში.

შეკუმშველი ნივთიერების — მიოფიბრილების ზუნება. არსებობს მთელი რიგი ნიშნები, როპლების მიხედვით შემკუმშველი ნივთიერება პირდაპირ შეკდარ ორგანიულ პროდუქტად უნდა ჩაითვალოს. მაშასადამე, გამზმარი და მთელი წლობით ისე შენაზული კუნთი არ ჰკარგავს შეკუმშვის უნარს. თუ კუნთი დაეალებთ და მერე როპელიმე მკეავს ხსნარში ჩავდეთ, ის შეიკუმშება (პიურტლე, შტრაუბე). გარდა ამისა დაპტიცებული იყო, რომ აგზნებალობას მოკლებული კუნთი ნარკოზულ ნივთიერებათა გავლენით, მაგ., ქლოროფორმის გავლენით, არ კარგავს შეკუმშვის უნარს. სხვადასხვა ქიმიური აგენტები კარგად იწვევენ ასეთი კუნთის შეკუმშვას. ბეთეს ლაბორატორიაში ეს იყო ნაცადი როგორც ჩონჩის, ისე გლუვ კუნთზე. ამნაირად, საესებით მტკიცდება ის აზრი, რომ შეკუმშვა ცოცხალი სისტემის ფუნქციას არ შეადგენს, წინააღმდეგ შემთხვევაში გაზმობისა და ნარკოზის გავლენით კუნთს უნდა მოსპობოდა შეკუმშვის უნარი.

აქედან ცხადია, რომ შემკუმშველი ნივთიერება — მიოფიბრილები, როგორც საერთოდ ორგანიზმში არსებული ყველა ბოკო: მყისისა, ძელისა, შემაერთებელი ქსოვილისა და სხვა, რომელთაც საზოგადოდ რაიმე მექანიკური დანიშნულება აქვთ, წარმოადგენენ პროტოპლაზმის მკედარ პროდუქტს. მაშასადამე, შემკუმშველი ნივთიერება თავისებურ მკედარ ქემოდინამიკურ მამოძრავებელ მანქანას წარმოადგენს.

შეკუმშვის წარმოშობა. იმთავითვე, როდესაც შეკუმშვის ექსპერიმენტული შესწავლა დაიწყო, შეკუმშვის ფუნქციას მიაწერდნე მიოფიბრილებს ენგელმანი იყო პირველი, რომელმაც მოგვცა კუნთის შეკუმშვის ერთგვარად დასაბუთებული თეორია (1880). ენგელმანმა მიკროსკოპით შესწავლა მიოფიბრილების ცვალებადობა შეკუმშვის დროს, რომელიც ხდებოდა სპირტში გამაგრების გამო. ის იმ დასკვნას დაადგა, რომ სითბოს გავლენით, რომელიც ჩვეულებრივი შეკუმშვის დროს კუნთში ვითარდება, ანიზოტროპული ნივთიერება მოკლდება; ამავე დროს ის შეიტაცებს წყალს იზოტროპულ ნივთიერებიდან, რდს გამოც იგი სქელდება განივი მიმართულებით. ეს ჰიპოთეზი მთლიანად გამომდინარეობს იმდროინდელ საწარმოო ძალთა მდგომარეობიდან: მაშინ გაბატონებული იყო ორთქლით მამოძრავებელი მანქანა, რომელიც სითბოსგან მოდიოდა მოძრაობაში.

შემდეგ, როდესაც აღმოაჩინეს და შესწავლეს რძის მკეავს დიდი რაოდენობით წარმოშობა შეკუმშულ კუნთში, მაშინ რძის მკეავს მიაწერეს შეკუმშვის გამოწვევის მთავარი როლი (ფლეტჩერი და ჰოპკინსი, 1907). რძის მკეავა კუნთში მუდმივად არსებობს, სრული მოღუენების დროსაც, მხოლოდ მცირე რაოდენობით. რძის მკეავა ვითარდება ნახშირწყლიდან, ეგ. წოდ. გლიკოგენიდან, რომელიც კუნთის მთავარ სამუშაო მასალას ეკუთვნის. მეიარჰოფმა დაწვრილებით გამოიკვლია, თუ რამდენი რძის მკეავა და რა გზით ვითარდება გლიკოგენიდან კუნთის სხვადასხვა მდგომარეობისას. მაგ., მან აღმოაჩინა, რომ რძის მკეავა ბაყაყის კუნთში მოღუენების დროს, ე. ი. როდესაც იგი შეკუმშვას არ განიცდის, წარმოიშობა ერთი საათის განმავლობაში 0,022%-ის რაოდენობით. ხოლო მარტივი შეკუმშვის ზედიზედ განმეორებისას 7 მიწუტის განმავლობაში

რძის მჟავას რაოდენობა კუნთში $0,226\%$ აღწევს. ტეტანუსურ შეკუმშვის დროს კი უკვე ერთი მიწურის განმავლობაში $0,13\%$ -მდის აღის. მძლავრი დაღალვისას რძის მჟავას რაოდენობა $0,23\%$ აღწევს. რძის მჟავას დიდი რაოდენობით წარმოშობა კუნთის მუშაობის დროს იმის მთავარი საფუძველი იყო, რომ იგი მიჩნეულ იქნა კუნთის შეკუმშვის გამოწვევის მთავარ მიზეზად.

მაგრამ სულ უკანასკნელ წლებში ახალი გამოკვლევების ნიადაგზე კიდევ ერთხელ შეიცვალა აზრი შეკუმშვის გამოწვევის შესახებ. სახელდობრ, შეკუმშვის დროს აღმოჩენილი იყო აგრეთვე ფოსფორ-მჟავას დიდი რაოდენობით წარმოშობა. ფოსფორ-მჟავა კუნთში ვითარდება ფოსფაგენ-დან, რომელიც წარმოადგენს კრეატინის და ფოსფორ-მჟავას შენაერთს და კუნთში მნიშვნელოვანი რაოდენობით არსებობს. იგი ცილოვანი ნივთიერების დაშლის პროდუქტს წარმოადგენს. აგზნების გავლენით ფოსფაგენი კრეატინად და ფოსფორ-მჟავად იშლება. ეს პროცესი გლიკოგენის დაშლაზე ადრე წარმოებს. კუნთში შეკუმშვის დროს პირველ ყოვლისა ფოსფორ-მჟავას რაოდენობა მატულობს. დღეს დამტკიცებულია, რომ შეკუმშვის დაწყება ამ ფოსფორ-მჟავაზე უნდა იყოს დამოკიდებული (ემბდენი, ეგლერტონები). სპეციალური ცდებით იყო დამტკიცებული, რომ შეკუმშვა შეიძლება გამოწვეული იყოს ისეთ პირობებში, როდესაც გლიკოგენის დაშლა სრულიად არ წარმოებს, მაგ., იოდ-ძმრის მჟავით მოწამვლის დროს. ამ პირობებში შეკუმშვის დროს მხოლოდ ფოსფორ-მჟავა ვითარდება (ლუნდსგარდი).

მაგრამ ფოსფორ-მჟავა კიდევ ერთ სხვა მნიშვნელოვან როლს ასრულებს. იგი დიდ მონაწილეობას ღებულობს გლიკოგენის დაშლაში, სახელდობრ, გლიკოგენის დაშლა წარმოებს ერთნაირი-გარდამავალი ნივთიერების საშუალებით, რომელიც ფოსფორ-მჟავას შეიცავს. ეს არის ჰექსოზო-დიფოსფორმჟავა ანუ ეგ. წოდ. ლაქტაციდოგენი. ეს ნივთიერება კუნთში თავისუფლად არსებობს. აგზნების გავლენით იგი იშლება და ამ დროს ფოსფორ-მჟავასთან ერთად წარმოშობს რძის მჟავას. როცა ის გამოილევა, მაშინ გლიკოგენი და ფოსფორ-მჟავა ერთად ჯერ წარმოშობენ ლაქტაციდოგენს და მერე მხოლოდ აქიდან რძის მჟავას. მაშ., გლიკოგენის დაშლა რძის მჟავამდე შეუძლებელია, თუ მასზე ფოსფორ-მჟავა არ იმოქმედებს. ანაირად, კუნთის შეკუმშვა უმთავრესად ფოსფორ-მჟავაზე უნდა იყოს დამოკიდებული, ხოლო რძის მჟავა დამხმარე როლს უნდა თამაშობდეს. რძის მჟავას მთავარი დანიშნულება მდგომარეობს თავისუფალი ენერგიის სითბოს სახით წარმოშობაში, რომელსაც უღრესი მნიშვნელობა აქვს კუნთის მოქმედებაში, როგორც ამას ქვემოთ გავეცნობთ.

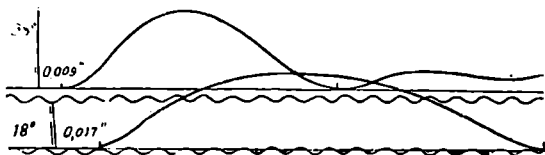
თვით საკითხი, თუ რაში მდგომარეობს მიოფიბრილთა შეკუმშვის პროცესი, ჯერ გამორკვეული არაა. ზოგიერთთა აზრით, მჟავები იწვევენ შეკუმშვას ანიზოტროპულ ნივთიერებასა და სარკოპლასმას შორის არსებული ზედაპირული წნევის შეცვლით. მჟავების გამო ეს წნევა მატულობს და, ამიტომ, სიმაღლე ანიზოტროპული დისკოსი უნდა შემცირდეს. ამას მოჰყვება დისკოს გაგანიერება მოცულობის შეუცვლელად (ბერნშტეინი). მაგრამ სხვა მეცნიერები არ იზიარებენ ამ აზრს და სხვანაირი ჰიპოთეზს იძლევიან (ვილი).

შეკუმშული კუნთის მოღუნების წარმოშობა. თუ შეკუმშვა იწვევა ფოსფორ- და რძის მჟავას მიერ, ცხადია, შეკუმშვის მოსპობა ამ მჟავების მოსპობაზე უნდა იყოს დამოკიდებული. მართლაც, პირდაპირი დაკვირვებიდან ჩანს, რომ კუნთში მჟავები ჰქრებიან მაშინვე მათი წარმოშობის შემდეგ. ხანმოკლე შეკუმშვის დროს არ ხდება წყალბადის იონების კონცენტრაციის მომატება, მაშ., არ ხდება მჟავების დაგროვება. დალლილ კუნთშიც კი წყალბადის იონთა კონცენტრაცია დიდად არ მატულობს. გამოკვლევებიდან ჩანს, რომ ფოსფორ-მჟავა ნაწილობრივ წარმოშობისთანავე უკან ფოსფაგენში გადადის, ნაწილობრივ ნეიტრალდება სისხლში არსებულ ტუტთან ეგ. წოდ. ბუფერულ ნივთიერებათა გავლენით (ბიკარბონატები). რძის მჟავაც, მაშინვე, მალე ისპობა პირველ ყოვლისა განეიტრალების გამო (მეიერ ჰოფი). მჟავების გამარილებასთან ერთად მოხდება შეკუმშული კუნთის მოღუნება. თუ კუნთი ამოჭრილია, მასში სისხლის მიმოქცევა არ წარმოებს, ბუფერულ ნივთიერებათა მარაგი განსაზღვრულ რაოდენობას წარმოადგენს. ამიტომ ასეთ კუნთში ხანგრძლივი მოქმედების დროს ძალიან მალე გროვდება თავისუფალ მჟავას დიდი რაოდენობა, რის გამოც შეკუმშვა არ ისპობა მაშინვე გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ. შეკუმშვა მით უფრო დიდხანს გრძელდება, რაც უფრო მეტი მჟავა დაგროვდება.

ერთხელობრივი შეკუმშვა. როდესაც კუნთზე რომელიმე გარეშე ძალა სწრაფად და ერთჯერად იმოქმედებს, როგორც, მაგ., ელექტროდენის ჩაქრება ან გაღება, მაშინ კუნთი ერთგვარი ოდნობით იკუმშება, რომლის მიმდინარეობა გალიზიანებაზე არ არის დამოკიდებული. ამ შეკუმშვას ერთხელობრივი შეკუმშვა ეწოდება. სანამ კუნთი უმაღლეს შემოკლების ხარისხამდე მიაღწევს, ის ჯერ ნელნელა იკუმშება, მერე სწრაფად და, ბოლოს, ისევ ნელნელა. ეს მარტივი შეკუმშვის გაძლიერების პერიოდი ბაყაყის კუნთში დაახლოებით 0,05—0,06 სეკუნდი გრძელდება, როდესაც კუნთი უმაღლეს შემოკლებას აღწევს, მაშინვე ამის შემდეგ გაგრძელებას იწყებს. ეს გაგრძელება ჯერ ხდება ნელა, მერე ჩქარა და შემდეგ ისევ ნელა. განვლების პერიოდი რამდენადმე მოკლეა, ვიდრე პირველი. მაშასადამე, კუნთის შეკუმშვა უცხად არ ისპობა, ის თანდათანობით უბრუნდება რემოქმედობას, ამიტომ კუნთი ენერგიას მოღუნების პერიოდშიც მოიხმარს. კუნთის მარტივი შეკუმშვის მრუდი მოცემულია მე-4 სურათზე.

კუნთს, როგორც ყოველ ელასტურ საგანს, სხვადასხვა დაძაბვის უნარი აქვს. ეს დაძაბვა მით უფრო დიდი იქნება, რაც უფრო დიდია ის ძალა, რომელიც მას ჰქმნის. როდესაც კუნთის შემოკლებას არავითარი დაბრკოლება არა აქვს, მაშინ მისი დაძაბვა შეკუმშვის დროს უცვლელი უნდა რჩებოდეს. ასეთ შეკუმშვას ეწოდება **იზოტონური**. თუ კუნთის ბოლოები გაზავრებულია და ამის გამო კუნთის შემოკლება შეკუმშვის დროს, შეუძლებელი ხდება, მაშინ კუნთის დაძაბვა დაახლოებით ისე იცვლება, როგორც **იზოტონური** შეკუმშვის დროს კუნთის სიგრძე იცვლება. ასეთ შეკუმშვას, რომლის დროსაც კუნთის სიგრძე უცვლელად რჩება, ეწოდება **იზომეტრული**. როგორც წმინდა იზომეტრული, ისე წმინდა იზოტონური შეკუმშვა სავსებით ხელოვნური მოვლენაა.

არცერთ მათგანს ალაგი არა აქვს ორგანიზმის ნორმული მუშაობის დროს. თითოეული სახსარი ყოველ მხრიდან დაფარულია კუნთებით, ამიტომ თითოეული კუნთი წარმოადგენს ერთნაირ დაბრკოლებას მეორე პირისპირ მდებარე კუნთის თავისუფალ მოქმედებისათვის. გარდა ამისა, როცა კუნთი იკუმშება, ის ერთგვარ მუშაობას აკეთებს, რადგან ამოძრავებს რომელიმე ორგანიზმის ნაწილს, გადააქვს იგი ერთი ალაგიდან მეორეზე. ამნაირად, კუნთის შეკუმშვა ნორმულ მდგომარეობაში არ არის წმინდა იზოტონური, რადგან შემოკლების დროს ის ერთგვარ დაბრკოლებას ძლევს, ის არ არის აგრეთვე წმინდა იზომეტრული, რადგანაც დაბრკოლებისდა მიუხედავად მაინც მოკლდება.

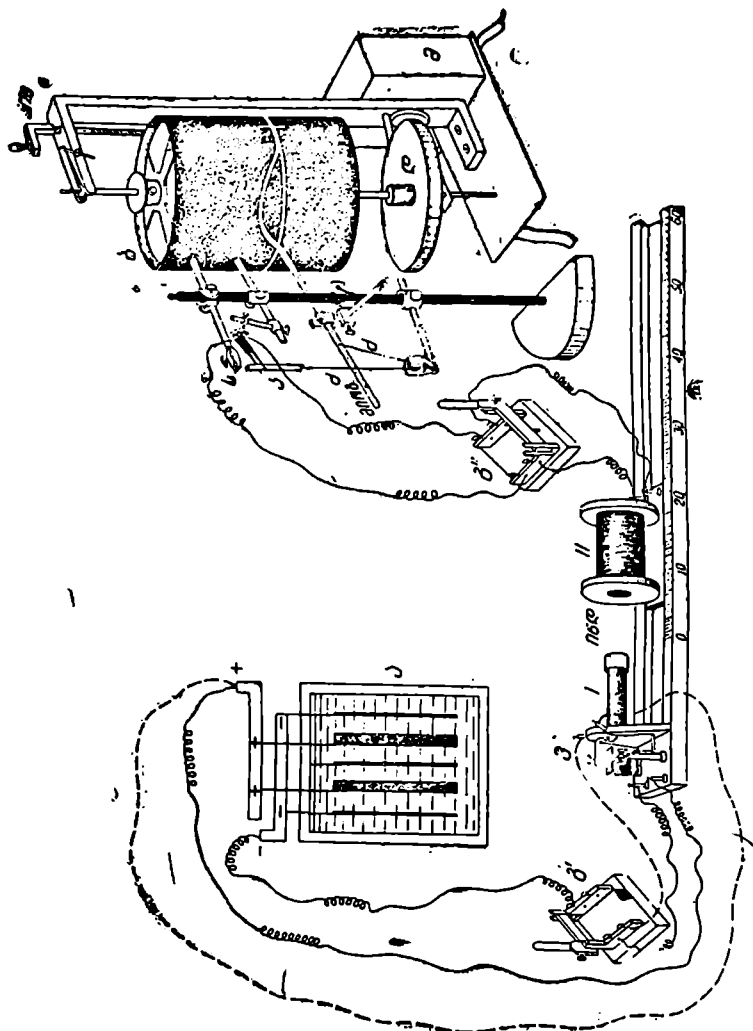


სურ. 4.

ერთხელობრივი შეკუმშვა ბაყაყის კანკტყუპა კუნთისა. ზემოთ მრუდე დაწერილია, როდესაც კუნთის სითბო 33°C -სა იყო. კუნთის შეკუმშვა გრძელდება 0,09 სეკუნდს. მის ქვეშ მოყვანილი წერტილი რხევიანი ხაზი უჩვენებს დროს, თითო ტალღა უდრის სეკუნდის მესამედს. ამ ხაზის შემწვობით არის გამოთვლილი შეკუმშვის ხანგრძლივობა. თითო კუნთის შეკუმშვა იწყება გალიზიანებიდან 0,009 სეკუნდის შემდგომ. გალიზიანების მომენტი პერპენდიკულარული ხაზით არის ნაჩვენები. მეორე შეკუმშვის მრუდე მაშინ არის მიღებული, როდესაც კუნთის ტემპერატურა 18°C უდრიდა. ის გრძელდება 0,16 სეკუნდს და იწყება გალიზიანების მომენტიდან 0,017-ს შემდეგ (ბერიტა შვილი).

კუნთის შეკუმშვის ავტომატური რეგისტრაცია წარმოებს სპეციალური მოწყობილობით. კუნთის შეკუმშვის იმ მრუდეების აგებისათვის, რომელთაც ამ წიგნში მრავალ ალაგს შეხედებით, საჭიროდ მიმაჩნია მთელი ამ მოწყობილობის გაცნობა. იგი მოცემულია მე-5 სურათზე.

ერთხელობრივი შეკუმშვის ხანგრძლივობა, და სიმაღლე კუნთის ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით ძლიერ ცვალებადობს. კუნთის შეკუმშვა მით უფრო სწრაფად და მით უფრო მეტი ინტენსივობით წარმოებს, რაც უფრო დასვენებულია კუნთი, ან რაც უფრო მაღალი ტემპერატურა აქვს. მაგ., სურ. 4 გვიჩვენებს, რომ ბაყაყის კუნთი, როდესაც მისი ტემპერატურა არის 18°C , იკუმშება 0,16 სეკ. განშავლობაში, როცა 38°C , მაშინ ეს ხდება 1,09 სეკუნდში; საზოგადოდ შეიძლება ითქვას, რომ, როდესაც კუნთში რაიმე მიზეზით ფიზიკურ-ქიმიური პროცესების განვლვა ხდება, მაშინ ერთხელობრივი შემოკლების ხანგრძლივობა მატულობს ნორმასთან შედარებით, სიმაღლე კი მცირდება. პირიქით ხდება მაშინ, როდესაც წარმოებს ამ პროცესების გაცხოველება.



სურ. 5.

უდის მოწყობილობა კონტის ერთხელობრივი და ტეტანუსური შეკუმშვის მრუდეების კომპოზიციური წესით დასაწერად. კიშ — კომპოზიტი, ბ — მორიანი ბარბანი, რომელიც გარშემორტყმულია გამჭვარტლული ქაღალდით. ცილინდრი ზომიარს ნელნელა სათის მექანიზმის საშუალებით, რომელიც მოქმედებს სპეციალურ ყუთში — მ და უშუალოდ ატრიალებს დისკოს დ. ცილინდრზე დაწერილია შეკუმშვის მრუდე, ჯერ ერთხელობრივი, მერე ტეტანუსური.

კ — უჩვენებს კუნთს (ბაყაყის თერძის კუნთს), რომლის ერთი მხარე ძაფით გამაგრებულია საკუნთში (ს), და მეორე მხარე კი მოგრაფს (მოა) უერთდება. ეს მოგრაფი წარმოადგენს მოძრავ ბერკეტს, რომლის ერთი მხარე კუნთთან არის შეერთებული ძაფით (ძ), ხოლო მეორე მხარით თავის ელასტიურ გამწვანებული დაბოლოებით ეხება კიმოგრაფის ცილინდრს. ცილინდრის მოძრაობის დროს ქალაქის მკვარტილი სცილდება და ამით თეთრი ხაზი იწერება. კ — წარმოადგენს ჰალს, ამით მოძრაობის გადაცემა კუნთიდან მიოგრაფზე ადვილდება. ე — ელექტროდები, რომლის ბოლოები მიღებულია კუნთზე, ხოლო თავები მათუღით შეერთებულია ინდექტორიუმის მეორად კოქთან. ინ — დიუბუა-რეიმონის ინდექტორიუმი; I — პირველადი კოქი, II — მეორადი კოქი, რომელიც მარხილზე (მარ) მოძრაობს. მარხილზე გაკეთებულია სანტიმეტრის შკალა ნოლიდან სამოც სანტიმეტრამდე. ამიტომ ადვილად შეიძლება კოქთა შუა მანძილის შემცირება-გადიდება განსაზღვრული ოდენობით. პირველა კოქს ზედ აკრია ელექტროდების გამწვანებრი. ე. წ. ჭაგნერის ჩაქუჩი (ვ), ტეტანუსური გალიზიანებისთვის. ა — აქუმულატორი, რომელიც განუწყვეტელი ხაზებით შეერთებულია ინდექტორიუმის პირველად კოქთან ჯაგნერის ჩაქუჩით, ხოლო შტრიხებიანი საზებით უაჩქარესად. გ' — დიუბუა-რეიმონის გასაღები პირველად წრეში ელექტროდების ჩაქუჩისა და გაღებისათვის. გ — იგივე გასაღები მეორად წრეში.

როგორც უკვე მოვიხსენიე, შეკუმშვის დროს კუნთი შემოკლების გარდა სქელდება კიდევ. მარტივი შეკუმშვის დროს გასქელების მრუდე თითქმის საესებით ემსგავსება შემოკლების მრუდს.

შეკუმშვის ფარული პერიოდი. გალიზიანების შემდგომ კუნთის მექანიკური ეფექტის დაწყებამდე ერთგვარი დრო გადის. ამ დროს ეწოდება კუნთის ფარული პერიოდი, აგრეთვე კუნთის რეაქციის დრო. ეს დრო პირდება ჯერ მიღებულ ნივთიერებაში აგზნების გამოწვევას, მერე აგზნების მიერ მკვე პროდუქტების გამოწვევას, შემდეგ ამათ მოქმედებას შემკუმშველ ნივთიერებაზე და, ბოლოს, თვით ამ უკანასკნელში მოქმედების აღძვრას. მაგრამ, რადგან ეს ფარული პერიოდი, ჩვეულებრივ, ერთგვარი აპარატით შეისწავლება, რომელსაც მოგრაფს უწოდებენ, ამიტომ ფიზიოლოგიური ელემენტის გარდა ფარულ პერიოდში აგრეთვე წმინდა ფიზიკური ელემენტაც შედის, სახელდობრ, ის დრო, რომელიც მოგრაფის ინერციის გადალახვას სჭირდება (სურ. 4).

ფარული პერიოდის ფიზიოლოგიური ელემენტი უცვლელ რაობას როდი წარმოადგენს. ის კუნთის ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვით ბევრნაირად იცვლება; მაგალ., ტემპერატურის მომატებისას კუნთის ფარული პერიოდი კლებულობს. დალილობას თანსდევს ნივთიერებათა ცვლის გაწელება, რის გამოც ფარული პერიოდი მატულობს.

ბაყაყის კუნთის ფარული პერიოდის ხანგრძლივობა, თუ ის კიმოგრაფზე პირდაპირი მოგრაფით იწერება, დაახლოებით 0,015 სეკ. უდრის. ეს მაშინ, როდესაც კუნთის ტემპერატურა უახლოვდება 18°C-ს. თუ ტემპერატურა უფრო მაღალია, მაშინ შესაფერისად კლებულობს ეს დრო. მაგ., როდესაც ბაყაყის კუნთს აქვს 38°C, მისი ფარული დრო არ აღემატება 0,009 სეკ. (სურ. 4). ადამიანის კუნთის ფარული დრო უფრო ნაკლებია — 0,004 სეკუნდი. თუ შეკუმშვას ფორტოგრაფიული წესით შევისწავლით და ამ გზით ფიზიკური მომენტი მინიმუმამდე დაეცეანეთ, მაშინ ფარული პერიოდის ოდენობა ძალიან შემცირდება.

ტეტანუსური შეკუმშვა. ერთხელობრივ შეკუმშვას იწვევს გაბალიზიანებული ძალის ერთგვარად სწრაფი ცვლილება. თუ ეს ცვლილება იმდენად სწრა-

ფად მეორდება, რომ მომდევნო გალიზიანება წინა გალიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვის დროს ხდება, მაშინ ეს შეკუმშვა მატულობს მეორე გალიზიანების გამო. თუ მეორეს მოჰყვება მესამე, მეოთხე და სხვა, მაშინ შეკუმშვა მხოლოდ პირველ რანდენივ გალიზიანების დროს მატულობს. როცა კენთის შემოკლება თავის საზღვარს მიაღწევს, მაშინ, რასაკვირველია, შემდეგი გალიზიანების გამოვლინება შეკუმშვის ზრდას აღარ გამოიწვევს, ის მხოლოდ არსებულ ეფექტს გააგრძელებს. ამ ხანგრძლივად წარმოებულ შეკუმშვას ეწოდება ტეტანუსი, ე. ი. გაშვება. ტეტანუსი შეიქმნება იქონ სრული და კბილოვანი. როდესაც გამალიზიანებელი ძალა იმნაიო ინტერვალთ მეორდება, რომ მომდევნო გალიზიანება ხდება მაშინ, როცა წინა გალიზიანებისგან გამოწვეულმა შეკუმშვამ უკვე წვერს მიაღწია, მაშინ თითოეული გალიზ ანება გამოიწვევს საკუთარ წვერიან ეფექტს (სურ. 6). ამნაირი შეკუმშვა იქნება კბილოვანი ტეტანუსი. იმ შემთხვევაში კი, როდესაც ეს ინტერვალი იმდენად მცირეა, რომ თითოეული მომდევნო გალიზიანება არსებული ეფექტის წვერის მიღწევამდე ხდება, მაშინ ეფექტი გაბნით წარმოებს, თითოეული გალიზიანება არ იწვევს საკუთარ წვერიან ეფექტს (სურ. 6). ამნაირი შეკუმშვა იქნება სრული ტეტანუსი. ერს ხელობრივი შეკუმშვის ხანგრძლივობა ტენგერატურასა და საერთოდ მის ფუნქციურ მდგომარეობაზეა დამოკიდებული. ამიტომ, რაც უფრო დაბალი ტემპერატურა ექნება კენთს, და რაც უფრო დაბალი იქნება იგი, სრული ტეტანუსის მისაღებად იმდენად ნაკლები გალიზიანების სიხშირეა საჭირო.

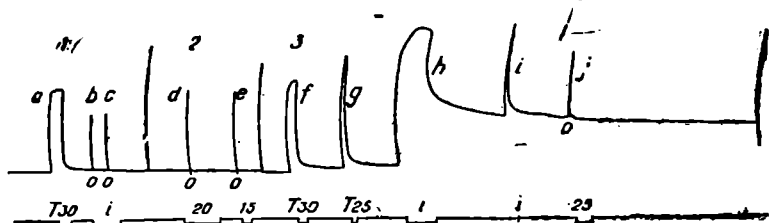


სურ. 6.

კენთის შეკუმშვა გალიზიანების სხვადასხვა სიხშირის დროს. 1 — მოგრამა ეჩვენებს სამ კრთხელობრივ შეკუმშვას, 2 — კბილოვან ტეტანუსს. 3 — სრულ ტეტანუსს. შეკუმშვის მრუდის ქვეშ მოყვანილია გალიზიანების მომენტთა აღნიშვნული ხაზი (ფერვორნი).

კონტრაქტურა. არსებობს შეკუმშვის ერთი თავისებური ფორმაც, რომლის დამახასიათებელ ნიშანს შეადგენს ხანგრძლივი და მასთან უაგზნებო მსვლელობა. ასეთ შეკუმშვას კონტრაქტურას უწოდებენ. ის ხდება, წახვითა შორის, მძლავრი და ხანგრძლივი გალიზიანების შედეგად. როდესაც ასეთ გალიზიანებას ხმარობენ, მაშინ შეკუმშვა არ ისპობა მაჰინე გალიზიანების შემდეგ.

შეკუმშვა ამის შემდეგაც გრძელდება რამდენიმე ხანს. ამ შემდეგმოქმედებას პირველად ტიგელმა მიაქცია ყურადღება და მას კონტრაქტურა უწოდა (სურ. 7).



სურ. 7.

კონტრაქტურა ტეტანუსური გაღიზიანების შემდეგ ზამთრის ბაყაყზე. კანტყუპა კუნთი. ღიზიანდება საჯდომი ნერვი. პირველ ცდაში ნახმარია სუსტი ტეტანუსური გაღიზიანება (a) და ორჯერ გაღების ინდექსის კვეთება (b, c), მეორე ცდაში კიდევ ორჯერ მძლავრი ინდექსის კვეთება (d, e). ორივე ცდაში შეკუმშვა კონტრაქტურას არ იძლევა. მესამე ცდაში აღებულია ჯერ სუსტი (f) და მერე მძლავრი ტეტანუსური გაღიზიანება. უკანასკნელი ჯერ ხანმოკლე იყო (g) და მან სუსტი შემდეგმოქმედება გამოიწვია, შემდეგ ის ხანგრძლივი იყო (h) და ხანგრძლივი კონტრაქტურა დატოვა. ამ კონტრაქტურის დროს დამატებითი ხანმოკლე ტეტანუსური გაღიზიანება აძლიერებს არსებულ კონტრაქტურას (i), ცალკე ინდექსის კვეთებანი კი მასზე გავლენას არ ახდენენ (j). ქვემო ხაზი აღნიშნავს დროს სეკუნდობით (ბერტა შეილი).

რამდენადაც ნივთიერებათა ცვლა დუნედ წარმოებს, იმდენად უფრო მძლავრი და ხანგრძლივია კონტრაქტურული შემდეგმოქმედება. ასე ხდება დალალისას, ტემპერატურის დაწევისას, მეაფების ზეგავლენისას, და აგრეთვე მრავალი შხამის მოქმედებისას, როგორიცაა სპირტი, ქლოროფორმი და სხვ. თუ ნივთიერებათა ცვლა ძალიან გაცუდებულია, მაშინ კონტრაქტურული შეკუმშვა თითო ინდექსის კვეთებითაც ხდება. ასე ხდება, მაგ., გაცივებული ბაყაყის კუნთზე ზამთრობით.

ფრიად დამახასიათებელია კონტრაქტურისთვის ის გარემოება, რომ ის წარმოებს აგრეთვე გაღიზიანების დამოუკიდებლად მრავალნაირ კიმიურ ნივთიერებათა გავლენის გამო. ამოკრილი კუნთი რომ ჩიძის, ძმრის, მარილის და სხვა რომელიმე შეყვას დეცი-ან ცენტრი-ნორმალ სხნარში ჩადეთ, რამდენიმე მინუტის გასვლის შემდეგ კუნთი შეკუმშვას დაიწებს, რომლის სიმაღლემ შეიძლება კუნთის მაქსიმალური ტეტანუსის სიმაღლეს მიაღწიოს (კოპილოვი). ეს შეკუმშვა სრულიადაც არაა დამოკიდებული აგზნების პროცესზე. ის ისეთივე ოდენობით ხდება სრულიად აუზნებელ კუნთში, როგორც ეს ზევით უკვე აღვნიშნეთ (იხ. გვ. 23). აქიდან ის დასკვნა იყო გამოყვანილი, რომ განსაზღვრულ შემთხვევაში კიმიური კონტრაქტურა წარმოებს კიმიურ ნივთიერებათა ღირ პირდაპირ მოთხიბრელებზე ანუ შეკუმშველ ნივთიერებაზე მოქმედებით (ბერტე).

გალიზიანების მიერ გამოწვეული კონტრაქტურაც აგრეთვე ქიმიური ნივთიერების შემკუმშველ ნივთიერებაზე ზეგავლენით უნდა წარმოიშობოდეს. მთავარი მნიშვნელობა იმ მჟავე პროდუქტებს უნდა ჰქონდეს, რომელიც შეკუმშვის იწვევენ, უმთავრესად რძის მჟავას. ეს მჟავა, რომელიც კუნთში შეკუმშვის დროს აღმოცენდება, ზეგავლენას ახდენს გალიზიანების დროს განვითარებას ანდა გლიკოგენად გადაქცევას. ამიტომ მათი მოქმედება შემკუმშველ ნივთიერებაზე გრძელდება გალიზიანების შემდეგაც. საგულისხმოა, რომ ემბდენის ახალი გამოკვლევიტ რძის მჟავას წარმოშობა არა მარტო ტეტანუსურა გალიზიანების დროს ხდება, არამედ მის შემდეგაც 5 — 10 სეკ. განმავლობაში. მაშასადამე, კიდევაც რომ ტეტანუსური გალიზიანების დროს წარმოშობილი რძის მჟავა მის დროსვე განვითარდეს, კონტრაქტურა მაინც შეიძლება იყოს გამოწვეული სწორედ იმ რძის მჟავას გავლენით, რომელიც გალიზიანების შემდეგ წარმოიშობა. ამნაირად, გალიზიანების მიერ გამოწვეული კონტრაქტურა თავისი ბუნებით ტეტანუსის პირდაპირ გაგრძელებად უნდა ჩაითვალოს (ბერიტა-შვილი).

კუნთის ხმაურობა და ტონი. როგორც ზევით აღვნიშნეთ, ბაჟაყის კუნთის მარტივი შეკუმშვა ხელშეწყობ პირობებში წუთის ერთ მეათედზე ნაკლები დრო გრძელდება, მისი ამავალი მუხლი კი 0,05 სეკუნდს უდრის. აქიდან თავისთავად ცხადია, რომ კუნთის თავისუფლად შეუძლია აწარმოოს კბილოვანი შეკუმშვა, სეკუნდში ათიდან ოცამდე კბილით. თბილისისხლიან ცხოველებზე მარტივი შეკუმშვა უფრო ჩქარა წარმოებს, ამიტომ თბილისისხლიანის კუნთს უფრო მეტი კბილოვანობა შეუძლია გამოიჩინოს.

რადგან შეკუმშვა მექანიკური მოვლენაა და ყოველნაირ მექანიკურ რხევას ბგერის წარმოებაც თანსდევს, კუნთის კბილოვანი შეკუმშვა გამოიწვევს ბგერას, რომელიც შეგვიძლია მოვისმინოთ ან პირდაპირ კუნთზე ყურის დადებით, ან სტეტოსკოპით.

იმ შემთხვევაშიაც კი, როდესაც კუნთის შემოკლება ტეტანუსურია, ეს შეკუმშვა უხმოდ არ წარმოებს. ეს იმით აიხსნება, რომ თითქმის უსრულეს ტეტანუსის დროსაც კუნთის ფიბრილები ერთსადაიმანვე დროს არ იკუმშება. მათი შეკუმშვა ხდება სხვადასხვა დროს სხვადასხვა რიგზე, და ამიტომ კუნთი საერთოდ ამნაირი ტეტანუსის დროსაც მოფანტკალე სხეულს წარმოადგენს.

4. ცოცხალი აგზნებადი სისტემის სტრუქტურა და ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი.

აგზნებადი სისტემის სტრუქტურა. ჩვენ რომ მიკროსკოპში გავსინჯოთ უჯრედის მთავარი ნაწილები, პროტოპლაზმა და ბირთვი, შევამჩნევთ, რომ, როგორც ერთი, ისე მეორე შედგება ორი სახის ნივთიერებიდან. ერთი წარმოადგენს მკრად თხევად კოლოიდს წყლის ფუძეზე, როგორც გამოთქვამენ — „კოლოიდი წყალში“. ამ ნაწილს უნდა ექიროს ცოცხალ უჯრედში უმეტესი ადგილი, ვინაიდან უჯრედის წყალი მტ წილად თხევადს კოლოიდში უნდა იყოს მოქცეული. მეორე კოლოიდი შედარებით მკვრივია. ის ზოგიერთ მეცნიერთა აზრით

უნდა იყოს კოლოიდი ცხიმის მსგავსი ნივთიერების ფუძეზე, ე. წოდ. ლიპოიდზე, კოლოიდი ლიპოიდში (ბო ე ტ ნ ე რ ი). ამ ორ კოლოიდურ ნივთიერებათა საზღვარზე უნდა არსებობდეს რთული სტრუქტურის კოლოიდური ნალექი — აპი, რომელიც ჩვეულებრივ ვითარდება ორ შეუერეველ ნივთიერებათა შორის, ეგ. წოდ. ორ ფაზათა შორის (პი ო ბ ე რ ი).

ეს ორივე კოლოიდი შეიძლება წარმოვიდგინოთ როგორც ერთი მთლიანი ემულსიონური სისტემა, როგორც, მაგ., ემულტინი. ცნობილია, რომ ემულტინი შესდგება წყალში გახსნილი ემულტინის წვეთებიდან, რომელნიც მომწვედელი არიან მყარი ემულტინის პატარა კამერებში; ამას გარდა თითონ ეს მყარი ემულტინიც ცოტაოდენ წყალს შეიცავს, ე. წ. იმბიბიციის წყალობით. ცოცხალ სისტემაშიაც როგორც თხევადი, ისე მკვრივი კოლოიდი შეიცავს წყალს, მაგრამ სხვადასხვა სახით და რაოდენობით. თხევადში წყალი დიდი რაოდენობით არის და ეკუთვნის გარეგან ფაზას, მკვრივში კი ის მცირეა და წარმოადგენს შინაგან ფაზას (კოლოიდის გარეგან ფაზას უწოდებენ იმ ნივთიერებას, რომელიც შეიცავს თავის განუწყვეტელ არეში მეორე ნივთიერების ნაწილაკებს, მას ამ შემთხვევაში შინაგანი ფაზა ეწოდება). ორივე კოლოიდი, გარდა წყლისა, შეიცავს მარილებს, ცხიმებს, ნახშირწყლებს, ცილოვან ნივთიერებებს, ფერმენტებს და სხვ. ხოლო მათი აქ არსებობის სახე ნიშანდობლივად განირჩევა. თხევადს კოლოიდში ეს ნივთიერებანი, უეჭველია, ისეთი მარტივი სახით არსებობენ, როგორც სისხლის პლაზმაში ანდა ლიმფაში. მკვრივში კი ისინი ერთიმეორეს უერთდებიან რთული და მასთან მეტისმეტად მეჩუქევი სახით, ვინაიდან ეს შენაერთები მუდმივ დაშლა-აღდგენას განიცდიან.

მკვრივი კოლოიდი წარმოქმნის უჯრედის სტრუქტურას, პირველ ყოვლისა იმ აქებს, რომლებსგანაც შედგება, მაგ., კუნთის უჯრედის სარკოლაზმის ბადისებრი კედლები, ნერვული სისტემის ნეიროფიბრილები, საზოგადოდ უჯრედის პროტოპლაზმური გარსები და აქები, ქრომოზომები, პროტოპლაზმური სხივები უჯრედის გაყოფის დროს და სხვ. თხევადი კოლოიდი კი გამოავსებს აქებთა შუა არსებულ არეებს.

ზოგი მკვლევარად ციტოლოგი ფიქრობდა, რომ ნორმული უჯრედის პროტოპლაზმა უსტრუქტურაა, ვინაიდან ცოცხალი უჯრედი მიკროსკოპში ჰომოგენურიაო. მაგრამ ამ უკანასკნელ წლებში მკვლევარნი იმ აზრს დაადგენ, რომ ეს ჰომოგენური მდგომარეობა პროტოპლაზმის ერთერთი გამოვლინების ფორმაა, რომელიც დაკავშირებულია მის ფუნქციურ მდგომარეობასთან. ცნობილია, რომ პროტოპლაზმა გამრავლების დროს უსათუოდ სტრუქტურული ხდება. ზოგი ტიპის უჯრედი კი მუდამ სტრუქტურულია, მაგ., ნერვული. თვით ის ფაქტი, რომ ჰისტოლოგიურად დამუშავებულ ყველა მკვდარ და შეღებილ უჯრედს განსაზღვრული სტრუქტურა აქვს, რომელიც მიკროსკოპში კარგად მოჩანს, არ შეიძლება წარმოადგენდეს მხოლოდ ხელოვნური დამუშავების პროდუქტს. ის უნდა გამოხატავდეს უჯრედის ფუნქციური მდგომარეობის ერთერთ დამახასიათებელ ცვლილებას სიკვდილის წინ.

ამნაირად, პროტოპლაზმის სტრუქტურა არის უჯრედის ფუნქციური მოქმედების საფუძველი. ამასთან, როგორც სტრუქ-

ტურის ზრდა-განვითარება იწვევს ფუნქციის განვითარებას, ისე, პირიქით, გაძლიერებულ ფუნქციურ მოქმედებას მოსდევს სტრუქტურის განვითარება. ამას ამტკიცებს დღეს მრავალი მეცნიერი ბიოლოგი (მაგ., გიუნტერ პერტვიგი, ჩაილდი).

თხევად და მკვრივ კოლოიდთა შორის ნივთიერებათა ურთიერთობა. ყოველი ნივთიერება, რომელიც გარემოდან ცოცხალ უჯრედში შედის: ჟანგბადი, ცილოვანი ნივთიერება, ცხიმები, ნახშირწყლები, მარილები ჯერ თავსდება თხევადს კოლოიდში და მხოლოდ შემდეგ მოდის ურთიერთობაში მკვრივ კოლოიდთან. ეს ნივთიერებანი შეიტაცებიან მკვრივი კოლოიდის შიგნით დიდი კონცენტრაციით და ფერმენტების ანუ ეგრეთწოდებული ენზიმების საშუალებით. აქ ისინი განიცდიან რთულ სინთეზს, გაერთიანებას, და მერე რაულ დაშლას (ვარბურგი, რონა). როგორც ცნობილია, ფერმენტები მოქმედებენ ნივთიერებებზე როგორც კატალიზატორები, ე. ი. ისინი იწვევენ ნივთიერებათა სინთეზს — მარტივ ნივთიერებებიდან რთულ შენაერთთა წარმოქმნას მხოლოდ თავისი არსებობით. სწორედ, აი, ამ ფერმენტების კატალიზატორული მოქმედება უნდა იყოს მეცნიერთა აზრით მიზეზი ცოცხალი სისტემის წარმოშობისა და უნდა შეადგენდეს მთავარ პირობას მთელი მისი ისტორიული ევოლუციისათვის (ფრანსის დაჩკუმი).

ამ ფერმენტული პროცესის შედეგად ცოცხალ სისტემაში წარმოიშობიან დაშლის სხვადასხვა პროდუქტები, როგორც კრეატინი, ამონიუმი, ფოსფორმეა, ნახშირმეა და სხვ. ყველა ეს პროდუქტი მკვრივ კოლოიდიდან თხევადში გამოდის. მერე ამ ნივთიერებათა ერთი ნაწილი თხევად კოლოიდიდან უჯრედის გარეთ გადის, მეორე ნაწილი კი ღებულობს მონაწილეობას იმ სინთეზის პროცესში, რომელიც მკვრივ კოლოიდში წარმოებს. ამნაირად, თხევადი კოლოიდი თითქმის სპეციალურ დანიშნულებას ასრულებს: ის არის შუამავალი გარემო არესა და მკვრივ კოლოიდს შორის, სადაც წარმოებს მთავარი ფერმენტული პროცესები.

მკვრივ კოლოიდში წარმოებული დაშლისა და აღდგენის პროცესი წარმოადგენს ცოცხალი სისტემის ყველაზე უფრო დამახასიათებელ ნიშანს. ეს პროცესი სხვათა შორის ჟანგბადს მოითხოვს, ვინაიდან ცნობილია, რომ უფრო ნებადო არეში ცოცხალი სისტემა ვერ ცოცხლობს. მაგ., ამოჭრილი ნერვი და კუნთი აზოტის ან წყალბადის არეში კარგავენ აგზნებადობას გაცილებით ხანმოკლე დროში, ვიდრე ნორმულ ჰაერში და, ამასთანავე, მით უფრო მალე, რაც უფრო მაღალია ტემპერატურა, მაშასადამე, რაც უფრო გაციხველებულია ნივთიერებათა ცვლა, რაც უფრო სწრაფად მოხდება ცოცხალ სისტემაში ჩარჩენილი ჟანგბადის მარაგის მოხმარება (თორნერი, ბაიერი, ვინტერშტეინი). ამ ნივთიერებათა ცვლის საწარმოებლად ცოცხალ უჯრედში არსებობს მრავალნაირი ფერმენტი, სხვათა შორის ოქსიდაზა, რომელიც გაჟანგვების პროცესს ემსახურება. ამ ფერმენტის მოქმედება წარმოებს უმთავრესად მკვრივ კოლოიდში, ვინაიდან ცნობილია, რომ სუნთქვის ინტენსივობა დამოკიდებულია

უჯრედის სტრუქტურულ განვითარებაზე, ე. ი. მკვრივი კოლოიდის რაოდენობაზე (ვარ ბ უ რ გ ი).

მართალია, ეს დაშლა-აღდგენის პროცესი წარმოებს მკვრივ კოლოიდში, მაგრამ ეს პროცესი მთელი თავისი თავისებურებით და ინტენსივობით დამოკიდებულია თხევადი კოლოიდის შემადგენლობაზე, ვინაიდან მკვრივი კოლოიდი აქიდან ლეზულობს ყველა საჭირო ნივთიერებას. აგრეთვე ზრდა, გამრავლება, ავზნება — ყველა ეს ახასიათებს მთელი ცოცხალი სისტემის ამ ორივე შემადგენელი ნაწილის ურთიერთობას და არა ერთ რომელიმე ნაწილს. როგორც მკვრივი, ისე თხევადი კოლოიდი მთელი თავისი შემადგენლობით წარმოადგენს აუცილებელ რამეს. საკმარისია ცოცხალი უჯრედი მცირედ გავაშროთ, ე. ი. მხოლოდ შევამციროთ თხევად კოლოიდში წყლის რაოდენობა, მაგ., გულის კუნთში 25%-ზე მეტად, რომ ნან დაკარგოს საბოლოოდ სიცოცხლის შესაძლებლობა. — შემდეგ კი, რომ ხელახლა დავაღბოთ, ის არ დაიბრუნებს ცოცხალი სისტემის ნიშანდობლივ თვისებებს.

ამნაირად თხევადი და მკვრივი კოლოიდი, ეს ორი მთავარი შემადგენელი ელემენტი — ცოცხალი უჯრედისა, იმყოფება ისეთ ურთიერთ გავლენაში და დამოკიდებულებაში, რომ ორივე კოლოიდი ერთ მთლიან სხეულს წარმოადგენს.

ცოცხალი სისტემის ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი. ცნობილია, რომ ნივთიერებათა ცვლა და მასთან დაკავშირებით ცოცხალი სისტემის ზრდა და გამრავლება დამოკიდებულია მრავალ ახრობაზე. ჟინგბადი, ნახშირწყლები და ცილოვანი ნივთიერებანი, კალიუმის და ნატრიუმის, კალციუმის და მაგნიუმის იონები — ყველა ეს აუცილებელ საჭიროებას წარმოადგენს ცოცხალი სისტემის არსებობისათვის და აგრეთვე მისი ზრდა-განვითარებისათვის. ცოცხალ სისტემაში ამ ნივთიერებებიდან წარმოიშობიან რთული ნივთიერებანი და შემდეგ ხელახლა ისევ იშლებიან მარტივ ნივთიერებებად. ეს აღდგენის და დაშლის პროცესი წარმოებს გამუდმებით, მხოლოდ დროდადრო ის ხან ძლიერდება და ხან სუსტდება. მთელ ამ პროცესში ცილოვანი სხეულები თამაშობენ უპირველეს როლს. სწორედ ეს სხეულები, განიცდიან რა მუდმივ დაშლას, თავისთავად აღსდგებიან უკანვე სხვა ნივთიერებათა საშუალებით. ამასთან ეს მუდმივი დაშლა-აღდგენის პროცესი არაა პირობადებული „გარეგან ძალათა მოქმედებით. ეს არის პროცესი, რომელიც თვით ცილოვან სხეულს ახასიათებს (ენ გ ე ლ ს ი). ეს არის ცოცხალი სისტემის თავისებური „თვითმომძრაობა“. მხოლოდ ამ თვისებას ცილოვანი სხეული იწენს ძალიან რთულ პირობებში ცოცხალ ორგანიზმში აოსებობისას. გარემო, გარეგანი ძალები, რომლებიც ცოცხალ ორგანიზმზე მოქმედებენ, განსაზღვრულ გავლენას ახდენენ ცილოვანი სხეულის დაშლა-აღდგენის პროცესზე: მას ან აძლიერებენ, ან ასუსტებენ. ვინაიდან ცოცხალი სისტემის ნივთიერებათა ცვლაში ცილოვანი სხეულები მთავარ როლს თამაშობენ, ამიტომ შეიძლება ითქვას, რომ უჯრედის სტრუქტურის ორგანიზაცია და განვითარება ცილებზეა დამოკიდებული. იგი ჰქმნის სტრუქტურას შედეგად თავის დაშლა-აღდგენისა. ამასთან უნდა აღინიშნოს, რომ ნივთიერებათა ცვლის თვისება აქვს მხოლოდ იმ ურთულეს ცილოვან სხეულებს, რომლებიც ცოცხალი სისტემის

მკვრივ სტრუქტურულ ნაწილში არსებობენ. ცოცხალი სისტემის თხევადი კოლოიდის ცილოვანი ნივთიერებანი, ისე როგორც სისხლის პლაზმის ცილები, ნივთიერებათა ცვლას არ უნდა განიცდიდნენ. ცხადია, ცილოვანი სხეულების მკვრივ კოლოიდში არსებობის პირობები სრულიად თავისებურია და ეს თავისებურება ჰქმნის მათ დინამიკურ მდგომარეობას მუდმივი დაშლა-აღდგენის სახით.

როდესაც ცოცხალი სისტემის რომელიმე ნაწილაკში წარმოებს ცილოვანი სხეულების დაშლის პროცესი და წარმოიშობიან ჩვეულებრივი დაშლის პროდუქტები, ეს მომენტი იქნება ამ ნაწილაკებისთვის დისიმილაციის ანუ კატაბოლიური ფაზა. ამას მოსდევს იაშინვე მეორე ფაზა, როდესაც იმავე ნაწილაკებში ცილოვანი სხეულები ხელახლა აღსდგებიან სხვადასხვა ნივთიერებიდან. ეს მომენტი კი ამ ნაწილაკისთვის იქნება ასიმილაციის ანუ ანაბოლიური ფაზა. ეს ორი პროცესი ფერმენტების საშუალებით უნდა წარმოებდეს. უჯრედი შეიცავს მრავალნაირ მერისმეტად აქტიურ ფერმენტს, რომლის შემწეობით გარემოდან შესული ნივთიერებებიც ცილოვანი სხეულების აღდგენაში და საზოგადოდ უჯრედის სტრუქტურულ ორგანიზაციაში ღრულდებიან მონაწილეობას, ე. ი. წარმოებს უჯრედის იერ ნედლი მასალის შეთვისება ანუ ანაბოლიური პროცესი. ხოლო ეს ცილოვანი სხეულები, აგრეთვე, ფერმენტების საშუალებით დაშლას ანუ კატაბოლიურ პროცესს განიცდის. ამ კატაბოლიურ ფაზას უაღრესი მნიშვნელობა აქვს მომდევნო ანაბოლიურ ფაზისთვის, მისი აღდგენის პროცესისთვის. კატაბოლიური პროცესის დროს თავი უფლდება ენერგია. ამ ენერგიის წარმოშობაში ჩეტადრე დიდი მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს გაჟანგვის პროცესს, რომლისა დაშლის დროს პროდუქტები განიცდიან. ეს განთავისუფლებული ენერგია თავის მხრივ ხმარდება მომდევნო ანაბოლიურ, სინთეზურ პროცესს, ე. ი. ეს ენერგია პირობადობს რთული ცილოვანი სხეულების აღდგენის შესაძლებლობას.

შემაღნიშნულ ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ ცილოვანი სხეულების დაშლის პროცესი აუცილებლად საკუროა ცოცხალი სისტემის ზრდა-განვითარებისთვის. ვინაიდან აღდგენის პროცესისთვის საჭირო ენერგიას ფერმენტები დაშლის პროცესების დროს განთავისუფლებულ ენერგიასთან ღებულობენ, ამიტომაც არის, რომ კატაბოლიურ ფაზას უსათუოდეს ანაბოლიურ ფაზა და, რაც უფრო ხშირად იწარმოება დაშლის პროცესი, იმ უფრო მეტი ენერგია იქნება ცოცხალი სისტემის სტრუქტურული განვითარებისათვის.

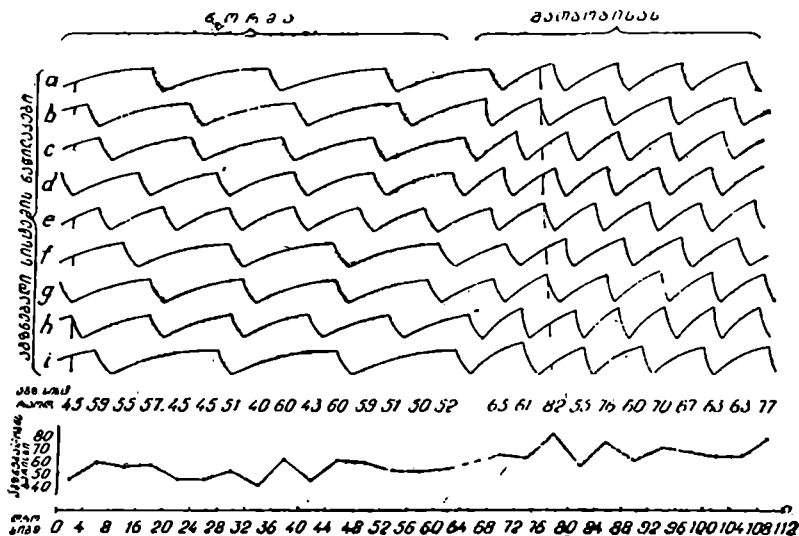
რადგან აგზნებადი სისტემის სტრუქტურულ განვითარებას, მის გაზრდა-გამრავლებას საფუძვლად უდევს ურთულესი ცილოვანი სხეულების კატაბოლიური და ანაბოლიური პროცესი, იმ ცილოვანი სხეულების, რომლებიც წარმოადგენენ აგზნებადი სისტემის მთავარ დამახასიათებელ ნივთიერებათა შემადგენელს, ანტიბიოტის ექსტრაქტის სახით, რომლებიც ვლადიმერ პეტროვიჩ ვლასოვმა, რომელიც ცილოვანი სხეულების დაშლის პროცესის მექანიზმის შესახებ მუდმივი დაშლა-აღდგენის თვისებას ხოლოცის, რომელიც სისტემაში ანტიბიოტის პირობებში.

ცოცხალი სისტემის ყველა ნაწილაკში კატაბოლიური და ანაბოლიური ფაზა ერთსადაიმევე დროს არ წარმოებს. შეუძლებელია, რომ ცოცხალი სისტემის ყველა ნაწილაკი სრულიად თანაბარ გარემოს გავლენას განიცდიდეს ანდა სრულიად თანაბარ შინაგან პირობებში იმყოფებოდეს. ამის გამო ეს ნაწილაკები სულ სხვადასხვა დროს უნდა განიცდიდნენ კატაბოლიურ ფაზას და ამასთან დაკავშირებით, აგრეთვე, ანაბოლიურსაც. თითონ დაშლა-აღდგენის პროცესის სისწრაფეც ერთიდაიგივე არ უნდა იყოს ყველა მის ნაწილაკში. ცნობილია, რომ მკვებები თავისი წყალბადის იონებით, მარილები თავისი ერთვალენტური მეტალის იონებით, — ტემპერატურის აწევა, ჟანგბადის სიჭარბე და აგრეთვე სხვადასხვა ნარკოზულ ნივთიერებათა მცირე კონცენტრაცია — ხელს უწყობენ ცოცხალი სისტემის ნაწილაკებში დაშლა-აღდგენის პროცესს. ამ პირობების ხელშემწყობი მოქმედება გამოიხატება იმაში, რომ მატულობს მოხმარებული ჟანგბადის რაოდენობა და, ამასთან ერთად, ნახშირჟანგის წარმოშობა. ტემპერატურის დაწევა, ჟანგბადის ნაკლებიანება, მკვებების და ნარკოზულ ნივთიერებათა დიდი კონცენტრაცია კი ასუსტებს ამ დაშლა-აღდგენის პროცესს, რაც გამოიხატება სხვათა შორის ჟანგბადის ნაკლებ მოხმარებაში და ნახშირჟანგის ნაკლებ გამოყოფაში. ხოლო, ვინაიდან გარემოს ასეთი გავლენა ცოცხალ უჯრედში თანაბარი არ უნდა იყოს, ამიტომ კატაბოლიური და ანაბოლიური პროცესის სისწრაფეც მის ნაწილაკებში უსათუოდ სხვადასხვა უნდა იყოს.

ჩვენ შეგვიძლია სრულიად გარკვევით აღვნიშნოთ ისიც კი, თუ თითოეული პროცესი დაახლოებით რა ხანგრძლივობისაა უჯრედის ნორმულ პირობებში ყოფნისას. ჩვენ კარგად გვაქვს გამოკვლეული ცოცხალი აგზნებადი სისტემის აგზნების პროცესი, რომელიც თავისი შინაგანი ბუნებით ისეთივეა, როგორიც ჩვეულებრივი კატაბოლიური პროცესი. აგზნების პროცესის ხანგრძლივობა კი კუნთში და ნერვში რამდენიმე სიგმას უდრის, რომელიც სულ მცირედ ცვალებადობს ფუნქციონალური მდგომარეობის ცვლილებისას; ხოლო მისი შემდგომი აღდგენის პროცესის ხანგრძლივობა პირველზე სამჯერ მეტია და მასთან მეტისმეტად ცვალებადი. ჩვენი აზრით, ჩვეულებრივ პირობებშიაც, რიდესაც აგზნება არ არის, აგზნებადი სისტემის თითოეულ ნაწილაკში დაშლა-აღდგენის ხანგრძლივობა და ცვალებადობა სწორედ იმნაირივეა, როგორც აგზნების დროს. მაშინაც დაშლის ფაზის ხანგრძლივობა სულ რამდენიმე სიგმას უნდა უდრიდეს და საზოგადოდ მცირედ ცვალებადობდეს გარემოს ზეგავლენით, აღდგენის ფაზა კი სეკონდის რამდენიმე მეასედს უნდა უდრიდეს და მასთან მეტისმეტად უნდა ცვალებადობდეს გარემოს ზეგავლენით. აგზნებადი სისტემის ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი შეიძლება სქემატურად გამოვხატოთ ისე, როგორც მოცემულია მე-8 სურათზე.

განუწყვეტელი დაშლა-აღდგენის პროცესი, როგორც ნივთიერებათა ცვლის მწარმოებელი, დამახასიათებელია ცოცხალ სისტემისთვის. ამ ნიშანდობლივი სახით იგი სხვა სისტემაში არ არსებობს. ის შედეგია ცოცხალი სისტემის ხანგრძლივი ისტორიული განვითარებისა. პირველ ყოვლისა აქ მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს ფერმენტების ისტორიულ წარმოშობას და განვითარებას, ვინაიდან იმათ-

ზეა დამოკიდებული ცოცხალი სისტემის როგორც ნივთიერებათა ცვლა, ისე ზრდა და განვითარება. მართალია, ამ პროცესის დროს აღდგენილი აქვს აგრეთვე ცნობილ ფიზიკურ-ქიმიურ პროცესებს, როგორც ელექტროლიტების წარმოშობა, გამჟღავნების ცვლილება, ენგბადის მოხმარება, ნახშირ-ორჟანგის წარმოშობა და სხვ. მაგრამ ეს ცნობილი ფიზიკურ-ქიმიური მოვლენები მხოლოდ იმ



სურ. 8.

ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის სქემატური გამოხატულება. ტალღობრივი ხაზები: a, b, c, d, e, f, g, h და i გამოხატავენ აგზნებადი სისტემის სხვადასხვა ნაწილის დაშლა-აღდგენის პროცესს. თითოეული ტალღა იწყება და თავდება სხვადასხვა მომენტში. თითოეული ტალღის ჩამავალი მუხლი აღნიშნავს დაშლის ფაზას, ამაველი კი — აღდგენის ფაზას. პროცესი ჯერ მოცემულია ერთჯერა ნორმულ პირობებში და მერე მისი ცვლილება გათბობისას და სხვა ხელშემწყობ პირობებში. სახელდობრ, სურათი იძლევა იმას, რომ ხელშემწყობ პირობებში, ერთი მხრით, მატულობს თითოეული ტალღის ამპლიტუდა, ხოლო მეორე მხრით კი კლებულობს მისი ხანგრძლივობა. ძირითადი პროცესის ტალღობრივი ხაზების ქვემოთ ციფრები აღნიშნავენ აგზნებადი სისტემის რაოდენობას, — ეს ციფრები წარმოადგენენ ყველა ტალღის ვერტიკალის საერთო ჯამს პირობითი ერთეულით, რომელიც უდრის სრული ნორმული აღდგენის მართვად. ციფრები უჩვენებენ, რომ გათბობისას აგზნებადი სისტემის საერთო რაოდენობა მნიშვნელოვნად მატულობს.

სულ ქვემოთ მრუდე აღნიშნავს აგზნებადობის ხარისხს აგზნებადი სისტემის რაოდენობის მიხედვით. აქ აბსცისა აღნიშნავს დროს სიგომობითააზოლო ორდინატა — აგზნებადი სისტემის საერთო რაოდენობას. გათბობისას აგზნებადობის ხარისხი მატულობს აგზნებადი სისტემის რაოდენობის მომატებასთან ერთად.

თავისებური რთული პროცესის შედეგს წარმოადგენენ, რომელიც ცოცხალ სისტემაში მუდმივად წარმოებს ფერმენტების საშუალებით. რადგან ეს რთული ფერმენტული დაშლა-აღდგენის პროცესი დამახასიათებელია მხოლოდ ყველა ცოცხალ არსებისთვის, ამიტომ ამ პროცესს ეწოდება ბიოლოგიური პროცესი. ხოლო, რადგან ეს პროცესი ძირითადი მნიშვნელობისაა, ის საფუძვლად უდევს ზრდას, გამრავლებას, და აგრეთვე აგზნებას, ამიტომ მას უფრო ზუსტად ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი ეწოდება.

ამნაირად, ცოცხალი აგზნებადი სისტემა ყოველ მომენტში იშლება და აღდგება. ხოლო ცოცხალი სისტემის სხვადასხვა ნაწილაკში მათი გარეგანი და შინაგანი პირობების მიხედვით ეს პროცესები სხვადასხვა დროს წარმოებს. ეს რჩევი მოპირისპირე პროცესი ერთიმეორეზეა დამოკიდებული: ცოცხალ სისტემაში დაშლა იწყება მაშინ, როდესაც იგი აღდგენილია; აღდგენა კი იწყება მაშინ, როდესაც დაშლა დამთავრებულია. ერთი განუწყვეტლივ მოსდევს მეორეს. ამიტომ დაშლა-აღდგენა ერთმთლიან პროცესად უნდა ჩაითვალოს. ეს დინამიკური მდგომარეობა, როგორც დამახასიათებელი საზოგადოდ ცოცხალ სისტემისთვის, შეადგენს ცოცხალი სისტემის ძირითად ბიოლოგიურ პროცესს, რომელიც არსებითად წარმოადგენს ფერმენტულ პროცესთა განსაზღვრულ გაერთიანებულ სისტემას. თითოეული ფერმენტული პროცესის აღმორცენება და მიმდინარეობა მთლიანად დამოკიდებულია ამ ბიოლოგიურ პროცესზე, და თავის მხრივ ეს უკანასკნელი პროცესი პირობადებულია თითოეული ფერმენტული პროცესის მიერ.

ძირითადი ბიოელექტროდენი და მისი წარმოშობა. ცოცხალ აგზნებად სისტემაში ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის დროს წარმოიშობიან თავისუფალი ელექტროლიტები. ამასთან დაკავშირებით წარმოებს მკერვისა და თხევად კოლოიდების საზღვარზე არსებული აპკების გამჭირვალობის ცვლილება. რაც უფრო გაცხოველებულია ნივთიერებათა ცვლა, მით უფრო მეტი ელექტროლიტები წარმოიშობა, მით უფრო მეტია ამ აპკების იონთა განმავლობის უნარი. ამიტომ, ჩვენ რომ ავიღოთ ცოცხალი ნერვის ან კუნთის ქსოვილი და იგი გაღვანომეტრს შევეერთოთ, შეიძლება მივიღოთ ელექტროდენი. ამ ელექტროდენს ჩვეულებრივ უწოდებენ „მოსვენების“ ელექტროდენს. სახელწოდება უჩვენებს, რომ ცოცხალი სისტემა იმ მდგომარეობაში, როდესაც იგი აგზნებას არ განიცდის, ვითომ უმოკმელო იყოს, ისვენებდეს. მაგრამ ასეთი წარმოდგენა მართალი არაა. როდესაც ცოცხალი სისტემა აგზნებას არ განიცდის, ის არ ისვენებს. ცოცხალი სისტემა დაშლა-აღდგენას მუდმივად განიცდის, რომელიც მასთან ცვალებადი გარემოს ზეგავლენით იცვლება ყოველ მომენტში; მაშასადამე, ყოველ მომენტში მასში იცვლება დაშლა-აღდგენის პროცესი, ე. ი. ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი. ამიტომ შეუძლებელია ცოცხალ სისტემაზე

ითქვას, რომ იგი მოსვენებას განიცდისო. ფაქტიურ მოსვენებას ცოცხალი სისტემა შეიძლება განიცდიდეს მხოლოდ ღრმა ნარკოზის დროს, მაგ., წყლის რაოდენობის შემცირებისას (ერთ განსაზღვრულ ოდენობამდის, როგორც ეს ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ. მაშასადამე, სახელწოდება „მოსვენების ელექტროდენი“ ფაქტიურ მდგომარეობას არ შეესაბამება. ამიტომ ჩვენ ამ ელექტროდენს ძირითად ბიოელექტროდენს ვუწოდებთ.

სრულიად ნორმულ ქსოვილში, რომელიც შედარებით თანაბარ გარემოს ზეგავლენას განიცდის, შეუძლებელია ამ ელექტროდენის დადასტურება გალვანომეტრით. თუ ცოცხალ ქსოვილში ყველგან თანაბარი ცვლილებები წარმოებს თანაბარი გარემოს ზეგავლენით, მაშინ ამ ქსოვილში არ წარმოიშობა ელექტრული პოტენციალის სხვადასხვაობა. ბიოელექტროდენი ამ წესით მხოლოდ მაშინ დადასტურდება, თუ რაიმე მიზეზით აღებულ ცოცხალ სისტემაში იონთა მოძრაობა და ნივთიერებათა ცვლა თანაბარი სისწრაფით არ მიმდინარეობს. მაგ., ჩვენ რომ კუნთი გაეათბოთ ერთ ადგილზე, ხოლო მეორეზე კი არა, ამით ჩვენ შეეჭმნით ელექტრობის პოტენციალის სხვადასხვაობას ამ ადგილებზე. ამატომ გალვანომეტრის ერთი გამტარი რომ მივადოთ ერთ ალბანს, მეორე გამტარი კი მეორეს, წრეში აღმოჩნდება ელექტროდენი, რომელიც გვიჩვენებს გამთბარ ალბანს მომატებული პოტენციალის არსებობას. ბიოელექტროდენის წარმოშობას ადგილი აქვს აგრეთვე მაშინ, როდესაც ცოცხალი სისტემა განიცდის ადგილობრივ საბოლოო შეუქცევად გაშლას, ე. ი. სიკვდილის პროცესს, სხვადასხვა პაენე აგენტების გავლენით, როგორც გაქრა, დაწვა და სხვ. (ე. წოდ. დაზიანების ან დემარკაციული დენი). თუ ჩვენ შევეუერთებთ გალვანომეტრს ამ დაზიანებულ ადგილს ნორმულთან ერთად, გალვანომეტრი უსათუოდ აღმოაჩენს ელექტროდენს, რომლის მიმართულება დაზიანებულ ადგილს უარყოფითი ელექტრობის არსებობას უჩვენებს. მაგრამ ნორმულ ორგანიზმში ასეთ დენს ადგილი არ უნდა ჰქონდეს და ამიტომ არ შეიძლება მივაწეროთ ამ დენს რაიმე ბიოლოგიური მნიშვნელობა.

5. აგზნების კანონი.

აგზნების კანონის ზოგადი განმარტება. ცოცხალი აგზნებადი სისტემისთვის უაღრესად დამახასიათებელია ერთგვარი ცვლილება, რომელსაც შედარებით მძლავრი გარემიანი გავლენა იწვევს, და რომელსაც აგზნება ეწოდება. ეს ცვლილება მუდამ თავისთავად ვრცელდება ცოცხალი სისტემის შიველ ერთეულში და აგრეთვე გადაეცემა სხვა ერთეულებზედაც, თუ რომ მასთან აქვთ უშუალო კავშირი. მაგალ., თუ განსაზღვრულ გარემოს ზეგავლენით კუნთის ერთ ნაწილში აგზნება წარმოიშვა, ის უსათუოდ გადაეცემა სხვა მეზობელ ნაწილებზედაც, თუნდაც ეს გარემო ამ ნაწილებზე სრულიადაც არ მოქმედებდეს.

აგზნების პროცესს ძირითადი მნიშვნელობა აქვს ორგანიზმის მოქმედებაში. მისი წყალობით წარმოებს ყველა სწრაფად მიმდინარე შეგუების რეაქცია, როგორც მთელი ორგანიზმისა გარეშე არესადმი, ისე ორგანიზმის ერთი ნაწილის მეორე ნაწილისადმი, ანდა ორგანიზმის შეგუება შინაგან გარემოსადმი.

პირველ ყოვლისა განვიხილოთ, თუ რა ახასიათებს აგზნების აღმოცენებას და გაჯერებებას.

ხერხემლიანი ცხოველების კუნთოვანი და ნერვული სისტემის აგზნების პროცესს ახასიათებს ერთი ფრიად საგულისხმო ნიშანი: ის წარმოებს ცოცხალი სისტემის თითოეულ ნაწილში მუდამ მაქსიმალური ინტენსივობით, ე. ი. მუდამ მოქმედებაში მოდის მთელი აგზნებადი სისტემა, მთელი თავისი პოტენციალური მარაგით. შეუძლებელია ისე მოხდეს, რომ ცოცხალი სისტემის ერთი ნაწილი აიგზნოს, მეორე მისი მეზობელი ნაწილი კი აუგზნებელი დარჩეს. აქედან გამომდინარეობს, რომ აგზნების ინტენსივობა გრადაციას არ განიცდის გალიზიანების ინტენსივობის მიხედვით: ის არ შეიძლება იყოს ერთიდამავე ფუნქციონალური მდგომარეობის დროს სხვადასხვა ინტენსივობისა. მხოლოდ ფუნქციონალური მდგომარეობის შეცვლისას, აგზნების ინტენსივობა შეიცვლება; მაგ., ნარკოზის დროს, დაღალვის დროს აგზნების ინტენსივობა მცირდება. მაგრამ ამ შემთხვევაშიაც მისი ინტენსივობა ერთიდაიგივე იქნება გალიზიანების სხვადასხვა ინტენსივობის დროს.

აგზნებადი სისტემისთვის დამახასიათებელია კიდევ შემდეგი. თუ რომ ერთ გალიზიანებას, რომელმაც აგზნება გამოიწვია, მალე მეორე გალიზიანება მოსდეს, უკანასკნელი არ გამოიწვევს ახალ აგზნებას. მხოლოდ პირველი აგზნების დასრულების შემდეგ იწვევა მეორე აგზნება მეორე გალიზიანების გამო. ამასთან, თუ ეს მეორე აგზნება პირველის შემდეგ მალე იყო გამოწვეული, ის უსათუოდ პირველზე უფრო სუსტია. საკიროა ერთგვარი დროს გაელა, რომ მეორე გალიზიანებამ მოგვეცეს ისეთივე აგზნება, როგორიც იყო პირველის მიერ გამოწვეული. აგზნებადობის ხარისხიც ანალოგიურ ცვლილებას განიცდის. პირველ აგზნების დროს მეორე გალიზიანება ეფექტს არ იძლევა, მაშ., შეიძლება ითქვას, რომ ამ დროს ცოცხალი სისტემა სრულიად აუგზნებელია მეორე გალიზიანების მიმართ. ამ აუგზნებლობის პერიოდს უწოდებენ აბსოლუტურ რეფრაქტორულ ფაზას. აგზნების შემდეგ აგზნებადობა ნორმაზე მცირეა, ხოლო თანდათანობით უბრუნდება ნორმას. ამ შედარებით ნაკლები აგზნებადობის პერიოდს უწოდებენ შეფარდებით რეფრაქტორულ ფაზას.

სწორედ იმის გამო, რომ ცოცხალი აგზნებადი სისტემა აგზნების დროს იცვლება მთელი თავისი პოტენციალური მარაგით, ცოცხალ აგზნებად სისტემას არ შეუძლია განუწყვეტელი აგზნება განიცადოს. ვინაიდან მეორე აგზნების პროცესი არ დაიწყება მანამდე, ვიდრე პირველი არ დამთავრდება, ვიდრე მის შემდეგ ხელახლა არ აღსდგება აგზნებადი სისტემა, ამიტომ ორ მომდევნო აგზნებათა შორის უსათუოდ უნდა არსებობდეს უმოქმედობის პაუზა და ამის გამო აგზნების პროცესი მუდამ რითმულად უნდა მიმდინარეობდეს. საზოგადოდ ნერვ-კუნთის თითოეული აგზნება ძალიან ხანმოკლე პროცესია. ხერხემლიან ცხოველების ნერვ-კუნთში მისი ხანგრძლივობა უდრის რამდენიმე სიგმას, ამიტომ აგზნების სიხშირე დროს ერთეულში, ე. ი. სეკუნდში, უდრის რამდენიმე ასეულს.

ამ ფაქტებიდან გამომდინარეობს, რომ ერთგვარი გარეგანი ძალის გავლენის ქვეშ აგზნებადი სისტემა მთლიანად მოდის

ისეთ ზდგომარეობაში, რომელიც შემდეგ ვრცელდება მთელ ცოცხალ ერთეულში და ყველგან უკლებლივ მთელ აგზნებად სისტემას მოიცავს. ამის გამო ამ მომენტში აგზნებადი სისტემა აუგზნებელია, ის არ შეიძლება ხელახლა მოვიდეს აგზნებაში ახალი გაღიზიანების მიერ. აგზნების პროცესის შემდეგ იწყება აგზნებადი სისტემის აღორძინება, ამასთან, რამდენადაც აღსდგება ეს სისტემა, იმდენად აგზნებადობა უბრუნდება ნორმას. აი, ამ კანონზომიერებას, რომლის მიხედვითაც აგზნებადი სისტემის აღნიშნული მოქმედება წარმოებს, აგზნების კანონი ეწოდება.

აღნიშნული ფაქტის საფუძველზე, რომ ცოცხალი აგზნებადი სისტემა აგზნებას იძლევა მთელი თავისი პოტენციალური მარაგით, ფიზიოლოგები ამ კანონზომიერებას თავდაპირველად „ან სულ, ან არაფრის კანონს“ უწოდებდნენ. აქ გულისხმობდნენ, ერთი მხრით, იმას, რომ თუ ცოცხალი აგზნებადი სისტემა უპასუხებს გარემოს მოქმედებას აგზნებით, ეს აგზნების პროცესი უსათუოდ მაქსიმალური ინტენსივობისა არის, რომ მაშინ მოიხმარება აგზნებადი სისტემის მთელი პოტენციალური ენერგია. მეორე მხრით, გამოთქმა „ან სულ, ან არაფერი“ უჩვენებს, რომ, თითქოს, როდესაც გარეგანი ძალა აგზნებას არ იწვევს, ის სრულიად არ მოქმედებს აგზნებად სისტემაზე. ამას, რასაკვირველია, დღეს არცერთი ფიზიოლოგი არ გაიზიარებს. დღეს ყველამ იცის, რომ ისეთი სუსტი გარეგანი ძალა, რომელიც აგზნებას არ იწვევს, სრულიად უმოქმედოდ არ რჩება: შეიძლება, მაგ., თუ ის ზედიზედ მრავალჯერ გავიმეორეთ, აგზნება მოვიღოთ. ანას სუმაციის მოვლენას უწოდებენ. ცხადია, ეს სუსტი გაღიზიანება აგრეთვე იწვევს ცვლილებას, რომელიც რამდენიმე ხანს გრძელდება მომდევნო გაღიზიანებამდე. მეორე გაღიზიანება ამის გამო უფრო მეტ გავლენას ახდენს. ცოცხალი სისტემა უფრო მეტად იცვლება მეორე სუსტი გაღიზიანების მიერ. ამ ცვლილებას მესამე და სხვა მომდევნო გაღიზიანებები კიდევ უფრო აძლიერებენ. ეს ცვლილება გამოივლინება სხვათა შორის აგზნებადობის მომატებაში. ასეთი სუსტ გაღიზიანების განმეორების დროს აგზნებადობამ შეიძლება ისე მოიმატოს, რომ ბოლოს იმავე გაღიზიანებამ აგზნება გამოიწვიოს. გამოთქმა „ან სულ, ან არაფრის კანონი“ ამ სამოცი წლის წინათ შემოვიდა ხმარებაში, იმ დროს, როდესაც სუმაციის მოვლენის შესახებ მცირე რამ იყო ცნობილი ფიზიოლოგიაში. ჩვენ მიერ უკვე აღნიშნული ფაქტი, რომ ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი მუდმივ ცვლილებას განიცდის გარემოს ზეგავლენით, აგრეთვე საუკეთესო დამაბტკიცებელია იმისა, რომ გარეგანი ძალა იწვევს ცვლილებებს ცოცხალ სისტემაში, როგორც აგზნების სახით, ისე მისგან დამოუკიდებლადაც. სწორედ იმის გამო, რომ გამოთქმა „ან სულ, ან არაფერი“ არ შეეფერება სინამდვილეს, ჩვენ მას უკუვაგდებთ.

აგზნების გამოწვევი წინაგანი პირობები. ფიზიოლოგთა უმრავლესობა დღეს აგზნების გამოწვევას მიაწერს გარეგანი გამაღიზიანებელი ძალის მიერ იონთა გადაჯგუფებას ცოცხალი სისტემის თხევად კოლოიდში და მათ დავროვებას თხევად და მკერავ კოლოიდთა შუა მდებარე ნახევრად განმავალი აპკე-

ბის ზედაპირზე. ამ იონთა გავლენით წარმოებს, ჯერ ერთი, აპკების ფიზიკური ცვლილება—მათი გაფაშარება. ამას ამტკიცებს ამ აპკებით ისეთ ნივთიერებათა გავლა, რომელნიც სხვა დროს ვერ გაივლიან: მაგ., ემბდენის გამოკვლევიტ ცნობილია, რომ კუნთის ისეთი გაღიზიანების დროს, რომელიც აგზნებას იწვევს, კუნთიდან გამოდის ფოსფორმეაჲ კალიუმი, ქოლესტერინი და მასში შედის ქლორი.

აღნიშნული ფიზიკურ-ქიმიური პროცესი, რომელსაც მოსაზღვრე აპკები განიცდიან, არ ეკუთვნის აგზნების პროცესს. უკანასკნელს ჩვენ ვუკავშირებთ ისე, როგორც ძირითად ბიოლოგიურ პროცესს, მეკრივ კოლოიდში წარმოებულ დაშლა-აღდგენის ფერმენტულ მოქმედებას. მხოლოდ ეს მოქმედება, რომელიც აგზნების დროს წარმოებს, იმავე სახის არ უნდა იყოს, როგორც სხვა დროს. რაში მდგომარეობს გარჩევა, ამას ქვემოთ განვიხილავთ. ახლა ვიკითხოთ, თუ რისგანაა დამოკიდებული ამ აგზნების თავისებური ბიოლოგიური პროცესის გამოწვევა.

ცნობილია მიხაელისის და სხვათა ცდებიდან, რომ თითქმის ყველა მთავარი ფერმენტი განიცდის გაძლიერებულ მოქმედებას წყალბადის იონის განსაზღვრულ კონცენტრაციის დროს—თუ ამ იონთა კონცენტრაცია ამაზე მეტია ან ნაკლები, მაშინ ფერმენტული მოქმედებაც უფრო სუსტია. ხოლო ბეტეს მტკიცებით, უპირველესი მნიშვნელობა აგზნების გამოწვევაში აქვს წყალბადის იონთა კონცენტრაციას: სადაც ამ იონების კონცენტრაცია მაღლობს, იქ აგზნებადობა მატულობს და აგზნებაც იწვევა. ავტორი ამას ამტკიცებს სპეციალური ცდებით. შეიძლება, მაშ., ვიფიქროთ მიხაელისის და ბეტეს გამოკვლევების მიხედვით, რომ გარეგანი ძალა მეტალური იონების გადანაცვლების გამო იწვევს ცოცხალ სისტემაში აპკების გაფაშარებას: ამას უნდა ჰქონდეს დიდი მნიშვნელობა თხევად კოლოიდიდან მეკრივ კოლოიდში როგორც წყალბადის იონების, ისე სხვადასხვა მსხვილმოლეკულიან ორგანიულ ნივთიერებათა შესვლისათვის. აქ მეკრივ კოლოიდში წყალბადის იონები მოქმედებენ ფერმენტებზე და ამით ხელს უწყობენ როგორც ნივთიერებათა დაშლის პროცესს, ისე მის შემდეგ მომდევნო აღდგენის პროცესსაც.

საგულისხმოდ, რომ თანახმად დიუბუა რეიმონის გაღიზიანების კანონისა, აგზნება იწვევა მხოლოდ გარეგანი ძალის სწრაფი ცვლილების დროს, თუ ეს ძალე ნელა ცვალებადობს, აგზნება არ იწვევა. როგორც ლაზარევი აღნიშნავს, ეს უნდა იყოს დამოკიდებული იმ გარემოებიდან, რომ გარეგანი ძალის ნელა ცვალებადობის დროს იონთა კონცენტრაცია არ აღწევს ნახევრად გამჭვირვალე აპკების ზედაპირზე დიდ ოდენობას. აპკების გაფაშარების გამო იონთა ერთი ნაწილი ასწრებს ამ აპკების გასვლას. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ სწორედ ამის გამო მეკრივ კოლოიდში არ ხდება აგრეთვე წყალბადის იონთა ისეთი დაგროვება, რომ ამას მოჰყვეს გაძლიერებული ფერმენტული მოქმედება. რომ ეს მოხდეს გარეგანი ძალის თანდათანობითი ცვლილების დროს, საჭიროა მისი ცვალებადობა წარმოებდეს დიდ ფარგალში. მართლაც, ცნობილია, რომ თუ გარეგანი ძალა, მაგ., მუდმივი ელექტროდენი, თანდათანობით ძლიერდება, უსათუოდ მიიღწევა ისეთი ძალა, რომელიც აგზნებას გამოიწვევს.

აგზნების ბიოელექტროდენი და მისი მნიშვნელობა. აგზნების ტალღის გავრცელების დროს აგზნებად სისტემაში ვითარდება თითოეულ აგზნებულ ადგილს ელექტროლიტთა დიდი რაოდენობა. ამიტომ ჩვენ რომ ვაღვანოებთ ვრცეში შევიყვანოთ აგზნებული ნაწილი უაგზნებოსთან ერთად, ვაღვანოებთ ალმოაჩენს დენს, რომელიც მიიმართება გარეთა წრეში უაგზნებო ნაწილიდან აგზნებულისაკენ. მაშასადამე, გალიზიანებული ნაწილი გამოდის როგორც უარყოფითი ელექტრობის მატარებელი. ამ ელექტროდენის ინტენსივობა იმდენად დიდია, რომ ის შეიძლება მოვიხმაროთ სხვა ნერვ-კუნთის გასალიზიანებლად. სახელდობრ, ჩვენ რომ ბაყაყის კუნთს მივადოთ რომელიმე მამოძრავებელი ნერვი და კუნთი აგზნებაში მოვიყვანოთ, კუნთში წარმოშობილი ელექტროდენი გაალიზიანებს ნერვს და ამას იმ კუნთების შეკუმშვა მძაყვება, სადაც ეს ნერვი ბოლოვდება. აგზნების გავრცელების დროს ეს ელექტროდენიც ვრცელდება. მისი ხანგრძლივობა სრულიად შეფერადება აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზის ხანგრძლივობას. კუნთის მიმართ იყო დამტკიცებული, რომ განსაზღვრულ პირობებში რაც უფრო დიდია აღნიშნული ელექტროდენი, მით უფრო მძლავრია კუნთის შეკუმშვა. დალაღის, გაცივების, ნარკოზის დროს ეს დენი სუსტდება; დასვენება, გათბობა, პირიქით მოქმედებს. ყველა ამ ფაქტის ნიადაგზე მიღებულია, რომ ეს ელექტროდენი შეფერადება აგზნების პროცესს, რომ იგი ამ პროცესთან განსაზღვრულ კავშირში იმყოფება, ამიტომ ამ დენს აგზნების ბიოელექტროდენი ეწოდება.

ამ დენს აგრეთვე „მოქმედების ელექტროდენს“ ეწოდებენ. ეს სახელწოდება შემოიღო ჰერმანმა ამ 60 წლის წინათ და გამომდინარეობს იმ წარმოდგენიდან, რომ ვითომ ცოცხალი აგზნებადი სისტემა მოქმედებს მხოლოდ აგზნების სახით განიცდის, რომ სხვა დროს ის სრულიად ისვენებს. მაგრამ ჩვენ უკვე ვნახეთ, რომ ცოცხალი აგზნებადი სისტემა ყოველ ჟამს განიცდის მოქმედებას დაშლა-აღდგენის სახით, რომ ეს ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი მუდმივ ცვლილებას განიცდის გარეგან ძალთა ზემოქმედებით. ამიტომ ჩვენ სწორად არ მიგვაჩნია, რომ აგზნების დროს წარმოებულ ელექტროდენს „მოქმედების ელექტროდენი“ ეწოდოს.

აგზნების ბიოელექტროდენი წარმოადგენს საუკეთესო გარეგან ეფექტს ყველა აგზნებადი სისტემის აგზნების პროცესის შესასწავლად. არსებობს ისეთი ვაღვანოებები და სხვა საშუალება, რომ შეიძლება მიღებულ იქნას აგზნების ბიოელექტროდენის სრულიად ზუსტი რეგისტრაცია.

აგზნების ბიოელექტროდენის წარმოშობას ზოგი მეცნიერი უკავშირებს იმ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებებს, რომლებსაც გალიზიანება იწვევს: იონთა გადაჯგუფება, კოლოიდური აპკების გაფაშარება. რასაკვირველია, ამ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებას აგრეთვე უნდა სდევდეს ელექტროდენის წარმოშობაც. მაგრამ აგზნების ბიოელექტროდენის წარმოშობაში უაღრეს როლს უნდა თამაშობდეს არა ეს დენი, არამედ ის, რომელსაც გამოიწვევენ მკერვი კოლოიდში ნივთიერებათა ფერმენტული დაშლის გამო წარმოშობილი ელექტროლიტები. ხოლო, უმჯველია, აპკების გაფაშარებას გალიზიანების გავლენით უაღრესი მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს ამ ელექტროლიტების მიერ ელექტრობის წარმო-

შობაში, ვინაიდან აკუთა გაფაშარება კქმნის ამ ელექტროლიტების იონიზაციისთვის და გადანაცვლებისთვის საჭირო აუცილებელ პირობას.

ვინაიდან დაშლის პროცესი სწრაფად მიმდინარეობს, სულ რამდენიმე სიგმის განმავლობაში, ცხადია, აგზნების ბიოელექტროდენის განვითარებაც ძალიან სწრაფად წარმოებს. ამიტომ მაშ არ შეუძლია გავლენა არ იქონიოს აგზნებადი სისტემის მეზობელ გაუღიზიანებელ ნაწილებზე. მრავალი ფიზიოლოგი ფიქრობს, რომ ამ დენმა, ჩაიკეტება რა მეზობელი ნაწილებით, უსათუოდ უნდა გამოიწვიოს მათი გაღიზიანება. ამას მოჰყვება ამ ნაწილთა ისეთივე მთლიანი ბიოლოგიური ცვლილება, როგორც ეს პირველად გაღიზიანებულ ადგილას მოხდა. ამ მეზობელ ნაწილთა მთლიან ბიოლოგიურ ცვლილებას მოჰყვება თავისი აგზნების ბიოელექტროდენი, რომელიც თავის მხრივ გააღიზიანებს მომდევნო მეზობელ ნაწილებს. ამოვიად ის ბიოლოგიური ცვლილება, რომელიც პირველად გაღიზიანებულ ადგილს წარმოიშობა, მაშინვე სწრაფად უოცხალი სისტემის ჭელ ერთეულში ვრცელდება აგზნების ბიოელექტროდენის მეოხებით.

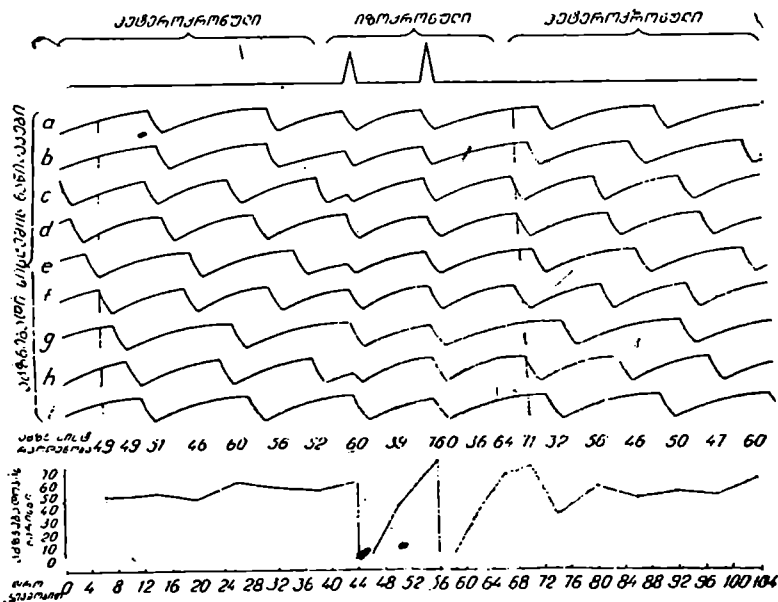
მოქმედების დენის ეს დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა აღიარებულია მრავალი ფიზიოლოგის მიერ (პერმანი, კრემერი, გილდემესტრი).

ამნაირად, აგზნების ბიოელექტროდენი, ერთი მხრით, წარმოადგენს გაღიზიანებული ადგილის აგზნების შედეგს და, მეორე მხრით, იგივე ბიოელექტროდენი გამოდის როგორც მეზობელი უაგზნებო ადგილების გამაღიზიანებელი, მაშ., აგზნებული ნაწილისათვის შედეგია, მეზობელ უაგზნებო ნაწილისთვის კი აგზნებონ გამომწვევი მიზეზია.

აგზნების ბიოლოგიური პროცესის დახასიათება. ცნობილია, რომ აგზნების დროს ვითარდებიან დაშლის სხვადასხვა პროდუქტები, როგორც ამონიუმი, ფოსფორ-მეაეა, კრეატინი, ნახშირ-მეაეა და სხვ. შემდეგ ცნობილია, რომ კუნთის აგზნების დროს კუნთის მოცულობა მცირდება (ერნსტი). უკანასკნელი ფაქტი გვეუბნება, რომ აგზნების დროს მკერდ კოლოიდში წარმოშობილი ელექტროლიტები მაშინვე თხევად კოლოიდში იხსნებიან, ვინაიდან მოცულობის შემცირება მაჩვენებელია იმისა, რომ ეს ელექტროლიტები წყალში გაიხსნენ. რადგან აგზნების დროს სწორედ ასეთივე ელექტროლიტები წარმოიშობიან, როგორც სხვა დროს, ამატომ მკერდ კოლოიდში აგზნების დროს ურთულეს ცილოვან სხეულთა ისეთივე ფერმენტული დაშლის პროცესი უნდა წარმოებდეს, როგორც ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის დროს. ხოლო აგზნების დროს ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი ისეთ ცვლილებას უნდა განიცდიდეს, რომელსაც ადგილი არა აქვს ჩვეულებრივ გარემოს ზეგავლენის დროს. ეს ცვლილება უნდა მდგომარეობდეს იმაში, რომ გაღიზიანებულ ადგილს მთელ აგზნებად სისტემაში ერთბაშად წარმოებს დაშლადარღვევის პროცესი. აქ არ ჩიება არც ერთი ნაწილაკი, რომ ამ დაშლის პროცესს არ განიცდიდეს.

სხვანაირად ასე შეიძლება დავახასიათოთ ეს პროცესი. ჩვეულებრივი ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის დროს ცოცხალ სისტემაში დაშლის პროცესი

ჰეტეროქრონულად მიმდინარეობს, ვინაიდან მისი ნაწილაკები სულ სხვადასხვა დროს უნდა განიცდიდნენ ამ დაშლის პროცესს. გალიზიანების ზეგავლენით კი, როდესაც აგზნება იწყება, დაშლის პროცესი იზოქრონულად მიმდინარეობს, ვინაიდან ცოცხალი სისტემის ყველა ნაწილაკი ერთ დროს განიცდიან დაშლის პროცესს (სურ. 9). ეს იზოქრონული მდგომარეობა არ



სურ. 9.

ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის და აგზნების სკემატური გამოხატულება. ტალღობრივი ხაზები: a, b, c, d, e, f, g, h და l უჩვენებენ ბიოლოგიურ პროცესს ჯერ ჰეტეროქრონული მდგომარეობის დროს, ე. ი. ძირითად ბიოლოგიურ პროცესს, შემდეგ იზოქრონული მდგომარეობის დროს, ე. ი. აგზნების პროცესს, და, ბოლოს, ისევ ჰეტეროქრონულს, რომელიც მყარდება თავისთავად თანდათანობითი აგზნების შემდეგ. ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის დროს თითოეული ტალღა იწყება არა მარტო სხვადასხვა დროს, არამედ აგრეთვე თითოეული ტალღის ხანგრძლივობა სხვადასხვა არის. ამით ეს სურათი უფრო ახლო უნდა იყოს სინამდვილესთან, ვიდრე მე-7 სურათი. აგზნების დროს დაშლა წარმოებს ყველა ნაწილაკში ერთადადამევე მომენტში და მერე ყველა ნაწილაკი ერთ დროს აღდგება.

ბიოლოგიური პროცესის ტალღობრივი ხაზების ქვემოთ ციფრები აღნიშნავენ აგზნებადი სისტემის რაოდენობას ისე, როგორც წინა სურათზე. ეს რაოდენობა მერყეობს ძირითადი პროცესის დროს, ხოლო აგზნების დროს ჯერ უტყდა ნოლამდის ეცემა და მერე თანდათანობით აღსდგება. ამ აღდგენის პერიოდში აგზნებადი სისტემის საერთო რაოდენობა აღემატება იმას, რაც იყო აგზნებამდის.

ბიოლოგიურმა პროცესის ტალღობრივი ხაზების ზემოთ მოცემულია ორი აგზნების ბიოელექტროდენი. მეორე მოდის იმ იზოქრონული აღდგენის დამთავრების დროს, რომელიც პირველ აგზნებას მოსდევს. ამ დროს აგზნებადი სისტემის რაოდენობა 76 ერთეულს უდრიდა მაშინ, როდესაც პირველი აგზნების წინ ის უდრიდა 60 ერთეულს. ამისდა შეფარდებით მეორე აგზნების ბიოელექტროდენი უფრო მეტი ინტენსივობისაა, ვიდრე პირველი.

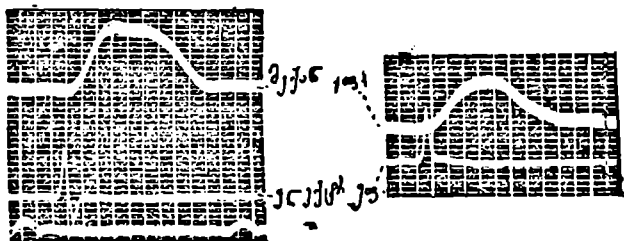
სულ კვებით მრუდე აღნიშნავს აგზნებადობის ხარისხს. აგზნებადი სისტემის რაოდენობის მიხედვით ძირითადი ბიოლოგიური პროცესის დროს აგზნებადობის ხარისხი ცოტათი მერყეობს. აგზნებისას იგი ჯერ ისპობა (აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა), მერე თანდათანობით აღსდგება ჯერ ნორმამდის (მეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა) და მერე ნორმას აკარბებს (ამატებული აგზნებადობის ფაზა).

ჩერდება ერთ აღგილას: ის სწრაფად ვრცელდება აგზნებადი სისტემის მთელ ერთეულში და აგრეთვე ერთი ერთეულიდან სხვა ერთეულებში, რომელთანაც პირველს აქვს უშუალო კავშირი. მაშასადამე, პირველად პეტეროქრონული მდგომარეობა იცვლება იზოქრონულად გალიზიანებულ ნაწილში და მხოლოდ მერე სწრაფად ვრცელდება ეს ცვლილება მთელ სისტემაში, მთელ ორგანიზმში.

აგზნების პროცესის ხანგრძლივობა. ის კუნთის თითოეულ ნაწილში სხვადასხვა გარემოებიდან არის დამოკიდებული, უპირველესად თვით ცხოველის მოდგმაზე. ბიოელექტროდენის ჩვენების თანახმად, ერთი აგზნების პროცესი ცივისსხლიან კუნთში 3—4 სიგამამდე გრძელდება, თბილისსხლიანში კი 2,5—3 სიგამამდე. კუნთის ტემპერატურის აწევ-დაწევა შემდეგნაირად მოქმედებს აგზნების პროცესზე: ტემპერატურის 40° C-მდე აწევისას აგზნების ხანგრძლივობა კლებულობს, ხოლო როცა კუნთის ტემპერატურა დაიწვეს, აგზნების ხანგრძლივობაც მატულობს. დალილობაც ასევე მოქმედებს. ის უფრო ხანგრძლივია დალაღის დროს (ბერეტაშვილი). საერთოდ შეიძლება ითქვას, რომ ყველა იმ პირობაში, როდესაც ნივთიერებათა ცვლა სწრაფად წარმოებს, აგზნების ხანგრძლივობა და აგრეთვე ბიოელექტროდენიც უფრო ნაკლებია, ვიდრე მაშინ, როდესაც პირობები ნივთიერებათა ცვლას ხელს არ უწყობს.

აგზნება ტეტანუსური გალიზიანების დროს. ცნობილია, რომ ტეტანუსის დროს ელექტრული ეფექტი რხევით მიმდინარეობს, განწყევით. მას არას დროს არა აქვს მუდმივი განუწყევტელი ხასიათი. თუნდაც გალიზიანება განუწყევტელი იყოს, როგორც, მაგ., გალვანური ელექტროდენი, კუნთის ელექტრული ეფექტი მაინც რხევიანი იქნება და თითო რხევა დაახლოებით იმავე ხანგრძლივობისა იქნება, როგორც ეს თითო ინდუქციური კვებით გაშიწვევა. აქიდან გამომდინარეობს, რომ ტეტანუსური შეკუმშვის დროს აგზნების პროცესი დაწყებული, მაშ., რითმულად მ-მდინარეობს. ელექტრული ეფექტის რხევის რაოდენობა სეკუნდში, ე. ი. აგზნების პროცესის რითმი, დამოკიდებულია როგორც გალიზიანების სიხშირეზე და ინტენსივობაზე, ისე თვით კუნთის ფუნქციურ მდგომარეობაზე (ვედენსკი). აგზნების რითმი მით უფრო დიდია, რაც უფრო ძლიერ და ხშირად მოქმედებს გამალიზიანებელი ძალა. მაგრამ, თუ თანდათანობით ზიუმატებთ ან მოუხშირებთ გამალიზიანებელ ძალას,

აგზნების რითმი მალე ისეთ საზღვარს მიაღწევს, რომლის ზემოთ იგი აღარ აიწევს. რაც გინდ ბევრი უმატოთ ამ ძალას, მოქმედების ელექტროდენი ამ საზღვარს აღარ ასცილდება. ეს საზღვრული აგზნების რითმი დამოკიდებულია კუნთის თავისებურებაზე და მდგომარეობაზე, ამიტომ მას კუნთის საკუთარი რითმი ეწოდება. გაცივებულ ბაყაყის კუნთში საზღვრული ანუ საკუთარი აგზნების რითმი ზამთრობით არ აღეპატება სეკუნდში 150—200; ზაფხულში კი აღწევს 300-ს. თბილისისხლიან ცხოველის კუნთში კი იგი 400-მდე აღწევს (ბერიტაშვილი). საკუთარი აგზნების რითმი მუდამ ნაკლებია დადლილ და გაცივებულ კუნთში, ვინემ შესვენებულსა და თბილში. ერთი სიტყვით, ყველა ის პირობები, რომელნიც ხელს უწყობენ ნივთიერებათა ცვლას, აგზნების ხანგრძლივობას ამცირებენ და ამასთან ერთად აგზნების საზღვრულ რითმს ადიდებენ.



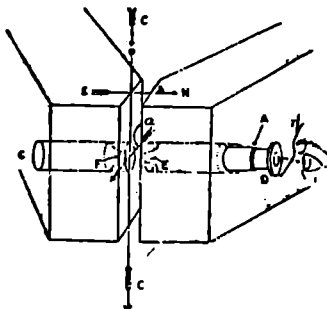
სურ. 10.

კუნთის მექანიკური და ელექტრული ეფექტის ურთიერთობა. ორივე სურათი მიღებულია ბაყაყის დაკუთრებულ კუნთისგან. ელექტრული ეფექტი იწერება ეინთჰოენის სიმის გალვანომეტრის საშუალებით. პირველ სურათზე გალვანომეტრის უერთდება კუნთის ორი სალი ალაგი, მეორეზე კი მხოლოდ ერთი. ამისდა მიხედვით პირველ შემთხვევაში ბიოელექტროდენი ორფაზიანია, მეორეში—ერთფაზიანი (ეორონცოვი).

როგორც ამ სურათზე, ისე სხვა მრავალ სურათზე მოცემულია ბიოელექტროდენის მუდგები, რომლებიც მიღებულია სიმის გალვანომეტრის საშუალებით. ამიტომ საკიროა ამ გალვანომეტრის გაცნობა. სიმის გალვანომეტრი გამოგონილია ჰოლანდელი ფიზიოლოგის ეინთჰოენის მიერ. მის მთავარ მოძრაე ნაწილს წარმოადგენს ენერგიული პლატინის ძაფი ან დავერცხლილი კვარცის ძაფი (რამდენმე მიკრონის სიკე). ეს ძაფი გაბმულია ძლიერი ელექტრომაგნეტის პოლუსებს შუა (სურ. 11) იმისდა მიხედვით, თუ რა მიმართულებით გაივლის ელექტროდენი ამ სიმში, უკანასკნელი გადაიხრება ან ერთ მხარეზე ან მეორეზე.

აგზნების რითმული მიმდინარეობა და აგრეთვე კუნთის უმაღლესი რითმის ოდენობა პირდაპირ დამოკიდებულია აბსოლუტურ რეფრაქტორულ ფაზაზე. აგზნების დროს ანუ აბსოლუტურ რეფრაქტორულ ფაზის დროს გაღიზიანება ეფექტს არ იძლევა. გაღიზიანება ეფექტს იძლევა მხოლოდ შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს აგზნებადი სისტემის აღორძინების პერიოდში. ამიტომ აგზნების იმპულსთა შორის მუდამ უმოქმედობის პაუზა უნდა არსებობდეს, ხოლო უმაღლესი აგზნების რითმი აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზის ხანგრძლი-

ლივობით უნდა განისაზღვრებოდეს. ბაყაყის კუნთში აბსოლუტური ფაზა უახლოვდება 3 სიგმას, ამიტომ უმაღლესი ანუ საკუთარი რითმი არ უნდა იყოს სეკუნდში 300-ზე მეტი. თბილისისხლიან ცხოველების კუნთზე აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა 2,5 სიგმას უდრის, და ამიტომ კუნთის აგზნების უმაღლესი რითმი 400-ს არ უნდა აღემატებოდეს. ამნაირად, თითოეულ განსაზღვრულ შემთხვევაში კუნთის აგზნების უმაღლესი ანუ საკუთარი რითმი დამოკიდებულია აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზის ხანგრძლივობაზე.



სურ. 11.

ვინთოვების სიმის გალვანომეტრის სქემატური, გამოხატულია. E და F—ელექტრომაგნეტის პოლუსები; CC—სიმი; GF—გამანათებელი მიკროსკოპი. DE—საპროექციო მიკროსკოპი.

რადგან სიმი მეტად წვრილია და მოძრაობაც დიდი არ არის, მისი პირდაპირ დანახვა და მოძრაობის გარჩევა დიდ სიძნელეს წარმოადგენს. საჭიროა ზუსტად იყოს განათებული თითონ სიმი და მასთან გადიდებული მისი მოძრაობა. რომ აღვიღად შესაძლებელი იყოს ამ მოძრაობის დაკვირვება, ამისათვის მიავყენებენ სინათლის შუქს საპროექციო ფანრიდან გამანათებელი მიკროსკოპის საშუალებით (CF) და მეორე მიკროსკოპის საშუალებით (DE) კი თავს აღდგენენ ამ სიმის ჩრდილის მოძრაობას. სიმის მოძრაობა მიკროსკოპის საშუალებით შეიძლება გადიდდეს 500-მდე და მეტადაც, თუ რომ სიმის ჩრდილის პროექციას მოვახთვენთ 1—2 მეტრის მანძილზე, რადგან ქსოვილთა ელექტრული ეფექტი საზოგადოდ ძალიან სწრაფად მიმდინარეობს, სულ რამდენიმე სიგმის, ე. ი. სეკუნდის მუთასედის განმავლობაში, ამიტომ შეუძლებელია ასეთი ელექტრული დენი სიმის პირდაპირი დაკვირვებით შესწავლებოდეს. საჭიროა ამ მოძრაობის ავტომატური რეგისტრაცია. ამისთვის ფოტოგრაფულ მეთოდს მიმართავენ. სიმის ჩრდილს საპროექციო ოკულარის საშუალებით მიავყენებენ ფოტოგრაფული აპარატის ნაპარალს. ამ ნაპარალის წინ ავტომატურად მოძრაობს დიდი სისწრაფით ფოტოგრაფული ქაღალდი, რომელზედაც გადაიღება სიმის ჩრდილის მოძრაობა მრუდის სახით. სიმის რბევა იმდენად სწრაფად წარმოებს, რომ ცოტაოდნავ ხანგრძლივი ელექტრული ეფექტის ფოტოგრაფული მრუდე, მაგალითად, გულისა, სრულიად შეფუთადდება ელექტრული სიმის მიმდინარეობას. ხოლო თუ ელექტრული ეფექტი ძალიან სწრაფად მიმდინარეობს, სულ რამდენიმე სიგმას, როგორც, მაგალითად, ჩინხის კუნთის და ნერვის ელექტრული ეფექტია, მაშინ ფოტოგრაფული მრუდე უფრო ხანგრძლივი გამოდის, ვიდრე ელექტრული ეფექტია. ამიტომ ასეთი მრუდეები საკუთარებენ ერთგვარ შესწორებას. ადვილად შესაძლებელია ისე მოვაწყოთ, რომ ფოტოგრაფული აპარატის ნაპარალის წინ მოძრაობდეს სიმის ჩრდილთან ერთად შეყუთვის აღმნიშვნელი მოგრაფის ბოლო, აგრეთვე დროის აღმნიშვნელ კამერტონზე მიმარებული წვრილი მათული. ამნაირ ფოტოგრაფულ სურათს წარმოადგენს სურათი 12, 14, 15, და სხვ.

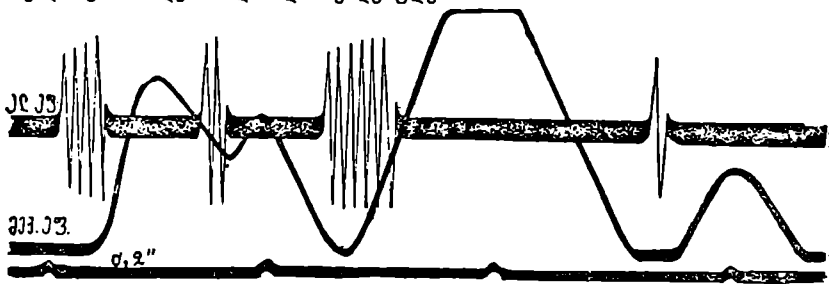
აგზნების გამტარებლობა კუნთის ბოკოში. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, აგზნება არ განისაზღვრება მხოლოდ გაღიზიანებული ადგილით. ის თავისთავად ვრცელდება კუნთის ბოკოში ერთი ადგილიდან მეორეში, ცოცხალი ქსოვილის ამ თვისებას ეწოდება **გამტარებლობა**. მისი სისწრაფე დამოკიდებულია ბევრნაირ პირობებზე, უპირველესად იმაზე, თუ რა ცხოველს ეკუთვნის იგი. ბაყაყის და საერთოდ ცივისისხლიან ცხოველთა კუნთში აგზნება უფრო ნელა ტარდება, ვიდრე ძაღლისა და საერთოდ თბილისისხლიან ცხოველთა კუნთში. ბაყაყის კუნთში მიმდინარე აგზნების სისწრაფე 3—4 მეტრს უდრის, ე. ი. ერთ სეკუნდში 12—13 მეტრს გაივლის (ბერნშტეინი), ადამიანის კუნთში კი 12—13 მეტრს უდრის (პერმანი). გამტარებლობის სისწრაფე დამოკიდებულია აგრეთვე კუნთების თვისებაზე: შინაური კურდღლის თეთრ კუნთში, მაგ., აგზნება გაივლის ერთ სეკუნდში 5—11 მეტრს, წითელ კუნთში კი—3—2,4 მეტრს (კოლრაუზი).

გამტარებლობის სისწრაფე ფუნქციური მდგომარეობის მიხედვითაც მძლავრად ცვალებადობს. რაც უფრო ნაკლებია მისი ტემპერატურა, მით უფრო მცირეა გამტარებლობის უნარი. აგრეთვე რაც უფრო დაღლილია ის, მით უფრო ნაკლებია ეს უნარი. მაგ., ბაყაყის კუნთს რომ 6,5° C ჰქონდეს, მისი გამტარებლობის სისწრაფე 1,4 მ. იქნება; თუ იგი დაეღალეთ, მაშინ ეს სისწრაფე 0,8 მეტრამდე შემცირდება (ბრიუკე). შეიძლება ითქვას, რომ კუნთში ნივთიერებათა ცვლის ხელშემწყობ პირობებში გამტარებლობის სისწრაფე მატულობს, ხოლო მის დამაბრკოლებელ პირობებში გამტარებლობის სისწრაფე კლებულობს.

აგზნება და შეკუმშვა. შეკუმშვა, როგორც მიოფიბრილთა ფიზიურ-ქიმიური ცვლილება, ხდება აგზნების ზეგავლენით. ცხადია, გაღიზიანების გავლენის დროს ჯერ აგზნება წარმოიშობა და შემდეგ შეკუმშვა. აგზნება მუდამ იწყება შეკუმშვის ფარულ პერიოდში და თავდება უფრო ადრე, ვიდრე შეკუმშვა მაქსიმუმს მიაღწევდეს. ამის გამოსარკვევად ჩვეულებრივ მიმართავენ აგზნების ბიოელექტროდენის და მარტივი შეკუმშვის თანადროულ ჩაწერას, როგორც ამას სურ. 10 იძლევა. აგრეთვე აგზნების გავრცელების დროს აგზნება ყუელგან წინ უსწრებს შეკუმშვას. უაგზნებოდ შეკუმშვა არ გავრცელდება. აგზნების ტალღობრივ გავრცელებას მისდევს შეკუმშვის ტალღობრივი გავრცელება. ამიტომ შესაძლებელია შეკუმშვის საშუალებით აგზნების გამტარებლობის სისწრაფე შევისწავლოთ. ჩვენ რომ კუნთის ერთი ბოლო გავაღიზიანოთ, ცხადია, შეკუმშვა და აგრეთვე მის მიერ გამოწვეული დაძაბულობა ჯერ მის მახლობელ ნაწილში აღმოცენდება და შემდეგ დაშორებულში. ამისდა მიხედვით შეკუმშვის ფარული პერიოდი პირველში უფრო ნაკლები იქნება, ვიდრე მეორეში. ამ ფარული პერიოდების განსხვავებიდან და აგრეთვე შესატყვის ადგილთა შორის მანძილიდან ადვილად შეიძლება გამოანგარიშებული იყოს აგზნების გავრცელების სისწრაფე.

ტეტანუსური შეკუმშვის დროს, როგორც ზევით აღვნიშნეთ, აგზნების პროცესი მრავალჯერ მეორდება. ამისგან არის დამოკიდებული ის ნიშანდობლივი მოვლენა, რომ ტეტანუსური შეკუმშვის დროს კუნთი გაცილებით მეტად მოკლდება, ვიდრე მარტივი შეკუმშვის დროს. ერთი აგზნების იმპულსი არ არის

საკმარისი შეკუმშვადი ნივთიერების მაქსიმალური შემოკლებისათვის. ეს ნივთიერება არ უპასუხებს ერთი აგზნების ზეგავლენით წარმოშობილი მკაფიო ნივთიერების მოკმედებას მთელი თავისი შესაძლებლობით. რაც უფრო მეტია მკაფივითა ზეგავლენა, მით უფრო მეტია კუნთის შეკუმშვა. ამ მკაფივითა რაოდენობა ერთი აგზნების პროცესის შემდეგ უფრო ნაკლებია, ვიდრე ორი ზედიზედ მომდევნო აგზნებისას, ორის შემდეგ ნაკლებია, ვიდრე სამი აგზნებისას და ა.შ. ამიტომაც შეკუმშვა მით უფრო მეტი ინტენსივობით წარმოებს, რაც უფრო მეტჯერ იმოქმედა აგზნებამ. როდესაც შეკუმშვა მაქსიმუმს მიაღწევს, ამის შემდეგ აგზნების იმპულსთა განმეორება შეკუმშვის სიმაღლეს აღარ მოუმატებს, მას მხოლოდ დააგრძელებს. მშვენიერ ილუსტრაციას იძლევა სურ. 12, რომელიც გამოხატავს კატის კუნთის შეკუმშვის რღენობას აგზნების იმპულსთა სხვადასხვა რაოდენობიდან დამოკიდებულებით.



სურ. 12.

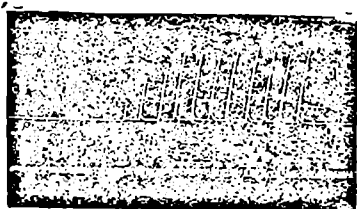
ელექტრული და მექანიკური ეფექტის ურთიერთობა მოკლე ტეტანუსურ გაღიზიანებათა დროს. ზემო მრუდე აგზნების ბიოელექტროდენს აღნიშნავს; მისი თითოეული რბევა თითო აგზნების პროცესს შეესატყვისება. ქვემო მრუდე შეკუმშვას აღნიშნავს; თითოეული მისი რბევა შეფარდება მის წინ მიმდინარე აგზნების იმპულსთა ჯგუფს. როდესაც მხოლოდ ერთი აგზნების იმპულსია, მაშინ შეკუმშვა მინიმალურია, როდესაც ორი იმპულსი მცირე ინტერვალით (0,01 სეკ.) ზედიზედ წარმოებდა, შეკუმშვა უფრო მეტია; 4 იმპულსის ზედიზედ წარმოებისას შეკუმშვა კიდევ უფრო მეტია; ბოლო როდესაც იმპულსთა რიცხვი 6 უდრიდა, მაშინ შეკუმშვა მაქსიმალური იყო. სულ ქვემო ხაზი აღნიშნავს დროს სეკუნდის მეზუთეობით (ბერეტაშვილი).

აგზნებადობის ცვალებადობა აგზნების შედეგად. როგორც მე-9 სურათზეა მოცემული; აგზნების დროს აბსოლუტურ რეფრაქტორულ ფაზას აქვს ადგილი, ე. ი. ამ დროს აგზნებადობა 0-ს უდრის. ეს იქიდან ჩანს, რომ აგზნების დროს ახალი გაღიზიანება ეფექტს არ იძლევა; არსებულ აგზნებას არც აძლიერებს და არც აგრძელებს. აგზნების დამთავრების შემდეგ იწყება შეფარდებული რეფრაქტორული ფაზა, ე. ი. აგზნებადობა აღორძინებას იწყებს და თანდათანობით ნორმას უბრუნდება. ამ დროს ყოველი ახალი გაღიზიანება ახალ აგზნებას იძლევა, მაგრამ ნაკლები ინტენსივობით, მით უფრო ნაკლები, რაც უფრო მცირე დრო გავიდა აგზნების შემდეგ. ამასთან, ამ დროს რომ აგზნება გამოვიწვიოთ—უფრო მეტი გაღიზიანებაა საჭირო, ვიდრე სხვა დროს.

მით უფრო მეტი, რაც უფრო ნაკლები დრო გავიდა აგზნების შემდეგ, რაც უფრო ნაკლები აღორძინება მოხდა. აგზნების გამტარებლობაც ამ ფაზაში ნორმაზე ნაკლებია. როცა შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა ნორმას უბრუნდება, ის ამაზე არ ჩერდება. ამის შემდეგ აგზნებადობა ნორმას აჭარბებს. როგორც სურ. 8 გვიჩვენებს, სწორედ ამ დროს იზოქრონული აღდგენა უმაღლეს ხარისხს აღწევს. სეკუნდის რამდენიმე მეათედის განმავლობაში აღმატებული აგზნებადობა ნორმას უბრუნდება. აღმატებული აგზნებადობა იმაში გამოიხატება, რომ მის ხანაში ახალი აგზნების გამოსაწვევად უფრო ნაკლები გამაღიზიანებელი ძალაა საჭირო, ვიდრე პირველ აგზნებამდე იყო. ამას გარდა, ამ დროს გამოწვეული ახალი აგზნების პროცესი უფრო მეტი ინტენსივობისაა, ვიდრე პირველი აგზნება იყო. აგზნებასთან დაკავშირებით გამოწვეული იზოქრონული მდგომარეობა თანდათან თავისთავად გადადის პეტეროქრონულ მდგომარეობაში, ვინაიდან აგზნებადი სისტემის სხვადასხვა ნაწილაკის ფუნქციური მდგომარეობა სხვადასხვა არის და ამიტომ მათი დაშლა-აღდგენის პროცესი სხვადასხვა ხანგრძლივობით უნდა წარმოებდეს. ამასთან ერთად აგზნებადობაც ნორმას დაუბრუნდება.

აგზნებადობის მომატება სუბმინიმალური გაღიზიანების საპასუხოდ. გაღიზიანება იწვევს აგზნებადობის მომატებას არა მარტო აგზნების აღმოცენების გამო, არამედ აგრეთვე იმ შემთხვევაშიც, როდესაც გაღიზიანება ცოტა მცირეა და ამიტომ აგზნებას არ იწვევს. ასეთი გაღიზიანების სწრაფად განმეორებისას აგზნებადობა იმდენად მატულობს, რომ აღებული სუბმინიმალური გაღიზიანება მოქმედი ხდება, ე. ი. იგი აგზნების გამოწვევას იწვევს. როგორც უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, ამ მოვლენას სუმაციას უწოდებენ (შტეინაზი). ამ გზით გამოწვეული აგზნებადობის მომატება ნიშანდობლივად განიჩნევა იმ მომატებისგან, რომელსაც თავიდანვე მოქმედი გაღიზიანება იწვევს. უკანასკნელ შემთხვევაში აგზნებადობა მატულობს მთელ კუნთში შედეგად აგზნების გავრცელებისა მთელ კუნთში. სუბმინიმალური გაღიზიანებისას კი აგზნებადობა მხოლოდ გაღიზიანების ალაგას მატულობს. ამასთან ეს ხდება მაშინვე გაღიზიანების წარმოებისას რეფრაქტორული ფაზების უარსებობის გამო. ეს აგზნებადობის მომატება, ალბათ, პირობადებული უნდა იყოს იმ ქიმიური და ფიზიკური ცვლილებებით, რომელსაც გაღიზიანება იწვევს კუნთის უჯრედის შემადგენლობაში. აღმატებული აგზნებადობა კუნთის აგზნებადი სისტემის თითოეული სუბმინიმალური გაღიზიანების შემდეგ კარგა ხანს გრძელდება, ზოგჯერ რამდენიმე სეკუნდს, როგორც, მაგ., სურ. 13 გვიჩვენებს.

ჩვეულებრივ, როდესაც მინიმალური გაღიზიანება სწრაფად ზედიზედ მეორდება, ადგილი აქვს როგორც სუმაციის მოვლენას, ისე აგზნებადობის მომატებას აგზნების გამო. სახელობრ, კუნთის მინიმალური გაღიზიანების დროს კუნთის ბოკოთა გარეგანი ფენები აგზნებაში მოდიან, ამიტომ აქ აგზნება მატულობს აგზნების შედეგად აგზნებადობის სისტემის აღდგენის დამთავრებისას; ხოლო ბოკოების შიგნითა ფენებზე გაღიზიანება სუბმინიმალურად მოქმედებს. აქ აგზნებადობა მატულობს ელექტროდენის ფიზიკურ-ქიმიური გავლენის გამო. გაღიზიანების რამდენიმე განმეორებისას ეს შიგნითა ფენებიც აგზნებაში მო-



სურ. 13.

სუმაციის მოვლენა ქუნთში. ღიზიანდება პირდაპირ ქუნთი სუბმინიმალური ინდუქციის კვებით თითოეულ 5 სეკუნდში. წერტილები იმ მომენტს უჩვენებენ, როდესაც გაღიზიანებამ ეფექტი არ გამოიწვია. ცხადია, როცა შეკუმშვა არ დაიწერა, მაშინ არც აგზნება იყო დრო სეკუნდობით აღინიშნება (კ ე მ ბ რ ე ი).



სურ. 14.

აგზნებადობის მომატება ცენტრალური გაღიზიანების დროს. ბაყაყის ნახევრად-მეცნიერი ქუნთი. ქუნთი ღიზიანდება სეკუნდში ოც-ოც ჩაკეტვის და გალების ინდუქციის კვებით. აღინიშნება აგზნების ბიოელექტროდური სიხის გაღიზიანების საშუალებით. ბიოელექტროდებს იძლევა როგორც გალების, ისე ჩაკეტვის კვება. პირველი კვებები იძლევიან სულ მცირე ეფექტს (A), მაგრამ განმეორებისას ეფექტი სწრაფად იზრდება და, ბოლოს, მაქსიმალურს აღწევს (B). ელექტროგრამა B წარმოადგენს A-ს გაგრძელებას ცოტაოდენის გამოშვებით. ელექტროგრამა B კვებთან სწრაფი-ზომიერი ტალღობრივი ხაზი აღინიშნავს დროს სეკუნდის მესვდობით (ბ ე რ ი ტ ა შ ე ი ლ ი).

ღიან. როგორც ერთი, ისე მეორე გარემოების წყალობით ქუნთის ეფექტი ძალიან სწრაფად ძლიერდება. სურ. 14 იძლევა ამათი ეფექტს.

ურთიერთდამოკიდებულება აგზნებადი სისტემის რაოდენობასა, აგზნებადობასა, აგზნებასა და გატარებლობას შორის. ჩვენ ზემოთ დაინახეთ, რომ აგზნების ინტენსივობა, აგზნებადობის ხარისხი და გამტარებლობის სისწრაფე პირდაპირ დამოკიდებულია აგზნებადი სისტემის რაოდენობაზე. რაც უფრო მე-

ტია ეს სისტემა, მით უფრო მაღალია აგზნებადობა, მით უფრო ინტენსიურია აგზნების პროცესი და მით უფრო სწრაფად გატარდება იგი. ამას გარდა ცნობილია, რომ კუნთის ბოქსებში აგზნებადობა ყველაზე უფრო მეტია ნერვული დაბოლოების ადგილებში, სადაც უფრო მეტადაა განვითარებული აგზნებადი სისტემის სტრუქტურული ნაწილი. აქვე აგზნების პროცესიც უფრო მეტია (ბერიტაშვილი). ამ ფაქტებიდან ჩვენ დავასკვნით, რომ აგზნებადი სისტემის რაოდენობა წარმოადგენს მთავარ ფაქტორს, რომლისგანაც არის დამოკიდებული ცოცხალი სისტემის ყველა ფუნქციური მოვლენა. მაშას, აგზნებადობის ხარისხი, აგზნების ინტენსივობა და გამტარებლობის სისწრაფე აგზნებადი სისტემის რაოდენობის ფუნქციას უნდა წარმოადგენდენ.

6. დადლილობა.

ზოგადი ცნება. კუნთს არ შეუძლია მუდმივად იმუშაოს ყოველნაირ პირობებში. განსაზღვრულ პირობებში კუნთის მუშაობა თანდათანობით სუსტდება. კუნთის მუშაობის შეწყობა და, ბოლოს, სრული მოსპობა ხანგრძლივი მოქმედების გამო იწოდება დადლილობად. კუნთის მოქმედების დროს ორგანიზმი პროცესი წარმოებს. ერთია აგზნების პროცესი, მეორე კი — შეკუმშვის პროცესი. როგორც ერთი, ისე მეორე პროცესი არ შეიძლება მუდმივად წარმოებდეს. თუ ჟანგბადი და საკვები ცილოვანი ნივთიერება გამოიღია, ამას მოჰყვება პირველ ყოვლისა აგზნების პროცესის დასუსტება. შეკუმშვის შემცირება მეორადი მოვლენა იქნება, როგორც შედეგი აგზნების დასუსტებისა. თუ კიდევ ფოსფაგენი ან ნახშირწყალი გამოიღია, მაშინ მხოლოდ შეკუმშვის უნარი მოისპობა. აგზნების პროცესზე ფოსფაგენის და ნახშირწყლების გამოლევა თავისთავად არ იმოქმედებს. აქიდან ცხადად გამომდინარეობს, რომ ხანგრძლივი მოქმედების დროს შეკუმშვის შემცირება არ შეიძლება მიეწეროს უსათუოდ ცოცხალი აგზნებადი სისტემის დადლილობას. ის შეიძლება იყოს გამოწვეული ფოსფაგენის ან ნახშირწყლების გამოლევის გამო. ამიტომ შეკუმშვის დასუსტება ხანგრძლივი მოქმედების დროს არ შეიძლება ჩაითვალოს კუნთის დადლილობის ნამდვილ გამომხატველად. კუნთის დადლილობა წარმოადგენს მხოლოდ აგზნებადი სისტემის ფუნქციას და მისი მართებული გამომხატველი მხოლოდ აგზნების პროცესის დასუსტება უნდა იყოს (ბერიტაშვილი).

დადლილობის პირობები. აგზნებადი სისტემის აღორძინება აგზნების შემდეგ წარმოებს სხვადასხვა საკვებ ნივთიერებათა და ჟანგბადის მარაგიდან. ამ მარაგს კუნთი ღებულობს სისხლიდან თითოეულ მომენტში განსაზღვრული რაოდენობით. ცხადია, კუნთს შეუძლია იმოქმედოს ხანგრძლივად და დაუსუსტებლად მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ ის რეგულარულად მიიღებლობს აღნიშნულ ნივთიერებათ. წინააღმდეგ შემთხვევაში კუნთის აგზნება თანდათან შესუსტდება და, ბოლოს, მოისპობა კიდევ. ცნობილია, რომ ცოცხალ ორგანიზმში სისხლის მიმოქცევის სრული დაცვისას კუნთის მოქმედება შეიძლება სრულიად

დაუღლელად წარმოებდეს მრავალი საათის განმავლობაში (პოლიგერი, ბერიტაშვილი); სისხლის მიმოქცევის სრულ მოსპობისას, როდესაც ჟანგბადის მარაგი განისაზღვრება მხოლოდ იმით, რაც ჩარჩა კუნთში სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტის შემდეგ, კუნთი შეიძლება დაიღალოს სულ რამდენიმე სექუნდის განმავლობაში, როგორც ამას, მაგ., სურ. 12 იძლევა. ამნაირად, ჟანგბადის და საკვები ნივთიერებების გამოღევა კუნთის დაღლილობის მთავარ პირობას წარმოადგენს.

დაღალის მეორე მთავარ პირობას ეკუთვნის უჯრედში სხვადასხვა ნივთიერებათა ცვლის და დაწვის ნაყოფთა დაგროვება. აგზნებადი სისტემის დაშლა-ალორძინებას მოსდევს სხვადასხვა ცილოვანი ნივთიერების დაშლის პროდუქტების აღმოცენება. როგორც კრეატინი, ჰიპოქსანტინი, ნუკლეინის მჟავა, ფოსფორის მჟავა და სხვ. გლიკოგენის ჰიდროლიზურ დაშლას და დაწვას მოსდევს რძის მჟავასი და ნახშირმჟავას გამოყოფა; ფოსფაგენის დაშლას კი -- კრეატინის და ფოსფორმჟავას წარმოშობა. ამ დაშლა-დაწვის ნაყოფთაგან ბევრი ისე მოქმედებს აგზნებად ნივთიერებაზე, რომ მის მოქმედებას ასუსტებს, რადგან ამ ნაყოფთა გავლენით აგზნებადი სისტემის ალორძინება აგზნების შემდეგ ძნელი ხდება. ეს იწვევს აგზნებადი სისტემის შემცირებას და ამასთან ერთად მის აგზნებადობის დაწევას. ასეთ მომშხამველ ნაყოფს ეკუთვნის უპირველესად ფოსფორმჟავა და რძის მჟავა. ამის შესახებ არსებობს პირდაპირი დაკვირვებაც. სახელობრ, იყო ნაჩვენები, რომ უჟანგბადო ატმოსფეროში კუნთის მოქმედების უნარი უფრო ნაკლებია, ვიდრე უჟანგბადო რინგერის ხსნარში, როდესაც რძის და ფოსფორმჟავას შესაძლებლობა აქვს დიფუზიის საშუალებით კუნთიდან გარეთ გამოვიდეს.

გამოთქმული იყო აზრი, ვითომ კუნთში მოქმედების დროს ერთგვარი დაღლილობის გამოწვევი ტოქსინი მუშავდებოდეს. სპეციალური ცდებიც იყო გაკეთებული ამის დასამტკიცებლად (ვეიხარდტი). მაგრამ ეს აზრი არ გამართლდა. მართალია, დაღლილი კუნთის ექსტრაქტი რომ საღ ცხოველს შეუშხაპუნოთ, იგი დაღლილობის ნიშანს იჩენს: მაგ., ტემპერატურა აიწევს. მაგრამ სწორედ ასეთივე თვისება აქვს სრულიად დაუღლელი კუნთის ექსტრაქტსაც (არონოვიჩი, დალი).

რომ საერთოდ ნივთიერებათა ცვლის და დაწვის ნაყოფთა მომშხამველი მოქმედება კუნთის დაღლილობის ერთერთ პირობას წარმოადგენს, ეს ასეთი მართალი ცდით შეიძლება დამტკიცდეს. ორგანიზმიდან ამოკრილი კუნთი ჯერ რომ დაეღალოთ უმოქმედობამდე და მერე სისხლის მილის საშუალებით გავატაროთ კუნთში ფიზიოლოგიური ხსნარი და მით გავწმინდოთ ნივთიერებათა ცვლის ნაყოფთაგან, ეს დაღლილობას მნიშვნელოვნად შეამცირებს: კუნთი იბრუნებს მოქმედების უნარს, თუმცა საკვები ნივთიერება და ჟანგბადი სრულიადაც არ იყო მომატებული (რანკე). ამნაირად, სრულიად გარკვეულად ჩანს, რომ ნივთიერებათა ცვლის ნაყოფთა დაგროვება კუნთის უჯრედებში და მათი მომშხამველი მოქმედება კუნთის აგზნებად სისტემაზე აგრეთვე წარმოადგენს დაღლილობის ერთერთ მთავარ პირობას.

აგზნების ცვალებადობა დაღალვის დროს.
 აგზნების პროცესი დაღალვის დროს შემდეგნაირად იცვლება: მისი ინტენსივობა კლებულობს, ხანგრძლივობა კი მატულობს. ამას ჩვენ შევიტყობთ ბიოელექტროდენის ცვალებადობიდან (სურ. 15). ასეთი ცვალებადობა აგზნების პროცესს მუდამ გაღიზიანების დასაწყისიდანვე არ ემჩნევა. ხშირად თავდაპირველად აგზნების ინტენსივობა მატულობს, როგორც შედეგი აგზნებადობის მომატებისა (შოენლეინი, ბერიტაშვილი). დაღლილობისას ხანგრძლივდება აგზნებადი სისტემის აღორძინების პროცესი. ამიტომ დაღლილობის შემდეგ ნორმული აგზნების მისაღებად მით უფრო მეტი დასვენების პაუზა არის საჭირო, რაც უფრო დაღლილია კუნთი.

მარტივი შეკუმშვის ცვალებადობა დაღალვის დროს. მარტივი შეკუმშვა დაღალვის დროს განიცდის ისეთსავე ცვლილებას როგორც აგზნება: მისი ხანგრძლივობა მატულობს, ინტენსივობა კლებულობს. მარტივი შეკუმშვის ცვალებადობას შემდეგნაირად შეისწავლიან: აღიზიანებენ კუნთს ზედიზედ თითოჯერ 1 — 5 სეკუნდში და წერენ შეკუმშვის მრუდეს სწრაფმოტორიალე კიმოგრაფზე (სურ. 16). ტეტანუსურ გაღიზიანებისას კუნთის დაღლილობა შეკუმშვაზე შემდეგნაირად მოქმედებს. ტეტანუსური შეკუმშვა ჯერ თანდათანობით მცირდება, ბოლოს სრულიად ისპობა; ზოგჯერ იგი მერყეობას იწყებს, მეტადრე სუსტი ინტენსივობით გაღიზიანებისას: დროდადრო ხან სუსტდება, ხან ძლიერდება. ასეთ შეკუმშვას კლონურს უწოდებენ.

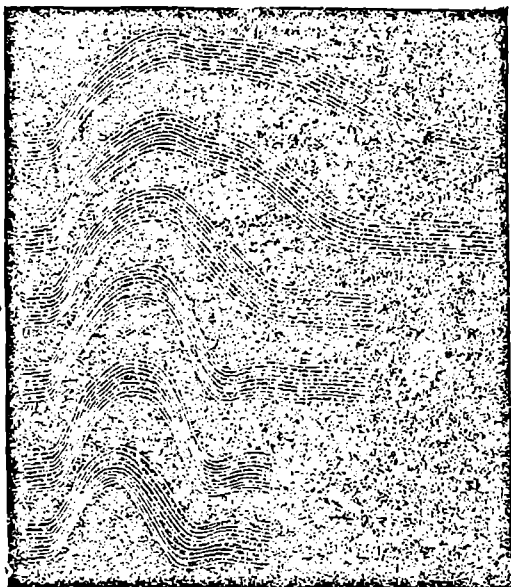
როგორც განვიხილეთ, შეკუმშვა არ გამოხატავს პირდაპირ აგზნების პროცესს. ამიტომ არ შეიძლება მარტივი შეკუმშვის ცვალებადობა პირდაპირ აგზნების ცვალებადობას მიეწეროს. ამის გამო ეს საკითხი სპეციალურ გარკვევას საჭიროებს. მარტივი შეკუმშვის სიმაღლის შემცირება უეჭველია პირობადებული უნდა იყოს სხვათა შორის აგზნების



სურ. 15. კუნთის ელექტრული ემპიტის ცვლილება დაღლილობის დრო. ბაჟაის კანტუსა კენი ლიზინდება 50-ჯერ წუთში. ელექტროდების დაწყებისას თითოეული ელექტრული ემპიტ გრძელდება 0,01 სეკ., ბოლოში კი 0,015-მდე. რეგისტრაცია ეინტოპენის გალვანომეტრით (ბერიტაშვილი).

ინტენსივობის შემცირებით. ეს პირდაპირი ცდებიდან ჩანს. შეკუმშვა და ბიოელექტროდენი რომ ერთად შევისწავლოთ, ნათლად დავინახავთ, რომ ბიოელექტროდენის შემცირებასთან ერთად მცირდება შეკუმშვაც. მაგრამ ამავე ცდებიდან ჩანს, რომ აღნიშნული ცვალებადობა შეკუმშვისა და ბიოელექტრო-

დენისა ბოლომდე ასე პარალელურად არ მიმდინარეობს. დაღლილობის გაღრმავებისას შეკუმშვა უფრო მეტად კლებულობს, ვიდრე ბიოელექტროდენი. ბოლოს, პირველი სავსებით ისპობა მაშინ, როდესაც მეორე ჯერ ისევ გაძლიერებულად წარმოებს (ბ რ ი უ ე ე).



სურ. 16.

კუნთის მექანიკური ეფექტის ცვლილება დაღლილობის გამო. I ჯგუფი გეიზენბის კუნთის ხორმალურ შეკუმშვებს. II, III და სხვ.— დაღლილობის თანდათანობითს განვითარებას. მოყვანილ ჯგუფებში შეკუმშვის ხანგრძლივობა თანდათან მატულობს, ხოლო ინტენსივობა თითქმის ერთიდაიგივეა; გაღიზიანება რომ კვლავ გაგრძელებულიყო, ინტენსივობა შემცირებას იწყებდა (რ ო ლ ე ტ ი).

აღნიშნული დამოკიდებულება შეკუმშვის დასუსტებისა გლიკოგენის გამოლევაზე გამოყვანილ იქნა ამოკრილ კუნთებზე ნივთიერებათა ცვლის შესწავლიდან ანდა ისეთ ცდებიდან, სადაც არ იყო მთლიანად დაცული ნივთიერებათა ცვლის ნორმული მსვლელობა. სულ უკანასკნელი გამოკვლევებით სრულიად ნორმულ პირობებში კუნთის დაღალვა ისე ხდება, რომ გლიკოგენის რაოდენობა კუნთში არსებითად არ იცვლება (მო გ ო ბ ე ი, კ ო ბ ა ი ა შ ი), და არც რძის მჟავას ჩვეულებრივი შემადგენლობა (ბ ი უ რ გ ი). მაშ., სრულიად საღ ო რ გ ა ნ ი ზ მ შ ი ნ ი ვ თ ი ე რ ე ბ ა თ ა ც ე ლ ის ნ ო რ მ უ ლ მ ს ვ ლ ე ლ ო ბ ა ს შეკუმშვის უნარის შემცირება დაღალვის დროს არ უნდა იყოს დამოკიდებული რძის მჟავას დაგროვებაზე ანდა გლიკოგენის გამოლევაზე. ამის მთავარი მიზეზი სულ სხვა რამ გარემოება უნდა იყოს.

ადვილად გასაგებია მარტივი შეკუმშვის გახანგრძლივება დაღლილობის დროს. ის, რასაკვირველია, არაა დამოკიდებული აგზნების გახანგრძლივებაზე. უკანასკნელი მატულობს მხოლოდ რამდენიმე სიგმით, როდესაც შეკუმშვა გრძელდება სეკუნდის ერთი მეათედთან რამდენიმე სეკუნდამდე. ასეთი გაგრძელება შეადგენს პირობას ნივთიერებათა ცვლისა და დაწვის მეშვეობით მოქმედებით შემკუმშველ ნივთიერებაზე. ცნობილია აგრეთვე, რომ, როდესაც რძის მეშვეობით არ არსებობს ისეთი დიდი რაოდენობით, რომ პირდაპირ შეკუმშვა გამოიწვიოს, იგი აპირობადებს გაღიზიანების საპასუხოდ გამოწვეული შეკუმშვის გაგრძელებას.

კუნთის დაღალვა მამოძრავებელი ნერვის საშუალებით. მამოძრავებელი ნერვის ხანგრძლივი ტეტანუსური გაღიზიანება აგრეთვე იწვევს კუნთის მოქმედების დასუსტებას და მერე შეწყვეტას. ეს მოვლენა არაა დამოკიდებული ნერვის დაღლილობისაგან. ნერვის დაღალვა გაცილებით ხანგრძლივი მოქმედებისას ხდება, ვიდრე კუნთისა.

მაგრამ კუნთის მოქმედების დასუსტება ნერვის საშუალებით არაა გამოწვეული კუნთის აგზნებადი სისტემის აბსოლუტური დაღალვითაც. მიუხედავად კუნთის აბსოლუტური დაღალვისა ნერვის საშუალებით, კუნთს მაინც აქვს შენარჩუნებული აგზნებისა და შეკუმშვის უნარი: პირდაპირ გაღიზიანებას ის შეკუმშვით უპასუხებს. მაგრამ ეს ეფექტი არის სუსტი და კუნთის დაღლილობის ყველა ნიშნებით, მაშ., კუნთი განიცდის შედარებით დაღალვას. ეს სხვათა შორის იქიდან ჩანს, რომ ნერვული დაღალვის დროს კუნთის აგზნებადობა კლებულობს. აი სწორედ ამ გარემოებით უნდა აიხსნას ზემოაღნიშნული მოვლენა, რომ ნერვული მოქმედება ისპობა, თუმცა კუნთს შეკუმშვის უნარი კიდევ აქვს. სახელდობრ, მოქმედ კუნთში განუწყვეტელი ფოსფორის და რძის მეშვეობით გაელენით უნდა იწამლებოდეს კუნთის აგზნებადი სისტემა მეტადრე ნერვის დაბოლოების ფარგალში, სადაც აგზნების პროცესი უფრო მძლავრად წარმოებს, სადაც შეკუმშვის პროცესიც უფრო მძლავრია. ამის გამო ნერვულ ფარგალში კუნთის აგზნებადი სისტემის აგზნებადობის ხარისხი იმდენად ეცემა, რომ ძნელდება ნერვული აგზნების გადასვლა კუნთზე: ალბათ, ნერვული დაბოლოების აგზნების ბიოელექტროდენი იმდენად სუსტდება, რომ ის ვეღარ ახერხებს კუნთის აგზნებადი სისტემა გააღიზიანოს. ამნაირად, ნერვის გაღიზიანებით არ წარმოებს კუნთის აბსოლუტური დაღალვა. თუ კუნთის შეკუმშვა ისპობა ხანგრძლივი გაღიზიანების შემდეგ, ეს უნდა იყოს დამოკიდებული კუნთში აგზნებადობის შემცირებაზე, რის გამოც კუნთი აღარ იგზნება ნერვული იმპულსების გავლენით.

კუნთის დაუღლეად მოქმედება. ნორმულ პირობებში, როდესაც კუნთი სისხლიდან განუწყვეტლად მიიღებლობს საკვებ-საშუაშე მასალას, დაღლილობა ვითარდება უფრო ხანგრძლივი მოქმედებისას, ვიდრე სისხლის მიმოქცევიდან გამოყოფილ კუნთში. უკანასკნელ შემთხვევაში დაღლილობა გაცილებით მალე ვითარდება. ასე ხდება არა მარტო იმიტომ, რომ კუნთს არ მოეპოვება საკმარისი მასალა ხანგრძლივი მოქმედებისათვის და არც შეუძლია გარედან მიიღოს იგი, არამედ

აგრეთვე იმიტომაც, რომ კუნთში გროვდებიან ცვლის და დაწვის პროცესთა ნაყოფნი. ნორმულ პირობებში ეს ნაყოფნი ან გადამუშავდებიან უზნებელ ნივთიერებად, ანდა იწმინდებიან კუნთიდან განუწყვეტელი სისხლის დენით. სწორედ იმ მიზეზით, რომ კუნთი ლებულობს სისხლიდან განუწყვეტლად საყვებ-საწვავ მასალას და აძლევს მას ნივთიერებათა ცვლის და წვის ზედმეტ ნაყოფთ, კუნთს შეუძლია განსაზღვრულ პირობებში განუწყვეტლად და დაუღლელად იმოქმედოს. ფიქრობდნენ, რომ კუნთი ყველა პირობაში დაიღლება, რომ ამ მხრივ ის არსებითად განირჩევა ნერვისაგან. მაგრამ დღეს დამტკიცებულად უნდა ჩაითვალოს, რომ კუნთსაც შეუძლია იმოქმედოს მუდმივად და დაუღლელად. ასეთი დაუღლელი მუშაობა კუნთს შეუძლია როგორც მარტივი შეკუმშვის სახით, ისე ტეტანუსურით, როგორც მცირე დასასვენებელი პაუზის დაშვებით, ისე უპაუზოდ, დაუსვენებლად (ბერეტაშვილი). რომ კუნთის მუშაობა განუწყვეტლად წარმოებდეს, ორ გარემოებას უნდა მიეცეს მთავარი ყურადღება:

1. კუნთი არ უნდა იკუმშებოდეს მაქსიმალურად, ე. ი. მისი შეკუმშვა უნდა იყოს სუბმაქსიმალური: შეკუმშვის ოდენობა მაქსიმალურზე ნაკლები უნდა იყოს ერთი მეოთხედით ან ერთი მეხუთედით.

2. კუნთი არ უნდა იყოს ზედმეტად დატვირთული. რაც უფრო ნაკლებია კუნთის აბსოლუტური ძალა, ე. ი. ის რაოდენობა ტვირთისა, რომელიც კუნთს შეუძლია. ასწიოს, მით უფრო მცირე უნდა იყოს ის ტვირთი, რომლითაც კუნთს შეუძლია იმოქმედოს დაუღლელად. ამნაირად, თუ კუნთი სუბმაქსიმალურად იკუმშება და არაა ზედმეტად დატვირთული, მას შეუძლია დაუღლელად ხანგრძლივი მოქმედება აწარმოოს.

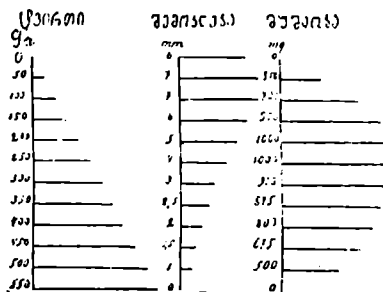
საგულისხმოა, რომ, თუ კუნთის დაღლილობას სრულიად დაუზიანებელ ორგანიზმში შეისწავლიან, ყველა პირობაში თავდაპირველი მაქსიმალური შეკუმშვა მხოლოდ მცირდება რამდენიმე სეკუნდის განმავლობაში ერთ ოდენობამდე და მერე ამ ოდენობაზე ჩერდება საბოლოოდ მრავალი საათის განმავლობაში სრულიად უცვლელად (პოლიგერი). თანახმად ჩვენი ლაბორატორიის დაკვირვებისა, სრული ტეტანუსური გაღიზიანების ხმარების დროსაც ნორმული კუნთი საბოლოოდ არ დაიღლება 10 — 13 საათის განმავლობაში (ზაქარაია).

კუნთების დაღალვა შრომის დროს. ადამიანის დაღალვა მუშაობის დროს, ანდა არმშეღებში შინაური თუ გარეული ცხოველისა, არაა დამოკიდებული ყველა პირობებში თვით კუნთოვანი სისტემის დაღალვაზე. მართალია, დაღლილობისას კუნთების მოქმედება მცირდება, მაგრამ ეს მოვლენა განსაზღვრულ პირობებში პირობადებულია პირველ ყოვლისა ნერვული მექანიზმების დაღლილობით, იმ ნერვული მექანიზმების, რომლებიც კუნთების მოძრაობას განაგებენ. მხოლოდ მძლავრი ფიზიკური მუშაობისას დაღლილობის მიზეზი თვით კუნთების მოქმედების დასუსტებაა, ე. ი. თვით კუნთების დაღლილობა. მეტადრე დიდი მნიშვნელობა აქვს ნერვული სისტემის დაღალვას კვალიფიციური შრომის დროს. დღიური შრომის დროს რომ შრომის ნაყოფიერების დაცემას აქვს ადგილი, ეს მოვლენა, რაც გამოიხატება წუნის გახშირებაში, პროდუქციის შემცირებაში, დამოკიდებულია პირველ ყოვლისა თავის და ზურგის ტვინის ავტომატური ნერვული მექანიზმების დაღლილობისაგან. მხოლოდ ხანგრძლივი და მძლავრი ფიზიკური

მუშაობის დროს იღლება აგრეთვე მომუშავე კუნთებიც. სუბიექტურად კუნთის დაღლილობა შეიგრძნება კუნთებში დაძაბვის და ტკივილის გრძნობით; ეს, ალბათ, იმაზეა დამოკიდებული, რომ დაღლილ კუნთში გაძლიერებული ფიზიკურ-ქიმიური ცვლილებები წარმოებს და ეს ცვლილებები აღიზიანებენ კუნთებში არსებულ რეცეპტორებს ანუ მგრძნობიარე ნერვების დაბოლოებებს.

7. კუნთის მუშაობა.

ზოგადი ცნება. კუნთის მექანიკური მუშაობა განიზომება მის მიერ აწეული ტვირთის ოდენობის განამრავლით მისივე შემოკლების ოდენობაზე, ე. ი. საზომი ისეთივეა, როგორც ფიზიკაში. ჩვეულებრივ ამ მექანიკური მუშაობის მიმართ კუნთს ერთი შესანიშნავი თვისება აქვს: ტვირთის თანდათანობითი გადიდებათ შემოკლება ჯერ ცოტაოდნად მატულობს, მერე მცირდება, მაგრამ შემცირება უბრალო პროპორციით



სურ. 17. უოლერის დიაგრამა.

არხდება. კუნთის შეკუმშვის შემცირება უფრო ნაკლებ მნიშვნელოვანია, ვინემ ტვირთის გადიდება (ფიკი). თანახმად ამისა ტვირთის მომატებისას მუშაობა ჯერ მატულობს, ხოლო მერე თანდათან კლებულობს. რომელიმე დიდი ტვირთის დროს მისი მუშაობა ნულს უდრის (გებერი). სურ. 17 იძლევა უოლერის დიაგრამას, რომელიც გვიჩვენებს, თუ რა დამოკიდებულება აქვს ბაყაყის კუნთის მუშაობას ტვირთის ოდენობასთან. ამ სურათის პირველი სვეტის ხაზები გვიჩვენებს ტვირთის რაოდენობას გრამებით, მეორე სვეტის ხაზები—კუნთის შემოკლებას მილიმეტრებით, მესამის ხაზები—მუშაობას გრამმილიმეტრებით. ზემოაღნიშნული კუნთის თვისებაში გამოიხატება საკუთარი მუშაობის თვითმოწესრიგების უნარი.

ამ მექანიკური მუშაობის ცვალებადობას ტვირთის მიხედვით საფუძვლად უდევს განსაზღვრული ფიზიოლოგიური პროცესები. პირველ ყოვლისა აღსანიშნავია, რომ კუნთის გაჭიმვა, რომელსაც ტვირთი იძლევა, იწვევს კუნთის აგზნებად სისტემაში აგზნებადობის ცვლილებას: უკანასკნელი ტვირთის მატებისას ჯერ მატულობს, ხოლო ძალიან დიდი ტვირთის ხმარებისას, როდესაც უკვე კუნთის

ქსოვილი დაზიანებას იწვევს, ის კლებულობს (გოცირიძე). ამასთან დაკავშირებით ცვალებადობს აგზნების პროცესის ინტენსიობაც. უქანასკნელი ჯერ მატულობს განსაზღვრულ ოდენობამდე, ხოლო როდესაც ტვინის საკმარისად ვადიდებუ, აგზნების ინტენსიობა აღარ მატულობს (ფულტონი). აი, ამ ფიზიოლოგიური ცვლილებებით საესებით კარგად შეიძლება აიხსნას შეეკუშვის მომატება ტვინის მომატებით მცირე ფარგლებში 50 გრამამდე. ხოლო მუშაობის მომატება ამ გარემოებაზე სრულებითაც არ უნდა იყოს დამოკიდებული.

კუნთის მექანიკური მუშაობის ცვლილება ტვინის მომატებით დამოკიდებული უნდა იყოს თვითონ მიოფიბრილების შემკუმშველი ნივთიერების ცვალებადობაზე. ცნობილია, რომ კუნთის თანდათანობითი გაქიმვისას მიოფიბრილთა შემკუმშველი მოქედება ჯერ მატულობს, მერე კლებულობს და, ბოლოს, ნულამდე ეცემა. ასე ხდება მიუხედავად იმისა, რომ გაქიმვა აგზნებას ხელს არ უშლის. საკმარისად გაქიმულ კუნთშიაც აგზნება აღმოცენდება და უცვლელად გავრცელდება; აგრეთვე გაქიმულ კუნთში ჩვეულებრივი ფოსფორმეა და რძის მეაეა წარმოიშობიან, მაგრამ შეეკუმშვა მაინც არ მოხდება. მაშასადამე, ის მოვლენა, რომ ტვინის მატებისას მექანიკური მუშაობა ჯერ მატულობს და მერე ნულამდე ეცემა, იმაზე უნდა იყოს დამოკიდებული, რომ კუნთის გაქიმვასთან დაკავშირებით არსებითად ცვალებადობენ თითონ მიოფიბრილთა ფიზიკურ-ქიმიური თვისებები (ბერიტაშვილი).

კუნთის მუშაობის ხასიათებლო ეფექტი. კუნთი ანუ სწორედ მისი შემკუმშვადი ნივთიერება წარმოადგენს საუკეთესო და შეუდარებელ მამოძრავებელ მანქანას, რადგან, ჯერ ერთი, ის ხშირი მუშაობით უფრო ღონიერი და გამძლე ხდება და მერე საწვავ მასალასაც მუშაობისათვის უფრო საესებით იყენებს. არცერთ მანქანაში ქიმიური ძალა მუშაობაში მთლიანად არ გადადის, რადგან მისი ერთი ნაწილი სითბოს სახით მანქანისთვის გამოუსადეგრად იკარგება. ქიმიური ძალის რაც უფრო მეტი წილი გადადის მუშაობაში, მით უფრო მეტია მანქანის „სასარგებლო ეფექტი“. ყველაზე უკეთესი ორთქლის მამოძრაველი მანქანა საწვავ მასალიდან საშუალოდ მხოლოდ 15%-ს იღებს, ბენზინიანი მანქანები—25%-ს, დიზელის მოტორები—37—40%-ს. მრავალი გამოკვლევა ცუცის ლაბორატორიიდან ასეთ შედეგებს იძლევა ადამიანის კუნთების შესახებ. ადამიანის კუნთები მთაზე ასვლისას სარგებლობენ მუშაობისათვის საკვებ მასალის ქიმიური ენერგიიდან ზოგჯერ 37%-ს, საშუალოდ 31%-ს. მაგრამ განსაზღვრულ პირობებში, სახელობრ, სწორი ადგილიდან აღმართზე ასვლისას, მუშაობის სასარგებლო ეფექტი გაცილებით მეტი გამოდის: იგი 50%-ს აღწევდა. სულ უქანასკნელად ეს საკითხი ინგლისელმა მეცნიერმა ჰილმა გამოიკვლია. თუ მხედველობაში მივიღებთ იმ სითბოს, რომელიც ვითარდება შეკუმშვის შემდეგ, და იგი გამოვაკელით საერთო სითბოს რაოდენობას, მაშინ სასარგებლო ეფექტის რაოდენობა 50—60%-ით აიწევს; მცირე ტვინისას და მცირე გალიზიანებისას კიდევ თითქმის 100%-მდე აღის. მაშ., თითქმის მთელი ქიმიური ენერგია მექანიკურ ენერგიად იქცევა. ამნაირად კუნთის მიოფიბრილების მუშაობის სასარგებლო ეფექტი უფრო დიდია, ვიდრე საუკეთესო ხე-

ლოვენური მანქანისა. ეს გასაკვირალი არ უნდა იყოს, ვინაიდან კუნთში სითბო არ თამაშობს ისეთ როლს, როგორც ხელოვნურ მანქანაში, სადაც ქიმიური ენერგია ჯერ სითბოდ უნდა გადაიქცეს, და მერე მხოლოდ სითბო აწარმოებს მუშაობას. ასეთ პირობებში მანქანა იდეალურ შემთხვევაშიაც კი 60%-ზე მეტ საწვავ მასალას ვერ გამოიყენებს. კუნთის შემკუმშვადი ფიბრილები ქემოდინამიკურ მანქანას წარმოადგენს, მათ ქიმიური ენერგია პირდაპირ მუშაობაში გადაჰყავთ.

კუნთი მუშაობს მაშინ, თუ იგი ტვირთს ზემოთ წევს. ხოლო თუ მას ტეტანუსური შეკუმშვის დროს ტვირთი ერთ დონეზე უჭირავს, იგი მუშაობას არ ეწევა. მაშასადამე, ტეტანუსის დროს მთელი ქიმიური ძალა სითბოდ გადაიქცევა.

კუნთის მუშაობის ჩაოდენობა. 1. რაც უფრო სქელია კუნთი, ე. ი. რაც უფრო მეტია კუნთის სიგრძეზე დაწყობილი კუნთის ბოქკოთა რიცხვი, მით უფრო მეტ ტვირთს ასწევს იგი. თუ დანარჩენი პირობები ერთნაირია, კუნთის ძალა გარდიგარდმო ნაკვეთის პროპორციულად იზრდება.

მაგრამ მეტ წილად უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველთა კუნთებში კუნთის ბოქკოები არ განწყობიან კუნთის გასწვრივ კუნთის ერთი ბოლოდან მეორემდე. მეტ წილად კუნთის აგებულება ფრთისებრია, როგორც ამას სურ. 18 2—5 იძლევა. ამ კუნთებში დისტალური და პროქსიმალური მყესები შეიკრებიან შიგნით კუნთში კარგა დიდ მანძილზე და კუნთის ბოქკოები განწყობიან მათ შუა ირიბად ერთი მყესიდან მეორემდე. ასეთ კუნთებში კუნთის ბოქკოების სიგრძე მთელი კუნთის სიგრძეზე ნაკლებია: ზოგჯერ იგი კუნთის სიგრძის ერთ მესამედს ან მეოთხედს უდრის, მაგრამ სამაგიეროდ ბოქკოთა საერთო რიცხვი დიდია. ამ შემთხვევაში კუნთის საერთო შემოკლება შედარებით მცირეა, ხოლო მის მიერ ტვირთის აწვევის უნარი და, მაშ., მუშაობის უნარი უფრო მეტია შედარებით იმავე სისქის პარალელურ ბოქკოებიან კუნთთან. მაშ., ფრთისებრ კუნთებში გარდიგარდმო ნაკვეთის ოდენობა არ გამოხატავს მუშაობის უნარს (სქეჩნოვი, ცხაკაია).

2. კუნთის მიერ ტვირთის აწვევის სიმაღლე დამოკიდებულია კუნთის ბოქკოთა სიგრძეზე. ერთი მხრით, და ამ ბოქკოთა შეკუმშვის უნარის თავისებურებაზე, მეორე მხრით. რაც უფრო გრძელია ეს ბოქკოები და რაც უფრო მეტია მათი შეკუმშვის უნარი, მით უფრო მაღლა აიწევა ტვირთი. ფრთისებრ კუნთში, რომელთა ბოქკოებს სხვადასხვა სიგრძე აქვთ, კუნთის მიერ ტვირთის აწვევის სიმაღლე დამოკიდებულია უგრძეს ბოქკოთა მოქმედებაზე (ბერიტაშვილი). მაგრამ, ცხადია, დატვირთული კუნთის შეკუმშვის სიმაღლე დამოკიდებულია აგრეთვე ტვირთის ოდენობაზე. ტვირთი უნდა იყოს ძალიან მცირე, რომ გავლენა არ იქონიოს შეკუმშვის ოდენობაზე მისდ. შემცირებით.

კუნთის აბსოლუტური ძალა. თითოეულ კუნთს აქვს სრულიად განსაზღვრული უნარი ტვირთის ადგილიდან დაძვრისა. იმ ტვირთს, რომელიც გაღიზიანებულ კუნთს არ შეუძლია დაძვრას ადგილიდან და მასთან კუნთის გაკიმვის არ იწვევს გაღიზიანების დროს, უწოდებენ აბსოლუტურ ძალას. აბსოლუტური ძალა პარალელურ ბოქკოვან კუნთებში მით უფრო დიდია, რაც

უფრო მეტია კუნთის დიამეტრის ოდენობა. ზოლო ფრთისებრი აგებულების კუნთების მიმართ ეს შეთანასწორება არ გამოდგება. აბსოლუტური ძალა ბოლოსდაბოლოს დამოკიდებულია კუნთის ბოჰკოთა საერთო რაოდენობაზე. ეს რაოდენობა კი მით უფრო მეტია, რაც უფრო მოკლეა თითოეული კუნთის ბოჰკო საერთო კუნთის სიგრძესთან შედარებით (ვეისი, ცხაკაია). ბაყაყის კანკის ტუპი კუნთის აბსოლუტური ძალა ერთ კვადრატულ სანტიმეტრზე 2,8 — 3 კილოგრამს უდრის, ადამიანის იმავე კუნთისა კი 6 — 8 კილოგრამს.

ვარჯიშობის გავლენა კუნთის მუშაობაზე. ხშირი ინტენსიური მუშაობა გავლენას ახდენს კუნთის ანატომიურ-პისტოლოგიურ აგებულებაზე. მსხვილ კუნთოვან ბოჰკოთა რაოდენობა მატულობს, ამას მოსდევს თითონ კუნთის გასქელება. ბოჰკოთა გასქელება პირობადებულია სარკოპლაზმის გადიდებით. მაშ., მატულობს აგზნებადი სისტემა და სარკოპლაზმაში არსებული საწვავი მასალა ნახშირწყლების სახით. შემდეგ მატულობს იონთა მოქმედება, რომელიც ხელს უნდა უწყობდეს ლაქტაციდოგენის წარმოშობას და მით აგრეთვე შეკუმშვის პროცესსაც (ემბლენი).

მუშაობა შრომითი მოძრაობისა. ადამიანის მუშაობის უნარის დასათესებლად უნდა მივიღოთ მხედველობაში არა მარტო ის, თუ რამდენ მუშაობას აწარმოებს იგი დასახელებულ მოკლე დროს, არამედ აგრეთვე ისიც, თუ რამდენჯერ შეუძლია მას მუშაობის გამეორება დანიშნულ დროს. მაქსიმალური დღიური მუშაობის საშუალო ოდენობა, თუ სამუშაო დრო 8 საათია, უდრის 6,3 — 10 (მაქსიმუმი 10,5 ან 11,0) კილოგრამმეტრს ერთს სეკუნდში. მაშასადამე, დღიური სასარგებლო ეფექტი შეადგენს 288 000 კილოგრამმეტრს. ცხენის მუშაობა უდრის 75 კილოგრამმეტრს სეკუნდში („ცხენის ძალა“).

ეს საშუალო მუშაობის უნარის ოდენობა შეიძლება დროებით უფრო მეტი იყოს, მაგრამ მაშინ ორგანიზმი უფრო ხანგრძლივ დასვენებას მოითხოვს; წინააღმდეგ შემთხვევაში მომდევნო დღეებში მუშაობის უნარი შემცირებული იქნება.

მუშაობის უნარი, რასაკვირველია, დამოკიდებულია იმაზედაც, თუ რა პირობებში ხდება კუნთის შეკუმშვა. ყველა ის პირობა, რომელიც დალაღვას ხელს უწყობს, ცხადია, შეამცირებს მუშაობის უნარს: მაგალ., შეკუმშვის მაქსიმალური წარმოება და ზედმეტი ტვირთი გამოიწვევს კუნთის სწრაფ დალაღვას და ამასთან ერთად მისი მუშაობის ოდენობასაც შეამცირებს. დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ამ მხრივ შრომითი მოძრაობის რითმს. შრომა მუდამ რითმულად მიმდინარეობს. მოძრაობა და დასვენება მორიგეობით ერთი ერთმანეთს მისდევს, მუშაობის რითმი ერთი მხრით დამოკიდებულია ცენტრალური ნერვული სისტემის თავისებურებაზე და, მეორე მხრით, მუშაობის ხასიათზე. თითოეულ ადამიანს აქვს თავისი ბუნებრივი რითმი, რომელიც ვარჯიშობის ნიადაგზე შეიძლება გაიზარდოს ან შემცირდეს. როდესაც მუშაობა წარმოებს ამაზე უფრო მეტი რითმით, მაშინ ადამიანის დალაღვა გაცილებით მალე ხდება, მუშაობის სასარგებლო ეფექტიც უფრო მცირე იქნება, ვიდრე ბუნებრივი მუშაობის დროს ხდება.

ბოლოს, დიდი მნიშვნელობა აქვს მუშაობის უნარიანობის მხრივ კვებას და საზოგადოდ მუშის ცხოვრების პირობებს როგორც წარმოებაში, ისე სახლში. ადამიანის ორგანიზმი შეიცავს საკვებ ნივთიერებათა განსაზღვრულ მარაგს. ადამიანი მუშაობს ამ მარაგის ხარჯზე. მაგრამ, ამ მარაგის ხარჯზე არ შეიძლება ადამიანი აწარმოებდეს ოპტიმალურ მუშაობას ერთი დღის განმავლობაშიაც კი. იგი საჭიროებს საკვების ახალი პორციის მიღებას. მაშასადამე, ოპტიმალური მუშაობა მოითხოვს ორგანიზმის ყოველდღიურ კვებას.

კუნთის მექანიკური ენერგიის წარმოშობა. როგორც უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, კუნთის შეკუმშვა პირობადებულია ფოსფაგენის და გლიკოგენიდან ფოსფორ-მეაფას და რძის მეაფას წარმოშობით და მერე ამ მეაფების მოქმედებით შემკუმშველ მიოფიბრილებზე. პირდაპირი ცდებით დადასტურებულია, რომ ეს პროცესი ჟანგბადს არ მოითხოვს, იგი მთლიანად ჰიდროლიზური პროცესია, ე. ი. გლიკოგენი იშლება წყლის შეერთების საშუალებით. კუნთის მუშაობა უჟანგბადო ატმოსფეროშია წარმოებს, როდესაც დაწვა არ ხდება. ასეთ პირობებში ნახშირმეაფა სულ მცირედ გამოიყოფა და ამასაც დაწვის შედეგს არ მიაწერენ. იგი უნდა იყოს გამოდევნილი კარბონატებიან კუნთში ახლად აღმოცენებული მეაფების მიერ.

მაგრამ გაენგების პროცესსაც ნორმულ პირობებში არსებითი მნიშვნელობა აქვს კუნთის მუშაობაში. კუნთის უჟანგბადოდ დაღალვა გაცილებით მალე ხდება, ვიდრე ჟანგბადის არსებობისას. აზოტის ატმოსფეროში ამსოლუტურად დალილი კუნთი სრულიად იბრუნებს მუშაობის უნარს, თუ მას ამის შემდეგ ჟანგბადს მიეაწვდით. ამასთან ერთად ისპობა რძის მეაფა და გამოიყოფა ნახშირმეაფას ისეთი რაოდენობა, რომელიც მოხმარებულ ჟანგბადს შეუფარდდება (ფლეტიჩერი და ჰოპკინსი). ამაიარად, კუნთის მოქმედებისას ქიმიური პროცესი ორ ფაზად იყოფა: მუშაობის ანუ შეკუმშვის ფაზა, როდესაც რძის მეაფა წარმოიშობა ნახშირწყლებიდან უჟანგბადოდ, და აღდგენის ფაზა, როდესაც რძის მეაფა ჟანგბადის საშუალებით ისპობა (ჰილი, მეიერჰოფერი).

ქიმიური პროცესები როგორც პირველ, ისე მეორე ფაზაში რთული სახით წარმოებს. პირველი ფაზა შესდგება ფოსფაგენის და გლიკოგენის ჰიდროლიზური დაშლიდან. ფოსფაგენი იშლება პირდაპირ კრეატინზე და ფოსფორ-მეაფაზე, ხოლო გლიკოგენიდან პირდაპირ რძის მეაფა არ წარმოიშობა; ამისათვის საჭიროა ერთგვარი წინა საფეხური, რომელიც შეიცავს ნახშირწყალთან—ჰექსოზასთან ერთად ფოსფორმეაფას. ებდენმა მართლაც მიიღო კუნთის წვენიდან ეს შენაერთი და მას ლაქტაციდოგენი უწოდა. შემდეგ მომუშავე კუნთშიაც აღმოაჩინეს იგი. რაც უფრო სწრაფად მუშაობდა კუნთი, მით უფრო მეტი ლაქტაციდოგენი მზადდებოდა; თეთრი კუნთები იძლეოდნენ უფრო მეტს, ვიდრე წითელი. ხანგრძლივი მუშაობისას, პირიქით, ლაქტაციდოგენის რაოდენობა კუნთში შესამჩნევად კლებულობდა და ამასთან ერთად ფოსფორმეაფას გამოყოფა შარდით მატულობდა. ამაიარად, მუშაობის ქიმიური ფაზა მდგომარეობს ფოსფაგენის და ნახშირწყლის უჟანგბადო დაშლაში ფოსფორისა და რძის მეაფას წარმოშობით.

მეორე ალორძინების ფაზა უფრო რთული ხასიათისაა. როგორც აღვნიშნეთ, უქანგბადო არეში ამოკრილი კუნთის დაულა ძალიან სწრაფად წარმოებს. სწორედ იმდენი რძის მჟავა წარმოიშობა, რამდენიც დახარჯული გლიკოგენის რაოდენობას შეუფარდება. შეკუმშვის დროს წარმოშობილი რძის მჟავა რჩება კუნთში უცვლელად. იგი ისპობა მარლოდ იმ შემთხვევაში, თუ კუნთის უქანგბადიან არეში გადავიტანთ. მაგრამ მეიერჰოფის გამოკვლევით მთელი რძის მჟავას მოსპობა მარტო დაწვის პროცესზე არაა დამოკიდებული. იწება მხოლოდ მთელი რაოდენობის ერთი მეექვსედითან ერთ მეოთხედამდე. განოყოფილი CO_2 და დახარჯული O_2 -ის რაოდენობა შეეფარდება დაახლოებით არსებული რძის მჟავას ერთი მეექვსედითან ერთ მეოთხედამდე დაწვას. დანარჩენი რძის ზეგა ხელახლა წარმოშობს გლიკოგენს. ამნაირად, აღდგენის პერიოდში რძის მჟავა მთლიანად არ იწება. იწება მხოლოდ ნაწილი, რომლის დროს თავისუფლდება ენერგია. ამ ენერგიის საშუალებით დანარჩენი რძის მჟავა უქანვე ნახშირწყლად იქცევა, რათა იგი ხელახლა იქნას მოხმარებული მუშაობის საწარმოებლად.

ამავე ალორძინების ფაზაში ხდება ფოსფორმჟავას შეერთება კრეატინთან ფოსფატის წარმოსაშობად. ეს აღდგენის პროცესი საკირო ენერგიას ღებულობს უმთავრესად რძის მჟავას დაწვის დროს წარმოშობილ ენერგიიდან. მაგრამ ცნობილია, რომ ფოსფატის აღდგენა წარმოებს აგრეთვე წვის პროცესის გარეშე. იგი სარგებლობს აგრეთვე იმ ენერგიით, რომელიც ფოსფატის და გლიკოგენის ფერმენტატიული დაშლის დროს თავისუფლდება, ვინაიდან ეს დაშლის პროცესები ეგზოთერმიულია.

მუშაობის დროს მიმდინარე პროცესები არსებითად არ განირჩევა იმისაგან, რომელიც კუნთში მოსვენების დროს წარმოებს. მეიერჰოფმა გამოიკვლია ნივთიერებათა ცვლა მოსვენების დროს და აღმოაჩინა, რომ უქანგბადო და უქანგბადიან არეში მოსვენების დროს იმავე ხასიათის პროცესები წარმოებს, როგორც მოქმედების დროს. უქანგბადო არეში ვითარდება როგორც ფოსფორმჟავა, ისე ოქსის მჟავა. ფოსფორმჟავა ნაწილობრივ ისევ უერთდება კრეატინს და ფოსფატის წარმოშობს. ხოლო რძის მჟავა უცვლელი რჩება. უქანგბადო არეში რძის მჟავას დაწვა CO_2 -მდე არ ხდება. რძის მჟავას დაწვა მხოლოდ უქანგბადიან არეში წარმოებს. იწება ნაწილი ამ მჟავასი, სახელდობრ ერთი მეოთხედი, დანარჩენი კიდევ უკან ისევ გლიკოგენში გადადის, როგორც ეს შეკუმშვის დროს წარმოშობილ რძის მჟავას ემართება.

გაქანგებული, ე. ი. დამწვარი რძის მჟავას რაოდენობა დამოკიდებულია ნივთიერებათა ცვლის პირობებზე. რაც უფრო საუკეთესოა: ეს პირობები, მით უფრო რძის მჟავას მცირე ნაწილი იწება, მაშინ, მით უფრო მეტი გადაიქცევა გლიკოგენად. როცა კუნთი ძალიან დაღლილია, მაშინ იწება ერთი მეოთხედზე უფრო მეტი რძის მჟავა. მრავალი მხამი და ტრავმატიული დაზიანება აგრეთვე ძალიან აღიღებს ამ რაოდენობას. ცხადია, კუნთის მუშაობა მით უფრო ეკონომიურია, რაც უფრო ნაკლები რძის მჟავა იწება. როდესაც ერთი მეოთხედი იწება, მაშინ მეიერჰოფის გამოანგარიშებით სამუშაო ნივთიერების—

გლიკოგენის სასარგებლო ეფექტი 40% შეადგენს. საუკეთესო პირობებში კი დასვენებულ და დაუზიანებულ კუნთში ამის პროცენტი 50—60% უდრის.

ალდგენის ფაზა გრძელდება რამდენიმე საათს. სულ ხანმოკლე ტეტანუსური შეკუმშვის შემდეგაც კი უნდა გაიაროს სულ ცოტა 5 სეკუნდმა, რომ რძის მკვამლე ალდგენა დაიწყოს. მაქსიმუმს ამ შემთხვევაში 40 სეკ. შემდეგ აღწევს. ასეთი იყო ჰილის დაკვირვება. ამაზე უფრო მოკლე ალდგენის პერიოდი თითო ჰარტივი შეკუმშვის შემდეგ უნდა ხდებოდეს. სახელობრ ბაყაყის კუნთი რომ ლიზიანდებოდეს 2 სეკ. ერთხელ, და მასთან მისი ტემპერატურა 28—30°C ს უდრიდეს, დალა არ მოხდება. მაშ., მთელი ალდგენის ფაზა ორ სეკუნდში მთავრდება (აკერმანი). აქედან თავისთავად გამომდინარეობს, რომ რძის მკვამლეს ალდგენის ფაზა და შემკუმშველი მოკმედების მოსპობა ანუ კუნთის მოღუწება გაღიზიანების შემდეგ ერთიდაიგივე მოვლენა არ არის. ცხადია, კუნთის მოღუწება რძის მკვამლეს გაკრობაზე დამოუკიდებლად ხდება.

უნდა აღინიშნოს, რომ სამუშაო ანუ უქანებადო ფაზა და ალდგენის ანუ დაწვის ფაზა არ შეიძლება დაშორებული იყოს ერთიმეორისგან, როგორც ამას ჰილი და მეიერჰოფი იძლევა. სინამდვილეში ეს ორივე პროცესი ერთ დროს მიმდინარეობს, პარალელურად, როგორც მუშაობის პერიოდში, ისე დასვენების დროს. თუ კუნთი ქანებადს ღებულობს, რძის მკვამლეს დაწვის პროცესი და მასზე დამოკიდებულობით გლიკოგენის და ფოსფაგენის ალდგენის პროცესი მუშაობის დროსაც უნდა წარმოებდეს. ამაზეა დამოკიდებული სხვათა შორის ის მოვლენა, რომ ნორმულ ორგანიზმში ხანგრძლივი დამალაველი მუშაობის დროსაც კი რძის მკვამლეს რაოდენობა არ მატულობს. ამნაირად, ორივე მოპირისპირე პროცესი გლიკოგენის და ფოსფაგენის დაშლისა და ალდგენის, უქანებადო და ქანებადიანი ფაზა, მიმდინარეობს, ყოველ მომენტში ერთსადაიმავედ დროს, როგორც ერთი მთლიანი და განუწყვეტელი პროცესი, რომელშიაც თითოეული მოპირისპირე პროცესი არსებითად დამოკიდებულია მეორეზე. სახელობრ გლიკოგენის დაშლა რძის მკვამლედ იწვევს რძის მკვამლეს დაწვას. ეს პროცესი კი აპირობადებს ფოსფაგენის და გლიკოგენის ალდგენას, ხოლო ეს გაძლიერებული დაწვა და ალდგენა ხელს უნდა უწყობდენ გლიკოგენის შემდეგ დაშლას.

სითბოს პროდუქცია და მისი მნიშვნელობა კუნთის მუშაობაში. ყველა ფიზიკურ-ქიმიური პროცესი, რომელიც კუნთში მიმდინარეობს, იძლევა განსაზღვრულ თერმულ ეფექტს. ზოგი ამ პროცესთაგანი ეგზოთერმიულია, ე. ი. სითბოს წარმოშობს. ასეთია ფოსფაგენის და გლიკოგენის ჰიდროლიტური დაშლა ფოსფორმკვამლედ და რძის მკვამლედ; რძის მკვამლეს დაწვა ნახშირმკვამლედ, მკვამლების გახსნა კუნთის უჯრედების შიგნით წყლიან არეში, თხევად კოლოიდში, მათი ნეიტრალიზაცია და სხვ. ზოგი ფიზიკურ-ქიმიური პროცესი, პირიქით, ენდოთერმიულია, ნთქაქს სითბოს; ასეთია ფოსფაგენის ალდგენა ფოსფორმკვამლედან და გლიკოგენის ალდგენა რძის მკვამლედან. მაგრამ საზოგადოდ სითბოს პროდუქციის მიმართ უაღრესი მნიშვნელობა აქვს გლიკოგენის დაშლა-ალდგენას კუნთის მუშაობის დროს. ცნობილია, რომ კუნთი შეკუმშვის დროს სითბოს წარმოშობს.

სითბო წარმოიშობა როგორც შეკუმშვისას, ისე შეკუმშვის შემდეგ. უკანასკნელ ფაზაში უფრო მეტიც, ვიდრე პირველში. სითბოს განვითარების წყაროები და მსგელობა საფუძვლიანად იყო შესწავლილი ჰილის მიერ. მის მიერ იყო დაკვირვებული, რომ სითბო ჯერ სწრაფად წარმოიშობა შეკუმშვის დროს და მერე იგი გრძელდება შეკუმშვის შეწყვეტის შემდეგ რამდენიმე მიწუტს და საათსაც. საკულისხმოა აქ შემდეგი ფაქტი: თუ კუნთი აზოტის, ე. ი. უჟანგბადო არეში იკუმშება, მაშინ კუნთში სითბოს პროდუქცია ისევე მიმდინარეობს, როგორც კუნთის ხელოვნურად გათბობისას, ე. ი. იგი გაცილებით მალე ისპობა შეკუმშვის შემდეგ, ვიდრე ჟანგბადის არეში. ამაშიად დამტკიცებული იყო, პირველი, რომ სითბოს პირველი ფაზა ვითარდება უჟანგბადოდ, რომ იგი შეუფარდდება იმ ქიმიურ პროცესებს, რომელნიც სამუშაო ფაზაში შეკუმშვას აპირობადებენ; მეორე, სითბოს პროდუქციის მომდევნო ფაზა, რომელიც შეკუმშვის შემდგომ არის, დამოკიდებულია გაჟანგების პროცესზე და საესებით შეუფარდდება აღდგენის ფაზას. მეიერჰოფის ზიერ შემდგენაშიად იყო გამოანგარიშებული სითბოს რაოდენობა პირველ ფაზაში შეკუმშვის დროს. გლიკოგენიდან ერთი გრამი რძის ზეავას წარმოშობისას ვითარდება 385 კალორია. აქედან პირდაპირ გლიკოგენის დაშლა იძლევა მხოლოდ 180 კალ. (ერთი გრამი გლიკოგენის დაწვისას ვითარდება 3782 კალ., რძის ზეავას დაწვისას ვითარდება 3601 კალ., განსხვავება უდრის 180 კალ., რომელიც გლიკოგენიდან რძის ზეავას წარმოშობისას უნდა ვითარდებოდეს). დანარჩენ სითბოს მეიერჰოფის ზიკუთენება რძის ზეავას რეაქციას ტუტიან ცილებთან, კარბონატებთან და ფოსფატებთან, შემდეგ რძის ზეავას გახსნას კუნთის პლაზმაში, ე. ი. თხევად კოლოიდში და კიდევ რაღაც კუნთის ცილის ცვალებადობას: პირველ ყოვლისა აქ უნდა ვიკულისხმოთ ფოსფატების დაშლის დროს წარმოშობილი სითბო.

შეკუმშვის შემდეგ აღდგენის დროს იწეება ერთი მეოთხედი ერთი მეექვსედი რძის ზეავა, სამი მეოთხედი-ხუთი მეექვსედი კი გლიკოგენამდე აღსდგება. თუ საბოლოოდ იწეება შეკუმშვის დროს დაშლილი გლიკოგენის ერთი მეოთხედი, მაშინ უნდა განვითარებულ იყოს $3782 : 4 = 945$ კალ. ერთ გრამ გლიკოგენზე. აქედან უნდა გამოვაკლოთ ის სითბო, რომელიც სამი მეოთხედი გრამი გლიკოგენის აღდგენას მოუნდა, ე. ი. იმდენი კალორი, რამდენიც მის დაშლისას წარმოიშვა შეკუმშვის დროს, ე. ი. 385 კალ., რჩება 560 კალორი, რომელიც თავისუფლდება აღდგენის ფაზაში. ამაშიად, შეკუმშვის ფაზაში ვითარდება საერთო რაოდენობის 40%, აღდგენისაში კიდევ 60%. ეს დასკვნა პირდაპირი ცდებითაც იყო დამტკიცებული ჰილის მიერ. ამაშიად, გლიკოგენის აღდგენის ფაზა, როგორც ენდოთერმიული რეაქცია, საჭირო ენერგიას რძის ზეავას ერთი მეოთხედის დაწვის საშუალებით ღებულობს. ამ რეაქციის დროს, ცხადია, იმდენი სითბოს ენერგია იკარგება, რამდენიც რძის ზეავას გამოყოფისას შეკუმშვის პერიოდში განეკარადა. რადგან გლიკოგენის ერთი წილი ბოლომდე იწვის, ცხადია, გლიკოგენის მთელი ქიმიური ენერგია მთლიანად არ ხმარდება მექანიკური ენერგიის წარმოებას.

საკულისხმოა, რომ ნახშირწყლების დაწვა აგრეთვე სხვა ქსოვილებშიაც წარმოებს, მეტადრე ცენტრალურ ნერველ სისტემაში. ამიტომ ნახშირწყლების

დაწვის დროს განთავისუფლებული ენერგია მარტო რძის მცავიდან გლიკოგენაზდე აღდგენისათვის არ უნდა იყოს საჭირო. თითონ კუნთში ეს ენერგია უნდა მოიხმარებოდეს აკრეტე ფოსფატების აღსადგენად ფოსფორმცავადან. ცნობილია, რომ ენაბადის არეში ფოსფატები უფრო მეტი რაოდენობით აღსდგება, ვიდრე უიმისოდ. შემდეგ უეჭველია, რომ როგორც კუნთოვანი, ისე ნერვული ქსოვილი აგზნებადი სისტემის აღდგენისათვის საჭირო ენერგიას მეტწილად ნახშირწყლების დაწვიდან ღებულობს. სწორედ ის ფაქტი, რომ ნახშირწყლების წვა მუდმივი მოკლენა როგორც კუნთის, ისე ნერვულ ქსოვილში, ამაზე უნდა მიუთითებდეს.

8. გლუვი კუნთის ზოგადი ფიზიოლოგია.

გლუვი კუნთის აგზნებადობა და აგზნება. გლუვი კუნთის აგზნებადობა განიზოლირ კუნთზე გაცილებით ნაკლებია. ამასთან დამოკიდებულებით გლუვი კუნთში ყველა ფიზიოლოგიური პროცესი ძალიან ნელა მიმდინარეობს, უფრო ხანგრძლივად, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. ერთი აგზნების პროცესი რამდენიმე სეკუნდს გრძელდება. ბაყაყის კუჭის კუნთში, მაგ., ერთი აგზნების ხანგრძლივობა 4—10 სეკ. უდრის (ჩერმაკი). აგზნების გამტარებლობაც მეტად ნელა წარმოებს. ზოგჯერ საჭიროა რამდენიმე სეკუნდი ლოდინი, რომ მეცემნით აგზნების გადასვლა ერთი ადგილიდან მეორეზე. ზოგჯერ ის შედარებით უფრო სწრაფად გატარდება. მაგ., ადამიანის წყრილი ნაწლავის კუნთში გამტარებლობის სისწრაფე ერთ სანტიმეტრს უდრის. რადგან გლუვი კუნთის უჯრედები ერთმანეთს ბოგირებით უერთდებიან, ამიტომ აგზნება ვრცელდება მთელ აღებულ ორგანოში. აგზნებასთან ერთად შეკუმშვაც ვრცელდება ერთი ადგილიდან მეორეზე, ვიდრე მთელ ორგანოს არ მოივლის. შეკუმშვის ასეთ გაერცელებას პერისტალტიკურ მოძრაობას უწოდებენ.

გლუვი კუნთის მექანიკური ეფექტი. გლუვი კუნთის შეკუმშვას მისი მეტისმეტად დიდი ხანგრძლივობა ახასიათებს, მეტადრე მისი ქვეშავალი მუხლისა. მთელი შეკუმშვა 80—100 სეკ. გრძელდება. აქედან ზემოთ მუხლზე 15—20 სეკ. მოდის (შულტი). მაშასადამე, შეკუმშვის დასუსტების პერიოდი დაახლოებით ხუთჯერ მეტია შეკუმშვის ამავალ მუხლზე. მაგრამ შეიძლება გლუვი კუნთის შეკუმშვა გაცილებით ჩქარა წარმოებდეს.

შეკუმშვის ფარული პერიოდი ბაყაყის კუჭის კუნთისა 0,25—1 სეკ. უდრის (ალვარეცი). მაშ., ისეც ბევრად მეტია, ვიდრე ჩონჩხის კუნთში. მაგრამ შეიძლება ფარული პერიოდი რამდენიმე სეკ. უდრიდეს. იგი დამოკიდებულია სხვათა შორის გალიზიანების ძალაზე: რაც უფრო მეტია უქანასკნელი, მით უფრო მოკლეა ფარული პერიოდი. აგზნებადობის ხარისხსაც, რასაკვირველია, დიდი მნიშვნელობა აქვს ფარული პერიოდის ხანგრძლივობაზე. ხელოვნურად რომ აგზნებადობა მოემატოს, მაგ., პილოკარპინით ან ადრენალინით სუსტი მოწამლვით, ფარული პერიოდი კლებულობს. პირიქით, აგზნებადობის დაწვევისას იმავე შხამებით მძლავრი მოწამლვით—ფარული პერიოდი მატულობს (ბუდე და გელხორნი).

გლუვი კუნთის მიოფიბრილები მხოლოდ ანიზოტროპიულ ნივთიერებიდან შედგებიან და განეწმობიან უჯრედის გასწვრივ. ჰისტოლოგიური დაკვირვება შეკუმშვის დროს გვიჩვენებს, რომ იკუმშებიან მხოლოდ მიოფიბრილები. უკანასკნელად ამნაირა გამოკვლევა ბოცლერმა აწარმოა. მან შეისწავლა ერთერთი დიდი უხერხემლო ცხოველის ეგ. წოდ. ღრუნაშლავის გლუვი კუნთის განცალკევებული ბოკოები. იგი ამ ბოკოებს მიკროსკოპის ქვეშ ინდუქციური დენით აღიზიანებდა. გაღიზიანების შედეგად მიოფიბრილები სქელდებოდნენ და მოკლდებოდნენ თითქმის ნორმული სიგრძის ერთ მერვედზე. სარკოპლაზმა მხოლოდ ნაოკდებოდა, არავითარ სხვა ცვლილებას იგი არ განიცდიდა. ამნაირად, გლუვი კუნთის შეკუმშვა, ისე როგორც ჩონჩხისა, მიოფიბრილების ფუნქციას შეადგენს.

აგზნების კანონი გლუვი კუნთის მიმართ. თავდაპირველად ამტკიცებდნენ, რომ გლუვი კუნთი არ განიცდის აგზნების გამო რეფრაქტორულ ფაზებს. ასეთი დასკვნა გამოიყვანა შულტცმა იმ დაკვირვების საფუძველზე, რომ მეორე მომდევნო გაღიზიანება აძლიერებს მექანიკურ ეფექტს, როგორც უნდა იყოს ინტერვალი პირველი გაღიზიანების შემდეგ. მაგრამ უკანასკნელ დროს პირდაპირი ცდებით იყო დამტკიცებული როგორც აბსოლუტური, ისე შეფარდებითი ფაზის არსებობა. შულტცმა გამოიკვლია ამ მხრივ ბაყაყის სწორი ნაწლავი. მან დაადსტურა, რომ სწორი ნაწლავის კუნთი იმნაირადვე უპასუხებს გაღიზიანებას, როგორც გული: ჯერ აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზით, რომელიც შეკუმშვის ფარულ პერიოდში და შეკუმშვის დასაწყისში მოდიოდა და მერე შეფარდებითი ფაზით შეკუმშვის დროს და ცოცხალ მის შემდეგ. ამნაირად დამტკიცებული იყო აგზნების კანონი გლუვი კუნთის მიმართ.

საგულისხმოა, რომ ბოცლერის ცდებში კუნთოვანი ბოკოები ერთად იგივე ოდენობის ერთხელობრივ შეკუმშვას იძლევიან თითქმის ყოველნაირი ძალის ინდუქციური კეთებებით გაღიზიანებისას. ანალოგიური მოვლენა ჩონჩხის კუნთის ბოკოებზედაც იყო დაკვირვებული. ეს ფაქტი პირდაპირ გვიჩვენებს, რომ აგზნება მუდამ ერთი ინტენსივობისა ყველანაირი გაღიზიანებისას. ამაზე დამოკიდებულებით ერთხელობრივი შეკუმშვაც ერთი ინტენსივობისა გამოდის.

რადგან შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა გრძელდება შეკუმშვის დროსაც, ამიტომ შედარებით სუსტი ფარადიული გაღიზიანებისას კლონურ ან კბილოვან ტეტანუსურ შეკუმშვას ვეუბულობთ, ხოლო მძლავრი გაღიზიანებისას მივიღებთ მუდამ ტეტანუსურ შეკუმშვას, ვინაიდან აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა ერთხელობრივი შეკუმშვის ამავალი მუხლის დროს თავდება.

გლუვი კუნთის აქტიური დაძაბვა. ზოგიერთი გლუვი კუნთის მოკმედება არ გამოიხატება მხოლოდ კუნთის შეკუმშვაში. მას შეუძლია აგრეთვე დაიძაბოს სრულიად შეუკუმშველად. ასეთი, მაგ., ჩინიჭარიანი მოლუსკის ნიჭარების დამხურავი კუნთი: იგი მუდმივ დაძაბვას განიცდის და ამით აპრობადებს ნიჭარის დახურვას. მხოლოდ დროდადრო მისი დაძაბვა ისპობა და შესაძლებელი ხდება ნიჭარის გაღება. ეს დაძაბვა დამახასიათებლად ირჩევა შეკუმშვიდან: იგი სრულიად დაუღუღლად გრძელდება ძალიან დიდხანს, — არ გულისხმობს გაძლიერებულ ნივთიერებათა ცვლას. ამ შეუკუმშველ დაძაბვას ნერვული სისტემის მოკმედება განაგებს. სწორედ დაძაბვის დროებითი მოსპობა ნერვული გავლენით

წარმოებს. ძუძუმწოვარ ცხოველებსაც აქვთ ასეთი გლუვი კუნთი, მაგ., კუჭის სფინქტერი, აგრეთვე საშარდე ბუშტისა, უკანა გასავლისა. მათი აქტიური მოქმედება მუდმივი და დაუღლეელია. ხოლო ღროდარბო ნერვული სისტემის გავლენით იგი მოკლე ხნობით ისპობა (კესტნერი). უხერხემლო ცხოველებში აქტიური შეუკუმშველი დაძაბვა და შეკუმშვა სხვადასხვა გლუვი კუნთის ფუნქციას შეადგენს; ხერხემლიან ცხოველებში კი ორივე ფუნქცია ერთსადაიმაც კუნთს ეკუთვნის.

გლუვი კუნთის ავტომატური მოქმედება. გლუვ კუნთს აქვს ავტომატური ან სპონტანური მოქმედებისუნარი; როგორც ნორმულ ორგანიზმში, ისე ორგანიზმიდან ამოკრის შემდეგ გლუვი კუნთი პერიოდულად იკუმშება. თითოეული შეკუმშვა ერთხელობრივ შეკუმშვას წარმოადგენს, ვინაიდან მას თანსდევს თითო ბიოელექტროდენი (ჩერმაცი): მაგნუსის და მის მოწაფეთა აზრით, ნაწლავის ავტომატური მოქმედება დამოკიდებულია ხოლინზე, რომელიც ნაწლავის კედელში წარმოიშობა. ნაწლავის მარყუში რომ ჩავკიდოთ რინგერის ხსნარში, მარყუშის მოქმედება რამდენიმე ხნის შემდეგ შეჩერდება. ამის შემდეგ ამ რინგერის ხსნარში აღმოაჩინეს ხოლინი, რომელიც ნაწლავიდან გამოსული მაგარი ნივთიერების სამ მეოთხედს შეადგენდა. ხოლინი რომ გამოკმედოთ რამე მიზეზით შეყენებულ ნაწლავზე, მაგ., ქლოროფორმის გავლენით ან მუცლის გახსნის შედეგ (ოპერაცია პერიტონიტის დროს), იგი გამოიწვევს ავტომატური მოძრაობის განახლებას. მაგნუსის და მის მოწაფეთა აზრით, ხოლინი ნაწლავზე ნერვული სისტემის ეგრეთწოდებულ აუერბახის წნულის საშუალებით მოქმედებს, რომელიც შიგ ნაწლავის კედელშია. სხვების აზრით, ავტომატური მოქმედება არაა დამოკიდებული ნერვებზე და კერძოდ აუერბახის წნულზე.

ახალი გამოკვლევით, კუჭის კუნთის პატარა ამონაქერი, რომელიც აუერბახის წნულს სრულიად არ შეიცავს, აგრეთვე იჩენს ავტომატური მოქმედების უნარს (გუნდ და უნდერჰილი). ამნაირად, შეიძლება ითქვას, რომ ნაწლავის ჰორმონი ე. წ. ხოლინი იწვევს ავტომატურ მოქმედებას პირდაპირ კუნთზე მოქმედებით.

სულ ბოლო ხანს მიაქციეს ყურადღება კიდევ ერთ ნივთიერებას, რომელიც ნაწლავთა კუნთზე მოქმედებს, როგორც ავტომატის ამგზნებელი. სახელდობრ მანსფელდმა დაამტკიცა, რომ ნახშირმჟავას აქვს დიდი მნიშვნელობა. ნაწლავი რომ რინგერის ხსნარში მოვითავსოთ და მერე მასში არსებული ნატრიუმბიკარბონატი (NaHCO_3) შევცვალოთ რომელიმე ტუტის ეკვიმოლეკულარული რაოდენობით, რომელიც CO_2 -ს დააკავებს, მაშინვე ნაწლავის მოქმედება შეჩერდება. ამის შემდეგ რომ იგი სუფთა რინგერის ხსნარში გადავიტანოთ, 4—5 მინუტის შემდეგ ავტომატური მოქმედება აღსდგება. ხოლო თუ თავისუფალ CO_2 -ს მიუმატებთ, ეს აღდგენა ძალიან სწრაფად მოხდება. დამტკიცებული იქნა, რომ აქ მნიშვნელობა არა აქვს OH -ს, არამედ CO_2 -ს.

ამნაირად, შეიძლება ითქვას, რომ გლუვი კუნთის ავტომატური მოქმედების ამგზნებელს ერთი რომელიმე ნივთიერება არ წარმოადგენს. როგორც ჩვენ უკვე დავინახეთ, გლუვი კუნთის ასეთ ამგზნებელს ეკუთვნის ნაწლავთა ჰორმონი ხოლინი, საერთო ნივთიერებათა ცვლის

ნაყოფი CO₂, მაგრამ, უკველია, ნივთიერებათა ცვლის ნაყოფთა შორის არსებობს არა ერთი სხვა ნივთიერება, რომელიც დასახელებულგვითან ერთად აპირობადებს გლუვი კუნთის ავტომატურ მოქმედებას. ამიტომ შეიძლება ითქვას, რომ გლუვი კუნთის ავტომატური მოქმედება პირობადებულია მთელი იმ შინაგანი არით, რომელშიაც ნორმულ პირობებში გლუვი კუნთი იმყოფება.

9. კონსტიტუციური კანონების სიკვდილი.

ზოგადი ცნება კუნთის სიკვდილის შესახებ. როდესაც კუნთის ქსოვილში ნივთიერებათა ცვლა შეუძლებელი ხდება სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტის გამო, იგი ჰყარავს აგზნებადობას და საერთოდ ცოცხალი ქსოვილის ფუნქციებს. ამასთან ერთად განსაზღვრულ პირობებში კუნთის ქსოვილი იკუმშება. იგი განიცდის სავსებით ისეთ ცვალებადობას, როგორც შეკუმშვის დროს: კუნთი მოკლდება და სჩქელდება. ამ უკანასკნელ შეკუმშვას გათოშვას უწოდებენ. გათოშვის მდგომარეობა მარტო გარეგნულად არ წარმოადგენს შეკუმშვას. თვით შინაგანი ქიმიური პროცესებიც სწორედ ისეთივეა, როგორც შეკუმშვის დროს. გათოშულ კუნთში ვითარდება რძის მჟავა (ფლექტრი და ჰოპკინსი) და ფოსფორმჟავა (ემბდენი და თანამშრომელი).

როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, რძის მჟავა და ფოსფორმჟავა ვითარდებიან კუნთში სრულად ნორმულ პირობებში მედიველ როგორც მოქმედების დროს, ისე მოსვენებისას. ხოლო მოსვენების დროს ორივე მჟავა გამოიყოფა მცირე რაოდენობით. სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტისას კუნთი აგრეთვე განაგრძობს ამ ნივთიერებათა წარმოშობას. ხოლო ამ პირობებში აღმოცენებული რძის მჟავა ვერ ახერხებს ისევ ისე დედა ნივთიერებად, ე. ი. გლიკოგენად გადაქცევას, საიდანაც იგი წარმოიშვა. ამ აღდგენის პროცესისათვის, როგორც ვიცით, საჭიროა განსაზღვრულა ენერგია, რომელსაც ნორმულ პირობებში რძის მჟავას ნაწილობრივი დაწვა იძლევა. სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტის გამო კუნთში ენგბადის მარაგი ილევა. დაწვის პროცესი ამიტომ ჯერ ნელდება, მერე სრულებით ისპობა. რადგან რძის მჟავა არ იწვის და არც გლიკოგენად იქცევა, ამიტომ ის კუნთში თანდათან ერთი ორად უფრო მეტი რაოდენობით გროვდება, ვიდრე მოქმედების დროს. როდესაც იგი შესაფერ რაოდენობას აღწევს, კუნთი იკუმშება, რასაკვირველია, მით უფრო მეტად, რაც უფრო მეტი რძის მჟავა გროვდება, ვიდრე შეკუმშვა მაქსიმალურ ოდენობას არ მიაღწევს. ცნობილია, რომ რძის მჟავასთან ერთად წარმოიშობა ფოსფორმჟავას ეკვივალენტური რაოდენობა. ნორმულ პირობებში ეს ფოსფორმჟავა გადადის უკანვე ფოსფაგენში ანდა რძის მჟავას უერთდება და ამით ლაქტაცილოგენს წარმოშობს. სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტისას ეს ალორძინების პროცესი აღარ წარმოებს. ამიტომ არის, რომ ფოსფორმჟავა ასეთ პირობებში უფრო მეტი რაოდენობით გროვდება, ვიდრე მოსვენების ანდა მოქმედების დროს (ემბდენი და ადლერი).

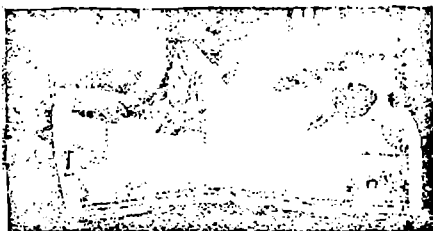
გათოშვის დროს აგრეთვე ვითარდება ნახშირმჟავა. მაგრამ ეს არ არის, დაწვის შედეგი. ის წარმოიშობა იმავე მიზეზით, როგორც საზოგადოდ უენგბადო პირობებში. ახლად განვითარებული რძის მჟავა გამოდევნის ნახშირმჟავას კარბონატებიდან (ვაკერი).

პირობები, რომელნიც კუნთს გათოშვიდან იცავენ. კუნთის გათოშვა ორ მთავარ პირობას გულისხმობს: 1. რძის და ფოსფორმეაყას განვითარებას და 2. მათ დაგროვებას კუნთში. აქედან თავისთავად გამომდინარეობს, რომ თუ რამე მიზეზით რძის და ფოსფორმეაყას განვითარება გაძნელდა, მაშინ გათოშვა ან არ უნდა მოხდეს, ან მცირე ხარისხით მოხდება. აგრეთვე გათოშვა არ უნდა მოხდეს, თუ განვითარებული რძის მყავა და ფოსფორმეაყა კუნთიდან გარეთ გამოდის ანდა იწვის ჟანგბადის ხელოვნურად მიწოდების გამო. ეს ასეც არის. ცნობილია, რომ თუ ბაყაყის კუნთის ტემპერატურა თანდათანობით 0° -ზე ქვემოთ დასწიეს, მაშინ გათოშვა ძალიან გვიანდება: ის 4—7 დღის შემდეგ იწყება. გაზხმარი, გლიკოგენით ღარიბი კუნთი უფრო გვიან ითოშება, ვიდრე ხორციანი, გლიკოგენით უფრო მდიდარი კუნთი. ცხადა, ყველა ის პირობა, რომელიც ხელს უწყობს რძის მყავას წარმოშობას, ხელს უწყობს აგრეთვე გათოშვასაც. მომუშავე და ამის გამო უკვე რძის მყავათი მდიდარი კუნთი უფრო ადრე ითოშება, ვიდრე დასვენებული. ამავე მიზეზით ის კუნთი, რომლის მაპოძრავებელი ნერვი რამდენიმე ხნის წინათ იყო გადაჭრილი, დანარჩენ კუნთზე გვიან ითოშება. თბილისისხლიანი ცხოველების კუნთები, რომელშიაც ნივთიერებათა დაშლა უფრო სწრაფად წარმოებს და, მაშ., რძის მყავა უფრო სწრაფად გროვდება, გათოშვასაც უფრო ადრე განიცდის, ვიდრე ციკსისხლიანთა კუნთები. უკანასკნელთა გათოშვა რამდენიმე დღის შემდეგ იწყება, თბილისისხლიანთა კი—15—30 მინუტის შემდეგ. ფრინველების კუნთები ძუძუმწოვართა კუნთებზე ადრე ითოშება. ხშირად ხდება, რომ სისხლის მიმოქცევის შეწყვეტის წინ ზოგიერთი კუნთი უფრო მძლავრ მოქმედებას განიცდიდა, ამის გამო მასში უკვე იყო დაგროვილი რძის მყავას დიდი რაოდენობა. ამიტომაც ასეთი კუნთები უფრო ადრე ითოშებიან, ვიდრე სხვები. ამის გამო გვამი გათოშვის დროს სწორედ ისეთ პოზას ღებულობს, როგორიც ცოცხალს ჰქონდა სიკვდილის წინ მოქმედების დროს. ასე, მაგ., ბრძოლის ველზე ხშირად პოულობენ მეომართა გვამებს მდგნაირ პოზაში: დამიზნებული თოვით ხელში და მუხლზე დამჯდარს. ხოლერიანი გვამები გათოშვის დროს ღებულობენ სრულიად არაჩვეულებრივ პოზას, ისეთს, როგორიც მათ კრუნჩხვის დროს ემართებათ (სურ. 19).

გათოშვის თავიდან აცილება ადვილად შეიძლება, თუ რძის მყავას დაგროვებაზე რამენაირად გავლენა მოვახდინეთ. კუნთი რომ ჟანგბადის ატმოსფეროში მოვაქციოთ, უფრო გვიან გაითოშება, ვიდრე უჟანგბადოდ, ანდა შეიძლება, სრულიადაც არ გაითოშოს (ვინტერშტეინი). ეს დამოკიდებულია იმაზე, რომ, როგორც ვიცით, ჟანგბადის მიერ რძის მყავას ერთი ნაწილი იწვის და მეორე ნაწილი კიდევ აღდგება გლიკოგენამდე ამ დავის დროს წარმოებული ენერგიის შემწეობით. მაშასადამე, ჟანგბადი ხელს უშლის რძის მყავას დაგროვებას.

აგზნებადობა და გათოშვა. აგზნებადობის დაკარგვა და გათოშვა უმეტესად ერთდროულად ხდება, მაგრამ მათ შორის უშუალო კავშირი არ არსებობს. გათოშვილ კუნთს დაკარგული არ აქვს აგზნებადობის უნარი; როდესაც გათოშვა მაქსიმალური არაა, გაღიზიანება დამატებით შეკუმშვას იწვევს (მანკოლდი). თუ გათოშვის დროს გაღიზიანება ეფექტს არ იძლევა, ეს კიდევ იმას არ ნიშნავს, რომ კუნთი მკვდარია, ამის მიზეზი, ჯერ ერთი, შეიძლება

იყოს ის, რომ კენთი მატყაბალურ შეკუმშვას განიცდის და აზიტომ დაშატებოთ შეკუმშვას არ იძლევა გაღიზიანების საპასუხოდ. შემდეგ ამის მიზეზი აგზნებადი სისტემის მოწაშლა უნდა იყოს მყავეთა დიდი კონცენტრაციის ზეგავლენით. ასეთ მოწაშლისას აგზნებადი ნივლეზერება ჰოკლებულია აგზნებადობას, ჰაგრამ ისე კი ცოცხლობს. ეს იქიდან ჩანს, რომ თუ მავნე აგენტს, რომელმაც ეს ზღგომარეობა გამოიწვია, მოუცალებთ, აგზნებადი სისტემა აგზნებადობის უნარს დაიბრუნებს. სწორედ ასეც ხდება. გათოშილ კენთში. გათოშილ და აგზნებადობას მოკლებულ კენთში რომ გაეატაროთ ჯანგბადიანი ან ტუჩიანი სიოხე და ამით მოვსპოთ რძის მყავა, იგა დაიბრუნებს აგზნებადობის უნარს, რადგან ამავე დროს გათოშეც ისპობა, კენთი სრულიად ნორმალური ხდება (მანპოლ დი).



სურ. 19 ა.

1. სწრაფად გათოშილი გვარის პოზა.

სიკვდილი ხოლერიკაგან. მეტწილად სახსარები გობრილია.



სურ. 19 ბ.

II. ივრე გვარს გათოშვის შემდეგ. მისი პოზა თაკისთავად შეიცვალა კუნთების მოშვების გამო (დანოლესკიდან).

კენთის გათოშვის მოსპობა. გათოშვის მდგომარეობა რაზდენიმე ხანს გრძელდება, მერე ისპობა: კენთი რბილდება და გრძელდება. თუ გათოშვის დროს გვამს არაბუნებრივი პოზა ჰქონდა, უკანასკნელი ისპობა კუნთების მოდუნების გამო (სურ. 19). კენთის მოდუნებისას გათოშვის შემდეგ მისი წონა კლებულობს.

ყველა ის პირობა, რომელიც ნივთიერებათა ცვლას აცხოველებს, ხელს უწყობს გათოვების მალე მოსპობას. მაგ., რაც უფრო მაღალია ტემპერატურა, მით უფრო მალე ისპობა გათოვება.

გათოვილი კუნთის მოდუნება არაა დამოკიდებული ბაქტერიულ პროცესზე. იგივე ხდება გვაჰის სრულიად ასეპტიკურ პირობებში შენახვისას. მისი მოსპობა წარმოებს მიუხედავად რძის მჟავას დიდი რაოდენობისა და საერთოდ მიუხედავად იმ პროცესების გაგრძელებისა, რომელთაც გათოვება გამოიწვევს. საკითხი გათოვების მოსპობის შესახებ ჯერაც არ არის საბოლოოდ გამორკვეული. ცხადია მხოლოდ, რომ ამის მიზეზი რძის მჟავას დიდი კონცენტრაციით დაგროვება უნდა იყოს.

კუნთის ხელოვნური გათოვება. ყველა ის გარემოება, რომელიც გლიკოგენის დაშლას ხელს შეუწყობს, გათოვებასაც გამოიწვევს. ასე მოქმედებს სხვათა შორის კუნთში ტემპერატურის აწევა. ბაყაყის კუნთში საკმარისია ტემპერატურა $33 - 40^{\circ} \text{C}$ -მდე აიწიოს, რომ ერთი საათის განმავლობაში კუნთის მაქსიმალური გათოვება მოხდეს (იენსენი). ამ გზით გათოვილ კუნთში ორჯერ უფრო მეტი რძის მჟავა ვითარდება, ვიდრე ტეტანუსური დაღალვის დროს (ფლეტჩერი და ჰოპკინსი). ეს გათოვება ისპობა, თუ კუნთი-ცივ ფიზიოლოგიურ ხსნარში გადავიტანეთ რამდენიმე საათის განმავლობაში.

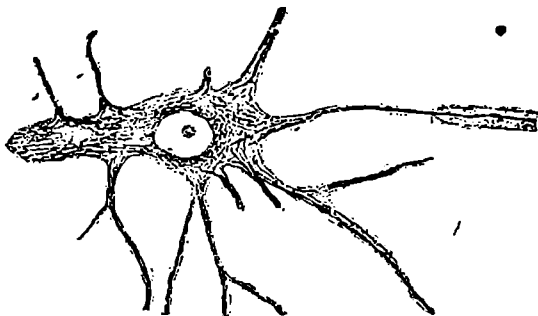
როდესაც კუნთის ტემპერატურა $40 - 45^{\circ} \text{C}$ -ზე ზევით არის აწეული, მაშინ კუნთი უფრო მეტ შეშოკლებას იძლევა. ხოლო ეს შეეკუმშება ბუნებრივ გათოვებას არ წააგავს. 40°C -მდე გათბობით გამოწვეული შეკუმშვა, როგორც ალენიზნეთ, წარმატებულია, ისე როგორც ბუნებრივი შეკუმშვა. 45°C -ზე ზევით გათბობით გამოწვეული შეკუმშვა კი ცივ რინგერის ხსნარში გადატანის შემდეგ არ ისპობა, თუნდაც მთელი დღე გავაჩეროთ. უკანასკნელ შემთხვევაში, ცხადია, საკმე გვაქვს წარუვალ პროცესთან, ცილების შეცვრასთან ანუ კოაგულაციასთან მაღალი ტემპერატურის მიერ.

პერიფერიული ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია.

1. ნეირონული და ნეიროპილუზი თეორია.

ნერვული სისტემის ელემენტები. ნერვული სისტემა შედგება ელემენტებიდან შესდგება: ნერვული უჯრედები, მრავალი პროტოპლაზმული მორჩი, რომელთაც დენდრიტებს უწოდებენ, და განსაკუთრებული დანიშნულების თავისებური მორჩები, რომელთაც აქსონს ან ნეირიტს უწოდებენ.

უჯრედის ოდენობა ძალიან დიდ ფარგლებში მერყეობს. ძუძუმწოვარ ცხოველებზე ის ცვალებადობს 4-დან 190-მიკრონამდე, უხერხემლო ცხოველებზე კი გაცილებით დიდ ოდენობას აღწევს, მაგ., უმაღლესი ოდენობა მოლიუსკებზე 300—500 მიკრონს უდრის. ნერვულ უჯრედთა ფორმა მეტისმეტად სხვადასხვანაირია. მათი ფორმა დამოკიდებულია სხვათაშორის მორჩების რაოდენობაზე, მათ სისქესა და მათ უჯრედიდან გამოსვლის ადგილებზე (სურ. 20).



სურ. 20.

გოგანტური პირამიდული ნერვის უჯრედი. ადამიანის დიდი ტვინის კერქიდან. მარცხნივ მოჩანს ნეირიტი და მიელინის გარსის დასაწყისი. ბირთვის გარშემო ფიბრილები უფრო სქელ ბადეს ქმნიან. დენდრიტებიდან ფიბრილები უჯრედებში შედიან, უჯრედებიდან კი ნეირიტი გადადიან (ბილ-შოუსკი).

დენდრიტების და უჯრედის ჰისტოლოგიური აგებულება თანაბარია: როგორც უჯრედი, ისე მისი დენდრიტები შეიცავენ ნეიროფიბრილებს და ნეიროპლაზმას. თითოეული უჯრედის დენდრიტების რიცხვი, მათი ფორმა და სიგრძე განსხვავდება ერთმანეთისაგან. თითოეული დენდრიტი იწყება კონუსივით და შემდეგ ფართოდ იტოტება ხის მსგავსად. ამიტომ ამ გატოტვას ტელოდენდრიას

ეგ. წოდ. ნეიროპლაზმას. ნეიროფიბრილთა უწყრილესი ძაფები შენეწული იყო თითქმის ყველა ნერვულ ელემენტში. უჯრედის სხეულში ფიბრილები განეწყობიან კონებად, რომლებიც ამ სხეულს სხვადასხვა მიმართულებით გაიკლიან (სურ. 20). ზოგ მკვლევართა აზრით, ნეიროფიბრილები ერთიან ერთმანეთს და მით ნაშდვილ ბადურ ჩონჩხს წარმოშობენ. სხვა ავტორთა აზრით კი თითოეული ფიბრილი გაივლის უჯრედს სრულიად განცალკევებულად, მეზობელ ფიბრილებთან შეუერთებლად.

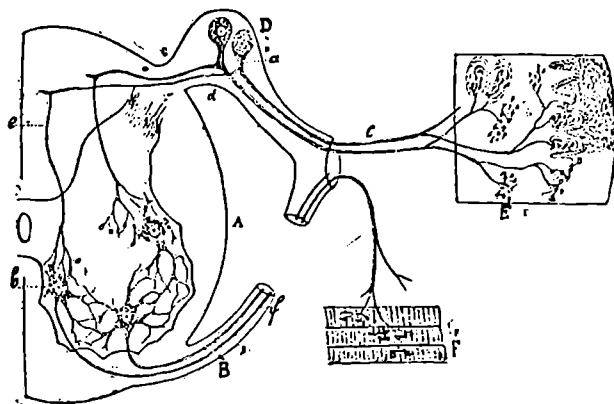
ნეიროფიბრილებს ყველა ავტორი ცოცხალ ნივთიერებად თვლის. ის შეადგენს პროტოპლაზმიდან განვითარებულ მაღალი თვისების დიფერენციულ ნაწილს.

ცნება ნეირონული თეორიის შესახებ. ნერვული სისტემის ეოთეულად მიაჩნიათ ნერვული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით და დაბოლოებით (სურ. 21). ამ ნერვულ ელემენტების კომპლექსს ვაღდეიერმა ნეირონი უწოდა. აქედან ამ წარმოდგენას ნეირონული თეორია უწოდეს. ნეირონის პაგალითად დავასახელებ მგრძნობიარე ნეირონს. მგრძნობიარე ნეირონის უჯრედი მალთა შუა კვანძში ძეგს; მისი ნეირიტი კვანძშივე იყოფა ორ ტოტად: ერთი ტოტი მიდის პერიფერიისაკენ და აქ თავდება კანის ან სხვა რომელიმე გალიზიანების მიმღებელ მგრძნობიარე ორგანოში. მეორე ტოტი შედის ზურგის ტვინში და მაშინვე ორ ტოტად იყოფა. ერთი მათგანი მიდის კრანიალური (თავის) მიმართულებით, მეორე კიდევ კაუდალური (კუდის) მიმართულებით. ორივე ეს ტოტი იძლევა გზადაგზა მრავალ კოლატერალს. ერთი წილრ ამ კოლატერალებისა ბოლოვდება ტვინის შიგნით მდებარე სხვადასხვა ნეირონთან, მეორე წილი კი მამოძრავებელ ნეირონების უჯრედებთან (სურ. 22). მეორე კარგ მაგალითს მამოძრავებელი ნეირონი წარმოადგენს. მისი უჯრედი და დენდრიტები ზურგის და თავის ტვინში მდებარეობს. მისი ნეირიტი ტვინიდან გარეთ გამოდის და სადმე კუნთის უჯრედთან ბოლოვდება (სურ. 22). ვაღდეიერის შემდეგ ნეირონული თეორია მიიღო მრავალმა ჰისტოლოგმა.

ცნება ნეირონული თეორიის შესახებ პირდაპირ არ გამოვდინარეობს, მორფოლოგიურ და ფიზიოლოგიურ დაკვირვებიდან. ის მხოლოდ ერთგვარი წარმოდგენაა, განსახლურ ფიზიოლოგიურ და ჰისტოლოგიურ ფაქტების საფუძველზე შექმნილი, ამიტომ მას სამართლიანად უწოდებენ თეორიას.

ნეირონული თეორიის ანატომიური საფუძვლები. აღნიშნული თეორია პირველ ყოვლისა ხერხემლიან ცხოველებზე ნაწარმოებ ანატომიურ დაკვირვებას ემყარება. ამ ცხოველებზე მრავალ ჰისტოლოგთა აზრით თითოეული ნერვული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით სრულიად განცალკევებულად არსებობს ნერვული სისტემის სხვა ელემენტებისაგან, ე. ი. ერთი ნეირონის ელემენტი მეორე ელემენტს მხოლოდ კონტაქტის საშუალებით უკავშირდება. ნერვული სისტემის ერთეულის შესახებ ცნება აგრეთვე ნერვული სისტემის ემბრიონალურ განვითარებიდან გამოვდინარეობს. რამონ კოხალის დაკვირვებით თითოეული უჯრედი ყველა თავისი მორჩით ერთი ემბრიონალური უჯრედიდან — ერთი ნეირობლასტიდან ვითარდება. რამონ კოხალის აზრით, ნეირონის ონტოგენეზური განვითარება იმეორებს მის ფილოგენეზურ განვითარებას (სურ. 23).

ნეირონული თეორიის ფიზიოლოგიური საფუძველი: ფიზიოლოგებმა ცნაუყენეს თავის მხრივ ერთი მნიშვნელოვანი საბუთი ნეირონული თეორიის დასამტკიცებლად. სახელდობრ, მათი დაკვირვებით თითოეული ნერვული უჯრედი აწარმოებს ტროფიკულ ანუ მასაზრდოებელ გავლენას თავის მორჩილებზე. მაგ., უოლერმა გვაჩვენა, რომ, თუ წინა, ე. ი. მამოძრავებელ ფესვს გადავჭრით, მაშინ პერიფერიული ნაქერი კუნთაძღე რამდენიმე კვირის განმავლობაში დაკარგავს ყველა თავის სასიცოცხლო ფუნქციას და ამასთან ერთად ერთგვარ ჰისტოლოგიურ გადაგვარებას განიცდის. ცენტრალური ნაწილი კი, რომელიც უჯრედთან შეერთებული რჩება, ყველა ნორმულ თვისებას ინახავს. თუ უკანა,



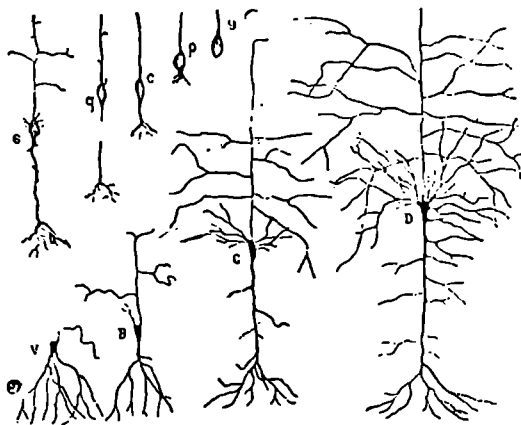
სურ. 22.

მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ნეირონების ურთიერთობა. სქემა. A—ზურგის ტვინი, B—მამოძრავებელი (წინა) ფესვი; C—მგრძნობიარე (უკანა) ფესვი; D—ზურგის კვანძი; E—კანი; F—განუზოლადი კუნთის ბოკოები; a—მგრძნობიარე ნეირონები, b—მამოძრავებელი ნეირონები; c—მგრძნობიარე ნეირონების პერიფერიული მორჩები, რომელნიც კანში სხედასხვა მიმღებ აპარატში თავდებიან: ფატერ-პაჩინის და მეისნერის სხეულები, რომელნიც დაწოლის მიღები რეცეპტორებია და მდებარეობენ ყველაზე უფრო ღრმად ეპიდერმისის ქვეშ; მე რკლის დისკოები ეპიდერმისში, რომელნიც შეხებას მიმღებლობენ, და ტიტულა ხისებრი დაბოლოვანი მტკივნეული გაღიზიანების მისაღებად; d—ამავე ნეირონების ცენტრალური მორჩები, e—ამათი კოლატერალები, რომელნიც შუამდგომარე და მამოძრავებელი ნეირონების სხეულის და დენდრიტების გარშემო ბოლოდებიან; f—მამოძრავებელი ნეირონების ნეიროტები, რომელნიც განუზოლად ეკთვები თავდებიან (დოგელი).

ფესვი კვანძსა და ზურგის ტვინს შუა გადავჭრით, მაშინ გარდაიშლება მორჩების ის ნაქერი, რომელიც ზურგის ტვინში შედის. პერიფერიული ნაქერი კი, რომელიც კვანძში უჯრედს უერთდება, უცვლელი რჩება. ამ გზით უოლერმა დამტკიცა, რომ ნერვულ მორჩს მხოლოდ იმ შემთხვევაში აბადია სასიცოცხლო მოქმედების უნარი, თუ სრულიად დატულია მისი ანატომიური კავშირი უჯრედთან. აქედან გამომდინარეობს, რომ ნერვული უჯრედი ისე

მოქმედებს თავის მორჩეობაზე, რომ აპირობადებს მათი სი-
ცოცხლისთვის საჭირო კვებას.

ნეიროპილის ანუ განუწყვეტლობის თეორია. ნეირონულ თეორიას, მიუ-
ხედავად იმისა, რომ ის ბევრნაირად არის დასაბუთებული, ყველა არ იზიარებს.
თითქმის ყველა მისი საფუძვლის მიმართ გამოთქმული იყო საწინააღმდეგო აზრი.
პირველად ცნობილმა ფიზიოლოგმა ბეტემ გამოაცხადა, რომ ეს თეორია ჯერ
ისევ ჰიპოთეზია, როგორც კარგი დამტკიცება ჰქონდა. ბეტეს მხედვე-
ლობაში ჰქონდა თავისი გამოკვლევანი უხერხემლო ცხოველებზე. ჰისტოლოგ
აპათის მსგავსად ის ამტკიცებს, რომ მთელ ნერვულ სისტემაში გარეგან მი-
ღებულ—მგრძნობიარე ორგანოსა და მამოძრავებელ აპარატს შუა არსებობს
განუწყვეტლივ მიმდინარე ნეიროჰილურილები. ორგანოთა შორის ყოველნაირ

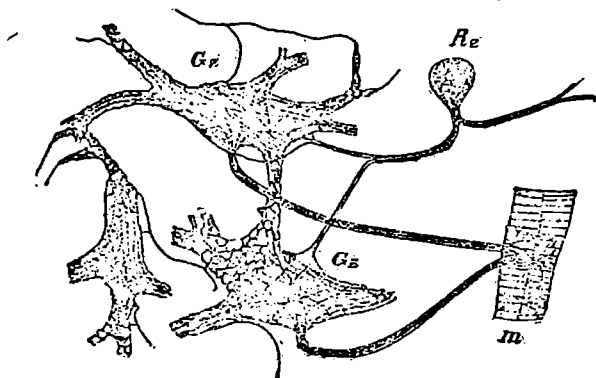


სურ. 23.

ნეირონის ონტოგენეზური და ფილოგენეზური განვითარება.
ზემოთა რიგი იძლევა ფილოგენეზურ განვითარებას: A — ბაჟაყის ნეირონი, B —
ხეილიყის, C — ვირთაყისა, D — ადამიანისა, ქვემოთა რიგი უჩვენებს ნეირობლას-
ტის განვითარების ბუთ ზედიხედ მომდევნო საუფურს — a-c (რამონ კოხალი).

ნერვულ კავშირს ეს ფიბრილები ანხორციელებენ. ისინი გაივლიან განუწყვეტლივ
როგორც მგრძნობიარე, ისე მამოძრავებელ ნერვებს, და აგრეთვე საერთოდ
ცენტრალურ ნერვულ სისტემასაც. ნერვულ უჯრედებში ეს ფიბრილები სხვადა-
სხვა მიმართულებით მიდიან და თითოეული მიმართულების ფიბრილი უერთ-
დება სხვა მიმართულების ფიბრილებს. აგრეთვე ფიბრილები ერთი ნერვის
ტოტრიდან მეორე ტოტში გადადიან და ამ ტოტის ფიბრილებს გადაეხმებიან. ამ-
ნაირად წარმოსდგება ნერვული ფიბრილების ერთგვარი ბადე, რომელსაც ნეი-
როპილი უწოდეს (სურ. 24). ცხადია, მათი აზრით, რომ ანატომიური გამოცალ-
კვება ერთი ნერვული უჯრედისა მისი მორჩეობით, როგორც ნერვული ერთეული,
შეუძლებელი რამ უნდა იყოს.

ბეტე შეეცადა წამოეყენებოდა იმნაირი ფაქტი, რომელსაც ცხადად უნდა გაემათილებოდა ის აზრი, რომ ნერვული უჯრედი ნერვულ პროცესთა წარმოშობა წყაროს წარმოადგენს. მან მოიყვანა შემდეგი დამტკიცება ერთერთ კიბოს მსგავს ცხოველზე, რომელსაც რამდენიმე კადერთა წყვილი აქვს. თითოეულ კიბურს აქვს საკუთარი ნერვული კვანძი, რომელიც ცენტრალურ ნერვულ სისტემას წარმოადგენს. კიბურის ყოველნაირი ცენტრალური რეგულაციური მოძრაობა ამ კვანძის საშუალებით წარმოებს. ამ კვანძის ერთ მხარეს გამწკრივებულია უჯრედები, მეორე მხარე კი უმთავრესად ნერვის მორჩევის ნეიროპლასტის უჯრედებს. ამნაირი კვანძის აგებულებით ბეტემ ისარგებლა: მოაქრა მეორე ანტენის კვანძს უჯრედების მხარე. ამის შემდეგ ინტრალური მოქმედება მეორე ანტენის მიხარით მაშინვე



სურ. 24.

ნეიროფიბრილების წყობილება უხერხემლო ცხოველთა ნეიროპილში. სქემატური აღრთი. Rz—გალიხიანების მიმდებარე უჯრედი; Gz—მამოძრავებელი განვლიური უჯრედი, M—კუნთი (ბეტე).

არ შეწყდა. აქედან მან ის დასკვნა გამოიტანა, რომ ნერვული უჯრედები ცენტრალურ პროცესთა წყაროს არ წარმოადგენენ, რომ ისინი აუცილებლად საკირო არ არიან ცენტრალური პროცესების ნორმულ მიმდინარეობისათვის. მაშასადამე, ცენტრალური მოქმედება არის ნეიროფიბრილთა ბადის, ნეიროპილის ფუნქცია. ანალოგიური ცდა გააკეთა შტეინა ხმა ბაყაყის ზურგის კვანძის მიმართ. მან მოაქრა უჯრედული ნაწილი ერთერთ წელის კვანძს. ამის შემდეგ აგზების გამტარებლობა ამ კვანძით პერიფერიულიდან ზურგის ტვინისკენ არ შეწყდა.

ნეირონული და ნეიროპილური თეორია გარჩევა. ნეიროპილური აგებულება პირველად აღმოჩენილ და შესწავლილ იქნა უხერხემლო ცხოველებზე. შეძლება ითქვას, რომ უმდაბლეს უხერხემლო ცხოველებისათვის ნეიროპილური აგებულება დამახასიათებელია. ნეირონული აგებულება კი, პირიქით, პირველად დადასტურებული იყო ხერხემლიან ცხოველებზე. შემდეგში მკვლევართა მთელი რიგის მიერ ნეიროპილური აგებულება აღმოჩენილ იქნა აგრეთვე ხერხემლიან ცხოველებზე (ტიგისი, შტოერი, ჰერიკი), ხოლო ნეირონული—უმალეს

უხერხემლოთა შორის (რამონ კოხალი, დენეკა). მთელი ფაქტიური მასალის საფუძველზე ცნობილი ნევროლოგი ჰერიკი გამოთქვამს შემდეგ აზრს: ნეიროფიბრილთა ბადე — ნეიროპილი არის ნერვული სისტემის სტრუქტურის უმდაბლესი ფორმა. მასზეა დამოკიდებული სხეულის ზოგადი რეაქციები, როგორც აქვთ თევზებს, თავკომბალებს და სხვებს. ხოლო ლოკალური რეაქციების განვითარებასთან დაკავშირებით, რომელსაც კიდურები, თვალები, ყბა და სხვა ორგანოები იძლევიან, წარმოიშობიან ნერვული გზები, ნერვული ცენტრები, ვითარდება ნეირონული აგებულება სპეციალურად ამ ლოკალიზებული რეაქციების საწარმოებლად. მაგრამ ნეიროპილი ამით არ ისპობა, პირიქით, ისიც ვითარდება, მეტადრე დიდი ტვინის ქერქში. აქ ის ედება საფუძვლად ყოველივე ახალი ლოკალიზებული ინდივიდუალური რეაქციების განვითარებას, ე. ი. ის ნერვული კავშირები, რომელნიც ინდივიდუალური რეაქციების მორფოლოგიურ სტრუქტურას წარმოქმნიან, ქერქულ ნეიროპილიდან ლებულობენ საპირო ნერვულ მასალას.

საგულისხმოა, რომ უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე და აგრეთვე ადამიანზედაც ნერვული სისტემის აგებულება ემბრიონალური განვითარების პირველ სტადიაში მთლიანად ნეიროპილურია. ამის თანახმად ემბრიონს მხოლოდ ზოგადი რეაქციების წარმოება შეუძლია. ნერვული გზები და ნერვული ცენტრები ლოკალიზებული რეაქციების წარმოებით მათ უვითარდებათ შემდეგში, ემბრიონალური განვითარების შემდეგ სტადიებში (მინკოვსკი).

ამნაირად, შეიძლება ითქვას, რომ ფილოგენეზური თვალსაზრისით საკითხი ნეირონული და ნეიროპილური თეორიების შესახებ საბოლოოდ გადაწყდა: ნეიროფიბრილური ბადე ნერვული სისტემის პირვანდელ და ძირითად ფორმას წარმოადგენს, ხოლო ნეირონული ფორმა განცალკევებული ნერვული გზებით და ცენტრებით ვითარდება როგორც ფიზიოლოგიური, ისე ონტოგენეზური განვითარების დროს ამ ნეიროფაბრილურ ბადედან თანშობილი თუ ინდივიდუალური, ლოკალიზებული რეაქციების საწარმოებლად.

ნერვული სისტემის კლასიფიკაციის პრინციპი. ნერვული სისტემა იყოფა ორ ნაწილად: ცენტრალური და პერიფერიული. თავის ქალაში და ხერხემლის ძვალში მოქცეულ ტვინს უწოდებენ ცენტრალურ ნერვულ სისტემას, მათ გარეშე არსებულ ნერვულ სისტემას კი — პერიფერიულს. ორივე ნერვული სისტემა შეიცავს ნეირონის ყველა ელემენტს როგორც მორჩებს, ისე უჯრედებს. პერიფერიული სისტემა შეიცავს ზურგის ტვინის ნერვული კვანძების მთელ რიგს. მისი ქვეგანყოფილება ეგ. წოდ. გეგეტატიური ანუ ავტონომიური სისტემაც აგრეთვე შეიცავს მრავალ ნერვულ კვანძს ნეირონის ყველა ელემენტით. ამნაირად შეიძლება ითქვას, რომ ცენტრალური და პერიფერიული სისტემები თავისი ანატომიური შემადგენლობით არსებითად არ განირჩევიან ერთმანეთისგან. თუ ფიზიოლოგები საპიროდ თვლიან ორივე განყოფილების ცალკე განხილვას, ამას საფუძვლად უდევს შემდეგი ფიზიოლოგიური ფაქტი. ხერხემლიან ცხოველებზე ორგანიზმის რეფლექსური რეაქციების კოორდინაცია და ქცევის აქტების მთლიანობა, მიზან-

შეწონილება და გარემოსადმი შეგუება პირობადებულია ზურგისა და თავის ტვინის ფუნქციური მოქმედებით, ე. ი. იმ სისტემის მოქმედებით, რომელსაც ცენტრალურ ნერვულ სისტემას უწოდებენ. პერიფერიული ნერვული სისტემა მხოლოდ გაატარებს აგზნებას პერიფერიიდან ცენტრალურ სისტემისკენ და პირიქით. მაშ., პერიფერიული ნერვული სისტემის მთავარ ფუნქციას აგზნების გამტარებლობა შეადგენს. ეს ფუნქცია გაცილებით მარტივია, ვიდრე კოორდინაციის ფუნქცია ცენტრალური ნერვული სისტემისა. ამიტომ მართებულად უნდა ჩათვალოს ჯერ პერიფერიული და მერე ცენტრალური სისტემის განხილვა.

ხერხემლიანი ცხოველების პერიფერიული ნერვული სისტემა მთლიანად თანაბარ რაემს არ წარმოადგენს. ის იყოფა ფუნქციონალურად და ანატომიურად ცერებრო-სპინალურ და ვეგეტატიურ სისტემებად. ცერებრო-სპინალურ სისტემას ეკუთვნის ის მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ნერვები, რომელნიც ჩონჩხის მუსკულატურის მოქმედებას ემსახურებიან. ვეგეტატიური სისტემა, რომელიც შეიცავს ანატომების სიმპათიკურ სისტემას, განაგებს უმთავრესად ჯირკვლელსა და გლუვი კუნთოვანი სისტემის მოქმედებას. რადგან მათ შორის ერთგვარი ფიზიოლოგიური განსხვავებაც არსებობს, ამიტომ ჯერ იქნება მოცემული ზოგადი ფიზიოლოგია ცერებრო-სპინალური სისტემისა და მერე ვეგეტატიურის.

პერიფერიული ნერვული სისტემის ზოგად ფიზიოლოგიაში მხედველობაში გვექნება მხოლოდ ნერვული ღერო ნერვულ ბოქკოებისგან შემდგარი. მაგრამ ყველა მოცემული კანონი და დებულება უნდა გადატანილ იქნას იმავე სისტემის უჯრედებზე და დაბოლოებებზე.

2. ნერვის აგზნებადობა და აგზნება.

ნერვის აგზნებადობა. ნერვული ბოქკოს, ისე როგორც კუნთის ბოქკოს, აგზნების უნარი აქვს, ე. ი. აგზნებადობის თვისება. ნერვში აგზნებადობის ხარისხი გაცილებით მაღალია კუნთის აგზნებადობის ხარისხზე, მაშ., ბაყაყის მამოძრავებელი ან მგრძნობიარე ნერვული ბოქკოს გასაღიზიანებლად გაცილებით ნაკლები ინტენსივობის ელექტროდენია საჭირო, ვიდრე ბაყაყის რომელიმე ჩონჩხის კუნთისათვის.

ნერვულ ბოქკოთა აგზნებადობა თითოეულ ნერვულ ღეროში თანაბარი არაა. ბაყაყის საჯდომ ნერვში არსებობს რამდენიმენაირი სისქის ნერვული ბოქკო. ამ ბოქკოთა აგზნებადობის ხარისხი პირდაპირ უკავშირდება მათ სისქეს. ბაყაყის ნერვში ბოქკოების სიმსხილე სამნაირია. ყველაზე უფრო მეტ. ხგზნებადობა აქვს ყველაზე უფრო მსხილ ბოქკოებს. ამ ბოქკოებს ალფა-ბოქკოებს უწოდებენ. ასეთია ყველა მამოძრავებელი ბოქკო. უფრო ნაკლები აგზნებადობა აქვს საშუალო სისქის ბოქკოებს. ამ ბოქკოებს ბეტა-ბოქკოებს უწოდებენ. ყველაზე უფრო ნაკლები აგზნებადობა აქვთ სულ წვრილ ბოქკოებს ეგ. წოდ. გამმა-ბოქკოებს. მგრძნობიარე ნერვში მოიპოვება ყოველნაირი აგზნებადობის ბოქკო და აგრეთვე უწყრილესი დელტა-ბოქკო, რომელთაც ყველაზე ნაკლები აგზნებადობა აქვთ. ბეტა-ჯგუფს ეკუთვნიან კანის მგრძნობიარე ბოქკოები, დელტა-ჯგუფს — მტკივნეული გაღიზიანების ბოქკოები. კუნთის მგრძნო-

ბიარე ბოქკოთა შორის მოიპოვება ყველა ჯურის ბოქკო (ერლანგერი და მისი მოწაფეები).

ნერვულ ბოქკოს აგზნებადობა მუდმივად ერთი ხარისხის არ არის. ის ცვალებადობს ძალიან დიდ ფარგლებში. სხვადასხვა ქიმიურ ნივთიერებათა გავლენით აგზნებადობამ შეიძლება მოიმატოს. ასე ხდება ნარკოტიკულ ნივთიერებათა, მარილთა მჟავების და ტუტების ხსნარების სუსტი გავლენით: მცირე კონცენტრაცია, ნაკლები ხანგრძლივობა. ამავე ნივთიერებათა მძლავრი გავლენა: დიდი კონცენტრაცია, ხანგრძლივი მოქმედება, პირიქით, აგზნებადობას ამცირებს.

ტემპერატურის ცვლილებას, რასაკვირველია, დიდი გავლენა აქვს ნერვის აგზნებადობაზე. ტემპერატურის თანდათანობითი მომატება 40°C -ზე აგზნებადობას მატებს. თანდათანობითი დაკლება გაყინვამდე, პირიქით, აგზნებადობას დაწვეს.

ნერვის გალიზიანება. თითოეულ ნერვზე მოქმედი ძალა გამოიწვევს ნერვის აგზნებას, თუ მისი ინტენსივობა ერთი ხარისხიდან მეორემდე სწრაფად შეიცვლება. მაშ., ნერვული ბოქკო ექვემდებარება დიუბუა რეიმონის ცნობილ გალიზიანების კანონს. ნერვში აგზნება იწვევს მოქმედი ძალის აბსოლუტური ოდენობით კი არა, არამედ მისი სწრაფი ცვალებადობით.

მაგრამ აქაც, როგორც კუნთის მიმართ, დიუბუა რეიმონის გალიზიანების კანონით არ განისაზღვრება ნერვის ამოქმედება. დიდი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე გამაღიზიანებლის ხანგრძლივობას. ეს ხანგრძლივობა ანუ სასარგებლო დრო მით უფრო ნაკლებია, რაც უფრო მეტია აგზნებადობა. რადგან კუნთის აგზნებადობა უფრო მცირეა, ვიდრე ნერვისა, ამიტომ სასარგებლო დრო ნერვის გასაღიზიანებლად უფრო ნაკლებია, ვიდრე კუნთისა, აგრეთვე ქრონაქსია ნერვისა უფრო მცირეა, ვიდრე კუნთისა (ვახოლდერი და ლეტებური).

ნერვის ბუნებრივი გალიზიანება. ნორმალურ პირობებში ნერვი მისი პირდაპირი გალიზიანების გამო კი არ აიგზნება: თუ ის მგრძნობიარეა, მაშინ ის აიგზნება პერიფერიულ მგრძნობიარე ორგანოს რეცეპტორიდან აგზნების გადასვლის წყალობით; თუ ის ამასთანავე მამოძრავებელია, მაშინ მისი აგზნება დამოკიდებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე.

აგზნების გამტარებლობა. აგზნება ნერვულ ბოქკოში აღმოცენდება იმ ადგილს, სადაც გამაღიზიანებელი აგენტი მოქმედებს და სწრაფად ვრცელდება ბოქკოს ორივე მხარეს. მამოძრავებელ ნერვში ნორმალურად აგზნება ვრცელდება მხოლოდ ერთი მიმართულებით ტვინიდან კუნთისკენ. მისი ხელოვნური გალიზიანების დროს კი აგზნება ორივე მიმართულებით ვრცელდება. ამნაირი გამტარებლობის უნარი კი უნემ მშვენივრად დაამტკიცა ბაყაყის სარტორიუსის კუნთის ნერვზე. კიუნემ აღმოაჩინა, რომ ნერვის თითოეული ბოქკო ამ კუნთში შესვლისას ორ ტოტად იყოფა: ერთი ტოტი ვრცელდება ერთ მხარეზე, მეორე კი მეორეზე. მან შუა ალაგას კუნთი გარდიგარდმო გადასკრა ნერვის დაუზიანებლად. მერე აღიზიანებდა ნერვს ერთს მხარეზე. ეს გალიზიანება ორივე მხარეზე იწვევდა შეკუმშვას. მაშასადამე, აგზნება გალიზიანებულ ნაწილიდან ნერვულ

ტოტში ტარდებოდა ტვინისკენ მიმართულებით, ხოლო მცირე ტოტში უკუღმა მიმართულებით, ე. ი. პერიფერიისკენ.

აგზნების გავრცელება ნერვულ ღეროში. თითოეულ ნერვულ ბოჭკოში აგზნება სრულიად განცალკევებით მიმდინარეობს. ერთ ნერვულ ბოჭკოდან აგზნება მეორეში არ გადადის. ამის გამო შესაძლებელია მრავალგვარი მოძრაობის და შეგრძნების წარმოება საპასუხოდ სხვადასხვა რეცეპტორების გაღიზიანებისა. რადგან, ერთი მხრით, ნერვულ ღეროებში და, მეორე მხრით, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ნერვები სხვადასხვა მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ორგანოებისა სრულიად ერთმანეთშია არეული, ცხადია, შეუძლებელი იქნებოდა განცალკევებული მოძრაობის წარმოება და განსაზღვრული გაღიზიანების შეგრძნება, რომ აგზნება ერთ ბოჭკოდან მეორეზე გადადიოდა.

ნეიროფიბრილების როლი აგზნების გატარებაში. ნერვულ ბოჭკოებში აგზნება ნეიროფიბრილების საშუალებით გატარდება და არა ფიბრილების გარეშე ნივთიერებით, ე. ი. ნეიროპლაზმით; ბეტემ ეს ბაჟაყის ნერვის ღეროზე გამოიკვლია: ის მაგრად დაჰქერდა ნერვის ღეროს, მაგრამ ისე კი, რომ ნერვს გამტარებლობის უნარი არ დაჰკარგოდა. შემდეგ სინჯავდა ნერვს მიკროსკოპით. აღმოჩნდა, რომ მოქერილ ალაგას ღერძიან ცილინდრში ფიბრილების გარეშე ნივთიერება — ნეიროპლაზმა მეტად ძლიერ მცირდებოდა. მისი სისქე ნორმალურ სისქეს უდრიდა, როგორც 1:218. თითონ ფიბრილების სისქე კი თითქმის უცვლელად რჩებოდა. აქედან ნათლად ჩანს, რომ აგზნება ფიბრილოვანი ნივთიერების საშუალებით უნდა ვრცელდებოდეს. მეორე საბუთი ნეიროფიბრილების ასეთი თვისებისა იმავე ბეტეს გამოკვლევით მდგომარეობს შემდეგში. წურბელის ნერვულ ბოჭკოს ფიბრილები ბურლსავით დახვეულია და ნეიროპლაზმაში მდებარეობს. ის შეიძლება გასწორებულ იქნას, თუ ნერვს გავეჭივთ. მასთან ნერვის სიგრძის გაგრძელება ხდება. ბეტე შეისწავლიდა აგზნების გატარების სისწრაფეს ნორმალურ და გაგრძელებულ ნერვში და აღმოაჩინა ერთიდაიგივე სისწრაფე. ცხადია, აგზნება რომ ნეიროპლაზმით ტარდებოდა, უსათუოდ გაგრძელებულ ნერვში აგზნების გავრცელების ხანგრძლივობა უნდა მომატებულიყო.

3. აგზნების ქანონი ნარვის მიმართ.

ნერვის აგზნებადი სისტემის მდგომარეობა უაგზნებოდ და აგზნების დროს. როდესაც გაღიზიანებას ადგილი არა აქვს, კუნთის მსგავსად ნერვის აგზნებადი სისტემის სხვადასხვა ნაწილაკის დაშლა-აღდგენა სულ სხვადასხვა დროს უნდა იწყებოდეს და თავდებოდეს, ვინაიდან შეუძლებელია, რომ ყველა ამ ნაწილაკის შინაგანი და გარეგანი პირობები სრულიად თანაბარი იყოს, ე. ი. ნერვის აგზნებადი სისტემა ჰეტეროქრონიულ მდგომარეობაში იმყოფება, ე. ი. ძირითად ბიოლოგიურ პროცესს განიცდის. გაღიზიანების ზეგავლენით, როდესაც ნერვი აგზნებაში მოდის, აგზნებული სისტემის ყველა ნაწილაკი ერთდროულად იშლება და ამის შემდეგ ერთდროულ აღდგენას განიცდის, ე. ი. ჰეტეროქრონიულ მდგომარეობიდან იზოქრონიულში გადადის.

აგზნებადი სისტემის დაშლის შედეგად წარმოიშობიან ელექტროლიტები ხოლო პეტეროქრონიული მდგომარეობის დროს ეს ელექტროლიტები იმდენად თანაბარი ოდენობით ვითარდებიან ყველგან ნერვულ ბოქვოში, რომ ჩვეულებრივ ნერვის ორ ადგილთა შორის არ მყარდება პოტენციალის მნიშვნელოვანი განსხვავება. იზოქრონიული დაშლის დროს კი პოტენციალის ისეთი დიდი სხვაობა მყარდება ამ ადგილსა და სხვა რომელიმე ადგილს შორის, სადაც პეტეროქრონიული მდგომარეობაა, რომ აქ წარმოიშობა მნიშვნელოვანი ბიოელექტროდენი. ეს ელექტროდენი გამოდის როგორც გამოიზიანებული მეზობელი არა აგზნებული ადგილის მიმართ. ამიტომ გალიზიანებული ადგილის დაშლას მოსდევს მეზობელ ნაწილთა დაშლა. ამას მოსდევს თავის ბიოელექტროდენის წარმოშობა, რომლის საშუალებითაც ღიზიანდება შემდეგი ნაწილები. ამნაირად იზოქრონიული დაშლა მთელ ნერვში ვრცელდება, ე. ი. ელემენტობთ ჩვეულებრივ აგზნების პროცესს.

აგზნების ხანგრძლივობა. ბაყაყის ნერვულ ბოქვოს თითოეულ წერტილში აგზნების იმპულსი 2 სიგამამდე გრძელდება. ზამთარში კი 3 — 5 სიგმას აღწევს (ვორონოვი). თბილისისხლიან ცხოველების ნერვში ეს ოდენობა უფრო მცირეა. გარტენის გამოკვლევით, ეს ხანგრძლივობა 1,5 — 2,5 სიგმას უდრის.

მაგრამ აღნიშნული ხანგრძლივობა დამახასიათებელია მთელი ნერვული ღეროსათვის, რომელიც მრავალნაირ ნერვულ ბოქვოს შეიცავს. უკანასკნელი დროის გამოკვლევებით ცნობილია, რომ სხვადასხვა ნერვული ბოქვო თანაბარი ხანგრძლივობის აგზნებას არ იძლევა. მაგ., ბაყაყის საჯდომი ნერვის, ყველაზე უფრო მსხვილი ნერვული ალფა-ბოქვოების აგზნება 1,2 სიგმა გრძელდება, საშუალო სისქის ბეტა-ბოქვოების აგზნება 1,68 სიგმა. უფრო წვრილი გამმა-ბოქვოების აგზნება კი 3,13 სიგმას უდრის (ერლანგერი და მისი მოწაფეები).

რასაკვირველია, ნერვის აგზნების ხანგრძლივობა ფუნქციურ მდგომარეობის მიხედვით ცვალებადობს. სახელობრ, სითბო, დასვენება აგზნების ხანგრძლივობას ამცირებს, სიცივე, დაღლა, ნარკოზი კი აღიძვებს (ვორონოვი, ტიგერშტეტი).

აგზნების გამტარებლობის ხისწრაფე. ეს სისწრაფე პირველ ყოვლისა დამოკიდებულია ცხოველის მოდგმაზე. თბილისისხლიან ცხოველების ნერვში აგზნება ტარდება სეკუნდში 50 — 100 მეტრი, ხოლო ცივისისხლიანთა ნერვში 17 — 42 მეტრი სეკუნდში. მაგრამ ერთი მოდგმის ცხოველის ნერვულ ბოქვოებშია კი აგზნება არ ტარდება თანაბარი სისწრაფით. მსხვილ ბოქვოებში, სადაც აგზნებადობა უფრო მეტია და მასთან ხანმოკლე აგზნება წარმოებს, აგზნება უფრო სწრაფად ვრცელდება, ვიდრე წვრილ ბოქვოებში. მაგ., ბაყაყის ნერვული ბოქვოები 20 მიკრონის სისქისა იძლევა 32 მეტრ სისწრაფეს, ხოლო 10 მიკრონის სისქის ბოქვოები — 17,7 მეტრს.

ნერვის მოქმედების რითმული ბუნება. ერთი აგზნების პროცესით ნერვი მხოლოდ იმ შემთხვევაში უპასუხებს, თუ გალიზიანება ერთხელ მოხდა, მაგ., ერთი ინდუქციური კვეთებით. ხოლო თუ გალიზიანება რამდენჯერმე ზედი-ზედ მეორდება, მაშინ ნერვი აგზნების იმპულსთა მთელი წყებით უპასუხებს, და

ამასთან როგორც არ უნდა იყოს გალიზიანება, ნერვის პასუხი მუდამ რითმული იქნება. მაშასადამე, პირველის შემდეგ, ვიდრე მეორე აგზნება დაიწყებოდეს, ნერვი ისვენებს. ნერვის იმპულსთა სიხშირე სხვათა შორის გალიზიანების სიხშირესა და ინტენსივობაზეა დამოკიდებული, როგორც ეს კუნთის მიმართ ვხედავთ. თუ გალიზიანების სიხშირე საზღვარს არ ცილდება, აგზნების რითმი შეიძლება საკმარისად მისდევდეს გალიზიანებას. მაგ., ზაფხულის ბაყაყზე ამნაირი გალიზიანების და აგზნების ინტერონიული რითმი სექუნდში 500-დე აღის, ზამთრის ბაყაყზე კი 300-დე (ვიდენსკი, ბერიტაშვილი).

თუ ნერვის გალიზიანების სიხშირე მცირეა, — სექუნდში 100-ზე ნაკლები, მაშინ ნერვის აგზნების რითმი გალიზიანების რითმს უკვე საზღვრულე ინტენსივობისას უთანაბრდება. ხოლო თუ სიხშირე 100 — 300 უდრის, მაშინ ამისათვის იმდენად დიდი ინტენსივობის გალიზიანებაა საჭირო, რამდენადაც მეტი იქნება გალიზიანების სიხშირე. თუ ამასთან გალიზიანება შედარებით სუსტია, აგზნების რითმი ან ნახევრიანია, ე. ი. აგზნების იმპულსს მხოლოდ პირველი, მესამე, მეხუთე და სხვა კენტი რიცხვის გალიზიანება იწვევს, ან ორგვარი, ე. ი. კენტი რიცხვის გალიზიანება აგზნების მძლავრ იმპულსს იწვევს, წველისა კი მცირე ინტენსივობის იმპულსს. მაგ., თუ გალიზიანების რითმი სექუნდში 200 უდრის, საზღვრულე გალიზიანება 100-რიტიან აგზნებას გამოიწვევს. ეს არის ნახევრიანი რითმი. გალიზიანების მცირე გაძლიერების დროს აგზნების რითმი 200-დე აღის, მაგრამ ახლა თითოეული მეორე აგზნების იმპულსი სუსტია შედარებით თითოეულ პირველთან. ეს იქნება ორგვარი რითმი. მხოლოდ გალიზიანების კიდევ უფრო გაძლიერება სრულ 200-რიტიან აგზნებას გამოიწვევს (ბერიტაშვილი).

რეფრაქტორული ფაზები. აგზნების რითმულ ბუნებას საფუძვლად უდევს რეფრაქტორული ფაზები, ისე როგორც ეს განმარტებული იყო კუნთის მიმართ. აგზნების დროს არსებობს აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა, ხოლო მის შემდეგ ალდგენის დროს შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა. თუ აგზნება ორ სიგმას უდრის, მაშინ პირველი ფაზაც ორ სიგმას უდრის, ხოლო მეორე ორჯერსამჯერ ხანგრძლივია, მაშ., 4 — 6 სიგმას უდრის. ცხადია, ვიდრე აგზნება არ დასრულდა აგზნებადი სისტემის, აღორძინება არ დაიწყო, შეუძლებელია მეორე აგზნების გამოწვევა. თუ ნერვში აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა ორ სიგმას უდრის, მაშინ უმაღლესი აგზნების რითმი 500-ზე მეტისა არ შეიძლება იყოს.

როდესაც გალიზიანების სიხშირე წუთში 100 — 300-ს უდრის, და მასთან მისი ინტენსივობაა სუსტია, აგზნების იმპულსი მხოლოდ თითოეულ მეორე გალიზიანებისაგან გამოიწვევა: მაშ., აგზნების რითმი ნახევრიანია. ეს რითმზე ხდება, რომ თითოეული მეორე გალიზიანება შეფარდებითი ფაზის დროს წარმოებს, როდესაც საზღვრულე გალიზიანება ნორმაზე დიდი ინტენსივობისა უნდა იყოს. თითოეულ პირველ გალიზიანებას კი ეფექტი მოჰყვება, ვინაიდან ის შეფარდებითი ფაზის გათავებისას ხდება, როდესაც საზღვრულე გალიზიანება ნორმას უბრუნდება.

ცოტა მძლავრი გალიზიანების დროს შეიძლება აგრეთვე მივიღოთ აგზნების ორმაგი რითმი, როგორც ეს უკვე ზევით აღვნიშნეთ. თითოეული წყვილი

გალიზიანება, ხდება რა შეფარდებითი რეფრაქტორულ ფაზაში, მცირე ეფექტს იწვევს, ვიდრე თითოეული კენტი. ეს, ჯერ ერთი, იმაზეა დამოკიდებული, რომ აგზნებადი სისტემა არ არის ჯერ კიდევ ბოლომდე აღორძინებული, და მეორე იმაზე, რომ აგზნებადობის ნორმაზე ქვემოთ დაწევის გამო გალიზიანება ზოგიერთ ბოქკოში აგზნებას არ იწვევს: აგზნება მხოლოდ ნერვეული ღეროს გარეგან ფენაში იწვევს, რომელზედაც ინდუქციური კვეთება უფრო მძლავრად მოქმედებს. თითოეული კენტი გალიზიანება იმიტომ იწვევს შედარებით დიდ ეფექტს, რომ აგზნება აღმოცენდება როგორც ნერვეულ ღეროს გარეთა, ისე შიგნითა ფენაში, სადაც ამ დროისთვის აგზნებადობა ნორმას უბრუნდება. როდესაც თითოეული გალიზიანება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს მოდის, სრული რითმი მაშინ შეიძლება მივიღოთ, თუ გალიზიანება ძლიერია და, ამიტომ, მიუხედავად რეფრაქტორული ფაზისა, აგზნება ყველა ბოქკოში ხდება. ამ შემთხვევაში, რასაკვირველია, ყველა ეფექტი სუსტი იქნება, ვინაიდან გალიზიანების მომენტში აგზნებადი სისტემა მხოლოდ ნაწილობრივ აოის აღდგენილი.

ნერვის აგზნებადობის მომატება რეფრაქტორული ფაზების შემდეგ. თუ ნერვმა გალიზიანებას აგზნებით უპასუხა, მაშინ აგზნებადობა რეფრაქტორული ფაზების შემდეგ ნორმაზე მეტი ხდება (ც ე დ ე ნ ს კ ი, ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი). აღმატებული აგზნებადობა ნერვში კუნთთან შედარებით ნაკლებ ხანს გრძელდება. კ ე ი ზ ლ ი-უ კ ე ს ი ს დაკვირვებით აღმატებული აგზნებადობის ხანი სეკუნდის ერთ მეათედზე გრძელდება ბაყაყის ნერვში. აგზნებადობა ამ შემთხვევაში მატულობს მთელ ნერვში, სადაც აგზნება ვრცელდება და არა მარტო გალიზიანებულ ალაგას.

როგორც კუნთის ფიზიოლოგიაში იყო აღნიშნული, აგზნებადობის ხარისხსა, აგზნების ინტენსივობასა და აგზნებადი სისტემის რაოდენობას შორის განსაზღვრული ურთიერთობა არსებობს: აგზნებადობა და აგზნების ინტენსივობა შით უფრო მეტია, რაც უფრო დიდია აგზნებადი სისტემის რაოდენობა. ამ ურთიერთობით უნდა აიხსნას როგორც შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს აგზნებადობის სიმცირე, და აგზნების პროცესის სისუსტე, ისე მათი მატება ამ ფაზის შემდეგ. აგზნებადი სისტემა აგზნების შემდეგ იზოქრონიულ აღდგენას განიცდის. ამის გამო აგზნებადი სისტემის რაოდენობა იმ ნორმას აქარბებს, რომელიც ჰეტეროქრონიული მდგომარეობის დროს არის. ამ მოკარბებულ მდგომარეობაში რამდენიმე ხანს რჩება, ვინაიდან იზოქრონიული მდგომარეობა თანდათანობით გადადის ჰეტეროქრონიულში. რადგან აგზნება მთელ ნერვში წარმოებს, ცხადია, მოკარბებული აგზნებადი სისტემა და, მაშ., ამასთან ერთად აღმატებული აგზნებადობა მთელ ნერვში უნდა ვითარდებოდეს (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

აგზნებადობის მომატება სუბმინიმალური გალიზიანების მიერ. აგზნებადობა მატულობს ნერვში აგრეთვე ისეთი გალიზიანების საპასუხოდ, რომელიც აგზნებას არ იწვევს, ე. ი. სუბმინიმალური გალიზიანების მიერ. სწრაფად ზედიზედ განმეორებისას უმოკვედო გალიზიანება მოქმედი ხდება. ამნაირად სუმაციის მოვლენა ნერვეულ ბოქკოს თვისებას შეადგენს, ისე როგორც კუნთისას (კ ე ი ზ ლ ი უ კ ე ს ი). აგზნებადობის მომატება ამ შემთხვევაში მხოლოდ გალიზიანებულ ადგილში ხდება.

4. ნერვის დაღლილობა.

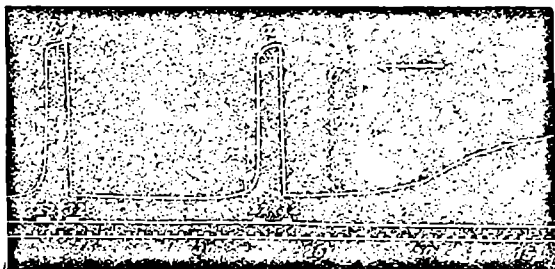
ნერვის დაღლის პირობები. როდესაც ნერვი ხელშეუწყობელ პირობებში დიდხანს მოქმედებს, ის აგზნების უნარს ჰკარგავს, ე. ი. იღლება. საერთოდ კი ნერვი მეტად ღრე წინააღმდეგობას უწყევს დაღლილობას, რადგანაც ნერვის მოთხოვნილება საკვებ ნივთიერებათა და ჟანგბადის მიმართ მეტად მცირეა. მაგ., ერთი გრამი ბაყაყის-ნერვი ერთი საათის განმავლობაში ჰაერის ატმოსფეროში მოიხმარს 11 კუბიკურ სანტიმეტრ ჟანგბადს, ხოლო გამოყოფს 12 კბ. სნტ. ნახშირმჟავას. ნერვის ელექტროდენით გალიზიანების დროს ეს გაზთა ცვლა გალიზიანებულ ადგილას ერთი-ორად მატულობს. ნორმალურ პირობებში ნერვის დაღლა ადვილი საქმე როდია. მაგ., ვე დ ე ნ ს კ ი მ (1884 წ.) დაამტკიცა, რომ შეიძლება ბაყაყის ნერვმა ტრეტანუსურ გალიზიანებისაგან განუწყვეტლივ და უკლებლივ რვა საათს იმოქმედოს. მაგრამ ამავე დროს ცნობილია, რომ თუ ნივთიერებათა ცვლას ხელშეწყობი პირობები არა აქვს, ნერვიც ადვილად განიცდის დაღლას. მაგ., ბ ა ი ე რ მ ა დაამტკიცა, რომ თუ ნერვი აზოტის ატმოსფეროში მოაქციეს და ტრეტანუსური გალიზიანებით იგზნება, ის 3 — 5 საათის განმავლობაში სრულიად იღლება. ეს დაღლა სავსებით ისპობა, თუ ამის შემდეგ ნერვი 5 — 10 სეკუნდით ჟანგბადის ატმოსფეროში გადაიტანეს. როდესაც ტემპერატურა მაღალია, ეს დაღლა აზოტის ატმოსფეროში უფრო ჩქარა წარმოებს. შემდეგ თ ი ო რ ნ ე რ მ ა გვაჩვენა, რომ თუ ორი ნერვი აზოტის ატმოსფეროში მოვაქციეთ და ერთი მათგანი განუწყვეტლივ გალიზიანეთ ფარადიული ელექტროდენით, მეორე კი კონტრაქციის მიზნით მხოლოდ დროდადრო გალიზიანეთ, მაშინ დაღლა ორივეს ეტყობა, მხოლოდ განუწყვეტლივ გალიზიანებული ნერვი უფრო ჩქარა დაიღლება.

ნერვის დაღლის ნიშნები. ბოლო დროის დაკვირვებით, ამოკრილ ნერვს დაღლის ნიშნები ნორმალურ პირობებშიაც ადვილად გამოაჩნდება, სახელდობრ, აგზნების დასუსტების სახით გალიზიანების პირველ მინუტშივე (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი) და თითქმის პირველსავე სეკუნდში (ვ ე ს ტ ი). ხოლო ამის შემდეგ ნერვი იმოქმედებს დიდი ხნის განმავლობაში, თუნდაც ის სეკუნდში 100 აგზნების იმპულსს იძლეოდეს.

5. რეპარატორული ფაზის მნიშვნელობა ნერვ-კუნთის მოქმედებაში.

ოპტიმალური და პესიმალური მოქმედება. როგორც ცნობილია, ახალი გალიზიანება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს ან სულ არ იწვევს ეფექტს ანდა იწვევს ნორმაზე სუსტ ეფექტს. ეს აგზნება მით უფრო სუსტია, რაც უფრო მალე ხდება მომდევნო გალიზიანება აგზნების შემდეგ, ანუ რაც უფრო ადრე ხდება ის აღნიშნული ფაზის დროს. აქედან ცხადია, რომ ხშირი გალიზიანებისას, როდესაც თითოეული გალიზიანება აგზნებას რეფრაქტორული ფაზის დროს იწვევს, გარეგანი ეფექტი ნერვ-კუნთის მოქმედებისა, ე. ი. შეკუმშვა, არ უნდა იყოს მაქსიმალური. ეს მოვლენა დაწვრილებით იყო შესწავლილი ცნობილი ფიზიოლოგის ვე დ ე ნ ს კ ი ს მიერ.

მან აღმოაჩინა, რომ თუ ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატის მამოძრავებელი ნერვი გავალიზიანეთ სეკუნდში 70-ჯერ ანდა ამაზე უფრო ხშირად სხვადასხვა ინტენსივობით, მაშინ მცირე და საშუალო ინტენსივობა უფრო მეტ შეკუმშვას გამოიწვევს, ვიდრე დიდი ინტენსივობა. აგრეთვე იცვლება ეფექტი გალიზიანების სიხშირის მიხედვითაც: თუ გალიზიანება საშუალო ინტენსივობისაა, მაშინ ტეტანუსური შეკუმშვის ოდენობა უფრო დიდია მცირე სიხშირის დროს, ვიდრე უფრო მეტი სიხშირის დროს. შეკუმშვის იმ სუსტ ეფექტს, რომელიც გალიზიანების დიდი ინტენსივობის და დიდი სიხშირის წყალობით წარმოიშობა, ვე დენ-სკიმ პესიმალური ეფექტი უწოდა, იმ დიდ ეფექტს კი, რომელსაც გალიზიანების მცირე ინტენსივობა და სიხშირე იწვევს -- ოპტიმალური (იხ სურ. 25 და 26).

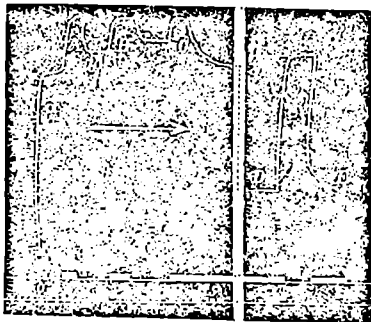


სურ. 25.

ოპტიმალური და პესიმალური ეფექტი გალიზიანების ინტენსივობის ცვლილების გამო. ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. მრუდე აკთება ისე, როგორც ისარი უჩვენებს. ის მიღებულია მაშინ, როდესაც ტეტანუსის მრუდე დრდად დაეცა ხანგრძლივი და ძლიერი ინდუქციის დენით (22 სანტიმეტრი) გალიზიანების გამო, გალიზიანები სიხშირე დიდია: სეკუნდში 110 რხევა. როდესაც ტეტანუსი რმდენად შემცირდება (C), რომ ოდნავად მოჰანს, მეორადი კოკი პირველს 32 სანტიმეტრამდე დააშორავს. როგორც მრუდე გვიჩვენებს, მაშინვე ძლიერი შეკუმშვა დაიწყო (a). როდესაც ბელახლა 22 სანტიმეტრამდე, შეკუმშვა ხელახლა დაეცა. სურათზე ამნაირი ცდა მეორედება (b). პირველი ხაზი მრუდს კემოთ აღნიშნავს გალიზიანების ძალიან ცვლილების მომენტს სანტიმეტრით: მეორე ხაზი კი -- დროს სეკუნდებში (ვე დენსკი).

პესიმალური შეკუმშვის წარმოშობა გალიზიანების გახშირების გამო. ეს მოვლენა არ თხოულობს განსაკუთრებულ ახსნას. როდესაც ნერვის გალიზიანების სიხშირე მცირეა, მაშინ კუნთის თითოეული აგზნება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის შემდეგ წარმოებს და, ამიტომ, ის უდიდესი ინტენსივობისა არის. ამას მოჰყვება დიდი რაოდენობის ფოსფორის და რძისმჟავის წარმოშობა, რაც თავის მხრივ განაფითარებს კუნთის მაქსიმალურ შეკუმშვას. მაგრამ თუ გალიზიანების გახშირების გამო კუნთში თითოეული მომდევნო აგზნება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს იწვევა, მაშინ აგზნების ინტენსივობა ნორმაზე

მცირეა და მასთან მით უფრო მცირე, რაც უფრო ხშირი იქნება გალიზიანება. ამისდა მიხედვით ფოსტორის და რძისმეყავე ნაკლები რაოდენობით წარმოიშობა და ეს თავის მხრით პესიმალურ ანუ ნაკლებ შეკუმშვას გამოიწვევს, რასაკვირველია, მით უფრო ნაკლებს, რაც უფრო მცირეა აგზნების ინტენსივობა. მართალია, ამ დროს აგზნება გახშირებულია, მაგრამ, როგორც ეტყობა, ფოსტორის და რძისმეყავას წარმოშობაში აგზნების ინტენსივობას აქვს უფრო დიდი მნიშვნელობა, ვიდრე მის სიხშირეს (ბერიტაშვილი).



სურ. 26

ოპტიმალური და პესიმალური ეფექტი გალიზიანების სიხშირის ცვლილების გამო. ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. ნერვის გალიზიანება ინდუქციის კვთებით წუთში ხან 20-ჯერ ხდება (ა, ბ, გ, დ, ე), ხან 100-ჯერ (A, B, C, D, E). ერთი სიხშირის გალიზიანება მოსდევს მეორეს შესვენებლივ, მრუდე იწერებოდა იმ მიმართულებით, როგორც ისარი გვიჩვენებს. პირველად ნაკლები სიხშირის გალიზიანება უფრო ნაკლებ ეფექტს იწვევდა, ვიდრე მეტი სიხშირისა, შემდეგ, როდესაც კუნთი დაიღალა ხანგრძლივი (10 სეკ.) და ხშირი გალიზიანებით (D), მ. შინ იგივე სიხშირის გალიზიანება გადაწყვეტილიდ ეფექტს იწვევს (C), ვიდრე მეტი სიხშირის (E) (ვედენსკი).

პესიმალური შეკუმშვის წარმოშობა გალიზიანების გაძლიერების გამო. ინდუქციური კვთებით გალიზიანების დროს უნდა ვიქონიოთ მხედველობაში ორი შემთხვევა: 1) როდესაც ინდუქციური დენის სიხშირე შედარებით მცირეა — 70 — 100-ჯერ სეკუნდში. 2) როდესაც ეს სიხშირე ამაზე მეტია. პირველ შემთხვევაში პესიმალური შეკუმშვის მიზეზი შემდეგია. როდესაც ინდუქციური ელექტროდენის ინტენსივობა მცირეა, ზღურბლთან მახოლოდელია, მაშინ პრეპარატი ღლიზიანდება მხოლოდ გოლების ინდუქციური კვთებებით, ე. ი. 70 — 100 სეკუნდში, თითოეული აგზნება მოდის როგორც ნერვში, ისე კუნთში რეფრაქტორული ფაზების შემდეგ. ამის გამო აგზნების ინტენსივობა უდრის და იგი მეორდება იმავე რითმით, როგორც გალიზიანება. ამასთან შეფარდებით მექანიკური ეფექტი უდრის, ე. ი. ოპტიმალური. ინდუქციური ელექტროდენის გაძლიერების დროს

ნერვს ალიზიანებს არა მარტო გაღების, არამედ ჩაქცევის კვებათ. ამის გამო ნერვის აგზნების რითში ერთი-ორად მატულობს, ე. ი. 140 — 200 ულრის. ახლა როგორც ნერვში, ისე კუნთში თითოეული აგზნება შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს წარმოებს. ამის გამო აგზნების ინტენსივობა შედარებით ოპტიმალურთან მცირდება და მასთან ერთად მცირდება კუნთის შეკუმშვის ინტენსივობაც.

შეიძლება პესიმალური ეფექტის მიღება უფრო ნაკლები სიხშირის ინლუქციურ კვებებათა ხმარების დროს, როგორც 30 — 50 სეკუნდში. ეს ხდება მაშინ, როდესაც კუნთი დაღლილია, რის გამოც რეფრაქტორული ფაზები შედარებით გახანგრძლივებულია. თუ დასვენების დროს თითოეული აგზნება ამ ფაზების შემდეგ იწყებოდა, დაღალვის დროს ის შეფარდებითი ფაზის დროს მოდის და ამის გამო აგზნების და, მაშ, შეკუმშვის ინტენსივობა მცირდება (ვედენსკი).

დიდი სიხშირის გალიზიანებისას 200 — 300 სეკუნდში პესიმალური ეფექტის მიღება შემდეგ გარემოებაზეა დამოკიდებული. როდესაც ინლუქციური ელექტროდენი სუსტია, თითოეული გალიზიანება არ იწვევს ნერვის აგზნებას. პირველის შემდეგ, რომელმაც აგზნება მოგვცა, მეორე გალიზიანება მოდის შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დროს და ის თავის სისუსტის გამო აგზნებას არ იწვევს. როგორც აღვნიშნეთ, რეფრაქტორული მდგომარეობა აგზნებადობის დაწვეით ხასიათდება. აგზნების გამოსაწვევად მით უფრო მძლავრი გალიზიანებაა საჭირო, რაც უფრო ადრე ხდება ის ამ შეფარდებითი ფაზის დროს, მესამე გალიზიანება აგზნებას იძლევა, რადგან ის ან შეფარდებითი ფაზის ბოლოში, ანდა მის შემდეგ ხდება, როდესაც აგზნებადობა ნორმას დაუახლოვდა ან დაუბრუნდა. მეოთხე გალიზიანება ხელახლა მოდის. შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის დასაწყისში იმ აგზნების შემდეგ, რომელიც მესამე გალიზიანებაში გამოიწვია. ამიტომ ეს გალიზიანება აგზნებას არ იძლევა. მეხუთე გალიზიანება მოდის ამ რეფრაქტორული ფაზის შემდეგ და ეფექტს მოგვცემს, როგორც მესამემ მოგვცა და ასე შემდეგ. ამნაირად ნერვის დიდი სიხშირით გალიზიანების დროს მცირე ინტენსივობა იძლევა როგორც ნერვში, ისე კუნთში დიდი ინტენსივობის აგზნებას. მაგრამ მცირე სიხშირით — ნახევარიანი რითმით, რაც თავის მხრივ ოპტიმალურ შეკუმშვას იწვევს. ხოლო როცა გალიზიანების ინტენსივობა ცოტაოდნად დიდია, მაშინ ნერვში აგზნებას თითოეული გალიზიანება იწვევს, მიუხედავად იმისა, რომ უკანასკნელი შეფარდებითი ფაზის დროს მოდის. ამ შემთხვევაში აგზნების რითში როგორც ნერვში, ისე კუნთში სრულია, ე. ი. გალიზიანების რითმს მისდევს, მაგრამ მისი ინტენსივობა გაცილებით ნაკლებია, ვიდრე მცირე გალიზიანების დროს. ამიტომ კუნთის შეკუმშვა უნდა იყოს სუსტი, პესიმალური.

ამნაირად, პესიმალური მექანიკური ეფექტის მიღება, როგორც ფარადიული გალიზიანების გახშირებისას, ისე მისი გაძლიერებისას, ყველა განხილულ შემთხვევაში დამოკიდებულია კუნთის აგზნების იმპულსის გახშირებაზე და მათი ინტენსივობის შემცირებაზე შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის გავლენით (აღრიენი, ბერიტაშვილი).

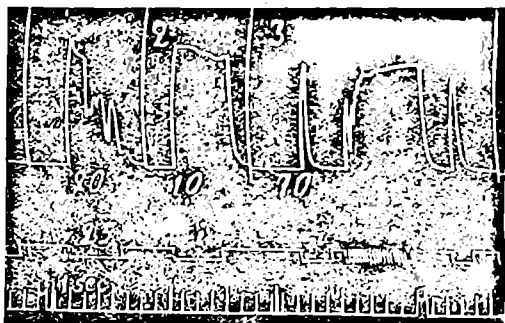
6. ნერვის სიკვდილის პროცესი.

სიკვდილის პროცესის დახასიათება. ცოცხალი ნივთიერება სხვადასხვა გარეგან აგენტთა გავლენით, რომელნიც მის ქიმიურ და ფიზიკურ თავისებურებას ასეთუისე შეცვლიან, ჰკარგავს თავის სასიცოცხლო თვისებებს, ე. ო. კვდება. ასეთ გარეგან აგენტს ეკუთვნის საზოგადოდ ყველა ისეთი ნივთიერება, რომელიც სისხლის შემადგენლობაში არ შედის ანდა ირჩევა მისგან თავისი კონცენტრაციით, და საერთოდ ყველა გავლენა, რომელიც ხელს შეუშლის ჩვეულებრივ ნივთიერებათა ცვლას. ამნაირ აგენტს წარმოადგენენ სხვათა შორის ნარკოზული ნივთიერებანი, როგორც ქლოროფორმი, ეთერი, კოკაინი და სხვ. შემდეგ მაღალი და დაბალი ტემპერატურა, მჟავები და ტუტეები, მარილთა ხსნარები, ელექტროდენი და სხვ. ყოველი აგენტის გავლენით სიკვდილის პროცესი სრულიად ერთგვარად მიმდინარეობს. ვე დ ე ნ ს კ ი პირველი იყო, რომელმაც ეს მოვლენა დაწვრილებით შეისწავლა. როგორც ხსენებული მეცნიერის, ისე სხვების მიერ მოკვდომის პროცესი შეისწავლებოდა ნერვულ ღეროზე. ამიტომ საჭიროდ ვცანით ამ საკითხის განხილვა პერიფერიული ნერვული სისტემის ფიზიოლოგიაში მოგვეცა.

მოკვდომის პროცესი რამდენიმე სტადიად იყოფა. პირველ სტადიას ვე დ ე ნ ს კ ი მ მოსაზრადებელი (პროვიზორული) სტადია უწოდა. ამ დროს კუნთის მექანიკური ფეექტი ნერვის გაღიზიანების საპასუხოდ შემდეგნაირად იცვლება. ნორმულ ნერვ-კუნთის პრეპარატზე ტეტანუსური შეკუმშვა თავიდანვე მაქსიმუმს არ აღწევს. ჯერ ის ერთ ოდენობამდე სწრაფად იკუმშება სეკუნდის ერთ მცირე ნაწილში, ამის შემდეგ შეკუმშვა თანდათანობით ძლიერდება. მაქსიმუმს მხოლოდ რამდენიმე სეკუნდის განმავლობაში მიაღწევს. მოკვდომის დასაწყისში ეს ფეექტი ამნაირად იწყება. პირველ ხანს შეკუმშვის თანდათანობითი გაზრდა მცირდება, შემდეგ ისპობა სრულიად და, ბოლოს, სწრაფი შეკუმშვის შემდეგ მაშინვე კუნთი მოდუნებას იწყებს. ამასთან ნერვის აგზნების ინტენსივობა კლებულობს, მისი რითმი ნიშანდობლივად იცვლება. მაღალი რითმი უსწორო-მასწორდება. ამიტომ ამ სტადიას ტრანსფორმაციულს უწოდებენ. მეორე სტადიას ის ახასიათებს, რომ მომავლად ნაწილში აგზნებადობა კლებულობს, აგრეთვე გამტარებლობაც კლებულობს. გარდა ამისა, ის ძლიერი ტეტანუსური გაღიზიანება, რომელიც წინათ ოპტიმალურ შეკუმშვას იწვევდა, ახლა პესიმალურს იწვევს. სუსტი გაღიზიანება კი ძველებურად მნიშვნელოვან ფეექტს წარმოშობს. ვე დ ე ნ ს კ ი მ ამ სტადიას პარადოქსული უწოდა, ვითომდა ამ შეკუმშვის პარადოქსული ცვლილების გამო (იხ. სურ 27).

კვდომის პროცესი ბოლოს იქამდე მიდის, რომ ნერვი აგზნებადობას და გამტარებლობას სრულიად კარგავს. ნერვი თითქოს კვდება, მაგრამ ნამდვილი სიკვდილი მაშინ წარმოებს, როცა აგენტი თავის მოქმედებას კიდევ განაგრძობს. ხოლო თუ ის მოშორდა ნერვს და თვით ნერვი გადატანილ იქნა ხელსაყრელ პირობებში, მაშინ ნერვი ყველა თავის ფუნქციას აღიდგენს. ნერვის იმ მდგომარეობას, როდესაც მან ყველა თავისი ფუნქცია დაკარგა და ამავე დროს ჯერ

ისევე ცოცხალია, რადგანაც მას აგენტის მოშორების შემდეგ სრული გამოცოცხლება შეუძლია, ვე დ ე ნ ს კ ი მ უწოდა პარაბიოზული მდგომარეობა. თითონ სახელწოდება — პარაბიოზი ცოცხალი ქსოვილის ისეთ მდგომარეობას უჩვენებს, როგორც სიკვდილსა და სიცოცხლეს შუა უნდა იმყოფებოდეს.



სურ. 27.

პარადოქსული სტადია. ბაყაყის ნერვ-კუნთის პრეპარატი. ნერვი პირველ ცდაში ლიზიანდებოდა 20-ჯერ სეკუნდში, მეორეში — 10-ჯერ, მესამეში 70-ჯერ. გაღიზიანების ინტენსივობა ყოველგან ერთიდაიგივეა — 20 სმ. მესამე ცდაში გაღიზიანება პესიმალურ ეფექტს იწვევს, თუ იგი განუწყვეტლივ გრძელდება. ხოლო თუ იგი სეკუნდში 3 — 4-ჯერ სწვდება, მაშინ ეფექტი ოპტიმალური ხდება. გაღიზიანების მომენტი ნარევენბია მეორე ხაზის ქვეითკენ ჩამოწვეით. დრო სეკუნდობით აღინიშნება ქვემო ხაზზე (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

ძირითადი ფუნქციონალური ცვლილებები პარაბიოზულ ნერვში. მთავარი ცვლილება ცოცხალი ქსოვილის ფუნქციონალური მოქმედებისა, რომელიც სხვადასხვა გარეგანი აგენტის ზეგავლენით იწვევა, მდგომარეობს ყველა სასიცოცხლო პროცესის განელებაში.

პირველ ყოვლისა უნდა აღინიშნოს აგზნების პროცესის თანდათანობითი დასუსტება და, ბოლოს, მისი ნულამდე დაცემა. თვითონ აგზნების ხანგრძლივობა მცირედად ცვალებადობს. მაგალითად, კოკაინის გავლენით 3 სიგმ. 4 სიგმამდე მატულობს (ე ო რ ა ნ ც ო ე ი). მეტადრე მძლავრად იცვლება აღგენის პროცესი: ის მეტისმეტად ხანგრძლივდება. ის შეიძლება გრძელდებოდეს რამდენიმე სეკუნდს და მეტ ხანსაც (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი). საგულასხმოა, რომ ამასთან ერთად მნიშვნელოვნად ხანგრძლივდება აბსოლუტური რეფრაქტორული ფაზა, ის ორი სიგმიდან შეიძლება 8 სიგმამდე გაგრძელდეს (კ ა ტ ო). ეს, ალბათ, დამოკიდებულია შემდეგზე: მაგნე აგენტის გავლენით აღდგენის პროცესი იმდენად ნელა წარმოებს, რომ განმეორებით გაღიზიანებას არ შეუძლია ეფექტი გამოიწვიოს არა მარტო აგზნების დროს, არამედ აგრეთვე რამდენიმე ხანს მის შემდეგ, ვიდრე არ აღდგება იმდენი აგზნებადი სისტემა, რომ მასში გამოწვეულ იზოქრონიულ დაშლას შეეძლოს წარმოშვას საკმარისი ინტენსივობის ბიოელექტროდენი, რომლის სა-

შუალედით შეიძლება ნერვში გავრცელდეს იზოქრონიული დაშლა, და ამით აგზნება მოგვეცეს.

პარაბიოზული ნაწილისათვის კიდევ ის არის დამახასიათებელი, რომ ის ძალიან მალე ილღობა, ზოგჯერ რამდენიმე სეკუნდის განმავლობაში (ვესცი). ამის გამო შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა ტეტანუსური გალიზიანების დროს თითოეული აგზნების შემდეგ უფროაღუფრო გრძელდება და ღრმავდება. ამ მოვლენის დაკვირვება ადვილად არის შესაძლებელი, თუ პარაბიოზული ნაწილის ბიოელექტროდენის რეგისტრაციას მოვახდენთ. ბიოელექტროდენის ინტენსივობა მძლავრად ეცემა უკვე პირველი სეკუნდის განმავლობაში. ამით აიხსნება, რომ ნერვის პესიმალური გალიზიანების დროს კენჯის მიაღწევს მხოლოდ ერთი ან ორი თავდაპირველი აგზნების იმპულსი.

აგზნებადობის მომატება გარეგანი აგენტის ზეგავლენით. გარეგანი აგენტი უმეტეს წილად, ვიდრე ფუნქციონალური მოქმედების დაწვევს გამოიწვევს, აგზნებადობის მომატებას აწარმოებს. ასე მოქმედებს მკაფიების სუსტი ხსნარი, ნარკოზულ ნივთიერებათა და ელექტროდენის სუსტი გავლენა. შეიძლება წესად მივიღოთ, რომ ცოცხალი ქსოვილის კვდომის პროცესი, თუ იგი უცაბედად სტრუქტურულ დარღვევას არ განიცდის, უსათუოდ აგზნებადობის მომატებით იწყება. ეს სხვათა შორის ძალიან კარგად აჩვენება ქსოვილს, როდესაც ის კვდომის პროცესს განიცდის ორგანიზმში ტროფიკული ანუ მასაზრდოებელი ფუნქციის მოშლილობის წყალობით: კუნთის, ნერვის და ჯირკვლელთა ქსოვილი ნერვის გადაჭრის შემდეგ ღვეგენერაციის ანუ გარდაშეების დროს თავდაპირველად რამდენიმე დღის განმავლობაში აღმატებული აგზნებადობის მდგომარეობაშია. მხოლოდ ამის შემდეგ იწყება აგზნებადობის დაცემა და ამასთან ერთად ყველა ფუნქციის დასუსტება (ვედენსკი).

პარაბიოზული მდგომარეობის სხვადასხვა სტადიის დამახასიათებელი ფეხტების წარმოშობა. აღნიშნულ ფუნქციონალურ ცვლილებათა თვალსაზრისით ადვილად შეიძლება აიხსნას პარაბიოზის თითოეული სტადიის თავისებურება. ტრანსფორმაციულ სტადიას ახასიათებს აგზნების რითმის შემცირება და უსწორმასწორობა. ეს არის შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის გაგრძელების შედეგი. თუ ნორმალურ ნერვში ტეტანუსური გალიზიანება სეკუნდში 50 — 100-ჯერ წარმოებდა და ის 50 — 100 მძლავრ აგზნების იმპულსს იძლეოდა, ეს იმიტომ ხდებოდა, რომ თითოეული გალიზიანება რეფრაქტორულ ფაზებში შემდეგ მოდიოდა. პარაბიოზის დასაწყისში კი თითოეული გალიზიანება შეფარდებითი ფაზის დროს მოდის ამ უკანასკნელის გახანგრძლივების გამო და ამიტომ თითოეული მეორე, ხან მეორე და მესამე გალიზიანება ან სულ არ გამოიწვევს აგზნებას, ანდა მცირე ინტენსივობის აგზნებას მოგვეცემს.

ტრანსფორმაციულ ფაზაში მექანიკური ცვლილება — ჯერ სწრაფი შეკუმშვა და მერე მაშინვე თანდათანობითი მოდუნება — აგრეთვე შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის გაგრძელებაზე და გაღრმავებაზე დამოკიდებული. როგორც აღვნიშნეთ, სწრაფი დაღლის გამო შეფარდებითი ფაზა უკვე პირველი სეკუნდის განმავლობაში მნიშვნელოვნად გრძელდება. ამის გამო თითოეული მომდევნო აგზნება პირველის შემდეგ თანდათან მცირდება. ეს კიდევ თავის მხრივ იწვევს

კუნთის შეკუმშვის დასუსტებას უფრო ადრე, ვინემ ის მაქსიმალურ ოდენობას მიაღწევდეს.

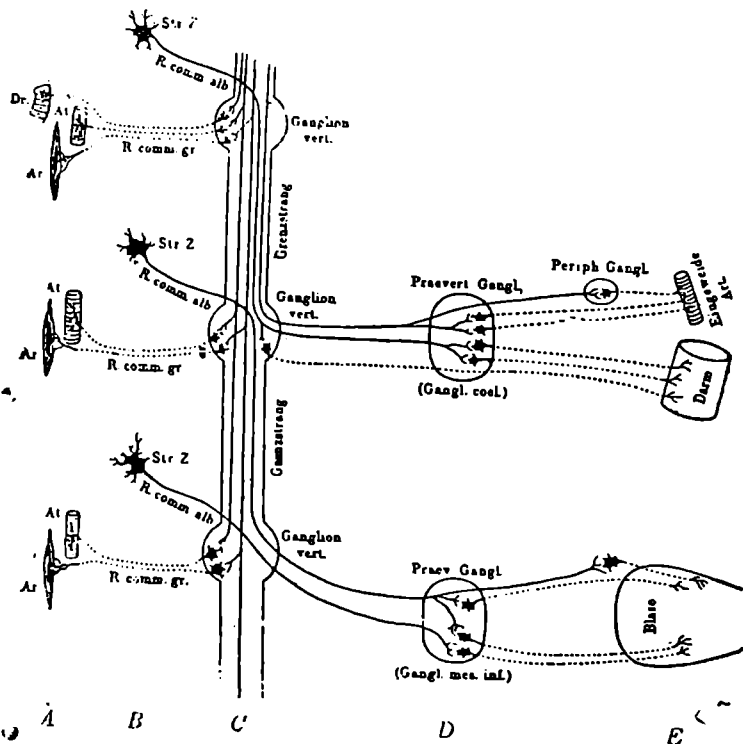
პარადოქსალური სტადიის თავისებურება, ე. ი. გაძლიერებული და გახშირებული გაღიზიანება რომ უფრო ადვილად იწვევს პესიმალურ ეფექტს, ვიდრე ნორმულ მდგომარეობაში, პირობადებულია შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზის მეტისმეტად გახანგრძლივებით. გაღიზიანების გახშირება გაძლიერებით აგზნების რითმი მატულობს და ეს ხელს უწყობს პარადოქსულ ნაწილში აგზნების იმპულსთა ინტენსივობის მეტისმეტად შემცირებას, პირველ ყოვლისა მეტისმეტად სწრაფი დაღლის გამო. ამის გამო აგზნების იმპულსებიდან მხოლოდ პირველი ერთი-ორი მიაღწევს პარადოქსული ნაწილის მეორე ბოლოს. ამიტომ კუნთი მხოლოდ ერთ-ორ აგზნებას იძლევა გაღიზიანების დასაწყისში და მასზე დამოკიდებულებით მხოლოდ ხანმოკლე ერთხელობრივი სახის შეკუმშვას.

7. ავტონომიური ნერგული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია.

ზოგადი ცნება. ხერხემლიან ცხოველთა ავტონომიური ნერგული სისტემა შეიცავს იმ პერიფერიულ ნერგულ სისტემას, რომელიც ემსახურება შინაგან ორგანოებს, სისხლის ძარღვებს და ჯირკვლებს. ავტონომიური ნერგული სისტემა ნიშანდობლივად განსხვავდება ცერებრო-სპინალურიდან. უკანასკნელის ცენტრიდან მომავალი ნერგული ბოქკოები ისე მიაღწევენ პერიფერიულ ორგანოს, რომ გზადაგზა არსად გასწყდებიან. ავტონომიური სისტემის ასეთი ბოქკოები კი, ვიდრე მოაღწევდნენ მამოძრავებელ ან სასეკრეციო ორგანოს, უსათუოდ სადმე უნდა გაწყდნენ. ავტონომიური სისტემის ცენტრიდან მომავალი ბოქკოები თავდებიან ნერგულ უჯრედებთან, რომელიც სიმპათიური წველის ან შინაგან ორგანოებში გაფანტულ კვანძებში ანდა საზოგადოდ ავტონომიური სისტემის ბოქკოთა გზებში მდებარეობენ. აქ თავდება ცენტრიდან მომავალი ნერგული ბოქკოები და აქედან იწყება ახალი ნეირონები, რომელნიც პერიფერიულ ორგანოებს გაუწყვეტელად მიაღწევენ. შეიძლება ცენტრიდან მომავალ ნერგულ ბოქკომ გაიაროს რამდენიმე კვანძი, მაგრამ ის გაწყდება მხოლოდ ერთ კვანძში. ცენტრიდან მომავალ ბოქკოებს, რომელიც სიმპათიკურ კვანძებში წყდებიან, უწოდებენ პრეგანგლიულ ბოქკოებს; იმ ბოქკოებს კი, რომელნიც ამ კვანძებიდან იწყებიან და სადმე პერიფერიულ მამოძრავებელ და სასეკრეციო ორგანოში საბოლოოდ თავდებიან, პოსტგანგლიურს უწოდებენ (სურ. 28).

პრეგანგლიური ბოქკოები გზადაგზა იყოფიან, ე. ი. იძლევიან კოლატერალებს. ეს ტოტებიც წყდებიან რომელიმე კვანძში, ხშირად ერთიმეორიდან ძალიან დაშორებულ კვანძებშიაც. ყოველ შემთხვევაში ძნელი არაა იმის გამოჩენვა, თუ რომელი ბოქკო ეკუთვნის პრეგანგლიურს და რომელი პოსტგანგლიურს. პრეგანგლიურ ბოქკოებს, რომელნიც ტვინიდან გამოდიან და კვანძებში თავდებიან, მიეღინიან გარსი აქვთ. პოსტგანგლიური ბოქკოები კი უმიეღინოა. მაგრამ პრეგანგლიურ ბოქკოებს მიეღინიანი გარსი უფრო ნაკლები სისქისა აქვთ, ვიდრე ცერებრო-სპინალურ სისტემაში.

ავტონომიური სისტემის ანატომიური და ფიზიოლოგიური დანაწილება. იმისდა მიხედვით — თუ ცენტრალური ნერვული სისტემის რომელ ნაწილიდან გამოდის პრეგანგლიური ბოჭკოები, ავტონომიური სისტემა შემდეგ ნაწილებად იყოფა: სიმპათიკური და პარასიმპათიკური.



სურ. 28.

ავტონომიური სისტემის ავტორეგულირების სქემატური გამოხატულება. A—კანი ზურგზე, B—ზურგის ტვინი, C—სიმპათიკური წველი, D—შიგნეულობათა დამატებითი სიმპათიკური კვანძები, E—შიგნეულობა. Str. Z—წველის ნერვული უჯრედები ზურგის ტვინში, Dr—ოფლის ჯირკვლები კანში, At—კანის არტერიები, Ar—თმის მამოძრავებელი კუნთი, R. comm.gr—ნაცარა შემადგენელი ტოტები, R. comm. alb—თეთრი, Per. gangl.—პერიფერიული ნერვული კვანძები შინაგან ორგანოთა ახლო ან მათ შიგნით, Praevert. Gangl.—დიდი სიმპათიკური კვანძები, Eingeweide Art—შიგნეულობის არტერია, Darm—ნაწლავი, Blase—საშაოდ ბუშტი. პრეგანგლიური ნერვული ბოჭკოები გამოხატულა განუწყვეტელი ხაზით. პოსტგანგლიური — პუნქტირით. ყველა აქ გამოყვანილი ნერვული ბოჭკო მხოლოდ ცენტრიდან მომავალთ ეკუთვნის, ე. ი. მამოძრავებელ და სასეკრეციო ბოჭკოებს (შუღლი).

სიმპათიკური სისტემა. ამას ეკუთვნის ანატომების სიმპათიკური წველი. ამ წველის პრეგანგლიური ბოქკოები გულმკერდის და წელის ტვინიდან წინა ფესვებით გამოდიან — დაწყებული კისრის მეორე სეგმენტიდან წელის მეოთხე სეგმენტამდე.

პარასიმპათიკური სისტემა. ამ სახელს ავტონომიური სისტემის ყველა დანარჩენ ნაწილს უწოდებენ, რომელთა პრეგანგლიური ბოქკოები შუა და მოგრძო ტვინიდან და შემდეგ ზურგის ტვინის საღვთო ნაწილიდან გამოდიან. თავის სისტემის ბოქკოები გამოდიან თავის ნერვებთან ერთად: თვალის მამოძრავებელი, სახის, ენახახის და ცთომილი ნერვი. საღვთო სისტემის ბოქკოები ზურგის ტვინიდან საღვთო ნაწილის წინა ფესვებით გამოდიან.

აღნიშნულ სისტემათა გავრცელების ფარგალი ერთნაირი ოდენობისა არ არის. სიმპათიკური სისტემა მთელს სხეულში ვრცელდება. პარასიმპათიკური სისტემის ბოქკოები კი მხოლოდ განსაზღვრულ ფარგლებში მოიპოვებიან. ამას გარდა, სიმპათიკური სისტემა იძლევა ნერვებს ყველა იმ ორგანოსთვისაც, რომელნიც მათ აგრეთვე პარასიმპათიკური სისტემიდან ლეზულობენ. მაგრამ ამასთანავე ისეთი ორგანოებიც არსებობენ, რომელნიც ნერვებს მხოლოდ სიმპათიკური სისტემიდან ლეზულობენ. ამნაირ ორგანოებს ეკუთვნიან: ოფლის ჯირკვლები, კანის გლუვი კუნთები და აგრეთვე შიგნეულობის ძარღვთა ერთი ნაწილი. მაშასადამე, მეტი ნაწილი ძარღვებისა და ყველა მასაზრდოვებელი ორგანო ნერვებს ორი სათაყიდან ლეზულობენ.

ავტონომიური ნერვული სისტემის შესახებ დაწვრილებითი ცნობები მოგვცა გამოჩენილმა ინგლისელმა მეცნიერმა ლენგლიმ. მანვე მოგვცა სახელწოდებაც ავტონომიური სისტემა, რადგან ეს სისტემა როგორც ანატომიის, ისე ფიზიოლოგიის მხრივ მართლაც თავისებურ რამეს წარმოადგენს.

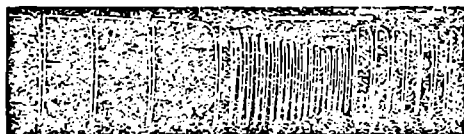
ავტონომიური ნერვული სისტემის ზოგადი თვისებები. პრეგანგლიური ბოქკოების ფუნქციური მოქმედება არსებითად არ უნდა ირჩეოდეს ცერებრო-სპინალურიდან. მართალია, მათი აგზნების და რეფრაქტორული ფაზების შესახებ პირდაპირი ცდები არ არსებობს, მაგრამ მაინც შეიძლება ამის მტკიცება, ვინაიდან მათი ჰისტოლოგიური აგებულება არსებითად ისეთივეა, როგორც ცერებრო-სპინალურისა. სულ სხვაა საკითხი პოსტგანგლიური უმიეილიზო ბოქკოთა შესახებ. მათი მოქმედება უნდა ირჩეოდეს ცერებრო-სპინალურიდან და მართლაც პირდაპირი ცდებიდან ვიცით ზოგიერთი რამ საგულისხმო ამის შესახებ. გულის პოსტგანგლიურ ბოქკოთა აგზნების პროცესი გაცილებით უფრო ხანგრძლივია, ვიდრე ცერებრო-სპინალური ნერვისა. მაგ., ბაყაყის გულის პოსტგანგლიურ ბოქკოთა აგზნების ხანგრძლივობა 0,001 — 0,02 სეკუნდს უნდა უდრიდეს. აგზნების გამტარებლობაც პოსტგანგლიურ ნერვში ცერებრო-სპინალურზე გაცილებით ნაკლებია. მაგ., უახლოესი დროის გამოკვლევით ბაყაყის სიმპათიკურ ბოქკოში, რომელიც საჯდომი ნერვის საშუალებით კანის ჯირკვლებში თავდება. გამტარებლობის სისწრაფე 2 მეტრს უდრის (ფი შ ე რ და შ ი ლ ფ ი). შემდეგ ცნობილია, რომ სიმპათიკური ბოქკოებით რომელიმე ორგანოს მოქმედება მოითხოვს გაცილებით მეტ გამაღიზიანებელ ძალას, ვიდრე ჩონჩხის კუნთის ამოქმედება ცერებრო-სპინალური ნერვის საშუალებით. ასე რომ, პოსტგანგლიური ნეირონის

აგზნებადობა ცერებრო-სპინალურზე დაბალი უნდა იყოს. ამ ფაქტებიდან ჩანს, რომ საზოგადოდ უმიელონო პოსტგანგლიურ ბოქკოებში აგზნების პროცესი, მისი გატარება და საერთოდ ყველა პროცესი გაცილებით უფრო ნელა უნდა წარმოებდეს, ვიდრე ცერებრო-სპინალურ მიელონიან ბოქკოებში.

სიმპათიკური და პარასიმპათიკური სისტემის ანტაგონისტური მოქმედება. აღნიშნული ორკეტი ინერვაცია შემდეგ დამახასიათებელ ფიზიოლოგიურ მოქმედებას აწარმოებს. თავის და საღვთოს ავტონომიური სისტემა წარმოადგენს სიმპათიკური სისტემის ფიზიოლოგიურ ანტაგონისტს. თუ ერთი სისტემის ნერვი პერიფერიულ ორგანოში აგზნებას გამოიწვევს, მეორე სისტემის ნერვი იმავე ორგანოში უთუოდ შეკავებას იძლევა. მაგ., თავის ავტონომიური სისტემა თვალის მამოძრავებელი ნერვის საშუალებით თვალის გუგის შევიწროებას იწვევს, გულმკერდიდან მომდინარე სიმპათიკური ნერვი კი მის გაგანიერებას. გულში ცოთილი ნერვის საშუალებით თავის ავტონომიური სისტემა გულისცემის გაწელებას იწვევს, სიმპათიკური ნერვი კი — მის აჩქარებას (იხ. სურ. 29 და 30).



სურ. 29. ცოთილი ნერვის შემაკავებელი მოქმედება ბაყაყის გულზე. ნერვი ღიზიანდება დიდ ინტენსივობის ფარადიული ელექტროდენით. გაღიზიანების დრო აღნიშნულია თეთრი ხაზით. გაღიზიანების დროს და ცოტა მის შემდეგ გულისცემა შეჩერებულია. შემდეგ კი მისი მოქმედება, პირიქით, უფრო გაძლიერებულია როგორც ამპლიტუდის, ისე რითმის მხრივ, ვიდრე გაღიზიანებამდე იყო (პე მ ბ რ ე და პ ი ლ ი პ ს ი).



სურ. 30. სიმპათიკუსის ამჩქარებელი მოქმედება ბაყაყის გულზე. ნერვი ღიზიანდება მცირე ინტენსივობის ფარადიული ელექტროდენით. გაღიზიანების დრო აღნიშნულია თეთრი ხაზით. გაღიზიანების დროს გულისცემა აჩქარებულია და გაძლიერებული, რაც სიმპათიკური ბოქკოების უპირატეს გაღიზიანებას უნდა მიეწეროს (პე მ ბ რ ე და პ ი ლ ი პ ს ი).

თავის პარასიმპათიკური სისტემა ნაწლავთა ავტომატურ მოძრაობას აძლიერებს, სიმპათიკური კი მას ასუსტებს და კიდევაც სპოზს. საღვთო პარა-

სიმპათიკური სისტემა საშარდე ბუშტის შეკუმშვას აძლიერებს, სიმპათიკური კი მას აკავებს.

ავტონომიური სისტემის შემაკავებელი მოქმედების ბუნება. როგორც აღვნიშნეთ, თუ პარასიმპათიკური სისტემა რომელიმე ორგანოში შეკავებას იწვევს, მაშინ სიმპათიკური სისტემა ამ ორგანოში აგზნებას იძლევა. საკითხავია ახლა, შეკავების პროცესი ავტონომიური სისტემის რომელი შემადგენელი ნაწილის ფუნქციას შეადგენს? აქ მხედველობაში უნდა მივიღოთ შემდეგი ნაწილები: პრეგანგლიური ნეირონი, პოსტგანგლიური ნეირონი და პერიფერიული ორგანო. პრეგანგლიური ნეირონები რომ მხოლოდ გაატარებენ აგზნებას ცენტრალურ სისტემიდან და ამ მხრივ ისინი არ უნდა ირჩეოდნენ ჩვეულებრივ ცერებრო-სპინალურ ბოჭკოებიდან, ეს იქიდან ჩანს, რომ შეფარდებული პოსტგანგლიური ბოჭკოების გალიზიანება სწორედ იმგვარსავე შეკავებას იძლევა. ეს უქანსკენელი ფაქტი პირდაპირ მივითითებს, რომ შეკავება არაა დაშოკიდებული პოსტგანგლიური უჯრედის ანუ კვანძის უჯრედის თავისებურ მოქმედებაზე. ცხადია, შეკავება ვითარდება განსაზღვრული პოსტგანგლიური ბოჭკოს ზეგავლენით. მრავალნაირი ცდის საფუძველზე ლენგლიმ დაასკვნა, რომ ეს შემაკავებელი მოქმედება არც პოსტგანგლიური ბოჭკოს ფუნქციას შეადგენს. მისი აზრით, კვანძის და ჯირკვლის უჯრედში, სადაც პოსტგანგლიური ბოჭკოები ბოლოვდებიან, არსებობს ორნაირი მძლავრელი სისტემა. ერთის საშუალებით იწვევა აგზნება, მეორეთი კი შეკავება. სიმპათიკური და პარასიმპათიკური პოსტგანგლიური ნერვები მოქმედებენ ამ სისტემებზე. შედეგის თავისებურება დამოკიდებული იქნება იმაზე თუ უჯრედის რომელ სისტემაზე მოქმედებს ესათვის ნერვი.

ლენგლის მიერ გამოთქმულ აზრს კარგად უდგება შემდეგი ფაქტი: ცთომილი და სიმპათიკური ნერვების გალიზიანების დროს ბაყაყის გულში ვითარდება ისეთი ნივთიერება, რომელიც საზოგადოდ გულზე შეფარდებული ნერვის მსგავსად მოქმედებს. ცთომილი ნერვის გალიზიანებით რომ გული ხანგრძლივად შევაყენოთ და მერე ამ დროს განმავლობაში გულში გავლილი სისხლი ან რინგერის ხსნარი გავტაროთ სხვა მოქმედ გულში, უქანსკენელი შეკავდება. სიმპათიკუსის გალიზიანების დროს შეკრებილი სისხლი ან რინგერის ხსნარი კი, პირიქით, გულის მოძრაობას აძლიერებს და ახშირებს.

ამნაირი ფაქტების ნიადაგზე დღეს მრავალი ფიზიოლოგი იმ აზრს დაადგა, რომ ავტონომიური ნერვული სისტემის მოქმედება გლუვ კუნთზე ჰორმონალური სახისაა. ფიქრობენ, რომ პოსტგანგლიური ბოჭკო თავისი ნერვული დაბოლოების საშუალებით კუნთის უჯრედში ისეთ ქიმიურ ნივთიერებას წარმოშობს, რომელიც კუნთის აგზნებად სისტემას ან მოქმედებაში მოიყვანს, ამ შეკავებს. სისხლის ძარღვების გამგანირებელ სიმპათიკურ ბოჭკოთა მიმართ ასეთ ნივთიერებად ითვლება რალაც ჰისტამინის-მაგვარი ნივთიერება, რომელიც ცილოვანი ნივთიერების დაშლის პროდუქტს წარმოადგენს და მისი ნიშნებიც კი სისხლის ძარღვთა მძლავრ გაფართოებას იწვევს (ლევისი).

ავტონომიური სისტემის მგრძნობიარე ნერვები. ავტონომიურ სისტემაში გარდა ცენტრიდან მომავალ ნერვებისა ცენტრისკენ მიმავალი, ე. ი. მგრძნობი-

არე ნერვებიც შედის. ავტონომიური სისტემის მგრძნობიარე ბოქკოები არაფრით არ განსხვავდებიან ცენტრისკენ მიმავალ სხვა ბოქკოებისგან: ისინი გაივლიან ავტონომიურ სისტემას განუწყვეტლივ, მათი უჯრედები მდებარეობენ ზურგის ქვანძში. როპელნიც მათთვის ტროფიკულ ცენტრს წარმოადგენენ. ამ მგრძნობიარე ბოქკოებსაც მთელ მას სიგრძეზე მიეღინის გარსი აქვთ. აგზნებას გაატარებენ ისეთივე დიდი სისწრაფით, როგორც ცერებრო-სპინალური ბოქკოები.

ავტონომიური ხისტემის დამოკიდებულება ტვინის მოქმედებაზე. ავტონომიური სისტემის ნორმული მოქმედება ტვინის საშუალებით წარმოებს. სათანადო იმპულსებს ტვინი ზოგ შემთხვევაში თითონ შიგნეულობათა ფარგლიდან ლებულობს, ზოგჯერ კი გარეგან რეცეპტორებიდან. ცნობილია, რომ თითქმის ყველა მგრძნობიარე ნერვის საშუალებით შეიძლება გამოვიწვიოთ სისხლის წნევის ცვლილება და აგრეთვე გულისცემის შეკავებაც. შიგნეულობის გრძნობელობა დღეს საეჭვო არ არის. მაგრამ დღემდე გამოჩევეული არაა, რანაირია ეს გრძნობელობა: ზოგიერთის აზრით, ეფექტს მხოლოდ მძლავრი მტკივნეული გაღიზიანება იწვევს: შეხება და საერთოდ მცირე ინტენსივობის გაღიზიანება კი მასზე არ მოქმედებს. მაგრამ ცნობილია, რომ ზოგიერთ პათოლოგიურ პროცესის დროს გრძნობელობა მეტადმატულობს. ამაზე უთითებს ჰოლციის ცნობილი ცდა. ეს ცდაც იმაში მდგომარეობს, რომ შიგნეულობაზე მსუბუქი დარტყმა გულისცემას ანელებს ცთომილი ნერვის საშუალებით. ავტონომიური სისტემის მგრძნობიარე ნერვები, ალბათ, მონაწილეობას იღებენ შიგნეულობათა რეფლექსური თუ ავტომატურ მოქმედების რეგულაციაში. ასეთია სწორედ ნერვის დეპრესორის როლი. ის შეიცავს გრძნობიარე ნერვებს აორტიდან და გულიდან. როდესაც არტერიული წნევა ნორმას გადააქარბებს, მაშინ ეს გრძნობიარე ნერვები ღიზიანდებიან. მათი აგზნება ცენტრალურ ნერვულ სისტემას გადაეცემა და მისი საშუალებით წარმოებს სისხლის კალაპოტის გაგანთიერება ამით სისხლის წნევა ნორმას უბრუნდება. ამნაირად; შინაგანი ორგანოების რეცეპტორები უნდა ღიზიანდებოდნენ არა მარტო მტკივნეული გაღიზიანებით, არამედ აგრეთვე მსუბუქი წნევის საშუალებითაც.

ავტონომიური ნერვული ხისტემის ტონური მოქმედება. ცნობილია, რომ ზოგიერთი შინაგანი ორგანო ავტონომიური სისტემის საშუალებით ტონურ მდგომარეობას განიცდის, ე. ი. მუდმივ მოქმედებაშია. ხოლო ეს მოქმედება დროდრო ხან ძლიერდება, ხან კი სუსტდება. ასეთია, მაგ., თვალის გუგა, რომელიც მუდმივ გაფართოებულია, სისხლის ძარღვები, რომელიც მუდმივად შევიწროებულია. ეს ტონური მოქმედება ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზეა დამოკიდებული. მოგრძო ტვინში მდებარეობს სპეციალური ცენტრები სისხლის ძარღვთა გაფართოებისა და შევიწროებისათვის. ამიტომ ჩვენ რომ რომელიმე ორგანოს გადაუტოვოთ სიმპათიკური ნერვი, მაშინვე ამ ორგანოს სისხლის ძარღვთა გაგანთიერება მოხდება. ცენტრალურ ტონურ მოქმედებას განიცდის სხვათაშორის გულიც. ცთომილი ნერვის საშუალებით გულისცემა მუდმივ განელებას განიცდის. ეს ნერვი რომ გადაიქრას, მაშინვე გულისცემის აჩქარება მოხდება. მაგრამ შინაგან ორგანოთა ტენური მოქმედება მთლიანად არაა დამოკიდებული ცენტრალურ

ნერვულ სისტემაზე. მაგალითად, სიმპათიკური ნერვის გადაჭრის შემდეგ სისხლის ძარღვები საბოლოოდ არ ჰკარგავენ ტონური შევიწროების უნარს. რამდენიმე ხნის შემდეგ მათი ტონური მოქმედება აღსდგება. ამგვარი ფაქტები მრავალია და აქედან გამომდინარეობს, რომ არსებობს აგრეთვე პერიფერიული ტონუსი, რომელიც წარმოიშობა ტვინის გარეშე. სახელდობრ, ასეთი ტონური მოქმედება იწვევა იმ მრავალნაირი ჰორმონების მიერ, რომელნიც მუდმივად შინაგანი სეკრეციის ჯირკვლებში წარმოიშობიან და მერე სისხლის საშუალებით მამოძრავებელ ორგანოებს მიაღწევენ. მაგ., თირკმელ-ზედა ჯირკველში წარმოიშობა ჰორმონი ადრენალინი, რომელიც სისხლის საშუალებით სწორედ ისე მოქმედებს სხვადასხვა ორგანოზე, როგორც სიმპათიკური ნერვული სისტემა: სისხლის ძარღვებს ავიწროებს, გულისცემას აჩერებს და სხვ. ტონურ მოქმედებას იჩენენ აგრეთვე კუნთის მუშაობის დროს წარმოშობილი დაშლის პროდუქტები: ისინი ფაფართოებენ მომუშავე ორგანოს სისხლის ძარღვებს. ნაწლავის კედელში წარმოიშობა როგორც დაშლის პროდუქტი, ზოლინი, რომელიც პარასიმპათიკური ნერვული სისტემის მსგავსად ნაწლავთა გაძლიერებულ მოქმედებას იწვევს.

ავტონომიური ნერვული სისტემის კოორდინაციული მოქმედება. მიუხედავად იმისა, რომ ავტონომიური სისტემა როგორც ავზნებას, ისე შეკავებას აწარმოებს, შეიძლება ითქვას, რომ მას კოორდინაციული მოქმედების უნარი არა აქვს. მართალია, ჰოფმანი ამტკიცებდა, რომ სიმპათიკური კვანძები საკოორდინაციო ცენტრებს წარმოადგენენ, მაგრამ მისი დასკვნა უტყუარ საბუთებიდან არ გამომდინარეობს. სახელდობრ ჰოფმანმა შეამჩნია, რომ გალიზიანება პირველი და მეორე გულმკერდის ნერვისა, რომელიც პრეგანგლიურ ბოჭკოებს შეიცავს, თვალის გუგის საერთო გაფართოებას იწვევს. რომელიმე ტოტის გალიზიანება კი, რომელიც პოსტგანგლიურ ბოჭკოებს შეიცავს, მხოლოდ გუგის რომელიმე ნაწილის გაფართოებას იძლევა. აქედან მან ის დასკვნა გამოიყვანა, რომ ვითომ 'განგლიური უჯრედები, 'საიდანაც *n. ciliaris*-ის პოსტგანგლიური ბოჭკოები იწყებიან, ერთიმეორეს უერთდებიან კომისურალური, ე. ი. შეპერთეხელი ბოჭკოებით საკოორდინაციო ცენტრის შესაქმნელად. მაგრამ ლენგლიმ საკუთარი გამოკვლევით უარჰყო ეს მტკიცება. სახელდობრ მან აღმოაჩინა, რომ გულმკერდის სამი ნერვიდან მხოლოდ ერთი წვრილი ტოტი თუ გალიზიანდა, მაშინ თვალის გუგა მთლიანად კი არ გაფართოვდება, არამედ მისი ერთი რომელიმე მხარე. შემდეგ ლენგლიმ გამოარკვია, რომ ერთიადიამვე კვანძის პრეგანგლიური და პოსტგანგლიური ბოჭკოების გალიზიანება ერთნაირ ეფექტს იწვევს. შემდეგ საჭიროა მქონდამ გალიზიანდეს მრავალი პრეგანგლიური ან პოსტგანგლიური ბოჭკო, რომ მივიღოთ თვალის გუგის მაქსიმალური და სრული გაფართოება. აქედან ცხადათ ჩანს, რომ ავტონომიური სისტემის კვანძები არ უერთდებიან ერთიმეორეს კომისურალური ბოჭკოებით და არ წარმოადგენენ საკოორდინაციო ცენტრებს. ავტონომიური სისტემის პოსტგანგლიური ნეირონები თავის ფუნქციონალური მოქმედებით მიემსგავსებიან ცერებრო-სპინალურ მამოძრავებელ ნეირონებს. განსხვავება მხოლოდ იმაშია, რომ უკანასკნელებით აგზნება უცვლელად ურცელდება პერიფერიულ ორგანომდე, ე. ი. ჩონჩხის კუნთა-

მდე. პოსტგანგლიური ბოჭკოებით კი წარმოებს როგორც პერიფერიული ორგანოს აგზნება, ისე მისი შეკალება. პრეგანგლიური ბოჭკოები ჩვეულებრივი რეფლექსური რაკლის საკოორდინაციო ინტრასპინალური ნეირონების ნეირიტებს ანუ ნერვულ ბოჭკოებს უნდა წარმოადგენდენ. ესენი გაატარებენ აგზნებას, რომელიც ტინში მდებარე საკოორდინაციო ცენტრებში აღმოცენდება კვანძებისაგან და მათი საშუალებით განსაზღვრულ პერიფერიულ ორგანოებში აგზნება-შეკაებას გამოიწვევენ.

ლენგლის აზრით, ავტონომიური სისტემის კვანძები შეიძლება განვიხილოთ როგორც ცენტრალური მოქმედების დამატებითი გამძლიერებელი ორგანო. რადგან პრეგანგლიური ბოჭკოები იძლევიან კოლატერალებს მთელ რიგ კვანძებში და მასთან პოსტგანგლიური ბოჭკოების რაოდენობა აღემატება პრეგანგლიურთა რაოდენობას, ამიტომ, ცხადია, რომ ავტონომიური სისტემის ფუნქციას უნდა შეადგენდეს პრეგანგლიური ბოჭკოებით მოსილი აგზნების გავრცელება ფართო ფარგალში. ამ მხრივ ის მართლაც წააგავს ცენტრალურ ნერვულ სისტემას, რომელიც კოორდინაციასთან ერთად აწარმოებს ძალიან ფართოდ აგზნების გავრცელებასაც. მაგრამ თვითონ ფარგალი აგზნების გავრცელებისა მუდამ შეზღუდულია, რადგან ის დაზოკიდებულია იმაზე, თუ რომელი პრეგანგლიური ბოჭკოებია აგზნებული. ვინაიდან კვანძის უჯრედები ერთ-ნაწიეს არ უერთებიან, აგზნებას შეუძლია გადავიდეს ერთ რომელიმე პრეგანგლიურ ბოჭკოდან მხოლოდ იმ პოსტგანგლიურ ბოჭკოებზე, რომელთაც ის უკავშირდება უშუალოდ. მაშ., ფარგალი მოქმედების გავრცელებისა ავტონომიურ სისტემაში პირდაპირ დამოკიდებულია ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე; ის სრულიად შეუფარდდება იმას, თუ რომელი და რამდენი პრეგანგლიური ნეირონი იგზნება ცენტრალურ სისტემაში.

ავტონომიური ნერვული სისტემის დანიშნულება. სიმპათიკური ნერვული სისტემის მთავარ დანიშნულებას ეკუთვნის ორგანიზმის იმ შინაგანი არის დაცვა, რომელშიაც ორგანოებს უხდებათ ნორმალური მუშაობა: მაგ., დაცვა სხეულის მუდმივი ტემპერატურისა, წყლის მუდმივი შემადგენლობისა, სისხლის მუდმივი წნევისა და სხვ. სიმპათიკურის ამ ძირითად ფუნქციას კენონამ პომეოსტაზისი უწოდა. სახელწოდება აღნიშნავს მდგომარეობის თანაბრობას. ცერებრო-სპინალური ნერვული სისტემა, უპასუხებს რა გარეგანი არის გალიზიანებათ, იწვევს ჟანგბადის მომატებულ მოხმარებას და ნახშირწყლების, ცხიმების და ცილების მომატებულ წვას. ამას მისდევს თხიერ შინაგან არეში მრავალნაირი ცვლილება. სიმპათიკური სისტემა კი აწარმოებს ისეთ შინაგან პროცესებს, რომელიც ამ ცვლილებას ეწინააღმდეგება და ამის გამო შინაგან მდგომარეობას ნორმას უბრუნებს. მაგ., ფიზიკური მუშაობის დროს ხდება შაქრის გაძლიერებული მოხმარება. ამის გამო სისხლში დექსტროზის რაოდენობა ეცემა. 100 კ. სანტ. სისხლში მისი ნორმალური რაოდენობა 90 მილიგრამს უდრის. ორი საათის რბენის შემდეგ (ცდა ძალზე) ის მცირდება 66 მილიგრამამდე. როდესაც დექსტრაზის რაოდენობა 70 — 80 მილიგრამამდე ეცემა, მაშინვე მოქმედებაში მოდის ეგრ. წოდ. სიმპათიკო-თირკმელზედა სისტემა, ე. ი. წარმოებს თირკმელზედა ჯირკვლის გაძლიერებული სიმპათიკური ინერვაცია,

და ამის შედეგად ეს ჯირკვლი დიდი რაოდენობით გამოყოფს ადრენალინს. ადრენალინი თავის მხრივ მოქმედებს ლეიძლზე, სადაც შაქრის დიდი მარაგია, და იწვევს შაქრის დიდი რაოდენობით სისხლში გადასვლას. ეს, რასაკვირელია, ხელს უშლის სისხლში შაქრის რაოდენობის მქალაქრ შემცირებას. კენონმა დაამტკიცა, რომ არა მარტო მქალაქრ ფიზიკური მეშაობა, სულ მცირე მანძილზე გასეირნებაც კი სიმპათიკო-თირკმელზედა სისტემის გაძლიერებულ მოქმედებას იწვევს და ამით ხელს უწყობს კუნთების მეშაობას.

მეშაობის დროს წარმოებს აგრეთვე ტემპერატურის მომატება. ცნობილია, რომ კუნთების მეშაობის დროს, ნახშირწყლების დაწვის ენერგიის 75% სითბოს სახით გამოივლინება. სრულიად მოსვენებული 68 კილოგრამის წონის ადამიანი მინუტში მოიხმარს 250 კუბიკურ სანტ. ჟანგბადს, რომელიც 1,25 კალორია სითბოს იძლევა. ეს სითბო რომ რამენაირად არ ისპობოდეს, მაშინ თითოეულ 50 მინუტში სხეულის ტემპერატურა ერთი გრადუსით აიწვედა. მქალაქრ მეშაობის დროს 18-ჯერ მეტი ჟანგბადი მოიხმარება; ახლა თითოეულ 16 მინუტში სხეულის ტემპერატურა ექვსი გრადუსით მოიმატებდა, რომ იგი რამენაირად არ მცირდებოდეს. აღმატებული ტემპერატურა მეტისმეტად სახიფათოა ორგანოთა მოქმედებისათვის, მეტადრე ტვინიანისათვის. ამ ხიფათის თავიდან აცდენას სიმპათიკური სისტემა ემსახურება. ის იწვევს კანის სისხლის ძარღვთა გაგანიერებას, რასაც მოსდევს აქ სისხლის მიმოქცევის გაძლიერება და მისი გაცივება როგორც გამოსხივების, ისე სხვადასხვა საგნებთან შეხების საშუალებით. ამას გარდა ის იწვევს ოფლის გაძლიერებულ გამოყოფას, რომელიც აგრეთვე სხეულს აცივებს.

შემდეგ, კუნთის მეშაობის დროს წარმოებს მყავების სისხლში მომატება, პირველ ყოვლისა ნახშირმყავისა და რძისმყავისი. ეს ცვლილება უვნებელი არაა. სიმპათიკური ნერეული სისტემის გავლენით ხდება ბრონქიალური კუნთების შეკუმშვა, ეს იწვევს ბრონქების გაგანიერებას, რაც ადვილებს ჰაერის შესვლას ფოლტეებში და ამით ხელს უწყობს ფოლტეების ვენტილაციას; ამას კი მოსდევს მყავიანობის შემცირება.

ბოლოს, კუნთის მეშაობის დროს მეტისმეტად იზრდება ჟანგბადის მოთხოვნილება, სისხლის ძარღვები მომუშავე ორგანოში ფართოვლებიან სულ ბევრი ცხაჯერ ნორმასთან შედარებით, ჟანგბადის მოთხოვნილება კი იზრდება 18-ჯერ. ცხადია, მეშაობის დროს ჟანგბადის უქმარობას აქვს ადგილი. როგორ ისპობა ეს უქმარობა? სიმპათიკური სისტემის გავლენით გულისცემის რითმი მატულობს და ამავე დროს ვიწროვდება შინაგანი ორგანოების სისხლის ძარღვები. ამ ცვლილებებს მოსდევს სისხლის წნევის მქალაქრ მატება, რის გამოც ჩონჩხის მომუშავე კუნთებში სისხლის მიმოქცევა უფრო სწრაფი ხდება. ამას უნდა მიემატოს შემდეგი გარემოება: ელენთა შეიცავს წითელი ბურთულების დიდ მარაგს. სხვადასხვა პირობაში და კერძოდ მქალაქრ მეშაობის დროს სიმპათიკური გავლენის გამო ელენთა იკუმშება და მასში არსებული სისხლის მარაგი სისხლის კალაპოტში შედის. ამის გამო წითელი ბურთულების რაოდენობა სისხლის კალაპოტში 25%-ით მატულობს. ყველა ამ სიმპათიკური ცვლილების გავლენით ქსო-

ვილებში არა მარტო ისპობა „უანგბადის უკმარობა“, არამედ გაძლიერებული ტემპით გამოიყოფა გარეთ ნახშირმჟავა ფილტვების საშუალებით.

ყველა ზემოაღწერილ შინაგან ცვლილებას ადგილი აქვს აგრეთვე ემოციონალური აგზნების დროს: შიშის, გაბრაზების, გაანჩხლების დროს, როდესაც საზოგადოდ წარმოებს გაძლიერებული მოძრაობა. ამ შემთხვევაში ხდება სხეულის შინაგანი არის დარღვევა და ამ დარღვევის მოსასპობად სიმპათიკური ნერვული სისტემა იძლევა ჰომეოსტატურ მოქმედებას.

პარასიმპათიკურ სისტემას არა აქვს ჰომეოსტატური ფუნქცია. მისი ფუნქცია უფრო თავდაცვის ხასიათისაა. მაგ., თვლის მამოძრავებელი ნერვი ავიწროებს თვალის გუგას ბადური გარსის მძლავრი სინათლით გაღიზიანების დროს, ცთომილი ნერვი აკავებს გულის მოქმედებას, როდესაც ორგანიზმი არ საკიროებს გულის გაძლიერებულ მოქმედებას. სახის და ენახახის ნერვები ნერწყვის სეკრეციას იწვევენ საკმლის მოსანელებლად და სხვ. ყველა ეს პარასიმპათიკური მოქმედება დამახასიათებლად ირჩევა სიმპათიკურიდან. საგულისხმოა, რომ სწორედ მაშინ, როდესაც სიმპათიკური მოქმედება იწყება, ისპობა პარასიმპათიკური გავლენა.

აღნიშნული კონცეპცია, რომელიც გამოჩენილ ამერიკელ მეცნიერს—კენონს ეკუთვნის, ზუსტად განსაზღვრავს სიმპათიკური ნერვული სისტემის მეტისმეტად მნიშვნელოვან ფუნქციას ორგანიზმის სასიცოცხლო მოქმედებაში, რომლითაც ის დამახასიათებლად ირჩევა როგორც ცეხებრო-სპინალური, ისე პარასიმპათიკური ნერვული სისტემიდან.

ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია.

1. ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოძმედების შესახებ.

ცენტრალური ნერვული მოქმედების მაჩვენებელი და გამოწვევი. ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესწავლა პირდაპირ ცენტრალური ორგანოების დაკვირვებით აქნობამდის შეუძლებელი იყო. მართალია, ნერვული სისტემა თავის მოქმედებისას ელექტროდენს და სითბოს წარმოშობს, რომელიც შეიძლება დაახლოვებით შევისწავლოთ, მაგრამ აქნობამდის ანაირ შესწავლას მცირე ნაყოფი მოჰქონდა ამ ნერვული მოქმედების კანონზომიერებათა დადგენისათვის. საკმე ისაა, რომ ცენტრალური ნერვული სისტემა მეტად რთული ორგანოა: იგი შესდგება ნერვული უჯრედების მრავალ სხვადასხვა ჯგუფისაგან და ნერვულ ბოჭკოთა მრავალ სხვადასხვა კონისგან. ამასთან ყველა ეს ჯგუფი და კონა ერთმანეთშია არეული. ამიტომ იმის სისწორით გარკვევა, თუ ტვინის რომელ ნაწილს უნდა მივაკუთვნოთ მიღებული სითბო ან ელექტროდენი, თითქმის მომავალშია შეუძლებელი რამ უნდა იყოს. ამიტომ ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების შესწავლა უმთავრესად მის მიერ გამოწვეული გარეგანი ეფექტების შემწეობით წარმოებს. ამ გარეგან ეფექტს შეიძლება ეკუთვნოდეს კუნთის შეკუმშვა, ჯირკვლებიდან სეკრეტის გამოდენა, სისხლისძარღვებში წნევის აწევა-დაწევა და სხვ. ტვინის მოქმედება, ერთი მხრით, გრძნობათა ზრგანოების ანუ რეცეპტორების გარეგან არედან გალიზიანებით გამოიწვევა, ე. ი. გარეგან გალიზიანებისაგან. ასეთია, მაგ., მექანიკური და ტემპერატურული გალიზიანება კანის რეცეპტორებისა, სინათლით—თვალის ბალური გარისისა, ბგერით—ყურის ლოკოკინისა; ანაირ გარეგან გალიზიანებას ეკუთვნის აგრეთვე პირის ღრუს და მისი გაგრძელების—საქულის მომწელებელი მილეს რეცეპტორების გალიზიანება. მეორე მხრით, ცენტრალური სისტემა მოდის მოქმედებაში იმ გალიზიანების გავლენით, რომელიც თვითონ ორგანიზმში წარმოიშობა. ანაირ შინაგან გალიზიანებას ეკუთვნის, მაგ., კუნთების და მყესების რეცეპტორების მექანიკური გალიზიანება მათი გაჭიმვის გამო, სახსრების რეცეპტორების გალიზიანება სახსრების ხახუნის გამო მდებარეობის ცვლილების დროს, სისხლისძარღვის რეცეპტორების გალიზიანებამ მისი გაფართოების გამო სისხლის წნევის მომატებისას.

რეფლექსის ცნება. ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედების გარეგან რეაქციას, რომელიც ამათუიშ ორგანოზე ან ორგანოებზე განსაზღვრულ გალიზიანების საპასუხოდ იწვევა, რეფლექსი ეწოდება. სიტყვა „რეფლექსი“ უკუდგ-

ბას ნიშნავს. იგი იმას გამოხატავს, რომ მსგავსად სხივის უკუუღებობისა სარკისა-საგან, ტერინში მისული პერიფერიულ გალიზიანებისგან გამოწვეული აგზნება შემდეგ უკუუღებება პერიფერიისკენ მოძრაობის ან სხვა რაიმე რეაქციის გამო-საწვევად. მაგრამ უწინ რეფლექსის სახელს ცენტრალური ნერვული სისტემის იმ-ნაირ მოქმედების შედეგს უწოდებდნენ, რომელიც თანშობილ ანუ შთამომავლო-ბით აქტს წარმოადგენდა. დღეს ამ სახელს ატარებს ცენტრალური ნერვული სისტემის ყოველივე მოქმედების გარეგანი ეფექტი, როგორც თანშობილი, ისე ინდივიდუალურად მოპოვებული, თუ იგი უშუალოდ გალიზიანების მიერ იწვევა. ამ ეფექტების საშუალებით წარმოებს ამათუიმ ორგანოს თავდაცვა შინაგან თუ გარეგან დამაზიანებელ გალიზიანებისაგან ან, პირიქით, შეუფარდებს ორგანოს ამათუიმ არაღამაზიანებელ გალიზიანებას, შემდეგ უთანხმებს ერთი ორგანოს მოქმედებას სხვა ორგანოებს.

რეფლექსური მოქმედების დახასიათება. თითოეული რეფლექსური რეაქ-ცია ცოტად თუ ბევრად შეუფარდდება, ჯერ ერთი, გალიზიანების თვისებას, ანუ იმ რეცეპტორებს, რომელთაც გალიზიანება ააგზნებს, და მერე გალიზიანების ინტენსივობას, რაც უფრო მძლავრია გალიზიანება, მით უფრო ფართე და მძლავ-რია საპასუხო რეაქცია. მაგალ., თამოქრილ ბაყაყს რომ უკანა კიდეურის თათ-ში უზხვლიტოთ. უკანა კიდეური მოიხრება, ზუსტად ასეთი რეფლექსური რეაქ-ცია არ გამოიწვევა არც ნეორე უკანა კიდეურის გალიზიანებით და არც იმავე კიდეურის სხვა ადგილებიდან. ტანის გვერდებზე რომ კანი გაუღიზიანოთ, ამ მხარის უკანა კიდეური მიიზიდება და სწორედ გალიზიანებულ ადგილს თითებით ერტხელ ან რამდენჯერმე შეეხება. ეს მოძრაობაც ზუსტად ამ გალიზიანებულ ადგილიდან გამოიწვევა. კანის სხვა ადგილის გალიზიანება ამას არ მოგვეცმს. მასთან ამ რეაქციის ხანგრძლივობაც პირდაპირ დამოკიდებულია გალიზიანების ხანგრძლივობაზე და ინტენსივობაზე. რაც უფრო ხანგრძლივი და ინტენსიურია გალიზიანება, მით უფრო მეტხანს გრძელდება რეაქცია. შემდეგ, რეფლექსური რეაქციის ინტენსივობა და სიფართოვე პირდაპირ დამოკიდებულია გალიზიანე-ბის ინტენსივობაზე, ე. ი. რეცეპტორების მოქმედების ინტენსივობაზე. უკანა კი-დეურის თითების გალიზიანება რომ ძალიან სუსტი იყოს, მაშინ მხოლოდ თითები შეინძრევა, კიდეურის მოხრა არ მოხდება. გალიზიანების გაძლიერებისას, კიდე-ურის მთავარი სახსრებიც მოიხრებიან, მასთან მით უფრო მეტად, რაც უფრო მძლავრი იქნება გალიზიანება. როცა გალიზიანება საკმარისად დიდია, მაშინ რეაქცია იწვევა არა მარტო გალიზიანებულ კიდეურზე, არამედ სხვა კიდეურებზე-დაც და მასთან მით უფრო მძლავრად და ხანგრძლივად, რაც უფრო მეტი და ხანგრძლივია გალიზიანების ინტენსივობა.

ზემოდასახელებული რეაქციები თანშობილია, ე. ი. პირობადებულია ც. ნ. ს-ის თანშობილი ორგანიზაციით; კანის გალიზიანებამ რომ კოორდინირებუ-ლი მოძრაობა გამოიწვიოს ბაყაყის კიდეურზე, ამისათვის არავითარი გამოცდი-ლება საჭირო არაა. ორგანოთა ინდივიდუალურად მოპოვებული რეაქციებიც იმავე ნიშნებს ატარებენ, როგორც თანშობილი. მაგ., ინდივიდუალურად მოპოვებულ რეაქციას წარმოადგენს ნაცნობი საკმლის დანახვაზე ან სუნზე პირში ნერწყვის მოსვლა. მათრახის მოქნევაზე ცხენის მიერ კიდეურების მოძრაობის აჩქარება. ეს ორივე

რეაქცია ინდივიდურად მოპოვებულია, იპიტომ რომ უცნობი საკმელის სუნი და დანახვა ნერწყვის სეკრეციას არ იძლევა. მიწაზე მდებარე მათრახის დანახვა ცხენზე არ იმოქმედებს მოძრაობათა აჩქარებით. თითოეული ასეთი რეაქცია იწვევს განსაზღვრული რეცეპტორის გაღიზიანებით და მისი ინტენსივობა და ხანგრძლივობა დამოკიდებულია სხვათა შორის ამ რეცეპტორის მოქმედების ინტენსივობაზე და ხანგრძლივობაზე. ამნაირად, როგორც თანშობილი, ისე ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსური მოქმედება იწვევს განსაზღვრული პერიფერიული გაღიზიანებით და მასთან ორივე სახის მოქმედების ხანგრძლივობა და ინტენსივობა დამოკიდებულია ამ გაღიზიანების ინტენსივობაზე და ხანგრძლივობაზე.

რეფლექსური მოქმედების დანიშნულება. თანშობილი რეფლექსური მოქმედების დანიშნულება მდგომარეობს პირველ ყოვლისა თითოეული ორგანოს რეაქციის კოორდინაციაში, და შემდეგ ამ ორგანოთა შორის განსაზღვრული ურთიერთობის დამყარებაში. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თავმოკრილ ბაყაყს რომ უკანა ფეხზე უჩხელიტო, იგი გაღიზიანებულ ფეხს მოხრის, მეორე უკანა ფეხს კი გაშლის. როგორც ერთის, ისე მეორე ფეხის მოძრაობა კოორდინირებულია, ვინაიდან იგი პირობადებულია განსაზღვრული ჯგუფი კუნთების შეკუმშვით. ამასთან ამ მოძრაობათა შორის არსებობს განსაზღვრული თანშობილი ურთიერთობა: როდესაც ერთ კიდურზე მომხერელები მოდიან მოქმედებაში, მაშინ მეორე კიდურზე გამშლულები მოქმედებენ. აგრეთვე თავმოკრილ ბაყაყს რომ ზურგზე პინცეტით უჩქმიტოთ, მაშინვე გაღიზიანებულ მხარეზე უკანა კიდური მიიზიდება ტანისაკენ და თითებით გაღიზიანებულ ადგილს ხახუნს დაუწყებს. ამავე დროს მეორე უკანა კიდური დაიშლება, ზურგი მოიხრება გაღიზიანებულ მხარეს. ეს რთული რეაქცია კოორდინირებულია თითოეულ ორგანოში და კოორდინირებულია თვითონ ურთიერთობაც ამ ორგანოთა შორის. ეს ორგანოთა კოორდინაცია აგრეთვე ზურგის ტვინში წარმოებს, რომელიც რეცეპტორების გაღიზიანებით იწვევს და მით უფრო მძლავრად, რაც უფრო მძლავრია გაღიზიანება. ამნაირად ცენტრალური ნერვული სისტემა რეფლექსების საშუალებით ახორციელებს ორგანოთა რეაქციების კოორდინაციას და მათ შორის განსაზღვრულ ურთიერთობას ამყარებს.

ვინაიდან ესათუის კოორდინირებული მოძრაობა შეუფარდდება გაღიზიანებულ ორგანოს, იგი ან ხელს უწყობს ან გაღიზიანებას, ანდა ხელს უშლის, ამიტომ რეფლექსური მოძრაობა მიზანშეწონილად არის მიჩნეული. ძველად მრავალი ფიზიოლოგი ამ მიზანშეწონილობის გამო რეფლექსურ მოძრაობას ფსიქიურ მოქმედებას მიაწერდა. მათი აზრით, ზურგის ტვინსაც აქვს ფსიქიური მოქმედების უნარი. დღეს ამ აზრს არავინ იზიარებს. დღეს ყველას მიერ მიჩნეულია, რომ ფსიქიკა — სუბიექტური განცდები წარმოადგენს თავის ტვინის წინა ნაწილის ძირითად ფუნქციას. რაც შეეხება ზურგის ტვინის მიზანშეწონილ მოქმედებას, ამას ჩვენ ავხსნით იმით, რომ არსებობს სპეციალური ნერვული მექანიზმები ორგანოთა თავდაცვისათვის, რომ ეს მექანიზმები გაპომუშავდნენ ფილოგენური გზით ბუნებრივი შერჩევის ნიადაგზე.

ინდივიდუალურად მოპოვებული რეფლექსური მოქმედება მთლიანად სარგებლობს ტვინის იმ საკოორდინაციო მექანიზმებით, რომელთა საშუალებით ორგანოთა თანშობილი რეაქციები წარმოებენ. მხოლოდ ამ მექანიზმების ამოქმედებას იწვევს იმ რეცეპტორების გაღიზიანება კი არა, რომელთანაც მათ კავშირი აქვთ, არამედ რომელიმე სხვა რეცეპტორის გაღიზიანება, რომელიც ამ მექანიზმებს დაუკავშირდა ინდივიდუალური გამოცდილების ნიადაგზე.

ქცევის ცნება. ცენტრალური ნერვული მოქმედება მარტო რეფლექსური რეაქციების სახით არ გამოივლინება. მთლიანი ორგანიზმის რეაქცია გაღიზიანებათა საპასუხოდ რეფლექსს არ წარმოადგენს, იგი არ შეუფარდება ზუსტად ერთი რომელიმე გაღიზიანების თვისებას და ინტენსივობას, როგორც ეს რეფლექსის მიმართ არის ცნობილი. ეს მთლიანი რეაქცია გამოხატავს ან ორგანიზმის უშუალო ფუნქციონალურ შეგუებას გარემოსადმი, ახლა იძლევა გარემოს ისეთ ცვლილებას, რომელიც გარემოს შეაგუებს ორგანიზმის მოთხოვნილებებს. ამ შეგუების აქტებს ქცევას უწოდებენ. ჩვენ რომ ნორმულ ბაყაყს უკანა ფეხზე უჩხლიტოთ, იგი მაშინვე გადახტება და მერეც ზტომით გაიქცევა. ეს რეაქცია არ იქნება გაღიზიანების საპასუხო რეფლექსი. შეიძლება ამ რეაქციის დასაწყისში შეეატყაოთ როგორმე გაღიზიანებული კიდურის მოხრა, ე. ი. რეფლექსური ეფექტი, მაგრამ მას არსებითი მნიშვნელობა არ ექნება ცხოველის აღნიშნულ რეაქციაში. შეიძლება ითქვას, რომ ცხოველის გაქცევა მოხდა ყველა კიდურის თანაბარი მონაწილეობით, მასთან თითოეული კიდური როგორც იხრებოდა, ისე იშლებოდა. შემდეგ საგულისხმოა, რომ ეს რეაქცია არაა არსებითად დამოკიდებული გაღიზიანებულ რეცეპტორზე. ასეთივე თავდაცვის გაქცევის რეაქცია გამოიწვევა, ჩვენ რომ ნორმულ ბაყაყს ტანზე გვერდი გაუღიზიანოთ. აგრეთვე იგი არაა დამოკიდებული გაღიზიანების ინტენსივობაზე. გაღიზიანების მოქმედება თუ დამაზიანებელი იყო, ბაყაყი გაიქცეოდა გამაღიზიანებელი ძალის ყველა ოდენობისას. ბოლოს, ბაყაყის მოძრაობის მიმართულება სრულებითაც არაა დამოკიდებული კიდურის გაღიზიანებაზე. იგი მთლიანად პირობადებულია გარემოს მიერ. ყველა ამ დამაზიანებელი ნიშნების საფუძველზე ნორმული ბაყაყის მთლიანი რეაქცია გარეგან დამაზიანებელ გაღიზიანებაზე რეფლექსად არ შეიძლება ჩაითვალოს. იგი, გამოხატავს ცხოველის თავდაცვის ქცევას; ცხოველი სცილდება იმ არეს, სადაც მისი დამაზიანებელი გაღიზიანება მოხდა.

რეფლექსი და ქცევა. ჩვენი განმარტებიდან ჩანს, რომ რეფლექსი არის ორგანოთა რეაქცია, ქცევა კი ორგანიზმის გაერთმთლიანებული რეაქციაა. მაგრამ ეს გაერთმთლიანებული რეაქცია ორგანოთა საშუალებით ხორციელდება. ხოლო ქცევის აქტების ანალიზი გვიჩვენებს, რომ თითოეული ორგანოს მოქმედება ქცევის აქტში რეფლექსის მსგავსად კოორდინირებულია და გულისხმობს განსაზღვრული რეცეპტორის გაღიზიანებით ცენტრალური ნერვული სისტემის განსაზღვრული ნაწილის ამოქმედებას. შეიძლება ითქვას, რომ რეფლექსი ქცევის ელემენტს წარმოადგენს. ჩვენ მიერ მოყვანილ მაგალითში ბაყაყის გაქცევის შესახებ თითოეული კიდურის მორიგეობითი გაშლა-მოხრა წარმოადგენს რეფლექსურ კოორდინირებულ რეაქციას, რომელიც იწვევს განსაზღვრულ შინაგან და

გარეგან გაღიზიანებათა მიერ. ხოლო ქცევის აქტში კიდურთა აღნიშნული რეფლექსური მოძრაობანი მთელი ტანის და თავის მოძრაობებთან ერთად გაერთმთლიანებულია იმნაირად, რომ შედეგად ვლბულობთ ცხოველის მიზანშეწონილ თავდაცვას დამაზიანებელ არედან. ეს გაერთმთლიანებული მოქმედება აგრეთვე ც. ნ. ს-ის ფუნქციას ეკუთვნის, ხოლო იგი წარმოებს ტვინის განსაზღვრულ განყოფილებაში; ბაყაყთა და საზოგადოდ უმდაბლეს ხერხემლიან ცხოველთა მიმართ ამ განყოფილებად შუამდებარე ტვინი ითვლება, ხოლო უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველთა მიმართ (ძუძუმწოვრები)—დიდი ტვინი. ამნაირად, რეფლექსები წარმოადგენენ იმ ელემენტებს, რომლიდანაც ქცევა წარმოიშობა, როგორც ერთი მთლიანი აქტი ორგანიზმის შესაგუებლად გარემოსადმი ანდა გარემოს შესაგუებლად ორგანიზმის მოთხოვნილებებისადმი.

თანშობილი რეფლექსების ონტოგენეზი. თითოეული ცხოველი იბადება რამდენიმე რეფლექსის შარავით, რომელიც მის არსებობას განსაზღვრულ პირობებში უზრუნველყოფს. ხოლო ყველა თანშობილი რეფლექსი დაბადებისთანავე არ შეიძლება გამოვიწვიოთ. დაბადება, გაჩენა ეწოდება ემბრიონის განვითარების იმ მომენტს, როდესაც იგი საზრდოს მიღებას გარეგან არედან იწყებს. ეს მომენტი კი ორგანიზმის ემბრიონული განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე დგება, მაშასადამე, ნერვული სისტემის და სხვა ქსოვილების განვითარების სხვადასხვა საფეხურზე. ამისდა შესაფერად ზოგი თანშობილი რეფლექსი მოქმედებას შობისთანავე იწყებს, ზოგი კი შემდეგში, როდესაც ორგანიზმის განვითარება სათანადო საფეხურს აღწევს. ძალის ლეკვი, მაგ., დგომის და სიარულის უნარს დაბადებიდან რამდენიმე კვირის შემდგომ იჩენს. პროფანი დგომის უნარის განვითარებას ისე უყურებს, როგორც ინდივიდურად მოპოვებულ რეფლექსს, ე. ი. როგორც დასწავლის შედეგს. მაგრამ ნაშვილად დგომა და სიარული წმინდა თანშობილი რეფლექსებია. დაბადებისას იგი არა ჩნდება მხოლოდ იმიტომ, რომ ნერვული და კუნთის სისტემის განვითარება ამისათვის საკმარისი არაა. ქსოვილთა პისტოლოგიური შესწავლიდან ვიცით, რომ ლეკვის დაბადებისას ნერვ-კუნთის ემბრიონალური განვითარება დასრულებული არაა. ფიზიოლოგიური გამოკვლევაც ამას გვიჩვენებს: ახლად დაბადებული ლეკვი გარეგან გაღიზიანებას მხოლოდ საერთო შენძრევით და წმუტუნით უპასუხებს. მას არ შეუძლია ფეხი მოხაროს და გაშალოს ისე, რომ დგომა და სიარული შესაძლებელი იყოს. ძალის დგომა და სიარული რომ თანშობილია და არა ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსი, ამას ისიც ამტკიცებს, რომ დიდი ტვინის თავიდან ამოჭრის შემდეგ დგომის და სიარულის უნარი არ იკარგება, თუმცა ამავე დროს ყველა ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსი საბოლოოდ ისპობა. მეორე მხრივ, არსებობენ ისეთი ცხოველებიც, რომელნიც გაჩენისთანავე ამ მოძრაობას ისე ასრულებენ, როგორც მათი მშობლები: ცხენის კვიცი, ვირი ჩოკინა და სხვ. მაშასადამე, თავისთავად ცხადია, ეს მოძრაობანი მუდამ თანშობილი უნდა იყვნენ.

მსგავსად დგომისა და სიარულისა თანშობილთ ეკუთვნის: ა) საორიენტაციო რეფლექსები, რომელთა მიზანია დაშორებულ გაღიზიანებათა საუკეთესოდ

მიმღებლობა: თავის მიხვრა-მოხვრა, ყურების აცქეცა, ნესტოების გაფართოება; ბ) ტონუსური რეფლექსები, რომელნიც იცავენ ორგანოთა დაცემას სიმძიმის გამო ანდა მუდმივად უფარდებენ ერთი ორგანოს მდგომარეობას სხვა ორგანოებს: კისრის ვერტიკალური ან ჰორიზონტალური დაქერა, თავის დაბლა დახრისას წინა კიდურების მოხრა, თავის მაღლა აწევისას—წინა კიდურების გაშლა და უკანების მოხრა ანუ ჯდომა და სხვ.; გ) მდებარეობის რეფლექსები, რომელნიც დაიცავენ ორგანოთა ნორმულ მდებარეობას: თავის მდებარეობა კეფით ზემოთ, პირისახით ქვემოთ, ტანის დაქერა ზურგით ზემოთ, მუცლით ქვემოთ და სხვ.; დ) თავდაცვაში მონაწილე სპეციალური რეფლექსები, როგორც კლანკის ან ეშვის დარტყმა, წიხლის მირტყმა, ფხანვა, მოცილება, ხახუნი, ფეხის აწევა; ე) ხმის რეაქცია, როგორც ყეფა, წმენვა, კნაილი, რომელნიც ინდივიდის ან მოდგმის დაცვას ემსახურებიან; ვ) მასაზრდოებელი ანუ კვების რეფლექსები, როგორც წოვნა, ღეჭვა, ყლაპვა, ლოკვა, ნერწყვის, კუჭის წვენის, ნალღელის გამოყოფა და სხვ.; ზ) მოდგმის დაცვისკენ მიმართული რეფლექსები: მაღალ-დედალის რბენა ერთმანეთისკენ, მოხვევა, სასქესო ორგანოთა სუნვა და სხვ. ყველა ჩამოთვლილი რეფლექსი და კიდევ სხვა მრავალი ცხოველთა ყველა კლასში თანშობილთა ჯგუფს ეკუთვნიან. ამასთანავე, ცხოველთა ყველა კლასში ზოგი თანშობილი რეფლექსი გაჩენისთანავე მოქმედებს, ზოგიც მცირე თუ დიდი ხნის შემდგომ პოსტემბრიონალური გავითარების სხვადასხვა საფეხურზე, მაგრამ ყოველ შემთხვევაში მათი წარმოება თვითონ ნერვული სისტემის შთამომავლობითი ორგანიზაციაზეა დამოკიდებული.

თანშობილი და ინდივიდური რეფლექსური მოქმედების შესწავლის წესი. როგორც ზემოთ აღენიშნეთ, თანშობილი და ინდივიდური რეფლექსური მოძრაობანი თავისი გარეგნული გამოვლინებით ერთმანეთისაგან არ განირჩევიან. მათი ცენტრალური კოორდინაციაც ერთიდაიგივეა. მიუხედავად ამისა მათ შორის არსებითი თვისებრივი განსხვავება არსებობს. თანშობილი მოქმედება წარმოებს თანშობილი ნერვული გზებით, რომელნიც ცენტრალური ნერვული სისტემის ყველა განყოფილებაში არსებობენ. ინდივიდური მოქმედება კი გულისხმობს ინდივიდურად შეძენილი ნერვული გზების მოქმედებას. ეს ნერვული გზები ვითარდებიან დაბადების შემდეგ დიდი ტვინის ქერქში. ამ ინდივიდური ნერვული ორგანიზაციის მოქმედება დამახასიათებლად ირჩევა თანშობილიდან. მის მოქმედებას ახასიათებს სპეციფიკური კანონზომიერებანი. ცხადია, რამდენადაც ინდივიდური მოქმედება სარგებლობს თანშობილი ნერვული მექანიზმებით თავის რეაქციების საწარმოებლად, ჯერ უნდა იყოს შესწავლილი თანშობილი ნერვული მოქმედება, მერე მხოლოდ ინდივიდურად შეძენილი. ვინაიდან ინდივიდური მოქმედება პირდაპირ დაკავშირებულია დიდი ტვინის ქერქთან, ამიტომ საჭიროება მოითხოვს, რომ მას წინ უძღოდეს აგრეთვე დიდი ტვინის ზოგადი ფიზიოლოგია. თანახმად მოცემული განმარტებისა, ჩვენ შევისწავლით ჯერ თანშობილ რეფლექსურ მოქმედებას, მერე დიდი ტვინის ფიზიოლოგიას გავეცნობით, და მხოლოდ ამის შემდეგ შევუდგებით ინდივიდური რეფლექსური მოქმედების შესწავლას.

2. რეცეპტორების და ნერვული კვანძების დანიშნულება.

„სპეციფიკური ენერგიის პრინციპი“. თითოეულ მგრძნობიარე ორგანოდან რეფლექსური რეაქცია ნორმალურად მხოლოდ ერთი რომელიმე თვისების გალიზიანებისაგან გამოიწვევა. თვალისა და მხოლოდ სინათლით, ყურისა და მხოლოდ ბგერებით, პირის ღრუდან მხოლოდ პირში ჩადებული საკმლით, კანიდან მხოლოდ შეხებით, დაზიანებით, სითბოთი. თვალი და კანი არასდროს ბგერით არ ღიზიანდება, და პირით, ყური სინათლის სხივებით არ ღიზიანდება. ამნაირად თითოეული გალიზიანება სპეციფიკურად, ე. ი. განსაკუთრებით ერთ რომელიმე მგრძნობიარე ორგანოზე მოქმედებს. ზოგიერთი განსაზღვრულ პირობებში შეიძლება თითოეული მგრძნობიარე ორგანო სხვაგვარი, არასპეციფიკური გალიზიანებით ავაშოქმედოთ. მაგრამ ყველა პირობებში ეს არასპეციფიკური გალიზიანება სწორედ ისეთ მოქმედებას გამოიწვევს, როგორც სპეციფიკურს შეეფერება. მაგ., თვალზე დაქერისას მძლავრ სინათლეს ვგრძნობთ, სისხლის თავში ცემისას ყურში ხმაურობა ისმის (ლოკოკინის გალიზიანება სისხლის გაძლიერებული მიმოქცევით). მხედველობის ნერვის ელექტრული ან ხელოვნური გალიზიანება ძალზე იწვევს თვალის მიბრუნებას გალიზიანებულ მხარეზე, ხან მთელი თავისაც და აგრეთვე თვალის გუგის შევიწროებას, ე. ი. როგორც ეს თვალის სინათლით გალიზიანებას შეეფერება. ამნაირად, რეცეპტორის არასპეციფიკური გალიზიანება სწორედ იმ შეგრძნებას და მოძრაობას იწვევს, რასაც მისი სპეციფიკური გალიზიანება წარმოშობს. გამოჩენილმა ფიზიოლოგმა მიულერმა ამ კანონშეწონილობას „სპეციფიკური ენერგიის კანონი“ სახელი უწოდა. ამით იგი უჩვენებს, რომ ვითომ თითოეული გარეგანი ენერგია, რომელიც მგრძნობიარე ორგანოზე მოქმედებს, ამ ორგანოს სპეციფიკურ ენერგიად გადაიქცევა.

მაგრამ საკმე გრძნობიარე ორგანოს სპეციფიკური ენერგია კი არაა, არამედ მისა და ც. ნ. სისტემას შორის ურთიერთობა. ჩვენ ვიცით, რომ კანის ან კუნთის გრძნობიარე ნერვის ღეროს გალიზიანება ისეთივე ტყვილის გამოიწვევს, როგორც თვით კანის ან კუნთის, ე. ი. რეცეპტორთა გალიზიანება: ყველამ იცის, რომ იდაყვის დარტყმისას იგრძნობა თითებში ჩხვლეტის მსგავსი ტყვილი. ეს იქიდან წარმოსდგება, რომ გალიზიანდა იმ გრძნობიარე ნერვის ღერო, რომელიც თითების რეცეპტორებში თავდება. ამნაირად, თითოეული პერიფერიული გრძნობიარე ორგანო წარმოადგენს მხოლოდ ერთგვარ გალიზიანების მიმღებელ აპარატს. გრძნობიარე ნერვი კი—აგზნების გამტარებელს ც. ნ. სისტემის განსაზღვრულ განყოფილებისკენ. ხოლო უკანასკნელზე დამოკიდებული როგორც შესაფერი ფსიქიური განცდა, ისე მთელი რეფლექსური რეაქციის დამახასიათებელი მსვლელობა.

რეცეპტორების მოქმედება. კანის, კუნთების, თვალის რეცეპტორების მოქმედება დაახლოებით თანაბარია. შესატყვისი გალიზიანება: კანზე დაწოლა, ერთი ბეწვის შენძრევა, კუნთის გაკიშვა, თვალის განათება—იწვევს რეცეპტორში ზედინზედ რამდენიმე აგზნების იმპულსს. ეს იმპულსები მერე გრძნობიარე ნერვების საშუალებით ც. ნ. ს-ს მიადწევენ. რაც უფრო მძლავრია გალიზიანება, მით უფრო მეტია რეცეპტორის აგზნების რითმი და მისი მსვლელობის ხანგრ-

ძლივობა. ბაყაყზე ეს რითში ცვალებადობს 5-დან 100-მდე სეკუნდში, თბილისის-
ხლიან ცხოველებზე – 5-დან 150-მდე. იმპულსთა ინტენსივობა ერთიდაიგივეა.
მაშასადამე, რეცეპტორები ექვემდებარებიან ცნობილ აგზნების კანონს. ამასთან
რეცეპტორების აგზნებას შედარებით ნერვულ ბოჭკოთა აგზნებასთან უფრო ხან-
გრძლივი რეფრაქტორული ფაზები აქვთ (აღ რ ი ე ნ ი).

თუ გალიზიანება ხანგრძლივია, კანის რეცეპტორთა აგზნების რითში
თანდათან კლებულობს. ამ მოვლენას ადაპტაციას — შეგუებას უწოდებენ. ეს ადაპ-
ტაცია კანის რეცეპტორებს უფრო მეტი ხარისხით აქვს, ვიდრე კუნთისას. უკა-
ნასკნელის რეცეპტორებში აგზნება სუსტდება 10 სეკუნდის განმავლობაში, კა-
ნისაში კი ერთი სეკუნდში. თუ რეცეპტორი მალე ეგუება, მაშინ გალიზიანების
გაძლიერებისას რითმული აგზნების ხანგრძლივობა მატულობს; ხოლო თუ იგი
ძნელად ეგუება, მაშინ გალიზიანების გაძლიერება უმთავრესად აგზნების რითმის
მომატებით გამოიწვევება (აღ რ ი ე ნ ი).

კანის მიმღები გეგლები. ჩვენ უმთავრესად იმ რეფლექსურ რეაქციებთან
გვექნება საქმე, რომელნიც კანის გალიზიანებით იწვევიან. ამიტომ საჭიროა
კანის მიმღებ აპარატებს უფრო დაწერილობით გავეცნოთ. კანის ზედაპირში
ისეთი რეცეპტორები არსებობენ, რომელნიც სხვადასხვა დამაზიანებელ აგენ-
ტისაგან ღიზიანდებიან: ჩხლეტა, მძლავრი მოკერა, ელექტროდენი, ქიმიური
ნივთიერება და სხვ. ასეთ მგრძნობიარე ელემენტებს უნდა წარმოადგენდნენ ნერ-
ვის თავისუფალ დაბოლოებათა ხლართი ექილდრმისში. თევზების კანში მხო-
ლოდ ასეთი გრძნობიარე აპარატები მოიპოვებიან და ამ ცხოველებს შეუძლიათ
მხოლოდ გაარჩიონ ტემპერატურის დიდი ცვლილებანი, ქიმიური გალიზიანება,
ტლანქი შეხება და საზოგადოდ დამაზიანებელი გალიზიანება. კანშივე მდებარე-
ობს ისეთი გრძნობიარე ელემენტები, რომელნიც შეხებას მიმღებლობენ. ასეთ
ელემენტებად მიჩნეულია მკრკელის შეხებითი უჯრედები და მეისნერის
სხეულაკები და სხვ. ასეთი რეცეპტორების არსებობა უმაღლეს ცხოველებიდან
იწყება (ამფიები და რეპტილიები). კანში არსებობს ისეთი გრძნობიარე ელემენ-
ტებიც, რომელნიც დაწოლას, გაქივას და მდებარეობის ცვლილებას მიმღებ-
ლობენ. ამ ელემენტებს წარმოადგენენ ის რთული ნერვული წარმოქმნები, რომელ-
ნიც ეპიდერმისას ქვეშ მდებარეობენ და ფატერ-პაჩინის სხეულაკების სა-
ხელს ატარებენ (სურ. 22). ასეთი სხეულაკები აღმოჩენილი იყო უმაღლეს ცხოვე-
ლებში: ადამიანზე, ძუძუმწოვარ ცხოველებზე და აგრეთვე ფრინველებზე.

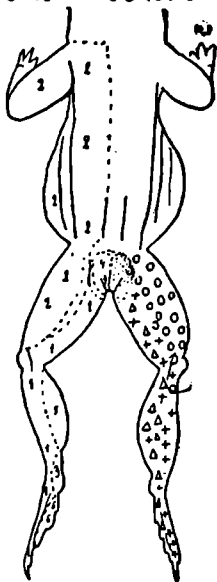
ყველა ეს ელემენტი ერთიმეორეშია არეული, ამიტომ ერთიდიამვე
კანის ნაკვეთიდან შეიძლება გამოვიწვიოთ როგორც დამცველი რეაქცია დამა-
ზიანებელი გალიზიანების მიერ, ისე სხვა რეაქცია, რომელიც ან ლოკომოციას
ანდა გამრავლებას შეეხება. მაგ., ბაყაყის საზურგტვინო პრეპარატზე, ე. ი.
რომელსაც ტვინი გადაჭრილი აქვს თავის ტვინის საზღვარზე მოგრძო ტვინის
უკან, უკანა ფეხის გულს რომ დავაჭიროთ ჩლუნგი საგანი, ფეხის თითები გაი-
შლება; ცოტა რომ წწევას მოუშატოთ, მაშინ მთელი ფეხი გაიშლება. ეს რეფ-
ლექსი ლოკომოციის მონაწილე უნდა იყოს. თუ კიდევ ამავე ფეხის გულზე
უჩხვლიტეთ, მაშინ მთელი ფეხი მოიხრება და ტანისკენ მიიკრიფება. ეს არის
რეაქცია, რომელიც თავდაცვას ემსახურება. კანის ზედაპირი ძლიერ დიდია.

იგი მთელ ორგანიზმს ჰფარავს. დამცველი რეაქცია გამოიწვევა თითოეულ მის ნაწილიდან, მაგრამ ერთი ალაგის რეაქცია მეორისას არ წააგავს. დამცველი რეაქცია ძლიერ იცვლება გაღიზიანებული ალაგის მიხედვით. მიუხედავად ამისა არსებობს რამდენიმე რეფლექსის ტიპი. თითოეულ ტიპს განსაზღვრული მიმღები ზედაპირი აქვს. მაგ., ბაყაყის უკანა ფეხზე შეიძლება შემდეგი რეფლექსები გამოიწვიონ (ყველა ქვემო დასახელებულ რეფლექსის მიმღები ველი და ზოგიერთი სხვაც მოყვანილია მე-31 სურათზე):

ა) მოცილების რეფლექსი, რომელიც ბარძაყის ფარგლიდან, ტანის გვერდებიდან, ზურგიდან და წინა ფეხებიდან გამოიწვევა; ბ) მეორე ტიპის მოცილების რეფლექსი, რომელიც კელუსუნის ფარგლიდან გამოიწვევა; გ) მესამე ტიპის მოცილების რეფლექსი, რომელიც გამოიწვევა აქილესის მეხის ფარგალში გაღიზიანებით; დ) უკანა ფეხის მოხრის რეფლექსი, რომელიც წვივის და ტერფის გაღიზიანებით იწვევა; ე) უკანა ფეხის გაშლის რეფლექსი, რომელიც მეორე უკანა ფეხის მოხრის მიმღები ზედაპირის გაღიზიანებით იწვევა. თითოეულ დასახელებულ რეფლექსს აქვს საკუთარი მიმღები ზედაპირი. შევინჯტონმა, ე. ნ. !-ის ფუნქციათა ცნობილმა მკვლევარმა, რეფლექსის მიმღებ ზედაპირს მიმღები ველის სახელი უწოდა. ამნაირად, თითოეული ტიპის რეფლექსს საკუთარი მიმღები ველი აქვს.

სურ. 31.

რეფლექსთა მიმღები ველები ბაყაყზე (მარცხენა მხარე) და წელის უკანა ფესვების გაერეულება (მარჯვენა ფეხი). მარცხენა მხარეზე შტრიხიანი ხაზებით შემოფარგულია თითოეული რეფლექსის მიმღები ველი: 1—მოხრის მიმღები ველი; 2, 3, 4—საყდასზე მოცილების ველი; 5—გაშლის ველი, რომლიდანაც იწვევა გაშლის რეფლექსი იმავე კიდურზე; 6—მეორე ტიპის გაშლის რეფლექსის ველი. მარჯვენა ფეხზე რგოლებით აღინიშნება წელის პირველი უკანა ფესვის (თავიდან მე-VII) გაერეულება. ჯერებით მეორესი (მე-VIII). სამკუთხედი—მეს. მე უკანა ფესვის (IX) (და წერტილებით—მეოთხესი) (IX) (ბერეტაშვილი).



მიმღები ველის მნიშვნელობა კოორდინაციის მიმართ. ის გარემოება, რომ თითოეულ რეფლექსს საკუთარი მიმღები ველი აქვს, შეძლებას გვაძლევს ამ ველის მნიშვნელობა კოორდინაციის მხრივ გამოვიკვლიოთ. სახელდობრ, ველის მაგნიერ შეიძლება გაღიზიანდეს მისი მგრძნობიარე ნერვი ელექტრული ან მექანიკური ან ქიმიური ძალით. რეფლექსი ყველა ამ შემთხვევაში გამოიწვევა და ეს რეფლექსი სწორედ ისეთივე კოორდინაციულ აქტს წარმოადგენს, როგორც თვითონ ველის გაღიზიანებისას არის. ასე ხდება მაშინაც კი, როდესაც გრძნობიარე ნერვი გადაჭრილია და ღიზიანდება ცენტრალური ნაჭერი. მაგ., საზურგ-

ტვინო პრეპარატზე იმ ნერვის გალიზიანება, რომელიც იღებს გრძნობიარე ბოქოებს მოხრის რეფლექსის ველიდან, გალიზიანებული ფეხის მოხრას გამოიწვევს. ეს იყო დამტკიცებული სხვა ცხოველებზედაც; მაგ., კისრის, ბეკის და ზურგის კანის მსუბუქი გალიზიანება ძალზე, კატაზე, შინაურ კურდღლებზე ფხანვის რეფლექსს იწვევს. ეს რეფლექსი მდგომარეობს მასში, რომ გალიზიანებულ მხარეზე უკანა ფეხი გალიზიანებულ ადგილს მიიკრთება და ტერფის სწრაფი რითმული მოძრაობით მის ფხანვას აწარმოებს. ამავე დროს მეორე უკანა ფეხი გაიშლება, კისერი და ტანი მოიხრება გალიზიანებულ მხარეს. ეს რთული რეფლექსი გამოიწვევა აგრეთვე აღნიშნული მიმღები ველის გრძნობიარე ნერვების ელექტრული გალიზიანებით (შერიგტონი). ამნაირად, მიმღები ველი მხოლოდ გალიზიანების მიმღებ როლს თამაშობს და რეფლექსის კოორდინაციაში არავეთარ მონაწილეობას არღებულობს.

ზურგის ტვინის კვანძების როლი რეფლექსია კოორდინაციაში. ზურგის ტვინის კვანძების როლი რეფლექსურ მოქმედებაში აღვიღად შეიძლება იყოს გამოკვლეული. ზოგიერთ შემთხვევაში გრძნობიარე ნერვები ერთ მიმღებ ველიდან განსაზღვრული კვანძის საშუალებით გაივლის. ამ კვანძიდან მიმავალი უკანა ფესვი რომ გადაიკრას და მისი ცენტრალური ნაჭერი გალიზიანდეს, გამოწვეული რეფლექსის ხასიათი და კოორდინაცია სწორედ ისეთი აღმოჩნდება, თითქმის თვითონ ველი ღიზიანდებოდეს. მაგ., ბაყაყის მეორე და მესამე (8—9) წელის უკანა ფესვი ნერვულ ბოქოებს სხვათა შორის მოხერხის მიმღებ ველიდან იღებს (სურ. 31). მათი გალიზიანება ერთად თუ ცალკე მოხერხის რეფლექსებს გამოიწვევს (ბერიტაშვილი). სწორედ ასევე შეიძლება დამტკიცდეს სხვა რეფლექსების მიმართაც; მაგ., შერიგტონმა ერთი ასეთი ფაქტი ფხანვის რეფლექსის მიმართ მოგვცა.

ამნაირად, ზურგის ტვინის კვანძები და საერთოდ კვანძები რეფლექსის კოორდინაციაში არსებით მონაწილეობას არღებულობენ. ცენტრალური ნერვული სისტემა, ე. ი. ზურგისა და თავის ტვინი, წარადგენს ერთადერთ ორგანოს, სადაც რეფლექსის საკოორდინაციო პროცესები წარმოიშობა.

3. საკოორდინაციო აპარატთა ლოკალიზაცია და მოქმედება.

საკოორდინაციო აპარატთა სეგმენტური მდებარეობა. თითოეული რეფლექსის გამოწვევა გულისხმობს ერთგვარი საკოორდინაციო აპარატის არსებობას ზურგისა ან თავის ტვინში. ეს ცხადად ჩანს ზემომოყვანილ ფაქტებიდან. ახლა ვიკითხოთ, თუ თითოეული რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი სად იმყოფება, ანუ რანაირია მისი ანატომიური მდებარეობა.

ტვინის წილობრივი მოწამლევა სტრიქინით. საკითხის საუკეთესო გამოსაკვლევ მეოღდად უნდა ჩაითვალოს სტრიქინით ც. ნ. სისტემის ადგილობრივი (ლოკალური) მოწამლევა. სტრიქინით ანდა სხვა ამგვარი ალკალოიდით ც. ნ. ს. რომ მოეწამლოთ სულ მცირე რამ დოზით (0,1 % ხსნარში დასველებული ბამ-

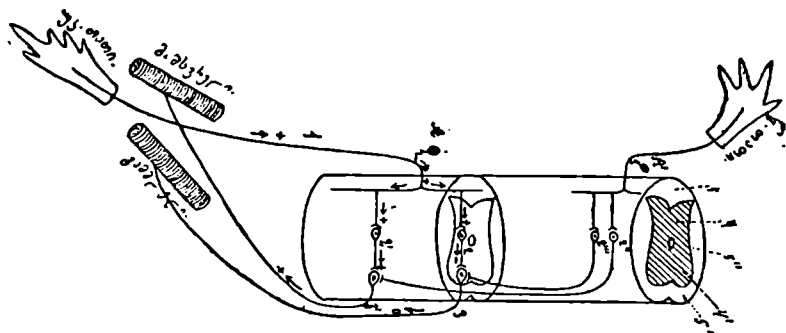
ბის ტვინის ზედაპირზე წასმა), საწამლავე ტვინზე დამახასიათებლად იმოქმედებს. თუ სტრიქინინი ბაყაყის ზურგის ტვინს უკანა მხრიდან წაესვა, იგი იძლევა იმ რეფლექსური რეაქციების არაჩვეულებრივ გაძლიერებას, რომლებიც ჩვეულებრივ მოწამლული ნაწილის უკანა ფესვების საშუალებით გამოიწვევა, მაგ., ლოკალური მოწამლა ბაყაყის ზურგის ტვინის მე-VIII—IX სეგმენტისა ხელს უწყობს მოხრა-გაშლის რითმულ რეფლექსის გაძლიერებას, რომელიც ამ სეგმენტთა გრძნობიარე ფესვების საშუალებით იწვევა. მე-VI—VII სეგმენტების უკანიდან მოწამლა კი აძლიერებს ერთ-ერთი ტიპის მოცილების რეფლექსს, რომელიც ჩვეულებრივ იმ ველიდან გამოიწვევა, სადაც მე-VI—VII უკანა ფესვის ნერვული ბოჭკოები იწყება (დუსერ დე ბარენი, ბერიტაშვილი). ამავე დროს, სხვა ყველა რეფლექსი ყველა სხვა ველიდან ნორმალურად მიმდინარეობს, თითქოს აღნიშნული ერთი—ორი სეგმენტის მოწამლა მათ სრულიად არ ეხებოდეს. მე-VIII—IX სეგმენტების მოწამლის შემდგომ, მაგ., გაძლიერდება საერთო მოხრის და გაშლის რეფლექსები და რითმული რეფლექსი სიარულის და ხტუნვის ტიპისა, რომელიც მე-VIII—IX ფესვების საშუალებით გამოიწვევიან. ამავე დროს მოცილების რეფლექსი მე-VII ფეხვის საშუალებით სრულიად ნორმალური იქნება (ბერიტაშვილი).

აქ მოყვანილი ფაქტები აშკარად გვიჩვენებენ, რომ თითოეული რეფლექსის კოორდინაცია სწორედ იმ ტვინის განყოფილებაში უნდა წარმოებდეს, სადაც შესაფერ მძიმე ველიდან გრძნობიარე ნერვი შედის.

მამოძრავებელი ნეირონების მნიშვნელობა რეფლექსის კოორდინაციაში. თითოეული ზურგის ტვინის სეგმენტს ორნაირ ნერვულ ელემენტს განესდგება: მამოძრავებელ ნეირონებისაგან, რომლებიც ტვინის წინა რქებში მდებარეობენ და თავის აქსონებს პერიფერიულ ორგანოში გზავნიან, და ინტრასპინალურისგან, ესე იგი ზურგის ტვინის შიგნითა ნეირონებისაგან, რომელნიც მრავლად არიან უკანა და გვერდითი რქებში და რომელთა აქსონები მხოლოდ ტვინის ფარკალში ვრცელდებიან. რეფლექსურ აპარატზე სტრიქინინის ზემოაღნიშნული მოქმედება მხოლოდ მაშინ ინახულება, თუ ეს შხამი ტვინს უკანა ზედაპირიდან წაესო და ამით სტრიქინინის გავლენა მხოლოდ ინტრასპინალურ ნეირონებზე ვრცელდება. თუ სტრიქინინის წასმა წინა ზედაპირზე ხდება, მაშინ იგი რეფლექსურ აპარატზე სულ სხვანაირად მოქმედებს: რეფლექსური რეაქციის ინტენსივობას შეუცვლელად ტოვებს. ასე ხდება მხოლოდ იმ შემთხვევაში, თუ სტრიქინინის მოქმედება ნამდვილად ადგილობრივია და მამოძრავებელი ნეირონებით განისაზღვრება, მაშ., თუ იგი ტვინის უკანა ნახევარზე არ გავრცელდა (ბერიტაშვილი).

ეს ფაქტი ნათლად გვიმტკიცებს, რომ მამოძრავებელი ნეირონები, რომელნიც ტვინის წინა ნახევარში მდებარეობენ, რეფლექსის კოორდინაციაში არაერთარ მონაწილეობას არ უნდა ღებულობდნენ. მაშასადამე, რეფლექსური რეაქციების ცენტრალური კოორდინაცია მხოლოდ ინტრასპინალური ანუ ტვინის შიგნითა ნეირონების ფუნქციას უნდა შეადგენდეს.

რეფლექსის რკალი. თანახმად ზემოთ მოყვანილ დასკვნისა, უმოკლესი ანუ უმარტივესი კოორდინაციული რეფლექსის გზა ანუ რკალი სამი ნეირონისაგან უნდა შესდგებოდეს: 1) მგრძნობიარე ნეირონისაგან, რომელიც აგზნების იმპულსს რეცეპტორიდან ზურგის ტვინში მიიყვანს; 2) საშუალო ანუ ტვინის შიგნითა ნეირონისაგან, რომელიც რეფლექსის საკოორდინაციო იმპულსებს წარმოშობს; 3) მამოძრავებელ ნეირონისაგან, რომელიც ამ იმპულსებს მამოძრავებელ პერიფერიულ ორგანოში გადასცემს (სურ. 32).



სურ. 32.

რეფლექსური რკალების სქემატური გამოხატულები: ბაყაყის მიმართ. მოყვანილია ზურგის ტვინის ნაწილი, წინა და უკანა თათის კანი, და ორი ანტაგონისტური კუნთი და მათ შორის ნერვული ურთიერთობა. 1—მგრძნობიარე ნეირონი ჯკანა ფეხის მომხრელ ველიდან, 2, 2'—ტვინის შიგნითა ნეირონი ანუ საკოორდინაციო, რომელიც მოხრის რეფლექსის კოორდინაციულ ინერვაციას წარმოშობს; 3—გამშლელის მამოძრავებელი ნეირონი, 3'—მომხრელის მამოძრავებელი ნეირონი. პლიუსი ამ ნეირონებზე აგზნებას უჩვენებს; მინუსი აღნიშნავს შეკუმშვას; ისარი ყველგან პრ. ცესის მიმართულებას უჩვენებს, A'—წინა ფეხის მგრძნობიარე ნეირონი მოცილების მიმღებ ველიდან; 2'', 2'''—საკოორდინაციო ნეირონები მოცილების რეფლექსისა; ამ რკალის აგზნება-შეკუმშვა ნაჩვენებია არაა. 4—უკანა რკა ზურგის ტვინის ნაცარა ნივთიერებისა; 4'—წინა რკა ამვე ნივთიერებისა; 5—ზურგის ტვინის უკანა სვეტები; 5'—წინა სვეტები (ბერიტაშვილი).

რეფლექსის სირთულე. ჩვენ განვიხილეთ, რომ თითოეულ რეფლექსს აქვს საკუთარი მიმღები ველი და საკუთარი საკოორდინაციო აპარატი. მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ თითოეული ველის გაღიზიანება მხოლოდ ერთ რომელიმე ამასთან შეფარდებული საკოორდინაციო აპარატის მოქმედებას გამოიწვევს. ამნაირი ლოკალური მოქმედება, რომელიც მხოლოდ ერთი რეფლექსის რკალით განისაზღვრება, თითქმის არაჩვეულებრივ მოვლენად ღონდა ჩაითვალოს. ცენტრალური ნერვული სისტემის რეაქცია, გარეგანი თუ შინაგანი გაღიზიანებისაგან გამოწვეული, ცოტად თუ ბევრად რთულია, რადგან ნორმალურ პირობებში თითოეული გაღიზიანება მოქმედებს ც. ნ. ს-ის სხედასხვა განყოფილებაშიაც

გამოიწვევს. მარტივი, ნამდვილად ადგილობრივი რეფლექსი არ არსებობს. რეფლექსი მუდამ მეტად რთულია. „მარტივი რეფლექსი, ანუ ცნობილი ინგლისელი ფიზიოლოგი შეჩინგტონი, ხელსაყრელი, თუმცა დაუჯერებელი რამ ფიქტია. რეფლექსები სხვადასხვა სირთულისაა. ამიტომ სასარგებლოა მათი ანალიზის დროს თითოეულიდან შესაფერი შემადგენელი ნაწილები გამოვყოთ და ცალკე განვიხილოთ, თითქმის იგივე მარტივ რეფლექსებს წარმოადგენენ“. მაგ., ბაჟაყის საზურგტვინო პრეპარატზე (ასე უწოდებენ როდესაც ზურგის ტვინი გადაჭრილია თავის ტვინის საზღვარზე, ხოლო თვითონ თავი კი მოშორებული არაა) რომ უკანა კიდური გავაღვიანოთ, რეაქციას მარტო ამ კიდურზე მხოლოდ მაშინ მივიღებთ, თუ გალიზიანება მეჩისმეტად სუსტია. შედარებით ძძაყრი გალიზიანებისას რეაქციას მთელი სხეული იძლევა ყველა კიდურის მონაწილეობით. მასთან, როდესაც გალიზიანებული უკანა კიდური იხრება, მეორე უკანა კიდური იშლება. წინა კიდურებიდან ერთი, რომელიც გალიზიანების მხარეზეა, იშლება. ხოლო მეორე—იხრება. ამნაირად, ერთი მიმღები ველის გალიზიანების საპასუხოდ ჩვენ ვღებულობთ თითქმის მთელი ზურგის ტვინის ამოქმედებას.

რეფლექსური მოქმედების ირადიაცია. რეფლექსური მოქმედების გავრცელებას ცენ. ნერ. სისტემის ფარგალში ერთი განყოფილებიდან მეორეში ირადიაცია ეწოდება. რეფლექსური მოქმედების ირადიაციის უმთავრეს პირობას ცენტრალური ნერვული სისტემის შემდეგი ანატომიური თავისებურება წარმოადგენს. უკანა ფესვის ბოქოების კოლატერალები მარტო იმ სეგმენტში კი არ თავდებიან, სადაც ისინი შედიან ტვინში, არამედ აგრეთვე სხვა სეგმენტებშიაც იძლევიან ტოტებს, ეკრ. წოდ. კოლატერალებს როგორც თავისკენ მიმართულებით, ისე უკუღმა. მხოლოდ კოლატერალების ჩაოდენობა პირველ სეგმენტში უფრო მეტია, ვიდრე სხვა სეგმენტში (ლაპინსკი). ამას გარდა, ზოგი უკანა ფესვის ბოქოები თავის ტვინს აღწევენ და იქ იძლევიან კოლატერალებს. ამიტომ არის, რომ უკანა ფესვის ბოქოებს შეუძლიათ არამც თუ შეფარებული სეგმენტის საკოორდინაციო აპარატები და მამოძრავებელი ნეირონები ამოქმედონ, არამედ აგრეთვე მთელი წყება სეგმენტებისა. რასაკვირველია, ერთი მხრით, რაც უფრო მეტი იქნება სხვა სეგმენტებში საკოორდინაციო აპარატთა და მამოძრავებელ ნეირონთა აგზნებადობა, და მეორე მხრით, რაც უფრო ბლომად აიგზნებიან უკანა ფესვის ბოქოები, მით უფრო ძლიერი იქნება ამ საკოორდინაციო აპარატების და მამოძრავებელი ნეირონების ამოქმედება.

რეფლექსური მოქმედების ირადიაციაში მონაწილეობს თვითონ საკოორდინაციო ნეირონების გავრცელებაც. ცნობილია, რომ თითოეულ საკოორდინაციო აპარატთან რეფლექსური რეაქცია გამოიწვევა არამც თუ გალიზიანებულ ორგანოში, არამედ აგრეთვე თითქმის მთელ ორგანიზმში. მაშასადამე, უკანა კიდურის საკოორდინაციო ნეირონები უკავშირდებიან არა მარტო იმავე კიდურს, არამედ წინა კიდურის მამოძრავებელ ნეირონებსაც. ძალზე ფხანვის რეფლექსის რთული მოძრაობაც ნათლად გვიჩვენებს კოორდინაციული ნეირონების ასეთ მნიშვნელობას. როგორც ცნობილია, ფხანვის რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი გულ-მკერდის და კისრის ნაწილში მდებარეობს. მოძრაობა

კი შეიძლება ითქვას მთელ ორგანიზმში იწვევა: გალიზიანებულ მხარეზე უკანა კიდეურის ფხანვას აწარმოებს, მეორე უკანა კიდეური მძლავრად გაიშლება, კისერი და მთელი ტანი გალიზიანებულ მხარეს იხრება და სხვ. აქედან ცხადია, რომ საკოორდინაციო აპარატიდან აგზნება ვრცელდება მთელ ზურგის ტვინში.

ამნაირად, ცენტრალური მოქმედების ირადიაცია უმთავრესად დამოკიდებულია იმაზე, რომ, ერთით მხრით, უკანა ფესვების თითოეული მგრძნობიარე ნერვული ბოქკო კოლატერალებს ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში იძლევა და არა მხოლოდ ერთ რომელიმეში, სადაც იგი ზურგის ტვინის კვანძიდან შედის, და მეორე მხრით, საკოორდინაციო ნეირონების ნეირიტები ბოლოვდებიან მამოძრავებელ ნეირონებთან ზურგის ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში და არა მარტო საკოორდინაციო აპარატის სეგმენტში.

მეორადი პროპრიოცეპტული გალიზიანება და მისი მნიშვნელობა. რეფლექსური მოქმედების ირადიაციას ერთი სხვა გარემოებაც უწყობს ხელს. თითოეული აქტიური ან პასიური მოძრაობა უკვალოდ არ თავდება. მას მუდამ თან სდევს მოძრავ ორგანოში კუნთების, მყესების და სახსრების რეცეპტორების გალიზიანება. ან რეცეპტორებს პროპრიოცეპტორებს უწოდებენ, ხოლო მათ გალიზიანებას მოძრაობის დროს მეორად პროპრიოცეპტულ გალიზიანებას.

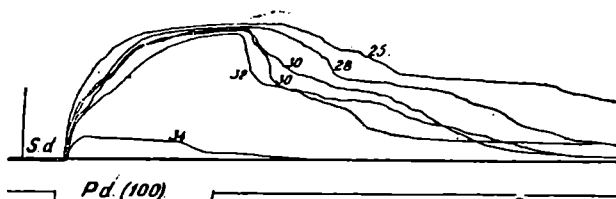
კუნთის რეცეპტორები განეწყობიან რამდენიმე კუნთოვან ბოქკოებისაგან შემდგარი კონების გარშემო. იგი წარმოადგენს ფიბროვან კაპსულას ამ კონების გარშემო, რომლის შიგნით მოქცეულია თითონ კუნთოვანი ბოქკოები და ლიმფური სითხე. გრძნობიარე ნერვულ ლეროდან ამ კაპსულაში შედის ერთი ან რამდენიმე ნერვული ბოქკო. აქ ისინი კარგავენ მიეღინიან გარას, იტოტებიან და თითოეული ტოპით ეხვევიან სპირალურად კუნთოვან ბოქკოთა კონებს რამდენიმე მილიმეტრის მანძილზე. უნდა ვიფიქროთ, რომ კუნთის გაჭიმვის და შეკუმშვის დროს ხდება მათი მექანიკური გალიზიანება. ასეთია ძუძუმწოვარ ცხოველთა კუნთის რეცეპტორების აგებულება. სხვა ცხოველების კუნთებს, აგრეთვე მყესებს, აქვთ ცოტად თუ ბევრად სხვანაირი აგებულების რეცეპტორები.

როდესაც რომელიმე სახსარი იხრება, მაშინ გამშლელები იჭიმებიან; პირიქით, სახსრის გაშლისას იჭიმებიან მომხერელები. შემდეგ გალიზიანებას აწარმოებს თვითონ კუნთის შეკუმშვა, ვინაიდან შეკუმშვის დროს კუნთი ტვირთს ასწევს და ამის გამო იგი იძაბება ანუ იჭიმება. სახსრების ხახუნიც კიდეურის მოხრა-გაშლის დროს აგრეთვე წარმოადგენს სახსრებში არსებული რეცეპტორების გალიზიანების წყაროს. ყველა პროპრიოცეპტული გალიზიანება თავის მხრივ მოქმედებს იმ სეგმენტების საკოორდინაციო აპარატებზე, სადაც შედიან გალიზიანებული მყესის, კუნთის და სახსრების გრძნობიარე ნეირონები. ცხადია, პირვანდელი მოძრაობის დაწყების შემდეგ ერთ საკოორდინაციო აპარატის მოქმედებასთან კი არ გვექნება საქმე, არამედ აპარატების მთელ რიგთან.

ამნაირად, რეფლექსური მოქმედების ირადიაციაში დიდ მონაწილეობას ღებულობენ აგრეთვე პროპრიოცეპტული გალი-

ზიანებანი, რომელნიც გარეგან გალიზიანებისაგან გამოწვეულ პირვანდელ მოძრაობას მოჰყვებიან.

რეფლექსური შემდეგმოქმედება. პროპრიოცეპტულ გალიზიანებას ეფუძნება რეფლექსური მოქმედების ის თავისებურება, რომ იგი პირვანდელ გალიზიანების შემდეგ რამდენიმე ხანს გრძელდება. საერთოდ ცოცხალ ქსოვილთა ამნაირ მოქმედებას ეწოდება შემდეგმოქმედება, კერძოდ ამ შემთხვევაში კი რეფლექსური შემდეგმოქმედება. ერთი მხრით, რაც უფრო მეტია ც. ნ. ს-ის აგზნებადობა და რაც უფრო დასვენებულია იგი, ე. ი. რაც უფრო მეტი უნარი ექნება მას აქტიურ მოქმედებისათვის, მეორე მხრით, რაც უფრო მძლავრია პერიფერიული გალიზიანება ანუ შის მიერ გამოწვეული რეაქცია, იმდენად მისი შემდეგმოქმედება მძლავრი და ხანგრძლივი იქნება (სურ. 33.). პირიქით, დაღლილი და დაბალი აგზნებადობის მქონე (ე. ნ. ს. შეიძლება შემდეგმოქმედებას სულაც არ იძლეოდეს, აგრეთვე გალიზიანების მცირე ინტენსივობისას ეს შემდეგმოქმედება შეიძლება სრულიად არ იყოს, ანდა სულ მცირე იყოს. რომ ეს შემდეგმოქმედება ძეტ წილად პროპრიოცეპტულ გალიზიანებაზე დამოკიდებული, ამის ღამტკიცება სამწლო არ არის: თუ რომელიმე ფეხში გრძნობიერება სრულიად მოაშო შესაფერ უკანა ფესვების გადაჭრით, მაშინ ამ ფეხის რეფლექსური შემდეგმოქმედება მძლავრად სუსტდება და ხან ისპობა კიდევ (ბალიონი, შერიგტონი).



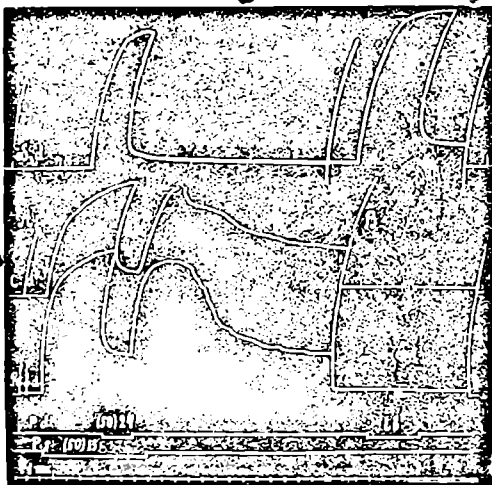
სურ. 33.

ბაყაყის სახურგტვინო პრეპარატი. ნახევრად-მეცხოვანი კუნთის შემდეგმოქმედება. ლიზიანდება გრძნობიარე მცირე წვივის ნერვი, სასიგნალო ხაზი აღნიშნავს გალიზიანების დროს. სულ წარმოებს ექვსი სხვადასხვა ინტენსივობის ტეტანუსური გალიზიანება. შეკუმშვის მრუდები იწერება ერთსადაიმევე ადგილს. ციფრები მრუდებზე აღნიშნავენ გალიზიანების ძალას—ინდუქტორიუმის კოქთა შუა მანძილს სანტიმეტრებით. საზღვრბლე გალიზიანება — 34 სტ. იწვევს მცირე ეფექტს, რომელიც სრულიად თავდება მალე გალიზიანების შემდეგ. დანარჩენ შემთხვევაში შემდეგმოქმედება მით უფრო ძლიერი და ხანგრძლივია, რაც უფრო მეტი ძალისაა გალიზიანება (ბერიტაშვილი).

მაგრამ პროპრიოცეპტული გალიზიანება არ წარმოადგენს რეფლექსური შემდეგმოქმედების ერთადერთ პირობას; იგი დამოკიდებულია აგრეთვე საქოორდინაციო აპარატის იმ მთავარ თვისებაზე, რომ თითოეული გალიზიანება ამ აპარატში ერთ იმპულსს კი არ გამოიწვევს, არამედ რამდენსამეც ზედიზედ, რომელთა რიცხვი მით უფრო მეტია, რაც უფრო ძლიერია პერიფერიული გალიზიანება.

4. ცენტრალური კოორდინაციის ძირითადი პრინციპები.

კოორდინაციის პრინციპი. თითოეული კოორდინაციის მოძრაობა ფეხის ან რომელიმე სხეულის ნაწილისა გულისხმობს კუნთების ერთ წყებაში სხვადასხვა ოდენობით შეკუმშვას; მეორე წყებაში კი, რომელიც პირველის ანტაგონისტია ჯგუფს ეკუთვნის, სრულ უმოკმედობას; მაგ., ფეხის საერთო რეფლექსური მოხრის დროს ფეხის ყველა მომხერელი: ნახევრად-მეცხოვანი, თერძის, წვივის წინა, და წვივის მცირე კუნთი და სხვა კუნთები ცოტად თუ ბევრად შეიკუმშებიან, მათი მოპირდაპირე კუნთები კი, ე. ი. გამშლენები: ბარძაყის სამთავა ბაყაყზე, ბარძაყის ოთხთავა ძალზე, კანკისტაში და სხვა კუნთი შეუკუმშველი რჩებიან (სურ. 34).



სურ. 34.

მუხლის კუნთების რეცეპტორული ინერვაცია. დეცერებრაციული, ე. ი. უდიდესი კატის პრეპარატი. ზემოთა მრუდე ეკუთვნის მარჯვენა მუხლის მომხრელს—ნახევრად-მეცხოვან კუნთს, შუა მრუდე—იმავე მუხლის გამშლელს—ოთხთავას ერთსახსრიან თავებს, ქვემო მრუდე—იმავე კუნთის ორსახსრიან თავს—ე. ი. მუხლის გამშლელ ბარძაყის სწორ კუნთს. ღიზიანდება ხან იმავე მხრის მცირე წვივის ნერვი (ზემო სიგნალი) და ხან მეორე მხრისა (ქვემო სიგნალი). პირველ ცდაში (A) ღიზიანდება ჯერ. მეორე მხარის, ე. ი. მარცხენა მცირე წვივის ნერვი, რომელიც მარჯვენა ფეხზე გაშლის რეფლექს გამოიწვევს: ორივე გამშლელი იკუმშება, მომხრელი კი არა. ამ გაშლის დროს მცირეხნობით ღიზიანდება აგრეთვე მარჯვენა მცირე წვივის ნერვი: იგი მომხრელის შეკუმშვას იძლევა და ამავე დროს ორივე გამშლელის შეკუმშვა მძლავრად მცირდება. მეორე ცდაში (B) ღიზიანდება მარტო მარჯვენა მცირე წვივის ნერვი; საპასუხოდ შეიკუმშება მხოლოდ მომხრელი, გამშლენები კი უმოკმედოდ რჩებიან. სიგნალის ხაზებზე ციფრი ფრჩხილებში გალახიანების რითმს უჩვენებს. ციფრი მის შემდგომ კი — ინდუქტორიუმის კოჭთა შუა მანძილს სანტამეტრებით. დრო აღინიშნება სეკუნდობით (ბერეტაჟილი).

თითოეული კუნთის შეკუმშვას საკოორდინაციო აპარატის აგზნების პროცესი, ცენტრალური სააგზნებო ინერვაცია რომ შეუფარდდება, ამას მტკიცება არ უნდა. მაგრამ კოორდინაციული აპარატი ერთნაირ აქტიურ პროცესს განიცდის მოძრავი ორგანოს უმოქმედო კუნთების მიმართაც. მხოლოდ ამ პროცესის ზეგავლენით ეს კუნთები შეუკუმშველი რჩებიან. ამასთან სწორედ ამ პროცესის წყალობით მათი ცენტრალური აგზნება სხვა რომელიმე საკოორდინაციო აპარატიდან გაძნელებული და ხან შეუძლებელი ხდება. აღნიშნული პროცესი აკავებს ამ კუნთების რეფლექსურ შეკუმშვას. ამის გამო ამ პროცესს შემაკავებელს უწოდებენ. ამნაირად, თითოეული კოორდინაციული მოძრაობა გულისხმობს ერთი ჯგუფის ცენტრალურ აგზნებას, მეორე ანტაგონისტთა ჯგუფის კი — შეკავეებას (შერიგტონი). ამნაირ კოორდინაციულ ინერვაციას შერიგტონმა, მისმა საუკეთესო მეკლევარმა, რეციპროკული ინერვაცია უწოდა. ამ თერმინით ავტორი აღნიშნავს, რომ კოორდინაციული მოძრაობისას კუნთის ერთი ჯგუფის სააგზნებო ინერვაცია დაკავშირებულია მეორე ჯგუფის შემაკავებელ ინერვაციასთან, ე. ი. როდესაც მომხრელნი აგზნებას გვაჩვენებენ, მაშინ ფეხის გამშლელნი — ცენტრალურ შეკავებას განიცდიან, რომ ერთი უმეოროდ ვერ იარსებებს: მუდამ, როცა კი კუნთის ერთი ჯგუფი აგზნებას განიცდის, მეორე ანტაგონისტთა ჯგუფი შეკავებული უნდა იყოს.

შეკავების აქტური ბუნება. როგორც აგზნების, ისე შეკავების ცენტრალური პროცესი ერთნაირად აქტიურია. მაშ, ორივენი უნდა საჭიროებდეს ენერგიის დახარჯვას აგზნებადი ნივთიერების მარაგიდან. რომ რეციპროკული აგზნების პროცესი კუნთის და ნერვის ღეროს აგზნების მსგავსად საჭიროებს ცოცხალი პროტოპლაზმის აქტიურ მოქმედებას, ეს თავისთავად ცხადია. მაგრამ რეციპროკული შეკავების პროცესი რომ აგრეთვე აქტიურია, ეს მოითხოვს სპეციალურ დასაბუთებას.

შეკავების აქტიური ბუნების დასამტკიცებლად არსებობს პირდაპირი საბუთი. შერიგტონის მოწაფემ ფორბსმა აღმოაჩინა, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში მამოძრავებელი ნეირონის ხანგრძლივი შეკავება უკვალოდ არ რჩება. ეს ნეირონი ილღება და მასთან როგორც შეკავების, ისე აგზნების მიმართ. ფეხის რეფლექსური მოხრისას ჰუბლის გამშლელი შეკავებულია. თუ მოხრა დიდი ხნით გაგრძელდა, მაშინ გამშლელის მამოძრავებელი ნეირონი იმდენად ილღება, რომ უკანასკნელი მომდევნო გაშლის რეფლექსში უფრო ნაკლებ მოქმედებას იჩენს, ვიდრე ამ დაღლის წინ იმავე გაშლის რეფლექსში იჩენდა.

სხვაგვარი დამტკიცებაც არსებობს. როგორც ზეით აღნიშნეთ, სტრიქინით მოწაფელა რეფლექსურ მოქმედებას აძლიერებს. სტრიქინით რომ მოწაფილობით ერთი რომელიმე ტვინის სიგმენტი უკანა ზედაპირიდან, სადაც განსაზღვრული საკოორდინაციო აპარატები მდებარეობენ; მაშინვე შევატყობთ იმ რეფლექსური რეაქტიების გაძლიერებას, რომელნიც ჩვეულებრივ ამ საკოორდინაციო აპარატებიდან იწვევა. ამასთან სტრიქინის გამო კოორდინაცია არ ირღევა, ე. ი. როგორც კუნთების ერთი ჯგუფის რეციპროკული სააგზნებო ინერვაცია მატულობს, ისე მეორე ჯგუფის რეციპროკული შემაკავებელი

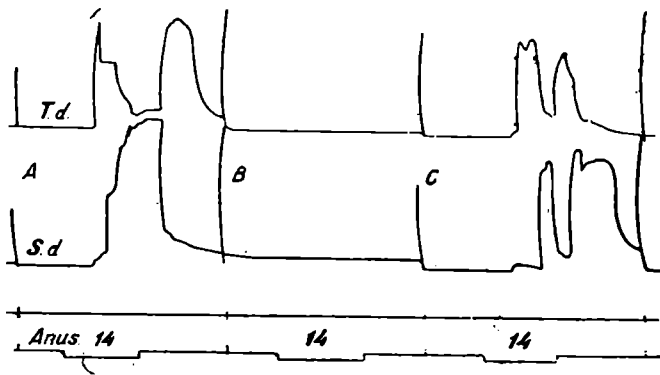
ინერვაცია იზრდება (ბერიტაშვილი). შეკავება რომ სუსტი აგზნება ყოფილყო, როგორც ფერეკორნი და მისი მიმდევარი ფიქრობენ, ან კიდევ მოსვენებას უღრიდეს, მაშინ სტრიქინით მოწამვლას უნდა მოესპო შეკავება. რადგან სტრიქინით მოწამვლის გამო საკოორდინაციო აპარატის აგზნებადობა და აგზნების პროცესი ძლიერ ბაქტულობს, ამიტომ არ შეიძლება მოშხამულ აპარატში ერთი რომელიმე ცენტრალური ელემენტი განიცდიდეს სუსტ აგზნებას ან კიდევ მოსვენებას, როდესაც სხვა მეზობელი ელემენტები გაძლიერებულ აგზნებას განიცდიან.

რეცეპტორული ინერვაციის ზოგადი ფორმულა. რეცეპტორული ინერვაცია მხოლოდ ანტაგონისტური კუნთების ურთიერთობით არ განისაზღვრება. კატაზე თუ გავალიზიანეთ ის მგრძნობიარე ფესვი, რომელიც ნერვებს კუდიდან მიმღებლობს, საპასუხოდ მხოლოდ კუდი მოძრაობს: იგი გადიხება გალიზიანებული ნერვის მხარეზე. ამავე დროს ძთელი უკანა კიდური, ე. ი. მთელი მისი მუსკულატურა როგორც მოშხარელები, ისე გამშლულები შეკავდება. ამასთან საგულისხმოა, რომ თუკიონ კულის მოძრაობა მთლიან რამეს არ წარმოადგენს. როდესაც კულის ძირი მოძრაობს, მაშინ მისი წვერი უმოძრაოა. პირიქით, როდესაც მისი წვერი მოძრაობს, ძირია უმოძრაო. პირდაპირი ცდებით დამტკიცებული იყო, რომ უმოძრაო ნაწილი შეკავებას განიცდის. მაშ., როდესაც კულის საკოორდინაციო ცენტრიდან იგზავნება ანტაგონისტური ინერვაცია კულის ერთი რომელიმე ნაწილის კუნთების მიმართ, მაშინ დანარჩენი ნაწილის კუნთებისკენ ვითარდება მხოლოდ შეკავების ინერვაცია (ბერიტაშვილი).

ზემომოყვანილ დასკვნას ადასტურებს შემდეგი ცნობილი ფაქტები: ულაპის და დეფეკაციის დროს კიდურთა კუნთების მოქმედება ცოტად თუ ბევრად შეკავებულია (მელტეერი, უხტომსკი). შემდეგ ცნობილია, რომ პირისახეზე კანის გალიზიანება იწვევს თავის უკან გადახრას და ამასთან ერთად ცხოველის მთელი მუსკულატურის შეკავებას (სურ. 35). ამას იმყარება სხვათა შორის გაქცეული ცხენის შეყენება თავზე მობმული თოკის გაწვეით: თოკი აწვევს ცხვირს და ამით იწვევს თავის მოძრაობასთან ერთად კიდურთა მოძრაობის შეკავებაც. მაშ., დასახელებულ რეფლექსურ აქტებში მხოლოდ განსაზღვრული ორგანოს კუნთები იკუმშებიან. დანარჩენი მუსკულატურა კი მთელი თავისი შემადგენლობით შეკავებას განიცდის (ბერიტაშვილი).

აღნიშნული ფაქტებიდან შეიძლება დავასკვნათ, რომ, როდესაც ც. ნ. ს-ის საკოორდინაციო აპარატში კუნთების ერთი რომელიმე ჯგუფის მიმართ აღმოცენდება მძლავრი სააგზნებო იმპულსები განსაზღვრული მოძრაობის საწარმოებლად, მაშინ იქვე წარმოიშობა შეკავების ინერვაცია არა მარტო იმავე ორგანოს მეორე ანტაგონისტური ჯგუფის მიმართ, არამედ აგრეთვე მეზობელი ორგანოების ყველა კუნთის მიმართაც. რეცეპტორულ ინერვაციას ვლბულობთ ამიტომ არა მარტო ამოძრავებული ორგანოს ანტაგონისტური კუნთების მიმართ, არამედ აგრეთვე ამ ორგანოსა და სხვადასხვა მეზობელ მამოძრავებელ ორგანოს მიმართაც. მაშასადამე, როდესაც ერთი მამოძრავებელი ორგანოს ან ერთი რომელიმე მისი ნაწილის კუნთების ერთი ჯგუფი

რეფლექსურ აგზნებას განიცდის, მაშინ იმავე ორგანოს დანარჩენი კუნთები და აგრეთვე სხვა მეზობელი ორგანოების კუნთები შეკაევებას განიცდიან. ასეთია რეცპროკული ინერვაციის საზოგადო ფორმულა. აქედან ჩანს, რომ შერინგტონის მიერ მოცემული რეცპროკული ინერვაციის ფორმულა ანტაგონისტური კუნთების მიმართ წარმოადგენს რეცპროკული ინერვაციის ზოგადი პრინციპის ნაწილობრივ გამოაშკარავებას. რეცპროკულ ინერვაციას მისი ზოგადი გამოხატულებით აქვს უაღრესი მნიშვნელობა, ვინაიდან მისი წყალობით აღებული ორგანოს კოორდინაციული მოძრაობა საუკეთესოდ იქნება დაცული; მისი კოორდინირებული მოქმედება არ იქნება შელახული სხვა რომელიმე საკოორდინაციო აპარატიდან, როგორც იმავე, ისე მეზობელ ორგანოებში შეუფერებელი რეფლექსური მოძრაობის გამოწვევით (ბერიტაშვილი).



სურ. 35.

ჟიდდტეინო ბაყაყი. თავის კანის გაღიზიანების გაელენა უკანა კიდურების მოცილების რეფლექსზე. იწერება ნახევრად-შეესოვანი კუნთი (ქვემო მრუდე) და ბარძაყის სამთავა კუნთი (ზემო მრუდე), ღიზიანდება კანი ანუსის (უკანა გასაჯალის) მახლობლად სამჯერ ზედიზედ. A-ცდაში წარმოებს მარტო ანუსის ელექტრული გაღიზიანება (14 სმ.), იგი იწვევს მძლავრ მოცილების რეფლექსს: ორივე კუნთის მორიგეობით შეკუმშვა. B-ცდაში იგივე გაღიზიანება მეორდება, მხოლოდ მის დროს თავზე კანიც ღიზიანდება დაწოლით. აქ მოცილების რეფლექსი მთლიანად შეკავებულია. C-ცდაში ანუსის გაღიზიანება მესამედ წარმოებს, მხოლოდ თავი არ ღიზიანდება. ახლა ისე მძლავრი მოცილების რეფლექსი იწვევა (ბერიტაშვილი).

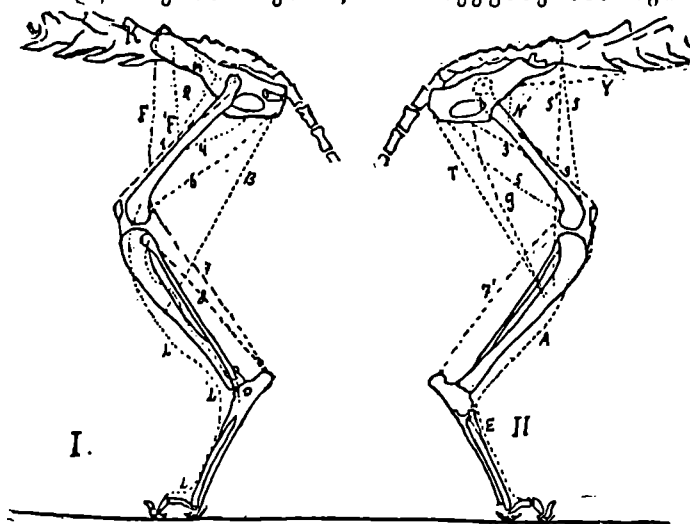
ერთსახსრიანი კუნთები. როდესაც რომელიმე კიდური მთლიანად იხრება ან იშლება, მაშინ მისი კუნთები რეცპროკული ინერვაციის მიმართ იყოფა ორ ჯგუფად: ერთი ჯგუფი იკუმშება მოხრის მოძრაობაში, მეორე ჯგუფი კი — გაშლის მოძრაობაში. როგორც ერთს, ისე მეორე ჯგუფს ეკუთვნის სხვათა შორის ერთსახსრიანი კუნთები. ამ კუნთების განაწილება ორ მოწინააღ-

მდგევე ჯგუფად პირდაპირ დამოკიდებულია მათ ანატომიურ მდებარეობაზე. თუ ერთსახსრიანი კუნთის ანატომიური მდებარეობა ისეთია, რომ შეკუმშვის დროს მან უნდა მოხაროს სახსარი, რომელსაც იგი ემსახურება, მაშინ იგი ავზნებას მოხრის რეფლექსებში განაცდის, გაშლის რეფლექსებში კი შეკავდება. პირიქით, თუ ანატომიური მდებარეობა ერთსახსრიანი კუნთისა ისეთია, რომ იგი შეკუმშვისას სახსრის გაშლას იწვევს, მაშინ იგი ივზნება გაშლის რეფლექსებში და შეკავდება მოხრისაში. ასე, მაგ., მუხლის გამშლელი, რომელიც ოთხთავა კუნთის ერთსახსრიან თავს წარმოადგენს, იკუმშება გაშლის რეფლექსებში და შეკავდება მოხრისაში; მხრის ორთავა კუნთი, ერთსახსრიანი იდაყვის მომხვერელი, იკუმშება მხოლოდ მოხრის რეფლექსში, გაშლისაში კი შეკავდება. ამნაირად, ერთსახსრიანი კუნთების მონაწილეობა კიდურის გაშლისა და მოხრის რეფლექსში წარმოებს ძალიან მარტივი, წინდა-ანატომიური პრინციპის მიხედვით.

ორსახსრიანი კუნთები. კუნთების ერთი დიდი წილი ემსახურება ორს და ხან სამ სახსარს. ამათგან მხოლოდ თითო-ოროლას აქვს ერთდღივე ანატომიური მდებარეობა ორივე სახსართან. ასეთია sartorius-ი. ეს კუნთი შეკუმშვის დროს ჰხრის მენჯ-ბარძაყის და მუხლის სახსარს. ამ კუნთის როლი რეფლექსურ მოძრაობაში სრულიად განისაზღვრება მისი ანატომიური მდებარეობით; იგი იკუმშება მოხრის რეფლექსებში და შეკავდება გაშლისაში. დანარჩენი ორსახსრიანი კუნთების ანატომიური მდებარეობა ისეთია, რომ შეკუმშვის დროს ერთნაირ მოძრაობას არ აწარმოებს ორივე სახსარში. თუ იგი ერთ სახსარს ჰხრის, მეორეს, პირიქით, გაშლის. მაგრამ მიუხედავად ამ გარემოებისა ზოგი ორსახსრიანი კუნთი იკუმშება მხოლოდ მოხრის რეფლექსებში, გაშლისაში კი, პირიქით, შეკავდება; ზოგიც, წინააღმდეგ, იკუმშება გაშლის რეფლექსებში და შეკავდება მოხრისაში. ასე, მაგ., ნახევრად-მყესოვან კუნთს თავის ანატომიურ მდებარეობის მიხედვით შეუძლია მოხაროს მუხლის სახსარი და გაშლოს მენჯ-ბარძაყისა; იგი იკუმშება მოხრის რეფლექსებში და შეკავდება გაშლისაში; კანკისტყუპი კუნთი თავისი ანატომიური მდებარეობით გაშლის წვივ-ტერფის სახსარს და მოხრის მუხლისას; იგი იკუმშება მხოლოდ გაშლის რეფლექსებში და შეკავდება მოხრისაში.

ორსახსრიანი კუნთების ფიზიოლოგიური მოქმედების მთავარი პრინციპი. ანატომიური მდებარეობა იმ ორსახსრიანი კუნთებისა, რომელნიც თავიანთ სახსრებზე სხვადასხვანაირად მოქმედებენ, თავის-თავად არ გვაძლევს დასკვნის უფლებას მისი როლის შესახებ რეფლექსურ მოძრაობაში. შეიძლება, მაგ., გვეფიქრა, რომ ფეხის გაშლის დროს ნახევრად-მყესოვანი და ბარძაყის სწორი კუნთი ორივე შეიკუმშება, ერთი როგორც მენჯ ბარძაყის სახსრის გამშლელი, მეორე როგორც მუხლის გამშლელი. მაგრამ შეიძლება აგრეთვე გვეფიქრა, რომ ფეხის გაშლისას ნახევრად-მყესოვანი კუნთი არ შეიკუმშება, როგორც მუხლის მომხრელი; ბარძაყის სწორი კუნთი კი არ შეიკუმშება, როგორც მენჯ-ბარძაყის სახსრის მომხრელი. ამიტომ იმის გადაწყვეტა, თუ რას წარმოადგენენ დასახელებული ორსახსრიანი კუნთები – ნამდვილ სინერგისტებს, თუ ანტაგონისტებს, შეიძლება მხოლოდ ფიზიოლოგიური გამოკვლევით მოხდეს; ამ გამოკვლევის საშუალებით დადგენილი იყო, რომ უმთავრესი ორსახსრიანი კუნთები მონაწილეობას

იღებენ მთელი კიდურის გაშლის თუ მოხრის მოძრაობაში იმისდა მიხედვით, თუ რანაირი ანატომიური მდებარეობა აქვთ დისტალური სახსრის მიმართ. თუ კუნთის მდებარეობა ისეთია, რომ შეკუმშვისას იგი დის-



სურ. 36.

კუნთების მდებარეობის და მათი მექან-კური მოქმედების საჩვენებლად მოყვანილია შერინგტონის სურათი (36), სადაც ძაღლის უკანა კიდურის თითოეული კუნთის მდებარეობა ნათლად არის გამოხატული. ამ სურათზე შემდეგი ერთსახსრიანი კუნთებია: მენჯ-ბარძაყის მომხრელნი (N — ქედის კუნთი, S — თერძის კუნთის ლატერალური ნაწილი. FF' — მოკლე და განიერი ფასციის პერიმეტირ კუნთი, უმცირესი დუნდულა კუნთი); მენჯ-ბარძაყის ერთსახსრიანი გამშლელნი (3 — მომხრეველი უმცირესი, 4 — მომხრეველი დიდი, 5 — თითისტარა კუნთი, 6 — ბარძაყის ორთავა, 0 — ბარძაყის კვადრატული); მუხლის ერთსახსრიანი გამშლელნი (1 — ოთხთავა, 2 — მისი განიერი ლატერალური, 9 — განიერი მედიალური თავი); წვივ-ტერფის ერთსახსრიანი მომხრელნი (A — წვივის წინა კუნთი, P — მცირე წვივის კუნთი), წვივ-ტერფის ერთსახსრიანი გამშლელი (8 — ქულის კუნთი); შემდეგ ორსახსრიანი კუნთები: მენჯ-ბარძაყის გამშლელი და მუხლის მომხრელი (B — ბარძაყის ორთავა, G — ნაზი კუნთი, I' — ნახევრად-მყესოვანი); მენჯ-ბარძაყის და მომხრელი მუხლის (R — ბარძაყის სწორი კუნთი; მენჯ-ბარძაყის და მუხლის მომხრელი (S' — თერძის კუნთი — მედიალური ნაწილი); მუხლის მომხრელი და წვივ-ტერფის გამშლელი (7' — კანკის ტუპი კუნთი); ბოლოს, სამსახსრიანი კუნთი (L — თითების გრძელი გამშლელი კუნთი), რომელიც მუხლს შლის, წვივტერფის სახსარს და წინა-ტერფის სახსრებს კი ჰხრის.

ტალურ სახსრის გაშლას იწვევს, მაშინ იგი იკუმშება ფეხის საერთო გაშლისას; ხოლო თუ მან თავისი მდებარეობით ეს სახსარი უნდა მოხაროს, მაშინ იგი მხოლოდ საერთო მოხ-

რის მოძრაობაში იკუმშება (ბერიტაშვილი) მაგ., ბაყაყზე ბარძაყის სამთავა და კანკისტუპი კუნთი, რომელნიც დისტალურ სახსარს გაშლიან, პროქსიმალურს კი მოხრიან, იკუმშებიან უპირატესად გაშლის რეფლექსებში; ნახევრად-მყესოვანი და წვივის წინა კუნთი, რომელნიც დისტალურ სახსარს მოხრიან, პროქსიმალურს კი გაშლიან, იკუმშებიან, პირიქით, უპირატესად მოხრის რეფლექსებში.

ორსახსრიან კუნთების როლი პროქსიმალური სახსრების ფიქსაციის მიმართ. შეიძლება საზოგადოდ ითქვას, რომ ყველა ორ და მეტ სახსრიანი კუნთები პროქსიმალურ სახსარსაც მნიშვნელოვან სამსახურს უწევენ; ისინი თამაშობენ აქტიურ ფიქსატორების, ე. ი. გამამაგრებელის როლს ამ პროქსიმალურ სახსრებში იმ მკვეთრ მოძრაობათა წინააღმდეგ, რომელსაც ამ სახსრის ერთ-სახსრიანი კუნთები აწარმოებენ. მაგ., მენჯ-ბარძაყის სახსარში არსებობს ერთ-სახსრიანი გამშლელი კუნთების მთელი წყება. ეს კუნთები შეკუმშვისას ბარძაყს ზემოთ და უკან სწევენ. ისეთ სწრაფ მოძრაობისას, როგორიც ხტუნვაა, მათ შეიძლება აღრმონ სახსარი, მეტადრე მოძრაობის ინერციის წყალობით, თუ სახსრის მოძრაობა ცოტად მაინც არ შესუსტდა სხვა ერთდროული შეკუმშვით, რომელიც იმავე სახსარზე წინააღმდეგი მიმართულებით იმოქმედებს. ფეხის გაშლის დროს მენჯ-ბარძაყის ერთსახსრიანი მომხრელნი არ იკუმშებიან. ორსახსრიანი ბარძაყის სწორი კუნთი კი იკუმშება, რომელიც იმავე ღონით მოხრის მენჯ-ბარძაყის სახსარს, რა ძალათაც იგი მუხლისას გაშლის. მაშასადამე, ეს კუნთი ფეხის საერთო გაშლის დროს აქტიურად შეასუსტებს იმ სწრაფ მოძრაობას, რომელსაც მენჯ-ბარძაყის ერთსახსრიანი გამშლელი გამოიწვევენ. ამნაირად, ბარძაყის სწორი კუნთი მეტად მნიშვნელოვან დანიშნულებას ასრულებს: ფიქსატორის როლს პროქსიმალური მენჯ-ბარძაყის სახსრის მიმართ. ასევე უნდა ითქვას ნახევრად-მყესოვანის და სხვა ამგვარ კუნთების შესახებ: ესენიც პროქსიმალური სახსრების მიმართ ფიქსატორის როლს უნდა ასრულებდნენ იმ სწრაფ მოძრაობათა წინააღმდეგ, რომელთაც ერთსახსრიანი მომხრელები აწარმოებენ.

კუნთის ერთდროული აგზნება და შეკავება მისი რეცეპტორული ინერვაციის დროს. როგორც ორსახსრიანი, ისე ერთსახსრიანი კუნთების რეცეპტორული ინერვაცია მუდამ აბსოლუტურად წმინდა როდია. ძლიერ ხშირად ერთი-დღიგივე კუნთი ერთსადიამავე დროს აგზნებას და შეკავებას განიცდის; მაგალითად, მოცილების რეფლექსის დროს ბაყაყზე ხშირად ნახევრად-მყესოვანი კუნთი წმინდა შეკავების მაგიერ მცირე შეკავებულ შეკუმშვას გვაჩვენებს, სხვანაირად რომ ვთქვათ, იგი იძლევა მცირე შეკუმშვას მნიშვნელოვანი შეკავების ფონზე; ან კიდევ ბარძაყის სამთავა წმინდა აგზნების მაგიერ ერთდროულად აგზნებით და შეკავებით უპასუხებს. ეს შეკავება შეიძლება იმდენად ძლიერი იყოს, რომ აგზნების გარეგანი ეფექტი სრულიად მოისპოს (ბერიტაშვილი). ასეთივე ორნაირი ინერვაცია კატის ორსახსრიან და ერთსახსრიან კუნთებსაც ემართება. შეიძლება საზოგადოდ ითქვას, რომ მიმდები ევლის ან მგრძნობიარე ნერვის გაღიზიანების მეტისმეტად გაძლიერებისას როგორც გამშლელი, ისე მომხრელები განიცდიან ერთდროულად აგზნებას და შეკავებას.

ყველა აღნიშნულ შემთხვევაში კუნთის შეკავენა ორნაირი ინერვაციის დროს ამნაირად შეიძლება დავამტკიცოთ. ჯერ კუნთზე გამოიწვევა მნიშვნელოვანი სიმაღლის რეფლექსური შეკუმშვა რომელიმე სხვა მიმღებ ველის გალიზიანების მიერ. მერე, ამ შეკუმშვის დროს იმ გალიზიანებას აწარმოებენ, რომელიც მოცემულ კუნთზე ორნაირ ინერვაციას იძლევა. თუ ამ გალიზიანებით გამოწვეული შეკუმშვა უფრო სუსტია, ვიდრე ზემოაღნიშნული სხვა ველისგან, მაშინ კომბინაციის დროს ეს უკანასკნელი შეკუმშვა უთუოდ შემცირდება იმ ოდენობამდე, რასაც ორნაირი ინერვაცია თავისთავად გვაძლევს. არსებობს აგრეთვე სხვა მტკიცება. ჩვეულებრივად თუ ძლიერი გალიზიანება ორნაირ ინერვაციას იწვევს, მაშინ ხშირად გალიზიანების შეწყვეტისას შეკუმშვა ძლიერდება (სურ. 37). ეს მოვლენა პირველად სეჩენოვმა (1869) მიიღო. მან იგი ძლიერი გალიზიანების ხმარებისას აღმოაჩინა. მაგრამ იგი შეიძლება ვინახულთ სუსტი ზღურბლოვანი გალიზიანების ხმარების დროსაც (ბერიტაშვილი, გრეიმ ბროუნი).



სურ. 37.

კუნთის ერთდროული აგზნება და შეკავენა. ბაყაყის საზურგტენო პრეპარატი. ზემოთა მრუდე ეკუთვნის მუხლის მომხრელ ნახევრად-მყესოვანს, ქვემო კი — მუხლის გამშლელ სამთავს. ღიზიანდება მხრის ნერვი მოცილების რეფლექსის გამოსაწვევად (ხეშო სიგნალი) და მეცხრე უკანა ფესვი მოხრის რეფლექსის (ქვემო სიგნალი) გამოსაწვევად. პირველი ცდა (A) წარმოადგენს ცალკე მოცილების რეფლექსს, მეოთხე ცდა (D) კიდევ ცალკე მოხრისას. უკანასკნელში სამთავაც შეეკუმშვას იძლევა, რომელიც გალიზიანების შეწყვეტისას ძლიერდება. მეორე და მესამე ცდაში (B და C) ორივე რეფლექსის კომბინაცია წარმოებს. ორივე შემთხვევაში ცოტად თუ ბევრად სუსტდება არაჲ თუ ნახევრად-მყესოვანის შეკუმშვა, რაც მაჩვენებელია იმისა, რომ იგი შეკავდება მოცილების რეფლექსის გავლენით, არამედ სამთავს შეკუმშვაც, რაც ცხადად უჩვენებს ამ კუნთის შეკავენას მოხრის რეფლექსში. სულ დაბლა ხაზი აღნიშნავს დროს სეკუნდობით (ბერიტაშვილი).

აღსანიშნავია, რომ ფხანის რეფლექსში ორნაირი ინერვაცია რეფლექსის არსებობისათვის აუცილებელ პირობას წარმოადგენს. ამ რეფლექსში თითოეული

კუნთი კლონურ, ე. ი. კბილვან შეკუმშვას განიცდის. თითოეულ კბილის შემდგომ კუნთი ბოლომდის არ მოდუნდება. მისი შეკუმშვა მხოლოდ წილობრივ სუსტდება, ასე რომ რითმული შეკუმშვა, რომელიც ფხანვას გამოხატავს, ერთნაირი მუდმივი შეკუმშვის ფონზე მიმდინარეობს. ამ მუდმივი შეკუმშვის წყალობით ფეხი რჩება გაღიზიანებულ ალაგთან დაახლოვებით. კბილთა შუა. წილობრივ დასუსტებისას კუნთი აგზნებასთან ერთად შეკავებასაც რომ განიცდის, ეს ცხადლივ ჩნდება, თუ ფხანვის რეფლექსს მოხრისას შეუერთებთ. კომბინაციის დროს უკანასკნელი სუსტდება, შეკავდება ცოტაოდნავ მაინც, თითოეულჯერ კბილთა შუა მომენტში (შეჩინეტონი).¹

ორნაირი ინერვაციის წარმოშობა. კუნთის ერთდროული აგზნების და შეკავების ინერვაცია ერთდამივე მიზეზით არ წარმოიშობა. ზოგიერთ შემთხვევაში ორნაირი ინერვაცია დამოკიდებულია იმაზე, რომ უშუალოდ აგზნებული საკოორდინაციო აპარატის გარდა აგრეთვე რეფლექსთა სხვა საკოორდინაციო აპარატიც მოქმედებს. მაგ., აღმოჩენილი იყო, რომ ბაჟაყის მოცილების რეფლექსში ნახევრად-მესოვანის შეკუმშვა გამოიწვევა მოხრის საკოორდინაციო აპარატის აგზნების გამო (ბერიტაშვილი).

შემდეგ ცნობილია, რომ რეცეპტორიდან ძიძვალაი აგზნება შეიძლება გადავიდეს გრძნობიარე ნეირონიდან პირდაპირ მამოძრავებელ ნეირონებზე, საკოორდინაციო აპარატების უმონაწილოდ. ამ გზით იწვევა სხვათა შორის მყისის რეფლექსები და საზოგადოდ უკოორდინაციო ცენტრალური რეაქციები, როგორც ამას ჭეშმთ დავინახავთ. ამიტომ გრძნობიარე ნერვის მძლავრი გაღიზიანებისას ან ზურგის ტვინში აგზნებადობის მომატებისას ანტაგონისტური კუნთების მამოძრავებელი ნეირონები უნდა განიცდადენ როგორც რეციპროკულ ინერვაციას განსაზღვრულ საკოორდინაციო აპარატიდან, ისე თანადროულ აგზნების ინერვაციას პირდაპირ გრძნობიარე ნერვიდან. ამისდა მიხედვით საკოორდინაციო აპარატიდან შეკავებული კუნთი აგზნებასაც უნდა განიცდიდეს, რაც გარეკნულად გამოიხატება მცირე შეკუმშვით შეკავების ფონზე.

საკოორდინაციო აპარატების სააგზნებო პროცესის რითმული ბუნება. აგზნება ც. ნ. ს-ში, როგორც თითოეულ ცოცხალ ქსოვილში, რითმულად მიმდინარეობს. მაშასადამე, თანახმად აგზნების ძირითადი კანონისა, თითოეულ სააგზნებო პროცესს უნდა მოსდევდეს ჯერ აბსოლუტური, მერე შეფარდებითი რეფრაქტორული ფაზა.

რეფრაქტორული ფაზის არსებობა ც. ნ. ს-ში ნათლად შეიძლება გამოვაჩინოთ მხოლოდ მაშინ, თუ პირველი გაღიზიანება ზთელს რეფლექსურ აპარატს მაქსიმალურად ამოქმედებს. ნორმალურ პირობებში ეს სრულიად მიუწვდომელი რაი არის. ხოლო სტრიქნინით მოწამელისას, როდესაც ც. ნ. ს-ის აგზნებადობა საზოგადოდ მეტის-მეტად აწეულია, მაშინ საესებით შესაძლებელი ხდება მთელი ცენ. ნერ. სისტემის აგზნება და, მაშასადამე, რეფრაქტორული ფაზის გათვალისწინება. როგორც ეს პირველად ვედენსკიმ დაამტკიცა, ამ შემთხვევაში ც. ნ. ს. სრულებით ემსგავსება თავისი მოქმედებით ნერვ-კუნთის პრეპარატს. ც. ნ. ს-ის მოქმედების ინტენსივობა სწორედ ისე იცვლება გაღიზიანების სიხშირისა და ინტენსივობის მიხედვით, როგორც ეს ნერვ-კუნთის

პრეპარატის მიმართ ენახეთ: ძლიერი ან ხშირი ინდუქციის კვებებით გალიზიანება იძლევა კუნთზე რეფლექსური გზით მცირე, პესიმალურ ეფექტს, სუსტი და იშვიათი კი ოპტიმალურს. რომ ეს პესიმალური ეფექტი არაა დამოკიდებული კუნთის ან მამოძრავებელ ნერვის მოქმედებაზე, არამედ თვითონ ც. ნ. ს-ზე, ჩანს იქიდან, რომ პესიმალური ეფექტის დროს ნერვ-კუნთი არ განიცდის პესიმალურ მდგომარეობას. მისი პირდაპირი გალიზიანებით შეიძლება მაქსიმალური ეფექტი გამოვიწვიოთ კუნთში. რომ აღნიშნული მოვლენა არ შეიძლება მიეწეროს აგრეთვე გალიზიანებულ მგრძნობიარე ნეირონსაც, ამას ამტკიცებს შემდეგი ფაქტი: პესიმალური ეფექტი კუნთში რეფლექსური გზით ადვილად იწვევა იმ პირობაშიაც, როდესაც პირდაპირი ნერვის ტეტანუსურ გალიზიანებას ერთად აწარმოებენ. თითოეულის გალიზიანება ოპტიმალურ ეფექტს იძლევა, ერთად კი — პესიმალურს. ამ შემთხვევაში, ცხადია, კუნთის პესიმალური ეფექტი ც. ნ. ს-ის პესიმალური მდგომარეობის შედეგი უნდა ყოფილიყო, ვინაიდან ორივე ნერვი ერთმანეთისგან დამოუკიდებლად მოქმედებს (ვედენსკი).

აგზნების იმპულსის ხანგრძლივობა და აგზნების რითმი. აქამდის ც. ნ. ს-ის აგზნების პროცესი შეისწავლემოდა ისეთი გარეგანი ეფექტების საშუალებით, როგორცაა კუნთის და მამოძრავებელი ნერვის რეფლექსური ელექტრული ეფექტი. ამის გალვანომეტრული რეგისტრაცია, რასაკვირველია, ნებას არ გვაძლევს საკითხი პირდაპირ გამოვარკვიოთ. მაგრამ ერთგვარ შესაძლებლობას კი იგი იძლევა. ნერვის და კუნთის უმაღლესი რითმი განისაზღვრება, როგორც უკვე ვიცით, მათი აგზნების პროცესის ხანგრძლივობით, ანუ აბსოლუტურ რეფრაქტორული ფაზის ხანგრძლივობით, რომელიც თანასდევს აგზნების პროცესს. მაშასადამე, ც. ნ. ს-ის უმაღლესი რითმიც მისი აგზნების ხანგრძლივობით უნდა განისაზღვრებოდეს. ამ რითმის ოდენობის გამოარკვევა კი ნერვის და კუნთის საშუალებით შესაძლებელია. ც. ნ. ს-ის უმაღლესი რითმი ბევრნაირად იყო გამოკვლეული. სხვადასხვა ავტორისგან აღმოჩენილი იყო, რომ კუნთი რეფლექსური თუ ნებითი ტეტანუსური შეკუმშვის დროს სხვადასხვა აგზნების რითმს იძლევა და ამ რითმის ოდენობამ შეიძლება კუნთის საკუთარი რითმის ოდენობამდე მიაღწიოს. სახელობრ, ეს რითმი შეიძლება ბაჟაყის კუნთში სეკუნდში 150—250-მდე ავიდეს. თბილისისლიან ცხოველთა კუნთში კი 300 ზე მეტიც გახდეს. აქ მთავარი საკითხი ის არის, თუ ეს რითმი რამდენად შეუფარდება იმ ცენტრალური ინერვაციის რითმს, რომელიც კუნთის მოქმედებას იწვევს. ცხადია, ყველა იმ შემთხვევაში, როდესაც კუნთის ცენტრალური აგზნების რითმი მის საკუთარ რითმზე ნაკლებია, შეიძლება პირველი სრულად გამოხატავდეს ცენტრალური ინერვაციის რითმს. პირაქით, როდესაც კუნთის რითმი უახლოვდება მის საკუთარ რითმს, მაშინ იგი შეიძლება (ცენტრალური ინერვაციის რითმზე ნაკლები იყოს (ბერიტაშვილი).

უკანასკნელად გამოიკვლიეს რამდენიმე მამოძრავებელი ნერვული ბოჭკოს და რამდენიმე კუნთოვანი ბოჭკოს ცენტრალური აგზნება აღმოჩნდა, რომ ამ შემთხვევაში აგზნების უმაღლესი რითმი მცირეა, სულ 150 აღწევს. მასთან აგზნების რითმი მეტისმეტად ცვალებადობს გალიზიანების ინტენსივობის მიხედვით: რაც უფრო მძლავრია გალიზიანება, მით უფრო მეტია აგზნების რითმი.

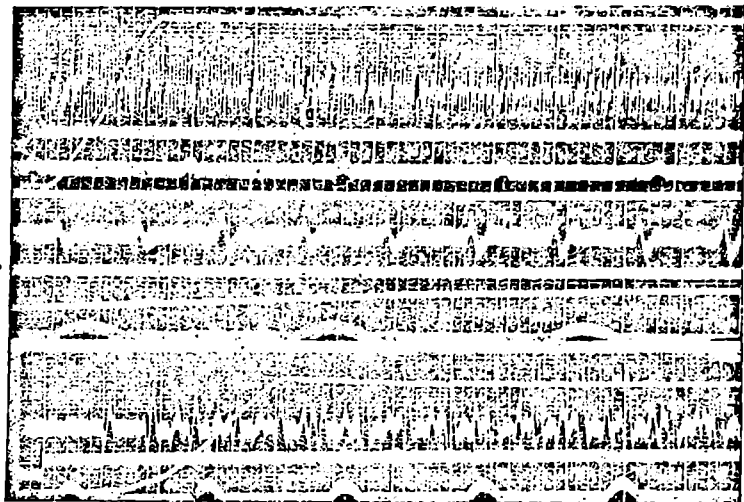
რითმის ცვალებადობა გალიზიანების მიხედვით კუნთის და ნერვის ბოჭკოში თანაბარია. რადგან როგორც ნერვში, ისე კუნთში თითოეული აგზნება თითქმის რეფრაქტორული ფაზების შემდეგ მოდის, მათი რითმი ყოველ მომენტში საკოორდინაციო აპარატთა აგზნების რითმს სავსებით უნდა შეეფარდებოდეს (აღრიენი, ვახოლდერი). ეს ისეთი რითმია, რომ თბილისისხლიან ცხოველთა კუნთის ბოჭკოები სრულ ტეტანუსურ შეკუმშვას იწვევთ შემთხვევაში უნდა განიცდიდეს. ამას კი დიდი ბიოლოგიური მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს კუნთის მუშაობისთვის, ვინაიდან კბილოვანი ტეტანუსის დროს სისხლის მიმოქცევა კუნთში ისე არ ძნელდება, როგორც სრული ტეტანუსის დროს. ეს კი ხელს უწყობს კუნთოვანი უჯრედების მომარაგებას ენგბადით, ნახშირწყლებით, ბუფერული ნივთიერებით ერთი მხრით, და მეორე მხრით, მათ განთავისუფლებას ნივთიერებათა ცვლის მეფე პროდუქტებიდან.

თუ მთელი კუნთი ან მთელი ნერვული ღერო გაცილებით მეტი რითმით მოდის მოქმედებაში, ეს იმაზეა დამოკიდებული, რომ ერთიდიამევე კუნთის სხვადასხვა ნერვული ბოჭკოები საკოორდინაციო აპარატიდან სხვადასხვა დროს მოდიან მოქმედებაში. ამისდა შეფარდებით კუნთის ბოჭკოების აგზნებაც სხვადასხვა დროს ხდება. ცხადია, მათი შესატყვისი ბიოელექტროდენიც სხვადასხვა დროს წარმოიშობა. ეს გამოიწვევს გალვანომეტრის რხევის განზირებას, რასაც ემყარება ჩვენი დასკვნა აგზნების რითმის შესახებ.

მაგრამ ეს იმას არ ნიშნავს, რომ საკოორდინაციო აპარატებს არ შეუძლია მეტი რითმით აიგზნონ. ცნობილია, რომ თუ მგრძნობიარე ნერვი ხელოვნურად აღიზანდება 200—300 ინდუქციური კვებებით სეკუნდში, საკოორდინაციო აპარატი იძლევა აგზნების ამ რითმს, რომელიც კუნთზედაც გადადის (სურ. 37) (ბერიტაშვილი, ჰოფმანი). მაშას, ზემოაღნიშნული მცირე აგზნების რითმი დამახასიათებელია ბუნებრივი ცენტრალური მოქმედებისთვის. ხელოვნური გალიზიანების საშუალებით მიღებული აგზნების რითმის შემწეობით ჩვენ შეგვიძლია გამოვარკვიოთ საკოორდინაციო აპარატთა აგზნების ხანგრძლივობა. თუ საკოორდინაციო აპარატი იგზნება 200—300 სეკუნდში, როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ცხადია, საკოორდინაციო აპარატის თითოეული აგზნების ხანგრძლივობა სამ სიგმაზე მეტი არ უნდა იყოს, ე. ი. ისეთივე უნდა იყოს, როგორც ჩვეულებრივი ნერვული ბოჭკოს აგზნების ხანგრძლივობა.

ერთხელობრივი გალიზიანების რითმული ეფექტი. როდესაც მგრძნობიარე ნერვის გალიზიანების სიხშირე შედარებით მცირეა—სეკუნდში 50-მდე ინდუქციის კვებება, მაშინ ჩვეულებრივ თითო გალიზიანება—თითო ინდუქციის კვებება, თუ მისი ინტენსივობა ძალიან სუსტი არაა, ერთ სააგზნებო იმპულსს კი არ იწვევს კუნთში, არამედ ზედიზედ რამდენიმეს. ამ იმპულსთა რიცხვი დამოკიდებულია საკოორდინაციო აპარატის ფუნქციურ მდგომარეობაზე. რაც უფრო დიდია ამ აპარატის აგზნებადობა და საზოგადოდ მისი მოქმედების უნარი, მით უფრო მეტია კუნთის აგზნების იმპულსთა რიცხვი. თითოეულ იმპულსთა ჯგუფში, რომელიც ერთი გალიზიანებისაგან იწვევა, პირველი იმპულსი ყველაზე დიდია,

მის შემდეგ მომდევნო იმპულსების ინტენსივობა კი თანდათან მცირდება (სურ. 38). მაშასადამე, ცენ. ნერ. სისტემა თითო გალიზიანებას უპასუხებს სააგზნებო იმპულსის მთელი წყებით (ჰოფმანი, ბერიტა-შვილი). ჩვენ ეს მოვლენა უკვე ავხსენით ზემოთ, როგორც იზოქრონიული და-შლის თავისთავად განმეორების შედეგი.

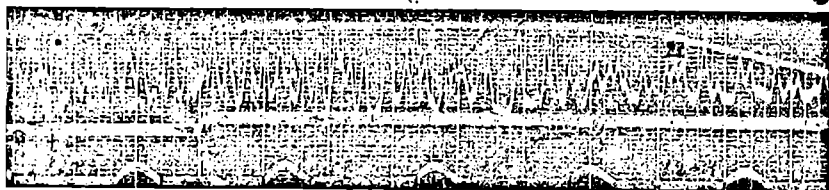


სურ. 38.

კუნთის აგზნების რითმი რეფლექსური შეჯშმევისას (მო-ბრის რეფლექსი) და მისი დამოკიდებულება გალიზიანების სიხშირესა და ინტენსივობაზე. კატის უდიდესი პრეპარატი, ნახე-ვრად-მყესოვანი კუნთის ელექტროდენი ვინთჰოვენის გალვანომეტრით. ლი-ზიანდება მცირე წვივის ნერვი ინდუქციის კვებით. სურათზე მოყვანილია აგრეთვე კუნთის მექანიკური ეფექტი (ურვივი მრუდე), პირველ ცდაში გალიზიანების რითმი 200-ია სეკუნდში, ბიოელექტროდენი ამ რითმისაა. მეორე ცდაში გალიზიანების რითმი 16-ია სეკ., ბიოელექტროდენის რითმიც ასეთია. მესამე ცდაში გალიზი-ანების რითმი იკვეთა, ხოლო მისი ინტენსივობა მეტია, ამის გამო აგზნების რითმიც მეტია: თითოეული ინდუქციის კვება რამდენიმე იმპულსს იწვევს: სამიდან ოთ-ხამდე. დრო აღინიშნება სეკუნდის მეზუთედით (ბოლო ხაზი). ელექტროგრამის ქვეშ ხაზი გალიზიანების სიგნალს ეკუთვნის (ბერიტა-შვილი).

რეფლექსური შემდგომქმედების რითმული ბუნება. ზემოაღნიშნული გარემოება აპირობადებს იმ მოვლენას, რომ რეფლექსური მოქმედება ჩვეულებრივად არ თავდება ისე. მალე ტეტანუსური გალიზიანების შეწყვეტისას, რო-გორც ეს ნერვ-კუნთის პრეპარატში ხდება. როგორც ვიცით, მუდამ გალიზი-ანების შემდეგ რეფლექსური მოქმედება გრძელდება კიდევ რამდენიმე ხანს. ეს

ხანი შეიძლება რამდენიმე სეკუნდს და მინუტსაც უდრიდეს. მთელი რეფლექსური შემდეგმოქმედების დროს ც. ნ. ს. რითმულ აგზნებას განიცდის. ეს ჩანს იქიდან, რომ კუნთი მთელი შემდეგმოქმედების განმავლობაში იმპულსთა მთელ რიგს ლებულაის სწორედ ისეთივე პერიოდული მიმდინარეობით, როგორც გალიზიანების დროს, ხოლო ამ იმპულსთა ინტენსივობა და რითმი ჯერ მალაღია, როგორც გალიზიანების დროს და მერე თანდათანობით კლებულობს (სურ. 39).



სურ. 39.

რეფლექსური შემდეგმოქმედების რითმული აგზნება. ბაყაყის საზურგ-ტუინოპრეპარატი. წელის უკანა ფესვები ყველა გადაჭრილია. ეინთოვენის გალვანომეტრით იჭრება ნახევრად-მყესოვანის ელექტრული ეფექტი. მოყვანილია მექანიკური ეფექტი (ურბევი მრუდე). ინდუქციის კვთებით (სეკუნდში 50) ლიზიანდება მერვე უკანა ფესვი. სასიგნალო ხაზის აწევა გალიზიანების შეწყვეტას ჯჩენებს. მისი დასაწყისი არაა მოყვანილი. შემდეგმოქმედება ბოლომდე არაა მოცემული. დრო სეკუნდის მეზუთედობით (ქვემო ხაზი) (ბერიტაშვილი.).

შეკავების რითმული ბუნება რეცეპტორული შეკავება თავისებურ აქტიურ პროცესად ვცანით, რომელიც სააგზნებო პროცესის მოპირისპირე უნდა იყოს. ამასთან დამტკიცებული იყო, რომ აგზნება და შეკავება ერთდროულადვე პოტენციური მარაგიდან მოიხმარებენ საჭირო ენერგიას. ამის შესაფერისად შეკავება სწორედ ისევე რითმულად უნდა მიმდინარეობდეს, როგორც აგზნება. ეს ექსპერიმენტულად იყო დამტკიცებული სიმის გალვანომეტრის საშუალებით (ბერიტაშვილი). აღმოჩნდა, რომ შეკავების რითმის სწორედ ისე ცვალებადობს გალიზიანების ციხშირისა და ინტენსივობის მიხედვით, როგორც აგზნების რითმი: 20-დან 300-მდე და მეტიც. მაშასადამე, თითოეული შეკავების იმპულსის ხანგრძლივობაც ისეთი მცირე აღმოჩნდა, როგორც რეცეპტორული აგზნების. ამასთან ნაჩვენებია იყო, რომ თითოეული გალიზიანება, ე. ი. თითოეული გამალიზიანებელი ძალის ცვლილება, ერთ შემკავებულ იმპულსს კი არ გამოიწვევს, არამედ, მიუხედავად აგზნებისა, რამდენიმე იმპულსს: რ სამს და მეტსაც შეიძლება, ხოლო ინტენსივობის თანდათან შემცირებით.

5. საქორდინაციო აპარატების გამტარებლობა, აგზნებადობა და დაღლილობა.

რეფლექსური რეაქციის ფარული პერიოდი. ის დრო, რომელიც პერიფერიული გალიზიანების მომენტიდან რეფლექსური რეაქციის დაწყებამდის გადის, იწოდება რეფლექსური რეაქციის ფარულ პერიოდად ანუ მოკლედ რეფლექსური რეაქციის დროდ. ამ დროის ხანგრძლივობა, რასაკვირველია, დამოკიდებულია რეფლექსური რეაქციის შემადგენელი ნაწილების გამტარებლობაზე. იგი უნდა წარმოადგენდეს იმ დროთა საერთო ჯამს, რომელიც უნდება გალიზიანებული ორგანოს ამოქმედებას, აგზნების გატარებას ამ ორგანოდან ტვინამდის, მერე თვითონ ტვინის ფარგალში, შემდეგ ტვინიდან კენზამდის და, ბოლოს, კუნთის აგზნებას და შეკუმშვას. მაგრამ ეს ხანგრძლივობა ჩვეულებრივ არ შეუფარდება ნერვის და კუნთის გამტარებლობის სისწრაფეს. რეფლექსური რეაქციის ფარული პერიოდი ხშირად ძალიან აღემატება ამ ხანგრძლივობას. ამ ბოლო დრომდის კიდევაც იყო გაბატონებული ის ასრი, რომ აგზნება ტვინში მუდამ დიდის დაყოვნებით ტარდება. ამ დაყოვნებას გულისამობენ ერთი ნეირონიდან მეორე ნეირონის გადასვლის ფარგალში. მაგრამ ახალი დროის უფრო უკეთესი (ეთოლით გამოკვლევებიდან ჩანს, რომ ეს დაყოვნება შეიძლება ძალიან მცირე იყოს, სულ რამდენიმე სიგმა, ანდა შეიძლება დაგვიანებას სულაც არ ჰქონდეს ადგილი (ბეროტაშვილი). მაშას, აქედან უნდა დავასკვნათ, რომ აგზნების დაყოვნება ერთი ნეირონიდან მეორეზე გადასვლისას სულაც არ არის აუცილებელი მოვლენა. ჩვენის აზრით, აგზნების გადასვლა ერთი ნეირონიდან მეორეში ბიოელექტროდენის საშუალებით უნდა წარმოებდეს, როგორც ნერვულ ბოქოში აგზნებულ ნაწილიდან მეზობელ უაგზნებოზე. ხოლო თუ ხშირად ფარული პერიოდი მეტისმეტად გახანგრძლივებულია, ამის მიზეზი სულ სხვა რამ გარემოება უნდა იყოს, და არა აგზნების დაყოვნებით გაერყელება რეფლექსური რეაქციის რომელიმე ელემენტი.

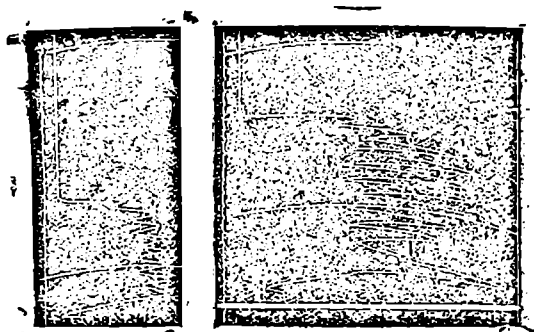
ნორმული ბაყაყის პრეპარატზე ფარული პერიოდი მუდმივ რამეს არ წარმოადგენს. როდესაც ფუნქციური მდგომარეობა უკეთესდება, მაშ., აგზნებადობა მატულობს, მაშინ ეს დრო კლებულობს. ასე ხდება ტემპერატურის მომატებისას, დასვენებისას, სტრუქტურული სუსტი მოწამელისას. უკანასკნელ შემთხვევაში რეაქციის დრო ერთიორად მცირდება. დაღლისა, ტემპერატურის დაწვეისა და საზოგადოდ ფუნქციური მდგომარეობის გაცულებისას რეაქციის დრო მატულობს.

ეს ფარული პერიოდი მეტისმეტად იცვლება გალიზიანების ინტენსივობის მიხედვითაც. მცირე ინტენსივობისას რეფლექსი დიდი ფარული პერიოდით გამოიწვევა. იგი შეიძლება რამდენიმე სექუნდსაც უდრიდეს. ინტენსივობის გაძლიერებისას კი ფარული პერიოდი მცირდება; მაგ., შერისგტონის ერთ ცდაში ფხანის რეფლექსის ფარული პერიოდი სუსტი გალიზიანებისას 2,3 სექუნდს უდრიდა. მძლავრი გალიზიანებისას კიდეც — 1,2 სექუნდს (სურ. 40).

ფარული პერიოდი ერთიდაიგივე არაა სხვადასხვა რეფლექსისთვის. ზოგისა უფრო მოკლეა, ზოგისა უფრო გრძელი, მაგ., ბაყაყზე დამცველი მოხრის რეფლექსი უფრო ნაკლები ფარული პერიოდით გამოიწვევა, ვიდრე მოცი-

ლების რეფლექსი. ასეთი გარჩევა არსებობს მიუხედავად იმისა, რომ ორივე რეფლექსში თვითონ რკალის სიგრძე დაახლოებით ერთნაირია. ამიტომ, ცხადია, აღნიშნული გარჩევა ცენტრალურ ნერვულ სისტემაზე უნდა იყოს დამოკიდებული.

მაგრამ რკალის ნაწილის სიგრძესაც, რომელიც ტვინშია, გავლენა აქვს აგზნების გატარების ხანგრძლივობაზე. რაც უფრო გრძელია იგი, მით უფრო მეტი დრო სჭირდება. ამიტომ არის, რომ წინა ფეხის გაღიზიანება უფრო დიდი ფარული პერიოდით იძლევა ეფექტს უკანა ფეხზე, ვიდრე უკანა ფეხის გაღიზიანება.



სურ. 40.

ფარული პერიოდის ხანგრძლივობის დამოკიდებულება გაღიზიანების ინტენსივობაზე. ფხანის რეფლექსი. იწერება მთელი ფეხის მოძრაობა. მოძღები ველი ღიზიანდება ინდუქციის კეთებით. პირველი ორდინატი უჩვენებს გაღიზიანების დასაწყისს, მეორე კიდე — მის შესწევას. ზემოთ (A) გაღიზიანება უფრო ძლიერია, ვიდრე ქვემოთ (B). ამისდა მიხედვით პირველში რეფლექსის ინტენსივობა და შემდგომკმდება უფრო დიდია, ვიდრე მეორეში. ფარული პერიოდი კი პირველში უფრო ნაკლებია — 1, 2 სეკუნდით, ვიდრე მეორეში — 2,3 სეკ. დრო სეკუნდის ერთი მეხუთედით ჰგავს ხაზზე (შეგრძელება).

შემდეგ, რეფლექსის დრო დამოკიდებულია ცხოველის მოდგმაზედაც: ადამიანსა და თბილისხლიან ცხოველებზე ეს დრო უფრო მოკლეა, ვიდრე ცივისხლიანებზე. ეს პირველ ყოვლისა იმაზეა დამოკიდებული, რომ ნერვის აგზნების გამტარებლობის სისწრაფე თბილისხლიან ცხოველებში საშუალო-ოთხჯერ უფრო მეტია, ვიდრე ცივისხლიანებში.

მაგრამ ყველა პირობებში გახანგრძლივებული ფარული პერიოდის არსებობა დამოკიდებულია ერთსადამივე გარემოებაზე. თითოეული რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი ნორმული აგზნებადობის დროს ერთი პერიფერიული აგზნების იმპულსით მოქმედებაში არ მოდის. საჭიროა მასზე ზედიზედ რამდენიმე იმპულსი მოქმედებდეს. ჩვენ უკვე ზემოთ დავინახეთ, რომ თითოეული რეცეპტორი ერთხელბრივი გაღიზიანების საპასუხოდ რამდენიმე აგზნების იმ-

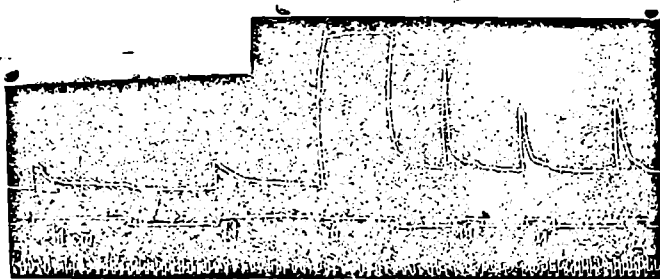
პულსით უბასუხებს. მაშ., ბუნებრივად თითოეული საკოორდინაციო აპარატი რეცეპტორიდან ზედიზედ რამდენიმე აგზნების იმპულსს ღებულობს. ცხადია, მისი მოქმედება შეგუებულია ასეთ პერიფერიულ გავლენისადმი და უიმიოდ მოქმედებაში არ მოვა. ამის გამო საკოორდინაციო აპარატი ჩვეულებრივ მოქმედებაში მოდის პირველი პერიფერიული იმპულსის საპასუხოდ კი არა, არამედ რამდენიმე ასეთი იმპულსის ზედიზედ გავლენის შემდეგ. ცხადია, პირველი პერიფერიული იმპულსები აგზნებადობის მომატებას იძლევიან და მხოლოდ ამის გამო მომდევნო იმპულსები აგზნებას იწვევენ; ეს გარემოება იწვევს, რასაკვირველია, რეფლექსური რეაქციის დროს გახანგრძლივებას შედარებით იმასთან, რაც უნდა მომხდარიყო, თუ პირველივე იმპულსი საკოორდინაციო აპარატს აამოქმედებდა. ცხადია, რაც უფრო მეტია ტუინის აგზნებადობა, რაც უფრო მეტია რეცეპტორის გაღიზიანების ინტენსივობა, მით უფრო მალე მოხდება საკოორდინაციო აპარატის ამოქმედება, მით უფრო ნაკლები იქნება რეფლექსური რეაქციის ფარული პერიოდი. ხოლო იმ შემთხვევაში, თუ პირველივე პერიფერიული იმპულსი საკოორდინაციო აპარატში ეფექტს გამოიწვევს, მაშინ სულაც არ მოხდება აგზნების დაყოვნებით გავრცელება ზურგის ტუინში.

აგზნებადობის აწევა მოქმედი გაღიზიანების საპასუხოდ. ყოველი გაღიზიანება, რომელიც რეფლექსურ რეაქციას იძლევა, სათანადო საკოორდინაციო აპარატებში აგზნებადობის მომატებას გამოიწვევს. ეს აგზნებადობის მომატება არ ისპობა მაშინვე გაღიზიანების შეწყვეტის შემდეგ. აგზნება მუდამ მალე თავდება; აგზნებადობის მომატება კი შეინახება დიდხანს და დიდი თანდათანობით გაივლის. ბაყაყის, ძაღლის და კატის პრეპარატზე აღმატებული აგზნებადობა შეიძლება ნახოთ რამდენიმე მინუტის განმავლობაში, და ხან საათისაც გაღიზიანების შემდეგ. ეს ხანგრძლივობა დამოკიდებულია საკოორდინაციო აპარატის ფუნქციურ მდგომარეობაზე, აგრეთვე გაღიზიანების ინტენსივობაზე. რაც უფრო ძლიერია გაღიზიანებისაგან გამოწვეული ამ აპარატის მოქმედება, იმდენად უფრო ხანგრძლივი იქნება აგზნებადობის მომატება (სურ. 41).

სუმაციის მოვლენა. აგზნებადობა მატულობს არა მარტო მოქმედ გაღიზიანების გამო, არამედ აგრეთვე უმოქმედო სუბზინივალური გაღიზიანებით, ე. ი. ისეთი გაღიზიანებით, რომელიც საზღურბლეზე ცოტა მცირეა. რასაკვირველია, ცენტრალური სუმაციის მოვლენასთან მაშინ გვექნება საქმე, როდესაც გაღიზიანება აგზნებას იწვევს პერიფერიულ მგრძნობიარე ორგანოში. ხოლო ეს აგზნება, მიადწევს რა საკოორდინაციო აპარატს, არ იქნება საკმარისი უკანასკნელის ასამოქმედებლად, თუ იგი ერთხელობრივია. საჭიროა საკოორდინაციო აპარატმა ზედიზედ განიცადოს პერიფერიული აგზნების გავლენა, რომ იგი ამოქმედდეს.

სუმაციის უნარი ცენტრალურ ნერვულ სისტემას უფრო მეტი ხარისხით აქვს, ვიდრე ნერვს ან კუნთს. ეს იქიდან ჩანს, რომ როგორც ჩვენ უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, ჩვეულებრივი რეფლექსი სულ არ გამოიწვევა ერთხელობრივი პერიფერიული აგზნებით. მაგ., მოცილების რეფლექსი ნორმალურ პირობებში არც შესაფერი მიმღები ველის და არც მისი მგრძნობიარე ნერვის ერთხელობრივი გაღიზიანებით არ გამოიწვევა. ამისთვის საჭიროა მისი ზედიზედ სწრაფად მოქ-

მედება. ხოლო როდესაც შესაფერ საკოორდინაციო აპარატში აგზნებადობა არა-ჩვეულებრივ დიდია, როგორც, მაგ., სტრიქნინით მოწამვლის შემდეგ, მაშინ ამ-ნაირ ერთხელობრივ გალიზიანებასაც შეუძლია ეფექტის გამოწვევა (ბერიტა-შვილი).



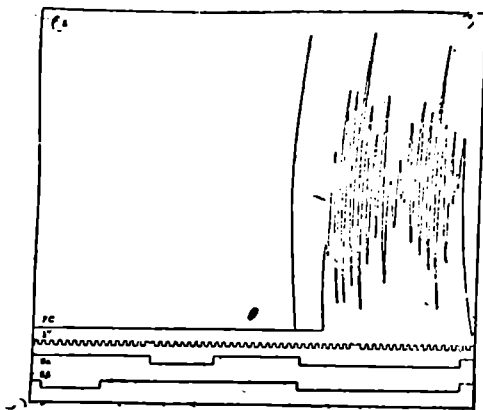
სურ. 41.

რეფლექსური აგზნებადობის მატება გალიზიანების საკა-სუხოდ. ძალის საზურგ ზეინო პრეპარატი. იწერება უკანა ფეხის მოძრაობა-ლიზიანდება კანი ინტექციის კვეთებთან მოხრის მიმღები ველის ფარგალში. თვდაპირველად კანი ორჯერ ლიზიანდება მცირე ინტენსივობით—11 სანტიმ, მერე: წარმოებს მძლავრი გალიზიანება—6 სანტიმ., ამის შემდეგ ხელახლა იგივე მცირე ინტენსივობის გალიზიანება წარმოებს. ძლიერი გალიზიანების შემდეგ, რომელიც ძლიერ მოხრის ეფექტს იწვევს, მცირე გალიზიანება უფრო მეტს მოხრის ეფექტს იძლევა, ვიდრე მანამდის. უკანასკნელი მცირე გალიზიანება 30 სეკუნდის შემდეგ მოდის, მაგრამ მაინც სამჯერ უფრო ინტენსიურ ეფექტს იძლევა, ვიდრე ძლიერ გალიზიანებამდე იყო. კვლევა ხაზი აღნიშნავს დროს სკენდლობით (ბერიტა-შვილი).

აგზნებადობის მატების მოვლენა სუბმინიმალური გალიზიანების მიმართ აგრეთვე ძლიერ ცხადად გამოჩნდება, თუ ერთსადაიმევე მიმღებ ველში ორი სუბმინიმალური გალიზიანება წარმოებს. როდესაც თითოეული გალიზიანება ცალ ცალკე ეფექტს არ იძლევა, მაშინ შეიძლება მათმა ერთად მოქმედებამ მძლავრი ეფექტი გააღვიწვიოს, ე. ი. სუმაციის მოვლენა გვაჩვენოს (სურ. 42).

აგზნებადობის მატება ცენტრალურ ნერეულ სისტემაში აგზნების ირა-ლიაციის გამო. თითოეული გალიზიანება აგზნებადობის მომატებას გამოიწვევს მარტო იმ ც. ნ. ს-ის განყოფილებებში კი არა, რომელნიც უშუალოდ გალიზიანებულ მიმღებ ველს უკავშირდებიან, და არც მარტო იმ განყოფილებებში, რომელნიც პროპრიოცეპტულ იმპულსთა მეოხებითა იგზნებიან, არამედ ცო-ტაოდანვე მაინც აგრეთვე მთელ ც. ნ. სისტემაში, რადგან აგზნება, როგორც ზე-ვით იყო ნაჩვენები, მთელ ც. ნ. ს-ში ვრცელდება. ეს მოვლენა პირველად ბუბნოვმა და ჰეიდენჰაინმა შეამჩნია და შემდეგ იგი ბევრნაირად იყო გამოკვლეული. მაგ., ცნობილია, რომ ბაყაყზე მხედველობით და შეხებითი გა-ლიზიანება თავისთავად ფეხებზე მამოძრავებელ რეფლექსს არ იწვევს, მაგრამ იგი ფეხების დამცველ მოძრაობათ ხელს უწყობს, თუ ამ მოძრაობათა

მიმღები ველის გალიზიანება მხედველობითი ან შეხებითი გალიზიანების შემდეგ ხდება (ი ე რ კ ს ი). ამ მოვლენას, როდესაც ერთი მიმღები ველის გალიზიანება ავზნების ირადიაციის საშუალებით ხელს უწყობს მეორე მიმღები ველის რეფლექსს, ანდა ერთიდაიმავე ველიდან ერთი ნაწილის გალიზიანება იმავე მიზეზით ხელს უწყობს მეორე ნაწილიდან ეფექტის გამოწვევას, შე რ ი ნ გ ტ ო ნ მ ა უწოდა „უშუალო ზურგის ტვინის ინდუქცია“. ამით ის აღინიშნება, რომ ვითომ ერთი ცენტრალური ელემენტის ავზნება გავლენას ახდენს მეორე ცენტრალურ ელემენტზე და ხელს უწყობს მის ავზნებას.



სურ. 42

სუმაციის მოვლენა. ძალის ედიტორი პრეპარატი. იწერება მენჯ-ბარძაყის მომხრელი. ფხანის რეფლექსის მიმღები ველი ღიზიანდება ორ ალაგას ერთმანეთიდან რვა სანტიმეტრის მანძილზე. ორივე გალიზიანება სუბმინიმალურია: ცალ-ცალკე ეფექტს არ იძლევიან (პირველი ცდა). გალიზიანების მომენტები ერთი-საუ (sa) და მეორისაუ (sb) აღინიშნება სასიგნალო ხაზების ძირს დაწვევით. ერთად მოქმედებისას კი ძლიერი ფხანის ეფექტი იწვევა (მეორე ცდა). დრო სეკუნდის მუხუთედობით (შ ე რ ი ნ გ ტ ო ნ ი).

ცენტრალური დაღლილობა. ცენტრალური ნერვული სისტემა, როგორც ყოველი ცოცხალი ქსოვილი, თავის მოქმედებისათვის საჭიროებს მასაზრდოებელ ნივთიერებას და ენერგიას. ე. ნ. ს-ას საწვავი მასალა იმდენი არა აქვს, რომ არსებულ მოქმედებისათვის სრულებით საკმარისი იყოს, პისი მოქმედება ნელდება, იგი ილდება. ფერვორნი, რომელსაც ეკუთვნის პირველი გამოკვლევა ამ მიმართულებით, განარჩევს ორნაირ დაღლას: „ნამდვილი დაღლა“, რომელიც პირობადებულია ნივთიერებათა ცვლის პროდუქტების მიერ მოწამლვით და „განღევა“, რომელიც ენერგიის გამოლევაზე დამოკიდებულია. ფერვორნი მივიდა ამ დასკვნამდის შემდეგი გამოკვლევის საფუძველზე. სტრიქინინით მოწამლულ ბაყაყს დროადრო კრუნჩხვა ემართება. თავდაპირველად ეს კრუნჩხვა

მძლავრად და ხანგრძლივად. განმეორებისას იგი სუსტდება და ხანმოკლეობა. თითოეული კრუნჩხვის დამთავრების შემდეგ ცენტრალური ნერვული სისტემა მოკლებულია აგზნებადობას. პერიფერიული გალიზიანება ეფექტს არ იწვევს. მერე აგზნებადობა უბრუნდება. თითოეული ახალი კრუნჩხვის შემდეგ ეს აბსოლუტური აუგზნებლობის ხანი უფრო და უფრო გრძელდება და, ბოლოს, საბუდამოდ რჩება. ასეთივე სურათს მივიღებთ ბაყაყს რომ ჯერ სისხლი ფიზიოლოგიური ხსნარით შეუცვალათ და მერე სტრიქინით მოეწამლოთ. როდესაც ამ პირობაში აბსოლუტური აუგზნებლობა საბოლოოდ დამყარდება, მაშინ რომ ახალი ფიზიოლოგიური ხსნარი გავატაროთ, რომელიც ადულტების საშუალებით განთავისუფლებული იყო ჟანგბადისაგან, ც. ნ. ს-ს აგზნებადობის უნარი დაუბრუნდება რამდენიმე წუთით ცოტაოდნავ. ფიზიოლოგიური ხსნარის გატარებას ამ შემთხვევაში მხოლოდ ის მნიშვნელობა უნდა ჰქონოდა, რომ ამით ნერვული სისტემა გაიწმინდა ნივთიერებათა ცვლის მომშაბმველ ნაყოფთაგან. მაშ., ამ შემთხვევაში აბსოლუტური აუგზნებლობა დამოკიდებული იყო ამ ნივთიერებათა მომშაბმველ მოქმედებაზე. თუ ცენტრალური ნერვული სისტემა გაიწმინდა ისეთი ფიზიოლოგიური ხსნარით, რომელიც ჟანგბადს შეიცავს, მაშინ აგზნებადობა თითქმის სავსებით უბრუნდება ნორმას. აქედან გამომდინარეობს, რომ ც. ნ. ს-ის ფუნქციური მოქმედებაში ჟანგბადი მთავარ როლს თამაშობს: რაც უფრო ნაკლებია ც. ნ. ს-ში ჟანგბადის მარაგი, მით უფრო მალე ეცემა აგზნებადობა, მით უფრო მალე იღლება იგი. ვინტერგენის გამოკვლევით ზურგის ტვინის ერთი გრამი ერთ საათში მოიხმარს 250—350 კუბიკურ მილიმეტრ ჟანგბადს (სუფთა ჟანგბადის ატმოსფეროში). ბასის გამოკვლევით ჟანგბადის მოხმარება უფრო მეტია და მასთან იგი ერთი ტემპით არ წარმოებს ზურგის და თავის ტვინში. თავის ტვინში ჟანგბადი იხარჯება 13—20% ით უფრო მეტი, ვიდრე ზურგისაში. შემდეგ თბილისისხლიანი ცხოველის ტვინი უფრო მეტ ჟანგბადს მოიხმარს, ვიდრე ციკსისხლიანისა. თბილისისხლიანი ცხოველის თავის ტვინი ერთ გრამ წონაზე ერთი საათის განმავლობაში მოითხოვს საშუალოდ 815 კუბ. მილიმეტრ ჟანგბადს, ციკსისხლიანისა კი — 682 კ. მმ. ცხადია, თავისა და ზურგის ტვინის მოქმედების დასუსტება უსათუოდ უნდა მოხდეს, თუ რომ იგი ვერ მიიღებს ამ რაოდენობის ჟანგბადს.

საგულისხმოა, რომ ნორმული რეფლექსური მოქმედების დროს გაზთა ცვლა ზურგის ტვინში ძალიან მცირედ მატულობს. მხოლოდ სტრიქინით მოწამვლისას იგი შედარებით უფრო მნიშვნელოვანია. მასთან ეს მომატება არაა დამოკიდებული გალიზიანების ინტენსივობაზე (ლ ე დ ბ რ ი).

ც. ნ. ს-ის ცხოველმყოფელობისთვის არსებითი მნიშვნელობა აქვს აგრეთვე ნატრიუმის იონებს. ბალიონი ათავსებდა ბაყაყის ზურგის ტვინის სხვადასხვა ხსნარში, რომელთაც ისეთივე ოსმოსური წნევა ჰქონდათ, როგორც ფიზიოლოგიურ ხსნარს. მან ნახა, რომ ქლორიანი ნატრიუმის ფიზიოლოგიური ხსნარი არ შეიძლება სხვა რომელიმე ნივთიერების იზოტონური ხსნარით შეცვალოთ, მაგ., გლუკოზით, გლიცერინით, ქლორიანი კალიუმით ან ლითიუმით. ფიზიოლოგიური ხსნარის მაგიერ შეიძლება ხმარებული იყოს მხოლოდ

ნატრიუმის რომელიმე იზოტონური ხსნარი, მაგ., ნატრიუმის ზიკარბონატი, აზოტმეაფა ნატრიუმი.

ცენტრალური გლემენტების ზონაწლევობა ჩეფლექსურ დაღლაში. მთავარ საკითხს წარმოადგენს ის, თუ რომელ ცენტრალურ ელემენტზეა რეფლექსური დაღლა დამოკიდებული. პირველად ბალიონმა გვაჩვენა, რომ დაღლილობაში მამოძრავებელ ნეირონს არსებითი მნიშვნელობა არა აქვს. სტრიქნინით მოწამლული ბაყაყი თითოეული კრუჩხვის შემდეგ რეფლექსური მოქმედების უნარს სრულიად ჰკარგავს, მაგრამ იგი კიდევ იძლევა უკანა კიდურის მოძრაობას, თუ გავალიზიანეთ პირდაპირ ტვინი წინა მხრიდან გულმკერდის ფარგალში. ეს ეფექტი უნდა იწვეოდეს წინა და გვერდის სვეტების გალიზიანებით, რომელთა ბოკოები უკანა კიდურებზე მამოძრავებელ ნეირონებთან ბოლოვდებიან.

არსებობს აგრეთვე პირდაპირი საბუთიც ამის დასამტკიცებლად. ავილოთ რეფლექსის მიმღები გელიდან ერთი რომელიმე ნაწილი, რომელიც უკანა ფეხზე განსაზღვრულ რეფლექსს იძლევა და გავალიზიანოთ იგი რეფლექსის აბსოლუტურ დაღლაშდე. ამის შემდეგ რომ დაეიწყოთ იმავე მიმღები ველის მეორე ადგილის გალიზიანება, ამან შეიძლება ჩეფულებრივი მაქსიმალური რეფლექსი გამოიწვიოს არა თუ ჰქარა პირველი გალიზიანების შემდეგ, აგრეთვე მის დროსაც, როდესაც აბსოლუტური დაღლა უკვე არსებობს. აქედან ცხადია, რომ ამ აბსოლუტურ დაღლისას უკანა კიდურის მამოძრავებელ ნეირონებს კიდევ ჰქონდათ მაქსიმალური მოქმედების უნარი.

აქედან გამოქინაჩეობს, რომ რეფლექსური დაღლილობა იმ ცენტრალურ ელემენტების დაღლაზეა დამოკიდებული, რომლებშიაც მთავარი საკოორდინაციო პროცესები მიმდინარეობს, და არა მამოძრავებელ ნეირონებზე.

ზემოაღნიშნულ ცდას მიმღები ველის ორი ადგილის გალიზიანების შესახებ აქვს დიდი მნიშვნელობა კიდევ ერთი მხრივ. რეფლექსის დასუსტება და ოსპობა მიმღები ველის ერთი რომელიმე ნაწილის ან ერთი რომელიმე ნერვის ხანგრძლივი გალიზიანების დროს არაა პირობადებული შეფარდებული რეფლექსის ჰთელი საკოორდინაციო აპარატის დაღლით. ილლება უმთავრესად მისი ერთი ნაწილი, რომელიც ყველაზე უფრო მკიდროდაა დაკავშირებული გალიზიანებულ მკრძნობიარე ნეირონებთან. დანარჩენი ნაწილიც ილლება, მაგრამ უფრო სუსტად. ამით აიხსნება, რომ ერთი ნეოვის გალიზიანებით დაღლის შემდეგ მეორე ნერვის გალიზიანება თუმცა იძლევა ეფექტს, მაგრამ შედარებით პირველთან ეს ეფექტი უფრო მალე ისპობა გალიზიანების გაგრძელებისას.

რეფლექსური დაღლის სისწრაფე გალიზიანების ინტენსივობაზე მიხედვით. რეფლექსური დაღლა მით უფრო სწრაფად წარმოებს, რაც უფრო მკირეა გალიზიანების ინტენსივობა. სუსტი გალიზიანება ეფექტს სულ მკირე ხნით იწვევს. მეტი ინტენსივობის გალიზიანება ეფექტს უფრო მეტის ხნით იძლევა (შერიგტონი). ეს პარადოქსული მოვლენა ალბათ იმაზეა დამოკიდებული, რომ მკირე გალიზიანებას საკოორდინაციო ნეირონების მკირე რიცხვი მოჰყავს მოქმედ-

დებაში, ძლიერ გაღიზიანებას კი მით უფრო მეტი, რაც უფრო დიდია გაღიზიანების ინტენსივობა. თითოეული გაღიზიანებისას ყველა საკოორდინაციო ნეირონი ერთბაშად კი არ მოდიან მოქმედებაში, არამედ ჯერ ის წაწილი, რომელიც მეტს კოლატერალებს მიიღებს გაღიზიანებულ მგრძნობიარე ნეირონებიდან. შემდეგ კი ისიც, სადაც ეს კოლატერალები ნაკლებად თავდება, და ამიტომ ვიდრე აიგზნებოდეს, მის აგზნებადობას უნდა მოემატა. იმისდა მიხედვით, თუ როდის აიგზნება თითოეული მათგანი, ზოგის დაღლა ადრე მოხდება, ზოგისა კი გვიან. როდესაც გაღიზიანება სუსტია, მაშინ აიგზნება სულ მცირეოდენი საკოორდინაციო ნეირონები და ამისდა მიხედვით რეფლექსის დაღლა ცალკე მოხდება. როდესაც გაღიზიანება ძლიერდება, მაშინ გაღიზიანების უკვე სულ ახალ-ახალი ნეირონები იწყებს მოქმედებას და ამიტომ რეფლექსის დაღლა გვიანდება.

ამის გარდა თითოეული საკოორდინაციო ნეირონის მოქმედების ხანგრძლივობა დამოკიდებული უნდა იყოს გაღიზიანების ინტენსივობაზე. მოქმედების დროს საკოორდინაციო ნეირონის აგზნებადობა ეცემა ძალიან სწრაფად. რაც უფრო დაბლა ეცემა საკოორდინაციო ნეირონი, საგზნებადობა მით უფრო მეტი გაღიზიანება უნდა იყოს ნახშიარი მის ასაგზნებად, ე. ი. მით უფრო მეტი უნდა იყოს აგზნებული მგრძნობიარე ნეირონების რაოდენობა ანდა მით უფრო მეტი უნდა იყოს მათი აგზნების რითმი. აქედან გასაგებია, რომ რაც უფრო სუსტი იქნება რეცეპტორის გაღიზიანება, ე. ი. რაც უფრო ნაკლებია აგზნებული მგრძნობიარე ბოქკოების რაოდენობა და მათი აგზნების რითმი, ნით უფრო მალე შეწყდება მოქმედი საკოორდინაციო ნეირონების აგზნება.

ამაირად, მძლავრი გაღიზიანება ისას რეფლექსური მოქმედება უფრო ხანგრძლივია, ვიდრე სუსტი გაღიზიანებისას, ვინაიდან, ჯერ ერთი, მოქმედი საკოორდინაციო ნეირონებიდან ზოგის მოქმედება იწყება ადრე, ზოგის გვიან, და მეორე რაც უფრო მძლავრია გაღიზიანება, მით უფრო დიდხანს გრძელდება ამ ნეირონების მოქმედება მიუხედავად აგზნებადობის შემცირებისა და დღის გამო (ბერიტაშვილი).

აგზნებადობის მატება დამლაღველი გაღიზიანების გამო. რაც გრძელა ძლიერი იყოს გაღიზიანება, მისი ეფექტი მაინც სუსტდება და, ბოლოს, ისპობა, თუ გაღიზიანება დიდხანს გრძელდება. მაგრამ მისი მოქმედება საზოგადოდ ც. ნ. ს-ის აგზნებადობაზე განუწყვეტლივ წარმოებს. იგი მატულობს სულ უფრო და უფრო და, ბოლოს, ეს აღმატებული აგზნებადობა იმდენად დიდი ხდება, რომ პრეპარატი სტრიქნინით მოწამლულს მიემსგავსება (სეჩენოვი, ვედენსკი). ეს მოვლენა იქიდან წარმოსდგება, რომ გაღიზიანებული მგრძნობიარე ნერვები იძლევიან კოლატერალებს თითქმის მთელ ტვინში. ხოლო იმ პირველ სეგმენტში, სადაც გაღიზიანებული მგრძნობიარე ბოქკოები კოლატერალებს მრავლად იძლევიან, გაღიზიანება მოქმედებას იწვევს; სხვა სეგმენტების მიმართ კი მისი გავლენა სუბმინიმალურია: მოქმედება არ იწვევება, მაგრამ აგზნებადობა კი მნიშვნელოვნად მატულობს.

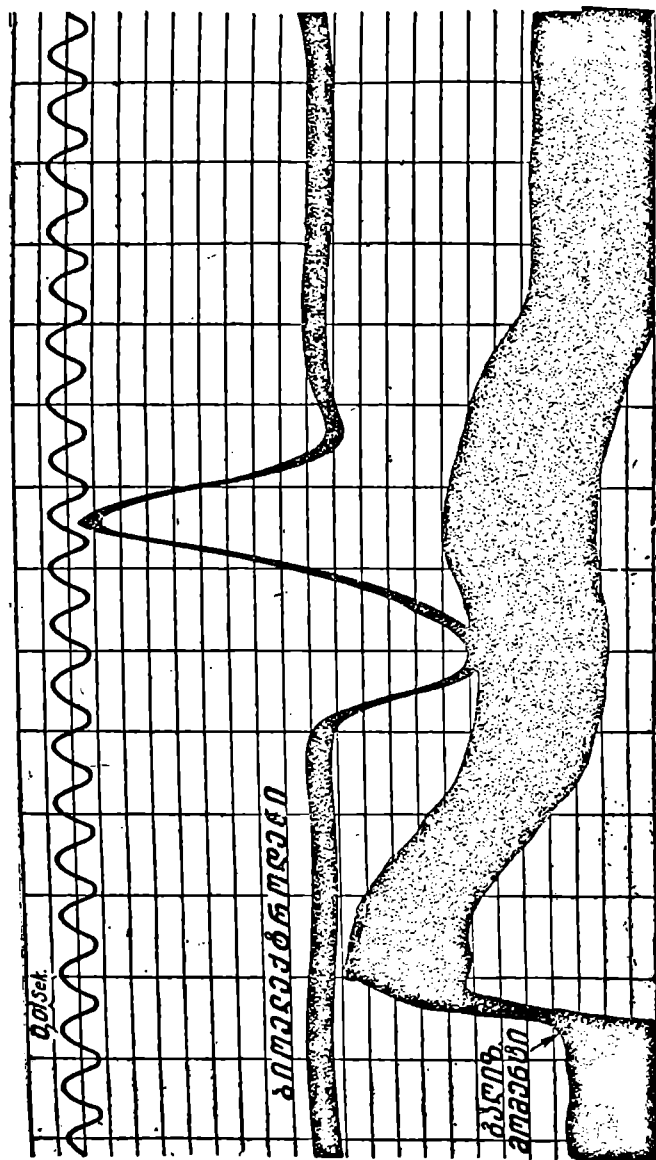
6. ცენტრალური ნერვული სისტემის უკოორდინაციო მოქმედება.

მყესის რეფლექსები. როგორც აღენიშნეთ, ჩვეულებრივი რეფლექსური მოქმედება კოორდინაციულია და იგი გულისხმობს სამი ნეირონის მონაწილეობას ამ მოქმედებაში: მგრძნობიარე, საკოორდინაციო და მამოძრავებელი ნეირონის მონაწილეობას. მაგრამ ცნობილია, რომ მგრძნობიარე ნერვული ბოჭკოები და მათი კოლატერალები ბოლოვდებიან არა მარტო უკანა და გვერდითი რქებში, ე. ი. საკოორდინაციო ნეირონების გარშემო, არამედ აგრეთვე წინა რქებში მამოძრავებელ ნეირონებთან (სურ. 22). აქედან შეიძლება დავასკვნათ, რომ უმარტივესი რეფლექსური რკალი ორი ნეირონისაგან უნდა შესდგებოდეს. მართლაც, ამ ბოლო დროს ფიზიოლოგების მიერ წამოყენებული იყო ისეთი ფაქტები, საიდანაც ცხადად ჩანს, რომ ზოგიერთ შემთხვევაში აგზნების გავრცელება ზურგის ტვინში ორი ნეირონით უნდა წარმოებდეს. ასეთია სხვათა შორის ის რეფლექსური შეკუმშვა, რომელიც გამშლელ კუნთში იწვევა მისი მყესის რეცეპტორების გაღიზიანების მიერ, რის გამოც ამ რეფლექსს მყესის რეფლექსი უწოდეს. ეს რეფლექსი მასში მდგომარეობს, რომ საპასუხოდ მყესის რეცეპტორის გაღიზიანებისა მყესის გაწვევის ან მასზე დარტყმის გამო იკუმშება მხოლოდ ის კუნთი, რომლის მყესიც ღიზიანდება. ვთქვათ, მაგ., რომ ღიზიანდება მუხლის გამშლელის მყესი. საპასუხოდ შეიკუმშება მხოლოდ ეს გამშლელი, სხვა გამშლელები არ შეიკუმშებიან. სხვა რეფლექსებში, როდესაც გამშლელი იკუმშება რეფლექსური გზით, მაშინ უსათუოდ მისი ანტაგონისტი მომხრელი შეკავდება. მყესის რეფლექსებში შეკავება სრულიად არ ხდება. როდესაც მოყვანილ მაგალითში მუხლის გამშლელი იკუმშება, მაშინ მუხლის მომხრელები შეკავებას არ განიცდიან. ამნაირად, მყესის რეფლექსი უკოორდინაციოდ მიმდინარეობს. აქედან გამომდინარეობს, რომ მყესის რეფლექსი საკოორდინაციო აპარატის უმონაწილოდ წარმოებს; მაშ., მისი რეფლექსური რკალი ორი ნეირონისაგან უნდა შესდგებოდეს: მგრძნობიარე და მამოძრავებლისაგან.

მეორე დამახასიათებელი ნიშანი მყესის რეფლექსისა მდგომარეობს მასში, რომ ერთხელობრივი გაღიზიანებით გამოწვევისას ამ რეფლექსს თან სდევს მხოლოდ ერთი ბიოელექტროდენი, მაშ., ერთი აგზნების იმპულსი (ჰოფმანი). ჩვეულებრივ კოორდინაციულ რეფლექსში კი საპასუხოდ ერთხელობრივი გაღიზიანებისა ვლებულობდ ბიოელექტროდენის მთელ რიგს (სურ. 43). ამნაირად, გამშლელი კუნთის მყესის რეფლექსი მარტივ შეკუმშვას წარმოადგენს.

მესამე დამახასიათებელ ნიშანს ეკუთვნის ის, რომ რეფლექსური მოძრაობის შემდეგ ვითარდება შეკავების ფაზა, რომელიც 30 - 100 სიგმას გრძელდება. ამ ხნის განსვლობაში განმეორებითი მყესის რეცეპტორთა გაღიზიანება ეფექტს არ იძლევა (ჰოფმანი).

კუნთის საკუთარი რეფლექსი. კუნთის რეფლექსური მოძრაობა იწვევა არა მარტო გამშლელი მყესის გაღიზიანებით, არამედ თვითონ გამშლელი კუნთის რეცეპტორების გაღიზიანებითაც, სახელობრ, კუნთის გაკიშვით ან მისი



სურ. 43.

მუხლზე გამოსახულია — ოთხთავიანი აგზნების ბიოელექტროდების მექანიზმი. ზემო მრუდი ილლუტრირებს დროის რაოდენობის $\frac{1}{100}$ -ს. მის ქვეშ მოცემულია სიმის გალანტირების საშუალებით ორგანიზმის ბიოელექტროდების მიერ დაწვეს — პირველი ფაზა — აღნიშნავს პროქსიმალური ელექტროდის ელექტრობის, მაღლა აწევა კი — მეორე ფაზა — აღნიშნავს ლოკალური ელექტროდის ელექტრობის. სულ დაბლა მოცემულია მუხის გაღიზიანების შემთხვევა: ხაზის მაღლა აწევა აღნიშნავს ჩაქოხის დარტყმის ძალას (კლუგანის).

მგრძნობიარე ნერვის ელექტრული გაღიზიანებით. ეს რეფლექსი სრულიად ისეთივე ხასიათისაა, როგორც მყესის რეფლექსი: იგი უკოორდინაციოა და იწვევს შეკუმშვის სახით მხოლოდ იმ კუნთზე ანდა კუნთის იმ ნაწილზე, რომლის მგრძნობიარე ნერვი ასეთისევე ღიზიანდება (ასიაიამა, შერინგტონი). ამიტომ ამ კუნთის და მყესის რეფლექსებს ჰოფმანმა საერთოდ კუნთის საკუთარი რეფლექსი უწოდა. კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა, გაკიშვის მიერ გამოწვეული, წარმოადგენს ტეტანუსურ შეკუმშვას. კუნთი ლბულობს ც. ნ. ს-დან მრავალ აგზნების იმპულსს. შეკუმშვა არსებობს გაკიშვის დროს მხოლოდ რამდენიმე ხანს, მერე იგი თანდათანობით გაივლის. თუ ამის შემდეგ კუნთის გაკიშვას შეეწყვეტო, კუნთი პასიურად შემოკლდება თავის ელასტიურობის გამო. ამას მოჰყვება მისი მეორე რეფლექსური შეკუმშვა. ამნაირად, კუნთი იძლევა რეფლექსურ შეკუმშვას როგორც მისი პასიური გაგრძელებისას, ისე პასიური შემოკლების დროს (სამოილოვი და კისელევი). ამასთან რეფლექსი იწვევს ისეთი მცირე გაკიშვით, როგორც 0,8%-ით სიგრძის მომატება. მსგავსად მყესის რეფლექსებისა, კუნთის რეფლექსები ისპობიან კუნთის მგრძნობიარე ნერვების გადაჭრისას ანდა კუნთის შეკავებისას რეციპროკული ინერვაციის დროს (შერინგტონი). როგორც მყესის, ისე კუნთის საკუთარი რეფლექსი დამოკიდებულია ზურგის ტვინის იმ ნაწილზე, სადაც შესაბამისი მგრძნობიარე ნერვები შედიან. ორივე რეფლექსი უნდა წარმოებდეს მხოლოდ ორი ნეირონის საშუალებით: კუნთიდან მიმავალი მგრძნობიარე ნეირონი პირდაპირ იმავე კუნთის მამოძრავებელ ნეირონებს უნდა უკავშირდებოდეს.

კუნთის საკუთარ რეფლექსებს მიაწერენ ერთგვარ მნიშვნელობას დგომის სტატიკური რეფლექსის და საზოგადოდ კიდურთა ტონური გაშლის გამოწვევაში. ცნობილია, რომ თუ რომელიმე კუნთის მგრძნობიარე ნერვებმა დაკარგეს აგზნების გამტარებლობის უნარი, მაშინ მისი ტონური შეკუმშვა მნიშვნელოვნად მცირდება. ასე ხდება, მაგ., მგრძნობიარე ნერვის გადაჭრისას ანდა კუნთში ნოვოკოაინის შემზაპუნებისას, რომელიც კუნთის რეცეპტორებს ადამბლებს. ზემოდასახელებული მყესის და კუნთის საკუთარი რეფლექსები იწვევს მხოლოდ გამშლელთა რეცეპტორების გაღიზიანებით. მომხრელი კუნთების გაკიშვა იწვევს მათი რეცეპტორების გაღიზიანების საშუალებით რეფლექსურ რეაქციებს, ხოლო ეს რეაქციები ჩვეულებრივი კოორდინირებული ხასიათისაა: გაკიშული მომხრელი კუნთი იკუმშება, ხოლო გამშლელი შეკავდება. ამნაირივე რეაქციები იწვევს მომხრელთა შეკუმშვის დროს ამ რეცეპტორებიდან. ასეთი რამ გამშლელის გაკიშვით არ იწვევს. ამნაირად, დამახასიათებელი გარჩევა არსებობს გამშლელი და მომხრელი კუნთების რეცეპტორთა გაღიზიანებით გამოწვეულ რეფლექსთა შორის. ამ პროპრიოცეპტულ რეციპროკულ რეაქციებს ერთგვარ მნიშვნელობას მიაწერენ კიდურთა რითმული მოძრაობის დროს. მოხრის ფაზაში მომხრელი კუნთები შეკუმშვას განიცდიან და ეს თავის მხრივ აპირობადებს გამშლელის შეკავებას.

ცენტრალური ნერვული სისტემის უკოორდინაციო მოქმედება აგზნებადობის მომატების გამო. სრულიად ნორმული კოორდინაციული მოძრაობანი

მიმღები ველის ანდა მგრძნობიარე ნერვების გაღიზიანების საპასუხოდ მხოლოდ ც. ნ. ს-ის ნორმული აგზნებადობისას გამოიწვევიან. მაგრამ თუ აგზნებადობამ ნორმას გადააჭარბა რამე მიზნით, მაგ., სტრიქინინის მოწამვლით ან ც. ნ. სისტემის დაზიანების გამო, მაშინ პერიფერიული გაღიზიანება აღარ იწვევს კოორდინაციულ მოძრაობას. ისეთი სუსტი გაღიზიანება, რომელიც ჩვეულებრივ ნორმულ მდგომარეობისას არავითარ ეფექტს არ იძლეოდა აგზნებადობის აღმატებისას, კუნთების საერთო შეკუმშვას იწვევს. სპეციალური გამოკვლევებიდან იყო დასკვნილი, რომ ამ შემთხვევებშიაც კუნთების უკოორდინაციო მოქმედება დამოკიდებულია აგზნების გადასვლაზე მგრძნობიარე ნეირონიდან მაიმოძრაებელზე საკოორდინაციო აპარატის უმონაწილოდ.

ამნაირად, თანახმად ჰისტოლოგიური და ფიზიოლოგიური გამოკვლევებისა, პერიფერიული აგზნება ვრცელდება ზურგის ტვინში და იწვევს პერიფერიულ ეფექტს ორი გზით: სამ-ნეირონიანი რეფლექსური რკალით, რომელიც საკოორდინაციო ნეირონს შეიცავს, და ორ-ნეირონიან რეფლექსური რკალით, რომელსაც პერიფერიული აგზნება მგრძნობიარე ნეირონიდან პირდაპირ მაიმოძრაებელზე გადააქვს, ე. ი. საკოორდინაციო ნეირონის გამოტოვებით.

7. ჩაშლამსური აპარატის შოკი.

ზოგადი ცნება. მძლავრი გაღიზიანება, როგორც ნერვის ან მეტადრე ტვინის გადაჭრა, ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში ერთნაირ ცვლილებას იწვევს, რომლის მსგავს პერიფერიულ და ნერვულ სისტემაში არ ვხვდებით. საწელდობრ, იგი დროებით ადამბლებს ცენტრალურ ნერვულ სისტემას, ე. ი. აცლის მას მოქმედების უნარს: ყოველნაირი რეფლექსური მოქმედება ისპობა, ისე რომ უძლიერესი გაღიზიანებითაც კი დამცველი რეფლექსის გამოწვევა შეუძლებელი ზდება. ეს აბსოლუტური უმოქმედობა დროს განმავლობაში რეფლექსური მოქმედების ღრმა დებარესიად შეიცვლება და მერე გაივლის დიდეს თანდათანობით რამდენიმე საათის, დღის ანდა თვეების განმავლობაში. ამ მოვლენას ინგლისელმა მეცნიერმა ჰოლმა შოკი (შერხევა, კვეთება) უწოდა. იგი წარმოიშობა არა მარტო ნერვული სისტემის გადაჭრისას. იგი ჩვეულებრივი მოვლენაა ყველანაირ მეტისმეტ გაღიზიანებისას, მაგ., ნერვული სისტემის შენძრევისას, როგორც ეს ჩამოვარდნის ან სხვა მიზეზით ზდება.

შოკის ინტენსივობის ცვალებადობა. შოკის მოვლენა მით უფრო ხანგრძლივია, რაც უფრო ძლიერია გაღიზიანება ან რაც უფრო ფართოა მავნე ზემოქმედება. იგი სხვადასხვა ხარისხით აჩნდება სხვადასხვა მოდგმის ცხოველებს. რაც უფრო განვითარების მაღალ საუბეზურზე დვას ცხოველი, იმდენად ძლიერი და ხანგრძლივია მისი შოკური მდგომარეობა. ადამიანზე, მაიმუნზე და კატაძალებზედაც კი ცენტრალური ნერვული სისტემა დიდი ხნით ჰკარავს მოქმედების უნარს, თუ იგი ნორმალურ მდგომარეობისას გადიჭრა. ამჟიებს იმავე პირობებში შოკური მოვლენა სულ მცირედ ეტყობა—რამდენიმე წამს.

ფრინველებს იგი აჩნდებათ უფრო ძლიერ, ვიდრე ამფიებს, მაგრამ გაცილებით უფრო ნაკლებ, ვიდრე ძუძუმწოვარ ცხოველებს.

თვითონ ძუძუმწოვარ ცხოველთა შორის შოკური მდგომარეობა მეტად განირჩევა ცხოველების სხვადასხვა საფეხურზე. მაიმუნს, მაგ., მყესის რეფლექსი უკანა ფეხებზე ერთი თვის შემდეგაც არ აჩნდება, თუ მას ზურგის ტვინი გულმკერდის ფარგალში გადაუქრეს. შინაურ კურდღელს კი იმავე ოპერაციის წარმოებისას მყესის რეფლექსი 10—15 მიწუტის შემდგომაც გამოაჩნდება (შეინგტონი).

შოკური მდგომარეობა ტვინის გადაჭრისას მთელ ნერვულ სისტემას ერთნაირად არ ემართება. იგი უმთავრესად ტვინის კაუდალურ ნაჭერს ემართება, ე. ი. უკანა ნაწილს. ამასთან იგი მით უფრო ძლიერ ვითარდება, რაც უფრო ახლოა გადაჭრილ ალუგთან. მაგ., კისრის ნაწილში ზურგის ტვინის გადაჭრისას შოკური მდგომარეობა ტანზე და კიდურებზე აღმოჩნდება, თავზე კი არა, ხოლო წინა კიდურებზე უფრო ძლიერ, ვიდრე უკანაზე. ამასთან ყოველ შემთხვევაში შოკური მდგომარეობა ემართება ცხოველს მხოლოდ ზონჩხის მუსკულატურის მიმართ; შიგნეულობა შოკს არ განიცდის (შეინგტონი).

შოკი და ნარკოზი. შოკური მდგომარეობა ძლიერია, როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თუ ზედმეტი გაღიზიანება ე. ნ. ს.ის ნორმალურ მდგომარეობისას, ე. ი. ნორმალურ აგზნებადობისას ხდება. თუ კიდევ ე. ნ. ს.ის აგზნებადობა დაცემულია და მეტადრე თუ იგი სრულიად მოსპობილია, როგორც ეს ქლოროფორმით, ეთერით და სხვა ნარკოზული ნივთიერებით მოწმავის შემდეგ ხდება, მაშინ ე. ნ. ს.ის შოკური მდგომარეობა ნაკლებად აჩნდება, მით უფრო ნაკლებად, რაც უფრო ღრმად იყო დაცემული ეს აგზნებადობა ოპერაციის დროს. ამიტომ არის, რომ უშალეს ხერხეზლიან ცხოველებზე რაიმე ოპერაციის წარმოება უნარკოზოდ შეუძლებელია. ყოველნაირი გადაჭრა ნერვული სისტემის ფარგალში უნდა ნარკოზული დაძინების შემდეგ ხდებოდეს. მაშასადამე, თუ ადამიანის ოპერაციის დროს ნარკოზს მიმართავენ, ეს მართა იმიტომ არ ხდება, რომ ადამიანმა ტკივილი არ იგრძნოს, არამედ უმთავრესად ამ შოკური მდგომარეობის შესასუსტებლად.

შოკური მოვლენის წა მოშობა. თავდაპირველად შოკურ მდგომარეობას შეკავებით ხსნიდნენ (პოლცი). მერე ამას დადლილობას მიაწერდნენ, რომელიც ზურგის ტვინში ვითარდება შედეგად მისი მძლავრი ამოქცელებისა ტვინის დაზიანების დროს (შეინგტონი). დადლილობით შოკის ასწა შეიძლება მხოლოდ იმ მხრივ, რომ ეს შოკური მდგომარეობა გადაჭრილ ადგილთან უფრო ძლიერია, ვიდრე დაშორებულში. მაგრამ ფაქტების მთელი რიგი ამას ეწინააღმდეგება. პირველ ყოვლისა ამას ეწინააღმდეგება ის ფაქტი, რომ რეფლექსური მოქმედების დასუსტებას ზურგის ტვინში მაშინაც აქვს ადგილი. თუ თავის ტვინის გავლენა ისეა მოწოდებული, რომ ნერვული სისტემის გაღიზიანება სრულიად არ მოხდა. ამნაირია ტონიკული ზურგის სეზონი ტვინის გაცივებით მასში აგზნების გატარებლობის შეწყვეტა. ზურგის ტვინი რომ გავაკოთ ადგილობრივად ერთ რომელიმე სეგმენტის ფარგალში და ამნაირად მოვსპობთ მასში გატარებლობის უნარი, ამის შემდეგ ზურგის ტვინის უკან მდებარე ნა-

წილის მოქმედება სუსტდება. ამ შემთხვევაში ხდება სწორედ ისე, როგორც ზურგის ტვინის გადაჭრისას. გაცივება თავის-თავად არავეითარ მოძრაობას არ იწვევს, ვინაიდან იგი თანდათანობით წარმოებს. ნერვული სისტემა გაცივებულ ალაგს მხოლოდ სრულ პარაბიოზს განიცდის. გაცივების შეწყვეტისას გამტარებლობა უბრუნდება ნორმას და რეფლექსური მოქმედებაც უკან ნაწილში ნორმას უბრუნდება. ტრენდელენბურგის სამართლიანად დაასკვნის, რომ ნორმალურ პირობებში ზურგის ტვინის აგზნებადობა დამოკიდებულია თავის ტვინიდან ირადიირებულ აგზნებათა გავლენაზე. როდესაც გაცივების გამო ეს გავლენა ისპობა, აგზნებადობა მასში ეცემა და ამიტომ სუსტდება აქ რეფლექსური მოქმედებაც.

ჩვეულებრივ უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე პერიფერიული გაღიზიანება რეფლექსურ მოძრაობას პირდაპირ ზურგის ტვინიდან კი არ იწვევს, არამედ ჯერ იგი მიაღწევს უმაღლეს ცენტრებს და მერე აქედან უბრუნდება ზურგის ტვინის საკოორდინაციო აპარატებს. პირდაპირი გზა საკოორდინაციო აპარატის ამოქმედებისა ჩვეულებრივ ხმარებაში არ არის. მაგრამ ეს გზა შეიძლება მოვიდეს ცოტა თუ ბევრად ხმარებაში, თუ საკოორდინაციო აპარატებში აგზნებადობა მოიმატებს, როგორც ეს ხდება ტვინის დაზიანების შემდეგ რამდენიმე ხნის განვლისას.

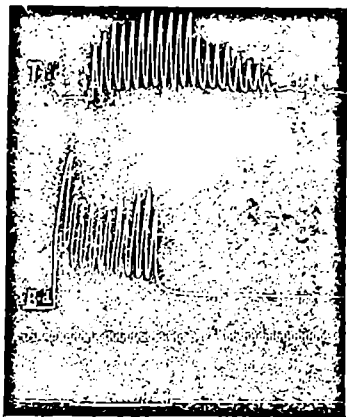
8. რითმული ჩაზღმვისი.

ზოგადი ცნება. ზოგიერთი დამცველი რეფლექსი, როგორც მოცილების და ფხანვის რეფლექსი, კიდურთა მოძრაობანი ლოკომოციის დროს, როგორც სიარულის და ხტუნვის დროს, რითმულად მიმდინარეობენ. მოძრავი კიდური მორიგეობით ხან გაშლის ყველა თუ ზოგიერთ სახსარს, ხან მოხრის. მოძრაობის თითოეულ ფაზაში თითოეული ფეხის კუნთების მონაწილეობა სწორედ იმავე პრინციპით წარმოებს, როგორც ჩვენ მივიღეთ სპერთოდ კოორდინაციული მოძრაობის შესახებ. მაგ., სიარულის დროს ფეხის გაშლის ფაზაში კუნთების დაყოფა შეკუმშულ და შეკაეებულ ანტაგონისტთა ჯგუფად სწორედ ისეთივეა, როგორც გაშლის რეფლექსში; მოხრის ფაზაში კი სწორედ ისეთია, როგორც მოხრის რეფლექსში. ხოლო როდესაც ფეხი ყველა სახსარში ერთგვარ მოძრაობას არ აწარმოებს, როგორც, მაგ., მოცილების და ფხანვის რითმულ რეფლექსში ხდება, მაშინ კუნთთა მონაწილეობა თავისებურია. მოცილების რეფლექსში, მაგ., უკანა ფეხი მენჯბარძაყის სახსარში მუდმივ მოხრილია, მუხლში კი ხან იშლება, ხან კი იხრება. ამისდა შესაფერად მუხლის მომხრელების ნახევრად-მყესოვანის და თერძის კუნთის მონაწილეობა მეტად თავისებური ხასიათისაა: როდესაც მუხლი იშლება, თერძის კუნთი იკუმშება, ნახევრად-მყესოვანი კი შეკაედება; როდესაც მუხლი იხრება, მაშინ ისპობა პირველის შეკუმშვა და მეორის შეკაევა.

გარჩევა რითმულ და ურითმო რეფლექსებს შორის. გარეგნობით ეს გარჩევა გამოიხატება იმით, რომ ურითმო რეფლექსი ცოტად თუ ბევრად განისაზღვრება გაღიზიანების პირობებით: იგი პირობადებულია განსაზღვრული გაღიზიანებით, უცვლელად გრძელდება გაღიზიანების დროს დაღლამდე და ისპობა

გალიზიანების შეწყვეტის შემდგომ; რითმული რეფლექსი კი, როგორც სიარული, თითოეული ფაზის ხანგრძლივობაში არაა დამოკიდებული გალიზიანებაზე; თითოეული ფაზა გრძელდება ერთსადაიმანვე დროს გალიზიანების ყოველგვარ პირობაში. მისი მორიგეობითი მსვლელობა როგორც გალიზიანების, ისე მის შემდგომ წარმოებს (სურ. 44).

პროპრიოცეპტულ გალიზიანებათა მნიშვნელობა ფაზურ მოძრაობათა წარმოებაში. პერიფერიული მგრძნობიერობის დაკარგვისას უკანა ფესვების გადაჭრის შემდეგ საზურგტვინო პრეპარატს აქვს კიდევ რითმული მოქმედების უნარი, მაგრამ ეს რითმული მოქმედება წარმოებს უმთავრესად რომელიმე მგრძნობიარე ნერვის ან პირდაპირ ზურგის ტვინის გალიზიანების დროს. გალიზიანების შეწყვეტისას ეს მოძრაობა სულ რამდენიმე ფაზისაგან შესდგება, საზურგტვინო ბაუაყზე იგი განისაზღვრება სულ ორი ფაზით. ხოლო თუ პერიფერიული მგრძნობიერობა დაცულია, მაშინ ეს რითმული მოქმედება გალიზიანების შემდეგ შეიძლება დიდხანს გაგრძელდეს, ე. ი. ფაზათა მორიგეობა ზედიზედ მრავალჯერ იწარმოებს. ასე ხდება როგორც საზურგტვინო ბაუაყზე, ისე თბილისისხლიანზე. ცხადია, პერიფერიული მგრძნობიერობა მეორად პროპრიოცეპტულ გალიზიანებათა საშუალებით ხელს უწყობს რითმული რეფლექსების წარმოებას.



სურ. 44.

რითმული რეფლექსი სიარულის ტიპისა. უდიდესი კატა. ზემო მრუდე ეკუთვნის იდაყვის გამშლელს—მხრის სამთავას, ქვემო კი—იდაყვის მომხრელს—ორთავას. ღიზიანდება იმავე ფეხის ნერვი. ორივე კუნთზე ეფექტი რითმულად მიდინარეობს, ხოლო როდესაც ერთი იკუმშება, მეორე მოდუნდება. ეს ანტაგონისტური მოქმედება პირველი სამი ფაზის მიმართ ნაჩვენებია ერთიდაიმავე ციფრით. ჯერ იკუმშება მომხრელი და მერე მის მოდუნებისას — გამშლელი. ეს მომენტი აღნიშნულია ჯვარედინით. ქვემო ხაზი აღნიშნავს დროს სეკუნდობით (ბერიტაშვილი).

მოპირდაპირე ფაზათა მორიგეობის წარმოშობა. ჯერ აქნობამდის საფუძვლიანად არ არის გამოკვლეული ფაზათა მორიგეობა რითმულ რეფლექსში. ამის შესახებ, რამდენიმე აზრი იყო გამოთქმული, ხოლო არცერთი აზრი არაა საკმარისად დასაბუთებული. მაგ., შევინგრონმა შეამჩნია, რომ კატის უდიდესი ე. წ. დეცერებრივებულ პრეპარატზე ჩვეულებრივ მოხრის დამცველ რეფლექსს გალიზიანების შეწყვეტისას ფეხის ტონუსური გაშლა მოსდევს. ამნაირად გალიზიანების დროს გამშლელი კუნთები შეკადრება, გალიზიანების შემდეგ კი ეს კუნთები შეიკუმშება. აქედან მან ის დასკვნა გამოკეთა, რომ თითოეულ შეითხვე-

ვაში შეკავება თავის-თავად მომდევნო აგზნებას გამოიწვევს, მაგრამ ეს აზრი არ მართლდება ბაყაყის მოცილების რეფლექსის მიმართ. აქ მომხრელი კუნთი—ნახევრად-მყესოვანი შეკავდება პერიოდულად, ხოლო თითოეული შეკავების შემდეგ ეს კუნთი მოსვენებაში მოდის, იგი აგზნებას არ განიცდის. ამასთან გამორკეული იყო, თუ რატომ უდიდტინო კატა-ძალზე ფეხის გაღიზიანებისას გამშლელი ჯერ შეკავდება და მერე იკუმშება. გაღიზიანების დროს იგი განიცდის ორნაირ ინერვაციას: შეკავებას მოხრის დამცველ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატიდან და აგზნებას გაშლის ტონუსური საკოორდინაციო აპარატიდან, რადგან იგივე გაღიზიანება მოქმედებას იწვევს აგრეთვე ამ ტონუსურ საკოორდინაციო აპარატებში. გაღიზიანების დროს ტონუსური მოქმედება არ ჩნდება, რადგან მისი გარეგანი ეფექტი შეკავდება მოხრის რეფლექსით, ხოლო გაღიზიანების შემდეგ, როდესაც სწრაფად მიმდინარე მოხრის რეფლექსი თავდება, პასზე უფრო ხანგრძლივი ტონუსური აგზნება კუნთს აღწევს და მის შეკუმშვას გამოიწვევს (ბერიტაშვილი).

აღნიშნულ მოვლენას, რომ დეცერებრირებულ პრეპარატზე ხშირად მოხრის მოსდევს გაღიზიანების შემდეგ გაშლა, ე. ი. რომ გაღიზიანების დროს გამშლელები შეკავებული არიან, მის შემდეგ კი აგზნებაში მოდიან, შერიგტონმა უწოდა „უკუვადების შეკუმშვა“, იმ ფიზიოლოგიურ კანონს კი, რომელიც ამ უკუვადების მოვლენას წარმოშობს, იმავე ავტორმა უწოდა ზურგის ტვინის „სუქცესიური ინდუქცია“. ეს სახელწოდება იმას აღნიშნავს, რომ ზურგის ტვინს აქვს უნარი თითოეულ შეკავებულ ცენტრში წარმოშვას შეკავების განვლის შემდეგ კაძლიერებული აგზნება, რის გამოც რეფლექსური მოძრაობის თითოეულ ფაზას შეძლება აქვს გამოიწვიოს მეორე მოწინააღმდეგე ფაზა.

მაგრამ, როგორც შერიგტონის ფაქტიური მასალის ზემოაღნიშნული ექსპერიმენტული შესწავლიდან ჩანს, ანტაგონისტურ რეფლექსთა მორიგეობას არ უნდა ედვას საფუძვლად „სუქცესიური ინდუქციის“ მაგვარი რამე კანონი. ამიტომ შერიგტონის მიერ მოცემული ახსნა მოპირდაპირე ფაზათა მორიგეობის შესახებ რითმულ რეფლექსში, რამდენადაც იგი ემყარება „სუქცესიური ინდუქციის“ პრინციპს, არ უნდა იყოს მართებული.

სხვა ავტორთა აზრის გარჩევას ჩვენ არ გამოუდგებით. საკმარისია დროებით მივიღოთ, რომ ყოველი რითმული რეფლექსი, მსგავსად ერთფაზიან დამცველი რეფლექსისა, მარტივ ელემენტურ რეფლექსს წარმოადგენს და მოპირისპირე ფაზათა მორიგეობითი მიმდინარეობა დამოკიდებულია საკუთარი ცენტრალური მექანიზმის თავისებურ ორგანიზაციაზე.

9. ტონუსური რეფლექსი.

ზოგადი ცნება. საზოგადოდ ტონუსურ რეფლექსს იმნაირ თანშობილ ცენტრალურ აქტს უწოდებენ, რომელიც დიდის დაყუენებით მიმდინარეობს. იგი შეიძლება რამდენიმე წამის თუ საათის განმავლობაში დაუღლელად ერთიანიზავე მიმართულებით წარმოებდეს. მაგ., ფეხზე დგომა, თავის ვერტიკალური დაკერა ტონუსურ რეფლექსს ეკუთვნის. ეს ორივე ტონუსური რეფლექსი შეიძლება მთელი საათობით, ხან მთელი დღეც გაგრძელდეს.

ტონუსური რეფლექსის დანიშნულება. ცენტრალური ნერვული სისტემის ტონუსურ მოქმედებას განსაკუთრებული დანიშნულება აქვს. იგი მთელ ცხოველს ან მის რომელიმე ნაწილს დაიცავს წაქცევისაგან და დაცემისაგან თავისივე სიმძიმის გამო. ტონუსური მოძრაობა არცერთ შემთხვევაში, არცერთ ცხოველზე არაა დამოკიდებული ცხოველის ნებისყოფაზე. ცხოველი დგას, მაგ., დიდი ტინის ამოქრის შემდგომაც, ე. ი. ფსიქიური პროცესების მატარებელი ორგანოს მოშორებისას; უფრო მეტიც, მას შეუძლია ფეხზე დადგეს იმ შემთხვევაშიაც კი, თუ მთელი თავის ტინი მოშორებული იქნება, ე. ი. მხოლოდ ზურგის ტინის მოქმედების წყალობით.

ტონუსური რეფლექსის მიმღები ველი. დაცვის რეფლექსებიდან ტონუსური რეფლექსები მით განირჩევიან, რომ ისინი უმთავრესად შინაგან გაღიზიანებათა გავლენით აღმოცენდებიან; მაგრამ არიან ისეთებიც, რომელნიც გარეგან გაღიზიანებათაგან გამოიწვევიან, ხოლო ამ უკანასკნელ შემთხვევაში გაღიზიანება ისეთი არაა, რომელიც დაცვის რეფლექსს იძლევა, ე. ი. იგი დამაზიანებელი არ უნდა იყოს. ყოველ შემთხვევაში თითოეულ ტონუსურ რეფლექსს აქვს საკუთარი მიმღები ველი (მაგნუსი).

ტონუსური რეფლექსების კოორდინაცია. ყველა ტონუსური რეფლექსის კოორდინაცია სწორედ იმავე, პრინციპის თანახმად წარმოებს, როგორც დაცვითი თითოეული დაცვის რეფლექსისა. მაშასადამე, თითოეული ტონუსური მოძრაობა გულისხმობს კუნთების ერთი ჯგუფის შეკუმშვას, მეორისას კი—ანტაგონისტების ჯგუფის—შეკაებას. ამასთან ფეხის ტონუსურ მოძრაობაში მომხრელებისა და გამშლელების ჯგუფების შემადგენლობა სწორედ ისეთივეა, როგორც დაცვის მოძრაობის დროს. მაგ., ფეხის ტონუსური გაშლის დროს სწორედ იგივე კუნთები შეიკუმშება, როგორც ფეხის დამცველ საერთო გაშლისას (ბერიტაშვილი).

საკოორდინაციო აპარატების მდებარეობა. ტონუსური რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატები ტინში მდებარეობს. მათი რკალი არანაკლებ სამი ნეირონისაგან შედგება. მგრძნობიარე, შემაერთებელი ანუ ტინის შიგნითა და მამოძრავებელი ნეირონისაგან. ტონუსური რეფლექსების თითოეული ტიპის საკოორდინაციო აპარატები ტინის იმ განყოფილებაში მდებარეობენ, სადაც შესაფერი მიმღები ველის მგრძნობიარე ნეირონები შედის.

ავიღოთ რამდენიმე ტიპიური ტონუსური რეფლექსი და დაწვრილებით განვიხილოთ:

1. მოხრის ტონუსური რეფლექსი ბაყაყის საზურგტინო პრეპარატზე. ეს რეფლექსი მეტად ძლიერია ზამთრობით გაცივებულ ბაყაყზე. იგი არსებითად დამცველ მოხრის რეფლექსს წარმოადგენს, ხოლო ძლიერი შემდეგმოქმედების წყალობით მეტად გვიან თავდება.

ტონუსური შემდეგმოქმედება უმთავრესად დამოკიდებულია საკოორდინაციო აპარატის თავისებურებაზე; თითოეულ მოკლე გაღიზიანებას იგი ხანგრძლივი მოქმედებით უპასუხებს; მერე მას ხელს უწყობენ მეორადი პროპრიოცეპტული გაღიზიანებანი, რომელნიც პირვანდელ მოძრაობის გამო იწვევიან კუნთებში, მყესებში, სახსრებში და თვით კანშიაც. ამიტომ არის, რომ ჩვე-

ულერზე ბაყაყი ფეხებმოხრილი ზის, ხოლო თუ ნერვი გადქირა და მით კუნთები ჩამოშორდნენ ცენტრალურ გავლენას, ფეხი ქაარგავს ამის უნარს, იგი მუდამ გაგრძელებულია, მოდუნებულია (ბ რ ა ნ დ ე ს ტ ი). აღნიშნულ ტონუსურ რეფლექსს იგივე მიმღები ველი აქვს როგორც დამცველ მოხრის რეფლექსს. ამ ველის გარეშე პერიფერიული გალიზიანება, მაგ., ძოკილების მიმღებ ველში, მოხრის ტონუსურ რეფლექსს ხელს არ უწყობს, პირიქით, ამნაირი გალიზიანება შეაკავებს მას. ამ ტონუსურ მოხრაში კუნთები ლებულობენ ისეთ მონაწილეობას, როგორც დაცვის დროს ერთი ჯგუფი კუნთებისა ხანგრძლივად შეიკუმშება, მეორე ჯგუფი კი ხანგრძლივად შეკავდება (ბ ე რ ი ტ ა შ ე ი ლ ი). ტონუსური მოხრის წყალობით ბაყაყი იღებს ჯდომის მდებარეობას, რომელიც ნორმალურ მდგომარეობისას საზოგადო მოვლენას წარმოადგენს: ბაყაყი ზის მენჯზე დაყრდნობით და უკანა თეხები მკიდროდ მიკრეფილი აქვს. მაშასადამე, აღწერილი რეფლექსი ჯდომის ტონუსურ რეფლექსს წარმოადგენს.

შინაური კურდღლის მოხრის ტონუსური რეფლექსი. სწორედ ისეთი მოხრის ტონუსური რეფლექსი, რომელიც ზევით ავწერეთ, შინაურ კურდღელსაც აქვს. აქაც ამ რეფლექსს ისეთივე დანიშნულება აქვს, როგორიც ბაყაყზე, ე. ი. წარმოადგენს ჯდომის ტონუსურ რეფლექსს. დეცერებრირებულ პრეპარატზე რეფლექსი გამოიწვევა უკანა კიდურების სუსტი გალიზიანებისას. ძლიერი გალიზიანება, პირიქით, გამოიწვევს დამცველ გაშლის და მოხრის რეფლექსებს. ეს ტონუსური რეფლექსი ძლიერ დიდხანს გრძელდება, რამდენიმე მიწუტს თითო გალიზიანების შემდეგ (ბ ე რ ი ტ ა შ ე ი ლ ი).

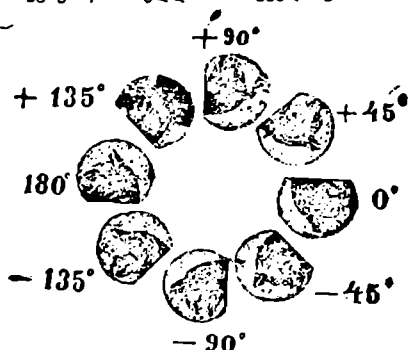
დეცერებრირებული ექსტენსიური ანუ გაშლის ტონუსი. თავის ტვინის წინა ნახევრის მოშორების შემდეგ უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე ვითარდება გაშლის ტონუსი საერთოდ მთელ სხეულში. მისი დაწვრილებითი ექსპერიმენტული გამოკვლევა შე რ ი ნ გ ტ ო ნ ს (1897) ეკუთვნის. იგი შეიარაღიდა მას კატის, ძაღლის და მაიმუნების დეცერებრირებულ პრეპარატზე, ე. ი. იმნაირ პრეპარატზე, რომელსაც ამოჭრილი აქვს დიდი ტვინი, სახედეგლო ბორცვები და შუა ტვინის ნაწილი ოთხგორაკთა შუაზე გადაჭრით; ეს ოპერაცია წარმოებს ღრმა ნარკოზის დროს, რომელსაც ეთერის ან ქლოროფორმის შესუნთქვის საშუალებით აწარმოებენ. როდესაც ოპერაციის შემდეგ ნარკოზი გაივლის, ვითარდება მძლავრი ექსტენსიური ტონუსი როგორც ფეხებში, ისე საერთოდ მთელ ტანში: ყველა ის კუნთი, რომელნიც ორგანიზმის ამათუიმ ნაწილს ძირს დაცემისაგან დაიცავენ, შეიკუმშებიან, მათი ანტაგონისტები კი შეკავებულ მდგომარეობას განიცდიან: ყველა ფეხი გაშლილია, კისერი, თავი და კუდი აწეულია ზევით, ღორსალურ მხარეს. ტანი ამოზურცულია აგრეთვე ზევით, ღორსალურ მხარეს. ამ ტონუსური რეფლექსის დროს დამცველი მოხრის რეფლექსი ნაკლები ინტენსივობით იწვევა; ეს სხვათაშორის უჩვენებს, რომ მომხრელი კუნთები შეკავებას განიცდიან.

დეცერებრირებული ტონუსის წარმოშობა. დეცერებრირებული ექსტენსიური ტონუსი ამათუიმ კიდურისა სხვათა შორის დამოკიდებულია თვითონ კიდურის პროპრიოცეპტულ გალიზიანებაზე. დამტკიცებული იყო, რომ, თუ კიდურის მგრძნობიერობა მოესპო უკანა ფეხების გადაჭრით ანდა კოკაინის შემ-

ზაპუნებით, კიდეურის კუნთებში ექსტენსიური ტონუსი სუსტდება და ისპობა კიდეუც (მაგნუსი, შერიტონი). მაგრამ იგი მაშინაც იწვევა კიდეურზე, როდესაც მისი მგრძნობიარე ნეირონები გადაქრილია (მაგნუსი და დე-კლეინი). აღნიშნული ტონუსი პეტად რთული რამ არის: იგი შესდგება სხვადასხვა ლაბირინთისა და კისრის ტონუსური რეფლექსებიდან, რომელნიც იწვევა ტონუსური საკოორდინაციო აპარატის ამოქმედებით იმ გაღიზიანებათა გავლენის ქვეშ, რომელთაც ტვინის კრილობა იწვევს (ბერიტაშვილი).

ლაბირინთის ტონუსური რეფლექსები კიდეურებზე. მაგნუსის და დე-კლეინის (1912—1921) მრავალი გამოკვლევის წყალობით ცნობილია, რომ თავის მდებარეობის ცვლილებით სივრცეში ერთგვარა ტონუსური რეფლექსები გამოიწვევა. როდესაც ცხოველის თავის მდებარეობა ისეთია, რომ ქვედა ყბა ზემოთა ძეგს და პირის ღრუს სიბრტყე ჰორიზონტალურ სიბრტყესთან კეფის მხრივ 45° შეადგენს (სურ. 45), მაშინ კიდეურების ყველა გამშლელი შეიკუმშებიან, როგორადაც ზემოაღწერილ დეცერებრივ ტონუსში. თუ კიდეუ შევამცირედ ეს კუთხე ან გავადიდეთ, მაშინ ეს გაშლის ტონუსი მცირდება მით უფრო, რაც უფრო ძლიერ შეიცვლება აღნიშნული კუთხე. როდესაც თავს დიამეტრულად მოპირისპირე მდებარეობა ექნება, სახელობრ, ქვედა ყბა ძირსა დაშვებული ჰორიზონტალურ სიბრტყიდან 45° -ით, მაშინ გაშლის ტონუსური მდგომარეობა მინიმუმს აღწევს; ზოგიერთ შემთხვევაში იგი მხოლოდ მცირდება, ზოგიერთში სრულიად ისპობა და ხშირად პირდაპირ აქტიურ მოხრის ტონუსზე შეიცვლება. ეს კუთხე შეადგენს -135° -ს, თუ მაქსიმალური ექსტენსიური ტონუსის კუთხე $+45^{\circ}$ -ად მივიღეთ (სურ. 45).

ეს რეფლექსები იწოდება ტონუსურად, რადგან საათობით გრძელდება, ე. ი. მთელი ის დრო, რომლის განმავლობაში მოცემული თავის მდგომარეობა გრძელდება. ეს რეფლექსები უეჭველია ლაბირინთის რეცეპტორების გაღიზიანების მიერ იწვევა, რადგან ლაბირინთების დანერგვისას ან მერვე ნერვის გადაქრისას, რომლითაც ლაბირინტიდან დაწყებული მგრძნობიარე ნერვი ტვინში შედის, აღნიშნული რეფლექსები ისპობა (მაგნუსი და დე-კლეინი). ლაბირინთული რეფლექსების კოორდინაცია მოგრძო ტვინში წარმოებს იქ, სადაც აღნიშნული მგრძნობიარე ნერვი უმთავრესად თავდება, ე. ი. დეიტერის ბირთვში. ეს ბირთვი მდებარეობს მოგრძო ტვინის ზემა განყოფილებაში, მერვე ნერვის შესავლის უკან. ამიტომ ლაბირინთის რეფლექსი არ ისპობა, როდესაც მოგრძო ტვინს მთელი თავის ტვინი შორდება მერვე ნერ-



სურ. 45.

კატის თავის სხვადასხვა მდებარეობა სივრცეში (მაგნუსი).

ვის წინ გადაქრით, ე. ი. ვაროლის ხიდისა და პატარა ტვინის მოშორების შემდეგაც (მაგნუსი).

ცნობა ლაბირინთის რეცეპტორებისა და მათი გაღიზიანების შესახებ. შიგნითა ყური ორ ნაწილისაგან შედგება: 1) სპინის აპარატისაგან, რომელსაც ლოკოინას უწოდებენ და სადაც მოქცეულია კოორტიკის სასმენი ორგანო და 2) სტატიკურ ორგანოსაგან, რომელსაც კარიბქე და სამი ნახევარ-რკალოვანი არხი შეადგენს. აი სწორედ ამ უკანასკნელიდან გამოიწვევა ლაბირინთული რეფლექსები, საიდანაც კარიბქის ნერვი იწყება. აქ არსებობენ ერთგვარი რეცეპტორები ანუ მგრძნობიარე ორგანოები—კარიბქის მაკულები (პარკუქის და ტიკის სასმენი ლაქები) და ნახევარ-რკალოვანი არხების ამპულების კრისტები.

ამ მგრძნობიარე ორგანოთა აგებულება ერთიდაიგივეა: აპკისებრი გარსის გასქელება, რომელზედაც მოციმიციმე უჯრედების ბატარა ადგილები მდებარეობს, მაკულებში ამ მოციმიციმე ბეწვებს ნახშირმჟეა კირის წვნიკი კრისტალები ე. წოდ. ოტოლიტები ეყრდნობიან. კრისტებთან არიან აგრეთვე ოტოლიტები, რომელნიც გახვეული არიან წებოსებრ ნივთიერებაში, და მრავლად ეხვევიან კრისტების ბეწვებს. მთელი ეს წებოვანი შემადგენლობა ოტოლიტებისა და ბეწვებისაგან იწოდება კუპულად.

ლაბირინთის რეცეპტორების გაღიზიანება შემდეგნაირად ხდება: როდესაც თავის მდებარეობა იცვლება, აგრეთვე ოტოლიტების მდებარეობა იცვლება მათი სიმძიმის გამო. ოტოლიტები გადინაცვლიან ადგილს ამათუიმ მხარეს და ამისდა მიხედვით გაღიზიანდება უჯრედების ესა თუ ის ჯგუფი. ცხადია, თითოეულ თავის მდებარეობას განსაზღვრული რეცეპტორების გაღიზიანება მოჰყვება. ესეც თავის მხრივ განსაზღვრულ ტონუსურ რეჟულექს იწვევს. რადგან განსაზღვრული რეცეპტორების გაღიზიანება გრძელდება სულ იმდენ ხანს, ვიდრე თავის არსებული მდებარეობა გრძელდება, ამიტომ იმავე ხანს არსებული ტონუსური რეფლექსიც უცვლელი რჩება.

კისრის ტონუსური რეფლექსები კიდურებზე. მაგნუსმა და დე-კლენმა დაწვრილებით გამოიკვლიეს დეცერებრირებულ პრეპარატებზე ერთგვარი ტონუსური რეფლექსები, რომელნიც ტანის მიმართ კისრის მდებარეობის ცვლილებით გამოიწვევა. როდესაც კისერი მედიალური ლერძის გარშემო მოტრიალდება, მაშინ შემდეგი ტიპის რეფლექსი ჩნდება: პირის მხარეზე წინა და უკანა ფეხის არსებული გაშლა ან სუსტდება, ან კიდევ სრულიად ისპობა და ტონუსურ მოხრად შეიცვლება. ეს იქნება კისრის მოტრიალების ტონუსური რეფლექსი.

თუ თავი მარჯვნივ იქნება გადახრილი, მაშინ მარჯვენა წინა და უკანა კიდური ტონუსურ გაშლას განიცდის, მარცხენა კი მოხრისას, ე. ი. როგორც თავის მოტრიალების დროს ხდება. ეს იქნება კისრის გადახრის ტონუსური რეფლექსი.

თუ კისერი გადავწვით დორსალურ მხარეს ზურგისკენ ცხოველის მედიალურ ხაზიდან 90°-ით, მაშინ სხვანაირი რეფლექსი იწვევა: ორივე წინა ფეხებზე არსებული ტონუსური გაშლა ძლიერდება; უკანა ფეხებზე კი იგი სუსტდება ან ისპობა და იქცევა ტონუსურ მოხრად. პირიქით, კისრის ვენტრალურ დახრისას ანუ მუკლისკენ დახრისას 90°-ით მედიალურ ხაზიდან, წინა ფეხებზე გაშლის ტონუსური რეფლექსი იწვევა.

ნუსი სუსტდება და ზოგჯერ მოხრის ტონუსად იქცევა. უკანა ფეხებზე კი გაშლადლიერდება. ამ რეფლექსს ეწოდება თავის აწეგ-დაწევის კისრის ტონუსური რეფლექსი. ამ სახით აღნიშნული რეფლექსი აქვს კატას, ძალს, მაიმუნს, ზღვის გოკებს, ხოლო შინაურ კურდღელზე კისრის აწეგ-დაწევა სხვანაირ რეფლექსს იძლევა. ამ ცხოველზე თავის გადაწევა ზურგისკენ ყველა კიდეურის გაშლას იძლევა, თავის დაწევა მუცლისკენ კი ყველა კიდეურის მოხრას.

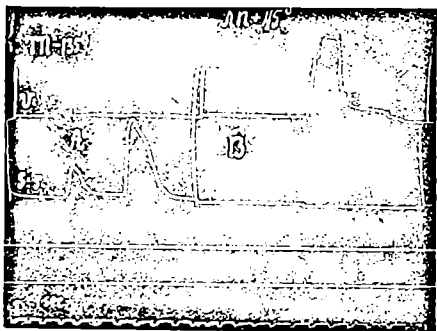
კისრის რეფლექსების კოორდინაცია წარმოებს კისრის პირველ სამ სეგმენტში, ე. ი. სადაც ამ რეფლექსების მიმღები ველის მგრძნობიარე ნეირონები შედის. ეს იქიდან ჩანს, რომ თავის ტვინის სრულიად მოშორებისას ეს რეფლექსური მოქმედება არ ისპობა (მაგნუსი).

კისრის და ლაბირინტული ტონუსური რეფლექსები ნორმულ ცხოველებზე და ადამიანზე. მაგნუსის ლაბორატორიაში გამოიკვლიეს ეს რეფლექსები აგრეთვე ნორმულ ცხოველებზე. საერთოდ შესაფერი ცდების გაკეთება ნორმულ ცხოველებზე მეტად ძნელია, რადგან ცხოველს შეუძლია მდებარეობის ყოველნაირ პასიურ ცვლილებას წინააღმდეგობა გაუწიოს. თავის მდებარეობა რომ შეეცვალოს, ხელი უნდა წავავლოს სახეზე და ღონე ვიხმართ მის მოსაბრუნებლად. ამას ცხოველი აქტიურად ეწინააღმდეგება. მაგრამ მაინც კარგად მოშინაურებულ ცხოველზე ამნაირი ცდების შესრულება შესაძლებელია, მაგ., შინაურ კურდღლებზე. ამ ცდების გაკეთება შეიძლება აგრეთვე კატის კნუტებზე. ადამიანზედაც იყო ამ რეფლექსების დაკვირვება. სრულიად ნორმულ და გაზრდილ ცხოველებზედაც ძნელი არ არის კისრის ტონუსური რეფლექსის აღმოჩენა. მაგ., კატა — ძალს რომ ზემოდან საქმელი დაანახო, იგი თავს მიღლა ასწევს და ამავე დროს წინა ფეხებს გაშლის, უკანას კი მოხრის. ეს არის კისრის რეფლექსი თავის დორსალურ მხარეზე გადახრის საპასუხოდ. აგრეთვე მძინარე ადამიანზე შეიძლება კისრის ტონუსური რეფლექსის დადასტურება, მაგალ., ბავშვს რომ ეძინოს და თავი მარჯვნივ ჰქონდეს გადატრიალებული, მაშინ მარჯვენა წინა კიდეური გაშლილი იქნება, მარცხენა კი მოხრილი.

ლაბირინტული და კისრის ტონუსური რეფლექსის გამოწვევის მთავარი პირობა. მაგნუსი და მისი მოწაფენი ფიქრობენ, რომ მუდამ ლაბირინტის და კისრის თითოეული ტონუსური რეფლექსი ლაბირინტების და კისრის რეცეპტორების პირდაპირ გაღიზიანებით გამოიწვევა. მაგრამ ასეთი რამ უნდა ხდებოდეს მაშინ, ჟუ ლაბირინტის მგრძნობიარე ორგანოები მძლავრად გაღიზიანდა, როგორც ეს სწრაფი ტრიალის დროს შეიძლება მოხდეს, ანდა თუ ისინი ზელოვნურად გავაღიზიანეთ ცხელი წყლით ან სხვა რამე საშუალებით. ხოლო, თუ თავის მდებარეობის ცვლილება ნელა და დიდი სიფრთხილით წარმოებდეს, ასე რომ მას არავითარი მნიშვნელოვანი გაღიზიანება თან არ სდევს, მაშინ შესაფერი ტონუსური რეფლექსი არ იწვევა. იგი მხოლოდ მაშინ გამოჩნდება, თუ ამ პასიური მოძრაობის საწარმოებლად ხელი მაგრად წავავლეთ ცხოველს და მათი თავის ან ყელის ნაწილები გავაღიზიანეთ, ან თუ ამ დროს სადმე პერიფერიული გაღიზიანება წარმოებდეს, ფეხის ან კუდის ჩქმეტა, ყურის დასრესა ან ფეხის პასიური მოხრა და გაშლა, ან კიდევ კრილობის გაღიზიანება. ზშირად.

საკმარისია მხოლოდ ხელის გადასმა ფეხზე ან ტანზე, ანდა ის სუსტი შინაგანი და გარეგანი გაღიზიანება, რომელსაც სუნთქვის მოძრაობა იწვევს, რომ მას ის ტონუსური რეფლექსი მოყვებს, რომელიც მოცემულ კისრის ან თავის მდებარეობას შეუფარდდება (სურ. 46).

მაშასადამე, კისრის და ლაბირინტის რეცეპტორების გაღიზიანება უმთავრესად სუბმინიმალური ხასიათისაა. ასეთი გაღიზიანება თუმცა ეფექტს, ე. ი. აგზნებას, არ იწვევს სათანადო საკოორდინაციო აპარატში, მაგრამ აგზნებადობის მატებას კი უსათუოდ უნდა იძლეოდეს; მაშ., თავის თითოეულ მდებარეობას უნდა შეუფარდდეს განსაზღვრული საკოორდინაციო აპარატის აგზნებადობის მომატება. აი სწორედ ამ ფუნქციური ცვლილებით უნდა იყოს პირობადებული ის ნიშანდობლივი მოვლენა, რომ გარეგანი გაღიზიანება მოქმედებას იწვევს სწორედ იმ ტონუსურ საკოორდინაციო აპარატში, რომელიც არსებულ თავის მდებარეობას შეეფარდება. ამნაირად, კისრის და ლაბირინტის რეცეპტორების გაღიზიანება უმთავრესად განსაზღვრულ საკოორდინაციო აპარატებში აგზნებადობის მომატებას იწვევს, ხოლო რაც შეეხება ამოქმედებას, მათ აქტიურ მდგომარეობაში მოყვანას, ეს სხვადასხვა გარეშე გაღიზიანებაზეა დამოკიდებული (ბერტი-აშვილი).



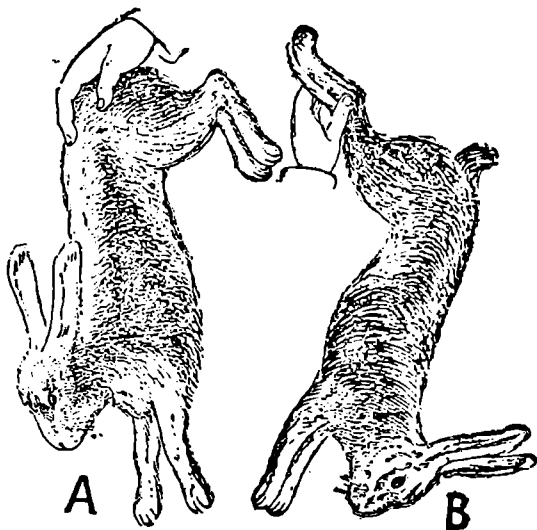
სურ. 46.

ტონუსური რეფლექსია ცვლილება გარეშე გაღიზიანების საპასუხოდ. დეცერებრივად კი კატა. მარჯვენა გვერდითი მდებარეობა. ზემო მრუდე ეკუთვნის მარცხენა მუხლის გამშლელს; ქვემო კი—ამავე მუხლის მომხრელს. პირველ ცდაში კისრის და თავის მდებარეობა ისეთია, რომ იგი ხელს უწყობს მარცხენა ფეხის ტონუსურ მოზრას (-185°), მეორეში კი—ამავე ფეხის ტონუსურ გაშლას ($+45^\circ$). ორევე ცდაში ღიზიანდება ყურის ნივარა. პირველში იგი მოზრას გამოიწვევს—მომხრელის შეკუმშვას, მეორეში კი—გაშლას — გამშლელის შეკუმშვას (ბერტი-აშვილი).

10. მდებარეობის და სტატიკურ-კინემატიკური ტონუსური ჩამოყალიბების.

ზოგადი ცნება. ნორმალურ ცხოველს ჩვეულებრივ სრულიად განსაზღვრული მდებარეობა აქვს: მუკლით ქვემოთ, ზურგით ზემოთ, ზირისახით ქვემოთ, კეფით ზემოთ. ასეთია თითოეული ცხოველის ნორმალური მდებარეობა. თუ ცხოველი რაიმე მიზეზით გამოვიდა ამ მდებარეობიდან, იგი უბრუნდება მას რეფლექსური გზით სრული სისწორით. ამ რეფლექსების გამოკვლევა აგრეთვე მაგნუსის ლაბორატორიას ეკუთვნის (1916—1924) და მათ მაგნუსმა მდებარეობის რეფლექსი უწოდა. ნორმული მდებარეობა არის თავდაპირველი

მდებარეობა ყოველივე ახალი მოძრაობისა. როგორც მაგნუსის და მის მოწაფეთა გამოკვლევებით აღმოჩნდა, ნორმული მდებარეობის დაცვა რთული აქტია: მასში მონაწილეობს რეფლექსთა მთელი რიგი. მთავარი მნიშვნელობა აქვს ლაბირინთის რეცეპტორებს, მაგრამ მათი გამოწვევა სხვა რეცეპტორებიდანაც წარმოებს. მდებარეობის მთავარი საკოორდინაციო აპარატი იმყოფება შუა ტვინში. ნორმული მდებარეობის დაცვა სრულიად ისპობა დეცერებრაციის შემდეგ, ე. ი. თუ თავის ტვინი გადაჭრილია ოთხგორაკის უკან მოგროძო ტვინის საზღვარზე.



სურ. 47.

მდებარეობის რეფლექსები შინაურ უდიდტვინო კურდღელზე. სურ. A იძლევა ლაბირინტიან ცხოველს, დაკიდულს ჰაერში თავით ქვემოთ, თავი აწეული აქვს მაღლა და ზურგთან წოკუნთებს შეადგენს; კეფით ზემოთ, პირით ქვემოთ. ეს არის თავის ნორმული მდებარეობის რეფლექსი, რომელიც ლაბირინტიდან იწვევა. სურ. B — იგივე ცხოველი ორივე ლაბირინტის დაზგრვის შემდეგ ცხოველი დაკიდულია ჰაერში როგორც პირველ სურათზე, მაგრამ აქ თავი არ აქვს ზემოთ აწეული, იგი ნორმალურ მდებარეობაში არ იმყოფება (მაგნუსი).

ლაბირინტული მდებარეობის რეფლექსი ლაბირინტიდან თავზე. ნორმულ ცხოველს (კატა, ძაღლი, შინაური კურდღელი, მაიმუნი) თვალზე რომ რამე ავაფაროთ ანდა ამოვკრათ დიდი ტვინი, რომ შეუძლებელი იყოს მხედველობის ორგანოთი სარგებლობა, და მერე მივცეთ სხეულს სხვა არანორმალური მდებარეობა ჰაერში: ჰორიზონტალური მდებარეობა მუცლით ზემოთ, ვერტიკალური მდებარეობა თავით ზემოთ ან დაეკიდოთ ჰაერში თავით ქვემოთ, ყველა შემთხვევაში თავის მდებარეობა ერთიდაიგივე იქნება: სრულიად ნორმული — კეფით ზემოთ და პირისახით ქვემოთ (სურ. 47).

ამ მდებარეობის რეფლექსის მიმღები ველი ლაბირინტებში მდებარეობს, ვინაიდან ლაბირინტების დანგრევისას მდებარეობის რეფლექსები თავზე ისპობა.

ვინაიდან თავის მდებარეობის რეფლექსი ისპობა შუა ტვინის მოშორების შემდეგ და, პირიქით, სრული სიცხოველით აჩნდება ცხოველს თუ შუა ტვინი დატოლია, დანარჩენი თავის ტვინის წინა ნაწილი კი მოშორებულია, ამიტომ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი შუა ტვინში უნდა მდებარეობდეს (მაგნუსი, ლუსე დე-ბარენი).

მდებარეობის რეფლექსი ტანიდან თავზე. როგორც ზემოთ აღვნიშნეთ, ლაბირინტების ექსტირპაციის შემდეგ ცხოველი კარგავს თავის მდებარეობის რეფლექსის უნარს, თუ იგი ჰაერშია დაკიდული. მაგრამ თუ ასეთ პრეპარატს დაედებთ მაგიდაზე გვერდით, თავი მაშინვე ნორმულ მდებარეობას მიიღებს. ეს რეფლექსი უეჭველია კანის ასიმეტრიული გაღიზიანებით იწვევა. ცხოველი როცა ძევს ერთ გვერდზე, ცხადია, აწვება მაგიდას ამ გვერდით და მას უღიზიანდება მხოლოდ ეს გვერდი. რომ აღნიშნული თავის რეფლექსი მართლაც გვერდის ასიმეტრიული გაღიზიანებით იწვევა, ჩანს იქიდან, რომ თუ მეორე გვერდს ზემოდან ფიცარს დავაჭერთ და ამნაირად გვერდების გაღიზიანება სიმეტრიული შეიქნება, თავი ნორმულ მდებარეობიდან გვერდითი მდებარეობაში გადავა. მოვაცილებთ თუ არა ფიცარს თავი ისევ ნორმულ მდებარეობას მიიღებს. ამ რეფლექსის გამოშვებები რეცეპტორები, ცხადია, თვით ტანში მდებარეობს. საკოორდინაციო აპარატი კი, როგორც ეს აგრეთვე მაგნუსის გამოკვლევიდან ჩანს, შუა ტვინში უნდა იმყოფებოდეს. თუ იგი მოშორებულია, ეს რეფლექსი ტანიდან თავზე ისპობა.

მდებარეობის რეფლექსი კისრიდან ტანზე. ცხოველი რომ გვერდზე იწევს და ჯერ თავი მოვიდეს ნორმულ მდებარეობაში, ამას ზედიზედ მოყვება ჯერ წინა ტანის გასწორება და მერე უკანა ტანისაც. ეს რეფლექსი არაა დამოკიდებული ლაბირინტზე. იგი აჩნდება შუა ტვინის მქონე ისეთ პრეპარატებსაც, რომელსაც ორივე ლაბირინტი ამოჭრილი აქვს. აქ ჩვენ საქმე გვაქვს შემდგომი რეფლექსითან. გვერდზე დადებულ ცხოველს ლაბირინტის ანდა ტანის ასიმეტრიული გაღიზიანების გამო თავი მოყავს ნორმულ მდებარეობაში. ამას მოსდევს კისრის მოზრია; უკანასკნელს თან სდევს კისრის რეცეპტორების გაღიზიანება და ეს იწვევს ტანის წინა ნაწილის გასწორებას, ე. ი. მის ნორმულ მდებარეობას. უკანასკნელი მოძრაობა კი თავის მხრით უნდა იწვევდეს ტანის უკანა ნაწილის გასწორებას (მაგნუსი).

მდებარეობის რეფლექსი ტანიდან ტანზე. ტანის სწორი ანუ ნორმული მდებარეობა არ არის დამოკიდებული მხოლოდ იმაზე, რომ თავი ნორმულ მდებარეობაში მოვიდა. შინაური კურდღელი რომ დაეაწვინოთ გვერდზე და თავიც გვერდითი მდებარეობაში გავამაკროთ, ტანი შეიძლება მაინც გასწორდეს თავისთავად. ეს რეფლექსი წარმოიშვება ტანის ასიმეტრიული გაღიზიანების მიერ. მეორე გვერდზე რომ მძიმე ფიცარი დაეადოთ და ამნაირად გაღიზიანება სიმეტრიული გაეხადოთ, ტანი აღარ მიიღებს მედიანურ გასწორებულ მდებარეობას. ეს რეფლექსი აგრეთვე საჭიროებს შუა ტვინის არსებობას (მაგნუსი).

ამნაირად, როგორც თავი, ისე ტანი ორნაირი რეფლექსური მექანიზმის საშუალებით მოდის ნორმულ მდებარეობაში: თავის გასწორება დამოკიდებულია ტანის და ლაბირინტის მდებარეობის რეფლექსებზე, ტანისა კი კისრისა და თვით ტანის მდებარეობის რეფლექსებზე.

წითელი ბირთვების მნიშვნელობა მდებარეობის რეფლექსების გამოწვევაში. მდებარეობის რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატი, როგორც აღვნიშნეთ, შუა ტვინში მდებარეობს. უმთავრესი მნიშვნელობა აქ მდებარე წითელ ბირთვებს უნდა ჰქონდეს. დამტკიცებულია პირდაპირი ცდებით, რომ წითელი ბირთვები და აქედან ზურგის ტვინისკენ მიმავალი ნერვული გზები წარმოადგენენ მდებარეობის რეფლექსებისასთვის აუცილებელ ნერვულ აპარატს. თუ ტვინი გადიკრა წითელი ბირთვების წინ ანდა მის გვერდებზე, ამით მდებარეობის რეფლექსების უნარი არ დაზიანდება: დაიცემა ყველა ლაბირინტული მდებარეობის რეფლექსი და ნორმული ტონუსი მთელ ორგანიზმში; ამასთან არ ვითარდება დეცერებრირებული ტონუსი. მდებარეობის რეფლექსების მოსპობა მხოლოდ იმ შემთხვევაში მოხდება. თუ ტვინი გადიკრა წითელი ბირთვების უკან ანდა გადიკრა ეგ. წოდ. ფორელიის გადაჯვარდინება, რომელსაც ნერვული გზები წარმოშობენ წითელ ბირთვებიდან გამოსვლისთანავე.

სტატიკურ-კინეტიკური რეფლექსები. ლაბირინტის სტატიკური ორგანოს გაღიზიანება წარმოებს არა მარტო თავის მდებარეობის შეცვლით სივრცეში, არამედ აგრეთვე მაშინაც, თუ იგი მოძრაობს აჩქარებული სისწრაფით, სულერთია, კუთხოვანი იქნება ეს აჩქარებული მოძრაობა, თუ სწორხაზოვანი. ამ გაღიზიანებას მოყვება თავისებური რეფლექსი თავზე და კიდურებზე. იმ რეფლექსებს, რომელნიც კუთხოვანი აჩქარებული მოძრაობით იწვევა, უწოდებენ ტრიალის რეაქციებს, სწორხაზოვანი მოძრაობით გამოწვეულ რეფლექსს კი პროგრესიული მოძრაობის რეაქციას (მაგნუსი).

სტატიკურ-კინეტიკური რეფლექსები } ტონუსურ რეფლექსებს ეკუთვნიან, ვინაიდან ეს რეფლექსებიც გრძელდებიან მთელ იმ დროის განმავლობაში, ვიდრე აღნიშნული მოძრაობა წარმოებს.

ტრიალის რეაქცია თავზე. ცხოველი რომ დავსვათ მოტრიალე დისკოზე რადიუსის მიმართულებით და თავით გაჩეთ, მაშინ დისკოს ტრიალის დროს თავი მარჯვნივ მიიხრება, თუ დისკო მარცხნივ ტრიალებს; ხოლო თუ დისკო მარჯვნივ ტრიალებს, მაშინ ცხოველის თავი მარცხნივ გადიხრება. ტრიალის შეწყვეტისას თავი უკლმა, ე. ი. ტრიალის მიმართულებით გადიხრება. ზოგჯერ ტრიალის დროს და მის შემდეგ თავი ეგრ. წოდ: ნისტაგმს განიცდის, ე. ი. თავი არ ჩერდება ერთ მდებარეობაში, იგი ირხევა ხან ერთ, ხან მეორე მხარეზე.

ტრიალის რეაქცია თვალებზე. როდესაც ცხოველი დისკოზე ზის და დისკო მარჯვნივ ტრიალებს, მაშინ ტრიალის დროს ორივე თვალიც მარცხნივ მოტრიალდება, ტრიალის შეწყვეტისას ორივე თვალი, პირიქით, მარჯვნივ მოტრიალდება, ე. ი. დისკოს ტრიალის მიმართულებით. ამასთან თვალებს ნისტაგმიც ემართებათ როგორც ტრიალის დროს, ისე მის შეწყვეტის შემდეგ. თვალის ასეთი რეაქცია ვითარდება თვითონ ცხოველის მდებარეობის განურჩევლად, ე. ი. იქნება ცხოველი ჯდომის მდებარეობაში გვერდზე მწოლარე, თუ

დაკიდებული იქნება თავით ქვემოთ ან ზემოთ. შედეგი მუდამ ერთიდაიგივე იქნება: თუ ცხოველი ვერტიკალური ღერძის გარშემო ტრიალებს, თვალები მოტრიალდებიან ჰორიზონტალურ სიბრტყეში და მასთან ისეთი მიმართულებით, რომ დაცული იყოს პირვანდელი მდებარეობა ამ სიბრტყეში.

ამაირად, თავის და თვალის ტრიალის რეაქციებს საზოგადოდ კომპენსაციური ხასიათი აქვთ. ტრიალის დასაწყისში თავი და თვალები ტრიალებენ ისე, რომ შეძლებისდაგვარად დაცული იყოს თავდაპირველი მხედველობის ველი.

პროგრესიული მოძრაობის რეაქცია თავზე. შინაური კურდღელი, კატა, ძაღლი რომ ფიცარზე დავსვათ და სწრაფად ზევით ვერტიკალური მიმართულებით ავწიოთ, მაშინვე ოთხივე კიდური იხრება და ხან თავიც დაიხრება ძირს. ამ მოძრაობის შეჩერების მომენტში საწინააღმდეგო რეაქცია იწვევა: ოთხივე კიდურის მძლავრი გაშლა, უფრო მეტად წინა კიდურებისა, და თავიც ზევით ზურგისკენ გადაიხრება. ეს მოძრაობის რეაქციები კიდურებზე იმ შემთხვევაშიაც გამოიწვევა, თუ თავი და კისერი გამაგრებულია ერთ მდებარეობაში. მაშასადამე, კიდურების მოძრაობა არაა დამოკიდებული თავის მოძრაობაზე. აღნიშნული რეაქციები აგრეთვე არაა დამოკიდებული მხედველობის ორგანოზე. თვალეზზე კატა-ძაღლი აგრეთვე იძლევა ამ რეაქციას. თუ ფიცარს სწრაფად ქვემოთ გასწევთ, მაშინ თავი დორსალურად გადაიხრება, კიდურები გზიშლებიან, აგრეთვე თითებიც გაიშლებიან; ამასთან უკანა კიდურები განიზიდებიან. ყველა ეს რეფლექსი ისპობა ლაბირინტების ექსტრიპაციის შემდეგ. აქედან ცხადია, რომ ამ რეფლექსების მიმღები ველი სტატიკურ ორგანოში მდებარეობს (კლენი და მაგნუსი).

ცხოველის გადატრიალება დავარდნის დროს. ნორმული ან უდიდტენიო ცხოველი (კატა, ძაღლი, მაიმუნი) რომ დავიჭიროთ მუცლით და პირისახით ზემოთ და ისე გაუშვათ ზევიდან, იგი ვიდრე დაეცემოდეს, უკვე ჰაერში გადატრიალდება და მიიღებს ნორმულ მდებარეობას: თავით და მუცლით ქვემოთ. ამ რეფლექსში თავდაპირველად თავი მოძრაობს: იგი გადაიხრება ნორმულ მდებარეობისაკენ. ეს იქნება ჩვეულებრივი რეფლექსი ლაბირინტიდან თავზე. თავის მობრუნებას კისრის რეკეპტორების გაღიზიანება მოყვება და ამის საპასუხოდ კისრის მდებარეობის რეფლექსის გამოწვევა: ჯერ ტანის წინა ნახევარისა და მერე უკანა ნახევრის გასწორება. ასე რომ ჰაერში ცხოველის მოძრაობას კუბრაკისებრივი სახე აქვს. თავის გადატრიალებისას რომ წინა კიდურები იშლებიან, ეს არის ხტუნვისათვის მოსამზადებელი რეფლექსი, რომელიც აგრეთვე ლაბირინტებიდან იწვევა.

11. ლოკომოცია.

ზოგადი ცნება. ცენტრალური ნერვული სისტემის ერთ-ერთ ფუნქციას ადგილის გადანაცვლება, ე. ი. ლოკომოცია შეადგენს. ლოკომოცია არის წმინდა თანშობილი რეფლექსური აქტი. ამასთან დამტკიცებულია, რომ ცხოველთა ლოკომოცია ინდივიდუალური გამოცდილებას სრულებით არ საჭიროებს. დიდი ტვინის ამოჭრის შემდეგ ძაღლი და სხვა უმადლესი ცხოველნი ლოკომოციის

უნარს არ კარგავენ. შინაურ კურდღელს და ზღვის გოქს ლოკომოციის ჯნარი მაშინაც ენახება, თუ დიდ ტევთან ერთად შუამდებარე ტვინიც ამოეკრა, ე. ი. თუ იგი დეცერკბრიგებულ პრეპარატად ვაქციეთ.

ლოკომოცია რთული რეფლექსური აქტია. იგი ოთხი ელემენტისაგან შესდგება: კიდურების ფაზური მოძრაობა, სტატიკური ტონუსი, მდებარეობის რეფლექსი და წონასწორობის რეფლექსი. ლოკომოციას ეკუთვნის სიარული, ხტუნვა, ცურვა, რბენა და სხვ. ყველა ამ მოძრაობისათვის აღნიშნული ელემენტები აუცილებლად საჭიროა.

ფაზური მოძრაობა. ლოკომოციის დროს თითოეული კიდურის ფაზური მოძრაობა ორი ფაზისაგან შესდგება: მოხრისა და გაშლის ფაზისაგან. ლოკომოციის თითოეულ ტიპში ეს ფაზები ერთიდაიგივეა. ხოლო სხვადასხვა კიდურის ფაზათა შორის ურთიერთობა თითოეულ ლოკომოციაში თავისებურია. აღდამანის სიარულის დროს, როდესაც მარჯვენა ფეხი იშლება, მაშინ მარცხენა იხრება, ხოლო ოთხფეხა ცხოველებში სიარულის ტიპის მოძრაობის დროს, როდესაც მარჯვენა წინა კიდური იხრება, მაშინ იხრება მარცხენა უკანა ფეხი, ორი დანარჩენი ფეხი კი გაშლას განიცდის. ხტუნვის დროს ყველა კიდური ერთბაშად მოდიან მარიგეობით ხან გაშლის, ხან მოხრის მდგომარეობაში. არსებობს აგრეთვე ფაზათა ისეთი მორიგეობა, როდესაც მარჯვენა ორივე ფეხი იხრება, მაშინ ორივე მარცხენა იშლება (აქლემი, იორლა ცხენი). ყველა ამ მოძრაობაში გაშლის ფაზას ის დანიშნულება აქვს, რომ წთელი ტანი წინ გადიტანოს და სიმძიმის ცენტრი გადინაცვლოს ერთი კიდურიდან მეორეზე. მოხრის ფაზა კი უფრო მარტოე როლს ასრულებს; მას გადააქვს მოხრილი კიდური უკანიდან წინ.

როგორც უკვე ზევით აღვნიშნეთ, ფაზურ მოძრაობათა კოორდინაცია წარმოებს ზურგის ტვინში: უკანა კიდურის ფაზურ მოძრაობისათვის ზურგის ტვინის წელის ნაწილში, წინა კიდურისათვის კი მხრის ნაწილში.

სტატიკური ანუ დგომის ტონუსი ლოკომოციის დროს. ფეხებიანი ცხოველები ალაგს ფეხზედგომით გადრიცილიან, მაშასადამე, ლოკომოციის დროს ფეხები, ტანი და კისერი განიცდიან ერთგვარ ტონუსურ მოქმედებას, როჰლის წყალობით თითოეული ორგანო სიმძიმის გამო ძირს დაცემისაგან დაიცეება. ეს ტონუსური მოქმედება არის ლოკომოციის მეორე უმთავრესი ელემენტი. ლოკომოციის დროს მოხრის ფაზა არას დროს სრული არაა. ის მუდამ წილობრივია. მოხრის დროს ფეხის გამშლელები ტონუსურ შეკუმშვას განიცდიან. ლოკომოციის დროს არა მარტო კიდურები, სხვა ორგანოებიც სტატიკურ ტონუსს განუწყვეტლივ განიცდიან.

ექსტენსიური ტონუსის ოდენობა ცვალებადობს ლოკომოციის ინტენსივობის მიხედვით. რაც უფრო სწრაფად წარმოებს ფაზური მოძრაობა, მით უფრო მჭლავრია ექსტენსიური ტონუსი როგორც კიდურებზე, ისე კულზე, კისერზე და ზურგზე. ამას სხვათა შორის ძალიან კარგად დვინახავთ, თუ შევიდარებთ ნაბიჯით მოსიარულე და გაქანებულ ცხენს. უკანასკნელ შემთხვევაში კიდურები უფრო სრულადაა გაშლილი, კული და თავი უფრო მძლავრად არის ზევით აწეული. სტატიკური ტონუსის დროს კიდურის ყველა კუნთი მოდის

შოკმდებარე და არა მხოლოდ გამშლელები. ამაზე დაშოკმდებული სახსრების გამაგრება ლოკომოციის დროს. სტატიკურ ტონუსს აქვს თავის მიმდებარე ველი. იგი თითების ფარგალში მდებარეობს. კანზე დაწოლა ქვემოდა და თითების დორსალური მოხრა, აგრეთვე წვივ-ტერფის სახსრის დორსალური მოხრა იწვევს თითებზე ისეთ რეცეპტორების გაღიზიანებას, რომელსაც კილურის სტატიკური გაშეშება მოსდევს. ეს რეფლექსური რეაქცია სხვა კილურებზე არ ვრცელდება, ხოლო თუ თითები და წვივ-ტერფის სახსარი მოიხარა ვენერალური მიმართულებით, მაშინვე სტატიკური ტონუსი ისობა და მის მაგიერ მთელ კილურზე ჩვეულებრივი მოხრის რეფლექსი იწვევა (მაგნუსი, შონი).

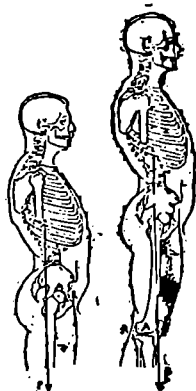
მდებარეობის რეფლექსი ლოკომოციის დროს. ნორმული ლოკომოცია და საზოგადოდ ლოკომოცია შეიძლება წარმოებდეს მხოლოდ ცხოველის ნორმულ მდებარეობაში ყოფნისას, ე. ი. თავით და ზურგით ზემოთ, მუცლით და პირით ქვემოთ. ცხადია, ამ მდებარეობის რეფლექსს არსებითი მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს ლოკომოციის წარმოებაში. როგორც ცნობილია, ლაბირინტების დანგრევისას და თვლების ახვევის შემდეგ თავს ესობა ნორმალური მდებარეობის მიღების უნარი, თუ ტანი სიმეტრიულ მდებარეობაში იმყოფება, ე. ი. თუ იგი სიმეტრიულ გაღიზიანებას განიცდის. აქედან ნათლად ჩანს, მდებარეობის რეფლექსი რომ არ შოკმდებდეს, ცხოველის წაქცევა ლოკომოციის დროს ძალიან ადვილი მოვლენა იქნებოდა და წაქცევის შემდეგ შეწყდებოდა ლოკომოციის შესაძლებლობაც, ვინაიდან ცხოველის გასწორება ანუ ნორმული მდებარეობის მიღება შეუძლებელი იქნებოდა.

წონასწორობის რეფლექსი. ლოკომოციის დროს სიმძიმის ცენტრი მუდმივ რხევაშია. იგი ხან ერთ მხარეზე გადადის, ხან მეორეზე, და თუ ამავე დროს სხეული ძირს არ ეცემა, ეს ხდება მხოლოდ ერთნაირი რეფლექსის საშუალებით, რომელიც აქტიურ მოპირისპივო მოძრაობას წარმოადგენს. ამ მოძრაობას წონასწორობის რეფლექსს უწოდებენ. ადამიანის სხეულში სიმძიმის ცენტრი ფეხზე დგომისას მდიდარ სიბრტყეში ძევს (სურ. 48); როდესაც ადამიანი დაიხრება წინ, სიმძიმის ცენტრიც წინ გადადის, როდესაც იგი გადის უკან, ეს ცენტრიც უკან გადაიწევა, მაგრამ ყველა ამ შემთხვევაში ადამიანი არ ეცემა ძირს, რი ფეხზე რჩება, რადგან ყველა ამ შემთხვევაში ერთგვარი მოპირდაპირე მოძრაობა წარმოებს და ამის გამო სიმძიმის ცენტრიდან ჩამოშვებული ვერტიკალური ხაზი ტერფის ფარგლიდან არ გამოდის. წინააღმდეგ შემთხვევაში ადამიანი უთუოდ უნდა წაქცეულიყო. მაშასადამე, ც. ნ. ს.-ას კიდევ ერთი განსაკუთრებული ფუნქცია აქვს. იგი არ უშვებს სიმძიმის ცენტრი გამოვიდეს იმ ვერტიკალურ ხაზიდან, რომელიც ტერფის ფარგლით გაივლის. წონასწორობის დამცველი კომპენსაციური მოძრაობანი ყველა წმინდა რეფლექსურია: მათი გამოწვევა პერიფერიულ გაღიზიანებაზე არის დამოკიდებული და არა ჩვენს ნებისყოფაზე. ყველა იცის პირადი დამოკიდებულება, რომ ფეხის გასხლტომისას წონასწორობის აღდგენა უსაძებლად ხდება ჩვენს მოსაზრებაზე დამოუკიდებლად. მჯდომარე ადამიანი დამძინებისას თავს და ტანს ჯერ ნელნელა ძირს დაუშვებს და შემდეგ, როდესაც დახუა განსაზღვრულ კუთხეს აღწევს, უბად გასწორდება. ეს, რასაკვირველია, უცნობიერებოდ ხდება, მძინარე მას არა გრძნობს.

წონასწორობის რეფლექსს დიდი მნიშვნელობა აქვს ლოკომოციისთვის. უიმისოდ ცხოველთა მოძრაობა ძლიერ განსაზღვრული იქნებოდა და მასთან სახიფათო.

ტანის კომპენსაციური მოძრაობა გამოიწვევა ტანის მუსკულატურის შინაგანი პროპრიოცეპტული გაღიზიანებით. ყოველი გვერდითი გადახრა ერთ მხარეს გამოიწვევს მეორე გვერდის მუსკულატურის გაჭიმვას, რასაც მისი მგრძნობიარე ნერვების გაღიზიანება მოსდევს. სწორედ ეს გაღიზიანება იძლევა აღნიშნულ კომპენსაციურ მოძრაობას. უდიდესი პრეპარატზე შეიძლება ნახვა აგრეთვე სხვა კომპენსაციური მოძრაობისაც. სახელდობრ, როდესაც ტანის წინა ნაწილი თავით ერთ მხარეზე გადაიხრება, მაშინვე ამ მხარის წინა ფეხი გამოიწვევა წინ და გვერდზე, ისე რომ წაქცევა შეუძლებელი ხდება. რასაკვირველია, ეს რეფლექსიც ტანის და კისრის მუსკულატურის პროპრიოცეპტული გაღიზიანებით იწვევა ბერეტაშვილი. ყოველ ექვს გარეშეა, რომ წონასწორობის რეფლექსის მოქმედებისათვის თავის ტვინი არის საჭირო, სახელდობრ: უმაღლეს ქუდუმწოვარ ცხოველებზე (კატა-ძაღლი) სამხედველო ბორცვების უკანა ორი-მესამედი, შინაურ კურდღლებზე კი ვაროლის ხიდის წინა ორი-მესამედი. ამ ნაწილების ჩამოშორებისას წონასწორობა ისპობა, მიუხედავად იმისა, რომ ტონუსური რეფლექსები და ფაზური მოძრაობა შენახულია (ლაუტონი).

სტატიკურ ტონუსსა და ფაზურ მოძრაობათა შორის ურთიერთდამოკიდებულება. ეს ორივე ლოკომოციის ელემენტი იწვევა შინაგან და გარეგან პერიფერიულ გაღიზიანებათა მიერ და მათი საკოორდინაციო აპარატები თითოეული მაჰოდრავებელი ორგანოს მიმართ სწორედ ტვინის იმ განყოფილებაში მდებარეობს, სადაც ამ ორგანოს მგრძნობიარე ნერვები შედიან. აქედან ცხადია, რომ ერთი ელემენტის ამოქმედება უმეოროდ. შეუძლებელია. როდესაც ფეხი ღიზიანდება, მან უნდა გამოიწვიოს როგორც სტატიკური ტონუსი, ისე ფიზიკური მოძრაობა. აგრეთვე როდესაც გამოიწვევა ერთი რომელიმე ელემენტის მოქმედება, მან თავის მხრივ პროპრიოცეპტულ გაღიზიანებათა საშუალებით მეორე ელემენტიც უნდა ამოქმედდეს. მაშასადამე, ტონუსური და ფაზური რეფლექსების საკოორდინაციო აპარატების მოქმედების მთავარი პირობები ისეთია, რომ ერთის რეფლექსის მოქმედებამ უთუოდ მეორის მოქმედებაც უნდა გაიოწვიოს.



სურ. 48. სხეულის სიმძიმის ცენტრიდან ჩამოშვებული ვერტიკალური ხაზი (P) გაივლის მენჯბარძაყის სასრის უკან და მუხლების წინ (ეეისი).

12. საორიენტაციო რეფლექსი.

ზოგადი ცნება. ცხოველს რომ შეეცნობოდნენ შეუმჩნეველად უკანადაა ან გვერდზე, იგი მაშინვე გაღიზიანებულ მხარეს თავს მოაბრუნებს და შეიძლება ძივით ტანითაც მობრუნდეს. ეს რეფლექსი დამკველი არაა, რადგან გაღიზიანება დამაზიანებელი არ იყო. თვითონ ცხოველი არავითარ აგრესიულ მოძრაობას არ იძლევა. პირიქით, თავის და ტანის მიბრუნებით იგი გამაღიზიანებელ აგენტს უახლოვდება. როდესაც ისმის არაჩვეულებრივი ბგერა, ცხოველი თავს შიშობს იმ მხარეს, საიდანაც ხმა ისმის, და მასთან ყურებს ისე აცქვეტს, რომ საუკეთესოდ შეისმინოს ეს ხმა. თუ ცხოველი ჰხედავს არაჩვეულებრივ საგანს, იგი მიმართავს თავს იმ საგნისკენ, შეიძლება კიდევ მიუახლოვდეს, რომ სხვა რეცეპტორების საშუალებით: გემოვნებით, ყნოსვით უფრო უკეთესად გაეცნოს ამ საგანს. როდესაც ცხოველამდის ახწვეს მოულოდნელი სუნი, იგი მაშინვე ცხვირის ნესტოების გაფართოებას და გაძლიერებულ სუნთქვას იწყებს, რომ საუკეთესოდ გაღიზიანდეს საყნოსავი რეცეპტორი. ყველა ამათი და სხვა ამგვარ მოძრაობათა დანიშნულება ერთიდაიგივეა. არაჩვეულებრივი გაღიზიანების საუკეთესოდ მიმღებლობა, მისი თვისებების საუკეთესოდ გაცნობა. ამნაირ მოძრაობას საორიენტაციო რეაქცია ეწოდება.

საორიენტაციო რეფლექსების რეფლექსური რეაქცია. ძუძუმწოვარ ცხოველებზე თითქმის ყველა საორიენტაციო რეფლექსი დიდი ტვინის ქერქის საშუალებით წარმოებს. ცნობილია, რომ ძუძუმწოვარი ცხოველი, როგორცაა კატა-ძალი, დიდი ტვინის მოშორების შემდეგ სრულიად ჰქარავს საორიენტაციო რეფლექსების უნარს სამხედველო და საყნოსავი ორგანოს გაღიზიანების საპასუხოდ და სასმენი ორგანოს საპასუხოდ კი ფრიალ მნიშვნელოვნად: ეფექტს იწვევს მხოლოდ ძალიან მძლავრი ბგერა, როგორცაა ტაკუნო. ამის საპასუხოდ რეაქცია გამოიხატება თავის შერხევით და ყურების აცქვეტით. რაც შეეხება გემოვნების ორგანოს და კანის მექანიკურ გაღიზიანებას, იგი საორიენტაციო რეფლექსებს თავისუფლად უნდა იწვევდეს დიდი ტვინის ქერქის უმონაწილოდ.

დაბალი საფეხურის ხერხემლიან ცხოველებზე, რომელთაც დიდი ტვინის ქერქი სათანადოდ არა აქვთ განვითარებული, საორიენტაციო რეფლექსები არ საჭიროებენ დიდი ტვინის ქერქს. უკვე ფრინველებზე ყოველნაირი საორიენტაციო რეფლექსები შეიძლება გამოვიწვიოთ დიდი ტვინის ქერქის მოშორების შემდეგ. (შრადერი). ხოლო უფრო დაბალ ხერხემლიან ცხოველებს, როგორცაა თევზები და ამფიბიები, სრულიად არა აქვთ საორიენტაციო რეფლექსების უნარი.

კოორდინაცია საორიენტაციო რეფლექსებისა წარმოების ტვინის იმ განყოფილებაში, სადაც შედიან მგრძნობიარე ნეირონები სათანადო მგრძნობიარე ორგანოდან. ასე, მაგ., სასმენი ორგანოდან ბგერებით გამოწვეული ყურების მოძრაობის კოორდინაცია შუა ტვინში წარმოებს, სადაც თავდება სასმენი ნერვი, რომელიც კორტიის ორგანოდან იწყება. დიდი ტვინის ქერქი არ მონაწილეობს საორიენტაციო რეფლექსების კოორდინაციაში. იგი მხოლოდ პერიფერიული აგზნების ერთ-ერთ გადამცემ სადგურს წარმოადგენს. პერიფერიული იმპულსი რეცეპტორიდან ერთი მხრივ გარდაიცვამს საკოორდინაციო აპარატს.

და მეორე მხრივ დიდი ტვინის ქერქს. აქედან უკვე აგზნება იმავე საკოორდინაციო აპარატზე გადადის. ამნაირად, საორიენტაციო რეფლექსს ორი რეფლექსურა რკალი აქვს: ერთი მოკლე, რომელიც მთლიანად დიდი ტვინის გარეშე გაივლის და სამი ნეირონისაგან შედგება: მგრძნობიარე, საკოორდინაციო და მაშობრებელისაგან. მეორე რკალი კი გრძელია: იგი დიდი ტვინის საშუალებით გაივლის. ეს რკალი უნდა შესდგებოდეს არანაკლებ ექვსი ნეირონისგან: 1) მგრძნობიარე, რომელიც სადმე ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში დიდი ტვინის გარეშე შეწყდება, 2) შუამავალი ნეირონი, რომელიც აპ ნაწილს დიდი ტვინის ქერქს დაუკავშირებს, 3) ქერქული ნეირონი, რომელიც აკავშირებს შუაპავალ ნეირონს და ქერქშივე მდებარე საპასუხო მაშობრებელ ნაწილებს, 4) ქერქიდან ჩამავალი პირამიდული ნეირონი, რომლის დასაწყისი საპასუხო წერტილებშია, დაბოლოება კი საკოორდინაციო ნეირონთან არის, 5) საკოორდინაციო და 6) მაშობრებელი ნეირონი. ცნობილია, რომ ცოტად თუ ბევრად სუსტი პერიფერიული გაღიზიანება, როგორც სუსტი ბეგრა, არ იწვევს საორიენტაციო რეაქციას მოკლე რეფლექსური რკალით, როდესაც გრძელი გზით მან შეიძლება მძლავრი რეაქცია მოგვეცეს: აქედან უნდა დავასკვნათ, რომ დიდი ტვინის ქერქი ასრულებს პერიფერიული იმპულსების გამაძლიერებელის როლს. ქერქის ნეირონები იმდენად აძლიერებენ სუსტ პერიფერიულ იმპულსებს, რომ შესაძლებელი ხდება ამის შემდეგ საკოორდინაციო აპარატის ამოქმედება.

საორიენტაციო რეფლექსების ნიშანდობლივი თავისებურება. საორიენტაციო რეფლექსების ნიშანდობლივ თავისებას შეადგენს თითოეული მათგანის მეტისმეტად ადვილი დასუსტება და სრული მოსპობა სათანადო არაჩვეულებრივი გაღიზიანების ზედიზედ განმეორებისას. რამდენიმე ხნის შემდეგ იგივე რეფლექსი ხელახლა გამოიწვევა იმავე გაღიზიანებით, ხოლო ახლა ეს რეფლექსი უფრო მალე მოისპობა გაღიზიანების განმეორებისას. ასე ხდება მუდამ, როდესაც არაჩვეულებრივმა გაღიზიანებამ არსებობისათვის მნიშვნელოვანი გავლენა არ იქონია ცხოველის ორგანიზმზე. თითოეული თანშობილი რეფლექსი დაცვის ტიპისა აგრეთვე სუსტდება გაღიზიანების განმეორებისას, შეიძლება კიდევაც მოისპოს. ხოლო დაცვის რეფლექსი სწრაფად აღსდგება: საკმარისია სულ მცირეოდენი დასვენება, რომ იგი ხელახლა იქნეს გამოწვეული. რაც გინდა ხშირად იყოს განმეორებული ეს რეფლექსი, იგი მაინც დაღლის გამო სულ მცირე ხნით მოისპობა. საორიენტაციო რეფლექსი კი ისპობა მით უფრო მალე, რაც უფრო ხშირად იყო განმეორებული: დასვენების პერიოდი მით უფრო მეტი უნდა იყოს, რაც უფრო ხშირად იყო იგი განმეორებული (ბერიტაშვილი, 1930).

თუ არაჩვეულებრივ ა გაღიზიანებამ საორიენტაციო რეფლექსთან ერთად გამოიწვია ორგანიზმისათვის სასარგებლო მოძრაობა თავდაცვის, კვების ან მოდგმის დაცვის ხასიათისა, მაშინ, პირიქით, საორიენტაციო რეფლექსი გაღიზიანების განმეორებისას შეიძლება კიდევაც გაძლიერდეს. ამ შემთხვევაში სულ მცირე ინტენსივობის გაღიზიანებამ შეიძლება გამოიწვიოს მძლავრი საორიენტაციო რეფლექსი (ბერიტაშვილი).

საორიენტაციო რეფლექსის აღნიშნული თავისებურება დამახასიათებელია ყველა იმ რეაქტიისათვის, რომელნიც იწვევიან უმაღლეს ხერხემლიან ცხოვე-

ლებზე დიდი ტვინის ქერქის საშუალებით. ვინაიდან საორიენტაციო რეფლექსის ჩაქრობის ბუნება ისეთივე უნდა იყოს, როგორცაა ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსისა, აზიკომ ამ მოვლენის განმარტება მოცემული იქნება ინდივიდური რეფლექსების ჩაქრობის განხილვის დროს.

13. რეფლექსური მოძრაობის ცვალებადობა.

ზოგადი ცნება რეფლექსების ცვალებადობის შესახებ. ცენტრალური რეაქციის არამუდმიოება და ცვალებადობა ზოგადი მოვლენაა. ამას განიცდის ყველა თანშობილი რეფლექსი. რეფლექსთა დიდი ცვალებადობა აღნიშნეს უკვე რეფლექსური მოქმედების პირველმა მკვლევარებმა (კიუზენერი (1841 წ.), ფლიუგერი (1853 წ.), სეჩენოვი (1863 წ.). მოვიყვან სეჩენოვის დაკვირვებას: თავმოჭრილი ბაყაყის უკანა ფეხი მაშინ რომ გალიზიანდეს, როდესაც იგი გაშლილია, იგი მოიხრება და ტანისკენ მიიზიდება; როდესაც კიდევ იგივე გალიზიანება ფეხის მოხრისას ხდება, მაშინ ფეხი იშლება, ე. ი. მოპირისპირე რეაქცია წარმოებს. ანალოგიური ცვლილებანი აღმოაჩინა ფიზიოლოგთა მთელმა წყებაში. თითქმის თითოეული რეფლექსის მიმართ იყო დამტკიცებული ამნაირი ცვლილება.

რეფლექსის ცვალებადობის პირობები. ეს მოვლენა დაწვრილებით მაგნუსმა გამოიკვლია (1910 — 1913). სეჩენოვის მიერ აღნიშნული ყველა ამგვარი რეფლექსი მაგნუსის გამოკვლევით შინაგან გალიზიანებაზე უნდა იყოს დამოკიდებული. სახელდობრ, ფეხის თითოეულ პასიურ მოძრაობას მოჰყვება კუნთების, მყესების, სახსრების რეცეპტორების გალიზიანება, რომელიც ც. ნ. ს-ზე ერთნაირ გავლენას ახდენს: აწარმოებს ერთნაირ ფუნქციურ ცვლილებას, სახელდობრ, აგზნებადობის მატებას, რომლის გამო ც. ნ. ს. საწინააღმდეგო მოძრაობის გამოწვევისკენ განეწყობა.

რეფლექსის ცვლილება აგრეთვე შეიძლება გარეგან გალიზიანებაზე იყოს დამოკიდებული. თავმოჭრილ უმაღლეს ხერხეშიან ცხოველებზე (კატა, ძაღლი) კისრის, ბეჭის, ზურგის გალიზიანება ფხანვის რეფლექსს გამოიწვევს: უკანა ფეხი მიიკრთება გალიზიანებულ ალაგისკენ და იქ ფხანვის რითმულ მოძრაობას აწარმოებს. თუ უდიდტვინო ძაღლი ერთს გვერდზე, მაგ., მარჯვენაზე წევს, მაშინ ამ გვერდზე ფხანვის მიძღები ველის გალიზიანება მარჯვენა უკანა ფეხზე ფხანვის რეფლექსს არ გამოიწვევს. თუმცა გალიზიანების გაძლიერებისას ფხანვის რეფლექსი შეიძლება გამოწვეულ იქნას, მაგრამ ამ შემთხვევაში ფხანვის რეფლექსს მეორე მხარეს, ე. ი. მარცხენა, თავისუფლად მდებარე უკანა ფეხი აწარმოებს. ეს ფხანვის რეფლექსის ცვალებადობა ბოლო დროს მაგნუსმა დაწვრილებით შეიწავლა. აღმოჩნდა, რომ მისი მიზუზი გვერდზე კანის გალიზიანებაა, რომელიც იატაკზე დაწოლით ხდება. კანს რომ კოკაინი წაუსვით და მით მას მგრძნობიარება მოუსპოთ, ფხანვის რეფლექსი იატაკზე მდებარე მხარეზედაც გამოიწვევა.

ტონუსურ რეფლექსთა ფარგალშიაც იყო აღმოჩენილი ცვალებადობის მრავალი ფაქტი. სამაგალითოდ მოვიყვან ერთს შემთხვევას. დეცერებრიკებულ კატაზე ფეხის გალიზიანება ჩვეულებრივ გამოიწვევს ამ ფეხის მოხრას და მეორე

თანამოსახელე ფეხის გაშლას. მაგრამ, თუ ამასთან შეეცვალეთ თავის მდებარეობა ტანის მიმართ — ხან მარცხნივ მოვლუნეთ, ხან მარჯვნივ, მაშინ ფეხები უპასუხებენ გაღიზიანებას ან მხოლოდ აღნიშნული დამცველი მოძრაობით, ან ჯერ ამ რეფლექსებით, და მერე კისრის და ლაბირინტის ტონუსური რეფლექსებით, ან კიდევ მხოლოდ ტონუსური რეფლექსებით, ამასთან, როგორც გაღიზიანებულ ფეხზე, ისე მეორეზე. ეს ტონუსური რეფლექსი ხან გაშლისა და ხან მოხრისა იქნება. თუ როგორ უნდა ცვალებადობდეს რეფლექსი თავის მდებარეობის მიხედვით თითოეულ შემთხვევაში, ეს უკვე განხილული იყო ზემოთ და ამიტომ ამის აქ აღწერა საჭირო აღარ უნდა იყოს.

ამნაირად, თითოეული თანშობილი რეფლექსი მიუხედავად ერთი განსაზღვრული ველის გაღიზიანებისა ერთი მომენტიდან მეორეზე ცვალებადობს. იგი ერთი განსაზღვრული სახით წარმოებს მხოლოდ სრულიად თანაბარ შინაგან და გარეგან გაღიზიანებათა პირობებში.

ნამდვილ ლოკალურ გაღიზიანებათა შეუძლებლობა. რეფლექსური მოქმედების შესწავლის დროს აქამდის ვხელმძღვანელობდით იმ თვალსაზრისით, რომ მკვლევარის მიერ ხმარებული ც. ნ. ს-ის გაღიზიანება ლოკალურია, რომ იგი მხოლოდ ერთი განსაზღვრული პერიფერიული ორგანოს ნაწილში ხდება. მაგრამ ამნაირი თვალსაზრისი საესებით მართალი არაა. ჩვენ არც კი შეგვიძლია ცხოველის არსებობისათვის იმნაირი იდეალური პირობები წარმოვიდგინოთ, რომ იგი ერთ რომელიმე მომენტში მხოლოდ ერთადერთ გაღიზიანებას განიცდიდეს. მუდამ ყველა პირობაში მოცემულ გაღიზიანებასთან ერთად ცხოველი უქკეზლად მრავალ სხვა გაღიზიანებასაც განიცდის. წარმოიდგინეთ, რომ ძალღი ან კატა მშვიდად გვერდზე წამოწოლილია, და უფრო მეტი სიძქიკისათვის დაუშვით, რომ ამ ცხოველს დიდი ტეინი მოშორებული აქვს, მაშასადამე, მისი ნერვული სისტემა მეტ წილად გაღიზიანებათა მიმღებლობის შეძლებას მოკლებულია: არ ხედავს, არ ისმენს, არ ყნოსავს და სხვ. შეიძლება განა ითქვას ამნაირ ცხოველზე, რომ მისი ნერვული სისტემა გაღიზიანებათაგან აბსოლუტურად თავისუფალია? არა, არ შეიძლება. ამ პირობებშიაც არსებობს მრავალი გაღიზიანება. რამდენიმე მათგანს დავასახელებ. თუ ფეხი მოხრილია, მაშინ ფეხის გამშლელნი პასიურად იკიმებიან და, მაშასადამე, მათი მგრძნობიარე ნერვები აგზნებას უნდა განიცდიდენ. შემდეგ ცხოველი გვერდით იატაკს ეხება, როგორც ზევით იყო ნათქვამი, ეს შეხება კანს. აღიზიანებს და ამით ც. ნ. ს-ის ფუნქციურ მდგომარეობას ისე სცვლის, რომ კვემო მხარეზე ფხანვის რეფლექსის გამოწვევას აბრკოლებს. თავი რომ დახრილი იყოს ძირს, მაშინ ლაბირინტის განსაზღვრული ნაწილის გაღიზიანება მოხდება, და ეს, როგორც ცნობილია, ხელს უწყობს ფეხების საერთო ტონუსურ მოხრას. ამავე დროს კისერი რომ ერთ მხარეს მოტრიალებული იყოს, მაშინ კისრის რეცეპტორების გაღიზიანებაც მოხდება და ეს ხელს შეუწყობს ფეხების ტონუსურ გაშლას იმ მხარეზე, საითკენაც ცხოველის პირი იქნება მიქცეული, მეორე მხარეზე კი ფეხების ტონუსურ მოხრას გამოიწვევს. თუ კი მოსვენებული მდგომარეობის იდეალურ შემთხვევაშიაც ც. ნ. ს. უსათუოდ მთელ რიგ გაღიზიანებას განიცდის, სრულიად ბუნებრივი უნდა იყოს ჩვენი ლოღინი, რომ იგი ბევრად უფრო მრავალ გაღიზიანებას უნდა

განიცდიდეს, როდესაც ცხოველი მოუსვენრობაშია, მაგ., როდესაც იგი დადის ან დგას. მეტადრე თუ მისი ნერვული სისტემა დაზიანებული არაა, ე. ი. ჰედაეს, ისმენს, ყნოსავს და სხვ.

ამნაირად, როდესაც მკვლევარი ერთ რომელიმე არჩეულ გალიზიანებას აწარმოებს, იგი ამას უშუალოდ არსებულ გალიზიანებათა მთელ რიგს უერთებს. ჩვენ უკვე გავეცანით იმას, თუ რა დიდი მნიშვნელობა აქვს გალიზიანებათა საერთო ჯამს რეფლექსის ერთი რომელიმე წესით მიმდინარეობისათვის, თუ რა ცოტა რამ ცვლილებაა საჭირო ცხოველის გარეგან პირობებში, რომ რეფლექსი განსაზღვრული გალიზიანების საპასუხოდ არსებითად შეიცვალოს. მაშასადამე, როდესაც მკვლევარი ერთ რომელიმე გალიზიანებას აწარმოებს, იგი იმნაირ ლოკალურ ეფექტს კი არ მიიღებს, რომელიც მხოლოდ ამ გალიზიანებას უპასუხებს, არამედ ცოტად თუ ბევრად რთულ ეფექტს, რომელიც გალიზიანებათა მთელ რიგს შეეფარდება (ბერიტაშვილი).

რეფლექსთა ცვალებადობის წარმოშობა. მთავარი საკითხი ისაა, თუ რაზე დამოკიდებული რეფლექსის ცვალებადობა სხვადასხვა გვერდითი გალიზიანებათა გავლენით. არაერთხელ გვითქვამს ცოცხალ ქსოვილზე გალიზიანების ორნაირი მოქმედების შესახებ, რომ იგი იწვევს ჯერ აგზნებას, მერე აგზნებადობის მომატებას. ც. ნ. ს-ის მიმართაც ეცანით ამნაირი კანონზომიერება. ამასთან ნაჩვენებია იყო, რომ გალიზიანება გამოიწვევს აგზნებადობის მომატებას არამც თუ ც. ნ. ს-ის იმგანყოფილებაში, სადაც პირველ რიგში შედის გალიზიანებული ნეირონები, არამედ მთელ ც. ნ. სისტემაში. იყო მოყვანილი რამდენიმე მაგალითი ამის დასადასტურებლად. აი სწორედ გალიზიანების ამ მოქმედებას კარდინალური მნიშვნელობა აქვს რეფლექსთა ცვალებადობაში. როდესაც განსაზღვრული გალიზიანების გამო ც. ნ. ს-ის განსაზღვრულ განყოფილებაში აგზნებადობა მეტისმეტად მატულობს, მაშინ იგი შეიძლება აიგზნოს აგრეთვე სხვადასხვა გალიზიანების საპასუხოდ, როგორც იმავე მიმღებო ველის, ისე სხვა ველთა გალიზიანების საპასუხოდ.

მოვიყვან რამდენიმე დამახასიათებელ მაგალითს:

1. როგორც ზემოთ იყო ნაჩვენები, ზურგის ტვინის გულმკერდის სეგმენტებში და წელის პირველ სეგმენტში მდებარეობს მოცილების რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატი. მეორე და მესამე წელის სეგმენტში კიდეც — მოხრის და გაშლის რეფლექსისა. ჩვეულებრივ მოხრის რეფლექსის მიმღები ველის გალიზიანებით შეუძლებელია მოცილების რეფლექსის გამოწვევა. მაგრამ თუ გულმკერდის სეგმენტში ლოკალურად, ე. ი. ადგილობრივ, სტრიქინით მოეშაბმეთ უკანა ზედაპირი და მით აწვიეთ ამ რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატის აგზნებადობა, მაშინ მოხრის რეფლექსის მიმღები ველიდანაც შესაძლებელი ხდება მოცილების რეფლექსის გამოწვევა (ბერიტაშვილი).

2. როგორც იყო ნათქვამი, ფეხის პასიურ გაშლისას პერიფერიული გალიზიანება გამოიწვევს მოხრას, ფეხის პასიურ მოხრისას კიდეც — გაშლას. ეს იქიდან წარმოსდგება, რომ ფეხის გაშლისას მომხრელები გაიკიმებიან და მათში გამოწვეული პროპრიოცეპტული გალიზიანებანი მოხრის რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატზე მოქმედებენ. დამტკიცებულია, რომ კუნთის მძლავრ გაჭი-

მეას გაქიმული კუნთის რეფლექსური შეკუმშვა მოჰყვება. მართალია, პასიურ გაშლისას მოხრელთა პოპარაოცებული გალიზიანების მოქმედება მოხრის საკოორდინაციო აპარატზე სუბმინიმალურია, მაგრამ იმდენად ძლიერი კი არის, რომ ამ აპარატში აგზნებადობას მოუმატოს. ამის გამო ფეხის შემდეგი გარეგანი გალიზიანება მოხრის რეფლექსს უფრო გამოიწვევს, ვიდრე გაშლას. პირიქით, ფეხის პასიური მოხრისას იქივებიან გამშლელები. ამ შემთხვევაში ლიზიანდება გამშლელთა რეცეპტორები. ეს კი მოქმედებს გაშლის საკოორდინაციო აპარატზე. ცნობილია, რომ გამშლელთა გაქიმვა ან შექანიკური გალიზიანება გამოიწვევს გაშლის რეფლექსს. თუმცა პასიურ მოხრისას გამშლელის მგრძნობიარე ნერვების მოქმედება ც. ნ. ს-ზე მეტ წილად სუბმინიმალურია, მაგრამ სრულიად საკმარისი უნდა იყოს ამ აპარატში აგზნებადობის მოსამატებლად, რაც გაშლის რეფლექსის გამოწვევას ხელს უნდა უწყობდეს.

3. ტონუსურ რეფლექსთა ცვალებადობაც თავის მდებარეობის მიხედვით აგრეთვე განსაზღვრულ საკოორდინაციო აპარატებში აგზნებადობის მატებაზე უნდა იყოს დამოკიდებული, როგორც ჩვენ უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ. როდესაც ძლიერ ფრთხილად და ნელა ვცვლით თავის მდებარეობას, მაშინ ტონუსური რეფლექსი არ იწვევს, მაგრამ ეს საკმარისი უნდა იყოს აგზნებადობის მოსამატებლად სწორედ იმ საკოორდინაციო აპარატებში, რაზედაც ამ დროს გაქიმული კუნთების და სტატიკური ორგანოს შინაგანი გალიზიანებანი მოქმედებენ. ამიტომ თავის თითოეულ მდებარეობისას ყოველი პერიფერიული გალიზიანება ერთ განსაზღვრულ ტონუსურ რეფლექსს აწარმოებს, სწორედ იმას, რომელიც თავის მდებარეობას შეეფარდება.

ამნაირად, რეფლექსური მოქმედების ცვალებადობა განსაზღვრული გალიზიანების საპასუხოდ დამოკიდებულია იმაზე, რომ იმ განსაზღვრულ საკოორდინაციო აპარატთან ერთად, რაზედაც გალიზიანებული ველი პირდაპირ მოქმედებს, თანამოქმედებენ სხვა აპარატებიც, რომლებშიაც აგზნებადობა მომატებულია თანადროული ან წინასწარი გარეგანი ან შინაგანი გალიზიანების გავლენით.

ეს თანამოქმედების წესი ეხება მხოლოდ ნორმალურ ცენტრალურ სისტემას, რომელიც შექვევლია სხვადასხვანაირი გალიზიანების გამო ერთს განყოფილებაში უფრო დიდი აგზნებადობისა, ვიდრე სხვებში.

გალიზიანების ინტესივობას დიდი მნიშვნელობა აქვს რეფლექსური მოქმედების ცვალებადობის მიმართ. ცნობილია, რომ რაც დიდი იქნება გალიზიანება, იქნება რთული და ფართოა რეფლექსური ეფექტიც. მაშასადამე, იმდენად ბევრ ალაგას იქნება ც. ნ. სისტემაში აგზნებადობის მომატება. ამიტომ მნიშვნელოვან გალიზიანება მით უფრო შეცვლილ ეფექტს გამოიწვევს, რაც უფრო ძლიერი იქნება წინა გალიზიანებისაგან აგზნებადობის მომატება სხვადასხვა საკოორდინაციო აპარატში.

საკოორდინაციო აპარატთა ანატომიურ სიახლოვესაც დიდი მნიშვნელობა აქვს. ცნობილია ერთგვარი ფაქტები, რომლებიდანაც ცხადად ჩანს, რომ ერთი რეფლექსური რკალის გავლენა მეორეზე მით უფრო დიდია, რაც უფრო დაახლოვებული არიან ამ რკალთა საკოორდინაციო აპარატები (ბერტაშვილი).

ც. ნ. ს-ის თანშობილი რეფლექსური მოქმედების კანონშეწონილობა მოკლედ ასე უნდა გამოიხატოს. თითოეულ რეფლექსს აქვს თავისი მიმღები ველი და საკოორდინაციო აპარატი. მაგრამ ნორმალურ მდგომარეობისას ც. ნ. ს. არ იძლევა რომელიმე ველის ლოკალური გაღიზიანების, საპასუხოდ სრულიად მარტივ და ლოკალურ რეაქციას სათანადო საკოორდინაციო აპარატიდან. ცენტრალური რეაქცია ცოტად თუ ბევრად რთული და ცვალებადია. ეს დამოკიდებულია იმაზე, რომ ც. ნ. ს. ყოველ მომენტში აუცილებლივ განიცდის მრავალ გაღიზიანებას — შინაგანს და გარეგანს. თითოეული გაღიზიანება ამაღლებს აგზნებადობას უპირველესად და ყველაზე ძლიერ იმ ცენტრალურ აპარატებში, რომლებზედაც გაღიზიანება უშუალოდ მოქმედებს, და მერე უფრო ზომიერად — სხვა აპარატებშიაც. ეს აღმატებული აგზნებადობა გაღიზიანების შემდგომად სძლებს ცოტა თუ ბევრად ხანგრძლივად. ამას შედეგად ის მოჰყვება, რომ რომელიმე მიმღები ველის გაღიზიანების მოქმედება არ განსაზღვრება ერთი რომელიმე ცენტრალური აპარატით. აგზნება, ვრცელდება რა მთელ ც. ნ. ს-აში, გამოიწვევს მოქმედებას ყველა იმ აპარატშიაც, რომელთა აგზნებადობა საკმარისად მაღალია. ამიტომ ცენტრალური ეფექტი მეტ წილად ცოტად თუ ბევრად რამდენიმე რეფლექსის ჯამს წარმოადგენს. თუ, მიუხედავად ამისა, თითოეული გაღიზიანებისაგან გამოწვეული ეფექტა სრულიად კოორდინაციულია, და ყოველმხრივ მიზანშეწონილია, ეს იქიდან წარმოსდგება, რომ, ერთი მხრივ, ერთი საკოორდინაციო აპარატის ინერვაციები შეთანხმებრთ უერთდებიან მეორე აპარატის ინერვაციებს და, მეორე მხრივ, როდესაც ეს ინერვაციები საწინააღმდეგაო, ერთი საკოორდინაციო აპარატის ეფექტი, რომელიც უფრო სუსტია, ისპობა, ე. ი. შეკავდება მეორე აპარატის უფრო ძლიერი ინერვაციების გამო.

დიდი ტვინის ქერქის ზოგადი ფიზიოლოგია.

1. ზოგადი ცნობანი დიდი ტვინის მოქმედების შესახებ.

დიდი ტვინის მთავარი ფუნქციები. დიდი ტვინის ფუნქციას შეადგენს ისეთი გალიზიანებათა მიმღებლობა, რომელნიც მოქმედებენ მგრძნობიარე ორგანოებზე შორიდან. ასე ხდება მხედველობის, სმენის და ყნოსვის რეცეპტორების მიერ გალიზიანების მიმღებლობა. დიდ ტვინს ეკუთვნის აგრეთვე მთავარი როლი საორიენტაციო რეფლექსების წარმოებაში ყველანაირი გალიზიანების საპასუხოდ. აგრეთვე დიდი ტვინი წარმოადგენს ცენტრალურ აგზნებათა გამაძლიერებელს, რის გამოც ისეთ სუსტ გალიზიანებას, რომელიც ზუზგის ტვინით და საერთოდ უდიდტვინოდ არავითარ ეფექტს არ იწვევს, დიდი ტვინის ქერქის საშუალებით მძლავრ პერიფერიულ ეფექტს იძლევა. შემდეგ, უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზე დიდი ტვინის ფუნქციას ეკუთვნის თანშობილი და ინდივიდუალად შეძენილი ქცევის წარმოება; აგრეთვე ინდივიდუალად-გაავტომატებული რეაქციების წარმოება ანუ ინდივიდუალად შეძენილი რეფლექსური მოქმედება. ბოლოს, დიდი ტვინის ფუნქციას შეადგენს ფსიქო-ნერვული მოქმედება, როგორცაა შეგრძნება, წარმოდგენა, აზროვნება.

უმაღლეს ცხოველებზე დიდი ტვინის ექსტირპაცია იწვევს ყველა აღნიშნული ფუნქციის მოსპობას ანდა მათ მნიშვნელოვან დასუსტებას. მაგრამ ეს არ ითქმის უმარტივეს ხერხემლიან ცხოველებზე. მათი დიდი ტვინი მცირედაა განვითარებული და ის, რაც აქვთ, აუცილებელ საჭიროებას არ წარმოადგენს აღნიშნულ ფუნქციებისთვის. თევზზე დიდი ტვინის ამოკრა არსებით გავლენას არ ახდენს გალიზიანებათა მიმღებლობაზე და საზოგადოდ მის ურთიერთობაზე გარეშე არესთან (შ ტ ე ი ნ ე რ ი). მათი ჩვეულებრივი ქცევა: საკმლის ძებნა და მიღება, სხვა თევზებთან დამოკიდებულება თითქმის უცვლელად რჩება. მაშასადავე, უდიდტვინო თევზი ხედავს და არჩევს საკმელს, როგორც ნორმული. ამის უნარი თევზს ესპობა მხოლოდ მაშინ, თუ მას ამოეკრა აგრეთვე სამხედველო ბორცვები (შუამდებარე ტვინი). მაგრამ თევზების დიდი ტვინის საყნოსავ ნაწილს უეჭველია ისეთივე მნიშვნელობა აქვს, როგორც უმაღლეს ცხოველთა შორის არის დადასტურებული. მისი ამოკრის შემდეგ თევზი ჰყარავს საყნოსავ გალიზიანებაზე ინდივიდუალად მოპოვებულ კვების რეფლექსებს.

დიდი ტვინის ამოკრას ბაყაყზე სწორედ ისეთი შედეგი მოაქვს, როგორც თევზზე. უდიდტვინო ბაყაყი იპერს ბუზებს, განიცდის ზამთრის ძილს და მიწაში ძვრება, გაზაფხულზე იღვიძებს. იგი დაბრკოლებას გარს უვლის და გადაბტო-

სას გერჯზე უხვევს, რაც მხედველობის უნარს უჩვენებს. მაგრამ თუ ამავე დროს შუა მდებარე ტვინი დაენგრა, მაშინ მთელი ეს ნორმული მოქმედება ისპობა (შ რ ა დ ე რ ი).

რეპტილიები და ფრინველები მხოლოდ ნაწილობრივ ჰყარავენ აღნიშნულ ფუნქციებს დიდი ტვინის მოშორებისას. დიდი ტვინის ქერქის ამოჭრის შემდეგ მტრელი არ ჰყარავს საქალის მიღების და აგრეთვე ბლარტების გამოჩეკის და დაპეკლის უნარს. მას აქვს მხედველობის უნარი, რადგან იგი დაბრკოლებას არ ეხებება, კენკავს საეკავ მარცვლებს. დღისით დაღის, ლამე დგას და სძინავს. მაგრამ ბლარტის ხმას ვერა სცნობს, კატისა არ ეშინია. თუ ქერქთან ერთად ამოაჭრეს ქერქს ქვეშ მდებარე კვანძები, მაშინ ჯერ დიდხანს სრულიად უსუსუსრია, მაგრამ მერე ცოტა გამობრუნდება. იგი იწყებს თავისთავად საქმლის კენკას, მაგრამ დაპეკლის და ბლარტების გამოყვანის უნარს ვერ იბრუნებს (როჯერსი, შ რ ა დ ე რ ი). უდიდტვინო მტრედებს აქვთ უნარი კვების და დაცვის ინდივიდური რეფლექსების განვითარებისა, ისე როგორც ნორმულ მტრედებს. გარჩევა მხოლოდ იმაში მდგომარეობს, რომ უდიდტვინო მტრედის ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსები ნაკლებად გამძლეა. რეფლექსი ჰქრება რამდენიმე დღით დასვენების შემდეგ, ე. ი. თუ მისი განმტკიცება ჩვეულებრივი წესით არ წარმოებს ოთხი-ხუთი ან მეტი დღის განმავლობაში. ნორმულ მტრედზე ერთხელ მოპოვებული ინდივიდური რეფლექსი ერთ თვეზე მეტსაც სძლებს (ბერიტა-შვილი).

ძუაქმწოვარ ცხოველთა შორის დიდი ტვინის ამოჭრა აუცილებლად და საბოლოოდ სპობს როგორც ფსიქიური მოქმედების, ისე სამხედველო, საყნოსავ და სასმენი რეცეპტორის გაღიზიანებათა მიმღებლობის უნარს. ჯერ გოლცმა და მერე სხვებმაც ძალს მოაშორეს დიდი ტვინი და აცოკლეს მის შემდეგ დიდ ხანს (წელიწადზე მეტი). ამ დროის განმავლობაში მას ოდნავადაც არ დაუბრუნდა ამ ფუნქციათა რაიმე სახე. ასეთ ძალს მეტ წილად სძინავს. იღიძებს მხოლოდ ბუნებრივი მოთხოვნილების დასაკმაყოფილებლად და სიშიშლის გავლენით. გაღიძებისას იგი ფეხზე წამოადგება და იწყებს ნელა სიარულს ანდა ერთ ადგილს დგას დაბრკოლების წინ. მძლავრი ბეჭრები იწყებენ თავის მოძრაობას და ყურების შენძრევას. მაგრამ ამ ბეჭრების გავლენით იგი თავის ქცევას არ სცვლის. უდიდტვინო ძალდი თვითონ საქმელს არ ლეულობს. საჭირთა საქმელი პირში ჩაუდოთ, მაშინ მხოლოდ გადაყლაპავს. შემდეგ, უდიდტვინო ძალს სრულიად მოსპობილი აქვს უნარი ინდივიდური რეფლექსების წარმოებისა. ზელიონი, პავლოვის ლაბორატორიიდან, შეეცადა ასეთ უდიდტვინო ძალზე ინდივიდური რეფლექსები განვითარებია. მან აიღო ინდივიდურ გამღიზიანებლად ისეთი ბეჭრა, რომელიც მოძრაობას იწყევდა, და უერთებდა მას პირში 0,25% მარილის მკავას ჩასხმას, რომელიც მძლავრ სანერწყვო რეფლექსს იძლეოდა. გაღიზიანებათა კომბინაცია განმეორდა 324-ჯერ და მიუხედავად ამისა ბეჭრა ინდივიდურ გამღიზიანებლად არ გადაიქცა, სანერწყვო რეფლექსის გამოიწვევა არ დაიწყო.

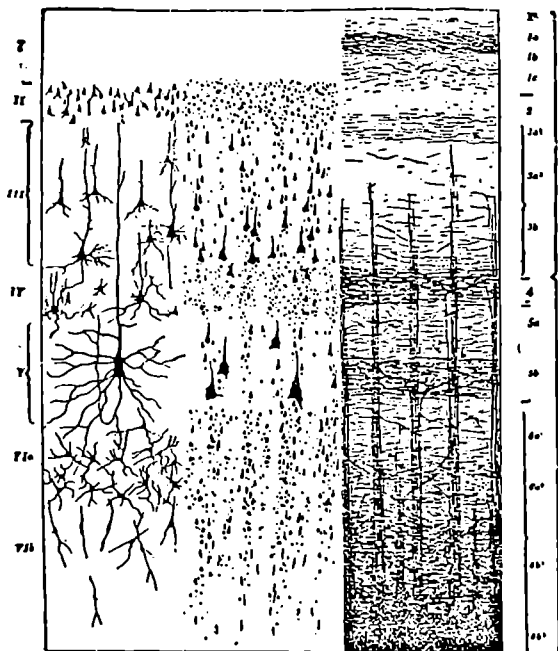
სულ ბოლო დროს დიდი ტვინის ექსტირპაცია უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებზედაც—მაიმუნებზედაც—ყო გაკეთებული კარპლუს და კრეიდლის

და შემდეგ მაგნუსის მიერ. ამ ცხოველებზე რეფლექსური მოქმედება დიდი ტენის მოშორებისას უფრო მძლავრ დეპრესიას განიცდის და თვით ცხოველები ძალიან მკირე ხანს ცოცლობენ. მაგნუსის ცდებში უდიდესი მამუხს 26 დღეზე მეტი არ უცოცლობია, მაშინ როდესაც უდიდესი ძალი რამდენიმე წელიწადს ცოცლობს. უდიდესი მამუხს ჰქონდა უნარი თავის მოძრაობისა, ფეხზე დგომისა და ჯდომისა, აგრეთვე ხელის წაყლებისა. ხოლო ლოკომოციის უნარი მძლავრად იყო დაზიანებული. ძლიერი ხმაურობა აღვიძებდა ცხოველს, სუსტი ძახილი იწვევდა ყურების მოძრაობას.

ამგვარი დაკვირვება წარმოებდა აგრეთვე უდიდესი ახალშობილ ბავშვებზე, რომელსაც დიდი ტენის შობიდანვე არ ჰქონდა. ასეთი ბავშვები დიდხანს არ ცოცლობენ. მხოლოდ ერთ შემთხვევაში ედინგერმა და ფიშერმა აღწერა $3\frac{1}{2}$ წლის უდიდესი ბავშვი. ამ ბავშვის დიდი ტენის ჰემისფეროები თხელკედლებიან ცისტას წარმოადგენენ, რომელიც მიელინიან ნერვულ ელემენტსაც არ შეიცავდა. გამტარებელ გზებიდან არ მოჰყოლებოდა ყველა ის გზები, რომელნიც ბუნებრივად დიდი ტენის ქერქიდან იწყებიან. ამ ბავშვს თავიდანვე ჰქონდა წოვის უნარი, ხოლო ერთხელ დროებით დაეკარგა ეს უნარი. მას ეძინა მუდმივად. სიმშვილი არ აღვიძებდა. საკირო იყო ძალით გაღვიძება საკვლის მიწაწოდებლად. თავდაპირველად ყველა კიდური სრულიად უმოძრაო იყო. მეოთხე კვირას მათ კრუნხებითი მოძრაობა დაემართა: ორივე ფეხი გაშლილი გაშეშდა, ორივე ხელი კი მოხრილი, თითები მაგრად იყო მოკუმშული. ხელებს არ ხმარობდა საგნის დასაქერად. რძეს წოვდა, მაგრამ სხვას არაფერს არ ყლაპავდა; გინდაც რომ პირში ჩაედოთ. ბავშვი სრულიად არაფერს ხედავდა, მხოლოდ მძლავრი სინათლე იწვევდა ქუთუთოების დახურვას. მას არც ენმოდა, მხოლოდ მძლავრი ხმაურობა საერთო თრთოლვას იწვევდა. კანის მტკივნეულ გაღიზიანებას არ გრძნობდა, მხოლოდ თავზე ხელის გადასმა და დაწოლა იწვევდა ერთგვარ ეფექტს: თუ ბავშვი ჩხაოდა, ასეთ გაღიზიანებისას ჩუმდებოდა (საინტერესოა, რომ ამჟამი მოვლენას ღებულობენ პავლოვის ლაბორატორიაში ისეთ ძალზე, რომელსაც დიდი ტენის წინა ნაწილი ჰქონდა მოშორებული). ბავშვი არ იცინოდა, მიმიკა უკლებლი ჰქონდა. იგი სხეულის მდებარეობას თავის ნებით არ სცვლიდა. პირველ ხანს სულ არ იღებდა ხმას, მერე კი ტირილს უნარი გამოაჩნდა. ამნაირად, უდიდესი ბავშვი იჩენს გაცილებით ნაკლებ აქტიურობას, ვიდრე პოლკის უდიდესი ძალი და აგრეთვე უფრო ნაკლებს, ვიდრე უდიდესი მამუხსი.

დიდი ტენის ქერქის აგებულება. დიდი ტენის ქერქი მრავლად შეიცავს სხვადასხვა ტიპის ნეირონებს. ამ ნეირონების უჯრედები განწყობიან მასში მეტწილად ექვსი სრულიად განსჯღვრული ფენით. შესანიშნავია, რომ ამ ექვს-უჯრედოვან ფენიდან ორი ფენა წერილი სრულიად უდიფერენტია ციო ემბრიონალური უჯრედებიდან შესდგება. ასეთია მეორე და მეოთხე ფენა, ეგრეთწოდებული გარეთა და შიგნითა მარცვლოვანი ფენები (სურ. 49). მინკოვსკის აზრით, ემბრიონალური ხასიათის მეორე და მეოთხე ფენები წარმოადგენენ იმ მარაგს, საიდანაც ვითარდებიან სხვა ფენების ელემენტები დროდარო ინდივიდუალური ნერვული გზების შესაქმნელად. დიდი ტენის ქერქი აგრეთვე მრავლად შეიცავს

ნერვულ ბოჭკოთა კონებს, რომლებიც ერთი მხრით მოდიან აქ ქერქის ქვეშ მდებარე ტვინის განყოფილებებიდან, და მეორე მხრივ ეს ბოჭკოები ეკუთვნიან ქერქისვე ნეირონებს, რომელნიც სხვადასხვა ქერქის ნაწილებს აერთებენ, ე. ი. წარმოადგენენ ე. წ. კომისურალურ ბოჭკოებს. ქერქის ბოჭკოთა შორის არის ისეთებიც, რომლებიც ქერქის ნეირონებს ეკუთვნიან და ქერქის ქვეშ მდებარე განყოფილებებისაკენ მიდიან, ე. წ. წარმოადგენენ ეგრეთწოდებულ პირამიდების დასაწყისს. ამ ბოჭკოთა საშუალებით ქერქის მოქმედება ამ განყოფილებებზედაც გადადის გარეგანი რეაქციის საწარმოებლად.



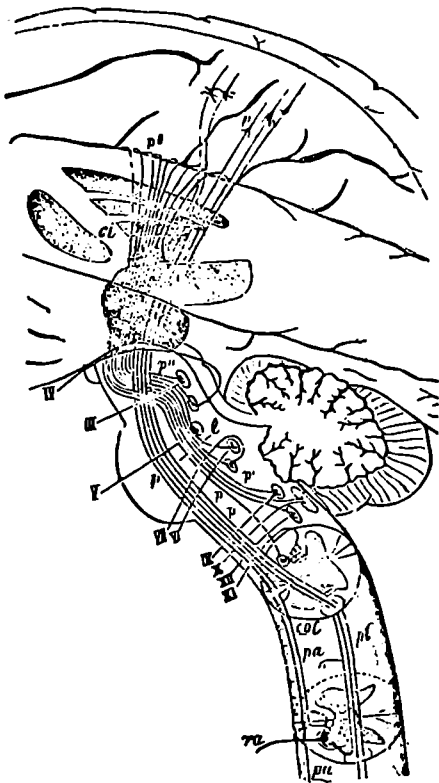
სურ. 49.

ნერვული უჯრედების და ნერვულ ბოჭკოთა ფენები ადამიანის დიდი ტვინის ქერქში. სქემატური გამოხატულება. უჯრედების ფენები: I—ზონალური ფენა, II—გარეთა მარცლოვანი, III—პირამიდული, IV—შიგნითა მარცლოვანი, V—განგლიონალური, VI—მრავალფორმისანი: 1—6—ბოჭკოთა ფენები იმავე ნაწილებისა. ქერქის ექვსფენიანი ტექტონიკა ტიპურად ითვლება თითქმის მთელი ქერქის საზღვრო მეთვითებისთვის (ლევანდოვსკის „ნევროლოგიიდან“).

ჩამავალი ქერქული გზები. ყველა ქერქიდან ჩამავალ ნერვულ ბოჭკოთა სისტემას პირამიდულ გზას უწოდებენ. ამ გზით გადაეცემა ქერქული აგზნება

ც. ნ. ს-ის სხვადასხვა განყოფილებას. პირამიდული გზა გაივლის დიდი ტვინის პატარა ფეხს, ვაროლის ხიდს და მოგრძო ტვინს. უკანასკნელში იგი წილობრივ გადაჯვარედინდება. ერთი წილი გადადის მეორე მხარეზე და წინა სვეტებით შედის ზურგის ტვინში. ქერქის ამოკრისას მთელი პირამიდული გზა გარდიშვება (სურ. 50).

პირამიდული გზის გარდა არსებობს ქერქიდან ჩამავალი სხვა გზაც, რომელიც თავის ტვინშივე თავდება. თითქმის ყველა თავის ტვინის ბირთვები მიღებულიან ქერქიდან ჩამავალ ნერვულ ბოჭკოებს, მაგ., სამხედველო ბორცვები, წითელი ბირთვები, მოგრძო ტვინის სხვადასხვა ბირთვი (სურ. 50). ამ ნერვულ გზებსა და პირამიდულ გზას შორის არ არის არსებითი განსხვავება. თითოეული ქერქული ჩამავალი გზა თავდება საკოორდინაციო აპარატთან თავის ან ზურგის ტვინში. მაგრამ წილობრივ პირდაპირ მამოძრავებელ ნეირონებთანაც უნდა თავდებოდეს. ასეთია მრავალ მეცნიერთა დაკვირვება. არცერთ ქერქულ გზას არ შეუძლია გამოიწვიოს კოორდინაციული მოძრაობა ამ საკოორდინაციო აპარატის გარეშე. მონაკოვის და არიენს კაპერსის გამოკვლევებით დადგენალი იყო, რომ ქერქული ჩამავალი ნერვული ბოჭკოები ბოლოვდებიან იმავე ელემენტების გარშემო, სადაც თავდებიან უკანა ფესვების მგრძნობიარე ბოჭკოთა ტოტები. მაშ., ზურგის ტვინის ხოთოეულ სეგმენტში როგორც პირამიდული, ისე უკანა ფესვების კოლატერალები ბოლოვდებიან უკანა და გვერდითი რქებში როგორც ინტრა-



სურ. 50.

ქერქული მამოძრავებელი გზების სქემატური გამოხატულება. ra—წინა ფესვი; pl—გვერდითი პირამიდული კონა; pa—წინა პირამიდული კონა; col—გვერდითი ტოტები (კოლატერალები); p—საზურგტვინო პირამიდული კონა; p', p''—პირამიდული კონა თავის ტვინის ბირთვებისკენ. XI, XII, X, IX, VI, VII, VIII, IV—ფესვები და ბირთვები თავის ტვინის ნერვებისა; ci—შიგნითა კასულა (ბენტეკეი).

სპინალურ ნეირონებთან, რომელნიც რეფლექსთა საკოორდინაციო აპარატს შეადგენენ, ისე მამოძრავებელ ნეირონებთან.

მაგრამ ეს ისე არ უნდა გავიგოთ, რომ ერთი რომელიმე კიდურის პირამიდული გზის დარღვევის შემდეგ ყოველივე კავშირი ქერქსა და ზურგის ტვინს შორის ამ კიდურის მიმართ შეწყვეტილია, რომ ამის შემდეგ ამ კიდურზე ქერქული რეაქციების გამოწვევა შეუძლებელია. თითოეული საკოორდინაციო აპარატი მოქმედებს ერთ რომელიმე მამოძრავებელ ორგანოზე კი არა, არამედ ორ განოთა მთელ რიგზე. ამიტომ თითოეული კიდური მოდის მოქმედებაში როგორც ყველაზე უფრო პირდაპირი პირამიდული გზით, ისე სხვა პირამიდული გზებით, რომელნიც სხვა საკოორდინაციო აპარატებთან, ე. ი. კიდურის სხვა აპარატებთან ბოლოვდებიან. ამის გარდა ცნობილია, რომ მამოძრავებელი ორგანოები მოდიან მოქმედებაში აგრეთვე იმ გზებით, რომელნიც წითელ ბირთვებში თავდებიან. ამ ბირთვებიდან ჩამავალი ნერვული გზები იმნაირადვე მოქმედებენ მამოძრავებელ ორგანოებზე, როგორც სწორი და პირდაპირი ქერქული გზები. ამნაირად, პირდაპირი ჩამავალი გზების გადაქრა, რომელნიც ზურგის ტვინში ბოლოვდებიან, არ უსპობს ცხოველს ნებითი და საზოგადოდ ქერქული მოძრაობის უნარს.

სწორი პირამიდული გზები ადაპიანს უფრო მეტად აქვს განვითარებული, ადრე საზოგადოდ ძუძუმწოვარ ცხოველებს. ფრინველებს პირამიდული გზები უფრო სუსტად აქვს განვითარებული, ვიდრე ძუძუმწოვართ. დაბალ ხერხემალიან ცხოველებში, პირიქით, არაპირდაპირი გზები უფრო მეტადაა განვითარებული და ყველაზე უფრო ის გზები, რომელნიც წითელ ბირთვებში წყდებიან. წითელ ბირთვებიდან ჩამავალი ნერვული გზები მონაკოვის კონებად იწოდება. პირამიდული გზის და მონაკოვის კონის გადაკრის შემდეგ ქერქული მოძრაობის უნარი სავსებით ისპობა დაზიანებულ შეფარდებულ მხარეზე. მაგრამ ამისდა მიუხედავად მამოძრავებელი ეფექტი მაინც იწვევა უშუალოდ ტვინის ქერქის გალიზიანებით. აქედან ცხადია, რომ საზოგადოდ ქერქული მოძრაობა შეიძლება იყოს გამოწვეული ყოველნაირი ქერქული გზით, როგორც პირამიდული, რომელიც პირდაპირ ზურგის ტვინში თავდება, ისე იმ გზებით, რომელნიც თავის ტვინში მდებარე ბირთვებთან ბოლოვდებიან.

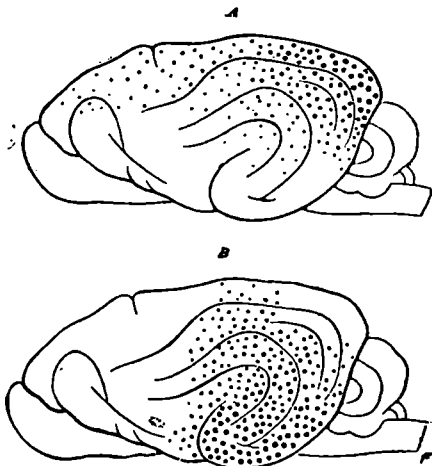
მგრძნობიარე ანუ აღმავალი გზები. ყველა უკანა ფესვის ბოქკოები, ე. ი. ყველა ბოქკო, რომელნიც პერიფერიულ მიმღებ ორგანოებში იწყებიან, უკავშირდებიან დიდი ტვინის ქერქს. მხოლოდ არცერთი ასეთი ნერვული ბოქკო არ მიახწევს ამ ქერქს უშუალოდ. თითოეული ბოქკო სადმე უნდა გაწყდეს — ან ზურგის ტვინში ან თავის ტვინის ბირთვებში. ის ნეირონები, რომელნიც აქედან იწყებიან, აგრეთვე არ. მიაღწევენ ქერქს. უმეტეს წილად ისინი წყდებიან სამხედველო ბოცკებში. ზოგიერთი მათგანი ოთხგორაკში თავუდებიან, როგორც, მაგ., სასმენი ნერვული გზები. ზურგის ტვინიდან ამავალ მგრძნობიარე გზები გაივლიან ჯერ მარუშს და შემდეგ სამხედველო ბოცკებს. ამნაირად ყველა ქერქისკენ მიმავალი ნერვული გზები სულ ოცა სამი ნეირონისაგან შედგებიან ე. ი. ქერქამდის ორჯერ მაინც წყდებიან.

2. დიდი ტვინის ქერქის მიმღებლობითი ფუნქცია.

გალიზიანებათა გავლენა ტვინის ქერქის სხვადასხვა განყოფილებაზე. ადამიანი და აგრეთვე ყოველი უმაღლესი ხერხემალიანი ცხოველი გალიზიანებას უპასუხებს, რა მართო ზურგის ტვინის ას სხვა ქერქს კვეთს მდებარე ტვინის ნაწილების მოქმედებით, არამედ აგრეთვე დიდი ტვინის ქერქის მოქმედებით. ც. ნ. ს. ისეა აგებული, რომ თითოეული პერიფერიული გალიზიანება განაგრძელებს თავის გავლენას დიდი ტვინის ქერქზედაც. მაგრამ არსებობს ისეთი რეცეპტორებიც, რომელთა გალიზიანება საკუთრივ ქერქზე მოქმედებს. ასეთია სამხედველო და საყნოსავი რეცეპტორის გალიზიანება, შეიძლება აგრეთვე მცირე ინტენსიუობის სასმენი, საგემოვნო და კანის რეცეპტორების გალიზიანება. შესაფერისად ამ ხუთნაირი რეცეპტორებისა დიდი ტვინის ქერქში არსებობს ხუთი მიმღები ფარგალი. აღნიშნულ რეცეპტორთა გარდა დღეს მიჩნეულია აგრეთვე კუნთების, მყესების და სახსრების რეცეპტორების გამოცალკევებით არსებობა. მათი გალიზიანებათა მიმღებლობისათვის დიდი ტვინის ქერქში არსებობს განსაკუთრებული მიმღები ფარგალი.

1. მხედველობის მიმღები ფარგალი. მხედველობის ფარგალი დაიქვას კეფის წილს ზემოდან და უქანოდან და აგრეთვე თითოეული ჰემისფეროს მედი-ალური ზედაპირის (სურ. 51).

მუნიკის გამოკვლევით ძალზე და აგრეთვე ადამიანზე და მაი უნხე თითოეული ჰემისფეროს სამხედველო ფარგალი უკავშირდება ორივე თვალის ბაღურ გარსს. ბადური გარსის მეტიწილი უკავშირდება ჰემისფეროს მეორე მხარეს, მცირე წილი სახელობრ გარეთა გვერდითი ნაწილი კი იმავე მხარის ჰემისფეროს. გადაჯვარედინება წარმოებს სამხედველო ნერვის ხიაზმაში. დაბალი საფეხურის ძუძუმწოვარ ცხოველებზე და აგრეთვე ფრინველებზე, თევზებზე და ამფიბიებზე სამხედველო ნერვები გადაჯვარედინდება მთლიანად. ამიტომ ამ ცხოველებზე მარჯვენა



სურ. 51

სამხედველო (A) და სასმენი (B) მიმღები ფარგლის ტოპოგრაფია ძალზე სტინზე. ეს ფარგლები აღნიშნულია წერტილებით. რაც უფრო ხშირია წერტილები, მით უფრო ჩეტია შეფარდებულ ნაწილებში მიმღები ფუნქცია (ლუჩიანი).

თვალის ბადური გარსი მხოლოდ მეორე მხარის ჰემისფეროს უკავშირდება.

მაიმუნებს სამხედველო ფარგალი კეფის წილის ზედა ნაწილში აქვს მოქცეული. ცალმხრივი დანგრევა გამოიწვევს ორივე ბადური გარსის წილობრივ სიბრმავეს ერთსადიმავე მხარეზე.

ცხოველთა განვითარების კიბეზე სამხედველო ფარგალს პირველად ფრინველთა შორის ვხვდებით. მას უჭირავს ჰემისფეროთა ქერქი, რომელიც ვრცელდება ტვინის ფეხების წინ და ზემოთ და ტვინის პარაკუქს ჰუარავს (ე დ ი ნ გ ე რ ი).

2. სმენის მიმღები ფარგალი. სასმენი ფარგალი მდებარეობს საფეთქლის წილში (სურ. 51). მისი ერთ მხარეზე ამოქრას მეორე მხრის სიყრუე მოყვება.

ერთი ყურის დანგრევა ახლადშობილ ცხოველში მეორე მხარეზე სასმენი ფარგლის განვითარებლობას იწვევს.

3. გემოვნების მიმღები ფარგალი. გემოვნების ფარგალი ცხოველთა შორის მდებარეობს სილივის ღარის წინ სასმენ და კენტ-კანის ფარგალთა შუა და წილობრივ ვრცელდება თვით ამ ფარგლებზედაც (სურ. 52). ბეხტერევის აზრით, ეს ფარგალი უნდა მდებარეობდეს იქ, საიდანაც ყლაპვის და ღეჭვის მოძრაობა იწვევა.

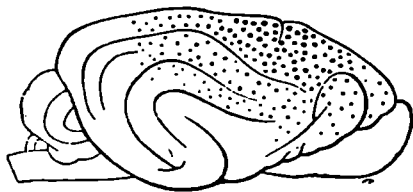
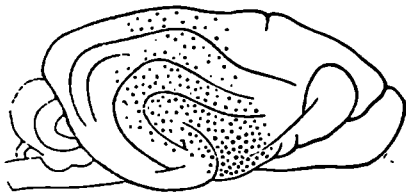
4. ყნოსვის მიმღები ფარგალი. საყნოსავი ფარგლის მდებარეობა ჯერ საბოლოოდ არაა გამორკვეული. ბეხტერევის გამოკვლევით იგი დაიჭერს იმ ხეულს, რომელიც ყნოსვის წილანის გაგრძელებას წარმოადგენს. ყნოსვის ფარგალს თავის ტვინის ქერქში პირველად რეპტილიებს შორის ვხვდებით (ე დ ი ნ გ ე რ ი).

5. კუნთ-კანის გაღიზიანებათა მიმღები ფარგლები. ეს ფარგლები მდებარეობენ დაბალი საფეხურის ძეძუმწოვარ ცხოველებში, როგორიცაა კატა-ძაღლი, ჯვარდინა ღარის გარშემო. აღამიანსა და მაიმუნებში კი როლანდის ღარის წინ და უკან. კანის მიმღები ფარგალი კატა-ძაღლში ჯვარდინა ღარის უკან მდებარეობს; აღამიანსა და მაიმუნში კი უმთავრესად როლანდის ღარის უკან, ე. ი. უკანა ცენტრალურ ხეულში; კენტის, მყესის და სახსრის გაღიზიანებათა მიმღები ფარგალიც კი კატა-ძაღლზე მდებარეობს უმთავრესად ჯვარდინა ღარის ფარგალში. აღამიანსა და მაიმუნში კი წინა ცენტრალურ ხეულში და უფრო ფართოდ — თხემის წილშია. ჩვეულებრივ ამ ფარგლებს კუნთ-კანის მიმღები ფარგლის სახელწოდებით განიხილავენ. მაგრამ შექველია, რომ ერთი და მეორე ფარგალიც ერთნაირეთისგან დამოუკიდებლად არსებობენ, თუმცა მნიშვნელოვნად გადადიან ერთნაირეთში (სურ. 52).

კუნთ-კანის მგრძნობიარე ორგანოდან აღმავალი ნერვული ბოქკოები გადაჯვარდინდებიან ტვინის სწორედ იმ ღონეზე, სადაც ისინი შედიან, მაშ., მიახწევენ მეორე მხარის ჰემისფეროს ქერქს. მაგრამ ერთი მცირე ნაწილი უსათუოდ მიაღწევს ქერქს გადაუჯვარდინებლივ.

მიმღები ფარგლების დაზიანება. დიდი ტვინის ქერქის მიმღები ფუნქცია მარტო იმაში არ გამოიხატება, რომ პერიფერიულ გაღიზიანებას მიმღებლობს. მისი მთავარი ფუნქცია მდგომარეობს ამ გაღიზიანებათა ანალიზში: გაღიზიანე-

ბათა შორის განსხვავების დადგენაში, თითოეული მათგანის დაყოფაში შემადგენელ ნაწილებად და შემდეგ გალიზიანებათა შეკავშირებაში ორგანიზმის მიზანშეწონილ მოქმედებასთან. ასეთი დახასიათება მიმღები ფარგლისა ეკუთვნის რუსეთის გამოჩენილ ფიზიოლოგს ივანე პავლოვს. იგი წარმოადგენს იმ მუშაობის შედეგს, რომელსაც პავლოვი აწარმოებდა მრავალი თანამშრომელის დახმარებით. რადგან გარეგან გალიზიანებათა ანალიზი შეადგენს მიმღები ფარგლის მთავარ ფუნქციას, ამიტომ პავლოვმა ამ ფარგლებს ანალიზატორი უწოდა. ამნაირად განარჩევენ შემდეგ ანალიზატორებს: მხედველობის, სმენის, ყნოსვის, გემოვნების, კანის (შებება, თერმული და მტკივნეული გალიზიანება) და მამოძრავებელს. უკანასკნელი სახელწოდება პროპრიოცეპტულ კუნთმყესის ანალიზატორს ეკუთვნის, ვინაიდან მას მოძრაობასთან აქვს კავშირი. პავლოვის ლაბორატორიაში ანალიზატორს უწოდებენ რეფლექსური რკალის მთელ ზემაველ მუხლს. ასე, მაგ., მხედველობის ანალიზატორს შეადგენს: ბადური გარსი, სამხედველო ნერვი, მისი გაგრძელება თავის ტვინში მხედველობის მიმღებ ფარგლამდე. მაგრამ რადგან ამ აპარატის მთავარი ფუნქცია — ანალიზური მოქმედება დამოკიდებულია დიდი ტენის ქერკზე, ამიტომ ხშირად ანალიზატორის სახელწოდებას მიაკუთვნებენ აღმაველი გზის ცენტრალურ ქერქულ ნაწილს, ე. ი. მიმღებ ფარგალს. ეს ტერმინი პავლოვმა შემოიღო იმ დროს, როდესაც მისთვის ცნობილი იყო მიმღები ფარგლის მიმართ მხოლოდ ანალიზის ფუნქცია. მაგრამ ამ უკანასკნელ წლებში (1923) პავლოვი მიაკუთვნებს მიმღებ ფარგლებს აგრეთვე სინთეზის ფუნქციას, როგორც ამას დაჟინებით მოითხოვდა ბენტერევი, ამიტომ ანალიზატორის სახელწოდება აღარ შეეფერება ქერკის მიმღებ ფარგლებს.



სურ. 52

გემოვნების (C) და კუნთ-კანის (D) მიმღებ ფარგალი ძალის ტვინში. წერტილები აღნიშნავენ შეუარავებელ ადგილებს. იქ, სადაც წერტილები ხშირია, მიმღები ფუნქცია მეტი (ლუჩიანო).

მიმღები ფარგლის აჯანყებადობა. ამ ბოლო დრომდის გაბატონებული იყო ის აზრი, რომ მიმღები ფარგლის გალიზიანება გარეგან ეფექტს არ იწვევს. აქედან ისეთი დასკვნა იყო გამოყვანილი, რომ ვითომ მიმღები ფარგალი გარეშე განსაზღვრული მამოძრავებელი ადგილებისა (იხ. ქვემოთ ამის შესახებ) აუგ-ი. ბერიტაშვილი

ზნებელ რამეს წარმოადგენდეს. მაგრამ ამ ბოლო დროს გამოქვეყნებული იყო ისეთი ფაქტები, რომლებიც ცხადლივ უჩვენებს მიმღები ფარგლის აგზნებადობას. მაგ., გრეი ბროუნმა უმაღლეს მაიმუნებზე გვაჩვენა, რომ უკანა ცენტრალური ხეულის გალიზიანება, რომელიც თავის-თავად ეფექტს არ იძლევა და ამიტომ მიჩნეული იყო როგორც აუგზნებელი, გამოიწვევს მნიშვნელოვან მამოძრავებელ ეფექტს, თუ წინასწარ გაგალიზიანეთ მამოძრავებელი წერტილი წინა ცენტრალურ ხეულში და მით აქ აგზნებადობა ავამაღლებთ. აქ რომ თითების მოხრის წერტილი გალიზიანდეს, მაღე მის შემდეგ უკანა ცენტრალური ხეულის გალიზიანებაც გამოიწვევს თითების მოხრას. ამნაირად, ქერქის მიმღები ფარგალიც აგზნებადობას არაა მოკლებული. უნდა ვიფიქროთ, რომ ქერქის მიმღები ფარგალი არ უკავშირდება განსაზღვრულ მამოძრავებელ წერტილებს მკვიდრი თანშობილი გზებით. გაჩენის პირველ დღეებში რომელიმე მამოძრავებელი რეაქციის გამოწვევა დამოკიდებულია, ჯერ ერთი, ამ წერტილების აგზნებადობაზე, მეორე, მის სიახლოვეზე აგზნებულ მიმღებ ფარგალთან. ამათ შორის განსაზღვრული გზების შექმნა მხოლოდ ინდივიდუური გამოცდილების საქმეა, ხოლო თუ ქერქის პირდაპირი გალიზიანებით აღმოჩნდება, რომ მიმღები ფარგალი აუგზნებელია, ამის მიზეზი ქერქში აგზნებადობის დაცემა უნდა იყოს და არა საერთოდ ქერქის აუგზნებლობა. ყველა ამგვარი ცდა ხომ ახდომილ ტვინზე წარმოებს, როდესაც გარსები მოშორებულია, ტვინში სისხლია ჩანთხეული, იგი გაცივებულია, ცოტად თუ ბევრად მექანიკურადაც არის დაზიანებული, ცოტად თუ ბევრად ნარკოზული ნივთიერების გავლენას განიცდის. ყველა ეს პირობა ამცირებენ ქერქის აგზნებადობას და მოქმედებას და მით უაღრესად ასუსტებენ ქერქის ინდივიდუარ კავშირებს საერთოდ მიმღებ ფარგალსა და მამოძრავებელ წერტილებს შორის. სწორედ ამიტომ მიმღები ფარგლის გალიზიანება, თუნდაც რომ იწვევდეს აგზნებას, არ იქნებოდა იმდენად მძლავრი, რომ მამოძრავებელი წერტილი აეშორებოდა და მით პერიფერიაზე მოძრაობა გამოეწვია.

3. დიდი ტვინის ძირის მოძრაობითი ფუნქცია.

ქერქის მოძრაობითი ფარგლები. თითოეული ქერქული მოძრაობა იწვევს გარეგანი გალიზიანების მიერ ქერქის მიმღები ფარგლის საშუალებით. ითუ ძალის შესწავლეს წინა თათის მოცემა რომელიმე გამოთქმული სიტყვის საპასუხოდ. მაშინ სასმენი ფარგლის მოშორებისას აღნიშნული დასწავლილი მოძრაობა საბოლოოდ ისპობა. მაგრამ ქერქულ მოძრაობათა წარმოებაში მონაწილეობს არა მარტო მიმღები ფარგალი, არამედ ქერქის სხვა ხასიათის ნაწილებიც. თითოეულ მიმღებ ფარგალში არსებობს ერთგვარი დიფერენცირებული ადგილები, რომელთა საშუალებით ყველა ქერქული მოძრაობა და სეკრეცია წარმოებს. მიმღები ფარგლიდან აგზნება ისე არ შეიძლება გავრცელდეს ქერქს გარეშე მდებარე ცენტრებიდან, რომ ეს ქერქული ადგილები არ გაიაროს. ეს ადგილები ნიშანდობლივად ირჩევიან სხვა ნაწილებიდან: თავის ქალას ახდა და ტვინის გამოჩენა არ უსპობს ამ ადგილებს აგზნების უნარს. ამიტომ მათი ხელოვნური გალიზიანება იწვევს სრულიად განსაზღვრულ ეფექტს, როგორც შეფერვა ადებულ მიმღებ ფარგალს. ყველა ფარგალში არსებობს ასეთი დიფერენცირებული

ადგილები. თითოეული მიმღები ფარგლის საპასუხო ადგილებიდან სწორედ ისეთი მოძრაობა და სეკრეცია იწვევა, როპელიც ჩვეულებრივ შეფარდებული პერიფერიული რეცეპტორის გალიზიანების საპასუხოდ იწვევა. ასეთი სრულიად დიფერენცირებული ადგილები მხოლოდ ძუძუმწოვარ ცხოველებს აქვთ. ფრინველებზე მათი არსებობა საეკოდ არის მიჩნეული.

დამტკიცებული იყო, რომ მაიმუნებზე მოძრაობითი საპასუხო ადგილები უმათერესად წინა ცენტრალურ ხვეულში და თვით როლანდის ღარის სიღრმეში მდებარეობენ, რომ ისინი სრულიად არ არსებობენ უკანა ცენტრალურ ხვეულში. ადამიანებზე ამგვარა ცდები იყო გაკეთებული პირველად ფერიეს, ბიფორის და ჰორსლეის მიერ (1890), შემდეგ ბეტერევის (1899) და სხვების მიერ. ამ ცდებს აყენებენ ტენზე ქირურგიული ოპერაციის დროს. ამ ცდებით იყო დადგენილი სრული ერთგვარობა ადამიანისა და უმაღლესი მაიმუნების ქერქელ მამოძრავებელ ადგილთა ლოკალიზაციის მიმართ. მაგრამ ამავე დროს ყველა მეცნიერის მიერ იყო აღნიშნული, რომ ასეთი ადგილები გაფანტულია ჰემისფეროთა ყველა ნაწილში, ე. ი. ისინი მოიპოვებიან ყველა მიმღებ ფარგლებში.

1. სამხედველო ფარგალში არსებობს ისეთი მამოძრავებელი ადგილები, საიდანაც გალიზიანება თვალისა და თავის მოძრაობას გამოიწვევს. როდესაც იგი ღიზიანდება მთავრენა ჰემისფეროში, მაშინ თვალი და თავი მიბრუნდება მარცხენა მხარეს, თითქოს მარცხენა თვალი სინათლის ტალღებით ღიზიანდებოდეს (სურ. 53).

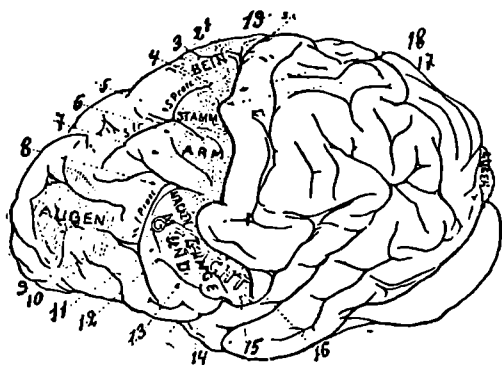
2. სასმენ ფარგალშიაც არის ისეთი მამოძრავებელი ადგილები, რომელთა გალიზიანება გამოიწვევს ყურების მოძრაობას და აგრეთვე თავისა და თვლებისას. აქაც ამ ადგილების მარჯვენა ჰემისფეროში გალიზიანება გამოიწვევს იმნაირ მოძრაობას, თითქოს ბერით ღიზიანდებოდეს მარცხენა ყური (სურ. 53).

3. გემოვნების ფარგალში და მის მახლობლად მოიპოვება აგრეთვე მამოძრავებელი წერტილები, საიდანაც გამოიწვევა ღებვა, ყლაპვა, ტუჩების მოძრაობა, და აგრეთვე ნერწყვის და კუქის წველის სეკრეცია (სურ. 53).

4. ყნოსვის ფარგალშიაც არსებობს მამოძრავებელი წერტილები, საიდანაც ნესტოების მოძრაობა გამოიწვევა, მაგ., შევწროვება, როგორც ეს უსიამოვნო სუნის მიღებისას ხდება (სურ. 53).

5. მეტად ვრცელია მამოძრავებელი ადგილი კუნთისა და კანის მიმღებ ფარგალში. აქ არის საკუთარი ადგილი წინა კიდურთა მოძრაობისათვის, საკუთარი უკანა კიდურთათვის. აგრეთვე არსებობს თავისთვის, კისრისთვის, ტანისთვის, კულისთვის. ეს მამოძრავებელი ადგილები უმაღლესს ცხოველებში, როგორც ძაღლი და კატა, მდებარეობენ ჯვარედინა ღარის ორივე მხარეზე; მაიმუნ ბსა და ადამიანში კი—მხოლოდ როლანდის ღარის წინ, ე. ი. წინა ცენტრალურ ხვეულში. ამის გარდა თითოეულ ჰემისფეროში მოიპოვება ისეთი წერტილი, საიდანაც გამოიწვევა მხოლოდ აღებული ფეხის მოხრა და კიდევ ისეთი წერტილიც, რომელიც იძლევა მხოლოდ იმავე ფეხის გაშლას (შერინგტონი და ჰერინგი). მაგრამ, ჩვეულებრივ კატა-ძაღლზე ერთი წერტილიდან გამოწვეული აღებული ფეხის მოძრაობა არ წარმოადგენს სრულიად განცალკევებულ

აქტს ერთდროულად მოძრაობს აგრეთვე სხვა ფეხებიც. მაგ., თუ ალებული წინა ფეხი იხრება, მერე წინა ფეხი იშლება. უკანა ფეხებიდან, პირიქით, იმავე მხარეს გაიშლება, მერე კი იხრება. ერთი სიტყვით, ფეხთა მოძრაობა წარმოადგენს სწორედ ისეთ სურათს, როგორც ეს სიარულის დროს არის. როდესაც გაშლის და მოხრის წერტილები ახლოს მდებარეობენ, მაშინ მათ შუა გაღიზიანება იწვევს ისეთ ფაზურ მოძრაობას, როგორც სიარულის დროს ხდება. მაგრამ შეიძლება აგრეთვე ვნაოვით ისეთი წერტილი, საიდანაც ორივე თანამოსახელე ფეხი გაიშლება (ბერიტაშვილი).



სურ. 53

ორანგუტანგის ქერქული მამოძრავებელი ნაწილები. გარეთა მხარე მარცხენა ჰემისფეროსი. S. c. — ცენტრალური ღარი; Augen — თვალები; Bein — ფეხი; Arm — ხელი; Stamm — ტანი; Gesicht — სახე; Nacken — კისერი; Mund — პირი; Zunge — ენა. 1 — ფეხის თითების მამოძრავებელი წერტილი; 2 — ტერფისა; 3 — მუხლისა; 4 — ბარძაყისა; 5 — მხარისა; 6 — იდაყვისა; 7 — ხელისა; 8 — ხელის თითებისა; 9 — ყურისა; 10 — ქუთუთოებისა; 11 — ცხვირისა; 12 — ყბების მოკუმვა; 13 — პირის გაღება; 14 — მბეჭრავი იოგებისა; 15 — ღეჭვა; 16 — ცენტრალური ღარი; 17 — გულმკერდისა; 18 — მუცლისა; 19 — უკანა გასავალი (გრეინგტონი და შერინგტონი).

ყველა აღნიშნული მამოძრავებელი წერტილის ამოქრით მაშინვე ისპობა შეფარდებული ქერქული მოძრაობა. მაგრამ ეს საბოლოოდ არ ხდება. ადამიანის მსგავს მაიმუნებშიაც კი რამდენიმე თვის შემდეგ, სათანადო ქერქული მოძრაობა აღსდგება. მაგალითად, მარცხენა ჰემისფეროდან რომ ამოეცალათ მარჯვენა ხელის მამოძრავებელი ადგილები, $4\frac{1}{2}$ თვის შემდეგ მარჯვენა ხელის ნებითი მოძრაობა მთლიანად აღსდგება. ეს აღდგენა არაა დამოკიდებული ამოქრული ადგილის განახლებაზე, ე. ი. რეგენერაციაზე (გრეინგტონი და შერინგტონი). იგი უნდა იყოს დამოკიდებული ახალი მამოძრავებელი წერტილების გაჩენაზე დიდი ტვინის დანარჩენ ქერქში, ისე როგორც ამოქრული წერტილები განვითარდნ წარსული ემბრიონალური განვითარების პერიოდში.

ქერქულ მოძრაობათა საერთო დახასიათება. თითოეული ქერქული მოძრაობა არსებითად არაფრით განირჩევა თანშობილი მოძრაობისგან. თუ მათ-რახის დანახვაზე ძალის ინდივიდუალ მოპოვებულ, ე. ი. ქერქულ მოძრაობას აწარმოებს: ღებება უკანა ფეხებზე და ამავე დროს მოხრის წინა ფეხებს, მაშინ იგი ასრულებს გაშლის და მოხრის ისეთსავე კოორდინაციულ აქტს, როგორიც არის გაშლის და მოხრის თანშობილი რეფლექსი. ან კიდევ, თუ ხმაურობაზე ნორმალური ძალის თავს გაიქნევს, ყურებს შეანძრევს და მიაბრუნებს თავს ხმაურობის მიმართულებით, ყველა ეს ქერქული მოძრაობა ისეთსავე კოორდინაციულ აქტებს წარმოადგენენ, როგორსაც ვაძლევენ ძლიერ ხმაურობაზე დეცერებრივებული ძალები. ცხადია, ქერქულ და არაქერქულ მოძრაობათა კოორდინაცია ერთიდაიგივე უნდა იყოს.

შერინგტონის და ჰერინგის მიერ დამტკიცებული იყო, რომ ქერქის მოძრაობითი წერტილების გაღიზიანებით გამოწვეული გაშლის მოძრაობის დროს გამშლელები იკუმშებიან, მომხრელები კი შეკავდებიან; მოხრის დროს კიდევ, პირიქით, მომხრელები იკუმშებიან, გამშლელები კი შეკავდებიან. ამნაირად აღნიშნული ქერქული მოძრაობის დროს კუნთები განიცდიან რეციპროკულ ინერვაციას, როგორც თანშობილი რეფლექსური მოძრაობის დროს პერიფერიული გაღიზიანების საპასუხოდ. აგრეთვე ეკრეთწოდებული ნებელობითი მოძრაობის დროს, როგორიცაა ხელის ნებითად მოხრა და გაშლა, კუნთები რეციპროკულ ინერვაციას განიცდიან.

ქერქულ მოძრაობათა კოორდინაცია წარმოებს თითონ ქერქში კი არა, არამედ ქერქს ქვეშ. ქერქი რომ მოვაშოროთ განსაზღვრულ ალაგას და შემდეგ გავაღიზიანოთ მის ქვეშ არსებული ნივთიერება, მაშინაც გამოიწვევა კოორდინაციული მოძრაობა და მასთან სწორედ ის მოქრობა, რომელიც ამოკრილ ქერქიდან იწვევოდა (ჰერინგი და შერინგტონი). ცხადია, მოძრაობათა კოორდინაცია ერთიდაიგივეა ქერქისა და ქერქს ქვეშა ნივთიერების გაღიზიანების გამო. უეჭველია, ამ მოძრაობათა საკოორდინაციო აპარატებიც ერთიდაიგივე უნდა იყოს.

ქერქის მოძრაობითი ადგილებსა და საკოორდინაციო აპარატთა შორის ნერვული კავშირის შესახებ. საგულისხმოა, რომ ორივე გამტარი სისტემის — პირამიდულისა და მგრძნობიარეს მდებარეობა ერთიდაიგივეა. არი-ენს კაპერისის გამოკვლევით ყველა უმდაბლეს ხერხემლიან ძუძუმწოვრებში ორივე სისტემა უკანა სეგმენტით გაივლის. მხოლოდ უმაღლეს ძუძუმწოვრებში ქერქის ჩამავალი სისტემის მდებარეობა განიცდის ერთგვარ მეორად ცვლილებას.

ყველა ნერვული გზები, რომელნიც ქერქს და საკოორდინაციო აპარატებს უკავშირებენ ერთიმეორეს — თანშობილია. ცნობილია, რომ ზოგიერთ ცხოველში ქერქის და ყველა მის საკოორდინაციო აპარატთან ანატომიური კავშირის განვითარება მთავრდება გაჩენამდე. მაგ., ძოხა, ცხენი, ვირი ჩნდება კარგად განვითარებული მგრძნობიარე და მაშობრავებელი ორგანოებით. ეს ცხოველები გაჩენისთანავე გვაძლევენ იმ ქერქულ საორიენტაციო რეფლექსებს, რომლებიც მოზარდილებს ახასიათებს. ამ ცხოველებში ქერქის მოძრაობითი ადგილების გაღიზიან-

ნება აგრეთვე გაჩენის პირველ დღებშივე იძლევა შეფარდებულ მოძრაობას (თაბ-
ხნი შვილი, ბეხტერევი); სხვა ცხოველებში ქერქის და მისი კავშირების გან-
ვითარება სრულდება გაჩენის შემდეგ: ამიტომაც ქერქული მოძრაობა გაჩენისას
არ წარმოებს. მაგრამ აქაც ქერქის მოძრაობითი ადგილები აგზნებადობას აბსო-
ლუტურად არაა მოკლებული. დაბადების პირველ დღეებშივე ამ ცხოველთა ქერქის
ხელოვნური გაღიზიანებაც ცოტაოდენ მოძრაობას იწვევს. მაშ., ამ ცხოველების
მიმართაც შეიძლება ითქვას, რომ მათ ქერქსა და საკოორდინაციო აპარატს შორის
მკვიდრი კავშირი დაპოკიდებულია ნერვული სისტემის თანშობილ ორგანიზა-
ციასზე. ამნაირად, ქერქის მოძრაობითი ადგილებსა და საკოორ-
დინაციო აპარატთა შორის ანატომიური კავშირი ყველა
ცხოველზე თანშობილი უნდა იყოს და არა ინდივიდურად
მოპოვებული.

მოძრაობითი ადგილთა აგზნება. ამ ადგილთა აგზნებას იწვევს ყოველივე
გაღიზიანება, რომელიც საზოგადოდ ცოცხალ ქსოვილს აღიზიანებს, მაგ., მექა-
ნიკური გაღიზიანება, როგორიცაა წნევა და შეხება; ელექტრული, როგორცაა
გალვანური და ინდუქციური დენი; ქიმიური, როგორც კრეატინი და სხვ. თი-
თოეული აგზნების იმპულსი უნდა მიმდინარეობდეს სწორედ იმავე სისწრაფით,
რაც საზოგადოდ ცენტრალური ნერვული სისტემის მიმართ იყო დამტკიცებული;
და, რასაკვირველია, ქერქის აგზნების ბუნება რითმულია, როგორც საზოგადოდ
ცოცხალი ქსოვილის აგზნებისა. ეს ცხადად ჩანს იმნაირ ცდიდან, სადაც ქერქი
ღიზიანდება ტეტანუსური გაღიზიანებით და ეინთოპოზიის გალვანომეტრით
კი იწერება ამით გამოწვეული კუნთის ელექტრული ეფექტი; აგზნების ბიო-
ელექტროდენის რითმი სწორედ ისე იცვლება გაღიზიანების სიხშირე-ინტენსი-
ვობის მიხედვით, როგორც ეს რუფლექსის მიმართ, აყო აღნიშნული. ეს, რასა-
კვირველია, შეუქლებელი აქნებოდა; რომ ქერქის აგზნება რითმული ბუნებისა
არ ყოფილიყო.

აგზნების გამტარებლობა დიდი ტვინის ქერქში. დიდი ტვინის ქერქში
აგზნება გატარდება ისეთივე სისწრაფით, როგორც საზოგადოდ ცენტრალურ
ნერვულ სისტემაში. ეს სისწრაფე დაახლოებით ისეთივეა, როგორც ნერვულ
ბოქკოებში, ე. ი. უდრის 80 მეტრამდის სეკუნდში. დიდი ტვინის ქერქის მამო-
ძრავებელი ადგილების გაღიზიანებით მიღებული პერიფერიული კუნთოვანი რეაქ-
ციის ფარული პერიოდი თითქმის მთლიანად შეუფარდდება იმ ნერვული გზის
მანძილს, რომელიც ქერქულ აგზნებამ უნდა გაიაროს. სპეციალური ცდებით
დამტკიცებული იყო, რომ ეს დრო შეიძლება 1—2 სიგმით აღემატებოდეს იმას,
რაც უნდა ხმარდებოდეს საკუთრივ ქერქული აგზნების გატარებას პირამიდული
გზებით, მერე: საკოორდინაციო და მამოძრავებელი ნერვით კუნთამდე. მაგრამ
ეს 1—2 სიგმა დრო შეიძლება ხმარდებოდეს თვითონ ქერქის აგზნებსა და ქერქის
სუბსტრატში აგზნების გავრცელებას, ვიდრე იგი პირამიდულ უჯრედებს მიაღ-
წევდეს. აგრეთვე როდესაც აგზნება ვრცელდება მიმღებ ფარგლიდან მამოძრა-
ვებელ ადგილებსკენ. რომელიმე რეცეპტორის გაღიზიანების საპასუხოდ ეს
გავრცელება წარმოებს ისეთივე დიდი სისწრაფით, როგორც ჩვეულებრივ ნერ-
ვულ ბოქკოებში. მაგ., კატას რომ კანი გაუღიზიანოთ კიდურზე, უკანასკნელი

მოგვეცემს ისეთ ქერქულ რეაქციას, რომლის ფარული პერიოდი თითქმის მთლიანად შეუფარდდება იმ დროს, რაც უნდა ხმარდებოდეს აგზნების გატარებას კანთან ქერქამდის და ქერქიდან კუნთამდის. სულ ქერქზე მოდის ორი სიგმა დრო, რაც შეიძლება უნდებოდეს აგზნების გატარებას ქერქის ზეეულში, ვიდრე პირამიდულ უჯრედებს მიაღწევდეს (ბერიტაშვილი).

ქერქში აგზნებადობის მომატება გალიზიანების საპასუხოდ. ეს თვისება ქერქს უფრო დიდი ხარისხით აქვს, ვიდრე ც. ნ. ს-ის სხვა განყოფილებებს. გალიზიანების შემდეგ აგზნებადობის მომატება უფრო დიდხანს გასტანს: მთელი მინუტობით და საათობით. ამ აგზნებადობის მომატებას დიდი მნიშვნელობა აქვს ქერქის რეაქციების ცვალებადობაში. საგულისხმოა, რომ ქერქის მამოძრავებელ ადგილთა გალიზიანება თითო ინდუქციის კვეთებით ეფექტს არ იძლევა. იგი ყოველთვის სუბინიშალურია. მაშ., ტეტანუსური გალიზიანების ეფექტი მუდამ სუბაციის შედეგია, ე. ი. აგზნებადობის მომატებისა თითოეული სუბინიშალური გალიზიანების საპასუხოდ.

ქერქის აგზნებადობის ცვალებადობა ზოგიერთი ქიმიური ნივთიერების გავლენით. ზოგიერთი ქიმიური ნივთიერება არამც თუ ქერქში აგზნებას გამოიწვევს, არამედ აგრეთვე მის აგზნებადობას მატებს, ან კიდევ აკლებს. განსაკუთრებით დიდი თეორიული მნიშვნელობა აქვს სტრიქნინის გავლენას. ეს შხაძი რომ წაუსვას განსაზღვრულ მამოძრავებელ ადგილს, მაგ., წინა ფეხის მარცხენა ჰემისფეროს, შემდეგ ფუნქციურ ცვლილებას მივიღებთ: 1. აგზნებადობა მოშხაბულ ადგილას ძლიერ მატულობს. 2. წინა მარჯვენა ფეხი იძლევა რითმულ მოძრაობას რამდენიმე მინუტის განმავლობაში; თითოეული მოძრაობა სწრაფად მიმდინარეობს, სეკუნდზე ნაკლებ დროში. ეს მოძრაობა წარმოადგენს სრულიად კოორდინაციულ მოხრას: ერთი კუნთების ჯგუფი სწრაფად აიგზნება, მეორე კი ისევე სწრაფად შეკავდება. ხშირად ამავე დროს რითმულად მოძრაობს აგრეთვე წინა მარცხენა ფეხი, ხოლო ეს მოძრაობა წარმოადგენს სრულიად კოორდინაციულ გაშლას. 3. მეტად მატულობს აგრეთვე მთელი მარჯვენა ფეხის მგრძნობიარობა პერიფერიული გალიზიანების მიმართ: კანის ან ნერვის ისეთი სუსტი გალიზიანება, რომელიც მოწამლვამდის მოძრაობას არ იწვევდა, ახლა მძლავრ ეფექტს იძლევა. 4. ამასთან მატულობს აგზნებადობა მოუშხაბელ ქერქშიაც და თითქმის ყველგან მთელ ორგანიზმში. მაგრამ, რაც მეტად საგულისხმოა, ყოველივე გალიზიანება გამოიწვევს სხვათა შორის იმ ეფექტსაც, რომელიც მოწამლული ქერქის აგზნებას შეეფარდება. ამასთან, თუ გალიზიანება სუსტია, მაშინ იგი მხოლოდ ამ ეფექტს იძლევა (ბერიტაშვილი). აქედან ცხადია, რომ როდესაც დიდი ტვინის ქერქის რომელიმე მამოძრავებელ ადგილში აგზნებადობა მეტისმეტად მომატებულია, მაშინ იგი მოქმედებაში მოდის როგორც მისივე პირდაპირი ან შეუფარდებელი გარეგანი რეცეპტორის გალიზიანებით, ისე ყველა პერიფერიული გალიზიანებით. მაშასადამე, მრავალი გალიზიანება, რომელიც მოწამლვამდის მამოძრავებელ ეფექტს არ იწვევდა, ახლა სრულიად საკმარისი გამოდის ირადიაციის წყალობით მოწამლული ალაგის ასაგზნებად და აქედან ეფექტის გამოსაწვევად.

საკითხი შეკავების პროცესის შესახებ დიდი ტვინის ქერქში. ჩვენ აღენიშნეთ, რომ დიდი ტვინის ქერქიდან გამოწვეული კოორდინაციული მოძრაობის დროს რეცეპტორული შეკავება ქერქში არ წარმოიშვება. ეს შეკავება წარმოიშვება ქერქის გარეშე ზურგის და თავის ტვინის საკოორდინაციო აპარატებში. ცნობილია, რომ დიდი ტვინის ქერქს ქვეშა თეთრი ნივთიერების გაღიზიანებით იწვევა. ისეთივე რეცეპტორული ინერვაცია, როგორც თვითონ ქერქისა. ჯერ არავის დაუმტკიცებია შეკავების კერის აღმოცენება დიდი ტვინის ქერქში. შეკავება როგორც ერთი რამ თავისებური პროცესი წარმოიშვება მხოლოდ საკოორდინაციო მექანიზმებში, რომლებიც საზოგადოდ ქერქის გარეშე არსებობენ: შეკავების ბიოლოგიური მნიშვნელობა, როგორც ჩვენ უკვე აღვნიშნეთ, მასში მდგომარეობს, რომ მისი საშუალებით შესაძლებელი ხდება მამოძრავებელ ორგანოების ფუნქციონალური პრობლემის, ე. ი. მათი კუნთების ანტაგონისტური მონაწილეობის განხორციელება. მართალია, როგორც ფიზიოლოგთა, ისე ფსიქოლოგთა შორის დღესაც არსებობს ისეთი აზრი, რომ ვითომ დიდ ტვინსაც აქვს შემკავებელი ფუნქცია, მაგრამ ამ ჰიპოთეზის მთავარი მიზეზი ის არის, რომ აქნობამდის ფაქტური მასალა არ იყო სათანადოდ შესწავლილი.

4. ზოგადი ცნება ინდივიდუალური რეფლექსების შესახებ და მეთოდოლოგია.

ზოგადი ცნება ინდივიდუალურად მოპოვებული რეფლექსის შესახებ. დიდი ტვინის მთავარ ფუნქციას ეკუთვნის ინდივიდუალურად მოპოვებული რეფლექსური მოქმედება. ამის შედეგს წარმოადგენს ყველა ჩვეული მოძრაობა და ჩვეული სეკრეცია. ადამიანი თუ ცხოველი თითოეულ ამნაირ მოქმედებას იძლევა გაღიზიანების საპასუხოდ მხოლოდ იმიტომ, რომ ოდესღაც ეს მოქმედება და გაღიზიანება ან ერთად, ან სწრაფად ზედიზედ წარმოებდა. ცხენი უმატებს ნაბიჯს, როდესაც მოქნეულ მათრახს ხედავს. ადამიანს პირში ნერწყვი მოსდის, როდესაც ნაცნობ საკმელს დაინახავს. როგორც ერთს, ისე მეორე მოქმედებას პირდაპირი თანშობილი დამოკიდებულება არ აქვს მის გამომწვევ გაღიზიანებასთან. მათრახის დანახვაზე ცხენი ნაბიჯს უმატებს, იმიტომ რომ ოდესღაც მოქნეულ მათრახის დანახვას მოჰყვა მათრახის დარტყმა, რამაც სიარული მოამატებინა. ამის შემდეგ მათრახის დანახვა დაუკავშირდა ლოკომოციის აჩქარებას. ნაცნობი საკმლის დანახვაზე ნერწყვი მოგვდის, იმიტომ რომ როდესაც საკმელი პირში შედის, იგი ნერწყვს იწვევს, და ამის შემდეგ ამ საკმლის დანახვა ნერწყვის გამოდენას უკავშირდება. ეს მოვლენა თავის-თავად კარგად ცნობილია ცხოველებში. მაგრამ მისი ლაბორატორიული გამოკვლევა სულ ახალი საქმეა. ამ საკითხს უკავშირდება დიდი ტვინის მთავარი პრობლემა: გამოაშკარავება იმ კანონზომიერებათა, რომელთა თანახმად დიდი ტვინის ქერქის ინდივიდუალურად მოპოვებული რეფლექსური მოქმედება წარმოებს.

სისტემატიური გამოკვლევა ფიზიოლოგიური პროცესებისა დიდი ტვინის ქერქში ნორმალურ ცხოველებზე დაწყებული იყო ი. პავლოვის ხელმძღვანელობით. პირველი სისტემატიური შრომა ეკუთვნის მის მოწაფეს ტოლოჩინოვს; იგი 1902 წელს გამოქვეყნდა. მას მოჰყვა ზედიზედ მრავალი შრომა თვითონ პავლოვისა და მის მრავალ მოწაფეთა. სულ ათიორე წლის განმავლობაში მათ შექმნეს მთელი მოძღვრება ამ რთული ნერვული მოქმედების შესახებ. პავლოვს კვალდაკვალ მისდევდა ბეხტერევი, აგრეთვე რუსეთის ცნობილი მეცნიერი. მასაც ჰყავდა ბევრი მოწაფე ამ ფრიად საგულისხმო დარ-

გის შესასწავლად. პირველი გამოკვლევა ამ მიმართულებით ბეხტერევის მიერ 1907 წელს იყო შესრულებული.

პავლოვის ლაბორატორიაში ინდივიდური მოქმედება შეისწავლებოდა ინდივიდურად მოპოვებული სანერწყვო რეფლექსების საშუალებით, ბეხტერევისაში კი კიდევ მოქარაობითი რეფლექსების საშუალებით როგორც ცხოველებზე, ისე ადამიანზედაც. ამ ბოლო დროს ინდივიდურ მოქმედებას სწავლობენ აგრეთვე რუსეთის მრავალ ფიზიოლოგიურ ლაბორატორიაში, სადაც მუშაობას ხელმძღვანელობენ პავლოვის და ბეხტერევის ყოფილი მოწაფენი.

პავლოვის და ბეხტერევის რეფლექსოლოგიური სკოლების მიმართულება. ეს სკოლები აწარმოებენ არა მარტო ინდივიდურ რეფლექსების სისტემატიურ შესწავლას. ამასთან ერთად პავლოვის და ბეხტერევის მთავარ ამოცანას შეადგენდა აგრეთვე ყველა ინდივიდური მოვლენის თეორიული გაშუქება. თეორიულ შეხედულებათა განვითარებამ განიცადა ორი პერიოდი: პირველი პერიოდი იყო მაშინ, როდესაც თვითონ პავლოვი და მისი მოწაფენი განმარტავდნენ ინდივიდურ მოვლენებს, ცენტრალური ნერვული სისტემის მოქმედებას ცნობილ ფიზიოლოგიურ კანონთა თვალსაზრისით. ეს თავდაპირველი პერიოდი ხანმოკლე იყო — 1902-დან 1907 წლამდე. პავლოვი მუშაობის ამ პერიოდში ინდივიდურ რეფლექსურ მოქმედებას არ განარჩევდა თანშობილიდან. მისი აზრით, ორივე მოქმედების კანონზომიერებანი ერთიდაიგივე უნდა ყოფილიყო. ფაქტიურად კი ინდივიდური რეფლექსური მოვლენები დამახასიათებლად ირჩევიან თანშობილიდან. ამას კარგად ატყობდნენ როგორც პავლოვი, ისე მისი მოწაფენი. მაგრამ ამ თავისებურ კანონზომიერებათა გამოსაყვანად იმ დროს არ არსებობდა სათანადო საფუძველი. ინდივიდური მოვლენების შესწავლა დაიწყო მაშინ, როდესაც ჯერ არ არსებობდა შეკრინგტონის, გრეიმ ბროუნის, მაგნუსის და სხვების ფუნდამენტალური გამოკვლევები ც. ნ. ს-ის თანშობილი მოქმედების შესახებ, ცხადია, იმ დროს პავლოვი ვერ იპოვიდა ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგად ფიზიოლოგიაში ისეთ დებულებებს, რომლითაც მას შეეძლო ესარგებლა ინდივიდურ მოვლენათა ანალიზის დროს და დაედგინა მათი შესაფერი სპეციფიკური კანონზომიერებანი. ამიტომ თავდაპირველი მიმართულება თანდათანობით მიტოვებული იყო. 1908 წლიდან უკვე იწყებს გაბატონებას ახალი მიმართულება, მუშაობის ახალი პერიოდი. ამ დროიდან თითოეული რთული ინდივიდური მოვლენის ასახსნელად მუშავდებოდა სპეციალური ჰიპოთეტური წარმოდგენა თითქმის სავსებით დამოუკიდებლად ზოგად ფიზიოლოგიისაგან. ამიტომ წამოყენებული იყო მოქმედების ისეთი თავისებური კანონები, რომლებიც არამც თუ არ ეფუძნებიან ცენტრალური ნერვული სისტემის ცნობილ კანონებს, არამედ, პირიქით, სასებით ეწინააღმდეგებიან მათ.

მთავარი ჰიპოთეზები ინდივიდური რეფლექსების მოქმედების შესახებ შექმნილი იყო პავლოვის მიერ 1907 წლიდან 1910 წლამდე. არ შეიძლება უარყოფით, რომ იმ დროს მხოლოდ ასეთი ჰიპოთეზების საშუალებით შეიძლებოდა ინდივიდურ მოვლენათა სისტემატიზაცია და ახსნა-განმარტება. მაგრამ ეს ჰიპოთეზები დღემდის გაბატონებულია პავლოვის და ბეხტერევის სკოლებში, მიუხედავად იმისა, რომ დღეს ც. ნ. ს-ის ზოგადი ფიზიოლოგია სულ სხვა

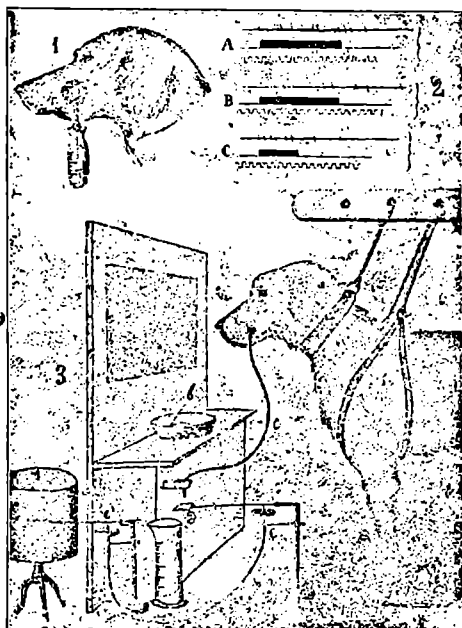
მდგომარეობაშია. ამ უკანასკნელი 20 — 25 წლის განმავლობაში ზოგადი ფიზიოლოგია ვითარდებოდა სწრაფი ნაბიჯით. ახლა მან უკვე მიაღწია იმ დონეს, რომ შეუძლებელი არაა ინდივიდუალური მოქმედების სპეციალური კანონები ცნობილ ფიზიოლოგიურ კანონებს ემყარებოდეს, მათ შეიცავდეს და არა სპობდეს მთლიანად. მაგრამ პავლოვის სკოლა, აგრეთვე ბეტერევისა, რომელიც ფაქტების ახსნა-განმარტებაში მეტწილად პავლოვის მისდევს, ახლაც იმ ჰიპოთეზებს ემყარება, რომელნიც შექმნილი იყვნენ 1907 — 1910 წლებში. მართალია, როგორც წინათ, ისე ახლაც სარგებლობენ ზოგადი ფიზიოლოგიის ზოგიერთი რამ მიღწევით, მაგრამ ეს სულაც არ უშლის ხელს ძველ ჰიპოთეტურ წარმოდგენათა ბატონობის გაგრძელებას.

ბერიტაშვილის მიმართულება. პირველი ცდა ინდივიდუალ მოვლენათა შესწავლისა ც. ნ. ს. ს. ზოგადი ფიზიოლოგიის თვალსაზრისით ეკუთვნის ბერიტაშვილს. მან დაიწყო ექსპერიმენტული გამოკვლევა ამ დარგში 1916 წელს. პირველად მისი ნამუშევრის შედეგი მოკლედ დაიბეჭდა 1919 წელს ქართულ ენაზე (ქართულ ენაზე გამოსული „ფიზიოლოგიის სახელმძღვანელოს“ პირველი ტომი). შემდეგ აგრეთვე მოკლედ 1922 წელს რუსულ ენაზე (მის მიერ გამოცემული სახელმძღვანელო: *Общая физиология мышечной и нервной системы*). ხოლო დაწვრილებით ინდივიდუალური რეფლექსების შესახებ შრომები გამოქვეყნებულ იქნა 1924 წლიდან გერმანულ და ინგლისურ ენაზე. ამ შრომებში მოცემულია ექსპერიმენტული ანალიზის საშუალებით ცნობილ ინდივიდუალ მოვლენათა წმინდა ფიზიოლოგიური ახსნა. ამ ანალიზის დროს არ არის რაიმე მხიოთ შეღავათი რომელიმე ცნობილი ფიზიოლოგიური კანონი ზოგადი ფიზიოლოგიიდან, და მასთან ცნობილ ინდივიდუალ მოვლენათა დამახასიათებელი ნიშნების შესწავლის ნიადაგზე მოცემულია ისეთი კანონზომიერებანი, რომელნიც სპეციალურად ინდივიდუალური მოქმედებისათვის არის დამახასიათებელი.

პავლოვის მეოთხედი საწერწევო ინდივიდუალური რეფლექსების შესასწავლად. ინდივიდუალური მოქმედების ექსპერიმენტული შესწავლა პავლოვის ლაბორატორიაში ასეთნაირად წარმოებს. ძალიან მოთავსებულია საკუთარ ოთახში. ამ ოთახში ცდის დროს არავინ შედის. თვით ექსპერიმენტატორი მეორე ოთახში იმყოფება. გარდა ამისა დაცულია სრული სიჩუმე ყოველი მხრიდან. ძალს არ შეუძლია თავისუფლად იაროს ან დაწვეს. იგი იმგვარად არის მიბმული, რომ მას შეუძლია მხოლოდ დგომა ან ჯდომა უკანა ფეხებზე. ოთახის მოწყობილობა მუდამ ერთნაირია: ამნაირად ძალის გაღიზიანება არაჩვეულებრივ პირობათა მიერ ძლიერ შეზღუდულია. როგორც უკვე მოხსენებულია, პავლოვის ლაბორატორიაში შეისწავლიან ნერწყვის ინდივიდუალ რეფლექსს; ამის დაკვირვება ამნაირად წარმოებს. ერთ მხარეზე ყბის ქვეშა და ყბაყურა სანერწყვო ჯირკვლის სადინარი ისეა გამოყვანილი გარეთ ოპერაციის საშუალებით, რომ ნერწყვი პირდაპირ გარეთ გამოედის და არა პირის ღრუში (გლინსკის ოპერაცია) (გარეთ გამოსული ნერწყვის რეგისტრაციის შესახებ იხილეთ სურ. 54).

ნერწყვის ინდივიდუალური რეფლექსი მუშავდება ამნაირად: კამის დროს ან ცოტა მის წინ რომელიმე გარეშე გაღიზიანებას აწარმოებენ; რამდენიმეჯერ გამღიზიანებლის კამასთან შეუღლების შემდეგ ეს გაღიზიანებაც ნერწყვის დენას

იწვევს. როგორც საკმლის მიცემა, ისე გარეშე გალიზიანება: ბგერა, სურათის გაშუქება, შეხება და სხვა გალიზიანება ავტომატურად წარმოებს ექსპერიმენტატორის ოთახიდან. ამისთვის რთული მოწყობილობაა საჭირო, რომლის აწერას აქ არ შევუდგებით (იხ. დაწვრილებით პავლოვის მეთოდოლოგიის შესახებ მისი მოწადის პოდკოპაევის წიგნში).



სურ. 54.

პავლოვის მეთოდი ნერწყვის ინდივიდუალური რეფლექსის შესასწავლად. ზემოდან მარცხნივ დახატულია ნერწყვის რაოდენობითი განსაზღვრა: სადინარიდან ნერწყვი გამოდის პატარა ძაბრში, რომელიც მენდლეევის წებოთი მიკრულია კანზე სადინარის ფარგალში. ძაბრიდან ნერწყვი იკრიფება პატარა გრადუირებულ შუშაში, რომელიც ძაბრზეა დაკიდული. ზემოდან მარჯვნივ მოყვანილია ნერწყვის გამოყოფის მრუდები: თითოეულ ცდაში პირველი ხაზი ცუთენის თვით ნერწყვის სეკრეციის მრუდეს; აქ თითო ევრტიკალური ხაზი უდრის თითო ნერწყვის წვეთს; მეორე ხაზი უჩვენებს გალიზიანების მომენტს, მესამე კიდე — დრო სეკუნდობით. პირველი ცდა (A) წარმოადგენს ნერწყვის რეაქციას საკმლის მიღების დროს; მეორე ცდა (B) — საკმლის დანახვაზე; მესამე (C) — იმ განათებული სურათის დანახვაზე, რომელიც ინდივიდუალურ გალიზიანებად იყო გადაქცეული. ქვემოთ დახატულია რთული მოწყობილობა რეფლექსის კომპლექსური დასაწერად მარეის კაპსულების საშუალებით (პავლოვი).

ბეხტერევის და ბერიტაშვილის მეთოდი მოძრაობითი ინდივიდუარი რეფლექსების შესასწავლად. მოძრაობითი ინდივიდუარი რეფლექსის შესწავლაც იმავე გზით წარმოებს როგორც ნერწყვისა. ხოლო აქ კიმოგრაფზე იწერება ფეხების და თავის მოძრაობა. ეს მოძრაობითი რეფლექსი ვითარდება ამნაირად: ელექტროდენით აღიზიანებენ ფეხის კანს და მით გამოიწვევენ თანშობილ რეფლექსს — ფეხის მოხრას; ამ მოხრას უერთებენ რომელიმე გარეშე გალიზიანებას, რომელიც ბოლოს ინდივიდუარ გამალიზიანებლად იქცევა.

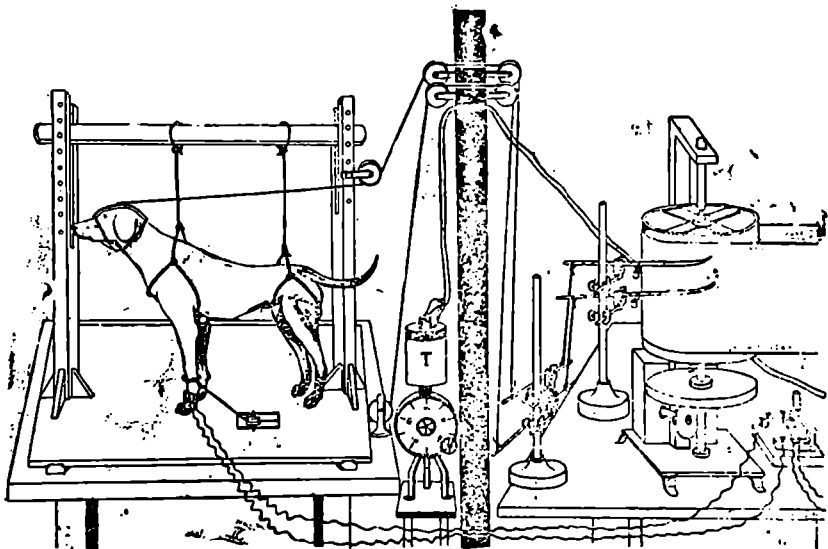
ბეხტერევის ლაბორატორიაში კიმოგრაფზე იწერებოდა მხოლოდ ერთი კილურის მოძრაობა, რომელზედაც ინდივიდუარი რეფლექსი ვითარდებოდა და ზოგჯერ კიდევ სუნთქვის მოძრაობაც. ამ წესით შეუძლებელია გათვალისწინებული იყოს ცხოველის საერთო მოძრაობა. ბერიტაშვილის ლაბორატორიაში მოძრაობითი ინდივიდუარი რეფლექსების შესწავლის მეთოდი ამნაირად არის გაუმჯობესებული: გარდა იმ ფეხისა, რომელზედაც ინდივიდუარი რეფლექსი ვითარდებოდა, იწერება კიმოგრაფზე აგრეთვე ერთი სხვა კილურიც სურვილისამებრ და შემდეგ თავის მოძრაობაც. ეს წესი, მაშ., იძლევა ყველა კილურის მოძრაობათა აღნიშვნის საშუალებას, შემდეგ საორიენტაციო მოძრაობასა და აგრეთვე იმას, თუ რამდენად ფხიზელია ცოველი, ვინაიდან დაძინება-გაღვიძებისას თავის აწეე-დაწევა აგრეთვე დაიწერება კიმოგრაფზე (სურ. 55).

ინდივიდუარი რეფლექსების ტერმინის შესახებ. პავლოვის სკოლა ამ რეფლექსებს პირობითს (условный) უწოდებს. ამით იმას აღნიშნავენ, რომ ეს რეფლექსი ცვალებადია და დროებითი, რომ იგი მხოლოდ განსაზღვრულ პირობებში ვითარდება და წარმოებს. მაგრამ ასეთი სახელწოდება გულისხმობს, რომ თანშობილი რეფლექსი, პირიქით, მუდმივი და უცვლელია, რომ იგი ყოველ პირობებში ერთნაირად მიმდინარეობს. ასეთნაირი დაპირისპირება არ შეესაბამება სინამდვილეს. როგორც ზემოთ გავეცანით, თანშობილი რეფლექსიც ძლიერ ცვალებადობს და მხოლოდ განსაზღვრულ პირობებში იწვევა. თვითონ მოხრის დაცვის რეფლექსი, რომლითაც სარგებლობენ ინდივიდუარი მოხრის რეფლექსის განსავეითარებლად, შეიძლება სრულიად არ იყოს გამოწვეული, თუ რომ სათანადო მოხრის მიმღებ ველის გალიზიანება მაშინ წარმოებს, როდესაც კილური მოხრილია. ამ შემთხვევაში მოხრის მაგიერ გაშლა იქნება გამოწვეული (იხ. თავი რეფლექსის ცვალებადობის შესახებ).

საგულისხმოა, რომ ნერწყვის თანშობილი რეაქციაც დიდ ცვალებადობას განიცდის როგორც რაოდენობის, ისე თვისების მხრივ. პავლოვის მოწაფის სტეფანოვის მიერ, მაგ., აღნიშნული იყო, რომ ძალის ნერწყვის წებობა-ნობა საქმელი ნივთიერების კვამისას იცვლება, თუ წინასწარ მარილის მკა-ვა ჩაუსხით პირში ანდა მძლავრი ქუხილის მსგავსი ბგერით გავალიზიანეთ. აგრეთვე მოქმედებს კვამის განმეორება, ძალის თასმებიდან განთავისუფლება.

ამნაირად შეუძლებელია ითქვას, რომ თანშობილი რეფლექსები ც. ნ. ს-ის უცვლელი სტერეოტიპური რეაქციებია და ამით იგინი დაუპირდაპიროთ ინდივიდუარად მოპოვებულ რეფლექსებს, როგორც ც. ნ. ს-ის ცვალებად რეაქციებს:

ბეხტერევის სკოლა ინდივიდუურად მოპოვებულ რეფლექსებს ასოციაციურ ანუ შეუღლებითი რეფლექსებს უწოდებს. ამით იგი აღნიშნავს ამ რეფლექსების წარმოშობის მთავარ პირობას, რომ მათი განვითარებისთვის საჭიროა რომელიმე თანშობილ რეფლექსთან შეუღლება. მაგრამ ეს სახელწოდება არ აღნიშნავს ამ რეფლექსების ისეთ დამახასიათებელ მხარეს, რომლითაც ისინი უნდა იჩვენონ თანშობილ რეფლექსებისგან. ე. წ. სის ზოგად ფიზიოლოგიაში ჩვენ უკვე



სურ. 55.

შოწყობილობა მოძრაობითი ინდივიდუური რეფლექსების შესასწავლად. ერთს ოთახში ძალი დგას დაზგაზე, რომელზედაც იგი მიბმულია ოთხივე ფეხებზე ამოღებული თანშობით. მისი მარცხენა წინა ფეხი და თავი ძაღვით უერთდება მოზრაფებს, რომლიც კომოგრაფზე სწევან (მეორე კიდეურის კომოგრაფთან შეერთება არაა მოყვანილი). ფეხის მოზრა-გაშლა, თავის მიხერა-მოხერა და აწეუ-დაწევა კომოგრაფზე მრუდით აღინიშნება. კომოგრაფი დგას მეორე ოთახში, სადაც ექსპერიმენტატორი იმყოფება. მარცხენა ფეხზე დადებულია ელექტროდები თანშობილი მოზრის რეფლექსის გამოსაწევად. გასლები ამ გალი-ხიანების საწარმოებლად ექსპერიმენტატორის ოთახში იმყოფება. ძალის ოთახში ძალის უკან დგას შტერნის ტონეარიატორი (I), ერთგვარი ინსტრუმენტი, რომელიც შეძლებას იძლევა ბგერის სიმაღლე თანდათანობით შეცვალოთ სულ რამდენიმე რხევით. ტონეარიატორი უერთდება კაუჩუკის მილით ასპირატორს, რომელიც ექსპერიმენტატორის ოთახშია, ხოლო სურათზე ააა მოყვანილი. ასპირატორიდან პაერი ეძლევა ტონეარიატორის ბგერის გამოსაღებად. ძაფები მოგრაფისკენ, კაუჩუკის მილი ტონეარიატორისა, ელექტროდების გამტარებელი მეთული გაი-ლიან ერთი ოთახიდან მეორეში პატარა ტუტრუტანის საშუალებით (ბერიტაშვილი).

გავეცანით არა ერთ ისეთ შემთხვევას, როდესაც ინდიფერენტული გალიზიანება იწვევდა ამათუბო რეფლექსს, თუ მის საკოორდინაციო აპარატში აგზნება-დობა იყო მომატებული წინასწარ სათანადო მიმღები ველის გალიზიანებით. აქაც ჩვენ შეუღლებასთან გვაქვს საქმე. ინდიფერენტულმა გალიზიანებამ მხოლოდ იმიტომ გამოიწვია ეფექტი, რომ იგი მოხდა სხვა მოქმედი გალიზიანების შემდეგ. ამის შესწავლით მავალითი შეიძლება იყოს მოყვანილი ძაღლებზე მოძრაობითი რეფლექსების ინდივიდუალური მეთოდით შესწავლიდანაც. თავის-თავად ელექტრული ზარი კიდურის მოხრას არ გამოიწვევს. მაგრამ, თუ იგი დავრეკეთ კიდურის მძლავრი ელექტრული გალიზიანების შემდეგ ანდა სუსტი სუბმინიმალური ელექტრული გალიზიანების დროს, მაშინ იგი გამოიწვევს გალიზიანებული ფეხის მოხრას. აქ ჩვენ გვუქნება ნამდვილი მოძრაობითი ასოციაციური რეფლექსი, ხოლო იგი იქნება გამოწვეული სრულიად თანშობილი გზით. ცხადია, ეს ტერმინი აგრეთვე არ არის მისაღები ინდივიდუალურ შეძენილი რეფლექსებისთვის.

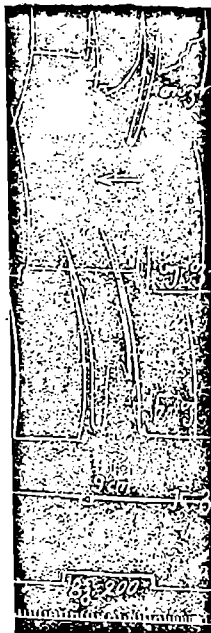
ამიტომ მე ყველაზე უფრო მართებულად მიმაჩნია, რომ ინდივიდუალურ მოპოვებულ რეფლექსებს — ინდივიდუალურ შეძენილ ანუ „მოკლედ ინდივიდუალურ“ უწოდოთ. ამით ჩვენ სრულიად ნათლად გამოვხატავთ როგორც მათ წარმოშობას ინდივიდუალური გამოცდილების ნიადაგზე, ისე მათ გარჩევას შთამომავლობითი ანუ გვარის რეფლექსებისგან.

იმ რეფლექსურ მოქმედებას, რომლის საშუალებით ინდივიდუალური რეფლექსი ვითარდება, პავლოვის სკოლა უპირობო (безусловный) რეფლექსს უწოდებს, თვითონ გალიზიანებაც უპირობო გალიზიანების სახელს ატარებს. ეს ტერმინიც, რასაკვირველია, იმავე მოსაზრებით მისაღები არაა. მით უფრო, რომ ინდივიდუალური რეფლექსის გასავითარებლად ჩვენ შეგვიძლია ვისარგებლოთ არა მარტო თანშობილი რეფლექსით, არამედ აგრეთვე ყოველივე მძლავრი ინდივიდუალური რეფლექსითაც. ჩვენ იმ რეფლექსს, რომლის საშუალებითაც ინდივიდუალური რეფლექსი ვითარდება, ძირითად რეფლექსს უწოდებთ, მის გამოწვევს გალიზიანებას კი ძირითად გალიზიანებას.

5. ინდივიდუალური რეფლექსის განვითარება.

ინდივიდუალური რეფლექსის განვითარების ძირითადი პირობა. ყოველივე გარეგანი გამაღიზიანებელი ძალა შეიძლება ისეთ გამაღიზიანებლად გადაიქცეს, რომ იგი ერთ რომელიმე სრულებით განსაზღვრულ სეკრეტს ანდა მოძრაობას გამოიწვევს. ამისათვის საჭიროა, რომ ამ გარეგანმა ძალამ რომელიმე სეკრეტის ან მოძრაობის აქტთან ერთად რამდენიმეჯერ იმოქმედოს ერთდარიანად დროს, ან არა და წინ უძღოდეს, ანდა კიდევ მისდევდეს მას დროგამოშვებით. სახელდობრ პავლოვის მოწაფეებმა გამოარკიეს, რომ ინდივიდუალური გალიზიანება იძლევა სწორედ ისეთი თვისების ნერწყვს, როგორც ძირითადი. ე. ი. პირის ღრუს გალიზიანება; მაგალითად, თუ ძირითადი გალიზიანება უქმელი ნეოთერება იყო, როგორც მარილმკვას ხსნარის პირში ჩასხმა, მაშინ როგორც ძირითადზე, ისე ინდივიდუალური გალიზიანებაზე თხელი, ორგანიზმული

ნივთიერებით ლარიბი ნერწყვი გამოდიოდა; პირიქით, როდესაც ძირითადი გამ-
ლიზიანებული საკმელი ნივთიერება იყო (პური ან ხორცი), მაშინ ორივე გალი-
ზიანებაზე სქელი, ფერმენტებით მდიდარი ნერწყვი გამოდიოდა (ვ ე ლ ფ ს ო ნ ი,
ზ ა ლ გ ე ი მ ი, ზ ე ლ ი ო ნ ი). გარჩევა მხოლოდ რაოდენობის ცხრივ არის: ინდი-
ვიდუური სანერწყვო რეფლექსი მუდამ უფრო სუსტია ძირითადზე (იხ. სურ. 54).



სურ 56.

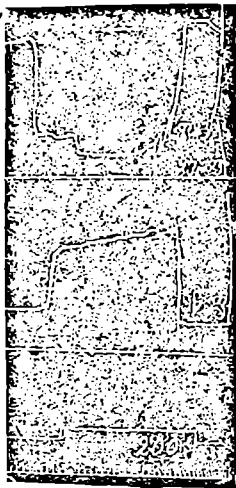
აგრეთვე მოძრაობითი ინდივიდუური რეფლექსი
სწორედ ისეთია, როგორც თანშობილი მოძრაობითი
რეფლექსი, რომლის ნიადაგზე პირველი ვითარდება.
მაგალ., თუ რომელიმე ბგერა (ვთქვათ, შ ტ ე რ ნ ის
ტონეარიატორისა), სეკუნდში ორას-რხევინი, შეუ-
ულდა მარჯვენა წინა ფეხის რეფლექსურ მოხრას,
რომელიც გამოწვეულია მისი ელექტრული გალი-
ზიანებით, მაშინ რამდენიმე შეუღლების შემდგომ
იგი გამოიწვევს იმავე ფეხის მოძრაობას და ყველს
იმ თანამგზავრ მოძრაობათ, რომელთაც ელექ-
ტრული გალიზიანება იწვევდა: თავის მოძრუნებას
გალიზიანებულ მხარეს, საერთო მოუსვენრობას,
წკმუნვას, გაღრმავებულ სუნთქვას და სხვ. (პ რ ო -
ტ ო პ ო ვ ი) (სურ. 56). მხოლოდ მრავალი შეუ-
ღლების შემდგომ რამდენიმე დღის განმავლობაში
ეს ბგერა იწვევს მხოლოდ გალიზიანებული ფეხის
მოხრას, ყველა თანამგზავრ მოძრაობა კი ისპობა
(ი ზ რ ა ე ლ ს ო ნ ი, ბ ე ხ ტ ე რ ე ე ი) (სურ. 57).

ძალდი „ბობი“. ინდივიდუური რეფლექსური
მოძრაობის განვითარება ბგერის საკა-
ს უხოდ. მოცემულია ერთი ცდა მარჯვენა წინა ფეხ-
ზე რეფლექსის განვითარების ქამს იმ ბგერის საკაზუ-
ხოდ, რომელსაც შ ტ ე რ ნ ის ტონეარიატორის 200
რხევა იძლევა. ზემო მრჯედ დასწერს თავის მოძრაო-
ბას (საორიენტაციო რეაქცია), შუა—მარჯვენა უკანა
ფეხისას, ქვემო—მარჯვენა წინა ფეხისას. ბგერის ხან-
გრძლივობა აღნიშნულია ქვემო სასიგნალო ხაზის ზე-

მოთ აწევით. ზემო სასიგნალო ხაზი მარჯვენა წინა ფეხის ელექტრულ გალიზიანებას
ეკუთვნის. ამ გალიზიანების მომენტი აღინიშნება ხაზის ქვემოთ დაწევით. იგი წარმო-
ებს ბგერის ბოლოში, სულ ქვემო ხაზი აღინიშნავს დროს სეკუნდობით. სურათი ოკი-
თხება მარჯვნიდან მარცხნივ, როგორც ისარი ზევენებს. ამ ცდის დროს ბგერა იწვევს
ფიცხელ რეფლექსს მარჯვენა წინა ფეხზე და ამავე დროს სხვადასხვა მოძრაო-
ბასაც: ძალმა უკანა ფეხი წინ გადადგა, თავი მიაბრუნა ხან ერთ, ხან მეორე
მხარეზე. ამ ცდის დროს ბგერა შეუღლებული იყო მარჯვენა წინა ფეხის ელექ-
ტრულ გალიზიანებასთან. მან გამოიწვია ამ ფეხზე თითქმის ისეთივე ეფექტი,
როგორც ბგერამ (ბ ე რ ი ტ ა შ ე ი ლ ი).

ინდივიდუური რეფლექსის განვითარება ინდივიდუური და ძირითადი
გალიზიანების უკულმა წესით შეუღლებისას. ჩვეულებრივი წესი ინდივიდუური
რეფლექსის განვითარებისა ასეთია: ჯერ იწყება ინდივიდუური გალიზიანება,

მერე მას მოსდევს ძირითადი. მაგრამ რეფლექსი ვითარდება აგრეთვე უკულმა წესით შეუღლებიას: ჯერ წარმოებს ძირითადი გაღიზიანება და მერე მას უერთდება ან მის შემდეგ მიდის ინდივიდური. ამ წესით იყო განვითარებული რეფლექსი როგორც ცხოველებზე (ძალი, მტრელი) (ბერიტაშვილი), ისე ადამიანზე (შნირმანი ბექტერევის ლაბორატორიიდან). ხოლო ამ წესით ცხოველებზე რეფლექსის განვითარება მოითხოვს გაცილებით ბევრ შეუღლებას. ამას გარდა საჭიროა, რომ ძირითადი გაღიზიანება არ იყოს მეტად მძლავრი, და მეტადრე ინდივიდური გაღიზიანება არ მოდიოდეს ძირითადი გაღიზიანების დროს, არამედ ცოტა მის შემდეგ (ბერიტაშვილი).



სურ. 57.

იმევე ინდივიდური გაღიზიანების საპასუხოდ გამოწვეული მოძრაობა იმავე ძალზე, როგორც მე-56 სურათში. ეს ცდა წარმოებს მაშინ, როდესაც რეფლექსი კარგად განმტკიცდა. ბგერის საპასუხოდ მარჯვენა ფეხი დიწხად მოიხრება და მხოლოდ ბგერის შემდეგ გაიშლება. მარჯვენა უკანა ფეხი სულაც არ მოძრაობს. თავი დიწხად მობრუნდა ერთ მხარეს და ბგერის შემდეგ მან შეინვე სწორდება. (ბერიტაშვილი).

მაღალი ხარისხის ინდივიდური რეფლექსები. ინდივიდური რეფლექსების გასავითარებლად შეიძლება ვისარგებლოთ ძირითად გაღიზიანებად, აგრეთვე რომელიმე კარგად განმტკიცებული ინდივიდური რეფლექსითაც, სულერთია, სანერწყვო იქნება იგი თუ მოძრაობითი. პირველად ამ წესით ახალი ინდივიდური რეფლექსის განვითარება პავლოვის ლაბორატორიაში მოახდინეს (კაშერინოვა, ზელიონი). მთავარ პირობას ეკუთვნის ძირითადად აღებული ინდივიდური რეფლექსის დიდი სიმკვიდრე და ინტენსივობა. ბექტერევის ლაბორატორიაშიც იყო მიღებული ამნაირი რეფლექსი (იზრაელსონი). ის ინდივიდური რეფლექსი, რომელიც სხვა ინდივიდური რეფლექსის საშუალებით ვითარდება, პავლოვის ლაბორატორიაში იწოდება მეორად (вторичный) რეფლექსად. ზოგად ფიზიოლოგიაში მეორად რეფლექსებს უწოდებენ ისეთ რეაქციებს, რომელსაც მეორადი პროპრიოცეპტული გაღიზიანება იძლევა. ამიტომ იმ ინდივიდური რეფლექსის, რომელიც სხვა ინდივიდური რეფლექსის საშუალებით ვითარდება, უმჯობესია ეწოდოთ ლენინის მსგავსად მაღალი ხარისხის ინდივიდური რეფლექსები.

ინდივიდური რეფლექსის განმტკიცება. ინდივიდურად მოპოვებული რეფლექსი პირველ დღეებში არ არის მტკიცე და მუდმივი. ის, მაგ., არ შეიძლება გაწოწვეულ იქნეს რამდენჯერმე ზედიზედ, ისე რომ ძირითად გაღიზიანებას არ შეუღლდეს ამ რეფლექსის მუდმივობა, სიმტკიცე, ინტენსივობა და

ხანგრძლივობა იზრდება თანდათანობით. მამოძრავებელი რეფლექსი აღწევს ისეთ მდგომარეობას, რომ შესაძლებელია გამოწვეულ იქნეს რამდენიმე დღის განმავლობაში ასჯერ, ორასჯერ და მეტჯერ, ისე რომ ძირითად მოძრაობასთან არცერთხელ არ იყოს შეუღლებული (ბერტა შეილი). ამასთან რეფლექსი იზრდნაღ მაგრდება, რომ ცდის ჩვეულებრივი მოწყობილობის დარღვევა არ იწვევს რეფლექსის მოსპობას. ასე, თანხების მოხსნა ან უცხო პირის დასწრება ძალის ოთახში თავდაპირველად რეფლექსზე უარყოფითად მოქმედებს, შემდეგში კი, რეფლექსის გამაგრებისას, ამას ასეთი გავლენა არა აქვს. თავდაპირველად რომ რამდენიმე დღე გამოვტოვოთ ისე, რომ რეფლექსი არცერთხელ არ შეუშლდეს ძირითადს, რეფლექსი ისპობა საბოლოოდ. შემდეგში კი, როდესაც რეფლექსი საკმარისად განმტკიცდება, შეიძლება რამდენიმე თვე გამოვტოვოთ და რეფლექსი მაინც შეინახება. აქედან ცხადია, რომ ინდივიდუური რეფლექსი პირობადებულია განსაკუთრებული ნერვული კავშირის განვითარებით ინდივიდუური და ძირითადი გალიზიანების მიმღებ კერათა შორის. ამ კავშირს პავლოვმა დროებითი კავშირი უწოდა, ვინაიდან მას სრულიად დროებითი ხასიათი აქვს, როგორც ამას შემდეგში დაწვრილებით გავეცნობით.

ადამიანზე ინდივიდუური რეფლექსების განვითარება. მოწიფულ ნორმალურ ადამიანს ინდივიდუური მოძრაობითი რეფლექსები საზოგადოდ გაცილებით უფრო ძნელად უვითარდებათ, ვიდრე ცხოველებს. სახელდობრ ადამიანს უჩნდება კიდურის დაცვითი ინდივიდუური მოძრაობა, თუ მას იმავე წესით გამოვიმუშავებთ როგორც ცხოველებზე, ე. ი. ელექტრული გალიზიანების საშუალებით, რამდენიმე ათეული შეუღლების შემდეგ. ხოლო იგი მტკიცდება რამდენიმე ასეული შეუღლების შემდეგ. საგულისხმოა, რომ ზოგჯერ სულაც არ მყარდება რამდენადმე მკვიდრი რეფლექსი, ანდა სულაც არ ვითარდება იგი მიუხედავად 1000-მდე შეუღლებისა (ლუკინა, მიასიშჩევი). ხოლო ბავშვებზე ინდივიდუური მოძრაობითი რეფლექსები გაცილებით უფრო მალე ვითარდებიან და მკვიდრდებიან, ამასთან მით უფრო სწრაფად, რაც უფრო მცირეწლოვანია. ამის გარდა დადასტურებული იყო, რომ ინდივიდუური რეფლექსების განვითარება გონებრივად ჩამორჩენილ ბავშვებში უფრო სწრაფად მიმდინარეობს, ვიდრე ნორმალურ ბავშვებს შორის: საშუალოდ 4—5 შეუღლების შემდეგ, ე. ი. როგორც საზოგადოდ უმაღლეს ცხოველებში (ოსიპოვა, ივანოვი-სმოლენსკი თანამშრომლებით). ძალიან საინტერესოა აგრეთვე ის, რომ ინდივიდუური სანერწყვო რეფლექსები, აგრეთვე სისხლის ძარღვების ინდივიდუური რეფლექსები ჩვეულებრივად უფრო ადრე ჩნდება და მკვიდრდება, თითქმის ისეთი სისწრაფით, როგორც სანერწყვო რეფლექსები ძაღლებზე (ლენცი, ჩუჩმაროვი, ციტოვიჩი, როჟანსკი). ამნაირად, ინდივიდუური მოძრაობის რეფლექსები უმცროს ასაკის ბავშვებს და შენევე ნერწყვისა და სისხლის ძარღვების რეფლექსები მოწიფულს უჩნდებათ, უმკვიდრდებათ, და აგრეთვე უდიფერენცირდებათ ისე, როგორც უმაღლეს ცხოველებს; ამავე დროს მოძრაობის ინდივიდუური რეფლექსის განვითარებას და განმტკიცებას მოწიფულ ადამიანში გარკვეული დაბრკოლება ეღობება. პირდაპირი ცდების საშუალებით დამტკიცებული იყო, რომ ამ დაბრკოლებას ადამიანის ცნო-

ბიერება შეადგენს: რაც უფრო შეგნებულად, ცნობიერად ეკიდება ადამიანი გარემოს, მით უფრო ძნელად ჩნდება და დიფერენცირდება ინდივიდუალური რეფლექსი (ბერეტაშვილი და ძიძიშვილი).

დროებითი კავშირების მორფოლოგიური საფუძვლები. უნდა ვიფიქროთ, რომ განმეორებითი მოქმედება განსაზღვრული ნერვული გზებისა ინდივიდუალური და ძირითადი გალიზიანების კერათა შორის დიდი ტვინის ქერქში იწვევს ამ გზებში აგზნებადობას მომატებასთან ერთად წმინდა ანატომიურ ცვლილებასაც, როგორც ეს აღნიშნა აგდურმა გაწვრთნილ ცხოველთა ნერვულ სისტემაში. სახელდობრ აგდური აძლევდა ცხოველს (თაგებს), რომ მას რაც შეიძლება მეტხანს ყოველდღიურად ემოდრა. მერე შეისწავლიდა მათ ნერვულ სისტემას. მან ამ ცხოველებზე აღმოაჩინა კიდურების მგრძნობიარე და მამოძრავებელი ბოქ-კოების გამრავლება, საერთოდ ნერვული ელემენტების მომატება და ნეიროფიბრილური მასის გაზრდა. შეიძლება ვიფიქროთ, რომ დროებითი კავშირის განვითარებისას შეფარდებული ნერვული გზები ამგვარადვე ცვალებადობენ: ნერვული ელემენტების და ნეიროფიბრილური მასის გაზრდა-გამრავლების მხრივ. ნეიროფიბრილური მასის გაზრდა კი მოასწავებს, როგორც ეს უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, აგზნებადობის, აგზნების ინტენსივობის და აგრეთვე აგზნების გამტარებლობის სისწრაფის მომატებას.

დროებითი კავშირების განვითარებისათვის დიდი მნიშვნელობა უნდა ჰქონდეს აგრეთვე ორ მეზობელ დაკავშირებულ ნეირონთა შუა მდებარე არის. ეგ. წოდ. სინეპსის ცვლილებას. ამის განმარტებისათვის ჩვენ ჰოვიუჟანი არიენს კაპერსის მიერ აღმოჩენილ ფაქტებს ნერვული გზების და ბირთვების ფილოგენეზური განვითარებიდან. სახელდობრ, არიენს კაპერსმა გამოკვლია ფილოგენეზური თვალსაზრისით სხვადასხვა ცხოველის მამოძრავებელი და მგრძნობიარე ბირთვების მდებარეობა თავის ტვინში და მათ შორის შემაერთებელი გზების განვითარება. ამ გამოკვლევიდან მან დაასკვნა, რომ ცენტრალური გზები მგრძნობიარე და მამოძრავებელ ბირთვებს შორის ვითარდება მამოძრავებელი უჯრედების გადანაცვლებით იმ მიმართულებით, რომლითაც ისინი აგზნების იმპულსებს ღებულობენ ყველაზე უფრო მეტად აგზნებულ მგრძნობიარე ბირთვიდან. ეს გადანაცვლება ხშირად ძალიან დიდ მანძილზე წარმოებს მთელი მოგვრით ტვინის ფარგალში, აქედან გამომდინარეობს, რომ შემაერთებელი ნერვული გზების ფილოგენეზური განვითარება პირობადებულია ერთდროულად აგზნებულ ნერვულ ელემენტთა ურთიერთმოქმედებით. იმ ფიზიოლოგიურ პროცესს, რომელიც ამ მოვლენას საფუძვლად უძევს, ავტორმა ნეირობიოტაქსის პირელი კანონი: თუ ც. ნ. ს-ის ორ ან რამდენიმე ადგილას ერთდროულად აღმოცენდება აგზნების პროცესი, მაშინ მთავარი დენდრიტები და აგრეთვე უჯრედების სხეულები განეწყობიან და გადინაცვლებიან იმ მხრისკენ, საიდანაც აგზნება ყველაზე უფრო ხშირად მოდის. სრულიად შესაძლებელია, რომ დროებითი კავშირის განვითარებაში ნერვული ელემენტების სწორედ ამნაირ ცვლილებასაც აქვს ადგილი. თითოეული ნეირონი უკავშირდება მეორეს შეხებით. ეს შეხების არე ორ ნეირონს შორის წარმოადგენს უკვე თავისთავად

უწერილეს ფენას. ლაზარევის გამოანგარიშებით, ნეირონთა შორის მანძილი მილიმეტრის ერთ მემილიონედს უნდა უდრიდეს. ხოლო ხანკაძლევი და განმეორებითი მოქმედებისას ეს მანძილი კიდევ უფრო პეტად უნდა მკირდებოდეს, როგორც ამას არიენს კაპერსის ნეირობოტაქსისი მოითხოვს. ამით მკიდროვდება მათ შორის კავშირი და მასთან ერთად უნდა ადვილდებოდეს აგზნების გადასვლა ერთი ნეირონიდან მეორეზე. ამნარად, დროებითი კავშირის განვითარებას საფუძვლად უნდა ედვას როგორც ნერვული ელემენტების გაზრდა-გამრავლება, ისე ორ მოკავშირე ნეირონს შორის შუამდებარე არის ზევიწროება ამ ნერვული ელემენტების გაზრდა-გაგრძელებით.

უმრავლესი დროების კავშირები ვითარდებიან დიდი ტვინის ქერქში. მათი ხელახალი განვითარება წარმოებს თითქმის ყოველ ასაკში. საიდან ლებულობს სათანადო ნერვულ ელემენტებს ახალი კავშირები? აი საკითხი, რომელიც აგრეთვე პასუხს მოითხოვს. დიდი ტვინის ქერქში მინკოვსკის აზრით ექვს უჯრედოვან ფენათა შორის ორი ფენა ემბრიონალური ხასიათისაა. ასეთია გარეგანი და მეტადრე შინაგანი მარცვლოვანი ფენა. სრულად შესაძლებელია, რომ ახალი დროებითი კავშირები სპირო ნერვულ ელემენტებს ამ ემბრიონალურ ფენებიდან ლებულობენ, როგორც ამას მინკოვსკი გამოთქვამს.

ინდივიდუარი რეფლექსის გენერალზია და დიფერენცია. რეფლექსის განვითარების პირველ დღეებში მისი გამოწვევა შეიძლება არა მარტო ჩვეულებრივი გამაღიზიანებლით, ე. ი. მოყვანილ მაგლითში 200.რხევიანი ბგერით, არამედ აგრეთვე ყელა სხვა მუსკულური ბგერით და ამავე დროს იმდენად უფრო ძლიერ, რამდენადაც ეს არაჩვეულებრივი ბგერა დაახლოებული იქნება ჩვეულებრივთან ბგერის სიმაღლისა და ტეპრის მხრით. იშვიათ შემთხვევაში რეფლექსი გამოიწვევა აგრეთვე სხვადასხვა ხმაორობით და აგრეთვე სრულიად სხვა თვისების გაღიზიანებით, ე. ი. სხვა ორგანოთა გაღიზიანებით (ბურმაკინი). ეს გენერალიზირებული ანუ განზოგადოებული მდგომარეობა თავიდანვე ერთი ხარისხის არ არის. იგი ვითარდება თანდათანობით. პირველად ეს თანდათანობითი გენერალიზაცია აღმოაჩინეს იმ ინდივიდუარი რეფლექსების მიმართ, რომელიც კანის შეხებაზე ვითარდებოდა (შეეალიოვი, კუპალოვი), მაგრამ შემდეგში იგივე მოვლენა დაკვირვებული იყო ბერების საპასუხო რეფლექსში (ბერატაშვილი).

მაგრამ ყოველ შემთხვევაში გენერალიზირებული მდგომარეობა საბოლოო არ არის. ყოველი რეფლექსი დროს განმავლობაში თანდათან გამოდის ამ გენერალიზირებულ მდგომარეობიდან. ჯერ დაშორებული ბგერები და შემდგომ ახლობელი ბგერები ჰკარგავენ რეფლექსის გამოწვევის უნარს. სულ ბოლოს მოქმედებას სწყვეტენ ის ბგერებიც, რომელნიც ჩვეულებრივი ბგერიდან განარჩევიან მხოლოდ ტონის მკირედი ნაწილით: მეოთხედიდან ერთ მეწვემდე (ბელიაკოვი, პრატკოპოვი). შემდეგში რეფლექსი ასეთ დიფერენცირებულ მდგომარეობაში იშუადება გამუდმებით ნოლოდ გასაკუთრებულ პირობებში იგი ისევ გენერალიზირებული ბდება მოკლე ხნით. მაგ., ა) ძლიერი ელექტრული გაღიზიანების შემდგომ (ეროფევა, ბერატაშვილი), ბ) რამდენიმე კვირით ან თვით მუშაობის შეწყვეტის გამო, გ) ძლიერი არაჩვეულებრივი გაღიზიანების

შემდეგ (ბ ე ლ ი ა კ ო ვ ი), დ) სტრიქნიჩითა და საერთოდ ისეთი რამით მოწამლვის დროს, როცა ცენტრალური ნერვული სისტემის აგზნებადობა მატულობს (ნ ი კ ი - ფ ო რ ო ვ ' ს კ ი).

6. ინდივიდუალური რეფლექსის ტიპები.

თანადროული რეფლექსი. ინდივიდუალური რეფლექსი იწყება მალე ინდივიდუალური გაღიზიანების დაწყებისას, თუ ძირითადი გაღიზიანება უერთდებოდა მას მალე დაწყების შემდეგ, სულ ერთი-ორი სეკუნდის შემდეგ. პ ა ვ ლ ო ვ ი ს სკოლაში ასეთ რეფლექსებს თანადროული რეფლექსი ეწოდება.

თანადროული მამოძრავებელი რეფლექსის მიმდინარეობა დამოკიდებულია ძირითადი გაღიზიანების ხპარების წესზე. თუ უკანასკნელი ერთდროული და ხანმოკლე იყო თითოეული შეუღლების დროს და იგი იწყებდა ხანმოკლე ფეხის მოძრაობას, მაშინ კიდურის ინდივიდუალური მოძრაობაც ერთხელობრივი და ხანმოკლე იქნება. თუ ძირითადი გაღიზიანება რამდენჯერმე მეორდება შეუღლების დროს, მაშინ ვითარდება ხანგრძლივი რითმული ან ურითმო ინდივიდუალური რეფლექსი (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

მოგვიანე რეფლექსი. ინდივიდუალური რეფლექსები შეიძლება დაიწყოს. ინდივიდუალური გაღიზიანების დასაწყისიდან 30—60 სეკუნდის შემდეგ, და არა მის დაწყებისთანავე. ასეთი რეფლექსი ვითარდება იმ შემთხვევაში, თუ ძირითადი გაღიზიანება უერთდებოდა ინდივიდუალურს 30—60 სეკუნდის განვლის შემდეგ ანდა უფრო გვიან ასეთ რეფლექსს პ ა ვ ლ ო ვ ი ს სკოლა უწოდებს მოგვიანე რეფლექსს. აღნიშნულ პირობებში რეფლექსი თავიდანვე არ არის მოგვიანე. თავდაპირველად ვითარდება თანადროული რეფლექსი, ე. ი. ის იწყება ინდივიდუალური გაღიზიანების დაწყებისთანავე. მხოლოდ შემდეგში მისი ფარული პერიოდი თანდათან გრძელდება, რეფლექსი თანდათან გვიან იწყება. მოგვიანე რეფლექსი ადვილად იქცევა სხვადასხვა პირობაში თანადროულად. მაგ., ასე ხდება ცხოველის მოუსვენრობის დროს ან მძლავრი ელექტრული გაღიზიანების შემდეგ (ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

მიმყოფი რეფლექსი. ინდივიდუალური რეფლექსი შეიძლება დაიწყოს ინდივიდუალური გაღიზიანების შემდეგ. ასე ხდება, თუ სისტემატიურად ძირითადი გაღიზიანება ინდივიდუალური შემდეგ მოდის. იმისდა მიხედვით, თუ როდის ხდება ძირითადი გაღიზიანება, ინდივიდუალური რეფლექსი შეიძლება დაიწყოს როგორც მაშინვე გაღიზიანების შეწყვეტისას, ისე ერთი-ორი წამის შემდეგ. ასეთ რეფლექსს პ ა ვ ლ ო ვ ი ს ლაბორატორიაში „კვალის“ (следы) რეფლექსს უწოდებენ, ენაიდან მისი აზრით ეს რეფლექსი ვითარდება ინდივიდუალური გაღიზიანების კვალზე, მის „ნარჩენ აგზნებაზე“ (остаточное возбуждение). მაგამ ბ ე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი ს მიერ იყო ნაჩვენები, რომ ეს განმარტება სინამდვილეს არ შეესაბამება. ამიტომ უფრო მართებული იქნებოდა, რომ ასეთ რეფლექსს უბრალოდ მიმყოფი უწოდოთ, რაც პირდაპირ გამოხატავს მხოლოდ ფაქტიურ მდგომარეობას, რომ რეფლექსი ინდივიდუალური გაღიზიანების გათავებას მიჰყვება.

მიმყოფი რეფლექსი თავიდანვე ამ სახით არ ვითარდება. პირველად რეფლექსი თანადროულია, როგორც მოგვიანე რეფლექსის განვითარების დროს.

მერე იგი ხან გალიზიანების დროს იწყება, ხან მის შემდეგ. ზოლოს იგი მხოლოდ გალიზიანების შემდეგ ხდება.

ამ პერიოდში მიმყოფი ინდივიდუალური რეფლექსი ჯერ მაშინვე გალიზიანების შეწყვეტის შემდეგ იწყება, ხოლო შემდეგში სულ უფრო და უფრო გვიან. თუ ძირითადი გალიზიანება ინდივიდუალურიდან ერთი-ორი მინუტის შეზღუდვით მოდის, მიმყოფი რეფლექსი ძალიან ნელა ვითარდება: თავდაპირველი გენერალიზაცია უფრო ფართოდ წარმოებს, საბოლოო დიფერენციაციაც კიდევ უფრო სუსტია (დობროვოლსკი, ბერიტაშვილი).

მიმყოფი რეფლექსი ნაკლებად მკვიდრია. საკმარისია რეფლექსი სულ რაზდენიპეჯერ განმეორდეს ძირითად გალიზიანებასთან შეუუღლებლად, რომ იგი ჩაქრეს. აგრეთვე ადვილად ისპობა არაჩვეულებრივი გალიზიანების გავლენით. რაც უფრო გრძელვადი ინტერვალის ინდივიდუალური და ძირითად გალიზიანებას შორის, მით უფრო ძნელად ვითარდება რეფლექსი, მით უფრო იგი ნაკლებ მკვიდრია. თუ ინტერვალის ორ მინუტს ან მეტს უდრის, რეფლექსი შეიძლება სულაც არ განვითარდეს (გროსმანი). თუ კიდევ ეს ინტერვალის რაზდენიპეჯე სეკუნდს უდრის, რეფლექსი ვითარდება და მკვიდრდება, როგორც ჩვეულებრივი თანადროული რეფლექსი (პეტროვა, ბელიცი).

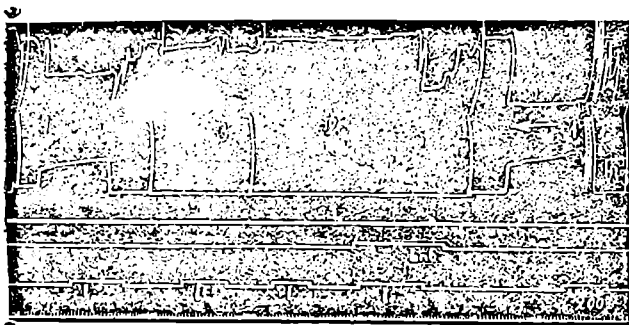
უარყოფითი რეფლექსი. რომელიმე ინდივიდუალური გალიზიანება რომ შეუერთოთ ინდივიდუალური რეფლექსი, ისე რომ ეს კომბინაცია არ შეუუღლოთ ძირითად გალიზიანებას, ინდივიდუალური რეფლექსი ან სულ არ იწყება, ანდა იწყება სუსტად. ეს არის ჩვეულებრივი მოვლენა არაჩვეულებრივი გალიზიანების მოქმედებისა. კომბინაცია რომ ზედიზედ რამდენჯერმე განმეორდეს, ეს უარყოფითი მოქმედება ისპობა. რეფლექსი იწყება არაჩვეულებრივი გალიზიანების დროსაც. მაგრამ, თუ ვინიც კომბინაციის წარმოება კიდევ გაგრძელდა, მაშინ არაჩვეულებრივი გალიზიანება ხელახლა ხდება უარყოფითი. ხოლო ეს უარყოფითი მოქმედება კომბინაციის განმეორებისას უფრო და უფრო მკვიდრდება. ამ მოვლენას პავლოვის ლაბორატორიაში „პირობით შეკავებას“ უწოდებენ. ეს სახელწოდება აღნიშნავს პავლოვის თვალსაზრისით ამ მოვლენაზე, ვითომც აღნიშნული უარყოფითი მოქმედება იყოს დამოკიდებული ქერქში აღმოცენებულ შეკავებაზე. მაგრამ ზემოთ უკვე აღვნიშნეთ, რომ ქერქში შეკავება არ წარმოებს. ამიტომ ამ უარყოფითი მოქმედებას უმჯობესია უბრალოდ უარყოფითი რეფლექსი ვუწოდოთ.

რომ აღნიშნული უარყოფითი მოქმედება მართლაც ნამდვილი ინდივიდუალური რეფლექსური მოვლენაა, კარგად განვითარებული უსუქცევიითი დროებითი კავშირებით, ნათლად ჩანს სხვათაშორის შემდეგი ფაქტებიდან:

1. უარყოფითი ინდივიდუალური გალიზიანება რომ განმეორდეს ზედიზედ ჩვეულებრივ დადებით ინდივიდუალური რეფლექსთან შეუუღლებლად, უარყოფითი რეფლექსი ჩაქრება (ჩებოტარიოვა).

2. უარყოფითი რეფლექსის ჩაქრობა განმეორების გამო არ არის აბსოლუტური. იგი აღსდგება ცოტა ხნის შემდეგ, მაგრამ ნაქილობრივ. მთლიანი აღდგენა მოხდება მხოლოდ დადებით რეფლექსთან რამდენჯერმე შეუუღლები შემდეგ (ჩებოტარიოვა).

3. როდესაც უარყოფითი რეფლექსი ვითარდება ერთ რომელიმე გალიზიანებაზე, უარყოფითი მოქმედების უნარს მიჰღებლობს ამავე თვისების სხვა არაჩვეულებრივი გალიზიანებაც, ე. ი. ხდება უარყოფითი რეფლექსის გენერალიზაცია (მიშტოვტი, კრეიშკოვსკი). მხოლოდ შემდეგში ხანგრძლივი მუშაობის შემდეგ ვითარდება უარყოფითი მოქმედების სრული დიფერენცია (ნიკოლაევი, ლეპორსკი).



სურ. 58.

უარყოფითი და დადებითი ინდივიდუური რეფლექსების ურთიერთობა. ძალიან „ბოზი“. ზემო მრუდე ეკუთვნის თავს, ქვემო კი მარჯვენა წინა ფეხს. დადებითი რეფლექსი იწვევს 200-რიცხვიან ბგერის მიერ (ქვემო სასიგნალო ხაზი), უარყოფითი კი — ელექტრული ლამფის განათებით თავიდან ნახეარ მეტრის მანძილზე (ზემო სასიგნალო ხაზი). პირველ ცდაში გამოწვეულია სამაგალითოდ დადებითი რეფლექსი. მეორე ცდაში დადებითი გალიზიანება უარყოფითის, ე. ი. განათების დროს წარმოებს. უკანასკნელი საორიენტაციო რეფლექსის დროს მიხვდა, რომელიც უცნობი გალიზიანების მიერ იყო გამოწვეული. განათების ქამს ინდივიდუალურად ბგერამ რეფლექსი არ გამოიწვია; პირიქით, ცხოველი მაშინვე თელავას შეუდგა, მისეულებაში მოვიდა, რა წამს ბგერა დაიწყო. ბგერის განმეორებამ 15 სექუნდის შემდეგ აგრეთვე ინდივიდუური მოძრაობა არ გამოიწვია. მესამე ცდაში იმავე ბგერაზე ერთი მინუტის შემდეგ მარტო თელემის გაძლიერება გამოიწვია. მხოლოდ მეოთხე ცდაში 2,5 მინუტის შემდეგ ბგერის განმეორებას ჩვეულებრივი დადებითი რეფლექსი მოჰყვა. სურათი იკითხება მარჯვნიდან მარცხნივ, როგორც ისარი უჩვენებს. დრო წითლობით (ბერიტაშვილი).

დამახასიათებელია, რომ უარყოფითი რეფლექსის საუკეთესოდ გასავეთარებლად საჭიროა უარყოფითი გალიზიანება შედარებით მძლავრი იყოს, რომ მისი ფიზიოლოგიური მოქმედება სპარზოზმდეს იმ ინდივიდუალ გალიზიანებას, რომელიც დადებით რეფლექსს იწვევს. როდესაც ინდივიდუური რეფლექსი მძლავრი ინდივიდუური გამაღიზიანებელით უერთდება შედარებით სუსტ გარეშე გალიზიანებას, მაშინ უარყოფითი რეფლექსი არ ვითარდება; პირიქით, გარეშე გალიზიანება დადებით ინდივიდუალ რეფლექსს იძლევა, ე. ი. მაღალი ხარისხის რეფლექსი ვითარდება (ფურსიკოვი).

ყოველ შემთხვევაში უარყოფითი რეფლექსი მეტად მერყევიანია. როდესაც კი დადებითი რეფლექსი ძლიერდება, უარყოფითი მოქმედება სუსტდება, მაგ., თუ დადებითი რეფლექსი წინასწარ შეუღლებული იყო ძირითად ელექტრულ გალიზიანებასთან.

მეორადი პროპრიოცეპტული რეფლექსები. ინდივიდუალური რეფლექსი ვითარდება არა მარტო გარეგან გალიზიანებაზე, არამედ აგრეთვე შინაგან პროპრიოცეპტულ გალიზიანებაზედაც, ე. ი. კუნთის, მყესის, სახსრის რეცეპტორების გალიზიანებაზე. მაგალითად, ასეთი პროპრიოცეპტული ინდივიდუალური რეფლექსი ვითარდება, როდესაც გარეგან გალიზიანებაზე ინდივიდუალური მამოძრავებელი რეფლექსის განვითარება წარმოებს. თუ ინდივიდუალური გალიზიანება რეფლექსურ მოძრაობას იძლევა, მაშინ ძირითადი ელექტრული გალიზიანება წარმოებს ამ რეფლექსური მოძრაობის დროს. ამ მოძრაობის დროს ხდება კუნთების, მყესების და სახსრების რეცეპტორების მეორადი გალიზიანება. ამის გამო ძირითად გალიზიანებას უშუალოდ აგრეთვე ეს პროპრიოცეპტული გალიზიანებაც. მაშ., ინდივიდუალური რეფლექსი უნდა განვითარდეს ამ პროპრიოცეპტულ გალიზიანებაზედაც (ბერიტაშვილი).

პროპრიოცეპტული რეფლექსის განვითარებას ხელს უწყობს ძირითადი, ე. ი. ელექტრული გალიზიანების განმეორება შეუღლების დროს. ამ შემთხვევაში ის პროპრიოცეპტული გალიზიანება, რომელიც ხდება პირველი გალიზიანების დროს გამოწვეულ მოძრაობაში, უშუალოდ განმეორებულ ელექტრულ გალიზიანებას.

მეორადი პროპრიოცეპტული რეფლექსი გამოივლინება ინდივიდუალური რეფლექსის ხანგრძლივ მსვლელობისას ელექტრული გალიზიანების მიერ გამოწვეული რეფლექსის ხანგრძლივ შემდეგმოქმედებაში; მერე — რეფლექსური მოძრაობის განმეორებაში გარეგანი გალიზიანების შემდეგ. რეფლექსი ხანგრძლივდება, იმიტომ რომ პირვანდელ გარეგანი გალიზიანების მიერ გამოწვეულ მოძრაობას უერთდება პროპრიოცეპტულ გალიზიანებათა მიერ გამოწვეული მეორადი ინდივიდუალური რეფლექსი. რეფლექსი მეორდება იმიტომ, რომ ფეხის გაშლის დროს წარმოებული პროპრიოცეპტული გალიზიანება იწვევს ფეხის ხელახლა ინდივიდუალურ მოხრას (ბერიტაშვილი).

რითმული რეფლექსი. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, თუ ძირითადი გალიზიანება მეორდება რამდენჯერმე შეუღლების დროს, მაშინ ინდივიდუალური გალიზიანება და ხშირად ელექტრულიც იძლევა რითმულ მოძრაობას: კიდური ზედიზედ ხან მოიხრება, ხან გაიშლება, როგორც, მაგალითად, სურათი 51 იძლევა. ეს რითმული მოძრაობა თავის ბუნებით წმინდა პროპრიოცეპტულია. თითოეული მოხრის შემდეგ ფეხის გაშლა იწვევს პროპრიოცეპტულ გალიზიანებას, უკანასკნელი კი — პროპრიოცეპტულ ინდივიდუალურ რეფლექსს, მაშ., ფეხის ხელახლა მოხრას. რეფლექსი მეორდება ამავე გზით ზედიზედ რამდენჯერმე, ვიდრე არ მოხდება ამ პროპრიოცეპტული რეფლექსის ჩაქრობა (ბერიტაშვილი).

„დროს“ რეფლექსი. ამ სახელით (рефлекс на время) ცნობილია პავლოვის ლაბორატორიაში შემდეგი რეფლექსური მოვლენა. თუ ძირითადი გალიზიანება მეორდება ცალკე ან ინდივიდუალური გალიზიანებასთან ერთად ერთი-დამევე ინტერვალით, მაშინ რამდენიმე დღის მუშაობის შემდეგ რეფლექსი (ნერწყვის სეკრეცია) მეორდება თავისთავად იმავე ინტერვალით. ეს ინტერვალური შეიძლება იყოს რამდენიმე მიწუტიდან 30 მიწუტამდე. ამ ინტერვალში ძალს შეიძლება ეძინოს. ძილი არ უშლის „დროს“ რეფლექსის გამოწვევას თავის ვადაზე. პირველად ეს რეფლექსი შემჩნეული იყო ზელიონის მიერ.

„დროს“ რეფლექსი ვითარდება ძირითადი გალიზიანების განსაზღვრული ინტერვალთა განმეორებისას. სხვა დროს ძალი განიცდის მხოლოდ ჩვეულებრივი გარემოს გავლენას. ამ გარემოს ეკუთვნის ძალის ოთახის მოწყობილობა, ფეხზე დგომა, თასებით დაბმა. უეცველია, ჩვეულებრივი გარემოს გავლენა ინდივიდუალური გალიზიანების როლს თამაშობს, რომელზედაც დამოკიდებული უნდა იყოს „დროს“ რეფლექსი. ეს სხვათა შორის იქიდან ჩანს, რომ თუ „დროს“ რეფლექსი ჯერ ერთ გარემოში განავითარეთ და მერე გარემო შეუცვალეთ რეფლექსი სრულიად ისპობა. საჭიროა მის გასავითარებლად მუშაობის ახლად დაწყება (დერიაზინი). „დროს“ რეფლექსი ისე ვითარდება, როგორც მოგვიანე რეფლექსი. ჯერ რეფლექსი იწყება ინტერვალშია, ხოლო შემდეგში თანდათანობით რეფლექსის დაწყება ვადას უახლოვდება. უმოქმედობისას ძალი თვლემს, როგორც მოგვიანე რეფლექსის უმოქმედო ფაზაში. ამიტომ „დროს“ რეფლექსი შეიძლება მოგვიანე ტიპის რეფლექსი იყოს, სადაც ჩვეულებრივი გარემოს მიერ გალიზიანება ინდივიდუალური გალიზიანებას წარმოადგენს (ბერიტაშვილი).

7. ინდივიდუალური რეფლექსური მოქმედების ფიზიოლოგიური საფუძვლები.

აგზნების შეუღლებული ირადიაციის კანონი და მისი ფიზიოლოგიური საფუძველი. ინდივიდუალური რეფლექსური მოქმედების ანალიზისათვის ჩვენ, რასაკვირველია, უნდა ვისარგებლოთ უკვე ცნობილი კანონებით ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგიიდან. მაგრამ ეს კანონები საჭიროა არაა ინდივიდუალური მოქმედების ახსნა-განმარტებისათვის. ამიტომ, ვიდრე ინდივიდუალური მოქმედების ფიზიოლოგიური ანალიზის შევუდგებოდეთ, საჭიროა გავეცნოთ ქერქულ მოქმედების იმ კანონს, რომელსაც უაღრესი მნიშვნელობა აქვს ინდივიდუალური მოვლენათა ფიზიოლოგიური ბუნების ახსნაში.

ქერქულ რეაქციათა შესწავლისას შემდეგი საყურადღებო მოვლენა იქცევა ყურადღებას. მუდამ ახალი გარეგანი გალიზიანების მიერ გამოწვეული ქერქული რეფლექსი, იქნება იგი ინდივიდუალური თუ თანშობილი, თავდაპირველად წარმოადგენს ვრცელ და რთულ რეაქციას. გალიზიანების განმეორებისას რეფლექსური რეაქცია სულ უფრო და უფრო მარტივდება. ასე, მაგ., თუ ინდივიდუალური რეფლექსი ერთ რომელიმე ფეხზე ვითარდება, ინდივიდუალური გალიზიანება თავდაპირველად იძლევა რეფლექსს არა მარტო ამ ფეხზე, არამედ აგრეთვე სხვა ფეხებზედაც და აგრეთვე გაძლიერებულ საორიენტაციო რეაქციას, გაღრმავებულ

სუნთქვას და ხმის ამოღებას. შემდეგში რეჟიმის გამაგრებისას ინდივიდუალური გალიზიანება იწვევს მხოლოდ ერთი ფეხის აწევის და თავის მიხრას ერთ მხარეზე უხვოდ და სუნთქვის გაუძლიერებლად. აღნიშნულ ფაქტიდან თავისთავად გამომდინარეობს შემდეგი თეორიულად ძალიან მნიშვნელოვანი დასკვნა: ზუღამ, როდესაც ქერკის რომელიმე აგზნებული კერა არაა შეკავშირებული ერთი რომელიმე სრულიად განსაზღვრული გზით საპასუხო ქერკულ აპარატებთან, მაშინ ამ კერიდან აგზნება ვრცელდება ცოტად თუ ბევრად თანაბრად ჰემისფეროთა მთელ ქერკში და მით მოჰყავს მოქმედებაში მრავალსხედასხვანაირი მამოძრავებელი (და სასეკრეციო) საპასუხო ადგილი დიდი ტვინის ქერკში. ხოლო როდესაც აგზნებული კერა მკიდრად არის შეკავშირებული რომელიმე საპასუხო ადგილთან, მაშინ აგზნება ასეთ კერიდან უმთავრესად ამ საპასუხო ადგილისკენ წავა, სხვა გზებით კი ან სულ არ გაივლის, ანდა ძალიან მცირე ინტენსივობით.

ამნაირი ფაქტური ანალიზის საშუალებით გამოყვანილი იყო შემდეგი ფიზიოლოგიური კანონი აგზნების ირადიაციის შესახებ: აგზნება, რომელიც აღმოცენდა დიდი ტვინის ქერკის რომელიმე ნერვულ კომპლექსში, ისწრაფვის გავრცელდეს ამ ქერკში ძალიან მარტივი პრინციპის თანახმად: რამდენადაც ძლიერ გატარდება აგზნება ყველაზე უფრო მეტი აგზნებადობის მქონე გზებით, რომლებიც პირვანდელი აგზნებული კერიდან იწყებიან, იმდენად სუსტად გატარდება იგი დანარჩენი ნაკლები აგზნებადობის მქონე გზებით. სხვანაირად რომ ვთქვათ, აღებული გზის ირადიირებული აგზნება პირვანდელი კერისაგან დამოკიდებულია არა მარტო მისი აგზნებადობის ხარისხზე, არამედ სხვა დანარჩენი გზების ამგვარივე თვისებაზე: რაც უფრო მეტი იქნება სხვა გზების აგზნებადობა და ამიტომ მათი აგზნებაც, მით უფრო ნაკლები იქნება აღებული გზის საკუთარი აგზნება. ამ ნერვული მოქმედების პრინციპს ეწოდება აგზნების შეუღლებული ირადიაციის კანონი (ბერიტაშვილი).

უნდა ვიფიქროთ, რომ ირადიაცია მუდამ ცოტად თუ ბევრად შეუღლებულია, რადგან შეუძლებელია წარმოვიდგინოთ, რომ დიდი ტვინის ქერკში ერთი რომელიმე ნერვული კომპლექსი საესებით თანაბარი აგზნებადობის მქონე გზებით უკავშირდებოდეს სხვა მრავალ ნერვულ კომპლექსს. ახლად დაბადებულსაც კი არ უნდა ჰქონდეთ დიდი ტვინის ქერკში სრულიად თანაბარი აგზნებადობის ნერვული ელემენტები, ვინაიდან მათი ემბრიონალური განვითარება ერთ დროს და ერთი ტემპით არ უნდა წარმრებიდეს. მაშ, უკვე პირველი აგზნება დიდი ტვინის ქერკში შეუღლებულ ირადიაციას უნდა განიცდიდეს.

აგზნება ზურგის ტვინშიაც გატარდება არა მარტო განსაზღვრული ნერვული გზით, იგი ვრცელდება აგრეთვე სხვა გზებითაც. ხოლო ამ გზებით იგი ეფექტს არ იწვევს. ასე იმიტომ ხდება, რომ თითოეული ზურგის ტვინის ნაწილი უერთდება ზურგის და თავის ტვინის განსაზღვრულ ნაწილს უფრო მკიდრად, ვიდრე სხვებს. უეჭველია, ეს თანშობილი კავშირები უნდა ირჩეოდნენ ერთმანეთისაგან გამტარებლობის მხრივ. ის მთავარი ნერვული გზები, რომლებითაც იწვევა გარეგანი ეფექტი ჩვეულებრივად აღებული გალიზიანების საპასუხოდ,

უეჭველია უფრო ადვილად გაატარებენ აგზნებას, ვიდრე სხვა გვერდითი გზები. ამნაირად, ზურგის ტენიშვიც აგზნების ირადიაცია თითქმის შეუღლებულ სახეს ღებულობს. მაგრამ ზურგის თანშობილ გზებში აგზნების ირადიაცია არსებითად არ იცვლება გარეგანი გალიზიანების გავლენით. დიდი ტენის ქერქის გზებში კი აგზნების ირადიაცია ადვილად იცვლება პერიფერიული გალიზიანების მიხედვით. მაგალითად, ინდივიდური გალიზიანება არ იწვევს ჩვეულებრივ რეფლექსს, თუ იგი მოხდა არაჩვეულებრივი გალიზიანების დროს. ასეთი რამ მოვლენა ზურგის ტენის თანშობილ რეფლექსთა მიმართ არ არის ცნობილი. მართალია, ხშირად ვხვდებით, რომ აღებული გალიზიანება არ იწვევს ჩვეულებრივ ეფექტს; პირიქით იგი იძლევა სულ სხვა ეფექტს. მაგრამ ყველა ამ შემთხვევაში აგზნება ჩვეულებრივი გზათა კრცელდება უკლებლივ.

ამნაირად, ფილოგენეზურად კარგად განვითარებული მთავარი თანშობილი ნერვული გზები აგზნებადობით და გამტარებლობით იმდენად ირჩევიან სხვა გვერდითი გზებიდან, რომ ამათუიშ გალიზიანების გავლენით მათ შორის აგზნებადობის ხარისხის ურთიერთობა არსებითად არ იცვლება. ამიტომ ფილოგენეზური გზით შემუშავებული აგზნების ირადიაციის ტიპი არ ირღვევა გარემოს ზეგავლენით. აქედან გამომდინარეობს, რომ აგზნების შეუღლებული ირადიაციის კანონს, რა სახითაც იგი მოცემულია დიდი ტენის ქერქის მიმართ, არ ემორჩილება საზოგადოდ ც. ნ. ს-ის და კერძოდ ზურგის ტენის მოქმედება.

აგზნების შეუღლებული ირადიაციის ფიზიკურ-ქიმიური საფუძველი. ცენტრალური ნერვული სისტემა შეიძლება წარმოვიდგინოთ, როგორც ელექტრულ გამტარებელთა რაული ხლართი. თითოეულ ნერვულ ქსოვილში უჯრედები გადაებმეიან ერთმანეთს ნერვული მორჩებით. თითოეული მორჩი შესდგება ლერძიან ცილინდრისაგან, რომელიც ნეიროფიბრილებს და ნეიროპლაზმას შეიცავს, და გარსებისაგან, რომელთა ელექტროდენის წინააღმდეგობა გაცილებით უფრო დიდია, ვიდრე ლერძიანი ცილინდრისა. ამიტომ შესაძლებელია უკანასკნელი მივიჩნიოთ, როგორც ელექტრობის გამტარებელი, გარსები კიდეც—როგორც იზოლატორი. როგორც ზევით აღენიშნეთ, აგზნების გავრცელება თითოეულ ნერვულ ელემენტში პირდაპირ პირობადებულია აგზნებული ნაწილის ბიოელექტროდენის გავლენით მეზობელ უპოქმედო ნაწილზე. ამ ელექტროდენს მოჰყავს მოქმედებაში უპოქმედო აგზნებადი სისტემის ნაწილი. ეს ელექტროდენი არ მოქმედებს გარსების საშუალებით მეზობელ ნერვულ ელემენტებზე, ვინაიდან გარსების დიდი წინააღმდეგობა მას ხელს უშლის. ამასთან ამ გარსების ნახევარ-გამქვირვალოსა ჰქმნის ბიოელექტროდენის გავლენით პოლარიზაციურ დენს, რომელიც თავის მხრივ, როგორც მოწინააღმდეგე მიმართულების დენი, ასუსტებს მთავარ, ე. ი. ბიოელექტროდენის გავლენას მეზობელ ნერვულ ელემენტებზე (პილდემეიტერი).

ახლა წარმოვიდგინოთ, რომ ნერვული ქსოვილის უჯრედთა რომელიმე ჯგუფში წარმოიშვა აგზნება. ეს აგზნება გავრცელდება ამ უჯრედთა ყველა მორჩში ცნობილ სისწრაფით—სეკუნდში 75—100 მეტრი. ბიოელექტროდენი კი, რომელიც წარმოიშება თითოეულ აგზნების ნაწილში, გავრცელდება ზოგად

ნერვულ ქსოვილში გაცილებით მეტი სისწრაფით, სახელდობრ, სინათლის სხივის ცნობილი სისწრაფით. ხოლო ეს ელექტროდენი, თანახმად კირხოფის კანონისა, ერთი რომელიმე წრით მით უფრო მეტი ინტენსივობით გაივლის, რაც უფრო ნაკლები იქნება ამ წრის წინააღმდეგობა და რაც უფრო მეტი იქნება სხვა წრეთა წინააღმდეგობა. ბიოელექტროდენის გავლენით მთელი სისტემა, ცხადია, უნდა განიცდიდეს ისეთ ცვლილებას, როგორიც საზოგადოდ ელექტრობის გატარებისას ხდება. სახელდობრ, ყველა ნერვული ელემენტის პროტოპლაზმური აპკები ელექტრობის გავლენით განიცდიან ე. წ. კატოდურ პოლარიზაციას: ნახევარ-გამჭვირვალ აპკების ერთ მხარეზე გროვდებიან უმეტესად ერთგვანტოვანი იონები და ამ იონების გავლენით ხდება პროტოპლაზმური აპკების გაფაშარება (კობერი, ებეკი). ეს კიდევ ხელს უწყობდეს აგზნების გავრცელებას და გადასვლას ერთი ნეირონიდან მეორეში. ხოლო ამათუბი ნერვული გზის ელექტროგამტარებლობა დამოკიდებული უნდა იყოს ერთი მხრით მის მორფოლოგიურ განვითარებაზე: რაც უფრო მეტია მისი ნეიროფიბრილოვანი მასა, რაც უფრო სქელია ბოჭკოთა მიეღინიანი გარსი, რაც უფრო შევიწროებულია სინაპსი, მით უფრო მეტი იქნება ელექტროგამტარებლობა. მეორე მხრივ იგი დამოკიდებული უნდა იყოს ნერვული გზის ნახევარგამჭვირვალ პროტოპლაზმურ აპკთა გაფაშარებაზე, რომელიც სხვათა შორის უაღრესი ხარისხით იწვევს მოკლე ხნობით თითოეული აღგზნების გავრცელების გამო.

აქედან ცხადია, რომ, როდესაც სადმე ნერვულ კომპლექსში აღმოცენდება აგზნება, პირველად მის მიერ გამოწვეული ბიოელექტროდენი ვრცელდება. დიდი ტენიის ქერქში. ეს ხდება თანახმად კირხოფის კანონისა. რაც უფრო მეტი ძალით ტარდება ბიოელექტროდენი ერთი რომელიმე ნერვული გზით, მით უფრო ნაკლები ძალით ტარდება იგი სხვა ნერვული გზებით. ამისდა მიხედვით რაც უფრო მეტად იცვლება პირველი გზა ამ ბიოელექტროდენის გავლენით, მით უფრო ნაკლებ იცვლებიან სხვა დანარჩენი ნერვული გზები.

ამაზე დამოკიდებულებით თვითონ ირადიირებული აგზნებაც, რამდენადაც მეტი ინტენსივობით გავრცელდება პირველი გზით, სადაც უფრო ბიოელექტროდენმა იმოქმედა ყველაზე უფრო მძლავრად, იმდენად ნაკლები ინტენსივობით გავრცელდება იგი სხვა ნერვული გზებით. მაშასადამე, შეიძლება ითქვას, რომ აგზნების შეუღლებულ ირადიაციის მთავარი ფიზიკური-ქიმიური საფუძველი მდგომარეობს თვითონ აგზნების ბიოელექტროდენის შეუღლებულ გამტარებლობაში და მის მიერ გამოწვეულ დამახასიათებელ ფიზიკურ-ქიმიურ ცვლილებებში.

ინდივიდუალური რეჟიმების წარმოშობა. ვთქვათ, უნდა შემუშავდეს მარჯვენა წინა ფეხის ინდივიდუალური მამოძრავებელი რეჟიმის რომელიმე ბეგრის საპასუხოდ. ამისათვის საჭიროა, რომ ეს ბეგრა შეუღლდეს ამ ფეხის ელექტროდენით გაღიზიანებას. კომბინაციის დროს დიდი ტენიის ქერქში აღმოცენდება სამი აგზნების სათავე: ერთი კეფის წილში, ე. ი. ბეგრის მიმღებ ფარგალში, მეორე შუბლის წილში, ე. ი. კანის მიმღებ ფარგალში, რომელიც სხვათა შორის ნტიკინულ გაღიზიანებას მიმღებლობს; და მესამე—ქერქის მამოძრავებელ ადგილებში, როჟელნიც მოქმედებენ კანის მიმღები ფარგლიდან აგზნების

ირადიაციის გავლენით და რომელნიც პერიფერიულ მოძრაობას იწვევენ. ამავე დროს, რასაკვირველია, ამ სამ სათავეში აგზნებადობა ჟალრესად მატულობს. აგზნება თითოეული სათავიდან მთელ ჰემისფეროზე ვრცელდება, მაგრამ ყველაზე მეტად მეორე და მესამე აგზნების სათავეზე იმოქმედებს, რადგანაც აქ აგზნებადობა ყველაზე მეტი უნდა იყოს. ეს ურთიერთმოქმედება შეიძლება ირცელდეს შეუღლებისთანავე ინდენად მძლავრი იყოს, რომ მან ეფექტი მოგვცეს. მაგალითისთვის მოვიყვან ერთ ამნაირ მოვლენას. მცირე ინტენსივობის ელექტრული დენით რომ გალიზიანდეს რომელიმე ფეხი და ამავე დროს ძლიერი ბგერა ეაწარმოოთ, ეს ბგერა გააძლიერებს დენისაგან გამოწვეულ ფეხის მოძრაობას. ვინაიდან ყველაზე უფრო მოკლე გზები, რომლებიც ამ სამ სათავეს აერთებს, ყველა სხვა გზაზე უფრო ძლიერ აიგზნება, ამიტომ დასახელებულ სათავეებთან ერთად ამ გზებშიაც აგზნებადობა უნდა მოიმალოს ჯერჯერ მეტად. ეს უკანასკნელი უნდა აწეულიყო აგრეთვე ყველგან სათავეთა გარშემო, და საზოგადოდ ქერქში აგზნების ირადიაციის გამო; რასაკვირველია, ქერქის ყოველ ნაწილში მით უფრო ძლიერ, რაც უფრო იგი სათავესთან ახლო იქნებოდა. უმეტესად, აგზნებადობა სათავეებში და მათ შორის მოკლე გზებში თითოეული გშეუღლების განმეორებასთან ერთად სულ უფრო და უფრო უნდა იზრდებოდეს, რადგანაც თითოეული შეუღლება ისეთ დროს ხდება, როცა ჯერ კიდევ გამჭრალი არ არის აღმატებული აგზნებადობა წინასწარი შეუღლების შემდგომ. ამის გამო აგზნება ერთი სათავედან მეორეზე მეტ წილად ამ მოკლე გზებით ვრცელდება უკვე პირველი რაზმდენივე შეუღლების შემდგომ, ერთი სათავეს ზეგავლენა მეორეზე იმდენად დიდია, რომ „სამტკივნეულო“ განყოფილება და მაჰმადიანური აპარატი აგზნებაში მოდის, როდესაც კი ბგერის სათავე ჩვეულებრივი ინდივიდური გალიზიანების გამო მოქმედებს (ბერიტაშვილი).

წინტევიითი და უკუწევიითი დროებითი კავშირი. ის მოკლე გზები აღმატებული აგზნებადობით, რომელნიც განვითარდნ ზემოაწერილი ურთიერთმოქმედების გამო, შეადგენენ დროებითი კავშირებს. ამ კავშირებით აგზნება ვრცელდება როგორც ინდივიდური გალიზიანების კერიდან საპასუხო მამოძრავებელ და სასეკრეციო ადგილებისკენ, ისე უკუღმა ამ ადგილებიდან ინდივიდური გალიზიანების კერისკენ. მაშ., მუდამ თითოეული ინდივიდური რეფლექსის აღმოცენებისას ვითარდება ორნაირი მიმართულების დროებითი კავშირი: წინტევიითი და უკუწევიითი. ინდივიდური მოძრაობის გამოწვევა ჩვეულებრივი ბგერის საპასუხოდ, ეს წინტევიითი კავშირის შედეგია. მაგრამ არსებობს აგრეთვე მრავალნაირი ინდივიდური მოვლენები, რომელნიც უკუწევიითი კავშირის მოქმედებაზე დამოკიდებული, მაგ., დაგვიანებული რეფლექსის პირველი უმოკმეოდ ფაზა, მიმყოლი რეფლექსის ის თავისებურება, რომ რეფლექსი ინდივიდური გალიზიანების დროს კი არ იწვევა, არამედ მის შემდგომ და სხვ. ყველა ამნაირი შემთხვევა, როდესაც ინდივიდური გალიზიანება რეფლექსს არ იძლევა, იმით აიხსნება, რომ საბოლოო მამოძრავებელ ან სასეკრეციო ადგილებში გამოწვეული აგზნების პროცესი უკუწევიით ინდივიდური გალიზიანების სათავესკენ უკუწევიითი კავშირით. ამნაირი შედეგი შესაძლებელია მაშინ, როდესაც ეს უკუწევიითი კავშირი კარგადაა განვითარებული. ამ კავშირის განვითარება

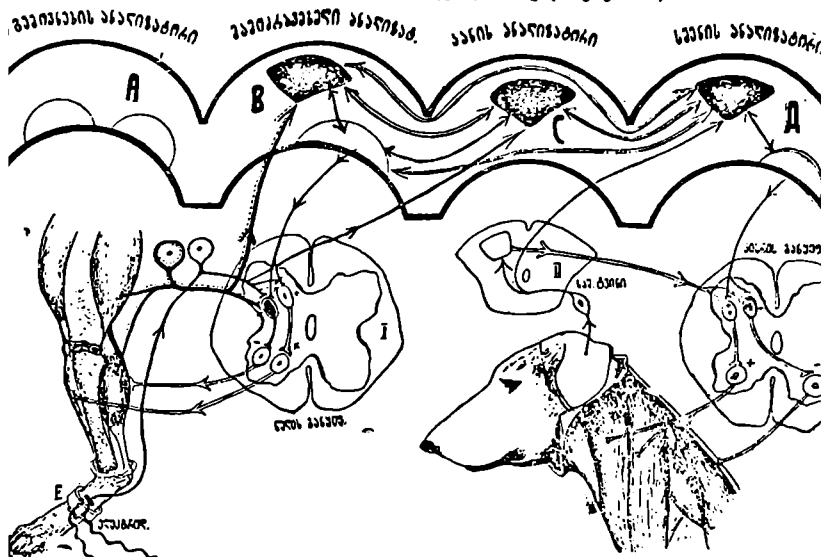
წინქცევითი და უკუქცევითი კავშირების განვითარება წარმოებს თითოეული ინდივიდური რეფლექსის განვითარების დროს. ხოლო იმისდა მიხედვით, თუ რომელი კავშირი უფრო მეტადაა განვითარებული, გარეგანი ეფექტი გამოხატავს უმთავრესად ან წინქცევითი ან უკუქცევითი კავშირის მოქმედებას. მაგრამ განსაზღვრულ პირობებში შეიძლება ვნახოთ პერიფერიულ ორგანოებზე ორივე კავშირის მოქმედება. ასე ხდება იმ შემთხვევაში, როდესაც ორივე შეთულებული გალიზიანება ინდივიდური და ძირითადი განსაზღვრულ გარეგან ეფექტს იწვევს, მაგ., პირის ღრუს გალიზიანება რომ ინდივიდური გალიზიანება იყოს, ელექტრული გალიზიანება კი ძირითადი. ძალს რომ ჯერ შაქრის ფხვნილი ეაქამოთ და მერე კამის დროს ელექტრული გალიზიანება ეაწარმოოთ, პირველ დღეებში ძალი კამას თავს დაანებებს ამ გალიზიანებისას, შემდეგ იგი განაგრძობს კამას და ბოლოს სკამს მხოლოდ ელექტრულ გალიზიანებისას: შაქარი პირში უყრია, მაგრამ არა სკამს, ელოდება ელექტრულ გალიზიანებას (ს ა ე ი ი). რადგან ელექტრული გალიზიანება იყო მეორე, შაქრის ფხვნილის პირში ჩაყრა კიდევ პირველი, ცხადია, ეს ინდივიდური რეფლექსი აღმოცენდა უკუქცევითი კავშირის უალრესი განვითარების გამო. შაქრის პირში ჩაყრა არ იძლევა კამის რეფლექსს, რადგან აგზნება გემოვნების მიზლებს სათავიდან მიისწრაფვის უმთავრესად მამოძრავებელ და კანის „სამტკივნეულო“ განყოფილებისაკენ. აქედან უკან მიდის უკუქცევითი კავშირით გემოვნების მიმღებ სათავისკენ, მერე ისევ მამოძრავებელ და კანის განყოფილებისკენ წინქცევითი კავშირით, აქედან ისევ უკან და ასე შემდეგ. ამის გამო არც მოძრაობა და არც სეკრეცია არ არსებობს. ხოლო როდესაც ვუერთებთ ელექტრულ გალიზიანებას, მაშინ უკუქცევითი კავშირის მოქმედება იმდენად ძლიერი გაჰოდის, რომ იგი კამის ეფექტს იწვევს: პირის მოძრაობას და სეკრეციას.

ინდივიდური მოძრაობათი რეფლექსის დროებითი გზები. ინდივიდური რეფლექსის განვითარებაში ქერქის შემდეგი ელემენტები მონაწილეობენ: 1) პირვანდელი ინდივიდური გალიზიანების მიმღები ფარგალი, 2) ძირითადი გალიზიანების მიმღები ფარგალი, 3) მეორადი პროპრიოცეპტული გალიზიანების მიმღები ფარგალი და 4) მამოძრავებელი ადგილები. მათ შორის აღმოცენებული ინდივიდური გზები სხვადასხვა სირთულისაა, რადგან თითოეულ სათავიდან მეორეზე აგზნება შეიძლება გავრცელდეს პირდაპირ, უშუალოდ, და აგრეთვე ამთავი სათავის ან სათავეების საშუალებით (სურ. 60) (ბერეტაშვილი).

ჩვენ აქ ვავანტირებთ ის გზები, რომლებიც პირვანდელი გალიზიანების მიმღებ სათავესა და მამოძრავებელ ადგილებს შორის აღმოცენდება. ამათ შორის მუდამ არის ერთი მარტივი და პირდაპირი გზა, რომელიც უშუალოდ აკავშირებს ამ ქერქულ ელემენტებს—ერთ კავშირიანი გზა; არის აგრეთვე სხვადასხვა სირთულის გზები: ორ კავშირიანი, რომელშიაც ან მხოლოდ ძირითადი გალიზიანების მიმღები ფარგალი მონაწილეობს, ანდა მეორედ გალიზიანებათა ფარგალი: სამ კავშირიანი, რომელშიაც ორივე ეს ფარგალი მონაწილეობენ (სურ. 60).

ამასთან ერთად შეიძლება არსებობდეს სხვა უფრო რთული გზებიც. მაგ., ცხოველი რომ ხედავდეს თავის საკუთარ მოძრაობას, მაშინ რთული გზების განვითარებაში წილებდა მონაწილეობას აგრეთვე მხედველობის მიმღები ფარგალი.

თუ კიდევ ინდივიდუური გაღიზიანება რთული ხასიათისაა, მაშინ თითოეული მისი შემაღგენელი ნაწილი დიდი ტვინის ქერქში წარმოშობდა საკუთარ აგზნების კერას და ამიტომ მონაწილეობასაც მიიღებდა რთული გზების წარმოშობაში.



სურ. 60.

ინდივიდუური და თანშობილი მოხრის რეფლექსის და საორიენტაციო რეაქციის რეფლექსური რკალები. A — გემოვნების მიმღები ფარგალი, B — პროპრიოცეპტული გაღიზიანების მიმღები ფარგალი, C — ანის მიმღები ფარგალი, D — სმენის მიმღები ფარგალი, E — ელექტროდები და კანის ნაწილი, რომელიც ღიზიანდება და სათანადო იწყება აუზიანი გზა ქერქში მდებარე კანის მიმღებ ფარგლისკენ. აქვე კუნთების რეცეპტორებიდან იწყება მეორე აღმავალი გზა ქერქში არსებულ პროპრიოცეპტულ მიმღებ ფარგლისკენ (განწყვეტილი და შტრიხებიანი ხაზი ერთად). I — ზურგის ტვინის მოხრის საკოორდინაციო აპარატი. II — შუა ტვინი, რომლითაც გაივლის სასმენი აღმავალი გზა სმენის მიმღებ ფარგლისკენ და კისრის მოძრაობის საკოორდინაციო აპარატისკენ. III — ზურგის ტვინის კისრის განყოფილება კისრის მოძრაობის საკოორდინაციო აპარატით. ისრები ყველგან უჩვენებენ აგზნების მსვლელობას რეფლექსურ გზებზე; პლუსი და მინუსი საკოორდინაციო ნეირონებთან აღნიშნავენ აგზნების და შეკავების ინერვიაციას. შავად გამოყვანილი ქერქის მიმღები ფარგლის ნაწილები გამოჩატავენ გაღიზიანების მიმღებ კერებს, შემოხაზული კი მამოძრავებელ ადგილებს. ორხაზიანი გზები ამო შორის წარმოადგენენ დროებითი კავშირს ინდივიდუური მოხრის რეფლექსური რკალი იწყება ყურში, გაივლის შუა ტვინს (II), მეორე მიმღებ ფარგლებს D, C და B, უკანასკნელიდან კი საპასუხო ადგილის საშუალებით მიდის ზურგის ტვინში მოხრის საკოორდინაციო აპარატისკენ (I). რეფლექსური რკალი მეორადი პროპრიოცეპტული მოხრის რეფლექსისა იწყება ფეხის კუნთებში, გაივლის მიმღებ ფარგლებს B და C და შემდეგ II-ში მდებარე მამოძრავებელი ადგილით გადადის იმავე საკოორდინაციო აპარატში. საორიენტაციო რეფლექსის რკალი იწყება ყურში, აქედან შედის შუა ტვინში და მეორე გადადის ერთი მხრის პირდაპირ კისრის მოძრაობის საკოორდინაციო აპარატში (მოკლე რკალი), მეორე მხრით კი გაივლის სმენის მიმღებ ფარგალს D და მეორე აქედან იმავე საკოორდინაციო აპარატს უბრუნდება (გრძელი რკალი) (ბერტილი).

აღნიშნულ გზებიდან ყველაზე უფრო მოქმედი და მკვიდრია მოკლე და მარტივი ერთკავშირიანი გზა, რადგან იგი ვითარდება ყველაზე უფრო მეტად. ეს გამომდინარეობს შეუღლებული ირადიაციის კანონიდან: აღებული კერა მოქმედებს მეორე კერაზე მოკლე და მარტივი გზით უფრო მძლავრად, ვიდრე გრძელი და რთული გზებით. ეს გარემოება თავის მხრივ ხელს უწყობს მარტივი გზების საუკეთესო განვითარებას. აქას შედეგად მოსდევს ის, რომ შეუღლებული ირადიაციის კანონის თანახმად აგზნება ამ გზით უფრო მძლავრი ინტენსივობით მიმდინარეობს, ვიდრე სხვა დანარჩენი რთული გზებით. ეს გარემოება კიდევ უფრო ხელს უწყობს მოკლე გზების უპირატეს განვითარებას და ამავე დროს ყველა გრძელი გზის დახშობას. მაშას, შეიძლება ითქვას, რომ ინდივიდური რეფლექსის გამაგრებასთან ერთად მთელი მოქმედება მოკლე გზებით წარმოებს. გრძელი გზები მონაწილეობენ რეფლექსის წარმოებაში მხოლოდ რეფლექსის განვითარების დასაწყისში, როდესაც მოკლე გზები ჯერ კიდევ არაა საკმარისად განვითარებული. მაგრამ გრძელი გზების მოქმედება შემდეგშია შეიძლება ვინახულა, თუ რომ რამე მიზეზით აგზნებადობამ მოიმატა დიდი ტვინის ქერქში, როგორც ეს, მაგ., მძლავრი ელექტრული გაღიზიანების შემდეგ ხდება. გრძელი გზების მოქმედება გამოიხატება იმაში, რომ მამოძრავებელი რეაქცია ინდივიდური გაღიზიანების საპასუხოდ ძალიან რთულდება და ალტყინებულად მიმდინარეობს: კიღურების, თავის და ტანის მოუსვენარი მოძრაობა, მძლავრი წკმუტუნი, გაძლიერებული სუნთქვა, რაც უჩვენებს კანის მიმღები ფარგლის „მტკივნეულობის“ განყოფილების მონაწილეობას. მხოლოდ მოკლე გზების მოქმედებისას მამოძრავებელი რეაქცია განისაზღვრება მარტო იმ ფეხის მოძრაობით, რომელიც ღიზიანდება, და კიდევ ცოტაოდნად თავის საორიენტაციო მოძრაობით. ამნაირად, ინდივიდური რეფლექსის გამაგრებისას მოკლე ერთკავშირიანი გზა ყველაზე უფრო განვითარებულია და აგზნებადობაც აქ უფრო მეტია, ვიდრე გრძელ რთულკავშირიან გზებში, ამიტომაც რეფლექსი უმთავრესად მოკლე გზით წარმოებს (ბერიტაშვილი).

ინდივიდური რეფლექსის გენერალიზაციის წარმოშობა. ინდივიდური რეფლექსების შემუშავების დროს აგზნებადობა მატულობს აგრეთვე მთელს ტვინის ქერქში, მეტადრე აგზნების სათავეთა გარშემო. ამის გამო ამ დროს ყოველივე გაღიზიანება მეტ მოქმედებას უნდა იწვევდეს დიდი ტვინის ქერქში, ვიდრე სხვა დროს. ამ გაღიზიანების მიერ გამოწვეული აგზნება ირადიაციას განიცდის. აგზნებადობის მომატება საერთოდ ქერქში ხელს უწყობს ამ ირადიაციას. ირადიირებული აგზნება მოქმედებს ყველაზე უფრო ძლიერ ტვინის იმ კერებზე, სადაც აგზნებადობა ყველაზე უფრო მეტია. ასეთია ინდივიდური და ძირითადი გაღიზიანების მიმღები კერები და ის საპასუხო ადგილები, საიდანაც დროებითი კავშირები პერიფერიაზე მოქმედებას იწვევენ. ამიტომ არის, რომ არაჩვეულებრივი გაღიზიანება იწვევს სწორედ ისეთ ეფექტს, როგორც ჩვეულებრივი ინდივიდური.

ინდივიდური გაღიზიანების მიმღები კერის გარშემო აგზნებადობა უნდა მატულობდეს ყველაზე უფრო მეტად იმ ნაწილებში, რომლებიც მახლობელ გა-

ლიზიანებათ მიმდებლობენ. ამის გამო მათ მიერ გამოწვეული ეფექტიც ყველაზე მძლავრი უნდა იყოს. ეს ეფექტი იწვევს ამნაირად: არაჩვეულებრივ გაღიზიანებას აგზნებაში მოჰყავს სათანადო მიმღები ფარგალი. აქედან აგზნება ირადიაციას განიცდის და ამოქმედებს ინდივიდუური გაღიზიანების კერას. ამას მოჰყვება დროებითი კავშირის ამოქმედება და ამის შესაბამის პერიფერიული ინდივიდუური ეფექტი. ამ შემთხვევაში არაჩვეულებრივი გაღიზიანება რომ მართლა იწვევს ინდივიდუურ რეფლექსს დროებითი კავშირის საშუალებით, ნათლად ჩანს შემდეგი ფაქტიდან: თუ ინდივიდუური გაღიზიანების ზედიზედ განმეორებით ჩაეაქრობთ ინდივიდუურ რეფლექსს, მაშინ არაჩვეულებრივი გაღიზიანებაც ეფექტს სრულიად არ იძლევა.

მაგრამ განსაზღვრულ პირობებში ყოველივე გაღიზიანებას შეუძლია გამოიწვიოს პერიფერიული ეფექტი პირდაპირ საპასუხო ადგილებიდან, ე. ი. დამოუკიდებლად დროებითი კავშირებისა. ამის განსამარტებლად შეიძლება მოვიყვანოთ შემდეგი ფაქტი. როდესაც უკვე ერთ რომელიმე ბგერაზე მარჯვენა წინა კიდურის ინდივიდუარმა მამოძრავებელმა რეფლექსმა სრული დიფერენციაცია განიცადა, მაშინ რომ გავაღიზიანოთ რომელიმე სხვა კიდური მძლავრი ელექტრული დენით, რომელიც მძლავრ რეაქციას იძლევა, ჩვეულებრივ ბგერაზე რეფლექსი არსებობდა შეიცვლება: რამდენიმე მინუტის განმავლობაში ინდივიდუური გაღიზიანება იწვევს მოძრაობას არა მარჯვენა წინა კიდურზე, არამედ იმ კიდურზე, რომელიც წინასწარ ელექტროდენით გაღიზიანდა, რომლის მიმართ ინდივიდუური კავშირი არ არსებობდა.

ინდივიდუური რეფლექსის დიფერენციაციის წარმოშობა. თუ აღმატებული აგზნებადობა ინდივიდუური და ძირითადი გაღიზიანების სათავეთა გარშემო გენერალიზაციის მთავარ პირობას წარმოადგენს, მაშინ რეფლექსის დიფერენციაცია დამოკიდებული უნდა იყოს ამ აგზნებადობის ნორმამდე შემცირებაზე. რომ ეს ასეა, მთელი რიგი ფაქტებიდან ჩანს. მაგალითად, იქიდან, რომ დიფერენცირებული რეფლექსი დროებით ხელახლა განზოგადოვდება ძლიერი ელექტრული გაღიზიანების შემდგომ, რომელიც, როგორც ცნობილია, მთელ ცენტრალურ ნერვულ სისტემაში აგზნებადობის მომატებას იწვევს; აგრეთვე იქიდანაც, რომ ეს ხელშეშორე გენერალიზაცია საერთოდ ისეთი მოწამლვით ხდება, რომელიც ც. ნ. ს-ის აგზნებადობას აწევას გამოიწვევს, მაგ., სტრიქინით.

აგზნებადობის შემცირება ნორმამდე აგზნების სათავეთა გარშემო სწორედ მაშინ უნდა ხდებოდეს, როდესაც ამ სათავეთა შორის მოკლე გზები ვითარდება. შეუღლებული ირადიაციის კანონის თანახმად ეს მოვლენა უნდა წარმოებდეს ამგვარად: რაც უფრო მეტია მოკლე გზების განვითარება, იმდენად ნაკლები უნდა იყოს ის აგზნება, რომელიც ყველა დანარჩენ გვერდით მდებარე რთულ გზაზე გაივლის. ამ გვერდით მდებარე გზებზე აგზნების შესუსტება, რასაკვირველია, იწვევს ამ გზების აგზნებადობის შემცირებას. ეს კიდევ თავის მხრივ სპობს არაჩვეულებრივ გაღიზიანებათა მოქმედებას, როგორც უშუალოდ ინდივიდუური დროებითი გზების საპასუხო მამოძრავებელ ადგილებზე, ისე ნათ მიმღებ სათა-

ვეებზე, რის გამოც გენერალიზირებული რეფლექსი ალაგს უთმობს დიფერენცირებულს.

მაგრამ დიფერენციაცია არ შეიძლება მხოლოდ აღნიშნულ გარემოებაზე იყოს დამოკიდებული. მახლობელ დიფერენცირებულ გალიზიანებას მხოლოდ მრავალჯერ განმეორების შემდეგ მოესპო რეფლექსის გამოწვევის უნარი. მაშ., ვიდრე მისი დიფერენციაცია მოხდებოდეს, არაჩვეულებრივ გალიზიანებას თანსდევს რეფლექსური მოძრაობა სწორედ ისე, როგორც უარყოფითი რეფლექსის განვითარების დროს. ამიტომ არაჩვეულებრივი გალიზიანების კერასა და დროებითი კავშირის ელემენტებს შორის უნდა ვითარდებოდეს ისეთივე დროებითი კავშირები, როგორც უარყოფითი რეფლექსის დროს, სახელდობრ, უნდა ხდებოდეს უკუქცევითი კავშირების მძლავრი განვითარება. ამ კავშირების განვითარების შემდეგ აგზნება დადებითი რეფლექსის დროებითი კავშირების ელემენტებიდან უნდა გადადიოდეს უპირველესად უკუქცევითი კავშირებით არაჩვეულებრივი დიფერენცირებული გალიზიანების კერისკენ, ხოლო თანახმად აგზნების შეუღლებული ირადიაციისა, იგი ნაკლები ინტენსივობით უნდა ვრცელდებოდეს დროებითი კავშირების საპასუხო საბოლოო ადგილებიდან მამოძრავებელ ორგანოსკენ.

8. პავლოვის მოქმედაბა ინდივიდუალ რეფლექსების წარმოშობის შესახებ

ინდივიდუალ რეფლექსის განვითარება პავლოვის თვალსაზრისით. პავლოვი ამბობს: „თუ ჯერ ახალი ინდიფერენტული გალიზიანება (უნდა ვიგულისხმოდ „აგზნება“. რ. ბ.) მიღწევს დიდ ჰემისფეროებს და ამის შემდეგ ც. ნ. ს-ში აღმოცენდება ძლიერი აგზნების კერა, მაშინ წინასწარ წარმოებული ინდიფერენტული გალიზიანება იწყებს კონცენტრაციას, ე. ი. მოკრეფას ამ კერის გარშემო, ერთგვარად მისკენ გაიკვლევს გზას, აქედან შეფარდებულ მომუშავე ორგანოსკენ, და მით იქცევა ამ ორგანოს ამგზნებელად“. ეს ციტატი გვეუბნება, რომ დროებითი კავშირის განვითარების ძირითადი პირობა იმაში მდგომარეობს, რომ ის ქერქის ნაწილი, რომელიც უარესადაა აგზნებული, მიიტაცებს თავისკენ არსებულ აგზნებებს ყველა სხვა ქერქის ნაწილებიდან.

განვიხილოთ ეს დებულება ც. ნ. ს-ის ზოგადი ფიზიოლოგიის თვალსაზრისით. როდესაც აგზნება აღმოცენდება ქერქის ერთ რომელიმე ნაწილში, იგი მაშინვე უნდა ვრცელდებოდეს დიდ ჰემისფეროთა მთელ ქერქში. რაც უფრო ძლიერი იქნება აგზნებული სათავის მოქმედება, მით უფრო ძლიერი უნდა იყოს აქედან ირადიირებული აგზნება. ახლა ვიკითხოთ, არსებობს თუ არა ისეთი ფიზიოლოგიური ფაქტი, რომელიც, პირიქით, უნდა უჩვენებდეს იმაზე, რომ თვითონ აგზნებული სათავე თავისი ძლიერი აგზნების გამო მიიტაცებს სუსტ აგზნებებს სხვა დანარჩენ ნაწილებიდან? ამნაირი რამ ფიზიოლოგიაში სრულიად არ არის ცნობილი. ჩვენი დროის ფიზიოლოგიურ გამოკვლევებიდან ცხადად ჩანს, რომ ც. ნ. ს-ის თითოეული განყოფილება შეიძლება ისე შეიცვალოს ფუნქციურად, რომ იგი ძლიერ ადვილად აიგზნოს სხვა ნაწილიდან ირადიირე-

ბული აგზნების მიერ. მაგრამ ყველა ამ შემთხვევაში ლაპარაკია ამ განყოფილების აგზნებული მდგომარეობის მიმტაცებელ ძალაზე კი არა, არამედ მასში მომეტებული აგზნებადობის არსებობაზე.

რეფლექსის გენერალიზაცია პავლოვის მიერ ასეა ახსნილი. ინდივიდური გალიზიანებით გამოწვეული აგზნება ვრცელდება მარტო თავის ანალიზატორში კი არა, არამედ გადადის ამ ფარგლიდან სხვა ანალიზატორებშიც. ამიტომ, როდესაც ძირითადი სანერწყვო რეფლექსის მიერ ც. ნ. ს-ში ძლიერი აგზნების სათავე აღმოცენდება, იგი მაშინვე მოიტაცებს აგზნებას როგორც ინდივიდური გალიზიანების სათავედან, აგრეთვე ყოველ აგზნებას ქერქის ყველა ნაწილადან. ამის გამო გარდა იმ კავშირისა, რომელიც „საკმლის“ ცენტრსა (ამ სახელს პავლოვი უწოდებს ნერწყვის სეკრეციის და პირის ღრუს მამოძრავებელ ცენტრებს ტვინის სხვადასხვა განყოფილებაში) და ინდივიდური გალიზიანების სათავეს შორის წარმოებს, უნდა წარმოიშვას აგრეთვე კავშირი ამ ცენტრსა და ყველა აგზნებულ ნაწილს შორის. ამნაირად, გენერალიზაციის ფაქტი აიხსნება იმით, რომ ვითომდა მთელ ქერქს და „საკმლის“ ცენტრს შორის დროებითი კავშირი ვითარდებოდა.

განვიხილოთ ესეც კრიტიკის თვლით. აგზნების ირადიაცია ზოგად ფიზიოლოგიაში ცნობილია, როგორც პეტიური პროცესი, როგორც აგზნების გავრცელება მისი პირვანდელი სათავედან. ირადიაცია შეიძლება წარმოებდეს იმდენ ხანს, ვიდრე პირვანდელი სათავე აგზნებას განიცდის. ეს აგზნება კი მისდევს გალიზიანებას: იგი ისპობა მალე გალიზიანების შეწყვეტის შემდგომ, ამიტომ მალე გალიზიანების გათავებისას უნდა ისპობოდეს აგრეთვე აგზნების ირადიაცია დიდ კემისფეროთა ფარგალში. ამასთან ც. ნ. ს-ში აგზნების ირადიაცია წარმოებს ძლიერ სწრაფად, როგორც საერთოდ აგზნების გავრცელებას შეეფარდება. სეკუნდის სულ მცირე ნაწილში იგი გაივლის მთელ ც. ნ. ს-ას. გალიზიანების შეწყვეტის შემდგომკმედების ხანგრძლივობა თითოეულ აგზნებულ ნაწილში სრულიად დამოკიდებულია უკანასკნელის ფუნქციურ მდგომარეობაზე: ერთს ალაგას იგი შეიძლება დაყოვნდეს ცოტა დიდხანს, მეორეში ცოტა ნაკლებ ხანს, მესამედავად იმისა თუ რითაა იგი გამოწვეული: გარეგანი გალიზიანებით თუ აგზნების ირადიაციის გამო (ბე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

ამ დებულებიდან თუ გამოვალთ, ცხადია, პავლოვის მიერ ინდივიდური რეფლექსის გენერალიზაციის ახსნა არ უნდა იყოს სწორი. გენერალიზაცია რომ მართლაც ინდივიდური გალიზიანებით გამოწვეული აგზნების ირადიაციით ხდებოდეს, მაშინ იგი სრულიად არ უნდა წარმოშობილიყო იმ შემთხვევაში, როდესაც ინდივიდური გალიზიანება წყდება ძირითადი გალიზიანების დაწყებამდე რამდენიმე წუთით ადრე, ე. ი. მიმყოლი რეფლექსის განვითარებისას. შეუძლებელია, რომ რამელიმე ინდივიდური გალიზიანების შემდგომკმედება რამდენიმე წამს გრძელდებოდეს. მაგალითად. ბგერის მოკმედება, როგორც სუბიექტური, ისე ობიექტური, თითქმის იმავე წუთში ისპობა, რა დროსაც ბგერა ისპობა. მიუხედავად ამისა აღნიშნულ პირობებში ინდივიდური რეფლექსი უფრო მეტს გენერალიზაციას განიცდის, ვიდრე თანადროული რეფლექსის განვითარებისას.

ინდივიდუალური რეფლექსის დიფერენციაციის ასახსნელად პავლოვმა ორი დაშვება მოიხმარა. პირველი, აგზნებას აქვს ერთგვარი კონცენტრაციის უნარი: „განსაზღვრული რუით იაროს, შეგროვდეს ტვინის განსაზღვრულ ხაზებში და წერტილებში“; მეორე, აგზნებული სათავეს გარშემო დიდ ჰემისფეროებში მუდამ შეკავების პროცესი ვითარდება. ეს შეკავება იქიდან დაასკვნეს, რომ თუ ჯერ ისეთი უმოკმელო გალიზიანება იხმარეს, რომელიც წინათ გენერალიზაციის დროს რეფლექსს იწვევდა, და შემდეგ 10. მიწუტის და მეტი დროის განმავლობაში ინდივიდუალური გალიზიანება აწარმოეს, უკანასკნელის საპასუხო რეფლექსი ან სრულიად არ გამოჩნდება, ანდა ძლიერ სუსტად. „უნდა დრო მივეცეთ, — ამბობს პავლოვი, — რომ ნერვულ სისტემაში გათავდეს ეს შეკავების პროცესი, რომ ამის შემდეგ მოქმედმა გალიზიანებამ ძალა იქონიოს“.

როგორც ზოგად ფიზიოლოგიიდან ვიცით, შეკავების პროცესი აგზნების მსგავსად გალიზიანების მიერ იწვევა და დიდი სისწრაფით ვრცელდება ც. ნ. ს.-ში. იგი აღმოცენდება და გატარდება სწორედ ისეთივე სისწრაფით, როგორც აგზნება. რეფლექსის დიფერენციაციის დროს შეკავების სათავე არ ჩანს, იგი არ არსებობს. არის მხოლოდ აგზნების სათავე. მაშასადამე, შეკავება აღმოცენდება აგზნების სათავეს გარშემო! ეს ხდება ერთგვარი კონტრასტების კანონის თანახმად, ამბობდენ ძველად პავლოვის მიმდევრები (პავლოვი, ეროფიევა). ახლა კიდე ასე გამოსთქვამენ: ეს ხდება სუქცესიური ინდუქციის კანონის ძალით. ისარგებლეს შერინგტონის ტერმინით *ემ ჰიპოთეზის* გამოსახატვად, რომ ვითომ ინდივიდუალური გალიზიანების კერა ჰქმნიდეს თავის გარშემო ინდუქციის ძალით შეკავების პროცესს (ფურსიკოვი). შერინგტონი სულ სხვა აზრით ხმარობდა ამ ტერმინს: მისი აზრით შეკავება აღმოცენდება აგზნების მაგიერ იმავე ნერვულ ელემენტში, სადაც აგზნება არსებობდა. მაგრამ კონტრასტების ან სუქცესიური ინდუქციის კანონს ან მსგავს რამეს ზოგად ფიზიოლოგიაში ფაქტიურად არ სცნობენ მაგ., ერთი რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატის მოქმედება არ შეაკავებს მოქმედების აღძვრას მეორე რეფლექსის საკოორდინაციო აპარატში.

მაგრამ, თუნდაც რომ კონტრასტების ან სუქცესიური ინდუქციის კანონი მართლაც არსებობდეს, მაშინაც განხილული მოვლენის ახსნა დამაკმაყოფილებელი არ იქნებოდა. თუ შეკავება აქტიური პროცესია, იგი მხოლოდ მაშინ აღიძვრება აგზნების სათავეს გარშემო, თუ ეს სათავე გალიზიანების გავლენით აქტიურ მდგომარეობაში იმყოფება, და არა განუწყვეტლივ მთელი საათობით და ხან დღეობითაც და თვეობითაც, რადგან დიფერენცირებული მდგომარეობა მართო ინდივიდუალური გალიზიანების დროს კი არაა, არამედ იგი მთელი თვეობითაც გრძელდება გალიზიანების შემდეგ. მე მგონია, სრულიად ნათელია, რომ შეკავება არ უნდა იყოს დიფერენცირებულ გალიზიანებათა უმოკმედობის მიზეზი.

ამ კრიტიკული განხილვის მთავარი მიზანი ის იყო, რომ, ჯერ ერთი, ამეცნო მკითხველისათვის ცნობილი მეცნიერის თვალსაზრისი, რომელსაც მიუძღვის დიდი ღვაწლი ინდივიდუალური რეფლექსთა გამოკვლევაში; და, მეორე, მეჩვენე-

ბია ნიმუში იმისა, თუ როგორ შეიძლება ყოველგვარ განყენებულ მოსაზრებას ან სხვადასხვა ჰიპოთეზს დიდი ტენიის ქერქის მოქმედების შესახებ კრიტიკა გაუკეთოთ ზოგადი ფიზიოლოგიის ცნობილ კანონზომიერებათა თვალსაზრისით.

9. ინდივიდუარი ჩაზღმების ცვალებადობა.

ინდივიდუარი რეფლექსის დასუსტება უმოქმედობის გამო. რეფლექსის ინტენსივობა დამოკიდებულია მრავალ პირობაზე. სხვათა შორის იგი ძლიერ კლებულობს, თუ რეფლექსი რამდენიმე ხნის განმავლობაში არ გამოიწვევა, არ გამეორდა. ამით იგი დამახასიათებლად იჩივება თანშობილ რეფლექსისაგან, რომლის ინტენსივობა და სიმტკიცე არაა დამოკიდებული იმაზე, თუ რაპდენ ხანს იყო იგი უმოქმედოდ. ეს საგულისხმო მოვლენა იქიდან წარმოსდგება, რომ დროებითი კავშირის არსებობა და სიმტკიცე სრულიად განისაზღვრება მისი აღმოცენების ძირითადი პირობების მუდმივი განმეორებით. თუ რაიმე მიზეზით ეს პირობები არ შეორდება, ე. ი. არ მოხდება ერთგვარი ურთიერთობა ინდივიდუარი და ძირითადი გაღიზიანების სათავეთა შორის, დროებითი კავშირი სუსტდება და, ბოლოს, სრულიად ისპობა.

ინდივიდუარი რეფლექსის დასუსტება, როდესაც იგი არ შეორდება, უეჭველია დამოკიდებული უნდა იყოს დროებითი კავშირების უკულმა განვითარებაზე. როგორც ჩვენ აღვნიშნეთ ზემოთ, დროებითი კავშირები ირჩევიან განსაზღვრული ნერვული ელემენტების მძლავრი მორფოლოგიური განვითარებით. ამიტომ, თუ დროებითი კავშირები აღარ მოქმედებენ, ისინი უნდა განიცდიდნენ უკულმა განვითარებას, როგორც ეს საზოგადოდ ცნობილია ყოველივე ცოცხალი ელემენტისთვის; სახელდობრ, დროებით კავშირების ნეიროფიზიოლოგიური მასა უნდა შემცირდეს, სინეპსები გაგანიერდეს, პროტოპლაზმური აკეები კიდეც გაშავდეს. ამას მოჰყვება ავზების დასუსტება და შემდეგ მისი გავრცელების და გადასვლის გაძნელება ერთი ნეირონიდან მეორეზე. ამნაირად, ინდივიდუარი რეფლექსის დასუსტება უმოქმედობის გამო პირობადებული უნდა იყოს დროებითი კავშირების მორფოლოგიური და ფიზიკურ-ქიმიური უკულმა განვითარებით (ბერეტაშვილი).

ინდივიდუარი რეფლექსის ჩაქრობა. რეფლექსი შეიძლება დროებით დავანინოთ და მთლადაც მოვსპოთ, ე. ი. ჩაეპკროთ, როგორც პავლოვის ლაბორატორიაში უწოდეს ამ მოვლენას, თუ იგი ზედიზედ გამოწვეული იქნება ძირითად გაღიზიანებასთან შეუუღლებლად. ამისათვის კი რაც უფრო მტკიცეა რეფლექსი, იმდენად მეტჯერ უნდა იყოს მისი განმეორება. და რაც უფრო სწრაფად იქნება ზედიზედ განმეორებული, იმდენად ჩქარა მოისპობა და განმეორებაც უფრო ნაკლებად დასჭირდება. ახალგაზრდა რეფლექსის ჩაქრობა შეიძლება რამდენიმე განმეორებისას მოხდეს. ძველი და მტკიცე რეფლექსი კი ამისათვის საჭიროებს მრავალ განმეორებას რამდენიმე დღის განმავლობაში. როდესაც ინდივიდუარი რეფლექსი ჰქრება, იგი შემდეგ ცვლილებას განიცდის: თითოეული განმეორებისას მისი ინტენსივობა და ხანგრძლივობა კლებულობს. მისი ფარული პერიოდი კი, პირიქით, მატულობს (სურ. 61).

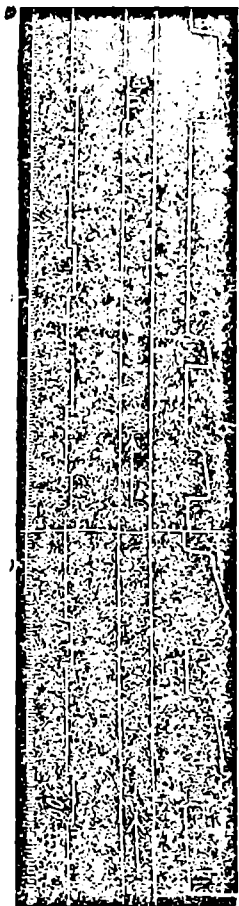
რეფლექსის ჩაქრობა შეიძლება გამოვიწვიოთ აგრეთვე ინდივიდური გალიზიანების ხანგრძლივი წარმოებით. ხანგრძლივი გალიზიანების დროს იგი თანდათან სუსტდება, კლანთურ ხასიათს ლებულობს და, ბოლოს, სულ რამდენიმე წაშის განმავლობაში სრულიად ისაობა (ბერიტაშვილი).

ორივე ზემოაღყვანილ შემთხვევაში რეფლექსის ჩაქრობა საბოლოო არაა. ცოტაოდენი დასვენებისას, მაგ., უკანასკნელ შემთხვევაში საკმარისია 20—30 სექ. დაუასვენოთ, რომ რეფლექსი ხელახლა გამოვიწვიოთ. როდესაც ლიზიანება მოკლე ხნობით, მაგრამ ჩქარა ზედიზედ ერთი რომელიმე განსაზღვრული ინტერვალთ, მაშინ დაღლის შემდეგ საკმარისია ეს ინტერვალთ ერთი ორად გავდიდოთ, რომ რეფლექსი ხელახლა გამოჩნდეს (ბერიტაშვილი).

ინდივიდური რეფლექსის ჩაქრობის წარმოშობა. ინდივიდური რეფლექსის ჩაქრობა თავის წარმოშობით ორნაირია. თუ რეფლექსი ერთხელ ჩაქრეს ზედიზედ განმეორებით, იგი აღსდგება თავის-თავად თითქმის მთლიანად დასვენების შემდეგ. ამ შემთხვევაში ინდივიდური რეფლექსის ჩაქრობა სწორედ ისეთივე მოვლენა უნდა იყოს, როგორც ჩვეულებრივი თანშობილი რეფლექსის დაღლა. საკითხავია მხოლოდ, თუ რა ილღება, რეფლექსური რეაქციის რომელი ელემენტი? ეს ერთხელობრივი ჩაქრობა მოითხოვს მით უფრო მეტ განმეორებას, რაც უფრო განმტკიცებულია რეფლექსი, რაც უფრო ხშირად იყო იგი შეუღლებული ძირითად გალიზიანებასთან. როდესაც რეფლექსი ახალგაზრდაა, მაშინ საკმარისია სულ რამდენიმე განმეორება რეფლექსის ჩაქრობისთვის. ამის გამო შეიძლება ითქვას, რომ ინდივიდური რეფლექსის ერთხელობრივი ჩაქრობა დამოკიდებულია ც. ნ. ს. დროებითი კავშირების დაღლაზე, და არა საკოორდინაციო აპარატის დაღლაზე, როგორც ეს ცნობილია თანშობილი რეფლექსის მიმართ. ეს სხვათა შორის იქიდანაც ჩანს, რომ ერთი ძირითადი გალიზიანების ნიადაგზე, მაგ., ერთიდაიმავე საკმლის მიცემით, ანდა ერთი კიდურის ელექტრული გალიზიანების საშუალებით ორი რეფლექსი რომ იყოს განვითარებული, ერთი რეფლექსის ერთხელობრივი ჩაქრობა არ იწვევს მეორე რეფლექსის ჩაქრობას (ზელიონი, ბერიტაშვილი) (სურ. 61). რადგან როგორც მამობრავებელი ქერქული ნაწილი, ისე საკოორდინაციო აპარატი ორივე რეფლექსში ერთიდაიგივე არის, ცხადია, ამ ელემენტების დაღლა პირველი რეფლექსის გაქრობისას მეორე რეფლექსის მნიშვნელოვნად დაასუსტებდა. თუ ეს არ მოხდა, ეს იმას უჩვენებს, რომ რეფლექსის ჩაქრობა იმ ქერქულ ელემენტებზე იყო დამოკიდებული, რომელიც საერთო არ იყო, ე. ი. დროებითი კავშირებზე.

შეიძლება გვეფიქრა, რომ ინდივიდური რეფლექსის ჩაქრობისას აღნიშნულ შემთხვევაში ილღება დროებითი კავშირები კი არა, არამედ ინდივიდური გალიზიანების მიმღები ფარგალი, მაგრამ პირდაპირი ცდით დამტკიცებული იყო, რომ ეს მიმღები ფარგალი რეფლექსის ჩაქრობაში როლს არ უნდა თამაშობდეს. სახელდობრ, დამტკიცებული იყო, რომ ქერქის მიმღები ფარგალი ისეთი ხანგრძლივი მოქმედებისას, როგორც რეფლექსის ჩაქრობის დროს არის, სრულიად არ უნდა ილღებოდეს.

ხოლო თუ ინდივიდუალური რეფლექსი ჩაქრობილ იქნა ზედიზედ რამდენჯერმე და მასთან ისე, რომ ძირითად გალიზიანებას არცერთხელ არ შეუუღლებო, მაშინ რეფლექსის ჩაქრობა არსებითად ირჩევა თანშობილი რეფლექსის დაღლისაგან. სახელობრ, ამ წესით ჩაქრობილი ინდივიდუალური რეფლექსი დას-



სურ. 61.

ინდივიდუალური რეფლექსის ჩაქრობა ინდივიდუალური გალიზიანების შემთხვევაში განმარტებულია. „ბიბო“. მარჯვენა წინა ფეხი, ქრება ინდივიდუალური რეფლექსი 200 რეფ. ბეგრის საპირზე. თითოეული გალიზიანება გრძელდება სულ ათ სეკუნდს და შეიძლება წინააღმდეგობის გათვალისწინებით 10 სეკუნდს შემდეგ (ტექნიკური საიგნალო ხაზი). A-ზე მოყვანილია პირველი, ორი რეფლექსი ცდის დასაწყისში. B-ზე კი მოყვანილია მე-15 და მე-16 რეფლექსი ცხადი ჩაქრობის ნიშნებით: მცირე ინტენსივობა და დიდი ფარული პერიოდი. A-სა და B-ს შორის გამარტებულია 12 ფეხი, რომელიც ზედიზედ იყო გამოყენებული 10 მინუტის განმავლობაში. B-ზე მოყვანილია აგრეთვე მე-17 და მე-18 ბეგრის განმარტება, რომელიც ეფუძნება არ იძლევა რეფლექსის ჩაქრობის ფაქტს. ხოლო მეორე ინდივიდუალური გალიზიანება — მეტრონომის რითმული რაზმი (შუა საიგნალო ხაზი), სრულს ეფუძნება იმევე მარჯვენა წინა ფეხზე და მასთან თვით 200-რეფლექსიან ბეგრის დროს, დრო სეკუნდობით. ითხოვება წარუჩებიდან მარცხნივ (ბეგრის ცვლილი).

ვენების შემდეგ არ აღსდგება მთლიანად. იგი საბოლოოდ დასუსტდება. ამ შემთხვევაში პირდაპირ შეიძლება დამტკიცდეს, რომ რეფლექსის რკალიდან არც

საპასუხო მამოძრავებელი ნაწილების, არც საკოორდინაციო აპარატის დაღლა ამის მიზეზი არ უნდა იყოს.

ინდივიდუალური რეფლექსის ჩაქრობისას დიდი ტვინის ქერქში უნდა წარმოებდეს ისეთივე პროცესები, როგორიც უარყოფითი რეფლექსის განვითარების დროს არის. ჯერ ხდება ინდივიდუალური გალიზიანება, მერე მას მოსდევს დროებითი კავშირების და საპასუხო მამოძრავებელი ანუ სასეკრეციო ნაწილის ამოქმედება. ინდივიდუალური რეფლექსის სისტემატურად ჩაქრობისას შეყენებულია წინქცევითი კავშირების განვითარება. უკუქცევითი კავშირები კი, რომელნიც, როგორც აღვნიშნეთ, აგრეთვე ყოველი ინდივიდუალური რეფლექსის განვითარებისას წარმოიქმნება, პირიქით, განაგრძობენ თავიანთ განვითარებას. როგორც აგრეთვე ნაჩვენებია იყო, უკუქცევითი კავშირის განვითარება დამოკიდებულია ინდივიდუალური გალიზიანების სიძლიერეზე და მისი მოქმედების ხანგრძლივობაზე. ეს პირობა რეფლექსის ჩაქრობისას არ ისპობა, და ამიტომაც უკუქცევითი კავშირები უნდა განაგრძობდნენ განვითარებას. შემდეგ უკუქცევითი კავშირების განვითარებას ხელს უწყობს დადებითი ინდივიდუალური რეფლექსის დასუსტება. ყველა ამ გაჩემოების გამო ჩაქრობილი ინდივიდუალური რეფლექსის უკუქცევითი კავშირები იმდენად ვითარდებიან, რომ წინქცევითი კავშირის საბოლოო საპასუხო ნაწილიდან აგზნება სამუშაო ორგანოში კი არ გადადის, არამედ შეუღლებული ირადიაციის კანონის მიხედვით ვრცელდება უკუქცევითი კავშირებით ინდივიდუალური გალიზიანების სათავესკენ. ცხადია, დასვენების შემდეგაც აგზნება წინქცევითი კავშირიდან ასეთ ირადიაციას უნდა განიცდიდეს, ვინაიდან უკუქცევითი კავშირი საბოლოოდ წინქცევითზე უფრო განვითარებული არეზა.

ამნაირად, ინდივიდუალური რეფლექსის საბოლოო დასუსტება, როდესაც მას განმეორებით აქრობენ, პირობადებული უნდა იყოს სხვათაშორის უკუქცევითი კავშირების წინქცევითზე უაღრესად განვითარებით.

ჩამქრალი ინდივიდუალური რეფლექსის აღდგენა. ჩამქრალი ინდივიდუალური რეფლექსის თავის-თავად აღდგენა დასვენების შემდეგ. რაც უფრო მცირე ინტენსივობით მეორდება ინდივიდუალური რეფლექსი ჩაქრობისას, მით უფრო ნაკლები დასვენების დროა საჭირო რეფლექსის აღსადგენად. როგორც უკვე აღვნიშნეთ, ეს ჩაქრობა არსებითად არ ირჩევა თანშობილი რეფლექსის დაღლისაგან. ინდივიდუალური რეფლექსის ერთხელობრივი ჩაქრობისას ილღება დროებითი წინქცევითი კავშირები. დასვენებისას დაღლა გაივლის და რეფლექსი ხელახლა შეიძლება იყოს გამოწვეული.

ხოლო, თუ რეფლექსი ჩაქრობილი იყო ზედიზედ რამდენჯერმე, მაშინ იგი თავის-თავად არ აღსდგება მთლიანად. დასვენების შემდეგ რეფლექსის ინტენსივობა მაინც უფრო ნაკლებია, ვიდრე ჩაქრობამდე იყო. რეფლექსი რომ ხელახლა განმტკიცდეს ისე, როგორც ჩაქრობამდის იყო, საჭირო იქნება, რომ იგი სისტემატურად შეუღლდეს რამდენიმე დღის განმავლობაში ძირითად გალიზიანებას. მაშ., წინქცევითი კავშირები რომ ხელახლა უკუქცევითზე უფრო მეტად განვითარდეს, საჭიროა სისტემატური შეუღლება ძირითად გა-

ლიზიანებასთან, როგორც უკუქცევითი კავშირების უპირატეს განსაზღვრებლად საჭირო იყო ხანგრძლივი მოქმედება ძირითადი გალიზიანების უმონაწილოდ.

ინდივიდუალური რეფლექსის ცვალებადობა არაჩვეულებრივი გალიზიანების გავლენით. ინდივიდუალური რეფლექსის მუდმივობა ძლეერ საეგებიოა. ის ადვილად იცვლება და ხან ისპობა კიდევ, თუ იმ პირობებში, რომელშიაც იგი განვითარდა, რამე არაჩვეულებრივი ცვლილება მოხდა, რაზედაც ცხოველი საორიენტაციო რეაქციით გასცემს პასუხს. ყოველივე არაჩვეულებრივი ხმა, სინათლე თუ მოძრაობა ცხოველზე იმნაირად მოქმედებს, რომ სწორედ ამ დროს და ცოტა ხნის შემდგომ ჩვეულებრივი ინდივიდუალური გამალიზიანებელი აღარ იძლევა შესაფერ რეაქციას. მაგრამ თითოეული არაჩვეულებრივი გალიზიანება რამდენჯერმე განმეორების შემდგომ ჰკარგავს საორიენტაციო რეაქციის გამოწვევის უნარს. ამავე დროს ის აღარ ახდენს გავლენას ინდივიდუალური რეფლექსზე (როზოვა).

აღნიშნულ ცვლილებას საფუძვლად შემდეგი გარემოება უძევს: არაჩვეულებრივი გალიზიანება გამოიწვევს აგზნებას, რომელიც ჯერ თავის მიმღებ ფარგალში ვრცელდება; ამას შედეგად შესაფერისი საორიენტაციო რეფლექსი მოყვება. მერე, გამოვა რა ეს აგზნება ამ ფარგლის საზღვრებიდან, გაივლის დიდ ჰემისფეროთა მთელ ქერქს; ამ გავრცელების შედეგია სხვათა შორის საერთო მოძრაობა ან ლოკომოცია, რომელიც ჩვეულებრივ იწვევა, მაგ., ძლიერი და მოულოდნელი გალიზიანებისაგან. აგზნების გავრცელებას თანსდევს აგზნებადობის მომატება მთელ ქერქში. აგზნებადობის მომატება უნდა იყოს დამოკიდებული აგრეთვე იმ უამრავ პროპრიოცეპტულ გალიზიანებაზე, რომელთაც საორიენტაციო მოძრაობა იწვევს. ამ პროპრიოცეპტულ გალიზიანებათ დიდი ტვინის ქერქი მიჰღებლობს. რასაკვირველია, ყველა ამ გარემოების გამო აგზნებადობა მატულობს როგორც საზოგადოდ დიდი ტვინის ქერქში, ისე დროებითი კავშირების სათავეთა გარშემო. ამის გამო ინდივიდუალური გალიზიანების მიერ გამოწვეული აგზნება ინდივიდუალური გზების ყველა სათავედან მეტისმეტად იფანტება საერთოდ ქერქის ფარგალში. ამიტომ, თანახმად აგზნების შეუღლებული ირადიაციის კანონისა, ეს აგზნება საბოლოო მამოძრავებელ აპარატს მიღწევს იმდენად მცირე ინტენსივობით, რომ უკანასკნელი გარეგან ეფექტს ან სულ არ იწვევს, ანდა ძლიერ მცირედ.

არაჩვეულებრივი გალიზიანების განმეორებისას მისი უარყოფითი მოქმედების მოსპობა შემდეგზე დამოკიდებული. როგორც ზევით იყო მოხსენებული, ეს უარყოფითი მოქმედება წარმოებს მაშინ, თუ არაჩვეულებრივი გალიზიანება საორიენტაციო რეაქციის გამოიწვევს. საორიენტაციო რეაქციის მოსპობა იმის მაჩვენებელი უნდა იყოს, რომ გარეგანი გალიზიანების მიერ გამოწვეული საზოგადო ირადიაცია მეტად სუსტდება და მასთან ისპობა პროპრიოცეპტულ გალიზიანებათა გავლენაც, და ამიტომ ქერქის აგზნებადობაც იმდენად აღარ უნდა მატულობდეს. აქედან ცხადია, რომ რაკი არაჩვეულებრივი გალიზიანების მიერ ქერქის აგზნებადობა აღარ მატულობს, უნდა მოსპობილიყო მასზე დამოკიდებული ინდივიდუალური რეფლექსის ცვლილებაც (ბერიტაშვილი).

დიფერენცირებული გალიზიანების უარყოფითი მოქმედება. არაჩვეულებრივ გალიზიანებათაგან გამოირჩევა ერთი ჯგუფი, რომელიც იმით ხასიათდება, რომ იგი ხშირი განმეორების გამო არ ჰქარავს უარყოფითი მოქმედების უნარს. იგი მძლავრად მოქმედებს ინდივიდურ რეფლექსზე, თუმცა საორიენტაციო რეაქცია შეიძლება სულაც არ მოგვეცეს. ამ ჯგუფს ეკუთვნის ეგრეთწოდებული დიფერენცირებული გალიზიანებანი, რომელნიც თვისებით ახლო არიან ინდივიდურ გალიზიანებასთან და გენერალიზაციის დროს რეფლექსს იძლეოდნენ. როგორც უკვე ზემოთ აღვნიშნეთ, მახლობელი გალიზიანების დიფერენციაციის დროს ვითარდება უქუქცევითი კავშირები ინდივიდურ გალიზიანების მიმღებ სათავიდან დიფერენცირებული გალიზიანების სათავისკენ. ცხადია, ასეთი გალიზიანების უარყოფითი მოქმედება დამოკიდებული უნდა იყოს უპირველეს ყოვლისა უქუქცევითი კავშირის მოქმედებაზე. მაგრამ შექვევლია დიფერენცირებული გალიზიანების უარყოფითი მოქმედება აგრეთვე უნდა გამომდინარეობდეს შემდეგ გარემოებიდან. დიფერენცირებული გალიზიანების მიმღები სათავე მდებარეობს ძლიერ ახლო ინდივიდური გალიზიანების მიმღებ სათავესთან, ე. ი. დროებითი კავშირის დასაწყისთან: საკმარისია სულ მცირე რამ აგზნების ირადიაცია პირველ სათავიდან, რომ დროებითი კავშირის დასაწყისს გარშემო აგზნებადობამ იმატოს და მით გამოიწვიოს ამ დასაწყისიდან აგზნების გაფანტვა საერთოდ ქერქში. ეს კი, რასაკვირველია, თანახმად შეუღლებული ირადიაციის კანონისა, იმდენად დაასუსტებს აგზნების მიმდინარეობას დროებითი კავშირებით, რომ იგი ჩვეულებრივ ეფექტს არ გამოიწვევს. ამით აიხსნება ის მოვლენა, რომ მახლობელ დიფერენცირებულ გალიზიანებათა უარყოფითი მოქმედება უფრო ძლიერია, ვიდრე დაშორებულთა.

ინდივიდური რეფლექსის ცვალებადობა გარეშე-ინდივიდური გალიზიანების გავლენით: როცა განვითარებულია რამდენიმე სხვადასხვა გვერდანი ინდივიდური რეფლექსი, ე. ი. როცა ორი-სამი სხვადასხვანაირი გალიზიანება სულ სხვადასხვა ფეხზე იწვევს რეფლექსებს, მაშინ ორი ინდივიდური გალიზიანების კომბინაციის დროს შეიძლება წარმოებდეს მხოლოდ ან ერთი რეფლექსი ერთი გალიზიანების საპასუხოდ, ან მხოლოდ მეორე; ამავე დროს რეფლექსი ხშირად ან დაკნინებულია, ან, კიდევ მეტი, ზოგჯერ შემთხვევა არის, რომ ერთდამთავრად დროს ორივე რეფლექსი ისპობა ან ორივე ერთად წარმოებს. ერთი სიტყვით, შესაძლებელია ყოველნაირი შემთხვევა, ხოლო თითოეული შემთხვევა შეიძლება წინდაწინვე აღვნიშნოთ ამათუთიმ რეფლექსის მდგომარეობის მიხედვით: მაგალითად, იმ შემთხვევაში, თუ ორივე რეფლექსი ერთნაირი დიდი სიძლიერის იქნება, ორივე ერთნაირად დაკნინდება; სუსტი რეფლექსების კომბინაციის დროს კი ერთი მათგანი გაძლიერდება და ამავე დროს მეორე რეფლექსი სრულებით მოისპობა (სურ. 62) (ბერიტ ა-შეილ).

ერთი რეფლექსის ეს რთული ცვალებადობა მეორის გავლენით დამოკიდებულია რეფლექსის რკალების ქერქული ელემენტების და აგრეთვე მთელი ქერქის აგზნების და აგზნებადობის ხარისხზე. ერთი გალიზიანების უარყოფითი მოქმედება მეორის ინდივიდურ რეფლექსზე ასე უნდა აიხსნას. რაც უფრო ძლი-

ერი იქნება აგზნებული რეფლექსური რკალის ქერქული ელემენტები, მით უფრო დიდს გავლენას მოახდენენ ისინი ჰემისფეროთა ქერქზე საერთო ირადიაციის საშუალებით; ამის თანახმად მით უფრო მეტად გაიფანტება აგზნება მეორე გალიზიანების რეფლექსური რკალის ელემენტებიდან საზოგადოდ ქერქში და, მაშას, მით უფრო ნაკლები იქნება მისი საკუთარი გარეგანი ეფექტი (სურ. 62). მეორე შემთხვევა, როდესაც ერთი რეფლექსი ხელს უწყობს მეორეს, დამოკიდებულია იმაზე, რომ ერთი რეფლექსური რკალის ქერქულ ელემენტებიდან აგზნება, ვრცელდება რა საერთოდ ქერქში, ყველაზე მეტ მოქმედებას მეორე რეფლექსური რკალის აგზნებულ ელემენტებში გამოიწვევს, სადაც აგზნებადობაც მეტად აღმატებულია. რასაკვირველია, იმ შემთხვევაში, როდესაც ორივე რეფლექსი ერთგვარი დიდი ინტენსივობის არის და, მაშასადამე, თითოეულის გავლენაც მეორეზე ერთი ოდენობისაა, ამას უნდა ორივე რეფლექსის დაკნინება მოჰყვეს, ვინაიდან ქერქის აგზნებადობაც ერთგვარად უნდა მატულობდეს ორივე რეფლექსური რკალის ელემენტთა გარეშე (ბერიტაშვილი).

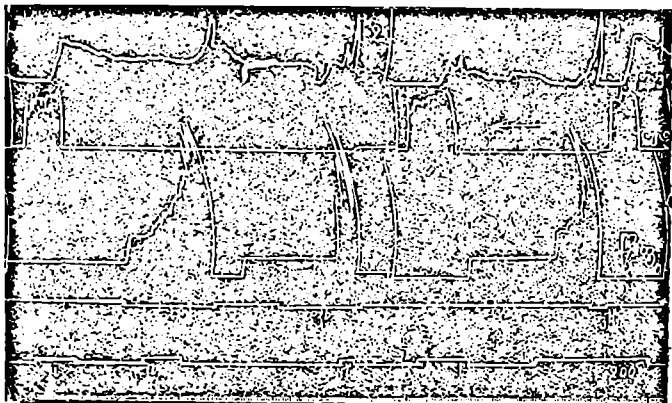
როდესაც ერთგვაროვანი ინდივიდუური რეფლექსებთან გვაქვს საქმე, ე. ი. იზაირ რეფლექსებთან, რომლებიც სხვადასხვა გალიზიანებით გამოიწვევა ერთსადაიმევე ფეხზე, მაშინ ან გალიზიანებათა კომბინაციის დროს რეფლექსი მეტ წილად ჩვეულებრივი ოდენობისა გამოდის. ხოლო განსაზღვრულ პირობებში ისეც ხდება, რომ რეფლექსი ხან ძლიერდება, ხან კიდეც სუსტდება და ისპობა. მაგ., თუ რეფლექსი ერთდამევე გალიზიანების განმეორებით დაეღალეთ, და შემდგომ იგი მეორე გალიზიანებასთან შევაუღლეთ, მაშინ შეიძლება დაეინახოთ მეორე გალიზიანების რეფლექსის დასუსტება ან კიდეც მოსპობა. თუ ამავე გზით ორივე გალიზიანების რეფლექსი ცალცალკე დაეღალეთ მოსპობადის, მაშინ კომბინაციის დროს შეიძლება კიდეც აღმოჩნდეს მნიშვნელოვანი რეფლექსი (ბერიტაშვილი).

ის მოვლენა, რომ ერთი ინდივიდუური რეფლექსი არ მოქმედებს უარყოფითად მეორე იმგვარივე რეფლექსზე, შემდეგზეა დამოკიდებული: ორივე გალიზიანების წარმოებისას თუმცა რეფლექსის რკალებიდან აგზნება მნიშვნელოვანი ინტენსივობით იფანტება საერთოდ ქერქში, მაგრამ მაინც საბოლოო მამოძრავებელი ნაწილი არ ჰქარავს მოქმედების უნარს: იგი მიიღებს ორივე რკალიდან სააგზნებო იმპულსებს ცოტაოდნავ მაინც და ამიტომ მისი მოქმედება საკმარისად დიდი იქნება. ამის გამო პერიფერიული რეფლექსური რეაქცია შეუმცირებლად გამოიწვევა.

დადლილი რეფლექსი რომ უარყოფითად მოქმედებს იმგვარივე დაუღლე რეფლექსზე. ეს უკვე იყო გამოკვეთული, როდესაც რეფლექსის გაქრობა შევისწავლეთ. იყო ნაჩვენები, რომ ეს დამოკიდებულია დროებითი კავშირის საბოლოო ელემენტის — მამოძრავებელი ნაწილის დაღლაზე.

როდესაც ორივე რეფლექსი დასუსტებულია, მაშინ შეიძლება, რომ ერთი მეორეზე დადებითად მოქმედებდეს, რადგან აგზნების ირადიაცია რეფლექსების რკალიდან მცირეა, მისდა შესაფერად აგზნებადობის მატებაც ნაკლებია. ამიტომ შესაძლებელია ორივე რკალით აგზნებამ უნაკლოდ მიაღწიოს საერთო საბოლოო

აპარატს—მამოძრავებელს და მით აქ უფრო მეტი მოქმედება გამოიწვიოს, ვიდრე ეს მარტო ერთი რეფლექსის გამოწვევისას ხდება (ბერიტაშვილი). ამნაირად, ერთი ინდივიდუალური რეფლექსის უარყოფითი თუ დადებითი მოქმედება მეორეზე იმავე პრინციპების თანახმად წარმოებს, რომლებიც უძვეეს საფუძვლად საერთოდ ქერქის მოქმედებას.



სურ. 62.

ძალი „მურა“. ორი სხვადასხვაგვაროვანი ინდივიდუალური რეფლექსის ურთიერთობა. ერთი რეფლექსი იწვევს მარცხენა უკანა ფეხზე 200-რხევანი ბგერის საპასუხოდ (ქვემო სასიგნალო ხაზი); მეორე კიდე მარჯვენა წინა ფეხზე ზურგის სუსტი მექანიკური გაღიზიანების (ფხანის) საპასუხოდ (ზემო სასიგნალო ხაზი). ზემოთა მრუდე ეკუთვნის თავს, შუა — მარცხენა უკანა ფეხს, ქვემო—მარჯვენა წინა ფეხს. იკითხება მარჯვნიდან მარცხნივ. პირველ ცდაში რეფლექსი იწვევს ბგერით მარცხენა უკანა ფეხზე, ამას უერთებენ მოკლე ხნით მექანიკურ გაღიზიანებას. ამ კომბინაციის დროს უკანა ფეხის რეფლექსი ისობა და მის მაგიერ მარჯვენა წინა ფეხზე გამოიწვევა. ბგერა განმეორებით რეფლექსის იხვე მარცხენა უკანა ფეხზე იძლევა. მეორე ცდაში პირველად ჯერ მექანიკური გაღიზიანებით იწვევა წინა ფეხის მოხრა. ამ რეფლექსის დროს წარმოებს ხანმოკლე ბგერა; ამას მოჰყვება წინა ფეხზე რეფლექსის მოსაბოძა. მაგრამ ამასთან უკანა ფეხზე არავითარ მოძრაობას არ იძლევა. ასეთივე შეუღლებლობა მეორედ მოხდა; ხოლო ახლაც ბგერა თავის რეფლექსს არ იწვევს, მექანიკური გაღიზიანების რეფლექსი კი უცვლელად რჩება. მესამედ მარტო ბგერაა ნაშვარი და მან ჩვეულებრივი ეფექტი მოგვცა. დრო სეკუნდობით (ბერიტაშვილი).

10. დიდი ტვინის ძირის გაზამრთიანებელი ფუნქცია.

ზოგადი განმარტება. დიდი ტვინის ქერქის მოქმედება ყოველივე მომენტში ერთ მთლიან პროცესს წარმოადგენს. თითოეული მისი შემადგენელი ნაწილობრივი პროცესის მთელი თავისებურება: ინტენსივობა, ხანგრძლივობა, მიმართულება, გაყრცელება—განისაზღვრება მთლიანის თავისებურებით და დანიშნულე-

ბით. ამასდა მიხედვით თითოეული ნაწილი ანუ კომპონენტი ქერქული პროცესის სხვადასხვა მთლიანობაში სხვადასხვანაირად გამოივლინება. ამიტომ არ შეიძლება რომელიმე ქერქული მოქმედება ან მის მიერ წარმოშობილი სუბიექტური განცდა მთლიანად დაყვანილი იყოს ანალიზის საშუალებით კომპონენტებზე და მერე ამ კომპონენტთა უბრალო შეჯამებით მთლიანი პროცესი წარმოიშვას. სუბიექტური განცდების მიმართ მთლიანობის პრინციპი ცნობილია ფსიქოლოგიაში როგორც „გეშტალტის“ ანუ მოყვანილობის თეორია. ეს თეორია გულისხმობს, რომ კომპონენტების გარეშე არსებობს რალაც ისეთი რამ, რომელიც ჰქმნის კომპონენტების მთლიანობას და აძლევს თითოეულ შემავალ კომპონენტს ერთგვარ თავისებურ სახეს (ვერტაქაიმერი). ხოლო ვინაიდან ამ სუბიექტურ მთლიანობას საფუძვლად უძევს დიდი ტვინის ქერქის მატერიალური პროცესის მთლიანობა, ამიტომ მთავარი საკითხია დიდი ტვინის ფიზიოლოგიური მოქმედების მთლიანობის წარმოშობა. თუ ეს საკითხი გამოვარკვეთ, მაშინ თავის-თავად სუბიექტური განცდების მთლიანობის წარმოშობის საკითხიც გამორკვეული იქნება.

ქერქული ნერვული სისტემის გამაერთიანებელი მოქმედება შესწავლებოდა უმთავრესად ინდივიდუური რეფლექსების შემწეობით, როგორათაც შესწავლილი იყო ქერქის მიმღები ანუ ანალიზური ფუნქცია. საკითხი ქერქის გაერთიანებული მოქმედების შესახებ დაისვა ივ. პავლოვის ლაბორატორიაში იმთავითვე, როდესაც სანერწყვე ჯირკვლებზე ინდივიდუური რეაქციების შესწავლა დაიწყო. მაგრამ იმ დროს, როდესაც ანალიზური მოქმედების შესახებ გამოკვლევათა რიცხვი 30 წლის მუშაობის განმავლობაში რამდენიმე ასეულს უდრის, გამაერთიანებელი ანუ სინთეზური მოქმედების შესახებ სულ 15 შრომა იყო გამოკვეთებული (ბაბკინის, ზელიონის, ფურსიკოვის, ივანოვის, მოლენსკის და სხვ.). ამასთან ამ გამოკვლევებში არაა მოცემული ქერქის გამაერთიანებელი მოქმედების ფიზიოლოგიური ახსნა-განმარტება, ე. ი. ამ გამაერთიანებელი მოქმედების კანონზომიერებანი.

ქერქის გამაერთიანებელი მოქმედების ფიზიოლოგიური ბუნება. დიდი ტვინის ქერქის გამაერთიანებელი მოქმედების ფიზიოლოგიური ბუნება შესწავლებოდა უმთავრესად ივ. ბერიტაშვილის ლაბორატორიაში ამ უკანასკნელი ექვსი წლის განმავლობაში. ამიტომ ქვემოთყვანილი ცნობები ქერქის გამაერთიანებელი მოქმედების შესახებ მოცემულია უმთავრესად ამ გამოკვლევათა საფუძველზე.

დიდი ტვინის ქერქის გამაერთიანებელი მოქმედება გამოივლინება ყოველი ინდივიდუური რეფლექსის განვითარების დროს. თუ ერთი რომელიმე გაღიზიანება წარმოებს თანადროულად ან ზედიზედ მიყოლებით ისეთ გაღიზიანებასთან, რომელიც განსაზღვრულ გარეგან რეაქციას იძლევა მათ (მიერ გამოწვეული პროცესები დიდი ტვინის ქერქში იმნარად ერთიან და უკავშირდებიან ერთმანეთს, რომ შემდეგ ერთი გაღიზიანების განმეორება იწვევს იმავე მთლიან პროცესს, რომელიც წარსულში აღნიშნულ გაღიზიანებათა მიერ იყო გამოწვეული. ამას ემატება ყოველნაირი ინდივიდუური რეფლექსების წარმოშობა, რომელიც ზემოთ დაწვრილებით იყო განხილული. მაგრამ გამაერთიანებელი

მოქმედება გამოივლინება ყოველნაირ გაღიზიანებათა შეუღლებისას, სახელდობრ, რთული გარემოს ყოველნაირ ზეგავლენისას. ამ უკანასკნელ შემთხვევაში წარმოებს გარემოში შემავალ გაღიზიანებათა გაერთიანება და შემდეგ ამ გაერთიანებული ქერქული მოქმედების შეკავშირება ორგანიზმის რომელიმე ძირითად მოქმედებასთან: როგორც არის კვება, თავდაცვა, მოდგმის დაცვა. საკითხი შეისწავლებოდა ჩვენ მიერ. შემდეგნაირად. ჩვენ ვაწარმოებდით კვების ინდივიდუალური ქცევის გამომუშავებას (ძალებზე) ამითუმი კომპლექსურ ბგერაზე ან რთულ სურათზე, ამ ბგერის და სურათის შენაერთზე, აგრეთვე ბგერათა განსაზღვრულ რიგზე. კომპლექსურ გაღიზიანებათა მოქმედების ზეგავლენით ძალის მიდობდა თავის საწოლიდან საკმლის ყუთთან საკმლის მისაღებად. ჩვენ შევისწავლიდით თუ რა როლს თამაშობდა თითოეული კომპონენტი ამ ქცევის გამომუშავებაში და მისი განვითარების სხვადასხვა პერიოდში.

თუ კვების ქცევა მუშავდება მუსიკალური ბგერების თანადროულ კომპლექსზე, თავდაპირველად, როდესაც კომპლექსმა ქცევის გამოწვევა დაიწყო, ე. ი. ძალი ამ კომპლექსის გავრცელებაზე თავის საწოლიდან მიდიოდა საკმლის ყუთთან, კომპონენტები განცალკევებულად იწვევდნენ აგრეთვე ამ ქცევას, ხოლო უფრო მეტი ფარული პერიოდით, უფრო ნელი მოძრაობით; და მასთან რაც უფრო მცირე იყო კომპონენტის ინტენსივობა, მაშ., მისი ფიზიოლოგიური მოქმედება, მით უფრო ნაკლები სიცხადეებით იწვევოდა ეს ქცევა. მთლიანი კომპლექსის მოქმედება ისეთ შთაბეჭდილებას იძლეოდა, თითქოს იგი კომპონენტთა მოქმედების უბრალო შეჯამებას წარმოადგენდა. მაგრამ ბგერათა კომპლექსის საკმელთან რამდენიმე ათეული შეუღლების შემდეგ, კომპონენტებმა დაკარგეს უნარი ქცევის გამოწვევისა. ახლა მხოლოდ კომპლექსი იწვევდა ქცევას.

შემდეგ, თანადროული კომპლექსი იძლევა ქცევას მხოლოდ მის კომპონენტთა ერთდროულად წარმოებისას. თუ ჯერ ერთი კომპონენტი იწვევდა, მერე მეორე და მესამე, მაშინ ქცევა არ იწვევდა. აგრეთვე როდესაც კომპონენტი აღარ იწვევს კვების ქცევას, იგი არაა სრულიად უმოქმედო. იგი მოქმედებს, მხოლოდ სხვა სახით. თუ აქამდის იგი კვების ქცევას იწვევდა, ახლა, პირიქით, იგი კვების ქცევის გამოწვევას აბრკოლებს. მაგ., ჩვენ რომ ჯერ ერთი კომპონენტი გაუშვით და მერე ამავე დროს, ან მალე მის შემდეგ მთელი კომპლექსი ავაშუშაოთ, ქცევა არ გაპოიწვევს. ან კიდევ, ჩვენ რომ გამოვიშუშაოთ სხვა რომელიმე ახალი ქცევა ახალ ბგერაზე, და ვცადოთ იგი დიფერენცირებული კომპონენტის დროს, ეს ახალი ბგერა ქცევას არ გამოიწვევს.

ამნაირად, იმ დროს, როდესაც კომპლექსი დადებით გავლენას ახდენს ცხოველზე, იწვევს კვების ქცევას, დიფერენცირებული კომპონენტი ამ კვების ქცევაზე უარყოფითად მოქმედებს.

აღვიღად შესაძლებელია ისე მოხერხდეს, რომ იმავე გაღიზიანებათა კომპლექსმა ფუქტი არ მოგვცეს, კვების ქცევა არ გამოიწვიოს, ხოლო კომპონენტებმა, პირიქით, ასეთი ქცევა მოგვცენ. ამისათვის საჭიროა, რომ კომპონენტების დროს საკმელი ეძლიოს ცხოველს, ხოლო კომპლექსის დროს საკმლის ძლიერ არ ხდებოდეს. რამდენიმე ათეული შეუღლების შემდეგ კომპლექსზე გამომუშავდება უარყოფითი ქცევა, მის გავრცელებაზე ძალი არ წავა საკმლის ყუთთან, ხოლო

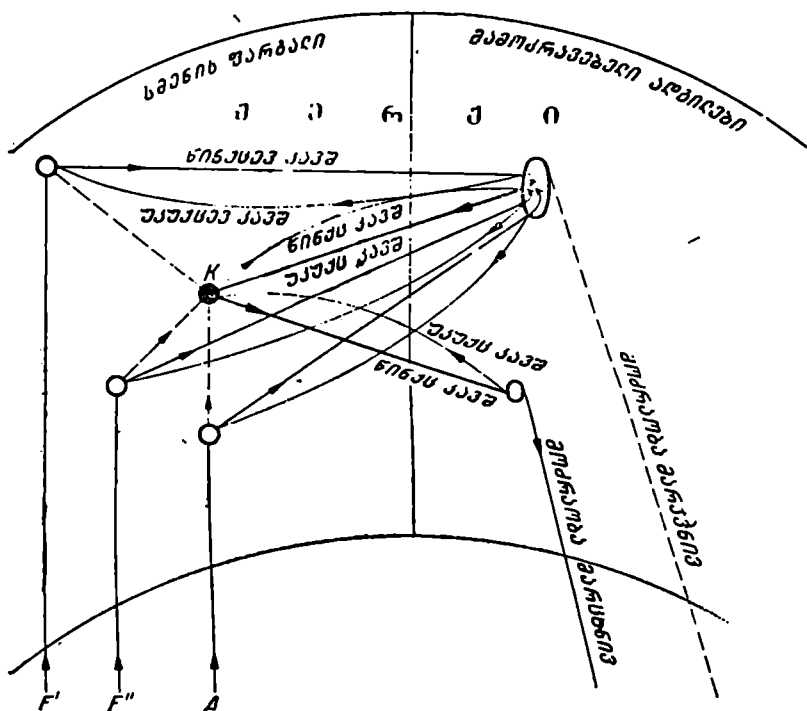
კომპენენტებზე წავა. მასთან კომპლექსი უარყოფით გავლენას მოახდენს კომპონენტის დადებით მოქმედებაზე, თუ კომპონენტი მალე კომპლექსის შემდეგ იწარმოებს.

ამნაირად, სრულიად ადვილად შესაძლებელია, რომ ბგერათა კომპლექსი გახდეს ქცევისათვის დადებითი სიგნალი, კომპონენტები კი მისთვის უარყოფითი სიგნალები იყოს, და პირიქით, როდესაც კომპონენტები გადაიქცევიან დადებით სიგნალად, მათი კომპლექსი უარყოფითად მოქმედებდეს. ეს ჩვენი ფაქტური მასალა სავსებით ამტკიცებს „გეშტალტის“ იმ მთავარ დებულებას, რომ მთლიანი არ შეიძლება ჩაითვალოს კომპონენტთა უბრალო ჯამად, რომ მთლიანის ფიზიოლოგიური მოქმედება თავისი გარეგანი გამოვლინებით შეიძლება სრულიად განსხვავდებოდეს კომპონენტთა ფიზიოლოგიურ მოქმედებიდან და მათი გარეგანი გამოვლინებიდან.

ამ ფაქტების საფუძველზე შემუშავებული იყო შემდეგი ფიზიოლოგიური კანონზომიერება: გარემოს თითოეული კომპონენტის გაღიზიანება, განცალკევებულად აღებული, მოქმედებს დიდი ტვინის ქერქში პირველ ყოვლისა ერთ გახსაზღვრულ ნერვულ კომპლექსზე, რომელთანაც გაღიზიანებულ რეცეპტორს აქვს უშუალო კავშირი. მაგრამ კომპონენტის ფიზიოლოგიური მოქმედება არ განისაზღვრება მხოლოდ ამ ნერვული კომპლექსით. იგი აგრეთვე მოქმედებს ირადიაციის საშუალებით სხვა ზოგიერთ ნერვულ კომპლექსზედაც იმ სახით, რომელსაც ფიზიოლოგები სუბმინიმალურ უწოდებენ, ე. ი. აგზნება არ იწვევა, მაგრამ ფუნქციონალური მდგომარეობა კი იცვლება აგზნებადობის მატების სახით. ამის გამო, თუ ერთსადაიმევე დროს რამდენიმე კომპონენტი ერთდროულად ან მალე ზედიზედ მოქმედებენ ტვინზე, მაშინ ზოგიერთი ნერვული კომპლექსი განიცდის ასეთ სუბმინიმალურ გავლენას რამდენიმე მხრიდან და ამის გამო ის აგრეთვე მოდის მოქმედებაში, ე. ი. ვლებულობთ აქ ეგრეთწოდებულ სუმატიის მოვლენას. ამნაირად, გაღიზიანებათა კომპლექსის ზეგავლენის დროს დიდი ტვინის ქერქში მოქმედებაში მოდიან არა მარტო სათანადო მიმღები ფარგლები, არამედ აგრეთვე დამატებით სხვა ნერვული ელემენტების მთელი რიგი, რომელნიც აღნიშნულ ფარგლებიდან ირადიირებული აგზნების სუბმინიმალურ გავლენას განიცდიან. ეს დამატებითად აგზნებული ელემენტები ჰქმნიან ფიზიოლოგიური მოქმედების მთლიანობას და ამასთან ერთად ამ ფიზიოლოგიური მოქმედების თავისებურებას.

ხოლო თუ ეს დამატებითად აგზნებული ელემენტები თვალსაჩინო გარეგან რეაქციას არ იძლევიან, ჩვენ შეიძლება ვერც კი შევამჩნიოთ კომპლექსის მიერ გამოწვეული ფიზიოლოგიური მოქმედების მთლიანობა და თავისებურება. მაგრამ საკმარისია ეს დამატებითად აგზნებული ელემენტები შეუერთდნენ დროებითი ნერვული კავშირებით ქერქის მამოძრავებელ ელემენტებს, რომ ამით ისინი გახდნენ გარეგანი რეაქციის გამომწვევი. სახელდობრ, თუ კომპლექსური გაღიზიანება უერთდება საკმლის კამას, მაშინ ეს დამატებითად აგზნებული

ელემენტები უერთდებიან მამოძრავებელ ელემენტებს უპირატესად წინქცევითი დროებითი კავშირებით და მით კომპლექსი იწვევს ძალის წასვლას საკმლის ყუთისაკენ. ხოლო თუ საკმლის ქაშას კომპლექსი კი არ უერთდება, არამედ მისი კომპონენტები, მაშინ დამატებითად აგზნებული ელემენტები უერთდებიან იმავე მამოძრავებელ ელემენტებს უალრესად განვითარებული უკუქცევითი კავშირებით და ამით აპრობადებენ კვების ქცევის უარყოფას (სურ. 63).



სურ. 63.

ქერქული დროებითი კავშირების სქემატური გამოხატულება სამ-კომპონენტიანი კომპლექსური რეაქციის მიზართ. ძალი კომპლექსზე მიდიოდა მარცხენა საკმლის ყუთისკენ, კომპონენტებზე კი—მარჯვენა ყუთისკენ. F', F'', A აღნიშნავენ ბგერებს—კომპლექსის კომპონენტებს. მათგან ხაზები მიდიან დიდი ტენის ქერქში სათანადო მიმღებ კერებისკენ. ამ კერებიდან შტრიხებიანი ხაზები აღნიშნავენ იმ გზებს, რომელთაც ეს მიმღები კერები გამაერთიანებელ დამატებით კერაზე მოქმედებენ, ხოლო განუწყვეტელი ხაზები დროებით კავშირებს მამოძრავებელ ელემენტებისკენ, საიდანაც მოძრაობა იწვევს მარჯვენა მიმართულებით. ასეთივე ხაზები მოცემულია დამატებითი კერიდან როგორც იმავე მამოძრავებელი ელემენტებისკენ, ისე იმ ელემენტებისკენ, რომელსაც ცხოველი მარცხნივ მიჰყავს. ამ ხაზების სხვადასხვა სისქე უჩვენებს დროებითი კავშირების სხვადასხვა განვითარებას, ხოლო ისარი აღნიშნავს კავშირების ხასიათს: თუ ისარი მიმართულია მამოძრავებელ ადგილისკენ, დროებითი კავშირი წინქცევითია, თუ კიდევ პირიქითი მიმართულება აქვს, მაშინ უკუქცევითი კავშირია (ბე რ ი ტ ა შ ვ ი ლ ი).

თუ ჩვენ გამოვალთ დროებითი კავშირის ამ სქემატიურ სურათიდან, ნათლად შეიძლება წარმოვიდგინოთ, თუ რატომ ხდება, რომ კომპონენტები იწვევენ მოძრაობას მარჯვნივ, კომპლექსი კი მარცხნივ. რომელიმე კომპონენტის მოქმედებისას აგზნება სათანადო მიმღებ კერიდან მიიმართება კარგად განვითარებული წინქცევითი კავშირით იმ მამოძრავებელ ადგილებისკენ, რომელთა საშუალებით მარჯვნივი მოძრაობა წარმოებს. დამატებითი გამაერთიანებელი კერა მოქმედებაში არ მოდის ერთი კომპონენტის გავლენით. როდესაც კომპლექსი მოქმედებს, მხოლოდ მაშინ იგზნება გამაერთიანებელი კერა და აქედან კარგად განვითარებული დროებითი კავშირებით აგზნება გადაეცემა იმ მამოძრავებელ ადგილებს, რომელთა საშუალებით იწვევა მოძრაობა მარცხნივ.

ეს გამაერთიანებელი კერა უკავშირდება დროებითი კავშირებით აგრეთვე ზემოდასახელებულ მარჯვნივ წარმართველ მამოძრავებელ ელემენტებს. მაგრამ ამ კავშირთა შორის უუქცევითი კავშირი უფრო განვითარებულია და ამიტომ აგზნება უკან ვრცელდება ამ კავშირით უფრო მეტი ინტენსიობით, ვიდრე პერიფერიისკენ მარჯვნივ წასასვლელად. კომპლექსის დროს აგზნება მიდის აგრეთვე თითოეული კომპონენტის მიმღებ ფარგალიდან ჩვეულებრივი გზით იმავე მარჯვნივ წარმართველ მამოძრავებელ ადგილისკენ, მაგრამ აქედან მოძრაობა არ იწვევა, ვინაიდან ამ ადგილებიდან აგზნება ვრცელდება გამაერთიანებელ კერისკენ მძლავრად განვითარებული უუქცევითი კავშირებით, რომლის აგზნებადობა აღმატებული იყო ამ კერიდან უშუალო გავლენით. ამიტომ, თანახმად აგზნების შეუღლებული ირადიაციის კანონისა, ეს მამოძრავებელი ადგილი ვერ ახდენს გავლენას სათანადო პერიფერიულ ორგანოებზე.

ჭერქის გამაერთიანებელი მოქმედების მორფოლოგიური ხუბსტრატის შესახებ. როგორც ინდივიდუური რეფლექსების შესწავლიდან ჩანს, ჭერქის ერთ-ერთ მთავარ ფუნქციას შეადგენს გარეშე არის ანალიზი და სინთეზი, ე. ი. მისი დანაწილება შემადგენელ ნაწილებზე და გაერთიანება ერთი მთლიანი სიტუაციის სახით. თანახმად პავლოვის სკოლის არუსეთში და შემდეგ ლეშლის გამოკვლევისა ამერიკაში უმაღლეს ხერხემლიან ცხოველებში (როგორიცაა ძაღლი, ვირთავეა), ეს ანალიზი და სინთეზი მთელი ჭერქის მთავარ ფუნქციად უნდა ჩაითვალოს, ისე როგორც მიმღებლობის ფუნქცია მთელ ჭერქს ეკუთვნის. შესაძლებელია ვიფიქროთ, რომ ამ ცხოველებზე ანალიზი და სინთეზი ერთ რომელიმე თვისების გალიზიანებათა მიმართ. წარმოებს უპირატესად 'სათანადო მიმღებ ფარგალში და მის მახლობლად. ხოლო როგორც ერთი თვისების მიმღებლობის ტერიტორია გადადის მეორისაში, ისე ანალიზურ-სინთეზური ფუნქცია ერთი თვისების გალიზიანებათა მიმართ უნდა გადადიოდეს ერთი ფარგლიდან მეორისაში. შემდეგ ამავე მეცნიერთა გამოკვლევებიდან ჩანს, რომ არავითარი ზუსტი ლოკალიზაცია ამ ანალიზურ-სინთეზური ფუნქციისა ჭერქში არ არსებობს. ჭერქის სხვადასხვა ნაწილის ამოკრისას ერთ რომელიმე მიმღებ ფარგლიდან სუსტდება განსაზღვრული ანალიზური და სინთეზური ფუნქცია კი არა, არამედ საზოგადოდ ეს ფუნქცია ამ მიმღებ ფარგლის მიმართ. შემდეგ; რაც უფრო

მეტია ამოჭრილი ნაწილი, მით უფრო მეტია ამ ფუნქციის დასუსტება. მაგ., თუ ასეთი წილობრივი ოპერაცია მხედველობითი ფარგალში წარმოებს, მაშინ მცირე ფარგლის ამოჭრისას ისპობა საგნის გარჩევა მათი ფორმის მიხედვით, მაგრამ რჩება გარჩევის უნარი სინათლის ინტენსივობის და მოძრაობის მიმართ; თუ ამოჭრილი ნაწილი უფრო ვრცელია, მაშინ რეაქცია მოძრაობის საპასუხოდ ისპობა. თუ ორივე მხედველობის ფარგალი მთელი თავისი სივრცით ამოიჭრა, მაშინ რეაქცია სინათლის ინტენსივობის საპასუხოდ იკარგება. ამავე დროს ანალიზური ფუნქცია სხვა დანარჩენი თვისებების გაღიზიანებათა მიმართ თითქმის უცვლელი რჩება (პავლოვი).

ადამიანის და მაიმუნების ქერქის ფიზიოლოგიური ტოპოგრაფია არსებითად განსხვავდება ძაღლისაგან. მათ მიმღები ფარგლები ქერქის განსაზღვრულ ნაწილებში აქვთ. დიდი წილი ქერქისა თავისუფალია ამ ფუნქციიდან. ფლეხსიგის გამოკვლევით ამ ფარგლების ნერვული ელემენტები კომისურალური (შემაერთებელი) ბოქოებით უერთდებიან როგორც ერთმანეთს, ისე ცნობილ მიმღებ ფარგლებს. ამიტომ ფლეხსიგმა ქერქის ამ ნაწილებს უწოდა საასოციაციო, ე. ი. შემაკავშირებელი ცენტრები. როგორც ცნობილი ფლეხსიგის, ისე სხვა მრავალი ფიზიოლოგი და ნევროლოგი ამ ნაწილებს ინტელექტის ანატომიურ სუბსტრატად სთვლიან, ე. ი. იმ ადგილებად, სადაც ახალი ტერმინით ანალიზი და სინთეზი უნდა წარმოებდეს. ჩვენი დროის გამორჩენილი ნევროლოგი ბლუმენფელდ ამ ადგილებს უპირატესად დროებითი კავშირების წარმომშობ ფუნქციას მიაწერს. მაგრამ დროებითი კავშირების განვითარების უნარი აქვს დიდი ტვინის ქერქის ყველა ელემენტს, მათ შორის მიმღებთ და მამოძრავებელთ. ამ მხრივ განსხვავება არ უნდა არსებობდეს მათსა და ანალიზ-სინთეზის ფუნქციის მატარებელ ქერქულ ელემენტებს შორის. თანახმად ჩვენი გამოკვლევისა ყოველი გარემოს მთლიანი მოქმედება ანდა მის შემადგენელ ნაწილთა დიფერენციაცია წარმოებს იმ დამატებითი ელემენტების საშუალებით, რომელნიც მოქმედებაში მოდიან გარემოს კომპონენტთა ერთდროული მოქმედებით. ამ დამატებითი ელემენტებსა და მამოძრავებელ ნაწილებს შორის ვითარდება დროებითი კავშირები, რომელთა საშუალებით კომპლექსი ან მისი კომპონენტთა კომბინაცია იწვევენ ან უარყოფენ ქცევის აქტებს. ჩვენი აზრით, სწორედ ეს დამატებითი ელემენტები და მათთან არსებული დროებითი კავშირები უნდა ვითარდებოდნენ იმ ქერქულ სუბსტრატში, რომელიც უმეტესად მიმღებ ფარგლების გარეშე მდებარეობს და ნევროლოგთა შორის ითვლება როგორც ინტელექტის ბუდე. რადგან როგორც დამატებითი ელემენტები, ისე დროებითი კავშირები ქერქის ელემენტთა შემაკავშირებელ როლს ასრულებენ, ამიტომ შეიძლება მთელ ამ სუბსტრატს მართლაც ასოციაციური ან შემაკავშირებელი ვუწოდოთ. შემაკავშირებელი ელემენტების აგზნების პროცესი არ უნდა იძლეოდეს თავისთავად შეგრძნების ან წარმოდგენის ხასიათის სუბიექტურ განცდებს. ეს უნდა იყოს მხოლოდ მიმღები ფარგლის ფსიქოგენური ელემენტების მოქმედების თვისება.

როგორც აღნიშნეთ, პავლოვის და ლეშლის სკოლის ცდების მიხედვით ქერქის ანალიზური და სინთეზური მოქმედება, რომლითაც ცხოველი აწარმოებს ინდივიდუალ მოპოვებულ ქცივის აქტებს და მით ახერხებს ცვალებად გარემოსადმი საუკეთესოდ შეგუებას, პირდაპირ ქერქული ნივთიერების მასის ფუნქციას შეადგენს. და აი სწორედ ქერქის მასა ამ მხრივ ადამიანს ბევრად მეტი აქვს, ვიდრე ცხოველებს და თუნდაც ვიდრე ანტროპოიდურ მაიმუნს. უკანასკნელის ქერქის მიმღები ფარგალი თავისი ტერიტორიით და საზოგადოდ გარემოდან მიმღებლობის უნარით არ ჩამოუვარდება ადამიანისას. მაშ., შეიძლება ითქვას, რომ ადამიანის თავის ტვინის ქერქის მიმღებლობითი ფუნქცია მაიმუნისაზე მეტად არაა განვითარებული. ხოლო მიმღები ფუნქციიდან თავისუფალი ადგილი მაიმუნის ქერქში ერთ მესამედს შეადგენს, ადამიანისაში ორ მესამედს (ე დ ი ნ გ ე რ ი). ახლა მივიღოთ მხედველობაში, რომ ადამიანის დიდი ტვინი რამდენჯერმე მეტია მაიმუნისაზე. აქედან ცხადად ჩანს, თუ რა დიდი გარჩევა არსებობს ადამიანსა და მაიმუნს შორის იმა ქერქული მასის მხრივ, რომელიც უპირატესად სინთეზურ ფუნქციას ატარებს. ცხადია, ამ ქერქული მასის ფილოგენეზურ განვითარებას რაოდენობის მხრივ უნდა მოჰყოლოდა ამ ქერქის მოქმედების არსებითი შეცვლა, მისი განვითარების შემდეგ საფეხურზე გადასვლა. და, მართლაც, სინთეზური ანუ შემაკავშირებელი ქერქული მასის არაჩვეულებრივ მომატებაზე და მ.ს.თან ერთად ქერქულ მამოძრავებელ წერტილთა გამრავლება-დიფერენციაციაზე დამოკიდებულებით შესაძლებელი გახდა შრომითი მოძრაობის წარმოება, საწარმოო იარაღების გამოგონება და მათი საშუალებით ადამიანის ბუნებაში გაბატონება და შემდეგ მეტყველების წარმოშობა მეტყველებითი აზროვნებით და მასზე წარსულ შთამომავლობათა ისტორიული და არსებულ საზოგადოებათა სოციალური გამოცდილების გავლენა.

აღნიშნული შემაკავშირებელი ქერქული ფარგალი მაიმუნის ტვინსაც მნიშვნელოვნად აქვს. მაშ., უნდა გვეფიქრა, რომ მაიმუნსაც უნდა მოეპოვებოდეს ამ ფარგლისთვის დამახასიათებელი მოქმედების ნიშნები. ეს ასეც არის. კოელერის ცნობილმა ცდებმა ანტროპოიდურ მაიმუნებზე დაგვიმტკიცეს, რომ მაიმუნებს მოეპოვებათ როგორც შესაძლებლობა იარაღის ხმარებისა (ჯოხის ხმარება ხილის ჩამოსაგდებად, მიწიდან ძირკვის ამოსათხრელად, კოვზის მაგივრად, თავდასაცავად და სხვ.), ისე იარაღის გამოგონებისა (ორი ჯოხის გადაბმა დაშორებული საკმლის მისაზიდად). მაგრამ ამ ნიშნების ისტორიული განვითარება საწარმოო ურთიერთობის განვითარების სახით შეუძლებელი იყო, ვინაიდან აღნიშნული შემაკავშირებელი სუბსტრატის მაიმუნის ტვინში არ არის სათანადოდ განვითარებული.

შ ი ნ ა ა რ ს ი

შესავალი	83-3
თავი I. კუნთოვანი სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია .	10
1. ზოგადი ცნება კუნთის აგებულების შესახებ	—
2. აგზნებადობა, როგორც კუნთის ქსოვილის მთავარი თვისება	13
3. კუნთის შეკუმშვადობის ფუნქცია	22
4. ცოცხალი აგზნებადი სისტემის სტრუქტურა და ძირითადი ბიოლოგიური პროცესი	31
5. აგზნების კანონი	39
6. დაღლილობა .	53
7. კუნთის მუშაობა	59
8. გლუვი კუნთის ზოგადი ფიზიოლოგია	68
9. კუნთოვანი ქსოვილის სიკვდილი	71
თავი II. პერიფერიული ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია	75
1. ნეირონული და ნეირობილური თეორია	—
2. ნერვის აგზნებადობა და აგზნება	82
3. აგზნების კანონი ნერვის მიმართ	84
4. ნერვის დაღლილობა	88
5. რეფრაქტორული ფაზის მნიშვნელობა ნერვ-კუნთის მოკმედებაში .	—
6. ნერვის სიკვდილის პროცესი	92
7. ცენტრომუხური ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია	95
თავი III. ცენტრალური ნერვული სისტემის ზოგადი ფიზიოლოგია	105
1. ზოგადი ცნება ცენტრალური ნერვული სისტემის მოკმედების შესახებ .	—
2. რეცეპტორების და ნერვული კვანძების დანიშნულება .	111
3. საკოორდინაციო აპარატთა ლოკალიზაცია და მოკმედება	114
4. ცენტრალური კოორდინაციის ძირითადი პროცესები	120
5. საკოორდინაციო აპარატის გამტარებლობა, აგზნებადობა და დაღლილობა .	133
6. ცენტრალური ნერვული სისტემის უკოორდინაციო მოკმედება	141
7. რეფლექსური აპარატის შოკი	144
8. რითმული რეფლექსი	146
9. ტონუსური რეფლექსი	148
10. მდებარეობის და სტატიკურ-კინეტიკური ტონუსური რეფლექსები	154
11. ლოკომოცია	158
12. საორიენტაციო რეფლექსი	162
13. რეფლექსური მოკმედების ცვალებადობა .	164
თავი IV. დიდი ტვინის ქერქის ზოგადი ფიზიოლოგია	169
1. ზოგადი ცნობანი დიდი ტვინის მოკმედების შესახებ	—
2. დიდი ტვინის ქერქის მიმღებლობითი ფუნქცია	175
3. დიდი ტვინის ქერქის მოძრაობითი ფუნქცია	178
4. ზოგადი ცნება ინდივიდუალური რეფლექსების შესახებ და მეთოდთა .	184
5. ინდივიდუალური რეფლექსის განვითარება	190
6. ინდივიდუალური რეფლექსის ტიპები	196
7. ინდივიდუალური რეფლექსური მოკმედების ფიზიოლოგიური საფუძვლები .	200
8. პავლოვის მოძღვრება ინდივიდუალური რეფლექსების წარმოშობის შესახებ	210
9. ინდივიდუალური რეფლექსის ცვალებადობა	213
10. დიდი ტვინის ქერქის გამავრთიანებელი ფუნქცია	220