Դասագիրք կենսաբանության § բժշկական բարձրագույն ուսումնական հաստատությունների ուսանողների համար

ՄԱՐԴՈՒ ԵՎ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

Ս. Մ. Մինասյանի խմբագրությամբ

Երֆանի պետական համալսարանի հրատարակչություն

Երևան 2005

Հեղինակներ
Ս. Մ. Մինասյան, Ծ. Ի. Ադամյան, Ն. Վ. Սարգսյան
Գրախոսներ
Բժշկական գիտությունների դոկտոր, Խ. Աբովյանի անվան մանկավարժական համալսարանի մարդու և կենդանիների ֆիզիոլոգիայի ամբիոնի պրոֆեսոր
Մ. Վ. Խանբաբյան
Բժշկական գիտությունների դոկտոր, Երևանի Մ. Հերացու անվան բժշկական պետական համալսարանի նորմալ ֆիզիոլոգիայի ամբիոնի վարիչ, պրոֆեսոր
Դ. Ն. Խուդավերդյան

ՄԱՐԴՈՒ ԵՎ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

Դասագիրք (Ս. Մ. Մինասյանի խմբագրությամբ) կենսաբանական և բժշկական բարձրագույն ուսումնական հաստատությունների ուսանողների համար:

2005-600 էջ, նկարազարդված է :

Դասագիրքը գրված է մարդու և կենդանիների ֆիզիոլոգիայի ծրագրին համապատասխան: Հաշվի առնելով նորմալ ֆիզիոլոգիայի բնագավառում ձեռք բերված հաջողությունները դասագրքում ուրույն պլանով շարադրված են ֆիզիոլոգիայի առարկան և ուսումնասիրության մեթոդները, դրդվող հյուսվածքների ֆիզիոլոգիան, ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կառուցվածքա-գործառական հիմունքները. դրդումը, արգելակումը, սինապսային հաղորդումը, ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների նյարդա-հումորալ կարգավորումը: Հաջորդաբար շարադրված են հոմեստազի համակարգային մեխանիզմները. օրգանիզմի ներքին միջավայրը (արյուն, հյուսվածքային հեղուկ, ավիշ), հեմոդինամիկան, սրտի և ավշաշրջանառության ֆիզիոլոգիան, շնչառության, մարսողության, արտաթորության, նյութափոխանակության, ջերմակարգավորման, բազմացման ֆունկցիաները: Յուրաքանչյուր համակարգի ֆունկցիան նկարագարված է էվոլյուցիոն տեսանկյունով: Բացահայտված են վարքագծի համակարգային մեխանիզմները: Շարադրված են ժառանգական և ձեռք բերովի վարքագծային գործողությունների, հիշողության, գիտակցության, հույզերի, քնի, հոգեկան գործունեության, օրգանիզմի շրջապատի պայմաններին հարմարման համակարգային մեխանիզմները: Յուրաքանչյուր բաժնի նյութը շարադրված է մոլեկուլային, հյուսվածքային, օրգանային, համակարգային և վարքագծային ուսումնասիրության ժամանակակից մակարդակով:

ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ

Կենսաբանների համալսարանական պատրաստումը պահանջում է ոչ միայն դասավանդման հարուստ փորձ § հմտություն, ուսումնական գործընթացի տեխնիկական զինվածություն, փորձարարական բազա, այլ§ ժամանակակից դասագրքերի առկայություն: Այս խնդիրը հատկապես վերաբերում է ուսուցման սկզբնական շրջանում կարդացվող ընդհանուր կուրսերին, որոնց հիմնական խնդիրն է ձ§ավորել ապագա մասնագետի աշխարհայացքը: Նման դասընթացների թվին է պատկանում մարդու § կենդանիների ընդհանուր ֆիզիոլոգիան:

Մինչ այժմ համալսարանների § մանկավարժական ինստիտուտների կենսաբանության ֆակուլտետների ուսանողությունը օգտվում է այնպիսի դասագրքերից, որոնց բովանդակությունը համապատասխանում է բժշկական ինստիտուտների համար նախատեսված նորմալ ֆիզիոլոգիայի ծրագրին, որն էապես տարբերվում է մարդու § կենդանիների ֆիզիոլոգիայի դասընթացից:

Կենսաբանական մասնագիտական հաստատություններում մարդու § կենդանիների ֆիզիոլոգիան կարդացվում է այն ծրագրով, որը հնարավորություն է ընձեռում ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների մասին զարգացնել այնպիսի պատկերացում, որն անհրաժեշտ է ապագա կենսաբանին, կենսաքիմիկոսին, կենսաֆիզիկոսին, միջատաբանին, թռչնաբանին, ձկնաբանին, էկոլոգին § բոլոր նրանց, որոնք մասնագիտանում են կենսաբանության բնագավառում: Հատուկ ուշադրություն է դարձվում նա§ մարդու օրգանիզմի գործունեության ընդհանուր օրինաչափությունների իմացությանը:

Ի տարբերություն բժիշկների § մանկավարժների, կենսաբանները հիմնական ուշադրությունը պետք է դարձնեն ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների էվոլյուցիային, հասկանան, թե ինչպես են ձ§ավորվում կենդանական աշխարհի զարգացման սանդուխքային տարբեր փուլերում գտնվող կենդանիների ֆունկցիաները, գործառույթային համակարգերը միջավայրի տարբեր պայմաններում:

Ուստի սույն դասագրքի առաջին պլանում նախատեսվում է շարադրել կենդանական աշխարհի զարգացման տարբեր մակարդակներին բնորոշ ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ընդհանուր օրինաչափությունները, յուրաքանչյուր ֆունկցիայի, գործառույթային համակարգի զարգացումը կարգաբանական տարբեր միավորների մոտ՝ կախված նրանց կենսակերպից, էկոլոգիական միջավայրից:

Ակնհայտ է, որ համեմատաբար լավ են ուսումնասիրված կաթնասունների ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաները, ուստի միջազգային գիտնականների աշխատությունները հիմնականում հիմնվում են կաթնասունների ֆիզիոլոգիայի վրա: Դրա պատճառներից մեկն էլ այն է, որ կաթնասունների գործառույթային համակարգերի կարգավորիչ մեխանիզմների կազմակերպման բարդությունն ավելի հեշտ է ենթարկվում փորձարական վերլուծության:

Դասագրքի սեղմ ծավալը հեղինակներին պարտավորեցրել է բացառիկ սեղմ ներկայացնել կարգաբանական առանձին ներկայացուցիչներին բնորոշ ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների առանձնահատկությունների մանրամասնությունները, որոնք առավել խորությամբ ուսումնասիրվում են կենսաբանական այլ մասնաճյուղերում:

Դասագրքում օգտագործված են դասական ֆիզիոլոգիայի գիտական հիմնադրույթները, ներառելով ժամանակակից գիտական նվաճումները: Վերջին տասնամյակներում ֆիզիոլոգիական գիտությունն օգտագործելով փորձարարության նորագույն մեթոդները, հարակից գիտությունների՝ մասնավորապես մոլեկուլային կենսաբանության հաջողությունները, օրեցօր հարստանում է նորագույն դրույթներով, վարկածներով ֆիզիոլոգիական մեխանիզմների ավելի ճշգրիտ ու բազմակողմանի իմացությամբ: Հեղինակները ձգտել են ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների օրինաչափությունները, դրանց էվոլյուցիան շարադրել նաև համեմատական ֆիզիոլոգիայի տեսանկյունով:

Ներկայումս հնարավոր չէ ֆիզիոլոգիան դասավանդել ավանդական ձևով: Ժամանակակից ֆիզիոլոգիան կենդանի օրգանիզմը դիտում է որպես փոխկապակցված գործընթացների միասնական համակարգ: Յուրաքանչյուր հարցի կամ պրոբլեմի շարադրման ժամանակ ցուցաբերվել է համալիրային մոտեցում, միավորվել են միկրոանատոմիայի, կենսաքիմիայի, կենսաֆիզիկայի, հյուսվածքաբանության ժամանակակից տվյալները: Նման մոտեցումը հնարավորություն է տալիս ուսանողին ավելի լայն ու խորը պատկերացում կազմել յուրաքանչյուր օրգանի կամ համակարգի կառուցվածքի ու ֆունկցիայի մասին: Նման համալիրային մոտեցումը նեյրոֆիզիոլոգներին, նեյրոմորֆոլոգներին, նեյրոգենետիկներին և այլ մասնագետներին հնարավորություն է ընձեռնել ստեղծել միջմասնագիտական մասնաճյուղ՝ նեյրոկենսաբանություն:

Ակադեմիկոս Լ.Ա. Օրբելին նշել է, որ ֆիզիոլոգը չի կարող սահմանափակվել միայն ֆունկցիաների ուսումնասիրությամբ, անհրաժեշտ է յուրաքանչյուր ֆունկցիան ուսումնասիրել իր զարգացման գործընթացում: Դա հնարավորություն է տալիս բացահայտել նրա իրականացման հիմքում ընկած բազմապիսի մեխանիզմները: Ուստի յուրաքանչյուր բաժինը շարադրելիս հեղինակներն աշխատել են կենսաբանացնել նկարագրվող ֆիզիոլոգիական գործընթացները:

Դասագրքի հեղինակները ունեն Երևանի պետական համալսարանի կենսաբանության և այլ ֆակուլտետներում դասավանդվող «Մարդու և կենդանիների ֆիզիոլոգիա» դասընթացի դասավանդման երկարատև փորձ: «Մարդու և կենդանիների ֆիզիոլոգիա» դասընթացի շրջանակներում կարդացվում են ֆիզիոլոգիայի տարբեր մասնաճյուղեր (էնդոկրինոլոգիա, արյունաբանություն, կենտրոնական նյարդային համակարգի կազմաբանություն և ֆիզիոլոգիա, բարձրագույն նյարդային գործունեության ֆիզիոլոգիա, էվոլյուցիոն ֆիզիոլոգիա, զգայական համակարգերի ֆիզիոլոգիա), որոնք, անտարակույս, կարող են օգնել ֆիզիոլոգիական սկզբունքների, օրինաչափությունների և մեխանիզմների ավելի լայն ու բազմակողմանի շարադրմանը:

Դասագրքում ներկայացված ցուցադրական նյութի ժամանակ օգտագործվել են տարբեր սկզբնաղբյուրներ՝ «Մարդու ֆիզիոլոգիա» Ռ. Շմիդտի և Գ. Տեսի խմբագրությամբ (1985-1986), Ա.Վ. Կորոբկովի և Ս.Ա. Չեսնակովայի «Նորմալ ֆիզիոլոգիայի ատլաս» (1987), «Մարդու և կենդանիների ֆիզիոլոգիայի ընդհանուր կուրս» Ա.Դ. Նոզդրաչևի խմբագրությամբ (1991), «Ֆիզիոլոգիա: Հիմունքները և գործառույթային համակարգերը» Կ.Վ. Սուդակովի խմբագրությամբ (2000), «Մարդու ֆիզիոլոգիա» Վ.Մ. Սմիրնովի խմբագրությամբ (2001): Շատ գծապատկերներ վերափոխվել են, մտցվել են լրացումներ և փոփոխություններ:

Դասագրքում օգտագործված են ավանդական § Միավորների Միջազգային համակարգի միավորները: Նպատակահարմար ենք գտել նաև, ինչպես ընդունված է այլ դասագրքերում, վերջում տալ տեղեկատու բաժին ֆիզիոլոգիական հիմնական հաստատունների § ֆիզիոլոգիական անվանումների բացատրական բառարան:

Հարկ է նշել, որ չնայած երկար տարիներ, Ռուսաստանի դաշնությունում հրատարակված են համալսարանական ծրագրով գրված «Մարդու § կենդանիների ֆիզիոլոգիա» Ա.Բ. Կոգանի խմբագրությամբ (1984) § Ա.Դ. Նոզդրաչ§ի «Մարդու § կենդանիների ֆիզիոլոգիայի ընդհանուր կուրս» (1991) դասագրքերը, սակայն մեր հանրապետությունում սույն դասագիրքը մայրենի լեզվով հրատարակման առաջին փորձն է:

Դասագիրքը նախատեսված է համալսարանների կենսաբանության, քիմիական, սոցիոլոգիայի, փիլիսոփայության § հոգեբանության ֆակուլտետների ուսանողության, ասպիրանտների § ինժեներների համար, որոնք զբաղվում են բիոնիկայի § կիբերնետիկայի պրոբլեմներով: Դասագիրքը կարող է օգտակար լինել նաև բժշկական, մանկավարժական, գյուղատնտեսական, ֆիզիկական զարգացման ուսումնական հաստատությունների ուսանողների համար, որտեղ դասավանդվում է ֆիզիոլոգիայի դասընթացը:

Անվիճելի է, որ ժամանակակից համալսարանական դասագրքի ստեղծումը բավականին պատասխանատու § դժվար գործ է ու անհնար է զերծ մնալ թերություններից, բացթողումներից: Ուստի հեղինակային կոլեկտիվը երախտագիտությամբ կընդունի այն բոլոր դիտողությունները, ցանկությունները, լրացումները § հանձնարարականները, որոնք վերաբերում են գրքի կառուցվածքին, բովանդակությանը § նկարագրությանը:

Բաժին I

ԳԼՈՒԽ 1. ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱՅԻ ՆԵՐԱԾՈՒԹՅՈՒՆ

1.1. Ֆիզիոլոգիան որպես գիտություն § ուսումնասիրության մեթոդները

Ֆիզիոլոգիան (հունարեն՝ physis-բնություն § logos-ուսմունք) գիտություն է, որն ուսումնասիրում է կենդանի օրգանիզմների կենսագործունեությունը բջջային, հյուսվածքային, օրգանային § համակարգային մակարդակով, արտաքին միջավայրի հետ նրանց փոխազդեցության օրինաչափությունները § հարմարման մեխանիզմները գոյության տարբեր պայմաններում:

Ֆիզիոլոգիան գիտություն է, որը մասնավոր գործընթացների՝ ֆունկցիաների § մեխանիզմների հիման վրա կառուցում է ամբողջական օրգանիզմի գործունեության համակարգային դինամիկան:

Ֆունկցիա հասկացությունը բացահայտում է օրգանի կամ համակարգի մենահատուկ գործունեությունը: Օրինակ, մարսողական համակարգի ֆունկցիաներն են՝ հյութազատական, շարժողական, արտազատական, ներծծողական, արյան շրջանառության՝ արյան շարժումն անոթներով § այլն:

Մարդու § կենդանիների *ընդհանուր ֆիզիոլոգիան* ուսումնասիրում է կենսագործունեության այնպիսի կենսական գործընթացներ, ինչպիսիք են հյուսվածքների § օրգանների նյութափոխանակության, կենսաբանական թաղանթների § բջիջների հատկությունները, գրգռողականության, դրդման § արգելակման գործընթացները: *Մասնավոր ֆիզիոլոգիան* ուսումնասիրում է առանձին հյուսվածքների (նյարդային, մկանային), օրգանների (սիրտ, լյարդ, երիկամներ) օրգանների համակարգերի (արյան շրջանառության, շնչառության), կենդանական աշխարհի կարգաբանական առանձին միավորների (ցեղերի, դասերի, տեսակների) կենսագործունեությունը:

Կիրառական ֆիզիոլոգիայի մասնաճյուղերը (աշխատանքի, սպորտի ֆիզիոլոգիա, տիեզերական ֆիզիոլոգիա, էկոլոգիական ֆիզիոլոգիա, գյուղատնտեսական կենդանիների ֆիզիոլոգիա § այլն) ուսումնասիրում են օրգանիզմի, մասնավորապես մարդու կենսագործունեության օրինաչափությունների դրսևորումը միջավայրի մենահատուկ պայմաններում:

Ֆիզիոլոգիայի կարևորագույն խնդիրն է բացահայտել, թե ինչ է կատարվում կենդանու § մարդու օրգանիզմում այս կամ այն ֆունկցիան իրագործելիս, ինչ մեխանիզմներով է իրականանում ֆունկցիան § ինչ նպատակով է կատարվում տվյալ ֆունկցիան այս կամ այն համակարգում: Այսինքն կարևորվում է որոշել ֆունկցիաների ֆիզիոլոգիական նպատակը § բացահայտել դրանց կարգավորման մեխանիզմները:

Ֆիզիոլոգիական հետազոտությունների մեթոդները: Ֆիզիոլոգիան փորձարարական գիտություն է, ուստի օրգանների § հյուսվածքների գործունեության օրինաչափությունների § մեխանիզմների ուսումնասիրության հիմնական մեթոդը *փորձն է*, որի միջոցով ֆիզիոլոգիան ստանում, ընդլայնում § խորացնում է տեղեկությունները մարդու § կենդանիների օրգանների § համակարգերի գործունեության մասին:

Ֆիզիոլոգիական հետազոտությունների հնագույն մեթոդ է *դիտումը,* որը թույլ է տալիս ուսումնասիրել երևույթների միայն որակական կողմը: Հասարակ դիտումը հնարավորություն է տալիս դիտել 1-2, լավագույն դեպքում 2-3 գործընթաց, իսկ այդ ընթացքում շատ երևույթներ կարող են մնալ աննկատ ու դառնալ սուբյեկտիվ սխալների աղբյուր:

Ֆիզիոլոգիական գործընթացների գրաֆիկական գրանցումը նոր փուլ էր ֆիզիոլոգիայում: Այն հնարավորություն տվեց գրանցել ուսումնասիրվող օրգանի գործընթացը և այնուհետև կատարել համապատասխան վերլուծություն:

Օրգանիզմի ֆունկցիաների ուսումնասիրության համար օգտագործվող մեթոդները հիմնականում կարելի է խմբավորել չորս խմբի մեջ. 1) ֆունկցիայի ճնշում, ընդհուպ մինչև նրա անջատում; 2) ֆունկցիաների խթանում; 3) էլեկտրական ակտիվության գրանցում; 4) մոդելացում:

Օրգանի անջատումը կարելի է իրագործել նրա հեռացմամբ (էքստիրպացիա) կամ նյարդազրկմամբ, ցրտային շրջափակմամբ և այլ միջոցներով: Օրգանի կենսագործունեության ճնշման համար օգտագործվում են քիմիական միջոցներ: Օրինակ, ատրոպինով թափառող նյարդի շրջափակմամբ կարելի է ուսումնասիրել նրա դերը սրտի կարգավորման գործում:

Օրգանների ֆունկցիայի խթանումը կարելի է կատարել գրգռման միջոցով: Տարբերում են *էլեկտրական* և *քիմիական գրգռում:* Ֆիզիոլոգիայում լայն կիրառություն է գտել էլեկտրական գրգռումը, քանի որ կարելի է չափակարգել օրգանին հասցվող հոսանքի մեծությունը, տևողությունը, տեղը և կիրառել կրկնակի, չվնասելով հյուսվածքը:

Ներկայումս ֆիզիոլոգիայում կիրառվում են բազմախողովակային խթանիչներ, որոնք հնարավորություն են տալիս որոշակի հերթականությամբ գրգռել ուսումնասիրվող հյուսվածքների և օրգանների տարբեր գոյացություններ: Այս մեթոդի կիրառմամբ ստեղծվել են էլեկտրոնային խթանիչներ, որոնք հնարավոր է ներաճեն օրգանիզմում: Սրտի էլեկտրական խթանումը դարձել է հուսալի մեթոդ վերականգնելու սրտի բնականոն ռիթմը և փրկելու տասնյակ հարյուրավոր մարդկանց կյանքը:

Որոշ փորձարարական հետազոտությունների ժամանակ քիմիական գրգռման նպատակով կարելի է օգտագործել բնական գրգռիչներ՝ կենսաբանական ակտիվ նյութեր, որոնք սինթեզվում են օրգանիզմում: Այդ նյութերը արյան շրջանառության, սրտի, գեղձերի մեջ մտցնելու համար կիրառվում են կաթետերներ, որոնք սինթետիկ բարակ խողովակներ են և մտցվում են համապատասխան օրգանի մեջ: Դրանց միջոցով կարելի է գրանցել նաև ուսումնասիրվող օրգաններում ընթացող գործընթացները:

Օրգանիզմի խորքում տեղադրված օրգանների գործունեությունը դիտելու և գրանցելու համար օգտագործվում է խուղակային մեթոդը և որոշ գեղձերի ծորանների դուրս բերումը մաշկի վրա:

Էլեկտրական պոտենցիալների գրանցումը ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ուսումնասիրության ավելի ընդհանուր և հաճախակի կիրառվող մեթոդ է: Դա պայմանավորված է նրանով, որ կենդանի հյուսվածքների ցանկացած գործունեություն ուղեկցվում է էլեկտրական կենսահոսանքների առաջացմամբ:

Էլեկտրական պոտենցիալների գրանցման մեթոդները հանդիսանում են եզակի անփոխարինելի միջոց ուղղակիորեն դիտելու նյարդային առանձին բջիջնե-

րում ընթացող փոփոխությունները, նյարդային ազդակների հաղորդումը նյարդերով, նյարդային կենտրոնների դրդումը § այլն, ուստի նյարդային համակարգի ֆիզիոլոգիայում այդ մեթոդներն առանձնահատուկ տեղ են գրավում:

Ներկայումս օրգանների էլեկտրական ակտիվության գրանցումը լայնորեն կիրառվում է բժշկության մեջ ախտորոշիչ նպատակներով § ստեղծվել են համապատասխան մեթոդներ՝ *էլեկտրասրտագրություն, էլեկտրաուղեղագրություն, էլեկտրաստամոքսագրություն, էլեկտրամկանագրություն § այլն:* Վերջին տասնամյակներում էլեկտրոնիկայի հաջողությունները հնարավորություն ընձեռնեցին ստեղծելու հեռուստաչափության մեթոդներ, որոնք հնարավորություն են տալիս ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաները գրանցել հեռավորության վրա (տիեզերագնացների, սպորտսմենների, հիվանդների): Այս դեպքում տեղեկատվությունը հաղորդվում է հեռախոսային լարերով այնպիսի մասնագիտացված սարքերին, որոնցով կատարվում է բազմակողմանի վերլուծություն:

Միկրոէլեկտրոնային տեխնիկան հնարավորություն տվեց ուսումնասիրել կենսահոսանքների ծագման մեխանիզմները, այն գործընթացները, որոնք տեղի են ունենում բջիջների թաղանթներում: Դրա շնորհիվ ստեղծվեց կենսաբանական թաղանթների մասին ուսմունքը՝ թաղանթաբանությունը, որը ներկայումս դարձել է ֆիզիոլոգիայի կարևորագույն բաժիններից մեկը:

Ներկայումս էլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտություններում կիրառվում է տեղեկատվության մագնիսային գրանցումը, որը հնարավորություն է տալիս վերարտադրել որևէ գոյացության գործունեության անհրաժեշտ հատվածը և վերլուծության համար հաղորդել համակարգչին:

Առանձին օրգանների ֆունկցիաները ուսումնասիրվում են նաև օրգանիզմից մեկուսացված: Այս դեպքում մեկուսացված օրգանի համար ստեղծվում են կենսագործունեության անհրաժեշտ պայմաններ՝ ջերմաստիճան, խոնավություն և անհրաժեշտ սննդանյութեր, որոնք մտցվում են մեկուսացված օրգանի անոթներով (պերֆուզիայի մեթոդ): Նման պայմաններն անհրաժեշտ են մկանային, նյարդային և այլ բջիջների միկրոէլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտությունների համար:

Ընդունված է տարբերել ֆիզիոլոգիական փորձերի կատարման հետևյալ ձևերը՝ սուր և քրոնիկական: *Սուր փորձը* երկարատև չէ, այն իրականացվում է կենդանու անշարժեցման և թմրեցման պայմաններում, որը, իհարկե, որոշ չեղում է բնականոն պայմաններից: *Քրոնիկական հետազոտությունը* պահանջում է ենթափորձային կենդանու նախօրոք նախապատրաստում փորձի համար՝ որոշակի վիրահատական միջամտություններ, խուղակի ներդրում, նյարդա-անոթային բերանակցումներ, տարբեր օրգանների պատվաստումներ: Կենդանին փորձի է վերցվում վիրահատական միջամտությունից ապաքինվելուց հետո: Քրոնիկական փորձի պայմանները հնարավորություն են տալիս կենդանուն օգտագործել շաբաթների, ամիսների և նույնիսկ տարիների ընթացքում, բազմաթիվ անգամ փորձեր կատարել և դրանով իսկ մեծանում է կատարվող դիտարկումների հավանականությունը:

Պավլովյան քրոնիկական փորձի մեթոդը հնարավորություն տվեց ստեղծել սկզբունքորեն նոր ուղղություն՝ ամբողջական օրգանիզմի ֆիզիոլոգիան, որը հնարավորություն ընձեռեց բացահայտել արտաքին գործոնների ազդեցությունը ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների վրա և դիտել տարբեր օրգանների ու համակարգերի

ֆունկցիաների փոփոխությունները, ապահովել օրգանիզմի կյանքը տարբեր պայմաններում:

Հատուկ պահանջներ են ներկայացվում մարդու ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ուսումնասիրության մեթոդներին: Նախ § առաջ կիրառվող մեթոդները պետք է մարդկանց համար լինեն անվնաս § թույլատրելի դրանց լիարժեք անվտանգության պայմաններում:

Ֆիզիոլոգիայում լայնորեն կիրառվում են նաև հետազոտության կենսաֆիզիկական § կենսաքիմիական մեթոդները, որոնք հնարավորություն են տալիս բացահայտել ֆիզիոլոգիական գործընթացներում կատարվող մոլեկուլային մեխանիզմները, կենսաքիմիական § կենսաֆիզիկական երևույթները: Լայնորեն կիրառվում է նաև ռադիոնուկլիդների մեթոդը, ինչպես նաև վերապրող հյուսվածքների մեթոդը: Սրանք անգնահատելի տվյալներ են տալիս ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների քանակական վերլուծության ժամանակ:

Ֆիզիոլոգիան սերտորեն կապված է կիբերնետիկայի հետ: Կիբերնետիկան գիտություն է ավտոմատացված գործընթացների ղեկավարման մասին § ուսումնասիրում է տեղեկատվության ընկալման, ծածկագրման, վերամշակման, պահպանման § վերարտադրության գործընթացները: Օրգանիզմում այդ նպատակների համար գոյություն ունեն մասնագիտացված գոյացություններ § համակարգեր (ընկալիչներ, նյարդաթելեր, նեյրոններ):

Կիբեռնետիկայի զարգացման հետ կապված ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների հետազոտություններում հատուկ նշանակություն է ձեռք բերել *մոդելավորման մեթոդը:*

Տեխնիկական կիբերնետիկական սարքերը հնարավորություն տվեցին ստեղծել մոդելներ, որոնք վերարտադրում են նյարդային համակարգի որոշ ֆունկցիաներ: Սակայն ուղեղի աշխատանքը դեռևս ամբողջությամբ հնարավոր չէ մոդելացնել, այս ուղղությամբ անհրաժեշտ են բավականին համառ երկարատև հետազոտություններ:

Ներկայումս հետազոտությունների մաթեմատիկականացումը հնարավորություն է ստեղծում ֆիզիոլոգիայում օգտագործել համակարգչային տեխնիկան, որը ոչ միայն մեծացնում է տեղեկատվության մշակման արագությունը, այլև թույլ է տալիս այդ մշակումը կատարել անմիջապես փորձի ժամանակ § համապատասխան ստացված արդյունքների փոխել հետազոտության ընթացքն ու խնդիրները:

Ֆիզիոլոգիական օրինաչափությունների, տարբեր ֆիզիոլոգիական գործընթացների քանակական բնութագրերի § դրանց փոխհարաբերությունների իմացությունը հնարավորություն տվեց ստեղծել մաթեմատիկական մոդելներ, որոնց միջոցով ֆիզիոլոգիական գործընթացները վերարտադրվում են համակարգիչների վրա, հետազոտելով ռեակցիաների տարբեր տարբերակներ, այսինքն նրանց հնարավոր փոփոխությունները օրգանիզմի վրա այս կամ այն ազդեցության ժամանակ:

Շարադրվածից հետևում է, որ ֆիզիկան, մաթեմատիկան, կիբեռնետիկան և այլ ճշգրիտ գիտություններ ներկայումս ֆիզիոլոգիան զինել են ժամանակակից տեխնիկական միջոցներով օրգանիզմի ֆիզիոլոգիական վիճակի ճիշտ գնահատման և նրա վրա ազդելու համար:

1.2. Ամբողջական օրգանիզմի գործունեության սկզբունքները

Կենդանի էակների գործունեության հիմնական սկզբունքներն են՝ համահարաբերությունը (կորելյացիա), կարգավորումը, ռեֆլեքսը ինքնակարգավորումը, որոնք մշակվել են էվոլյուցիոն զարգացման միլիոնավոր տարիների ընթացքում:

Համահարաբերությունն ամբողջական օրգանիզմի առանձին տարրերի փոխազդեցությունն է միմյանց հետ: Համահարաբերական կապերը լինում են մեխանիկական § քիմիական: *Մեխանիկական կորելյատիվ* կապերի օրինակ է աշխատող սրտի § թոքերի, աղիքի § նրան հարող լարդի, ստամքսի գործունեությունը: *Քիմիական կորելյացիան* իրականանում է «միջնորդների» միջոցով, որոնց թվին են պատկանում միջնորդանյութերը § կենսաբանական ակտիվ այլ նյութեր: Քիմիական կորելյացիան իր հերթին լինում է հպումային § հեռադիր: *Հպումային փոխազդեցությունը* իրականանում է միմյանց հարող թաղանթների որոշ շրջանների ծուլման միջոցով, որոնցով փոխանակվում են ցիտոպլազման § կենսաբանական ակտիվ նյութերը: *Հեռադիր փոխազդեցությունն* իրականանում է հեղուկ միջավայրով հորմոնների § օլիգոպեպտիդների տեղափոխման միջոցով: Սաղմնային զարգացման շրջանում քիմիական կարգավորումն ապահովում է նյարդաթելերի աճը մինչ§ նյարդավորվող կենտրոնը § վերականգնումը նյարդաբների վնասման ժամանակ:

1.3. Օրգանիզմի ֆունկցիաների կարգավորումը

Օրգանիզմի ֆունկցիաների կարգավորումը բջիջների, հյուսվածքների օրգանների աշխատանքի նպատակաուղղված փոփոխությունն է օրգանիզմի պահանջներին համապատասխան օգտակար արդյունքի հասնելու նպատակով:

Կարգավորումը իրականանում է մի քանի սկզբունքներով, որոնցից կար§որներն են ինքնակարգավորումը § համակարգային սկզբունքը:

Ինքնակարգավորում: Օրգանիզմի բնականոն գործունեության համար անհրաժեշտ է, նրա նյութափոխանակությունը պահպանվի համեմատաբար կայուն մակարդակում: Նյութափոխանակության գործընթացների համար գոյություն ունի առանձին օղակների փոխազդեցության հատուկ ձ§՝ *ինքնակարգավորում*: Այն կենսագործունեության այնպիսի ձ§ է, որի ժամանակ որ§է ֆունկցիայի շեղումը բնականոն մակարդակից, որն ապահովում է բջջային նյութափոխանակությունը, հանդիսանում է շեղված ֆունկցիայի ելակետային մակարդակին վերադառնալու պատճառը: Ինքնակարգավորման ընթացքում օրգանիզմը իր սեփական մեխանիզմների օգնությամբ փոխում է օրգանների § համակարգերի գործունեությունը ըստ իրեն ներկայացվող պահանջների: Օրինակ, վազքի ժամանակ ակտիվանում են ԿՆՀ-ը, մկանային, շնչառական, սիրտ-անոթային համակարգերը:

Ինքնակարգավորման սկզբունքը իրականանում է հետադարձ կապի միջոցով: Տարբերում են բջջային, օրգանային, համակարգային § օրգանիզմային մակարդակի ինքնակարգավորում: Կարգավորիչ մեխանիզմները կարող են տեղադրված լինել օրգանի ներսում (տեղային ինքնակարգավորում) § արտաօրգանային:

Ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ինքնակարգավորման սկզբունքի հիմնադիրներն են ֆրանսիացի ֆիզիոլոգ Կ. Բեռնարը § ամերիկացի ֆիզիոլոգ Վ. Կենո-

նը: Կ. Բեռնարը ձ§ակերպել է պատկերացում ներքին միջավայրի կայունության մասին որպես «օրգանիզմի ազատ կյանքի» պայման, իսկ Վ. Կենոնը մտցրել է «հոմեոստազ» հասկացությունը: Ներքին միջավայրի պահպանումը կայուն վիճակում իրականանում է տարբեր օրգանների § ֆիզիոլոգիական համակարգերի գործունեության կարգավորման միջոցով: Դրանք միավորվում են «գործառույթային համակարգերի» մեջ, որոնք հանդիսանում են ինքնակարգավորման ձ§աբանագործառույթային միավոր: Գործառույթային համակարգերի տեսությունը ձ§ակերպել է Պ. Կ. Անոխինը, իսկ հետագայում այն զարգացրել է Կ. Վ. Սուդակովը:

Գործառույթային համակարգերը ինքնակազմակերպված § ինքնակարգավորվող կառույցներ են, որոնց բոլոր բաղադրամասերի գործունեությունը ուղղված է օրգանիզմի համար օգտակար հարմարողական արդյունքի հասնելուն: Գործառույթային համակարգերը ձ§ավորվել են գենետիկական բնածին հիմքի վրա, ինչպես նա§ մարդու § կենդանիների անհատական կյանքի գործընթացում:

Յուրաքանչյուր գործառույթային համակարգ կազմված է հետ§յալ տարրերից. 1) կարգավորող բաժնից՝ նյարդային կենտրոնից, որը միավորում է ԿՆՀ-ի տարբեր մակարդակներում գտնվող կորիզներ; 2) ելքային ուղիներից (նյարդեր § հորմոններ); 3) գործարկող օրգաններից; 4) զգայական ընկալիչներից՝ տվիչներից, որոնք ընկալում են կարգավորվող գործընթացի շեղումները օպտիմալ մակարդակից; 5) հետադարձ կապի ուղիներից (մուտքային ուղիներ), որոնք նյարդային կենտրոնին տեղեկատվություն են հաղորդում ղեկավարվող օրգանի վիճակի մասին (օրինակ, արյան շրջանառության կարգավորումը արյան ճնշումը բարձրանալիս, արյունից ջրի դուրս գալը միջհյուսվածքային հեղուկ § հեռացումը երիկամներով):

Գործառույթային համակարգերը սերտորեն կապված են միմյանց հետ § կազմում են հոմեոստազի միասնական գործնական համակարգ: Նրանք կարգավորում են օրգանիզմի ներքին միջավայրի տարբեր ցուցանիշների կայունությունը § օրգանիզմի հարմարողական ռեակցիաները:

Կարգավորում: Կարգավորումը օրգանիզմի առանձին օրգանների § օրգանների փոխազդեցության այնպիսի ձ§ է, երբ մեկ գոյացությունը կամ գործընթացը նպատակային ենթարկվում է այլ գործընթացին կամ կառույցին: Կարգավորումը իրականանում է նյարդային, հումորալ § նյարդա-հումորալ եղանակներով: Տարբերում են նա§ մկանածին կարգավորում:

1.3.1. Նյարդային կարգավորում

Տարբերում են նյարդային կարգավորման թողարկող § փոփոխող ազդեցություն: Թողարկող ազդեցությունը իրականացնում է օրգանի գործունեությունը հանգստի պայմաններում կամ նրան հաղորդվող ազդակահոսքի դադարեցում:

Փոփոխող ազդեցությունն առաջ է բերում օրգանի գործունեության ուժգնության փոփոխություն (օրինակ, մարսողական գեղձերի հյութազատության ուժեղացում կամ թուլացում): Փոփոխող ազդեցությունն աշխատող օրգանում կարող է դրսևորվել էլեկտրաֆիզիոլոգիական ցուցանիշների, կենսաքիմիական գործընթացների, արյան շրջանառության փոփոխության հետ§անքով: Մարմնական § վեգետատիվ նյարդային համակարգերը կարող են թողնել թողարկող § փոփոխող ազդեցություն: Օրինակ, թափառող նյարդը կարող է փոփոխող ազդեցու-

թյուն թողնել սրտի վրա, իսկ թողարկող՝ մարսողական գեղձերի, ստամոքսի, աղիքների կծկումների վրա:

Ֆունկցիաների նյարդային կարգավորման ռեֆլեքսային սկզբունքը: Օրգանիզմի գործունեությունը ունի ռեֆլեքսային բնույթ: *Ռեֆլեքսը* օրգանիզմի պատասխան ռեակցիան է ընկալիչների գրգռմանը § իրականանում է նյարդային համակարգի մասնակցությամբ: Ռեֆլեքս հասկացությունն առաջին անգամ տվել է ֆրանսիացի գիտնական Ռենե Դեկարտը (17-րդ դար), որպես օրգանիզմի պատասխան ռեակցիա (արտացոլում) զգայարանների գրգռմանը: Այս տեսակետը հետագայում զարգացրել է չեխ ֆիզիոլոգ Ի. Պրոխասկան (18-րդ դար) § ապա ռուս ֆիզիոլոգ Ի.Մ. Սեչենովը: Նա տվել է ուսմունք ԿՆՀ-ի ռեֆլեքսային գործունեության մասին: Ի.Մ. Սեչենովը իր "Գլխուղեղի ռեֆլեքսները" գրքում (1863) նշում է, որ օրգանիզմի գիտակցական § ոչ գիտակցական բոլոր գործողությունները ռեֆլեքսային բնույթի են: Ի.Պ. Պավլովը պայմանական ռեֆլեքսների մեթոդով ընդլայնել է ռեֆլեքսային տեսությունը: Ըստ Ի.Պ. Պավլովի վարքագծի բոլոր բարդ ձ§երը իրականանում են պայմանառեֆլեքսային գործունեության հիման վրա:

Ռեֆլեքսի կառուցվածքային հիմքը *ռեֆլեքսային աղեղն* է, որը հաջորդաբար միացած նեյրոնների շղթա է § իրականացնում է գրգռման պատասխան ռեակցիաները: Ռեֆլեքսային աղեղը կազմված է *առբերիչ, կենտրոնական § արտատար* օղակներից, որոնք միմյանց միացած են սինապսներով: Ռեֆլեքսային աղեղը կազմված է վեց օղակից: Առաջին օղակն արտաքին կամ ներքին ազդակներն ընդունող ընկալիչներն են, երկրորդ օղակը՝ զգայական նեյրոնները, որոնք իրենց ելուստներով ընկալիչները միացնում են ԿՆՀ-ի կենտրոններին § ապահովում նյարդային ազդակի կենտրոնածիգ հաղորդումը: Երրորդ օղակը ներդիր § շարժողական նեյրոններն են, որոնք առաջացնում են նյարդային կենտրոն § վերլուծում ստացված ազդակները: Չորրորդ օղակը շարժողական նյարդերն են, որոնք ապահովում են պատասխան ազդակների հաղորդումը ծայրամասային օրգաններին ու հյուսվածքներին, իսկ վերջին օղակը գործարկող օրգանն է, որն իրականացնում է համապատասխան ռեֆլեքսային գործողությունը:

Ներկայումս ռեֆլեքսային աղեղը համալրված է §ս մեկ օղակով՝ հետադարձ կապի օղակով, որը կապ է հաստատում իրականացված ռեֆլեքսային ռեակցիայի արդյունքի § այդ ռեակցիան կարգավորող կենտրոնի միջ§: Հետ§ապես հետադարձ կապը բաց ռեֆլեքսային աղեղը փոխարկում է փակ աղեղի:

Ըստ նեյրոնների քանակի ռեֆլեքսային աղեղները լինում են պարզ՝ *երկնեյրոնային* § բարդ՝ *բազմանեյրոնային*: Առաջինը կազմված է զգայական նե-յրոններից, որը դրդումն անմիջապես հաղորդում է շարժողական նեյրոնին: Այս աղեղում կա մեկ սինապսային միացում, որի պատճառով էլ նման ռեֆլեքսային աղեղը կոչվում է *միասինապսային: Բարդ ռեֆլեքսային աղեղը* պարունակում է մեկ կամ ավելի միջանկյալ նեյրոններ, որոնք տեղադրված են նյարդային կենտրոնում՝ զգայական § շարժողական նեյրոնների միջ§: Ռեֆլեքսային աղեղում երկու կամ ավելի սինապսային միացությունների առկայության պատճառով այն կոչվում է *բազմասինապսային:*

Ռեֆլեքսի իրականացման համար անհրաժեշտ է ռեֆլեքսային աղեղի բոլոր աղեղների կազմաբանական ու ֆիզիոլոգիական ամբողջականությունը: Եթե գորտի թաթը ընկղմվի ծծմբական թթվի թույլ լուծույթի մեջ, նա թաթն արագ կհանի լուծույթից, կառաջանա պաշտպանական ռեֆլեքս: Եթե հեռացվի վերջույթի մաշկը,

ռեֆլեքս տեղի չի ունենա: Նույնը կդիտվի, եթե վնասվի նյարդային կենտրոնը կամ շարժողական նյարդը:

Ռեֆլեքսների դասակարգումը*:* Ըստ կենսաբանական նշանակության ռեֆլեքսները բաժանվում են *ոչ պայմանական § պայմանական* ռեֆլեքսների, ինչպես նաև կողմնորոշային, պաշտպանական, սննդային § սեռական:

Ըստ ընկալիչների տեղադրվածության տարբերում են. 1. *արտաքին ընկալչական ռեֆլեքսներ,* որոնք իրականանում են մարմնի արտաքին մակերեսույթի վրա տեղադրված ընկալիչներով; 2. *ներքին ընկալչական ռեֆլեքսներ,* որոնց ընկալիչները գտնվում են ներքին օրգաններում § արյունատար անոթներում; 3. *մկանների սեփական ընկալչական ռեֆլեքսներ,* որոնք իրականանում են մկաններում, ջլերում § հոդերում գտնվող ընկալիչների մասնակցությամբ:

Ըստ օրգանների մասնակցության տարբերում են *շարժողական*, *հյութազատական*, *անոթային* ռեֆլեքսներ: Ռեֆլեքսները դասակարգվում են նաև ուղեղի համապատասխան բաժնի մասնակցության: Այս առումով տարբերում են *ողնուղեղային*, *կոճղեզային*, *միջին ուղեղային*, *միջանկյալ ուղեղային* § *կեղեվային ռեֆլեքսներ*:

Հաշվի առնելով էվոլյուցիոն զարգացման մակարդակը, ռեֆլեքսային ռեակցիա առաջացնող նյարդային օղակի բարդության կատարելագործումը, ֆիզիոլոգիական նշանակությունը, օրգանիզմի ամբողջականացնող գործունեության մակարդակը տարբերում են *տարրական*, *համաձայնեցնող*, *ամբողջականացնող* ոչ պայմանական ռեֆլեքսներ, բարդ պայմանական ռեֆլեքսներ՝ *բնազդներ* § *տարրական պայմանական ռեֆլեքսներ*: *Բնազդներն* առաջանում են հաջորդական ամբողջականացնող ռեակցիաներով, որոնցից մեկի ավարտը հանդիսանում է մյուսի սկիզբը: Պայմանառեֆլեքսային գործունեությունն առաջանում, բարդանում § ձևափոխվում է ամբողջ կյանքի ընթացքում: Դրանցից պարզերը ձևավորվում են կյանքի վաղ շրջաններում: Պայմանառեֆլեքսային ռեակցիաները իրականանում են մեծ կիսագնդերի կեղևի մասնակցությամբ:

Բարձրագույն նյարդային գործունեության բարդ ձևերը ներկայացվում են հոգեկան ռեակցիաներով, որոնք ձևավորվում են տարրական պայմանական ռեֆլեքսների ինտեգրման § վերացարկման վերլուծական-սինթեզային մեխանիզմների հիման վրա: ԲՆԳ բարդ ձևերը կապված են սինթեզային գործընթացների հետ, որոնք ապահովում են արտաքին աշխարհի սուբյեկտիվ պատկերները, վարքի նպատակաուղղված ծրագրերը, մարդու վերացական մտածողության դրսևորման տարբեր ձևերը (հոգենյարդային գործունեության, տրամաբանական մտածողության, ազդանշանային երկրորդային համակարգի ֆունկցիաները): Բնական պայմաններում ռեֆլեքսային ռեակցիան իրականանում է շեմքային, վերշեմքային գրգռիչներով ռեֆլեքսային աղեղի առաջին օղակի՝ ընկալչական դաշտի վրա ազդելով: *Ընկալչական դաշտ* է կոչվում օրգանիզմի մակերեսույթի ընկալչական հատվածը ընկալչական բջիջներով: Տարբեր ռեֆլեքսների ընկալչական դաշտերն ունեն որոշակի տեղադրվածություն § մասնագիտացում ունեցող բջիջներ համապատասխան գրգռիչներն առավելագույն ընկալելու համար: Օրինակ, ֆոտոընկալիչները տեղադրված են ցանցաթաղանթում, մկանների սեփական ընկալիչները՝ մկաններում, ջլերում, հոդերում, համի ընկալիչները՝ բերանի խոռոչում, ցավային, ջերմաստիճանային, շոշափական ընկալիչները՝ մաշկում § այլն:

1.3.2. Հումորալ կարգավորում

Հումորալ կարգավորումը իրականանում է հորմոնների, միջնորդանյութերի, մետաբոլիտների § հյուսվածքային հորմոնների միջոցով, որոնք մշտապես շրջանառում են արյան, ավշի, գլխուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի, հյուսվածքային հեղուկի մեջ: Ի տարբերություն նյարդային կարգավորման, հումորալ կարգավորումը իրականանում է դանդաղ: Ռեֆլեքսային ռեակցիաներում §ս կարող է լինել հորմոնային օղակ, որը բնորոշ է ներքին օրգանների աշխատանքի կարգավորմանը (վեգետատիվ ֆունկցիաներ): Մարմնական ռեֆլեքսների կարգավորումը իրականանում է միայն նյարդային ուղիով (հենաշարժողական համակարգի գործունեություն):

Հորմոնները կենսաբանական ակտիվ նյութեր են, որոնք սինթեզվում են ներզատական գեղձերում: Հորմոններ սինթեզվում են նաև նեյրոններում § կոչվում են *նեյրոհորմոններ*: Օրինակ, ենթատեսաթմբում սինթեզվում են *լիբերիններ* § *ստատիններ*, որոնք կարգավորում են մակուղեղի ֆունկցիան: Կենսաբանական ակտիվ նյութեր սինթեզվում են նաև ոչ մասնագիտացված բջիջների կողմից: Դրանք հյուսվածքային հորմոններն են (տեղային ազդեցության հորմոններ, պարահորմոններ): Պարահորմոններից են հիստամինը, սերոտոնինը: Վերջինս սինթեզվում է նախասրտերի միոցիտներում: Պարահորմոնների ազդեցությունը հարևան բջիջների վրա իրականանում է շրջանցելով արյունը, ուստի կոչվում են պարակրինային:

Ըստ իրենց ազդեցության տեղի տարբերում են գործարկող հորմոններ (ինսուլին) § տրոպիններ (կորտիկոտրոպին, թիրեոտրոպին):

Օրգանների, հյուսվածքների § համակարգերի վրա հորմոնները թողնում են գործառական՝ կարգավորիչ ֆունկցիա, § ձևաբանագենետիկական ազդեցություն՝ ապահովում են ձևածագումը՝ աճը, ֆիզիկական, մտավոր § սեռական զարգացումը:

Հորմոնների գործառական ազդեցությունը լինում է 3 տեսակի՝ թողարկող, փոփոխող § թույլատրող: Թողարկող ազդեցությունը հորմոնի ընդունակությունն է թողարկելու գործարկող օրգանի գործունեությունը: Օրինակ, ադրենալինը քայքայում է գլիկոգենը լյարդում § ապահովում գլյուկոզի ելքն արյան մեջ: Վազոպրեսինը նպաստում է ջրի հետներծծմանը միզային խողովակիկներում:

Հորմոնների *փոփոխող ազդեցությունը* դրսևորվում է օրգաններում § հյուսվածքներում կենսաքիմիական գործընթացների ուժգնության փոփոխությամբ: Օրինակ, թիրոքսինն ակտիվացնում է օքսիդացման գործընթացները, ադրենալինը ուժեղացնում է սրտի աշխատանքը: Փոփոխող ազդեցությունը կարող է դրսևորվել նաև այն դեպքում, երբ մի հորմոնը փոփոխում է հյուսվածքի զգայությունն այլ հորմոնի հանդեպ: Օրինակ, վահանագեղձի հորմոնները ուժեղացնում են կատեխոլամինների ազդեցությունը:

Թույլատրող ազդեցության էությունն այն է, որ մի հորմոնն ապահովում է մյուս հորմոնի ազդեցությունը: Օրինակ, ինսուլինն անհրաժեշտ է սոմատոտրոպինի ազդեցության դրսևորման համար, իսկ ֆոլիտրոպինը՝ լյուտրոպինի համար:

Հորմոնների ազդեցության մեխանիզմը: Բոլոր հորմոնների համար թիրախ բջիջներում կան ընկալիչներ, որոնք ճանաչում են հորմոններին: Ըստ էրլիխի (1911, 1913) հորմոնները § ընկալիչները համապատասխանում են մեկը մյուսին

ինչպես «բանալին կողպեքին»: Կողպեքի դերը կատարում են բջիջների վրա տեղադրված ընկալիչները, իսկ բանալու՝ լիգանդները (հորմոն, միջնորդանյութ, դեղանյութ): Յուրաքանչյուր հորմոնի ազդեցությունը սկսվում է հորմոնի § ընկալչի փոխազդեցությամբ ու կարող է իրականանալ երկու տարբերակով.

1. Եթե բջջաթաղանթը թափանցելի չէ հորմոնի համար, ապա գործարկող ընկալիչները տեղադրված են նրա մակեր§ույթին (ենթատեսաթմբի, մակուղեղի, ենթաստամոքսային գեղձի սպիտակուցա-պոլիպեպտիդային § ամինաթթվային հորմոններ): Սպիտակուցա-պեպտիդային § ամինաթթվային ածանցյալների հորմոնընկալչական համալիրն ակտիվացնում է թաղանթային ֆերմենտներին, որոնք էլ առաջացնում են երկրորդային միջնորդանյութեր: Վերջիններս իրենց ազդեցությունը դրս§որում են ցիտոպլազմայում § բջջակորիզում: Դրանցից են ադենիլատցիկլազը, գուանիլատցիկլազը, C-ֆոսֆոլիպազը, իոնացված Ca-կալմոդուլինը (ոչ մկանային բջիջների սպիտակուց) կամ տրոպոնին C (մկանաբջիջներում):

2. Եթե բջջաթաղանթը թափանցելի է հորմոնի համար, ապա գործարկող ընկալիչները տեղադրված են ցիտոպլազմայում (կորտիկոիդ հորմոնները § սեռական հորմոնները, որոնք լուծվում են լիպիդներում): Վահանագեղձի հորմոնները բջիջ կարող են ներթափանցել էնդոցիտոզի ճանապարհով միայն արյան գլոբուլինի սպիտակուցի հետ միացած:

Ստերոիդ հորմոնները § վահանագեղձի հորմոնները ցիտոպլազմայում առաջացնում են հորմոնընկալչական համալիր, որն էլ անցնում է կորիզ § բջջի այլ օրգանոիդներ ու միանում այլ ընկալիչի հետ: Միայն դրանից հետո հորմոնը կարող է ազդել բջջի վրա: Երկրորդային միջնորդանյութերի դեր են կատարում ՌՆԹ-ի տարբեր տեսակներ: Հորմոնների ազդեցությունը դադարում է հյուսվածքային ֆերմենտների կամ ներզատական գեղձերի ֆերմենտների կողմից: Հորմոնների ճեղքման արգասիքները նույնպես ակտիվ են § երբեմն համանման ազդեցություն են թողնում: Հորմոնների ճեղքման արգասիքներն արտազատվում են երիկամների, թքագեղձերի, քրտնագեղձերի, լեղու, ստամոքսաղիքային ուղով:

Հյուսվածքային հորմոններով § մետաբոլիտներով կատարվող կարգավորում: Մետաբոլիտներն առաջանում են կենսաքիմիական տարբեր ռեակցիաների հետ§անքով: Դրանք են՝ ամինաթթուները, նուկլեոտիդները, ադենիլաթթուն, pH-ի § իոնային կազմի տեղաշարժերը, ածխաթթուն, կաթնաթթուն, պիրոխաղողաթթուն: Մետաբոլիտները հիմնականում թողնում են տեղային ազդեցություն, սակայն կարող են ազդել նա§ հեռադիր (արյան § ավշի միջոցով): Օրինակ, արյան մեջ ածխաթթվի կուտակումը դրդում է շնչառական կենտրոնը: Աշխատող օրգանում կուտակված մետաբոլիտներն ապահովում են արյունատար անոթների լայնացումը § առաջացնում գերարյունություն:

Հյուսվածքային հորմոններից են կենսածին ամինները (հիստամին, սերոտոնին), պրոստոգլանդինները, կինինները (կալիկրեին, բրադիկինին), ատրիոպեպտիդները § այլն: Սրանք միջանկյալ տեղ են գրավում հորմոնների § մետաբոլիտների մեջ ու մասնակցում են հումորալ կարգավորմանը: Հիմնականում ազդում են բջիջների վրա՝ փոխելով նրանց կենսաֆիզիկական հատկությունները՝ թաղանթային թափանցելությունը, դրդունակությունը, նյութափոխանակության ուժգնությունը, բջջային ընկալիչների զգայունությունը: Դրանք առաջացնում են նա§ երկրորդային միջնորդանյութեր, մասնակցում գործողության պոտենցիալի առաջացմանը: Այս

բոլորի հետ§անքով փոխվում է բջիջների զգայունությունը նյարդային § հումորալ ազդեցությունների հանդեպ, որի պատճառով էլ հյուսվածքային հորմոններին անվանում են փոփոխող:

1.3.3. Նյարդային § հումորալ կարգավորման առանձնահատկությունները

1. Նյարդային համակարգը օրգանների կարգավորումն իրականացնում է նյարդային ազդակներով, իսկ հումորալը՝ տարբեր հորմոններով:

2. Հումորալ նյութերն ընկնելով արյան մեջ, տարածվում են ողջ օրգանիզմով ու թողնում են համակարգային ազդեցություն (ադրենալին, թիրօքսին): Մինչդեռ նյարդային համակարգը թողնում է ճշգրիտ տեղային ազդեցություն օրգանի որոշակի բջիջների խմբի վրա: Սակայն կան հորմոններ, որոնք ունեն ճիշտ հասցեատեր (կորտիկոտրոպին, թիրեոտրոպին): Իր հերթին նյարդային համակարգը հորմոնների նման կարող է ունենալ համատարած ազդեցություն: Օրինակ, արտակարգ գործոնների ազդեցության ժամանակ սիմպատիկ նյարդային համակարգը կարող է մոբիլիզացնել շատ օրգանների աշխատանքը:

3. Հումորալ նյութերը տարածվում են շատ դանդաղ. աորտայում՝ 0.25 մ/վրկ, մազանոթներում՝ 0.3-0.5 մմ/վրկ արագությամբ: Մինչդեռ նյարդային ազդակը տարածվում է մինչ§ 120 մ/վրկ արագությամբ:

4. Հորմոնային մեխանիզմները ենթարկվում են նյարդային համակարգին, որը նյարդային վերջույթներում արտազատվող նեյրոպեպտիդների § միջնորդանյութերի միջոցով ազդում է համապատասխան գեղձերի վրա:

5. Կարգավորման հումորալ մեխանիզմը նույն օրգանի վրա հաճախ թողնում է հակառակ ազդեցություն կախված ազդեցության տեղից: Օրինակ, ածխաթթուն անոթների վրա ուղղակի ազդելով թողնում է անոթալայնիչ, ազդեցություն, իսկ արյան շրջանառության կենտրոնի վրա ազդելիս՝ անոթասեղմիչ: Ադրենալինը սրտի վրա ուղղակի ազդելիս առաջացնում է սրտի աշխատանքի հաճախեցում, իսկ գլխուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի մեջ մտնելով ազդում է թափառող նյարդի կենտրոնի վրա § արգելակում սրտի աշխատանքը:

Նյարդահումորալ կարգավորում: Ամբողջական օրգանիզմում նյարդային § հումորալ կարգավորումները փոխկապակցված են § իրականանում են նյարդահումորալ կարգավորման եղանակով, որը գործում է բարձրակարգ կենդանիների § մարդու օրգանիզմում: Էվոլյուցիայի ընթացքում ձ§ավորվել են ներզատական գեղձեր, որոնք սինթեզում են հորմոններ: Դրանք արյան միջոցով հասնում են որոշակի օրգաններին, փոփոխելով նրանց գործունեությունը: Հումորալ գործոնները ազդում են նա§ նյարդային կենտրոնների վրա, իսկ վերջիններս նյարդային ուղիներով հորմոնների ազդեցությունը տարածում են ծայրամասային օրգանների վրա: Մյուս կողմից մի§նույն օրգանի վրա միաժամանակ կարող են տարածվել նյարդային § հումորալ կարգավորող ազդեցությունները, որոնցից առաջինները իրագործվում են արագ § ազդում են կարճատ§, իսկ հումորալ ազդեցությունները իրականանում են ավելի ուշ, բայց ավելի երկարատ§:

Կարգավորման մկանածին մեխանիզմ: Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում մկանային համակարգի առաջացմամբ կարգավորման մկանածին մեխանիզ-

մը սկսում է ավելի ցայտուն դրսևորվել: Կարգավորման մկանածին մեխանիզմի էությունն այն է, որ կմախքային մկանի կամ սրտամկանի նախնական ձգումը ուժեղացնում է մկանի կծկման ուժը: Հարթ մկանի կծկման ակտիվությունը ևս պայմանավորված է սնամեջ մկանային օրգանի լցման աստիճանից: Շատ հարթ մկաններ օժտված են ինքնաբերականությամբ: Նրանք իրենց մեջ ծագող ազդակների ազդեցությամբ մշտապես գտնվում են որոշ լարումային ևկծկման փուլում: Վեգետատիվ նյարդերը փոխում են միայն հարթ մկանաթելերի լարվածությունը:

1.4. Ֆիզիոլոգիական համակարգերի հուսալիությունը

Յուրաքանչյուր օրգանիզմ իր կենսագործունեության ընթացքում ենթարկվում է հույզային, ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության, երկաֆիզիկական ազդեցությունների (բարձր և ցածր ճնշում, ջերմաստիճան, մագնիսական դաշտ, արեգակնային ճառագայթում և այլն): Ուստի էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում ձևավորվել են տարբեր մեխանիզմներ, որոնք ապահովում են առավելագույն հարմարողական ռեակցիաները: Հանգստի ժամանակ շատ օրգաններ և համակարգեր աշխատում են նվազագույն ծանրաբեռնվածությամբ, իսկ ֆիզիկական լարվածության ընթացքում նրանց ուժգնությունը կարող է մեծանալ տասնյակ անգամ: Օրգանիզմի հուսալիությունն ապահովող գործոններն են.

1. Օրգանի կառուցվածքային տարրերի ռեզերվը և գործառական շարժունությունը: Տարբեր օրգաններում բջիջների և կառուցվածքային տարրերի քանակը գերազանցում է այն մակարդակին, որն անհրաժեշտ է հանգիստ պայմաններում տվյալ ֆունկցիայի իրականացմանը: Օրինակ, մկանի 1մմ^2-ում հանգիստ պայմաններում բաց (հերթապահ) մազանոթների թիվը 30 է, իսկ գործող մկանում՝ 3000: Սրտում գործում է մազանոթների միայն 50%-ը, պսակածև անոթներում՝ ընդամենը 25%: Հանգստի կամ աշխատանքի ժամանակ գործող և հանգստացող կառույցների թիվն անընդհատ փոխվում է, որը կոչվում է գործառական շարժունություն:

2.Գործառական համակարգերում գործում է կրկնօրինակման սկզբունքը, որը ևս մեծացնում է հուսալիությունը: Օրինակ, մարդը ունի զույգ թոք, երիկամ, աչք, ականջ, զույգ նյարդային բներ, աջ և ձախ սիմպաթիկ ու թափառող նյարդեր: Ներքին օրգանների, մաշկի և մկանների նյարդավորումը իրականանում է ողնուղեղի մի քանի հատվածների մասնակցությամբ: Կրկնօրինակված է նաև մարսողական համակարգում սննդի ֆերմենտային ճեղքումը: Ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կարգավորումը ևս կրկնօրինակված է՝ նյարդային, հումորալ, մկանածին: Ph-ի կայունությունը պահպանվում է թոքերով, երիկամներով, արյան բուֆերներով:

3.Հարմարում: Հարմարողական ռեակցիաները լինում են բնածին և ձեռք բերովի, որոնք իրականանում են բջջային, օրգանային, համակարգային և օրգանիզմային մակարդակներով: Հարմարման մեխանիզմները խիստ բազմազան են: Օրինակ, ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության պայմաններում նկատվում է մկանների գերաճ, թթվածնի պակասության պայմաններում շնչելիս արյան մեջ հեմոգլոբինի քանակն ավելանում է, իսկ ցածր ջերմաստիճանում նյութափոխանակությունն ուժեղանում է:

4.Օրգանի կամ հյուսվածքի վնասված մասի վերականգնումը § նոր կառուցվածքային տարրերի սինթեզը §ս բարձրացնում է ֆիզիոլոգիական համակարգերի հուսալիությունը: Օրինակ, օրգանիզմի սպիտակուցների 50%-ը վերանորոգվում է 80 օրվա ընթացքում, լյարդի հյուսվածքը՝ 10 օրվա, իսկ ամբողջ մարմնի 5%-ը՝ օրվա ընթացքում: Վնասված նյարդաթելը կամ կարված նյարդը աճում է, որի հետ§անքով վերականգնվում է նա§ կարգավորիչ ֆունկցիան, վնասված § պատվաստված մաշկը ներաճում է ու վերականգնվում, կոտրված ոսկորը աճում է § այլն:

5.Օրգանների § համակարգերի տնտեսվար գործունեությունը §ս մեծացնում է հուսալիությունը: Օրինակ, հանգիստ ժամանակ սիրտը րոպեում կծկվում է 60-80, իսկ արագ վազքի ժամանակ՝ 150-200 անգամ: Սենյակային պայմաններում 1 ժամում ծախսվում է 70կկալ էներգիա, իսկ ծանր ֆիզիկական աշխատանք կատարելիս՝ 600կկալ:

6.Օրգանիզմի թթվածնով մատակարարումն անգամ O_2-ի համամասնական ճնշման իջեցման պայմաններում լիովին բավարարում է օրգանիզմին, քանի որ հեմոգլոբինը հեշտությամբ հագենում է O_2-ով: Օրինակ, եթե O_2-ի համամասնական ճնշումը 100 մմ ս.ս. մեծությունից իջնում է մինչ§ 60 մմ ս.ս., ապա հեմոգլոբինի թթվածնային հագեցվածությունը 97%-ից հասնում է 90%-ի, որը բացասաբար չի անդրադառնում օրգանիզմի վիճակի վրա:

7.Օնտո- § ֆիլոգենեզի ընթացքում օրգանների գոյացությունների գործունեությունն աստիճանաբար մեծանում է, որը §ս հուսալիության գործոն է: Օրինակ, ֆիզիկական ծանրաբեռնվածությունն մեծացնում է ԿՆՀ-ի, սիրտ-անոթային համակարգի, կմախքային մկանների զարգացումը: Չգործող օրգանը կամ կառույցն աստիճանաբար ապաճում է:

8.ԿՆՀ-ի պլաստիկությունը մեծացնում է օրգանիզմի հուսալիությունը: Օրինակ, ազդակների հաղորդման հեշտացումը հաճախակի գրգիռների հաղորդման դեպքում, ժամանակավոր նոր կապերի առաջացումն պայմանական ռեֆլեքսների մշակման ժամանակ, գերիշխող օջախի առաջացումը ԿՆՀ-ում § այլն զգալիորեն մեծացնում են օրգանիզմի հուսալիությունը:

Գլուխ 2. ԲՋՋԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

2.1. Բջիջների ֆունկցիաները § հատկությունները

Բջիջը օրգանիզմի, հյուսվածքների § օրգանների կառուցվածքա-գործառական միավորն է: Բոլոր կենդանիների բջիջներին հատուկ են կառուցվածքի ընդհանուր սկզբունքներ: Յուրաքանչյուր բջիջ կազմված է բջջաթաղանթից, ցիտոպլազմայից § կորիզից: Ցիտոպլազմայում գտնվում են ընդհանուր § մասնավոր նշանակությամբ օրգանոիդներ ու ներառուկներ: Ցիտոպլազմայի բաղադրամասերի մեծ մասը սահմանազատված են կենսաբանական թաղանթներով:

Բջջակորիզը սահմանազատված է ցիտոպլազմայից կրկնակի թաղանթով: Այն կարգավորում է բջջի կենսագործունեությունը, իրականացնում գենետիկական տեղեկատվության փոխանցումը, սպիտակուցի սինթեզը § հորմոնների ընկալումը:

Էնդոպլազմային ցանցը մասնակցում է սպիտակուցների, ածխաջրերի § ճարպերի սինթեզին, *ռիբոսոմները*՝ սպիտակուցների սինթեզին, իսկ *միտոքոնդրիումները*՝ էներգիայի առաջացմանն ու կուտակմանը: *Գոլջիի ապարատը* իրականացնում է կենսաբանական ակտիվ նյութերի հյութազատումը, բարդ պոլիմերների սինթեզը: *Լիզոսոմները* կատարում են բջիջ ներմուծված սննդանյութերի մարսումը, իսկ *միկրոսոմները § պերօքսիսոմները*՝ ֆերմենտների սինթեզը, օտարածին նյութերի փոխանակությունը § թունավոր գերօքսիդային միացությունների վնասազերծումը:

Կենդանի օրգանիզմների բջիջներին բնորոշ են.

ա) *բջիջների մասնագիտացումը* որոշակի ֆունկցիաների իրականացման համար;

բ) *բջջային հոմեոստազի*՝ ներքին միջավայրի հարաբերականորեն կայուն հաստատունության պահպանումը;

գ) *էներգիայի առաջացումը* բջջային, հյուսվածքային կառույցների ու բարդ միացությունների ճեղքման շնորհիվ;

դ) *տեղեկատվության փոխանակումն* այլ բջիջների § արտաքին միջավայրի հետ:

ե) *նյութերի անդրթաղանթային* տեղափոխությունը, որը բջջին ապահովում է անհրաժեշտ նյութերով § հեռացնում մետաբոլիտները;

զ) *հյուսվածքային § բջջային կառույցների սինթեզը,* որի համար բջիջը օգտագործում է էներգիայով հարուստ միացություններ (սպիտակուցներ, լիպիդներ, ածխաջրեր);

է) *բջիջների բազմացումն*, որն ապահովում է երիտասարդ օրգանիզմի աճը, զարգացումը, վնասված օրգանի վերականգնումը: Առավել արագ բազմանում են էպիթելային, շարակցահյուսվածքային բջիջները: Լյարդի, երիկամների, թոքերի բջիջները դանդաղ են բազմանում:

Բջիջների մենահատուկ ֆունկցիաները: Բջիջները ընդհանուր ֆունկցիաների հետ միասին իրականացնում են նաև§ մենահատուկ ֆունկցիաները: Մեկ խումբ բջիջներ իրականացնում են հյութազատիչ ֆունկցիա, մյուսները՝ կծկողական, սրտամկանի բջիջներն ապահովում են արյան հոսքն անոթներով: Նյարդաբջիջներն իրականացնում են ազդակների ընդունումը § հաղորդումը այլ բջիջներին, տեղեկատվության վերամշակումն ու պահպանումը: Իմուն համակարգի բջիջներն ապահովում են պաշտպանական, էրիթրոցիտները՝ գազափոխանակության ֆունկցիան § այլն:

Բջջի բազմապիսի հատկություններից կարևորագույններն են.

1. գրգռականությունը, որը կենդանի բջիջների ընդունակությունն է ակտիվորեն փոխելու իրենց գործունեությունը գրգռիչի ազդեցությամբ;
2. դրդունակությունը, որը բջջի ընդունակությունն է գրգռման ժամանակ առաջացնելու ԳՊ. դրդվող հյուսվածքներ են հանդիսանում նրանք, որոնք կարող են առաջացնել ԳՊ՝ նյարդային, մկանային հյուսվածքները, գեղձային բջիջները;
3. հաղորդելիությունը՝ հյուսվածքի ընդունակությունն է հաղորդելու դրդումը;
4. կծկողականությունը, որը հատուկ է մկանային հյուսվածքին § արտահայտվում է նրա երկարության կամ լարվածության փոփոխությամբ:

2.2. Կենսաբանական թաղանթների կառուցվածքը § ֆունկցիաները

Կենդանի օրգանիզմների բոլոր բջիջները, օրգանոիդների շրջապատված են թաղանթներով: *Բջջաթաղանթը* ներկայացնում է բարակ (6-10նմ) սպիտակուցա-լիպիդային համալիր, որի 60%-ը կազմում են սպիտակուցները, իսկ 40%-ը՝ լիպիդները: Թաղանթի արտաքին մակերեսը ծածկված է *գլիկոկալիքսով*, որը գլիկոզամինոգլիկանների թելերի ցանց է, որոնք միմյանց միացած են կալցիումական կամրջակներով: Գլիկոկալիքսի մեջ մտնում են ֆերմենտային փոխադրող համակարգեր § ադգեզինների բնույթի հատուկ օլիգոպեպտիդներ, որի շնորհիվ իրականանում է գլիկոկալիքսի պատնեշային դերը, որը ճանաչում է նյութերին § կարգավորում տարբեր նյութերի թափանցումը:

Ըստ Սինգեր-Նիկոլսոնի մոդելի բջջաթաղանթը կազմված է ֆոսֆոլիպիդներից § սպիտակուցներից: Ֆոսֆոլիպիդները կազմում են ընդհատվող երկու շերտ: Դրանց հիդրոֆիլ գլխիկները ուղղված են դեպի միջբջջային տարածություն § ցիտոպլազմա ու կազմավորում են թաղանթի արտաքին § ներքին մակեր§ույթները: Հիդրոֆոբ շրջանները ընկղմված են լիպիդային երկշերտի մեջ: Ֆոսֆոլիպիդներն արտակարգ կար§որ դեր են խաղում բջջի կյանքում: Դրանց ածխածնային շղթաների հագեցվածությունը որոշում է թաղանթի հասունությունը իրականացնելու նյութափոխանակային § այլ ֆունկցիաներ: Թաղանթային լիպիդները ընդունակ են գերօքսիդային օքսիդացման § առաջացնել ազատ ռադիկալներ:

Բջջաթաղանթի սպիտակուցային բաղադրամասը պայմանավորում է մեկ բջջի գործառույթային տարբերությունը մյուսից: Ֆոսֆոլիպիդային շերտի մեջ ընկղմված սպիտակուցները կոչվում են *ներքին թաղանթային սպիտակուցներ* կամ *սպիտակուցային անցուղիներ,* իսկ *ծայրամասային սպիտակուցներն* ամրացած են բջջի մակեր§ույթին: Երկու տեսակի սպիտակուցներն էլ մշտապես գտնվում են շարժման մեջ: Շարժունության աստիճանն էլ որոշում է թաղանթի մածուցիկությունը § նյութերի տեղափոխման ընդունակությունը:

Ըստ իրենց կատարած ֆունկցիաների բջջաթաղանթի սպիտակուցները բաժանվում են հինգ դասի. սպիտակուց-պոմպեր, սպիտակուց անցուղիներ, սպիտակուց-ընկալիչներ, սպիտակուց ֆերմենտներ կառուցվածքային սպիտակուցներ:

Սպիտակուց-պոմպերն օգտագործելով ԱԵՖ-ի էներգիան իրականացնում են իոնների § մոլեկուլների փոխադրումը ընդդեմ էլեկտրաքիմիական § խտության գրադիենտի ու պահպանում են այդ մոլեկուլների անհրաժեշտ խտությունը բջջում:

Սպիտակուց-անցուղիները իրականացնում են իոնների § լիցքավորված մոլեկուլների ընտրողական թափանցելիությունը: Դրանք կառուցվածքային փոխանակության շնորհիվ բացում կամ փակում են անցուղիներ: Շատ սպիտակուց-անցուղիներ միացած են սպիտակուց-ընկալիչների հետ:

Սպիտակուց-ընկալիչները «ճանաչում» են այս կամ այն կենսաբանական ակտիվ նյութին՝ *լիգանդին*, կենսաքիմիական վերափոխումների միջոցով հպվում լիգանդին, գաղտնագրում § բջջին փոխանցում են տեղեկատվություն այդ փոխազդեցության մասին: Լիգանդի հետ ընկալչի փոխազդեցությունը իրականացնում է անցուղու բացումը կամ փակումը:

Իոնային անցուղիները բաժանվում են քիմիական § էլեկտրակախյալ անցուղիների: Առաջին դեպքում գրգռիչ են հանդիսանում քիմիական միացությունները

(միջնորդանյութեր, հորմոն, մետաբոլիտ, դեղանյութ), իսկ երկրորդ դեպքում՝ անցուղում գտնվող գործողության պոտենցիալը:

Սպիտակուց-ֆերմենտներն օժտված են կատալիզային մեծ ակտիվությամբ, դանդաղեցնում կամ արագացնում են բջջի ներսում § արտաքին մակեր§ույթում ընթացող ռեակցիաները:

Կառուցվածքային սպիտակուցներն ապահովում են հյուսվածքներում § օրգաններում բջիջների միացումները:

Կենսաբանական թաղանթների ֆունկցիաները: Բջջաթաղանթները կատարում են մի շարք ֆունկցիաներ՝ պաշտպանական, կենսափոփոխող, փոխադրող, ընկալչական, էլեկտրական հոսանքների § միջբջջային հպումների առաջացման:

Պաշտպանական ֆունկցիա: Բջջաթաղանթը ցիտոպլազման սահմանազատում է միջբջջային հեղուկից, իսկ օրգանոիդների թաղանթները՝ ցիտոպլազմայից: Կենսաբանական թաղանթները կիսաթափանցիկ պատնեշներ են, որոնց միջով անցնում են ջուրը § ցածրամոլեկուլային միացությունները, գազերը:

Կենսափոփոխող ֆունկցիա: Բջջաթաղանթով նյութերն անցնելիս փոխազդում են թաղանթի բաղադրամասերի հետ § ենթարկվում մի շարք կենսաքիմիական փոփոխությունների՝ *կենսաբանական վերափոխման,* որի շնորհիվ դառնում են բջջի կողմից հեշտ յուրացվող:

Ընկալչական ֆունկցիա: Կենսաբանական թաղանթները ունեն ընկալիչների հարուստ հավաքածու, որը կար§որ դեր է խաղում ֆիզիկական § քիմիական գործոնների ճանաչման գործընթացում: Բջջային ընկալիչները զգայուն են հորմոնների, միջնորդանյութերի, հակածինների § հեղուկ միջավայրում գտնվող այլ բաղադրամասերի նկատմամբ: Այդպիսի ընկալիչները կոչվում են քիմիաընկալիչներ § հիմնականում կազմում են բջջաթաղանթի կամ գլիկոկալիքսի սպիտակուցները: Թաղանթի այն կառույցները, որոնք զգայուն են լույսի, ձայնի, ճնշման § այլ ֆիզիկական գործոնների հանդեպ, կոչվում են *ֆոտո-, ֆոնո-, մեխանաընկալիչներ* § այլն:

էլեկտրական պոտենցիալների առաջացում: էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում մասնագիտացված հյուսվածքները՝ գեղձային էպիթելը, մկանային § նյարդային հյուսվաքը ձեռք են բերել դրդունակություն: Դա նրանց ընդունակությունն է արտաքին § ներքին գրգռիչների ազդեցությանը պատասխանելու ֆիզիկա-քիմիական ռեակցիաների բարդ համալիրով, որը կոչվում է *դրդում*: Դրդման արտաքին դրս§որումը էլեկտրական պոտենցիալի առաջացումն է:

2.2.1. Նյութերի փոխադրումը բջջաթաղանթով

Կենսաբանական թաղանթներով նյութերի տեղափոխությունը կապված է մետաբոլիզմի, հոմեոստազի պահպանման, դրդման § նյարդային ազդակի հաղորդման գործընթացների հետ: Թաղանթի թափանցելիության փոփոխությունը կար§որագույն պայման է կենսաբանական նյութերի § դեղանյութերի փոխադրման համար:

Նյութերի տեղափոխության հիմնական տեսակներն են. 1) *պասիվ փոխադրում* (ֆիլտրում, դիֆուզիա, հեշտացված դիֆուզիա, դիալիզ, օսմոս), *ակտիվ փոխադրում* թաղանթային սպիտակուց-պոմպերի գործունեություն:

Ակտիվ փոխադրման տարատեսակներն են *պինոցիտոզը*, *էկզոցիտոզը* § *ֆագոցիտոզը:*

Պասիվ փոխադրում: Պասիվ փոխադրման շարժիչ ուժը քիմիական, էլեկտրական § հիդրոստատիկ գրադիենտներն են: «Պասիվ» անունը իրականում սխալ է, քանի որ նյութերի փոխադրման բոլոր տեսակները իրականանում են ակտիվ § ընթանում են էներգիայի ծախսով: Կարող է լինել առաջնային ակտիվ փոխադրում՝ օրինակ, Na^+-ի տեղափոխությունը սպիտակուցի միջոցով, որը պոմպի դեր է կատարում: Այս դեպքում ստեղծվում է խտության գրադիենտ՝ պոտենցիալ էներգիայի պահեստում: Մյուս դեպքում մասնիկի տեղափոխման համար էներգիան ծախսվում է միջնորդավորված: Օրինակ, գլյուկոզի տեղափոխությունը կատարվում է Na-ի միջոցով: Սա երկրորդային ակտիվ փոխադրում է, քանի որ էներգիան ծախսվում է միայն Na-ի փոխադրման համար: Ջրի տեղափոխությունը կատարվում է պասիվ՝ օսմոսով: Սակայն ահսպիսի մոտեցումը §ս սխալ է: Եթե էներգիան անմիջականորեն ծախսվում է մասնիկների տեղափոխման վրա, ապա նման փոխադրումը կոչվում է *առաջնային ակտիվ փոխադրում*: Եթե մասնիկի տեղափոխությունը կատարվում է նախկինում կուտակված էներգիայի՝ օրինակ, խտության գրադիենտի հաշվին, ապա նման փոխադրումը կոչվում է *երկրորդային ակտիվ փոխադրում*: Քանի որ երկու դեպքում էլ տեղի է ունենում էներգիայի ծախս, ուստի ընդունված է օգտագործել *առաջնային § երկրորդային փոխադրում* անվանումը (Վ. Մ. Սմիրնով):

Առաջնային փոխադրումն առանձին իոնների փոխադրումն է հակառակ խտության § էլեկտրական գրադիենտների, որն իրականանում է պոմպերի միջոցով: *Առաջնային ակտիվ փոխադրման* տարատեսակներն են նաև *էնդոցիտոզը, էկզոցիտոզը* § *տրանսցիտոզը*: Այս մեխանիզմով հիմնականում փոխադրվում են խոշոր մոլեկուլային նյութերը (սպիտակուցներ, պոլիսախարիդներ, նուկլեինաթթուներ), որոնք չեն կարող փոխադրվել բջջաթաղանթի անցուղիներով:

Էնդոցիտոզի ժամանակ բջջաթաղանթը տալիս է ներփքում կամ ելուստ դեպի բջջի ներսը, որն անջատվելով դառնում է բշտիկ: Բշտիկները միանում են առաջնային լիզոսոմներին § վերածվում երկրորդային լիզոսոմների, որոնցում պարունակությունը ենթարկվում է ներբջջային մարսման: Տարբերում են էնդոցիտոզի 2 տեսակ՝ ֆագոցիտոզ § պինոցիտոզ: Պինոցիտոզը հատուկ է ամեոբանման պարզագույններին, լեյկոցիտներին, սաղմի բջիջներին, երիկամների § լյարդի բջիջներին, որոնք մասնակցում են ջրա-հանքային փոխանակությանը, սպիտակուցների նյութափոխանակությանը: Երիկամների խողովակների բջիջներն ապահովում են սպիտակուցների պինոցիտոզն առաջնային մեզից § նրանց լիզիսը: Պինոցիտոզով նորածինները մոր կաթով ստանում են իմունոգլոբուլիններ, որոնք էնտերոցիտներով ընկնում են երեխայի արյան մեջ: Էնդոցիտոզով իրականանում է նաև նյութերի ներծծումը մարսողական համակարգում:

Բշտիկների միաձուլումը բջջի թաղանթին § բջջի կողմից նյութերի արտազատումը միջբջջային տարածություն հյութազատիչ հատիկների § վակուոլների ձևով կոչվում է ***էկզոցիտոզ***: էկզոցիտոզով բջջից անջատվում են շատ նյութեր. նախասինապսային թաղանթից՝ միջնորդանյութ, մարսողական վակուոլներից հեռանում են չմարսված նյութերը, հյութազատիչ բջիջներից՝ հեղուկ հյութը (լորձ, հորմոններ, ֆերմենտներ), հեպատոցիտներից՝ ալբումինները: էկզոցիտոզային բշտիկներն առաջանում են Գոլջիի ապարատում: Սպիտակուցները պահեստավորվում են

Գոլջիի ապարատում, իսկ ցածրամոլեկուլային միացությունները (միջնորդանյութեր, որոշ հորմոններ) ընկնում են բշտիկների մեջ երկրորդային փոխադրմամբ: Բշտիկները կծկող ապարատով (ակտին, միոզին, միկրոխողովակներ) տեղափոխվում են բջջաթաղանթ, ձուլվում նրան § բջջի պարունակությունն արտազատվում է արտաբջջային միջավայր: Բշտիկների ձուլումը բջջաթաղանթին ակտիվանում է լիզոլեցիտին ֆոսֆոլիպիդով ներբջջային Ca^{2+}-ի մասնակցությամբ: Օրինակ, երբ Ca^{2+}-ը ներթափանցում է նյարդային վերջույթ, նախասինապսային թաղանթով միջնորդանյութն անցնում է սինապսային ճեղք: էնդո- § էկզոցիտոզի փոխազդեցության գործընթացում տեղի է ունենում բջջաթաղանթի վերականգնում: Յուրաքանչյուր ժամում էնդոցիտոզի ընթացքում վերականգնվում է բջջաթաղանթի 3-100%: Սակայն նույն արագությամբ էլ տեղի է ունենում նրա վերականգնումը էկզոցիտոզի արդյունքում:

Տրանսցիտոզը համակցում է էկզո- § էնդոցիտոզի տարրերը: Դա մասնիկների տեղափոխությունն է բջջի միջոցով: Օրինակ, սպիտակուցի մոլեկուլը բշտիկների ծ§ ով մազանոթների էնդոթելային բջջով անցնում է մյուս կողմը: Այս դեպքում էնդոցիտոզային բշտիկները չեն միաձուլվում լիզոսոմներին: Բշտիկները կարող են ձուլվել միմյանց առաջացնելով անցուղիներ, որոնք հատուկ են ամբողջ բջիջը: Միկրոբշտիկային փոխադրումը կարևոր նշանակություն ունի ընկալչական մեխանիզմներում՝ լիգանդ-ընկալիչ համալիրի առաջացման, սինապսային հաղորդման §, մասնավորապես, հյուսվածք-արյունային պատնեշով նյութերի փոխադրման ժամանակ:

Երկրորդային փոխադրում: Երկրորդային փոխադրումը տարբեր մասնիկների § ջրի մոլեկուլների անցումն է նախօրոք կուտակված պոտենցիալ էներգիայի հաշվին: Այդ էներգիան ստեղծվում է էլեկտրական, խտության § հիդրոստատիկ գրադիենտներով: Տարբերում են երկրոդային փոխադրման մի քանի տեսակներ.

1.***Դիֆուզիան***, որի ժամանակ մասնիկները բաձր խտությունից անցնում են ցածր խտության շրջանը: Տարբեր լիցք ունեցող մասնիկները ձգում են միմյանց, իսկ միևնույն լիցք ունեցողները՝ վանում: Եթե մասնիկները լիցքավորված չեն, ապա նրանց դիֆուզիան իրականանում է խտության գրադիենտով: Դիֆուզիայի արագությունը որոշվում է բջջաթաղանթի թափանցելիությամբ: Տարբերում են պարզ § հեշտացված դիֆուզիա:

ա) ***Պարզ դիֆուզիան*** իրականանում է անմիջապես բջջաթաղանթի լիպիդային երկշերտով կամ անցուղիներով: Այս դեպքում լիցքավորված մասնիկներն անցնում են ըստ էլեկտրաքիմիական գրադիենտի, իսկ չլիցքավորված մասնիկները՝ ըստ քիմիական գրադիենտի: Ճարպաշերտով անցնում են ճարպալուծ մասնիկները: Հասարակ դիֆուզիայով անցնում են թթվածինը, էթանոլը, ածխաթթու գազը, ստերոիդ հորմոնները § այլ լիպիդներ, թիրօքսինը, միզանյութը, որոշ թույներ § դեղեր: Այս գործընթացը ընթանում է շատ դանդաղ § չի վերահսկվում: Անցուղիներով իոնները անցնում են 0.5-1 մվրկ-ում:

բ) ***Հեշտացված դիֆուզիան*** §ս իրականանում է ըստ խտության գրադիենտի: Այս դեպքում փոխադրվող նյութերը միանում են այլ փոխադրող-մոլեկուլներին: Փոխադրողը թաղանթային մենահատուկ սպիտակուցն է, որն ազատ անցնում է թաղանթի մեկ կողմից մյուսը: Հեշտացված դիֆուզիան ունի մի շարք առավելություններ պարզ, հասարակ դիֆուզիայի համեմատությամբ:

գ) ***Օսմոսը*** դիֆուզիայի մասնավոր ձ§ն է: Ջուրը (լուծիչը) շարժվում է կիսաթափանցիկ թաղանթով դեպի մասնիկների մեծ խտությամբ շրջանը: Ջուրը բջիջ է մտնում ջրային անցուղիներով, ժամանակավոր անցքերով, որոնք առաջանում են լիպիդների մոլեկուլների միջ§ § սպիտակուցների տեղաշարժման ժամանակ: Ջրային անցուղիներով (ակվապորիոնները) կարող են անցնել նա§ փոքր չլիցքավորված մոլեկուլներ՝ թթվածին, ածխաթթու գազ, էթանոլ, միզանյութ:

//. ***Շարժում լուծիչով***: Թաղանթով ջրի անցմանը հետ§ ում են նա§ լուծված մասնիկները, որոնք ազատ կարող են անցնել կիսաթափանցիկ թաղանթով:

///. ***Ֆիլտրումը*** լուծույթի անցում կիսաթափանցիկ թաղանթով հիդրոստատիկ ճնշման գրադիենտի ազդեցությամբ:

IV. ***Na^+-կախյալ փոխադրում***: Այս դեպքում էներգիան ծախսվում է Na^+-ի գրադիենտի ստեղծման համար: Այս մեխանիզմով գոյություն ունի փոխադրման երկու տարբերակ:

ա) Առաջին տարբերակի դեպքում փոխադրվող նյութի ուղղությունը համընկնում է Na^+-ի շարժման ուղղությանը համաձայն էլեկտրաքիմիական գրադիենտի (սիմպորտ): Այս տարբերակով գլյուկոզը ներծծվում է միզային խողովակիկի մոտակա ծայրում: Գլյուկոզը միանում է փոխադրող սպիտակուցին, իսկ վերջինս էլ միանում է Na^+-ին: Na^+-ը ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի անցնում է միզային խողովակիկով § իրեն հետ տեղափոխում գլյուկոզը: Բջջաթաղանթի ներսի կողմում այդ համալիրը ճեղքվում է: Na^+-ը պոմպով էներգիայի ծախսի հաշվին տեղափոխվում է միջբջջային տարածություն հակառակ էլեկտրաքիմիական գրադիենտին (առաջնային ակտիվ): Գլյուկոզը հեշտացված դիֆուզիայով փոխադրիչի հետ միասին տեղափոխվում է բջջից դուրս (միջբջջային տարածություն) § ապա արյուն՝ ըստ խտության գրադիենտի: Na^+-ի միջոցով ստամոքսում ներծծվում են ամինաթթուները § միզանյութը:

բ) Երկորդ տարբերակի դեպքում փոխադրվող նյութի ուղղությունը չի համընկնում Na^+-ի շարժման ուղղությանը: Նման փոխադրումը կոչվում է անտիպորտ: Այս տարբերակով կարգավորվում է Ca^{2+}-ի պարունակությունը, pH-ը բջջի ներսում H^+-ի դուրս բերմամբ § Na^+-ի ներս մտնելով: Բջիջների մեծամասնությունում ներբջջային Ca^{2+}-ի քանակությունը մի քանի անգամ ավելի քիչ է, քան դրսում: Na^+-ի խտության գրադիենտը մասնակցում է բջջից Ca^{2+}-ի դուրս բերմանը ($3Na^+$:$1Ca^{2+}$): Կարդիոմիոցիտներում, կմախքային բջիջներում դա գլխավոր դեր է կատարում: Դրա ապացույցն այն է, որ բջջից Ca^{2+}-ի դուրս գալը նվազում է, եթե միջբջջային տարածությունից հեռացվի Na^+-ը: Դրա համար էլ սրտային գլիկոզիդներով Na/K-ԱԵՖ-ազայի ճնշման ժամանակ, երբ միջբջջային տարածության մեջ Na^+-ի քանակը նվազում է, իսկ ոչ կալիումական միջավայրում (երբ բջջից Na^+-ը անբավարար է դուրս բերվում) Na/Ca-ի փոխադրումը շրջափակվում է, ապա դրա հետ§ անքով Ca^{2+}-ի ներբջջային պարունակությունը մեծանում է, հետ§աբար սրտի կծկման ուժը §ս մեծանում է: Սրտային գլիկոզիդների այս հատկությունը կիրառվում է կլինիկայում:

Նյութերի երկրորդային փոխադրումը կար§որ դեր է խաղում երիկամներում՝ օրինակ Na^+/H^+ փոխադրումը երիկամների խողովակիկներում: H^+-ի դուրս բերումը երիկամային խողովակիկի պատում գտնվող բջջից լուսանցքի մեջ ուղեկցվում է Na^+-ի կլանմամբ բջջի կողմից 1:1 հարաբերությամբ: Այս գործընթացի համար

ծախսվում է էներգիա, քանի որ փոխանակվում են միևնույն դրական լիցքով երկու իոն:

Այսպիսով, երկրորդային փոխադրման մեխանիզմները խիստ բազմազան են: Այն իրականանում է պարզ դիֆուզիայով՝ հատուկ իոնային անցուղիներով:

2.2.2. Իոնային անցուղիների կառուցվածքը և գործունեությունը

Իոնային անցուղիները կազմված են սպիտակուցներից, որոնք տարբեր են իրենց կառուցվածքով և ազդեցության մեխանիզմով: Ներկայումս հայտնի են 50 տեսակի անցուղիներ, իսկ յուրաքանչյուր նյարդաբջիջ ունի 5-ից ավելի անցուղիներ:

Անցուղիներն ունեն ելանցք և ընտրողական ֆիլտր, իսկ ղեկավարվող անցուղիները՝ նաև մուտքային մեխանիզմ: Անցուղիները լցված են հեղուկով, նրանց չափսերն են 0.3-0.8նմ: Անցուղիների ընտրողականությունը որոշվում է նրանց չափսերով և նրանցում գտնվող լիցքավորված մասնիկներով, որոնք ունեն ներթափանցող իոնին հակառակ լիցք: Դա ապահովում է իոնի մուտքն անցուղի: Անցուղով կարող են անցնել նաև չլիցքավորված մասնիկներ: Իոններն անցուղիներով անցնելիս պետք է ազատվեն ջրային (հիդրատային) թաղանթից: Օրինակ, նատրիում իոնը ջրային թաղանթով միասին ունի 0.3նմ տրամագիծ, իսկ առանց դրա՝ 0.19նմ: Շատ փոքր իոնը ընտրողական ֆիլտրով անցնելիս չի կարող տալ իր ջրային թաղանթը, ուստի և չի կարող անցնել անցուղով:

Տարբեր ղեկավարվող անցուղիներ կարող են փոխազդել միմյանց հետ: Օրինակ, որոշ էլեկտրակառավարվող անցուղիների բացումը կարող է նպաստել իրեն հարևանությանբ տեղադրված նմանատիպ մյուս անցուղիների բացմանը:

Իոնային անցուղիները շրջափակվում են մենահատուկ նյութերով և դեղերով: Մեխանազգայուն անցուղիների շրջափակիչն է կադոլինիումը: Քիմիազգայուն ընկալիչների շրջափակիչ է ատրոպինը, պոտենցիալկախյալ նատրիումական անցուղիներինը՝ թետրոդոտոքսինը, կալցիումական անցուղիների՝ նիկելը, մանգանը, վերապամիլը, նիֆիդիպինը:

Բջջաթաղանթում անցուղիների թիվը մեծ է: Օրինակ 1մկմ^2 կա 50 նատրիումական անցուղի: Իոնային անցուղիների ուսումնասիրությունը կարևորվում է բժշկական պրակտիկայում դեղերի ազդեցության մեխանիզմն ավելի լավ հասկանալու համար: Օրինակ, նովոկաինը ցավազրկող է, քանի որ նա շրջափակում է նատրիումական անցուղիները, և արգելակում դրդման հաղորդումը նյարդաթելերով:

Յուրաքանչյուր իոնային անցուղու ակտիվությունը տևում է 1-3մվրկ, իսկ յուրաքանչյուր անցուղով կարող է անցնել 12-20մլն իոն:

Իոնային անցուղիների դասակարգումը իրականանում է հետևյալ հատկանիշներով.

1. Ըստ նրանց ֆունկցիայի կարգավորման հնարավորության տարբերում են *ղեկավարվող* և *չղեկավարվող* անցուղիներ: Չղեկավարվող անցուղիներով իոնները անընդհատ տեղափոխվում են, բայց դանդաղ, իհարկե, եթե գոյություն ունի էլեկտրաքիմիական գրադիենտ:

2. Ըստ իոնների շարժման արագության անցուղիները լինում են *արագ § դանդաղ*: Օրինակ, կմախքային մկանում գործողության պոտենցիալն առաջանում է Na^+- § K^+-ական արագ անցուղիների ակտիվացմամբ: Սրտամկանում գործողության պոտենցիալի (ԳՊ) առաջացմանը մասնակցում են նաև Ca-, Na- § K-ական դանդաղ անցուղիները:

3. Ըստ ազդակի բնույթի տարբերում են. ա) պոտենցիալզգայուն, բ) քիմիազգայուն, գ) մեխանազգայուն, դ) Ca-զգայուն, ե) երկրորդային միջնորդների հանդեպ զգայուն անցուղիներ:

Վերջիններս տեղադրված են օրգանոիդների թաղանթների մակերևույթին: Լիգանդի § բջջաթաղանթի մակերևույթին գտնվող ընկալիչների փոխազդեցության ժամանակ բացվում են քիմիազգայուն անցուղիները:

Լիգանդը կենսաբանական ակտիվ կամ դեղաբանական նյութ է, որն ակտիվացնում կամ արգելակում է ընկալիչը: Քիմիազգայուն անցուղիների բացումը կատարվում է ընկալչական համալիրի կառուցվածքային փոփոխության հետևանքով:

Պոտենցիալ կախյալ անցուղիները բացվում կամ փակվում են թաղանթային պոտենցիալի փոփոխության հետև անքով, ուստի դրանց դրունքային մեխանիզմում պետք է գտնվեն էլեկտրական լիցք կրող մասնիկներ:

Մեխանազգայուն անցուղիներն ակտիվանում § արգելակվում են ճնշմամբ § ձգմամբ:

Ca-զգայուն անցուղիներն ակտիվանում են Ca^{2+}-ով: Ca^{2+}-ը կարող է ակտիվացնել նաև այլ իոնների անցուղիները՝ օրինակ, կալիում իոնների անցուղիները:

Դրդվող բջիջների թաղանթները (սրտամկան, կմախքային § հարթ մկան) պարունակում են պոտենցիալ-, քիմիա-, մեխանազգայուն անցուղիներ: Ca-զգայուն անցուղիները պատկանում են քիմիազգայուն անցուղիների շարքին:

4. Ըստ ընտրողականության տարբերում են *իոնաընտրողական անցուղիներ,* որոնք բաց են թողնում միայն մեկ իոն § *ընտրողականությունից զուրկ անցուղիներ:* Գոյութուն ունեն Na-, K-, Ca-, Cl- § Na/Ca ընտրողական անցուղիներ: Կան անցուղիներ, որոնք բաց են թողնում մի քանի իոններ: Օրինակ, Na^+, K^+, Ca^{2+} իոններ անցկացնում են սրտամկանի բջիջների անցուղիները, որոնք օժտված չեն ընտրողականությամբ: Առավել մեծ աստիճանի է հասնում պոտենցիալազգայուն անցուղիների ընտրողականությունը § փոքր է քիմիազգայուն ընկալիչների զգայունութունը: Օրինակ, երբ ացետիլխոլինը ազդում է հետսինապսային թաղանթի H-խոլինընկալիչների վրա նյարդամկանային սինապսում ակտիվանում են իոնային անցուղիները, որոնցով միաժամանակ անցնում են Na^+, K^+, Ca^{2+} իոնները: Մեխանազգայուն անցուղիները ընտրողական չեն միավալենտ իոնների § Ca^{2+}-ի հանդեպ:

5. Միևնույն իոնը կարող է ունենալ մի քանի տեսակի անցուղիներ: Կենսահոսանքների առաջացման համար առավել կարևորվում են հետև յալ անցուղիները.

- անցուղիներ, որոնք լինում են K^+-ի համար,

ա) չկարգավորվող անցուղիներ, որոնք հանգիստ ժամանակ բաց են թողնում K^+-ի իոնները: Վերջիններս դուրս գալով բջջից ապահովում են թաղանթային պոտենցիալի առաջացումը; բ) պոտենցիալզգայուն կարգավորող կալիումական անցուղիներ; գ) Ca^{2+}-ով ակտիվացողկալիումական անցուղիներ; դ) անցուղիներ, որոնք ակտիվանում են նաև այլ իոններով § նյութերով: Օրինակ, ացետիլխոլինով, որն ապահովում է սրտի միոցիտների գերբևեռացումը:

➢ անցուղիներ Na^+-ի համար, որոնք լինում են արագ ղեկավարվող § դանդաղ չկարգավորվող անցուղիներ: Դրանցից են.

ա) Նատրիումական պոտենցիալզգայուն արագ անցուղիներ, որոնք արագ ակտիվանում են թաղանթային պոտենցիալի փոքրացման ժամանակ § ապահովում են Na^+-ի մուտքը բջիջ վերջինիս դրդման ժամանակ; բ) ընկալիչ-կարգավորող նատրիումական անցուղիներ, որոնք նյարդամկանային սինապսում ակտիվանում են ացետիլխոլինով § գլյուտամատով՝ ԿՆՀ-ի սինապսներում; գ) Դանդաղ չկարգավորվող նատրիումական անցուղիներ, որոնցով Na^+-ի իոնները մշտապես անցնում են բջիջ § իրենց հետ տեղափոխում այլ մոլեկուլներ (գլյուկոզ, ամինաթթուներ, փոխադրող-մոլեկուլներ): Այսպիսով, արտահոսող նատրիումական անցուղիներն ապահովում են նյութերի փոխադրումը § Na^+-ի մասնակցությունը թաղանթային պոտենցիալի ձ§ավորմանը:

➢ Ca^{2+} փոխադրող անցուղիները խիստ բազմազան են ու ավելի բարդ: Դրանք ընկալիչ-ղեկավարվող § պոտենցիալ-ղեկավարվող դանդաղ ու արագ անցուղիներ են:

Դանդաղ կալցիումական պոտենցիալ-զգայուն անցուղիները դանդաղ ակտիվանում են բջջաթաղանթի ապաբ§եռացման ժամանակ § պայմանավորում Ca^{2+}-ի մուտքը բջիջ ու դանդաղ կալցիումական պոտենցիալի առաջացումը: Նման անցուղիներ կան կարդիոմիոցիտներում, միջածիգ զոլավոր § հարթ մկաններում, ԿՆՀ-ում:

➢ Cl^--իոնների անցուղիներ պարունակվում են կմախքային § սրտային միոցիտներում, էրիթրոցիտներում § ոչ մեծ քանակով նեյրոններում՝ հիմնականում սինապսներում: Պոտենցիալ-ղեկավարվող քլորային անցուղիներ կան կարդիոմիոցիտներում, իսկ ընկալչաղեկավարվող՝ ԿՆՀ-ի սինապսներում, ուր ակտիվանում են արգելակող միջնորդանյութով գամմաամինակարագաթթվով (ԳԱԿԹ) § գլիցինով:

2.2.3. Իոնային պոմպերը § դրանց գործունեությունը

Պոմպերը սպիտակուցային մոլեկուլներ են, որոնք օժտված են փոխադրող հատկություններով ու ԱԵՖ-ազային ակտիվությամբ: Էներգիայի անմիջական աղբյուրը ԱԵՖ-ն է: Լավ ուսումնասիրված են Na^+-, K^+-, Ca^{2+}- § H^+-ական պոմպերը: Ենթադրում են, որ կա նաև Cl^- իոնի փոխադրման պոմպ: Պոմպերը տեղավորված են բջջաթաղանթի կամ օրգանոիդների թաղանթի վրա § օժտված են մենահատկությամբ՝ տեղափոխում են մեկ կամ 2 իոն: Լավ ուսումնասիրված է Na/K-ԱԵՖ-ազան, որը սպիտակուց է § օժտված է ֆերմենտային հատկություններով: Այն ճեղքում է ԱեՖ-ը ու օգտագործում դրա էներգիան: Պոմպի ակտիվացնողներն են ալդոստերոնը, թիրօքսինը, իսկ շրջափակողները՝ ստրոֆանտինը, ուաբաինը:

Ca^{2+}-ԱԵՖ-ազ պոմպը տեղավորված է սարկոպլազմային ցանցում, բջջաթաղանթում: Պոմպը տեղափոխում է Ca^{2+} իոնները սրտամկանի § կմախքային մկանի բջիջներից դեպի միջբջջային տարածություն կամ սարկոպլազմային ցանցի ցիստեռներ § միտոքոնդրիումներ, որոնք Ca^{2+}-ի ներբջջային պահեստարաններն են:

Պրոտոնային պոմպը գտնվում է ստամոքսի շրջադիր բջիջների թաղանթում § կարևոր դեր ունի HCl-ի սինթեզում: Երիկամներում այն մասնակցում է pH-ի պահ-

պանմանը օրգանիզմում: Այս պոմպը մշտապես գործում է բոլոր միտոքոնդրիում-ներում:

Պոմպերի մշտական աշխատանքն անհրաժեշտ է պահպանելու խտության գրադիենտը § դրա հետ կապված էլեկտրական լիցքը, ջրի § չլիցքավորված մաս-նիկների շարժումը բջիջ ու բջջից դուրս՝ դիֆուզիայի § օսմոսի օրենքներով: Պոմպի աշխատանքի շնորհիվ պահպանվում է նա§ բջջի էլեկտրական լիցքը: Ցիտոպլազ-ման լիցքավորված է բացասական, իսկ թաղանթի մակերեսը՝ դրական: Բջջում շատ են K^+ § հիմնականում սպիտակուցային բնույթի անիոնները, իսկ դրսում Na^+ § Cl^-: Հանգստի պայմաններում ԱԵՖ-ի էներգիայի համարյա 1/3-ը ծախսվում է Na^+/K^+ պոմպի վրա, որն էլ ապահովում է բջջի օսմոկարգավորումը, նեյրոնների § մկանա-բջիջների էլեկտրական ակտիվությունն ու այլ նյութերի փոխադրումը:

Իոնային պոմպերի աշխատանքը: Na^+/K^+ պոմպը սպիտակուցի մոլեկուլ է, որը խորասուզված է պլազմային թաղանթի հաստության մեջ: Մոլեկուլը ունի ակ-տիվ հատված, որը կարող է միացնել Na^+ կամ K^+: E_1 կառուցվածքի ժամանակ մո-լեկուլի ակտիվ հատվածը ուղղված է բջջի ներսը § օժտված է Na^+-ի հանդեպ հա-րազատությամբ: Na^+-ը միանում է ակտիվ հատվածին, որի շնորհիվ ակտիվանում է ԱԵՖ-ազը: Վերջինս իրականացնում է ԱԵՖ-ի հիդրոլիզը ու էներգիայի անջատու-մը, ապահովում սպիտակուցի մոլեկուլի կառուցվածքային փոփոխությունները: Դրա հետ§անքով սպիտակուցը վերափոխվում է E_2 ձ§ի: Այդ դեպքում մոլեկուլի ակտիվ հատվածը ուղղվում է բջջաթաղանթի արտաքին մակերես: Այժմ սպիտա-կուցը կորցնում է հարազատությունը Na^+-ի հանդեպ, ուստի վերջինս անջատվում է § սպիտակուց-պոմպը հարազատություն է ձեռք բերում K^+-ի հանդեպ ու միանում նրան: Դա հանգեցնում է մոլեկուլի կառուցվածքի փոփոխությանը՝ E_2 ձ§ը վե-րափոխվում է E_1-ի: Այսպես սկսվում է պոմպի երկրորդ ցիկլը: Պոմպը էլեկտրածին է, քանի որ մեկ ցիկլի ժամանակ դուրս է բերում Na^+-ի 3 իոն § ներս է մտնում K^+-ի 2 իոն: Մեկ ցիկլի ժամանակ ծախսվում է մեկ մոլեկուլ ԱԵՖ, ընդ որում էներգիան ծախսվում է միայն Na^+-ի տեղափոխման համար:

Նույն ձ§ով են աշխատում սարկո- § էնդոպլազմային ցանցի Ca-ԱԵՖ-ազը, միայն այն տարբերությամբ, որ այս դեպքում տեղափոխվում են Ca^{2+}-ի իոնները հի-ալո-պլազմայից դեպի սարկո- § էնդոպլազմային ցանց, ինչպես նա§ դեպի դուրս: Ca-ԱԵՖ-ազան §ս ինտեգրող սպիտակուց է ակտիվ հատվածով, որը կարող է միացնել Ca^{2+}-ի 2 իոն § ունի 2 ձ§՝ E_1 § E_2: E_1 դիրքում ակտիվ հատվածը ուղղված է դեպի հիալոպլազմա ու հարազատ է Ca^{2+}-ին § միանում դրան: Դրա հետ§անքով պոմպը անց-նում է E_2 ձ§ի, որի ժամանակ հատվածը ուղղվում է սարկոպլազմային ցանցի մեջ կամ բջջից դուրս: Այս դեպքում Ca^{2+}-ը անջատվում է: Mg-ի ներ-կայությամբ ԱԵՖ-ը ճեղքվում է, որի հետ§անքով պոմպը նորից անցնում է E_1 ձ§ի § ցիկլը կրկնվում է: ԱԵՖ-ի մեկ մոլեկուլը տեղափոխում է Ca^{2+}-ի 2 իոն:

Բաժին II
ԴՐԴՈՒՆԱԿ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

Գլուխ 3. ԴՐԴՈՒՆԱԿ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔՆԵՐԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

3.1. Հասկացություն դրդունակ հյուսվածքների § նրանց հատկությունների մասին

Բոլոր կենդանի բջիջներն ու հյուսվածքները ընդունակ են արտաքին § ներքին միջավայրի գրգռիչների ազդեցությամբ ֆիզիոլոգիական հանգստի վիճակից անցնել ակտիվ վիճակի, սակայն ակտիվության աստիճանը կարող է լինել տարբեր: Առավել ցայտուն պատասխան ռեակցիա դիտվում է նյարդային § մկանային հյուսվածքներում, իսկ ավելի քիչ է արտահայտված էպիթելային ու շարակցական հյուսվածքներում: Ուստի դրդունակ հյուսվածքներին են պատկանում նյարդային, մկանային § որոշ հյութազատիչ բջիջներ, որոնք գրգռիչների ազդեցությամբ առաջացնում են էլեկտրական պոտենցիալներ:

Դրդունակ հյուսվածքների ֆիզիոլոգիական հիմնական հատկություններն են՝ 1.դրդելիությունը, 2. հաղորդելիությունը, 3. անդրդելիությունը (ռեֆրակտերություն), 4. շարժունությունը, 5. մկանային հյուսվածքի համար նաև կծկելիությունը:

1.Դրդելիությունը կենդանի հյուսվածքի ունակությունն է պատասխանել գրգռիչի ազդեցությանը ֆիզիոլոգիական հատկությունների փոփոխմամբ ու դրդման գործընթացների զարգացմամբ: Դրդելիության չափանիշն է *գրգռման շեմքը*: Դա գրգռիչի այն նվազագույն ուժն է, որն անհրաժեշտ է դրդում առաջացնելու համար: Գրգռման շեմքի § դրդելիության միջև գոյություն ունի հակադարձ կախվածություն:

Դրդումը բնութագրվում է մի շարք ընդհանուր § մենահատուկ հատկանիշներով: Բոլոր դրդվող հյուսվածքներին բնորոշ ընդհանուր հատկանիշներից են հյուսվածքներում նյութափոխանակային գործընթացների փոփոխությունը, էներգիայի տարբեր տեսակների առաջացումը (ջերմային, էլեկտրական, իսկ որոշ դեպքերում էլ նաև ճառագայթային): Դրդման մենահատուկ հատկանիշները դրսևորվում են կենդանի հյուսվածքների կենսագործունեության ընթացքում: Օրինակ՝ մկանային հյուսվածքի դրդման մենահատուկ հատկանիշներից է կծկումը, գեղձային հյուսվածքին՝ հյութազատումը, նյարդային հյուսվածքին՝ նյարդային ազդակի առաջացումը:

2. Հաղորդելիություն են անվանում կենդանի հյուսվածքի կողմից դրդման ալիքների՝ կենսահոսանքների հաղորդումը նյարդային կամ մկանային թելիկների երկայնքով:

3. Անդրդելիությունը հյուսվածքի դրդելիության ժամանակավոր իջեցումն է, որն առաջանում է դրդման արդյունքում:

4. Շարժունությունը միավոր ժամանակում կենդանի հյուսվածքի սահմանային հաճախությամբ դրդվելու հատկությունն է: Բջիջների, հյուսվածքների այս հատկությունը Ն.Ե.Վվեդենսկին անվանեց *շարժունություն* (լաբիլություն) կամ *գործառական ճկունություն*:

Այսպիսով, բոլոր կենդանի հյուսվածքներն օժտված են մի շարք ֆիզիոլոգիական հատկություններով: Բոլոր հյուսվածքներին բնորոշ համընդհանուր հատկությունը կարելի է համարել դրդելիությունը: Տարբերում են դրդման երկու տեսակ՝ տեղային չտարածվող § ալիքած§ տարածվող ազդակային դրդում:

Տեղային դրդման ժամանակ ակտիվանում են դրդվող գոյացության միայն առանձին կառույցներ: Տեղային դրդումը դա թողարկող մեխանիզմ է *տարածվող* դրդման առաջացման համար: Դրանում է կայանում նրա կենսաբանական նշանակությունը:

Էվոլուցիոն զարգացման ընթացքում դրդումը դարձել է տարածվող, ազդակային, որի կենսաբանական նշանակությունը կայանում է նրանում, որ այն ապահովում է գրգռվող գոյացության գործառական նշանակությունը, ակտիվացնելով նրան ամբողջապես:

Դրդվող հյուսվածքներում տարբերում են էլեկտրական պատասխանների հետ§յալ ձ§երը. տեղային պատասխան, հանգստի § գործողության պոտենցիալ, հետքային պոտենցիալ, ընկալչական § գեներատորային պոտենցիալներ, դրդման § արգելակման հետսինապսային պոտենցիալներ: Նշված պոտենցիալների առաջացման հիմքում ընկած է Na^+, K^+, Ca^{2+}, Cl^- իոնների խտության անդրթաղանթային տարբերությունը, որը պահպանվում է մասնագիտացված պոմպերի գործունեությամբ:

3.2. Հանգստի պոտենցիալ

3.2.1. Հանգստի պոտենցիալի բնութագիրը

Հանգիստ վիճակում ցանկացած բջջի արտաքին մակերեսի § բջջապլազմայի միջ§ գոյություն ունի էլեկտրական պոտենցիալների հարաբերականորեն կայուն տարբերություն, որը կոչվում է ***թաղանթային պոտենցիալ*** (ԹՊ), կամ եթե դա դրդունակ հյուսվածքի բջիջ է՝ ***հանգստի պոտենցիալ*** (ՀՊ)**:** Պոտենցիալների այդ տարբերությունը կարելի է հայտնաբերել § չափել միկրոէլեկտրոդի օգնությամբ, որը նախատեսված է ներբջջային կենսահոսանքների արտածման համար : Գրանցումից առաջ երկու էլեկտրոդները՝ ակտիվ (արտածող) § պասիվ (անտարբեր, արծաթյա քլորապատ թիթեղ) տեղադրվում են արտաբջջային հեղուկում կամ բջջի արտաքին մակերեսի վրա § կենսահոսանքների ուժեղացուցչի միջոցով միացվում էլեկտրաչափիչ սարքին՝ օսցիլոգրաֆին (նկ.3.1): Վերջինս ցույց է տալիս, որ էլեկտրոդների միջ§ պոտենցիալների տարբերություն չկա, նշելով «արտաբջջային պոտենցիալի» զերոյական մեծությունը: Երբ միկրոէլեկտրոդը ծակում է բջջաթաղանթը, օսցիլոգրաֆի ճառագայթը (զերոյական դիրքից) թռիչքած§ թեքվում է նոր մակարդակի վրա, որը ցույց է տալիս պոտենցիալների տարբերության առկայությունը թաղանթի արտաքին մակերեսի (դրական լիցքավորված) § բջջի պարունակության միջ§ (բացասական լիցքավորված): Այդ թռիչքը համապատասխանում է հանգստի պոտենցիալին: Միկրոէլեկտրոդի հետագա տեղաշարժը բջջապլազմայի մեջ չի ազդում ճառագայթի դիրքի վրա, որը վկայում է, որ պոտենցիալը տեղակայված է թաղանթի վրա: Տարբեր բջիջներում հանգստի պոտենցիալի

մեծությունը տատանվում է -30 -90մՎ-ի սահմաններում (կմախքային մկաններում՝ -60-90մՎ, նյարդային բջջում՝ -50 -80մՎ,հարթ մկաններում՝ -30 -70մՎ, սրտամկանում՝ -80-90մՎ):

Բջջի արտաքին մակերեսի § նրա պարունակության միջ§ պոտենցիալների տարբերությունը կարելի է հայտնաբերել նաև ավելի պարզ եղանակով: Եթե մկանի կամ նյարդի վրա կատարվի կտրվածք § էլեկտրոդներից մեկը տեղադրվի կտրված տեղին, իսկ մյուսն անվնաս հատվածին, ապա էլեկտրաչափիչ սարքը ցույց կտա նշված հատվածների միջև պոտենցիալների տարբերություն (հանգստի հոսանք), ընդ որում անվնաս հատվածը լիցքավորվում է դրական վնասված մասի համեմատությամբ: Սակայն արտածման այս եղանակը թույլ չի տալիս ճշգրիտ չափել անդրթաղանթային պոտենցիալների տարբերությունը, քանի որ թաղանթի արտաքին մակերևույթը ողողող միջբջջային հեղուկը էլեկտրաճյուղավորում է գրանցող համակարգը: Ուստի այս դեպքում չափվում է վնասված § չվնասված հատվածների միջև եղած տարբերությունը, որը չի գերազանցում սովորաբար -30 -50 մՎ-ին:

Շարադրվածից հետևում է ,որ բջջի հիմնական հատկություններից մեկը նրա թաղանթի մշտական էլեկտրական բևեռացումն է՝ թաղանթային պոտենցիալի առկայությունը: Վերջինս պահպանվում է կենդանի բջջում և անհետանում միայն նրա մահվան ժամանակ:

3.2.2. Հանգստի պոտենցիալի իոնային մեխանիզմը

Թաղանթային կամ *հանգստի պոտենցիալի* առաջացման պատճառը ընդհանուր է բոլոր բջիջների, այդ թվում նաև նյարդային և մկանային բջիջների համար:

Հանգստի պոտենցիալի բնույթը բացատրելու համար առաջ են քաշվել տարբեր տեսություններ: Վ.Յ.Չագովեցը (1896) հիմնվելով Արենիուսի էլեկտրոլիտային դիսոցման տեսության վրա բացահայտեց պոտենցիալների առաջացման իոնային բնույթը: 1902-1912թ.թ. ականավոր գերմանացի էլեկտրոֆիզիոլոգ Յ. Բեռնշտեյնը զարգացրեց իոնա-թաղանթային տեսությունը, որն անցյալ դարի 50-ական թվականներին ձևափոխվեց և փորձնականորեն հաստատվեց անգլիացի ֆիզիոլոգներ Ա. Խոջկինի, Ա. Խակսլու և Բ. Կատցի կողմից: Նրանց ներկայացրած տեսությունը կոչվեց *թաղանթային*, քանի որ գլխավոր դերը հատկացվում է բջջաթաղանթին: Վերջինս ներկայացնում է հոծ § բարակ բջջապլազմային թիթեղիկ, որի հաստությունը տատանվում է 5-10 նմ-ի սահմաններում: Բջջաթաղանթի կառուցվածքային հիմքը կազմում է երկմոլեկուլային ֆոսֆոլիպիդային շերտը, որի մեջ խորասուզված են սպիտակուցի մոլեկուլները, իսկ արտաքինից պատված է գլիկոպրոտեիդների կամ գլիկոլիպիդների մոլեկուլների շերտով: Վերջիններս առաջացնում են գլիկոկալիքս, որի կառուցվածքը և ֆունկցիաները կարող են տարբերվել զանազան բջիջներում: *Ածխաջրերը* մասնակցում են կենսաբանական ակտիվ նյութերի ընկալման և անընկալունակության ռեակցիաներին: *Սպիտակուցները* կատարում են բազմապիսի ֆունկցիաներ, այդ թվում նաև առաջացնում են տարբեր բնույթի անցուղիներ (0.3-0.8նմ մեծությամբ) ու ձևավորում իոնային պոմպեր: *Լիպիդները* ապահովում են բջջաթաղանթի էլեկտրական բարձր դիմադրությունը (նեյրոններում՝ մինչև 100 Օմ/սմ^2):

Թաղանթային տեսության համաձայն թաղանթի էլեկտրական բ§եռացումը պայմանավորված է բջջի ներսում § դրսում K^+, Na^+, Ca^{2+} § Cl^- իոնների ոչ միանման խտությամբ § դրանց նկատմամբ թաղանթի մենահատուկ թափանցելիությամբ: Նյարդային § մկանային բջիջների բջջապլազման 30-40 անգամ ավելի շատ K^+ է պարունակում, 10-12 անգամ քիչ Na^+ § 30-50 անգամ քիչ Cl^-, քան արտաբջջային հեղուկը: Ca^{2+}-ը ազատ վիճակում գտնվում է բջջից դուրս, մասամբ էնդո- § սարկոպլազմային ցանցում ու միտոքոնդրիումներում: Բջջի ներսում շատ կան օրգանական թթուների խոշոր անիոններ (ասպարագինաթթվի, գլյուտամինաթթվի § այլ ամինաթթուների), օրգանական ֆոսֆատներ, որոնք բացասական լիցք ունեն § բացակայում են արտաբջջային հեղուկում:

Իոնների անհամաչափ տեղաբաշխումը բջջապլազմայի § արտաբջջային միջավայրի միջ§ բերում է իոնային խտության գրադիենտների առաջացման, որոնք ունեն հետ§յալ ուղղությունները. կալիումական գրադիենտն ուղղված է ներսից դուրս, իսկ նատրիումականը, քլորայինն ու կալցիումականը՝ դրսից ներս: Այս իոնները համարվում են *հիմնական պոտենցիալ առաջացնող* իոններ: Խտության տարբերության հավասարեցմանը խոչընդոտում է կիսաթափանցիկ պլազմային թաղանթը, որն օժտված է ընտրողական թափանցելիությամբ: Բջջաթաղանթի թափանցելիությունը պայմանավորված է.

1. թաղանթում պարունակվող *կառավարվող* (դարպասային մեխանիզմով) § *չկառավարվող* իոնային անցուղիներով (բաց թողնման անցուղիներ);

2. անցուղիների § թափանցող մասնիկների չափերով;

3. մասնիկների լուծելիությամբ, որոնք լուծվում են թաղանթի ճարպային բաղադրամասերում :

Հանգստի վիճակում իոնների տեղափոխությունն ըստ էլեկտրական § խտության գրադիենտի իրականանում է չկառավարվող անցուղիներով, որոնք մշտապես բաց են, դրանք իրենց հատկությունները չեն փոխում նա§ դրդման ժամանակ: Չկառավարվող անցուղիները ստորաբաժանվում են. ա) *իոնաընտրողական* (օրինակ, կալիումական դանդաղ չկառավարվող անցուղիներ); բ) *իոնաանընտրողական* անցուղիներ, որոնք բաց են թողնում տարբեր իոններ՝ K^+, Na^+, Cl^-: Թաղանթի թափանցելիությունը իոնների համար փոխվում է հյուսվածքի գործառական տարբեր վիճակներում: Հանգիստ ժամանակ թաղանթը 25 անգամ ավելի թափանցելի է K^+-ի, քան Na^+ -ի համար: Նյարդաբջիջներում Cl^--ի թափանցելիությունը 2 անգամ ցածր է կալիումական թափանցելիության համեմատ, իսկ մկանաթելիկներում՝ համարժեք է կալիումականին:

Հաշվի առնելով, որ բջիջների թաղանթը օժտված է բարձր թափանցելիությամբ K^+ իոնների համար § ավելի փոքր թափանցելիությամբ ուրիշ իոնների հանդեպ, Յ. Բեռնշտեյնը ցույց տվեց, որ թաղանթային պոտենցիալի մեծությունը կարելի է որոշել օգտագործելով Վ. Ներնստի բանաձ§ը, որը նախատեսված է դիֆուզիոն պոտենցիալների հաշվարկի համար: Քանի որ K^+-ի խտությունը բջջի ներսում ավելի մեծ է, բարձր է նա§ թաղանթի թափանցելիությունը այդ իոնների համար, ուստի K^+-ի դիֆուզիան բջջից դուրս գերազանցում է դրա դիֆուզիային հակառակ ուղղությամբ: K^+-ի արտահոսքը բջջից դուրս թաղանթի արտաքին մակերեսին հաղորդում է դրական լիցք § էլեկտրաստատիկ ուժերով պահում անիոնները ներքին մակերեսին, որոնց համար թաղանթն անթափանցելի է: Օրգանական անիոնները բջջի ներսում ստեղծում են էլեկտրաբացասականություն,

որի մեծությունը որոշվում է կալիումական խտության գրադիենտով: Ուստի ինչքան մեծ է կալիումի խտությունների տարբերությունը թաղանթի երկու կողմերում, այնքան շատ K^+ իոններ դուրս կգան բջջից § այնքան մեծ կլինի թաղանթային պոտենցիալի մեծությունը: Թաղանթի բ§եռացումը շարունակվում է այնքան ժամանակ, մինչ§ կալիումի ելքին հակազդող ուժը, այսինքն՝ բջջի ներսում բացասական լիցքը § արտաքին թաղանթի դրական լիցքը *(էլեկտրական գրադիենտ)* կհավասարվի կալիումին դուրս մղող ուժին՝ *խտության գրադիենտին*: Պոտենցիալի այդպիսի մակարդակում K^+-ի ելքը § մուտքը գտնվում են հավասարակշռության վիճակում, որի հետ§անքով այդ պոտենցիալը կոչվում է *կալիումական հավասարակշռության պոտենցիալ* (E_K): Ըստ Յ. Բերնշտեյնի թաղանթային պոտենցիալի մեծությունը Վ. Ներնստի բանաձ§ով որոշվում է կալիումական հավասարակշռության պոտենցիալով՝

$$E_{թպ} = E_K = RT/nF \cdot \ln [K^+]^0/[K^+]^i$$

$E_{թպ}$ - անդրթաղանթային պոտենցիալների տարբերությունն է;
E_K - հավասարակշռության պոտենցիալն է K^+ իոնների համար; R-գազային հաստատունն է (8.31դմ); T-բացարձակ ջերմաստիճանը ($273+37^0$ C); n-իոնի վալենտականությունը; F-Ֆարադեի թիվը ($9.65*10^4$); $[K^+]^0$-կալիում իոնի խտությունն արտաքին միջավայրում (outside); $[K^+]^i$ - կալիում իոնի խտությունն բջջի ներսում (inside):

37^0 C ջերմաստիճանի դեպքում K^+-ի հավասարակշռության պոտենցիալը, եթե $[K^+]^0/[K^+]^i = 1/39$ § վալենտականությունը 1 է, հավասար է -97 մՎ: Ցանկացած իոնի հավասարակշռության պոտենցիալը որոշվում է այդ բանաձ§ով՝ $E_{Na^+} = +55$ մՎ, $E_{Cl^-} = -80$ մՎ:

Ներկայացվածից հետ§ում է, որ ԹՊ-ը, որպես կալիումական հավասարակշռության պոտենցիալ, ունի ավելի մեծ արժեք, քան ուղղակի գրանցման դեպքում իրական հանգստի պոտենցիալը նյարդային § մկանային բջիջներում: Այս անհամապատասխանության պատճառը պարզաբանվեց, երբ 1949-1952թթ. Ա.Խոջկինը, Ա.Խակսլին § Բ.Կատցը ստեղծեցին ժամանակակից թաղանթային տեսությունը, որի համաձայն ԹՊ-ը պայմանավորված է ոչ միայն K^+ իոնների, այլ§ Na^+ § Cl^- իոնների խտությամբ, ինչպես նա§ բջջաթաղանթի ոչ միանման թափանցելիությամբ այդ իոնների համար: Հետ§ապես ԹՊ-ի ճշգրիտ հաշվարկի համար օգտագործվում է *Գլոդման-Խոջկին-Կատցի բանաձ§ը*, որում հաշվի է առնվում թաղանթի թափանցելիությունը § խտությունը պոտենցիալառաջացնող հիմնական իոններից յուրաքանչյուրի համար:

$$E_{թպ} = \frac{RT}{nF} * \ln \frac{P_k[K^+]^o + P_{Na}[Na^+]^o + P_{Cl}[Cl^-]^i}{P_k[K^+]^i + P_{Na}[Na^+]^i + P_{Cl}[Cl^-]^o}$$

որտեղ P_k^+, P_{Na^+}, P_{Cl^-} բջջաթաղանթի թափանցելիությունն է կալիում, նատրիում § քլոր իոնների համար. $P_{K^+}: P_{Na^+}: P_{Cl^-} = 1 : 0.04 : 0.45$, իսկ

$$\frac{[k^+]^0}{[k^+]^i} \quad \frac{[Na^+]^0}{[Na^+]^i} \quad \frac{[CL^-]^0}{[CL^-]^i}$$

նշված իոնների խտությունն է արտաքին միջավայրում § բջջի ներսում:

Դիտարկելով պոտենցիալառաջացնող տարբեր իոնների դերը ՀՊ-ի առաջացման մեխանզմում նշենք հետ§յալը.

1. ԹՊ-ի մեծությունը որոշող հիմնական իոնը K^+ իոնն է § դրա խտության գրադիենտը: Այն Ա.Խոջկինի կողմից փորձնականորեն հաստատվել է կաղամարի հսկա աքսոնի վրա: Աքսոնից հանվել է աքսոպլազման § տեղը լցվել աղային լուծույթ: Երբ լուծույթում K^+-ի խտությունը մոտ է եղել ներբջջայինին, թաղանթի արտաքին § ներքին կողմում պոտենցիալների տարբերությունը կազմել է -50 -80 մՎ: Եթե բջջի ներսում K^+-ի խտությունը քիչ է եղել, դրսում՝ շատ, ապա ԹՊ-ը փոքրացել է, իսկ ներսում շատանալիս՝ ԹՊ-ը մեծացել:

2. Չնայած հանգիստ ժամանակ թաղանթի թափանցելիությունը Na^+-ի համար փոքր է, սակայն այն ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի ձգտում է դեպի ներս § փոքրացնում հանգստի պոտենցիալը, քանի որ թաղանթի արտաքին մակերեսին դրական լիցքավորված իոնների գումարային թիվը, թեկուզ աննշան, փոքրանում է, իսկ բջջի ներսում բացասական իոնների թիվը չեզոքացվում է բջիջ ներթափանցած Na^+-ի իոններով:

3. Cl^- իոնների ազդեցությունը ՀՊ-ի մեծության վրա հակառակ է Na^+-ի ազդեցությանը § կախված է բջջաթաղանթի թափանցելիությունից Cl^- -ի համար: Cl^- իոնները ըստ խտության գրադիենտի ձգտում են դեպի բջիջ, սակայն դրանց մուտքը դեպի բջիջ արգելում է էլեկտրական գրադիենտը, քանի որ բջջի ներսում լիցքը բացասական է: Այնուամենայնիվ Cl^--ի բարձր խտության գրադիենտի ազդեցության ներքո (120-130 միլմոլ/լ ընդդեմ 5-10միլմոլ/լ-ի), ինչպես նաև § թաղանթի ավելի բարձր թափանցելիության հետևանքով, Cl^- իոնները հաղթահարում են էլեկտրական գրադիենտի հակազդեցությունը § մտնում բջջի մեջ ու գումարվելով օրգանական անիոններին, մեծացնում բջջի ներսում բացասականությունը՝ ՀՊ-ի մեծությունը: Գործնականորեն Na^+-ի § Cl^--ի համատեղ մուտքը, որպես կանոն, իրար չեզոքացնում են § ՀՊ-ի մեծութունը էապես չի փոխվում:

4. ՀՊ-ի առաջացմանը մասնակցում են նաև § *բջջաթաղանթի մակերեսային լիցքերը* § Ca^{2+} *իոնները*: Բացահայտված է, որ բջջաթաղանթի արտաքին § ներքին մակերեսներն ունեն իրենց սեփական էլեկտրական լիցքը, որն առավելապես բացասական է: Դա հիմնականում պայմանավորում են գլիկոլիպիդները, ֆոսֆոլիպիդները, գլիկոպրոտեիդները: Դրանք ֆիքսված լինելով թաղանթի արտաքին մակերեսին չեզոքացնում են արտաքին մակերեսի դրական լիցքը § փոքրացնում ՀՊ-ը, իսկ ներքին մակերեսին ֆիքսված լիցքերը գումարվելով բջջի ներսի անիոններին մեծացնում են ՀՊ-ը: Ca^{2+} իոնների դերը ՀՊ-ի առաջացման մեխանիզմում կայանում է նրանում, որ դրանք փոխազդում են բջջաթաղանթի արտաքին մասում ֆիքսված բացասական լիցքերի § միջհյուսվածքային հեղուկի բացասական կարբոքսիլային խմբերի հետ ու չեզոքացնում դրանց, որը բերում է ՀՊ-ի մեծացմանն ու կայունացմանը:

Ուստի ՀՊ-ը ոչ միայն բջջից դուրս § ներս եղած լիցքերի հանրահաշվական գումարն է, այլև թաղանթի արտաքին ու ներքին մակերեսային բացասական լջցքերի հանրահաշվական գումարը:

3.2.3. Իոնային պոմպերի դերը հանգստի պոտենցիալի ձևավորման գործընթացում

Իոնային անհամաչափության հետևանքով տարբեր իոնների անընդհատ տեղափոխությունը բջջաթաղանթի միջով համաձայն խտության գրադիենտի աստիճանաբար պետք է հավասարեցներ այդ իոնների խտությունը թաղանթի երկու կողմերում: Սակայն, չնայած այդ իոնների մշտական թափանցմանը (բաց թողնման իոններ), կենդանի բջիջների ՀՊ-ը մնում է միևնույն մակարդակում, իսկ իոնային անհամաչափությունն անհետանում է միայն բջջի մահվան ժամանակ: Հետևապես ՀՊ-ի առաջացման գործում բացի սեփական իոնային մեխանիզմներից, որոնք պայմանավորված են բջջաթաղանթի ընտրողական թափանցելջությամբ, առկա է նաև *ակտիվ հատուկ մեխանիզմ*, որը հակազդում է իոնների խտության ջերմային հավասարեցմանը: Այդպիսի մեխանիզմի գոյությունը, որը կարող է օգտագործել նյութափոխանակության ժամանակ անջատված էներգիան տեղափոխելու իոնները բջջից դուրս կամ ներս հակառակ դրանց խտության գրադիենտի, առաջին անգամ կանխագուշակել է անգլիացի հետազոտող Ռ. Դինը (1941) և ստացել *իոնների ակտիվ փոխադրում* կամ *իոնային պոմպ* անվանումը:

Ժամանակակից թաղանթային տեսության հեղինակները փորձնականորեն հաստատեցին, որ բջջաթաղանթում տեղադրված է ֆերմենտային համակարգ, որը մասնակցում է իոնների տեղափոխմանը ընդդեմ խտության գրադիենտի, օգտագործելով ԱԵՖ-ի ճեղքման ժամանակ անջատված էներգիան: Դա իրականացնում են նատրիումական, կալիումական, կալցիումական և քլորային պոմպերը, մասնավորապես Na/K պոմպը: Պոմպերի հիմնական խնդիրն է պահպանել պոտենցիալ առաջացնող իոնների խտության գրադիենտները՝ անդրթաղանթային իոնային անհամաչափությունը: Na^+-ի դուրս բերումը զուգակցված է K^+-ի ներս փոխադրմամբ: Նման զուգակցված փոխադրումը նվազեցնում է էներգիայի ծախսը մոտավորապես 2 անգամ: Ընհանուր առմամբ նյութերի ակտիվ փոխադրումը ընդդեմ էլեկտրաքիմիական գրադիենտի պահանջում է էներգիայի հսկայական ծախս: Միայն Na/K-ական պոմպը ծախսում է օրգանիզմում առաջացող էներգիայի 1/3-ը:Հայտնի է, որ մեկ վարկյանում Na/ K պոմպը (սպիտակուցի մեկ մոլեկուլը) տեղափոխում է 150-600 Na^+-ի իոններ: Քանի որ նատրիումի արտահանումը կախված է նյութափոխանակության ժամանակ անջատված էներգիայից, ուստի դինիտրոֆենիլով նյութափոխանակային գործընթացների շրջափակման ժամանակ (ճնշվում է ԱԵՖ-ազը) նատրիումի ելքը նվազում է 100 անգամ:

Իոնային պոմպերն ուղղակիորեն մասնակցում են ՀՊ-ի առաջացմանը, քանի որ միավոր ժամանակում բջջից Na-ի արտաբերումն ավելի շատ է, քան K^+-ի ներս մտնելը (3:2 հարաբերությամբ): Դա ապահովում է բջջից դրական իոնների մշտական արտահոսք, ինչպես նաև նպաստում բացասական լիցքերի ավելցուկին բջջի ներսում: Հետևապես պոմպը *էլեկտրածին* է, այն ՀՊ-ը լրացուցիչ մեծացնում է 5-10 մՎ-ով: Եթե թաղանթի թափանցելությունը հավասարեցվի բոլոր իոնների համար, ապա թաղանթի երկու կողմերում իոնների խտությունը կհավասարվի և նման պայմաններում Na/K-ական պոմպի շնորհիվ ՀՊ-ը կկազմի ընդամենը 5-10մՎ:

Այսպիսով, ՀՊ-ի առաջացումը և պահպանումը պայմանավորված է թաղանթի ընտրողական թափանցելիությամբ և Na/K պոմպի աշխատանքով: ՀՊ-ի բնականոն մեծությունն անհրաժեշտ է բջջի դրդելիության գործնթացի զարգացման համար:

3.3. Գործողության պոտենցիալ

3.3.1. Գործողության պոտենցիալի բնութագիրը

Դրդման գործնթացների հիմքում ընկած է ԳՊ-ի ծագումը: ԳՊ-ը էլեկտրաֆիզիոլոգիական գործնթաց է, որն արտահայտվում է թաղանթային հանգստի պոտենցիալի կարճատ§ տատանումով՝ արագ թեքում դեպի դրական ուղղություն § վերադարձ ելակետային վիճակին:

Բնական պայմաններում նյարդաթելերում ԳՊ-ը ծագում է ընկալիչների գրգռումից կամ նյարդաբջիջների դրդումից: Ծագելով դրդման տեղում ԳՊ-ը տարածվում է նյարդային § մկանային թելերի թաղանթով առանց մարելու § ապահովում ազդակների հաղորդումը նյարդաբջիջների, նյարդային կենտրոնների § աշխատող օրգանների միջ§, իսկ մկաններում ապահովում է էլեկտրամեխանիկական կապի զուգակցումը:

ԳՊ-ի գծապատկերը ներկայացված է նկ. , որում տարբերում են հետ§յալ փուլերը.

1. *նախապոտենցիալ կամ նախատեպ*՝ թաղանթի դանդաղ, սկզբնական մասնակի ապաբ§եռացման գործընթաց մինչ§ ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակի (տեղային դրդում, տեղային պատասխան);
2. *գագաթային պոտենցիալ կամ սեպ,* որը կազմված է վերընթաց (թաղանթի ապաբ§եռացում՝ ԹՊ-ի փոքրացում մինչ§ զերո § թաղանթի լիցքի շրջում հակառակ նշանի) § վարընթաց մասերից (թաղանթի վերաբ§եռացում՝ թաղանթի ելակետային բ§եռացման վերականգնում);
3. *հետքային բացասական պոտենցիալ*՝ ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակից մինչ§ թաղանթի ելակետային բ§եռացման մակարդակը (*հետքային մասնակի ապաբ§եռացում):*
4. *հետքային դրական պոտենցիալ*՝ ԹՊ-ի մեծացում § աստիճանական վերադարձ իր ելակետային մեծությանը (*հետքային մասնակի գերբ§եռացում):*

ԳՊ-ի մեծությունը տատանվում է 80-130մՎ-ի սահմաններում, իսկ սեպի տ§ողությունը նյարդային թելիկում կազմում է 0.5-1մվրկ, կմախքային մկանաթելում մինչ§ 10 մվրկ, իսկ սրտամկանում 300-400 մվրկ:

3.3.2. Գործողության պոտենցիալի առաջացման մեխանիզմը

Ժամանակակից թաղանթային տեսության հեղինակները փորձնականորեն ցույց են տվել, որ ԳՊ-ը ծագում է միայն այն դեպքում, երբ գրգռիչը նվազեցնում է ԹՊ-ը մինչ§ որոշակի մակարդակ (յուրաքանչյուր բջջի համար այդ մակարդակը տարբեր է): Քանի որ ԹՊ-ի փոքրացումը ընդունված է անվանել ապաբ§եռացում, ապա այդ մակարդակը ստացել է *ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակ* (ԱԿՄ) անվանումը, որը սովորաբար կազմում է -50 մՎ: Կրիտիկական մակարդակին հասնելիս տեղի է ունենում թաղանթի թափանցելիության թռիչքաձ§ մեծացում Na^+ իոնների համար, որն էլ պատճառ է հանդիսանում ԳՊ-ի ծագմանը: Գրգռիչի այն նվազագույն ուժգնությունը, որը ընդունակ է փոքրացնել ԹՊ-ի մեծությունը իր

ելակետային մակարդակից (E_o) մինչ§ կրիտիկականի ($E_{կր}$) կոչվում է *գրգռման շեմք,* իսկ պոտենցիալի այն նվազագույն մեծությունը, որով պետք է փոքրացնել ԹՊ-ը, որպեսզի առաջանա դրդում (ԳՊ) կոչվում է *շեմքային պոտենցիալ(ΔV)*:

$$\Delta V = E_o - E_կ$$

Այդպիսի շեմքային պոտենցիալի մակարդակում թաղանթի լիցքը դառնում է անկայուն: Դա բերում է ներբջջային մեխանիզմի թողարկման, որն առաջացնում է ԳՊ: Հետ§ապես ԳՊ-ը ծագում է ի պատասխան շեմքային կամ վերշեմքային ուժի գրգռիչի ներգործության, այսինքն ենթարկվում է *«ամեն ինչ կամ ոչինչ»* օրենքին, մինչդեռ ենթաշեմքային գրգիռը ընդունակ է առաջացնել միայն տեղային պոտենցիալ, որը ենթարկվում է ուժային օրենքին:

ԳՊ-ի զարգացման գործնթացն առաջացնում է բջջաթաղանթի թափանցելիության փուլային փոփոխություններ, որոնք ապահովում են Na^+-ի արագ մուտքը բջջի մեջ § K^+-ի արտահոսքը բջջից: Դիտարկենք ԳՊ-ի առաջացման փուլերը:

1.**Նախապոտենցիալի կամ նախասեպի փուլ:** Բջջի վրա ապաբ§եռացնող գրգռիչով (միջնորդանյութ, էլեկտրական հոսանք) ազդելիս բջջաթաղանթի սկզբնական մասնակի ապաբ§եռացումը տեղի է ունենում առանց նրա իոնների հանդեպ թափանցելիության փոփոխությամբ: Ուստի, չնայած շարժիչ ուժի առկայությանը (խտության § էլեկտրական գրադիենտներ), Na^+-ի մուտքը բջջի մեջ արագ պոտենցիալզգայուն Na-ական անցուղիներով բացակայում է: Մինչդեռ Na^+-ի մուտքը բջջի մեջ ապահովող կարևոր պայմաններից մեկը համարվում է բջջաթաղանթի թափանցելիության մեծացումը, որը որոշվում է Na-ական անցուղիների դարպասային մեխանիզմի վիճակով: Որոշ բջիջներում, օրինակ կարդիոմիոցիտներում, հարթ մկանաթելերում ԳՊ-ի ծագման մեխանիզմում կարևոր դեր են խաղում Ca^{2+} կառավարող անցուղիները:

Na-ական անցուղին կազմված է բուն անցուղուց (փոխադրական մասից) § դարպասային մեխանիզմից, որը կառավարվում է թաղանթի էլեկտրական դաշտով: Na-ական անցուղիների դարպասային մեխանիզմը տեղադրված է բջջաթաղանթի արտաքին § ներքին կողմերում, իսկ K-ական անցուղիների դարպասային մեխանիզմը՝ ներքին կողմում: Na-ական անցուղիներում կան արագ ակտիվացվող **m**-դարպասներ բջջաթաղանթի դրսային կողմից § դանդաղ ապաակտիվացնող, **h**-դարպասներ՝ ներսային կողմից: Հանգիստ պայմաններում **m**-դարպասները փակ են, իսկ **h**-դարպասները (մոտավորապես 80%) բաց են (նկ.), փակ են նաև K-ական ակտիվացնող **m**-դարպասները (նկ.) K^+-ի համար ապաակտիվացնող **h**-դարպասները բացակայում են:

2. **Գագաթային պոտենցիալի կամ սեպի փուլ:** Երբ մասնակի ապաբ§եռացումը հասնում է շեմքային մեծության 50%-ին, ապա սկսում են բացվել պոտենցիալազգայուն Na-ական անցուղիների **m**-դարպասները, որն առաջ է բերում ԹՊ-ի փոքրացում մինչև ԱԿՄ-ի: Հասնելով սահմանային մակարդակին, բջջաթաղանթի հետագա ապաբ§եռացումը ընթանում է չվերահսկվող ռեակցիայի ձևով: Բացվում են մեծ թվով պոտենցիալզգայուն Na-ական անցուղիներ § թաղանթի թափանցելիությունը այդ իոնների նկատմամբ 500 անգամ մեծանում է (20 անգամ գերազանցելով K^+-ի թափանցելիությանը): Na^+-ի ներթափանցման § անիոնների հետ դրանց փոխազդեցության արդյունքում թաղանթի պոտենցիալների տարբերությունը շարունակում է փոքրանալ: Մեկ բաց

անցուղիով մեկ մվրկ-ում անցնում են մինչ§ 6000 իոններ: Որքան շատ է փոքրանում ԹՊ-ի մեծությունը, այնքան շատ է մեծանում թաղանթի թափանցելիությունը Na^+-ի հանդեպ § բնականաբար նորանոր **m-**դարպասներ են բացվում, որի հետ§անքով Na^+-ի հոսքը դեպի բջիջ կրում է ինքնաուժեղացնող՝ վերականգնողական գործընթացի բնույթ: Վերականգնողական հատկությունը խիստ կար§որ է նյարդաբջջի հիմնական ֆունկցիայի պահպանման համար, հատկապես ազդակները մեծ հեռավորության վրա հաղորդելու համար: Եթե նյարդաբջիջը չկարողանար ինքնուրույն պահպանել ազդակի կայուն մեծությունը (տատանասահմանը), ապա նեյրոնի ելուստներով հաղորդվելիս այն կարող էր փոխվել, մարել § հաղորդման ճշգրտությունը կարող էր նվազել: Սակայն դա չի նշանակում, որ նեյրոնի ԳՊ-ի տատանասահմանը գործառական բոլոր վիճակներում մնում է կայուն: Խոսքը վերաբերվում է նյարդային ազդակի առաջացմանը նեյրոնի ՀՊ-ի բնական մեծության պայմաններում: Արհեստականորեն կարելի է լայն սահմաններում ծ§ափոխել ԳՊ-ի տատանասահմանը, եթե տեղաշարժվի ՀՊ-ի ելակետային մակարդակը: Օրինակ, եթե ՀՊ-ի ելակետային մակարդակը շատ ուժեղ իջեցվի, ապա ԳՊ-ը §ս կփոքրանա § վերջիվերջո կարող է ձեռք բերել թերզարգացած ծ§: ԳՊ-ի ճնշման այս մեխանիզմը ուսումնասիրել է Բ.Ֆ. Վերիգոն § կոչվում է *կատոդային ընկճում (դեպրեսիա),* որն արտացոլում է ԳՊ-ի ծագման մեխանիզմի «ապաակտիվացումը»:

ԳՊ-ի առաջացման ժամանակ Na^+-ի ներհոսքի ինքնաուժեղացումը նպաստում է ՀՊ-ի փոքրացմանը § ի վերջո ՀՊ-ն անհետանում է § դառնում զերո: ՀՊ-ի անհետացումից հետո Na^+-ի մուտքը շարունակվում է, քանի որ **m-**դարպասները դեռ§ս բաց են, որի պատճառով դրական լիցքերի քանակը բջջում սկսում է ավելանալ § թաղանթը վերալիցքավորվում է (լիցքի արտաշրջում)՝բջջի ներքին մակերեսը լիցքավորվում է դրականապես արտաքինի համեմատությամբ 10-50մՎ-ով: Այդ ժամանակ փակվում են Na-ական անցուղիների ապաակտիվացնող **h**-դարպասները § Na^+-ի անցումը բջջի մեջ դադարում է: Միաժամանակ բացվում են K-ական պոտենցիալկախյալ անցուղիների դարպասները, որի հետ§անքով կտրուկ մեծանում է K^+ իոնների արտահոսքը բջջից: Այդ պահից սկսվում է բջջաթաղանթի վերաբ§եռացումը՝ ԹՊ-ի ելակետային մակարդակի վերականգնման գործընթացը:

Հարկ է նշել, որ վերաբ§եռացման ընթացքում K^+-ի իոնները դուրս են գալիս բջջից ոչ միայն կառավարվող, այլ§ չկառավարվող բաց թողնման անցուղիներով, որոնք արագացնում են ԳՊ-ի վարընթաց մասը: Եթե K-ական անցուղիները շրջափակվեն *թետրաէթիլամոնիումով*, ապա բջջաթաղանթի վերաբ§եռացումը զգալիորեն կդանդաղի, քանի որ K^+-ը դուրս կգա բջջից միայն դանդաղ չկառավարվող անցուղիներով (իոնների բաց թողնման անցուղիներ): Na-ական անցուղիները կարելի է շրջափակել *թետրադոտոքսինով,* որի արդյունքում ԳՊ չի առաջանա կամ ապաշրջափակել սպիտակուցներ ճեղքող պրոնազ ֆերմենտի հաջորդաբար նե-րարկումով:

Այսպիսով, ԳՊ-ի գագաթային փուլի վերընթաց կորը պայմանավորված է Na^+-ի ներհոսքով դեպի բջիջ, իսկ վարընթաց կորը՝ K^+-ի արտահոսքով բջջից:

Որոշ բջիջներում վերաբ§եռացման ընթացքում միշտ չէ, որ տեղի է ունենում թաղանթի ելակետային բ§եռացման վերականգնում: Որոշ դեպքերում կարող է

ծագել թաղանթի մասնակի ապաբ§եռացում կամ գերբ§եռացում: Նման փոփոխությունները ստացել են *հետքային պոտենցիալներ* անվանումը:

Առաջին անգամ հետքային պոտենցիալները գրանցվել են Դ.Ս.Վորոնցովի (1926), իսկ հետագայում հանգամանորեն ուսումնասիրվել Յ.Էրլանգերի § Խ. Հասերի կողմից (1937): Հետքային պոտենցիալները կապված են վերականգնողական գործընթացների հետ, որոնք դանդաղ են զարգանում դրդման գործնթացի ավարտից հետո: Դրանք ունեն փոքր տատանասահման § ավելի մեծ տ§ողություն, քան ԳՊ-ը, ինչպես նաև§ ծագման տարբեր բնույթ:

3. **Բացասական հետքային պոտենցիալի փուլ**: Ինչպես երևում է նկար վերաբ§եռացման փուլը ըստ տ§ողության բաժանվում է երկու անհավասար մասերի: Սկզբից թաղանթի վերաբ§եռացումը ընթանում է արագ, իսկ այնուհետև§ խիստ դանդաղում § կանգ է առնում: Այդ պահին է համապատասխանում բացասական հետքային պոտենցիալի սկիզբը: Բջջաթաղանթը կարճ ժամանակի ընթացքում մնում է մասնակի ապաբ§եռացված § մոտավորապես 15 մվրկ հետո ԹՊ-ը վերականգնվում է: Հետքային բացասական պոտենցիալը հաճախ անվանում են *հետքային ապաբ§եռացում*, որը բնորոշ է կմախքային մկանների ԳՊ-ին:

4.**Հետքային դրական պոտենցիալի փուլ**: Հետքային դրական պոտենցիալն արտահայտվում է թաղանթի բնական բ§եռացման ուժեղացմամբ՝ *գերբ§եռացմամբ* § կոչվում է *թաղանթի հետքային գերբ§եռացում*: Որոշ նեյրոններում վերաբ§եռացման փուլն անմիջապես անցնում է հետքային դրական պոտենցիալի: Հետքային գերբ§եռացնող երկարատև§ պոտենցիալները հատկապես լավ են արտահայտված միելինազուրկ բարակ նյարդաթելերում: Միելինապատ նյարդաթելերում ԳՊ-ի հետքային փոփոխությունները կրում են ավելի բարդ բնույթ. հետքային ապաբ§եռացումը փոխարինվում է հետքային գերբ§եռացմամբ, այնուհետև§ երբեմն զարգանում է նոր ապաբ§եռացում § միայն դրանից հետո տեղի է ունենում ՀՊ-ի լրիվ վերականգնում:

Այսպիսով, չնայած որ նյարդային ազդակը ինքնին տ§ում է մի քանի միլիվարկյան , սակայն իրենից հետո թողնում է 100 անգամ ավելի երկարատև§ հետք՝ թաղանթի ապա - կամ գերբ§եռացման տեսքով:

3.3.3. Դրդելիության փոփոխությունները դրդման ժամանակ

Նյարդա- կամ մկանաբջջում առաջացած ԳՊ-ն ուղեկցվում է դրդելիության բազմափուլային փոփոխություններով, որոնցից յուրաքանչյուրը համապատասխանում է ԳՊ-ի որոշակի փուլին, իսկ ԳՊ-ի փուլերը որոշվում են իոնների համար բջջաթաղանթի թափանցելիության վիճակով: Տարբերում են. 1.դրդելիության սկզբնական կարճատև§ բարձրացման փուլ; 2. անդրդելիության (ռեֆրակտերություն) շրջան, որը կազմված է բացարձակ § հարաբերական անդրդելիության փուլերից; 3. գերդրդելիության (էկզալտացիա) փուլ; 4. թերդրդելիության փուլ:

Թաղանթի ելակետային բ§եռացված վիճակին (ՀՊ) համապատասխանում է դրդելիության բնականոն մակարդակը: Նախապոտենցիալի շրջանում, երբ արդեն բջջաթաղանթը որոշակիորեն ապաբ§եռացվել է, դրդելիությունը բարձր է, որովհետև§ ԹՊ-ը մոտենում է ԱԿՄ-ին: Դրդելիության այս փուլը ստացել է *դրդելիության բարձրացման կամ առաջնային էկզալտացիայի շրջան* անվանումը:

Երբ ապաբ§եռացումը հասնում է շեմքային մեծության 50%-ին, սկսում են բացվել պոտենցիլազգայուն Na-ական անցուղիները, ուստի լրացուցիչ, անգամ ենթաշեմքային մեծության գրգիռը, կարող է ապաբ§եռացումը հասցնի մինչ§ ԱԿՄ-ին, որի ժամանակ կառաջանա ԳՊ:

Գագաթային պոտենցիալի զարգացման շրջանում տեղի է ունենում Na^+-ի իոնների ուժեղ ներհոսք բջջի մեջ, որի արդյունքում ԹՊ-ն անհետանում է § թաղանթը վերալիցքավորվում է: Այդ ժամանակ բջիջը կորցնում է դրդվելու ունակությունը § պատասխանելու անգամ վերշեմքային ուժի գրգիռներին: Դրդելիության կորստի նման վիճակը ստացել է *բացարձակ անդրդելիության* (բացարձակ ռեֆրակտերության) փուլ անվանումը, որը տ§ում է մինչ§ բջջաթաղանթի վերալիցքավորման ավարտը § պայմանավորված է Na-ական անցուղիների ապաակտիվացմամբ: Բացարձակ անդրդելիության փուլի տ§ողությունը համապատասխանում է ԳՊ-ի սեպին § տ§ում է 1-2 մվրկ: Սակայն որոշ բջիջներում (ԿՆՀ-ի ցանցանման գոյացության, ողնուղեղի միջանկյալ նեյրոններում, ինչպես նաև միելինապատ նյարդաթելերում) անդրդելիության փուլը փոքր է 1 մվրկ-ից, քանի որ նրանց ԳՊ-ի տ§ողությունը կազմում է 0.5-0.6մվրկ: Անդրդելիությունը թաղանթի վերականգնողական գործընթացների այն հատկությունն է, որը ստեղծում է ԳՊ § ըստ երկայթին շատ մոտ է կատոդային ապաակտիվացման մեխանիզմին:

Թաղանթի վերալիցքավորման ավարտից հետո նրա դրդելիությունն աստիճանաբար վերականգնվում է: Ուստի որոշ ժամանակահատվածից հետո ապաբ§եռացնող հոսանքի գործադրումը կառաջացնի ԳՊ, որը կլինի մասնակի ապաակտիվացված § նրա տատանասահմանը կլինի առաջին պոտենցիալի տատանասահմանից փոքր (ոչ լրիվ): *Ոչ լրիվ պատասխանների հայտնվելու շրջանը կոչվում է հարաբերական անդրդելիության (հարաբերական ռեֆրակտերություն) փուլ* (Պ. Կ. Կոստյուկ): Այն շարունակվում է մինչ§ թաղանթի լիցքի վերականգնումը կհասնի ԱԿՄ-ին: Քանի որ այդ ժամանակ ԹՊ-ը դեռ§ չի վերականգնվել, ուստի բջջի դրդելիությունը ցածր է § նոր դրդում կարող է ծագել միայն վերշեմքային ուժի գրգռիչի ազդեցությունից: Հարաբերական անդրդելիության փուլում դրդելիության նվազումը կապված է Na-ական անցուղիների մասնակի ապաակտիվացման § կալիումական անցուղիների ակտիվացման հետ:

Հետքային բացասական պոտենցիալի շրջանին համապատասխանում է դրդելիության բարձր մակարդակը՝ *գերդրդելիության կամ երկրորդային էկզալտացիայի փուլը:* Քանի որ ԹՊ-ն այս փուլում հանգստի վիճակի (ելակետային բ§եռացում) համեմատությամբ մոտ է ԱԿՄ-ին, ուստի գրգռման շեմքը ցածր է § նոր հերթական ԳՊ կարելի է առաջացնել թույլ՝ ենթաշեմքային գրգիռներով: Այս փուլի առաջացման մեխանիզմն անբավարար է ուսումնասիրված, ուստի ենթադրում են, որ պատճառներից մեկը K^+ իոնների արտահոսքի դանդաղումն է, ինչպես նաև Na^+-ի իոնների համար թաղանթի թափանցելիության կարճատև բարձրացումը:

Հետքային դրական պոտենցիալի զարգացման ընթացքում բջջի դրդելիությունը ցածր է: Դա *թերդրդելիության կամ երկրորդային անդրդելիության փուլն է,* որի ընթացքում ԹՊ-ը մեծանում է (թաղանթի գերբ§եռացման վիճակ), հեռանալով ԱԿՄ-ից, ուստի գրգռման շեմքը մեծանում է § նոր դրդում առաջացնելու համար անհրաժեշտ է մեծ ուժի վերշեմքային գրգիռներ տալ, քանի

որ K^+-ի ուժեղ արտահոսքը բջջից արգելակում է թաղանթի ապաբ§եռացումը: Բացահայտված է, որ թաղանթի հետքային գերբ§եռացումը կարող է ծագել ոչ միայն K^+-ի ուժեղ § երկարատ§ ելքով, այլ§ Cl^- իոնների մուտքով բջջի մեջ § հավանաբար Na/K-ական պոմպի ուժեղացած աշխատանքի հետ§անքով:

3.4. Շարժունություն

Բնական պայմաններում նյարդաթելերով անցնում են ոչ թե մեկական, այլ պոտենցիալների ռիթմիկ համազարկ: Զգացող նյարդային վերջույթներում՝ ընկալիչներում, որոնք տեղադրված են մաշկում, մկաններում կարճատ§ գրգռման դեպքում ծագում § զգայական նյարդերով տարածվում են ազդակների ռիթմիկ պարպումներ: Նույն ձ§ով ԿՆՀ-ից արտատար նյարդերով դեպի ծայրամաս՝ գործարկող օրգաններին հաղորդվում է ազդակների հոսք: Դրդվող հյուսվածքներում ազդակների պարպումների հաճախությունը տատանվում է լայն սահմաններում, կախված գրգռիչի ուժից, հյուսվածքի վիճակից § առանձին դրդումների արագությունից:

Նյարդա- կամ մկանաբջիջի անդրդելիության շրջանում բնականաբար սահմանափակվում է ռիթմիկ ազդակներ վերարտադրելու հնարավորությունը: Դա բերում է դրդման սահմանային թույլատրելի հաճախությանը, որը բջիջը կարող է բաց թողնել առանց փոփոխության: Եթե գրգռման հաճախությունը գերազանցում է այդ հաճախությանը, ապա հաջորդ ազդակները կընկնեն նախորդ ազդակների անդրդելիության շրջանում, ուստի տեղի կունենա հաճախության փոխարկում: Ակնհայտ է, որ որքան երկար է անդրդելիության շրջանը, այնքան փոքր կլինի սահմանային հաճախությունը:

Բջջի կողմից բաց թողնվող ազդակների սահմանային հաճախության վերարտադրման համար Ն.Ե.Վվեդենսկին առաջարկել է ***շարժունություն*** (լաբիլություն) կամ ***գործառական ճկունություն*** հասկացությունը: Հյուսվածքի շարժունութունը կախված է ԳՊ-ի տ§ողությունից: Դա նշանակում է, որ ԳՊ-ը, ինչպես § լաբիլությունը որոշվում են իոնների տեղաբաշխման արագությամբ դեպի բջիջ § բջջից դուրս, որն իր հերթին կախված է բջջաթաղանթի թափանցելիության փոփոխությունից: Շարժունության չափանիշը ըստ Ն.Ե. Վվեդենսկու համարվում է ԳՊ-ի այն ամենամեծ թիվը, որը դրդունակ հյուսվածքը ընդունակ է վերարտադրել մեկ վայրկյանում իր վրա ընկած գրգիռներին համապատասխան: Այն հակադարձ համեմատական է անդրդելության փուլի տ§ողությանը: Տարբեր հյուսվածքների շարժունությունը տարբեր է. նյարդինը կազմում է 500-1000, մկանինը՝ 200, նյարդամկանային սինապսինը՝ 100 ազդակ վայրկյանում:

Օրգանիզմի երկարատ§ անգործության § հոգնածության, ինչպես նաև § նյարդազերծման դեպքում շարժությունը նվազում է:

Պարբերական գրգիռների հաճախության աստիճանական ավելացման դեպքում հյուսվածքի շարժունությունը բարձրանում է: Այս երևույթը Ա.Ա. Ուխտոմսկին անվանել է ***ռիթմի յուրացում***: Նյարդաթելը գրգռել են վայրկյանում 460 հաճախությամբ պարբերական ազդակներով, յուրաքանչյուր ազդակ առաջացրել է ԳՊ: Ապա հաճախությունը ավելացրել են մինչև 740 ազդակ/վրկ, սկզբնական շրջանում նյարդաթելը պատասխանել է յուրաքանչյուր երկրորդ

ազդակին, այսինքն տեղի է ունեցել գրգռման ռիթմի փոխարկում: Սակայն մի քանի վայրկյան հետո նյարդաթելը սկսել է յուրացնել այդ նոր ռիթմը: Ռիթմի յուրացումը կապված է նյութափոխանակության այն գործընթացներից, որոնք ապահովում են նատրիումի իոնների դուրս մղումը բջջապլազմայից արտաքին միջավայր § վերականգնում կալիումական թափանցելության ելակետային մակարդակը: Հյուսվածքի շարժունությունը կարելի որոշել անուղղակի եղանակով՝ դրդունակ հյուսվածքների խրոնակսիայի մեծությամբ: Որքան կարճ է խրոնաքսիան, այնքան բարձր է շարժունությունը: Շարժունության որոշումը կար§որվում է սպորտի § աշխատանքի ֆիզիոլոգիայում:

3.5. Տեղային պատասխան

Փորձարարական պայմաններում եթե նեյրոնի բջջապլազմայում ներդրված մեկ էլեկտրոդով նեյրոնը գրգռվի տարբեր մեծությամբ ապաբ§եռացնող էլեկտրական հոսանքի կարճատ§ ազդակներով, իսկ մյուս էլեկտրոդով գրանցվի ՀՊ-ի փոփոխությունները, ապա կնկատվեն հետ§յալ կենսաէլեկտրական ռեակցիաները՝ *էլեկտրոտոնային պոտենցիալ, տեղային պատասխան* § *գործողության պոտենցիալ* (նկ.):

Եթե գրգռիչի ուժը չի գերազանցում շեմքային ուժի 0.5 մեծությանը, ապա թաղանթի ապաբ§եռացումը տեղի է ունենում միայն գրգռման ժամանակ: Դա պասիվ էլեկտրոտոնային ապաբ§եռացում է, որի ժամանակ զարգանում է *էլեկտրոտոնային պոտենցիալ*: Վերջինիս առաջացումը § անհետացումը տեղի է ունենում էքսպոնենցիալ կորով § որոշվում է գրգռող հոսանքի չափանիշներով ու թաղանթի հատկություններով (դիմադրությամբ § տարողությամբ): էլեկտրոտոնային պոտենցիալի առաջացման § զարգացման ժամանակ բջջաթաղանթի թափանցելիությունը իոնների համար համարյա չի փոխվում:

Եթե գրգռման ուժը մեծացվի շեմքային գրգռի 0,5-ից մինչ§ 0,9 մեծությամբ, ապա թաղանթի ապաբ§եռացումը տեղի կունենա ոչ թե ուղղագիծ, այլ S-աձ§: Ապաբ§եռացումը կշարունակվի մեծանալ նա§ գրգռի դադարից հետո, իսկ ապա դանդաղ կանհետանա: Այս գործընթացը ստացել է *տեղային պատասխան* անվանումը: Տեղային պատասխանը օժտված է հետ§յալ հատկություններով. 1.առաջանում է ենթաշեմքային գրգիռների ժամանակ; 2. չի ենթարկվում «ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքին, տեղակայվում է գրգռիչի ազդման տեղում ու ընդունակ չէ տարածվել մեծ տարածության վրա; 3. տարածվում է միայն տեղային, որի ժամանակ դրա տատանասահմանը փոքրանում է; 4.տեղային պատասխանները գումարվում են, որը նպաստում է թաղանթի ապաբ§եռացմանը: Տեղային պատասխանի զարգացման շրջանում նատրիումի իոնների հոսքը բջիջ մեծանում է, որը բարձրացնում է դրդելիությունը: Տեղային պատասխանը փորձառական երևույթ է, սակայն իր հատկություններով նման է տեղային չտարածվող դրդմանն ու դրդման հետսինապսային պոտենցիալին, որն առաջանում է միջնորդանյութի ապաբ§եռացնող ազդեցությամբ:

3.6. Դրդունակ հյուսվածքների գրգռման օրենքները

Գրգռման օրենքներն արտացոլում են գրգռիչի ազդեցության § դրդվող հյուսվածքի պատասխան ռեակցիայի միջ§ եղած որոշակի կախվածությունը: Գրգռման օրենքներին են պատկանում՝ ուժի, Գ. Բոուդիչի «ամեն ինչ կամ ոչինչ», ուժ-ժամանակ (ուժ-տ§ողության), Դյուբուա-Ռեյմոնի գրգռման (հարմարման), Պֆլյուգերի հաստատուն հոսանքի ազդեցության բ§եռային, էլեկտրոտոնի § կծկման օրենքները:

Ցանկացած ազդակ, որը կարող է բարձրացնել թաղանթի նատրիումական թափանցելիությունը համարվում է դրդվող հյուսվածքի գրգռիչ: Նյարդա- § մկանաբջիջների գրգռիչ կարող են լինել էլեկտրական հոսանքը, մեխանիկական ազդեցությունը, սառեցումը, տաքացումը, տարբեր թթուներ, հիմքեր, աղային խիտ լուծույթներ: Նշված գրգռիչներից էլեկտրական հոսանքը հատուկ տեղ է զբաղեցնում, քանի որ այն կարելի է չափավորել ըստ ուժի, տ§ողության, ուժի աճման շեշտակիության, բացի այդ այն փոքր լարվածությամբ չի վնասում կենդանի հյուսվածքը § դրա ազդեցությունն արագ § լիովին դարձելի է շեմքային ուժի կիրառման դեպքում: Բացի այդ էլեկտրական հոսանքը դրդվող հյուսվածքների համար դիտվում է որպես համապատասխան գրգռիչ, քանի որ դրդումն ուղեկցվում է էլեկտրական երևույթներով:

Կլինիկայում, լաբորատորիայում օգտագործվում են տարբեր ձ§ի էլեկտրական ազդակներ՝ ուղղանկյուն, սինուսոիդային, գծային աճող, էքսպոնենցիալ աճող, ինդուկցիոն, խտացնող (նկ.1): Որպեսզի գրգռիչը առաջացնի դրդում, այն պետք է ունենա *շեմքային ուժ, որոշակի տ§ողություն § ուժի աճման կտրուկ շեշտակիություն*:

Շեմքային ուժը գրգռիչի այն նվազագույն ուժն է, որն անհրաժեշտ է ԳՊ առաջացնելու համար: Շեմքի մեծությունը կախված է հյուսվածքի ֆիզիոլոգիական վիճակից § գրգռման եղանակից: Եթե հյուսվածքի դրդելիությունը բարձր է, ապա շեմքային ուժը փոքր կլինի: Շեմքային մեծ ուժը վկայում է հյուսվածքի ցածր դրդելիության մասին: Եթե գրգռիչի ուժը փոքր է շեմքային մեծությունից կոչվում է *ենթաշեմքային*, իսկ եթե գերազանցում է շեմքայինին՝ *վերշեմքային*:

Կիրառվում է էլեկտրական հոսանքով գրգռման երկու եղանակ. արտաբջջային § ներբջջային: *Արտաբջջային* գրգռման ժամանակ էլեկտրոդները տեղադրվում են հյուսվածքի մակերեսի վրա: Հոսանքը հյուսվածք է մտնում անոդի § դուրս գալիս կատոդի շրջանում (նկ): Այս մեթոդի թերությունը կայանում է հոսանքի զգալի ձյուղավորմամբ, ուստի հոսանքի միայն մի մասն է անցնում բջջաթաղանթով: Հետ§ապես արտաբջջային եղանակով գրգռելիս պահանջվում է ավելի մեծ ուժի հոսանք, քան իրականում անհրաժեշտ է դրդում առաջացնելու համար:

Ներբջջային՝ միկրոէլեկտրոդային գրգռման դեպքում հոսանքն ամբողջությամբ թաղանթից անցնում է բջջի մեջ, ինչն էլ թույլ է տալիս որոշել գրգռան շեմքի մեծությունը: Ներբջջային գրգռումը սովորաբար համակցում են ներբջջային այլ միկրոէլեկտրոդներով պոտենցիալների գրանցմամբ (նկ):

Ուժի օրենքը: Հայտնի է, որ ինչքան մեծ է գրգռիչի ուժը, այնքան մեծ է նա§ պատասխան ռեակցիայի մեծությունը: Ուժի օրենքին համապատասխանում է կմախքամկանի կծկումը: Նրա կծկման տատանասահմանն աստիճանաբար մեծանում է գրգռիչի ուժի մեծացմանը զուգընթաց մինչ§ առավելագույն արժեքին հասնելը: Դա պայմանավորված է նրանով, որ կմախքամկանը կազմված է բազմաթիվ մկանաթելերից, որոնք միմյանցից տարբերվում են դրդելիությամբ:

Շեմքային գրգիռներին պատասխանում են միայն բարձր դրդելությամբ օժտված մկանաթելերը: Այս դեպքում մկանային կծկման տատանասահմանը նվազագույն է: Գրգռիչի ուժի մեծացումը նպաստում է աստիճանաբար ցածր դրդելություն ունեցող մկանաթելերի ներգրավմանը, ուստի մկանի կծկման տատանասահմանը մեծանում է: Երբ կծկվում են բոլոր մկանաթելերը, գրգռիչի ուժի հետագա մեծացումը չի նպաստում կծկման տատանասահմանի մեծացմանը:

«Ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքը: Ենթաշեմքային գրգիռները չեն առաջացնում պատասխան ռեակցիա («ոչինչ»), իսկ շեմքային գրգիռների ազդեցությունն առաջացնում է առավելագույն պատասխան ռեակցիա («ամեն ինչ»): Այս օրենքով կծկվում է սրտամկանը § առանձին մկանաթելը: Սակայն «ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքը բացարձակ չէ, քանի որ չնայած ենթաշեմքային ուժի գրգռին տեսանելի պատասխան ռեակցիա չի առաջանում, սակայն հյուսվածքում տեղի է ունենում ՀՊ-ի փոփոխություն տեղային պատասխանի առաջացմամբ: Նույնիսկ արյան ներհոսքով ձգված սրտամկանը ենթարկվում է «ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքին, սակայն նրա կծկման տատանասահմանը կլինի ավելի մեծ նույն պայմաններում ձգված սրտամկանի համեմատությամբ: Դրա համար էլ այս օրենքը հաճախ անվանում են «ամեն ինչ կամ ոչինչ» *կանոն*, քանի որ այն գործում է որոշակի պայմաններում:

Ուժ-ժամանակ օրենքը: Հաստատուն հոսանքի գրգռիչ ազդեցությունը կախված է ոչ միայն դրա մեծությունից, այլ§ այն ժամանակից, որի ընթացքում հոսանքն ազդում է: Ինչքան մեծ է հոսանքը, այնքան քիչ ժամանակ է պետք նրա ազդեցության համար, որպեսզի գրգռվող հյուսվածքը դրդվի:

Ուժ-ժամանակ կախվածությունը ունի հիպերբոլային բնույթ: Նվազագույն մեծությունից փոքր հոսանքը դրդում չի առաջացնում, ինչքան էլ երկար ազդի, իսկ կարճատ§ ազդակները օժտված են գրգռող փոքր ընդունակությամբ: Նման կախվածության պատճառը *թաղանթային տարողությունն է*: Խիստ «կարճատ§» հոսանքները չեն հասցնում պարպել այդ տարողությունը մինչ§ ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակը:

Այն նվազագույն ժամանակը, որի ընթացքում էլեկտրական հոսանքը պետք է ազդի հյուսվածքի վրա, որպեսզի առաջացնի տարածված դրդում (ԳՊ) հակադարձ կախվածության մեջ է գտնվում հոսանքի ուժից կամ լարվածությունից:

Եթե աբսցիսների առանցքի վրա նշենք էլեկտրական հոսանքի ազդեցության նվազագույն ժամանակը մվրկ-ով, իսկ օրդինատների առանցքի վրա հոսանքի ուժը կամ լարվածությունը վոլտերով, ապա կստանանք ուժ-ժամանակի կորը (Լ. Հոորվեգի, Գ. Վեյսի, Լ. Լապիկի կոր): Նկ.

Դիտարկելով այդ կորը անհրաժեշտ է նշել, որ որոշ նվազագույն ուժից ցածր հոսանքը կամ լարվածությունը դրդում չի առաջացնի որքան էլ տ§ական ազդի: Հոսանքի ամենափոքր ուժը, որն ընդունակ է առաջացնել դրդում Լ. Լապիկն անվանել է *ռեոբազա* (ՕԱ օրդինատ): Այն ժամանակամիջոցը, որի ընթացքում մեկ ռեոբազային հավասար հոսանքի ազդեցությունը կառաջացնի ԳՊ, կոչվում է *օգտակար* կամ *շեմքային ժամանակ* (ՕՇ - հատված): Ժամանակը «օգտակար» է այն առումով, որ հոսանքի ազդեցության հետագա մեծացումը նշանակություն չունի (անօգտակար է) ԳՊ առաջացնելու համար: Կորագծից երևում է, որ եթե օգտագործվի ռեոբազայից փոքր ուժի գրգռիչ, ապա դրդում չի ծագի, եթե անգամ նրա ազդեցության ժամանակն անսահման լինի, քանի որ ուժ-ժամանակի կորը

զուգահեռ կլինի աբսցիսների առանցքին: Հոսանքի ուժեղացումը կրճատում է գրգռման նվազագույն ժամանակը, բայց որոշակի սահմաններում:

Շատ կարճատ§ գրգիռների ազդեցության դեպքում, որքան էլ դրանք ուժեղ լինեն, դրդում չի ծագի, քանի որ ուժ-ժամանակի կորը զուգահեռ կլինի օրդինատների առանցքին: Ուժ-ժամանակի կորագիծն ունի հավասարակողմ հիպերբոլայի ձ§ § կարող է ներկայացվել հետ§յալ փորձնական բանաձ§ով՝ i=a/t+b, որտեղ i-ն հոսանքի ուժն է, t-ն ազդեցության տ§ողությունը, իսկ a § b հյուսվածքի հատկություններով պայմանավորված հաստատուններն են:

Օգտակար ժամանակի որոշումը գործնականորեն դժվար է, քանի որ ռեոբազայի մեծությունը ենթարկվում է որոշ տատանումների, որոնք արտահայտում են թաղանթի գործառական վիճակը հանգիստ ժամանակ: Այդ պատճառով Լ. Լապիկն (1909) առաջարկեց չափել ժամանակի նոր մեծություն, որն անվանեց *խրոնաքսիա (OF):* Դա այն նվազագույն ժամանակն է, որի ընթացքում կրկնակի ռեոբազային համարժեք հոսանքը (OD) պետք է ազդի հյուսվածքի վրա, որպեսզի առաջացնի դրդում: Նկարից եր§ում է, որ E կետը գտնվում է կորագծի ամենաթեք մասում, ուստի այն կարելի է ավելի հեշտ որոշել: *Օգտակար ժամանակը* § խրոնաքսիան բնութագրում են գրգռիչի ազդեցության ժամանակ դրդման ծագման արագությունը:

Փորձերը ցույց են տվել, որ ուժ-ժամանակի կորը տարբեր հյուսվածքների համար ունի նույն ձ§ը, տարբերությունը միայն քանակական է (ողնաշարավորների նյարդերում § մկաններում խրոնաքսիան չափվում է վայրկյանի 1000-րդ § 10.000-րդ մասերով, իսկ գորտի ստամոքսի մկանաթելերում՝ վայրկյանի 100-րդ մասերով):

Դրա համար բարձր հաճախությամբ փոփոխական հոսանքը (>10կՀց) օրգանիզմի համար վտանգ չի ներկայացնում: Այն շատ կարճատ§ ազդեցության դեպքում առաջացնում է ջերմային արդյունք, որն էլ կլինիկական պրակտիկայում օգտագործվում է ախտաբանական տարբեր գործընթացների դեպքում: 0.5-1կՀց հաճախության հոսանքը կիրառվում է բուժական նպատակներով, հիմնականում հյուսվածքների տաքացման համար: Ցածր հաճախության փոփոխական սինուսոիդային հոսանքը (50 Հց) խթանում է դրդվող հյուսվածքները, իսկ դրանից մեծ հաճախության հոսանքը վտանգավոր է կյանքի համար, քանի որ կարող է առաջացնել սրտի *թելախաղ (ֆիբրիլացիա):*

Խրոնաքսիան որոշում են խրոնաքսաչափով: Այն որոշելով նյարդաախտաբանը կարող է պարզել վնասված նյարդաթելի առկայությունը: Եթե մկանին տրվում է հոսանք, ապա այն անցնում է նյարդաթելով, որի խրոնաքսիան § գրգռման շեմքը մկանաթելի համեմատ փոքր է, ուստի դրդումը նախ ծագում է նյարդաթելում § ապա հաղորդվում մկանաթելին: Հետ§աբար մկանի խրոնաքսիան որոշելիս չափվում է նրան նյարդավորող թելի խրոնաքսիան: Եթե նյարդը վնասված լինի կամ ողնուղեղում նեյրոնը մահացած լինի, ապա նյարդաթելերը կկազմափոխվեն, ուստի մկանին տրված գրգռիչով կորոշվի մկանաթելի խրոնաքսիան, որն ավելի մեծ տ§ողություն կունենա:

Դյուբուա-Ռեյմոնի գրգռման օրենքը (**ակոմոդացիա**)**:** Հաստատուն հոսանքի խթանող ազդեցությունը կախված է ոչ միայն հոսանքի ուժի բացարձակ մեծությունից, այլ§ ժամանակի ընթացքում հոսանքի կտրուկ աճման արագությունից: Այսպես, գրգռման շեմքը կունենա ամենափոքր մեծություն, երբ հոսանքը տրվի ուղանկյուն ձ§ի զարկով, որը բնութագրվում է ուժի առավելագույն

արագ աճմամբ: Եթե օգտագործվի գծային կամ էքսպոնենցիալ աճող ծ§ի էլեկտրական հոսանք, ապա շեմքը կմեծանա առավել արագ, որքան դանդաղ է աճում հոսանքի ուժը: Ի վերջո դրդում կարող է չառաջանա որքան էլ մեծացվի հոսանքի ուժը: Այս գործընթացը հասցնում է հյուսվածքի հարմարման: Դա պայմանավորված է նրանով, որ գրգռիչի ուժի դանդաղ աճման ընթացքում զարգանում են ակտիվ փոփոխություններ, որոնք բարձրացնում են շեմքերը § խոչընդոտում դրդման առաջացմանը:

Հարմարումը հյուսվածքի դրդելիության § ԳՊ-ի տատանասահմանի նվազումն է ընդհուպ մինչ§ դրա բացակայությունը գրգռիչի դանդաղ աճման ժամանակ: Հարմարումը պայմանավորված է նրանով, որ դանդաղ սահուն աճող գրգռիչի ազդեցության ժամանակ բջջաթաղանթում մեծանում է ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակը: Գրգռիչի ուժի աճի արագության դանդաղման ժամանակ մինչ§ նվազագույն մեծության ԳՊ չի առաջանա, քանի որ թաղանթի ապաբ§եռացումը հանդիսանում է թողարկող խթան երկու գործընթացների զարգացման համար. *արագ,* որը նպաստում է Na^+-ի թափանցելիության մեծացմանը § դրանով իսկ պայմանավորում ԳՊ-ի առաջացումը; § *դանդաղ,* որը հասցնում է նատրիումական թափանցելիության ապաակտիվացմանը § ԳՊ-ի դադարին: Ազդակի արագ աճի դեպքում նատրիումական թափանցելիության մեծացումը հասցնում է հասնել նշանակալի մեծության, քան վրա կհասնի նատրիումական թափանցելիության ապաակտիվացումը: Հոսանքի դանդաղ աճի դեպքում առաջին պլան են մղվում ապաակտիվացման գործընթացները, որոնք նպաստում են ԳՊ-ի ծագման շեմքի բարձրացմանը: Բջիջը կորցնում է իր դրդելիությունը, եթե փակվում են ապաակտիվացնող դարպասների 50%-ը:

Հարմարման առաջացման արագությունը տարբեր հյուսվածքներում տարբեր է § կախված է իոնային անցուղիների ակտիվացման § ապաակտիվացման աստիճանից: Ուստի հարմարումը բնութագրում է ոչ թե հյուսվածքի դրդելիությունը, այլ նրա դրդունակության փոփոխությունը գրգռիչի ուժի սահուն մեծացման ժամանակ: Ինչքան բարձր է հարմարման արագությունը, այնքան ավելի արագ պետք է աճի խթանիչը, որպեսզի չկորցնի իր դրդող ազդեցությունը:

Առավել մեծ է շարժիչ նյարդաթելերի § առավել ցածր սրտամկանի, ստամոքսի § աղիքի հարթ մկանների հարմարման ընդունակությունը:

Դրդվող հյուսվածքներում հարմարումը զարգանում է ոչ միայն էլեկտրական հոսանքով գրգռելիս, այլ§ մեխանիկական, ջերմային § այլ գրգռիչներ օգտագործելիս: Օրինակ, նյարդաթելին արագ հարված հասցնելիս առաջանում է դրդում, իսկ դանդաղ սեղմելիս դրդում չի առաջանում:

3.7. Հաստատուն հոսանքի ազդեցությունը դրդվող հյուսվածքների վրա

Պֆլյուգերը (1859) ուսումնասիրելով նյարդերի § մկանների վրա հաստատուն հոսանքի ազդեցությունը բացահայտեց մի շարք փաստեր, որոնք ծ§ակերպեց երեք օրենքների ծ§ով. 1. *գրգռման բ§եռային օրենք*; 2. *էլեկտրոտոնի օրենք*; 3. *կծկման օրենք*:

Գրգռման բ§եռային օրենք: էլեկտրական հաստատուն հոսանքը դրդվող հյուսվածքների վրա ունի բ§եռային ազդեցություն: Դեռ§ս 19-րդ դարում հաստատվել էր, որ հաստատուն հոսանքի ազդեցության ժամանակ դրդումը նյարդա- կամ մկանաթելերում առաջանում է միայն շղթան փակելիս կամ բացելիս:

Պֆլյուգերը ցույց է տվել որ շղթան փակելիս դրդումն առաջանում է հաստատուն հոսանքի բ§եռի՝ կատոդի տակ, իսկ շղթան բացելիս՝ անոդի տակ, ընդ որում երկրորդ դեպքում պահանջվում է օգտագործել ավելի ուժեղ հոսանք: Պֆլյուգերը դա ապացուցեց հետ§յալ փորձով: Նա վնասում էր նյարդի հատվածը մի էլեկտրոդի տակ, իսկ մյուս էլեկտրոդը տեղադրում անվնաս հատվածի վրա: Եթե անվնաս հատվածի հետ հպվում է կատոդը, ապա դրդում առաջանում է շղթան փակելիս (նկ. ա): Եթե կատոդը տեղադրվում էր վնասված հատվածի վրա, իսկ անոդը՝ չվնասված, ապա դրդումը առաջանում էր միայն շղթան բացելիս (նկ. բ):

Դրդման առաջացման մասին Պֆլյուգերը դատում էր անուղակիորեն՝ գրգռվող նյարդով նյարդավորվող մկանի կծկման միջոցով: Հետագայում այս երե§ույթները, որոնք ընդհանրացվեցին որպես *գրգռման բ§եռային օրենք*, հաստատվեցին նա§ ուղղակի մեթոդով՝ ԳՊ-ի գրանցմամբ:

էլեկտրական հաստատուն հոսանքի բ§եռային ազդեցության մեխանիզմի ուսումնասիրման համար ներկայումս ներբջջային միկրոէլեկտրոդներով գրգռում են նյարդա- § մկանաթելերը ու գրանցում էլեկտրական պոտենցիալները: Բացահայտվել է, որ ԳՊ-ն առաջանում է միայն այն դեպքում, եթե կատոդը հպվում է թաղանթի արտաքին մակերեսին, իսկ անոդը գտնվում է բջջի ներսում: Բ§եռների հակառակ դասավորության դեպքում (անոդը դրսում, իսկ կատոդը ներսում) հոսանք միացնելիս դրդում չի առաջանում, որքան էլ հոսանքը ուժեղ լինի:

Հաստատուն հոսանքի հետ աշխատելիս օգտագործվում է *Դյուբուա-Ռեյմոնի չբ§եռացնող էլեկտրոդներ*, քանի որ նույնիսկ պոտենցիալների ոչ մեծ հաստատուն տարբերության դեպքում մետաղական էլեկտրոդների օգտագործումը էլեկտրոլիտ-մետաղ սահմանում կբերի բ§եռացման: Դրանից խուսափելու համար օգտագործում են էլեկտրոդներ որոնք կազմված են մետաղից § դրա աղից (Ag-AgCl կամ Zn-$ZnSO_4$):

էլեկտրոտոնի օրենք: Հետագայում Պֆլյուգերը բացահայտեց որ հաստատուն հոսանքի ազդեցության տակ ոչ միայն առաջանում է դրդում, այլ§ տեղի են ունենում նյարդի դրդելիության փոփոխություններ: Նյարդի դրդելիությունը ուսումնասիրելու համար հաստատուն հոսանքի էլեկտրոդներից բացի նյարդի վրա տեղադրվում են ստուգիչ /թեստավորող/ էլեկտրոդներ, որոնց միջոցով հաղորդվում է փոփոխական հոսանք § որոշվում գրգռման շեմքերը: Հաստատուն հոսանք անցնելիս կատոդի տակ գրգռման շեմքերը փոքրանում են, քանի որ տեղի է ունենում դրդելիության բարձրացում: Պֆլյուգերը դա անվանեց *«կատէլեկտրոտոն»:* Մինչդեռ անոդի տակ շեմքերը բարձրանում են՝ տեղի է ունենում դրդելիության նվազում՝ *«անէլեկտրոտոն»:* Նշված փոփոխությունները ստացան *դրդելիության էլեկտրոտոնային փոփոխություններ* անվանումը: Կատէլեկտրոտոնային § անէլեկտրոտոնային փոփոխություններն առաջանում են ոչ միայն հաստատուն հոսանքի էլեկտրոդների տակ, այլ§ բ§եռներից որոշ հեռավորության վրա, սակայն փոփոխությունների մեծությունը կատոդից կամ անոդից հեռանալիս աստիճանաբար նվազում է § ընթանում է մարելով: Ավելի ուշ՝ 1883թ. Թ. Ֆ.

Վերիգոն բացահայտեց, որ կատոդի տակ դրդելիության բարձրացումը որոշ ժամանակից հետո ուղեկցվում է դրդելիության անկմամբ: Ընդ որում որքան ուժեղ է հաստատուն հոսանքի ազդեցությունը, այնքան այդ գործընթացն ավելի արագ է տեղի ունենում: Թ.Ֆ.Վերիգոն այս երևույթը անվանեց *«կատոդային ընկճում»* /կատոդային դեպրեսիա/:

Համաձայն թաղանթային տեսության ԳՊ-ը /դրդում/ զարգանում է միայն այն դեպքում, երբ գրգռիչը նվազեցնում է ԹՊ-ը իր ելակետային մակարդակից մինչև ապաբևեռացման կրիտիկական մակարդակ: Այստեղից հետևում է որ գրգռող ազդեցությամբ պետք է օժտված լինի կատոդը, քանի որ միայն բացասական բևեռը հպվելով բջջաթաղանթի դրական լիցքավորված արտաքին մակերեսին նվազեցնում է ԹՊ-ը (պասիվ ապաբևեռացում)՝ այսինքն ՀՊ-ի մակարդակը (E_0) մոտենում է կրիտիկական մակարդակի ($E_{կր}$) (նկ.), որի արդյունքում ապաբևեռացման շեմքը ΔV փոքրանում է:($\Delta V_1<\Delta V$): Այդ պատճառով ենթաշեմքային ուժի թեստավորող հոսանքը այդ հատվածում կառաջացնի դրդում: Գրգռման շեմքի փոքրացումը վկայում է դրդելիության բարձրացման մասին /կատէլեկտրոտոն/: Անոդի շրջանում թաղանթի արտաքին մակերեսին տեղի է ունենում հակառակը՝ դրական լիցքերի կուտակում՝ գերբևեռացում, և E_0-ն հեռանում է $E_{կր}$-ից (նկ.): Ուստի որպեսզի նյարդաթելը դրդվի պետք է օգտագործել թեստավորող հոսանքի վերշեմքային ուժ, որը դրդելիության փոքրացման ցուցանիշ է (անէլեկտրոտոն): Այսպիսով, հաստատուն հոսանքի *կարճատև* ազդեցության դեպքում ապաբևեռացման կրիտիկական մակարդակը չի փոխվում: Կատէլեկտրոտոնը կապված է պասիվ ապաբևեռացման և դրդելիության բարձրացման, իսկ անէլեկտրոտոնը՝ պասիվ գերբևեռացման և դրդելիության նվազման հետ: Այս երևույթը կոչվում է *ֆիզիկական էլեկտրոտոն* և կապված է Na^+ և K^+ իոնների համար թաղանթի թափանցելիության փոփոխությունների հետ: Ֆիզիկական էլեկտրոտոնը բացատրվում է նյարդաթելի և մկանաթելի կաբելային հատկություններով, որը պասիվ գործընթաց է, որոշվում է արտաքին հոսանքով և հանգստի վիճակում գտնվող թաղանթի հատկություններով:

Հաստատուն հոսանքի *երկարատև* ազդեցության դեպքում ֆիզիկական այս գործընթացներին զուգահեռ զարգանում են նյութափոխանակության փոփոխություններ, ինչն էլ փոխում է հյուսվածքի ֆիզիոլոգիական հատկությունները որը կոչվում է *ֆիզիոլոգիական էլեկտրոտոն*: Դրա էությունը կայանում է նրանում, որ հաստատուն հոսանքի կատոդի տակ ապաբևեռացման կրիտիկական մակարդակը ունի մեծացման միտում, մոտենալով դեպի զրոյական մակարդակը, որի հետևանքով ԹՊ-ի շեմքը մեծանում է ($\Delta V_1>\Delta V$) (նկ.) և հետևաբար նվազում է դրդելիությունն ու ԳՊ-ի տատանասահմանը: Ի վերջո ԳՊ-ները ընդհանրապես անհետանում են, փոխարինվելով տեղային պատասխաններով: Այսպիսով, թաղանթի երկարատև ապաբևեռացումը բերում է նրան, որ առաջանում են այնպիսի գործընթացներ (Na-ական անցուղիների ապաակտիվացում և K-ական անցուղիների ակտիվացում), որոնք բարձրացնում են ապաբևեռացման կրիտիկական մակարդակը; թաղանթը կորցնում է գրգիռներին պատասխանելու ընդունակությունը և առաջանում է *կատոդային ընկճում*, որի ժամանակ նկատվում է *դրդման հաղորդման շրջափակում:* Դրդելիության փոփոխություններն ուղեկցվում են նաև հաղորդելիության փոփոխություններով: Թաղանթի նմանատիպ

փոփոխություններ զարգանում են նաև դանդաղ սահուն աճող հոսանքով, որոնք էլ ընկած են հարմարման հիմքում:

Անոդի տակ հաստատուն հոսանքի երկարատև ազդեցության պայմաններում թաղանթի գերբեռացումը բերում է կալիումական թափանցելիության աստիճանական նվազման և նատրիումական ապաակտիվացման թուլացման, որի արդյունքում ապաբեռացման կրիտիկական մակարդակը իջնում է, մոտենալով ՀՊ-ի ելակետային մակարդակի (E_0): Այդ փոփոխությունները նպաստում են ապաբեռացման շեմքի իջեցման՝ դրդելիության բարձրացման և ԳՊ-ի տատանասահմանի մեծացման (նկ.): Այն պահին, երբ հաստատուն ուժեղ հոսանքի ազդեցությամբ $E_{կր}=E_0$, ապա շղթան բացելիս տեղի է ունենում ապաբեռացում մինչև կրիտիկական մակարդակ ու ծագում է ուժեղ դրդում /մեծ տատանասահմանով ԳՊ/, քանի որ հոսանքի անջատման ժամանակ թաղանթի գերբեռացումը անհետանում է ու ՀՊ-ը փոքրանում է մինչև ելակետային մակարդակ: Այս երևույթը ստացել է *անոդային էկզալտացիա* անվանումը:

Ենթադրում են, որ բնական պայմաններում այս մեխանիզմով ծագում են ԳՊ-ներ արգելակող գերբեռացման պոտենցիալից հետո: Անոդային ազդեցության արդյունքն ավելի ուժեղ է արտահայտվում, եթե այն տեղադրվում է նյարդա- կամ մկանաթելի այն հատվածի վրա, որը նախօրոք ենթարկվել է ճնշող որևէ գործոնի ազդեցության /մեխանիկական վնասվածք, թմրանյութեր, անզգայացնող և այլ քիմիական միացություններ/: Վերջիններս կտրուկ իջեցնում են ԳՊ-ի տատանասահմանը, ընդհուպ մինչև լրիվ ճնշումը: Այս պայմաններում անոդի տեղադրումը վերականգնում է ԳՊ-ի ծագումը:

Կծկման օրենք: Հաստատուն հոսանքով նյարդը գրգռելիս ոչ միշտ է մկանը կծկվում շղթան փակելիս և բացելիս: Մկանի ռեակցիան կախված է հոսանքի ուժից և ուղղությունից: *Ըստ ուժգնության* պայմանականորեն հոսանքը բաժանում են երեք աստիճանի, որոնք տարբերվում են ըստ ուժի ոչ թե բացարձակ, այլ ֆիզիոլոգիական նշանակությամբ: «Թույլ» են անվանում նվազագույն պատասխան տվող շեմքային հոսանքը, «միջին»՝ ավելի ուժեղ հոսանքը և «ուժեղ», որն առաջացնում է խորը էլեկտրոտոնային փոփոխություններ և բերում դրդման հաղորդման շրջափակման:

Դրա հետ մեկտեղ պայմանականորեն տարբերում են հոսանքի երկու ուղղություն՝ վարընթաց և վերընթաց: *Վարընթաց ուղղության* դեպքում մկանի մոտ է տեղադրված կատոդը, իսկ *վերընթաց ուղղության* դեպքում՝ անոդը:

Պֆլյուգերը սահմանել է կծկման օրենքը, որի օրենքի վարընթաց և վերընթաց ուղղությամբ թույլ հոսանքը մկանի կծկում է առաջացնում միայն շղթան փակելիս: Ռեակցիայի բացակայությունը շղթան բացելիս բացատրվում է նրանով, որ կատոդի տակ կատէլեկտրոտոնը ավելի ուժեղ է անէլեկտրոտոնից: Հետևապես թույլ հոսանք օգտագործելիս կատէլեկտրոտոնի շեմքային մեծությանը կհամապատասխանի ենթաշեմքային ուժի անէլեկտրոտոնը: Հոսանքի ուժը մեծացնելիս անէլեկտրոտոնն արագ աճում է և հասնում շեմքային ու վերշեմքային մեծության, նպաստելով մկանի կծկմանը միջին ուժի հաստատուն հոսանքով շղթան բացելիս: Ուժեղ հոսանքների կիրառման դեպքում կծկողական ռեակցիաների առաջացման գործում կարևոր դեր ունեն նյարդում դրդելիության և հաղորդելիության էլեկտրոտոնային խորը փոփոխությունները: Վարընթաց ուղղությամբ մեծ ուժի հոսանքով ազդելիս մկանը կծկվում է միայն շղթան փակելիս,

քանի որ այդ դեպքում դրդումը ծագում է մկանին մոտ կատոդի շրջանում § անարգել հասնում մկանին: Դրա հետ մեկտեղ ուժեղ հաստատուն հոսանքի շղթան բացելիս մկանի կծկումը բացակայում է, քանի որ անոդի տակ զարգացող դրդումն անցնելով կատոդով մարում է, որտեղ ուժեղ կատէլեկտրոտոնի անհետացումը ուղեկցվում է դրդելիության § հաղորդելիության կտրուկ նվազմամբ:

Դրան հակառակ վերընթաց ուղղությամբ ուժեղ հոսանքի ազդեցության ժամանակ շղթան փակելիս մկանի կծկումը բացակայում է: Դրա պատճառը կայանում է նրանում որ հեռավոր բ§եռի՝ կատոդի շրջանում ծագող դրդումը հասնելով անոդի շրջան մարում է, քանի որ այդ պահին անոդի տակ դրդելիությունը § հաղորդելիությունը խիստ ընկած է (անէլեկտրոտոն): Շղթան բացելիս անոդի դրդումը (անոդային էկզալտացիա) հաղորդվում է մկանին ու մկանը կծկվում է: Այսպիսով, ուժեղ հոսանքը վարընթաց ուղղությամբ կծկում է առաջացնում միայն շղթան փակելիս, իսկ վերընթաց ուղղությամբ՝ միայն բացելիս:

Աղյուսակ 3.1. **Բջջաթաղանթի ֆիզիոլոգիական ցուցանիշների փոփոխությունը հաստատուն հոսանքի ազդեցության ժամանակ**

Ցուցանիշներ	Կատէլեկտրոտոն	Անէլեկտրոտոն
Թաղանթային պոտենցիալ	Ապաբ§եռացում	Գերբ§եռացում
Դրդելիություն	Սկզբում մեծանում է, ապա նվազում	Սկզբում նվազում է, ապա համեմատաբար մեծանում
Գործողության պոտենցիալ	Փոքրացում, ընդհուպ մինչ§ լրիվ ճնշում	Բարձրացում որն աճում է ժամանակի ընթացքում
Հաղորդման արագություն	Սկզբում բարձրանում է, ապա իջնում մինչ§ լրիվ շրջափակումը	Սկզբում փոքրանում է մինչ§ լրիվ շրջափակումը, ապա աստիճանաբար վերականգնվում
Նատրիումական թափանցելիություն	Խկզբում մեծանում է, որն ենթաշեմքային գրգռի ազդեցության ժամանակ առաջացնում է տեղային պատասխան, իսկ շեմքայինի ժամանակ՝ ԳՊ, այնուհետ§ աստիճանաբար ապաակտիվացում	Ապաակտիվացման աստիճանաբար թուլացում, եթե այն գոյություն ուներ
Կալիումական թափանցելիություն	Աստիճանաբար բարձրացում	Փոքրացում, եթե այն բարձրացած էր

Գլուխ 4. ՄԿԱՆԱՅԻՆ ՀՅՈՒՍՎԱԾՔԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

Ողնաշարավոր կենդանիների § մարդու մարմնի տեղաշարժը տարածության մեջ, որոշակի կեցվածքի պահպանումը, սրտի, անոթների, մարսողական § այլ համակարգերի գործունեությունը իրականանում են մկանների երկու խմբով՝ *միջածիգ զոլավոր* (կմախքային, սիրտ) § *հարթ մկաններով,* որոնք միմյանցից տարբերվում են բջջային § հյուսվածքային կազմակերպմամբ, նյարդավորմամբ § գործառական մեխանիզմներով: Միևնույն ժամանակ կծկման մոլեկուլային մեխանիզմներում նրանք ունեն ընդհանրություն: Միջածիգ զոլավոր մկաններից են կազմված կմախքային մկանները § սրտամկանը, նրանք ձ§ավորում են հենաշարժիչ համակարգը, ակնաշարժ § ծամիչ ապարատները: Դրանց կծկումն ապահովում է օրգանիզմի տեղափոխությունը տարածության մեջ, մարմնի առանձին մասերի տեղաշարժը մեկը մյուսի նկատմամբ, կեցվածքը, ջերմության առաջացումը: Միջածիգ զոլավոր մկանները զուրկ են ինքնավարությունից, բացի սրտամկանից, ուստի կոչվում են *կամային մկաններ*, դրանց գործունեությունը կարգավորվում է ԿՆՀ-ից եկող ազդակներով, սակայն այդ մկանների մի մասը (ըմպան, կերակրափող) կամային ազդակներին չի ենթարկվում, իսկ շնչառական

մկանները (ստոծանին,միջկողային մկանները) կծկվում են ինչպես կամային, այնպես էլ ակամա՝ շնչառական կենտրոնից հաղորդվող ազդակներով:

Միջածիգ զոլավոր մկանները օժտված են. 1. *դրդելիությամբ*՝ գրգիռներին պատասխանելու ընդունակությամբ, 2. *հաղորդելիությամբ*՝ դրդումն ամբողջ թելիկի երկայնքով հաղորդելու ընդունակությամբ, 3. *կծկելիությամբ*՝ դրդվելիս կարճանալու կամ լարվածությունը փոխելու ընդունակությամբ 4. *ձգելիությամբ*՝ ձգողական ուժի ազդեցությամբ փոխելու երկարությունը, 5. *առածգականությամբ*՝ ձգման դադարից հետո սկզբնական երկարությունը վերականգնելու ընդունակությամբ

4.1. Կմախքային մկանների կառուցվածքը

Կմախքային մկանները կազմված են բազմաթիվ բազմակորիզ բջիջներից (միոցիտ), որոնց անվանում են մկանաթելեր: Դրանք ունեն մի քանի միկրոմետրից մինչ§ 12 սմ երկարություն § 10 - 100 մկմ տրամագիծ (ավելի հաճախ 50 մկմ): Մկանաթելերը սերտ հարում են միմյանց § գործում են զուգահեռ: Նկար 4.1-ում պատկերված են կմախքային մկանի կառուցվածքի աստիճանական մակարդակները:

Մկանաբջիջը կազմված է բջջաթաղանթից (սարկոլեմա) § բջջապլազմայից: Տարբերում են բջջապլազմայի երկու տեսակ. 1. ոչ մասնագիտացված՝ սարկոպլազմա (միոպլազմա), որտեղ գտնվում են բոլոր բջջային օրգանոիդները; 2. մասնագիտացված՝ շարժապլազմա (կինոպլազմա), ուր տեղադրված են կծկվող մկանաթելիկների (միոֆիբրիլներ) խրձեր: Դրանք ունեն 0,4-2,2 մկմ տրամագիծ § ընթանում են մկանաթելերի ամբողջ երկարությամբ:

Մկանթելերի միոֆիբրիլներն իրենց ամբողջ երկարությամբ բաժանված են կանոնավոր ձ§ով միմյանց հաջորդող լուսավոր § մուգ սկավառակների, որոնք օժտված են օպտիկական տարբեր հատկություններով: Միոֆիբրիլների միևնույն մակարդակներում տեղադրված սկավառակների հաջորդականությունը մկանաթելին տալիս է միջածիգ զոլավորություն: Մուգ սկավառակներն օժտված են կրկնակի լուսաբեկմամբ § սովորական լույսի տակ մուգ են երևում, իսկ բ§եռացված լույսի տակ՝ թափանցիկ են երկայնակի ուղղությամբ § անթափանց՝ լայնակի ուղղությամբ: Դրանք կոչվում են անիզոտրոպ սկավառակներ (A): Լուսավոր սկավառակները օժտված չեն կրկնակի լուսաբեկմամբ ու կոչվում են իզոտրոպ (նկ. 4.2.I):

Օպտիկական հատկությունների տարբերությունների պատճառները բացահայտվեցին Ա. § Հ. Խակսլիների կողմից: Նրանք հաստատեցին, որ յուրաքանչյուր միոֆիբրիլ պարունակում է մոտավորապես 2500 բարակ թելիկներ, որոնց անվանում են նախաթելիկներ (պրոտոֆիբրիլներ): Դրանք ներկայացնում են ակտին § միոզին սպիտակուցների պոլիմեռացված մոլեկուլներ: Միոզինային նախաթելիկները (որոնց անվանում են նաև§ թելիկներ) կրկնակի անգամ հաստ են ակտինային թելիկներից: Միոզինային թելիկների տրամագիծը կազմում է 10 նմ, երկարությունը՝ 1,6 մկմ, իսկ ակտինային թելիկներինը, համապատասխանաբար, 5 նմ § 1 մկմ: Մկանի հանգստի վիճակում անիզոտրոպ սկավառակներում տեղադրված են միոզինի, իսկ իզոտրոպ սկավառակներում՝ ակտինային թելիկները: Վերջիններս իրենց ծայրերով մտնում են միոզինային թելիկների արանքը: Յուրաքանչյուր միոզինային թելիկ շրջապատված է ակտինային 6 թելիկներով, որոնք նրան անջատում են մյուս հաստ միոզինային հատվածներից: Անիզոտրոպ սկավառակների

կենտրոնում գտնվում է H լուսավոր շերտը, քանի որ այն զուրկ է ակտինային թելիկներից, իսկ իզոտրոպ սկավառակի մեջտեղում գտնվում է Z թաղանթը, որի ծակոտիներով անցնում են ակտինային թելիկները: Շնորհիվ նեցուկային այդ կառույցի զուգահեռ տեղադրված միատեսակ սկավառակները չեն փոխում իրենց դիրքը միմյանց նկատմամբ մկանի կծկման ժամանակ: Երկու հարՙան Z թաղանթների միջՙ եղած տարածությունը կոչվում է սարկոմեր, որը մկանաթելիկի կծկողական միավորն է (նկ. 4.2. II):

Ակտինային թելիկի միկրոկառուցվածքը: Ակտինը ներկայացված է գնդիկային (գ) ՙ թելիկային (թ) ձՙերով: Մկանի կծկման ժամանակ միոզինը միանում է թ-ակտինի հետ ՙ առաջացնում ԱԵՖ-ազային բարձր ակտիվությամբ օժտված ակտոմիոզին: Ակտինային հատվածն արտաքուստ նման է ուլունքների երկու թելի, որոնք փաթաթված են թ-ակտինի կրկնակի պարույրին: Ակտինային պարույրների արանքում հավասար հեռավորության վրա տեղադրված են տրոպոմիոզինի թելաձՙ մոլեկուլներ, որոնցից յուրաքանչյուրին միացած է գնդաձՙ սպիտակուց տրոպոնինը: Տրոպոնին-տրոպոմիոզինային համալիրը կարՙոր դեր ունի մկանի կծկման մեխանիզմում:

Միոզինային թելիկի միկրոկառուցվածքը: Միոզինը կազմված է մի քանի մոլեկուլներից, որոնց մի ծայրը կազմում է կրկնակի գնդիկային գլխիկ, իսկ մյուսը՝ վզիկ ՙ պոչ: Գլխիկը օժտված է ֆերմենտային ՙ ակտին կապող ակտիվությամբ ու կազմված է ծանր մերոմիոզինից, իսկ վզիկը՝ թեթՙ մերոմիոզինից:

Միոզինային թելիկները ունեն մեծաթիվ ելուստներ՝ լայնակի կամրջակներ, որոնք տեղադրված են միոզինային թելիկների երկայնքով՝ երկթելային պարույրի ձՙով: Նրանք ընդունակ են թելիկի երկարությամբ տեղաշարժվել 1200-ով (նկ 4.1.):

Մարդու ՙ կաթնասունների կմախքային մկանների կազմի մեջ են մտնում ջուր (90%) ՙ պինդ նյութեր՝ ԱԵՖ, սպիտակուցներ, գլիկոգեն, կրեատինին, ֆոսֆատներ, կաթնաթթու, ամինաթթուներ, քոլեստերոլ, օրգանական ՙ անօրգանական թթուների աղեր: Կմախքային մկանների սպիտակուցները բաժանվում են երեք հիմնական խմբերի. սարկոպլազմային, միոֆիբրիլային ՙ հենքի (ստրոմա) սպիտակուցներ:

Սարկոպլազմային սպիտակուցներին պատկանում են.

- միտոքոնդրիումներում գտնվող միացությունները, որոնք օժտված են ֆերմենտային բարձր ակտիվությամբ ՙ կատալիզում են հյուսվածքային շնչառության, ֆոսֆորիլացման, սպիտակուցային ՙ ճարպային փոխանակության գործընթացները;
- միոգեն խմբի սպիտակուցները ՙ միոգլոբինը:

Միոֆիբրիլային սպիտակուցներից են լուծելի միոզինը, ակտինը, ակտոմիոզինը: Այս խմբին են պատկանում նաՙ կարգավորող սպիտակուցները՝ տրոպոմիոզինը, տրոպոնինը, α-ակտինը, β-ակտինը, որոնք ակտոմիոզինի հետ կազմում են միասնական համալիր:

Հենքի սպիտակուցներն են կոլագենը ՙ էլաստինը, որոնք արյունատար անոթների ՙ նյարդերի հետ միասին մասնակցում են մկանահյուսվածքի կառուցվածքի պահպանմանը:

Մարդկանց ՙ կենդանիների մեծամասնության կմախքային մկանները կազմված են կարմիր ՙ սպիտակ մկանաթելերից, որոնք դասավորված են մեջընդմեջ ՙ պայմանավորում են մկանի կծկման արագությունը: *Կարմիր տեսակի*

մկանաթելերը հարուստ են սարկոպլազմայով, որը պարունակում է մեծ քանակությամբ միոգլոբին, տարբեր սննդային նյութեր (գլիկոգեն, լիպիդներ), իսկ միոֆիբրիլների թիվը հարաբերականորեն քիչ է: Դրանք դրդվում § կծկվում են դանդաղ, սակայն կծկման ուժն ավելի մեծ է § ուշ են հոգնում, իսկ հոգնելուց հետո շուտ են վերականգնվում: Այդ մկանաթելերն ապահովում են մարմնի դիրքը: Միոգլոբինն ապահովում է մկանաթելերի կարմիր գույնը: *Սպիտակ մկանաթելերում*, ընդհակառակը, գերակշռում են միոֆիբրիլները, դրանք զուրկ են միոգլոբինից, արագ են դրդվում, բայց կծկումները կարճատ§ են § շուտ են հոգնում: Համապատասխանաբար դրանց անվանում են *դանդաղ § արագ կծկվող մկանաթելեր*:

Կմախքային մկանի մեջ մտնում են բոլոր տեսակի մկանաթելերը, սակայն ըստ ֆունկցիայի, կարող է գերակշռել այս կամ այն տեսակը: Որքան մկանում շատ են սպիտակ մկանաթելերը, այնքան մկանը կարող է կատարել մեծ ուժ § արագություն պահանջող աշխատանք: Կարմիր մկանների գերակշռությունն ապահովում է դիմացկունությունը երկարատ§ աշխատանք կատարելիս:

4. 2. Մկանի կծկման մեխանիզմը

Մկանաթելերում դրդման առաջացման § հաղորդման մեխանիզմը պայմանավորված է այն գործընթացներով, որոնք տեղի են ունենում նրա արտաքին թաղանթի վրա, իսկ մկանի կծկումը իրականանում է կծկողական (միոֆիբրիլային) ապարատի միջոցով: Այս երկու գործընթացների (դրդման § կծկման) միջ§ կապը, դրանց զուգակցումը անվանում են *էլեկտրամեխանիկական զուգակցում:* Այն իրականանում է ներբջջային հատուկ կառուցվածքի գործունեությամբ, որը կոչվում է *սարկոպլազմային ցանց* (ռետիկուլում): Վերջինս տեղադրված է մկանաթելիկների խրձերի արանքում § իրենից ներկայացնում է ճյուղավորված փակ խողովակիկների § ցիստեռների համակարգ (նկ. 4.3.1): Տարբերում են երկու տեսակի խողովակիկներ՝ երկայնակի § լայնակի: Սարկոպլազմային ցանցի թաղանթում տեղադրված են երկու տեսակի փոխադրիչ համակարգեր, որոնք ապահովում են 1) Ca^{2+} իոնների կուտակումը ցանցում հիմնականում ցանցի երկայնակի խողովակիկներում (α-համակարգ), երբ մկանը թուլացած է՝ հանգստի վիճակում; 2) Ca^{2+} իոնների արտահոսքը ցիստեռներից դրդման ժամանակ, որը իրականացնում է լայնակի T-խողովակիկների համակարգը: T-խողովակիկների համակարգը A § I սկավառակիկների սահմանում՝ Z թաղանթի մակարդակում արտաքին թաղանթի T-ծ§ ներփքումներն են, որոնք զգալիորեն մեծացնում են թաղանթի մակերեսը § էլեկտրական կարողությունը: Երկու կողմնային ցիստեռները մեկ լայնակի խողովակիկով կազմում են մկանային երրորդություն:

Հ. Խակսլին § Ն. Խենսոնը (1954) բացահայտեցին, որ միոզինային § ակտինային նախաթելիկները սարկոմերի կարճացման § երկարացման ժամանակ չեն փոխում իրենց երկարությունը: Սարկոմերի երկարության փոփոխությունը պայմանավորված է ակտինային § միոզինային նախաթելիկների փոխադարձ վերածածկումով, որն էլ ընկած է *թելերի սահման տեսության* հիմքում: Ըստ այս տեսության մկանի կծկման ժամանակ բարակ ակտինային թելերը սահում են միոզինային հաստ թելերի վրայով, շարժվելով նրանց արանքով դեպի սարկոմերի միջին հատվածը, ընդ որում ակտինային § միոզինային թելերը իրենց

երկարությունը չեն փոխում: Միոզինային թելերը ունեն լայնակի կամրջակներ գլխիկներով, որոնք թելիկից դուրս են գալիս երկբ§եռ: Ակտինային թելը կազմված է երկու միմյանց փաթաթված ակտինի մոլեկուլի շղթայից: Ակտինի թելիկի վրա տեղադրված են տրոպոնինի մոլեկուլները, իսկ թելերի միջ§ ակոսիկներում գտնվում են տրոպոզինի թելերը: Հանգիստ ժամանակ տրոպոմիոզինի մոլեկուլները տեղադրված են այնպես, որ արգելակում են միոզինի լայնակի կամրջակների ամրացումը ակտինային թելերին: Միաժամանակ միոզինային կամրջակը լիցքավորված է էներգիայով (միոզինը ֆոսֆորիլացված է), սակայն այն չի կարող միանալ ակտինի թելիկին, քանի որ դրանց արանքում գտնվում են տրոպոմիոզինի § տրոպոնինի մոլեկուլների համակարգը:

Նյարդային ազդակը մկանաթելի թաղանթին հաղորդելիս, վերջինս ապաբ§եռանում է § առաջացնում ԳՊ, որը մակերեսային թաղանթից տարածվում է T-համակարգի թաղանթով դեպի բջջի ներս § առաջ է բերում սարկոպլազմային ցանցի երկայնակի խողովակիկների § ցիստեռների թաղանթի ապաբ§եռացում: Դա նպաստում է Ca^{2+} իոնների արտազատմանը միջթելիկային տարածություն (նկ. 4.3.II): Ca^{2+} իոնների ազդեցությամբ § ԱԵՖ-ի ներկայությամբ փոխվում է տրոպոնինի տարածական դիրքը § տրոպոմիոզինի թելը տեղաշարժվում է, բացվում են ակտինի հատվածները՝ ակոսիկները § այն միանում է միոզինային գլխիկներին: Ֆոսֆորիլացված միոզինի գլխիկի միացումը ակտինին առաջ է բերում կամրջակի դիրքի փոփոխություն, որի հետ§անքով ակտինի թելերը տեղաշարժվում են 1 մկմ-ով ներս՝ դեպի սարկոմերի մեջտեղը: Այնուհետ§ տեղի է ունենում կամրջակի անջատում ակտինից: Միոզինի գլխիկի պարբերական միացումներն ու անջատումներն ակտինային թելիկին, վերջիններիս ձգում են դեպի սարկոմերի մեջտեղը: Ակտինային թելիկների սահելու հետ§անքով վերանում է անիզոտրոպ սկավառակներում H լուսավոր շերտը, որի պատճատով սարկոմերը կարճանում է: Հետ§ապես, բազմաթիվ սարկոմերների կարճացումը առաջացնում է մկանների կծկում:

Կծկման գործընթացից հետո տեղի է ունենում մկանի թուլացումը, որի ժամանակ Ca^{2+} իոնները կալցիումական պոմպով հետ միջթելիկային տարածությունից մղվում են սարկոպլազմային ցանց, ինչը բերում Ca^{2+} իոնների խտության նվազմանը § նրա անջատմանը տրոպոնինից: Դրա հետ§անքով տրոպոմիոզինը հետ է վերադառնում իր նախկին տեղը § կրկին շրջափակում ակտինինի ակտիվ կենտրոնները: Ապա տեղի է ունենում միոզինի ֆոսֆորիլացումը ԱԵՖ-ի հաշվին, որը §ս նպաստում է թելիկի անջատմանը: Մկանի կծկումից հետո նրա թուլացումը ընթանում է պասիվ՝ ակտինային § միոզինային թելերը սահում են հակառակ ուղղությամբ մկանաթելերի առաձգական ուժերի ազդեցությամբ, ինչպես նա§ հակազդիչ-մկանների կծկումով:

Այսպիսով, մկանի կծկման § թուլացման գործընթացի հաջորդականությունը կարելի է ներկայացնել հետ§յալ գծապատկերով. գրգռում → նյարդաթելով ԳՊ-ի հաղորդում նյարդամկանային սինապս → մկանաթելի սինապսային ակտիվացում → մկանաթելում ԳՊ-ի առաջացում § հաղորդում սարկոլեմայի երկայնքով մինչ§ սարկոպլազմային ցանց→Ca^{2+} իոնների արտազատում § տեղափոխում սարկոպլազմայի միջթելիկային տարածություն → տրոպոնինի ակտիվացում → միոզինային լայնակի կամրջակների հպում ակտինին → Աեֆ-ի էներգիայի անջատում → ակտինային § միոզինային թելերի սահում→կալցիումական պոմպի ակտիվացում

→ ազատ Ca^{2+} իոնների խտության իջեցում սարկոպլազմայում → մկանաթելիկի թուլացում:

Բացահայտված է, որ ԱԵՖ-ի անբավարարությունը դանդաղեցնում է թուլացման գործընթացը, ընդհուպ մինչ§ մկանի կծկանքը (կոնտրակտուրա): Դիակային փայտացումը առաջանում է ԱԵՖ-ի բացակայությամբ, որի հետ§անքով ակտին-միոզինային համալիրը դառնում է կայուն:

ԱԵՖ-ի ծախսն անընդհատ լրացվում է ինչպես կրեատինֆոսֆատի, այնպես էլ գլիկոլիզի § օքսիդացման գործընթացների հաշվին: Մկաններում ԱԵՖ-ի ճեղքումից առաջացած էներգիան օգտագործվում է. 1. K/Na -ական պոմպերի աշխատանքի համար, որն ապահովում է անդրթաղանթային K^+ § Na^+-իոնների հաստատուն գրադիենտը; 2. ակտինային § միոզինային թելերի սահման § փոխադարձ վերածածկման համար; 3. կալցիումական պոմպի աշխատանքի համար, որն անհրաժեշտ է մկանի թուլացման համար (*Մարշի թուլացման գործոն*):

4. 3. Կմախքային մկանների կծկումը

Օրգանիզմում դրդումն ու կծկումն առաջանում են նյարդային կենտրոնից եկող ազդակներով: Փորձարարական պայմաններում մկանի կծկումը գրանցելու համար նրան գրգռում են: Տարբերում են *ուղղակի* § *անուղղակի* գրգռում: Մկանի անմիջական գրգռումը կոչվում է՝ ուղղակի, իսկ երբ գրգռվում է նրան նյարդավորող նյարդը՝ անուղղակի: Քանի որ մկանային հյուսվածքի դրդելիությունը նյարդային հյուսվածքի համեմատ ցածր է, ուստի գրգռող էլեկտրոդը մկանին դնելիս հոսանքը մկանային հյուսվածքով տարածվելով ազդում է նրանում գտնվող շարժիչ նյարդային վերջույթների վրա, դրդում նրանց § առաջացնում կծկում: Ուստի ուղղակի գրգռման համար անհրաժեշտ է կուրարեով շրջափակել նյարդային վերջույթները կամ միկրոէլեկտրոդի միջոցով գրգիռը հասցնել մկանաթելի սարկոպլազմային:

Մկանի ուղղակի կամ անուղղակի գրգռումն առաջացնում է դրդման գործընթաց՝ ԳՊ, որը տարածվելով մկանաթելերով ակտիվացնում է կծկողական ապարատը: Կծկումն արտահայտվում է մկանի կարճացմամբ կամ լարվածության զարգացմամբ:

Մկանի կծկման ձ§երը: Ըստ մկանի լարվածության § ձ§ի փոփոխության տարբերում են իզոտոնիկ § իզոմետրիկ կծկում:

Իզոտոնիկ է կոչվում այն կծկումը, որի դեպքում մկանաթելերը կարճանում են, իսկ լարվածությունը մնում է հաստատուն: ***Իզոմետրիկ*** է կոչվում այն կծկումը, որի ժամանակ մկանի երկարությունը մնում է անփոփոխ, իսկ լարվածությունը փոխվում է: Օրինակ, եթե մկանի երկու ծայրերն անշարժ ամրացվեն § գրգռվի, այդ դեպքում մկանը չի կարճանա, բայց լարվածությունը կաճի կծկման գործընթացին զուգընթաց:

Օրգանիզմում բնականոն կծկումները չեն լինում բացարձակ իզոտոնիկ կամ իզոմետրիկ, քանի որ նույնիսկ բարձրացնելով ծանրությունը մկանը փոխում է իր լարվածությունը իրական ծանրաբեռնվածության շնորհիվ, իսկ իզոմետրիկ կծկման ժամանակ երկարությունը աննշան փոխվում է:

Ամբողջական օրգանիզմի նկատմամբ կիրառվում է կծկումների տեսակների այլ դասակարգում: Առանձնացնում են՝ *իզոմետրիկ* կծկում, երբ մկանի երկարությունը չի փոխվում, օրինակ սրտի փորոքների կծկման ժամանակ (իզոմետրիկ կծկման փուլը տ§ում է 0,03վրկ); *համակենտրոն* կծկում, երբ մկանը կարճանում է § *ապակենտրոն* կծկում, երբ մկանը երկարում է, օրինակ ծանրության դանդաղ իջեցումը: Բնական շարժողական գործընթացում սովորաբար կարելի է դիտել մկանների կծկման այս երեք տեսակները միասին՝ *աուքսոտոնիկ* (խառը) կծկում:

Մկանի մեկական կծկում: Մկանի կամ այն նյարդավորող շարժիչ նյարդի մեկական ազդակով գրգռումն առաջացնում է մկանի մեկական կծկում: Գորտի ձկնամկանը մեկական ազդակով գրգռելիս առաջանում է մկանի մեկական կծկում 0.11 վրկ տ§ողությամբ, որում տարբերում են գաղտնի շրջան (0,01վրկ), կծկման փուլ (0,05վրկ) § թուլացման փուլ (0,06 մվրկ) (նկ. 4. 4.):

Գրգռման պահից մինչ§ մկանի կծկման սկիզբն ընկած ժամանակամիջոցը կոչվում է *գաղտնի շրջան* (նկ. ա-բ): Գաղտնի շրջանին հաջորդում է *մկանի կարճացման* կամ *լարվածության փոփոխության փուլը* (նկ. բ-գ), ապա *թուլացման փուլը* (նկ. գ-դ): Մկանային կծկմանը նախորդում է դրդումը, որի դրս§որումը ԳՊ-ի առաջացումն է: Այն ժամանակի առումով համընկնում է մկանային կծկման գաղտնի շրջանին: Մեկական կծկման ժամանակ մկանի դրդելությունը փոխվում է ԳՊ-ի փուլերին համապատասխան: Գաղտնի շրջանում մկանը գտնվում է *բացարձակ անդրդունակ փուլում*, դրան հաջորդում է *հարաբերական անդրդունակ փուլը* (2), իսկ կծկման փուլի վերջում § թուլացման սկզբին մկանի դրդելիությունը վերականգնվում է ու գերազանցում ելակետայինին: Այս շրջանը կոչվում է *գերդրդունակ* (էկզալտացիա) փուլ: Նշված փուլերի տ§ողությունը կախված է մկանի կառուցվածքային § գործառական հատկություններից, ջերմաստիճանից:

Առանձին մկանաթելի մեկական կծկման տատանասահմանը ենթարկվում է «ամեն ինչ, կամ ոչինչ» օրենքին § կախված չէ գրգռիչի ուժից, իսկ ամբողջական մկանը ենթարկվում է ուժային օրենքին, այսինքն գոյություն ունի կապ գրգռիչի ուժի § կծկման տատանասահմանի միջ§: Մկանը շեմքային ուժով գրգռելիս նախ կծկվում են ավելի դրդունակ մկանաթելերը: Ուժի մեծացմանը զուգընթաց ավելանում է դրդվող մկանաթելերի քանակը § մեծանում կծկման տատանասահմանը այնքան ժամանակ, մինչ§ բոլոր մկանաթելերը կընդգրկվեն դրդման մեջ: Գրգռիչի ուժի հետագա մեծացումը չի ազդում մկանի կծկման տատանասահմանի վրա, քանի որ բոլոր մկանաթելերն ընդգրկված են դրդման գործընթացում:

Պրկանքային կծկում: Բնականոն պայմաններում մկանի մեկական կծկում գրեթե տեղի չի ունենում: Կմախքային մկանները նյարդային համակարգից ստանում են իրար հաջորդող ազդակների շարք, որոնց ազդեցությամբ իրականանում է մկանի ուժեղ § տ§ական կծկում, որը կոչվում է *պրկանք* (*տետանուս)*: Պրկանքային կծկումն իրենից ներկայացնում է մեկական կծկումների գումարում: Այն կարելի է ուսումնասիրել գորտի նյարդա-մկանային պատրաստուկի վրա կատարված փորձով: Եթե գրգիռների միջ§ եղած ժամանակահատվածը գերազանցում է մեկական կծկման տ§ողությանը (0.11 վրկ), ապա մկանը կհասցնի թուլանալ: Եթե ավելացվի գրգռման հաճախությունն այնպես, որ յուրաքանչյուր հաջորդ գրգիռն ընկնի նախորդ ցիկլի թուլացման փուլի վրա, ապա կառաջանա ***ատամնավոր պրկանք*** (նկ. 4. 5. I): Գրգիռների հաճախության հետագա

ավելացման դեպքում յուրաքանչյուր հաջորդ գրգիռ մկանի վրա ազդում է նրա կծկման փուլի վրա, ուստի կգրանցվի ***հարթ պրկանք*`** երկարատ§ կարճացում (նկ. 4.5.II): Պրկանքային կծկման գումարային տատանասահմանը կախված է գրգռման հաճախությունից: Եթե գրգիռներն ընկնում են մկանի գերդրդունակ փուլում, ապա պրկանքը կունենա առավելագույն տատանասահման (հաճախության օպտիմում): Առավել բարձր հաճախությունը, որի դեպքում յուրաքանչյուր հաջորդ ազդակ ընկնում է բացարձակ կամ հարաբերական փուլի շրջանում, կնպաստի կծկման տատանասահմանի կտրուկ իջեցման՝ *հաճախության պեսիմում*:

Բնական պայմաններում կմախքային մկանի կծկման ուժի մեծացումը իրականանում է նյարդաշարժիչ միավորների ավելացման, նախաթելիկների համաչափ կծկման մեծացման, շարժիչ նյարդաթելերում ազդակահոսքի ուժեղացման հաշվին: Մկանը կծկվելով կատարում է որոշակի աշխատանք, որի մեծությունը կախված է կծկվող միոֆիբրիլների քանակից, թելիկների սկզբնական երկարությունից, կծկման հաճախությունից § օրգանիզմի մարզվածության աստիճանից:

Մկանների պրկանքային կծկումը մարդու աշխատանքային գործունեության ընթացքում արտակարգ մեծ է, որի մասին վկայում է Ա. Ն. Սամոյլովի պատկերավոր արտահայտությունը. «... այս բոլորը, որը ստեղծված է մարդու ձեռքերով կատարվել է մկանների պրկանքային կծկման շնորհիվ: Միայն պրկանքով է մկանը մեզ ծառայում:

Մկանի կծկանք: Մկանի կայուն կծկումը § դանդաղ թուլացումը, որը կատարվում է ԿՆՀ-ից գրգիռների բացակայության պայմաններում, կոչվում է *կծկանք* (կոնտրակտորա): Այն լինում է դարձելի § ոչ դարձելի, իսկ հիվանդություն-ների դեպքում՝ ի ծնե § ձեռք բերովի: Ի ծնե կծկանքը պայմանավորված է հոդերի թերզարգացումով, իսկ ձեռք բերովին առաջանում է նյարդային համակարգի կամ ծայրամասային նյարդերի ախտահարման հետ§անքով: Հոգնածության դեպքում կծկանքի առաջացումը պայմանավորված է նյութափոխանակության փոփոխու-թյամբ, հատկապես ԱԵՖ-ի սպառմամբ, որի պատճառով Ca^{2+} իոնները մնում են միջբջջային տարածությունում: Մահից 3-4 ժամ հետո տեղի է ունենում *մկանների փայտացում* սպիտակուցների անվերադարձ փոփոխության հետ§անքով: Մկանային փայտացում կարող է դիտվել նա§ մեծ քանակով ադրենալինի արտազատման ժամանակ:

Կմախքային մկանի լարվածությունը նյութերի § էներգիայի աննշան ծախսով երկարատ§ § կայուն կծկման վիճակ է, որով տարբերվում է պրկանքից: Վերջինս մկանի կարճատ§ կծկում է նյութերի § էներգիայի առավել մեծ քանակի ծախսով: Մկանների լարումային կծկումը կար§որ է երկրի ձգողականությունը հաղթահարե-լու, կեցվածքը պահպանելու համար, այն տեղի է ունենում ԿՆՀ-ից հաղորդվող ոչ հաճախակի ազդակներով:

Շարժողական միավորներ: Մարդու § ողնաշարավոր կենդանիների միջածիգ զոլավոր մկանաթելերը նյարդավորվում են ողնուղեղի § գլխուղեղի շարժիչ նեյրոններով: Յուրաքանչյուր շարժանեյրոն իր աքսոնի կողմնաճյուղերով նյարդավորում է մի քանի մկանաթել: Շարժանեյրոնը նյարդավորող մկանաթելերի հետ միասին կոչվում է *շարժողական միավոր*: Դրան հակառակ մեծությունը կոչվում է *նյարդավորման խտություն*: Նուրբ շարժումներին հարմարված մկաններում (մատների, լեզվի, աչքի արտաքին մկաններ) նյարդավորման

խտությունը մեծ է: Մինչդեռ կոպիտ շարժումներ իրականացնող մկաններում (իրանի մկաններ) նյարդավորման խտությունը փոքր է: Օրինակ, մարդու ակնագնդի որոշ մկաններում շարժողական միավորները միջին թվով պարունակում են 10 մկանաթել, ձեռքի մատների շարժողական միավորները՝ 10-25 մկանաթել: Իրանի ու վերջույթների մկաններում շարժողական միավորի մեջ կան հարյուրավոր մկանաթելեր (ծկնամկանում 2000, երկգլխանի մկանում՝ 1500-2000 մկանաթել): Շարժողական միավորին պատկանող մկանաթելերն օժտված են գործառույթային նույն հատկություններով § համարյա միաժամանակ են դրդվում: Տարբեր շարժողական միավորների մկանաթելերն աշխատում են ոչ համաչափ, որովհետ§ շարժիչ միավորները նյարդավորվում են տարբեր նյարդերով, որոնք գրգիռները հաղորդում են տարբեր հաճախությամբ: Չնայած տարբեր շարժողական միավորների կծկման սկիզբը § վերջը միաժամանակ չի կատարվում, սակայն մկանի գումարային կծկումը բնականոն պայմաններում ունի միաձույլ բնույթ, որն իր ծ§ով հիշեցնում է հարթ պրկանք: Շարժողական միավորների նույնիսկ անհամաչափ գործունեության դեպքում մեր մարմնի բոլոր շարժումներն ունեն սահուն բնույթ:

Մարդու § տաքարյուն կենդանիների կմախքային մկաններում տարբերում են արագ § դանդաղ շարժողական միավորներ, որոնք համապատասխանաբար կազմված են արագ § դանդաղ մկանաթելերից: *Դանդաղ շարժողական միավորներում* կծկման տ§ողությունը կարող է լինել 100 մվրկ, արագ միավորներում՝ 10-30 մվրկ: Դանդաղ շարժողական միավորների շեմքը ցածր է, այսինքն շուտ են դրդվում, սակայն կայուն են հոգնածության նկատմամբ § ապահովում են լարումային կծկումները, իրականացնում երկարատ§, ոչ մեծ հզորությամբ աշխատանք, ունեն զարգացած մազանոթային ցանց ու մատակարարվում են շատ թթվածնով: Նրանք հիմնականում կազմված են միտոքոնդրիումներով § օքսիդացման ֆերմենտներով հարուստ կարմիր մկաններից: *Արագ շարժողական միավորները* զարգացնում են արագ § ուժեղ կծկումներ ու շուտ են հոգնում, սակայն կարող են կատարել մեծ աշխատանք կարճ ժամանակամիջոցում: Նրանք կազմված են սպիտակ մկանաթելերից: Կան մկաններ, որոնք կազմված են միայն արագ (ակնախնձորի) կամ միայն դանդաղ (տափակաձկնանման մկան) շարժողական միավորներից: Այդ է պատճառը, որ նյարդային կենտրոնը կարող է մի§նույն մկանը օգտագործել ինչպես փուլային, այնպես էլ լարումային լարվածությունն ապահովելու համար:

4. 4. Մկանի հոգնածություն

Հոգնածություն է կոչվում բջջի, օրգանի, ամբողջական օրգանիզմի աշխատունակության ժամանակավոր նվազումը, որն առաջանում է երկարատ§ աշխատանքի հետ§անքով § անհետանում է հանգստից հետո: Եթե օրգանիզմից մեկուսացված մկանը, որից ծանրոց է կախված, ենթարկվի հաճախակի գրգիռների ազդեցության, ապա կծկման տատանասահմանը գնալով կփոքրանա § կհավասարվի զերոյի: Ստացված գիրը կոչվում է *հոգնածության կոր*: Հոգնածության դեպքում աճում է կծկման գաղտնի շրջանը, երկարում մկանի թուլացման շրջանը § մեծանում գրգռման շեմքը, այսինքն իջնում է դրդելիությունը: Օրգանիզմից մեկուսացված մկանի աշխատունակության իջեցումը երկարատ§ գրգռման

դեպքում պայմանավորված է 2 հիմնական պատճառներով: Նախ կծկման դեպքում մկանում կուտակվում են նյութափոխանակության արգասիքներ (կաթնաթթու, ֆոսֆորաթթու), որոնք ճնշում են մկանաթելիկի աշխատունակությունը: Այդ նյութերի մի մասը, ինչպես նաև K^+ իոնները թելիկից դիֆուզվում են միջբջջային տարածություն և ճնշող ազդեցություն թողնում թաղանթի վրա ԳՊ առաջացնելու համար: Մյուս պատճառը մկանում էներգիական պաշարների (հատկապես գլիկոգենի) սպառումն է, որի հետևանքով խանգարվում է ԱԵՖ-ի և կրեատինֆոսֆատի վերասինթեզը: Մեկուսացված մկանի հոգնածության պատճառը նրա ուղղակի գրգռման դեպքում լաբորատոր ֆենոմեն է: Բնականոն պայմաններում օրգանիզմում մկանները մշտապես ստանում են սննդանյութեր և հեռացվում են նյութափոխանակության արգասիքները: Մինչդեռ ուժգին աշխատանքի ընթացքում, երբ O_2-ը չի բավարարում ԱԵՖ-ի սինթեզի համար, այս դեպքում օգտագործվում է անօդակյաց ճեղքման հետևանքով առաջացած էներգիան, ուստի օրգանիզմում կուտակվում են չօքսիդացված արգասիքներ ու ստեղծվում է O_2-ի պակաս, որը փոխհատուցվում է շնչառության և արյան շրջանառության ուժեղացումով: Օրգանիզմում մկաններին գրգիռը հաղորդվում է նյարդերով, նշանակում է հոգնում է նյարդամկանային սինապսը, իսկ դրանից առավել շուտ նյարդային կենտրոնը: Հետևապես մկանի հոգնածությունը կապված է նյարդային վերջույթներում միջնորդանյութի սինթեզի ինկճմամբ, միջնորդանյութի հանդեպ սինապսային թաղանթի զգայունության իջեցմամբ և էներգիական պաշարների քչացմամբ:

Մարդկանց հոգնածությունը ֆիզիոլոգիական վիճակ է, որն առաջանում է ծանր կամ երկարատև աշխատանքի հետևանքով: Մկանային և նյարդահոգեկան հոգնածությունը սովորաբար զուգակցվում են: Հոգնածությունը բնութագրվում է մկանների կծկման ուժի և դիմացկանության նվազմամբ, շարժումների խանգարմամբ, հիշողության, ուշադրության թուլացմամբ, տեղեկատվության մշակման թուլացմամբ: Ենթադրում են, որ մարդկանց հոգնածությունը պայմանավորված է գլիկոգենի և ԱԵՖ-ի պաշարների նվազմամբ, թթու արգասիքների կուտակմամբ, Ca^{2+}-ի իոնների պահեստային աղքատացմամբ, մկանային խմբերի աշխատանքը կարգավորող կենտրոնների հոգնածությամբ: Սուբյեկտիվորեն հոգնածությունը զգացվում է ընդհանուր թուլությամբ և մարդը քնի պահանջ է զգում: XIX-րդ դարում Ի. Սեչենովը ցույց տվեց, որ հանգստի շրջանում մի ձեռքի հոգնած մկանի աշխատունակությունը վերականգնելու նպատակով անհրաժեշտ է աշխատել մյուս ձեռքով: Այսպիսի հանգիստը նա անվանեց *ակտիվ*: Այս դրույթը ընկած է հանգստի երկու ձևերի՝ պասիվ և ակտիվ հանգստի հիմքում: Առաջինը նախատեսում է հարաբերական հանգիստ վիճակ, իսկ երկրորդը՝ այնպիսի աշխատանքի կատարում, որն էապես տարբերվում է սովորաբար կատարվող աշխատանքից: Աշխատունակության արագ վերականգնման պատճառը ներկենտրոնական գործընթացների փոխհարաբերությունն է, որի հետևանքով մկանային մի խմբի հոգնածությունը հանվում է մկանների մեկ այլ խմբի աշխատանքով: Կարևոր նշանակություն ունի նաև մարդու տրամադրությունն աշխատանքի հանդեպ:Հաճույքով կատարվող աշխատանքի դեպքում մարդը ուշ է հոգնում:

4. 5. Հարթ մկաններ

Մարդկանց § բարձրակարգ կենդանիների օրգանիզմում հարթ մկանները գտնվում են ներքին օրգաններում, անոթներում, մաշկում: Դրանք ոչ կամային մկաններ են, որոնց մեծամասնության ֆունկցիան թույլ է հսկվում ԿՆՀ-ի կողմից: Հարթ մկանների մեծ մասը օժտված է ինքնաբերականությամբ, նյարդավորվում են վեգետատիվ նյարդային համակարգով, ինչպես նաև սեփական ներպատային նյարդային հյուսակներով, տեղային հումորալ § ֆիզիկական ազդեցություններով:

Հարթ մկանաբջիջը (միոցիտ) միակորիզ է, իլիկաձև, երկարությունը 50 - 400 մկմ է, հաստությունը՝ 2-10մկմ: Մկանաթելերն իրար միացած են մկանային ցածր օհմային հպումներով՝ նեքսուսներով § առաջացնում են ցանց, որին միահյուսվում են կոլագենային թելեր: Չնայած բջիջների միջև կան 60-150 նմ լայնությամբ ճեղքեր, հարթ մկանները գործում են որպես *գործառական մկանացանց*, ուր ԳՊ-ը § ապաբևեռացման դանդաղ ալիքներն անարգելք մեկ մկանաթելից հաղորդվում են մյուսին: Այս հատկությամբ հարթ մկանները տարբերվում են կմախքային մկաններից § նման են սրտամկանին: Սակայն սրտում բավական է դրդվի մեկ միոցիտ, դրդումը կընդգրկի ողջ միոկարդը, իսկ հարթ մկաններում առաջացած ԳՊ-ը մի բջջից տարածվում է որոշակի տարածությամբ:

Հարթ միոցիտների միոֆիբլիլներում նույնպես կան ակտինային § թույլ արտահայտված միոզինային նախաթելիկներ, սակայն դրանք կանոնավոր չեն դասավորված, որի հետևանքով զուրկ են միջաձիգ զոլավորությունից: Հարթ մկանների միոցիտները ավելի հարուստ են սարկոպլազմայով, սակայն սարկոպլազմային ցանցը թույլ է արտահայտված, որի պատճառով Ca^{2+}-ի գլխավոր աղբյուրն արտաբջջային հեղուկն է: Միոցիտների թաղանթն ունի բազմաթիվ ներփքումներ, պինոցիտոզային բշտիկներ § բազմաթիվ քիմիաընկալիչներ, որոնցով բջջի օրգանոիդներին են հաղորդվում գրգիռները:

Հարթ միոցիտների բջջապլազմայում պարունակվում են 3 տեսակի թելիկներ.

- բարակ ակտինային թելիկներ (3-8նմ), որոնք ամրացած են խիտ մարմնիկներին;
- միջանկյալ թելիկներ (10նմ), որոնք առաջացնում են խրձեր § միմյանց միացնում հարևան խիտ մարմնիկները;
- հաստ կարճ թելիկներ 15 նմ տրամագծով:

Հավանաբար կառուցվածքային այդ առանձնահատկությունները պայմանավորում են կծկողական գործընթացների դանդաղ բնույթը:

- Ներքին օրգանների պատերի հարթ մկանների *դանդաղ, ռիթմիկ* բնույթի կծկումներն ապահովում են այդ օրգանների պարունակության տեղափոխությունը: Օրինակ, աղիքների հարթ մկանների ճոճանակաձև § գալարակծկանքային շարժումները:
- Հարթ մկանների *երկարատև* § *լարումային* կծկումներն առավել արտահայտված են սնամեջ օրգանների սեղմաններում, որոնց լարումային կծկումները խոչընդոտում են օրգանների պարունակության ելքին: Օրինակ, լեղու կուտակումը լեղապարկում, մեզի կուտակումը միզապարկում:

- Ձարկերակների § զարկերակիկների պատերի լարումային կծկումները կարգավորում են լուսանցքի § արյան ճնշման առավելագույն մեծությունը, ինչպես նաև ապահովում օրգանների արյան մատակարարումը:

Հարթ մկանաբջիջները կարճանում են նախաթելիկների սահելու հետևանքով, սակայն սահելու § ԱԵՖ-ի ճեղքման արագությունը 100-1000 անգամ փոքր է քան միջաձիգ զոլավոր մկաններինը: Այդ պատճառով էլ հարթ մկանները երկարատև են կծկվում ծախսելով քիչ էներգիա (100-500 անգամ):

Հարթ մկաններն օժտված են պլաստիկությամբ, այսինքն ընդունակ են ձգման հետևանքով առանց լարվածությունը փոխելու պահպանել երկարությունը: Պլաստիկությունը կարևոր նշանակություն ունի սնամեջ օրգանների պատերի հարթ մկանների բնականոն գործունեության համար: Օրինակ, միզապարկի պատերի մկանների պլաստիկության շնորհիվ, անկախ լցման աստիճանից, նրանում ճնշումը հարաբերականորեն քիչ է փոխվում:

Հարթ մկաններն օժտված են *առածգականությամբ* (ճկունությամբ), ուստի կարող են որոշ աստիճանի ձգման դեպքում ապաբևեռանալ § ձգմանը պատասխանել կծկումով: Այս երևույթն ընկած է անոթների, միզապարկի § այլ օրգանների ինքնակարգավորման մեխանիզմում: Հարթ մկանները զգայուն են արտաքին § ներքին քիմիական գրգռիչների, կենսաբանական ակտիվ միացությունների, հորմոնների § վեգետատիվ նյարդերի կողմից արտազատվող միջնորդանյութերի նկատմամբ:

Հարթ մկանների էլեկտրական ակտիվությունը: Ինքնաբերականությամբ օժտված հարթ մկանների հանգստի պոտենցիալը -30-70 մՎ է, քանի որ հարթ մկանաբջջի թաղանթը հանգիստ ժամանակ մեծ թափանցելիություն ունի Na^+ իոնների համար: Ինքնածին ակտիվությունից զուրկ հարթ մկանաթելերի ՀՊ-ը տատանվում է -60մՎ-ի սահմաններում: Հարթ մկանների ԳՊ-ն ավելի փոքր է, քան կմախքային մկաններինը, իսկ տևողությունն ավելի մեծ է: Միշտ չէ, որ ԳՊ-ը գերազանցում է ՀՊ-ին § ավելացումը կազմում է ընդամենը 10-20 մՎ: Ներքին օրգանների հարթ մկաններում գրանցվում են երկու տեսակի ԳՊ՝ սեպանման, 5-80 մվրկ տևողությամբ § ԳՊ՝ արտահայտված հարթակի փուլով, 30-500 մվրկ տևողությամբ (միզուկի, արգանդի § որոշ անոթների հարթ մկաններ):

Հարթ մկանների ԳՊ-ի առաջացման իոնային մեխանիզմը էապես տարբերվում է կմախքային մկաններից: Հարթ մկանաբջջի թաղանթի ապաբևեռացումը պայմանավորված է էլեկտրադրդունակ կալցիումական անցուղիներով, որոնք թափանցելի են նաև այլ երկվալենտ կատիոնների (Ba^{2+}, Sr^{2+}) § Na^+ իոնների համար: Ի տարբերություն «արագ» Na-ական անցուղիների, որոնք ապահովում են նյարդային § կմախքամկանային բջիջներում ԳՊ-ի ծագումը, Ca^{2+}-ական անցուղիներն ակտիվանում § ապաակտիվանում են ավելի դանդաղ: Ca-ական անցուղիներն օժտված են ընտրողական զգայունությամբ շրջափակիչների նկատմամբ: Զգայունություն չեն ցուցաբերում *թետրադոքսինի* հանդեպ, սակայն արդյունավետ շրջափակվում են *իզոպտինով* (վերապամիլով), La^{3+}, Mn^{2+}, Ca^{2+} իոններով: Գործնական բժշկության մեջ իզոպտինն օգտագործվում է անոթների կծկանքը կանխելու § վերացնելու համար:

Հարթ մկաններում դրդումը հաղորդվում է երկու մեխանիզմով: Ինչպես նյարդային § կմախքային մկանաթելերում, հարթ մկաններում դրդումը §ս

տարածվում է *տեղային էլեկտրական հոսանքներով*, որոնք առաջանում են մկանաթելի բջջաթաղանթի ապաբ§եռացված § բ§եռացված հատվածների միջ§: Բացի դրանից հարթ մկանաբջիջներում ԳՊ-ը, մեկ բջջից հաղորդվում է մյուսին: Դրա հիմնական պատճառն այն է, որ բջիջների հպման հատվածներում՝ նեքսուսներում կան փոքր դիմադրությամբ օժտված հատվածներ, որոնցով հոսանքագալարը մեկ թելիկից հաղորդվում է մյուսին § առաջացնում հարճան բջջի թաղանթի ապաբ§եռացում: Ինչպես արդեն նշվել է, հարթ մկանները գործում են որպես գործառական մկանացանց, այսինքն դրդումն անարգելք մեկ մկանաթելից հաղորդվում է մյուսին: Այս առումով հարթ մկանները նման են սրտամկանին, միայն ԳՊ-ը տարածվում է համեմատաբար փոքր տարածության վրա: Դրդման հաղորդման արագությունը տարբեր հարթ մկաններում միատեսակ չէ: Այն կազմում է 2-10 սմ/վրկ § կախված է մկանաթելերի երկարությունից: Շարժիչ նյարդավերջույթները սինապսային կապի մեջ են գտնվում ոչ մեծ թվով մկանաթելերի հետ:

Ըստ գործառական առանձնահատկությունների հարթ մկանները բաժանվում են ինքնածին § ոչ ինքնածին ակտիվությամբ օժտված մկանային խմբերի: *Ինքնածին ակտիվությամբ* օժտված մկանները (ռիթմավարները) ընդունակ են կծկվելու նաև § նյարդային § հումորալ ազդակների բացակայությամբ: Օրինակ, աղիքի, միզածորանի, ստամոքսի § արգանդի մկանները մեկուսացնելիս կամ նյարդազերծելիս առաջացնում են ինքնածին պրկանքանման կծկումներ: Ուստի նրանց ԳՊ-ն ունի *մկանածին ծագում*: Դա պայմանավորված է նրանց ներպատային հանգույցներում զգացող, ներդիր § շարժողական նեյրոնների առկայությամբ, որոնք իրականացնում են տեղային ռեֆլեքսային գործողություն: Օրինակ, աղիքային ուղու մկանունքը գործում է աուերբախի § մեյսներյան հյուսակների միջոցով: Այս առանձնահատկությունը հնարավոր է դարձնում աղիքի ինքնավար շարժողական ֆունկցիան:

Ինքնածին ակտիվություն չունեցող հարթ մկանները կծկվում են ինքնավար նյարդային համակարգով հաղորդվող ազդակներով:

Ի տարբերություն աղիքի մկանի, զարկերակների, սերմնածորանների § աչքի ծիածանաթաղանթի մկանաբջիջներն ունեն ավելի խիտ նյարդավորում § թույլ զարգացած միջբջջային էլեկտրական հպումներ: Նրանց լարվածությունը § լարվածության տատանումները հիմնականում *նյարդածին* բնույթի են: Առանձին նյարդային ազդակները չեն կարող այդպիսի բջիջների թաղանթների ապաբ§եռացում ու կծկում առաջացնել: Նման մկաններում ԳՊ-ը § կծկումը վրա է հասնում միայն ազդակների հաջորդական շարքի դեպքում:

Հարթ մկաններում էլեկտրամեխանիկական զուգակցումն իրականանում է Ca^{2+} իոններով, որոնք հիմնականում ներթափանցում են միջբջջային տարածությունից, քանի որ սարկոպլազմային ցանցը թույլ է արտահայտված:

Հարթ մկաններում Ca^{2+} իոնների մասնակցությամբ կծկման առաջացումը որոշ չափով ունի այլ մեխանիզմ: Ca^{2+} -ի իոններն ազդում են կալմոդուլին սպիտակուցի վրա, որն էլ ակտիվացնում է միոզինի թեթ§ շղթաների կինազներին: Դա հանգեցնում է ԱԵՖ-ից ֆոսֆորական խմբի տեղափոխմանը միոզինի վրա § կծկման առաջացմանը (լայնակի կամրջակների առաջացում):

Հարթ մկաններում տրոպոնին-տրոպոմիոզին համակարգի առկայության մասին տվյալներ չկան:

Սարկոպլազմայից Ca^{2+} իոնները հեռացնելիս ֆոսֆատազն ապաֆոսֆորիլացնում է միոզինին § այն կորցնում է ակտինի հետ միանալու հատկությունը:

Հարթ մկանաբջիջների մեծ մասի թուլացման ժամանակ սարկոպլազմայից Ca^{2+} իոնները դուրս են բերվում բջջաթաղանթով: Քանի որ հարթ մկանների սարկոպլազամային ցանցը թույլ է զարգացած § Ca^{2+} իոնները դանդաղ են տեղափոխվում բջջաթաղանթով, ուստի կմախքային մկանների համեմատությամբ դրանց թուլացումն առավել դանդաղ է ընթանում: Հարթ մկաններն, ինչպես § կմախքային մկանները, §u թուլանում են, երբ նրանցում Ca^{2+} իոնների քանակը իջնում է 10^{-8} մոլ/լ-ից: Հարթ մկաններում մկանաբջջի թաղանթում կան Ca^{2+} իոնները փոխադրող երկու համակարգեր.

- *շարժուն փոխադրիչների համակարգ*, որոնք ներբջջային Ca^{2+} իոնները փոխանակում են արտաբջջային Na^{+} իոններով;
- *կալցումական պոմպ* (Ca-ԱԵՖ-ազա), որն ԱԵՖ-ի էներգիան օգտագործում է Ca^{2+} իոնները միջբջջային միջավայր փոխադրելու համար:

Բացահայտված է, որ կալցիումական պոմպը շատ թույլ է, որով մասամբ կարելի է բացատրել հարթ մկանների դանդաղ թուլացումը:

Աղյուսյակ 4.1. **Կմախքային § հարթ մկանների ֆիզիոլոգիական հատկությունների համեմատական բնութագիրը**

Կմախքային մկաններ	Հարթ մկաններ
Մտնում են հենաշարժիչ համակարգի կազմության մեջ	Չ§ավորում են ներքին օրգանների § անոթների պատերը, մտնում են մաշկի կազմության մեջ
Ունեն արագ կարճատ§ ապաբ§եռացում § բացարձակ անդրդվելիության կարճ շրջան	Ունեն դանդաղ ապաբ§եռացում § բացարձակ անդրդվելիության երկար շրջան
Օժտված են տարբերակման § կիսման ընդունակությամբ	Օժտված են տարբերակման, կիսման § վերականգնման ընդունակությամբ
Նյարդավորվում են մարմնական նյարդային համակարգով	Նյարդավորվում են վեգետատիվ նյարդային համակարգով, ունեն նա§ նյարդավորման սեփական ապարատ
Ընդունակ են արագ փուլային կծկումներին	Ընդունակ են երկարատ§ լարումային կծկումներին
Օժտված են առաձգականությամբ, իրականացնում են կամային շարժումներ էներգիայի մեծ ծախսով	Օժտված են առաձգականությամբ, իրականացնում են ոչ կամային շարժումներ էներգիայի աննշան ծախսով
Օժտված են քիմիական նյութերի նկատմամբ թույլ արտահայտված զգայունությամբ	Օժտված են բարձր զգայունությամբ, քիմիական, դեղաբանական, արտաքին § ներքին կենսաբանական ակտիվ նյութերի

	նկատմամբ
Աննշան են ղեկավարելի դեղանյութերով	Ղեկավարելի են դեղանյութերով

Գլուխ 5. ՆՅԱՐԴԱԹԵԼԵՐԻ ԵՎ ՆՅԱՐԴԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

5.1. Նյարդի կառուցվածքը

Նյարդը կամ նյարդային ցողունը բարդ գոյացություն է: Այն կազմված է բազմաթիվ նյարդաթելերից, որոնք պատված են ընդհանուր շարակցահյուսվածքային թաղանթով՝ վերնանյարդով (էպինեվրիում), ուր տեղակայված են արյունատար § ավշային անոթները: Նյարդաթելը նյարդային բջջի երկար ելուստն է՝ *աքսոնը,* որը, կարող է հասնել մինչ§ 1մ երկարության:

Նյարդաթելերը լինում են միելինապատ § միելինազուրկ: *Միելինապատ թելերը* գտնվում են շարժիչ § զգացող նյարդերի կազմում, դրանք կան նա§ վեգետատիվ նյարդային համակարգում: Միելինազուրկ թելերը հիմնականում պատկանում են սիմպաթիկ նյարդային համակարգին: Միելինապատ նյարդաթելը կազմված է առանցքային գլանից, որը ծածկված է բջջապլազմային թաղանթով, ներսում գտնվում է աքսոպլազման նեյրոֆիբրիլներով, միտոքոնդրիումներով, միկրոսոմներով (նկ. 5.1.): Սաղմնային զարգացման ընթացքում լեմոցիտները (շվանյան) շրջապատում են աքսոնը § կազմում կրկնակի թաղանթ՝ *մեզաքսոն:* Վերջինս պտտվելով աքսոնի շուրջը, առաջացնում է բազմաշերտ պարույր՝ միելինային թաղանթ, որի հաստությունը տատանվում է 8-ից մինչ§ 20մկմ: Այն կազմված է 80% բարձր դիմադրությամբ օժտված լիպիդներից (ֆոսֆոլիպիդներ, ցերեբրոզիդներ, քոլեստերոլ) § 20% սպիտակուցներից ու սուլֆատներից, ուստի կատարում է մեկուսիչի դեր: ԿՆՀ-ում միելինի առաջացմանը մասնակցում են օլիգոդենդրոցիտները: Միելինային թաղանթը հոծ չէ § հավասար հատվածների վրա (0,5-2 մմ) ընդհատվում է՝ առաջացնելով 1 մկմ երկարությամբ սեղմվածքներ, որոնք կոչվում են *Ռանվիեի սեղմվածքներ*: Սեղմվածքների միջ§ տարածությունը տատանվում է § կախված է նյարդաթելի հաստությունից: Որքան նյարդաթելը հաստ է, այնքան սեղմվածքների միջ§ տարածությունը երկար է: Օրինակ 10-20 մկմ տրամագիծ ունեցող թելերում այն 1-2 մմ է, իսկ 1-2 մկմ տրամագիծ ունեցող թելերում՝ 0,5 մմ:Միելինային թաղանթն արտաքինից պատված է շվանյան բջիջներով:

Միելինազուրկ նյարդաթելի ներքին կառուցվածքը նման է միելինապատ նյարդաթելի կառուցվածքին, սակայն միելինը բացակայում է § առանձին թելերը մեկուսացված են շվանյան բջիջներով: Շվանյան բջիջների § առանցքային գլանի միջ§ առկա է ճեղք (15նմ), որը լցված է միջբջջային հեղուկով: Կառուցվածքային այս առանձնահատկության շնորհիվ առանցքային գլանի մակերեսային բջջապլազմային թաղանթը հաղորդակցվում է նյարդաթելը շրջապատող միջբջջային հեղուկի հետ: Սաղմնային զարգացման շրջանում լեմոցիտի մեջ ընկղմվում է մեկ կամ մի քանի աքսոն § այն շրջապատում է նրանց, սակայն չի առաջանում բազմաշերտ միե-

լինային թաղանթ: էվոլյուցիոն տեսանկյունով միելինազուրկ նյարդաթելերն ավելի շուտ են առաջացել:

Նյարդերը կարող են պարունակել քանակական տարբեր հարաբերություններով միելինապատ § միելինազուրկ նյարդաթելեր: Մաշկային նյարդերում գերակշռում են միելինազուրկ նյարդաթելերը, իսկ մկաններում՝ միելինապատը: Միելինային թաղանթը կատարում է 2 ֆունկցիա՝ էլեկտրամեկուսիչ § սնուցողական: Միելինը որպես ճարպային բնույթի նյութ արգելում է իոնների անցումն այդ հատվածով, քանի որ օժտված է էլեկտրական հոսանքի նկատմամբ մեծ դիմադրությամբ: Սնուցողական ֆունկցիան կայանում է նրանում, որ միելինը մասնակցում է առանցքային գլանի նյութափոխանակությանը: Գոյություն ունի կարծիք, որ միելինապատ թաղանթը մասնակցում է նաև § ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութերի առաջացմանը (ացետիլխոլինի տեսակի): Շվանյան թաղանթը նույնպես մասնակցում է նյութափոխանակությանը § առանցքային գլանի աճին:

5. 2. Դրդման հաղորդման օրինաչափությունները նյարդերով

Նյարդաթելերի հատկությունները.՝ Բոլոր նյարդաթելերը բնութագրվում են դրդող հյուսվածքներին բնորոշ ընդհանուր հատկություններով՝ դրդման շեմքով, շարժունությամբ, դրդելիության ցիկլային փոփոխություններով, ենթարկվում են "ուժ-ժամանակ" օրենքին, ընդունակ են հարմարման: Նյարդաթելերն օժտված են նաև մենահատուկ առանձնահատկություններով: Խ. Հասերի, Ն. Ե. Վվեդենսկու, Ա. Ա. Ուխտոմսկու, Ա. Խակսլիի, Ա. Խոջկինի և ուրիշ գիտնականների աշխատանքներով հաստատվել են նյարդերով գրգռի հաղորդման երեք օրենքներ.

1. Գրգիռը նյարդաթելով հաղորդվում է նրա անատոմիական և ֆիզիոլոգիական ամբողջականության պահպանման դեպքում: Նյարդաթելի թաղանթի վնասման դեպքում կամ նյարդաթելերը հատելիս գրգռի հաղորդումը դառնում է անհնարին: Գրգռի հաղորդումը դադարում է նաև նյարդաթելի ֆիզիոլոգիական ամբողջականության խախտման դեպքում (ցավազրկող նյութերի կիրառում, նատրիումական անցուղիների շրջափակում, երկարատև ապաբևեռացում):
2. Նյարդաթելերով գրգիռը հաղորդվում է երկկողմանի: Բնական պայմաններում քանի որ ԳՊ-ը ծագում է նեյրոնի սկզբնահատվածում, ուստի այն տարածվում է ինչպես դեպի նեյրոնի մարմինը և դենդրիտները, այնպես էլ աքսոնով մինչև նյարդային վերջույթներ:
3. Գրգիռը նյարդային ցողունի առանձին նյարդաթելերով հաղորդվում է մեկուսի և հասցվում միայն այն բջիջներին, որոնք նյարդավորվում են տվյալ նյարդաթելի վերջույթով: Գրգիռը մի նյարդաթելից չի անցնում մյուսին, որը պայմանավորված է թաղանթով, բացի այդ բջջային հեղուկն ունի փոքր դիմադրություն, քան նյարդ-աթելի թաղանթը, որի հետևանքով նյարդաթելի դրդված և չդրդված հատվածների միջև առաջացած հոսանքն անցնելով միջբջջային ճեղքերով էլեկտրաճյուղավորվում է և դառնում թույլ հարևան նյարդաթելերի դրդման համար: Դա ունի կարևոր ֆիզիոլոգիական նշանակություն: Յուրաքանչյուր նյարդ կազմված է տարբեր բնույթի նյարդաթելերից՝ շարժիչ, զգացող, վեգետատիվ, որոնք նյարդավորում են իրարից որոշ հեռավորության վրա գտնվող տարբեր կառուցվածքով և ֆունկցիայով բջիջներ ու հյուսվածքներ: Եթե գրգիռը մեկուսի չհաղորդվեր, ապա օրգանների և հյուսվածքների գործունեությունը բնականոն ընթանալ չէր կարող:

- Նյարդաթելերն օժտված են դրդման հաղորդման մեծ արագությամբ: Տարբեր թելերում ԳՊ-ի հաղորդման արագությունը կազմում է 0,5-120 մ/վրկ: Մինչդեռ հարթ մկաններում այն կազմում է 0,02 - 0,10մ/վրկ, աշխատող կարդիոմիոցիտներում՝ 1մ/վրկ, սրտի հաղորդող համակարգի միոցիտներում և կմախքային մկաններում՝ 2-5մ/վրկ:

- Նյարդաթելերը գործնականորեն չեն հոգնում, քանի որ դրդման հաղորդումը պայմանավորված է նրանց էլեկտրական հատկություններով: Բնականոն արյան մատակարարման դեպքում (O_2, սննդանյութեր) նյարդերը չեն հոգնում: Ն.Ե. Վվեդենսկին փորձառական պայմաններում նյարդը ոչ ուժեղ հոսանքով 6-8 ժամ անընդհատ գրգռել է և նկատել, որ շրջապատող միջավայրում O_2-ի առկայության և խոնավ վիճակը պահպանելու դեպքում նյարդը պահպանել է գրգռման հաղորդման ընդունակությունը: Դա պայմանավորված է նրանով, որ նյարդաթելերով ԳՊ-ը հաղորդվելիս օգտագործվում է անդրթաղանթային իոնների պաշարների մեկ

միլիոներորդ մասը, հետևաբար, ոչ մեծ քանակի ԱԵՖ է անհրաժեշտ իոնային գրադիենտը վերականգնելու համար:

- Նյարդաթելերով հաղորդվում են հաջորդական ազդակներ, որոնք ունեն տարբեր հաճախություն և ժամանակային տեղաբաշխում՝ պատկեր, որում ծածկագրված են դրդում առաջացնող գրգռիչի ցուցանիշները:

- Դրդվող բոլոր գոյացությունների մեջ նյարդաթելերն օժտված են ամենամեծ գործառական շարժունությամբ, այսինքն հաղորդում են ազդակահոսքի բարձր հաճախություն, առանց ռիթմի վերափոխման:

Դրդման ժամանակ նյարդաթելերի Na/K - ԱԵՖ-ազային պոմպերի աշխատանքը պահանջում է էներգիա, որի պատճառով նյարդերն անգամ հանգիստ պայմաններում յուրացնում են O_2, գլյուկոզ և արտազատում CO_2: Դրդման ժամանակ թթվածնի օգտագործումը մեծանում է, քանի որ մակրոէրգիկ միացությունների (ԱԵՖ, կրեատինֆոսֆատ), սպիտակուցների, նուկլեինաթթուների և ֆոսֆոլիպիդների քայքայումն ուժեղանում է:

Նյութափոխանակության հետևանքով առաջացած էներգիան հաղորդվում է նատրիումական պոմպին, որն ակտիվորեն հաղթահարում է թաղանթի վրա Na^+-ի պասիվ էլեկտրաքիմիական գրադիենտը: Այս ուսումնասիրել են Պ. Կոլդվելը և Ռ. Կեյնեսը կաղամարի հսկա աքսոնի վրա:

Ջերմագոյացում: Թերմոդինամիկայի օրենքների համաձայն, դրդումն ուղեկցվում է նաև ջերմության անջատմամբ, որն ընթանում է մի քանի փուլերով: Սկզբնական ջերմագոյացումը կապված է ապաբևեռացման ժամանակ նատրիումական և մասամբ կալիումական պասիվ հոսքերով: Հետագա երկարատև ջերմագոյացումը կապված է Na^+/K^+ ԱԵՖազային պոմպի ակտիվացման հետ վերաբևեռացման փուլում, որն աքսոպլազմայից հեռացնում է Na^+ ավելցուկը և վերականգնում K^+-ի ելակետային մեծությունը:

5. 3. Նյարդաթելերով դրդման հաղորդման մեխանիզմը

Նյարդաթելով դրդման հաղորդման հիմնադիրը գերմանացի ֆիզիոլոգ Լ. Հերմանն է (1899): Նա ենթադրում է, որ նյարդաթելերով դրդումը հաղորդվում է տեղային հոսանքով, որն առաջանում է նյարդաթելում և նրան շրջապատող հեղուկի միջև: Այդ տեսությունը հաստատվեց փորձնական ճանապարհով Ա. Խոջկինի և ուրիշ հետազոտողների կողմից: Նրանք բացահայտեցին, որ դրդումը միելինազուրկ նյարդաթելերով հաղորդվում է անընդհատ, իսկ միելինապատ նյարդաթելերով՝ ընդհատ (նկ 5.3.):

Կենսապոտենցիալները լինում են տեղային, որոնք տարածվում են մարելով (դեկրեմենտ) և ազդակային (գործողության պոտենցիալ), որոնք տարածվում են առանց մարելու, ամբողջ նյարդաթելի երկայնքով:

Տեղային պոտենցիալների տարածումը: Տեղային պոտենցիալները (նախապոտենցիալ, ընկալչական պոտենցիալ, դրդող հետսինապսային պոտենցիալ) առաջացնում են թաղանթի ապաբևեռացում Na^+ իոնների ներհոսքի արդյունքում, ըստ էլեկտրաքիմիական գրադիենտի: Նյարդաթելի ապաբևեռացված և բևեռացված հատվածների միջև աքսոպլազմայում և շրջապատող հեղուկում հոսանքը տարածվում է դրականից դեպի բացասականը, որն էլ առաջ է բերում

շրջանաձ§ հոսանքների հոսք: Վերջիններս դուրս գալով նյարդաթելից հաջորդաբար դրդում են հարևան հատվածները (նկ. 2ա): Հեռանալով առաջնային ապաբ§եռացման օջախից (1-2մմ սահմաններում) շրջանաձ§ տեղային հոսանքների դրդող ազդեցությունն աստիճանաբար նվազում է, ուստի դրդումը հաղորդվում է մարելով: Տեղային պոտենցիալի այս առանձնահատկությունը կապված է տվյալ հատվածում իոնային կառավարելի անցուղիների բացակայությամբ: Եթե թաղանթում ծագած ապաբ§եռացումը չի ուղեկցվում պոտենցիալկախյալ անցուղիների (Na^+, K^+, Ca^{2+}-ական) թափանցելիության փոփոխություններով, այդպիսի ապաբ§եռացումն անվանում են *էլեկտրոտոնային*: Դրդման էլեկտրոտոնային տարածումը ֆիզիկական մեխանիզմ է, դա բնորոշ է թաղանթի այն հատվածներին, որտեղ բացակայում են պոտենցիալկախյալ իոնային անցուղիները: Այդպիսի հատվածներ են նյարդային բջիջների դենդրիտների թաղանթի մեծ մասը, միելինային նյարդաթելերի միջսեղմվածքային հատվածները: Եթե տեղային պոտենցիալը էլեկտրոտոնային եղանակով տարածվելով, հասնում է թաղանթի այն հատվածներին, որոնք ընդունակ են առաջացնել ԳՊ (աքսոնային թմբիկ, Ռանվիեի սեղմվածքներ), բայց նրա տատանասահմանը չի հասնում ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակին, ապա այդպիսի պոտենցիալը կոչվում է *նախապոտենցիալ* (պրեպոտենցիալ): Նրա առաջացմանը § տարածմանը մասնակիորեն մասնակցում են պոտենցիալկախյալ իոնային անցուղիները, սակայն այս դեպքում բացակայում է ինքնաուժեղացվող (ռեգեներատիվ) ապաբ§եռացումը, որը բնորոշ է ԳՊ-ին: Այդ պատճառով այդպիսի պոտենցիալը տարածվում է մարելով: Կենսապոտենցիալների էլեկտրոտոնային տարածման արդյունավետությունը կախված է նյարդաթելի ֆիզիկական հատկություններից՝ թաղանթի տարողությունից § դիմադրությունից, բջջապլազմայի դիմադրությունից:

Նյարդաթելում էլեկտրոտոնային հաղորդումը հեշտանում է նրա տրամագծի ավելացման դեպքում, որը կապված է բջջապլազմայի դիմադրության փոքրացման, ինչպես նաև § նյարդաթելի միելինապատման հետ, որը մեծացնում է թաղանթի դիմադրողականությունը § փոքրացնում նրա տարողությունը: էլեկտրոնային հաղորդման արդյունավետությունը բնութագրում է թաղանթի հաստատուն երկարությունը (λm): Դա այն տարածությունն է, որով կարող է էլեկտրոտոնիկորեն տարածվել կենսապոտենցիալը, քանի որ դեռ նրա տատանասահմանը չի իջել մինչ§ 37% ելակետային մեծությունից: Տեղային պոտենցիալների համար այդ հաստատուն երկարությունը չի գերազանցում 1 մմ, § դրանց տատանասահմանն մարում է ծագման տեղից 1-2 մմ տարածության վրա: Եթե տեղային պոտենցիալը հասնում է թաղանթի այն հատվածներին, որոնք ընդունակ են առաջացնել ԳՊ § նրա տատանասահմանը հասնում է ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակին, ապա ձ§ավորվում է ԳՊ, որը տարածվում է նյարդաթելի ամբողջ երկարությամբ առանց մարելու: Մեծ տարածությունով դրդման հաղորդման համար անհրաժեշտ է գործողության պոտենցիալի ձ§ավորում: Դրա տարածման համար էլեկտրոտոնային մեխանիզմից բացի էական դերը պատկանում է ապաբ§եռացման վերականգնողական մեխանիզմին, որը թույլ է տալիս պահպանել ԳՊ-ի տատանասահմանը:

Գործողության պոտենցիալի հաղորդումն իրականանում է ինչպես ֆիզիկական (էլեկտրոտոնային), այնպես էլ ֆիզիոլոգիական մեխանիզմներով: Նյարդային ազդակի հաղորդման պարտադիր պայմանը նյարդաթելի ամբողջ երկայնքով կամ սահմանափակ հատվածներում պոտենցիալկախյալ իոնային անցուղիների առկա-

յությունն է, որոնք պատասխանատու են ԳՊ ձ§ավորման համար: Առանձնացվում է ԳՊ-ի տարածման 2 փուլ. 1. էլեկտրտոնոնային հաղորդում, որը պայմանավորված է նյարդաթելի ֆիզիկական հատկություններով § 2. ԳՊ-ի առաջացման փուլ շարժման ուղու նոր հատվածում, որը պայմանավորված է իոնային անցուղիների գործունեությամբ: Նյարդաթելի թաղանթում իոնային անցուղիների խտության § տեղադրությունից կախված հնարավոր է գործողության պոտենցիալի տարածման 2 տեսակ՝ *անընդհատ § ցատկածձ* (սալտատոր):

Միելինազուրկ նյարադաթելերն իրենց ամբողջ երկարությամբ ունեն միձնույն էլեկտրահաղորդելիությունը § դիմադրությունը: ԳՊ-ի անընդհատ տարածումը իրականանում է միելինազուրկ նյարդաթելերով (C տեսակի), որոնք ունեն պոտենցիալկախյալ անցուղիների հավասարաչափ տեղաբաշխում: Դրդումը տարածվում է ամբողջ նյարդաթելի երկայնքով, կետ առ կետ, տեղային հոսանքներով: Նյարդային ազդակի հաղորդումը սկսվում է էլեկտրոտոնային տարածման փուլից: ԳՊ-ի տատանասահմանը կազմում է շուրջ 90մվ (ԹՊ+շրջում), իսկ թաղանթի հաստատուն երկարությունը (λm) հավասար է 0.1-1.0 մմ: Այդ պատճառով ԳՊ-ն այդ տարածությունով տարածվելով որպես էլեկտրոտոնային պոտենցիալ § պահպանելով տատանասահմանի 37%-ը, ընդունակ է ապաբ§եռացնել թաղանթը մինչ§ կրիտիկական մակարդակի § առաջացնել ամբողջ երկայնքով նորանոր գործողության պոտենցիալներ: Նյարդային ազդակի էլեկտրոնային տարածման փուլում իոնները շարժվում են թելիկի երկայնքով ապաբ§եռացված § բ§եռացված հատվածների միջ§, ապահովելով դրդման հաղորդումը թելիկի հարձան հատված: Անվնաս նյարդաթելի դեպքում ԳՊ-ի էլեկտրոնային տարածման փուլը փոքր է, քանի որ պոտենցիալկախյալ անցուղիները գտնվում են միմյանց մոտ, բնականաբար ԳՊ-ին մոտ: Այս գործընթացը տ§ում է մինչ§ ապաբ§եռացումը կհասնի $E_կ$-ի 50%-ին: Այնուհետ§ ընդգրկվում է իոնների տեղափոխությունը իոնային անցուղիների ակտիվացման շնորհիվ: Հարձան հատվածում նոր ԳՊ-ի ձ§ավորման ժամանակ ապաբ§եռացման փուլում Na-ական անցուղիների ակտիվացման հետ§անքով ծագում է Na-ի իոնների հզոր հոսք դեպի բջիջ, որն առաջացնում է վերականգնողական ապաբ§եռացում: Այդ հոսանքը ապահովում է նոր ԳՊ-ի ձ§ավորումը այն տատանասահմանով, որը ներկայացնում ԹՊ-ի § շրջման տատանասահմանների գումար: Սույն պատճառով էլ ԳՊ-ի հաղորդումը իրականանում է առանց մարելու: Այսպիսով, նյարդային ազդակի անընդհատ տարածումը տեղի է ունենում նորանոր ԳՊ-ների առաջացման § փոխանցման միջոցով, երբ թաղանթի յուրաքանչյուր հատված սկզբում հանդես է գալիս որպես գրգռվող (երբ նրան հասնում է էլեկտրոնային պոտենցիալը), իսկ այնուհետ§ որպես գրգռող (ԳՊ-ի ձ§ավորումից հետո) (նկ. 5.2. Ա):

Ցածր կազմակերպված նյարդային համակարգ ունեցող կենդանիների միելինազուրկ նյարդաթելերում դրդումը տարածվում է մարելով, քանի որ մետաբոլիզմի գործընթացները չեն ապահովում էներգիայի ծախսը դրդման համար: Բարձրակարգ կենդանիների մետաբոլիզմը կատարյալ է § դրդումը տարածվում է առանց մարելու: Եթե նյարդարդաթելի որ§է հատված տեղադրվի իոնազուրկ միջավայրում (սախարոզի լուծույթ), ապա տվյալ հատվածով դրդման հաղորդումը կդառնա անհնար, ինչը վկայում է, որ միելինազուրկ թելերով դրդումը հաղորդվում է կետային ձ§ով:

Միելինապատ նյարդաթելերում գրգիռը հաղորդվում է ցատկածձ§ (սալտատոր տեսություն), որը պայմանավորված է բարձր դիմադրողականություն

ունեցող միելինի շերտով § նրա ընդհատումներով: Միայն Ռանվիեի սեղմվածքներում է հնարավոր թաղանթի ապաբ§եռացում § ԳՊ-ի առաջացում, քանի որ մինջսեղմվածքային հատվածներում (միելինային մուֆտայի շրջան) պոտենցիալզգայուն անցուղիներ չկան § առանցքային գլանի թաղանթն այդ հատվածում գործնականորեն անդրդունակ է: Առաջին անգամ Գ. Կատոն, ապա Ի. Տասակին գորտի միելինապատ նյարդաթելերում ԳՊ գրանցել են ԳՊ Ռանվիեի սեղմվածքներում: Հանգիստ վիճակում սեղմվածքի արտաքին թաղանթը լիցքավորված է դրական, ուստի հարճան սեղմվածքների միջճ չկա պոտենցիալների տարբերություն (նկ. 5.2 բ): Երբ Ա սեղմվածքը գրգռվում է, ապա այդ մասում թաղանթը ապաբճեռանում է, դառնում է էլեկտրաբացասական հարճան Բ սեղմվածքի թաղանթի նկատմամբ, որը գտնվում է բճեռացված վիճակում (+): Դրդված (-) § չդրդված (+) հատվածների միջճ առաջանում է տեղային հոսանք, որն էլեկտրոտոնային եղանակով, առանց իոնային անցուղիների մասնակցության, անցնում է նյարդաթելը շրջապատող հեղուկով, թաղանթի § աքսոպլազմայի միջով, ինչը բերում է Բ սեղմվածքի թաղանթի ապաբճեռացման, որն ուղեկցվում է Na^+ իոնների ներթափանցմամբ § ԳՊ-ի առաջացմամբ: Վերջինս իր հերթին կարող է հանդիսանալ հաջորդ Գ սեղմվածքի թաղանթի դրդման աղբյուր: Ա սեղմվածքում դրդումը դեռճս շարունակվում է § այն որոշակի ժամանակ մնում է անդրդունակ, որի պատճառով Բ սեղմվածքը ընդունակ է առաջացնել հարճան սեղմվածքի դրդում: Ռանվիեի սեղմվածքներում Na-ական անցուղիների քանակը 1 մկմ^2 հասնում է 12000, որը 100 անգամ շատ է միելինազուրկ նյարդաթելի նկատմամբ: Անցուղիների նման խտությունն ապահովում է դրդման ցատկածճ տարածումը: Արդյունքում սեղմվածքներն առավել դրդունակ են § ապահովում են հաղորդման մեծ արագություն: Ռանվիեի սեղմվածքներում շեմքային պոտենցիալը կազմում է 15 մՎ: Ուստի հարճան Ռանվիեի սեղմվածքների վնասման դեպքում ԳՊ-ը էլեկտրոտոնային եղանակով կարող է դրդել 2-4-րդ, նույնիսկ 5-րդ սեղմվածքը:

Դրդման ցատկածճ հաղորդումը հնարավոր է միայն այն դեպքում, եթե ԳՊ-ի տատանասահմանը 5-10 անգամ գերազանցում է հարճան սեղմվածքի գրգռման շեմքը: ԳՊ-ի տատանասահմանի հարաբերությունը գրգռման շեմքի մեծությանը ստացել է *դրդման հաղորդման հուսալիության գործակից* (ՀԳ) անվանումը:

$$ՀԳ = \frac{\text{ԳՊ-ի տատանասահմանը, մՎ}}{\text{գրգռման շեմք, մՎ}}$$

Ինչքան մեծ է ՀԳ-ն, այնքան մեծ է հաղորդման արագությունը: Սովորաբար այն հավասար է 5-6: Եթե ՀԳ-ը=1, ապա հաղորդումը հուսալի չէ, իսկ եթե ՀԳ<1, ապա հաղորդումը բացակայում է: Ուստի, ինչքան մեծ է ՀԳ-ն, այնքան արդյունավետ կլինի հարճան հատվածի դրդումը:

ԳՊ-ի ցատկածճ հաղորդումը էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում ավելի ուշ է ձճավորվել (ողնաշարավորներ): Այն անընդհատ հաղորդման համեմատությամբ ունի խիստ կարճոր երկու առավելություն. 1. էներգիայի ծախսի տեսակետից այն ավելի խնայողական է, քանի որ դրդվում են միայն Ռանվիեի սեղմվածքները, որոնց մակերեսը թաղանթի 1% -ից էլ քիչ է, ուստի քիչ էներգիա է անհրաժեշտ Na^+- § K^+-իոնների անդրթաղանթային գրադիենտի վերականգնման համար; 2. դրդումը 107 անգամ ավելի արագ է հաղորդվում, քան ԳՊ անընդհատ հաղորդումը միելինա-

զուրկ թելերում: Նյարդաթելերի կառուցվածքային առանձնահատկությունների իմացությունը հնարավորություն է տալիս դեղաբանական միջոցներով կարգավորել դրդման հաղորդումը նրանցում: Օրինակ, նովոկայինը շրջափակում է ցավային զգայության հաղորդումը հիմնականում բարակ միելինազուրկ նյարդաթելերում, քանի որ հեշտությամբ փոխազդում է նյարդաթելի թաղանթի հետ § նպաստում աքսոպլազմայից K^+-իոնների ուժեղ արտահոսքին, թաղանթի գերբ§եռացմանը, թաղանթային պոտենցիալի մեծացմանը § դրդելիության նվազմանը: Դրա հետ§անքով ապաբ§եռացման շեմքը մեծանում է § դրդումն այդ հատվածում շրջափակվում: Գրգռի հաղորդման դանդաղում նկատվում է Ռանվիեի սեղմվածքում համապատասխան այն ժամանակին, որն անհրաժեշտ է, որպեսզի էլեկտրոտոնային պոտենցիալը հասնի շեմքային մեծության § առաջացնի դրդում: Մի սեղմվածից մյուսին գրգռի հաղորդումը կատարվում է 0.07մ/վրկ արագությամբ:
Այսպիսով, միելինապատ թելերն ունեն ակնհայտ առավելություններ.

- խնայողաբար են ծախսում էներգիան: Մինչ§ ելակետային գրադիենտը (10:1) Na^+-իոնների դուրս բերման համար ավելի քիչ էներգիա է ծախսվում, քան միելինազուրկ նյարդաթելի վերաբ§եռացման համար;
- արագ, ճիշտ § տարբերակված են հաղորդվում տարբեր տեսակի զգայությունները, ապահովելով առավելագույն արագ ռեակցիաներ:

5.4. Նյարդացողունի գործողության պոտենցիալը § նյարդաթելերի դասակարգումը

Նյարդացողունից արտածված էլեկտրական պոտենցիալի տատանասահմանը կախված է գրգռիչի ուժից: Թույլ ուժի դեպքում գրանցվում է փոքր տատանասահմանով ԳՊ, իսկ ուժը մեծացնելիս տատանասահմանը մեծանում է: Գրգռիչի ուժի որոշակի մեծացման դեպքում ԳՊ-ը կարող է հասնել իր առավելագույն արժեքին § պահպանվել անփոփոխ գրգռիչի ուժի հետագա մեծացման դեպքում (նկ. 5. 3.): Դա բացատրվում է նրանով, որ նյարդացողունի էլեկտրական պատասխանը համարվում է առանձին նյարադաթելերի գործողության պոտենցիալների հանրահաշվական գումարը: Առանձին նյարդաթելի ԳՊ-ի տատանասահմանը կախված չէ գրգռիչի ուժից, այն ենթարկվում է «ամեն ինչ, կամ ոչինչ» օրենքին (ամեն ինչ, եթե ուժը շեմքային է, ոչինչ՝ եթե ենթաշեմքային է): Նյարդաթելերի շեմքերը իրարից տարբերվում են. թույլ ուժի դեպքում դրդումը ծագում է առավել դրդունակ, մակերեսորեն տեղադրված նյարդաթելերում, գրգռիչի ուժի աստիճանաբար մեծացումը շատացնում է դրդվող նյարդաթելերի քանակը, այդ պատճառով գումարային պատասխանը մեծանում է այնքան ժամանակ, մինչ§ բոլոր նյարդաթելերն ընդգրկվեն ռեակցիայի մեջ: Այսպիսի պատկեր դիտվում է, եթե նյարդի վրա գրգռող § արտածող էլեկտրոդները մոտ են տեղադրված: էլեկտրոդների միջ§ տարածությունը մեծացնելիս գումարային պոտենցիալը մասնատվում է առանձին բաղադրիչների, որն ավելի ցայտուն արտահայտվում է, երբ գրգռող § արտածող էլեկտրոդների միջ§ տարածությունը կազմում է 10-15 սմ (նկ. 5. 4.): Առաջին անգամ Ջ. էրլանգերը § Խ. Հասերը (1937) ցույց տվեցին, որ գումարային պոտենցիալի առանձին բաղադրիչների մասնատման պատճառը տարբեր նյարդաթելերով դրդման հաղորդման ոչ միա-

նման արագությունն է, որի հետ§անքով նյարդային ազդակներն արտածող էլեկտրոդին ոչ միաժամանակ են հասնում: Մանրամասը վերլուծությունը ցույց է տվել, որ ազդակի հաղորդման արագության § նյարդաթելի տրամագծի միջ§ գոյություն ունի համամասնական կախվածություն, որքան նյարդաթելերը հաստ են, այնքան գրգիռը արագ է հաղորդվում: Խառը նյարդաթելերը ըստ կառուցվածքի, դրդման հաղորդման արագության, ԳՊ-ի տարբեր փուլերի տ§ողության § էլեկտրադրդելիության բաժանվում են 3 հիմնական խմբի, որոնք նշանակվում են A, B, C տառերով:

A խումբը ընդգրկում է միելինապատ շարժիչ § զգացող հաստ նյարդաթելեր, B խումբը՝ թույլ միելինապատ վեգետատիվ նյարդային համակարգին պատկանող նախահանգույցային թելեր, իսկ C խումբը միելինազուրկ հետհանգույցային սիմպաթիկ նյարդաթելեր: C խմբին են պատկանում նաև որոշ ցավային, ջերմազգաց § ընդերաընկալիչներից հաղորդվող նյարդաթելեր: A խումբը բաժանվում է 4 ենթախմբի α, β, γ, Δ: Այս նյարդաթելերը միելինապատ են, ամենահաստը Aα է, որը տաքարյուն կենդանիների § մարդու մոտ ունի 12-22մկ տրամագիծ § դրդման հաղորդման մեծ արագություն (70-120մ/վրկ): Այս թելերով դրդումը ողնուղեղի շարժիչ կենտրոններից հաղորդվում է կմախքային մկաններին § մաշկի մեխանաընկալիչներից, ջլերից ու մկաններից՝ համապատասխան նյարդային կենտրոն: ԳՊ-ի սեպը տ§ում է 0,4-0,5մ/վրկ, որի ավարտից հետո զարգանում է հետքային ապաբ§եռացում, որը տ§ում է 15-20 մվրկ § ապա հետքային գերբ§եռացում՝ 40-60մվրկ տ§ողությամբ: Aβ, Aγ, AΔ նյարդաթելերը ունեն փոքր (2-12մկմ) տրամագիծ § դրդման հաղորդման փոքր արագություն, երկարատ§ ԳՊ: Դրանք զգացող թելեր են, որոնք տարբեր ընկալիչներից (շոշափական, ջերմային, ցավային) գրգիռը հաղորդում են ԿՆՀ: Բացառություն են կազմում γ նյարդաթելերը, որոնց մեծ մասը գրգիռը ողնուղեղից հաղորդում է ներիլիկային մկանաթելերին:

B տեսակին պատկանող թելերը հիմնականում ՎՆՀ-ի նախահանգուցային թելերն են, որոնք թույլ են միելինապատված: Դրդման հաղորդման արագությունը 3-18մ/վրկ է, հաստությունը՝ 1-3մկմ, իսկ ԳՊ-ի տ§ողությունը (1-2մ/վրկ) 3 անգամ գերազանցում է A տեսակի նյարդաթելերի ԳՊ-ի տ§ողությանը: Այս նյարդաթելերի մոտ հայտնաբերված չէ հետքային ապաբ§եռացում: ԳՊ-ի վարընթաց ծունկն անմիջապես անցնում է հետքային գերբ§եռացման, որը երբեմն տ§ում է 100-300մվրկ:

C տեսակի նյարդաթելերը ունեն փոքր տրամագիծ (0.5-1.0մկմ), դրդման հաղորդման արագությունը 0.5-3,0մ/վրկ է, հետքային ապաբ§եռացումը՝ 50-80մ/վրկ, տ§ական հետքային գերբ§եռացումը՝ 300-1000մվրկ: Դրանք սիմպաթիկ նյարդային համակարգի հետհանգուցային թելերն են, ինչպես նաև ջերմային, ցավի, ճնշման ընկալիչներից սկսվող զգացող նյարդաթելերը:

Նյարդաթելերը կատարում են 2 կարևորագույն ֆունկցիա.1.դրդման հաղորդում, 2.նյութերի տեղափոխություն, որով իրականացնում են սնուցողական ֆունկցիա: Նյարդաթելերից A խումբն առավել զգայուն է ճնշմանը, թթվածնաքաղցին՝ B, իսկ անզգայացնող նյութերին՝C խումբը:

Աքսոնային փոխադրում: էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում նեյրոնի ելուստներում ձ§ավորվել է նյութերի փոխադրման հատուկ տեսակ, որն ուսումնասիրված է աքսոններում § կոչվում է *աքսոնային փոխադրում*: Վերջին տարիներին բացահայտվել է նաև նեյրոպլազմային փոխադրումը դենդրիտներում, որն իրականանում է նեյրոնի մարմնից 3 մմ/օր արագությամբ: Տարբերում են արագ § դանդաղ

աքսոնային փոխադրում: *Աքսոնային արագ փոխադրումն* իրականանում է երկու ուղղությամբ. ա. բջջի մարմնից դեպի աքսոնի վերջույթներ (առաջընթաց, արագությունը 250-400 մմ/օրում);

բ.աքսոնից դեպի բջջի մարմին (հետընթաց, արագությունը 200-300մմ/օրում): Աքսոնային արագ փոխադրմամբ աքսոնի վերջույթներ են փոխադրվում նեյրոնի մարմնի Գոլջիի ապարատում սինթեզված բշտիկները, որոնք պարունակում են թաղանթների գլիկոպրոտեիններ, ֆերմենտներ, միջնորդանյութեր, լիպիդներ § այլ նյութեր: Ռետրոգրադ փոխադրվում են բշտիկներ, որոնք պարունակում են քայքայված գոյացությունների մնացորդներ, թաղանթների հատվածներ, ացետիլխոլինէսթերազ, «չտարբերակված ազդանշանային նյութեր», որոնք բջջի մարմնում կարգավորում են սպիտակուցի սինթեզը: Ախտաբանական վիճակներում հակընթաց կարող են փոխադրվել պոլիոմիելիտի, կատաղության վիրուսներ § փայտացման էկզոթույնը: Հակընթաց տեղափոխված նյութերի մեծ մասը քայքայվում է մարմնի լիզոսոմներում: Աքսոնային արագ փոխադրումն իրականացնում են մանրախողովակները § մանրաթելիկները, որոնց մեծ մասը ակտինային թելերն են (15%): Մանրախողովակների (կոլխիցինով) § մանրաթելիկների (ցիտոխոլազինով) քայքայումը ԱԵՖ-ի քանակի նվազումը (2 անգամ) § Ca^{2+}-ի նվազումը շրջափակում է աքսոնային փոխադրումը:

Աքսոնային դանդաղ փոխադրումն իրականանում է միայն առաջընթաց ուղղությամբ § ներկայացնում է աքսոպլազմայի սյան շարժում, որի արագությունը 1-2մմ է օրվա ընթացքում: Այս ուղիով տեղափոխվում են էնդոպլազմային ցանցում սինթեզված մանրախողովակների § մանրաթելիկների սպիտակուցները (տուբուլին, ակտին § այլն), բջջապլազմայի ֆերմենտներ, ՌՆԹ, անցուղիների, պոմպերի սպիտակուցներ: Աքսոնային փոխադրումը մասնակցում է նեյրոնի սնուցողական ազդեցությանը նյարդավորվող բջջի վրա, քանի որ փոխադրվող նյութերը դիֆուզվում են սինապսային ճեղք § ազդում հետսինապսային թաղանթի ընկալիչների վրա: Այդ նյութերը կարգավորում են նյարդավորվող բջջի նյութափոխանակությունը, նրա բազմացումն ու տարբերակումը: Աքսոնային փոխադրման դերն ակնառու երևում է նյարդի վնասման ժամանակ, երբ մարմնից կտրվելով նյարդի ծայրամասային հատվածը քայքայվում է: Ուստի աքսոնային փոխադրումը կարևոր դեր ունի նյարդաթելերի վերականգնման ժամանակ:

Նեյրոնի ելուստների զարգացումը § վերականգնումը: Անհատական կյանքի ընթացքում նյարդային համակարգի հասունացումը § բարդացումը տեղի է ունենում նյարդային ելուստների աճմամբ ու դրանց ճյուղավորմամբ: Մեծանում է նաև աքսոնի կողմնաճյուղերի § ծայրային ճյուղավորումների թիվը, առաջանում են նոր սինապսային հպումներ, որոնք խիստ կարևոր են վնասման ժամանակ վերականգնման գործընթացում: Նեյրոնի ելուստի զարգացման կամ վերականգնման ժամանակ առաջանում է նյարդաթելի աճի կոնաձև մարմին, բազմաթիվ երկար § բարակ ելուստներով: Այն հանդիսանում է էկզո- § էնդոցիտոզի շրջան: Նեյրոնի մարմնում սինթեզված նյութերն ակտիվ փոխադրվում են կոնաձև մարմին § էկզոցիտոզով ներդրվում ելուստների թաղանթում ու մասնակցում մանրախողովակների սինթեզին: Աճման կոնաձև մարմնի տեղաշարժմանը նպաստում է նաև թիրախ բջջի կողմից արտազատված «նյարդային աճման գործոնը», որն արտազատվելով միջբջջային տարածություն, աճող նյարդաթելի վրա թողնում է քեմոտաքսիկ ազդեցություն, վերջինիս ուղղելով դեպի թիրախ բջջի կողմը:

5.5. Պարաբիոզը § առաջացման մեխանիզմը

Ն. Ե. Վվեդենսկին 1902թ.ուսումնասիրել է նյարդի գործառական վիճակը, որն առաջացել է նրա վրա տարբեր նյութերի երկարատ§ ազդեցությունից: Բացահայտվել է, որ եթե նյարդի վրա ազդում են այնպիսի նյութեր, ինչպիսիք են եթերը, քլորոֆորմը, ֆենոլը, սպիրտը, KCl-ը, NaCl-ը § այլն, ապա նրա հիմնական ֆիզիոլոգիական հատկութուններ (դրդելիությունը, հաղորդելիությունը, անդրդելիությունը, շարժունությունը) սկսում են փոխվել միանգամայն որոշակի ծ§ով ու զարգանում է հատուկ վիճակ, որը Վվեդենսկին անվանեց պարաբիոզ (para-մոտ, bios-կյանք բառերից)՝ կենսամերձ վիճակ, որպեսզի ընդգծի, որ այդ հատվածում խախտված է բնականոն կենսագործունեությունը: Պարաբիոզը դարձելի գոծընթաց է, սակայն այդ գործոնների երկարատ§ § ուժեղ ազդեցությունը կարող է բերել կենսագործունեության անդարձելի խախտման՝ մահին: Ն. Ե. Վվեդենսկին գրել է. «Երբ այս վիճակը զարգանում է խորությամբ, ապա նյարդը կորցնում է իր հիմնական հատկությունները՝ գրգռողականությունը § հաղորդելիությունը, ուստի նման է մահացած նյարդի: Սակայն հնարավոր է այդ վիճակից նրա հետադարձը, եթե վերացվի այդ վիճակն առաջացնող ազդեցությունը»: Պարաբիոզը դրդվող հյուսվածքների ոչ մենահատուկ հատկությունն է, այն տեղի է ունենում ոչ միայն առանձին հյուսվածքներում, օրգաններում, այլ§ ամբողջական օրգանիզմում: Թունավորման դեպքում շատ հաճախ հիվանդությունները §ս ընթանում են պարաբիոզի փուլերով:

Պարաբիոզը զարգանում է նյարդի վնասված հատվածում § անցնում է երեք հաջորդաբար ընթացող փուլերով.

1) հավասարեցման, 2)հակասական (պարադոքսալ), 3)արգելակման: Պարաբիոզը կարող է ուսումնասիրվել նյարդամկանային պատրաստուկի վրա: Բնական նյարդա-մկանային պատրաստուկում գոյություն ունի ուղղակի կախվածություն գրգռիչի ուժի § պրկանքների տատանասահմանի միջ§, որն արտահայտվում է ուժերի հարաբերակցության օրենքով (նկ.10ա): Պարաբիոզի ժամանակ ուժային հարաբերությունները խախտվում են: Վնասված նյարդի ֆիզիոլոգիական վիճակի փոփոխությունները կարելի է ուսումնասիրել, եթե նյարդա-մկանային պատրաստուկի նյարդի վրա հասցվի գրգիռներ վնասված մասից վեր: Այդ դեպքում դրդումն անցնելով վնասված (փոփոխված) հատվածով փոխարկվում է: Պարաբիոզի առաջին՝ հավասարեցման փուլում տարբեր ուժերի գրգռիչներն առաջացնում են մի§նույն տատանասահմաններով հարթ պրկանքներ: Պարաբիոզի երկրոդ՝ պարադոքսալ փուլում՝ ուժեղ գրգռիչներն առաջացնում են թույլ արտահայտված պրկանք, իսկ թույլ գրգռիչները՝ ուժեղ: Պարաբիոզի երրորդ՝ արգելակման փուլի ընթացքում դրդումը չի հաղորդվում վնասված հատվածով, ուստի տարբեր ուժերի գրգռիչները տեսանելի արդյունք չեն առաջացնում (նկ..): Սակայն վնասված հատվածը դեռ կարող է դրդվել նրա անմիջապես գրգռումից, եթե այդ հատվածում տեղադրվեն երկրորդ զույգ էլեկտրոդները: Սակայն ուղղակի գրգռումից առաջացած կծկումը խստագույնս կճնշվի, եթե դրան գումարվի առաջին զույգ էլեկտրոդներից հաղորդվող գրգիռը: Այսպիսով, ազդակը անցնելով վնասված հատվածով ոչ միայն չի հաղորդվում մկանին, այլ§ առաջացնում է ուղղակի արգելակում: Այն վիճակը,

երբ նյարդը կորցնում է ոչ միայն գրգիռներ հաղորդելու ընդունակությունը, այլ§ դրդելիությունը, կոչվում է պարաբիոզի ամբողջական արգելակման փուլ (նկ.10գ):

Պարաբիոզի առաջացման մեխանիզմները: Նյարդի գրգռման արդյունքի կախվածությունը հոսանքի ուժից պայմանավորված է նրանով, որ գրգիռների ուժի մեծացումից մեծանում է դրդվաղ նյարդաթելերի թիվը § յուրաքանչյուր թելիկում առաջացող ազդակների հաճախությունը, քանի որ ուժեղ գրգիռը ընդունակ է առաջացնել ազդակների համազարկ: Ուստի ուժեղ գրգռմանը նյարդը պատասխանում է դրդման մեծ հաճախությամբ: Պարաբիոզի զարգացման դեպքում հաճախակի ռիթմեր վերարտադրելու նյարդի ունակությունը, այսինքն շարժունությունը (լաբիլություն) ընկնում է: Դա էլ բերում է վերը նկարագրված երևույթների զարգացմանը: Փոքր ուժի կամ հազվադեպ ռիթմի դեպքում յուրաքանչյուր ազդակ, որն առաջանում է նյարդի չվնասված մասում հաղորդվում է նա§ վնասված հատվածով, քանի որ գրգռի հասնելու պահին այդ մասում նախորդ ազդակից հետո դրդելիությունը լրիվ հասցնում է վերականգնվել: Ուժեղ գրգռման դեպքում, երբ ազդակները մեծ հաճախությամբ են հաջորդում մեկը մյուսին, ապա վնասված հատվածին հասնող յուրաքանչյուր հաջորդ ազդակ նախորդից հետո ընկնում է հարաբերական անդրդվելիության փուլ: Այդ փուլում նյարդի դրդելիությունը ընկած է § պատասխանի մեծությունը փոքրանում է: Այս պատճառով տարածվող դրդում չի առաջանում, այլ տեղի է ունենում դրդման իջեցում: Պարաբիոզի հատվածում մեկը մյուսի հետ§ից վրա հասնող արագ ազդակներն կարծես իրենք իրենց ուղին փակում են:Հավասարեցման փուլում պարաբիոզի այս երևույթներն ավելի թույլ են արտահայտված, որի պատճառով տեղի է ունենում միայն հաճախակի ռիթմի փոխակերպում ավելի հազվադեպի: Դրա հետ§անքով հաճախակի § հարաբերականորեն հազվադեպ հաղորդվող ազդակների արդյունքները հավասարվում են: Պարադոքսալ փուլում դրդման վերականգնման փուլերն այնքան են դանդաղում, որ հաճախակի ուժեղ գրգիռները ընդհանրապես քիչ արդյունավետ են դառնում: Արդյունքում ուժեղ գրգիռներն առաջացնում են փոքր տատանասահմանի պատասխան:

Այն վիճակը, որի ժամանակ հյուսվածքը կորցնում է գրգիռներ հաղորդելու ընդունակությունը, իսկ դրդումը դառնում է չտարածվող Ն.Ե.Վվեդենսկին անվանել է **պարաբիոզ**: Պարաբիոզը պետք է դիտել որպես ակտիվ վիճակ, որը բնութագրվում է որպես տեղային չտարածվող գործընթաց: Պարաբիոզի ենթարկված հատվածն օժտված է դրդման բոլոր հատկանիշներով, բացի դրդման «վազող ալիքների» հաղորդելիությունից: Վնասված հատվածում տեղային դրդումն ընդունակ է ավելի խորանալ դրդման ազդակների ազդեցությունից: Նման պայմաններում որքան ուժեղ § հաճախակի է դրդումը, այնքան դրանք ավելի են խորացնում տեղային դրդումը § ավելի վատ են հաղորդվում վնասված հատվածով: Այդ պատճառով ուժեղ § թույլ գրգիռների արդյունքները հավասարեցման փուլում հավասարվում են, իսկ պարադոքսալ փուլում ուժեղ գրգիռները բոլորովին չեն անցնում: Արգելակման փուլում չվնասված հատվածից եկող ազդակն ինքնուրույն չի անցնում § խոչընդոտում է տարածվող գրգռի զարգացմանը, քանի որ գումարվելով տեղային դրդմանը, այն դարձնում է կայուն § չտարածվող: Նշված օրինաչափությունների հիման վրա Ն.Ե. Վվեդենսկին առաջարկեց մի տեսություն, որի համաձայն հաստատվեց դրդման § արգելակման միասնական բնույթը: Ըստ Ն.Ե. Վվեդենսկու արգելակումը, որը զարգանում է

նյարդաթելերում կամ նյարդային կենտրոններում, գերդրդված վիճակի արդյուքն է: Եթե նյարդի վնասված հատվածից հեռացվի գրգռիչը (օրինակ NaCl-ի բյուրեղները), ապա կարելի է նկատել պարաբիոզի հակադարձ զարգացման փուլերը § նյարդի վերադարձը բնականոն վիճակի:

Գլուխ 6. ՍԻՆԱՊՍՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

Սինապսը (հունարեն sinapsis - միացում, կապ) մասնագիտացված հպում է նյարդաբջիջների միջ§ կամ նյարդաբջիջների § դրդվող գոյացությունների միջ§, որոնք ապահովում են դրդման հաղորդումը, պահպանելով դրա տեղեկատվական նշանակությունը: Սինապսների օգնությամբ տեղի է ունենում օրգանիզմի տարբեր ֆունկցիաներով օժտված բջիջների փոխազդեցությունը՝ նյարդային § մկանային, նյարդային § հյութազատիչ § այլն: Սինապսը բնութագրվում է մենահատուկ քիմիական հատկություններով: Առաջին անգամ դա ապացուցվել է ֆրանսիացի գիտնական Կ. Բեռնարի կողմից գորտի նյարդամկանային պատրաստուկի վրա կուրարեով ազդելիս: Ըստ հեղինակի ստացած արդյունքի կուրարեն ազդում է ոչ թե նյարդի կամ մկանի վրա, այլ նրանց միացման տեղում՝ սինապսում:

«Սինապս» § «սինապսային հաղորդում» տերմինը § հասկացությունը ֆ-զիոլոգիայում առաջին անգամ մտցրել է Չ. Շերինգստոնը (1897): Ժամանակակից նեյրոֆիզիոլոգիայի տվյալներով սինապսներում իրականանում են նեյրոնային ակտիվության կարգավորման կար§որագույն գործընթացներ: Սինապսները կար§որ նշանակություն ունեն պայմանական կապերի, հիշողության, նյարդային կենտրոնների պլաստիկության ձ§ավորման գործում: Սինապսները կար§որագույն ոլորտ են շատ դեղանյութերի ազդեցության, հիվանդությունների § դրանց բուժման մեխանիզմում:

Կենսագործունեության գործընթացներում սինապսների ունեցած բացառիկ դերը թույլ է տվել վերջին տարիներին առանձնացնել գիտության առանձին բաժին «Սինապսաբանություն», որը ուսումնասիրում է սինապսների տարբեր հատկություններն օրգանիզմում § նրանց ռեակցիան զանազան ազդեցությունների հանդեպ:

6. 1. Սինապսների կառուցվածքը

Բոլոր սինապսներին բնորոշ են կառուցվածքային բնորոշ տարրեր՝ նախասինապսային վերջույթ, հետսինապսային թաղանթ, սինապսային ճեղք:

Աքսոնի նախասինապսային վերջույթը մոտենալով նյարդավորվող բջջին կորցնում է միելինային թաղանթը, որը որոշ չափով նվազեցնում է դրդման ալիքի տարածման արագությունը: Նախասինապսային վերջույթը հաստանում է § առաջացնում *սինապսային թիթեղիկ* (հաստուկ), որը պարունակում է սինապսային բշտիկներ 20-60 նմ տրամագխով § միջնորդանյութով լցված, որը նպաստում է դրդման հաղորդմանը սինապսում: Սինապսային թիթեղիկում կան նա§ միտոքոնդրիումներ, որոնք ապահովում են միջնորդանյութի սինթեզը, սինապսային հաղորդման գործընթացի համար անհրաժեշտ էներգիան, Ca պարունակող հարթ էնդոպլազմային ցանցի ցիստեռները, ինչպես նա§

միկրոխողովակներ § մանրաթելիկներ, որոնք մասնակցում են բշտիկների ներբջջային տեղաշարժմանը: Նախասինապսային վերջույթի թաղանթի այն մասը, որը սահմանազատում է սինապսային ճեղքը, կոչվում է նախասինապսային թաղանթ: Նրա միջով իրականանում է միջնորդանյութի արտազատումը (էկզոցիտոզ) սինապսային ճեղքի մեջ: են: Բշտիկները սինթեզվում են Գոլջիի ապարատում § աքսոնային փոխադրմամբ հասնում նախասինապսային վերջույթ § այնտեղ լցվում միջնորդանյութով ու ԱԵՖ-ով: Այստեղ կարող են գտնվել մի քանի հազար բուշտ, իսկ յուրաքանչյուր բուշտ պարունակում է քիմիական նյութի մինչ§ 10.000 մոլեկուլ:

Ոչ ակտիվ սինապսներում բշտերը *սինապսին* սպիտակուցով միացած են բջջակմախքի սպիտակուցների հետ, որը նպաստում է դրանց անշարժացմանը § պահեստավորմանը: Միջնորդանյութի արտազատումը կատարվում է էկզոցիտոզով:

Սինապսային ճեղքը քիմիական սինապսում ունի 50 նմ տրամագիծ: Այն պարունակում է միջբջջային հեղուկ § մուկոպոլիսախարիդային (գլիկոզամինոգլիկաններ) պինդ նյութից կազմված շերտիկներ, կամրջակներ, որոնք ապահովում են նախա- § հետսինապսային թաղանթների կապը § կարող են պարունակել նաև § ֆերմենտներ: Հոծ նյութը լավ արտահայտված է նյարդամկանային սինապսում, որտեղ մուկոպոլիսախարիդային նյութը առաջացնում է հիմային թաղանթ § պարունակում է ացետիլխոլինէսթերազ:

Հետսինապսային թաղանթը նյարդավորվող բջջի բջջաթաղանթի հաստացած մասն է, որը պարունակում է սպիտակուցային ընկալիչներ, որոնք ունեն իոնային անցուղիներ § կարող են միացնել միջնորդանյութի մոլեկուլներ: Նյարդամկանային սինապսի առանձնահատկությունն այն է, որ նա ունի բազմաթիվ փոքր ծալքեր, որոնք կույր պարկեր են առաջացնում § ուղղված են սինապսային ճեղքի մեջ: Դրա շնորհիվ մեծանում է հետսինապսային թաղանթի մակերեսը § դրա ընկալիչների թիվը, որոնք մեկ սինապսում հասնում են 10-20 մլն: Նյարդամկանային սինապսի հետսինապսային թաղանթը կոչվում է նաև *ծալրային թիթեղ*: Հետսինապսային թաղանթը դրդունակ չէ էլեկտրական հոսանքի նկատմամբ, սակայն օժտված է քիմիական բարձր զգայունությանմբ միջնորդանյութի հանդեպ: Հետսինապսային թաղանթի ընկալիչների բարդ սպիտակուցային մոլեկուլներն ընդունակ են կառուցվածքային փոփոխության, այսինքն համապատասխան քիմիական նյութերի՝ լիգանդների հետ միանալիս փոխում են իրենց տարածական պատկերը: Փոխազդեցության այդպիսի հատվածները կոչվում են *կապման կենտրոններ:* Վերջիններում սպիտակուցների կառուցվածքային փոփոխության հետևանքով փոխվում է գործարկող բջջի թաղանթային իոնաընտրողական անցուղիների թափանցելիությունը, որի հետևանքով կարող են իրականանալ դրդման կամ արգելակման գործընթացները:

6. 2. Սինապսների դասակարգումը § բնութագիրը

Սինապսները դասակարգվում են ըստ տեղադրության, ազդեցության բնույթի, ազդակի հաղորդման եղանակի, միջնորդանյութի բնույթի:

1. Ըստ բջիջների միացման տեսակի տարբերում են միջնեյրոնային, նյարդագործարկող § նյարդաընկալչական սինապսներ: *Միջնեյրոնային սինապսները* գտնվում են կենտրոնական նյարդային համակարգում § վեգետատիվ հանգույցներում: *Նյարդագործարկողները* (նյարդամկանային § նյարդահյութազատիչ) մարմնական § վեգետատիվ նյարդային համակարգերի արտատար նեյրոնները միացնում են միջածիգ զոլավոր, հարթ մկանների § գեղձային բջիջների հետ: *Նյարդաընկալչական* սինապսները գտնվում են ընկալչական բջիջների § առբերիչ նեյրոնի դենդրիտների միջ§:

2. Համաձայն մորֆոլոգիական դասակարգման տարբերում են.

- *աքսո-աքսոնային*՝ երկու նեյրոնների աքսոնների միջ§;
- *աքսո-դենդրիտային*՝ մեկ նեյրոնի աքսոնի § մյուս նեյրոնի դենդրիտի միջ§;
- *աքսո-մարմնական*՝ մեկ նեյրոնի աքսոնի § մյուս նեյրոնի մարմնի միջ§;
- *դենդրո-դենդրիտային*՝ երկու § ավելի նեյրոններիի դենդրիտների միջ§;
- *նյարդա-մկանային*՝ շարժանեյրոնի աքսոնի § մկանի միջ§;
- *աքսոէպիթելային*՝ հյութազատիչ նյարդաթելի § գրանուլոցիտի միջ§:

Միաժամանակ բոլոր սինապսները բաժանվում են *կենտրոնական* (գլխուղեղում § ողնուղեղում) § *ծայրամասային* (նյարդամկանային, աքսոէպիթելային § վեգետատիվ հանգույցների) սինապսների:

3. Ըստ ֆիզիոլոգիական արդյունքի § հետսինապսային թաղանթի պոտենցիալի փոփոխության սինապսները լինում են դրդող § արգելակող: *Դրդող սինապսներում* հետսինապսային թաղանթի ապաբ§եռացման հետ§անքով առաջանում է ***դրդող հետսինապսային պոտենցիալ*** *(ԴՀՍՊ)*: *Արգելակող սինապսներում* հետսինապսային թաղանթի գերբ§եռացման հետ§անքով առաջանում է ***արգելակող հետսինասպսային պոտենցիալ*** *(ԱՀՍՊ)*:

4. Ըստ ազդակի հաղորդման եղանակի տարբերում են քիմիական, էլեկտրական § խառը սինապսներ: *Քիմիական սինապսները* հանդիպում են մարդու § բարձրակարգ ողնաշարավորների մոտ: էլեկտրական սինապսներում պոտենցիալներն անմիջապես էլեկտրոտոնիկորեն հաղորդվում են հետսինապսային բջջին (նեքսուսներ միոկարդում § հարթ մկանային հյուսվածքում): *Խառը սինապսներում* ազդակները հաղորդվում են էլեկտրոտոնիկորեն § քիմիական ճանապարհով (թռչունների թարթիչավոր հանգույցը, գորտի ողնուղեղը):

5. Ըստ միջնորդանյութի բնույթի տարբերում են *խոլինէրգիական, ադրենէրգիական, դոֆամինէրգիական, ԳԱԿԹէրգիական, գլյուտամատէրգիական, ասպարտատէրգիական, պեպտիդէրգիական, պուրինէրգիական (ԱԵՖ)* § այլ սինապսներ:

6. 3. Սինապսային հաղորդման մեխանիզմը § կարգավորումը

Քիմիական սինապսներում դրդման հաղորդումը բարդ ֆիզիոլոգիական գործընթաց է, որն ընթանում է մի շարք փուլերով: Այն ընդգրկում է միջնորդանյութի սինթեզը § հյութազատումը, միջնորդանյութի փոխազդեցությունը հետսինապսային թաղանթի ընկալիչների հետ: Սինապսը իրականացնում է էլեկտրական ազդակի աստիճանական փոխարկումը քիմիական էներգիայի սինապսային ճեղքում §

հետսինապսային թաղանթում, ապա քիմիական էներգիան փոխարկվում է տարածվող դրդման էներգիայի:

Միջնորդանյութի սինթեզը: Ա. Ն. Սամոյլովը (1924) առաջին անգամ բացահայտեց, որ նյարդա-մկանային սինապսում դրդման հաղորդմանը մասնակցում են քիմիական գործոններ: Ավելի ուշ Գ. Դեյլը (1936) ապացուցեց, որ կմախքային մկանում ավարտվող շարժիչ նյարդի գրգռման ժամանակ արտազատվում է ացետիլխոլին: Նա հաստատեց, որ ացետիլխոլինի ներմուծումը նյարդա-մկանային միացություններում ապաբ§եռացնում է մկանաթելի թաղանթը § մեծ չափաբաժինների դեպքում կարող է առաջացնել տարածվող դրդում ու մկանի կծկում: Քիմիական այդ գործոնները կոչվեցին միջնորդանյութեր, որոնք իրականացնում են դրդման միակողմանի հաղորդումը սինապսներում՝ նյարդաթելի գործարկող օրգանի բջջին կամ մեկ այլ նեյրոնին: Որոշ միջնորդանյութեր (օրինակ ացետիլխոլինը) սինթեզվում են սինապսային վերջույթների ցիտոպլազմայում ներ- § արտաբջջային հեղուկում պարունակվող բաղադրամասերից: Մյուս միջնորդանյութերը սինթեզվում են նեյրոնի Գոլջիի ապարատում, պերիկարիոնում § ապա աքսոնային փոխադրմամբ հասնում սինապսային վերջույթ ու պահեստավորվում բշտիկներում:

Կմախքային մկաններում միջնորդանյութը ացետիլխոլինն է, որը սինթեզվում է խոլինից § քացախաթթվից: Ներքին օրգաններում § անոթներում միջնորդանյութը նորադրենալինն է, որը սինթեզվում է թիրոզինից § ֆենիլալանինից: Հարթ մկաններում միջնորդանյութի դերը կատարում են ացետիլխոլինը § նորադրենալինը, որոնք կարող են տարբեր ֆիզիոլոգիական ազդեցություն ունենալ, կախված նրանց ակտիվացնող ազդեցությունից համապատասխան ընկալիչների § անցուղիների վրա:

ԿՆՀ-ում միջնորդանյութերի դեր են կատարում ավելի քան 30 կենսաբանական ակտիվ նյութեր: Առավել լավ ուսումնասիրված են նորադրենալինը, ացետիլխոլինը, որոշ մոնոամիններ (ադրենալին, սերոտոնին, դոֆամին) § ամինաթթուներ (գլիցին, գլուտամինաթթու, գամաամինակարագաթթու (ԳԱԿԹ), նեյրոպեպտիդներ՝ էնկեֆալիններ, էնդորֆիններ, նեյրոթենզին, անգիոթենզին-II, անոթաակտիվ աղիքային պեպտիդ, սոմատոստատին, P նյութը § այլն):

Միջնորդանյութերը սինթեզվում են անդնդհատ § պահեստավորվում են սինապսային վերջույթների բշտիկներում:

Սինապսային հաղորդումը քննարկենք նյարդա-մկանային սինապսի օրինակով:

Նյարդա-մկանային սինապսային հաղորդումն ունի հետ§յալ հիմնական փուլերը.

1. ***էլեկտրական ազդակի փոխակերպումը քիմիական ծ§ի՝ էլեկտրահյութազատիչ զուգակցում***: ԳՊ-ը հասնելով նախասինապսային վերջույթին առաջացնում է թաղանթի ապաբ§եռացում § բացվում են պոտենցիալկախյալ Ca^{2+}-ի անցուղիները: Համաձայն էլեկտրաքիմիական գրադիենտի Ca^{2+} իոնները մտնում են բջջի մեջ, ինչը նպաստում է բջջապլազմայում դրանց պարունակության մեծացմանը 10-100 անգամ: Ca^{2+}-ի իոններն ակտիվացնում են սինապտոսինի ֆոսֆորիլացումը, որը թուլացնում է բշտիկների կապը բջջակմախքի հետ, § բշտիկը տեղափոխվում է մանրախողովակների երկայնքով ակտիվ գոտի: Բշտիկների § նախասինապսային թաղանթի հպումից տեղի է ունենում նրա պատի ֆերմենտային «հա-

լում», սինապտոպորին սպիտակուցի ակտիվացում, որը ծ§ավորում է անցուղի: Դրա միջով միջնորդանյութը դուրս է գալիս սինապսային ճեղք առաջնային ակտիվ փոխադրման միջոցով՝ էկզոցիտոզով: Նյարդա-մկանային սինապսում միջնորդանյութը ացետիլխոլինն է, որն առաջանում է նախասինապսային վերջույթում ացետիլկոէնզիմ A-ից § խոլինից՝ խոլինացետիլտրանսֆերազ ֆերմենտի ազդեցությամբ: Նախասինապսային վերջույթից միջնորդանյութի մոլեկուլների արտազատումը համամասնական է ներմուծված Ca^{2+} իոնների քանակին (n=4 աստիճանի): Հետ§ապես, նախասինապսային թաղանթի քիմիական օղակն աշխատում է որպես ուժեղացուցիչ: Նախասինապսային վերջույթ մուտք գործող Ca^{2+}-ն ակտիվացնում է էնդոպլազմային ցանցի ցիստեռների ռիանոդինային ընկալիչները, որոնք իրենց կազմում ունեն Ca-ական անցուղիներ, ինչն էլ բերում է ցիստեռներից Ca^{2+}-ի լրացուցիչ արտազատմանը բջջապլազմայի մեջ: Ացետիլխոլինի արտազատումը սինապսային ճեղքի մեջ իրականանում է քվանտներով, որից յուրաքանչյուրը նյարդա-մկանային սինապսում պարունակում է մի քանի հազարից մինչ§ 10000 մոլեկուլ: Մեկ ԳՊ-ի ժամանակ նյարդա-մկանային սինապսում նախասինապսային վերջույթից արտազատվում է միջնորդանյութի 200-300 քվանտ: Միջնորդանյութի մոլեկուլները լցվելով սինապսային ճեղք դիֆուզվում են հետսինապսային թաղանթ § փոխներգործում նրա ընկալիչների հետ: Նյարդա-մկանային սինապսում ացետիլխոլինը ազդում է H-խոլինաընկալիչների վրա, որոնք ընդունակ են ակտիվանալ նա§ նիկոտինի ազդեցությամբ, որի պատճառով ստացել են իրենց անվանումը: H-խոլինաընկալիչը կազմված է $(\alpha)_2$, β,γ,δ ենթամիավորներից § իր կազմում ունի Na/K անցուղի: Միջնորդանյութի մոլեկուլները սինապսային ճեղքի տարածությունը անցնում են 0,1-0,2 մվրկ-ում: Միջնորդանյութի ազդեցության տ§ողությունը հետսինապսային թաղանթի ընկալիչների վրա կազմում է մոտավորապես 1 մվրկ: Դա որոշվում է իոնային անցուղիների բացման տ§ողությամբ: Այն նշանակալիորեն փոքր է միջնորդանյութի կիսաքայքայման ժամանակից § վկայում է սինապսային ճեզղքից դրա հեռացման մասին, որը իրականանում է դիֆուզիայի միջոցով: Միջնորդանյութի ավելցուկը դիֆուզվում է սինապսային ճեղքից շրջապատող հեղուկի մեջ § քայքայվում ացետիլխոլինէսթերազի ազդեցությամբ: Այդ ֆերմենտն արտազատվում է միոցիտից § մեկ մոլեկուլը մեկ վայրկյանում կարող է հիդրոլիզել ացետիլխոլինի 10 մոլեկուլ մինչ§ ացետատի § խոլինի: Առաջացած խոլինի մեծ մասը (60%) հետ է զավթվում նախասինապսային վերջույթով:

2. Քիմիական ազդակի փոխակերպումը էլեկտրականի: Այս փուլն իրականանում է հետսինապսային թաղանթում: Սինապսային ճեղք արտազատված միջնորդանյութը միանում է հետսինապսային թաղանթում պարունակվող թաղանթային ընկալիչի հետ: *Ընկալիչը* կազմված է միջնորդանյութի միացման գործառական կենտրոն կազմող սպիտակուցի 2 մոլեկուլից § իոնաընտրողական անցուղուց: Գոյություն ունեն տարբեր ընկալիչներ: Օրինակ ացետիլխոլինի հետ միացող ընկալիչները կոչվում են խոլինաընկալիչներ: Գործառական տեսանկյունով խոլինաընկալիչները լինում են մուսկարինա- (Մ) § նիկոտինա (Ն)- զգայուն ընկալիչներ: Կմախքային մկաններում § վեգետատիվ հանգույցներում կան նիկոտինախոլինաընկալիչներ, իսկ սրտում § հարթ մկաններում՝ մուսկարինախոլինաընկալիչներ: Ադրենաընկալիչները լինում են α- § .: Խոլինա- § ադրենաընկալիչները գտնվում են

բոլոր ներքին օրգաններում, գեղձերում, մկաններում, վեգետատիվ հանգույցներում § ԿՆՀ-ում:

Միջնորդանյութի մոլեկուլների ազդեցությամբ բացվում են ընկալիչների իոնային անցուղիները: Երբ ացետիլխոլինի երկու մոլեկուլները միանում են H- խոլինաընկալչի α ենթամիավորին, բացվում է անցուղին: Բաց վիճակը պահպանվում է 1 մվրկ, որի ընթացքում դրանով անցնում են մոտավորապես 500 000 իոններ: Անցուղին ներքին նեղացած ծայրում ունի 0,65 նմ տրամագիծ, ուստի թափանցելի է Na^+ § K^+ ու քիչ թափանցելի Ca^{2+}-ի համար: Քանի որ անցուղին ունի թույլ ընտրողականություն Na^+-ի § K^+-ի նկատմամբ, ուստի իոնային հոսանքը անցուղու միջով գլխավորապես կախված է այդ իոնների էլեկտարշարժիչ ուժից (էՇՈւ): Իոնի էՇՈւ-ը հավասար է թաղանթային հանգստի պոտենցիալի § տվյալ իոնի հավասարակշռության պոտենցիալի տարբերությանը (էՇՈւ=ԹՀՊ-$E_{իոնի}$): Բջջի մեջ Na^+ իոնը շարժվում է ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի, իսկ K^+ իոնը բջջից դուրս է գալիս միայն ըստ խտության գրադիենտի § ընդդեմ էլեկտրականի: Ուստի Na^+ իոների գումարային հոսանքը բջջի մեջ գերազանցում է K^+-ի արտահոսքին բջջից, ինչը § նպաստում է հետսինապսային թաղանթի (ծայրային թիթեղիկի) ապաբ§եռացմանը § *դրդող հետսինապսային պոտենցիալի* (ԴՀՍՊ) առաջացմանը, որը նյարդա-մկանային սինապսում անվանում են *ծայրային թիթեղի պոտենցիալ* (ԾԹՊ): Ծայրային թիթեղի պոտենցիալը տարածվելով էլեկտրոտոնային ձ§ով դրդում է հետսինապսային թաղանթի հարևանությամբ գտնվող մկանաթելի ոչ սինապսային թաղանթի էլեկտրադրդունակ թաղանթն՝ առաջացնելով ապաբ§եռացում, որն էլ հասնելով ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակի մկանաթե-լում առաջացնում է ԳՊ:

Փուլային մկանաթելի նյարդա-մկանային սինապսի մեկական ակտիվացումից ձ§ավորվող ԾԹՊ-ը ունի մեծ տատանասահման (30-40 մվ), որը գերազանցում է ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակին § միոցիոտում առաջանում է ԳՊ: Լարումային մկանաթելը ունի 7-10 սինապսներ, որոնք պատկանում են մի քանի շարժանեյրոններին: Այս դեպքում ԾԹՊ-ը չի առաջացնում ԳՊ, այլ անմիջապես թողարկում է մկանային կծկում:

Հետսինապսային թաղանթի թափանցելիության փոփոխության բնույթը (ապաբ§եռացում կամ գերբ§եռացում) կախված է ոչ միայն միջնորդանյութի քիմիական կառուցվածքից, այլ հիմնականում տարբեր օրգանների բջջային ընկալիչների կառուցվածքի առանձնահատկություններից, որը ձ§ավորվել է էվոլյուցիայի ընթացքում: Այդ իսկ պատճառով միևնույն միջնորդանյութը (օրինակ ացետիլխոլինը) կարող է դրդել որոշ օրգաններին (կմախքային մկաններ) § արգելակել մյուսներին (սիրտ): Դա բացատրվում է նրանով, որ կմախքային մկաններում ացետիլխոլինն ակտիվացնում է նատրիումական, իսկ սրտում՝ կալիումական անցուղիները: Ուստի սխալ է նշել «դրդող» կամ «արգելակող» միջնորդանյութ անվանումը, հետևապես պետք է խոսել «դրդող» § «արգելակող» սինապսների մասին:

3. *Միջնորդանյութի ապաակտիվացում:* Միջնորդանյութի ապաակտիվացումն անհրաժեշտ է հետսինապսային թաղանթի վերբ§եռացման § ելակետային թաղանթային պոտենցիալի վերականգնման համար: Միջնորդանյութի ապաակտիվացման ուղիներից են.

• միջնորդանյութի ֆերմենտային ճեղքումը արգելակիչների միջոցով; ացետիլխոլինի արգելակիչն է խոլինէսթերազը, նորադրենալինի § ադրենալինի արգելակիչը՝ մոնոամինաօքսիդազը;

• միջնորդանյութի հետադարձ զավթումը նախասինապսային թաղանթի կողմից (պինոցիտոզ) § հետընթաց աքսոնային փոխադրումը, որը հատկապես արտահայտված է կատեխոլամինների համար:

Սինապսային հաղորդման կարգավորումը: Բազմաթիվ էնդոգեն կենսաբանական ակտիվ նյութեր ազդում են սինապսային հաղորդման տարբեր փուլերի վրա, հեշտացնելով կամ ընկճելով այն: Համանման ազդեցություն են թողնում նա§ դեղանյութերը § որոշ թույներ, որոնց արդյունքում տարբեր օրգանների § համակարգերի ֆիզիոլոգիական ռեակցիաները փոխվում են: Սինապսային հաղորդումը կախված է նա§ կենսական կար§որ նշանակություն ունեցող օրգանների (ուղեղ, լյարդ, մկակերիկամներ) բնականոն գործունեությունից, որոնցում սինթեզվում են միջնորդանյութերին նախորդող միացությունները: Առավել կար§որվում են միջնարդանյութերի սինթեզի կարգավորումը: Հայտնի են կալցիումական հատուկ իոնոֆորներ, որոնք ուժեղացնում են կալցիումի արտահոսքը էնդոպլազմային ցանցից § դրա ներմուծումը նախասինապսային վերջույթ: Այս մեխանիզմով է բացատրվում կալցիումական ընկալիչների շրջափակիչների օգտագործումը սիրտ-անոթային հիվանդությունների ժամանակ: Առավել լավ ուսումնասիրված են սինապսային հաղորդման դեղաբանական կարգավորման մեխանիզմները հետսինապսային թաղանթի դրդելիության նպատակաուղղված կարգավորմամբ:

Սինապսի ինքնակարգավորում: Սինապսներում ինքնակարգավորումը իրականանում է հետադարձ գործառական կապերի միջոցով: Օրինակ, նյարդա-մկանային սինապսային ճեղքում արտազատված ացետիլխոլինի ոչ մեծ քանակը հետադարձ կապի սկզբունքով խթանում է միջնորդանյութի ուժեղ արտահոսքը նախասինապսային վերջույթից: Իսկ սինապսային ճեղքում եղած ացետիլխոլինի մեծ քանակը, ընդհակառակը, ճնշում է միջնորդանյութի արտազատումը նախասինապսային վերջույթից: Նման արդյունք կարող է առաջացնել սինապսում ացետիլխոլինի հիդրոլիզի հետ§անքով առաջացած խոլինը՝ 10^{-4}-10^{-5} Մ խտությամբ:

Ինչպես մյուս քիմիական սինապսներում, այնպես էլ նյարդա-մկանային սինապսում նյարդային ազդակի հաղորդման ժամանակ դիտվում է սինապսային ուշացում, որը կազմում է 0,5-1,0 մվրկ:

6. 4. Քիմիական սինապսների հաղորդման առանձնահատկությունները

Քիմիական սինապսները օժտված են մի շարք առանձնահատկություններով:

1. Սինապսները գործառական տեսանկյունով ***անզուգաչափ*** *(ասիմետրիկ)* են, աշխատում են ֆիզիոլոգիական փականի սկզբունքով, իրականացնելով դրդման միակողմանի հաղորդումը: Դա պայմանավորված է սինապսային լայն ճեղքի առկայությամբ § հետսինապսային թաղանթի էլեկտրադրդունակ անցուղիների բացակայությամբ:

2. *Սինապսային հապաղում:* Մեկ նեյրոնից բջջին հաղորդվող նյարդային ազդակը նյարդամկանային սինապսում հաղորդվում է 0,5-1,0 մվրկի ընթացքում: Այդ ժամանակը ծախսվում է միջնորդանյութի հյութազատման, հետսինապսային թաղանթի վրա դիֆուզիայի, ընկալիչների հետ փոխազդեցության, իոնների հոսքի, հետսինապսային պոտենցիալի § նրա գումարման վրա, որն ընդունակ է առաջացնելու ԳՊ:

3. Սինապսներն ունեն *ցածր շարժունություն՝* 100Հց, որը 5-6 անգամ ցածր է աքսոնի շարժունությունից: Դրա հիմնական պատճառը սինապսային հապաղումն է:

4. Սինապսներում տեղի է ունենում *դրդման ռիթմի վերափոխում՝* այսինքն նեյրոնում առաջացող ԳՊ-ի հաճախությունը չի համապատասխանում տվյալ սինապսային մուտքն ունեցող բջջի ԳՊ-ի հաճախություն հետ: Սակայն արագ մկանաթելի նյարդամկանային սինապսում հաճախության վերափոխումը համարյա արտահայտված չէ՝ այսինքն մեկ նյարդային ազդակը մկանաթելում առաջացնում է մեկ ԳՊ:

5. Քիմիական սինապսների հաղորդելիությունը փոխվում է կենսաբանական ակտիվ նյութերի, թույների § դեղերի ազդեցությամբ: Օրինակ, բոտուլիզմի թույնը նյարդամկանային սինապսում ճնշում է ացետիլխոլինի քանակը նախասինապսային թաղանթում § խոլինի հետ կլանումը սինապսային ճեղքից: Կուրարեն § կուրորենման նյութերը (դիպլացին, թումոկուրարին § այլն) հետադարձ կապում են հետսինապսային թաղանթի H-խոլինաընկալիչների հետ § դրանով իսկ շրջափակում նրանց վրա ացետիլխոլինի ազդեցությունը: Նույն ազդեցությունն է թողնում նաֆ օձերի թույնից անջատված ..- բունգարոտոկսինը: Որոշ նյութեր էլ (պրոզերին, ֆոսֆոորգանական թունավոր նյութեր, ինսեկտիցիդներ) ճնշում են ացետիլխոլինէսթերազի ակտիվությունը: Եթե ացետիլխոլինի քանակը ոչ շատ է կուտակվում սինապսային ճեղքում, ապա տեղի է ունենում հեշտացում (պրոզերինի բուժիչ դոզաները): Իսկ երբ մեծ քանակությամբ է ացետիլխոլինէսթերազն ապաակտիվանում է, ապա սինապսային հաղորդումը շրջափակվում է՝ զարգանում է սինապսային ընկճում:

6. *Սինապսների պլաստիկությունը:* Սինապսների թիվը § կառուցվածքը կախված են օրգանիզմի անհատական զարգացումից, ուսուցումից, հիշողության ծավալից: Կենդանիների ձմեռային քնի շրջանում սինապսների թիվը պակասում է: Գարնանային արթնացման շրջանում դրանք կրկին վերականգնվում են: Նյարդազրկման դեպքում սինապսները նյարդավորող հյուսվածքներում անհետանում են, իսկ վերանյարդավորման ժամանակ կրկին վերականգնվում: Սինապսների ձֆավորման վրա ազդում են նյարդային հյուսվածքի կողմից սինթեզվող օլիգոպեպտիդ սինապտինները, ինչպես նաֆ ինսուլինը:

7. *Սինապսների սնուցիչ ֆունցիան:* Նյարդազրկումից հետո փոխվում է հյուսվածքների հետսինապսային թաղանթների զգայունությունը միջնորդանյութերի հանդեպ: Բնական պայմաններում նախասինապսային թաղանթը սնուցիչ ազդեցություն է թողնում հետսինապսային թաղանթի վրա:

Հետսինապսային մանրապոտենցիալներ: Յուրաքանչյուր նյարդամկանային սինապսում ացետիլխոլինն արտազատվում է ոչ միայն դրդման, այլֆ հանգստի վիճակում: Այս դեպքում արտազատվում են ացետիլխոլինի փոքր

չափաբաժիններ՝ «քվանտներ»: Քվանտը ներկայացվում է նյարդային վերջույթի բշտիկի միջնորդանյութի մոլեկուլների փաթեթ: Ծայրային թիթեղում յուրաքանչյուր քվանտ պարունակում է ացետիլխոլինի մինչ§ 2000 մոլեկուլ: Հանգստի վիճակում առանձին քվանտների արտազատումը դեպի սինապսային ճեղք առաջացնում է մկանաթելի հետսինապսային թաղանթի կարճատ§ § թույլ ապաբ§եռացում՝ 0,12-0,24 մվ տատանասահմանով: Այդպիսի ապաբ§եռացումը ստացել է *մանրապոտենցիալ* անվանումը, քանի որ այն իր տատանասահմանով 50-80 անգամ փոքր է ԳՊ-ից: Մանրապոտենցիալներն առաջանում են յուրաքանչյուր վայրկյանում մեկ անգամ: Ենթադրում են, որ դրանք թողում են սնուցիչ ազդեցություն մկանների վրա:

6. 5. Սինապսային հաղորդման շրջափակում

Սինապսներն օժտված են մի շարք առանձնահատկություններով, որի հետ§անքով կարող է ամբողջովին շրջափակվել դրդման հաղորդումը, մասնավորապես, նյարդային ազդակների բարձր հաճախության դեպքում: Դա պայմանավորված է նախա- § հետսինապսային թաղանթների կառուցվածքային առանձնահատկություններով.

- նյարդի հաճախակի խթանումը կարող է առաջացնել նյարդային բարակ վերջույթների կայուն ապաբ§եռացում, որով խախտվում է դրդման հաղորդումը, քանի որ այդ ժամանակ միջնորդանյութի արտազատում տեղի չի ունենա;
- երկարատ§ § ուժեղ խթանումը կարող է սպառել պատրաստի միջնորդանյութի պաշարները;
- ազդակահոսքի բարձր հաճախության դեպքում սինապսային ճեղքում ֆերմենտը չի հասցնում լրիվ ճեղքել միջնորդանյութը: Այդ դեպքում հետսինապսային թաղանթի ընկալիչները դառնում են անզգայուն արտազատվող միջնորդանյութի նոր չափաբաժինների նկատմամբ § դրդման հաղորդումը խախտվում է: Օրինակ, գոյություն ունեն մի շարք նյութեր, որոնք նույնպես օժտված են բարձր խնամակցությամբ խոլինաընկալիչների նկատմամբ § նրանց հետ առաջացնում են ավելի ամուր կապ, քան ացետիլխոլինը: Նման նյութերից են կուրարեն, α-բունգարոտոքսինը, ինչպես նաև§ կուրարենման մի շարք նյութեր՝ տուբոկուրարին, դիպլացին, ֆրակսեդիլ, կվալիդոլ: Մկանի վրա այդ նյութերի ազդեցությունից խոլինաընկալիչը շրջափակվում է § ոչ մի նյարդային ազդակ, անգամ արհեստականորեն ներմուծված ացետիլխոլինը ընդունակ չէ առաջացնել մկանաթելի դրդում: Ներկայումս այդ նյութերը օգտագործվում են բժշկության մեջ, երբ անհրաժեշտ է վիրաբուժական միջամտությունների ժամանակ անցնել արհեստական շնչառության՝ նախապես սահմանափակելով կմախքային շնչառական մկանների աշխատանքը: Նման նյութերը, որոնք թուլացնում են մկանների գործունեությունը, կոչվում են *ռելաքսանտներ*: Հարթ մկաններում խոլինաընկալիչը շրջափակվում է ատրոպինով: Գոյություն ունեն մի շարք նյութեր, որոնք օժտված են ացետիլխոլինէսթերազի ակտիվությունը կտրուկ ճնշելու հատկությամբ: Դրանց անվանում են *կասեցնողներ* (ինհիբիտորներ): Այդպիսի նյութերից են էզերինը, պրոզերինը, պրոստիգմինը, գալանտամինը: Դրանց ազդեցությունից դիտվում է հետսինապսային թաղանթի կայուն ապաբ§եռացում, որը նման է կատոդային ընկճմանը § արդյունքում տեղի է ունենում հաղորդման լրիվ շրջափակում: Նման նյութերը նույնպես մեծ կիրառություն են ստացել բժշկության մեջ:

էլեկտրական սինապսներ: Գոյություն ունեն նաև§ էլետրական սիանապսներ, որոնցում դրդումը հաղորդվում է էլեկտրական եղանակով: Հետսինապսային թաղանթի ապաբ§եռացման պատճառը էլեկտրամագնիսական դաշտերն են, որոնք առաջանում են նախաթաղանթային շրջանում նրա դրդման ժամանակ: Այս դաշտերը տարածվում են հեղուկ միջավայրով մինչ§ հետսինապսային թաղանթ § տեղային գործընթացների գումարման միջոցով առաջացնում տարածվող ապաբ§եռացում: էլեկտրական սկզբունքով դրդվող սինապսները կոչվում են *էֆապսներ*: Դրանք հիմնականում գոյություն ունեն ցածրակարգ կենդանիների

մոտ, իսկ մարդկանց մոտ հանդիպում են նշահամալիրում, ջրաձիու գալարում: Ենթադրում են, որ էֆապսների միջոցով ուղեղի վրա ազդում է էլեկտրամագնիսական ճառագայթումը:

Խառը սինապսներում դրդմանը մասնակցում են քիմիական § էլեկտրական մեխանիզմները: Նախասինապսային վերջույթի ապաբ§եռացման ժամանակ էլեկտրական դաշտերի ազդեցությամբ կարճ ժամանակով ակտիվանում է հետսինապսային թաղանթը: Ապա գործընթացը ուժեղանում է քիմիական մեխանիզմով՝ համապատասխան միջնորդանյութերի ազդեցությամբ:

Բաժին III
ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՖՈՒՆԿՑԻԱՆԵՐԻ ՆՅԱՐԴԱՀՈՒՄՈՐԱԼ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄԸ

Գլուխ 7. ԿԵՆՏՐՈՆԱԿԱՆ ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ԸՆԴՀԱՆՈՒՐ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

7.1. Նյարդային համակարգի էվոլյուցիան

Բազմաբջիջ օրգանիզմների ծագումը խթան հանդիսացավ կապի համակարգերի տարբերակմանը, որոնք ապահովում են օրգանիզմի ամբողջականությունը, հյուսվածքների § օրգանների փոխազդեցությունը: Դա իրականանում է հումորալ § նյարդային կարգավորման մեխանիզմներով:

Նյարդային համակարգի հիմնական ֆունկցիան օրգանիզմի ներքին § արտաքին միջավայրից հաղորդվող տեղեկատվության վերլուծությունն է, նյարդային ազդակների մշակումն ու հաղորդումը, օրգանիզմի հարմարեցումը կյանքի փոփոխվող պայմաններին: Նյարդային համակարգի գործունեությունը ռեֆլեքսային է:

Աղեխորշավորների մոտ առաջին անգամ ձ§ավորվում է նյարդային համակարգի հնագույն տեսակը՝ *սփռուն (ցանցանման) նյարդային համակարգը*, որը կազմված է ընկալչական § միջանկյալ նյարդաբջիջներից: Ընկալչական բջիջները ընդունում են գրգիռները § հաղորդում միջանկյալ բջիջներին: Վերջիններս կազմում են նյարդային ցանց, որի նեյրոնները վերամշակում են ստացած տեղեկատվությունը § հաղորդում գործարկող մաշկամկանային բջիջներին: Աղեխորշավորների ընկալչական բջիջները բազմազգաց են: Սփռուն նյարդային համակարգի առանձին տարրերի միջ§ եղած բազմաթիվ կապերն ապահովում են փոխադարձ փոխարինելիությունը, գործառության մեծ հուսալիություն, սակայն ռեֆլեքսային ռեակցիաները ունեն թույլ արտահայտված բնույթ:

Էվոլյուցիայի հաջորդ փուլում տեղի է ունենում օրգանիզմի ֆունկցիաների կարգավորման կենտրոնացում նյարդային համակարգի գլխային բաժիններում: Այս փուլը կոչվում է *ֆունկցիաների ուղեղայնացում*: Նյարդաբջիջներն առաջացնում են որոշակի մասնագիտացված կուտակներ՝ նյարդային հանգույցներ: Դրանք պարզունակ ուղեղի՝ կարգավորող նյարդային կենտրոնի դեր են կատարում:

Չ. Շերինգտոնը գլխային հանգույցը դիտում է որպես հեռազգաց ընկալիչների վերնակառույց: Տափակ որդերի շարժումը իրականացնում է մարմնի առջ§ի՝ գլխային մասը, ուր§տեղակայվում են ընկալիչները (աչիկները, հոտառական փոսիկները, ստատոցիստները, մաշկի զգացող բջիջները): Այս գործընթացն էլ նպաստել է գլխային հանգույցի ձ§ավորմանը:

Նյարդային տարրերի հետագա կենտրոնացումը հանգույցներում տեղի է ունենում բարձրակարգ անողնաշարավորների՝ օղակավոր որդերի § հոդվածոտանիների մոտ: Օղակավոր որդերի մոտ արդեն ձ§ավորվում է նյարդային հանգուցային համակարգը, որ ներկայացված է շուրջկլանային օղակով§ փորի նյարդային շղթայով: Մարմնի յուրաքանչյուր հատվածում կան զույգ հանգույցներ,

որոնք հարՖան հատվածի հանգույցների հետ կապված են նյարդաթելերով, իսկ յուրաքանչյուր հատվածի հանգույցները միմյանց հետ միանում են լայնակի կպուկային թելերով, որն էլ նպաստում է *սանդուղքային նյարդային համակարգի* առաջացմանը: Այն բնորոշ է ստորակարգ օղակավոր որդերին: Բարձրակարգ որդերի մոտ դիտվում է փորային բների մերձեցում՝ աջա- Ֆ ձախակողմյան հանգույցների միացում Ֆ շղթայական հանգուցային նյարդային համակարգի ձՖավորում:

Նյարդային համակարգի կառուցվածքի շղթայական տիպը բնորոշ է նաՖ հոդվածոտանիներին՝ միայն հանգույցների կենտրոնացմամբ: Անողնաշարավորների էվոլյուցիան ընթացել է ոչ միայն հանգույցների միավորմամբ, այլՖ հանգույցներում կառուցվածքային տարրերի փոխհարաբերությունների բարդացմամբ: Ուստի ժամանակակից գրականության մեջ փորային հանգուցային շղթան համեմատում են ողնաշարավորների ողնուղեղի հետ, քանի որ վերջինիս նման հաղորդող ուղիները տեղակայված են մակերեսորեն, իսկ նյարդացանցը տարբերակված է զգացող, շարժական Ֆ կապակցական դաշտերի:

Շղթայական հանգուցային նյարդային համակարգն ապահովում է ազդակների արագ հաղորդումը, պատասխան ռեակցիաների արագ Ֆ ճշգրիտ իրականացումը, սակայն մեկ հանգույցի վնասումն առաջացնում է օրգանիզմի ընդհանուր ֆունկցիայի խանգարում:

Անողնաշարավորների զարգացման հետագա փուլերում (փափկամարմիններ) ձՖավորվում է կենտրոնացված հանգուցային նյարդային համակարգ, որն իրականացնում է ամբողջականացման ավելի բարձր մակարդակ, ուր իրականանում է միջզգայական մշակում Ֆ տեղեկատվության կենսաբանական նշանակության գնահատում:

էվոլյուցիայի հետագա փուլում ձՖավորվում է *խողովակավոր նյարդային համակարգը*: Թիկնալարավորների կենտրոնական նյարդային համակարգը (ԿՆՀ) կազմված է խողովակից, որը տեղակայված է կենդանու մեջքային մասում: ԱռջՖի մասը լայնացած էՖկազմում է գլխուղեղը, իսկ հետին խողովակածՖ մասը՝ ողնուղեղը: Անգանգների գլխուղեղը բացակայում էՖնյարդային խողովակը թույլ է տարբերակված: Ստորակարգ թիկնալարավորների նյարդային խողովակը իրականացնում է ընկալչական ֆունկցիա, որի մեջքային մասում տեղավորված են ընկալչական բջիջները, իսկ փորային մասում՝ շարժանեյրոնները, որոնց նյարդաթելերը նյարդավորում են մկանները:

էվոլյուցիայի հետագա ընթացքում նկատվում է որոշակի համակարգերի Ֆ ֆունկցիաների ամբողջականացման անցում ողնուղեղից գլխուղեղին: Այս գործընթացը կոչվում է *ուղեղայնացում* (էնցեֆալիզացիա): Ուստի ձՖավորվում է գլխուղեղը որպես հեռազգաց ընկալիչների վերնակառույց:

Ժամանակակից բոլորաբերանների ԿՆՀՖի ուսումնասիրությունը ցույց է տալիս, որ նրանց գլխուղեղը սաղմնային շրջանում պարունակում է կառուցվածքային բոլոր տարրերը: Կիսաբոլոր խողովակներիՖկողագծի օրգանի ընկալիչների ձՖավորման հետ է կապված անդաստակային համակարգի զարգացումը, իսկ թափառող նյարդի կորիզների Ֆ շնչառական կենտրոնի առաջացումը պայմանավորում են հետին ուղեղի զարգացումը: Հեռազգաց տեսողական ընկալչության զարգացումը պայմանավորում է միջին ուղեղի ձՖավորումը: Նյարդային խողովակի մեջքային մասում զարգանում է տեսողական

ռեֆլեքսային կենտրոնը՝ միջին ուղեղի ծածկը: Հոտառական ընկալիչների զարգացումը նպաստում է առջ§ի ուղեղի զարգացմանը, որին հարում է միջանկյալ ուղեղը: Օնտոգենեզի ընթացքում նյարային խողովակի գլխային բաժինները սկիզբ են տալիս ուղեղային երեք խոռոչների: Առջ§ի բշտից ձ§ավորվում են ծայրային § միջանկյալ ուղեղը, միջին բշտից՝ միջին ուղեղը, իսկ հետին բշտից՝ երկարավուն ուղեղը § ուղեղիկը:

7.2. Կենտրոնական նյարդային համակարգի ֆունկցիաների ուսումնասիրության մեթոդները

Նյարդային համակարգի ֆունկցիաների ուսումնասիրության մեթոդները բազմաթիվ են: ԿՆՀ-ի ուսումնասիրության մեթոդները բաժանվում են ձ§աբանական § գործառույթային:

Ձ§աբանական մեթոդներ: Ձ§աբանական մեթոդներին են պատկանում ուղեղի կառուցվածքի մակրոանատոմիական § մանրադիտակային հետազոտությունները: Այս մեթոդների օգնությամբ ստեղծվել են ուղեղի տարբեր բաժինների բջջակերտվածքային քարտեզներ § հաղորդող ուղիների գծապատկերներ: Հյուսվածքաքիմիական մեթոդներով ուսումնասիրվում են ուղեղի գոյացությունների կենսաքիմիական առանձնահատկությունները հատուկ օրգանական նյութերով, որոնց ներկող ընդունակությամբ կարելի է որոշել միջնեյրոնային կապերը: Այս սկզբունքը ընկած է նա§ ուղեղի գենետիկական քարտեզավորման մեթոդի հիմքում, որը հնարավորություն է տալիս բացահայտել գեների ֆունկցիաները նեյրոնների նյութափոխանակության գործընթացում:

Ձ§աբանական մեթոդների շարքին է պատկանում նա§ *նշադրված ատոմների* մեթոդը: Օրգանիզմ են ներմուծվում ռադիոակտիվ նյութեր, որոնք ներթափանցում են ուղեղի այն նյարդաբջիջներ, որոնք գործառապես ավելի ակտիվ են:

Գործառական մեթոդներ: ԿՆՀ-ի ֆունկցիաների ուսումնասիրության համար առավել լայնորեն կիրառվում են հետազոտությունների գործառական մեթոդները, ԿՆՀ-ի գոյացությունների քայքայում § հեռացում, գրգռում, ստերեոտաքսիկական մեթոդ, էլեկտրաֆիզիոլոգիական մեթոդներ:

Հեռացման կամ էքսթիրպացիայի մեթոդ, որը փորձարարական հնագույն եղանակներից է: Կիրառվում է սուր § քրոնիկական փորձի պայմաններում ու պարզում, թե տվյալ ուղեղամասը հեռացնելուց հետո ո՞ր ֆունկցիաներն են խանգարվում: Օրինակ՝ կեղ§ի հեռացման /դեկորտիկացիա/ ժամանակ վերանում են պայմանական ռեֆլեքսները, իսկ նորերը՝ չեն առաջանում:

Հատման մեթոդ, որը կատարվում է ԿՆՀ-ի տարբեր մակարդակների սահմաններում § պարզում, թե հատումից ստոր§ գտնվող բաժինը ռեֆլեքսային ինչ ֆունկցիաներ է իրագործում: Սովորաբար վիրահատված կենդանուն անվանում են հատումից ցած գտնվող ուղեղամասի անունով՝ ողնուղեղային, կոճղեզային, միջանկյալ ուղեղային կենդանի § այլն: Երկարավուն ուղեղի § վարոլյան կամրջի մակարդակի վրա կատարած հատումը կոչվում է ուղեղազերծում (դեցերեբրացիա):

Քայքայման մեթոդը հետազոտությունների համեմատաբար կոպիտ մեթոդ է, քանի որ քայքայվում են ուղեղահյուսվածքի շրջաններ, սակայն ստացվում են հավաստի տվյալներ: Օրինակ, երկարավուն ուղեղի քայքայման դեպքում խանգարվում է շնչառությունը, կլլումը, սրտի աշխատանքը § անոթների լարվածությունը: Կենդանիների վրա կատարվող հետազոտություններում կիրառվում է նաև էլեկտրաքայքայման մեթոդը, որը քայքայումը հասցնում է նվազագույնի:

Գրգռման մեթոդը օգտագործում են բացահայտելու դրդման տարածումը գրգռման օջախից դեպի օրգան կամ հյուսվածք, որի դեպքում նրանց ֆունկցիան փոխվում է: Հիմնականում կիրառում են էլեկտրական, քիմիական, ջերմային § այլ գրգռիչներ: Ավելի հաճախ կիրառվում է էլեկտրական հոսանքը, որը կարելի է չափակարգել § անվերադարձ փոփոխություններ չի առաջացնում: Կիրառվում է նաև ինքնագրգռման մեթոդը, որով Դ. Օլդսը բացահայտեց ենթատեսաթմբի հուզածին շրջանները (հաճույքի § հարձակման ու այլ կենտրոններ):

Գրգռման մեթոդը կիրառվում է նաև մարդու վրա, երբ նյարդավիրաբուժական միջամտությունն իրականացվում է տեղային անզգայացումով: Պարզվում է, որ կեղևի զանազան հատվածները էլեկտրական հոսանքով գրգռելիս մարդու ուղեղում առաջանում են տարբեր զգայություններ (լույսի, ձայնի, տաքի, սառի § այլն):

Ստերեոտաքսիկական մեթոդ, որի շնորհիվ հնարավոր է դառնում ճշգրիտ թափանցել ուղեղի ցանկացած կենտրոն: Նախապես ստերեոտաքսիկական սարքով որոշվում է այդ կենտրոնի հեռավորությունը գանգի ոսկրերի կողմնորոշիչ հատուկ կետերից § ճշտվում տարածության 3 հարթությունների նկատմամբ նրա խորությունը: Դրա հիման վրա կազմված են հատուկ ատլասներ: Այս եղանակից օգտվելիս կարելի է կենտրոնի մեջ ներաճեցնել քրոնիկական էլեկտրոդներ, կամ քայքայել ցանկացած կենտրոն՝ առանց վնասելու մյուսները: Ստերեոտաքսիկական մեթոդը հնարավորություն է տալիս ոչ միայն մեծ ճշտությամբ § փորձարարական ախտորոշիչ նպատակներով ուղեղի ցանկացած գոյացության մեջ ներդնել էլեկտրոդներ, այլ նպատակաուղղված բուժիչ նպատակներով առանձին գոյացությունների վրա ազդել ուլտրաձայնով, լազերային § ռենտգենյան ճառագայթներով, ինչպես նաև կատարել նյարդավիրաբուժական վիրահատություններ:

էլեկտրաֆիզիոլոգիական մեթոդներ: էլեկտրաֆիզիոլոգիական մեթոդները հնարավորություն են տալիս գրանցել ուղեղի պասիվ § ակտիվ էլեկտրական հատկությունները: Ուղեղի պասիվ էլեկտրական հատկությունները դրսևորվում են հյուսվածքով էլեկտրական հոսանքի անցման դեպքում դիմադրության տատանումներով (*ուղեղահոսքագրություն-ռեոէնցեֆալոգրաֆիա*):

Գլխուղեղում ակտիվ կենսաէլեկտրական գործընթացների հետազոտությունը ներառում է.

- ուղեղի գումարային էլեկտրական ակտիվության գրանցում (էլեկտրաուղեղագրություն);
- հրահրված կենսահոսանքների գրանցում;
- առանձին նեյրոնների էլեկտրական ակտիվության գրանցում (միկրոէլեկտրոդային մեթոդ):

էլեկտրաուղեղագրությունը (ԷՈՒԳ) ուղեղի տարբեր գոյացությունների էլեկտրական ակտիվության ուսումնասիրության ամենատարածված մեթոդներից է: Մեծ կիսագնդերի կեղևից գրանցվող էլեկտրական ակտիվությունը կոչվում է *էլեկտրակեղևագիր (ԷԿԳ)*: ԷՈՒԳ-ն § ԷԿԳ-ն կարելի է գրանցել մարդկանց §

կենդանիների ուղեղում ներդրված էլեկտրոդների միջոցով: ԷՈՒԳ-ը բնորոշ հիմնական ցուցանիշները կենսահոսանքների հաճախությունն § տատանասահմանն է, ինչպես նաև տատանումների ձևը ու փուլը: Այսպես, եթե հետազոտվողը գտնվում է մտավոր § ֆիզիկական հանգստի վիճակում, փակ աչքերով նստած է հարմարավետ բազկաթոռին, ապա նրա կեղևային բջիջներից գրանցվում է բնորոշ պոտենցիալ, որը կոչվում է ալֆա-ռիթմ: Եթե անհատը բացում է աչքերը, ապա լուսային գրգռիչների ազդեցությամբ գրանցվում է նոր պոտենցիալ՝ բետա-ռիթմ: Հիվանդագին քնի ժամանակ /հիպօքսիա, չափավոր թմրեցում/ ուղեղում առաջանում է մեկ այլ ռիթմ՝ թետա-ռիթմ, իսկ խորը քնի § խորը թմրեցման ժամանակ գրանցվում է դելտա-ռիթմ: Աղյուսակում նշված են ԷՈՒԳ-ի ռիթմերի տատանասահմանի լարվածության չափը § հաճախությունը:

Աղյուսակ 7.2. **ԷՈՒԳ-ի ռիթմերը**

Ռիթմ	Հաճախություն, Հց	Տատանասահման /մկվ/
գամմա	>35	
բետա	30	20-25
ալֆա	8-13	50
թետա	4-8	100-150
դելտա	0,5-3,5	250-300

Հրահրված կենսահոսանքներ: Հրահրված կենսահոսանքները ստացվում են որևէ ռեֆլեքսածին դաշտ կամ զգացող ուղի գրգռելիս: Ի պատասխան գրգռման, ողնուղեղի կամ գլխուղեղի համապատասխան հատվածում գրանցվում է գործողության բնորոշ պոտենցիալ: Այս իմաստով տարբերում են առաջնային § երկրորդային պատասխաններ:

Առաջնային պատասխանը ստացվում է զգայական կենտրոններից, երբ գրգռվում են նրանց համապատասխան զգայական ուղիները: Օրինակ, եթե գրգռվեն մաշկի ջերմընկալիչները, ապա մեծ կիսագնդերի հետին կենտրոնական գալարի համապատասխան ուրվագծային գոտում կգրանցվի *առաջնային պատասխան*: Այդ պատասխանով որոշվում է տվյալ զգայական կենտրոնի ճշգրիտ տեղադրությունը: Առաջնային պատասխանի հետ միասին ուղեղի տարբեր հատվածներում գրանցվում է նաև այլ կարգի պոտենցիալ, որը կոչվում է *երկրորդային պատասխան*: Առաջնային պատասխանը երկփուլ է, նրա տատանասահմանը հասնում է 400-600մկՎ, ունի կարճ գաղտնի շրջան § առավելագույն ակտիվության կիզակետ:

Երկրորդային պատասխաններն ունեն մինչև 40 մվրկ տևողությամբ գաղտնի շրջան, 100-500 մկՎ տատանա սահման: Հրահրված հոսանքների առանձնահատկություններից է *ներգրավման ռեակցիան*, *ռիթմի յուրացման ռեակցիան*, ուղեղի գոյացությունների ուղղակի էլեկտրական գրգռման պատասխանները:

Միկրոէլեկտրոդային մեթոդ: Միկրոէլեկտրոդների միջոցով հնարավոր է գրանցել առանձին նեյրոնների էլեկտրական ակտիվությունը: Միկրոէլեկտրոդները կարող են լինել ապակյա կամ մետաղյա 0,5 մինչև 2մկմ տրամագծով: Ապակյա միկրոէլեկտրոդները լցնում են NaCl-ի կամ KCl-ի խտացված լուծույթով: Մետաղյա

էլեկտրոդները պատրաստվում են նիքրոմից, վոլֆրամից, պլատինից, ոսկուց, կապարից անագից: Ամբողջ էլեկտրոդը, բացառությամբ ծայրի, պատվում է մեկուսացնող նյութով: Գոյություն ունեն ներ- § արտաբջջային գրանցման մեթոդներ: Ներբջջային մեթոդով կարելի է գրանցել ՀՊ, ՂՀՍՊ § ԱՀՍՊ, ինչպես նաև ԳՊ: Արտաբջջային միկրոէլեկտրոդը գրանցում է ԳՊ-ի միայն դրական մասը: Նեյրոնում ծագած էլեկտրական ազդակների վերլուծությունը հնարավորություն է ընձեռում գաղափար կազմել նեյրոնի աշխատանքի մեխանիզմների մասին:

Ուղեղի ֆունկցիաների մոդելացում: Տարբերում են ֆիզիկական, ֆիզիոլոգական § կիբերնետիկական մոդելավորում: ԿՆՀ-ի աշխատանքի *ֆիզիկական մոդելները* համեմատում են ԿՆՀ-ի § էլեկտրոնա-հաշվողական մեքենաների գործունեության որոշ սկզբունքները:

Ֆիզիոլոգիական մոդելավորումը նախատեսում է նեյրոնների (նյարդային հյուսվածքի կուլտուրա) կամ ուղեղի առանձին գոյացությունների (մեկուսացած ուղեղի պատրաստուկ) մեկուսացում, նպատակ ունենալով ուսումնասիրել նրանց գործունեության կոնկրետ օրինաչափություններն ու մեխանիզմները:

Կիբերնետիկական մոդելավորման ժամանակ մաթեմատիկական ապարատի օգտագործմամբ ստեղծում են ԿՆՀ-ի աշխատանքի վերացական մոդել: Դա օգտագործվում է ուղեղի աշխատանքը վերլուծելու համար:

7.3. Կենտրոնական նյարդային համակարգի կառուցվածքն ու ֆունկցիաները

Բազմաբջիջ օրգանիզմների առաջացումը նպաստել է կապի համակարգերի մասնագիտացմանը, որոնք ապահովում են օրգանիզմի ամբողջականությունը, առանձին հյուսվածքների § օրգանների փոխազդեցությունը: Բարձրակարգ կենդանիների օրգանիզմում գործում են ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կարգավորման երեք բարդ համակարգեր, որոնք միմյանց հետ սերտ կապված են § իրականացնում են միասնական *նյարդա-հումորալ-ներզատական կարգավորում:* Նյարդային համակարգը իրականացնում է կենսագործունեության բոլոր գործընթացների կարգավորումը, ապահովում օրգանիզմի կապն արտաքին աշխարհի հետ§նրա հարմարումը փոփոխվող պայմաններին:

Նյարդային համակարգը բաժանվում է կենտրոնական§ծայրամասային համակարգերի: ***Կենտրոնական նյարդային համակարգը*** (ԿՆՀ) ընդգրկում է գլխուղեղը§ողնուղեղը, որտեղ տարբերում են գորշ§սպիտակ նյութ: *Գորշ նյութը* կազմված է նեյրոնների մարմիններից§դենդրիտների կուտակումներից, իսկ սպիտակ նյութը՝ նրանց ելուստներից: Սպիտակ նյութի մեջ կան գորշ նյութի կուտակներ, որոնք կոչվում են *կորիզներ:*

Ծայրամասային նյարդային համակարգը կազմված է ԿՆՀ-ի համապատասխան կորիզներից § նրանցից դուրս եկող նյարդաթելերից ու ծայրամասային հանգույցներից: Այն իր հերթին բաժանվում է մարմնական§վեգետատիվ (ինքնավար) համակարգերի: ***Մարմնական նյարդային համակարգը*** նյարդավորում է կմախքային մկանները§իրականացնում է շարժողական ռեակցիաները, իսկ ***վեգետատիվ նյարդային համակարգը*** նյարդավորում է ներքին օրգանները, մաշկն ու արյունատար անոթները: Կենտրոնական նյարդային համակարգը բարդ կազմակերպված,

խիստ մասնագիտացված § մենահատուկ համակարգ է, որի ֆունկցիաները կապված են օրգանիզմի վրա ազդող գրգռիչների ընկալման § վերլուծության հետ, ներքին օրգանների ֆունկցիաների, բջիջների § հյուսվածքների բազմացման ու աճի կարգավորման հետ, ինչպես նաև § հույզերի, հիշողության, քնի § արթունության, մտածողության հետ:

ԿՆՀ-ի ցանկացած գործողություն իրականանում է առանձին բջիջների մասնակցությամբ: ԿՆՀ-ը կազմված է նեյրոններից § ուղեկից բջիջներից: Միայն մարդու ուղեղը պարունակում է մոտավորապես 50մլդ նեյրոններ, որոնք միմյանց հետ կապված են սինապսներով: Նեյրոններ հանդիպում են նաև ԿՆՀ-ից դուրս՝ վեգետատիվ նյարդային համակարգում (ՎՆՀ), ողնուղեղային § գանգուղեղային նյարդերի հանգույցներում, որոնց ընդհանուր թիվը կազմում է 25 մլն:

ԿՆՀ-ի գործառական § կառուցվածքային միավորը **նեյրոնն** է: Նեյրոնային տեսության հիմքում ընկած է նյարդաբջջի անատոմիական, գործառական § գենետիկական միասնությունը: Նեյրոնների միավորումը նյարդային համակարգի մեջ իրականանում է միջնեյրոնային սինապսներով:

Նեյրոնը կազմված է մարմնից, դենդրիտներից, աքսոնից § ծայրաճյուղից: Նեյրոնի *մարմինը* § *դենդրիտները* պատված են նյարդային ելուստներով՝ փշիկներով § ուղեկից բջիջների ելուստներով: Մեկ նեյրոնի փշիկների թիվը կարող է հասնել 10000-ի: Աքսոնը սկսվում է աքսոնային թմբիկով: Նեյրոնի տրամագիծը 10-100 մկմ է, իսկ աքսոնինը՝ 1-6 մկմ: Աքսոնի երկարությունը կարող է հասնել 1 մ-ի § ավել:

Նեյրոնի առանձին բաղադրամասերը կատարում են որոշակի ֆունկցիաներ: Նեյրոնի մարմինը պարունակում է կորիզային բջիջներին հատուկ օրգանոիդներ, որտեղ տեղի են ունենում սինթեզի գործընթացներ, սինթեզվում են միջնորդանյութեր § բջջային սպիտակուցներ: Նեյրոնի մարմնի վնասման ժամանակ կազմափոխվում է ամբողջ բջիջը: Աքսոնի հիմնական ֆունկցիան նյարդային ազդակների հաղորդումն է այլ նեյրոններին, մկանային § գեղձային բջիջներին: Աքսոնի ծայրաճյուղը ճյուղավորվում է§յուրաքանչյուր վերջույթ առաջացնում է մասնագիտացված հպում՝ ***սինապս*** նյարդային, մկանային § գեղձային բջիջների հետ: Սինապսի հիմնական ֆունկցիան նյարդային ազդակի հաղորդումն է:

Դենդրիտները նեյրոնի ծառանման ճյուղավորումներն են, որոնք սկսվում են մարմնից: Նրանց ֆունկցիան ազդակների ընդունումն է: Նեյրոնի մարմնի § դենդրիտների վրա վերջանում են հարյուր հազարավոր նեյրոնների աքսոնների ծայրաճյուղեր:

Գործառական բնույթով տարբերում են զգայական, միջադիր (ներդիր) § շարժողական նեյրոններ: **Զգայական նեյրոնները** զգայարաններից ազդակներ են հաղորդում ԿՆՀ: Նրանց մարմինները տեղավորված են գլխուղեղից§ողնուղեղից դուրս գտնվող նյարդային հանգույցներում: Շարժողական նեյրոնները գլխուղեղից § ողնուղեղից պատասխան ազդակները հաղորդում են կմախքային մկաններին, իսկ վեգետատիվ նեյրոնները՝ ներքին օրգաններին, արյունատար անոթներին § մաշկին: **Միջադիր (ներդիր) նեյրոնները** տեղադրված են ԿՆՀ-ում § կապ են հաստատում զգայական ու շարժողական նեյրոնների միջև: ԿՆՀ-ի նեյրոնների հիմնական մասը ներդիր նեյրոններն են: Նրանք կազմում են շղթաներ, որոնք իրականացնում են մուտքային զգայական տեղեկատվության վերլուծություն, փորձի պահպանում հիշողության ձևով § համապատասխան պատասխանների ձևավո-

րում: **Շարժողական նեյրոնները** տեղադրված են ողնուղեղի առջ§ի եղջյուրներում, գանգուղեղային նյարդերի շարժիչ կորիզներում: Նրանք ԿՆՀ-ի այլ նեյրոնների հետ միասին վերամշակում են տեղեկատվությունը § պատասխան ազդակները հաղորդում են գործարկող օրգաններին:

Ընդհանրացնելով կարելի է նշել, որ նեյրոնը մասնագիտացած բջիջ է, որը ընդունում, մշակում, ծածկագրում, պահպանում § հաղորդում է տեղեկատվությունը, կապ է հաստատում այլ նեյրոնների § օրգանների միջ§: Նեյրոնին բնորոշ է նյարդային ազդակների առաջացումն ու հաղորդումը: Նյարդային ազդակը էլեկտրական ալիք է, որն առաջանում է նեյրոնի մարմնում՝ աքսոնային թմբիկում § հաղորդվում աքսոնով: Նեյրոնների կարճ§որագույն ֆունկցիաներից է նաև§ գործարկող օրգանների բջիջների գործունեության կարգավորումը:

ԿՆՀ-ի նեյրոնները կազմում են սյուներ, կորիզներ § շերտեր, որոնք իրականացնում են որոշակի ֆունկցիաներ: Առանձին նեյրոնները միանալով կազմում են *համույթներ* (մոդուլներ), *նյարդային ցանցեր:* Համույթի մեջ կարող են ընդգրկվել մի քանի տասնյակ § հազարավոր նեյրոններ: Ըստ Պ.Գ. Կոստյուկի համույթի նեյրոնները կարող են կատարել նոր գործողություններ, ունենալ նոր հատկություններ, որոնք հատուկ չեն նրա առանձին նեյրոններին: Տարրական նեյրոնային համույթները որպես ուղեղի գործող մեխանիզմների գործառական միավորներ «աղյուսների» դեր են կատարում, որոնցից ձ§ավորվում են ավելի բարդ կառույցներ: Նրանք հանդիսանում են կենտրոնական դրդման § արգելակման գործընթացների գործառական խճանկարի հիմքը § ուղեղի տարբեր մակարդակներում ապահովում են նպատակասլաց վարքի տարբեր ձ§երը:

Նեյրոնի դրդման մեխանիզմը*:* Նեյրոնների հիմնական ֆունկցիան դրդման առաջացումն է: Դրդումը կարող է առաջանալ այլ նեյրոններից սինապսային հաղորդմամբ կամ էլ էնդոգեն ցիտոպլազմայի գործընթացների հաշվին: Նեյրոնի դրդման արտաքին դրս§որումը բջջաթաղանթի էլեկտրական կենսահոսանքի տատանումն է: Հանգիստ վիճակում նեյրոնի ՀՊ-ը կազմում է -60-80 մՎ: Այլ նեյրոններից հաղորդվող դրդման ազդեցությամբ տեղի է ունենում նեյրոնի թաղանթի աստիճանական ապաբ§եռացում§դրդման հետսինապսային պոտենցիալի (ԴՀՍՊ) առաջացում: Յուրաքանչյուր ԴՀՍՊ-ի տ§ողությունը կազմում է 8-10 մվրկ: Բազմաթիվ ԴՀՍՊ-ների առաջացման հետ§անքով տեղի է ունենում դրանց տարածական § ժամանակային գումարում մինչ§ կրիտիկական մակարդակի, որից հետո նեյրոնն առաջացնում է ԳՊ (80-110մՎ) § այն նյարդային ազդակի ձ§ով տարածվում է աքսոնով: ԳՊ-ի առաջացումը սկսվում է աքսոնի սկզբնական հատվածում, որտեղ առաջանում է սկզբնական սեպ, որն էլ իր հերթին թողարկում է մեծ տատանասահմանով մարմնադենդրիտային թաղանթի *գագաթային պոտենցիալ*: Նեյրոնի մարմնի վրա գտնվող սինապսները *(դետոնատորային սինապսներ*) առաջացնում են սկզբնական սեպեր առանց գումարման: Նեյրոնի դենդրիտային ծառի վրա առաջացող բազմաթիվ հետսինապսային պոտենցիալները դենդրիտներով չեն տարածվում: Նրանց գումարումը էլեկտրոտոնային եղանակով ազդում է աքսոնի սկզբնահատվածի վրա§նպաստում թաղանթային պոտենցիալի տեղաշարժին դեպի ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակ *(ինտեգրատորային սինապսներ)*:

Նեյրոնի սինապսներին հաղորդվող դրդումները հետսինապսային թաղանթների վրա կարող են առաջացնել ոչ միայն ապաբ§եռացման, այլ§

գերբ§եռացման գործընթացներ: *Գերբ§եռացումը* նպաստում է թաղանթի ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակի մեծացմանը, հետ§ապես դժվարացնում դրդման առաջացումը: Նման հետսինապսային պոտենցիալները ստացել են ***արգելակող հետսինապսային պոտենցիալներ*** (ԱՀՍՊ) անվանումը § առաջանում են այն սինապսներում, որտեղ միջնորդանյութն առաջացնում է հետսինապսային թաղանթի գերբ§եռացում:

Ուղեկից բջիջներ *(նեյրոգլիա, «նեյրոնային սոսինձ»)*: ԿՆՀ-ի բաղադրամասն են կազմում նա§ ուղեկից բջիջները, որոնք կազմում են ԿՆՀ-ի նյարդային համակարգի բջիջների 50-90%-ը: Տարբերում են մակրոգլիա (աստրոցիտներ, օլիգոդենդրոցիտներ, էպենդիմոցիտներ) § միկրոգլիա: *Աստրոցիտները* կապված են նյարդաբջիջների մարմինների§վերջույթների հետ ու իրականացնում են հենարանային § սնուցողական ֆունկցիա: Նրանք ապահովում են միջնեյրոնային միջավայրի հոմեոստազի պահպանումը, փոփոխում դրա իոնային բաղադրությունը: *Օլիգոդենդրոցիտներն* աքսոնների շուրջը ձ§ավորում են միելինային թաղանթը: *Էպենդիմոցիտները* կազմում են բջջային շերտ, որը պատում է գլխուղեղի փորոքների § ողնուղեղային խողովակի պատերը: *Միկրոգլիայի բջիջները* կարող են ԿՆՀ-ով տեղաշարժվել վնասված նյարդային հյուսվածքի վայրը § վերափոխվել մակրոֆագերի, որոնք ֆագոցիտում են ճեղքված արգասիքները:

Ուղեկից բջիջները ամբողջ կյանքի ընթացքում օժտված են կիսվելու ընդունակությամբ: Նրանց չափսերը 3-4 անգամ փոքր են նեյրոններից: Տարիքի մեծացմանը զուգընթաց նրանց թիվն ավելանում է, իսկ նեյրոնների թիվը պակասում: Ուղեկից բջիջները գործողության պոտենցիալ չեն առաջացնում, իսկ հանգստի պոտենցիալը կազմում է -90 մՎ: ՀՊ-ի բարձր մակարդակը պայմանավորված է ուղեկից բջիջներում K^+ իոնների մեծ քանակով § բջջաթաղանթի փոքր թափանցելիությամբ այլ իոնների հանդեպ: ԳՊ-ի փոխարեն ուղեկից բջիջներն առաջացնում են տեղային պատասխաններ, որոնք էլեկտրոտոնիկորեն մեկ բջջից հաղորդվում են մյուսին: Դրդման գործընթացները նեյրոններում § էլեկտրական երույթները ուղեկից բջիջներում, ըստ երևույթին, փոխազդում են միմյանց հետ: Աստրոցիտները § օլիգոդենդրոցիտները միջավայրի իոնային կազմի նկատմամբ ավելի զգայուն են, քան նեյրոնները:

Ուղեկից բջիջները կատարում են մի շարք ֆունկցիաներ՝ հենարանային, պաշտպանական, նյութափոխանակային: Աստրոցիտները տեղադրված են արյունատար անոթների § նեյրոնների մարմինների միջ ու հանդիսանում են արյունաուղեղային պատնեշի բաղադրամասը: Նրանք կարգավորում են սննդանյութերի անցումը մազանոթներից նեյրոններին: Ուղեկից բջիջների § նեյրոնների միջ§ տեղի են ունենում սպիտակուցների, նուկլեինաթթուների § այլ նյութերի փոխադրում: Միկրոգլիայի բջիջները հանդիսանում են ուղեղի ֆագոցիտները, նրանք ռիթմիկորեն փոխում են իրենց ծավալը ("կծկման" շրջանը տ§ում է 1,5 րոպե, "թուլացումը"՝ 4,5 րոպե): Ծավալի փոփոխության ցիկլերը կրկնվում են յուրաքանչյուր 2-20 ժամը մեկ: Ենթադրում են, որ նեյրոնների դրդումը§ուղեկից բջիջների էլեկտրական եր§ույթները փոխազդում են միմյանց հետ:

Ուղեկից բջիջները կապում են նեյրոնների սինապսային վերջույթներում արտազատվող նյարդամիջնորդանյութերի ավելցուկը: Գլուտամատի, ԳԱԿԹ-ի, տաուրինի § ասպարագինաթթվի կլանումը նեյրոգլիայի բջիջների կողմից կար§որ

նշանակություն ունի միջնորդանյութերի ապակտիվացման գործընթացում, որը նյարդաբջիջներին պաշտպանում է ավելորդ ամինաթթուներից:

Կենտրոնական նյարդային համակարգի ֆունկցիաները: ԿՆՀ-ն օրգանիզմում կատարում է ամբողջականացնող դեր: Նա միավորում է օրգանիզմի բոլոր հյուսվածքները, օրգանները, համաձայնեցնում նրանց մենաիատուկ ակտիվությունը հոմեոստազային § վարքագծային գործառական համակարգերի կազմում (Պ.Կ. Անոխին): Ստորև շարադրված են ԿՆՀ-ի հիմնական ֆունկցիաները.

- ***Հենաշարժիչ համակարգի գործունեության կարգավորում:*** ԿՆՀ-ը ղեկավարում է մկանների լարվածությունը§դրանով իսկ պահպանում մարմնի կեցվածքը, իսկ վերջինիս խանգարման դեպքում վերականգնում այն ու իրականացնում շարժողական ակտիվության բոլոր ձ§երը:
- ***Ներքին օրգանների աշխատանքի կարգավորում:*** ԿՆՀ-ը այս ֆունկցիան իրականացնում է վեգետատիվ նյարդային համակարգի§ներզատիչ գեղձերի միջոցով: Հանգիստ ժամանակ ապահովում է օրգանիզմի ներքին միջավայրի հոմեոստազը, իսկ աշխատանքի ժամանակ ներքին օրգանների գործունեությունը հարմարեցնում օրգանիզմի պահանջներին:
- *Ապահովում է գիտակցությունը § հոգեկան գործունեության բոլոր տեսակները:* Բարձրակարգ նյարդային գործունեությունը (ԲՆԳ) նեյրոֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջականությունն է, որն իրականացնում է գիտակցությունը, տեղեկատվության ենթակեղ§ային վերամշակումը § օրգանիզմի նպատակասլաց գործունեությունն արտաքին միջավայրում: Հոգեկան գործունեությունը իրականացվում է ԲՆԳ-ի միջոցով: Ցածրակարգ նյարդային գործունեությունը նեյրոֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջություն է, որն ապահովում է ոչ պայմանական ռեֆլեքսների իրականացումը:
- *Ապահովում է օրգանիզմի փոխազդեցությունն արտաքին միջավայրի հետ:* Օրգանիզմի հոմեոստազում տեղի ունեցող փոփոխությունները՝ օրինակ տարբեր զգայությունների առաջացումը (ծարավ, քաղց, նյութափոխանակության փոփոխություն) պայմանավորում են օրգանիզմի նպատակասլաց վարքագծային գործողությունները բավարարելու պահանջները:

7.4. Կենտրոնական նյարդային համակարգի նեյրոնների § սինապսների դասակարգումը

Նեյրոնների դասակարգումը: Կենտրոնական նյարդային համակարգի նեյրոնները դասակարգվում են ըստ տարբեր հատկանիշների:

1. Ըստ ԿՆՀ-ի համակարգի բաժինների մասնակցության տարբերում են մարմնական § վեգետատիվ նյարդային համակարգերի նեյրոններ:

2.Ըստ տեղեկատվության հաղորդման ուղղության տարբերում են՝ *առբերիչ* (աֆերենտ), *արտատար* (էֆեկտոր) § *ներդիր* նեյրոններ:

3. Ըստ միջնորդանյութի բնույթի տարբերում են՝ խոլինէրգիական, ադրենէրգիական, սերոտոնինէրգիական, դոֆամինէրգիական § այլ նեյրոններ:

4.Ըստ ազդեցության նեյրոնները լինում են *դրդող* § *արգելակող*:

5. Ըստ զգայական տեղեկատվության ընդունման մենաիատկության տարբերում են *միա-, երկ-* § *բազմամոդալ* նեյրոններ: Միամոդալ են կեղ§ի լսողական

նեյրոնները, երկմոդալ՝ վերլուծիչների կեղ§ային երկրորդային գոտիները: Օրինակ, կեղ§ի տեսողական վերլուծիչի երկրորդային գոտու նեյրոնները պատասխանում են ձայնային § լուսային ազդակներին: Բազմամոդալ են նա§ կեղ§ի շարժողական գոտու, կապակցական շրջանների նեյրոնները:

6. Ըստ ակտիվության տարբերում են ֆոնաակտիվ § լռակյաց նեյրոններ:

Վերջիններս դրդվում են միայն գրգռման դեպքում: Ֆոնաակտիվ նեյրոնների մի մասը լիցքավորվում է անընդհատ (ռիթմիկ կամ առիթմիկ), մյուսները լիցքավորվում են ազդակների «փնջերով»: «Փնջերի» մեջ միջազդակային տ§ողությունը կազմում է միլիվայրկյաններ, իսկ «փնջի» միջ§ եղած ժամանակամիջոցը կարող է կազմել վարկյաններ: Ֆոնաակտիվ նեյրոնները կարևոր դեր ունեն ԿՆՀ-ի, հատկապես մեծ կիսագնդերի կեղ§ի լարվածության պահպանման գործում:

Սինապսների դասակարգումը: ԿՆՀ-ի յուրաքանչյուր նեյրոն առաջացնում է մոտավորապես 1000 սինապսային վերջույթ: ԿՆՀ-ում սինապսները §ս դասակարգվում են ըստ տարբեր բնութագրերի:

1. Ըստ տեղադրվածության տարբերում՝ են *աքսոմարմնական, աքսոդենդրիտային, աքսոաքսոնային, դենդրամարմնական* § *դենդրադենդրիտային*:

2. Ըստ ազդեցության բնույթի տարբերում են *դրդող* § *արգելակող* սինապսներ:

3. Ըստ ազդանշանի փոխանցման եղանակի տարբերում են *քիմիական*, *էլեկտրական* § խառը՝ *էլեկտրաքիմիական* սինապսներ:

Քիմիական սինապսներն ունեն 20-50նմ մեծությամբ սինապսային ճեղք: Նախասինապսային բշտիկների միջնորդանյութը կարող է սինթեզվել նեյրոնի մարմնում կամ սինապսային վերջույթում: Քիմիական սինապսներն ազդանշանը հաղորդում են դանդաղ, միակողմանի § քիչ հուսալի, քան էլեկտրական սինապսները, որոնց բնորոշ է գումարման եր§ույթը: Սինապսի գործունեությունը սկսվում է Ca^{2+} իոններով, որոնք անցուղիներով մտնում են նյարդային վերջույթ ըստ էլեկտրական ու խտության գրադիենտի § թողարկում միջնորդանյութի արտազատման գործընթացը սինապսային ճեղքի մեջ: Ապա միջնորդանյութը փոխազդում է հետսինապսային թաղանթի սպիտակուցային ընկալչի հետ:

Ըստ ազդեցության մեխանիզմի տարբերում են. *իոնոտրոպ ընկալիչներ*, որոնց միջոցով ակտիվանում են իոնային անցուղիները (ըստ էլեկտրաֆիզիոլոգիական գործընթացների) § *մետաբոտրոպ*, երբ սպիտակուց-ընկալչի միջոցով ակտիվանում է ներբջջային կենսաքիմիական ռեակցիաների շղթան՝ երկրորդային միջնորդանյութերի միջոցով:

Բացահայտվել է, որ հիմնական միջնորդանյութից բացի, նեյրոնի աքսոնի վերջույթներում կարող են անջատվել նա§ ուղեկցող կոմեդիատորներ, որոնք փոփոխող կամ դանդաղ ազդող դեր են խաղում: Ողնուղեղում միևնույն արգելակող նեյրոնում հայտնաբերված են 2 արգելակող միջնորդանյութ՝ գամաամինակարագաթթու (ԳԱԿԹ) § գլիցին, նույնիսկ մեկ արգելակող § մեկ դրդող (ԱԵՖ) միջնորդանյութ: Հետ§ապես Դեյլի սկզբունքը ներկայումս ձ§ակերպվում է հետ§յալ կերպ՝ "մեկ նեյրոնը՝ մեկ արագ միջնորդանյութ", իսկ ապա՝ "մեկ նեյրոն - մեկ արագ սինապսային արդյունք":

Յուրաքանչյուր միջնորդանյութի ազդեցության արդյունքը կախված է հետսինապսային թաղանթի իոնային անցուղիների հատկություններից: Դրա

օրինակ է ացետիլխոլինը, որը ԿՆՀ - ում տարբեր նեյրոնների վրա թողնում է դրդող § արգելակող ազդեցություն, սրտի սինապսներում՝ արգելակող, ստամոքսաղիքային ուղում՝ դրդող: Կատեխոլամինները խթանում են սրտի գործունեությունը, արգելակում՝ ստամոքսի § աղիքի կծկումները:

ԿՆՀ-ի քիմիական սինապսներում դրդման հաղորդման մեխանիզմը նման է նյարդամկանային սինապսին, միայն ունի որոշ առանձնահատկությունները.

1. Ի տարբերություն նյարդերի § կմախքային մկանների, նեյրոնում ԳՊ-ի առաջացման մեխանիզմում մասնակցում են Ca^{2+} իոնները, որոնց հոսքն ավելի դանդաղ է, քան Na^{+}-ինը: Սակայն Պուրկինյեի բջիջների դենդրիտներում հայտնաբերված են ոչ միայն դանդաղ Ca^{2+}-ական, այլ§ արագ Na^{+}-ական անցուղիներ: Որոշ նեյրոններում ԳՊ-ը հիմնականում ստեղծվում է Ca^{2+} իոնների, իսկ աքսոնում Na^{+}-ի հաշվին:

2. Նեյրոնի դրդման համար անհրաժեշտ է առբերիչ ազդակների հոսք § դրանց փոխազդեցությունը: Դա բացատրվում է նրանով, որ մեկ ազդակն առաջացնում է ոչ մեծ ԴՀՍՊ՝ 0.05մՎ տատանասահմանով: Մեկ ԳՊ-ն առաջացնում է 200-300 քվանտ միջնորդանյութի անջատում: Եթե հաշվի առնենք, որ նեյրոնի շեմքային պոտենցիալը 5-10մՎ է, ապա պարզ է, որ նեյրոնի դրդման համար անհրաժեշտ են բազմաթիվ ազդակներ: Երբ ԳՊ-ը հասնում է աքսոնի վերջույթին, անջատվում է միջնորդանյութ, որի ազդեցությամբ սինապսային ճեղքից Ca^{2+} իոնները մտնում են ապաբ§եռացված վերջույթ: Ընդ որում ներս մտած Ca^{2+} իոնների քանակը ուղիղ համեմատական է անջատված միջնորդանյութի քանակին: Ca^{2+} իոներն ազդում են կալմոդուլին սպիտակուցի միջոցով: Հայտնի է, որ Ca^{2+}-ի 4 իոն դուրս են մղում միջնորդանյութի 1 քվանտ: Հետ§ապես հետսինապսային թաղանթում առաջացող գեներատորային ԴՀՍՊ-ները գումարվում են § երբ դրանց մեծությունը հասնում է կրիտիկական մակարդակի՝ թիրախ նեյրոնում առաջանում է ԳՊ: Սինապսային ճեղքում մնացած միջնորդանյութի մի մասը հետ է անցնում նախասինապսային թաղանթ, իսկ մյուս մասը քայքայվում է համապատասխան ֆերմենտով: Նորադրենալինը քայքայվում է մոնոամինաօքսիդազով § կատեխոլմեթիլտրանսֆերազով, ացետիլխոլինը՝ ացետիլխոլինէսթերազով: Միջնորդանյութերը, ֆերմենտները, սպիտակուցները, միտոքոնդրիումները նեյրոնի մարմնից դեպի աքսոնի նախասինապսային վերջույթ են հաղորդվում միկրոխողովակներով § մանրաթելերով, իսկ սինապսից աքսոնով հակընթաց նեյրոնի մարմին են փոխադրվում սպիտակուցի սինթեզը կարգավորող նյութեր:

3.Գեներատորային ԴՀՍՊ-ների առաջացման տեղը: Նեյրոնային սինապսների մեծ մասը (98%) գտնվում են նեյրոնների դենդրիտների վրա § միայն 2%-ը՝ նեյրոնների մարմինների վրա: Նեյրոնի մարմնի մակերեսի 40%-ն է զբաղված սինապսներով, իսկ դենդրիտների՝ 75%-ը: Բացահայտված է,որ առավել արդյունավետ են գործում մարմնի վրա տեղադրված սինապսները, որոնք ավելի մոտ են ԳՊ-ի առաջացման առաջնային տեղին: Նեյրոնի գեներատորային տեղը, որում առաջանում է ԳՊ, դա աքսոնային թմբիկն է, որի վրա սինապսները բացակայում են: Աքսոնային թմբիկը օժտված է մեծ դրդելիությամբ, որը 3-4 անգամ գերազանցում է նեյրոնի մարմնա-դենդրիտային թաղանթի դրդելիությանը: Դա բացատրվում է աքսոնային թմբիկում Na-ական անցուղիների մեծ թվով: ԴՀՍՊ-ը էլեկտրոտոնիկորեն հասնում է աքսոնային թմբիկին, ապահովելով այստեղ թաղանթային պոտենցիալի փոքրացումը մինչ§ կրիտիկական մակարդակի: Այս պահին առաջանում է ԳՊ, որը ուղղ-

ընթաց հաղորդվում է աքսոնին, իսկ հակընթաց՝ նեյրոնի մարմնին: Նեյրոնի գրգռման ժամանակ O_2-ի յուրացումը 2 անգամ շատանում է, ցիտոպլազմայում քչանում է նուկլեինաթթուների քանակը: Արյան գլիկոգենի պաշարները բավական են նեյրոնի 3 - 5 րոպե աշխատանքի համար:

4. Դենդրիտների դերը դրդման առաջացման մեխանիզմում դեռ§ս լրիվ բացահայտված չէ, սակայն ենթադրում են, որ դենդրիտային սինապսներում առաջացող ԴՀՍՊ-երը բավարար չեն ԳՊ առաջացնելու համար: Սակայն գումարային ԴՀՍՊ-երը փոխելով գեներատորային հատվածի դրդելիությունը ենթաշեմքային մակարդակով, հեշտացնում են այդ պահին նեյրոնի մարմնին հասցված ազդակից դրդվելու գործընթացը, այսինքն փոքրացնում է կրիտիկական մակարդակի շեմքը: Այս պատճառով էլ դենդրիտային սինապսները կոչվում են փոփոխող սինապսներ:

էլեկտրական սինապսներ: Մորֆոլոգիապես էլեկտրական սինապսները ներկայացնում են հարճան թաղանթների միաձուլում կամ մոտեցում: Հպվող թաղանթները միմյանց միանում են սպիտակուցային բնույթի կիսաանցուղիներով՝ կոնեկսոններով (connection-կապ): Նախա- § հետսինապսային թաղանթների խիստ ցածր տեսակարար դիմադրությունն ապահովում է էլեկտրական լավ հաղորդելիությունը: Կոնեկսոններով բջիջները փոխանակվում են ամինաթթուներով, ՌՆԹ-ով, մետաբոլիտներով, ցիկլիկ նուկլեոտիդներով:

Հպվող թաղանթների միջ§ եղած տարածությունը կազմում է 0.15-0.20նմ: Թաղանթների միաձուլման հատվածներում գտնվում են անցուղիներ, որոնցով բջիջները կարող են փոխանակվել նյութերով: Նկարագրված սինապսներից բացի կան էլեկտրական սինապսներ լավ արտահայտված սինապսային ճեղքով, որոնց մակերեսը կազմում է 1000մկմ^2: Այդպիսի կառուցվածք ունեն թարթչավոր հանգույցի նեյրոնային սինապսները:

էլեկտրական սինապսներում դրդման հաղորդման մեխանիզմը նման է նյարդաթելի հաղորդմանը: Նախասինապսային թաղանթում առաջացած ԳՊ-ը էլեկտրական եղանակով հաղորդվում է հետսինապսային թաղանթին:

էլեկտարական սինապսները հայտնաբերված են կաթնասունների գլխուղեղում՝ եռորյակ նյարդի միջին ուղեղային կորիզում, Դեյտերսի անդաստակային կորիզում, երկարավում ուղեղի ստորին ձիթապտղի կորիզում: ԿՆՀ-ում գոյություն ունեն հետ§յալ էլեկտրական սինապսները՝ աքսոն-մարմնային, աքսոն-դենդրիտային, աքսոն-աքսոնային, դենդրիտ-դենդրիտային, դենդրիտ-մարմնային, մարմին-մարմնային: էլեկտրական սինապսները բնորոշ են նա§ սրտամկանին, հարթ մկաններին, հյութազատիչ բջիջներին: էլեկտրական սինապսներում սինապսային ճեղքն ավելի փոքր է, նրանք ազդակը փոխանցում են երկկողմանի, առանց հապաղման, քիչ զգայուն են դեղանյութերի § թույների հանդեպ, գործնականորեն չեն հոգնում: Այս հատկություններն էլ հավանաբար, ապահովում են նրանց աշխատանքի մեծ հուսալիությունը:

էլեկտրական սինապսների գործունեությունը կարող է կարգավորվել նա§ մոտակա քիմիական սինապսներով: Օրինակ՝ ստորին ձիթապտղի նեյրոնների փշիկների միջ§ դրդման հաղորդումը կարող է շրջափակվել, եթե հարճան քիմիական սինապսում միջնորդանյութ է արտազատվում: Կան տվյալներ, որ ԿՆՀ-ում գոյություն ունեն նա§ էլեկտրական արգելակող սինապսներ:

էլեկտրական սինապսների ֆունկցիան օրգանիզմի շտապ ռեակցիաների իրականացումն է: Սույն պատճառով էլ էլեկտրական սինապսները տեղադրված

են կենդանիների այն գոյացություններում, որոնք ապահովում են փախուստը, վրահաս վտանգից պաշտպանվելը § այլն:

էլեկտրաքիմիական սինապսներ: էլեկտրաքիմիական սինապսները կոչվում են նաև "խառը" սինապսներ, որոնք համատեղում են քիմիական § էլեկտրական հաղորդման տարրերը: Նման սինապսները հայտնաբերված են Դեյտերսի կորիզի նեյրոնների միջև:

7.5. Կենտրոնական նյարդային համակարգի միջնորդանյութերը § ընկալիչները

Մոլեկուլային ֆիզիոլոգիայի § նեյրոքիմիայի հաջողությունների շնորհիվ վերջին տասնամյակներում բացահայտվել են քիմիական նյութերի մի շարք դասեր, որոնք սինթեզվում են ԿՆՀ-ի տարբեր շրջաններում: Դրանք են օլիգոպեպտիդները, ուղեղամենահատուկ սպիտակուցները, ամինները § այլն: Բացահայտվել են նաև այդ նյութերը ընկալող ընկալիչներ (օրինակ, օպիատային ընկալիչները): Օլիգոպեպտիդներն ունեն պարզ կառուցվածք: Դրանց մոլեկուլները կազմված են մի քանի մինչև հարյուրավոր ամինաթթուներից: Օլիգոպեպտիդները չնչին քանակությամբ օժտված են կենսաբանական մեծ ակտիվությամբ: Ենթադրում են, որ օլիգոպեպտիդները էվոլյուցիոն տեսանկյունով նյարդահաղորդիչների § նյարդափոփոխիչների հնագույն դասերից են: Դրանց փոքր դոզաներով միանվագ ներարկումը կարող է ազդել երկար ժամանակ՝ ժամերի, օրերի § նույնիսկ շաբաթների ընթացքում, իսկ մեծ § փոքր դոզաները կարող են թողնել հակառակ կենսաբանական ազդեցություն: Ուղեղի օլիգոպեպտիդները կոչվում են *նեյրոպեպտիդներ*:

Նեյրոպեպտիդները հանդիսանում են գլխուղեղի ակտիվության տարբեր ձևերի կենսաքիմիական ծածկագրման կարևորագույն միջոց, ինչպիսիք են հուզային ռեակցիաները, տրամադրությունը, սեռական վարքագիծը, ցավային ռեակցիայի ձևավորումը (P նյութ), ինչպես նաև հակացավային պաշտպանությունը (էնդոգեն մորֆին), որոնք բարձրացնում են օրգանիզմի կայունությունը սթրեսածին գործոնների հանդեպ ու առաջացնում են քուն (դելտա-քուն առաջացնող պեպտիդ): Որոշ պեպտիդներ էլ ունեն տեղեկատվական նշանակություն: Օրինակ, գաստրինը ուղեղի կենտրոնական գոյացություններին տեղեկացնում է սննդային պահանջմունքի մասին, իսկ կենտրոնական անգիոթենզին II-ը տեղեկատու միջնորդանյութ է, որը տեղեկացնում է արյան օսմոսային ճնշման վիճակի մասին § մասնակցում ծարավի զգայության առաջացմանը:

Ըստ Դեյլի սկզբունքի յուրաքանչյուր նեյրոն իր մարմնում սինթեզում է համապատասխան միջնորդանյութ § բոլոր սինապսներում արտազատում է միևնույն միջնորդանյութը: Ուստի նեյրոնը, նրա ծայրաճյուղերի սինապսները § ընկալիչները կոչվում են ըստ միջնորդանյութի: Օրինակ, դոդման ացետիլխոլինային հաղորդմամբ նեյրոնները § սինապսները կոչվում են խոլինէրգիական, իսկ ընկալիչները՝ խոլինաընկալիչներ; ադրենալինային հաղորդմամբ՝ ադրենէրգիական § այլն:

ԿՆՀ-ում ուսումնասիրված են քիմիական տարբեր նյութեր, որոնք օժտված են միջնորդանյութային հատկությամբ: Միայն գլխուղեղում հայտնաբերված են

մոտավորապես 30 կենսաբանական ակտիվ նյութեր: Այն նյութը, որից սինթեզվում է միջնորդանյութը, նեյրոն է ընկնում արյան կամ հեղուկի (լիկվորի) միջից § կենսաքիմիական տարբեր ռեակցիաների ու ֆերմենտների ազդեցությամբ փոխարկվում համապատասխան միջնորդանյութի ու տեղափոխվում սինապսային բշտիկների մեջ:

Ըստ քիմիական կառուցվածքի միջնորդանյութերը բաժանվում են մի քանի խմբի՝ ամիններ, ամինաթթուներ, պոլիպեպտիդներ: Լայն տարածում ունի նաև ացետիլխոլինը:

Ացետիլխոլինը հանդիպում է մեծ կիսագնդերի կեղևում, ուղեղաբնում, ողնուղեղում: Հայտնի է որպես դրդող միջնորդանյութ, հատկապես ողնուղեղի α-շարժանեյրոնների համար: Ացետիլխոլինի միջոցով α-շարժանեյրոնները իրենց կողմնաձյուղերով դրդում են Ռենշոուի արգելակող նեյրոններին: Ցանցանման գոյացությունում և ենթատեսաթմբում հայտնաբերված են M և H խոլինաընկալիչներ: ԿՆՀ-ում հայտնաբերված են 7 տեսակի H-խոլինաընկալիչներ, իսկ M-խոլինաընկալիչները հանդիպում են M_1-ի, M_2-ի ծևով: M_1-խոլինաընկալիչները տեղադրված են ջրածիու գալարում, զոլավոր մարմնում, մեծ կիսագնդերի կեղևում: M_2-խոլինաընկալիչները տեղադրված են ենթատեսաթմբում և ուղեղի ծածկում: Այս ընկալիչները լավ ուսումնասիրված են α-բունգարոտոքսինի և α-նեյրոտոքսինի միջոցով: Երբ ացետիլխոլինը միանում է M-խոլինաընկալիչների հետ, իոնային անցուղիների (K^+, Ca^{2+}) ակտիվացումը տեղի է ունենում ներբջջային երկրորդային միջնորդանյութերով (ցիկլիկ ադենոզինմիա-ֆոսֆատը M_2-ընկալչի և դիացիլգլիցերոլը՝ M_1-ընկալչի համար): Ացետիլխոլինն ակտիվացնում է ինչպես դրդող, այնպես էլ արգելակող նեյրոնները, որն էլ որոշում է դրա արդյունքը: Ացետիլխոլինն արգելակող ազդեցությունը իրականացնում է մեծ կիսագնդերի կեղևի խորքային շերտերում, ուղեղաբնում և պոչավոր կորիզում M-խոլինաընկալիչներով:

Ամինները (դոֆամին, նորադրենալին, սերոտոնին, հիստամին) հիմնականում հանդիպում են ուղեղաբնի նեյրոններում: Դրանք ապահովում են դրդման և արգելակման առաջացումը ուղեղում, սև կորիզում, լիմբիական համակարգում, զոլավոր մարմնում: Նորադրէներգիական նեյրոնները հիմնականում տեղակայված են միջին ուղեղի կապույտ բծում, որտեղ նրանք մի քանի հարյուր են, սակայն նրանց աքսոնների ճյուղավորումները հանդիպում են ԿՆՀ-ի տարբեր բաժիններում:

Նորադրենալինն արգելակող միջնորդանյութ է ուղեղիկի Պուրկինյեի բջիջների, ծայրամասային հանգույցների համար, իսկ դրդող՝ տեսաթմբում և վերնատեսաթմբում: Ցանցանման գոյացությունում և ենթատեսաթմբում հայտնաբերված են α և β ադրենաընկալիչներ:

Դոֆամինընկալիչները դասակարգվում են D_1 և D_2 ենթախմբի: D_1-ընկալիչները տեղադրված են զոլավոր մարմնում, իսկ D_2՝ մակուղեղում: Դրանք ազդում են դոֆամինզգայուն ադենիլատցիկլազի միջոցով: Այդ ընկալիչների վրա դոֆամինի ազդեցության ժամանակ ճնշվում է պրոլակտինի, օքսիտոցինի, մելանոցիտ խթանող հորմոնի, էնդորֆինի սինթեզը և ներզատումը: Դոֆամին հայտնաբերված է նաև սև նյութում, լիմբիական համակարգում:

Սերոտոնինը ուղեղաբնում թողնում է դրդող և արգելակող ազդեցություն, իսկ կեղևում՝ արգելակող: Բացահայտված են մի քանի տեսակի ընկալիչներ: Սերո-

տոնինը ազդում է իոնոտրոպ § մետաբոտրոպ ընկալիչների միջոցով: Սերոտոնին պարունակվում է լիմբիական համակարգում, կարի կորիզներում: Այստեղ հայտնաբերված են սերոտոնին սինթեզող ֆերմենտներ: Սերոտոնինէրգիական աքսոններն անցնում են կոճղեզա-ողնուղեղային ուղիներով § ավարտվում ողնուղեղի տարբեր հատվածներում: Այստեղ նրանք սինապսներ են առաջացնում սիմպաթիկ նախահանգուցային նեյրոնների § ժելատինանման գոյացության ներդիր նեյրոնների հետ: Սերոտոնինէրգիական սիմպաթիկ նեյրոնների աքսոնները նյարդավորում են ստամոքսաղիքային ուղու օրգանները § թողնում դրդող ազդեցություն:

Հիստամինը բավականին մեծ քանակությամբ հայտնաբերված է մակուղեղում § ենթատեսաթմբի միջային թմբային շրջանում: Այլ բաժիններում դրա քանակը շատ քիչ է: Տարբերում են H_1-, H_2- § H_3-հիստամինաընկալիչներ: Ենթատեսաթմբի H_1-ընկալիչները մասնակցում են սննդի ընդունմանը, ջերմակարգավորմանը, պրոլակտինի § հակամիզամուղ հորմոնների արտազատմանը: H_2-ընկալիչները հայտնաբերված են ուղեկից բջիջներում: Հիստամինն իր ազդեցությունը դրսևորում է երկրորդային միջնորդանյութերով (gԱՄՖ):

Ամինաթթուներ: Թթու ամինաթթուները (գլիցին, ԳԱԿԹ) ԿՆՀ-ում արգելակող ամինաթթուներ են: Գլիցինն ազդում է ողնուղեղում, ուղեղաբնում, ԳԱԿԹ-ն՝ կեղևում, ուղեղիկում, ուղեղաբնում, ողնուղեղում: ԳԱԿԹ-ն նպաստում է նաև քնի արգելակման գործընթացներին:

Չեզոք ամինաթթուները (ալֆա-գլուտամատ, ալֆա-ասպարտատ) ազդում են դրդող ընկալիչների վրա: Ենթադրում են, որ գլուտամատը ողնուղեղի առբերիչների միջնորդանյութ է: Գլուտամատային § ասպարագինային ամինաթթուների ընկալիչները հանդիպում են ողնուղեղի, կեղևի, ուղեղիկի, տեսաթմբի, ջրաձիու բջիջներում:

ԿՆՀ-ի դրդող սինապսների մոտավորապես 75%-ի համար գլուտամատը հիմնական դրդող միջնորդանյութ է: Գլուտամատի ընկալիչները իոնոտրոպ (K^+, Ca^{2+}, Na^+) § մետաբոտրոպ (gԱՄՖ) են:

Պոլիպեպտիդները, մասնավորապես P նյութը, հիմնականում հանդիպում են ցավազգաց նեյրոններում: Հատկապես շատ P նյութ հանդիպում է ողնուղեղի հետին արմատիկներում: Դրա համար էլ այն համարվում է զգայական նեյրոնների միջնորդանյութ միջադիր նեյրոնների հետ սինապս առաջացնելիս: P նյութ շատ է պարունակվում ենթատեսաթմբում: P նյութի ընկալիչները լինում են 2 տեսակի՝ SP-P, որոնք տեղավորված են միջնորմում, § SP-E՝ մեծ կիսագնդերի կեղևում:

Էնկեֆալիններ § ***էնդորֆիններ***: Սրանք ցավային ազդակները շրջափակող միջնորդանյութեր են: Իրենց ազդեցությունը դրսևորում են օպիատային ընկալիչներով, որոնք հանդիպում են լիմբիական համակարգում, սև կորիզում, միջանկյալ ուղեղում, միայնակ խրձում, կապույտ բծում, ողնուղեղում: Դրանց լիգանդներ են հանդիսանում β-էնդորֆինը, դինորֆինը, լեյ- § մետ-էնկեֆալինները: Տարբեր օպիատային ընկալիչները նշանակվում են հունական այբուբենի տառերով՝ μ, κ, σ, x, ε: κ-ընկալիչները փոխազդում են դինորֆինի § լեյ-էնկեֆալինի հետ: Մնացած լիգանդների ընտրողականությունը օպիատային ընկալիչների հանդեպ բացահայտված չէ: Էնկեֆալինները § էնդորֆինները

ստեղծում նե նաև հաճույքի, հիվանդագին բարձր տրամադրության (էյֆորիա) զգայություն:

Անգիոթենզինը (կենտրոնական) մասնակցում է ջրի նկատմամբ օրգանիզմի պահանջի տեղեկատվության հաղորդմանը, լյուբերինը՝ սեռական ակտիվությանը: Անգիոթենզինի միացումը ընկալիչների հետ մեծացնում է թափանցելիությունը Ca^{2+} իոնների հանդեպ: Այս ռեակցիան ընթանում է ադենիլատցիկլազի ակտիվության մեծացման հետևանքով և թաղանթային սպիտակուցների ֆոսֆորիլացմամբ ու պրոստագլանդինների սինթեզի փոփոխությամբ: Անգիոթենզինի ընկալիչները հանդիպում են միջին և միջանկյալ ուղեղում, կեղևում: Անգիոթենզին II նպաստում է արյան ճնշման բարձրացմանը, արգելակում է կատեխոլամինների սինթեզը, խթանում է հորմոնների սինթեզը, ԿՆՀ-ին տեղեկատվություն է հաղորդում արյան օսմոսային ճնշման մասին:

Օլիգոպեպտիդները հայտնաբերված են լիմբիական համակարգում, ենթատեսաթմբում, մակուղեղում: Նրանք կարգավորում են հուզային ռեակցիաները, սեռական վարքագիծը և տրամադրությունը: Օլիգոպեպտիդները ոչ միայն միջնորդանյութերի դեր են կատարում, այլև սինապսային փոխադրիչների դեր, փոխելով դրդման սինապսային հաղորդումը: *Դելտա-քուն* առաջացնող պեպտիդը նպաստում է քնի առաջացմանը և բարձրացնում օրգանիզմի կայունությունը սթրեսների հանդեպ:

Գլխուղեղի նեյրոններում հայտնաբերված են նաև ընկալիչներ սոմատոստատինի, խոլիցիստոկինինի և անոթաճնշիչ պեպտիդի նկատմամբ (կեղև, պոչավոր կորիզ, հոտառական կոճղեզ): Խոլիցիստոկինինի ազդեցությունը ընկալիչների վրա ադենիլատցիկլազային համակարգի ակտիվացման շնորհիվ նպաստում է Ca^{2+} -ի թափանցելիության մեծացմանը:

Ադենոզինեռֆոսֆորաթթուն (ԱԵՖ) ևս միջնորդանյութի դեր է կատարում, հատկապես սանձիկում: Ողնուղեղում անջատվում է ԳԱԿԹ-ի հետ միասին և թողնում է դրդող ազդեցություն իոնոտրոպ կամ մետաբոտրոպ ընկալիչների միջոցով: ԱԵՖ-ը և ադենոզինը մասնակցում են ցավային զգայությունների ձևավորմանը, սահմանափակում ԿՆՀ-ի գերդրդումը:

Արյան մեջ շրջանառող քիմիական նյութերը (որոշ հորմոններ, պրոստագլանդիններ) փոփոխող ազդեցություն են թողնում սինապսների ակտիվության վրա:

Պրոստագլանդինները՝ չհագեցած օքսիկարբոնատային թթուներն ազդում են սինապսային գործընթացի մի շարք օղակների վրա, մասնավորապես, միջնորդանյութի հյութազատման, ադենիլատցիկլազի աշխատանքի վրա: Դրանք օժտված են ֆիզիոլոգիական բարձր ակտիվությամբ, սակայն շուտ ապաակտիվանում են, ուստի ազդում են տեղային: Պրոստագլանդինները հայտնաբերված են մեծ կիսագնդերի կեղևում և ուղեղիկում:

Ուղեղամենահատուկ սպիտակուցները սինթեզվում են գլխուղեղի տարբեր բաժիններում և ազդում են ուսուցման, հիշողության գործընթացների, ինչպես նաև նեյրոնների կենսաէլեկտրական ակտիվության ու քիմիական զգայունության վրա:

Ենթատեսաթմբային նեյրոհորմոնները կարգավորում են մակուղեղի ֆունկցիան և իրականացնում միջնորդանյութային ֆունկցիա:

ԿՆՀ-ի մի շարք միջնորդանյութերի ֆիզիոլոգիական ազդեցությունը: Նորադրենալինը կարգավորում է տրամադրությունը, հուզային ռեակցիաները,

արթունությունը, մասնակցում քնի որոշ փուլերի § երազների ձ§ավորմանը: Դոֆամինը մասնակցում է բավարարվածության,, հաճույքի, հուզային ռեակցիաների ձ§ավորմանը, արթունության պահպանմանը: Ձոլավոր մարմնում սինթեզվող դոֆամինը կարգավորում է մկանային բարդ շարժումները: Սերոտոնինն արագացնում է ուսուցման գործընթացները, ձ§ավորում ցավային զգայունությունները, զգայական ընկալումը, քնելու գործընթացը: Անգիոթենզինը բարձրացնում է արյան ճնշումը, արգելակում կատեխոլամինների սինթեզը, խթանում հորմոնների հյութազատումը, ԿՆՀ-ին տեղեկացնում է արյան օսմոսային ճնշման մասին:

Օլիգոպեպտիդները տրամադրության, սեռական վարքագծի, ծայրամասից ԿՆՀ ցավային ազդակների հաղորդման միջնորդանյութեր են: Էնդորֆինները, էնկեֆալինները, դելտա-քուն զարգացնող պեպտիդն առաջացնում են հակացավային ռեակցիաներ, բարձրացնում կայունությունը լարվածության § քնի նկատմամբ: Պրոստագլանդինները մեծացնում են արյան մակարդելիությունը, փոխում հարթ մկանների լարվածությունը, ուժեղացնում միջնորդանյութերի § հորմոնների ազդեցությունը:

Ուղեղի միջնորդանյութերի ազդեցության մեխանիզմները: Ուղեղի միջնորդանյութերի ազդեցության մեխանիզմներն արտակարգ բարդ են, որը պայմանավորված է տարբեր գործոններով: Նեյրոններում հիմնականում տարբերում են արագ ազդող § դանդաղ ազդող ընկալիչներ: *Արագ ազդող ընկալիչները* տեղեկատվությունը հաղորդում են իոնաընտրողական անցուղիների թափանցելիության կարգավորման շնորհիվ: Նման ընկալիչները «ակտիվանում են» ԳԱԿԹ-ի միջոցով: Այն դրդում է արագ ազդող ընկալիչների թաղանթը քլոր իոնների անցուղիների շրջանում, ուստի Cl- իոնները հեշտությամբ ներթափանցում են միջբջջային տարածությունից բջիջ, մեծացնում անդրթաղանթային պոտենցիալը (ՀՊ) § իջեցնում բջջի դրդելիությունը:

Դանդաղ ազդող ընկալիչները դրդող միջնորդանյութերը (դոֆամին, նորադրենալին, հիստամին, ացետիլխոլին) իրենց ազդեցությունը իրականացնում են «երկրորդային» միջնորդների ՝ ցԱՄՖ-ի § գԱՄՖ-ի միջոցով: Ցիկլիկ նուկլեոտիդները հանդիպում են բոլոր բջիջներում § հանդիսանում են ներբջջային նյութափոխանակության կարգավորիչներ: Ցանկացած դեղանյութ, որը գործարկող բջիջներում մեծացնում է ցԱՄՖ-ի պարունակությունը, ուժեղացնում է միջնորդանյութի ֆիզիոլոգիական ազդեցությունը: Համանման ձ§ով են ազդում թեյը § սուրճը, որոնք ուղեղի վրա թողնում են չափավոր խթանիչ ազդեցություն:

Դեղանյութերի ազդեցությունը սինապսների վրա: ԿՆՀ-ի վրա ազդող շատ դեղանյութերի ազդեցությունն ուղղված է ընդհատելու կամ հեշտացնելու սինապսային հաղորդումը: Օրինակ, հոգեհակ նյութերը կարող են խթանել (նեյրոլեպտիկներ) կամ արգելակել (հանգստացնող դեղամիջոցներ՝ տրանկվիլիզատորներ) միջնորդանյութի արտազատումը: Որոշ դեղանյութեր էլ միանում են ընկալիչների հետ § խանգարում միջնորդանյութերին ակտիվացնել ընկալիչներին: Որոշ դեղանյութեր էլ իրենց քիմիական կառուցվածքով նման են բնական միջնորդանյութերին, ազդում են հետսինապսային ընկալիչների վրա ու թողնում միջնորդանյութին համապատասխան ազդեցություն: Օրինակ, ցնորքածին LSD-ն իր կառուցվածքով նման է սերոտոնինին, իսկ մեզկալինը՝ նորադրենալինին § դոֆամինին: Հայտնի են նաև որոշ դեղամիջոցներ, որոնք ուժեղացնում §

երկարացնում են միջնորդանյութերի ազդեցությունը՝ շրջափակելով դրանց ճեղքումը: Օրինակ, դոֆամինը, նորադրենալինը § ադրենալինը ճեղքող ֆերմենտի՝ մոնոամինաօքսիդազի շրջափակումը ուժեղացնում է նշված միջնորդանյութերի ազդեցությունը § թողնում հակաճնշիչ ազդեցություն: Ըստ սինապսների վար թողած ազդեցության դեղանյութերը բաժանվում են մի քանի խմբի:

Խոլինատրոպ նյութերն խոլինէրգիական սինապսներում ազդում են նյարդային ազդակի հաղորդման վրա: Այս նյութերն իրենց կառուցվածքով նման են ացետիլխոլինին, ուստի կարող են ազդել խոլինաընկալիչների կամ միջնորդանյութն ապակտիվացնող ֆերմենտների վրա (խոլինէսթերազ): Խոլինատրոպ նյութերը կարող են խթանել խոլինաընկալիչներին § կոչվում են *խոլինապաստիչներ* (խոլինամիմետիկներ), իսկ արգելակողները՝ *խոլինալուծիչներ* (խոլինոլիտիկներ):

M-խոլինանպաստիչներից են պիլոկարպինը, կարբախոլինը, իսկ H-խոլինանպաստիչներից՝ լոբելինը, ցիտիզինը: *Խոլինաշրջափակող* նյութերը §ս բաժանվում են M- § H- խոլինալուծիչների: M խոլինալուծիչներից է ատրոպինը, մետացինը, իսկ H խոլինալուծիչները բաժանվում են հանգուցամեկուսիչների (գանգլիոբլոկատոր) § մկանաթուլացնողների (միոռելաքսանտ): Հանգուցաշրջափակիչներից են պենտամինը, պիրիլենը, որոնք խանգարում են նյարդային ազդակի անցումը վեգետատիվ հանգույցներով, իսկ մկանաթուլացնողները (d-տուբոկուրարին, դիտիլին) թուլացնում են կմախքային մկանները:

Ադրենաընկալիչների հետ փոխազդող նյութերը բաժանվում են ենթախմբերի ըստ համապատասխան ընկալիչների հետ ունեցած փոխազդեցության: α_1-ադրենանպաստիչներին է պատկանում նորադրենալինը, իսկ α_2-ին՝ կլոֆելինը: β_2-ադրենանպաստիչներից է օրցիպրենալինը, ֆենոտերոլը: Ադրենաշրջափակիչները խանգարում են դրդման հաղորդումը ադրենէրգիական սինապսներում: Տարբերվում են α- § β-ադրենաշրջափակիչներ: α-ադրենաշրջափակիչներից է ֆենտոլամինը, պիրօքսանը, իսկ β-շրջափակիչներից՝ օքսպրենոլոլը, անապրիլինը:

Դոֆամիննպաստիչների թվին է պատկանում լ§ոդոպան, որը նորմալացնում է դոֆամինի պարունակությունը ենթակեղ§այինհանգույցներում § վերականգնում պարկինսոնիզմով տառապող հիվանդների կմախքային մկանների բնականոն կծկելիությունը: Դոֆամինային ընկալիչների շրջափակիչ է ամինազինը, դրոպիրիդոլը, մետոկլոպրամիդը § այլն: Դրանք բոլորն էլ օժտված են ցայտուն արտահայտված նեյրոտրոպ ազդեցությամբ:

Այսպիսով, ԿՆՀ-ի սինապսների մակարդակում դեղանյութերի միջոցով կարելի է կարգավորել դրդման § արգելակման գործընթացները՝ դրդել, շրջափակել § նույնիսկ որակապես փոխել: Հետ§ապես սինապսները հանդես են գալիս որպես ուժեղացուցիչներ, փոխարկիչներ § ուղղիչներ:

7.6. Դրդման գործընթացները կենտրոնական նյարդային համակարգում

էլեկտրաֆիզիոլոգիական փորձերում միկրոէլեկտրոդային տեխնիկայի կիրառումից հետո հնարավորություն ընձեռվեց ուսումնասիրել ԹՊ-ի տատանումները § դրդման գործընթացի զարգացումը բջջի ներսում: Միկրոէլեկտրոդը խորասուզում են ողնուղեղի առջ§ ի եղջյուր այնքան ժամանակ, մինչ§ որ չեն գրանցում ցատկած§ առաջացող հաստատուն պոտենցիալ, մոտավորապես 70մՎ մեծությամբ: Դա շարժանեյրոնի ԹՊ-ն է: Հետին եղջյուրի կամ ծայրամասային առբերիչ նյարդի գրգռման ժամանակ դիտվում է ԹՊ-ի փոքրացում՝ ապաբ§ եռացում: Նախասինապսային վերջույթներից արտազատվող միջնորդանյութը (ացետիլխոլին) փոխազդում է հետսինապսային թաղանթի հետ § բարձրացնում նրա թափանցելիությունը K^+ § Na^+ իոնների համար: Միջնորդանյութի անջատումն ապահովում է Ca^{2+}-ի ներհոսքը ապաբ§ եռացված ծայրաճյուղի մեջ: Արտազատվող միջնորդանյութի քանակը ուղիղ համեմատական է մտնող Ca^{2+} իոնների քանակին: Ca^{2+}-ը ազդում է կալմոդուլին սպիտակուցի միջոցով, ընդ որում Ca^{2+}-ի չորս մոլեկուլներն ապահովում են միջնորդանյութի մեկ քվանտի արտամղումը, իսկ մեկ նյարդային ազդակն առաջացնում է 200-300 քվանտ միջնորդանյութի անջատում: Մեկ քվանտը պարունակում է 1000-10000 միջնորդանյութի մոլեկուլ: Նախասինապսային վերջույթների կողմից անջատվող միջնորդանյութն առաջ է բերում հետսինապսային թաղանթում ապաբ§ եռացման տեղային գործընթացի զարգացում, որը ստացել է *դրդող հետսինապսային պոտենցիալ* (ԴՀՍՊ) անվանումը: ԴՀՍՊ-ի մեծությունը որոշվում է K^+-ի § Na^+-ի իոնների համար հավասարակշռության պոտենցիալներով, քանի որ հետսինապսային թաղանթի ակտիվացման շրջանում բարձրանում է թափանցելիությունը § մոտավորապես հավասար դառնում միայն այս իոնների համար: ԴՀՍՊ-ի զարգացման ժամանակ դիտվում է տարբեր իոնների միաժամանակյա հոսք (Na^+-ի մուտք, K^+-ի ելք), մինչդեռ ԳՊ-ի զարգացման ժամանակ տեղի է ունենում այդ իոնների հաջորդաբար հոսք:

Կալիումի հավասարակշռության պոտենցիալը E_{K+}=-90մՎ է, իսկ նատրիումինը՝ E_{Na+}=+60մՎ: Հետ§աբար, դրդման ժամանակ հետսինապսային թաղանթի հավասարակշռության պոտենցիալը հավասար կլինի -15մՎ: ԴՀՍՊ-ի մեծությունը կախված է դրդված նախասինապսային վերջույթների թվից ու այդ վերջույթներով հաղորդվող ազդակների հաճախությունից: Գործնականորեն ԴՀՍՊ-ի տատանասահմանը որոշվում է միջնորդանյութի խտությամբ հետսինապսային թաղանթի մոտակայքում: Երբ ԴՀՍՊ-ի մեծությունը հասնում է նեյրոնի ապաբ§ եռացման կրիտիկական մակարդակին, ապա առաջանում է տարածվող ԳՊ: ԳՊ-ի առաջացման առաջնային տեղը դա աքսոնային թմբիկն է, որի վրա սինապսները բացակայում են: Աքսոնային թմբիկը օժտված է մեծ դրդելիությամբ: Այն 3-4 անգամ գերազանցում է նեյրոնի մարմնի դենդրիտների թաղանթի դրդելիությանը: Դա բացատրվում է աքսոնային թմբիկում Na-ական անցուղիների մեծ թվով: ԴՀՍՊ-ն էլեկտրոտոնային մեխանիզմով հասնում է աքսոնային թմբիկին, ապահովելով այստեղ թաղանթային պոտենցիալի նվազումը մինչ§ կրիտիկական մակարդակի: Այդ պահին առաջանում է ԳՊ, որն ուղղընթաց հաղորդվում է աքսոնին, իսկ հակընթաց՝ նեյրոնի մարմնին:

ԴՀՍՊ-ի տ§ ողությունը կազմում է 10-15 մվրկ: Եթե առբերիչ գրգռումից առաջացած ԴՀՍՊ-ն ունի մեծ տ§ ողություն, ապա նեյրոնում կարող են ծագել ԳՊ-ների մեկը մյուսին հաջորդող համազարկեր:

ԿՆՀ-ի շատ բջիջներ օժտված են ինքնաբերականությամբ: Այս բջիջներում դրդում կարող է առաջանալ անգամ արտաքին գրգռիչների բացակայության պայմաններում նյութափոխանակության արգասիքների ազդեցությամբ (օրինակ, շնչառական կենտրոնի նեյրոնները): Նեյրոնի դրդման ժամանակ նախասինապսային վերջույթ մտնող Ca^{2+}-ը հեռացվում է Ca-ական պոմպի միջոցով: Սինապսային ճեղքում մնացած միջնորդանյութի մի մասը հետ է զավթվում նախասինապսային վերջույթով, իսկ մյուս մասը քայքայվում է համապատասխան ֆերմենտներով: Նորադրենալինը քայքայվում է մոնոամինօք-սիդազով § կատեխոլմեթիլտրանսֆերազով, ացետիլխոլինը՝ ացետիլխոլին-տրանսֆերազով, որն առկա է սինապսային ճեղքում § տեղակայված է հետսի-նապսային թաղանթում: Միջնորդանյութի ավելցուկի քայքայումը կանխում է հետ-սինապսային թաղանթի զգայունության նվազումը ազդող միջնորդանյութի նոր չափաբաժինների նկատմամբ:

Միջնորդանյութերը, ֆերմենտները, սպիտակուցները միտոքոնդրիումները նեյրոնի մարմնից աքսոնով դեպի նախասինապսային վերջույթ են հաղորդվում միկրոխողովակիկներով § միկրոթելիկներով, իսկ սինապսից աքսոնով հակընթաց նեյրոնի մարմնին են փոխադրվում սպիտակուցի սինթեզը կարգավորող նյութեր: Այդ փոխադրման համար անհրաժեշտ են Ca^{2+} § էներգիա: ԱԵՖ անընդմեջ վերասինթեզվում է աքսոնում:

Դենդրիտների դերը դրդման առաջացման մեխանիզմում դեռ§ ս լրիվ բացահայտված չէ: Դենդրիտային սինապսներում առաջացող ԴՀՍՊ-ները բավարար չեն ԳՊ առաջացնելու համար, քանի որ դրանք գտնվում են աքսոնային թմբիկից զգալի հեռավորության վրա: Ենթադրվում է, որ դենդրիտների սինապսային ապարատը կարող է իրեն դրս§ որել, երբ դրդումները միաժամանակ հասնում են մեծ թվով դենդրիտային սինապսներին: Այդ ժամանակ գումարային դենդրիտային ԴՀՍՊ-ները փոխելով աքսոնային թմբիկի թաղանթային պոտենցիալը ենթաշեմքային մակարդակով, էլեկտրոտոնային մեխանիզմով առաջ են բերում նրա դրդունակության փոփոխում, այսինքն փոքրացնում են կրիտիկական մակարդակի շեմքը: Այս պատճառով էլ դենդրիտային սինապսները կոչվում են *փոփոխող սինապսներ:*

7.7. Արգելակման գործնթացները կենտրոնական նյարդային համակարգում

Կենտրոնական նյարդային համակարգի համաձայնեցված գործունեությունը իրականանում է դրդման § արգելակման գործնթացների փոխներգործության արդյունքում: Կամային ցանկացած շարժում կատարվում է ակտիվ § ոչ ակտիվ նեյրոնների տարածական ու ժամանակային տեղաբաշխման հաշվին: Այդպիսի խճանկարի ապահովման համար կար§ որվում է ոչ միայն դրդող, այլ§ արգելակող ազդեցությունների առկայությունը:

Արգելակումն ակտիվ նյարդային գործընթաց է, որի հետ§ անքով թուլանում կամ դադարում է դրդումը: Արգելակումը միշտ հանդես է գալիս որպես դրդման հե-տ§անք § իր բնույթով ու տեղադրվածությամբ կապված է բջջային տարբեր գործ-

ընթացների հետ: Սակայն այս բոլոր գործնթացներին բնորոշ է դրանց ակտիվ տարածման ընդունակությունը նյարդաբջջի մարմնով § ելուստներով:

ԿՆՀ-ում արգելակումը հայտնաբերել է Ի.Մ.Սեչենովը (1863) գորտի վրա կատարված իր հանրահայտ փորձով: Գորտի տեսողական բլուրների քիմիական գրգռման ժամանակ նա դիտել է ծալման ռեֆլեքսի արգելակում: Ի.Մ.Սեչենովի կողմից կենտրոնական արգելակման հայտնագործությունից հետո Ֆ. Հոլցը (1870) հայտնաբերեց արգելակման դրս§որումը ողնուղեղային գորտի մոտ: Նա բացահայտեց, որ մեկ վերջավորության մատների ծայրերի մեխանիկական գրգռումն էապես երկարացնում է մյուս վերջավորության մեկի ծալիչ ռեֆլեքսի գաղտնի շրջանը, երբ այն ընկղմվում է թթվի լուծույթի մեջ: Երկարավուն ուղեղում արգելակող հատուկ գոյացությունների առկայությունն ապացուցել է Խ.Մեգունը (1944): Կատուների վրա տարածման ռեֆլեքսն ուսումնասիրելիս Խ.Մեգունը բացահայտեց, որ երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության միջային շրջանի գրգռումն արգելակում է ողնուղեղի ռեֆլեքսային գործողությունը:

Տարբեր կենդանիների գլխուղեղի § ողնուղեղի նեյրոնների ակտիվության ներբջջային գրանցման արդյունքում բացահայտվել են արգելակման սկզբունքորեն երկու տարբեր եղանակներ: Մի դեպքում արգելակումը հանդես է գալիս որպես արգելակող հատուկ գոյացությունների ակտիվության արդյունք, այսինքն նրանցում ընթացող առաջնային գործնթաց § կախված չէ նախնական դրդման հետ: Մյուս դեպքում նեյրոնի գործունեության արգելակումը վրա է հասնում երկրորդաբար, որպես դրդման հետ§ անք: Երկրորդային արգելակումը ունի ավելի նվազ նշանակություն ուղեղի ամբողջականացնող գործունեության ընթացքում: Առավել կար§ որվում է առաջնային արգելակումը, որն առաջանում է սինապսային հատուկ միացություններով:

Ներկայումս ԿՆՀ-ում բացահայտված է արգելակող հատուկ ներդիր նեյրոնների առկայությունը: Առբերիչ նյարդաթելերն ըստ իրենց ազդեցության բնույթի հանդիսանում են միայն դրդող: Սակայն ԿՆՀ-ում նրանցով հաղորդված դրդումը ուղղորդվում է արտատար բարդ ուղիներով,որոնք կարող են լինել դրդող § արգելակող: Վերջինս որոշվում է տվյալ հաղորդող ուղին կազմող ներդիր նեյրոնների բնույթով: Տարբերում են արգելակման երկու § ավելի մեխանիզմներ՝ նախասինապսային § հետսինապսային:

Նախասինապսային արգելակում: Արգելակման այս տեսակն առաջին անգամ բացահայտվել է ողնուղեղի վրա կատարված փորձով, երբ գրանցվել է միասինապսային ռեֆլեքսային աղեղի շարժանեյրոնների ակտիվության փոփոխությունը հակազդիչ մկանների առբերիչ նյարդերի գրգռման դեպքում: Հայտնի է, որ մկանային իլիկների առաջնային գրգռումն ուղեկցվում է այդ իսկ մկանի (հոմոնոմ) α-շարժանեյրոնի դրդմամբ: Սակայն հակազդող մկանների ջլային ընկալիչների առբերիչներից առաջացած դրդումը կանխում է ակտիվացած α-շարժանեյրոնի դրդումը:

Նախասինապսային արգելակման դեպքում ներդիր արգելակող նեյրոններն սինապսներ են առաջացնում դրդող նախասինապսային ծայրաճյուղերի վրա: Ներդիր նեյրոնների կողմից արտադրվող արգելակող միջնորդանյութն առաջացնում է նախասինապսային ծայրաճյուղերի կայուն § երկարատ§ ապաբ§ եռացում, ինչպես Վերիգոյի կատոդային ընկճվածության դեպքում: Դրա հետ§ անքով նախասինապսային ծայրաճյուղերից արտազատվող միջնորդանյութերի

քանակը նվազում կամ դադարում է: Դա իր հերթին դրսե որվում է ԴՀՍՊ-ի ճնշմամբ, որը բավարար չէ ԳՊ-ի ծագման համար: Արգելակումը, որն առաջանում է մեկ առբերիչ համազարկից հետո, շարունակում է 300-400 մվրկ, իսկ միջնորդանյութը ԳԱԿԹ-ն է: Վերջինս ազդում է ԳԱԿԹ$_1$ ընկալիչների միջոցով:

Ենթադրում են, որ նախասինապսային արգելակման ժամանակ զարգացող երկարատե և կայուն ապաբե եռացումը պայմանավորված է.

ա. Cl^- իոնների թափանցելիության մեծացմամբ, որի հետե անքով Cl^- իոնները բջջից դուրս են գալիս: Հավանաբար նախասինապսային ծայրաճյուղերում կա քլորային պոմպ, որն ապահովում է Cl^--ի առաջնային փոխադրումը բջջում ընդդեմ էլեկտրական գրադիենտի: ԳԱԿԹ-էրգիական արգելակող նեյրոնի ե դրան հաջորդող քլոր իոնների թափանցելիության մեծացման ազդեցությամբ քլոր իոնները սկսում են դուրս գալ բջջից համաձայն էլեկտրական ե ընդդեմ խտության գրադիենտի: Դրա հետե անքով առաջանում է նախասինապսային ծայրաճյուղերի կայուն ապաբե եռացում ե նյարդային ազդակներ հաղորդելու ընդունակության նվազում;

բ. միջբջիջային հեղուկում K^+ իոնների կուտակմամբ՝ նյարդային վերջույթների ե հարևան նեյրոնների բարձր ակտիվության հետե անքով: Այս դեպքում նույնպես նվազում է նախասինապսային ծայրաճյուղերի հաղորդելիությունը թաղանթային պոտենցիալի կայուն իջեցման պատճառով, որը պայմանավորված է K^+-ի խտության գրադիենտի նվազմամբ:

Այսպիսով, նախասինապսային արգելակումը սահմանափակում է առբերիչ նյարդաթելերով հաղորդվող դրդվող ազդակների մուտքը ե կարգավորում շարժա-նեյրոնի զգայահոսքը:

Հետսինապսային արգելակում: Կենտրոնական նյարդային համակարգում առավել տարածված է հետսինապսային արգելակումը, որն իրականանում է արգելակող հատուկ ներդիր նեյրոններով (օրինակ, Ռենշոուի բջիջները ողնուղեղում կամ Պուրկինյեի տանձանման բջիջները ուղեղիկի կեղե-ում): Արգելակող նեյրոնների առանձնահատկությունն այն է, որ նրանց սինապսներում կան միջնորդանյութեր, որոնք հետսինապսային թաղանթում առաջացնում են գերբե-եռացում: Ողնուղեղի շարժանեյրոնների համար գերբե-առացնող միջնորդա-նյութ է գլիցինը, իսկ մեծ կիսագնդերի կեղե-ի համար՝ ԳԱԿԹ:

Հետսինապսային արգելակումը ուսումնասիրել է.Դ.Էկլսը (1952): Կատվի վրա գրանցել է ողնուղեղի շարժանեյրոնների ակտիվությունը, երբ գրգռել է մկա-նային Aa խմբի առբերիչները: Այդ դեպքում հակազդիչ (անտագոնիստ) մկանների շարժանեյրոններում գրանցվում է գերբե-եռացման հետսինապսային պոտենցիալ, որը փոքրացնում է շարժանեյրոնի դրդելիությունը, ճնշում նրա պատասխանը դրդող ազդեցություններին: Դրա համար էլ այդ պոտենցիալը ստացել է *արգելակող հետսինապսային պոտենցիալ* (ԱՀՍՊ) անվանումը: Կատվի մոտ ԱՀՍՊ-ն 5 մվրկ ավելի ուշ է գրանցվում, քան ԴՀՍՊ-ն: Դա բացատրվում է մեկ լրա-ցուցիչ սինապսի առկայությամբ: ԱՀՍՊ-ի տատանասահմանը 1-5 մՎ է ե ընդունակ է գումարման:

Հետսինապսային արգելակման դեպքում ներդիր նեյրոններն առաջացնում են արգելակող սինապսներ շարժանեյրոնների մարմինների ու դենդրիդների վրա: Այստեղ արտազատվող միջնորդանյութը (գլիցինը ե ԳԱԿԹ-ն) գերբե եռացնում են շարժանեյրոնի հետսինապսային թաղանթը (այսինքն մեծանում է թաղանթային

պոտենցիալի մեծությունը): Արգելակող միջնորդանյութը ԳԱԿԹ$_1$ § ԳԱԿԹ$_2$ ընկալիչների միջոցով համապատասխանաբար մեծացնում է շարժանեյրոնների հետսինապսային թաղանթի թափանցելիությունը քլոր § կալիում իոնների համար: Հարկ է նշել, որ կալիում իոնների մեծացումը ուղեկցվում է Ca^{2+}-ի թափանցելիության նվազմամբ: Քանի որ միջնորդանյութի ազդեցությունից հետսինապսային թաղանթի թափանցելիությունն այդ իոնների համար դառնում է մոտավորապես հավասար, ուստի ԱՀՍՊ-ի մեծությունը որոշվում է K^+-ի § Cl^--ի հավասարակշռության պոտենցիալներով: Կալիումի հավասարակշռության պոտենցիալը հավասար է -90մՎ, իսկ քլորինը՝ -70մՎ: Հետ§ աբար ԱՀՍՊ-ի հավասարակշռության պոտենցիալը պետք է լինի -80մՎ , այսինքն այն ըստ բաձարձակ արժեքի պետք է 10մՎ-ով ավելի մեծ լինի հանգստի վիճակում գտնվող շարժանեյրոնների ԹՊ-ից (-70մՎ) :

Բացահայտված է, որ ԱՀՍՊ կարող է զարգանալ նա§ այն դեպքում, երբ նեյրոնի թաղանթային թափանցելիությունը փոքրանում է Na^+-ի իոնների հանդեպ: Նման արգելակման հետսինապսային պոտենցիալներ գրանցվել են սիմպաթիկ հանգույցների նեյրոններում:

Արգելակող մի քանի սինապսների ակտիվացումից տեղի է ունենում ենթաշեմքային ԱՀՍՊ-ի գումարում § շարժանեյրոնի թաղանթային պոտենցիալը մեծանում է: Շարժանեյրոնի գերբ§եռացումը կարող է զարգանալ նա§ ԱՀՍՊ-ի ժամանակային (հաջորդական) գումարման հետ§ անքով:

Եթե ԱՀՍՊ-ի գումարմամբ գերբ§ եռացման ֆոնի վրա դեպի բջիջ են հաղորդվում դրդող ազդակներ § առաջացնում ԴՀՍՊ, սակայն վերջինիս ապաբ§ եռացնող ազդեցությունը կարող է անբավարար լինել, որպեսզի շարժանեյրոնի թաղանթը հասնի ապաբ§ եռացման իր կրիտիկական մակարդակին: Ուստի այս պայմաններում ԴՀՍՊ-ը շարժանեյրոնում չի կարող առաջացնել դրդում: Հետ§ աբար, վերջնական արդյունքը՝ շարժանեյրոնի դրդումը կամ արգելակումը կախված կլինի դրդող կամ արգելակող սինապսների գերակշռող ազդեցությունից: Ի տարբերություն նախասինապսային արգելակման, որը ազդում է շարժանեյրոնի զգայահոսքի վրա, հետսինապսային արգելակումը ներգործում է անմիջապես շարժանեյրոնի վրա, դժվարացնելով նրա դրդումը կամ լրիվ անջատում է նրա ազդակային ակտիվությունը:

Տարբերում են հետսինապսային արգելակման մի քանի տարատեսակներ:

1. ***Ուղղակի կամ փոխհակադարձ արգելակում:*** Փոխհակադարձ արգելակում հասկացությունը առաջարկել է Ա.Հ. Շերինգտոնի կողմից հակազդիչ մկանների աշխատանքի բացատրման համար: Հետսինապսային արգելակման այս եղանակի ժամանակակից պատկերացումը մշակվել է Դ. Էկլսի կողմից (1952): Փոխհակադարձ հարաբերությունների օրինակներից մեկը պատկերված է նկ. գծապատկերում:

Մկանային իլիկներից (ձգման ընկալիչներից) առաջնային առբերիչ նյարդաթելերով ընթացող նյարդային ազդակները դրդում են իր իսկ մկանի շարժանեյրոնները § միարժամանակ ներդիր արգելակող նեյրոններով արգելակում հակազդիչ մկանի շարժանեյրոններին: Նույնպիսի գործընթաց է կատարվում վերջույթների համանուն մկանների միջ§:

Փոխհակադարձ արգելակումը հանդիսանում է նյարդային կենտրոնների գործունեության համաձայնեցման ֆիզիոլոգիական մեխանիզմներից մեկը:

Օրինակ, երկարավուն ուղեղում փոփոխակի արգելակվում են ներշնչման § արտաշնչման, անոթալայնիչ § անոթասեղմիչ կենտրոնները: Փոխհակադարձ արգելակումն առավել ցայտուն դրս§ որվում է ողնուղեղում շարժողական համաձայնեցված շարժումներ կատարելիս (քայլ, վազք, քորել § այլն):

Փոխհակադարձ հարաբերությունները հակազդիչ մկանների առանձին կենտրոնների միջ§ հաստատուն չեն: Դրանք բնորոշ ձ§ ով ի հայտ են գալիս ողնուղեղային կենդանիների մոտ: Փոխհակադարձ արգելակումը կարող է փոխվել ողնուղեղային կենտրոններից վեր§ տեղադրված նեյրոնների՝ հատկապես գլխուղեղի կեղ§ ի կենտրոնների մասնակցությամբ: Օրինակ, միաժամանակ երկու ոտքը կարելի է ծալել հակառակ վերը նկարագրված ծալիչ § տարածիչ կենտրոնների միջ§ եղած փոխհակադարձ արգելակման:

2. Հետադարձ կամ հակընթաց (անտիդրոմ) արգելակում: Արգելակման այս ձ§ ն իրականանում է արգելակիչ ներդիր նեյրոններով (Ռենշոուի բջիջներով): Դեպի մկաններ գնացող շարժանեյրոնի աքսոնը տալիս է հետադարձ կողմնաճյուղ, որն ակտիվացնում է Ռենշոուի արգելակիչ նեյրոնին, վերջինս էլ արգելակում է շարժանեյրոնին: Ռենշոուի բջիջը դրդվում է ացետիլխոլինով Հ-խոլինաընկալչի միջոցով: Որքան ուժեղ է դրդվում շարժանեյրոնը, այնքան ուժգին են դրդվում Ռենշոուի բջիջները, որի հետ§ անքով ուժեղանում է նրանց արգելակող ազդեցությունը շարժանեյրոնի վրա: Հետադարձ արգելակումը նյարդաբջիջները պահպանում է գերդրդումից:

Հետադարձ արգելակման տարատեսակ է համարվում կողմնային արգելակումը (նկ.): Ներդիր նեյրոնները կարող են ձ§ ավորել արգելակող սինապսներ հար§ ան նեյրոնների վրա, շրջափակելով դրդման տարածումը կողմնային ուղիներով: Այս դեպքում դրդումը ուղղորդվում է որոշակի հստակ ուղիով: Արգելակման այս տեսակն ապահովում է ԿՆՀ-ում դրդման ուղղորդված ճառագայթումը:

Կողմնային արգելակումը հատկապես կար§ որվում է վերլուծիչների գործունեության ընթացքում: Օրինակ, լսողական վերլուծիչում կողմնային արգելակումն ապահովում է ձայների հաճախության տարբերակումը, տեսողական վերլուծիչում կողմնային արգելակումը մեծացնում է ընկալվող պատկերի ուրվագծերի հակադրական գույները, իսկ շոշափական վերլուծիչում նպաստում է հպման երկու կետերի տարբերակմանը:

Ողնուղեղի շարժոնեյրոնների հետսինապսային արգելակումը կարող է հարուցվել նա§ գլխուղեղի տարբեր բաժիններից (մեծ կիսագնդերի կեղ§ , միջին ուղեղ, ուղեղիկ § այլն) վարընթաց ազդեցություններով: Ողնուղեղային ռեֆլեքսների հետսինապսային արգելակման օրինակ կարող է ծառայել Սեչենովյան արգելակումը:

Պեսիմալ արգելակում: Նյարդային կենտրոնների նեյրոններում արգելակում կարող է առաջանալ նա§ առանց հատուկ արգելակող կառույցների մասնակցության: Այս դեպքում արգելակումը զարգանում է դրդող սինապսներում՝ հետսինապսային թաղանթի ուժեղ § կայուն ապաբ§ եռացման արդյունքում, ինչպես նա§ բարձր հաճախությամբ ազդակահոսքի ազդեցությամբ: Արգելակման այս տեսակը ըստ ծագման հիշեցնում է Ն. Վվեդենսկու պեսիմումը նյարդամկանային սինապսներում:

Պեսիմալ արգելակման հակում ունեն ողնուղեղի ներդիր § ցանցանման գոյացության նեյրոնները, որոնց հետսինապսային թաղանթում զարգանում է կատոդային ընկճվածության նման վիճակ: Պեսիմալ արգելակումը նույնպես նյարդային բջիջը պահպանում է գերդրդումից:

Արգելակում դրդումից հետո: Շատ հաճախ նյարդաբջիջներում դրդման ավարտից հետո կարող է զարգանալ արգելակում: Պատճառներից մեկն այն է, որ դրդման ավարտից հետո նեյրոնում զարգանում է խիստ արտահայտված հետքային գերբ§ եռացում, ուստի այդ պայմաններում ԴՀՍՊ-ը չի կարող հասնել ապաբ§ եռացման կրիտիկական մակարդակին § առաջացնել ԳՊ:

Արգելակման նշանակությունը: Արգելակման բոլոր ձ§ երը իրականացնում են պաշտպանական դեր: Արգելակման բացակայությունը կնպաստեր նեյրոնների աքսոններում միջնորդանյութերի հյուծմանը § ԿՆՀ-ի գործունեության դադարին: Արգելակումը կարբ§ որ նշանակություն ունի նաբ§ ԿՆՀ հաղորդվող տեղեկատվության մշակման գործընթացում: Առավել դա ցայտուն արտահայտվում է նախասինապսային արգելակման ժամանակ: Կողմնային ուղիների արգելակումը ապահովում է էական ազդակների առանձնացումը: Քանի որ արգելակման շրջափակումը նպաստում է դրդման լայն ճառագայթմանն ու ցնցումների առաջացմանը (օրինակ, նախասինապսային արգելակման շրջափակումը բիկուկուլինով), ուստի արգելակումը հանդիսանում է ԿՆՀ-ի համաձայնեցնող գործունեության կարբ§ որագույն գործոններից մեկը:

7.8. Կենտրոնական նյարդային համակարգի համաձայնեցնող գործունեությունը

Ֆիզիոլոգիական բնականոն պայմաններում օրգանիզմի բոլոր օրգանների § համակարգերի գործունեությունը համաձայնեցված (կորդինացված) է: Արտաքին § ներքին միջավայրի ազդեցություններին օրգանիզմը պատասխանում է որպես միասնական ամբողջություն: Ռեֆլեքսների մեծամասնությունը հանդիսանում են բարդ, հաջորդաբար § միաժամանակ իրականացող ռեակցիաներ, ուստի դրանց իրականացման համար անհրաժեշտ է նյարդային առանձին կենտրոնների աշխատանքի ամբողջականացում (ինտեգրում):

Օրգանիզմի բնականոն պայմաններում ռեֆլեքսները խիստ կարգավորված են, քանի որ օրգանիզմում գոյություն ունեն համաձայնեցման ընդհանուր մեխանիզմներ: ԿՆՀ-ում ծագող դրդումը ճառագայթվում է նրա կենտրոններով: Կորդինացումն ապահովվում է որոշ կենտրոնների ընտրողական դրդմամբ § մյուս կենտրոնների արգելակմամբ: Կորդինացումը ԿՆՀ-ի ռեֆլեքսային գործունեության միավորումն է մեկ միասնական ամբողջության մեջ, որը նպաստում է օրգանիզմի բոլոր ֆունկցիաների իրականացմանը:***Համաձայնեցումը*** օրգանիզմի տարբեր նեյրոնների միավորումն է միասնական գործառական համույթում, որն իրականացնում է կոնկրետ խնդիրներ: Կորդինացման երբ§ ույթները կարբ§ որ դեր են խաղում շարժողական համակարգի գործունեության իրականացման գործում: Շարժողական այնպիսի ռեակցիաների համաձայնեցումը, ինչպիսին են քայլը կամ վազքը, ապահովվում են մի շարք նյարդային կենտրոնների փոխկապակցված աշխատանքով: Նյարդային կենտրոնների համաձայնեցված աշխատանքի հաշվին

տեղի է ունենում նաև օրգանիզմի հարմարումը գոյության պայմաններին: Դա իրականանում է ոչ միայն շարժողական համակարգի գործունեության, այլև օրգանիզմի վեգետատիվ ֆունկցիաների (շնչառության, արյան շրջանառության, մարսողության, նյութափոխանակության) մասնակցության շնորհիվ:

Բացահայտված են կորդինացման մի շարք ընդհանուր սկզբունքներ:

Հետադարձ կապի սկզբունք: Այս սկզբունքը ուսումնասիրվել է Ի.Մ. Սեչենովի, Չ.Շերինգտոնի, Կ.Կ. Անոխինի կողմից: ԿՆՀ-ում ընթացող գործնթացները հնարավոր չէ համաձայնացնել, եթե բացակայում է հետադարձ կապը՝ ***երկրորդային զգայահոսքը:***

Նյարդային կենտրոնն աշխատող օրգանը կարգավորում է առբերիչ ազդակահոսքով, որը հաղորդվում է կարգավորվող օրգանից և տեղեկացնում ֆունկցիաների ղեկավարման արդյունքների մասին: Հետադարձ կապն այն օղակն է, որը շրջափակում է ընդհատված ռեֆլեքսային աղեղը օղակի: Հետադարձ կապի մեխանիզմներն ապահովում են հոմեոստազի բոլոր հաստատունները: Տարբերում են դրական և բացասական հետադարձ կապեր: ***Բացասական հետադարձ կապը*** վերացնում է հոմեոստազային համակարգում նկատվող շեղումները, իսկ ***դրական հետադարձ կապը*** ուժեղացնում է շեղումները: Հետադարձ կապի խանգարման ժամանակ անհնարին է դառնում ֆունկցիաները կարգավորել ըստ շեղման: Այն օրգանիզմում կարգավորման հիմնական ձև է: Օրգանիզմում բացասական և դրական հետադարձ կապերը ներդաշնակորեն զուգակցվում են: Դրանք գործում են օրգանիզմի կենսագործունեության բոլոր մակարդակներում և դրսևորվում են կարգավորման բոլոր մեխանիզմներում՝ տեղային,նյարդային և հումորալ:

Երկրորդային առբերիչ ազդակները կարևոր դեր են կատարում մարմնա-ընդերային ֆունկցիաների կարգավորման գործնթացում: Օրինակ, կմախքային մկանների ռեֆլեքսային կարգավորման ժամանակ դրդվում են մկանների սեփական ընկալիչները, որոնցից նյարդային ազդակները կրկին հաղորդվում են ԿՆՀ, որով հսկվում է կատարվող շարժումների ճշգրտությունը: Վերջույթի զգայազրկումը նպաստում է նրա ղեկավարման խանգարմանը: Զգայությունից զրկված վերջույթը գործում է նյարդային այլ կենտրոնների կողմից, ուստի կարող է շարժումներ կատարել շնչառության ծավալու ռիթմով: Նույն ձև ով աորտայի կարոտիսյան ծոցի նյարդազրկումը (հետադարձ կապի խանգարում) նպաստում է արյան ճնշման բարձրացմանը:

Հետադարձ կապի բացակայությունը ԿՆՀ-ում նպաստում է արգելակման թուլացմանը և դրդման գործնթացների ճառագայթման ուժեղացմանը:

Գերիշխման (դոմինանտի) սկզբունքը: Գերիշխման սկզբունքը ձև ակերպվել է Ա.Ա. Ուխտոմսկու կողմից (1923): Այն կարևոր դեր ունի նյարդային կենտրոնների համաձայնեցված աշխատանքում: ԿՆՀ-ում դոմինանտը ժամանակավոր գերիշխող օջախ է, որը բնորոշում է օրգանիզմի պատասխանն արտաքին և ներքին գրգիռներին: Դրդման գերիշող օջախը բնութագրվում է բարձր դրդելիությամբ, դրդման կայունությամբ, դրդումների գումարմամբ, իներցիայով՝ գերիշխումը դրդման հետքերի ձև ով կարող է երկար ժամանակ պահպանվել անգամ գրգռիչի դադարից հետո:

Դրդման գերիշխող օջախը կարող է դեպի իրեն ձգել նյարդային ազդակներ այլ կենտրոններից, որոնք տվյալ պահին ավելի թույլ են դրդված: Այդ ազդակների

շնորհիվ գերիշխող օջախի ակտիվությունն ավելի է մեծանում, իսկ մյուս կենտրոնների գործունեությունը ճնշվում է:

Գերիշխումը կարող է լինել էկզոգեն § էնդոգեն ծագման: ***Էկզոգեն գերիշխումն*** առաջանում է շրջապատող միջավայրի գործոնների ազդեցությամբ: Օրինակ, հետաքրքիր գրքի ընթերցման ժամանակ մարդը կարող է չլսել ռադիոյի ձայնը*: **Էնդոգեն գերիշխումը*** ծագում է ներքին միջավայրի գործոնների ազ-դեցությամբ՝ հիմնականում հորմոնների § կենսաբանական այլ ակտիվ նյութերի: Օրինակ, արու գորտի մաշկի յուրաքանչյուր հատվածի գրգռումն առաջացնում է ոչ թե պաշտպանական ռեֆլեքս. այլ գրկելու ռեֆլեքսի ուժեղացում, արյան մեջ սննդարար նյութերի քանակության նվազումը գրգռում է սննդային կենտրոնը, որն էլ նպաստում է կենդանիների § մարդկանց սննդային վարքագծի ուժեղացմանը:

Գերիշխումը կարող է լինել կայուն § դրա վերացման համար անհրաժեշտ է դրդման նոր ավելի ուժեղ օջախ: Դրդման գերիշխման օջախ կարելի է ստեղծել նա§ արհեստականորեն՝ շարժողական կենտրոնը ստրիխնինով գրգռելով կամ հաստատուն հոսանքի անոդով ազդելիս: Գերիշխումը ընկած է օրգանիզմի կորդինացնող գործունեության հիմքում, ապահովելով մարդու § կենդանիների վարքը շրջապատող միջավայրում, հուզային վիճակում, ուշադրության կենտրոնացման գործնթացում: Պայմանական ռեֆլեքսների ձ§ ավորումը § դրանց արգելակումը §ս կապված է դրդման գերիշխող օջախի առկայությամբ:

Ընդհանուր վերջնական ուղու սկզբունք: ԿՆՀ-ում տարբեր ուղիներով հաղորդվող առբերիչ ազդակները կարող են համամիտվել մի§ նույն ներդիր, կամ արտատար նեյրոնների վրա: Չ.Շերինգտոնը այս եր§ույթը անվանեց *«ընդհանուր վերջնական ուղու»* սկզբունք, որը պայմանավորված է ԿՆՀ-ի կառուցվածքի առանձնահատկություններով: Դա բացատրվում է նրանով, որ առբերիչ նեյրոնների թիվը մի քանի անգամ գերեզանցում է արտատար նեյրոններին, որի արդյունքում տարբեր առբերիչ ազդակները կարող են համամիտվել ելքային ընդհանուր ուղիներում: Նեյրոնների միջ§ քանակական հարաբերությունները կարելի է ներկայացնել ձագարի տեսքով: Դրդումը ԿՆՀ է հաղորդվում ձագարի լայն մասով (առբերիչ նեյրոններ), իսկ նրանից «արտահոսում է» նեղ խողովակով (արտատար նեյրոններ): Որպես ընդհանուր վերջնական ուղիներ կարող են ծառայել ոչ միայն արտատար, այլ§ ներդիր նեյրոնները:

Ընդհանուր ուղում միավորվող ազդակները «մրցակցում են» միմյանց հետ այդ ուղու օգտագործման համար: Վերջնական ընդհանուր ուղու սկզբունքով իրականանում է ռեֆլեքսային պատասխանի կարգավորումը, ռեֆլեքսների համաստորադասումը § տվյալ պահի համար ոչ էական ռեֆլեքսների արգելակումը: Դրա միջոցով օրգանիզմը հնարավորություն է ստանում գործարկող օրգանների համեմատաբար ոչ մեծ քանակով արձագանքել արտաքին § ներքին միջավայրի տարբեր գրգռիչներին:

Փոխհակադարձության սկզբունք: Նյարդային կենտրոնների աշխատանքում փոխհակադարձության սկզբունքը ուսումնասիրվել է Ի.Մ. Սեչենովի, Ն.Ե. Վվեդենսկու, Չ.Շերինգտոնի կողմից: Այս սկզբունքն արտացոլում է նյարդային կենտրոնների միջ§ հարաբերությունների բնույթը, որոնք պատասխանատու են հակադիր ֆունկցիաների իրականացմանը (ներշնչում-արտաշնչում, վերջույթների ծալում § պարզում): Ըստ այս սկզբունքի մի կենտրոնի նեյրոնները դրդվելիս, արգելակվում են մյուս կենտրոնի նեյրոնները § հակառակը:

Գլխուղեղում կենտրոնների փոխհակադարձ հարաբերությունները պայմանավորում են մարդու հնարավորությունը տիրապետելու աշխատանքային գործընթացներին § այն բարդ հատուկ շարժումներին, որոնք կատարում է լողալիս, ֆիզիկական աշխատանք կատարելիս:

Ենթակարգային սկզբունք: Նյարդային համակարգի էվոլյուցիայի ընթացքում նկատվում է ֆունկցիաների կարգավորման § համաձայնեցման կենտրոնացում ԿՆՀ-ի բարձրագույն բաժիններում՝ այսինքն տեղի է ունենում նյարդային համակարգի ֆունկցիաների *գլխայնացում*: ԿՆՀ-ում գոյություն ունեն աստիճանակարգային (հիերարխիա) փոխհարաբերություններ: Կարգավորման բարձրագույն կենտրոններ են համարվում մեծ կիսագնդերի կեղ§ ը, իսկ հիմային հանգույցները, միջին § երկարավուն ուղեղը, ողնուղեղը ենթարկվում են կեղ§ ի հրահանգներին:

Ֆունկցիաների փոխհատուցման սկզբունք: ԿՆՀ-ը պլաստիկության շնորհիվ օժտված է փոխհատուցման վիթխարի հատկությամբ, այսինքն կարող է վերականգնել որոշ ֆունկցիաներ, նույնիսկ նյարդային կենտրոնը կազմող նեյրոնների մեծ մասի վնասման դեպքում: Առանձին կենտրոնների վնասման ժամանակ նրանց ֆունկցիաները կարող են փոխհատուցվել ուղեղի մյուս գոյացություններով՝ մեծ կիսագնդերի կեղ§ ի անմիջական մասնակցությամբ:

Կորցրած ֆունկցիաների փոխհատուցումից հետո, եթե հեռացվի կենդանիների կեղ§ ը, ապա փոխհատուցված ֆունկցիաները կանհետանան:

Դետերմինանտների (որոշիչների) սկզբունք: Արգելակման մեխանիզմների տեղային անբավարարության կամ նյարդային կենտրոնում դրդման գործնթացների արտակարգ ուժեղացման դեպքում որոշակի նեյրոնների ամբողջությունը սկսում է ինքնավար առաջացնել ախտաբանական ուժեղացած դրդում՝ ձ§ ավորվում է ախտաբանական ուժեղացած դրդման գեներատոր: Վերջինիս մեծ հզորության դեպքում առաջանում է մի§նույն ռեժիմով գործող նեյրոնային գոյացությունների մի ամբողջական համակարգ, որն արտացոլում է հիվանդության զարգացման նոր փուլ: Դրա հետ§անքով այդ համակարգի մեջ մտնող առանձին բաղադրամասերի միջ§ եղած կապերը բարձրացնում են նրա կայունությունը տարբեր բուժիչ ազդեցությունների հանդեպ: Այս կապերի բնույթի ուսումնասիրությունը հնարավորություն տվեց Գ. Ն. Կրիժանովսկուն բացահայտել ԿՆՀ-ի ներուղեղային ինտեգրատիվ գոյությունների հարաբերությունների նոր ձ§, որը կոչվեց *դետերմինանտների սկզբունք*: Այս սկզբունքի էությունն այն է, որ ԿՆՀ-ի այն գոյացությունը, որը ձ§ ավորում է գործառական նախադրյալ, իրեն է ենթարկում ԿՆՀ-ի այն բաժիններին, որոնք այդ օջախի հետ կազմում են ախտաբանական համակարգ, բնորոշում նրա գործունեության բնույթը: Նման համակարգին հատուկ է ստացվող ազդակների կայունության բացակայությունը, այսինքն նման համակարգը կենսաբանորեն հանդիսանում է բացասական: Եթե այս կամ այն պատճառով ախտաբանական համակարգը չի գործում, ապա գլխավոր դերը կատարող գոյացությունը կորցնում է իր որոշիչ նշանակությունը:

7.9. Նյարդային կենտրոններ § հասկացություններ

ԿՆՀ-ում դրդման տարածման առանձնահատկությունները հիմնականում որոշվում են նյարդային կենտրոնների հատկություններով: Ընկալիչներից

նյարդային ազդակներն առբերիչ ուղիներով հասնում են նյարդային կենտրոններին, ուստի ԿՆՀ-ի ռեֆլեքսային գործունեության մասին ուսմունքը ներառում է նյարդային կենտրոնի մասին հասկացության զարգացումը:

Անհրաժեշտ է տարբերակել նյարդային կենտրոնի անատոմիական § ֆիզիոլոգիական հասկացությունները:

Նյարդային կենտրոնի անատոմիական սահմանումը: Նյարդային կենտրոնը նեյրոնների ամբողջություն է, որը տեղադրված է ԿՆՀ-ի որոշակի բաժնում: Այդպիսի նյարդային կենտրոնի աշխատանքի հաշվին իրականանում է ոչ բարդ ռեֆլեքսային գործունեություն, օրինակ, ծնկային, աքիլեսյան ռեֆլեքսները: Այդ ռեֆլեքսների նյարդային կենտրոնները համապատասխանաբար տեղադրված են ողնուղեղի գոտկային (II-IV հատվածներ) § սրբանային (I-II հատվածներ) բաժիններում:

Նյարդային կենտրոնի ֆիզիոլոգիական հասկացությունը: Նյարդային կենտրոնը գործառապես միմյանց հետ կապված մի քանի անատոմիական կենտրոնների բարդ միավորում է, որոնք տեղադրված են ԿՆՀ-ի տարբեր մակարդակներում § նրանց համաձայնեցված գործունեությունը կարգավորում է օրգանիզմի բարդ ռեֆլեքսային գործընթացները (սիրտ-անոթային, մարսողության, շնչառության § այլն): Գործառույթային միավորումները Ա.Ա. Ուխտոմսկին անվանել է նյարդային կենտրոնների «համաստեղություններ»:

Նյարդային կենտրոնների ֆիզիոլոգիական հատկությունները: Նյարդային կենտրոնները օժտված են մի շարք գործառույթային բնորոշ հատկություններով, որոնք կախված են նրանց կազմի մեջ մտնող նեյրոնների մեծ քանակից, նեյրոնների ելուստների բազմաթիվ ճյուղավորումներից, քիմիական սինապսների § փակ նեյրոնային ուղիների առկայությունից: Նյարդային կենտրոններն օժտված են մի շարք հիմնական հատկություններով:

1. Դրդման միակողմանի հաղորդում: Նյարդաթելերում դրդումը կարող է տարածվել երկկողմանի՝ կենտրոնաձիգ § կենտրոնախույս, մինչդեռ ԿՆՀ-ում այն տարածվում է մեկ ուղղությամբ՝ առբերիչ ուղիների մուտքից արտատար ուղիների ելքին, որը բացատրվում է քիմիական սինապսների միակողմանի հաղորդմամբ: Այս հատկությունը ստացել է *դրդման միակողմանի հաղորդման օրենք* անվանումը: Այն որոշում է նյարդային ազդակների հաղորդման ուղղությունը, որը բնորոշ է ռեֆլեքսային աղեղներին ու նյարդային շղթաներին:

2. Դրդման դանդաղ հաղորդում: Նյարդաթելերի համեմատությամբ նյարդային կենտրոններում դրդման առավել դանդաղ հաղորդումը նույնպես բացատրվում է բազմաթիվ քիմիական սինապսների առկայությամբ, որոնց բնորոշ է քիմիական գործընթացների ցածր շարժունությունը: Յուրաքանչյուր սինապսում մինչ§ ԴՀՍՊ-ի առաջացումը նկատվում է սինապսային հապաղում մոտավորապես 0.50-0.65մվրկ: Այդ ժամանակը ծախսվում է սինապսային ճեղքի մեջ միջնորդանյութի արտազատման վրա § նրա փոխներգործությանը հետսինապսային թաղանթի ընկալիչների հետ, որի արդյունքում առաջանում է ԴՀՍՊ-ը: ԴՀՍՊ-ի § գագաթային ԳՊ-ի պոտենցիալի ծագման միջ§ § ս անցնում է որոշակի ժամանակ՝ 2-2.5մվրկ, որի ընթացքում ԴՀՍՊ հասնում է ապաբ§ եռացման կրիտիկական մակարդակին, առաջացնելով ԳՊ: Այսպիսով, մեկ սինապսով դրդման հաղորդումը պահանջում է 2-3մվրկ: Որքան մեծ թվով սինապսներ են մտնում ռեֆլեքսային աղեղի կազմում, այնքան մեծ կլինի դրդման

հաղորդման ժամանակը՝ *կենտրոնական հապաղումը*: Ըստ ռեֆլեքսի գաղտնի շրջանի (գրգռման պահից մինչ§ պատասխան ռեակցիան) մոտավորապես կարելի է որոշել միջնեյրոնային սինապսների քանակը հետազոտվող ռեֆլեքսային աղեղում:

3. Դրդման տարամիտում: Երբեմն միայն մեկ առբերիչ նյարդաթելի գրգռումը, որով նյարդային ազդակները հասնում են նյարդային կենտրոն, կարող է պատճառ հանդիսանալ կենտրոնից դուրս եկող բազմաթիվ արտատար նյարդաթելերի դրդմանը, այսինքն ԿՆՀ-ում դիտվում է *դրդման տարամիտում (դիվերգենցիա)*: Դա պայմանավորված է նեյրոնների աքսոնների, հատկապես դենդրիտների, բազմաթիվ ճյուղավորմամբ § ներդիր նեյրոնների շղթաներով, որոնք միավորում են տարբեր նյարդային կենտրոններ: Բացահայտված է, որ նեյրոնի աքսոնը միջինը առաջացնում է մոտավորապես 1000 ճյուղավորում: Կեղ§ ազդակներ հաղորդող մեկ նեյրոնը կարող է ակտիվացնել մինչ§ 5000 նեյրոն: Տարամիտումը ընդլայնում է յուրաքանչյուր նեյրոնի ազդեցության շրջանակները: Դրդման տարածման այս առանձնահատկությունը դրս§ որվում է ԿՆՀ-ի բոլոր բաժիններում:

4. Դրդման համամիտում: Նյարդային կենտրոնների այս հատկությունը հաստատվել է անգլիացի ֆիզիոլոգ Չ. Շերինգտոնի կողմից § հայտնի է որպես *վերջնական ուղու սկզբունք*: Ծագմամբ տարբեր դրդումները բազմաթիվ ուղիներով կարող են համամիտվել մի§ նույն միջանկյալ նեյրոնների վրա: ԿՆՀ-ում մեկ նեյրոնի վրա հանդիպում են մինչ§ 10000 սինապս, իսկ ողնուղեղի շարժանեյրոնի վրա՝ 20000 սինապս: Նյարդային ազդակների համամիտումը բացատրվում է նրանով, որ առբերիչ նեյրոնների թիվը մի քանի անգամ գերազանցում է արտատար նեյրոնների թվին, ուստի առբերիչ նեյրոններն առաջացնում են բազմաթիվ սինապսներ արտատար § ներդիր նեյրոնների մարմինների ու դենդրիտների վրա: Համամիտումը կարող է դրս§ որվել որպես տարբեր աղբյուրներից հաղորդվող դրդող կամ արգելակող մուտքային ազդակների արդյունք: Դրա արդյունքում իրականանում է այդ աղբյուրներից եկող ազդակների գումարում § առաջանում է պատասխան, որը տարաբնույթ տեղե-կատվության գումարային արդյունքն է: Համամիտմամբ է բացատրվում նա§ դրդումների *տարածական գումարումը (հեշտացում)* § *խցանումը (օկլյուզիա)*: Խցանման էությունը կայանում է նրանում, որ երկու խմբի առբերիչ նյարդաթելերի միաժամանակյա գրգռման դեպքում, որոնցից յուրաքանչյուրն առաջացնում է մկանների ռեֆլեքսային ուժեղ կծկում, ծագում է պատասխան, որն իր մեծությամբ փոքր է այդ ռեֆլեքսների առանձին վերցված մեծությունների թվաբանական գումարից: Կենտրոնական հեշտացումը բնութագրվում է հակառակ արդյունքով: Առբերիչ մուտքերի միաժամանակյա գրգռումն առաջացնում է ռեակցիա, որը մեծ է առբերիչ ուղիների մեկուսի գրգռման թվաբանական գումարից: Դա պայմանավորված է նրանով, որ երկու ռեֆլեքսների համար ընդհանուր նեյրոնների մի մասը մեկուսի գրգռման ժամանակ առաջացնում է ենթաշեմքային ռեֆլեքսային պատասխան: Համատեղ գրգռման ժամանակ դրանք գումարվում են § հասնում շեմքային ուժի, որի արդյունքում վերջնական ռեակցիան դառնում է ավելի մեծ մեկուսի ռեակցիաների գումարից: Նյարդային կենտրոնների բնականոն գործունեության ժամանակ այս երկու գործընթացներն անընդհատ հերթափոխում են միմյանց դառնալով ավելի կամ պակաս արտահայտված՝ կախված ազդող

գրգռիչների ուժից: Թույլ ուժի դեպքում դիտվում է դրդումների գումարում, իսկ ուժեղ գրգիռների դեպքում՝ խցանում (նկ.):

5. Իներցիոն հատկություն: Այն դրդման դանդաղ առաջացումն ու ազդակի դադարից հետո դրդման դանդաղ անհետացումն է: Նյարդային կենտրոնների այս հատկությունը պայմանավորված է նեյրոնների թաղանթների հատկություններով, ինչպես նաև դրդումների գումարմամբ ու հետազդեցությամբ:

6. Դրդումների կամ արգելակումների գումարում: ԿՆՀ-ում դրդման գումարման երևույթն առաջին անգամ բացահայտել է Ի.Մ. Սեչենովը (1863): Երկու և ավելի ծայրամասային ընկալիչների կամ առբերիչ նյարդերի զուգակցված գրգռումն առաջացնում է ռեֆլեքսային պատասխան, մինչդեռ այդ գրգռիչներից յուրաքանչյուրի մեկուսի ազդեցությունն անբավարար է ռեֆլեքսի առաջացման համար: Տարբերում են *ժամանակային* (հաջորդական) և *տարածական գումարում*: Առբերիչ բարակ նյարդի մեկական գրգռումը մեծամասամբ շարժանեյրոնում դրդում (ԳՊ) չի առաջացնում: Սակայն եթե այդ նյարդը գրգռվի այնպիսի հաճախությամբ, որի դեպքում երկու գրգռիչների միջև ժամանակահատվածը կարճ լինի մեկական ԴՀՍՊ-ների տևողությունից, ապա տեղի կունենա ԴՀՍՊ-ների գումարում, որը կապված է սինապսային ճեղքում միջնորդանյութի կուտակմամբ: Այս դեպքում թաղանթի ապաբևեռացումը կհասնի կրիտիկական մակարդակին, որն անհրաժեշտ է ԳՊ-ի ծագման համար: Փաստորեն ժամանակային գումարումը պայմանավորված է նրանով, որ նախորդ ազդակից առաջացած ԴՀՍՊ-ը դեռևս պահպանվում է, երբ վրա է հասնում հաջորդ ազդակը: Դրա համար էլ հաճախ այդ գումարումն անվանում են *հաջորդական*: Ժամանակային գումարումն ունի կարևոր ֆիզիոլոգիական նշանակություն, քանի որ բազմաթիվ նեյրոնային գործընթացներ ունեն ռիթմիկական բնույթ և կարող են գումարվել ու նյարդային կենտրոնների նեյրոնային միավորումներում առաջացնել վերշեմքային դրդում:

Ընկալիչների գրգռումից առաջացած դրդումը տարածվում է ոչ թե մեկական, այլ բազմաթիվ առբերիչ նյարդաթելերով: Հետևապես դրանց վերջույթներում կարտազատվի միջնորդանյութ ու շարժանեյրոնի մարմնի տարբեր հատվածներում կծագեն բազմաթիվ ենթաշեմքային ԴՀՍՊ-ներ, որոնց գումարման արդյունքում նեյրոնի թաղանթի ապաբևեռացումը կհասնի կրիտիկական մակարդակին, առաջացնելով ԳՊ: ԴՀՍՊ-ների գումարման այս տեսակը կոչվում է տարածական գումարում, որը պայմանավորված է դրդումների համամիտմամբ: Դրդումների գումարումների այս երկու տեսակները տեղի են ունենում աքսոնային թմբիկի շրջանում, որտեղ ծագում է ԳՊ-ը: Տարբեր հաճախությամբ գրգիռներով ամբողջական նյարդի գրգռման պայմաններում դիտվում են հաջորդական և տարածական գումարման գործընթացներ:

7. Ռեֆլեքսային հետազդեցություն: Գրգռիչի դադարից հետո ռեֆլեքսային գործընթացներն ավարտվում են ոչ միաժամանակ, այլ կարող են շարունակվել երբեմն երկար ժամանակ: Այս երևույթն ստացել է *ռեֆլեքսային հետազդեցություն* անվանումը, որը կարող է մի քանի անգամ գերազանցել գրգռման տևողությանը: Տարբերում են *կարճատև* և *երկարատև* հետազդեցություն: Կարճատև հետազդեցության առաջացումը պայմանավորված է.

ա. ԴՀՍՊ-ի երկարատև պահպանումով, եթե ԴՀՍՊ-ը բազմասինապսային է ու մեծ տատանասահմանով: Այս դեպքում, ի պատասխան մեկ ԴՀՍՊ-ի, առաջանում են մի քանի ԳՊ:

բ. եթե ԳՊ-ն ուղեկցվում է հետքային ապաբ§ եռացմամբ, որը բնորոշ է ԿՆՀ-ի նեյրոններին, ապա հետքային ապաբ§ եռացումը հասնելով կրիտիկական մակարդակին, առաջացնում է ԳՊ:

Երկարատ§ հետազդեցության մեխանիզմը բացատրում են նրանով, որ նյարդային կենտրոններում ներդիր նեյրոններն առաջացնում են փակ շղթաներ՝ «նեյրոնային թակարդներ», որոնցում տեղի է ունենում նյարդային ազդակների շրջանաձ§ պտույտ: Նյարդային կենտրոնում դրդման շրջապտույտը կարող է շարունակվել երկար ժամանակ (մի քանի րոպեից մինչ§ մի քանի ժամ), մինչ§ սինապսներից մեկը հոգնի կամ նեյրոնների ակտիվությունը չկասեցվի արգելակող ազդակների մուտքով: Ռեֆլեքսային հետազդեցությունը կար§ որ դեր ունի ուսուցման, ինչպես նաև§ կարճատ§ հիշողության մեխանիզմում:

8. Դրդման ռիթմի փոխակերպում: Եթե ընկալիչների գրգռման ժամանակ համեմատվի նյարդային ազդակների հաճախությունը ողնուղեղի հետին (զգացող) § առջ§ ի (շարժիչ) արմատիկներում, ապա սովորաբար դրանց ռիթմը չի համընկնում: Նյարդային կենտրոնները կարող են փոխարկել իրենց հաղորդվող նյարդային ազդակների ռիթմն ավելացման կամ նվազման ուղղությամբ: Այդ պատճառով էլ ԿՆՀ-ից դեպի գործարկող օրգանին հաղորդվող նյարդային ազդակների հաճախությունը հարաբերականորեն անկախ է գրգռիչների հաճախությունից: Դրդման ռիթմի փոխակերպումն առավել ցայտուն է արտահայտվում մեկական գրգիռների դեպքում: Ի պատասխան առբերիչ նյարդի մեկական գրգռման, նյարդային կենտրոնը գործարկող օրգանին հաղորդում է ազդակների համազարկ: Նյարդային կենտրոնի այս հատկությամբ է պայմանավորված կմախքային մկանների պրկումային կծկումը: Դրդման ռիթմի փոխակերպմանը մեծացման ուղղությամբ նպաստում են դրդման տարամիտումն ու հետազդեցությունը, իսկ նվազման ուղղությամբ՝ նյարդային կենտրոնի դրդելիության նվազումն ի հաշիվ նախա- § հետսինապսային արգելակման գործընթացների, ինչպես նաև§ առբերիչ ազդակների ավելցուկային հոսքի:

9. Նյարդային կենտրոնների լարվածությունը: Հարաբերականորեն հանգիստ վիճակում նյարդային կենտրոններից դեպի համապատասխան օրգաններին ու հյուսվածքներին հաղորդվում են սակավաթիվ նյարդային ազդակների համազարկեր, որոնք ապահովում են կմախքային մկանների, աղիքների § անոթների հարթ մկանների չափավոր լարվածությունը: Նյարդային կենտրոնների մշտապես դրդված վիճակը կոչվում է *նյարդային կենտրոնների լարվածություն:*

Նյարդային կենտրոնների լարումային դրդված վիճակի մակարդակը կարող է մեծանալ կամ փոքրանալ կախված կարգավորող նյարդային կենտրոնի նեյրոնների գումարային ակտիվություն տատանումներից:

Նյարդային կենտրոնների ելակետային ակտիվությունը պայմանավորված է.

ա. ԿՆՀ-ի նեյրոնների ինքնածին ակտիվությամբ;

բ. կենսաբանական ակտիվ նյութերի (նյութափոխանակության արգասիքներ, հորմոններ, միջնորդանյութեր § այլն) հումորալ ազդեցությամբ;

գ. ռեֆլեքսածին տարբեր շրջաններից հաղորդվող ազդակահոսքով;

դ. մանրապոտենցիալների գումարմամբ;

ե. դրդման շրջապտույտով ԿՆՀ-ում:

10. Նյարդային կենտրոնների հոգնելիությունը: Ի տարբերություն նյարդաթելերի, նյարդային կենտրոնները, ինչպես § սինապսները, օժտված են ցածր շարժունությամբ § արագ հոգնելիությամբ: Նյարդային կենտրոնների հոգնելիությունն արտահայտվում է ռեֆլեքսային պատասխանների աստիճանական նվազմամբ, ընդհուպ մինչ§ դրանց լրիվ դադարը: Նյարդային կենտրոնների այս հատկությունը ուսումնասիրել է Ն.Ե. Վվեդենսկին հետ§ յալ փորձով: Եթե գորտի ծկնամկանը նյարդավորող առբերիչ նյարդը պարբերաբար ռիթմիկ գրգռվում է, ապա կծկվող մկանի տատանասահմանը հետզհետե նվազում է, ընդհուպ մինչ§ դադար: Դրանից հետո, երբ գրգռվում է արտատար նյարդը, ապա մկանի կծկումը վերականգնվում է: Այս փորձը հաստատում է, որ հոգնել է ոչ թե մկանը, այլ տվյալ մկանի ռեֆլեքսային աղեղի կենտրոնը: Այս դեպքում զարգանում է սինապսային ընկճվածություն, այսինքն ռեֆլեքսային կենտրոնի լարվածության նվազում, որը երկարատ§ գրգռման ժամանակ արտահայտվում է հետսինապսային պատասխանների նվազմամբ:

Նյարդային կենտրոնների հոգնելիությունը կապված է սինապսներում դրդման հաղորդման խանգարմամբ, որը բացատրվում է միջնորդանյութի քանակի սպառմամբ § դրա հանդեպ հետսինապսային թաղանթի զգայունության նվազմամբ: Դա պայմանավորված է նյութափոխանակության արգասիքների կուտակմամբ, pH-ի տեղաշարժմամբ դեպի թթվային կողմը, ինչպես նա§ էներգիայի պաշարների սպառմամբ: Որոշ ռեֆլեքսներ կարող են ընթանալ շատ երկար ժամանակ, չուղեկցվելով հոգնածության զարգացմամբ: Դրանց թվին են պատկանում լարումային ռեֆլեքսները, որոնք երկար ժամանակ պահպանում են մկանային լարվածությունը:

11. Նյարդային կենտրոնների հարմարողականություն (պլաստիկություն): Նյարդային կենտրոններն օժտված են իրենց գործառույթային վիճակը փոխելու § ընդարձակելու ընդունակությամբ, այսինքն փոխել իրագործվող ռեֆլեքսային ռեակցիաների պատկերը: Նյարդային կենտրոնների պլաստիկությունը պայմանավորված է նեյրոնային կապերի ուղղվածությամբ § արդյունավետությամբ:

12. Հետպրկանքային ուժեղացում: Հետպրկանքային ուժեղացումը ռեֆլեքսային պատասխանի ուժեղացումն է նյարդային կենտրոնի երկարատ§ ռիթմիկ գրգռումից հետո: Դա պայմանավորված է որոշ ժամանակի ընթացքում նյարդային կենտրոնի նեյրոններում ԴՀՍՊ-ի պահպանմամբ, որը սինապսներում հեշտացնում է հաջորդ դրդումների հաղորդումը:

Գլուխ 8. ԿԵՆՏՐՈՆԱԿԱՆ ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ՄԱՍՆԱՎՈՐ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

8.1. Ողնուղեղ

8.1.1. Ողնուղեղի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Ողնուղեղը (medulla spinalis) կենտրոնական նյարդային համակարգի հնագույն գոյացություններից է, որն առաջին անգամ ձ§ավորվել է նշտարիկի մոտ: Այն

ներկայացնում է նյարդային խողովակ, որը ձգվում է մարմնի երկարությամբ: Նշտարիկի ողնուղեղը զուրկ է ողնուղեղային հանգույցներից, ուստի զգայական նեյրոնները տեղադրված են ողնուղեղի թիկնային բաժիններում: Բոլորաբերանա-յինների ողնուղեղը տարբերակված է գորշ § նրան շրջապատող սպիտակ նյութի: Ձ§ավորվում են նաև § ողնուղեղային հանգույցները երկբ§եռ նեյրոններով: Բոլորաբերանայինների մոտ արդեն ձ§ավորվում են թիկնային § փորային եղջյուրները, իսկ սպիտակ նյութում՝ փորային § կողմնային պարանիկները: Փորա-յին § թիկնային արմատիկները միանալով առաջացնում են ողնուղեղային խառը նյարդեր: Ուստի բոլորաբերանայինների ողնաշարը համարվում է բարձրակարգ ողնաշարավորների նախատիպը:

Երկկենցաղների վերջույթների ձ§ավորմամբ են պայմանավորված ողնուղեղի պարանոցային § գոտկային հաստացումները: Առջ§ի եղջյուրներում տարբերակվում են մի-ջային § կողմնային խմբի բջիջներ, որոնք առաջացնում են վերընթաց § վարընթաց ուղիները: Սողունների § թռչունների մոտ զարգանում են ողնուղեղն անդաստակային կորիզների § ուղեղիկի հետ կապող ուղիները: Ողնուղեղի գորշ § սպիտակ նյութի առավել ցայտուն տարբերակում դրս§որվում է կաթնասունների մոտ: Թիկնային եղջյուրներում ձ§ավորվում է ժելատինանման նյութը § կրծքային կորիզը, աճում է նյարդաթելերի քանակը պարանիկներում, ձ§ավորվում է նոր՝ ողնուղեղի պարանոցային հատվածներից դեպի ծիթապտղի կորիզներ գնացող ուղին:

Կաթնասունների ողնուղեղի կառուցվածքում գոյություն ունեն նաև տեսակային առանձնահատկություններ: Նրանց ողնուղեղն ունի տարբեր երկարություն, հատվածների § նյարդերի թիվ, ոչ միատեսակ արտահայտված հաստացումներ: Նշվածը կախված է տեսակի ողների թվից, պոչի առկայությունից § վերջավորությունների ֆունկցիաներից: Ողնաշարավորների ողնուղեղի կառուցվածքի բնորոշ առանձնահատկություններից է նրա հատվածների, ձ§ի § կառուցվածքի պարբերականությունը, որն ունի մուտքեր § ելքեր՝ հետին § առջ§ի արմատիկների ձ§ով, գորշ նյութի բջջային կառուցվածք: Օրինակ, մարդու ողնուղեղը կազմված է 31-33 հատվածներից՝ 8 պարանողացին (C_I-C_{VIII}), 12 կրծքային (T_I-T_{XII}), 5 գոտկային (L_I-L_V), 5 սրբանային (S_I-S_V) § 1-3 պոչուկային (Co_I-Co_{III}): Ողնուղեղի յուրաքանչյուր հատված նյարդավորում է երեք մարմնահատված § տեղեկատվություն է ստանում երեք մարմնահատվածներից: Ուստի վերածածկման արդյունքում մարմնի յուրաքանչյուր հատված նյարդավորվում է ողնուղեղի 3 հատվածներով § ազդակահոսք է հաղորդում 3 մարմնահատվածներին:

Ողնուղեղի նեյրոնային կազմակերպման առանձնահատկությունները: Ողնու-ղեղի գորշ նյութը լայնական կտրվածքում ունի H տառի ձ§ § կազմված է հետին, առջ§ի § կողմնային եղջյուրներից: Հետին եղջյուրները իրականացնում են զգայա-կան ֆունկցիա § պարունակում են նեյրոններ, որոնք ազդակներ են հաղորդում առջ§ի եղջյուրներին, ողնուղեղի հակառակ կեսին § վերադաս կենտրոններին: Առ-ջ§ի եղջյուրներում գտնվում են նեյրոններ, որոնք նյարդավորում են մկանները: Գլխուղեղից հաղորդվող բոլոր վարընթաց ուղիները, որոնք շարժողական ռեակ-ցիաներ են առաջացնում, ավարտվում են առջ§ի եղջյուրներում: Ողնուղեղի կրծքային, գոտկային § սրբանային հատվածներում տեղադրված են նաև § կողմնա-

յին եղջյուրներ, որտեղ գտնվում են վեգետատիվ նյարդային համակարգի նեյրոններ:

Ողնուղեղի նեյրոնները դասակարգվում են.

- ըստ նյարդային համակարգի որոշակի բաժնին պատկանելիության՝ մարմնական § վեգետատիվ համակարգին պատկանող նեյրոններ;
- ըստ տեղեկատվության հաղորդման ուղղության՝ առբերիչ, ներդիր, արտատար, կապակցական;
- ըստ ազդեցության բնույթի՝ դրդող § արգելակող:

Ըստ գործառական բնույթի ողնուղեղային նեյրոնները դասակարգվում են 4 խմբերի: Առաջին խմբի մեջ են մտնում շարժանեյրոնները, որոնք տեղադրված են առջ§ի եղջյուրներում, իսկ նրանց աքսոններն առաջացնում են առջ§ի արմատիկները:

Երկրորդ խումբը կազմում են ներդիր նեյրոնները, որոնք տեղադրված են հետին եղջյուրներում § տեղեկատվություն են ստանում զգացող հանգույցներից: Նրանք պատասխանում են ցավային, ջերմային, շոշափական § սեփական ընկալչական գրգիռներին, մասնակցում ընդերային ռեֆլեքսների իրականացմանը, ապահովում վերընթաց § վարընթաց դրդող § արգելակող ազդեցությունը ողնուղեղի նեյրոնների վրա: Ներդիր նեյրոնները մասնակցում են նաև § փոխհակադարձ արգելակմանը: Նեյրոնների երրորդ խումբը կազմում են սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նեյրոնները, որոնք տեղակայված են կողմնային եղջյուրներում, իսկ նրանց աքսոնները ողնուղեղից դուրս են գալիս առջ§ի եղջյուրներով: Չորրորդ խմբի կապակցական նեյրոններն ապահովում են ողնուղեղի ներ- § միջհատվածային կապերը:

Ողնուղեղի առբերիչ նեյրոնները տեղադրված են ողնուղեղային § գանգուղեղային հանգույցներում: Այս նեյրոնների ծայրամասային նյարդաթելերն ազդակահոսք են հաղորդում մկանային, ջլային, մաշկային, շրջոսկրի § հոդային թաղանթների ընկալիչներից, իսկ կենտրոնական նյարդաթելերը մտնում են ողնուղեղ § սինապսային կապ հաստատում α-շարժանեյրոնների ու ներդիր նեյրոնների հետ: Առբերիչ ողնուղեղային նյարդաթելերը ըստ իրենց հաստության § գրգռի հաղորդման արագության բաժանվում են երեք խմբի՝ *սեփական, մաշկային § ընդերաընկալչական:*

Աղյուսակ 8.1 **Ողնուղեղի առբերիչ մուտքերի դասակարգումը**

Ընկալչական համակարգ	**Նյարդաթելերի հաստությունը, մկմ**	**Դրդման հաղորդման արագությունը, մ/վրկ**	**Ընկալիչներ**
Սեփական ընկալչական խմբի նյարդաթելեր			
I	12-20	110-120	մկանային իլիկներ
II	4-12	35-70	մկանային իլիկների երկրորդային վերջույթներ
III	1-4	10-24	թիթեղավոր մարմնիկներ (Ֆատեր-Պաչինիի մարմնիկներ)
Մաշկային			
միելինապատ նյարդա-	6-17	66	Մեխանա- § ջերմաընկա-

թելեր			լիչներ
միելինազուրկ նյարդա- թելեր	1-6 1-2	21 0.5	Մեխանա- § ջերմաընկա- լիչներ
Ընդերային խմբի նյարդաթելեր			
A	1.2-3.0	2.5-14	Միջընդերքի թիթեղավոր ընկալիչներ (Ֆատեր-Պա-չինիի մարմնիկներ)
B	3-4	14-25	Սնամեջ օրգանների մե-խանաընկալիչներ
C	0.2-1.2	0.5-2.5	Քիմիաընկալիչներ, մար-սողական համակարգի ձգման ընկալիչներ

Արտատար նեյրոնները պատկանում են մարմնական նյարդային համակարգին: Նրանք α-շարժանեյրոններն են, որոնք նյարդավորում են կմախքային մկանները § բաժանվում են α_1՝ արագ նեյրոնների, որոնք նյարդավորում են սպիտակ մկանները (շարժունությունը 30 ազդակ/վրկ) § α_2՝ դանդաղ նեյրոնների, որոնք նյարդավորում են կարմիր մկանները (շարժունությունը 10-15 ազդ/վրկ): Մեկ α-նեյրոնի վրա կան մինչ§ 20000 սինապսներ:

γ-շարժանեյրոնները նյարդավորում են մկանային իլիկների ներիլիկային մկանաթելերը, որոնցից հաղորդվող ազդակահոսքն ակտիվացնում է նույն մկանը նյարդավորող α-շարժանեյրոնին: Այս նեյրոնները օժտված են մեծ շարժունությամբ՝ 200 ազդակ/վրկ, իսկ դրդման հաղորդման արագությունը կազմում է 10-40 մ/վրկ: γ-շարժանեյրոնների հիմնական ֆունկցիան արտաիլիկային մկանաթելերի կծկման ժամանակ մկանային իլիկների թուլացման կանխումն է: γ-շարժանեյրոններ դրդումը նպաստում է սկսված շարժման զարգացմանը § ապահովում նուրբ շարժումների իրականացումը:

Ներդիր նեյրոնները կապ են հաստատում զգացող § շարժիչ նեյրոնների հետ: Նրանք լինում են դրդող § արգելակող, ֆոնոակտիվ են՝ մինչ§ 1000 ազդակ/վրկ շարժունությամբ: Այս նեյրոններն ազդակահոսք են ստանում ԿՆՀ-ի վերադաս բաժիններից: Ներդիր նեյրոնների դենդրիտներում կարող են լինել մինչ§ 500 սինապս: Նրանք կապ են հաստատում ողնուղեղի տարբեր գոյացությունների միջ§:

Կապակցական նեյրոնները կազմում են ողնուղեղի սեփական ապարատը, որը կապ է հաստատում ողնուղեղի առանձին հատվածների միջ§ կամ հատվածների ներսում: Կապակցական ապարատը մասնակցում է մկանային լարվածության, կեցվածքի կարգավորմանը, վերջույթների § իրանի շարժմանը:

Ողնուղեղի գորշ նյութի միջին մասում (հետին § առջ§ի եղջյուրների միջ§, ինչպես նաև§ վերին կրծքային հատվածների կողմնային § հետին եղջյուրների միջ§) տեղադրված է Կախալի միջանկյալ կորիզը, որի նեյրոնների աքսոնները ուղղվում են 1-2 հատված վեր§ § ներք§ ու կողմնաճյուղեր են տալիս նույնա- § հակակողմյան նեյրոններին, առաջացնելով *դոնդողանման նյութի ցանց (Ռոլանդի ժելատինանման գոյացություն)* § իրականացնում է ողնուղեղի ցանցանման գոյացության ֆունկցիա:

Սիմպաթիկ նյարդային համակարգի նեյրոնները տեղավորված են ողնուղեղի C_8-L_2 հատվածներում, ֆոնոակտիվ են, 3-5 ազդակ/վրկ հաճախությամբ: *Պարասիմպաթիկ նեյրոնները* գտնվում են սրբանային (S_{II}-S_{IV}) հատվածներում:

Մարդու ողնուղեղում պարունակվում են 13 մլն նեյրոններ, որոնցից 3%-ը շարժանեյրոններ են, իսկ 97%-ը՝ ներդիր:

Ողնուղեղի կենտրոնները: *1. Վեգետատիվ կենտրոններ.*

- բբային ռեֆլեքսի կենտրոնը գտնվում է C_6-T_2 հատվածներում;
- սրտի գործունեության կարգավորման կենտրոնը գտնվում է Th_I-Th_V հատվածներում;
- թքազատության կենտրոնը՝ T_2-Th_5;
- ստամոքսահյութազատության կենտրոնը՝ Th_6-Th_{10};
- երիկամները նյարդավորող կենտրոնը՝ Th_5-L_3 հատվածներում;
- քրտնագեղձերը, անոթները, ներքին օրգանների հարթ մկանները § մազաշարժական ռեֆլեքսները կարգավորող կենտրոնները դասավորված են հատվածավոր;
- սրբանային S_{II}-S_{IV} հատվածներում գտնվող պարասիմպաթիկ նեյրոնները նյարդավորում են փոքր կոնքի օրգանները՝ միզապարկը, հաստ աղիքի մի մասը, սեռական օրգանները:

Կմախքային մկանները նյարդավորող նյարդային կենտրոնները գտնվում են ողնուղեղի բոլոր հատվածներում § հատվածային սկզբունքով նյարդավորում են պարանոցի մկանները (C_1-C_4), ստոծանին՝ (C_3-C_5), վերին վերջույթները (C_5-T_2), իրանը (T_3-L_1) § ստորին վերջույթները (L_2-S_5):

8.1.2. Ողնուղեղի ռեֆլեքսային գործունեությունը

Ողնուղեղը կատարում է ռեֆլեքսային § հաղորդող ֆունկցիաներ: Ողնուղեղի ռեֆլեքսային ֆունկցիաները կախված են գրգռիչի ուժից § ազդեցության տեղից, գրգռվող ռեֆլեքսածին շրջանի մակերեսից, առբերիչ § արտատար նյարդաթելերով դրդման հաղորդման արագությունից, ինչպես նաև § գլխուղեղի ազդեցությունից: Ողնուղեղի ռեֆլեքսների ուժն ու տևողությունը գրգռիչների կրկնման ժամանակ մեծանում են:

Ողնուղեղի սեփական ռեֆլեքսային գործունեությունը իրականանում է հատվածային ռեֆլեքսային աղեղներով, որոնք կարող են լինել միասինապսային § բազմասինապսային: Ողնուղեղի ռեֆլեքսները բաժանվում են ***մարմնական*** § ***վեգետատիվ*** ռեֆլեքսների:

Մարմնական ռեֆլեքսները խմբավորվում են ըստ ռեֆլեքսին մասնակցող ընկալիչների.

ա. սեփականընկալչական, որոնք մասնակցում են քայլելուն § մկանային լարվածության պահպանմանը;

բ. ընդերաընկալչական, որոնք ծագում են ներքին օրգանների ընկալիչների դրդումից § առաջացնում են որովայնի առջևի պատի, կրծքավանդակի § մեջքի տարածիչ մկանների կծկումներ;

գ. մաշկաընկալչական, որոնք պատասխանում են մեխանիկական, քիմիական, ջերմային ուժեղ գրգիռներին § առաջացնում են ծալման ռեֆլեքսներ:

Նպատակահարմար է ողնուղեղի մարմանական ռեֆլեքսները խմբավորել նաև ըստ գործարկող օրգանների՝ *վերջույթների, որովայնային և կոնքային ռեֆլեքսների*:

Ա. Վերջույթների ռեֆլեքսներ:

1. Ծալման ռեֆլեքսները լինում են փուլային և լարումային: Փուլային են համարվում վերջույթների մեկական կծկումները մաշկի կամ սեփականընկալիչների միանվագ գրգռման ժամանակ: Ծալիչ մկանների շարժանեյրոնների դրդման ժամանակ տեղի է ունենում միաժամանակյա պարզող մկանների շարժանեյրոնների արգելակում: Մաշկի գրգռման ժամանակ առաջացող ռեֆլեքսները բազմասինապսային են և ունեն պաշտպանական նշանակություն: Սեփականընկալիչների գրգռման դեպքում առաջացող ռեֆլեքսները կարող են լինել միա- և բազմասինապսային, օրինակ՝ կեցվածքի պարանոցային ռեֆլեքսները: Սեփական ընկալիչներից ծագող փուլային ռեֆլեքսները մասնակցում են քայլելուն: Փուլային ծալման ռեֆլեքսներից կլինիկայում ուսումնասիրում են սեփականընկալչական ջլային արմնկային ու աքիլեսյան ռեոֆլեքսները և ներբանային `մաշկային ռեֆլեքսները: Արմնկային ռեֆլեքսն արտահայտվում է ձեռքի ծալումով արմնկային հոդում՝ բազկի երկգլուխ մկանի ջիլը գրգռելիս (նրա ռեֆլեքսային աղեղի կենտրոնը գտնվում է C_5-C_6 հատվածներում): Աքիլեսյան ռեֆլեքսը ծագում է աքիլեսյան ջլին հարվածելիս, որի դեպքում սրունքի եռագլուխ մկանի կծկման հետևանքով ոտնաթաթը կծկվում է: Կենտրոնը գտնվում է S_1-S_2 հատվածներում: Ներբանային ռեֆլեքսն արտահայտվում է ներբանի և մատների կծկմամբ, եթե գրգռում են ներբանի մաշկը: Ռեֆլեքսային աղեղի կենտրոնը ևս գտնվում է S_1-S_2 հատվածներում:

Լարումային ծալման, ինչպես և պարզման ռեֆլեքսները ծագում են դիրքը պահպանող մկանների երկարատև ձգման դեպքում սեփականընկալիչների երկարատև գրգռման արդյունքում: Այս ռեֆլեքսների գլխավոր ֆունկցիան կեցվածքի պահպանումն է:

2. *Վերջույթների պարզման ռեֆլեքսները* ևս լինում են փուլային ու լարումային: Դրանք առաջանում են տարածող մկանների սեփականընկալիչների գրգռման ժամանակ և միասինապսային են:

Փուլային ռեֆլեքսները ծագում են մկանային ընկալիչների միանվագ գրգռման ժամանակ: Օրինակ, ազդրի քառագլուխ մկանի ջլին հարվածելիս նրա կծկման հետևանքով դիտվում է ծնկային պարզման ռեֆլեքսը: Այս ժամանակ տեղի է ունենում ծալող մկանների շարժանեյրոնների փոխհակադարձ արգելակում Ռենշոուի ներդիր նեյրոնների միջոցով: Ծնկային ռեֆլեքսի կենտրոնը գտնվում է L_{II}-L_V հատվածներում: Փուլային ծալման և պարզման ռեֆլեքսները մասնակցում են քայլելուն:

Լարումային ռեֆլեքսները ներկայացնում են պարզման մկանների երկարատև կծկում համապատասխան ջլերի երկարատև ձգման հետևանքով: Այս ռեֆլեքսները նպաստում են ուղղաձիգ դիրքի պահպանմանը: Ձգման մկանային ռեֆլեքսները կոչվում նե նաև *միոտատիկական*:

Կմախքային մկանների լարումային կծկումները հանդիսանում են ելակետային ֆոն բոլոր շարժողական գործողությունների համար, որոնք իրականանում են մկանների փուլային կծկումների օգնությամբ և ապահովում են կեցվածքի պահպանումը:

3. *Վերջույթների կեցվածքային ռեֆլեքսներն* ապահովում են մկանային լարվածության վերաբաշխումը, որն առաջանում է մարմնի կեցվածքի կամ նրա առանձին մասերի փոփոխության ժամանակ: Կեցվածքային ռեֆլեքսներից են պարանոցային կեցվածքային ռեֆլեքսները, որոնք ուսումնասիրել է հոլանդացի ֆիզիոլոգ Ռ. Մագնուսը (1924): Գլուխն առաջ թեքելիս մեծանում է առջ§ի վերջույթների ծալող մկանների, իսկ ստորին վերջույթների՝ պարզող մկանների լարվածությունը: Գլուխը հետ թեքելիս հակառակ ռեակցիաներ են առաջանում: Պարանոցային կեցվածքային ռեֆլեքսների երկրորդ խումբը նույնպես առաջանում է սեփականընկալիչների գրգռման հետ§անքով, միայն այս դեպքում մասնակցում են գլուխն աջ § ձախ թեքող մկանները: Այս դեպքում մեծանում է նույնակողմյան վերջույթների պարզման մկանների լարվածությունը, իսկ հակառակ կողմում՝ ծալող մկանների լարվածությունը: Դա նպատակ ունի ապահովել դիրքը, որը կարող էր խախտված լիներ մարմնի ծանրության կենտրոնի փոփոխության հետ§անքով, երբ գլուխը պտտվում է կամ թեքվում: Այս դեպքում ծանրության կենտրոնը տեղափոխվում է գլխի պտույտի կողմը: Հենց այս կողմում էլ բարձրանում է երկու վերջույթների մկանների լարվածությունը:

4. Պարբերական ռեֆլեքսները վերջույթների բազմակի անգամ կրկնվող ծալման § պարզման ռեֆլեքսներն են: Դրանց թվին են պատկանում մաքրելու, քորելու, քայլելու ռեֆլեքսները: Օրինակ, մաքրելու ռեֆլեքսը իրականանում է կմախքային մկանների հաջորդական կծկումներով ու թուլացումներով, որոնք առաջանում են մկանների սեփականընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով: Դրանք իրականանում են ողնուղեղի սահմաններում միջհատվածային կապերով:

Բ. Որովայնային ռեֆլեքսները (վերին, միջին, ստորին) կարելի է հարուցել որովային մաշկը գծային գրգռելիս, որի հետ§անքով կծկվում նե որովայնի պատի համապատասխան հատվածի մկանները: Այս ռեֆլեքսները ունեն պաշտպանական նշանակություն: Վերին որովայնային ռեֆլեքսի ծագման համար անհրաժեշտ է գրգռել ստորին կողին զուգահեռ որովայնի մաշկը (T_8-T_9):

Միջին որովայնային ռեֆլեքսը կարելի է առաջացնել պորտը հորիզոնական ուղղությամբ գրգռելիս (Th_9-Th_{10}): Ստորին որովայնային ռեֆլեքսի առաջացման համար անհրաժեշտ է գրգռել աճուկային ծալվածքին զուգահեռ ուղղությամբ (Th_{11}-Th_{12}):

Գ. Կոնքի օրգանների ռեֆլեքսները: Ամորձամկանային ռեֆլեքսի էությունը ամորձամկանի կծկումն է § ամորձապարկի բարձրացումը, երբ գրգռում են ազդրի մաշկի վերին ներքին մակեր§ույթը: Այս ռեֆլեքսը §ս ունի պաշտպանական նշանակություն § նրա ռեֆլեքսային աղեղն անցնում է L_I-L_{II} մակարդակում: Հետանցքային ռեֆլեքսն արտահայտվում է ուղիղ աղիքի արտաքին սեղմանի կծկմամբ, որն առաջանում է հետանցքի գծային գրգռման կամ ծակելու դեպքում: Ռեֆլեքսի աղեղը ընդգրկում է ողնուղեղի S_{II}-S_V հատվածները:

Ողնուղեղի վեգետատիվ ռեֆլեքսներն ունեն իրենց ռեֆլեքսային ուղիները, որոնք սկսվում են տարբեր ընկալիչներից § ողնուղեղ մտնում հետին արմատիկներով, ապա կողմնային եղջյուրներ: Վերջիններիս նեյրոններն առջ§ի արմատիկներով իրենց աքսոնները հաղորդում են վեգետատիվ հանգույցներին § ապա օրգաններին: Ողնուղեղային վեգետատիվ ռեֆլեքսներն ապահովում են ներքին օրգանների, անոթային համակարգի ռեակցիաները մաշկի, մկանային § ընդերային ընկալիչներից հաղորդվող գրգիռներին: Այս ռեֆլեքսները ունեն համեմատաբար եր-

կար գաղտնի շրջան § իրականանում են երկու փուլով: Վաղ շրջանը սկսվում է 7-9 մվրկ-ից § իրականանում է ողնուղեղի մի քանի հատվածների մասնակցությամբ, իսկ ուշ շրջանը սկսվում է երկար գաղտնի շրջանից հետո (մինչ§ 21 մվրկ) § ընդգրկում է ողնուղեղի համարյա բոլոր հատվածները: Վեգետատիվ ռեֆլեքսի ուշ շրջանը պայմանավորված է գլխուղեղի վեգետատիվ կենտրոնների ընդգրկմամբ:

Մկանների լարվածության խանգարումները: Ողնուղեղի միակողմանի ախտահարման ժամանակ (վնասվածք, ուռուցք) զարգանում է Բրոուն-Սեկարի համախտանիշ: Վնասված կողմում (վնասվածքից ներք§) խանգարվում են շարժողական ֆունկցիաները բրգային ուղու վնասվածքի հետ§անքով: Հակառակ կողմում շարժումները պահպանվում են, բայց բացակայում է ցավային § ջերմային զգայությունը (ողնուղեղ-տեսաթմբային խաչված ուղու վնասման հետ§անքով), իսկ երկկողմյա հատվածներում խախտվում է շոշափական զգայունությունը:

Ողնուղեղի երկկողմանի հատումն առաջացնում է *ողնուղեղային շոկ*, որի հետ§անքով հատումից ներք§ անհետանում են ռեֆլեքսային գործունեության բոլոր տեսակները. խանգարվում են շարժողական ակտիվությունը, զգայության բոլոր տեսակները, ընդերային ֆունկցիաները (միզարձակման, կղզման ռեֆլեքսները): Ողնուղեղային շոկի զարգացման պատճառը ԿՆՀ-ի վերադաս բաժինների, հատկապես մեծ կիսագնդերի կեղ§ի հետ կապի կորուստն է: Ենթադրվում է, որ վարընթաց ուղիների ընդհատումն անջատում է α- § γ- շարժանեյրոնների ու ողնուղեղի մյուս նեյրոնների վրա վերադաս բաժինների դրդող ազդեցությունը: Դա ապացուցվել է ողնուղեղի հատումից ներք§ կրկնակի հատմամբ: Այս դեպքում ողնուղեղային շոկ չի առաջանում: Ողնուղեղային շոկի խորությունը § տ§ողությունը առավել ցայտուն դրս§որվում է այն կենդանիների մոտ, որոնց գլխուղեղը զգալի չափով գերակշռում է ողնուղեղին: Գորտի մոտ այն տ§ում է մի քանի րոպե, շան մոտ՝ մի քանի օր, մարդու մոտ՝ 2 ամիս: Հատումից հետո վերականգնվում են միայն ողնուղեղային պարզ ռեֆլեքսները. ծալում-պարզում, միզափամփուշտի ռեֆլեքսային դատարկումը, անոթային ռեֆլեքսները: Չեն վերականգնվում զգայության բոլոր տեսակները § կամային շարժողական գործողությունները: Ողնուղեղային շոկի վերացումից հետո կտրվածքից ներք§ գտնվող հատվածներով կանոնավորվող մկանների լարվածությունը խիստ բարձրանում է: *Գերլարվածության* (հիպերտոնուս) պատճառը մկանային իլիկներից հաղորդվող ազդակահոսքի ուժեղացումն է: Դա իրականանում է երեք գործոնով՝ ծգողական ուժերի ազդեցությամբ, մկանային ընկալիչների ծգմամբ, մկանային ընկալիչների § γ-շարժանեյրոնների ինքնածին ակտիվությամբ:

Ողնուղեղի արտատար ազդակահոսքը § օրգանիզմի տարբեր օրգանների ու հյուսվածքների ֆունկցիաների կարգավորումը իրականանում է առջ§ի արմատիկների միջոցով:

8.1.3. Ողնուղեղի հաղորդչական ֆունկցիան

Ողնուղեղի հաղորդող ֆունկցիան իրականանում է վերընթաց § վարընթաց ուղիներով: Առբերիչ տեղեկատվությունը ողնուղեղ է հաղորդվում հետին արմատիկներով, իսկ արտատար ազդակահոսքը՝ առջ§ի արմատիկներով (Բելլ-Մաժան-

դիի օրենք): Ողնուղեղի առբերիչ ազդակահոսքը հաղորդվում է երեք խումբ ընկալիչներից.

1. մաշկային ընկալիչներից՝ ցավի, ջերմային, հպման, ճնշման, թրթռման;
2. մկանային (մկանային իլիկներ), ջլային (Գոլջիի) ընկալիչներից, շրջոսկրային § հոդային թաղանթներից;
3. ներքին օրգանների ընկալիչներից՝ ընդերային մեխանա-, օսմո-, ջերմա- § քիմիաընկալիչներից:

Ենթադրվում է, որ առաջնային առբերիչ նեյրոնների միջնորդանյութը P նյութն է:

Ողնուղեղի սպիտակ նյութում գտնվում են միելինային նյարդաթելեր, որոնք հավաքված են խրձերով § առաջացնում են ողնուղեղի հաղորդող ուղիները: Կարճ կապակցական նյարդաթելերն ապահովում են միջհատվածային կապերը § ողնուղեղի հակառակ կեսի նեյրոնների հետ կապը: Երկար ուրվագծային նյարդաթելերը կազմում են վերընթաց ուղիները, որոնք գնում են դեպի գլխուղեղի տարբեր բաժիններ, իսկ վարընթաց ուղիները գլխուղեղը կապում են ողնուղեղի տարբեր հատվածների հետ: Ստորև բերված աղյուսակում ներկայացված են ողնուղեղի հաղորդող ուղիները:

Ողնուղեղ հաղորդվող ազդակահոսքը նպաստում է ԿՆՀ-ի լարվածության պահպանմանը, նրա կարգավորիչ ազդեցության իրականացմանը կմախքային մկանների § ներքին օրգանների ֆունկցիաների կարգավորման գործընթացում:

Աղյուսակ 8.3.1 **Ողնուղեղի վերընթաց § վարընթաց ուղիները**

Վերընթաց զգայական ուղիներ	**Ֆիզիոլոգիական նշանակությունը**
1. Նազելի (Հոլի) § սեպածև (Բուրդախի) խրձեր, որոնք ազդակները ողնուղեղի հետին արմատիկներով հաղորդում են կեղև	Ազդակահոսքը հաղորդվում է հենաշարժիչ համակարգից, շոշափական § ընդերային ընկալիչներից
2. Թիկնային (Ֆլեքսիգի) § առջևի ողնուղեղ-ուղեղիկային (Հովերսի)	Ազդակահոսքը հաղորդվում է մկանների, ջլերի § կապանների ընկալիչներից, մաշկից § ընդերաընկալիչներից
3. Կողմնային ողնուղեղ-տեսաթմբային	Ցավային § ջերմային զգայություն
4. Առաջային ողնուղեղ-տեսաթմբային	Շոշափելիքի (հպման, ճնշման) զգայություն
Վարընթաց շարժողական ուղիներ	
1. Կողմնային § առաջային կեղև-ողնուղեղային	Ազդակահոսքը հաղորդվում է կմախքային մկանները պարզվող շարժանեյրոններին § իրականացնում է կամային շարժումներ
2. Կարմիր կորիզ-ողնուղեղային (Մոնակովի)	Ազդակահոսքն ապահովում է կմախքային մկանների լարվածությունը § շարժումների ոչ կամային համաձայնեցումը
3. Ցանցանման գոյացություն- ողնուղեղային	Ազդակահոսքը դրդող § արգելակող ազդեցություն է թողնում α- § γ-շարժանեյրոնների վրա, ուստի մասնակցում է կմախքային մկանների լարվածության պահպանմանը փուլային շարժողական ռեակցիաների իրականացմանը,

	կեցվածքի ապահովմանն ու ողնուղեղի վեգետատիվ կենտրոնների կարգավորմանը:
4. Անդաստակա-ողնուղեղային	Ապահովում է մարմնի կեցվածքը, կարգավորում է մկանների լարվածությունը, շարժումների համաձայնեցումը, պահպանում է հավասարակշռությունը § կողմնորոշումը տարածության մեջ:
5. Ծածկ-ողնուղեղային	Ազդակահոսքն ապահովում է տեսողական § լսողական շարժողական ռեֆլեքսների իրականացումը (քառաբլուրների ռեֆլեքսները):

8.2. Գլխուղեղ

էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում (encephalon) ողնաշարավորների նյարդային համակարգը, մասնավորապես, գլխուղեղը ենթարկվել է բարդ զարգացման, կապված միջավայրի պայմանների, կենսաձ§ի ու սնման եղանակի հետ: Գլխուղեղի, մասնավորապես մեծ կիսագնդերի կեղ§ի զարգացման շնորհիվ կաթնասունները, այդ թվում մարդը, հարմարվել են կյանքի բազմազան պայմաններին: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը տեղեկատվություն է ստանում բոլոր զգայական համակարգերից, իրականացնում է բարձրագույն վերլուծություն § սինթեզ, պայմանավորում պայմանա-ռեֆլեքսային գործունեություն, իսկ մարդու մոտ նաև հոգեկան գործունեություն, գիտակցական մտածողություն:

էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում տեղի է ունեցել մեծ կիսագնդերի զանգվածի մեծացում: Օրինակ, ճագարների գլխուղեղը ունի 50գ քաշ, շանը՝ 100գ, կապկինը՝ 400գ, ձիունը՝ 650գ, դելֆինինը՝ 1150գ, կետինը՝ 2,5կգ, փղինը՝ 5կգ: Փոխվել է նաև գլխուղեղի § մարմնի զանգվածի փոխ-հարաբերությունը. կետինը կազմում է 1/40000, փղինը՝ 1/500, մարդունը՝ 1/40, ինչպես նաև ողնուղեղի զանգվածի հարաբերությունը մարմնի զանգվածին: Կաթնասունների ողնուղեղի զանգվածը կազմում է մարմնի քաշի 25-40%-ը, կապիկներինը՝ 6%, մարդունը՝ 2%: էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում փոխվել է նաև նոր կեղ§ի հարաբերությունը հին կեղ§ին (շիմպանզեի մոտ այն 72 է, դելֆինինը՝ 109, մարդունը՝ 160), ինչպես նաև գլխուղեղի § ողնուղեղի հարաբերությունը. կրիայի մոտ այն կազմում է 1, ոչխարինը՝ 2.5, եզինը՝ 2.5, ձիունը՝ 2.5, կատվինը՝ 3, շանը՝ 5, շիմպանզեինը՝ 15, մարդունը՝ 45:

Ըստ մարմնի քաշի ամենամեծ գլխուղեղը հանդիպում է մարդկանց մոտ. տղամարդկանց գլխուղեղը կշռում է 1375գ, կանանցը՝ 1250գ: Զգալի չափով տատանվում է նշանավոր մարդկանց գլխուղեղը (Ի. Ա. Տուրգենևինը՝ 2012գ, Վ. Մ. Բեխտերևինը՝ 1720գ, Ի.Պ.Պավլովինը՝ 1653, Դ.Ի. Մենդելեևինը՝ 1571, Անատոլ Ֆրանսինը՝ 1017): Ամենամեծ գլխուղեղը ունեցել է մի հոգեկան հիվանդ՝ 2850գ:

Գլխուղեղը կազմված է ծայրային ուղեղից (կեղև, սպիտակ նյութ, հիմային հանգույցներ), միջանկյալ § միջին ուղեղից, (վարոլյան կամուրջից, ուղեղիկից) § երկարավուն ուղեղից: Երկարավուն ուղեղը, կամուրջը § միջին ուղեղը կազմում են ուղեղաբունը, որոնք իրականացնում են ուղեղաբնային հիմնական ֆունկցիաները՝

մկանային լարվածությունը § կեցվածքը, վեգետատիվ ֆունկցիաները, ցանցանման գոյացության վերընթաց § վարընթաց ազդեցությունը:

8.2.1.Հետին ուղեղ

8.2.1.1. Հետին ուղեղի կառուցվածքագործառական բնութագիրը

Ֆիլոգենետիկորեն երկարավուն ուղեղը (medulla oblangata) § վարոլյան կամուրջը (pons Varolii) կազմում են ԿՆՀ-ի հնագույն բաժինը՝ հետին ուղեղը: Սաղմային զարգացման ընթացքում հետին ուղեղը զարգանում է հետին բշտից (ռոմբաձ§ ուղեղից): Վերջինս բաժանվում է երկու բշտերի՝ հետին բշտից զարգանում է երկարավուն ուղեղը (medulla oblongata), ավելի առաջ գտնվող բշտի փորային մասից վարոլյան կամուրջը (pons Varolii), իսկ մեջքային մասից՝ ուղեղիկը: Ռոմբաձ§ ուղեղի խոռոչը դառնում է IV փորոք, որը հաղորդակցվում է ողնուղեղային խողովակի § սիլվիյան ջրածորանի հետ: Հետին ուղեղում տեղադրված են նյարդաբջիջների կուտակումներ, որոնք կազմում են կորիզներ: Այստեղով են անցնում նաև § բազմաթիվ վերընթաց § վարընթաց ուղիներ: Երկարավուն ուղեղը ողնուղեղի շարունակությունն է կազմում, ունի 25 մմ երկարություն: Նրանում բացակայում է հատվածավոր կառուցվածքը, գորշ նյութը տեղադրված է կենտրոնում § շրջապատված է սպիտակ նյութով: Երկարավուն ուղեղի կողմնային բաժինները կազմում են ուղեղի ստորին ոտիկները: Նրա առաջնային մասում կան 2 բրգեր § դուրս ընկած ձիթապտղի կորիզները: Հետին երկայնածիգ ակոսի 2 կողմերում ձգվում են նազելի § սեպաձ§ պարանիկները, որոնք վերջանում են նազելի § սեպաձ§ (Հոլի § Բուրդախի) կորիզներում: IX-XI կորիզների նյարդերը դուրս են գալիս փորային կողմի ձիթապտղի § բրգի արանքից: Ձիթապտղի կորիզների միջև § գտնվում է նազելի § սեպաձ§ կորիզների խաչվածքը, որոնք սկիզբ են տալիս միջային ժապավենին:

Երկարավուն ուղեղում տեղադրված են VIII-XII-րդ նյարդերի կորիզները, լսողական՝ *թիկնային* § *փորային* լսողական կորիզները, որոնց աքսոնները կազմում են կողմնային ժապավենը: Այն ազդակներ է հաղորդում լսողական վերլուծիչի համապատասխան բաժիններին:

Երկարավուն ուղեղում են տեղադրված նաև § անդաստակային չորս զույգ կորիզները, որոնք ազդակներ են ստանում անդաստակային ապարատի նախադռնից § կիսաբոլոր խողովակներից: Այդ կորիզներն են՝ միջային կորիզը (Շվալբեի), նախադռան վերին (Բեխտերևի) կորիզը, նախադռան կողմնային (Դեյտերսի) կորիզը § ստորին (Ռոլերի) կորիզը: Անդաստակային որոշ նյարդաթելեր առանց ընդհատվելու երկարավուն ուղեղով ուղղվում են ուղեղիկ: Անդաստակային կորիզների նեյրոնների աքսոնները սկիզբ են տալիս անդաստակա-ուղեղիկային § անդաստակա-ողնուղեղային ուղիներին: Առավել շատ աքսոններ ողնուղեղ են հաղորդվում Դեյտերսի կորիզներից:

Երկարավուն ուղեղի միջային մասում է գտնվում նաև § ցանցանման գոյացությունը, որը շարունակվում է կամրջով դեպի միջին ուղեղ: Երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության կորիզներից են՝ *հսկաբջջային ցանցանման*, *մանր-*

բջջային ցանցանման § *կողմնային ցանցանման* կորիզները: Ցանցանման գոյացության նեյրոնները սկիզբ են տալիս վարընթաց § վերընթաց ուղիներին, ինչպես նաև կողմնաձյուղեր՝ ԿՆՀ-ի տարբեր կորիզներին: Ցանցանման նեյրոնները ազդակներ են ստանում ողնուղեղից սկսվող վերընթաց ուղիներից, ողնուղեղ-ցանցանման ուղուց, ինչպես նաև մեծ կիսագնդերի կեղևից ու ուղեղիկի կորիզներից, իսկ նրա նեյրոնների աքսոններն առաջացնում են ցանցանման գոյացություն-ողնուղեղային ուղին:

Վարոլյան կամրջի փորային մասում տեղադրված են նրա սեփական կորիզները, իսկ մեջքային մասում՝ վերին ձիթապտուղ § ցանցանման գոյացության կորիզները, V-VII գանգուղեղային նյարդերի կորիզները: Ցանցանման գոյացության կորիզներն են *պոչային ցանցանման կորիզը*, որից սկսվում են ցանցանման գոյացություն-ողնուղեղային նյարդաթելերը: Այս կորիզը երկարավուն ուղեղի հսկաբջջային կորիզի շարունակությունն է: Այստեղ է գտնվում նաև *բերանային ցանցանման կորիզը*, որը շարունակվում § անցնում է միջին ուղեղի ցանցանման գոյացություն, ինչպես նաև կամրջի *ծածկի ցանցանման կորիզը*: Այս կորիզի աքսոնները ուրվագծվում են ուղեղիկում: Կամրջի միջային ցանցանման կորիզներից սկսվում են վերընթաց նյարդաթելեր, որոնք ուղղվում են միջին § միջանկյալ ուղեղ:

Կամրջի ցանցանման գոյացությունը հանդիսանում է երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության շարունակությունը § միջին ուղեղի նշված համակարգի սկիզբը: Կամրջի ցանցանման գոյացությունը ազդում է մեծ կիսագնդերի կեղևի վրա՝ առաջացնելով արթնացում կամ քուն:

Վարոլյան կամրջի հիմնական գոյացություններից է նաև ուղեղիկի միջին ոտիկը, որն ապահովում է մեծ կիսագնդերի կեղևի կապը ուղեղիկի հետ: Այն առաջանում է կամրջի սեփական կորիզների նեյրոնների նյարդաթելերից, որոնք անցնելով կամրջի հակառակ կես, առաջացնում են ուղեղիկի միջին ոտիկը § ավարտվում նրա կեղևում:

Կամրջի ծածկում են տեղադրված սեղանարդաձև մարմնի առջևի § հետին կորիզները, որոնց նեյրոնների աքսոններն ավարտվում են վերին ձիթապտղի կորիզում: Սեղանարդաձև մարմինը նյարդաթելեր է ստանում հակակողմնային լսողական նյարդից § վերին ձիթապտղի կորիզի հետ ապահովում են լսողական օրգանից ստացված տեղեկատվության առաջնային վերլուծությունն ու հաղորդում քառաբլուրների հետին բլուրներ: Վարոլյան կամուրջը նյարդավորում է գլխի առջևի մասը, դեմքի մաշկը, դիմախաղի մկանները, ենթածնոտային, ենթալեզվային թքագեղձերը, արցունքագեղձերը, ականջի, բերանի ու քթի լորձաթաղանթը:

8.2.1.2. Հետին ուղեղի ռեֆլեքսային գործունեությունը

Հետին ուղեղը, մասնավորապես երկարավուն ուղեղը իր կորիզային գոյացությունների § ցանցանման գոյացության մասնակցությամբ իրականացնում է վեգետատիվ, մարմնական, համի, լսողական, անդաստակային ռեֆլեքսներ: Մարմնական ռեֆլեքսներն ապահովում են օրգանիզմի կեցվածքը, սննդի ընդունումը, մշակումը § կլլումը: Այս ռեֆլեքսներին զուգընթաց գործում են նաև վեգետատիվ ռեֆլեքսներ, որոնք կարգավորում են թքագեղձերի § մարսողական այլ գեղձերի հյութազատումը:

Տարբերում են կեցվածքը ապահովող ստատիկական § ստատոկինետիկական ռեֆլեքսներ (Ռ. Մագնուս, 1924): Ստատիկական ռեֆլեքսներն իրենց հերթին լինում են դիրքային § ուղղման: *Դիրքային* ռեֆլեքսներն ապահովում են մկանների լարվածության փոփոխությունը տարածության մեջ մարմնի դիրքի փոփոխման ժամանակ: *Ուղղման* ռեֆլեքսներն ապահովում են մկանների լարվածության տեղաբաշխումը, որի հետ§անքով օրգանիզմը ձեռք է բերում իր ելակետային դիրքը: Այս ռեֆլեքսների իրականացմանը մասնակցում են անդաստակային առբերիչ նյարդաթելերը § Դեյտերսի կորիզի նեյրոնները, որոնց աքսոնները հաղորդվում են ողնուղեղին: Սրանք միասինապսային կապ են հաստատում պարզող մկանները նյարդավորող α-շարժանեյրոնների հետ ու արգելակում ծալում առաջացնող շարժանեյրոններին: Ուղղման ռեֆլեքսները պարանոցային մկանների լարվածության վերաբաշխման շնորհիվ գլուխը մշտապես պահպանում են բնականոն դիրքում:

Առավել բարդ են *ստատոկինետիկական ռեֆլեքսները*, որոնք առաջանում են հավասարաչափ արագացման § պտտական շարժումների ժամանակ: Մկանների կծկումը ուղղված է հաղթահարել օրգանիզմի վրա ազդող արագացումները, պահպանել օրգանիզմի կեցվածքը, հավասարակշռությունը § կողմնորոշումը տարածության մեջ: Ուղղաձիգ արագացման ռեֆլեքսի օրինակ է վերելակային ռեֆլեքսը: Վերելակի արագ բարձրացման ժամանակ ստորին վերջույթներում մեծանում է պարզիչների լարվածությունը, որն էլ ապահովում է կեցվածքի պահպանումը՝ ձգողական ուժերի հաղթահարումը: Վերելակը իջնելիս կամ կամ դրա հանկարծակի կանգի ժամանակ տեղի է ունենում ծալիչների դրդում § պարզիչների արգելակում:

Ստատոկինետիկական ռեֆլեքսների թվին են պատկանում նաև § պտտական ռեֆլեքսները, որոնք ընդգրկում են մարմնի բազմաթիվ մկաններն ու ակնախնձորի մկանները: Ակնախաղի ժամանակ աչքի շարժումները (աջ-ձախ, վերև§-ներքև§, պտտական շարժումներ) կախված են կիսաբոլոր խողովակների ընկալիչների դրդումից § կարգավորվում են միջին ուղեղով: Անդաստակային ապարատի դրդումն առաջացնում է նաև§ վեգետատիվ կորիզների ակտիվացում, որի շնորհիվ նկատվում են շնչառության, սրտի աշխատանքի, ստամոքս-աղիքային գործունեության փոփոխություն:

Մարմնական երկրորդ խմբի ռեֆլեքսներից են «*շղթայական ռեֆլեքսները*», որոնք սնման վարքագծային ռեֆլեքսներ են § նպաստում են սննդի ընդունմանը, մշակմանը ու կլլմանը: Դրանք իրականանում են երկարավուն ուղեղի կորիզների հաջորդական գրգռման շնորհիվ, որի հետ§անքով հաջորդաբար ներառվում են տարբեր մկանային խմբեր: Երկարավուն ուղեղի գորշ նյութում տեղավորված կորիզները կարգավորում են լեզվի, ըմպանի, կոկորդի, վահանագեղձի, խոշոր արյունատար անոթների, ներքին օրգանների գործունեությունը: Երկարավուն ուղեղի տարբեր կորիզներն ապահովում են շնչառության, սիրտ-անոթային, մարսողական օրգանների գործունեությունը: Երկարավուն ուղեղն իրականացնում է նաև§ մի շարք պաշտպանական ռեֆլեքսներ՝ փռշտոց, հազ, փսխում, արցունքազատում, կոպերի թարթում, մասնակցում կեցվածքն ապահովող ռեֆլեքսների իրականացմանը:

Հետին ուղեղի կարև§որագույն կենտրոններից են.

*1. **Շնչառական կենտրոնը***, որի նեյրոնները գտնվում են IV փորոքի շրջանում՝ ցանցանման գոյացությունում: Ն. Ա. Միսլավսկին 19-րդ դարի վերջում (1885) հայտնաբերել է ներշնչման § արտաշնչման կենտրոնները: *Թիկնային շնչառական կորիզը* մասնակցում է ներշնչմանը: Այն գտնվում է միայնակ խրձի կորիզի մոտ § աքսոններ է ուղարկում ողնուղեղի C_{III}-C_V հատվածներում տեղադրված ստոծանիական նյարդի նեյրոններին, իսկ կողմնաձյուղերը՝ փորային շնչառական կորիզին:

Փորային շնչառական կորիզը տեղադրված է երկարավուն ուղեղի փորկողմնային մասում, դիմային նյարդի կորիզի պոչային ծայրում § հասնում է մինչ§ ողնուղեղի առաջին հատվածը: Այս կորիզը ընդգրկում է նա§ երկկողմանի կորիզը, որում գտնվում են կոկորդի § ըմպանի մկանները նյարդավորող շարժանեյրոններ: Փորային շնչառական կորիզը, պարունակում է ներշնչական § արտաշնչական նեյրոններ, որոնք ազդակներ են հաղորդում միջկողային մկաններին § որովայնի մկաններին: Կամրջի առջ§ի մասում գտնվում են նա§ շնչակսկիչ կենտրոնի երկու խմբի կորիզներ, որոնք պատկանում են շնչառական ընդհանուր կենտրոնին: Մեկ կենտրոնն ակտիվացնում է երկարավուն ուղեղի ներշնչման, իսկ մյուսը՝ արտաշնչման կենտրոնը: Կամրջի շնչահսկիչ կենտրոնը երկարավուն ուղեղի շնչառական նեյրոններին հարմարեցնում է օրգանիզմի փոփոխվող պայմաններին:

2. *Անոթաշարժ կենտրոնը* տեղադրված է IV փորոքի հատակում՝ ցանցանման գոյացությունում § կազմված է անոթասեղմիչ ու անոթալայնիչ նեյրոններից: Կենտրոնի առաջային հատվածի նեյրոնների գրգռումը թողնում է սիմպաթիկ ազդեցություն, իսկ պոչային հատվածինը՝ անոթալայնիչ: Այս կենտրոնը հայտնաբերել է Ֆ.Վ.Օվսյանիկովը (1871): Անոթաշարժ կենտրոնը առբերիչ ազդակներ է ստանում թափառող § լեզվաընդպանային նյարդերով:

3. *Թափառող նյարդի վեգետատիվ կորիզը* կարգավորում է շնչառությունը, սրտի գործունեությունը: Այն նյարդավորում է ըմպանը, կերակրափողը, սիրտը, ստամոքսը, աղիքը, մարսողական գեղձերը: Զգացող կորիզը տեղեկատվություն է ստանում թոքաբշտերից § ուրիշ ներքին օրգաններից, իսկ շարժիչ կորիզն ապահովում է ըմպանի, կոկորդի մկանների հաջորդական կծկումները:

4. Մարսողական կենտրոնը կազմված է մի քանի ենթակորիզներից.

- Թքազատության կենտրոնը առբերիչ ազդակներ է ստանում VII, IX նյարդերով, իսկ ազդակահոսքը հաղորդում է V, IX նյարդերով:
- Ստամոքսա- § ենթաստամոքսահյութազատության կենտրոնի առբերիչ ու արտատար նյարդը թափառող նյարդն է:
- *Ծծելու կենտրոնը* առբերիչ ազդակներ է ստանում V նյարդով, իսկ ազդակահոսքը հաղորդում է V, VII, XII նյարդերով:
- *Ծամելու կենտրոնը* առբերիչ ազդակներ է ստանում V, IX նյարդերով, իսկ ազդակահոսքը հաղորդում է V, VII, XII նյարդերով:
- Կլլման կենտրոնը առբերիչ ազդակներ է ստանում V, IX, X նյարդերով, իսկ ազդակահոսքը հաղորդում է VII, IX, X, XII նյարդերով:

5. *Փսխման կենտրոնը* առբերիչ ազդակահոսք է ստանում անդաստակային ապարտից, արգանդից, արյան համակարգից: Այս կենտրոնի վրա կարող են ազդել նա§ որոշ դեղաբանական նյութեր:

6. ***Գլխավոր քրտնազատության կենտրոնը*** դրդվում է օրգանիզմի ջերմաստիճանի բարձրացման ժամանակ: Այն արտատար ազդակներ է հաղորդում ողնուղեղի քրտնազատության նեյրոններին:

7. ***Արցունքազատության կենտրոնը*** առբերիչ ազդակներ է ստանում V-րդ նյարդով, իսկ ազդակահոսքը հաղորդում է VII-րդ նյարդով:

8. ***Թարթման § կոպերի փակման կենտրոնը*** դրդվում է եղջերաթաղանթի § շահկապենու գրգռման ժամանակ: Առբերիչ ազդակներ է ստանում V-րդ, իսկ արտատար ազդակները հաղորդում է VII-րդ նյարդով:

9. ***Փռշտալու*** *կենտրոնը* դրդվում է քթի լորձաթաղանթի գրգռման ժամանակ: Առբերիչ ազդակներ է ստանում V-րդ նյարդով, իսկ արտատար ազդակները հաղորդվում են IX, X, XII նյարդերով, ինչպես նաև ողնուղեղային նյարդերով:

10. ***Հազի կենտրոնը*** դրդվում է կոկորդի, շնչափողի § բրոնխների լորձաթաղանթից հաղորդվող ազդակներով, իսկ արտատար նյարդաթելերն են՝ IX, X, XII նյարդերը:

8.2.1.3. Հետին ուղեղի հաղորդչական ֆունկցիան

Երկարավուն ուղեղով անցնում են ողնուղեղի բոլոր վերընթաց § վարընթաց ուղիները: Նա ունի նաև սեփական ուղիներ՝ *անդաստակա-ողնուղեղային, ծիթապտուղ-ողնուղեղային* § *ցանցանման գոյացություն-ողնուղեղային*, որոնք ապահովում են մկանային ռեակցիաների համաձայնեցումն ու լարվածությունը: Երկարավուն ուղեղում են ավարտվում մեծ կիսագնդերի կեղևից եկող *կեղև-ցանցանման գոյացություն ուղին*, ինչպես նաև ողնուղեղից հաղորդվող նազելի § սեպաձև խրձերը: Ձիթապտուղը կազմված է վերին § ստորին կորիզներից: Ստորին կորիզն առաջացնում է *ծիթապտուղ-ողնուղեղային ուղին*: Վերին ձիթապտղի կորիզը կապված է զատող նյարդի կորիզի հետ § մասնակցում է ձայնի ազդեցության ժամանակ ականախնձորի շարժմանը:

Կամուրջը, միջին ուղեղը, տեսաթումբը, ենթատեսաթումբը § մեծ կիսագնդերի կեղևը երկկողմանի կապեր ունեն երկարավուն ուղեղի հետ: Այս բարդ ու բազմակողմանի կապերի առկայությունը վկայում է, որ երկարավուն ուղեղը մասնակցում է կմախքային մկանունքի, վեգետատիվ ու բարձրագույն ինտեգրատիվ ֆունկցիաների կարգավորմանը, զգայական գրգռիչների վերլուծությանը: Երկարավուն ուղեղի միակողմանի վնասումը Հոլի § Բուրդախի կորիզների նեյրոնների աքսոնային խաչվածքից վերև առաջ է բերում վնասման կողմում մաշկամկանային զգայության § դեմքի ու գլխի մկանների աշխատանքի խանգարում, իսկ չվնասված կողմում նկատվում են իրանի § վերջույթների մաշկային զգայության § մկանային շարժումների խանգարումներ: Դա պայմանավորված է նրանով, որ երկարավուն ուղեղի մակարդակում բոլոր վերընթաց § վարընթաց ուղիները խաչվում են:

8.2.2.Միջին ուղեղ

8.2.2.1. Միջին ուղեղի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Միջին ուղեղը (mesencephalon) հետին ուղեղի հետ կազմում են ուղեղաբունը: Սաղմնային զարգացման ընթացքում միջին ուղեղը զարգանում է ուղեղային միջին բշտից: Վերջինիս գլխի կողմնային մակերե§ույթին երկու կողմից առաջանում են երկու արտափքումներ, որոնցից ձ§ավորվում են ակնախնձորների ցանցաթաղանթները: Միջին ուղեղը կազմում է ուղեղաբնի ոչ մեծ մասը, սակայն էվոլյուցիայի ընթացքում ենթարկվել է զգալի փոփոխությունների, քան հետին ուղեղի գոյացությունները: Միջին ուղեղով անցնում է սիլվիյան ջրածորանը, որը չորրորդ փորոքը կապում է միջանկյալ ուղեղում տեղակայված երրորդ փորոքի հետ:

Միջին ուղեղը բաժանվում է երկու մասի՝ սիլվիյան ջրածորանի թիկնային մասում գտնվող մասը կոչվում է *ուղեղի ծածկ* (tectum), իսկ փորային մասը՝ *ուղեղի կոթոններ* (pedunculi cerebri): Մելանին գունակ պարունակող գորշ նյութի շերտը կոչվում է սե§ նյութ, որը ուղեղի կոթոնները բաժանում է երկու մասի՝ կոթոնների հիմքի § ծածկի թիթեղի:

Ցածրակարգ ողնաշարավորների միջին ուղեղի թիկնային բաժինը տեսողական ընկալիչների հետ ունեցած կապի պատճառով ու իր կատարած ֆունկցիայով կոչվում է *տեսողական կենտրոն*: Ձկների § երկկենցաղների մոտ այս բաժինը կոչվում է *տեսողական բլթեր* կամ *տեսողական բլուրներ* (tectum opticum): Այն ունի նեյրոնային բարդ կառուցվածք: Նեյրոնները տեղադրված են մակերեսորեն § կազմում են կեղ§ային շերտ, իսկ սպիտակ նյութը գտնվում է ներսում: Կեղ§ում տարբերում են 14 շերտ: Այստեղ գտնվում են խոշոր նեյրոններ հարուստ դենտրիտային ծառով § դեպի ուղեղի խորքը գնացող աքսոններով: Նեյրոնների մարմինը երկարացած է, որի համար անվանում են իլիկանման: Ծածկի նեյրոնները առբերիչ թելեր են ստանում տեսողական ուղիներից: Տեսողական ուղու նյարդաթելերը խիտ ծայրաձյուղեր են առաջացնում § աքսոդենտրիտային սինապսներով ավարտվում են ծածկի կեղ§ում: Այս շերտը ազդակներ է ստանում նաե VIII-րդ գանգուղեղային նյարդից § եռորյակ նյարդի զգացող կորիզից: Ծածկի շրջանից արտատար նյարդաթելեր են հաղորդվում ուղեղաբնի ցանցանման գոյացություն՝ կազմելով *ծածկ-ցանցանման ուղի* § ողնուղեղին՝ կազմելով *ծածկ-ողնուղեղային ուղին*:

Ձկների § երկկենցաղների ծածկի շրջանի նեյրոնները պատասխանում են լույսի § մթության հերթափոխմանը, իսկ որոշ նեյրոններ էլ՝ լուսային գրգռիչի շարժմանը: Այս շրջանը քայքայելիս նշված կենդանիները կուրանում են:

Երկկենցաղների ծածկի շրջանի հետ§ում տեղավորված է նեյրոնների մի խումբ, որը կազմում է լրացուցիչ արտափքում § կոչվում է *կիսալուսնաձե թմբիկ*: Սողունների մոտ ձ§ավորվում են նաե լսաբլուրները, որոնք տեսաբլուրների հետ կազմում են քառաբլուրներ: Հետին բլուրները ընդունում են լսողական առբերիչ ազդակներ, մասամբ նաե անդաստակային ընկալիչներից, իսկ արտատար թելերը լսաբլուրներից ուղղվում են դեպի ուղեղաբնի կորիզներ ու ցանցանման գոյացություն:

Առջ§ի բլուրները կոչվում են *տեսողական*: Սողունների § թռչունների մոտ դրանք դեռ§ս համարվում են տեսողական բարձրագույն կենտրոն: Քառաբլուրներ եկող տեսողական § լսողական առբերիչ ուղիներից միայն որոշ կողմնաձյուղեր մտնում են միջանկյալ ուղեղի ծնկաձ§ մարմին: Մինչդեռ կաթնասունների տեսողական ուղիներն ավարտվում են միջանկյալ ուղեղի արտաքին ծնկաձ§ մարմնում § միայն որոշ նյարդաթելեր թեքվում են հետ ու մտնում միջին ուղեղի տեսաբլուրներ: Նույնը վերաբերվում է նաև կողմնային լսողական ժապավենին, որի նյարդաթելերի հիմնական մասը առանց ընդհատվելու հասնում է տեսաթմբի միջային ծնկաձ§ մարմին: Այս փաստը վկայում է, որ կաթնասունների լսողական § տեսողական ազդակների վերջնական վերլուծությունը կատարվում է կեղ§ում: Հետ§ապես քառաբլուրների վնասման ժամանակ կաթնասունները չեն կուրանում ու խլանում: Կաթնասունների առջ§ի տեսաբլուրները իրականացնում են շարժողական ռեակցիաներ, որոնք անհրաժեշտ են տեսողական գրգիռների ընդունման § երկակնային տեսողության համար, կողմնորոշային ռեակցիաներ, աչքի հարթ մկանների կծկումը՝ հարմարումը (ակոմոդացիան) § բբային ռեֆլեքսը: Լսաբլուրները իրականացնում են ականջախեցու շարժումը դեպի ձայնային գրգիռները § կողմնորոշային ռեֆլեքսները: Հանկարծակի ձայնի դեպքում կարող է առաջանալ ակամա ճիչ:

Վերը շարադրվածից հետ§ում է, որ կաթնասունների § մարդու վերին կամ առջ§ի երկբլուրները համարվում են *առաջնային տեսողական ենթակեղ§ային կենտրոն*, որն ապահովում է տեսողական կողմնորոշային ռեֆլեքս՝ գլխի § աչքերի պտտում լուսային գրգռիչի կողմը, հայացքի բ§եռումը § շարժվող առարկային հետ§ելը: Տեսաբլուրների վնասման կամ գրգռման դեպքում նկատվում է ակնախաղ:

Ստորին կամ հետին լսաբլուրները համարվում են *առաջնային լսողական ենթակեղ§ային կենտրոն*, որը մասնակցում է լսողական կողմնորոշային ռեֆլեքսի իրականացմանը՝ գլխի պտույտին դեպի ձայնի աղբյուրի կողմը, իսկ կենդանիների մոտ նաև զգաստացմանն ու ականջախեցու շարժմանը:

Ուղեղի կոթոնների կորիզները: Սիլվիյան ջրածորանի փորային մասում երկու գլանիկների ձ§ով տեղադրված են ուղեղի կոթոնները, որոնք առջ§ում բաժանվելով մտնում են ծայրային ուղեղի մեծ կիսագնդեր: Լայնակի կտրվածքում ուղեղի կոթոնները գունակային միջնաշերտով բաժանվում են ծածկի թիթեղի § կոթոնների հիմքի:

Ուղեղի կոթոններում գտնվող գոյացությունները էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում ենթարկվել են փոփոխության: Կոթոնների հիմքերը կազմված են ուղեղի նյարդաթելերից, որոնք միջանկյալ ուղեղը § ծայրային ուղեղը կապում են ստոր§ գտնվող բաժինների հետ: Ծածկի թիթեղում գտնվում են գանգուղեղային նյարդերի շարժողական կորիզները, որոնք կապված են տեսողության հետ:

1.Ակնաշարժ նյարդի կորիզը, որը տեղակայված է վերին երկբլուրների մակարդակում: Այս կորիզի նեյրոնները նյարդավորում են ակնախնձորի վերին, ստորին § ներքին թեք մկանները ու կոպը բարձրացնող մկանը: Ակնաշարժ աջ § ձախ կորիզների միջ§ կա սերտ կապ, ուստի նրանք միաժամանակ են դրդվում: Ակնաշարժ նյարդի կորիզներում կա մեկ կենտ կորիզ՝ *Էդինգեր-Վեստֆալի կորիզը,* որի պարասիմպաթիկ նախահանգույցային թելերն ավարտվում են ծայրամասային թարթչային հանգույցում, իսկ հետհանգույցային թելերը նյարդավորում են ակնախնձորի ծիածանաթաղանթի օղակաձ§ մկանները:

2.Ճախարակային նյարդի կորիզը (IV-րդ զույգ) գտնվում է հետին բլուրներում § նյարդավորում է աչքի վերին թեք մկանը, իսկ զատող նյարդի (VI-րդ զույգ) կորիզը, որը գտնվում է հետին ուղեղում, նյարդավորում է աչքի արտաքին ուղիղ մկանը: Կարճոր կառույց է ակնաշարժ նյարդի առջ§ում տեղադրված *Դարկշեվիչի կորիզը,* որից սկսվում է Ճախարակային, ակնաշարժ, § զատող նյարդերի կորիզները միացնող միջային երկայնական խուրձը, որը իրականացնում է աչքերի զուգակցված շարժումները:

Հետին երկբլուրներում գտնվում են նաճ նեյրոններ, որոնք ազդակներ են ստանում լսողական ուղիներից (առաջնային լսողական կենտրոն):

Ծածկի թիթեղում բավականին ծավալուն տեղ է գրավում վերհատվածային կառույցը՝ *ցանցանման գոյացությունը*, որը զբաղեցնում է ուղեղաբնի կենտրոնական մասը § հետին ուղեղի ցանցանման գոյացության շարունակությունն է: Միջին ուղեղի ցանցանման գոյացությունից սկսվում են նյարդաթելեր, որոնք հասնում են մինչճ ծայրային ուղեղ § ակտիվացնող ազդեցություն են թողնում կեղճի վրա: Այն նմանատիպ ազդեցություն է թողնում նաճ ողնուղեղային որոշ նեյրոնների վրա:

Ցանցանման գոյացության ներսում գտնվում են խիստ սահմանափակված նեյրոնների խմբեր, որոնք ունեն մասնագիտացված վարընթաց ուղիներ: Այդ խմբին է պատկանում շարժումները կարգավորող կարճոր կենտրոններց մեկը՝ *կարմիր կորիզը*, որը բաժանվում է հսկաբջջային § մանրբջջային մասերի: Խոշոր բջիջների աքսոնները կորիզի տակ անմիջապես անցնում են հակառակ կողմը (ֆորելյան խաչվածք) § ապա իջնում ողնուղեղ կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղիով: Այս կորիզի որոշ աքսոններ էլ հասնում են մինչճ ցանցանման գոյացություն § ապա անդրսինապսային ճանապարհով ազդում ողնուղեղի վրա (ուղղակի § անուղղակի): Կարմիր կորիզի նեյրոնները դրդող ազդակներ են ստանում շարժողական գոտուց, ուղեղիկի միջանկյալ կորիզից, հիմային հանգույցներից § սճ նյութի նեյրոններից: *Կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղին* հանդիսանում է հնագույն արտաբրգային ուղու վերջնական օղակը, որը միավորում է առջճի ուղեղի, ուղեղիկի, անդաստակային կորիզների ազդեցությունները § կարգավորում է շարժողական ապարատի աշխատանքը: Կարմիր կորիզը ունի մարմնատեղակայական տեղադրություն. վերին § ստորին վերջույթների մկանները նյարդավորող ողնուղեղային նեյրոնները առբերիչ ազդակներ են ստանում կարմիր կորիզի տարբեր գոտիներից: Կարմիր կորիզի որոշ նեյրոնների աքսոններ ավարտվում են ուղեղաբնի կառույցներում: Կարմիր կորիզը դիտվում է որպես ուղեղաբնի հաղորդող ուղիների կարճորագույն միջանկյալ կենտրոն, ուր ավարտվում են արտաբրգային համակարգի նյարդաթելերը, որոնք հաղորդվում են հիմային հանգույցներից § ուղեղիկից: Ուղեղի կոթոններում տեղադրված գունակային միջնաշերտը կազմված է նեյրոններից, որոնք հարուստ են մելանինով § կրում են սճ նյութ (Զեմմերինգի) անվանումը:

Սճ նյութը տեղավորված է կարմիր կորիզի թիկնային մասում § կարմիր կորիզի համեմատությամբ ֆիլոգենետիկորեն ավելի շուտ է առաջացել: Այս գոյացությունը պատկանում է շարժողական ակտիվության կարգավորման արտաբրգային համակարգին § գործառապես կապված է հիմային հանգույցների՝ զոլավոր մարմնի § դժգույն գնդի հետ: Սճ նյութն առբերիչ ազդակներ է ստանում հիմային հանգույցներից: Սճ նյութում հայտնաբերված են դոֆամինէրգիական նեյրոններ, ո-

րոնց աքսոնները հասնում են զոլավոր մարմին: Այս գոյացության նեյրոնների աքսոններն ավարտվում են նաև ուղեղաբնի ցանցանման նեյրոններում:

Սիլվիյան ջրածորանը շրջապատում է կենտրոնական գորշ նյութը, որում կարմիր կորիզից բերանային ուղղությամբ տեղադրված է միջանկյալ (ինտերստիցիալ) կորիզը: Վերջինս առաջացնում է ինտերստիցիալ-ողնուղեղային ուղին, որը հասնում է մինչև ողնուղեղի պարանոցային և կրծքային հատվածները: Այս կորիզը հիմնականում մասնակցում է ողնուղեղի շարժողական ակտիվության կանոնավորմանը:

Միջին ուղեղի կարևորագույն գոյացություններից են նաև կապույտ բիծը և կարի կորիզները: *Կապույտ բիծը* (ունեն միայն կաթնասունները) տեղադրված է միջին ուղեղի պոչային շրջանում՝ կամրջի ծածկի մեջքակողմնային մասում՝ եռորյակ նյարդի միջին ուղեղային կորիզի մոտ: Կարի կորիզը ձգվում է սիլվիյան ջրանցքից փորայնորեն հետին և միջին ուղեղի շրջանում: Երկու գոյացություններն էլ բնորոշվում են հզոր առբերիչ մուտքերով: Նրանց արտատար բջիջներն նորադրէներգիական են: Կապույտ բծի նեյրոնների աքսոնները կապված են կեղևի, ուղեղաբնի կորիզների, միջանկյալ ուղեղի, ողնուղեղի շարժանեյրոնների հետ: Առբերիչ ուղիներ են ստանում եռորյակ նյարդից, միայնակ խրձի կորիզից, ցանցանման գոյացությունից, սև նյութից:

8.2.2.2.Միջին ուղեղի ֆունկցիաները

Միջին ուղեղը իրականացնում է կարևորագույն մի շարք ֆունկցիաներ: *Քառաբլուրների* մասնակցությամբ իրականանում են կողմնորոշային առաջնային տեսողական (միջանկյալ ուղեղի արտաքին ծնկածև մարմնի հետ միասին) և լսողական (ներքին ծնկածև մարմնի հետ) ռեֆլեքսները: Կենդանիների մոտ այն արտահայտվում է գլխի և մարմնի շարժումով լույսի և ձայնի նկատմամբ, ականջների «սրմամբ»: Քառաբլուրների նեյրոնների աքսոնները հաղորդվում են ցանցանման գոյացություն և ողնուղեղի շարժանեյրոններին: Այս նեյրոնները կարող են լինել բազմաբնույթ և միաբնույթ: Վերջին դեպքում նրանք կարող են արձագանքել միայն մեկ տեսակի գրգռիչի: Հաստատված է այն կարծիքը, որ քառաբլուրների հիմնական ֆունկցիան մեկնարկ-ռեֆլեքսների իրականացումն է տեսողական և լսողական հանկարծակի գրգիռների հանդեպ: Այս դեպքում միջին ուղեղի ակտիվացումը ենթատեսաթմբի միջոցով նպաստում է մկանների լարվածության բարձրացմանը, սրտի կծկումների հաճախության բարձրացմանը: Կենդանին նախապատրաստվում է պաշտպանվել և փախչել: Մարդկանց քառաբլուրների ակտիվության բարձրացման դեպքում նկատվում է ցնցում, հանկարծակի ոտքի կանգնում, ճիչ և արագորեն փախուստ հանկարծակի գրգռիչից:

Կարմիր կորիզի գրգռումը առաջացնում է ծալիչ մկանները նյարդավորող α- և γ-շարժանեյրոնների դրդում և պարզիչները նյարդավորող նեյրոնների արգելակում: Ուստի եթե անաստակա-ողնուղեղային ազդեցությունը պահպանում է պարզիչների լարվածությունը, ապա կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղին՝ ծալիչներինը: Այս առումով կարմիր կորիզի ազդեցությունը հակադիր է Դեյտերսի կորիզից սկսվող անդաստակա-ողնուղեղային ուղու գրգռման արդյունքին:

Անդաստակա-ողնուղեղային ուղին դրդող ազդեցություն է թողնում պարզիչները նյարդավորող α- § γ-շարժանեյրոնների § արգելակիչ՝ ծալիչների շարժանեյրոններ ի վրա: Գոյություն ունի այն կարծիքը, որ կարմիր կորիզը § Դեյտերսի կորիզը միմյանց վրա թողնում են արգելակող ազդեցություն, որի մասին վկայում է Չ. Շերինգտոնի դասական փորձը: Եթե կատվի ուղեղաբունը հատվի հետին քառաբլուրների առջ§ի մասի մակարդակով, այսինքն կարմիր կորիզն անջատվի հետին ուղեղից, որտեղ տեղադրված է Դեյտերսի անդաստակային կորիզը, ապա կենդանու մոտ կզարգանա ուղեղազերծման կարկամվածություն: Դա բնութագրվում է վերջավորությունների, մեջքի § պոչի պարզիչ մկանների լարվածության խիստ բարձրացումով: Եթե հատումը կատարվի կարմիր կորիզից վեր, ապա ուղեղազերծման կարկամվածություն չի զարգանա: Այս եր§ույթի պատճառն այն է, որ հատման ժամանակ հանվում է կարմիր կորիզի արգելակող ազդեցությունը Դեյտերսի կորիզի վրա: Ըստ Չ. Շերինգտոնի, կարմիր կորիզը հանդիսանում է միաժամանակ միջնորդ պարզման ռեֆլեքսների իրականացման գործում, քանի որ հաղորդում է նա§ ուղեղիկից § կեղ§ի շարժողական գոտուց հաղորդվող արգելակող ազդեցությունները: Ուղեղիկի § կեղ§ի շարժողական գոտու հեռացումը ուժեղացնում է պարզող մկանների լարվածությունը: Արգելակող ազդեցությունը հիմնականում դրս§որվում է հետին ուղեղի ցանցանման գոյացության միջոցով: Դրա համար վերջինիս դրդումը թուլացնում է ուղեղազերծման կարկամվածությունը:

Կարմիր կորիզը տեղեկատվություն ստանալով մեծ կիսագնդերի կեղ§ի շարժողական շրջանից, հիմային կորիզներից § ուղեղիկից նախապատրաստվող շարժման § հենաշարժիչ համակարգի վիճակի մասին, կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղիով կանոնավորող ազդակներ է հաղորդում ողնուղեղի շարժանեյրոններին ու կարգավորում մկանների լարվածությունը, նախապատրաստելով նախատեսվող կամային շարժման կատարմանը:

Սֆ նյութը սկզբից դիտվում էր որպես բարձրագույն վեգետատիվ կենտրոն § նրա գործունեությունը կապում էին ենթատեսաթմբի հետ: Ներկայումս հաստատված է, որ սֆ նյութը մասնակցում է բարդ շարժումների կարգավորմանը: Այն կարգավորում է ծամելու, կլլման գործողությունները, դրանց հաջորդականությունը, ապահովում ձեռքի մատների նուրբ շարժումները: Նրանում պարունակվում են դոֆամինէրգիական նեյրոններ, որոնք աքսոններ են ուղարկում առջ§ի ուղեղ: Դրանք մասնակցում են հույզային վարքագծի կարգավորմանը: Դոֆամինէրգիկ նեյրոնների մի մասն էլ առբերիչ ազդակներ է հաղորդում զոլավոր մարմնին, որտեղ դոֆամինը կար§որ դեր է խաղում բարդ շարժումների կարգավորմանը: Մարդկանց մատների նուրբ շարժումները ջութակով, դաշնամուրով նվագելիս, նկարելիս, գրելիս ապահովվում են սֆ նյութի մասնակցությամբ: Սֆ նյութի նեյրոնների վնասումն առաջ է բերում մկանների պլաստիկության, ձեռքի մատների նուրբ շարժումների խանգարում, մկանային կարկամվածություն § դող (Պարկինսոնի հիվանդություն): *Պարկինսոնիզմի* ժամանակ իսկական անդամալուծություն չկա, մարդը կարողանում է կամովին տիրապետել իր մկաններին, սակայն շարժողական գործողության կատարման ժամանակ նվազում են համաձայնեցված շարժումները, որոնք միշտ ուղեկցում են հիմնական շարժմանը: Այս հիվանդության ժամանակ հատկապես նկատելի են դիմախաղի մկանների խանգարումները: Դեմքը դառնում է դիմականման, անշարժ: Հաճախ դիմակախաղի մկանների շարժումների աղքատացմանը միանում է նա§ մկանների ակամա դողը, որը հատկապես ուժեղանում է որ§է շար-

ժում կատարելիս: Պարկինսոնիզմը մասամբ կարելի է բուժել L-դիօքսիֆենիլալանինի ներարկմամբ, որից օրգանիզմում սինթեզվում է դոֆամին:

Միջանկյալ կորիզը մասնակցում է իրանի առջ§ի մասի պտույտին § պտտական շարժումներին: Այս կորիզի վնասման ժամանակ շարժումները խանգարվում են, իսկ ուղղակի գրգռումն առաջ է բերում ստիպողական շարժումներ:

Կապույտ բծի ֆունկցիաները: Կապույտ բծի աքսոնները առջ§ի § կողմնային պարանիկներով մտնում են ողնուղեղի առջ§ի եղջյուրներ: Ենթադրում են, որ նորադրենալինն արգելակող ազդեցություն է թողնում α-շարժանեյրոնների վրա: Կապույտ բծի նեյրոնների ակտիվությունը մեծանում է արագ քնի փուլում, որը թուլացնում է մկանային լարվածությունը § իրանի ու վերջույթների մկանունքի փուլային շարժումները: Կապույտ բծի միակողմանի վնասման ժամանակ առաջանում են վնասման մասի հակառակ ուղղությամբ ընթացող պտտական շարժումներ: Ենթադրում են, որ այն պայմանավորված է կապույտ բծի § հիմային հանգույցների կապի ընդհատումով:

Գործառական առումով կապույտ բիծը կապված է V, IX § X նյարդերի կորիզների հետ § դրանց հետ միասին կազմում է ուղեղային ընդհանուր մեկ կառույց, որն ապահովում է օրգանիզմի հոմեոստազը: Դա պայմանավորված է նրանով, որ կապույտ բիծը ընդունակ է արձագանքել արյան § ողնուղեղային հեղուկի գազային բաղադրության փոփոխությանը, իսկ մյուս կողմից ունի բազմաթիվ արտատար ելքեր դեպի ենթատեսաթումբ, ցանցանման գոյացություն § վեգետատիվ կենտրոններ, որոնք ապահովում են ներքին միջավայրի հոմեոստազային նյարդահումորալ կարգավորումը:

Միջին ուղեղը իրականացնում է ոչ միայն կենսական կարևոր ռեֆլեքսներ, այլև կատարում է նաև հաղորդող ֆունկցիա: Ուղեղի կոթոնների հիմքերը հիմնականում կազմված են վարընթաց ուղիներից, որոնք մեծ կիսագնդերի կեղևը միացնում են կամրջի § ողնուղեղի հետ: Այստեղով են անցնում նաև բրգային երկու ուղիները, որոնցով իրականանում են կեղևի ուղղակի ազդեցությունները ողնուղեղի շարժանեյրոնների վրա:

8.2.3. Ցանցանման գոյացություն

8.2.3.1. Ցանցանման գոյացության կառուցվածքագործառական բնութագիրը

Ցանցանման գոյացությունը (ՑԳ) ընդգրկում է ողջ ուղեղաբունը՝ ողնուղեղային առաջին հատվածից սկսած մինչև միջանկյալ ուղեղը: Ըստ անատոմիական կառուցվածքի այն կարող է բաժանվել երկարավուն ուղեղի, վարոլյան կամրջի § միջին ուղեղի ցանցանման գոյացության: Սակայն ֆիզիոլոգիական տեսանկյունով ուղեղաբնի ՑԳ տարբեր բաժինները ունեն ընդհանրություն, որի պատճառով էլ նպատակահարմար է այն դիտարկել որպես միասնական համակարգ:

«Ցանցանման գոյացություն» անվանումը (անգլերեն ret-ցանց) առաջին անգամ տվել է Օ. Դեյտերսը (1865): ՑԳ-ը ներկայացնում է նեյրոնների բարդ կուտակում, որը սփռուն կորիզների ձ§ով տեղակայված է ուղեղաբնի կենտրոնական բաժիններում: ՑԳ-թյան նեյրոններն ունեն ճյուղավորված հարուստ դենդրիտային

ծառ § երկար աքսոններ, որոնց մի մասը T-աձ§ ճյուղավորվում է: Ճյուղերից մեկը ունի վերընթաց, մյուսը` վարընթաց ուղղություն: Նեյրոնների ճյուղավորվածությունը մանրադիտակով դիտվում է որպես ցանց (ռետիկուլում), որով պայմանավորված է ՑԳ-թյան անունը: Ուղեղային գոյացություններից բազմաթիվ ուղիներ են մտնում ՑԳ: Դրանց մի մասը ուղեղաբնով անցնող զգայական ուղիների կողմնաճյուղերն են, որոնք սինապսներով ավարտվում նե ՑԳ նեյրոնների մարմինների § դենդրիտների վրա: Մյուս ուղիները (այդ թվում բրգային ուղին) ուղեղի առջ§ի բաժիններից ընթացող վարընթաց ուղիներն են, որոնք §ս կողմնաճյուղեր են տալիս ու մտնում ցանցանման գոյացություն: ՑԳ-ը հարուստ նյարդաթելեր է ստանում նա§ ուղեղիկից: Հետ§ապես ՑԳ-ն իր առբերիչ կապերով ներկայացնում է *մենահատուկ համակարգ,* որը միավորում է ուղեղի տարբեր գոյացություններից հաղորդվող ազդեցությունները: Միաժամանակ ցանցանման գոյացությունից դուրս եկող արտատար ուղիները կարող են ազդել ուղեղի վերադաս § ստորադաս կենտրոնների վրա:

ՑԳ-ֆունկցիաները սկսվել են ուսումնասիրվել շատ վաղուց, սակայն որոշ տեղեկություններ նրա առանձին կորիզների § դրանց ֆունկցիաների մասին ավելի մանրամասը ուսումնասիրվել են 20-րդ դարում : Սկզբում կարծում էին, որ ՑԳ-ում գոյություն ունի նեյրոնների նեյրոպիլային կառուցվածք § ազդակները հաղորդվում են սփռուն: Սակայն միկրոէլեկտրոդային հետազոտություններով բացահայտվել է, որ միմյանց մոտ տեղադրված նեյրոնները կարող են ունենալ գործառական տարբեր բնութագրեր: Ուստի կարելի է եզրակացնել, որ ՑԳ-թյան միջնեյրոնային կապերը խիստ տարբերակված են § նրա առանձին բջիջները միմյանց հետ միացած են մենահատուկ կապերով:

Ցանցանման նեյրոնների գործառական առանձնահատկությունները.

- ցանցանման կառուցվածքն ապահովում է ՑԳ գործունեության բարձր հուսալիությունը, կայունությունը վնասակար ազդեցությունների հանդեպ, քանի որ տեղային ախտահարումները փոխհատուցվում են ցանցի պահպանված տարրերի հաշվին;
- սփռուն կապերի շնորհիվ ՑԳ յուրաքանչյուր հատվածի գրգռումն անդրադառնում է նրա բոլոր գոյացությունների ակտիվության վրա;
- ցանցանման նեյրոնները զգայական ուղիներից ստանում են կողմնաճյուղեր, որոնք բազմաբնույթ են § ունեն ընկալչական մեծ դաշտեր: Կամրջի նեյրոններին հիմնականում հաղորդվում են մարմնազգայական համակարգից հաղորդվող ազդակները, իսկ միջին ուղեղի նեյրոններին` տեսողական § լսողական գրգիռները;
- ցանցանման նեյրոնների պատասխանների գաղտնի շրջանները երկար են, քանի որ ազդակները հաղորդվում են բազմասինապսային ուղիով;
- ցանցանման նեյրոններն ունեն լարումային ակտիվություն` 5-10ազդակ/վրկ հաճախությամբ;
- ցանցանման նեյրոններն օժտված են բարձր զգայունությամբ արյան որոշ նյութերի (ադրենալին, CO_2) § դեղանյութերի (բարբիտուրատներ, ամինազին) հանդեպ:

Ցանցանման գոյացության գլխավոր կորիզները § դրանց ֆունկցիաները:

Ցանցանման գոյացությունում տարբերում նե մի շարք կորիզներ:

1. ***Կողմնային ցանցանման կորիզը*** (երկարավուն ուղեղ) մտնում է անոթաշարժ կենտրոնի մեջ, նպաստում է արյան ճնշման բարձրացմանը § սրտի կծկումների հաճախացմանը, ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում կեղ§ի վրա, ուղեղիկ է հաղորդում ողնուղեղային ազդեցությունները, մասնակցում է աչքերի արագ շարժումներին, ծնոտի § լեզվի շարժումներին, ծծելուն, ծամելուն § կլլմանը:

2. ***Ցանցանման հսկաբջջային կորիզը*** (երկարավուն ուղեղ) բարձրացնում է ծալիչ մկանների լարվածությունը, մտնում է ուղեղի հակացավային համակարգի մեջ, ինչպես նաև§ անոթաշարժ § շնչառական կենտրոնների մեջ, ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում կեղ§ի վրա:

3. ***Հարմիջային ցանցանման կորիզը*** (երկարավուն ուղեղ) մտնում է կլլման կենտրոնի մեջ § մասնակցում է աչքերի փոխօգնող շարժումներին, սիրտ-անոթային ռեֆլեքսներին, ուղեղիկ է հաղորդում կեղ§ի ազդեցությունը:

4. ***Փորային ցանցանման կորիզը*** (երկարավուն ուղեղ) մտնում է անոթալայնիչ կենտրոնի մեջ § ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում կեղ§ի վրա:

5. ***Փոքրբջջային կորիզը*** (երկարավուն ուղեղ) մտնում է շնչառական արտաշնչող կենտրոնի կազմի մեջ:

6. ***Կամրջի պոչային ցանցանման կորիզը*** մտնում է անոթաշարժ կենտրոնի ճնշումն իջեցնող շրջանի մեջ, բարձրացնում է տարածիչ մկանների լարվածությունը:

7. ***Կամրջի ծածկի ցանցանման կորիզը (Բեխտերֆի)*** կեղ§ային § ողնուղեղային ազդեցությունները հաղորդում է ուղեղիկ:

8. ***Կամրջի բերանային ցանցանման կորիզը*** մտնում է արյան շրջանառության անոթալայնիչ կենտրոնի մեջ, բարձրացնում է տարածիչ մկանների լարվածությունը § մասնակցում շնչառության կարգավորմանը:

9. ***Միջին ուղեղի ցանցանման միջանկյալ կորիզը*** մասնակցում է իրանի վերին մասի պտույտի կարգավորմանն ու պտտական շարժումներին:

Կամրջի, երկարավուն § միջին ուղեղի ՑԳ-ում կան նեյրոններ, որոնք դրդվում են մկաններից § ներքին օրգաններից հաղորդվող ցավային գրգիռներով § առաջացնում են սփռուն, ոչ ճիշտ տեղակայված «բութ ցավի» զգայություն:

Ցանցանման գոյացության առբերիչ մուտքերը.

ա) ջերմազգաց § ցավազգաց ընկալիչներից ողնուղեղ-ցանցանման ուղիով ու եռորյակ նյարդով ազդակահոսքը հաղորդվում է երկարավուն ուղեղի § կամրջի ցանցանման գոյացության կորիզներին;

բ) կեղ§ից § զգայական այլ շրջաններից կեղ§-ցանցանման ուղիներով ազդակահոսքը հաղորդվում է այն կորիզներին (հսկաբջջային կորիզ, կամրջի բերանային § պոչային կորիզներ), որոնցից սկսվում են ցանցանման-ողնուղեղային ուղիները, ինչպես նաև§ այն կորիզներին (հարմիջային կորիզ, կամրջի ծածկի կորիզ), որոնք ուրվագծվում են ուղեղիկում;

գ) ուղեղիկի կորիզներից ուղեղիկ-ցանցանման ուղիով ազդակահոսքը հաղորդվում է հսկաբջջային, հարմիջային § կամրջի կորիզներին:

Ցանցանման գոյացության արտատար ելքերը.

ա) հսկաբջջային-ողնուղեղային § ցանցանման-միջային (պոչային § բերանային կորիզներից) ուղիներն ուրվագծվում են ողնուղեղում;

բ) երկարավուն ուղեղի հսկաբջջային, կողմնային § փորային կորիզներից ու կամրջի կորիզներից սկսվում են ուղիներ, որոնք ուրվագծվում են տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզներում, հետին ենթատեսաթմբում § զոլավոր մարմնում;

գ) երկարավուն ուղեղի կողմնային § հարմիջային, կամրջի ծածկի կորիզներից սկսվում են ուղիներ, որոնք հաղորդվում են ուղեղիկին:

8.2.3.2. Ցանցանման գոյացության ֆունկցիաները

Ցանցանման գոյացության հիմնական ֆունկցիան մեծ կիսագնդերի կեղ§ի, ուղեղիկի, տեսաթմբի, ողնուղեղի ակտիվության կարգավորումն է: Նրա առանձին կորիզների ընտրողական գրգռումը կարող է արգելակող կամ դրդող ազդեցություն թողնել վարքագծի տարբեր ձ§երի, ուղեղի զգայական § ընդերային համակարգերի վրա:

Ցանցանման գոյացության ֆունկցիաները կարելի բաժանել 3 խմբի՝ մարմնական, զգայական, վեգետատիվ:

Մարմնական ֆունկցիա: ՑԳ-ն ազդում է գանգուղեղային նյարդերի շարժիչ կորիզների, ողնուղեղի շարժողական կենտրոնների § մկանաիլիկների վրա: Ցանցանման գոյացությունը կարգավորում է ակնաշարժ նյարդի կորիզների ֆունկցիան, դրանով իսկ ապահովելով ակնախնձորների շարժումը հորիզոնական § ուղղահայաց ուղղությամբ: Այս ֆունկցիան հիմնականում իրականացնում են հարմիջային կորիզը (հորիզոնական ուղղությունը) § միջին ուղեղի որոշ նեյրոններ (ուղղահայաց շարժումները):

Ա. Ցանցանման գոյացության վարընթաց ազդեցությունը շարժողական ողնուղեղային կենտրոնների վրա:

1) ***Վարընթաց ոչ մենահատուկ ազդեցությունը*** հիմնականում դրս§որվում է հետին ուղեղի ցանցանման գոյացության գրգռման ժամանակ: Ամերիկյան գիտնական Գ. Մեգունը բացահայտեց, որ ՑԳ հսկաբջջային կորիզի էլեկտրական գրգռումն առաջացնում է ողնուղեղային շարժողական (ծալիչ § տարածիչ) ռեֆլեքսների արգելակում, իսկ համապատասխան շարժանեյրոններում առաջանում է երկարատ§ արգելակման հետսինապսային պոտենցիալ՝ հետսինապսային արգելակում գերբ§եռացման բնույթի: Ուստի նա հանգեց այն եզրակացության, որ ՑԳ-թյան փոր-պոչային շրջանից սկսվում է վարընթաց մի համակարգ, որն օժտված է ոչ մենահատուկ արգելակող ֆունկցիայով: Ավելի ուշ հայտնաբերվեց, որ թիկնային § բերանային հատվածների գրգռումն առաջացնում է սփռուն հեշտացնող ազդեցություն ողնուղեղային ռեֆլեքսային գործունեության վրա:

Այսպիսով, երկարավուն ուղեղի ՑԳ-թյան միջային հատվածը ողնուղեղի վրա թողնում է արգելակող, իսկ կամրջի կողմնային շրջանը՝ հեշտացնող ազդեցություն: Բնականոն պայմաններում ՑԳ սփռուն վարընթաց թուլացնող ազդեցությունը ողնուղեղի ռեֆլեքսային գործունեության վրա դրս§որվում է ուղեղի որոշակի վիճակներում՝ օրինակ, քնի ժամանակ, նվազեցնելով շարժողական ակտիվությունը: Միաժամանակ ցանցանման արգելակումը ընդգրկում է այն ողնուղեղային նեյրոնները, որոնք մասնակցում են վարընթաց ուղղությամբ առբերիչ ազդակահոսքի հաղորդմանը: Հետ§ապես ցանցանման գոյացության վարընթաց արգելակող

ազդեցութունը թուլացնում է նաև զգայական տեղեկատվության հաղորդումը ուղեղի բարձրագույն բաժիններ:

Ցանցանման արգելակումը կայուն է ստրիխնինի ազդեցությանը: Ստրիխնինը մենահատուկ թույն է, որը վերացնում է շարժանեյրոնների հետսինապսային արգելակումը: Այն առաջանում է առաջնային առբերիչներից հաղորդվող ազդակահոսքով ու հավանաբար կախված է գլիցին միջնորդանյութի արտազատման հետ: Ցանցանման նեյրոնների կայունությունը ստրիխնինի նկատմամբ վկայում է, որ ցանցանման արգելակող ազդեցության արդյունքը, հավանաբար, պայմանավորված է մեկ այլ միջնորդանյութով: Հյուսվածքաքիմիական որոշ հետազոտությունների արդյունքների հիման վրա բացահայտվել է, որ ՑԳ-թյան որոշ վարընթաց նյարդաթելեր ադրենէրգիական են:

1944թ. ԱՄՆ-ում բռնկվեց պոլիոմելիտի համաճարակ, որը հիմնականում խանգարում է շարժողական ակտիվությունը: Պարզվեց, որ կառուցվածքային հիմնական փոփոխությունները տեղի են ունենում ՑԳ-ում: Հենց այս իրադեպի պատճառով Գ. Մեգունը եզրակացրեց, որ ՑԳ-ը մասնակցում է շարժողական ակտիվության կարգավորմանը: Հիմնական գոյացությունները, որոնք կարգավորում են շարժողական ակտիվությունը, երկարավուն ուղեղի Դեյտերսի կորիզն է § միջին ուղեղի կարմիր կորիզը: Ընդ որում կարմիր կորիզն արգելակում է Դեյտերսի կորիզին, որի պատճառով այս կապը ընդհատվելիս կենդանիների մոտ զարգանում է *ուղեղազերծման կարկամվածություն*, քանի որ խանգարվում է մարմնի կեցվածքի նուրբ կարգավորումը:

ՑԳ հսկաբջջային կորիզից վարընթաց իջնում է մասնակիորեն խաչվող կողմնային ցանցանման գոյացություն-ողնուղեղային ուղին, որն ավարտվում է ողնուղեղի ներդիր նեյրոնների վրա: Դրանց միջոցով ակտիվանում են α- § γ-շարժիչ՝ ծալում առաջացնող նեյրոններն ու արգելակվում տարածում առաջացնողները:

Կողմնային ցանցա-ողնուղեղային, կարմիրկորիզ-ողնուղեղային § կեղ§-ողնուղեղային ուղիները միասին կազմում են կողմնային վարընթաց ծալիչ (ֆլեքսոր) համակարգը: Միաժամանակ հսկաբջջային կորիզի կենտրոնական մասի նեյրոնների դրդումն արգելակում է ծալում § տարածում առաջացնող ողնուղեղային ռեֆլեքսները ի հաշիվ արգելակող ներդիր նեյրոնների: Այս մեխանիզմով է ընթանում Սեչենովյան կենտրոնական արգելակումը: Ի. Մ. Սեչենովը (1862) կերակրի աղի բյուրեղներով գորտի միջին ուղեղը գրգռելիս բացահայտել է ծալիչ ռեֆլեքսների դանդաղում, նույնիսկ արգելակում:

Կամրջի բերանային § պոչային ցանցանման նեյրոններից սկսվում է չխաչվող միջային ցանցանման-ողնուղեղային ուղին, որը կազմված է 120մ/վրկ արագությամբ ազդակներ հաղորդող նյարդաթելերից § ավարտվում է ողնուղեղի ներդիր նեյրոններում: Նրանց միջոցով դրդվում են տարածում առաջացնող նեյրոնները: Այս դեպքում բարձրանում է իրանի § վերջույթների մոտակա հատվածների մկանների լարվածությունը: Այս ուղին անդաստակա-ողնուղեղային ուղու հետ միասին կազմում են միջային վարընթաց տարածող (էքսթենզոր) համակարգը:

Ուղեղաբնի ՑԳ-ը կոճղեզային շարժակորիզների § ողնուղեղի γ-շարժանեյրոնների միջոցով իրականացնում է նաև մկանաիլիկների կենտրոնական հսկողությունը: Ընդ որում, արգելակող ազդեցություն են թողնում երկարավուն ուղեղի, իսկ հեշտացնող ազդեցություն՝ կամրջի § միջին ուղեղի ցանցանման նեյրոնները:

Ցանցանման գոյացությունը նպաստում է մկանների լարվածության բարձրացմանը, դողին: Գրգռիչի դադարից հետո դեռ§ս գրգռման առաջացրած ազդեցությու-նը պահպանվում է երկար, որը, հավանաբար, պայմանավորված է նեյրոնների ցանցում դրդման շրջանառության հետ:

Ուղեղաբնի ցանցանման գոյացությունը մասնակցում է նա§ տեղեկատվության հաղորդմանը կեղ§ից, ողնուղեղից ուղեղիկին § հակառակը: Երկկողմանի այս կապերը նախապատրաստում են վարժման հետ կապված շարժումների իրականացմանը, կողմնորոշային, ցավային ռեակցիաներին, քայլելուն § աչքերի շարժմանը:

Գ. Մեգունը (1945-1950) գրգռելով երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության տարբեր շրջաններ, եկել է այն եզրակացության, որ երկարավուն ուղեղի որոշ կետերի գրգռումն արգելակում է առջ§ի վերջույթների ծալիչ, ծնկային ռեֆլեքսները: Իսկ այլ կետերի գրգռման ժամանակ այդ ռեֆլեքսներն ավելի ուժեղ են արտահայտվում, այսինքն նկատվում է հեշտացում: Գ. Մեգունի կարծիքով ողնուղեղի ռեֆլեքսների վրա արգելակող ազդեցություն է թողնում միայն երկարավուն ուղեղի ՑԳ-ը, իսկ հեշտացնող ազդեցություն՝ ուղեղաբնի ՑԳ-ը:

2. Ցանցանման գոյացության մենահատուկ վարընթաց ազդեցությունը: Վարընթաց արգելակող ազդեցությանը զուգընթաց ՑԳ որոշակի շրջանի նեյրոններ մասնակցում են վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորմանը: Դրանք *մեկնարկային նեյրոններն են*, որոնք իրականացնում են շնչառական § անոթաշարժ ռեակցիաներ: Երկարավուն ուղեղի ՑԳ մեջ տեղեկայված են ներշնչման § արտաշնչման կենտրոններ, որոնց նեյրոնները կարգավորում են շնչառական մկանները նյարդավորող ողնուղեղի շարժանեյրոններին: Նրանց գործունեությունը հսկվում է վարոլյան կամրջի ՑԳ-թյան շնչահսկիչ կենտրոնով:

Անոթաշարժ կենտրոնը տեղակայված է չորրորդ փորոքի հատակում գտնվող ռոմբաձ§ փոսիկում § մտնում է ՑԳ կազմի մեջ: Երկարավուն ուղեղի § վարոլյան կամրջի որոշակի հատվածների գրգռման ժամանակ առաջանում են անոթաշարժ ռեակցիաներ: Երբ համեմատվում է ՑԳ վարընթաց ազդեցությունը մարմնական § վեգետատիվ ֆունկցիաները կարգավորող նյարդային գոյացությունների վրա, ապա ակնհայտորեն դրս§որվում է ցանցանման նեյրոններին բնորոշ կազմակերպման *փոխհակադարձ սկզբունքը*: Վերջնական՝ արգելակող կամ հեշտացնող ազդեցությունը երկու դեպքում էլ որոշվում է, թե ուր են ուղղված ցանցանման նեյրոնների աքսոնները:

Բ. Ցանցանման գոյացության վերընթաց ազդեցությունը: Ցանցանման գոյացությունը կար§որ դեր ունի նա§ մեծ կիսագնդերի կեղ§ի բնականոն գործունեության կարգավորման գործընթացում: Բելգիացի նյարդաֆիզիոլոգ Ֆ. Բրեմերը (1935) հատել է կենդանիների գլխուղեղը տարբեր մակարդակներում § ուսումնասիրել ԿՆՀ-ից անջատված գոյացությունների ֆունկցիաները: Առաջին հատումը կատարել է հետին § առջ§ի քառաբլուրների միջ§ (cerveau isolee), իսկ երկրորդը՝ երկարավուն ուղեղի § ողնուղեղի միջ§ (encephale isolee): Առաջին դեպքում հատումից ներք§ է մնում ամբողջ ցանցանման գոյացությունը: Չնայած նման կենդանիների մոտ պահպանվում են հոտառական § տեսողական զգայական համակարգերը, այնուամենայնիվ, նման կենդանին չի արձագանքում լուսային, հոտառական § արտաքին աշխարհի այլ գրգռիչներին: Երկրորդ դեպքում, երբ հատումից վեր§ պահպանվում է ցանցանման գոյացությունը, նման կենդանին արձագանքում է

տեսողական, հոտառական § այլ գրգռիչներին ու գտնվում է արթուն վիճակում: Այս § նմանատիպ այլ հետազոտությունների արդյունքում բացահայտվեց, որ ցանցանման գոյացությունը վերընթաց ուղիներով պահպանում է ծայրային ուղեղի բնականոն գործառական վիճակը: Այս եզրակացությունը հաստատվեց Ջ.Մորուցիի § Գ.Մեգունի (1949) հետազոտություններով: Եթե կենդանին գտնվում է քնած վիճակում, ապա ցանցանման գոյացության մեջ ներդրված էլեկտրոդներով էլեկտրական գրգռման դեպքում նա արթնանում է, իսկ էլեկտրաուղեղագրում գրանցվում է *ապասինքրոնացման ռեակցիա*: Այն արտահայտվում է փոքր տատանասահմանով բարձրահաճախ ռիթմերի գրանցմամբ § ընդգրկում է մեծ կիսագնդերի կեղ§ի համատարած շրջաններ: Նման հետազոտությունների արդյունքները հաստատեցին, որ ՑԳ-ը վերընթաց ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում մեծ կիսագնդերի վրա ու այն իրականանում է ոչ մենահատուկ ուրվագծային առբերիչ համակարգով:

Շվեդացի ֆիզիոլոգ Վ.Հեսը (1929), իսկ ապա Ջ.Մորուցին § նրա աշխատակիցները (1941) բացահայտեցին, որ ՑԳ որոշ կորիզների գրգռումը կենդանիների մոտ առաջացնում է քուն (*քնի կենտրոններ* ըստ Վ. Հեսի) § էլեկտրաուղեղագրում գրանցվում է սինքրոնացման ռեակցիա:

Ներկայումս համընդհանուր է այն տեսակետը, որ ծայրամասային ընկալիչներից հաղորդվող բոլոր ազդակները կողմնաճյուղերով հաղորդվում են կամրջի § երկարավուն ուղեղի ցանցանման նեյրոններին: Վերջիններս վերընթաց ուղիներ են հաղորդում տեսաթումբ § ապա մեծ կիսագնդերի կեղ§: Երկարավուն ուղեղի § կամրջի ցանցանման նեյրոնների դրդումը կեղ§ում առաջացնում է սինքրոնացում, էՈՒԳ-ում դանդաղ ալիքների առաջացում, քնային վիճակ: Մինչդեռ միջին ուղեղի ցանցանման նեյրոնների դրդումն առաջացնում է արթնացում, իսկ էՈՒԳ-ում՝ ապասինքրոնացում β-ալիքների գերակշռությամբ: Տեսաթմբի որոշ կորիզների գրգռումը նպաստում է սահմանափակ հատվածների դրդման, այլ ոչ թե համատարած, ինչպես կարող է տեղի ունենալ ՑԳ մյուս շրջանների գրգռման ժամանակ: Ուղեղաբնի ՑԳ-ը կեղ§ի վրա թողնում է նա§ արգելակող ազդեցություն: Ուստի մեծ կիսագնդերի կեղ§ի վրա ազդող գրգռիչները հաղորդվում են երկու ուղիով: Դրանցից մեկը զգայական ուղիներով հաղորդվում է կեղ§ի ուրվագծային գոտիներին:Երկրորդ ուղիով ազդակների հոսքը ՑԳ-ից համատարած ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում կեղ§ի վրա § արթունության պահպանման գրավականն է: Ցանցանման գոյացության շրջափակումը գլխուղեղում առաջ է բերում ոչ գործուն վիճակ, որն ուղեկցվում է քնին բնորոշ ցածրահաճախ էլեկտրական ակտիվությամբ:

Երկարավուն ուղեղի § միջին ուղեղի ցանցանման գոյացության § տեսաթմբի որոշ նեյրոններ արձագանքում են նա§ ներքին օրգաններից § մկաններից հաղորդվող ցավային գրգիռներին, առաջացնելով բութ ցավ:

ՑԳ-ն ազդում է ուղեղի զգայական բոլոր շրջանների վրա, հետ§ապես, մասնակցում է տարբեր վերլուծիչներից հաղորդող զգայական տեղեկատվության ամբողջականացմանը:

ՑԳ համընդհանուր ազդեցությունը ուղեղի տարբեր գոյացությունների վրա կարելի է համարել որպես ոչ մենահատուկ համակարգ: Սակայն նա կարող է նա§ ընտրողաբար մենահատուկ ազդեցություն թողնել՝ ակտիվացնել կամ արգելակել ուղեղի շարժողական, զգայական, ընդերային, վարքագծային համակարգերը: Ցանցանման գոյացությունն ապահովում է օրգանիզմի գործառական բարձր հուսա-

լիությունը:Նրա գործունեության կարևոր սկզբունքն այն է, որ նրա ցանկացած մասի գրգռումը սփռուն կապերի միջոցով ընդգրկում է ամբողջ գոյացությունը: Ցանցանման գոյացության նեյրոնները պարունակում են մոնոամիններ՝ նորադրենալին, սերոտոնին և դոֆամին: Նրա գործառական և անատոմիական սերտ կապերը ենթատեսաթմբի, տեսաթմբի, երկարավուն ուղեղի և գլխուղեղի այլ բաժինների հետ պայմանավորում են օրգանիզմի ընդհանուր ֆունկցիաների (ջերմակարգավորում, սննդային և ցավային ռեակցիաներ, հոմեոստազ, քուն և արթունություն) կախվածությունը ուղեղաբնի ցանցանման գոյացության հատկություններից:

8.2.4 Ուղեղիկ

Ուղեղիկը (cerebellum) վարոլյան կամրջի խոշոր ելուստ է: Այն տեղադրված է երկարավուն ուղեղի թիկնային մակերեսում՝ երկարավուն ուղեղի և կամրջի վերևում: Նրա հիմնական զանգվածը ծածկված է մեծ կիսագնդերի ծոծրակային բլթերով: Էվոլյուցիոն տեսակետից նա հնագույն կառույց է: Տարբեր կենդանիների ուղեղիկի զարգացման աստիճանը որոշվում է նրանց էկոլոգիայով և տեղաշարժման բարդությամբ: Առաջին անգամ այն ձևավորվում է բոլորաբերանների մոտ և պահպանում նույն ֆունկցիաները մինչև մարդը: Կաթնասունների և մարդկանց ուղեղիկի ֆիզիոլոգիական նշանակությունը հատկապես մեծանում է և նեյրոնային կառուցվածքն ավելի է բարդանում: Մարդկանց ուղեղիկը ըստ զանգվածի կազմում է գլխուղեղի 10%, սակայն իր մեջ պարունակում է ԿՆՀ-ի նեյրոնների կեսը: Ուստի այս հանգամանքը բնութագրում է ուղեղիկի հնարավորությունները որպես բարդ և ավտոմատացված գործողությունների, շարժումների կարգավորիչ և հսկիչ կենտրոնի: Ուղեղիկը մասնակցում է կամային և ոչ կամային շարժումների կարգավորմանը, դրանց կանոնավորմանն ու ծրագրավորմանը, շարժողական հարմարմանն ու ուսուցմանը, վեգետատիվ ֆունկցիաների և որոշ վարքագծային գործողությունների իրականացմանը:

8.2.4.1. Ուղեղիկի գործառական կազմակերպումը և կապերը

Ուղեղիկը կազմված է միջին մասից՝ որդից, որի երկու կողմերում տեղադրված են կիսագնդերը և կողմնային ֆլոկուլոնոդուլային բաժինները: Ուղեղիկում տարբերում են հնագույն, հին և նոր ուղեղիկ:

Ուղեղիկի մակերեսը բաժանված է բլթերի, որոնք իրենց հերթին զուգահեռ ակոսներով բաժանվում են գալարների, իսկ խոշոր գալարներն էլ ձևավորում են բլթակներ: Ըստ Օ. Լարսելի և Ռ. Դաուի (1961), ուղեղիկի ողջ մակերեսը ըստ մուտքային առբերիչ ուղիների և կառուցվածքային գոյացությունների ֆիլոգենեզի կարելի է բաժանել յոթ բաժինների: Դրանցից գլխավորը երեք կառույցներն են, որոնք բնութագրում են ուղեղիկի ֆունկցիաների էվոլյուցիան (ըստ Դժանսենդուի և Բրոդալի, 1954):

Հնագույն ուղեղիկը (archiocerebellum - անդաստակային ուղեղը) կազմված է ֆլոկուլոնոդուլային բլթից և որդի ստորին մասից: Նա հոմոլոգ է բոլորաբերանների

ուղեղիկին, որոնք ջրում շարժվում են մարմնի օձանման շարժումներով: Այն հիմնականում կապված է անդաստակային վերլուծիչի հետ:

Հին ուղեղիկը (paleocerebellum) ընդգրկում է որդի վերին մասը § հարֆլո-կուլային բաժինը: Այն հոմոլոգ է ձկների ուղեղիկին, որոնք շարժվում են լողակներով: Հին ուղեղիկը տեղեկատվություն է ստանում ողնուղեղ-ուղեղիկային ուղիներով մկանների սեփական ընկալիչներից, ջլերից, շրջոսկրից, հոդաշապիկներից:

Նոր ուղեղիկը (neocerebellum) կազմված է կիսագնդերից § ծ§ավորվում է այն կենդանիների մոտ, որոնք շարժվում են վերջույթներով: Կիսագնդերի հետին եզրին գտնվում է խորը հորիզոնական ճեղք, որը կիսագունդը բաժանում է վերին § ստորին հատվածների: Նոր ուղեղիկը ուղեղաբնի միջով անցնող ուղիներով առբերիչ տեղեկատվություն է ստանում կեղ§ի շրջաններից:

Ուղեղիկը կազմված է գորշ § սպիտակ նյութից, որոնց պատկերը նետաձիգ կտրվածքի վրա կոչվում է «կենաց ծառ» (arbor vitae): Ուղեղիկի կիսագնդերում տարբերում են կեղ§ը § սպիտակ նյութը, որում տեղադրված են ուղեղիկի կորիզները:

Կեղ§ը կազմված է 3 շերտից: Վերին՝ մոլեկուլային շերտում տեղադրված են Պուրկինյեի տանձանման բջիջների ճյուղավորված դենտրիտները: Վերջիններս իրենց ծայրերում ունեն բավականին շատ փշիկներ, որոնք հնարավորություն են տալիս առաջացնել բազմաթիվ սինապսներ: Այստեղ կան նա§ զուգահեռ թելիկներ, որոնք բազմաթիվ ներդիր նեյրոնների աքսոններն են: Մոլեկուլային շերտի ստորին մասում տեղադրված են զամբյուղաձ§ բջիջներ, որոնց աքսոնները սինապսներ են առաջացնում Պուրկինյեի տանձանման բջիջների մարմինների վրա: Մոլեկուլային շերտում կան նա§ աստղաձ§ բջիջներ:

Հանգուցային շերտում տեղակայված են Պուրկինյեի տանձանման բջիջներ: Մեկ բջջի ճյուղավորված դենտրիտներում կարող են հանդիպել 60.000-100.000 սինապս: Ուստի այս բջիջները իրականացնում են տեղեկատվության հավաքումը, մշակումը § հաղորդումը: Պուրկինյեի բջիջների թիվը կազմում է 7-30մլն: Սրանք ուղեղիկի միակ արտատար նեյրոններն են, որոնք կապված են ուղեղիկի ենթակեղ§ային § անդաստակային կորիզների հետ:

Հատիկավոր շերտում տեղադրված են ներդիր հատիկավոր բջիջներ, որոնց թիվը հասնում է 10 մլրդ-ի: Նրանց աքսոնները բարձրանում են մինչ§ մոլեկուլային շերտ § այնտեղ T-աձ§ ճյուղավորվում են: Ճյուղերը գնում են կեղ§ի մակերեսին զուգահեռ § սինապսային կապի մեջ մտնում աստղաձ§ ու զամբյուղաձ§ բջիջների հետ: Հատիկավոր շերտում են գտնվում նա§ Գոլջիի բջիջները, որոնց աքսոնները վերընթաց բարձրանում են մինչ§ հատիկավոր շերտ:

Ուղեղիկի սպիտակ նյութի հաստության մեջ տեղադրված են երեք զույգ կորիզներ: Վրանի կորիզը տեղադրված է որդի սպիտակ նյութում՝ միջային հարթության մոտ: Նրա նեյրոնների աքսոնները հաղորդվում են Դեյտերսի անդաստակային կորիզ, երկարավուն ուղեղի § վարոլյան կամրջի ցանցանման գոյացությունը, որտեղից էլ սկիզբ է առնում ցանցանման գոյացություն-ողնուղեղային ուղին: Վրանի կորիզից կողմնայնորեն տեղադրված է *միջանկյալ կորիզը*, որը մարդկանց մոտ բաժանված է *գնդաձ§ § խցանանման կորիզների*: Միջանկյալ կորիզից աքսոններն ուղղվում են միջին ուղեղի կարմիր կորիզին: Որոշ չտարբերակված նյարդաթելեր հաղորդվում են տեսաթմբի փորկողմնային կորիզին

§ ապա շարժողական կեղ§ին: Նշված կորիզներից կողմնայնորեն տեղադրված է *ատամնավոր կորիզը*, որի աքսոնները ուղղվում են տեսաթմբի փորկողմնային կորիզ § ապա՝ կեղ§ի շարժողական գոտի:

Ուղեղիկի ենթակեղ§ային կորիզները հանդիսանում են ուղեղիկի գլխավոր արտատար ելքերը դեպի ուղեղաբնային § կեղ§ային շարժողական կենտրոններ: Այս կորիզների նեյրոնները օժտված են ֆոնային բարձր ակտիվությամբ (50-100 ազդակ/վրկ) § գտնվում են Պուրկինյեի բջիջների արգելակող § առբերիչ մուտքերի դրդող ազդեցությունների ներքո: Առբերիչ մուտքերը կողմնաճյուղեր են տալիս այս կորիզներին:

Ուղեղիկի կեղ§ը 3 զուգաչափ ուղղահայաց շրջաններով միացած է ենթակեղ§ային կորիզների հետ: Որդի միջային շրջանի § ֆլոկուլոնոդուլային բիլթը ուրվագծվում է վրանի կորիզներում, որոնց նեյրոնները կապված են ուղեղաբնի շարժիչ կորիզների հետ: Վերջիններից ողնուղեղի շարժիչ կենտրոններ են հաղորդվում անդաստակա-, կարմիր կորիզ-, ցանցանման-ողնուղեղային ուղիները, որոնք կարգավորում են մկանային լարվածությունը: Միջանկյալ շրջանի Պուրկինյեի բջիջները ուրվագծվում են միջանկյալ (գնդաձ§ § խցանանման) կորիզներում, որոնց նեյրոնների աքսոնները գնում են կարմիր կորիզ: Այնտեղից էլ սկսվում է կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղին, որը դրդում է ծալում առաջացնող շարժանեյրոններին:

Այսպիսով, ուղեղիկի միջին մասերը, որոնք ուրվագծվում են վրանի կորիզներում, իրենց հարուստ կապերի շնորհիվ հանդիսանում են անդաստակային կարգավորիչներ՝ Դեյտերսի կորիզի, երկարավուն § միջին ուղեղի ցանցանման գոյացության § վերջինիս միջոցով՝ ողնուղեղի շարժանեյրոնների հետ:

Կեղ§ի միջանկյալ մասերը խցանանման § գնդաձ§ կորիզների հետ ունեցած հետադարձ կապերի շնորհիվ պատասխանատու են կեցվածքի, նպատակասլաց շարժումների § համաձայնեցված դանդաղ շարժումների իրականացմանը: Ուղեղիկի կեղ§ի կողմնային մասերն ատամնավոր կորիզի հետ ունեցած կապերի շնորհիվ իրականացնում են բարդ շարժումների ծրագրավորումը:

Ուղեղիկի առբերիչ մուտքերն են.

- ողնուղեղ-ուղեղիկային թիկնային § փորային ուղիները, որոնք ազդակներ են հաղորդում մկանային ապարատից;
- ողնուղեղ-ցանցանման գոյացություն ուղեղիկային ուղին, որը երկարավուն ուղեղի կողմնային ցանցանման կորիզով տեղեկատվություն է հաղորդում մաշկից § ավելի խորը տեղակայված հյուսվածքներից;
- ստորին ձիթապտուղ-ուղեղիկային ուղին տեղեկատվություն է հաղորդում ողնուղեղից, մեծ կիսագնդերի կեղ§ից;
- առաջնային § երկրորդային անդաստակային նյարդաթելերը մտնում են ուղեղիկի ֆլոկուլոնոդուլային բիլթ;
- կարմիր կորիզ-ողնուղեղային ուղու կողմնաճյուղերը §ս մտնում են ուղեղիկ;
- մոնոամինէրգիական համակարգ, որը ազդակներ է հաղորդում կապույտ բծից § կարի կորիզներից:

Կապույտ բծի նեյրոնները ուղեղիկի վրա ազդում են նորադրենալինի, իսկ կարի կորիզները՝ սերոտոնինի միջոցով: Այս կորիզների դրդումն արգելակում է Պուրկինյեի բջիջների ֆոնային ակտիվությունը § փոփոխում է նրանց

պատասխանները լիանանման ու մամռանման առբերիչ ուղիներով հաղորդվող ակտիվացնող ազդակներին:

Ուղեղիկի գլխավոր առբերիչ թելերը՝ լիանանման § մամռանման թելերն են: *Լիանանման սողածՙ թելերը* սկսվում են երկարավուն ուղեղի ստորին ձիթապտղից: Նրանք ողնուղեղ-ձիթապտղային ուղիով տեղեկատվություն են ստանում մկանային, մաշկային ընկալիչներից, ողնուղեղի հետին եղջյուրների նեյրոններից § մեծ կիսագնդերի կեղՙի շարժողական գոտուց: Լիանանման յուրաքանչյուր թելիկ սինապսային կապի մեջ է գտնվում Պուրկինյեի մեկ բջջի դենդրիտների հիմային մասերի հետ (մինչՙ 300 հպում), որի պատճառով սողացող թելիկների գրգռիչ ազդեցությունը խիստ մեծ է: Սողացող թելիկի մեկ ազդակին Պուրկինյեի բջիջը պատասխանում է 3-5 ԳՊ-ով: Այս թելիկները կարող են նաՙ արգելակել Պուրկինյեյի բջիջներին աստղածՙ ու զամբյուղածՙ բջիջների միջոցով: Սողացող թելերի միջնորդանյութն ասպարտատն է:

Մամռանման թելերը տեղեկատվություն են հաղորդում կեղՙի կապակցական շրջաններից կեղՙ-կամուրջ-ուղեղիկային ուղիով, մկանների սեփական ընկալիչներից § հենաշարժիչ համակարգից ողնուղեղ՝ ուղեղիկային ուղիով:

Մամռանման թելերը դրդող ազդեցություն են թողնում հատիկավոր բջիջների վրա (միջնորդանյութը գլյուկամատն է), որոնց միջոցով առբերիչ այս մուտքն անմիջապես դրդող ազդեցություն է թողնում Պուրկինյեի բջիջների վրա, իսկ աստղածՙ § զամբյուղածՙ բջիջների միջոցով՝ արգելակող ազդեցություն: Հատիկավոր բջիջների ակտիվությունը կարգավորվում է Գոլջիի արգելակող նեյրոններով՝ հետադարձ արգելակման մեխանիզմով (միջնորդանյութը ԳԱԿԹ-ն է):

Այսպիսով, լիանանման § մամռանման առբերիչ թելերի ազդեցությունը Պուրկինյեի բջիջների վրա դրդող է: Քանի որ Պուրկինյեի բջիջներն արգելակող ազդեցություն են թողնում (միջնորդանյութը ԳԱԿԹ-ն է), ուստի դեպի կեղՙ հաղորդվող առբերիչ դրդող ազդակները ելքում վերափոխվում են արգելակող ազդակների:

Ուղեղիկը ունի երեք զույգ ոտիկներ. *ստորին*, որոնցով ուղեղիկը կապվում է երկարավուն ուղեղի անդաստակային § ստորին ձիթապտղի կորիզների հետ; *միջին*, որոնք նոր ուղեղիկը կապում են մեծ կիսագնդերի կեղՙի ճակատային բլթի հետ; *վերին*, որոնց միջոցով ուղեղիկը կապվում է վարոլյան կամրջի, ուղեղաբնի կորիզների, միջին ուղեղի ցանցանման գոյացության, կարմիր կորիզի § տեսաթմբի հետ:

Ըստ Վ. Վ. Ֆանարջյանի (2003) ուղեղիկում գերակշռում է կարգավորման արգելակող ազդեցությունը, այսինքն Պուրկինյեի բջիջները սահմանափակում են ենթակեղՙային կորիզների ակտիվությունը:

8.2.4.2. Ուղեղիկի ֆունկցիաները

Ըստ Լ.Ա. Օրբելու (1940) ուղեղիկն ազդում է օրգանիզմի շարժողական ապարատի, առբերիչ համակարգերի, վեգետատիվ նյարդային համակարգի վրա:

Ուղեղիկի արտատար ազդակները դեպի ողնուղեղ կարգավորում են մկանային կծկումների ուժը, ապահովում մկանների երկարատՙ լարումային կծկումները, պահպանում մկանների առավելագույն լարվածությունը հանգստի §

շարժումների ժամանակ, համաչափում կամային շարժումները, ծալիչ § տարածիչ ռեֆլեքսների միմյանց արագ անցումը, բարդ շարժումների ժամանակ տարբեր մկանների համագործակցված կծկումները: Բացահայտված է, որ մկանների լարվածությունը որոշվում է ուղեղիկի վրանի կորիզից հաղորդվող ազդակների հաճախությամբ: Բարձր հաճախության դեպքում (30-300 ազդ/վրկ) պարզող մկանների լարվածությունը նվազում է, իսկ ցածր հաճախության դեպքում (2-10ազդ/վրկ)՝ մեծանում: Ուղեղիկը կարգավորում է.

- *մկանային լարվածությունը, կեցվածքը § հավասարակշռությունը*, որը հիմնականում իրականացնում է հնագույն ուղեղիկը (ֆլոկուլոնոդուլային բիլթը) § մասամբ հին կեղ§ը (այն հատվածը, որը մտնում է որդի միջային շրջան): Ստանալով առբերիչ ազդակներ անդաստակա-ուղեղիկային ուղուց, մկանների սեփական § մաշկի ընկալիչներից, լսողական ու տեսողական ընկալիչներից (քառաբլուրներից ծածկ-ուղեղիկային ուղիով) ուղեղիկը գնահատում է մկանների վիճակը, մարմնի դիրքը տարածության մեջ § վրանի կորիզի միջոցով կարմիր կորիզ-, անդաստակա- § ցանցանման գոյացություն-ուղեղիկային ուղիով վերաբաշխում մկանային լարվածությունը, փոխում մարմնի դիրքը § պահպանում հավասարակշռությունը: Եթե հավասարակշռությունը խախտված է, ապա դա վկայում է հնագույն ուղեղիկի վնասման մասին: Ուղեղիկն անդաստակային կորիզների հետ ունեցած երկկողմանի կապերի միջոցով կարգավորում է անդաստակային ռեֆլեքսները § ապահովում հակագրավիտացիոն (ուղղահայաց) դիրքը: Հնագույն կեղ§ի խանգարումը կարելի է ախտորոշել Ռոմբերգի դիրքով. հետազոտվողը ընդունում է ուղղահայաց դիրք ձգված ներբաններով, փակ աչքերով § հորիզոնական դիրքով առաջ պարզած ձեռքերով:
- *կորդինացնում է նպատակային շարժումները*, որոնք իրականացնում են միջանկյալ շրջանի մեջ մտնող հին § նոր ուղեղիկները: Նշված շրջանն ազդակներ է ստանում շարժման ապարատի ընկալիչներից § կեղ§ային շարժողական գոտուց: Վերլուծելով կատարվելիք կամային շարժման ծրագիրը, ուղեղիկը միջանկյալ կորիզի, կարմիր կորիզի ու կեղ§ի շարժողական գոտու միջոցով կարող է կարգավորել կեցվածքը տարածության մեջ նպատակաուղղված շարժում կատարելիս: Շարժումների համաձայնեցման խանգարումը՝ *ատաքսիան* հանդիսանում է առավել բնորոշ ախտանշան:
- *ծրագրավորում է նպատակաուղղված շարժումները*, որն իրականցնում է նոր ուղեղիկը իր կողմնային շրջանով: Այս շրջանը ազդակներ է ստանում կեղ§ի կապակցական շրջաններից կամրջի կորիզի միջոցով: Այս տեղեկատվությունը բնութագրում է շարժումների միտքը: Նոր ուղեղիկում ու հիմային հանգույցներում վերամշակվում է այդ շարժման ծրագիրը, ատամնավոր կորիզով ու տեսաթմբի փորկողմնային կորիզով հաղորդվում շարժողական կեղ§ին, ուր մշակվում ու բրգային ուղիով հաղորդվում է ողնուղեղին: Ուղեղիկի մասնակցությամբ է իրականանում արագ շարժումների կանոնավորումը ըստ նախկինում ձեռք բեր-ված փորձի (օրինակ, գնդակ նետելը, գործիքների վրա նվագելը, «կուրորեն» մեքենագրելը § այլն): Բժիշկը այս ֆունկցիան կարող է ախտորոշել ձեռքերի պտտական արագ շարժումներով, որի դեպքում անհրաժեշտ է արագ փոխել շարժման ծրագիրը:
- Ուղեղիկի կապը մեծ կիսագնդերի հետ մարմնատեղակայական է: Գործառական տեսանկյունով ուղեղիկը կեղ§ի վրա թողնում է *դրդող, արգելակող* §

փոխհատուցող ազդեցություն: Հատկապես կարևորվում է ուղեղիկի կապը կեղևի ճակատային բլթի հետ: Վերջինս փոխհատուցում է ուղեղիկի մասնակի վնասումը: Ուղեղիկը ազդում է նաև կեղևի մարմնազգայական շրջանի վրա փոխելով շոշափական, ջերմային և տեսողական զգայունության մակարդակը:

- ուղեղիկի կիսագնդերը իրականացնում են նաև *շարժումների նախաձեռնման ֆունկցիան*: Բացահայտված է, որ մինչև շարժում կատարելը 0.1-0.3վրկ առաջ փոխվում է ատամնավոր, միջանկյալ կորիզների ու Պուրկինյեի բջիջների ակտիվությունը: Ատամնավոր կորիզը սառեցնելիս 0.1 վայրկյանով ուշանում է շարժման սկիզբը:

Այսպիսով, շարադրվածը վկայում է, որ ուղեղիկն անմիջապես ելք չունի դեպի ողնուղեղի շարժանեյրոնները, սակայն նրանց վրա ազդում է կեղև-ուղեղաբնային շարժողական կենտրոններով: Ուստի ուղեղիկի վնասման ժամանակ, պլաստիկության շնորհիվ մյուս գոտիները իրենց վրա են վերցնում այդ ֆունկցիան: Մկանների լարվածության փոփոխությունը ուղեղիկի վնասման ժամանակ պայմանավորված է նրանով, որ ուղեղիկի մասնակցությամբ իրականացող լաբիրինթոսային և մկանածգման ռեֆլեքսներն անհետանում են: Բնականոն պայմաններում անդաստակային կորիզներն ակտիվացնում են տարածիչ մկանները նյարդավորող ողնուղեղի շարժանեյրոններին, իսկ ուղեղիկն արգելակում է նախադռան նեյրոնների ակտիվությունը: Ուստի ուղեղիկի վնասման ժամանակ անդաստակային կորիզներն առանց վերահսկողության ակտիվացնում են ողնուղեղի առջևի եղջյուրների շարժանեյրոններին, որի հետևանքով մեծանում է վերջույթների տարածիչ մկանների լարվածությունը: Այս պայմաններում նվազում է նաև երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության և կեղևի բրգային բջիջների արգելակող ազդեցությունը ողնուղեղի նույն շարժանեյրոնների վրա:

Ուղեղիկի ազդեցությունը զգայական ֆունկցիաների վրա կապված է նրա ընկալչական ապարատի վրա ունեցած ազդեցությամբ:

Վերջին տարիներին ուսումնասիրվում է ուղեղիկի մասնակցությունը նաև մտածողության գործընթացներին: Բացահայտված է, որ մտածողական գործողությունների ժամանակ (օրինակ, թվաբանական հաշվարկների) արյան տեղային հոսքը ուժեղանում է ոչ միայն կապակցական կեղևում, այլև ուղեղիկի կիսագնդերում: Վերջինների էլեկտրական ակտիվությունը փոխվում է լսելիս և տեսնելիս: Ենթադրվում է, որ միտքը և շարժումը հսկվում են նյարդային միևնույն համակարգերով:

Ուղեղիկը մասնակցում է նաև վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորմանը: Փորձերը ցույց են տվել, որ ընդերային ընկալիչների դրդման ժամանակ ուղեղիկում ծագում են հրահրված կենսահոսանքներ: Ուղեղիկը դրդող կամ արգելակող ազդեցություն է թողնում սիրտ-անոթային, շնչառական, մարսողական և այլ համակարգերի վրա: Երկակի ազդեցության հետևանքով ուղեղիկը կայունացնում է օրգանների համակարգերի գործունեությունը: Ուղեղիկի ազդեցության ուղղվածությունը կախված է օրգանի ելակետային վիճակից: Օրինակ, բարձր ճնշման դեպքում ուղեղիկի գրգռումը իջեցնում է ճնշումը, իսկ ցածրի դեպքում՝ բարձրացնում: Հաճախակի շնչառական շարժումների դեպքում ուղեղիկը թողնում է արգելակող ազդեցություն: Ուղեղիկի վնասման ժամանակ նկատվում է սիրտ-անոթային, շնչառության, հարթ մկանունքի լարվածության խախտում: Ուղեղիկի գրգռումն առաջ է բերում բբի լայնացում: Ուղեղիկի հեռացումը կամ վնասումը

նպաստում է աղիքի մկանունքի լարվածության նվազմանը, որի հետ§անքով խանգարվում է ստամոքսի § աղիքի դատարկումը: Խանգարվում է նա§ հյութազատությունը § ներծծումը: Առավել խորը խանգարվում են նյութափոխանակային գործընթացները: Սնունդ ընդունելիս արյան հիպերգլիկեմիան շարունակվում է երկարատ§, վատանում է ախորժակը, օրգանիզմը նիհարում է, վերքերը ուշ են ապաքինվում, կմախքային մկանների թելերը ենթարկվում են ճարպային կազմափոխության: Ուղեղիկի վնասման դեպքում հատկապես խանգարվում է սպիտակուցային, ածխաջրային § հանքային փոխանակությունը, էներգիայի առաջացումը, ջերմակարգավորումը § արյունաստեղծումը: Ուղեղիկի հեռացումը նպաստում է ոչ կենսունակ սերնդի ծննդաբերությանը, արգելակում է բեղմնավորումը: Ենթադրվում է, որ ուղեղիկը հարմարողական-սնուցողական ֆունկցիան իրականացնում է ցանցանման գոյացության § ենթատեսաթմբի հետ ունեցած կապի շնորհիվ:

Այսպիսով, ուղեղիկը ակտիվորեն մասնակցում է օրգանիզմի գործունեության տարբեր ձ§երի՝ շարժողական, մարմնական, վեգետատիվ, զգայական ամբողջականացման իրականացմանը: Այս ֆունկցիաները նա իրականացնում է ԿՆՀ-ի այլ գոյացությունների միջոցով՝ մի շարք կենտրոնների ակտիվացմամբ, մյուսների՝ արգելակմամբ: Ուղեղիկի մասնակի վնասման դեպքում օրգանիզմի բոլոր ֆունկցիաները պահպանվում են, սակայն խանգարվում է դրանց իրականացման հաջորդականությունը § քանակական համապատասխանությունը օրգանիզմի պահանջներին :

Ուղեղիկի հեռացման հետ§անքները: Շկների ուղեղիկի հեռացման ժամանակ նկատվում են հավասարակշռության խախտումներ, ինչպիսիք զարգանում են անդաստակային ապարատը հեռացնելիս:

Սողունների § թռչունների ուղեղիկի հեռացումն առաջացնում է շարժողական ֆունկցիայի բարդ խախտումներ: Նման կենդանիները չեն կարողանում պահպանել հավասարակշռությունը, խախտվում է կմախքային մկանունքի լարումային գործունեությունը: Թռչունների մոտ լիովին խանգարվում է թռիչքը: Ուստի նրանց ուղեղիկը ոչ միայն անդաստակային ապարատի վերհատ-վածային գոյացությունն է, այլ կարգավորում է ողնուղեղի ողջ շարժողական ակտիվությունը:

Կաթնասունների ուղեղիկի հեռացումը բացի նշված խանգարումներից առաջ է բերում նա§ կամային շարժումների խախտում, շարժումները կորցնում են ճշգրտությունը, հստակությունը: Որ§է առարկային հպվելու համար կատարում են բազմաթիվ փորձեր: Ուղեղիկի հեռացումը կոչվում է *ուղեղիկազերծում*: Նման վիրահատման ենթարկված կենդանին կամ ուղեղիկի ընդարձակ վնասվածք ստացած մարդը սկզբում ի վիճակի չեն ոտքի վրա կանգնել: Որոշ ժամանակ անց նրանց հաջողվում է կանգնել, բայց քայլել չեն կարողանում: Շաբաթներ § ամիսներ անց տուժվածին հաջողվում է քայլել, բայց քայլքի շարժումները համագործակցված չեն: Դիտվում են գլխի, իրանի, վերջույթների անկապ շարժումներ: Շարժումները հստակ չեն: Մարդու ուղեղիկային խանգարումներն արտահայտվում են նրանով, որ բաց աչքերով կանգնելիս նա ճոճվում է, իսկ փակ աչքերով՝ ընկնում:

Կենդանիների ուղեղիկի հեռացման դեպքում շարժողական ապարատի խանգարումները ուսումնասիրել է իտալացի գիտնական Լ. Լուչիանին (1893): Նա

բացահայտել է երեք համախտանիշների զարգացում՝ ատոնիա, ասթենիա, աստազիա: Հետագայում նկարագրվել են նաև այլ համախտանիշներ՝ ատաքսիա, դեսէկվիլիբրացիա, դիսմետրիա, դիզարտրիա, ատազիա, դող:

Ատոնիան (անլարվածություն) կամ *դիստոնիան (լարման խանգարում)* մկանների լարվածության իջեցումն է, որը զարգանում է ուղեղիկը հեռացնելուց մի քանի օր հետո: Սակայն սկզբնական շրջանում տարածիչ մկանների լարվածությունը մեծանում է: Ըստ Լ.Ա. Օրբելու դիտումների, ուղեղիկի հեռացումից բավական երկար ժամանակ հետո մկանային որոշ խմբերի լարվածությունը մնում է բարձր: Կլինիկական դիտումները ցույց են տալիս մկանային ատոնիայի զարգացումը և կեցվածքի պահպանման անկարողունակությունը: Մկանային լարվածության ղեկավարմանը մասնակցում են ուղեղիկի հետին բլթի առաջային մասը և ատամնավոր կորիզը:

Ասթենիան (արագ հոգնելիություն) մկանային կծկումների ուժի իջեցումն է: Արագ հոգնելիությունը զարգանում է նյութափոխանակության ուժեղացման հետևանքով, քանի որ շարժումները տնտեսվար չեն կատարվում, շարժմանն ավելի շատ մկաններ են մասնակցում, քան անհրաժեշտ է:

Ասթազիան (անկանգնություն) բնութագրվում է մկանների երկարատև պրկանքային կծկման ընդունակության կորստով: Դրա հետևանքով կենդանու գլուխը, իրանը և վերջույթներն անընդհատ օրորվում են, կատարում են դողացող շարժումներ: Խախտվում է ուղղահայաց դիրքի ապահովումը, հետևապես հավասարակշռությունը պահպանելու համար անհրաժեշտ է լինում ոտքերը լայն դնել:

Ատաքսիան (ապակարգություն) համաձայնեցված շարժումների կորուստն է, որի դեպքում խանգարվում է շարժումների ուժը, արագությունը և ուղղությունը *(չափախանգարում՝ դիսմետրիա)*: Քայլվածքը դառնում է անհամաչափ, զիգզագաձև, նման հարբած մարդու շարժումներին: Համաձայնեցված շարժումների կորուստը ցայտուն երևում է շարժումների արագ փոփոխման դեպքում: Նման մարդը չի կարողանում արագ պտտել դաստակը:

Ասիներգիան (ապակարգություն) բնութագրվում է միմյանց հաջորդող շարժումների խանգարմամբ՝ օրինակ մատների կծկման և տարածման շարժումների հաջորդականության խախտմամբ:

Դողը արտահայտվում է հանգստի պայմաններում ձեռքերի մատների, դաստակի և գլխի դողոցով, որը հատկապես ուժեղանում է շարժումների ժամանակ:

Դիզարտրիան (խոսելախանգարում) բառերի ճիշտ արտահայտման համար անհրաժեշտ դեմքի մկանների համաձայնեցված շարժումների խանգարումն է: Խոսելը դառնում է միալար, դանդաղ և ոչ արտահայտիչ:

Ուղեղիկի հեռացման կամ վնասման դեպքում խախտվում է նաև ստորին (Ֆլեքսիգի փորձ) և վերին վերջույթների (Հովերսի փորձ) մաշկային սեփական ընկալչական զգայունությունը, խանգարվում է ուսուցման գործընթացը, քանի որ բազմաթիվ շարժումներ (քայլը, գրելը) մարդը սովորում է կյանքի ընթացքում:

Կենդանու ուղեղիկի հեռացման պատճառով ֆունկցիաների խանգարումները հետագայում փոխհատուցվում են: Մարդկանց մոտ ուղեղիկի ուռուցքի ժամանակ, երբ քայքայվում են ուղեղիկային բջիջները, այնուամենայնիվ, նկատելի շարժողական խանգարումներ չեն առաջանում, շնորհիվ կեղև-

ուղեղիկային հարուստ կապերի: Հետ§ապես շարժողական ֆունկցիաների իրականացման ժամանակ նոր ուղեղիկը կարելի է դիտել որպես մեծ կիսագնդերի կեղ§ի օգնական:

8.2.5. Միջանկյալ ուղեղ

Միջանկյալ ուղեղի կառուցվածքը: Միջանկյալ ուղեղն (diencephalon) ամբողջացնում է զգայական, շարժողական § վեգետատիվ ռեակցիաները, որոնք անհրաժեշտ են օրգանիզմի ամբողջական գործունեության համար: Սաղմնագոյացման ընթացքում միջանկյալ ուղեղը զարգանում է առջ§ի բշտից § կազմում է երրորդ փորոքի պատերը: Միջանկյալ ուղեղը ունի բարդ կառուցվածք: Նրա բջջային տարրերը տեղավորված են երրորդ փորոքի շուրջը § կազմում են վերին, կողմնային § ստորին պատերը: Երրորդ փորոքի կողմնային պատերում տեղավորված նեյրոնների ամբողջությունը կազմում է *տեսաթումբը*, իսկ փորոքի ստորին § ստորին-կողմնային պատերը պարունակում են կորիզների հարուստ խումբ, որը կոչվում է *ենթատեսաթումբ (հիպոթալամուս):*

Տեսաթմբի § ենթատեսաթմբի միջ§ գտնվում է ստորտեսաթումբը (սուբթալամուս): Փորոքի վերին պատը կազմում է *թաղը* (fornix) § *էպիֆիզը՝ վերնատեսաթումբը (էպիթալամուս):* Ուղեղային հյուսվածքի խորքում գտնվում են *արտաքին § ներքին ծնկաձ§ մարմինները՝ հետնատեսաթումբը (մետաթալամուս):* Միջանկյալ ուղեղի արտաքին սահմանն անցնում է ծնկաձ§ մարմինների կողմնային մասով § ներկայացված է սպիտակ նյութի շերտով՝ *ներքին պատիճով* (capsula interna), որը միջանկյալ ուղեղն անջատում է ծայրային ուղեղի ենթակեղ§ային կորիզներից:

8.2.5.1. Տեսաթումբ

Տեսաթումբը կորիզային բարդ համալիր է, որը գլխավորապես զբաղեցնում է միջանկյալ ուղեղի թիկնային մասը: Նա կազմում է միջանկյալ ուղեղի հիմնական զանգվածը § առավել զարգացման է հասել մարդկանց մոտ(20գ): Տեսաթմբում իրականանում է արտաքին ու ներքին ընկալիչներից (բացառությամբ հոտառականի) հաղորդվող տեղեկատվության փոխարկումը § սկսում են տեսաթումբ-կեղ§ային ուղիները: Տեսաթումբը հանդիսանում է բնազդների, հակումների § հույզերի ձ§ավորման ու իրականացման կենտրոն: Օրգանիզմի տարբեր օրգանների համակարգերի վիճակի մասին բազմաթիվ ուղիներով ստացված բազմակողմանի տեղեկատվությունը տեսաթմբին հնարավորություն է տալիս մասնակցել ամբողջական օրգանիզմի գործառական վիճակի կարգավորմանը: Դրա հաստատումն է տեսաթմբի բազմագործառական կորիզների առկայությունը: Տեսաթմբի ֆիզիոլոգիայի ականավոր մասնագետ Ա.Կ. Ուլկերը նշում է. «Տեսաթումբը միջնորդ է, որում հավաքվում են արտաքին աշխարհից հաղորդվող բոլոր գրգիռները (բացառությամբ հոտառականի) § ձ§ափոխվելով, հաղորդվում ենթակեղ§ային § կեղ§ային կենտրոններին այնպես, որպեսզի օրգանիզմը կարողանա համապատասխան ձ§ով հարմարվել միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Տեսաթումբը իր մեջ թաքցնում է ավելին, ինչ կատարվում է մեծ կիսագնդերի կեղ§ում»:

Տեսաթմբում տարբերում են մինչև մոտավորապես 40 զույգ կորիզներ, որոնք գործառական տեսանկյունով՝ ըստ առբերիչ մուտքերի և արտատար ելքերի կարելի է բաժանել 3 խմբի՝ *մենահատուկ* (ռելեական), *ոչ մենահատուկ* և *կապակցական*: Բոլոր կորիզները օժտված են 3 հիմնական ֆունկցիաներով՝ փոխադրող, ամբողջականացնող և փոփոխող: Մենահատուկ խմբի կորիզները կեղևի համապատասխան շրջանների հետ կազմում են մենահատուկ տեսաթումբ-կեղևային համակարգը, ոչ մենահատուկ կորիզները՝ սփռուն ոչ մենահատուկ տեսաթումբ-կեղևային համակարգը, իսկ կապակցական կորիզները՝ տեսաթումբ-կեղևային կապակցական համակարգը: Մարդկանց բազմագործառական տեսաթմբում տարբերում են մոտավորապես 120 կորիզ, որոնց ըստ տեղադրվածության կարելի է բաժանել երեք հիմնական խմբի. *առջևի*, որն ուրվագծվում է գոտկային կեղևում, *միջային* ճակատային և *կողմնային* քունքային, գագաթային և ծոծրակային բլթերում:

Ըստ Ա.Կ. Ուոլկերի (1947) տեսաթմբային բոլոր կորիզները կարելի է բաժանել 5 խմբի՝ *առջևի*, *ներթիթեղային, միջային, կողմնային, հետին* կորիզներ:

Յուրաքանչյուր խումբ պարունակում է 5-6 ենթախումբ, որոնք միմյանցից տարբերվում են նեյրոնային կառուցվածքով, առբերիչ և արտատար կապերով: Բոլոր զգայական համակարգերը, բացի հոտառականից, մինչև կեղև մտնելը պարտադիր սինապսային ընդհատում են առաջացնում տեսաթմբում: Մենահատուկ նեյրոնները սինապսային կապի մեջ են մտնում կեղևային որոշակի դաշտերի հետ, իսկ ոչ մենահատուկ նեյրոնները սփռուն միացած են նոր կեղևի բոլոր շրջանների հետ: Վերջիններիս մեջ են մտնում միջային և ներթիթեղային կորիզները, ինչպես նաև առջևի փորային կորիզի միջային հատվածը: Ոչ մենահատուկ կորիզների նեյրոնները ազդակներ են հաղորդում ենթակեղևային գոյացություններին և դրանցից ազդակահոսքը զուգահեռ հաղորդվում է կեղևի տարբեր շրջաններին: Ոչ մենահատուկ կորիզները հանդիսանում են միջին ուղեղի ցանցանման գոյացության շարունակությունը և ներկայացնում են տեսաթմբի ցանցանման գոյացությունը:

Մենահատուկ տեսաթմբային կորիզների հիմնական գործառական միավորը ռելեային նեյրոններն են, որոնք ունեն քիչ դենտրիտներ և երկար աքսոն: Նրանց հիմնական ֆունկցիան մաշկային, մկանային և այլ ընկալիչներից հաղորդվող տեղեկատվության փոխանցումն է մեծ կիսագնդի կեղևին (տեսողական, լսողական, մարմնազգայական և այլն) ու հիմային հանգույցներին: Մենահատուկ կորիզներից զգայական ազդակների մասին տեղեկատվությունը հաղորդվում է կեղևի III-IV շերտերի որոշակի շրջաններին: Մենահատուկ կորիզների առանձին նեյրոններ դրդվում են միայն որոշակի ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով: Նրանք ազդակներ են ստանում մաշկից, ականջից, աչքերից, մկանային համակարգից: Այստեղ են համամիտվում նաև ընդերային ընկալիչներից հաղորդվող ուղիները, որոնք ուրվագծվում են թափառող և ընդերային նյարդերով ու ենթատեսաթմբով: Եթե էլեկտրական ազդակներով գրգռվի մենահատուկ կորիզներից որևէ մեկը, ապա կեղևի համապատասխան ուրվագծային շրջաններում կգրանցվեն կարճ գաղտնի շրջանով *առաջնային պատասխաններ*: Տեսաթմբի մենահատուկ կորիզներն են.

Ա. Տեսաթմբի փոխարկող (ռելեային) կորիզները, որոնք բաժանվում են զգացող և ոչ զգացող կորիզների: Գլխավոր մենահատուկ կորիզներին են պատկանում փորային հետին կորիզները՝ որոնցից են *փորային հետին կողմնային* (n.VPL), *փորային հետին միջային* (n.VPM), *փորային միջային* (n.VIM), *կողմնային ծնկածև* (GL) և *միջային ծնկածև* (n.GM) *կորիզները:* Այս կորիզների հիմնական ֆունկցիան առ-

բերիչ ազդակների փոխանցումն է կեղ§ի զգացող գոտիներին: Միաժամանակ նրանք վերածածկագրում § մշակում են տեղեկատվությունը:

Փորային հետին կորիզները հանդիսանում են այն գլխավոր ռելեն (միացուցիչը), որը մարմնազգայական առբերիչ համակարգի միջային ժապավենով § նրան հարող այլ առբերիչ ուղիներով հաղորդվող տեղեկատվությունը հաղորդում են կեղ§: Նրանցում միակցվում են շոշափական, մկանների սեփական, համի, ընդերային, մասամբ ջերմային ցավային զգայությունները: Այս կորիզներում իրականանում է ծայրամասի տեղակայական ուրվագծում: Գլխից, դեմքից, լեզվից հաղորդվող տարբեր տեսակի ուղիները ուրվագծվում են VPM-ում, իսկ իրանից, պարանոցից § վերջույթներից եկող ուղիները՝ VPL-ում: Ընդ որում, մարդկանց լեզուն, դեմքը ունեն խոշոր ներկայացուցչություն: VPL-ը § VPM-ը ուրվագծվում են կեղ§ի մարմնազգայական գոտում, որը գտնվում է հետին կենտրոնական գալարում § զբաղեցնում 1, 2, 3 դաշտերը: Այս կորիզների էլեկտրախթանումը առաջացնում է կեղծ զգայություններ մարմնի տարբեր մասերում, երբեմն էլ «մարմնի գծապատկերի» խանգարում (մարմնի մասերի ընկալման աղավաղում): Այս կորիզների ստերեոտաքսիկ քայքայումը օգտագործվում է ցավային ծանր համախտանիշների վերացման նպատակով, որոնք բնութագրվում են տեղային սուր § ֆանտոմային ցավերով:

Կողմնային ծնկած§ մարմինը տեղեկատվության է ընդունում տեսողական ուղիներից § հաղորդում տեսողական կեղ§ (17 դաշտ): Տեսողական ազդակահոսքի մի մասն էլ հաղորդվում է միջին ուղեղի քառաբլուրներին: Այս կորիզի նեյրոնները հավաքված են ճիշտ դասավորված թիթեղներում, որոնք ընդմիջվում են նյարդաթելերով: Հակակողմյան տեսողական նյարդաթելերը հաղորդվում են 1, 4, 6, իսկ նույնակողմյանը՝ 2, 3, 5 շերտերին: Յուրաքանչյուր շերտում նրանք սինապսային կապի մեջ են մտնում սահմանափակ քանակով նեյրոնների հետ: Ընդ որում ցանցաթաղանթի կենտրոնական փոսը ներկայացված է կորիզի ուռուցիկ միջին մասում § ունի լայն ներկայացուցչություն վերին փոքր բջջային շերտերում, իսկ ցանցաթաղանթի ծայրամասային հատվածները ընդգրկում են կորիզի ստորին, խոշորբջջային շերտերը: Այս նեյրոնները զանազանում են տարբեր ալիքի երկարության ճառագայթներ՝ մի խումբը կարմիր, մյուսը՝ կանաչ, երրորդը՝ կապույտ սպեկտրը: Բացի գունազգաց նեյրոններից այստեղ պարունակվում են նաև§ նեյրոններ, որոնք զգայուն են ցուպիկներից § սրվակներից հաղորդվող գրգիռներին: Դրանք ծառայում են գնահատելու ցանցաթաղանթի լուսավորվածության ընդհանուր մակարդակը, լույսի միացումն ու անջատումը, այսինքն իրականացնում են հայտաբերիչի ֆունկցիա:

Միջային ծնկած§ կորիզը ընդունում է կողմնային ժապավենով § միջին ուղեղից հաղորդվող լսողական ազդակահոսքը ու հաղորդում քունքային կեղ§ի սիլվիյան ակոսի հետին մասին (Հեշլիի գալար, 41, 42 դաշտեր): Ծնկած§ կորիզում կան երեք ենթաբաժիններ: Փորային ենթաբաժինը պարունակում է նեյրոններ ձայնատեղակայական մասնագիտացմամբ: Թիկնային ենթաբաժնի նեյրոնները §ս մասնագիտացել են ընդունելու տարբեր բարձրությամբ ձայներ, սակայն դրանց ճշգրտությունն այնքան էլ մեծ չէ: Միջային ենթաբաժնի նեյրոններն ավելի խոշոր են § երկբնույթ՝ պատասխանում են ձայնային § մարմնական ազդակներին:

Տեսաթմբում անդաստակային ապարատի ներկայացուցչությունը դեռ§ս բացահայտված չէ: Գտնում են, որ փոխարկումը իրականանում է փորային միջանկյալ

կորիզում (n.VIM) § ուրվագծվում է հետկենտրոնական գալարում (դաշտ 3): Որոշ գիտնականներ էլ գտնում են, որ փոխարկումը կատարվում է միջային ծնկածո§ մարմնում § ապա՝ քունքային գալարի վերին § միջին՝ 21, 22 դաշտերում:

Ուրվագծային զգայական մենահատուկ կորիզներում հայտնաբերված են մի քանի տեսակի նեյրոններ: Տեսաթումբ-կեղ§ային ռելեային նեյրոնները ունեն երկար աքսոններ § իրականացնում են առբերիչ տեղեկատվության անմիջական հաղորդումը զգայական կեղ§ին: Այս հաղորդումը իրականանում է ճշգրիտ, մուտքային ազդակը համարյա չի փոխվում: Դրդման հաղորդումը ռելեային կորիզների միջոցով կարգավորվում է դրդող § արգելակող ներդիր նեյրոններով: Արգելակող նեյրոնները դրդվում են ինչպես տեսաթումբ-կեղ§ային նեյրոններով (հետադարձ արգելակում), այնպես էլ կեղ§ային նեյրոններով, որոնք ուրվագծվում են տվյալ կորիզում (դրդման կեղ§ային հսկում): Դրդող ներդիր նեյրոնները ունեն ֆոնային պարբերական ակտիվություն, որը ճնշվում է արգելակող ներդիր նեյրոնների ակտիվացման ժամանակ § ակտիվանում արգելակման փուլից դուրս գալուց հետո:

Արգելակող նեյրոնի առկայության § հետադարձ արգելակման մեխանիզմով ռելեային նեյրոնը ցածր հաճախությամբ (10ազդակ/վրկ) պարբերական ակտիվություն է առաջացնում: Հետ§ապես տեսաթմբային նեյրոններում ռիթմիկ արգելակման գործընթացների առկայության պատճառով նրանք կարող են հանդիսանալ կեղ§ային նեյրոնների ակտիվության ռիթմավար:

Ոչ զգայական մենահատուկ կորիզների խմբին են պատկանում առջ§ի § փորային կորիզները, որոնք կեղ§ են հաղորդում գլխուղեղի տարբեր բաժիններից հաղորդվող ոչ զգայական ազդակներ: Առջ§ի փորային, միջային § թիկնային կորիզները (n. AV, AM, AD) ազդակահոսք են ստանում պտկածո§ մարմնից (պտկածո§ մարմին-տեսաթմբային ուղիով § ուրվագծվում են լիմբիական կեղ§ում (23, 24, 29, 32 դաշտեր): Լիմբիական կեղ§ից աքսոններ են գնում ջրածիու գալար - ենթատեսաթումբ, որի արդյունքում առաջանում է նեյրոնային օղակ, որով դրդման անդրադարձումը մասնակցում է հույզերի ծ§ավորմանը (Պեյպեցի հուզային օղ): Ուստի առջ§ի կորիզները դիտվում են որպես լիմբիական համակարգի բաժին § հաճախ կոչվում են *«տեսաթմբի լիմբիական կորիզներ»:*

Փորային առաջային (n. VA) § կողմնային (n. VL) կորիզները մասնակցում են շարժումների կարգավորմանը: Նրանցում փոխարկվում է հիմային հանգույցներից հաղորդվող տեղեկատվությունը, ինչպես նաև § ուղեղիկի ատամնավոր կորիզից, կարմիր կորիզից եկող ազդակները, որից հետո ուրվագծվում են կեղ§ի շարժողական § նախաշարժողական գոտիներում (4 § 6 դաշտեր): Հետ§ապես տեսաթմբի այս կորիզներով շարժողական կեղ§ են հաղորդվում ուղեղիկում § հիմային հանգույցներում առաջացած բարդ շարժողական ծրագրերը:

Հարկ է նշել, որ տեսաթմբի վերը նշված կորիզներից յուրաքանչյուրը կեղ§ի համապատասխան գոտուց ստանում է վարընթաց ազդակներ:

Ոչ մենահատուկ կորիզները էվոլյուցիոն տեսակետից տեսաթմբի ավելի հնագույն մասն են § ներառում են ներթիթեղային կորիզային խումբը՝ կենտրոնական միջային կորիզը (n. CM), հարխրձիկային (n.Pf) § ենթահարխրձիկային (n. sPf) կորիզները, կենտրոնական կողմնային (n. Cl) § միջային (medial n. Cm) կորիզները, հարկենտրոնական (n.Pc) կորիզը: Այս խմբին է դասվում նաև ցանցանման կորիզը (n. R) § միջանկյալ կորիզների շարքը: Նշված

կորիզները պարունակում են բազմաելուստային փոքր նեյրոններ § գործառական տեսանկյունով դիտվում են որպես ուղեղաբնի ցանցանման գոյացության ածանցյալ: Նրանք մուտքեր ունեն կողմնային ողնուղեղ-տեսաթմբային, ողնուղեղ-ցանցանման գոյացություն-տեսաթմբային, ծածկ-տեսաթմբային, ծածկի թիթեղ-տեսաթմբային ուղիներից, որոնք գլխավորապես հաղորդում են ցավային § ջերմային զգայունություն: Այս կորիզներին կողմնաճյուղերով (ցանցանման գոյացության) կամ ուղղակիորեն ազդակահոսք է հաղորդվում բոլոր մենահատուկ կորիզներից: Նրանք ազդակներ են ստանում նաև շարժողական կորիզներից (կարմիր կորիզ, սև մարմին, ուղեղիկ, հիմային հանգույցներ, ջրածիու գալար), ինչպես նաև ճակատային կեղևից: Արտատար թելիկներ են հաղորդում տեսաթմբի մյուս կորիզներին, կեղևին § ցանցանման գոյացության միջոցով նաև ուղեղաբնի մյուս կառույցներին: Ոչ մենահատուկ կորիզների նեյրոնների աքսոնները ուղղվելով դեպի կեղև, սփռուն սինապսային կապի մեջ են մտնում բոլոր շերտերի հետ:

Հարուստ կապերի միջոցով ոչ մենահատուկ կորիզներն ամբողջականացնող դեր են կատարում մի կողմից ուղեղաբնի, ուղեղիկի § մյուս կողմից՝ նոր կեղևի, լիմբիական համակարգի § հիմային հանգույցների միջև, միավորելով նրանց մեկ գործառական համակարգի մեջ: Կեղևի վրա հիմնականում թողնում են փոփոխիչ ազդեցություն: Ոչ մենահատուկ կորիզների գրգռումը կեղևում առաջ է բերում մենահատուկ իլիկածև սփռուն էլեկտրական ակտիվություն, որն ունի երկար գաղտնի շրջան § իլիկածև է, որի համար կոչվում են *քնային իլիկներ:* Ոչ մենահատուկ կորիզների հիմնական ֆունկցիան կեղևի մենահատուկ պատասխանների դրդումն կամ արգելակումն է, այսինքն նրա դրդելիության փոփոխությունը: Այս կորիզների ֆունկցիայի խանգարումը դժվարացնում է քնի զարգացումը:

Ներթիթեղային, միջային կորիզների § կողմնային խմբի կորիզներից մեկի (n. VA) մասնակցությամբ իրականանում են մենահատուկ ֆունկցիաներ, որոնք ուսումնասիրվել են ամերիկացի գիտնականներ է. Դեմպսիի § Ռ. Մորիսոնի կողմից: Այս կորիզների էլեկտրական գրգռումն (6-12 ազդակ/վրկ) առաջացնում է կեղևի հատուկ էլեկտրական ակտիվություն, որը տարբերվում է ուրվագծող կորիզների հրահրված կենսահոսանքներից § նման է ԷՈՒԳ-ի α- ռիթմին: Բացասական այս ալիքներն ունեն երկար գաղտնի շրջան (25մվրկ) § տատանասահմանն աստիճանաբար փոփոխվում է գրգռման կրկնման ժամանակ: Առաջին ազդակը թույլ պատասխան է առաջացնում, հաջորդներն աստիճանաբար ավելի ուժեղ: Կարծես կեղևի նեյրոններն աստիճանաբար են ներգրավվում ակտիվության մեջ, որից էլ առաջացել է *ներգրավման ռեակցիա* անվանումը (recruitment response): Այս պատասխանը կեղևում ունի կոնկրետ տեղադրություն § ընդգրկում է բավականին մեծ շրջան: 5-6 գրգռից հետո այդ բացասական ալիքներն աստիճանաբար փոքրանում են § անհետանում: Եթե գրգռումը շարունակվում է, ապա կրկին հայտնվում են նույն հաջորդականությամբ:

Ոչ մենահատուկ կորիզները հիմնականում սինապսային կապ են առաջացնում կեղևի մակերեսային շերտերի ծայրային դենդրիտների հետ: Բացահայտված է, որ նրանք հեշտացնող ազդեցություն են թողնում կեղևային նեյրոնների վրա, բարձրացնում նրանց դրդելիությունը § տեսաթմբի ուրվագծային կորիզներից եկող ազդակներին պատասխանելու ընդունակությունը: Այդ իսկ պատճառով ոչ մենահատուկ կորիզները կարելի է դասել ուղեղի վերընթաց ակտիվացնող համակար-

գին: Հնարավոր է, որ ցանցանման գոյացությունը իր ազդեցությունը կեղ§ի վրա իրականացնում է այս կորիզների միջոցով: Սակայն որոշ հեղինակներ ցանցանման գոյացությունը § տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզները դիտում են որպես երկու առանձին համակարգեր, որոնք հսկում են կեղ§ային նեյրոնների դրդելիությունը:

Ամերիկացի նյարդավիրաբույժներ Ա. Պենֆիլդը § Հ. Զասպերն ապացուցել են, որ վիրահատությունների ժամանակ այս կորիզների քայքայումը կարող է վայրկյանապես հասցնել գիտակցության կորստի, ուստի անվանել են կենտրոնական ուղեղային համակարգ, քանի որ մասնակցում է գիտակցության պահպանմանը:

Տեսաթմբի կապակցական կորիզներին են պատկանում բարձիկի կորիզը (n. pulvinaris), միջաթիկնային կորիզը (n. MD), կողմնային թիկնային (n. LD) § հետին (n. LP) կորիզները: Այս կորիզները ազդակներ են ստանում տեսաթմբի այլ կորիզներից ու հաղորդում կեղ§ի կապակցական դաշտերին: Վերջիններս վարընթաց նյարդաթելեր են ուղարկում կապակցական կորիզներին, կարգավորելով նրանց ֆունկցիան:

Այս կորիզները միավորում § ամբողջականացնում են կեղ§ի կապակցական շրջանների § տեսաթմբի կորիզների գործունեությունը: Տեսաթմբի նշված կորիզների էլեկտրախթանումը կեղ§ում առաջացնում է երկրորդային պատասխաններ: Կապակցական կորիզների հիմնական կառուցվածքային տարրերն են երկբ§եռ, բազմաբ§եռ, եռաելուստ նեյրոնները, որոնք կարող են իրագործել բազմազգայական ֆունկցիաներ: Մի շարք նեյրոններ ակտիվությունը փոխում են համալիրային գրգռման ժամանակ: Բազմազգայական նեյրոնների վրա համամիտվում են տարբեր բնույթի գրգռիչներ, ձ§ավորվում է ամբողջականացնող ազդակ, որը § հաղորդվում է կեղ§ի կապակցական գոտուն: Բարձիկի նեյրոնները հիմնականում կապված են կեղ§ի գագաթային § քունքային կապակցական շրջանների հետ, կողմնային կորիզի նեյրոնները՝ գագաթային, իսկ միջային կորիզի նեյրոնները՝ ճակատային կեղ§ի հետ:

Բարձիկն ազդակներ է ստանում ծնկած§ մարմիններից § տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզներից, իսկ արտատար ուղիները հաղորդվում են կեղ§ի քունքագագաթա-ծոծրակային շրջաններին, մասնակցելով ճանաչողական՝ առարկաների, երե§ույթների ճանաչմանը, խոսքային § տեսողական ֆունկցիաներին, ինչպես նաև§ «մարմնի գծապատկերի» ընկալմանը: Բարձիկի էլեկտրախթանումն առաջացնում է խոսքային խանգարումներ (առարկաների անվանման խանգարումներ), իսկ քայքայումը՝ «մարմնի գծապատկերի» խանգարում, վերացնում է ծանր ցավերը:

Միջաթիկնային կորիզն առբերիչ ազդակահոսք է ստանում ենթատեսաթմբից, նշահամալիրից, ջրածիրու գալարից, տեսաթմբի կորիզներից, կենտրոնական գորշ նյութից, իսկ արտատար թելեր է ուղարկում ճակատային § լիմբիական կապակցական կեղ§ին (12, 18 դաշտեր): Նա մասնակցում է հույզային § վարքագծային շարժողական ակտիվությանը, հնարավոր է նաև§ հիշողության մեխանիզմներին: Այս կորիզների քայքայումը վերացնում է վախը, անհանգստությունը, ցավից տառապելը: Առաջանում է նաև§ ճակատային համախտանիշ՝ անտարբերություն, թերշարժունություն, նախաձեռնելու հատկության նվազում:

Կողմնային կորիզը ծնկած§ մարմիններից ստանում է տեսողական § լսողական, իսկ փորային կորիզից՝ մարմնազգայական տեղեկատվություն: Ամբողջականացնող զգայական տեղեկատվությունը հաղորդում է գագաթային կապակցական

կեղ§, որն օգտագործվում է ճանաչողության, գործողության, մարմնի ծ§ավորման ֆունկցիաներին:

Տեսաթմբի մենահատուկ § ոչ մենահատուկ կորիզները իրագործում են ոչ միայն ուրվագծային, այլ§ բարձրագույն ռեֆլեքսային ֆունկցիաներ: Տեսաթմբային կենդանիների մոտ պահպանվում է տեղաշարժումը, կլլումը, ծամելը, ծծելը, լիզելը, որոնք պահանջում են մկանային բազմաթիվ խմբերի բարդ ռեակցիաներ: Ուստի տեսաթումբը իրականացնում է բարդ տեղաշարժային գործողություններ, ապահովում շարժողական բարդ ֆունկցիաների ինտեգրումը վեգետատիվ գործընթացների հետ, որոնք կարգավորվում են ենթատեսաթմբով:

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ն իր հերթին կարող է դրդող կամ արգելակող ազդեցություն թողնել տեսաթմբի կորիզների վրա: Այդ ազդեցությունը մենահատուկ կորիզներին հաղորդվում է կեղ§-տեսաթմբային ուղիով, իսկ ոչ մենահատուկ կորիզների վրա՝ կեղ§-ցանցանման գոյացություն-տեսաթմբային ուղիով: Օրինակ, զգայաշարժողական կեղ§ի գրգռումը երկար ժամանակ ճնշում է ներգրավման ռեակցիայի առաջացումը: Այս փաստերը վկայում են, որ տեսաթմբի § կեղ§ի միջ§ գոյություն ունեն երկկողմանի կապեր, որոնք կար§որ դեր ունեն ուղեղի ինտեգրացնող գործունեությունում: Պատահական չէ, որ տեսաթումբ-կեղ§ային համակարգը կապված է ֆիզիոլոգիական այնպիսի կար§որ վիճակների կարգավորման հետ, ինչպիսիք են քնի § արթունության հերթագայումը, գիտակցության պահպանումը, ներքին արգելակման գործընթացների զարգացումը:

Տեսաթմբի հետ են կապված նա§ ցավային զգայունությունը § ցավային ռեակցիաները: Դեռ հնուց հայտնի է, որ մարդկանց տեսաթմբում զարգացող ախտաբանական գործընթացները ուղեկցվում են ուժեղ ցավերով: Տեսաթմբային կենդանիների որ§է ընկալչական դաշտի գրգռումը ուղեկցվում է ցավով, ճչով § վեգետատիվ փոփոխություններով:

8.2.5.2. Ենթատեսաթումբ

Ենթատեսաթումբը ԿՆՀ-ի այն բաժինն է, որը իրականացնում է ներքին տարբեր օրգանների ֆունկցիաների ամբողջականացումը § հարմարումը օրգանիզմի գործունեությանը: Ֆիլոգենեզի տեսանկյունով այն գլխուղեղի համեմատաբար հնագույն բաժինն է, ուստի նրա կառուցվածքը համեմատաբար միատեսակ է, ի տարբերություն ավելի երիտասարդ կառույցների, ինչպիսիք են նոր կեղ§ը § լիմբիական համակարգը: Ողնաշարավորների ենթատեսաթումբը պատասխանատու է օրգանիզմի ներքին միջավայրի կայունության պահպանմանը, հուզային, վարքագծային ռեակցիաների իրականացմանը: Ենթատեսաթումբը միավորում է հումորալ § նյարդային կարգավորման մեխանիզմները մեկ միասնական ամբողջության մեջ:

Ենթատեսաթումբը կազմում է միջանկյալ ուղեղի թիկնային բաժինը § մտնում է լիմբիական համակարգի կազմի մեջ: Մակրոսկոպիական տեսանկյունով նա ընդգրկում է *տեսողական նյարդերի խաչվածքը* (chiasma optici), *ձագարը* (infundiblum), որը վերջանում է մակուղեղով, *գորշ թումբը* (tuber cinereum) § *պտկածձ մարմինները* (corpora mamillaria):

Գիտնականների մեծամասնությունը (Հ.Գ. Բակլավաջյան, 1981) ենթատեսաթմբում տարբերում են 4 շրջաններ, որոնք ընդգրկում են 15-50 զույգ կորիզներ.

- *նախաօպտիկական*՝ միջային § կողմնային նախաօպտիկական կորիզներով;
- *առջֆի շրջան*՝ վերխաչվածքային, վերտեսողական, հարփորոքային, առջֆի ենթատեսաթմբային կորիզներով;
- *միջին խումբ*՝ թիկնամիջային, փորմիջային, կամարակորիզային § կողմնային ենթատեսաթմբային կորիզներով;
- *հետին շրջան*՝ վերպտկային, նախապտկային, կողմնային § միջային պտկածֆ, հետին ենթատեսաթմբային, Լուիսի ստորտեսաթմբային կորիզներով:

Լայնակի ուղղությամբ ենթատեսաթումը կարելի է բաժանել 3 շրջանի՝ հարփորոքային, միջային § կողմնային: Միջային ենթատեսաթումբը երկկողմանի կապերով կապված է կողմնային շրջանի հետ: Այն նյարդային մեխանիզմով կապված է նեյրոհիպոֆիզի, իսկ հորմոնային ուղիով՝ ադենոհիպոֆիզի հետ:

Ենթատեսաթմբի նեյրոնների ֆիզիոլոգիական առանձնահատկություններից է նրա անոթների բարձր թափանցելիությունը տարբեր նյութերի, այդ թվում խոշոր պոլիպեպտիդների համար: Ուստի այն ունի բաձր զգայունություն ներքին միջավայրի փոփոխությունների § հումորալ նյութերի խտության տատանման հանդեպ: Այստեղ է գտնվում ԿՆՀ-ի ամենահզոր մազանոթների ցանցը (1100-2600 մազանոթ/մմ^2) § տեղային արյունահոսքի ամենամեծ մակարդակը:

Մազանոթները մեծ թափանցելիություն ունեն հատկապես բարձրամոլեկուլային սպիտակուցների՝ նուկլեոպրոտեիդների նկատմամբ: Սրանով է բացատրվում ենթատեսաթմբի բարձր զգայունությունը վարակային նյարդավիրուսների, թունավորումների § հումորալ տեղաշարժերի հանդեպ: Ենթատեսաթումբը ուղեղի եզակի կառույցներից է, որում բացակայում է արյունա-ուղեղային պատնեշը: Ենթատեսաթմբի նեյրոնները ներզատում են պեպտիդներ, նյարդամիջնորդանյութեր, հորմոններ § այլն:

Ենթատեսաթմբի առբերիչ մուտքերն են.

- *գանգաթաղը, ջրածիու գալարը § ատամնածֆ փակեղը*, որոնք կապված են պտկածֆ մարմինների հետ;
- *միջային առջֆի ուղեղային խուրձը*, որը սկսվում է միջնորմնի կորիզներից § ավարտվում պտկածֆ մարմիններում ու ենթատեսաթմբի կողմնային շրջանում;
- *ծայրային թելերը*, որոնք սկսվում են նշածֆ համալիրից § հասնում ենթատեսաթմբի նախաօպտիկական ու առջֆի շրջանները;
- *տեսաթումբ-ենթատեսաթմբային թելերը*, որոնք տեսաթմբի միջային կորիզները միացնում են առջֆի ենթատեսաթմբին;
- *պտկածֆ ոտիկները* միջին ուղեղի ծածկի թիթեղը միացնում են պտկածֆ մարմնին;
- *ցանցաթաղանթ-ենթատեսաթմբային ուղին*, որը տեսողական խաչվածքից հասնում է ենթատեսաթմբին;
- *դժգույն մարմին* ենթատեսաթմբային թելեր, որոնք սկսվում են դժգույն մարմնից § ավարտվում ենթատեսաթմբի փորմիջային, թիկնամիջային § հարափորոքային կորիզներում;
- կեղֆ-ենթատեսաթմբային ուղին, որը

ա) սկսվում է շարժողական կեղֆից § միջնորմով առաջմիջային խրձի կազմում հասնում հետին ենթատեսաթմբի կորիզին;

բ) ճակատային կեղ§ը միանում է հարփորոքային § փորմիջային կորիզներին;

գ) գոտկագալարը տեսաթմբի առջ§ի կորիզից հասնում է ենթատեսաթմբի պտկածճ մարմիններ:

Ենթատեսաթմբի արտատար ելքերը ուղեղաբնի վեգետատիվ, մարմնական կորիզների ու ողնուղեղի հետ կապված են բազմասինապսային ուղիներով, որոնք հաղորդվում են ցանցանման գոյացության կազմում:

Ենթատեսաթմբի արտատար ուղիներն են.

- *պտկածճ մարմին-տեսաթմբային ուղին* (Վիկ դ.Ազիրայի խուրձ), որը ենթատեսաթումբը կապում է առջ§ տեսաթմբի հետ;
- *պտկածճ մարմին-ծածկի թիթեղ ուղին*, որը պտկածճ մարմինները կապում է միջին ուղեղի ծածկի թիթեղի ցանցանման գոյացության հետ;
- *շուրջփորոքային համակարգը* նախաօպտիկական կորիզը կապում է տեսաթմբի միջային կորիզների հետ;
- *Շյուտցի թիկնային երկայնածիգ խուրծը* սկսվում է ենթատեստաթմբի հետին բաժնից § ուղղվում միջին ուղեղի պարասիմպաթիկ կորիզներին, երկարավուն ուղեղի անոթաշարժ § շնչառական կենտրոններին;
- *ենթատեսաթումբ-մակուղեղային ուղին*, որը սկսվում է վերօպտիկական § հարփորոքային, գորշ թմբի կորիզներից ու հասնում նեյրոհիպոֆիզ:

Շարադրվածից հետ§ում է, որ ենթատեսաթումբը ունենալով հզոր առբերիչ կապեր հոտառական ուղեղի, հիմային հանգույցների, տեսաթմբի, ջրածիու գալարի, մեծ կիսագնդերի կեղ§ի հետ, ուստի տեղեկատվություն է հաղորդում տեսաթմբին, ցանցանման գոյացությանը, ուղեղաբնի § ողնուղեղի վեգետատիվ կենտրոններին: Մարդկանց ենթատեսաթումբը վերջնականապես ձ§ավորվում է 13-14 տարեկանում, երբ ավարտվում են ենթատեսաթումբ-մակուղեղային նյարդաներզատիչ կապերը:

Ենթատեսաթմբի ֆունկցիաները: Ենթատեսաթումբը բազմաթիվ կապերի առկայության շնորհիվ բազմագործառական գոյացություն է, օժտված է կարգավորող § ամբողջականացնող լայն ազդեցություններով, իրականացնում է վեգետատիվ, մարմնական § ներզատական ֆունկցիաների ամբողջականացումը: Որպես կանոն, ենթատեսաթմբի առանձին վերցրած կորիզը օժտված է մի քանի ֆունկցիաներով, իսկ յուրաքանչյուր ֆունկցիա ուրվագծվում է մի շարք կորիզներում:

Ենթատեսաթումբը հանդիսանում է վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորման § ամբողջականացման կենտրոն, մասնակցում է հոմեոստազի, ջերմակարգավորման, ներզատական համակարգի, արթնացման, քնի § այլ կենսառիթմերի կարգավորմանը: Մեծ է նաճ նրա դերը վարքագծի (սննդային, սեռական § այլ կենսառիթմերի, հարձակողական, պաշտպանական) կազմակերպման, օրգանիզմի կենսաբանական պահանջմունքների նպատակաուղղված իրականացման գործում:

Ենթատեսաթումբը որպես բարձրագույն ենթակեղ§ային վեգետատիվ կենտրոն: XIX-րդ դարի սկզբում Օ. Կարպլուսը § Ա. Կրեյդլը բացահայտեցին, որ ենթատեսաթումբը մասնակցում է վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորմանը: Կատվի § կապկի երրորդ փորոքի պատի գրգռումը առաջացրել է զարկերակային արյան ճնշման բարձրացում § բբի լայնացում: Ա.Հ. Կենոնը նկարագրել է ֆունկցիաների այնպիսի խանգարումներ, որոնք առաջացել են կենդանիների ծայրային

ուղեղը հեռացնելիս, վերջինս ստացել է *«կեղծ զայրույթ»* անվանումը: Նրանց մոտ բարձրանում են մազերը, կտրուկ փոխվում է սիրտ-անոթային համակարգը, շնչառությունը: Նույն ախտանշանները կարող են ի հայտ գալ, եթե գրգռվի կենդանիների ենթատեսաթմբային շրջանը:

Վ. Հեսը (1930-1954) ենթատեսաթմբի էլեկտրական գրգռման արդյունքում հայտնաբերել է սիմպաթիկ ազդեցություն առաջացնող *դիենամոգեն-էրգոտրոպ* (հետին, կողմնային § մասամբ միջին շրջանը) § *տրոֆոգեն* (առջ§ի § նախաօպտիկական շրջանը) շրջաններ: Վերջինիս գրգռման ժամանակ առաջանում է պարասիմպաթիկ արդյունք: Միջին խմբի կորիզների գրգռումը թուլացնում է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի ազդեցությունը: Սակայն ֆունկցիաների նման բաժանումը բացարձակ չէ: Ենթատեսաթմբի բոլոր գոյացություններն անկախ իրենց տեղադրվածությունից կարող են առաջացնել տարբեր աստիճանի սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ ազդեցություն: Ուստի ենթատեսաթմբի տարբեր գոյացությունների միջ§ գոյություն ունեն գործառական միմյանց լրացնող § փոխհատուցող հարաբերություններ: Հետին ենթատեսաթմբի գրգռումը նպաստում է արտաակնության (էկզոֆտալմ), բբի լայնացման, արյան ճնշման բարձրացման: Ենթատեսաթմբի առջ§ի շրջանում կատարվող ծակումը առաջ է բերում շաքարամիզություն § շատամիզություն: Ենթատեսաթմբի գրգռումն առաջացնում է նա§ ամբողջականացնող վեգետա-մարմնական ռեակցիաներ: Նշված փաստերը վկայում են, որ ենթատեսաթումբը չի հանդիսանում էրգոտրոպ § տրոֆոտրոպ շրջանների ստատիկական § տեղային միավորում: Նախընտրելի է ենթատեսաթումբը ներկայացնել որպես վեգետատիվ, մարմնական § ներզատական ֆունկցիաների ամբողջականացման կենտրոն, որը պատասխանատու է հոմեոստազի բարդ ռեակցիաների իրականացմանը:

Ջերմակարգավորիչ ֆունկցիա: Բազմաթիվ փորձարարական § կլինիկական տվյալներ ցույց են տվել, որ ենթատեսաթումբը հանդիսանում է նա§ ջերմակարգավորման ամբողջականացման կենտրոն: Ենթատեսաթմբի հետին կորիզների գրգռումը նպաստում է *գերջերմության* ի հաշիվ ջերմառաջացման մեխանիզմների գործունեության ակտիվացման: Տեղի է ունենում սրտի գործունեության հաճախացում, նյութափոխանակության ակտիվացում, մկանների դող: Իհարկե մկանների դողի առաջացմանը ենթատեսաթմբի հետին կորիզներից բացի մասնակցում են նա§ ենթակեղ§ային այլ գոյացություններ: Ենթատեսաթմբի առջ§ի կորիզների, մասնավորապես հարփորոքային կորիզի գրգռումը ուժեղացնում է ջերմարձակումը, առաջ է բերում մաշկի անոթների լայնացում, քրտնազատության ուժեղացում § մկանային դողի արգելակում: Առջ§ի ենթատեսաթմբի նեյրոնների քայքայումը ուղեկցվում է ջերմարձակման խանգարմամբ § օրգանիզմի ջերմաստիճանի բարձրացմամբ՝ գերջերմությամբ: Նշված կորիզների նեյրոններն օժտված են քիմիական բարձր զգայունությամբ: Տարբեր վարակային հիվանդությունների ժամանակ մարմնի ջերմաստիճանի բարձրացումը կապված է ենթատեսաթմբի կորիզների նեյրոնների բարձր զգայունությամբ, իսկ ջերմություն իջեցնող դեղանյութերը ճնշում են այդ նեյրոնների ակտիվությունը: Այս նեյրոնների էլեկտրական ակտիվության գրանցման ժամանակ հայտնաբերվել են *ջերմային նեյրոններ,* որոնց տեղային տաքացումն հրահրում է ազդակային ակտիվության հաճախության մե-ծացումը: Ենթատեսաթմբի առջ§ի նեյրոնների 40%-ը ջերմազգաց են, որոնց 80%-ը պատասխանում են ջերմության

ավելացմանը, իսկ 20%-ը՝ տեղային սառեցմանը: Նման բջիջներ հայտնաբերված են նաև միջնորմում և ցանցանման գոյացությունում: Ըստ երևույթին, ԿՆհ-ում գոյություն ունի տաքության և սառնության առանձին համակարգեր, որոնք համապատասխանում են մաշկային ջերմաընկալչական երկու տեսակներին: Որոշ դեպքերում գրգռումն առաջ է բերում ջերմակարգավորման խանգարում՝ կենդանիները դառնում են *փոփոխաջերմ* (պոյկիլոթերմ), և նրանց մոտ տենդային երևույթներ չեն զարգանում:

Սննդային և սեռական վարքագծի կարգավորումը: Հնդկացի գիտնական Բ. Անանդան և ամերիկացի ֆիզիոլոգ Դ. Բրոբեկը (1951) կենդանիների փորմիջային կորիզի քայքայման ժամանակ նկատեցին *շատակերություն (հիպերֆագիա)* և ճարպակալում, իսկ կողմնային ենթատեսաթմբի ոչ մեծ հատվածի քայքայումն առաջ է բերում *անկերություն (աֆագիա)* և վերջ ի վերջո կենդանին սատկում է: Ուստի ենթատեսաթմբի միջային շրջանը՝ փորմիջային կորիզները դիտվում են որպես *հագեցման*, իսկ կողմնային կորիզները՝ *քաղցի կենտրոն*: Նշված կենտրոնները օժտված են քիմիական բարձր զգայունությամբ արյան սննդանյութերի հանդեպ: Դրա համար էլ տարբերում են «քաղցած» և «կուշտ» արյուն: Հետին և կողմնային ենթատեսաթմբում հայտնաբերվել են նեյրոններ, որոնք զգայուն են ադրենալինի նկատմամբ: Ենթատեսաթմբի միևնույն կորիզում ադրենաընկալչական նեյրոնները կարող են գտնվել խոլինա- և սերոտոնինընկալչական նեյրոնների հետ միասին: Կողմնային ենթատեսաթումբ ադրենալինի կամ նորադրենալինի ներարկումն առաջ է բերում սնունդ ընդունելու ռեակցիա, իսկ ացետիլխոլինի կամ կարբոխոլինի ներարկումը՝ խմելու ռեակցիա: Ենթատեսաթմբի փորմիջային և կողմնային կորիզները մեծ զգայունություն են ցուցաբերում գլյուկոզի հանդեպ, քանի որ պարունակում են գլյուկոընկալիչներ: Անդերսոնի փորձերը ցույց են տվել, որ կենդանու վերտեսողական կորիզից թիկնակողմնային ուղղությամբ տեղադրված նեյրոնները գրգռելիս նկատվում է *շատախմություն (պոլիդիպսիա),* իսկ քայքայումը՝ *անծարավություն (ադիպսիա):*

Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ենթատեսաթմբի վերտեսողական կորիզում կան նաև հատուկ նեյրոններ, որոնք օժտված են օսմաընկալչական հատկություններով: Այս նեյրոնները կարող են դրդվել դեպի ուղեղ գնացող արյան օսմոսային ճնշման փոփոխության դեպքում: Բարձր օսմոսային ճնշումն ակտիվացնում է մի շարք վարքագծային ռեակցիաներ, որոնք ուղղված են ջուր գտնելու և ջրով նվազեցնելու օսմոսային ճնշումը: Միաժամանակ վերտեսողական կորիզը սինթեզում է հակամիզամուղ հորմոն (վազոպրեսին), որը աքսոնային փոխադրմամբ հասնում է նեյրոհիպոֆիզ և նպաստում երիկամային խողովակիկներում ջրի հետ ներծծմանը:

Ենթատեսաթմբում գտնվում են նաև նեյրոններ, որոնք կապված են սեռական վարքագծի հետ: Ամերիկյան գիտնականներ Զ. Օլդսը և Պ. Միլները (1954) ինքնագրգռման մեթոդով ապացուցել են, որ հետին ենթատեսաթմբում գտնվում են նեյրոններ, որոնց ամբողջությունը կարելի է անվանել *«հաճույքի կենտրոն»*: Եթե այս նեյրոններում ներդրվեն էլեկտրոդներ և կենդանուն հնարավորություն տրվի էլեկտրական հոսանքով իրեն ինքնագրգռել, ապա ժամում 5000 անգամ նա կարող է շղթան միացնել: Առջևի ենթատեսաթմբի գրգռման ժամանակ նրա մոտ առաջանում են վախի և զայրույթի պաշտպանական ռեակցիաներ: Կենդանիները մեկ անգամ ինքնագրգռվելուց հետո այլևս չեն

մոտենում այն հարմարանքին, որը միացնում է խթանող հոսանքը: Հետին ենթատեսաթմբի «հաճույքի կենտրոնի» դրդումը մասնակցում է սեռական վարքագծային ռեակցիաներին: Այս գոյացությունների մեջ սեռական հորմոնների ներարկումը կենդանու մոտ առաջացնում է սեռական վարքագծային ռեակցիաներ: Ենթատեսաթմբի վերխաչվածքային կորիզը §ս մասնակցում է սեռական վարքագծի կարգավորմանը: Այդ կորիզի ախտաբանական գործընթացները նպաստում են սեռական վաղ հասունացմանը, դաշտանային ցիկլի խանգարմանը: Վերխաչվածքային կորիզը հանդիսանում է նաև օրգանիզմի շատ ֆունկցիաների ցիրկադային ռիթմավարը: Վիրահատությունների ժամանակ Խ. Դելգադոյի հետազոտությունները ցույց են տվել, որ մարդկանց համապատասխան հատվածների գրգռումն առաջացնում է *հիվանդագին բարձր տրամադրություն* (էյֆորիա), ուրախություն, բավարարվածության զգացմունք, տարփական ապրումներ: Կլինիկայում կատարված դիտարկումները վկայում են, որ ենթատեսաթմբում զարգացող ախտաբանական գործընթացները կարող են ուղեկցվել վաղ սեռահասունությամբ, դաշտանային ցիկլի § սեռական ֆունկցիաների խանգարմամբ: Ենթատեսաթումբը մասնակցում է նաև § կենդանիների հարձակողական ռեակցիաների կարգավորմանը: Ենթատեսաթմբի առջևի կորիզների գրգռման ժամանակ կատուն ընդունում է սպառնացող դիրք, ատամներն է ցույց տալիս, մռթմռթում է, դուրս է հանում ճիրանները: Այս ռեակցիան ուղեկցվում է սրտի կծկումների հաճախության ավելացմամբ § մազաշարժական ռեֆլեքսով: Նման ռեակցիան կոչվում է *կեղծ կատաղություն:* Բոլորովին ուրիշ պատկեր է նկատվում ենթատեսաթմբի կողմնային նեյրոնների գրգռման ժամանակ. հարձակողական ռեակցիան դրսևորվում է առանց ավելորդ շարժումների § հարձակողական գործողության դրսևորման: Նշված փաստերը վկայում են, որ վարքագծի յուրաքանչյուր գործողություն դրսևորվում է հուզային որոշակի երանգներով:

Քնի § արթունության կարգավորումը: Փորձառական հետազոտությունները հաստատում են, որ ենթատեսաթումբը մասնակցում է նաև § քնի § արթունության կարգավորմանը: Հետին ենթատեսաթումբն առաջացնում է արթունություն, իսկ միջային մասի գրգռումը՝ քուն: Այս առումով ենթատեսաթմբային շրջանը § ցանցանման գոյացությունը պայմանավորում են այն մարմնական փոփոխությունները, որոնք ուղեկցում են քնի գործընթացին: Հետին ենթատեսաթմբի ախտահարումը կարող է առաջ բերել լետարգիական քուն:

Կենտրոնական գործընթացների այն ամբողջությունը, որոնք ստիպում են կենդանուն փնտրել բավարարվածություն առաջացնող միջոցներ կամ խուսափել անբարենպաստ իրավիճակներից, կոչվում է *դրդապատճառ* (մոտիվացիա), իսկ ենթատեսաթումբը համարվում է մոտիվացիոն կենտրոն: Ենթատեսաթմբում են տեղադրված նաև սպիտակուցային, ածխաջրատային § ճարպային փոխանակությունը, ինչպես նաև միզազատությունը կարգավորող կենտրոններ:

Ներզատական ֆունկցիաների կարգավորումը: Ենթատեսաթումբը կարգավորում է մակուղեղի ֆունկցիան, իսկ վերջինիս միջոցով մասնակցում է նաև մյուս ներզատական գեղձերի կարգավորմանը: Վերտեսողական կորիզում սինթեզվում է հակամիզամուղային հորմոնը (վազոպրեսին), որն աքսոններով տեղափոխվում է նեյրոհիպոֆիզ: Հարփորոքային կորիզը սինթեզում է օքսիտոցին, որը կարգավորում է արգանդի կծկողական գործունեությունը § կաթնագեղձերի կողմից կաթի արտազատումը:

Ադենոհիպոֆիզի հորմոնների արտազատումն իրականանում է ենթատեսաթմբի հիպոֆիզոտրոպ ութ հորմոններով, որոնք սինթեզվում են թմբային շրջանի միջային բարձրությունում: Այս նյարդաներզատուկները դրդում *(լիբերիններ)* § արգելակում *(ստատիններ)* են ադենոհիպոֆիզի ֆունկցիան: Լիբերիններից են *թիրեոլիբերինը, կորտիկոլիբերինը, սոմատոլիբերինը, լյուլիբերինը, պրոլակտոլիբերինը § մելանոլիբերինը,* իսկ ստատիններից՝ *սոմատոստատինը, պրոլակտոստատինը § մելանոստատինը:* Այս հորմոններն ադենոհիպոֆիզ են ներթափանցում անոթային ցանցով: Ենթատեսաթմբում սինթեզվում են նաև նյարդակարգավորիչ պեպտիդներ՝ *էնկեֆալիններ § էնդորֆիններ*, որոնք օժտված են մորֆինանման ազդեցությամբ § նպաստում են լարումային իրավիճակի նվազմանը:

Ենթատեսաթմբի հորմոնների սինթեզի կարգավորման կարևորագույն գործոն են ծառայում դրդող § արգելակող այն ուղիները, որոնք ուղեղի տարբեր բաժիններից հաղորդվում են նրա միջային բարձրություն: Առավել կարևոր նշանակություն ունեն դոֆամինէրգիական § նորադրենէրգիական ուղիները: Ադրենէրգիական ուղիներն արգելակում են կորտիկոտրոպինի § ակտիվացնում լյուլիբերինի, ֆոլիկուլոխթանող հորմոնի, թիրեոլիբերինի, սոմատոլիբերինի հյութազատումը: Պրոլակտինի հյութազատումն արգելակվում է դոֆամինէրգիական նեյրոններով, քանի որ դրանք ատիվացնում են պրոլակտոստատինի սինթեզը:

Արտաքին § ներքին բազմաթիվ գործոններ ազդում են ենթատեսաթմբի հորմոնների հյութազատման վրա § դրանց միջոցով կարգավորում կենդանիների վարքագիծն ու ներքին միջավայրը: Հատկապես լավ է ուսումնասիրված զգայական, հուզային § կլիմայական տարբեր գործոնների ազդեցությունը սեռական հորմոնների հյութազատման ու սեռական վարքագծի վրա:

Ենթատեսաթումբը իրականացնում է նաև հաղորդչական ֆունկցիա: Ինչպես արդեն նշվեց, ենթատեսաթումբը ունի առբերիչ կապեր հոտառական ուղեղի, հիմային հանգույցների, տեսաթմբի, ջրածիու գալարի, մեծ կիասգնդերի կեղևի, ակնակապճային, քունքային § գագաթային շրջանների հետ: Արտատար ուղիները ներկայացված են պտկածև մարմիններ-տեսաթմբային, ենթատեսաթումբ-տեսաթմբային, ենթատեսաթում-մակուղեղային, ենթատեսաթումբ-ջրածիու գալար ուղիներով: Բացի դրանից ենթատեսաթումբն ազդակներ է հաղորդում ուղեղաբնի վեգետատիվ կենտրոններին § ողնուղեղին, ցանցանման գոյացությանը: Վերջինիս միջոցով նա կարգավորում է վեգետատիվ ռեակցիաների իրականացումը, սննդային § հուզային վարքագիծը:

Այսպիսով, ենթատեսաթումբը վեգետատիվ նյարդային համակարգի ֆունկցիաների կարգավորման բարձրագույն ենթակեղևային կենտրոն է: Կենսական կարևոր նշանակություն ունեցող այնպիսի կարևոր հաստատուններ, ինչպիսիք են օսմոսային ճնշումը, իոնային բաղադրությունը, արյան հումորալ-հորմոնային ակտիվությունը, գլյուկոզի քանակությունը, գազերի բաղադրությունը, արյան ճնշումը, մարմնի ջերմաստիճանը, քունը § արթունությունը, հուզային դրդապատճառային ռեակցիաները, կարգավորվում են ենթատեսաթմբի մասնակցությամբ: Ուստի ենթատեսաթումբը վեգետատիվ, հուզային § շարժողական ռեակցիաների, հարմարողական վարքագծի, հոմեոստազի բարձրագույն ենթակեղևային կենտրոն է:

8.2.6. Լիմբիական համակարգ

Լիմբիական համակարգը ներկայացնում է ուղեղի մի քանի գոյացությունների գործառական համակարգ, որը մասնակացում է հույզա-դրդապատճառային վարքագծի՝ սննդային, սեռական, պաշտպանական ռեֆլեքսների, բնազդների իրականացմանը, ուսուցման § հիշողության գործընթացների, քնի § արթունության ձ§ավորմանը, ապահովում է ներքին միջավայրի հաստատունությանը § տեսակի պահպանումն իրականացնող տեսակամենահատուկ ռեակցիաները: Լիմբիական համակարգը մեծաքանակ տեղեկատվություն է ստանում ներքին օրգաններից, ուստի ստացել է նա§ «ընդերային ուղեղ» անվանումը:

Լիմբիական համակարգը ֆիլոգենեզի առումով որպես հնագույն գոյացությունների համալիր, կարգավորող ազդեցություն է թողնում մեծ կիսագնդերի կեղ§ի § ենթակեղ§ային գոյացությունների վրա ու համաձայնեցնում նրանց գործունեությունը:

«Լիմբիական համակարգ» (limbus-եզր) հասկացությունն առաջարկել է Պ.Դ. Մակ-Լինը (1952): Այն արտացոլում է նրա տեղադրությունը նոր կեղ§ի սահմանում օղի ձ§ով, որը նրան անջատում է ուղեղաբնից: Լիմբիական համակարգի մեջ ընդգրկված են ծայրային, միջանկյալ § միջին ուղեղի տարբեր գոյացություններ, որոնք իրականացնում են վարքագծի հույզային-դրդապատճառային բաղադրամասերը § օրգանիզմի ընդերային ֆունկցիաների ամբողջականացումը: Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում լիմբիական համակարգը ձ§ավորվել է օրգանիզմի վարքի բարդացման գործընթացում, գենետիկական ծրագրավորված կոպիտ ձ§երից վարքի ավելի պլաստիկ ձ§երին անցնելուն զուգընթաց, ուսուցման § հիշողության զարգացման հետ կապված:

8.2.6.1. Լիմբիական համակարգի կառուցվածքա-գործառական կազմակերպումը

Լիմբիական համակարգը ընդգրկում է երեք համալիրային գոյացություններ. հնագույն կեղ§ը (archicortex), հին կեղ§ը (paleocortex), միջային կեղ§ը (mesocortex): Առաջին համալիրը *հնագույն կեղ§ն* է, որը ընդգրկում է հոտառական կոճղեզը, հոտառական թմբիկը, շուրջնշահամալիրային, նախատանձանման կեղ§ը, միջնորմը: Երկրորդ համալիրը *հին կեղ§ն* է, որտեղ ընդգրկված են հիպոկամպը (ջրաձիու գալարը), ատամնավոր § գոտկագալարները: Երրորդ համալիրը *կղզյակային կեղ§ն* է § *հարջրաձիու գալարը*: Ներկայումս լիմբիական համակարգի մեջ են ընդգրկվում նա§ նոր կեղ§ի ճակատային բլթերը, նշահամալիրը, ենթատեսաթմբի պտկաձ§ մարմինները, միջին ուղեղի ցանցանման գոյացությունը, տեսաթմբի առջ§ի կորիզը: Լիմբիական համակարգի առանձնահատկություններից կարճո-րագույնն այն է, որ նրա գոյացությունների միջ§ կան երկկողմանի փոխադարձ կապեր § բարդ ուղիներ, որոնք առաջացնում են բազմաթիվ փակ օղակներ:

Լիմբիական համակարգն առբերիչ ուղիներ է ստանում գլխուղեղի տարբեր շրջաններից, ուղեղաբնի ցանցանման գոյացությունից ենթատեսաթմբի միջոցով, որը հանդիսանում է դրդման գլխավոր աղբյուրը: Կարճոր առբերիչ խթանիչ ուղի է նա§ հոտառական ընկալիչներից հաղորդվող ազդակները, որոնք հոտառական

նյարդով հաղորդվում են հոտառական կոճղեզ § թմբիկ, բրոկի հարհոտառական շրջան, նախատանձանման կեղ§ § նշահամալիր:

Արտատար ուղիներն իրականանում են ենթատեսաթմբի պտկածջ մարմինների միջոցով:Վարընթաց ուղիները ուղղվում են ուղեղաբնի § ողնուղեղի վեգետատիվ ու մարմանական կենտրոններ: Մյուս արտատար ուղին լիմբիական համակարգից ուղղվում է նոր կեղ§ի կապակցական գոտիներ: Վերջինիս միջոցով լիմբիական համակարգը ընդգրկվում է բարձրագույն հոգեկան ֆունկցիաների կարգավորման գործընթացում:

Լիմբիական համակարգի գոյացությունների միջ§ եղած օղակածջ նեյրոնային կապերը հնարավորություն են տալիս դրդման երկարատջ շրջապտույտին, որը կարճոր է սինապսային հաղորդելիության հեշտացման § հիշողության ձ§ավորման մեխանիզմում: Փակ օղակում ընդգրկված գոյացությունների համար դրդման շրջապտույտն ապահովում է միասնական գործառական վիճակ § այն հաղորդում մյուս գոյացություններին: Այսպիսի փակ օղակ է Դ. Վ. Պեյպեցի (1937) լիմբիական շրջանը, որը սկսվում է հիպոկամպից § թաղով գնում դեպի պտկածջ մարմիններ, ապա պտկածջ մարմիններ-տեսաթմբային խուրձը ազդակները հաղորդում է տեսաթմբի առջ§ի կորիզներին: Վերջիններս կապված են գոտկագալարի հետ § ապա հարջրաձիու գալարով միանում հիպոկամպին: Այս օղակը կարճոր նշանակություն ունի հույզերի, ուսուցման § հիշողության ձ§ավորման մեխանիզմում:

Լիմբիական համակարգի մյուս օղակը սկսվում է նշածջ համալիրից § ծայրային շերտով հաղորդվում պտկածջ մարմիններին, ապա միջին ուղեղի լիմբիական շրջանին ու այնտեղից հետ վերադառնում նշահամալիր: Այս օղակը կարճոր նշանակություն ունի հարձակողապաշտպանական, սննդային § սեռական ռեակցիաներում: Նշված գործառական տարբեր նշանակություն ունեցող օղակները լիմբիական համակարգը միացնում են ԿՆՀ-ի տարբեր գոյացություններին § իրականացնում տարբեր ֆունկցիաներ:

8.2.6.2. Լիմբիական համակարգի ֆունկցիաները

Լիմբիական համակարգի բազմաթիվ կապերը, նրա գոյացությունների մենահատուկ օղակային փոխազդեցությունները բարենպաստ պայմաններ են ստեղծում դրդման անդրադարձմանը կարճ § երկար օղակներով: Դա մի կողմից հնարավորություն է տալիս ապահովել լիմբիական համակարգի առանձին կառույցների գործառական փոխներգործությունը § պայմաններ է ստեղծում հիշելու համար: ԿՆՀ-ի հետ ունեցած հարուստ կապերի հետ§անքով դժվար է առանձնացնել ուղեղի որ§է ֆունկցիա, որում լիմբիական համակարգը չմասնակցի: Ներկայումս հաստատված է, որ լիմբիական համակարգը հույզային-դրդապատճառային գործունեության ժամանակ կարգավորում է վեգետատիվ, մարմնական համակարգերի ռեակցիաները, ուշադրության, ընկալման, հույզային նշանակություն ունեցող տեղեկատվության վերարտադրման գործընթացները: Լիմբիական համակարգը մասնակցում է օրգանիզմի հարմարողական վարքագծի, վարքի ժառանգական ձ§երի դինամիկայի, հոմեոստազի, բազմացման գործընթացների իրականացմանը: Նա ապահովում է հույզային իրավիճակի

ստեղծումը, բարձրագույն նյարդային գործունեության ձևավորումն ու իրականացումը: Լիմբիական համակարգը ճակատային և քունքային բլթերի միջոցով միացած է նոր կեղևին: Վերջիններս տեսողական, լսողական և մարմնազգայական կեղևից տեղեկատվություն են հաղորդում նշահամալիրին և հիպոկամպին: Ընդունված է, որ կեղևի ճակատային բլթերը հանդիսանում են լիմբիական համակարգի գործունեության հիմնական կեղևային կարգավորիչը: Լիմբիական համակարգի հնագույն և հին կեղևի գոյացությունները կապված են նաև հոտառական վերլուծիչի հետ, որն իր հերթին հանդիսանում է մեծ կիսագնդերի կեղևի գործունեության բոլոր ձևերի ոչ մենահատուկ ակտիվացնող:

Լիմբիական համակարգը ստանալով առբերիչ ազդակներ օրգանիզմի արտաքին և ներքին միջավայրից, այդ տեղեկատվությունը համեմատում և մշակում է ու ապա արտատար ելքերով իրականացնում վարքագծային այնպիսի ռեակցիաներ, որոնք ապահովում են օրգանիզմի հարմարումն արտաքին միջավայրի պայմաններին և օրգանիզմի ներքին միջավայրը պահպանում են որոշակի մակարդակում: Նշահամալիրի ախտահարման կամ փորձարարական եղանակով նրա վրա ազդելիս խանգարվում է սննդային, սեռական և սոցիալական վարքագիծը:

Ընդերային ֆունկցիաների կարգավորումը: Լիմբիական համակարգին հաճախ անվանում են «ընդերային ուղեղ»: Այս ֆունկցիան նա իրականացնում է ենթատեսաթմբի միջոցով, որը հանդիսանում է լիմբիական համակարգի միջանկյալ ուղեղային օղակը: Ենթատեսաթմբի միջոցով լիմբիական համակարգը հաղորդակցվում է բազմաթիվ ներքին օրգանների հետ: Ուստի լիմբիական համակարգի, մասնավորապես, նշահամալիրի գրգռումը կարող է թողնել դրդող կամ արգելակող ազդեցություն ընդերային ֆունկցիաների վրա: Առավել բազմագործառական են նշահամալիրը և հիպոկամպը:

Նշահամալիրը (corpus amygdoloideum) լիմբիական համակարգի ենթակեղևային գոյացություն է, որը տեղադրված է ուղեղի քունքային բլթի խորքում: Նշահամալիրի նեյրոնները բազմազան են ըստ ձևի, ֆունկցիայի և նեյրոքիմիական գործընթացների: Նշահամալիրը իրականացնում է վարքագծային պաշտպանական, վեգետատիվ, շարժողական, հույզային ռեակցիաներ: Նրա նեյրոններն օժտված են ֆոնային ինքնածին ակտիվությամբ, բազմաբնույթ և բազմազգայական են, կարող են դրդվել տարբեր զգայական գրգռիչներով: Նշահամալիրը կազմված է 2 մասից՝ կեղև-միջային և հիմա-կողմնային մասերից: Վերջինս ֆիլոգենետիկորեն ավելի երիտասարդ է: Կեղև-միջային մասը կազմված է կեղևային, միջային և կենտրոնական, իսկ հիմակողմնային շրջանը՝ կողմնային և հիմային կորիզներից:

Նշահամալիրը իր կորիզներով պատասխանում է տեսողական, լսողական, հոտառական, մաշկային, ներքին ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներին: Նշված կորիզների գրգռումը թողնում է պարասիմպաթիկ ազդեցություն սիրտ-անոթային և շնչառական համակարգերի վրա. իջեցնում է արյան ճնշումը, սրտի կծկումների հաճախությունը, խանգարվում է դրդման հաղորդումը սրտի հաղորդող համակարգով, առաջանում են առիթմություն, էքստրասիստոլա: Սրտի կծկումների հաճախության նվազումը բնութագրվում է երկար գաղտնի շրջանով և ունի երկարատև հետազդեցություն: Նշահամալիրի գրգռումը ճնշում է նաև շնչառությունը, առաջանում են հոտոտելու, լիզելու, ծամելու, թքազատության

ռեակցիաներ, փոխվում են բարակ աղիքի գալարակծկումները, իսկ ստամոքսի § աղիների կծկումների ակտիվ ֆոնի վրա՝ արգելակվում: Նշահամալիրը ազդում է նաև արգանդի, միզապարկի կծկումների վրա:

Հիպոկամպը *(ջրածիու գալար - hippacampus*) տեղավորված է ուղեղի քունքային բլթերի խորքում § լիմբիական համակարգի հիմնական գոյացություններից է: Նրա ակտիվությունը բնութագրվում է արագ β-ռիթմով(14-30 Հց/վրկ) § դանդաղ թետա (4-7 Հց/վրկ) ռիթմով: Վերջինիս առակայությունը բնութագրում է հիպոկամպի մասնակցությունը կողմնորոշային, ուշադրության լարման, ուսուցման ռեակցիաներին: Թետա-ռիթմը հատկապես գրանցվում է հույզային բարձր լարվածության՝ վախի, ագրեսիայի, քաղցի, ծարավի պայմաններում: Հիպոկամպի նեյրոնները, ինչպես § նշահամալիրինը, բազմաբնույթ են, պատասխանում են լուսային, ձայնային § այլ գրգիռներին: Հիպոկամպն առաջացնում է միմյանց հետ կապված § ստերեոտիպորեն կրկնվող միկրոցանցեր, որոնցում ուսուցման գործընթացում շրջանառում է տեղեկատվությունը: Հետևապես այն ուղղակիորեն մասնակցում է հիշողության ձևավորմանը:

Մարդկանց հիպոկամպի վնասումը խանգարում է հիշողությունը, նոր տեղեկատվության մշակումը, տարածական ազդանշանների զանազանումը, առաջացնում անհիշություն: Հաճախ չեն հիշվում այն երևույթները, որոնք նախորդել են ախտահարմանը:

Հույզերի ձևավորումը: Հույզերի առաջացմամբ լիմբիական համակարգը հեշտացնում է օրգանիզմի հարմարումը միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Հույզերի ձևավորման գործում առավել մեծ դեր ունի ենթատեսաթումբը: Հույզերի կառուցվածքում տարբերում են սեփական հուզային ապրումներ § նրանց ծայրամասային դրսևորումները (վեգետատիվ § մարմնական): Վեգետատիվ դրսևորումները հիմնականում իրականացնում է ենթատեսաթումբը: Հույզերի ձևավորմանը մասնակցում է նաև գոտկագալարը § նշահամալիրը: Մարդկանց նշահամալիրի էլեկտրական գրգռումն առաջացնում է բարկություն, վախ, ատելություն, զայրույթ: Կապիկների նշահամալիրի երկկողմանի հեռացումը նվազեցնում է կենդանու հարձակողական վարքը, մեծացնում վախկոտությունն ու անվստահությունն իր հանդեպ: Նման կենդանիների մոտ խանգարվում է տեղեկատվության գնահատումը (տեսողական § լսողական): Ուստի կենդանին կորցնում է արտաքին միջավայրի հետ իր բնականոն փոխազդեցությունը, անգամ նույն տեսակին պատկանող այլ անհատների հետ: Նշահամալիրը հսկող ազդեցություն է թողնում սեռական վարքագծի վրա: Նշահամալիրի հեռացումից հետո կապիկների մոտ զարգանում է *գերսեռազգայունություն, հույզային առեակտիվություն*: Վախի § զայրույթի բացակայության հետևանքով նրանք առանց վախի կարող են իրենց բերանը վերցնել օձերին: Կարող է դրսևորվել նաև հոգեկան կուրություն: Կենդանիները չեն կարողանում ճիշտ գնահատել տեսողական § լսողական տեղեկատվությունը: Նման կենդանիները դառնում են շուտ ենթարկվող: Մասնավորապես վայրի կենդանիները հեշտությամբ ընտելանում են: Ենթադրվում է, որ նման խանգարումները պայմանավորված են կեղևի քունքային շրջանների § ենթատեսաթմբի հետ նշահամալիրի ունեցած երկկողմանի կապերի խզմամբ: Հիպոկամպի վնասումը նվազեցնում է

հուզականությունը, նախաձեռնությունը, բարձրանում են հուզական ռեակցիաներ առաջացնող շեմքերը:

Վարքագծային ռեակցիաներին ուղեկցող հուզական վիճակը բնութագրվում է ոչ միայն վեգետատիվ, այլ§ ներզատական տեղաշարժերով: Այս առումով գիտական հետաքրքրություն են ներկայացնում այն հետազոտությունները, որոնք բացահայտում են լիմբիական համակարգի ազդեցությունը ներզատական գեղձերի վրա: Բացահայտված է, որ կապիկների նշահամալիրի երկարատ§ գրգռումը (60 րոպե) նպաստում է արյան պլազմայում կորտիկոստերոիդների քանակության բարձրացմանը: Մինչդեռ հիպոկամպի ցածրահաճախ (12-36 ազդ/վրկ) գրգռումը հույզային ռեակցիաների ժամանակ նվազեցնում է կորտիկոստերոիդների քանակը: Ակնհայտ է, որ նշված գոյացությունները վարընթաց ուղիով ազդում են ենթատեսաթմբի վրա § վերջինիս միջոցով փոխում մակուղեղի կողմից սինթեզվող կորտիկոտրոպինի քանակը: Հետ§ապես, լիմբիական համակարգը փոփոխելով օրգանիզմի հորմոնային ֆոնը, կարող է մասնակցել ստիպողական գործողությունների կատարմանը: Հույզային ռեակցիաների իրականացմանը մասնակցում է նա§ գոտկագալարը: Այն ունենալով հարուստ կապեր նոր կեղ§ի § ուղեղաբնի կառույցների հետ, ամբողջականացնում է ուղեղի տարբեր համակարգերին § մասնակցում հույզերի կարգավորմանը:

Ճակատային կեղ§ը կապված լինելով նշահամալիրի հետ, §ս մասնակցում է հույզերի ծ§ավորմանը: Կեղ§ային այս հատվածի ախտահարումը մարդու մոտ առաջացնում է հույզերի խանգարում, բթանում են հույզերը: Հատկապես խանգարվում են մարդկանց սոցիալական § կենսաբանական հարաբերությունների հետ կապված հույզերը:

Լիմբիական համակարգի մասնակցությունը հիշողության § ուսուցման ծ§ավորմանը: Այս ֆունկցիան հիմնականում իրականացնում է Պեյպեցի օղակը: Նշահամալիրը նպաստում է արագ § ամուր ժամանակավոր կապերի առաջացմանը:

Հիպոկամպը § նրա հետ կապված ճակատային կեղ§ի հետին շրջանները իրականացնում են հիշողությունը § ուսուցումը, կարճատ§ հիշողության անցումը երկարատ§ի: Մարդկանց հիպոկամպի վնասումը կտրուկ կերպով խանգարում է իրադարձությունների վերհիշումը, նոր տեղեկատվության յուրացումը, երկարատ§ հիշողության ծ§ավորումը: Կապիկների § առնետների հիպոկամպի երկկողմանի հեռացման դեպքում խանգարվում է վարքագծային հաջորդական գործողություններ կատարելու ընդունակությունը: Հետ§ապես հիպոկամպն ակտիվ մասնակցություն ունի հիշողության պահպանման գործընթացներում: էլեկտրաֆիզիոլոգիական § էլեկտրամանրադիտակային հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ճագարի հիպոկամպի երկարատ§ էլեկտրական խթանումը նպաստում է սինապսային հաղորդման հեշտացմանը, որը պայմանավորված է նախասինապսային վերջույթներում միջնորդանյութի արտազատման ուժեղացմամբ § հիպոկամպի նեյրոնների դենդրիտների վրա փշիկների շատացմամբ: Այս փաստերը վկայում են, որ հիպոկամպի նեյրոնային ցանցերի պլաստիկությունը նախադրյալ է հանդիսանում նրա մասնակցությանը հիշողության նեյրոնային մեխանիզմներում: Իհարկե, դա պայմանավորված է նա§ հիպոկամպի նոր կեղ§ի ունեցած կապերով: Հիպոկամպում հատկապես թետա-ռիթմի ուժեղացում նկատվում է պայմանական ռեֆլեքսի մշակման սկզբնական փուլերում

§ զուգակցվում է ուշադրության կենտրոնացմամբ կողմնորոշային ռեակցիաների ձ§ավորման ժամանակ: Կենդանիների հիպոկամպի հեռացումը խանգարում է ներքին արգելակման գործընթացները § նվազեցնում իրենց նշանակությունը կորցրած պայմանական ռեֆլեքսների մարումը: Հետին ենթատեսաթմբի, ցանցանման գոյացության գրգռումը, զգայական գրգիռները հիպոկամպի էլեկտրագրում առաջացնում են թետա-ռիթմ (4-7 Հց): Թետա-ռիթմի ռիթմավար համարում են նա§ միջնորմի միջային կորիզը: Հիպոկամպը մասնակցում է նա§ կողմնորոշային ռեֆլեքսներում, ուշադրության, հույզային լարվածության զարգացմանը: Հետ§ապես թետա-ռիթմը դիտվում է որպես լարվածության ռիթմ (Պ.Կ. Անոխին): Սակայն գիտնականների մեծ մասը թետա-ռիթմը կապում է ուղեղում տեղեկատվության մշակման § հիշողության ձ§ավորման հետ:

Լիմբիական § մոնոամինէրգիական համակարգերի փոխազդեցությունը: Մարդու § կենդանիների վարքագծի կարգավորման գործընթացում մեծ նշանակություն ունեն լիմբիական § մոնոամինէրգիական համակարգերի միջ§ եղած կապերը, մասնավորապես, դոֆամինէրգիական, նորադրենէրգիական § սերոտոնինէրգիական համակարգերը: Դրանք սկսվում են ուղեղաբնում § նյարդավորում են ուղեղի տարբեր բաժինները, այդ թվում լիմբիական համակարգի որոշ գոյացություններ:

Նորադրենէրգիական նեյրոնները ս§ նյութից հաղորդվում են նշահամալիրին, հիպոկամպին, գոտկագալարին: Այս նեյրոնները բացի ս§ նյութից § հիմային կորիզներից նյարդավորում են նա§ միջնորմը, հոտառական թմբիկը, ճակատային բլթերը, գոտկագալարը: *Սերոտոնինէրգիական նեյրոնները* սկսվում են երկարավուն ուղեղից § միջային ժապավենի կազմում նյարդավորում են միջանկյալ § առջ§ի ուղեղի բոլոր գոյացությունները:

Կենդանիների գլխուղեղում ներդրված էլեկտրոդներով կամ մարդկանց նյարդավիրաբուժական վիրահատությունների ժամանակ լիմբիական համակարգի մոնոամինէրգիական նեյրոններով նյարդավորվող շրջանների խթանումը նպաստում է հաճելի զգայությունների առաջացմանը: Այս շրջանները ստացել են *«հաճույքի կենտրոններ»* անվանումը: Նրանց կողքին տեղադրված են նեյրոնների կուտակումներ, որոնց գրգռումն առաջացնում է խուսափման ռեակցիա, ուստի նրանց անվանել են *«տհաճության կենտրոններ»:* Բացահայտված է, որ հոգեկան շատ խանգարումներ պայմանավորված են մոնոամինէրգիական համակարգերով:

8.2.7. Հիմային կորիզներ

Հիմային կորիզները (nuclei basalis) պատկանում են առջ§ի ուղեղի գոյացություններին, տեղադրված են մեծ կիսագնդերի սպիտակ նյութում: Արտաբրգային համակարգում հիմային կորիզները զբաղեցնում են կենտրոնական տեղը § պատկանում են շարժողական կորիզների հնագույն խմբերին: Նրանց մասնակցությամբ իրականանում են շարժողական բարդ ռեակցիաների բոլոր տարրերի համագործակցությունը § սահունությունը, ինչպիսին են քայլելը, վազքը, սողալը § այլն: Հիմային հանգույցները կազմված են երեք զույգ գոյացություններից. դժգույն գնդից (pallidum), ֆիլոգենետիկորեն ավելի ուշ գոյացած զոլավոր մարմնից (striatum) § առավել երիտասարդ մասից՝ պատնեշից (claustrum): *Դժգույն գունդը*

կազմված է արտաքին § ներքին հատվածներից, զոլավոր մարմինը ընդգրկում է *պոչավոր կորիզը* (n.caudatus) § *կճեպը* (putamen), իսկ *պատնեշը* (claustrum) տեղադրված է կճեպի § կեղ§ի կղզյակային շրջանի միջ§:

էվոլյուցիոն տեսանկյունով կճեպն ավելի շուտ է ձ§ավորվել, քան պոչավոր կորիզը: Նրա սաղմերը կան արդեն ձկների մոտ: Պոչավոր կորիզը § կճեպը հիմնականում պարունակում են մանր բազմաբ§եռ բջիջներ (15-20մկմ) կարճ դենդրիտներով § ոչ մեծ քանակով խոշոր եռանկյուն բջիջներ (մինչ§ 50 մկմ), իսկ դժգույն մարմինը կազմված է զարգացած դենդրիտներով խոշոր եռանկյուն բջիջներից: Բազմաթիվ միելինապատ հաստ նյարդաթելերի առկայությունն այս գոյացությանը տալիս է բաց գույն, որն էլ պայմանավորում է նրա անունը: Գործառական տեսանկյունով հիմային կորիզների մեջ են ներառվում նա§ տեսաթմբի ստորտեսաթմբային կորիզը § միջին ուղեղի ս§ նյութը:

8.2.7.1. Հիմային կորիզների գործառական կապերը

Հիմային կորիզների առբերիչ § արտատար կապերը միմյանց հետ, երկկողմանի կապերը մեծ կիսագնդերի կեղ§ի շարժողական շրջանների, ինչպես նա§ միջանկյալ, միջին § երկարավուն ուղեղի հետ, ապահովում են վարքագծային ռեակցիաների բարձրագույն ամբողջացումն ու իսկողությունը:

Առբերիչ ազդակահոսքը զոլավոր մարմնին հիմնականում հաղորդվում է երեք աղբյուրներից՝ կեղ§ի բոլոր գոտիներից տեսաթմբի միջոցով, տեսաթմբի ներթիթեղային ոչ մենահատուկ կորիզներից § ս§ նյութից: Զոլավոր մարմնից ազդակները հաղորդվում են դժգույն գնդին: Վերջինից սկսվում է կար§որ առբերիչ ուղի, որը գնում է դեպի տեսաթմբի մենահատուկ կորիզներ, իսկ այնտեղից էլ դրդող ուղին շարունակվում է կեղ§ի շարժողական գոտի: Դժգույն գնդից § զոլավոր մարմնից որոշ արտատար թելեր էլ հասնում են ցանցանման գոյացություն, կարմիր կորիզ § ապա ողնուղեղ, իսկ ստորին ձիթապտղի կորիզով՝ ուղեղիկ: Միաժամանակ զոլավոր մարմնից արգելակող ուղիները գնում են ս§ մարմին § ընդհատումից հետո՝ տեսաթումբ:

Հաշվի առնելով հիմային կորիզների կապերը, կարելի է նշել, որ այս կառույցը միջանկյալ օղակ է, որը կեղ§ի կապակցական § զգայական շրջանները կապում է շարժողական կեղ§ի հետ: Հիմային կորիզների կապերում առանձնանում են մի քանի զուգահեռ գործող գործառական օղակներ, որոնք հիմային կորիզները միացնում են մեծ կիսագնդերի կեղ§ի հետ (Ալեքսանդեր, 1986):

1. Կմախքաշարժողական օղակ, որը կեղ§ի նախաշարժողական, առաջնային շարժողական § մարմնազգայական շրջանները կապում է կճեպի հետ: Վերջինից ազդակահոսքը հաղորդվում է դժգույն գունդ, ս§ մարմին § ապա տեսաթմբի թիկնակողմնային կորիզով հասնում կեղ§ի նախաշարժողական գոտի: Այս օղակը կարգավորում է շարժումների տատանասահմանը, ուժը, ուղղությունը: Ս§ մարմնի հետ ունեցած կապը կարգավորում է դեմքի մկանների կծկումը:
2. Ակնաշարժ օղակ, որը հայացքի ուղղությունը հսկող կեղ§ային շրջանները (ճակատային 8-րդ դաշտ, գագաթային 7-րդ դաշտ) միացնում է պոչավոր կորիզի հետ: Այստեղից ազդակահոսքը հաղորդվում է դժգույն գունդ § ապա ս§ մարմին, որտեղից էլ այն ուրվագծվում է տեսաթմբի կապակցական (միջաթիկնային) § մենահատուկ (առաջնաթիկնային) կորիզներ ու հետ վերադառնում ակնաշարժ

ճակատային կեղ§ի 8-րդ դաշտը: Այս ուղին մասնակցում է աչքի թռիչքաձ§ շարժումներին:

3. Բարդ օղակ, որով ազդակահոսքը կեղ§ի կապակցական գոտիներից հաղորդվում է պոչավոր կորիզ, դժգույն մարմին, սճ§ նյութ § տեսաթմբի միջաթիկնային ու փորային առաջային կորիզներով հետ վերադառնում ճակատային կապակցական կեղ§: Այս օղակը մասնակցում է ուղեղի բարձրագույն հոգեկան ֆունկցիաների կարգավորմանը՝ դրդապատճառների, կանխագուշակումների, ստեղծագործական գործունեության հսկմանը:

8.2.7.2. Հիմային կորիզների ֆունկցիաները

Արտաբրգային համակարգի գոյացությունների մեջ զոլավոր մարմինը դիտվում է որպես շարժումների կազմակերպման բարձրագույն ենթակեղ§ային կարգավորող-համաձայնեցնող կենտրոն: Զոլավոր մարմինը § դժգույն գունդը միջին § երկարավուն ուղեղի միջոցով ազդում են ողնուղեղի նեյրոնների վրա, համաձայնեցնում մկանների փուլային շարժողական ակտիվությունն ու լարվածությունը: Նրանց մասնակցությամբ իրականանում են դանդաղ շարժումները՝ դանդաղ քայլերը, արգելքներ անցնելը:

Նեոստրիատումը՝ պոչավոր կորիզը § կճեպն արգելակում են պայմանական § ոչ պայմանական ռեֆլեքսների շարժողական բաղադրիչները, իսկ պոչավոր կորիզի նեյրոնները մասնակցում են նաճ նախագործարկային գործընթացների կազմակերպմանը, որոնք ընդգրկում են կեցվածքի վերափոխումը կամային շարժում կատարելուց առաջ: Հիմային կորիզներում իրականանում է համարյա բոլոր զգայական գոյացություններից, մեծ կիսագնդերի շրջաններից, տեսաթմբից, սճ§ մարմնից, ցանցանման գոյացությունից § լիմբիական համակարգից հաղորդվող առբերիչ ազդակահոսքի փոխազդեցություն:

Զոլավոր մարմինը հիմնականում ազդում է դժգույն գնդի, սճ§ նյութի, տեսաթմբի § շարժողական կեղ§ի վրա: Դժգույն գնդի վրա ազդեցությունը իրականանում է արգելակող բարակ թելերով, որոնց միջնորդանյութը ԳԱԿԹ-ն: Վերջինիս որոշ նեյրոններ տալիս են խառը պատասխաններ (ԴՀՍՊ § ԱՀՍՊ), իսկ որոշ նեյրոններ էլ միայն ԴՀՍՊ: Սա նշանակում է, որ զոլավոր մարմինը դժգույն մարմնի վրա թողնում է դրդող § արգելակող ազդեցություն՝ վերջինիս գերակշռմամբ:

Սճ§ մարմնի § զոլավոր մարմնի միջճ կան եկկողմանի կապեր: Զոլավոր մարմնի նեյրոնները սճ§ նյութի վրա թողնում են արգելակող ազդեցություն ԳԱԿԹ-ի միջոցով: Իր հերթին սճ§ նյութի նեյրոնները փոփոխում են կեղճ-զոլավոր մարմին կապերի ազդեցությունը դոֆամինի միջոցով: Բացահայտված է, որ դոֆամինը սինթեզվում է սճ§ նյութի բջիջներում § ապա 0.8 մմ/ժամ արագությամբ փոխադրվում պոչավոր կորիզի նեյրոնների սինապսներին: Պոչավոր կորիզի 1գ նեյրոններում կուտակվում է 10մկգ դոֆամին, որը 6 անգամ ավելի շատ է, քան առջճի ուղեղի այլ բաժիններում ու 19 անգամ ավելի, քան ուղեղիկում: Դոֆամինի շնորհիվ դրսճորվում է պոչավոր կորիզի § դժգույն գնդի ապաարգելակող մեխանիզմը: Ուստի պոչավոր կորիզում դոֆամինի պակասի հետճանքով դժգույն մարմինն ապաարգելակվում է § ակտիվանում է ողնուղեղ-ուղեղաբնային

համակարգը, որն էլ նպաստում է շարժողական խանգարումներին՝ մկանների կարկամվածության ձ§ով: Բացահայտված է, որ դոֆամինը զոլավոր մարմնում արգելակող միջնորդանյութի դեր է կատարում: Դոֆամինի միակողմանի ներարկումը փերձարարական կենդանիների մոտ առաջացնում է կեցվածքի *անզուգաչափություն (ասիմետրիա):*

Հիմային կորիզների բնականոն գործունեության համար կար§որ նշանակություն ունի նա§ ացետիլխոլինը, որը մեծ քանակությամբ է պարունակվում: Խոլինէրգիական նյութերի ներարկումը առնետների զոլավոր մարմին առաջացնում է մկանների դող, իսկ խոլինէսթերազի ակտիվությունը ճնշող ֆիզոստիգմինի ներարկումը կարող է բարդացնել վիճակը կարկամվածությամբ: Ուստի α-դոֆայի բուժիչ արդյունքը կարող է ուժեղանալ խոլինէրգիական նյութերի օգտագործմամբ: Կատարված հետազոտությունները վկայում են, որ հիմային կորիզների մասնակցությունը շարժումների կարգավորմանը պայմանավորված է դոֆամին- § խոլինէրգիական մեխանիզմներով: Պարկինսոնիզմի ժամանակ խիստ նվազում է դոֆամինի քանակը զոլավոր մարմնի կորիզներում՝ պոչավոր կորիզում § կճեպում: Միաժամանակ սճ նյութն արգելակող ազդեցություն է թողնում տեսաթմբի նեյրոնների վրա (միջնորդանյութը ԳԱԿԹ-ն), իսկ դրդող ազդակներ է ստանում ստորտեսաթմբային կորիզից:

Զոլավոր մարմնի ազդեցությունը շարժողական կեղ§ի վրա: Ներդրված էլկտրոդներով զոլավոր մարմնի որոշ շրջանների ուղղակի գրգռումն առաջ է բերում պարզ շարժողական ռեֆլեքսներ՝ գլխի § իրանի շարժում գրգռման կողմին հակառակ, ընթացիկ վարքագծային գործունեության (շարժողական, կողմնորոշային, սննդի հայթայթման) ուշացում, կենդանին կարծես թե որոշակի դիրքում անշարժանում է: ԷՈւԳ-ում առաջանում են բարձր տատանասահմանով ռիթմեր: Զոլավոր մարմնի այլ կետերի գրգռումն առաջ է բերում ցավի զգայունության ճնշում: Մարդկանց նյարդավիրահատությունների ժամանակ պոչավոր կորիզի գրգռումն արգելակում է հիվանդի հետ խոսքային կապը, հիվանդը չի խոսում, իսկ գրգիռը վերանալուց հետո չի հիշում, թե իրեն ինչ են ասել: Գլխուղեղի վնասվածքների ժամանակ, երբ գրգռվում է պոչավոր կորիզը, հիվանդների մոտ նկատվում է *հետընթաց անհիշություն (ամնեզիա):* Կապիկների պոչավոր կորիզի գրգռումն արգելակում է պայմանական ռեֆլեքսի իրագործումը, անգամ եթե հնչել է պայմանական գրգռիչը: Փորձարարական հետազոտությունները վկայում են, որ պոչավոր կորիզի գրգռման արդյունքը գլխավորապես կեղ§ի, ենթակեղ§ային գոյացությունների ակտիվության, պայմանական § ոչ պայմանառեֆլեքսային գործունեության արգելակումն է:

Զոլավոր մարմնի ախտահարումը, մասնավորապես պոչավոր կորիզի, առաջացնում է կլինիկական բնորոշ պատկեր, որում գլխավորը *գերշարժումներն են (հիպերկինեզ):* Հիվանդը կարծես չի կարողանում տիրապետել իր մկանունքին: Պոչավոր կորիզի վնասման դեպքում նկատվում են բարձրագույն նյարդային գործունեության էական խանգարումներ, դժվարանում է կողմնորոշումը տարածության մեջ, խանգարվում է հիշողությունը, դանդաղում է օրգանիզմի աճը:

Կլինիկական տվյալների համաձայն պոչավոր կորիզի ախտահարումների ժամանակ սկզբում դիտվում է աճապարողություն, ավելորդ շարժունակություն, հիվանդը չի կարողանում երկար ժամանակ մնալ մի տեղում: Այնուհետ§ գումարվում են նա§ բռնի շարժումներ, որոնք առավել ցայտուն արտահայտված

են դիմախաղի մկաններում (շրթունքների ոչ կամային ձգում, գլխի թեքում, դեմքի ծամածռում)։ Նկատվում է նաև վերջույթների և իրանի մկանների ոչ կամային շարժումներ՝ ձեռքի մատների տարածական շարժումներ, գլխի ետ թեքում, իրանի թեքում, լայնաթափ շարժումներ։ Լեզվի մկանների, փափուկ քիմքի և շրթունքների ավելորդ ակտիվության պատճառով խանգարվում է նաև խոսքը։ Հիվանդները խոսելիս արտաբերում են անհասկանալի հնչյուններ։ Հատկապես շարժումների սահունությունը խանգարվում է քայլելիս։ Նրանք ստիպված են լինում ոտքերը լայն դնել հավասարակշռությունը պահպանելու համար։ Միայն մեծ ջանքերի գնով նրանց հաջողվում է կատարել որևէ շարժում, այն էլ անկանոն։ Քնած ժամանակ գերշարժունությունն անհետանում է։ Կմախքային մկանների գործունեության նման խանգարումները հայտնի են եղել դեռ միջնադարում և կոչվել են սուրբ Վիտտի պար, իսկ ժամանակակից բժշկության մեջ դրանց տարբեր դրսևորումները հայտնի են որպես *խորեա* և *ատետոզ*։

Խորեան արագ ցնցումային շարժումներն են, որոնք ընդգրկում են տարբեր խմբի մկաններ։ Դա կարող է լինել մատների կծկում, ձեռքի պարզում, ուսի բարձրացում։ Հաճախ նման շարժումները դիտվում են որպես անմիտ գործողություններ։ Դրանք կարող են ի հայտ գալ ոչ միայն հանգիստ ժամանակ, այլև կարող են ուղեկցել կամային գործողություններին։ Խորեան որպես կանոն կապված է զոլավոր մարմնի ախտահարման հետ։

Աթետոզը ևս ներկայացնում է զոլավոր մարմնի ախտահարում։ Այն դրսևորվում է դանդաղ, «օրորվող» շարժումների ձևով, հատկապես ընդգրկում է ծայրանդամները՝ ձեռքերի ծայրային հատվածները։ Հաճախ նկատվում են մատների ուժեղ կծկումներ և պարզում։ Դաստակը այս դեպքում կարող է մի փոքր թեքված լինել մի կողմ։ Վերջույթների շարժումների հետ միաժամանակ կարող է դրսևորվել դիմածռություն։

Ախտաբանաանատոմիական տվյալները ցույց են տվել, որ շատ հաճախ այս հիվանդությունների ժամանակ ախտաբանական օջախը տեղակայված է պոչավոր կորիզի շրջանում։ Ուստի ենթադրվում է, որ պոչավոր կորիզը կարգավորում է, իսկ որոշ չափով արգելակում է օժանդակ շարժողական ռեակցիաները, իսկ նրա ախտահարումը կամ ֆունկցիայի ճնշումը բերում է շարժումների հսկողության կորստին և խանգարվում է օրգանիզմի բնականոն շարժողական ակտիվությունը։

Փորձարարական հետազոտությունների ժամանակ կաթնասունների զոլավոր մարմնի վնասումը ևս առաջացնում է գերակտիվության համախտանիշ, որի ընթացքում աննպատակ շարժումների թիվը տարածության մեջ ավելանում է 5-7 անգամ։ Եթե հեռացվի կենդանու կեղևը, իսկ պահպանվեն պոչավոր կորիզները, ապա այդպիսի կենդանին կարող է իրագործել վարքագծի որոշ ձևեր՝ տեղաշարժ տարածության մեջ, սննդի փնտրում, նախկինում մշակված պարզ պայմանական ռեֆլեքսների դրսևորում։ Եթե լրացուցիչ քայքայվեն նաև պոչավոր կորիզները, ապա կդադարեն վարքագծի նշված ռեֆլեքսները։ Բացահայտված է, որ պոչավոր կորիզի երկկողմանի վնասման դեպքում պայմանական ռեֆլեքսները երկար ժամանակով անհետանում են, նոր ռեֆլեքսների մշակումը դժվարանում է, ընդհանուր վարքագիծը տարբերվում է կանգային երևույթներով, անշարժունակությամբ, անտարբերությամբ։ Հավանաբար երկկողմանի վնասումը հյուծում է զուգաչափ փոխհատուցողական մեխանիզմները։

Կճեպը մասնակցում է սննդային վարքագծի իրականացմանը (սննդի փնտրում, սննդի բռնում): Նրա վնասման դեպքում առաջանում են մաշկի, ներքին օրգանների սնուցողական մի շարք խանգարումներ, իսկ գրգռումն առաջացնում է շնչառության § թքազատության փոփոխություն:

Բազմաթիվ կլինիկական հետազոտություններ վկայում են, որ հիմային կորիզների ախտահարման ժամանակ զարգանում են 3 տեսակի լուրջ խանգարումներ՝ մկանային լարվածության փոփոխություն, որոշակի շարժումների § ոչ կամային շարժումների կորուստ: Մկանային լարվածության փոփոխությունը հիմնականում դրսևորվում է նրա ուժեղացմամբ: Երբեմն կարկամվածությունը կարող է ներգրավել մկանների բոլոր խմբերը, որոնք կարող են այնքան լարված լինել, որ անհնար լինի կամային շարժումների իրագործումը: Իսկ որոշ հիվանդությունների ժամանակ նկատվում է մկանային լարվածության նվազում *(հիպոտոնիա):*

Հիմային կորիզների հիվանդությունների ժամանակ ոչ կամային շարժումները ներառում են տարբեր տեսակի շարժողական խանգարումներ, որոնցից են մկանային դողի մի քանի տեսակներ: Ավելի շատ նկատվում է վերջույթների ծայրամասերի դող, երբեմն կարող է նկատվել նաև գլխի, իրանի, դեմքի: Այն դողը, որն առաջանում է հանգիստ ժամանակ, կոչվում է ստատիկական § ճնշվում է կամային գործողությունների ժամանակ: Առավել ծանր տեսակի դող առաջանում է հույզային դրդման ժամանակ: Դողը հաճախ նկատվում է սև նյութի ախտահարման դեպքում:

Պարկինսոնի հիվանդության ժամանակ դրսևորվող ախտանշանների համալիրը (դողացող կաթված) ի հայտ է գալիս հիմային կորիզների (մասնավորապես զոլավոր մարմնի) § սև նյութի նեյրոնների կազմավերիչ փոփոխությունների ժամանակ: Այն հանդես է գալիս անշարժունակության, դողոցի § կարկամվածության կամ գերլարվածության համակցմամբ: Սև կորիզի ախտահարման ժամանակ դիտվում է շարժումների պակաս՝ *անշարժունակություն (ակինեզիա)*: Առավել խորը անշարժունակության դեպքում դիտվում է շարժումների սահմանափակում, անշարժ կեցվածք, մոմանման դեմք, անթարթ աչքերի վարքագծով: Քայլելիս բացակայում են ձեռքերի համաձայնեցված շարժումները: Հիվանդը նստում § վեր է կենում, չկատարելով իրանի § վերջույթների մի շարք բնական փոխհամաձայնեցված շարժումներ: Այս հիվանդության ժամանակ կազմափոխվում են սև նյութի դոֆամինէրգիական նեյրոնները, որի հետևանքով զոլավոր մարմնում խիստ ընկնում է դոֆամինի քանակը § ապաարգելակվում են խոլինէրգիական նեյրոնները: Ուստի այս հիվանդության բուժման համար օգտագործվում է դոֆամինին նախորդող α-դոֆա միացությունը, քանի որ դոֆամինը չի անցնում արյունաուղեղային պատնեշով:

Դժգույն գունդը կապված լինելով տեսաթմբի, կճեպի, պոչավոր կորիզի, միջին ուղեղի, ենթատեսաթմբի § մարմնազգայական համակարգի հետ, մասնակցում է վարքագծի պարզ § բարդ ձևերի՝ կողմնորոշային ռեակցիաների, վերջույթների շարժումների, սննդային վարքագծի (ծամում, կլլում) իրականացմանը:

Դժգույն գունդը ստանալով զոլավոր մարմնից արգելակող § մասամբ դրդող ազդեցություն, փոփոխող ազդեցություն է թողնում շարժողական կեղևի, ուղեղիկի, ցանցանման գոյացության § կարմիր կորիզի վրա: Դժգույն գնդի

խթանման ժամանակ կենդանիների մոտ գերակշռում են դեմքի, պարանոցի § վերջույթների մկանների տարրական շարժողական ռեակցիաները: Այս դեպքում բացահայտված է դժգույն գնդի ազդեցությունը ենթատեսաթմբի մի շարք շրջանների (քաղցի կենտրոն § հետին ենթատեսաթումբ): Նկատվում է նաև § սննդային վարքագծի ակտիվացում: Դժգույն գնդի քայքայումն ուղեկցվում է շարժողական ակտիվության նվազմամբ՝ զարգանում է անշարժունակություն, քնկոտություն, հույզային բթություն, դժվարանում են նոր պայմանական ռեֆլեքսների մշակումները: Մարդկանց դժգույն գնդի վնասումն առաջացնում է դիմամկանման դեմք, հաճախ գլխի, վերջույթների, դեմքի մկանային առանձին խմբերի ջղային ցնցումներ, մասնավորապես շարժումներ կատարելիս: Հանգիստ, քնած ժամանակ դրանք անհետանում են: Թերֆունկցիայի ժամանակ մարդը դժվարանում է շարժումներ սկսել, անհետանում են օժանդակ § ռեակտիվ շարժումները վեր կենալիս, խանգարվում են ձեռքերի համաձայնեցված շարժումները քայլելիս, դրսևորվում է առաջաանկման ախտանշան: Հաճախ նման հիվանդը կարծես քարանում է որոշակի դիրքում, մոռանալով, որ ինքը շարժումը չի վերջացրել: Նա կարող է ձեռքը բարձրացնել § թողնել այդպես, քանի դեռ չի գիտակցել, որ ձեռքը չի գտնվում անհրաժեշտ դիրքում (պլաստիկական լարվածություն): Պլաստիկական լարվածությունը համընկնում է դիմախաղի մկանների գործունեության աղքատացմանը, քայլելիս կամ վազելիս օժանդակ շարժումներն անհետանում են: Նման խանգարումները շատ մոտ են պարկինսոնիզմին:

Պատնեշը պարունակում է բազմաճ§ նեյրոններ: Նա ունի երկկողմանի կապեր մեծ կիսագնդերի կեղևի ծոծրակային, քունքային շրջանների, հոտառական կոճղեզի, տեսաթմբի § հիմային մյուս կորիզների հետ: Պատնեշի էլեկտրական գրգռումն առաջացնում է սննդային, կողմնորոշային, հույզային ռեակցիաներ, իրանի, գլխի մկանների կծկում, ծամելու § կլլման շարժումներ: Պատնեշի գրգռումն արգելակում է լույսի նկատմամբ պայմանական ռեֆլեքսը, իսկ ուտելիս՝ սնունդ ընդունելու ռեֆլեքսը: Երկկողմանի քայքայումն առաջացնում է թույլ արտահայտված դիրքային ռեֆլեքսների, վեգետատիվ ռեակցիաների § պայմանական ռեֆլեքսների խանգարումներ:

Հայտնի է, որ մարդու ձախ կիսագնդի պատնեշի հաստությունը ավելի մեծ է, քան աջինը, ուստի ձախ կիսագնդի պատնեշի վնասման դեպքում խանգարվում է խոսքը: *Կճեպը* իրականացնում է մենահատուկ ֆունկցիա: Այն հսկում է սննդային վարքագիծը: Նրա ախտորոշման ժամանակ դիտվում է մաշկի սնուցողական խանգարումներ, իսկ դրդումն առաջ է բերում թքազատություն § շնչառության փոփոխություն:

Նկարագրված կլինիկական § փորձարարական տվյալների հիման վրա մշակվել է պատկերացում հիմային կորիզների ֆունկցիաների մասին: Դժգույն կորիզը դիտվում է որպես կառույց, որը ստեղծում է «շարժողական ֆոն», իրականացնում է օժանդակ մանր շարժումներ, որոնք անհրաժեշտ են հիմնական շարժողական գործողության կատարման համար: Այս շարժումները իրականացվում են տեսաթմբի § միջին ուղեղի սև նյութի հետ ունեցած կապերի շնորհիվ, առանց մեծ կիսագնդերի կեղևի մասնակցության: Դժգույն գնդին հսկում է պոչավոր կորիզը, որն արգելակում, սահմանափակում է դժգույն գնդի ակտիվությունը: Ուստի երբ քայքայվում է դժգույն գունդը, ապա անհետանում է

ամբողջ օժանդակ գործունեությունը: Իսկ եթե խանգարվում է պոչավոր կորիզի ֆունկցիան, ապա դժգույն գունդն ամբողջությամբ դուրս է գալիս հսկողությունից § մկանների օժանդակ շարժումներն ակտիվանում են: Սակայն օժանդակ շարժողական գործունեության կարգավորումը իրականանում է ոչ միայն հիմային հանգույցների մասնակցությամբ: Կարևորվում է նաև միջին ուղեղային գոյացությունների դերը, որոնց վրա դժգույն գունդը թողնում է հեշտացնող ազդեցություն: Հիմային հանգույցների վնասման ժամանակ հեշտացնող ազդեցությունը վերանում է § առաջանում են համապատասխան շարժողական խանգարումներ:

Հիմային կորիզները մասնակցում են նաև քնի § արթունության ցիկլի, պայմանական ռեֆլեքսների առաջացմանն ու կարգավորմանը, արտաքին տեղեկատվության բարդ ձևերի վերլուծությանը, մի շարք վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորմանը, կարճատև հիշողության ձևավորմանը: Ընդ որում նշված ֆունկցիաներից յուրաքանչյուրը կարող է խթանվել կամ արգելակվել հիմային առանձին կորիզների մասնակցությամբ:

Այսպիսով, հիմային կորիզները ստանալով առբերիչ ազդակահոսք կեղևի կապակցական շրջաններից, մասնակցում են նպատակաուղղված շարժումների ծրագրերի ստեղծմանը, հաշվի առնելով գերակշռող դրդապատճառը: Այնուհետև մշակված տեղեկատվությունը հաղորդում են տեսաթումբ, ուր ամբողջականացվում է ուղեղիկից ստացված տեղեկատվությամբ § հաղորդվում շարժողական կեղև: Վերջինս պատասխանատու է նպատակաուղղված շարժման ծրագրի իրականացմանը ուղեղաբնային § ողնուղեղային համապատասխան կենտրոնների մասնակցությամբ:

8.2.8. Մեծ կիսագնդերի կեղև

8.2.8.1. Կեղևի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Ծայրային ուղեղը կազմված է երկու կիսագնդերից § հիմային կորիզներից: Այն հանդիսանում է ԿՆՀ-ի նորագույն կառույց, որը բուռն զարգացման է հասել բարձրակարգ ողնաշարավոր կենդանիների՝ մասնավորապես կաթնասունների մոտ: Ստորակարգ ողնաշարավորների ծայրային ուղեղը ունի միայն զգայական (հոտառական) ֆունկցիա, որը պահպանվել է նաև բարձրակարգ ողնաշարավորների մոտ: Սակայն կաթնասունների ծայրային ուղեղում հոտառական ֆունկցիա իրագործող հատվածները շատ փոքր ծավալ են կազմում նոր ձևավորված շրջանների համեմատությամբ:

Մեծ կիսագնդերը կազմված են սպիտակ նյութից, որը պատված է գորշ նյութով՝ կեղևով: Վերջինիս հաստությունը կիսագնդերի տարբեր շրջաններում տատանվում է 1,3-4,5մմ: Բարձրակարգ կենդանիների կեղևը ուղեղի ֆիլոգենետիկ երիտասարդ § բարդ կառույց է, որն իրականացնում է զգայական տեղեկատվության մշակումը, շարժողական ծրագրերի ձևավորումը § վարքագծային բարդ ձևերի ամբողջականացումը: Բարձրակարգ ողնաշարավորների նոր կեղևի բուռն զարգացումը գանգի սահմանափակ ծավալում ուղեկցվում է բազմաթիվ ծալքերի առաջացմամբ, որոնք զգալիորեն մեծացնում են ընդհանուր մակերեսը, որը մարդկանց

մոտ կազմում է 2200սմ^3: Այն կազմում է ամբողջ կեղ§ի 72%-ը § գլխուղեղի զանգվածի 40%-ը: Նշված մակերեսում կենտրոնացած են 10^9-10^{10} նեյրոններ § ավելի շատ ուղեկից բջիջներ: Վերջիններս իրականացնում են իոնակարգավորող § սնուցողական ֆունկցիա: Մարդկանց նոր կեղ§ն իրականացնում է օրգանիզմի ֆունկցիաների բարձրագույն կարգավորումը, հոգեֆիզիոլոգիական գործընթացները, ապահովում վարքի տարբեր ձ§երը:

Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում մեծ կիսագնդերի կեղ§ի արտաքին տեսքը ենթարկվել է զգալի փոփոխությունների: Բոլորաբերանների § ձկների կեղ§ը ներկայացնում է առաջնային հոտառական կենտրոն § կոչվում է *հնագույն կեղ§ (archiocortex)*: Սողունների մոտ ձ§ավորվում են կեղ§ի այլ կառույցներ, որոնք կապված են հոտառական կեղ§ի հետ § ստացել են *հին կեղ§ (paleocortex)* անվանումը: Կաթնասունների մոտ ձ§ավորվում են կեղ§ի ավելի մեծ հատվածներ, որոնք իրենց կառուցվածքով § ֆունկցիայով խիստ տարբերվում են հնագույն § հին կեղ§ից ու ստացել են *նոր կեղ§ (neocortex)* անվանումը: Կաթնասունների հնագույն կեղ§ին են պատկանում *հոտառական կոճղեգները,* որոնք անմիջապես ազդակներ են ստանում հոտառական ընկալիչներից, ապա *հոտառական ուղիները,* որոնք տեղավորված են ճակատային բլթերի ստորին մակեր§ույթին, *հոտառական թմբիկները*, որոնցում տեղավորված են երկրորդային հոտառական կենտրոնները: Նրանցից սկսվում են ուղիներ, որոնք գնում են դեպի հին կեղ§:

Հին կեղ§ը ընդգրկում է *գոտկագալարը, հիպոկամպը § նշահամալիրը:* Վերջինս գտնվում է քունքային բլթում՝ կեղ§ի տակ: Մնացած բոլոր շրջանները պատկանում են նոր կեղ§ին: Ցածրակարգ կաթնասունների նոր կեղ§ը ունի հարթ մակերես, իսկ բարձրակարգերի կեղ§ի զանգվածի մեծացմանը զուգընթաց առաջանում են գալարներ, ծալքեր, ակոսներ, որոնք կեղ§ը բաժանում են բլթերի: Հիմնական ակոսներից են *միլվիյան ակոսը*, որն առավել զարգացման է հասել կապիկների մոտ: Այն քունքային բիլթը բաժանում է գագաթայինից § ճակատայինից: Ավելի ուշ ձ§ավորվում է լայնակի ակոսը, որը գիշատիչների մոտ կոչվում է *խաչածձ,* § առաջացնում է *սիգմայածձ գալարը,* իսկ կապիկների մոտ վեր է ածվում խորը կենտրոնական՝ *ռոլանդյան ակոսի*, որը ճակատային բիլթը բաժանում է գագաթայինից: Գագաթա-ծոծրակային ակոսը գագաթային բլիթը բաժանում է ծոծրակայինից: Կան նաև ավելի մանր ակոսներ, որոնք բլթերը բաժանում են առանձին գալարների: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ի բջջային կազմը բազմազան է: Ընդհանուր առմամբ կեղ§ային նեյրոնները բաժանվում են 2 հիմնական խմբի:

Առաջին խումբը կազմում են երկար աքսոններով նեյրոնները, որոնք կեղ§ից անցնում են սպիտակ նյութ § ապա տարածվում ուղեղաբնի տարբեր բաժիններ կամ էլ կեղ§ի տարբեր հատվածներ: Նրանք բրգային բջիջներն են, որոնց մարմինը ունի բրգի ձ§: Սրանց վերին մասից սկսվում է երկար դենդրիտ, որն անցնելով մի քանի շերտով T-աձ§ ճյուղավորվում է ծայրային բարակ ճյուղերի: Բրգային նեյրոնները ունեն նաև ավելի կարճ հիմային դենդրիտներ § իրենց չափերով բազմազան են: Ծայրային § հիմային ավելի կարճ դենդրիտները պատված են խիտ մանր (մինչ§ 3 մկմ) ելուստներով՝ *փշիկներով*, որոնցից յուրաքանչյուրը հանդիսանում է սինապսային շրջան: Փշիկները խիստ զգայուն են տարբեր գործոնների՝ թթվածնաքաղցի, շնչահեղձության, թունավոր նյութերի հանդեպ: Վերջիններիս ազդեցությամբ նրանք ապաճում են § խանգարվում են գործառական

կապերը: Ամենամեծ բրգային բջիջները կոչվում են *հսկա-բրգային* կամ *Բեցի բջիջներ:* Իրար նման բիջիջները խմբավորվելով կազմում են շերտեր:

Երկրորդ խմբի նեյրոնները ունեն ճյուղավորված կարճ դենդրիտներ, կարճ աքսոն, որը ծայրում ճյուղավորվում է բազմաթիվ ծայրաճյուղերի: Դրանցից են *աստղածՁ* բջիջները, որոնք ունեն կարճ աքսոններ § իրականացնում են ներկեղՁային կապերը: Մյուսները *իլիկածՁ նեյրոններն են*, որոնք ունեն երկար աքսոններ, տարածվում են գորշ նյութում հորիզոնական § ուղղահայաց ուղղությամբ ու ապահովում միջշերտային կապերը:

Կաթնասունների կեղՁը ունի բարդ բջջակերտվածք § ներկայացված է վեց շերտով, որոնք դասավորված են մակերեսից դեպի խորքը:

I. Մոլեկուլային շերտը ունի շատ քիչ հորիզոնական § հատիկավոր բջիջներ, որոնք գտնվում են բրգային բջիջների վերընթաց ճյուղավորվող դենդրիտների արանքում: Վերջիններս կազմում են մակերեսին զուգահեռ դասավորված հյուսակներ: Այս դենդրիտների վրա սինապսներ են առաջացնում տեսաթմբի կապակցական § ոչ մենահատուկ կորիզներից եկող առբերիչ թելերը, որոնք կարգավորում են կեղՁի դրդելիությունը:

II. Արտաքին հատիկավոր շերտը հիմնականում կազմում են աստղածՁ բջիջները § մասամբ բրգային փոքր բջիջները: Նրանց նյարդաթելերը դասավորված են կեղՁի մակերեսին զուգահեռ՝ առաջացնելով կեղՁ-կեղՁային կապեր: Նշված բջիջներն ապահովում են դրդման շրջանառումը կեղՁում § կարճատՁ հիշողության պահպանումը:

III. *Արտաքին բրգային շերտը* կազմված է միջին չափսի նեյրոններից, որոնց աքսոնները II-րդ շերտի հետ միասին առաջացնում են կեղՁ-կեղՁային կապակցող կապեր:

IV. *Ներքին հատիկավոր շերտը* բջջային կառուցվածքով § նյարդաթելերի դասավորությամբ նման է արտաքին հատիկավոր շերտին: Այն պարունակում է աստղածՁ բիջներ, որոնց հետ սինապսներ են առաջացնում տեսաթմբի մենահատուկ ուղիներից եկող նյարդաթելերը:

V. *Ներքին բրգային շերտը* կազմված է միջին § խոշոր բրգային բջիջներից: Դրանցից Բեցի հսկա բրգային բջիջները տեղադրված են շարժողական կեղՁում, որոնց աքսոններն առաջացնում են կեղՁ-ողնուղեղային § կեղՁ-կոճղեզային շարժողական ուղիները: Բեցի նեյրոնների ծայրային դենտրիտները հասնում են մինչՁ § կեղՁի մակերիսային շերտեր, իսկ երկար աքսոնները առաջացնում են բրգային ուղիև, որը հասնում է մինչՁ § ողնուղեղ: Այս շերտի բջիջները կարգավորում են նպատակաուղղված շարժողական գործողությունները § կեցվածքը:

VI. *ԲազմածՁ բջջային շերտը* հիմնականում կազմված է իլիկանման բջիջներից, որոնց աքսոններն առաջացնում են կեղՁ-տեսաթմբային ուղիև:

Տարբեր կենդանիների մեծ կիսագնդերի կեղՁի շերտային կառուցվածքը նեյրոնների թվով § չափսերով, նյարդաթելային ուղղվածությամբ, դենտրիտների ճյուղավորմամբ ունի որոշ առանձնահատկություններ: Այդ տարբերությունները արտահայտված են մեծ կիսագնդերի կեղՁի բջջակերտվածքային կառուցվածքի քարտեզներում: Դրանցից ամենահայտնի քարտեզը Կ. Բրոդմանի (1910) բջջակերտվածքային քարտեզն է, որում տարբեր գոյացությունները նշվում են թվերով: Մարդու մեծ կիսագնդերի կեղՁը ըստ Կ. Բրոդմանի բաժանվում է 11 շրջանների 53 դաշտերով:

I. *Հետկենտրոնական շրջանը* ընդգրկում է հետկենտրոնական գալարը (1, 2, 3, 43) դաշտեր:

II. *Նախակենտրոնական շրջանը* գտնվում է նախակենտրոնական գալարում (4 § 6 դաշտեր):

III. *Ճակատային շրջանը* զբաղեցնում է վերին, միջին § ստորին ճակատային գալարները (8, 9, 10, 11, 12, 44, 47 դաշտեր):

IV. *Կղզյակային շրջանը* գտնվում է սիլվիան ակոսի հիմքում (13, 14, 15, 16 դաշտեր):

V. *Գագաթային շրջանը* ընդգրկում է 5, 7, 39, 40 դաշտերը:

VI. *Ծոծրակային շրջանը* ընդգրկում է 17, 18, 19 դաշտերը:

VII. *Քունքային շրջանը* գտնվում է սիլվիյան ակոսի փորային կողմում § ընդգրկում է 20, 21, 22, 36, 37, 41, 42, 52 դաշտերը:

VIII. *Գոտկային շրջանը* տեղավորված է միջկիսագնդային մասում (23, 24, 25, 31, 32, 33 դաշտեր):

IX. *Հիպոկամպայինը* ընդգրկում է 27, 28, 34, 35, 48 դաշտերը:

X. *Հոտառական* շրջանը ընդգրկում է 51-րդ դաշտը:

Կեղ§ի որոշ շերտեր տարբեր դաշտերում կարող են բաժանվել ենթաշերտերի: Օրինակ, 17-րդ դաշտի IV շերտը բաժանվում է IVա, IVբ, IVգ ենթաշերտերի: Չորրորդ դաշտում V շերտը §ս զբաղեցնում է երեք ենթաշերտ: Այն կենդանիները, որոնց մոտ պահպանվում է կեղ§ի վեց շերտանի կառուցվածքը, նրանց կեղ§ային դաշտերը կոչվում են *հոմոտիպական,* իսկ եթե շերտերի թիվը կրճատվում կամ ավելանում է՝ *հետերոտիպական*: Ս. § Ֆ. Ֆոգտերները (1919-1920) հաշվի առնելով կեղ§ի նյարդաթելերի կերտվածքը, հոմոտիպական դաշտերն անվանել են *իզոկորտեքս*, իսկ հետերոտիպականը՝ *ալլոկորտեքս:*

Բարձրակարգ կաթնասունների կեղ§ում առաջնային մարմնազգակական, մարմնաշարժողական, տեսողական, լսողական § այլ դաշտեր ունեն իրենց մոտ տեղադրված երկրորդային § երրորդային դաշտեր, որոնք տվյալ վերլուծիչի ֆունկցիան կապակցում են այլ վերլուծիչների հետ: Բոլոր վերլուծիչներին բնորոշ է ծայրամասային ընկալչական դաշտերի մարմնատեղակայական ներկայացուցչությունը կեղ§ում:

Կեղ§ային դաշտերի կարճորագույն առանձնահատկություններից է նրանց գործունեության էկրանային սկզբունքը: Դա նշանակում է, որ ընկալիչն իր ազդանշանը ուրվագծում է ոչ թե մեկ նեյրոնում, այլ նեյրոնների դաշտում, որն առաջանում է նրանց կողմնաճյուղերով: Դա ապահովում է ազդանշանի լիարժեք վերլուծությունը § հաղորդումը այլ գոյացություններին: Օրինակ, տեսողական կեղ§ հաղորդվող նյարդաթելը իր կողմնաճյուղերով ակտիվացնում է 0.1 մմ մակերեսով շրջան, ուր պարունակվում են ավելի քան 5000 նեյրոններ:

Ըստ ուղեղի թելակերտվածքի կեղ§ում տարբերում են *ուրվագծային* § *կապակցական* նյարդաթելեր, իսկ երկու կիսագնդերը միացնող նյարդաթելերը կոչվում են *կպուկային*:

Մեծ կիսագնդերի նոր կեղ§ը: Հյուսվածքաբանական § էլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտությունները ցույց են տվել, որ կեղ§ում գոյություն ունեն նեյրոնների գործառական միավորումներ, որոնք կոչվում են *նեյրոնային սյուներ,* որոնց գլանի տրամագիծը կազմում է 0,5-1մմ § դասավորված են կեղ§ի մակեր§ույթին ուղղահայաց: Նման սյուներ հայտնաբերվել են մարմնազգայական, շարժողական

կեղ§ում: Յուրաքանչյուր սյուն կարող է ունենալ մի շարք համույթներ, որոնք իրականացնում են այս կամ այն ֆունկցիան ըստ հավանական-վիճակագրական սկզբունքի § կապված են հարֆան սյուների հետ փոխհակադարձ փոխհարաբերություններով: Մեկ սյան դրդումն առաջացնում է հարֆան սյուների արգելակում: Բրգային բջիջների դրդող միջնորդանյութը գլուտամատն է կամ ասպարտատը, իսկ արգելակող միջնորդանյութը՝ ԳԱԿԹ-ն: Որոշ նեյրոններ արտազատում են մոնոամիններ՝ նորադրենալին, դոֆամին, իսկ մյուսները՝ ացետիլխոլին:

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը ունի հետ§յալ ծ§աբաևագործառույթային առանձնահատկությունները.

- նեյրոնների բազմաշերտություն;
- զգայական համակարգերի մարմնատեղակայական տեղեկատվություն;
- ենթակեղ§ային բոլոր կենտրոնների ներկայացուցչություն կեղ§ում;
- ուրվագծային զգայական § շարժողական կենտրոններում երկրորդային § երրորդային դաշտերի առկայություն կապակցական ֆունցիաներով;
- մասնագիտացված կապակցական շրջանների առկայություն;
- ֆունկցիաների շարժական տեղադրվածություն, որն արտահայտվում է վնասված գոյացությունների ֆունկցիաների փոխհատուցմամբ;
- ծայրամասային հարֆան զգայական դաշտերի վերածածկում;
- գրգռման հետքերի երկարատ§ պահպանում;
- դրդման § արգելակման գործընթացների փոխհակադարձ գործառույթային փոխկապակցվածություն;
- դրդման § արգելակման ճառագայթում;
- մենահատուկ էլեկտրական ակտիվություն:

Ֆունկցիաների կեղ§այնացումը իրականանում է էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում: Երկկենցաղների տեղաշարժը իրականանում է ուղեղաբնով, ուստի մեծ կիսագնդերի հեռացումը էապես չի խանգարում նրանց թռիչքը, քայլը, վազքը: Կատուների ուղեղաբնի հատումը միջին § միջանկյալ ուղեղի միջ§ էապես չի ազդում համուղղման ռեֆլեքսների վրա, բայց խանգարվում է տեղաշարժը, որը հետագայում մասնակիորեն վերականգնվում է: Կապիկների § մարդկանց կեղ§ի հեռացումն առաջացնում է տեղաշարժման § ուղղման ռեֆլեքսների կորուստ: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը հանդիսանում է նա§ օրգանիզմի վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորիչը (ֆունկցիաների «կեղ§այնացում»): Կեղ§ում ներկայացված են բոլոր ոչ պայմանական ռեֆլեքսների § ներքին օրգանների կենտրոնները: Կեղ§ի բացակայությամբ հնարավոր չէ մշակել պայմանական ռեֆլեքսներ ներքին օրգանների մասնակցությամբ: Ընդերային ընկալիչների գրգռման ժամանակ հրահրված կենսահոսանքների, էլեկտրախթանման § կեղ§ի որոշակի շրջանների քայքայման միջոցով բացահայտվել է կեղ§ի ազդեցությունը ներքին տարբեր օրգանների գործունեության վրա: Օրինակ, գոտկագալարի քայքայման դեպքում փոխվում են շնչառության, ստամոքս-աղիքային ուղու, սիրտ-անոթային համակարգի ֆունկցիաները: Կեղ§ը արգելակում է նա§ հույզերը:

Ֆունկցիաների տեղադրվածությունը կեղ§ում հիմնված է բազմագործառական սկզբունքի վրա, որի աստիճանը կեղ§ային տարբեր գոյացությունների համար միատեսակ չէ: Կապակցական դաշտերում այն ավելի մեծ է, քան առաջնային զգայական դաշտերում: Բազմագործառության հիմքում ընկած է հաղորդվող

տեղեկատվության բազմաուղիությունը, առբերիչ դրդումների վերաածածկումը, հատկապես տեսաթմբային § կեղ§ային մակարդակներում: Ֆունկցիաների տեղադրվածության մանրամասն ոսումնասիրությունը հնարավորություն տվեց գիտնականներին XX դարի կեսերին կեղ§ը բաժանել գործառական տարբեր գոտիների (կեղ§ի քարտեզավորում): Գործառական քարտեզները, օրինակ՝ Կլեյստայի (1959), օգտագործվում են նյարդաբանական կլինիկաներում: Համընդհանուր է կեղ§ի բաժանումը *զգայական, կապակցական § շարժողական* շրջանների: Նման բաժանումը հնմարավոր է դարձել կենդանիների կեղ§ի տարբեր շրջանների հեռացմամբ, կեղ§ի § ծայրամասային գոյացությունների էլեկտրական գրգռմամբ ու էլեկտրական ակտիվության գրանցմամբ, ինչպես նաև ուղեղում ախտաբանական օջախ ունեցող հիվանդների ուսումնասիրությամբ:

8.2.8.2.Կեղ§ի զգայական շրջանները

Վերլուծիչների կեղ§ային կենտրոններն ունեն իրենց տեղակայումը, ուր ուրվագծվում են հաղորդող համակարգերի որոշակի առբերիչները, որոնք վերաածածկվում են: Կեղ§ի յուրաքանչյուր զգայական գոտում գոյություն ունեն բազմազգայական նեյրոններ, որոնք պատասխանում են ոչ միայն «իրենց» համապատասխան ազդակին, այլ§ այլ զգայական համակարգերի ազդակներին: Զգայական գոտիները հիմնականում տեղադրված են գագաթային, քունքային § ծոծրակային բլթերում:

Կեղ§ի զգայական գոտիները կոչվում են *առաջնային զգայական շրջաններ:* Նրանք հիմնականում կազմված են միաբնույթ նեյրոններից § ձ§ավորում են որոշակի զգայություն: Նրանց են հասնում տեսաթմբի մենահատուկ կորիզներից սկսվող առբերիչ ուղիները:

Զգայական գոտիներում սովորաբար գոյություն ունի մարմնատեղակայական ներկայացուցչություն: Առաջնային զգայական գոտիների շուրջը գոյություն ունեն *երկրորդային զգայական գոտիներ,* որոնց նեյրոնները բազմաբնույթ են:

Կարճ§որագույն գոտներից են գագաթային բլթի հետկենտրոնական գալարում § հարկենտրոնական բլթակի միջային մասում տեղադրված *մարմնազգայական I շրջանը* (1-3 դաշտեր): Այստեղ ներկայացված է մարմնի հակակողմյան մաշկային զգայությունը, ուր ուրվագծվում են շոշափական, ցավային, ջերմային ներքին ընկալիչներից, հենաշարժողական ապարատից (մկաններ, հոդեր, ջլեր) հաղորդվող առաջնային առբերիչները: Գլուխը § վերին վերջույթները ուրվագծված են հետկենտրոնական գալարի ստորին կողմնային հատվածում, իսկ իրանի ստորին մասը § ստորին վերջույթները՝ գալարի վերին միջային հատվածում: Սրունքի ստորին մասը § ներբանը ներկայացված են կիսագնդերի միջային մակերճույթում՝ հարկենտրոնական բլթակում: Մարդկանց մարմնի առավել կարճոր նշանակություն ունեցող զգայուն մասերը (լեզու, շրթունքներ, կոկորդ, մատներ) ունեն ավելի մեծ ներկայացուցչություն մարմնի մյուս մասերի համեմատությամբ: Լեզուն ուրվագծող նեյրոններում ներկայացված է նաև համի զգայությունը:

Կեղ§ում առավել փոքր տեղադրվածություն ունի *մարմնազգայական երկրորդ շրջանը*, որը զբաղեցնում է կենտրոնական ակոսի § քունքային բլթի վերին հատվածի հատման շրջանը: Մարմնի առանձին մասերի

տեղադրվածության աստիճանն այստեղ վատ է արտահայտված: Մարմնազգայական երկրորդային շրջան ազդակներ են հաղորդվում մարմնի երկու կողմերից, ինչպես նաև այլ զգայական գոտիներից: Մարմնազգայական երկրորդ գոտու գրգռումն առաջացնում է մարմնի բարդ շարժումներ: Ենթադրում են, որ այս կենտրոնը հսկում է շարժումները: Կեղևի գագաթային բլթում (5-7 դաշտեր) ավարտվում են ցավային և ջերմային զգայություն հաղորդող ուղիները, որտեղ կատարվում է բարդ վերլուծություն:

Լսողական գոտին (41, 42, 22 դաշտեր) տեղադրված է կողմնային ակոսում՝ քունքային բլթի վերին ծայրում: Այստեղ գոյություն ունի խխունջի կորտյան օրգանի ձայնատեղակայական հստակ տեղադրվածություն: Նշված դաշտերում են ավարտվում քառաբլուրներից և միջային ծնկաձև կորիզից հաղորդվող ուղիները: Այս դաշտերը մասնակցում են լսողական ազդակների ընկալմանն ու վերլուծությանը, խոսքի լսողական հսկման կազմակերպմանը: Նրանց վնասումը դժվարացնում է խոսքի ընկալումը, ձայնի տարածական տեղադրության և ժամանակային բնութագրերի ճանաչումը: Մարդկանց քունքային բլթի ուրվագծային կեղևում տեղադրված է նաև անդաստակային վերլուծիչը, որը զբաղեցնում է քունքային վերին և միջին գալարները (20 և 21 դաշտեր): Վերամշակված զգայական տեղեկատվությունը օգտագործվում է «մարմնի գծապատկերի» ձևավորման և ուղեղիկի ֆունկցիայի կարգավորման (քունքա-կամուրջ-ուղեղիկային ուղի) համար:

Տեսողական առաջնային գոտին ներկայացված է ծոծրակային բլթում և զբաղեցնում է սեպաձև գալարի ու լեզվակային բլթակի մի մասը (17 դաշտ): Այստեղ գոյություն ունի ցանցաթաղանթի տեղակայական ներկայացուցչություն: Առավել մեծ տեղադրվածություն ունի դեղին բիծը: Յուրաքանչյուր կիսագնդում ներկայացված են երկու աչքերի ցանցաթաղանթների համանուն կեսերը (ձախ կեսերը՝ աջ կիսագնդում, աջ կեսերը ձախ կիսագնդում), որը ապահովում է երկակնային տեսողությունը: Լուսային զգայություններն առաջանում են 17-րդ դաշտի գրգռման ժամանակ: Տեսողական կեղևի սահմանափակ շրջանի վնասումը կարող է հասցնել մասնակի կուրության: 17-րդ դաշտի մոտ տեղադրված է *երկրորդային տեսողական շրջանը* (18 և 19 դաշտեր), որի նեյրոնները բազմաբնույթ են և վերլուծում են առարկաների գույնը, ձևը, չափսերը, որակը, ինչպես նաև պատասխանում են լսողական ու շոշափական գրգիռներին: Այս դաշտերում իրականանում է տարբեր զգայությունների սինթեզը, առաջանում են ավելի բարդ տեսողական պատկերներ ու իրականանում է դրանց ճանաչումը: Նշված դաշտերի գրգռումն առաջացնում է տեսողական ցնորքներ, աչքերի շարժումներ: 19-րդ դաշտի ախտահարման դեպքում հիվանդը տեսնում է, սակայն չի ճանաչում առարկան՝ *տեսողական անճանաչողություն (ագնոզիա)*: Այս դեպքում հիվանդը զրկվում է նաև գունատեսողությունից:

Հոտառական վերլուծիչի կեղևային կենտրոնը ուրվագծված է հիպոկամպի առջևի ծայրում (34 դաշտ): Այս դաշտը ունի հինգ շերտանի կառուցվածք: Նրա գրգռման ժամանակ ի հայտ են գալիս հոտառական ցնորքներ, իսկ վնասումը առաջ է բերում *անհոտագայություն (անոսմիա)*:

Համի վերլուծիչի կեղևային կենտրոնը և ուրվագծվում է հիպոկամպում հոտառական շրջանի հարևանությամբ (43 դաշտ):

8.2.8.3. Կեղ§ի շարժողական շրջանները

Կեղ§ի շարժողական շրջանները տեղակայված են ճակատային բլթում՝ առջի կենտրոնական գալարում: Ա.Հ. Ֆրիտցը § Հիտցիգը (1870) առաջին անգամ ցույց տվեցին, որ կեղ§ի առջ§ի կենտրոնական գալարի գրգռումն (4 դաշտ) առաջացնում է շարժողական ռեակցիա, իսկ անցյալ դարի 30-ական թվականներին Ու. Պենֆիլդը հիմնվելով նյարդավիրահատությունների տվյալների վրա, բացահայտեց մարմնազգայական գոտու տարածական ճիշտ ուրվագծումը: Այստեղ §ս գոյություն ունի մարմնատեղակայական ներկայացուցչություն: Գալարի վերին մասերում տեղակայված են ստորին, իսկ ստորին մասերում՝ վերին վերջույթները: Ու. Պենֆիլդը նշել է, որ ձեռքերի § դիմախաղի մկանների շարժումները կարգավորող շրջանները ունեն մեծ ներկայացուցչություն § գրգռման փոքր շեմք: Հետագայում կիսագնդերի միջային մակեր§ույթում հայտնաբերվեց *երկրորդային շարժողական շրջանը*: Առաջնային § երկրորդային շրջանները շարժական ելքին զուգընթաց ունեն սեփական զգայական մուտքեր մաշկային § մկանային ընկալիչներից, որի պատճառով էլ կոչվեցին *առաջնային § երկրորդային շարժազգայական կեղ§*: Կեղ§ի նախաշարժողական շրջանը (դաշտ 6) տեղադրված է առաջնային շարժողական գոտու առջ§ի մասում § կոչվում է *երկրորդային շարժողական շրջան:*

Նրա գրգռումն առաջացնում է իրանի § աչքերի պտտում հակակողմյան ձեռքի բարձրացումով, ծալող § տարածող մկանների փոխօգնող կծկումներ: Համանման շարժումներ են նկատվում նա§ ընկնավորության նոպայի ժամանակ, եթե ախտահարույց օջախը տեղակայված է 6-րդ դաշտում: Մարդկանց այս դաշտի ախտահարումը սահմանափակում է շարժողական ակտիվությունը՝ դժվարությամբ են կատարվում շարժումները, հատկապես ինքնաբուխ խոսքը: 6-րդ դաշտին հարում է 8-րդ դաշտը, որի գրգռումը ուղեկցվում է գլխի § աչքերի շարժումով գրգռման հակառակ կողմը: Շարժողական կեղ§ի արտատար կապերն իրականանում են բրգային § արտաբրգային ուղիներով, որոնք սկսվում են Բեցի բջիջներից (V-րդ շերտ): Նրանցից 60% թելերը սկսվում են նախակենտրոնական գալարից, 20%՝ նախաշարժողական կեղ§ից, § 20%՝ հետկենտրոնական գալարից: Խոշոր բրգային բջիջներից հիմնականում սկսվում են բրգային ուղիները, որոնք նյարդավորում են ուղեղաբնի § ողնուղեղի α-շարժանեյրոնները (փուլային, բարձր շեմքային): Խոշոր բրգային բջիջների ֆոնային ակտիվությունը կազմում է 5 ազդակ/վրկ, իսկ շարժումների ժամանակ՝ 20-30 ազդակ/վրկ: Փոքր բրգային բջիջներից հիմնականում սկսվում են արտաբրգային ուղիները: Այս բջիջները ունեն 15 ազդակ/վրկ ֆոնային ակտիվություն, իսկ շարժումների ժամանակ այն մեծանում կամ փոքրանում է: Նրանք նյարդավորում են փոքր α-շարժանեյրոնները (լարումային, ցածր շեմքային), որոնք գտնվում են ուղեղաբնի § ողնուղեղի շարժական կենտրոններում § կարգավորում են կեցվածքն ապահովող մկանների լարվածությունը: Բրգային ուղու նեյրոններն ավարտվում են III-VII § IX-XII գանգուղեղային նյարդերի α-շարժանեյրոններում (կեղ§-կոճղեզային ուղի) կամ էլ ողնուղեղային շարժողական կենտրոններում (կեղ§-ողնուղեղային ուղի):

Շարժողական կեղ§ի § բրգային ուղիների միջոցով իրականանում են կամային պարզ շարժումները § նպատակաուղղված բարդ շարժողական

ծարգրերը (օրինակ՝ մասնագիտական հմտությունները), որոնց ձ§ավորումը սկսվում է հիմային հանգույցներում § ավարտվում երկրորդային շարժողական կեղ§ում: Բրգային թելերի մեծ մասը խաչվում են, իսկ մի մասը՝ ոչ: Բրգային ուղիների միջոցով իր ֆունկցիան է իրականացնում նա§ նախաշարժողական կեղ§ը: Դրանց թվին են պատկանում գրելու շարժողական հմտությունները, գլխի, աչքերի § մարմնի համաձայնեցված շարժումները, խոսելու ֆունկցիաները: Գրավոր § բանավոր խոսքի կարգավորման գործընթացում նկատվում է մեծ կիսագնդերի արտահայտված ասիմետրիա՝ 95% աջլիկների § 75% ձախլիկների բանավոր խոսքը հսկվում է ձախ կիսագնդով:

Արտաբրգային կեղ§ային ուղիներից են կեղ§-կարմիր կորիզ § կեղ§-ցանցանման գոյացություն ուղիները, որոնք սկսվում են այն շրջաններից, որից սկսվում են բրգային ուղիները:

Կեղ§-ողնուղեղային ուղիներն ավարտվում են կամրջի միջային ցանցանման կորիզում, որից սկսվում է միջային ցանցանման-ողնուղեղային ուղին § երկարավուն ուղեղի հսկաբջջային կորիզում, որից սկսվում է կողմնային ցանցանման-ողնուղեղային ուղին: Այս ուղիներով իրականանում է լարվածության § կեցվածքի կարգավորումը, որոնք ապահովում են ճշգրիտ, նպատակասլաց շարժումներ: Կեղ§ային արտաբրգային ուղիները կազմում են գլխուղեղի արտաբրգային համակարգի բաղադրամասը, որին պատկանում են ուղեղիկը, հիմային հանգույցները, ուղեղաբնի շարժողական կենտրոնները: Սրանք իրականացնում են լարվածության, կեցվածքի շարժումների կարգավորումն ու ուղղումը: Քանի որ բրգային ուղիները տալիս են կողմնաճյուղեր արտաբրգային համակարգին, ուստի երկու համակարգերը միասին գործում են որպես մեկ միասնական գործառական համակարգ:

Այսպիսով, շարժողական գործողությունների իրականացմանը մասնակցում են՝

1. ճակատային կեղ§ը, որ գործողության միտքն է առաջացնում;
2. գագաթային կապակցական կեղ§ը, որն ամբողջականացնում է բազմաբնույթ դրդումների § շարժումների որոշ հատկանիշների հրահանգման ֆունկցիան;
3. հիմային հանգույցները հանդիսանում են «շարժողական ծրագրերի» կուտակիչը,
4. շարժողական կեղ§ը, ուղեղաբնի, ողնուղեղի շարժողական կենտրոնները, որոնք ապահովում են մկանային գործարկողների ընտրությունը շարժողական գործողության ծրագրի իրականացման ընթացքում § հետադարձ ազդակահոսքի հիման վրա իրականացնում շարժողական գործընթացների հսկումը:

8.2.8.4. Կեղ§ի կապակցական շրջանները

Արտաքին § ներքին միջավայրի կողմից տեղեկատվությունը զգայական գոտուց հաղորդվում է կապակցական կեղ§ հետագա մշակման համար: Կապակցական կեղ§ը ընդգրկում է նոր կեղ§ի այն շրջանները, որոնք տեղադրված են զգայական § շարժողական շրջաններին մոտ, բայց չեն կատարում զգայական § շարժողական ֆունկցիաներ: Կապակցական կեղ§ը ֆիլոգենետիկ տեսակետից

նոր գոյացություն է § հատկապես զարգացած է կապիկների ու մարդկանց մոտ: Մարդկանց մոտ այն կազմում է կեղ§ի 50%-ը, իսկ նոր կեղ§ի՝ 70%-ը: Այս շրջանի նեյրոնները բազմազգայական են, քանի որ կեղ§-կեղ§ային կապերով կապված են տարբեր ուրվագծային շրջանների հետ, ինչպես նա§ տեսաթմբի կապակցական կորիզների հետ: Այս բոլորի շնորհիվ կապակցական կեղ§ը հանդիսանում է զգայական դրդումների հավաքիչ § իրականացնում է կապը կեղ§ի շարժողական ու զգայական գոտիների միջ§: Ըստ տեսաթումբ-կեղ§ային ուրվագծման տարբերում են կապակցական երկու համակարգեր՝ տեսաթումբ-գագաթային § տեսաթումբ-ճակատային համակարգեր:

Տեսաթումբ-գագաթային համակարգը ներկայացված է քունքային կեղ§ի՝ 5, 7, 40 դաշտերով, որոնց նեյրոնները առբերիչ ազդակներ են ստանում տեսաթմբի հետին խմբի կապակցական կորիզներից (կողմնային հետին կորիզ § բարձիկ): Գագաթային կապակցական գոտին ունի արտատար կապեր տեսաթմբի, ենթատեսաթմբի, շարժողական կեղ§ի § արտաբրգային համակարգի հետ: Տեսաթումբ-գագաթային համակարգի հիմնական ֆունկցիաներն են՝ ճանաչողությունը, «մարմնի գծապատկերի» ձ§ավորումը, վարքագծի դրդապատճառի գնահատականն ու վարքագծային բարդ գործողությունների ծրագրավորումը: Ճանաչողության հիմքում ընկած է առարկաների ձ§ի, մեծության, նշանակության իմացությունը, խոսքի, գործընթացների, օրինաչափությունների հասկացումը: Գագաթային շրջանում առանձնացվում է իրաճանաչման (ստերիոգնոզիա) կենտրոն, որը տեղադրված է հետկենտրոնական գալարի միջին մասում (7, 40, մասամբ 49 դաշտեր): Այն հնարավորություն է տալիս շոշափելով ճանաչել առարկաները: Իրաճանաչման ֆունկցիաներից մեկն էլ մարմնի գծապատկերի եռաչափ մոդելի ձ§ավորումն է գիտակցության մեջ: «Մարմնի գծապատկերի» կենտրոնը տեղադրված է գագաթային կեղ§ի 7-րդ դաշտում:

Պրակսիսը նպատակաուղղված գործողությունն է: Պրակսիսի կենտրոնը գտնվում է վերծայրային գալարում (գերակշռող կիսագնդի 39 § 40 դաշտեր): Այն ապահովում է ավտոմատացված շարժումների հիշողության պահպանումը § իրականացումը (օրինակ՝ ձեռք սեղմումը, սանրվելը, լուցկու այրումը § այլն):

Տեսաթումբ-ճակատային համակարգը ներկայացված է ճակատային կեղ§ի կապակցական 9-14 դաշտերում, որոնք առբերիչ ազդակներ են ստանում տեսաթմբի միջաթիկնային կորիզից § ենթակեղ§ային այլ կորիզներից: Գլխավոր ֆունկցիան նպատակասլաց վարքագծային գործողությունների ձ§ավորումն է: Ճակատային բլթի մեկուսացման ժամանակ դիտվում են վարքի էական փոփոխություններ, հույզային ռեակցիաների խանգարումներ, միջավայրի պայմանների փոփոխությանը ոչ ադեկվատ գործողություններ ու արաքներ ցուցաբերում: Ներկայումս գտնում են, որ որոշ կապակցական կենտրոններ (իրաճանաչողության, պրակսիսի) իրենց գործունեության դեպքում ներառում են նա§ քունքային կեղ§ի որոշ հատվածներ (39 դաշտ):

Կապիկների վրա կատարված փորձերը վկայում են, որ ճակատային բլթերի վնասումը խանգարում է առարկաների տեղադրվածության հիշումը: Այս գործընթացը կապված է դոֆամինէրգիական գոյացությունների հետ, որով հարուստ են ճակատային բլթերը: Ակնհայտ է, որ ճակատային բլթերը գագաթայինի հետ մի-ասին մասնակցում են տարածության § ժամանակի տեղեկատվության ամբողջացմանը:

Կապակցական շրջանների նեյրոնների կարևոր առանձնահատկություններից են նրանց բազմազգայունությունը, պլաստիկությունը և զգայական գրգիռների հետքերի երկարատև պահպանումը: Բացահայտված է, որ գրգռումից հետո ողնուղեղում հետքային գործընթացները պահպանվում են մի քանի վայրկյան, ենթակեղև-ուղեղաբնային շրջաններում՝ ժամերով, իսկ ուղեղի կեղևում հետքային գործընթացները հետքային կապի սկզբունքով կարող են պահպանվել ամբողջ կյանքում: Այս հատկությունը կեղևին տալիս է բացառիկ նշանակություն տեղեկատվության կապակցական վերամշակման և պահպանման, գիտելիքների կուտակման մեխանիզմներում, այսինքն մասնակցում է երկարատև հիշողության մշակմանը: Կապակցական շրջանների քայքայումը նպաստում է ուսուցման և հիշողության կոպիտ խանգարումներին:

Մարդու ուղեղում կան գոյացություններ, որոնք բացակայում են կենդանիների ուղեղում: Միաժամանակ որոշ բարձրագույն ֆունկցիաներ կատարվում են կիսագնդերից մեկի մասնակցությամբ: Ձախ կիսագնդի ճակատային բլթի հետին մեկ երրորդ հատվածում (44 դաշտ) գտնվում է *խոսքի շարժողական կենտրոնը,* որն առաջին անգամ նկարագրել է Դաքսին (1835), իսկ ապա Ա.Հ. Բրոկան (1861): Այս կենտրոնը կարգավորում է խոսքին մասնակցող մկանների համաձայնեցված գործունեությունը: Քունքային բլթում տեղադրված է *խոսքի լսողական կենտրոնը* (22 դաշտ), որը նկարագրել է Վերնիկեն (1874): Խոսքի շարժողական կենտրոնի ախտահարման ժամանակ զարգանում է *շարժողական անխոսություն* համրություն, որի ժամանակ հիվանդը հասկանում է խոսքը, բայց խոսել չի կարող: Խոսքի լսողական կենտրոնի վնասման դեպքում զարգանում է խոսքի լսողական խլություն, հիվանդը կարող է ճիշտ խոսել, մտքերը շարադրել, սակայն չի հասկանում ուրիշի խոսքը: Քունքային բլթում տեղադրված է 37-րդ դաշտը, որը պատասխանատու է խոսքերի հիշման համար: Այս դաշտի ախտահարումով հիվանդները չեն հիշում առարկաների անունները, հատկությունները: *Գրելու կենտրոնը* տեղադրված է ճակատային բլթի հետին մասում, իսկ *կարդալու կենտրոնը*՝ գագաթային բլթի անկյունային գալարում: Այս շրջանների վնասման դեպքում կարդալ և գրել հնարավոր չէ: Ճակատային կեղևի առջևի բաժինները կապում են «ստեղծագործական մտածողության» հետ, իսկ աջ կիսագունդը մասնակցում է պատկերավոր մտածողության գործընթացներում (դեմքերի ճանաչում, երաժշտական և գեղարվեստական գործունեություն):

Մեծ կիսագնդերի կեղևում ֆունկցիաների բաժանումը ըստ ուղեղի շրջանների բացարձակ չէ: Հաստատված է, որ կեղևի բոլոր շրջանների նեյրոնները բազմազգայուն են և պատասխանում են տարբեր գրգռիչներին: Օրինակ, տեսողական 17-րդ դաշտի վնասման ժամանակ նրա ֆունկցիան կարող են իրագործել 18-րդ և 19-րդ դաշտերը: Միաժամանակ, եթե վաղ մանկական հասակում երեխային մոտ ախտահարման հետևանքով վիրահատվի կեղևի դաշտերից մեկը, քանի դեռ կեղևում ֆունկցիաների տեղաբաշխումը լիովին չի ավարտվել, կորցրած շրջանի ֆունկցիան լիովին վերականգնվում է: Այս փաստը վկայում է, որ կեղևում գոյություն ունեն ֆունկցիաների շարժուն տեղադրության մեխանիզմներ, որոնք հնարավորություն են ընձեռնում փոխհատուցել խախտված գոյացությունների ֆունկցիան:

8.2.8.5.Կեղ§ի էլեկտրական ակտիվությունը

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ի բրգային նեյրոնների հանգստի պոտենցիալը -50-80 մկՎ է, իսկ գործողության պոտենցիալը՝ 60-100 մկՎ: ԳՊ-ի հաճախությունը կազմում է 100Հց: Այն առաջանում է կեղ§ային նեյրոնների աքսոնների թմբիկում § գրանցվում է միկրոէլեկտրոդներով: Երբ էլեկտրոդը տեղադրվում է նեյրոնի մակերֆույթին, կարելի է գրանցել նրա ինքնածին պարբերական ակտիվությունը:

Ուղեղի գումարային էլեկտրական ակտիվության գրանցումը կատարվում է *էլեկտրաուղեղագրի* գրանցման միջոցով: Մարդկանց էլեկտրաուղեղագիրը (ԷՈւԳ) առաջին անգամ գրանցել է Գ. Բերգերը (1929): ԷՈւԳ-ի գրանցումը կարելի է կատարել գլխի մաշկի վրայից, ինչպես նաև անմիջապես գլխուղեղի կեղ§ից: Այս դեպքում ստացված գիրը կոչվում է *էլեկտրակեղ§ագիր*: ԷՈւԳ-ը կարելի է գրանցել երկբ§եռ կամ միաբ§եռ ակտիվ էլեկտրոդներով, որոնք տեղադրվում են ճակատային, կենտրոնական, գագաթային, քունքային § ծոծրակային շրջաններում: Կլինիկայում գրանցում են 10-12 էլեկտրոդներով: ԷՈւԳ-ն ներկայացնում է դրդվող § արգելակվող նեյրոնների հետսինապսային պոտենցիալների հանրահաշվային գումարը, որոնք գտնվում են արտածող էլեկտրոդների տակ: ԷՈւԳ-ում գրանցվում են 4 հիմնական ռիթմեր:

α-ռիթմն ունի 8-13Հց հաճախություն § 70մկՎ տատանասահման: Այն մարդկանց մոտ գրանցվում է ֆիզիկական § հույզային հանգստի ժամանակ: Եթե էլեկտրաուղեղագրում գերակշռում է α-ռիթմը, ապա էլեկտրաուղեղագիրը գնահատվում է որպես սինքրոնացված: Դա պայմանավորված է տեսաթմբի կորիզների ելքային գործունեությամբ: α-ռիթմը հիմնականում գրանցվում է ծոծրակային, ճակատային, կենտրոնական շրջանների էլեկտրագրում:

β-ռիթմը ունի14-30 Հց, 30 մկՎ տատանասահման: β-ռիթմը փոխարինվում է α-ռիթմով զգայական գրգռման ժամանակ, հույզերի դեպքում: β-ռիթմը հիմնականում գրանցվում է ճակատային, կենտրոնական շրջանների էլեկտրագրում: α-ռիթմի փոխարինումը β-ռիթմով կոչվում է *ապասինքրոնացում*: Վերջինս կապված է ցանցանման գոյացությունից հաղորդվող վերընթաց ազդակներով: β-ռիթմն արտացոլում է գլխուղեղի գործառական ակտիվությունը:

θ-ռիթմը ունի 4-7 Հց հաճախություն, 200 մկՎ տատանասահման: Այն գրանցվում է ուղեղի առջ§ի շրջաններում: Հիմնականում գրանցվում է երեխաների մոտ, երբ նրանք գտնվում են անբավարարվածության հույզային վիճակում, իսկ մեծահասակների մոտ՝ հիմնականում դանդաղ քնի շրջանում:

Δ-ռիթմը ունի 0,5-3,0 Հց հաճախություն § 200-300 մկՎ տատանասահման: Այն հաճախ գրանցվում է խորը քնի ժամանակ, որը վկայում է ուղեղի ակտիվության նվազման մասին: θ- § Δ-ռիթմերի ի հայտ գալը պայմանավորված է ուղեղաբնի կամրջի § կոճղեզային շրջանից հաղորդվող սինքրոնացող ազդեցությամբ: էլեկտրաուղեղագրի գրանցումը լայնորեն օգտագործվում է կլինիկայում § հոգեֆիզիոլոգիայում տեղեկատվության մշակման մեխանիզմների § մարդու վարքագծի ղեկավարման ուսումնասիրության համար, ընկնավորության առաջին հատկանիշները, գլխուղեղի սփռուն ախտահարումները, էնդոգեն թունավորումները, ուղեղի ուռուցքները հայտնաբերելու համար: էլեկտրաուղեղագրությունը կիրառվում է նաև «կլինիկական մահի», ուղեղի իշեմիայի ժամանակ, «վե-

րակենդանացման սահմանը» որոշելու համար, որը կեղֆի համար տֆում է 3-8 րոպե: էլեկտրակեղֆագիրը § էՈՒԳ-ն արտացոլում են կեղֆի նեյրոնների հետսինապսային § ուղեկից բջիջների ակտիվությունը:

Հրահրված կենսահոսանքները էՈւԳ-ում էլեկտրական ակտիվության օրինաչափ տատանումներն են, որոնք ի հայտ են գալիս ծայրամասային ընկալիչների, հաղորդող ուղիների ազդակահոսքը փոխանցող կենտրոններից հաղորդվող ազդակներով: Կլինիկայում հրահրված կենսահոսանքները գրանցվում են հիմնականում տեսողական, լսողական § մաշկային ընկալիչների գրգռման ժամանակ:

Հրահրված կենսահոսանքները կազմված են դրական § բացասական հաջորդաբար տատանումների (4 բացասական § 4 դրական՝ $Դ_1$, $Բ_1$ § այդպես): Երբեմն հրահրված կենսահոսանքները նշվում են ըստ գաղտնի շրջանի տֆողության, օրինակ $Դ_{100}$, որը ի հայտ է գալիս գրգռումից 100 մվրկ հետո: Ընդհանուր տֆողությունը 300 մկվրկ է: Տարբերում են առաջնային ($Դ_1$, $Բ_1$) § երկրորդային պատասխաններ: Առաջնային պատասխաններն արտացոլում են առբերիչ դրդման հաղորդումը տեսաթմբի մենահատուկ ուղիներով, իսկ երկրորդային պատասխանները՝ ուղեղաբնի ցանցանման գոյացությունով, տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզներով § լիմբիական համակարգով հաղորդվող ոչ մենահատուկ ազդակները: Հրահրված կենսահոսանքների գրանցումը կարող է ծառայել ծայրամասային զգայական § ենթակեղֆային ուղիների վիճակի կլինիկական ախտորոշման համար:

Միկրոէլեկտրոդային մեթոդով գրանցում են նաֆ հետսինապսային դրդման § արգելակման պոտենցիալները (ԴՀՍՊ § ԱՀՍՊ), գործողության պոտենցիալը (ԳՊ): Փորձարարական հետազոտությունների ժամանակ կիրառվում է նաֆ *միկրոիոնոֆորեզի* մեթոդը: Այս դեպքում օգտագործվում են բազմաթիվ ապակյա միկրոէլեկտրոդներ, որոնցից մեկով գրանցվում է նեյրոնի ակտիվությունը, իսկ մյուսները լցված են կենսաբանական ակտիվ նյութերով, որոնք հաջորդաբար նեյրոն են մտցվում այդ լուծույթներով բաց թողնելով հաստատուն հոսանք:

Ուղեղահոսքագրության (ռեոէնցեֆալոգրաֆիա) մեթոդը ուղեղի հյուսվածքի դիմադրության փոփոխությունների գրանցումն է, որը ցուցաբերվում է բարձր հաճախությամբ փոփոխական հոսանքի նկատմամբ: Այս մեթոդը հնարավորություն է տալիս անուղղակի կերպով գաղափար կազմել ուղեղի ընդհանուր արյունալեցման, անոթների առածգականության § լարվածության, երակային արտահոսքի մասին:

էխոէնցեֆալոգրաֆիայի մեթոդի էությունն այն է, որ ուղեղի տարբեր գոյացությունները, գանգի ոսկրերը, գլխուղեղային հեղուկը, ախտաբանական գոյացությունները տարբեր կերպ են անդրադարձնում ուլտրաձայնը: Դոպլերի մեթոդի կիրառմամբ էխոէնցեֆալոգրաֆիան հնարավորություն է տալիս գնահատել ուղեղը սնուցող արյան հոսքի ուղղությունն ու արագությունը:

22-րդ դաշտում գտնվում է երաժշտական հնչյունների § դրանց համակցության կենտրոնը:

Քունքային, գագաթային § ծոծրակային բլթերի սահմանում (39 դաշտ) տեղադրված է գրավոր խոսքի կարդալու կենտրոնը, որն ապահովում է գրավոր խոսքի պատկերների ճանաչումն ու պահպանումը:

Հոգեկան ֆունկցիաները, որոնք իրականանում են կապակցական կեղ§ով, նախածեռնում են օրգանիզմի վարքագիծը, կամային նպատակաուղղված շարժումները: Իսկ վերջիններս իրականանում են շարժողական կեղ§ի մասնակցությամբ

Կեղ§ի շարժողական շրջանները: Շարժողական կեղ§ի մասին պատկերացումը առաջին անգամ ձ§ավորվել է XIX դարի 80-ական թվականներին, երբ Ֆրիզը § Հիտցիգը կենդանիների կեղ§ի որոշ շրջաններ գրգռելիս նկատել էին հակակողմյան վերջույթների շարժումը:

Շարժողական կեղ§ում տարբերում են առաջնային § երկրորդային շարժողական շրջաններ: Առաջնային շարժողական կեղ§ում (նախակենտրոնական գալար, դաշտ 4) տեղադրված են նեյրոններ, որոնք նյարդավորում են դեմքի, իրանի § վերջույթների մկանները: Այս շրջանում կա մարմնի մկանների հստակ տեղադրվածություն: Ստորին վերջույթների § մկանների ներկայացուցչությունը տեղադրված է նախակենտրոնական գալարի վերին մասում § զբաղեցնում է ոչ մեծ մակերես, իսկ դեմքի, լեզվի, վերին վերջույթների մկանների ուրվագծումը տեղադրված է գալարի ստորին մասում § զբաղեցնում է մեծ մակերես («շարժողական մարդուկ» ըստ Պենֆիլդի): Շարժողական կեղ§ի ախտահարման ժամանակ նկատվում է վերջույթների, մասնավորապես մատների նուրբ համաձայնեցված շարժումներ:

Երկրորդային շարժողական կեղ§ը (6-րդ դաշտ) տեղադրված է կիսագնդերի կողմնային մակեր§ույթում, ինչպես նաև նախակենտրոնական գալարի առջ§ում (նախաշարժողական կեղ§) § միջային մակեր§ույթում: Այս կեղ§ը իրականացնում է բարձրագույն շարժողական ֆունկցիաները, որոնք կապված են կամային շարժումների պլանավորման § համաձայնեցման հետ: 6-րդ դաշտը իմպուլսներ է ստանում հիմային հանգույցներից § ուղեղիկից, մասնակցում է բարդ շարժումների պլանի մասին ստացած տեղակատվության ապակոդավորմանը: 6-րդ դաշտի գրգռումն առաջացնում է բարդ համաձայնեցված շարժումներ (օրինակ՝ գլխի, աչքերի, մարմնի շարժում հակառակ կողմը, ծալող § տարածող մկանների փոխօգնող կծկումներ): Նախաշարժողական կեղ§ում տեղադրված են շարժողական կենտրոններ, որոնք կապված են մարդու սոցիալական ֆունկցիաների հետ՝ գրավոր խոսքի կենտրոն ճակատային միջին գալարի հետին մասում (6-րդ դաշտ), շարժողական խոսքի Բրոկայի կենտրոն, որը տեղավորված է ճակատային ստորին գալարում (44 դաշտ) § իրականացնում է խոսքային գործողություն, երաժշտական շարժողական կենտրոն (45 դաշտ):

8.2.8.6. Միջկիսագնդային փոխհարաբերություններ

Մեծ կիսագնդերի գործառական անզուգաչափությունը (ասիմետրիան) հանդիսանում է մարդու գլխուղեղի հոգեֆիզիոլոգիական հիմնական հատկությունը, որի ուսումնասիրությունը սկսվել է 19-րդ դարի կեսերին, երբ ֆրանսիացի բժիշկներ Դակեն (1836) § Բրոկան (1861) ցույց տվեցին, որ մարդու խոսելու ընդունակությունը խանգարվում է, երբ վնասվում է ձախ կիսագնդի կեղ§ի ճակատային գալարի ստորին հատվածը: 1874 գերմանացի գիտնական Վերնիկեն վերին քունքային գալարի հետին մասում հայտնաբերեց խոսքի լսողական կենտրոնը, որի

ախտահարումը բերում է բանավոր խոսքի հասկացման խանգարման: Այս արդյունքները § շարժողական ասիմետրիայի (աջլիկության) առկայությունը թույլ տվեցին ձ§ակերպելու մի դրույթ, ըստ որի մարդկանց բնորոշ է ձախ կիսագնդի գերակշռությունը: Այն ձ§ավորվել է աշխատանքային գործունեության ընթացքում § հանդիսանում է մարդու ուղեղի մենահատուկ հատկություն:

XX դարում բազմաթիվ մեթոդների կիրառումը, ինչպես նաև§ բրդամարմնի հատումով հիվանդների հետազոտությունը բացահայտեց, որ մի շարք հոգեֆիզիոլոգիական ֆունկցիաներով գերակշռում է ոչ թե ձախ, այլ աջ կիսագունդը § ձ§ավորվեց դրույթ, որ կիսագնդերը մասնակիորեն են գերակշռում:

Տարբերում են հոգեկան, զգայական § շարժողական միջկիսագնդային գործառական ասիմետրիա: Խոսքի ուսումնասիրության ժամանակ ցույց է տրվել, որ բառային տեղեկատվական ուղին հսկվում է ձախ կիսագնդով, իսկ ոչ բառային ուղին (ինտոնացիան)՝ աջով: Վերացական մտածողությունը, գիտակցությունը կապված են ձախ կիսագնդի հետ: Պայմանական ռեֆլեքսի մշակման սկզբում գերակշռում է աջ, իսկ ամրապնդման ժամանակ՝ ձախ կիսագունդը: Աջ կիսագունդը իրականացնում է տեղեկատվության սինթեզի գործողությունները միաժամանակ. ըստ դեդուկցիայի սկզբունքի այս դեպքում ընկալվում են առարկաների տարածական § հարաբերական հատկանիշները: Ձախ կիսագունդը տեղեկատվության վերամշակումը կատարում է հաջորդաբար, վերլուծական, ըստ ինդուկցիայի սկզբունքի: Այս դեպքում լավ ընկալվում են առարկաների բացարձակ հատկանիշները § ժամանակային հարաբերությունները: Աջ կիսագունդը իրականցնում է ավելի հին, բացասական հույզերը, ուժեղ հույզերի դրս§որումը, այսինքն այն ավելի «հույզային» է: Ձախ կիսագունդը պայմանավորում է հիմնականում դրական հույզերը, հսկում է ավելի թույլ հույզերը:

Ձգայական ոլորտում աջ կիսագունդը ընկալում է տեսողական պատկերն ամբողջությամբ, իր բոլոր մանրամասնություններով, հեշտ է իրականացնում առարկաների զանազանումը § ճանաչումը, նախադրյալներ է ստեղծում կոնկրետ զգայական մտածողության համար: Ձախ կիսագունդը տեսողական պատկերը գնահատում է մասնատված, վերլուծաբար, յուրաքանչյուր հատկանիշ վերլուծվում է առանձին, հեշտ են ճանաչվում ծանոթ առարկաները § լուծվում են առարկաների նմանության խնդիրները: Նախադրյալներ են ստեղծվում տրամաբանական մտածողության համար:

Շարժողական անզուգաչափությունը կապված է այն բանի հետ, որ մարմնի մի կողմի վերջույթների § իրանի մկանները ընկալվում են հակակողմյան կիսագնդով: Դեմքի մկանները հսկվում են 2 կիսագնդերով:

Մեծ կիսագնդերի զույգությունն իրականանում է բրդամարմնի միջոցով, առջ§ի, հետին, հիպոկամպային կպուկների, միջթմբային միաձուլմամբ, որոնք 2 կիսագնդերը միացնում են միմյանց: Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ դրդումը մեկ կիսագնդից փոխանցվում է մյուսին, ոչ միայն սիմետրիկ, այլ§ ոչ սիմետրիկ հատվածներին (օրինակ՝ մեծ կիսագնդի տեսողական շրջանից մյուս կիսագնդի շարժողական կեղ§ին): Դա իրականանում է ուղղահայաց, լայնակի նյարդաթելերով § ապացուցված է պայմանական ռեֆլեքսների մշակման մեթոդով: Օրինակ՝, եթե մարմնի մի կողմի մաշկի շոշափական ընկալիչների նկատմամբ մշակվում է պայմանական ռեֆլեքս, ապա այն հեշտությամբ վերարտադրվում է, եթե գրգռում են հակառակ կողմի սիմետրիկ հատվածը: Սա ցույց է տալիս, որ

պայմանական ռեֆլեքսի մշակման ժամանակ ժամանակավոր կապը մեկ կիսագնդից «տեղափոխվում» է մյուսը: Անգամ եթե բոլոր կպուկային թելերը հատվեն, լիովին չի բացառվում ժամանակավոր կապի մշակման գործընթացում 2 կիսագնդերի փոխազդեցությունը: Այս դեպքում այդ կապը իրականանում է ենթակեղ§ային § ուղեղաբնի գոյացությունների մասնակցությամբ:

Գլուխ 9. ՎԵԳԵՏԱՏԻՎ ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳ

9.1. Վեգետատիվ նյարդային համակարգի ծ§աբանա-գործառական կազմակերպումը

Վեգետատիվ նյարդային համակարգը (ՎՆՀ) նյարդային համակարգի բաժինն է, որը հիմնականում իրականացնում է վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորումը. հարթ մկանների կծկումը, մարսողական գեղձերի հյութազատման գործընթացը, ներքին օրգանների շարակցական հյուսվածքի գործունեությունը, արյունատար § ավշային անոթների լարվածությունը: ՎՆՀ-ը կարգավորում է նա§ այլ օրգանների գործունեությունը, որոնք անմիջականորեն չեն մասնակցում հոմեոստազի պահպանմանը (ներակնային մկաններ, սեռական օրգաններ), ինչպես նա§ ապահովում է կմախքային մկանների, ընկալիչների § իրեն իսկ նյարդային համակարգի սնուցիչ նյարդավորումը:

Վեգետատիվ տերմինն առաջին անգամ օգտագործել է ֆրանսիացի անատոմ Մ. Բիշան (1800): Նա օրգանիզմի ֆունկցիաները բաժանել է 2 մասի՝ մարմնական § վեգետատիվ: **Մարմնական** անվանում էր օրգանիզմի այն գործունեությունը, որը հատուկ է կենդանական աշխարհին, այսինքն տեղաշարժը տարածության մեջ: Իսկ **վեգետատիվ ֆունկցիա** էր անվանում այնպիսի գործունեությունը, որը բնորոշ է ինչպես կենդանական, այնպես էլ բուսական օրգանիզմներին՝ նյութափոխանակությունը, մարսողությունը, բազմացումը § այլն: Դրա հիման վրա Մ. Բիշան նյարդային համակարգը բաժանել է 2 մասի՝ մարմնական § վեգետատիվ :

Վեգետատիվ նյարդային համակարգի համար առաջարկվել են մի շարք տերմիններ: Զ. Հասկելը (1886) առաջարկել է այն անվանել ընդերային նյարդային համակարգ, ենթադրելով, որ այն նյարդավորում է միայն ընդերային օրգանները, իսկ Ն. Լենգլին (1893) առաջարկել է այն անվանել ինքնավար նյարդային համակարգ, ենթադրելով, որ այն գործում է ԿՆՀ-ից անկախ, ինքնուրույն:

Հետագայում պարզվեց, որ վեգետատիվ նյարդային համակագը նյարդավորում է ոչ միայն ընդերային օրգանները, ապահովելով օրգանիզմի հոմեոստազը, այլ§ կմախքային մկանները: Նրա գործունեությունը ենթակա է ԿՆՀ-ի բարձրագույն կարգավորիչ ազդեցությանը § նրանց միջ§ գոյություն ունի սերտ համագործակցություն: Ուստի առաջարկված տերմիններից ոչ մեկը լրիվ չի արատացոլում նյարդային համակարգի այդ բաժնի ֆունկցիան: Ժամանակակից գրականության մեջ առավել ընդունված է վեգետատիվ նյարդային համակակարգ տերմինը:

Վեգետատիվ § մարմնական նյարդային համակարգերը օրգանիզմում գործում են փոխհամաձայնեցված: Նրանց նյարդային կենտրոնները սերտորեն կապված են միմյանց հետ: Միաժամանակ այդ երկու համակարգերի միջ§

գոյություն ունեն էական տարբերություններ, որոնք վերաբերվում են նրանց ծայրամասային բաժիններին:

Ըստ կառուցվածքա-գործառական առանձնահատկությունների ՎՆՀ-ը բաժանվում է սիմպաթիկ, պարասիմպաթիկ, մետասիմպաթիկ բաժինների: Մարմնական § ՎՆՀ-ի բաժինների համեմատական բնութագիրը ներկայացված է աղյուսակ 9.1-ում:

Աղյուսակ 9.1. **Վեգետատիվ § մարմնական նյարդային համակարգի կառուցվածքա - գործառական առանձնահատկությունների համեմատական բնութագիրը (ըստ Սուդակովի, 2003)**

Հատկանիշ	*Վեգետատիվ նյարդային համակարգ*			Մարմնական նյարդային համակարգ
	սիմպաթիկ	պարասիմպաթիկ	մետասիմպաթիկ	
Կորիզների տեղադրվածությունը	Ենթատեսաթմբի հետին կորիզ, ողնուղեղի § կրծքային գոտկային բաժիններ կողմնային եղջյուրների կորիզներ	Առջ§ի ենթատեսաթումբ, միջին ուղեղ, վարոլյան կամուրջ, երկարավուն ուղեղ, ողնուղեղի սրբանային բաժնի I-V հատվածների կողմնային եղջյուրներ	Ներքին օրգանների պատեր	Ուղեղաբնի § ողնուղեղի գորշ նյութ (ներդիր § շարժական նեյրոններ)
Ծայրաճյուղերի բնութագիրը	ընդհատվում են հանգույցներում, նախահանգուցային նյարդաթելերը կարճ են § պատկանում են B տեսակին, իսկ հետհանգուցայինը՝ C տեսակի են § երկար	ընդհատվում են հանգույցներում, նախահանգուցային նյարդաթելերը B խմբի են § երկար, իսկ հետհանգուցային թելերը՝ C խմբին են § կարճ	ընդհատվում են օրգանի սահմաններում, նախա- § հետհանգուցային թելերը կարճ են՝ B § C խմբի ու օրգանի խորքում առատորեն ճյուղավորվում են	Աքսոնները երկար են, չեն ընդհատվում § պատկանում են A խմբին
Նյարդավորման շրջանը	Նյարդավորում են բոլոր ներքին օրգանները	Սահմանափակ օրգաններ են նյարդավորում, չեն նյարդավորում մակերիկամները § անոթների մեծամասնությունը	Նյարդավորում են միայն այն օրգանները, որոնք ունեն սեփական շարժողական ակտիվություն (սիրտ, աղիք, միզածորան, արգանդ)	Հատվածավոր են նյարդավորում
Հանգույցների տեղադրվածությունը	Հարողնային սահմանային սյուն, նախաողնային (ընդերային, միջընդերային	Նյարդավորվող օրգաններում (ներպատային) կամ նրանց մոտ	Միայն օրգաններում	Գործարկող հանգույցներ չունեն

	հանգույցներ, արՆային հյուսակ)			
Միջնորդանյութ	Ացետիլխոլին § նորադրենալին	Ացետիլխոլին	Ացետիլխոլին, նորադրենալին, սերոտոնին, անոթասկտիվ պեպտիդ, NO, ԱԵՖ, ԱԿՖ, ադենոզին	Միայն ացետիլխոլին

Մարմնական նյարդային համակրգի համեմտությամբ ՎՆՀ-ի բնութագրվում է

- փոքր դրդելիությամբ՝ գրգռման բարձր շեմքով;
- ցածր շարժունությամբ (5-15 ազդակ/վրկ);
- դրդման դանդաղ հաղորդմամբ. նախահանգուցային նյարդաթելում՝ 3-13մ/վրկ, իսկ հետհանգուցային նյարդաթելում՝ 1-3մ/վրկ
- երկարատՆ ԳՊ-ով (մինչՆ 300 մվրկ)՝ ի հաշիվ հետքային փուլերի Ն տՆական անդրդելության փուլով (4-5մվրկ);
- հանգույցներում դրդման ժամանակային Ն տարածական գումարմամբ:

Վեգետատիվ նյարդային համակարգի նյարդաթելերը նյարդավորում են համարյա բոլոր հյուսվածքներն ու օրգանները: Որոշ օրգաններ ունեն «կրկնակի» Ն «եռակի» նյարդավորում՝ սիմպաթիկ, պարասիմպաթիկ Ն մետասիմպաթիկ:

9.2. Վեգետատիվ նյարդային համակարգի կենտրոնական Ն ծայրամասային բաժինները

Վեգետատիվ նյարդային համակարգի կենտրոնական բաժինը կազմված է գանգուղեղային, կրծքագոտկային Ն սրբանային բաժիններից:

Ծայրամասային նյարդային համակարգը կազմված է վեգետատիվ նյարդերից Ն հանգույցներից, որոնք կատարում են բացառապես գործարկող ֆունկցիա Ն ունեն որոշակի առանձնահատկություններ: Վեգետատիվ նյարդերը ունեն օջախային ծագում, սկիզբ են առնում ԿՆՀ-ի միայն որոշ հատվածներից՝ միջին ուղեղից, երկարավուն ուղեղից, ողնուղեղի կրծքագոտկային Ն սրբանային հատվածների կողմնային եղջյուրներից:

Ողնուղեղի պարանոցային Ն գոտկասրբանային որոշ հատվածներ վեգետատիվ նյարդային բջիջներ չեն պարունակում: Միջին ուղեղից սկիզբ առնող պարասիմպաթիկ վեգետատիվ նյարդաթելերը մտնում են ակնաշարժ նյարդի կազմի մեջ Ն նյարդավորում են աչքի հարթ մկանները: Երկարավուն ուղեղից սկիզբ առնող կարՆորագույն պարասիմպաթիկ նյարդը թափառող նյարդն է որը նյարդավորում է ներքին օրգանների մեծ մասը: Վեգետատիվ նյարդաթելերը մտնում են նաՆ լեզվաընպանային, դիմային նյարդերի մեջ, որոնք նյարդավորում են թքագեղձերը: Սիմպաթիկ նյարդային համակարգի կրծքագոտկային հատվածը ընդգրկում է կրծքային առաջին հատվածից մինչՆ գոտկային երրորդ հատվածը ներառյալ, որոնցից սկիզբ են առնում համապատասխան վեգետատիվ նյարդաթելերը:

Սրբանային բաժնից սկսվում են պարասիմպաթիկ նյարդաթելերը, որոնք մտնում են կոնքային նյարդերի կազմության մեջ: Ի տարբերություն մարմնական նյարդերի, որոնք նյարդավորում են հատվածային սկզբունքով, վեգետատիվ նյարդերը այդպիսի հատվածային նյարդավորում չունեն: Օրինակ՝ երկարավուն ուղեղից սկիզբ առնող թափառող նյարդը նյարդավորում է սիրտը, թոքերը, բրոնխները § որովայնի խոռոչի օրգանների մեծ մասը:

ԿՆՀ-ի վերը նշված օջախներից բացի վեգետատիվ նյարդային համակարգի հետ առնչություն ունեն նաև ուղեղի այլ գոյացություններ՝ ուղեղիկը, միջանկյալ ուղեղը, զոլավոր մարմինը, մեծ կիսագնդերի կեղևը: Վերջինիս մեջ թեև մինչև այժմ հատուկ վեգետատիվ օջախներ չեն հայտնաբերվել, սակայն փորձարարական և կլինիկական դիտարկումները վկայում են, որ մեծ կիսագնդերի կեղևը կարգավորում է նաև վեգետատիվ օրգանները և այդ ֆունկցիան իրականանում է բրգային ու արտաբրգային ուղիներով:

9.3. Վեգետատիվ հանգույցներ

Վեգետատիվ հանգույցները այն ձևաբանական և ֆիզիոլոգիական գոյացություններն են, որտեղ գրգիռն առաջին նեյրոնից հաղորդվում է երկրորդ նեյրոնին: ԿՆՀ-ից մինչև հանգույց եկող նյարդաթելն անվանում են *նախահանգուցային*, իսկ հանգույցից մինչև օրգան գնացող նյարդաթելերը կոչվում է *հետհանգուցային*: Վեգետատիվ հանգույցի սինապսն անվանում են *նախահանգուցային սինապս*, իսկ նյարդավորող օրգանում հետհանգուցային նյարդաթելի վերջույթներն առաջացնում են *հետհանգուցային սինապս*:

Նախահանգուցային սինապսների գոյությունն ապացուցվում է Ն.Լենգլիի առաջարկած հետևյալ ֆիզիոլոգիական փորձով: Եթե կենդանու արյան մեջ ներարկվի նիկոտինի լուծույթ կամ այն ուղղակի կաթեցվի վեգետատիվ հանգույցի վրա, որոշ ժամանակ անց նկատվում է, որ նախահանգուցային նյարդաթելը գրգռելիս համապատասխան օրգանում ոչ մի փոփոխություն չի առաջանում, մինչդեռ հետհանգուցային նյարդաթելը գրգռելիս առաջանում է ֆիզիոլոգիական պատասխան: Այս փորձով բացահայտվեց, որ նախահանգուցային նյարդաթելը մտնելով հանգույց ընդհատվում է այլ նյարդաբջջի վրա և նիկոտինը պարալիզում է այն սինապսները, որոնցով գրգիռը փոխանցվում է առաջին նյարդաթելից երկրորդին:

Ըստ տեղակայման վեգետատիվ հանգույցները լինում են հարողնային, նախաողնային և ներպատային:

Հարողնային և *նախաողնային* տեղադրություն ունեն սիմպաթիկ հանգույցները: Հարողնային հանգույցները զույգ են, գտնվում է ողնաշարի երկու կողմերում, իրար միացած են նյարդային կապերով և առաջացնում են *սիմպաթիկ ցողուն*: Դրանից սկիզբ են առնում միելինազուրկ երկար հետհանգուցային նյարդեր, որոնք նյարդավորում են գլուխը, կրծքի, որովայնի խոռոչի և կոնքի օրգանները: Սիմպաթիկ ցողունի հանգույցներից են վերին պարանոցային, աստղաձև հանգույցները, որոնք նյարդավորում են թքագեղձերը, սիրտը:

Սիմպաթիկ հանգույցների մեծ մասը նախաողնային են, կենտ, գտնվում են ողնաշարից ավելի հեռու, քան հարողնայինը և առաջացնում են երկար հետհանգուցային աքսոններ: Կարևոր նախաողնային հանգույցներից են ընդերային, վերին

§ ստորին միջընդերային հանգույցները: Սիմպաթիկ նյարդավորում են ստանում բոլոր օրգանների հարթ մկանները (անոթների, որովայնի խոռոչի, արտազատական օրգանների, թոքերի հարթ մկանները, քրտնագեղձերի, բոլոր մարսողական գեղձերի § ենթամաշկային ճարպագեղձերի բջիջների մկանները):

Պարասիմպաթիկ հանգույցներն ունեն ներպատային տեղադրություն: Դրանք գտնվում են գործող օրգանի պատի մեջ կամ նրան մոտ, ուստի պարասիմպաթիկ նախահանգուցային նյարդաթելը խիստ երկար է, իսկ հետհանգուցայինը՝ կարճ:

Պարասիմպաթիկ նախահանգուցային թելերը գտնվում են ուղեղաբնի 3 զույգ գանգուղեղային նյարդերի կազմության մեջ՝ ակնաշարժ, դիմային § լեզվաբմպանային, որոնք նյարդավորում են աչքի մկանները § գլխի գեղձերը: Կրծքի § որովայնի խոռոչի օրգանները նախահանգուցային նյարդաթելեր են ստանում երկարավուն ուղեղից թափառող նյարդի կազմության մեջ, կոնքի խոռոչի օրգանները՝ կոնքային նյարդով: Պարասիմպաթիկ նայարդային համակարգը նյարդավորում է ստամոքս-աղիքային ուղու հարթ մկանները, մարսողական գեղձերը, միզասեռական օրգանները, թոքերը, նախասրտերը, արցունքագեղձերը, աչքի մկանները: Պարասիմպաթիկ նյարդեր չեն ստանում արյան անոթների հարթ մկանները, բացառությամբ սեռական օրգանների § ուղեղի զարկերակների:

Վեգետատիվ հանգույցների առանձնահատկությունները: Վեգետատիվ հանգույցներին հատուկ են այն գործընթացներն ու մեխանիզմները, որոնք գործում են նյարդային կենտրոններում: Ուստի որոշ իմաստով վեգետատիվ հանգույցները կարելի է դիտել որպես պարզագույն միավորող կենտրոններ: Վեգետատաիվ հանգույցներում կատարվում է դրդման հաղորդման ուշացում, ռիթմի փոխակերպում, հեշտացում, հետսինապսային պոտենցիալների տարածական § ժամանակային գումարում, համամիտում § տարամիտում:

Վեգետատիվ հանգույցներում հետհանգուցային նեյրոնները քանակով բազմաթիվ անգամ գերազանցում են նախահանգուցային նեյրոններին, որը պայմաններ է ստեղծում տարամիտման համար: Վեգետատիվ հանգույցներում նախահանգուցային նյարդաթելը սինապսային կապի մեջ է մտնում ոչ թե մեկ, այլ մի շարք հետհանգուցային նեյրոնների հետ: Դրա շնորհիվ գրգիռը միաժամանակ հաղորդվում է բազմաթիվ նեյրոններին, ուստի ԿՆՀ-ի նույնիսկ շատ սահմանափակ հատված գրգռելիս հաղորդումը կրում է սփռված, տարածուն բնույթ, որն էլ ապահովում է օրգանիզմի գործունեության մեջ վեգետատիվ բաղադրամասի ավելի համակողմանի ընդգրկում: Վեգետատիվ հանգույցներում կատարվում է նա§ համամիտում, երբ մի քանի նախահանգուցային բջիջներից գրգիռը հաղորդվում է մեկ հետհանգուցային բջջին: Դա ապահովում է դրդման հաղորդման բարձր հուսալիությունը վեգետատիվ հանգույցներում:

Տարածական § ժամանակային գումարման երևույթը վեգետատիվ հանգույցներում նույնպես ունի կարևոր ֆիզիոլոգիական նշանակություն, քանի որ նախահանգուցային նյարդաթելով եկած մեկականական գրգիռներն ընդհանրապես չեն կարող հարուցել հետհանգուցային նեյրոնի շեմքային հետսինապսային պոտենցիալներ:

Ներպատային հանգույցներ: Սրանք հիմնականում պատկանում են մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգին: Նրանք իրականացնում են ծայրամասային ռեֆլեքսներ: *Ծայրամասային* կոչվում են այն ռեֆլեքսները, որոնք իրականանում են առանց ԿՆՀ-ի մասնակցության: Նրանց առբերիչ ուղիները գտնվում են օրգա-

նում § գրգռվում են տեղային գրգիռներից, իսկ ռեֆլեքսային կենտրոնը հանդիսանում է ներպատային հանգույցը: Օրինակ հայտնի է, որ սիրտը պատվաստելուց մի քանի օր հետո արդեն հարմավում է օրգանիզմի պայմաններին, այսինքն սրտի կծկման ուժը § հաճախությունը, արյան րոպեական ծավալը փոփոխվում են օրգանիզմի ֆիզիկական ծանրաբեռնվածությանը համապատասխան:

Աքսոն- ռեֆլեքս կամ կեղծ ռեֆլեքս: Այն իրականանում է առանց ԿՆՀ-ի § նույնիսկ վեգետատիվ հանգույցների մասնակցության, վեգետատիվ նյարդաթելի կողմնաճյուղի միջոցով: Հետհանգուցային նյարդաթելը ճյուղավորվում է երկու աքսոնի, որոնցից յուրաքանչյուրը նյարդավորում է տարբեր օրգաններ կամ նույն օրգանի տարբեր մասերը: Նման ձ§ով են նյարդավորվում մաշկային անոթները: Մաշկի զգացող նյարդը հենց մաշկում տալիս է արտատար կողմնաճյուղ մաշկային անոթին: Երբ գրգռվում են մաշկային ընկալիչները, գրգիռը ուղղընթաց հաղորդվում է ԿՆՀ § միֆնույն ժամանակ կողմնաճյուղի միջոցով հակընթաց հաղորդվում է անոթին ու առաջացնում անոթալայնիչ ազդեցություն:

Աքսոն-ռեֆլեքսի մեխանիզմի վերաբերյալ առաջարկված է նաֆ քիմիական բացատրություն, ըստ որի մաշկը գրգռելիս նրա ընկալիչներում արտադրվում է ԱԵՖ կամ նման ինչ-որ նյութեր, որոնք թողնում են անոթալայնիչ ազդեցություն:

9.4. Սիմպաթիկ նյարդային համակարգի ֆիզիոլոգիական հատկությունները

Սիմպաթիկ հանգույցներում ազդակների տարամիտման շնորհիվ նրանցից հաղորդվող դրդումն ընդգրկում է բազմաթիվ օրգաններ: Այս երևույթն առավել ցայտուն արտահայտվում է հազային ռեակցիաների ժամանակ:

Սիմպաթիկ նյարդային համակարգը (ՍՆՀ) հիմնականում նյարդավորվող օրգանների վրա թողնում է ակտիվացնող ազդեցություն. ուժեղացնում է կատոբոլիզմը, սրտի կծկումների հաճախությունը և ուժը, հյուսվածքների թթվածնամատակարարումը մեծացնում է գլյուկոզի խտությունն արյան մեջ, բարձրացնում է արյան ճնշումը, լայնացնում բրոնխները, մեծացնում կմախքային մկաններում դրդման հաղորդումը և նրանց լարվածությունը, թոքային օդափոխությունը, լայնացնում բիբը, մեծացնում մակերիկամների կողմից կատեխոլամինների հյութազատումը, իջեցնում մարսողական համակարգի լարվածությունը, նվազեցնում մարսողական գեղձերի հյութազատությունը և ներծծումը:

ՍՆՀ-ը մասնակցում է հարձակողական, ցավային, սթրեսային ռեակցիաների իրականացմանը, մոբիլիզացնում է օրգանիզմի ուժերը և նրա փոխազդեցությունն արտաքին միջավայրի հետ: ՍՆՀ-ի C տեսակին պատկանող հետհանգուցային թելերը ազդակներն օրգաններին ավելի դանդաղ են հաղորդում, քան պարասիմպաթիկ համակարգը: ՍՆՀ-իազդեցությունն ավելի երկարատև է, քան պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգը:

Սիմպաթիկ հանգույցներում էլեկտրական պոտենցիալները բնութագրվում են երկարատև հետքային երևույթներով: Նախահանգուցային թելերի խթանման ժամանակ սկզբում գրանցվում է ԴՀՍՊ, ապա այն փոխարինվում է դանդաղ ԱՀՍՊ-ով: Դրանից հետո կրկին գրանցվում է դանդաղ ԴՀՍՊ, որը տևում է մի քանի րոպե: Բացահայտված է, որ սկզբնական ապաբևեռացումը պայմանավորված է նիկոտինային ընկալիչների վրա ացետիլխոլինի ազդեցությամբ: Դանդաղ ԱՀՍՊ-ն առաջանում է դոֆամինի ազդեցությամբ, որը հյութազատվում է ներդիր նեյրոններով: Վերջիններս ակտիվանում են մուսկարինային ընկալիչներով:

Սիմպաթիկ նյարդերի հետհանգուցային թելերի գրգռումը վերականգնում է միջածիգ զոլավոր մկանների կծկումը, որոնք հոգնել էին շարժողական նյարդի գրգռմամբ (Լ.Ա. Օրբելի և Ա.Գ. Գինեցինսկի): Դա պայմանավորված է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի ուղղակի ազդեցությամբ մկանային հյուսվածքի նյութափոխանակության վրա:

9.5. Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի ֆիզիոլոգիական հատկությունները

Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի (ՊՆՀ) ազդեցություններն ավելի տեղայնացված են և նյարդավորվող օրգանների վրա թողնում են սահմանափակ ազդեցություն: ՊՆՀ-ը օրգանիզմի տարբեր ֆունկցիաների վրա թողնում է հանգստացնող, թուլացնող ազդեցություն, իջնում է ԿՆՀ-ի և միոկարդի դրդելիությունը, նվազում է նյութափոխանակության ուժգնությունը, սրտի կծկումների հաճախությունը և ուժը, արյան ճնշումը, թոքային օդափոխության ծավալը, մարմնի ջեր-

մաստիճանը, շատանում է ինսուլինի հյութազատությունը, որի շնորհիվ արյան գլյուկոզի քանակը նվազում է, իսկ շատանում է գլիկոգենի քանակը: Միաժամանակ ուժեղանում է ստանոքսա-աղիքային ուղու շարժողական, հյութազատական § ներծծողական ֆունկցիան: ՊՆՀ-ը գլխավորապես ուժեղացնում է նյութագոյացման ռեակցիաները:

Նրա ազդեցությունը հիմնականում գերակշռում է քնի § բավարարության հոգեկան սուբյեկտիվ զգայության ձ§ավորման գործընթացում:

Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի նախա- § հետհանգուցային նյարդաթելերի միջնորդանյութը ացետիլխոլինն է: Նախահանգուցային թելերը B խմբի են § ավելի երկար, որի շնորհիվ դրդումն ավելի արագ է հաղորդվում, քան սիմպաթիկ նյարդերով: Պարասիմպաթիկ նյարդային ազդեցության տ§ողությունը համեմատաբար ավելի կարճատ§ է, քան սիմպաթիկ նյարդերինը:

9.6. Սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգերի ազդեցությունն օրգանների ֆունկցիաների վրա

ՎՆՀ-ը կարգավորում է նյութափոխանակությունը, ծայրամասային օրգանների դրդողելիությունն ու ինքնավարությունը, ինչպես նա§ ԿՆՀ-ի գործունեությունը: ՎՆՀ-ը կարգավորում § փոխում է հյուսվածքների ու օրգանների ֆիզիոլոգիական վիճակը՝ դրանք հարմարեցնելով ամբողջական օրգանիզմի ընթացիկ գործունեությանը § շրջապատող միջավայրի պայմաններին:

Օրգանների գործունեության պայմաններից կախված՝ ՎՆՀ-ը թողնում է կանոնավորվող կամ թողարկիչ ազդեցություն: Եթե տվյալ օրգանը ունի ինքնավարություն § անընդհատ գործում է կամ «ներգրավված է» աշխատանքի մեջ, իսկ սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերով եկող ազդակներն ուժեղացնում կամ թուլացնում են նրա գործունեությունը, ապա գերակշռում է ՎՆՀ-ի կանոնավորող ազդեցությունը: Եթե օրգանի աշխատանքն անընդհատ չէ, այլ դրդվում է սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերով եկող ազդակներով, այս դեպքում նշում են ՎՆՀ-ի թողարկիչ ազդեցությունը: Թողարկիչ ազդեցությունները հաճախ լրացվում են կանոնավորող ազդեցությամբ:

ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ բաժինները, որպես կանոն, օրգանների վրա թողնում են հակառակ ազդեցություն: Օրինակ՝ պարասիմպաթիկ թափառող նյարդի դրդման ժամանակ սրտի կծկումների ռիթմը § ուժը դանդաղում է, իսկ սիմպաթիկ նյարդերով ազդեցությամբ՝ արագանում: Թափառող նյարդի ակտիվության բարձրացման ժամանակ բրոնխների հարթ մկանների լարվածությունը մեծանում է, որի արդյունքում նրանց լուսանցքը փոքրանում է: Սիմպաթիկ նյարդերով ազդեցությամբ բրոնխների մկանունքը թուլանում է § նրանց լուսանցքը լայնանում է, իսկ պարասիմպաթիկ նյարդերի ակտիվության բարձրացման ժամանակ բրոնխների հարթ մկանների լարվածությունը մեծանում է: Օրգանների վրա ՎՆՀ-ի երկու բաժինների տարբեր ուղղություններով ազդեցության հաշվին ապահովվում է գոյության պայմաններին օրգանիզմի նպատակասլաց հարմարումը: Այս փաստերը թույլ են տվել առաջ քաշել ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ բաժինների հակագործության (անտագոնիզմ) մասին վարկածը, որի համաձայն երկու բաժիններն էլ կարգավորում են օրգանների ֆունկցիաները՝ ներգոր-

ծելով հակառակ ուղղություններով: Բնական պայմաններում այս երկու բաժինների լարվածությունների միջ§ նկատվում է «հավասարակշռություն»: Մի բաժնի լարվածության գերակշռման դեպքում մյուսի լարվածությունը նվազում է: Սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ բաժնի լարվածության մշտական բարձրացումը նպաստում է տարբեր խանգարումների առաջացմանը՝ ***սիմպաթիկոտոնիա*** § ***վագոտոնիա:***

Բազմաթիվ փորձարարական հետազոտություններ ցույց են տվել, որ ՎՆՀ-ի երկու բաժինների միջ§ գոյություն ունի նաև համագործակցություն (սիներգիզմ): Նրանցից մեկի լարվածության բարձրացումն անխուսափելիորեն առաջացնում է մյուսի լարվածության բարձրացմանը հանգեցնող գործընթացներ: Ենթադրում էին, որ օրգանների բնականոն աշխատանքը կարող է ընթանալ միայն պարասիմպաթիկ նյարդերով սիմպաթիկ ազդեցությունների «հավասարակշռման» դեպքում: Սակայն մի շարք փաստեր հակասում են այս ենթադրությանը: Օրինակ, թքի արտազատումը դրդվում է սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերի գրգռման ժամանակ: Մի շարք օրգաններ § հյուսվածքներ չունեն պարասիմպաթիկ նյարդավորում, այլ նյարդավորվում են միայն սիմպաթիկ համակարգի նյարդաթելերով: Դրանց թվին են պատկանում մաշկի անոթները, որովայնի խոռոչի որոշ անոթներ, մակերիկամների ուղեղային շերտը, արգանդը, կմախքային մկանները § ԿՆՀ-ը, ինչպես նաև զգայական օրգանները:

Հիմնվելով բազմաթիվ փաստերի վրա, Լ.Օրբելին տվել է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի ընդհանրական հարմարողական սնուցողական ֆունկցիայի մասին դրույթը, որի համաձայն սիմպաթիկ համակարգը կարգավորում է նյութափոխանակությունը, սնուցումը, մարմնի բոլոր օրգանների § հյուսվածքների դրդելիությունը՝ ապահովելով օրգանիզմի հարմարումը գործունեության ընթացիկ պայմաններին:

Եթե սիմպաթիկ բաժինը ընդհանրական հարմարողական սնուցիչ դեր է խաղում, ապա անհասկանալի է դառնում պարասիմպաթիկ բաժնի ֆիզիոլոգիական նշանակությունը: Մի շարք փաստեր վկայում են, որ ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ բաժինն ակտիվանում է օրգանիզմում էներգիայի ծախսի հետ կապված գործընթացների ժամանակ, իսկ պարասիմպաթիկը՝ էներգիայի կուտակման ժամանակ: Այս երկու բաժինների միջ§ հակագործությունը դրսևորվում է նրանում, որ սիմպաթիկ ազդեցություններն ակտիվացնում են օրգանիզմի գործունեության հետ կապված գործընթացները, իսկ պարասիմպաթիկ ազդեցությունները նպաստում են այն պաշարների վերականգնմանը, որոնք ծախսվել են գործունեության ընթացքում: Սակայն հայտնի է, որ սիմպաթիկ նյարդերով նյարդավորվող մի շարք օգաններ (կմախքային մկաններ, զգայական օրգաններ, ԿՆՀ) բավականին ակտիվ են գործում ուժերի լարվածության դեպքում, սակայն չունեն պարասիմպաթիկ նյարդավորում, ուստի այդ օրգաններն են առաջին հերթին լարված աշխատանքի ժամանակ պաշարների վերականգնման կարիք զգում: Հետևապես, նշված ոչ մի տեսակետ սպառիչ չի բացատրում սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ բաժինների փոխհարաբերության մեխանիզմները:

Վերջերս բացահայտվեց, որ ՎՆՀ-ի երկու բաժինների փոխհարաբերությունը չի կարող արտահայտվել «անտագոնիզմ» § «սիներգիզմ» հասկացություններով: Օրգանիզմում յուրաքանչյուր համակարգ կատարում է իր սեփական ֆունկցիան:

Բազմաթիվ հետազոտություններով բացահայտվել է, որ պարասիմպաթիկ նյարդաթելերի ազդեցությունն օրգանների գործունեության վրա միատեսակ չէ: Նրանց ազդեցությունը օրգանների § հյուսվածքների վրա իրականանում է անուղղակի: Նյարդավորվող օրգանում տեղադրված են արտատար նեյրոններ, որոնցում ավարտվում են պարասիմպաթիկ նախահանգուցային նյարդաթելերը: Հետ§ապես ներպատային արտատար նեյրոնները հանդիսանում են ԿՆՀ-ից պարասիմպաթիկ նախահանգուցային նյարդաթելերով հաղորդվող ազդակների ընդհանուր վերջնական ուղին, ինչպես նա§ այն ազդակների, որոնք հաղորդվում են ներպատային առբերիչ նեյրոններով ձ§ավորված ներօրգանային ընկալիչներից:

Պարասիմպաթիկ նյարդաթելերի հակառակ ազդեցությունները բոլորովին հակասական չեն: Դա տարբեր ուղղություններով ներգործելու բնականոն դրս§որումն է, որն անհրաժեշտ է օրգանների § հյուսվածքների բնականոն ֆունկցիայի ապահովման համար: Պարասիմպաթիկ բաժինը իրենից ներկայացնում է ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ընթացիկ կարգավորումը § ներքին միջավայրի կայունության պահպանումը իրականացնող համակարգ: Դրա համար այն ունի մեծ հնարավորություն: Բավական է նշել, որ աղիներում մեծ քանակությամբ առկա են երեք տեսակի նյարդային հյուսակներ: Աղիքի 1սմ^2 մակերեսին բաժին ընկնող ներպատային նեյրոնների քանակը կարող է հասնել 20.000-ի: Ուստի պարասիմպաթիկ նյարդերի նախահանգուցային թելերով եկող ազդակները փոխազդեցության մեջ են մտնում ներպատային ռեֆլեքսային կարգավորման գործընթացներն իրականացնող ազդակների հետ § տվյալ օրգանում կամ համակարգում ընթացող ֆիզիոլոգիական գործընթացների վիճակից կախված կարող են ուժեղացնել կամ թուլացնել օրգանի այս կամ այն ֆունկցիան՝ իրականացնելով բնականոն ընթացող գործունեություն § հոմեոստազի պահպանման անհրաժեշտ բազմապիսի կարգավորիչ ազդեցություններ:

Ի տարբերություն դրա, ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ բաժինը գրգռման տարբեր ուժերի դեպքում օրգանի վրա թողնում է միատեսակ ազդեցություն: Օրգանին մոտեցող սիմպաթիկ համակարգի թելերը հետհանգուցային են: Նրանք ավարտվում են անմիջապես օրգանի հյուսվածքների գործող կառույցների վրա: Ուստի այդ թելերով եկող ազդակները փոխազդեցության մեջ չեն մտնում ներօրգանային ռեֆլեքսային կարգավորման ապարատի հետ, այլ օրգանների վրա թողնում են ուղղակի § միատեսակ ազդեցություն: Դա պայմանավորված է սիմպաթիկ համակարգի հատուկ կենսաբանական դերով, որի էությունը օրգանիզմի ուժերի մոբիլիզացումն է դժվարությունների հաղթահարման § օրգանիզմի ու արտաքին միջավայրի ակտիվ փոխազդեցության ժամանակ ծագող դժվարագույն խնդիրների լուծման համար:

Հետ§ապես, ներկայումս ընդունվում է, որ ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ բաժինը հոմեոստազն ապահովող ֆիզիոլոգիական գործընթացները կարգավորող համակարգ է: Սիմպաթիկ բաժինը «անհանգստության», «պաշտպանության», «պաշարների մոբիլիզացման» համակարգ է, որն անհրաժեշտ է միջավայրի հետ օրգանիզմի ակտիվ փոխներգործության համար: Այսպիսի մոբիլիզացումը պահանջում է շատ օրգանների § կառույցների համընդհանուր մասնակցություն: Ըստ եր§ույթին, հենց այդ պատճառով էլ սիմպաթիկ բաժնի հանգույցները (նախ- § հարողնային) մեծ հեռավորության վրա են գտնվում նյարդավորվող օրգանից § հյուսվածքներից, ու ազդակները բազմապատկելու մեծ հնարավորություն ունեն, ինչն էլ ապահովում է շատ կառույցների վրա համատարած ազդեցությունը: Օրգանիզմի գրեթե բոլոր

օրգանների § կառույցների վրա համատարած ազդեցությունը ծագում է քրոմոֆինային հյուսվածքից արյան մեջ ադրենալինի անցման դեպքում:

ՎՆՀ-ի սիմպաթիկ բաժինը ակտիվացնում է ուղեղի գործունեությունը, մոբիլիզացնում պաշտպանական ռեակցիաները՝ ջերմակարգավորման, արյան մակարդման, իմունային ռեակցիաներ, պատնեշային մեխանիզմներ: Սիմպաթիկ համակարգի դրդումը հանդիսանում է սթրեսին բնորոշ հորմոնային ռեակցիաների շղթայի սկզբնական օղակը:

Ի տարբերություն պարասիմպաթիկ բաժնի, որն ապահովում է հոմեոստազի կայունությունը, սիմպաթիկ համակարգը այն հաճախ խախտում է: Նրա դրդումը բերում է զարկերակային ճնշման բարձրացման, արյան պահեստների դատարկման, դեպի արյուն մեծ քանակությամբ գլյուկոզի, ճարպաթթուների արտահանման, էներգիական պաշարների ակտիվացման, ստամոքս-աղիքային ուղու ֆունկցիաների ընկճման § այլն: Նշվածից հետ§ում է, որ սիմպաթիկ բաժինը հազվադեպ չէ, որ խախտում է ներքին միջավայրի կայունությունը: Սիմպաթիկ բաժնի դրդումից առաջ եկած ցանկացած խախտումների դեպքում ներքին միջավայրի կայունության վերականգնման § պահպանման խնդիրը ընկնում է պարասիմպաթիկ բաժնի վրա: Այս իմաստով երկու բաժինների գործունեությունը երբեմն կարող է դրս§որվել որպես անտագոնիզմ: Սակայն դա չի նշանակում, որ օրգանների § հյուսվածքների ֆունկցիաները կառավարվում են միայն անտագոնիստական ազդեցություններով: Պարասիմպաթիկ նյարդաթելերը մի շարք դեպքերում կարող են ինչպես խթանել, այնպես էլ արգելակել կարգավորվող օրգանների ֆունկցիան՝ ապահովելով հոմեոստազի պահպանման համար անհրաժեշտ բոլոր գործընթացները:

Վերջին ժամանակներում ցույց է տրվել, որ պարասիմպաթիկ համակարգի ծայրաճյուղերում արտազատվող ացետիլխոլինը կարող է արգելակել սիմպաթիկ նյարդերի վերջույթներում նորադրենալինի արտազատումը: Բացի այդ, ացետիլխոլինը կարող է նվազեցնել կատեխոլամինների ազդեցության նկատմամբ ադրենաընկալիչների զգայությունը:

9.7. Մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգ

Շատ ներքին օրգաններ պարասիմպաթիկ § սիմպաթիկ նյարդերի հատումից հետո կամ նույնիսկ օրգանիզմից մեկուսացնելուց հետո շարունակում են իրականացնել իրենց բնորոշ ֆունկցիաներն առանց նկատելի փոփոխությունների: Օրինակ՝ աղիքը պահպանում է համաձայնեցված գալարակծկանքի § ներծծման ֆունկցիաները, սիրտը սնուցիչ միջավայրում շարունակում է կծկվել: Իրենց բնորոշ հաճախությամբ շարունակում են կծկվել նաև արգանդի հատվածները կամ շերտակտորները, միզապարկը, միզածորանները, լեղապարկը, լեղածորանը: Ֆունկցիաների այդպիսի ինքնավարությունը բացատրվում է այդ օրգանների պատերում տեղադրված միկրոհանգուցային համակարգով (ներպատային միկրոհանգույցներ), որն օժտված է սեփական ինքնավարությամբ: Ինքնավար ռեֆլեքսային գործունեության համար այդ համակարգը ունի զգացող, ներդիր, շարժիչ § միջնորդանյութային օղակներ: Հետ§աբար, սնամեջ ընդերային օրգանների մեծ մասն արտաօրգանային պարասիմպաթիկ § սիմպաթիկ նյարդային համակարգերի հետ մեկտեղ ունի սեփական կարգավորող նյարդային մեխանիզմ՝ մեթասիմպաթիկ

նյարդային համակարգ (ՄՍՆՀ): Այս դեպքում օրգանների աշխատանքի ղեկավարումն ապահովվում է իրենց պատերի սահմաններում միավորվող ռեֆլեքսային աղեղներով:

Ներքին օրգաններում գտնվող ՄՍՆՀ-ի միկրոհանգույցները կառուցվածքով նման են ԿՆՀ-ի կորիզային հանգույցներին: Նրանք իրենց շրջապատող հյուսվածքներից բաժանված են հատուկ պատնեշներով, նրանց արտաբջջային տա-րածությունն աննշան է, պարունակում են շատ ուղեկից բջիջներ: Նեյրոնների մարմիններ-ը ունեն բազմաթիվ սինապսներ, իսկ նյարդային վերջույթները՝ մեծ քանակությամբ միջնորդանյութերով լի բշտեր: ՄՍՆՀ-ի հանգույցների նեյրոններում դրդման հաղորդումը իրականանում է ացետիլխոլինով § նորադրենալինով: Հետհանգուցային նյարդաթելերի սինապսներում հայտնաբերված են ացետիլխոլին, նորադրենալին, ԱԵՖ, ադենոզին, սերոտոնին, դոֆամին, ադրենալին, հիստամին: Սակայն դրդման հաղորդմանը հիմնականում մասնակցում են ԱԵՖ-ը § ադենոզինը, որոնց ընկալիչները կոչվում են պուրինէրգիական: Վերջին տարիների հետազոտություններով բացահայտվել է, որ աղիքի, բրոնխների § միզածորանի հարթ մկաններին դրդման հաղորդման գործընթացում կար§որ դեր ունեն անոթաակտիվ աղիքային պեպտիդը, P նյութը, NO:

Մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգում հիմնական տարրերը, որոնք ռիթմ են ստեղծում § պահպանում են գործառական մոդուլի լարվածությունը, հանդիսանում են օսցիլյատոր բջիջները: Այդ նեյրոնները բնութագրվում են պայթունային բնույթի պարպումներով: Դրանց ֆունկցիայի վրա չեն ազդում սինապսային հաղորդումը շրջափակող կամ միջնորդանյութային բնույթի նյութերը:

Ի տարբերություն ՎՆՀ-ի այլ բաժինների, մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգը ստանալով սինապսային մուտքեր արտաօրգանային սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ համակարգերից, մարմնական ռեֆլեքսային աղեղի արտատար մասի հետ չունի ուղիղ սինապսային հպումներ, այլ ընդհանուր առբերիչ ուղուն զուգընթաց ունի սեփական զգացող օղակ: Այն ավելի քիչ կախվածության մեջ է գտնվում ԿՆՀ-ից § օժտված է սեփական միջնորդանյութային օղակով:

9.8. Վեգետատիվ ռեֆլեքսներ

ՎՆՀ-ի նեյրոնները մասնակցում են ռեֆլեքսային ռեակցիաների իրականացմանը, որոնք կոչվում են *վեգետատիվ ռեֆլեքսներ*: Ըստ ընկալչական դաշտի § գործարկվող օրգանների մասնակցության տարբերում են ընդերա-ընդերային, ընդերամարմնական § ընդերազգայական ռեֆլեքսներ: *Ընդերա-ընդերային ռեֆլեքսների* դեպքում մեկ օրգանի գրգռումն առաջացնում է փոփոխություններ այլ օրգաններում: Օրինակ, աորտայի աղեղում ճնշման բարձրացումն առաջացնում է սրտի աշխատանքի դանդաղում, անոթների լայնացում § ճնշման իջեցում: Ընդերա-ընդերային ռեֆլեքսներից է նա§ Հոլցի ռեֆլեքսը, որի ժամանակ միջընդերքի գրգռումըս դանդաղեցնում է սրտի աշխատանքը: Ընդերա-ընդերային ռեֆլեքսների տարատեսակ է աքսոն ռեֆլեքսը, երբ մաշկի ցավային ընկալիչների գրգռման ժամանակ առաջանում են անոթային ռեակցիաներ:

Ընդերամարմնական ռեֆլեքսների օրինակ է օրգանիզմի ընդհանուր շարժողական ակտիվության արգելակումը կարոտիսյան ծոցի քիմիա-,

մեխանաընկալիչների գրգռման ժամանակ: Ընդերամարմնական ռեֆլեքսի օրինակ է նաև որովայնի գրգռումից առաջացող մկանների կծկումը:

Ընդերազգայական ռեֆլեքսներն առաջանում են ի պատասխան վեգետատիվ նյարդաթելերի գրգռման, որի ժամանակ առաջանում են ներքին օրգանների ռեակցիաներ և միաժամանակ փոխվում է մարմնական զգայունությունը: Կլինիկայում առանձնահատուկ նշանակություն ունի ընդերամաշկային ռեֆլեքսների որոշումը: Վեգետատիվ և մարմնական նյարդային համակարգերի հատվածային կառուցվածքի շնորհիվ ներքին օրգանների հիվանդությունների ժամանակ մաշկի սահմանափակ շրջաններում առաջանում է շոշափական և ցավային զգայության բարձրացում: Այս ցավերը կոչվում են արտացոլվող և գրանցվում են Զախարին-Հեդի շրջաններից: Օրինակ, սրտի սնուցման խանգարման ժամանակ ցավեր են առաջանում ձախ ուսի, թիակի շրջանում: Ընդերամաշկային ռեֆլեքսների որոշումը կլինիկայում ունի ախտորոշիչ նշանակություն:

Մարմնաընդերային ռեֆլեքսների տարատեսակ են մաշկաընդերային ռեֆլեքսները, որոնց դեպքում մարմնի մակերևույթի որոշ շրջանների գրգռման ժամանակ առաջանում են անոթային ռեակցիաներ և որոշակի ներքին օրգանների ֆունկցիաների փոփոխություններ: Այս ռեֆլեքսները կլինիկայում կիրառվում են ասեղնաբուժության մեջ բուժիչ նպատակներով:

Մարդկանց վեգետատիվ նյարդային համակարգի գործունեությունում կարևոր դեր ունի նաև «կենսաբանական ակտիվ կետերից» հաղորդվող առբերիչ ազդահոսքը: Այդ կետերի թիվը 700 է: Որոշ տվյալների համաձայն այս կետերի գրգռումը (ասեղնածակում, մատների կետային մերսում) կարող է փոխել ներքին օրգանների աշխատանքը, վերացնել գլխացավը, սրտի շրջանի ցավը և այլն:

9.9. Վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորման կենտրոնները

Վեգետատիվ ֆունկցիաները կարգավորվում են ԿՆՀ-ի տարբեր մակարդակներում տեղակայված կենտրոններով:

Ողնուղեղային կենտրոններ: Ողնուղեղի սիմպաթիկ կենտրոնները կարգավորում են բբի լուսանցքը, ակնաճեղքի մեծությունը, անոթային լարվածությունը և քրտնազատությունը, հաճախեցնում են սրտի աշխատանքը, լայնացնում բրոնխները: Ողնուղեղի սրբանային բաժնում են տեղադրված միզելու, կղման, սեռական ռեֆլեքսների կենտրոնները:

Ուղեղաբնի կենտրոններ: Նրանք տեղադրված են երկարավուն ուղեղում, կամրջում, միջին ուղեղում: Թափառող նյարդի կորիզը կարգավորում է սրտի աշխատանքը, արցունքազատությունը, թքագեղձերի, ստամոքսագեղձերի, ենթաստամոքսային գեղձի, հյութազատությունը, լեղազատությունը, մարսողական ուղու շարժողական ակտիվությունը: Երկարավուն ուղեղում են գտնվում անոթաշարժ, շնչառական, ծծելու, ծամելու, փռշտալու, հազալու, կլլման կենտրոնները: Միջին ուղեղի տեսաբլուրներում են տեղադրված բիբը լայնացնող և աչքի հարմարումն իրականացնող կենտրոնները:

Ենթատեսաթմբի կենտրոններ: Ենթատեսաթումբը համարվում է ենթակեղևային բարձրագույն վեգետատիվ կենտրոն և իրականացնում է վեգետատիվ, մարմնական և ներզատական ռեֆլեքսներ: Ենթատեսաթմբի հետին կորիզները

կարգավորում են սիմպաթիկ, իսկ առջ§ի կորիզները՝ պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգերը: Ենթատեսաթմբի միջին կորիզներն ապահովում են նյութափոխանակության § ջրային հաշվեկշռի կայունությունը: Փորմիջային կորիզը հագեցման, կողմնային կորիզը քաղցի, իսկ հարփորային կորիզը ծարավի կենտրոններն են:

Լիմբիական համակարգի կենտրոնները իրականացնում են հույզային ռեակցիաների վեգետատիվ բաղադրամասերը, սննդային, սեռական, պաշտպանական վարքագիծը: Դա իրականանում է ՎՆՀ-ի § ներզատիչ գեղձերի մասնակցությամբ:

Ռեղեիկային կենտրոնները թողնում են կայունացնող ազդեցություն ընդերային օրգանների գործունեության վրա: Նրա հեռացման ժամանակ հոմեոստազը դառնում է անկայուն, ճնշվում է ալիքային գեղձերի ակտիվությունը § ստամոքս-աղիքային ուղու շարժողական ակտիվությունը:

Յանցանման գոյացությունը բարձրացնում է մյուս վեգետատիվ կենտրոնների ակտիվությունը, սիմպաթիկ նյարդային համակարգի լարվածությունը: Նրանում տեղադրված են կենսական կարևոր շնչառական § անոթաշարժ կենտրոնները:

Տեսաթումբը սահմանափակում է ներքին օրգաններից մեծ կիսագնդերի կեղ§ հաղորդվող առբերիչ ազդակահոսքը § ապահովում նրա բարձր ակտիվությունը մարմնական ֆունկցիաների կարգավորման գործընթացում:

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը հանդիսանում է օրգանիզմի բոլոր ֆունկցիաների կարգավորման բարձրագույն միակցող կենտրոն: Կեղ§ի տարբեր շրջանների, մասնավորապես, ճակատային բլթերի գրգռումը փոխում է վեգետատիվ նյարդավորում ունեցող ցանկացած օրգանի գործունեությունը: Շարժողական շրջանի գրգռումն առաջացնում է սիրտ-անոթային համակարգի գործունեության փոփոխություններ (րոպեական ծավալի մեծացում, արյան շրջանառության ուժեղացում մկաններում § ֆիզիկական աշխատանքի ուժգնացում): Պայմանական ռեֆլեքսների մշակումը ներքին օրգանների գործունեության մասնակցությամբ §ս վկայում է վեգետատիվ ֆունկցիաների կարգավորման գործում կեղ§ի կարևոր դերի մասին (Կ.Մ. Բիկով):

9.10. Վեգետատիվ նյարդային համակարգի քիմիական կազմակերպման առանձնահատկությունները

ՎՆՀ-ն իր ազդեցություններն իրականացնում է քիմիական միջնորդանյութային § ընկալչական մեխանիզմներով: ՎՆՀ- առբերիչ զգայական ընկալիչները գրգռվում են ներքին միջավայրի տարբեր փոփոխություններից: Նրանք հանդիսանում են առաջնային ընկալիչներ: *Մեխանոընկալիչներն* ընկալում են ճնշումը, օրգանների պատերի ձգումը: *Քիմիաընկալիչներն* ընկալում են ներքին օրգանների պարունակության՝ PH-ի էլեկտրոլիտային կազմի, PO_2-ի § PCO_2-ի, գլյուկոզի § ամինաթթուների խտության, օսմոսային ճնշման փոփոխությունները: *Ջերմաընկալիչներն* արձագանքում են ջերմաստիճանի տատանումներին § հիմնականում տեղակայված են ստամոքս-աղիքային ուղում: Ցավային ընկալիչները մասնագիտացված ընկալիչներ են: Ցավային զգայություն կարող է առաջանալ նաև§ ընդերային բոլոր ընկալիչների գերուժեղ գրգռումից: Բազմաբնույթ ընկալիչները (ստամոքս-աղիքային ուղի), արձագանքում են մի քանի ազդեցություններին:

ՎՆՀ-ում գոյություն ունի սինապսային հաղորդման երեք եղանակ՝ քիմիական, էլեկտրական § խառը: Դրդման հաղորդման հիմնական եղանակը քիմիական է: ՎՆՀ-ի նեյրոնները ներզատում են տարբեր միջնորդանյութեր՝ ացետիլխոլին, նորադրենալին, դոֆամին, սերոտոնին, ԱԵՖ, ամինաթթուներ § այլն:

Ացետիլխոլինը հյուսվածքների § օրգանների վրա ազդում է մասնագիտացված խոլինաընկալիչների միջոցով: Խոլինէրգիական են. ա) բոլոր նախահանգուցային նեյրոնները, բ) պարասիմպաթիկ հանգուցային նեյրոնները, գ) հանգուցային սիմպաթիկ նեյրոնները, որոնք նյարդավորում են քրտնագեղձերը, կմախքային մկանները սնուցող անոթների հարթ մկանները: Վերջիններիս գրգռումն առաջացնում է անոթների լայնացում: Ացետիլխոլինի ազդեցությունը հետհանգուցային նեյրոնների հետսինապսային թաղանթի վրա կարող է իրականանալ նիկոտինով, իսկ գործարկող օրգանների վրա՝ մուսկարինով (ճանճասպան սնկի թույն): Ուստի խոլինաընկալիչները դասակարգվում են Н- (նիկոտինային) § М-խոլինաընկալիչների (մուսկարինային): *Н-խոլինաընկալիչները* տեղակայված են սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ հանգույցների սինապսներում, կարոտիսյան ծոցում, մակերիկամների ուղեղային շերտի քրոմոֆինային բջիջներում ու շրջափակվում են բենզոհեքսոնիումով:

М-խոլինաընկալիչները դասակարգվում են M_1-, M_2-, M_3-խոլինաընկալիչների: M_1-խոլինաընկալիչները տեղադրված են ստամոքսային շրջադիր գեղձերի բջիջներում, M_2-ը՝ սրտի հաղորդող համակարգում, M_3-ը՝ -արտազատիչ գեղձերում: Ոչ սինապսիսային M_3-խոլինաընկալիչներ պարունակվում են անոթների էնդոթելում, որտեղ NO-ի հետ միասին թողնում անոթալայնիչ ազդեցություն: Բոլոր М-խոլինաընկալիչները շրջափակվում են ատրոպինով:

Նորադրենէգիական նեյրոններն մեծամասամբ պատկանում են հանգուցային սիմպաթիկ նեյրոնների շարքին, որոնց վերջույթներում արտազատվում է նորադրենալին: Մակերիկամների սիմպաթիկ նեյրոնները չունեն աքսոններ § նորադրենալինը ներզատում են անմիջապես արյան մեջ: Նորադրենալինը բջիջների վրա ազդում է α_1-, α_2-, β_1-, β_2-, β_3- ադրենաընկալիչների միջոցով: Նորադրենալինի ազդեցությունն իրականանում է α- § β-ադրենաընկալիչների միջոցով, սակայն ավելի մեծ հակում ունի α-ադրենաընկալիչների հանդեպ: Ադրենալինն օրգանիզմում իրականացնում է հորմոնային ֆունկցիա § նրա ազդեցությունն իրականանում է արյան միջոցով՝ դրդելով արտասինապսային α- § β-ադրենաընկալիչներին: Սակայն ավելի շատ հակում ունի ադրենաընկալիչների հանդեպ: Օրգանի ռեակցիան նորադրենալինի § ադրենալինի հանդեպ կախված է α- կամ β-ադրենաէներգիական ազդեցության գերակշռումից: 9.2. աղյուսակում ներկայացված են խոլինա- § ադրենաընկալիչների տեղադրվածությունը օրգանիզմի տարբեր կառույցներում:

Աղյուսակ 9.2. **Սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերի ազդեցությունները օրգանների վրա**

Գործարկվող օրգան	Սիմպաթիկ ազդեցություն	ընկալչի տեսակը	Պարասիպաթիկ ազդեցություն
			M - խոլինաընկալիչներ
Աչք			
Բբի օղակաձ§ մկան	Կծկում(միդրիազ)	α	
Ծիածանաթաղանթի սեղման թարթիչավոր մկան	Թուլացում հեռուն տեսնելու համար	β	Կծկում(միոզ) Կծկում մոտ տեսնելու համար
Սիրտ	Կծկումների հաճախացում	β_1	Կծկումների նվազում
Նախասրտեր	Հաղորդելիության § կծկելիության մեծացում	β_1	Հաղորդելիության § կծկելիության իջեցում
Նախասիրտ-փորոքային հանգույց	Հաղորդելիության մեծացում	β_1	Հաղորդելիության նվազում, նախասիրտ-փորոքային հանգույցի շրջափակում
Միոկարդ	կծկելիության § հաղորդելիության մեծացում	β_2	
Անոթներ			
Զարկերակիկներ Պսակաձ§, միջաձիգ զոլավոր մկանների, թոքային, որովայնային, ներքին օրգանների, երիկամների	Սեղմում Լայնացում	α β_2	Լայնացում
Մաշկի § լորձաթաղանթների, ուղեղի, թքագեղձերի	Կծկում	α	
Երակներ	Կծկում Լայնացում	α β_2	
Թոքեր			
Բրոնխների մկանունք	Թուլացում	β_2	Կծկում
Բրոնխների գեղձեր	Արգելակում	β_2	Խթանում
Ստամոքս			
Կծկում § լարվածություն	Թուլացում	α β_2	Ուժեղացում

Սեղմաններ	Կծկում	α	Թուլացում
Հյութազատում	Արգելակում	β_2	Ուժեղացում
Աղիք			
Հյութազատում § լարվածություն	Թուլացում	α β_2	Ուժեղացում
Սեղմաններ	Կծկում	α	Թուլացում
Հյութազատում	Արգելակում	β_2	Ուժեղացում
Լյարդ	Գլիկոգենոլիզ	α , β_2	
	Գլիկոնեոգենեզ	α	
Լեղապարկ § լեղածորաններ	Թուլացում	β_2	Կծկում
Միզապարկ			
Կծկող մկան	Թուլացում	β	Կծկում
Եռանկյան § սեղմանի մկանի	Կծկում	α	Թուլացում
Միզածորան			
Շարժունությունը § լարվածությունը	Ուժեղացում	α	Ուժեղացում
Արգանդ	Կախված է սեռական ցիկլից	α , β_2	Կախված է սեռական ցիկլից
Առնանդամ	Սերմնավիժում	α	Առնանդամի կանգնում
Մաշկ			
Մազաշարժական մկաններ	Կծկում	α	
Քրտնագեղձեր	Թույլ, տեղակայական հյութազատություն	α	Համատարած հյութազատություն
Փայծաղ	Կծկում	α	
	Թուլացում	β_2	
Մակերիկամների ուղեղային շերտ	Ադրենալինի § նորադրենալինի հյութազատություն		
Ենթաստամոքսային գեղձ		α	
Ողկույզներ	Հյութազատության նվազում		Հյութազատության ուժեղացում
Կղզյակներ	Ինսուլինի § գլյուկագոնի հյութազատության քչացում	α	Ինսուլինի § գլյուկագոնի հյութազատության ուժեղացում

	Ինսուլինի § գլյուկագոնի հյութազատության ուժեղացում	β_2	
Թքագեղձեր	Հյութազատություն	α	Հյութազատություն
Արցունքագեղձեր			Հյութազատություն
Քթըմպանային գեղձեր			Հյութազատություն
Ճարպային հյուսվածք	Լիպոլիզ	β_1	
Կծիկամերձ բջիջներ	Ռենինի հյութազատության ուժեղացում	β_1	
էպիֆիզ	Մելատոնինի հյութազատության ուժեղացում	β	
Հիմնական փոխանակություն	Բարձրացում	β	

Սիմպաթիկ հանգույցների առանձին նեյրոններ հյութազատում են *դոֆամին*: Դոֆամինընկալիչներ (Դ ընկալիչներ) հայտնաբերված են աղիքի, երիկամների, անոթների, աորտայի, հարթ մկանային բջիջների վրա, հարվահանագեղձերում § երիկամների խողովակներում: Այս ընկալիչների դրդումը թուլացնում է հարթ մկանները, աղիքի լարվածությունը, նպաստում անոթների լայնացմանը, պարաթիրինի արտազատմանը, նատրիումի § ջրի արտազատմանը:

ԱԵՖ-ը § նրա ածանցյալները որպես միջնորդանյութ արտազատվում են ներպատային հանգույցներում պարունակող պուրինէրգիական նեյրոնների կողմից: Վերջիններիս աքսոններն արտազատում են ԱԵՖ-ի ճեղքման պուրինային արգասիքներ՝ ինոզին § ադենոզին: ԱԵՖ-ն արգելակում է ստամոքսաղիքային ուղու շարժողական ակտիվությունը, թուլացնում կերակրափողի § հետանցքային սեղմանները: Հայտնի են երկու տեսակի P_1 § P_2 - պուրինային ընկալիչներ: Առաջինները գերակշռում են սիրտ-անոթային համակարգում, երկրորդները՝ ստամոքս-աղիքային ուղում § միզասեռական համակարգում: ԱԵՖ-ի արգելակող ազդեցությունն իրականանում է բջջաթաղանթի թափանցելիության մեծացմամբ կալիում իոնների հանդեպ:

ՎՆՀ-ի ներօրգանային բաժնի միջնորդանյութերից է նաև *սերոտոնինը*, որի ընկալիչները (S_1, S_2 , S_3) հայտնաբերված են ստամոքս-աղիքային ուղու հարթ մկաններում, կմախքային մկաններում § սրտում, հատկապես հաղորդող համակարգում: Վեգետատիվ հանգույցներում S_1 - ընկալիչների դրդումը ուղեկցվում է աղիքի հարթ մկանների կծկանքով, տախիկարդիայով, անոթների լայնացումով: S_2-ընկալիչներ հայտնաբերված են անոթների պատերի հարթ մկաններում, բրոնխներում. թրոմբոցիտներում: Նրանց դրդման ժամանակ նկատվում է անոթների կծկանք, բացառությամբ կմախքային անոթների § սրտի մկանների, ու բարձրանում է արյան ճնշումը, մեծանում է թրոմբոցիտների միացքավորումը: S_3- ընկալիչները տեղադրված են հարթ մկաններում, վեգետատիվ հանգույցներում: Սերոտոնինը այս ընկալիչների հետ փոխազդեցության մեջ մտնելով իրականացնում է հարթ մկանների կծկման կարգավորումը, ուժեղացնում ացետիլխոլինի արտազատումը վեգետատիվ նյարդերի ծայրաճյուղերում:

ՎՆՀ-ում միջնորդանյութի դեր է կատարում նաև *հիստամինը*, որի ամենամեծ քանակությունը պարունակվում է սիմպաթիկ հետհանգուցային նյարդաթելերում: Ծայրամասային հիստամինային ընկալիչներ (H_1, H_2) հանդիպում են բոլոր հյուսվածքներում և օրգաններում: H_1-ընկալիչների դրդումը ուղեկցվում է բրոնխների կծկանքով, աղիների լարվածության և գալարակծկանքների ուժեղացմամբ, խոշոր անոթների սեղմումով, զարկերակիկների և երակիկների լայնացումով, որի հետևանքով ճնշումը նվազում է: H_2-ընկալիչների դրդումը նպաստում է ստամոքսում աղաթթվի հյութազատության բարձրացմանը, բազոֆիլների կողմից հիստամինի արտազատման նվազմանը, խթանում է T- ճնշիչների սինթեզը:

ՎՆՀ-ի ներօրգանային բաժնում միջնորդանյութերի ֆունկցիա են կատարում որոշ ամինաթթուներ, նեյրոպեպտիդներ, պրոստագլանդիններ և կենսաբանական այլ ակտիվ նյութեր: Ասպարագինաթթուն և գլյուտամինաթթուն հանդիսանում են դրդման, իսկ ԳԱԿԹ-ն՝ արգելակման միջնորդանյութ: Բացահայտված է, որ ԳԱԿԹ-ա ընկալիչների դրդումը նպաստում է աղիքի հարթ մկանների կծկմանը, իսկ ԳԱԿԹ ընկալիչներինը՝ թուլացմանը: ԳԱԿԹ-ի դրդումը նպաստում է նախա-սրտերի կծկողական ակտիվության և անոթների լարվածության թուլացմանը: ԳԱԿԹ-ն նպաստում է նաև նախասինապսային վերջույթներից ացետիլխոլինի, դոֆամինի, սերոտոնինի արտազատմանը:

P նյութի ընկալիչներ հայտնաբերված են աղիքի հարթմկանային բջիջներում, միզապարկում և սերմնածորաններում: Թափառող նյարդի թելերում պարունակվում են մեծ քանակությամբ պրոստագլանդիններ:

Ներկայումս օրգանիզմից անջատված են մի շարք էնդոգեն նյարդամիջնորդանյութեր, բացահայտված է նրանց քիմիական կառուցվածքը, որի հիման վրա սինթեզված են մի շարք քիմիական միացություններ, որոնք կառուցվածքային տեսանկյունով նման են էնդոգեն նյարդամիջնորդանյութերին: Խոլինանպաստիչներից են կարբախոլինը, պրոզերինը: Սինթեզված են նաև մենահատուկ ընկալիչների վրա ազդող խոլինանպաստիչներ: Օրինակ, H-խոլինաընկալիչների վրա ազդում է լոբելինը և ցիտիզինը, իսկ M- խոլինանպաստիչ է պիլոկարպինը, որը ակնաբուժական պրակտիկայում օգտագործվում է գլյաուկոմայի ժամանակ ներակնային ճնշումը իջեցնելու նպատակով: M- խոլինալուծիչներից են ատրոպինը: α-ադրենաընկալիչների խթանիչ է մեզատոնը, իսկ β- ադրենաընկալիչներինը՝ *մեզատոնը*: Սինթեզված են նաև ադրենաշրջափակիչներ: Օրինակ, սրտի β_1-ադրենաընկալիչների շրջափակիչ է ատենալոլը, իսկ ընդհանուր β- ադրենաընկալիչներինը՝ անապրիլինը: Սինթեզված են նաև մեծ քանակությամբ դեղանյութեր, որոնք խթանում կամ արգելակում են մյուս էնդոգեն միջնորդանյութերի սինթեզը: Օրինակ, H_1-հիստամինային ընկալիչների շրջափակիչներից են դիմեդրոլը, տավեգիլը, որոնք օգտագործվում են ալերգիական հիվանդությունների կանխարգելման և բուժման համար:

Գլուխ 10. ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱԿԱՆ ՖՈՒՆԿՑԻԱՆԵՐԻ ՀՈՐՄՈՆԱՅԻՆ ԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄԸ

Օրգանիզմը մշտապես հարմարվում է շրջապատող միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Դա իրականանում է առանձին օրգանների աշխատանքի փոխա-

դարձ համաձայնությամբ §, չնայած շրջակա պայմանների փոփոխությանը, օրգանիզմի ներքին միջավայրի բաղադրությունը մնում է հարբերականորեն հաստատուն: Ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ամբողջությունը, որն ապահովում է օրգանիզմի ներքին միջավայրի հարաբերականորեն շարժուն կայունությունը § վարքագծի հարմարումն արտաքին միջավայրի փոփոխվող պայմաններին, կոչվում է **կարգավորում**: Կարգավորման հիմքում ընկած է օրգանիզմի բոլոր օրգանների § գործառական համակարգերի փոխադարձ կապը: Բազմաբջիջ օրգանիզմների բջիջների միջ§ փոխադարձ կապն իրականանում է բջիջներից, մասնագիտացած հյուսվածքներից § օրգաններից արտազատվող ու օրգանիզմի ներքին միջավայր անցնող կենսաբանորեն ակտիվ նյութերով: Կարգավորման այս եղանակը կոչվում է *հումորալ* (լատիներեն «հումոր»՝ հեղուկ): Այն կենդանական աշխարհի էվոլյուցիայի ընթացքում ձ§ ավորված հնագույն եղանակ է: Կենսաբանական նյութերը տարածվում են դանդաղ § սփռուն ձ§ ով ու ազդում են փոքր քանակներով, արագ քայքայվում են § հեռանում օրգանիզմից:

Կենդանական աշխարհի էվոլյուցիայի ընթացքում հումորալ կարգավորմանը զուգընթաց ձ§ ավորվել է օրգանիզմի ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաները կարգավորող ավելի բարդ ու կատարելագործված եղանակ՝ ***նյարդային կարգավորում***:

Ի տարբերություն հումորալ կարգավորման, նյարդային կարգավորումն ունի ճշգրիտ ուղղվածություն դեպի որոշակի օրգան կամ բջիջների խումբ: Նյարդային տեղեկատվությունը հաղորդվում է ավելի արագ, գերազանցելով կենսաբանորեն ակտիվ նյութերի տարածմանը: Նյարդային համակարգը պահպանում է օրգանիզմի ներքին միջավայրի հարաբերականորեն շարժուն կայունությունը՝ հոմեոստազը § ապահովում օրգանների համակարգերի փոխհամաձայնեցված գործունեությունն միջավայրի փոփոխվող պայմաններում:

Բարձրակարգ կենդանիների § մարդու օրգանիզմում ստեղծվել է ֆունկցիաների նյարդահումորալ կարգավորման միասնական համակարգ: Ձ§ավորվել են ներզատական գեղձեր, որոնք արտադրում են կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր՝ հորմոններ: Դրանք արյան միջոցով հասնում են որոշակի օրգաններին, փոփոխելով նրանց գործունեությունը: Ուստի հորմոնների ազդեցությունը լիովին մասնագիտացված է: Հորմոններն ազդում են նա§ նյարդային համակարգի վրա, որն էլ իր հերթին մշտապես վերահսկում է դրանց սինթեզն ու ներզատումն արյան մեջ: Նման կարգավորումը ստացել է ***նյարդահումորալ*** անվանումը, որը պահպանում է օրգանիզմին բնորոշ հարաբերական հաստատունությունը § ապահովում վարքագծային բարդ հարմարողական ռեակցիաները:

«Հորմոն» անվանումը (հունարեն hormau՝ գրգռում եմ) առաջարկվել է անգլիացի ֆիզիոլոգներ Վ. Բեյլիսի § է. Ստարլինգի կողմից (1902): Հորմոնները սինթեզվում են. ա) ներզատիչ գեղձերի; բ) նյարդաներզատական ֆունկցիա կատարող օրգանների ներզատական հյուսվածքի (օրինակ ենթաստամոքսային գեղձը); գ) սփռուն ներզատական համակարգի կողմից:

10.1. Հորմոնների հատկությունները § ֆունկցիաները

Հորմոններն օրգանիզմում ունեն նյութափոխանակային, ձ§աբանագենետիկական, կինետիկական § կանոնավորող ազդեցություն: Կարգավորելով ֆերմենտ-

ների ակտիվությունը, հորմոնները փոխում են թաղանթների թափանցելիությունը, ազդում բջջային փոխանակության վրա, վերահսկում գենետիկական ապարատը, ապահովում հյուսվածքների աճը, տարբերակումը § օրգանիզմի զարգացումը: Ակնհայտ է հորմոնների դերը օրգանիզմի հոմեոստազի պահպանման, միջավայրի փոփոխվող պայմաններին հարմարման, օրգանիզմի ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների պարբերական կազմակերպման, հոգեկան § բանական բնականոն գործունեության, բազմացման § սերնդի խնամքի գործընթացներում: Իրականացնելով ներ- § միջբջջային, միջօրգանային կապերը, հորմոնները կատարում են ազդանշանային § մասնագիտացված կարգավորիչ ֆունկցիա, սակայն չեն օգտագործվում բջիջների կողմից որպես էներգիական § պլաստիկական նյութ: Հորմոնները ներթափանցում են օրգանիզմի ներքին միջավայր՝ միջբջջային հեղուկ, ողնուղեղ-գլխուղեղային հեղուկ, ավիշ, արյուն § իրականացնում են օրգանիզմի բջիջների քիմիական փոխազդեցությունը, թողնելով օրգանամենահատուկ ազդեցություն:

Հորմոններն օժտված են կենսաբանական բարձր ակտիվությամբ § ազդում են խիստ փոքր չափաքանակներով՝ 10^{-6} -10^{-12} մոլ/լ: Հորմոնների ազդեցության ժամանակը բնութագրվում է կիսաքայքայման շրջանով: Ստորև § բերված աղյուսակում ներկայացված են հորմոնների ազդեցության տև ողությունը:

Աղյուսակ10.1.**Հորմոնների ազդեցության տևողությունը**

Սպիտակուցա - պեպետիդային հորմոններ	**Ամինաթթուների ածանցյալներ**	**Ստերոիդներ**
Վազոպրեսին <1 րոպե Ինսուլին - 7 րոպե Պրոլակտին -12 րոպե Կորտիկոտրոպին -12-15 րոպե Լյուտրոպին -15-45 րոպե Ֆոլիտրոպին - 180 րոպե	Ադրենալին- 10 վրկ Նորադրենալին -15 վրկ Տրիյոդթիրոնին -1 օր Թիրօքսին - 7 օր	Ալդոստերոն -30 րոպե Կորտիզոլ- 90-100 րոպե 1,25-դիհիդրօքսիվիտամին D_3 -15 ժամ 25-հիդրօքսիվիտամին D_3 -15 օր

Հորմոնների «կյանքի» տև ողությունը որոշվում է նրա քիմիական կառուցվածքով, ընկալչի հետ փոխազդեցության բնույթով, անդրթաղանթային թափանցելիության § ազդանշանի ուժեղացման ներբջջային մեխանիզմներով:

Հորմոնների ազդեցության գաղտնի շրջանի տև ողությունը հետև յալն է. պեպտիդներ - վայրկյաններ, րոպեներ; սպիտակուցներ § գլիկոպրոտեիններ - րոպեներ, ժամեր; ստերոիդներ - ժամեր; յոդ պարունակող հորմոններ - օրեր:

Հորմոնները թողնում են համատարած բազմազան ազդեցություն, քանի որ ներզատվելով օրգանիզմի ներքին միջավայր, հեշտությամբ տարածվում են § նույն ժամանակում առաջացնում բջիջների, հյուսվածքների § օրգանների պատասխան ռեակցիան: Յուրաքանչյուր հորմոն կարող է ազդել տարուղղված՝ նույնիսկ մեկ բջջի սահմաններում: Դա կախված է հորմոնի քանակությունից §

բջջի գործառական վիճակից: Միաժամանակ հորմոնները բնութագրվում են բազմատեսակ ազդեցությամբ. մի§ նույն հորմոնը տարբեր հյուսվածքներում կարող է թողնել միմյանց հակառակ ազդեցություն: Հորմոնները օժտված են ընտրողական ազդեցությամբ թիրախ օրգանների § բջիջների վրա, որոնք ունեն համապատասխան ընկալիչներ:

Հորմոնների Ճեղքումը: Կենսաբանական փոխակերպման ֆունկցիայով օժտված օրգաններում (լյարդ, երիկամներ, թոքեր, ուղեղ) գոյություն ունեն ֆերմենտային համակարգեր, որոնք ապաակտիվացնում § Ճեղքում են «օգտագործված» սպիտակուցային § պեպտիդային հորմոնները: Հորմոնների մի մասն էլ քայքայվում է արյան պլազմայում: Որոշ հորմոններ էլ ընկալիչների հետ փոխազդեցությունից հետո ենթարկվում են ներբջջային կազմափոխման: Հորմոնընկալչական համալիրների կամ ընկալչից անջատված հորմոնի Ճեղքումը ընթանում է լիզոսոմներում:

Հորմոնների դասակարգումը: Հորմոնների դասակագումը կատարվում է ըստ հետ§ յալ հատկանիշների.

1. ըստ քիմիական կառուցվածքի հորմոնները լինում են. ա) պոլիպեպտիդներ § ածխաջրերի հետ միացած սպիտակուցներ; բ) ամինաթթուներ § դրանց ածանցյալները, գ) ստերոիդներ: N2 աղյուսակում ներկայացված են հորմոնների հիմնական քիմիական դասերը § դրանց սինթեզի վայրը:

Աղյուսակ 10.2 **Հորմոնների քիմական դասակարգումը**

Դաս	Հորմոններ	Սինթեզի վայրը
Ամինաթթուների ածանցյալներ	*Ամիններ*	
	նորադրենալին	ԿՆՀ, մակերիկամների միջուկային շերտ
	ադրենալին	Մակերիկամների միջուկային շերտ
	դոֆամին	Մակերիկամների ծայրամասային քրոմաֆինային հյուսվածք
	մելատոնին	էպիֆիզ
	Յոդթիրոնիններ	
	թիրօքսին (T_4)	Վահանագեղձ
	տրիյոդթիրոնին(T_3)	
Սպիտակուցա-պեպտիդային հորմոններ (օլիգոպեպտիդներ)	Արգինին-վազոպրեսին (հակամիզամուղ հորմոն)	Ենթատեսաթումբ
	Օքսիտոցին	Ենթատեսաթումբ
	Մելանոցիտ խթանող հորմոն	Ենթատեսաթումբ
	Պրոլակտին	Ադենոհիպոֆիզ
	Պարաթիրին	Հարվահանագեղձեր
	β-լիպոտրոպին § էնկեֆալին	Մակուղեղ, ԿՆՀ
	Կալցիոտոնին	
	Կորտիկոտրոպին	Վահանագեղձի «K» բջիջներ
	Սեկրետին	Ադենոհիպոֆիզ
	Խոլիցիստոկինին	Ստամոքս-աղիքային ուղի, ԿՆՀ
	Գաստրին	Ստամոքս-աղիքային ուղի, ԿՆՀ
		Ստամոքս-աղիքային ուղի, ԿՆՀ

Գլիկոպրոտեիններ	Ֆոլիտրոպին	Ադենոհիպոֆիզ
	Լյուտրոպին	Ադենոհիպոֆիզ
	Թիրոլիբերին	Ենթատեսաթումբ
	Գոնադոլիբերին	Ենթատեսաթումբ
	Կորտիկոլիբերին	Ենթատեսաթումբ
	Անգիոթենզին	Լյարդ, արյուն, ԿՆՀ
Սպիտակուցներ	Ինսուլին	Ենթաստամոսային գեղձի β-բջիջներ
	Գլյուկագոն	Ենթաստամոքսային գեղձի α-բջիջներ
	Սոմատոտրոպին	Ադենոհիպոֆիզ
	Խորինային գոնադոտրոպին	Ընկերք
	Թիեոտրոպին	Ադենոհիպոֆիզ
	Ընկերքային լակտոգեն	Ընկերք
Ստերոիդներ	էստրոգեններ	Ձվարաններ, ընկերք
	Պրոգեստերոն	Ձվարաններ, ընկերք
	Տեստոստերոն	Սերմնարաններ
	Գլյուկոկորտիկոիդներ	Մակերիկամների կեղ§ ային նյութ
	Ալդոստերոն	Մակերիկամների կեղ§ ային նյութ
	Վիտամին D-ի հորմոնային ձ§ը	Երիկամներ

Հատուկ տեղ են զբաղեցնում էյկոզանոիդների ընտանիքը, որոնցից լավ ուսումնասիրված են պրոստագլանդինները, թրոմբոքսանը § լեյկոտրիեները:

2) ըստ ազդեցության արդյունքի հորմոնները լինում են դրդող § արգելակող;

3) ըստ ազդեցության տեղի տարբերում են թիրախ օրգանի կամ գեղձերի վրա ազդող՝ գործարկող § տրոպ հորմոններ:

Հորմոնների փոխադրումը: Հորմոնների 80% փոխադրվում է պլազմայի սպիտակուցների կամ ձ§ ավոր տարրերի հետ առաջացնելով համալիր: Այդպիսի սպիտակուցներից հայտնի են՝

- տրանսկորտինը, որը կորտիկոիդ հորմոն կապող սպիտակուց է, միանում է գլյուկոկորտիկոիդների § իգական սեռական հորմոնների՝ պրոգեստինների հետ;
- տրանսպրոգեստինը միանում է միայն պրոգեստինների հետ;
- սեքսստերոիդ կապող գլոբուլինը միանում է անդրոգենների § էստրադիոլի հետ;
- էստրոգեն կապող գլոբուլինը միանում է միայն էստրոգենների հետ;
- թիրօքսին կապող գլոբուլինը հիմնականում միանում է թիրեոիդ հորմոնների հետ:

Հորմոնները սպիտակուցների հետ միանալով կուտակվում են արյան մեջ § ժամանակավորապես կենսաբանական ազդեցություն չեն թողնում: Կան նա§ ազատ հորմոններ, որոնք ուղղակի մուտք են գործում բջիջներ § հյուսվածքներ, որտեղ կարող են թողնել նյութափոխանակային ազդեցություն կամ ապաակտիվանալ (լյարդ, բարակ աղիք, երիկամ):

10.2. Հորմոնների փոխազդեցությունը բջիջների հետ

Հորմոններն ապահովում են բջիջների տեղեկատվական փոխազդեցությունը կենտրոնական § վեգետատիվ նյարդային համակարգի, առանձին ներզատական գեղձերի մակարդակով արյան պլազմայում, թիրախ օրգաններում, լյարդում երիկամներում § այլ օրգաններում:

Ըստ տեղեկատվության հաղորդման եղանակի տարբերում են հորմոնների աուտոկրին, իզոկրին, պարակրին, նեյրոկրին հեռադիր (տելեկրին) ազդեցություն:

Աուտոկրին ազդեցություն ունեն այն հորմոնները, որոնք արտազատվում են հյութազատվող բջջի կողմից § ազդում են նրա վրա:

Իզոկրին ազդում են հյութազատվող նյութերը, որոնք մեկ բջջից մյուսին հաղորդվում են նրանց մակերեսային հպումներով:

Պարակրին ազդեցությամբ հիմնականում օժտված են հյուսվածքային հորմոնները, որոնք հյութազատող բջիջներից անցնում են միջբջջային տարածություն § տեղային դիֆուզիայով ազդում հար§ ան բջիջների վրա:

Հեռադիր ազդեցություն ունեն այն հորմոնները, որոնք արյան միջոցով հաղորդվում են թիրախ բջիջներին: Նման ազդեցությամբ օժտված են ներզատիչ գեղձերի կողմից արտազատվող հորմոնները:

Նեյրոկրին ազդեցություն ունեն նյարդաներզատական բջիջների վերջույթներից արտազատվող սպիտակուցային § պեպտիդային բնույթի նյարդաներզատակները:

ԿՆՀ-ում կարգավորիչ պեպտիդները կարող են կարճահեռադիր ազդեցություն թողնել շատ նեյրոնների վրա, կամ տեղային՝ նյարդաներզատական թելերի սինապսային վերջույթներում: Պեպտիդային այս հորմոնները կարգավորում են միջնորդանյութերի սինթեզը § հյութազատումը, փոխում են հետսինապսային թաղանթների ընկալիչների զգայունությունը, կամ էլ թիրախ բջջի վրա թողնում են ապաբ§ եռացնող կամ գերբ§ եռացնող ազդեցություն:

Հորմոնների ազդեցության պայմանները: Յուրաքանչյուր հորմոնի ազդեցությունը կախված է մի շարք պայմաններից:

1.Էական նշանակություն ունի վիտամինների պարունակությունը օրգանիզմում: Օրինակ, վիտամին A-ն արգելակում է վահանագեղձի ֆունկցիան, վիտամին B-ն խթանում է ադենոհիպոֆիզի էոզինոֆիլային բջիջներին § արգելակում բազոֆիլ բջիջներին, վիտամին C-ն խթանում է կորտիկոստերոիդների սինթեզը, վիտամին D-ն արգելակում է հարվահանագեղձերի հորմոնների սինթեզը, իսկ վիտամին E-ն խթանում է սեռական § գոնատոտրոպ հորմոնների սինթեզը:

2.Հյուսվածքներում § հեղուկներում իոնների խտության փոփոխությունը §ս կարող է ուժեղացնել, թուլացնել կամ փոխել տարբեր հորմոնների ազդեցությունը: Օրինակ, Ca^{2+} ուժեղացնում է ադրենալինի ազդեցությունը, իսկ K^+ արգելակում է: Թիրօքսինի ազդեցությունը դրս§ որվում է միայն H^+ իոնների միջավայրում:

3.Սննդային ռացիոնը պետք է պարտադիր պարունակի թիրոզին, որն անհրաժեշտ է ադրենալինի § թիրօքսինի սինթեզի համար, իսկ քոլեստերինը՝ ստերոիդ հորմոնների համար:

Հորմոնների մեծամասնությունը օրգանիզմից արտազատվելուց առաջ ենթարկվում է նյութափոխանակային փոփոխությունների § միայն 0,5-10%-ն է առանց փոփոխության արտազատվում: Օրինակ՝ ստերոիդ հորմոններն արտազատվում են գլյուկուրոնիդների, սուլֆատների ձ§ ով § այդ դեպքում լավ լուծվում են, պեպտիդ հորմոնները՝ լուծելի ամինաթթուների ձ§ով: Հորմոնները հիմնականում արտազատվում են լեղու § մեզի միջոցով:

Հորմոնների աղբյուրները: Հորմոնները սինթեզվում են տարբեր կառուցվածք ունեցող մասնագիտացված հյութազատիչ բջիջներում, բջիջների պոպուլյացիայում § մասնագիտացված ներզատական գեղձերում: Տարբերում են հորմոնների սինթեզի մի շարք աղբյուրներ:

• Գեղձային հյութազատիչ բջիջներ՝ գլանդուլոցիտներ, որոնք սինթեզում են կենսաբանական ակտիվ նյութեր § ներզատում օրգանիզմի ներքին միջավայր ու կոչվում են *ներզատական:* Նրանք էպիթելային, նյարդային § մեզենքիմային հյուսվածքի ածանցյալներ են:

• Մասնագիտացված ներզատական գեղձեր, որոնց բնորոշ է բջիջների՝ էնդոկրինոցիտների բարձր աստիճանի մասնագիտացումը, արտատար ծորանների բացակայությունը, հարուստ մազանոթային ցանցը, նյութափոխանակության ուժգնությունը, ընկալչական հարուստ ապարատը § ընտրողական քիմիական զգայունությունը էնդոգեն նյութերի հանդեպ:

• Նյարդաներզատական բջիջներ, որոնք միավորում են նեյրոնների, գլանդուլոցիտների մորֆոլոգիական հատկանիշները § օժտված են ներզատական ու հաղորդող ֆունկցիաներով: Այս բջիջները հանդիպում են կենտրոնական § ծայրամասային նյարդային համակարգում, ներզատական գեղձերում, մարսողական համակարգում, սրտում, երիկամներում, լյարդում, թոքերում, փայծաղում § կոչվում են *ապուդոցիտներ*: Նրանց կուտակումները կազմում են սփռուն նյարդաներզատական համակարգը: Նյարդաներզատական բջիջները պեպտիդային բնույթի հորմոններից (3-14 ամինաթթուներից կազմված) բացի սինթեզում են նաև § միջնորդանյութեր՝ մոնոամիններ (սերոտոնին, դոֆամին, ադրենալին, նորադրենալին § այլն): Նյարդաներզատական բջիջներում բացի հորմոններից սինթեզվում է նաև § նեյրոֆիզին: Այդպիսի բջիջներ պարունակվում են ենթատեսաթմբում: Նյարդազատական բջիջները ունեն լավ զարգացած էնդոպլազմային ցանց, Գոլջիի ապարատ, սինթեզում են նյարդազատական հատիկներ, որոնք աքսոպլազմայով տեղաշարժվում են դեպի բջջի ելուստներ, որտեղ հորմոնն անջատվում է նեյրոֆիզինից § անցնում արյան մեջ: Այդպիսի բջիջների վրա կան շատ սինապսներ, որոնք ներդիր նեյրոններով ստանում են բազմաթիվ առբերիչ նյարդաթելեր: Վերջիններս տեղեկատվություն են հաղորդում արտաքին § ներքին միջավայրի փոփոխությունների մասին:

• Քրոմաֆինային բջիջներ, որոնք գտնվում են մակերիկամների միջուկում, վեգետատիվ նյարդային հանգույցներում § մասամբ անոթների պատերում, առաջացնելով նյարդաներզատական քրոմաֆինային հյուսվածք: Ըստ ծագման § ֆունկցիայի քրոմաֆինային բջիջները կապված են սիմպաթիկ նյարդային համակարգի հետ § միասին կազմում են սիմպաթոադրենալային համակարգ: Քրոմաֆինային բջիջները սինթեզում են նոր ադրենալին, ադրենալին § այլ կարգավորիչ պեպտիդներ:

• Ոչ մասնագիտացված բջիջներ, որոնք սինթեզում են հյուսվածքային հորմոններ: Ներկայումս հայտնի են հյուսվածքային բազմաթիվ հորմոններ, որոնք ունեն տարբեր քիմիական կառուցվածք § սինթեզվում են պլազմայում գտնվող նյութերից՝ ցավային գրգռման, բորբոքման, ար§ ահարության § այլնի ժամանակ: Հյուսվածքային հորմոնները օժտված են տեղային (օրինակ նյարդերի, թրոմբոցիտների, էրիթրոցիտների աճի գործոններ § այլ ցիտոկիններ, որոնք ազդում են որոշակի թիրախների վրա) § համատարած ազդեցությամբ: Վերջիններիս խմբին են պատկանում պրոստագլանդինները, անոթաակտիվ կինինները (բրադիկինին, կալիդին), որոշ կենսածին ամիններ (հիստամին, սերոտոնին), ադրենալինը, հեպարինը § այլն:

10.3. Հորմոնների առաջացումը § ազդեցության մեխանիզմը

Օրգանիզմի նյութափոխանակային § ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կարգավորմանը մասնակցում են 100-ից ավելի հորմոններ ու միջնորդանյութեր, որոնց քիմիական կառուցվածքը խիստ տարբեր է (սպիտակուցներ, պեպտիդներ, ամինաթթուներ, ստերոիդներ, ճարպաթթուների ածանցյալներ, նուկլեոտիդներ, եթերներ):

Սպիտակուցա-պեպտիդային հորմոնները սինթեզվում են ներզատիչ բջիջների էնդոպլազմային ցանցում: Պրեպրոհորմոններին ճանաչում են պլազմային թաղանթների վրա գտնվող հատուկ կառույցներ, որոնք հեշտացնում են նրանց անցումը ճարպային երկշերտ էնդոպլազմային ցանցի խոռոչ, որտեղ § առաջանում է պրոհորմոնը: Վերջինս անցնում է Գոլջիի համալիր, որտեղ թաղանթային պրոտեինազների միջոցով դրանից անջատվում է ամինաթթվային խումբ § առաջանում է հորմոնը: Այն կուտակվում է բշտիկների մեջ: Այնուհետ§ բշտիկները միանում են պլազմային թաղանթին § արտազատվում միջբջջային տարածություն:

Ստերոիդ հորմոնները (թեստոստերոն, էստրադիոլ, էստրոն, պրոգեստերոն, կորտիզոլ, ալդոստերոն) սինթեզվում են քոլեստերինից մակերիկամների կեղ§ ում § սեռական գեղձերում: Քիչ քանակով կորտիկոստերոիդներ սինթեզվում են նա§ սեռական գեղձերում:

Հորմոնների ազդեցությունն օրգանիզմի վրա միջնորդավորվում է ֆերմենտներով: Հորմոնները հանդես են գալիս որպես միջնորդներ, որոնք թիրախ բջջին ազդանշան են փոխանցում: Բջիջները օժտված են բարձր մասնագիտացում ունեցող ընկալիչներով, որոնց հետ միանում է հորմոնը § առաջացնում հորմոնա-ընկալչական համալիր: Այդ ընկալիչները մեծամասամբ խոշոր մոլեկուլային թթու օլիգոսպիտակուցներ են, որոնք կազմված են 2-4 ենթամիավորներից: Ընկալչական սպիտակուցի մոլեկուլը մի կողմից ընդունում է ազդանշանը, մյուս կողմից մի շարք մեխանիզմներով այդ ազդանշանը կարող է հաղորդել բջջի համապատասխան հատվածներին, որոնք պետք է իրականացնեն հորմոնի ազդեցությունը: Դա իրականանում է արդեն երկրորդային միջնորդներով (ցԱՄՖ, Ca^{2+}, պրոստագլանդիններ § այլն) § գործի են դրվում բջջի G սպիտակուցով: G սպիտակուցները հանդիսանում են հորմոնային ազդանշանի վերափոխման պարտադիր մասնակից: Տասնյակ ընկալիչներ կապված են տարբեր G-սպիտակուցների հետ, սակայն մի§

նույն G -սպիտակուցը կարող է կապվել տարբեր ընկալիչների հետ: G-սպիտակուցները մասնակցում են երկրորդ միջնորդի առաջացմանը կամ անմիջապես իրականացնում կարգավորիչ ֆունկցիաներ բջջում: Այս սպիտակուցները ղեկավարում են թաղանթային մի շարք ֆերմենտներին ու իոնային անցուղիներին, փոխազդում բջջակմախքի հետ:

Յուրաքանչյուր հորմոնի մոլեկուլ ունի տարբեր հատվածներ.

ա) *հապտոմերներ*՝ հասցեատերային հատվածներ, որոնք ընտրողաբար միանում են որոշակի հյուսվածքների ընկալիչներին;

բ) *ակտոններ* (էֆեկտոմերներ, էրգոմերներ)՝ իրականացնում են հորմոնի անմիջական ազդեցությունը բջջի վրա G -սպիտակուցի § ադենիլատցիկլազի միջոցով;

գ) օժանդակ հատվածներ, որոնք անմիջական ազդեցություն չեն թողնում հորմոնի արդյունքի իրականացմանը, բայց փոխում են հորմոնի կայունությունը, ղեկավարում դրա ակտիվությունը § ապահովում իմունոլոգիական հատկություններ: Եթե հորմոնի մոլեկուլը օժտված է կենսաբանական ակտիվության մի շարք ձ§երով, ապա կարող է ունենալ մի քանի ենթահատվածներ: Հարկ է նշել, որ յուրաքանչյուր հատվածի ակտիվությունը կախված է ոչ թե նրա առաջնային կառուցվածքից, այլ երրորդային կառուցվածքի փոփոխությունից: Երբեմն հատվածը կարող է միանալ բջջի ընկալչին, բայց հորմոնային ակտիվություն չդրս§ որվի: Այս եր§ույթը ստացել է *հորմոնառեզիստենտություն* անվանումը:

Հորմոնների ընկալիչները տեղադրված են ինչպես բջիջների մակերեսին, այնպես էլ նրանց ներսում: Պեպետիդային հորմոնների § կատեխոլամինների ընկալիչները անզուգաչափ տեղադրված են պլազմային թաղանթում, իսկ նրանց ճանաչող հատվածը ուղղված է դեպի միջբջջային տարածություն: Թաղանթում հորմոնները կատարում են լայնակի § երկայնակի շարժումներ: Առավել մեծ շարժունությամբ օժտված են ինսուլինային ընկալիչները, որոնք կարող են կատարել նույնիսկ պտտական շարժումներ: Ստերոիդ հորմոնների ընկալիչները տեղադրված են կորիզում, իսկ թիրեոիդ հորմոնների ընկալիչները ներկայացված են կորիզային, միտոքոնդրիումային § նույնիսկ պլազմային թաղանթի ընկալիչ սպիտակուցներով:

Ընկալիչները մենահատուկ են: Յուրաքանչյուր հորմոն ունի իր հատուկ ընկալիչները տարբեր տեսակի բջիջներում: Անգամ յուրաքանչյուր բջիջ ունի տարբեր ընկալիչների հավաքածու: Օրինակ, կարդիոմիոցիտները ունեն ադրենալինի, թիրօքսինի, գլյուկոկորտիկորդների, ինսուլինի § այլ հորմոնների ընկալման ընկալիչներ:

10.4. Հորմոնների հյութազատման ռիթմերը

Էկզոգեն ռիթմեր: Արտաքին սինքրոնիզատորների ազդեցությամբ իրականացող հորմոնային ակտիվության ռիթմերը կոչվում են *էկզոգեն*: Դրանցից են լույսի § մթության հերթագայումը, սննդի ընդունումը, օդեր§ ութաբանական գործոնները (ջերմաստիճանը, արե§ ահարությունը, մթնոլորտային ճնշումը), իսկ մարդկանց համար նաև սոցիալական գործոնները:

Էնդոգեն ռիթմեր: Արտաքին սինքրոնիզատորների ազդեցությունից անկախ այն ռիթմերը, որոնք ձ§ ավորվել են բնության ցիկլիկ երջ ույթներով (օրային, լուսնային, սեզոնային, տարեկան) կոչվում են *էնդոգեն ռիթմեր:* Օրինակ, էպիֆիզը գիշերը սինթեզում է մելատոնին, իսկ ցերեկը՝ սերոտոնին: Նույնիսկ հյուսվածքային կուլտուրայում էպիֆիզի բջիջները՝ պինեալոցիտները պահպանում են հորմոնների սինթեզի օրային տարբերությունը: Հայտնի է, որ էպիֆիզը պայմանավորում է սեռային ցիկլերի, քնի § արթունության ռիթմերը, մարմնի ջերմաստիճանի օրային տատանումները:

Օրային ռիթմեր: Հորմոնների սինթեզի հիմնական ռիթմերը օրային են: Մի կողմից դրանք պայմանավորված են արտաքին սինքրոնիզատորներով, իսկ մյուս կողմից դա օրգանիզմի բնածին ցիրկադային ռիթմն է: Օրինակ, նորածնի կորտիկոստերոիդների արտազատումը 2-3-րդ շաբաթում համընկնում է քնի § արթունության սինքրոնացման սկզբի հետ:

10.5. Հորմոնների արտազատման կարգավորումը

Ենթատեսաթմբի նյարդաներզատական ֆունկցիան: Ներզատական գեղձերի ֆունկցիայի կարգավորումը իրականանում է միմյանց հետ փոխկապակցված ներբջջային, նյարդային, հորմոնային § ոչ հորմոնային մեխանիզմներով:

Ներբջջային կարգավորումն իրականանում է հորմոնների ընկալիչներով, G-սպիտակուցներով, ցիլիկ նուկլեոտիդներով, ֆերմենտներով, Ca^{2+} իոններով § այլ միջնորդներով, ինչպես նաև§ գեների մասնակցությամբ:

Նյարդային կարգավորումն իրականանում է կենտրոնական մի շարք մեխանիզմներով, որոնց մեջ կենտրոնական դերը պատկանում է ենթատեսաթումբ-մակուղեղային համակարգին: Ենթատեսաթումբը ներքին միջավայրի մասին տեղեկատվություն է ստանում հետ§ յալ ուղիներով. ա) առբերիչ ազդակահոսքն արտաքին § ներքին ընկալիչներից ուղեղ է հաղորդվում սինապսային ուղիներով § հաղորդվում ենթատեսաթմբի միջադիր նեյրոններին: Ենթատեսաթումբը կապված է ուղեղի շատ գոյացությունների՝ ցանցանման գոյացության, լիմբիական համակարգի, մեծ կիսագնդերի կեղ§ի § վեգետատիվ կենտրոնների հետ; բ) ոչ սինապսային սփռուն ազդակահոսքը հաղորդվում է արյան միջոցով՝ միջնորդանյութերի § կենսաբանական այլ ակտիվ նյութերի միջոցով:

Ենթատեսաթումբը պարունակում է նյարդահյութազատիչ պեպտիդէրգիական նեյրոններ, որոնք սինթեզում են բազմազան նեյրոհորմոններ հաղորդվում են մակուղեղին ու արյան միջոցով ներզատիչ գեղձերին: Ենթատեսաթմբի նյարդաներզատական նեյրոնները կազմում են 3 խումբ:

Նոնապեպտիդէրգիական խոշորբջջային նեյրոններ, որոնք տեղադրված են վերտեսողական § հարփորոքային խոշոր բջջային կորիզներում: Վերջիններս մտնում են ենթատեսաթումբ-հետին հիպոֆիզային համակարգի մեջ, որը կազմված է նշված կորիզներից, ենթատեսաթումբ-մակուղեղային ուղուց § նեյրոհիպոֆիզից: Վերտեսողական կորիզը սինթեզում է վազոպրեսին (հակամիզամուղ հորմոն), իսկ հարփորոքայինը՝ օքսիտոցին: Սրանք 9 ամինաթթվից կազմված պեպտիդներ են, որոնք նեյրոֆիզինի հետ միացած հատիկների ձ§ով աքսոններով տեղափոխվում

են նեյրոհիպոֆիզ, ուր սպիտակուցահորմոնային համալիրը ճողքվում է § հորմոնները դուրս են գալիս արյան մեջ:Դրանց կիսաքայքայման ժամանակը 2-14 վրկ է, իսկ ապաակտիվանում են լյարդում § երիկամներում: Բացահայտվել է նաև§, որ նոնապեպտիդէրգիական խոշոր բջջային նեյրոնների աքսոնները կազմում են թմբային-ինֆունդիբուլյար ուղին, որը վերջանում է առջև§ ի նեյրոհիպոֆիզում § ադենոհիպոֆիզի թմբային մասում: Նոնապեպտիդէրգիական խոշորբջջային կենտրոնի մանր բջիջներն արտազատում են մի շարք կարգավորիչ պեպտիդներ՝ կորտիկոլիբերին, սոմատոլիբերին, թիրեոլիբերին, օպիատային պեպտիդներ, նեյրոթենզին, անգիոթենզին-II, անոթաակտիվ պեպտիդ: Միաժամանակ այս կենտրոնի որոշ նեյրոններ առաջացնում են արտաենթատեսաթմբային ուղիներ, որոնք ենթատեսաթումբը միացնում են առջև§ի, միջին, երկարավուն ուղեղի § ողնուղեղի հետ, որոնց վրա նոնապեպտիդները թողնում են նյարդատրոպ § նյարդամիջնորդանյութային ազդեցություն:

Արգինին-վազոտոցին ունեն բոլոր ողնաշարավորները, բացի կաթնասուններից: Կաթնասունների մոտ նրա հոմոլոգը արգինին-վազոպրեսինն է (ՀՄՀ), իսկ առանձին խմբերի մոտ լիզին-վազոպրեսինը: Որոշ ձկների մոտ արգինին վազոտոցինը կատարում է միզամուղ, իսկ ցամաքային կենդանիների մոտ՝ հակամիզամուղ ֆունկցիա:

Ենթատեսաթումբ-ադենոհիպոֆիզային համակարգ: Ենթատեսաթմբի նյարդաներզատական հաջորդ կենտրոնը կազմում է ենթատեսաթումբ-ադենոհիպոֆիզային համակարգը: 1940-1950թթ. Գ. Հարիսը ադենոհիպոֆիզի շրջանում հայտնաբերել է դռներակային արյան շրջանառության համակարգ, որը մակուղեղը կապում է ենթատեսաթմբի հետ: Վերջինիս հիպոֆիզոտրոպ շրջանում տեղադրված են նյարդաներզատական փոքր բջիջներ, որոնք սինթեզում են պեպտիդային հորմոններ: Սրանք կարգավորում են ադենոհիպոֆիզի գեղձային բջիջները: Մակուղեղի դրդող հորմոնները կոչվում են *ռիլիզինգ հորմոններ* կամ *լիբերիններ*, իսկ արգելակողները՝ *ստատիններ*: Նյարդաներզատական բջիջների աքսոններն ավարտվում են միջային բարձրությունում, որը հանդիսանում է ենթատեսաթումբ-ադենոհիպոֆիզային համակարգի նյարդաարյունային շրջանը: Ենթատեսաթմբի հիպոֆիզոտրոպ շրջանից հորմոնները ադենոհիպոֆիզ են մտնում մակուղեղի դռներակային համակարգով:

Ենթատեսաթմբում սինթեզվող լիբերիններից են թիրեոլիբերինը, լյուլիբերինը, կորտիկոլիբերինը, սոմատոլիբերինը, մելանոլիբերինը, պրոլակտոլիբերինը, իսկ ստատիներից՝ սոմատոստատինը, պրոլակտոստատինը § մելանոստատինը:

Որոշ կենդանիների մոտ այս հորմոնները սինթեզվում են նաև§ ուղեղի այլ բաժիններում ու նեյրոտրանսմիտերների դեր են կատարում: Վերջին տարիներին բացահայտվել են նաև§ ենթատեսաթմբի կողմից սինթեզված էնկեֆալինները § էնդորֆինները, որոնք, ըստ էության, կարև§ որ դեր ունեն վարքի § վեգետատիվ ամբողջականացնող գործընթացների կարգավորման գործում:

Ենթատեսաթմբում սինթեզվում են նաև§ մոնոամիններ (նորադրենալին, սերոտոնին, դոֆամին), որոնք անհրաժեշտ են նյարդային բջիջների բնականոն գործունեության § հյութազատության համար: Մոնոամինէրգիական նեյրոնների աքսոնները կազմում են ներենթատեսաթմբային ուղիներ, որոնք նյարդավորում են գլխուղեղի տարբեր բաժինները § կապված են նեյրոհիպոֆիզի ու ուղեղի փորոքների հետ: Մոնոամիններն անցնում են նաև§ ադենոհիպոֆիզի դռներակային հուն:

Ենթատեսաթմբի նեյրոհորմոնները ըստ ֆունկցիայի կարելի է բաժանել 3 խմբի.

1. ***Ընդերատորոպ հորմոններ*** - վազոպրեսին § օքսիտոցին, որոնք հիմնականում ազդում են որոշ ծայրամասային ներզատական գեղձերի § վեգետատիվ ֆունկցիաներ իրականացնող օրգանների (սիրտ, երիկամներ, անոթներ, կաթնագեղձեր) վրա, իսկ ուղեղում օժտված են նեյրոտրոպ ազդեցությամբ:
2. ***Նեյրոտրոպ հորմոններ***, որոնք փոխում են նեյրոնների զգայունությունը միջնորդանյութերի հանդեպ, դրդման սինապսային հաղորդումը ԿՆՀ-ում:
3. ***Ադենոհիպոֆիզոտրոպ հորմոններ*** (լիբերիններ § ստատիններ), որոնք կարգավորում են ադենոհիպոֆիզի հորմոնային ֆունկցիան, իսկ վերջինիս միջոցով էլ տարբեր ներզատական գեղձերի ֆունկցիան:

10.6. Մակուղեղ § էպիֆիզ

Մակուղեղն անվանում են ներզատիչ համակարգի կենտրոնական գեղձ: Այն տեղավորված է թրքական թամբի մակուղեղային փոսիկում ու ոտիկով միացած է ուղեղի հիմին: Մարդկանց մակուղեղը կազմված է ադենոհիպոֆիզից § նեյրոհիպոֆիզից, իսկ որոշ կենդանիների մոտ առանձնացնում են նաև միջանկյալ բիլթը (pars intermedia):

Ադենոհիպոֆիզը ունի բազոֆիլ § ացիդոֆիլ բջիջներ, որոնք սինթեզում են երկու գործարկող § չորս տրոպ հորմոններ: Գործարկող հորմոններից են *սոմատոտրոպինը*, որը նպաստում է ոսկրային § աճառային հյուսվածքների սպիտակուցների սինթեզին, որի հետև անքով տեղի է ունենում էպիֆիզային հատվածների աճ § ոսկրերը աճում են երկարությամբ: Սոմատոտրոպինը խթանում է օստեոբլաստների ակտիվությունը § նպաստում ոսկրի սպիտակուցային կաղապարի առաջացմանը: Միաժամանակ ուժեղանում է ոսկրահյուսվածքի հանքայնացումը, հատկապես ֆոսֆորի § կալցիումի պահեստավորումը: Սոմատոտրոպինն իր ազդեցությունն իրականացնում է միջնորդների միջոցով, որոնք ստացել են *սոմատոմեդիններ* անվանումը: Հայտնի են սպիտակուցային կառուցվածք ունեցող 4 սոմատոմեդիններ, որոնք սինթեզվում են լյարդում սոմատոտրոպինի ազդեցությամբ:

Սոմատոտրոպինի ազդեցությունը դրսև որվում է հետևյալ հաջորդականությամբ. սոմատոտրոպին → սոմատոմեդին → սոմատոմեդինի մենահատուկ ընկալիչներ → գործարկում: Ադենոհիպոֆիզի գերֆունկցիայի դեպքում մինչև սեռահասուն վիճակը նկատվում է *հսկայություն*, իսկ սեռահասուն վիճակում՝ *վերջույթների գերաճ (ակրոմեգալիա)*: Թերֆունկցիայի դեպքում նկատվում է *թզուկություն*: Հորմոնի սինթեզը կարգավորվում է ենթատեսաթմբի կողմից սինթեզվող սոմատոլիբերինով § սոմատոստատինով: Սոմալիբերինը խթանում, իսկ սոմատոստատինը արգելակում է սոմատոտրոպինի սինթեզը: Սոմատոտրոպինը օժտված է նաև «շաքարախտային» ազդեցությամբ: Սոմատոտրոպինի ներարկումն առաջացնում է հիպերգլիկեմիա, խթանում է ենթաստամոքսային գեղձի β-բջիջների կողմից ինսուլինի սինթեզը: Դրա արդյունքում կարող է հյուծվել գեղձի ներզատիչ ֆունկցիան, որն էլ ինսուլինազի ակտիվության բարձրացման հետ համակցված կարող է նպաստել մակուղեղային շաքարախտի զարգացմանը:

Պրոլակտինը նպաստում է կաթի գոյացմանը: Պրոլակտինի ազդեցությունը դրսե§ որվում է, երբ նախապես դրա վրա ազդում են պրոգեստերոնը § էստրոգենները: Էստրոգենը նպաստում է կաթնագեղձերի ծորանների աճին, իսկ պրոգեստերոնը՝ ալվեոլների զարգացմանը: Պրոլակտինի ազդեցությամբ ուժեղանում են կաթնագեղձերում բազմացման գործընթացները § արագանում է գեղձերի աճը: Պրոլոկտինի հյութազատությունը ուժեղանում է հղիության շրջանում, իսկ ծննդաբերությունից հետո նորածնի ծծելու գործնթացը նյարդառեֆլեքսային ճանապարհով § ս նպաստում է պրոլակտինի սինթեզին ու արտազատմանը: Պրոլակտինի ազդեցությամբ ուժեղանում է նատրիումի § ջրի հետներծծումը, որը § ս նպաստում է կաթի գոյացմանը: Պրոլակտինն ունի նաե լյուտեինոտրոպ ազդեցություն, նպաստում է դեղին մարմնի երկարատե գործելուն, որպեսզի վերջինս սինթեզի պրոգեստերոն: Պրոլակտինի սինթեզը կարգավորվում է ենթատեսաթմբում սինթեզվող պրոլակտոլիբերինի § պրոլակտոստատինի կողմից:

Մելանոտրոպինը (մելանոցիտ խթանող հորմոն) մարդկանց մոտ քիչ է սինթեզվում § մաշկի գունավորման գործում էական դեր չի խաղում, իսկ որոշ կենդանիների (երկկենցաղներ, սողուններ) կյանքում կարե որ դեր ունի միջավայրի տարբեր պայմաններին հարմարվելու համար:

Ադենոհիպոֆիզի տրոպ հորմոններից են. ***թիրեոտրոպինը,*** որը խթանում է վահանագեղձի ֆունկցիան: Թիրեոտրոպինի ազդեցությամբ խթանվում է թիրօքսինի § տրիյոդթիրոնինի սինթեզը: Թիրեոտրոպինը մեծացնում է թիրեոցիտների ակտիվությունը սպիտակուցների, նուկլեինաթթուների սինթեզի ուժեղացման շնորհիվ: Բնականոն կենդանիներին թիրեոտրոպին ներարկելիս տեղի է ունենում վահանագեղձի աճ, պարկուճները դառնում են գլանաձե: Այս հորմոնն ակտիվացնում է պրոտեոլիզի ֆերմենտներին, որի շնորհիվ ճեղքվում է թիրեոգլոբուլինը § դրանից անջատվում են թիրօքսինն ու տրիյոդթիրոնինը § անցնում արյան մեջ: Թիրեոտրոպինը խթանում է նաե թիրեոգլոբուլինի սինթեզը: Թիրոտրոպինի սինթեզը կարգավորվում է ենթատեսաթմբի թիրեոլիբերինով:

Կորտիկոտրոպինը հանդիսանում է մակերիկամների կեղե ի խրձային շրջանի խթանիչ, ուր սինթեզվում են գլյուկոկորտիկոիդներ: Կծիկային § ցանցաձե շրջանների վրա թույլ է ազդում: Կորտիկոտրոպինը սինթեզվում է ադենոհիպոֆիզի մելանոկորտինսինթեզող բջիջներում, ուր բարձրամոլեկուլային միացությունից սինթեզվում են 3 նյութ՝ β-էնդորֆին, α-մելանոցիտխթանող հորմոն § կորտիկոտրոպին: Կորտիկոտրոպինն արագացնում է ստերոիդ հորմոնների սինթեզը § ուժեղացնում պլաստիկական գործընթացները՝ սպիտակուցների, նուկլեինաթթուների սինթեզը, որն էլ նպաստում է մակերիկամների կեղե ի գերաճին:

Մակերիկամներից դուրս կորտիկոտրոպինը խթանում է նաե լիպոլիզը, նյութագոյացման գործընթացները, նպաստում գունավորման ուժեղացմանը: Կորտիկոտրոպինի գունավորման վրա ունեցած ազդեցությունը բացատրվում է նրանով, որ մելանոցիտխթանող հորմոնի § կորտիկոտրոպինի ամինաթթվային շղթան մասնակիորեն համընկնում են:

Գոնադոտրոպ հորմոններից են ***ֆոլիտրոպինը***, որը ձվարանում խթանում է պարկուճների աճը, նպաստում նրանց թաղանթների ձե ավորմանը § նախապատրաստում ձվազատմանը: Սակայն էստրոգենների վրա թույլ ազդեցություն է թող-

նում: Տղամարդկանց մոտ ֆոլիտրոպինի ազդեցությամբ սինթեզվում են սպերմատոզոիդներ:

Լյուտրոպինը նպաստում է պարկուճի աճին, ձվազատմանը (թաղանթի պատռմանը) § պատռված պարկուճի տեղում դեղին մարմնի ձ§ ավորմանը: Նա խթանում է նա§ էստրոգենների սինթեզը, դեղին մարմնի կողմից պրոգեստերոնի սինթեզը: Տղամարդկանց մոտ նպաստում է անդրոգենների սինթեզին: Գոնադոտրոպինի սինթեզը կարգավորվում է ենթատեսաթմբային գոնադոլիբերիններով: էական ազդեցություն ունի նա§ բացասական հետադարձ կապը՝ երկու հորմոնների (ֆոլիտրոպին, լյուտրոպին) արտազատումն արգելակվում է էստրոգենների § պրոգեստերոնի քանակության ավելացման դեպքում: Լյուտրոպինի սինթեզը նվազում է տեստոստերոնի արտազատման ուժեղացման դեպքում:

Ընդհանուր առմամբ տրոպ հորմոնների սինթեզը կարգավորվում է հետադարձ կապի սկզբունքով: Պարանոցային վերին սիմպաթիկ հանգույցից դուրս եկող սիմպաթիկ նյարդերը խթանում, իսկ լեզվաերմպանային նյարդի պարասիմպաթիկ նյարդաթելերը՝ արգելակում են դրանց սինթեզը:

Նեյրոհիպոֆիզը կազմված է պիտուցիտներից § միելինազուրկ նյարդաթելերից: Ենթատեսաթմբի համապատասխան կորիզներում սինթեզված հորմոնները ոչ ակտիվ վիճակում անցնում են պիտուցիտներ, որտեղ դրանք ակտիվանում են: Հակամիզամուղ հորմոնը խթանում է ջրի հետներծծումը երիկամնեբի հեռադիր խողովակիկներում, որի հետ§ անքով մեծանում է շրջանառու արյան քանակը, բարձրանում արյան ճնշումը, քչանում մեզի քանակը, մեծանում խտությունը: Հակամիզամուղ հորմոնը մեծ չափաքանակներով նեղացնում է զարկերակիկները, որը նպաստում է արյան ճնշման բարձրացմանը: Այս հորմոնի ազդեցությամբ բարձրանում է անոթների զգայունությունը կատեխոլամինների հանդեպ, որի պատճառով հակամիզամուղ հորմոնը ստացել է «վազոպրեսին» անվանումը: Անոթասեղմիչ ազդեցությունը հատկապես դրս§ որվում է արյան կորստի, ցավային ուժեղ գրգռիչների դեպքում: Հակամիզամուղ հորմոնի անբավարար արտադրությունը նպաստում է ոչ շաքարային շատամիզության, որն ուղեկցվում է անհագ ծարավով § շատախմությամբ: Հիվանդը օրական կարող է կորցնել 10-20լ մեզ: Հիվանդության ախտանշաններն անհետանում են, երբ հիվանդին ներարկում են կենդանիների նեյրոհիպոֆիզից ստացված պրեպարատներ: Հակամիզամուղ հորմոնի սինթեզի խթանիչ են կենտրոնական (վերտեսողական կորիզ) § ծայրամասային (լյարդ, երիկամներ) օսմոընկալիչներից, ծավալաընկալիչներից, ինչպես նա§ նախասրտի ճնշաընկալիչներից հաղորդվող ազդակները:

Օքսիտոցինը նպաստում է ծննդաբերության բնականոն ընթացքին, քանի որ խթանում է արգանդի մկանունքի կծկումը: Օքսիտոցինի արտազատումն ուժեղանում է, երբ արյան մեջ շատանում է էստրոգենների քանակը: Օքսիտոցինը մասնակցում է նա§ կաթնատվությանը: Այն ազդում է արգանդի, սեռական ծորանների, արյունատար անոթների հարթ մկանների, կաթնագեղձերի մկանաէպիթելային բջիջների վրա: Արգանդի պատերի լարումը ծննդաբերության ծամանակ, կաթնագեղձերի պտուկների գրգռումը մեծացնում է օքսիտոցինի հյութազատումը: Սթրեսային գործոնները §u ազդում են այս հորմոնների սինթեզի վրա:

էպիֆիզը կոնաձ§ մարմին է, որը կախված է քառաբլուրների վերին բլրակներից: Նման է կոնի, որից էլ ստացել կոնաձ§ գեղձ անվանումը: Նա սիմպաթիկ նյարդեր է ստանում պարանոցային վերին հանգույցի հետհանգուցային թելերից:

էպիֆիզը պատկանում է միջանկյալ ուղեղին: Ստորակարգ ողնաշարավորների էպիֆիզը լուսազգաց օրգան է § միաժամանակ սինթեզում է հորմոններ: Հյութազատիչ ֆունկցիան պահպանվում է նաև կաթնասունների մոտ: էպիֆիզում սինթեզվում են սերոտոնին, մելատոնին, § այլ հորմոններ, որոնք տրիպտոֆանի ածանցյալներն են, ինչպես նաև պոլիպեպտիդներ: Մելատոնինը մասնակցում է ձկների, երկկենցաղների, սողունների գունակային փոխանակությանը: Նա հակառակ ազդեցություն է թողնում ադենոհիպոֆիզի α-մելանոցիտ խթանող հորմոնի համեմատությամբ: Մելատոնինը գունազրկում է մելանոֆորները: Նրա ազդեցությամբ մաշկի մելանոֆորներում տեղի է ունենում գունակի հատիկների միացքավորում (ագրեգացիա) § մաշկը բաց գույն է ստանում: Մելատոնինն արգելակում է նաև երիտասարդ օրգանիզմների սեռական ֆունկցիաները ու ճնշում հասուն օրգանիզմների գոնատոտրոպինի սինթեզը: Բացահայտված է, որ տարբեր ողնաշարավորների մոտ մելատոնինը օժտված է հակագոնոտոտրոպ ազդեցությամբ § արգելակում է սեռական օրգանների զարգացումը: Դա բացատրվում է նրանով, որ մելատոնինն ազդում է ենթատեսաթմբի վրա § շրջափակում լյուլիբերինի արտազատումը, իսկ ադենոհիպոֆիզի վրա ազդելով նվազեցնում է լյուլիբերինի ազդեցությունը լյուտրոպինի վրա: Մելատոնինի հյութազատումը բնութագրվում է ցիրկադային պարբերությամբ, առավելագույնս սինթեզվում է գիշերային ժամերին: Լույսն արգելակում է մելատոնինի հյութազատումը:

էպիֆիզի հեռացումը խթանում է սոմատոտրոպինի սինթեզը, ուստի մելատոնինը արգելակում է սոմատոտրոպինի առաջացումը: Ենթադրում են, որ էպիֆիզը մասնակցում է նաև էլեկտրոլիտների փոխանակությանը: Ըստ երևույթին, վաղ հասակում էպիֆիզը ազդում է այն ներզատական գեղձերի վրա (մակուղեղ, վահանագեղձ, մակերիկամների կեղև), որոնք մասնակցում են օրգանիզմի աճին և սեռական զարգացմանը:

10.7. Վահանագեղձ

Վահանագեղձի կառուցվածքա-գործառութային միավորը պարկուճներն են, որոնք կլոր խոռոչներ են, որոնց պատերը կազմված են միաշերտ էպիթելից: Պարկուճները լցված են կոլոիդ նյութով § պարունակում են թիրօքսին (T_4) § տրիյոդթիրոնին (T_3), որոնք միացած են թիրեոգլոբուլին սպիտակուցի հետ: Միջպարկուճային տարածությունում գտնվում են հարպարկուճային բջիջներ (C բջիջներ), որոնք սինթեզում են թիրեոկալցիտոնին: Վահանագեղձը նյարդավորվում է պարասոցային միջային հանգույցից դուրս եկող սիմպաթիկ, ինչպես նաև թափառող, լեզվաընմպանային § ենթալեզվային նյարդերով: Թիրօքսինի § տրիյոդթիրոնինի կենսասինթեզը տեղի է ունենում յոդացված թիրոզինով, ուստի վահանագեղձը ակտիվորեն կլանում է յոդ: Պարկուճներում յոդի պարունակությունը 30 անգամ գերազանցում է դրա բաղադրությանն արյան մեջ:

Տրիյոդթիրոնինի ակտիվությունը 4-10 անգամ գերազանցում է թիրոքսինի ազդեցությանը: Տրիյոդթիրոնինի § թիրօքսինի հարաբերությունը թիրեոգլոբուլինին կազմում է 4:1: Կատեպսինները ճեղքում են թիրեոգլոբուլինը § հորմոններն անցնում են արյան մեջ: Մարդկանց մոտ օրվա ընթացքում սինթեզվում է 70 մկգ թիրօքսին § 25 մկգ տրիյոդթիրոնին:

Թիրեոտրոպինը նպաստում է գեղձի կողմից յոդի կլանմանը, յոդի վերածմանը մոլեկուլային ձ§ ի § թիրեոգլոբուլինի յոդացմանը: Վահանագեղձի երկու հորմոններն արյան մեջ միացած են գլոբուլինի, ինչպես նա§ ալբումինների հետ: Թիրօքսինն ավելի ամուր է կապվում, քան T_3 -ը, ուստի T_3-ը ավելի հեշտ է մտնում հյուսվածքներ ու օժտված է կենսաբանական մեծ ակտիվությամբ: Թիրօքսինն ապայոդացման ժամանակ վեր է ածվում T_3 -ի: Ուստի վահանագեղձի հիմնական հորմոնը T_3 -ն է, իսկ T_4-ը նրան նախորդող միացությունն է: Օրական քայքայվում է 300 մգ T_4 § T_3: Դրանք լյարդում միանում են գլյուկոուրոնաթթվի հետ § լեղու միջոցով հեռանում: T_3 կիսաքայքայվում է 45 ժամում, T_4-ը՝ 4 օրում:

Հորմոնների ֆիզիոլոգիական դերը: Վահանագեղձի հորմոններն ազդում են կենտրոնական նյարդային համակարգի § § ԲՆԳ վրա: T_4-ի ներարկման ժամանակ կենդանիները դառնում են անհանգիստ, ուժեղանում են ջլային ռեֆլեքսները, նկատվում է վերջույթների դող: Գեղձի հեռացման դեպքում կենդանիների մոտ դժվար են մշակվում պայմանական ռեֆլեքսները § տարբերակվող արգելակումը, իսկ հորմոնի ներարկումը ուժեղացնում է դրդման գործընթացները: Կար§ որվում է նա§ T_3-ի § T_4-ի ազդեցությունն աճի, զարգացման, նյութափոխանակության վրա: Երիտասարդ հասակում գեղձի հեռացումն արգելակում է աճը, խանգարվում է կմախքի ձ§ ավորումը, դանդաղում է համարյա բոլոր օրգանների զարգացումը:

Վահանագեղձի հորմոններն ազդում են սպիտակուցների, ճարպերի, ածխաջրերի, հանքային փոխանակության վրա, որը նպաստում է էներգափոխանակության § հիմնական փոխանակության ուժեղացմանը, մարմնի ջերմաստիճանի բարձրացմանը: T_4-ը ուժեղացնում է սննդանյութերի ծախսը, գլյուկոզի յուրացումը հյուսվածքների կողմից, նվազում են ճարպերի § գլիկոգենի պաշարները, ազդում է օքսիդացման գործընթացների § սպիտակուցի սինթեզի վրա: Մանկական հասակում թիրօքսինն էական նշանակություն ունի աճի գործընթացների, ֆիզիկական զարգացման, ուղեղի աճող հյուսվածքին էներգիայով ապահովելուն: Դրա համար էլ վահանագեղձի հորմոնների անբավարարությունը մանկական հասակում նպաստում է նյութափոխանակության, մտավոր, ֆիզիկական § սեռական զարգացման դանդաղմանը (*կրետինիզմ*): Նյութափոխանակության բոլոր օղակների ակտիվացման հետ§ անքով վահանագեղձի հորմոնների ազդեցությամբ փոխվում է օրգանների գործունեությունը՝ ուժեղանում են սրտի կծկումների հաճախությունը, շնչառական շարժումները, քրտնազատությունը, դանդաղում է արյան մակարդումը, ուժեղանում է ֆիբրինոլիզի ակտիվությունը, արագանում է հակամակարդիչների սինթեզը, ճնշվում թրոմբոցիտների ադհեզիան § ագրեգացիան, խթանվում է մարսողական համակարգի գործունեությունը:

Չափահաս մարդու ***հիպոթիրեոզը*** ուղեկցվում է մտավոր, ֆիզիկական § փոխանակային գործընթացների թուլացմամբ, ենթամաշկային բջջանքի լորձային այտուցով (***միքսեդեմա***), նյարդա-հոգեկան ակտիվության թուլացմամբ (թուլություն, քնկոտություն, անտարբերություն): Յոդի պակասի հետ§ անքով նկատվում է նա§ վահանագեղձի չափերի մեծացում § զարգանում է տեղաճարակային խպիպ:

Գերթիրեոզի ժամանակ *(Բազեդովյան հիվանդություն, թիրեոտոքսիկոզ*) նկատվում է հիմնական փոխանակության ուժեղացում, ջերմաստիճանի բարձրացում, նիհարում, գերգրգռվածություն, տախիկարդիա, ակնագնդի արտակնություն, գեղձի մեծացում, անքնություն, հույզային շարժունություն: Դրա պատճառը գեղձի բորբոքումն է, ուռուցքները, թիրեոտրոպինի ավելացումը:

Վահանագեղձի հորմոններից է նաև ***թիրեոկալցիտոնինը*** սինթեզվում է C բջիջներում, և յոդ չի պարունակում: Այս հորմոնը նվազեցնում է Ca^{2+}-ի և P^{3+}-ի մակարդակն արյան մեջ: Նա արգելակում է Ca-ի արտազատումը ոսկրերից, ուժեղացնում նրա կուտակումը ոսկրերում, ակտիվացնում օստեոբլաստներին, նպաստում հանքայնացմանը: Թիրեոկալցիտոնինը ակտիվացնում է նաև Ca^{2+}-ական պոմպը և նպաստում Ca^{2+}-ի դուրս գալուն բջջից: Օրգանոիդները և ս կլանում են Ca^{2+}: Երիկամներում և աղիքում թիրեոկալցիտոնինը ճնշում է կալցիումի հետներծծումը և խթանում ֆոսֆատների հետներծծումը: Այս գործընթացները նպաստում են *թեր-կալցիեմիային*:

Վահանագեղձի հորմոնների արտազատումը կարգավորվում է ենթատեսաթմբի թիրեոլիբերինով: Թիրօքսինի և տրիյոդթիրոնինի սինթեզը ուժեղանում է նաև երկարատև հուզային գրգռման ժամանակ: Բացահայտված է նաև, որ այս հորմոնների սինթեզը ուժեղանում է մարմնի ջերմաստիճանի իջեցման դեպքում:

10.8. Հարվահանագեղձեր

Հարվահանագեղձերը նյարդավորվում են սիմպաթիկ և թափառող նյարդերով: Գեղձերում սինթեզվում է պարաթիրին ոչ ակտիվ վիճակում, որն ակտիվանում է թիրախ բջջի Գոլջիի ապարատում (15-30 րոպե): Պարաթիրինը կարգավորում է Ca^{2+}-ի պարունակությունն արյան մեջ: Այս հորմոնի թիրախ օրգաններն են ոսկրերը և երիկամները: Պարաթիրինն ակտիվացնում է օստեոկլաստներին, ոսկրաբջիջների թաղանթի ադենիլատցիկլազ ֆերմենտին, որի շնորհիվ ուժեղանում է Ca^{2+}-ի արտահոսքն արյան մեջ: Այն երիկամների հեռադիր հատվածներում խթանում է Ca^{2+}-ի և արգելակում P^{3+}-ի հետներծծումը, որի պատճառով ֆոսֆորի արտազատումը մեզով ուժեղանում է: Ֆոսֆատուրիայի զարգացումը էական նշանակություն ունի գերկալցիեմիայի զարգացման գործընթացում: Դա պայմանավորված է նրանով, որ Ca^{2+}-ը ֆոսֆատների հետ առաջացնում է անլուծելի միացություններ, ուստի ֆոսֆորի ուժեղացած արտազատումը մեզով նպաստում է ազատ Ca^{2+}-ի քանակի ավելացմանն արյան պլազմայում: Պարաթիրինը ուժեղացնում է կալցիթիրոլի սինթեզը, որը հանդիսանում է վիտամին D_2 -ի ակտիվ մետաբոլիտը, ինչպես նաև աղիներից P^{3+}-ի և Ca^{2+}-ի ներծծումը:

Հարվահանագեղձերի թերֆունկցիայի ժամանակ նկատվում է թուլություն, ախորժակի բացակայություն, փսխում, մկանների ցրված կծկում և տետանիա (վերջույթների, դեմքի, ծոծրակի մկանների): Մարդկանց մոտ զարգանում է «մանկաբարձի ձեռք», քանի որ ձեռքի ծալիչների լարվածությունը գերազանցում է տարածիչներին: Ծանր դեպքերում կարող է վրա հասնել ըմպանի կծկանք, շնչառական մկանների կաթված և սրտի կանգ: Պարաթիրինի *գերֆունկցիան* նպաստում է ոսկրահյուսվածքի ապահանքայնացմանը և ներծծմանը, օստեոպորոզի զարգացմանը, որի հետևանքով կալցիումի քանակությունն արյան մեջ խիստ ավելանում է և ուժեղանում է քարերի առաջացումը միզասեռական համակարգում: Գերկալցեմիան նպաստում է նաև սրտի էլեկտրական ակտիվության արտահայտված խանգարումներին, ստամոքսում, մարսողական ուղում խոցերի առաջացմանը: Պարաթիրինը խթանում է գաստրինի և աղաթթվի սինթեզը:

Պարաթիրինի § թիրեոկալցիտոնինի հյութազատությունը կարգավորվում է հետադարձ կապի սկզբունքով՝ արյան մեջ կալցիումի քանակությունից կախված: Արյան մեջ կալցիումի քանակության նվազման դեպքում ուժեղանում է պարաթիրինի հյութազատումը § արգելակվում թիրեոկալցիտոնինի սինթեզը: Դա կարող է նկատվել հղիության, կաթնատվության, սննդի մեջ կալցիումի քանակի նվազման ժամանակ: Արյան մեջ կալցիումի քանակության ավելացման դեպքում պարաթիրինի սինթեզը նվազում է § ուժեղանում է՝ թիրեոկալցիտոնինը: Մանկական հասակում դա կար§ որ նշանակություն ունի կմախքի բնականոն ձ§ավորման գործընթացում:

10.9. Ուրցագեղձ

Ձույգ բլթակավոր օրգան է, որը տեղավորված է միջնորմի վերին մասում: 2 բլթերը միացած են շարակցական հյուսվածքով: Նյարդավորվում է թափառող § պարանոցային ստորին ու կրծքային վերին հանգույցներից դուրս եկող սիմպաթիկ նյարդաթելերով: Գեղձը սինթեզում է *թիմոզին, հոմեոստազային ուրցագեղձային հորմոն, թիմոպոետին 1, ուրցագեղձային հումորալ գործոն*: Պոլիպեպտիդային այս հորմոնները խթանելով հակամարմինների սինթեզը մեծ դեր ունեն օրգանիզմի իմունոլոգիական պաշտպանական ռեակցիաների զարգացման գործում: Ուրցագեղձը հսկում է իմունոլոգիական ռեակցիաներին մասնակցող լիմֆոցիտների զարգացումը § տեղաբաշխումը: Ոսկրածուծային ցողունային բջիջներն արյան միջոցով հասնելով ուրցագեղձ, այստեղ բազմանում են, տարբերակվում § վերածվում լիմֆոցիտների: Հումորալ կարգավորումը իրականանում է ենթատեսաթումբ-ադենոհիպոֆիզ համակարգով: Սոմատոտրոպինը նպաստում է այս գեղձի հորմոնների ներզատմանն արյան մեջ: Գեղձն առավելագույն զարգացման է հասնում մանկական հասակում, իսկ սեռական շրջանում ապաճում է: Այստեղից էլ եզրակացնում են, որ գեղձը մասնակցում է օրգանիզմի աճին ու արգելակում սեռական զարգացումը: Այն պարունակում է ավելի շատ C վիտամին, քան մակերիկամները: Երեխաների մոտ այս գեղձի գերֆունկցիայի դեպքում առաջանում է ուրցաավշային կարգավիճակ, որի դեպքում մեծանում է ուրցագեղձը, ավշային հյուսվածքը, ենթամաշկային ցանցաշերտը դառնում է փուխր, դեմքը ուռչում է, փքվում, դառնում պարարտ, մաշկը բարակում է, մազերը փափկում են: Ենթադրում են, որ երեխաների ուրցագեղձի մեծացումը երիկամային անբավարարության դրս§ որումն է: Այն ուղեկցվում է փսխումներով, շնչառության փոփոխությամբ, սիրտ-անոթային կոլապսով § նույնիսկ մահով:

10.10. Ենթաստամոքսային գեղձ

Ենթաքստամոքսային գեղձը կազմված է էկզոկրին § էնդոկրին (Լանգերհանսի կղզյակներ) մասերից, որոնք զարգանում են առաջնային աղիքի էնդոդերմից: Էկզոկրին հատվածը, որը մարդու մոտ կազմում է գեղձի զանգվածի 98%-ը, մշակում է ենթաստամոքսային հյութ, իսկ Լանգերհանսի կղզյակներում սինթեզվում են ածխաջրատային փոխանակությունը կարգավորող հորմոններ:

Էվոլյուցիոն գործընթացում էնդոկրին հատվածն ավելի շուտ է առաջացել: Նշտարիկի աղիքի լորձաթաղանթի էպիթելում կան բջիջներ, որոնք հոմոլոգ են գեղձի էկզոկրին § էնդոկրին հատվածներին § դրանք միմյանցից բաժանված են: Ոսկրային ձկների մոտ ներզատիչ հյուսվածքը ներկայացված է կղզյակներով (Բրոկմանի մարմնիկներ) § սահմանազատված է ենթաստամոքսային գեղձի էկզոկրին հյուսվածքից: Մյուս ողնաշարավորների մոտ ներզատական հյուսվածքը փոքր ներառուկների ձ§ով տեղադրված է էկզոկրին հյուսվածքի միջ§ § կազմում է գեղձի զանգվածի 1-3%-ը: Ջ.Մերինգը, Օ.Մինկովսկին (1889) շան ենթաստամոքսային գեղձի հեռացումից առաջացած փոփոխությունները նմանեցրել են շաքարախտին: 1901թ. Լ.Վ.Սոբոլ§ը հաստատեց գեղձի ներզատական ֆունկցիան § փորձեց անջատել ինսուլինը գեղձի ծորանը կապելու միջոցով, իսկ կանադացի Ֆ. Բանտինգը § Ս. Բեստն առաջին անգամ ստացան ինսուլինի ակտիվ պրեպարատ: էնդոկրին կղզյակային հատվածում գոյություն ունեն մի քանի տեսակի բջիջներ.

1. α- բջիջներ (կամ A), որոնք սինթեզում են գլյուկագոն;
2. β- բջիջներ (կամ B), սինթեզում են ինսուլին;
3. δ-բջիջներ, որոնք սինթեզում են ինսուլինի § գլյուկագոնի սինթեզը ճնշող սոմատոստատին;
4. G-բջիջներ, որոնք սինթեզում են գաստրին;
5. ԵՊ-բջիջներ, որոնք սինթեզում են ենթաստամոքսային պոլիպեպտիդ, որը խոլիցիստոկինինի հակազդիչն է:

Մարդկանց մոտ ներզատիչ բջիջները կղզյակների ձ§ով ցրված են ողկույզային բջիջների միջ§, գլխավորապես պոչում: Մեկ գրամ գեղձը ունի 3-25000 կղզյակներ, որոնց հիմնական մասը β-բջիջներն են, իսկ 1/ 5-ը՝ α: Գեղձը նյարդավորվում է արճային հյուսակից դուրս եկող սիմպաթիկ ու թափառող նյարդերով § ունի հարուստ արյան մատակարարում: Բջիջները պարունակում են ցինկ, որը մտնում է ինսուլինի կազմի մեջ:

Ինսուլինը կարգավորում է ածխաջրատային փոխանակությունը: Բնականոն պայմաններում գլյուկոզն արյան մեջ կազմում է 4,45 4.65 մմոլ/լ: Ինսուլինի զանգվածը 6000 դալտոն է: Ինսուլինը նպաստում է գլիկոգենի սինթեզին լյարդում § մկաններում, բջիջների կողմից գլյուկոզի § ամինաթթուների յուրացմանը, դրանով իսկ խթանում է սպիտակուցների սինթեզը, սպիտակուցներին պահպանում քայքայվելուց: Հետ§ ապես ինսուլինի ազդեցությամբ սպիտակուցի սինթեզը գերակշռում է քայքայման գործընթացներին, որն էլ ապահովում է նյութագոյացմանը: Ինսուլինը սպիտակուցային փոխանակության վրա թողած ազդեցությամբ համագործիչ է սոմատոտրոպինին: Բացահայտված է, որ սոմատոտրոպինի ազդեցությամբ օրգանիզմի աճի § ֆիզիկական զարգացման խթանումը կարող է ընթանալ միայն արյան մեջ ինսուլինի բավարար խտության դեպքում: Ինսուլինը նպաստում է նա§ ճարպային փոխանակությանը, ճարպաթթուների սինթեզին՝ գլյուկոզից § արգելակում ճարպերի մոբիլիզացիան ճարպային հյուսվածքից: Միաժամանակ հավելյալ ճարպաթթուներ սինթեզվում են գլյուկոզից, ինչպես նա§ լյարդում դրանց սինթեզի ուժեղացման հաշվին: Ճարպային պահուստային օրգաններում ինսուլինը ճնշում է լիպազի ակտիվությունը § խթանում տիրգլիցերիդների առաջացումը: Ինսուլինն ազդում է թիրախ բջիջների ինսուլինային ընկալիչների վրա § դրանով իսկ իրականացնում իր ազդեցությունը:

Ինսուլինի լաբորատոր կամ ճագարային միավորը՝ դա հորմոնի այն քանակությունն է, որը 2կգ քաշ ունեցող ճագարի արյան գլյուկոզը նվազեցնում է մինչև 2,22 մմոլ/լ (40մգ%), իսկ միջազգային միավորը 0,04082 մգ է, որը կազմում է լաբորատոր միավորի 1/3-ը:

Ինսուլինի սինթեզը կարգավորում է ենթատեսաթմբի հարփորոքային կորիզը: Շաքարի ավելցուկի դեպքում այն ազդակներ է ուղարկում թափառող նյարդի միջային կորիզին, վերջինս էլ ենթաստամոքսային գեղձի կղզյակներին: Սիմպաթիկ նյարդերն արգելակում են գեղձի հորմոնների սինթեզը, իսկ թափառող նյարդի դրդումը նպաստում է ինսուլինի հյութազատման ուժեղացմանը: Ինսուլինի սինթեզը կարգավորվում է հետադարձ կապի մեխանիզմով, քանի որ գլյուկոզը գրգռում է ենթաստամոքսային գեղձի ընկալչական ապարատը: Ինսուլինի հյութազատությունը ուժեղացնում են նաև կարոտիսյան ծոցի քիմիաընկալիչները, սոմատոտրոպինը՝ սոմատոմեդինի միջոցով, սեկրետինը, խոլեցիստոկինին-պանկրեոզիմինը, պրոստագլանդին E-ն: Դրանք մեծացնում են β-բջիջների ադենիլատցիկլազի ակտիվությունը: Ինսուլինազը ճեղքում է ինսուլինը:

Ինսուլինի անբավարար հյութազատությունը հանգեցնում է *շաքարախտի* զարգացմանը, որի ժամանակ արյան շաքարի քանակը կտրուկ բարձրանում է, մեծանում է միջբջջային հեղուկի օսմոսային ճնշումը: Դա էլ նպաստում է հյուսվածքների ջրազրկմանն ու ծարավի զարգացմանը: Միաժամանակ նկատվում է նաև շաքարամիզություն ու շատամիզություն: Ուժեղանում է նաև լիպոլիզը, առաջանում են չհագեցած ճարպաթթուների ավելցուկ և կետոնային մարմիններ: Սպիտակուցների ճեղքումը և էներգիայի պակասը նպաստում են թուլության (ասթենիայի) զարգացմանն ու մարմնի զանգվածի նվազմանը:

Ինսուլինի ավելցուկն առաջացնում է *թերշաքարարություն (հիպոգլիկեմիա)*, որն ուղեղի շաքարի քանակության իջեցման հետևանքով կարող է նպաստել գիտակցության կորստին (հիպոգլիկեմիային կոմա):

α- բջիջները, որոնք կազմում են կղզյակային հատվածի 25%-ը, սինթեզում են *գլյուկագոն*: Այն ունի ինսուլինին հակառակ ազդեցություն և առաջացնում է *գերշաքարարություն (հիպերգլիկեմիա):* Գլյուկագոնը խթանում է ճարպի ճեղքումը ճարպային հյուսվածքում:

Գլյուկագոնի ազդեցության մեխանիզմը հետևյալն է. գլյուկագոն → ընկալիչներ → ադենիլատցիկլազ → մեծանում է բջջում ցիկլիկ ԱՄՖ-ի քանակը, որն էլ նպաստում է գլիկոգենոլիզին: Արյան մեջ գլյուկոզի քանակության շատացման ժամանակ գլյուկագոնի սինթեզը նվազում է, իսկ իջեցման դեպքում՝ բարձրանում: Սոմատոտրոպինը սոմատոմեդինի միջոցով ակտիվացնում է α-բջիջներին և նրանք սինթեզում են գլյուկագոն: Սոմատոստատինը, ընդհակառակը, արգելակում է գլյուկագոնի հյութազատումը: Սիմպաթիկ նյարդի գրգռումն ուժեղացնում է գյուկագոնի սինթեզը, իսկ աղիքային էնտերոգլյուկագոնը՝ ճնշում:

10.11. Մակերիկամներ

Ցածրակարգ ողնաշարավորների մակերիկամների կեղևի փոխարինում են գեղձային հյուսվածքի կղզյակները, որոնք սինթեզում են կորտիկոստերոիդներ: Դրանք ցրված են երիկամի գլխային և իրանային հյուսվածքի մեջ: Քրոմաֆինային

հյուսվածքն անջատված է կղզյակներից § գտնվում է խոշոր արյունատար անոթների մոտակայքում: Ողնաշարավորների էվոլյուցիայի ընթացքում այդ երկու հյուսվածքները միավորվել են § կազմել մեկ ընդհանուր գեղձ՝ մակերիկամ: Սողունների մոտ արդեն ձ§ ավորվում են զույգ մակերիկամներ: Կաթնասունների, այդ թվում մարդկանց մակերիկամները զույգ գեղձեր են, տեղադրված երիկամների վերին մասում, պատված են շարակցահյուսվածքային պատիճով § խորասուզված են ճարպային հյուսվածքի մեջ: Պատիճն անցնում է գեղձի մեջ, որը գեղձը բաժանում է կեղ§ այի § միջուկային շերտերի: Կեղ§ը ունի *խրձային*, *կծիկային* § *ցանցավոր* շրջաններ, իսկ միջուկը կազմված է 2 տեսակի քրոմաֆինային բջիջներից: Մակերիկամները ունեն հարուստ արյան մատակարարում:

Մակերիկամների կեղ§ից անջատված են շուրջ 50 տարբեր ստերոիդներ, որոնց մեծամասնությունը հանդիսանում են միջանկյալ արգասիքներ ակտիվ հորմոնների սինթեզի համար: Ստերոիդ հորմոնների սինթեզի հիմնական միացությունը քոլեստերինն է, որն արյունից ներթափանցում է գեղձ: Ստերոիդների սինթեզի գործընթացում հիմնական դերը պատկանում է միտոքոնդրիումներին, էնդոպլազմային ցանցին § Գոլջիի համալիրին:

Կեղ§ ի հորմոններն են.

ա) գլյուկոկորտիկոիդները՝ հիդրոկորտիզոն, կորտիզոն, կորտիկոստերոն;

բ) հանքակորտիկոիդները՝ ալդոստերոն;

գ.) սեռական հորմոնները՝ անդրոգեն, էստրոգեն, պրոգեստերոն:

Կեղ§ից անջատված ստերոիդ միացություններից իսկական հորմոններ են ալդոստերոնը, կորտիկոստերոնը, հիդրոկորտիզոնը § սեռական հորմոնները: Հանքակորտիկոիդները սինթեզվում են կծիկային, գլյուկոկորտիկոիդները՝ խրձային, իսկ սեռականը՝ ցանցած§ շրջանում:

Գլյուկոկորտիկոիդներն ազդում են ճարպային, ածխաջրատային § սպիտակուցային փոխանակության վրա, խթանում են գլյուկոնեոգենեզը (գլյուկոզի առաջացումը սպիտակուցներից), նպաստում գլիկոգենի կուտակմանը լյարդում: Այս հորմոններն հակազդիչ են ինսուլինին, արգելակում են գլյուկոզի յուրացումը բջիջների կողմից § կարող են նպաստել հիպերգլիկեմիային ու շաքարամիզությանը: Գլիկոկորտիկոիդների առաջացրած հիպերգլիկեմիան կար§ որ պաշտպանական նշանակություն ունի սթրեսային իրավիճակներում, քանի որ գլյուկոզը էներգափոխանակության հիմնական մասնակիցն է:

Գլյուկոկորտիկոիդները թողնում են քայքայող ազդեցություն: Գլյուկոկորտիկոիդների ազդեցությամբ խթանվում է սպիտակուցների ճեղքումը, քանի որ ճնշվում է ամինաթթուների փոխադրումն արյունից դեպի բջիջներ: Սպիտակուցի կատաբոլիզմը նվազեցնում է մկանների զանգվածը, դանդաղում է նա§ վերքերի ապաքինումը: Սպիտակուցի ճեղքումը նպաստում է մարսողական խողովակի ներքին պատի մուկոիդային շերտի սպիտակուցային բաղադրամասերի նվազմանը, որի շնորհիվ աղաթթուն § պեպսինն ակտիվորեն ազդում են մկանային շերտի վրա § կարող են նպաստել պեպտիդային խոցերի զարգացմանը: Գլյուկոկորտիկորիդները ուժեղացնում են ճարպերի մոբիլիզացումը պահուստային օրգաններից § ավելացնում ճարպաթթուների քանակությունը պլազմայում: Դրա հետ միասին ճարպը կուտակվում է դեմքի, կրծքի, § իրանի շրջանում: Գլյուկոկորտիկոիդները ճնշում են բորբոքային գործընթացների զարգացման բոլոր փուլերը, քանի որ արգելակում են հյուսվածքային պրոստագլանդինների սինթեզը, իսկ

վերջիններս խթանում են բորբոքային գործընթացը: Գլյուկոկորտիկոիդները նվազեցնում են տենդը, որն ուղեկցում է բորբոքային գործընթացին, քանի որ իջեցնում են ինտերլեյկին-1-ի ելքը լեյկոցիտներից, իսկ վերջինս էլ նպաստում է նրա խթանող ազդեցության նվազմանը ենթատեսաթմբի ջերմագոյացման կենտրոնի վրա: Գլյուկոկորտիկոիդներն օժտված են նաև հակաալերգիական ազդեցությամբ: Դրանք ճնշում են ալերգիա առաջացնող գործոնների առաջացումը, կայունացնում են լիզոսոմներին, նպաստում էքսուդացիայի (արտածորում) նվազմանը: Գլյուկոկորտիկոիդների գերարտազատումը նվազեցնում է էոզինոֆիլների քանակը, որոնց քանակի ավելացումը ալերգիայի ցուցանիշ է: Գլյուկոկորտիկոիդների ներարկումը նվազեցնում է լիմֆոցիտների քանակությունը և խթանում էրիթրոպոեզը: Գլյուկոկորտիկոիդները ճնշում են բջջային և հումորալ իմունիտետը, որը կապված է հակամարմինների սինթեզի և ֆագոցիտոզի նվազման հետ: Դրանք մասնակցում են նաև արյան ճնշման բարձրացմանը, քանի որ մեծացնում են անոթների պատերի զգայունությունը կատեխոլամինների հանդեպ:

Օրգանիզմում գլյուկոկորտիկորդների *գեր- և թերֆունկցիան* առաջացնում է լուրջ խանգարումներ: Կորտիզոլի քանակության ավելացման դեպքում նկատվում է ճարպակալում, գերշաքարայնություն, սպիտակուցների ուժեղացած ճեղքում, ջրի և աղերի կուտակում (այտուցներ), հիպերթենզիա, դիմադրողականության նվազում: Կեղև ի թերֆունկցիայի դեպքում զարգանում է *բրոնզային հիվանդություն* (ադիսոնյան), որը բնութագրվում է բրոնզագույն մաշկով, սրտամկանի թուլությամբ, ֆիզիկական և մտավոր հոգնածությամբ ու վարակունությամբ:

Հանքակորտիկորդներից *ալդոստերոնը* նպաստում է Na^+-ի հետներծծմանը երիկամային խողովակիկներում և K^+-ի արտազատմանը: Նատրիում-կա-լիումական փոխանակության համանման ուժեղացում նկատվում է նաև քրտնագեղձերում, թքագեղձերում և աղիքում: Ալդոստերոնի ազդեցությամբ կտրուկ բարձրանում է ջրի հետներծծումը երիկամային խողովակիկներում, որի հետև անքով շրջանառու արյան ծավալը մեծանում է, բարձրանում է արյան ճնշումը: Ալդոստերոնի ավելցուկի դեպքում նկատվում է նաև այտուցների առաջացում՝ նատրիումի և ջրի կուտակման հետև անքով: Ալդոստերոնի քանակի նվազումը առաջ է բերում հյուսվածքների ջրազրկում, շրջանառու արյան ծավալի փոքրացում և արյան ճնշման իջեցում: Կալիումի խտությունն արյան մեջ շատանում է, որի պատճառով խանգարվում է սրտի էլեկտրական կայունությունը և զարգանում են առիթմիաներ: Նատրիումի ավելացումը նպաստում է արյան ճնշման բարձրացմանը: Այն մեծացնում է մազանոթների թափանցելիությունը և նպաստում բորբոքային գործընթացի զարգացմանը, ուժեղացնում իմունային ռեակցիաները, անոթների մկանային լարվածությունը:

Մակերիկամների սեռական հորմոնները մանկական հասակում նպաստում են սեռական օրգանների աճին և զարգացմանը, երկրորդային սեռական հատկանիշների զարգացմանը, նյութագոյացնող ազդեցություն են թողնում սպիտակուցի սինթեզի գործընթացում:

Մակերիկամների կեղևի սեռական հորմոնների գերարտադրության դեպքում զարգանում են երկու ախտանիշներ՝ *հետերոսեքսուալիզմ* և *իզոսեքսուալիզմ*: Առաջինն արտահայտվում է հակառակ սեռի հորմոնների սինթեզի ուժեղացմամբ և այդ սեռին բնորոշ երկրորդային հատկանիշների զարգացմամբ: Իզոսեկսուալիզմի

ժամանակ ուժեղանում է նույն սեռին պատկանող սեռական հորմոնների սինթեզը, որն էլ նպաստում է սեռական վաղ հասունացմանը:

Գլյուկոկորտիկոիդների կարգավորմանը մասնակցում է ենթատեսաթմբի կորտիկոլիբերինը § մակուղեղի կորտիկոտրոպինը: Ադրենալինը ուժեղացնում է գլյուկոկորտիկոիդների սինթեզը:

Հանքակորտիկոիդները կարգավորվում են ռենին-անգիոթենզին համակարգով: Երիկամների միջուկամերձ կծիկը սինթեզում է ռենին, որն ազդում է անգիոթենզին I-ի վրա § վերածում անգիոթենզին II-ի: Այս գործընթացը տեղի է ունենում անգիոթենզինազի մասնակցությամբ: Անգիոթենզին II-ը ուժեղացնում է մակերիկամների կեղ§ում ալդոստերոնի սինթեզը: Վերջինս կարգավորվում է նա§ կորտիկոտրոպինով § ադրենոգլոմերուլոտրոֆինով (ենթատեսաթումբ): Հյուսվածքային հեղուկի շատացումն արգելակում է ալդոստերոնի հյութազատումը, որն ուղեկցվում է ջրի § Na^+ -ի արտազատմամբ:

Մակերիկամների միջուկային շերտի հորմոններ: Մակերիկամների միջուկային նյութում պարունակում են քրոմաֆինային բջիջներ, որոնցում սինթեզվում են ադրենալին § նորադրենալին: Ադրենալինի § նորադրենալինի սինթեզը քրոմոֆինային բջիջներում իրականանում է հետ§յալ գծապատկերով. թիրոզին → դեզօքսիֆենիլալանին → դոֆամին → նորադրենալին → ադրենալին: Այս գործընթացն իրականանում է Ca^{2+}-ի, կալմոդուլինի § սինեքսին սպիտակուցի մասնակցությամբ: Մակերիկամների միջուկի հորմոնային հյութազատության մոտավորապես 80%-ը բաժին է ընկնում ադրենալինին, իսկ 20%-ը՝ նորադրենալինին: Նշված հորմոնների սինթեզը ուժեղանում է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի դրդման ժամանակ: Միաժամանակ արյան մեջ այս հորմոնների արտազատումը հանգեցնում է այն արդյունքին, որը համանման է սիմպաթիկ նյարդերի գրգռմանը, միայն այն տարբերությամբ, որ հորմոնային ակտիվությունն ավելի երկարատ§ է:

Ցավի, արյան կորստի, սառեցման, վախի, ագրեսիայի դեպքում այս հորմոնները շատ են արտադրվում: Ադրենալինը § նորադրենալինը լայնացնում են բրոնխները, թողնում են անոթասեղմիչ ազդեցություն, արգելակում մարսողական համակարգը, լայնացնում բիբը, քչացնում քրտանազատությունը, ուժեղացնում կատաբոլիզմը § էներգիայի առաջացումը, կարգավորում կմախքային մկանների աշխատունակությունը: Ադրենալինը մեծ հարազատություն ունի β-ադրենաընկալիչների հանդեպ, որոնք տեղակայված են միոկարդում, որի հետ§անքով սրտի վրա թողնում են դրական ինոտրոպ § քրոնոտրոպ ազդեցություն: Նորադրենալինը, ընդհակառակը, մեծ հարազատություն ունի անոթային α-ադրենաընկալիչների հանդեպ, հետ§ ապես թողնում է անոթասեղմիչ ազդեցություն ու մեծացնում ծայրամասային անոթային դիմադրությունը: Ընդերային նյարդի գրգռումը խթանում է ադրենալինի § նորադրենալինի հյութազատումը: Դրանց ներզատումը կարող է իրականանալ նա§ ռեֆլեքսային ճանապարհով, ինչպես նա§ կարգավորվել գլյուկոզի քանակով:

10.12. Սեռական գեղձեր

Սեռական գեղձերում կատարվում է սեռական բջիջների զարգացումը § հասունացումը, ինչպես նա§ սեռական հորմոնների սինթեզը: Սեռական բջիջների

զարգացման § հասունացման գործընթացները էապես տարբերվում են տարբեր ողնաշարավորների մոտ, որի հետ§ անքով նկատվում են նրանց հորմոնային կարգավորման առանձնահատկություններ: Ձկների, երկկենցաղների, սողունների § թռչունների ձվերում կուտակվում է դեղնուց, որն անհրաժեշտ է սաղմի զարգացման համար, քանի որ այն մեծամասամբ կատարվում է էգի օրգանիզմից դուրս, մինչդեռ կաթնասունների սաղմը զարգանում է էգի օրգանիզմում: Կաթմասունների մեծամասնության մոտ ձ§ ավորվում է *ընկերքը*, որն ապահովում է պտղի զարգացումը § սինթեզում սեփական հորմոններ:

Օրգանիզմի բազմացման գործընթացում մասնակցում են բազմաթիվ հորմոններ, որոնց մեջ գլխավոր դերը պատկանում է սեռական հորմոններին: Դրանց կարելի է բաժանել երեք հիմնական խմբի՝ *էստրոգեններ, գեստագեններ § անդրոգեններ:* Առաջին երկու խումբ հորմոնները կոչվում են *իգական սեռական հորմոններ*: Դրանցից կար§ որներն են *էստրադիոլը, էստրոնը § պրոգեստերոնը:* Երրորդ խումբը կազմում են *արական սեռական հորմոնները*, որոնցից հիմնականը տեստոստերոնն է: Բոլորն էլ ստերոիդ հորմոններ են:

Սեռական գեղձերը նյարդավորվում են ար§ ային հյուսակից դուրս եկող սիմպաթիկ § կոնքային պարասիմպաթիկ նյարդաթելերով: Նշված նյարդերը հիմնականում կարգավորում են գեղձերի արյան մատակարարումը § ավելի քիչ՝ հորմոնների սինթեզը: Մարդկանց սեռահասունացումն ավարտվում է 11-16 տարեկանում, ուստի այդ տարիքում սեռական գեղձերը սկսում են հորմոններ սինթեզել ու պայմանավորել առաջնային (սեռական գեղձերի § սեռական օրգանների՝ առնանդամ, շագանակագեղձ, արգանդ, ձվարաններ) § երկրորդային սեռական հատկանիշների զարգացումը: Դրանում կարելի է համոզվել հավի § աքլորի սեռական օրգանների հեռացմամբ: Այս դեպքում նկատվում է կանացիացում (ֆեմինիզացիա) § արականացում (մասկուլինիզացիա):

Արական սեռական հորմոնների սինթեզը իրականանում է միջանկյալ գրանուլոցիտներում՝ Լեյդիգի բջիջներում: Անդրոգեններից են *թեստոստերոնը* § *անդրոստերոնը*: Անդրոգեններն ապահովում են սպերմատոզոիդների բնականոն հասունացումը, դրանց շարժունակությունը, սեռական բնազդի դրս§ որումը, տարբեր հյուսվածքներում, մկաններում ուժեղանում են սպիտակուցների սինթեզը, հիմնական փոխանակությունը, քչանում է ճարպերի քանակը: Տեստոստերոնի ազդեցությամբ տեղի է ունենում արական առաջնային § երկրորդային հատկանիշների զարգացում: Սեռական հասունացման շրջանում տեստոստերոնի ազդեցությամբ մեծանում են սերմնարանները, առնանդամը, ձ§ ավորվում է տղամարդկանց մազակալումը, փոխվում է ձայնի հնչեղությունը: Տեստոստերոնը խթանում է սպիտակուցների սինթեզը, որը նպաստում է աճին, ֆիզիկական զարգացմանը, մկանների զանգվածի մեծացմանը: Այն նպաստում է նա§ կմախքի ձ§ ավորմանը, կալցիումի կուտակմանը ոսկրերում, էրիթրոցիտների քանակի ավելացմանը: Տեստոստերոնի ազդեցության մեխանիզմը պայմանավորված է դրա ներթափանցմամբ բջջի ներսը, ուր վեր է ածվում ակտիվ ձ§ ի (դեհի-դրոտեստոստերոն) ու կապվում կորիզի ու օրգանորդների ընկալիչների հետ: Դրա պատճառով փոխվում է նուկլեինաթթուների § սպիտակուցների սինթեզը: Արական սեռական հորմոնների անբավարար սինթեզը նպաստում է ներքինիանմանի զարգացմանը, որը բնութագրվում է սեռական առաջնային § երկրորդային հատկանիշների թերզարգացմամբ § կմախքի համաչափության

խանգարմամբ: Արական հորմոնների պակասը նպաստում է նյարդա-հոգեկան խանգարումների զարգացմանը, տղամարդկանց անտարբերությանը իգական սեռի հանդեպ:

Իգական սեռական հորմոնները՝ էստրոգենները սինթեզվում են ձվարանների պարկուճներում, դեղին մարմնում (պրոգեստերոն): Օրական պահանջը 0.25 մգ է, արտազատվում են մեզով (16-36մկգ): Էստրոգենները խթանում են ձվարանների, արգանդի, հեշտոցի աճը, արգանդի ներքին պատի վերականգնումը (էնդոմետրիա), սեռական ռեֆլեքսների § երկրորդային սեռական հատկանիշների զարգացումը, արգանդի կծկումները, բարձրացնում արգանդի զգայունությունը օքսիտոցինի հանդեպ, խթանում կաթնագեղձերի զարգացումն ու աճը: Պրոգեստերոնն ապահովում է հղիության բնականոն ընթացքը, արգանդի լորձաթաղանթի աճը, որպեսզի բեղմնավորված ձուն հեշտությամբ ներպատվաստվի էնդոմետրիայում: Այն նվազեցնում է արգանդի կծկումները § զգայունությունը օքսիտոցինի հանդեպ, արգելակում ձվազատումը լյուտրոպինի ճնշման շնորհիվ: Էստրոգենները նպաստում են նա§ կմախքի զարգացմանը, ակտիվացնում են օստեոբլաստներին, միաժամանակ արգելակում էպիֆիզային աճառի աճը, որի հետ§ անքով արգելակվում է ոսկրի աճը երկարությամբ: Այս հորմոնները խթանում են սպիտակուցի սինթեզը, ճարպակալումը, որի ավելցուկը կուտակվում է ենթամաշկային ցանցաշերտում § պայմանավորում կնոջ արտաքին կազմվածքը՝ զարգանում է կնոջը բնորոշ մազակալում, մաշկը դառնում է ավելի բարակ § հարթ:

Իգական սեռական հորմոնների անբավարար սինթեզն առաջացնում է լուրջ խանգարումներ՝ դաշտանային ցիկլի դադար, կաթնագեղձերի, արգանդի § հեշտոցի ապաճում, կանացի մազակալման բացակայություն, ոսկրերի աճ երկարությամբ: Նման հիվանդները լինում են բարձրահասակ, նեղ § սեղմված կոնքով: Հաճախ արտաքուստ ձեռք են բերում տղամարդկային գծեր:

Իգական սեռական հորմոնների գլխավոր կարգավորիչը ադենոհիպոֆիզի գոնատոտրոպիններն են՝ մասնավորպես լյուտրոպինը, իսկ ֆոլիտրոպինը օժանդակ դեր է կատարում: Վերջինս ներզատիչ բջիջները նախապատրաստում է լյուտրոպինի ազդեցությանը: Սեռական հորմոններին հակառակ ազդեցություն է թողնում մելատոնինը, որն արգելակում է սեռական գեղձերի գործունեությունը:

Սեռական գեղձերի գործունեությունը կարգավորվում է վեգետատիվ նյարդային համակարգով՝ ենթատեսաթմբի մասնակցությամբ: ԿՆՀ-ը § ս մասնակցում է սեռական բնականոն ցիկլի կարգավորմանը: Ուժեղ հույզերի դեպքում (վախ, վիշտ) նկատվում է հույզային անդաշտանություն (ամենորեա):

ՍԵռական հորմոնների ազդեցությունը սեռական վարքի վրա: Սեռական հորմոնները էական ազդեցություն են թողնում նա§ կենդանիների սեռական վարքագծի վրա: Տեստոստերոնի մակարդակով պայմանավորվում է տարբեր կենդանիների արուների հարձակողական վարքագիծը: Օրինակ, որոշ ձկների պոպուլյացիայում հաստատվում է սոցիալական հիերարխիա § գերիշխող անհատների մոտ հայտնաբերվում է տեստոստերոնի բարձր քանակություն: Այս անհատներն բազմացման ժամանակ ունեն առավելություն: Նույն իրավիճակն արտահայտվում է նա§ մյուս կենդանիների պոպուլյացիաներում (թռչուններ, թիաոտանիներ, սմբակավորներ § ուրիշ.): Սեռական հորմոնները կար§ որ նշանակություն ունեն նա§ սերնդի խնամքի իրականացմանը: Օրինակ, շատ

ձկների մոտ բների կառուցումը § պաշտպանությունը հսկվում է սեռական հորմոններով, որոնց ազդեցությամբ իրականանում է նա§ բազմացման իրականացման համար անհրաժեշտ ֆերոմոնների սինթեզը:

Տարբեր կենդանիների բազմացումը կրում է սեզոնային պարբերականություն: Կաթնասունների արուները (բացի մարդուց § այլ պրիմատներից) զուգավորվում են որոշակի շրջանում, նույնիսկ մի քանի օրվա տ§ ողությամբ: Այս շրջանները համընկնում են սեռական օրգանների լորձաթաղանթում տեղի ունեցող փոփոխություններին (կտղուց): Պրիմատների էգերի մոտ դաշտանային ցիկլի միջին օրերում նկատվում է սեռական առավել ակտիվություն: Ողնաշարավոր կենդանիների սեռական հորմոնների մակարդակը էապես փոխվում է նա§ սեռական ցիկլի ընթացքում:

Ընկերքի հորմոններ: Ընկերքը կատարում է նյութափոխանակային § հորմոնային ֆունկցիաներ: Այն մասնակցում է ճարպերի, սպիտակուցների § ածխաջրերի քայքայմանը: Կապիկների § մարդկանց ընկերքում սինթեզվում են սպիտակուցային՝ թավկենային *(խորիոնային) գոնատոտրոպին, ընկերքային լակտոգեն հորմոն § ռելաքսին: Թավկենային գոնատոտրոպինը գլիկոպրոտեին է: Այն* մասնակցում է դեղին մարմնի ակտիվության պահպանմանը § հղիության վաղ շրջանում պրոգեստերոնի սինթեզին: Թավկենային գոնատոտրոպինը հիմնականում սինթեզվում է հղիության առաջին քառորդում: Դրա ազդեցությունը նման է լյուտրոպինին: Լակտոգեն հորմոնը սինթեզվում է հղիության 6 -րդ շաբաթում § նման է պրոլակտինի ազդեցությանը: Ընկերքային լակտոգեն հորմոնի ֆիզիոլոգիական դերը հղիության ընթացքում մետաբոլոհիզմի գործընթացների կարգավորումն է: Ռելաքսինը սինթեզվում է հղիության վերջին շրջանում: Նա թուլացնում է ցայլային համաճոնի կապանները § կոնքոսկորները, իջեցնում արգանդի լարվածությունը § կծկողականությունը, այսինքն օրգանիզմին նախապատրաստում է ծննդաբերության: Պրոգեստերոնի բարձր քանակը հղիության ընթացքում արգելակում է էնդոմետրիայի քայքայումը: Պտղի զարգացման առաջին ամսվա ընթացքում դեղին մարմինը ապաճում է: Հետ§ ապես այս ընթացքում ընկերքն է սկսում սինթեզել պրոգեստերոն § էստրադիոլ, որոնք անհրաժեշտ են հղիության համար: Ընկերքը դադարում է գոյություն ունենալ ծննդաբերության ժամանակ:

10.13. Սփռուն ներզատական համակարգ

1968 թ. Ա.Պիրսը բացահայտել է, որ օրգանիզմում գոյություն ունի մասնագիտացված, բարձր կազմակերպվածությամբ բջջային համակարգ, որը սինթեզում է կենսածին ամիններ § պեպտիդային հորմոններ: Այդ համակարգը կոչվեց ԸPUD-համակարգ (Amine precursore uptake and decarboxylation). Սփռուն ներզատական համակարգի բջիջները նյարդաներզատական են § հանդիպում են նյարդային համակարգում, ստամոքսում, բարակ § հաստ աղիքում, սրտում, երիկամներում, լյարդում, թոքերում, փայծաղում § այլ հյուսվածքներում: Այս համակարգը կլանում է կենսածին ամինների նախորդներին, դրանց ենթարկում դեկարբոքսիլացման ու սինթեզում կենսածին ամիններ § պեպտիդային հորմոններ: Այս համակարգի մեջ մտնող բջիջները կոչվում են *ապուդոցիտներ:* Ներկայումս նկարագրված են 60 պեպտիդային հորմոններ § կենսածին ամիններ, որոնք սինթեզվում են բոլոր

օրգաններում: Առանձնահատուկ է հորմոնների նշանակությունը աղեստամոքսային ուղում, որոնք կարգավորում են մարսողական § ոչ մարսողական ֆունկցիաները (աղյուսակ 10.2):

Սփռուն ներզատական համակարգի պեպտիդներից § ամիններից լավ ուսումնասիրված են նաև սերոտոնինը § հիստամինը:

Սերոտոնինը (5 հիդրօքսիտրիպտամին) արտազատվում է գլխուղեղի որոշ բաժինների նյարդային վերջույթներում § ստամոքս-աղիքային ուղու քրոմաֆինային բջիջներում: Սերոտոնին սինթեզվում է նաև թրոմբոցիտներում § թողնում է անոթասեղմիչ ազդեցություն: Բացահայտված է նաև սերոտոնինի դերը վարքի կարգավորման մեխանիզմներում:

Հիստամինն առաջանում է հիստիդինից հակածին-հակամարմին ռեակցիայի ժամանակ: Նա առաջացնում է ալերգիական ռեակցիաներ § օդադար ուղիների հարթ մկանունքի կծկում: Հիստամին հայտնաբերված է նաև ենթատեսաթմբում § մակուղեղում: Նա նյարդամիջնորդանյութի դեր է կատարում § որպես պարակրինային միջնորդանյութ մասնակցում ստամոքսի գեղձերի կողմից աղաթթվի հյութազատմանը:

Երիկամներում սինթեզվում են *էրիթրոպոետին, կալցիտրիոլ, ռենին*: էրիթրոպոետինը գլիկոպրոտեին է, սինթեզվում է երիկամներում: Անդրոգենները, գլյուկոկորտիկոիդները նպաստում են դրա սինթեզին, իսկ վերջինս էլ՝ ՌՆԹ-ի § հեմոգլոբինի սինթեզին էրիթրոցիտներում: *Կալցիտրիոլը* ակտիվ ստերոիդ հորմոն է:

Երիկամներն արյան միջից վերցնում են պրոհորմոն՝ 25-OH-վիտամին D_3, որը սինթեզվում է լյարդում: Երիկամների բջիջների միտոքոնդրիումներում տեղի է ունենում դեկարբօքսիլացում § առաջանում է 1,25-$(OH)_2$-վիտամին D_3, որն ակտիվ ստերոիդ հորմոն է:

Աջ նախասրտում հայտնաբերված է ***նատրիումուրետիկ հորմոն***, որի սինթեզը ուժեղանում է նախասրտերի կծկման, արյան ճնշման բարձրացման, Na^+-ի, վազրոպրեսինի շատացման ԿՆՀ-ի գրգռման ժամանակ: Պարունակվում է նաև երիկամներում, մակերիկամներում, ենթատեսաթմբում: Թողնում է անոթային § երիկամային ազդեցություն, ուժեղացնում է ֆիլտրումը § Na^+-ի, Cl^--ի արտազատումը, նվազեցնում ալդոստերոնի քանակը:

Հյուսվածքային հորմոններից են կինինները, էյկոզանոիդները § ուրիշ.:Դրանք կարգավորում են ոչ միայն այն օրգանների գործունեությունը, որտեղ սինթեզվում են, այլ§ կարող են ներթափանցել արյան մեջ § ազդել այլ հյուսվածքների ու օրգանների վրա:

Կինինները կազմված են 9-11 ամինաթթվային մնացորդներից § առաջացում են կինինոգեններից: Կալիկրեին հիդրոլիզող ֆերմենտը ճեղքում է կինինոգենը § առաջացնում կինին: Բացահայտված է, որ կինինները խթանում են հարթ մկանների կծկումը § ազդում աղիքի, երակների, բրոնխների վրա: Կինիններից է բրադիկինինը, որն արտազատվում է քրտնազատության ժամանակ § սեղմում առանձին շրջանների անոթները, մասնակցելով ջերմակարգավորմանը:

էյկոզանոիդներ: Այս խմբի մեջ մտնում են պրոստագլանդինները, թրոմբոքսանները § լեյկոտրիենները: Դրանք կոչվում են հորմոնանման նյութեր, քանի որ կարող են թողնել տեղային ազդեցություն, արյան մեջ պահպանվելով մի քանի վայրկյան: Սինթեզվում են բոլոր օրգաններում § հյուսվածքներում տարբեր

տեսակի բջիջների կողմից: էյկոզանոիդների սինթեզը ուժեղանում է ադենիլատցիկլազի ակտիվությունը բարձրացնող հորմոնների § նյարդամիջնորդանյութերի կողմից:

Պրոստագլանդինները չհագեցած ճարպաթթուների ածանցյալներ են: Սկզբնական շրջանում դրանք հայտնաբերվել են շագանակագեղձում § սերմնաբշտերում, իսկ ապա բոլոր օրգաններում, նույնիսկ գլխուղեղում: Դրանք ունեն տեղային ազդեցություն, հանդես են գալիս որպես միջնորդներ գեղձերի միջ§ § բջջային մակարդակում իրականացնում են հորմոնների ազդեցությունը: Պրոստագլանդին E_1 հանդիսանում է հզոր ջերմածին նյութ: Ասպիրինը ճնշում է պրոստզգլանդին E_1-ի սինթեզը § նվացեցնում մարմնի ջերմաստիճանը:

Թրոմբոքսանը մեծացնում է ֆոսֆոինոզիտային փոխանակությունը, իսկ *լեյկոտրիենները* բարձրացնում են պլազմային թաղանթի թափանցելիությունը Ca^{2+} իոնների համար: էյկոզանոիդների կիսաքայքայման ժամանակը կազմում է 1-20 վրկ: Այս միացությունները քայքայող ֆերմենտներ հայտնաբերվել են բոլոր հյուսվածքներում, ավելի շատ թոքերում:

Աղյուսակ 10.2 **Հորմոնների ֆունկցիա իրականացնող կենսաբանական ակտիվ նյութեր**

Նյութ	Սինթեզի վայրը	Ֆիզիոլոգիական արդյունքը
Սեկրետին	Բարակ աղիք	Խթանում է ենթաստամոքսային գեղձի լյարդի կողմից հիդրոկարբոնատի § ջրի արտազատումը, պեպսինի արտազատումը ստամոքսից; արգելակում է ստամոքսի շարժողական ակտիվությունը, արգելակում է ջրի § նատրիումի ներծծումը, կծկում ստամոքսաելքային հատվածը, ուժեղացնում խոլեցիստոկինինի ազդեցությունը
Էնտերոգլյուկագոն	Աղիքի բջիջներ	Խթանում է ածխաջրերի մոբիլիզացումը պահուստային օրգաններից, թողնում է լիպոլիզային ազդեցություն, խթանում լեղու արտազատումը աղիքի մեջ, արգելակում ստամոքսի շարժողական ակտիվությունը, ավելացնում ինսուլինի պարունակությունն արյան մեջ, խթանում հաստ աղիքի հյութազատությունը
Ստամոքսաարգելակող պոլիպեպտիդ	12-մատնյա աղիք	Արգելակում է աղաթթվի § պեպսինի արտազատումը, ճնշում է ստամոքսի շարժումը § ավելացնում ինսուլինի քանակն արյան մեջ, դրդում հաստ աղիքի հյութազատությունը
Անոթաակտիվ պոլիպեպտիդ	Աղիքի բջիջներ	Լայնացնում է արյունատար անոթները, մասնավորապես պսակածՏ § ներքին օրգանների (լյարդ, թոքեր) անոթները, իջեցնում արյան ճնշումը
Գաստրին	Մարսողական ուղու G-բջիջներ	Խթանում է աղաթթվի § պեպսինի արտազատումը, դրդում ստամոքսի § 12-մատնյա աղիքի շարժումը, կծկում է լեղապարկը
Խոլիցիստոկինին-պանկրեոզիմին	12-մատնյա աղիքի § բարակ աղիքի J-բջիջներ	Իջեցնում է ախորժակը, առաջացնում է հագեցվածության զգացմունք, դրդում է ենթաստամոքսային գեղձի ֆերմենտների § հիդրոկարբոնատների ելքը, կծկում լեղապարկը, ուժեղացնում բրուներյան գեղձերի § լեղու հյութազատումը, թուլացնում է կերակրափող-ստամոքսային § Օդիի սեղմանները, կծկում ստամոքսաելքային սեղմանը, շատացնում ինսուլինի քանակը
Բոմբեզին	Տեղադրվածությունը բացահայտված չէ	Խթանում է լեղազատությունը, գաստրինի § խոլեցիստոկինինի հյութազատությունը
Մոտիլին	Ստամոքսի § ենթաստամոքսային գեղձի EG-բջիջներ	Խթանում է ստամոքսի § աղիքի հյութազատումն ու շարժողական ակտիվությունը
Բուլբոգաստրոն	12-մատնյա աղիքի էպիթելային բջիջները	Արգելակում է ստամոքսի հյութազատությունը § շարժողական ակտիվությունը
Անգիոթենզին	Հեպատոցիտներ	Սեղմում է արյունատար անոթները, խթանում ալդոստերոնի արտազատումը, ուժեղացնում քոլեստերինի վերափոխումը պրեգնենալոնի, խթանում խմելու § սննդի հայթաթման

		վարքը
Դելտա-քուն առաջացնող պեպետիդ	ԿՆՀ-ի նեյրոններ	Առաջացնում է դանդաղալիքային քուն
Կինիններ (կալիկրեին բրադիկինին կալիդին)	Սփռուն ներզատական համակարգի բջիջներ (աղիքի § գլխուղեղի)	Լայնացնում են արյունատար անոթները (մարսողական ուղու, մաշկի § այլն), փոխում սրտի հաղորդող համակարգի դրդելիությունը
P նյութ	ԿՆՀ-ի նեյրոններ	Փոփոխում է առբերիչ նյարդերի դրդելիությունը, նվազեցնում ցավային զգայությունը, սահմանափակում լարվածության զգացումը, ճնշում հոգեկան ակտիվությունը
Պրոստագլանդիններ (A, E, F, B)	Շագանակագեղձ, թոքեր, երիկամներ, լյարդ	Փոխում են ցավային զգայությունը, անոթների հարթ մկանների, բրոնխների, աղիքի դրդելիությունը, թրոմբոցիտների ադգեզիան, ստամոքսի հյութազատությունը, ձվազատությունը
էրիթրոպոետիններ	Երիկամների միջուկամերձ կծիկ	Խթանում է էրիթրոպոեզը
Հիստամին	բոլոր հյուսվածքները	Լայնացնում է զարկերակիկները, երակիկները § մեծացնում մազանոթների թափանցելիությունը, ստամոքսային ուղում հյութազատության կարգավորման միջնորդանյութ է
էնդորֆիններ (α, β, γ, δ) էնկեֆալիններ (Լեյցին, մեթիոնին)	ԿՆՀ	Կարգավորում են ԿՆՀ-ի ընկալունակությունը ցավային ընկալիչներին

Բաժին IV
ԿԵՆՍԱԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅԱՆ ՀԻՄՈՒՆՔՆԵՐ

Գլուխ 11. ՆՅՈՒԹԵՐԻ ԵՎ ԷՆԵՐԳԻԱՅԻ ՓՈԽԱՆԱԿՈՒԹՅՈՒՆ

Նյութերի § էներգիայի փոխանակությունն իրենից ներկայացնում է նյութերի § էներգիայի վերափոխման ֆիզիկական, քիմիական § ֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջություն, որն ընթանում է ինչպես կենդանի օրգանիզմներում, այնպես էլ օրգանիզմի § շրջապատող միջավայրի միջ§:

Նյութափոխանակությունն արտաքին միջավայրից տարբեր նյութերի ներմուծումն է օրգանիզմ, դրանց փոփոխությունը, յուրացումը կառուցողական ու էներգիական նպատակներով § ճեղքման արգասիքների հեռացումը: Այս գործընթացների դեպքում օրգանիզմում տեղի է ունենում էներգիայի վերափոխում: Բարդ օրգանական միացությունների քայքայման դեպքում նրանցում պարփակված պոտենցիալ էներգիան անջատվում է § վերափոխվում ջերմայինի, մեխանիկականի § մասամբ էլեկտրականի, որոնք օգտագործվում են նյութերի ակտիվ փոխադրման, սինթեզի, իոնական պոմպերի աշխատանքի, մկանների կծկման, նյարդային ազդակի հաղորդման համար:

Նյութափոխանակության արդյունքում մշտապես առաջանում, նորացվում § քայքայվում են բջջային կառուցվածքները, սինթեզվում § քայքայվում են տարբեր քիմիական միացություններ:

Նյութափոխանակությունը բաժանվում է 2 փոխկապակցված, սակայն տարուղղված գործընթացների՝ անաբոլիզմի (սինթեզ) § կատաբոլիզմի (ճեղքում):

Սինթեզի ռեակցիաներն ապահովում են կենսասինթեզը, էներգիայի կու-տակումը, որն անհրաժեշտ է աճի, զարգացման կենսաբանական կառուցվածքների նորացման համար: Կատաբոլիկ ռեակցիաները բարդ մոլեկուլների ճեղքումն է մինչ§ վերջնական արգասիքների՝ ջրի, ածխաթթու գազի, ամոնիակի § ազոտ պարունակող միացությունների: Այն ուղեկցվում է էներգիայի անջատմամբ, որն անհրաժեշտ է յուրաքանչյուր բջջի § ամբողջ օրգանիզմի կենսագործունեության համար: Չափահաս առողջ մարդու օրգանիզմում անաբոլիզմի § կատաբոլիզմի գործընթացները գտնվում են շարժուն հավասարակշռության մեջ: Օրգանիզմի աճը, զարգացումը, հղիությունը, վերականգնման ռեակցիաները բնութագրվում են սինթեզի ռեակցիաների գերակշռմամբ: Ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության, հոգեհուզական սթրեսային ռեակցիաների դեպքում, ինչպես նաև ծերունական հասակում գերակշռում են ճեղքման ռեակցիաները:

Օրգանիզմի էներգածախսերը փոխհատուցման, մարմնի զանգվածի պահպանման § աճի պահանջների բավարարման համար անհրաժեշտ է արտաքին միջավայրից սպիտակուցների, ճարպերի, ածխաջրերի, վիտամինների, հանքային աղերի § ջրի ներմուծում: Դրանց քանակը, հատկությունը § հաբերությունը պետք է համապատասխանի օրգանիզմի վիճակին ու նրա գոյության պայմաններին:

Նյութափոխանակությունն ընթանում է 3 փուլով:

Առաջին փուլը ճարպերի, լիպիդների § ածխաջրերի ճեղքման ֆերմենտային գործընթացներն են մինչ§ ջրում լուծելի ամինաթթուների, միա- § երկշաքարնե-

րի, գլիցերինի, ճարպաթթուների § այլ միացությունների ու նրանց ներծծումը արյան § ավշի մեջ:

Երկրորդ փուլը սննդանյութերի ու թթվածնի փոխադրումն է հյուսվածքներ § նյութերի քիմիական վերափոխումները բջջում՝ սննդարար նյութերի ճեղքումը վերջնական արգասիքների, հորմոնների, ֆերմենտների սինթեզ:

Երրորդ փուլը վերջնական արգասիքների հեռացումն է երիկամներով, թոքերով, քրտնագեղձերով § աղիքով:

11.1. Սպիտակուցային փոխանակություն

Սպիտակուցներն ամինաթթուներից կազմված ազոտ պարունակող օրգանական միացություններ են, որոնք կազմում են օրգանիզմի հյուսվածքների չոր զանգվածի 50%-ը: Սպիտակուցների հետ են կապված՝ 1. օրգանիզմի կառուցվածքային բաղադրիչների աճի § ինքնանորացման գործընթացները; 2. բջջային մենահատուկ սպիտակուցների վերակագնման գործընթացները; 3. ֆերմենտների, սպիտակուցային § պեպտիդային բնույթի հորմոնների, իմունոգլոբուլինների, հեմոգլոբինի, ընկալչական սպիտակուցների սինթեզը; 4. սպիտակուցներն ապահովում են ջրի փոխանակությունն արյան § հյուսվածքների միջ§, արյան կախույթային վիճակը § մածուցիկությունը, թթվահիմնային հավասարակշռությունը, 5. համարվում են հորմոնների, հանքային նյութերի, լիպիդների, խոլեստերինի փոխադրիչներ, 6. ապահովում են մկանների կծկումները, 7. ունեն էներգիական նշանակություն:

Հյուսվածքներում մշտապես ընթանում են սպիտակուցների ճեղքման ու սինթեզի գործընթացներ § նորացվում են կառուցվածքային սպիտակուցները:

Սպիտակուցների կառուցվածքային բաղադրամասերը համարվում են 20 ամինաթթուները, որոնցից 8-ն անփոխարինելի են, քանի որ օրգանիզմում չեն սինթեզվում § ներմուծվում են սննդի հետ: Բոլոր անփոխարինելի ամինաթթուներ պարունակող սպիտակուցները կենսաբանորեն լիարժեք են (կաթի, ձվի, մսի սպիտակուցները): Ոչ լիարժեք են այն սպիտակուցները, որոնք չեն պարունակում թեկուզ մեկ անփոխարինելի ամինաթթու:

Աղիներից արյուն ներծծվում են հիմնականում ամինաթթուները, օլիգոպեպտիդները, հազվադեպ՝ պոլիպեպտիդները § չքայքայված սպիտակուցները: Ամինաթթուների խտությունը պլազմայում տատանվում է 350-650 մգ/լ-ի սահմաններում: Դրանք բջիջներում օգտագործվում են յուրաքանչյուր օրգանին մենահատուկ սպիտակուցների սինթեզի համար: Բջիջներում ամինաթթուների ավելցուկը փոխակերպվում է ճարպի կամ գլիկոգենի: Գլյուկոնեոգենեզի գործընթացում ամինաթթուների մեծ մասը վերափոխվում է ածխաջրերի, գրեթե բոլոր ամինաթթուները կարող են մասնակցել կետոգենեզում: Պլազմայում գտնվող սպիտակուցների մեծ մասն առաջանում է լյարդում, գլոբուլինների (հիմնականում գամմա գլոբուլինների) 20-25% -ը սինթեզվում է ավշային հյուսվածքում:

Ամեն օր մարդու մարմնի տարբեր մասերում սինթեզվում § ճեղքվում է շուրջ 400գ սպիտակուց: Սպիտակուցների ճեղքման § նորացման արագությունը տարբեր է՝ մի քանի րոպեից մինչ§ 180 օր (միջինում 80 օր): Յուրաքանչյուր օր մարդը պետք է ընդունի 80-100 գ սպիտակուց, որից 30գ կենդանական ծագման: Վերջինս

ամբողջապես վերափոխվում է օրգանիզմի սեփական սպիտակուցների, մինչդեռ կենդանական սպիտակուցի սինթեզը բուսականից քիչ արդյունավետ է, քանի որ վերափոխման գործակիցը կազմում է 0,6-0,7:

Օրգանիզմում քայքայման ենթարկված սպիտակուցի քանակի մասին դատում են օրգանիզմից դուրս եկած ազոտի քանակով (մեզով, քրտինքով):

100 գրամ սպիտակուցում պարունակվում է 16գ ազոտ: Այսպիսով, օրգանիզմից արտադրված 1գ ազոտը համապատասխանում է 6,25գ ճեղքված սպիտակուցին: Մեկ օրում չափահաս մարդու օրգանիզմից հեռանում է շուրջ 3,7գ ազոտ, այսինքն քայքայված սպիտակուցի զանգվածը կազմում է 3,7x6,25=23գ կամ 0,028-0,075 գ ազոտ մարմնի 1 կգ զանգվածին:

Եթե սննդի հետ օրգանիզմ ներմուծված ազոտի քանակը հավասար է օրգանիզմից դուրս եկած ազոտի քանակին, ապա դա դիտվում է որպես *ազոտային հավասարակշռված վիճակ*: Եթե օրգանիզմ մտնում է ավելի շատ ազոտ, քան արտադրվում է, դա վկայում է *դրական ազոտային հաշվեկշռի* մասին: Այն առաջանում է ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում, աճի, հղիության շրջանում: Եթե օրգանիզմից հեռացված ազոտի քանակը գերազանցում է օրգանիզմ ներմուծված ազոտի քանակին,ապա այն անվանում են *բացասական ազոտային հաշվեկշիռ*: Վերջինս առաջանում է ոչ լիարժեք սպիտակուցներով սնման դեպքում, երբ օրգանիզմը չի ստանում որ§է անփոխարինելի ամինաթթու:

Սպիտակուցային փոխանակության նյարդաներզատական կարգավորումն իրականանում է մի շարք հորմոններով: Սոմատոտրոպինը բարձրացնում է բջջաթաղանթի թափանցելիությունն ամինաթթուների նկատմամբ, ապահովելով սպիտակուցի սինթեզը, ուժեղացնում է ՌՆԹ-ի սինթեզը բջջի կորիզում § ճնշում ներբջջային սպիտալուծ ֆերմենտների (կատեպսին) սինթեզը:

Վահանագեղձի հորմոնները խթանում են սպիտակուցի սինթեզը, ակտիվացնում հյուսվածքների ու օրգանների աճը, զարգացումը § տարբերակումը: Գլյուկոկորտիկոիդները իջեցնում են սպիտակուցի խտությունը բջիջների մեծ մասում, բարձրացնում ամինաթթուների խտությունն արյան պլազմայում, խթանում լյարդում սպիտակուցների սինթեզը § գլյուկոնեոգենեզը: Ինսուլինը նույնպես բարձրացնում է բջջաթաղանթի թափանցելիությունն ամինաթթուների նկատմամբ: Տեստոստերոն անաբոլիկ ազդեցություն է թողնում մկանային հյուսվածքում, էստրոգեններն ազդում են տեստոստերոնի նման, սակայն նրանց ազդեցությունը համեմատաբար փոքր է:

11.2. Ճարպային փոխանակություն

Լիպիդները գլիցերինի § բարձրակարգ ճարպաթթուների բարդ եթերներ են: Լիպիդներն օրգանիզմում կատարում են կառուցողական § էներգիական դեր: Կառուցողական դերն իրականացնում են ֆոսֆոլիպիդները § խոլեստերինը, որոնք մասնակցում են թրոմբոպլաստինի, միելինի, ստերոիդ հորմոնների, լեղաթթուների, պրոստագլանդինների, Ժ վիտամինի սինթեզին, մտնում են կենսաբանական թաղանթների կազմության մեջ ապահովելով դրանց ամրությունը § կենսաֆիզիկական հատկությունները: Խոլեստերինը սահմանափակում է ջրալուծ նյութերի § որոշ քիմիական ակտիվ գործոնների կլանումը: Ճարպերն էնդոգեն ջրի առաջացման

աղբյուրն են: էներգիական փոխանակության բարձրացման դեպքում ճարպերը կիրառվում են որպես էներգիայի աղբյուր, 1գ ճարպի օքսիդացումից անջատվում է 38,94 կՋ ջերմություն: էներգիական գլխավոր դերը կատարում են չեզոք ճարպերը՝ տրիգլիցիրիդները:

Ճարպերն օրգանիզմի սնման պաշար են, որը կազմում է մարմնի զանգվածի 10-20%-ը: Նրա հիմնական մասը գտնվում է ենթամաշկային բջջանքում, ինչպես նաև ճարպոնում: Քաղցի ժամանակ, ցրտի ազդեցության, ֆիզիկական կամ հոգեհուզական ծանրաբեռնվածության դեպքում տեղի է ունենում պահեստային ճարպի ուժգին ճեղքում: Հանգիստ պայմաններում սննդի ընդունումից հետո տեղի է ունենում լիպիդների վերասինթեզ և կուտակում պահուստային օրգաններում:

Լիպիդային մոլեկուլներն աղիներից ներծծվում են ավշի մեջ 0,50 մկմ տրամագծով փոքրիկ կաթիլների՝ խիլոմիկրոնների տեսքով, ապա անցնում արյունատար հուն: Լիպոպրոտեինային լիպազի ազդեցությամբ խիլոմիկրոնների հիմնական բաղադրամասը՝ չեզոք տրիգլիցիրիդները ճեղքվում են մինչև գլիցերինի և ազատ ճարպաթթուների: Ճարպաթթուների մի մասը կարող է կապվել ալբումինների հետ, իսկ գլիցերինը և ազատ ճարպաթթուներն անցնում են ճարպային բջիջներ և վերափոխվում տրիգլիցերիդների:

Խիլոմիկրոնների մնացորդները հեպատոցիտների կողմից ենթարկվում են էնդոցիտոզի և քայքայվում լիզոսոմներում: Լյարդում ձևավորվում են ցածր խտության լիպոպրոտեիդներ, որոնք փոխադրում են տրիգլիցերիդները և խոլեստերինը այլ հյուսվածքներ: Բարձր խտության լիպոպրոտեիդները խոլեստերինի ավելցուկը և նրա եթերները հյուսվածքներից փոխադրում են լյարդ, որտեղ դրանք վերափոխվում են լեղաթթուների և օրգանիզմից հեռացվում:

Բարձր խտության լիպոպրոտեիդները մակերիկամներում մասնակցում են ստերոիդ հորմոնների սինթեզին:

Ինչպես պարզ, այնպես էլ բարդ լիպիդային մոլեկուլները կարող են սինթեզվել օրգանիզմում, բացառությամբ լինոլյին, լինոլենային և արախիդոնային չհագեցած ճարպաթթուների, որոնք օրգանիզմ են անցնում սննդի հետ: Այս անփոխարինելի թթուները մտնում են ֆոսֆոլիպիդների մոլեկուլի կազմում, իսկ արախիդոնային թթվից առաջանում են պրոստալանդիններ, թրոմբոքսան, պրոստացիկլիններ:

Ճարպերի առաջացման, կուտակման և պահուստային օրգաններից ճարպազատման գործընթացները կարգավորվում են նյարդաներզատական համակարգով, ինչպես նաև հյուսվածքային մեխանիզմով և կապված են ածխաջրային փոխանակության հետ: Արյան մեջ գլյուկոզի քանակի իջեցման դեպքում արգելակվում է տրիգլիցերիդների սինթեզը և ուժեղանում է դրանց ճեղքումը: Գլյուկոզի խտության բարձրացումը թողնում է հակառակ ազդեցություն: Սննդում ածխաջրերի ավելցուկի դեպքում տրիգլիցերիդները պահեստավորվում են ճարպային հյուսվածքում, իսկ ածխաջրերի անբավարարության դեպքում ճեղքվում ճարպաթթուների, որոնք ծառայում են որպես էներգիայի աղբյուր:

Ուժեղ ճարպազատող ազդեցությամբ օժտված են ադրենալինը, նորադրենալինը, թիբոքսինը, սոմատոտրոպ հորմոնները: Ճարպազատումը արգելակում են գլյուկոկորտիկոիդները, կորտիկոտրոպինը:

Կան տվյալներ ճարպային փոխանակության վրա նյարդային համակարգի ուղղակի ազդեցության մասին: Սիմպաթիկ ազդեցությունները ճնշում են տրիգլի-

ցերիդների սիթեզը § ուժեղացնում դրանց քայքայումը: Պարասիմպաթիկ ազդեցությունները նպաստում են ճարպի կուտակմանը: Ցույց է տրվել, որ քաղցի մատնված կատվի ընդերային նյարդը միակողմանի հատելիս նյարդահատված կողմի շուրջերիկամային ճարպապատյանում մեծ քանակով ճարպ է կուտակվել:

Նյարդային ազդեցությունները իսկվում են ենթատեսաթմբի կողմից: Ենթատեսաթմբի փորմիջային կորիզների քայքայման դեպքում առաջանում է ախորժակի բարձրացում § ճարպի կուտակման ուժեղացում, իսկ գրգռման դեպքում՝ ախորժակի կորուստ § նիհարում:

11.3. Ածխաջրային փոխանակություն

Ածխաջրերը էներգիայի հիմնական աղբյուր են, ինչպես նաև § կատարում են կառուցողական ֆունկցիա: Գլյուկոզը, գալակտոզը § այլ շաքարներ մտնում են արյան պլազմայի գլիկոպրոտեինների, ինչպես նաև § գլիկոլիպիդների կազմության մեջ: Գլյուկոզի օքսիդացման միջանկյալ արգասիքները մտնում են նուկլե-ոտիդների § նուկլեինաթթուների կազմության մեջ: Գլյուկոզն անհրաժեշտ է որոշ ամինաթթուների § լիպիդների սինթեզի համար: Ածխաջրերը օրգանիզմ են ընկնում հիմնականում բուսական ծագման (օսլա) § քիչ քանակով կենդանական բազմաշաքարների (գլիկոգեն) տեսքով: Ստամոքս-աղիքային ուղում իրականանում է դրանց ճեղքումը մինչև § միաշաքարների: Վերջիններս ներծծվում են § արյան հոսքով տարվում տարբեր օրգաններ, որտեղ ենթարկվում են փոխպակերպումների: Լյարդում գլյուկոզի ավելցուկը ֆոսֆորիլացվում է § վերափոխվում գլիկոգենի: Վերջինիս քանակն օրգանիզմում միջինում կազմում է 400գ: Գլիկոգեն կա օրգանիզմի բոլոր բջիջներում, առավել շատ մկաններում § հեպատոցիտներում (3,5-8%): Մկանային աշխատանքի դեպքում ֆոսֆորիլազ ֆերմենտի ազդեցությամբ տեղի է ունենում գլիկոգենի ճեղքում, որը էներգիայի աղբյուր է մկանային կծկման համար: Գլյուկոզի հիմնական մասը մի շարք վերափոխումներից հետո ներառվում է Կրեբսի ցիկլում § ծախսվում ԱԵՖ-ի սինթեզի համար:

Գլյուկոզի քանակն առողջ չափահաս մարդու արյան մեջ կազմում է 4,4-5,5 մմոլ/լ (0,8-1,0 գ/լ): Գլյուկոզի մակարդակի բարձրացումը կոչվում է գերշաքարարյունաթյուն, իջեցումը՝ թերշաքարարյունություն: Արյան մեջ գլյուկոզի պարունակության փոփոխություններն ընկալվում են գլյուկոընկալիչներով, որոնք հիմնականում կենտրոնացված են լյարդում, անոթներում, ինչպես նաև ենթատեսաթմբի փորմիջային բաժնի բջիջներում:

Ածխաջրային փոխանակության կարգավորմանը մասնակցում են ԿՆՀ-ի մի շարք բաժիններ: Դեռնս Կլոդ Բեռնարը (1949) ցույց է տվել, որ երկարավուն ուղեղի IV փորոքի հատակի շրջանի ծակումն առաջացնում է շաքարի պարունակության բարձրացում արյան մեջ: Ենթատեսաթմբի գրգռման դեպքում նույնպես առաջանում է համանման ռեակցիա:

Ածխաջրային փոխանակության կարգավորմանը մասնակցում է գլխուղեղի կեղևը, որի վկայությունը քննաշրջանից առաջ՝ ուսանողների,իսկ մրցումներից առաջ՝ մարզիկների արյան գլյուկոզի քանակի բարձրացումն է:

Ածխաջրային փոխանակության կարգավորման կենտրոնական օղակը ենթատեսաթումբն է, ուր ձ§ավորվում են գլյուկոզի մակարդակը կարգավորող ազդանշանները § ապա հաղորդվում վեգետատիվ նյարդերով ու հորմոններով:

Ինսուլինը միակ հորմոնն է, որը խթանիչ ազդեցություն է թողնում ածխաջրային փոխանակության վրա: Նա 10 անգամ § ավել բարձրացնում է բջջաթաղանթի թափանցելիությունը գլյուկոզի նկատմամբ ու դրա թաղանթային փոխադրումը (բացառությամբ ուղեղի բջիջների): Լյարդում ինսուլինը խթանում է գլիկոգենի սինթեզը § արգելակում գլյուկոզի առաջացումն ամինաթթուներից: Արյան մեջ գլյուկոզի պարունակության իջեցման դեպքում ֆոսֆորիլազի ազդեցությամբ արագանում է գլիկոգենոլիզը: Վերջինս ակտիվանում է գլյուկագոնով § ադրենալինով: Գլյուկոզի մակարդակի բարձրացում առաջանում է նա§ գլյուկոկորտիկոիդների, սոմատոտրոպինի, թիրոքսինի, տրիյոդթիրոնինի ազդեցությամբ: Այս հորմոնները համարվում են «հակաինսուլինային»:

11.4. Ձրի § հանքային աղերի փոխանակությունը

Չափահաս մարդու օրգանիզմում ջուրը կազմում է մարմնի զանգվածի 55-60%-ը: Այն հեղուկ միջավայր է, որում ընթանում են նյութափոխանակության գործընթացները: Ձրի հիմնական զանգվածը գտնվում է բջջապլազմայում, որը կազմում է ներբջջային ջուրը: Արտաբջջային ջուրը մտնում է հյուսվածքային հեղուկի (21%) § արյան պլազմայի (8%) կազմության մեջ: Ձրի հաշվեկշիռը պահպանվում է օրվա ընթացքում ընդունված § արտահանված ջրի ծավալների հարաբերությամբ: Սննդի հետ մարդն օրվա մեջ ստանում է 900մլ ջուր, հեղուկների § մաքուր ջրի տեսքով՝ 1200մլ, իսկ 300մլ ջուր առաջանում է սպիտակուցների, ճարպերի, ածխաջրերի օքսիդացման դեպքում (ընդամենը՝ 2400մլ): Նույն քանակով ջուր դուրս է գալիս օրգանիզմից մեզով (1400մլ), կղանքով (100մլ), գոլորշիացման միջոցով, շնչառական ուղիներով ու մաշկով (900մլ): Օրգանիզմի պահանջը ջրի նկատմամբ կախված է սնման բնույթից: Ճարպային § ածխաջրային սննդի դեպքում պահանջը մեծ չէ: Սպիտակուցներով հարուստ սնունդը, ինչպես նա§ մեծ քանակով աղ օգտագործելիս ջրի նկատմամբ պահանջը մեծանում է, որն անհրաժեշտ է օսմոսային բարձր ակտիվություն ունեցող նյութերը (միզանյութ, միզաթթու) արտահանելու համար: Եթե օրգանիզմն անբավարար քանակով է ջուր ստանում, առաջանում է ջրազրկում (դեհիդրատացիա), որն ուղեկցվում է արյան խտացմամբ § հեմոդինամիկայի խանգարումներով: Օրգանիզմում ջրի քանակի 20%-ի իջեցումը մահացու է, իսկ ավելցուկի դեպքում զարգանում է ջրային թունավորում, մասնավորապես, բջիջների ուռչեցում § օսմոսային ճնշման իջեցում: Նման փոփոխությունների նկատմամբ զգայուն են նյարդային բջիջները:

Բացի ջրից օրգանիզմը կարիք ունի հանքային աղերի, որոնց ֆունկցիաները բազմազան են: Դրանք կոֆակտորներ են էնզիմային ռեակցիաներում, մասնակցում են թթվահիմնային հավասարակշռության պահպանմանը, ապահովում մակարդման գործընթացը, ստեղծում թաղանթային § գործողության պոտենցիալներ, մտնում տարբեր օրգանների կազմության մեջ: Օրգանիզմի համար առավել կարևոր նշանակություն ունեն նատրիումը, կալիումը, քլորը, կալցիումը, երկաթը, մագնեզիումը, յոդը, ֆոսֆորը, ֆտորը:

Նատրիումը § կալիումը որոշում են PH-ի մեծությունը, օսմոսային ճնշումը, մարմնի հեղուկների ծավալը, մասնակցում կենսաէլեկտրական պոտենցիալների ձ§ավորմանը, ամինաթթուների շաքարի § իոնների փոխադրմանը:

Նատրիումը կազմում է պլազմայի կատիոնների 93%-ը, նրա խտությունը հավասար է 135-144 մմոլ/լ: Կալիումը հիմնականում ներբջջային հեղուկի կատիոնն է, պլազմայում նրա խտությունը 3,3-4,9 մմոլ/լ է:

Կալցիումն օժտված է կենսաբանորեն բարձր ակտիվությամբ, ֆոսֆատների տեսքով գտնվում է ոսկրերում, ատամի հյուսվածքում: Օրական պահանջը 500-1000 մգ է: Կալցիումը հիմնականում ներծծվում է 12-մատնյա աղիքում միահիմն ֆոսֆորաթթվի աղերի տեսքով: Այն կարևոր դեր ունի մկանային կծկման մեխանիզմում, մասնակցում է արյան մակարդմանը, գործողության պոտենցիալի առաջացմանը, բարձրացնում է ողնուղեղի ռեֆլեքսային գործունեությունը § օժտված է սիմպաթիկանման ազդեցությամբ: Կալցիումի խտությունը պլազմայում 2,4-2,6 մմոլ/լ է:

Երկաթը անհրաժեշտ է թթվածնի փոխադրման § օքսիդացման ռեակցիաների համար, քանի որ մտնում է հեմոգլոբինի, միոգլոբինի, ցիտոքրոմների, կատալազի, գերօքսիդազի կազմության մեջ: Երկաթը ներծծվում է 12-մատնյա աղիքում: Օրական պահանջը 10-30 մգ է: Այն հատկապես անհրաժեշտ է աճող օրգանիզմին § հղիության դեպքում:

Մագնեզիումն իջեցնում է նյարդային հյուսվածքի դրդելիությունը § կմախքային մկանների կծկողական ակտիվությունը, նպաստում է արյունատար անոթների լայնացմանը, սրտի կծկումների հաճախության § արյան ճնշման իջեցմանը: Արյան պլազմայում նրա խտությունը կազմում է 0,65-1,10 մմոլ/լ, օրական պահանջը 0,4գ է:

Ֆոսֆոր - մտնում է ոսկրանյութի ֆոսֆոր-կալցիումական միացությունների ներբջջային հեղուկների անիոնների, մակրոէրգիկ միացությունների, հյուսվածքային շնչառության կոֆերմենտների կազմության մեջ: Ֆոսֆորը ներծծվում է նատրիումական § կալիումական աղերի տեսքով: Օրական պահանջը կազմում 1-2 գ:

Յոդ - միակ միկրոտարրն է, որը մասնակցում է հորմոնների մոլեկուլի կազմությանը: Արյան մեջ շրջանառող օրգանական յոդի մինչ§ 90 %-ը ծախսվում է թիրօքսինի § տրիյոդթիրոնինի սինթեզի համար: Խտությունն արյան պլազմայում կազմում է 10-15 մկգ/լ, իսկ օրական պահանջը՝ 100-150մկգ:

11.5. Էներգիայի փոխանակություն

Նյութափոխանակության ընթացքում մշտապես տեղի է ունենում էներգիայի վերափոխում, բարդ օրգանական միացությունների էներգիան վերափոխվում է ջերմայինի, մեխանիկականի § էլեկտրականի: Մարդը § կենդանիները էներգիան շրջապատող միջավայրից ստանում են պոտենցիալ էներգիայի տեսքով, որը պարփակված է ճարպերի, սպիտակուցների § ածխաջրերի մոլեկուլների քիմիական կապերում: Կենսագործունեության բոլոր գործընթացներն ապահովվում են էներգիայով անօդակյաց § օդակյաց մետաբոլիզմի հաշվին: Անօդակյաց գործընթացների դեպքում առաջացած էներգիան անբավարար է ակտիվ կյանքի իրականացման համար, թթվածնի մասնակցությամբ ընթացող ռեակցիաները էներգետիկորեն արդյունավետ են (օդակյաց փոխանակում): Բարդ մոլեկուլ-

ների օքսիդացման դեպքում քիմիական կապերը ճեղքվում են սկզբում օրգանական միացությունները քայքայվում են երեք ածխածին պարունակող միացությունների, որոնք ներառվում են Կրեբսի ցիկլում, ապա օքսիդանում մինչ§ CO_2 § H_2O: Օրգանական նյութերի օքսիդացման հետ§անքով առաջացած էներգիայի մի մասը օգտագործվում է ԱԵՖ-ի սինթեզի համար, իսկ մյուս մասը վերափոխվում է ջերմության, որը կոչվում է առաջնային § օգտագործվում է օրգանիզմի ջերմային հոմեոստազը պահպանելու համար: ԱԵՖ-ում կուտակված էներգիան հետագայում օգտագործվում է մեխանիկական աշխատանքի, էլեկտրական, փոխադրական, քիմիական գործընթացների համար § ի վերջո նույնպես վերափոխվում է ջերմության, որն անվանում են երկրորդային: Հետ§աբար օրգանիզմում առաջացած ջերմության քանակը կենսաբանական, օքսիդացման ենթարկված քիմիական կապերի գումարային էներգիայի չափն է § արտահայտվում է կալորիաներով կամ ջոուլներով: Սպիտակուցների § ածխաջրերի օքսիացումից անջատվում է 17,77 կՋ/գ (4,1 կկալ/գ), 1գ ճարպի օքսիդացումից՝ 38,96 կՋ/գ (9,3 կկալ) էներգիա:

Օրգանիզմից անջատված էներգիայի քանակը որոշում են ուղղակի § անուղղակի կալորիաչափությամբ: Ուղղակի կալորիաչափության ժամանակ հետազոտվողին տեղավորում են ջերմամեկուսացված, կրկնակի պատեր ունեցող խցիկում, որտեղ խողովակներով շրջանառող ջուրը տաքանում է նյութափոխանակության ընթացքում արտադրված ջերմությամբ: Խողովակների ելքի ու մուտքի շրջանում դրված են ջերմաչափեր: Հետազոտվողին տալիս են հանձնարարություն § ջրի ջերմաստիճանի տարբերությամբ հաշվում մարմնից անջատված ջերմության չափը:

Նկատի ունենալով, որ օրգանիզմում ջերմագոյացման հիմքում ընկած են օքսիդացման գործընթացները, որոնց դեպքում օգտագործվում է O_2 § արտադրվում CO_2, կարելի է անուղղակիորեն որոշել ջերմագոյացումը գազափոխանակության հետազոտության հիման վրա: Օրգանիզմի կողմից յուրացված թթվածինը օգտագործվում է ճարպերի, ածխաջրերի, սպիտակուցների օքսիդացման համար: Սակայն տարբեր նյութերի օքսիդացումը պահանջում է O_2-ի տարբեր քանակություն § ուղեկցվում ջերմության տարբեր քանակների անջատմամբ: Ջերմության այն քանակը, որն անջատվում է օրգանիզմում 1լ O_2 օգտագործելիս կոչվում է թթվածնի էներգիական համարժեք: 1գ ածխաջրի օքսիդացումից առաջանում է 4,1 կկալ ջերմություն, որի դեպքում ծախսվում է 0,81 մլ O_2, ուստի 1լ թթվածնի ներկայությամբ կանջատվի x քանակով էներգիա

Ածխաջրերի էներգիական համարժեքը կազմում է 5,05 կկալ, սպիտակուցներինը՝4,80 կկալ, ճարպերինը՝ 4,69կկալ:

Ուստի, եթե հայտնի է օրգանիզմի կողմից օգտագործված O_2-ի քանակը, կարելի է հաշվել էներգիական ծախսերը, սակայն յուրաքանչյուր սննդանյութ ունի իր թթվածնային համարժեքը: Դրա համար պետք է իմանալ, թե որ սննդանյութն է առավելապես օքսիդանում օրգանիզմում: Վերջինս որոշում են շնչառական գործակցի (ՇԳ)միջոցով:

Շնչառական գործակիցը օրգանիզմից արտադրված ածխաթթու գազի § օրգանիզմի կողմից յուրացված թթվածնի ծավալային հարաբերությունն է

Շնչառական գործակցի մեծությունը կախված է օքսիդացվող նյութի տեսակից: Գլյուկոզի օքսիդացման դեպքում այն հավասար է 1-ի՝

Ճարպերի § սպիտակուցների օքսիդացման դեպքում ՇԳ-ն 1-ից փոքր է: Ճարպերի օքսիդացման դեպքում այն հավասար է 0,703, իսկ սպիտակուցների օքսիդացման դեպքում՝ 0,81, խառը սննդի դեպքում՝ 0,85-0,89:

Քաղցի § շաքարախտի դեպքում մեծանում է ճարպերի § սպիտակուցների օքսիդացումը § ՇԳ-ն իջնում է մինչ§ 0,7:

ՇԳ-ն ցույց է տալիս, թե օրգանիզմի նյութափոխանակության 2 կողմերից ո՞րն է գերակշռում՝ անաբոլիզմը, թե կատաբոլիզմը: Եթե անաբոլիզմն է գերակշռում, այսինքն սինթեզի ռեակցիաները, ապա շնչառական գործակիցը 1-ից մեծ կլինի: Շնչառական գործակիցը կախված է ինչպես սննդանյութի տեսակից, այնպես էլ մի սննդանյութը մյուսով փոխելուց: Եթե սննդի օրաբաժինը հիմնականում կազմում են ածխաջրերը, ապա դրանք կարող են վերափոխվել ճարպերի: Քանի որ ճարպերն իրենց կազմում քիչ թթվածին են պարունակում, քան ածխաջրերը, ուստի այդ գործընթացն ուղեկցվում է թթվածնի համապատասխան քանակի անջատմամբ: Ածխաջրերով գերհագեցման դեպքում կլանված O_2-ի քանակը հյուսվածքներում իջնում է § ՇԳ-ն մեծանում է: ՇԳ-ի մեծության վրա ազդող գործոններից է նաև գերօդափոխումը, որի ժամանակ արտաշնչված լրացուցիչ քանակի CO_2-ը ոչ թե նյութափոխանակության ընթացքում առաջացածն է, այլ հյուսվածքներում § արյան մեջ պաշարված CO_2-ը, իսկ կլանված O_2-ի քանակը չի փոխվում, որովհետև§ արյունը § հյուսվածքները չեն կուտակում թթվածնի լրացուցիչ քանակ:

Ֆիզիկական լարված աշխատանքի ժամանակ ՇԳ-ն մեծանում է § մոտենում 1-ի: Դա բացատրվում է նրանով, որ էներգիայի աղբյուրը ածխաջրերի օքսիդացումն է: Աշխատանքի ավարտից հետո ՇԳ-ն ելակետից իջնում է § միայն 30-50ր հետո վերականգնվում է:

11.6. Հիմնական փոխանակություն

Հիմնական փոխանակությունը դա էներգիայի այն նվազագույն քանակն է, որն անհրաժեշտ է լիակատար հանգստի վիճակում, ներքին § արտաքին ազդեցությունների բացակայության դեպքում օրգանիզմի բնականոն կենսագործունեությունը պահպանելու համար: Հիմնական փոխանակությունը որոշում են առավոտյան՝ քաղցած (ուտելուց 12-14 ժամ հետո), ֆիզիկական § մտավոր հանգստի, պառկած, աչքերը փակ, արթուն վիճակում(քնած ժամանակ էներգիական ծախսերը 8-10% ցածր է), միջավայրի 18^0C -ի պայմաններում:

Հիմնական փոխանակությունը կախված է տարիքից, սեռից, մարմնի զանգվածից, սնման բնույթից, նյարդային համակարգի § ներզատական գեղձերի վիճակից, ինչպես նաև§ արտաքին միջավայրի պայմաններից (ջերմաստիճան, մթնոլորտային ճնշում, օդի խոնավություն, բաղադրություն, ճառագայթային էներգիայի ազդեցություն):

Հիմնական փոխանակության մեծությունն արտահայտվում է կիլոջոուլներով կամ կիլոկալորիաներով մարմնի 1 կգ զանգվածի կամ 1մ^2 մակերեսի համար 1 ժամում կամ 1 օրվա ընթացքում: Միջին տարիքի (35 տարեկան) § հասակի (165 սմ) ու մարմնի միջին զանգվածի (70 կգ) տղամարդու համար հիմնական փոխանա-

կությունը կազմում է 4,19 ԿՋ (1կկալ) 1կգ զանգվածին 1 ժամում: Նորածիններինը կազմում է 209-222 ԿՋ/կգ 1 օրում:

Հանգիստ վիճակում օրգանիզմի հյուսվածքների էներգիայի ծախսը միանման չէ: Էներգիան առավել ակտիվ ծախսում են ներքին օրգանները: Հիմնական փոխանակության ուժգնությունը ճարպային հյուսվածքում 3 անգամ փոքր է մյուս բջջային զանգվածների համեմատ: Մտավոր աշխատանքի դեպքում հիմնական փոխանակությունը մեծանում է, որը քիչ է կախված ուղեղի գործունեությունից: Այն ըստ երևույթին մկանային լարվածության ռեֆլեքսային բարձրացման հետևանք է:

20-40 տարեկան մարդկանց հիմնական փոխանակությունը պահպանվում է հաստատուն մակարդակի վրա, տարեցների մոտ այն իջնում է:

Իմանալով մարմնի կշիռը, հասակը և տարիքը կամ մարմնի մակերեսը հատուկ բանաձևերի կամ աղյուսակների օգնությամբ կարելի է հաշվարկել մարդկանց էներգիայի փոխանակության ուժգնությունը: Դրեյների բանաձևի համաձայն հիմնական փոխանակության մեծությունը կիլոկալորիաներով (Հ) կազմում է՝

որտեղ W - մարմնի զանգվածն է գրամներով, Հ - տարիքը; K - հաստատուն մեծություն է, որը տղամարդկանց համար կազմում է 0,1015, իսկ կանանցը՝ 0,1129:

Տաքարյուն տարբեր տեսակի կենդանիների և մարմնի տարբեր զանգված ու հասակ ունեցող մարդկանց հիմնական փոխանակության ուժգնությունը տարբեր է (տես աղյուսակը):

Աղյուսակ11.6.

Հետազոտության օբյեկտ	Կշիռը կգ-ով	Ջերմարտադրությունը 24 ժամ/կկալ	
		մարմնի 1կգ զանգվածին	մարմնի 1մ^2 մակերեսին
մուկ	0,018	654,0	1188
շուն	15,2	51,5	1039
հավ	2,0	71,0	947
մարդ	64,3	32,1	10042
խոզ	128,0	19,1	1078

11.7. Էներգիայի փոխանակության կարգավորումը

Էներգիական փոխանակության մակարդակը կախված է ֆիզիկական ակտիվությունից, հուզական լարվածությունից, սնման բնույթից և այլ գործոններից: Բազմաթիվ տվյալներ կան O_2-ի օգտագործման և էներգափոխանակման պայմանառեֆլեքսային փոփոխությունների վերաբերյալ: Մարզիկների մոտ նախամեկնարկային վիճակում կտրուկ մեծանում է O_2-ի յուրացումը, հետևաբար նաև էներգափոխանակությունը: Եթե փորձարկվողին հիպնոսի միջոցով ներշնչեն, որ նա կատարում է ծանր ֆիզիկական աշխատանք, ապա նրա փոխանակային գործընթացները կուժեղանան:

Այս բոլորը վկայում է, որ էներգիական փոխանակության մակարդակը կարող է փոխվել գլխուղեղի կեղևի ազդեցությամբ: Այս գործընթացում կարևոր դեր ունի ենթատեսաթումբը, որն իր ազդեցությունն իրականացնում է վեգետատիվ նյարդե-

րով կամ հումորալ գործոններով: էներգիայի փոխանակությունը հատկապես ուժեղացնում են թիրօքսինը, տրիյոդթիրոնինը, ադրենալինը, նորադրենալինը, սեռական հորմոնները:

Գլուխ12. ՋԵՐՄԱԿԱՐԳԱՎՈՐՈՒՄ

Բարձրակարգ կենդանիների § մարդու մարմնի ջերմությունը պահպանվում է հարաբերորեն հաստատուն մակարդակի վրա, չնայած շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի տատանումներին: Ջերմաստիճանի այդ հաստատունությունը կոչվում է իզոթերմիա, որը հատուկ է միայն տաքարյուն կենդանիներին:

Օրգանիզմի ջերմաստիճանի հաստատունությունը կախված է ջերմագոյացման § ջերմահաղորդման գործընթացների հարաբերությունից:

Ջերմագոյացումը տեղի է ունենում մշտապես իրականացող էկզոթերմիկ ռեակցիաների հետ§անքով, որոնք տարբեր օրգաններում ընթանում են ոչ միանման ուժգնությամբ: Մկանային հյուսվածքում, լյարդում, երիկամներում ավելի շատ ջերմություն է արտադրվում, քան շարակցական հյուսվածքում, ոսկրերում, աճառներում: Ջերմության կորուստը կախված է օրգանի § հյուսվածքի տեղադրությունից: Մակերեսորեն տեղադրված օրգանները՝ մաշկը, կմախքային մկանները ավելի շատ ջերմություն են կորցնում § արագ են սառչում, քան ներքին օրգանները:

Մարդու մարմնի ջերմաստիճանը կազմում է, այն հաստատուն չէ § օրվա մեջ տատանվում է սահմաններում: Առավելաչափ ջերմաստիճան դիտվում է երեկոյան ժամը 16-18-ին, իսկ նվազագույնը՝ առավոտյան ժամը 4-ին: Ֆիզիկական աշխատանք կատարելիս ջերմաստիճանը կարող է բարձրանալ ...-ով: Ջերմության հաստատունությունը պահպանվում է ջերմակարգավորման ֆիզիոլոգիական մեխանիզմների օգնությամբ: Տարբերում են քիմիական § ֆիզիկական ջերմակարգավորում:

12.1. Քիմիական ջերմակարգավորում

Քիմիական ջերմակարգավորումն իրականանում է նյութափոխանակության ուժգնության փոփոխության միջոցով: Այն կար§որ նշանակություն ունի մարմնի ջերմաստիճանի հաստատունության պահպանման համար, ինչպես բնականոն պայմաններում, այնպես էլ շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի փոփոխության դեպքում: Օրգանիզմի վրա ցրտի ազդեցության դեպքում ջերմագոյացումը բարձրանում է 3-5 անգամ:

Տարբերում են կծկողական § անկծկողական ջերմարտադրությունները: Կծկողական ջերմարտադրությունը կապված է կմախքային մկանների կամային § ոչ կամային կծկումների հետ: Կամային կծկումները մեծացնում են ջերմագոյացումը, սակայն բարձրանում է նա§ ջերմության կորուստը՝ ջերմության հաղորդման ուժեղացումը կոնվեկցիայով: Ոչ կամային ջերմագոյացման տեսակներից է դողը, որն առաջանում է արտաքին միջավայրի ջերմաստիճանի նշանակալից իջեցման դեպքում: Մարմնի մակերեսի սառեցումն ազդելով սառնազգաց ընկալիչների վրա ռեֆլեքսորեն առաջացնում է մկանների անկանոն, ոչ կամային կծկումներ: Այս դեպքում օրգանիզմի փոխանակային գործընթացներն ուժեղանում են, մեծանում է մկանային հյուսվածքի կողմից թթվածնի § ածխաջրերի օգտագործումը, ինչը § առաջացնում է ջերմագոյացման բարձրացում: Սովորաբար, դողը նախ առաջանում է գլխի ու պարանոցի, ապա մարմնի § ծայրանդամների մկաններում:

Ոչ կամային ջերմագոյացման տեսակներից է ջերմակարգավորիչ լարվածությունը: Կմախքային մկանների ջերմակարգավորիչ լարումային կծկումները սկսվում են արտաքին միջավայրի ջերմաստիճանի ...-ի իջեցման դեպքում: Այս կծկումներն ատամնավոր պրկանքի բնույթի են: Այդպիսի կծկումների հաճախությունը մարդու, ճագարի, կատվի մոտ կազմում է 14-16կծկում/վրկ:

Քանի որ, շարժողական առանձին միավորների կծկումներն անհամաչափ են ընթանում՝ մկանների լարումային լարվածության տպավորություն է ստեղծվում: Ջերմակարգավորիչ լարվածությունն առաջանում է իրանի, պարանոցի, վերջույթների ծալիչ մկաններում: Ջերմագոյացումն այս դեպքում աճում է 50-60%-ով:

Ջերմակարգավորիչ լարվածության § դողի դեպքում շարժողական միավորների ցածրահաճախ պարպումներն էներգիական ծախսերի տեսակետից տնտեսվար չեն § մեծ քանակով ջերմություն են անջատում:

Անկծկողական ջերմագոյացումն առավել արտահայտված է ցրտին հարմարված օրգանիզմների մոտ: Այս ջերմագոյացման աղբյուրը համարվում է գորշ ճարպային հյուսվածքը, որն առկա է ոչ միայն փոքր չափերի կաթնասունների, այլ§ ձմեռային քուն մտնող կենդանիների ու նորածինների մոտ, ընդհուպ մարդը: Գորշ ճարպային հյուսվածքը սովորաբար կազմում է մարմնի զանգվածի 1-2%-ը: Այս հյուսվածքի գորշ գույնը պայմանավորված է երկաթ պարունակող գունակով՝ ցիտոքրոմով, որը կազմում է միտոքոնդրիումների օքսիդացնող ֆերմենտային համակարգի կար§որ մասը: Ճարպաթթուների օքսիդացման արագությունն այս հյուսվածքում 20 անգամ ավելին է սպիտակ ճարպային հյուսվածքի համեմատ, որի շնորհիվ ջերմագոյացումն ավելի արագ է ընթանում՝ համարյա առանց ԱԵՖ-ի սինթեզի ու ճեղքման: Այս գործընթացն իրականանում է միտոքոնդրիումների թաղանթի ներքին մակերեսին գտնվող հատուկ պոլիպեպտիդով՝ թերմոգենինով: Չափահաս մարդկանց գորշ ճարպային հյուսվածքը գտնվում է պարանոցի շուրջը, միջթիակային շրջանում, աորտայի, խոշոր երակների, սիմպաթիկ շղթաների շուրջը: Ամենից շատ ջերմություն առաջանում է լյարդում, կմախքային մկաններում:

12.2. Ֆիզիկական ջերմակարգավորում

Ֆիզիկական ջերմակարգավորումը ֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջություն է, որը փոփոխում է ջերմատվության մակարդակը: Այն հատկապես կար§որվում է մարմնի ջերմաստիճանը հաստատուն պահպանելու գործում, երբ մարդը գտնվում է շրջապատող միջավայրի բարձր ջերմաստիճանի պայմաններում: Այս դեպքում մեծանում է ջերմատվությունը, իսկ միջավայրի ջերմաստիճանը իջնելիս՝ փոքրանում: Տարբերում են ջերմատվության հետ§յալ մեխանիզմները՝ ջերմաճառագայթում, ջերմահաղորդում, կոնվեկցիա § գոլորշիացում:

Ջերմաճառագայթում: Ջերմաճառագայթումը ջերմատվությունն է էլեկտրամագնիսական ալիքների տեսքով ինֆրակարմիր ճառագայթման դիապազոնում (L=5-20 մկմ): Ջերմաճառագայթմամբ օրգանիզմից հեռացող ջերմությունը համամասնական է ճառագայթվող մակերեսի, մաշկի ու շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի տարբերությունը:

Շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի ...-ի § օդի հարաբերական խոնավության դեպքում չափահաս մարդու օրգանիզմից ճառագայթմամբ հեռանում

է ջերմության 40-50%-ը: Ջերմաճառագայթման ուժգնությունը կախված է մաշկի ջերմաստիճանից: Չնայած մաշկը ջերմության վատ հաղորդիչ է, սակայն պարունակում է մեծ քանակով անոթներ, որոնց լուսանցքի ռեֆլեքսային փոփոխությունը կարգավորում է ջերմատվությունը:

Շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի բարձրացման դեպքում զարկերակիկները § մազանոթները լայնանում են, մեծանում է ջերմաճառագայթումն ու ջերմահաղորդումը, իսկ իջեցման դեպքում անոթները սեղմվում են, արյան հոսքը փոքրանում է § ջերմատվությունը նվազում է: Եթե մաշկի § շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանը հավասարվում են, ջերմաճառագայթումը դադարում է:

Ջերմահաղորդում: Ջերմահաղորդումը ջերմատվություն է մարմնի մա-կերեսին անմիջապես հպվող ֆիզիկական մարմիններին: Այս եղանակով հաղորդվող ջերմության քանակը համամասնական է հպվող մարմնի միջին ջերմաստիճանի, հպվող մակերեսի, հպման ժամանակի § ջերմահաղորդման տարբերությանը: Չոր օդը, ճարպային հյուսվածքը, հագուստը օժտված են ցածր ջերմահաղորդմամբ § համարվում են ջերմամեկուսիչ: Խոնավ, ջրային գոլորշիներով հագեցած օդը, ջուրն ունեն բարձր ջերմահաղորդելություն: Եթե մարդը գտնվում է ցածր ջերմաստիճանի § բարձր խոնավության պայմաններում, ջերմության կորուստն օրգանիզմից ուժեղանում է: Խոնավ հագուստը կորցնում է իր ջերմամեկուսիչ հատկությունը: Եթե մարդը գտնվում է ջրի մեջ, որի ջերմաստիճանը ցածր է, ապա 2-4 անգամ բարձրանում է ջերմահաղորդումը, (ջրի ջերմահաղորդումը 25 անգամ բարձր է օդի համեմատությամբ): Ջերմատվության հիմնական մեխանիզմը ջրում համարվում է կոնվեկցիան:

Կոնվեկցիայով ջերմատվություն: Կոնվեկցիայով ջերմատվությունն իրականանում է, երբ մաշկն ավելի տաք է շրջապատող օդից: Օդի շերտը տաք մարմնին շփվելիս տաքանում է, իջնում է նրա խտությունը, ապա բարձրանում է § խառնվում ավելի սառն ու խիտ օդին: Եթե օդի ջերմաստիճանը ...է, հարաբերական խոնավությունը 40-60%, ապա չափահաս մարդու մարմնից 25-30%-ը հեռանում է կոնվեկցիայով § ջերմահաղորդմամբ:

Կոնվեկցիոն ջերմափոխանակությունը ի տարբերություն ջերմահաղորդման, կապված է ոչ միայն էներգիայի այլ§ մոլեկուլների փոխանակման հետ: Դա տեղի է ունենում այն պատճառով, որ բոլոր առարկաների շուրջը գոյություն ունի օդի կամ հեղուկի սահմանային շերտ, որի հաստությունը կախված է շրջապատի միջավայրից: Երբ մարմինը շրջապատված է անշարժ օդով, մաշկից հեռանում է տաք օդը, որն անցնելով շրջապատող օդ փոխադրում է ինչպես էներգիան, այնպես էլ մոլեկուլները: Այդ գործընթացը կոչվում ազատ կոնվեկցիա: Եթե շրջապատող օդը շարժվում է, ապա սահմանային շերտի հաստությունը կախված է օդի շարժման արագությունից: Քամու դեպքում այն փոքրանում է մինչ§ մի քանի միկրոնի: Ջերմափոխանակությունը այս դեպքում կախված է օդի շարժման արագությունից § կոչվում է հարկադրական կոնվեկցիա: Կոնվեկցիայով հաղորդվող ջերմության քանակն ավելանում է օդային հոսանքների շարժման արագության մեծացման դեպքում (քամի, օդափոխում):

Գոլորշիացում: Գոլորշիացումն իրականանում է, երբ շրջապատող միջավայրի § մարմնի ջերմաստիճանները հավասարվում են: Այս դեպքում ջերմատվությունն իրականանում է մարմնի մակերեսից § թոքաբշտերից ջրի գոլորշիացման միջոցով: 1 գ ջրի գոլորշիացման համար ծախսվում է 0,58 կկալ

ջերմային էներգիա: Տարբերում են մարմնի մակերեսից ջրի գոլորշիացման 2 եղանակ. 1. գոլորշիացում քրտինքի արտադրության ձ§ով (զգացվող գոլորշիացում): 2. ջրի գոլորշիացում դիֆուզիայի ճանապարհով (չզգացվող գոլորշիացում): Վերջին մեխանիզմն ապահովում է ջրի (օրական մինչ§ 600 մլ) § ջերմության կորուստը, օրինակ շնչուղիների լորձաթաղանթով: Այս դեպքում էներգիան ծախսվում է շնչուղիների մակերեսից ոչ միայն ջրի գոլորշիացման, այլ§ արտաշնչվող օդը տաքացնելու համար: Ֆիզիկական աշխատանքի դեպքում թոքերի օդափոխումն մեծանում է, ինչը բարձրացնում է ջերմատվությունը: Շնչառության միջոցով ջերմության հեռացումը հատկապես կար§որ է քրտնագեղձերից զուրկ կենդանիների համար: Ցրտի ազդեցության դեպքում զարգանում են պաշտպանական մեխանիզմներ, որոնք իջեցնում են այդպիսի ջերմատվությունը ի հաշիվ բրոնխների կծկանքի:

Քրտնարտադրությունը ուժեղանում է շրջապատող միջավայրի ջերմաստիճանի բարձրացման, ինչպես նա§ ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում: Տաք ցեխերում մկանային ծանր աշխատանք կատարելիս մարդն օրական կարող է քրտինքով արտազատել մինչ§ 10-15 լ հեղուկ: Այս դեպքում առաջանում է ծարավի զգացում, որը չի հագեցվում ջրով, որովհետ§ քրտինքով հեռացվում են մեծ քանակով հանքային աղեր: Խմելու ջրին աղ ավելացնելիս ծարավի զգացումն անհետանում է:

Ձրի գոլորշիացումը կախված է օդի հարաբերական խոնավությունից, ջրային գոլորշիներով հագեցած օդում ջուրը ոչ թե գոլորշիանում է, այլ հոսում է մաշկից (բաղնիքում): Այդպիսի գոլորշիացումը չի նպաստում ջերմատվությանը:

Ձերմատվության փոփոխության մեջ էական դեր ունի հագուստը: Ձրի գոլորշիների համար անթափանց հագուստը կանխում է արդյունավետ քրտնարտադրությունը § կարող է մարդու օրգանիզմի գերտաքացման պատճառ հանդիսանալ:

12.3. Ձերմակարգավորման ռեֆլեքսային § հումորալ մեխանիզմները

Ձերմակարգավորումը ֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջություն է, որն ուղղված է մարմնի հաստատուն ջերմաստիճանի պահպանմանը միջավայրի ջերմաստիճանի փոփոխության պայմաններում: Այն իրականանում է ջերմատվության ու ջերմագոյացման կարգավորման միջոցով:

Ձերմաստիճանի մասին տեղեկատվությունը ծայրամասային § կենտրոնական ջերմաընկալիչներից զգայական նյարդերով հաղորդվում է (Aδ, C) ենթատեսաթումբ, որը մշակում է այն § ակտիվացնում տարբեր մեխանիզմներ, որոնք ապահովում են ջերմագոյացման § ջերմատվության փոփոխությունները:

Շրջապատող միջավայրի հարաբերորեն հաստատուն ջերմաստիճանի դեպքում ջերմաընկալիչներից ԿՆՀ հաղորդվում են պարբերական ազդակներ, որոնք արտացոլում են նրանց լարումային ակտիվությունը: Այդ ազդակների հաճախությունն առավելաչափ է մաշկի § մաշկային անոթների սառնազգաց ընկալիչների համար ջերմաստիճանի դեպքում, իսկ տաքազգաց ընկալիչների համար`..: Ձերմաստիճանի կտրուկ փոփոխությունների դեպքում ընկալիչներից ազդակահոսքի հաճախությունը մեծանում կամ փոքրանում է:

Ջերմաընկալիչներից նյարդային ազդակների զգայական հոսքը ողնուղեղի հետին արմատներով հասնում է ներդիր նեյրոններին, ապա ողնուղեղ-տեսաթմբային ուղով՝ տեսաթմբի առջ§ի կորիզներին, որտեղից տեղեկատվության մի մասը հաղորդվում է կիսագնդերի կեղ§ի զգայաշարժիչ գոտի, իսկ մյուսը՝ ենթատեսաթումբ:

Մաշկի § ներքին օրգանների ջերմաընկալիչների ցզգայական ազդակահոսքի մի մասը ողնուղեղ-տեսաթմբային § ցանցաողնուղեղային ուղիներով հաղորդվում է ցանցանման գոյացություն, տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզներ, ենթատեսաթմբի վերտեսողական շրջան § գլխուղեղի կեղ§ի կապակցական գոտի:Կիսագնդերի կեղ§ն ապահովում է ջերմագոյացման § ջերմատվության պայմանառեֆլեքսային կարգավորումը: Ջերմակարգավորիչ ուժեղ ռեակցիաներ առաջացնում են բնական պայմանական գրգռիչները (ձյունը, սառույցը, վառ արֆը):

Ջերմակարգավորման ռեֆլեքսային հիմնական կենտրոնները տեղադրված են ենթատեսաթմբում, որոնք համաձայնեցնելով բազմաթիվ գործընթացներ, պահպանում են մարմնի հաստատուն ջերմաստիճանը: Դա ապացուցվում է նրանով, որ տաքարյուն կենդանիների ենթատեսաթումբը քայքայելիս անհետանում է մարմնի հաստատուն ջերմաստիճանը կարգավորելու ընդունակությունը § նրանք դառնում են սառնարյուն: Մինչդեռ կիսագնդերի կեղ§ի, զոլավոր մարմնի § տեսաթմբի հեռացումը նկատելիորեն չի անդրադառնում ջերմագոյացման § ջերմատվության գործընթացների վրա:

Ըստ գործառույթային բնույթի ենթատեսաթմբի ջերմակարգավորիչ կենտրոնում հայտնաբերվել են տարբեր տեսակի նեյրոններ: Առջ§ի ենթատեսաթմբում տեղադրված նեյրոնները հսկում են ֆիզիկական ջերմակարգավորման մեխանիզմը (արյունատար անոթների լարվածության փոփոխության § քրտնարտադրության ուժեղացման հաշվին): Այդ շրջանը քայքայելիս կենդանիները ցուրտը լավ են տանում, սակայն ջերմաստիճանի բաձրացման դեպքում արագ գերտաքանում են: Ենթատեսաթմբի հետին կորիզներում տեղակայված նեյրոնները հսկում են քիմիական ջերմակարգավորումը (ջերմագոյացման ուժեղացում, մկանային դող): Այդ շրջանը քայքայելուց հետո կենդանիները ցրտին չեն դիմանում:

Ջերմակարգավորիչ որոշ ռեֆլեքսներ իրականանում են նա§ ողնուղեղով: Ողնուղեղը ոչ միայն նյարդային ազդակների փոխանցողն է գլխուղեղ, իսկ այնտեղից՝ մկաններին, անոթներին § քրտնագեղձերին, այլ§ նրանում գտնվում են ջերմակարգավորիչ ռեֆլեքսների որոշ կենտրոններ, որոնց կարգավորիչ նշանակությունն, իհարկե, սահմանափակ է:

Այսպես, ենթատեսաթմբի ջերմակարգավորիչ կենտրոններից ներք§ ուղեղաբունը հատելուց հետո օրգանիզմում կտրուկ իջնում է ջերմագոյացումն ուժեղացնելու § օքսիդացման գործընթացների ուժգնությունը բարձրացնելու ընդունակությունը, որի հետ§անքով չի ապահովվում մարմնի հաստատուն ջերմաստիճանը: Նույն ձ§ով ողնուղեղը երկարավուն ուղեղից անջատելիս խանգարվում է ֆիզիկական ջերմակարգավորումը:

Ջերմակարգավորմանը մասնակցում են նա§ §հումորալ գործոնները՝ վահանագեղձի (թիրոքսին) § մակերիկամների (ադրենալին, նորադրենալին) հորմոնները: Ջերմաստիճանի իջեցման դեպքում արյան մեջ շատանում է այդ հորմոնների խտությունը: Այդ հորմոններն ուժեղացնում են օքսիդացման գործընթացները, որն

ուղեկցվում է ջերմագոյացման ուժեղացմամբ: Բացի այդ ադրենալինը նեղացնում է ծայրամասային անոթները (մասնավորապես մաշկի) § իջեցնում ջերմատվությունը:

ՕՐԳԱՆԻԶՄԻ ՀԵՂՈՒԿ ՄԻՋԱՎԱՅՐԸ

ԳԼՈՒԽ 13. ԱՐՅԱՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳ

13.1. Օրգանիզմի ներքին միջավայրի էվոլուցիան

Բազմաբջիջ օրգանիզմների բոլոր բջիջների բնականոն կենսագործունեության համար մշտապես անհրաժեշտ են սննդանյութեր ու թթվածին, ինչպես նաև նյութափոխանակության ընթացքում առաջացած վնասակար նյութերի հեռացում: Այս գործընթացներն իրականացնում է բջիջներին շրջապատող և նրանց հետ անընդհատ շփվող օրգանիզմի ներքին հեղուկ միջավայրը: Ներքին միջավայր հասկացությունն առաջարկել է ֆրանսիացի ֆիզիոլոգ Կլոդ Բեռնարը: Օրգանիզմի ներքին միջավայրը բաղկացած է արյունից, ավշից, հյուսվածքային, ողնուղեղուղեղային, հոդային, թոքամզային և այլ հեղուկներից: Ներքին միջավայրը բնութագրվում է շարժուն հաստատունությամբ՝ հոմեոստազով ու ապահովում է բջիջներին բնորոշ բնականոն նյութափոխանակությունն ու ֆունկցիաները: Այն կարևոր նշանակություն ունի օրգանիզմի բնականոն կենսագործունեության համար: Հոմեոստազ հասկացությունը մտցրել է Ուոլտեր Կենոնը (1929): Ներկայումս հոմեոստազ հասկացության մեջ ընդգրկվում են օրգանիզմի կայուն վիճակն ապահովող ֆիզիոլոգիական համաձայնեցված գործընթացներն ու դրանք կարգավորող մեխանիզմները: Ներքին միջավայրի կայունությանը մասնակցում են մաշկը, փայծաղը, լյարդը, իմունային և պատնեշային համակարգերը:

Բազմաբջիջ օրգանիզմների բջիջների մեծամասնությունն անմիջապես չի շփվում արտաքին միջավայրի հետ: Սպունգներն դեռևս արտաքին միջավայրի ջուրն իրենց օրգանիզմ են մղում հատուկ խողովակներով: Աղեխորշավորների և ցածրակարգ որդերի մոտ արդեն ձևավորվում է ներքին միջավայրը, որը լցնում է մարմնի միջբջջային տարածությունները: Աղեխորշավորների միջբջջային խողովակներում պարունակվող հեղուկը կոչվում է **ջրավիշ**, որը գոյանում է մարսողական խոռոչ ներթափանցող ջրից: Ջրավշի բաղադրությունն անկայուն է և քիչ է տարբերվում շրջապատող միջավայրից: Այսպիսով, սպունգների և աղեխորշավորների մոտ ձևավորվում է հեղուկների շրջանառության ստամոքս-անոթային (գաստրո-վասկուլյար) համակարգը:

Փափկամարմինների և հոդվածոտանիների մոտ ձևավորվում է խորշիկային բաց համակարգ, որում գտնվող հեղուկը՝ (հեմավիշը) անոթների անոթազարկի շնորհիվ մղվում է միջբջջային տարածություն, որը ներկայացված է հատուկ խորշիկներով: Արյունաավիշը լրիվ սահմանազատված է արտաքին միջավայրից և ունի համեմատաբար կայուն բաղադրություն: Շնչառական օրգաններով օժտված հոդվածոտանիների արյունաավիշը իրականացնում է նաև գազերի փոխադրում հեմոգլոբինի ու հեմոցիանինի միջոցով: Տրախեաներով շնչող միջատների արյունաավիշը շնչառական ֆունկցիա չի կատարում, ուստի և զուրկ է շնչառական գունակներից: Այն միջատների օրգանիզմում իրականացնում է հյուսվածքների մա-

տակարարումը սննդանյութերով, որոնք անհրաժեշտ են նրանց աճի, թրթուռների զարգացման համար:

Բարձրակարգ անողնաշարավորների (բազմախոզաններ, գլխոտանի փափկամարմիններ, օղակավոր որդեր, փշամորթներ § ուրիշ.) § ողնաշարավորների օրգանիզմում ձ§ավորվում է անոթների փակ համակարգը, որով շրջանառում է արյունը: Ընդորում արյունը § միջբջջային հյուսվածքային հողուկը իրենց բաղադրությամբ § ֆունկցիաներով ներկայացնում են երկու ինքնուրույն համակարգեր: Արյունը պարունակում է մասնագիտացված բջիջներ, սպիտակուցներ, օրգանական նյութեր, շնչառական գունակներ, աղեր: Հյուսվածքային հեղուկը միջնորդի դեր է կատարում բջիջների § արյան միջ§ նյութերի փոխանակության գործընթացում § նրա բաղադրությունն անընդհատ փոխվում է: Որոշ անողնաշարավորների (որդեր, ութոտանիներ, ծովաստղեր) արյունը հյուսվածքային հեղուկի հետ միասին առաջացնում է հիդրավլիկական (ջրակայական) կմախք, որը մեծացնում է մարմնի մեխանիկական ամրությունը: Դրա շնորհիվ անձր§որդը ոսկրային կմախքի բացակայության պայմաններում հաղթահարում է հողի դիմադրությունը:

Ողնաշարավորների մոտ ձ§ավորվում է նա§ ավիշը, որը շրջանառում է հատուկ անոթային համակարգով § անջատվում է միջբջջային հյուսվածքային հեղուկից էնդոթելային պատով: Ուստի, ողնաշարավորների մոտ արդեն ձ§ավորվում են ներքին միջավայրի 3 հեղուկներ՝ արյուն, ավիշ, հյուսվածքային հեղուկ, որոնց միջ§ մշտապես կատարվում է նյութերի փոխանակություն: Ներքին միջավայրի այս բաղադրամասերն իրականացնում են անհրաժեշտ նյութերի ներթափանցումը բջիջներին § կենսագործունեության արգասիքների հեռացումը:

13.2.Հասկացություն արյան համակարգի մասին

Արյան համակարգ հասկացությունը տրվել է Գ.Ֆ. Լանգի կողմից (1939թ.): Այն իր մեջ ներառում է արյունաստեղծ, արյունաքայքայման օրգանները, շրջանառու § պահուստային օրգաններում գտնվող արյունը, ծայրամասային արյունը § կարգավորման նյարդահումորալ ապարատը: Արյունը որպես հեղուկ շարակցական հյուսվածք օժտված է հետ§յալ առանձնահատկություններով. 1. նրա բաղադրամասերն առաջանում են անոթային հունից դուրս, 2. միջբջջային նյութը հեղուկ է, 3. արյան հիմնական մասը գտնվում է շարժման մեջ:

Արյունը օրգանիզմի ներքին միջավայր: Արյունը, ավշի, հյուսվածքային, գանգուղեղ ողնուղեղային, հոդային, թոքամզային հեղուկների հետ կազմում է օրգանիզմի ներքին միջավայրը:

Արյան, ավշի § հյուսվածքային հեղուկի հիմնական մասը կազմում է ջուրը: Մարդու օրգանիզմում ջուրն է մարմնի զանգվածի 75%-ը, որից հյուսվածքային հեղուկը § ավիշը՝ մինչ§ 30%-ը, ներբջջային հեղուկը՝ 40%-ը, պլազման՝ շուրջ 5%-ը:

Արյան § հյուսվածքային հեղուկի միջ§ մշտապես տեղի է ունենում նյութերի փոխանակում § ջրի փոխադրում, որում լուծված են փոխանակության արգասիքներ, հորմոններ, գազեր, կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր: Հետ§աբար ներքին միջավայրն իրենից ներկայացնում է հումորալ փոխադրման միասնական համակարգ, որն իր մեջ ներառում է արյան ընդհանուր շրջանառությունը § նրա շարժումը՝ արյուն-հյուսվածքային հեղուկ-բջիջ-հյուսվածքային հեղուկ-ավիշ-արյուն հաջորդա-

կան շղթայում: Արյան պլազման, ավիշը, հյուսվածքային § ներբջջային հեղուկներն ունեն տարբեր բաղադրություն, որն էլ որոշում է ջրային, իոնային, էլեկտրոլիտային փոխանակության ուժգնությունն արյան, հյուսվածքային հեղուկի § բջիջների միջ§:

Օրգանիզմի ներքին միջավայրի ֆիզիկո-քիմիական հատկությունների § քիմիական կազմի հաստատունությունը բարձրակարգ օրգանիզմների կար§որ առանձնահատկությունն է: 1878 թ. Կլոդ Բեռնարը գրել է. «մեր ներքին միջավայրում կյանքի պայմանների հաստատունության պահպանումը ազատ § անկախ կյանքի անհրաժեշտ տարրն է»: Այս դրույթն ընկած է հոմեոստազի մասին ուսմունքի հիմքում, որի ստեղծողը ամերիկացի ֆիզիոլոգ Ու. Կենոնն է: Ըստ նրա ***հոմեոստազը*** օրգանիզմի ներքին միջավայրի կենսաբանական հաստատունների հարաբերական շարժուն կայունությունն է: Հոմեոստազի պահպանմանը մասնակցում են տարբեր օրգանների համակարգեր. մարսողական օրգաններն ապահովում են սննդանյութերի մուտքն արյուն այն ձ§ով, ինչպես դրանք օգտագործվում են բջիջների կողմից; արյան շրջանառությունն իրականացնում է տարբեր նյութերի փոխադրումը; շնչառական օրգաններն ապահովում են թթվածնի անցումն արյուն § ածխաթթու գազի հեռացումը; արտազատիչ օրգանները հեռացնում են նյութափոխանակության արգասիքները § ապահովում ջրի ու էլեկտրոլիտների հաստատուն մակարդակը; լյարդն իրականացնում է քիմիական միացությունների սինթեզ § քայքայում: Այս բոլորը գտնվում են նյարդաներզատական համակարգի հսկողության ներքո:

Արյան ընդհանուր բնութագիրը: Արյան կազմությունը: Արյունը կազմված է հեղուկ մասից՝ պլազմայից § նրանում կախույթային վիճակում գտնվող ձ§ավոր տարրերից՝ էրիթրոցիտներից, լեյկոցիտներից, թրոմբոցիտներից: Արյան պլազման § ձ§ավոր տարրերը գտնվում են որոշակի ծավալային հարաբերության մեջ, որը որոշվում է հեմատոկրիտով: Բնականոն պայմաններում չափահաս մարդու ձ§ավոր տարրերը կազմում են արյան ծավալի 40-45%-ը, իսկ պլազման՝ 55-60%-ը: Արյան քանակը մարդու օրգանիզմում կազմում է 5-9%: 65-70 կգ քաշ ունեցող մարդու արյան քանակը 4,5-6 լ է: Հանգիստ վիճակում արյան զանգվածի 45-50 %-ը գտնվում է պահուստային օրգաններում՝ լյարդում, փայծաղում, թոքերում, ենթամաշկային անոթային հյուսակներում: Փայծաղում գտնվող արյունը կարող է չմասնակցել շրջանառությանը, իսկ լյարդում § մաշկի անոթների հյուսակներում գտնվող արյունը 5-10 անգամ դանդաղ է շրջանառում մյուս անոթների համեմատ: Շրջանառու արյան շուրջ 84%-ը գտնվում է մեծ, 9%-ը՝ փոքր շրջանառության անոթներում, իսկ 7%-ը՝ սրտում: Շրջանառու արյան ծավալը փոխվում է օրգանիզմի պահանջներին համապատասխան: Մկանային աշխատանքի, արյունահոսության դեպքում այն շատանում է պահուստային օրգաններում գտնվող արյան հաշվին, իսկ քնի, ֆիզիկական հանգստի, արյան համակարգային ճնշման կտրուկ բարձրացման դեպքում ընդհակառակը, կարող է փոքրանալ: Երկու դեպքում էլ այն ունի հարմարողական նշանակություն § ապահովում է օրգանիզմի օրգանների համակարգերի արյան պահանջների բավարարումն ու հյուսվածքների թթվածնացումը (օքսիգենացիա):

Արյան ֆունկցիաները: Արյան ձ§ավոր տարրերը § պլազման իրականացնում են. 1. ***փոխադրական ֆունկցիա՝*** հյուսվածքներին § օրգաններին մատակարարում նրանց կենսագործունությունն ապահովող անհրաժեշտ նյութեր: Փոխադրման

շնորհիվ է իրականանում շնչառական, սնուցողական, արտազատական, ջերմաստիճանի հաստատուն պահպանման ֆունկցիաները:

• ***Արյան շնչառական ֆունկցիան*** կայանում է բջիջներին թթվածնով մատակարարումը § ածխաթթու գազի հեռացումը երակային արյան կազմում:

• ***Արյան սնուցողական ֆունկցիան*** կայանում է բջիջներին մարսողական համակարգից ներծծված սննդանյութերի մատակարարումը:

• ***Արտազատական ֆունկցիան*** նպաստում է նյութափոխանակության վերջնական արգասիքների, ջրի ու աղերի ավելցուկի հեռացմանը երիկամներով, թոքերով, քրտնագեղձերով § մարսողական համակարգով:

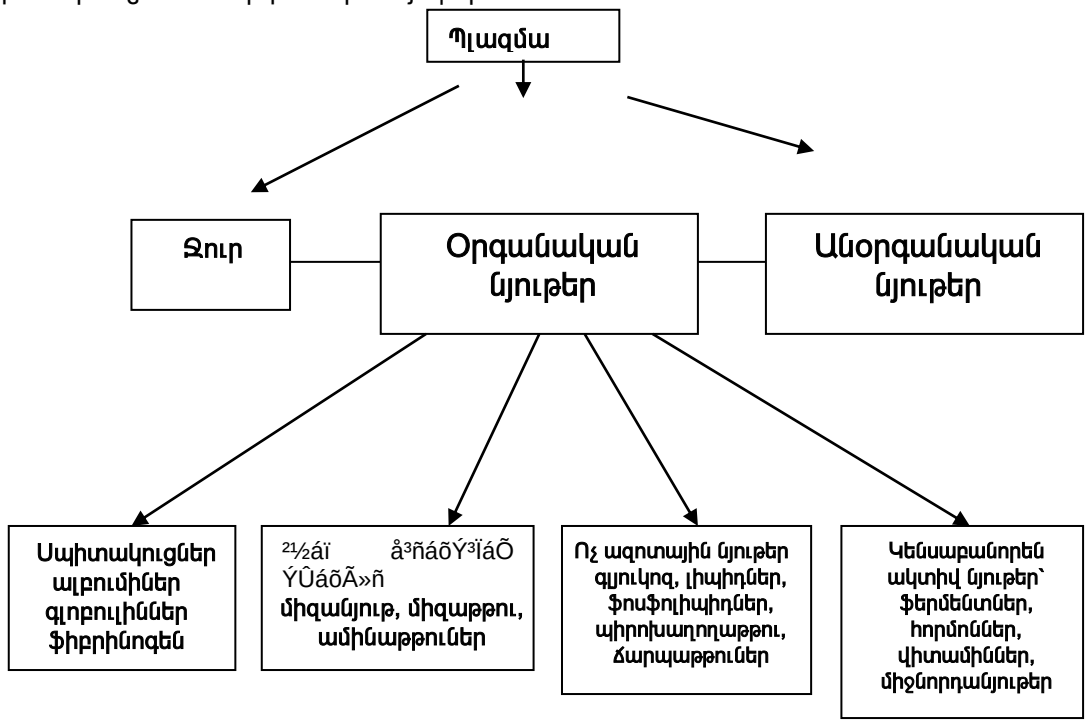
• Արյունն անոթների փակ համակարգում գտնվելով անընդհատ շարժման մեջ, վերաբաշխում է ջերմությունն օրգանիզմում, ապահովելով մարմնի հաստատուն ջերմաստիճանը:

2. ***Արյան պաշտպանական ֆունկցիան*** իրականանում է լեյկոցիտներով § կոմպլեմենտային համակարգի բոլոր բաղադրամասերով, որոնք կարևոր դեր ունեն օրգանիզմի մենահատուկ § ոչ մենահատուկ պաշտպանական մեխանիզմում (ֆագոցիտոզ, իմունիտետ): Պաշտպանական ֆունկցիային են պատկանում նաև արյան մակարդիչ § հակամակարդիչ մեխանիզմները:

3. ***Կարգավորիչ ֆունկցիայի*** շնորհիվ իրականանում է օրգանիզմի ներքին միջավայրի հաստատունության պահպանումը, հյուսվածքների ջրաաղային հաշվեկշիռը, փոխանակային գործընթացների ուժգնության, արյունաստեղծման ու ֆիզիոլոգիական այլ ֆունկցիաների հումորալ կարգավորումը:

13.3. Արյան պլազմայի բաղադրությունը

Պլազման դեղնավուն հեղուկ է: Այն պարունակում է 90% ջուր, 9% օրգանական § 1% անօրգանական նյութեր:



Գծապատկեր 13.3. **Արյան պլազմայի բաղադրությունը:**

Պլազմայի անօրգանական նյութերը հանքային աղերն են, որոնք պայմանավորում են արյան օսմոսային ճնշումը, PH-ը, մասնակցում մակարդման գործընթացին § բջիջների հանգստի ու դրդման վիճակի իրականացմանը: Արյան օսմոսային ճնշումն ունեցող լուծույթները կոչվում են *նույնաճշտական* (իզոտոնիկ) կամ ***ֆիզիոլոգիական***: Դրանցից են կերակրի աղի 0,9 % § գլյուկոզի 5 % լուծույթները: Օսմոսային բարձր ճնշումն ունեցող լուծույթները կոչվում են *հիպերտոնիկ*, իսկ ցածրը՝ *հիպոտոնիկ***:**

Մեկուսացված օրգանների § հյուսվածքների կենսագործունեությունն ապահովելու համար, ինչպես նաև§ արյան կորստի դեպքում օգտագործում են արյան իոնային կազմին համարժեք լուծույթներ: Սպիտակուցների բացակայության հետևանքով այդ լուծույթները չեն կարող երկար ժամանակով ջուրը պահել արյան մեջ, ջուրը արագ դուրս է բերվում երիկամներով § անցնում հյուսվածքներ: Այդ պատճառով կլինիկական պրակտիկայում այդ լուծույթները որպես արյան փոխարինողներ օգտագործում են միայն այն դեպքում, եթե բացակայում են սպիտակուցային (կոլոիդային) լուծույթները:

Պլազմայի օրգանական նյութերից առաջին տեղը զբաղեցնում են սպիտակուցները (67-75գ/լ), որոնցից են ալբումինները՝ 37-41 գ/լ, գլոբուլինները՝ 30-34 գ/լ, ֆիբրինոգենը 3,0-3,3 գ/լ:

Սպիտակուցները կատարում են տարաբնույթ ֆունկցիաներ՝ ապահովում են օնկոսային ճնշումը, որից նշանակալիորեն կախված է ջրի § նրանում լուծված նյութերի փոխանակությունն արյան § հյուսվածքային հեղուկի միջև§; կարգավորում են արյան PH-ը; ազդում արյան § պլազմայի մածուցիկության վրա, ինչն անհրաժեշտ է արյան բնականոն ճնշումը պահպանելու համար; պայմանավորում են արյան կախույթային վիճակը, մասնակցում արյան մակարդման գործընթացին, նպաստում արյան հեղուկ վիճակի պահպանմանը, տարբեր հորմոնների, լիպիդների, հանքային նյութերի փոխադրիչներ են, ապահովում են աճի հատուցման (ռեպարացիա) գործընթացները § օրգանիզմի տարբեր բջիջների զարգացումը:

Ալբումինները հարաբերորեն փոքր մոլեկուլային զանգված ունեցող սպիտակուցներ են (55-60%, շուրջ 70000 Դ զանգվածով), որոնք սինթեզվում են կարմիր ոսկրածուծում § լյարդում: Դրանք կարևոր դեր ունեն արյան օնկոսային ճնշման ստեղծման գործում, օժտված են հիդրոֆիլությամբ, կատարում են փոխադրական ֆունկցիա՝ կապում § փոխադրում են հորմոններ, դեղանյութեր, բիլիռուբին, ճարպաթթուներ, ծանր մետաղների աղեր, իրականացնում են սնուցողական ու պլաստիկ ֆունկցիա, իսկ քաղցի դեպքում համարվում են պահեստային սպիտակուցներ:

Գլոբուլինները կազմում են սպիտակուցների 35-40%-ը, սինթեզվում են լյարդում, ոսկրածուծում, փայծաղում, ավշային հանգույցներում § ունեն խոշոր մոլեկուլային զանգված (մինչև 450000 Դ): Էլեկտրոֆորեզի օգնությամբ անջատվել են գլոբուլինների α_1, α_2, β § γ, իսկ իմմունոէլեկտրոֆորեզով՝ մինչև 30 սպիտակուցային բաղադրամասեր: Գլոբուլինների կազմի մեջ մտնում են *լիպոպրոտեիդներ* (α § β

գլոբուլիններ), *գլիկոպրոտեիդներ* (α_1 § α_2 գլոբուլիններ), *հանքապրոտեիդներ* (տրանսֆերինը՝ β -գլոբուլին § ցերուլոպլազմինը՝ α_2 գլոբուլին): Գլոբուլինները կատարում են պաշտպանական ֆունկցիա, β § γ գլոբուլինները իմունային հակամարմինների առաջացման աղբյուր են: β գլոբուլինները մասնակցում են ֆոսֆոլիպիդների, խոլեստերինի, ստերեոիդ հորմոնների, մետաղական կատիոնների փոխադրմանը: Տրանսֆերինը իրականացնում է երկաթի փոխադրումը: γ գլոբուլիններին են պատկանում նաև արյան ագլյուտինինները:

Պլազմայի օրգանական նյութերից են նաև նյութափոխանակության միջանկյալ արգասիքները՝ ոչ սպիտակուցային բնույթի ազոտ պարունակող միացությունները (միզանյութը, միզաթթուն, ամինաթթուները): Դրանք կազմում են պլազմայի *մնացորդային ազոտը* (14,3-28,6մմոլ/լ): Որոշ ախտաբանական վիճակների դեպքում մնացորդային ազոտի քանակն արյան մեջ կարող է շատանալ § առաջանում է *ազոտեմիա*: Ոչ ազոտային օրգանական նյութերից է գլյուկոզը, որի քանակն արյան մեջ կազմում է 3,3-5,5 մմոլ/լ (80-120 մգ %), կաթնաթթուն, պիրոխաղողաթթուն, լիպիդները (ֆոսֆոլիպիդներ, ճարպաթթուներ, լեցիտին): Զարկերակային արյան գլյուկոզի խտությունը երակայինի համեմատ բարձր է, որը պայմանավորված է օրգանների § հյուսվածքների բջիջների կողմից գլյուկոզի անընդհատ օգտագործմամբ: Պլազմայում լիպիդների քանակը տատանվում է լայն սահմաններում § կախված է սննդի բնույթից: Լիպիդների հիմնական մասը ներկայացված է լիպոպրոտեիդների ձ§ով, որոնք կապվում են α § β գլոբուլինների հետ: Պլազմայի օրգանական նյութերի կազմի մեջ են մտնում նաև ֆերմենտներ, հորմոններ ու վիտամիններ: Արյան պլազմայի կազմը հարաբերորեն հաստատուն է § հիմնականում կախված է սննդի, ջրի § աղերի ընդունումից: Երբեմն գլյուկոզի, սպիտակուցների, կատիոնների, քլորի § հիդրոկարբոնատների խտությունը պլազմայում կարճ ժամանակով կարող է փոխվել բնականոն սահմաններից: Սակայն այդ ցուցանիշների միջին մեծությունից երկարատև շեղումն առաջացնում է ծանր հետևանքներ, մինչդեռ ֆոսֆատների, միզաթթվի, միզանյութի, չեզոք ճարպերի քանակը տատանվում է լայն սահմաններում ու չի առաջացնում գործառույթային խանգարումներ:

13. 4. Արյան ֆիզիկա-քիմիական հատկությունները

Արյան գույնը որոշվում է հեմոգլոբինով: Զարկերակային արյունն ունի վառ կարմիր գունավորում, որը պայմանավորված է նրանում գտնվող թթվածնով հագեցած հեմոգլոբինով (օքսիհեմոգլոբին): Երակային արյունն ունի մուգ կարմիր, կապույտ երանգով գունավորում, որը պայմանավորված է օքսիդացած § վերականգնված հեմոգլոբինի առկայությամբ:

Արյան տեսակարար կշիռ § մածուցիկություն: Արյան տեսակարար կշիռը համեմատաբար կայուն մեծություն է, որը տատանվում է նեղ սահմաններում (1,058-1,062 գ/մլ) § կախված է ձ§ավոր տարրերի, սպիտակուցների ու լիպիդների պարունակությունից: Պլազմայի հարաբերական խտությունը որոշվում է սպիտակուցների քանակով ու կազմում է 1,029-1,033գ/մլ, էրիթրոցիտներինը՝ 1.090 գ/մլ:

Արյան մածուցիկությունը կախված է ձ§ավոր տարրերի քանակից § չափերից, հեմոգլոբինի քանակից, արյան գազային կազմից, պլազմայի

սպիտակուցների § աղերի քանակից: Երակային արյան մածուցիկությունը զարկերակայինի համեմատ մեծ է, որը պայմանավորված է CO_2-ով, քանի որ այն աննշան մեծացնում է էրիթրոցիտների չափերը: Արյան մածուցիկությունը համեմատում են թորած ջրի մածուցիկության հետ: Վերջինս ընդունվում է որպես մեկ միավոր, իսկ ամբողջական արյան մածուցիկությունը՝ 5 պայմանական միավոր, պլազմայի մածուցիկությունը՝ 1,8-2,2: Արյան մածուցիկությունը մեծանում է արյան խտացման դեպքում, երբ օրգանիզմից մեծ քանակով հեղուկ է հեռանում (լուծ, ուժեղ քրտնարտադրություն):

Արյան օսմոսային ճնշումը օրգանիզմի նեքին միջավայրի հաստատունության պահպանման ցուցանիշներից մեկն է: Այն ուժը, որը ստիպում է լուծիչին անցնել կիսաթափանցիկ թաղանթով ցածր խտությունից բարձրը, կոչվում է օսմոսային ճնշում: Արյան օսմոսային ճնշումը կախված է նրանում լուծված ցածրամոլեկուլային նյութերից՝ հիմնականում աղերից: Այդ ճնշման շուրջ 60%-ը ստեղծում է NaCl-ը: Օրգանիզմի բոլոր բջիջները կարող են բնականոն գործել օսմոսային ճնշման հարաբերորեն հաստատունության պայմաններում: Եթե էրիթրոցիտները տեղավորեն ֆիզիոլոգիական լուծույթում (NaCl-ի 0,85-0,9%), ապա նրանց ձ§ը § չափերը չեն փոխվի: Կերակրի աղի օսմոսային բարձր ճնշում ունեցող լուծույթում էրիթրոցիտներից ջրի մոլեկուլները դուրս կգան արտաքին միջավայր, ուստի ցիտոպլազմայի ծավալը կփոքրանա, իսկ էրիթրոցիտների թաղանթը կկնճռոտվի: Այս երճույթն անվանում են *պլազմոլիզ*: Հակառակ երճույթը տեղի կունենա NaCl-ի օսմոսային ցածր ճնշում ունեցող լուծույթում (0,3%): Ջրի մոլեկուլները լուծույթից կթափանցեն էրիթրոցիտների մեջ, զանգվածը կմեծանա, թաղանթը կձգվի § կարող է պատռվել ու տեղի կունենա ***հեմոլիզ***: Այստեղից հետճում է, որ օսմոսային ճնշումը կարճոր դեր ունի բջիջների § ներքին միջավայրի միջ§ ջրի բաշխման § վերաբաշխման գործընթացում: Արյան, ավշի § հյուսվածքային հեղուկի օսմոսային ճնշումը մոտավորապես նույնն է: Եթե արյան մեջ մեծ քանակով ջուր կամ աղեր ընկնեն, օսմոսային ճնշումը էական փոփոխությունների չի ենթարկվում: Արյան մեջ ջրի ավելցուկը երիկամներով արագ դուրս է բերվում, անցնում հյուսվածքներ ու բջիջներ, ինչը վերականգնում է օսմոսային ճնշման ելակետային մակարդակը: Եթե արյան մեջ բարձրանում է աղերի խտությունը, ապա հյուսվածքային հեղուկից ջուրն անցնում է անոթային հուն, իսկ երիկամներն աղը հեռացնում են օրգանիզմից: Օսմոսային ճնշումը կախված է լուծված նյութի խտությունից, մոլեկուլների, իոնների քանակից ու նրանց շարժունությունից, այլ ոչ թե չափերից:

Արյան օսմոսային ճնշումը հավասար է 7,6 մթն: Այն որոշում են սառնադիտական (կրիոսկոպիկ) եղանակով: Արյան սառեցման կետը կազմում է 0,56-0,58^{0}C, իսկ պլազմայի խտությունը՝ C=0,3: Տեղադրում են այդ մեծությունը Կլապեյրոնի բանաձճի մեջ՝ P=cRT, որտեղ R- գազային հաստատունն է, T-ն բացարձակ ջերմաստիճանը:

P=0,3գ0,082գ(273+37)=7,6 մթն

Օսմոսային ճնշման հաստատունությունը պահպանվում է օսմոկարգավորիչ մեխանիզմներով: Սակայն կարգավորման առավել մեծ ընդունակությամբ օժտված է արյունը, որը օսմոսային բուֆերի դեր է կատարում տարբեր տեղաշարժերի դեպքում: Այդ ֆունկցիան պայմանավորված է իոնների վերաբաշխմամբ պլազմայի § էրիթրոցիտների միջ§, ինչպես նաճ պլազմայի սպիտակուցների իոններ կապելու § տալու ընդունակությամբ: Բացի այդ արյունատար անոթների պատերում,

հյուսվածքներում, ենթատեսաթմբում գտնվում են օսմոընկալիչներ, որոնք հակազդում են օսմոսային ճնշման փոփոխություններին: Դրանց գրգռումն ուղեկցվում է արտաթորող օրգանների գործունեության ռեֆլեքսային փոփոխություններով, որոնք օրգանիզմից հեռացնում են ջրի § աղի ավելցուկը:

Օնկոսային ճնշումն արյան պլազմայի սպիտակուցներով պայմանավորված ճնշումն է, որը կազմում է արյան օսմոսային ճնշման 1/200 մասը (25-30 մմ ս.ս. կամ 0.03 մթն): Օնկոսային ճնշումը կարևոր նշանակություն ունի ջրի փոխանակության կարգավորման գործընթացում՝ արյան § հյուսվածքային հեղուկի միջև: Այն հիմնականում պայմանավորված է ալբումիններով: Փոքր չափերի § բարձր հիդրոֆիլության հետևանքով, դրանք օժտված են ջուրը իրենց ձգերու հատկությամբ, որի շնորհիվ պահվում են անոթային հունում: Որքան օնկոսային ճնշումը մեծ է, այնքան շատ ջուր է պահվում անոթային հունում § քիչ քանակով անցնում հյուսվածքներ ու ընդհակառակը:

Օնկոսային ճնշմանը հակազդում է արյան հիդրոստատիկ ճնշումը: Մազանոթի զարկերակային մասում այն կազմում է 35 մմ.ս.ս., որը գերազանցում է պլազմայի օնկոսային ճնշման մեծությանը, ուստի հեղուկը § նրանում լուծված նյութերն անցնում են հյուսվածքային հեղուկ: Մազանոթի երակային մասում արյան հիդրոստատիկ ճնշումն իջնում է մինչև 15 մմ.ս.ս. § ջուրը § նրանում լուծված նյութերը միջբջջային տարածությունից անցնում են արյուն: Օնկոսային ճնշումը նպաստում է հյուսվածքային հեղուկի, ավշի, մեզի գոյացմանն ու աղիներում ջրի հետներծծմանը: Այդ պատճառով, արյան փոխարինող լուծույթները ջուրը պահելու համար իրենց կազմում պետք է պարունակեն կոլոիդային նյութեր: Պլազմայում սպիտակուցների խտության իջեցման դեպքում առաջանում են այտուցներ, քանի որ ջուրը չի մնում անոթային հունում § անցնում է հյուսվածքներ:

Ձրածնական իոնների խտությունը § արյան PH -ի կարգավորումը: Արյան PH-ը ներքին միջավայրի հաստատունության առավել կայուն § կարևոր ցուցանիշն է: Ձրածնական § հիդրօքսիլ իոնների հարաբերությունից է կախված ֆերմենտների ակտիվությունը, օքսիդա-վերականգնման ռեակցիաների ուժգնությունն ու ուղղվածությունը, սպիտակուցների, ածխաջրերի ու լիպիդների փոխանակությունը, տարբեր օրգանների համակարգերի գործունեությունը, հեմոգլոբինի թթվածին կապելու § հյուսվածքներին տալու ընդունակությունը: Բնականոն պայմաններում արյան PH-ը տատանվում է նեղ սահմաններում՝ 7,35-7,45: Բջիջներում § հյուսվածքներում PH-ը կազմում է 7,2 § նույնիսկ 7, որը պայմանավորված է նյութափոխանակության գործընթացում «թթու» արգասիքների առաջացմամբ: Ֆիզիոլոգիական տարբեր վիճակներում PH-ը կարող է փոխվել ինչպես թթվային (7,3), այնպես էլ հիմնային (7,5) կողմը: PH-ի նշանակալից շեղումներն ուղեկցվում են ծանր հետևանքներով: Օրինակ, արյան PH-ը իջնելիս (6,95) նկատվում է գիտակցության կորուստ: Եթե այդ տեղաշարժը կարճ ժամկետում չվերացվի, մահն անխուսափելի է: Եթե H^+ իոնների խտությունը փոքրանում է § PH-ը հավասարվում է 7,7, ապա սկսվում են ցնցումներ, ինչը §ս կարող է հասցնել մահվան:

Նյութափոխանակության գործընթացում հյուսվածքներն արյուն են արտազատում «թթու» արգասիքներ, որոնք կարող են առաջացնել PH-ի շարժ թթվային կողմը: Այսպես, մկանային ուժգին գործունեության արդյունքում մի քանի րոպեի ընթացքում արյուն կարող է մուտք գործել 90գ կաթնաթթու: Եթե նման քանակով կաթնաթթու ավելացվի շրջանառու արյան ծավալին հավասար թորած ջրին, ապա H^+

իոնների խտությունը նրանում կաճի 40000 անգամ: Սակայն արյան ռեակցիան նման պայմաններում գործնականորեն չի փոխվում, որը պայմանավորված է բուֆերային համակարգերով § կարգավորվում է թոքերի, ստամոքս - աղիքային ուղու § երիկամների կողմից: Նրանք օրգանիզմից հեռացնում են CO_2-ը, աղերի, թթուների, հիմքերի ավելցուկները:

Բուֆերային համակարգ անվանում են այն խառնուրդները, որոնք օժտված են միջավայրի PH-ի փոփոխությունը կանխելու հատկությամբ: Բուֆերային հատկությամբ օժտված են այն խառնուրդները, որոնք կազմված են թույլ թթվից § նրա աղից, կամ թույլ հիմքից § ուժեղ թթվի աղերից: Տարբերում են հեմոգլոբինային, կարբոնատային, ֆոսֆատային § սպիտակուցային բուֆերային համակարգեր: Ամենահզորը *հեմոգլոբինային բուֆերային համակարգն* է, որին բաժին է ընկնում արյան բուֆերային տարողության 75%-ը: Այս համակարգը ներառում է վերականգնված հեմոգլոբինը (HHb) § դրա կալիումական աղը: KHb-ը լինելով թույլ թթվի աղ տալիս է K^+-ը § միացնում H^+, առաջացնելով թույլ դիսոցվող թթու՝

$$H^+ + KHb = K^+ + HHb$$

Հյուսվածքներ հոսող արյունը վերականգնված հեմոգլոբինի շնորհիվ կապում է CO_2 ու H^+ իոնները, որի հետ§անքով PH-ը մնում է հաստատուն: Այս պայմաններում HHb-ը հիմքի դեր է կատարում՝ կանխելով թթվայնացումը: Թոքերում հեմոգլոբինը թթվի դեր է տանում (օքսիհեմոգլոբինն ավելի ուժեղ թթու է, քան CO_2-ը) կանխելով՝ հիմնայնացումը:

Արյան բուֆերային համակարգում իր գործունեությամբ 2-րդ տեղը զբաղեցնում է *բիկարբոնատային բուֆերային համակարգը*, որը կազմված է ածխաթթվից՝ (H_2CO_3) ու բիկարբոնատներ՝ ($NaHCO_3$, $KHCO_3$): $NaHCO_3$-ը դիսոցվում է Na^+ § HCO_3^- իոնների: Եթե արյան մեջ ընկնում է ավելի ուժեղ թթու, ապա ջրածնի իոնները միանում են HCO_3^--ի հետ § առաջանում է թույլ դիսոցվող ու հեշտ լուծվող ածխաթթու, որը կանխում է ջրածնական իոնների խտության բարձրացումը.

$$NaHCO_3 + HCl \longrightarrow NaCl + H_2CO_3$$

Ածխաթթվի խտության մեծացման դեպքում կարբոանհիդրազա ֆերմենտը ճեղքում է այն H_2O-ի § CO_2-ի, որն էլ հեռանում է թոքերով: Եթե արյան մեջ ընկնում են հիմնային նյութեր, ապա ռեակցիան ընթանում է H_2CO_3-ի հետ.

$$H_2CO_3 + NaOH = NaHCO_3 + H_2O$$

Դրանով կանխվում է արյան PH-ի շարժը դեպի հիմնային կողմը:

Ֆոսֆատային բուֆերային համակարգը կազմում են միահիմն (NaH_2PO_4) § երկհիմն (Na_2HPO_4) ֆոսֆատային աղերը, որոնք կազմում են բջիջների հիմնական բուֆերային համակարգը: Նատրիումի երկհիդրոֆոսֆատը հանդես է գալիս որպես թույլ թթու, իսկ նատրիում հիդրոֆոսֆատը՝ թույլ թթվի աղ: Բնականոն PH-ի դեպքում պլազմայում միահիմն § երկհիմն ֆոսֆատային աղերի հարաբերությունը կազմում է 1:4: Արյան մեջ ածխաթթվի ավելցուկի դեպքում տեղի է ունենում փոխանակային ռեակցիա հիմնային հատկությամբ օժտված աղի հետ.

$$H_2CO_3 + Na_2HPO_4 \rightarrow NaHCO_3 + NaH_2PO_4$$

Առաջացած աղերը հեռանում են երիկամներով: Արյան մեջ հիմքերի առկայության դեպքում փոխանակային ռեակցիան ընթանում է թթվային հատկությամբ օժտված աղի հետ, որի շնորհիվ առաջանում է թույլ հիմնային հատկություն ունեցող միացություն

$$NaH_2PO_4 + NaOH \rightarrow Na_2HPO_4 + H_2O$$

Արյան պլազմայի սպիտակուցներն օժտված են երկակի հատկությամբ՝ պարունակում են բավարար քանակով թթու § հիմնային ռադիկալներ, ուստի կարող են փոխազդել թթուների § հիմքերի հետ:

Արյան PH-ի հաստատունության պահպանման գործում կարՙոր դերը պատկանում է նյարդային համակարգին: PH-ի փոփոխության դեպքում գրգռվում են անոթային ռեֆլեքսածին գոտիների քիմիաընկալիչները, ազդակները հաղորդվում են երկարավուն ուղեղ § ԿՆՀ-ի այլ բաժիններ, որոնք ռեֆլեքսորեն ռեակցիայի մեջ են ներառում ծայրամասային օրգանները՝ երիկամները, թոքերը, քրտնագեղձերը, ստամոքս-աղիքային ուղին: Այսպես, արյան PH-ի դեպի թթվային կողմը շարժի դեպքում երիկամները մեզով հեռացնում են $H_2PO_4^-$ անիոնները, իսկ դեպի հիմնային կողմը շարժի դեպքում՝ HPO^{2-} § HCO_3^- անիոնները: Քրտնագեղձերը հեռացնում են կաթնաթթու, իսկ թոքերը՝ CO_2:

Արյան բուֆերային համակարգերն ավելի կայուն են թթուների, քան հիմքերի հանդեպ: Արյան մեջ պարունակվող թույլ թթուների հիմնային աղերն առաջացնում են արյան հիմնային ռեզերվը, որի մեծությունն որոշվում է CO_2-ի այն քանակով, որը կարող է կապել 100 մլ արյունը պլազմայում CO_2-ի 40 մմ ս.ս. լարվածության դեպքում: Տարբեր ախտաբանական վիճակների դեպքում կարող է դիտվել PH-ի շարժ հիմնային (ալկալոզ) կամ թթվային (ացիդոզ) կողմը: Ացիդոզի զարգացումն ավելի հավանական է կապված նյութափոխանակության գործընթացում ավելի շատ թթու նյութերի առաջացման հետ: Այս դեպքում PH-ի կարգավորման մեջ որոշիչ դեր ունի արյան հիմնային պահեստը:

Արյան կախույթային կայունությունը: էրիթրոցիտների նստեցման արագությունը (ԷՆԱ): Արյունը ներկայացնում է կախույթահեղուկ, քանի որ ձՙավոր տարրերը պլազմայում գտնվում են կախույթային վիճակում: էրիթրոցիտների կախույթը պլազմայում պահպանվում է նրանց մակերեսի հիդրոֆիլությամբ ու բացասական լիցքով, որի շնորհիվ միմյանց վանում են: Եթե ձՙավոր տարրերի բացասական լիցքը փոքրանում է, որը կարող է պայմանավորված լինել դրական լիցքավորված սպիտակուցների (ֆիբրինոգեն, γ գլոբուլիններ, պարապրոտեին) կլանումով, ապա փոքրանում է այդ բջիջների վանող ուժը: էրիթրոցիտները միմյանց սոսնձվելով առաջացնում են «դրամական սյուններ», իսկ դրական լիցքավորված սպիտակուցները կատարում են միջէրիթրոցիտային կամրջակների դեր: Եթե արյունը տեղավորեն փորձանոթի մեջ նախապես ավելացնելով հակամակարդիչ նյութ, ապա որոշ ժամանակից հետո այն կբաժանվի 2 շերտի. վերինը՝ պլազմա, ստորինը՝ ձՙավոր տարրեր: Արյան այդ հատկության հիման վրա Ֆարրեուսն առաջարկել է ուսումնասիրել էրիթրոցիտների կախույթային կայունությունը, որոշելով նրանց նստեցման արագությունը: Այդ ցուցանիշը ստացել է ***էրիթրոցիտների նստեցման արագություն*** (էՆԱ) անվանումը: էՆԱ -ի մեծությունը կախված է հասակից § սեռից: Բնականոն ֆիզոլոգիական պայմաններում էՆԱ-ն մեծ չէ, որը պայմանավորված է պլազմայում ալբումինների գերակշռմամբ, որոնք լինելով ճարպասեր կոլոիդներ, էրիթրոցիտների շուրջը ստեղծում են հիդրատային թաղանթ § պահում նրանց կախույթային վիճակում: Մինչդեռ գլոբուլինները լինելով ճարպախույս, նպաստում են էրիթրոցիտների շուրջն եղած հիդրատային թաղանթի ու նրանց մակերեսի բացասական լիցքի փոքրացմանը, դրանով իսկ արագացնում

էրիթրոցիտների միացքավորումը (ագրեգացիա): Այդ պատճառով ԷՆԱ-ի որոշիչ գործոնն ալբումին/ գլոբուլին գործակիցն է, որը տատանվում է 1,5 - 1,7 սահմաններում:

Նորածինների ԷՆԱ -ն կազմում է 1-2 մմ/ժ, տղամարդկանցը՝ 1-10 մմ/ժ, կանանցը՝ 2-15 մմ/ժ, տարեցներինը՝ 15-20 մմ/ժ: ԷՆԱ -ի մեծության վրա առավել ազդում է ֆիբրինոգենի խտության ավելացումը: ԷՆԱ -ն հատկապես մեծանում է հղիության, բորբոքային գործընթացների, վարակիչ, ուռուցքային հիվանդությունների դեպքում կապված հապտոգլոբինի, ցերուլոպլազմինի, ֆիբրինոգենի, լիպոպրոտեիդների քանակի շատացման հետ: ԷՆԱ-ն կախված է նաև էրիթրոցիտների քանակից, նրանց ձևաբանական հատկություններից: էրիթրոցիտների քանակի քչացման դեպքում ԷՆԱ-ն մեծանում է՝ կապված արյան մածուցիկության իջեցման հետ, իսկ հեմատոկրիտի թվի մեծացման դեպքում՝ փոքրանում է:

13. 5. Արյան ձևավոր տարրեր

Արյան ձևավոր տարրերն առաջանում են կարմիր ոսկրածուծում ընդհանուր պոլիպոտենդ ցողունային բջիջներից: Ոսկրածուծում արյունաստեղծ բջիջները հավաքված են ողկույզներով, որոնք շրջապատված են ֆիբրոբլաստներով և էնդոթելային բջիջներով: Հասունացած բջիջները ֆիբրոբլաստների և էնդոթելի առաջացրած ճեղքերով անցնում են ծոցեր և ապա՝ արյուն:

Չնայած արյան ձևավոր տարրերը՝ էրիթրոցիտները,լեյկոցիտները և թրոմբոցիտներն, առաջանում են ընդհանուր արյունաստեղծ բջիջներից, սակայն օժտված են ինչպես մենահատուկ, այնպես էլ ընդհանուր ֆունկցիաներով: Բոլոր բջիջները մասնակցում են տարբեր նյութերի փոխադրմանը, կատարում պաշտպանական և կարգավորիչ ֆունկցիաներ:

13.5.1. էրիթրոցիտների կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

էրիթրոցիտներն առաջին անգամ հայտնաբերել է Մալպիգին (1661) գորտերի, իսկ Լևենհուկը (1673)՝ կաթնասունների ու մարդկանց արյան մեջ: էրիթրոցիտներն արյան ամենաբազմաքանակ բջիջներն են, ըստ չափերի տարբերում են *նորմո-, միկրո- և մակրոցիտներ*: էրիթրոցիտների տրամագիծը 7-10 մկմ է, հաստությունը 2,1 մկմ, ծավալը 80 մկմ^3, մակերեսը 145մ^2 : Նման ձևի դեպքում թաղանթից մինչև ցիտոպլազմայի խորքի հեռավոր կետը 0,85մկմ-ին չի գերազանցում: Դա նպաստում է O_2-ի և Hb-ի մոլեկուլների հանդիպմանը: Մարդու և այլ կաթնասունների էրիթրոցիտները կորիզազուրկ են, որի հետևանքով 200 անգամ ավելի քիչ թթվածին են օգտագործում սեփական կարիքների համար, քան նրանց կորիզային ձևերը: էրիթրոցիտների շուրջ 85%-ը երկգոգավոր սկավառակի ձև ունեն, ինչը մեծացնում է նրանց ներթափանցման մակերեսը (3800մ^2), ապահովում մեծ քանակով տարբեր նյութերի փոխադրումը, մազանոթներով նրանց անցումը, իսկ թրոմբ առաջանալիս հնարավորություն է տալիս ամրանալ ֆիբրինի ցանցին: էրիթրոցիտների 15%-ը ունեն տարբեր ձև, չափեր և ելուստներ մակերեսին: էրիթրոցիտները ոսկրածուծից արյան մեջ են անցնում ռեթիկուլոցիտների փուլում, որոնք պինոցիտոզով կլանում են ֆերրիտին և 24-36 ժամ հետո վերափոխվում հասուն

էրիթրոցիտների: էրիթրոցիտները կազմված են հենքից (ստրոմա) § թաղանթից, որի հաստությունը 1-2 նմ է: Թաղանթում բացի սպեկտրին սպիտակուցից հայտնաբերվել են ընկալչական սպիտակուցներ՝ գլիկոպրոտեիդներ, ֆերմենտներ, որոնք կարևոր դեր ունեն իոնային անցուղիների առաջացման համար, ասկորբինաթթու, B_1, B_2, B_6 վիտամիններ: Գլիկոպրոտեիդներից կարևոր է գլիկոֆորինը, որը պարունակում է մեծ քանակով սիալաթթու § օժտված է բացասական լիցքով: Սիալաթթուն անհավասարաչափ է տեղաբաշխված թաղանթում: Թաղանթում կան բաց հատվածներ, որոնք ծառայում են որպես ընկալիչներ վիրուսների համար § կան տեղեր, որտեղ ֆիքսված են մոտավորապես 3100 հակածին: էրիթրոցիտների թաղանթը թափանցելի է անիոնների՝ HCO_3^-, Cl^-, ինչպես նաև O_2-ի, CO_2-ի, H^+-ի, OH^- -ի համար, քիչ թափանցելի է K^+ § Na^+ իոնների, գլյուկոզի, միզանյութի § անթափանց կատիոնների մեծամասնության ու սպիտակուցների համար: էրիթրոցիտների հիալոպլազման պարունակում է 4-5 նմ մեծության հեմոգլոբինի բազմաթիվ հատիկներ: էրիթրոցիտների 60%-ը կազմում է ջուրը, 40 %-ը չոր նյութը, որի 90-95%-ը հեմոգլոբինն է, 5-10%-ը տարբեր սպիտակուցներ, գլյուկոզ, լիպիդներ § հանքային նյութեր: էրիթրոցիտների կառուցվածքի առանձնահատկությունները § ձևը պայմանավորում են նրանց ֆիզիոլոգիական § ֆիզիկոքիմիական հատկությունները, որոնք բազմաթիվ են.

1. Պլաստիկություն (ճկունություն), որի շնորհիվ ձևախախտվելով անցնում են 2,5-3 մկմ տրամագիծ ունեցող մազանոթներով: էրիթրոցիտներին ճկունություն է տալիս բջջակմախքում միկրոխողովակների բացակայությունը: Սակայն, էրիթրոցիտների ծերացմանը զուգընթաց ձևախախտման ընդունակությունն իջնում է: Նրանք վերափոխվում են § դառնում գնդաձև§, որի պատճառով չեն կարող անցնել 3 մկմ տրամագիծ ունեցող մազանոթներով ու պահվում են փայծաղում: Նրանք ֆագոցիտվում են միակորիզ ֆագոցիտային համակարգի բջիջների կողմից:

2. էրիթրոցիտների օսմոսային կայունությունը նվազող օսմոսային ճնշմանը դիմակայելու ընդունակությունն է: էրիթրոցիտների օսմոսային ճնշումը պլազմայի համեմատ բարձր է, ինչն ապահովում է նրանց տուրգորը: Դա պլազմայի համեմատ ստեղծում է սպիտակուցների ներբջջային բարձր խտություն: Այս դեպքում, ցարծրամոլեկուլային նյութերի քանակը էրիթրոցիտներում նշանակալիորեն քիչ է: էրիթրոցիտները հիպոտոնիկ լուծույթում տեղավորելիս ջուրը, օսմոսի օրենքի համաձայն, անցնում է էրիթրոցիտների մեջ, թաղանթը պատռվում է § հեմոգլոբինը դուրս է գալիս շրջապատող միջավայր, առաջանում է *օսմոսային հեմոլիզ*: Չափավոր հիպոտոնիկ լուծույթում էրիթրոցիտները դառնում են գնդաձև§: էրիթրոցիտների օսմոսային ռեզիստենտության ուսումնասիրությունը ցույց է տվել, որ չափահաս առողջ մարդու էրիթրոցիտների 50%-ը հեմոլիզվում է կերակրի աղի 0,43% լուծույթում: Հիպերտոնիկ լուծույթում էրիթրոցիտներից ջուրը դուրս է գալիս § նրանք կնճռոտվում են:

3. ***Կրեատոր կապերի ապահովում:*** էրիթրոցիտները, բացի շնչառական գազերի տեղափոխությունից, ապահովում են տարբեր նյութերի փոխադրումը, ինչը թույլ է տալիս նրանց իրականացնել միջբջջային փոխազդեցություն: Բացահայտվել է, որ լյարդի վնասման դեպքում էրիթրոցիտները ոսկրածուծից լյարդ են տեղափոխում նուկլեոտիդներ, պեպտիդներ, ամինաթթուներ, նպաստելով օրգանի կառուցվածքի վերականգնմանը:Կրեատոր կապերի ապահովումը կապված է նրանց գումարային մեծ մակերեսի § մշտական շարժման հետ:

4. էրիթրոցիտների միացքավորում (ագրեգացիա): Տարբեր հիվանդությունների դեպքում (որովայնամզի բորբոքում, այրվածք, աղիքային անանցելիություն, վնասվածքային շոկ), մեծանում է արյան մածուցիկությունը § դանդաղում է հոսքը, ուստի էրիթրոցիտներն առաջացնում են ագրեգատներ (խառնակույտեր): Միացքավորումը սկզբում դարձելի բնույթ ունի, այդ դեպքում առաջանում են կեղծ դրամական սյուներ: Երկար ժամանակով արյան հոսքի խանգարման դեպքում առաջանում են իսկական ագրեգատներ, որի հետ§անքով խանգարվում է միկրոշրջանառությունը, ի հայտ են գալիս նյութափոխանակության § գործառական խանգարումներ տարբեր օրգաններում § համակարգերում:

5. էրիթրոցիտների կազմափոխում: Արյան հունում էրիթրոցիտների կյանքի տ§ողությունը 120 օր է: Այդ շրջանում զարգանում է բջջի ֆիզիոլոգիական ծերացում, որը բնութագրվում է նյութափոխանակային շարժերի § գործառական խանգարումների ավելացմամբ: Ծերացած էրիթրոցիտներում պակասում է ԱԵՖ-ի քանակը, թաղանթը կորցնում է ճկունությունը, զրկվում սիալաթթվից: Նրանք դառնում են գնդաձ§ § ենթարկվում ներբջջային կամ ներանոթային հեմոլիզի:

էրիթրոցիտների քանակը § ֆունկցիաները: Չափահաս, առողջ տղամարդու արյան 1 մմ^3 ծավալը պարունակում է 5 մլն, իսկ կնոջը՝ 4-4,5 մլն էրիթրոցիտ: Հղիության դեպքում էրիթրոցիտների քանակը կարող է իջնել մինչ§: 60 կգ քաշ ունեցող մարդու էրիթրոցիտների քանակը հավասար է 25 տրիլիոնի: Եթե մի մարդու բոլոր էրիթրոցիտները դրվեն մեկը մյուսի վրա, ապա կառաջանա 60 կմ բարձրությամբ «սյուն»: Արյան էրիթրոցիտների ամբողջությունը կոչվում է *էրիթրոն*: Այս հասկացությունը տվել է անգլիացի բժիշկ Ա. Հ. Կասլին, ցույց տալու համար շրջանառու արյան, պահուստային օրգաններում § ոսկրածուծում գտնվող էրիթրոցիտների զանգվածը: Էրիթրոնի հիմնական բջիջներն են. 1. ոսկրածուծի կորիզ պարունակող էրիտրոիդ բջիջները՝ էրիթրոկարիոցիտները; 2. ոսկրածուծի § արյան ռեթիկուլոցիտները; 3. ծայրամասային արյան էրիթրոցիտները:

Ոսկրածուծում գտնվում է էրիթրոնի բջիջների 6%-ը, իսկ շրջանառու արյան մեջ՝ 94%-ը: Էրիթրոնը փակ համակարգ է, որտեղ բնականոն պայմաններում քայքայված էրիթրոցիտների քանակը համապատասխանում է նոր առաջացածներին: Էրիթրոցիտների քանակի ավելացումը կոչվում է էրիթրոցիտոզ, որը լինում է բացարձակ § հարաբերական: ***Հարաբերական էրիթրոցիտոզ*** դիտվում է արյան խտացման դեպքում, երբ էրիթրոցիտների քանակն ավելանում է միավոր ծավալում, սակայն էրիթրոպոեզը չի ակտիվանում: Դա նկատվում է ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության, այրվածքների, աղիքային վարակների դեպքում: ***Բացարձակ էրիթրոցիտոզը*** բնութագրվում է ծայրամասային արյան մեջ էրիթրոցիտների քանակի ավելացմամբ, որը էրիթրոպոեզի խթանման հետ§անք է: Բացարձակ էրիթրոցիտոզը լինում է.

1.փոխհատուցողական, որն ապահովում է հարմարողական ռեակցիաների զարգացումը ախտաբանության դեպքում: Օրինակ, սիրտ-անոթային անբավարարության դեպքում, կամ բարձր լեռնային վայրերում ապրողների մոտ կապված թթվածնաքաղցի § էրիթրոպոեզի ուժեղացման հետ դիտվում է բացարձակ էրիթրոցիտոզ;

2.ախտաբանական էրիթրոցիտոզ դիտվում է երիկամների, մակերիկամների, մակուղեղի ուռուցքների դեպքում, կապված հումորալ § հորմոնային խթանիչների մեծ քանակով արտադրության ուժեղացման հետ:

էրիթրոցիտների քանակի պակասումը կոչվում է *էրիթրոպենիա*, որը §ս լինում է հարաբերական § բացարձակ*: Հարաբերական էրիթրոպենիան* դիտվում է մեծ քանակով հեղուկներ ընդունելիս, որի դեպքում արյունը նոսրանում է § միավոր ծավալում էրիթրոցիտների քանակը պակասում է: Բացարձակ էրիթրոպենիան առաջանում է էրիթրոպոեզի ճնշման, էրիթրոցիտների քայքայման ուժեղացման, արյան կորստի դեպքում:

էրիթրոցիտների ֆունկցիաները: էրիթրոցիտները կատարում են երեք հիմնական ֆունկցիա՝ փոխադրական, պաշտպանական, կարգավորիչ:

1. ***Փոխադրական*** ֆունկցիա: էրիթրոցիտներն օրգաններ § հյուսվածքներ են փոխադրում O_2, CO_2, ամինաթթուներ, պեպտիդներ, նուկլեինաթթուներ, ածխաջրեր, ֆերմենտներ, ճարպեր, կենսաբանորեն ակտիվ միացություններ § միկրոտարրեր, ապահովելով վերականգնողական գործընթացները:

2. ***Պաշտպանական*** ֆունկցիա: էրիթրոցիտներն էական դեր ունեն մենահատուկ § ոչ մենահատուկ իմունիտետում, ընդունակ են կլանել § չեզոքացնել էնդոգեն § էկզոգեն ծագման թունավոր նյութերը: Մասնակցում են արյունաթրոմբոցիտային § մակարդման արյունականգին, ֆիբրինոլիզին, ագլյուտինացիայի ռեակցիային:

*3.**Կարգավորիչ*** ֆունկցիա էրիթրոցիտները կարգավորում են արյան PH-ը, պլազմայի իոնային կազմը § ջրային փոխանակությունը:

էրիթրոցիտները գլյուկոզի § հեպարինի կրողներ են, օժտված են հակամակարդիչ գործունեությամբ: Համարվում են էրիթրոպոեզի կարգավորիչներ, պարունակում են գործոններ, որոնք էրիթրոցիտները քայքայվելիս ընկնում են ոսկրածուծի մեջ § նպաստում են նոր էրիթրոցիտների առաջացմանը:

Ծայրամասային արյան մեջ շրջանառում են *ռեթիկուլոցիտներ*, որոնց քանակը բնականոն պայմաններում կազմում է էրիթրոցիտների 1-2 %-ը: Դրանք անկորիզ բջիջներ են, առաջանում են էրիթրոիդ շարքի բջիջների հասունացման վերջին փուլում: Ռեթիկուլոցիտների ցիտոպլազմայում կան ցանցածՁ կամ հատիկավոր ներառուկներ: Ծայրամասային արյան մեջ ռեթիկուլոցիտների քանակի ավելացումն էրիթրոպոեզի ուժգնության ցուցանիշ է:

13.5.2. Հեմոգլոբին § նրա միացությունները

Հեմոգլոբինի կառուցվածքային բնութագիրը: էվոլյուցիայի ընթացքում օրգանիզմի ներքին միջավայրում առաջացել են երկաթ պարունակող մի շարք շնչառական գունակներ՝ հեմոգլոբին, միոգլոբին, հեմէրիտրին, քլորկրուորին: Հեմոցիանինը պարունակում է պղինձ, իսկ հեմովանադինը՝ վանադի: Հեմոգլոբինն առավել տարածված շնչառական գունակ է, որն իրականացնում է O_2-ի § CO_2-ի փոխադրումը, օժտված է բուֆերային հատկությամբ § ընդունակ է կապել որոշ թունավոր նյութեր: Հեմոգլոբինը բոլոր ողնաշարավոր § որոշ անողնաշարավորի (որդեր, փափկամարմիններ, հոդվածոտանիներ), էրիթրոցիտների հիմնական բաղադրամասն է: Յուրաքանչյուր էրիթրոցիտում կա 28 միլիոն մոլեկուլ հեմոգլոբին, որը

64500 դալտոն մոլեկուլային զանգված ունեցող բարդ քրոմոպրոտեիդ է, կազմված 4% հեմից § 96% գլոբինից: Կենդանական աշխարհի բոլոր ներկայացուցիչների արյան հեմն ունի քիմիական նույն կառուցվածքը, իսկ գլոբինը տարբերվում է ամինաթթվային կազմով: Վերջինս 2 զույգ պոլիպեպտիդային շղթաներից կազմված տետրամեր է, որոնցից յուրաքանչյուրը միացած է հեմին: Հեմը մեթինային կամրջակներով կապված 4 պիրոլային օղակներից կազմված պրոտոպորֆիրինի մոլեկուլ է, որի կենտրոնում գտնվում է երկարժեք երկաթի իոն (Fe^{2+}): Երկաթի արժեքներից մեկը իրացվում է հեմը գլոբինին միացնելու համար, իսկ երկրորդին միանում են O_2, CO_2 կամ այլ լիգանդներ:

Մարդու հեմոգլոբինի սպիտակուցային մասը տարասեռ է, որի շնորհիվ այն բաժանվում է մի քանի բաղադրամասերի՝ HbA_1, HbA_2, HbF: Չափահաս մարդու արյունը պարունակում է 95-98% HbA_1, 2-2,5% HbA_2, 0,1-2 % HbF: HbA_1-ը § HbA_2-ը գտնվում են բոլոր էրիթրոցիտներում, իսկ HbF-ը հիմնականում՝ պտղի արյան մեջ: Այն ավելի մեծ խնամակցություն ունի O_2-ի, CO_2-ի նկատմամբ, ինչն ապահովում է պտղի հյուսվածքներին թթվածնով, չնայած արյան մեջ նրա հարաբերորեն ցածր լարվածությանը: Չափահաս առողջ տղամարդու արյան հեմոգլոբինը միջինում կազմում է 130-160 գ/լ, կանանցը՝ 120-140 գ/լ: Հեմոգլոբինն օժտված է O_2-ի, CO_2-ի, CO-ի հետ կապվելու ընդունակությամբ: Թթվածնի § հեմոգլոբինի միացությունն անվանում են *օքսիհեմոգլոբին* ($HHbO_2$): Այս միացությունում երկաթի արժե-քականությունը չի փոխվում, այն ոչ թե օքսիդացման, այլ օքսիգենացիայի ռեակցիա է: Հյուսվածքներում օքսիհեմոգլոբինը փեղեկվում է, նրանից անջատվում O_2 (դեզօքսիգենացիա) § առաջանում է *վերականգնված հեմոգլոբին* (HHb): Ձարկերակային արյան մեջ գերակշռում է օքսիհեմոգլոբինի քանակը, որի հետ§անքով նրա գույնը վառ կարմիր է: Երակային արյան մեջ հեմոգլոբինի մինչ§ 35%-ը բաժին է ընկնում HHb-ին:

Հեմոգլոբինն ածխածնի մոնօքսիդի (CO) հետ առաջացնում է *կարբօքսիհեմոգլոբին*, որն ամուր կապ է: Հեմոգլոբինի հարազատությունը CO-ի հանդեպ թթվածնի համեմատությամբ 300 անգամ մեծ է, ուստի CO-ի հետ միացած հեմոգլոբինն ընդունակ չէ կապվել O_2-ի հետ: Կարբօքսիհեմոգլոբինի ճեղքումը 10 000 անգամ դանդաղ է ընթանում, քան օքսիհեմոգլոբինինը: Ներշնչվող օդում CO-ի 0,1%-ի պարունակության դեպքում հեմոգլոբինի 80%-ը միանում է շմոլ գազին, որի արդյունքում առաջանում են թթվածնային քաղցի ծանր հետ§անքներ՝ սրտխառնոց, գլխացավ, գիտակցության կորուստ, իսկ 1%-ի դեպքում մի քանի րոպեից առաջանում է մահ: Ուժեղ օքսիդիչների (ջրածնի գերօքսիդ, բերտոլետյան աղ, նիտրիտներ, խինին, կարմիր արյան աղ) ազդեցությամբ տեղի է ունենում հեմոգլոբինի օքսիդացում: Երկարժեք երկաթը դառնում է եռարժեք § առաջանում է մեթհեմոգլոբին ախտաբանական միացությունը: Նման դեպքում խանգարվում է O_2-ի փոխադրումը, որը բերում է ծանր հետ§անքների, ընդհուպ մահվան: Բնականոն պայմաններում տարբեր օրգաններից, հատկապես աղիքից, արյան մեջ անցնում են նյութեր, որոնք առաջացնում են քիչ քանակով մեթհեմոգլոբին: Սակայն էրիթրոցիտներում գտնվող հակաօքսիդանտները խոչընդոտում են նրա առաջացումը: Հեմոգլոբինը § նրա ածանցյալները լույսի 620 - 680 մկմ երկարության ճառագայթները տարբեր ձ§ով են կլանում, որը որոշում են սպեկտրոսկոպով:

Միոգլոբին: Կմախքային մկաններում § սրտամկանում գտնվում է մկանային հեմոգլոբին՝ *միոգլոբին*, որը կարմիր գույնի շնչառական գունակ է: Իր քիմիական

բնույթով միոգլոբինը մոտ է հեմոգլոբինին, որն արտահայտվում է նույն՝ ոչ սպիտակուցային խմբի առկայությամբ, երկաթի միևնույն քանակով, O_2-ի և CO_2-ի հետ դարձելի միացության մեջ մտնելու ընդունակությամբ: Սակայն միոգլոբինի թթվածին կապելու հատկությունը նշանակալիորեն տարբերվում է հեմոգլոբինից: Փոքր խտության պատճառով միոգլոբինի խնամակցությունը թթվածնի հանդեպ մեծ է, որի հետևանքով ընդունակ է պահեստավորել թթվածին: Օրգանիզմի ամբողջ թթվածնի 14%-ը միոգլոբինի հետ միացած պահեստվում է մկաններում: Դա ունի կարևոր նշանակություն հատկապես երկար ժամանակով ռիթմիկ կծկումներ կատարող մկանները թթվածնով ապահովելու համար (սրտամկան, ծամող մկաններ, տաքարյուն կենդանիների վերջույթների մկաններ): Այդ մկանների կծկման փուլում մազանոթների մեծ մասը սեղմվում է և արյան հոսքը ժամանակավորապես դադարում է: Այդ դեպքում միոգլոբինը ծառայում է թթվածնի կարևոր աղբյուր, քանի որ մկանների թուլացման դեպքում այն O_2 է պահեստում, իսկ կծկման դեպքում՝ անջատում: Տաքարյուն կենդանիների սրտում պարունակվում է շուրջ 0,5% միոգլոբին: Երբ ճնշումը 40 մմ ս.ս.-ից ընկնում է մինչև 5 մմ ս.ս., այդ քանակը սրտամկանի յուրաքանչյուր 1գ-ում անջատում է 2 սմ^3 O_2, որը բավարար է սիստոլայի դեպքում թթվածնի պահանջն ապահովելու համար:

Գունային ցուցիչ: էրիթրոցիտներում հեմոգլոբինի պարունակության մասին դատում են գունային ցուցիչով (Fi index), որը պայմանական մեծություն է և բնութագրում է արյան յուրաքանչյուր էրիթրոցիտի միջին հագեցվածությունը հեմոգլոբինով: Fi-ն էրիթրոցիտների և հեմոգլոբինի տոկոսային հարաբերությունն է: Պայմանականորեն 100% է ընդունվում է հեմոգլոբինի այն քանակը, որը հավասար է 166,7 գ/լ, իսկ 100% էրիթրոցիտը կազմում է $5 \cdot 10^{12}$գ/լ: Եթե հեմոգլոբինի և էրիթրոցիտների քանակը 100% է, ապա գունային ցուցիչը հավասար է 1-ի: Բնականոն պայմաններում Fi-ն տատանվում է 0,75 - 1,0 և հազվադեպ կարող է հասնել՝ 1,1-ի, այդ դեպքում 0էրիթրոցիտները կոչվում են *նորմոքրոմ*: Եթե Fi-ն 0,7- ից ցածր է, ապա էրիթրոցիտները հագեցած չեն հեմոգլոբինով և կոչվում են *թերգունային (հիպոքրոմ)*, իսկ 1,1-ից բարձրը՝ *գերգունային (հիպերքրոմ)*: Այս դեպքում էրիթրոցիտների ծավալը նշանակալիորեն մեծանում է, որը հնարավորություն է տալիս կուտակել հեմոգլոբինի մեծ խտություն: Թեր- և գերգունայնություն հանդիպում է միայն սակավարյունության դեպքում:

13.5.3. էրիթրոպոեզի կարգավորումը

Արյան ձևավոր տարրերի քանակի ինքնակարգավորման առաջատար օղակը արյունաստեղծման և արյունաքայքայման գործընթացների փոխհարաբերությունն է: Տարբերում են սաղմնային և հետսաղմնային արյունաստեղծում: Սաղմի արյան բջիջների առաջացումը և զարգացումը տեղի է ունենում լյարդում, անոթների լուսանցքի էնդոթելում, փայծաղում, ապա կարմիր ոսկրածուծում: Հետսաղմնային զարգացման շրջանում արյան ձևավոր տարրերի առաջացումը տեղի է ունենում միելոիդ (խողովակավոր ոսկրերի էպիֆիզներ, սպունգանման ոսկրերի խոռոչներ) և ավշային (ուրցագեղձ, փայծաղ, ավշային գեղձեր) հյուսվածքներում:

Միելոիդ հյուսվածքում առաջանում են էրիթրոցիտներ, հատիկավոր լեյկոցիտները, մոնոցիտները, թրոմբոցիտները, լիմֆոցիտների նախորդները, իսկ ավշային

հյուսվածքում՝ լիմֆոցիտներ, պլազմային բջիջներ, որտեղ տեղի է ունենում նաև ձևավոր տարրերի քայքայումը: Բնականոն արյունաստեղծման համար անհրաժեշտ է սպիտակուցների. ածխաջրերի, վիտամինների, հանքային տարրերի, հատկապես միկրոտարրերի անընդհատ ներհոսք:

էրիթրոպոեզ: Այն էրիթրոցիտների առաջացման գործընթացն է օրգանիզմում, որը կապված է էրիթրոնի հետ:

էրիթրոցիտների առաջացումը և զարգացումը տեղի է ունենում կարմիր ոսկրածուծի փակ մազանոթներում ցողունային ընդհանուր բջիջներից, վիտամին B_{12}-ի, երկաթի և ֆոլաթթվի պարտադիր ներկայությամբ: Քրիթրոցիտի մայրական բջիջը էրիթրոբլաստն է, որի ցիտոպլազմայում սինթեզվում է հեմոգլոբին: Երբ էրիթրոցիտը հասնում է ռեթիկուլոցիտի փուլին, ձգում է մազանոթի պատը, որի հետևանքով անոթը բացվում է և ռեթիկուլոցիտը անցնում է արյունատար հուն, ուր 24-36 ժամվա ընթացքում վերափոխվում է էրիթրոցիտի (նորմոցիտի): Օրական առաջանում և քայքայվում են շուրջ 250 միլիարդ էրիթրոցիտ: Հեմոգլոբինի սինթեզի համար անհրաժեշտ է երկաթ, որը կազմում է օրգանիզմի ամբողջ երկաթի 60 %-ը: Երկաթը ոսկրածուծ է անցնում էրիթրոցիտների քայքայման դեպքում (95%) և սննդով (5%): էրիթրոցիտները քայքայվելիս երկաթը պահեստավորում է լյարդում և աղիքում որպես ֆերիտին, իսկ ոսկրածուծում՝ հեմոսիդերին: Սննդով օրգանիզմ անցած Fe^{3+}-ը ասկորբինաթթվի ազդեցությամբ վերափոխվում է Fe^{2+}-ի, որի հիմնական մասը ներծծվում է բարակ աղիքի լորձաթաղանթի բջիջների կողմից, միանում տրանսֆերին սպիտակուցի հետ ու պահեստավորվում լյարդում, փայծաղում, աղիքում և անհրաժեշտության դեպքում փոխադրվում ոսկրածուծ: Տրանսֆերինը խնամակցություն ունի ոսկրածուծի էրիթրոիդ շարքի տարրերի հետ, երկաթն անջատվում է դրանից և ներառվում հեմի սինթեզում: էրիթրոպոեզն ապահովելու համար յուրաքանչյուր օր պլազմայից ոսկրածուծ է անցնում 25 մգ երկաթ: էրիթրոպոեզի կարևոր բաղադրամաս է համարվում պղինձը, որն անմիջապես յուրացվում է ոսկրածուծում և մասնակցում հեմոգլոբինի սինթեզին, ապահովում երկաթի ներծծումը, նպաստում նրա միացմանը հեմի կառուցվածքում: Պղնձի բացակայության դեպքում էրիթրոցիտները հասունանում են մինչև ռեթիկուլոցիտների փուլը և առաջանում է միկրոցիտային, նորմոքրոմ սակավարյունության: Հեմոգլոբինի սինթեզին մասնակցում են նաև նիկելը, կոբալտը, ցինկը: Վերջինս մտնում է շատ հորմոնների (ինսուլին, սեռական և մակուղեղի հորմոններ) վիտամինների և էրիթրոցիտներում գտնվող կարբոանհիդրազ ֆերմենտի բաղադրության մեջ:

Բնականոն էրիթրոպոեզի համար անհրաժեշտ են վիտամիններ, հատկապես B_{12} և ֆոլաթթու (B_7), որոնք մասնակցում են գլոբինի սինթեզին, պայմանավորում նուկլեինաթթուների առաջացումը էրիթրոբլաստներում: Ֆոլաթթուն պարունակվում է բույսերի կանաչ տերևներում, խմորասնկերում, լյարդում, երիկամներում, մսում: Այն սինթեզում է նաև հաստ աղիքի միկրոֆլորան: Ֆոլաթթվի անբավարարության դեպքում ոսկրածուծում խախտվում է էրիթրոիդ բջիջների միտոզի ակտիվությունն ու տարբերակումը: Հատկապես և ծայրամասային արյան մեջ հայտնվում են *մեգալոբլաստներ և մեգալոցիտներ:*

Վիտամին B_{12}-ը (արյունաստեղծման արտաքին գործոն) օրգանիզմ է մտնում սննդով, հատկապես շատ է պարունակվում մսում, տավարի լյարդում, երիկամներում, ձկան, կաթի և ձվի մեջ: Այն սինթեզվում է նաև մանրէների կողմից,

որի առաջացման համր անհրաժեշտ է կոբալտ: Վիտամին B_{12}-ի յուրացման համար անհրաժեշտ է արյունաստեղծման ներքին գործոն (գաստրոմուկոպրոտեին՝ Կաստլիի գործոն), որն արտադրվում է ստամոքսի լորձաթաղանթի առպատային բջիջների կողմից: Արտաքին § ներքին գործոնների փոխազդեցությունից առաջանում է ջերմակայուն համալիր միացություն, որը B_{12}-ը պաշտպանում է աղիքային միկրոֆլորայի կողմից յուրացվելուց: Վիտամին B_{12} -ը հիմնականում պահեստվում է լյարդում: Նրա անբավարարությունն առաջացնում է *մակրոցիտային, մեգալոբլաստային սակավարյունության*:

Հեմի սինթեզին մասնակցում է վիտամին B_6-ը, նրա բացակայությունից առաջանում է *հիպոքրոմ սակավարյունություն*: Վիտամին B_2 -ը մասնակցում է էրիթրոցիտների ստրոմայի առաջացմանը, իսկ C վիտամինը արագացնում է երկաթի ներծծումը աղիքից, նպաստում հեմի առաջացմանը, ուժեղացնում ֆոլաթթվի ազդեցությունը:

Բնականոն պայմաններում սինթեզված էրիթրոցիտների քանակը համապատասխանում է քայքայվածների թվին: էրիթրոպոեզի կարՙոր կարգավորիչ է համարվում *էրիթրոպոետինը*, այն թթու գլյուկոպրոտեիդ է, որի շուրջ 65%-ը սպիտակուց է, 30%-ը ածխաջուր: Հիմնականում սինթեզվում է երիկամների կծիկամերձ ապարատում § միայն պլազմայի սպիտակուցների հետ փոխազդելուց հետո ակտիվանում է: Ոչ մեծ քանակով էրիթրոպոետին սինթեզվում է անոթի էնդոթելում, լյարդում փայծաղում, ոսկրածուծում § ենթածնոտային թքագեղձերում: Պարզվել է, որ էրիթրոպոեզը խթանում են նաՙ էրիթրոցիտների պոլիպեպտիդները, որոնց մոլեկուլային զանգվածը չի գերազանցում 10000:

Ոչ մեծ քանակով էրիթրոպոետին կա մարդու § կենդանիների պլազմայում: Օրգանիզմից այն արտազատվում է մեզով, ինչպես նաՙ թքի § ստամոքսահյութի կազմում:

էրիթրոպոետիններն անմիջական ազդեցություն են թողնում էրիթրոիդ շարքի էրիթրոպոետինազգայուն բջիջների վրա, որոնց թաղանթներում կան համապատասխան ընկալիչներ: Դրանք կարգավորում են ցողունային բջիջների տարբերակումը, պրոլիֆերացիան, ազդում է էրիթրոցիտների հասունացման գործընթացների վրա, արագացնում հեմոգլոբինի սինթեզը, նպաստում ոսկրածուծից էրիթրոցիտների դուրս գալուն: էրիթրոպոետինի առաջացման հիմնական գործոնը տարբեր բնույթի ծագման թթվածնաքաղցն է: էրիթրոպոետինի սինթեզը վերահսկվում է ռեֆլեքսային մեխանիզմով՝ կարոտիսյան ծոցի քիմիաընկալիչներ - ենթատեսաթումբ - ողնուղեղ - երիկամների սիմպաթիկ նյարդեր ուղիով: էրիթրոպոեզի կարՙոր փոփոխիչներ են հորմոնները: Կորտիկոթրոպինը, թիրեոթրոպինը § գոնադոթրոպինը խթանում են էրիթրոպոեզը ի հաշիվ գլյուկոկորտիկոիդների, թիրոքսինի, անդրոգենների արտազատման: էրիթրոպոեզը խթանող ազդեցությամբ օժտված է նաՙ սոմատոտրոպինը, իսկ հղիության շրջանում՝ մակուղեղային § ընկերքային պրոլակտինը: Ինսուլինի մեծ չափաբաժինները խթանում են էրիթրոպոետինի առաջացումը: էրիթրոպոեզը ճնշում են էստրոգենները § գլյուկագոնը: Փորձնականորեն ցույց է տրվել, որ ենթատեսաթմբի հետին շրջանը գրգռելիս էրիթրոպոետինները շատանում են, վերտեսողական կորիզը քայքայելիս կենդանիների արյունը կորցնում է էրիթրոպոեզը խթանող ակտիվությունը § հարստանում էրիթրոպոեզի արգելակիչներով *(էրիթրոցիտային քեյլոններ)*, որոնք ճնշում են էրիթրոպոետինների պրոլիֆերացիան:

Այսպիսով, էրիթրոպոեզի խթանումը իրականանում է նյարդահումորալ մեխանիզմով, որտեղ կենտրոնական տեղը զբաղեցնում է էրիթրոպոետինը:

13.6. Լեյկոցիտների ֆիզիոլոգիան

Լեյկոցիտների կառուցվածքագործառական բնութագիրը: Լեյկոցիտները գնդաձ§, 4-20 մկմ տրամագծով կորիզավոր բջիջներ են: Չափահաս առողջ մարդու 1 մմ^3 արյունը պարունակում է 4,5 - 8,5 հազար լեյկոցիտ (4,5 - 8,5 x 10^9/լ): Արյան մեջ շրջանառում է լեյկոցիտների չնչին մասը, դրանց հիմնական զանգվածը գտնվում է հյուսվածքներում § պահեստավորված է ոսկրածուծում, մանր երակների ու մազանոթների շուրջը: Այդ պատճառով արյան մեջ դրանց ավելացումը կատարվում է մեծ արագությամբ § ունի վերաբաշխողական բնույթ: Ծայրամասային արյան մեջ լեյկոցիտների քանակը հաստատուն չէ § նույնիսկ ֆիզիոլոգիական բնականոն պայմաններում ենթարկվում է սեզոնային, օրական տատանումների՝ հորմոնների, վիտամինների, լեյկոպսեզի նյարդային կարգավորման փոփոխություններին համապատասխան:

Լեյկոցիտների քանակի ավելացումը կոչվում է *լեյկոցիտոզ,* որը լինում է ֆիզիոլոգիական § ախտաբանական, իսկ պակասը՝ *լեյկոպենիա:* Տարբերում են ֆիզիոլոգիական լեյկոցիտոզի հետ§յալ տեսակները.

- *սննդային*, որն առաջանում է սնունդ ընդունելուց հետո, միջինում լեյկոցիտների քանակն ավելանում է 1000 - 3000-ով 1 մկլ-ում, հիմնականում կուտակվում են բարակ աղիքի ենթալորձային շերտում ու իրականացնում են պաշտպանական ֆունկցիա;
- *մկանային լեյկոցիտոզ* դիտվում է մկանային ծանր աշխատանք կատարելիս: Լեյկոցիտների քանակն ավելանում է 3-5 անգամ եւ կուտակվում են մկաններում: Մկանային լեյկոցիտոզը կրում է վերաբաշխողական բնույթ, սակայն կարող է կապված լինել նաեւ արյունաստեղծման ուժեղացման հետ;
- *հուզական լեյկոցիտոզն* առաջանում է հույզերի ազդեցության դեպքում;
- *ցավային լեյկոցիտոզը* դրսեւորվում է ցավի ազդեցության դեպքում: Լեյկոցիտոզ առաջանում է նաեւ բորբոքային գործընթացների եւ վարակիչ հիվանդությունների դեպքում, այն կոչվում է *ռեակտիվ* § ունի պաշտպանական նշանակություն:

Լեյկոպենիա դիտվում է միայն ախտաբանական վիճակների դեպքում (ճառագայթային հիվանդություն, սուր լեյկոզներ § այլն):

Լեյկոցիտների կյանքի տ§ողությունը տատանվում է 4-5 օրից մինչեւ 20 օր, որոշներինը 100-200 օր եւ ավելի (մինչեւ 20 տարի):

Լեյկոցիտների ֆունկցիաները: Լեյկոցիտները կատարում են հետ§յալ ֆունկցիաները.

- ***պաշտպանական***՝ օրգանիզմը պաշտպանում են մանրէներից, վիրուսներից, գենետիկորեն օտար սպիտակուցներից: Դրանք իրականացնում են բջջային § հումորալ իմունիտետը (անվարակելիությունը), մասնակցում արյան մակարդմանը § ֆիբրինոլիզին, կար§որ դեր ունեն ալերգիական ռեակցիաներում;

- ***վերականգնողական*** նպաստում են վնասված հյուսվածքների լավացմանը;
- ***հյութազատիչ***՝ արտազատում են հակամարմիններ, ֆերմենտներ (պրոտեազներ - պեպտիդազներ, դիաստազներ, լիպազներ, դեզօքսիռիբոնուկլեազներ), որոնց շնորհիվ բարձրանում է մազանոթների թափանցելիությունը § նույնիսկ վնասվում էնդոթելը;
- լեյկոցիտներն օժտված են ֆագոցիտոզով, ամեոբաձ§ շարժումներով, արտագաղթում են (դիապեդեզ) անվնաս մազանոթների պատերով: Լեյկոցիտների կողմից արտադրված նյութերի ազդեցությամբ ուժեղանում է բջիջների միտոզային ակտիվությունը, խթանվում է արյունաստեղծումը § լուծվում ֆիբրինի մակարդուկը:

Լեյկոցիտները բաժանվում են հատիկավորների § ոչ հատիկավորների: Լեյկոցիտների տարբեր տեսակների տոկոսային հարաբերությունն արյան մեջ կոչվում է լեյկոգիր կամ լեյկոցիտային բանաձ§:

13. 6. 1. Հատիկավոր լեյկոցիտների կառուցվածաքագործառական առանձնահատկությունները

Հատիկավոր լեյկոցիտները լինում են երեք տեսակի՝ էոզինոֆիլներ, բազոֆիլներ, նեյտրոֆիլներ: Էոզինոֆիլների հատիկները ներկվում են թթու ներկերով, բազոֆիլներինը՝ հիմնային, իսկ նեյտրոֆիլներինը՝ թթվային § հիմնային ներկերով:

Նեյտրոֆիլները կազմում են լեյկոցիտների ընդհանուր քանակի 46-76%-ը, ունեն 13-15 կմ տրամագիծ: Բնականոն պայմաններում նրանց միայն մի մասն է շրջանառում, իսկ մնացածը անոթներում զբաղեցնում են առպատային դիրք, կպչում մազանոթների էնդոթելին ու չեն մասնակցում արյան հոսքին: Արյան հուևում նեյտրոֆիլները գտնվում են 8-12 ժամ, ապա գաղթում են հյուսվածքներ ու տեղակայվում թոքերում, լյարդում, փայծաղում, երիկամներում, ստամոքս-աղիքային ուղում, որտեղ § քայքայվում են: Առողջ մարդու արյան մեջ կարող են հանդիպել երիտասարդ նեյտրոֆիլներ (մետամիելոցիտ), որոնք ունեն խոշոր լոբաձեւ կորիզ § ձողիկակորիզավորներ, որոնց կորիզը բաժանված չէ առանձին հատվածների: Հասուն կամ հատվածակորիզավոր նեյտրոֆիլների կորիզը բաժանված է 2-3 հատվածների: Որքան կորիզում հատվածներտ շատ են, այնքան բջիջը ծեր է: Երիտասարդ նեյտրոֆիլների հարաբերությունը հասուններին անվանում են *նեյտրոֆիլային ցուցիչ*, որը հավասար է 0,065:

Նեյտրոֆիլներն օժտված են ֆագոցիտոզով, կլանում են բակտերիաներ § հյուսվածքների քայքայման արգասիքներ: Մեկ նեյտրոֆիլը կլանում է 25-30 բակտերիա, որի համար կոչվում է *միկրոֆագ*: Նեյտրոֆիլներն օրգանիզմի ոչ մենահատուկ պաշտպանական համակարգի կարեւոր տարրերն են, սինթեզում են հումորալ գործոններ՝ կոմպլեմենտ, լիզոցիմ, ինտերֆերոն, լակտոֆերին: Իրականացնելով քայքայման արգասիքների § մանրէների ֆագոցիտոզ, նեյտրոֆիլները մահանում են, իսկ անջատված լիզոսոմային ֆերմենտները քայքայում են շրջակա հյուսվածքները՝ նպաստելով թարախակույտի առաջացմանը: Նեյտրոֆիլների քանակը շատանում է վարակների § սուր բորբոքային հիվանդությունների ժամանակ: Նեյտրոֆիլների հատիկները պարունակում են կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր,

որոնք ճեղքում են հիմային թաղանթը § բարձրացնում անոթների թափանցելիությունը: Դրանցից են D կատեպսինը, β գլյուկուրոնիդազը, չեզոք պրոտեազները § բակտերիաները քայքայող ֆերմենտները: Նեյտրոֆիլները մասնակցում են նա§ արյունականգին, ակտիվացնում են մակարդման հպման փուլը, պարունակում են կինինազներ § ֆերմենտներ, որոնք խթանում են կինինոգենեզը:

Նեյտրոֆիլներում սինթեզվող արգասիքների ազդեցությամբ ուժեղանում է բջիջների միտոզային ակտիվությունը, խթանվում է արյունաստեղծումը § ֆիբրինալուծումը:

Էոզինոֆիլները 10-15 մկմ տրամագծով ձվածձ§ բջիջներ են, կազմում են շրջանառու լեյկոցիտների 1-5%-ը: Ոսկրածուծում հասունանալուց հետո շրջանառում են արյան մեջ, ապա գաղթում § կուտակվում են այն օրգաններում, որտեղ հիստամին է պարունակվում (ստամոքս-աղիքային ուղու ենթալորձային շերտ, թոքեր) ու այլ§ս արյան հուն չեն վերադառնում: Նրանց կյանքի տ§ողությունը 8-12 օր է: Էոզինոֆիլների հատիկները պարունակում են մեծ քանակով գերօքսիդազ, β գլյուկուրոնիդազ, ֆոսֆոլիպիդներ, բազմաշաքարներ, ամինաթթուներ, թթու ֆոսֆատազ: Իրենց կենսագործունեության համար անհրաժեշտ էներգիան ստանում են օդակյաց եւ անօդակյաց գլիկոլիզի արդյունքում: Արյան մեջ էոզինոֆիլների քանակը շատանում է ալերգիկ ռեակցիաների, ճիճվային § աուտոիմունային հիվանդությունների դեպքում: Էոզինոֆիլներն օժտված են ֆագոցիտոզով, հատկապես ֆագոցիտում են գնդաձ§ բակտերիաները: Էոզինոֆիլները մասնակցում են հիստամինի մետաբոլիզմին, քանի որ օժտված են հիստամինային հատիկները ֆագոցիտելու հատկությամբ: Նրանք պարունակում են հիստամինազ ֆերմենտ, որն ապաակտիվացնում է կլանված հիստամինը: Էոզինոֆիլներում հայտնաբերվել է նա§ մեկ գործոն, որն արգելում է բազոֆիլներից § պարարտ բջիջներից հիստամինի արտազատումը: Բորբոքային օջախում դրանք ապահովում են բրադիկինինի § կենսաբանորեն այլ ակտիվ նյութերի ապաակտիվացումը ու կանխում բորբոքային § ալերգիկ ռեակցիաների զարգացումը: Էոզինոֆիլները պարունակում են կատիոնային սպիտակուցներ, որոնք ակտիվացնում են կալիկրեին-կինինային համակարգը § ազդում մակարդման գործընթացի վրա, սինթեզում են պլազմինոգեն ու մասնակցում ֆիբրինոլիզին:

Ծանր ընթացք ունեցող վարակիչ հիվանդությունների դեպքում էոզինոֆիլների քանակը կտրուկ իջնում է:

Բազոֆիլները կազմում են լեյկոցիտների 0,5-1%-ը, կյանքի տ§ողությունը 8-12 օր է, ունեն 8-10 մկմ տրամագիծ, արյան մեջ շրջանառում են մի քանի ժամ: Բազոֆիլների հատիկները հարուստ են հիստամինով, մուկոպոլիսախարիդներով, որոնց մեջ առանձնանում է հեպարինը, հիալուրոնաթթուն եւ ոչ մեծ քանակով գլիկոգենը: Բազոֆիլների մակերեսին կան Y^E ընկալիչներ, որոնք միանում են Y^E գլոբուլիններին: Վերջիններս կարող են կապել անտիգեններ (հակածին), այս դեպքում հատիկներից անջատվում է հիստամին, որը կարող է առաջացնել ալերգիկ ռեակցիաներ: Բազոֆիլները ընդունակ են ֆագոցիտոզի, ներգործում են մակարդման գործընթացի վրա, պարունակում են թրոմբոքսան, հակամակարդիչ գործոններ, պրոստագլանդիններ կալիկրեին, անոթաակտիվ ամիններ, մասնակցում ճարպային փոխանակությանը: Բազոֆիլների հատիկներից անջատվող հեպարինն ակտիվացնում է լիպոպրոտեինային լիպազը, որը կարգավորում է β լի-

պոպրոտեիդների ճեղքումը: Բազոֆիլների քանակը կտրուկ ավելանում է լեյկոզների, սթրեսային իրավիճակների § բորբոքումների ժամանակ:

13. 6. 2. Ոչ հատիկավոր լեյկոցիտների կառուցվածքա-գործառական առանձնահատկությունները

Մոնոցիտները կազմում են շրջանառու արյան լեյկոցիտների 2-10 %-ը, ունեն 12-18 մկմ տրամագիծ, արյան մեջ շրջանառում են 70 ժամ, ապա գաղթում հյուսվածքներ, որտեղ ապրում են մինչ§ 60 օր (նույնիսկ մինչ§ մի քանի տարի), պահպանելով արյան հուն վերադառնալու ընդունակությունը: Հյուսվածքներում մոնոցիտներն առաջացնում են հյուսվածքային մակրոֆագեր: Նրանց բնորոշ է մեծ քանակով լիզոսոմների պարունակությունը, կեղծ ոտիկների առաջացումը, թաղանթի վրա ունեն ընկալիչներ C_3 կոմպլեմենտի § լիմֆոկինների համար: Մոնոցիտների էներգիայի հիմնական աղբյուրը օդակյաց գլիկոլիզն է: Դրանց ֆունկցիաները բազմազան են, ի հաշիվ ֆագոցիտային § բակտերիասպան հատկության համարվում են օրգանիզմի ոչ մենահատուկ ռեզիստենտության բջջային գործոնները: Վերջինս իրականանում է միելոպերօքսիդազ, կատալազ ֆերմենտների, ջրածնի գերօքսիդի, կարբոնային սպիտակուցների, լակտոֆերինի § այլ գործոնների շնորհիվ:

Իրականացնելով պաշտպանական ֆունկցիա, մոնոցիտները կանխում են ախտածին մանրէների զարգացումը, կլանում § քայքայում են ախտահարված էրիթրոցիտները, ծերացած բջիջները, բնափոխված սպիտակուցները:

Այսպիսով, մոնոցիտներն ապահովում են բջջային, հակաավարակիչ § հակաուռուցքային իմունիտետի ռեակցիաները, առաջացնում են կենսաբանորեն ակտիվ միացություններ (մոնոկիններ), որոնք հիմնականում ազդում են լիմֆոցիտների վրա, սինթեզում են կոմպլեմենտի համակարգի բաղադրիչներ, ինչպես նա§ մասնակցում են անոթաթրոմբոցիտային արյունականգին, մակարդման գործընթացին § արյան մակարդուկի լուծմանը (ֆիբրինաքայքայմանը):

Լիմֆոցիտները կազմում են լեյկոցիտների 18-40 %-ը: Տարբերում են փոքր, միջին § մեծ լիմֆոցիտներ: Փոքր լիմֆոցիտներն ունեն 5-8 մկմ տրամագիծ, իսկ մյուսները՝ համապատասխանաբար 8-12 մկմ § 12-15 մկմ տրամագիծ: Բջջաթաղանթի մակերեսին գտնվում են մենահատուկ ընկալիչներ հակածինների համար: Լիմֆոցիտներն առաջանում են կարմիր ոսկրածուծում § անցնում անոթային հուն: Հետագայում նրանց մի մասն ուղղվում է դեպի ուրցագեղձ, որտեղ թիմոզինի ազդեցությամբ տարբերակվում են T լիմֆոցիտների: Վերջիններս անցնում են շրջանառու արյան § ծայրամասային ավշային օրգաններ՝ փայծաղ, նշիկներ, ավշային հանգույցներ: Լիմֆոցիտների մյուս մասը ոսկրածուծից դուրս գալուց հետո տարբերակվում է նշիկներում, կուր աղիքի որդանման հավելվածում, պեյերյան բծերում, ավշային հանգույցներում B լիմֆոցիտների:

T § B լիմֆոցիտները մշտապես շարժվում են ծայրամասային արյան մեջ § հյուսվածքային հեղուկում, ընդ որում, 25-30 %-ը կազմում են B, 60 %-ը՝ T բջիջներ, շուրջ 10-20 % -ը՝ «զրոյական» լիմֆոցիտներ, որոնց թաղանթի վրա բացակայում են ընկալիչները: Դրանք չեն տարբերակվում իմունային համակարգում, սակայն որոշակի պայմաններում վերափոխվում են T § B լիմֆոցիտների:

T լիմֆոցիտների պոպուլյացիան տարակազմ է (հետերոգեն) § ներկայացվում են բազմաթիվ տեսակներով:

T սպանիչներ՝ իրականացնում են այն թիրախ բջիջների քայքայումը, որոնց մակերեսին ալլոանտիգենային համալիրում գտնվում է օտար հակածին (վարակիչ հիվանդությունների գրգռիչներ, սնկեր, ուռուցքային բջիջներ), մասնակցում են պատվաստված օրգանի մերժմանը:

T օգնականները փոխներգործում են B լիմֆոցիտների հետ § դրանց դարձնում պլազմային բջիջներ, մասնակցում հակամարմինների սինթեզին, ուժեղացնում բջջային եւ հումորալ իմունիտետը:

T ճնշողները ճնշում են բջջային § հումորալ իմունիտետը, իսկ մյուս կողմից կանխում աուտոիմունային ռեակցիաների զարգացումը: Գերզգայուն դանդաղ տեսակի T գործարկողները (ճնշողները) սինթեզում են միջնորդանյութեր (լիմֆոկինիններ), որոնք փոխում են այլ բջիջների վարքագիծը (նեյտրոֆիլների, էոզինոֆիլների, բազոֆիլների), ազդում են անոթների թափանցելիության վրա, օժտված են հակավիրուսային ակտիվությամբ (ինտերֆերոն, լիմֆոտոքսին):

T ակտիվացնողներն ուժեղացնում են T § B լիմֆոցիտների ֆունկցիան, առավել շատ T լիմֆոցիտներինը:

Td լիմֆոցիտները (տարբերակիչներ) կարգավորում են բնային արյունաստեղծ բջիջների ֆունկցիան, այսինքն՝ ազդում են ոսկրածուծի էրիթրոցիտային, լեյկոցիտային § թրոմբոցիտային ծիլերի վրա:

T հակաճնշողները կանխում են T ճնշողների ազդեցությունը, այսինքն՝ ուժեղացնում են իմունային պատասխանը:

T հիշողության բջիջները տեղեկատվություն են պահում նախկինում ներթափանցած հակածինների մասին § դրանով կարգավորում երկրորդային իմունային պատասխանը: Ճնշող ակտիվությամբ լիմֆոցիտները կարճակյաց են, իսկ սպանողները եւ օգնականները՝ երկարակյաց: T լիմֆոցիտների ֆունկցիայի խանգարման դեպքում առաջանում են աուտոիմունային ռեակցիաներ, երբ սեփական սպիտակուցը դիտվում է որպես օտար:

B լիմֆոցիտների մեծամասնությունը ի պատասխան հակածինների § ցիտոկինինների ազդեցությանը վերափոխվում են պլազմային բջիջների § մշակում հակամարմիններ: B լիմֆոցիտների մեջ նույնպես տարբերում են B սպանիչներ, B օգնականներ, B ճնշողներ: B սպանիչները կատարում են նույն ֆունկցիան, ինչ որ T սպանիչները: B օգնականներն ուժեղացնում են Td լիմֆոցիտների ազդեցությունը, մասնակցում բջջային եւ հումորալ իմունիտետի ռեակցիաներում, իմունիտետի B ճնշողներն արգելակում են հակամարմին արտադրողների բազմացումը:

13.6. 3. Ոչ մենահատուկ ռեզիստենտություն § իմունիտետ

Լեյկոցիտների հիմնական նշանակությունն օրգանիզմի պաշտպանական ռեակցիաներին մասնակցությունն է, որն իրագործվում է երկու մեխանիզմով՝ մենահատուկ (իմունիտետ) § օրգանիզմի ոչ մենահատուկ դիմադրողականությամբ: Վերջինս, ի տարբերություն իմունիտետի, ուղղված է ցանկացած օտար նյութի ոչնչացմանը: Ոչ մենահատուկ ռեզիստենտությունն ապահովում են ֆագուցիտոզը § պինոցիտոզը, կոմպլեմենտի համակարգը, ինտերֆերոնը, լիզոցիմը, B լիզինները

§ հումորալ այլ գործոններ: Ֆագոցիտոզը հայտնաբերել է Ի. Մեչնիկովը (1908): Ֆագոցիտոզ առաջացնող բջիջները բաժանվում են երկու խմբի՝ միկրոֆագեր (նեյտրոֆիլներ, էոզինոֆիլներ, բազոֆիլներ) § մակրոֆագեր (ոսկրածուծի § արյան մոնոցիտներ, հյուսվածքների ազատ § ֆիքսված մակրոֆագեր: Բոլոր ֆագոցիտները օժտված են ամեոբաձեւ շարժունությամբ:

Մակրոֆագերը մոնոնուկլեար ֆագոցիտային համակարգի հիմնական բջիջներն են § սինթեզում են աճի մի շարք գործոններ, որոնք կարգավորում են տարբեր բջիջների բազմացումը, հյութազատում լիզոսոմային ֆերմենտներ, կոլագենազ, էլաստազ, լիզոցիմ, ինտերֆերոն, պրոստագլանդիններ, մասնակցում հակաուռուցքային իմունիտետին, գրանուլոպոեզին, բնային բջիջների բազմացմանը:

Ի. Մեչնիկովն առանձնացրել է ֆագոցիտոզի հետ§յալ փուլերը.

1) ֆագոցիտի մոտեցում լիգանդին, 2) լիգանդի հպում ֆագոցիտի թաղանթին, 3) լիգանդի կլանում, 4) մարսում կամ ոչնչացում:

Լեյկոցիտների շարժման վրա կարեւոր ազդեցություն են թողնում քիմիական գրավիչ նյութերը (քեմոատտրակտանտները), շարակցական հյուսվածքի քայքայման արգասիքները, իմունոգլոբուլինները, կոմպլեմենտի ակտիվ բաղադրիչների հատվածները, մակարդման § ֆիբրինալուծման որոշ գործոնները, պրոստագլանդինները, լիմֆոկինները, մոնոկինները § այլն:

Քեմոտաքսիսի շնորհիվ լեյկոցիտները շարժվում են դեպի ախտահարված հյուսվածքները: Ֆագոցիտի շարժումն իրականանում է ակտինի § միոզինի փոխազդեցության արդյունքում § ուղեկցվում է կեղծ ոտիկների առաջացմամբ, որոնք հենարան են ծառայում ֆագոցիտի տեղաշարժման դեպքում: Ըստ եր§ույթին ֆագոցիտի հպումը ֆագոցիտվող մասնիկին պայմանավորված է էլեկտրական լիցքերի տարբերությամբ, լիգանդի ջրվախության կամ հիդրոֆիլության բարձրացմամբ, իսկ հիմնականում միջնորդվում է օպսոնիններով, որոնք ուժեղացնում են ֆագոցիտոզը: Դրանց են պատկանում C-ռեակտիվ սպիտակուցը, ֆիբրոնեկտինները, կոմպլեմենտի համակարգի որոշ հատվածներ: Երբ լիգանդը փոխազդում է ֆագոցիտի ընկալիչների հետ (մեկ նեյտրոֆիլն ունի $2,10^3$-$2,10^5$ ընկալիչ), ապա առաջանում է վերջինիս կառուցվածքի փոփոխություն § ազդանշանը հաղորդվում է ընկալչի հետ կապված ֆերմենտին ու տեղի է ունենում ֆագոցիտվող օբյեկտի լիգանդի կլանում: Առաջանում է *ֆագոսոմ*, որը շարժվում է դեպի բջջի կենտրոն, միաձուլվում լիզոսոմների հետ ու առաջանում է ֆագոլիզոսոմ, որի պատճառով էլ ֆագոցիտվող մասնիկը կարող է ոչնչանալ: Դա ավարտված ֆագոցիտոզն է: Սակայն, երբեմն հանդիպում է չավարտված ֆագոցիտոզ, երբ լիգանդը կարող է ապրել ու զարգանալ ֆագոցիտի մեջ: Նման եր§ույթ դիտվում է որոշ վարակիչ հիվանդությունների դեպքում (թոքախտ, գոնորեա, մենինգակոկային վարակ § այլն):

Կոմպլեմենտը ֆերմենտային համակարգ է կազմված ավելի քան 20 սպիտակուցներից: Այս համակարգի ակտիվացման դեպքում ուժեղանում է օտար § ծերացած բջիջների քայքայումը, ակտիվանում են ֆագոցիտոզը § իմունային ռեակցիաների ընթացքը, բարձրանում է անոթների պատերի թափանցելիությունը, արագանում արյան մակարդումը, որոնք նպաստում են ախտաբանական գործընթացի արագ վերացմանը:

Իմունիտետը օրգանիզմի պաշտպանական ռեակցիան է գենետիկորեն օտար նյութերի § մարմինների նկատմամբ: Օրգանիզմի համար օտար միացու-

թյունները, որոնք առաջացնում են իմունային պատասխան կոչվում են «հակածին»: Դրանց ազդեցության արդյունքում օրգանիզմում առաջանում են հակամարմիններ, որոնք ակտիվացնում են լիմֆոցիտներին § նրանք մասնակցում են իմունային պատասխանին:

Հակածին կարող են հանդիսանալ գենետիկորեն օտար այն բոլոր նյութերը, որոնք օրգանիզմ ներմուծվելիս առաջացնում են իմունային ռեակցիաներ՝ իմունոգլոբուլինների սինթեզ, լիմֆոցիտների գերզգայունություն, իմունաբանական դիմացկունություն (տոլերանտություն) § հիշողություն: Հակածնի իմունային պատասխան առաջացնելու ընդունակությունը պայմանավորված է նրա մոլեկուլի վրա բազմաթիվ *էպիտոնների* (դետերմինանտ) առկայությամբ, որոնց համապատասխանում են հակամարմինների ակտիվ կենտրոնները, ինչպես բանալին կողպեքին: Հակածինը փոխազդելով իր հակամարմնի հետ առաջացնում է իմունային համալիր: Որպես կանոն հակածինն ունի մոլեկուլային մեծ զանգված, սակայն գոյություն ունեն նաև § մոլեկուլային փոքր զանգված ունեցող նյութեր, որոնք զուրկ են իմունածին հատկություններից, չեն առաջացնում հակամարմիններ եւ կոչվում են *հապտեններ* (ոչ լիարժեք հակածիններ): Հապտենները ընդունակ են իմունային պատասխան առաջացնելու միայն լիարժեք հակածնի (սպիտակուցի) հետ միանալու դեպքում:

Իմունիտետին մասնակցող օրգանները բաժանվում են 4 խմբի՝ 1) կենտրոնական՝ ուրցագեղձ եւ ոսկրածուծ, 2) ծայրամասային՝ ավշային հանգույցներ, փայծաղ, տարբեր օրգանների լորձաթաղանթում տեղադրված լիմֆոէպիթելային գոյացություններ, 3) անդրպատնեշային՝ ԿՆՀ, սերմնարաններ, աչքեր ու հղիության դեպքում պտուղը, 4) ներպատնեշային՝ մաշկ:

Տարբերում են բջջային § հումորալ իմունիտետ: Բջջային իմունիտետը ոչնչացնում է օտար բջիջները § հյուսվածքները T լիմոցիտների միջոցով: Բջջային իմունիտետի օրինակ է պատվաստված օտար հյուսվածքների § օրգանների մերժման ռեակցիան: Հումորալ իմունիտետը պայմանավորված է B լիմոցիտներով, որոնք մասնակցում են հակամարմինների (իմունոգլոբուլինների) ձ§ավորմանը ընդդեմ հակածինների:

Իմունային պատասխանում կար§որ դեր ունեն ցիտոկինիները, որոնց անվանում են ինտերլեյկիններ: Դրանք 15000-30000 մոլեկուլային զանգված ունեցող սպիտակուցային մոլեկուլներ են § իմունային պատասխանում ապահովում են լեյկոցիտների առանձին տեսակների փոխադարձ կապը:

Ինտերլեյկիններն արտադրվում են մոնոցիտների, մակրոֆագերի, T-լիմֆոցիտների, պարարտ բջիջների, ինչպես նաև § ոսկրածուծի հենքի բջիջների կողմից: Դրանք ուժեղացնում են ֆագոցիտոզը, թիմոցիտների բազմացումը, վնասված շրջաններում արագացնում են արյունատար անոթների աճը, նպաստում էրիթրոյիդ գաղութի զարգացմանը ոսկրածուծում, համարվում են T § B լիմֆոցիտների աճի խթանիչներ:

Հումորալ իմունային պատասխանն ապահովում են իմունոգլոբուլինները, որոնք հակազդում են հակածնին (հակատոքսիկ § վիրուս չեզոքացնող հակամարմիններ), նստեցնում այն (պրեցիպիտիններ, ագլյուտինիններ), լուծում (լիզիններ) § ակտիվացնում են ֆագոցիտոզը (օպսոնիններ): Մարդկանց մոտ տարբերում են իմունոգլոբուլինների 5 հիմնական խումբ (դաս) IgA, IgG, IgM, IgE, IgL:

IgG-ն կապում է թույները, ուժեղացնում ֆագոցիտային ակտիվությունը, առաջացնում բակտերիաների § վիրուսների ագլյուտինացիա: Դրանք անցնում են ընկերքով § ապահովում նորածնի պասիվ իմունիտետը:

IgA-ն լինում է շիճուկային, որը մասնակցում է ընդհանուր իմունիտետին § արտազատական IgA, որը գտնվում է տարբեր արտազատուկներում, ապահովում է տեղային իմունիտետը: IgA-ն չեզոքացնում է թույները, առաջացնում մանրէների § վիրուսների ագլյուտինացիա: Դրա քանակը կտրուկ շատանում է թոքաբորբի, ստամոքսաաղիքային ուղու վարակիչ հիվանդությունների դեպքում:

IgM-ն մասնակցում է թույների չեզոքացմանը, օպսոնիզացմանը, ագլյուտինացիային § բակտերիաների քայքայմանը:

IgL-ը օժտված է բազոֆիլների § պարարտ բջիջներին ֆիքսելու հատկությամբ: Դրանց քանակն ավելանում է ալերգիկ հիվանդությունների դեպքում (կրծքահեղձուկ, ալերգիկ մաշկաբորբ):

IgE-ն հակամարմին է՝ տեղակայված պլազմային բջիջների թաղանթի վրա: Ենթադրվում է, որ այն մասնակցում է աուտոիմունային ռեակցիաներում:

Մարդկանց արյան շիճուկի իմունոգլոբուլինների 70-80%-ը կազմում է IgG-ն: Իմունային պատասխանի ուժգնությունը կախված է նյարդաներզատական համակարգի վիճակից: Բացահայտվել է, որ ենթակեղեւային տարբեր կառույցների (տեսաթումբ, ենթատեսաթումբ, գորշ թումբ) գրգռումը կարող է ուղեկցվել իմունային ռեակցիաների ինչպես խթանմամբ, այնպես էլ արգելակմամբ: Ցույց է տրվել, որ սիմպաթիկ նյարդային համակարգի գրգռումը,ինչպես նաև ադրենալինի ներմուծումը օրգանիզմ, ուժեղացնում է ֆագոցիտոզը § իմունային պատասխանի ուժգնությունը: Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի լարվածության բարձրացումն առաջացնում է հակառակ ռեակցիա: Վերջին տարիների ընթացքում հաստատվել է, որ մակուղեղը § էպիֆիզը պեպտիդային հատուկ կենսակարգավորիչների օգնությամբ կարգավորում են ուրցագեղձի գործունեությունը: Մակուղեղի առջևի բիլթը հիմնականում կարգավորում է բջջային, իսկ հետինը՝ հումորալ իմունիտետը:

13. 6. 4. Լեյկոպոեզի կարգավորումը

Լեյկոցիտների բոլոր տեսակներն առաջանում են կարմիր ոսկրածուծում ցողունային ընդհանուր բջիջներից: Տարբերում են միելոպսեզ (հատիկավոր լեյկոցիտների § մոնոցիտների առաջացում) § լիմֆոպոեզ: Միելոպոեզը կարգավորվում է լեյկոպոետիններով կամ գաղութախթանիչ գործոններով: Գաղութախթանող գործոնի առաջացման աղբյուրն արյան § ոսկրածուծի մոնոցիտա-մակրոֆագային բջիջներն են, ընկերքի, արյունաստեղծ օրգանների հենքի, անոթային պատի բջիջները, ինչպես նաև§ լիմֆոցիտները: Գաղութախթանիչ գործոնը գլիկոպրոտեիդ է § կազմված է երկու մասից՝ էոզինոֆիլների, նեյտրոֆիլների § մոնոցիտների առաջացումը խթանող գործոններից: Այդ գործոնը խթանում է գրանուլոմոնոցիտային տարրերի բազմացումը, հասունացումը: Լեյկոպոեզի կարգավորման գործում կարևոր դեր ունեն ինտերլեյկինները: Ինտերլեյկին 3-ը ոչ միայն խթանում է հեմոպոեզը, այլև համարվում է բազոֆիլների զարգացման գործոն: Ինտերլեյկին 5-ն անհրաժեշտ է էոզինոֆիլների աճի ու զարգացման համար:

Ներկայումս կան տվյալներ միելոեզի հումորալ § բջջային արգելակիչների (ինհիբիտորներ) վերաբերյալ, որոնց թվին են պատկանում մակրոֆագերի թաղանթներում գտնվող լակտոֆերինը, թթու իզոֆերիտինը § գրանուլոցիտային քեյլոնները: *Լակտոֆերինը* ճնշող ազդեցություն է թողնում նեյտրոֆիլների § մոնոցիտների տարբերակման վրա: *Քեյլոններն* արգելակում են միելոբլաստների § պրոմիելոցիտների բազմացման ակտիվությունը: Բնականոն պայմաններում գրանուլոցիտոպոեզի ընթացքը որոշվում է գաղութախթանող գործոնի § քեյլոնների հավասարակշռությամբ: Լեյկոցիտների կինետիկայի վրա ազդում են նաև հորմոնները: Լեյկոպոեզը խթանում են անդրոգենները, որոնք հիմնականում ազդում են ցողունային բջիջների, ինչպես նաև ոսկրածուծի բոլոր բջիջների միտոզային ակտիվության վրա: Լեյկոցիտոզ առաջացնում են կորտիկորտալինը, գլյուկոկորտիկոիդները § կատեխոլամինները: Վերջիններս մի կողմից նպաստում են վերաբաշխողական լեյկոցիտոզի զարգացմանը, իսկ մյուս կողմից խթանում են գաղութախթանիչ գործոնի սինթեզը մոնոցիտամակրոֆագային տարրերի կողմից: Գլյուկոկորտիկոիդներն անմիջականորեն արգելակում են հատիկավորների միտոզային ակտիվությունը ոսկրածուծում § արագացնում դրանց հասունացումը:

Լիմֆոպոեզը խթանում են *լիմֆոկինինները*, որոնք ուժգնորեն սինթեզվում են օրգանիզմի հակածնային խթանման դեպքում: Լիմֆոպոեզը կարգավորվում է նաև հակամարմիններով, որոնք կարող են ուժեղացնել կամ ճնշել լիմֆոցիտների առաջացումը: Ինտերլեյկիններից շատերը (2, 4, 6, 7-ը), համարվում են T եւ B լիմֆոցիտների տարբերակման եւ աճի գործոններ:

Լիմֆոպոեզն արգելակում են լիմֆոցիտային քեյլոնները, որոնք 45000դ մոլեկուլային զանգվածով գլիկոպրոտեիդներ են: Դրանք սինթեզվում են փայծաղում, ուրցագեղձում, լիմֆոբլաստներում § հիմնականում ճնշում են ԴՆԹ-ի սինթեզը § լիմֆոցիտների բազմացումը: Լիմֆոպոեզը կարգավորում են լիմֆոպոետինները § հորմոնները: Լիմֆոպոետինները կարգավորում են լիմֆոցիտների տարբերակումը ցողունային բջիջներից սկսած մինչեւ հասուն T § B լիմֆոցիտները: Լիմֆոցիտների թաղանթի վրա հայտնաբերվել է ադենիլատցիկլազային համակարգ, որն ապահովում է կատեխոլամինների, գլյուկոկորտիկոիդների, հիստամինի պրոստագլանդինների ազդեցությունը լիմֆոցիտային ծիլի բջիջների բազմացման ակտիվության վրա:

Պրոստագլանդին E_1-ն ուժեղացնում է T լիմֆոցիտների § արգելակում B լիմֆոցիտների տարբերակումն ու բազմացումը, իսկ պրոստագլանդին E_2-ը թողնում է հակառակ ազդեցություն: Գլյուկոկորտիկոիդների ազդեցությամբ ուրցագեղձի, փայծաղի, ավշային հանգույցների լիմֆոիդ հյուսվածքն ապաճում է: Դրա պատճառն այն է, որ այդ բջիջների կորիզի էնդոնուկլեազն ակտիվանում է, որն էլ առաջացնում է ԴՆԹ-ի հատվածավորում § բջիջը մահանում է: Գլյուկոկորտիկոիդներն արգելակում են փոքր ու միջին լիմֆոցիտների կիսումը,եւ արագացնում մեծ լիմֆոցիտների հասունացումը:

Արյան շիճուկի α_2-գլոբուլինը, α-լիպոպրոտեիդը β_2-ֆիտոպրոտեիդը, C-ռեակտիվ սպիտակուցն առաջացնում են լիմֆոպենիա եւ թողնում իմունաճնշող ազդեցություն:

13. 7. Թրոմբոցիտների կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Թրոմբոցիտները կամ արյան թիթեղներն առաջանում են կարմիր ոսկրածուծում մեգակարիոցիտներից: Բնականոն պայմաններում ոսկրածուծից դուրս եկած թրոմբոցիտների 1/3-ը պահեստավորվում է փայծաղում, իսկ մնացած մասը շրջանառում է արյան մեջ (7 օր), կատարում իր ֆունկցիան § քայքայվում տարբեր պատճառներից ու ծերացման արդյունքում:

Թրոմբոցիտները 2-5 մկմ տրամագծով, տարբեր ձ§ի (հիմնականում սկավառակաձ§) անկորիզ բջիջներ են, որոնց մակերեսին գտնվում են ընկալիչների դեր կատարող գլյուկոպրոտեինային գոյացություններ, իսկ ցիտոպլազման պարունակում է մեծ քանակով տարբեր կառուցվածք § քիմիական բաղադրություն ունեցող 3 տեսակի հատիկներ՝ α,β,γ: α հատիկները պարունակում են լիպոպրոտեիններ (թրոմբոցիտային գործոններ), β հատիկների կազմում կան ֆերմենտներ, որոնք մասնակցում են թրոմբոցիտների մետաբոլիզմին: γ հատիկները ֆագոցիտող մասնիկներով լցված խողովակիկների § բշտիկների համալիր են: Օտար մասնիկներին հպվելիս թրոմբոցիտներն ակտիվանում են, առաջացնում մինչ§ 10-ը ելուստներ (կեղծ ոտիկներ), որոնք 5-10 անգամ մեծացնում են նրանց տրամագիծը § կարճորվում են արյունահոսությունը դադարեցնելու համար:

Բնականոն պայմաններում առողջ, չափահաս մարդու արյան թրոմբոցիտների քանակը կազմում է $2-4\cdot10^{11}$ լ կամ 200000-400000 1 մկլ-ում: Թրոմբոցիտների քանակի ավելացումը կոչվում է *թրոմբոցիտոզ*, պակասումը՝ *թրոմբոցիտոպենիա*: Բնականոն պայմաններում նրանց քանակը նշանակալիորեն տատանվում է, սակայն հազվադեպ է դուրս գալիս ելակետային սահմաններից: Թրոմբոցիտների քանակն ավելանում է ցավային գրգիռների, սթրեսի, ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում, ինչպես նաև էստրոգենների ազդեցությամբ: Կորտիկոտրոպինը, ադրենալինը, սերոտոնինն թրոմբոցիտներին արագորեն մոբիլիզացնում են արյունաստեղծ օջախներից: Թրոմբոցիտների քանակի կարգավորման գործում կարճոր դերը պատկանում է փայծաղին, որտեղ նրանք պահեստավորվում § քայքայվում են: Դրա հետճանքով արտադրվում է հատուկ նյութ՝ *սպլենին*, որն էլ արգելակում է թրոմբոցիտոպոեզը: Թրոմբոցիտոպենիան ախտաբանական ցուցանիշ է § դիտվում է ճառագայթային հիվանդության, արյան համակարգի բնածին § ձեռք բերովի հիվանդությունների դեպքում: Թրոմբոցիտներն օժտված են ֆագոցիտոզով, ամեոբաձ§ շարժունությամբ, կպչունությամբ, միացքավորմամբ (ագրեգացիա) § հեշտությամբ քայքայվում են: Նրանցում հայտնաբերված են մակարդման գործոններ, ֆերմենտներ, ադրենալին, նորադրենալին, հիստամին, սերոտոնին, ԱԵՖ, լիզոցիմ IgG, β լիզիններ, 0-ական լիմֆոցիտները T-ի § B-ի վերափոխման գործոններ, ինչպես նաև անոթների հարթ մկանների աճը խթանող գործոն, որի շնորհիվ պահպանվում է էնդոթելային շերտի ամբողջությունը:

Թրոմբոցիտներն իրականացնում են մի շարք ֆունկցիաներ. 1.միկրոշրջանառության անոթներում գոյացնում են մակարդուկ (թրոմբ) § կանխում արյունահոսությունը; 2. ազդում են միկրոշրջանառության անոթների կառուցվածքի վրա, սնում մազանոթների էնդոթելային բջիջները; 3.սերոտոնինի § թրոմբոքսան 2-ի շնորհիվ կարգավորում են անոթային պատի լարվածությունը; 4. մասնակցում են արյան մակարդմանը § օրգանիզմի ոչ մենահատուկ պաշտպանական մեխանիզմին:

Թրոմբոցիտներում հայտնաբերվել են 11 գործոններ, որոնց մեծ նշվում են լատինական P տառով (platelet-թիթեղ) § արաբական թվերով: Առավել կարևորվում են P_3 կամ բջջաթաղանթի բեկոր հանդիսացող մասնակի թրոմբոպլաստինը, P_4 կամ հակահեպարինային գործոնը, P_5 կամ թրոմբոցիտների ֆիբրինոգենը, P_6՝ թրոմբոստեինը (նման է մկանային ակտոմիոզինին) ապահովում է թրոմբոցիտների շարժումը § կեղծ ոտիկների առաջացումը, P_{10}՝ անոթսեղմիչ գործոն (սերոտոնին, ադրենալին, նորադրենալին), P_{11}՝ ԱԿՖ: Թրոմբոցիտներում հայտնաբերված է նաև թրոմբոքսան A_2 (T_xA_2), որը մտնում է բջջաթաղանթի կազմության մեջ § առաջացնում արյունատար անոթների կծկանք:

13. 8. Արյան մակարդում

Արյան մակարդումը՝ հեմոստազը կենսաքիմիական, կենսաֆիզիկական § ֆիզիոլոգիական գործընթացների բարդ համալիր է, որը կանխում է արյու-նահոսությունը վնասված անոթից:

Արյան մակարդումը օրգանիզմի պաշտպանական ռեակցիա է: Այն բազմափուլ գործընթաց է, որի դեպքում արյունը հեղուկ վիճակից վերածվում է դոնդողանման մակարդուկի § խցանում վնասված անոթի լուսանցքը: Էվոլյուցիայի ընթացքում կենդանի օրգանիզմների մոտ ձևավորվել են արյան հոսքը դադարեցնող հատուկ մեխանիզմներ:

Արյան շրջանառության բաց համակարգ ունեցող կենդանիների արյան հոսքի դադարը կատարվում է մաշկամկանային շերտի միջոցով, խաչափառների մոտ ձևավորվում է անոթների մկանածին § նեյրածին (նեյրոգեն) կըծկանք, իսկ գետի խեցգետնի մոտ գոյություն ունի արնաավշի ֆերմենտային մակարդում: Ողնաշարավորների մոտ ձևավորվել է արյունականգի 2 մեխանիզմ՝ անոթաթրոմբոցիտային § մակարդման:

Արյան մակարդման ֆերմենտային տեսության հիմնադիրը Ա.Ա. Շմիդտն է, որը հետագայում զարգացրեց Պ. Մորավիցին:

Ներկայումս Շմիդտ-Մորավիցի տեսությունը նշանակալիորեն լրացվել է, ըստ որի մակարդումն ընթանում է 3 փուլով: Գոյություն ունի նաև նախափուլ § վերջնափուլ: Նախափուլն անոթաթրոմբոցիտային արյունականգն է, իսկ վերջնափուլը՝ մակարդուկի կրճատումը (ռետրակցիա) § ֆիբրինալուծումը: Արյան մակարդման գործընթացին մասնակցում են անոթների պատերը, ձևավոր տարրերը § պլազմայի ֆերմենտային համակարգը:

13. 8. 1. Անոթաթրոմբոցիտային արյունականգ

Անոթաթրոմբոցիտային արյունականգն էվոլյուցիոն տեսակետից ավելի վաղ է զարգացել: Այն արյունահոսությունն ինքնուրույն դադարեցնող մեխանիզմ է § առավել հաճախ տեղի է ունենում միկրո շրջանառության վնասված անոթներում, որտեղ արյան ճնշումը ցածր է:

Անոթաթրոմբոցիտային արյունականգը պայմանականորեն բաժանվում է 3 փուլի.1. անոթների ժամանակավոր կծկանք; 2. թրոմբոցիտային խցանի առաջացում; 3. մակարդուկի կրճատում § խտացում:

Անոթի վնասվածքից անմիջապես հետո դիտվում է առաջնային կծկանք § արյունահոսությունն առաջին վարկյաններին կարող է տեղի չունենալ կամ կրում է սահմանափակ բնույթ: Առաջնային կծկանքը պայմանավորված է ադրենալինով § նորադրենալինով ի պատասխան ցավային գրգռի § տ§ում է 10-15 վրկ: Դրանից անմիջապես հետո սկսվում է երկրորդային կծկանքը, որը պայմանավորված է թրոմբոցիտների ակտիվացմամբ § արյան մեջ անոթսեղմիչ նյութերի շատացմամբ (սերոտոնին, ադրենալին, T_xA_2 § ուրիշ):

Թրոմբոցիտների ակտիվացումը նպաստում է արյան մեջ ԱԿՖ-ի խտության բարձրացմանը: Այն արտազատվում է քայքայված էրիթրոցիտներից, թրոմբոցիտներից § վնասված անոթից: Արդյունքում «բացվում են» երկրորդային ընկալիչները § ստեղծվում են նպաստավոր պայմաններ ադհեզիայի, ագրեգացիայի § թրոմբոցիտային խցանի առաջացման համար: Ադհեզիան (կպվում) պայմանավորված է պլազմայում պարունակվող ֆիբրոնեկտինով, § թրոմբոցիտների α հատիկներում գտնվող Վիլլեբրանդի գործոնով (FW): Վերջինս ունի 3 ակտիվ կենտրոն, 2-ը կապվում են թրոմբոցիտների, իսկ մեկը՝ ենթաէնդոթելի § կոլագենային թելերի ընկալիչներին: Ֆիբրոնեկտին հայտնաբերված է նաև անոթների պատերում § թրոմբոցիտների α հատիկներում: Ադհեզիան կտրուկ ուժեղանում է, երբ թրոմբոցիտներից ֆիբրոնեկտինը § Վիլլեբրանդի գործոնն անցնում են արյան պլազմա: Ադհեզիայի մեխանիզմում կարևոր նշանակություն ունեն նաև թրոմբոցիտների թաղանթի բացասական լիցքը § վնասված անոթի ինտիմայի դրական լիցքը:

Ադհեզիայի հետ միաժամանակ տեղի է ունենում թրոմբոցիտների սոսընձում (ագրեգացիա), որն իրականանում է ֆիբրինոգենի օգնությամբ: Նախ տեղի է ունենում դարձելի սոսնձում § առաջանում է փխրուն խցան, որը թափանցելի է արյան պլազմայի համար: Ադհեզիայի § սոսնձման հետևանքով թրոմբոցիտների հատիկներից ուժեղանում է կենսաբանորեն ակտիվ նյութերի (ադրենալին, նոր ադրենալին, ԱԿՖ, P_4 գործոն, սերոտոնին, թրոմբոքսան A_2, Ca^{2+}, կոլլագեն, պրոստագլանդին E_2, T_xA_2) հյութազատումը, որոնք առաջ են բերում անդարձելի սոսնձում: Այդ նյութերի անջատման հետ միաժամանակ տեղի է ունենում թրոմբինի գոյացում, որը կտրուկ ուժեղացնում է սոսնձումը § ֆիբրինի ցանցի առաջացումը: Վերջինս իր մեջ է պահում էրիթրոցիտներին § լեյկոցիտներին: Թրոմբոցիտներից անջատվում է թրոմբոստեին, որի ազդեցությամբ տեղի է ունենում թրոմբոցիտային խցանի կրճատում § խտացում, գոյանում է մակարդուկ, որը փակում է վնասված անոթի լուսանցքը: Բնականոն պայմաններում փոքր անոթներից արյունահոսությունը կանգնում է 2-4րոպեում:

Անոթաթրոմբոցիտային արյունականգում կարևոր դեր ունեն պրոստացիկլինը § T_xA_2-ի: Անոթների էնդոթելային ծածկույթի ամբողջության պահպանման դեպքում պրոստացիկլինի ազդեցությունը գերիշխում է, որի շնորհիվ անոթային հունում թրոմբոցիտների ադհեզիա § ագրեգացիա չի դիտվում: Էնդոթելը վնասվելիս պրոստացիկլինի սինթեզ չի կատարվում ու դրսևորվում է T_xA_2 ազդեցությունը, որը բերում է թրոմբոցիտային խցանի գոյացմանը:

13. 8. 2. Մակարդման արյունականգ

Խոշոր անոթների վնասման ժամանակ թրոմբոցիտային խցանը չի կարող կանգնեցնել արյունահոսությունը, քանի որ բարձր ճնշման հետևանքով այն հեշտությամբ լվացվում է: Ուստի, այդ անոթներում արյունահոսքի դադարի համար անհրաժեշտ է ֆիբրինային ամուր խցանի առաջացում:

Արյան մակարդումը կաղապարային (մատրիցային) գործընթաց է, քանի որ մակարդման գործոնների ակտիվացումը տեղի է ունենում մատրիցայի վրա: Որպես կաղապար կարող են ծառայել քայքայված ձևավոր տարրերի (հիմնականում թրոմբոցիտների) թաղանթների ֆոսֆոլիպիդները:

Արյան մակարդմանը մասնակցում են պլազմայի գործոնները, որոնց մեծ մասը նախաֆերմենտներ են: Ի տարբերություն թրոմբոցիտային գործոնների, դրանք նշանակվում են հռոմեական թվերով:

Մակարդման պլազմային գործոններն են.

I՝ ֆիբրինոգենը, որը սպիտակուց է և առաջանում է լյարդում: Այն թրոմբինի ազդեցությամբ վերածվում է ֆիբրինի:

II՝ պրոթրոմբին, որը գլիկոպրոտեիդ է, առաջանում է լյարդում K վիտամինի մասնակցությամբ և պրոթրոմբինազի ազդեցությամբ վերածվում թրոմբինի (IIա գործոն):

III՝ թրոմբոպլաստինը, որը կազմված է ապոպրոտեին III սպիտակուցից և ֆոսֆոլիպիդների համալիրից: Մտնում է շատ հյուսվածքների թաղանթի կազմության մեջ: Կաղապար է հանդիսանում այն ռեակցիաների համար, որոնք նպաստում են պրոթրոմբինազի առաջացմանը:

IV՝ Ca^{2+} իոնները, որոնք մասնակցում են մակարդման բոլոր փուլերին, մտնում պրոթրոմբինազի կազմության մեջ, նպաստում թրոմբոցիտների սոսնձմանը, կապում հեպարինը, մասնակցում մակարդուկի և թրոմբոցիտային խցանի կրճատմանը, արգելակում ֆիբրինալուծումը:

V՝ պրոակցելերինը, որը սպիտակուց է, առաջանում է լյարդում, ակտիվանում է թրոմբինով, նպաստավոր պայմաններ է ստեղծում Xա գործոնի և պրոթրոմբինի փոխազդեցության համար:

VI գործոնը դասակարգումից հանված է:

VII՝ պրոկոնվերտինը, որը գլիկոպրոտեիդ է, առաջանում է լյարդում K վիտամինի մասնակցությամբ, մասնակցում է պրոթրոմբինազի ձևավորմանը: Ակտիվանում է XIIa, Xa, IXa, IIա գործոններով:

VIII՝ հակահեմոֆիլային գլոբուլին A-ն, որը գլիկոպրոտեիդ է, սինթեզվում է լյարդում, փայծաղում, լեյկոցիտներում: Այն համալիր մոլեկուլ է առաջացնում Վիլլեբրանդի գործոնի և մենահատուկ հակածինների հետ: Ակտիվանում է թրոմբինով: Նպաստավոր պայմաններ է ստեղծում IXա և X գործոնների փոխազդեցության համար: Դրա բացակայության դեպքում առաջանում է հեմոֆիլիա A հիվանդությունը:

IX՝ հակահեմոֆիլային գլոբուլին B-ն (Կրիստմասի գործոնը), որը գլիկոպրոտեիդ է, առաջանում է լյարդում K վիտամինի մասնակցությամբ, ակտիվանում է XIա, VIIա և IIա գործոններով: Դրա բացակայության դեպքում առաջանում է հեմոֆիլիա B հիվանդությունը:

X՝ Ստյուարդ Պրոուերի գործոնը, որը գլիկոպրոտեիդ է: Առաջանում է լյարդում K վիտամինի մասնակցությամբ և համարվում է պրոթրոմբինի բաղադրիչ մա-

սը: Ակտիվանում է VIIա § IXա գործոններով: Այն II-րդ գործոնը վերափոխում է IIաի:

XI՝ թրոմբոպլաստինի պլազմային գործոնին նախորդող գործոն, որը գլիկոպրոտեիդ է, ենթադրվում է որ առաջանում է լյարդում: Ակտիվանում է XIIա գործոնով: Այն անհրաժեշտ է IX գործոնի ակտիվացման համար:

XII՝ Հագեմանի գործոնը, որը սպիտակուց է: Ենթադրվում է, որ այն առաջանում է էնդոթելային բջիջների, լեյկոցիտների, մակրոֆագերի կողմից: Ակտիվանում է բացասական լիցքավորված մակերեսներում, ադրենալինով, կալիկրեինով: Ակտիվացնում է VII § XI գործոնները, նախակալիկրեինը վերափոխում է կալիկրեինի:

XIII՝ ֆիբրին կայունացնող գործոնը (ֆիբրինազա), որը սինթեզվում է ֆիբրոբլաստներում § մեգակարիոցիտներում, կայունացնում է ֆիբրինը: Այն պարունակվում է գրեթե բոլոր հյուսվածքներում § ծ§ավոր տարրերում ու անհրաժեշտ է վերականգնողական գործընթացների բնականոն ընթացքի համար:

XIV՝ Ֆլետչերի գործոնը կամ նախակալիկրեինը, որը սպիտակուց է, մասնակցում է XII գործոնի ակտիվացմանը: Այն կինինոգենը վերափոխում է կինինի § ակտիվանում է XIIա գործոնով:

XV՝ Ֆիտցջերալդի, Ֆլոժեկի, Վիլյամսի գործոնը, որը բարձրամոլեկուլային կինինոգեն է § առաջանում է հյուսվածքներում:Ակտիվանում է կալիկրեինով ու մասնակցում XI, XII գործոնների ակտիվացմանն ու ֆիբրինալուծմանը: Այն պլազմինոգենը վերափոխում է պլազմինի:

Արյան մակարդման պլազմային հիմնական գործոններն են I, II, III § IV-ը իսկ V-XIII-ը՝ լրացուցիչ գործոններ են, որոնք արագացնում են արյան մակարդումը: Պլազմային գործոնները բաժանվում են 2 խմբի՝ վիտամին K կախյալներ (առաջանում են լյարդում K վիտամինի մասնակցությամբ) § ոչ կախյալներ:

էրիթրոցիտներում նույնպես հայտնաբերվել են գործոններ, որոնք համանման են թրոմբոցիտային գործոններին: Դրանցից կարՏորը ֆոսֆոլիպիդային գործոնն է, որը մտնում է բջջաթաղանթի կազմության մեջ: էրիթրոցիտները պարունակում են նաՏ մեծ քանակով ֆիբրինազ, ԱԿՖ, § այլ գործոններ: Անոթի վնասվածքների դեպքում համեմատաբար քիչ կայուն էրիթրոցիտները (մոտավորապես 1%) քայքայվում են, ինչը նպաստում է թրոմբոցիտային խցանի § ֆիբրինային մակարդուկի գոյացմանը: Մոնոցիտները § մակրոֆագերը հակածնով խթանվելիս սինթեզում են ապոպրոտեին III (թրոմբոպլաստինի սպիտակուցային մասը), որը նշանակալիորեն արագացնում է մակարդումը: Այս բջիջները վիտամին K-ից կախյալ գործոնների առաջացնողներն են: Մակարդման գործընթացում կարՏոր դեր ունի նաՏ հյուսվածքային թրոմբոպլաստինը, որի խտությունը բարձր է մեծ կիսագնդերի կեղՏում, թոքերում § ընկերքում:

Արյան մակարդման մեխանիզմը*:* Արյան մակարդումը նախաֆերմենտ-ֆերմենտային կասկադ է, որում նախաֆերմենտներն անցնելով ակտիվ վիճակի, ձեռք են բերում մակարդման այլ գործոններն ակտիվացնելու ընդունակություն: Նման ակտիվացումը կարող է կրել հաջորդական § հետընթաց բնույթ:

Արյան մակարդումը բաժանվում է 3 փուլի: Առաջին փուլը հաջորդական ռեակցիաների համալիր է, որի ընթացքում գոյանում է *պրոթրոմբինազ*: Երկրորդ փուլում իրականանում է պրոթրոմբինի վերածումը թրոմբինի (IIա գործոն), իսկ III-րդ փուլում ֆիբրինոգենից առաջանում է ֆիբրին:

Առաջին փուլը տեղի է ունենում արտաքին § ներքին մեխանիզմներով: Արտաքին մեխանիզմում թրոմբոպլաստինի առկայությունը պարտադիր է, իսկ ներքին մեխանիզմը կապված է P_3 գործոնի § քայքայված էրիթրոցիտների հետ: Պրոթրոմբինազի գոյացման արտաքին ուղին արագ է կատարվում (20-30վրկ-ում): Վնասված հյուսվածքներից § անոթների պատերից թրոմբոպլաստինն անցնում է արյան մեջ § փոխազդում պլազմային VII-րդ գործոնի ու Ca^{2+} իոնների հետ, որի հետ§անքով առաջանում է կալցիումային համալիր: Վերջինս պլազմային ոչ ակտիվ X-րդ գործոնը վերափոխում է ակտիվ ձ§ի (Xա):

Պրոթրոմբինազի գոյացման ներքին մեխանիզմը սկսվում է անոթի պատերի վնասումից § պլազմայի XII-րդ գործոնի ակտիվացումից: Դա տեղի է ունենում, երբ այն շփվում է հիմային թաղանթի բացասական լիցքավորված մակերեսին կոլագենի, բարձրամոլեկուլային կինինոգենի, ադրենալինի § P_3 գործոնի հետ: XIIա գործոնը պլազմային XI-րդ գործոնին վերափոխում է XIա-ի: P_3 գործոնի § բարձրամոլեկուլային կինինոգենի ներկայությամբ XIա գործոնն ակտիվացնում է պլազմային IX-րդ գործոնը: Հետագայում առաջանում է IXա, VIII, Ca^{2+} իոնների § P_3 գործոնների համալիր, որոնք վերափոխում են X-րդ գործոնը Xա-ի: Ներքին § արտաքին մեխանիզմներով առաջացած Xա գործոնը փոխազդում է V-րդ, Ca^{2+} իոնների § P_3 գործոնների հետ, որի արդյունքում առաջանում է համալիր՝ պրոթրոմբինազ:

Մակարդման երկրորդ փուլը II-րդ գործոնի վերափոխումն է IIա-ի:Դա տեղի է ունենում պրոթրոմբինազի ազդեցությամբ: Վերջինս առաջացնում է պրոթրոմբինի քայքայում § գոյանում են α-, β-, γ-թրոմբիններ, որոնցից մակարդման ընդունակությամբ օժտված է α -թրոմբինը:

Արյան մակարդման 3-րդ փուլն ընթանում է 3 ենթափուլերով: *Առաջին ենթափուլում* IIա գործոնի ազդեցությամբ ֆիբրինոգենից անջատվում է ֆիբրինոպեպտիդ § առաջանում է ֆիբրին մոնոմեր: *Երկրորդ ենթափուլում* ֆիբրին մոնոմերի պոլիմերացման շնորհիվ ձ§ավորվում է ֆիբրինի օլիգոմեր § դիմեր, որոնցից էլ լայնակի § երկայնակի կապման շնորհիվ առաջանում է ֆիբրին S-ը, որն արագ քայքայվում է տրիպսինի § պլազմինի ազդեցությամբ: *Երրորդ ենթափուլին* մասնակցում է XIII գործոնը, որը թրոմբինով ակտիվանալուց հետո Ca^{2+}-ի ներկայությամբ ֆիբրին պոլիմերը «կարում է» լրացուցիչ կապերով: Դրա արդյունքում լուծելի ֆիբրին S-ը վերափոխվում է անլուծելի ֆիբրին - I-ի (insolube): Վերջինիս մոլեկուլները ցանց են կազմում, որի մեջ պահվում են էրիթրոցիտները § լեյկոցիտները: Առաջացած արյան մակարդուկը ենթարկվում է հետագա բարդ փոփոխությունների, որոնք ավարտվում են մակարդման վերջնափուլում:

Մակարդուկի կրճատում **(ռետրակցիա)*:*** Թրոմբոցիտների քայքայումից անջատվում է թրոմբոստեին, որի ազդեցությամբ ֆիբրինային թելերը մոտենում § կարճանում են, առաջացնելով ծալքեր: Այս գործընթացի արդյունքում մակարդուկը խտանում է, հեղուկ մասը (շիճուկը) անջատվում § պնդանում է, ամրանում վնասված անոթի պատին ու փակում լուսանցքը: Ենթադրվում է, որ այս գործընթացի համար էներգիայի աղբյուրը ԱԵՖ-ն է, որը մեծ քանակով առաջանում է թրոմբոցիտներում ընթացող նյութափոխանակության ժամանակ:

Ֆիբրինալուծումը պաշտպանական կարևոր ռեակցիա է, որը կանխում է արյունատար անոթների խցանումը ֆիբրինային մակարդուկով § նպաստում անոթների լուսանցքի վերականգնմանը: Ֆիբրինալուծ ակտիվությամբ օժտված են շատ

օրգաններ § հյուսվածքներ, այդ թվում՝ թոքերը, վահանագեղձը, շագանակագեղձը: Ֆիբրինալուծումն իրականանում է պլազմինոգեն-պլազմին (ֆիբրինոլիզին) ֆերմենտային համակարգով: Պլազմինը β_1-գլոբուլիններին պատկանող սպիրտալուծ ֆերմենտ է § արյան պլազմայում գտնվում է ոչ ակտիվ՝ պլազմինոգենի տեսքով: Պլազմինի ազդեցությամբ քանդվում են ֆիբրինի պեպտիդային կապերը, որի արդյունքում ֆիբրինը լուծվում է:

Ինչպես արյան մակարդումը, այնպես էլ ֆիբրինալուծումն ընթանում է ներքին § արտաքին մեխանիզմներով: Արտաքին մեխանիզմն իրականանում է անոթների էնդոթելում սինթեզվող հյուսվածքային ակտիվացնողների մասնակցությամբ: Դրանք են պլազմինոգենի հյուսվածքային ակտիվացնողը § երիկամների կծիկամերձ համալիրում սինթեզվող ուրոկինազան:

Ներքին մեխանիզմը համեմատաբար բարդ է § իրականանում է XIIա գործոնի, նախակալիկրեինի, բարձրամոլեկուլային կինինոգենի մասնակցությամբ, որոնք նախաակտիվացնողներին վերափոխում են պլազմինոգենի ակտիվացնողներին կամ ազդում են նախաֆերմենտների վրա § վերափոխում պլազմինի:

Ֆիբրինալուծմանը մասնակցում են նաև լեյկոցիտները ֆագոցիտոզի շնորհիվ:

Պլազմայում գտնվում են նաև ֆիբրինալուծման ինհիբիտորներ, որոնցից կարևորներն են α_1 և α_2 հակապլազմինը, α_1- հակատրիպսինը, α_2- մակրոգլոբուլինը: Բնականոն պայմաններում այդ նյութերն էական ազդեցություն չեն թողնում ֆիբրինալուծման ակտիվության վրա: Արյան մակարդման արագացման § միաժամանակ ֆիբրինալուծման արգելակման դեպքում նպաստավոր պայմաններ են ստեղծվում թրոմբոզների, էմբոլիայի § DBC-ախտանիշի զարգացման համար:

13. 8. 3. Հակամակարդիչ մեխանիզմներ

Արյունն օրգանիզմում գտվում է հեղուկ վիճակում, չնայած պարունակում է մակարդման գործոններ: Դա պայմանավորված է բնական հակամակարդիչներով, որոնք լինում են առաջնային ու երկրորդային: ***Առաջնային հակամակարդիչները*** սինթեզվում են լյարդում, թոքերում § այլ օրգաններում ու մշտապես գոյություն ունեն շրջանառու արյան մեջ: ***Երկրորդային հակամակարդիչներն*** առաջանում են մակարդման § ֆիբրինալուծման գործընթացում:

Առաջնային հակամակարդիչներից են.

- ***Հակաթրոմբին III-ը***, որը գլիկոպրոտեիդ է: Այն սինթեզվում է լյարդում § էնդոթելային բջիջներում, հեպարինի պլազմային կոֆակտորն է, արգելակում է թրոմբին, IXա, Xա, XIա, XIIա գործոնների, կալիկրեինի § մասամբ պլազմինի ու տրիպսինի ակտիվությունը:
- ***Հեպարինը***, որը ծծումբ պարունակող թթու մուկոպոլիսախարիդ է, սինթեզվում է հյուսվածքներում § բազոֆիլներում, թոքերում, լյարդում, սրտում, պարարտ բջիջներում: Հակաթրոմբին III-ի հետ փոխներգործելիս 1000 անգամ ուժեղացնում է նրա ակտիվությունը:
- ***Հակաթրոմբին IV-ը*** (α_2 մակրոգլոբուլին է) ճնշում է թրոմբինի, կալիկրեինի, պլազմինի ու տրիպսինի ակտիվությունը:

- ***Հակատրիպսին*** α_2-ը թրոմբինի, տրիպսինի, պլազմինի ճնշող (ինհիբիտոր) է:
- ***Հակապլազմին*** α_2-ը սպիտակուց է, ճնշում է պլազմինի, տրիպսինի, քեմոտրիպսինի, ուռոկինազի ազդեցությունը:
- ***"C" § "S" պրոտեինները*** վիտամին K կախյալ սպիտակուցներն են: Առաջանում են լյարդում § էնդոթելում, կապում են Va § VIIIa գործոններն ու ակտիվացնում ֆիբրինալուծումը:
- ***Թրոմբոմոդուլինը "C"*** պրոտեինի կոֆակտորն է, կապում է IIa գործոնը: Այն առաջանում է էնդոթելային բջիջների կողմից:
- ***Պրոստացիկլինը*** արտադրվում է անոթների էնդոթելում § կանխում է թրոմբոցիտների սոսնձումը:

Երկրորդային հակամակարդիչներից են.

- ***Հակաթրոմբին I-ը,*** որն ապակտիվացնում է թրոմբինը, ճնշում Xa, Va գործոնները:
- ***Ֆիբրինոպեպտիդ A-ն § B-ն*** IIa գործոնի ճնշողներ են:
- ***Ֆիբրինոգենի § ֆիբրինի դեգրադացիայի արգասիքները*** խանգարում են ֆիբրին մոնոմերի պոլիմերացումը, շրջափակում են ֆիբրինոգենը § ֆիբրին մոնոմերը, ճնշում Xa, IIa գործոնները, ֆիբրինալուծումը § թրոմբոցիտների ագրեգացիան:

Բնական հակամակարդիչներին է պատկանում հիրուդինը, որը գտնըվում է բժշկական տզրուկների թքում: Հակամակարդիչ ազդեցությամբ օժտըված են նաև որոշ օձերի թույները, արյունածուծ միջատների թուքը: Օրգանիզմում մակարդիչ § հակամակարդիչ համակարգերը մշտապես գտնվում են փոխկապակցության մեջ, որի արդյունքում անոթային հունում արյունը պահպանվում է հեղուկ վիճակում:

13. 8. 4. Արյան մակարդման կարգավորումը

Ֆիզիոլոգիական հանգիստ պայմաններում մակարդումը տևում է 5-10 րոպե: Արյան մակարդման արագացումը կոչվում է *գերմակարդում*, դանդաղումը՝ *թերմակարդում*:

Արյան մակարդման կարգավորման ուսումնասիրության գործում մեծ ներդրում ունեն Ե.Ս. Իվանիցկի-Վասիլենկոն, Ա.Ա. Մարկոսյանը, Բ.Ա. Կուդրյաշովը § ուրիշներ:

Արյան մակարդման ***հումորալ կարգավորումն*** իրականանում է օրգանիզմի տարբեր բջիջներում սինթեզվող մակարդման գործոններով, որոնց առաջացումը § արյունատար հուն դուրս գալը կարգավորվում է հետադարձ կապի սկզբունքով. որքան արյունը մակարդման գործոններ քիչ է պարունակում, այնքան դրանք շատ են առաջանում բջիջներում:

Արյան մակարդման վրա ազդում են նաև ներզատական գեղձերի հորմոնները: Մակարդումը խթանում են վազոպրեսինը, օքսիտոցինը, գլյուկոկորտիկոիդները, հանքակորտիկոիդները, ադրենալինը, նորադրենալինը, սեռական հորմոնները, իսկ արգելակում են՝ ինսուլինը, լիդոկաինը: Թիրօքսինը երկակի ազդեցություն է թողնում՝ սկզբում խթանում է, իսկ ապա դանդաղեցնում:

Նյարդային կարգավորում: Սիմպաթիկ նյարդային համակարգի դրդումն առաջացնում է գերմակարդում արյան մեջ թրոմբոպլաստինի § K վիտամինակախյալ գործոնների շատացման հաշվին: Բացահայտվել է, որ թթվածնաքաղցի, արյան սուր կորստի, մկանային ուժգին աշխատանքի, ցավային գըրգիռների, սթրեսի դեպքում դիտվում է գերմակարդում, որոնք կարող են ֆիբրին մոնոմերի § նույնիսկ S ֆիբրինի առաջացման պատճառ դառնալ: Սակայն միաժամանակ ուժեղանում է ֆիբրինալուծումը, որը պաշտպանական նշանակություն ունի § ֆիբրինի մակարդուկն արագ լուծվում է: Արյան մակարդման արագացումը § ֆիբրինալուծման ուժեղացումը պայմանավորված են սիմպաթիկ նյարդային համակարգի լարվածության ուժեղացմամբ § արյան մեջ ադրենալինի ու նորադրենալինի մակարդակի բարձրացմամբ: Այս դեպքում ակտիվանում է Հագեմանի գործոնը, որը պայմանավորում է պրոթրոմբինազի առաջացումը: Բացի այդ ադրենալինը ուժեղացնում է ապոպրոտեին III-ի գոյացումը, որն օժտված է թրոմբոպլաստինային հատկությամբ: Ադրենալինի ազդեցությամբ ակտիվանում է հյուսվածքային լիպազը, որի ներգործությունից առաջացած ճարպաթթուները օժտված են թրոմբոպլաստինային ակտիվությամբ:

Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի դրդման դեպքում արյան մեջ շատանում են հեպարինի, հակաթրոմբին III-ի քանակը § արյան մակարդումը դանդաղում է: Սակայն որոշ գիտնականներ (Վ.Մ.Պոկրովսկին § հեղ., 1998) գտնում են, որ պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի լարվածության բարձրացման դեպքում նույնպես դիտվում է մակարդման արագացում § ֆիբրինալուծման խթանում՝ կապված թրոմբոպլաստինի § պլազմինոգենի ակտիվացնողների շատացման հետ:

Արյան մակարդման գործընթացի վրա կեղ§ային ազդեցությունն իրականանում է վեգետատիվ նյարդային համակարգի § հորմոնների միջոցով: Տեղեկատվությունը մեծ կիսագնդերի կեղ§ է հասնում անոթների քիմիաընկալիչներից § ենթակեղ§ային բաժիններից: Եթե կեղ§ում գերակշռում է դրդումը, ապա դիտվում է գերմակարդում, իսկ արգելակման գործընթացի գերակշըռման դեպքում՝ թերմակարդում:

13. 9. Արյան խմբեր: Ռեզուս գործոն

Արյան խմբերի մասին ուսմունքը ծագել է կլինիկական բժշկության պահանջներից: Նախկինում տարբեր հիվանդությունների, արյան կորստի դեպքում կատարված արյան փոխներարկումները հաճախ ավարտվում էին անհաջողությամբ, ընդհուպ ռեցիպիենտի (անձ, որին ներարկում են արյուն) մահով: 1901-1903 թթ. ավստրիացի գիտնական Կ. Լանդշտեյները § չեխ բժիշկ Յա. Յանսկին հայտնաբերեցին, որ մի մարդու արյան պլազման կամ շիճուկը կարող է սոսնձել մյուսի էրիթրոցիտները: Այս երևույթն անվանվեց *իզոհեմագլյուտինացիա*: Դրա հիմքում ընկած է էրիթրոցիտներում հատուկ հակածինների՝ A, B ագլյուտինոգենների § պլազմայում բնական հակամարմինների՝ α, β ագլյուտինների առկայությունը: Էրիթրոցիտների ագլյուտինացիա առաջանում է այն դեպքում, եթե հանդիպում են նույնանուն ագլյուտինոգենը § ագլյուտինինը՝ A § α-ն, B § β-ն: Հակածինը գենետիկորեն օտար տեղեկատվություն կրող, բնական

կամ արհեստական ծագման բարձրամոլեկուլային պոլիմեր է: Օրգանիզմ հակածին ներարկելիս առաջանում է իմունոլոգիական ռեակցիա: Սինթեզվում է հակամարմին, որն ընդունակ է փոխազդել նույնանուն հակածնի հետ § առաջացնել ագլյուտինացիա: Տարբերում են բնականոն (լրիվ) § ոչ լրիվ հակամարմիններ: Բնականոն հակամարմիններ են ABO-ի համակարգի α § β ագլյուտինինները, իսկ ոչ լրիվ հակամարմինն առաջանում է ի պատասխան ներարկված հակածնի՝ օրինակ, հակառեզուս ագլյուտինինները:

Պարզվել է, որ ագլյուտինինն ունի կապման երկու կենտրոն, որի պատճառով հակածին-հակամարմին ռեակցիայի դեպքում 1 մոլ ագլյուտինինը կարող է կամրջակ առաջացնել 2 էրիթրոցիտի միջև: Այս դեպքում էրիթրոցիտներից յուրաքանչյուրն ագլյուտինինի մասնակցությամբ կարող է կապվել հարևան էրիթրոցիտի հետ, որի շնորհիվ առաջանում է էրիթրոցիտների խառնակույտ (կոնգլոմերատ):

Մարդու արյան մեջ չի կարող լինել նույնանուն ագլյուտինոգեն § ագլյուտինին (A, α կամ B, β), քանի որ տեղի կունենա էրիթրոցիտների զանգվածային սոսնձում՝ *ագլյուտինացիա*: Յուրաքանչյուր մարդու արյան մեջ այդ 4 գոր-ծոննե-րից միայն երկուսը գոյություն ունեն: Ուստի հնարավոր է միայն 4 զուգակցում, որի դեպքում նույնանույ ագլյուտինոգենը § ագլյուտինինը չեն հանդիպում: Դրանք էլ համարվում են ABO համակարգի արյան խմբերը:

Աղյուսակ 13.1.**Արյան խմբերի շիճուկաբանական կազմը (ABO համակարգ)**

Արյան խմբեր	էրիթրոցիտներ	Պլազմա կամ շիճուկ	
	ագլյուտինոգեններ	ագլյուտինիններ § հեմոլիզիններ	հակաագլյուտիններ
I (O)	O	α β	O
II(A)	A	β	A
III (B)	B	α	B
IV (AB)	AB	-	AB

Աղյուսակից երևում է, որ I խմբի արյունը չի պարունակում ագլյուտինոգեն, այդ պատճառով միջազգային դասակարգմամբ նշվում է որպես O խումբ, II -ը՝ A, III-ը՝ B, IV-ը ՝ AB: Ագլյուտինիններից բացի արյան պլազման պարունակում է *հեմոլիզիններ*, որոնք նույնպես նշվում են α § β տառերով: Նույնանուն ագլյուտինոգենի § հեմոլիզինի հանդիպումից տեղի է ունենում էրիթրոցիտների հեմոլիզ: Հեմոլիզինների ազդեցությունը դրսևորվում է 37-40^{0}C դեպքում, ուստի անհամատեղելի արյուն ներարկելիս 30-40 րոպե հետո տեղի է ունենում հեմոլիզ: Սենյակային ջերմաստիճանի դեպքում, եթե հանդիպում են նույնանուն ագլյուտինոգենը § ագլյուտինինը, ապա ագլյուտինացիա առաջանում է, իսկ հեմոլիզ՝ ոչ:

Ագլյուտինոգենները արյան բնածին ժառանգական հատկությունն է § չի փոխվում ամբողջ կյանքի ընթացքում: Նորածինների արյան մեջ չկան ագլյուտինիններ: Դրանք առաջանում են կյանքի առաջին տարվա ընթացքում սննդի հետ անցնող նյութերի ազդեցությամբ, ինչպես նաև § մշակվում են աղիքային միկրոֆլորային կողմից:

Ներկայումս էրիթրոցիտներում հայտնաբերվել են A § B ագլյուտինոգենների տարատեսակներ A_1 A_2, A_3...A_7; B_1, B_2, B_3 .....B_6, ընդ որում A_1 § B_1 ագլյուտինոգենները օժտված են ագլյուտինացիայի ավելի մեծ ունակությամբ, քան մյուսները: Հայտնաբերված են նաև α_1 § α_2 ագլյուտինիններ, որոնց անվանում են *էքստրաագլյուտինիններ*: Բացի այդ տարբեր խմբերի մարդկանց արյան մեջ կարող են գտնվել իմունային հակա -A § հակա -B հակամարմիններ (ագլյուտինիններ), որոնք ավելի ուժեղ ագլյուտինիններ են:

Արյուն փոխներարկելիս իմունոլոգիական բախումից խուսափելու համար անհրաժեշտ է հաշվի առնել հետևյալ կանոնները՝ 1. ռեցիպիենտի արյան պլազման պետք է պիտանի լինի դոնորի (արյուն տվող անձ) էրիթրոցիտների կյանքի համար, ուստի պետք է հաշվի առնել ռեցիպիենտի ագլյուտինինները, իսկ դոնորի՝ ագլյուտինոգենները; 2. չպետք է հանդիպեն նույնանուն ագլյուտինոգենը § ագլյուտինինը, ընդ որում ոչ մեծ քանակով (200-300 մլ) արյուն փոխներարկելիս դոնորի պլազմայի ագլյուտինինները հաշվի չեն առնվում, քանի որ դրանք ռեցիպիենտի արյան մեջ նոսրանում են; 3. ներարկվող արյունը չպետք է պարունակի հակա -A, հակա -B իմունային § α_1, α_2 էքստրաագլյուտինիններ:

Ըստ ABO համակարգի մեծ քանակությամբ արյան ներակման ժամանակ անհրաժեշտ է ներարկել միայն նույնանուն խմբի արյուն, իսկ արտակարգ վիճակներում անհրաժեշտ է կիրառել Օտտենբերգի կանոնը, որի համաձայն թույլատրվում է փոխներարկել առաջին խմբի արյուն, որը չի պարունակում

ագլյուտինոգեններ: Դրա համար էլ I-ին խմբի արյուն ունեցողներին անվանում են հարաբերորեն ունիվերսալ դոնորներ: Բացառիկ դեպքերում IV-րդ խմբի ռեցիպիենտին, որը չունի ագլյուտինիններ, թույլատրվում է սահմանափակ քանակով (մինչ§ 200 մլ) ներարկել այլ համատեղելի խմբի արյուն (հարաբերորեն ունիվերսալ ռեցիպիենտ): Երեխաներին պետք է ներարկել միայն նույնանուն խմբի արյուն:

Հասարակության մեջ արյան խմբերն անհավասարաչափ են բաշխված: Կենտրոնական Եվրոպայի ազգաբնակչության 40%-ը ունեն O(I) խմբի արյուն, 40%-ից ավելին A(II), 10%- ից ավելին B(III), 6%-ը IV խմբի արյուն: Հայ ժողովրդի արյան գերակշռող խումբը երկրորդն է:

էրիթրոցիտների թաղանթի վրա կան նա§ այլ ագլյուտինոգեններ՝ Rh, M, N, S, P § այլն, որոնց նշանակությունը դրս§որվում է կրկնակի փոխներարկումների ժամանակ:

Ռեզուս համակարգ (Rh- hr): Կ. Լանդշտեյները § Ա. Վիները (1940) ռեզուս մակակա կապիկների արյան էրիթրոցիտներում հայտնաբերեցին ագլյուտինոգեն, որն անվանեցին ռեզուս գործոն (Rh): Հետագայում պարզվեց, որ մարդկանց 85%-ի արյան էրիթրոցիտներում այդ գործոնը կա, ուստի նրանց անվանեցին ***ռեզուս դրական*** (Rh^+), իսկ 15%-ի արյան էրիթրոցիտներն այդ ագլյուտինոգենը չեն պարունակում, հետ§ապես նրանց անվանեցին ***ռեզուս բացասական*** (Rh^-):

Ներկայումս հայտնի է, որ ռեզուս համակարգը ներառում է ավելի քան 40 հակածին, որոնք նշվում են տառերով, թվերով, նշաններով: Դրանցից առավել կա-րճ§որներն են RhO(D), rh^{I} (C), rh^{II} (E), ընդ որում, իմունային ուժեղ հատկությամբ օժ-տված է D հակածինը, որի ազդեցությամբ սինթեզվում են հակա-D հակամարմին-ներ: Այն արյունն է համարվում Rh^+, որի էրիթրոցիտները կրում են D հակածին:

Ի տարբերություն ABO համակարգի, ռեզուս գործոնը չունի իր բնական հակամարմինը, այն ձ§ավորվում, երբ Rh^- ռեցիպիենտին ներարկեն Rh^+ արյուն:

Ռեզուս համակարգում իմունոլոգիական բախում տեղի է ունենում հետ§յալ դեպքերում. ռեզուս բացասական մարդուն կրկնակի անգամ ռեզուս դրական ար-յուն ներարկելիս § հղիության դեպքում, երբ մայրը Rh^- է, հայրը Rh^+, պտուղը նույն-պես Rh^+:

Եթե Rh^+ դոնորի արյունը ներարկելն Rh^- ռեցիպիենտին, ապա վերջինիս օր-գանիզմում կառաջանա հակառեզուս ագլյուտինին (Rh- հակամարմին): Կրկնակի ներարկման դեպքում կարող է զարգանալ փոխներարկումային շոկ՝ դոնորի էրիթրոցիտների ագլյուտինացիայի § հետագա հեմոլիզի հետ§անքով: Այդ պատճառով կրկնակի ներարկման դեպքում անհրաժեշտ է որոշել դոնորի § ռեցիպիենտի ռեզուս պատկանելիությունը:

Եթե մայրը ռեզուս բացասական է, իսկ պտուղը Rh^+, ապա հղիության դեպ-քում, երբ խանգարվում է ընկերքային պատնեշի անոթային ամբողջականությունը, պտղի արյան էրիթրոցիտները կարող են անցնել մոր արյան մեջ § առաջացնել Rh հակամարմիններ: Վերջիններս ընկերքով թափանցելով պտղի արյան մեջ կարող են առաջացնել էրիթրոցիտների ագլյուտինացիա, որի արդյունքում կարող է զար-գանալ հեմոլիզային սակավարյունություն:

Ներկայումս այդ վտանգից խուսափելու համար ծննդաբերությունից առաջ ներարկում են հակա-D հակամարմիններով շիճուկ, որը քայքայում է պտղից թա-փանցած Rh^+ էրիթրոցիտները:

Կարևոր հակածնային համակարգեր են համարվում նաև MNSs, P, Լյուտերան (Lu), Կելլ-Կելլանո (Kk), Լյուիս (Le), Դաֆֆի (Fy) և Կիդ (JK) համակարգերը: Այս համակարգերը հաշվի են առնում դատական բժշկությունում նորածնի ծնողական պատկանելիությունը՝ հայրությունը հաստատելու համար, իսկ երբեմն նաև օրգանների և հյուսվածքների փոխպատվաստման դեպքում:

Ծանր բարդությունները, որոնք առաջանում են անհամատեղելի արյուն ներարկելիս և ռեզուս բախման դեպքում, պայմանավորված են ոչ միայն էրիթրոցիտների խառնակույտի առաջացմամբ և նրանց հեմոլիզով, այլև արյան ներանոթային մակարդմամբ, քանի որ էրիթրոցիտները պարունակում են թրոմբոցիտների ագրեգացիան և ֆիբրինի մակարդուկ գոյացնող գործոններ: Այդ դեպքում տուժում են բոլոր օրգաններից, բայց հատկապես երիկամները, քանի որ մակարդուկը վնասում է երիկամի կծիկի «հրաշալի ցանցը» և խոչընդոտում միզագոյացումը:

13. 10. Ավշային համակարգ

Ավշային համակարգը ավշաանոթների և ավշագեղձերի ամբողջություն է, որն ապահովում է միջբջջային հեղուկի և նյութերի ներծծումը ու դրանց վերադարձը արյունատար հուն:

Ավշային համակարգը կազմում են՝ ավշային մազանոթները, ներօրգանային հետմազանոթային հյուսակները, արտաօրգանային ավշային անոթները, ավշային գլխավոր ծորանները (կրծքային և ավշային աջ ծորաններ):

Ավշային մազանոթների և հետմազանոթների պատերը կազմված են միաշերտ էնդոթելային բջիջներից, որոնք կոլագենային թելերով ամրացված են շրջապատի հյուսվածքներին: Էնդոթելային բջիջների միջև կան անցքեր, որոնք ճնշման գրադիենտի փոփոխության դեպքում կարող են բացվել և փակվել: Ավշային մազանոթներ չկան գլխուղեղում և ողնուղեղում, ուղեղային թաղանթներում, եղջերաթաղանթում, ակնախնձորում, ընկերքում: Դրանց քանակը քիչ է նաև մկաններում, կապաններում, փակեղներում, ջլերում: Առավել շատ ավշային մազանոթներ հանդիպում են լյարդում, բարակ աղիքում: Մազանոթները սկսվում են փակ ծայրաճյուղերով, որոնց պատերն ունեն բարձր թափանցելիություն: Ծայրաճյուղային մազանոթները միմյանց միահյուսվելով առաջացնում են ավշային երակներ (հետմազանոթներ), որոնց պատերում կան ավշի հետհոսքն արգելող փականներ: Երկու փականների միջև եղած հատվածը կոչվում է *լիմֆագիոն*, այն ապահովում է ավշային համակարգի պոմպային ֆունկցիան (Ռ. Ս. Օռլով):

Ներ- և արտաօրգանային ավշային անոթներն ու ծորանները հիմնականում կատարում են փոխադրական ֆունկցիա: Վերջույթների և ներքին օրգանների ավշային խոշոր անոթները միանում են կրծքային և ավշային աջ ծորանին:

Ավշագեղձերը ավշահամակարգի կարևոր բաղադրամասերն են, որոնք գտնվում են մակերեսորեն և խորքում տեղադրված ավշաանոթների ուղղությամբ (մարդկանց մոտ դրանց քանակը շուրջ 460 է):

Հարթ մկանաբջիջների առկայության շնորհիվ ավշագեղձերը հեշտությամբ կծկվում են, հատկապես նյարդահումորալ ազդեցությունների դեպքում: Գեղձով ավիշը դանդաղ է հոսում, որի հետևանքով նրա մեջ պարունակվող բակտերիաները ֆագոցիտվում են: Երբ մանրէները մտնում են ավշահանգույց, նրանք բորբոք-

վում § մեծանում են: Ծխող մարդկանց թոքերի ավշագեղձերում կուտակվում են ծխի մասնիկներ, որի հետ§անքով դրանք դառնում են մուգ-գորշ կամ ս§ գույնի:

Ավշահամակարգի ֆունկցիաները: 1. ***Հեղուկաքաշիչ*** (դրենաժային) ֆունկցիան ապահովում է միջհյուսվածքային տարածությունից ջրի § նյութափոխանակության արգասիքների հեռացումը, դրանով իսկ նպաստում միջհյուսվածքային հեղուկի ծավալի § կազմության շարժուն հավասարակշռության պահպանմանը: 2. ***Պաշտպանական*** ֆունկցիան նպաստում է հակածինների փոխադրմանը, առաջնային § երկրորդային իմունային պատասխանի ձ§ավորմանը, բջջային իմունիտետին, հակամարմինների տեղափոխմանը: 3. ***Փոխադրիչ*** ֆունկցիան ապահովում է սպիտակուցների § էլեկտրոդների վերադարձն արյուն, ինչպես նա§ մարսողական համակարգից սննդանյութերի հիդրոլիզի արգասիքների տեղափոխումը արյուն: 4. ***Արյունաստեղծ*** ֆունկցիան ապահովում է լիմֆոցիտների տարբերակման գործընթացը, որը սկսվել էր դեռ§ս ոսկրածուծում § նոր լիմֆոցիտների սինթեզը: Ենթադրվում է, որ ավշային հանգույցները սինթեզում են լեյկոպոետիններ:

Ավշագոյացում*:* Ավշագոյացմաը իրականանում է քամման, դիֆուզիայի օսմոսի գործընթացներով, մազանոթներում § հյուսվածքային հեղուկում հիդրոստատիկ ճնշման տարբերությունով: Ավշային մազանոթների պատերը բարձր թափանցելիություն, որի շնորհիվ տարբեր մեծության մասնիկներն անցնում են ավշանոթների լուսանցք՝ միջբջջային ուղիով § էնդոթելի միջոցով: Մազանոթների պատերի միջբջջային ճեղքերով անցնում են 10 նմ-ից մինչ§ 10 մկմ մեծությամբ մասնիկներ: Նյութերի փոխադրման երկրորդ ուղին իրականանում է նրանց անմիջական անցումով էնդոթելային բջիջների ցիտոպլազմայով՝ միկրոպինոցիտոզային բշտիկների § վեզիկուլների օգնությամբ: Տարբեր մասնիկների § հեղուկի անցումը կատարվում է միաժամանակ:

Ստարլինգի տեսության համաձայն (1894) բացի հիդրոստատիկ ճնշումից ավշագոյացման մեխանիզմում էական դեր ունի օնկոսային ճնշումը: Արյան հիդրոստատիկ ճնշման բարձրացումը նպաստում է ավշի գոյացմանը, իսկ օնկոսային ճնշման բարձրացումը կանխում է այն: Մարդու օրգանիզմում օրական ավշային մազանոթներ է ներթափանցում 2 լ ավիշ: Ավշային մազանոթներով անցնում են սպիտակուցներ, լիպիդներ, քայքայված բջիջների մնացորդներ:

Ավշի կազմությունը, հատկությունները*:* Ավիշը թույլ դեղնավուն, թափանցիկ հեղուկ է, քիմիական բաղադրությամբ մոտ է պլազմային: Այն պարունակում է բջջային տարրեր (լիմֆոցիտներ), սպիտակուցներ, լիպիդներ, ամինաթթուներ, գլյուկոզ, գլիցերին, էլեկտրոլիտներ: Կրծքային ծորանի ավշում լիմֆոցիտների քանակը հասնում է $8 \cdot 10^9$/լ: էրիթրոցիտներ բնականոն պայմաններում հանդիպում են սահմանափակ քանակով, նրանց քանակը նշանակալիորեն շատանում է հյուսվածքների վնասման դեպքում: Մակրոֆագեր § մոնոցիտներ հազվադեպ են հանդիպում, իսկ հատիկավոր լեյկոցիտներ կարող են անցնել վարակի օջախներից:

Ավշում պարունակվում են նա§ կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր՝ անոթակտիվ ամիններ, վիտամիններ, ոչ մեծ քանակով մակարդման գործոններ, հակամարմիններ, տարբեր ֆերմենտներ: Ավշի մածուցիկությունը § խտությունը պլազմայից ցածր է, PH-ը հավասար է 9-ի: Ավշում խոլեստերինը § ֆոսֆոլիպիդները գտնվում են լիպոպրոտեինների տեսքով: Ազատ ճարպերի քանակը կախված է ընդունված սննդից: Ճարպոտ սնունդ ընդունելուց հետո

աղիքի ավշային անոթների § կրծքային ծորանի ավիշը դառնում է կաթնասպիտակավուն գույնի:

Ավշի շարժման մեխանիզմը: Ավշի շարժումը սկսվում է ավշային մազանոթներում նրա գոյացման պահից, ուստի արյունատար մազանոթներից հեղուկի քամման արագությունը մեծացնող գործոնները նպաստում են ավշագոյացմանը § շարժմանը:

Ավշի, ինչպես § արյան շարժման անմիջական շարժիչ ուժը հիդրոստատիկ ճնշման գրադիենտն է, որին նպաստում են մի քանի գործոններ:

- *Լիմֆանգիոնների պարբերական կծկումները*: Լիմֆագիոնները կարելի է դիտել որպես խողովակավոր ավշային սրտիկներ, որոնք իրենց կազմում ունեն ավշի ակտիվ փոխադրման բոլոր տարրերը՝ զարգացած մկանային մանժետներ § փականներ: Յուրաքանչյուր լիմֆանգիոնի կծկման ակտիվությունը մեծանում է նրա մեջ ավիշ լցվելիս (8-10 կծկում/րոպե):
- *Կրծքավանդակի ներծծող ուժը:*
- Կարևոր նշանակություն ունեն ավշային ուղիները շրջապատող կմախքային մկանների կծկումները, ներորովայնային ճնշումը, մարսողական օրգանների շարժումը, մոտակա զարկերակային անոթների անոթազարկը:

Ավշի միակողմանի հոսքն ապահովում է փականային ապարատը, որը ավշային մազանոթներում ստեղծում է բացասական ճնշում:

Լիմֆանգիոնների կծկումը կարգավորվում է նյարդային, հումորալ § մկանածին մեխանիզմներով: Լիմֆանգիոնների միոցիտներն օժտված են ինքնակարգավորմամբ՝ նրանց ձգումը նպաստում է կծկման ուժի մեծացմանը § ազդում հարևան լիմֆանգիոնների վրա:

Նյարդային կարգավորումն իրականանում է ներպատային նյարդային ապարատով § սիմպաթիկ նյարդային համակարգով, որն ակտիվացնում է α-ադրենաընկալիչները, որոնք § ուժեղացնում են միոցիտների փուլային կծկումները (Օրլով, 1982):

Ացետիլխոլինի ցածր խտությունը փոքրացնում է լիմֆանգիոնների փուլային կծկումները: Լիմֆանգիոնների ինքնածին փուլային կծկումների վրա ազդում են հեպարինը § հիստամինը: Սերոտոնինը խթանում է լարումային կծկումները, մեծացնում ինքնածին ակտիվությունը § իջեցնում տատանասահմանը: Վազոպրեսինն ուժեղացնում է ավշի հոսքը, բարձրացնում լարվածությունը, հաճախացնում փուլային կծկումները § նվազեցնում դրանց տատանասահման, իսկ օքսիտոցինը թողնում է հակառակ ազդեցություն:

Գլուխ 14. ՕՐԳԱՆԻԶՄԻ ՊԱՏՆԵՇԱՅԻՆ ՖՈՒՆԿՑԻԱՆԵՐԸ

Մարդու § բարձրակարգ կենդանիների օրգանիզմը օժտված է մի շարք մենահատուկ ֆիզիոլոգիական համակարգերով, որոնք ապահովում են հարմարումը միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Այս գործընթացը սերտորեն կապված է օրգանիզմի ներքին միջավայրի ֆիզիոլոգիական ցուցանիշների, հյուսվածքային հեղուկի ֆիզիկա-քիմիական բաղադրության կայունության պահպանման անհրաժեշտության հետ:

Ներքին հեղուկ միջավայրի հարաբերական կայունության պահպանման գործում մեծ նշանակություն ունեն պատնեշային ֆունկցիաները: Ընդունված է պատնեշները բաժանել արտաքին § ներքին:

Արտաքին պատնեշները կարգավորում են նյութերի փոխանակությունը օրգանիզմի § արտաքին միջավայրի միջ§: Դրանց թվին են պատկանում մաշկը, շնչառական, մարսողության օրգանները § երիկամները:

Ներքին պատնեշները հյուսվածքաարյունային (հունարեն histos-հյուսվածք, haima-արյուն) պատնեշներն են, որոնք կարգավորում են արյան § օրգանի ներքին միջավայրի փոխհարաբերությունը: Հույսվածքաարյունային պատնեշների վերաբերյալ ուսմունքի հիմնադիրը ակադեմիկոս Լ.Խ. Շտերն է (1921):

Ներքին պատնեշները կարգավորում են արյան միջից կառուցվածքային § էներգիայով հարուստ միացությունների անցումը օրգան ու բջջային նյութափոխանակության վերջնական արգասիքների ժամանակին հեռացումը:

Հույսվածքաարյունային պատնեշներին բնորոշ է *ընտրողական թափանցելիությունը:* Շատ հաճախ պատնեշները համարյա բաց չեն թողնում թույները, հակամարմինները, դեղանյութերը: Նրանք ընդունակ են բաց թողնել այն նյութերը հյուսվածքներից դեպի արյուն § հակառակ, եթե դրանց խտությունը հասել է շեմքային մեծության: Դա հիմնականում վերաբերվում է բջջային թունավոր մետաբոլիտներին, հորմոններին, կենսաբանական ակտիվ նյութերին: Պատնեշներով առավել հեշտ անցնում են լիպիդների մեջ լուծվող նյութերը, քանի որ դրանք հեշտությամբ անցնում են բջջաթաղանթով:

Նյութերի փոխադրումը կատարվում է էնդոթելի բջիջներով (անդրբջջային) § միջբջջային հիմնական նյութերով (հարբջջային): Կենսաբանական ակտիվ նյութերի տեղափոխությունը հյուսվածքաարյունային պատնեշով կախված է տեղափոխվող նյութի մոլեկուլների մեծությունից § լիցքից թաղանթի անցքերի չափսերից, օրգանիզմի նյութափոխանակային պահանջից, միկրոշրջանառությունից, նյարդային § հումորալ ազդեցություններից: էական նշանակություն ունեն նաև § պատնեշներում գտնվող կառուցվածքային տարրերը, որոնք ընդունակ են չեզոքացնել, քայքայել կամ կապել արյան մեջ գտնվող նյութերը: Պատնեշների այս ֆունկցիան կոչվում է *կենսաբանական փոխակերպում:*

Հյուսվածքաարյունային պատնեշների գործառույթային վիճակի վրա ազդում են օրգանիզմի հասակը, սեռը, նյարդային, հումորալ ազդակները, վեգետատիվ նյարդային համակարգի լարվածությունը, քնի § արթունության հերթագայումը, քաղցը, հոգնածության աստիճանը, վնասվածքները § այլն: Արյան մեջ պարունակվող կամ օրգանիզմ ներմուծված ացետիլխոլինը, հիստամինը, կինինները, որոշ ֆերմենտներ (հիալուրոնիդազ) մեծացնում են պատնեշների թափանցելիությունը, հեշտացնում նյութերի անցումն արյունից հյուսվածքների մեջ, իսկ կատեխոլամինները, կալցիումի աղերը, P նյութը թողնում են հակառակ ազդեցություն: Հինականում պատնեշներն արգելակում են դեղանյութերի § հակամարմինների անցումն արյունից հյուսվածքների մեջ: Որոշ գործոններն էլ իջեցնում են պատնեշների դիմադրությունը: Դրանց թվին են պատկանում ռենտգենյան, ինֆրակարմիր, ուլտրամանուշակագույն ճառագայթները, ուլտրաձայները, ուլտրակարճ բարձրահաճախ էլեկտրամագնիսական ճառագայթները, կորտիզոլի, վիտամինների ներմուծումը օրգանիզմ: Այդ

պատճառով երբեմն դեղանյութը ուղղակի ներարկվում է ախտահարված օրգան, շրջանցելով պատնեշը:

14.1.Հյուսվածքաարյունային պատնեշի կառուցվածքը § ֆունկցիանե-րը

Հյուսվածքաարյունային պատնեշների հիմնական կառուցվածքային միավորն արյունատար մազանոթն է: Չնայած մազանոթների էնդոթելը § հիմային թաղանթը տարբեր օրգաններում ունեն օրգանամենահատուկ ծ§ աբանական առանձնահատկություններ, այնուամենայնիվ, դրանք օժտված են կառուցվածքային ընդհանուր գծերով: Արյունատար մազանոթների պատերը կազմված են էնդոթելիոցիտների մեկ շերտից, հիմային թաղանթից § հազվադեպ հանդիպող պերիցիտներից՝ շուրջմազանոթային Ռուժեի բջիջներից:

Էնդոթելային շերտը ունի 0,2-2մկմ հաստություն: Էնդոթելիոցիտները միմյանց միացած են նեքսուսներով § դեսմոսոմներով, որոնց շնորհիվ նյութերը հեշտությամբ անցնում են մազանոթների պատերով: Էնդոթելային շերտը կարող է լինել հոծ կամ ընդհատվում է ճեղքերով, անցքերով, որոնց միջոցով իրականանում է հարբջջային փոխադրումը: Կլոր անցքերով էնդոթելը պատում է ներզատական գեղձերի, երիկամների մազանոթների լուսանցքը, ուղեղի անոթային հյուսակները, աղիքի § մաշկի երակային մազանոթները: Էնդոթելիոցիտները տեղադրված են հիմային թաղանթի վրա, որը բոլոր կողմերից շրջապատում է մազանոթը:

Հիմային շերտը կազմված է միմյանց միահյուսված ֆիբրիլներից § անծ§ (ամորֆ) նյութից, որոնց ներսում գտնվում են երկար ելունավոր բջիջներ՝ պերիցիտներ: Վերջիններիս ելունները ծակում են հիմային շերտը § մոտենում էնդոթելիոցիտներին: Պերիցիտներին էլ մոտենում են սիմպատիկ նյարդաթելեր, առաջացնելով սինապսանման կառույց նյարդային ազդակների հաղորդման համար: Պերիցիտը էնդոթելին հաղորդում է ազդակ, որի շնորհիվ էնդոթելային բջիջը ուռչում է կամ կորցնում հեղուկ § դրանով նպաստում մազանոթի լուսանցքի պարբերական փոփոխություններին:

Հիմային թաղանթը տարբեր օրգանների մազանոթներում ունի 20-150նմ հաստություն, տարբերվում է ընդհատությամբ § անընդհատությամբ: Նրա կառուցվածքի մեջ մտնում են լիպոպրոտեիդներ § գլիկոզամինոգլիկաններ: Վերջիններս իրենց պոլիմերացման աստիճանի փոփոխությամբ ընդունակ են փոխել պատնեշի թափանցելիությունը § կլանել նրա միջով անցնող նյութերը:

Մազանոթների պատերով նյութերի տեղափոխությունը իրականանում է մի քանի ուղիներով: Առավել ուժգին իրականանում է դիֆուզիան: Մարդու փոխանակային մակերեսով օրվա ընթացքում դիֆուզվում է 85000 լ հեղուկ (րոպեում 60լ): Պինոցիտոզային բշտիկների ծ§ ով երկկողմանի տեղափոխվում են մետաբոլիտները, սպիտակուցների խոշոր մոլեկուլները: Միջբջջային ճեղքերի § անցքերի միջով, որոնք տեղավորված են նեքսուսների միջ§, ներթափանցում են ցածրամոլեկուլային միացությունները § ջուրը: Ծոցային մազանոթների խոշոր ճեղքերը ընդունակ են բաց թողնելու հեղուկ, տարբեր նյութեր, այդ թվում նա§ մանր մասնիկներ ու բարձրամոլեկուլային միացություններ: Հիմային շերտն արգելակում է բարձրամոլեկուլային միացությունների § ծ§ ավոր տարրերի տեղափոխությունը:

Պատնեշային գոյացություններ: Հյուսվածքաարյունային պատնեշների թվին են պատկանում արյունագլխուղեղային, արյունաընկերքային, արյունաավշային, արյունաթոքամզային, արյունալաբիրինթոսային § այլն: Նշենք դրանցից կար§ որագույնները:

14.1.1. Արյունաուղեղային պատնեշ

Օրգանիզմի ներքին միջավայրի կայունությունն ապահովող հարմարողական մեխանիզմներում առաջատար դերը պատկանում է արյունաուղեղային պատնեշին:

Արյունաուղեղային պատնեշի մասին ուսմունքի զարգացումը կապված է Լ.Ս. Շտերնի § նրա հետ§ որդների անվան հետ: Ըստ Լ.Ս. Շտերնի արյունաուղեղային պատնեշը ԿՆՀ-ում միավորում է ֆիզիոլոգիական մեխանիզմներն ու համապատասխան անատոմիական գոյացությունները, որոնք մասնակցում են ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի բաղադրության կարգավորմանը:Ներկայումս արյունաուղեղային պատնեշը (ԱՈՒՊ) դիտում են որպես տարբերակված բարդ անատոմո-ֆիզիոլոգիական § կենսաքիմիական համակարգ, որը գտնվում է արյան § ողնուղեղային հեղուկի ու ուղեղի միջ§ § իրականացնում է պաշտպանական հոմեոստազային ֆունկցիա: Այս պատնեշը ստեղծվել է մասնագիտացված թաղանթների շնորհիվ, որոնք օժտված են արտակարգ նուրբ թափանցելիությամբ:

ԱՈՒՊ-ն իրականացնում է նյութերի ներթափանցումը ուղեղ ոչ թե ուղեղողնուղեղային հեղուկով, այլ արյունատար համակարգով՝ մազանոթ-նյարդային բջիջ մակարդակով: Այն ոչ թե անատոմիական, այլ ավելի շատ գործառական հասկացություն է § բնութագրվում է որպես ֆիզիոլոգիական մեխանիզմ: Ինչպես յուրաքանչյուր ֆիզիոլոգիական մեխանիզմ, ԱՈՒՊ-ն գտնվում է նյարդային § հումորալ համակարգերի հսկողության ներքո: Կարգավորման գործընթացում առաջատար դերը պատկանում է նյարդային հյուսվածքի գործունեությանը § նյութափոխանակությանը: ԱՈՒՊ-ի առաջացմանը հիմնականում մասնակցում են ուղեղային մազանոթների էնդոթելը, ուղեկից բջիջները § նեյրոնի թաղանթը: ԱՈՒՊ-ն մյուս պատնեշներից տարբերվում է աստրոցիտների ելուստների ու հիմնական նյութի առկայությամբ: Հիմնական նյութի կազմի մեջ մտնում են սպիտակուցի § գլիկոզամինոգլիկանների՝ խոնդրիոտին սուլֆատի § հիալուրոնաթթվի համալիրային միացությունները:

ԱՈՒՊ-ի հիմնական ֆունկցիան ուղեղի նյութափոխանակության գործընթացների կարգավորումն է, գլխուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի օրգանական § հանքային բաղադրության կայունության պահպանումը: Անփոխարինելի սննդանյութերը հեշտությամբ արյան միջից ներթափանցում են ուղեղ հատուկ փոխադրող համակարգերով, որոնք էլ ուղեղից հեռացնում են հյուսվածքային փոխանակության արգասիքներն ու ուղեղում սինթեզվող նյութերը: ԱՈՒՊ-ի հիմնական ֆունկցիաներն են. 1) սննդանյութերի փոխադրումը; 2) պաշտպանական (ԿՆՀ օտարածին նյութերի թափանցումը); 3) կարգավորող՝ միայն որոշակի հումորալ նյութերի անցման ապահովումը § մետաբոլիտների արտազատումը:

Գոյություն ունեն ուղեղի բջիջներ նյութերի ներթափանցման երկու ուղի.

- *ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի միջոցով (լիկվորային ուղի),* որը հանդիսանում է միջանկյալ օղակ արյան § նեյրոնի կամ գլիայի միջ§ § կատարում է սնուցողական ֆունկցիա

- *Մազանոթային ուղի:* սեռահասուն օրգանիզմում գերակշռում է մազանոթային ուղին, իսկ լիկվորային ուղին դառնում է օժանդակ:

ԱՈՒՊ-ի բոլոր կառուցվածքային բաղադրամասերում կարող են տեղի ունենալ ֆերմենտային ռեակցիաներ, որոնք նպաստում են արյունից ներթափանցող նյութերի օքսիդացմանը, չեզոքացմանը § քայքայմանը: ԱՈՒՊ-ով հիմնականում մեծ քանակությամբ § արագաթյամբ հեշտացված դիֆուզիայով արյունից ուղեղ են անցնում գլյուկոզը, ամինաթթուները, լակտատը, ռիբոնուկլեոտիդները: Արյունաուղեղային պատնեշի գործառույթային համակարգը հանդիսանում է նյարդահումորալ կարգավորման կար§ որագույն բաղադրամասը: ԱՈՒՊ-ի միջոցով իրականանում է նա§ հետադարձ քիմիական կապը:

ԱՈՒՊ-ի կառուցվածքը, թափանցելիությունը § գործառույթային վիճակը ուղեղի տարբեր բաժիններում միատեսակ չէ § համապատասխանում է նյա-րդային առանձին տարրերի նյութափոխանակության մակարդակին, ռեակտիվությանը § նեյրոնների պահանջներին: Ուղեղում բացահայտված են այնպիսի «անարգել» շրջաններ (նեյրոհիպոֆիզ, մակուղեղի ոտիկներ, էպիֆիզ, գորշ թումբ), ուր արյան միջից նյութերն անարգել անցնում են: Ուղեղի որոշ բաժիններում (ենթատեսաթումբ) թափանցելիությունը կենսածին ամինների, էլեկտրոլիտների, օտարածին նյութերի հանդեպ մեծ է, որն էլ ապահովում է հումորալ տեղեկատվության ժամանակին հաղորդումը վեգետատիվ բարձրագույն կենտրոններին:

ԱՈՒՊ-ի վիճակի վրա ազդում են օրգանիզմի գործառույթային վիճակը, հորմոնների, միջնորդանյութերի իոնների պարունակությունն արյան մեջ, մարմնի ջերմաստիճանի փոփոխությունը, քաղցը, հոգնածությունը § այլն:

ԱՈՒՊ-ն օժտված է ընտրողական թափանցելիությամբ նույնիսկ քիմիական կառուցվածքով մոտ միացությունների հանդեպ: Օրինակ, L-դոֆան ԿՆՀ-ում հեշտությամբ է ներթափանցում, իսկ D-դոֆան § դոֆամինը դժվար են ներթափանցում: Այս տարբերությունը պայմանավորված է ուղեղի մազանոթների պատնեշում գտնվող ֆերմենտների ակտիվությամբ (խոլինէսթերազ, կարբոանհիդրազ, տրանսպեպտիդազ § այլն): Ֆերմենտային պատնեշն ապահովում է նյութերի ընտրողական փոխադրումը թաղանթով: Օրինակ, դոֆա-դեկարբոքսիլազը դոֆան փոխարկում է դոֆամին, որն ընդունակ չէ ներթափանցել ուղեղ, իսկ գլուտամինսինթետազը մազանոթների պատերում գլուտամինաթթուն վեր է ածում գլուտամինի, որն էլ հեշտությամբ ներթափանցում է:

ԱՈՒՊ-ն բարձր թափանցելիություն ունի անզգայնացնող § հոգետրոպ նյութերի հանդեպ: Սակայն հակաբիոտիկները § հակամարմինները սահմանափակ են անցնում ԱՈՒՊ-ով, ուստի ԿՆՀ-ի հիվանդությունների բուժման ժամանակ անհրաժեշտ է լինում բուժիչ նպատակներով բարձրացնել կամ իջեցնել ԱՈՒՊ-ի թափանցելիությունը: ԱՈՒՊ-ի թափանցելիությունը կարող է խանգարվել արտաքին § ներքին գործոնների ազդեցությամբ՝ թույների, ախտաբանական գործընթացների ժամանակ ճեղքված նյութերի արգասիքներով, մի շարք դեղանյութերի ներարկման ժամանակ: Արյունաուղեղային պատնեշի ֆունկցիան կարգավորվում է ԿՆՀ-ի

բարձրագույն բաժիններով, մասնավորապես ենթատեսաթումբ-մակուղեղ-ադրենալային համակարգի միջոցով:

14.1.2. Արյունալիկվորային պատնեշը

Արյունալիկվորային պատնեշը ձ§ավորվում է ուղեղի անոթային հյուսակների մազանոթներով: Ի տարբերություն ԱՈՒՊ-ի արյունալիկվորային պատնեշը կարգավորում է այն նյութերի փոխադրումը, որոնք ուղեղին անհրաժեշտ են ոչ մեծ քանակներով երկարատ§ ժամանակի ընթացքում: Դրանց թվին են պատկանում ասկորբինաթթուն, ֆոլատները (B-վիտամինային համալիրի միացությունները), դեզօքսիռիբոնուկլեոտիդները: Նշված նյութերն արյան մեջ գտնվում են ոչ մեծ խտությամբ § տեղափոխվում են ակտիվ փոխադրման մեխանիզմով:

14.1.3. Արյունաակնային պատնեշը

Արյունաակնային պատնեշը ներկայացնում է ֆիզիոլոգիական մեխանիզմների մի համալիր, որը կարգավորում է արյան, աչքի հեղուկ միջավայրերի § թափանցիկ հյուսվածքների միջ§ փոխանակությունը: Արյունաակնային պատնեշի ձ§աբանական կառույցն անոթների էնդոթելն է: Այն օժտված է մի շարք ակտիվ հատկություններով, որոնք էլ ապահովում են ընտրողական թափանցելիությունը: Օրինակ, շատ նյութեր աչքի ապակենման մարմին ավելի դժվար են թափանցում, քան առջ§ ի § հետին խցիկները: Ցանցաթաղանթի մազանոթները պատնեշային ուժեղ ֆունկցիայով են օժտված, քան անոթաթաղանթի մազանոթները:

Արյունաակնային պատնեշը իրականացնում է *պաշտպանական* (արգելակում է մի շարք նյութերի ներթափանցումը աչքի ներքին միջավայր); սնուցողական (սննդանյութերի ապահովում); արտազատական (ակնախնձորից դուրս են բերվում նյութափոխանակության արգասիքները) ֆունկցիաներ:

Արյունաակնային պատնեշը ընտրողական թափանցելիություն ունի ամինաթթուների, նատրիումի, կալիումի, կալցիումի իոնների նկատմամբ: Այս պատնեշի թափանցելիությունը փոխվում է եռորյակ նյարդի § սիմպաթիկ նյարդերի լարվածության փոփոխության դեպքում: Աչքի թաղանթների բորբոքային գործընթացը զգալիորեն նվազեցնում է արյունաակնային պատնեշի ֆունցիաները, իսկ իոնացնող ճառագայթները § ռենտգենյան ճառագայթներով տեղային ճառագայթումը մեծացնում են անոթաթաղանթի թափանցելիությունը:

14.1.4. Ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկ

Ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկը (լիկվոր) թափանցիկ անգույն հեղուկ է, որով լցված են ուղեղի փորոքները, ողնուղեղային խողովակը, ենթաոստայնային տարածությունը, ուղեղի շուրջանոթային § շուրջբջջային տարածությունները: Լիկվորը իրականացնում է բազմապիսի ֆունկցիաներ: Հայտնի է, որ գլխուղեղի գործառական վիճակը § գործունեությունը զգալիորեն կախված են ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի բաղադրությունից, ֆիզիկական § կենսաբանական հատկություններից: Լիկ-

վորի պաշտպանական նշանակությունը կայանում է նրանում, որ նա նեյրոններից հեռացնում է նյութափոխանակության արգասիքները § թունավոր նյութերը նեյրոն-գլիա-էպենդիմա-ուղեղի փորոքներ ուղիով: Այն մասնակցում է նաև ներուղեղային ճնշման կայունության պահպանմանը: Լիկվորը իրականացնում է հոմեոստազային ֆունկցիա պահպանելով այն միջավայրի բաղադրության կայունությունը, որտեղ գործում են նեյրոնները: Մինչև այժմ չի կորցրել իր նշանակությունը նաև այն տեսությունը, որ լիկվորը կատարում է մեղմիչ՝ «ջրային բարձի» ֆունկցիա, պաշտպանելով նյարդաբջիջները մեխանիկական ազդեցությունից: Գլխուղեղը § ողնուղեղը կարծես «լողում» են լիկվորի մեջ, որի շնորհիվ միջին ուժգնությամբ մեխանիկական հարվածները չեն վնասում ուղեղը:

Ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի բաղադրությունը ձև ավորվում է ուղեղի, արյան § հյուսվածքային հեղուկի միջև կատարվող նյութերի փոխանակությամբ: Լիկվորում պարունակվում են մակուղեղի § ենթատեսաթմբի հորմոններ, ԳԱԿԹ, ացետիլխոլին, նորադրենալին, դոֆամին, սերոտոնին, մելատոնին, նյութափոխանակության արգասիքներ: Լիկվորի բաղադրությունը շատ նման է արյանը. 89-90%-ը ջուր է, 10-11%-ը չոր նյութ, որը պարունակում օրգանական § անօրգանական նյութեր:

Լիկվորի ընդհանուր սպիտակուցները պարունակում են 30 տեսակի բաղադրամասեր, կան նաև լիպոպրոտեիդներ, S-100 սպիտակուց, ֆերմենտներ, լիզոցիմ: Կլինիկական պրակտիկայում ախտորոշիչ նշանակություն ունի ալբումին-գլոբուլինային Կաֆկի գործակցի որոշումը, որը կազմում է 0,2-0,3: Լիկվորի մեջ պարունակվող բջիջների 60%-ը լիմֆոցիտներ են:

Լիկվորը գոյանում է ուղեղի փորոքների անոթային պլազմայից ֆիլտրման միջոցով: Լիկվորի առաջացմանը մասնակցում են նաև ուղեղի կառուցվածքային տարրերը (նեյրոնները § ուղեկից բջիջները): Այն մշտապես շրջանառում է հետևյալ ձևով՝ կողմնային փորոքներից միջփորոքային Մոնրոյի անցքով անցնում է III փորոք, ապա սիլվիյան ջրածորանով IV փորոք, որտեղից հեղուկի մեծ մասը Մաժանդիի § Լուշկայի անցքերով անցնում է ուղեղի հիմի ցիստեռները, ապա հասնում սիլվիյան ակոսին ու բարձրանում մեծ կիսագնդերի ենթաոստայնային տարածություն: Լիկվորի ճնշումը կազմում է 15-20 մմ ս.ս.:

Հասուն մարդու ուղեղ-ողնուղեղային շրջանառող հեղուկի քանակը բնականոն պայմաններում կազմում է 90-200 մլ: Օրական առաջանում է 500 մլ հեղուկ § օրվա ընթացքում վերականգնվում է 4-8 անգամ: Հեղուկի ծավալի զգալի տատանումները պայմանավորված են սննդային § ջրային ռեժիմով, ֆիզիոլոգիական գործընթացների ակտիվությամբ: Ախտաբանական իրավիճակներում (բորբոքային գործընթացներ, գանգուղեղային վնասվածքներ, ենթաոստայնային արյունազեղումներ, ուռուցքներ) ուղեղ-ողնուղեղային հեղուկի քանակը կարող է շատանալ:

Բաժին V

ՀՈՄԵՈՍՏԱԶԻ ՀԱՄԱԿԱՐԳԱՅԻՆ ՄԵԽԱՆԻԶՄՆԵՐԸ

Գլուխ 15 ՍԻՐՏ - ԱՆՈԹԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳ

15. 1. Սիրտ - անոթային համակարգի էվոլյուցիան

Արյան անընդհատ հոսքն օրգանիզմում իրականացնում են արյան շրջանառության օրգանները՝ սիրտը § անոթները: Արյան շրջանառությամբ իրականանում է օրգանիզմի տարբեր ֆունկցիաների ամբողջականացումը § մասնակցությունն արտաքին միջավայրի փոփոխություններին ցուցաբերած ռեակցիաներում: Արյունատար անոթները § բաբախող օրգանները՝ մեկ կամ բազմաթիվ սրտերը օրգանիզմի ֆիզիոլոգիական կարՏորագույն համակարգերն են, որոնք օրգաններին § հյուսվածքներին մատակարարում են թթվածին, սննդանյութեր, հեռացնում CO_2 § փոխանակության այլ արգասիքներ, իրականացնում կենսաբանական ակտիվ նյութերի փոխադրումը, մասնակցում օրգանների § հյուսվածքների ֆունկցիաների հումորալ կարգավորմանը, ինչպես նաՏ ջերմության փոխադրմանն ու փոխանակմանը:

Արյան բազմաթիվ ֆունկցիաները կարող են իրականանալ միայն օրգանիզմում նրա անընդհատ շարժմամբ՝ այսինքն արյան շրջանառության առկայությամբ:

Արյան մեծ § փոքր շրջանների մասին ճիշտ պատկերացում է տվել Վ. Հարվեյը (1628), իսկ չորս տարի հետո՝ Մալպիգին: Մեծ § փոքր շրջանները ըստ նրանց միանում են սրտի միջոցով: Արյան շչջանառության մեծ շրջանը իրականացնում է կապը օրգանների § հյուսվածքների հետ, իսկ փոքր շրջանը՝ արտաքին միջավայրի հետ:

Սիրտ - անոթային համակարգի կատարելագործումը ֆիլոգենեզի ընթացքում երկարատՏ զարգացման արդյունք է: Պարզագույնների փոխադրման համակարգը՝ դիֆուզիան լրացվում է պրոտոպլազմայի ուժգին շարժմամբ: Այս հատկությունը պահպանվել է համարյա բազմաբջիջների բոլոր բջիջներում: Սպունգները § աղեխորշավորները նյութերի տեղաշարժման համար օգտագործում են իրենց բնակեցման միջավայրը: Մտրակներով կամ մկանների կծկմամբ նրանք ջուրը մղում են միջբջջային խողովակներով:

Հոդվածոտանիների, փափկամարմինների § ստորակարգ թիկնալարավորների մոտ ձՏավորվել է շրջանառության բաց համակարգը: Անոթների պատերի կծկմամբ արյունաավիշը հասնում է մարմնի տարբեր մասերին, ուր անոթներն ընդհատվում են սեփական պատեր չունեցող խորշիկներում: Այստեղ արյունաավիշը խառնվում է հյուսվածքային հեղուկին, ներթափանցում միջբջջային տարածություն § ապա կրկին վերդառնում սիրտ:

Էվոլյուցիայի ավելի բարձր փուլում արյան շրջանառության համակարգը փոխարկվում է փակ համակարգի: Սակավա- § բազմախոզանների, գլխոտանի փափկամարմինների օրգանիզմում ձՏավորվում է փակ արյունատար համակարգը մազանոթային ճյուղավորված բարդ ցանցով: ՀետՏապես էվոլյու-

ցիայի այս փուլում արյունը հյուսվածքների հետ արդեն շփվում է մազանոթներով: Որոշ կենդանիների մոտ էլ առաջանում են հատուկ ծոցեր: Հետ§ապես ձ§ավորվում են երկու տեսակի միջավայրեր՝ արյուն, որը հոսում է անոթներով § հյուսվածքային հեղուկ, որը գտնվում է միջբջջային տարածքներում: Արյունատար համակարգի բարդացմանը զուգընթաց աստիճանաբար ձ§ավորվում § բարդանում է նա§ արյան շրջանառության կենտրոնական օրգանը՝ սիրտը: Տարբերում են սրտիկների հետ§յալ տեսակները՝ *բաբախող անոթներ, խողովակաձ§ սրտեր, խցիկային սիրտ, սրվակիկային լրացուցիչ սրտեր*: Բաբախող անոթներ ունեն օղակավոր որդերը: Խողովակաձ§ սրտեր ունեն հոդվածոտանիները: Ստորակարգ թիկնաշարավորների՝ օրինակ նշտարիկի օրգանիզմում սրտի ֆունկցիան կատարում է բաբախող փորային անոթը, իսկ օղակավոր որդերինը՝ մեջքային անոթը:

Հոդվածոտանիների, փափկամարմինների մոտ ձ§ավորվում է սիրտը, որը առաջինների մոտ կծկվող խողովակ է: Տզրուկների մոտ գործում են կողքային երկու բաբախող անոթներ, որոնք հաջորդաբար կծկվում են: Միջատների սիրտը կարծես գտնվում է կախված վիճակում § ամրացած է մկաններով: Վերջիններիս կծկումը ձգում է սիրտը § նրանում ստեղծում բացասական ճնշում: Կողքային անցքերով արյունը լցվում է սրտի մեջ § փականների միջոցով մի սրտից անցնում է մյուսի մեջ:

Ձկների մոտ արդեն ձ§ավորվում է երկխոռոչանի սիրտը արյան շրջանառության մեկ շրջանով: Հյուսվածքներից § օրգաններից հոսող արյունը մտնում է նախասիրտ § ապա փորոք: Վերջիններիս կծկումը աորտայում ստեղծում է 35 - 70 մմ սնդիկի սյան ճնշում, որը լիովին բավարար է, որպեսզի արյունը հաջորդաբար հոսի խռիկներ § ապա ներքին օրգաններ: Ձկների մոտ ձ§ավորվում է նա§ ավշային համակարգը, որը կազմված է ավշային պարկերից § ճյուղավորված խողովակներից: Վերջիններիս ծայրամասային հատվածները փակ են, իսկ կենտրոնականը բացվում է երակների մեջ:

Ցամաքային կենսաձ§ի հետ կապված ձ§ավորվում է արյան շրջանառության փոքր՝ թոքային շրջանը: Երկկենցաղների սիրտը կազմված է երկու նախասրտերից § մեկ փորոքից, որտեղ ձախ նախասրտից հոսում է զարկերակային, իսկ աջ նախասրտից՝ երակային արյուն: Ենթադրում են, որ փորոքում գտնվող էնդոկարդի ծալքերը թույլ չեն տալիս արյան լիովին խառնվելուն: Աջ փորոքի աջակողմյան մասից հոսող երակային արյունն հիմնականում ուղղվում է թոքային զարկերակ: Փորոքի միջային մասից արտանետվող խառը արյունը հոսում է արյան մեծ շրջանառություն, իսկ ձախակողմյան մասի թթվածնով հարուստ արյունը հոսում է դեպի գլուխ: Սողունների սիրտը կազմված է երկու փորոքից՝ միջփորոքային ոչ լրիվ միջնապատով: Վերջինս առավել մեծ չափով կանխում է զարկերակային § երակային արյան խառնվելը: Կոկորդիլոսների, թռչունների § կաթնասունների փորոքային միջնապատը լիովին զարգացած է, որի պատճառով սրտի ձախ կեսում գտնվում է զարկերակային, իսկ աջ կեսում՝ երակային արյուն: Սակայն կաթնասունների ներարգանդային զարգացման փուլում պտղի նախասրտերի միջ§ կա ձվածձ§ անցք, որը փակվում է միայն ծնվելուց հետո: Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում սրտի կառուցվածքի բարդացմանը զուգընթաց կատարելագործվել են նա§ արյան շրջանառության նյարդային կապերը: Ստորակարգ ողնաշարավորների սիրտը զուրկ է այլ համակարգերի հետ ունեցած նյարդային կապերից: Առաջին

անգամ սրտի նյարդավորումը ի հայտ է գալիս միքսինիայի § մինոգայի մոտ § իրականանում է միայն թափառող նյարդով: Արդեն ձկների սիրտը նյարդավորվում է սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերով: Դա առավել նպաստում է ջրային, իսկ ապա նաև § ցամաքային կենդանիների հարմարմանը միջավայրի փոփոխվող պայմաններին:

15. 2. Սրտի կառուցվածքը § հաղորդպական համակարգը

Սիրտ-անոթային համակարգի գործունեության շնորհիվ արյունն իրականացնում է իր բազմատեսակ փոխադրական ֆունկցիաները:Միաժամանակ սրտի § անոթների պատերում արտազատվում են կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր (նատրիումուրետիկ հորմոն, հեպարին, հիստամին, սերոտոնին, մակարդման գործոններ, էնդոթելին, հակամարմիններ), որոնք ազդում են օրգանիզմի կենսագործունեության տարբեր գործընթացների վրա:

Արյան շրջանառության կենտրոնական օրգանը սիրտն է, որը կատարում է արյան կուտակման § արտամղման ֆունկցիա: Թռչունների § կաթնասունների սիրտը սնամեջ, քառախորշ օրգան է, որը հոծ միջնապատով բաժանված է իրար հետ չհաղորդակցվող աջ § ձախ կեսերի: Յուրաքանչյուր կես կազմված է նախասրտից § փորոքից, որոնք միացած են նախասիրտ-փորոքային բացվածքներով: Դրանց եզրերին գտնվում են փեղկավոր փականները(աջում՝ եռափեղկ, ձախում՝ երկփեղկ),որոնք ջլային թելերով ամրացված են փորոքների պտկաձ§ մկաններին: Դա թույլ է տալիս նրանց բացվել միայն դեպի փորոքների կողմը § արգելում է արյան հետադարձ հոսքը փորոքից նախասիրտ:

Փորոքներից աորտայի § թոքային ցողունի ելքի տեղում գտնվում են կիսալուսնաձ§ փականները, որոնք գրպանիկի տեսք ունեն: Գրպանիկների ազատ եզրերն ուղղված են անոթների լուսանցքի կողմը: Աորտայում կիսալուսնաձ§ փականներից վեր դուրս են գալիս սիրտը սնող 2 պսակաձ§ զարկերակ: Նախասրտերում երակների թափման տեղում կա օղակաձ§ մկանունք, որը նախասրտերի կծկման դեպքում փակում է մուտքը դեպի անոթներ: Սրտի փականներն ապահովում են արյան միակողմանի հոսքը § այն մղում արյան մեծ ու փոքր շրջաններ: Որոշ հիվանդությունների դեպքում սրտի փականները վնասվում են, ամուր չեն փակվում, ուստի սրտի բնականոն աշխատանքի խանգարման հետ§անքով առաջանում են *արատներ*:

Սիրտը գտնվում է սրտապարկում (պերիկարդ), որի արտաքին շերտը կազմված է չձգվող սպիտակ ֆիբրոզային հյուսվածքից, իսկ ներքին շերտը՝ 2 թերթիկներից՝ *առպատային*, որը պատում է ֆիբրոզային շերտը ներսից § *ընդերային*, որը կպած է սրտամկանին: Այդ թերթիկների միջ§ կա քիչ քանակով շճային հեղուկ, որը փոքրացնում է շփումը սրտի պատերի § պերիկարդի միջ§: Սրտի պատը եռաշերտ է: էպիկարդը սրտի արտաքին պատյանն է, որը ծածկում է մկանային շերտը, աորտան, թոքային ցողունի սկզբնահատվածը, թոքային երակների ու սիներակների վերջնամասերը: էնդոկարդը ծածկում է սրտի խոռոչները ներսից § նրա ծալքերից առաջանում են փեղավոր փականները: Առավել բարդ կառուցվածք ունի միջին շերտը՝ միոկարդը, որը կազմված է միջաձիգ զոլավոր մկաններից: Միոկարդի կծկվող, աշխատող բջիջներն (*կարդիոմիոցիտներ*) ապահովում են սրտի

մղիչ ֆունկցիան, իսկ ոչ տիպական, մկանային բջիջներն (*միոցիտներ*) օժտված են ինքնաձիգ պարբերական գրգիռներ առաջացնելու § հաղորդելու ունակությամբ: Այդ մասնագիտացված մկանաթելերը կազմում են սրտի հաղորդչական համակարգը:

Սրտի հաղորդչական համակարգը կազմված է հանգույցներից, խրձերից § թելերից, որոնց օգնությամբ դրդումը հաղորդվում է կարդիոմիոցիտներին: Առաջին հանգույցը կոչվում է *ծոց-նախասրտային* (Կեյտ-Ֆլակ), տեղադրված է աջ նախասրտի պատում, վերին սիներակի թափման § աջ ականջիկի միջ§: Այն համարվում է *առաջին կարգի ռիթմավար*: Հանգույցից գրգիռը սփռուն կամ հաղորդող հատուկ խրձերով (Բախման, Թորել, Վենկեբախ) հասնում է նախասրտերի միոկարդի աշխատող բջիջներին, ապա երկրորդ՝ *նախասիրտ-փորոքային* (Աշոֆ Տավարա) հանգույց, որը տեղադրված է նախասրտերի միջնապատում, աջ փորոքի սահմանի մոտ: Այս հանգույցը կազմված է սեփական հաճախությամբ օժտված 3 մասից՝ *վերին նախասրտային, միջին* § *ստորին փորոքային*: Նախասիրտ-փորոքային հանգույցից սկսվում է *Հիսի խուրձը*՝ նախասրտերը փորոքներին կապող միակ ուղին: Այն միջփորոքային միջնապատում բաժանվում է աջ § ձախ ոտիկների, որոնք Պուրկինյեի թելերով ավարտվում են փորոքների պտկած§ մկաններում ու հպվում կարդիոմիոցիտներին: Սրտի հաղորդող համակարգի բջիջները պարունակում են մեծ քանակով գլիկոգեն § քիչ միտոքոնդրիումներ, մկանաթելեր: Հաղորդող համակարգի բջիջների միջ§ կան մեծաթիվ միջբջջային հպումներ՝ *նեքսուսներ*: Դրանք գտնվում են նաև§ հաղորդող համակարգի բջիջների ու միոկարդի աշխատող բջիջների միջ§, որի շնորհիվ սրտամկանն աշխատում է որպես մեկ ամբողջություն:

Ծոց-նախասրտային հանգույցի կենտրոնում կա ամուր գոտի, որտեղ կան 3 տեսակի բջիջներ. 1. P բջիջներ, որոնք իսկական ռիթմավարներ են, 2. Գաղտնի (թաքնված) ռիթմավարներ, 3. Պուրկինյեանման բջիջներ: Պուրկինյեի բջիջներ քիչ քանակով կա նաև§ նախասիրտ-փորոքային հանգույցում, Հիսի խրձում § Պուրկինյեի թելերում: Այս բջիջներն ունեն թույլ զարգացած էնդոպլազմային ցանց, սակավաթիվ մկանաթելեր ու շատ ներդիր սկավառակներ, որոնք ապահովում են փոքր դիմադրություն § դրդման հաղորդման մեծ արագություն: Նրանք հիշեցնում են քիչ տարբերակված սաղմնային կարդիոմիոցիտների: Պուրկինեի բջիջների կապը կարդիոմիոցիտների հետ իրականանում է T բջիջներով, որոնք կառուցվածքով մոտ են կծկվող միոկարդի բջիջներին:

Ծոց-նախասրտային հանգույցից կարդիոմիոցիտներին դրդումը հաղորդվում է 1մ/վ արագությամբ: Նախասիրտ-փորոքային հանգույցում տեղի է ունենում դրդման հապաղում (0,05 վրկ), քանի որ ծոց-նախասրտային հաղորդչական հյուսվածքը 2-րդ հանգույցի հետ հպման մեջ է մտնում աշխատող միոկարդի թելերով: Դրդման հաղորդման հապաղման շնորհիվ ապահովվում է նախասրտերի § փորոքների կծկումների հաջորդականությունը: Դրդումը Հիսի խրձով § Պուրկինյեի թելերով հաղորդվում է կարդիոմիոցիտներին: Փորոքների հաղորդչական համակարգով դրդումը տարածվում է 3 մ/վրկ Պուրկինյեի թելերով, փորոքների ու նախասրտերի աշխատող միոկարդով՝ 1մ/վրկ արագությամբ: Հաղորդող համակարգի բջիջները կարդիոմիոցիտների համեմատ ավելի կայուն են թթվածնաքաղցի նկատմամբ:

15. 3. Սրտամկանի ֆիզիոլոգիական հատկությունները

Սրտամկանն օժտված է ինքնավարությամբ, դրդելիությամբ, հաղորդելիությամբ, կծկելիությամբ:

15. 3. 1. Սրտի ինքնավարություն § նրա բնույթը

Սրտի ինքնավարությունը նրա ինքնուրույն կծկվելու հատկությունն է իր մեջ ծագած գրգիռների ազդեցությամբ: Օրգանիզմից մեկուսացված սիրտը Ռինգերի լուծույթի մեջ տեղադրելիս երկար ժամանակ պահպանում է կծկվելու հատկությունը: Ինքնավարությամբ օժտված են միայն հաղորդող համակարգը ձ§ավորող ոչ տիպական մկանաթելերը: Կարդիոմիոցիտները օժտված չեն ինքնավարությամբ: Սրտում հաղորդող համակարգի ինքնավարությունն անհավասարաչափ է բաշխված, գոյություն ունի ինքնավարության *աստիճականություն* (գրադիենտ): Պարբերական ազդակների ինքնածին առաջացումը ծոց-նախասրտային հանգույցի բազմաթիվ բջիջների համակարգված գործունեության արդյունք է, որն ապահովվում է այդ բջիջների ամուր հպումներով § էլեկտրոտոնային փոխազդեցությամբ: Այս հանգույցն ինքնավարության գլխավոր, առաջի կարգի ռիթմավարն է,որի պարպումների թիվը րոպեում կազմում է 60-80 ազդակ: Այս հանգույցի վնասման դեպքում որպես ռիթմավար կարող են հանդես գալ 2-րդ հանգույցը, որի ազդակների հաճախությունը րոպեում 40-50 է, ապա Հիսի խուրծը (30-40 պարպում րոպեում) § Պուրկինյեի թելերը (20 ազդակ/րոպե): Բնականոն պայմաններում գործում է ծոց-նախասրտային հանգույցի ռիթմը, իսկ հաղորդող համակարգի մնացած բաժինների ինքնավարությունը դրս§որվում է միայն ախտաբանական դեպքերում:

Ժամանակակից պատկերացումների համաձայն ինքնավարությունը մկանային ծագում ունի, քանի որ սաղմնային զարգացման ընթացքում ինքնավարությամբ օժտված մկանաթելերը նյարդային բջիջներից վաղ են ձ§ավորվում: Նյարդային գոյացություններն ազդում են պարպումների ուժի § հաճախության վրա: Ներբջջային միկրոէլեկտրոդներով կատարված փորձերով հայտնաբերվել է, որ երբ կարդիոմիոցիտները գտնվում են դիաստոլայի փուլում, ծոց-նախասրտային հանգույցի ռիթմավար բջիջներում տեղի է ունենում թաղանթային պոտենցիալի աստիճանական նվազում՝ դանդաղ ինքնածին դիաստոլային ապաբ§եռացում (ԴԴԱ), որը հասնելով կրիտիկական մակարդակի (-50 մՎ) առաջացնում է ԳՊ, որի մեծությունը կազմում է 70-80 մՎ: ԴԴԱ-ի զարգացմանը § ԳՊ-ի առաջացմանը նպաստում են. 1. թաղանթի թափանցելիության դանդաղ մեծացումը Na^+ § Ca^{2+} իոնների համար, որոնք դանդաղ Ca^{2+}-ական անցուղիներով մուտք են գործում դեպի բջիջ, արագ Na^+-ական անցուղիները այդ բջիջներում բացակայում են; 2. թաղանթի փոքր թափանցելիությունը K^+ իոնների համար, որը իջեցնում է թաղանթի բ§եռացումը; 3. բջջից Cl^- իոնների արտահոսքի մեծացումը համաձայն էլեկտրական գրադիենտի; 4. ապաբ§եռացման կրիտիկական մակարդակին հասնելուն նպաստում է նաև ԹՊ-ի համեմատաբար փոքր մեծությունը՝ 60-70 մՎ: Վերջինս պայմանավորված է ռիթմավար բջիջների թաղանթի ցածր թափանցելիությամբ K^+ իոնների համար § դեպի բջիջ Na^+ ու Ca^{2+} իոնների մշտական հոսքով:

Ծոց-նախասրտային հանգույցի բջիջների կենսաէլեկտրական ակտիվությունն ունի բնորոշ առանձնահատկություններ. 1. ԳՊ-ի փոքր շեշտակիություն § արժեք (+10մՎ); 2. դանդաղ վերաբ§եռացում (կապված բջջից K^+-ի դանդաղ արտահոսքի հետ), որը սահուն կերպով անցնում է արագ վերաբ§եռացման § թպ-ն հասնում է ելակետային մեծության (60-70մՎ), ապա նորից սկսվում է ԴԴԱ-ն: Ռի-թմավար բջիջների ԳՊ-ում հարթակի փուլի բացակայությունը պայմանավորված է այդ բջիջների թաղանթի թափանցելիության փոփոխություններով § իոնների հոսքով:

ԴԴԱ-ի զարգացման արագությունը կարգավորվում է վեգետատիվ նյարդային համակարգով: Սիմպաթիկ նյարդային համակարգի միջնորդանյութ նորադրենալինն ակտիվացնում է դանդաղ կալցիումական անցուղիները, որի հետ§անքով ԴԴԱ-ի արագությունը մեծանում է § աճում ինքնածին ակտիվության ռիթմն: Պարասիմպաթիկ ազդեցության դեպքում ացետիլխոլինը բարձրացնում է թաղանթի կալիումական թափանցելիությունը, ինչը դանդաղեցնում կամ դադարեցնում է դիաստոլային ապաբ§եռացման զարգացումը, ինչպես նաև§ գերբեռացնում է թաղանթը, որի հետ§անքով տեղի է ունենում ռիթմի իջեցում կամ ինքնավարությունը դադարում է:

15. 3. 2. Սրտամկանի էլեկտրական ակտիվությունը

Բնականոն պայմաններում միոկարդի բջիջները մշտապես գտնվում են դրդման վիճակում, այդ պատճառով նրանց հանգստի պոտենցիալի մասին կարելի է ասել պայմանականորեն, այն կազմում է - 85-90 մՎ § պայմանավորված է K^+-ի խտության գրադիենտով: ԳՊ-ի տ§ողությունը փորոքների կարդիոմիոցիտներում 300-400 մվրկ է, որը համարյա համապատասխանում է սրտամկանի կծկման տ§ողությանը, իսկ նախասրտերի կարդիոմիոցիտներում այն կազմում է 100 մվրկ: ԳՊ-ի մեծությունը կազմում է 120 մՎ:

Սրտամկանը տարբեր գրգիռների ազդեցությամբ դրդվում է, որի հիմքում ընկած է դրդված հատվածում բացասական էլեկտրական պոտենցիալի առաջացումը: Կարդիոմիոցիտների թաղանթներն ի տարբերություն ռիթմավարների հանգստի վիճակում ցածր թափանցելիություն ունեն Na^+ § Ca^{2+} իոնների, բարձր թափանցելիություն՝ K^+ իոնների նկատմամբ: Աշխատող կարդիոմիոցիտներն օժտված չեն ինքնածին ԳՊ առաջացնելու ունակությամբ, դրանք դրդվում են միայն հաղորդող համակարգից եկած ազդակներով: Սրտամկանի ԳՊ-ն ձ§ով, տատանասահմանով, տ§ողությամբ տարբերվում է կմախքային մկանների ԳՊ-ից: Այդ պոտենցիալն առաջացնելու համար թաղանթը պետք է ապաբ§եռացնել 30 մՎ-ին համարժեք հոսանքով: ԳՊ-ն բաղկացած է հետ§յալ փուլերից. 1.արագ ապաբ§եռացում; 2.սկզբնական արագ վերաբ§եռացում, ապա հարթակի փուլ՝ դանդաղ վերաբ§եռացում; 3.արագ վերաբ§եռացում; 4.հանգստի կամ դիաստոլային պոտենցիալի փուլ:

Առաջին փուլն ունի նույն բնույթն ինչ-որ նյարդային ու մկանային բջիջների ԳՊ-ի վերելակ փուլը (ապաբ§եռացում § շրջում): Այն պայմանավորված է, նատրիումական «դասական», արագ անցուղիների ակտիվացմամբ, որով բջիջ են թափանցում Na^+ իոնները: Երբ ԹՊ-ն -90 մՎ-ից հասնում է -60 մՎ-ի, Na^+-ն արագորեն

մտնում է բջիջ: Հետագա ապաբ§եռացման դեպքում (մինչ§ -40 մՎ), ակտիվանում են դանդաղ էլեկտրազգայուն Na/Ca անցուղիները, որոնցով լրացուցիչ Na^+ § ավելի շատ Ca^+ է անցնում բջիջ: Այսպիսով, ապաբ§եռացման փուլում Na^+ § Ca^{2+} արագ § դանդաղ անցուղիներով բջիջ են մտնում ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի, բջիջն այդ փուլում ներսում դեռ§ ունի բացասական լիցք: Շրջման փուլում այդ իոնները բջիջ են մտնում ըստ խտության § հակառակ էլեկտրական գրադիենտի § բջիջը վերալիցքավորվում է(ներսից՝ դրական, արտաքինից՝ բացասական): Այնուհետ§, ԳՊ-ի աճը դադարում է Na^+-ական արագ անցուղիների ապաակտիվացման հետ§անքով, չնայած Na^+-ի § Ca^{2+}-ի հոսքը բջիջ դանդաղ անցուղիներով շարունակվում է: Սկսվում է ԳՊ-ի անկումը K^+-ական անցուղիների ակտիվացման § բջջից K^+-ի արտահոսքի հետ§անքով:

Սկզբնական շրջանում ԳՊ-ի իջեցումը տեղի է ունենում արագ, ըստ եր§ույթին Cl^- -ի մուտքով բջիջ ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի (կարդիոմիոցիտներում հայտնաբերվել են քլորային պոտենցիալազգայուն անցուղիներ): Ապա շրջման փուլում Na^+ § Ca^{2+} իոնների գումարային մուտքը L բնույթի դանդաղ անցուղիներով դեպի բջիջ հավասար է բջջից K^+-ի արտահոսքին (ըստ խտության § էլեկտրական գրադիենտի): Քանի որ բջիջ մտնող § բջջից դուրս եկող կատիոնների քանակը հավասարվում է, ապա պոտենցիալը սե§եռվում է տեղում՝ առաջանում է հարթակի փուլը: Այդ շրջանում Na^+-ական արագ անցուղիներն ապաակտիվանում են § բջիջն անցնում է բացարձակ անդրդունակ վիճակի:

Նկար

1. ապաբ§եռացման փուլ
2. ինվերսիայի փուլ (հարթակ)
3. արագ վերաբ§եռացման փուլ
4. հանգստի փուլ

Դանդաղ Na/Ca-ական անցուղիների ապաակտիվացման հետ§անքով K^+ -ի արտահոսքը բջջից գերազանցում է Na^+-ի § Ca^{2+}-ի ներհոսքին: Այդ անցուղիների լրիվ ապաակտիվացումն ավարտվում է շրջման փուլից անմիջապես հետո, երբ ԹՊ-ն 0 - (+10)մՎ է: Այդ պահին K^+ական անցուղիների ակտիվացումն արագ աճում է § K^+-ն արագորեն դուրս է գալիս բջջից համաձայն խտության § հակառակ էլեկտրական գրադիենտի,ինչ§ ապահովում է վերաբ§եռացման գործընթացը § ԹՊ-ն վերականգնում է ելակետային մեծությունը(-85-90մՎ):

Թաղանթի վերաբ§եռացումն առաջացնում է K^+-ական անցուղիների աստիճանական փակում § Na^+-ական անցուղիների վերաակտիվացում, որի արդյունքում բջջի դրդելիությունը վերականգնվում է: Դա հարաբերական անդրդունակ փուլն է: Վերջնական վերաբ§եռացմանը հաջորդում է հանգստի փուլը:

Ամբողջ կյանքի ընթացքում սրտամկանի անընդհատ պարբերական ակտիվությանն ապահովվում է իոնային պոմպերի աշխատանքով: Դիաստոլայի փուլում բջջից դուրս է բերվում Na^+-ը, իսկ բջիջ է վերադարձվում K^+-ը: Ցիտոպլազմա անցած Ca^{2+} իոնները կլանվում են էնդոպլազմային ցանցի կողմից: Սրտամկանի արյան մատակարարման վատացումը (իշեմիան) առաջացնում է ԱԵՖ-ի պաշարների պակասում, խանգարվում է պոմպերի աշխատանքը, որի հետ§անքով իջնում է սրտամկանի բջիջների էլեկտրական § մեխանիկական ակտիվությունը:

15.3. 3. Սրտամկանի դրդունակությունը

ԳՊ-ի փուլերի զարգացման § սրտամկանի կծկման ժամանակ նրա դրդունակության մակարդակը փոխվում է: Արագ վերաբ§եռացման, հարթակի փուլերը, ինչպես նաև§ սրտամկանի կծկման շրջանը համապատասխանում է *բացարձակ անդրդունակ փուլին*, որի ընթացքում սրտամկանը չի պատասխանում նույնիսկ վերշեմքային ուիժ գրգռիչներին:Այն տ§ում է 270 մվ ,որը 100-300 անգամ գերազանցում է կմախքային մկանների ԳՊ-ի բացարձակ անդրդունակ փուլի տ§ողությանը:Վերաբ§եռացման փուլի վերջը § սրտամկանի թուլացման շրջանը համապատասխանում է *հարաբերական անդրդունակ փուլին*, երբ դրդունակությունը սկսվում է վերականգնվել:Այս փուլը տ§ում է 30մվ: ԹՊ-ի վերականգնման շրջանում § թուլացման վերջում սրտամկանը գտնվում է բարձր դրդունակության վիճակում՝ *գերդրդունակ փուլում* § կարող է պատասխանել ենթաշեմքային ազդակներին:Անդրդունակությունը պայմանավորված է նատրիումական արագ անցուղիների ապաակտիվացմամբ § համապատասխանում է ԳՊ-ի զարգացմանը, ուստի անդրդունակ շրջանի տ§ողությունը կախված է ԳՊ-ի տ§ողությունից: Երկարատ§ բացարձակ անդրդունակ փուլը § կարճատ§ գերդրդունակ փուլն արգելում են դրդման շրջանաձ§ տարածումը միոկարդով § բացառում պրկանքի առաջացումը, ուստի սրտամկանն աշխատում է մեկական գրգիռների ռեժիմով:

15. 3. 4. Սրտամկանի կծկելիությունը

Սրտամկանի կծկելիությունն էապես տարբերվում է կմախքային մկանների կծկումից: Կմախքային մկանը գրգիռներին պատասխանում է ուժերի հարաբերակցության օրենքով: Այն բաղկացած է մեծ թվով մկանաթելերից, որոնցից յուրաքանչյուրն ունի գրգռման իր շեմքը: Ենթաշեմքային ուժի գրգռին ոչ մի մկանաթել չի պատասխանում , շեմքային ուժի գրգռիչին պատասխանում են առավել դրդունակ մկանաթելերը, գրգռիչի ուժի մեծացմանը զուգընթաց դրդման գործընթացում ընդգրկվում են մեծ թվով մկանաթելեր, որի պատճառով պատասխանի տատանասահման մեծանում է այնքան, մինչ§ բոլոր մկանաթելերը մասնակցեն կծկմանը: Սրտամկանը գրգռիչներին պատասխանում է «ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքով, որը հայտնաբերել է Բոուդիչը:Ենթաշեմքային գրգռին սիրտը չի պատասխանում՝ ոչինչ, իսկ շեմքային ուժի գրգռին տալիս է առավելաչափ կծկում՝ ամեն ինչ: Դա բացատրվում է նրանով, որ սրտամկանում մկանաթելերն իրար միացած են նեքսուսներով, որոնք փոքր դիմադրություն ունեն, դրա շնորհիվ կարդիոմիոցիտներն օժտված են միանման դրդելիությամբ: Շեմքային մեծության գրգիռը տարածվում է մկանաթելերի ցանցով § ընդգրկում ողջ սրտամկանը: Սակայն «ամեն ինչ կամ ոչինչ» օրենքը բացարձակ չէ, ամեն ինչը փոխվում է կախված ջերմաստիճանից, մկանի ձգվածությունից, հոգնածության աստիճանից: Բոուդիչը հայտնաբերեց նաև§ աստիճանի երևույթը: Եթե սրտամկանի մի հատված, որտեղ բացակայում են հաղորդչական համակարգին պատկանող բջիջներ, ենթարկեն միևնույն ուժի, սակայն աճող հաճախության գրգիռների ազդեցությանը, ապա յուրաքանչյուր հաջորդ գրգռի դեպքում կծկման տատանասահմանը կմեծանա: Ենթադրվում է, որ յուրաքանչյուր հաջորդ գրգիռ համընկնում է բարձր դրդունակության փուլին, առա-

ջացնելով պատասխան ռեակցիայի ուժեղացում: Կարևոր նշանակություն ունի նաև մկանաթելերի շուրջը Ca^{2+} իոնների կուտակումը: Արյան մեջ Ca^{2+}-ի քանակի քչացումն առաջացնում է սրտի կծկումների թուլացում: Կարդիոմիոցիտը շրջապատող միջավայրում Ca^{2+}-ի բացակայության դեպքում կծկում հնարավոր չէ, չնայած ԳՊ-ն այդ դեպքում չի փոխվում, քանի որ Na/Ca անցուղիներով մեծ քանակով Na^{+} է անցնում բջիջ: Սրտամկանի յուրաքանչյուր մկանաթել կազմված է ակտինի և միոզինի կծկողական սպիտակուցից: Ակտինային թելիկները գտնվում են միոզինային թելերի արանքում: Հանգիստ ժամանակ ակտինային թելերը չեն լրացնում այդ անցքերը, որը մեծացնում է մկանաթելերի երկարությունը: Կծկման ժամանակ ակտինային թելերը սահում են միոզինային թելերի արանքով: Ակտինի մակերեսին գտնվում է տրոպոմիոզին սպիտակուցի մոլեկուլ, որն ավարտվում է տրոպոնինով: Ակտինային և միոզինային թելերի միջև կան ընդլայնակի կամրջակներ, որոնք պարունակում են ԱԵՖ: Ca^{2+} իոններն ակտիվացնում են տրոպոնինին և ապահովում այդ թելերի հպումը:Այդ ընթացքում քայքայվում է ԱԵՖ-ը, անջատվում է էներգիա, որը ծախսվում է թելերի սահման համար:

Սրտամկանի մեկական կծկման տևողությունը կմախքայինի համեմատ երկար է, որը համարյա համապատասխանում է ԳՊ-ի տևողությանը: Սրտի կծկումների հաճախության մեծացման դեպքում մեկական կծկման տևողությունը փոքրանում է, իսկ սրտի կծկումների հաճախության փոքրացման դեպքում նախասրտերի և փորոքների սիստոլան երկարում է: Ի տարբերություն կմախքային մկանի, սրտամկանը կծկվում է միայն մեկական կծկման ռիթմով, որը կապված է անդրդունակ փուլի երկարատևության հետ:

Սրտամկանի կծկումը պայմանավորված է նրա թելերի կառուցվածքային առանձնահատկությամբ, սարկոմերի լարվածության և երկարության փոխհարաբերությամբ: Միոկարդի կծկողական ուժի փոփոխությունն իրականանում է ինքնակարգավորման *հետերոմետրիկ* և հոմեոմետրիկ մեխանիզմներով: Հետերոմետրիկ ինքնա-կարգավորման հիմքում ընկած է միոկարդի թելերի ելակետային չափերի փոփոխությունը, որն առաջանում է երակներով արյան հոսքի փոփոխության դեպքում: Որքան միոկարդի յուրաքանչյուր բջիջ ավելի շատ է ձգվում դիաստոլայի փուլում, այնքան ուժեղ է կծկվում սիստոլայի փուլում: Սրտամկանի այս առանձնահատկությունը տրվել է Ֆրանկ-Ստարլինգի կողմից և կոչվում է ***սրտի օրենք***: Որքան դիաստոլայի փուլում շատ արյուն է լցվում փորոք ու փորոքի մկանաթելերի երկարությունն ելակետից մեծանում է, այնքան կծկման ուժը մեծանում է սիստոլայի ժամանակ և սիրտը զարկերակային համակարգ մղում է արյան այն քանակը, որը հոսել է երակներից: Սրտամկանի թելերը կազմված են երկու մասից՝ կծկողական և նրա հետ հաջորդաբար միացած առաձգական: Դրդման դեպքում առաջինը կծկվում է, երկրորդը, ծանրաբեռնվածությունից կախված, ձգվում, ինչպես զսպանակը:Ձգվածությունը պետք է չափավոր լինի: Եթե սարկոմերի երկարությունը 1,9-2,2 մկմ է, միոկարդը զարգացնում է առավելագույն լարվածություն, այդ դեպքում ակտինային և միոզինային թելերը դասավորվում են այնպես, որպեսզի ապահովեն փոխազդեցության մեծ մակերես (ավելանում է միոզինային կամրջակների թիվը): Մկանաթելերի ձգվածության մեծացման դեպքում, միոկարդի կծկման ուժի ավելացմանը նպաստում է նաև ԱԵՖ-ը և Ca^{2+}-ի լրացուցիչ արտահոսքը սարկոպլազմային ցանցից: Վերջինս շատացնում է ակտինային թելերի հետ փոխազդող միոզինային կամրջակների թիվը: *Հոմեոմետրիկ* մեխանիզ-

մը կախված չէ սարկոմերի երկարության փոփոխությունից, այն ռիթմականխյալ է (աստիճանի երևույթ) և զարկերակներում ճնշման բարձրացման հետ, որպեսզի կարողանա հաղթահարել դիմադրությունը (Անրեպի արդյունք): Այս կարգավորումը հիմնված է կենսաբանորեն ակտիվ նյութերի անմիջական ազդեցության վրա: Ադրենալինը, նորադրենալինը բարձրացնում են Ca^{2+} մուտքը բջիջ ԳՊ զարգացման պահին, առաջացնելով սրտի կծկումների ուժեղացում:

15. 4. Սրտային բոլորաշրջան և փուլերի վերլուծություն

Սիրտը նախասրտերի և փորոքների մկանների համաչափ կծկումների շնորհիվ արյուն է մղում անոթային համակարգ: Նախասրտերի և փորոքների կծկումը (*սիստոլան*) ու ընդհանուր դադարը կազմում են *սրտային բոլորաշրջանը*: Եթե սիրտը րոպեում կծկվում է 75 անգամ այն կազմում է 0,8 վրկ: Նախասրտերի սիստոլան տևում է 0,1 վրկ, որը սկսվում է ընդհանուր դադարից հետո և ապահովում է փորոքների լրացուցիչ արյունով լցվելը: Նախասրտերի կծկման սկզբում սրտի մկանունքը թուլացած է, բաց են նախասիրտ փորոքային փականները, փակ կիսալուսնաձև փականները, թուլացած են երակների մուտքը շրջապատող օղակաձև մկանները, ճնշումը սրտի խոռոչներում հավասար է զրոյի: Նախասրտերի դրդումը և կծկումը սկսվում է սիներակների թափվելու տեղում, այդ պատճառով միաժամանակ կծկվում է նաև փականների դեր կատարող օղակաձև մկանունքը, փակվում է մուտքը դեպի նախասրտեր և նրանցում ճնշումը սկսում է աճել ու լրացուցիչ արյուն է լցվում փորոքներ (մոտավորապես 40 մլ): Սիստոլայի վերջում ճնշումը ձախ նախասրտում հասնում է մինչև 10-12 մմ ս.ս, աջում՝ 4-8 մմ ս.ս: Նախասրտերի սիստոլայի ավարտից 0,007 վրկ հետո սկսվում է փորոքների կծկումը և նախասրտերի դիաստոլան, վերջինս տևում է 0,7 վրկ: Փորոքների սիստոլան տևում է 0,33 վրկ և բաժանվում է 2 շրջանի՝ *լարվածության* (0,08 վրկ) և *արտամղման* (0,25 վրկ), որոնցից յուրաքանչյուրը կազմված է 2 փուլից: Լարվածության շրջանը կազմված է անհամաչափ (0,05 վրկ) և իզոմետրիկ (0,03 վրկ) կծկման փուլերից: *Անհամաչափ* կծկման փուլում դրդումը և նրան հաջորդող կծկումը տարածվում է փորոքներով: Նախ կծկվում են հաղորդող համակարգին մոտ գտնվող սրտամկանի հատվածները (պտկաձև մկաններ, միջնապատ, փորոքների գագաթ): Ճնշումը փորոքներում դեռևս մոտ է զրոյի: Փուլի վերջում կծկման մեջ ընդգրկվում են միոկարդի բոլոր թելերը և ճնշումը փորոքներում սկսում է արագ աճել, որի հետևանքով փակվում են նախասիրտ փորոքային փականները, ծագում է I տոնը և սկսվում է *իզոմետրիկ* կծկման փուլը: Այս փուլում ճնշումը ձախ փորոքում կազմում է 70-80մմ ս.ս, աջում՝ 15-20 մմ ս.ս: Քանի որ արյունը գործնականորեն անսեղմելի է, ուստի միոկարդի թելերի երկարությունը չի փոխվում, ավելանում է միայն լարվածությունը, որի հետևանքով փորոքներում արագորեն աճում է ճնշումը: Ձախ փորոքը ձեռք է բերում կլոր ձև և ուժով հարվածում կրծքավանդակի պատին (*սրտային հրոց*): Լարվածության փուլի վերջում փորոքներում ճնշումը գերազանցում է աորտայի և թոքային զարկերակի ճնշմանը, արյունը փորոքներից ճգտում է դեպի այդ անոթները, բացվում են կիսալուսնաձև փականները և սկսվում է արյան արտամղման շրջանը, որը տևում է 0,25 վրկ և կազմված է արագ (0,12 վրկ) ու դանդաղ (0,13 վրկ) մղման փուլերից:

Սկզբում արտամղումն արագ է ընթանում, քանի որ ճնշումը աորտայում § թոքային զարկերակում համեմատաբար փոքր է, իսկ ձախ փորոքում այն հասնում է 120-130 մմ. ս.ս, աջում՝ 30-40 մմ ս.ս: Արյան արագ արտամղումը փոխարինվում է դանդաղ արտամղմամբ, քանի որ աորտան աորտան § թոքային զարկերակը լցվում են արյունով ու դիմադրություն ցույց տալիս արյան արտահոսքին: Դանդաղ արտամղման փուլի վերջում փորոքների միոկարդը սկսում է թուլանալ § վրա է հասնում նրա դիաստոլան (0,47 վրկ): Ճնշումը փորոքներում ընկնում է, արյունն աորտայից § թոքային զարկերակից ձգտում է վերադառնալ փորոքներ, հանդիպում է կիսալուսնաձ§ փականներին, լցնում նրանց գրպանիկները § փականները փակվում են: Փորոքների թուլացման սկզբից մինչ§ կիսալուսնաձ§ փականների փակումն ընկած ժամանակը կոչվում է *նախադիաստոլային շրջան* § տ§ում է 0,04 վրկ: Կիսալուսնաձ§ փականների փակումից հետո ճնշումը փորոքներում ընկնում է, փեղկավոր փականները դեռ§ս փակ են, փորոքներում մնացած արյան ծավալը, հետ§աբար § միոկարդի թելերի երկարությունը չի փոխվում, այդ շրջանն անվանում են *իզոմետրիկ թուլացման* փուլ (0,08 վրկ): Փուլի վերջում փորոքներում ճնշումը նախասրտերի համեմատ ցածր է, որի հետ§անքով բացվում են նախասիրտ-փորոքային փականները § սկսվում է փորոքների արյունալցման շրջանը: Այն տ§ում է 0,25 վրկ § բաժանվում է արագ (0,08 վրկ) ու դանդաղ (0,17 վրկ) լցման փուլերի:

Այսպիսով, մեկ բոլորաշրջանի ընթացքում նախասրտերի կծկումը տ§ում է 0,1 վրկ, թուլացումը՝ 0,7 վրկ, փորոքների կծկումը՝ 0,33 վրկ, թուլացումը՝ 0,47 վրկ, ընդհանուր դադարը, որի ընթացքում նախասրտերը § փորոքները գտնվում են թուլացման մեջ, տ§ում է 0,37 վրկ:

15. 5. Արյան սրտային ծավալներ

Մեկ սիստոլայի ժամանակ ձախ փորոքից դուրս մղված արյան քանակը կոչվում է *հարվածային* կամ *սիստոլային ծավալ* (ՍԾ): Հանգիստ ժամանակ, երբ սիրտը րոպեում կծկվում է 70-75 անգամ սիստոլային ծավալը կազմում է 65-75 մլ:

1 րոպեում սրտի կողմից աորտա արտամղված արյան քանակը կոչվում է *րոպեական ծավալ* կամ *րոպեական արտամղում* (ՐԱ) , որը հանգիստ վիճակում տատանվում է 4-6 լ սահմաններում: Ֆիզիկական աշխատանքի ժամանակ այն հասնում է 25-30 լ/ րոպե, մարզիկների մոտ՝ 35-40լ/ րոպե: Ըստ կատարված հաշվարկների սիստոլայի ժամանակ 50% արյունն է դուրս մղվում, իսկ 50%-ը մնում է փորոքներում § կոչվում է *վերջնային-սիստոլային ծավալ*: Սրտի կծկման ուժի մեծացման դեպքում սիրտը արտամղում է ավելի շատ արյուն: Լրացուցիչ դուրս մղված արյան քանակը կոչվում է *պահուստային ծավալ*: Արյան այն քանակը, որը փորոքներում մնում է առավելագույնի կծկումից հետո, կոչվում է *մնացորդային ծավալ*: Պահուստային § մնացորդային ծավալները կազմում են մոտավորապես 30-40 մլ: Պահուստային ծավալը վկայում է, որ հանգիստ ժամանակ սրտային կծկումների ուժը առավելագույնի չի եղել: Սիստոլային արտամղումը հույզերի ժամանակ մեծանում է ի հաշիվ արյան պահուստային ծավալի:

Այսպիսով, վերջնային սիստոլային ծավալը ներառում է պահուստային § մնացորդային ծավալները: Սրտի կծկումների ուժի մեծացման դեպքում վերջնային

սիստոլային ծավալը փոքրանում է § մոտենում մնացորդային ծավալին: Իսկ առավելաչափ կծկման ժամանակ վերջնային-սիստոլային ծավալն իրենից ներկայացնում է մնացորդային ծավալը:

Ռոպեական արտամղումը որոշվում է ներկման, ռադիոնուկլիդային, ջերմային, Ֆիկի § այլ մեթոդներով:

Առավել ճշգրիտ է Ֆիկի մեթոդը (1870թ.), երբ ՐԱ-ն որոշվում է 1 րոպեում օրգանիզմի կողմից յուրացված թթվածնով:

15. 6. Սրտի գործունեության մեխանիկական § ձայնային դրսեորումները

Սրտի գործունեությունն ուղեկցվում է մեխանիկական, ձայնային § էլեկտրական երեույթներով: էլեկտրական երեույթներն արդյունք են սրտի տարբեր բաժիններում դրդման առաջացման ու տարածման, մեխանիկականը հետեանք է սրտի շարժման, ինչպես նաե սրտով § անոթներով արյան շարժման, իսկ ձայնային երեույթները՝ փականների փակման § անոթներով արյան շարժման: Կծկվելիս սիրտը փոխում է իր դիրքը, որոշ չափով թեքվում է իր առանցքի շուրջը ձախից աջ, որի հետեանքով ձախ փորոքը հարվածում է կրծքավանդակի պատին: Հինգերորդ միջկողային տարածությունում, ձախ անրակային միջին գծից 1սմ ներս այն շոշափվում է § կոչվում *սրտային հրոց*.

Սրտի մեխանիկական ակտիվությունը գրանցում են տարբեր մեթոդներով.

1. ***Կինետոսրտագրությունը*** կրծքի վանդակի ցածր հաճախության թրթռումների գրանցման մեթոդ է, որի ժամանակ օգտագործում են տարբեր տվիչներ, որոնք մեխենիկական տատանումները վերափոխում են էլեկտրականի:

2. ***Բալիստասրտագրություն***. փորոքներից արյան արտամղումը § խոշոր անոթներով նրա շարժումն առաջացնում են մարմնի տատանումներ: Բնականոն պայմաններում մարմնի շարժումների գծապատկերն ունի բնորոշ ձե: Սրտի տարբեր հիվանդությունների ախտորոշման գործում այս մեթոդն ունի կարեոր նշանակություն:

3. ***Էխոսրտագրությունն*** անդրադարձված ուլտրաձայնային ազդակների գրանցումն է: Հանդիպելով որեէ կառուցվածքի ուլտրաձայնային ալիքների մի մասն անդրադառնում է արգելքից § վեարտադրվում օսցիոլոգրաֆի էկրանին ու գրանցվում ֆոտոթղթի վրա:

Սրտի յուրաքանչյուր փուլ ուղեկցվում է հնչյուններով, որոնք կոչվում են ***սրտի տոներ*** (հնչյուն): Դրանք պայմանավորված են սրտի շրջանում առաջացող 15-400 Հց տատանումներով: Տարբերում են 4 հնչյուն, որից առաջինը § երկրորդը լսվում են, երրորդը § չորրորդը (ֆակուլտատիվ են) հայտնաբերվում են միայն ձայնասրտագրության միջոցով:

Առաջին հնչյունն առաջանում է իզոմետրիկ կծկման փուլում, երկարատե է (0,12վրկ), ցածր § խուլ, կոչվում է նաե սիստոլային տոն: Այն լավ է լսվում սրտի գագաթի վրա կամ կրծոսկրի թրաձե ելուստի հիմքի մոտ: Այս հնչյունի առաջացումը կապված է փեղկավոր փականների միաժամանակյա փակման, ջլային թելերի թրթռոցների, աորտայի § թոքային ցողունի սկզբնահատվածի տատանումների հետ: *Երկրորդ հնչյունն* առաջանում է փորոքների դիաստոլայի սկզբում,

կարճատ§ է (0,08վրկ) § հնչեղ, կապված է կիսալուսնաձ§ փականների փակման հետ: *Երրորդ հնչյունն* առաջանում է դիաստոլայի փուլում՝ արյան արագ լցման ժամանակ, փորոքների պատերի թրթռման հետ§անքով: *Չորրորդ հնչյունն* ունի 2 բաղադրիչ: Առաջինը ծագում է նախասրտերի կծկման § փորոքներ լրացուցիչ արյունալցման ժամանակ սրտի պատերի տատանումների հետ§անքով, իսկ երկրորդը հայտնվում է նախասրտերի թուլացման սկզբում:

15. 7. էլեկտրասրտագրություն

Սրտում դրդման ծագումն ու տարածումը կարելի է ուսումնասիրել ոչ միայն առանձին մկանաբջիջներից պոտենցիալների տարբերության արտածմամբ, այլ§ մարմնի մակերեսից էլեկտրական փոփոխությունների գրանցմամբ, որոնք առաջանում են սրտի գործունեության արդյունքում: Երբ աշխատող միոկարդի մեծ քանակով բջիջներ ընդգրկվում են դրդման գործընթացում, նրանց մակերեսին առաջանում է բացասական լիցք: Սիրտը դառնում է հզոր էլեկտրագեներատոր: Մարմնի հյուսվածքներն օժտված լինելով բարձր էլեկտրահաղորդելիությամբ, հնարավորություն են տալիս մարմնի մակերեսից գրանցել սրտի էլեկտրական պոտենցիալը ուժեղացուցիչ կրող սարքավորումով՝ էլեկտրասրտագրիչով, իսկ ստացված գիրը կոչվում է *էլեկտրասրտագիր* (էՍԳ):

էՍԳ-ն արտացոլում է դրդման առաջացումը, տարածումը § անհետացումը սրտի տարբեր բաժիններում: էՍԳ-ն արտահայտում է միայն էլեկտրական պոտենցիալների փոփոխությունը § ոչ թե միոկարդի կծկումը:

Քանի որ սիրտն անհամաչափ է տեղադրված կրծքի վանդակում, իսկ մարմինն ունի որոշակի ձ§, սրտի դրդված (-) § չդրդված (+) հատվածների միջ§ առաջացած էլեկտրական ուժագծերն անհավասար են բաշխվում մարմնի մակերեսին, ուստի էլեկտրոդների տեղադրությունից կախված էՍԳ-ի ձ§ը § առանձին ատամիկների տատանասահմանը կլինի տարբեր: էլեկտրական պոտենցիալների տարբերությունն ընդունված է անվանել *էլեկտրաշարժ ուժ* (էլՇՈՒ): Գոյություն ունեն էՍԳ-ի արտածման երեք համակարգ՝

1. *Ստանդարտ երկբջեռ արտածումներ* (ըստ էյնտհովենի). I-ին արտածում՝ ձախ ձեռք (+) - աջ ձեռք (-); II-րդ արտածում՝ աջ ձեռք (-) - ձախ ոտք (+); III-րդ արտածում՝ ձախ ձեռք (-) - ձախ ոտք (+):
2. *Կրծքային միաբջեռ արտածումներ* (ըստ Վիլսոնի). ակտիվ էլեկտրոդը (+) դրվում է կրծքավանդակի տարբեր կետերին, իսկ զրոական (-) էլեկտրոդը ձ§ավորում է երկու ձեռքերի § ոտքի վրա դրված էլեկտրոդներից: Ակտիվ էլեկտրոդի տեղադրման կետերն են.

V_1 - կրծոսկրի աջակողմյան ծայրի IV միջկողային տարածություն;

V_2 - կրծոսկրի ձախակողմյան ծայրի IV միջկողային տարածություն;

V_3 - 4-րդ կողի վրա ձախակողմյան հարկրծոսկրակոթային տարածություն;

V_4 - 5-րդ միջկողային տարածության ձախ անրակային միջային ուղղությամբ;

V_5 - նույն հորիզոնական ուղղությամբ, ինչ V_4-ը, միայն ձախ առաջային թ§ատակային գծով;

V_6 - նույն հորիզոնական ուղղությամբ, ինչ V_4-ը § V_5-ը, միայն ձախ միջային թ§ատակային գծով:

3. *Ուժեղացված միաբջեռ արտածումներ* (ըստ Գոլդբերգերի). AVR, aVL, aVF
a-ուժեղացված (augmented);

V - պոտենցիալ (voltage);

R - աջ (right);

L - ձախ (left);

F - ոտք (foot):

Այս եղանակով գրանցելիս էլեկտրոդներից մեկը դրվում է ձախ ձեռքին (+, aVL), իսկ զրոականը (-) ներկայացնում է միացյալ էլեկտրոդ մյուս երկու վերջույթներից: Այս մեթոդով պոտենցիալների տարբերությունը գրանցվում է էլեկտրոդների միջև:

Վերջին տարիներին կիրառվում է ԷՍԳ-ի արտածման *որկորային մեթոդը*՝ էլեկտրոդը կերակրափողի միջոցով իջեցվում է մինչև նախասրտերի մակարդակ և գրանցվում է էլեկտրական ակտիվությունը: Լայն տարածում է ստացել նաև *խոլտերյան մեթոդը*, երբ ամբողջ օրվա ընթացքում հաշվիչ մեքենայի օգնությամբ կատարվում է ԷՍԳ-ի գրանցում: մագնիսական ժապավենի վրա, ապա այն հատուկ ծրագրով վերլուծվում է Գոյություն ունի նաև ԷՍԳ-ի գրանցման *համակարգչային մեթոդ*: ԷՍԳ-ի միջոցով կարելի է գաղափար կազմել սրտի ինքնավարության, հաղորդելիության, դրդելիության, պսակաձև արյան շրջանառության խանգարումների մասին:

էլեկտրասրտագրի բաղադրամասերը և ցուցանիշները: ԷՍԳ-ն պարունակում է ատամիկներ, հատվածներ և ժամանակահատվածներ: *Ատամիկը* ԷՍԳ-ի տատանումն է իզոգծից վեր և վար: Այն պայմանավորված է արտածող էլեկտրոդների միջև պոտենցիալների տարբերության առկայությամբ: *ԷՍԳ-ի հատվածն* ատամիկ չպարունակող մաս է: Այն գրանցվում է, երբ արտածող էլեկտրոդների միջև պոտենցիալների տարբերություն չկա, կամ էլ նախասրտերի ու փորոքների բոլոր բաժինները դրդված են: ԷՍԳ-ում տարբերում են երկու հատված՝ PQ և QT: *ժամանակահատվածները* կազմված են հատվածից և դրան հարող ատամիկից: Տարբերում են երեք ժամանակահատվածներ.

P - Q, կազմված է P ատամիկից և PQ հատվածից;

Q -T, ընդգրկում է ողջ փորոքային համալիրը ST հատվածի հետ;

S -T ժամանակահատվածը ընդգրկում է ST հատվածը և T ատամիկը:

ԷՍԳ-ի արտածման ժամանակ յուրաքանչյուր ցիկլում գրանցվում է 5 ատամիկներից (P, Q, R, S, T) կազմված համալիր, որոնցից երեքն ուղղված են վերև, երկուսը՝ ներքև: Ատամիկները ծագում են, երբ սրտի որևէ հատված դրդված է, իսկ մյուսը՝ ոչ: P ատամիկն արտացոլում է նախասրտերի դրդումը, ուստի կոչվում է *նախասրտային համալիր*: Այն իրենից ներկայացնում է աջ և ձախ նախասրտերի էլեկտրական պոտենցիալների հանրահաշվական գումարը, որի տևողությունը 0,1վրկ է, տատանասահմանը՝ 0.15-0.25մՎ: Ապա դրդումը տարածվում է նախասիրտ-փորոքային հանգույց և փորոքների հաղորդչական համակարգ: էլեկտրասրտագրիչը գրանցում է հավասարապոտենցիալ գիծ P-Q: Երբ դրդումն ընդգրկում է փորոքները, առաջանում է QRST համալիրը, որը համապատասխանում է նախասրտերի վերաբևեռացմանը: QRS-ն արտացոլում է դրդման տարածումը փորոքներով, RST-ն՝ նրանց լրիվ ընդգրկումը դրդմամբ, T-ն՝ փորոքների վերաբևեռացումը: Q ատամիկը պայմանավորված է սրտի գագաթի աջ պտկաձև մկանի և սրտի ներքին մակերեսի դրդմամբ, տևողությունը՝ 0,04-0,1վրկ: R ատամիկը ցույց

է տալիս, որ դրդված է սրտի հիմքը § փորոքների արտաքին մակերեսը: Այն ունի 2մՎ մեծություն, կրծքային արտածման դեպքում՝ 2,5մՎ (25 մմ): Երբ փորոքներն ամբողջապես ընդգրկվում են դրդման գործընթացի մեջ, ի հայտ է գալիս S ատամիկը:Դա նշանակում է, որ սրտի ողջ մակերեսն էլեկտրաբացասական է § չկա պոտենցիալների տարբերություն առանձին հատվածների միջ§: Այն ունի մինչ§ 2,0մՎ(20 մմ) տատանասահման: Երբեմն S ատամիկը բացակայում է: ST հատվածը գտնվում է հավասարապոտենցիալ գծի վրա, քանի որ բացակայում է պոտենցիալների տարբերությունը: T ատամիկն արտացոլում է փորոքների վերաբ§եռացումը § խիստ փոփոխական է: Երբեմն T ատամիկից հետո գրանցվում է U ատամիկ, որն, ըստ եր§նյթին, արտացոլում է հաղորդչական համակարգի ծայրային ճյուղերի վերաբ§եռացումը: T-ից մինչ§ հաջորդ P ատամիկը գրանցվում է հավասարապոտենցիալ գիծ, քանի որ փորոքների § նախասրտերի միոկարդում չկա պոտենցիալների տարբերություն: Դա համընկնում է ընդհանուր դադարի հետ: Q-T ժամանակահատվածն ընդգրկում է QRS համալիրի սկզբից մինչ§ T ատամիկի վերջը: Այն անվանում են *էլեկտրական սիստոլա*, նրա տ§ողությունը համընկնում է մեխանիկական սիստոլայի հետ (մեխանիկական սիստոլան մի փոքր ուշ է սկսվում): Բնականոն պայմաններում T ատամիկը դրական է, այսինքն՝ հավասարապոտենցիալ գծից վեր§ է, իսկ սրտամկանի անբավարար արյունամատակարարման դեպքում (իշեմիայի ժամանակ) ուղղվում է ներք§: P-Q ժամանակահատվածի մեծացումը կապված է դրդման հաղորդման դանդաղեցման հետ: Ծանր խանգարումների դեպքում նախասրտերից առանձին ազդակներ չեն հասնում փորոքներին § որոշ P ատամիկներ չեն ուղեկցվում փորոքային համալիրով (մասնակի շրջափակում): *Լրիվ շրջափակման* դեպքում փորոքներն աշխատում են սեփական, իսկ նախասրտերը՝ առաջին հանգույցի ինքնավարությամբ, խախտվում է կծկումների հաջորդականությունը:

15. 8. Սրտի գործունեության կարգավորումը

Օրգանիզմի արտաքին § ներքին միջավայրի փոփոխությունների դեպքում սրտի կծկումների ուժը § հաճախությունը մերթ մեծանում է մերթ փոքրանում:

Էվոլյուիցիոն զարգացման ընթացքում ձ§ավորվել են սրտի գործունեության կարգավորման նյարդային, հումորալ § մկանածին մեխանիզմներ, որոնք ապահովում են սրտի գործունեության հարմարումը օրգանիզմի ներքին ու արտաքին միջավայրի փոփոխվող պայմաններին:

Սրտի աշխատանքի նյարդային կարգավորումն իրականանում է ներ- § արտասրտային մեխանիզմներով:

15. 8. 1. Նյարդային արտասրտային կարգավորում

Սիրտը նյարդավորվում է սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերով: Սիմպաթիկ նյարդաթելերը սկիզբ են առնում ողնուղեղի կրծքային բաժնի I-III հատվածների կողմնային եղջյուրներից § ընդհատվում պարանոցային վերին, միջին ու մասնավորապես ստորին սիմպաթիկ հանգույցներում: Պարանոցային ստորին § կրծքային վերին հանգույցների միաձուլումից առաջանում է *աստղաձ§ հանգույցը*,

որտեղ գտնվում են երկրորդ նեյրոնների մարմինները, իսկ նրանց ելուստներն ուղղվում են սիրտ: Ծոց նախասրտային հանգույցը գլխավորապես նյարդավորվում է աջ, իսկ նախասիրտ-փորոքայինը՝ ձախ սիմպաթիկ նյարդերով: Ի տարբերություն պարասիմպաթիկ նյարդերի սիմպաթիկ նյարդերը հավասարապես § մակերեսորեն են տեղաբաշխված սրտի բոլոր բաժիններում: Երկարավուն ուղեղի պոչային մասում կա կենտրոն, որի նեյրոնները աքսոններ են ուղարկում սրտի գործունեությունը կարգավորող ողնուղեղի սիմպաթիկ նեյրոներին:

Պարասիմպաթիկ թափառող նյարդի առաջին նեյրոնների մարմինները տեղադրված են երկարավուն ուղեղի պոչային մասում: Նախահանգույցային թելերը պարանոցի երկու կողմով իջնում § ավարտվում են սրտի ներպատային հանգույցում, սինապսներ առաջացնելով խոլիներգիական նեյրոնների հետ: Թափառող աջ նյարդը նյարդավորում է աջ նախասիրտը, հատկապես ծոց-նախասրտային հանգույցը § կարգավորում է սրտի կծկումների հաճախությունը, իսկ ձախ թափառող նյարդը նյարդավորում է նախասիրտ-փորոքային հանգույցը ներգործելով սրտամկանի կծկողական ուժի վրա: Փորոքների պարասիմպաթիկ նյարդավորումը նախասրտերի համեմատությամբ թույլ է արտահայտված:

Սրտի վրա թափառող նյարդերի ազդեցությունն առաջին անգամ ուսումնասիրել են Վեբեր եղբայրները (1845): Նրանք բացահայտեցին, որ թափառող նյարդի գրգռումը սրտի վրա թողնում է արգելակող ազդեցություն, ընդհուպ կանգ՝ դիաստոլայի փուլում:

Հատված թափառող նյարդի ծայրային մասի էլեկտրական գրգռման դեպքում տեղի է ունենում սրտի կծկումների հաճախության փոքրացում: Այս երևույթն անվանում են *բացասական խրոնոտրոպ ազդեցություն*: Միաժամանակ առաջանում է կծկման տատանասահմանի փոքրացում՝ *բացասական ինոտրոպ ազդեցություն*, որն առվել արտահայտված է նախասրտերում, դրդելիության նվազում՝ *բացասական բաթմոտրոպ ազդեցություն* § հաղորդելիության դանդաղում՝ *բացասական դրոմոտրոպ ազդեցություն*: Փոփոխաջերմ կենդանիների մոտ (գորտեր) իջնում է նաև սրտի լարվածությունը՝ *բացասական տոնոտրոպ ազդեցություն:* Թափառող նյարդերի ուժեղ գրգռման դեպքում սրտի աշխատանքը որոշ ժամանակով դադարում է: Երբեմն դիտվում է դրդման հաղորդման պաշարում նախասիրտ-փորոքային հանգույցում: Նախասրտերի մկանաթելերից պոտենցիալների միկրոէլեկտրոդային արտածումը ցույց է տվել, որ թափառող նյարդի ուժեղ գրգռման ժամանակ նկատվում է թաղանթային պոտենցիալի մեծացում՝ գերբևեռացում:

Թափառող նյարդի տևական գրգռման դեպքում սրտի ընդհատված աշխատանքն աստիճանաբար վերականգնվում է: Այդ երևույթն անվանում են *սրտի խույս տալը* թափառող նյարդի ազդեցությունից: Վերջինս պայմանավորված է ռիթմավար բջիջների գերբևեռացման դեպքում դանդաղ § արագ Na^+-ական անցուղիների ակտիվացմամբ, Na^+-ի մուտքը ռիթմավար բջիջներ ապաբևեռացնում է թաղանթը § կծկումը վերսկսվում է:

Բուդգեն (1846) հայտնաբերեց, որ գորտերի թափառող նյարդի գրգռումն առաջացնում է նաև սրտի աշխատանքի հաճախեցում: Հետագայում բացահայտվեց, որ գորտերի, շների § առնետների թափառող նյարդի կազմում կան սիմպաթիկ նյարդաթելեր, որոնց միաժամանակյա գրգռումը լաբորատոր պայմաններում կարող է սրտի վրա թողնել ուժեղացնող ազդեցություն:

Ցիոն եղբայրներն (1867) առաջին անգամ հայտնաբերեցին, որ սիմպաթիկ նյարդի գրգռումը մեծացնում է սրտի կծկումների հաճախությունը (*դրական խրոնատրոպ աղդեցություն*): Այնուհետ§ Ի.Պ.Պավլովը (1887) հայտնաբերեց սիմպաթիկ նյարդաթելեր, որոնք մեծացնում են սրտի կծկման ուժը (*դրական ինոտրոպ ազդեցություն*) § սնուցող ազդեցություն թողնում սրտի վրա առանց ռիթմի հաճախացման: Սիմպաթիկ նյարդի սրտային ճյուղերի գրգռումը լավացնում է նա§ դրդման հաղորդումը սրտում (*դրական դրոմոտրոպ ազդեցություն*) ու բարձրացնում է սրտի դրդելիությունը (*դրական բաթմոտրոպ ազդեցություն*): Սիմպաթիկ նյարդի գրգռման ազդեցությունը դիտվում է մեծ գաղտնի շրջանից հետո (10 վրկ § ավել) ու շարունակվում է երկար ժամանակ՝ գրգիռը դադարեցնելուց հետո: Բացահայտվել է նա§, որ լաբորատոր պայմաններում աստղաձ§ հանգույցի կամ առանձին ճյուղերի գրգռումը կարող է արգելակել սրտի գործունեությունը: Այն իրականանում է աստղաձ§ հանգույցի ճյուղերի հետ բերանակցված թափառող նյարդաթելերի միջոցով: Այսպիսով թափառող նյարդը իր գրգռման դեպքում թողնում է միայն արգելակող, իսկ սիմպաթիկը՝ խթանող ազդեցություն սրտի կծկումների վրա:

Սրտի գործունեության վրա հիմնականում արտահայտված է թափառող նյարդերի լարվածությունը: Կենդանու թափառող նյարդերը երկկողմանի հատելիս սրտի կծկումների հաճախությունը մեծանում է, իսկ աստղաձ§ զույգ հանգույցները քայքայելիս սրտի կծկումների պակասում չի առաջանում: Լրիվ նյարդազերծման դեպքում սիրտն աշխատում է առաջին հանգույցից հաղորդվող ռիթմով:

Թափառող նյարդի կենտրոնի լարվածությունը պահպանվում է նախասրտերից, աորտայի աղեղից, կարոտիսյան ծոցից, ակնագնդերից, թոքերից, մարսողական օրգաններից հաղորդվող ազդակներով: Այն պայմանավորված է նա§ ցանցանման գոյացության վերելակ ակտիվացնող ազդեցությամբ, ինչպես նա§ հումորալ գրգռիչներով՝ ադրենալին, Ca^{2+}, ածխաթթու:

15. 8. 2. Սրտում նյարդային ազդակների հաղորդման քիմիական մեխանիզմը

Սրտի վրա սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ նյարդերի ազդեցության մեխանիզմն ուսումնասիրել է Օ.Լ§ին (1971): Նա գորտի մեկուսացված սրտի վագոսիմպաթիկ սյունը գրգռել է, ապա սնող հեղուկը տեղափոխել մեկ այլ մեկուսացված սրտի մեջ, որը գրգռման չի ենթարկվել: Երկրորդ սիրտը տվել է գրգռված սրտին համանման ռեակցիա: Հետ§աբար, առաջին սրտի նյարդը գրգռելիս սնող հեղուկ է անցնում համապատասխան միջնորդանյութ, որը մյուս սրտի վրա թողնում է նույնատիպ ազդեցություն: Այս փորձով բացահայտվեց օրգանների վրա վեգետատիվ նյարդերի ազդեցության միջնորդանյութային մեխանիզմը:

Պարասիմպաթիկ նյարդային համակարգի միջնորդանյութը ացետիլխոլինն է, որը քայքայվում է խոլինէսթերազ ֆերմենտով: Վերջինս գտնվում է արյան մեջ § բջիջներում, ուստի ացետիխոլինը թողնում է տեղային ազդեցություն:

Սրտում ացետիլխոլինը փոխազդում է M_2 խոլինաընկալիչների հետ § ակտիվացնում է կալիումական արագ կարգավորվող անցուղիները, որի հետ§անքով մեծանում է թաղանթի թափանցելիությունը K^+-ի § փոքրանում՝ Ca^{2+}-ի

համար: Բջջից K^+-ի արտահոսքը § Ca^{2+}-ի սահմանափակ ներհոսքն առաջացնում են թաղանթի գերբ§եռացում, որի հետ§անքով դանդաղում է ռիթմավար բջիջների դիաստոլային ապաբ§եռացումը § թաղանթային պոտենցիալն ուշ է հասնում շեմքային մեծության, ինչն ուղեկցվում է սրտի կծկումների հաճախության նվազմամբ:

Բացի այդ, Ca^{2+}-ի ներհոսքի փոքրացումը բջիջ թուլացնում է նախասրտերի կծկման ուժը: K^+-ի արագ արտահոսքը բջջից § Ca^{2+}-ի ներհոսքի սահմանափակումը բերում են արագ վերաբ§եռացման, որի հետ§անքով նախասրտերի ԳՊ-ի տ§ողությունը փոքրանում է:

Ացետիլխոլինը սահմանափակում է ադրէներգիական ազդեցությունները նախասրտերում § փորոքներում ի հաշիվ սիմպաթիկ ծայրաճյուղերից նորադրենալինի արտազատման ճնշման: Այն ճնշում է նա§ միոզինի ԱԵՖ-ազային ակտիվությունը, որը թուլացնում է նախասրտերի կծկումները:

Սիմպաթիկ նյարդերի վերջույթներում արտադրվող հիմնական միջնորդանյութը նորադրենալինն է՝ 90%, ադրենալինը կազմում է 7%, դոֆամինը՝ շուրջ 3%: Նորադրենալինը դանդաղ է քայքայվում (ամինօքսիդազ ֆերմենտով), ուստի նրա ազդեցությունն երկարատ§ է: Դրանով է բացատրվում, որ սիմպաթիկ նյարդերի գրգռման ավարտից հետո որոշակի ժամանակ սրտի կծկումների ուժի § հաճախության մեծացումը պահպանվում է: Նորադրենալինը բարձրացնում է ռիթմավար հանգույցի բջիջների թաղանթի թափանցելիությունը Na^+ § Ca^{2+} իոնների հա-մար, որոնք բջիջ են մտնում դանդաղ անցուղիներով § արագացնում նրանց ապաբ§եռացումը (դրական խրոնոտրոպ ազդեցություն): Բացի այդ, Ca^{2+}-ն ուժեղացնում է սրտի կծկումները: Հեղինակների մեծամասնության կարծիքով սիմպաթիկ նյարդերի ազդեցությունն իրականանում է β ադրենաընկալիչներով, որոնք ավելի խիտ տեղադրված են փորոքներում: Տարբերում են β_1 § β_2 ադրենաընկալիչներ, ընդ որում β_1 ընկալիչները կազմում են մոտավորապես 80%: β ընկալիչների ակտիվացումը նպաստում է ինո- § խրոնոտրոպ ազդեցության դրս§որմանը: β_2 ընկալչի հիմնական ֆունկցիան մետաբոլիզմի կարգավորումն է:

Վեգետատիվ նյարդերի դրդման դեպքում հիմնական միջնորդանյութի հետ միասին սինապսային ճեղք են ընկնում նա§ կենսաբանորեն ակտիվ այլ նյութեր, որոնք կարգավորիչ ազդեցություն ունեն § փոխում են սրտի ռեակցիայի ուղղությունն ու մեծությունը հիմնական միջնորդանյութի նկատմամբ: Այսպես, օպիումային պեպտիդները ճնշում են թափառող նյարդի գրգռման արդյունքը, իսկ դելտա-քնի պեպտիդն ուժեղացնում է վագուսային բրադիկարդիան:

15. 8. 3. Ներսրտային կարգավորիչ մեխանիզմներ

Նյարդազերծված սիրտը պահպանում է իր մղիչ ֆունկցիան, սակայն դիտվում է գործառական ակտիվության իջեցում միոկարդի կծկելիության թուլացման հաշվին: Նյարդազերծված սրտի գործառական անբավարարության հիմնական պատճառներից մեկը նյութափոխանակության գործընթացների խանգարումն է, որը զուգակցվում է միկրոշրջանառության խանգարումներով:

Ներսրտային կարգավորիչ մեխանիզմներն են՝ ներբջջային, միջբջջային, ներսրտային ծայրամասային մեխանիզմները:

Ներբջջային կարգավորում: Սրտամկանը կազմված է առանձին բջիջներից, որոնք իրար միացած են ներդիր սկավառակներով: Յուրաքանչյուր բջջում գործում են սպիտակուցի սինթեզը կարգավորող մեխանիզմներ, որոնք ապահովում են նրա կառուցվածքը § գործունեությունը: Յուրաքանչյուր սպիտակուցի սինթեզի արագությունը կարգավորվում է սեփական ինքնակարգավորվող մեխանիզմներով նրա ծախսի ուժգնությանը համապատասխան: Սրտի վրա ծանրաբեռնվածության մեծացման դեպքում ուժեղանում է կծկողական սպիտակուցի սինթեզը, զարգանում է աշխատանքային *գերաճ*: Ներբջջային կարգավորումն է ապահովում սրտամկանի կծկման հետերոմետրիկ § հոմեոմետրիկ ինքնակարգավորման մեխանիզմները:

Միջբջջային փոխազդեցությունների կարգավորում: Միոկարդի բջիջները միացնող ներդիր սկավառակներն ունեն տարբեր կառուցվածք: Ներդիր սկավառակների որոշ հատվածներ կատարում են մեխանիկական ֆունկցիա միացնելով մկանաթելերը, մյուս հատվածներն ապահովում են անհրաժեշտ նյութերի փոխադրումը կարդիոմիոցիտներ, երրորդները՝ նեքսուսները (պինդ հպման հատվածներ), գրգիռը մի բջջից փոխադրում են մյուսին, ապահովելով սրտամկանի ֆիզիոլոգիական ամբողջականությունը: Վերջիններս կազմում են ներդիր սկավառակների մակերեսի 10-25% -ը § օժտված են գրգռի միակողմանի հաղորդմամբ: Միջբջջային փոխհարաբերությունների խանգարման դեպքում առաջանում է սրտամկանի բջիջների անհամաչափ դրդում § սրտային առիթմիաներ:

Ներսրտային ծայրամասային ռեֆլեքսներ: Սրտում հայտնաբերվել են ծայրամասային ռեֆլեքսներ, որոնց աղեղը փակվում է ոչ թե ԿՆՀ-ում, այլ միոկարդի ներպատային հանգույցում: Ռեֆլեքսային աղեղն իր մեջ ներառում է զգայական նեյրոններ, որոնց դենտրիտները ձգման ընկալիչներ են առաջացնում կարդիոմիոցիտներում § պսակածգ§ անոթներում, ներդիր § գործարկող նեյրոններ: Վերջիններիս աքսոնները նյարդավորում են միոկարդը § պսակածգ§ անոթների հարթ մկանները: Ներսրտային նյարդային համակարգի նեյրոնները հիմնականում տեղադրված են ծոց-նախասրտային § նախասիրտ-փորոքային հանգույցների մոտ:

Սրտի գործունեության կարգավորման մեջ ներսրտային ռեֆլեքսային աղեղի դերի վերաբերյալ հետազոտություններ կատարվել են Գ.Ի.Կոսիցկու § այլ հեղինակների կողմից (1968): Պարզվել է, որ աջ նախասրտի պատի ձգումն առաջ է բերում ձախ փորոքի կծկման ուժեղացում, որն իրականանում է ներսրտային ռեֆլեքսային աղեղի օգնությամբ: Համանման ռեակցիաներ դիտվում են աորտայում արյան ցածր ճնշման § սրտի անբավարար արյունալցման ժամանակ: Աորտայում § պսակածգ§ անոթներում արյան բարձր ճնշման § սրտի խոռոչներ գերարյունալցման դեպքում նախասրտերի պատերի ձգումը ճնշում է սրտի կծկողական ֆունկցիան, փոքրանում է արյան մղումն աորտա § դժվարանում արյան ներհոսքը երակներից: Այսպիսի տարուղղված ռեակցիաները գրանցվել են սիրտ-թոքային պրեպարատի վրա արտասրտային նյարդերի հատման պայմաններում:

Ամբողջական օրգանիզմի պայմաններում դրանք կայունացնում են արյան ճնշումը զարկերակային համակարգում, կանխում ճնշման կտրուկ տատանումներն աորտայում:

15. 8. 4. Սրտի գործունեության ռեֆլեքսային կարգավորումը

Սրտի գործունեության ռեֆլեքսային փոփոխությունները ծագում են տարբեր ընկալիչների գրգռման դեպքում: Հատկապես կար§որ նշանակություն ունեն անոթային համակարգի որոշ հատվածներում՝ սրտում, թոքերում տեղադրված ընկալիչները, որոնք դրդվում են արյան ճնշման փոփոխություններից կամ հումորալ ազդեցություններից: Այն տեղերը, որտեղ կենտրոնացված են այդ ընկալիչներն անվանում են *անոթային ռեֆլեքսածին գոտիներ*:

Ռեֆլեքսային ռեակցիաները բաժանվում են երկու խմբի՝ սեփական, որոնք առաջանում են սիրտ-անոթային համակարգի ընկալիչների գրգռման հետ§անքով § զուգակցված ռեֆլեքսներ, որոնք պայմանավորված են այլ ռեֆլեքսածին այլ դաշտերի ակտիվությամբ:

Ֆիզիոլոգիական մեծ նշանակություն ունեն սիրտ-անոթային համակարգի սեփական ռեֆլեքսները, որոնց ընկալիչները տեղադրված են աորտայի աղեղում, կարոտիսյան ծոցում § սիներակների բացվածքների շրջանում: Այստեղ գտնվում են մեխանա- կամ ճնշաընկալիչներ, որոնք գրգռվում են անոթի պատի վրա ազդող ճնշումից § նրա ձգումից: Կարոտիսյան ծոցի ճնշման ընկալիչներից զգայական նյարդաթելերը թափառող նյարդի կենտրոն են գնում ծոցկարոտիսյան նյարդի (Հերինգի նյարդ, որը լեզվաընդպանային նյարդի ճյուղ է) կազմում: Աորտայի աղեղի ճնշաընկալիչները նյարդավորվում են ձախ ապաճնշող աորտային նյարդով, որը հայտնաբերվել է Ի.Ցիոնի § Կ.Լյուդվիգի կողմից: Աջ ապաճնշող նյարդը տեղեկատվություն է ստանում բազկային ցողունի ճնշաընկալիչներից: Ապաճնշող նյարդերը գնում են թափառող նյարդերի կազմում:

Զգայական ազդակների հոսքը բարձրացնում է թափառող նյարդերի կորիզների լարվածությունը, ինչն առաջ է բերում սրտի կծկումների դանդաղում: Որքան բարձր է ճնշումն անոթային ռեֆլեքսածին գոտիներում, այնքան հաճախ են ծագում զգայական ազդակները:

Սրտի կծկումների դանդաղում առաջանում է թոքային զարկերակում ճնշման բարձրացման դեպքում (*Պարինի ռեֆլեքս*): Սրտի աշխատանքի ռեֆլեքսային փոփոխություն դիտվում է նաև§ էնդոկարդում, միոկարդում § էպիկարդում տեղադրված ընկալիչների գրգռման դեպքում:

Արյան ճնշման անկման դեպքում ռեֆլեքսածին գոտիների ճնշաընկալիչները քիչ են դրդվում, պակասում են այդ շրջաններից հաղորդվող ազդակները, ուստի թափառող նյարդի կորիզի նեյրոնները թույլ են դրդվում, հետ§աբար սրտի հաճախությունն ու կծկման ուժը մեծանում է:

Նախասրտերում, հատկապես սիներակների § թոքային երակների բացվածքների շրջանում գտնվում են A § B ձգման ընկալիչներ, որտեղից ազդակահոսքը թափառող նյարդերով հաղորդվում է արյան շրջանառության կենտրոն: A ընկալիչները դրդվում են նախասրտերի կծկման ժամանակ, B ընկալիչները՝ նախասրտերի պասիվ ձգման ժամանակ, երբ նրանք լցվում են արյունով, հիմնականում դիաստոլայի վերջում: Ենթադրվում է, որ A ընկալիչների դրդումը բարձրացնում է արյան շրջանառության կենտրոնի սիմպաթիկ բաժնի լարվածությունը, որը նպաստում է տախիկարդիային: Այդ ընկալիչների դրդմամբ է բացատրվում Բեյնբրիջի ռեֆլեքսը՝ սրտի կծկումների հաճախացումն արյան հուն

շատ հեղուկ մտնելիս § նախասրտերի արյունալեցման ուժեղացման դեպքում: Նախասրտերի B ընկալիչների դրդումն առաջացնում է երկարավուն ուղեղի արյան շրջանառության կենտրոնի սիմպաթիկ բաժնի արգելակում § պարասիմպաթիկ բաժնի դրդում, որն էլ առաջ է բերում սրտի աշխատանքի դանդաղում:

Զուգակցված ռեֆլեքսներ հասկացությունը ֆիզիոլոգիայում մտցրել է Վ.Ն.Չերնիգովսկին: Այդ ռեֆլեքսներից են.

1. *Դանին Աշների ռեֆլեքսը* (ակնասրտային ռեֆլեքս), որի ժամանակ աչքերի կողմնային մակերևույթները սեղմելիս սրտի կծկումների հաճախությունը նվազում է: Ռեֆլեքսը կոչվում է արագ, եթե դրսևորվում է 3-5^{II} հետո § դանդաղ՝ 8-10^{II} հետո: Սրտի կծկումների հաճախությունը րոպեում նվազում է 10-15 կծկումով § իրականանում է թափառող նյարդերով: Այս ռեֆլեքսը կլինիկայում կիրառվում է ախտորոշիչ § բուժիչ նպատակներով:

2.Հոլցի ռեֆլեքսն առաջանում է որովայնի խոռոչի մեխանաընկալիչների գրգռման դեպքում: Սրտի աշխատանքը դանդաղում է կամ սիրտը կարող է կանգ առնել, ինչը հաշվի է առնվում որովայնի խոռոչի վիրահատությունների ժամանակ:

3. *Թոմա-Ռուի ռեֆլեքս:* Վերորովայնային շրջանին հարվածելիս կամ ուժեղ ճնշելիս առաջանում է բրադիկարդիա: Կրծոսկրի թրաձև ելուստին հարվածելիս (արտային հյուսակի շրջան) մարդու սիրտը կարող է կանգ առնել, նույնիսկ առաջանում է գիտակցության կորուստ § մահ: Բռնցքամարտիկներին նման հարվածն արգելված է: Հոլցի § Թոմա-Ռուի ռեֆլեքսներն իրականանում են թափառող նյարդով §, ըստ երևույթին, ունեն ընդհանուր ռեֆլեքսածին գոտի:

4.*Հերինգի ռեֆլեքս:* Սրտի կծկումների հաճախությունը նվազում է խորը ներշնչման փուլի ընթացքում շնչառությունը պահելիս: Այս ռեֆլեքսն §ս իրականանում է թափառող նյարդով: Հերինգի ռեֆլեքսը կլինիկայում կիրառվում է թափառող նյարդի կենտրոնի դրդելիության աստիճանը որոշելու համար: Նստած վիճակում, այս ռեֆլեքսի իրականացման ժամանակ, եթե սրտի կծկումների հաճախությունը նվազում է 6 հարվածով, ապա դա վկայում է թափառող նյարդի կենտրոնի բարձր դրդելիության մասին:

Մաշկի ջերմա- § մեխանաընկալիչների գրգռման ժամանակ առաջացող ռեֆլեքսները կարող են դրդել կամ արգելակել սրտի աշխատանքը: Օրինակ, սառը ջրի մեջ ընկղմվելիս սիրտը կարող է կանգնել:

Մկանների սեփական ընկալիչների գրգռման ռեֆլեքսն առաջանում է ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում § մեծացնում է սրտի կծկումների հաճախությունը թափառող նյարդի լարվածության նվազման հետևանքով: Այն ունի պաշտպանական նշանակություն, ապահովում է աշխատող մկանները սննդա-նյութերով, թթվածնով § հեռացնում է նյութափոխանակության արգասիքները:

Եթե պայմանական ռեֆլեքսներն ուղեկցվում են սրտի գործունեության փոփոխությամբ, դրանք §ս զուգակցված ռեֆլեքսներ են:

Սրտի աշխատանքի ռեֆլեքսային հաճախացում § ուժեղացում դիտվում է նաև ցավային գրգիռների ու հուզական վիճակների դեպքում: Սրտի գործունեու-թյան փոփոխությունն այս դեպքում իրականանում է սիմպաթիկ նյարդերով, ինչպես նաև թափառող նյարդերի կորիզի լարվածության թուլացման հետևանքով:

Կեղևային ազդեցություն: Մեծ կիսագնդերի կեղևը սրտի վրա ներգործում է ՎՆՀ-ի § ներզատական գեղձերի միջոցով: Բացասական հույզերն ուղեկցվում են պսակաձև անոթների կծկանքով, իսկ դրական հույզերը բարենպաստ ազդեցու-

թյուն են թողնում սրտի վրա: Կարելի է մշակել պայմանական ռեֆլեքսներ սրտի կծկումների հաճախության § ուժի փոփոխության հանդեպ:

Եթե կենդանիների մոտ ադրենալինի ներարկումն ամրապնդվի զանգով, ապա մի քանի զուգակցումից հետո միայն զանգը կառաջացնի սրտի կծկումների ուժի § հաճախության մեծացում: Մեկնարկից առաջ տեղի է ունենում մարզիկների սրտի կծկումների հաճախության § ուժի պայմանառեֆլեքսային մեծացում:

15. 8. 5. Սրտի գործունեության հումորալ կարգավորում

Կենսաբանորեն տարբեր ակտիվ նյութերը (հորմոններ, պեպտիդներ, միջնորդանյութեր) § նյութափոխանակության արգասիքները տարուղղված ազդեցություն են թողնում սրտի կծկումների հաճախության § ուժի վրա:

Հորմոններ: Կատեխոլամինները, կորտիկոստերոիդները, անգիոթենզինը, վազոպրեսինը, գլյուկագոնը, թիրօքսինը մեծացնում են սրտի կծկումների ուժն § հաճախությունը: Հուզական լարվածության § ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում սիմպաթո-ադրենալային համակարգի ակտիվացման հետ§անքով կատեխոլամինների քանակն արյան մեջ շատանում է § սրտի կծկումների հաճախությունն ու ուժը մեծանում են: Հորմոնների ազդեցության մեխանիզմը տարբեր է, սակայն դրանցից շատերն իրենց ներգործությունն իրականացնում են ացենիլատցիկլազի ակտիվացման միջոցով, որն արագացնում է ցիկլիկ ադենո-զինմիաֆոսֆատի առաջացումն ԱԵՖ-ի մոլեկուլից: Վերջինս ակտիվացնում է ֆոսֆորիլազը, որի ազդեցությամբ ներմկանային գլիկոգենը քայքայվում է § առաջանում է գլյուկոզ: Բացի այդ, ֆոսֆորիլազն անհրաժեշտ է Ca^{2+} իոնների ակտիվացման համար, որն իրականացնում է միոկարդի դրդման § կծկման զուգակցումը: Կատեխոլամինները բարձրացնում են բջջաթաղանթի թափան-ցելիությունը Ca^{2+} իոնների համար, նպաստելով մի կողմից միջբջջային տարածու-թյունից նրանց ներհոսքին բջիջ, իսկ մյուս կողմից Ca^{2+} իոնների մոբիլիզացմանը ներբջջային սարկոպլազմային ցանցից:

Ադենիլատցիկլազի ակտիվացում միոկարդում դիտվում է նաև§ գլյուկագոնի ազդեցության դեպքում:

Արյան մեջ շրջանառող միջնորդանյութերն աննշան դեր են խաղում սրտի հարմարողական ռեակցիաներում: Ացետիլխոլինն անմիջապես քայքայվում է, ադրենալինը § նորադրենալինը խթանում են β ընկալիչների գործունեությունը:

Նյութափոխանակության արգասիքները ցուցաբերում են ինչպես խթանող, այնպես էլ ճնշող ազդեցություն սրտի գործունեության վրա: Արյան մեջ K^+-ի քանակի բարձրացման դեպքում կարդիոմիոցիտներում 1.5-2 անգամ իջնում է հանգստի պոտենցիալը, բջջի ներսում § դրսում K^+-ի խտության փոքրացման հետ§անքով (K^+-ն այս դեպքում քիչ քանակով է բջջից դուրս գալիս): Սակայն փոր-ձառական պայմաններում K^+-ի ներբջջային խտության կրկնակի բարձրացումն առաջացնում է ԹՊ-ի նշանակալից մեծացում (գերբ§եռացում), դրդելիությունն § հաղորդելիությունը փոքրանում են, սրտի գործունեությունը ճնշվում է՝ ընդհուպ մինչ§ կանգ դիաստոլայի փուլում: Ca^{2+}-ն ուժեղացնում է սրտի կծկումները, ակտի-վացնում է ֆոսֆորիլազան, որը նպաստում է էներգիայի անջատմանը: Սակայն Ca^{2+} իոնների ավելացումն փորձառական պայմաններում կարող է առաջացնել սրտի կանգ սիստոլայի փուլում: Սրտամկանի բնականոն կծկողական ֆունկցիայի համար անհրաժեշտ է Na^+ իոնների առկայությունը: Նրանց ներբջջային խտության պակասեցման դեպքում փոքրանում է Ca^{2+}-ի փոխադրումը սարկոպլազմային ցիստեռներից § հյուսվածքային հեղուկից: Արյան մեջ լեղաթթուների շատացումը բացասաբար է ազդում սրտի հաճախության վրա: HCO_3^- իոնները §ս ճնշում են սրտի գործունեությունը:

pH-ի իջեցումը § O_2-ի անբավարարությունը ճնշում են, իսկ pH-ի բարձրացումն ուժեղացնում է սրտի գործունեությունը: Ջերմաստիճանի բարձրացումը մեծացնում, իսկ իջեցումը դանդաղեցնում է սրտի կծկումների հաճախությունը: Սրտի գործունեությունը խթանում է էնդոթելինը:

ԱՆՈԹԱՅԻՆ ՀԱՄԱԿԱՐԳԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

15.9. Հեմոդինամիկայի հիմնական սկզբունքները

Արյան շարժումն ուսումնասիրող գիտությունն անվանում են *հեմոդինամիկա,* որը բխում է հիդրոդինամիկայի օրենքներից: Ըստ հիդրոդինամիկայի, հեղուկի ծավալը (Q), որը միավոր ժամանակում անցնում է ցանկացած խողովակով ուղիղ համեմատական է խողովակի սկզբում (P_1) ու վերջում եղած (P_2) ճնշումների տարբերությանը § հակադարձ համեմատական է հեղուկի հոսքի դիմադրությանը .

$$Q = P_1 - P_2 / R$$

Քանի որ սիրտ սիներակների բացման տեղում արյան ճնշումը հավասար է O-ի, ուստի Q = P / R, որտեղ Q -ն արյան րոպեական ծավալն է, P-ն աորտայի միջին ճնշումը, R-ը անոթային դիմադրությունը: Արյան միջին ճնշումը աորտայում կազմում է 100 մմ ս.ս., իսկ սիներակներում՝ O, ուստի մեծ շրջանառությունում *արյան շարժիչ ուժը* հավասար է միջին ճնշմանը՝ 100 մմ սս: Թոքային ցողունում միջին ճնշումը կազմում է 20 մմ ս.ս., թոքային երակներում մոտ է O-ի, հետևաբար փոքր շրջանում շարժիչ ուժը 20 մմ ս.ս. է, այսինքն 5 անգամ փոքր է, քան մեծում: Չնայած արյան ծավալները մեծ § փոքր շրջաններում հավասար են, սակայն շարժիչ ուժերը տարբերվում են, քանի որ փոքր շրջանում արյան հոսքին ցուցաբերվող դիմադրությունը նշանակալիորեն փոքր է:

Եթե մեծ շրջանի անոթային համակարգի արյան հոսքի *ընդհանուր դիմադրությունը* ընդունվի 100%, ապա աորտայում, խոշոր զարկերակներում § նրա ճյուղերում դիմադրությունը կազմում է 19 %, փոքր զարկերակներում § զարկերակիկներում՝ 50%, մազանոթներում՝ 25%, երակիկներում՝ 4%, երակներում՝ 3%:

Ծայրամասային դիմադրությունը մեծ շրջանի բոլոր զուգահեռ անոթային ցանցերի գումարային դիմադրությունն է § կախված է մեծ շրջանի սկզբում ու վերջում ճնշման գրադիենտից (ΔP) § արյան հոսքի ծավալային արագությունից (Q):

Հիդրոդինամիկայի օրենքի համաձայն հեղուկի հոսքի դիմադրությունը կախված է խողովակի երկարությունից, շառավղից § մածուցիկությունից: Այս փոխհարաբերությունը ցույց է տալիս Պուազեյլի բանաձ§ը $R= 8 Lv/nr^4$, որտեղ R-ը դիմադրությունն է, L-ը խողովակի (անոթի) երկարությունը, v-ն հեղուկի մածուցիկությունը, r-ը խողովակի շառավիղը, n-ն անոթի շրջագծի հարաբերությունը տրամագծին: Այս բանաձ§ով որոշում են կոշտ խողովակով հոսող հեղուկի դիմադրությունը, որը հաշվի չի առնում անոթների պատերի առաձիգությունը, արյան ճնշման բարձրացման դեպքում անոթի տրամագծի փոփոխությունը, արյան ոչ համասեռ կազմությունը: Մածուցիկությունը նույնպես հաստատուն մեծություն չէ: Եթե արյունը հոսում է 1 մմ-ից փոքր տրամաչափի

անոթներով, արյան մածուցիկությունը փոքրանում է, քանի որ ձ§ավոր տարրերը շարժվում են անոթի մեջտեղով, իսկ պլազման, որի մածուցիկությունը փոքր է, առպատային դիրք է գրավում:

Արյան հոսքին դիմադրություն ցույց են տալիս զարկերակիկները: Նրանց պատերում կան օղակաձ§ դասավորված հարթ մկանային բջիջների հաստ շերտ, որոնց կծկումից անոթը սեղմվում է § դիմադրությունը մեծանում է: Զարկերակիկները «սիրտ-անոթային համակարգի փակիչներ են» (Ի.Մ. Սեչենով): Աշխատող օրգանում զարկերակիկների պատերի լարվածությունը փոքրանում է, որի հետ§անքով ուժեղանում է արյան հոսքը դեպի այդ օրգանները: Տարբեր անոթներում դիմադրության մասին կարելի է դատել անոթի սկզբում § վերջում արյան ճնշման տարբերությամբ: Որքան մեծ է արյան հոսքին ցուցաբերվող դիմադրությունը, այնքան մեծ ուժ է ծախսվում անոթով նրա շարժման համար, հետ§աբար ճնշումը տվյալ հատվածում ընկնում է: Տարբեր անոթներում արյան ճնշման չափումները ցույց են տվել, որ խոշոր § միջին զարկերակներում ճնշումն ընկնում է 10%-ով, իսկ զարկերակիկներում § մազանոթներում՝ 85 %-ով: Դա նշանակում է, որ սրտի կողմից զարգացված էներգիայի 10 %-ը ծախսվում է խոշոր § միջին զարկերակներով, 85%-ը՝ մազանոթներով § զարկերակիկներով արյան շարժման համար:

Հեմոդինամիկայի ցուցանիշներն են արյան ծավալային § գծային արագությունները, շրջապտույտի արագությունը, ճնշումը արյունատար համակարգի տարբեր բաժիններում:

Արյան ծավալային արագությունը միավոր ժամանակում անոթի լայնակի կտրվածքով անցնող արյան քանակությունն է (մլ/րոպե):

Աորտայով, սիներակներով, թոքային զարկերակներով կամ երակներով 1 րոպեում հոսող արյան ծավալը մի§նույնն է: Սրտից արտահոսող արյան քանակը համապատասխանում է նրա ներհոսքին: Այստեղից հետ§ում է, որ մեծ § փոքր շրջանառության բոլոր անոթներով 1 րոպեում հոսում է մի§նույն ծավալի արյուն:

Արյան ծավալային արագությունը սիրտ-անոթային համակարգում կազմում է 4-6լ/րոպե, այն տեղաբաշխվում է օրգաններում կախված նրա գործառական վիճակից, նյութափոխանակության ուժգնությունից: 100 գ հյուսվածքին բաժին ընկնող արյունահոսքի ծավալը հանգիստ ժամանակ ուղեղում հավասար է 55, սրտում՝ 80, լյարդում՝ 85, երիկամներում՝ 400, կմախքային մկաններում՝ 3 մլ/րոպե: Մարդկանց արյան ծավալային արագության որոշման առավել տարածված մեթոդները օկլյուզիոն պլետիզմոգրաֆիան § ռեոգրաֆիան են: *Օկլյուզիոն պլետիզմոգրաֆիան* հիմնված է օրգանի կամ մարմնի որ§է մասի ծավալի փոփոխության գրանցման վրա, երբ զարկերակային ներհոսքի պահպանման դեպքում դադարեցվում է երակային արտահոսքը: Վերջույթի ծավալային արագությունը որոշելու համար մանժետով (բազկապատով) սեղմում են բազկի անոթները § օդ մղում մանժետի մեջ, որում ճնշումը պետք է գերազանցի երակայինին, բայց փոքր լինի զարկերակայինից: Վերջույթը տեղավորում են պլետիզմոգրաֆի մեջ, որը լցված է հեղուկով § գրանցում հեղուկի ծավալի աճը: *Ռեոգրաֆիան* գրանցում է հյուսվածքով անցնող էլեկտրական հոսանքին ցույց տրվող դիմադրությունը, որը հակադարձ համեմատական է օրգանի կամ հյուսվածքի արյունալեցմանը:

Արյան հոսքի գծային արագություն: Եթե ցանկացած անոթի լայնակի կտրվածքով րոպեում հոսում է նույն քանակի արյուն, ապա հոսքի գծային արագությունը տարբեր է, այն կախված է անոթային հունի տվյալ հատվածի լայնակի կտրվածքի գումարային մակերեսից: Որքան մեծ է անոթների կտրվածքի ընդհանուր մակերեսը, այնքան փոքր է գծային արագությունը: Այն արտահայտվում է սմ/վրկ-ով § որոշվում է ծավալային արագության ու անոթի լայնական կտրվածքի մակերեսի հարաբերությամբ՝ $V=Q/nr^2$:

Արյունատար համակարգում ամենանեղ տեղը աորտան է (4 սմ^2), ուր արյան հոսքի գծածին արագությունը կազմում է 50-60 սմ/վրկ: Զարկերակներում այն կազմում է 20-40 սմ/վրկ, զարկերակիկներում՝ 5 մմ/վրկ, երակներում՝ 7-20 սմ/վրկ: Անոթային հունի լայնակի կտրվածքի ամենամեծ գումարային մակերեսով օժտված են մազանոթները՝ 2500-3000 սմ^2: Այն 500-600 անգամ մեծ է աորտայի լայնական կտրվածքից, ուստի գծային արագությունը կազմում է 0,03-0,05 սմ/վրկ: Երակներում արյան հոսքի գծային արագությունը մեծանում է - կապված նրանց գումարային լուսանցքի փոքրացման հետ: Սիներակների լայնական կտրվածքը կազմում է 8 սմ^2, իսկ արյան հոսքի գծային արագությունը՝ 10-15 սմ/վրկ:

Քանի որ սրտից արյունը մղվում է առանձին բաժիններով, զարկերակներում արյան հոսքն ունի զարկային բնույթ, այդ պատճառով գծային § ծավալային արագություններն անընդհատ փոխվում են, դրանք առավելագույնի են աորտայում § թոքային զարկերակում սիստոլայի ժամանակ § նվազագույն դիաստոլայի պահին: Մազանոթներում § երակներում գծային արագությունը հաստատուն է:

Բժշկական պրակտիկայում արյունահոսքի գծային արագությունը չափում են ուլտրաձայնային § ռադիոիզոտոպային ինդիկատորային մեթոդներով: Հաճախ որոշում են արյան լրիվ շրջապտույտի ժամանակը, որը կազմում է 21-23 վրկ:

Ուլտրաձայնային մեթոդը հիմնված է Դոպլերի էֆեկտի վրա: Ուլտրաձայնը անոթով հաղորդվում է անկյունագծային ուղղությամբ § արտացոլված ալիքները որսվում են: Ելակետային § արտացոլված ալիքների հաճախությունների տարբերությամբ, որն ուղիղ համեմատական է արյան մասնիկների շարժման արագությանը, որոշում են արյունահոսքի գծային արագությունը:

15.10. Անոթների գործառական դասակարգումը

Արյան մեծ § փոքր շրջանառության անոթները բաժանվում են հետ§յալ գործառական խմբերի՝ մեղմացնող, բաշխիչ, դիմադրության փոխանակային, տարողունակ, զուգահոսքի, հետադարձ:

Մեղմացնող անոթներն են աորտան, թոքային զարկերակները § դրանց խոշոր ճյուղերը: Սրանք առաձիգ անոթներ են, պահպանում են արյան հոսքի շարժիչ ուժը փորոքների դիաստոլայի ժամանակ:

Բաշխիչ անոթներն օրգանների § շրջանների մկանային տեսակի միջին § փոքր զարկերակներն են, որոնք բաշխում են արյան հոսքը օրգաններում § հյուսվածքներում: Եթե օրգանը մեծ քանակով արյուն է պահանջում, ապա արյան հոսքի գծային արագությունը մեծանում է էնդոթելոցիտների գագաթային թաղանթը կազմափոխվում է, նրանք սինթեզում են NO, որն իջեցնում է անոթի հարթ մկանների լարվածությունը § վերջինս լայնանում է:

Դիմադրության անոթներն են 100 մկմ-ից փոքր տրամագիծ ունեցող զարկերակները, զարկերակիկները, նախամազանոթային § գլխավոր (մագիստրալային) մազանոթների սեղմանները: Նրանց պատերը պարունակում են հարթ մկանունքի հաստ շերտ, որի կծկումից անոթի լուսանցքը փոխվում է, ինչը տարբեր օրգանների արյան մատակարարման կարգավորման հիմնական մեխանիզմն է:

Փոխանակային անոթները մազանոթներն են: Մասնակիորեն նյութերի փոխադրումն իրականացնում են նաև երակիկները § զարկերակիկները: Վերջիններս կարևոր դեր ունեն ուղեղի նեյրոններին O_2-ով մատակարարելու գործում: Երակիկները միջբջջային անքերով փոխադրում են սպիտակուցային մոլեկուլներ, որոնք հետագայում անցնում են ավշի մեջ:

Տարողունակ անոթները հետմազանոթային երակիկներն են, երակիկները, փոքր երակները, երակային ցանցերը, փայծաղի ծոցերը (սինուսոիդները): Պատերի ուժեղ ձգման շնորհիվ նրանք կարող են տեղավորել արյան մեծ քանակություն՝ կատարելով արյան պահուստի դեր: Տարողունակ անոթների ընդհանուր տարողությունը կազմում է արյան ամբողջ ծավալի մոտավորապես 50 %-ը : Հատկապես մեծ տարողությամբ օժտված են լյարդի, մաշկի ենթապտկիկային ցանցի, թոքերի երակները: Արյունը երկարատև պահեստվում է փայծաղի ծոցերում և անհրաժեշտության դեպքում մղվում է արյունահոսք:

Զուգահոսքի անոթներին են պատկանում զարկերակիկ-երակիկային բերանակցումները, որոնք կան գրեթե բոլոր օրգաններում, իսկ ավելի շատ մաշկում: Այդ բերանակցումները բացվելիս արյան մազանոթային հոսքը փոքրանում է, կամ դադարում: Նրանք մասնակցում են ջերմակարգավորմանը, արյան ճնշման կարգավորմանը և վերաբաշխմանը:

Արյան հետադարձ անոթները միջին, խոշոր և սնամեջ երակներն են, որոնք ապահովում են արյան վերադարձը սիրտ: Այս անոթների տարողությունը կազմում է 18% և ֆիզիոլոգիական պայմաններում քիչ է փոխվում:

15.11. Արյան շարժումն անոթներով

Անոթներով արյան շարժումն ապահովող էներգիան ստեղծվում է սրտի կողմից: Աորտա արյան պարբերական արտամղման արդյունքում ստեղծվում և պահպանվում է բարձր հիդրոստատիկ ճնշում, որն անոթներով արյան շարժման պատճառն է:

15.11.1. Զարկերակային արյան ճնշում

Արյան ճնշումը հեմոդինամիկայի կարևոր ցուցանիշներից է, որի մեծությունը որոշում են արյունահոսքի ծավալային արագությունը և անոթների ծայրամասային դիմադրության մեծությունը: Արյունահոսքի ծավալային արագությունն արյան րոպեական ծավալն է, որը կախված է սրտի աշխատանքից, սակայն այն կարող է փոխվել արյան կորստի դեպքում կամ մեծ քանակով հեղուկներ ներարկելիս: Երակային վերադարձը նույնպես ազդում է րոպեական ծավալի, հետևաբար արյան ճնշման վրա: Մկանային լարված աշխատանքի դեպքում, Ֆրանկ-

Ստարլինգի օրենքի համաձայն, արյան մեծ քանակով ներհոսքը սիրտ ուժեղացնում է կծկումները, հետ§աբար մեծանում է նաշ արտահոսքը ու բարձրանում է արյան ճնշումը: Անոթային հունի ծայրամասային դիմադրությունը կախված է մկանային տեսակի անոթների լարվածությունից (հիմնականում զարկերակիկների), անոթի երկարությունից § արյան մածուցիկությունից: Զարկերակիկների լուսանցքի նեղացման դեպքում դիմադրությունն արյան հոսքի նկատմամբ մեծանում է, հետ§ապես արյան ճնշումը բարձրանում է, իսկ լարվածության անկման դեպքում, փոքրանում է դիմադրությունը, լավանում է արյան հոսքը, որի արդյունքում զարկերակային ճնշումն իջնում է:

Արյան ճնշումը տատանվում է սրտային բոլորաշրջանի փուլերից կախված: Սիստոլայի ժամանակ արյան ճնշման բարձրացումը առավելագույն է (սիստոլային ճնշում՝ P_u), իսկ դիաստոլայի փուլում՝ նվազագույն (դիաստոլային ճնշում՝ $P_դ$):

Սիստոլային § դիաստոլային ճնշումների տարբերությունտը կոչվում է *զարկային* ($P_զ$), որը կախված է յուրաքանչյուր սիստոլայի ժամանակ արտամղված արյան քանակից: Մանր զարկերակներում զարկային ճնշումն իջնում է, հետ§աբար, սիստոլային § դիաստոլային ճնշումների միջ§ տարբերությունը փոքրանում է: Զարկերակիկներում § մազանոթներում զարկային տատանումները բացակայում են:

Բացի սիստոլային, դիաստոլային, զարկային ճնշումներից գոյություն ունի միջին ճնշում, որը զարկային տատանումների բացակայության դեպքում ապահովում է արյան շարժումը: Զարկերակային միջին ճնշումը ($P_մ$) որոշվում է հետ§յալ բանաձ§ով.

$$P_մ=P_դ+ 1/3 P_զ$$

Աորտայում § մեծ շրջանի խոշոր զարկերակներում արյան ճնշումն անվանում են *համակարգային*: Բնականոն պայմաններում չափահաս մարդկանց սիստոլային ճնշումը կազմում է 115-140 մմ.սս, դիաստոլայինը՝ 60-90 մմ ս.ս., զարկայինը՝ 30-60 մմ ս.ս., միջինը՝ 80-100 մմ ս.ս.: Եթե սիստոլային ճնշումը գերազանցում է 140 մմ ս.ս., իսկ դիաստոլայինը՝ 90 մմ ս.ս., դա վկայում է հիպերթենզիայի մասին:

Զարկերակային ճնշումը որոշում են ուղղակի § անուղղակի եղանակով: Անուղղակի եղանակով զարկերակային ճնշումը չափվում է Ռիվա-Ռոչիի § Կորոտկովի մեթոդներով:

Արյան ճնշման կորի վրա գրանցվում են հետ§յալ ալիքները

1. *Առաջին կարգի ալիքները* (անոթազարկային) ամենահաճախն են, կախված են սրտի կծկումների ուժից § հաճախությունից: Յուրաքանչյուր սիստոլայի ժամանակ արյունը մղվում է զարկերակներ, նրանց առաձգական պատերը ձգվում են § ճնշումը բարձրանում է: Դիաստոլայի փուլում դադարում է արյան մղումը զարկերակային համակարգ, նրանց պատերի ձգվածությունը փոքրանում է § ճնշումը իջնում է: Ճնշման այս տատանումներն աորտայից § թոքային զարկերակներից տարածվում են բոլոր ճյուղավորումներով § աստիճանաբար մարում:
2. *Երկրորդ կարգի ալիքները* համընկնում են շնչառական շարժումներին, որի պատճառով կոչվում են *շնչառական*: Ներշնչումը ուղեկցվում է զարկերակային ճնշման իջեցմամբ, իսկ արտաշնչումը՝ բարձրացմամբ: Յուրաքանչյուր շնչառական ալիք ընդգրկում է 4-5 անոթազարկային ալիք:

3. Արյան ճնշման կորի վրա որոշ դեպքերում գրանցվում են *երրորդ կարգի ալիքներ*: Դրանք ճնշման ավելի դանդաղ բարձրացումն ու իջեցումն են: Դրանցից յուրաքանչյուրը ընդգրկում է մի քանի երկրորդ կարգի շնչառական ալիքներ: Նշված ալիքները պայմանավորված են անոթաշարժ կենտրոնի լարվածության պարբերական փոփոխություններով § հատկապես դիտվում են ուղեղի թթվածնով անբավարար մատակարարման դեպքում, բարձրունք բարձրանալիս, արյան կորստից հետո կամ թույներով թունավորվելիս:

15.11. 2. Զարկերակային անոթազարկ

Զարկերակային անոթազարկը զարկերակների առաձգական պատերի պարբերական տատանումներն են, որոնք առաջանում են արյան ճնշման փոփոխությունների հետ§անքով սրտի կծկումների ռիթմին համապատասխան: Ձախ փորոքի յուրաքանչյուր սիստոլայի ժամանակ աորտա արտամղված արյունն առաջացնում է արյան ճնշման բարձրացում § աորտայի առաձգական պատի ձգվածություն: Դիաստոլայի փուլում աորտայի ձգված պատը վերադառնում է նախկին վիճակին § ճնշումն իջնում է: Ճնշման փոփոխությունից առաջացած տատանման ալիքը աորտայի § նրա ճյուղերի առաձգական պատերով որոշակի արագությամբ տարածվում է մինչ§ զարկերակիկներ § մազանոթներ, ուր հանդիպելով դիմադրության մարում է: Անոթազարկի ալիքի տարածման արագությունը կախված է ոչ թե արյան շարժման արագությունից, այլ անոթի պատի ձգվածությունից § անոթի շառավղի նկատմամբ պատի հաստության հարաբերությունից: Բնականոն պայմաններում չափահաս մարդու անոթազարկի ալիքի տարածման արագությունը առաձգական անոթներում կազմում է 5-8 մ/վ, իսկ մկանային տեսակի անոթներում՝ 6-10 մ/վ: Տարիքին զուգընթաց, անոթների պատերի առաձգականության փոքրացման § մկանային շերտի լարվածության բարձրացման հետ§անքով, անոթազարկի ալիքի տարածման արագությունը մեծանում է: Անոթազարկը ուսումնասիրում են անմիջական շոշափումով § գրանցումով, որը կատարվում է *անոթազարկագրության* (սֆիգմոգրաֆիա) միջոցով: Ստացված գիրը կոչվում է *անոթազարկագիր (սֆիգմոգրամմա)*: Աորտայի § խոշոր զարկերակների անոթազարկագրի կորի վրա տարբերում են վերընթաց ալիք՝ *անակրոտ* § անկում: Անակրոտն առաջանում է արյան արտամղման փուլի սկզբում արյան ճնշման բարձրացման § զարկերակների պատերի ձգվածության հետ§անքով: Փորոքների սիստոլայի վերջում, երբ նրանում ճնշումը սկսում է իջնել, տեղի է ունենում զարկային կորի անկում՝ *կատակրոտ*, որի վրա նկատվում է կտրուչ § երկրորդային *(դիկրոտային)* ատամիկ: Այն պահին, երբ ձախ փորոքը սկսում է թուլանալ § նրանում ճնշումն աորտայի համեմատ իջնում է, արյունը ձգտում է դեպի փորոք, ճնշումը զարկերակներում կտրուկ ընկնում է § անոթազարկագրի վրա ի հայտ է գալիս փոսություն՝ կտրուչ: Արյան հետադարձ հոսքի ազդեցությամբ կիսալուսնաձ§ փականները փակվում են արգելելով արյան մուտքը դեպի փորոք: Արյան ալիքը փականներից անդրադառնալով առաջացնում է արյան ճնշման բարձրացման երկրորդային ալիք § զարկերակների պատի ձգվածություն: Արդյունքում անոթազարկագրի վրա հայտնվում է երկրորդային կամ դիկրոտային բարձրացում:

Զարկերակային անոթազարկով կարելի է նախնական գաղափար կազմել սիրտ-անոթային համակարգի գործառական վիճակի մասին, որը բնորոշում է սրտի կծկումների հաճախությունը: Եթե անոթազարկի հաճախությունը րոպեում 60-ից քիչ է, դա համապատասխանում է բրադիկարդիային, իսկ եթե 90 զարկից անցնում է՝ տախիկարդիային: Անոթազարկի ռիթմը գաղափար է տալիս սրտի ռիթմավարի մասին: Կլինիկայում գնահատում են նաև անոթազարկի բարձրությունը, արագությունը, լարվածությունը, համաչափությունը 2 ձեռքերում կամ ոտքերում, լցվածությունը:

15.11. 3.Արյան շարժումը մազանոթներով Միկրոշրջանառություն

Մազանոթները 5-7 մկմ տրամագծով, 0,5-1,1 մմ երկարությամբ նուրբ անոթներ են, որոնք անցնում են միջբջջային տարածություններով, սերտ հպվում օրգանիզմի բոլոր բջիջներին, օրգաններին, հյուսվածքներին:

Բոլոր մազանոթների գումարային երկարությունը կազմում է 100000 կմ: Մազանոթի պատի հաստությունը 0,7-1,5 մկմ է, այն կազմված է միաշերտ էնդոթելային բջիջներից և հիմային թաղանթից: Մազանոթների ֆիզիոլոգիական նշանակությունը կայանում է նրանում, որ դրանց պատերով իրականանում է նյութերի փոխանակությունն արյան և հյուսվածքների միջև: Վերջինս իրականանում է դիֆուզիայով, հեշտացված դիֆուզիայով, ֆիլտրմամբ, օսմոսով և տրանսցիտոզով: Նյութերի փոխանակությանը նպաստում է մազանոթների պատերի բարձր թափանցելիությունը, փոխանակային մեծ մակերեսը, արյան հոսքի գծային փոքր արագությունը: Մազանոթների փոխանակային մակերեսն իր կառուցվածքով հետերոգեն է, այն բաղկացած է սպիտակուցային, լիպիդային և ջրային բաղադրամասերից: Լիպիդային շերտը գտնվում է էնդոթելային բջջի ողջ մակերեսում, սպիտակուցայինը կազմում են փոխադրիչները և իոնային անցուղիները, ջրայինը՝ միջէնդոթելային ծակոտիներն ու անցուղիները: Արյունահոսքի գծային արագությունը մազանոթներում կազմում է 0,5-1 մմ/վրկ: Մազանոթներ կան գրեթե բոլոր օրգաններում, դրանք բացակայում են վերնամաշկում, ոսպնյակում, եղունգներում, ատամի արծիռում և դենտինում, մազերում: Ուժգին նյութափոխանակություն կատարող օրգաններում մազանոթների քանակը 1մմ^2 լայնակի կտրվածքում կրկնակի անգամ շատ է (սիրտ, ուղեղի գորշ նյութ): Մազանոթները լինում են գործող և հերթապահ: Տարբերում են գործող մազանոթների երկու տեսակ՝ գլխավոր (մագիստրալային), որոնք ամենակարճ ուղին են զարկերակների և երակների միջև: Մյուսները դրանց կողմնային ճյուղավորումներն են, որոնք սկսվում են գործող մազանոթների զարկերակային մասից և բացվում երակային ծայրում: Կողմնային այդ ճյուղավորումներն առաջացնում են մազանոթային ցանցը: Արյան հոսքի գծային և ծավալային արագությունը գլխավոր մազանոթներում ավելի մեծ է, քան կողմնային ճյուղավորումներում: Մարդկանց մազանոթիների զարկերակային մասում հիդրոստատիկ ճնշումը կազմում է 30 մմ ս.ս., իսկ երակային մասում՝ 15 մմ ս.ս.: Երիկամային կծիկների մազանոթներում այն հասնում է 65-70 մմ ս.ս., իսկ երիկամային խողովակները շրջահյուսող մազանոթներում՝ 14-18 մմ ս.ս., թոքերի մազանոթներում՝ 6 մմ ս.ս.:

Ըստ հյուսվածքաբանական կառուցվածքի տարբերում են 3 տեսակի մազանոթներ.

ա) *հոծ (անընդհատ) մազանոթներ*, որոնց էնդոթելոցիտները տեղադրված են հիմային թաղանթի վրա, ամուր հպվում են միմյանց, միջէնդոթելային անցքերը կազմում են 4-5 նմ: Այս անցքերով անցնում են ջուր, ջրալուծ անօրգանական § ցածրամոլեկուլային օրգանական նյութեր (իոններ, գլյուկոզ, միզանյութ): Այսպիսի մազանոթներ կան կմախքային մկաններում, մաշկում, թոքերում, ԿՆՀ-ում;

բ) *ընդերային մազանոթների* էնդոթելոցիտներում կան 20-40 նմ տրամագծով պատուհաններ, որոնցով անցնում են օրգանական խոշոր մոլեկուլներ § սպիտակուցներ: Այս պատուհաններն առաջանում են գագաթային § հիմային թաղանթների ֆոսֆոլիպիդային շերտերի միաձուլումից: Նման մազանոթներ կան մարսողական խողովակի լորձաթաղանթում, երիկամներում, ներզատական § արտազատական գեղձերում;

գ) *սինուսոիդային մազանոթները* չունեն հիմային թաղանթ, միջբջջային ճեղքերը 10-15նմ են: Նման մազանոթներ կան լյարդում, փայծաղում, ոսկրածուծում, որոնք թափանցելի են բոլոր նյութերի § ծ§ավոր տարրերի համար:

Մարմնի որոշ մասերում՝ մաշկում, թոքերում, երիկամներում գոյություն ունեն զարկերակ-երակային բերանակցումներ, որոնք ամենակարճ ուղին են զարկերակիկների § երակիկների միջ§: Սովորական պայմաններում դրանք փակ են § արյունն անցնում է մազանոթային ցանցով: Եթե բերանակցումները բացվում են, ապա արյան մի մասը կարող է անցնել երակներ շրջանցելով մազանոթները:Մազանոթների պատերով օրական ֆիլտրվում է 20լ հեղուկ § հետ է ներծծվում 18լ արյուն:

Մազանոթների § հյուսվածքների միջ§ ջրի փոխանակությունը պայմանավորող օրինաչափությունը նկարագրվել է Ստարլինգի կողմից: Մազանոթներում արյան հիդրոստատիկ ճնշումը համարվում է այն հիմնական ուժը, որը նպաստում է հեղուկի տեղափոխմանը մազանոթից հյուսվածքներ, իսկ հեղուկը պահող հիմնական ուժը օնկոսային ճնշումն է: Որոշակի դեր ունեն նա§ հյուսվածքային հեղուկի հիդրոստատիկ § օնկոսային ճնշումները: Մազանոթի զարկերակային մասից հեղուկի § նրանում լուծման անցմանը նպաստում են արյան հիդրոստատիկ ճնշումը (30 մմ ս.ս.) § հյուսվածքային հեղուկի օնկոսային ճնշումը (5 մմ ս.ս.), խոչընդոտում է պլազմային օնկոսային ճնշումը (25 մմ ս.ս.): Քանի որ ֆիլտրմանը նպաստող ուժերը 10 մմ ս.ս.-ով մեծ են հակազդող ուժերից (30+5-25=10 մմ ս.ս.), ապա հեղուկը § նրանում լուծված նյութերն անցնում են հյուսվածքային հեղուկ: Մազանոթի երակային մասում արյան հիդրոստատիկ ճնշումն իջնում է՝ 15 մմ ս.ս., ուստի ֆիլտրմանը նպաստող ուժերը փոքրանում են հակազդող ուժից § ծ§ավորվում է հետներծծման ճնշում, որն ապահովում է հեղուկի անցումը միջբջջային տարածությունից արյուն (25-15-5=5 մմ ս.ս.):

Մազանոթի թափանցելիությունը մեծացնում են սերոտոնինը, հիստամինը, բրադիկինինը, փոքրացնում են Ca^{2+}, P, C վիտամինները, կատեխոլամինները:

15.11. 4. Արյան շարժումը երակներով

Երակային համակարգը սկսվում է հետմազանոթային երակիկներից § ավարտվում սիներակներով ու թոքային երակներով, որոնք բացվում են նախասրտերում: Երակները մեծ ձգողականությամբ § հարաբերորեն փոքր առաձգականությամբ օժտված տարողունակ անոթներ են: Նրանք են որոշում արյան շրջանառության համակարգի տարողունակությունը, արյան րոպեական ծավալը: Երակներում արյան ճնշումը զարկերակների համեմատությամբ նշանակալիորեն ցածր է: Հետմազանոթային երակիկներում ճնշումը կազմում է 10-20 մմ ս.ս., սիներակներում շնչառության փուլերից կախված այն փոխվում է +5-5 մմ ս.ս., հետ§աբար շարժիչ ուժը (ΔP) կազմում է 10-20 մմ ս.ս., որը 5-10 անգամ փոքր է զարկերակային հունի շարժիչ ուժից:

Երակային մասում արյունատար հունը զարկերակայինի համեմատությամբ լայն է, ինչը ըստ հեմոդինամիկայի օրենքի նպաստում է արյան դանդաղ հոսքին: Ծայրամասային երակներում արյան հոսքի արագությունը կազմում է 6-14 սմ/վրկ, սիներակներում՝ 10-15 սմ/վրկ: Երակներում արյան շարժման հիմնական պատճառը երակային համակարգի սկզբում § վերջում եղած ճնշումների տարբերությունն է, որը ստեղծվում է սրտի աշխատանքով: Կան նա§ օժանդակ գործոններ, որոնցից են.

- մարմնի § նրա առանձին մասերի տեղաշարժը ձգողականության դաշտում;
- երակների պատերում գտնվող փականները (բացառությամբ սիներակների, դարպասային երակի, մանր երակների);
- կմախքային մկանների կծկումները, որոնք սեղմում են իրենց մեջ գտնվող անոթները:

Երակները սեղմվելիս ճնշումը նրանցում բարձրանում է § փականների առկայության շնորհիվ արյան հոսքը ուղղվում է դեպի սիրտ: Այս եր§ույթը ստացել է *մկանային պոմպ* անվանումը: Օրինակ, քայլելիս ճնշումը ներբանի երակներում կազմում է 15-30 մմ ս.ս., իսկ կանգնած վիճակում՝ 90 մմ ս.ս.: Մկանային պոմպը փոքրացնում է ֆիլտրման ճնշումը § կանխում հեղուկի կուտակումը միջհյուսվածքային տարածությունում: Մկանային պոմպը նպաստում է նա§ ավշի շարժմանը:

Արյան երակային վերադարձում էական դեր ունի նա§ կրծքավանդակի ներծծող ուժը: Ներշնչելիս թոքերը լայնանում են, առաջանում է ներթոքային բացասական ճնշում, միաժամանակ լայնանում են նա§ սիներակները: Արդյունքում աճում է ճնշման տարբերությունը երակային համակարգի սկզբի ու սիրտ մտնող սիներակների միջ§, որի հետ§անքով էլ հեշտանում է երակային արյան ներհոսքը սիրտ: Շնչառական շարժումների ներգործությունն երակային արյան շրջանառության վրա անվանում են *շնչառական պոմպ*: Արյան շարժումը դեպի սիրտ ապահովվում է նա§ դիաստոլայի փուլում նրա ներծծող ազդեցությամբ:

Արյան վերընթաց հոսքին դեպի սիրտ նպաստում է նա§ ստոծանու ծծող-ճնշող ազդեցությունը որովայնի խոռոչի օրգանների վրա: Ներշնչման ժամանակ ստոծանին կծկվելով բարձրացնում է ներորովայնային ճնշումը § սեղմված օրգանները ճնշելով երակների պատերի վրա նպաստում են արյան հոսքին դեպի դռներակ, ապա սիներակ:

Երակային անոթազարկ: Երակային անոթազարկ է կոչվում երակներում արյան ճնշման § ծավալի տատանումները սրտային մեկ բոլորաշրջանի ժամանակ: Այն կապված է աջ նախասիրտ արյան ներհոսքի դինամիկայի հետ սիստոլայի §

դիաստոլայի փուլերում: Այդ տատանումները հաղորդվում են հետընթաց § կարելի է հայտնաբերել սրտին մոտ գտնվող խոշոր անոթներում՝ սիներակներում § լծային երակներում: Երակազարկի տարածման արագությունը կազմում է 1-3մ/վրկ: Երակային անոթազարկի առաջացման պատճառը երակներից դեպի սիրտ արյան ներհոսքի դժվարացումն է նախասրտերի ու փորոքների սիստոլայի ժամանակ: Այդ պահին խոշոր երակներում ճնշումը աճում է § նրանց պատերը տատանվում են: Երակազարկի կորի վրա տարբերում են 3 ատամիկ՝ a, c, v: a ատամիկը ծագում է աջ նախասրտի սիստոլայի ժամանակ, երբ երակներից արյան ներհոսքը սիրտ դադարում է ու ճնշումը աճում: Երբ նախասրտերը թուլանում են արյունը նորից մուտք է գործում նրանց մեջ, ճնշումը երակներում ընկնում է § կորը վերադառնում է ելակետային մակարդակին, կորագծի վրա առաջանում է c ատամիկը: Ժամանակի առումով այն համընկնում է քնային զարկերակի անոթազարկին § արտացոլում նրա պատերի տատանումները: Նախասրտերն արյունով լցվելուց հետո դժվարանում է երակային արյան հոսքը դեպի նախասիրտ, ուստի արյունը կուտակվում է երակներում, ճնշումը բարձրանում է, առաջանում է արյան կանգ § կորագծի վրա ծագում է v ատամիկը:

15.12. Արյան շրջանառության կարգավորումը

Արյան շրջանառության կարգավորման մեխանիզմները պայմանականորեն բաժանվում են երկու խմբի.

- *կենտրոնական,* որը որոշում է արյան ճնշման մեծությունը § համակարգային արյան շրջանառությունը;
- *տեղային,* որը կարգավորում է արյան հոսքը օրգաններում § հյուսվածքներում նրանց ֆունկցիաներին § նյութափոխանակության ուժգնությանը համապատասխան:

Ցանկացած օրգանով հոսող արյան ծավալը կախված է համակարգային զարկերակային ճնշումից, սակայն առավել շատ տվյալ օրգանի անոթների լուսանցքից: Անոթների լարվածությունը կարգավորվում է նյարդային, մկանածին § հումորալ մեխանիզմներով:

15. 12. 1. Անոթների նյարդավորումը

Անոթների նյարդավորումն իրականանում է սիմպաթիկ նյարդային համակարգով, որի դրդումը թողնում է անոթասեղմիչ ազդեցություն: Աննշան դեր է կատարում պարասիմպաթիկ բաժինը, որն իջեցնում է որոշ օրգանների անոթների լարվածությունը: Սիմպաթիկ նյարդավորում ունեն անոթային համակարգի բոլոր բաժինները բացառությամբ մազանոթների: Անոթաշարժ նյարդերն առատորեն նյարդավորում են մաշկի, կմախքային մկանների, որովայնի խոռոչի օրգանների փոքր զարկերակները § զարկերակիկները: Գլխուղեղի անոթները թույլ են նյարդավորված, իսկ երակների § զարկերակների նյարդավորումը համարյա միանման է:

Անոթասեղմում: Սիմպաթիկ նյարդերի անոթասեղմիչ ազդեցությունն առաջին անգամ ուսումնասիրել է Ա. Վալտերը (1847) գորտերի վրա: Նա բացահայտել է, որ

նստելանյարդի հատումն առաջացնում է համակողմյան լողաթաղանթի անոթների լայնացում § արյունալեցում, իսկ ծայրամասային հատվածի գրգռումը թողնում է անոթասեղմիչ ազդեցություն: Կ. Բեռնարը (1852) սիմպաթիկ նյարդերի անոթասեղմիչ ազդեցությունը բացահայտել է ճագարի ականջի վրա: Ճագարի պարանոցի սիմպաթիկ նյարդի միակողմանի հատումն առաջացնում է համակողմյան ականջի անոթների լայնացում, մաշկի կարմրում, նրա ծավալի մեծացում, ջերմաստիճանի բարձրացում: Հատված նյարդի ծայրամասային հատվածի գրգռումն առաջ է բերում անոթների նեղացում, ականջի գունատում, ջերմաստիճանի իջեցում:

Որովայնի խոռոչի օրգանների գլխավոր անոթասեղմիչ նյարդը ընդերային նյարդն է, որի կազմում կան սիմպաթիկ նյարդաթելեր: Այդ նյարդը հատելիս որովայնի խոռոչի օրգանների անոթները լայնանում են: Վերջույթներն անոթասեղմիչ սիմպաթիկ նյարդեր ստանում են ողնուղեղային խառը նյարդերի կազմում, ինչպես նաև զարկերակների պատերի արտաքին շերտով: Այդ նյարդերի հատումն առաջացնում է անոթների լայնացում § արյան հոսքի ուժեղացում: Այստեղից հետևում է, որ զարկերակները § զարկերակիկները մշտապես գտնվում են սիմպաթիկ նյարդերի անոթասեղմիչ ազդեցության տակ, այսինքն գոյություն ունի զարկերակային լարվածություն:

Անոթների լայնացումն իրականանում է տարբեր մեխանիզմներով:

1. Որոշ անոթների լայնացումը տեղի է ունենում պարասիմպաթիկ նյարդաթելերի գրգռման դեպքում, որն առաջին անգամ հայտնաբերել է Մ. Շիֆը, ավելի ուշ Կ. Բեռնարը: Թմբկալարի գրգռումը (դիմային նյարդի պարասիմպաթիկ ճյուղ) առաջացնում է ենթածնոտային թքագեղձի § լեզվի անոթների լայնացում: Պարասիմպաթիկ անոթալայնիչ նյարդաթելեր կան լեզվաընդմիջանային նյարդի կազմում, որոնց գրգռումն առաջացնում է հարականջային թքագեղձերի, նշագեղձերի, լեզվի հետին երրորդ մասի անոթների լայնացում: Վերին կոկորդային նյարդը լայնացնում է կոկորդի § վահանագեղձի անոթները: Պարասիմպաթիկ անոթալայնիչ նյարդաթելեր կան նաև կոնքային նյարդի կազմում, որոնց գրգռումն լայնացնում է տղամարդկանց սեռական օրգանների անոթները: Պարասիմպաթիկ նյարդաթելերը լայնացնում են նաև ուղեղի փափուկ թաղանթի փոքր անոթները: Որոշ տվյալների համաձայն թափառող նյարդի գրգռումը լայնացնում է պսակաձև անոթները:

2. Անոթների լայնացում տեղի է ունենում անոթասեղմիչ սիմպաթիկ նյարդերի լարվածության թուլացման հետևանքով:

3. Անոթալայնիչ ազդեցություն են թողնում սիմպաթիկ խոլինէրգիական նյարդաթելերը:

4. Անոթների լայնացում (հիմնականում մաշկի) դիտվում է ողնուղեղի հետին արմատների ծայրային հատվածները գրգռելիս: Մաշկի մեխանիկական կամ քիմիական գրգռումը նույնպես ուղեկցվում է անոթների տեղային լայնացմամբ: Ենթադրվում է, որ այն իրականանում է աքսոն-ռեֆլեքսի մեխանիզմով:

5. Մազանոթների լայնացում տեղի է ունենում զարկերակ-երակային բերանակցումների փակման հետևանքով: Այս դեպքում արյան հոսքը մեծանում է § ճնշման ազդեցությամբ մազանոթները լայնանում են:

6. Որոշ օրգանների (սիրտ, ուղեղ) անոթների լայնացումն իրականանում է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի թույլ գրգռմամբ, որի ժամանակ ակտիվանում

են β-ադրենաընկալիչները, որոնց գրգռման շեմքը ավելի ցածր է: Ուժեղ գրգռման դեպքում դրդվում են α - ադրենաընկալիչները, որոնց քանակն անոթներում շատ է § առաջանում է անոթասեղմիչ ազդեցություն: Տարիքին զուգընթաց β - ադրենաընկալիչների զգայունությունը կատեխոլամինների հանդեպ իջնում է, որը նպաստում է հիպերթենզիայի զարգացմանը: Ուղեղի խոշոր անոթներում β-ադրենաընկալիչներ հայտնաբերված չեն, իսկ կմախքային մկաններում դրանք հիմնականում տեղադրված են միկրոանոթների վրա: Պսակածç անոթներում, ինչպես § բոլոր օրգաններում, կան α § β-ադրենաընկալիչներ, ընդ որում վերջինների քանակը շատանում է մոտակա բաժիններից հեռանալիս: Այդ պատճառով սրտի փոքր անոթները սիմպաթո-ադրենալային համակարգի դրդման դեպքում լայնանում են, իսկ խոշոր անոթները՝ սեղմվում, որը կարող է առաջացնել միոկարդի արյունամատակարարման նվազում:

Անոթների պատերի հարթ մկանները երբեք ամբողջովին չեն թուլանում: Դրանք օժտված են ինքնածին կծկողական ակտիվությամբ § կարող են պարբերաբար կծկվել առանց նյարդային համակարգի ու հումորալ գործոնների ազդեցության, ապահովելով որոշակի լարվածություն: Լարումային վիճակն ուղեկցվում է էլեկտրական բնութագրերի փոփոխությամբ: Այս հատկությամբ հատկապես օժտված են ռիթմավար բջիջները, որոնց թաղանթային պոտենցիալը փոքրանում է կատիոնների ներհոսքով, հատկապես Ca^{2+}-ի: Երբ ապաբç§եռացումը հասնում է կրիտիկական մակարդակի՝ ծագում է ԳՊ, որը տարածվում է հարçան բջիջներին, որոնք նույնպես կծկվում են, ինչը § ապահովում է լարվածության մշտական առկայությունը:

Անոթների լարվածությունը որոշվում է նաç անոթների առաձիգ § կոլլագենային թելերով: Մկանածին § առաձգական լարվածությունները միասին կազմում են անոթների հիմային լարվածությունը, որը կարçոր է արյունահոսքի տեղային ինքնակարգավորման իրականացման համար:

Արյան ճնշման տատանումների ժամանակ որոշ օրգաններում (երիկամներ, գլխուղեղ) գործում է արյան հոսքի արագությունը կայունացնող *մկանածին ինքնակարգավորման* մեխանիզմը: Արյան ճնշման բարձրացման դեպքում արյունամատակարարող անոթի լարվածությունը բարձրանում է, իսկ նվազելիս՝ հակառակը (Օստրոումով-Բեյլիսի արդյունք): Նման մեխանիզմն ավելի թույլ է արտահատված սրտում, լյարդում, կմախքային մկաններում:

15.12. 2. Անոթաշարժ կենտրոններ

Անոթների լարվածությունը կարգավորող նեյրոնները տեղադրված են ԿՆՀ-ի տարբեր մակարդակներում՝ ողնուղեղում, երկարավուն ուղեղում, ենթատեսաթմբում: Կեղçի նախաշարժողական § շարժողական շրջանները çս ազդում են անոթների լուսանցքի վրա: Օժանդակ դեր կատարում են նաç կիսագնդերի միջային մակերçույթի, ճակատային § քունքային բլթերի նեյրոնները: Կեղçային կարգավորումն իրականանում է նյարդային § հումորալ կարգավորիչ մեխանիզմների թողարկման օգնությամբ: Ողնուղեղի C_8-L_3 հատվածների կողմնային եղջյուրներում տեղադրված սիմպաթիկ նեյրոնների աքսոնները կազմավորում են սիմպաթիկ նյարդաթելեր, որոնք օժտված են ֆոնային

ակտիվությամբ (1-3 ազդակ/վրկ): Դրդման դեպքում ակտիվությունը մեծանում է (մինչ§ 15 ազդակ/վրկ): Նեյրոնների այդ ամբողջությունը Ի.Պ.Պավլովն անվանել է *ողնուղեղային անոթասեղմիչ կենտրոն*: Եթե կենդանիների ողնուղեղի C_6 § T_1 հատվածների միջ§ հատում կատարվի, ապա դիտվում է արյան ճնշման կտրուկ նվազում:

Ձարկերակային ճնշման մակարդակը § անոթների լարվածությունն ապահովող *գլխավոր անոթաշարժ կենտրոնը* գտնվում է երկարավուն ուղեղում, որի տեղադրվածությունը պարզվել է Ֆ.Վ. Օվսյանիկովի կողմից (1871) ուղեղաբունը տարբեր մակարդակներում հատելու միջոցով: Անոթաշարժ կենտրոնը գտնվում է լարումային ակտիվության վիճակում: Նրա ազդեցության վերացումն առաջացնում է անոթների լայնացում § ճնշման անկում: Անոթաշարժ կենտրոնը կազմված է *ճնշող* (անոթասեղմիչ) § *ապաճնշող* (անոթալայնիչ) բաժիններից, ընդ որում ապաճնշող բաժնի նեյրոններն արգելակող ազդեցություն են թողնում ճնշող կենտրոնի նեյրոնների վրա § ակտիվացնում պարասիմպաթիկ մեխանիզմները: Ապաճնշող նեյրոններն ակտիվանում են անոթային ճնշման ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով, իսկ ճնշող բաժնի նեյրոնները՝ քիմիա- § արտաքին ընկալիչներից հաղորդվող գրգիռներով: Ճնշող նեյրոնների աքսոններն ազդակներ են ուղարկում անոթները նյարդավորող ողնուղեղի սիմպաթիկ նեյրոններին: Երկարավուն ուղեղի ճնշող § ապաճնշող նեյրոնների միջնորդանյութը նորադրենալինն է: Անոթաշարժ կենտրոնի լարվածությունը պահպանվում է անոթների քիմիա- § ճնշման ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով, հումորալ նյութերով (մետաբոլիտներ, հորմոններ, միջնորդանյութեր), ինչպես նաև այդ կենտրոնի նեյրոնների ինքնածին ակտիվությամբ, որոնց մեծ մասը ցանցանման գոյացության նեյրոններն են:

Արյան շրջանառության կոճղեզային կենտրոնի ակտիվությունը կարգավորվում է ենթատեսաթմբով § մեծ կիսագնդերի կեղ§ով: Միջանկյալ ուղեղը § հատկապես ենթատեսաթմբի տարբեր կորիզները դիտվում են որպես բարձրագույն ենթակեղ§ային կենտրոններ, որոնք կարգավորում են ինքնավար նյարդային համակարգի տարբեր բաժինների ֆունկցիաները (Հ.Գ.Բակլավաջյան):

Ենթատեսաթմբում նույնպես կան ճնշող § ապաճնշող գոտիներ, որոնց նեյրոնների աքսոնները հասնում են երկարավուն ուղեղի համապատասխան կենտրոն § կարգավորում նրանց ակտիվությունը: Ենթատեսաթմբի կենտրոնները զարկերակային ճնշման կայունացման գործընթացում մասնակցում են այն դեպքում, երբ անոթաշարժ կենտրոնի լարվածությունը իջնում է: Ենթատեսաթմբի հետին բաժինների գրգռումը բարձրացնում է արյան ճնշումը, իսկ առջ§ի բաժնի խթանումը լայնացնում է անոթները՝ թողնելով ապաճնշող ազդեցություն: Ֆիզիկական § հույզային լարվածության պայմաններում ենթատեսաթմբի գրգռումն ուղեկցվում է վազոպրեսինի կատեխոլամինների, ռենինի արտազատմամբ, որոնք ազդում են սիրտ-անոթային համակարգի վրա:

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ի ազդեցությունը համակարգային արյան ճնշման վրա ուսումնասիրել են Վ.Յու Դանիլ§սկին, Ն.Ա. Միսլավսկին § Վ.Մ. Բեխտեր§ը: Կեղ§ի ճակատային § գագաթային շրջանների գրգռման ժամանակ հիմնականում ծագում են ճնշող ռեակցիաներ, իսկ գոտկագալարի առջ§ի բաժինների գրգռումն առաջացնում է ապաճնշող ազդեցություն: Արյան շրջանառության վրա ուժեղ ազդեցություն են ցուցաբերում շարժողական § նախաշարժողական գոտիները: Այս

շրջանների գրգռումը, որն առաջացնում է որոշակի մկանների կծկումներ, կարևոր հարմարողական ռեակցիա է:

Մեծ կիսագնդերի կեղևն իր ազդեցությունը սիրտ-անոթային համակարգի վրա իրականացնում է վեգետատիվ նյարդային համակարգի ֆ հումորալ գրգռիչների միջոցով:

15.12. 3. Անոթների լարվածության ռեֆլեքսային կարգավորում

Զարկերակները ֆ զարկերակիկները մշտապես գտնվում են սեղմված վիճակում, որը նշանակալիորեն պայմանավորված է անոթաշարժ կենտրոնի լարվածությամբ: Վերջինս ունի ինչպես ռեֆլեքսային, այնպես էլ հումորալ ծագում: Ըստ Վ. Ն. Չերնիգովսկու դասակարգման զարկերակների լուսանցքի ռեֆլեքսային փոփոխությունները՝ անոթային ռեֆլեքսները, բաժանվում են երկու խմբի՝ սեփական ֆ միջնորդավորված: Սեփական անոթային ռեֆլեքսներն առաջանում են անոթների ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով: Անոթների ընկալիչները գործառույթային բնույթով բաժանվում են ճնշաընկալիչների, որոնք հակազդում են զարկերակային ճնշման փոփոխություններին ֆ քիմիաընկալիչների: Վերջիններս զգայուն են արյան քիմիական կազմի փոփոխությունների նկատմամբ:

Անոթային ընկալիչները տեղադրված են ողջ անոթային համակարգում, կազմելով միասնական ընկալչական դաշտ: Նրանց առավել մեծ կուտակումները տեղադրված են գլխավոր ռեֆլեքսային գոտիներում՝ աորտայի աղեղում, կարոտիսյան ծոցում, արյան շրջանառության թոքային շրջանի անոթներում: Սիստոլային ճնշման բարձրացման դեպքում ճնշաընկալիչներում առաջանում են ազդակներ, որոնք մարում են դիաստոլային ճնշման իջեցման դեպքում: Ճնշաընկալիչների դրդման նվազագույն շեմքը 40 մմ ս.ս. է, իսկ առավելաչափը՝ 200 մմ ս.ս.:

Աորտայի աղեղի ռեֆլեքսային գոտին հայտնաբերվել է Ի.Ցիոնի ֆ Կ. Լյուդվիգի կողմից (1866): Այստեղ գտնվող ընկալիչները թափառող նյարդի զգացող ճյուղերի վերջույթներն են (աորտային նյարդ): Այս նյարդն ըստ ազդեցության ապաճնշող է (դեպրեսոր): Զարկերակային արյան ճնշման բարձրացման դեպքում աորտայի պատերը ձգվում են, որն առաջ է բերում ճնշաընկալիչների գրգռում: Զգայական ազդակները դեպրեսոր նյարդով հաղորդվում են երկարավուն ուղեղի անոթաշարժ կենտրոնի ապաճնշող շրջան ֆ թափառող նյարդի կենտրոն, ինչպես նաֆ ԿՆՀ -ի այլ բաժիններ: Այդ ազդակներն արգելակում են սիմպաթիկ ֆ դրդում պարասիմպաթիկ կենտրոնները: Արդյունքում իջնում է սիմպաթիկ անոթասեղմիչ նյարդերի լարվածությունը, ներքին օրգանների անոթները լայնանում են, ճնշումը իջնում է, փոքրանում է նաֆ սրտի կծկումների հաճախությունը ֆ ուժը, որը նույնպես նպաստում է զարկերակային ճնշման իջեցմանը: Եթե կենդանու թափառող նյարդերը երկկողմանի հատվեն, ապա ապաճնշող նյարդի գրգռումը կառաջացնի միայն անոթների լայնացում ֆ ճնշման իջեցում:

Կարոտիսյան ծոցի ռեֆլեքսային գոտին նկարագրվել է Հ.Հերինգի կողմից (1923): Այստեղ գտնվող ճնշաընկալիչներից ձֆավորվում է Հերինգի նյարդը, որը երկարավուն ուղեղ է մտնում լեզվաընդսպանային նյարդի կազմում: Ըստ ազդեցության Հերինգի նյարդը ֆս ապաճնշող է: Քներակներում արյան ճնշումը

բարձրանալիս, ճնշման ընկալիչները դրդվում են, գրգիռը Հերինգի նյարդով հաղորդվում է անոթաշարժ կենտրոն, իջեցնում անոթասեղմիչ կենտրոնի § բարձրացնում թափառող նյարդի կենտրոնի լարվածությունը: Արդյունքում ռեֆլեքսորեն ընկնում է համակարգային զարկերակային ճնշումը § դանդաղում է սրտի աշխատանքը: Կարոտիսյան § աորտային նյարդերը հատելիս առաջանում է արյան ճնշման կայուն բարձրացում (հիպերթենզիա), որը կարող է հասնել 200- 250 մմ ս.ս.:

Արյան ճնշման ռեֆլեքսային փոփոխություններ դիտվում են նաև թոքերի, աղիների, փայծաղի անոթներում, սիներակներում ճնշման բարձրացման դեպքում:

Արյան ճնշման իջեցման դեպքում ռեֆլեքսային գոտիների ճնշաընկալիչները թույլ են դրդվում, նվազում է ազդակահոսքի հաղորդումն անոթաշարժ կենտրոն, որի արդյունքում ապաճնշող կենտրոնի նեյրոնների դրդունակությունը թուլանում է, անոթասեղմիչ կենտրոնի նեյրոնները քիչ են ճնշվում § ազդակներ են հաղորդում ողնուղեղի C_{VIII}-L_{III} հատվածներում տեղակայված սիմպաթիկ նեյրոններին, որի արդյունքում անոթները սեղմվում են § ճնշումը բարձրանում է: Արյան ճնշման ինքնակարգավորման այս մեխանիզմները գործում են բացասական հակադարձ կապի սկզբունքով:

Արյան ճնշման ռեֆլեքսային կարգավորումն իրականանում է ոչ միայն մեխանա-, այլև քիմիաընկալիչների օգնությամբ, որոնք զգայուն են արյան կազմի փոփոխությունների նկատմամբ: Քիմիաընկալիչների կուտակումներ կան աորտայի § կարոտիսյան մարմնիկում: Քիմիաընկալիչները զգայուն են O_2 -ի անբավարարության, CO_2 -ի § H^+ իոնների ավելցուկի նկատմամբ: Դրանք գրգռվում են նաև CO-ով, ցիանիդներով, նիկոտինով: Այդ ընկալիչներից դրդումը կենտրոնաձիգ նյարդաթելերով (դեպրեսոր § Հերինգի նյարդ) հաղորդվում է անոթաշարժ կենտրոն, բարձրացնում անոթասեղմիչ կենտրոնի լարվածությունը, անոթները սեղմվում են, ճնշումը բարձրանում է: Այսպիսով ճնշաընկալիչների գրգռումն առաջացնում է ճնշման իջեցում, իսկ քիմիաընկալիչներինը՝ բարձրացում: Քիմիաընկալիչներ հայտնաբերվել են նաև փայծաղի, մակերիկամների, երիկամների § ոսկրածուծի անոթներում, որոնք զգայուն են արյան մեջ շրջանառող քիմիական տարբեր միացությունների նկատմամբ (ացետիլխոլին, ադրենալին):

Զուգակցված անոթային ռեֆլեքսները ծագում են այլ օրգաններում § համակարգերում ու ուղեկցվում են արյան ճնշման բարձրացմամբ, օրինակ ցավային գրգիռների դեպքում հատկապես սեղմվում են որովայնի խոռոչի օրգանների անոթները § զարկերակային ճնշումը բարձրանում է: Մաշկի սառնազգաց ընկալիչների գրգռումը ռեֆլեքսորեն սեղմում է անոթները § ճնշումը բարձրանում է:

15. 12. 4. Անոթների լարվածության հումորալ կարգավորումը

Անոթների լարվածության հումորալ կարգավորումն իրականանում է կենսաբանորեն ակտիվ նյութերով § նյութափոխանակության արգասիքներով: Հումորալ որոշ նյութեր սեղմում, մյուսները լայնացնում են արյունատար անոթները, իսկ երրորդները ցուցաբերում են երկակի ազդեցություն:

Անոթասեղմիչ նյութեր արտադրվում են օրգանիզմի տարբեր բջիջներում: Ուժեղ անոթասեղմիչ ազդեցություն զարկերակների, § ավելի քիչ երակների վրա թողնում է *անգիոթենզինը*, որը սինթեզվում է լյարդում § ակտիվանում է ռենինի միջոցով:

Վազոպրեսինը սինթեզվում է ենթատեսաթմբի վերտեսողական կորիզում § կուտակվում է նեյրոհիպոֆիզում, անոթասեղմիչ ազդեցություն է թողնում հիմնականում զարկերակիկների վրա միայն արյան ճնշման անկման դեպքում:

Ալդոստերոնը սինթեզվում է մակերիկամների կեղ§ային շերտում, բարձրացնում է անոթների հարթ մկանների զգայունությունը անոթասեղմիչ գործոնների նկատմամբ, ուժեղացնում անգիոթենզին II-ի անոթասեղմիչ ազդեցությունը:

Նորադրենալինն ազդում է ադրենաընկալիչների վրա § սեղմում է անոթները, որի հետ§անքով մեծանում է ծայրամասային դիմադրությունը: Սակայն էնդոգեն նորադրենալինի քանակը քիչ է, ուստի դրա ազդեցությունը մեծ չէ:

Անոթալայնիչ նյութերի թվին են պատկանում բրադիկինինը, հիստամինը, ացետիլխոլինը, նատիումամուղ հորմոնը, պրոստագլանդինները, մեդուլինը, ազոտի օքսիդը, ինչպես նա§ նյութափոխանակության արգասիքները (կաթնաթթու, ԱԵՖ, ԱԿՖ, ԱՄՖ, ածխաթթու) § թթվածնի անբավարարությունը: Չնայած թափառող նյարդի գրգռումն անոթալայնիչ ազդեցություն չի թողնում, սակայն արյան մեջ ացետիլխոլինի ներարկումը տարբեր օրգաններում, բացառությամբ երիկամների, առաջացնում է անոթների ուժեղ § երկարատ§ լայնացում:

Հիստամինը լայնացնում է զարկերակիկները, երակիկները, բարձրացնում մազանոթների թափանցելիությունը: Հիմնականում արտադրվում է ստամոքսի § աղիների պատերում, մաշկում նրա գրգռման ժամանակ, աշխատող կմախքային մկաններում, պարարտ բջիջներում, բազոֆիլներում, ինչպես նա§ հակածին-հակամարմին ռեակցիաների դեպքում:

Նատրիումամուղ հորմոնը սինթեզվում է կարդիոմիոցիտներում, հիմնականում աջ նախասրտում § առաջացնում է անոթների լայնացում օրգանիզմի փոքր զարկերակների հարթ մկանաթելերի թուլացման շնորհիվ:

Պրոստագլանդինները չհագեցած ճարպաթթուների ածանցյալներ են, առաջանում են օրգանիզմի շատ հյուսվածքներում: Կան մի քանի տարատեսակներ, որոնք անոթների վրա տարբեր ազդեցություն են ցուցաբերում, սակայն ավելի ակնհայտ է անոթալայնիչ ազդեցությունը:

Կինիններից բրադիկինինը § կալիդինը §ս թողնում են անոթալայնիչ ազդեցություն, որը մոտավորապես 10 անգամ գերազանցում է հիստամինին: Այդ նյութերը անկայուն են, մի քանի րոպեում քայքայվում են կինինազներով: Բրադիկինինը մեծացնում է նա§ մազանոթների թափանցելիությունը, որը նպաստում է Na^+, K^+, Cl^- իոնների արտահանմանը § արյան ճնշման իջեցմանը: Բրադիկինինն արտազատվում է թքագեղձերի, ստամոքս-աղիքային ուղու գեղձերի դրդման դեպքում, ինչպես նա§ մաշկի վրա ջերմությամբ ազդելիս:

Մեդուլինն արտադրվում է երիկամների միջուկային շերտում, իջեցնում է արյան ճնշումը, բարձրացնում երիկամային արյունահոսքը, ջրի, Na^+ § K^+ իոնների արտազատումը երիկամներով: Անոթալայնիչ ազդեցությամբ օժտված է նա§ *թրոմբոքսանը*: Աշխատող օրգանում նյութափոխանակության արգասիքներն առաջացնում են անոթների լայնացում *(աշխատանքային հիպերեմիա)*: Այն

դիտվում է կմախքային մկաններում, գեղձերում, գլխուղեղում, ստամոքս-աղիքային ուղու հարթ մկանային պատերում, սրտում:

Անոթների վրա երկակի ազդեցություն ունեն.

- *ադրենալինը*, որը ակտիվացնում է α § β ադրենաընկալիչներին: Առաջինը թողնում է անոթասեղմիչ, իսկ երկրորդը անոթալայնիչ ազդեցություն: Մաշկի, մկանների, որովայնի խոռոչի օրգանների անոթների ռեակցիան կախված է ադրենալինի խտությունից: Քանի որ β ընկալիչների զգայունությունը բարձր է α-ի համեմատ, ապա ադրենալինի ֆիզիոլոգիական խտությունն ակտիվացնում է β ընկալիչներին ինչը § առաջացնում է անոթների լայնացում: Հուզական ուժեղ լարվածության, արյան կորստի դեպքում ադրենալինի խտությունն արյան մեջ բարձրանում է, որն ակտիվացնում է նաև α ընկալիչներին, որոնց քանակն տարբեր անոթներում ավելի շատ է § դրսևորվում է ադրենալինի անոթասեղմիչ ազդեցությունը:
- *Սերոտոնինն* արտադրվում է հիմնականում էնտերոքրոմաֆինային բջիջներում, ուղեղաբնում, թրոմբոցիտների քայքայման դեպքում: Անոթների լարվածության բարձրացման դեպքում սերոտոնինը թողնում է անոթալայնիչ ազդեցություն, իսկ իջեցման դեպքում՝ անոթասեղմիչ:

Անոթային լարվածության կարգավորման գործում էական դեր ունեն նաև անոթների էնդոթելում սինթեզվող կենսաբանորեն ակտիվ նյութերը, որոնք մասնակցում են համակարգային զարկերակային ճնշման կայունացմանը: Այդ նյութերից են ազոտի օքսիդը (NO), որը լայնացնում է արյունատար անոթները, այդ թվում § պսակածև: Թթվածնաքաղցի դեպքում նրա ակտիվությունը մեծանում է, անոթները լայնանում են, իսկ գերթթվածնացման (հիպերօքսիա) դեպքում NO-ի ակտիվությունը ընկնում է, անոթները սեղմվում են: Անոթսեղմիչ հատկությամբ օժտված է էնդոթելինը: Ենթադրվում է, որ էնդոթելոցիտների ֆունկցիայի խանգարումը հիպերտոնիկ հիվանդության զարգացման գործոններից մեկն է:

15. 12. 5. Շրջանառու արյան ծավալի կարգավորումը

Օրգանների § հյուսվածքների բնականոն արյունամատակարարման, զարկերակային արյան ճնշման կայուն պահպանման համար անհրաժեշտ է, որ շրջանառու արյան ծավալը համապատասխանի անոթային հունի տարողությանը: Վերջինս իրականանում է նյարդային § հումորալ կարգավորիչ մեխանիզմներով: Սակայն արյունահոսությունների ժամանակ այդ համապատասխանությունը խանգարվում է, քանի որ պակասում է շրջանառու արյան ծավալը, § երակային վերադարձը, հետևաբար փոքրանում է սրտային արտամղումն ու զարկերակային ճնշումն իջնում է: Այս դեպքում սկսում են գործել փոխհատուցողական մի շարք մեխանիզմներ՝ անոթային հունի տարողության փոքրացում, շրջանառու արյան ծավալի մեծացում, որոնք նպաստում են զարկերակային արյան ճնշման բարձրացմանը: Դրանց թվին են պատկանում.

1. ռեֆլեքսային գոտիների ճնշաընկալիչների դրդելիության նվազումը, որի հետևանքով քիչ ազդակներ են հաղորդվում անոթաշարժ կենտրոն: Արդյունքում իջնում է թափառող նյարդի կենտրոնի լարվածությունը § ապաճնշող կենտրոնի նեյրոնների դրդունակությունը, որի արդյունում անոթասեղմիչ նեյրոնները մեծ

քանակով ազդակներ են ուղարկում ողնուղեղի սրտային § անոթային սիմպաթիկ կենտրոններին: Դրա հետ§անքով սրտի կծկումների հաճախությունը § ուժը մեծանում են, անոթները սեղմվում են, հատկապես կմախքային մկանների, մաշկի, երիկամների, ներքին օրգանների դիմադրողունակ անոթները, արյան ճնշումը բարձրանում է;

2. ուժեղանում է անոթասեղմիչ հորմոնների՝ ադրենալինի, վազոպրեսինի արտազատումը, որոնք սեղմում են անոթները § բարձրացնում արյան ճնշումը;

3. ակտիվանում է ռենին-անգիոթենզին-ալդոստերոն համակարգը: Ալդոստերոնը մի կողմից բարձրացնում է սիմպաթիկ նյարդային համակարգի լարվածությունը § անոթների հարթ մկանների դրդունակությունն անոթասեղմիչ նյութերի հանդեպ (անգիոթենզին, ադրենալին), մյուս կողմից ուժեղացնում Na-ի հետներծծումը երիկամի խողովակիկներում: Վերջինս ջրի հետներծծումը մեծացնող § շրջանառու արյան ծավալը վերականգնող կարևոր գործոն է;

4. արյան կորստի դեպքում զարկերակային ճնշման բարձրացման § շրջանառու արյան ծավալի ավելացման համար կարևոր նշանակություն ունի հյուսվածքային հեղուկի § պահուստային օրգաններից արյան մուտքը արյունատար հուն:

Նշված նյարդահումորալ այս մեխանիզմների շնորհիվ արյան ծավալի 20-25% կորստի դեպքում, որոշ ժամանակ դեռևս կարող է պահպանվել արյան ճնշման բարձր մակարդակը: Եթե օրգանիզմը արագորեն կորցնում է արյան ընդհանուր ծավալի 40-50%-ը, ապա զարկերակային ճնշումը կտրուկ ընկնում է, որը կարող է հանգեցնել մահվան, եթե անհապաղ չկատարվի արյան կամ նրան փոխարինող հեղուկների փոխներարկում:

Գլուխ 16. ՇՆՉԱՌՈՒԹՅԱՆ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

16.1. Շնչառության էվոլյուցիան

Բոլոր կենդանի էակները, բացառությամբ որոշ մանրէների, օդակյաց են: Նրանց կենսագործունեության համար անհրաժեշտ է էներգիա, որն անջատվում է օքսիդացման գործընթացների ընթացքում: Կենսաբանական օքսիդացումը իրականանում է միտոքոնդրիումների կատարների ներքին թաղանթներում տեղակայված ֆերմենտներով: Ուստի շնչառությունը ներառում է այն բոլոր գործընթացները, որոնք կապված են արտաքին միջավայրից թթվածնի յուրացմամբ § ածխաթթու գազի արտազատմամբ:

Կենդանիների շնչառությունն իրականանում է տարբեր կերպ: Շնչառության ամենապարզ ձևը միաբջիջ կենդանիների մոտ իրականանում է ուղղակի դիֆուզիայով: Թթվածնի մոլեկուլները մեծ խտության շրջանից տեղափոխվում են համեմատաբար փոքր ճնշում ունեցող բջջի ներսը, իսկ ածխաթթու գազը դիֆուզվում է դեպի դուրս: Այս գործընթացը կոչվում է ուղղակի շնչառություն: Այն բնորոշ է ոչ միայն միաբջիջ պարզագույններին, այլև որոշ բազմաբջիջ օրգանիզմներին՝ միջատների թրթուրներին: Մարմնի մակերեսով գազերի դիֆուզիան բնորոշ է նաև սպունգներին, տափակ որդերին: Գազերի կոնվեկցիոն տեղափոխությունն իրականանում է օղակավոր որդերի և փշամորթների մոտ, որոնց արտաքին շնչառությանը

նպաստում են ողջ մարմնի կամ թարթիչների պարբերական շարժումները: Օղակավոր որդերի մեծամասնության մաշկային ծածկույթներն ունեն արյունատար անոթների հարուստ ցանց, ուր § իրականանում է օրգանիզմի գազափոխանակությունն արտաքին միջավայրի հետ: Մաշկային շնչառությանը բնորոշ է կենդանիների մարմնի արտաքին ծածկույթների խոնավությունը, քանի որ օդի թթվածինը բջիջների թաղանթով կարող է ներթափանցել միայն լուծված վիճակում: Սույն նպատակով որդերի § գորտերի մաշկն արտազատում է լորձ § հեղուկ, որոնք կանխում են մարմնի չորացումը խոնավ վայրերում: Մաշկային շնչառություն ունեցող կենդանիներին բնորոշ է մարմնի արտաքին ծածկույթների համեմատաբար մեծ մակերես: Օրինակ երկկենցաղների թոքերի § մաշկի մակեր§ույթները հարաբերում են 2:3, իսկ կաթնասունների թոքաբշտերի գումարային մակեր§ույթը 50 - 100 անգամ գերազանցում է մարմնի մակեր§ույթին:

Փորոտանիների շնչառությունը իրականանում է մասնագիտացված շնչառական օրգաններով՝ խռիկներով: Վերջիններս թիկնոցային խոռոչում գտնվող խոնավ թերթիկներ են:

Էվոլյուցիոն զարգացման հետագա փուլում հոդվածոտանիների մոտ ձ§ավորվում է տրախեային շնչառությունը: Շնչառության այս ձ§ի առաջացումը պայմանավորված է այդ կենդանիների խիտինային ծածկույթի առաջացմամբ ու մարմնի զանգվածի միավորին հասնող էներգիայի մեծ ծախսով: Տրախեաները մարմնի ներսում ճյուղավորված խողովակների բարդ ցանց են, որոնք վերափոխվելով տրախեոլների, տեղակայվում են բջիջների թաղանթների վրա կամ ներթափանցում բջջի ներս: Միջատների շնչառական համակարգն արտաքին միջավայրի հետ հաղորդակցվում է շնչանցքներով: Մարմնի երկարությամբ անցնող երկու օդաբները տրախեաները կապում են միմյանց հետ: Օդը տրախեաների մեջ է մտնում § նրանցից դուրս գալիս փորիկի պարբերական կծկումներով: Միջատների շնչառական համակարգի առանձնահատկությունն այն է, որ բջիջներին այն անմիջապես թթվածին է հասցնում առանց միջանկյալ փուլի՝ թթվածնի լուծման արյան մեջ: Միաժամանակ այս համակարգը կարող է պահպանել ներքին՝ հյուսվածքային շնչառության համեմատաբար բարձր մակարդակ, ապահովելով կենդանու ֆիզիոլոգիական բարձր ակտիվությունը:

Ջրային որոշ միջատների շնչառությունն իրականացնում են տրախեային խռիկները: Շնչառական համակարգի տրախեոլներն առաջացնում են փակ համակարգ § գազափոխանակությունը շրջապատի հետ իրականանում է խռիկներով: Տրախեային խռիկները տեղադրված են ուղիղ աղիքի շրջանում § պատված են խիտ ճյուղավորված տրախեաներով: Հետանցքով պարբերաբար ներս մտնող ջուրը հանդիսանում է թթվածնի աղբյուր տրախեաների համակարգի համար:

Փափկամարմինների, խեցգետնակերպերի, ձկների § որոշ երկկենցաղների արտաքին շնչառության օրգաններ են խռիկները: Վերջիններս լինում են տարբեր՝ թիթեղիկների, պսակաթերթիկների, խրձերի ձ§ով: Հյուսվածքային այս հավելվածները ծածկված են բարակ էպիթելով § ներթափանցված մազանոթային հարուստ ցանցով: Խռիկների շնչական ծալքերում տարբերում են 3 խմբի բջիջներ՝ էպիթելային, հենարանային § գեղձային բջիջներ, որոնք սինթեզում են լորձ ու դրանով իսկ պաշտպանում խռիկային հյուսվածքը: Ձկների խռիկներն աշխատում են հակահոսքի սկզբունքով՝ արյան հոսքը խռիկային մազանոթներում հակընթաց է

ջրի հոսքին: Դրա շնորհիվ իրականանում է թթվածնի արագ կլանումը § արյան լրիվ թթվածնահագեցումը: Խռիկների օդափոխությունն իրականացնող մկանունքի գործունեությունն ապահովում է երկարավուն ուղեղում գտնվող շնչառական կենտրոնը, որն իր կառուցվածքով մոտ է կաթնասունների շնչառական կենտրոնին: է. էդրիանը (1931) առաջին անգամ բացահայտեց ոսկե ձկնիկի մեկուսացած ուղեղաբնի պարբերական ակտիվությունը, որն էլ հանդիսացավ շնչառական կենտրոնի ինքնավարության իմացության նախասկիզբը:

Որոշ ձկների (տիղմային ձկներ) մոտ դեռ§ս գործում է մաշկային § աղիքային շնչառությունը: Ջկների հավելյալ շնչառական օրգան է լողափամփուշտը, որը որոշ տեսակների մոտ կապված է կերակրափողի կամ ստամոքսի հետ: Ուստի յուրաքանչյուր կլման ժամանակ մթնոլորտային օդը մտնում է լողափամփուշտ, որի պատում տեղակայված է կարմիր մարմինը: Այն ներկայացնում է մազանոթների ճյուղավորված ցանց: Երկշունչ ձկները մթնոլորտային օդը շնչում են մասնագիտացված հատուկ օրգանով՝ թոքով, որը ծալքավոր պարկ է (մեկ կամ զույգ) § առաջանում է ըմպանի արտափքումից: Նման ձկներն ապրում են արճադարձային ջրերում, որոնք վատ են օդափոխվում § ունեն թթվային միջավայր ունեն: Ուստի երկշունչ ձկների սակավաթիվ տեսակները չեն կարող գոյատ§ել առանց օդային շնչառության:

Օդային շնչառությունը հիմնականում ձ§ավորվում է երկկենցաղների մոտ, որոնց թոքերը թույլ են զարգացած, ուստի գազափոխանակային մակեր§ույթը մեծ չէ: Մաշկային § թոքային շնչառության հարաբերությունն անկայուն է: Նյութափոխանակային գործընթացների ուժեղացումը իրականանում է ի դեմս թոքային շնչառության: Երկկենցաղների, ինչպես նաճ սողունների շնչառական շարժումներն իրականանում են ընդհատումներով (ապնոէ), որի ժամանակ օդափոխվում է միայն այտա-ըմպանային խոռոչը փակ ձայնաճեղքի պայմաններում: Այն թոքերն անջատում է մթնոլորտից: Միայն ժամանակ առ ժամանակ դիտվում են բերանի խոռոչի § կոկորդի մկանների համաձայնեցված կծկումներ, որի շնորհիվ օդը մղվում է թոքեր § հետ ներծծվում: Այս շարժումները կարգավորվում են ուղեղաբնի նյարդային կենտրոններով, որոնք դրդվում են թոքերի ձգմամբ առաջացած § զարկերակային քիմիաընկալիչների գրգռմամբ հաղորդվող ազդակահոսքով: Սողունների եղջերային մաշկի ձ§ավորման պատճառով հիմնականում զարգացած է թոքային շնչառությունը:

Տաքարյուն կենդանիների (կաթնասուններ, թռչուններ) նյութափոխանակային գործընթացների ուժգնացումը § կայունացումը նպաստում է թոքերի գազափոխանակային մակեր§ույթի § արյունամատակարարման ուժեղացմանը: Ի տարբերություն երկկենցաղների § սողունների, կաթնասունների § թռչունների մոտ ձ§ավորվում է պարբերական, առանց դադարների թոքային օդափոխությունը:

Թռչունների թոքերն ունեն սպունգանման կառուցվածք: Գազափոխանակությունն արյան § մթնոլորտային օդի միջ§ տեղի է ունենում «գլանաձ§», իսկ կաթնասունների մոտ՝ պարկանման թոքաբշտերում: Շնորհիվ օդատար պարկերի, որոնք գլխավոր § երկրորդային բրոնխների լայնացումներ են, թռչունների թոքերը օդափոխվում են ինչպես ներշնչման, այնպես էլ արտաշնչման ժամանակ: Շնչառության այս տեսակը ապահովում է էներգիայի մեծ ծախսը թռիչքի ժամանակ: Օդատար պարկերի ծավալը 3 - 4 անգամ գերազանցում է թոքերին: Շնչառական

շարժումներն իրականացնում են գազափոխանակության բարձր մակարդակը, չնայած թռչունների թոքերի փոքր չափսերին ու շնչառական շարժումների ցածր հաճախությանը: Որոշ թռչունների մոտ այն կազմում է 4 - 10 շարժում/րոպե: Կաթնասունների շնչառական շարժումներն իրականանում են միջկողային մկանների § ստոծանու համաձայնեցված աշխատանքով: Ներշնչման ժամանակ ստոծանին իջնում է 3 - 4սմ, որի պատճառով մարդու կրծքավանդակը կարող է մեծանալ 1000 - 1200 մլ: Կրծքավանդակի մեծացմանը հետ§ում է թոքերի ծավալի մեծացումը, որոնք մթնոլորտային ճնշմամբ հպվում են կրծքավանդակի պատերին: Թոքերի ծավալի մեծացումը նպաստում է նրանցում ճնշման իջեցմանը, որի հետ§անքով արտաքին մթնոլորտային օդը ճնշումների տարբերության հաշվին ներթափանցում է թոքեր:

16.2. Շնչառության գործընթացի բնութագիրը § փուլերը

Շնչառությունը գործընթացների ամբողջություն է, որն ապահովում է թթվածնի մուտքը օրգանիզմ, օգտագործումը օրգանական նյութերի օքսիդացման համար § ածխաթթու գազի հեռացումը շրջապատող միջավայր: Շնչառությունն անընդհատ գործընթաց է, որի ժամանակ մշտապես վերափոխվում է արյան գազային կազմը, հյուսվածքներում տեղի է ունենում կենսաբանական օքսիդացում § անջատվում է էներգիա: Վերջինս անհրաժեշտ է բջիջների, օրգանների, հյուսվածքների § ամբողջական օրգանիզմի կենսագործունեության համար: Տարբերվում են շնչառության հետ§յալ փուլերը.

1. ***արտաքին շնչառություն***, որն իր մեջ ներառում է ա) գազափոխանակություն թոքաբշտերի § շրջապատող միջավայի միջ§ (թոքերի օդափոխում); բ) գազափոխանակություն թոքաբշտային օդի § մազանոթների արյան միջ§ (գազերի դիֆուզիա); 2. ***գազերի փոխադրում*** արյան միջոցով; 3. ***գազափոխանակություն*** արյան մեծ շրջանառության մազանոթների § օրգանիզմի բջիջների միջ§ 4. ***ներքին*** կամ ***հյուսվածքային շնչառություն*** թթվածնի յուրացումը բջիջների կողմից, որը կենսաքիմիական ռեակցիաների բարդ համալիր է:

Շնչառության գործընթացում թոքերը հիմնականում իրականացնում են գազափոխանակության ֆունկցիան: Թոքերի գործառական միավորը թոքաողկույզն է (ացինուս), որի ընդհանուր քանակը մարդու մոտ 300000 է: Այն ներառում է շնչառական բրոնխիոլները, որոնք փոխակերպվում են թոքաբշտային անցքերի § պարկիկների, իսկ վերջիններս ավարտվում են թոքաբշտերով:

Գազափոխանակությունից բացի թոքերը կատարում են նա§ այլ ֆունկցիաներ.

- արտազատական՝ ջրի § որոշ ցնդող նյութերի (ացետոն, էթանոլ, եթեր, ազոտի ենթօքսիդ) հեռացում;
- կենսաբանորեն ակտիվ նյութերի (հեպարին, տրոմբոքսան B_2, պրոստոգլանդիններ, մակարդման VII § VIII գործոններ, սերոտոնին, հիստամին, թրոմբոպլաստին) սինթեզ § ապաակտիվացում: Թոքերի մազանոթների էնդոթելը կլանում կամ ֆերմենտային ճեղքմամբ ապաակտիվացնում է արյան մեջ շրջանառող կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր (բրադիկինին, պրոստոգլանդիններ E § F_1);

- պաշտպանական ֆունկցիա՝ թոքերում առաջանում են հակամարմիններ, իրականանում է ֆագոցիտոզ, արտադրվում է լիզոցիմ, ինտերֆերոն, իմունոգլոբուլիններ;
- ջերմակարգավորում - թոքերում արտադրվում է մեծ քանակով ջերմություն;
- թոքերը օդի շտեմարան են ձայնի առաջացման համար:

16.3. Արտաքին շնչառություն

Արտաքին շնչառությունը՝ օդափոխությունը թոքաբշտերի § արտաքին միջավայրի միջ§ իրականանում է ներշնչման § արտաշնչման հերթափոխման շնորհիվ: Ներշնչումը § նրան հաջորդող արտաշնչումը կազմում են շնչառական բոլորաշրջանը, որը տեղի է ունենում 4-6 վայրկյանում, ընդ որում ներշնչումը կատարվում է ավելի արագ, քան արտաշնչումը: Դրանց տ§ողության հարաբերությունը կազմում է 1:1,3: Ֆիզոլոգիական հանգստի վիճակում մարդը կատարում է 14-16 շնչառական շարժումներ: Ներշնչելիս օդի մուտքը դեպի թոքեր § դուրս գալը արտաշնչման դեպքում տեղի է ունենում կրծքավանդակի § թոքերի ծավալի պարբերաբար լայնացման § նեղացման, ինչպես նա§ թոքամզային խոռոչի ու ներթոքային ճնշման փոփոխությունների շնորհիվ: Ներշնչումն առաջնային ակտիվ գործընթաց է § տեղի է ունենում էներգիայի ծախսով: Արտաշնչումը հանգիստ պայմաններում երկրորդային ակտիվ գործընթաց է, քանի որ իրականանում է ներշնչման ժամանակ կուտակված պոտենցիալ էներգիայի հաշվին: Այն առաջնային ակտիվ կարող է լինել միայն ուժեղացված շնչառության դեպքում:

Ներշնչման մեխանիզմը: Ներշնչումը (ինսպիրացիա) իրականանում է կրծքավանդակի ծավալի մեծացմամբ երեք ուղղություններով՝ ուղղածիգ, ճակատային, նետածիգ: Դա տեղի է ունենում կողերի բարձացման § շնչառական մկանների կծկման շնորհիվ: Շնչառական մկանները միջածիգ զոլավոր մկաններ են § ամբողջ կյանքի ընթացքում պարբերաբար կծկվում են ու գտնվում ինչպես կամային, այնպես էլ ոչ կամային հսկողության տակ: Կրծքավանդակի ծավալի մեծացմանը մասնակցող մկանները կոչվում են ներշնչական, իսկ փոքրացմանը մասնակցող մկանները՝ արտաշնչական: *Ներշնչական մկաններն* են ստոծանին, արտաքին միջկողային թեք § միջաճառային մկանները: Հանգիստ շնչառության ժամանակ կրծքավանդակի ծավալը հիմնականում փոխվում է ստոծանու կծկման § նրա գմբեթի տեղաշարժման շնորհիվ: Ուժեղացված շնչառության դեպքում ներշնչմանը մասնակցում են լրացուցիչ մկաններ՝ կրծքային մեծ § փոքր, առջ§ի սանդղած§, ռոմբած§, կրծոսկրաանրակապտկած§ մկանները: *Արտաշնչական մկաններն* են ներքին միջկողային § որովայնի պատի մկանները: Ուղղածիգ ուղղությամբ կրծքավանդակի ծավալը մեծանում է ստոծանու կծկմամբ. նրա գմբեթը հարթվում է ու իջնում 1,5-2 սմ, իսկ խորը ներշնչման դեպքում՝ 10 սմ, որի հետ§անքով որովայնի խոռոչի օրգանները հրվում են ներք§ § կողմ՝ ձգելով նրա պատերը: Կրծքավանդակի լայնացումը առաջհետային ուղղությամբ § դեպի կողքերն իրականանում է արտաքին միջկողային թեք § միջաճառային մկանների

կծկման § կրծոսկրի դեպի առաջ տեղաշարժման հետ§անքով: Կողերը երկրորդ կարգի լծակներ են, որոնց պտտման կենտրոնը գտնվում է ողնաշարի հոդամիացումներում: Արտաքին միջկողային թեք մկանները կծկվելիս միանման ուժով ձգում են վերին կողը ներք§, իսկ ներքինը բարձրացնում վեր§, սակայն զույգ կողերը բարձրանում են վեր: Մկանների թեք դասավորվածության շնորհիվ դրանց ամրացման կետը ստորադիր կողի վրա պտտման առանցքից ավելի հեռու է գտնվում, քան վերադիր կողի վրա: Այդ պատճառով մկանների կծկման ժամանակ վեր ուղղված ուժի պահը մեծ է ներք§ ուղղված ուժի պահից, քանի որ ներք§ի կողի լծակը մեծ է վերինից ($F_2\alpha_2 > F_1\alpha_1$), որի հետ§անքով զույգ կողերը ոչ թե մոտենում են իրար, այլ բարձրանում են վեր, կրծոսկրը առաջ է գալիս, կրծքավանդակը մեծանում է առաջհետային § լայնական ուղղություններով: Թոքամզային խոռոչի ճնշումը մթնոլորտայինից ցածր է 4մմս.ս. չափով: Կրծքավանդակի ծավալի մեծացմանը զուգընթաց լայնանում են թոքերը, որի հետ§անքով փոքրանում է թոքամզային խոռոչի (-8մմ ս.ս. չափով) ու ներթոքային ճնշումը (1,5-2մմ ս.ս.-ով) § օդը օդատար ուղիներով մուտք է գործում թոքեր:

նկ. Կողերի բարձրացման մեխանիզմը ներշնչելիս
F_1 - կողը իջեցնող ուժ, F_2 - կողը վեր բարձրացնող ուժ, α_1- α_2-ը, F_1§ F_2 ուժերի ազդեցության բազուկներն են

Ներշնչելիս թոքերի լայնացման գլխավոր պատճառը մթնոլորտային ճնշման միակողմանի ազդեցությունն է թոքերի վրա, իսկ օժանդակ դեր է կատարում թոքամզային թերթիկների կպման (ադհեզիայի) ուժը, որը մթնոլորտային ճնշման համեմատ փոքր է:

Արտաշնչման մեխանիզմը: Ներշնչմանը հաջորդում է արտաշնչումը: Ներշնչելիս թոքերը ձգվում են, որի հետ§անքով աճում է նրանց առաձգական ձգողականությունը: Բացի այդ, ստոծանին իջնում է § հրում որովայնի խոռոչի օրգաններին, ձգելով որովայնի պատը: Երբ ավարտվում է ներշնչական մկաններին նյարդային ազդակների հաղորդումը, դրանք թուլանում են: Թոքերի առաձգական ձգողականության § որովայնի պատի մկանների մշտապես գոյություն ունեցող լարվածության ազդեցությամբ կրծքավանդակը սեղմվում է: Այս դեպքում որովայնի խոռոչի օրգանները ճնշում են ստոծանուն § նրա գմբեթը բարձրանում է վեր: Կրծքավանդակի ծավալի փոքրացման հետ§անքով ձգված թոքերը առաձգականության շնորհիվ սեղմվում են: Արդյունքում մեծանում են ներթոքային (մթնոլորտայինից 1,5-2մմ ս.ս. չափով) § թոքամզային խոռոչի ճնշումները, ուստի օդը օդատար ուղիներով թոքերից արտամղվում է: Այսպիսով, շնչառության ժամանակ, թոքերի ծավալի փոփոխությունը տեղ է ունենում պասիվ ձ§ով կրծքավանդակի ծավալի փոփոխության § թոքամզային խոռոչի ու ներթոքային ճնշումների տատանումների հետ§անքով: Շնչառական շարժումների ժամանակ թոքերի ծավալի փոփոխության մեխանիզմը կարելի է ցուցադրել Դոնդերսի մոդելի օգնությամբ: Այն ցույց է տալիս, որ ներշնչելիս թոքերի ձգվածության § արտաշնչելիս սեղմման անմիջական պատճառը կրծքավանդակի ծավալի փոփոխությունն է:

Շնչառության տեսակները: Տարբերում են շնչառության կրծքային (կողային) § որովայնային (ստոծանիական) տեսակներ, որոնք կախված են տարիքից, սեռից, հագուստից § աշխատանքային գործունեությունից: Կանանց մոտ հիմնականում

կրծքային շնչառություն է, իսկ տղամարդկանց մոտ՝ որովայնային: Սակայն ֆիզիկական աշխատանքով զբաղվող կանանց մոտ §ս ձ§ավորվում է որովայնային շնչառություն: Որովայնային շնչառությունն ավելի արդյունավետ է, քանի որ թոքերն առավել խորն են օդափոխվում, ինչպես նա§ հեշտանում է արյան հետադարձ հոսքը որովայնի խոռոչից դեպի սիրտ:

Շնչառության ախտաբանական տեսակներն են՝

1. *Պարբերական* (Չեյն-Ստոքսի) շնչառությունը դիտվում է նույնիսկ առողջ մարդկանց մոտ բարձրություններում, քնի ժամանակ: Այս շնչառությունը բնութագրվում է մի քանի խորը ներշնչումներով, ապա առաջանում է շնչառության կանգ (ապնոե) § նորից՝ խորը շնչառական շարժումներ: Չեյն-Ստոքսյան շնչառության դեպքում խորը շնչառական շարժումների ժամանակ CO_2 -ը դուրս է գալիս § նրա լարվածությունը իջնում է, որը համապատասխանում է կորագծի հորիզոնական մասին, CO_2 -ի խթանիչ ազդեցությունը շնչառական կենտրոնի վրա բացակայում է § շնչառությունը կանգնում է: Այդ ընթացքում CO_2 -ը կուտակվում է արյան մեջ § հասնելով որոշակի մեծության, նորից սկսվում են խորը շնչառական շարժումներ: Այսպիսի շնչառություն դիտվում է նա§ թունավորումների դեպքում:

16.4. Թոքամզային խոռոչի բացասական ճնշումը

Թոքամզային խոռոչը նեղ տարածություն է, որը գտնվում է ընդերային § առպատային թոքամզային թերթիկների միջ§: Այն քիչ քանակով շճային հեղուկ է պարունակում, որը շնչելիս հեշտացնում է թերթիկների շփումը միմյանց: Թերթիկների նման սահունությունն անհրաժեշտ է, որպեսզի թոքերն առանց ձ§ափոխվելու հետ§են կրծքավավանդակի փոփոխություններին: Թոքամզային թերթիկների բորբոքումների ժամանակ, նրանց միջ§ առաջանում են կպումներ § օդափոխումը տվյալ հատվածում դժվարանում է: Թոքամզային խոռոչում բացասական ճնշման առաջացման մեխանիզմը կարելի է պարզաբնել Դոնդերսի ձ§ափոխված մոդելի օգնությամբ: Եթե ընտրվի անոթ կենդանու կրծքավանդակի չափերին համապատասխան, միջից հանվի օդը § դրա մեջ տեղադրվեն թոքերը, ապա թոքերն անմիջապես կզբաղեցնեն անոթի ամբողջ ծավալը: Այդ դեպքում թոքերի § անոթի պատերի ճեղքանման տարածությունում ճնշումը մթնոլորտայինից ցածր կլինի: Դա բացատրվում է նրանով, որ թոքերի ձգված առաձգական հյուսվածքը ձգտում է սեղմվել: Ուժը, որով թոքերի առաձգական հյուսվածքը ձգտում է սեղմվել հակազդում է մթնոլորտային ճնշմանը § կոչվում է *թոքերի առաձգական ձգելիության ուժ*: Այդ ուժը 95-190 անգամ փոքր է մթնոլորտային ճնշումից (արտաշնչելիս 95, ներշնչելիս 190 անգամ): Դոնդերսի մոդելում նկարագրված երևույթները համապատասխանում են ներշնչմանը § արտաշնչմանը: Թոքերը կրծքավանդակում մշտապես գտնվում են ձգված վիճակում: Ձգվածությունը մեծանում է ներշնչման § փոքրանում արտաշնչման ժամանակ: Թոքերի ձգվածության պատճառը մթնոլորտային օդի միակողմանի ազդեցությունն է միայն ներսից թոքերի ներքին պատի վրա: Ուստի թոքերը կրծքավանդակում գտնվում են միակողմանի ճնշման տակ, որը նրանց ձգում է սեղմելով կրծքավանդակի պատին այնպես, որ նրանք զբաղեցնում են ամբողջ թոքամզային խոռոչը, թողնելով նեղ ճեղք: Մթնոլորտային ճնշումը որոշ չափով

ծախսվում է առաձգական ձգելիության ուժի հաղթահարմանը, որի պատճառով թոքերը կրծքավանդակին սեղմվում են ավելի փոքր ուժով, քան մթնոլորտային ճնշման մեծությունն է: Քանի որ թոքամզային խոռոչը չի հաղորդակցվում մթնոլորտի հետ, նրանում ճնշումը մթնոլորտայինից փոքր է թոքերի առաձգական ձգողականության չափով (հանգիստ ներշնչելիս՝ - 8մմ ս.ս., արտաշնչելիս՝ - 4մմս.ս. չափով): Առավելաչափ ներշնչման դեպքում բացասական ճնշումն աճում է մինչ§ 20մմ ս.ս., իսկ առավելաչափ արտաշնչման դեպքում այն մոտենում է զրոյի, այսինքն հավասարվում է մթնոլորտային ճնշմանը (760մմ ս.ս.): Թոքերի առաձգական ձգողականության ուժը պայմանավորված է առաձգական ու կոլագենային թելերով, թոքերի անոթների հարթ մկաններով § թոքաբշտերի ներքին մակերեսը պատող հեղուկ թաղանթի՝սուրֆակտանտի մակերեսային լարվածությամբ: Վերջինս կազմում է թոքերի առաձգական ձգողականության մեծության 2/3-ը: Սուրֆակտանտը թոքաբշտերի, թոքաբշտային պարկերի § բրոնխիոլների ներսում առաջացնում է 50նմ հաստությամբ շերտ: Այն պարունակում է ֆոսֆոլիպիդներ (հիմնականում լեցիտին), տրիգլիցիրիդներ, խոլեստերին, ածխաջրեր, սպիտակուցներ: Նրա դերը բազմազան է.
1. ունի մակերեսային ցածր լարվածություն, խոչընդոտում է թոքաբշտերի պատերն իրար կպչելուն, կայունացնում է նրանց չափսերը; 2. կատարում է պաշտպանական դեր՝ օժտված է մանրեակասեցնող ակտիվությամբ, ապահովում է մանրէների § փոշու հետադարձ տեղափոխումը օդատար ուղիներով, պաշտպանում թոքաբշտերի պատերը օքսիդների § գերօքսիդների ներգործությունից, փոքրացնում թոքային թաղանթի թափանցելիությունը՝ կանխելով թոքերի այտուցվածությունը; 3. հեշտացնում է թթվածնի դիֆուզիան թոքաբշտերից արյուն;

Սուրֆակտանտի բացակայության դեպքում թոքաբշտերի մակերեսային մեծ լարվածության շնորհիվ նրանց պատերը կարող են իրար կպչել, որի հետ§անքով թոքերը չեն ծգվում *(ատելակտազ)*:

Թոքամզային խոռոչի բացասական ճնշման առաջացումը բացատրվում է նրանով, որ օրգանիզմի զարգացման գործընթացում թոքերի աճը հետ է մնում կրծքավանդակի աճից: Թոքամզային թերթիկներն օժտված են նա§ գազերը ներծծելու հատկությամբ, ուստի թոքամզային ճեղք թափանցելիս դրանք որոշ ժամանակից հետո ներծծվում են § վերականգնվում է բացասական ճնշումը: Նորածինների արտաշնչման ժամանակ թոքամզային ճեղքի ճնշումը հավասար է մթնոլորտային ճնշմանը, այն բացասական է դառնում ներշնչելիս: Թոքամզային խոռոչի բացասական ճնշումը կարևոր նշանակություն ունի երակներով արյան շարժման համար, բացի այդ արտաշնչման դեպքում ապահովում է կրծքավանդակի սեղմումը § ստոծանու գմբեթի դիրքը, քանի որ որովայնի խոռոչում ճնշումը մթնոլորտայինից մի փոքր բարձր է որովայնի պատի մկանների լարվածության հաշվին, իսկ կրծքի խոռոչում այն մթնոլորտայինից ցածր է:

Պնևմոթորաքս: Օդի մուտքը թոքամզային խոռոչ կոչվում է *պնևմոթորաքս*: Երբ կրծքավանդակի կամ թոքերի ամբողջականությունը խախտվում է թոքամզային խոռոչ օդ է անցնում § ճնշումը հավասարվում է մթնոլորտայինին, թոքերի առաձգական ու մակերևութային ձգվածության ուժերի հաշվին տեղի է ունենում թոքերի սեղմում: Այս դեպքում թոքերը չեն հետևում կրծքավանդակի շարժումներին § գազափոխանակությունը դառնում է անհնար: Այսպիսի

պնՙմոթորաքսը կոչվում է բաց: Ֆիզիոլոգիական հանգիստ պայմաններում միակողմանի բաց պնՙմոթորաքսի դեպքում անվնաս թոքը կարող է ապահովել թթվածնով արյան բավարար հագեցվածությունը Ս CO_2-ի հեռացումը: Երկկողմանի բաց պնՙմոթորաքսը մահացու է, եթե անհապաղ չկատարվի թոքերի օդափոխում: Հաճախ բուժական նպատակներով առաջացնում են փակ պնՙմոթորաքս, ախտահարված թոքի շնչառական շարժումները դադարեցնելու Ս բորբոքային երՙույթներն ապաքինելու համար: Հատուկ սարքի օգնությամբ թոքամզային խոռոչ օդ են ներմուծում: Որոշ ժամանակից հետո թոքամզային թերթիկներն օդը ներծծում են Ս խոռոչի ամբողջականությունը վերականգնվում է:

16.5. Թոքային օդափոխում: Թոքային ծավալներ Ս տարողություն

Թոքերի օդափոխության գործընթացում մշտապես նորոգվում է թոքաբշտային օդի գազային կազմը: Թոքային օդափոխության մեծությունը որոշվում է շնչառության խորությամբ Ս շնչառական շարժումների հաճախությամբ:

Թոքային ծավալներ: Օդի ծավալը թոքերում Ս շնչառական ուղիներում կախված է մարդու Ս նրա շնչառական համակարգի անհատական մարդաչափական բնութագրերից, թոքային հյուսվածքի հատկությունից, թոքաբշտերի մակերեսային լարվածությունից Ս շնչառական մկանների զարգացրած ուժից:

Տարբերում են թոքերի օդափոխության Ս տարողության մի շարք հետՙյալ ծավալներ:

1.***Շնչառական ծավալը*** հանգիստ շնչառության ժամանակ ներշնչվող Ս արտաշնչվող օդի ծավալն է, որը կազմում է 400-800մլ: Այս դեպքում մեկ շնչառական բոլորաշրջանը կազմում է 4-6վրկ: Նման շնչառությունը կոչվում է *էյպնոե:*

2.***Ներշնչման պահուստային ծավալը*** օդի այն առավելաչափ քանակն է, որը մարդը կարող է լրացուցիչ ներշնչել հանգիստ ներշնչումից հետո: Այն կազմում է 1.5-2.5լ:

3.***Արտաշնչման պահուստային ծավալը*** օդի առավելաչափ ծավալն է, որը մարդը լրացուցիչ արտաշնչում է հանգիստ արտաշնչելուց հետո: Այն կազմում է 1,0-1,5լ:

4.***Մնացորդային ծավալը*** առավելաչափ արտաշնչումից հետո թոքերում մնացած օդի ծավալն է (1-1,5լ):

5.***Թոքերի կենսական տարողությունը*** (ԹԿՏ) օդի այն ամենամեծ ծավալն է, որը մարդը կարող է արտաշնչել առավելաչափ ներշնչումից հետո: Այն իր մեջ ներառում է շնչառական ծավալը, ներշնչման Ս արտաշնչման պահուստային ծավալները: Տղամարդկանց ԹԿՏ-ը կազմում է 3,5-5լ, կանանցը՝ 3,0-4,0լ:

6.***Ներշնչման տարողությունը*** հավասար է շնչառական ծավալի Ս ներշնչման պահուստային ծավալի գումարին: Մարդկան մոտ այն կազմում է 2,0-2,3լ:

7.***Գործառական մնացորդային տարողությունը*** օդի այն ծավալն է, որը մնում է թոքերում հանգիստ արտաշնչումից հետո: Այն հավասար է մնացորդային ծավալի Ս արտաշնչման պահուստային ծավալի գումարին (2-3լ):

8. ***Թոքերի ընդհանուր տարողությունը*** օդի այն ծավալն է, որը պարունակվում է թոքերում առավելաչափ ներշնչման ժամանակ: Այն որոշվում է ԹԿՏ-ի § մնացորդային ծավալի գումարով կամ գործառական մնացորդային տարողության § ներշնչման տարողության գումարով: 20-30 տարեկան անձանց մոտ այն կազմում է 6լ, 50-60 տարեկան տղամարդկանցը՝ 5,5լ:

9. ***Շնչառության րոպեկան ծավալը*** րոպեում թոքերով անցնող օդի ծավալն է: Հանգիստ ժամանակ այն կազմում է 6-8լ, ուժգին մկանային աշխատանքի ժամանակ՝ 100լ:

10. ***Թոքերի առավելաչափ օդափոխությունը*** օդի այն ծավալն է, որը թոքերով անցնում է որոշակի ժամանակամիջոցում շնչառության առավելագույն խորության § հաճախության դեպքում: Երիտասարդների մոտ այն կազմում է 120-150լ/րոպե, իսկ մարզիկների մոտ՝ 180լ/րոպե:

Թոքաբշտերի օդափոխությունը*:* Թոքերի օդափոխությունը կոնվեկցիոն (օդի անմիջական մուտքը թոքաբուշտ) եղնակով իրականում է միայն ֆիզիկական լարված աշխատանքի ժամանակ: Առավել հաճախ թոքաբշտերի օդափոխությունը կատարվում է դիֆուզիայով: Հայտնի է, որ բրոնխիոլներն անընդհատ երկատվում են, ուստի մեծանում է նրանց գումարային կտրվածքը § ծավալը: Հանգիստ ներշնչման ժամանակ 450մլ ներշնչված օդը տեղաբաշխվում է հետ§յալ կերպ. 200մլ-ը մնում է շնչառական բրոնխիոլներում, 100-ը՝ թոքաբշտային անցքերում, իսկ 150-ը՝ օդատար ուղիներում: Վերջինս չի մասնակցում գազափոխանակու-թյանը, որի հետ§անքով այդ ուղիներին անվանում են ***ֆիզիոլոգիական մեռյալ տարածություն***: Գազափոխանակությանը չեն մասնակցում նա§ այն բշտիկները, որոնք օդափոխվում են, սակայն չեն հեղուկացվում: Օդատար ուղիներում գտնվող օդը բուֆերի դեր է խաղում, հարթեցնում է թոքաբշտիկային օդի կազմության տատանումները, մասնակցում արտաշնչվող օդի խոնավացմանը § տաքացմանը: Արտաշնչվող օդն իրենից ներկայացնում է թոքաբշտիկային օդի § օդատար ուղիներում գտնվող օդի խառնուրդ: Թոքերի օդափոխման բնույթը կարող է փոխվել տարբեր պատճառներից: Շնչառությունը փոխվում է օրգանիզմի նյութափոխանակային պահանջների, ախտաբանական վիճակների դեպքում, ինչպես նա§ կամային: Դրան համապատասխան տարբերում են թոքերի օդափոխման մի քանի տեսակներ:

1.*Բնականոն օդափոխում*, որի դեպքում CO_2-ի մասնական ճնշումը թոքաբշերում պահպանվում է 40մմ ս.ս. մակարդակի վրա:

2.*Գերօդափոխում* դիտվում է մկանային ուժգին աշխատանքի ժամանակ՝ շնչառության խորության § հաճախության մեծացման հաշվին: Այս դեպքում թոքաբշտերում փոքրանում է CO_2-ի մասնական ճնշումը (*հիպոկապնիա*):

3. *Թերօդափոխում* դիտվում է, երբ CO_2-ի մասնական ճնշումը փոքր է 40մմ ս.ս.-ից:

4. *Էյպնոեն* բնական օդափոխումն է հանգիստ ժամանակ:

5.*Հիպերպնոեն* շնչառության խորության մեծացումն է անկախ շնչառական շարժումների հաճախության մեծացման:

6.*Տախիպնոեն* շնչառության հաճախության մեծացումն է, իսկ *բրադիպնոեն*՝՝ շնչառության հաճախության փոքրացումն է:

7.*Ապնոեն* - շնչառության կանգն է, իսկ դ*իսպնոեն* դժվարացած շնչառությունն է (հ§ոց):

8. *Օրտոպնոե* արտահայտված հ§ոցն է, կապված թոքային մազանոթներում արյան կանգի հետ:

9. *Ասֆիքսիան* շնչահեղձությունն է, կապված շնչառական կենտրոնի կաթվածի հետ: Այս դեպքում գազափոխանակությունը կտրուկ խանգարվում է, դիտվում է թթվածնաքաղց § հիպերկապնիա:

16.6. Գազափոխանակությունը թոքերում

Թոքաբշտերի պատերը կազմված են միաշերտ հարթ էպիթելից, բարակ են § խոնավ, ունեն 0.3-0.4մմ տրամագիծ, որի շնորհիվ գազերը դիֆուզիայի օրենքի համաձայն հեշտությամբ ներթափանցում են: Թոքաբշտերի քանակը 300-350 մլն է, նրանց արտաքին մակերեսի մեծ մասը շփվում է արյան փոքր շրջանառության մազանոթներին: Շփման գումարային մակերեսը 60-120մ^2 է (ներշնչման ժամանակ 90մ^2, արտաշնչման դեպքում 30մ^2): Արյունը բշտիկային օդից բաժանված է թոքային թաղանթով, որը կազմված է սուրֆակտանտի շերտից, երկու հիմային թաղանթից, բշտիկային հարթ էպիթելից, արյունատար մազանոթների էնդոթելից: Բշտիկամազանոթային թաղանթի հաստությունը 0,4-1,5մկմ է, որն ապահովում է գազերի արագ դիֆուզիան: Գազափոխանակությունը թոքերում իրականանում է բշտիկային օդից O_2-ի դիֆուզիայով դեպի արյուն § CO_2-ի դիֆուզիայով երակային արյունից՝ բշտիկային օդ: Դիֆուզիայի արագությունը § ուղղությունը պայմանավորված են մի շարք գործոններով, որոնցից կարևորը գազերի մասնական ճնշման կամ լարվածության տարբերությունն է: Մասնական ճնշումը § լարվածությունը ըստ էության նույնն են, միայն մասնական ճնշում են ասում, եթե գազը գտնվում է գազային խառնուրդում, իսկ լարվածություն, եթե այն լուծվում է հեղուկի մեջ: Գազի մասնական ճնշումը գազային խառնուրդի ընդհանուր ճնշման այն մասն է, որը բաժին է ընկնում տվյալ գազին, § կախված չէ գազի բնույթից: Դ.Դալտոնի օրենքի համաձայն գազի մասնական ճնշումը խառնուրդում ուղիղ համեմատական է նրա ծավալային պարունակությանը (գազի տոկոսային պարունակության § խառնուրդի ընդհանուր ճնշումը): Եթե մթնոլորտային ճնշումը 760մմ ս.ս. § օդում կա 20,94% O_2, 0,03% CO_2 § 79,0% N_2, ապա կարելի է հաշվել յուրաքանչյուր գազի մասնական ճնշումը մթնոլորտում:

Գազերի 100% խառնուրդի ճնշումը 760մմ ս.ս.

20,93% O_2 – X

$$PO_2=\frac{760 \times 20,94}{100}=159\text{մմ ս.ս.}$$

$$PCO_2=\frac{760 \times 0,04}{100}=0,2\text{մմ ս.ս.}$$

Թոքաբշտերի գազային խառնուրդում ջրային գոլորշիների մասնական ճնշումը 37^{0}C պայմաններում կազմում է 47մմ ս.ս., ուստի թոքաբշտային գազային խառնուրդի ճնշումը կլինի՝ 760-47=713մմ ս.ս., իսկ O_2-ի տոկոսային պարունակությունը հավասար է 14%-ի:

$$PO2=\frac{713 \times 14}{100}=99,82\text{մմ ս.ս. (100մմ ս.ս.)}$$

Ածխաթթու գազի մասնական ճնշումը բշտիկային օդում նրա 5,5% պարունակության դեպքում կկազմի՝

$$PCO_2=\frac{713 \times 5,5}{100}=40\text{մմ ս.ս.}$$

Թոքաբշտերը շրջահյուսող երակային արյան մեջ O_2-ի մասնական ճնշումը կազմում է 40մմ ս.ս., CO_2-ինը՝ 46մմ ս.ս.: Երակային արյան § բշտիկային օդի թթվածնի մասնական ճնշման տարբերությունը կազմում է 60մմ ս.ս. (100-40), որը բավարար է, որպեսզի արյան փոքր շրջանառության մազանոթներով արյան հոսքի ընթացքում (0,7-0,8վրկ) նրա մեջ թթվածնի լարվածությունը հավասարվի բշտիկների O_2-ի մասնական ճնշմանը: Ածխաթթու գազը թոքաբշտեր է դիֆուզվում 20-25 անգամ ավելի արագ, քան O_2-ը, քանի որ այն լավ է լուծվում հեղուկում § թաղանթներում: Դրա համար էլ CO_2-ի փոխանակությունը թոքերում լրիվ է տեղի ունենում, չնայած այդ գազի մասնական ճնշման § լարվածության փոքր գրադիենտի (6մմ ս.ս.): Գազափոխանակությունը թոքաբշտերի § արյան միջ§ կատարվում է անընդհատ, սակայն ավելի շատ սրտի սիստոլայի ժամանակ:

Աղյուսակ 16.1. **PO_2-ի § PCO_2-ի լարվածությունը արյան մեջ § թոքաբշտերում (մմ ս.ս.)**

Գազ	*Երակային արյան*	*Թոքաբշտային գազային խառնուրդ*	*Թոքերի մազանոթային զարկերակային արյուն*
O_2	40	100	100
CO_2	46	40	40

Գազերի դիֆուզիային մասնական ճնշումների տարբերությունից բացի նպաստում են նաև հետևյալ գործոնները.

- թոքաբշտերի հետ մազանոթների շփման մեծ մակերեսը (60-120մ^2);
- գազերի դիֆուզիայի մեծ արագությունը;
- թոքերի ուժգին օդափոխությունն ու արյան շրջանառությունը:

Աղյուսակ16.2. **Մթնոլորտային, բշտիկային § արտաշնչվող օդի գազային կազմը %-ով**

Գազեր	*Մթնոլորտային օդ*	*Թոքաբշտիկային օդ*	*Արտաշնչվող օդ*
O_2	20,93	14,0	16,0
CO_2	0,04	5,5	4,0
N_2 § իներտ գազեր	78,5	74,5	74,9
H_2O	0,5	5,6	5,5

Հանգիստ պայմաններում մարդն օգտագործում է 250մլ O_2 § արտաշնչում 230 մլ CO_2: Այդ պատճառով բշտիկային օդում քչանում է O_2-ի § շատանում է CO_2-ի քանակը: Արտաշնչվող օդում բշտիկային գազային խառնուրդի համեմատ O_2-ի քանակը որոշ չափով շատանում է, իսկ CO_2-ինը՝ քչանում, քանի որ դրան ավելանում է օդատար ուղիների օդը, որը գազափոխանակությանը չի մասնակցել: Ազոտը գազափոխանակությանը չի մասնակցում, բշտիկային օդում նրա քանակի անշան ավելացումը հարաբերական է, քանի որ արտաշնչվող օդի ծավալը ներշնչվող օդի ծավալից մի փոքր քիչ է:

16.7. Գազերի փոխադրումը արյունով

Արյան մեջ գազերը կարող են գտնվել ֆիզիկապես լուծված § քիմիական կապի ձ§ով: Հեղուկում լուծված գազի քանակը կախված է.

1. հեղուկի բաղադրությունից; 2. հեղուկի վրա գազի ունեցած ճնշումից § ծավալից; 3. հեղուկի ջերմաստիճանից; 4. հետազոտվող գազի բնույթից:

Որքան տվյալ գազի ճնշումը բարձր է § ջերմաստիճանը ցածր, այնքան շատ գազ կլուծվի հեղուկում: Ջերմաստիճանի բարձրացման դեպքում գազի լուծելիությունը իջնում է: Ֆիզիկապես լուծված գազի քանակը որոշվում է հետ§յալ բանաձ§ով՝

$$g=\frac{av \times p}{A}$$

որտեղ a-ն կլանման (աբսորբցիայի) գործակիցն է, այսինքն 1մլ հեղուկում լուծվծ գազի քանակը 0°C-ի ջերմաստիճանի § 760մմ ս.ս. մթնոլորտային ճնշման դեպքում (արյան պլազմային համար aO_2= 0,024; aCO_2=0,49); V-ն հեղուկի ծավալն է, P-ն՝ մասնական ճնշումը; A-ն մթնոլորտային ճնշումը:

Եթե մթնոլորտային ճնշումը § ջերմաստիճանը կայուն են, ապա լուծված գազի քանակը կախված է մասնական ճնշումից: Թթվածնի լուծելիությունն արյան մեջ կազմում է

$g=\frac{0,024x100}{}$ x100=0,3 ծավալային %, CO_2-ը՝ 4 ծավալային %, N_2-ը՝ 1 ծավալային %:

16.7.1. Թթվածնի փոխադրումը

Թթվածինը համարյա ամբողջապես փոխադրվում է հեմոգլոբինի հետ քիմիական կապի ձ§ով: Փոխադրումը սկզբում կատարվում է կոնվեկցիայի ճանապարհով, իսկ մազանոթներում՝ մասնական ճնշման տարբերության հետ§անքով: Թափանցելով էրիթրոցիտներ O_2-ը միանում է Hb-ին § առաջանում է HbO_2: 1 գրամ հեմոգլոբինը կապում է1,34-1,36մլ O_2: Արյան մեջ Hb-ի 14գ%-ի պարունակության դեպքում արյան յուրաքանչյուր 100մլ-ը կարող է տեղափոխել 19-20մլ O_2 (14x1,34=19 ծավալային %), իսկ 1 լիտրը՝ 190-200մլO_2: Թթվածնի այն առավելագույն քանակը, որը կապում է հեմոգլոբինը նրա լրիվ հագեցվածության դեպքում կոչվում է *արյան թթվածնային ծավալ*: 19-20 ծավալային %-ից միայն 0,3 ծավալային %-ն է տեղափոխվում լուծված վիճակում: Լուծված փուլը խիստ կար§որ է, քանի որ O_2-ը մազանոթներից հյուսվածքներ § թոքաբշտերից արյուն ու էրիթրոցիտ է անցնում լուծված վիճակում: Հեմոգլոբինը մեծ խնամակցությամբ է օժտված O_2-ի նկատմամբ § չփոխելով երկաթի արժեքականությունն արագորեն միանում է նրան PO_2-ի մեծացման դեպքում § հեշտությամբ տալիս է O_2-ը PO_2-ի իջեցման դեպքում: HbO_2-ի առաջացումը թոքերի մազանոթներում տեղի է ունենում շատ արագ: Հեմոգլոբինի թթվածնով կիսահագեցման ժամանակը կազմում է 0,01վրկ: HbO_2-ի առաջացման գլխավոր գործոնը թոքաբշտերում O_2-ի բարձր մասնական ճնշումն է (100մմ ս.ս.): Թոքերում հեմոգլոբինի թթվածին կապելու արագությունը § հյուսվածքներին դրա տալը կարելի է գրաֆիկորեն արտահայտել HbO_2-ի առաջացման § փեղեկման կորով (Նկ.): Եթե աբսցիսների առանցքի վրա նշվի O_2-ի մասնական ճնշումը, իսկ օրդինատների առանցքի վրա՝ HbO_2-ի տոկոսը, ապա կարելի է ստանալ օքսիհեմոգլոբինի փեղեկման կորը, որը ցույց է տալիս, որ O_2-ի մասնական ճնշման § առաջացած HbO_2-ի միջ§ չկա ուղղակի համամասնական կապ, այդ կախվածությունը ոչ թե ուղիղ գծային բնույթ ունի, այլ S-աձ§ է (հիպերբոլ): Կորագծի վրա կան բնորոշ հատվածներ, որոնք արտահայտում են հեմոգլոբինի թթվածնով հագեցվածության կախվածությունը նրա մասնական ճնշումից:

1. Երբ O_2-ի լարվածությունը 0 է, ապա արյունը պարունակում է միայն վերականգնված հեմոգլոբին: Թթվածնի լարվածության մեծացումն ուղեկցվում է HbO_2-ի քանակի մեծացմամբ:

2. PO_2-ը 0-ից 10մմ ս.ս. հասնելու դեպքում արյան թթվածնացումը ընթանում է դանդաղ:

3. 20-ից 40մմ ս.ս.-ի դեպքում Hb-ի թթվածնով հագեցվածությունն արագ է կատարվում § հասնում է 75%-ի (կորագիծը կտրուկ բարձրանում է):

4. PO_2-ի 40-60մմ ս.ս. մեծացման դեպքում հեմոգլոբինի թթվածնով հագեցվածությունը խիստ դանդաղում է, սակայն հասնում է 90%-ի:

5. PO_2-ը 60մմ ս.ս.-ից բարձր լինելու դեպքում հեմոգլոբինի հետագա հագեցումը դանդաղում է § աստիճանաբար մոտենում է 96-98%-ի, երբեք չհասնելով 100%-ի: Այսպիսի բարձր հագեցվածություն դիտվում է երիտասարդների մոտ: Թթվածնի լարվածության հետագա բարձրացման դեպքում կորագիծը զուգահեռ է գնում աբսցիսների առանցքին: Այսպիսով HbO_2-ի փեղեկման կորը կազմված է երկու մասից՝ կտրուկ § թեթ§ակի թեքությունից:

Թեթ§ակի թեքությունը, որը համապատասխանում է O_2-ի բարձր լարվածությանը (60մմսս) վկայում է այն մասին, որ այդ պայմաններում օքսիհեմոգլոբինի քանակը քիչ է կախված O_2-ի լարվածությունից § նրա մասնական ճնշումից ներշնչվող ու թոքաբշտային օդում: Դա ունի կենսաբանական կար§որ նշանակություն: Եթե զարկերակային արյան մեջ PO_2-ը նվազի մինչ§ 60մմ ս.ս., այնուամենայնիվ արյան թթվածնային հագեցվածությունը կկազմի 90% ու օրգանիզմը դեռ§ս կապահովվի թթվածնով: Օրինակ լեռներ բարձրանալիս մթնոլորտային ճնշումը 760մմ ս.ս.-ից իջնում է 600մմ ս.ս., O_2-ի մասնական ճնշումը թոքաբշտերում 100-ից դառնում է 70մմ ս.ս., իսկ առաջացած HbO_2-ի քանակն ընդամենը նվազում է միայն 3%-ով: Հետ§ապես կորագծի թեթ§ակի թեքությունն արտացոլում է Hb-ի ընդունակությունը կապել մեծ քանակով O_2, չնայած ներշնչվող օդում նրա մասնական ճնշման չափավոր իջեցմանը: Այդ պայմաններում հյուսվածքները բավարար չափով մատակարարվում են թթվածնով: Բացի PO_2-ի գրադիենտից կան նա§ օժանդակ գործոններ, որոնք նպաստում են արյան թթվածնացմանը՝ 1. $HbCO_2$-ից CO_2-ի անջատումը § հեռացումը (Վերիգոյի արդյունք); 2. թոքերում ջերմաստիճանի իջեցումը; 3. արյան pH-ի մեծացումը (Բորի արդյունք); 4. դիֆոսֆոգլիցերատի քանակի փոքրացումը:

Օքսիհեմոգլոբինի փեղեկումը տեղի է ունենում արյան մեծ շրջանառության մազանոթներում: Այս դեպքում Hb-ը ոչ միայն O_2-ը տալիս է հյուսվածքներին, այլ§ միանում է հյուսվածքներում առաջացած CO_2-ին: HbO_2-ի փեղեկման գլխավոր գործոնը PO_2-ի իջեցումն է, որն արագորեն օգտագործվում է հյուսվածքների կողմից: Քանի որ երակային արյան PO_2-ի լարվածությունը չի իջնում 40մմ ս.ս.-ից, ապա պարզ է դառնում, որ HbO_2-ի առաջացումը թոքերում § փեղեկումը հյուսվածքներում ընթանում է կորագծի միևնույն վերին մասում (Hb-ի թթվածնով հագեցվածության 75-96%-ի սահմանում): Երակային արյան մեջ O_2-ի պարունակությունը կազմում է 14,5-15,5 ծավալային %, այսինքն արյունը թթվածինը լրիվ չի տալիս հյուսվածքներին: Թթվածնի այն մասը, որը յուրացվել է հյուսվածքների կողմից կոչվում է *յուրացման գործակից*: 100մլ արյունը, որը պարունակում է 19-20մլ O_2, հյուսվածքներին տալիս է 4,5 մլ O_2 (22-23%): Յուրացման գործակիցը տարբեր հյուսվածքներում նույնը չէ, սրտամկանում, ուղեղի գորշ նյութում, լյարդում հասնում է 50-60%: Մետաբոլիզմի ուժեղացումը նպաստում է օքսիհեմոգլոբինի փեղեկմանը: Բացի գլխավոր գործոնից (PO_2 գրադիենտ) օքսիհեմոգլոբինի փեղեկմանը նպաստում են՝

1. CO_2-ի կուտակումը հյուսվածքներում; 2. միջավայրի թթվայնացումը; 3. ջերմաստիճանի բարձրացումը; 4. 2,3 դիֆոսֆոգլիցերատը, որն առաջանում է էրիթրոցիտներում գլյուկոզի ճեղքման դեպքում, այն ներդրվում է հեմոգլոբինի կենտրոնական մասում § իջեցնում նրա խնամակցությունը O_2-ի հանդեպ, լավացնում օքսիհեմոգլոբինի փեղեկումը: Օքսիհեմոգլոբինի փեղեկումը արագացնում է նա§ ԱԵՖ-ը: Տարիքի մեծացմանը զուգընթաց O_2-ի միացումը Hb-ին վատանում է: Պտղի արյան Hb-ը (HbF) օժտված է առավել մեծ խնամակցությամբ O_2-ի հանդեպ քան HbA-ն: Միոգլոբինը §ս միացնում է O_2, այն ավելի հարազատ է նրա նկատմամբ, քան Hb-ը: Արդեն PO_2-ի 3-4մմ ս.ս. դեպքում միոգլոբինի 50%-ը միանում է O_2-ին, իսկ PO_2-ը 40մմ ս.ս.-ի դեպքում՝ 95%: Սակայն միոգլոբինը ավելի դժվարությամբ է անջատում O_2:

16.7.2. Ածխաթթու գազի փոխադրումը

Երակային արյունը պարունակում է 58 ծավալային % CO_2, որը փոխադրվում է լուծված § քիմիական կապի ձ§ով: CO_2-ի մեծ մասը (39 ծավալ%) փոխադրվում է պլազմայով, ընդ որում 33 ծավալ %-ը $NaHCO_3$-ի տեսքով, 4 ծավալային %-ը լուծված վիճակում § 2 ծավալային %-ը որպես H_2CO_3: էրիթրոցիտներում CO_2-ը գտնվում է կարբոհեմոգլոբինի (5 ծավալային %) § $KHCO_3$-ի տեսքով (14 ծավալային %): Կարբոհեմոգլոբինը թոքերում փեղեկվում է § CO_2-ն ամբողջությամբ օրգանիզմից հեռանում է արտաշնչվող օդով, իսկ այլ քիմիական միացություններից այն հեռանում է մասնակի: Արյան մեջ CO_2-ի որոշ քանակի ավելա-ցումը բարենպաստ ազդեցություն է թողնում օրգանիզմի վրա՝ մեծացնում է ուղեղի § միոկարդի արյունամատակարարումը, խթանում կենսասինթեզը, հյուսվածքների վերականգնումը, ինչպես նաև§ անոթաշարժ § շնչառական կենտրոնները: Օքսիդացման գործընթացների արդյունքում CO_2-ի մասնական ճնշումը բջիջներում § միջբջջային տարածությունում նշանակալիորեն մեծանում է (շուրջ 60-80մմ ս.ս.), իսկ հյուսվածքներ թափանցող զարկերակային արյան մեջ այն կազմում է 40 մմ ս.ս.: Հյուսվածքաարյունային պատնեշի երկու կողմերում CO_2-ի լարվածության տարբերության հետ§անքով CO_2-ը մազանոթների պատով անցնում է արյուն: Նրա աննշան մասը մնում է պլազմայում լուծված վիճակում: Պլազմայում քիչ քանակով առաջանում է H_2CO_3, քանի որ պլազման չի պարունակում կարբոնանհիդրազ ֆերմենտ: Պլազմայից CO_2-ը թափանցում է էրիթրոցիտներ, ուր կարբոնանհիդրազ ֆերմենտի ազդեցությամբ միանում է ջրին § առաջանում է H_2CO_3: Կարբոնանհիդրազ պարունակվում է նաև§ լեյկոցիտներում § թրոմբոցիտներում, ուստի CO_2-ն անցնում է նաև§ այդ բջիջներ, որտեղ առաջանում է H_2CO_3 § HCO_3^- անիոններ: Սակայն այդ բջիջների դերը CO_2-ի փոխադրման մեջ էական չէ, քանի որ նրանք Hb չեն պարունակում: Քանի որ էրիթրոցիտներում CO_2-ը վերափոխվում է H_2CO_3-ի, ուստի CO_2-ի լարվածությունը էրիթրոցիտնեում չի բարձրանում, որն էլ ապահովում է նրա մշտական թափանցումը: Երբ H_2CO_3-ի խտությունը էրիթրոցիտներում մեծանում է, այն փեղեկվում է՝ $H_2CO_3 \rightarrow H^+ + HCO_3^-$, որի հետ§անքով էրիթրոցիտներում մեծանում է HCO_3^--ի խտությունը: Վերջինս ըստ խտության գրադիենտի, էրիթրոցիտների թաղանթով կարող է դիֆուզվել պլազմա այն դեպքում, եթե չխախտվի էլեկտրական լիցքերի հավասարաչափ տեղաբաշխումը պլազմայի § էրիթրոցիտների միջ§: Այդ պատճառով յուրաքանչյուր HCO_3^- իոնի ելքի հետ միաժամանակ պետք է էրիթրոցիտներից դուրս գա մեկ կատիոն, կամ ներս մտնի մեկ անիոն: Քանի որ էրիթրոցիտների թաղանթը պրակտիկորեն անթափանց է կատիոնների § թափանցելի է անիոնների համար, ուստի HCO_3^--ի փոխարեն ըստ էլեկտրական գրադիենտի էրիթրոցիտ է անցնում Cl^- իոնը: Փոխանակային այս գործընթացը կոչվում է քլորիդային շարժ (Համբուրգերային շարժ): էրիթրոցիտներ թափանցած Cl^- իոնների մի մասը միանում է $KHCO_3$-ի փեղեկումից անջատված K^+ իոնների հետ, առաջացնելով KCl: Պլազմա թափանցած HCO_3^--ը միանում է Na-ի հետ առաջացնելով $NaHCO_3$: էրիթրոցիտներ CO_2-ի թափանցման § H_2CO_3-ի առաջացմանը զուգահեռ հյուսվածքային մազանոթներում, ուր O_2-ի մասնական ճնշումը ցածր է, իսկ CO_2-ինը բարձր, $KHbO_2$-ը հեշտությամբ փեղեկվում է § O_2-ը

տալիս հյուսվածքներին: Այդ վիճակում KHb-ը կորցնում է K^+ իոնը § հեշտությամբ վերցնում ածխաթթվի H^+ իոնը վերափոխվելով հեմոգլոբինաթթվի (HHb): Իր հերթին K^+ իոնը միանում է հիդրոկարբոնատի իոնին § առաջացնում կալիումի բիկարբոնատ:

$$KHbO_2+H_2CO_3 \rightarrow HHb+KHCO_3+O_2$$

Միացնելով H^+ իոնը հեմոգլոբինը գործում է որպես բուֆերային համակարգ, ուստի H_2CO_3-ի մեծ մասը թոքեր է տեղափոխվում առանց pH-ի փոփոխության: Վերականգնված հեմոգլոբինը CO_2-ի հետ կարբամինային կապով առաջացնում է կարբոհեմոգլոբին (կարբամինոհեմոգլոբին)

$$HHb+CO_2=HHbO_2 \text{ (Hb-NH-COOH)}$$

էրիթրոցիտներում անիոնների կուտակում առաջացնում է օսմոսային ճնշման բարձրացում, որի հետ§անքով ջուրը պլազմայից անցնում է էրիթրոցիտներ: Դա է պատճառը, որ արյան մեծ շրջանառության մազանոթներում էրիթրոցիտներ ծավալը մեծանում է: CO_2-ի քիչ քանակ (1-2%) փոխադրվում է նա§ պլազմայի սպիտակուցներով կարբամինային միացության տեսքով: Թոքերում տեղի է ունենում հակառակ գործընթաց՝ CO_2-ի անջատումը (օրական արտադրվում է շուրջ 850գ CO_2): Առաջին հերթին թոքաբուշտ է դուրս գալիս պլազմայում լուծված CO_2-ը ըստ մասնական ճնշման տարբերության (թոքաբշտում՝ 40մմ ս.ս., երակային արյան մեջ՝ 46մմ ս.ս.): Դա բերում է PCO_2-ի իջեցմանն արյան մեջ, որն ուղեկցվում է կարբոհեմոգլոբինից CO_2-ի անջատումով § թափանցումով թոքաբշտեր: Թոքաբշտերում O_2-ի մասնական ճնշումը բարձր է, այն թափանցում է թոքային մազանոթներ § միանալով վերականգնված հեմոգլոբինին առաջացնում է $HHbO_2$, որը փոքրացնում է CO_2-ի խնամակցությունը հեմոգլոբինի նկատմամբ § նպաստում կարբոհեմոգլոբինի ճեղքմանը (Հոլդենի արդյունք): Օքսիհեմոգլոբինը լինելով ավելի ուժեղ թթու, քան H_2CO_3-ը, ռեակցիայի մեջ է մտնում $KHCO_3$-ի հետ § առաջացնում օքսիհեմոգլոբինի կալիումական աղ § ածխաթթու.

$$KHCO_3+ HHbO_2 \rightarrow KHbO_2+ H_2CO_3$$

Օքսիհեմոգլոբինը K^+ կատիոնների աղբյուր է, որն անհրաժեշտ է հյուսվածքներում բիկարբոնատի ձ§ով ածխաթթուն կապելու համար: CO_2-ի լարվածության անկման հետ կարբոնանհիդրազ ֆերմենտը արագացնում է H_2CO_3-ի ճեղքումը՝

$$H_2CO_3 \rightarrow H_2O+ CO_2$$

Անջատված CO_2-ը թափանցում է թոքաբշտեր: Քանի որ թոքային մազանոթների էրիթրոցիտներում HCO_3^- իոնների խտությունն իջնում է, որպես պատասխան HCO_3^- իոնները պլազմայից անցնում են էրիթրոցիտներ, իսկ Cl-ը դեպի պլազմա՝ ապահովելով էլեկտրաստատիկ հավասարակշռությունը: էրիթրո-ցիտներում HCO_3^- -ը միանում է H^+-ին առաջացնում H_2CO_3, որը դիսոցվում է H_2O-ի § CO_2-ի: Վերջինս թափանցում է թոքաբշտեր § հեռանում, իսկ Cl-ը պլազմայում միանալով Na^+-ի հետ առաջացնում է NaCl:

16.8. Շնչառության կարգավորումը

Թոքերի օդափոխությունն իրականանում է շնչառական մկանների պարբերական կծկումներով, որոնց հաճախությունը § ուժը համապատասխանում են օրգանիզմի պահանջներին: Շնչառական մկանները նյարդավորվում են մարմնական նյարդերով: Նրանց պարբերական կծկումներն պայմանավորված են շնչառական կենտրոնի գործունեությամբ: Շնչառական կենտրոն է կոչվում ԿՆՀ-ի տարբեր բաժիններում տեղադրված նեյրոնների ամբողջականությունը, որոնք ապահովում են շնչառական մկանների կծկումները § արտաքին շնչառությունը հարմարեցնում արտաքին ու ներքին միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Ստոծանիական նյարդի կենտրոնը գտնվում է ողնուղեղի պարանոցային բաժնի C_3-C_4 հատվածներում:

Միջկողային մկանները նյարդավորող նյարդերի կենտրոնները գտնվում են կրծքային բաժնի 4-10 հատվածներում, իսկ որովայնի մկանները նյարդավորող կենտրոնները՝ կրծքագոտկային (T_4-L_3) հատվածներում: Շարժանեյրոնները ներդիր նեյրոնների հետ միասին առաջացնում են ողնուղեղային շնչառական կենտրոններ: Սակայն դրանք կատարողական կենտրոններ են, քանի որ նրանց ակտիվությունը կախված է երկարավուն ուղեղում տեղադրված շնչառական կենտրոնի գործունեությունից: Երկարավուն ուղեղի անջատումը ողնուղեղից հանգեցնում է շնչառության դադարի: Եթե հատումը կատարվում է կամրջից վեր շնչառության բնույթը չի փոխվում, կամրջից ներք§ հատում կատարելիս շնչառական շարժումները պահպանվում են, բայց դառնում են ոչ կանոնավոր, իսկ ողնուղեղի պարանոցային § կրծքային հատվածների միջ§ հատում կատարելիս պահպանվում է միայն ստոծանիական շնչառությունը:

16.8.1. Շնչառական կենտրոնի տեղադրվածությունը

Շնչառական կենտրոնի տեղադրվածությունը հայտնաբերվել է ուղեղաբունը տարբեր մակարդակներում հատելու կամ գրգռելու միջոցով: Առաջին անգամ Ա.Հ. Լեգալուան (1812) թռչունների ուղեղը հատելի, իսկ Մ. Ֆլուրանսը (1842) երկարավուն ուղեղի տարբեր հատվածներ գրգռելու § քայքայելու միջոցով հայտնաբերեցին, որ շնչառական կենտրոնը գտնվում է երկարավուն ուղեղում, ռոմբած§ փոսի ներքին անկյունում, որի քայքայումը առաջացնում է շնչառության դադար: Մ. Ֆլյուրանսը շնչառական կենտրոնը պատկերացնում էր որպես մեկուսացված գոտի՝գնդասեղի գլխիկի չափով § այն անվանեց «կենսաբանական հանգույց»: Ն.Ա. Միսլավսկին (1885) ուղեղաբնի տարբեր մակարդակների հատման § երկարավուն ուղեղի տարբեր բաժինների կետային գրգռման ու քայքայման միջոցով հաստատեց, որ շնչառական կենտրոնը գտնվում է երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացությունում՝ IVփորոքի հատակում, § կազմված է 2 կիսակենտրոններից՝ ներշնչական § արտաշնչական: Ն.Ա. Միսլավսկու եզրակացությունները հետագայում հաստատվեցին, լրացվեցին § ճշտվեցին միկրոէլեկտրոդային տեխնիկայի օգնությամբ: Ռ. Բաումգարդենը (1956) գրանցեց շնչառական նեյրոնների ազդակային ակտիվությունը § դրանց բաժանեց 2 խմբի՝ ներշնչական (ինսպիրատոր) § արտաշնչական (էքսպիրատոր): Այն նեյրոնները որոնք համազարկի ձ§ով ազդակների պարպում էին առաջացնում ներշնչման փուլում կոչվեցին *ներշնչական*, իսկ որոնց ակտիվությունն առաջանում էր արտաշնչման փու-

լում՝ *արտաշնչական*: Նա բացահայտեց, որ շնչառական նեյրոններ հայտնաբերվում են երկարավուն ուղեղի ամբողջ երկարությամբ, ընդ որում ներշնչական § արտաշնչական կենտրոնների միջև խստագույն սահման չկա: Սակայն կան հատվածներ, որտեղ գերակշռում են ներշնչական նեյրոնները, օրինակ թիկնային կորիզախմբում, իսկ փորային կորիզախմբում՝ արտաշնչական նեյրոնները: Թիկնային խմբի նեյրոնները հարում են միայնակ խրձին: Նրանց աքսոնները հաղորդվում են շնչառական կենտրոնի այլ նեյրոններին § ստոծանիական նյարդի շարժանեյրոններին, ինչպես նաև փորային խմբի նեյրոններ § դրդող սինապսներ առաջացնում ներշնչական նեյրոնների ու արգելակող սինապսներ՝ արտաշնչական նեյրոնների հետ: Փորային կորիզախմբում գտնվող նեյրոնների մեծ մասն աքսոններ են ուղարկում ողնուղեղի միջկողային § որովայնի մկանները նյարդավորող շարժանեյրոններին, իսկ մյուս մասը՝ ստոծանիական նյարդի կորիզին: Փորային կորիզախմբում գտնվում են նաև թափառող նյարդի արտատար նեյրոններ, որոնք կարգավորում են օդատար ուղիների լուսանցքը շնչառական ցիկլի ռիթմին համապատասխան: Ներշնչական § արտաշնչական նեյրոններն միմյանց նկատմամբ ցուցաբերում են փոխհակադարձ արգելակող ազդեցություն:

Ներկայումս շնչառական նեյրոնները բաժանվում են՝ 1. *Վաղ ներշնչական* § *արտաշնչական նեյրոններ*, որոնք պարպվում են կարճ համազարկով ներշնչումից § արտաշնչումից առաջ; 2. *ուշ ներշնչական* § *արտաշնչական նեյրոններ*, որոնք դրդվում են ներշնչման կամ արտաշնչման ավարտին; 3. *լրիվ ներշնչական* § *արտաշնչական նեյրոններ*, որոնց դրդումը համընկնում է շնչառության համապատասխան փուլին; 4. *ներշնչական-արտաշնչական նեյրոններ*, որոնք դրդվում են ներշնչման փուլում § ավարտվում արտաշնչման սկզբում; 5. *արտաշնչական-ներշնչական նեյրոններ*, որոնք դրդվում են արտաշնչման ժամանակ § ավարտվում արտաշնչման սկզբում; 6. *անընդհատ ակտիվ նեյրոններ*, որոնք մշտապես դրդվում են, սակայն ազդակահոսքը ուժեղացնում են ներշնչման կամ արտաշնչման սկզբում: Այս բոլոր տեսակի նեյրոնների դրդող § արգելակող փոխազդեցությունն ապահովում է շնչառական կենտրոնի պարբերական գործունեությունը: Արտաշնչական նեյրոնների մեծ մասը հակաինսպիրատոր են, § միայն մի մասն է ազդակներ ուղարկում արտաշնչական մկաններին:

Շնչառական նեյրոնների կուտակում գոյություն ունի վարոլյան կամրջի վերին մասում, որին անվանում են շնչահսկիչ (պնևմոտաքսիկ) կենտրոն: Այն վերահսկում է երկարավուն ուղեղի ներշնչական § արտաշնչական նեյրոնների ակտիվությունը: Կամրջի շնչառական նեյրոններն ազդակներ են ստանում երկարավուն ուղեղի ներշնչական նեյրոններից § հետադարձ ազդակներ ուղարկում երկարավուն ուղեղ, որոնք դրդում են արտաշնչական § արգելակում ներշնչական նեյրոններին:

Շնչառության կարգավորմանը մասնակցում են նաև միջին ուղեղը, ենթատեսաթումբը, մեծ կիսագնդերի կեղևը: Միջին ուղեղը մասնակցում է շնչառական մկանների լարվածության կարգավորմանը, ենթատեսաթումբը՝ շնչառության հաճախության § խորության կարգավորմանը ֆիզիկական աշխատանքի ժամանակ § ջերմաստիճանի փոփոխության դեպքում: Մեծ կիսագնդերի կեղևի մասնակցությամբ կարելի է կամավոր փոխել շնչառության խորությունն ու հաճախությունը:

Շնչառական կենտրոնի ինքնավարություն: Շնչառական կենտրոնի նեյրոններում պարբերաբար առաջանում են ինքնածին ազդակներ, որոնք վարընթաց նյարդային ուղիներով հասնում են շնչառական մկանները նյարդավորող շարժանեյրոններին, որոնց դրդումն առաջացնում է մկանների կծկում § սկսվում է շնչառական բոլորաշրջան: Այդ պարբերական ակտիվություն նունի ինքնավար բնույթ, քանի որ ի հայտ է գալիս "մեկուսացված երկարավուն ուղեղի" պայմաններում, երբ բացակայում են զգայական ազդակները: Շնչառական կենտրոնի ինքնավարության դրսնորումն առաջին անգամ դիտել է Ի.Մ. Սեչենովը (1882) գորտի մեկուսացված երկարավուն ուղեղում: Էդրիանը (1931) առաջին անգամ գրանցել է ոսկե ձկնիկի մեկուսացված երկարավուն ուղեղի ռիթմիկ ակտիվությունը: Միկրոէլեկտրոդային տեխնիկայի կիրառմամբ հաստատվել է, որ երկարավուն ուղեղը կարող է առաջացնել ինքնածին էլեկտրական ազդակներ: Շնչառական կենտրոնի նեյրոնների մեծ մասը պատկանում են ցանցած§ գոյացությանը, որոնց նեյրոններն օժտված են ինքնածին ակտիվությամբ: Շնչառական կենտրոնի ինքնավարությունը պայմանավորված է նրանում ընթացող նյութափոխանակությամբ § CO_2-ի նկատմամբ շնչառական նեյրոնների բարձր զգայնությամբ: Ամբողջական օրգանիզմի պայմաններում շնչառական կենտրոնի ինքնավարությունը մշտապես կարգավորվում է նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով: Կարնոր նշանակություն ունի թոքերից, անոթային ռեֆլեքսածին գոտիներից, կմախքային § շնչառական մկաններից հաղորդվող ազդակահոսքը, ինչպես նա§ վերկոճղեզային կառույցները, որոնց մասնակցությամբ արտաքին շնչառությունը հարմարվում է օրգանիզմի փոփոխվող պայմաններին:

16.8.2. Շնչառության նյարդահումորալ կարգավորումը

Շնչառության նյարդային կարգավորումն իրականանում է թոքերի, թոքամզի § շնչուղիների մեխանաընկալիչներից երկարավուն ուղեղ հաղորդվող ազդակահոսքով, որոնք առաջացնում են շնչառության ռեֆլեքսային փոփոխություններ, մասնակցում ներշնչման խորության § տնողության կարգավորմանը:

Տարբերում են շնչառական համակարգի մեխանաընկալիչների հետնյալ տեսակները՝ շնչուղիների լորձաթաղանթի արագ հարմարվող (իրիտանտային) ընկալիչներ, շնչուղիների հարթ մկանների ձգման ընկալիչներ, J-ընկալիչներ (բշտիկամերձ): Հատկապես կարնոր նշանակություն ունեն շնչափող-բրոնխային ծառի պատերի հարթ մկանային շերտում տեղադրված ձգման ընկալիչները, որոնք ակտիվանում են թոքերը ձգվելիս: Յուրաքանչյուր թոքում կա շուրջ 1000 ընկալիչ, որոնք դրդվում են ներշնչման դեպքում: Այդ ընկալիչները դանդաղ հարմարվող են § պատկանում են թափառող նյարդի միելինապատ թելերին: Թոքերի ձգման ընկալիչների գրգռումից դրդումը թափառող նյարդի զգայական թելերով հաղորդվում է երկարավուն ուղեղի թիկնային կորիզախմբի նեյրոններին § փոխում դրանց գործունեությունը:

Թոքերի ծավալի փոփոխության հետ կապված ռեֆլեքսներն ուսումնասիրել են գերմանացի ֆիզիոլոգներ Հերինգը § Բրեյերը, որի հիմքում ընկած է շնչառության ռեֆլեքսային ինքնակարգավորումը: Ներշնչելիս թոքերի ձգման արդյունքում մեխանաընկալիչները դրդվում են, զգայական ազդակները թափառող նյարդով հա-

ղորդվում են շնչառական կենտրոն, արգելակում ներշնչումը § ապահովում ներշնչման փոխարինումը արտաշնչումով (ներշնչումը «ծնում է» իր վախճանը): Այս դեպքում դրդվում են արտաշնչական § ուշ ներշնչական նեյրոնները, որոնք արգելակում են վաղ ներշնչական նեյրոններին: Զգայական ազդակները թոքերից թափառող նյարդով հաղորդվում են նաև § կամրջի շնչառական նեյրոններին: Արտաշնչման ժամանակ, երբ թոքային հյուսվածքը սեղմվում է § զգայահոսքը դեպի շնչառական կենտրոն նվազում է, տեղի է ունենում արտաշնչական նեյրոնների ռեֆլեքսային արգելակում § ներշնչական նեյրոնների դրդում, ինչը նպաստում է ներշնչմանը: Այսպիսով շնչառության նյարդային կարգավորման հիմքում ընկած է ինքնակարգավորման մեխանիզմը՝ ներշնչումն առաջացնում է արտաշնչում, իսկ վերջինս՝ ներշնչում (շնչառական փուլերի փոխարինում): Հերինգ-Բրեյերի ռեֆլեքսը կարգավորում է շնչառության խորությունը § հաճախությունը: Մարդու մոտ այն ունի ֆիզիոլոգիական նշանակություն հատկապես ֆիզիկական աշխատանքի դեպքում, երբ շնչառական ծավալը 1 լ-ից ավել է: Չափահաս (արթուն) մարդու թափառող նյարդի երկկողմանի կարճատև տեղային անզգայացումը չի ազդում շնչառության խորության § հաճախության վրա:

Շնչառական ուղիների լորձաթաղանթի ընկալիչների դերը: Քթի խոռոչի լորձաթաղանթի ընկալիչների գրգռումը ծխախոտի ծխով, փոշու հատիկներով, գազանման նյութերով, ջրով առաջացնում է բրոնխների, ձայնաճեղքի նեղացում, սրտային արտամղման փոքրացում, մաշկի § մկանների անոթների լուսանցքի նեղացում: Պաշտպանական այս ռեֆլեքսը նորածինների մոտ դրսևորվում է ջրում կարճատև սուզվելիս: Նրանց մոտ առաջանում է շնչառության կանգ, որը կանխում է ջրի ներթափանցումը վերին շնչառական ուղիներ: Քթի խոռոչի հետին մասի լորձաթաղանթի ընկալիչների մեխանիկական գրգռումն առաջացնում է ստոծանու, արտաքին միջկողային մկանների ուժեղ կծկումներ, հետևաբար, ներշնչում, որը բացում է շնչառական ուղին: Այս ռեֆլեքսն արտահայտված է նորածինների մոտ: Քթի խոռոչի եռորյակ նյարդի ընկալիչների գրգռումից առաջանում է փռշտոց, որը նման է հազի ռեֆլեքսին, միայն օդը հեռացվում է քթով: Այս դեպքում տեղի է ունենում նաև արցունքազատում, որը նպաստում է օդի մաքրմանը:

Բազմաթիվ նյարդային վերջույթներ են տեղավորված կոկորդի, գլխավոր բրոնխների § լորձաթաղանթի էպիթելային բջիջների միջև: Այդ ընկալիչները գրգռվում են օտար մարմիններով, բրոնխային հյութազատուկով, արտաշնչական մասնիկներով: Ազդակները վերին կոկորդային, եռորյակ § թափառող նյարդերով հաղորդվում են միայնակ խրձի կորիզին, ապա արտաշնչական նեյրոններին, որոնք իրականացնում են կտրուկ արտաշնչում § օտար մասնիկների դուրս բերում: Հազի ռեֆլեքսը համարվում է թափառող նյարդի հիմնական թոքային ռեֆլեքսը § իրականանում է որովայնի մկանների մասնակցությամբ:

Ընկալիչներն առավել զգայուն են 3 տեսակի գրգռիչների նկատմամբ՝ ծխախոտի ծուխ, շնչական ուղիների մեխանիկական ձգման § վնասման, թոքային խցանման (էմբոլիա) ու թոքային մազանոթների հիպերթենզիայի նկատմամբ:

J-ընկալիչների ռեֆլեքսներ: Այս ընկալիչները զգայուն են կենսաբանորեն մի շարք ակտիվ նյութերի՝ նիկոտինի, հիստամինի, պրոստագլանդինի նկատմամբ: Դրանք տեղադրված են թոքերի միջանկյալ հյուսվածքում, թոքաբշտերի մազանոթներին մոտ § սկիզբ են տալիս միելինազուրկ C թելերին, որոնք ընթանում են թափառող նյարդի կազմում: Այդ ընկալիչների համար գրգռիչ են հանդիսանում

նաև թոքային երակային հիպերթենզիան, միկրոխցանումը, թոքերի այտուցը: J-ընկալիչների խթանումը սկզբում առաջացնում է ապնոե, ապա մակերեսային տախիպնոե, հիպոթենզիա և բրադիկարդիա:

Թոքամզային ընկալիչները դրդվում են թոքամզի բորբոքման ժամանակ, որի դեպքում թոքամիզը դառնում է անհարթ և ուղեկցվում է ցավային ռեակցիաներով:

Մաշկի տաքազգաց և սառնազգաց ընկալիչների ուժեղ դրդումը կարող է դրդել շնչառական կենտրոնը և ուժեղացնել շնչառությունը: Սակայն, եթե մարդը ընկղմվի սառը ջրի մեջ, ապա կարգելակվի արտաշնչումը և կառաջանա երկարատև ներշնչում: Մարմնի ջերմաստիճանի բարձրացումը հիվանդության դեպքում ևս ուժեղացնում է թոքերի օդափոխությունը: Մարմնի ջերմաստիճանի աննշան իջեցումը խթանում է շնչառությունը, իսկ խորը հիպոթերմիան ճնշում է շնչառական կենտրոնի ակտիվությունը:

16.8.3. Շնչառության հումորալ կարգավորումը

Շնչառության հումորալ կարգավորումն իրականանում է արյան քիմիական կազմի, մասնավորապես O_2-ի, CO_2-ի և H^+- իոնների խտության փոփոխություններով: Շնչառական կենտրոնն օրգանիզմին ապահովում է O_2-ով և հեռացնում CO_2-ը, միաժամանակ հետադարձ կապի սկզբունքով գտնվում է իր իսկ կողմից հսկվող գործընթացների ազդեցության տակ: Շնչառության կարգավորման գործում արյան գազային բաղադրության նշանակությունը ցույց է տրվել Ա.Հ. Ֆրեդերիկի կողմից արյան խաչաձև շրջանառության փորձով:

Թմրեցման պայմաններում 2 շների մոտ հատում և խաչաձև միացնում են քնային զարկերակները և առանձին լծային երակները, իսկ ողնաշարային զարկերակները կապում են արյան հոսքը նրանցում դադարեցնելու նպատակով: Անոթների այդպիսի միացումից հետո առաջին շան գլուխը արյունով մատակարարվում է երկրորդ շան մարմնից, իսկ վերջինիս գլուխը՝ առաջին շան մարմնից: Առաջին շան մոտ փակում են շնչափողը և առաջացնում շնչահեղձություն, որոշ ժամանակից հետո նրա մոտ առաջանում է շնչառության դադար (ապնոե), իսկ երկրորդ շան մոտ զարգանում է հիպոքսեմիա (դիսպնոե): Դա բացատրվում է նրանով, որ շնչափողի սեղմումը նրա արյան մեջ առաջացնում է CO_2-ի կուտակում (հիպերկապնիա) և O_2-ի լարվածության իջեցում (հիպոքսեմիա): CO_2-ով հարուստ և O_2-ով աղքատ արյունն այդ շան մարմնից անցնում է երկրորդ շան գլուխը և խթանում նրա շնչառական կենտրոնը: Արդյունքում երկրորդ շան մոտ առաջանում է գերօդափոխում, ինչը բերում է նրա արյան մեջ CO_2-ի լարվածության նվազմանը և գործնականորեն չի ազդում O_2-ի վրա, քանի որ հեմոգլոբինը թթվածնով լրիվ հագեցած է: CO_2-ով աղքատ և O_2-ով հագեցած արյունը երկրորդ շան մարմնից անցնում է առաջին շան գլուխ և առաջացնում ապնոե:

Ֆրեդերիկի այս փորձը ցույց է տալիս, որ շնչառական կենտրոնի համապատասխան գրգռիչ է ածխաթթու գազի ավելցուկը և թթվածնի անբավարարությունը:

Հիպօքսիան, հիպերկապնիան և ացիդոզը առաջացնում են գերօդափոխություն, իսկ հիպերօքսիան, հիպոկապնիան և ալկալոզը՝ թերօդափոխություն:

Օրգանիզմի ներքին միջավայրի O_2-ի, CO_2-ի § H^+ իոնների քանակի վերահսկումը կատարվում է *ծայրամասային § կենտրոնական քիմիաընկալիչների միջոցով:* Ծայրամասային քիմիաընկալիչները տեղադրված են աորտայի աղեղում § կարոտիսյան ծոցում (անոթներից դուրս, հատուկ մարմնիկներում, որոնք լավ են մատակարարվում արյունով):

Շնչառության կարգավորման համար հատկապես կարևոր նշանակություն ունեն կարոտիսյան քիմիաընկալիչները, որոնց համար համապատասխան գրգռիչ է զարկերակային արյան PO_2-ի նվազումը, ավելի թույլ PCO_2-ի մեծացումը, ինչպես նաև H^+ իոնների խտության բարձրացումը: Այդ ընկալիչների ակտիվությունը ուժեղանում է հիպօքսիայի ժամանակ, որն ունի կարևոր նշանակություն քանի որ ազդանշանում է O_2-ի պակասի մասին: Զգայական ազդակներն աորտայի աղեղից հաղորդվում են շնչառական կենտրոն՝ թիկնային կորիզախմբին, իսկ կարոտիսյան ծոցից՝ Հերինգի նյարդով (լեզվաընդպանային նյարդի ճյուղ), արդյունքում ուժեղանում է թոքերի օդափոխումը: Թթվածնի լարվածության իջեցումը ռեֆլեքսորեն հաճախեցնում, իսկ CO_2-ի ավելցուկը՝ խորացնում է շնչառությունը:

Կենտրոնական քիմիաընկալիչները տեղադրված են երկարավուն ուղեղի բերանային բաժնում, ինչպես նաև թիկնային կորիզախմբի տարբեր շրջաններում: Կենտրոնական քիմիաընկալիչների գրգռիչ է ուղեղի միջբջջային հեղուկում H^+ իոնների խտության փոփոխությունը: Կենտրոնական քիմիաընկալիչների շրջանում pH-ի շեմքային շարժերի կարգավորման ֆունկցիան կատարում է արյունաուղեղային պատնեշը, որով իրականանում է O_2-ի, CO_2-ի § H^+ իոնների տեղափոխումը արյան § ուղեղային հեղուկի միջև: CO_2-ի § H^+ իոնների փոխադրումը կարգավորվում է կարբոանհիդրազ ֆերմենտով: Արյան մեջ CO_2-ի լարվածության բարձրացման դեպքում նրա մոլեկուլները գլխուղեղի անոթներից թափանցում են ուղեղային հեղուկ, ուր առաջանում է H_2CO_3, որը փեղեկվում է H^+ § HCO_3^- իոնների: Ուղեղային հեղուկում կուտակվում են H^+ իոնները, § խթանում կենտրոնական քիմիաընկալիչները:

Կենտրոնական քիմիաընկալիչները ողողող հեղուկում H^+ իոնների խտության § CO_2-ի լարվածության մեծացման դեպքում մեծանում է ներշնչական նեյրոնների լարվածությունը § ճնշվում արտաշնչական նեյրոնների ակտիվությունը, որի արդյունքում շնչառությունը դառնում է ավելի խորը, § կարգավորում է PCO_2-ի լարվածությունը, H^+ իոնների խտությունը: PCO_2-ի § H^+ իոնների խտության իջեցման դեպքում շնչառական կենտրոնի ակտիվությունը ճնշվում է: Եթե արհեստականորեն իջեցվի արյան O_2-ի մակարդակը § չշատանա CO_2-ի քանակը, ապա շնչառական կենտրոնի գործունեությունը կթուլանա: Ուստի բուժական նպատակներով շնչառական կենտրոնի խթանման համար օգտագործում են ոչ թե մաքուր O_2, այլ O_2-ի § 6% CO_2-ի գազային խառնուրդ: Բնականոն պայմաններում CO_2-ի ավելացումը արյան մեջ (մկանային աշխատանքի ժամանակ) տեղի է ունենում O_2-ի նվազմանը զուգահեռ § շնչառության կարգավորումն ընթանում է բնականոն ձևով: Մեծ բարձրություններում այդ համապատասխանությունը խախտվում է (O_2-ի նվազումը ուղեկցվում է նաև CO_2-ի մակարդակի նվազմամբ), այդ դեպքում տուժում է շնչառության կարգավորումը: Շնչառության կարգավորման գործում մեծ դեր ունեն նաև կարոտիսյան ծոցի § աորտայի աղեղի ճնշաընկալիչները: Արյան ճնշման մեծացման դեպքում ուժեղանում է դրանցից հաղորդվող զգայական

ազդակահոսքը, որը նպաստում է շնչառական կետրոնի ակտիվության ճնշմանը: Արյան ճնշման նվազման դեպքում, ընդհակառակը, շնչառությունն ուժեղանում է: Որոշ հորմոնների (ադրենալին, հղիության ժամանակ պրոգեստերոնը) ուժեղացնում են շնչառությունը:

16.8.4. Շնչառական կենտրոնի նեյրոնների փոխհարաբերությունը

Ներշնչական § արտաշնչական նեյրոնների միջ§ գոյություն ունի փոխհակադարձ հարաբերություն, այսինքն ներշնչական նեյրոնների դրդումն արգելակում է արտաշնչական նեյրոններին, իսկ վերջինիս դրդումը ներշնչական նեյրոններին: Այս եր§ույթը մասամբ պայմանավորված է շնչառական կենտրոնի նեյրոնների միջ§ գոյություն ունեցող ուղիղ կապերով, սակայն այն հիմնականում կախված է ռեֆլեքսային ազդեցություններից § շնչահսկիչ կենտրոնի գործունեությունից: Շնչառական կենտրոնի վրա CO_2-ի անմիջական կամ ռեֆլեքսային ազդեցությունից ներշնչական նեյրոններում ծագում է դրդում, որը հաղորդվում է շնչառական մկաններին § առաջանում է ներշնչում: Միաժամանակ ներշնչական նեյրոններից դրդումը հաղորդվում է վարոլյան կամրջում գտնվող շնչահսկիչ կենտրոնին, իսկ այնտեղից նրա նեյրոնների ելուստներով ազդակները հաղորդվում են արտաշնչական նեյրոններին առաջացնելով դրանց դրդում: Բացի այդ արտաշնչական նեյրոնների դրդում ներշնչման ժամանակ իրականանում է նա§ ռեֆլեքսորեն՝ Հերինգ-Բրեյերի ռեֆլեքսի միջոցով: Թափառող նյարդերի հատումից հետո թոքերի մեխանաընկալիչներից ազդակահոսքը դադարում է § արտաշնչական նեյրոնները դրդվում են միայն շնչահսկիչ կենտրոնից եկող ազդակներով: Արտաշնչական կենտրոն դրդող ազդակահոսքը փոքրանում է § նրա դրդումը ուշանում է: Այդ պատճառով ներշնչումը նշանակալիորեն երկարում է § ուշ է փոխարինվում արտաշնչմամբ: Շնչառությունը դառնում է հազվադեպ § խորը: Համանման փոփոխությունները թափառող նյարդի ամբողջության դեպքում դիտվում է երբ ուղեղաբունը հատում են վարոլյան կամրջի սահմանում: Այս դեպքում արտաշնչական կենտրոն դրդող ազդակների հոսքը նույնպես քչանում է § շնչառությունը դառնում է հազվադեպ ու խորը: Արտաշնչական կենտրոնի դրդումն այս դեպքում իրականանում է միայն թափառող նյարդով հաղորդվող ազդակներով: Եթե այդ կենդանիների մոտ հատվի նա§ թափառող նյարդը կամ այն սառեցվի դրդում չհաղորդելու համար, ապա շնչառությունը կկանգնի առավելաչափ ներշնչման փուլում: Այսպիսով շնչառության կենսական կար§որ ֆունկցիան հնարավոր է միայն ներշնչման § արտաշնչման պարբերական հերթափոխման դեպքում, որը կարգավորվում է նյարդային բարդ մեխանիզմով: Ինչպես արդեն գիտենք ներշնչման կենտրոնը դրդվում է ինչպես արյան մեջ ջրածնական իոնների խտության բարձրացման դեպքում, որոնք առաջացնում են երկարավուն ուղեղի § անոթային ռեֆլեքսածին գոտիների քիմիաընկալիչների դրդում, այնպես էլ աորտային § կարոտիսյան քիմիաընկալիչների վրա O_2-ի անբավարարության ազդեցության դեպքում, իսկ արտաշնչական կենտրոնի դրդումը պայմանավորված է ինչպես թափառող նյարդով հաղորդվող ազդակներով, այնպես էլ ներշնչման կենտրոնի ազդեցությամբ, իրականանում է շնչահսկիչ կենտրոնի միջոցով:

16.9. Շնչառությունը տարբեր պայմաններում

1. Շնչառությունը ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում: Շնչառության § օքսիդացման գործընթացների ուժգնությունը սերտորեն կապված են միմյանց հետ:

Շնչառական շարժումների խորությունն ու հաճախությունը փոքրանում է հանգստի § մեծանում ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում: Ֆիզիկական լարված աշխատանքի դեպքում O_2-ի օգտագործումը § CO_2-ի արտազատումը մեծանում է մոտավորապես 15-20 անգամ: Հանգիստ ժամանակ մարդը րոպեում օգտագործում է 250 մլ O_2, իսկ մկանային աշխատանքի դեպքում՝ 4 լ: Այսպիսի մեծ քանակով թթվածնի փոխադրումը հյուսվածքներ հնարավոր է թոքերի օդափոխման ուժեղացման, ինչպես նաև սրտի կծկումների հաճախության § սիստոլային արտամղման մեծացման շնորհիվ: Ֆիզիկական աշխատանքի դեպքում յուրաքանչյուր լիտր արյունից բջիջները յուրացնում են 120 մլ O_2: Դա պայմանավորված է նրանով, որ աշխատող մկաններում O_2-ի լարվածության իջեցումը § CO_2-ի լարվածության ու H^+ իոնների խտության բարձրացումն արյան մեջ նպաստում են օքսիհեմոգլոբինի փեղեկման ուժեղացմանը: Մկանային աշխատանքի դեպքում թոքերի օդափոխման ուժեղացման պատճառներից մեկը կաթնաթթվի շատացումն է արյան մեջ, այն կարող է հասնել 50-100 § նույնիսկ 200 մգ%-ի (5-22 մգ% է հանգիստ ժամանակ):

Ֆիզիկական ծանր աշխատանքի ժամանակ O_2-ի մատակարարման անբավարարության հետևանքով արյունը հարստանում է անօդակյաց գլիկոլիզի արգասիքներով, որոնք դրդում են քիմիաընկալիչներին, առաջացնելով թոքերի օդափոխման ուժեղացում: Մկանային աշխատանքի դեպքում օդափոխման մակարդակի վրա կարող է ազդել նաև մարմնի ջերմաստիճանի բարձրացումը, կատեխոլամինների խտությունը, զարկերակային թթվածնաքաղցը: Ֆիզիկական լարված աշխատանքի սկզբնական շրջանում թոքերի օդափոխման ուժեղացումը կարգավորվում է ենթատեսաթմբից, ուղեղիկից, լիմբիական համակարգից, կեղևի շաժողական գոտուց շնչառական կենտրոն հաղորդվող ազդակներով: Շնչառական կենտրոնի ակտիվությունը մեծանում է նաև մկանների սեփական ընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով:

2. Շնչառությունը մթնոլորտային ցածր ճնշման պայմաններում: Բարձրություններում, որտեղ ցածր է մթնոլորտային ճնշումը § դրա հետևանքով O_2-ի մասնական ճնշումը ներշնչվող օդում, առաջանում են շնչառության խորը փոփոխություններ: Մթնոլորտային ցածր ճնշման պայմաններում արտաքին շնչառության ռեակցիան որոշվում է թթվածնաքաղցի զարգացման արագությամբ § տևողությամբ, ինչպես նաև թթվածնի օգտագործման աստիճանով:

Մինչև 2 կմ բարձրության վրա շնչառությունն էապես չի փոխվում, քանի որ O_2-ի աննշան իջեցումը չի առաջացնում հիպօքսեմիա: Հեմոգլոբինի թթվածնով հագեցվածությունը բավարար է, աշխատունակությունն ու ինքնազգացողությունը չեն փոխվում: 3կմ բարձրության վրա թթվածնի մասնական ճնշումը թոքաբշտերում հասնում է 60մմ ս.ս.-ի, որն 90%-ով ապահովում է Hb-ի հագեցումը թթվածնով: 4կմ բարձրության վրա թթվածնի պակասը §ս փոխհատուցվում է, չնայած սրտի

հաճախությունը § շնչառության ծավալը մեծանում են: Հետագայում O_2-ի արտահայտված իջեցման հետ§անքով զարգանում է թթվածնաքաղց: Արյան մեջ թթվածնի մասնական ճնշման իջեցումը գրգռում է աորտայի § կարոտիսյան ծոցի քիմիաընկալիչները, շնչառությունը հաճախանում է, որի հետ§անքով CO_2-ը օրգանիզմից հեռանում է § զարգանում է հիպոկապնիա: Արդյունքում շնչառական կենտրոնի դրդելիությունը, հետ§ապես թոքերի օդափոխումը նվազում են, ուստի թթվածնաքաղցը դառնում է զգալի § 4-5կմ բարձրության վրա զարգանում է *բարձրության հիվանդություն*: Դիտվում են ֆիզիկական § մտավոր աշխատունակության նվազում, հոգնելիություն, անտարբերություն, գլխացավ, գլխապտույտ սրտի կծկումների հաճախության § արյան ճնշման նվազում: 7կմ բարձրության վրա կարող է նկատվել գիտակցության կորուստ, կյանքին վտանգ է սպառնում շնչառության § արյան շրջանառության խանգարումը: Թթվածնի մասնական ճնշումը թոքաբշտերում կազմում է 35մմ ս.ս.: 20կմ բարձրության վրա O_2-ի քանակը ներշնչվող օդում իջնում է զրոյի:

Բարձրություններում երկարատ§ մնալու դեպքում (լեռների մշտական բնակիչների մոտ) առաջանում է կլիմայահարմարում (ակլիմատիզացիա) թթվածնի մասնական ցածր ճնշման նկատմամբ: Կլիմայահարմարման դեպքում տեղի է ունենում ֆիզիոլոգիական մեխանիզմների հարմարում թթվածնաքաղցի նկատմամբ, որին նպաստում են՝ 1. ծայրամասային քիմիաընկալիչների զգայունության իջեցումը թթվածնաքաղցի հանդեպ; 2. թոքերի օդափոխության մեծացումը; 3. էրիթրոցիտների § հեմոգլոբինի քանակի ավելացումը, հետ§աբար արյան թթվածնային տարողության մեծացումը; 4. օրգանիզմի հյուսվածքների, մասնավորապես ԿՆՀ-ի, զգայունության իջեցումը O_2-ի անբավարար մատակարարման նկատմամբ; 5. հյուսվածքային մազանոթներում օքսիհեմոգլոբինի փեղեկման արագացումը:

Շնչառությունը մթնոլոտային բարձր ճնշման պայմաններում: Մթնոլոտային բարձր ճնշման պայմաններում հայտնվում են ջրասույզերը, կեսոններում, հանքահորերում աշխատողները: Ջրում յուրաքանչյուր 10մ խորասուզվելիս մթնոլորտային ճնշումը մեկ մթնոլորտով ավելանում է:

Մթնոլոտային բարձր ճնշման պայմաններում մեծանում է գազերի մասնական ճնշումը § բարձրանում արյան մեջ դրանց լուծելիությունը: Այս պայմաններում շնչառությունն ապահովելու համար անհրաժեշտ է ներշնչվող օդում փոքրացնել O_2-ի քանակը, քանի որ նրա ավելցուկը կարող է առաջացնել թթվածնային թունավորում: Բացի այդ, ազոտի մասնական ճնշման մեծացումը ներշնչվող գազային խառնուրդում թունավոր է ԿՆՀ-ի համար: Ուստի խորություններում աշխատելիս պետք է օգտագործել հելիումի § թթվածնի խառնուրդ: Հելիումն արյան մեջ դժվար է լուծվում § օժտված է փոքր խտությամբ, քան ազոտը, որը փոքրացնում է դիմադրությունը շնչառության նկատմամբ § արագ դիֆուզվում է հյուսվածքներից:

Մեծ վտանգ է ներկայացնում խորություններից ջրի մակերես արագ բարձրանալը, հատկապես ազոտ պարունակող գազային խառնուրդ ներշնչելու դեպքում, քանի որ կարող է զարգանալ կեսոնային հիվանդություն: Այս դեպքում արյան § հյուսվածքներում մեծ ծավալով լուծված գազերը չեն հասցնում օրգանիզմից հեռանալ § առաջացնում են բշտիկներ, որոնք կարող են խցանել փոքր անոթները (գազային էմբոլիա): Հատկապես տուժում է ԿՆՀ-ը, խանգարվում

է արյան շրջանառությունը, լսողությունը, տեսողությունը, մկաններում ի հայտ է գալիս ցավ, առաջանում է փսխում, հ§ոց, գիտակցության կորուստ: Տուժածին օգնություն ցույց տալու համար անհրաժեշտ է նրան նորից տեղավորել բարձր ճնշման պայմաններում, ապա իրականացնել ապաճնշում, որը կարող է տ§ել մի քանի ժամ կամ օր:

Գլուխ17. ՄԱՐՍՈՂՈՒԹՅԱՆ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

17. 1. Մարսողության էվոլյուցիան

Կենդանական աշխարհում տարբերում են մարսողության երեք տեսակ՝ արտաբջջային (խոռոչային, աղիքային), ներբջջային եւ առպատային: Շատ կենդանիների մոտ դիտվում է ինչպես ներ-, այնպես էլ արտաբջջային մարսողություն, իսկ որոշ կենդանիների մոտ դիտվում է միայն մարսողության մեկ տեսակ՝ արտաբջջային կամ ներբջջային: Ներբջջային մարսողությունը որպես տարրական ձեւ, հատուկ է միաբջիջ կենդանիներին եւ բազմաբջիջ ֆիլոգենեզ տեսանկյունով ավելի հնագույն օրգանիզմներին, որոնք չունեն կամ ունեն թույլ տարբերակված մարսողական խողովակ (սպունգներ, տափակ որդեր): Միաբջիջ օրգանիզմները կամ բազմաբջիջ օրգանիզմների մասնագիտացված բջիջները ուղղակիորեն շփվում են սննդի հետ եւ այն ֆագոցիտում: Սննդանյութերի ֆերմենտային ճեղքումը տեղի է ունենում բջջի ներսում՝ մարսողական վակուոլում (ժամանակավոր աղիքում): Մարսողական վակուոլում սննդի մարսումը իրականանում է նրանում սինթեզվող ֆերմենտների եւ սննդի սեփական ֆերմենտների ազդեցությամբ: Փշամորթների, օղակավոր որդերի եւ փափկամարմինների ներբջջային մարսողությունը հանդիսանում է հիդրոլիզի հավելյալ մեխանիզմ: Բարձրակարգ ողնաշարավորների եւ մարդկանց մոտ ներբջջային մարսողությունը ունի սահմանափակ նշանակություն եւ իրականացնում է պաշտպանական ֆունկցիա (ֆագոցիտոզ): Ներբջջային մարսողությունը որոշ չափով պետք է դիտել որպես արտաբջջային, քանի որ վակուոլը ցիտոպլազմայից սահմանազատված է օրգանական շատ նյութերի համար ցածր թափանցելիություն ունեցող թաղանթով:

Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում մարսողության ներբջջային տեսակը աստիճանաբար փոխարինվում է արտաբջջայինով: Մարսողության այս տեսակը բնորոշ է այն օրգանիզմներին, որոնք էվոլյուցիոն զարգացման սանդղակում վեր են կանգնած տափակ որդերից: Այն տիրապետող է օղակավոր որդերի, խեցգետնակերպերի, միջատների, գլխոտանիների, թիկնալարավորների եւ հատկապես բարձրակարգ կենդանիների ու մարդու օրգանիզմում: Օրինակ, սպունգների մոտ կա միայն ներբջջայի մարսողություն, փորոտանիների մոտ ներբջջային մարսողության մնացորդների հետ տիրապետող է դառնում արտաբջջային մարսողությունը: Փշամորթների մոտ հանդիպում է ներ- եւ արտաբջջային մարսողություն: Չնայած բոլոր ողնաշարավորների մոտ տիրապետող է արտաբջջային մարսողությունը, որոշ օրգանների (լյարդ, երիկամ, փայծաղ) բջիջներում պարունակվում են ներբջջային ֆերմենտներ (կատեպսիններ), որոնք ընդունակ են հիդրոլիզել սննդանյութերը:

Արտաբջջային մարսողությունն անվանում են դիստանցիոն, քանի որ հյութազատիչ բջիջներն խոռոչներից դուրս են տեղադրված: Հեռադիր մարսողությունը կարող է կատարվել ոչ միայն խոռոչներում (խոռոչային մարսողություն), այլեւ օրգանիզմից դուրս: Օրինակ, որոշ միջատներ, սարդեր մարսողական ֆերմենտները ներմուծում են անշարժացած որսի մեջ, իսկ բակտերիաները զանազան ֆերմենտներ արտազատում են սննդարար միջավայր:

Թաղանթային մարսողությունը հայտնաբերել է Ա. Մ. Ուգոլ§ը (1958): Այն միջանկյալ տեղ է գրավում ներ- եւ արտաբջջային մարսողության միջեւ եւ իրականանում է աղիքային բջիջների թաղանթների վրա տեղադրված ֆերմենտներով: Ենթադրում էին, որ թաղանթային մարսողությունը ներբջջային մարսողության ավելի կատարյալ եւ տարբերակված ձեւն է: Սակայն ժամանակակից տվյալներով մարսողության այս երեք տեսակներից եւ ոչ մեկը չի կարելի դիտել ֆիլոգենեզի տեսանկյունով նոր կամ ավելի հին:

Կենդանական աշխարհի ձեւավորման բոլոր մակարդակներում (միաբջիջներից մինչեւ կաթնասունները) հանդիպում են մարսողության նշված երեք տեսակները, չնայած բարձրակարգ կենդանիների մոտ ներբջջային մարսողությունը որպես սննդանյութերի յուրացման եղանակ, հիմնականում կորցրել է իր նշանակությունը:

Մարսողության տեսակները բնութագրվում են ոչ միայն իրենց ազդեցության տեղով, այլ§ ֆերմենտների աղբյուրով: Ըստ այս չափանիշի տարբերում են *սեփական* մարսողությունը, երբ ֆերմենտները սինթեզվում են օրգանիզմում, եւ *սիմբիոնտային* մարսողություն, որն իրականանում է ստամոքսաաղիքային ուղու մանրէներով եւ *աուտոլիզային* մարսողություն, որին մասնակցում են սննդի մեջ պարունակվող ֆերմենտները:

Մարդը եւ կենդանիների շատ տեսակներ օժտված են սեփական մարսողությամբ: Սիմբիոնտային մարսողությունը նարանց մոտ ունի երկրորդային նշանակություն: Սակայն որոշ վիտամինների եւ անփոխարինելի ամինաթթուների սինթեզը իրականանում է ստամոքսաաղիքային ուղու մանրէներով: Որոճողների մոտ գերակշռող է սիմբիոնտային մարսողությունը: Ստամոքսի կտրիճը եւ ցանցը լցված են միկրոֆլորայով, որոնք մասնակցում են թաղանթանյութի եւ բուսական սննդի այլ բաղադրամասերի մարսմանը: Կտրիճից եւ ցանցից մանրէներն անցնում են շրջան, որտեղ ֆերմենտների ազդեցությամբ քայքայվում են մանրէները եւ ավարտվում է աղիքում: Սիմբիոնտային մարսողությունը բնորոշ է նաեւ պարկավորներին եւ լայնորեն տարածված է հոդվածոտանիների մոտ: Որոշ կենդանիների (հսկա երկփեղկանի փափկամարմին, կորալյան պոլիպներ) մոտ սիմբիոնտներ կարող են ծառայել ջրիմուռները, որոնք տիրոջը տալիս են սննդանյութեր:

Աուտոլիզային մարսողությունն իրականացնում են սննդում պարունակվող ֆերմենտները: Օրինակ, խոտակեր կենդանիները սնվելով բուսական թարմ սննդով, վերջինիս բաղադրամասերի ճեղքումը մասսամբ իրականանում է բուսական բջիջներում պարունակվող ֆերմենտներով: Նորածին երեխաների մարսողության գործընթացում որոշակի դեր ունեն մայրական կաթում պարունակվող հիդրոլիզային ֆերմենտները:

17. 2. Մարսողական համակարգի կառուցվածքա-գործառական կազմակերպումը

Օրգանիզմը էներգիայով,շինանյութով եւ ներքին միջավայրն անհրաժեշտ տարրերով ապահովումն իրականանում է մարսողական համակարգով:

Մարսողությունը ֆիզիոլոգիական եւ կենսաքիմիական բարդ գործընթաց է, որի դեպքում ընդունված սնունդը մարսողական ուղիներում ենթարկվում է մեխանիկական եւ քիմիական փոփոխությունների, կորցնում տեսակային իր հատկությունները, պահպանում էներգիական եւ կառուցողական արժեքը ու ձեռք բերում այնպիսի հատկություններ,որոնց շնորհիվ յուրացվում է օրգանիզմի կողմից եւ մասնակցում նյութափոխանակության գործընթացին: Սննդի մեխանիկական փոփոխությունը նրա մանրացումն է, ուռչեցումը, լուծելիությունը, իսկ քիմիականը՝ սննդանյութերի հաջորդական ճեղքումը մարսողական հյութերի ազդեցությամբ:

Կառուցվածքային եւ գործառական տեսանկյունով մարսողական համակարգը բաժանվում է *գործարկող* (էֆեկտոր) եւ *կարգավորող* բաժինների: Առաջինը միավորում է բջջային այն տարրերը, որոնք իրականացնում են կծկումները (հարթ մկանային բջիջներ), հյութազատումը (հյութազատիչ բջիջներ), թաղանթային հիդրոլիզը եւ փոխադրումը (էնտերոցիտներ): Երկրորդ բաժինը կազմված է նյարդային եւ ներզատիչ տարրերից,որոնք իրականացնում են մարսողական համակարգի նյարդահումորալ կարգավորումը:

Մարսողական համակարգի գործարկող բաժինը ներառում է մարսողական խողովակը եւ նրան հարող գեղձերը (թքագեղձեր, ենթաստամոքսային գեղձ, լյարդ), որոնք ընդհանուր առմամբ նշվում են *ստամոքսաղիքային ուղի* անվանումով: Ստամոքսաղիքային ուղու ֆունկցիաների միջոցով իրականանում է սննդանյութերի հիդրոլիզը մինչեւ մոնոմերների եւ դրանց փոխադրումը մարսողական խողովակից արյան եւ ավշի մեջ: Մարսողական ուղու հյութազատիչ բջիջները սինթեզում են մարսողական ֆերմենտներ, որոնք իրականացնում են սպիտակուցների, ածխաջրերի, ճարպերի եւ նուկլեինաթթուների ճեղքումը: Շարժիչ ֆունկցիայի շնորհիվ իրականանում է օգտագործված սննդի մեխանիկական մշակումը, մարսողական հյութերով խառնումը եւ չմարսված մնացորդների դուրս բերումը օրգանիզմից:

Մարսողական համակարգի կարգավորիչ բաժնում տարբերում են տեղային եւ կենտրոնական մակարդակներ: Տեղային կարգավորումն իրականացնում են աղիքային նյարդային (մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգի բաժին) եւ սփռուն ներզատական համակարգերը: Կարգավորման կենտրոնական մակարդակը ներառում է ողնուղեղի եւ ուղեղաբնի կորիզները, որոնք կազմում են սննդային կենտրոնը: Մարսողական համակարգի կարգավորման տեղային եւ կենտրոնական բաժինների միջեւ միջանկյալ տեղ են զբաղեցնում սիմպաթիկ հանգույցները, որոնք տեղադրված են ստամոքսաղիքային ուղուց եւ կենտրոնական նյարդային համակարգից դուրս: Տեղային եւ կենտրոնական մակարդակները կապված են սիմպաթիկ եւ պարասիմպաթիկ նյարդաթելերով, որոնք անցնում են թափառող, կոնքային եւ ընդերային նյարդերի կազմում: (նկ. 17. 1.)

Աղիքային նյարդային համակարգը ներկայացնում է միկրոհանգուցային գոյացությունների համալիր, որոնք տեղադրված են ստամոքսաղիքային ուղու պատերի խորքում (ներպատային): Այն հանդիսանում է մետասիմպաթիկ նյարդային համակարգի մասը եւ ներկայացված է մի շարք նյարդային հյուսակներով, որոնցից առավել նշանակություն ունեն միջմկանային (աուերբախյան) եւ ենթալորձնային (մեյսներյան) հյուսակները: Առաջինները կարգավորում են ստամոքսաղիքային ուղու առավելապես շարժողական գործունեությունը, իսկ երկրորդները՝ շարժողական եւ հյութազատիչ

ֆունկցիաները:Հյուսակներում կան զգացող, ներդիր եւ արտատար նեյրոններ: Նեյրոնների վերջույթներում արտադրվում են տարբեր միջնորդանյութեր, որոնք կարգավորում են այդ նեյրոնների եւ գործարկող բջիջների ակտիվությունը:

Իմունոհյուսվածքաքիմական մեթոդներով ապացուցվել է, որ աղիքային նյարդային համակարգում կան նեյրոններ, որոնք պարունակում են պեպտիդային բնույթի նյութեր: Հայտնաբերված են տասից ավելի նեյրոպեպտիդներ՝ խոլեցիստոկինին, գաստրին, սոմատոստատին, P նյութ, էնկեֆալին, նեյրոթենզին, անոթաակտիվ ինտեստինալ պեպտիդ, գաստրին եւ այլն: Տվյալներ կան ստամոքսաղիքային ուղում սերոտոնէրգիկ նեյրոնների առկայության մասին:

Գործառույթային տեսակետից աղիքային նյարդային համակարգի բջիջները կարող են լինել դրդող կամ արգելակող:Դրդող նեյրոնները հիմնականում խոլինէրգիական են:

Սիռուն ներզատական համակարգ: Մարսողական ֆունկցիաների կարգավորմանը մասնակցում են պեպտիդներ եւ ամիններ, որոնք արտադրվում են մարսողական ուղու ներզատիչ բջիջների կողմից: Այդ բջիջները ցրված են լորձաթաղանթի էպիթելային շերտում, ենթաստամոքսային գեղձում եւ պարունակում են մոնոամիններ ու պեպտիդային բնույթի նյութեր (գաստրոինտեստինալ հորմոններ): Նման բջիջներ հայտնաբերված են նաեւ թոքերում, մաշկում, վահանագեղձում, մակուղեղում, մակերիկամների միջուկում, սիմպաթիկ հանգույցներում:

*Աղյուսակ 17. 1.***Բջիջների հիմնական տեսակները,մասողական ուղում տեղադրվածությունը եւ պեպտիդները**

Բջիջների տեսակները	Պեպտիդները	Բջիջների տեղադրվածությունը				
		Ենթաստամոքսային գեղձ	Խտամոքս		Աղիք	
			Հատակ	Ելքային շրջան	Բարակ աղի	
					մերձադիր բաժին	հեռադիր բաժին
E C	Սերոտոնին, P նյութ, էնկեֆալին	միչ	+	+	+	+
D	Խոմատոստատին	+	+	+	+	քիչ
B	Ինսուլին	+	-	-	-	-
P P	Պանկրեատիկ պեպտիդ	+	-	-	-	-
A	Գլյուկագոն	+	-	-	-	-
X	Անհայտ	-	+	-	-	-
E C 1	Անհայտ (սերոտոնին?	-	+	-	-	-

	հիստամին?)					
G	Գաստրին	-	-	+	+	-
C C K	Խոլիցիտոկինին	-	-	-	+	քիչ
S	Խեկրետին	-	-	-	+	քիչ
G I P	Գաստրին	-	-	-	+	քիչ
M	Մոթիլին	-	-	-	+	քիչ
N	Նեյրոթենզին	-	-	-	քիչ	+
L	Գլիցենտին	-	-	-	քիչ	+
G R P	Գաստրին ռիլիզինգ-պեպտիդ	-	միչ	+	+	-
V I P	Անոթաակտիվ ինտեստինալ պեպտիդ					

Ներկայումս հայտնի են մարսողական համակարգի ավելի քան 30 հորմոն: Բացահայտված է, որ մեկ ներզատական բջիջը կարող է սինթեզել մի քանի պեպտիդներ: Վերջիններս կարգավորիչ ազդեցություն են թողնում ոչ միայն մարսողական, այլ§ սիրտ անոթային համակարգի, նյութափոխանակության § կենտրոնական նյարդային համակարգի վրա: Շատ պեպտիդներ իրենց ներգործությունը դրս§որում են ենթատեսաթմբի, ներզատական գեղձերի միջոցով, ուղղակիորեն ազդում բջջային մետաբոլիզմի վրա: Մարսողական համակարգում պեպտիդները § ամինները խթանում, արգելակում, կարգավորում են հյութազատումը, շարժողական ակտիվությունը, ներծծումը, հյուսվածքների սնուցումը,ազդում պրոլիֆերատիվ գործընթացների վրա:Պեպտիդների ազդեցությունը կախված է չափաքանակից § այն մեխանիզմներից,որոնց օգնությամբ խթանվում է ֆունկցիան:Կարգավորիչ պեպտիդները պատկանում են "կարճակյաց" նյութերի շարքին,սակայն դրանց ֆիզիոլոգիական արդյունքը երկարատ§ է:

Աղյուսակ17.2. **Մարսողական ֆունկցիաների վրա գաստրոինտեստինալ հորմոնների ազդեցության հիմնական արդյունքները**

Գաստրինը խթանում է HCL-ի § պեպսինոգենի հյութազատումը ստամոքսում, ենթաստամոքսային հյութի արտազատումը, ուժեղացնում է ստամոքսի, բարակ ու հաստ աղիքի § լեղապարկի շարժողական գործունեությունը, ինսուլինի, հիստամինի, կալցիտոնինի առաջացումը, ճարպերի քայքայումը, կալիումի, նատրիումի § ջրի արտազատումը երիկամներով, առաջացնում է ստամոքսի լորձաթաղանթի գերաճ (հիպերտրոֆիա):

Սեկրետինը խթանում է ենթաստամոքսային գեղձից, լյարդից, բրուներյան գեղձերից բիկարբոնատների § ջրի հյութազատումը: Ուժեղացնում է

լեղագոյացումը § բարակ աղիքի հյութազատումը, գլիկոլիզը, լիպոլիզը, արգելակում աղաթթվի հյութազատումը

Խոլեցիստոկինինն ուժեղացնում է լեղապարկի կծկումները,թուլացնում Օդիի սեղմանը, խթանում լեղազատումը,ենթաստամոքսային գեղձի ֆերմենտների հյութազատումը:Արգելակում է HCL-ի սինթեզը ստամոքսում,խթանում պեպսինոգենի սինթեզը,արգելակում ստամոքսի շարժողական ակտիվությունը,առաջացնում ենթաստամոքսային գեղձի գեաճ, Ճնշում ախորժակը:

Գաստրին ռիլիզինգ պեպտիդը խթանում է գաստրինի § խոլիցիստոկինինի արտազատումը:

Անոթակտիվ ինտեստինալ պեպտիդը թուլացնում է արյունատար անոթների, լեղապարկի, ստամոքսի, բարակ աղիքի,սեղմանների հարթ մկանները:Արգելակում է խոլեցիստոկինինի ազդեցությունը,ստամոքսի հյութազատումը, ուժեղացնում ենթաստամոքսային գեղձի բիկարբոնատների § աղիքային հյութազատումը:

Գաստրին արգելակող պեպտին արգելակում է գաստրինի արտազատումը, ստամոքսի հյութազատումը § շարժողական ակտիվությունը, խթանում ինսուլինի արտազատումը,աղիքային հյութազատումը:

Մոտիլինն ուժեղացնում է ստամոքսի § բարակ աղիքի շարժումները § հյութազատումը:

Պանկրեատիկ պեպտիդը խոլիցիստոկինինի հակազդիչն է: Արգելակում է ենթաստամոքսային գեղձի բիկարբոնատների § ֆերմենտների հյութազատումը, թուլացնում լեղապարկի մկանները, ուժեղացնում ստամոքսի § բարակ աղիքի շարժումները, խթանում է բարակ աղիքի լորձաթաղանթի, ենթաստամոքսային գեղձի § լյարդի բջիջների բազմացումը:

Սոմատոստատինն արգելակում է ստամոքսաղիքային ուղու հորմոնների արտազատումը § ստամոքսի հյութազատումը*:*

Նեյրոթենզինն արգելակում է աղաթթվի § խթանում ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատումը: Ուժեղացնում է գլյուկագոնի, վազոպրեսինի, հիստամինի, ֆոլիկուլոխթանող § լուտեինացնող հորմոնների արտադրությունը:

Էնկեֆալինն արգելակում է ենթաստամոքսային գեղձի § ստամոքսի ֆերմենտների հյութազատումը:

Էնտերոգլյուկագոնը խթանում է ածխաջրերի մոբիլիզացիան: Արգելակում է ստամոքսի § ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատումը, թուլացնում է ստամոքսի § աղիքի շարժողական ակտիվությունը:

Գլիցենտինը (պեպտիդ YY) արգելակում է ստամոքսի § ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատումը:

P նյութն ուժեղացնում է թքարտադրությունը, աղիքի շարժողական ակտիվությունը, ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատումը § արգելակում է նատրիումի հետներծծումը:

Սերոտոնինն արգելակում է աղաթթվի հյութազատումը ստամոքսում, խթանում է ենթաստամոքսային գեղձի ու աղիքի հյութազատումը § լեղազատումը:

Հիստամինը խթանում է ստամոքսի § ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատումը, լայնացնում մազանոթները, ուժեղացնում ստամոքսի § աղիքի շարժողական ակտիվությունը:

Սփռուն ներզատիչ համակարգի կարգավորիչ ազդեցությունը թիրախ բջիջների վրա իրականանում է ներզատական ու պարակրին ուղիներով: Առաջին ուղու ժամանակ ֆիզիոլոգիապես ակտիվ նյութերն անցնում են մազանոթներ, ապա լարդի դռներակային համակարգ, արյան փոքր շրջանառություն § միայն ընկնելով մեծ շրջանառության մեջ հասնում են թիրախ բջիջներին: Երկրորդ ուղու դեպքում միջբջջային տարածություն արտազատված նյութերն ազդում են հարևանությամբ գտնվող թիրախ բջիջների վրա: Ստամոքսաղիքային ուղու ֆունկցիաների կարգավորման գործում կարևոր դեր են ունեն պրոստագլանդինները (E § F խմբի): Մարսողական համակարգի նյարդային § ներզատական տարրերը փոխկապակցված են § կազմում են նեյրոէնդոկրին կարգավորիչ շղթա: Նեյրոգեն § հորմոնային դրդումները հասնելով աղեստամոքսային ուղու նեյրոններին կարող են նախաձեռնել նրանց գործունեությունը կամ կարգավորել: Մարսողական համակարգի ֆունկցիաների կարգավորման գործընթացում գործում է հետադարձ կապի մեխանիզմը:

17.3. Մարսողական համակարգի ֆունկցիաները § մարսողության տեսակները

Ստամոքս-աղիքային ուղու գլխավոր ֆունկցիան սննդանյութերի ճեղքումն է մինչև մոնոմերների՝ ամինաթթուների, միաշաքարների, մոնոգլիցերիդների § ճարպաթթուների § դրանց փոխադրումը մարսողական ուղուց օրգանիզմի ներքին միջավայր: Այդ գործընթացն իրականանում է ստամոքս-աղիքային ուղու շարժողական, հյութազատիչ § ներծծող ֆունկցիաների շնորհիվ:

• *Շարժողական ակտիվությունը* կապված է միջածիգ զոլավոր § հարթ մկանների համաձայնեցված կծկողական գործունեության հետ, որն ապահովում է սննդի մանրացումը, նրա խառնումը հյութերով § տեղաշարժը: Մարսողական ուղում կա շուրջ 35 փականներ որոնք հիմնականում կազմված են շրջանաձև, պարուրաձև ու լայնակի դասավորված մկանային խրձերից: Վերջիններիս կծկումներն ապահովում են պարունակության տեղաշարժը § մարսողական հյութերի միակողմանի անցումը:

• *Հյութազատիչ ֆունկցիա* : Մարսողական խողովակի երկայնքով տեղադրված մանր § նրանից դուրս գտնվող խոշոր գեղձերի /թքագեղձեր, ենթաստամոքսային գեղձ, լյարդ/ կողմից օրական արտադրվում է 6-8լ հյութ, որոնց կազմում եղած ֆերմենտներն իրականացնում են սննդանյութերի հիդրոլիզը, հանքային աղերը կարգավորում են pH-ը, լեղաթթուների աղերն ապահովում են ճարպերի § լիպիդների էմուլսացումը, մուկոիդ նյութերն իրականացնում են պաշտպանական ֆունկցիա:

Ըստ կառուցվածքի § արտազատվող հյութի բնույթի տարբերում են սպիտակուց, լորձ § հանքային նյութեր /էլեկտրոլիտներ/ արտազատող գեղձեր:

- *Ներծծման ֆունկցիան* ճեղքված նյութերի, ջրի, աղերի § վիտամինների տեղափոխումն է օրգանիզմի ներքին միջավայր՝ արյուն § ավիշ: Մարսողական համակարգն իրականացնում է նաև այլ ֆունկցիաներ.
- *Պաշտպանական ֆունկցիան* պայմանավորված է թքի, մարսողական հյութերի, լեղու հակաբակտերիական հատկություններով § լյարդի հակաթունային գործունեությամբ: Մարսողական ուղու լորձաթաղանթը կանխում է օտարածին նյութերի § վնասակար բակտերիաների ներթափանցումն օրգանիզմ: Տեղային իմունային համակարգի օրգաններն են նշիկները, որդանման հավելվածը, աղիքի պատում գտնվող լիմֆոցիտային պարկուճները: Նշիկներն ընդգրկում են արտազատում իմմունոգլոբուլիններ, ինտերֆերոն, լիզոցիմ, լիմֆոցիտներ, մակրոֆագեր: Դրանք նպաստում են իմունային հիշողության ձևավորմանը լիմֆոցիտների կլոն առաջացնելու ճանապարհով: Աղիքի լորձաթաղանթում § թավիկների հենքում գտնվող պլազմային բջիջները նույնպես սինթեզում § հյութազատում են իմունոգլոբուլիններ (G,M,A,D,E): Մարսողական համակարգը մշակում է հակամարմիններ աղիքային միկրոֆլորայի հանդեպ:
- *Արտազատական ֆունկցիա* : Արյունից գեղձերի հյութերով մարսողական ուղի են արտազատվում ոչ սպիտակուցային բնույթի նյութեր /միզանյութ, միզաթթու, կրեատինին, կրեատին/, իզոտոպներ ներկեր ծանր մետաղների աղեր
- *Ներզատական ֆունկցիա* : Ենթաստամոքսային գեղձը § սփռուն ներզատական համակարգը սինթեզում են հորմոններ, որոնք կարգավորիչ ազդեցություն են թողնում մարսողական օրգանների § օրգանիզմի այլ համակարգերի ֆունկցիաների վրա:
- *Նյութափոխանակային ֆունկցիա* : էնդոգեն նյութերի շրջանառությունը արյան § մարսողական ուղու միջև հնարավորություն է տալիս դրանք կրկնակի օգտագործել նյութափոխանակության կամ մարսողական գործունեության ժամանակ: Ֆիզիոլոգիական քաղցի դեպքում էնդոգեն սպիտակուցները մարսողական հյութերի կազմում արյունից արտազատվում են ստամոքս-աղիքային ուղի, ենթարկվում հիդրոլիզի § ամինաթթուների ձևով ներծծվում արյան մեջ ու ընդգրկվում նյութափոխանակության գործընթացում: Այսպիսի շրջանառությունը կարևոր դեր ունի ամինաթթվային կազմի հաստատունության մեխանիզմում:

Մարսողական օրգանները մասնակցում են նաև օրգանիզմի ջրա-աղային հաշվեկշռի կարգավորման § արյունաստեղծման գործընթացներում:

Մարսողական ուղու արյունամատակարարումը: Մարսողական օրգանների լարված գործունեությունը հնարավոր է միայն ուժգին արյունամատակարարման դեպքում: Հարաբերորեն հանգստի վիճակում մարսողական օրգանները ստանում են ընդհանուր արյունահոսքի 15-20%-ը, իսկ սնունդ ընդունելուց հետո այն մի քանի անգամ մեծանում է: Մարսողական օրգանների մազանոթների թափանցելիությունը, հատկապես աղիների, 10 անգամ գերազանցում է կմախքային մկաններին: Սնունդ ընդունելուց հետո սիրտ-անոթային համակարգի ռեակցիան ընթանում է երկու փուլով: Սկզբնական շրջանում ռեֆլեքսորեն մեծանում է արյան րոպեական ծավալը § զարկերակային ճնշումը, տեղի է ունենում արյան վերաբաշխում՝ փոքրանում է արյունահոսքը կմախքային մկաններում § շատանում մեջընդերային զարկերակում: Երկրորդ փուլը հիմնականում պայմանավորված է տեղային § հումորալ մեխանիզմներով, այն սկսվում է սննդի ընդունումից 30-90 րոպե հետո տևում 3-7 ժամ: Հումորալ

գործոններից կարևոր նշանակություն ունեն անոթալայնիչ նյութերի արտադրությունը (հիստամին, կալիկրեին): Մարսողական ուղու պատերում գործում է տեղային ինքնակարգավորող մեխանիզմ որն անկախ համակարգային ճնշումից ապահովում է հարաբերորեն հաստատուն արյունահոսքը: Տեղային արյունահոսքն ապահովող կարգավորիչ մեխանիզմները պատկանում են վեգետատիվ նյարդերին պեպտիդներին և ամիններին:

Մարսողության տեսակները: Մարսողությունը դասակարգվում է մի շարք հատկանիշների հիման վրա: Ըստ հիդրոլազների ծագման տարբերում են:

- *Աուտոլիտիկ մարսողություն*, որն իրականանում է էկզոգեն հիդրոլազների շնորհիվ, որոնք օրգանիզմ են անցնում ընդունվող սննդի հետ:Այն բնորոշ է նորածիններին, որոնց սեփական մարսողությունը զարգացած չէ և մայրական կաթի սննդանյութերը մարսվում են նրանում պարունակվող ֆերմենտներով:
- *Սիմբիոնտային մարսողությունն* իրականանում է միկրոօրգանիզմների՝ սիմբիոնտների (բակտերիաներ, պարզագույններ) կողմից սինթեզվող ֆերմենտներով: Մարդկանց հաստ աղիքում թաղանթանյութի մարսումն իրականանում է միկրոֆլորայի մասնակցությամբ:
- *Սեփական մարսողության* դեպքում սննդանյութերի հիդրոլիզն իրականանում է տվյալ մակրոօրգանիզմում սինթեզվող ֆերմենտներով:

Ըստ սննդանյութերի հիդրոլիզի գործընթացի տեղակայման տարբերում են ներբջջային և արտաբջջային մարսողություն.

Ներբջջային մարսողությունն իրականանում է բջիջներում, երբ էնդոցիտոզով (ֆագոցիտոզ, պինոցիտոզ) բջիջ են ընկնում փոքր մասնիկներ և մարսվում են լիզոսոմային ֆերմենտներով ցիտոզոլի մեջ և մարսողական վակուոլում:

Արտաբջջային մարսողությունն իրականանում է արտաբջջային միջավայրում գտնվող ֆերմենտներով: Տարբերում են արտաբջջային մարսողության երկու տեսակ.

1. *խոռոչային մարսողություն,* որը տեղի է ունենում մարսողական ուղու խոռոչներում թքի, ստամոքսային, ենթաստամոքսային, աղիքային հյութերի և լեղու ազդեցությամբ: Խոռոչային մարսողության արդյունքում առաջանում են օլիգոմերներ, որոց հետագա մարսումը կատարվում է բարակ աղիքի լորձաթաղանթին հարող շրջանում:

17. 4. Մարսողական օրգանների պարբերական գործունեությունը

Մարսողական ուղու գործունեությունում պայմանականորեն առանձնացվում է պարբերական ակտիվության հետևյալ տեսակները.

1. հիմային ռիթմեր՝ 3-12ցիկլ րոպեում: Սրանք մարսողական համակարգի սեփական ռիթմերն են և պայմանավորված են հարթ մկանների դանդաղ էլեկտրական ալիքներ ու ԳՊ առաջացնելու, ինքնաբերաբար կծկվելու հատկությամբ: Ստամոքսի հիմային ռիթմի հաճախությունը մարդկանց մոտ կազմում է 3ցիկլ/րոպե, այն առաջացնում է փոքր կորության շրջանում գտնվող ռիթմավարը: 12-մատնյա աղիքում 10-12ցիկլ/ րոպե է, բարակ աղիքի հեռակա բաժիններում 8-6ցիկլ/րոպե է, իսկ հաստ աղիքում՝ 6-1ցիկլ/րոպե:

2. Մեկժամյա ռիթմ: Ի. Պավլովի լաբորատորիայում բացահայտվել է արտամարսողական 90 րոպեանոց ռիթմ, որը ստացել է մարսողական ուղու *քաղցի պարբերական ռիթմ* անվանումը: Այն նկատվում է մարդու § որոշ լաբորատոր կենդանիների մոտ (շուն, կատու): Քաղցի այս ռիթմերը կազմված են 20 րոպե տ§ողությամբ ստամոքսի, աղիքի § լեղապարկի շարժողական ակտիվությունից § ուղեկցվում են ստամոքսային լորձի, լեղու, ենթաստամոքսային ու աղիքային հյութի արտադրությամբ: Դրան հաջորդում է 70 րոպեանոց «հանգիստ», որի ընթացքում մարսողական ուղու շարժողական § հյութազատիչ գործունեությունը դադարում է:

Մարսողական ուղու պարբերական գործունեությանը զուգընթաց փոխվում են նյութափոխանակության ուժգնությունը, մարմնի ջերմաստիճանը, արյան ձ§ավոր տարրերի քանակը, հորմոնների խտությունը, արյան ֆերմենտային ակտիվությունը § էլեկտրաուղեղագրի ցուցանիշները:

Մարսողական օրգանների պարբերական գործունեության ֆիզիոլոգիական դերը վերջնականապես բացահայտված չէ: Վաղ տեսակետներից մեկի համաձայն պարբերական գործունեության աշխատանքի փուլերը՝ ստամոքսի կծկումները, առաջացնում են քաղցի զգացում: Շարժողական ռիթմը դասական ձ§ով գրանցվում է միայն քաղցած ժամանակ, սննդի ընդունումը արգելակում § էապես փոխում է այն: Կա նաշ տեսակետ, ըստ որի պարբերական գործունեությունն իր գալարակծկումներով մաքրում է մարսողական ուղին սննդի մնացորդներից § էնդոգեն նյութերից: Անհրաժեշտ է նկատի ունենալ նաշ այն, որ պարբերական հյութազատման ընթացքում մարսողական ուղի են անցնում մեծ քանակով ֆերմենտներ, որոնք իրականացնում են խոռոչային § թաղանթային մարսողությունը:Հյութերի կազմում մարսողական ուղի են անցնում շատ նյութեր (այդ թվում սպիտակուցներ), որոնք օրգանիզմի համար էներգիական § կառուցողական մեծ արժեք են ներկայացնում: Մարսողական խողովակում դրանք հիդրոլիզվում են, ներծծվում § յուրացվում օրգանիզմի կողմից: Հետ§ապես պարբերական գործունեությունն ապահովում է օրգանիզմի էնդոգեն սնուցումը ֆիզիոլոգիական քաղցի պայմաններում:

Մարսողական ուղու պարբերական գործունեության ֆիզիոլոգիական դերի վերաբերյալ թվարկված տեսակետները վկայում են, որ այն համարվում է ամբողջ օրգանիզմի ցիկլային գործունեության դրս§որումներից մեկը § ապահովում նրա հոմեոստազը:

Պարբերական գործունեության հիմքում ընկած են կարգավորման ծայրամասային, կենտրոնական, ռեֆլեքսային § հումորալ մեխանիզմները: Այն ամբողջապես ավարտվում է թափառող նյարդերի երկկողմանի հատումից կամ ենթատեսաթմբի սննդային կենտրոնի քայքայումից հետո:

17.5. Քաղցի § հագեցման ֆիզիոլոգիական հիմքերը

Մարսողական համակարգի գործունեության կարգավորումը սերտորեն կապված է սննդային վարքագիծը ձ§ավորող մեխանիզմների հետ, որի հիմքում ընկած է քաղցը:

Քաղցի սուբյեկտիվ արտահայտությունն այրոցի տհաճ զգացողությունն է, սրտխառնոցը, երբեմն գլխապտույտը, գլխացավը § ընդհանուր թուլությունը, իսկ արտաքին օբյեկտիվ դրսեորումը սննդային վարքի ձևավորումն է, որն արտահայտվում է սննդի հայթայթմամբ: Քաղցի օբյեկտիվ § սուբյեկտիվ դրսեորումները պայմանավորված են ԿՆՀ-ի տարբեր բաժինների դրդմամբ: Այդ բաժինների նյարդային տարրերի ամբողջությունն Ի.Պ. Պավլովն անվանել է *սննդային կենտրոն*, որը ենթատեսաթումբ-լիմբիական-ցանցակեղևային բարդ համալիր է:Կենդանիների վրա կատարված փորձերի արդյունքների համաձայն առաջատար բաժինը համարվում են ենթատեսաթմբի կողմնային կորիզները, որոնց վնասման դեպքում դիտվում է սննդից հրաժարում (աֆագիա),իսկ էլեկտրական գրգռման դեպքում՝ շատակերություն (հիպերֆագիա):Սննդային կենտրոնի այդ մասն անվանում են քաղցի կենտրոն:

Քաղցի վիճակը որոշվում է ստամոքսից § աղիներից խյուսի հեռացմամբ § արյան մեջ սննդարար նյութերի մակարդակի իջեցմամբ:Քաղցի *զգայական փուլը* սկսվում է դատարկ ստամոքսի § 12-մատնյա աղու մեխանաընկալիչներից հաղորդվող ազդակներով:*Մետաբոլիկ փուլը* սկսվում է, երբ արյան մեջ նվազում են սննդարար նյութերը: Ստամոքս-աղիքային ուղու քաղցի շարժական գործունեության շրջանում կտրուկ բարձրանում է զգայական ազդակների հոսքը երկարավուն ուղեղ § կողմնային ենթատեսաթումբ, որն իր հերթին նպաստում է արյունից սննդարար նյութերի անցմանը սննդային պահուստային օրգաններ՝ լյարդ, մկաններ, ճարպային ցանցաշերտ: Պահուստային օրգանները «փակվում» են § կանխում սննդարար նյութերի հետ վերադարձը արյուն: Ուստի արյունը լրացուցիչ դառնում է «քաղցած» § դրդում ենթատեսաթմբի սննդային կենտրոնը ինչպես ռեֆլեքսային մեխանիզմով (անոթային հունի քիմիաընկալիչների դրդմամբ), այնպես էլ կողմնային ենթատեսաթմբի գլյուկոզընկալիչների անմիջական գրգռմամբ:

Գոյություն ունեն քաղցի զգացողության առաջացումը բացատրող մի քանի տեսություններ:Առաջարկված են *գլյուկո-*, *ամինոացիդոլիպոստատիկ* տեսություններ, որոնց համաձայն քաղցի կենտրոնը դրդվում է գլյուկոզի, ամինաթթուների § ճարպերի ճեղքումից առաջացած նյութերի անբավարար քանակով:

Թերմոստատիկ տեսության համաձայն քաղցի զգացողությունն առաջանում է մարմնի ջերմաստիճանի իջեցման հետևանքով:

Ենթատեսաթմբի քաղցի կենտրոնից գրգիռը հաղորդվում է լիմբիական § ցանցանման գոյացություն, ապա մեծ կիսագնդի կեղևի առջևի բաժինները: Վերջիններիս դրդման հետևանքով ձևավորվում են սննդի որոնման § հայթայթման վարքագծային ռեֆլեքսներ:

Հագեցման վիճակ: Հագեցումը ոչ միայն քաղցի զգացողության վերացումն է,այլև բավարարվածության զգացումը: Հագեցվածության գործընթացում կարևորվում է հոգեբանական գործոնը, օրինակ՝ քիչ կամ շատ, որոշակի ժամերին ուտելու սովորույթը:

Հագեցման կենտրոնը տեղակայված է ենթատեսաթմբի փորմիջային կորիզում: Քաղցի և հագեցման կենտրոնների միջև գոյություն ունի փոխհակադարձ հարաբերություն, եթե մի կենտրոնը դրդվում է,ապա մյուսն արգելակվում է:

Սննդի ընդունումն ուղեկցվում է մարսողական համակարգի հյութազատիչ § շարժողական գործունեությամբ: Առբերիչ ազդակները լեզվի, ըմպանի, կերակրափողի § ստամոքսի ընկալիչներից հաղորդվում են ենթատեսաթմբի փորմիջային կորիզի հագեցման կենտրոնին, որը փոխհակադարձորեն արգելակում է քաղցի կենտրոնի գործունեությունը § աստիճանաբար քաղցի զգացողությունը նվազում է: Հագեցման իսկական շրջանը վրա է հասնում սնունդը ընդունելուց 1,5-2 ժամ հետո, երբ սկսում են արյուն անցնել սննդարար նյութերը:

Հագեցման տեսությունները: Սննդանյութի տեսակից կախված առաջարկվել են մի քանի տեսություններ:

Գլյուկոստատիկ տեսության համաձայն ածխաջրային փոխանակությունն ազդում է ախորժակի վրա ենթատեսաթմբի ընկալիչների միջոցով, որոնց վիճակը փոխվում է զարկերակային § երակային արյան մեջ գլյուկոզի պարունակության տարբերությունից:

Ամինոացիդոստատիկ տեսությունը կարևոր դերը հատկացնում է արյան ամինաթթուներին, որոնք արգելակում են սննդային կենտրոնը:

Լիպոստատիկ տեսությունը սննդային կենտրոնի դրդումը կապում է ճարպային պահուստային օրգաններից լիպիդների արտազատման հետ:

Թերմոստատիկ տեսության համաձայն ջերմության ավելցուկը արգելող ազդեցություն է թողնում սննդային կենտրոնի վրա § համարվում է հագեցման ազդանշան:Սննդի ընդունումը մեծացնում է ջերմագոյացումը § մասնակցում է հագեցման զգացողության ձևավորմանը:

Սննդային կենտրոնի գործառույթային վիճակը § սննդային վարքագիծը փոխում են հորմոնները (ինսուլին, գլյուկագոն, պանկրեատիկ պեպտիդը, թիրեո-, կորտիկոլիբերինը, նեյրոթենզինը, սոմատոտրոպինը, թիրօքսինը, բոմբեզինը, խոլեցիստոկինինը), էկզոգեն § էնդոգեն մորֆինանման նյութերը:

17.6. Մարսողությունը բերանի խոռոչում: Կլլում

Սննդի մշակումը սկսվում է բերանի խոռոչում, որտեղ սնունդը ենթարկվում է փորձարկման, մանրացման, նախնական ճեղքման, ապա ձևավորվում է սննդագունդը:

Բերանի խոռոչում սնունդը գրգռում է նրա լորձաթաղանթում տեղադրված շոշափական, ցավային, ջերմային, ինչպես նաև լեզվի պտկիկների համային բողբոջներում գտնվող համային ընկալիչները: Մարդը տարբերում է հիմնականում սննդի համի 4 հատկությունները՝ քաղցրը, աղին, դառը, թթուն: Համի զգացողությունը կարևոր նշանակություն ունի ամբողջ մարսողության գործընթացի համար: Համային ընկալիչներից ազդակները եռորյակ նյարդի լեզվային ճյուղի, դիմային § լեզվաընմպանային նյարդերի զգայական թելերով հասնում են ԿՆՀ: Կենտրոնախույս նյարդաթելերով ազդակները հաղորդվում են թքագեղձերին, ստամոքսին, ենթաստամոքսային գեղձին, լյարդին, փոխում են կերակրափողի, ստամոքսի, բարակ աղիքի մերձակա բաժնի շարժողական գործունեությունը, ազդում մարսողական օրգանների արյունամատակարարման վրա, ռեֆլեքսորեն ուժեղացնում էներգիայի ծախսը, որն անհրաժեշտ է սննդի մշակման § յուրացման համար: Հետևաբար, չնայած սնունդը բերանի խոռոչում

կարճ է մնում (15-18վրկ), այն մեծ ազդեցություն ունի մարսման բոլոր փուլերում, քանի որ ակտիվանում է ոչ միայն թքագեղձերի, այլ§ մարսողական մյուս գեղձերի հյութազատիչ գործունեությունը:

Ծամում: Ծամելու գործողությանը մասնակցում են վերին § ստորին ծնոտները ատամներով, ծամիչ § դիմախաղի մկանները, լեզվի մկանները, փափուկ քիմքը: Ծամելու գործընթացը կատարվում է ռեֆլեքսային մեխանիզմով: Բերանի խոռոչի ընկալիչներից ազդակները եռորյակ նյարդով հաղորդվում է երկարավուն ուղեղ, տեսողական թմբեր, ապա մեծ կիսագնդերի կեղ§: Ուղեղաբնից § տեսաթմբերից կողմանճյուղերը գնում են ցանցանման գոյացություն: Ծամելու կարգավորմանը մասնակցում են երկարավուն ուղեղի շարժիչ կորիզները, կարմիր կորիզը, սճ§ նյութը, ենթակեղ§ային կորիզները § կիսագնդերի կեղ§ը: Ծամումը ղեկավարող նեյրոնների ամբողջությունը կազմում է *ծամելու կենտրոնը*: Այստեղից ազդակները եռորյակ, դիմային § ենթալեզվային նյարդերի շարժիչ թելերով հաղորդվում են ծամիչ մկաններին՝ առաջացնելով պարբերական, խիստ համաձայնեցված շարժումներ: Ծամիչ կենտրոնը կարգավորվում է կեղ§ի ճակատային բլթի կողմից:

Ի.Պ. Պավլովը մեծ նշանակություն է տվել ծամելու գործընթացին: Դանդաղ ծամելը § լավ մանրացված սննդանյութը հեշտացնում են մարսումը § ներծծումը: Ծամելը խթանում են նա§ թքազատությունը: Սննդի շաղախումը թքով նպաստում է սննդագնդիկի ձ§ավորմանը § հեշտացնում կլլումն ու ածխաջրերի նախնական ճեղքումը: Ծամելը ռեֆլեքսորեն խթանում է ստամոքս-աղիքային ուղու հյութազատիչ § շարժողական ակտիվությունը:

Թքազատություն*:* Սնունդն ընդունելուց 1-3 վրկ հետո սկսվում է թքազատությունը, որն ուժեղանում է ծամելիս § արգելակվում ուտելուց հետո: Թուքն արտազատվում է 3 զույգ խոշոր թքագեղձերից՝ հարականջային, ենթալեզվային, ենթածնոտային, ինչպես նա§ այտերի, շրթունքների, կարծր ու փափուկ քիմքի, լեզվի § ըմպանի լորձաթաղանթում տեղադրված մանր թքագեղձերից: Հարականջային § լեզվի կողմնային մակերեսի գեղձերը պարունակում են մեծ քանակով շճային բջիջներ § արտազատում են քլորիդների մեծ խտությամբ § ֆերմենտային բարձր ակտիվությամբ թուք: Ենթածնոտային թքագեղձերը արտազատում են սպիտակուցալորձային թուք, ենթալեզվային § լեզվի արմատում ու քիմքում տեղադրված թքագեղձերի կողմից արտազատվում է լորձային թուք, որը պարունակում է մեծ քանակով մուցին § ունի ֆոսֆատազային բարձր ակտիվություն: Մարսողությունից դուրս քիչ քանակով թուք արտադրվում է բերանի խոռոչը խոնավացնելու համար՝ 0,24մլ/րոպեում, ծամելիս՝ 3-3,5մլ/րոպեում: Օրվա ընթացքում արտազատվում է 0,5-2լ թուք: Քնած ժամանակ թքազատությունը քչանում է: Քրտնագեղձերից զուրկ կենդանիների թքագեղձերը մասնակցում են ջերմակարգավորմանը:

Թքի բաղադրությունը § հատկությունները: Խառը թուքը մածուցիկ, որոշ չափով պղտոր հեղուկ է, տեսակարար կշիռը 1,001-1,017, մածուցիկությունը 1,10-1,32 պուազ, pH-ը 5,8-7.4: Հյութազատության ընթացքում pH-ը կարող է հասնել 7,8-ի:

Թուքը պարունակում է 99,5% ջուր § 0.5% անօրգանական ու օրգանական նյութեր:

Անօրգանական նյութերից պարունակվում է Na, K, Ca, Mg, I, Cl, HCO, HPO, F, ինչպես նա§ միկրոտարրեր՝ երկաթ, պղինձ, նիկել, լիթիում: Օրգանական

նյութերի պարունակությունը թքում 2-3անգամ ավել է հանքային նյութերից: Օրգանական նյութերից թքում կան ալբումիններ, գլոբուլիններ, ազատ ամինաթթուներ, ֆերմենտներ, միզանյութ, միզաթթու, կրեատինին, կրեատին, ամոնիակ, մուկոպոլիսախարիդներ (մուցին), գլիկոպրոտեիններ: Այս նյութերի մի մասն արյունից առանց փոփոխության անցնում է թքի մեջ (ալբումիններ, ամինաթթուներ, միզանյութ): Թքին լորձնային բնույթ է տալիս մուցինը, որը նպաստում է սննդամասնիկների սոսնձմանը § հեշտացնում սննդագնդիկի կլլումը:Լորձը կատարում է նաև պաշտպանական ֆունկցիա, պատում բերանի § կերակրափողի լորձաթաղանթը: Թուքը պարունակում է ածխաջրերը ճեղքող ֆերմենտներ՝ ամիլազ, գլյուկոզիդազ (մալթազ): ամիլազը բազմաշաքարները (օսլա, գլիկոգեն) ճեղքում է երկշաքարների (մալտոզի), իսկ մալթազը հիդրոլիզում է մալթոզը միաշաքարների (գլյուկոզի): Սակայն բերանի խոռոչում, սննդի կարճատև մնալու հետևանքով (15-18վրկ), կարբոհիդրազների ազդեցությունը մեծ չէ: Ածխաջրերի ճեղքումը թքի ֆերմենտներով շարունակվում է ստամոքսում՝ սննդագնդիկի խորքում, որտեղ աղաթթուն չի թափանցել § pH-ը դեռևս հիմնային է:

Թքում գտնվում են նաև սպիտալուծ ֆերմենտներ, որոնց ակտիվությունը փոքր է, սակայն դրանք կարևոր դեր ունեն բերանի խոռոչի հիգիենիայում: Թքի մուրամիդազը լիզոցիմ օժտված է բակտերիասպան հատկությամբ: Հականեխիչ ազդեցություն ունեն պրոտեինազները՝ սալիվաինը, գլանդուլաինը: Նուկլեազները մասնակցում են վիրուսների նուկլեինաթթուների դեգրադացիային (աստիճանական անկմանը): Թուքը պարունակում է ռոդանատի իոններ, որոնք նույնպես ախտահանիչ նշանակություն ունեն, ինչպես նաև կալիկրեին, որը նպաստում է անոթալայնիչ նյութերի՝ կինինների սինթեզին: Վերջիններս մարսողության ժամանակ ուժեղացնում են գեղձերի արյան մատակարարումը:

Թքի քանակը և ֆերմենտային կազմը կախված է սննդի որակից: Մերժված նյութերի նկատմամբ արտադրվում է մեծ քանակով հեղուկ թուք, իսկ սննդանյութեր ընդունելիս՝ մածուցիկ թուք:

Թքագեղձերի ֆունկցիան ուսումնասիրելու համար Ի.Պ. Պավլովն առաջարկել է դնել հարականջային գեղձի ծորանի խուղակ: Ծորանի պտկիկը իրեն շրջապատող լորձաթաղանթի հետ դուրս են բերում այտի վրա և կարում այտի մաշկին:Այս եղանակով կարելի է թքազատությունը ուսումնասիրել երկար տարիների ընթացքում: Մարդկանց մոտ թուքը կարելի է ստանալ Լեշլի-Կրասնագորսկու պատիճի միջոցով, որն ամրացվում է ծորանի պտկիկին:

Կլլումը ռեֆլեքսային գործողություն է, որն իրականացնում է բերանի խոռոչից սննդագնդիկի փոխադրումը ստամոքս:Կլլումն առաջանում է եռորյակ կոկորդային և լեզվաընդպանային նյարդերի զգացող ճյուղերի գրգռման արդյունքում: Այդ նյարդերի զգայական թելերով ազդակները հասնում են երկարավուն ուղեղի կլլման կենտրոն, որը գտնվում է 4-րդ փորոքի հատակում, շնչառական կենտրոնից բարձր:Այստեղից գրգիռները եռորյակ, լեզվաընդպանային, ենթալեզվային և թափառող նյարդերի արտատար շարժիչ թելերով հաղորդվում են կլլումն ապահովող մկաններին: Կլլման կոճղեզային կենտրոնի գործունեությունը համաձայնեցված է միջին ուղեղի, կիսագնդերի կեղևի շարժողական կենտրոնների հետ:

Կլլման ռեֆլեքսը կազմված է 3 հաջորդական փուլերց՝ բերանային (կամային), ըմպանային (արագ, կարճատ§, ոչ կամային), կերակրափողային (դանդաղ, ոչ կամային):

Առաջին փուլում 5-15սմ^3 ծավալով սննդագնդիկը լեզվի շարժումներով տեղափոխվում է դեպի լեզվի արմատը: Այս գործողությունը կատարվում է կամային § ուտելիքը կարելի է բերանի խոռոչից դուրս թափել: Երկրորդ փուլի ընթացքում լեզվի արմատի ընկալիչների գրգռումը ռեֆլեքսորեն կծկում է քիմքը բարձրացնող մկանը, ինչն արգելակում է սննդի ամցումը քթի խոռոչ: Լեզվի շարժումներով սննդագնդիկը հրվում է ըմպան: Միաժամանակ կծկվում է ենթալեզվային ոսկրը տեղաշարժող § կոկորդը բարձրացնող մկանը, մակկոկորդը ծածկում է նրա մուտքը, կանխելով սննդի անցումը շնչուղիներ: Սննդի տեղափոխմանը ըմպան նպաստում է նաև բերանի խոռոչի § ըմպանի ճնշումների տարբերությունը: Ըմպան սննդի մտնելուց հետո, սննդագնդիկից վեր գտնվող մկանները կծկվում են նեղացնելով նրա լուսանցքը,որի հետևանքով այն տեղաշարժվում է դեպի կերակրափող: Դրան նպաստում է ճնշումների տարբերությունը ըմպանում § կերակրափողում:

Մինչ կուլ տալը ըմպան-կերակրափողային փականը փակ է,կլլման ժամանակ ճնշումը ըմպանում բարձրանում է մինչև 45մմսս, փականը բացվում է § սննդագունդը ընկնում է կերակրափողի սկզբնամաս, ուր ճնշումը 30մմսս է:Կլլման երրորդ փուլը սննդի տեղաշարժն է կերակրափողով § նրա տևողությունը կոշտ սննդի դեպքում 6-9վրկ է,հեղուկ սննդի դեպքում՝ 1-2վրկ: Կերակրափողի կծկումներն ունեն ալիքաձև բնույթ,առաջանում են նրա վերին մասում § տարածվում դեպի ստամոքս: Այդ դեպքում հաջորդաբար կծկվում են օղակաձև դասավորված մկանները, տեղաշարժելով սննդագունդը: Կծկման ալիքին նախորդում է կերակրափողի լարվածության թուլացման ալիքը, որի շարժման արագությունն ավելի մեծ է:Դեռևս բացահայտված չէ, թե որ միջնորդանյութն է առաջացնում կերակրափողի մկանների թուլացում: Կերակրափողի շարժողական գործունեությունը կարգավորվում է թափառող նյարդերի շարժիչ թելերով, կարևոր դեր ունի նաև ներպատային նյարդային համակարգը:

Կլլման կենտրոնի շարժանեյրոնների դրդման դեպքում արտատար ազդակները հաղորդվում են թափառող նյարդի մարմնական թելերով § առաջացնում կերակրափողի վերին հատվածի միջածիգ զոլավոր մկանների կծկումներ: Կերակրափողի ստորին հատվածի հարթ մկանները նյարդավորվում են թափառող նյարդի վեգետատիվ թելերով: Դրդող ազդակները նախահանգուցային նեյրոններից հաղորդվում են հանգուցային պարասիմպաթիկ խոլինէրգիական նեյրոններին, ինչպես նաև ներօրգանային նյարդային համակարգի նեյրոններին, որոնց վերջույթներում արտադրվում է անոթաակտիվ ինտեստինալ պեպտիդ § ԱԵՖ, որոնք առաջացնում են հարթ մկանների կծկումներ: Սիմպաթիկ նյարդերի դրդում § ադրենաինն էական ազդեցություն չեն թողնում կերակրափողի շարժողական ակտիվության վրա:

17.7. Թքագեղձերի գործունեության կարգավորումը

Թքագեղձերի հյութազատման կարգավորումն իրականանում է պայմանա- § ոչ պայմանառեֆլեքսային ուղով: Թքազատության գաղտնի շրջանը կախված է սննդի գրգռիչ ուժից § սննդային կենտրոնի դրդելիության աստիճանից ու կազմում է 1-30վրկ: Թքազատությունը շարունակվում է ուտելու ողջ ընթացքում, քանի դեռ բերանի խոռոչում կա սննդային գրգռիչ: Ծանոթ սննդի տեսքը, հոտը, խոսակցությունը նրա մասին առաջացնում են պայմանառեֆլեքսային թքազատություն: Հետագա թքազատությունը տեղի է ունենում, երբ սնունդը գրգռում է բերանի խոռոչի ընկալիչները, այն կատարվում է ոչ պայմանառեֆլեքսային ճանապարհով: Բերանի խոռոչի ընկալիչներից առբերիչ ազդակները եռորյակ, դիմային, լեզվաընմպանային § թափառող նյարդերի զգացող ճյուղերով հաղորդվում են ԿՆՀ՝ երկարավուն ուղեղ, տեսաթումբ, ենթատեսաթումբ՝ ներառելով կեղ§ի համի վերլուծիչի կենտրոնը: Թքազատության հիմնական կենտրոնը տեղադրված է երկարավուն ուղեղում, ներկայացված է վերին ու ստորին թքազատության կորիզներով: Ենթածնոտային § ենթալեզվային թքագեղձերը պարասիմպաթիկ նյարդավորում ստանում են թքազատության վերին կորիզից: Նախահանգույցային նյարդաթելերը թմբկալարի կազմում հասնում են այդ գեղձերի հանգույցներին, որտեղից հետհանգույցային նյարդաթելերով (լեզվային նյարդի կազմում) ազդակները հաղորդվում են թքագեղձերին: Հարականջային թքագեղձի նախահանգույցային թելերը սկիզբ են առնում ստորին թքազատության կորիզից § լեզվաընմպանային նյարդի կազմում հասնում ականջային հանգույց: Այստեղից հետհանգույցային պարասիմպաթիկ նեյրոնների աքսոնները ականջաքունքային նյարդի կազմում ազդակները հաղորդում են հարականջային թքագեղձերին: Հետհանգույցային պարասիմպաթիկ նեյրոնների վերջույթներում արտադրվող ացետիլխոլինի ազդեցությամբ արտազատվում է աղերի բարձր պարունակությամբ § մուցինով աղքատ մեծ քանակով հեղուկ թուք:

Ուտելիս բերանի խոռոչի ընկալիչներից երկարավուն ուղեղ հաղորդվող ազդակներն ակտիվացնում են նաև միայնակ խրձի կորիզի զգայական նեյրոններին, որտեղից տեղեկատվությունը հաղորդվում է տեսաթումբ § ենթատեսաթումբ: Տեսաթմբից ազդակները հասնում են համի վերլուծիչի կեղ§ային բաժին, իսկ այստեղից արտատար ազդակները հաղորդվում են ենթատեսաթմբի սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ կորիզներին: Սիմպաթիկ կորիզներն ակտիվացնում են ողնուղեղի կրծքային բաժնի T_2 -T_5 հատվածների կողմնային եղջյուրներում տեղադրված սիմպաթիկ նեյրոններին: Սիմպաթիկ նախահանգույցային նյարդաթելերն ավարտվում են պարանոցային վերին սիմպաթիկ հանգույցում, որտեղից հետհանգույցային նեյրոնների աքսոնները հասնում են թքագեղձեր: Սիմպաթիկ նյարդերի դրդման դեպքում արտազատվում է ֆերմենտների § մուցինի բարձր պարունակությամբ քիչ քանակով խիտ թուք:

Թքազատության փոփոխություն կարող է առաջանալ հիպոֆիզի, մակերիկամների, վահանագեղձի, ենթաստամոքսային գեղձի հորմոնների, ինչպես նաև § մետաբոլիտների ազդեցությամբ:

Թքազատությունն արգելակում են ցավային գրգիռները, բացասական հույզերը § մտավոր լարվածությունը:

17.8. Մարսողությունը ստամոքսում

Ստամոքսը սննդի պահեստարան է, որտեղ մեծ քանակով սնունդ է տեղավորվում § սննդի քիմիական բաղադրությունից կախված այն կարող է մնալ 3-10 ժամ: Այդ ընթացքում ստամոքսի պարունակունակությունն ենթարկվում է մեխանիկական § քիմիական մշակման, որն իրականանում է նրա հյութազատիչ § շարժողական գործունեության արդյունքում:

Ստամոքսի հատակում սննդի շերտային դասավորությունն ապահովում է նրա կենտրոնական մասում չեզոք կամ թույլ հիմնային ռեակցիա, որը հնարավորություն է տալիս շարունակել ածխաջրերի հիդրոլիզը թքի կարբոհիդրազների ազդեցությամբ: Ստամոքսը տաքացնում կամ սառեցնում է, խառնում, մանրացնում, լուծում § կիսահեղուկ վիճակի է հասցնում սնունդը, մարսում § տեղաշարժում է դեպի ստամոքսի նախաելքային հատված: Ստամոքսում առաջանում է թթվային ռեակցիայով օժտված կերակրախույս:

Ստամոքսահյութի բաղադրությունը § հատկությունները: Ստամոքսը պատված է 0.5-1.5 մմ հաստությամբ լորձի շերտով, որը է պիթելային շերտի հետ միասին կազմում է պատնեշ § լորձաթաղանթը պաշտպանում է մեխանիկական § քիմիական ազդեցություններից: Միաժամանակ մակերեսային էպիթելի բջիջներն արտազատում են թույլ հիմնային հեղուկ, որը լորձաթաղանթը §ս պաշտպանում է թթվային ստամոքսահյութի ազդեցությունից:

Ստամոքսի հյութազատիչ գեղձերը տեղադրված են նրա հատակի,մարմնի § ելքային շրջանի լորձաթաղանթում:Հատակի գեղձերը կազմված են 3 տեսակի բջիջներից՝գլխավոր,շրջադիր § լրացուցիչ:Գլխավոր բջիջները հյութազատում են ֆերմենտներ,շրջադիրը՝աղաթթու,լրացուցիչը՝լորձ § բիկարբոնատներ: Ելքային շրջանում HCL հյութազատող բջիջները բացակայում են, այստեղ արտադրվում է սպիտալուծ թույլ ակտիվությամբ օժտված, հիմնային ռեակցիայով (pH- ը 7.8-8.4) մածուցիկ հյութ: Օրական արտազատվում է 2-2.5 լ ստամոքսահյութը: Մաքուր ստամոքսահյութը թափանցիկ, անգույն հեղուկ է, տեսակարար կշիռը 1.002-1.007, pH-ը 1-1.5: Այն կազմված է 99-99.5% ջրից § 0.5-1% օրգանական § անօրգանական նյութերից: Օրգանական նյութերից ստամոքսահյութը պարունակում է ֆերմենտներ,լորձ,ոչ սպիտակուցային բնույթի ազոտ պարունակող նյութեր՝ միզանյութ, միզաթթու, կրեատինին: Վերջիններիս առկայությունը ստամոքսահյութում պայմանավորված է ստամոքսի արտազատիչ ֆունկցիայով: Անօրգանական նյութերից են՝ HCL-ը, սուլֆատներ, ամոնյակը, քլորիդները, ֆոսֆատները, հիդրոկարբոնատները, Na^+, K^+ Mg^2, Ca^{2+} իոնները: Ստամոքսահյութի օսմոսային ճնշումը պլազմյի համեմատ բարձր է:

Ստամոքսահյութն օժտված է սպիտալուծ մեծ ակտիվությամբ, որը դրսևորվում է pH-ի 1.5-2 § 3.2-3.5-ի սահմաններում: Պրոտեազները սինթեզվում են ռիբոսոմներում պեպսինոգենի ձևով § էկզոցիտոզով անցնում ստամոքսի խոռոչ,ուր HCl-ի մասնակցությամբ նրանցից անջատվում է արգելակիչ բաղադրամաս § պեպսինոգենները վեր են ածվում պեպսինների: Դրանք ճեղքում են սպիտակուցների պեպտիդային կապերը § առաջացնում պոլիպեպտիդներ: Ստամոքսի գեղձերի գլխավոր բջիջները սինթեզում են մոտավորապես 8

պեպսինոգեն, որոնք բաժանվում են 2 խմբի: Առաջին խումբը (5) սինթեզվում է ստամոքսի հատակի լորձաթաղանթում, իսկ 3-ը (2-րդ խումբ) ելքային հատվածում § 12 մատնյա աղիքի սկզբում: Պեպսինոգենների ակտիվացման դեպքում առաջանում են պեպսինների հետ§յալ տեսակները.

Պեպսին A-ն սպիտակուցները ճեղքում է PH-ը 1.5-2-ի դեպքում:

Գաստրիքսինի (պեպսին C) ակտիվությունը դրս§որվում է 3.2-3.5 pH-ի պայմաններում: Գաստիքսինը § պեպսին A-ն ազդում են տարբեր սպիտակուցների վրա, ապահովում ստամոքսահյութի սպիտալուծ ակտիվության 95%-ը:

Պեպսին B-ն (պարապեպսին) օժտված է ժելատինազայի հատկությամբ, ակտիվությունը ճնշվում է pH-ը 5.6-ի դեպքում: Սպիտակուցների առավել ուժգին ճեղքումը տեղի է ունենում լորձաթաղանթի մոտ,որտեղ ph-ը 1.5-2 է:Ստամոքսահյութը պարունակում է նաև որոշ ոչ սպիտալուծ ֆերմենտներ: Դրանցից են մանրէասպան հատկությամբ օժտված լիզոցիմը § ստամոքսային լիպազը, որը ճեղքում է կաթի էմուլսացված ճարպերը (մինչև 59%) pH-ը 5.7-5.9 դեպքում:

Չափահաս մարդկանց ստամոքսահյութն ունի թույլ լիպոլիտիկ ակտիվություն: Ստամոքսում չկան ճարպ սինթեզող բջիջներ, ենթադրվում է, որ լիպազն արյունից է անցնում ստամոքս: Ուրեազա ֆերմենտը ճեղքում է միզանյութը pH-ը 8-ի դեպքում, իսկ անջատված ամոնիակը չեզոքացնում է աղաթթուն: Ստամոքսահյութի կարևոր բաղադրիչներից է լորձը, որը պատում է ստամոքսի լորձաթաղանթը, պաշտպանում նրան մեխանիկական § քիմիական ազդեցություններից: Գոյություն ունի լուծելի § անլուծելի լորձ: Վերջինս չեզոքացնում է HCL-ը, օժտված է հակասեպտիկ ակտիվությամբ: Անլուծելի լորձում գտնվում են գլիկոպրոտեիդներ, պրոտեոգլիկաններ, պոլիսախարիդներ: Լուծելի լորձը կոլոիդ լուծույթ է, որում գերակշռում են մուկոպրոտեիդները: Դրանցից է Կաստլիի ներքինգործոնը,որը կապում է վիտամին B_{12}-ը § ապահովում դրան մարսողական ֆերմենտների քայքայումից: Բարակ աղիքում այդ համալիրը փոխազդում է մենահատուկ ընկալիչների հետ, որից հետո վիտամին B_{12}-ը ներծծվում է արյուն § հատուկ փոխադրիչներով տեղափոխվում է ոսկրածուծ ու լյարդ, մասնակցում գլոբինի § նուկլեինաթթուների սինթեզին: Այդ գործոնի բացակայության դեպքում զարգանում է երկաթդեֆեցիտային սակավարյունություն:

Մարսողության գործընթացում կարևոր դեր ունի աղաթթուն,որի հյութազատումը կապված է կարբոնահիդրազա ֆերմենտի ակտիվության հետ: HCl-ը նպաստում է սպիտակուցների բնափոխմանը ու ուռչեցմանը: Աղաթթուն ստանոքսում ստեղծում է թթվային միջավայր, ակտիվացնում է պեպսինոգեններին, օժտված է մանրէասպան հատկությամբ, մասնակցում է ելքային սեղմանի գործունեության կարգավորմանը, խթանում ստամոքսի հյութազատման § շարժողական ֆունկցիան, մասնակցում գաստրինի § սեկրետինի առաջացմանը, խթանում էնտերոկինազա ֆերմենտի սինթեզը 12 մատնյա աղիքի լորձաթաղանթից:

17.9.Ստամոքսի հյութազատման կարգավորումը

Մարսողությունից դուրս արտադրվում է քիչ քանակով չեզոք կամ հիմնային ռեակցիայով ստամոքսահյութ,որը հիմնականում կազմված է ջրից,էլեկտրոլիտներից,լորձից:Սննդի ընդունումը կտրուկ մեծացնում է հյութազատումը գեղձերի խթանման նյարդային § հումորալ մեխանիզմների հաշվին:Սնունդ ընդունելիս ստամոքսի գեղձերին դրդող ազդակների հետ միասին հաղորդվում են արգելակող գրգիռներ:Այս դեպքում 5-10 րոպեով դադարում է թթվային ստամոքսահյութի արտազատումը:Դա ունի կար§որ կենսաբանական նշանակություն,քանի որ հնարավորություն է տալիս ստամոքսը սննդով լցվելուն: Խթանող § արգելակող գործոններն ապահովում են ստամոքսի հյութազատության կախվածությունն ընդունվող սննդի տեսակից: Այն առաջին անգամ հայտնաբերվել է Ի.Պավլովի լաբորատորյայում մեկուսացված ստամոքս ունեցող շների վրա կատարված փորձերում, որոնք կերակրվել են տարբեր սննդանյութերով:Հյութազատման տ§ողությունը, ծավալը, թթվայնությունը § ֆերմենտային ակտիվությունը որոշվում են ընդունված սննդի տեսակով:

Ոչ պայմանառեֆլեքսային հյութազատում տեղի է ունենում բերանի խոռոչի,ըմպանի,համի,ջերմազգաց ընկալիչների գրգռման դեպքում:Գրգիռները V,VII,IX,X զույգ գանգուղեղային նյարդերի զգայական թելերով հաղորդվում են երկարավուն ուղեղ,ապա տեսաթումբ,ենթատեսաթումբ § մեծ կիսագնդերի կեղ§:Կիսագնդերի կեղ§ի սննդային կենտրոնից արտատար ազդակները հաղորդվում են ենթատեսաթմբի սիմպաթիկ § պարասիմպաթիկ կորիզներին ակտիվացնելով դրանց:Ենթատեսաթմբի պարասիմպաթիկ նեյրոնները վայրիջակ ակտիվացնող ազդեցություն են թողնում երկարավուն ուղեղի սննդային կենտրոնի վրա,որտեղից կենտրոնախույս ազդակները թափառող նյարդի նախահանգուցային թելերով հաղորդվում են ստամոքսի հանգուցային պարասիմպաթիկ նեյրոններին,որոնց աքսոնների վերջույթներում արտադրվում է ացետիլ խոլին:Վերջինս խթանում է գլխավոր,շրջադիր § լրացուցիչ բջիջների հյութազատիչ գործունեությունը:

Ենթատեսաթմբի սիմպաթիկ կորիզները վայրիջակ դրդող ազդեցություն ոն թողնում ողնուղեղի ThVI-ThX հատվածների կողմնային եղջյուրներում գտնվող նախահանգուցային սիմպաթիկ նեյրոնների վրա: Արտատար ազդակները նախահանգուցային նեյրոններից հաղորդվում են հանգուցային սիմպաթիկ նեյրոններին, որոնց աքսոնները ընդերային նյարդի կազմում հասնում են ստամոքսին:Նրանց վերջույթներում արտադրվում է նորադրենալին,որն արգելակում է ստամոքսի հյութազատիչ ֆունկցիան: Շրջադիր գեղձերի կողմից HCl-ի հյութազատման խթանումն իրականանում է անմիջականորեն ացետիլխոլինով,որը դրդում է գլանդուլոցիտների թաղանթի M խոլինաընկալիչները § միջնորդավորված՝ գաստրինի ու հիստամինի միջոցով: Ացետիլխոլինի ազդեցությամբ ստամոքսի ելքային շրջանի լորձաթաղանթում տեղադրված G բջիջների կողմից արտազատվում է գաստրին,որն անցնելով արյան մեջ ազդում է շրջադիր բջիջների վրա § նպաստում HCl-ի հյութազատմանը: Եթե ստամոքսի ելքային շրջանում pH-ը իջնում է ,որը պայմանավորված է մեծ քանակով HCl-ի հյութազատմամբ ,ապա գաստրինի արտազատումը նվազում է ,իսկ pH-ը 1-ի դեպքում՝ դադարում է: Այսպիսով գաստրինիը մասնակցում է ստամոքսի հյութազատման ինքնակարգավորմանը կախված ելքային շրջանի pH-ի մեծությունից:

Շրջադիր բջիջների խթանիչ է հանդիսանում նաՏ հիստամինը,որն արտազատվում է ստամոքսի հատակի լորձաթաղանթից գաստրինի ազդեցությամբ:Հիստամինն ազդում է գլանդուլոցիտների H_2 ընկալիչների վրա Տ նպաստում մեծ քանակով բարձր թթվայնությամբ ստամոքսահյութի արտազատմանը: Գաստրինի Տ հիստամինի խթանիչ ազդեցությունը դրսՏորվում է թափառող նյարդերի մասնակցությամբ: Աղաթթվի հյութազատումն արգելակում են սեկրետինը, խոլեցիստոկինինը, գլյուկագոնը, նեյրոթենզինը, սոմատոստատինը, անոթակտիվ ինտեստինալ պեպտիդը, ստամոքսարգելակող պեպտիդը, հակամիզամուղային հորմոնը, կալցիտոնինը, օքսիտոցինը, սերոտոնինը Տ այլն: Գլխավոր բջիջների կողմից պեպսինոգենի խթանիչ են համարվում թափառող նյարդերի խոլինէրգիկ թելերը, հիստամինը, սեկրետինը, գաստրինը, β ադրենաընկալիչների վրա ավարտվող սիմպաթիկ թելերը :

Լորձի հյութազատման խթանումն իրականանում է թափառող նյարդերի խոլիներգիկ թելերով: Գաստրինը Տ հիստամինը չափավոր են խթանում մուկոցիտներին: Լորձի հյութազատումն ուժեղացնում են սերոտոնինը, սոմատոստատինը, ադրենալինը, դոֆամինը, էնկեֆալինը, պրոստոգլանդին E_2:

Ստամոքսի հյութազատման փուլերը: Ստամոքսի հյութազատությունն տեղի է ունենում 2 փուլով՝բարդ ռեֆլեքսային Տ նյարդահումորալ:Բարդ ռեֆլեքսային փուլն իրականանում է պայմանական Տ ոչ պայմանական ռեֆլեքսային մեխանիզմներով:

Պայմանառեֆլեքսային հյութազատությունն իրականանում է պայմանական գրգռիչների ազդեցությամբ հմապատասխան զգայարանների վրա,իսկ ոչ պայմանառեֆլեքսայինը՝ բերանի խոռոչի, ըմպանի,կերակրափողի ընկալիչների գրգռման դեպքում:

Բարդ ռեֆլեքսայի փուլում արտադրվող հյութը Ի.Պ. Պավլովն անվանել է ախորժաբեր,քանի որ ուղեկցվում է ախորժակի զգայությամբ Տ պայմաններ է ստեղծում բնականոն մարսողության համար: Այս փուլում կատարվող հյութազատությունը կարելի է ուսումնասիրել ստամոքսի խուղակ ունեցող Տ կերակրափողը հատած շների վրա “կարծեցյալ սնուցման” փորձում: Կենդանին սնունդ ուտելիս այն կերակրափողի հատած մասից դուրս է ընկնում, սակայն ստամոքսից հյութազատությունը կատարվում է: Հյութազատությունը տեղի է ունենում նաՏ ծանոթ սննդի տեսքից Տ հոտից: Ռեֆլեքսային այս ազդեցություններն իրականանում են թափառող նյարերով, դրանք երկկողմանի հատելիս սննդի տեսքը, հոտը Տ ոչ էլ “կարծեցյալ կերակրումը”հյութազատություն չեն առաջացնում: Կենդանիներին կարճատՏ (8-10ր) կեղծ կերակրումը հյութազատություն է առաջացնում 2-3 ժամվա ընթացքում, մինչդեռ ստամոքսային հյութազատությունը մեկուսացված ստամոքսից տՏում է 6-8 ժամ: Այսպիսի երկարատՏ հյութազատությունը իրականանում է նյարդահումորալ մեխանիզմով:

Ուղեղային փուլում հյութազատությունը կախված է սննդային կենտրոնի դրդելիությունից Տ հեշտորեն արգելակվում է արտաքին Տ ներքին տարբեր ընկալիչների դրդման դեպքում:

Հյութազատության երկրորդ փուլը բաժանվում է ստամոքսայինի Տ աղիքայինի:

Ստամոքսային փուլը սկսվում է սննդի ստամոքս ընկնելու պահից Տ իրականանում է նյարդային ու հումորալ մեխանիզմներով: Նյարդային մեխանիզմն իրականանում է ինչպես թափառող նյարդի գրգռման, այնպես էլ ստամոքսի պատի

նյարդային հյուսակների միջոցով, կապված ստամոքսի լորձաթաղանթի մեխանիկական § քիմիական գրգռման հետ (սնունդ, աղաթթու, սպիտակուցների մարսման արգասիքներ): Այս փուլի առկայությունն ապացուցելու համար խուղակի միջով ստամոքս են մտցնում ռետինե կամ ապակյա ուլունգ, որը գրգռում է նրա մեխանաընկալիչները § առաջացնում հյութազատություն: Հումորալ մեխանիզմով հյութազատությունն իրականանում է ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութերով (հիստամին, գաստրին, բոմբեզին, մոթիլին):

Հյութազատության աղիքային փուլը նույնպես պայմանավորված է նյարդա-ռեֆլեքսային § հումորալ մեխանիզմներով, որոնք կարող են դրդել կամ արգելակել ստամոքսի գեղձերի գործունեությունը: Դրդող ազդեցություն են թողնում արյան մեջ ներծծված սպիտակուցների ճեղքման արգասիքները, որոնք կարող են անմիջականորեն ազդել գեղձերի վրա, կամ միջնորդավորված՝ հիստամինի § գաստրինի միջոցով: Արգելակող ազդեցություն են թողնում ճարպերի § օսլայի ճեղքման արգասիքները՝ ամինաթթուները, պոլիպեպտիդները, դիֆուզ էնդոկրին համակարգի կողմից արտազատվող պեպտիդ- հորմոնները: Ի. Ժ. Պավլովի, այնուհետ§ Ի. Ժ. Ռազենկովի § աշխատակիցների կողմից կենդանիների վրա կատարված փորձերում ցույց է տրվել, որ ստամոքսի հյութազատությունը փոխվում է սննդի բնույթից կախված: Մեծ քանակով ածխաջրեր պարունակող սննդի երկարատ§ օգտագործման (30-40 օր) դեպքում հյութազատությունը իջնում է (հիմնականում երկրորդ § երրորդ փուլերում), իսկ սպիտակուցային սննդի դեպքում՝ ավելանում է: Այդ դեպքում փոխվում է ոչ միայն հյութազատության ծավալը, տ§ողությունը այլ§ ֆերմենտային հատկությունը:

17.10. Ստամոքսի հյութազատության ուսումնասիրման մեթոդները

1. Ստամոքսի խուղակ ըստ Վ. Ա. Բասովի § Բլոնդոյի: Կատարվում է ստամոքսի կտրվածք, որի մեջ դրվում է խուղակային խողովակ, որը մի ծայրով ամրացվում է ստամոքսին, մյուսով՝ մաշկին: Այս վերջին ծայրը փակում են խցանով: Կերակրելուց հետո բացում են § հավաքում հյութը: Այս դեպքում մաքուր ստամոքսահյութ չի ստացվում, որովհետ§ այն խառնված է սննդի § թքի հետ:

2. Մաքուր ստամոքսահյութ ստանալու համար Պավլովի լաբորատորիայում Շումովա-Սիմանովսկայայի կողմից առաջարկվել է ստամոքսի խուղակ ունեցող շան որկորահատում (էզոֆագոտոմիա), որի երկու ծայրերը կարում են մաշկին: Այսպիսի կերակրումը կոչվում է կարծեցիալ սնուցում, որովհետ§ կերակուրը ստամոքս չի հասնում, այլ որկորի կտրվածքից դուրս է թափվում: 4-5 րոպե անց նկատվում է ստամոքսի հյութազատություն որը մաքուր է: Այս մեթոդի թերությունն այն է, որ սննդանյութերը ստամոքս չեն հասնում:

3. Կլիմենս§ի¿-Հայդենհայնի կողմից առաջարկված է փոքր ստամոքսի վիրահատություն որի դեպքում կատարվում է եռանկյուն կտրվածք ստամոքսի մեծ կորության վրա: Այս դեպքում հատում են նա§ ստամոքսի թափառող նյարդերը: Արդյունքում ստացվում է երկու ստամոքս՝ մեծ § փոքր: Մեծ ստամոքսում մարսումը կատարվում է բնականոն ձ§ով, փոքրում սնունդը մուտք չի գործում: Փոքր ստամոքսում հյութազատում կատարվում է սնունդը ընդունելուց 35-40 րոպե անց, որը վկայում է ստամոքսի հյութազատման հումորալ կարգավորման մասին:

4. Փոքր ստամոքսի վիրահատում ըստ Ի. Պ. Պավլովի: Ի տարբերություն Հայդենհայնի, նա կտրվածքը կատարել է կորությանը զուգահեռ, որի շնորհիվ պահպանվում էին նյարդերը: Շճային § մկանային շերտի այն մասը, որտեղ ընթանում են նյարդերը, մնում են առանց կտրելու, որով կապ է ստեղծվում մեծ § փոքր ստամոքսների միջ§, իսկ լորձաթաղանթը լրիվ կտրվում է: Հետագայում այն կարում են: Դրանից ձ§ավորվում է կամար, որը մեկուսացնում է մեծ ստամոքսի խոռոչը փոքրից: Սնունդն ընդունելուց 5-10 րոպե անց փոքր ստամոքսից ստացվում է մաքուր ստամոքսահյութ § տ§ում է այնքան, որքան մեծ ստամոքսում:

Մարդկանց ստամոքսի հյութազատիչ գործունեությունն ուսումնասիրելու համար օգտվում են զոնդային § ոչ զոնդային մեթոդներից: Առավել կիրառելի է զոնդային մեթոդը, որը հնարավորություն է տալիս որոշել ստամոքսահյութի ծավալը, նրանում պարունակվող էլեկտրոլիտների քանակը § pH-ը: Երբեմն զոնդային մեթոդի կիրառումը հակացուցվում է, այս դեպքում օգտվում են էնդոռադիոզոնդավորումից: Ռադիոհաբը կլլելուց հետո այն շարժվում է մարսողական ուղիով § ազդանշանում է նրա տարբեր մասերի pH-ի մասին:

17.11. Ստամոքսի շարժական գործունեությունը

Սնունդ ընդունելուց հետո առաջին րոպեներին ստամոքսի պատերը ռեֆլեքսորեն թուլանում են (սննդային ռելաքսացիա), որը նպաստում է սննդի պահեստավորմանը § հյութազատմանը: Որոշ ժամանակ անց (5-30 ր) կախված սննդի բնույթից ստամոքսի շարժական գործունեությունն ուժեղանում է: Բալոնային ստամոքսագրության դեպքում գրանցվում են երեք տեսակի ալիքներ.

I-*պարզ միափուլ ալիքներ ցածր տատանաստիճանով* (1-2-ից մինչ§ 5-10 մմ ս.ս.), տ§ողությունը՝ 5-20 վրկ; **II-***միափուլ ալիքներ մեծ տատանաստիճանով* (40-80 մմ ս.ս.) տ§ողությունը՝ 12-60 վրկ: Այս երկու ալիքները գալարակծկանքային բնույթի շարժումներ են, ապահովում են ստամոքսի որոշակի լարվածությունը: Ալիքների միջին հաճախությունը 3 ցիկլ/րոպե, տարածման արագությունը 1սմ/վրկ; **III-** *բարդ ալիքներ*, որոնք առաջանում են ելակետային ճնշման փոփոխության ֆոնի վրա: Դրանք բնորոշ են ելքային շրջանին, մասնակցում են ստամոքսի պարունակության տեղափոխմանը 12- մատնյա աղիք:

Ներստամոքսային ճնշման գրանցման դեպքում իհայտ են գալիս 2 տեսակի կծկումներ՝ *փուլային* § *լարումային*: Փուլային ալիքներն արագ, գալարակծկանքային շարժումներ են, տ§ողությունը 10-20 վրկ, հաճախությունը՝ 3 կծկում/ րոպե: Այս ալիքներն երկու տեսակի են, առաջինն առաջացնում է 1-15 մմ ս.ս., իսկ երկրորդը՝ 16-30 մմ ս.ս. ճնշում: Լարումային ալիքները տ§ական են, հաճախությունը 6-7 տատանում /րոպե:

Սննդով լցված ստամոքսում առաջանում են երեք տեսակի շարժումներ՝ *գալարակծկանքային ալիքներ*, ելքային շրջանի ծայրային հատվածի *սիստոլային կծկումներ* § *լարումային ալիքներ*: Գալարակծկանքային ալիքներն առաջանում են ստամոքսի փոքր կորության շրջանում՝ մուտքին մոտ, § տարածվում են դեպի ելքային շրջանը 1 սմ/վրկ արագությամբ տ§ում են 1,5 վրկ, կծկման հաճախությունը 3 ցիկլ/րոպե: Ելքային շրջանում գալարակծկանքային ալիքի շարժման արագությունը մեծանում է՝ 3-4 սմ/վրկ:

Սնունդ ընդունելուց հետո առաջին ժամվա ընթացքում գալարակծկումները թույլ են, հետագայում ուժեղանում են առաջ շարժելով սննդախյուսը: Ճնշումը ելքային շրջանում բարձրանում է մինչ§ 10-25 սմ ջրի սյան, բացվում է ելքային սեղմանը § սիստոլային կծկումների շնորհիվ սննդախյուսը ստամոքսից բաժիններով անցնում է 12-մատնյա աղիք: Լարումային ալիքները մեծ ամպլիտուդով § տ§ողությամբ կծկումներ են, որոնք նույնպես նպաստում են ստամոքսային պարունակության մեխանիկական մշակմանը § փոխադրմանը ելքային շրջան: Ստամոքսի շարժումների կարգավորումն իրականանում է նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով: Թափառող նյարդերի գրգռումն ուժեղացնում է ստամոքսի շարժական գործունեությունը՝ մեծացնում է կծկումների ռիթմը § ուժգնությունը, բարձրացնում գալարակծկանքային ալիքների տարածման արագությունը: Թափառող նյարդերը կարող են թողնել նաև արգելակիչ ազդեցություն՝ ստամոքսի ռելաքսացիա, ելքային սեղմանի լարվածության իջեցում, որոնք պայմանավորված են այդ նյարդերի վերջույթներում արտադրվող արգելակիչ միջնորդանյութերով (ԱԵՖ, անոթակտիվ ինտեստինալ պեպտիդ): Սիմպաթիկ նյարդերի գրգռումը § α-ադրենաընկալիչների ակտիվացումը փոքրացնում է կծկումների ռիթմը § ուժգնությունը, գալարակծկանքային ալիքների տարածման արագությունը: Վերջին տարիների հետազոտության արդյունքները ցույց են տվել, որ ընդերային նյարդի կազմում կան սերոտոնինէրգիկ նյարդաթելեր, որոնց դրդումը խթանիչ ազդեցություն է թողնում ստամոքսի շարժումների վրա:

Ցույց է տրվել, որ սիմպաթիկ նյարդերի դրդումը § α ու β ադրենաընկալիչների ակտիվացումը բարձրացնում է ելքաքյին սեղմանի լարվածությունը: Երկկողմանի ազդեցություններն իրականանում են պեպտիդէրգիկ նեյրոններով: Ենթատեսաթմբի առջ§ի § միջին բաժինները հիմնականում խթանում են, իսկ հետինն արգելակում է ստամոքսի շարժական գործունեությունը:

Ստամոքսի շարժումների վրա ոչպայմանառեֆլեքսային ազդեցությունն իրականանում է բերանի խոռոչի, ըմպանի, կերակրափողի, ստամոքսի, բարակ § հաստ աղիքի ընկալիչների գրգռման դեպքում:

Ստամոքսի շարժումների հումորալ կարգավորման գործում կարևոր դեր ունեն գաստրոինտեստինալ հորմոնները: Շարժումներն ուժեղացնում են գաստրինը, սերոտոնինը, մոթիլինը, հիստամինը, պանկրեատիկ պոլիպեպտիդը, ինսուլինը: Ստամոքսի մկանների կծկողական ակտիվությունն արգելակում են սեկրետինը, գլյուկագոնը, խոլեցիստոկինինը, անոթակտիվ ինտեստինալ պեպտիդը, ստամոքսարգելակող պեպտիդը: Կարգավորիչ պեպտիդները ստամոքսի շարժական գործունեության վրա ազդում են ինչպես ուղղակի, այնպես էլ միջնորդավորված՝ ներօրգանային նեյրոնների միջոցով:

Ստամոքսից 12-մատնյա աղիք սննդախյուսի փոխադրման համար կարևոր նշանակություն ունեն հետևյալ գործոնները՝ ծավալը, կազմությունը § խտությունը, օսմոսային ճնշումը, պարունակության ջերմաստիճանը § pH-ը, ստամոքսը ելքային շրջանի § 12-մատնյա աղու ճնշման գրադիենտը, ելքային սեղմանի վիճակը, ջրա-աղային հոմեոստազը § ուրիշ: Ածխաջրերով հարուստ սնունդն ավելի արագ է փոխադրվում քան սպիտակուցներով առատ սնունդը: Ճարպոտ սնունդը դանդաղ է փոխադրվում: Ստամոքսից խառը սննդի փոխադրման ժամանակը կազմում է 6-10 ժ:

Փսխումը ստամոքսի պարունակության հեռացումն է բերանի միջոցով: Դա բարդ պաշտպանական ռեակցիա է § առաջանում է ինչպես ռեֆլեքսորեն լեզվի արմատի, ըմպանի, ստամոքսի լորձաթաղանթի, պսակածև § անոթների, անդաստակային ապարատի գրգռման դեպքում, այնպես էլ կարող է պայմանավորված լինել տեսողական, հոտառական § համային գրգռիչների ազդեցությամբ, որոնք զզվանքի զգացում են առաջացնում: Փսխում առաջացնում են նաև որոշ հումորալ գրգռիչներ (մանրէների տոքսինները, դեղանյութերը, զանազան թունավոր նյութերը), որոնք ազդում են փսխման կենտրոնի վրա:

Փսխումը սկսվում է բարակ աղիների կծկումներով, որի արդյունքում նրա պարունակության մի մասը հակագալարակծկանքային ալիքների շնորհիվ հրվում է ստամոքս: 10-20 վրկ հետո սկսվում է ստամոքսի կծկումները, բացվում է մուտքային սեղմանը, խորը ներշնչումից հետո ուժգնորեն կծկվում են որովայնի պատի մկանները § ստոծանին, որի հետևանքով պարունակությունը արտաշնչման պահին կերակարափողով նետվում է բերանի խոռոչ § հեռացվում:

Փսխման կենտրոնը տեղադրված է երկարավուն ուղեղի ցանցանման գոյացության 4-րդ փորոքի հատակում: Ազդակները փսխման կենտրոն ընկնում են տարբեր ռեֆլեքսային գոտիներից թափառող § լեզվաըմպանային նյարդերով: Արտատար ազդակներն աղիներ, ստամոքս § կերակրափող հաղորդվում են թափառող § ընդերային նյարդերով, ինչպես նաև որովայնի § ստոծանիական մկանները նյարդավորող նյարդերով: Փսխումն ուղեկցվում է շնչառության փոփոխությանբ, հազով, քրտնարտադրությամբ, թքազատությամբ § այլ ռեակցիաներով:

17.12. Մարսողությունը 12 մատնյա աղիքում

Սննդախյուսը 12 մատնյա աղիքում ենթարկվում է աղիքային հյութի, ենթաստամոքսահյութի § լեղու ազդեցությանը: Մարսողությունից դուրս աղիքային հյութն ունի հիմնային ռեակցիա (pH=7,2-8,0): Երբ ստամոքսից թթու պարունակությունն անցնում է 12 մատնյա աղիք pH-ը տեղաշարժվում է թթվային կողմը, ապա աղիքային հյութի, լեղու § ենթաստամոքսային հյութի կողմից

թթվայնությունը չեզոքացվում է § պեպսինն ապաակտիվանում է: Մարդկանց 12 մատնյա աղիքի պարունակության pH-ը տատանվում է 4-8,5-ի սահմաններում: Որքան թթվայնությունը բարձր է, այնքան շատ ենթաստամոքսային հյութ, լեղի § աղիքային հյութ է արտադրվում, դանդաղում է պարունակության փոխադրումը աղիճ աղիք: 12 մատնյա աղիքում սպիտակուցների, ճարպերի, ածխաջրերի մարսողության գործընթացում գլխավոր դերը պատկանում է ենթաստամոքսային հյութի ֆերմենտներին:

Ենթաստամոքսային գեղձի արտազատական ֆունկցիան ուսումնասիրվում է Ի. Պ. Պավլովի կողմից առաջարկված խուղակային մեթոդով քրոնիկ փորձի պայմաններում: Մարդկանց ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատական ֆունկցիան ուսումնասիրվում է զոնդի միջոցով:

Ենթաստամոքսային հյութի կազմությունը § հատկությունները: Մարդկանց ենթաստամոքսային գեղձն անոթի վիճակում արտազատում է ոչ մեծ քանակով հյութ: Երբ սննդախյուսը ընկնում է 12 մատնյա աղիք հյութազատման արագությունը մեծանում է՝ 4,7մլ/րոպե: Օրական արտադրվում է 1,5-2,5լ հյութ: Այն իրենից ներկայացնում է անգույն հիմնային ռեակցիայով(pH=7,5-8,8) թափանցիկ հեղուկ, որը պարունակում է 97,5% ջուր:Հյութը հարուստ է հիդրոկարբոնատներով (մինչ§ 150մմոլ/լ), պարունակում է նատրիումի, կալիումի, կալցիումի, մագնեզիումի քլորիդներ, քիչ քանակով սուլֆատներ § ֆոսֆատներ: Ենթաստամոքսային հյութը հարուստ է ֆերմենտներով, որոնք սինթեզվում են գեղձի ացինուսներում: Ենթաստամոքսային հյութի ֆերմենտները մարսում են բոլոր տեսակի սննդանյութերը: Ամիլազը, լիպազը § նուկլեազը հյութազատվում են ակտիվ վիճակում, իսկ սպիտալուծ ֆերմենտները՝ տրիպսինը, քիմոտրիպսինը, էլաստազը, A § B կարբօքսիպեպտիդազները՝ ոչ ակտիվ վիճակում:

Տրիպսինոգենը 12 մատնյա աղիքի բրուներյան գեղձերի էնտերոցիտների կողմից սինթեզվող էնտերոկինազ ֆերմենտի ազդեցությամբ վերափոխվում է տրիպսինի: Վերջինիս ազդեցությամբ ակտիվանում են քիմոտրիպսինոգենը, պրոէլաստազը, պրոկարբոքսիպեպտիդազները: Տրիպսինը, քիմոտրիպսինը § էլաստազը էնդոպեպտիդազներ են, ճեղքում են սպիտակուցների ներքին պեպտիդային կապերը: Այդ ֆերմենտները ազդում են նաև բարձրամոլեկուլային պոլիպեպտիդների վրա, որի արդյունքում առաջանում են ցածրամոլեկուլային պեպտիդներ § ամինաթթուներ:

Գեղձի ացինուսներում սինթեզվում է նաև տրիպսինի արգելակիչ, որը գեղձի բջիջները պահպանում է ինքնամարսումից:

A § B-ն կարբոքսիպեպտիդազներ ճեղքում են պոլիպեպտիդների § սպիտակուցների ծայրային կապերը անջատելով ամինաթթուներ:

Ենթաստամոքսային հյութը հարուստ է α ամիլազով, որի կազմության մեջ մտնում է Ca^{2+} իոններ: Վերջինս բարձրացնում է նրա կայունությունը միջավայրի ջերմաստիճանի փոփոխության § pH-ի բարձրացման նկատմամբ:

α ամիլազը ճեղքում է օսլան մինչ§ երկ- § միաշաքարների: Նուկլեյնաթթուների ածանցյալների վրա ազդում են ռիբո- § դեզօքսիռիբոնուկլեազները:

Ենթաստամոքսային լիպազը ճեղքում է ճարպերը, հիմնականում եռգլիցիրիդները մինչ§ միագլիցիրիդների § ճարպաթթուների: Լիպիդների վրա ազդում է ֆոսֆոլիպազ A_2 -ը § էսթերազը: Ենթաստամոքսային գեղձը հյութազատում է ոչ ակտիվ ֆոսֆոլիպազ, որն ակտիվանում է տրիպսինով: Քանի

որ եռգլիցիրիտները ջրում լուծելի չեն, լիպազն ազդում է միայն ճարպի մակերեսի վրա: Որքան ճարպի § լիպազի շփման մակերեսը մեծ լինի, այնքան ակտիվ կընթանա ճեղքումը: Այդ պատճառով ճարպի էմուլսացումը լեղաթթուների ազդեցությամբ կարՏոր նշանակություն ունի նրա մարսման համար:

Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատիչ բջիջները մարսողությունից դուրս գտնվում են հանգիստ վիճակում § հյութազատում են միայն ստամոքսաղիքային ուղու պարբերական գործունեության ժամանակ: Գեղձի հյութազատումը սկսվում է սնունդն ընդունելուց 2-3 րոպե անց § կախված նրա կազմից ու տՏում է 6-14 ժամ: Մսի կամ հացի ընդունման դեպքում հյութազատության կորը կտրուկ բարձրանում է առաջին 2 ժամվա ընթացքում, իսկ հետո՝ իջնում: Հյութազատման ընդհանուր տՏողությունը մսի դեպքում 4-5, հացի դեպքում 9-10 ժամ է: Կաթը առավելաչափ հյութազատություն առաջացնում է 3-րդ ժամում, որից հետո այն ընկճվում է, § ընդհանուր տՏողությունը կազմում է 5 ժամ: Արտադրված հյութի քանակությամբ առաջին տեղն է գրավում հացը, իսկ վերջինը կաթը: Ճարպային սննդի երկարատՏ օգտագործման դեպքում գեղձի հյութազատիչ գործունեությունը ճնշվում է:

17.13. Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատության կարգավորումը

Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատությունը կարգավորվում է նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով:

Նյարդային կարգավորում: Գեղձի հյութազատությունը սկսվում է պայմանական § ոչ պայմանական գրգռիչների ազդեցությամբ: Որպես պայմանական գրգռիչ կարող է լինել ծանոթ սննդի տեսքը, հոտը, գույնը կամ կերակրմանը ուղեկցող որՏէ գրգռիչ: Բերանի խոռոչի, ըմպանի, կերակրափողի ընկալիչների վրա սննդային գրգռիչների ազդեցության դեպքում, ենթաստամոքսային գեղձի ոչ պայմանառեֆլեքսային հյութազատությունն ավելի վաղ է սկսվում, քան թթու ստամոքսահյութի արտազատումը: Ի. Պ. Պավլովի կողմից հաստատվել է, որ ենթաստամոքսային գեղձի գլխավոր հյութազատիչ նյարդը համարվում է թափառող նյարդի համապատասխան ճյուղերը, որոնց էլեկտրական գրգռման դեպքում արտադրվում է ֆերմենտներով հարուստ ենթաստամոքսային հյութ: Թափառող նյարդի խոլիներգիկ թելերի գրգռման դեպքում արտադրվող ացետիլխոլինն ակտիվացնում է գեղձի հյութազատիչ բջիջների հիմային թաղանթի M-խոլինաընկալիչները, անջատվում է Ca^{2+} իոն § թՃ-թՃՂ համալիրը, որոնք որպես երկրորդային միջնորդանյութեր խթանում են ֆերմենտների § հիդրոկարբոնատների հյութազատությունը: Խոլիներգիկ նեյրոնները պոտենցիում են նաՏ սեկրետինի § խոլեցիստոկինինի հյութազատիչ արդյունքները:

Ենթաստամոքսային գեղձը նյարդավորող ընդերային նյարդի սիմպաթիկ թելերը գրգռելիս, ադրենաընկալիչների ակտիվացման միջոցով արգելակվում է հյութազատությունը, ուժեղանում է օրգանական նյութերի սինթեզը: α ադրենաընկալիչների ակտիվացման հետՏանքով գեղձի արյունատար անոթները սեղմվում են , քչանում է գեղձ հոսող արյան քանակը, ինչը Տս նպաստում է հյութազատության իջեցմանը: Հյութազատությունն արգելակում են ցավային գրգիռները, ֆիզիկական § մտավոր լարված աշխատանքը:

Ենթաստամոքսային գեղձն ունի նաև պեպտիդերգիկ հյարդավորում: Այդ նյարդերի վերջույթներում արտադրվում է մի շարք նեյրոպեպտիդներ, որոնցից որոշները խթանում, մյուսներն արգելակում են հյութազատությունը:

Հյութազատման ռեֆլեքսային մեխանիզմն ունի միայն թողարկիչ նշանակություն, ընդ որում այս դեպքում արտադրվում են ակտիվ ֆերմենտներ: Հյութի հիմնական մասն արտադրվում է հումորալ մեխանիզմով:

Հումորալ կարգավորում: Հյութազատության բնական քիմիական գրգռիչներ են հանդիսանում աղաթթուն, բանջարեղենի հյութերը, ճարպերը, սպիտակուցների հիդրոլիզի արդյունքները:

Հյութազատության կարգավորման հումորալ մեխանիզմում առաջատար դերը պատկանում է սեկրետինին և խոլեցիստոկինինին, որոնք արտադրվում են 12մատնյա աղու լարձաթաղանթի S և CCK բջիջների կողմից: Սեկրետինը արտադրվում է ոչ ակտիվ վիճակում, որպես պրոսեկրետին, ստամոքսահյութի աղաթթվի ազդեցությամբ այն ակտիվանում և դառնում է սեկրետին, որը արյան միջոցով հասնում է ենթաստամոքսային գեղձ, խթանում նրա հյութազատությունը: Սեկրետինի ազդեցությամբ արտադրվում է բիկարբոնատներով հարուստ, ֆերմենտներով աղքատ մեծ քանակով հյութ: Խոլեցիստեկինինի արտազատումը խթանում են Ca^{2+} իոնների և 12 մատնյա աղիքում pH-ի իջեցումը: Խոլեցիստոկինինն ազդում է գեղձի ացինուսների վրա, այդ պատճառով արտադրվում է ֆերմենտներով հարուստ հյութ:

Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատությունն ուժեղացնում են գաստրինը, սերոտոնինը, ինսուլինը, բոմբեզինը, լեղաթթուների աղերը: Հյութազատությունն արգելակում են գլյուկագոնը, սոմատոստատինը, վազոպրեսինը, P նյութը, ԱԿՓՀ-ն, էնկեֆալինը, կալցիտոնինը, ՍԱՊ-ը, ՊՊ-ը, գլիցենտինը: Անոթակտիվ ինտեստինալ պեպտիդը կարող է դրդել կամ արգելակել գեղձի հյութազատությունը:

Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատության փուլերը: Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատության փուլերը նույնն են, ինչ որ ստամոքսահյութազատությանը, սակայն առավել արտահայտված է հորմոնային ազդեցությունը գեղձի վրա, հատկապես աղիքային փուլում: Ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատությունը կտրուկ ավելանում է սննդի ընդունումից 2-3 րոպե հետո և շարունակվում է 6-14 ժամ: Սննդի որակից և քանակից է կախված արտադրվող հյութի ծավալը, բաղադրությունը, հյութազատման դինամիկան: Ստամոքսից 12 մատնյա աղիք անցած սննդախյուսի բարձր թթվայնության դեպքում արտադրվում է բիկարբոնատներով հարուստ մեծ քանակով հյութ:

Հյութազատության առաջին կամ ուղեղային փուլը պայմանավորում են սննդի տեսքը, հոտը (պայմանառեֆլեքսային գրգռիչներ), բերանի խոռոչի լորձաթաղանթի ընկալիչների դրդումը, ծամելը, կուլ տալը (ոչ պայմանառեֆլեքսային գրգռիչներ): Ընկալիչներում ծագած նյարդային ազդակները հաղորդվում են երկարավուն ուղեղ, ապա թափառող նյարդի հյութազատիչ ճյուղերով՝ ենթաստամոքսային գեղձ: Այս փուլին մասնակցում են ենթատեսաթմբի պարասիմպաթիկ նեյրոնները: Արտադրվող հյութի քանակը կազմում է 10-15%, իսկ ֆերմենտների հյութազատումը հասնում է 25%-ի:

Երկրորդ կամ ստամոքսային փուլը սկսվում է, երբ սնունդը մուտք է գործում ստամոքս: Այս փուլում ենթաստամոքսային գեղձի հյութազատությունը խթանվում և

պահպանվում է բարձր մակարդակի վրա վագուս-վագուսային ռեֆլեքսի միջոցով, որն առաջանում է ստամոքսի մեխանա- § քիմիաընկալիչներից հաղորդվող զգայահոսքով: Խթանիչ ազդեցություն հյութազատության վրա թողնում է գաստրինը: Արտադրվող հյութի քանակը կազմում է 10%:

Հյութազատության երրորդ կամ աղիքային փուլը սկսվում է, երբ ստամոքսի պարունակությունը մուտք է գործում 12 մատնյա աղիք: Այս փուլում հյութազատությունը խթանվում է վագո-վագուսային դոուդենապանկրեատիկ ռեֆլեքսների միջոցով, սակայն առաջատար դերը պատկանում է սեկրետինին § խոլեցիստոկինինին: Դրանց հյութազատությունը տեղի է ունենում 12 մատնյա աղիքի լորձաթաղանթի վրա ստամոքսի թթու պարունակության ազդեցության դեպքում: Որքան ազատ H^+ իոնները շատ են, այնքան շատ է սեկրետին արտազատվում § ենթաստամոքսային հյութի ու հիդրոկարբոնատների քանակը բարձր է: Հիդրոկարբոնատները կապում են H^+ իոնները, որի հետ§անքով միջավայրի pH-ը բարձրանում է ու քչանում է սեկրետինի հյութազատությունը § համապատասխանաբար հյութի ու հիդրոկարբոնատների քանակը:

Աղիքային փուլում մեծ է հյութազատության *ինքնակարգավորման* դերը ըստ բացասական հետադարձ կապի սկզբունքի, կախված 12 մատնյա աղիքի պարունակության հատկություններից: Փորձնականորեն հաստատվել է, որ 12 մատնյա աղուց ենթաստամոքսային հյութի հեռացումն առաջացնում է գերհյութազատություն, սակայն հյութի ետ ներմուծումը աղիք արգելակում է հյութազատությունը: Աղիք հիդրոկարբոնատների ներմուծումը իջեցնում է հյութազատության ծավալը, խտությունը § հյութում հիդրոկարբոնատների քանակը:

Ենթաստամոքսային հյութի ներմուծումը 12 մատնյա աղիք արգելակում է ֆերմենտների հյութազատությունը գեղձից (Գ.Ֆ. Կորոտկո):

Այսպիսով ենթաստամոքսային գեղձի հյութի հատկություններն աղիքային փուլում որոշվում են 12 մատնյա աղիքի խյուսում ֆերմենտների § դրանցով հիդրոլիզվող սուբստրատի փոխհարաբերությունից՝ ֆերմենտների ավելցուկն ընտրողաբար արգելակում է դրանց հյութազատությունը, իսկ սուբստրատի ավելցուկը հանում է այդ արգելակիչ ազդեցությունը § հիդրոլիզի արգասիքները խթանում են գեղձի համապատասխան ֆերմենտի հյութազատությունը:

12 մատնյա աղիքի մարսողության գործընթացում կարևոր դեր ունի լյարդը:

17.14. Լեղագոյացում § լեղարտադրում

Լեղու կազմությունը § նշանակությունը: Լեղին լյարդի բջիջների կողմից արտադրվող դեղին կամ դեղնականաչավուն հյութ է: Օրական արտադրվում է 0,6-1,5լ լեղի: Լեղին պարունակում է օրգանական § անօրգանական աղեր, սպիտակուցներ, ամինաթթուներ, լեղաթթուներ, լեղապիգմենտներ, խոլեստերին, ճարպաթթուներ, չեզոք ճարպեր, լեցիտին, միզանյութ, վիտամիններ(A,B,C), քիչ քանակով ֆերմենտներ (ամիլազ, ֆոսֆատազ, պրոտեազ, կատալազ, օքսիդազ):

Լեղին իզոտոնիկ է արյան պլազմային, pH-ը 7.3-8,0: Լեղաթթուները (80% գլիկոխոլյան, 20% տաուրոխոլյան) սինթեզվում են հեպատոցիտներում քոլեստերինից, ապա հատուկ փոխադրիչների օգնությամբ տեղափոխվում են լեղային մազանոթներ: Լեղապիգմենտներից են բիլիռուբինը § բիլիվերդինը (վերջինս մարդու մոտ քիչ է): Բիլիռուբինն առաջանում է էրիթրոցիտների քայքայումից առաջացած հեմոգլոբինի վերափոխումից § կոլոիդ համալիրի ձ§ով, ալբումին+բիլիռուբին, անցնում է հեպատոցիտների մեջ: Այստեղ 80%-ը միանում է գլյուկուրոնային թթվի, իսկ քիչ քանակը ծծմբաթթվի հետ, այս դեպքում անմիջապես առաջանում է բիլիռուբին, որը հեպատոցիտների թաղանթից փոխադրվում է լեղային մազանոթներ § լեղու հետ արտադրվում 12 մատնյա աղիք: Աղիքում լեղապիգմենտներից առաջանում է ուրոբիլին (մեզի գունակ) § ստերկոբիլին (կղանքի գունակ), որոնք օրգանիզմից հեռանում են: Լեղին արտադրվում է անընդհատ § կուտակվում է լեղապարկում:

Լյարդային լեղին իր կազմությամբ § հատկություններով տարբերվում է պարկային լեղուց: Առաջինն իրենից ներկայացնում է բաց դեղնավուն գույնի, թափանցիկ հեղուկ, անցնելով ծորանների միջով լեղին ենթարկվում է փոփոխությունների կապված ջրի § հանքային աղերի ներծծման § լեղուղիներից մացինի ավելացման հետ: Լեղապարկում ջրի հետներծծման շնորհիվ լեղին խտանում է, նրան միանում է լեղապարկի արտադրած լորձը, այն մգանում է, դառնում մածուցիկ: Բիկարբոնատների ներծծման § լեղաթթվային աղերի առաջացման հետ§անքով լեղու pH-ը փոքրանում է(6,5):

Լեղու ֆունկցիաները: Լեղին կար§որ դեր ունի մարսողության գործընթացում.

- ապակտիվացնում է պեպսինը, չեզոքացնում աղաթթուն՝ ստեղծելով օպտիմալ հիմնային միջավայր 12 մատնյա աղիքում գործող ֆերմենտների համար;
- ակտիվացնում է լիպազը, որը հիդրոլիզում է ճարպերը;
- լեղաթթուների աղերը էմուլսացնում են ճարպերը, մեծացնելով լիպազի § ճարպերի շփման մակերեսը;
- արագացնում է ճարպալուծ վիտամինների(D,E,K) § լեղաթթուների ներծծումը;
- խթանում է աղիների, ինչպես նա§ թավիկների շարժումները;
- բարենպաստ պայմաններ է ստեղծում էնտերոցիտի մակերեսին ֆերմենտների ֆիքսման համար, ապահովելով առպատային մարսողության մեխանիզմը;
- օժտված լինելով մանրէասպան հատկությամբ՝ կանխում է նեխման գործընթացները հաստ աղիքում;
- խթանում է լեղագոյացումը, լեղամղումը § էնտերոցիտների պրոլիֆերացիան;
- նպաստում է անլուծելի ճարպաթթուների ներծծմանը: Միանալով դրանց հետ լեղաթթուներն առաջացնում են լուծելի միացություններ, որոնք անցնում են աղիքի պատի միջով: Աղիքի պատում իրարից անջատվում են, ճարպաթթուները միանում են գլիցերինին § ներծծվում ավշի մեջ, իսկ լեղաթթուները վերադառնում են աղիքի խոռոչ ճարպաթթուների նոր մոլեկուլներ միացնելու համար:

Լեղագոյացման § լեղամղման մեխանիզմը: Լեղագոյացումը օրգանիզմում կատարվում է անընդհատ, այն չի ընդհատվում նույնիսկ քաղցի դեպքում:

Սննդի ընդունումից 3-12 րոպե հետո լեղագոյացումը ռեֆլեքսորեն ուժեղանում է: Լեղագոյացման ուժգնությունը կախված է ընդունված սննդից: Հզոր խթան է ձվի դեղնուցը, միսը, հացը, կաթը: Լեղագոյացումն առավել խթանում են լեղաթթուները, սեկրետինը, թույլ ձ§ով՝ գաստրինը, գլյուկագոնը, խոլիցիստոկինինը, պրոստագլանդինները: Ստոմատոստատինը քչացնում է լեղագոյացումը: Պարասիմպաթիկ խոլիներգիկ նյարդաթելերը ուժեղացնում , իսկ սիմպաթիկ ադրեներգիկ նյարդաթելերը ճնշում են լեղագոյացումը: Կան փորձարարական տվյալներ սիմպաթիկ ազդեցության դեպքում լեղագոյացման ուժեղացման վերաբերյալ: Լեղագոյացումը ռեֆլեքսորեն փոխվում է ստամոքսի, բարակ ու հաստ աղիքի ներքին ընկալիչների գրգռման § պայմանառեֆլեքսային ազդեցությունների դեպքում:

Մարսողությունից դուրս լեղին կուտակվում է լեղապարկում, քանի որ պարկային § լյարդային ծորանների միացման տեղում գտնվող սեղմանը (Միրիցիի) § լեղապարկի վզիկի սեղմանը (Լյուտկենսի) բաց են, իսկ ընդհանուր սեղմանը (Օդիի) փակ: Լեղամղումը 12 մատնյա աղիք իրականանում է լեղապարկի § ընդհանուր լեղածորանի համաձայնեցված գործունեության արդյունքում: Մարսողության ժամանակ ուժեղանում է լեղածորանների § լեղապարկի մկանների կծկողական ակտիվությունը, որն ապահովում է ճնշման գրադիենտ լեղածորանների § 12 մատնյա աղիքի միջ§: Անոթի վիճակում ընդհանուր լեղածորանում ճնշումը տատանվում է 4-300մմ ջրի սյան, լեղապարկում՝ 60-185մմ ջրի սյան, մարսողության ժամանակ լեղապարկի կծկման հաշվին ճնշումը բարձրանումէ մինչ§ 200-300մմ ջրի սյան, օդիի սեղմանը թուլանում է, որն ապահովում է լեղու մուտքը 12 մատնյա աղիք: Սկզբնական շրջանում պարկային լեղին է մտնում, ապա խառը, իսկ վերջում լյարդային լեղին:

Լեղարտադրումը 12 մատնյա աղիք տեղի է ունենում ուտելուց 7-10րոպե հետո § տ§ում է 3-6 ժամ:

Լեղարտադրումը կարգավորվում է նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով:

Սննդի տեսքը, հոտը, ուտելու գործողությունը պայմանա- § ոչ պայմանառեֆլեքսային մեխանիզմով առաջացնում են լեղարտադրում: Լեղարտադրության ապարատի վրա նյարդային համակարգի ազդեցությունն իրականանում է թափառող § սիմպաթիկ նյարդերով: Թափառող նյարդի գրգռումը մեծացնում է լեղածորանների ու լեղապարկի մկանների կծկողական ակտիվությունը § իջեցնում օդիի սեղմանի լարվածությունը: Սիմպաթիկ նյարդաթելերն իջեցնում են լեղապարկի § լեղածորանների մկանների կծկողական ակտիվությունը § բարձրացնում օդիի սեղմանի լարվածությունը, դադարեցնելով լեղու մուտքը 12 մատնյա աղիք:

Լեղարտադրության հումորալ հզոր խթանիչ է խոլիցիստոկինինը, որն առաջացնում է լեղապարկի ուժեղ կծկումներ: Համեմատաբար թույլ կծկումներ են առաջացնում գաստրինը, սեկրետինը, բոմբեզինը, իսկ գլյուկագոնը, կալցիտոնինը, հակախոլեցիստոկինինը, ԱԱՊ-ն, ՊՊ-ն արգելակում են լեղապարկի կծկումները:

Լյարդի ոչ մարսողական ֆունկցիաները: Լյարդն ապահովում է սպիտակուցային, ածխաջրային, ճարպային, հանքային, փոխանակությունը:

Լյարդում սինթեզվում են սպիտակուցներ՝ ֆիբրինոգեն (100%), պրոթրոմբին, բոլոր ալբումինները, գլոբուլինները մեծ մասը, տեղի է ունենում ամինաթթուների ամինազրկում: Լյարդում ընթանում են գլիկոգենեզի, գլիկոգենոլիզի, գլիկոնեոգենեզի գործընթացներ: Հեպատոցիտներում տեղի են ունենում ճարպի ճեղքում § ճարպաթթուների առաջացում: Լյարդը սպիտակուցների, ածխաջրերի, ճարպերի, միկրոտարրերի, A, D_1,D_2,K,C,PP վիտամինների պահեստ է: Լյարդն իրականացնում է պատնեշային ֆունկցիա, վնասազերծում աղիներից անցած թունավոր նյութերը (ֆենոլ, սկատոլ, ինդոլ): Ամինաթթուների նուկլեոտիդները ամինազրկման հետ§անքով լյարդում գոյանում է ամոնիակ: Լյարդում ապաակտիվանում են սպիտակուցա-պեպտիդային հորմոնները: Լյարդն արյան պահեստ է, մասնակցում է էրիթրոցիտների քայքայմանը, օրգանիզմի իմունային ռեակցիաներին:

Սաղմնային զարգացման ընթացքում լյարդը մասնակցում է արյունաստեղծմանը:

17.15. Մարսողությունը բարակ աղիքում

Բարակ աղիքում հիմնականում ավարտվում է սննդի մեխանիկական § քիմիական մշակումը: Այստեղ սննդանյութերի հիդրոլիզը շարունակվում է ինչպես ենթաստամոքսային հյութի, այնպես էլ սեփական աղիքային հյութի ֆերմենտների ազդեցությամբ, այնուհետ§ տեղի է ունենում հիդրոլիզի պարզագույն արգասիքների ներծծում արյան § ավշի մեջ:

Բարակ աղիքի հյութազատիչ ֆունկցիան ուսումնասիրում են քրոնիկ փորձի պայմաններում, աղիքային խուղակ ունեցող կենդանիների վրա: Խուղակ դնելու համար կենդանուն վիրահատում են , անջատում աղիքի մի հատված այնպես, որ չվնասվի միջընդերքը: Թիրին առաջարկել է աղիքի մի ծայրը կարելով փակել, իսկ մյուսը կարել մաշկի վերքին: Աղիքի ամբողջականությունը վերականգնվում է կտրված ծայրերը իրար կարելով: Վելլան առաջարկել է մեկուսացված աղիքի երկու ծայրն էլ կարել մաշկի վերքին (Թիրի-Վելլայի վիրահատություն):

Աղիքային հյութազատում: Աղիքային հյութը պղտոր , մածուցիկ հեղուկ է, որում մշտապես առկա են էպիթելային շերտից պոկված գեղձային բջիջներ: Մեկ օրում մարդու մոտ արտադրվում է 2,5լ աղիքային հյութ:

12 մատնյա աղիքի վերին հատվածի լորձաթաղանթում գտնվում են բրուներովյան գեղձերը, որոնք իրենց կազմությամբ § ֆունկցիայով նման են ստամոքսի ելքային շրջանի գեղձերին: Բրուներովյան գեղձերի հյութը խիտ, թույլ հիմնային ռեակցիայով (pH-ը 7-8) անգույն հեղուկ է, որն օժտված է սպիտակուցները, ճարպերը, ածխաջրերը հիդրոլիզելու ոչ մեծ ակտիվությամբ: Նրա գլխավոր բաղադրիչը մուցինն է, այն պաշտպանական ֆունկցիա է կատարում: 12 մատնյա § բարակ աղիքի մնացած հատվածների լորձաթաղանթի խորշիկներում տեղադրված են լիբերկունյան գեղձերը § շրջապատում են յուրաքանչյուր թավիկը: Հյութազատում կատարում են բարակ աղիքի լորձաթաղանթի գրեթե բոլոր բջիջները: Աղիքի լորձաթաղանթում մշտապես տեղի

է ունենում էպիթելի մակերեսային շերտի վերափոխում: Հասուն էպիթելոցիտներն օժտված են պրոլիֆերատիվ ակտիվությամբ § լրացնում են աղիքային բջիջները, որոնք մահանում են, թավիկի գագաթից ֆերմենտներով հանդերձ պոկվում § անցնում են աղիքի խոռոչ (մորֆոնեկրոտիկ հյութազատություն): Աղիքի խոռոչում էպիթելային բջիջները քայքայվում են § նրանցում գտնվող ֆերմենտներն անցնում են շրջապատող հեղուկի մեջ ու մասնակցում խոռոչային մարսողությանը: էպիթելի մակերեսային բջիջների լրիվ վերականգնում տեղի է ունենում 3 օրվա ընթացքում:

Աղիքային հյութի կազմությունը § հատկությունները: Աղիքային հյութը բարակ աղիքի լորձաթաղանթի բոլոր բջիջների գործունեության արդյունքն է: Այն պղտոր, մածուցիկ հեղուկ է, հարուստ ֆերմենտներով, լորձով, էպիթելային բջիջներով, խոլեստերինի բյուրեղներով, մանրէներով: Ցենտրիֆուգելիս աղիքային հյութը բաժանվում է հեղուկ § խիտ մասերի: հեղուկ մասը կազմված է ջրից (98%) § պինդ նյութերից (2%): Վերջինս պարունակում է օրգանական § անօրգանական նյութեր: Անօրգանական նյութերից կան քլորիդներ, նատրիումի, կալիումի, կալցիումի բիկարբոնատներ, ֆոսֆատներ, իսկ օրգանականից լորձ, սպիտակուցներ, ամինաթթուներ, միզանյութ, կաթնաթթու, քիչ քանակով ֆերմենտներ: Հյութի pH-ը 7,2-7,5 է, ուժեղ հյութազատության դեպքում՝ 8,6: Հյութի խիտ մասը պարունակում է քայքայված էպիթելային բջիջներ, լորձ, լեյկոցիտներ: Լորձը պաշտպանում է աղիքի լորձաթաղանթը մեխանիկական § քիմիական ազդեցությունից: Խիտ մասն օժտված է ֆերմենտային բարձր ակտիվությամբ: Ֆերմենտների մեծ մասը սինթեզվում են բարակ աղիքի լորձաթաղանթում, սակայն որոշ քանակ փոխադրվում է արյունից: Աղիքային հյութը պարունակում է 20-ից ավելի ֆերմենտներ, որոնք իրականացնում է սննդանյութերի մարսման եզրափակիչ փուլերը: Աղիքային ֆերմենտների մեծ մասը մասնակցում է առպատային մարսողությանը: Կարևոր ֆերմենտներից է էնտերոկինազը, որն ակտիվացնում է տրիպսինոգենին: Ածխաջրերը ճեղքող ֆերմենտներից են α գլյուկոզիդազը (մալթազ § տրեգալազ), α գալակտազիդազը (լակտազ), գլյուկոամիլազը: Բարակ աղիքի հյութում գտնվում է մեծ քանակով լեյցինամինոպեպտիդազ, որը ճեղքում է տարբեր մեծության պեպտիդներն՝ առաջացնելով ամինաթթուներ: Կատեպսինը ճեղքում է սպիտակուցները թույլ թթվային միջավայրում, հիմնային ֆոսֆատազը՝ օրտոֆոսֆորաթթվի միաեթերները, թթու ֆոսֆատազը համանման ազդեցություն ցուցաբերում է թթու միջավայրում, խոլեստերինէսթերազը՝ խոլեստերինը, ֆոսֆոլիպազը՝ ֆոսֆոլիպիդները, նուկլեազը ապապոլիմերացնում է նուկլեինաթթուները: Աղիքային ֆերմենտների ազդեցությամբ սննդանյութերը վերածվում են լուծելի մոնոմերների § ներծծվում արյան ու ավշի մեջ:

Աղիքային հյութազատության կարգավորումը: Սննդի ընդունումն էական ազդեցություն չի թողնում հյութազատության վրա, ընդհակառակը՝ արգելակում է այն, որը կենսաբանորեն նպատակահարմար է, քանի որ բացառում է աղիքային հյութի § ֆերմենտների կորուստը մինչ§ խյուսի ընկնելը աղիքի տվյալ հատվածը: Բարակ աղիքի հյութազատության ճնշումը սննդի ընդունման ժամանակ պայմանավորված է ԿՆՀ-ի արգելակիչ ազդեցությամբ, որը փոքրացնում է գեղձային ապարատի ռեակցիան հումորալ § խթանիչ գործոնների ազդեցության նկատմամբ: Բացառություն է կազմում 12 մատնյա աղիքի բրուներովյան գեղձերի հյութազատումը, որն ուժեղանում է սնունդ ընդունելիս: Աղիքային հյութազատության կարգավորման մեջ կարևոր դեր ունեն տեղային

մեխանիզմները, որոնք իրականանում են աղիքի պատում տեղադրված նյարդային հյուսակների մասնակցությամբ: Աղիքի լորձաթաղանթի տեղային մեխանիկական գրգռումն առաջացնում է հյութի հեղուկ մասի արտազատման ուժեղացում, սակայն այն չի ուղեկցվում նրանում ֆերմենտների բաղադրության փոփոխությամբ: Հյութազատության բնական քիմիական գրգռիչ է սպիտակուցների, ճարպերի մարսման արգասիքները, ենթաստամոքսային հյութը, կաթնաշաքարը, որոնց տեղային ազդեցությունն ուղեկցվում է ֆերմենտներով հարուստ հյութի արտադրությամբ: Տեղային ռեֆլեքսներից բացի որոշ դեր ունեն կենտրոնական մեխանիզմները, որոնք իրագործվում են պարասիմպաթիկ § սիմպաթիկ նյարդերով:

Պարասիմպաթիկ նյարդերի գրգռումն ուժեղացնում է ֆերմենտների հյութազատումը, սակայն չի ազդում արտադրվող հյութի քանակի վրա: Խոլինոմիմետիկ նյութերը խթանում, իսկ խոլինոլիտիկները § սիմպաթոմիմետիկներն արգելակում են հյութազատությունը:

Աղիքային հյութազատության կարգավորմանը մասնակցում են նա§ հորմոնները: Հյութազատությունը խթանում են ՍԱՊ-ը, ԱԱՊ-ը, մոթիլինը, արգելակում է սոմատոստատինը:

Խոռոչային § թաղանթային մարսողությունը բարակ աղիքում: Բարակ աղիքում խոռոչային մարսողության հետ գործում է առպատային կամ թաղանթային մարսողությունը, որը հայտնաբերվել է Ա.Մ.Ուգոլ§ի կողմից: Խոռոչային մարսողությամբ հիդրոլիզվում են խոշոր մոլեկուլային նյութերը, արդյունքում առաջանում են օլիգոմերներ, որոնց հետագա հիդրոլիզը կատարվում է թաղանթային մարսողության շնորհիվ:

Առպատային մարսողությունը հաջորդաբար ընթանում է լորձնային շերտում, գլիկոկալիքսում § էնտերոցիտի գագաթային թաղանթի վրա: Խոռոչային հիդրոլիզի արդյունքում առաջացած օլիգոմերներնրն ընկնում են լորձնային շերտի մեջ, որը կազմված է լորձից § աղիքային էպիթելի կտորներից: Աղիքային լորձը մածուցիկության շնորհիվ պահվում է գլիկոկալիքսի կողմից: Գլիկոկալիքսը իրենից ներկայացնում է կալցիումական կամրջակներով միացած մուկոպոլիսախարիդային թելեր: Այն հանդիսանում է բջջաթաղանթի թափանցելիությունը որոշող պատնեշ: Գլիկոկալիքսի շերտը մոլեկուլային ցանցի դեր է կատարում: Նա իր վրա պահում է ոչ միայն խոշոր մոլեկուլները, այլ§ մանրէներին: Գլիկոկալիքսի § աղիքային լորձի շերտի վրա աղիքի խոռոչից կլանված ֆերմենտներն իրականացնում են սննդանյութերի հիդրոլիզի միջանկյալ փուլերը: Հիդրոլիզի արգասիքները ընկնում են էնտերոցիտների գագաթային թաղանթի վրա, որոնք իրականացնում են սեփական թաղանթային մարսողությունը: Թաղանթային մարսողությունը տեղի է ունենում բարակ աղիքի էպիթելի խոզանակաերիզի մակերեսին: Այն իրականանում է էնտերոցիտների միկրոթավիկների թաղանթների վրա ֆիքսված ֆերմենտներով, որոնք սինթեզվում են աղիքային բջիջների կողմից, փոխադրվում միկրոթավիկների մակերեսի վրա ու իրականացնում հիդրոլիզի վերջնական փուլերը, որոնք ընթանում են ստերիլ պայմաններում գլիկոկալիքսի պատնեշի շնորհիվ: Յուրաքանչյուր էնտերոցիտի ծայրային մակերեսին գտնվում է մինչ§ 3000 միկրոթավիկ, իսկ 1մմ^2 մակերեսի վրա՝ 50-200 մլն, որի հետ§անքով թաղանթի մակերեսը, որի վրա իրականանում է թաղանթային մարսողությունը, բազմակի

մեծանում է: Թաղանթային մարսողությանը հաջորդում է մոնոմերների տեղափոխությունն արյան ու ավշի մեջ:

Թաղանթային մարսողության կարևոր ֆունկցիաներից մեկը ներծծումն է: էնտերոցիտների թաղանթների մեջ ներկառուցված են փոխադրիչ համակարգեր, որոնց շնորհիվ մարսողության վերջնական փուլերի հետ միաժամանակ սկսվում է ներծծման գործընթացը:

Թաղանթային մարսողության կարգավորումը բարդ է և լրիվ ուսումնասիրված չէ: Թաղանթային մարսողության վրա ազդում են մակերիկամների հորմոնները, սնվելու ռեժիմը, աղիների շարժական գործունեությունը, թաղանթի կլանելու հատկությունը (Ա.Մ. Ուգոլև):

17.16. Բարակ աղիքի շարժական գործունեությունը § կարգավորումը

Բարակ աղիների շարժումներն ապահովում են խյուսի լրիվ շաղախումը ենթաստամոքսային հյութի, լեղու § աղիքային հյութի հետ: Խառնումը § շաղախումը կատարվում է աղիքի պատերի շարժումների § թավիկների կծկումների միջոցով: Այդ շարժումների շնորհիվ աղիքի լորձաթաղանթը անընդհատ շփվում է խյուսի տարբեր բաժինների հետ: Տարբերում ենք հետ§յալ շարժումները.

• *Չտարածվող գալարակծկանքի* դեպքում օղակաձ§ մկանների կծկման ալիքը տարածվում է անալ ուղղությամբ, բայց սովորաբար փոքր տարածության վրա: Տեղի է ունենում ավելի հաճախ 12-մատնյա աղիքում § բարակ աղիքի վերին հատվածներում: Այս շարժման ժամանակ կծկման ալիքը ընդհանրապես չի նախորդում թուլացման ալիքին:

• *Ռիթմիկ հատվածավորումն* օղակաձ§ մկանների կծկումներն են 1-2սմ լայնությամբ, իրարից 15-20սմ հեռավորության վրա: Այդ ժամանակ աղիքի վրա առաջանում են խոր սեղմվածքներ: Երբ որ§է հատվածի մկանները թուլանում են, սկսվում է հարևան օղակաձ§ մկանների կծկումը: Կծկումների նման հերթականությունը կատարվում է 8-10 րոպե հաճախությամբ § երբեմն տ§ում է մի քանի ժամ: Դրա շնորհիվ մարսվում են խյուսի խորքի սննդանյութերը:

• *Ճոճանակաձ§ շարժումներն* աղիքի որոշակի հատվածի երկայնական մկանների կծկումներն են: Այդ շարժումների շնորհիվ աղիքի պատը շփվում է խյուսի արտաքին մակերեսի հետ: Ռիթմիկ հատվածավորումը § ճոճանակաձ§ շարժողությունը հաջորդաբար փոխարինվում են մեկը մյուսով: Սրանք նպաստում են սննդանյութերի մանրակրկիտ խառնմանը, շաղախմանը § վերջնական մարսմանը:

• Բարակ աղիքի *տարածվող գալարակծկանքը* ներկայացնում է տարբեր հեռավորությունների վրա տարածվող § տարբեր ուժի կծկման ալիքներ, որոնց նախորդում է թուլացման ալիքը: Թույլ գալարակծկումներն առաջացնում են միայն մակերեսային շերտերի առաջ շարժումը: Խյուսի առաջ շարժումը կատարվում է հիմնականում խոր գալարակծկումներով կծկումներով, որոնք առաջանում են մարսողության վերջում ու տարածվում բարակ աղիքի ամբողջ երկայնքով: Մի քանի այդպիսի կծկումներից հետո բարակ աղիքը լրիվ ազատվում է խյուսից: Այս կծկումներին մասնակցում են թե օղակաձ§ § թե երկայնական մկանները: Օղակաձ§ մկանները կծկվում են սննդի մնացորդի հետ§ից, իսկ երկայնականները՝ վրայից: Աղիքի այդ հատվածը ձագարի տեսք է ընդունում § նրա նեղ մասից սննդի մնացորդը շարժվում է դեպի առաջ:

• *Աղիքի թավիկների շարժումներ:* Աղիքի թավիկներն ամբողջ մարսողության ընթացքում անընդհատ թուլանում են § կծկվում, որի շնորհիվ նրանք անընդհատ շփվում են խյուսի նոր բաժինների հետ: Բացի դրանից, թավիկների ռիթմիկ կծկումները նպաստում են ավշի հոսքին դեպի կենտրոնական ավշային անոթներ:

• *Լարումային* շարժումները փոքր բնույթի կամ փոքր արագությամբ տեղաշարժվող կծկումներ են:

Բարակ աղիքի շարժումները կարգավորվում են մկանածին, նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով: Մկանածին մեխանիզմն ապահովում է աղիքի

մկանային ինքնավարությունը § կծկողական ռեակցիան: Սակայն փուլային կծկողական գործունեությունն իրականացվում է աուէրբախյան նյարդային հյուսակների նեյրոնների միջոցով, որոնք օժտված են ինքնածին ակտիվությամբ: Վերջիններիս գործունեությունը հսկվում է նյարդային § հումորալ մեխանիզմներով:

Պարասիմպաթիկ նյարդերը ուժեղացնում, սիմպաթիկները արգելակում են բարակ աղիքի շարժումները: Բարակ աղիքի շարժողական գործունեության կարգավորմանը մասնակցում են կիսագնդերի կեղ§ը, լիմբիական համակարգը, ենթատեսաթումբը: Ենթատեսաթմբի առջ§ի § միջին բաժինների գրգռումը թողնում են ինչպես արգելակիչ, այնպես էլ խթանիչ ազդեցություն, կախված բարակ աղիքի գործառական վիճակից:

Աղիքի շարժումներն ուժեղացնող տեղային գրգռիչներից են սննդանյութերի մարսման արգասիքները, հատկապես ճարպերի, թթուների, հիմքերի, աղերի:

Աղիքի շարժական գործունեության համար կար§որ նշանակություն ունեն կերակրափող- աղիքային (դրդող), ստամոքս- աղիքային (դրդող § արգելակող) ռեֆլեքսները: Հումորալ նյութերից սերոտոնինը, հիստամինը, գաստրինը, մոթիլինը, խոլեցիստոկինինը, P նյութը, վալոպրեսինը, օկսիտոցինը, բրադիկինինը ուժեղացնում, իսկ սեկրետինը, ԱԱՊ-ը, ՍԱՊ-ը արգելակում են բարակ աղիքի շարժումները:

17.17. Մարսողությունը հաստ աղիքում

Հաստ աղիքը մարսողական ուղու վերջին բաժինն է: Բարակ աղիքից զստակույրաղիքային փականի միջոցով հաստ աղիքի սկզբնական հատվածի՝ կույր աղիքի մեջ ամեն օր մտնում է 200-500մլ խյուս:

Հաստ աղիքն աննշան դեր է կատարում մարսողության գործընթացում, քանի որ սննուդը մարսվում § ներծծվում է բարակ աղիքում: Մարսողությունից դուրս հաստ աղիքում արտադրվում է քիչ քանակով հյութ, լորձաթաղանթի տեղային մեխանիկական գրգռումից հյութազատումը 8-10 անգամ ավելանում է: Հաստ աղիքի հյութը կազմված է խիտ § հեղուկ մասերից: Վերջինս թափանցիկ, հիմնային ռեակցիայով հեղում է (pH-ը 8,5-9), իսկ խիտ մասը պարունակում է լորձ, պոկված էպիթելի բջիջներ, լեյկոցիտներ, սննդի չմարսված մնացորդներ, բակտերիաներ: Հաստ աղիքում ֆերմենտի արտադրումը, ինչպես § բարակ աղիքում, տեղի է ունենում մորֆոնեկրոտիկ եղանակով: Ֆերմենտների հիմնական քանակը գտնվում է հյութի խիտ մասում:

Հյութում չկա էնտերոկինազ, սախարազ, այն պարունակում է քիչ քանակով թույլ ակտիվությամբ պեպտիդազներ, ամիլազ, կատեպսին, լիպազ, նուկլեազ: Հաստ աղիքի հյութազատությունը կարգավորվում է տեղային մեխանիզմներով: Հաստ աղիքում տեղի է ունենում խյուսի խտացում ի հաշիվ ջրի ներծծման: Օրվա ընթացքում հաստ աղիքից ներծծվում է 1-1,5լ ջուր,հեղուկի աստիճանական ընդունման դեպքում ջրի հետներծծումը կարող է հասնել 5լ: Հաստ աղիքում ներծծվում են էլեկտրոլիտներ, ջրալուծ վիտամիններ § քիչ քանակով գլյուկոզ: Աղիքի պարունակությունը նյութափոխանակության արգասիքների, չմարսված կամ չներծծված զանգվածների հետ օրգանիզմից հեռանում է:

Հաստ աղիքի միկրոֆլորայի նշանակությունը: Հաստ աղիքն ունի հարուստ միկրոֆլորա, որի 90% -ը կազմում են սպոր չառաջացնող պարտադիր անաէրոբ ցուպիկները, իսկ 10%-ը կաթնաթթվային բակտերիաները, աղիքային ցուպիկը, ստրեպտոկոկերը:

Նորածնի հաստ աղիքի պարունակությունը ստերիլ է, սակայն կյանքի առաջին ամիսներին այդ բաժնում արդեն բնակվում են բակտերիաները:

Հաստ աղիքի բակտերիաները սապրոֆիտ են § կատարում են մի շարք կարՏոր ֆունկցիաներ.

1. Հաստ աղիքի բակտերիաների կողմից արտադրվող ֆերմենտները ճեղքում են բուսական բջջաթաղանթի կազմության մեջ գտնվող ցելյուլոզը, հեմիցելյուլոզը, պեկտինը, լիգնինը, որոնք բարակ աղիքում չեն մարսվել: Ցելյուլազ ֆերմենտի ազդեցությամբ ցելյուլոզի 40%-ը ճեղքվում է, հիդրոլիզից առաջացած արգասիքները (կաթնաթթու, քացախաթթու,CO, ջուր, ալկոհոլ) ներծծվում են § օգտագործվում օրգանիզմի կողմից:
2. Հաստ աղիքի միկրոօրգանիզմերի ազդեցությամբ տեղի է ունենում չմարսված սպիտակուցների նեխում, որի հետՏանքով առաջանում են թունավոր նյութեր՝ ինդոլ, սկատոլ, ֆենոլ, կրեզոլ: Դրանք վնասազերծվում են լյարդում, միանալով ծծմբաթթուների կամ գլյուկուրոնային թթուների հետ: Նեխման գործընթացում առաջանում են նաՏ կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր՝ հիստամին, թիրամին, ինչպես նաՏ ջրածին, մեթան, ծծմբային գազ:
3. Հաստ աղիքի միկրոֆլորան սինթեզում է կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր, որոնք ազդում են աղիքի պատի լարվածության, ջրի ու էլեկտրոլիտների ներծծման վրա:
4. Աղիքային միկրոֆլորան սինթեզում է K § B խմբի (B_1, B_6, B_{12}) վիտամիններ, որոնք ներծծվում են հաստ աղիքում § մասնակի յուրացվում օրգանիզմի կողմից:
5. Բացառիկ կարՏոր դեր ունի միկրոֆլորայի ազդեցությունը օրգանիզմի իմունոկենսաբանական ռեակտիվության ձՏավորման գործում: Բնականոն միկրոֆլորան ճնշում է ախտածին բակտերիաների գործունեությունը՝ օրգանիզմը պաշտպանելով վարակվելուց: Տարբեր հիվանդությունների (դիզենտերիա, որովայնային տիֆ) կամ երկարատՏ հակաբիոտիկներ ընդունելու դեպքում մանրէների բնականոն գործունեությունը խանգարվում է § բարենպաստ պայմաններ են ստեղծվում ախըածին բակտերիաների բազմացման համար ու կարող է զարգանալ դիսբակտերիոզ:
6. Միկրոօրգանիզմները մասնակցում են սպիտակուցների, ֆոսֆոլիպիդների, ճարպա- § լեղաթթուների, խոլեստերինի, բիլիռուբինի փոխանակությանը:
7. Միկրոֆլորային ազդեցությամբ ապակտիվանում են մարսողական ֆերմենտները (էնտերոկինազը, ամիլազը, տրիպսինը § այլն), ճեղքվում են լեղաթթուները (գլիկոխոլյան, տաուրոխոլյան):

Հաստ աղիքի միկրոֆլորային վրա ազդում են դիետան, սննդի հետ ընդունվող միկրոօրգանիզմները, աղիքի շարժումները, մարսողական հյութերի մանրէասպան հատկությունը:

Հաստ աղիքի շարժական գործունեությունը § դրա կարգավորումը: Հաստ աղիքի շարժիչ գործունեությունն ապահովում է աղիքի պարունակության կուտակման, նարծծման § դատարկման ֆունկցիաները: Տարբերում են մեծ § փոքր ճոճանականաձՏ, դանդաղ գալարակծկանքային, լարումային, մենահատուկ,

միմիայն հաստ աղիքին բնորոշ հակագալարակծկանքային շարժումներ: Վերջինս ապահովում է աղիքի պարունակության հպումը լորձաթաղանթին § տեղաշարժը հետադարձ ուղղությամբ (դեպի բարակ աղիք): Այս շարժումների շնորհիվ խյուսն ավելի երկար է պահպանվում աղիքում, որը կարՙոր նշանակություն ունի ջրի ներծծման § պարունակության խտացման համար: Օրվա մեջ 3-4 անգամ առաջանում են պրոպուլսիվ (առաջանկումային) կծկումներ, որոնք աղիքի պարունակությունը շարժում են կաուդալ (պոչային) ուղղությամբ:

Հաստ աղիքի շարժումները խթանվում են լորձաթաղանթի տեղային մեխանիկական § քիմիական գրգռումներից: Առավել ուժեղ գրգռիչ է հանդիսանում բուսական սնունդը: Հաստ աղիքի մկաններն օժտված են թույլ արտահայտված ինքնավարությամբ, ստանում են ներօրգանային § արտաօրգանային նյարդավորում: Ներօրգանային նյարդային համակարգը արգելակում է մկանածին ռիթմը, որն իրականանում է ԱԱՊ-ի § ԱԵՖ-ի միջոցով: Արտաօրգանային նյարդավորումն ապահովում են պարասիմպաթիկ § սիմպաթիկ նյարդերը:

Թափառող նյարդը նյարդավորում է հաստ աղիքի աջ կեսը, իսկ կոնքային ՝ ձախ կեսը: Սիմպաթիկ նյարդերը դուրս են գալիս վերին ու ստորին ընդերային հյուսակներից: Պարասիմպաթիկ նյարդերը խթանում, իսկ սիմպաթիկները արգելակում են աղիքի շարժումները:

Հաստ աղիքի շարժական գործունեությունը խթանվում է սնունդ ուտելու ժամանակ, կերակրափողով, ստամոքսով § 12 մատնյա աղիքով նրա անցման դեպքում: Այդ ազդեցություններն իրականացվում են պայմանա- § ոչ պայմանառեֆլեքսային ճանապարհով:

Հումորալ նյութերից հաստ աղիքի շարժումները խթանում են կորտիզոնը, խոլեցիստոկինինը, իսկ ադրենալինը, գլյուկագոնը § սեկրետինը արգելակում են:

Կղազատում (դեֆեկացիա): Մարսողության ընթացքում աղիքում չմարսված կամ չներծծված զանգվածների հեռացման գործընթացը կոչվում է դեֆեկացիա: Սա բարդ ռեֆլեքսային գործողություն է, որն ապահովում է հաստ աղիքի դատարկումը, ուղիղ աղիքի մկանունքի § նրա սեղմանների համաձայնեցված շարժողական գործունեության շնորհիվ:

Ներքին սեղմանը (հարթ մկանային) սիմպաթիկ նյարդավորում է ստանում ողնուղեղի գոտկային շրջանից ընդերային նյարդի կազմում: Սիմպաթիկ նյարդերը բարձրացնում են ներքին սեղմանի լարվածությունը § արգելակում ուղիղ աղիքի շարժումները, որը նպաստավոր պայմաններ է ստեղծում կղանքային զանգվածի կուտակման համար:

Արտաքին սեղմանը (միջածիգ զոլավոր մկանային) նյարդավորվում է ողնուղեղի սրբանային բաժնի շարժանեյրոններով, որոնց աքսոններն անցնում են ամոթույքային § կոնքային նյարդերի կազմում: Կղազատման նյարդային կենտրոնը տեղադրված է ողնուղեղի գոտկա- սրբանային բաժնում, որի կազմում կան սիպմաթիկ, պարասիմպաթիկ § մարմնական նեյրոններ:

Երբ հաստ աղիքի գալարակծկումների հետՙանքով կղանքային զանգվածը ընկնում է ուղիղ աղիք, նրա պատերը ձգվում են, գրգիռը ձգման § մեխանաընկալիչներից ամոթույքային § կոնքային նյարդերով հաղորդվում է կղազատման կենտրոն, որտեղից արտատար ազդակները կոնքային նյարդի պարասիմպաթիկ թելերով հաղորդվում են ուղիղ աղիքի § ներքին սեղմանի (հարթ մկանային) մկաններին՝ առաջացնելով աղիքի կծկում § ներքին սեղմանի

թուլացում: Կղազատման ժամանակ տեղի է ունենում արտաքին սեղմանի (միջաձիգ զոլավոր մկաններ) կամային թուլացում, որոնց արդյունքում կղանքը հեռանում է արտաքին աշխարհ: Հաստ աղիքի դատարկումից հետո բաֆձրանում է կղազատման ողնուղեղային կենտրոնի սիմպաթիկ նեյրոնների լարվածությունը, որը նպաստում է կղանքային զանգվածի կուտակմանը:

Կղազատման ժամանակ առաջանում է սիրտանոթային համակարգի ֆունկցիայի փոփոխություններ: Զարկերակային առավելաչափ ճնշումը աճում է 60մմ/սս, նվազագույնը՝ 20մմ/սս չափով, անոթազարկը ավելանում է 20 զարկով:

17.18. Ներծծում

Ներծծումը ֆիզիոլոգիական գործընթաց է: Դա նյութերի փոխադրումն է մարսողական ուղու օրգաններից միջբջջային տարածություն, ապա արյան § ավիշի մեջ: Ներծծվում են սպիտակուցների, ածխաջրերի, ճարպերի ճեղքման արգասիքները, ջուր, վիտամիններ, հանքային աղերը: Ներծծումը կատարվում է ստամոքս-աղիքային ուղու բոլոր բաժիններում, սակայն տարբեր ուժգնությամբ § քանակներով:

Բերանի խոռոչում, սննդի կարճատ§ մնալու հետ կապված ներծծումը գրեթե բացակայում է: Այստեղ ներծծվում են որոշ դեղանյութեր՝ վալիդոլ, նիտրոգլիցերին, որոնք խորհուրդ է տրվում պահել լեզվի տակ:

Ստամոքսում ներծծվում է ջուրը § նրանում լուծված հանքային աղերը, ալկոհոլի թուլ լուծույթներ, գլյուկոզ, աննշան քանակի ամինաթթուներ:

Սննդեանյութերի ներծծումը հիմնականում տեղի է ունենում բարակ աղիքում, որտեղ ներծծվում են վիտամինները, ջուր, սննդանյութերի հիդրոլիզի արգասիքները: 12 մատնյա աղիքում ներծծումը աննկատ է, քանի որ սնունդն այնտեղ երկար չի մնում: Ներծծումը հիմնականում տեղի է ունենում աղիճ § զստաղիքում, որոնց կառուցվածքը հարմարված է ներծծման ֆունկցիա իրագործելու համար: Մարդկանց բարակ աղիքի լորձաթաղանթի մակերեսը ծալքերի թավիկների § մանրաթավիկների առկայության շնորհիվ կազմում է 200մ^2: Լորձաթաղանթի յուրաքանչյուր 1մմ^2 վրա կա 30-40 թավիկ,իսկ յուրաքանչյուր էնտերոցիտ ունի 1700-4000 մանրաթավիկ:

Բարակ աղիքում նյութերի ներծծմանը նպաստում են թավիկների ռիթմիկ կծկումները, որի շնորհիվ լավանում է նրանց մակերեսի շփումը խյուսին, բացի այդ ավիշը արտամղվում է ավշային մազանոթների կույր ծայրերից, որը կենտրոնական ավշային անոթի ներծծող ազդեցություն է ստեղծում: Մանրաթավիկների կծկումները ուժեղացնում են էնդոցիտոզը, § ըստ եր§ույթին համարվում է նրա մեխանիզմներից մեկը: Կար§որ նշանակություն ունի արյան հոսքը աղիքում, մասնավորապես լորձաթաղանթում: Սնունդը ընդունելու ժամանակ մեջընդերային արյունահոսքը կազմում է 400 մլ/ր, իսկ մարսողության բուռն շրջանում՝ 750մլ/ր: Շների վրա կատարված փորձերով ցույց է տրվել, որ հանգիստ ժամանակ աղիքի լորձաթաղանթին բաժին է ընկնում մեջընդերային արյան հոսքի 50-60 %-ը, իսկ մարսողության ժամանակ 60-80%-ը: Ներծծման համար կար§որ նշանակություն ունի բարակ աղիքի լորձաթաղանթում հիդրոլիզի § փոխադրման գործընթացների համակցությունը, հիդրոլիզի ազդեցությունը

ներծծման վրա: էնտերոցիտները կլանում են ֆերմենտներ աղիքի խոռոչից § արտադրում իրենց ֆերմենտները: Դրա հետ մեկտեղ էնտերոցիտի թաղանթում կան ներծծումն ապահովող ակտիվ փոխադրման համակարգեր: Ենթադրվում է, որ ներծծումը տեղի է ունենում մի միասնական գործառական համակարգի մեջ, փոխադրիչների հետ հիդրոլիզի եզրափակիչ փուլը ապահովող ֆերմենտների միավորման հետ§անքով:

Հաստ աղիքում ներծծվում է ջուր» աննշան քանակությամբ էլեկտրոլիտներ, ջրալուծ վիտամիններ, դյուրամարս սննդանյութեր:

Ստամոքս-աղիքային ուղուց ներծծված նյութերն անցնում են արյան § ավշի մեջ: Ստամոքսից, բարակ § հաստ աղիքներից արյունը լուծված սննդանյութերով դռներակային համակարգով մտնում է լյարդ § ապա ընդհանուր արյան հոսքի մեջ: Բերանի խոռոչի § ուղիղ աղիքի լորձաթաղանթներից սննդանյութերը ներծծվում են մեծ շրջանառության համակարգի անոթների մեջ:

Ներծծման մեխանիզմները: Գոյություն ունի սննդանյութերի մոնոմերների § իոնների փոխադրման տարբեր տեսակներ.

1. Պասիվ փոխադրում: Այն իր մեջ ընդգրկում է դիֆուզիան,օսմոսը, քամումը (ֆիլտրացիան) § իրականանում է առանց էներգիայի ծախսի, փոխադրվող նյութերի խտության, օսմոսային § էլեկտրոքիմիական գրադիենտով: Այս մեխանիզմով ստամոքս-աղիքային ուղու լորձաթաղանթով փոխադրվում են ջուրը, քլորը, վիտամինները (ասկարբինաթթու, պիրիդոքսին, ռիբոֆլավին): Դիֆուզիայի համար նյութերը պետք է որոշ չափով ճարպալուծ լինեն, քանի որ բջջաթաղանթը պարունակում է մեծ քանակությամբ լիպիդներ:

2. Ակտիվ փոխադրումը տեղի է ունենում հակառակ խտության, օսմոսային § էլեկտրոքիմիական գրադիենտին: Ենթադրվում է, որ ակտիվ փոխադրումն իրականանում է հիպոտետիկ փոխադրիչների՝ տրանսպորտյորների մասնակցությամբ,որոնք տեղադրված են բջջաթաղանթի վրա: Հնարավոր է, որ այդ փոխադրիչները ֆերմենտներ են, որոնք միանում են փոխադրվող նյութի մոլեկուլների հետ, փոխադրում նրանց բջջապլազմա: Թաղանթի ներքին մակերեսում փոխադրիչը անջատում է նյութը § կրկին դիֆուզվում արտաքին կողմ: Ակտիվ փոխադրումը մի շարք առանձնահատկություններով տարբերվում է պասիվից՝

1. Պահանջվում է էներգիաի ծախս (թթվածնի անբավարարության, ջերմաստիճանի իջեցման դեպքում այս փոխադրումը ճնշվում է):
2. Փոխադրման արագությունը բարձր է:
3. Կարող է ընկճվել որոշ նյութերով՝ ինհիբիտորներով:

Ակտիվ մեխանիզմով ներծծվում են սննդի շատ բաղադրամասեր (ամինաթթուներ, միաշաքարներ, վիտամին B_{12}, կալցիում):

3.Հեշտացված դիֆուզիան էներգիաի ծախս չի պահանջում,իրականացվում է միայն խտության գրադիենտով, թաղանթային փոխադրիչների օգնությամբ , ընթանում է արագ § կարող է ճնշվել ինհիբիտորներով:

Ստամոքս-աղիքային ուղուց օրգանիզմի ներքին միջավայր կարող են փոխադրվեն քիչ քանակով խոշոր մոլեկուլներ:Դրանց փոխադրումն իրականացվում է ֆագոցիտոզի § պինոցիտոզի ճանապարհով § կոչվում է էնդոցիտոզ: Նյութերի փոխադրումը միջբջջային ճեղքերով կոչվում է պերսորբցիա:Այս մեխանիզմով է իրականանում է ջրի, էլեկտրոլիտների մի մասի,

որոշ սպիտակուցների (հակամարմիններ ,ալերգեններ , Ֆերմենտներ), ինչպես նաև ներկանյութերի, բակտերիաների ներծծումը:

17.19. Տարբեր նյութերի ներծծումը բարակ աղիքում

Ջրի և հանքային աղերի ներծծում: Ջրի ներծծումն իրականանում է օսմոսի օրենքի համաձայն: Ջուրը մարսողական ուղի մտնում է սննդի և հեղուկների հետ և կազմում է 2-2.5լ, մարսողական գեղձերից արտազատվում է 6-8լ հյութ, իսկ կղանքով հեռանում է 100-150մլ ջուր: Ջրի մնացած քանակությունը մարսողական ուղուց ներծծվում է արյան, մասամբ ավշի մեջ: Ջրի ներծծումը սկսվում է ստամոքսում, սակայն առավել ուժգին այն ներծծվում է բարակ և հաստ աղիքում (մեկ օրում 9լ) : Ջրի 60% -ը ներծծվում է 12 մատնյա աղիքում , իսկ 20%-ը՝ զստաղիքում: Բարակ աղիքի վերին հատվածի լորձաթաղանթը ստորինի համեմատ լավ թափանցելի է լուծված նյութերի համար: Ջուրը և էլեկտրոլիտները կարող են դիֆուզվել աղիքի պատով երկու ուղղությամբ՝ աղիքի խոռոչից բջջաթաղանթով արյուն, ապա նորից դեպի խյուս: Ջրի և աղերի նման տեղաշարժման շնորհիվ, աղիքի պարուրնակությունը իզոտոնիկ է արյան պլազմայի նկատմամբ: Ջրի ներծծումը նպաստում է Na^+ իոնների ակտիվ փոխադրմանը, այն իրականանում է ինչպես էպիթելիցիտների միջոցով, այնպես էլ միջբջջային անցուղիներով: Na^+-ը աղիքի լուսանցքից բջջապլազմա ընկնում է էնտերոցիտի թաղանթի գագաթային մասից էլեկտրոքիմիական գրադիենտի համաձայն: Na^+-ի փոխադրումը էնտերոցիտից միջբջջային հեղուկ և արյուն իրականանում է հիմնակողմային թաղանթում տեղադրված Na/K-ական պոմպերի օգնությամբ: K^+-ը և Cl^- -ը տեղաշարժվում են միջբջջային անցուղիներով դիֆուզիայի օրենքի համաձայն: Բարակ աղիքի վերին հատվածում Cl^--ը շատ արագ է ներծծվում ըստ էլեկտրոքիմիական գրադիենտի: Ենթաստամոքսային հեղուկում գտնվող HCO_3^--ը, ինչպես նաև լեղին ներծծվում են անուղղակի ճանապարհով: Na^+-ի ներծծման դեպքում աղիքի լուսանցքը հյութազատվում է H^+, որը միանալով HCO_3-ին առաջացնում է H_2CO_3: Վերջինս կարբոնանհիդրազայի ազդեցությամբ ճեղքվում է ջրի և CO_2-ի: Ջուրը մնում է աղիքում, իսկ CO_2-ը ներծծվում է արյան մեջ, ապա թոքերով հեռացվում:

Ca^{2+}-ի և մնացած երկվալենտ կատիոնների՝ Fe^{2+}, Mg^{2+}, Zn^{2+}, Cu^{2+} ներծծումը համեմատաբար դանդաղ է ընթանում: Ca^{2+}-ի փոխադրմանը մասնակցում է Ca-կապող սպիտակուցը և որոշ ամինաթթուներ (լիզին, L-արգինին): Երբ խյուսը Ca^{2+}-ի խտությունը բարձրանում է այն փոխադրվում է դիֆուզիայի ճանապարհով: Ca^{2+}-ի ներծծման կարգավորմանը մասնակցում է D վիտամինը, կալցիտոնինը և պարատ հորմոնը: Ca^{2+}-ի ներծծումը խթանում են լեղաթթուները:Mg^{2+},Zn^{2+},Cu^{2+}-ի փոխադրում կատարվում է դիֆուզիայի ճանապարհով, իսկ Fe^{2+} -ի փոխադրումը իրականանում է հատուկ փոխադրիչների միջոցով: էնտերոցիտներում երկաթը միանում է ապոֆերիտին սպիտակուցին, առաջանում է ֆերիտին (նրա կազմում երկաթը եռարժեք է), որը պահեստվում է օրգանիզմում:

Ածխաջրերի ներծծում: Բազմա- և երկշաքարները պրակտիկորեն չեն ներծծվում ստամոքս-աղիքային ուղում: Միաշաքարները հիմնականում ներծծվում

են բարակ աղիքում: Առավել արագ ներծծվում է գլյուկոզը, իսկ մայրական կաթով կերակրվող երեխաների մոտ՝ գալակտոզը: Միաշաքարների անցումը աղիքի խոռոչից արյուն իրականանում է տարբեր ուղիներով, սակայն գլյուկոզի § գալակտոզի ներծծման հիմնական դերը պատկանում է նատրիումկախյալ մեխանիզմին: Na^+-ի բացակայության դեպքում գլյուկոզը 100 անգամ դանդաղ է փոխադրվում, իսկ խտության գրադիենտի բացակայության դեպքում նրա փոխադրումը դադարում է: Գլյուկոզը, ֆրուկտոզը, գալակտոզը, պենտոզը բարձր խտության դեպքում կարող են ներծծվել հասարակ ճանապարհով § հեշտացված դիֆուզիայով: Ածխաջրերի ներծծումը բարակ աղիքում ուժեղանում է որոշ ամինաթթուներով § կտրուկ արգելակվում է հյուսվածքային շնչառության ինհիբիտորներով: Գոյություն ունի ածխաջրերի ներծծման հումորալ § նյարդային բարդ կարգավորում: Ապացուցվել է, որ դրանց փոխադրումը փոխվում է գլխուղեղի կեղ§ի, ենթակեղ§ային կառույցքների, ուղեղաբնի § ողնուղեղի ազդեցության տակ: Պարասիմպաթիկ նյարդաթելերն ուժեղացնում, իսկ սիմպաթիկը արգելակում է ածխաջրերի փոխադրումը: Գլյուկոզի ներծծումն ուժեղացնում են մակերիկամների, մակուղեղի, վահանագեղձի հորմոնները, ինչպես նաև սերոտոնինը, ացետիլխոլինը, իսկ սոմատոսոմատինը § հիստամինը արգելակում են:

Սպիտակուցների § ճարպերի ճեղքման արգասիքների ներծծումը: Սպիտակուցների ճեղքման արգասիքները՝ ազատ ամինաթթուները, երկ- § եռպեպտիդները հիմնականում ներծծվում են բարակ աղիքում: Ամինաթթուների 80-90%-ը ներծծվում է 12 մատնյա § աղիճ աղիքներում : Առավել արագ ներծծվում են արգենինը, մերիոնինը, լիցինը, իսկ դանդաղ՝ ցիստեինը, թիրոզինը, ալանինը, սերինը: Ամինաթթուների ներծծումը աղիքից էպիթելոցիտներ իրականանում է ակտիվ մեխանիզմով՝ հատուկ փոխադրիչների օգնությամբ, որոնք տեղադրված են էնտերոցիտի թաղանթին: Հնարավոր է ամինաթթուների դիֆուզիա համաձայն էլեկտրոքիմիական գրադիենտի: Չեզոք սպիտակուցային մոլեկուլները կարող են ներծծվել պինոցիտոզով, որը կարևոր դեր ունի իմունագլոբուլինների, վիտամինների, ֆերմենտների տեղափոխման համար: Ամինաթթուների ներծծման ուժգնությունը կախված է տարիքից, սպիտակուցային փոխադրման մակարդակից, նյարդային § հումորալ ազդեցությունից:

Ճարպերի հիդրոլիզի արգասիքների մեծ մասը ներծծվում է 12 մատնյա աղիքում: Արյան մեջ ներծծվում է ավելի քան 95% տրիգլիցերիններ, 20-50% խոլեստերին: Մոնոգլիցերիններից, ճարպաթթուներից, ֆոսֆոլիպիդներից § խոլեստերինից առաջանում է 100 նմ տրամագծով միցելներ, որոնք առանց էներգիայի ծախսի անցնում են աղիքային էպիթելոցիտներ, իսկ լեղաթթուները մնում են աղիքի խոռոչում § ներծծվում զստաղիքում ակտիվ փոխադրման մեխանիզմով ու մասնակցում նոր բաժին ճարպաթթուների § մոնոգլիցերիդների ներծծմանը: էպիթելոցիտներում տեղի է ունենում տրիգլիցերիդների վերասինթեզ մոնոգլիցերիդներից § ճարպաթթուներից: Տրիգլիցիրիդներից, ֆոսֆոլիպիդներից § գլոբուլիններից առաջանում են սպիտակուցային թաղանթով պատված մանրագույն ճարպաին մասնիկներ (խիլոմիկրոններ): Վերջիններս կուտակվում են հյութազատիչ վիզիկուլներում, որոնք միաձուլվում են էնտերոցիտի կողմնային թաղանթին § առաջացած անցքով անցնում միջբջջային տարածություն , ապա կենտրոնական § կրծքային ավշային ծորաններով անցնում արյան մեջ: Ճարպերի

հիմնական քանակը ներծծվում է ավշի մեջ: Ուստի ճարպային սնունդ ուտելուց 3-4 ժամ հետո ավշային անոթները լցվում են կաթ հիշցնող ավշով: Արյունատար մազանոթների էպիթելոցիտներից § միջբջջային տարածությունից կարող է փոխադրվել ջրում լուծված ազատ ճարպաթթուներ § գլիցերին: Քիչ քանակով խիլոմիկրոններ կարող են անցնել թավիկների արյունատար անոթներ: Ճարպալուծ վիտամինների ներծծումը սերտորեն կապված է ճարպերի փոխադրման հետ: Ճարպերի ներծծման խանգարման դեպքում ճնշվում է նաև այդ վիտամինների ներծծումը:

Լիպիդների ներծծումը կարգավորվում է ԿՆՀ-ի կողմից: Պարասիմպաթիկ նյարդերը արագացնում, իսկ սիմպաթիկ նյարդերը դանդաղեցնում են լիպիդների ներծծումը: Ներծծումը խթանում են մակերիկամների, վահանագեղձի § մակուղեղի հորմոնները, ինչպես նաև 12 մատնյա աղիքում սինթեզվող հորմոնները՝ սեկրետինը § խոլեցիստոկինինը:

Գլուխ 18. ԱՐՏԱԶԱՏՈՒԹՅՈՒՆ

18.1. Արտազատության էվոլյուցիան

Կենդանիների օրգաններում § հյուսվածքներում բջջային մետաբոլիզմի ընթացքում առաջանում են տարբեր արգասիքներ, որոնք անհրաժեշտ է օրգանիզմից հեռացնել: Միաժամանակ սպիտակուցների, նուկլեինաթթուների § ազոտ պարունակող միացությունների ճեղքման հետևանքով օրգանիզմում առաջանում են թունավոր ազոտային միացություններ՝ ամոնիակ, միզանյութ, միզաթթու, կրեատինին, որոնց կուտակումը մեծ քանակով խանգարում է ֆիզիոլոգիական գործընթացների բնական ընթացքը:

Ածխաթթու գազը § ջուրը բոլոր սննդանյութերի ճեղքման վերջնական արգասիքներ են: Օրգանիզմից դրանք հեռացվում են մարմնի արտաքին § ներքին մակերևույթով դիֆուզիայի միջոցով ու արտազատման ակտիվ գործընթացներով: Ածխաթթու գազն արտազատվում է թոքերով, իսկ ջուրը հեռացվում է արտազատության հատուկ օրգաններով՝ մեզի ձևով, ինչպես նաև քրտինքով § թոքերով:

Օրգանիզմից ազոտային միացությունների հեռացման եղանակով կենդանիները բաժանվում են երեք խմբի՝ *ամոնիոթելային* (արտազատում են ազատ ամոնիակ), *ուրեոթելային* (ազոտային նյութերը հեռացնում են միզանյութի ձևով) § *ուրիկոթելային* (արտազատում են միզանյութ): Ամոնիոթելայիններին պատկանում են պարզագույնները, բազմաթիվ ջրային անողնաշարավորներ, ուրիկոթելայիններին՝ միջատների մեծամասնությունը, թռչունները, իսկ ուրեոթելայիններին՝ կաթնասունները:

Օրգանիզմի ազատումը հյուսվածքային նյութափոխանակության վերջնական արգասիքներից իրականանում է երկու եղանակով. վերջնական արգասիքների անմիջական արտազատմամբ արտաքին միջավայր, դրանց նախնական սինթեզով ու օրգանիզմից հետագա հեռացմամբ: Առաջին եղանակով հեռացվում են ամոնիակը (արտազատվում է կենդանիների մեծամասնության մեզով), ածխաթթու գազը (արտազատվում է շնչառական օրգաններով՝ թոքեր,

խռիկներ, մաշկ), ինչպես նաև գազանման շատ նյութեր, որոնք հեռացվում են աղիքային գազերի կազմում:

Երկրորդ եղանակի դեպքում կարելի է տարբերել սինթեզի երկու գործընթացներ. ա) ճեղքման վերջնանյութերից հատուկ նյութերի սինթեզ (միզանյութ, միզաթթու, օրնիտուրաթթու) և դրանց հետագա հեռացում օրգանիզմից; բ) ճեղքման արգասիքների հետադարձ սինթեզ (վերասինթեզ) և դրանց օգտագործումը քիմիական հետագա վերափոխումների համար: Նյութափոխանակության վերջնական արգասիքների հեռացման համար կենդանական աշխարհում գոյություն ունեն արտազատության տարբեր օրգաններ և համակարգեր:

Ձրային մանր կենդանիների (պարզագույններ, աղեխորշավորներ, սպունգներ) օրգանիզմում նյութափոխանակության ընթացքում առաջացած թունավոր նյութերը հեռացվում են բջջի մակերեսից պարզ դիֆուզիայով: Պարզագույնների արտազատությունը իրականանում է կծկուն վակուոլով, որը ջրի և աղերի հետ միասին հեռացնում է նաև ազոտային փոխանակության նյութեր, մասնավորապես, միզանյութ: Վակուոլը մասնակցում է նաև օսմոկարգավորմանը: Քաղցրահամ ջրերում ապրող պարզագույնների հիմնական խնդիրն ավելորդ ջրի հեռացումն է, որն անընդհատ բջիջ է մտնում օսմոսային ճնշման ազդեցությամբ: Թարթիչավորների ցիտոպլազմայում պարունակվում են միզատար խողովակներ, որոնք բացվում են կծկուն վակուոլի մեջ: Հիմնականում կծկուն վակուոլ ունեն քաղցրահամ ջրերի պարզագույները, իսկ էնդոմակաբույծները դրանցից զուրկ են: Սպունգները և աղեխորշավորները ևս չունեն արտազատության հատուկ օրգաններ:

Առավել պարզ արտաթորության օրգաններ ունեն տափակ որդերը: Նրանց արտազատության օրգանները ներկայացված են պրոտոնեֆրիդիումներով: Պրոտոնեֆրիդիումը ներկայացնում է խողովակիկ, որի մոտակա ծայրը կազմված է թարթիչներով պատված ծայրային բջջից *(բոցային բջիջ)*, իսկ հեռադիր ծայրը բացվում է մարմնի երկու կողքերով անցնող խողովակիկների մեջ: Վերջիններս անցքերով բացվում են արտաքին միջավայր: Բոցային բջիջները ընկղմված են բջիջները շրջապատող հեղուկի մեջ: Թարթիչների կծկումը բացասական ճնշում է ստեղծում նեֆրիդիումային խողովակի մեջ, որի հետևանքով նրա մեջ է ներծծվում հեղուկը: Խողովակի լուսանցքում հիմնականում հետ են ներծծվում ջուրը և նատրիումի իոնները:

Մարմնի երկրորդային խոռոչ ունեցող անողնաշարավորների արտազատության ֆունկցիան կատարում են մասնագիտացած օրգանները՝ *մետանեֆրիդիումները* և *ցելոմոդուկտները*: Առաջինները հանդիպում են օղակավոր որդերի մոտ, իսկ ձևափոխված ցելոմոդուկտներ ունեն փափկամարմինները (բոյանուսյան օրգան), հոդվածոտանիները (անտենալային գեղձերը, մալպիգյան խողովակները): Մետանեֆրիդիումը խողովակիկ է, որը երկու կողմից բաց է: Հատվածավոր կառուցվածք ունեցող օղակավոր որդերի մարմնի յուրաքանչյուր հատվածում պարունակվում է երկու մետանեֆրիդիում: Խողովակիկի ներքին ծայրը թարթիչներով պատված ձագարով բացվում է նախորդ հատվածի երկրորդային խոռոչի մեջ, իսկ արտաքին ծայրը հարևան հատվածում՝արտազատող անցքով: Յուրաքանչյուր խողովակիկ պատված է արյունատար մազանոթների խիտ ցանցով, որը հնարավորություն է տալիս մեզի

որոշ բաղադրամասերի հետներծծմանը (ջուր, գլյուկոզ): Ձրի հետներծծման հետ§անքով նյութափոխանակության վերջնական արգասիքները հեռացվում են խիտ լուծույթի ձ§ով:

Օղակավոր որդերի մոտ հավելյալ արտազատիչ ֆունկցիա են կատարում նա§ հատուկ բջիջներ (քլորագոգեն բջիջներ), որոնք տեղադրված են աղիքի մակե-ր§ույթին § արյան միջից կլանում են նյութափոխանակության արգասիքներ: Երբ նրանք լցվում են վերջնական արգասիքներով, անջատվում են աղիքի պատերից ու խոռոչային հեղուկով գաղթում մարմնի մակեր§ույթ, ուր քայքայվում են § իրենց պարունակությունը գունակային բծերի ձ§ով թողնում մաշկի տակ:

Խեցգետնակերպերի արտազատության օրգանները *գույգ կանաչ գեղձեր* են, որոնք տեղակայված են բեղիկների հիմքում § մատակարարվում են արյունատար անոթներով: Կանաչ գեղձը կազմված է խոռոչային պարկից՝ ծալքավոր խցիկից § խողովակից, որը տանում է դեպի մկանային «միզափամփուշտը»: Նյութափոխա-նակության վերջնական արգասիքներն արյունից անցնում են խոռոչային պարկի § գեղձային խցիկի մեջ: Վերջինս պարունակում է արյան իզոտոնիկ լուծույթ: Միզափամփուշտում կուտակված հեղուկը օրգանիզմից հեռացվում է երկրորդ բեղիկի հիմքում տեղադրված անցքով: Միզագոյացման ընթացքում հետ են ներծծվում գլյուկոզը, ամինաթթուներ, ջուր, նատրիումի § քլորի իոններ: Կանաչ գեղձի մեջ հյութազատվում են մի շարք նյութեր, այդ թվում պարաամինահիպուրաթթու § կալցիում:

Սարդերի § միջատների արտազատության օրգանները *մալպիգյան խողովակներն են*, որոնք տեղադրված են մարմնի խոռոչում § բացվում են աղիքի մեջ: Յուրաքանչյուր խողովակ ունի մկանաթաղանթ, որի կծկումների շնորհիվ խողովակիկի պարունակությունը շարժվում է դեպի աղիք: Քանի որ մալպիգյան խողովակիկները շրջապատված են հեմավիշով, ուստի արյունից դիֆուզիայով § ակտիվ փոխադրմամբ արգասիքներն անցնում են խողովակիկի լուսանցք: Ջուրը հետ է ներծծվում խողովակիկից կամ մարսողական ուղուց: Կենդանիների մոտ մալպիգյան խողովակիկների թիվը § երկարությունը խիստ տատանվում է:

Փափկամարմինների շուրջսրտային խոռոչը հանդիսանում է երկրորդային խոռոչի մնացորդը, ուր սրտի փորոքի պատերից հեղուկը ֆիլտրվում է երիկամասրտային խողովակի մեջ ու անցնում բոյանուսյան օրգանի երիկամային պարկի մեջ, ապա առաջնային § երկրորդային միզատարներով արտազատվում դուրս: Երիկամային պարկի էպիթելային բջիջները պարունակում են բազմաթիվ միկրոմազիկներ, որոնք ուղղված են դեպի պարկի լուսանցքը: Քաղցրահամ ջրերում ապրող փափկամարմինների բոյանուսյան օրգանում ֆիլտրատից հետ են ներծծվում գլյուկոզը, Na^+-ի, CL^--ի իոնները: Ծովային փափկամարմինների վերջնական մեզը իզոօսմոսային է հեմավշին, իսկ քաղցրահամ օրգանիզմներինը՝ հիպոտոնիկ է:

Ողնաշարավորների արտազատության հիմնական օրգանը երիկամներն են: Որոշ կենդանիների (ծովային բոլորաբերաններ, ձկներ, սողուններ, թռչուններ) երիկամները չեն կարող ապահովել օսմոկարգավորումը, ուստի նրանց մոտ առաջանում են քլորիդ արտազատող բջիջներ (խռիկներում) § աղային գեղձեր: Ձրային կենդանիների երիկամները երկար օրգաններ են, որոնք տեղադրված են մարմնի երկարությամբ: Երիկամներում տեղադրված են խողովակներ, որոնք բացվում են մարմնի խոռոչ՝ ցելոմային պարկ, որտեղից դուրս են հանվում

նյութափոխանակության վերջնական արգասիքները: Խռիկները հանդիսանում են ոչ միայն շնչառության, այլ§ արտազատության օրգաններ: Խռիկներով հեռացվում են NaCl, KCl: Մյուս աղերը հեռացվում են երիկամներով: Ձկների մեծամասնության խռիկներով հեռացվում են նաև ազոտ պարունակող միացություններ (արտազատվող միզանյութի 70%-ը § ամոնիակի 90%-ը):

Ցամաքային ողնաշարավորների (սողուններ, թռչուններ, կաթնասուններ) արտազատության հիմանական օրգանները զույգ լոբածև երիկամներն են, որոնք տեղակայված են մարմնի խոռոչում՝ ողնաշարի երկու կողմերում: Յուրաքանչյուր երիկամից սկսվում է միզածորանը, որը բացվում է միզապարկի մեջ: Միզապարկում կուտակված մեզն արտազատվում է միզուկով:

Արտազատության օրգաններից է նաև աղիքը, հատկապես *հաստ աղիքը*: Նրանում արտազատվում են կալցիումը, մագնեզիումը, ծանր մետաղները: Աղիքով կալցիումի արտազատման տատանումները կախված են կենդանու ընդունած սննդի pH-ից: Խոտակեր կենդանիների սնունդը ունի հիմնային ռեակցիա, ուստի օրգանիզմից արտազատվող ողջ կալցիումը հեռանում է աղիքային ուղիով: Մսակեր կենդանիների սնունդը ունի թթվային ռեակցիա, ուստի կալցիումի նշանակալի քանակը հետացվում է մեզով:

Մաշկի արտազատական ֆունկցիան: Ազոտային փոխանակության արգասիքների որոշակի քանակություն հեռացվում է նաև մաշկով: Ուստի կենդանիների մոտ ձևավորվել է մաշկի ածանցյալներ՝ տարբեր բնույթի եղջերային գոյացություններ և մաշկային ծածկույթներ (մազեր, բուրդ և այլն): Բարձրակարգ կաթնասունների եղունգների, ճիրանների առաջացումն ու աճը հավելյալ միջոց են մի շարք ազոտ պարունակող միացությունների հեռացման համար: Միաժամանակ բարձրակարգ կաթնասունների մաշկի արտազատական ֆունկցիայի իրականացման համար ձևավորվել են *քրտնագեղձերը*, որոնք լավ զարգացած են կատուների, ստորակարգ կապիկների ոզնիների մոտ: Քրտնագեղձերը բացակայում են գիշատիչ գազանների և կետանմանների մոտ: Քրտնագեղձերը ունեն խողովակիկների տեսք, որոնց պատերը կազմված են միաշերտ գեղձային էպիթելից, իսկ արտաքինից ծածկված են հարթ մկանաթելերով: Քրտնագեղձերը բացվում են մաշկի մակերեսին արտատար անցքով: Դրանք լավ զարգացած են մարդկանց մոտ: Քրտնագեղձի գեղձային էպիթելի ընդհանուր մակերեսը 500-600 անգամ գերազանցում է մաշկի մակերեսին: Քրտինքում պարունակվում են միզաթթու, կրեատին, ճարպեր, ցնդող ճարպաթթուներ, աղեր, հատկապես մեծ քանակությամբ NaCl: Քրտինքով հեռացվում է նաև արտազատվող միզանյութի 5-10%-ը:

Իր բաղադրությամբ քրտինքը համարյա չի տարբերվում մեզից, միայն տարբերությունը քանակական հարաբերությունների մեջ է: Մարդկանց քրտինքն արտազատում է նաև խիտ զատուկ՝ ականջային ծծումբ: Որոշ կենդանիների քրտնագեղձերն արտազատում են գունավորված զատուկ, որը որոշակի գույն է տալիս մազերին (բրդին): Քրտնագեղձերով օրգանիզմից հեռացվում են որոշ գունակներ, որոնք կուտակվում են մազերում:

18.2. Արտազատության համակարգի բնութագիրը

Արտազատությունը նյութափոխանակության վերջնական օղակն է, որի ընթացքում օրգանիզմից հեռանում են փոխանակման արգասիքները, ինչպես նաև օտարածին և թունավոր նյութերը, ջրի, աղերի և օրգանական միացությունների ավելցուկը: Արտաթորությանը մասնակցում են երիկամները, թոքերը, մաշկը, լյարդը, ստամոքս-աղիքային ուղին:

Երիկամներն օրգանիզմից հեռացնում են ազոտ պարունակող բոլոր նյութերը, ջրի կեսից ավելին, օտարածին նյութերը, հանքային աղերի, սննդանյութերի ավելցուկը: Թոքերով հեռանում է CO_2-ը, ջուրը, ցնդող նյութերը (քլորոֆորմ, եթեր) և ալկոհոլի գոլորշիները: Երիկամների գործունեության խանգարման դեպքում վերին շնչուղիների լորձաթաղանթով սկսվում է արտազատվել նաև միզանյութ:

Լյարդով և ստամոքս-աղիքային ուղիով հեռանում են հորմոններ և նրանց փոխանակման արգասիքները, հեմոգլոբինի, խոլեստերինի փոխանակման վերջնական արգասիքները, դեղորայքային նյութեր (հակաբիոտիկներ, մորֆի, խինին և այլն): Ստամոքս-աղիքային ուղիով արտազատվում են սննդանյութերի քայքայման արգասիքները, ջուրը, ծանր մետաղների աղերը, որոշ թունավոր նյութեր, ինչպես նաև ստամոքսի հիվանդությունների ախտորոշման նպատակով օգտագործվող ներկերը: Մաշկն իր արտազատիչ գործունեությունն իրականացնում է քրտնագեղձերի և ճարպագեղձերի միջոցով: Քրտնագեղձերը հեռացնում են ջուր, միզանյութ, միզաթթու, կրեատինին, կաթնաթթու, ալկալիական մետաղների աղեր, օրգանական նյութեր, ցնդող ճարպաթթուներ, միկրոտարրեր, պեպսինոգեն, ամիլազ և հիմնային ֆոսֆատազ: Քրտնագեղձերի դերը սպիտակուցային փոխանակման արգասինքների հեռացման գործում մեծանում է երիկամային սուր անբավարարության դեպքում: Մաշկով հեռանում է նաև քիչ քանակով CO_2 (2%): Ճարպագեղձերով հեռանում են ազատ ճարպաթթուները, սեռական հորմոնների փոխանակման արգասիքները:

Երիկամների ֆունկցիաները: Երիկամներն օրգանիզմում կատարում են հոմեոստազային մի շարք ֆունկցիաներ. 1. մասնակցում են արյան և արտաբջջային հեղուկի ծավալի կարգավորմանը; 2. ներքին միջավայրի օսմոսային և օնկոսային ճնշումների կարգավորմանը; 3. կարգավորում են արյան շիճուկի և օրգանիզմի իոնային հաշվեկշիռը; 4. մասնակցում են թթվա-հիմնային հավասարակշռության կարգավորմանը. 5. սինթեզում են կենսաբանորեն ակտիվ նյութեր (ռենին, մեդուլին, ուրոկինազ, թրոմբոպլաստին, թրոմբոքսան, բրադիկինին, պրոստագլանդիններ, սերոտոնին, էրիթրոպոետիններ) և մասնակցում են արյան ճնշման, էրիթրոպոեզի, արյան մակարդման կարգավորմանը; 6. կատարում են նյութափոխանակային ֆունկցիա՝ մասնակցում սպիտակուցների, ածխաջրերի, ճարպերի փոխանակությանը; 7. օրգանիզմից հեռացնում են ազոտային փոխանակության վերջնական արգասիքները և օտարածին նյութերը, օրգանական նյութերի ավելցուկը: Նշվածից հետևում է, որ երիկամների դերն օրգանիզմում չի սահմանափակվում փոխանակության վերջնական արգասիքների և օրգանական ու անօրգանական նյութերի ավելցուկի հեռացմամբ: Երիկամները հոմեոստազի պահպանման օրգաններ են, մասնակցում են ներքին միջավայրի ֆիզիկա-քիմիական հաստատունների պահպանմանը, տարբեր օրգանական նյութերի փոխանակման ցուցանիշների կայունացմանը: Սակայն երիկամների գլխավոր ֆունկցիան միզագոյացումն է, որն իրականանում է 3

գործընթացների օգնությամբ՝ ֆիլտրում (քամում), հետներծծում, հյութազատում: Այս գործընթացների ուժգնությունը ողնաշարավոր կենդանիների տարբեր դասերի ներկայացուցիչների մոտ միանման չէ: Ձկների, երկկենցաղների, սողունների կծիկային ֆիլտրման մակարդակը ժամում կազմում է 1-4 մլ մարմնի 100գ զանգվածին, թռչունների § կաթնասունների մոտ 10-15 անգամ ավել է, որն ուղեկցվում է խողովակային հետներծծման մեծացմամբ: Վերջինս կարևոր դեր ունի արյան պլազմայի հիմնական բաղադրիչների քանակի հաստատուն պահպանման համար:

18.3. Երիկամների կառուցվածքագործառական բնութագիրը § արյան մատակարարման առանձնահատկությունները

Նեֆրոնի կառուցվածքը: Երիկամի կառուցվածքա-գործառական միավորը նեֆրոնն է, որտեղ գոյանում է մեզը: Երիկամում կա շուրջ 1,3 միլիոն նեֆրոն: Այն կազմված է հաջորդաբար միացած մի քանի բաժիններից՝ պատիճից, կծիկից § միզային խողովակիկներից: Յուրաքանչյուր նեֆրոն սկսվում է երիկամային (մալպիգյան) մարմնիկով, որը պարունակում է արյան մազանոթների կծիկ: Վերջինս ծածկված է Բոումեն-Շումլյանսկու երկշերտանի պատիճով: Պատիճի ներքին թերթիկը կազմված է էպիթելային բջիջներից, իսկ արտաքինը՝ էպիթելային խորանարդաձև բջիջներով ծածկված հիմային թաղանթից: Այս երկու թերթիկների միջև գոյություն ունի խոռոչ, որից սկիզբ է առնում *մերձադիր* ոլորուն խողովակիկը, որի երկարությունը 14 մմ է: Մերձադիր խողովակը կազմված է գլանաձև էպիթելից, որը պատված է մանրաթավիկներով: Նեֆրոնի հաջորդ բաժինը Հենլեի կանթի բարակ վարըթնաց մասն է, որի պատը ծածկված է հարթ էպիթելային բջիջներով: Կանթի վարընթաց բաժինն իջնում է միջուկային շերտի մեջ և թեքվում 180^0-ով՝ առաջացնելով Հենլեի կանթ, ապա ուղղվում դեպի երիկամի կեղևային շերտ առաջացնելով նեֆրոնի կանթի վերընթաց մասը, որը բարձրանալով մինչև կծիկի մակարդակ սկիզբ է տալիս հեռադիր ոլորուն խողովակիկին: Վերջինս արտատար և առբերիչ զարկերակիկների միջև հպվում է կծիկին, ապա կարճ կապող խողովակով թափվում հավաքիչ խողովակի մեջ, որի երկարությունը 22 մմ է: Հենլեի կանթի վերընթաց բաժնում և հեռադիր ոլորուն խողովակում բացակայում են մանրաթավիկները, շատ կան միտոքոնդրիումներ, հիմային պլազմային թաղանթի մակերեսը մեծացած է հաշիվ ծալքավորման: Հավաքող խողովակները կեղևային շերտից իջնում են միջուկային նյութի խորքը, որտեղ միանալով առաջացնում են արտատար ծորաններ: Վերջիններս թափվում են երիկամի ավազանի մեջ: Պատիճի տրամագիծը 0,2 մմ է, իսկ նեֆրոնի երկարությունը՝ 50-70մմ:

Ըստ կծիկների տեղակայման, խողովակիկների կազմության և արյան մատակարարման առանձնահատկությունների տարբերում են նեֆրոնների 3 տեսակ՝ մակերեսային, ներկեղևային և մերձմիջուկային: Առաջին երկուսը տեղադրված են կեղևային շերտում, միայն նեֆրոնի կանթն է մի փոքր խորացված միջուկային շերտում: Մերձմիջուկային նեֆրոնների կծիկները գտնվում են կեղևային և միջուկային նյութերի սահմանում, նեֆրոնի կանթը երկար է և իջնում է միջուկային շերտի խորքը՝ ստեղծելով օսմոսային բարձր ճնշում:Այս կծիկի

առբերիչ § արտատար անոթների տրամագծերը նույնն են: Կծիկից դուրս գալուց հետո զարկերակը չի առաջացնում մազանոթային ցանց միզային խողովակիկների շուրջը, այլ անցնելով որոշակի ճանապարհ թափվում է երակային համակարգի մեջ:

Երկամների արյան մատակարարման առանձնահատկությունները: Երիկամներն արյուն են ստանում երիկամային զարկերակից, որը սկսվում է որովայնային աորտայից: Երիկամում զարկերակը ճյուղավորվում է զարկերակիկների, որոնցից մեկը՝ առբերիչ զարկերակը, մտնում է պատիճ, բաժանվում մոտավորապես 50 մազանոթների, առաջացնում մալպիգյան կծիկը: Մազանոթները միանալով առաջացնում են արտատար զարկերակիկը: Առբերիչ զարկերակիկի տրամագիծը կրկնակի անգամ լայն է արտատար անոթի տրամագծից, որը պայմաններ է ստեղծում կծիկում արյան բարձր ճնշումը պահպանելու համար (70մմ ս.ս.): Առբերիչ զարկերակիկի մկանային պատն ավելի արտահայտված է, քան արտատարինը, որը հնարավորություն է ստեղծում լուսանցքը կարգավորելու համար: Կծիկից դուրս գալուց հետո արտատար զարկերակիկը կրկին ճյուղավորվում է մազանոթների, առաջացնելով խիտ ցանց մերձադիր § հեռադիր խողովակիկների շուրջը:Նշվածից հետ§ում է,որ արյան մեծ մասը երիկամներում կրկնակի է անցնում մազանոթներով՝ սկզբում կծիկի, ապա խողովակների: Մազանոթները միանալով առաջացնում են աղեղային երակներ, որոնց միացումից ձ§ավորվում է երիկամային երակը § թափվում ստորին սիներակի մեջ: Միզային խողովակիկների արյան մատակարարումն իրականանում է նա§ այլ մազանոթների կողմից, որոնք չեն մասնակցում մալպիգյան կծիկի առաջացմանը: Մեկ րոպեում երիկամներով հոսում է 1300 մլ արյուն, այսինքն արյան րոպեական ծավալի 25%-ը: Երիկամի կեղ§ային անոթներով հոսում է արյան 90-93%-ը, մնացած քանակը՝միջուկայինշերտով: Երիկամի արյունահոսքի կար§որ առանձնահատկությունն ինքնակարգավորման բարձր մակարդակն է:

Կեղ§ային շերտում, հատկապես կծիկում մազանոթային ճնշումը § արյունահոսքը կայուն է, նույնիսկ համակարգային ճնշման 80-ից-180 մմ ս.ս. տատանումների դեպքում: Արյունահոսքի հաստատունությունը ապահովում է մկանածին մեխանիզմով: Համակարգային զարկերակային ճնշման բարձրացման դեպքում առբերիչ զարկերակիկի հարթ մկանները կծկվում են, լուսանցքը նեղանում է § պակասում կծիկ հոսող արյան քանակը: Զարկերակային ճնշման իջեցման դեպքում, ընդհակառակը, առբերիչ զարկերակիկը լայնանում է, արյունահոսքը երիկամի կեղ§ային շերտում պահպանվում է նախկին մակարդակի վրա (*Բեյլիսի արդյունք*): Եթե համակարգային ճնշումը 80 մմ ս.ս.-ից իջնում է, ապա գործի է դրվում ռենին-անգիոթենզին համակարգը: Երբեմն երիկամային արյունահոսքը պակասում է ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության, անգիոթենզինի ազդեցության, սիմպաթո-ադրենալային համակարգի դրդման, ինչպես նա§ հուզական ստրեսի ու արյան կորստի դեպքում:

Նեֆրոնի կառուցվածքա-գործառական կար§որ տարրերից է *կծիկամերծ համալիրը*: Այն իրենից ներկայացնում է բջիջների ամբողջություն, որոնք սինթեզում են ռենին § կենսաբանորեն այլ ակտիվ նյութեր: Մորֆոլոգիապես այն առաջացնում է եռանկյունի, որի երկու կողմերում առբերիչ § արտատար զարկերակներն են, իսկ հիմքը՝ հեռադիր ոլորուն խողովակիկի պատը՝ պինդ բիծը (macula dense):

Կծիկամերձ ապարատի կազմում մտնում են *հատիկավոր բջիջները,* որոնք տեղադրված են առբերիչ զարկերակիկի ներքին մակերեսին, պինդ բծի բջիջները § հատուկ բջիջներ, որոնք գտնվում են առբերիչ ու արտատար անոթների § պինդ բծի միջ§:

Կծիկամերձ համալիրը մասնակցում է ջրա-աղային հոմեոստազի կարգավորմանը § զարկերակային արյան ճնշման հաստատունության պահպանմանը: Ռենին պարունակող հատիկների հիմնական քանակը գտնվում է առբերիչ անոթի պատի մկանային շերտում: Ռենինի հյութազատությունը հետադարձ կախվածության մեջ է գտնվում առբերիչ անոթով հոսող արյան քանակից § առաջնային մեզում նատրիումի խտությունից: Արյան քանակի § նրանում կերակրի աղի քչացման դեպքում ռենինի արտադրությունը շատանում է, որն արյան պլազմայի հիպերտենզինոգենը վերափոխվում է անոթասեղմիչ ազդեցությամբ օժտված անգիոտենզինի: Վերջինս խթանում է ջրա-աղային փոխանակության կարգավորմանը մասնակցող ալդոստերոնի սիթեզը մակերիկամների կեղ§ային շերտում: Բնականոն պայմաններում ռենին քիչ է արտադրվում: Սակայն երիկամների որոշ հիվանդությունների դեպքում ռենինի հյութազատությունը շատանում է, որը կարող է առաջացնել արյան ճնշման կայուն բարձրացում § ջրա-աղային փոխանակության խանգարում:

18.4. Միզագոյացման մեխանիզմը

Միզագոյացումն երեք հաջորդական գործընթացների արդյունք է. 1. արյան պլազմայից ջրի § ցածրամոլեկուլային բաղադրամասերի կծիկային քամում պատիճում, որի հետ§անքով առաջանում է առաջնային մեզը; 2. խողովակային հետներծծում՝ առաջնային մեզից ջրի § ֆիլտրված նյութերի հետներծծում միզային խողովակներից արյուն; 3. խողովակային հյութազատում՝ իոնների § օրգանական նյութերի փոխադրում արյունից խողովակների լուսանցք:

18.4.1.Կծիկային ֆիլտրում

Արյան պլազմայից ջրի § ցածրամոլեկուլային նյութերի ֆիլտրումը պատիճի խոռոչ տեղի է ունենում կծիկային քամիչի միջոցով, որը կազմված է 3 շերտից՝ մազանոթների էնդոթելային բջիջներից, հիմային թաղանթից § պատիճի ընդերային թերթիկից կամ պոդոցիտներից: Մազանոթների էնդոթելում կան 50-100 նմ տրամագծով անցքեր, որոնք սահմանափակում են ծ§ավոր տարրերի անցումը: Հիմնական պատնեշը հիմային թաղանթ է, որի վրա կան 3-7,5նմ մեծությամբ անցքեր: Այդ անցքերը ներսից պարունակում են բացասական լիցքավորված մոլեկուլներ, որոնք կանխում են նույնանման լիցքավորված մասնիկների, այդ թվում սպիտակուցների թափանցումը: Մարդկանց մոտ հիմային թաղանթն ունի 250-400նմ հաստություն § կազմված է 3 շերտից՝ կենտրոնական § երկու ծայրամասային: Պոդոցիտները պարունակում են ակտո-միոզինային մկանաթելիկներ, որոնք կծկվում § թուլանում են նպաստելով առաջնային մեզի գոյացմանը: Պոդոցիտներն ունեն ելուստներ (ոտիկներ), որոնք ամրացված են հիմային թաղանթին: Հիմային թաղանթի § այդ ոտիկների միջ§ եղած ճողքավոր թաղանթը սահմանափակում է 6,4 նմ-ից մեծ տրամագիծ ունեցող նյութերի անցումը: Քամիչով ազատ անցնում են այն նյութերը, որոնց մոլեկուլային զանգվածը մինչ§ 5500 է:Մոլեկուլային զանգվածի մեծացմանը զուգընթաց ֆիլտրումը փոքրանում է: Այսպես, ձվին սպիտակուցի 22%-ն է ֆիլտրվում (մոլեկուլային զանգվածը 43500), հեմոգլոբինի 3%-ը (մոլեկուլային զանգվածը 68000) § 1%-ից քիչ՝ ալբումինները (մոլեկուլային զանգվածը 69000): Անօրգանական աղերը § ցածրամոլեկուլային օրգանական միացությունները (միզանյութ, միզաթթու, գլյուկոզ, ամինաթթուներ) ազատ անցնում են ֆիլտրով: Խոշոր նյութերը, որոնց մոլեկուլային զանգվածը 70000 դալտոն § ավելի է քամիչով չեն անցնում: Առաջացած գերքամուկը, որի բաղադրությունը նման է արյան պլազմային կոչվում է ***առաջնային մեզ***: Ամերիկացի գիտնական Ա.Ռիչարդսը սուր փորձի պայմաններում բաց է արել երիկամը § պատիճներից մեկի միզային խողովակը սեղմելով միկրոկաթոցիկով վերցրել է մեզն ու որոշել նրա բաղադրությունը: Պարզվել է, որ առաջնային մեզում գտնվող օրգանական § անօրգանական նյութերը նույնն են, ինչ որ արյան պլազմայում, բացառությամբ բարձրամոլեկուլային սպիտակուցային նյութերի:

Օրական երիկամով հոսում է 1500-1800 լ արյուն, որից գոյանում է 150-180 լ առաջնային մեզ: Դրան նպաստում է ֆիլտրման մեծ մակերեսը՝ 1,5-2,0 մ^2 § կծիկի մազանոթների հիդրոստատիկ ճնշումը (P_h)՝ 70 մմ ս.ս.: Բարձր ճնշումը պայմանա-

վորված է նրանով, որ երիկամային զարկերակը սկսվում է որովայնային աորտայից § ճանապարհը միչ§ կծիկ կարճ է, ուստի ճնշման անկում չի լինում: Կարևոր է նաև առբերիչ § արտատար անոթների տրամագծերի տարբերությունը: Ֆիլտրմանը հակազդում են արյան պլազմայի օնկոսային ճնշումը (P_o՝ 30 մմ ս.ս.) § պատիճի խոռոչը լցված առաջնային մեզի հիդրոստատիկ ճնշումը ($P_{հմ}$՝ 20 մմ ս.ս.): Հետևաբար քամման արդյունավետ ճնշումն իրենից ներկայացնում է մազանոթների հիդրոստատիկ ճնշման § արյան պլազմայի օնկոսային ու ներպատիճային ճնշումների գումարի տարբերությունը.

$$P_ֆ=P_հ - (P_o+P_{հմ}) = 70-(30+20) = 20 \text{ մմ ս.ս.}$$

Ֆիլտրումը տեղի է ունենում միայն այն դեպքում, եթե մազանոթներում արյան ճնշումը մեծ է հակազդող ճնշումների գումարից: Եթե կենդանիների մոտ արյան բաց թողման միջոցով արյան ճնշումը իջեցվի § պատիճի մազանոթներում այն հավասարվի հակազդող ճնշումների գումարին, ապա միզագոյացումը կդադարում է:

18.4.2. Խողովակային հետներծծում

Օրական պատիճում քամվող 150-180լ առաջնային մեզից որպես վերջնական մեզ հեռացվում է 1-1,5լիտր, իսկ մնացած հեղուկը հետ է ներծծվում միզային § հավաքող խողովակներում: Խողովակային հետներծծումն օրգանիզմում ապահովում է կենսական բոլոր կարևոր նյութերի անհրաժեշտ քանակը:

Միզային խողովակներն ունեն 70-100կմ երկարություն, իսկ հետներծծման մակերեսը կազմում է 40-50մ^2: Ֆիլտրված նյութերի հիմնական մասը հետ է ներծծվում մերձադիր ոլորուն խողովանկներում, որոնք ունեն օսմոսային բարձր թափանցելիություն (պարտադիր հետներծծում): Այստեղ ամբողջապես հետ են ներծծվում են ամինաթթուները, գլյուկոզը, վիտամինները, սպիտակուցները, միկրոտարրերը, ֆոսֆատները, մեծ քանակով Na^+, Cl^-, HCO_3^-, բիկարբոնատներ, միզանյութ: Սկզբում ենթադրում էին, որ մերձադիր ոլորուն խեղովակներում հետներծծումը պարտադիր է § չկարգավորվող: Ներկայումս ապացուցվել է, որ այն կարգավորվում է նյարդային § հումորալ գործոններով:

Նեֆրոնի մյուս բաժիններում հետներծծվում են միայն իոնները § ջուրը (ոչ պարտադիր հետներծծում): Ջրի ոչ պարտադիր հետներծծումը կախված է խողովակի պատերի օսմոսային թափանցելիությունից, օսմոսային գրադիենտի մեծությունից § խողովակով հեղուկի շարժման արագությունից:

Տարբեր նյութերի հետներծծումը բնութագրելու համար մտցվել է *արտահանման շեմք* հասկացությունը: Դա արյան մեջ տվյալ նյութի այն առավելագույն խտությունն է, որից բարձր լինելու դեպքում այդ նյութն ամբողջապես չի կարող հետներծծվել § անցնում է վերջնական մեզի մեջ: Ըստ արտահանման շեմքի տարբերում են *շեմքային* § *անշեմք* նյութեր: Անշեմք նյութերը հետներծծման չեն ենթարկվում § օրգանիզմից հեռացվում են արյան մեջ դրանց ամենաչնչին քանակի դեպքում (սուլֆատներ, կրեատինին, ինուլին): Միզանյութը § միզաթթուն ոչ լրիվ են հետներծծվում: Գլյուկոզը, ամինաթթուները, սպիտակուցները, վիտամինները, Na^+, K^+, Ca^{2+} իոնները շեմքային նյութեր են: Գլյուկոզի հեռացումը մեզով տեղի է ունենում

միայն այն դեպքում, եթե արյան մեջ նրա քանակը գերազանցում է շեմքային մակարդակը (10մմոլ/լ):

Հետներծծման մեխանիզմը: Նյութերի հետներծծումն իրականանում է ակտիվ § պասիվ փոխադրմամբ: ***Պասիվ փոխադրումը*** տեղի է ունենում առանց էներգիայի ծախսի ըստ էլեկտրաքիմիական, խտության § օսմոսային գրադիենտի: Այս եղանակով հետներծծվում են ջուրը, քլորը, միզանյութը, HCO_3^--ը:

Ակտիվ փոխադրում է կոչվում նյութերի տեղափոխումը հակառակ էլեկտրաքիմիական § խտության գրադիենտի: Տարբերում են առաջնային § երկրորդային ակտիվ փոխադրում: *Առաջնային ակտիվ փոխադրումն* իրականանում է էներգիայի ծախսով, օրինակ Na^+-ի տեղափոխումը, Na^+/K^+-ԱԵՖ-ազ ֆերմենտի օգնությամբ ԱԵՖ-ի էներգիայի հաշվին: *Երկրորդային ակտիվ փոխադրման* դեպքում նյութերի տեղափոխումն իրականանում է այլ նյութերի փոխադրման էներգիայի հաշվին: Այս մեխանիզմով փոխադրվում նե գլյուկոզը § ամինաթթուները:

Գլյուկոզը խողովակի լուսանցքից մերձակա ոլորուն խողովակի բջջի մեջ է անցնում հատուկ փոխադրիչի օգնությամբ, որն իրեն միացնում է Na^+ իոնը: Այդ Համալիրի տեղափոխումը բջջի մեջ իրականանում է պասիվ եղանակով, ըստ Na^+ իոնի էլեկտրական § խտության գրադիենտի, հիմային թաղանթի նատրիում/կալիումական պոմպի աշխատանքով: Na^+-ի խտության գրադիենտը պահպանվում է Na^+/K^+-ԱԵՖ-ազի աշխատանքով, որն անընդհատ բջջապլազմայից արտահանում է Na^+-ը, ստեղծելով խտության գրադիենտ բջջի § միզային խողովակի առաջնային մեզի միջ§:

Բջջում այդ համալիրը բաժանվում է բաղադրիչ մասերի: Երիկամի էպիթելի ներսում ստեղծվում է գլյուկոզի բարձր խտություն § գլուկոզը ըստ խտության գրադիենտի անցնում է միջբջջային (ինտերստիցիալ) հյուսվածք: Այս գործընթացը տեղի է ունենում փոխադրիչների մասնակցությամբ հեշտացված դիֆուզիայի մեխանիզմով: Հետագայում գլյուկոզն անցնում է արյան մեջ:

Ամինաթթուների 90%-ը հետներծծվում է մերձադիր խողովակի բջիջների կողմից: Այն իրականանում է երկրորդային ակտիվ մեխանիզմով նատրիումական պոմպի էներգիայի հաշվին: Ամինաթթուների փոխադրումը բջջապլազմայից ինտերստիցիալ հյուսվածք, իսկ ապա արյուն տեղի է ունենում հիմային թաղանթի միջով հեշտացած դիֆուզիայի մեխանիզմով:

Սպիտակուցների հետներծծումն իրականանում է պինոցիտոզով: Երիկամային խողովակիկների էպիթելն ակտիվորեն բռնում է սպիտակուցները: Անցնելով բջիջ սպիտակուցը ենթարկվում է ճեղքման լիզոսոմի ֆերմենտների կողմից § առաջանում են ամինաթթուներ: Ոչ բոլոր սպիտակուցներն են ենթարկվում ճեղքման, դրանց մի մասն անցնում է արյուն անփոփոխ տեսքով: Այդ գործընթացը ակտիվ է § պահանջում է էներգիայի ծախս: Օրական մեզով հեռանում է 20-75 մգ սպիտակուց:

Միզանյութը կար§որ դեր ունի մեզի խտացման մեջ: Մերձադիր ոլորուն խողովակում միզանյութի մի մասը հետներծծվում է պասիվ մեխանիզմով խտության գրադիենտի հաշվին, մնացած մասը հասնում է մինչ§ հավաքող խողովակներ: Հավաքող խողովակներում հակամիզամուխ հորմոնի (ՀՄՀ) ազդեցությամբ ջուրը հետներծծվում է § միզանյութի խտությունը բարձրանում է: ՀՄՀ-ն ուժեղացնում է միզային խողովակիկների պատի թափանցելիությունը նա§

միզանյութի նկատմամբ § այն անցնում է երիկամի միջուկային մաս, ապա ըստ խտության գրադիենտի դիֆուզվում է Հենլեի կանթ § ընկնում հեռադիր ոլորուն ու հավաքող խողովակներ: Այսպիսով տեղի է ունենում միզանյութի ներերիկամային շրջապտույտը:

Օրգանական թույլ թթուների § հիմքերի հետներծծումը կախված է նրանից, թե դրանք ինչ վիճակում են գտնվում՝ իոնացված թե ոչ: Թույլ հիմքերը § թթուները իոնացված վիճակում չեն հետներծծվում § մեզով հեռանում են: Հիմքերի իոնացման աստիճանը մեծանում է թթու միջավայրում § դրանք մեծ արագությամբ արտազատվում են հիմնային մեզով: Դա ունի կարևոր նշանակություն, քանի որ շատ դեղորայքային նյութեր համարվում նե թույլ հիմքեր կամ թթուներ:

Ջուրը § էլեկտրոլիտները հետներծծվում են նեֆրոնի բոլոր բաժիններում: Մերձադիր ոլորուն խողովակիկներում հետներծծվում է ամբողջ ջրի շուրջ 2/3-ը, 15%-ը՝ Հենլեի կանթում, 15-%՝ հեռադիր ոլորուն § հավաքող խողովակներում: Ջուրը հետներծծվում է պասիվ եղանակով օսմոտիկորեն ակտիվ նյութերի (գլյուկոզ, ամինաթթուներ, սպիտակուցներ, նատրիում, կալիում, կալցիում, քլորի իոններ) փոխադրման հաշվին: Օսմոտիկորեն ակտիվ նյութերի հետներծծման իջեցման դեպքում փոքրանում է նաև § ջրի հետներծծումը: Ջրի պասիվ ներծծումն ապահովող հիմնական իոնը համարվում է նատրիումը, որը կարևոր դեր է խաղում ոչ միայն գլյուկոզի § ամինաթթուների փոխադրման մեխանիզմում, այլև § ստեղծում է օսմոտիկորեն ակտիվ միջավայր երիկամի միջուկային շերտի ինտերստիցիայում, որի շնորհիվ տեղի է ունենում մեզի խտացում: Նատրիումի հետներծծումն իրականանում է նեֆրոնի բոլոր բաժիններում: Շուրջ 65%-ը հետներծծվում է մերձադիր խողովակիկներում, 25%-ը՝ նեֆրոնի կանթում, 9%-ը՝ հեռադիր ոլորուն խողովակիկում § 1%-ը՝ հավաքող խողովակներում: Նատրիումի փոխադրումն առաջնային մեզից խողովակային էպիթելի բջիջ տեղի է ունենում ըստ էլեկտրաքիմիական § խտության գրադիենտի: Նատրիումի արտահանումը բջջից հիմային թաղանթով իրականանում է առաջնային ակտիվ մեխանիզմով Na^+/K^+-ԱԵՖ-ազի օգնությամբ:

Նատրիումի փոխադրումը բջիջ տեղի է ունենում տարբեր մեխանիզմներով, որոնցից մեկը նրա փոխադրումն է H^+ իոններով (անտիպորտ): Այս դեպքում նատրիումի իոնը փոխադրվում է բջիջ, իսկ H^+-ը՝ բջջից դուրս: Մյուս ուղին իրականանում է գլյուկոզի, ամինաթթուների մասնակցությամբ (սիմպորտ), մասամբ նատրիումի հետներծծումը կապված է կալիումի հյութազատման հետ:

Ջրի § նատրիում իոնների հետներծծման, ինչպես նաև § մեզի խտացման մեխանիզմում կարևոր նշանակություն ունի *շրջադարձային հակահոսքային համակարգը*: Նեֆրոնի մերձադիր խողովակիկում տեղի է ունենում նատրիումի § ջրի հետներծծում համարժեք քանակով § մեզը իզոտոնիկ է արյան պլազմային: Հենլեի կանթում իզոտոնիկությունը խանգարվում է, այստեղ գործում է շրջադարձային հակահանքային մեխանիզմը: Հենլեի կանթի երկու ծնկերը գործում են զուգակցված, որպես միասնական մեխանիզմ: Կանթի վարընթաց բաժնում հետներծծվում է ջուրը § մեզն աստիճանաբար խտանում է: Ջրի անցումը պասիվ գործընթաց է, պայմանավորված է նրանով, որ վերընթաց ծնկում միաժամանակ տեղի է ունենում նատրիումի իոնների հետներծծում: Անցնելով հյուսվածքային հեղուկ նատրիումի իոնները բարձրացնում են նրա օսմոսային ճնշումը § վարընթաց խողովակից ծգում ջրի մոլեկուլներին: Միևնույն ժամանակ մեզի

խտության բարձրացումը նեֆրոնի կանթում ջրի հետներծծման հետ§անքով հեշտացնում է նատրիումի անցումը վերընթաց հատվածից հյուսվածքային հեղուկ: Քանի որ Հենլեի կանթի վերընթաց մասից հետներծծվում է նատրիումը, մեզը դառնում է հիպոտոնիկ: Այսպիսով ջրի անցումը վարընթաց հատվածից հյուսվածքային հեղուկ նպաստում է նատրիումի հետներծծմանը վերընթաց ծնկից, իսկ վերջինս իր հերթին պայմանավորում է ջրի անցումը վարընթաց հատվածից: Այդ երկու գործընթացները զուգակցված են: Օսմոսային ճնշման տարբերությունը վարընթաց § վերընթաց հատվածներում յուրաքանչյուր տվյալ մակարդակում մեծ չէ: Խողովակիկները շրջապատող հյուսվածքային հեղուկի օսմոսային ճնշումը մոտավորապես նույնն է ինչ որ վարընթաց § վերընթաց խողովակիկների տվյալ հատվածի օսմոսային ճնշումը: Հեռադիր ոլորուն խողովակներում շարունակվում է նատրիումի, կալիումի, ջրի § այլ նյութերի հետներծծումը: Ի տարբերություն մերձադիր խողովակիկների § Հենլեի կանթի, որտեղ նատրիումի § կալիումի հետներծծումը կախված չէ դրանց խտությունից (պարտադիր հետներծծում), հեռադիր խողովակիկներում այն փոփոխական է § կախված է արյան մեջ այդ իոնների քանակից (ոչ պարտադիր հետներծծում): Դա համարվում է այն մեխանիզմը, որն ապահովում է այդ իոնների հաստատուն խտությունն օրգանիզմում:

Ընկնելով հավաքող խողովակներ, որոնք հակահոսքային համակարգի երրորդ օղակն են, մեզը կարող է ուժգին խտանալ, հատկապես ՀՄՀ-ի ազդեցությամբ: Միջուկային շերտում հավաքող խողովակներից մեծ քանակով ջուր է անցնում միջհյուսվածքային հեղուկ, որի օսմոսային ճնշումը բարձր է՝ նրանում մեծ քանակով Na+-ի § միզանյութի պարունակության հետ§անքով: Այսպիսով մեզը խտանում է ու ավազան է անցնում 1-1,5լ վերջնական մեզ:

18.4.3. Խողովակային հյութազատում

Խողովակային հյութազատումը նյութերի փոխադրումն է արյունից խողովակիկների խոռոչ ֆերմենտային հատուկ համակարգերով: Խոշոր մոլեկուլային օրգանական թթուները § հիմքերը, ամիակը, հակաբիոտիկները, մորֆին, խոլինը, թիամինը, սերոտոնինը, անիլինային ներկերը, որոնք չեն անցնում երիկամի քամիչով, միզային խողովակների էպիթելի բջիջներով արյունից առանց փոփոխության փոխադրիչներով անցնում են միզային խողովակիկների խոռոչ: Նույն ձ§ով անցնում են կալիումի § ջրածնի իոնների ավելցուկը:

Խողովակային հյութազատումն արագացնում է երիկամներով օտար նյութերի նյութափոխանակության արգասիքների § իոնների հեռացումն օրգանիզմից: Այն հիմնականում իրականանում է ակտիվ մեխանիզմով, էներգիան ծախսվում է նյութերի տեղափոխման համար հակառակ խտության կամ էլեկտրաքիմիական գրադիենտի: Փոխադրիչները սուբստրատի նկատմամբ օժտված են մեծ խնամակցությամբ, ուստի խողովակի էպիթելային բջիջների հիմային թաղանթի մակերեսին առաջանում է փոխադրիչ+սուբստրատ համալիրը, որն անցնելով բջջապլազմա սուբստրատն անջատվում է § հեշտացած դիֆուզիայով արտահանվում խողովակիկի խոռոչ, իսկ փոխադրիչն անցնում է թաղանթի մակերես հյութազատվող նոր մոլեկուլ փոխադրելու համար:

Կալիումը ոչ միայն հետ է ներծծվում, այլ§ հյութազատվում է հեռադիր ոլորուն § հավաքող խողովակների էպիթելային բջիջների կողմից: Հետներծծման դեպքում կալիումը խողովակի լուսանցքից անցնում է բջիջ: Քանի որ բջջում K^+-ի խտությունը բարձր է, քան խողովակային հեղուկում, այն հիմային թաղանթի միջոցով դիֆուզվում է միջբջջային նյութ, ապա արյուն: Հյութազատման դեպքում K^+-ը միջբջջային հեղուկից նույն թաղանթով անցնում է բջիջ Na/K-ական պոմպերի օգնությամբ Na^+-ի իոնի հետ փոխանակվելու համար:Պոմպը բջջից հանում է Na^+-ը պահպանելով K^+-ի ներբջջային բարձր խտությունը:Օրգանիզմում K^+-ի ավելցուկի դեպքում խթանվում է նրա հյութազատումը, մեծանում է թաղանթի թափանցելիությունը K^+-ի համար, ի հայտ են գալիս «անցուղիներ», որոնցով K^+-ը ըստ խտության գրադիենտի բջջից դուրս է գալիս: K^+-ի հյութազատման արագությունը կախված է թաղանթի էլեկտրաքիմիական պոտենցիալի գրադիենտից, որքան գագաթային թաղանթի էլեկտրաբացասականությունը մեծ է, այնքան հյութազատման մակարդակը բարձր է:Օրգանիզմում K^+ -ի անբավարարության դեպքում այդ բջիջները դադարեցնում են նրա հյութազատումը § խողովակիկային հեղուկից կալիումը հոտ է ներծծվում արյուն:K^+-ի հյութազատման կարգավորման մեջ կար§որ նշանակություն ունի ալդոստերոնը, որը մեծացնում է նատրիումի հետներծծումը § ուժեղացնում K^+-ի հյութազատումը: H^+-ի հյութազատումը կատարվում է մերձադիր ոլորուն խողովակիկների էպիթելում գտնվող նատրիում-ջրածնական պոմպի աշխատանքով, որը խթանվում է ալդոստերոնի ազդեցությամբ: Օրգանական նյութերի հյութազատումը խթանում են անդրոգենները, վահանագեղձի յոդ պարունակող հորմոնները, սոմատոտրոպինը:

Երիկամի խողովակիկների էպիթելում սինթեզվում են նա§ մեզի որոշ բաղադրամասեր՝ հիպուրաթթու, ամոնիակ: Հիպուրաթթուն սինթեզվում է գլիկոկոլից § բենզոաթթվից, իսկ ամոնիակը՝ ամինաթթուների ամինազրկումից:

18.5. Մեզի քանակը, կազմությունը § հատկությունները

Օրական միջինում արտադրվում է 1,5լ մեզ: Քիչ քանակով հեղուկներ օգտագործելիս, ինչպես նա§ ուժգին քրտնարտադրության դեպքում օրամեզը պակասում է, իսկ մեծ քանակով հեղուկներ խմելիս, սպիտակուցային սնունդ օգտագործելիս շատանում է: Մեզը թափանցիկ, բաց դեղնավուն գույնի հեղուկ է, խտությունը 1,005-1,025, որը կախված է ընդունված հեղուկի քանակից: Մեզի ռեակցիա թույլ թթվային է, pH-ը տատանվում է 5,0-ից մինչ§ 7,0-ի սահմաններում՝ կախված սննդի բնույթից: Սպիտակուցային սննդի դեպքում մեզի ռեակցիան դառնում է թթվային, իսկ բուսական սննդի դեպքում՝ չեզոք կամ հիմնային: Առողջ մարդու մեզում սպիտակուցները գրեթե բացակայում են, աննշան քանակությամբ սպիտակուցներ լինում են ֆիզիկական ծանրաբեռնվածության դեպքում: Օրական մեզով հեռացվում է 0,5-1գ միզաթթու, 25-35 գ միզանյութ, 0,4-1,2 գ ազոտ, 0,5 գ ամինաթթուներ, 1,5 գ կրեատինին, 1,5-3 գ կալիում, 3-6 գ նատրիում: Մեզի հետ հեռացվում են շուրջ 20 գ հանքային § 60 գ օրգանական նյութեր: Մեզում քիչ քանակով լինում են սպիտակուցների նեխման արգասիքներ՝ ֆենոլ, սկատոլ, ինդոլ: Այդ նյութերն աղիներից անցնում են արյուն, լյարդում թունազրկվում են, ապա մեզով հեռացվում: Ոչ սպիտակուցային բնույթի օրգանական

միացություններից մեզում հանդիպում են թրթնջկաթթվի, կաթնաթթվի աղեր, կետոնային մարմնիկներ: մեզում պարունակվում են նաև գունակներ, որոնք առաջանում են բիլիռուբինից: Մեզով արտաթորվում են մակերիկամների կեղևի հորմոնների ածանցյալները, ՀՄՀ, էստրոգեն, կատեխոլամիններ, վիտամիններ, (Na^+, K^+, Cl^-, Ca^{2+}, Mg^{2+}, սուլֆատներ և ուրիշ.), ֆերմենտներ՝ ամիլազ, լիպազ, ինչպես նաև էլեկտրոլիտներ, իսկ ախտաբանական վիճակներում՝ սպիտակուց, ացետոն, լեղաթթուներ, հեմոգլոբին: Գլյուկոզը մեզում բնականոն պայմաններում բացակայում է, երբ նրա խտությունը արյան պլազմայում գերազանցում է 10մմոլ/լ, առաջանում է շաքարամիզություն:

18.6. Միզարտահանում և միզարձակում

Մեզը հավաքող խողովակներից արտատար ծորաններով ընկնում է բաժակներ, ապա ավազան, որն օժտված է ինքնավարությամբ՝ պարբերաբար կծկվում և թուլանում է: Ավազանի լցվելը նրա թուլացման ժամանակ տևում է 4 վրկ, դատարկումը հարթ մկանների կծկման հետևանքով՝ 3 վրկ, որի ժամանակ մեզը մղվում է միզածորաններ: Միզածորաններով մեզը շարժվում է ճնշման գրադիենտի առկայության հետևանքով, որը ստեղծվում է ավազանի կծկմամբ և միզածորաններով գալարակծկումների ալիքը տարածվում է: Միզածորանների սիմպաթիկ նյարդավորումն իրականանում է երիկամային և ներքին ենթաընդերային հանգույցներից: Միզածորանի վերին մասի պարասիմպաթիկ նյարդավորումն իրականաում է թափառող նյարդով, ներքին մասինը՝ կոնքային նյարդով, որոնց գրգռումն ուժեղացնում է միզածորանի պատի կծկումները: Միզածորանները միզապարկ մտնում են թեք ուղղությամբ, որի շնորհիվ առաջանում է փականային ապարատի նմանակ, որը միզապարկի կծկման ժամանակ արգելում է մեզի հետադարձ ելքը միզածորաններ:

Մեզն արտադրվում է անընդհատ, կուտակվում է միզապարկում, ապա պարբ-երաբար դատարկվում: Միզապարկի պատը կազմված է հարթ մկանաթելերից, որոնց ամբողջությունը կոչվում է *դետրուզոր*: Միզապարկի հիմքում մկանները դասավորված են եռանկյունաձև և առաջացնում են *պարկային եռանկյունի*: Միզարձակումը բարդ ռեֆլեքսային գործողություն է, որը տեղի է ունենում միզապարկի և նրա սեղմանների կծկումներով և թուլացումներով ու կարգավորվում է վեգետատիվ և մարմնական նյարդերով: Առաջին սեղմանը (sphincter vesicae) գտնվում է միզապարկի ելքի մոտ, այն հարթմկանային օղակ է, իսկ նրանից քիչ ներքև գտնվում է միզարձակման սեղմանը (sphincter uiethrae), որը կազմված է միջածրգ զոլավոր մկաններից: Միզապարկը իր պատի առաձգականության շնորհիվ կարող է մեծ քանակով մեզ կուտակել, առանց ճնշման էական բարձրացման: Այս դեպքում կարևոր նշանակություն ունի միզապարկի լցման արագությունը: Երբ այն արագ է լցվում, նույնիսկ քիչ քանակով, միզապարկի մկանի լարվածությունը շատ է մեծանում և ներպարկային ճնշումն արագ բարձրանում է, դանդաղ լցման համեմատությամբ: Երբ ճնշումը հասնում է 15-16սմ ջրի սյան բարձրության, պարկի պատում եղած ձգման ընկալիչները դրդվում են, գրգիռը կոնքային նյարդի զգացող ճյուղերով հաղորդվում է ողնուղեղի սրբանային բաժին՝ 2-4-րդ հատվածների կողմնային եղջյուրներ, որտեղ

գտնվում է միզարձակման ռեֆլեքսային կենտրոնը, այնտեղից նույն նյարդի շարժիչ թելերով պատասխան է գալիս, միազապարկը կծկվում է, միզապարկի § միզուկի սեղմանները թուլանում են § տեղի է ունենում *միզարձակում*: Սա պարասիմպաթիկ ուղին է: Սիմպաթիկ նյարդի զգացող ճյուղերով հաղորդվում են ցավային գրգիռները: Սիմպաթիկ նյարդաթելեր միզապարկը ստանում է ողնուղեղի գոտկային շրջանի վերին հատվածների կողմնային եղջյուրներից (L_{1-2}): Սիմպաթիկ ազդակներն ուժեղացնում են միզածորանների գալարակծկումները, բարձրացնում պարկային սեղմանի լարումը, թուլացնում դետրուզորը § նպաստում մեզի կուտակմանը: Միզապարկի պատում § այն շրջապատող շարակցական հյուսվածքում տեղադրված են մեծ քանակով հանգույցային նյարդաբջիջներ, որոնք ապահովում են մկանունքի լարվածությունը: Ներօրգանային նյարդային համակարգի առկայության շնորհիվ է, որ միզապարկի նյարդազերծումից հետո մկանային լարվածությունը ժամանակավորապես խանգարվում է, ապա մասնակիորեն վերականգնվում:

Միզուկի արտաքին սեղմանի մարմնական նյարդավորումն իրականանում է ամոթույքային նյարդի (n. pudendus) շարժիչ թելերով (սրբանային հատված):

Ողնուղեղում տեղակայված ռեֆլեքսային կենտրոնը գտնվում է կեղ§ային կենտրոնի հսկողության տակ:

Կեղ§ը § միջին ուղեղը միզարձակման վրա թողնում են արգելակիչ ազդեցություն, իսկ ենթատեսաթմբի հետին բաժինը § վարոլյան կամուրջը՝ խթանիչ: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ում գտնվում է միզարձակման գիտակցական կենտրոնը, որի շնորհիվ միզարձակումը դառնում է կամային: Կեղ§ի կարգավորիչ ազդեցության մասին է վկայում այն փաստը, որ ոչ նպաստավոր պայմաններում կարելի է կամային ընկճել միզարձակումը: Կարող են լինել միզարձակման խանգարումներ՝ *անմիզապահություն* կամ *միզկապություն*: Անմիզապահությունն առաջանում է ծերունական հասակում անոթների կարծրացման, շաքարախտի, ուղեղի անոթների ախտահարման դեպքում: Ակամա միզարձակում տղամարդկանց մոտ կարող է լինել շագանակագեղձի գերաճի § ուռուցքների ժամանակ: Ցավային միզապահություն նկատվում է միզապարկի բորբոքման ժամանակ: Ողնուղեղի գոտկային շրջանի ախտահարումների ժամանակ կտրվում է կապը կեղ§ի հետ § միզարձակումը դառնում է ակամա, իսկ եթե վնասվեն սրբանային կենտրոնները ապա սեղմանները մնում են բաց վիճակում § մեզը հեռացվում է միզահոսությամբ:

18.7. Երիկամների հոմեոստազային ֆունկցիան

Արտաբջջային հեղուկի ծավալի § օսմոսային ճնշման կարգավորումը: Երիկամներն օսմոկարգավորման հիմնական օրգաններն են: Երբ օրգանիզմում մեծանում է ջրի քանակը, նրանք ապահովում են ջրի ավելցուկի հեռացումը հիպոտոնիկ մեզի տեսքով §, ընդհակառակը, օրգանիզմի ջրազրկման դեպքում հեռացնում են քիչ քանակով հիպերտոնիկ մեզ: Օսմոսային ճնշման կարգավորումն իրականանում է հակամիզամուղային հորմոնի միջոցով, որի արտազատումը գտնվում է ծավալա- § օսմոընկալիչների հսկողության ներքո: Գոյություն ունեն կենտրոնական § ծայրամասային օսմոընկալիչներ: Վերջիններս տեղադրված են

անոթներում, սրտում, լյարդում, փայծաղում, երիկամներում, իսկ կենտրոնականը՝ ենթատեսաթմբի վերտեսողական կորիզներում: Ենթատեսաթմբի օսմոընկալիչները տարբերակված նյարդաբջիջներ են, որոնց մարմնում կա ներբջջային հեղուկով լցված վակուոլ, որի օսմոսային ճնշումը հավասար է հյուսվածքային հեղուկի § արյան պլազմայի օսմոսային ճնշմանը: Երբ ջրի քանակն օրգանիզմում պակասում է, մեծանում է օսմոտիկորեն ակտիվ նյութերի խտությունը պլազմայում, բարձրանում է օսմոսային ճնշումը § ջուրը օսմոընկալիչի վակուոլից դուրս է գալիս հյուսվածքային հեղուկ, նրանց չափերը փոքրանում են, որի հետ§անքով օսմոընկալիչը դրդվում է, ուժեղանում է ՀՄՀ-ի արտազատումը, մեծանում է ջրի հետներծծումը միզային խողովակիկներում § արտահանվում է քիչ քանակով հիպերտոնիկ մեզ: Մեծ քանակով հեղուկներ օգտագործելիս, կամ երբ օրգանիզմում կա ջրի ավելցուկ, արյան § հյուսվածքային հեղուկում իջնում է օսմոտիկորեն ակտիվ նյութերի խտությունը § օսմոսային ճնշումը: Դա փոքրացնում է օսմոընկալիչների ակտիվությունը, որի հետ§անքով նվազում է ՀՄՀ-ի հյութազատությունը § մեծանում է ջրի հեռացումն օրգանիզմից:

Բացի օսմոընկալիչներից ՀՄՀ-ի մակարդակը որոշում են ծավալային ընկալիչները, որոնք ընկալում են ներանոթային § ներբջջային հեղուկի փոփոխությունները: Առաջատար դեր ունեն այն ընկալիչները, որոնք հակազդում են անոթի պատի լարվածության փոփոխություններին ցածր ճնշման շրջանում: Ամենից առաջ դրանք ձախ նախասրտի ընկալիչներն են: Ձախ նախասրտի արյունալցման մեծացման դեպքում ծավալային ընկալիչները դրդվում են, գրգիռը թափառող նյարդի զգայական ճյուղերով հաղորդվում է ենթատեսաթումբ, ճնշվում է հակամիզամուղ հորմոնի սինթեզը § օրամեզը շատանում է: Օսմոսային ճնշման § արտաբջջային հեղուկի ծավալի կարգավորման գործում կար§որ դեր ունի նատրիումամուղ հորմոնը, որը սինթեզվում է նախասրտերի պատում: Այս հորմոնն ուժեղացնում է Na^+-ի § ջրի արտահանումն օրգանիզմից: Շրջանառու արյան ծավալի փոքրացման դեպքում գործի է դրվում ռենին-անգիոթենզին-ալդոստերոն համակարգը, մեծանում է նատրիումի § ջրի հետներծծումը § արտաբջջային հեղուկի քանակը կարգավորվում է:

Երիկամների դերն արյան իոնային կազմի կարգավորման գործում: Երիկամները իոնային հոմեոստազի գործարկող օրգաններն են: Օրգանիզմում գոյություն ունի յուրաքանչյուր իոնի հաշվեկշռի կարգավորման համակարգ: Իոնների հետներծծումը § հյութազատումը երիկամային խողովակիկներում իրականանում է հորմոնների միջոցով: Նատրիումի հետներծծումը մեծանում է ալդոստերոնի ազդեցությամբ: Այս հորմոնն արտադրվում է պլազմայում նատրիումի խտության իջեցման § շրջանառու արյան ծավալի քչացման դեպքում: Երիկամներով նատրիումի արտազատման ուժեղացմանը մասնակցում է նատրիումամուղ հորմոնը: Կալիումի հյութազատումը հեռադիր § հավաքող խողովակներում ուժեղացնում է ալդոտերոնը, իսկ հետներծծումը՝ ինսուլինը: Ալկալոզն ուղեկցվում է կալիումի արտազատման ուժեղացմամբ, իսկ ացիդոզը նվազեցնում է կալիումի հեռացումը: Արյան մեջ Ca^{2+}-ի խտության իջեցման դեպքում հարվահանագեղձերը ներզատում են պարաթիրին, որը մեծացնում է նրա հետներծծումը: Արյան մեջ Ca^{2+} խտության մեծացման դեպքում խթանվում է վահանագեղձի հարպարկուճային բջիջների կողմից կալցիտոնինի սինթեզը, որը նպաստում է արյան պլազմայում Ca^{2+}-ի խտության իջեցմանը, երիկամներով նրա արտազատման մեծացմանը §

ոսկրերում կուտակմանը: Կալցիումի փոխանակմանը մասնակցում է նաև երիկամներում առաջացող D_3 վիտամինը: Յոդի հետներծծումը խթանվում է թիրեոտրոպ հորմոնով: Քլորիդների մակարդակի կարգավորմանը մասնակցում է ալդոստերոնը: Նատրիումի հետներծծման ուժեղացման դեպքում մեծանում է նաև քլորի հետներծծումը:

Երիկամների դերը թթվա-հիմնային հավասարակշռության կարգավորման գործում: Երիկամներն օրգանիզմից հեռացնելով օքսիդացման գործընթացների արդյունքում առաջացած թթու արգասիքները, մասնակցում են արյան մեջ ջրածնային իոնների խտության հաստատունության պահպանմանը: Մեզի ակտիվ ռեակցիան տատանվում է լայն սահմաններում՝ 4,5-8,0, որը նպաստում է արյան պլազմայի pH-ի հաստատուն մակարդակի պահպանմանը (7,36):

Թթվահիմնային հոմեոստազի պահպանման կարևոր մեխանիզմը միզային խողովակիկներում H^+ իոնների ավելորդ քանակի հեռացումն է և Na^+-ի հետներծծումը, որն իրականանում է տարբեր ուղիներով:

Միզային խողովակների լուսանցքը պարունակում է նատրիումի բիկարբոնատ, իսկ նեֆրոնի տարբեր բաժինների բջիջների պլազմային թաղանթը և բջջապլազման՝ կարբոնանհիդրազ ֆերմենտը: Վերջինիս ազդեցությամբ ածխաթթու գազից և ջրից առաջանում է ածխաթթու, ապա այն դիսոցվում է H^+ իոնի և HCO_3^- անիոնի

$$CO_2+H_2O \rightleftharpoons H_2CO_3 \rightleftharpoons H^++HCO_3^-$$

HCO_3^--ը մնում է բջջում,իսկ H^+-ը հյութազատվում է խողովակիկի լուսանցք և բիկարբոնատից դուրս է հանում Na^+-ը՝ առաջացնելով ածխաթթու, որը ճեղքվում է CO_2-ի և H_2O-ի: Na^+-ը հետ է ներծծվում բջիջ, փոխազդում HCO_3^--ի հետ ու դիֆուզվում միջբջջային հեղուկ և արյուն: H_2O-ն մեզի հետ հեռանում է, իսկ CO_2-ը ըստ խտության գրադիենտի թաղանթով դիֆուզվում է բջիջ և մասնակցում ածխաթթվի առաջացմանը (ցիկլը կրկնվում է):

Ջրածնի կապման մյուս ուղին հիմնային ֆոսֆատներից թթու ֆոսֆատների առաջացումն է: Խողովակիկների լուսանցք հյութազատված H^+ իոնները փոխազդում են երկհիմն ֆոսֆատների հետ, դուրս են հանում Na^+ իոնը և վերափոխում են նրան միահիմն ֆոսֆատի

$$Na_2HPO_4+H^+ \rightarrow NaH_2PO_4+Na^+$$

Նատրիումը հետ է ներծծվում խողովակիկի պատի բջիջ և HCO_3^--ի հետ անցնում ինտերստիցիա ու արյուն: Ջրածին իոնների ավելցուկն օրգանիզմից հեռանում է նաև ամոնիումի տեսքով (NH_4), որն առաջանում է խողովակիկի լուսանցքում ամոնիակից և ջրածնից: Ամոնիակը առաջանում է խողովակների պատի էպիթելային բջիջներում գլուտամինից և ամինաթթուների (ալանին, գլիցին) ամինազրկումից: NH_3-ը լավ լուծվում է ճարպերում, որի հետևանքով բջջաթաղանթով ազատ դիֆուզվում է խողովակիկի լուսանցք: Ջրածնի իոնները միանում են ամոնիակին և առաջացնում ամոնիում՝ NH_4, որն աղերից դուրս է հանում կատիոնները (Na^+, K^+, Ca^{2+}), որոնք ապա հետ են ներծծվում, իսկ թթուների ամոնիումային աղերը մեզով հեռանում են:

Երիկամների ներզատական ֆունկցիան: Երիկամները սինթեզում են ֆիզիոլոգիական ակտիվ նյութեր, որոնք ազդում են այլ օրգանների և

հյուսվածքների վրա կամ թողնում տեղային ազդեցություն, կարգավորելով երիկամային արյունահոսքը § նյութափոխանակությունը:

Կծիկամերձ ապարատի հատիկավոր բջիջներում առաջանում է ռենին, որը սպիտալուծ ֆերմենտ է, ճեղքում է պլազմայի α_2 գլոբուլինը (անգիոթենզինոգեն) § վերափոխում անգիոթենզին-I-ի: Անգիոթենզին վերափոխող ֆերմենտի ազդեցությամբ անգիոթենզին I-ը դառնում է անոթասեղմիչ հատկություններով օժտված անգիոթենզին II: Վերջինս նեղացնելով անոթները բարձրացնում է զարկերակային ճնշումը, խթանում ալդոստերոնի հյութազատումը, մեծացնում նատրիումի հետներծծումը, նպաստում ծարավի զգացողության § խմելու վարքագծի ձ§ավորմանը:

Անգիոթենզին II-ը ալդոստերոնի § ռենինի հետ առաջացնում են ռենին-անգիոթենզին-ալդոստերոն համակարգը, որը մասնակցում է համակարգային § երիկամային արյանշրջանառության, շրջանառու արյան ծավալի, օրգանիզմի ջրաաղային հաշվեկշռի կարգավորմանը:

Եթե առբերիչ զարկերակիկում ճնշումը բարձրանում է, ապա ռենինի արտադրությունը նվազում է § հակառակը: Նեֆրոնի հեռադիր խողովակիկում մեծ քանակով NaCl-ի պարունակության դեպքում ռենինի հյութազատումն արգելակվում է: Հատիկավոր բջիջների β-ադրենաընկալիչների դրդումն ուժեղացնում է, իսկ α-ադրենաընկալիչներինը՝ արգելակում է ռենինի հյութազատումը: Որոշ պրոստագլանդիններ (կթL-2), արախիդոնային թթուն խթանում, իսկ պրոստագլանդինների սինթեզի արգելակիչները (ինհիբիտորներ)՝ սալիցիլատներ, ճնշում են ռենինի արտադրությունը:

Երիկամում առաջանում են էրթրապոետիններ, որոնք խթանում են էրիթրոպոեզը: Երիկամների բջիջները պլազմայի ոչ ակտիվ վիտամին D_3-ը § վերափոխում են D_3 ակտիվ հորմոնի: Այն ստերոիդ հորմոն է, խթանում է կալցիում կապող սպիտակուցի առաջացումն աղիքի բջիջներում, կարգավորում կալցիումի հետներծծումը երիկամային խողովակիկներում § նպաստում նրա անջատմանը ոսկրերից:

Երիկամները մասնակցում են նա§ արյան ֆիբրինալուծ ակտիվության կարգավորմանը, սինթեզում պլազմինոգենի ակտիվացնող ուրոկինազը:

Միջուկային նյութում սինթեզվում են մեդուլին, պրոստագլանդիններ: Վերջիններս մեծացնում են նատրիումի արտազատումը մեզով, փոքրացնում խողովակիկների բջիջների զգայունությունը ՀՄՀ-ի նկատմամբ:

Երիկամներում առաջանում են նա§ կինիններ՝ բրադիկինին, որն անոթալայնիչ հատկությամբ է օժտված, մասնակցում է երիկամային արյունահոսքի կարգավորմանը § նատրիումի արտազատմանը:

Զարկերակային ճնշման կարգավորումը: Երիկամները զարկերակային ճնշումը կարգավորում են մի քանի մեխանիզմներով: Ինչպես արդեն նշվել է երիկամում սինթեզվում է ռենին § ռենին-անգիոթենզին-ալդոստերոն համակարգն իրականացնում է անոթային լարվածության § շրջանառու արյան ծավալի կարգավորումը: Երիկամներում սինթեզվում են ապաճնշող ազդեցությամբ նյութեր՝ պրոստագլանդիններ, մեդուլին: Երիկամներն ապահովում են ջրա-աղային, ներանոթային, արտա- § ներբջջային հեղուկների փոխանակությունը, որը կար§որ է զարկերակային ճնշման բնականոն մակարդակը պահպանելու համար:

Երիկամներն արտազատում են շատ հորմոններ § ֆիզիոլոգիական այլ ակտիվ նյութեր, որոնք արյան ճնշման կարգավորիչներն են:

Երիկամների նյութափոխանակային ֆունկցիան: Երիկամներն ապահովում նե օրգանիզմի ներքին միջավայրի հաստատունության որոշակի մակարդակը § սպիտակուցային, ճարպային, ածխաջրային փոխանակության բաղադրամասերի կազմությունը: Նեֆրոնի մերձադիր բաժնի բջիջները ճեղքում են մալպիգյան կծիկներում ֆիլտրված ցածրամոլեկուլային սպիտակուցները, լիպիդները, հորմոնները մինչ§ ամինաթթուների § հիմային թաղանթով փոխադրում արյուն: Դա նպաստում է օրգանիզմի ամինաթթվային կազմի վերականգնմանը: Երիկամներն օժտված են գլյուկոնեոգենեզի հատկությամբ: Երկարատ§ քաղցի դեպքում գլյուկոզի մեծ մասն (մինչ§ 50%) առաջանում է երիկամներում:

Երիկամները մասնակցում են նա§ լիպիդային փոխանակությանը՝ ազատ ճարպաթթուները նրա բջիջներում ներառվում են տրիգլիցերինի § ֆոսֆոլիպիդների կազմության մեջ ու այդ միացությունների տեսքով անցնում արյուն:

18.8. Երիկամների գործունեության կարգավորումը

Երիկամները գործարկող օրգաններ են ծառայում տարբեր ռեֆլեքսների շղթաներում § ապահովում են օրգանիզմի ներքին միջավայրի հեղուկների ծավալի ու բաղադրության հաստատունությունը: Օրգանիզմի ներքին միջավայրի վիճակի մասին համապատասխան տեղեկատվությունը հաղորդվում է ԿՆՀ, որն ապահովում է երիկամների գործունեության կարգավորումը ներզատական գեղձերի կամ արտատար նյարդաթելերի միջոցով:

Երիկամների արյան մատակարարումը, մերձկծիկային ապարատի գործունեությունը, քամումը, հետներծծումը § հյութազատումը կարգավորվում են նյարդային, հումորալ § մկանածին (տեղային) մեխանիզմներով:

Երիկամների առբերիչ նյարդավորումն իրականանում է ողնուղեղի կրծքային § գոտկային հատվածներից (Th_{IX}-L_I): Առբերիչ նյարդաթելերով ազդակները հաղորդվում են մեխանա- § քիմիաընկալիչներից: Երիկամների անոթների § բոլոր խողովակների արտատար նյարդավորումն իրականանում է սիմպաթիկ նյարդերով: Նախահանգուցային սիմպաթիկ նեյրոնների մարմինները գտնվում են ողնուղեղի Th_V-L_{III} հատվածների կողմնային եղջյուրներում (որոշ հեղինակների տվյալներով Th_X-L_{II}): Երիկամների պարասիմպաթիկ նյարդավորումն իրականանում է թափառող նյարդի ճյուղերով:

Ֆիլտրման կարգավորումը: Երիկամային արյունահոսքի կարգավորման տեղային մեխանիզմների շնորհիվ կծիկի մազանոթներում արյան հիդրոստատիկ ճնշումը քիչ է կախված համակարգային զարկերակային ճնշումից: Այս մեխանիզմներն ապահովում են առաջնային մեզի հաստատուն ծավալը զարկերակային ճնշման 80-180 մմ ս.ս. տատանումների դեպքում (Բեյլիսի արդյունք): Եթե զարկերակային ճնշումը 180 մմ ս.ս.-ից բարձր է, ապա քամուկի ծավալը մեծանում է, իսկ 80մմ ս.ս.-ից ցածր լինելիս՝ փոքրանում: Այս դեպքում գործի է դրվում ռենին-անգիոթենզին-ալդոստերոն համակարգը:

Ֆիլտրվեղ հեղուկի ծավալը կարգավորվում է նա§ նատրիումամուղ հորմոնով: Վերջինս լայնացնում է անոթսները, բարձրացնում արյունահոսքը երիկամներում, մեծացնում անոթների թափանցելիությունը, որոնց արդյունքում

շատանում է քամուկի ծավալը: Ադրենալինը երկակի ազդեցություն է թողնում ֆիլտրման ծավալի վրա: Նրա բարձր խտությունը փոքրացնում է քամմումը, իջեցնում միզագոյացումը ընդհուպ անմիզություն, որովհետ§ ակտիվացնում է առբերիչ զարկերակիկի α-ընկալիչներին, որի հետ§անքով անոթը սեղմվում է § քչանում է արյունահոսքը դեպի պատիճ: Ադրենալինի փոքր քանակներն ակտիվացնում են արտատար անոթի α-ընկալիչները, անոթը սեղմվում է, ֆիլտրման ճնշումը մեծանում § շատանում է օրամեզը: Կծիկային քամումը մեծացնում են նա§ պրոստագլանդինները, գլյուկոկորտիկոիդները, գլյուկոգոնը, թիրօքսինը, իսկ փոքրացնում են անգիոթենզին II-ը, վազոպրեսինը:

Սիմպաթիկ նյարդերի գրգռումը նեղացնում է արյունատար անոթները: Առբերիչ զարկերակիկի նեղացման դեպքում փոքրանում է քամման ճնշումը § առաջնային մեզի ծավալը, իսկ արտատար զարկերակիկի սեղմումն ուղեկցվում է քամման ճնշման բարձրացմամբ:

Հետներծծման § հյութազատման նյարդահումորալ կարգավորումը: Արտատար նյարդերով երիկամներ հաղորդվող ազդակները կարգավորում են հեմոդինամիկան § կծիկամերձ համալիրի գործունեությունը, ուղղակի ազդեցություն թողնում էլեկտրոլիտների § ոչ էլեկտրոլիտների վրա: Սիմպաթիկ նյարդաթելերով հաղորդվող ազդակները խթանում նե նատրիումի ֆոսֆատների § ջրի հետներծծումը, իսկ խոլիներգիական նյարդեր ակտիվացնում են գլյուկոզի հետներծծումը § օրգանական թթուների հյութազատումը: Սիմպաթիկ նյարդերի ազդեցությունը պայմանավորված է ադենիլատցիկլազի ակտիվացմամբ § խողովակների բջիջներում ԱՄՖ-ի առաջացմամբ: Կատեխոլամինազգայուն ացենիլատցիկլազը գտնվում է հեռադիր ոլորուն խողովակիկի § հավաքող խողովակների սկզբնական հատվածների բջիջների հիմային թաղանթներում:

ԿՆՀ-ի բարձրագույն բաժինները, մասնավորապես մեծ կիսագնդերի կեղ§ը իրենց ազդեցությունը հիմնականում իրականացնում են հորմոնների միջոցով: Նյարդազերծված երիկամը պարանոցին պատվաստելիս պահպանում է միզագոյացման ֆունկցիան § հակազդում է օրգանիզմի ջրային, աղային ծանրաբեռնվածությանը § ցավային գրգիռներին:

Միզագոյացումը կարող է փոխվել պայմանառեֆլեքսային ճանապարհով: Կենդանու օրգանիզմում ջրի բազմակի ներմուծումը պայմանական գրգռիչի հետ զուգակցելիս առաջանում է պայմանական ռեֆլեքս, որն ուղեկցվում է հաճախամիզությամբ: Վերջինս պայմանավորված է նրանով, որ կիսագնդերի կեղ§ից ազդակները հաղորդվում են ենթատեսաթումբ § ճնշում ՀՄՀ-ի հյութազատումը: Երիկամների գործունեության կարգավորման գործընթացում առաջատար դերը պատկանում է հումորալ համակարգին: Հումորալ գործոններից առավել կար§որ նշանակություն ունեն ՀՄՀ-ն § ալդոստերոնը: ՀՄՀ-ն բարձրացնում է նեֆրոնի հեռադիր § հավաքող խողովակների պատի թափանցելիությունը՝ նպաստելով ջրի հետներծծմանը: ՀՄՀ-ն ակտիվացնում է ադենիլատցիկլազ ֆերմենտին, որը մասնակցում է ԱԵՖ-ից ցԱՄՖ-ի առաջացմանը: Վերջինս ակտիվացնում է պրոտեինկինազներին, որոնք մասնակցում նե սպիտակուցների թաղանթների ֆոսֆորիլացմանը, ինչը § բարձրացնում է թաղանթի թափանցելիությունը: Բացի այդ ՀՄՀ-ն ակտիվացնում է հիալուրոնիդազ ֆերմենտին, որն ապապոլիմերացնում է խողովակիկների միջբջջային նյութի կազմության մեջ մտնող հիալուրոնաթթուն, պատը դառնում է

ծակոտկեն § ջուրն ըստ օսմոսային գրադիենտի հետ է ներծծվում: ՀՄՀ-ի ավելցուկի դեպքում միզարտադրությունը պակասում է, իսկ հորմոնի անբավարար հյութազատման դեպքում առաջանում է ոչ շաքարային դիաբետ, որի ժամանակ հիվանդները մեծ քանակով ջուր են կորցնում:

Ալդոստերոնը մեծացնում է նատրիումի հետներծծումը, կալիումի ու ջրածնի հյութազատումը: Նատրիումի հետներծծման հետ միաժամանակ մեծանում է քլորի § ջրի հետներծծումը: Հենլեի կանթի վերընթաց մասում Na^+-ի հետներծծումն ակտիվացնում են ՀՄՀ-ն, կալցիտոնինը, գլյուկագոնը, իսկ ճնշում է պրոստագլանդին E-ն: Նատրիումամուղ հորմոնն ուժեղացնում է Na^+-ի § Cl^- -ի արտազատումը մեզով: Պարաթիրինը մեծացնում է Ca^{2+}-ի, Mg^{2+}-ի § իջեցնում է Na^+-ի ու ֆոսֆատների հետներծծումը: Կալցիտոնինը ճնշում է կալցիումի § ֆոսֆատների հետներծծումը: Պրոստագլանդինները ճնշում են Na^+ հետներծծումը, խթանում միջուկային նյութի արյունահոսքը, մեծացնում դիուրեզը: Սոմատոտրոպինը § ադրենալինը մեծացնում են պարաամինահիպուրաթթվի հյութազատումը: Բրադիկինինը մեծացնում է ՀՄՀ-ի հյութազատումը: Օրգանական նյութերի հյութազատումն ակտիվացնում են սոմատոտրոպինը, անդրոգենները, վահանագեղձի հորմոնները: Կալիումի § օրգանական նյութերի հետներծծումն ապահովում է ինսուլինը:

Գլուխ 19. ՍԵՌԱԿԱՆ ՎԱՐՔԱԳԻԾ: ՎԵՐԱՐՏԱԴՐՈՂԱԿԱՆ ՖՈՒՆԿՑԻԱՆԵՐԸ

19.1. Սեռական գեղձեր

Բազմացումը կենդանի էակների ընդունակությունն է վերարտադրելու իրեն նմանին, պահպանելու § շարունակելու տեսակը: Վերարտադրողական ֆունկցիաները ընդգրկում են սեռական բջիջների տարբերակումն ու հասունացումը, սեռական դրդապատճառների ձևավորումը, սեռական վարքագիծը, սեռական գործողությունը, բեղմնավորումը, հղիությունը, ծնունդը, կաթնատվությունը, սերնդի խնամքն ու մեծացումը:

Տարբեր տեսակի կենդանիների մոտ սեռական գեղձերը միատեսակ չեն: Սեռական գեղձերի ներզատական ֆունկցիան անողնաշարավորների մոտ թույլ է զարգացած: Միայն որոշ օղակավոր որդերի § խեցգետնակերպերի մոտ երկրորդային սեռական հատկանիշների ձևավորումը կապված է սեռական գեղձերում կենսաբանական ակտիվ նյութերի սինթեզմամբ:

Ձկների, երկկենցաղների § սողունների սեռական գեղձերի զարգացումը § դրա հետ կապված երկրորդային սեռական հատկանիշներն ու բնազդները ցայտուն են արտահայտված: Սեռական գեղձերի զգալի բարդացում բնորոշ է կաթնասուններին, որոնց մոտ ձևավորվել է կենսաբանական նոր առանձնահատկություն՝ սաղմի զարգացումը մայրական օրգանիզմում ու կենդանածնությունը: Այս բոլոր գործընթացներն ապահովվում են նոր մեխանիզմներով, ներզատական գեղձերի զգալի փոփոխություններով:

Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում ողնաշարավորների սեռական գեղձերը զարգանում են առաջնային երիկամի ծայրին: Կաթնասունների սեռական գեղձերը՝

արական օրգանիզմների սերմնարանները, իսկ էգ անհատների ձվարանները ձվածՆ կամ լոբածՆ օրգաններ են: Ձվարանները տեղադրված են կոնքախոռոչում, իսկ կաթնասունների մեծամասնության սերմնարանները տեղափոխվում են որովայնախոռոչի հատուկ ելուստ՝ ամորձապարկի մեջ: Բարձրակարգ կաթնասունների միզասեռական ուղին ինքնուրույն բացվում է դուրս, իգական սեռի մոտ առաջացնելով հեշտոցի նախադուռը, իսկ արական սեռի մոտ՝ միզասեռական խողովակը: Կաթնասուններին բնորոշ հատկանիշներից մեկն էլ ձվատարների հեռադիր ծայրերի միաձուլումն է Ն ընկերքավորների մոտ արգանդի ու հեշտոցի առաջացումը: Որոշ միջատակերների, կրծողների Ն փղերի արգանդը «երկակի» է, գիշատիչներինը՝ «երկբաժանված», իսկ մեծամասնությանը՝ «երկեջյուր»: Որոշ ձեռնաթՆավորների, կապիկների Ն մարդկանց մոտ ձվատարների վերջնական ծայրերը միաձուլվելով առաջացնում են խոռոչային արգանդ, որը բացվում է հեշտոցի մեջ: Նրանց մոտ զույգ են միայն ձվատարների սկզբնական մասերը՝ արգանդային փողերը:

Կաթնասունների մոտ ձՆավորվում են նաՆ հավելյալ գեղձեր: Արուների մոտ առաջանում են սերմնացայտ խողովակի ծայրում գտնվող սերմնաբշտերը, շագանակագեղձը, սոխուկա-միզուկային գեղձերը, որոնք տեղադրված են միզասեռական խողովակի պատերում: Իգական սեռի հեշտոցի նախադռանը ձՆավորվում են խոշոր գեղձեր:

19.2. Սեռական զարգացումը Ն հասունացումը

Բաժանասեռ կենդանիների մեծամասնության սեռը որոշվում է բեղմնավորման ընթացքում: Մարդկանց Ն որոշ միջատների մոտ հետերոգամետ է արական սեռը (XY քրոմոսոմներ), իսկ իգականը՝ հոմոգամետ (XX քրոմոսոմներ): Այս փուլում էլ որոշվում է նոր զարգացող օրգանիզմի գենետիկական ծրագիրը՝ գենետիկական սեռը իր զարգացման Ն սեռական գեղձերի հյուսվածքաբանական կառուցվածքի առանձնահատկություն-ներով: Սեռական գեղձերի հորմոններ հյութազատելու ընդունակությունը որոշում է *հորմոնային սեռը*: Հորմոնների ազդեցության մենահատկությունն էլ որոշում է *ձՆաբանական* կամ *մարմնական* սեռի ձՆավորումը՝ մարդու ֆենոտիպը իր ներքին Ն արտաքին սեռական օրգանների, երկրորդային սեռական հատկանիշների առանձնահատկություններով: Տղամարդկանց ներքին սեռական օրգանները ձՆավորվում են ներարգանդային զարգացման 8-10-րդ շաբաթում, իսկ արտաքինը՝ 20-րդ շաբաթում: Այս ժամանակ էլ ուլտրաձայնային մեթոդով կարելի է որոշել պտղի սեռը:

Սեռական հասունացում: Մարդկանց սեռական հասունացումը օրգանիզմի զարգացման գործընթացն է ծնունդից մինչՆ որդեծնության շրջանը: Այն ընթանում է մի քանի փուլերով:

1. ***Մանկական շրջան*** (մինչՆ 8-10 տարեկան), որը բնութագրվում է սեռական օրգանների Ն գեղձերի ոչ լիարժեք զարգացմամբ, մակուղեղի Ն սեռական գեղձերի հորմոնային հյութազատումն այս շրջանում լիարժեք չէ;
2. ***Դեռահասների շրջանը*** (աղջիկներինը՝ 8-12 տարեկան, տղաներինը՝ 10-14 տարեկան) բնութագրվում է գոնադոտրոպ հորմոնների հյութազատության ուժե-

ղացմամբ, զարգանում են սեռական գեղձերը ու սկսում են ձ§ավորվել երկրորդային սեռական հատկանիշները;

3. ***Պատանեկան շրջանը*** (աղջիկներինը՝ 13-16 տարեկան, տղաներինը՝ 14-18 տարեկան) բնութագրվում է արյան մեջ սեռական հորմոնների քանակության ավելացումով, ձ§ավորվում են երկրորդային սեռական հատկանիշները,աղջիկների մոտ սկսվում է դաշտանային ցիկլը;

4. ***Սեռական հասունացման շրջանը*** աղջիկների մոտ ընդգրկում է 16-18, իսկ տղաների մոտ՝ 18-20 տարեկան հասակը: Այս հասակում օրգանիզմը ձեռք է բերում ունակություն լիովին կատարելու սեռական գործողությունը, բեղմնավորելու ձվաբջջին: Այս փուլը ընդգրկում է ոչ միայն ձ§աբանագործառական զարգացումը, այլ§ հոգեկան § սոցիալական զարգացման մակարդակը, որպեսզի անհատը լիարժեք իրականացնի վերարտադրողական բոլոր ֆունկցիաները, այդ թվում նա§ սերնդի խնամքն § դաստիարակությունը:

19.3. Բազմացման առանձնահատկությունները կենդանական աշխարհում

Կենդանական աշխարհում տարբերում են բազմացման 3 տեսակ. *սեզոնային, ռեֆլեքսային § փուլային*: Արական սեռի սեռական հակումը հարմարված է իգական սեռի համապատասխան առանձնահատկություններին: Օրինակ, այն տեսակների արուները, որոնք զուգավորվում են կտղուցի ժամանակ, բեղուն են ժամանակավորապես § սեռական հակում ցուցաբերում են միայն այդ շրջանում: Այլ պատկեր է նկատվում այն կենդանիների մոտ, որոնց ձվազատումը կրում է փուլային բնույթ:

Շատ կաթնասունների սեռական ակտիվությունը կամ կտղուցը դրս§որվում է տարվա որոշ շրջանում: Որոշ տեսակների մոտ այդ ակտիվությունը տարեկան մեկ անգամ է դրս§որվում, մյուսների մոտ մի քանի անգամ: Ուստի կաթնասունների բոլոր տեսակները ըստ սեռական ակտիվության շրջանի բաժանվում են 3 խմբի՝ *միակտղուցայինների, երկկտղուցայինների § բազմակտղուցայինների*: Միակտղուցայինները (գայլեր, աղվեսներ, եղնիկներ) տարեկան մեկ անգամ ունեն սեռական ակտիվության շրջան, երկկտղուցայինները (շներ)՝ երկու շրջան: Բազմակտղուցայինները (ճագար, առնետ, մուկ, տարբեր կրծողներ, տնային ոչխարներ, խոզեր, կապիկներ)բնութագրվում են կտղուցի մի քանի շրջաններով: Մարդը պատկանում է վերջին խմբին: Բացահայտված է, որ էգ անհատների սեռական պարբերականությունն ավելի ուժեղ է արտահայտված, քան արուներինը: Բազմակտղուցային կենդանիների § մարդկանց արական սեռի անհատները սեռական հասունության ողջ շրջանում ընդունակ են առաջացնելու գամետներ § զուգավորվելու:

Բազմացման նյարդաներզատական համակարգը:

Օրգանիզմի հորմոնային մակարդակն ապահովում է սեռական ֆունկցիաները: Մինչ§ սեռահասունացումը սեռական հորմոնները սինթեզվում են մակերիկամներում, իսկ սեռահասունացումից հետո՝ արական § իգական սեռական գեղձերում: Արական հորմոնները անդրոգեններն են, իսկ իգականը՝ էստրոգենները § պրոգեստինները: Արական § իգական օրգանիզմների

հորմոնային § վերարտադրողական ֆունկցիաները գտնվում են նյարդաներզատական բարդ համակարգի հսկողության ներքո, որն ընդգրկում է ենթատեսաթումբը, մակուղեղը § ծայրամասային ներզատական գեղձերը:

Կարգավորման առաջին մակարդակը կազմում են տարբեր օրգանները § հյուսվածքները, որոնց բջիջները տարբերակվելով ձեռք են բերում տարբեր ընկալիչներ բազմատեսակ հորմոնների համար: Դրանցից են պրոստագլանդինները, որոնք ածխածնի 20 ատոմից կազմված չհագեցած հիդրօքսիլացված թթուների ածանցյալներ են § սինթեզվում են համարյա բոլոր հյուսվածքներում: Դրանց ազդեցությունն իրականանում է ցիկլիկ ադենոզինմիաֆոսֆատով:

Նյարդաներզատական կարգավորման երկրորդ մակարդակը ծայրամասային ներզատական գեղձեր են, որոնց հորմոնները §ս ազդում են սեռական օրգանների վրա: Օրինակ, արգանդը § կաթնագեղձերը օժտված են բարձր զգայունությամբ սեռական հորմոնների հանդեպ: Ծայրամասային ներզատական գեղձերն իրենց հերթին կարգավորվում են մակուղեղի տրոպ հորմոններով, իսկ վերջինս էլ ենթատեսաթմբի լիբերիններով § ստատիններով:

19.4. Ներզատական գեղձերի դերը սեռական ֆունկցիաներում

Սեռական գեղձերը սինթեզում են անդրոգեններ § էստրոգեններ: Տղամարդկանց մոտ գերակշռում են անդրոգենները, իսկ կանանց մոտ էստրոգենները: Սեռական հորմոններն ազդում են բջիջների գենետիկական ապարատի, նրանց բազմացման § հասունացման, նյութափոխանակության վրա, պայմանավորում են առաջնային § երկրորդային սեռական հատկանիշները:

Իգական սեռական գեղձերում հորմոնների սինթեզը կապված է «ենթատե-սաթումբ-մակուղեղ» համակարգի հետ § կրում է փուլային բնույթ: Մարդկանց դաշ-տանային ցիկլը միջինը ունի 28-օրյա տ§ողություն: Ձվարանում հերթական պարկուճի զարգացման ժամանակ առաջին երկու շաբաթվա ընթացքում արյան մեջ ավելանում է էստրոգենների քանակը, որը § պայմանավորում է էնդոմետրիայում վերականգնողական գործընթացները: Նրա գործառական շերտը հաստանում է, աճակալում են գեղձերը § արյունատար անոթները: Այս շրջանի վերջում խթանվում է լյուտրոպինի սինթեզը, որը նպաստում է ձվազատմանը, դեղին մարմնի առաջացմանը § պրոգեստերոնի սինթեզին: Վերջինս խթանում է էնդոմետրիայի գեղձերի հյութազատումը: Բեղմնավորման բացակայության դեպքում պրոգեստերոնի բարձր քանակությունն արյան մեջ արգելակում է լյուտրոպինի սինթեզը, որի հետ§անքով դեղին մարմինն ապաճում է: էնդեմետրիայի անոթներում նկատվում է արյան ճնշման բարձրացում, թափանցե-լիության մեծացում: Տեղի է ունենում էնդոմետրիայի պատռում, արյունային արտա-դրություն, էնդոմետրիայի գործառական շերտի անջատում: Այս գործընթացն իրականանում է բոլոր նշված հորմոնների ցածր մակարդակի ֆոնի վրա: Դաշտանային ցիկլի ընթացքում փոփոխություններ են տեղի ունենում նաև կանանց մյուս օրգաններում (հեշտոց, կաթնագեղձեր), ԿՆՀ-ում, ՎՆՀ-ում: Ցիկլի երկրորդ շրջանում բարձրանում է նաև մարմնի ջերմաստիճանը (37°C):

Բեղմնավորման առկայության դեպքում էգ օրգանիզմների արգանդը, ընկերքը § պտուղը սինթեզում են մի շարք հորմոններ, որոնք անհրաժեշտ են հղիության պահպանման, ծննդաբերության § կաթնատվության համար:

Սեռական զարգացման վրա ազդում են նաև ադենոհիպոֆիզը, վահանագեղձը § ենթաստամոքսային գեղձը: Սեռական զարգացումն արագանում է էպիֆիզի թեր- § մակերիկամների գերֆունկցիայի դեպքում, իսկ էպիֆիզի գերֆունկցիայի դեպքում սեռական զարգացումը արգելակվում է: Նույնը տեղի է ունենում նաև վահանագեղձի թերֆունկցիայի դեպքում:

Սեռական ֆունկցիաների կենտրոնական կարգավորումը: Կենտրոնական նյարդային համակարգը մասնակցում է սեռական ֆունկցիաների կարգավորմանը ուղղակի § միջնորդավորված՝ ներզատական գեղձերի կողմից: Ենթատեսաթմբում տարբերում են երկու շրջաններ. առջևի հատվածում գտնվում է սեռական դրդապատճառների կենտրոնը, իսկ հետին, որոշ տվյալներով նաև միջին հատվածում, գտնվում են կորիզներ, որոնք սինթեզում են գոնադոլիբերին, որի ազդեցությամբ ադենոհիպոֆիզում սինթեզվում են գոնադոտրոպ հորմոններ: Գոնադոտրոպինի արտազատումը խթանվում է նորադրենալինով: Ենթատեսաթմբի նշված շրջանների միակողմանի կամ երկկողմանի հեռացումը նպաստում է սեռական հակման անհետացման:

Սեռական դրդապատճառը ուժեղանում է նաև արտաքին սեռական օրգանների մեխանաընկալիչներից, ինչպես նաև տարփանքածին շրջաններից (ազդրերի ներքին մակերևույթը, շրթունքները, պարանոցը, կրծքագեղձերը) հաղորդվող ազդակները: Սեռային դրդում կարելի է առաջացնել նաև տեսողական, լսողական, հոտառական գրգռիչներով:

Ենթատեսաթմբից դրդումը տարածվում է գլխուղեղի ավելի վերադաս բաժիններ, ձևավորելով սեռական ամբողջական վարք: Ենթատեսաթմբի «հորմոնային» կենտրոնը իր հերթին ներկայացված է *«լարումային»* և *«փուլային»* ենթակենտրոններով: Առաջինը գերակշռում է տղամարդկանց մոտ: Այն համեմատաբար կայուն է, մշտապես արտազատում է գոնադոլիբերին, որն էլ նպաստում է մակուղեղի կողմից լյուտրոպինի և ֆոլիտրոպինի սինթեզին ու համապատասխանաբար անդրոգենների սինթեզին: Սրանով է բացատրվում տղամարդկանց մշտական սեռազգայունությունը: Կանանց սեռական դրդունակությունը դրսևորվում է ձվազատմանը նախորդող շրջանում, որն էլ բարենպաստ է բեղմնավորման համար: Բեղմնավորման համար նպաստավոր են նաև ձվազատման օրը, ինչպես նաև դաշտանային ցիկլի 15-17-րդ օրերը: Էստրոգեններով խթանվում է ենթատեսաթմբի «փուլային» կենտրոնը ու նրա կողմից արտազատված լյուլիբերինը նպաստում է լյուտրոպինի արտազատմանը: Միաժամանակ արգելակվում է ենթատեսաթմբի «լարումային» կենտրոնը, որի հետևանքով ձվազատումից հետո ֆոլիլյուլիբերինի և էստրոգենների քանակը նվազում է:

19.5. Սեռական վարք

Մարդու սեռական վարքը սոցիալական վարքի տարբերակներից մեկն է: Կենսաբանական տեսակետից կենդանի օրգանիզմների սեռական վարքի

հիմնական նպատակը իրեն նմանի վերարտադրությունն է, այսինքն ցեղի շարունակումը: Սեռական դրդապատճառը § սեռական վարքը սերտորեն կապված են բազմացման ֆունկցիայի հետ, սակայն ի տարբերություն կենդանիների, մարդկանց մոտ այն որոշվում է յուրաքանչյուր անձի սոցիալական զարգացմամբ: Դա էլ հենց այն պատճառն է, որը մեծացնում է մարդու սեռական վարքագծի ձ§երի բազմազանությունը:

Սեռական հակումը մարդու սեռական պահանջմունքի արտահայտությունն է, մարդու սուբյեկտիվ ապրումների ձ§երից մեկը: Սեռական հորմոններն առաջացնում են *սեռական հակում* (կիրք)՝ կենսաբանական հիմնական դրդապատճառներից մեկը, որի բավարարումից է կախված անհատի § ցեղի գոյությունը:

Սեռական դրդապատճառն արտաքին օբյեկտների մասին հիշողության մեջ պահպանված տեղեկատվության ակտիվացման ֆիզիոլոգիական մեխանիզմն է, որը կարող է բավարարել օրգանիզմում առաջացած սեռական պահանջմունքը § այն գործողությունների մասին տեղեկատվությունը, որոնք կարող են նպաստել դրա բավարարմանը:

Սեռական հակման գործընթացում տարբերում են նյարդահումորալ բաղադրամաս § սեռական գերիշխում (դոմինանտ): Առաջինը կապված է բնածին ռեֆլեքսների իրականացման հետ, իսկ երկրորդը ներկայացնում է համակարգային երևույթ (ֆենոմեն): Վերջինս ներառում է հիշողության մեջ դրոշմված ամուր կապերը, պայմանառեֆլեքսային կապերը § հոգեհուզային տրամադրվածությունը: Տարիքի մեծացմանը զուգընթաց սեռական հակումը բարդանում է § դրսևորվում է մի քանի ձ§ով՝ հասկացողական, պլատոնական, սիրային (տարփալից), սեփական սեռական § հասուն սեռական:

Տղամարդիկ անցնում են սեռական գիտակցության ձևավորման 4 փուլեր.

- *հասկացողական*՝ դա մանկական այն շրջանն է, երբ երեխան գիտակցում է, որ մարդիկ բաժանվում են «տղաների § աղջիկների»;
- *ռոմանտիկ* կամ *պլատոնական*, որին բնորոշ են հուզային արտահայտված ռեակցիաները, տարփանքային երևակայությունները, գլխավորապես, պլատոնական տիպի՝ անսեռազգայուն: Այս շրջանին բնորոշ են այնպիսի զգացմունքներ, որոնք նպաստում են սիրո ձևավորմանը;
- *տարփանքային շրջան*, որում դրսևորվում է պատանեկան տարփանքային երևակայություններով § սեռական բնազդով ու սեռական կապերի ստեղծման ցանկությամբ;
- *հասունացած սեռային գիտակցական շրջան*, որի ընթացքում տղամարդը լիովին իսկում է իր սեռական վարքը:

Կանանց սեռական գիտակցության առաջին փուլերը նման են տղամարդկանց, սակայն որոշ տարբերություններով: Օրինակ, առաջին փուլում աղջիկների մոտ դրսևորվում է մայրության անգիտակից զգացմունքը՝ տիկնիկներով խաղալը: Միայնակ կանայք իրենց մայրական սերն արտահայտում են տնային կենդանիների խնամքով: Ռոմանտիկ փուլը կանանց մոտ տևում է ավելի երկար, սակայն տարփալից զգացմունքն ավելի թույլ է արտահայտվում, քան տղամարդկանց մոտ: Նրանց մոտ հոգեկան մերձեցման ցանկություն է առաջանում: Երրորդ շրջանը կանանց մոտ արտահայտվում է սեռազգայունության արթնացմամբ: Սեռական հակումը որպես գերիշխող դրդապատճառ օրգանիզմում

առաջացնում է որոշ զգայարանների, մաշկի տարփածին շրջանների զգայունության բարձրացում: Տղամարդկանց տարփածին շրջաններն արտաքին սեռական օրգաններն են, իսկ կանանցը՝ մարմնի ցանկացած մասը, հատկապես սեռական շրջանները: Սեռական հակման արտահայտության շրջանը կախված է օրգանիզմի անհատական առանձնահատկություններից, մարդու անհատից, դաստիարակման պայմաններից, որոնք կարող են խթանել կամ ճնշել սեռական հակման զարգացումը: Հարկ է նշել, որ լիարժեք սեռային դրդապատճառն ավելի ուշ է ձ§ավորվում, քան սեռին բնորոշ ձ§աբանական հատկանիշները: 25% աղջիկների դրդապատճառը լրիվ զարգացման է հասնում 25 տարեկանում, տղաներինը՝ 20 տարեկանում: Կանանց սեռական դրդապատճառը առավելագույնի է հասնում 26-28 տարեկանում § պահպանվում մինչ§ 40-50 տարեկանը, որից հետո կտրուկ ընկնում է: Տղամարդկանց մոտ այն առավելագույնի է հասնում 30 տարեկանում, այնուհետ§ կրում է ալիքած§ բնույթ § դանդաղ նվազում ու լիովին անհետանում 60-70 տարեկանում:

19.6. Սեռական գործողության ֆիզիոլոգիան

Սեռական գործողությունը զույգ ֆիզիոլոգիական գործընթաց է, ունի ոչ պայմանական § պայմանական ռեֆլեքսային բնույթ § իրականանում է արտահայտված սեռական դրդման ֆոնի վրա: Սեռական գործընթացի դեպքում տղամարդկանց § կանանց օրգանիզմում տեղի են ունենում տարբեր փոփոխություններ: Վ. Մաստերսը § Վ. Ջոնսոնը բնութագրվում են սեռական գործողության մի քանի փուլեր. 1) *դրդում*; 2*)«հարթակ»;* 3)*հեշտանք*; 4)*հակառակ* զարգացում (ապաուռչում):

Սեռական գործողությանը սովորաբար նախորդում է գուրգուրանքի շրջանը: Ըստ Գ. Ս. Վասիլենկոյի տղամարդկանց մոտ սեռական գործողության բնականոն ընթացքի համար անհրաժեշտ են հետ§յալ կառուծվացքա-գործառական փոփոխությունները.

- *նյարդահումորալ,* որոնք իրականանում են ԿՆՀ-ի § ներզատական գեղձերի մասնակցությամբ § ապահովում են սեռական հակումն ու սեռական վարքը;
- *հոգեկան*, որը պայմանավորված է մեծ կիսագնդերի կեղ§ով § ապահովում է սեռական հակման ուղղվածությունը, առնանդամի կանգնումը (էրեկցիա) մինչ§ սեռական գործողությունը;
- *առնանդամի կանգնման* շրջան, որը պայմանավորված է ողնուղեղի սրբանային կենտրոնների § պարասիմպաթիկ անոթալայնիչ նյարդերի գործողությամբ, որի ժամանակ տեղի է ունենում առնանդամի մտցնում հեշտոցի մեջ § նրա շփումն ու շարժումները հեշտոցում;
- *սերմնավիժման՝ հեշտանքի (օրգազմ)* շրջան, որին մասնակցում են ողնուղեղային կենտրոնները § տեղի է ունենում սերմնավիժում:

Սերմնահեղուկը պարունակում է հասուն սպերմատոզոիդներ § հավելյալ սեռական գեղձերի կողմից արտազատվող սննդարար հեղուկ, որը նպաստում է սպերմատոզոիդների կենսունակության § ակտիվության պահպանմանը: Սերմնավիժումը ուղեկցվում է հեշտանքով՝ սուր հեշտասեր զգացմունքով: Տղամարդկանց մոտ հեշտանքը տ§ում է 10-15 վրկ: Կանանց մոտ այն տ§ում է

կրկնակի երկար § համընկնում է հեշտոցի ու արգանդի մկանունքի պարբերական կծկումներին: Հեշտանքի ժամանակ ներգրավվում են գլխուղեղի բազմաթիվ բաժինները, կմախքային մկանները (դեմքի, իրանի, վերջույթների), ընդերային օրգանները (սրտի կծկումների ուժեղացում § հաճախացում, շնչառության հաճախացում § խորացում, արյան ճնշման բարձրացում), նկատվում է սիմպաթո-ադրենալային համակարգի ակտիվացում: Հեշտանքին հաջորդում է սեռական դրդման կտրուկ նվազում, մինչ§ բացարձակ անդրդելիություն՝ տղամարդկանց մոտ § թույլ արտահայտված՝ կանանց մոտ: Տղամարդկանց մոտ վրա է հասնում ապաուռչեցման փուլը, որի դեպքում նվազում է սեռական օրգանների արյունալեցումը: Կրկնակի էրեկցիան կարող է դրս§որվել որոշ ժամանակից հետո (20-40 րոպե):

Կանանց սեռական գործողության բնականոն իրականացման համար անհրաժեշտ են հետ§յալ կառուծվացքա-գործառույթային գործընթացները.

- *հոգեկան*, որը պայմանավորված է գլխուղեղի բարձրագույն բաժինների գործունեությամբ, որպեսզի կինը գիտակցի սեռական մերձեցման ցանկությունը § որոշում ընդունի դրա իրականացման համար;
- *զգայական*, որը պայմանավորված է նյարդաներզատական համակարգով ու արտահայտվում է տարփածին շրջանների զգայունության բարձրացմամբ § պահանջի առաջացում դրանց մենահատուկ խթանման համար;
- *հյութազատիչ*, որը §ս պայմանավորված է նյարդաներզատական համակարգի ակտիվացմամբ ու արտահայտվում է հեշտոցի լորձաթաղանթի խոնավացմամբ, այն հեշտացնում է առնանդամի շարժումը;
- *հեշտանքային*, որը պայմանավորված է ողնուղեղի կենտրոնների աշխատանքով § դրա ընթացքում դրս§որվում է մեկ կամ մի քանի հեշտանք:

Կանանց սեռական դրդումն ուղեկցվում է սեռական օրգանների արյունամատակարարման ուժեղացումով, ծլիկի կանգնումով, հեշտոցի այնպիսի փոփոխություններով, որոնք հեշտացնում են առնանդամի մտնելը, շփումը § նրա սեղմ ընդգրկումը: Տեղային արյունալեցման շնորհիվ տեղի է ունենում հեշտոցի երկարում ու լայնացում, խոնավացում § նրա ստորին մեկ երրորդ մասում առաջանում է հեշտանքային մանժետ՝ հեշտոցի պատի հաստացում: Սեռական ուժեղ խթանման ժամանակ կանանց հեշտոցը կարող է հարմարվել առնանդամի ցանկացած չափսերին: Սեռական դրդման ժամանակ փոխվում է նա§ արգանդը, որի շնորհիվ նրա խոռոչը շարունակում է հեշտոցի խողովակը: Միաժամանակ դիտվում է պտուկների գերարյունալեցում, կաթնագեղձերի չափսերի մեծացում, առաջանում են ոչ կամային մկանային կծկումներ, հաճախանում են շնչառությունը, սրտի կծկումները, բարձրանում է արյան ճնշումը, մարմնի ջերմաստիճանը: Հեշտանքին հաջորդում է ապաուռչեցումը՝ տեղի է ունենում սեռական օրգանների արյունալեցման նվազում: Հեշտանքի տ§ողությունը § ուժգնությունը կանանց մոտ փոփոխական է, կարող է այն դրս§որվել մեկ անգամ, իսկ անդրդվելիության շրջանը կարող է տ§ել բավականին երկար, կամ կրկնակի, որի դեպքում անդրդվելիության շրջանը տ§ում է մեկ րոպե § երկարատ§ սեռական գործողության ժամանակ կինը ընդունակ է կրկնվող հեշտանքի:

Սեռական ֆունկցիաների կատարման ժամանակ հատկապես կար§որվում են կեղ§ային մեխանիզմները, գիտակցությունը, մտածողությունը:

Սեռական սառնության, թուլության պատճառը կիսով չափ պամանավորված է բացասական հոգեծին գործոններով, այդ թվում նա§ ամուսինների հոգեկան անհամատեղելիությամբ: Ենթադրում են, որ եթե սեռական կյանքը չի առաջացնում հոգնածության զգացմունք, անբավականություն, եթե օրվա ընթացքում զույգերը զգում են առույգ § ուրախ, ապա ակնհայտ է, որ նրանց սեռական կյանքը բնականոն է:

19.3. Հղիության, ծննդաբերության § կաթնատվության ֆիզիոլոգիական օրինաչափությունները

Բեղմնավորում է կոչվում սպերմատոզոիդի § ձվաբջջի միաձուլումը ու զիգոտի առաջացումը, որն ընդունակ է բազմանալ, աճել, զարգանալ ու սկիզբ տալ նոր օրգանիզմի: Բեղմնավորման ընթացքում իգական § արական բջիջների կորիզները միաձուլվում են, որը նպաստում է հայրական § մայրական գեների միավորմանը, քրոմոսոմների դիպլոիդ հավաքակազմի վերականգնմանը: Շատ անողնաշարավորներին § ձկների մեծամասնությանը բնորոշ է արտաքին բեղմնավորումը: Ցամաքային կենսաձ§ վարող կենդանիներին բնորոշ է ներքին բեղմնավորումը: Տարբերում են ներքին բեղմնավորման երկու ձ§՝ հեշտոցային § արգանդային: Առաջին դեպքում սերմնահեղուկը լցվում է հեշտոց § ապա սպերմատոզոիդները շարժվելով անցնում են արգանդի վզիկ: Երկրորդ դեպքում սերմնահեղուկը անմիջապես լցվում է արգանդի մեջ: Հեշտոցային բեղմնավորումը հատուկ է որոճողներին, որոշ կրծողներին § պրիմատներին, իսկ արգանդայինը՝ ձիերին, խոզերին § մյուս կենդանիներին: Բեղմնավորման տիպը կախված է արգանդի § նրա վզիկի կառուցվածքից, արուների հավելյալ սեռական գեղձերի զարգացման աստիճանից: Արգանդի վզիկի անատոմիական կառուցվածքը § ֆիզիկա-քիմիական հատկությունները նպաստում են սպերմատոզոիդների երկարատ§ պահպանմանը: վերջիններս արգանդի վզիկ են ընկնում հեշտոցից:

Մարդու սերմնահեղուկը մտցվում է հեշտոց: Սերմնահեղուկի քանակը կազմում է 2-5մլ § 1մլ-ում պարունակում է 30-ից մինչ§ 100մլն սպերմատոզոիդ: Սակայն մինչ§ արգանդափող հասնում է 100 բջիջ: Նրանց փոխադրումը տ§ում է 5-30 ժամ: Որոշ դեպքերում սպերմատոզոիդներն անցնում են արգանդափողի երկարությամբ § ձվաբջիջը բեղմնավորվում է ձվազատումից անմիջապես հետո: Նման դեպքերում սաղմն ամրանում է ձվարանին կամ որովայնի պատին, որը նպաստում է *արտարգանդային հղիության զարգացմանը*:

Բեղմնավորման ընդունակ սպերմատոզոիդների կենսունակությունը մկների մոտ տ§ում է 6 ժամ, ծովախոզուկինը՝ 22, ճագարինը՝ 36, մարդունը՝ 2 օր: Սակայն որոշ կենդանիների մոտ կան բացառություններ: Օրինակ, չղջիկների զուգավորումը տեղի է ունենում աշնանը, իսկ ձվաբջջի ձվազատումը § բեղմնավորումը՝ գարնանը: Հետ§ապես նրանց սպերմատոզոիդների կենսունակությունը պահպանվում է մի քանի ամիս:

Գոյություն ունի բեղմնավորման երկու տեսակ՝ *մոնո-* § *պոլիսերմիա* (միասերմություն § բազմասերմություն): Միասերմության դեպքում ձվաբջիջ է մտնում միայն մեկ սպերմատոզոիդ, իսկ բազմասերմության ժամանակ ձվաբջիջ են մտնում մի քանի տասնյակ սպերմատոզոիդներ, որոնցից միայն մեկն է միանում

ձվաբջջի կորիզին, իսկ մյուսները քայքայվում են: Այս տիպը բնորոշ է ներքին բեղմնավորմամբ կենդանիներին (հոդվածոտանիներ, փափկամարմիններ, թիկնալարավորներ): Միջատների § ձկների ձվաբջիջն ունի անցք, որով մտնում են սպերմատոզոիդները, իսկ կաթնասունների մոտ դրանք բացակայում են, ուստի սպերմատոզոիդները օժտված են հատուկ օրգանոիդով՝ *ակրոսոմով*, որը տեղավորված է սպերմատոզոիդի գլխիկում: Խորասուզվելով ձվաբջջի ցիտոպլազմայի մեջ, սպերմատոզոիդի գլխիկը ուղղվում է դեպի կորիզ § ենթարկվում բարդ փոփոխությունների ու այնուհետ§ միաձուլվում ձվաբջջի կորիզին, առաջացնելով զիգոտ:

19.7.1. Հղիություն

Բեղմնավորված ձուն արգանդափողով շարժվելով սկսում է տրոհվել § վերածվում բազմաբջիջ սաղմի, որը շարժվում է դեպի արգանդ (բեղմնավորումից մոտավորապես 7-8 օրից հետո), ուր § շարունակում է իր զարգացումը՝ *ներարգանդային զարգացման սաղմնային շրջանը*: Սաղմի որոշ բջիջներից զարգանում են սաղմնային թաղանթները § ծածկում սաղմին: Արտաքին թաղանթն ունի մազանոթներով հարուստ թավիկներ, որոնցով իրականանում է սաղմի սնուցումն ու շնչառությունը: Այնուհետ§ այդ թավիկները ներթափանցում են արգանդի արյունատար խորշիկներ § պտղի ու արգանդի թաղանթները առաջացնում են *ընկերք*, որով սնվում է պտուղը (գազափոխանակություն, սննդափոխանակություն, հորմոնային § կենսաբանական այլ ակտիվ նյութերի, մետաբոլիտների փոխանակում): Մարդկանց մոտ ներարգանդային զարգացման մինչ§ 9-րդ շաբաթը գործող օրգանիզմը կոչվում է *սաղմ*, իսկ հետո՝ *պտուղ*: Ընկերքի առաջացումով սկսվում է արգանդից ազդակների հաղորդումը ենթատեսաթումբ, որը սինթեզում է գոնադոլիբերին: Վերջինիս ազդեցությամբ ադենոհիպոֆիզը սինթեզում է լյուտրոպին, աճում է դեղին մարմինը § ուժեղանում է պրոգեստերոնի սինթեզը:

Հղի կնոջ մոտ ուժեղանում է նա§ ադենոհիպոֆիզի հորմոնների՝ սոմատոտրոպինի, թիրեոտրոպինի, գոնադոտրոպինի § կորտիկոտրոպինի սինթեզը, որի հետ§անքով ուժեղանում է վահանագեղձի, մակերիկամների կեղ§ի, սեռական գեղձերի (դեղին մարմին) ֆունկցիան: Հղիության երկրորդ կեսում սկսում է հորմոններ (գոնադոտրոպին, պրոլակտին, էստրոգեններ, պրոգեստերոն) սինթեզել նա§ ընկերքը: Պտուղը նույնպես սինթեզում է կենսաբանական ակտիվ նյութեր ու հորմոններ, որոնք ներթափանցում են մայրական օրգանիզմ: Սաղմը 7-10 օրից սկսած սինթեզում է խորիոնային գոնադոտրոպին, որը պահպանում է դեղին մարմնի գործունեությունը: Ընկերքի § դեղին մարմնի սինթեզած պրոգեստերոնը նպաստում է հղիության պահպանմանը, բազմացման գործընթացներին ու էնդոմետրիայի հյութազատությանը: Ընկերքում սինթեզվող խորիոնային աճի պրոլակտինը պտղի օրգանիզմում խթանում է սպիտակուցային սինթեզը, իսկ հղի կնոջ օրգանիզմում՝ կաթնագեղձերի գեղձային հյուսվածքի աճը:

Ստերոիդ հորմոնների (պրոգեստերոն § էստրոգեններ) սինթեզի գործընթացում ընկերքը § պտուղը գործում են որպես մեկ միասնական ներզատական գեղձ: Փոխներգործության մեջ են գտնվում նա§ պտղի ու մոր

ներզատական գեղձերը: Մոր որ§է ներզատիչ գեղձի գերֆունկցիայի դեպքում նկատվում է պտղի համապատասխան գեղձի թերֆունկցիա § հակառակը: Օրինակ, հայտնի է, որ շաքարախտով հիվանդ կնոջ մոտ հղիության ընթացքում թեթ§անում է հիվանդության ընթացքը: Այս հանգամանքով է հաստատվում պտղի § մոր հոմոլոգ օրգանների (երիկամներ, լյարդ, թոքեր, կարմիր ոսկրածուծ) փոխկապակցության ընդհանուր սկզբունքը:

Կանանց հղիությունը մեծամասամբ տ§ում է 10 լուսնային ամիս (մեկ լուսնային ամիսը 28 օր է): Տարբեր տեսակի կենդանիների հղիությունը ունի տարբեր տ§ողություն (աղյուսակ):

Աղյուսակ19.1 **Կենդանիների տարբեր տեսակների հղիության տ§ողությունը (օրերով)**

Կենդանու տեսակը	Միջինը	Տատանումները	Կենդանու տեսակը	Միջինը	Տատանումները
Ձիեր	340	307-412	Շներ	62	59-65
Ավանակներ	380	360-390	Աղվեսներ	51	51-64
Կովեր	285	240-310	Կատուներ	58	55-60
Փղեր	365	335-395	Ձրաքիսներ	42	37-80
Հյուսիսային եղջերուներ	225	195-243	Սամույրներ	275	250-300
Խոզեր	114	110-140	Ճագարներ	30	28-33
Ոչխարներ, այծեր	150	140-160			

Պտղի օրգանների § համակարգերի ձ§ավորումը սկսվում է դեռ§ս սաղմնային զարգացման վաղ շրջանում: Առաջին հերթին ձ§ավորվում է ֆերմենտային համակարգը, որը կատալիզում է պտղի համար անհրաժեշտ նյութերի սինթեզը: Հղիության երկրորդ ամսվա ընթացքում լյարդում զարգանում է հեմոպոեզի համակարգը: Սիրտը սկսում է գործել 4-րդ շաբաթվա վերջում ու պայմանավորում է արյան շարժումն անոթներով: 7-րդ շաբաթվա ընթացքում ձ§ավորվում են թափառող § սիմպաթիկ նյարդաթելերը, պտղի սրտի կծկումների հաճախությունը մեծանում է: Հղիության վերջում սրտի կծկումների հաճախությունը կազմում է 120-140 հարված/րոպե: Հղիության 5-րդ ամսում արյան ճնշումը կազմում է 39/21 մմ ս.ս, իսկ ծնվելիս՝ 80/45 մմ ս.ս.:

Հասուն պտղի շնչառական համակարգը գործում է այնպես, ինչպես հասուն մարդունը: Պտուղն անընդհատ կատարում է անկանոն շնչառական շարժումներ: Դրանք իրականանում են ձայնախորշի փակ պայմաններում, որի պատճառով շուրջպտղային հեղուկը չի անցնում օդատար ուղիներ, իսկ փոքր քանակությամբ անցման դեպքում ներծծվում է: Նյարդային համակարգը սկսում է ձ§ավորվել հղիության առաջին ամսվա վերջում, իսկ երկրորդ ամսվա ընթացքում ձ§ավորվում են առաջնային կորիզները § հաղորդող ուղիները: Հասուն պտղի օրգանիզմում գրանցվում են գլխուղեղի կենսահոսանքները, որոնք վկայում են մեծ կիսագնդերի կեղ§ի ձ§ավորման § ռեֆլեքսային գործունեության կարգավորման գործընթացում նրա մասնակցության մասին: Հասուն պտղի զգայարանները տարաժամկետ են

զարգանում: Լսողությունը § ցավազգայունությունն անբավարար է զարգացած, տեսողությունը սահմանափակվում է լուսազգայությամբ, իսկ շոշափելիքը § ջերմազգայությունը լավ զարգացած են: Բոլոր ներզատական գեղձերը սկսում են գործել 20-րդ շաբաթվա վերջում:

Բազմապտղային հղիությունը կարող է առաջանալ երկու առանձին ձվաբջիջների բեղմնավորման դեպքում § այդ ժամանակ զարգանում են երկձվանի երկորյակներ: Եթե սաղմերը զարգանում են մեկ զիգոտից, այդ դեպքում աճում են միաձվանի երկորյակներ: Կանանց բազմապտղային հղիությունը զարգանում է 0,4-1,6%-ի դեպքում, առավել հաճախ լինում են երկորյակներ: Բազմապտղային հղիության դեպքում պտուղների զարգացումը քիչ թե շատ տեղի է ունենում հավասարաչափ, տարբերվում են միայն մարմնի զանգվածով: Պտուղների տեղադրվածությունը արգանդում կարող է լինել տարբեր, հիմնականում պտուղները գտնվում են երկայնակի դիրքով:

Հղիության գաղտնի շրջանը: Որոշ կենդանիների (ջրաքիսներ, սամույրներ, դաշտամկներ, առնետներ) բեղմնավորված ձուն երկար ժամանակ չի ամրանում արգանդին: Օրինակ, սամույրի զուգավորման շրջանը հուլիս ամսին է, իսկ էգի ձագով հղիանալը տեղի է ունենում ապրիլ-մայիս ամիսներին: Հետ§ապես այս կենդանիների իսկական հղիությունը (ընկերքի առաջացումից մինչ§ ձագի ծնվելը) տ§ում է 27-30 օր: Բեղմնավորումից մինչ§ սաղմի արգանդին ամրանալը ստացել է *հղիության գաղտնի շրջան* անվանումը, որը պայմանավորված է դեղին մարմնի հորմոնային թերակտիվությամբ: Հղիության գաղտնի շրջանը կենսաբանական հարմարողականության յուրահատուկ ձ§ է, որը կենդանուն հնարավորություն է տալիս սերունդ տալ կերակրման § դաստիարակման տարվա ավելի բարենպաստ եղանակին:

19.7.2. Ծննդաբերություն

Ծննդաբերությունը արգանդից հասուն պտղի § ընկերքի հարպտղային թաղանթների ու հեղուկի արտամղման ֆիզիոլոգիական գործընթաց է: Այն բարդ բազմաօղակային գործընթաց է, որը սկսվում ու ավարտվում է օրգանիզմի բազմաթիվ համակարգերի մասնակցությամբ: Ծննդի սկսման գործընթացում առավել կար§որում են մոր նյարդահումորալ, հորմոնային համակարգի § պտղաընկերքային համալիրի դերը:

Ծննդաբերության գործողության առաջացման համար կար§որ նշանակություն ունի պրոգեստերոնի § էստրոգենի փոխհարաբերությունը: Ծննդից առաջ արյան մեջ քչանում է դեղին մարմնի § ընկերքի կողմից սինթեզվող պրոգեստերոնի քանակը, իսկ էստրադիոլի արտազատումը ավելանում է, որի ազդեցությամբ մեծանում է արգանդի զգայունությունը ացետիլխոլինի § օքսիտոցինի հանդեպ: Այդ ընթացքում արգանդի պատերը լարվում են, բարձրանում է ներարգանդային ճնշումը § սկսվում է դրանց կծկումը օքսիտոցինի ազդեցությամբ, որի քանակը ծննդաբերությունից առաջ խիստ շատանում է: Ընկերքի կողմից արտազատվող ռելաքսինը ծննդային ուղիները նախապատ-րաստում է պտղի անցնելուն (թուլանում է ցայլային կիսաշարժուն հոդը § բարձրա-նում է կոնքոսկրերի շարժունակությունը): Արգանդի պատի մկանային

զգայունության բարձրացման գործընթացում կարևոր դեր ունեն նաև սերոտոնինը, հիստամինը, կինինները, պրոստագլանդինները, ինչպես նաև արգանդի պատերի ներքին ընկալիչների դրդումը: Հասունացած պտղի շարժումների ազդեցությամբ գրգռվում են արգանդի ներքին մեխանաընկալիչները, առբերիչ ազդակահոսքը ենթաորովայնային և կոնքային նյարդերով հասնում է ողնուղեղ, ենթակեղևային գոյացություններ ու մեծ կիսագնդերի կեղև: Նախածննդյան շրջանում կեղևի դրդելիությունը նվազում է և գերակշռում են արգելակման գործընթացները, դրա համար էլ մեծամասամբ ծնունդները սկսվում են երեկոյան կամ գիշերային ժամերին: Նույն օրինաչափությունը նկատվում է նաև կենդանիների մոտ, որոնց ծնունդը հիմնականում տեղի է ունենում գիշերվա ժամերին: Գիտնականները գտնում են, որ գիշերը նվազում է մեծ կիսագնդերի կեղևի դրդունելիությունը և թուլանում նրա արգելակող ազդեցությունը ենթակեղևային կենտրոնների վրա, որն էլ նպաստում է ծննդյան գործընթացի բարեհաջող ընթացքին: Երբ արգանդի դրդելիությունը և մեխանաընկալիչների գրգռման ուժը հասնում է որոշակի սահմանի, սկսվում է արգանդի մկանունքը պարբերաբար կծկվել, դրսևորվում են կանոնավոր երկունքի ցավերը:

Ծննդյան գործընթացում տարբերում են 3 շրջան՝ արգանդի վզիկի բացում, պտղի դուրս հրում և ընկերքային շրջան: Վերջինիս դեպքում արգանդի ընկերքը շերտազատվում է և պտղային թաղանթների ու պորտալարի հետ միասին հեռանում օրգանիզմից: Կանանց ընկերքային շրջանը սկսվում է պտղի ծննդի պահից և ավարտվում ընկերքի դուրս մղմամբ: Կենդանիների ընկերքի դուրս մղումը կատարվում է ծննդից մի քանի ժամ հետո, իսկ գիշատիչների մոտ այն դուրս է գալիս պտղի հետ միասին: Առաջին ծննդաբերությունը տևում է 15-20 ժամ, երկրորդը՝7-12 ժամ և ուղեկցվում է ցավերով, հուզային ռեակցիաներով: Ծննդկանի մոտ հաճախանում է անոթազարկը, շնչառությունը, բարձրանում է արյան ճնշումը, գյուկոկորտիկոիդների և ադրենալինի քանակը: Սա վկայում է լարումային իրավիճակի մասին, որն ավելի ուժեղ զարգանում է նորածնի մոտ: Դրա մեղմացմանը օգնում են հոգեկանխարգելումն և հոգեբուժումը:

19.7.3. Կաթնատվություն

Կաթնատվությունը կաթնագեղձերի կողմից կաթի առաջացման ու արտազատման գործընթացն է: *Կաթնագեղձերը* երկրորդական սեռական հատկանիշ են, իսկ կաթնատվությունը բնորոշ է կաթնասունների դասի ներկայացուցիչների իգական սեռին: Արուների կաթնագեղձերը կյանքի ամբողջ ընթացքում պահպանում են իրենց սաղմնային վիճակը: Կաթնագեղձերը ողնաշարավորների էվոլուցիայի ընթացքում ֆիլոգենետիկորեն ավելի ուշ ձեռք բերված հարմարանք են: Նրանք մաշկային ձևափոխված արտազատական գեղձեր են: Նորածնին կաթով կերակրելը աճող օրգանիզմին ապահովում է լիարժեք սննդով ու դարձնում անկախ արտաքին միջավայրի անբարենպաստ պայմաններից: Մայրական կաթը պարունակում է երեխային անհրաժեշտ սննդանյութեր, վիտամիններ, ֆերմենտներ, հորմոններ, հակամարմիններ և կենսաբնական այլ ակտիվ նյութեր: Դեռևս հղիության ընթացքում պրոլակտինը ու պրոգեստերոնը նպաստում են կաթնագեղձերի զարգացմանը, իսկ ծննդաբերու-

թյունից հետո կաթի արտազատումը իրականանում է պրոլակտինով: Վերջինիս սինթեզը խթանվում է ռեֆլեքսային ճանապարհով երեխայի ծծելու գործընթացում, ինչպես նաև կաթնագեղձերի կաթով դատարկման ժամանակ: Կաթով կերակրման դադարը նպաստում է կաթնագեղձերի հետաճմանը:

Կաթի սինթեզին նպաստում են նաև ներզատական գեղձերը: Կաթի մեջ պարունակվող սպիտակուցների ու ճարպերի քանակը շատանում է սոմատոտրոպինի, ինսուլինի, գլյուկոկորտիկոիդների ազդեցությամբ: Վահանագեղձի հորմոնները խթանում են լակտազի սինթեզը:

Կաթի արտազատումը կարգավորվում է նյարդահումորալ մեխանիզմով: Կաթնագեղձի պտուկի գրգռումը ռեֆլեքսային ճանապարհով թուլացնում է սեղմանը և կծկում գեղձի ցիստեռների մկաններն ու ծորաններըՆույն ընկալիչների գրգռմամբ խթանվում է օքսիտոցինի արտազատումը, որն առաջ է բերում կաթնային ալվեոլների մկանաէպիթելային բջիջների կծկում: Կաթի սինթեզի և արտազատման կենտրոնական կարգավորիչը ենթատեսաթումբն է:

Կաթնագեղձերի պտուկների թիվը, չափսերը և ձևը կախված են կենդանիների տեսակային պատկանելիությունից: Միանցքանիների կաթնագեղձերը պտուկներ չունեն, իսկ մյուս կաթնասունների պտուկների թիվը տատանվում 2-ից (կապիկներ, շատ սմբակավորներ, կետանմաններ, փղեր և ուրիշ.) մինչև 22 (պարկամուկ): Կաթնասունների կաթնագեղձերը նյարդավորվում են տարբեր ողնուղեղային նյարդերով: Դրանց կազմի մեջ մտնում են սահմանային սիմպաթիկ սյան գոտկային և սրբանային հանգույցներից սկսվող հետհանգույցային նյարդաթելերը:

Կաթի բաղադրությունը և հատկությունները: Կաթը ունի բարդ քիմիական բաղադրություն, իսկ կենսաբանական արժեքով գերազանցում է բնության մեջ հանդիպող բոլոր սննդամթերքներին: Կաթում պարունակվում են 100-ից ավել նյութեր, այդ թվում 30 տեսակի ճարպաթթուներ, 20 ամինաթթուներ, 40տեսակի հանքային նյութեր, 17 տեսակի վիտամիններ, ֆերմենտներ, տարբեր ածխաջրեր, ջուր, գազեր: Որոշ նյութեր (կազեին, լակտոզ) հանդիպում են միայն կաթի մեջ: Չնայած կաթնասունների տարբեր տեսակների կաթի բաղադրությունը ընհանուր առմամբ նման է, սակայն կան քանակական էական տարբերություններ (աղյուսակ):

Աղյուսակ19.2. **Կաթնասունների որոշ տեսակների կաթի բաղադրությունը, %-ով**

Տեսակ	Չոր մնացորդ	Ճարպ	Սպիտակուց	Ածխաջուր	Հանքային նյութեր
Կատու	17,3	4,2	8,0	4,8	0,5
Շուն	22,3	11,1	7,3	3,2	1,2
Կով	12,5	3,7	3,3	4,7	0,7
Այծ	13,1	4,1	3,4	4,6	0,9
Ոչխար	17,1	6,7	5,8	4,6	0,8
Ուխտ	13,6	4,5	3,5	4,9	0,7
Ձի	11,0	2,0	2,0	6,7	0,3
Խոզ	15,9	4,6	7,2	3,1	1,1

Առնետ	31,4	14,8	11,8	2,8	1,5
Սպիտակ արջ	45,5	31,5	11,4	0,8	-
Հյուսիսային եղնիկ	37,2	21,3	10,6	2,8	1,6
Կապույտ կետ	54,3	40,0	12,0	1,1	1,2
Փոկ	67,7	53,2	11,2	2,6	0,7

Կաթի սպիտակուցները գլխավորապես պարունակում են կազեին, ալբումին, գլոբուլին § այլ սպիտակուցներ, որոնք ծառայում են որպես շինանյութ նորածնի աճի զարգացման համար: Կաթի ճարպում պարունակվող ճարպերն առանձնահատուկ են ճարպաթթուների ածխածնային կարճ շղթաներով: Իսկ ածխաջրերը ներկայացված են լակտոզով, որը բնության մեջ ոչ մի տեղ չի հանդիպում:

Կաթի հյութազատման § արտազատման կարգավորումը: Կաթի առաջացումն ու արտազատման կարգավորումը իրականանում է ԿՆՀ-ի մի շարք գոյացությունների փոխհամաձայնեցված գործունեությամբ, որոնց կարելի է անվանել *կաթնային կենտրոն* (Ի.Ի.Գլազ§): Կաթնային կենտրոնը ապահովում է կաթնագեղձերի նախապատրաստումը կաթնատվության, արտազատման գործընթացը, կաթի պարբերական արտազատումը § կաթնագեղձերի հետաճումը: Ողնուղեղային մակարդակով իրականանում է կաթնագեղձերի շարժողական գործընթացի կարգավորումը: Երկարավուն ուղեղը իրականացնում է կաթնագեղձերի արյան մատակարարումը: Ենթատեսաթմբի վերտեսողական § հարփորոքային կորիզները սինթեզում են նյարդաներզատուկ, որը մտնում է ադենո- § նեյրոհիպոֆիզ: Նեյրոհիպոֆիզը սինթեզում է օքսիտոցին § վազոպրեսին, որոնք նպաստում են կաթի արտազատմանը: Ադենոհիպոֆիզը սինթեզում է մի շարք հորմոններ, որոնք ազդում են կաթնագեղձերի հյութազատիչ ֆունկցիայի վրա: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մակարդակով իրականանում է կաթնատվության կարգավորման գործընթացի համաձայնեցումը օրգանիզմի բարդ վարքագծային ռեակցիաների հետ կապված միջավայրի պայմաններից:

Գլուխ 20. ՎԵՐԼՈՒԾԻՉՆԵՐԻ ՖԻԶԻՈԼՈԳԻԱ

20.1. Զգայական համակարգերի էվոլյուցիան

Բոլոր կենդանի էակներին բնորոշ է գրգռականությունը, որը հատուկ զարգացման է հասել կենսական իր կարևոր խնդրի իրագործման հետ: Այն ապահովում է արտաքին և ներքին միջավայրի վիճակի մասին տեղեկատվության ստացումը, որպեսզի օրգանիզմը կարողանա ժամանակին հարմարվել: Էվոլյուցիայի այս ուղղությունը նպաստել է զգայական համակարգերի ձևավորմանը, որոնք իրականացնում են կյանքի տարբեր պայմաններում ազդող գրգիռների որակական և քանակական վերլուծությունը: Զգայական համակարգերի հիմնական ֆունկցիան ստացած ազդակների վերլուծությունն է, որի պատճառով էլ Ի.Պ.Պավլովը դրանց անվանել է վերլուծիչներ: Յուրաքանչյուր վերլուծիչ կազմված է 3 բաժնից՝ ծայրամասային (ընկալիչ), հաղորդող (նյարդային ուղիներ) և կենտրոնական (նյարդային կենտրոններ):

Շրջապատող միջավայրի տարրական վերլուծության ընդունակությունն առաջանում է կենդանի էակների գրգռականության հատկության ձևավորմամբ ու կատարելագործվում է էվոլյուցիայի ընթացքում (աղյուսակ 20.1):

Պարզագույն զգայական ֆունկցիաները իրականացնում են բջջաթաղանթի մակերեսային ընկալչական հատվածները, որոնք արտաքին միջավայրի որոշակի գրգռիչների ազդեցությամբ ապաբևեռանում են: Այս վիճակը նպաստում է շարժողական ապարատի ակտիվացմանը: Պարզագույնների գրգռականությունը դրսևորվում է տաքսիզների ձևով: Ամեոբան կամ հողաթափիկը կարող են ըստ գրգռիչի ըստ կենսաբանական նշանակության շարժվել դեպի այն կամ հեռանալ:

Բազմաբջիջ կենդանիների բջիջների մասնագիտացմանը զուգընթաց ձևավորվում են հատուկ բջիջներ, որոնք իրականացնում են ընկալչական ֆունկցիա: Նրանք հիմնականում զարգանում են վերափոխված էպիթելից և նյարդաբջիջների հիմքում կազմում են բարդ կառույցներ: Աղեխորշավորների զգացող էպիթելային բջիջները և ազատ նյարդային վերջույթներն իրականացնում են մեխանա- , քիմիա- և ջերմաընկալչական ֆունկցիա:

Նյարդային համակարգի կենտրոնացումը նպաստում է գրգռիչների վերլուծության կենտրոնական մեխանիզմների առաջացմանը, որի հետևանքով տեղի է ունենում ընկալիչների մասնագիտացում, ստացված ազդակների կենսաբանական նշանակության գնահատում, որն էլ որոշում է կենդանու վարքագիծը:

Աղյուսակ 20.1. **Զգայական ֆունկցիաների զարգացման հիմնական փուլերը**

Կենդանի	Զգայական ֆունկցիաների հիմնական բնութագիրը	Նոր հատկությունների կենսաբանական նշանակությունը
Պարզագույներ	Բջջային ընդհանուր չտարբերակված քիմիա- և մեխանաընկալչություն	Սննդի հայթայթում, խուսափում վնասակար ազդեցություններից

Որդեր	Մասնագիտացված ընկալիչների ձևավորում, որոնք կապված են նյարդային համակարգի հետ	Նպատակաուղղված ռեֆլեքսային մեխանիզմների ձևավորում
Փափկամարմիններ	Հեռազգաց ընկալիչների ձևավորում, ուղեղի գլխային բաժինների զարգացում	Հեռավորության վրա սննդի, վտանգի առկայության ընկալում § համապատասխան ռեակցիաների մշակում
Բարձրակարգ անողնաշարավորներ § ստորակարգ ողնաշարավորներ	Հեռազգաց ընկալիչների մասնագիտացում § օժանդակ բարդ գոյացությունների զարգացում: Ուղեղի բարձրագույն բաժիններում վերլուծիչների կենտրոնական օղակների զարգացում, որոնք իրականացնում են ազդակների վերլուծությունը § ժամանակավոր կապերի առաջացումը:	Հարմարողական վարքագծում անհատական փորձի օգտագործում
Կաթնասուններ	Արտաքին § ներքին ընկալիչների տարբերակում ըստ զբաղեցրած էկոլոգիական խորշի: Ուղեղի վերլուծում-սինթեզ իրականացնող բաժինների ձևավորում:	Բարձրագույն նյարդային գործունեության մեխանիզմների զարգացում

Վերլուծիչների էվոլյուցիայի ընթացքում կարևոր փուլ է ներկայացնում հեռազգաց ընկալիչների ձևավորումը, որոնք գրգռիչի աղբյուրն ընկալում են հեռավորության վրա: Միաժամանակ ընկալչական ապարատում ձևավորվում են օժանդակ կառույցներ, որոնք ուժեղացնում են համապատասխան գրգռիչի ազդեցության ուժը § արգելակում այլ գրգռիչների ընկալումը: Այդպիսի կառույցներից են աչքի օպտիկական մասը, ձայնը ուժեղացնող ու հաղորդող գոյացությունները § այլն: Էվոլյուցիայի ընթացքում ձևավորվել են նաև առաջնազգայական § երկրորդազգայական ընկալիչներ: Առաջնազգայականի օրինակ է խեցգետնի նյարդաընկալչական բջիջը, որը մասնագիտացել է ազդանշանելու մկանների ծգումը: Այս դեպքում նրա դենտրիտների մեխանիկական գրգռումը նպաստում է բջջի ապաբևեռացմանը § ընկալչական պոտենցիալի առաջացմանը, որը հասնելով կրիտիկական մակարդակին, նպաստում է նյարդային ազդակի առաջացմանը:

Երկրորդազգայական ընկալիչների օրինակ են ծկների կողագծի օրգանի մազիկավոր բջիջները: Ձրի ուղղությունից կախված ընկալչական բջջի մազիկի թեքման ժամանակ այն ապաբ§եռանում կամ գերբ§եռանում է § սինապսով ակտիվացնում նյարդաբջջի դենտրիտը, որում էլ ուժեղանում կամ արգելակվում է նյարդային ազդակահոսքը:

Վերլուծիչների զարգացման աստիճանը § մենաիատուկ հատկությունները որոշվում են կենդանիների էկոլոգիայով՝ կենսամիջավայրով: Չնայած դրան էվոլյուցիայի բոլոր փուլերում վերլուծիչները պահպանում են օժանդակ կառույցների, ընկալչական բջիջների կազմակերպման § ուղեղ տեղեկատվության հաղորդման նյարդային մեխանիզմի ընդհանուր գծեր:

Գոյություն ունեն վերլուծիչների տարբեր դասակարգումներ: Առավել ընդունված է զգայական համակարգերի դասակարգումը ըստ համապատասխան գրգռիչների ընկալման: Այս ցուցանիշն էր արտահայտում է շրջապատող միջավայրի ընկալման համար զգայական համակարգերի ողջ բազ-մազանությունը: Ըստ գրգռիչների ֆիզիկական բնույթի տարբերում են քիմիա- , մեխանա-, ֆոտո-, ջերմա-, էլեկտրա- , ցավաընկալչական § մագնիսական դաշտի ընկալման զգայական համակարգեր:

20.2. Վերլուծիչների ընդհանուր ֆիզիոլոգիան

Օրգանիզմը § նրա շրջապատող միջավայրը կազմում են միասնական ամբողջություն: Բոլոր կենդանի էակներն արտաքին միջավայրի մասին տեղեկատվության կարիք են զգում, որն անհրաժեշտ է սննդի հայթայթման, զուգընկերոջը (այլ սեռի անհատին) փնտրելու, ինչպես նաև § բտանգից խուսափելու համար: Միաժամանակ օրգանիզմները պետք է կողմնորոշվեն միջավայրում ու գնահատեն նրա կարևորագույն հատկությունները: Օրգանիզմի բնականոն կենսագործունեության ապահովման համար մշտապես անհրաժեշտ է նաև § նրա ներքին միջավայրի կայունությունն ու հարմարումն արտաքին միջավայրի փոփոխվող պայմաններին: Արտաքին § ներքին միջավայրի մասին օրգանիզմը տեղեկատվություն է ստանում զգայական համակարգերի՝ վերլուծիչների միջոցով, որոնք վերլուծում են այդ տեղեկատվությունը ու ապահովում հարմարողական վարքագիծը:

Վերջին ժամանակներում կիրառվում է նաև § «զգայական համակարգ» հասկացությունը, որը փոխարինում է վերլուծիչ հասկացությանը, լրացնում այն՝ ներառելով նրա առանձին բաժինների կարգավորման մեխանիզմները ուղղակի § հետադարձ կապերի միջոցով:

Ժամանակակից պատկերացումներով վերլուծիչները նյարդային համակարգի մասնագիտացված բաժինն են, որոնք ներառում են ծայրամասային ընկալիչներ (զգայական օրգաններ կամ զգայարաններ), հաղորդչական ուղիներ § զգայական կենտրոններ: Յուրաքանչյուր վերլուծիչի աշխատանքը սկսվում է ընկալիչների կողմից տարբեր բնույթի էներգիայի ընդունումով, նրա փոխարկումով ընկալչական պոտենցիալի (գործողության պոտենցիալ) ու զգայական մի շարք մակարդակների նեյրոնային շղթայով, դրա հողորդումով դեպի կեղև, ուր գտնվում է վերլուծիչի առաջնային ուրվագծային շրջանը (ըստ Պավլովի՝ վերլուծիչի

կեղ§ային կենտրոն), շրջապատված կեղ§ի երկրորդային զգայական § կապակցական դաշտերով: Զգայական համակարգի բոլոր մակարդակներում ազդակների ծածկագրման § վերլուծման զուգընթաց միաժամանակ կատարվում է դրանց ապածածկագրում, որն իրականանում է ուղեղի կեղ§ի շարժողական § կապակցական բաժինների հետ զգայական կորիզների ունեցած կապերի շնորհիվ: Դրանից հետո ուղեղում մշակվում է կատարվելիք գործընթացի համապատասխան ծրագիր:

20.2.1. Վերլուծիչների դասակարգումը, կառուցվածքի ընդհանուր սկզբունքները § հիմնական ֆունկցիաները

Վերլուծիչների դասակարգումը: Ըստ գործառույթի՝ վերլուծիչները լինում են.

1. ***Արտաքին վերլուծիչներ,*** որոնք ընկալում § վերլուծում են արտաքին միջավայրը: Դրանց թվին են պատկանում տեսողական, լսողական, հոտառական, համի, շոշափական, ջերմային վերլուծիչները: Այս վերլուծիչներով օրգանիզմը ճանաչում է շրջապատող միջավայրի առարկաների հատկությունները § երևույթները, դրանց դրական § բացասական ազդեցությունը:

2. ***Ներքին վերլուծիչներ,*** որոնք ընկալում § վերլուծում են օրգանիզմի ներքին միջավայրի փոփոխությունները, պայմանավորում ներքին օրգանների գործունեության կարգավորումը:

3. ***Մարմնի դիրքի վերլուծիչներ,*** որոնք ընկալում § վերլուծում են տարածության մեջ մարմնի դիրքի § նրա առանձին մասերի փոփոխությունը մեկը մյուսի հանդեպ: Այս խմբին են պատկանում անդաստակային § շարժողական վերլուծիչները:

4. ***Ցավային վերլուծիչ,*** որն օրգանիզմին տեղեկատվություն է հաղորդում վնասակար ազդեցությունների մասին: Ցավազգայություն առաջանում է ինչպես արտաքին, այնպես էլ ներքին ընկալիչների գրգռման ժամանակ:

Զգայական համակարգերին բնորոշ են կառուցվածքի հետևյալ ընդհանուր սկզբունքները.

ա) բազմաշերտություն՝ մասնագիտացված մի շարք նեյրոնային շերտերի առկայություն: Դա կենդանուն հնարավորություն է տալիս արագ պատասխանել պարզ ազդակներին, որոնք վերլուծվում են միջանկյալ մակարդակներում;

բ) բազմաուղիություն՝ զգայական յուրաքանչյուր մակարդակում գտնվում են նեյրոնային բազմաթիվ տարրեր, որոնք կապված են հաջորդ մակարդակի նեյրոնների հետ: Դա ապահովում է ազդակների նուրբ § հավաստի վերլուծությունը;

գ) զգայական ձագարների առկայություն՝ հարևան մակարդակներում տարբեր քանակի նեյրոնների տեղադրվածություն: Զգայական ձագարները լինում են «նեղացող» § «լայնացող» բնույթի: «Նեղացող» ձագարները փոքրացնում են ուղեղ հաղորդվող տեղեկատվությունը, իսկ «լայնացողները» ապահովում են ազդանշանների տարբեր հատկանիշների բարդ § մանրամասն վերլուծությունը;

դ) վերլուծիչների տարբերակում հորիզոնական § ուղղահայաց ուղղություններով: Վերլուծիչում ուղղահայաց ուղղությամբ գոյանում են մակարդակներ (բաժիններ), որոնք կազմված են տարբեր թվով նեյրոնային տարրերի շերտերից: Մակարդակը ծ§աբանագործառական առումով ավելի մեծ

գոյացություն է, քան նեյրոնների շերտերը: Զգայական համակարգերի հորիզոնական ուղղությամբ տարբերակումն ապահովում է միևնույն շերտի սահմաններում ընկալիչների, նեյրոնների տարբեր հատկությունների վերլուծումը և դրանց միջև կապերը:

Վերլուծիչների հիմնական ֆունկցիաներն են՝

1. ազդանշանների ընկալում,
2. ընկալչական պոտենցիալի վերափոխում նեյրոնային ակտիվության և ծածկագրում,
3. նյարդաուղիներով հաղորդում,
4. նյարդային ակտիվության վերափոխում յուրաքանչյուր մակարդակի զգայական կորիզներում,
5. ազդանշանի հատկությունների վերլուծում,
6. ազդանշանի հատկությունների տարբերակում,
7. ազդանշանների դասակարգում և ճանաչում (որոշման ընդունում):

Ազդանշանների տարբերակմանը և դասակարգմանը մասնակցում են նաև երկրորդային զգայական և կապակցական շրջանները, որոնք իրականացնում են ազդանշանի մասին ստացված տեղեկությունների սինթեզ: Դրա միջոցով ճանաչվում է ազդանշանը և ընդունվում որոշում, որն արտահայտվում է օրգանիզմի որևէ ռեակցիայով (շարժողական, ընդերային և այլն):

20.2.2. Ընկալիչներ և դրանց դասակարգումը

Ընկալիչները մասնագիտացված զգայական գոյացություններ են, որոնք ընկալում են արտաքին և օրգանիզմի ներքին միջավայրից եկող տարբեր բնույթի գրգիռներ ու վերափոխում ընկալչական պոտենցիալի ապա՝ նյարդային ազդակի:

Ըստ գրգռիչների հետ փոխազդեցության բնույթի՝ տարբերում են *արտաքին ընկալիչներ* (էքստերոռեցեպտորներ), որոնք ընդունում են արտաքին ազդանշանները և *ներքին ընկալիչներ* (ինտերոռեցեպտորներ), որոնք ընդունում են ներքին միջավայրից եկող ազդակները: Առաջին խմբին են դասվում տեսողական, լսողական, հոտառական, համի, շոշափական ընկալիչները: Երկրորդ խմբին դասվում են ընդերաընկալիչները (վիսցերոռեցեպտորներ), որոնք ազդանշանում են ներքին օրգանների վիճակի մասին, և մկանահոդային սեփական ընկալիչները (պրոպրիոռեցեպտորներ), որոնք ազդանշանում են մկանների և հոդերի վիճակի մասին: Արտաքին ընկալիչները համապատասխան գրգռիչների հանդեպ օժտված են արտակարգ բարձր զգայությամբ (Մյուլլերի «Յուրահատուկ նյարդային էներգիայի օրենք»), ուստի դրանց անվանում են միաբնույթ ընկալիչներ: Ներքին ընկալիչների մեջ ևս կան միաբնույթ գոյացություններ (կարոտիսյան ծոցի քիմիաընկալիչներ): Սակայն ներքին ընկալիչների մեծ մասը բազմաբնույթ է, քանի որ դրդվում են տարբեր բնույթի գրգռիչներից (քիմիական, մեխանիկական, ջերմային և այլն):

Ըստ ազդանշանի տեղադրվածության հեռավորության ընկալման բնույթի՝ ընկալիչները լինում են *հպումային* և *հեռազգաց*: Վերջինները տեղեկատվությունը

ստանում են գրգռիչի աղբյուրից որոշ հեռավորության վրա (տեսողական, հոտառական, լսողական):

Ըստ ընդունած գրգռիչների բնույթի՝ ընկալիչները բաժանվում են մի շարք խմբերի:

1. Մեխանաընկալիչներ, ընկալում են գրգռիչի մեխանիկական էներգիան: Մեխանաընկալիչներ են մարմնական, շարժողական, լսողական § անդաստակային զգայական համակարգերի ծայրամասային բաժինները, ինչպես նաև § ձկների կողագծի օրգանի, սիրտ§անոթային համակարգի, ներքին օրգանների որոշ ընկալիչներ:

2. Ջերմաընկալիչներ, ընկալում են ջերմային գրգիռը § գտնվում են մաշկում, ներքին օրգաններում, ինչպես նաև § կենտրոնական նյարդային համակարգի ջերմազգաց նեյրոններում: Դրանք իրենց հերթին լինում են տաքազգաց § սառնազգաց: Որոշ ողնաշարավորներ (շառաչող օձ) ունեն ինֆրակարմիր ճառագայթներն ընկալող մասնագիտացված ջերմաընկալիչներ:

3. Քիմիաընկալիչներ, զգայուն են քիմիական գրգռիչների նկատմամբ: Դրանց խմբին են պատկանում համի, հոտառական, անոթային § հյուսվածքային ընկալիչները:

4. Ձայնաընկալիչներ, ընկալում են ձայնային ալիքները:

5. Լուսաընկալիչներ, ընկալում են լուսային էներգիան:

6. Ցավազգաց ընկալիչներ, ընդունում են ցավային գրգիռներ: Դրանք կարող են ընկալվել նաև այլ ընկալիչներով:

Ըստ կառուցվածքային առանձնահատկությունների՝ ընկալիչները բաժանվում են երկու խմբի՝ առաջնազգայական § երկրորդազգայական: Առաջին խմբին պատկանում են հոտառական, շոշափական, ջերմազգաց, մկանահոդային ընկալիչները, որոնք ընկալում են գրգռիչի էներգիան § փոխարկում նյարդային ազդակի:

Երկրորդազգայական ընկալիչների թվին են պատկանում այն ընկալիչները, որոնց զգայական նեյրոնի վերջույթի § ազդանշանի ազդման տեղի միջև§ տեղադրված է մասնագիտացված, նյարդային ծագում չունեցող ընկալչական բջիջ, որում ծագող ազդակը սինապսով հաղորդվում է զգայական նեյրոնին: Հետ§ապես, զգայական նեյրոնը դրդվում է երկրորդաբար, ընկալչական բջջի դրդման հետ§անքով: Երկրորդազգայական են համի, տեսողական, լսողական, անդաստակային ապարատի ընկալիչները:

Ընկալիչների հոգեֆիզիոլոգիական դասակարգումը կատարվում է առաջացրած զգայության բնույթին համապատասխան, ուստի տարբերում են տեսողական, լսողական, հոտառական, համի, շոշափական, ջերմազգաց, ցավազգաց ընկալիչներ:

Ըստ գործառական բնույթի՝ ընկալիչները լինում են *ինքնածին ակտիվ* § *լռող*: Ընկալիչների գործառական մասնագիտացումն արտացոլում է զգայական համակարգերի զարգացման աստիճանն ու կենսաբանական նշանակությունը:

20.2.3. Ազդակների վերափոխումն ընկալիչներում

Առաջնազգայական ընկալիչներում § նյարդային ազատ վերջույթներում գրգռիչի փոխարկումը նյարդային ազդակի կարելի է ներկայացնել հետ§յալ փուլերով. I § մենահատուկ փոխազդեցություն ընկալչի թաղանթի հետ մոլեկուլային մակարդակի վրա, II § թաղանթի թափանցելիության փոփոխություն § ԸՊ առաջացում, III § ԸՊ§ի էլեկտրատոնային տարածում զգայական նեյրոնի թաղանթի հարՆան շրջաններին, IV § ԳՊ ծագում, V § ԳՊ ուղղընթաց հաղորդում նյարդաթելով:

ԸՊ§ն աստիճանական է § դրա տատանասահմանը (ամպլիտուդ) կախված է ազդակի ուժգնությունից: Շատ ընկալիչների համար գրգռիչի ուժի § ԸՊ§ի ամպլիտուդի միջ§ գոյություն ունի լոգարիթմական կախվածություն:

Երկրորդազգայական ընկալիչներում ԸՊ§ի ազդեցությամբ ընկալչական բջջի նախասինապսային վերջույթից արտազատվում է միջնորդանյութ (օրինակ՝ ացետիլխոլին), որն ապաբ§եռացնում է զգայական նեյրոնի հետսինապսային թաղանթն ու առաջացնում հետսինապսային՝ գեներատորային պոտենցիալ: Վերջինիս մեծությունը կախված է ազդակի ուժից § տ§ողությունից: Գեներատորային պոտենցիալը էլեկտրատոնային եղանակով տարածվում է հետսինապսային թաղանթի այն հատվածներին, որոնք օժտված են էլեկտրածին հատկությամբ, § երբ գեներատորային պոտենցիալը հասնում է շեմքային մակարդակին, զգացող նեյրոնի էլեկտրածին հատվածներում առաջանում է ԳՊ, որն էլ հաղորդվում է աքսոնով:

20.2.4. Գրգռիչի ուժգնության քանակական վերլուծության մեխանիզմները

Արտաքին աշխարհի գրգռիչների քանակական վերլուծությունն սկսվում է դրանց ուժգնության համեմատությամբ: Բացահայտված է, որ ուժեղ գրգիռն առաջացնում է ավելի ուժեղ զգայություն: Գրգռիչի քանակական բնութագիրը որոշում են գրգռման շեմքի այն տարբերությամբ, որով գրգռիչի մեծացումն առաջացնում է զգայության նկատելի փոփոխություն: Դրանով որոշվում է զգայության տարրական միավորը: Ծանրոցի բարձրացմամբ կատարված փորձերը ցույց են տվել, որ որքան մեծ է ձեռքում բռնած ծանրոցի զանգվածը, այնքան կշռի ավելի մեծ ավելացում է պահանջվում, որպեսզի ստացվի զգայության նկատելի տարբերություն (է. Վեբեր, 1831):

Հաստատված է, որ կշռի ավելացումը հաստատուն մեծություն է § կազմում է ուսումնասիրվող ծանրոցի զանգվածի 1/17 մասը: Օրինակ, եթե 100գ ծանրոցի դեպքում զգայության տարբերությունը նկատվում է ծանրոցը 5գ ավելացնելիս, ապա 10կգ ծանրոցի դեպքում զգայության տարբերություն առաջացնելու համար անհրաժեշտ է ավելացնել 0.5 կգ ծանրոց: Գրգռիչի ուժի § զգայության միջ§ եղած քանակական օրինաչափություններն ուսումնասիրվել են նաՆ այլ զգայական համակարգերում (տեսողական, լսողական, շոշափական): Ստացված տվյալների մաթեմատիկական ուսումնասիրությունը հանգեցրել է այն եզրակացության, որ գրգռիչի ուժը երկրաչափական առաջատվությամբ մեծացնելիս, զգայությունն աճում է թվաբանական առաջատվությամբ:

Գրգռիչի ֆիզիկական մեծության § դրա առաջացրած զգայության միջ§ քանակական հարաբերության որոշումը հայտնի է Վեբեր§Ֆեխների օրենք անվանումով § արտահայտվում է հետ§յալ բանաձ§երով՝

$E=k*\ln R$

որտեղ E§ զգայության ուժգնությունն է, R§ գրգռիչի ուժը, k§ հաստատունը;

E=a*logI + b

որտեղ E § զգայության մեծությունն է, I § գրգռիչ ուժը, a § b՝ հաստատուններ, որոնք տարբեր են զանազան գրգիռների համար:

Վեբեր§Ֆեխների օրենքը գործում է միայն միջին ուժի գրգռիչների դեպքում: Այն գերթույլ § գերուժեղ գրգռիչների նկատմամբ կիրառելի չէ:

20.2.5. Ընկալիչների հարմարումը

Բոլոր զգայական համակարգերում դրսևորվում է հարմարողական փոփոխականություն, որն ամենատարբեր պայմաններում ապահովում է արդյունավետ աշխատանք: Հարմարման (ադապտացիա) օրինակ է վառ և թույլ լուսավորվածության պայմաններում իրականացվող տեսողությունը: Համապատասխան գրգռիչների ազդեցությամբ զգայության հարմարողական փոփոխությունները լավ արտահայտվում են նաև լսողական, շոշափական, համի, հոտառական և այլ զգայական համակարգերում: Այսպես, շատ ուժեղ ձայները կարող են որոշ ժամանակ հետո չլսվել, քանի որ խխունջային օրգանի ընկալիչներն աստիճանաբար հարմարվում են այդ ձայնին՝ բարձրացնելով գրգռման շեմքը: Գիշերային լռության մեջ լսելի են այն ձայները, որոնք ցերեկային աղմուկի պայմաններում հնարավոր չէ լսել: Ջայնաընկալիչները հարմարվում են թույլ ձայներին՝ իջեցնելով իրենց գրգռման շեմքը: Ջեռքի ժամացույցն առաջին անգամ օգտագործելիս մաշկի վրա զգում են դրա առկայությունը, ապա աստիճանաբար դադարում են ընկալելուց, քանի որ մաշկի տեղային մեխանաընկալիչները հարմարվում են: Հարմարողական գործընթացները սկսվում են ընկալիչներում և այնուհետև ընդգրկում վերլուծիչի բոլոր նեյրոնային մակարդակները:

Ըստ հարմարողական գործընթացների զարգացման աստիճանի՝ ընկալիչները բաժանվում են արագ հարմարվող կամ փուլային և դանդաղ հարմարվող կամ լարումային ընկալիչների: Գոյություն ունեն նաև փուլաֆլարումային ընկալիչներ: Փուլային ընկալիչները դրդվում են իրենց թաղանթի սկզբնական ու վերջնական ձևախախտման ժամանակ ցածր (շոշափական ընկալիչներ) և բարձր (ձայնաընկալիչներ) հաճախությամբ մեխանիկական գրգռման դեպքում: Լարումային ընկալիչները դրդվում են իրենց թաղանթի ձևախախտման ամբողջ ընթացքում: Գրգռիչի ազդման սկզբնական շրջանում գրանցվում են բարձր հաճախությամբ նյարդային ազդակներ, որից հետո ազդակահոսքը կայունանում է համեմատաբար ցածր հաճախությամբ և պահպանվում գրգռիչի ազդեցության ողջ ժամանակահատվածում: Լարումային ընկալիչների խմբին են պատկանում արյունատար անոթների, թոքերի և մկանահոդային ընկալիչները: Փուլալարումային ընկալիչներում էլեկտրական գործընթացները գրանցվում են գրգռիչի ազդեցության ամբողջ ժամանակահատվածում, միայն ԸՊՁի ամպլիտուդը և ԳՊՁի հաճախությունը կտրուկ նվազում են գրգռիչի երկարատև ազդեցության ժամանակ:

20.2.6. Զգայական ծածկագրում

Արտաքին աշխարհի մեխանիկական, քիմիական, լուսային և այլ բնույթի գրգռիչներ ընկալիչներում վերափոխվում են ուղեղի համար համապարփակ ազդանշանի՝ նյարդային ազդակի: Տեխնիկայում մեկ ազդանշանի արտահայտումը մյուսով կոչվում է ծածկագրում (կոդավորում): Նյարդային ծածկագրումը մի քանի հատկանիշներով տարբերվում է տեխնիկական համակարգերի ծածկագրումից: Վերլուծիչի ոչ մի մակարդակում գրգռի սկզբնական ձևը չի վերականգնվում: Նյարդային ծածկագրման երկրորդ կարևոր տարբերությունը ծածկագրի բազմաքանակությունն է ու վերածածկումը: Դա նշանակում է, որ ազդանշանի յուրաքանչյուր հատկանիշի համար միաժամանակ օգտագործվում են նյարդային ծածկագրի

զանազան տարբերակներ՝ նյարդային ազդակների հաճախությունը տարբեր նյարդաթելերում, դրդվող տարրերի թիվը § դրանց տեղաբաշխումը նեյրոնային շերտերում: Նշված ծածկագրերից յուրաքանչյուրի տեսակարար կշիռը կարող է փոխվել վերլուծիչի տարբեր մակարդակներում:

Ողնաշարավորների զգայական համակարգերում ազդանշանները ծածկագրվում են կրկնակի ծածկագրով՝ նյարդային ազդակների համազարկի առկայությամբ կամ բացակայությամբ: Ընկալիչները § բարձրագույն կենտրոնները ծածկագրում են գրգռիչների որակական § քանակական բնութագիրը, ուժգնության փոփոխությունը, ժամանակային ցուցանիշները § տարածական հատկանիշները:

20.3. Տեսողական համակարգ

2.3.1. Տեսողական զգայական համակարգի էվոլյուցիան

Շրջապատի միջավայրի մասին տեղեկատվություն ստանալու համար բազմաբջիջ կենդանիների օրգանիզմում ձ§ավորվել է տեսողական զգայական համակարգ: Աղեխորշավորների լույսի ընկալման պարզագույն օրգան է աչիկը, որը էկտոդերմի վրա տեղադրված զգայական բջիջների խումբ է: Մեդուզաների լուսազգաց բջիջները տեղադրված են շոշափուկների վրա § հովանոցի եզրերին: Նրանց գլխավոր ֆունկցիան լուսավորվածության մակարդակի փոփոխման տարբերակումն է: Լուսամեկուսիչ գունակով պատված բաժակաձ§ պարզ աչքեր ունեն տափակ որդերը § որոշ մեդուզաներ: Լուսազգաց բջիջները տեղաբաշխված են փոսիկի հատակին: Որոշ որդերի լուսազգաց բջիջները ցրված են մարմնի ողջ մակերեսով: Անողնաշարավորների տեսողական համակարգի հետագա էվոլյուցիան ընթացել է խցիկային § բարդ մոզաիկ աչքերի ձ§ավորմամբ:

Փափկամարմինների մոտ ձ§ավորվում է օպտիկական ապարատ, որը լույսի հոսքը վերափոխում է պատկերի § իրականացնում առարկայական տեսողություն: Նման աչքը փոքր անցքով խցիկ է ու գործում է միայն վառ լուսավորվածության պայմաններում: Խցիկային աչքն առավել զարգացած է գլխոտանի փափկամարմինների մոտ § իր կառուցվածքով հիշեցնում է ողնաշարավոր կենդանիների աչքը:

Բարդ աչքեր ունեն խեցգետնակերպերը, թրապոչները: Առավել բարդության դրանք հասնում են միջատների մոտ: Նրանց բարդ աչքը կազմված է բազմաթիվ օմատիդներից, որոնցից յուրաքանչյուրը վերամշակում է առարկայի միայն մեկ կետից հաղորդվող տեղեկատվությունը: Միջատների զույգ բարդ (ֆասետային) աչքերը տեղավորված են գլխի երկու կողքերին § կապված են ուղեղի լավ զարգացած տեսաբլթերի հետ: Աչքերի կառուցվածքի բարդությունը կախված է միջատների կենսաձ§ից, դրանք առավել բարդության են հասնում թռչողների մոտ:

Ողնաշարավոր կենդանիների զգայական համակարգերի շարքում տեսողական վերլուծիչը զբաղեցնում է կարճ§որագույն տեղերից մեկը: Արտաքին աշխարհի մասին տեղեկատվության մոտ 90%-ը ընկալվում է տեսողական վերլուծիչով (սննդի հայթայթում, սեռական զուգընկերոջ փնտրում, վտանգից խուսափում § այլն): Տեսողությունը տարածության մեջ հեռազգաց կողմնորոշման եղանակներից մեկն է: Դրա միջոցով տեղեկատվություն են ստանում ոչ միայն լույսի § մթի հերթագայման մասին, այլ§ իրականանում է մոտիկ § հեռու արտաքին

միջավայրի արտացոլումը: Լուսակենսաբանական պրոցեսների հիմքում ընկած են քիմիական մենահատուկ ռեակցիաներ, որոնց իրականացման համար անհրաժեշտ է արեգակի լուսային էներգիան: 400§750նմ ալիքի երկարություն ունեցող էլեկտրամագնիսական ճառագայթները մարդու կողմից ընկալվում են որպես լույս: Լուսային սպեկտրի երկարալիք ճառագայթները մեր կողմից ընկալվում են որպես կարմիր, իսկ կարճալիք ճառագայթները՝ կապտամանուշակագույն: Տեսողության հիմքում ընկած է ոչ թե լույսի բացարձակ պայծառության, այլ լույսի § խավարի միջ§ եղած հակադրության ընկալումը:

20.3.2. Տեսողական վերլուծիչի ծայրամասային բաժնի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Ողնաշարավոր կենդանիների աչքը գնդաձ§ է, ծածկված է վերին ու ստորին կոպերով: Աչքի արտաքին պատյանը շարակցահյուսվածքային անթափանցիկ թաղանթ է, որն ակնագնդին տալիս է որոշակի ձ§ § ունի պաշտպանական դեր (նկ.2.2): Նրա հետին մասը կազմում է սպիտակուցային պատյանը (լսնապատյան, սկլերա), որն ակնագնդերի առջ§ի մասում փոխարկվում է թափանցիկ եղջերաթաղանթի:

Շաղկապենին թափանցիկ հյուսվածք է, հարուստ արյունատար անոթներով, որն աչքի առջ§ի բ§եռամասում միանում է եղջերաթաղանթին: Եղջերաթաղանթը թափանցիկ պաշտպանական գոյացություն է, որի կորությունն էլ որոշում է լույսի բեկման առանձնահատկությունները: Եղջերաթաղանթի անկանոն կորության դեպքում տեսողական պատկերներն աղավաղվում են: Սպիտակուցապատյանի տակ գտնվում է արյունատար անոթներով § նյարդերով հարուստ անոթապատյանը: Վերջինս աչքի առջ§ում շարունակվում է որպես թարթչային մարմին, ապա՝ ծիածանաթաղանթ, որի գույնը պայմանավորված է նրանում պարունակվող գունակներով ու դրանց տեղաբաշխումով: Եղջերաթաղանթի § ծիածանաթաղանթի միջ§ գտնվում է աչքի առաջային խցիկը, որը լցված է «ջրային խոնավությամբ»: Ծիածանաթաղանթի կենտրոնում գտնվում է բիբը, որն ապահովում է ցանցաթաղանթի վրա առարկաների հստակ պատկերումը: Այն բաց է թողնում միայն կենտրոնական ճառագայթները, քանի որ ոսպնյակի ծայրամասերին ընկած ճառագայթներն ավելի ուժեղ են բեկվում, § եթե դրանք չվերացվեն, ապա ցանցաթաղանթի վրա կարող են ստացվել լուսացրման օղակներ: Ծիածանաթաղանթի հետ§ում տեղավորված է աչքի հետին խցիկը § ոսպնյակը: Հետին խցիկը առաջայինի հետ հաղորդակցվում է բբի միջոցով: Խցիկների շճային հեղուկն արտազատվում է թարթչային ելուստների անոթների կողմից § արտահոսում շլեմյան խողովակի մեջ: Հեղուկի շրջանառությունն ունի ֆիզիոլոգիական կարճ§որ նշանակություն, դրանով կարգավորվում է ներակնային ճնշումը:

Ոսպնյակը երկուռուցիկ թափանցիկ մարմին է, տեղավորված է բարակ նուրբ պատյանում § ցինյան կապաններով միացած է թարթչային մարմնին: Ոսպնյակի հետ§ում գտնվում է ապակենման մարմինը, որը հիալուրոնաթթվի կոլոիդ լուծույթ է արտաբջջային հեղուկում: Այն գրավում է ակնագնդի մեծ մասը: Եղջերաթաղանթը, ոսպնյակը, առաջային § հետին խցիկների հեղուկներն ու ապակենման մարմինն

աչքի օպտիկական համակարգի հիմնական բաղադրամասերն են, որոնք օժտված են լուսաբեկման հատկությամբ:

Աչքի օպտիկական համակարգը ցանցաթաղանթի վրա առաջացնում է արտաքին աշխարհի շրջված § փոքրացած պատկերը:

Բբային ռեֆլեքս: Բբի չափսերը կախված են լուսավորվածությունից: Ծիածանաթաղանթի մկանունքը փոփոխում է բբի մեծությունը § դրանով իսկ կարգավորում աչքի վրա ընկնող լույսի հոսքը: Ծիածանաթաղանթում գտնվում են երկու տեսակի մկանաթելեր՝ օղակաձ§ § ճառագայթաձ§: Օղակաձ§ մկանաթելերը նյարդավորվում են պարասիմպաթիկ, իսկ ճառագայթաձ§ը՝ սիմպաթիկ նյարդաթելերով: Օղակաձ§ մկանաթելերի կծկումը նեղացնում է բիբը, իսկ ճառագայթաձ§ մկանաթելերինը՝ լայնացնում: Այս հատկության շնորհիվ մենք հարմարվում ենք մութ § լույս միջավայրում պարզորոշ տեսողության: Ցավից § հույզերից (վախ, զայրույթ, թթվածնաքաղց § այլն) բիբը լայնանում է: Այն ախտաբանական մի շարք վիճակների կարճոր ախտանշան է: Բբի նեղացումը կոչվում է *միոզ*, լայնացումը՝ *միդրիազ*:

Հարմարում (ակոմոդացիա): Աչքի հարմարումը տարբեր հեռավորությամբ տեղադրված առարկաների հստակ պատկերման համար կոչվում է *ակոմոդացիա*: Մարդու աչքի հարմարեցումն իրականացվում է ոսպնյակի ուռուցիկության փոփոխմամբ: Ակոմոդացիայի մեխանիզմը թարթչային մարմնի հարթ մկանների կծկումն է, որոնք փոխում են ոսպնյակի ուռուցիկությունը: Դրանց կծկման ժամանակ ցինյան կապանները թուլանում են, ուստի փոքրանում է ոսպնյակի վրա ընկնող ճնշումը § այն իր առածգականության շնորհիվ ավելի ուռուցիկ տեսք է ընդունում: Դա հիմնականում տեղի է ունենում մոտիկ գտնվող առարկաները տեսնելիս: Թարթիչավոր մարմնի մկանները նյարդավորված են ակնաշարժ նյարդի պարասիմպաթիկ թելերով: Ակոմոդացիան պարզորոշ տեսողության մոտիկ կետը մոտեցնում է մինչ§ մի քանի սմ: Տարիքի մեծացմանը զուգընթաց ոսպնյակի առածգականությունը նվազում է, § ցինյան կապանների ձգվածության թուլացման ժամանակ ոսպնյակի ուռուցիկությունը էապես չի փոխվում կամ փոխվում է շատ աննշան: Այդ պատճառով պարզ տեսողության մոտակա կետն աչքից հեռանում է: Այս վիճակը կոչվում է *ծերունական հեռատեսություն* (պրեսբիոպիա): Ծերերի աչքի ակոմոդացիայի թերությունն ուղղվում է երկուռուցիկ ոսպնյակով:

Ցանցաթաղանթն աչքի լուսազգաց պատյանն է, ունի բազմաշերտ բարդ կառուցվածք: Ամենախորը գտնվող առաջին շերտը կազմված է գունակային բջիջներից, որոնք պարունակում են ֆուսցին: Այս շերտը կլանում է ճառագայթները § արգելակում լուսացրումը, որն էլ նպաստում է տեսողական պատկերների հստակ ընկալմանը: Գունակային բջիջները մասնակցում են նաճ լուսաընկալիչներում ընթացող նյութափոխանակության պրոցեսներին ու սինթեզում տեսողական գունակ:

Ցանցաթաղանթի լուսաընկալիչները ցուպիկներն ու սրվակիկներն են: Դեռճս մեկ դար առաջ Մ. Շուլտցը ողնաշարավորների լուսաընկալիչները բաժանել է երկու խմբի: Ցուպիկներ է անվանել երկար բարակ բջիջները, որոնք ունեն գլանաձճ արտաքին § ներքին հատված: Սրվակիկներն ունեն ավելի կարճ, հաստացած, գագաթում նեղացող ներքին հատված: Ցանցաթաղանթում գտնվում են նաճ երկբճռ նեյրոններ, որոնք սինապսային կապի մեջ են մտնում

ֆոտոընկալիչների § հանգուցային բջիջների հետ: Հանգուցային բջիջների որպես տեսողական նյարդ դուրս են գալիս ակնագնդից:

Ցանցաթաղանթի § աչքի օպտիկական առանցքի հատման տեղում տեղադրված է ոչ մեծ շրջան՝ դեղին բիծը, որն ունի մոտավորապես 1.5մմ տրամագիծ: Դեղին գույնը պայմանավորված է կարոտինոիդների պարունակությամբ: Բծի կենտրոնում գտնվում է խորացած՝ կենտրոնական փոսիկը: Այն պարունակում է միայն սրվակիկներ § առավել լուսազգաց կետն է: Ակնագնդի հատակի կենտրոնից մի փոքր միջայնորեն գտնվում է սպիտակավուն կլոր սկավառակ, որը տեսանյարդի դուրս գալու տեղն է: Այն զուրկ է լուսազգաց բջիջներից § կոչվում է կույր բիծ:

Մարդու ցանցաթաղանթը պարունակում է մոտավորապես 6§7 մլն սրվակիկներ § 110§125 մլն ցուպիկներ: Ցանցաթաղանթի կենտրոնից դեպի ծայրամաս սրվակիկներն աստիճանաբար պակասում են ու ավելանում է ցուպիկների թիվը: Ցանցաթաղանթի ծայրամասը պարունակում է միայն ցուպիկներ: Ցուպիկները լուսազգաց են, կարող են գրգռվել նույնիսկ մեկ քվանտ լուսային էներգիայով: Դրանք մթնաշաղային տեսողության ապարատ են: Սրվակիկները գործում են միայն լավ լուսավորվածության պայմաններում § հիմնականում գերակշռում են ցերեկային կենսածձ§ վարող կենդանիների ցանցաթաղանթում: Դրանք գունազգաց ապարատ են:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնները: Հանգուցային նեյրոնների աքսոնները կազմում են տեսողական նյարդը, որը համանուն անցքով մտնելով գանգի խոռոչ՝ թրքական թամբի վրա մասնակիորեն խաչվում է: Տեսողական նյարդի կազմի մեջ մտնող այն աքսոնները, որոնք սկսվում են ցանցաթաղանթի արտաքին կեսից (քունքային մակերեսից), գնում են դեպի նույն կողմի գլխուղեղային բաժիններն ու մեծ կիսագնդերի կեղ§ը, իսկ ցանցաթաղանթի՝ դեպի քթային կողմը դարձած մակերեսից դուրս եկող նյարդաթելերը խաչվում են (մոտավորապես կես միլիոն նյարդաթել): Խաչվածքից հետո նյարդը կոչվում է տեսողական ուղի, որը նյարդային ազդակներ է հաղորդում տեսադաշտի հակառակ կեսից: Տեսողական ուղու նյարդերը մոտենում են ուղեղի 4 բաժիններին՝ քառաբլուրների վերին երկբլուրների կորիզներին, միջանկյալ ուղեղի տեսաթմբի արտաքին ծնկածձ§ մարմնի կորիզներին (թիկնային § փորային), ենթատեսաթմբի վերխաչվածքային կորիզներին § միջին ուղեղի ակնաշարժ նյարդի կորիզներին: Արտաքին ծնկածձ§ մարմնից (ԿԾՄ) նյարդային ազդակները հասնում են մեծ կիսագնդերի կեղ§ի ծոծրակային բույթում տեղադրված առաջնային ուրվագծային տեսողական 17§րդ դաշտի III § IV§րդ շերտերում գտնվող աստղածձ§ ու բրգային նեյրոններին: Կապակցական նյարդաթելերը 17§րդ դաշտից ուղղվում են դեպի տեսողական երկրորդային 18, 19, 21 § 7§րդ դաշտերը:

Կեղ§ում իրականանում է երկակնային համամիտում: Յուրաքանչյուր կետում ներկայացված են աջ § ձախ աչքերի համաչափ (սիմետրիկ) դաշտերը:Դրանք նման են միմյանց ինչպես չափսերով, այնպես էլ հիմնական առանցքի կողմնորոշմամբ: Նեյրոնի ռեակցիան երկակնային դրդմամբ ավելի մեծ է, քան միակնայինի ժամանակ: Կեղ§ային մակարդակում իրականանում է նաձ§ ծավալադիտակային տեսողություն:

Տեսողական պատկերների ճանաչման գործում կարձ§որ նշանակություն ունեն ակնագնդերի շարժումները: Մարդու ակնագնդի՝ 4 ուղիղ (վերին, ստորին,

միջային, դրսային) § 2 թեք (վերին, ստորին) միջածիգ զոլավոր մկաններն ապահովում են աչքերի շարժումները բոլոր ուղղություններով՝ հորիզոնական, ուղղահայաց § իրենց առանցքի շուրջ: Ակնագնդերի շարժումներն իրականանում են միաժամանակ § համաձայնեցված: Արտաքին մկանն ակնագունդը պտտում է դեպի դուրս, իսկ ներքինը՝ դեպի ներս: Վերին § ստորին մկաններն ակնագունդը պտտում են դեպի վեր, ներք§ § որոշ չափով՝ ներս: Մոտիկ առարկաները դիտելիս անհրաժեշտ է տեսողական առանցքները համամիտել, իսկ հեռու առարկաները դիտելիս՝ զատել: Համամիտումն իրականանում է ներքին ուղիղ մկանների, իսկ տարամիտումը՝ արտաքին ուղիղ մկանների լարմամբ:

Վերին երկբլուրները § նախաճածկային շրջանի նեյրոնները կարգավորում են ակնագնդերը շարժող մկանները նյարդավորող գանգուղեղային 3 զույգ նյարդերի (ակնաշարժ, ճախարակային, զատող) գործունեությունը: Նախաճածկային շրջանի կորիզները կարգավորում են նաև աչքի հարմարման ռեֆլեքսները:

20.3.3. Ֆոտոքիմիական ռեակցիաները ցանցաթաղանթում

Ֆոտոընկալչական բջջի կառուցվածքը: Ցանցաթաղանթի ֆոտոընկալչական բջիջները՝ ցուպիկները § սրվակիկները, կազմված են գունակ պարունակող լուսազգաց արտաքին հատվածից, ներքին հատվածից, միացնող ոտիկից, նախասինապսային ծայրաելուստից: Արտաքին հատվածներն ուղղված են դեպի գունակային շերտը, այսինքն՝ դասավորված են լույսին հակառակ ուղղությամբ: Ցուպիկի արտաքին հատվածն ավելի երկար է § պարունակում է ավելի շատ տեսողական գունակ, քան սրվակիկինը: Դրանով է պայմանավորված ցուպիկի ավելի մեծ լուսազգայությունը: Ցուպիկը դրդվում է լույսի մեկ քվանտով, իսկ սրվակիկը՝ մի քանի հարյուր քվանտով: Ցուպիկի արտաքին հատվածը կազմված է 6մկմ տրամագծով 400§800 բարակ, իրար հետ հաղորդակցվող թիթեղներից:

Ֆոտոընկալչական բջջի արտաքին § ներքին հատվածները միացած են ոտիկով, որը ձ§ափոխված նեղ թարթիչ է § պարունակում է 9 զույգ միկրոխողովակներ: Ներքին հատվածը ունի խոշոր կորիզ § կորիզային բջիջներին հատուկ բոլոր օրգանոիդները: Ներքին հատվածում սինթեզվում են տեսողական գունակները § ներառվում թիթեղների մեջ:

Ցուպիկների արտաքին հատվածի թաղանթում պարունակվում է ռոդոպսին, որի լույսի կլանման սպեկտրի առավելագույնը 500նմ է: Երեք տեսակի (կապտա§, կանաչա§, կարմրազգաց) սրվակիկներում պարունակվում են 3 գունակներ, որոնց կլանման սպեկտրը գտնվում է կապույտ (420նմ), կանաչ (531նմ) § կարմիր (558նմ) ճառագայթների հատվածներում: Սրվակիկային կարմիր գունակը ստացել է յոդոպսին անունը:

Տեսողական գունակները կազմված են լուսային քվանտներն ընկալող ընդունիչից՝ քրոմոֆորից § սպիտակուցից՝ օպսինից, որը կենդանիների էկոլոգիայից կախված, կարող է ունենալ տարբեր կառուցվածք ու հատկություններ: Քրոմոֆորը կազմված է ռետինալից (վիտամին A§ի ալդեհիդ) § կարող է գտնվել տարածական տարբեր ուրվապատկերներով (իզոմեր ձ§եր):

Տեսողական բոլոր գունակների քրոմոֆորային խումբը 11§ցիս§ռետինալն է, որի աղբյուրը օրգանիզմում կարոտինոիդներն են:

Ցանցաթաղանթում իրականացվող ֆոտոքիմիական երֆույթներն իրենց արտահայտությունն են գտնում նրա էլեկտրական ակտիվությունում: Լույսի ազդեցությամբ ցանցաթաղանթի գումարային էլեկտրական պատասխանը կրում է էլեկտրացանցենագիր (էՑԳ) անվանումը, որը կարող է գրանցվել ամբողջական աչքից կամ միայն ցանցաթաղանթից:

20.3.4. Լուսազգայություն § գունազգայություն

Տեսողության երկակիության տեսության համաձայն՝ ցանցաթաղանթի սրվակիկները § ցուպիկները կազմում են տեսողության երկու ինքնուրույն համակարգեր: Մթնաշաղային տեսողությունն (անգույն լուսատեսողություն) ապահովում են ցուպիկները, իսկ գունատեսողությունը՝ սրվակիկները:

Տեսողության երկակիության տեսության օգտին են վկայում ցերեկային § գիշերային կենդանիների ցանցաթաղանթի կառուցվածքի ուսումնասիրության արդյունքները: Ցերեկային կենդանիների ցանցաթաղանթում (հավ, աղավնի) գոյություն ունեն համարյա միայն սրվակիկներ, իսկ գիշերային կենդանիների ցանցաթաղանթում (չղջիկ, բու) կան միայն կամ համարյա միայն ցուպիկներ:

Լուսազգայություն: Լույսի նկատմամբ ցանցաթաղանթի դրդունակությունն արտակարգ մեծ է: Այն կախված է աչքի § տեսողական վերլուծիչի նեյրոնների գործառական վիճակից: Գրգռիչի այն նվազագույն ուժը, որն առաջացնում է տեսողական զգայություն, կոչվում է աչքի բացարձակ զգայություն: Այն կազմում է 1x10§17§1x10§18Վտ (1x10§10§1x10§11էրգ/վրկ): Աչքի դրդման համար անհրաժեշտ է ընդամենը 8§47 քվանտ լուսային էներգիա: Ընդունվում է, որ մեկ ցուպիկը կարող է դրդվել 1 քվանտ էներգիայով: Գունային գրգռիչների նկատմամբ դրդունակությունն ավելի մեծ է ցանցաթաղանթի կենտրոնում, որտեղ գերակշռում են սրվակիկները, իսկ լուսային գրգռիչների նկատմամբ՝ ցանցաթաղանթի ծայրամասը, որտեղ գերակշռում են ցուպիկները: Լուսային զգայությունն առաջանում է աչքը 100 մվրկ§ից քիչ տ§ողությամբ գրգռելիս: Տեսողական վերլուծիչի ամենամեծ դրդունակությունը դրսևորվում է 20§25 տարեկան հասակում:

Ցուպիկների § սրվակիկների միջև§ գոյություն ունի փոխհակադարձ հարաբերություն: Սրվակիկները դրդվելիս ցուպիկներն արգելակվում են § հակառակը: Ցուպիկները դրդվում են նույնիսկ թույլ լուսավորության դեպքում (0.01 լյուքս): Պայծառ լույսի դեպքում (30 լյուքս § ավելի) գործում են միայն սրվակիկները: Գունատեսողությունն ապահովում են միայն որոշակի երկարությամբ լուսային ալիքները: Լույսի տեսանելի սպեկտրը սահմանափակվում է 390§760նմ երկարությամբ ալիքներով: Ավելի երկար կամ կարճ ալիքներն անտեսանելի են մարդու աչքի համար:

Գունազգայունություն: Լույսի տեսանելի սպեկտրի յուրաքանչյուր հատված առաջացնում է որոշակի գունազգայություն, որը համապատասխանում է հետևյալ երկարությամբ ալիքներին. կարմիր՝ 620§760նմ, նարնջագույն՝ 585§620նմ, դեղին՝ 575§585նմ, կանաչադեղնավուն՝ 550§575նմ, կանաչ՝ 510§550նմ, երկնագույն՝

480§510նմ, կապույտ՝ 450§480նմ, մանուշակագույն՝ 390§450նմ: Բնական պայմաններում արեգակի սպիտակ ճառագայթները պարունակում են սպեկտրի բոլոր գույները:

Տեսողական զգայությունները լինում են գունազուրկ § գունային: Գունազուրկ գույներ են համարվում սպիտակը, սՁը § երկուսի միջՁ ընկած մոխրագույնի բոլոր երանգները: Գունային գույներն օժտված են գունային տոներով § հագեցվածությամբ: Բնական պայմաններում մեր աչքերը միաժամանակ դրդվում են լույսի տարբեր երկարությամբ ալիքներով: Ռևստի ցանցաթաղանթի միՁնույն հատվածում միաժամանակ ընթանում են տարբեր երկարությամբ ալիքի ճառագայթների ազդեցությամբ հրահրված գործընթացներ:

Ներկայումս գոյություն ունեն գունատեսողության զանազան տեսություններ: Համընդհանուր ճանաչում ունի եռբաղադրամասային տեսությունը, որի համաձայն՝ ցանցաթաղանթում կան գույներն ընկալող երեք տարբեր տեսակի սրվակիկներ: Այս տեսության մասին դեռՁս 200 տարի առաջ խոսել է Մ.Լոմոնոսովը (1756): Նա ենթադրում էր, որ գույների ամբողջ բազմազանությունը ստեղծվում է 3 հիմնական գույների տարբեր չափերի խառնուրդով: Հետագայում Թ.Յունգը (1807) § Հ.Հելմհոլցը (1852) զարգացրին գունատեսողության եռբաղադրամասային տեսությունը: Նրանց կարծիքով սրվակիկներում գոյություն ունեն գունազգաց երեք նյութեր, որոնք համապատասխանում են կարմիր, կանաչ § մանուշակագույն (կապույտ) գույներին: Յուրաքանչյուր գույն ազդում է երեք գունանյութերի վրա տարբեր աստիճանով: Առաջացած նյարդային ազդակները գումարվում են տեսողական նեյրոններում § հասնելով կեղՁին՝ առաջացնում որՁէ գունազգայություն:

է.Հերինգի (1872) տեսության համաձայն՝ ցանցաթաղանթի սրվակիկներում կան երեք վարկածային գունազգաց նյութեր՝ սպիտակՁսՁ, կարմիրՁկանաչ § դեղինՁկապույտ: Լույսի ազդեցությամբ այս նյութերի քայքայումն առաջացնում է սպիտակ, կարմիր § դեղին գույների զգայություն: Այլ ճառագայթներն առաջացնում են նշված երեք նյութերի սինթեզ, որի հետՁանքով առաջանում է սՁ, կանաչ § կապույտ գույների զգայություն:

Գունատեսողության խանգարումներ: Գոյություն ունեն գունային զգայությունների տարբեր խանգարումներ: Ավելի հաճախ հանդիպում է հավկուրություն (հեմերալոպիա) հիվանդությունը, որի առաջացման հիմնական պատճառը A վիտամինի պակասն է § արտակարգ պայծառ լուսավորության դեպքում երկարատՁ աշխատանքը:

Գունակուրությունը կարող է արտահայտվել գունատեսողության ընդհանուր թուլացմամբ, որոշակի գույներ տեսնելու ընդունակության մասնակի § լրիվ կորուստով: Մասնակի գունակուրությունն առաջին անգամ նկարագրվել է ֆիզիկոս Դ. Դալտոնի (1794) կողմից: Դալտոնը տառապել է այդ հիվանդությամբ, որի համար գունատեսողության խանգարումները ստացել են դալտոնիզմ անվանումը: Գոյություն ունեն մասնակի գունակուրության 3 տարատեսակ.

1. *պրոտանոպիա,* երբ մարդիկ չեն տեսնում կարմիր գույնը (կարմրակույրեր), իսկ կապտաերկնագույն ճառագայթները թվում են անգույն:

2. *դեյտերանոպիայով* տառապող մարդիկ (կանաչակույրեր) կանաչ գույնը չեն տարբերում մուգՁկարմիր § երկնագույն գույներից:

3. *տրիտանոպիան* գունատեսողության այնպիսի խանգարում է, որի ժամանակ մարդը չի ընկալում կապույտ § մանուշակագույն գույները:

Գունատեսողության եռբաղադրամասային տեսության համաձայն՝ գունակուրության յուրաքանչյուր տեսակը պայմանավորված է սրվակիկային գունաընկալիչ երեք սուբստրատներից որ§է մեկի բացակայությամբ: Դիտվում է նաև§ լրիվ գունակուրություն (աքրոմատիզմ): Այդպիսի մարդիկ շրջապատող աշխարհը տեսնում են անգույն: Գունակուրությամբ տառապում են 8§10% տղամարդիկ § 0.5% կանայք: Դալտոնիզմով տառապում են 4§5% տղամարդիկ: Գունակուրությունը բնածին է § պայմանավորված է X քրոմոսոմում տեղակայված ռեցեսիվ ալելով:

Գունատեսողությունը էական դեր է խաղում մարդու կյանքում, ազդում է հուզային ոլորտի § տարբեր օրգանների կենսագործունեության վրա: Կարմիր գույնն առաջացնում է տաքության զգայություն, դրդում հոգեկան գործունեությունը, ուժեղացնում հույզերը § շուտ հոգնեցնում, նպաստում է մկանների լարմանը, արյան ճնշման բարձրացմանը, շնչառության հաճախեցմանը: Նարնջագույնը ուրախություն § հաճույք է պատճառում, նպաստում մարսողությանը: Դեղին գույնը ստեղծում է բարձր տրամադրություն, խթանում նյարդային համակարգը § տեսողությունը: Այն «ամենաուրախ» գույնն է: Կանաչը թողնում է թարմացնող § հանգստացնող ազդեցություն, օգտակար է անքնության, հոգնածության ժամանակ, իջեցնում է արյան ճնշումը § ԿՆՀ§ի ընդհանուր լարվածությունը: Այս գույնը բարենպաստ է մարդու համար: Երկնագույնը սառնության զգացմունք է առաջացնում § հանգստացնող ազդեցություն է թողնում նյարդային համակարգի վրա ավելի ուժեղ, քան կանաչը: Այս գույնն առավել նպատակահարմար է գերդրդունակ մարդկանց համար: Այն իջեցնում է արյան ճնշումը § մկանների լարումը: Մանուշակագույնը ոչ այնքան հանգստացնում է, որքան թուլացնում է հոգեաշխարհը:

20.4. Լսողության վերլուծիչ

Բնությունը լի է բազմատեսակ ձայներով: Կենդանիների արձակած ձայներն ունեն տեսակային մենահատկություն: Որքան բազմազան է կենդանական աշխարհը, նույնքան բազմատեսակ են կենդանիների տարբեր տեսակների արձակած ձայներն ու ձայնաընկալիչների կառուցվածքը:

20.4.1. Լսողական զգայական համակարգի էվոլյուցիան

Էվոլյուցիայի վաղ փուլերում ծովային մի շարք անողնաշարավորներ ձայնային տատանումներն ընկալում են ստատոցիստներով: Օրինակ, մեդուզաները ստատոցիստներով ընկալում են 8§13Հց հաճախությամբ ինֆրակարմիր ճառագայթները, որոնք կանխագուշակում են վրահաս փոթորիկը § կենդանուն հնարավորություն են տալիս լողալ դեպի անվնաս ջրային տարածություններ: Ծովային § քաղցրահամ ջրերի փափկամարմիններն ընկալում են մի քանի Հց§ից մինչ§ 2կՀց: Սակայն ձայնարձակման համակարգը նրանց մոտ բացակայում է: Ձայնարձակման § ընկալման համակարգը քիչ թե շատ զարգացել է հոդվածոտանիների § մասնավորապես միջատների մոտ: Ձայնային ազդանշանու-

մը միջատներին օգնում է գտնել հակառակ սեռին, կեր հայթայթել, վտանգի ժամանակ արձակել վրահաս վտանգի, խուճապի, ահաբեկիչ ձայներ: Օրինակ՝ գիշերային թիթեռների կրծքում գտնվող ձայնային ընկալչական բջիջները ընկալում են չղջիկների արձակած ուլտրաձայները § փախչում նրանց կեր դառնալուց: Ձայնային ազդանշաններ են արձակում հատվածավոր վերջավորությունների շփմամբ, մասնագիտացված թմբկային թաղանթների, թ§երի թրթռմամբ, շնչանցքերի միջով օդը բաց թողնելով, մարմնի տարբեր մասերով որ§է առարկային հարվածելով, իսկ ձայնային ալիքները ընկալում են մազիկային բջիջների, ջոնստոնյան § թաղանթային օրգաններով:

Ողնաշարավոր կենդանիները ձայնային տատանումները ընկալում են ներքին ականջում կամ լաբիրինթոսում տեղադրված օրգաններով: Առաջնաջրային ողնաշարավորները՝ բոլորաբերանները, ունեն լավ զարգացած լաբիրինթոս, իսկ երկակի (ցամաքային § ջրային) կենսած§ վարող կենդանիները լաբիրինթոսից բացի ունեն ձայնային տատանումները ընկալող §ս մեկ այլ՝ կողագծի օրգան: Լաբիրինթոսի § կողագծի ընկալչական բջիջները ձայնային ազդանշանների ընկալման գործում կատարում են տարբեր ֆունկցիաներ:

Ողնաշարավորների տարբեր դասերի լսողական ֆունկցիաները իրականացնում են տարբեր բծեր § պտկիկներ: Ձկների մոտ դրանք բծային գոյացություններ են, որոնք տեղավորված են լաբիրինթոսի ստորին մասում, որտեղ կողագծի օրգանից առաջանում է կույր պարկը: Զարգացման բարձր աստիճանի հասած ձկների (ծածանազգիներ) հեռադիր դաշտի տատանումների ուժեղացումը իրականացնում է լողափամփուշտը լաբիրինթոսին միացնող Վեբերի ապարատը:

Ցամաքային կենսած§ին անցնելու հետ§անքով երկկենցաղների մոտ ձ§ավորվել է միջին ականջը թմբկաթաղանթով, որն օդի տատանումները հաղորդում է միջին ականջին: Ժամանակակից անպոչ երկկենցաղների միջին ականջն ունի պարզ կառուցվածք § ներկայացված է լսողական մեկ ոսկրիկով, որը մեկ ծայրով կռճիկով միացված է թմբկաթաղանթին, իսկ մյուս ծայրով հենվում է ձվածձ պատուհանին, որը հաղորդակցվում է ներքին ականջին: Երկկենցաղների ներքին ականջի թաղանթային լաբիրինթոսը գտնվում է կախված վիճակում ոսկրային լսողական պատիճում § պարունակում է 2 պտկիկ:

Սողունները ընկալում են 50§10000Հց հաճախությամբ ձայնային ալիքներ, իսկ առավելագույն զգայունությունը դրս§որվում է 1000Հց-ի սահմաններում:

Թռչունների արտաքին լսանցքը կարճ է, մեծ ծավալով § ունի բարդ ծալքեր: Ներկայումս բացահայտված է, որ նման կառուցվածքն ազդում է լսողության հաճախության բնութագրի վրա: Նրանց միջին ականջը ներկայացված է թմբկախոռոչով § ունի մեկ թիթեղանման ոսկրիկ, որը վերջանում է ձվածձ§ պատուհաններին հենվող սկավառակով: Ներքին ականջը կարճ, թույլ ծռված խողովակ է: Հիմային թաղանթի երկարությամբ տեղադրված է խխունջային օրգանը, որը կազմված է հենարանային § ընկալչական բջիջներից ու ծածկված է ծածկաթաղանթով: Խխունջի ծայրային մասը զբաղեցնում է կույր պարկը, իսկ մոտակա ծայրում տեղադրված է բուն ձայնային ընկալիչը՝ հիմային պտկիկը: Թռչունները ընկալում են 30§30000Հց հաճախությամբ ձայնային ալիքներ: Թռչունների հաճախության տարբերակման շեմքը խիստ բարձր է: Օրինակ՝ որոշ թութակների մոտ 0.3§1.0կՀց սահմաններում կազմում է 0.3§0.7%, այսինքն՝ մոտ է մարդկային ականջի հնարավորություններին: Առավել զարգացած ծայրամասային

լսողական ապարատ ունեն կաթնասունները, ուստի նպատակահարմար է այն քննարկել ավելի մանրամասն:

20.4.2. Լսողական վերլուծիչի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Կաթնասունների, այդ թվում մարդու լսողական օրգանը կազմված է արտաքին, միջին § ներքին ականջից:

Արտաքին ականջը ներառում է ականջախեցին, արտաքին լսողական անցուղին, որն ականջախեցու ներքին մակեր§ույթի շնորհիվ նման է ձագարի: Ականջախեցին կապաններով ամրանում է քունքոսկրին § ունի մնացուկային (ռուդիմենտ) մկաններ, որոնք կենդանիների մոտ լավ զարգացած են § իրականացնում են ականջախեցու շարժումները: Ականջախեցու ձագարանման ձ§ը խոսափողի դեր է կատարում § նպաստում տարբեր ուղղություններով ականջին հասնող ձայները խտացնել ու ուղղել դեպի լսողական անցուղին: Արտաքին լսողական անցուղին վերջանում է թմբկաթաղանթով: Թմբկաթաղանթի մակերեսը կազմում է 66§69.5մմ2 § ունի 0.1մմ հաստություն, ու միջին ականջը սահմանազատում է արտաքինից: Այն ձագարաձ§ է, որի կենտրոնը ներհրված է թմբկախոռոչի կողմը: Թմբկաթաղանթի հենքը ներդակազմ շերտ է, դրանում կան շրջանաձ§ § ճառագայթաձ§ թելեր, որոնք լարում են թմբկաթաղանթը:

Միջին ականջն օդակիր խոռոչների § խորշիկների մի համակարգ է, որը տեղավորված է քունքոսկրի հաստության մեջ: Միջին ականջում գտնվող 3 ոսկրիկները՝ մրճիկը, սալը § ասպանդակը՝ թմբկաթաղանթի տատանումները հաղորդում են ներքին ականջին (նկ.3.4): Ականջային ոսկրիկները ձայնային ճնշումը մեծացնում են մոտավորապես 22 անգամ: Դա կախված է հիմնականում թմբկաթաղանթի (0.69սմ2) § ձվաձ§ պատուհանի (0.032սմ2) մակերեսների տարբերությունից: Ոսկրիկների երկրորդ ֆունկցիան մեծ ուժգնության ձայների դեպքում իրենց շարժման բնույթի փոփոխման ընդունակությունն է: Երբ ձայնային ճնշումը հասնում է 120 դԲ, § մարդն իր ականջներում ծակոց է զգում, փոխվում է ոսկրիկների շարժման բնույթը:

Միջին ականջի թմբկախոռոչը եվստախյան փողով միանում է քթըմպանին: Դրանով կարգավորվում է թմբկախոռոչի օդի ճնշումը մթնոլորտային օդի ճնշման հետ: Միջին ականջը ներքինից սահմանազատող պատի վրա, բացի ձվաձ§ պատուհանից, գտնվում է նա§ թաղանթով ծածկված կլոր պատուհան:

Ներքին ականջն իր մեջ ընդգրկում է խխունջը § հավասարակշռության օրգանը: Այն գտնվում է քունքոսկրի բրգի հաստության մեջ § բաղկացած է ոսկրային ու թաղանթային լաբիրինթոսներից: Ոսկրային լաբիրինթոսում տարբերում են՝ անդաստակ, 3 կիսաբոլոր խողովակներ § խխունջ: Անդաստակը § կիսաբոլոր խողովակները կազմում են անդաստակային ապարատը, իսկ խխունջը՝ լսողական: Խխունջը պարուրաձ§ ոսկրային խողովակ է, որը պտտվում է իր կենտրոնում գտնվող ցողունի շուրջը: Կաթնասունների խխունջի պարույրների թիվը հասնում է հինգի, մարդկանցը՝ 2.5 է 35 մմ երկարությամբ: Ոսկրային պարուրաձ§ խողովակը թաղանթային լաբիրինթոսի երկու թաղանթներով (ռեյսներյան § հիմային) բաժանվում է երեք սանդուղքի՝ անդաստակի սանդուղք (scala vestibuli), որը

հաղորդակցվում է անդաստակի հետ, թմբկային սանդուղք (scala tympani), որը հարում է խխունջի կլոր պատուհանին § միջին սանդուղք (scala media), որտեղ գտնվում է լսողական ապարատը: Անդաստակը § թմբկային սանդուղքներն իրար հետ հաղորդակցվում են խխունջի գագաթում՝ դարձանցքով՝ (helicotrema): Միջին սանդուղքը լցված է կալիումի մեծ խտությամբ ներավշով (էնդոլիմֆա) § հաղորդակցվում է անդաստակային օրգանի ներավշի հետ: Անդաստակային § թմբկային սանդուղքները լցված են շրջավշով, որի բաղադրությունը համարյա չի տարբերվում հյուսվածքային հեղուկից: Հիմային թաղանթի վրա գտնվում է ձայն ընկալող ապարատը՝ կորտյան օրգանը (նկ.3.5): Մարդու ընկալչական բջիջները մոտավորապես 23000 են, որոնք ներքին շերտում դասավորված են մեկ շարքով (3500 բջիջ), իսկ արտաքին շերտում՝ 3§4 շարքով (12000§20000 բջիջ):

Ձայնային ալիքն ազդում է թմբկաթաղանթի վրա § ոսկրային համակարգով հաղորդվում ձվածճ պատուհանին ու անդաստակային սանդուղքի շրջավշին: Քանի որ հեղուկը չի կարող սեղմվել, ուստի շրջավշի շարժումը դարձանցքով հաղորդվում է թմբկային սանդուղքին § ապա կլոր պատուհանով հետ՝ դեպի միջին ականջ: Շրջավշի տեղաշարժը կարող է կատարվել նաճ կարճ ճանապարհով: Ռեյսներյան թաղանթը թեքվում է § միջին սանդուղքով հաղորդվում հիմային թաղանթին, իսկ ապա թմբկային սանդուղքով ու կլոր պատուհանի թաղանթով՝ դեպի միջին ականջի խոռոչ: Այս դեպքում տեղի է ունենում հիմային թաղանթի § նրա վրա տեղավորված ընկալչական բջիջների տատանում: Ընդ որում արտաքին շերտի բջիջներն ավելի ուժեղ են տատանվում, քան ներքինը, քանի որ հիմային թաղանթն ամրացված է:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Կաթնասունների, այդ թվում մարդու լսողական վերլուծիչն ունի կառուցվածքային ընդհանուր պլան: Առաջին կարգի երկբճեռ նեյրոնները գտնվում են պարուրաճճ հանգույցում, որը տեղավորված է կորտյան օրգանին զուգահեռ: Երկբճեռ նեյրոնների ծայրամասային վերջույթներն ավարտվում են մազակազմ ընկալչական բջիջներում, իսկ կենտրոնական նյարդաթելերը կազմում են լսողական նյարդը: Կորտյան օրգանի ներքին շերտի մազակազմ բջիջներն ավելի շատ են նյարդավորված (լսողական նյարդերի 90%), որն ապահովում է ազդակի հաղորդման մեծ հավանականություն: Արտաքին շերտի մի քանի ընկալչական բջիջներ նյարդավորվում են մեկ նյարդաթելով: Երկրորդ կարգի նեյրոնները կազմում են երկարավուն ուղեղի խխունջային կորիզների համալիրը:

Լսողական վերլուծիչի հաջորդ մակարդակը վերին ձիթապտղի կորիզների համալիրն է, որտեղ կատարվում է լսողական ուղիների առաջին խաչվածքը: Երկարավուն ուղեղի լսողական կորիզների նեյրոնների աքսոնները կազմավորում են կողմնային ժապավեն (lemniscus lateralis), որի նյարդաթելերի մեծ մասը գնում է դեպի միջին ուղեղի լսողական ստորին երկբլուրներ, իսկ մյուս մասը վերջանում է միջանկյալ ուղեղի տեսաթմբի միջային ծնկածճ մարմնում: Այստեղ տեղադրված են երրորդ կարգի նեյրոններ: Ծնկածճ մարմնի մանրաբջջային հատվածի նեյրոնների աքսոնները կազմում են լսողական ճառագայթներ, որոնք ուղղվում են դեպի կեղճի լսողական շրջան: Լսողական կեղճը համարվում է լսողական վերլուծիչի բարձրագույն կենտրոն, որը տեղադրված է քունքային բլթում § ըստ Բրոդմանի զբաղեցնում է 41, 42 § մասնակիորեն 43 դաշտերը: Կատվի լսողական կեղճում տարբերում են AI, AII, AIII Ep § կղզյակաքունքային (ins T) շրջանները: Մեծ

կիսագնդերի լսողական շրջանում նույնպես գոյություն ունի ձայնային տոների տեղային ներկայացուցչություն: Շների § կատուների կեղ§ում ցածր հաճախությամբ ձայներն ընկալող նեյրոնները տեղադրված են արտասիլվիյան գալարի հետին, իսկ բարձր հաճախությամբ ձայներն ընկալող նեյրոնները՝ առջ§ի մասում:

Լսողական վերլուծիչի մենահատուկ ուղին բազմաթիվ մուտքեր ունի նյարդային համակարգի տարբեր բաժիններից (տեսողական, մարմնազգայական, ուղեղիկ, ցանցանման գոյացություն § այլն):

Մարդկային ականջը զանազանում է ձայնի ուժը կամ հնչեղությունը, նրա բարձրությունը § ձայներանգը (տեմբր):

20.4.3. Ձայնի ընկալման տեսությունները

Կորտյան օրգանում ձայնի բարձրության (ձայնի հաճախության) ընկալման վերաբերյալ գոյություն ունեն մի քանի վարկածներ: 1863թ. Ա. Հելմհոլցը ձ§ակերպել է լսողության ռեզոնանսային տեսությունը, ըստ որի ձայնի տարբեր հաճախություններ ծածկագրվում են հիմային թաղանթի երկարությամբ իրենց ճշգրիտ տեղադրվածությամբ: Կարճ թելերը տեղավորված են խխունջի նեղ մասում, հիմքին մոտ § ռեզոնանսի մեջ են մտնում բարձր հաճախությունների, իսկ գագաթին մոտ գտնվող երկար թելերը՝ ցածր հաճախությունների դեպքում:

Գ. Բեկեշին (1951) առաջարկել է «վազող ալիքի» տեսություն: Ըստ Բեկեշու՝ հիմային թաղանթն ավելի կարծր է խխունջի հիմքում, իսկ գագաթի ուղղությամբ նրա կարծրությունն աստիճանաբար փոքրանում է: Թաղանթի տատանումների ընթացքում ալիքները «վազում» են հիմքից դեպի գագաթը: Բարձր հաճախության ալիքները վազում են հիմային թաղանթով շատ կարճ տարածություն, իսկ երկար ալիքները տարածվում են հեռու: Հետ§ապես հիմային թաղանթի սկզբնահատվածը ֆիլտրում է բարձր, իսկ գագաթային հատվածը՝ ցածր հաճախությունները: Միջին հաճախություններն ընկալվում են թաղանթի միջին հատվածում տեղակայված ընկալչական բջիջներով:

Ձայնի ուժը: Դա էներգիայի քանակն է, որը ժամանակի միավորի ընթացքում անցնում է մակեր§ույթի եզակի միավորով § արտահայտվում է Վտ/մ2 մեծությամբ: Ձայնի հնչեղության միավորը բելն է: Այն իրենից ներկայացնում է ձայնի ազդող ուժգնության տասնորդական լոգարիթմի (I) հարաբերությունը ուժգնության շեմքային մեծությանը (Io): Պրակտիկայում սովորաբար որպես հնչեղության միավոր ընդունում են դեցիբելը՝ այսինքն 0.1 բելը կամ 10 lg I/Io, որտեղ I ազդող ուժն է, իսկ I0 ձայնի ենթաշեմքային ուժն է 1000Հց հաճախության § 20.81Պա ձայնային ճնշման դեպքում:

Լսելի ձայնի բարձրությունը կախված է տատանումների հաճախությունից: Ձայնի տատանումների հաճախությունն արտահայտվում է հերցերով (Հց): Հերցը մեկ տատանում է վայրկյանի ընթացքում: Ձայնի աղբյուրի անշարժության դեպքում ձայնն ունի աղբյուրի հաճախությունը: Տատանման մեկ հաճախությամբ առաջացած ձայնը կոչվում է ձայներանգ (տոն):

Հաճախությունների ձայնածավալը, որն ընկալում է հասուն մարդը, կազմում է ըստ երաժշտական սանդղակի 10օկտավ՝ 16§20Հց միևչ§ 16§20կՀց: Այս ձայնածավալը հատուկ է միևչ§ 25 տարեկան մարդկանց, այնուհետ§ տարեցտարի նվազում է, իսկ ծերերինը կազմում է 15կՀց: 20կՀց§ից բարձր հաճախությունները

կոչվում են ուլտրաձայներ, 20Հց§ից ցածր հաճախությունները՝ ինֆրաձայներ: Խոսելիս ձայնային դիապազոնը կազմում է 300Հց մինչ§ 3.5կՀց: Երեխաների լսողության վերին սահմանը 22կՀց է: Շատ կենդանիների լսողության վերին սահմանը մարդուց ավելի բարձր է: Շունը լսում է մոտավորապես 38000Հց, կատուն՝ 70000Հց, չղջիկը՝ 100000Հց հաճախությամբ ձայներ: Ըստ բարձրության՝ մարդկային ականջը զանազանում է 4000§4500 տարբեր ձայներ:

Տարածական լսողությամբ օժտված են մարդը § կենդանիները: Նրանք տարածության մեջ որոշում են ձայնի աղբյուրի դիրքը: Այն հիմնված է երկականջային լսողության վրա: Ձայնի աղբյուրը կարճ ալիքների դեպքում հիմնականում որոշվում է երկու ականջին հասնող ձայնային ալիքի ուժգնության տարբերությամբ, իսկ երկար ալիքների դեպքում՝ փուլերի տարբերությամբ:

Խխունջում գրանցվում են հինգ տեսակի էլեկտրական պոտենցիալներ՝ *ներխխունջային*, *ընկալչական*, *միկրոֆոնային*, *գումարային* § *լսողական նյարդի*: Ներխխունջային պոտենցիալը գրանցվում է ձայնի բացակայության ժամանակ § ունի +80 մՎ մեծություն, քանի որ ներավիշը հարուստ է կալիումով § աղքատ նատրիումով: Ներխխունջային պոտենցիալն ապահովում է խխունջի գոյացությունների բ§եռացումը, որն էլ հեշտացնում է մեխանիկական էներգիայի վերափոխումն ընկալչական բջիջների դրդման պրոցեսի:

Լսողական ընկալչական բջջի թաղանթային պոտենցիալը կարելի է գրանցել ներբջջային եղանակով: Բջջաթաղանթի ներքին մակերեսը լիցքավորված է բացասական (-80մՎ), իսկ արտաքին մակերեսը ողողող ներավիշը՝ դրական (+80մՎ): Ուստի բջջի ներքին § արտաքին մակերեսների միջ§ պոտենցիալները տարբերությունը կազմում է 160մՎ, որը հնարավորություն է տալիս ընկալել թույլ ձայնային տատանումները: Այն ունի բարդ հաճախային բնութագիր:

Խխունջի միկրոֆոնային պոտենցիալն առաջանում է ձայնն ազդելիս: Այն կարելի է գրանցել խխունջի մեջ էլեկտրոդներ մտցնելով, որոնք միացվում են ուժեղացուցչին § բարձրախոսին: Բարձրախոսը վերարտադրում է հաղորդած ձայնը: Միկրոֆոնային պոտենցիալն առաջին անգամ գրանցվել է կատվի կորտյան օրգանում § ապա այլ կաթնասունների լսողության օրգանում: Որոշ դեպքերում դրանք վերարտադրում են նա§ ձայնային ալիքի ձ§ը: Միկրոֆոնային պոտենցիալի տատանասահմանը մեծ է խխունջի այն հատվածներում, որոնք համապատասխանում են տվյալ տոնի դեպքում հիմային թաղանթի առավելագույն տատանումներին: Մեծ հաճախությամբ ուժեղ ձայների (բարձր տոներ) ազդեցությամբ առաջանում է պոտենցիալների ելակետային տարբերաւության կայուն տեղաշարժ: Այս եր§ույթը ստացել է գումարային պոտենցիալ անվանումը: Գումարային պոտենցիալը վերարտադրում է ոչ թե ձայնային ալիքի ձ§ը, այլ նրա ծռումը: Տարբերում են դրական § բացասական գումարային պոտենցիալներ: Դրանց մեծությունները համեմատական են ձայնային ճնշման ուժգնությանը § ծածկութային թիթեղին ընկալչական բջիջների մազիկների հպման ուժին: Բացասական գումարային պոտենցիալը կապված է ներքին, իսկ դրական § միկրոֆոնային պոտենցիալը՝ արտաքին մազակազմ բջիջների դրդման հետ: Ընկալչական բջիջների դրդման հետ§անքով (միկրոֆոնային § գումարային պոտենցիալներ) լսողական նյարդում §ս գրանցվում են նյարդային ազդակներ:

Ձայնի ուժը ծածկագրվում է դրդվող նեյրոնների թվով § դրանցում առաջացող նյարդային ազդակների հաճախությամբ: Թույլ ձայների դեպքում

դրդվում են փոքրաթիվ, բարձր դրդելի օժտված նեյրոններ, իսկ ձայնի ուժեղացման դեպքում դրդվող նեյրոնների թիվը մեծանում է: Ուստի հաղորդվող նյարդային ազդակների խտությունը դիտվում է որպես ձայնի հնչեղության նյարդաֆիզիոլոգիական համահարաբերական:

Լսողական վերլուծիչի հարմարումը: Լսողական հարմարում ասելով՝ հասկանում են լսողության շեմքերի բարձրացում (զգայունության իջեցում), որը ծագում է ձայնային գրգռիչի ազդեցությամբ: Լսողական հարմարումը բնութագրվում է լսելիության շեմքի տեղաշարժով § ելակետային զգայունության վերականգնման ժամանակով:

Լսողության հարմարման գործընթացում մեծ դեր ունի ցանցանման գոյացությունը, որը ոչ միայն փոխում է լսողական վերլուծիչի հաղորդող ուղիների § կեղ§ային կենտրոնների ակտիվությունը, այլ§ կենտրոնախույս ազդեցության միջոցով կարգավորում է լսողական ընկալիչների զգայունությունը՝ որոշելով նրանց «հարմարեցման» մակարդակը լսողական գրգռիչների ընկալմանը:

20.5. Անդաստակային վերլուծիչ

Մեր մոլորակում բոլոր կենդանի էակները զարգացել են երկրի տիեզերական ձգողության դաշտում, ուստի դա ստիպել է նրանց ձեռք բերել որոշակի դիրք ուղղահայաց գործող ծանրության ուժի հանդեպ: Երկրի տիեզերական դաշտում կողմնորոշվելու համար կենդանիների մեծ մասն ունի մարմնի դիրքի ընկալիչ՝ յուրահատուկ ականջաքարային (օտոլիտային) ապարատ, որը կատարելագործվել է էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում:

20.5.1. Անդաստակային զգայական համակարգի էվոլյուցիան

Միաբջիջ պարզագույններն օժտված են միջավայրում կողմնորոշվելու ընդունակությամբ: Թարթիչավորները տարբերում են «վերն» ու «վարը»՝ օգտագործելով պինդ ներբջջային ներառուկներ: Դրանք մյուլլերյան բշտիկներն են, որոնք լցված են կլոր հանքային միացություններով:

Բազմաբջիջ անողնաշարավորների (բացառությամբ միջատների) հավասարակշռության, երկրի ձգողական դաշտի ընկալման օրգան են ստատոցիստները: Վերջիններս փակ խոռոչներ են, որոնք լցված են հեղուկով § պարունակում են ստատոլիտներ: Դրանք արտազատվում են ստատոցիստի մասնագիտացված բջիջների կողմից կամ էլ ստատոցիստ են մտցվում շրջապատի միջավայրից (ավազահատիկներ): Ստատոցիստի խոռոչը պատված է ընկալչական բջիջներով, որոնք որոշ կենդանիների մոտ դասավորված են համաչափ, իսկ մյուսների մոտ առաջացնում են կուտակներ՝ բծեր: Մարմնի դիրքը փոխվելիս ստատոլիտները շարժվում են § առաջացնում ընկալչական բջիջների մազիկների շեղում: Աղեխորշավորների (մեդուզա) ստատոցիստները տեղադրված են հովանոցի եզրերին § որպես ստատոլիտ պարունակում են $CaSO_4$-ի բյուրեղներ:

Խեցգետնակերպերի ստատոցիստները տեղավորված են բեղիկների հիմքում § առաջացնում են հորիզոնական ու ուղղահայաց խողովակներ: Դրանց

մեջ եղած հեղուկը դրդում է տարբեր խումբ բջիջների մազիկներին, որոնք հանդիսանում են անկյունային արագացման ընկալիչներ:

Միջատները զուրկ են ստատոցիստներից: Նրանք մարմնի տեղաշարժի մասին ազդակներ ստանում են մարմնի արտաքին մակերեսույթում տեղադրված մազիկավոր թիթեղիկներից: Միջատների մի մասն էլ պտտական շարժումներն ընկալում է մակաթիկների միջոցով:

Ողնաշարավոր կենդանիների մարմնի դիրքի պահպանման և շարժման համար ձևավորվել է անդաստակային ապարատը:

Անդաստակային ապարատը զարգացել է ձկների կողագծի օրգանից, որի խոռոչից արտափքվել են երկու պարկիկներ և սկիզբ տվել կիսաբոլոր խողովակներին: Միքսինայի մոտ ձևավորվել է մեկ ուղղահայաց խողովակ, միևոգայի մոտ՝ 2, իսկ բոլորաբերանների մոտ՝ 3 խողովակ, որոնք եռաչափ տարածության մեջ ազդանշանում են ցանկացած ուղղությամբ շարժման մասին:

Ողնաշարավորների ձգողական ընկալիչները տեղավորված են լաբիրինթոսում (ներքին ականջ): Լաբիրինթոսը գտնվում է քունքոսկրի բրգի մեջ և կազմված է նախադռնից, կիսաբոլոր խողովակներից և խխունջից: Առաջին երկուսը միասին կազմում են անդաստակային ապարատը, որը հանդիսանում է հավասարակշռության օրգան և մեծ դեր է կատարում միջավայրում կողմնորոշվելու համար: Այն ուղեղին տեղեկատվություն է հաղորդում օրգանիզմի դիրքի, մարմնի, գլխի գծային և անկյունային տեղաշարժերի մասին:

20.5.2. Անդաստակային վերլուծիչի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Բարձրակարգ ողնաշարավոր կենդանիների և մարդու անդաստակային ապարատը կազմված է նախադռնից (vestibulum) երկու թաղանթային պարկիկներով՝ կլոր (սակկուլուս) և ձվաձև (ուտրիկուլուս) ու երեք կիսաբոլոր, իրար նկատմամբ փոխուղղահայաց խողովակներից (canales cemicircularis) (նկ.4.3): Առաջային խողովակը տեղավորված է ճակատային հարթությամբ, հետինը՝ նետաձիգ, իսկ դրսայինը՝ հորիզոնական: Յուրաքանչյուր խողովակ ունի մեկ պարզ և մեկ լայնացում ունեցող սրվակիկային ոտիկ, որում գտնվում է կատարիկ, որտեղ տեղավորված են մեխանաընկալչական բջիջներ՝ մազիկավոր շշանման I կարգի և գլանաձև II կարգի բջիջներ: Երկու տեսակի բջիջների կուտիկուլայից դուրս են գալիս մազիկների խրձեր:

Կիսաբոլոր խողովակների ընկալչական ապարատն ազդանշանում է գլխի շարժումները երեք փոխուղղահայաց ուղղություններով և ընկալում շառավղային արագացումները:

Լաբիրինթոսի օտոլիտային հատվածում պարկիկները՝ սակուլուսը (sacculus) և ուտրիկուլուսը (utriculus) գանգի հանդեպ տեղադրված են որոշակի դիրքով: Գլխի և մարմնի ուղիղ դիրքի դեպքում ուտրիկուլուսը տեղադրված է հորիզոնական, իսկ սակուլուսը՝ ուղղահայաց դիրքով: Գլխի թեքումն առաջացնում է պարկիկների տեղաշարժ հորիզոնական և ուղղահայաց դիրքերի միջև որոշ անկյան տակ: Պարկիկներում ընկալիչները հավաքված են խմբերով՝ բծերով (macula sacculi, macula utriculi): Ընկալիչների մազիկները մտնում են դոնդողանման զանգվածի

մեջ, որի վերին մասում տեղադրված են կալցիումի ածխաթթվական աղի բյուրեղներ (նկ.4.4): Դրանք ականջաքարերն են: Երկրի ձգողական դաշտում մարմնի դիրքի յուրաքանչյուր փոփոխություն ուղեկցվում է ականջաքարային թաղանթի տեղաշարժմամբ § կտրող ուժերի առաջացմամբ, որոնք ազդում են ընկալչական բջիջների մազիկների վրա: Օտոլիտային ապարատն ազդանշանում է գլխի դիրքի, արագացող կամ դանդաղող ուղղագիծ շարժումների մասին:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Պարկիկների բծերը § կիսաբոլոր խողովակների սրվակիկները նյարդավորվում են անդաստակային նյարդի նյարդաթելերով, որոնց մարմինները գտնվում են ներքին լսողական խողովակում (Սկարպի հանգույց): Այս նեյրոնների աքսոնները կազմում են գանգուղեղային 8§րդ նյարդի անդաստակային մասը § լսողական նյարդի հետ միասին մտնում երկարավուն ուղեղ՝ ընդհատվելով անդաստակային կորիզներում (նկ.4.5): Անդաստակային կորիզներից նյարդային ազդակները հաղորդվում են ուղեղիկին, ակնաշարժ նյարդի կորիզներին, հակակողմյան անդաստակային կորիզներին, ողնուղեղի պարանոցային բաժնի շարժանեյրոններին, անդաստակա§ողնուղեղային ուղիով ողնուղեղի տարածիչ մկանների շարժանեյրոններին, ցանցանման գոյացությանը, ենթատեսաթմբի § տեսաթմբի կորիզներին: Անդաստակային կորիզները լրացուցիչ նյարդային ազդակներ են ընդունում պարանոցային ընկալիչներից: Այս կապերն ապահովում են մարմնի հավասարակշռության ինքնավար հսկողությունը:

Անդաստակային ազդակները կեղ§ին հաղորդվում են երկու ուղիով: Առաջին ուղին անդաստակային կորիզներից ազդակները հաղորդում է տեսաթմբի փորային հետկողմնային կորիզին: Երկրորդ՝ անդաստակա§ուղեղիկատեսաթմբային ուղին ազդակները հաղորդում է փորկողմնային կորիզի միջային հատվածին: Կաթնասունների տարբեր ներկայացուցիչներ միմյանցից տարբերվում են ուղեղի կեղ§ում անդաստակային ուրվագծային շրջանների տեղադրվածությամբ: Կապիկների կեղ§ային անդաստակային շրջանը տեղադրված է հետկենտրոնական գալարի հետին մասում՝ առաջին § երկրորդ մարմնազգայական շրջանների միջ§: Մարդու անդաստակային շրջանի տեղադրվածությունը կեղ§ում վերջնականապես բացահայտված չէ: Ըստ որոշ գիտական աղբյուրների (Վ. Սմիրնով, 2004)՝ մարդու անդաստակային վերլուծիչի կենտրոնական բաժինը տեղակայված է մեծ կիսագնդերի կեղ§ի քունքային շրջանում՝ լսողական շրջանից առջ§ (ըստ Բրոդմանի՝ 21§22 դաշտեր):

20.5.3. Անդաստակային համակարգի զգայունությունը

Կաթնասունների անդաստակային ապարատի զգայունությունը խիստ մեծ է: Մարդու ականջաքարային ապարատն ընկալում է 2սմ/վրկ2 գծային արագացում: Դեպի կողմ գլխի թեքման զանազանման շեմքը կազմում է 1°, իսկ դեպի առաջ § հետ՝ 1.5§2°: Լրացուցիչ գրգիռների ժամանակ (ճոճում, թրթռում) տեղի է ունենում անդաստակային ապարատի զգայունության նվազում: Օրինակ՝ ինքնաթիռում գործող թրթռումը բարձրացնում է գլխի թեքման տարբերակման շեմքը դեպի առջ§ § հետ մինչ§ 5օ, իսկ դեպի կողքերը՝ 10օ: Կիսաբոլոր խողովակների կատարները մարդուն հնարավորություն են ընձեռում ընկալել 2§3սմ/վրկ2 մեծությամբ

շառավղային արագացումները կամ որ§է հարթությամբ պտտական շարժման դանդաղումը:

Անդաստակային գրգիռներով ծագող ռեֆլեքսները բաժանվում են ստատիկական § ստատոկինետիկական խմբերի: Ստատիկական՝ կեցվածքային § կեցվածքալարումային ռեֆլեքսներն ապահովում են մարմնի հավասարակշռությունը կանգնած § տարբեր անկյուններով թեքման ժամանակ: Դրանք իրակ-անանում են ականջաքարային ապարատի մասնակցությամբ: Ստատոկինետիկական ռեֆլեքսներն իրականացնում են շարժումները § ապահովվում են ականջաքարային ապարատի ու կիսաբոլոր խողովակների մասնակցությամբ: Ստատոկինետիկական ռեֆլեքսներից է անդաստակային ակնախաղը:

Անդաստակային կորիզների § վեգետատիվ նյարդային համակարգի կապերի շնորհիվ անդաստակային վերլուծիչի ուժեղ գրգռման ժամանակ դրսևորվում են սիրտ§անոթային համակարգի, ստամոքս§աղիքային ուղու § այլ օրգանների անդաստակա§ընդերային ռեակցիաներ, որոնք ուղեկցվում են գլխապտույտով, փսխմամբ, քրտնազատությամբ, սիրտ§անոթային համակարգի գործունեության խանգարումներով (տախիկարդիա): Այս ախտանշանները դրսևորվում են ծովային, շարժման հիվանդությունների, պտտական շարժումների ժամանակ, օրորվելիս § այլն: Այդ ժամանակ դիտվում է դեմքի գունատում, գլխապտույտ, սառը քրտինք, թքազատություն, փսխում, սրտի կծկումների հաճախացում, ապա դանդաղում, արյան ճնշման անկում § վեգետատիվ այլ ռեֆլեքսներ:

Անկշռելիությունն էապես չի ազդում կիսաբոլոր խողովակների վրա: Սակայն ականջաքարային ապարատի վրա ազդող երկրի ձգողական ուժի բացակայությունը զգալիորեն բարձրացնում է անդաստակային ապարատի դրդելիությունը, որը տիեզերքում առաջացնում է ճոճման ախտանշան, հատկապես գլխի շարժումների ժամանակ (Կորիոլիսի արագացում): Անկշռելիության պայմաններում անդաստակային ապարատի անջատման ժամանակ շարժումների համաձայնեցումը գլխավորապես իրականանում է տեսողական § շարժազգայական վերլուծիչներով:

20.6. Մարմնազգայական վերլուծիչ

Կենդանի էակները պատված են արտաքին ծածկույթով, որը նրանց սահմանազատում է արտաքին միջավայրից: Արտաքին ծածկույթի միջոցով կենդանիները տեղեկատվություն են ստանում արտաքին միջավայրի ֆիզիկական փոփոխությունների, կենդանի էակների կամ առարկաների ազդեցության մասին: Մարմնի ծածկույթներն իրենց կառուցվածքով բարդ գոյացություններ են § իրականացնում են բազմատեսակ գործառություններ՝ պաշտպանական, արտազատական, փոխանակության, շնչառական § այլն: Դրանցից մեկն էլ զգայական ֆունկցիան է:

20.6.1. Մարմնազգայական համակարգի էվոլյուցիան

Կենդանական աշխարհի բոլոր տիպերի ծ§ավորումը կատարվել է ջրում: Ջուրը, որպես արտաքին միջավայր, օժտված է մի շարք առանձնահատկություն-

ներով, որն իր կնիքն է թողել օրգանիզմների բոլոր համակարգերի, այդ թվում նա§ զգայական համակարգերի զարգացման վրա: Շարժվող փոքր օրգանիզմները, ո-րոնք օժտված են պարբերաբար կծկվող օրգաններով (թաղանթներ, մտրակներ, թարթիչներ, լողակներ § այլն) տատանումների մեծ տատանասահմանի ու ջրի բարձր խտության պատճառով հանդիսանում են մոտակա դաշտի ներգործության աղբյուրներ: Առաջին կենդանի էակները, հանդիպելով մոտակա դաշտի ազդեցու-թյանը, այն ընկալելու համար ձեռք են բերել ընկալչական համակարգ, որպեսզի կողմնորոշվեն կենդանի էակներով բնակեցված ջրային միջավայրում: Նման ընկալչական համակարգ արդեն ձ§ավորվել է բակտերիաների ու պարզագույնների մոտ:

Աղեխորշավորների մոտ ձ§ավորվում է մասնագիտացված զգայական համակարգ, որն ընկալում է մոտակա դաշտի տեղաշարժը § ապահովում սննդա-յին, պաշտպանական ու կողմնորոշային վարքագծային ռեֆլեքսների իրականա-ցումը: Հիդրանմանները ջրում լողացող խեղգետիններին «զգում» են մոտակա դաշտում ջրի մասնիկների ցածր հաճախությամբ տեղաշարժով: Այն ընկալում են հիպոդերմի զգայական բջիջներով, որոնց ծայրին կա մեկական երկար թարթիչ: Այս բջիջները սփռուն տեղավորված են շոշափուկների մակեր§ույթին, չունեն նեյրիտ § դրդումը ուղղակիորեն հաղորդում են մաշկաէպիթելային բջիջներին (նկ.20.6.1.):

Տափակ որդերի հիպոդերմի բջիջներն առաջին անգամ տարբերակվում են որպես քիմիա- § մեխանաընկալիչներ, իսկ վերջիններս էլ ստորաբաժանվում են հպումային § հեռազգաց շոշափական ընկալիչների: Նրանք իրենց ծայրին ունեն երկար չշարժվող թարթիչներ, որոնք մարմինը ծածկող էպիթելի թարթիչներից ավելի դուրս են ցցված: Ընկալիչների մարմինը տեղավորված է ծածկութային էպիթելի տակ, իսկ նեյրիտը գնում է դեպի գլխային նյարդային հանգույցներ: Օղակավոր որդերի հիպոդերմում հայտնաբերված են մի քանի տեսակի զգայական գոյացություններ, որոնք §ս կարող են դիտվել որպես մեխանաընկալիչներ:

Հոդվածոտանիների շոշափական ընկալիչների դեր է կատարում մազիկավոր բջիջը, որը նյարդավորվում է երկբ§եռ նեյրոնով: Զգայական բջջի ընկալող մասը կուտիկուլայի ելուն է, որը շարժուն միացված է մարմնի ծածկույթների հետ հաղորդվող թաղանթին (նկ...): Կուտիկուլայում տեղավորված զգայական բջիջները նյարդաթելերով ազդակը հաղորդում են նյարդային շղթայի համապատասխան հատվածի հանգույցին:

Մորեխների § երկթ§անիների գլխում տեղավորված մազիկները թռիչքի ժամանակ շարժման մեջ են դրվում օդի հոսքով § ազդանշանում շարժման ուղղության շտկման մասին: Ճանճերի համապատասխան ընկալչական օրգանները տեղավորված են բեղիկների վրա:

Ի տարբերություն անողնաշարավորների, բոլոր ողնաշարավոր կենդանիների մարմինը զուրկ է կուտիկուլայից § ծածկված է մաշկով: Ողնաշարավորների մաշկային ծածկույթը պարունակում է բազմատեսակ լրացուցիչ գոյացություններ (թեփուկներ, զրահ, փետուրներ, մազեր): Ուստի ընկալչական օրգանները §ս հարմարված են մասնագիտացված ծածկութային գոյացություններին:

Չկների գլխի մաշկում տեղադրված շոշափական ընկալիչներն ազդանշանում են հպումը:

Բոլորաբերանայինների, ձկների § որոշ ջրային երկկենցաղների կողագծի օրգանն ընկալում է մարմնի երկարությամբ ջրի տեղաշարժը, համարվում է նա§ կողմնորոշման § ինֆրաձայների ընկալման օրգան: Նշված կենդանիների մարմնի կողքերին տեղավորված են զգայական խողովակների բարդ համակարգ:

Ներկայումս բացահայտված է, որ որոշ ձկների կողագծի օրգանում մեխանաընկալիչների հետ միասին կան նա§ զգայական բջիջներ, որոնք ընկալում են ջրային միջավայրի թույլ էլեկտրական դաշտերը: Մեխանա§ § էլեկտրաընկալիչները նյարդավորվում են կողագծի օրգանի սեփական նյարդերով:

Երկկենցաղների շոշափական նյարդային վերջույթները տեղաբաշխված են մարմնի ողջ մաշկով, առավել խիտ՝ հարբերանային շրջանում § վերջավորություններում:

Սողունների մաշկում §ս հայտնաբերված են 2 խմբի դանդաղ հարմարվող մեխանաընկալիչներ, որոնք միմյանցից տարբերվում են գրգռման շեմքով, ազդակահոսքի հաճախությամբ § հաղորդման արագությամբ:

Թռչունների § կաթնասունների փետրային ու մազային ծածկույթի առկայության պատճառով առանձնահատուկ նշանակություն են ստանում այն մեխանաընկալիչները, որոնք կապված են մազի, փետուրի հիմքին ու կոճղեզի շուրջն առաջացնում զամբյուղաձ§ հյուսակ: Նման արագ հարմարվող ընկալիչներն ավելի զգայուն են, քան մաշկի խորքում գտնվող ընկալիչները: Որոշ կրծողների (առնետներ) § գիշատիչների (կատուներ) դնչի վիբրիսները §ս հանդիսանում են շոշափական ընկալիչներ, դրանց բարդ ընկալչական ապարատը բազմակողմանի տեղեկատվություն է հաղորդում ոչ միայն հպման § ճնշման մասին, այլ§ հանդիպող առարկաների ձ§ի մասին:

Առավել մեծ զգայունությամբ են օժտված պրիմատների § մարդու մազային ծածկույթ ունեցող մաշկային հատվածների մեխանաընկալիչները:

20.6.2. Մարմնազգայական վերլուծիչի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Ողնաշարավոր կենդանիների մարմնազգայական համակարգը պարունակում է ջերմա§, ցավա§, մեխանաընկալիչներ: Ամենապարզ կառուցվածք ունեցող զգայական ընկալիչները մերկ նյարդային վերջույթներն են, որոնք հանդիպում են վերնամաշկում § բուն մաշկում՝ առաջացնելով խիտ ցանցեր ու հյուսակներ:

Մարդու մաշկի մազային ծածկույթից զուրկ պտկային շերտում (ձեռքի § ոտնաթաթի մատներ, ափային մաս, ներբան, շրթունքներ, լեզու, սեռական օրգաններ, կաթնագեղձերի պտուկներ) գտնվում են մերկ նյարդային վերջույթներ § մասնագիտացված գոյացություններ: Մատների, ափերի § ներբանի մակերեսին տեղավորված են Մեյսների կոնաձ§ մարմնիկներ, որոնք ունեն բարդ կառուցվածք § պատված են պատիճով: Մաշկի ավելի խոր շերտերում, բուն մաշկում, ջլերի հիմքի մոտ ենթամաշկային բջջանքում տեղավորված են Պաչինիի մարմնիկներ, Մերկելի թիթեղիկներ, Կրաուզեի սրվակներ § այլն, որոնք ավելի կատարելագործված գոյացություններ են § ընկալում են ճնշման ու ձգման տեղային փոփոխություններ:

Մազային ծածկույթով պատված մաշկում (մաշկի մակերեսի 90%) նույնպես տարբերում են ազատ նյարդային վերջույթներ, որոնք նյարդաթելերի սփռուն

ճյուղավորումներ են § միահյուսվում են այլ նյարդաթելերի հետ: Նյարդաթելերի յուրահատուկ տեսակ են մազարմատների պարկերը, որոնք կազմված են նյարդերի զամբյուղածձ§ ճյուղավորումներից § մազարմատի պարկուճի (ֆոլիկուլ) բջիջների շուրջը եղած բարակ նյարդաթելերից: Վերջիններս, փաթաթվելով մազարմատին, պարկի մեջ ստեղծում են ցանց: Մազապատված մաշկի ստորին շերտերում նույնպես հանդիպում են Մերկելի մարմնիկներ, որոնք խմբավորվում են մաշկի պտկային շերտում § կազմում Պինկուսի գմբեթ: Բուն մաշկի խորքում գտնվում են Ռուֆինիի § Ֆատեր§Պաչինիի մարմնիկներ (նկ.5.5): Վերջիններս ճնշման § թրթռման ընկալիչներն են:

Մաշկային զգայության ամենատարածված տեսություններից մեկի (Հ.Մյուլլեր, 1830) համաձայն՝ նշված ընկալիչների գերակշռող մասը մասնագիտացել է մենահատուկ գրգռիչի նկատմամբ: Ազատ նյարդային վերջույթները բազմաբնույթ են § ընդունում են ցավային, ջերմային, մեխանիկական ազդակներ: Մաշկային ընկալիչներն ընդունում § հաղորդում են հետ§յալ զգայությունները՝ հպում, ճնշում, ձգում, թրթռոց, ցավ, սառնություն § տաքություն: Ըստ որում, հպումը, ճնշումը, ձգումը § թրթռոցը հաճախ ընդհանրացնում են մեկ բառով՝ շոշափական: Ռուֆինիի մարմնիկները տաքության ընկալիչներ են, Կրաուզեի սրվակները՝ սառնության, Պաչինիի մարմնիկները՝ ճնշման § թրթռման, Մեյսների մարմնիկները, Մերկելի թիթեղները § մազային պարկուչների ընկալիչները՝ հպման: Ժամանակակից պատկերացումներով դրանց սահմանազատումն այնքան էլ հստակ չէ:

Մաշկում ցավային զգայունությունը կախված է նյարդային ազատ վերջույթների տեղադրվածությունից § ուրիշ ընկալիչների հետ դրանց ունեցած փոխհարաբերություններից: Մաշկում տեղակայված ցավային մենահատուկ ընկալիչները բաժանվում են երկու խմբի՝ մեխանազգայուն § մեխանաջերմազգայուն: Վերջիններս բազմաբնույթ ընկալիչներ են, § դրանց քանակը մարդու մաշկում գերակշռում է այլ տեսակի նոցիցեպտորներից:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Մաշկի ընկալիչներից ազդակահոսքը գլխուղեղ է հաղորդվում երկու ուղիով՝ ողնուղեղ§տեսաթմբային § միջային ժապավենով (լեմնիսկային): Առաջին ուղին ֆիլոգենետիկորեն հնագույն է: Այն կազմված է ողնուղեղային հանգույցներում տեղադրված առաջին կարգի նեյրոններից, որոնց միելինազուրկ դանդաղ հաղորդող նյարդաթելերով ազդակները հաղորդվում են ողնուղեղի գորշ նյութի տարբեր կորիզներին: Երկրորդ կարգի նեյրոնները տեղադրված են ողնուղեղի հետին եղջյուրների գորշ նյութում: Նրանց աքսոններն անցնում են հակառակ կեսը § առաջացնում ողնուղեղի սպիտակ նյութի առաջակողմնային ուղին, որը ողնուղեղով § ուղեղաբնով հասնում է տեսաթումբի փորհիմային մենահատուկ կորիզային համալիր, միջային ծնկածձ§ մարմին, ուղեղաբնի կորիզներ § ենթատեսաթումբ: Նշված կորիզներում տեղակայված երրորդ կարգի նեյրոնների աքսոնները մասնակիորեն ուրվագծվում են կեղ§ի մարմնազգայական գոտում: Այս ուղին հիմնականում հաղորդում է ցավային § ջերմային, մասամբ նաև§ շոշափական նյարդային ազդակներ 30մ/վրկ արագությամբ: Ընդ որում, ցավային զգայությունը կեղ§ում համարյա արտահայտված չէ: Տեսաթումբը համարվում է ցավային զգայության բարձրագույն կենտրոն, որի համապատասխան կորիզների նեյրոնների 60%§ը ցավազգաց են:

Ջերմակարգավորմանը մասնակցում է նաև§ ենթատեսաթումբը:

Լեմնիսկային ուղին ողնուղեղ§տեսաթմբային ուղու համեմատ էվոլյուցիոն զարգացման ավելի ուշ փուլերում առաջացած ուղի է: Այն կազմված է միելինապատ, արագ հաղորդող նյարդաթելերից, որոնք մտնելով ողնուղեղի հետին սյուներով հասնում են երկարավուն ուղեղի նազելի (Հոլ) § սեպաձ§ (Բուրդախ) կորիզներին: Նրանց նեյրոններից սկսվող նյարդաթելերը խաչվում են ձիթապտղի կորիզների սահմանում § առաջացնում միջային ժապավենը, որն ավարտվում է տեսաթմբի փորհիմային կորիզային համալիրում (VL): Նշված ուղին գրգիռներ է հաղորդում հպման § ճնշման մասին մինչ§ 80մ/վրկ արագությամբ: Տեսաթմբի փորհիմային կորիզային համալիրում տեղակայված են երրորդ կարգի նեյրոններ, որոնց աքսոններն ավարտվում են կեղ§ի մարմնազգայական գոտում:

Պրիմատների, այդ թվում նա§ մարդու մաշկային համակարգը զբաղեցնում է կեղ§ի հետկենտրոնական գալարը (1, 2, 3 դաշտեր), ուր ավարտվում են տեսաթմբի փորմիջային համալիրի նեյրոնների աքսոնները: Այս շրջանում մաշկային համակարգն ուրվագծված է «կետը կետին» սկզբունքով: Այդպիսի տեղադրությունն անվանում են մարմնատեղադրական ներկայացուցչություն, որ ստեղծում է «հոմունկուլուսի» հայտնի պատկերը:

20.7. Ցավային վերլուծիչ

Էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում ստեղծված ցավային վերլուծիչը ձ§ավորում է ցավազգայություն, որը կար§որ նշանակություն ունի օրգանիզմի համար, քանի որ ազդարարում է արտակարգ § վնասակար գործոնների ազդեցության մասին: Ցավը միաժամանակ ախտաբանության եզակի § կար§որագույն ցուցանիշ է:

20.7.1. Ցավային վերլուծիչի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Ցավային վերլուծիչի ծայրամասային բաժինը ներկայացված է ցավընկալիչներով, որոնք Չ. Շերինգտոնը անվանել է *նոցիցեպտոր* (լատ. nocere§քայքայել): Ցավային ընկալիչների կառուցվածքի վերաբերյալ կան վիճելի կարծիքներ: Ըստ Մ.Ֆրեյի (1895) *ցավային մենահատկության տեսության* ցավազգայությունը կարող է առաջանալ միայն մենահատուկ ցավընկալիչների դրդմամբ ու հատուկ ուղիներով ցավային ազդակների հաղորդմամբ: Գոյություն ունի նա§ ցավի ընկալման ոչ մենահատուկ տեսություն, որը ձ§ակերպել է Ա. Գոլդշտեյդերը (1894) *ուժգնության տեսության* հիման վրա: Այս տեսության համաձայն ցավի զգայությունը ձ§ավորվում է տարբեր ընկալիչների գերուժեղ գրգռման հետ§անքով համապատասխան նյարդային կենտրոնների դրդման գումարմամբ:

Ժամանակակից պատկերացմամբ ցավընկալիչները բարձր շեմքային ընկալիչներ են, որոնք ըստ դրդման մեխանիզմի բաժանվում են մեխանա§ § քիմիացավընկալիչների:

Մեխանացավընկալիչները գլխավորապես տեղադրված են մաշկում, ջլերում, հոդապարկերում § լորձաթաղանթում: Նրանք Aկ տեսակին պատկանող միելինապատ նյարդաթելերի ազատ նյարդային վերջույթներ են 4§30մ/վրկ

դրդման հաղորդման արագությամբ: Մեխանացավընկալիչների մենահատուկ գրգռիչ է ազդակների ազդեցությամբ ընկալիչի թաղանթի ծ§ախախտումն ու վնասումը, հյուսվածքների սեղմվելն ու ծգվելը: Այս ընկալիչների մեծամասնությունը արագ հարմարվող են:

Քիմիացավաընկալիչները նույնպես տեղադրված են մաշկում, լորձաթաղանթում, բայց ավելի շատ ներքին օրգանների մանր զարկերակների պատերին: նրանք C տեսակին պատկանող միելինազուրկ նյարդաթելերի ազատ վերջույթներ են 0,4§2մ/վրկ դրդման հաղորդման արագությամբ: Քիմիացավաընկալիչների մենահատուկ գրգռիչ են քիմիական այն նյութերը (ալգոգեններ), որոնք հյուսվածքներից վերցնում են O_2 § խանգարում օքսիդացման գործընթացները:

Ըստ ազդեցության մեխանիզմի՝ տարբերում են 3 տեսակի ալգոգեններ: Հյուսվածքային ալգոգենները (սերոտոնին, հիստամին, ացետիլխոլին § այլն) առաջանում են շարակցական հյուսվածքի պարարտ բջիջների քայքայումից ու ընկնելով միջհյուսվածքային հեղուկի մեջ ակտիվացնում են ազատ նյարդային վերջույթները: Պլազմային ալգոգենները (բրադիկինին, կալլիդին, պրոստագլանդիններ) փոփոխիչ ազդեցություն են թողնում քիմիացավընկալիչների վրա՝ բարձրացնելով նրանց զգայունությունը ցավային գործոնների հանդեպ: Տախիկինիններ-ը (P նյութը) արտազատվում են նյարդերի վերջույթներից վնասակար ազդեցությունների ժամանակ: Դրանց ազդեցությունը տեղային է § դրսևորվում է նույն նյարդի թաղանթային ընկալիչների վրա:

Ցավառաջացման պատճառներից է նա§ դրդված նյարդային վերջույթներում § հյուսվածքներում H^+ իոնների խտության փոփոխությունն ու սպիտակուցները ճեղքող ֆերմենտների առաջացումը:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Ցավային ազդակները ընկալիչներից կենտրոնական նյարդային համակարգ են հաղորդվում երկու ուղիով: Առաջինը միելինապատ արագ հաղորդող բարակ նյարդաթելեր են, որոնց ակտիվացումն առաջացնում է սուր ցավի զգայություն: Երկրորդը՝ միելինազուրկ դանդաղ հաղորդող նյարդաթելերը, որոնց դրդման ժամանակ առաջանում է մորմոքիչ ցավ: Այս ուղիներով ազդակները հաղորդվում են համապատասխան զգացող հանգույցներին: Վերջիններիս նեյրոնների աքսոնները մտնում են ողնուղեղի հետին եղջյուրներ § սինապսներ առաջացնում ներդիր երկրորդ կարգի նեյրոնների վրա: Դրդման հետագա հաղորդումն իրականացնում են լեմնիսկային § արտալեմնիսկային ուղիները: Լեմնիսկային մենահատուկ «արագ» հաղորդող ուղին սկսվում է ողնուղեղի ներդիր նեյրոններց, որոնց աքսոնները ողնուղեղ§տեսաթմբային ուղիով հասնում են տեսաթմբի փորհիմային կորիզի նեյրոններին: Վերջիններս համարվում են երրորդ կարգի նեյրոններ § նրանց աքսոնները հասնում են կեղ§: Ոչ մենահատուկ արտալեմնիսկային «դանդաղ» հաղորդող ուղին §ս սկսվում է ողնուղեղի համապատասխան ներդիր նեյրոններց ու կողմնաճյուղերով հասնում գլխուղեղի տարբեր գոյացություններին՝ միջին ուղեղին, տեսաթմբին § ցանցանման գոյացությանը: Այս ուղիով ազդակները հաղորդվում են տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզներին § ապա մեծ կիսագնդերի կեղ§ի բոլոր շրջաններին:

Ցավային վերլուծիչի հաղորդող լեմնիսկային ուղին ավարտվում է մարմնազգայական առաջին § երկրորդ գոտիներում: CI գոտին իրականացնում է ցավային ազդակների վերլուծությունն ու սուր, ճիշտ տեղակայված ցավի

զգայության ձ§ավորումը: Ուրվագծային երկրորդային CII շրջանը, որը գտնվում է սիլվիյան ակոսի խորքում, մասնակցում է ցավի ըմբռնմանն ու վարքի ծրագրի մշակմանը: Ոչ մենահատուկ ուղին սփռուն ուրվագծվում է կեղ§ի տարբեր շրջաններում: Ցավի հուզային երանգավորումը իրականացնում են մասնավորապես լիմբիական համակարգը § ակնակապճա§ճակատային շրջանը: Նրանք մասնակցում են նա§ ցավի վեգետատիվ բաղադրամասերի ձ§ավորմանը:

20.7.2. Ցավի տեսակները

Տարբերում են ցավերի առաջնային (նորագույն) § երկրորդային (նախնական) տեսակներ: Առաջնային ցավը ճիշտ տեղակայված է, ունի սուր ծակող բնույթ § առաջանում է մեխանաընկալիչների ու արագ հաղորդող A նյարդաթելերի դրդման ժամանակ: Այն հաղորդվում է ողնուղեղ§տեսաթմբային ուղիով մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մարմնազգայական ուրվագծվող գոտիներին: Երկրորդային ցավը դանդաղ է առաջանում, հստակ տեղակայված չէ, ունի մորմոքող բնույթ § քիմիաընկալիչների ակտիվացման հետ§անք է:

Ըստ ցավի տեղակայման տարբերում են մարմնական § ընդերային ցավ: Մարմնական մակերեսային է կոչվում մաշկային ծագում ունեցող ցավը: Եթե ցավի աղբյուրը տեղավորված է մկաններում, ոսկրերում, հոդերում § շարակցական հյուսվածքում, ապա այն անվանում են խորքային ցավ: Վերջինս բութ ցավ է, ճշգրիտ տեղակայված չէ, հեշտությամբ տարածվում է շրջապատի հյուս-վածքներին ու առաջացնում տհաճ զգայություններ, սրտխառնոց, ուժեղ քրտնարտադրություն, արյան ճնշման անկում: Մինչդեռ մաշկային մկանային ցավը (ասեղի ծակոցը) առաջացնում է տեղային ցավային զգայություն, որն արագ անհետանում է գրգռիչի դադարից հետո:

Ընդերային ցավը չունի ճիշտ տեղակայում: Այն կարող է առաջանալ օրգանում՝ ցավընկալիչների տեղակայման մասում կամ էլ օրգանից դուրս՝ այլ օրգանի շրջանում կամ մաշկային մակերեսում:

Ըստ ցավի տեղակայման § հիվանդագին գործընթացի հարաբերակցության՝ տարբերում են տեղային, ուրվագծվող, ճառագայթվող § արտացոլվող ցավեր (նկ...): Տեղային ցավերը տեղակայված են ցավընկալչային ազդեցության շրջանում: Ուրվագծվող ցավազգայությունն առաջանում է նյարդի երկարությամբ՝ նրա մոտակա § հեռադիր հատվածներում: Ճառագայթվող ցավերը տեղակայվում են նյարդի մեկ ճյուղի նյարդավորման շրջանում, նույն նյարդի մեկ այլ ճյուղի նյարդավորման շրջանում ցավային գրգռման ժամանակ:

Արտացոլվող ցավերն էապես տարբերվում են մյուս տեսակի՝ մասնավորապես ուրվագծվող ցավից: Դրանք առաջանում են ոչ թե նյարդաթելի ուղղակի, այլ ընկալչական վերջույթների գրգռման հետ§անքով: Օրինակ, սրտում առաջացող ցավը հեշտությամբ ընկալվում է բազկում § ձեռքի միջային մասում: Հայտնի են մաշկի առանձին հատվածների § ներքին օրգանների միջ§ եղած փոխհարաբերությունները:

Ուստի արտացոլվող ցավերը կար§որ նշանակություն ունեն տարբեր հիվանդությունների ախտորոշման համար:

Երֆակայական (կենտրոնական կամ զգայազրկված) ցավերը ի հայտ են գալիս օրգանի հեռացումից կամ զգայազրկումից հետո: Սովորաբար դրան նախորդում է վնասված օջախից առաջացած երկարատֆ ցավը, քանի որ ԿՆՀֆի համապատասխան շրջաններում առաջանում են դրդման ուժեղ օջախներ ֆ արգելակման գործընթացների պակաս: Այս բոլորը համապատասխան նյարդային գոյացություններին նախապատրաստում է դրդման երկարատֆ շրջանառության: Վնասված օրգանի վիրահատությունը ստեղծում է լրացուցիչ ազդակահոսք, որն էլ ուժեղացնում է դրդման շրջանառությունը՝ ստեղծելով դրդման ախտածին օջախ («գեներատոր»): Այս դրդումները, հասնելով գլխուղեղի մեծ կիսագնդերի կեղֆ, ընդունվում են որպես երկարատֆ, անընդհատ ֆ տանջալից ցավեր:

20.8. Օրգանիզմի հակացավընկալչական համակարգը

Ցավազգայությունն անհատական է ֆ կախված է օրգանիզմի ֆիզիոլոգիական վիճակից: Բնության մեջ հանդիպում են մարդիկ, որոնք ի ծնե զուրկ են ցավի զգայությունից (ժառանգական անցավազգայություն): Որոշ մարդիկ էլ խիստ ցավազգաց են: Կլինիկայում հանդիպում են հիվանդներ, որոնց մոտ կարող է նկատվել ինքնածին ցավազգայություն արտաքին վնասվածքների կամ հիվանդության բացակայության դեպքերում:

Այս բոլորի բացատրությունը տրվեց միայն XX դարի 70ֆական թվականներին, երբ օրգանիզմում ցավազգաց համակարգին համատեղ բացահայտվեց, հակացավազգաց կամ ցավազերծող էնդոգեն համակարգը:

20.8.1. Հակացավընկալչական համակարգի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Հակացավզգաց համակարգը հսկում է ցավընկալչական համակարգի ակտիվությունը, կանխում գերդրդումից ֆ դրդման սահմանափակիչի դեր է կատարում: Բացահայտվել է, որ այս համակարգը սահմանափակիչ ազդեցություն է թողնում ցավային գրգռիչների ուժգնության վրա մինչֆ որոշ սահման: Եթե ազդակները գերուժեղ են, ապա կարող է զարգանալ ցավային շոկ, իսկ ցավազերծող համակարգի ակտիվության նվազման ժամանակ ցավազգաց համակարգի գերդրդումը կարող է առաջացնել ինքնածին հոգեծին ցավեր, որոնք հաճախ տեղակայված են լինում բնականոն գործող օրգաններում (սիրտ, ատամներ ֆ այլն): Հարկ է հիշել, որ հակացավազգաց համակարգի ակտիվությունը ունի գենետիկական պայմանավորվածություն: Ներկայումս բացահայտված է, որ հակացավազգաց համակարգը ԿՆՀֆի տարբեր մակարդակներում տեղակայված գոյացությունների ամբողջություն է, որոնք օժտված են նեյրոքիմիական սեփական մեխանիզմներով:

Առաջին մակարդակը ներկայացված է երկարավուն, միջին ուղեղի հարջրածորանային գորշ նյութով, կարի կորիզներով, ցանցանման գոյացությամբ, ողնուղեղի ժելատինանման նյութով: Նշված գոյացությունները միավորվում են վարընթաց «արգելակման վերահսկման» համակարգի մեջ, որոնց միջնորդանյութերը սերոտոնինը ֆ օպիատներն են: Այս համակարգի դրդումն արգելակող վարընթաց ազ-

դեցություն է թողնում ողնուղեղի «ցավի դարպասների» վրա, դրանով իսկ ճնշում վերընթաց ցավային ազդակահոսքը:

Երկրորդ մակարդակը հիմնականում ենթատեսաթումբն է, որն արգելակող ազդեցություն է թողնում ողնուղեղի ցավազգաց նեյրոնների վրա § ակտիվացնում արգելակման վարընթաց հսկման համակարգը ու տեսաթմբի ցավազգաց նեյրոնները: Ենթատեսաթումբն իր ազդեցությունը դրս§որում է ադրեներգիական ու օպիատային նեյրոքիմիական մեխանիզմներով:

Երրորդ մակարդակը մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մարմնազգայական CII գոտին է, որը կարգավորում է հակացավազգայության համակարգի մյուս գոյացություններին:

Հակացավազգաց համակարգի գործունեությունը իրականանում է օպիատային ընկալիչներով, որոնցով օրգանիզմը ընդունում է մորֆին § օպիատներ: Օրգանիզմում սինթեզվող էնդոգեն օպիատ օլիգոպեպտիդներից են՝ էնդորֆինները, էնկեֆալինները § դինորֆինները: Նշվածները միանում են ցավազգաց համակարգի օպիատ ընկալիչներին § նպաստում նախա§ § հետսինապսային արգելակման առաջացմանը: Դրա հետ§անքով զարգանում է անցավազգայություն կամ թերցավազգայություն:

Ցավազերծմանը մասնակցում են նա§ անօպիատ պեպտիդներ՝ նեյրոթենզին, անգիոթենզին II, կալցիտոնին, բոմբեզին, խոլիցիստոկինին: Դրանք §ս արգելակիչ ազդեցություն են թողնում ցավային ազդակահոսքի հաղորդմանը: Նշված նեյրոպեպտիդների ազդեցությունը կախված է ցավային գրգռիչի բնույթից: Օրինակ, նեյրոթենզինը շրջափակում է ընդերային ցավը, իսկ խոլիցիստոկինինը ցավազրկող ուժեղ ազդեցություն է թողնում ջերմային գրգռիչներով առաջացող ցավերի դեպքում: Ցավերի որոշ տեսակներ էլ կասեցվում են սերոտոնինով ու կատեխոլամիններով:

20.9. Շարժողական վերլուծիչ

Ի.Մ.Սեչենովն իր ժամանակին կար§որել է օրգանիզմի համար շարժողական վերլուծիչի նշանակությունը, որն ապահովում է մկանային զգայությունը, տարածության մեջ մարմնի § նրա առանձին մասերի շարժումը, անվանելով այն «անորոշ զգացում», քանի որ դրա դրդումը մարմնի դիրքի մասին տալիս է աղոտ, դժվար որոշվող զգայություն: Սակայն այդ անորոշ զգայությունը հնարավորություն է տալիս նույնիսկ մութ պայմաններում անսխալ կատարել անհրաժեշտ շարժումը, պահպանել հավասարակշռությունը: Շարժողական համակարգը կարգավորում է օրգանիզմի բոլոր շարժունակ օրգանների § հյուսվածքների գործունեությունը հանգստի § շարժողական տարբեր գործողությունների ժամանակ: Շարժողական զգայական համակարգի մեխանաընկալիչներն անջատելիս կենդանին կորցնում է դիրքն ապահովելու, շարժվելու, արտաքին ազդեցություններին պատասխանելու ընդունակությունը: Շարժողական վերլուծիչը մասնակցում է մաշկից, հավասարակշռության, տեսողության, ընդերային ընկալիչներից եկող կենտրոնաձիգ այն նյարդային ազդակների վերլուծությանը, որոնց պատասխաններն ուղեկցվում են մկանային շարժումներով:

Շարժողական վերլուծիչի մեխանաընկալիչները դրդվում են մկանների, ջլերի, կապանների, հոդերի պասիվ § ակտիվ փոփոխության ժամանակ: Այս ընկալիչներից եկող ազդակներն ազդանշանում են տարածության մեջ մարմնի ցանկացած մասի դիրքի փոքրագույն փոփոխությունը § մասնակցում շարժումների համաձայնեցմանը:

20.9.1. Շարժողական զգայական համակարգի էվոլյուցիան

Ստորակարգ անողնաշարավորների մարմնի առանձին հատվածների դիրքի § շարժողական համակարգի վիճակի մասին տեղեկատվություն են տալիս մեխանաընկալիչները, որոնք գտնվում են շարժման օրգաններում § մարմնի այն հատվածներում, որոնցից դրանք սկսվում են: Հատկապես սեփական ընկալիչների դերը կարևորվում է հոդվածոտանիների կյանքում: Տարբերում են երկու տեսակի սեփական ընկալիչներ՝ արտաքին, որոնք տեղավորված են կուտիկուլայի մակերևույթին § ներքին՝ ձգման ընկալիչներ:

Ի տարբերություն անողնաշարավորների՝ ողնաշարավորները օժտված են միայն ներքին ընկալիչներով: Շարժումների բարդացման հետ կապված ողնաշարավորների մոտ զարգանում է սեփական բարդ ընկալչական համակարգ՝ մկանային § հոդային զգայություն: Ձկների մոտ բացակայում են մասնագիտացված մկանային ընկալիչները: Այդ դերը կատարում են ազատ նյարդային վերջույթները, որոնք տեղավորված են լողակների վրա § ազդանշանում են ձգման ու սեղմման մասին, որն առաջանում է լողակների կծկումը կարգավորող մկանների կծկմամբ ու թուլացմամբ: Առաջին անգամ մկանային իլիկներ ի հայտ են գալիս երկկենցաղների մոտ:

Թռչունների § կաթնասունների իլիկները պարունակում են 2 տեսակի մկանաթելեր՝ պարուրաձև § արագ դրդվող § ողկուզանման դանդաղ դրդվող ընկալիչներով, որոնցից հաղորդվող լարումային ազդակները դրդում են սեփական մկանների շարժանեյրոններին ու արգելակում ներհակորդ նեյրոններին: Սեփական ընկալիչներ գտնվում են նաև ջլերում:

20.9.2.Շարժողական վերլուծիչի կառուցվածքագործառական բնութագիրը

Կաթնասունների, այդ թվում մարդկանց մկաններում տեղավորված են մասնագիտացված ընկալիչներ՝ իլիկների առաջնային վերջույթներ, իլիկների երկրորդային վերջույթներ, Գոլջիի ջլային ընկալիչներ § Ֆատեր§Պաչինիի մարմնիկներ: Մկանային իլիկներում գոյություն ունեն երկու տեսակի ներիլիկային թելեր՝ կորիզապայուսակային § կորիզաշղթայական (նկ..):

Կորիզապայուսակային իլիկները հայտնի են եղել դեռ անցյալ դարի վերջում: Այս իլիկների կենտրոնական մասը կազմված է ոչ առաձգական կորիզային պայուսակից, որտեղ տեղավորված են կորիզները: Կորիզապայուսակային իլիկի ծայրային մասը կազմված է միոգլոբինով հարուստ միջաձիգ զոլավոր մկանաթելերից:

Ներիլիկային թելիկների երկրորդ տեսակը նկարագրված է Ա.Բոյդի (1956) կողմից: Այս թելիկներն ունեն մկանային նեղ խողովակի տեսք, իսկ կորիզները տեղադրված են թելիկի առանցքի երկարությամբ, որի պատճառով ստացել են կորիզաշղթայական անվանումը: Երկու տեսակի ներիլիկային թելերը գտնվում են իլիկանման գոյացության մեջ, որը հասարակածային մասում ունի պատիճ: Վերջինս մկանաթելերից հեռանում է, § այդ տարածությունը լցված է ավշանման հեղուկով: Ներիլիկային թելերի երկար բարակ ծայրերը ջլերով միացած են արտաիլիկային մկանաթելերի խրծերը պատող թաղանթին: Իլիկները տեղադրված են մկանների արտաիլիկային թելերին զուգահեռ:

Երկու տեսակի ներիլիկային թելերն էլ կենտրոնական մասում նյարդավորվում են զգայական խոշոր նյարդաթելի պարուրածՁ վերջույթով, որը ստացել է առաջնային վերջույթ անվանումը: Այն սկսվում է Ia խմբին պատկանող ծայրամասային խոշոր աքսոնից: Կենտրոնական մասից ոչ հեռու կորիզաշղթայական թելիկը ստանում է համեմատաբար ոչ խոշոր պարուրածՁ նյարդային վերջույթ, որը կրում է երկրորդային վերջույթ անվանումը: Այն IIa խմբին պատկանող աքսոնի ճյուղն է: Այս ճյուղերից մեկն էլ վերջանում է կորիզապայուսակային թելիկում: Առաջնային վերջույթները դրդվում են մկանի ձգման ժամանակ, ուստի տեղեկատվություն են հաղորդում մկանի առավելագույն ձգման § երկարացման արագության մասին: Երկրորդային վերջույթները հիմնականում դրդվում են մկանի կայուն ձգվածության ժամանակ § ավելի քիչ զգայուն են մկանի ձգման արագության նկատմամբ:

Կ.Գոլջին նկարագրել է ջլերում գտնվող ընկալիչները, որոնք նրա անունով կոչվում են Կ.Գոլջիի ջլային ընկալիչներ: Դրանք գտնվում են ջլերին մկանաթելերի միացման տեղում § վերջիններիս նկատմամբ դասավորված են հաջորդաբար: Գոլջիի ընկալիչները նյարդավորվում են Ib խմբին պատկանող աքսոններով: Ողնուղեղում դրանք ակտիվացնում են արգելակող ներդիր նեյրոններին, իսկ վերջիններս էլ ճնշում են սեփական մկանները նյարդավորող a-շարժանեյրոններին ու դրդում հակազդիչ մկանների նեյրոններին: Ի հակադրություն մկանային իլիկների՝ ջլային ընկալիչները մկանների ձգման ժամանակ թույլ են դրդվում: Դրանք հիմնականում դրդվում են մկանները կծկվելիս:

Մեխանաընկալիչներ հանդիպում են նաՁ հոդապարկերում: Դրանցից են Ռուֆֆինիի, Պաչինիի մարմնիկների § ավելի քիչ՝ Գոլջիի ընկալիչները, որոնք նյարդավորվում են միելինապատ նյարդաթելերով: Հոդապարկերում հանդիպում են նաՁ միելինազուրկ ազատ նյարդային վերջույթներ: Հոդային մեխանաընկալիչները դրդվում են հոդի դիրքի, նրա անկյան փոփոխության, հոդապայուսակի սեղմման կամ ձգման ժամանակ: Դրանք տեղեկատվություն են հաղորդում հոդերի դիրքի, վերջույթների շարժման արագության § ուղղության մասին:

Շարժողական վերլուծիչի բոլոր մեխանաընկալիչներն օժտված են երեք կարՁորագույն հատկություններով. ա) ապահովում են վերջույթների դիրքի, շարժման զգայություն; բ) հոդային անկյան փոփոխությունների դեպքում ընկալում են շարժման ուղղությունն ու արագությունը, գ) ընդունակ են գնահատելու որոշակի շարժում կատարելու, հոդի դիրքը պահպանելու, անհրաժեշտ մկանային լարման ուժը:

Հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Շարժողական վերլուծիչի ընկալիչներից հաղորդվող ազդակները ողնուղեղում մասնակիորեն փոխանցվում են շարժանեյրոններին, իսկ մի մասն էլ վերընթաց ուղիներով հաղորդվում է գլխուղեղի համապատասխան բաժիններ: Դրանցից են Հոլի § Բուրդախի խրծերը,

միջային ժապավենը, որն ավարտվում է տեսաթմբի հետինփորային կորիզներում, որտեղ նեյրոնները խիստ մասնագիտացած են § համախմբված ըստ դրդման բնույթի: Տեսաթմբի հետինփորային շրջանի կորիզներում տեղադրված երրորդ կարգի նեյրոնների աքսոնները վերջանում են մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մարմնազգայական § մասնակիորեն շարժողական գոտում: Մարդկանց շարժողական վերլուծիչի կեղ§ային շրջանը տեղավորված է մաշկային վերլուծիչի շրջանից առաջ, կենտրոնական ակոսի առջ§ի պատում § նրան հարող նախակենտրոնական գալարում (4 դաշտ): Ազդակների մի մասն էլ հաղորդվում է 6§րդ դաշտին: Ստորին ճակատային գալարի հետին մասում տեղավորված է շարժողական վերլուծիչի խոսքային շարժումները կարգավորող՝ *խոսքի շարժողական կենտրոնը*:

Կեղ§ի նշված շրջանները մասնակցում են ողնուղեղի a-, g-շարժանեյրոններին § ներդիր նեյրոններին տրվող մենաիատուկ հրահանգների ձ§ավորմանը: Մկանային իլիկներից ազդակները գլխուղեղ են հաղորդվում նաև ողնուղեղ§ուղեղիկային, ողնուղեղ§պարանոցա§ուղեղիկային ուղիներով § այլն: Նշված ուղիները մասնակցում են մկանների լարվածության, դիրքի ապահովմանը, նուրբ համաձայնեցված շարժումներ կատարելուն:

Մարմնի կեցվածքը տարածության մեջ իրականանում է տեսողական, մաշկային § շարժողական վերլուծիչների մասնակցությամբ: Շարժազգայական § տեսողական զգայությունները միասին հնարավորություն են տալիս տարածության մեջ որոշել առարկաների հեռավորությունը: Կենտրոնաձիգ ազդակների անջատման ժամանակ նկատվում է ապակարգություն (ատաքսիա)՝ շարժումների համաձայնեցման խանգարում:

Բացահայտված է, որ մկանների սեփական ընկալիչներից հաղորդվող ազդակները ռեֆլեքսային ուղիով փոխում են նաև ներքին օրգանների՝ արյան շրջանառության, շնչառության, մարսողության, արտազատության համակարգերի գործունեությունը շարժաընդերային ռեֆլեքսներ:

20.10. Քիմիաընկալչական զգայական համակարգեր

Քիմիաընկալչությունը զգայության ամենահին ձ§երից է: Քիմիաընկալիչները ընկալում են շրջապատող աշխարհի քիմիական ազդակները: Դրանք ծառայում են արտաքին միջավայրի անբարենպաստ պայմանները գնահատելու, նյութափոխանակության համար անհրաժեշտ նյութեր հայտնաբերելու, ձվադրման, բնակալման տեղակայքը ընտրելու, իր ցեղի ներկայացուցիչներին գտնելու համար: Քիմիաընկալիչներն առանձնահատուկ նշանակություն են ձեռք բերում տեսակի անհատների հաղորդակցման, վտանգի դեպքում ազդանշաններ հաղորդելու § ֆերոմոնային հաղորդակցման գործում: Անտարակույս, քիմիական ընկալիչները կարևոր դեր ունեն նաև մարդու կյանքում, նրան հասցնելով կենսական անհրաժեշտ տեղեկատվության շրջապատող միջավայրի, սննդի որակի, թունավոր նյութերի առկայության մասին: Հոտառական ազդակները որոշակի ձ§ով ազդում են մարդու հույզերի վրա § ձ§ափոխում նրա վարքագիծը:

Քիմիական զգայությունը կարելի է բաժանել երեք հիմնական խմբի՝ ընդհանուր քիմիական զգայություն, ճաշակելիք § հոտառություն: Մեծ զգայունու-

թյամբ § մենահատկությամբ օժտված քիմիաընկալիչները, որոնք կարող են դրդվել նյութի նույնիսկ մի քանի մոլեկուլների հետ շփվելիս, հեռազգաց հոտառական ընկալիչներն են: Միջին զգայունությամբ օժտված քիմիաընկալիչները, որոնք կարող են դրդվել լուծված նյութերի համեմատաբար չնչին քանակներով, կոչվում են համի կամ ճաշակելիքի ընկալիչներ: Փոքր զգայունությամբ § ոչ լրիվ մենահատկությամբ օժտված ընկալչական վերջույթները, որոնց գրգռումն առաջացնում է պաշտպանական ռեակցիաներ, կոչվում են քիմիական ընդհանուր զգայունության ընկալիչներ:

20.10.1. Քիմիաընկալչական զգայական համակարգի էվոլյուցիան

Քիմիաընկալչությունը դրս§որվում է դեռ§ս միաբջիջ կենդանիների մոտ: Պարզագույնների մոտ հայտնաբերվել է ընտրողական քիմաընկալչություն: Օրինակ՝ հիմքային նյութերի հանդեպ ամենբան ցուցաբերում է դրական քեմոտաքսիս, իսկ թթուների հանդեպ՝ բացասական: Թարթիչավորները զգայուն են անօրգանական (աղեր, թթուներ, հիմքեր) § օրգանական (ամինաթթուներ, շաքար) միացությունների հանդեպ: Առավել մեծ զգայունությամբ օժտված է հողաթափիկի բերանային անցքը, որը վերլուծում է նյութերի պիտանիությունը սնման համար:

Ստորակարգ անողնաշարավորների քիմիազգայունությունը իրականացնում են ազատ նյարդային վերջույթները: Օրինակ, ակտինիան դրս§որում է «համային» ընտրողականություն: Որդերի քիմիազգայունությունը կար§որ նշանակություն ունի մակաբույծ տեսակների թրթուրների վարքագծում: Ըստ քիմիական ազդանշանների իրականանում է տերերի ակտիվ փնտրումը: Գտնում են, որ քիմիաընկալիչների մեծ մասը տեղավորված են որդերի գլխային մասում: Գլխի երկու կողմերում տեղավորված են թարթչային փոսեր, որոնք իրականացնում են հոտառական զգայությունը: Համի ընկալիչները տեղավորված են բերանային անցքի շուրջը:

Քիմիաընկալիչները էական դեր են կատարում նա§ փափկամարմինների կյանքում: Դրանց մեծ մասը տեղավորված են երկփեղկանիների թիկնոցում § ներմուծող սիֆոնում: Փորոտանիների քիմիազգայուն ընկալիչները տեղադրված են մարմնի ողջ մակերեսով: Առավել շատ հանդիպում են շոշափուկներում § բերանային անցքի շուրջը:

Խեցգետնակերպերի քիմիաընկալիչները տեղադրված են բեղիկների վրա, աքցանների ներքին մակեր§ույթին § բերանային օրգաններում: Այդ ընկալիչները մեծ զգայունություն են ցուցաբերում ամինաթթուների հանդեպ:

Առավել զարգացած են միջատների քիմիաընկալիչները: Ըստ գործառական մասնագիտացման՝ տարբերում են հպումային § հեռադիր ընկալիչներ: Առաջիններըը համի ընկալիչներն են, որոնք ունեն մազիկների, թիթեղիկների, պտկիկների ձ§ § պատված են ծակոտիներ պարունակող գմբեթաձ§ կուտիկուլայով:

Հեռադիր քիմիաընկալիչները տեղադրված են բեղիկների վրա: Նրանք օգնում են միջատներին սնունդ հայթայթել, գտնել հակառակ սեռին § իր տեսակի մյուս անհատներին հաղորդել կենսաբանորեն կար§որ տեղեկատվություն: Տարբերում են *գրավիչ (ատրակտանտ) § վանող (ռեպելենտ)* քիմիական միացություններ: Տեսակային § կենսաբանական մենահատկություն ունեցող ատրակտանտները կոչվում են *ֆերոմոններ*: Բույսերով սնվող որոշ միջատներին՝

օրինակ, կաղամբաթիթեռին գրավում են խաչածաղկավորների կողմից արձակվող գլյուկոզիդները, իսկ կեղ§ակեր բզեզները թռչում են դեպի ծառերի կեղ§ից արձակվող հոտերը: Հասարակական կենսաձ§ ունեցող միջատների հոտառությունը ծառայում է նաշ§ հաղորդակցման համար: Օրինակ՝ մրջյուններն իրենց ճանապարհը նշում են ֆերո-մոններով § հեշտությամբ տարբերում են «իրենց» § «օտար» հոտերը: Ստործնոտային գեղձերից արտազատվող մենահատուկ նյութերը համարվում են վտանգի ազդանշան: Հետախույզ մեղուն սննդի աղբյուրի տեղադրվածության ճանապարհը «նշում» է հոտավետ նյութերով:

Հպումային քիմիաընկալիչները տեղադրված են ծնոտների վրա, վերջույթների ծայրային հատվածներում, առավել քիչ բեղիկների վրա § ձվադիր օրգաններում:

Հատկապես լավ ուսումնասիրված են սեռական ատրակտանտները: Որոշ թիթեռների արուներ հոտով կարող են էգերին գտնել մի քանի կիլոմետրի վրա: Ներկայումս ուսումնասիրվել է որոշ միջատների, մասնավորապես թթենու շերամի ֆերոմոնը՝ բոմբիկոլը: Բավական է այս նյութի մեկ մոլեկուլ, որպեսզի գրգռվի հոտառական բջջի թաղանթը, իսկ ֆերոմոնի 200 մոլեկուլ կարող է առաջացնել արուի վարքագծի փոփոխություն: Բացի սեռական ֆերոմոններից, կան նաշ§ ֆերոմոններ, որոնք օգտագործվում են հաղորդակցման § կողմնորոշման համար:

Ողնաշարավորների էվոլյուցիոն շարքում համի ընկալիչները լավ զարգացած են ձկների մոտ: Ջրային միջավայրում համի զգայարանը իրականացնում է ոչ միայն սննդային ռեֆլեքսներ, այլշ§ օգնում է կողմնորոշվել մոտակա դաշտում, գնահատել ջրի պիտանելիությունը շնչառության համար § դրանում գտնվող վնասակար միացությունները:

Համի կոճղեզների քանակը § տեղադրվածությունը կախված է ձկների էկոլոգիական առանձնահատկություններից ու սնման եղանակից: Օրինակ՝ հատակամերձ, պղտոր ջրում կիսաշարժուն կենդանիներով § բույսերով սնվող ձկների համի կոճղեզները, բացի բերանի խոռոչից, կլանի § կերակրափողի առջ§ի մասից, տեղադրված են նաշ§ մարմնի ամբողջ մակերեսում, խռիկներում, լողակներում: Գիշատիչ ձկներինը գտնվում են միայն բերանի խոռոչում § կլանում:

Երկկենցաղների լեզվի վրա առաջանում են սնկածշ պտկիկներ: Յուրաքանչյուր պտկիկի վերին մասում գտնվում է մեկական համի կոճղեզ բազմաթիվ ընկալչական բջիջներով: Գորտերի համի կոճղեզներն առաջացնում են քաղցրի, դառնության, աղի § թթու զգայություններ:

Ողնաշարավորներին բնորոշ կառուցվածք ունեն սողունների § թռչունների համի կոճղեզները: Կաթնասունների, այդ թվում մարդկանց համի կոճղեզները տեղավորված են 3 տեսակի՝ սնկանման, պատնեշանման § տերշանման պտկիկներում:

Ջրային կենդանիների համի վերլուծիչը հոտառականի հետ միասին կենդանուն օգնում է կողմնորոշվելու տարածության մեջ: Ցամաքային կենդանիների համի վերլուծիչն ազդանշանում է միայն բերանի խոռոչում գտնվող քիմիական նյութերի մասին, վերլուծում դրանց որակական հատկանիշները, տարբերակում ուտելու § մերժվող նյութերը:

20.10.2. Ճաշակելիքի օրգանի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Համի կամ ճաշակելիքի վերլուծիչի ծայրամասային բաժինը կազմում են համային կոճղեզները, որոնք գլխավորապես գտնվում են լեզվի վրա, բայց կան նաև քիմքի, մակկոկորդի և ըմպանի հետին պատում: Դրանց ընդհանուր քանակը հասնում է մոտավորապես 2000ի: Կոճղեզները մասնագիտացված նյարդաէպիթելային ծվածև մարմիններ են, որոնց գագաթը դարձած է դեպի պտկիկը և ունի փոսիկներ: Կոճղեզի ծայրային բաժինը համային անցքով բացվում է դուրս և հաղորդակցվում շրջակա միջավայրի հետ: Կոճղեզի ստորին մասը հիմային թաղանթով սահմանակցվում է շարակցական հյուսվածքին: Մարդու կոճղեզների երկարությունը և լայնությունը մոտավորապես 70 մկմ է: Յուրաքանչյուր կոճղեզ պարունակում է 40և60 բջիջ, որոնք լինում են մի քանի տեսակի՝ երկրորդազգայական համազգաց բջիջներ (2և6 հատ), հենարանային, հիմային և այլն (նկ.8.2 Բ):

Համազգաց բջիջների կյանքի տևողությունը 10 օր է, որից հետո հիմային բջիջներից ծևավորվում են նոր ընկալչական բջիջներ: Յուրաքանչյուր կոճղեզի մեջ մտնում է մոտավորապես 50 նյարդաթել:

Տարբերում են չորս տեսակի համազգաց ընկալիչներ՝ քաղցր, թթու, աղի և դառը զգայություններ առաջացնող: Համային ընկալիչները ոչ միատեսակ են տեղաբաշխված լեզվի տարբեր հատվածներում: Քաղցրի նկատմամբ ամենամեծ զգայությունով օժտված է լեզվի ծայրը, դառնության հանդեպ՝ լեզվի հիմքը, թթվության հանդեպ՝ կողմնային մակերևույթի միջային մասը, իսկ աղի համն ընկալում են լեզվի ծայրը և կողմնային մակերեսները (նկ.8.2Ա):

Հաղորդող ուղիները և կենտրոնական բաժինը: Համի վերլուծիչի կենտրոնածիգ առաջին նեյրոնները երկբևեռ են, որոնց ծայրամասային վերջույթները սկսվում են համի կոճղեզների ընկալչական բջիջներից և մտնում են եռորյակ, դիմային (լեզվի առջևի մասի 2/3-ից), լեզվաըմպանային (լեզվի հետին մասի 1/3ևից) և մասամբ թափառող (կլանի և մակկոկորդի համի ընկալիչներից) նյարդի կազմի մեջ (նկ.8.3): Երկբևեռ նեյրոնների մարմինները գտնվում են նշված նյարդերի հանգույցներում՝ մասնավորապես դիմային նյարդի ծնկածև հանգույցում և լեզվաըմպանային նյարդի ստորին հանգույցում: Եռորյակ նյարդի ճյուղերից լեզվային նյարդն ազդակներ է հաղորդում ոչ միայն համի, այլև լեզվի առջևի մասում տեղակայված ցավազգաց և ջերմազգաց ընկալիչներից: Դիմային նյարդի ճյուղը՝ թմբկանյարդը հիմնականում կազմված է համի բջիջների նյարդաթելերից:

Համի առբերիչ նյարդաթելերի կենտրոնական ճյուղերը երկարավուն ուղեղում սինապսային կապի մեջ են մտնում նեյրոնների բարակ շերտի հետ (II կարգի նեյրոններ), որոնք կազմում են *մենավոր խրձի կորիզը*: Այս կորիզի նեյրոնների աքսոնները մասամբ խաչվում են ցանցանման գոյացությունում և միջային ժապավենի կազմի մեջ հասնում միջանկյալ ուղեղի տեսաթմբի միջային համալիրի փորային հետմիջային կորիզ, որտեղ փոխարկվում են երրորդ կարգի նեյրոնների վրա: Երկրորդ կարգի նեյրոնների աքսոնների մի մասը ուղղվում է դեպի կամրջի թիկնային շրջանի նեյրոնները (հարկոթոնային կորիզ), որոնց աքսոններն անցնելով տեսաթմբի փորային մասով ուղղվում են դեպի կողմնային ենթատեսաթմբի և նշածև համալիրի կենտրոնական կորիզի նեյրոններ: Միջանկյալ

ուղեղից համային ուղին ներքին պատիճով հասնում է մեծ կիսագնդերի կեղ§ի հետկենտրոնական գալարի կողմնային բաժին: Համի վերլուծիչի կեղ§ային կենտրոնի տեղադրվածությունը դեռ§ս բացահայտված չէ, բայց ենթադրվում է, որ այն հարում է բերանի խոռոչի կեղ§ային ուրվագծմանը: Կեղ§ային կենտրոնի նեյրոնների հիմնական մասը բազմաբնույթ է: Նրանք պատասխանում են ոչ միայն համային, այլ§ լեզվի ջերմային § մեխանիկական գրգռիչներին: Ենթադրվում է, որ միջանկյալ ուղեղ§կեղ§ային համակարգն ապահովում է համային զանազանումը, իսկ լիմբիական համակարգի հետ ունեցած կապը՝ սննդային վարքագծի պատճառաբանված բնութագիրը:

20.10.3. Համային գրգռիչների վերլուծություն § սինթեզ

Համի ընկալման մեխանիզմը: Գրգռիչը համային զգայություն առաջացնելու համար պետք է գտնվի լուծված վիճակում: Քաղցր § դառը համային նյութը լուծվելով թքի մեջ ներթափանցում է համային կոճղեզի անցքով § փոխազդում միկրոմազիկների գլիկոկալիքսի հետ՝ կլանվելով նրանց բջջաթաղանթի վրա: Վերջինիս վրա գտնվում են «քաղցրազգաց» կամ «դառնազգաց» ընկալչական սպիտակուցներ: Աղի կամ թթու նյութերի ազդեցության ժամանակ համային ընկալիչի շուրջը փոխվում է էլեկտրոլիտների խտությունը: Բոլոր դեպքերում էլ միկրոմազիկների բջջաթաղանթի թափանցելիությունը մեծանում է, տեղի է ունենում բջջաթաղանթի ապաբ§եռացում § Na+ իոնների ներհոսք:

Հոգեֆիզիոլոգիական մեթոդներով բացահայտված է, որ մարդն օժտված է 4 հիմնական համային զգայությամբ՝ քաղցրա-, դառնա-, թթվա- § աղազգայությամբ: Փորձերը հաստատում են, որ բազմատեսակ համային զգայությունները ցավային, շոշափական, ջերմային § հոտառական ընկալիչների գրգռման փոխազդեցության արդյունք են: Որոշ սննդամթերքների սուր համը բացատրվում է ցավային ընկալիչների գրգռմամբ: Հոտառության ժամանակավոր կորուստը (օրինակ, հարբուխի ժամանակ) կտրուկ խանգարում է համային զգայությունները § շատ կերակրատեսակներ անհամ են թվում:

Տարբեր համային որակների զգայական շեմքերն էապես տարբերվում են: Առավել ցածր շեմք ունեն դառը զգայություն առաջացնող նյութերը, իսկ քաղցրը՝ բարձր: Թթու § աղի զգայություն առաջացնող նյութերի գրգռման շեմքերը համարյա մոտենում են շաքարների գրգռման շեմքին:

Օրգանիզմի հուզական § գործառական վիճակն էապես ազդում է համային զգայությունների վրա: Օրինակ՝ օրգանիզմում աղի պակաս ունեցող մարդու համար շատ աղի կերակուրը թվում է բնականոն, այն դեպքում, երբ մեկ այլ առողջ մարդ այն ուտել չի կարող: Թթու § դառը համ առաջացնող նյութերի համար բացահայտված է մի շատ կարճ օրինաչափություն, որի համաձայն՝ որքան մեծ է նյութերի մոլեկուլային զանգվածը, այնքան դրանք ավելի ուժեղ են գրգռում ընկալիչներին:

Համային գրգռիչի երկարատ§ ազդեցության ժամանակ վրա է հասնում հարմարում, այսինքն՝ զգայության ուժգնության նվազում: Ճաշակելիքի օրգանի հարմարման երևույթը դրսևորվում է ամենօրյա կյանքում: Հարմարումն ավելի արագ է տեղի ունենում քաղցր § աղի համերի հանդեպ, իսկ թթու § հատկապես դառը հա-

մերի նկատմամբ այն համեմատաբար դանդաղ է ընթանում: Մասնագիտական մարզումը պայմանավորում է բոլոր տեսակի համերի սրացում, չնայած հրուշակեղենի ֆաբրիկաների աշխատակիցների զգայունությունը քաղցրի հանդեպ նվազում է շաքարի ավելցուկ օգտագործելու հետ§անքով: Մարդու համի զգացումն ապահովում է նա§ ռեֆլեքսային թքազատությունը:

Համային զգայությունը կախված է նա§ օրգանիզմի գործառական վիճակից: Օրինակ, քաղցի դեպքում նկատվում է բարձր զգայունություն համային տարբեր գրգռիչների հանդեպ, իսկ սնունդ ընդունելուց հետո զգայունությունը նվազում է, § տեղի է ունենում համային ընդունող գոյացությունների դեմոբիլիզացում:

Տարբեր գործոնների ազդեցությամբ հնարավոր են համային ընկալման խանգարումներ: Տարբերում են *համազրկություն* (ագեվզիա), *թերհամազգայություն* (հիպոագեվզիա), *գերհամազգայություն* (հիպերագեվզիա), *համային զգայության աղավաղում* (պարագեվզիա), *համային նյութերի վերլուծության խանգարում* (դիսգեվզիա), *համային ցնորքներ, համային անճանաչողություն* (ագնոզիա), երբ մարդ չի ճանաչում նյութի համը:

20.11. Ողնաշարավորների հոտառական վերլուծիչը

20.11.1. Հոտառական վերլուծիչի էվոլյուցիան

Հոտառական վերլուծիչը ծառայում է միջտեսակային զգայության, կողմնորոշման, արտաքին միջավայրի կենսաբանական նշանակություն ունեցող քիմիական նյութերն ընկալման համար: Հոտառությունն ազդում է սննդային վարքի վրա, օգնում վերլուծելու սննդի պիտանելիությունը ուտելու համար, պայմանական ռեֆլեքսի մեխանիզմով մարսողական համակարգը նախապատրաստում է սնունդ ընդունելուն § ապահովում է օրգանիզմի պաշտպանական վարքը՝ խուսափելու վնասակար նյութեր ընդունելուց:

Բոլորաբերանայինների § ձկների հոտառության ֆունկցիան իրականացնում են ծալքավոր հոտառական փոսիկները կամ ենթամաշկային պարկերը, որոնք գտնվում են բերանի կողքին: Շնաձկների հոտառական փոսիկները տեղադրված են դնչի փորային մասում, իսկ ոսկրաձկներինը՝ թիկնային մասում: Երկկենցաղների հոտառական պարկերը բացվում են դեպի դուրս § բերանի խոռոչի առաջային խոհաններում:

Մեծ է հոտառական վերլուծիչի դերը ցամաքային կենդանիների կյանքում: Օդում հոտավետ նյութերի մոլեկուլները տարածվում են ավելի արագ, քան ջրում: Ոսկրի ցամաքային կենդանիների հոտառական ընկալիչները տեսողականի § լսողականի հետ համատեղ ձեռք են բերում կարևոր հեռազգաց ընկալչական դեր:

Սողունների վերին շնչառական ուղիներում զարգանում են հոտառական խեցիների սաղմերը, որոնք իրենց հետագա զարգացման են հասնում թռչունների § հատկապես կաթնասունների մոտ: Ապրելատեղից, կենսաձ§ից կախված՝ կենդանիների հոտառական օրգանը միատեսակ զարգացած չէ:

Շատ կաթնասուններ սննդի կամ թշնամու մասին առաջին հերթին ազդանշաններ են ստանում հոտառական § միայն հետո լսողական ու տեսողական վերլուծիչներով: Զարգացած հոտառություն ունեցող կենդանիների՝ մակրոսմատիկնե-

րի (շուն, առնետ, որոշ գիշատիչ ձկներ § ուրիշներ) համար այն ունի գերիշխող դեր այլ վերլուծիչների համեմատությամբ, իսկ միկրոսմատիկների (թռչուն, կապիկ, անբեղ կետ, մարդ) կյանքում էական դեր չի կատարում: Անոսմատիկների (դելֆին) հոտառությունն ընդհանրապես զարգացած չէ: Մակրոսմատիկների հոտառությունը ծառայում է ոչ միայն սնունդ հայթայթելու, զուգընկերոջը փնտրելու համար, այլ§ հանդիսանում է հորմոնային ֆունկցիաների իրագործման սկզբնական օղակ:

20.11.2. Հոտառական վերլուծիչի կառուցվածքա-գործառական բնութագիրը

Հոտառության օրգանը քթի խոռոչի հոտառական շրջանի (regio olfactoria)՝ քթի վերին խեցու § միջնապատի համապատասխան մասի լորձաթաղանթում գտնվող հոտառական էպիթելն է, որը ողնաշարավորների մոտ ունի 30§200մկմ հաստություն (նկ...): Զանազան կենդանիների հոտառական էպիթելը զբաղեցնում է տարբեր մեծությամբ մակերես. մարդունը՝ 10սմ^2 է, հովվաշանը՝ 190սմ^2: Համապատասխանաբար տարբերվում է նաև§ հոտառական բջիջների ընդհանուր թիվը: Օրինակ, մինոգայինը 0.8մլն բջիջ է, մարդունը՝ 10մլն, ճագարինը՝ 50§100մլն, հովվաշանը՝ 224մլն:

Հոտառական էպիթելը կազմված է երեք տեսակի բջիջներից՝ ընկալչական հենարանային § հիմային (նկ 8.4): Հոտառական ընկալիչներն առաջնազգայական բջիջներ են, ունեն 5§10մկմ տրամագիծ: Դրանք ձ§ափոխված նյարդաբջիջներ են, որոնք գրգիռներն ընդունում են միկրոմազիկների ձ§ափոխված դենդրիտներով:

Քթի լորձաթաղանթը պարունակում է նաև§ եռորյակ նյարդի ազատ վերջույթներ, իսկ որոշ մասը կարող է գրգռվել նաև§ լեզվաընդպանային § թափառող նյարդերով: Նշված նյարդերը մասնակցում են հոտառական զգայությունների ձ§ավորմանը: Հոտառական էպիթելի վնասման ժամանակ այս նյարդերը պահպանվում են, սակայն քիմիական նյութերի ընկալման շեմքը մեծանում է (թերոսմիա):

Հոտառական բջիջները կազմում են հոտառական ուղու առաջին կարգի նեյրոնները, որոնց նեյրիտները հոտառական թելեր (filia olfactoria) անվամբ փնջեր կազմելով անցնում են մաղոսկրի ծակոտկեն թերթիկի միջով § վերջանում հոտառական կոճղեզում:

Գլխուղեղի մեծ կիսագնդերի կեղ§ը հոտառական համակարգի առաջնային կենտրոնական բաժինն է, ուր կատարվում է զգայական տեղեկատվության առաջնային վերլուծություն: Կենդանիների հոտառական կոճղեզի չափերը տարբերվում են, որը կախված է հոտառության զարգացման աստիճանից: Օրինակ, ատամնավոր կետերի (անոսմատիկ) հոտառական կոճղեզն ընդհանրապես բացակայում է, իսկ որոշ պարկավորներինը կազմում է մեծ կիսագնդերի երկարության մոտավորապես կեսը:

Հոտառական վերլուծիչի կենտրոնական կամ կեղ§ային բաժինը համարվում է տանձանման բլթի առջ§ի մասը՝ ծովածիու գալարի շրջանում: Առաջնային հոտառական կեղ§ից նյարդաթելերն ուղղվում են նաև§ տեսաթմբի միջափորային կորիզ, որն ուղիղ մուտք ունի նաև§ համային համակարգից: Միջափորային կորիզի նյարդաթելերն իրենց հերթին ուղղվում են նոր կեղ§ի ճակատակողմնային շրջան, որը դիտվում է որպես հոտառական վերլուծիչի բարձրագույն ամբողջականացնող

կենտրոն:

20.11.3. Հոտառական գրգիռների վերլուծություն § սինթեզ

Հոտավետ նյութերի դասակարգումը: Կաթնասուններն ու մարդը հոտերով զանազանում են մոտավորապես հազար տարբեր նյութեր, սակայն նյութերի քիմիական զանազանումն ըստ համապատասխան հոտերի դեռ§ս բացահայտված չէ: Հոտերի դասակարգումը վկայում է, որ քիմիական կառուցվածքով նման նյութերը շատ հաճախ հայտնվում են տարբեր հոտային խմբերում, իսկ նույն հոտն ունեցող նյութերը հաճախ քիմիական կառուցվածքով միմյանցից խիստ տարբերվում են:

Հոտերի դասակարգման տարածված համակարգերից մեկը հաշվի է առնում զգայությունների մոտիկությունը, որոնք առաջացնում են ծագման աղբյուրով մոտ կանգնած հոտավետ նյութերը: Գ.Ցվարդեմակերը, ըստ սուբյեկտիվ հատկանիշի, հոտերը բաժանել է 9 դասի՝ եթերային, անուշահոտ (բուրումնավետ), բալասանի, մշկահոտային, սխտորային, կապրիլաթթվային, այրվածահոտ, զզվելի § սիրտ խառնող հոտերի:

Մեկ այլ դասակարգման համաձայն՝ գոյություն ունեն երկու խումբ հոտավետ նյութեր: Առաջին խմբի մեջ մտնում են զուտ հոտավետ նյութերը, որոնք գրգռում են միայն հոտառական բջիջները: Դրանց թվին են պատկանում մեխակի, նարդոսի, անիսոնի, բենզոլի, քսիլոլի հոտերը: Երկրորդ խմբի մեջ ընդգրկվում են այնպիսի նյութեր, որոնք հոտառական բջիջների հետ մեկտեղ գրգռում են քթի խոռոչի լորձաթաղանթի նյարդային ազատ վերջույթները (քլորոֆորմ, կամֆորա, եթեր):

էլեկտրաֆիզիոլոգիական հետազոտություններով ապացուցվել է, որ բոլոր ողնաշարավորների հոտառական կոճղեզում հոտավետ նյութերի ազդեցությամբ գրանցվում է երկարատ§ դանդաղ պոտենցիալ, որի վերելակ ծնկում § գագաթում գրանցվում են հրահրված ալիքներ: Գրանցվող էլեկտրական պատասխանի չափանիշները կախված են հոտավետ նյութի բնույթից: Տարբեր հոտերից փոխվում է նա§ կոճղեզի դրդված § արգելակված հատվածների տարածական տեղաբաշխումը:

Մարդու հոտառական զգայարանի զգայունությունն արտակարգ մեծ է: Մեկ հոտառական ընկալիչը կարող է դրդվել նույնիսկ մեկ մոլեկուլ հոտավետ նյութով, իսկ ոչ մեծ քանակով ընկալիչների դրդումն առաջացնում է հոտի զգայություն: Խոսքի § աշխատանքային գործունեության հետ§անքով մարդկանց հոտառական վերլուծիչի դերը մյուսների համեմատությամբ մասամբ նվազել է: Սակայն որոշ մասնագիտությունների դեպքում (օծանելիք պատրաստողներ, համտեսողներ) այն արտակարգ զարգանում է:

Հոտառական վերլուծիչի հարմարումը տեղի է ունենում համեմատաբար դանդաղ (մի քանի տասնյակ վայրկյան կամ րոպեներ հետո) § կախված է օդի հոսքի արագությունից ու հոտավետ նյութի խտությունից: Առօրյա կյանքից հայտնի է, որ մարդը վարժվում է իր մարմնի, հագուստի, սենյակի § այլ հոտերին, որոնց ազդեցությունն աստիճանաբար դադարում է ընկալել:

Լիմբիական համակարգի հետ հոտառական վերլուծիչի ունեցած կապի շնորհիվ հոտառական զգայություններում նշանակալի է նա§ հուզական

բաղադրամասի առկայությունը: Բոլորիս հայտնի է, որ հոտը կարող է առաջացնել հաճույքի կամ զզվանքի զգացում: Չի կարելի անտեսել նաև հոտառական ազդակների նշանակությունը սեռական վարքագծի կարգավորման գործում: Հոտառական նեյրոնները դրդվում են սեռական հորմոնների ազդեցությամբ:

Տարբերում են հոտառության հետևյալ խանգարումները.

թերհոտառություն (թերօսմիա)՝ հոտառության նվազում;

- *անհոտազգայություն* (անօսմիա)՝ հոտառության բացակայություն;
- *գերհոտազգայություն* հոտառության ուժեղացում;
- *պարօսմիա*՝ հոտերի սխալ ընկալում;
- *հոտերի տարբերակման խանգարում;*
- *հոտառական ցնորքներ*՝ հոտառական զգայությունների առաջացում հոտերի բացակայության դեպքում, որոնք գլխավորապես դրսևորվում են մտագարության (շիզոֆրենիա) դեպքում;
- *հոտառական ագնոզիա*՝ մարդը հոտը զգում է, բայց չի ճանաչում:

20.12. Ընդերային վերլուծիչ

Ներքին օրգանների գործունեության և անոթների լարվածության ռեֆ-լեքսային կարգավորումն իրականանում է դրանցում տեղավորված ընկալիչների մասնակցությամբ: Ընդերային ընկալիչները ԿՆՀ-ի և ՎՆՀ-ի մասնակցությամբ ապահովում են ներքին միջավայրի կայունությունը և հարմարողական ռեակցիաների ծևավորումը: Ըստ Ո.Կեննոնի՝ ընդերային ընկալիչների ֆիզիոլոգիական դերը հոմեոստազի պահպանումն է, այսինքն՝ ընդերային ֆունկցիաների ռեֆլեքսային ինքնակարգավորումը: Ի.Սեչենովը ընդգծել է ներքին օրգանների զգայության դերը մարդու վարքագծի և հոգեկան վիճակի կարգավորման գործում:

Վերջին շրջանում գիտնականների կողմից (Վ. Սմիրնով, 2002) ընդունված է տարբերել հետևյալ ներքին վերլուծիչները.

1. անոթների և սնամեջ օրգանների ճնշման ներքին վերլուծիչ, որի ծայրամասային բաժինը մեխանաընկալիչներն են;
2. ներքին միջավայրի ջերմաստիճանային վերլուծիչ;
3. օրգանիզմի ներքին միջավայրի քիմիական վերլուծիչ;
4. ներքին միջավայրի օսմոսային ճնշման վերլուծիչ:

Նշված վերլուծիչների ընկալիչները տեղադրված են տարբեր օրգաններում, անոթներում, լորձաթաղանթներում և ԿՆՀ-ում:

Մեխանաընկալիչներին են պատկանում այն բոլոր ընկալիչները, որոնց համար համապատասխան գրգռիչ են հանդիսանում օրգանների պատերի ձգումը, ծևախախտումը (անոթներ, սիրտ, թոքեր, ստամոքս-աղիքային ուղի և ներքին այլ սնամեջ օրգաններ):

Քիմիաընկալիչներին են պատկանում այն ընկալիչները, որոնք գրգռվում են քիմիական նյութերով (աորտայի և կարոտիսյան ծոցի, մարսողական համակարգի լորձաթաղանթի, շճային թաղանթների ընկալիչները, ինչպես նաև գլխուղեղի և շնչառական օրգանների ընկալիչները):

Օսմոընկալիչները տեղադրված են աորտայում § կարոտիսյան ծոցում, մազանոթների մոտ, լյարդում § այլ օրգաններում: Օսմոընկալիչների մի մասը մեխանաընկալիչներ են, իսկ մյուսը՝ քիմիաընկալիչներ:

Ձերմաընկալիչները տեղակայված են մարսողական համակարգի, շնչառական օրգանների, միզապարկի լորձաթաղանթներում, շճային թաղանթներում, զարկերակների § երակների պատերում, կարոտիսյան ծոցում, ինչպես նաև ենթատեսաթմբի կորիզներում:

Ներքին ընկալիչների, դրանց հաղորդող ուղիների § կենտրոնների ուսումնասիրությունը հնարավորություն տվեց Վ.Ն.Չերնիգովսկուն (1960) միավորել § բնորոշել դրանց որպես ընդերային վերլուծիչ:

Ընդերաընկալչական ռեֆլեքսների օրինակ է Հերինգ§Բրեյերի ռեֆլեքսը, որն իրականացնում է շնչառական գործընթացի ինքնակարգավորումը: Անոթային համակարգի մեխանաընկալիչներից են աորտայում, քնային զարկերակածոցում, սնամեջ երակներում գտնվող ճնշաընկալիչները, որոնք պահպանում են արյան ճնշման կայունությունը: Համարյա բոլոր ներքին օրգաններում (շնչառական, մարսողական, արտազատական, սեռական) տեղադրված են մեխանաընկալիչներ, որոնք մասնակցում են այդ օրգանների գործունեության ինքնակարգավորմանը (Չերնիգովսկի, 1960):

Մարսողական համակարգի քիմիաընկալիչների դերը մարսողության կարգավորման գործում ուսումնասիրել է Ի.Պ.Պավլովի դպրոցը:

Ներկայումս քիմիական ընկալիչներ հայտնաբերված են նաև արտազատության § սեռական օրգաններում, կմախքային մկաններում, ներզատական գեղձերում, ոսկրածուծում, ավշային համակարգում:

Ձերմաընկալիչները պատասխանատու են ջերմային առաջնային ռեակցիաների համար: Հատկապես լավ ուսումնասիրված են մարսողական համակարգի վերին հատվածներում տեղադրված ջերմաընկալիչները, որոնց համար մենահատուկ գրգռիչ է սննդի ջերմաստիճանը:

Օսմոընկալիչներ հայտնաբերված են մազանոթներին մոտ գտնվող միջանկյալ հյուսվածքում, բայց դրանց դերը առայժմ լիովին պարզաբանված չէ: Օսմոընկալիչները պատկանում են քիմիական ընկալիչների խմբին: Դրանք հատուկ զգայություն ունեն արյան § արտաբջջային հեղուկում գտնվող օսմոսային ակտիվ նյութերի նկատմամբ:

Ընդերային վերլուծիչի հաղորդող ուղիները § կենտրոնական բաժինները: Ներքին ընկալիչներից դրդումը հիմնականում հաղորդվում է վեգետատիվ § մարմնական նյարդային համակարգերի նյարդաթելերով: Առաջին կարգի նեյրոնները գտնվում են համապատասխան զգացող հանգույցներում, երկրորդ կարգի նեյրոնները՝ ողնուղեղում § երկարավուն ուղեղում: Վերընթաց ուղիները հասնում են տեսաթմբի հետինմիջային կորիզին (երրորդ նեյրոն) § ապա կեղ§:

Ընդերային վերլուծիչի հաղորդող ուղին հիմնականում ներկայացված է թափառող, ընդերային § կոնքային նյարդերով: Տեսաթմբի շատ նեյրոններում համամիտվում են մարմնական § ընդերային ազդակները: Ենթատեսաթմբում ուրվագծվում են թափառող § ընդերային նյարդերը (Հ.Գ.Բակլավաջյան): Ուղեղիկում հայտնաբերված են նեյրոններ, որոնք պատասխանում են ընդերային նյարդի գրգռմանը:

Ընդերային վերլուծիչի բարձրագույն բաժինը մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մարմնազգայական (CI § CII շրջաններ) ու շարժողական գոտիներն են, ինչպես նաև լիմբիական համակարգը: Կեղ§ի մարմնազգայական § շարժողական գոտիներում բացահայտված է ներքին տարբեր օրգանների ներկայացուցչությունը: Լիմբիական կեղ§ի դաշտերը (23, 24, 29, 30, 31, 32) նույնպես մասնակցում են ներքին օրգաններից § արյունատար անոթներից հաղորդվող ազդակների վերլուծությանը § դասվում են ընդերային վերլուծիչի կեղ§ային կենտրոնների շարքին:

Ներքին ընկալիչներից հաղորդվող որոշ ազդակներ առաջացնում են հստակ տեղակայված զգայություններ՝ օրինակ, միզապարկի § ուղիղ աղիքի պատերի ձգման ժամանակ: Սակայն ընդերային ազդակահոսքը (օրինակ՝ սրտի, անոթների, լյարդի, երիկամների ընկալիչներից) միշտ չէ, որ կարող է առաջացնել հստակ գիտակցվող զգայություններ: Իհարկե, ցանկացած դեպքում ներքին օրգանների փոփոխությունները որոշակի ազդեցություն են թողնում օրգանիզմի, մասնավորապես, մարդու հուզային վիճակի § վարքագծի վրա:

Գլուխ 21. ԲԱՐՁՐԱԳՈՒՅՆ ՆՅԱՐԴԱՅԻՆ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅՈՒՆ

Օրգանիզմը § արտաքին միջավայրը մեկ միասնական ամբողջություն են: Բարձրակարգ կենդանիների փոխազդեցությունն արտաքին միջավայրի հետ իրականանում է ուղեղի գործունեությամբ, որը վերլուծում § համադրում է արտաքին ազդեցությունները օրգանիզմի ներքին վիճակի § պահանջների հետ: Կենդանիների ակտիվ վարքագիծը պայմանավորված է գործառական մասնագիտացված համակարգերի գործունեությամբ, որոնք ուղղված են բավարարելու կենդանի էակների կարիքները § նրանց ակտիվ ազդեցությունը միջավայրի վրա:

Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը § նրան հարող ենթակեղ§ային կորիզները ԿՆՀ-ի այն բարձրագույն բաժիններն են, որոնք իրականացնում են ժամանակավոր կապերի առաջացումը § նպատակասլաց վարքային բարդ գործողությունները: Վարքագծի կազմակերպման առաջատար սկզբունքները ռեֆլեքսային § համակարգային բնույթի են: ԿՆՀ-ի բարձրագույն բաժինների ռեֆլեքսային գործունեության սկզբունքն առաջին անգամ առաջ է քաշվել § հիմանվորվել Ի.Մ. Սեչենովի կողմից (1863) «Գլխուղեղի ռեֆլեքսները» գրքում: Հետագայում Ի.Մ.Սեչենովի գաղափարները զարգացվել են Ի.Պ. Պավլովի կողմից (1849-1936), որը բարձրագույն նյարդային գործունեության (ԲՆԳ) ուսմունքի հիմնադիրն է: Ըստ Ի.Պ. Պավլովի, բոլոր ռեֆլեքսները բաժանվում են ոչ պայմանական § պայմանական ռեֆլեքսների: Հետ§ապես տարբերում են ստորագույն նյարդային գործունեություն (ՍՆԳ) § բարձրագույն նյարդային գործունեություն (ԲՆԳ): ՍՆԳ-ը ֆիզիոլոգիական այն գործընթացների ամբողջությունն է, որն իրականացնում է ոչ պայմանական ռեֆլեքսները § բնազդները: ԲՆԳ-ը նյարդաֆիզիոլոգիական գործընթացների ամբողջություն է, որոնք ապահովում են գիտակցությունը, տեղեկատվության ենթագիտակցական յուրացումը § օրգանիզմի հարմարողական վարքը: Հոգեկան գործունեությունը §ս իրականանում է ԲՆԳ-ի օգնությամբ: Մարդկանց § կենդանիների ԲՆԳ-ը կարելի է ուսումնասիրել.

- ուղեղի առանձին գոյացությունների դրդմամբ § քայքայմամբ;

- դեղաբանական մեթոդներով (ացետիլխոլին, ադրենալին, սերոտոնին, օլիգոպեպտիդներ): Նշված դեղանյութերը քիմիական էլեկտրոդներով մտցվում են ուղեղ § ուղեկցվում պայմանական ռեֆլեքսների մշակմամբ;
- էլեկտրոֆիզիոլոգիական մեթոդներով՝ ԷՈՒԳ-ի, հրահրված կենսահոսանքների, նեյրոնային ակտիվության գրանցմամբ;
- մոլեկուլային կենսաբանության մեթոդներով, որոնց նպատակն է ուսումնասիրել ԴՆԹ-ի, ՌՆԹ-ի § կենսաբանական այլ ակտիվ նյութերի դերը պայմանական ռեֆլեքսների մշակման ընթացքում;
- էլեկտրոնամանրադիտակային մեթոդներով:

21.1. Վարքի ֆիզիոլոգիական հիմունքները

Վարք են անվանում օրգանիզմի բոլոր տեսակի գործողություններն արտաքին միջավայրում: Մարդու համար դա գործողությունների այն ամբողջությունն է, որի միջոցով նա տիրապետում է արտաքին միջավայրին § վերափոխում այն: Կենդանիների վարքը նրանց շարժողական ակտիվությունն է, օրգանիզմի հարմարումն արտաքին միջավայրի պայմաններին: Կենդանիների վարքը ուսումնասիրվում է մի շարք մասնաճյուղերով:

Զոոհոգեբանությունը ուսումնասիրում է էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում հոգեկան գործընթացները, գիտակցության առաջացման կենսաբանական նախադրյալները: XIX դարի վերջում հանդես եկավ փորձարարական հոգեբանությունը, որը հոգեֆիզիոլոգիական մեթոդներն օգտագործում է կենդանիների հոգեկան գործընթացները ուսումնասիրելու համար: Էթոլոգիայի (ettos-վարք) նպատակը վարքի համեմատական ուսումնասիրությունն է, վարքի դերի բացահայտումը արտաքին միջավայրին հարմարվելու գործում, վարքի նոր ձ§երի առաջացումը էվոլյուցիայի տարբեր փուլերում:

Օրգանիզմի բնածին գործունեությունը: Օրգանիզմի բնածին գործունեությունը էվոլյուցիոն զարգացման ընթացքում օրգանիզմի բնածին գործունեությունը իրականացնում է տաքսիզների, պարզագույն ռեֆլեքսների § բնազդների միջոցով: Տաքսիզները միաբջիջ պարզագույն կենդանիների գրգռականության արտահայտությունն են: Պարզագույն ոչ պայմանական ռեֆլեքսները դրս§վորվում են նյարդային համակարգ ունեցող կենդանիների մոտ:

Ըստ Ի. Պ. Պավլովի ոչ պայմանական ռեֆլեքսները գենետիկորեն պատճառաբանացված են (դետերմինիզմ), առաջանում են բնածին ռեֆլեքսային աղեղների հիման վրա § համապատասխան գրգռիչների ազդեցությամբ դրս§որվում են համեմատաբար կայուն:

Բնազդը (instinctus - ցանկություն) օրգանիզմի բնածին հարմարողական ստերիոտիպ գործունեությունն է, որն առաջանում է օրգանիզմի կենսաբանական կարիքներով § արտաքին գրգռիչներով: Բնազդներն իրականանում են ծայրային § միջանկյալ ուղեղի մասնակցությամբ: Էթոլոգների առաջարկությամբ անհրաժեշտ է բախումային իրավիճակում տարբերակել ազդանշանային գրգռիչները, դրոշմումը, դրդապատճառը § վարքը: Ազդանշանային գրգռիչներն ազդելով ընկալիչների վրա ակտիվացնում են գենետիկորեն պատճառաբանված ծրագիր, որն էլ ապահովում է ստերիոտիպային շարժողական գործողություն: Պատճառաբանված դրդումը

ընտրողաբար ազդում է նյարդային կենտրոնների վրա, որոնք հսկում են գործարկող ապարատը: Այս բոլորն էլ ապահովում են վարքային գործողության բնազդային ծրագիրը:

Դրոշմումը (իմպրինտինգ՝ անգլերեն imprint - հետք թողնել) գործընթաց է, որի ժամանակ գրգիռը, կամ գրգիռների համալիրը ֆիքսվում է հիշողության ապարատում:

Խառն ակտիվությունը դրսևորվում է որպես վարքային գործողություն և արտաքնապես չի համապատասխանում այն իրավիճակին, որում նա կատարվում է: Օրինակ, ջղայնացած մարդը երբեք չի կարողանում իր զգացմունքը ուղղակիորեն արտահայտել, սկսում է քորել ծոծրակը: Խառը ակտիվությունը չեզոքացնում է պատճառաբանված լարվածության ավելցուկը և կարևոր նշանակություն ունի տարբեր անհատների միջև հաղորդակցության ստեղծմանը:

Դրդապատճառների ֆիզիոլոգիան ներկայումս կարևոր դեր ունի գլխուղեղի գործունեության ուսումնասիրության գործում: Բացահայտված է, որ ուղեղի որոշ գոյացությունների դրդումն առաջացնում է պատճառաբանված յուրահատուկ վիճակ: Օրինակ, Դ. Օլդսի և Ռ. Միլների (1954) փորձերում առնետի կողմից ուղեղի որոշ գոյացությունների ինքնադրդումն առաջացնում է հույզային դրական վիճակ: Ուստի Դ. Օլդսի փորձերը ցույց տվեցին, որ հույզային պատճառաբանված վիճակները կարելի է ուսումնասիրել նյարդաֆիզիոլոգիական փորձարարական մեթոդներով:

Դրդապատճառների դասակարգումը: Կենդանիների համար տարբերում են կենսաբանական և սոցիալական դրդապատճառներ: Կենսաբանական դրդապատճառներն առաջանում են օրգանիզմում ծագող ներքին ֆիզիոլոգիական կարիքներով (քաղց, ծարավ, վախ, սեռական հակում, ծնողական խնամք, միզարձակում և կղում): Սոցիալական դրդապատճառները հատուկ են մարդուն և առաջանում են մարդկային հասարակության կարիքներով ու միջանձնական հարաբերություններով (ուսման նկատմամբ պահանջը, էթիկական և հոգեկան կարիքները, պարտքի զգացումը հայրենիքի հանդեպ): Դրդապատճառային դրդումը սկզբում գրգռում է ենթատեսաթումբը, այնուհետև տարածվում լիմբիական համակարգում, առջևի կեղևում, ապա ցանցանման գոյացությունում: Վերջինս կեղևում առաջացնում է համատարած ակտիվացում, պայմանավորելով պատճառային դրդման գերակշռող կարգավիճակ: Այս պահից ուղեղի գոյացությունները միավորվում են մեկ գործառական համալիրում, որն օրգանիզմին ուղղում է բավարարելու իր կարիքները և դրա հիման վրա ձևավորվում է գերակշռող դրդապատճառ: Ենթատեսաթմբի կենտրոնները հանդիսանում են դրդապատճառային դրդման հիմնական օջախը, որի համար էլ նրան անվանում են ռիթմավար: Օրինակ, առնետի կողմնային ենթատեսաթումբը քայքայելուց հետո նրա մոտ քաղցի զգացմունք չի առաջանում: Ըստ Պ.Կ. Անոխինի և Կ.Վ. Սուդակովի դրդապատճառային վարքի ձևավորման հարցում ենթատեսաթմբի դերի բացահայտումը կարևոր նշանակություն ունի բժշկի կողմից ախտաբանական դրդապատճառների ուժի կարգավորման նպատակով դեղաբանական նյութերի ընտրության գործում (նիկոտինային, ալկոհոլային, թմրադեղային): Ախի դրդապատճառը շրջափակվում է α-ադրենաշրջափակիչներով (ամինազին), սննդային դրդապատճառները՝ խոլինոլիտիկներով (ատրոպին, ամիզիլ): Կենդանիների ուղեղի կողմնային փորոքների մեջ խոլիցիստոկինին ներարկելիս

քաղցի դրդապատճառն արգելակվում է, իսկ ներերակային գաստրին ներարկելիս՝ ուժեղանում: Անգիոթենզինը, բրադիկինինը, վազոպրեսինը փոխում են վախի դրդապատճառի հիման վրա ձ§ավորված վարքագծային ռեակցիաները: Դրդապատճառային դրդումն ակտիվացնում է հիշողության մեխանիզմները, զգայական համակարգերը, շարժողական համակարգերը: Դրդապատճառներն ուղեկցվում են հույզերով, հիմնականում բացասական: Դրդապատճառների խանգարումներն արտահայտվում են դրանց ուժեղացմամբ (հիպերսեքսուալիզմ, պոլիդիպսիա) կամ ճնշմամբ (աֆագիա, ապատիա, ադիպսիա): Անգամ բնածին մեկ դրդապատճառի ընտրողական խանգարումը կարող է հասցնել անհատի բնականոն գործունեության խանգարմանը:

21.2. Ամբողջական վարքագծային գործողության գծապատկերը

Վարքագծային յուրաքանչյուր գործողություն ըստ Պ.Կ. Անոխինի իր մեջ ներառում է ընտրողաբար միավորված կենտրոնական § ծայրամասային բջիջների, հյուսվածքների § օրգանների ամբողջություն, որի հիմնական նպատակը օրգանիզմի համար օգտակար հարմարողական արդյունքի հասնելն է:

Վարքագծային գործողության փուլերն են.

ա. *առբերիչ սինթեզը,* որը յուրաքանչյուր վարքագծային գործունեության սկզբնական փուլն է: Այն ամբողջականացնում է գերակշռող դրդապատճառի դրդումը: Փորձառական հետազոտությունները ցույց են տալիս, որ գերակշռող դրդապատճառային դրդումները յուրաքանչյուր դեպքում ձ§ավորում են նպատակասլաց վարքը, որպեսզի շրջապատող միջավայրում հասցնի դրական արդյունքի: Օրինակ, եթե մինչ§ փորձը ենթափորձային կենդանուն կերակրեն, ապա նման կենդանու մոտ պայմանական ռեֆլեքս չի դրս§որվի: Սակայն եթե նրա կեղ§ի ճակատային բլթերը հեռացվեն, ապա վարքի բնույթը կփոխվի: Այս դեպքում կնկատվի վարքագծային անընդհատ ակտիվություն, որն ուղղված է դեպի սննդի ընդունումը:

բ. *որոշման ընդունում,* որով ավարտվում է առբերիչ սինթեզի գործընթացը: Որոշման ընդունումը ինքնուրույն գործընթաց է § օրգանիզմին ազատում է բազմաթիվ վարքային հավելյալ գործընթացներից ու ապահովում առբերիչ դրդումների միասնական ամբողջությունը: Որոշման ընդունումը միջանկյալ փուլ է վարքագծի գործառույթային համակարգում, որից հետո կենտրոնական դրդումների բոլոր համակարգերը ձեռք են բերում կատարողական բնույթ:

գ. որոշումն ընդունելուց հետո վարքագծային գործողության համակարգում ձ§ավորվում են երկու հանգուցային մեխանիզմ՝ գործողության արդյունքների ընդունում § գործարկման սինթեզի մեխանիզմ:

21.3. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսներ

Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները բնածին են, հաղորդվում են ժառանգաբար § տեսակային են: Դրանք ապահովում են օրգանիզմի համաձայնեցված գործունեությունը, որն ուղղված է օրգանիզմի ներքին միջավայրի բազմաթիվ չափանիշների կայունության պահպանմանը, մարմնական, ընդերային §

վեգետատիվ ռեակցիաների համաձայնեցված գործունեությանը: Սակայն օրգանիզմի առավելագույն նպատակահարմար հարմարումը միջավայրի փոփոխվող պայմաններին իրականանում է պայմանական ռեֆլեքսների միջոցով, որոնց շնորհիվ որոշակի գործողության համար գրգռիչները դառնում են կենսաբանորեն նշանակություն ունեցող ազդանշաններ:

Գոյություն ունեն ոչ պայմանական ռեֆլեքսների տարբեր դասակարգումներ: Ի.Պ. Պավլովը նկարագրել է *սննդային, պաշտպանական, կողմնորոշային, ծնողական* ոչ պայմանական ռեֆլեքսներ, որոնք իրենց հերթին ստորաբաժանվում են ավելի պարզագույն ռեֆլեքսների: Օրինակ, սննդային ռեֆլեքսները ներառում են սննդի փնտրում, զավթում, սննդի համային փորձարկում, թքազատություն, մարսողական հյութազատություն § մարսողական համակարգի շարժողական ակտիվություն:

Էկոլոգո-ֆիզիոլոգիական ուղղության ներկայացուցիչ Ա.Դ.Սլոնիմը առաջարկել է ոչ պայմանական ռեֆլեքսները բաժանել երեք խմբի, կապված ներքին միջավայրի կայունության, արտաքին միջավայրի փոփոխությունների § տեսակի պահպանման հետ:

Լեհ նեյրոֆիզիոլոգ Յու. Կոնորսին ոչ պայմանական ռեֆլեքսները դասակարգել է ըստ իրենց կենսաբանական նշանակության: Նա տարբերում է *պահպանման*, որոնք կապված են անհրաժեշտ նյութերի ներմուծմամբ օրգանիզմ § արտազատմամբ, *վերականգնողական* (քուն), որոնք ուղղված են տեսակի պահպանմանը (զուգավորում, հղիություն, սերնդի խնամք) § *պաշտպանական*: Վերջիններս օրգանիզմը կամ նրա առանձին մասերը հեռացնում են վնասակար ազդակներից, ոչնչացնում կամ չեզոքացնում օրգանիզմ ընկած վնասակար նյութերը:

Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները իրականանում են տարբեր բարդության մեխանիզմներով: Ուստի Ի.Պ.Պավլովը ոչ պայմանական ռեֆլեքսները ըստ անատոմիական սկզբունքի բաժանել է *պարզ* (ողնուղեղային), *բարդացված* (երկարավուն ուղեղ), *բարդ* (միջին ուղեղ) § *բարդագույն* (մեծ կիսագնդերի կեղ§ § կեղ§ին հարող ենթակեղ§ային գոյացություններ): Ի.Պ. Պավլովն այս դասակարգմամբ նկատի ուներ ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կարգավորման համակարգային բնույթը:

Ոչ պայմանական բարդ ռեֆլեքսներին են պատկանում սննդային, պաշտպանական, սեռական, կողմնորոշա-հետազոտական, ծնողական § այլ ռեֆլեքսները: Այս ռեֆլեքսները դրս§որվում են որպես կենդանիների մենահատուկ վարքագծային ռեակցիաներ, երբ նրանց վրա ազդում են համապատասխան գրգռիչներ: Առավել ցուցադրական է բարդ սննդական ռեֆլեքսը: Այն դրս§որվում է, երբ հեռադիր ընկալիչների կամ մարսողական ուղու ընկալիչների վրա ազդում է սնունդը: Այս դեպքում դրս§որվում են շարժողական, հյութազատական § այլ վեգետատիվ ռեակցիաներ (շնչառական, սրտի § այլն): Պաշտպանողական բարդ ռեֆլեքսը կենդանու շարժողական ռեակցիայի հետ միասին ներառում է մի շարք վեգետատիվ ֆունկցիաների՝ մարսողական համակարգի, շնչառական, սիրտանոթային, քրտնարտադրության փոփոխություն:

21.4. Պայմանական ռեֆլեքսներ

Պայմանական ռեֆլեքսը օրգանիզմի վարքագծային ռեֆլեքսային գործունեության հատուկ ձ§ է: Ըստ Ի.Պ. Պավլովի պայմանական ռեֆլեքսները ձեռք են բերվում կենդանիների կողմից անհատական կյանքի ընթացքում § կայուն չեն: Դրանք կարող են անհետանալ § կրկին հայտնվել օրգանիզմի վիճակի § միջավայրի պայմանների փոփոխության հետ կապված: Պայմանական ռեֆլեքսի ժամանակավոր բնույթը ապահովվում է արգելակման գործընթացով, որը դրդման գործընթացների հետ միասին որոշում է պայմանառեֆլեքսային գործողության դինամիկան:

Պայմանական ռեֆլեքսներին բնորոշ հատկանիշները:

1. Պայմանական ռեֆլեքսները կրում են հարմարողական բնույթ, որի հետ§անքով վարքագիծը դառնում է ավելի պլաստիկ, հարմարված միջավայրի կոնկրետ պայմաններին:

2. Ցանկացած պայմանական ռեֆլեքսի իրականացմանը մասնակցում են գլխուղեղի բարձրագույն բաժինները:

3. Պայմանական ռեֆլեքսները ձեռք են բերվում § անհետանում յուրաքանչյուր անհատի անհատական կյանքում: Անհատական հիշողության մեջ արձանագրվում են պայմանական § ոչ պայմանական գրգռիչների ոչ բոլոր պատահական զուգակցումները, այլ միայն նրանք, որոնց համակցումը ժամանակի առումով հավանական է, իսկ մնացած բոլոր պատահական կապերն արգելակվում են:

4. Պայմանական ռեֆլեքսը ունի ազդանշանային բնույթ, այն նախորդում է, նախազգուշացնում ոչ պայմանական ռեֆլեքսի հաջորդական առաջացումը, դրանով իսկ նախապատրաստում է օրգանիզմին: Պայմանական ռեֆլեքսների միջոցով օրգանիզմը նախօրոք կարող է խուսափել վտանգից, կամ նախապատրաստվել սնունդը բռնելուն, սեռական զուգընկերոջը հանդիպելուն:

Այսպիսով, պայմանական ռեֆլեքսները կենդանիների § մարդու անհատական հարմարողական համակարգային ռեակցիաներ են, որոնք ձ§ավորվում են կենտրոնական նյարդային համակարգում պայմանական գրգռիչի § ոչ պայմանական գործողության միջ§ ժամանակավոր կապի առաջացմամբ:

Պայմանական ռեֆլեքսի բաղադրամասերը: Յուրաքանչյուր պայմանական ռեֆլեքս ներկայացնում է բարդ կազմակերպված վարքային գործողություն: Պայմանական ռեֆլեքսի մշակման ժամանակ աստիճանաբար դրս§որվում են նրա բաղադրամասերը: Սկզբում դրս§որվում է զուգակցված բաղադրամասը (շնչառական, անոթային, սրտային § այլն), որն ունի կարճ§որ նշանակություն մենահատուկ գործունեության էներգիական ապահովման համար: Ապա ի հայտ է գալիս մենահատուկ վարքային (մարմնական) բաղադրամասը, որը կազմված է դիրքա-լարումային § փուլային ռեակցիաներից: Դա կենդանուն օգնում է մոտենալու սննդին: Հետագայում դրս§որվում են ստամոքսաղիքային հյութազատիչ § շարժողական ռեֆլեքսները:

Պայմանական § ոչ պայմանական ռեֆլեքսների նմանությունը § տարբերությունը: Պայմանական § ոչ պայմանական ռեֆլեքսների նմանությունը դրս§որվում է նրանում, որ դրանց ռեֆլեքսային աղեղները ունեն առբերիչ, կենտրոնական, արտատար օղակներ § հարմարողական բնույթ, իսկ տարբերությունները բազմաթիվ են.

1. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները բնածին են, տեսակային, իսկ պայմանական ռեֆլեքսները անհատական են, ձեռք են բերվում կյանքի ընթացքում:

2. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները կայուն են կյանքի ընթացքում, իսկ պայմանական ռեֆլեքսները ձեռք են բերվում, փոխվում § անհետանում անհատական կյանքի ընթացքում:

3. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները իրականանում են գենետիկորեն որոշված ռեֆլեքսային աղեղներով, իսկ պայմանականը՝ ժամանակավոր կապերով:

4. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսները բնորոշ են ԿՆՀ-ի բոլոր բաժիններին (ողնուղեղ, ուղեղաբուն, ենթակեղ§ային կորիզներ): Պայմանական ռեֆլեքսները մշակվում են մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մասնակցությամբ:

5. Յուրաքանչյուր ոչ պայմանական ռեֆլեքս ունի իր մենահատուկ ընկալչական դաշտը § որոշակի գրգռիչներ: Պայմանական ռեֆլեքսները մշակվում են ցանկացած ընկալչական դաշտի մասնակցությամբ § տարբեր գրգռիչների հանդեպ:

6. Ոչ պայմանական ռեֆլեքսներն առաջանում են որոշակի գրգռիչի ազդեցությամբ, իսկ պայմանական ռեֆլեքսները օրգանիզմը հարմարեցնում են գրգռիչի ազդեցությանը § ունեն ազդանշանային նշանակություն:

21.5. Պայմանական ռեֆլեքսների դասակարգումը

Գոյություն ունեն պայմանական ռեֆլեքսների դասակարգման մի քանի համակարգեր, որոնցից յուրաքանչյուրի հիմքում ընկած է մեկ առաջատար գործոն:

I. Պայմանական բոլոր ռեֆլեքսները դասակարգվում են ոչ պայմանական ռեֆլեքսների բազայի հիման վրա.

ա. ըստ կենսաբանական նշանակության տարբերում են *սննդային, պաշտպանական* § այլ ռեֆլեքսներ;

բ. ըստ ընկալիչների մասնակցության բնույթի տարբերում են *արտաքին ընկալչական, սեփական ընկալչական* § *ներքին ընկալչական* ռեֆլեքսներ;

գ. մարդկանց մոտ առաջատար նշանակալություն ունեն արտաքին ընկալչական խոսքային գրգռիչները, որոնք ծ§ավորում են նպատակասլաց վարքի բարդ ծ§եր:

Արտաքին ընկալչական ռեֆլեքսների խմբում տարբերում են *տեսողական, լսողական, հոտառական, շոշափական, համային, ջերմաստիճանային* պայմանական ռեֆլեքսներ: Այս խմբին են պատկանում նաև§ մարդկանց խոսքային հաղորդակցման, ուսուցման պայմանական ռեֆլեքսները: Ներքին ընկալչական պայմանական ռեֆլեքսներն առաջանում են այն ժամանակ, երբ ներքին օրգաններից գլխուղեղ հաղորդվող առբերիչ համազարկն ազդանշան է հանդիսանում օրգանիզմի շարժողական կամ վեգետատիվ գործունեության համար: Այս խմբի ռեֆլեքսները բաժանվում են *մեխանիկական, քիմիական, ջերմային, օսմոսային* § այլ պայմանական ռեֆլեքսների:

դ. ըստ նյարդային համակարգի բաժնի մասնակցության § պատասխանների տարբերում են *մարմնական* § *վեգետատիվ* պայմանական ռեֆլեքսներ: Վերջիններս մանրամասը նկարագրվել են Կ.Մ. Բիկովի կողմից: Օրինակ, եթե շան ստամոքս խուղակով մտցվի հեղուկ, ապա միզարձակումն ուժեղանում է: Եթե այդ

գործողությունը մի քանի անգամ զուգակցվի զանգով, ապա որոշ թվով զուգակցումներից հետո զանգի հնչելը կառաջացնի միզարձակման ռեֆլեքս:

II. Պայմանական ռեֆլեքսները դասակարգվում են նաև ըստ ոչ պայմանական գրգռիչի ամրապնդման առանձնահատկությունների.

ա. ըստ ամրապնդման պայմանական ռեֆլեքսները բաժանվում են *դրական* (ամրապնդվող), որոնք առաջացնում են համապատասխան ռեակցիա և *բացասական* (չամրապնդվող), որոնք չեն առաջացնում համապատասխան ռեակցիա, կամ այն թուլացնում են:

բ. ըստ ամրապնդման կենսաբանական նշանակության տարբերում են *կենսական* (սննդային, պաշտպանական, քունը կարգավորող և այլն), *կենդանաստղիալական* (սեռական, ծնողական, տարածքային) և *ինքնազարգացման* (հետազոտական, նմանակման, գործիքային և այլն) պայմանական ռեֆլեքսներ:

գ. ըստ ամրապնդման բնույթի պայմանական ռեֆլեքսները լինում են *շարժողական* և *վեգետատիվ* պայմանական ռեֆլեքսներ: Շարժողական ռեակցիաների հիման վրա ձևավորվում են բազմաթիվ գործիքային պայմանական ռեֆլեքսներ, որոնց մի մասը կարող են լինել բարդ և հանդիսանալ կամային վարքի տարրեր: Վեգետատիվ պայմանական ռեֆլեքսներից է թքազատության դասական պայմանական ռեֆլեքսը: Այս խմբի ռեֆլեքսների մշակման համար կարող են ծառայել բոլոր ներքին օրգանները:

III. Ոչ պայամանական գրգռիչի հանդեպ պայմանական գրգռիչի ունեցած վերաբերմունքով տարբերում են *բնական* և *արհեստական* (լաբորատոր) պայմանական ռեֆլեքսներ: Բնական գրգռիչներից են հոտը, սննդի տեսքը, ժամանակը, որի նկատմամբ մշակվում է պայմանական ռեֆլեքս: Բնական պայմանական ռեֆլեքսները շատ շուտ են մշակվում և ավելի կայուն են: Արհեստական պայմանական ռեֆլեքսների մշակման ժամանակ պայմանական գրգռիչը իր բնույթով կապ չունի ոչ պայմանական գրգռիչի հետ: Արհեստական ռեֆլեքսները դասակարգվում են նաև.

ա) ըստ բարդության աստիճանի տարբերում են *պարզ* (մեկ գրգռիչի հանդեպ մշակվող), *համալիրային* (մի քանի ազդակների հանդեպ մշակվող), *շղթայական* ռեֆլեքսներ (երբ յուրաքանչյուր գրգռիչ առաջացնում է իր պայմանական ռեֆլեքսը) և գործիքային ռեֆլեքսներ:

բ) ըստ պայմանական և ոչ պայմանական գրգռիչների ազդեցության ժամանակի տարբերում են *առկա* և *հետքային* ռեֆլեքսներ: Առաջին խմբի ռեֆլեքսներին բնորոշ է պայմանական և ոչ պայմանական գրգռիչների համընկնումը ժամանակի առումով: Հետքային պայմանական ռեֆլեքսների ժամանակ ոչ պայմանական գրգռիչը տրվում է պայմանական գրգռիչն անջատելուց որոշ ժամանակ հետո:

գ) արհեստական պայմանական ռեֆլեքսները դասակարգվում են նաև ըստ ամրապնդման բնույթի: Եթե ամրապնդման համար օգտագործվում է պարզ ոչ պայմանական ռեֆլեքս, ապա մշակվում է *առաջին կարգի պայմանական ռեֆլեքս*: Եթե ամրապնդման համար ծառայում է առաջին կարգի պայմանական ռեֆլեքսը, ապա առաջանում է *երկրորդ կարգի պայմանական ռեֆլեքս*: Համապատասխանաբար հնարավոր են ավելի բարձր կարգի պայմանական ռեֆլեքսներ, որոնք հեշտությամբ մշակվում են մարդկանց մոտ և հանդիսանում են մտավոր գործունեության զարգացման հիմքը:

դ) հետքային պայմանական ռեֆլեքսների հատուկ տարատեսակ են ժամանակի նկատմամբ մշակվող պայմանական ռեֆլեքսները: Եթե որ§է ոչ պայամանական ռեֆլեքս դրս§վորվում է ժամանակի որոշ ընդմիջումներից հետո, ապա յուրաքանչյուր անգամ այդ ժամանակահատվածի ավարտից հետո հանդես է գալիս նախկինում տվյալ ոչ պայմանական գրգռիչի ազդեցությամբ առաջ բերված ռեակցիան:Նման ռեակցիան ստացել է պ*այմանական ռեֆլեքս ժամանակի նկատմամբ* անվանումը:

IV. Ըստ ազդարարային համակարգի մասնակցության տարբերում են առաջին § երկրորդ ազդարարային համակարգերի նկատմամբ մշակվող պայմանական ռեֆլեքսներ: Վերջինս մշակվում է միայն մարդկանց մոտ:

Պայմանական ռեֆլեքսների կենսաբանական նշանակությունը կայանում է նրանում, որ դրանք ունեն հարմարողական նշանակություն, օրգանիզմը նախապատրաստում են օգտակար վարքային գործունեության, պաշտպանում նրան վնասակար ազդեցություններից, օրգանիզմը նուրբ ու արդյունավետ հարմարեցնում են շրջապատի բնական § սոցիալական պայմաններին:

Պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման փուլերը: Պայմանական ռեֆլեքսի մշակման գործընթացում դիտվում են մի շարք փուլեր.

- *գաղտնի շրջան*, երբ պայմանական պատասխանները չեն դրս§որվում, չնայած տրվում են պայամանական § ոչ պայմանական գրգռիչներ;
- *ակնհայտ պայմանական ռեֆլեքսների շրջան*՝ երբ ոչ բոլոր պայմանական գրգռիչներն են ուղեկցվում պայմանական ռեֆլեքսներով;
- *համընդհանրացման շրջան*, երբ պայմանական ռեակցիաները դրս§որվում են բոլոր կողմնային գրգռիչների ազդեցությամբ, որոնց նկատմամբ մշակվել է տվյալ պայմանական ռեֆլեքսը: Այս փուլում պայմանառեֆլեքսային ազդեցություն են ձեռք բերում ոչ միայն ամրապնդվող պայմանական գրգռիչը, այլ§ նրան նմանվող մյուս գրգռիչները: Օրինակ, շան մոտ ամրապնդվում է 400 Հց հաճախությամբ ձայնը, որի հնչման դեպքում շունը վազում է դեպի կերակրամանը § սնունդ ստանում: Սակայն 200 Հց § 600 Հց հնչյունների դեպքում շունը կրկին վազում է դեպի կերակրամանը, սակայն սնունդ չի ստանում: Կեղ§ում տեղի է ունենում պայմանական գրգռիչների առաջնային զգայական համընդհանրացում, որը կախված է բազմաթիվ գործոններից՝ առաջին հերթին պայմանական գրգռիչի բնույթից, ոչ պայմանական գրգռիչի ամրապնդումից § դրանց ժամանակային զուգակցումից: Համընդհանրացման փուլի կենսաբանական նշանակությունը կար§որվում է նրանով, որ այն բնական պայմաններում հնարավորություն է տալիս կենդանուն միանգամից հարմարվելու միմյանց մոտ գտնվող ազդակների լայն սպեկտրին: Ի. Պ. Պավլովը պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման այս փուլը բացատրել է տվյալ վերլուծիչի սահմաններում դրդման ճառագայթմամբ: Ա. Ա. Ուխտոմսկին ենթադրում էր, որ պայմանական ռեֆլեքսի մշակման առաջին փուլը ընթանում է գերակշռման մեխանիզմով:
- *ավարտական փուլ*, որի ժամանակ պայմանական ռեֆլեքսը դրս§որվում է կայուն մեծությամբ: Այս փուլը հաճախ անվանում են նաև§ մասնագիտացման փուլ, որի ընթացքում տեղի է ունենում պայմանա-ռեֆլեքսային պատասխանի մասնագիտացում ամրապնդվող ազդանշանի նկատմամբ, իսկ մնացած բոլոր նման գրգռիչները դառնում են ոչ արդյունավետ: Այս փուլի վրա հասնելը § մասնագիտացման աստիճանը §ս կախված է պայմանական ռեֆլեքսի զգայական

§ արտատար օղակներից ու դրանց ակտիվացման ժամանակային փոխհարաբերությունից: Սովորաբար մասնագիտացման փուլը համնկնում է ավտոմատացման սկզբին: Ի. Վ. Պավլովը նշել է, որ այս փուլում տեղի է ունենում դրդման կենտրոնացում պայմանական գրգռիչի վերլուծիչում:

Պայմանական ռեֆլեքսների մշակման կանոնները: Փորձարարական պայմաններում պայմանական ռեֆլեքսների մշակման համար անհրաժեշտ է պահպանել մի շարք պայմաններ:

1. Կենդանու մոտ համապատասխան դրդապատճառի նկատմամբ պահանջի առկայություն: Օրինակ, սննդային պայմանական ռեֆլեքս մշակելիս կենդանին պետք է քաղցած լինի:

2. Պայմանական գրգռիչն անպայման պետք է ամրապնդվի ոչ պայմանական գրգռիչով:

3. Պայմանական գրգռիչը պետք է նախորդի ոչ պայմանականին:

4. Պայմանական գրգռիչը պետք է ընդունվի կենդանու կողմից § առաջացնի կողմնորոշային-հետազոտական գործունեություն: Դա նշանակում է, որ պայմանական գրգռիչը պետք է կենդանու համար ներկայացնի էկոլոգիական հետաքրքրություն § ընկալվի նրա կողմից: Ջկան համար համապատասխան գրգռիչ են հանդիսանում ջրի շարժումը, դրա բաղադրության փոփոխությունը: Բարձրակարգ կենդանիների համար նման գրգռիչներ կարող են լինել ձայնային, հոտառական, լսողական § այլ գրգռիչներ:

5. Ամրապնդվող ոչ պայմանական գրգռիչը պետք է պայմանականից ուժեղ լինի:

6. Պայմանական գրգռիչը պետք է նախորդի ոչ պայմանականին § զուգակցվի դրա հետ:

7. Պայմանական ռեֆլեքս մշակելիս պետք է բացառել կողմնակի գրգռիչների § դրդապատճառների առկայությունը: Օրինակ, սննդային պայմանական ռեֆլեքս մշակելիս մեզով լցված միզապարկը կարող է արգելք հանդիսանալ ռեֆլեքսի մշակմանը:

8. Պայմանական ռեֆլեքսի մշակման ժամանակ էական նշանակություն ունի նաև պայմանական § ոչ պայմանական գրգռիչների կենտրոնների գործառական վիճակը, գրգռիչների ուժի որոշակի հարաբերությունը:

21.6. Պայմանական ռեֆլեքսների առաջացման մեխանիզմը

Ի.Պ. Պավլովը (1903) պայմանական ռեֆլեքսի առաջացման գործընթացը դիտում էր որպես դրդման ռեֆլեքսային երկու աղեղների փոխազդեցություն: Նրա կարծիքով բազմակի զուգակցումների հետևանքով երկու աղեղների միջև առաջանում է ժամանակավոր կապ: Այսինքն, ըստ Ի.Պ. Պավլովի, ժամանակավոր կապն առաջանում է ոչ պայմանական և պայմանական գրգռիչների կեղևային կենտրոնների միջև: Պայմանական գրգռիչի ազդեցության ժամանակ կեղևի համապատասխան կենտրոնում առաջանում է դրդված օջախ, իսկ երբ պայմանական գրգռիչը զուգակցվում է ոչ պայմանականով, ապա կեղևում առաջանում է երկրորդ՝ ավելի հզոր դրդված օջախ, որին ուղղվում է ավելի վաղ առաջացած և կեղևով տարածված դրդումը: Այս պատկերացումը հետագայում հաստատվեց

Ա.Ա. Ուխտոմսկու դոմինանտի ուսմունքով: Ըստ Ի.Պ. Պավլովի 2 կենտրոնների միջև առաջանում է ժամանակավոր կապ՝ նոր պայմանառեֆլեքսային աղեղ: Իր կյանքի վերջում Ի.Պ. Պավլովը առաջ քաշեց այն միտքը, որ դրդման հաղորդումը կարող է ունենալ երկկողմանի բնույթ՝ այսինքն ոչ պայմանական գրգռիչի կենտրոնից կարող է հաղորդվել պայմանական գրգռիչի կենտրոն և հակառակը: Այս միտքը հետագայում ուսումնասիրել է Է.Հ. Հասրաթյանը (1970): Նա եզրահանգում է, որ անտարբեր գրգռիչը լիովին անտարբեր լինել չի կարող, քանի որ սկզբում ազդելիս նա առաջացնում է կողմնորոշային՝ հետազոտական ռեֆլեքս, որը հետագա կրկնողությունների ժամանակ աստիճանաբար թուլանում է: Ուստի, գտնում են, որ ժամանակավոր կապը առաջանում է երկու ոչ պայմանական ռեֆլեքսների կենտրոնների (ազդանշանային և ամրապնդվող) միջև:

Պայմանական ռեֆլեքսների առաջացումն իրականանում է հիշողության միջոցով:

Ժամանակակից նեյրոֆիզիոլոգիական հետազոտությունները զգալի չափով ընդլայնել են մեր պատկերացումները պայմանական ռեֆլեքսի մեխանիզմի մասին: Ժամանակակից պատկերացումներով պայմանական ռեֆլեքսի ժամանակավոր կապի առաջացման մեխանիզմում մասնակցում է ամբողջ ուղեղը: Բացահայտվել է, որ պայմանական ռեֆլեքսներ կարելի է մշակել նաև կիսագնդեր չունեցող կենդանիների մոտ: Կեղևի վրա ցանցանման գոյացության վերընթաց սփռուն ակտիվացնող ազդեցության շնորհիվ բացահայտվել է, որ ինչպես պայմանական, այնպես էլ ոչ պայմանական գրգռիչները ազդելով ուղեղի վրա, կեղևի վրա թողնում են համատարած ազդեցություն, որոնց հետագա վերլուծությունը իրականանում է կեղևային և ենթակեղևային գոյացությունների միջև բարդ փոխհարաբերություններով: Պայմանառեֆլեքսային կապի «միակցումը» տեղի է ունենում գլխուղեղի տարբեր բաժինների նույն նեյրոնների վրա պայմանական և ոչ պայմանական գրգռիչների առաջացրած դրդումների հանդիպման ժամանակ: Հիմնվելով այս տվյալների վրա Պ.Կ. Անոխինը ձևակերպել է պայմանական ռեֆլեքսի *զուգամիտվող տեսությունը*, որի համաձայն պայմանական ռեֆլեքսի ձևավորման ելակետային հիմքը կազմում են վերընթաց ակտիվացնող ազդեցությունները դեպի ուղեղի կեղև, որոնք պայմանավորված են կենդանու ելակետային գերակշռող դրդապատճառով: Դեպի կեղև պայմանական և ոչ պայմանական գրգռիչների հաջորդական ազդեցություններով առաջացած վերընթաց դրդումները հասցեագրվում են ուղեղի բազմաթիվ նեյրոններին: Դրա հետևանքով կեղևի տարբեր նեյրոններում դրդումները զուգամիտվում են, որոնք պայմանավորված են ելակետային պահանջով, պայմանական ազդանշանով և դրան հաջորդող ամրապնդմամբ: Բոլոր այս դրդումները համապատասխան հետսինապսային մոլեկուլային գործընթացներով հասցեագրվում են գենետիկական ապարատին, որտեղ և տեղի է ունենում պայմանառեֆլեքսային կապի «միակցումը»: Սակայն այս գործընթացի առավել նուրբ մեխանիզմները դեռևս ուսումնասիրվում են:

21.7. Պայմանական ռեֆլեքսների արգելակումը

Ի.Պ. Պավլովը ուսումնասիրելով պայմանական ռեֆլեքսները § դրանց փոխազդեցությունը, նկատեց, որ դրանք արգելակվում են կողմնակի կամ ուժեղ գրգռիչների ազդեցությամբ, ինչպես նաև հիվանդ օրգանիզմում թույլ գրգիռների ազդեցությամբ: Նրա կարծիքով դրդման § արգելակման հավասարակշռությունը որոշում է կենդանիների ու մարդու վարքագծի արտաքին դրսևորումը:

Արգելակման գործընթացների ուսումնասիրությունը ցույց տվեց, որ դրանք լինում են **բնածին** § **ձեռք բերովի**:

I. Արգելակման բնածին ձևերը իրենց հերթին լինում են *արտաքին* § *անդրսահմանային*:

1. ***Արտաքին ոչ պայմանական արգելակումն*** արտահայտվում է կողմնակի գրգռիչի առկայությամբ պայմանական ռեֆլեքսների գործունեության թուլացմամբ կամ արգելակմամբ: Օրինակ, պայմանական ռեֆլեքսի իրականացման ժամանակ, եթե տրվի միջին ուժի որևէ գրգռիչ (լույս, ձայն), ապա կառաջանա կողմնորոշային հետազոտական ռեֆլեքս, որը կթուլացնի կամ կարգելակի պայմանառեֆլեքսային գործունեությունը: Պավլովն այդ ռեֆլեքսն անվանել է «ինչ բան է ռեֆլեքս»: Արտաքին արգելակումը կոչվում է ոչ պայմանական, քանի որ դրա առաջացման պատճառը գտնվում է արգելակող ռեֆլեքսային աղեղից դուրս: Արտաքին արգելակումն իր առաջացման մեխանիզմով բնածին է, քանի որ իրականանում է բացասական մակածման երևույթով (մակածվող արգելակում ըստ Պավլովի): Կողմնորոշային ռեֆլեքսը ոչ պայմանական արգելակման հաճախակի հանդիպող գործոն է: Սակայն նրա արգելակող ազդեցությունը բազմիցս կրկնվելիս աստիճանաբար թուլանում է և կարող է լիովին անհետանալ ու չդրսևորվել: Ուստի տարբերում են *մարող* և *հաստատուն* արգելակ:

Մարող արգելակը դա կողմնակի ազդանշանն է, որը կրկնման ժամանակ կորցնում է իր արգելակող ազդեցությունը, քանի որ օրգանիզմի համար չունի էական նշանակություն: Առօրյա կյանքում մարդու վրա ազդում են բազմաթիվ կողմնակի ազդանշաններ, որոնց նա սկզբում ուշադրություն է դարձնում, հետո դադարում է նկատել:

Հաստատուն արգելակը դա միջին ուժի այնպիսի կողմնակի գրգռիչ է, որը կրկնվելիս իր արգելակող ազդեցությունը չի կորցնում (ցավային գրգիռներ, ներքին օրգանների լցումից առաջացող ազդակներ): Ըստ Ի.Պ. Պավլովի արտաքին արգելակման մեխանիզմը հետևյալն է. կողմնակի գրգռիչը կեղևում առաջացնում է գրգռված օջախ, որը բացասական մակածման (դոմինանտ) մեխանիզմով արգելակում է պայմանառեֆլեքսային գործունեությունը: Միևնույն պայմաններում նոր մշակված «երիտասարդ» պայմանական ռեֆլեքսները հեշտությամբ արգելակվում են երկարատև ժամկետով, քան «հին» ռեֆլեքսները: Անկայուն մշակված վարքագծային հմտությունները և գիտելիքները հեշտությամբ մարում են կողմնակի ոչ հաճելի ուժեղ գրգռիչների ազդեցությամբ, քան ավելի կայուն յուրացված կենսական ստերեոտիպերը: Ներքին օրգաններից հաղորդվող ցավային գրգիռները թողնում են ավելի երկարատև արգելակող ազդեցություն պայմանառեֆլեքսային գործունեության վրա: Երբեմն նրանց ուժն այնքան մեծ է լինում, որ նույնիսկ խանգարվում է ոչ պայմանական ռեֆլեքսների բնականոն ընթացքը:

Հետ§ապես երկու ներհակորդ՝ սննդային § պաշտպանական ռեֆլեքսները չեն կարող միաժամանակ համագործակցել, ավելի թույլ ռեֆլեքսը կարգելակվի ուժեղ ռեֆլեքսից: Արտաքին արգելակումը կար§որվում է այն տեսանկյունով, որ այն ընտրում է կենսաբանորեն առավել կար§որ ծ§ը, իրեն ենթարկելով վարքագծային գործունեության մյուս բոլոր տեսակները:

2.Անդրսահմանային արգելակումը կեղ§ում զարգանում է ուժեղ § երկարատ§ պայմանական գրգռիչների ազդեցության պայմաններում ըստ «ուժի օրենքի»: Որքան գրգռիչն ուժեղ է, այնքան շուտ § ուժեղ է արգելակվում պայմանառեֆլեքսային գործունեությունը: Անդրսահմանային արգելակման հիմքում ընկած է ոչ թե հոգնածությունը, այլ ինչպես Ի.Պ.Պավլովն է անվանել պաշտպանական արգելակումը, քանի որ այն ուղեղի բջիջները պահպանում է հյուծումից § էներգիայի ավելորդ ծախսից: Անդրսահմանային արգելակումը կախված է նյարդային համակարգի գործառական վիճակից, հասակից, հորմոնային ոլորտից § այլն:

Անդրսահմանային արգելակման ծայրագույն ծ§երից է անշարժացումը, որը կենդանիների § մարդկանց մոտ դրս§որվում է գերուժեղ գրգռման ազդեցությամբ: Մարդը կարող է լիովին գամված վիճակի մեջ ընկնել: Դա կարող է լինել ոչ միայն ուժեղ գրգռիչի (օրինակ, ռումբի պայթյունից), այլ§ հոգեկան ուժեղ գրգռիչի (օրինակ, հարազատի մահվան հանկարծակի լուրի) դեպքում ազդեցությունից:

II. Չեռք բերովի կամ ներքին (պայմանական) արգելակում

Պայմանական ռեֆլեքսների ներքին արգելակումը պահանջում է մշակում, որի համար էլ կոչվում է պայմանառեֆլեքսային: Ըստ Ի.Պ. Պավլովի ներքին արգելակումն առաջանում է պայմանական ռեֆլեքսի կենտրոնական գոյացություններում, որի պատճառով է կոչվում ներքին: Ներքին արգելակման բնորոշ գծերից են. 1. պայմանական արգելակումը զարգանում է պայմանական գրգռիչով չամրապնդելու դեպքում, քանի որ վերջինս հանդես է գալիս որպես բացասական գրգռիչ; 2. պայմանական արգելակումը ենթարկվում է մարզման, այն կարող է ինքնաբերաբար վերականգնվել; 3. պայմանական արգելակումը կախված է նյարդային համակարգի անհատական հատկություններից, գերդրդված օրգանիզմում այն դժվար է մշակվում; 4. պայմանական արգելակումը կախված է նա§ ոչ պայմանական ռեֆլեքսի ֆիզիոլոգիական ուժից ու մշակված պայմանական ռեֆլեքսի ամրությունից: Տարբերում են ներքին արգելակման մի քանի ծ§եր:

1.Մարումային արգելակում: Ի.Պ. Պավլովի լաբորատորիայում հայտնաբերել են, որ պայմանական ազդանշանները չամրապնդելիս նկատվում է մշակված պայմանական ռեֆլեքսի մարում կամ թուլացում: Որոշ ժամանակից հետո այն կարող է վերականգնվել: Առօրյա կյանքում ուսումնական նյութը չկրկնելիս այն մոռացվում է: Մարող արգելակումը զարգանում է ալիքած§ § կախված է անհատական տիպային առանձնահատկություններից, ոչ պայմանական ռեֆլեքսի տեսակից § ֆիզիոլոգիական վիճակից:

2***. Տարբերակող արգելակումը*** զարգանում է չամրապնդվող գրգռիչների հանդեպ, որոնք մոտ են ամրապնդվող գրգռիչին: Այս արգելակումը հնարավորություն է տալիս կյանքում զանազանել արտաքին միջավայրի գրգռիչները: Օրինակ, եթե 500Հց հաճախությամբ ձայնը շան մոտ ամրապնդվի սննդով, իսկ 1000Հց-ը՝ ոչ, ապա որոշ զուգակցումներից հետո շան մոտ 500Հց-ի ժամանակ կառաջանա դրա-

կան պայմանական ռեֆլեքս, իսկ 1000Հց-ի դեպքում՝ ոչ: Տարբերակող արգելակումը պայմանավորված է նրանով, որ բազմաթիվ գրգռիչների ազդեցության ժամանակ կեղ§ում տեղի է ունենում գրգռիչների ճառագայթում, սակայն հետագայում դրանցից մեկը դառնում է գերակշռող: Կրկնակի ազդեցության գործընթացում սփռուն ճառագայթումը փոխարինվում է ընտրողական պատասխանով այն գրգռիչների հանդեպ, որոնք սկզբնականորեն եղել են գերիշխող: Գերակշռող մասնագիտացումը իրականանում է տարբերակող արգելակմամբ: Որքան մոտ են տարբերակվող գրգռիչները, այնքան դժվար է դրանցից մեկի նկատմամբ մշակել տարբերակող արգելակում: Միաժամանակ պետք է իմանալ, որ արգելակման աստիճանը որոշվում է մշակվող դրական պայմանական ռեֆլեքսի ուժով § այն ձեռք է բերվում մարզման միջոցով:

3. ***Ուշացող պայմանական արգելակումը*** զարգանում է, եթե պայմանական գրգռիչը տալուց 1-3 րոպե հետո տրվի ոչ պայմանական գրգռիչը: Աստիճանաբար դրական պայմանական ռեակցիայի ի հայտ գալը տեղաշարժվում է դեպի ամրապնդման պահը՝ տվյալ դեպքում գործում է 2 գրգռիչ՝ երկրորդը դա ժամանակն է:

Փորձարարական հետազոտություններում սննդային պայմանական ռեֆլեքսների մշակման ժամանակ ուշացումը կարող է կազմել 2-3 րոպե, իսկ էլեկտրապաշտպանական ռեֆլեքսների դեպքում՝ 30-60 վրկ: Օրինակ մկան բնի մոտ դարանակալող կատվի մոտ թքազատություն չի առաջանա այնքան ժամանակ, մինչ§ մուկը չհայտնվի նրա բերանում: Ուշացող արգելակումը ունի հարմարողական նշանակություն, քանի որ պայմանական ռեֆլեքսի դրական փուլը դրսևորվում է միայն ոչ պայմանական ռեֆլեքսի սկսվելու դեպքում: Շների մոտ ոչ պայմանական գրգռիչով ամրապնդման ավելի երկարատ§ ուշացումը (2-3 րոպեից ավել) չի հաջողվում:

Պայմանական արգելակումն առաջանում է, երբ պայմանական գրգռիչը զուգակցում են կողմնակի այլ գրգռիչով § այդ զուգակցումը չեն ամրապնդում: Օրինակ լույսը ամրապնդում են, իսկ լույս+ձայնը՝ ոչ: Այսինքն շան մոտ ձ§ավորվում է տարբերակման արգելակում: Ձայնը դառնում է պայմանական արգելակ ցանկացած պայմանական ռեֆլեքսի համար: Պայմանական արգելակը կողմնակի գրգռիչով զուգակցելիս առաջանում է ապաարգելակում, որը ցույց է տալիս նրա վերաբերմունքը ներքին արգելակման հանդեպ:

Պայմանական ռեֆլեքսների արգելակման բոլոր ձ§երի նշանակությունը կայանում է նրանում, որ դրանք վերացնում են տվյալ ժամանակում ոչ պետքական գործունեությունը § դրանով իսկ հնարավորություն տալիս հարմարվել արտաքին միջավայրին: Ներքին արգելակման մեխանիզմը դեռ§ս մանրամասն ուսումնասիրված չէ:

21.8. Վարքի ձեռք բերովի ձ§եր

Արտաքին աշխարհի փոփոխվող պայմաններում կենդանի էակները ձեռք են բերում բազմաթիվ անհատական վարքագծային հարմարանքներ լրացումն գենետիկորեն նախորդ սերունդներից ժառանգված տեսակային հարմարանքների, որոնք «գրված» են նրա գենոտիպում: Որքան փոփոխական է արտաքին

միջավայրը, այնքան մեծանում է սեփական, անհատական փորձի ձեռք բերման անհրաժեշտությունը: Անհատական փորձը ձեռք է բերվում տարբեր ուղիներով, որոնց հիմքում ընկած է բոլոր կենդանի օրգանիզմների ուսուցման ընդունակությունը:

Ուսուցման § հիշողության նեյրոկենսաբանությունը ընդհանուր գիտական պրոբլեմ է: Ուսուցման գործընթացը ձեռք բերված փորձի հիման վրա անհատական վարքագծի հարմարողական փոփոխություններն են: Ինքնուրույն կյանքի անցնելուց առաջին իսկ օրերից երիտասարդ օրգանիզմների ուսուցումը ձեռք է բերում ազդակներից կախյալ բնույթ: Տարբերում են ուսուցման հետ§յալ ձ§երը.

ա) պասիվ ուսուցում;

բ) ակտիվ ուսուցում;

գ) ուսուցում դիտման միջոցով;

դ) ուսուցում լուսավորման մեթոդով (ինսայտ):

Պասիվ ուսուցումն այն գործընթացն է, որի ժամանակ օրգանիզմը պասիվորեն արձագանքում է արտաքին գործոններին, որի հետ§անքով ԿՆՀ-ում ձ§ավորվում են հիշողության նոր հետքեր: Ուսուցման այս ձ§ին են պատկանում գումարային ռեֆլեքսը, վարժվելը, դրոշմումը, ընդօրինակումը: *Գումարման* ֆենոմենի հիմքում ընկած է *զգայունացումը* (սենսիբիլիզացիա)՝ երբ կրկնվող ազդակների հանդեպ օրգանիզմի զգայունությունը բարձրանում է, մանավանդ եթե դրանք առաջացնում են անդուր զգայություններ (օրինակ՝ ծորակից անընդհատ կաթող կաթիլը, ճանճի բզզոցը, մոծակի ականջ ծակող ձայնը § այլն): Այս դեպքում ուսուցումը կրում է բացասական բնույթ:

Պասիվ ուսուցման ձ§երից է վարժվելը՝ կողմնորոշային ռեֆլեքսի մարումը: Երբ գրգռիչը բազմակի անգամ է ազդում § օրգանիզմի համար հատուկ նշանակություն չունի, ապա օրգանիզմը դադարում է դրան պատասխանելուց: Մարդկանց § կենդանիների մոտ նոր գրգռիչն առաջացնում է ոչ միայն մարմնական, այլ§ վեգետատիվ ռեակցիաներ: Իսկ եթե գրգռիչն օրգանիզմի համար էական նշանակություն չունի, ապա նրա հետագա կիրառման դեպքում մարմնական § վեգետատիվ ռեֆլեքսները մարում են: Օրինակ, աղմկոտ փողոցում ապրող բնակիչը փողոցային աղմուկին չի արձագանքում § խորը քնում է: Կողմնորոշային ռեակցիայի մարումը ուսուցման ամենապարզ § տարածված ձ§ն է: Վարժվելը ոչ թե հոգնածություն է, այլ հարմարողական նյարդային գործընթաց § չպետք է շփոթել վերլուծիչների հարմարման հետ:

Կողմնորոշային ռեֆլեքսի զարգացման հիմնական գործոններից են օրգանիզմի համար գրգռիչի նորությունը, անսպասելիությունը § նշանակությունը: Այս ռեֆլեքսի ժամանակ տարբերում են երկու գործընթաց. 1) վախի, զարմանքի սկզբնական ռեակցիա, որն ուղեկցվում է մկանային լարվածության բարձրացմամբ § ուղեղի էլեկտրական ակտիվության բարձրացմամբ; 2) ուշադրության հետազոտական ռեակցիա՝ գլխի պտտում, աչքերի շարժում, ընկալիչների կողմնորոշում գրգռիչի ուղղությամբ:Այս փուլը ուղեկցվում է ուղեղի էլեկտրական ակտիվության տեղային փոփոխությամբ:

Երիտասարդ օրգանիզմի ինքնուրույն կյանքի առաջին քայլերը կախված են նրա § մոր հարաբերություններից, որի ընթացքում §ս մշակվում են վարքագծային հարմարողական ռեակցիաներ, որոնք կոչվում են դրոշմում (իմպրինտինգ): Այս

երֆույթի կենսաբանական բնութագիրը տվել է Կ.Լորենցը: Նրա սահմանմամբ դրոշմումը նորածնի հիշողության մեջ շրջապատող միջավայրի տպավորումն է: Այն բնորոշ է կյանքի որոշակի շրջանին, որն անվանում են *զգայուն* շրջան: Դրոշմումն առաջանալով կյանքի զգայուն շրջանում, չի անհետանում կյանքի հետագա փուլերում, անվերադարձ է, որի ընթացքում տպավորվում են ոչ թե անհատական, այլ տեսակամենահատուկ, կենսականորեն կարֆոր բնութագրերը:

Ուուցման պասիվ ձֆերից է նաֆ *ընդօրինակումը*, որի ժամանակ կենդանին կատարում է տեսակին բնորոշ գործողություններ դիտելով իր տեսակին պատկանող մյուս կենդանիների գործողությունները: Լ.Ա.Օրբելին ընդօրինակման վարքագիծը դիտում է որպես տեսակի գլխավոր պահպանիչ:

Օնտոգենեզի ավելի ուշ փուլերում կենդանիների վարքը ձեռք է բերում ավելի ակտիվ բնույթ ֆ դառնում է *կապակցական* ուսուցում: Տարբերում են ակտիվ ուսուցման երեք տեսակ. ա)փորձի ֆ սխալի մեթոդ; բ)գործիքային պայմանական ռեֆլեքս; գ)ուղեղի գոյացությունների ինքնադրդում հաճույք ստանալու համար (դրական հույզեր):

Փորձի ֆ սխալի մեթոդ: Ամերիկացի գիտնական է.Տորնդայկը քաղցած կատվին տեղավորել է վանդակում, որը կարող էր բացվել այն դեպքում, երբ կատուն ակտիվ շարժումներով կբացեր փակիչը: Վանդակից դուրս գալուց հետո կենդանին սնունդ է ստանում: Բազմաթիվ փորձերի ֆ սխալների մեթոդով խնդրի կատարման արագությունն աստիճանաբար մեծանում է:

Գործիքային պայմանական ռեֆլեքս: Կենդանին սովորում է, եթե յուրաքանչյուր գործողություն կատարելու համար նրան պարգֆատրում են: Օրինակ, կենդանին սովորում է լույսի ազդեցությամբ լծակը միացնելով անջատել է էլեկտրական հոսանքը, որը նրան տրվում է վանդակի հատակի միջոցով: Նույն ձֆով առնետը սովորում է, որ երբ լծակը միացնի, սնունդ կստանա: Այսինքն նա սնունդ ստանալու համար պետք է օգտագործի որֆէ գործիք, դրա համար էլ ռեֆլեքսը կոչվում է գործիքային: Երեխան շուտ է սովորում խոսել, եթե նրան յուրաքանչյուր սովորած խոսքի համար գովում են: Եթե խոսքը սխալ է արտահայտում, ապա գովասանքի խոսքեր չի ստանում, որի պատճառով այդ խոսքերն աստիճանաբար չեն օգտագործվում:

Ուղեղի գոյացությունների ինքնագրգռումը կենդանիների կողմից կիրառվում է դրական հույզեր ստանալու նպատակով:

Ակտիվ է հանդիսանում նաֆ դիտման միջոցով ուսուցումը: Տարբերում են նման ուսուցման 2 եղանակ:

1.***Հասարակ ընդօրինակում***, երբ կապիկը փորձարարների հետ շփվելու հետֆանքով սովորում է, որ ուտելուց առաջ բանանը պետք է լվանալ, չհասկանալով, թե ինչու է այդ կատարում:

2. ***Փոխարինող ուսուցումը*** ֆս կատարվում է դիտման միջոցով, սակայն այս դեպքում գործողության արդյունքը գնահատվում է: Այսպիսի ուսուցումը հատուկ է միայն մարդուն: Փոքրահասակները մեծանալուն զուգընթաց ընդօրինակման ուսուցումից անցնում են ուսուցման այս ձֆին:

Ուսուցում լուսավորման մեթոդով: Դա խնդրի հանկարծակի լուծում է ոչ ստանդարտ ճիշտ մեթոդով: Երբեմն հետազոտվողն այդ արդյունքին է հասնում բազմաթիվ փորձերի ու սխալների մեթոդով: Նրա մոտ միտք է ծագում արդյունավետ գործունեության համար, որը կարող է կատարելագործվել

նպատակին հասնելու գործընթացում: Ուսուցման այս տեսակը հիշողության մեջ կուտակված փորձի միավորման հետ§անքն է այն տեղեկատվության հետ, որին անհատը իրազեկ է տվյալ պրոբլեմը լուծելու համար: Օրինակ, կապիկը կախված բանանը վերցնելու համար օգտագործում է իր կողքին դրված երկու ձողերը, որոնք սակայն կարճ լինելու պատճառով չեն հասնում: Ձողերը վայր է դնում § ուշադրությամբ նայում շրջապատի առարկաներին: Այնուհետ§ հանկարծակի կատարում է տրամաբանական համակցված գործողություններ՝ ձողերը միացնում է միմյանց § բանանը վերցնում:

Լ.Վ. Կրուշինսկին (1977) որպես վարքագծի ինքնուրույն տեսակ առանձնացրել է կենդանիների բանական գործունեությունը, որի ժամանակ նրանք կարողանում են համակցել փորձով հաստատված շրջապատող միջավայրի առարկաներն ու եր§ույթները § դրանք օգտագործել նոր իրավիճակներում վարքի ծրագրեր մշակելիս:

Կենդանիների բանական գործունեության տարրական դրս§որումը գրգռիչի շարժման ուղղության արտարկումն է (էքստրապոլյացիան):

Էքստրապոլյացիոն (արտարկման) ռեֆլեքսները կենդանու ընդունակությունն է որոշելու իր համար կարճ§որ գրգռիչի շարժման ուղղությունը, օրինակ, սննդի շարժման ուղղությունը, եթե այն տեսադաշտից անհետացել է: Էքստրապոլյացիայի ընդունակությունը լավ զարգացած է թռչունների, գիշատիչ կաթնասունների § դելֆինների մոտ: Շատ հաճախ անհատը իր նպատակին հասնելու համար կարող է համակցել ուսուցման մի քանի տեսակներ: Մասնավոր ուսուցումը (օրինակ երաժշտական գործիքի վրա նվագելը, համակարգչով աշխատելը) իր էությամբ միշտ հանդիսանում է համալիրային:

Գլուխ 22. ՄԱՐԴՈՒ ՀՈԳԵԿԱՆ ԳՈՐԾՈՒՆԵՈՒԹՅՈՒՆԸ

Հոգեկան գործունեությունը մարդու կենսագործունեության անքակտելի բաղադրամասն է: Ի.Պ. Պավլովը նույնացրել է բարձրագույն նյարդային գործունեությունը, հոգեկան գործունեությունը § վարքը:

Հոգեկան գործունեության հիմքը կազմում են գիտակցությունը, մտածողությունը, մարդու բանական գործունեությունը, որոնք ներկայացնում են հարմարողական վարքի բարձրագույն ձ§ը: Հոգեկան գործունեությունը ԲՆԳ որակապես նոր, ավելի բարձր մակարդակ է, քան պայմանառեֆլեքսային վարքը § հատուկ է մարդուն: Բարձրակարգ կենդանիների մոտ այս մակարդակը ներկայացված է միայն սաղմնային վիճակում:

Հոգեկան գործունեության նյութական հիմքը ֆիզիոլոգիական գործընթացներն են, որոնք պայմանավորում են բարձրագույն նյարդային գործունեությունը: Հոգեկան գործընթացների հիմնական նշանակությունը մարդու § կենդանիների հարմարումն է արտաքին միջավայրին:

Հոգեկան գործունեության ձ§երն են զգայությունները, ընկալումը, զգացմունքը (հույզերը), մտածողությունը, ուշադրությունը, պատկերացումը, կամքը:

Զգայությունը մարդու գիտակցության մեջ իրական միջավայրի առարկաների § եր§ույթների արտացոլումն է, որը իրականանում է զգայարանների միջոցով:

Ըստ գրգռիչի որակի տարբերում են տեսողական, լսողական, հոտառական § այլ զգայություններ: Զգայությունը այն տարրական գործողությունն է, որը մի կողմից մեր հոգեկանը կապում է արտաքին ազդեցությունների հետ, իսկ մյուս կողմից հանդիսանում է ավելի բարդ հոգեկան գործընթացների տարր: Զգայությունը դա գիտակցված ընկալում է, այսինքն զգայության գործընթացում առկա է գիտակցության § ինքնագիտակցության որոշակի տարր:

Ընկալումը (լատիներեն perceptio ընկալում) զարգանում է զգայական համակարգերի ընկալիչների վրա արտաքին աշխարհի գրգռիչների ազդեցությունից: Ընկալումը չի արտացոլում առարկայի բոլոր հատկությունները, այն ունի ընտրողական բնույթ: Ընկալվում են այն մանրամասները, որով տվյալ առարկան կարելի է առանձնացնել իրեն նմանների մեջ: Ընկալման կենտրոնական օղակը առարկայի, երֆույթի ճանաչումն է: Ուստի ընկալումը զարգանում է որպես ճանաչողական գործընթացի ավարտական փուլ:

Ուշադրությունը արթունության ակտիվ վիճակն է, որը բնութագրվում է օրգանիզմի պատրաստակամությամբ պատասխանելու ազդակին § արտահայտվում է հոգեկան գործունեության ուղղվածությամբ որոշակի օբյեկտի նկատմամբ: Ուշադրության առաջացման հիմքում ընկած է նյարդային գործընթացների ակտիվացումը, որոնք նպաստում են արթունության մեկ վիճակից անցնելու ավելի բարձր վիճակի:

Տարբերում են ոչ կամային § կամային ուշադրություն: *Ոչ կամային_ուշադրությունը* բնածին գործընթաց է, իրականանում է օրգանիզմի վրա որոշակի ուժի գրգռիչի ազդեցության ժամանակ § մարդուց հատուկ ջանքեր չի պահանջում: Հասարակական գործունեության ընթացքում մարդը կարողանում է կառավարել իր ուշադրությունը: Ուստի մարդու կամքին ենթարկվող ուշադրությունը կոչվում է կամային: *Կամային ուշադրությունը* իրականացնում են կեղֆի ճակատային բլթերը: Կամային ուշադրության բարձրագույն տեսակը բանական ուշադրությունն է: Ֆիզիոլոգիական տեսանկյունով ուշադրության հիմքում ընկած է կողմնորոշային ռեֆլեքսը: Ուշադրության դրսֆորումը համարվում է հետազոտական վարքի, օրգանիզմի հարմարողական ճանաչողական գործունեության սկիզբը, անհրաժեշտ տեղեկատվության ընտրությունը:

Պատկերացումը (մտապատկեր) առարկայի կամ երֆույթի պատկերային արտացոլումն է, որը դրսֆորվում է նրա հատկանիշների § հատկությունների տարածա-ժամանակային կապերով: Պատկերացումների նեյրոֆիզիոլոգիական հիմքը կազմում են բարդ ժամանակավոր կապերը, կապակցությունների շղթաները:

22.1 Մարդու բարձրագույն նյարդային գործունեության առանձնահատկությունները

1.Մարդը կենդանական աշխարհից տարբերվում է հոգեկան երֆույթներով:

Ի.Պ. Պավլովը մարդու հոգեկան գործունեությունն ուսումնասիրելիս մեծ տեղ էր հատկացնում դրա ֆիզիոլոգիական օրինաչափությունների ուսումնասիրությանը: Նրա կողմից առաջարկված պայմանական ռեֆլեքսների մեթոդը հնարավորություն ընձեռնեց ուսումնասիրելու հոգեկան գործընթացները:

Հոգեկան գործընթացները սերտորեն կապված են ֆիզիոլոգիական երևույթների հետ, բայց նույնական չեն: Հոգեկան երևույթների հիմքում ընկած չեն դրդման և արգելակման տարրական գործընթացները, այլ համակարգային գործընթացները, որոնք ֆիզիոլոգիական երևույթները միավորում են մեկ ամբողջական համակարգում: Ա.Ա. Ուխտոմսկու դոմինանտների սկզբունքի համաձայն ռեֆլեքսային բազմաթիվ գործողություններ միավորվում են մեկ ամբողջության մեջ: Վարքագծային գործողության համակարգային գործընթացները այն տեղեկատվական գործընթացներն են, որոնց համար նյութական հիմք են հանդիսանում ֆիզիոլոգիական գործընթացները: Հոգեկան պատկերը և դրա նեյրոդինամիկական համարժեքը կազմում են մեկ անբաժան ամբողջություն: Յուրաքանչյուր պատկերացում և հասկացություն, անհատական հոգեկան բովանդակություն հանդիսանում են երբեմն վերապրած դոմինանտի հետք: Վերջինս, իսկ երբեմն բոլոր դոմինանտները, այդ թվում հույզային վիճակներն ու վեգետատիվ տեղաշարժերը կարող են վերարտադրվել համապատասխան ազդանշանով: Նշված երևույթներն էլ ընկած են հիշողությունների և մտածողության հիմքում:

2. Կենդանական աշխարհի էվոլյուցիայի գործընթացում բանական մարդ (Homo sapiens) տեսակի զարգացման փուլում որակապես փոխվեց ազդանշանային համակարգը, որն ապահովում է օրգանիզմի հարմարողական վարքը: Դա պայմանավորված է երկրորդ ազդանշանային համակարգի առաջացմամբ: Կենդանիները ունեն միայն առաջին, իսկ մարդը օժտված է առաջին և երկրորդ ազդանշանային համակարգերով:

Առաջին ազդանշանային համակարգում վարքի բոլոր ձևերը, հաղորդակցման եղանակներն ու միջոցները հիմնվում են իրականության անմիջական ընկալմամբ և օրգանիզմի ռեակցիայով բնական գրգռիչներին: Առաջին ազդանշանային համակարգն ապահովում է կոնկրետ-զգայական արտացոլման ձևերը: Սկզբում համապատասխան ընկալիչներով ընկալվում են ազդակները և օրգանիզմում ձվավորվում են առարկաների առանձին հատկությունների մասին զգայություններ: Հաջորդ փուլում զգայությունների նյարդային մեխանիզմները բարդանում են և դրանց հիման վրա առաջանում են արտացոլման ավելի բարդ ձևեր՝ ընկալումներ: Առաջին ազդանշանային համակարգն ապահովում է պայմանական կապերի միջոցով պատկերացում կազմել շրջապատի մասին: Այս համակարգի համար ազդանշաններ են հանդիսանում առարկաները, երևույթները և դրանց առանձին հատկությունները (գույնը, հոտը, ձևը և այլն):

Երկրորդ ազդանշանային համակարգը խոսքի միջոցով ապահովում է ընդհանրացված պատկերացում շրջապատող իրականության մասին: Այս համակարգի զարգացմամբ հնարավորություն է ընձեռնվում իրականացնել արտացոլման վերացական ձևերը, հասկացությունների և պատկերացումների առաջացումը:

Մարդկային լեզուն դա մարդկանց հաղորդակցման միջոց է, որի հիմնական ձևը բանավոր և գրավոր խոսքն է, ինչպես նաև բանաձևերն ու պայմանանշանները, դիմախաղն ու շարժումները: Ազդանշանի ֆիզիկական կառուցվածքը կապված չէ այն օբյեկտից, որն ինքը անվանում է:

Միևնույն երևույթը, առարկան, միտքը կարող են արտահայտվել տարբեր լեզուներով և տարբեր հնչակապակցությամբ: Բառային ազդանշանները միավորում են երկու հատկություններ՝ իմաստային և ֆիզիկական (բանավոր խոսքի ժամանակ հնչումը, իսկ գրավորի դեպքում՝ տառերի և բառերի ուրվապատկերը): Խոս-

քերի միջոցով իրականանում է առաջին ազդանշանային համակարգի զգայական պատկերից անցումն երկրորդ ազդանշանային համակարգի հասկացություններին, պատկերացումներին:

Մարդու բառային ազդանշանները տարբերվում են կենդանիների պայմանական ազդանշաններից: Բառը գործում է իմաստային § ոչ ձայնային բնութագրով: Դրա համար էլ երկրորդ ազդանշանային համակարգը հնարավորություն է ընձեռնում նախնիների փորձը, գիտելիքները հաղորդել սերունդներին: Դա մարդուն որակապես տարբերում է կենդանիներից: Երկրորդ ազդանշանային համակարգը ձ§ավորվել է հասարակական կյանքում որպես հաղորդակցման միջոց, որն ապահովում է գիտելիքները հաղորդումը համայքի մյուս անդամներին:

Երկու ազդանշանային համակարգերը տարբերությունների հետ միասին ունեն ընդհանուր գծեր: Դրանցից կարճ§որագույնն այն է, որ երկու համակարգերի գործունեության հիմքում ընկած են ռեֆլեքսային մեխանիզմները: Մեծ կիսագնդերի կեղ§ը մասնակցում է երկու համակարգերի իրականացմանը § դրանց փոխազդեցությանը: Երկրորդ ազդանշանային համակարգը իր գործունեության ընթացքում հիմնվում է առաջին ազդանշանային համակարգի վրա, վերջինիս միջոցով նա ստանում է անհրաժեշտ տեղեկատվություն § էներգիական միջոցներ: Միաժամանակ երկրորդ ազդանշանային համակարգը վերահսկում է առաջինի գործունեությունը:

3. Կենդանիները օժտված են միայն կոնկրետ մտածողությամբ, իսկ մարդիկ ունեն պատկերավոր (կոնկրետ, անմիջական) § վերացական մտածողություն:

4. Մարդիկ օժտված են սոցիալական-պատճառաբանված գիտակցությամբ, որն առաջացել է երկրորդ ազդանշանային համակարգի հիման վրա:

Երկու ազդանշանային համակարգերը պայմանավորում են միայն մարդկանց բնորոշ ԸՆԳ հատուկ տիպերը՝ գեղարվեստական § մտածողական: Առաջին ազդանշանային համակարգի գերակշռությունը պայմանավորում է *գեղարվեստական տիպը*, երկրորդ ազդանշանային համակարգինը՝ *մտածողական,* իսկ նրանց հավասարությունը՝ միջին տիպը: Գեղարվեստական տիպը (հիմնականում գրողներ, նկարիչներ, քանդակագործներ, երաժիշտներ) բնութագրվում է առաջին ազդանշանային համակարգով իրականության ամբողջական ընկալմամբ: Մտածողական տիպը (հիմնականում մաթեմատիկոսներ, փիլիսոփաներ) շրջապատը ընկալում է խոսքային ազդանշանների միջոցով, այսինքն այն մասնատում է: Միջանկյալ տիպը բնութագրվում է 2 տիպերի չափավոր հատկություններով: Ըստ Ի.Պ.Պավլովի երկու ազդանշանային համակարգերն էլ պայմանավորում են նյարդային հիվանդությունների՝ հիստերիայի, պսիխասթենիայի (հոգեկան անկարություն), նեվրասթենիայի (նյարդաթուլագարություն) զարգացումը:

Հիսթերիայի առաջացումը պայմանավորված է առաջին ազդանշանային համակարգի գերակշռությամբ § հիմնականում դրս§որվում է գեղարվեստական տիպի մարդկանց մոտ: Պսիխասթենիան դրս§որում է երկրորդ ազդանշանային համակարգի ախտաբանական գերակշռման դեպքում ու հիմնականում բնորոշ է մտածողական տիպի մարդկանց: Միջին տիպի մարդկանց մոտ դրս§որվում է նճրասթենիան: Նյարդային այս երեք տեսակի հիվանդությունները դրս§որվում են թույլ տիպի մարդկանց մոտ՝ կեղ§ային թույլ գործունեության դեպքում:

5. Մարդկանց մոտ, ի տարբերություն կենդանիների, նկատվում է կիսագնդերի անզուգաչափություն: XX-րդ դարի 60-ական թվականներին

անգլիացի հոգեբան Ս. Քենիկոտը էլեկտրական հոսանքով հոգեկան հիվանդների կիսագնդերի միակողմանի անջատմամբ ձ§ակերպեց աջա- § ձախակիսագնդային մարդկանց վերաբերյալ դրույթ: Նրա հետազոտությունները թույլ տվեցին եզրակացնել, որ ձախ կիսագունդը ծառայում է տրամաբանական, իսկ աջը՝ պատկերավոր (կոնկրետ) մտածողության ձ§ավորման համար: Օրգանիզմում երկու կիսագնդերն աշխատում են որպես մեկ միասնական ամբողջություն: Հետ§ապես աջա- § ձախակիսագնդային մարդկանց վերաբերյալ վարկածը հաստատեց երկու ազդանշանային համակարգերի գոյության վերաբերյալ տեսակետը: Ժամանակակից գիտական տվյալները թույլ են տալիս եզրակացնելու, որ աջլիկների ձախ կիսագունդը գլխավորապես ընդունում § վերամշակում է երկրորդ ազդանշանային համակարգի ազդանշանները, իսկ աջ կիսագունդը՝ առաջին ազդանշանային համակարգի ազդանշանները: Այս տվյալները վկայում են, որ գոյություն ունի մարդկանց գլխուղեղի կիսագնդերի գործառական որոշակի մասնագիտացում:

22.2. Հույզեր

Հույզերը (լատիներեն emoveo-հուզել, ցնցել) օրգանիզմի ռեակցիան են արտաքին § ներքին գրգռիչներին, որոնք ուղեկցվում են արտահայտված սուբյեկտիվ ապրումներով: Հույզերը հոգեկան ոլորտի մենահատուկ վիճակ են, օրգանիզմի վարքային ռեակցիաների դրսևորման ձ§երից մեկը § ընդգրկում են բազմաթիվ ֆիզիոլոգիական համակարգեր: Հույզերը պայմանավորված են օրգանիզմի պահանջմունքներով § դրանց բավարարման հնարավորությամբ, ինչպես նաև§ շրջապատող միջավայրի բազմաթիվ ազդեցություններով, առաջին հերթին սոցիալական գործոններով:

Մարդու § կենդանիների հույզերը ուսումնասիրում են տարբեր ներգործությունների ժամանակ, վերլուծելով դրանց արտաքին § ներքին դրսևորումները: Հույզերը մարդուն ուղեկցում են ողջ կյանքի ընթացքում, բնազդային պոռթկումներից սկսած մինչև§ սոցիալական գործունեության բարձրագույն ձ§երը: Դրանք օրգանիզմի ռեֆլեքսային ռեակցիաներին են ներքին § արտաքին գրգռմանը, որոնք բնութագրվում են վառ արտահայտված սուբյեկտիվ գունավորմամբ § ընդգրկում են զգայունության բոլոր տեսակները: Հույզային ապրումները ուղեկցվում են համարյա բոլոր օրգանների § համակարգերի ֆունկցիաների փոփոխությամբ: Համաձայն Ա Կենոնի § Հ. Բարդի (XX-րդ դարի 30-ական թվականներ) տեսության հոգեկան ապրումները § ֆիզիոլոգիական ռեակցիաները դրսևորվում են միաժամանակ: Ընդունվում է, որ տեսաթումբ հաղորդված ազդակահոսքի մի մասը հաղորդվում է կեղև § առաջացնում սուբյեկտիվ ապրումներ, իսկ մյուս մասը հաղորդվում է ենթատեսաթումբ § դրսևորվում են ֆիզիոլոգիական ռեակցիաներ:

Հույզերը յուրաքանչյուր կենդանի էակին հնարավորություն են ընձեռնում հուսալիորեն գնահատել իր վիճակը § արտաքին միջավայրի գործոնների ազդեցությունը, նույնիսկ կանխագուշակել այդ ազդեցությունները:

Կենդանիների § մարդու հույզերը ուսումնասիրվում են դասական մեթոդներով՝ գրգռիչ-ռեակցիա գծապատկերով: Արտաքին ազդեցությունների § ուղեղի գրգռման ժամանակ ուսումնասիրում են հույզային ռեակցիաները՝ խուսափում, վախ, մոտեցում, ինքնագրգռում § այլն: Տարբերում են հույզերի դրսևորման ար-

տաքին § ներքին ռեակցիաներ: Ներքին արտահայտությունները կախված են վեգետատիվ ռեակցիաների՝ շնչառության, սիրտ-անոթային, մարսողական, քրտնազատության փոփոխություններով: Արտաքին արտահայտությունները դրս§որվում են վարքագծի § կմախքային մկանների գործունեության տեղաշարժերով: Արտաքին հատկանիշները բնութագրվում են մաշկի գունավորման փոփոխությամբ, դիմախաղով, ձայնի փոփոխությամբ: Հույզերի ներքին արտահայտումները անղեկավարելի են, իսկ արտաքինը՝ ղեկավարելի:

Հույզերի դասակարգումը: Հույզերը դասակարգվում են տարբեր չափանիշներով: Ըստ կենսաբանական նշանակության տարբերում են *դրական § բացասական հույզեր*: Առաջինին պատկանում են ուրախությունը, բավարարվածությունը, սերը, հպարտության զգացմունքը, հաճույքը: Դրական հույզերն արտացոլում են օրգանիզմի այնպիսի վիճակը, որը ստիպում է մարդուն § կենդանիներին ակտիվ ջանքերով պահպանելու § ուժեղացնելու այդ վիճակը: Բացասական հույզերից են քաղցը, զայրույթը, հիասթափությունը, ատելությունը, թախիծը, զզվանքը § այլն: Ըստ արտահայտության բնույթի տարբերում են *ուժային § անուժային* (ասթենիկ) հույզեր: Ուժային հույզերը բարձրացնում են մարդու կենսագործունեությունը, մեծացնում մարդու ուժն ու էներգիան, իսկ անուժային հույզերը, ընդհակառակը, ընկճում են: Բժշկի համար հիվանդի հույզային վիճակը կար§որ տեղեկատվություն է հաղորդում նրա առողջության, բժշկի հանդեպ ունեցած վերաբերմունքի ու դեղերի նշանակման վերաբերյալ: Մարդուն բացառապես բնորոշ են հետաքրքրությունը, ուրախությունը, վախը, ամոթը, մեղքը, զարմանքը, վիշտը, զայրույթը, զզվանքը, արհամարհանքը § այլն:

Հույզերի հարմարողական նշանակությունը: Հույզերը ունեն հարմարողական նշանակություն: Պ. Կ. Անոխինն առաջարկել է *հույզերի կենսաբանական տեսությունը*, որը դիտարկում է հույզերի էվոլյուցիան § հարմարողական դերը կենդանի օրգանիզմների գործունեությունում: Հույզերն առաջացել են էվոլյուցիայի ընթացքում § ամրապնդվել որպես կենդանի էակների ներքին նյութափոխանակային պահանջների ու դրանց բավարարման միջոց: Հույզերը ունեն նաև միջանձնային տեղեկատվական նշանակություն: Նրանք հուսալի միջոց են կենդանի էակների հաղորդակցման համար: Հույզային արտահայտությունները հնարավորություն են ընձեռնում կենդանիներին միմյանց հետ հաղորդակցվելու: Հույզային ազդանշանները շատ ուժեղ են հատկապես տեսակի ներսում, դրանք հզոր միջոց են հոտում կամ երամում միմյանց հաղորդելու անհրաժեշտ տեղեկատվություն: Հույզային ապրումների հիման վրա ծնվում են համապատասխան ձայներ, իսկ մարդկանց մոտ՝ խոսքեր:Հույզերը մարդկանց § կենդանիներին հնարավորություն են գնահատել արտաքին միջավայրի գործոնները, դրանց օգտակարությունը § վնասակարությունը: Օրգանիզմը արագ հույզային ռեակցիաներով պատասխանում է վնասակար գործոններին, ուստի հույզային զգայությունները հատկապես բազմատեսակ են զարգացած ԿՆՀ ունեցող կենդանիների մոտ: Հետ§ապես հույզերը կարելի է դիտարկել որպես ակտիվ հարմարման լրացուցիչ մեխանիզմ արտաքին միջավայրի գործոններին: Հույզային ռեակցիաների հարմարողական բնույթի վկայականն է նաև այն, որ դրանք ուժեղացնում են այն օրգանների § համակարգերի գործունեությունը, որոնք ապահովում են օրգանիզմի § արտաքին միջավայրի ավելի լիարժեք փոխազդեցությունը: Այս առումով հատկանշական է վեգետատիվ նյարդային համակարգի, հատկապես սիմպաթիկ նյարդային համակարգի ակտիվու-

թյան բարձրացումը, որն ապահովում է օրգանիզմի հարմարողական սնուցողական ֆունկցիաները: Հույզային իրավիճակներում դիտվում է նաև օքսիդացման և էներգիական գործընթացների ուժգնության զգալի բարձրացում:

Գ.Ի.Կոսիցկին առաջարկել է հույզային լարվածությունն արտահայտել հետևյալ բանաձևով. ՀԼ = Ն (Տա-ժա-էա - Տգ-ժգ-էգ), որտեղ ՀԼ - լարվածության վիճակն է, Ն-նպատակը, Տա, ժա, էա-անհրաժեշտ տեղեկատվությունը, ժամանակը և էներգիան, իսկ Տգ, ժգ, էգ-օրգանիզմում գոյություն ունեցող տեղեկատվությունը, ժամանակը և էներգիան:

Հույզային լարվածությունը ընթանում է մի քանի փուլերով: *Լարվածության առաջին փուլը* բնութագրվում է ուշադրության կենտրոնացմամբ, ակտիվության և աշխատունակության բարձրացմամբ: Այս փուլը ունի մարզող նշանակություն, բարձրացնում է օրգանիզմի գործառույթային հնարավորությունները: Այն դրսևորվում է յուրօրինակ խնդիրների լուծման ժամանակ:

Երկրորդ փուլը բնութագրվում է օրգանիզմի էներգիական պաշարների առավելագույն մեծացմամբ, արյան ճնշման բարձրացմամբ, սրտի կծկումների և շնչառության հաճախացմամբ: Ծագում է անուժային բացասական հույզային ռեակցիա, որն արտահայտվում է զայրույթով, ցասումով:

Երրորդ փուլն անվանում են անուժային բացասական ռեակցիայի շրջան, որը բնութագրվում է օրգանիզմի պաշարների նվազմամբ և արտահայտվում է վախով, սարսափով, տաղտկությամբ: Այն առաջանում է տեղեկատվության, էներգիայի և ժամանակի անբավարարության դեպքում: Այս փուլը քայքայում է առողջությունը, նպաստում հիվանդությունների զարգացմանը:

Չորրորդ փուլը նևրոզի փուլն է, որը բնութագրվում է նևրոզային հիվանդությամբ, կապված կարգավորիչ մեխանիզմների խանգարմամբ: Լարվածության աստիճանը կախված է անհատական կենսափորձից, օրգանիզմի ֆիզիկական մարզվածությունից: Օրգանիզմի սիստեմատիկ գործունեությունը զգալիորեն թուլացնում է լարվածության աստիճանը:

Հույզերի նեյրոֆիզիոլոգիական մեխանիզմները: Օրգանիզմի հույզային ռեակցիաների դրսևորման մեխանիզմում կարևորվում են ենթատեսաթմբի, գոտկագալարի, նշահամալիրի, ճակատային և քունքային կեղևի մասնակցությունը: XX-րդ դարի 30-ական թվականներին Վ. Հեսսը ներդրված էլեկտրոդներով գրգռելով կատվի ենթատեսաթմբի շրջանը, նկատեց, որ կենդանին ձեռք է բերում հարձակողական վարք, մաշկի վրա մազերը ցցվում են, մռթմռթում է և այլն: Նմանատիպ ռեակցիա է դրսևորվում նաև, երբ կատուն շանն է հանդիպում: 1953թ. Ջ.Օլդսը և աշխատակիցները ներդրված էլեկտրոդներով գրգռում էին առնետի ենթատեսաթմբի տարբեր շրջանները, որի հիման վրա առաջարկեցին ինքնագրգռման մեթոդը: Վերջինիս ժամանակ էլեկտրական հոսանքը առաջացնում էր հաճելի հույզային զգայություններ (Դ. Օլդս, Խ. Դելգադո, Յու.Ա. Մակարենկո): Հետագայում այդ կենտրոնները կոչվեցին *«հաճույքի կենտրոն»,* որոնք համնկնում են սև մարմնից (դոֆամին) և կապույտ բծից (նորադրենալին) դեպի տեսաթումբ, ենթատեսաթումբ, մեծ կիսագնդերի կեղև հաղորդվող դրդման ուղիներին:Այստեղից հետևում է,որ դոֆամինը և նորադրենալինը էական դեր են խաղում հաճույք առաջացնող դրական հույզերի ծագման մեխանիզմում:

Դրական հույզերի առաջացման մեխանիզմում կարևոր դերը պատկանում է նաև էնկեֆալիններին և էնդորֆիններին, որոնք էնդոգեն մորֆինանման նյութեր են

§ սինթեզվում են ԿՆՀ-ի հատուկ նեյրոններում: Առնետների ուղեղի փորոքների մեջ ներարկել են լեյ- § մեթ- էնկեֆալիններ: Հետագայում փորձը ձ§ափոխվել է § հնարավորություն է տրվել առնետներին ուղեղում ներդրված քիմիական էլեկտրոդներով իրենք փորոքներ ներարկեն հեղուկներ: Բացահայտվել է, որ էնկեֆալինների ներարկման արագությունը գերազանցել է Ռինգերի լուծույթի ներարկմանը: Նման առնետներն անհագորեն իրենց ուղեղ են ներարկել էնկեֆալիններ: Հետ§ապես Վ.Ստայնի § Դ.Բելուցիի (1981) կարծիքով այն բոլոր նյութերը, որոնք նման են էնկեֆալիններին, կարող են ծառայել որպես բնական *էյֆորիգեններ* (հիվանդագին բարձր տրամադրություն առաջացնողներ): էնդորֆին § էնկեֆալին սինթեզող նեյրոններ § օպիատային ընկալիչներ հիմնականում հայտնաբերված են լիմբիական գոյացություններում:

Փորձարարական հետազոտություններով հաստատված է, որ դրական հույզեր առաջացնող գոյացություններից են միջնորմը, կողմնային ենթատեսաթումբը, միջային առաջաուղեղային խուրձը § այլ գոյացություններ, իսկ բացասական հույզեր՝ միջային ենթատեսաթումբը, նշահամալիրը: Ենթադրում են, որ բացասական հույզերի առաջացման մեխանիզմում կար§որ դեր է խաղում նեյրոպեպտիդ թ-ն:

Այսպիսով, հույզային վիճակի առաջացումը կարելի է պատկերացնել հետ§յալ կերպ: Ներքին հույզերի համար պատասխանատու են ենթատեսաթմբի դրդապատճառային կենտրոնները, որտեղից գրգիռները վերընթաց ուղիով հաղորդվում են լիմբիական գոյացություններ § մեծ կիսագնդերի կեղ§: Այս ձ§ով ծագում են քաղցի, ծարավի, վախի, սեռական վարքագծային զգայությունները, որոնք էլ կեղ§ի միջոցով ազդում են կենդանիների վարքագծի վրա: էկզոգեն հույզերը զարգանում են արտաքին ազդեցություններով: Առաջացած դրդումը մենահատուկ զգայական ուղիներով հաղորդվում է մեծ կիսագնդերի համապատասխան ուրվագծային շրջաններ § ակտիվացնում հիշողության կեղ§ային մեխանիզմները: Կեղ§ից դրդումը վարընթաց ուղիով տարածվում է ենթակեղ§ային՝ մասնավորապես լիմբիական հույզածին կենտրոններ ու ձ§ավորվում են արտաքին ազդեցություններից ու հիշողության մտահետքերից կախված մի դեպքում դրական, մյուս դեպքում՝ բացասական հույզեր: Հետ§ապես հույզային վիճակը իրենից ներկայացնում է կեղ§-ենթակեղ§ային գոյացությունների դրդման կազմակերպված համալիր, որն ապահովում է վարքագծային գործողությունների սուբյեկտիվ երանգը: Չնայած հույզային ռեակցիաների զարգացման գործընթացում գլխավոր դերը պատկանում է ենթակեղ§ային գոյացություններին, սակայն հարմարողական վարքագծային ռեակցիաներում հույզերի համապատասխան ներգրավումը տեղի է ունենում մեծ կիսագնդերի կեղ§ի մասնակցությամբ: Կենդանիների ճակատային կեղ§ի հեռացման դեպքում հույզային ռեակցիաները պահպանվում են, դառնում ավելի արտահայտիչ, հատկապես հարձակողական ռեակցիաները § կորցնում են իրենց հասցեագրված ուղղությունը: Օրինակ, կեղ§ազրկված շները դադարում են ճանաչել իրենց տիրոջը § դրական հույզային ռեակցիաների փոխարեն տիրոջ նկատմամբ ցուցաբերում են հարձակողական վարք: Կա նաշ կարծիք, որ հույզերի ձ§ավորման գործում գոտկագալարը հանդիսանում է ուղեղի տարբեր գոյացությունների համաձայնեցնողը: Բացահայտված է նաշ, որ «աջկիսագնդային» մարդկանց մոտ նկատվում է հույզային ոլորտի տեղաշարժ դեպի բացասական կողմը, իսկ «ձախկիսագնդային» մարդկանց մոտ՝ դեպի դրականը: Աջ կիսա-

գունդը վնասված հիվանդները հույզային տեսակետից բարեհոգի են, իսկ ձախ կիսագնդի վնասում ունեցողները՝ մտահոգված, տագնապալի:

Մարդկանց հույզերը սովորաբար մոբիլիզացնում են նրանց ֆիզիկական § բանական պաշարները: Դրանք ուժեղացնում են ուշադրությունը, մտավոր գործունեությունը, բարձրացնում վերլուծիչների զգայունությունը, հեշտացնում մեծաքանակ տեղեկատվության մտապահումը: Միաժամանակ դրական հույզերը բարերար կերպով են ազդում մարդու առողջության վրա: Ի.Պ.Պավլովը նշել է, որ դրական հույզերը մարդուն դարձնում են առողջ, իսկ բացասականը՝ քայքայում է օրգանիզմը:Բացասական ուժեղ հույզերը երկարատ§ ազդելիս կարող են առաջացնել հոգեմարմնական հիվանդություններ (արյան ճնշման բարձրացում, ստամոքսի խոց § այլն):

Բացասական հույզերին բնորոշ են մի շարք անցանկալի հատկություններ.

- դրանք օժտված են երկարատ§ հետազդեցությամբ, հաճախ գրգռող գործոնների դադարից հետո տ§ում են ժամեր, օրեր;
- բացասական հույզերը ընդունակ են գումարման § կրկնվելու դեպքում դրանց տ§ողությունը երկարում է;
- բացասական հույզերը հաճախակի կրկնման դեպքում ընդունակ են փոխակերպվելու ուղեղի կայուն դրդված վիճակի՝ *կանգային ծ§ի*, որի առաջացումը սերտորեն կապված է ուղեղի նեյրոնների զգայունության բարձրացմամբ նյարդամիջնորդանյութերի § նեյրոպեպտիդների հանդեպ: Տ§ական կայուն բացասական հույզերի դեպքում ծ§ավորվում է վարընթաց դրդումների հոսք, որոնք տարածվում են ներքին օրգանների վրա: Բացասական հույզերը կայուն ծ§ի կարող են վերածվել հատկապես բախումային իրավիճակներում: Երկարատ§ § անընդհատ բախումային իրավիճակներում անհատների մոտ կարող է ծ§ավորվել *հույզային գերլարվածություն*: Այն սկզբում ունի հարմարողական նշանակություն, քանի որ օգնում է հաղթահարելու բախումային իրավիճակը § նպաստում դրանից դուրս գալուն: Սակայն երկարատ§, անելանելի իրավիճակներում կամ սուր գերհույզերի դեպքում հույզային լարվածությունը անցնում է կայուն ու տ§ական ծ§ի, որն էլ նպաստում է ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների ինքնակարգավորման մեխանիզմների խանգարմանը: Ուստի հակասթրեսային նշանակություն կարող է ունենալ ցանկացած այնպիսի գործունեություն, որը կնպաստի դրական հույզերի առաջացմանը: Վերջիններս քայքայում են բացասական հույզային դրդումները § արգելակում դրանց գումարումը: Բժշկական տեսանկյունով կար§որվում է հուզական լարվածության նախատրամադրվածություն ունեցող անձանց ֆիզիոլոգիական ֆունկցիաների կայունության բարձրացումը:

Գոյություն ունեն բացասական հույզերի կանխման մի քանի ուղիներ.

- դոզավորված մկանային ծանրաբեռնվածությունը կարող է բարձրացնել կենդանիների § մարդկանց կայունությունը հույզային լարվածությանը;
- անհրաժեշտ է բացասական հույզերի ժամանակ զբաղվել սիրելի աշխատանքով (սննդի պատրաստում, ձեռագործել, երաժշտություն լսել, գիրք կարդալ, աշխատել այգում § այլն): Դա հնարավորություն է տալիս դրական հույզերով ընդհատել բացասական հույզային ապրումների անընդմեջ հաջորդականությունը:

- բացասական հույզերի հետ§անքները կարելի է վերացնել նա§ ֆիզիկական միջոցներով (լող, սաունա, վազք § այլն):
- որոշ հակաօքսիդանտներ, օլիգոպեպտիդներ, p-նյութը, քուն առաջացնող դելտա-պեպտիդը, β-էնդորֆինը, պրոլակտինը բարձրացնում են օրգանիզմի կայունությունը հույզային լարվածության հանդեպ:

22.3. Հիշողություն

Հիշողությունն օրգանիզմի ընդունակությունն է ձեռք բերելու, պահպանելու § գիտակցության մեջ վերարտադրելու տեղեկատվությունն ու հմտությունները: Հիշողությունը սերտորեն կապված է ուսուցման հետ: Այն բնորոշ է վարքագծային գործողության բոլոր բաղադրամասերին՝ առբերիչ վերլուծությանը, որոշման ընդունմանը, գործողության արդյունքի ընդունիչին § արտատար սինթեզին: Հիշողության ամենապարզագույն ձ§ը, որը դրս§որվում է պարզ նյարդային համակարգ ունեցող կենդանիների մոտ, վարժվելը § զգայությունն է:

Վարժվելը (ընտելացում) ընկած է ուսուցման § հիշողության պարզագույն ձ§երի հիմքում, որի դեպքում չեզոք գրգռիչը բազմակի ազդում է օրգանիզմի վրա: Սկզբում գրգռիչը կենդանու մոտ առաջացնում է պատասխան ռեակցիա, սակայն նրա հետագա կրկնման ժամանակ պատասխան ռեակցիան աստիճանաբար թուլանում է § ի վերջո դադարում: Կարծես թե կենդանի էակը ընտելանում է § արհամարհում ազդող գրգռիչը:

Ընտելացմանը լիովին հակառակ է զգայունությունը: Գրգռիչի շարունակական ազդեցության ժամանակ կենդանու պատասխան ռեակցիայի մեծությունը մեծանում է, հատկապես այն դեպքում, երբ գրգռիչը կապվում է հաճելի (սննդային) § ոչ հաճելի (պաշտպանական) ազդեցությունների հետ:

Բարձրակարգ կենդանիների § մարդկանց հիշողությունը ձեռք է բերել մենահատուկ ձ§եր: Նրանց հիշողությունը կապվում է ուղեղի գործունեության հետ:

Հիշողությունն մարդուն ապահովում է ակտիվ, ստեղծագործական գործունեություն: Հիշողության հետքերի մաքրումը նույնպես կար§որ է, քանի որ օրգանիզմին պաշտպանում է տեղեկատվական գերծանրաբեռնվածությունից: Հիշողության ձ§երի դասակարգումն առաջարկել է Ի.Ս.Բերիտաշվիլին: Հիշողությունը դասակարգում են ըստ տեղեկատվության ընդունման ձ§ի՝ տրամաբանա-մտքային § զգայական-պատկերային, հույզային, պայմանա-ռեֆլեքսային ըստ ծագման ֆիլոգենեզում՝ բնազդներ § օնտոգենեզում՝ պայմանական ռեֆլեքսներ, ըստ տեղեկատվության պահպանման տ§ողության հանկարծակի, կարճատ§, միջանկյալ, երկարատ§:

Մարդկանց § կենդանիների պատկերային հիշողությունը երբեմնի ընդունած կենսական կար§որ օբյեկտի պահպանումն է հիշողության մեջ § վերարտադրումը: Հույզային հիշողությունը վերապրած հույզային վիճակի վերարտադրումն է գրգռիչի կրկնակի ազդեցության դեպքում: Հույզային հիշողությունը կարող է վերարտադրվել ցանկացած զգայական ազդեցությունների դեպքում: Այն իրականանում է շատ արագ, հաճախ առաջին անգամից § բնութագրվում է ոչ կամային մտապահությամբ:

Պայմանա-ռեֆլեքսային հիշողությունը դրսեորվում է պայմանական շարժողական և հյութազատական ռեակցիաների կամ սովորած շարժումների վերարտադրմամբ նրանց առաջացումից բավականին երկար ժամանակ հետո:

Տրամաբանա-խոսքային հիշողությունը սովորած խոսքային ազդանշանների վերարտադրումն է, որոնք արտաքին առարկաների, իրադարձությունների կամ ներքին ապրումների վերարտադրումն են:

Իհարկե դասակարգման այս ձևերի մեջ կան որոշ հակասություններ, ուստի հիմնականում հիշողությունը դասակարգում են ըստ տևողության:

Կարճատև հիշողությունը որոշում է օրգանիզմի համար ստացված տեղեկատվության նշանակությունը: Եթե այդ տեղեկատվությունը օրգանիզմի համար կարևոր է իր առաջնահերթ կարիքները բավարարելու համար, ուստի այն հետագայում վերամշակվում է միջանկյալ հիշողության և ապա անցնում երկարատև հիշողության:

Կարճատև հիշողությունը բացահայտել է գերմանացի հոգեբան Գ.Էբինհաուսը (1885): Նա մարդկանց տվել է թվերի, տառերի, նշանների պատահական շարքեր: Մարդիկ մեկ անգամ կարդալուց հետո կարողացել են անսխալ վերարտադրել այդ շարքերը: Տրված միավորները իհարկե խիստ սահմանափակ են եղել: Միավորների ծավալը կարճատև հիշողության համար կազմել է 7±2 միավոր: Հիշողության այս ձևի հիմնական առանձնահատկությունը կարճատևությունն է: Այս դեպքում տեղեկատվության պահպանումը կազմում է վայրկյաններ, րոպեներ:

Կարճատև հիշողության պահպանման մեխանիզմը: Բացահայտված է, որ ցանկացած տեղակատվության հիշումը սկսվում է համապատասխան նյարդային կենտրոններում զանազան միջնորդանյութերի արտազատումից և հետսինապսային պոտենցիալների առաջացումով: Կարճատև հիշողության բացահայտման նպատակով կիրառվել է ուժեղ և կարճատև էլեկտրաշոկը, որի ժամանակ զարգանում է հետընթաց անհիշություն, այսինքն մարդը լիովին մոռանում է այն իրադարձությունները, որոնք նախորդել են էլեկտրական և մեխանիկական գրգիռներին: Ըստ հետադարձ անհիշության տևողության կարելի է գաղափար կազմել հիշողության համախմբման ժամանակի մասին՝ այն ժամանակի, որն անհրաժեշտ է որպեսզի կարճատև հիշողությունն անցնի երկարատևի: Հիշողության համախմբումը սկսվում է մի քանի րոպեից, իսկ ուսուցումից մեկ ժամ հետո այն ավելի լավ է արտահայտվում: Տեղեկատվությունն ավելի լավ է հիշվում, եթե այն ուշադրություն է գրավել՝ այդ դեպքում ուղեղը այն կրկնում է և յուրացնում:

Ներկայումս կարճատև հիշողության մեխանիզմի վերաբերյալ առաջ է քաշվել նեյրոնների փակ շղթայում դրդման շրջապտույտի մասին վարկածը (Լորենտե դե Նո, Ի.Ս.Բերիտով): Օղակաձև կառույցները կարող են առաջանալ նույնիսկ մեկ նեյրոնի սահմաններում հետադարձ ազդանշանների ուղիով, որոնք առաջանում են աքսոնի կողմնաճյուղերով նույն նեյրոնի դենտրիտների վրա: Օղակաձև այս կառույցներում կարող են մասնակցել ոչ միայն դրդող, այլև արգելակող նեյրոններ: Գտնում են, որ եթե շրջապտույտը շարունակվում է, ապա պահպանվում է այս կամ այն գրգռիչի ազդեցության հետքը, որն անցյալում ազդել է օրգանիզմի վրա: Այս վարկածով հեշտ է բացատրել նաև հետադարձ անհիշությունը: Այն առաջանում է միմյանց հետ փոխադարձաբար կապված նեյրոնների շղթայում պարբերաբար ակտիվության կոպիտ խանգարմամբ: Կարճատև հիշողության մեխանիզմում դրդման շրջանառումը փակ օղակներով կարող է տեղի ունենալ ինչպես մեծ կիսագնդերի կեղևի, այնպես էլ կեղևի և ենթակեղևային գոյացությունների (մասնավո-

րապես տեսաթումբ-կեղ§ային) միջ§: Հիմնականում մասնակցում են ճակատային § գագաթային շրջանների V-VI շերտերի բրգային նեյրոնները: Օ.Ս.Վինոգրադովայի տվյալներով կարճատ§ հիշողությանը մասնակցում են նա§ հիպոկամպը § լիմբիական համակարգը, որոնք առաջին հերթին են արձագանքում նոր ազդանշաններին:

Կարճատ§ հիշողության անցումը երկարատ§ի պայմանավորված է համապատասխան նյարդային գոյացություններում տեղի ունեցող կառուցվածքային § քիմիական փոփոխություններով: Ենթադրում են, որ կարճատ§ հիշողության հիմքում ընկած է կալիումական թափանցելիության մեծացումը, թաղանթով իոնային հոսքը, ինչպես նա§ սինապսների ակտիվացման ժամանակ նյութափոխանակային փոփոխությունները կարող են նպաստել սինապսային հաղորդման հեշտացման:

Միջանկյալ հիշողությունը կարճատ§ հիշողությունից երկարատ§ հիշողության անցման գործընթացն է, որը կարող է տ§ել րոպեներ, ժամեր: Կարճատ§ հիշողության հետքերը կայուն են դառնում 3-4 ժամից, սակայն կարող են մարել արտակարգ գործոնների ազդեցությամբ (թմրեցում): Այս փուլում անջատվում են նոր միջնորդանյութեր, ուստի այն կոչվում է նա§ նեյրոքիմիական հիշողություն: Միջանկյալ հիշողությունը պայմանավորում է մտքերի ձ§ավորումը խոսակցության ժամանակ, հասցեների, հեռախոսային խոսակցությունների վերհիշումը: Այլ կերպ միջանկյալ հիշողությունն անվանում են նա§ աշխատանքային հիշողություն:

Երկարատ§ հիշողության հիմքն են հանդիսանում նեյրոններում տեղի ունեցած կառուցվածքա-քիմիական փոփոխությունները գլխուղեղի համակարգային § բջջային մակարդակներում: Այն կարող է տ§ել ժամեր, օրեր, ամիսներ, տարիներ: Երկարատ§ հիշողության ծավալն անսահման է § կայուն է անգամ ուղեղային խանգարումների դեպքում: Երկարատ§ հիշողության առաջացման հիմքում կարե§որ դեր են խաղում սինապսային հաղորդման կայուն փոփոխությունները: Օրինակ, իոնոտրոպ գլուտամատային սինապսներից մեկ տեսակը կարճատ§ հիշողությունից հետո սկսում է առաջացնել բազմաթիվ գործողության պոտենցիալներ օրերի, շաբաթների § ամիսների ընթացքում, որը կազմում է հիշողության բջջային ձ§ը: Բացահայտված է, որ անտարբեր ազդանշանների հիշումը սինապսային հեշտացման արդյունք է, եթե անտարբեր գրգռիչը համակցվում է անպայման գրգռիչով: Այս երե§ույթը ստացել է հետերոսինապսային հեշտացում անունը: Եթե նույն նեյրոնի վրա համամիտվում են տարբեր հաղորդող ուղիներ, ապա եթե խթանում են մեկ ուղին (պայմանական գրգռիչ), ապա նեյրոնը պատասխանում է ոչ մեծ ԴՀՍՊ-ով: Մյուս ուղու ուժեղ գրգռման ժամանակ (ոչ պայմանական գրգռիչ) նեյրոնը պատասխանում է մեծ տատանասահմանով ԴՀՍՊ-ով, որի ֆոնի վրա առաջանում են գործողության պոտենցիալներ: Արդունքները ցույց են տվել, որ առաջին § երկրորդ ազդեցությունների համակցումը մի քանի րոպեների ընթացքում աստիճանաբար նպաստում է ԴՀՍՊ-ի ուժեղացմանը § ԳՊ-ի առաջացմանը, համանման նրան, որոնք առաջանում են ի պատասխան «ոչ պայմանական» գրգռիչի ազդեցության: «Պայմանական» գրգռիչի ազդեցության պատասխանների հեշտացումը նման փորձերում պահպանվում է ոչ պայմանական գրգռիչն անջատելուց 10-40 րոպե, այսինքն նկատվում է հետքային արդյունք: Վերջինս կարելի է բնութագրել որպես պայմանական դրդման վերհիշման դրսե§որում:

Նման փորձերն առավել մեծ արդյունք են տվել հիպոկամպի նեյրոններում, որտեղ սինապսային ակտիվության հետքային պոտենցիալները մուտքային ազդակահոսքի վերամշակման ժամանակ պահպանվում են ժամեր § օրեր:

Հետերոսինապսային հեշտացման մեխանիզմը իրականանում է մի շարք փուլերով: Ամբողջականացնող նեյրոնի վրա սինապս են առաջացնում ոչ պայմանական § պայմանական գրգռիչներից հաղորդվող ուղիները: Նեյրոնը պայմանական գրգռիչին թույլ է պատասխանում, քանի որ հետսինապսային թաղանթը ցածր ռեակտիվություն ունի անջատված միջնորդանյութի հանդեպ (1): Սինապսային հպումն (2) ապահովում է ամբողջականացնող նեյրոնի դրդումը ոչ պայմանական գրգռիչով: Այստեղ անջատված միջնորդանյութն առաջացնում է արտահայտված պատասխան ռեակցիա: Ենթադրում են, որ 2-րդ դեպքում էլեկտրական գրգռիչից բացի նեյրոնի դրդում առաջացնում են պրոտոպլազմային կենսաքիմիական ռեակցիաները (3), որոնք ակտիվացնում են կորիզի գենոմը (4): Դրա արդյունքում փոխվում է ՌՆԹ-ի սինթեզը ռիբոսոմներոմ (5): Հետագայում նոր սինթեզված սպիտակուցը (6) տեղափոխվում է նույն սինապսի հետսինապսային թաղանթ, որը ենթարկվել էր ենթաշեմքային ակտիվացման, երբ նրա վրա ազդել է պայմանական գրգռիչը: Ավարտական փուլում (7) տեղի է ունենում սպիտակուցային մոլեկուլի տեղադրում տվյալ սինապսի հետսինապսային թաղանթում: Այս դեպքում առաջին սինապսի գործառական ակտիվությունը փոխվում է՝ այսինքն ոչ արդյունավետ սինապսից դառնում է արդյունավետ:

Երկարատ§ հիշողության մեխանիզմում էական դեր են խաղում նա§ միջնորդանյութերը, որոնք ապահովում են դրդման քիմիական հաղորդումը մեկ նյարդաբջջից մյուսին: Հետազոտությունները ցույց են տվել, որ ուսուցման ընթացքում շատանում են խոլինաընկալիչների քանակությունը: Բացահայտված է պայմանական ռեֆլեքսի մշակման ժամանակ (Ռ.Մ.Կրուգլիկով, 1986) կեղ§ային նեյրոնների զգայունության բարձրացում ացետիլխոլինի հանդեպ: Վերջինս փոխազդեցության մեջ է մտնում հետսինապսային թաղանթի ընկալչական սպիտակուցների § իոնների հետ (Na^+, K^+, Ca^{2+}): Միաժամանակ ուսուցման գործընթացը ուղեկցվում է խոլինէսթերազի ակտիվության բարձրացմամբ: Ուստի այն նյութերը, որոնք ճնշում են խոլինէսթերազի ակտիվությունը, էապես խանգարում են հիշողությանը: Բացահայտված է նա§ նորադրենալինի, դոֆամինի դերը հիշողության մեխանիզմում: Հիշողության համախումբն իրականացնող գործընթացներում ակտիվ մասնակցություն ունեն նա§ սերոտոնինէրգիկական մեխանիզմները: Սերոտոնինը մասնակցում է հույզային դրական գրգռիչների ամրապնդմանը նպաստող գործընթացներին (Ե.Ա.Գրոմովա): Ենթադրում են, որ խոլինէրգիական սինապսների ակտիվացումն առաջ է բերում հետսինապսային թաղանթների կառուցվածքային վերակառուցում, որն էլ հեշտացնում է սինապսային հաղորդումը: Ամրապնդման հետ կապված մոնոամինէրգիական մեխանիզմներն ակտիվացնում են ներբջջային հետսինապսային գործընթացները ցիկլիկ նուկլեոտիդների մասնակցությամբ: Դրա հետ§անքով ներբջջային գործընթացներում սինթեզվում են հատուկ սպիտակուցային մոլեկուլներ, որոնք էլ իրենց հերթին կայունացնում են սինապսային թաղանթների առաջնային փոփոխությունները: Դրա արդյունքում ուղեղի գոյացություններում ձ§ավորվում են սինապսային հաղորդման բարձր ակտիվությամբ օժտված շրջաններ, որոնք էլ որոշում են հիշողության համապատասխան մտահետքերի ձ§ավորումը: Սինապսային հիշողության մեխանիզմներում մասնակցում

են նաև ԳԱԿԹ-ն և գլուտամինաթթուն, սակայն դրանց ազդեցության մեխանիզմները լիովին բացահայտված չեն:

Երկարատև հիշողության ձևավորման մեխանիզմում էական դեր են խաղում նաև նեյրոնների և ուղեկից բջիջների գենետիկական ապարատում ընթացող մեխանիզմները, մասնավորապես ՌՆԹ-ի սինթեզի հետ կապված: Բացահայտված է, որ յուրաքանչյուր նեյրոնում ՌՆԹ-ի քանակը կազմում է նրա չոր զանգվածի 5-10% (20-200 պգ): Միաժամանակ նեյրոնները բնութագրվում են ակտիվ գեների առավելագույն քանակով:

Խ.Խիդենը ենթադրում է, որ նեյրոններին հաղորդվող ազդակահոսքի ազդեցությամբ ՌՆԹ-ի մոլեկուլում տեղի է ունենում նուկլեոտիդների վերախմբավորում, որի հետևանքով փոփոխված ՌՆԹ-ի ազդեցությամբ սինթեզվում է մենահատուկ սպիտակուց: Վերջինս պայմանավորում է նեյրոնների ընտրողական զգայունությունը տվյալ ուրվապատկերային ազդակներին: Դրա հետևանքով նեյրոնը ճանաչում է այն առբերիչ ազդանշանը, որը գաղտնագրված է տվյալ ազդակային ուրվապատկերում: Այնուհետև համապատասխան սինապսում տեղի է ունենում միջնորդանյութի անջատում: Վերջինս նպաստում է տեղեկատվության հաղորդմանը նեյրոնային այն շղթայում, որը պատասխանատու է տեղեկատվության ֆիքսմանը, պահպանմանը և վերարտադրմանը: Այսպիսով, նեյրոնի սպիտակուցային փոխանակությունը վճռական է և որոշիչ հիշողության՝ մտահետքերի ձևավորման և ամրապնդման շղթայական բարդ գործընթացներում:

Երկարատև հիշողության ձևավորման մեխանիզմում կարևոր դեր են խաղում նաև որոշ պեպտիդային հորմոններ (կորտիկոտրոպին, սոմատոտրոպին, վազոպրեսին), ինչպես նաև պարզ սպիտակուցային նյութեր, S-100, 14-3-2 մենահատուկ սպիտակուցները: Բացահայտված է, որ ուսուցման գործընթացում տեղի է ունենում մենահատուկ պոլիպեպտիդների և ուղեղամենահատուկ սպիտակուցների սինթեզ: Երբ ցիկլոհեքսիմիդով կամ այլ հակաբիոտիկներով (ակտոմիցին D) շրջափակում են սպիտակուցի սինթեզն արտագրման կամ տրանսլյացիայի փուլում, ապա ճնշվում են կենդանիների կողմից մշակված հմտությունները: Պարզվել է, որ S-100 սպիտակուցը հիմնականում կուտակվում է հիպոկամպում, իսկ 14-3-2 սպիտակուցը՝ կեղևում: Որոշ հեղինակներ S-100 սպիտակուցը դիտում են որպես ուղեկից բջիջներին բնորոշ սպիտակուց:

Ուսուցման և հիշողության գործընթացներին մասնակցում են նաև օպիատային պեպտիդներ էնդոֆինները և էնկեֆալինները: Դրանք դանդաղեցնում են պայմանական ռեֆլեքսների մարումը, լավացնում դրանց պահպանումը:

Բացահայտված է, որ նեյրոպեպտիդները սինապսներում փոխազդում են միջնորդանյութերի հետ: Ուսուցումից հետո ուղեղում կատեխոլամինների շրջապտույտն ևս ուժեղանում է:

Հիշողության մեխանիզմում Ի.Պ. Աշմարինը (1975) առաջարկել է իմունոքիմիական վարկածը, ըստ որի նեյրոնին անընդհատ հաղորդվող ազդանշանային տեղեկատվության ժամանակ նեյրոնի պրոտոպլազմայում ուժեղանում է մենահատուկ սպիտակուց-անտիգենների (հիշողության գլիկոպրոտեինների) սինթեզը, որը բնորոշ է տվյալ նեյրոնին: Այս սպիտակուցները հանդիսանում են սինապսային թաղանթի բաղադրամասերը և երբ նեյրոնը գտնվում է հարաբերական հանգստի վիճակում, դրանք սինթեզվում են բավարար քանակությամբ, որն անհրաժեշտ է միայն դրանց նորոգման համար: Ժամանակավոր կապը մշակելիս նյարդային ազ-

դակների շրջապտույտի ժամանակ տեղի է ունենում սպիտակուց հակածինների սինթեզի ուժեղացում, որի հետանքով սրանք սկսում են տեղափոխվել նեյրոնից դուրս՝ հարսինապսային տարածություն: Այդ սպիտակուցները ազդում են նեյրոնի հարֆանությամբ գտնվող ուղեկից բջիջների՝ աստրոցիտների վրա § մակածում հակամարմինների առաջացումը: Վերջիններս փոխազդում են նույն նեյրոնների հետսինապսային թաղանթների կազմում եղած գլիկոպրոտեինների հետ: Դրա հետֆանքով դրանք ձֆափոխում են սինապսի գործառական ակտիվությունը § սինապսը ոչ արդյունավետ վիճակից անցնում է արդյունավետ վիճակի ու սկսում «ճանաչել» առաջնային գրգռիչը, ապահովում դրա հեշտացվող հաղորդումը նեյրոնով: Հիշողության համախմբման գործընթացում կարֆոր դեր են խաղում նաֆ նեյրոպեպտիդները: Բացահայտված է, որ պեպտիդները կարող են գտնվել նախասինապսային ծայրաճյուղերում, որպես ուղեկցող միջնորդանյութ: Օրինակ՝ նորադրենալինի հետ հաճախ արտադրվում են նեյրոպեպտիդ Y, օպիատային պեպտիդներ, սոմատոստատին: Աքսոնների վերջույթներում դոֆամինն արտազատվում է խոլիցիստոկինինի, էնկեֆալինի հետ, իսկ ացետիլխոլինը՝ անոթաակտիվ աղիքային պեպտիդի, էնկեֆալինի, լյուլիբերինի հետ, սերոտոնինը՝ Բ-նյութի, թիրեոլիբերինի, խոլիցիստոկինինի հետ (Ի.Պ.Աշմարին): Բացահայտված է, որ պեպտիդների արտազատումը նախասինապսային վերջույթներում կախված է նեյրոնի աշխատանքի հաճախությունից, ընդ որում նեյրոնի ակտիվության մեծացման ժամանակ պեպտիդներն արտազատվում են ավելցուկով: Տարբեր միջնորդանյութեր տարբեր ազդեցություն են թողնում տեղեկատվության յուրացման § պահպանման գործընթացում: Սերոտոնինն արագացնում է ուսուցումը § երկարացնում դրական հույզով ամրապնդվող ռեֆլեքսի ժամանակ հմտությունների պահպանումը: Իսկ նորադրենալինը նույն ազդեցությունը թողնում է բացասական հույզային ամրապնդման ժամանակ: Ենթադրում են, որ նախասինապսային թաղանթում արտազատվող պեպտիդը բարձրացնում է հետսինապսային թաղանթի հարազատությունը հիմնական միջնորդանյութի հանդեպ: Օրինակ, անոթաակտիվ աղիքային պեպտիդը ուժեղացնում է խոլինաընկալիչների հարազատությունը ացետիլխոլինի հանդեպ մոտավորապես 10.000 անգամ: Պեպտիդները նեյրոնների կողմից արտազատվում են ոչ միայն սինապսային ճեղքի մեջ, այլ§ միջբջջային տարածություն մինչ 1մմ հեռավորության վրա: Դա լիովին բավարար է, որպեսզի իրենց ազդեցության ներքո ներգրավեն նեյրոնների միկրոհամույթ, բարձրացնեն նրանց ռեակտիվությունը, ապահովելով դրանց ներառումը որ§է հարմարողական վարքային գործողությունում: Ի.Պ.Աշմարինը § Ռ.Ի.Կրուգլիկովը բացահայտել են կորտիկոտրոպինի, մելանոլիբերինի, վազոպրեսինի դերը, որոնք դրսից ներմուծվելիս խթանում են մտահիշումը:

Գլխուղեղի տարբեր գոյացությունների դերը հիշողության ձֆավորման գործընթացում: Ուսուցման ժամանակ մտապահումը իրականանում է գլխուղեղի 2 մակարդակներով.

1.ոչ մենահատուկ (ընդհանուր ուղեղային), որին մասնակցում են ուղեղաբնի ցանցանման գոյացությունը, ենթատեսաթումբը, կապակցական տեսաթումբը, հիպոկամպը § ճակատային կեղֆը;

2.մենահատուկ (տեղային), որն իրականացնում են նոր կեղֆի տարբեր շրջանները, բացառությամբ ճակատային կեղֆի:

Կեղ§ի տարբեր շրջանների քայքայումը նպաստում է հիշողության՝ մտապահման, հետքերի պահպանման § վերարտադրության խանգարմանը: Քունքային կեղ§ը մասնակցում է պատկերային տեղեկատվության տպավորմանը § պահպանմանը: Ճակատային կեղ§ի վնասման ժամանակ դժվարանում է գործողությունների կազմակերպումը, նկատվում է ցրվածություն:

Հիշողության մեխանիզմներում նշանակալի դեր է հատկացվում նա§ հիպոկամպին, որը հանդիսանում է ոչ պայմանական § պայմանական ազդակների համամիտման շրջան: Հիպոկամպը մի կողմից մուտքային ընտրողական ֆիլտր է հանդիսանում, ընտրելով այն ազդակները, որոնք անհրաժեշտ է պահպանել երկարատ§ հիշողության մեջ, մեկուսացնելով տվյալ պահի համար կողմնակի ազդակները: Մյուս կողմից հիպոկամպը պատճառաբանված դրդման ազդեցությամբ հիշողությունից հանում է հետքերը: Կլինիկական հետազոտությունները վկայում են, որ ընկնավորության (էպիլեպսիա) պատճառով հիպոկամպի երկկողմանի հեռացման դեպքում հիվանդը կորցնում է նոր տեղեկատվության մտապահման ընդունակությունը: Նույն հիվանդին հետազոտել են նա§ 28 տարի հետո: Այդ ժամանակ հիվանդը չգիտեր, թե ինքը որտեղ է ապրում, ով է նրա մասին հոգ տանում, ի՞նչ է ինքը կերել վերջին անգամ: Սակայն նրա մոտ պահպանվել են հիշողությունների որոշ պատառիկներ:Նրա սիրած զբաղմունքն են եղել խաչբառերը § հեռուստացույցը:

Ցանցանման գոյացությունն ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում այն գոյացությունների վրա, որոնք մասնակցում են մտահետքերի ամրապնդմանն ու վերհիշմանը: Դեղանյութերով ցանցանման գոյացության ճնշման ժամանակ նկատվում է հիշողության կենտրոնացման խանգարում:

Տեսաթումբ-կեղ§ային համակարգը մասնակցում է կարճատ§ հիշողության ձ§ավորմանը: Թիկնամիջային § փորկողմային կորիզների վնասման ժամանակ դժվարանում է նոր նյութի յուրացումը § ավելի վաղ ուսուցանված նյութի պահպանումը: Դա բացատրվում է նրանով, որ թուլանում է նշված կորիզների ազդեցությունը ճակատային կեղ§ի վրա: Հիմնական տեղեկատվությունը ճակատային կեղ§ է հասնում 2 ուղիով՝ տեսաթմբի ուրվագծային զգայական շրջաններից § կապակցական կորիզներից: Ճակատային կեղ§ում ստացված ազդակները վերամշակվում են § հիմք են հանդիսանում մենահատուկ գործունեության համար, որպեսզի ձ§ավորվեն վարքի ընդհանուր ծրագրեր:

Չնայած մտապահումը իրականանում է տարբեր գոյացությունների մասնակցությամբ, այնուամենայնիվ, հարմարողական հմտությունների ձ§ավորման գործընթացում ուղեղը հանդես է գալիս որպես մեկ միասնական ամբողջություն: Այս մասին է վկայում Գ.Ջասպերի կատարած փորձը: Նա կապկին սովորեցնում է առջ§ի վերջույթով պայմանական գրգռիչի ազդման ժամանակ անջատել էլեկտրական հոսանքը,որը մաշկի վրա ցավային ազդեցություն է թողնում: Երբ «ուսուցանված» վերջույթը կապում է, ապա կապիկը հոսանքն անջատում է հետին «չուսուցանված» վերջույթով: Այս § բազմաթիվ այլ հետազոտություններով հաստատված է, որ կաթնասունների կեղ§ային § ենթակեղ§ային բաժինները կարող են մասնակցել մտապահմանը, այսինքն հիշողության հետքերը չեն կուտակվում որոշակի շրջանում: Ասվածի ապացույցն այն է, որ եթե մարդկանց § կենդանիների մոտ վնասված են ուղեղի մեծ շրջաններ, նրանք դեռ§ս կարող են սովորել § մտապահել:

Այնուամենայնիվ, այն փաստը, որ կարելի է ընտրողաբար անջատել կարճատ§ հիշողությունը երկարատ§ից § հակառակը, վկայում է այն մասին, որ դրանց հիմքում ընկած են նեյրոֆիզիոլոգիական տարբեր մեխանիզմներ: Օրինակ, երբ վնասվում են ուղեղի որոշ շրջաններ (հիպոկոմպի, կեղ§ի քունքային շրջանի ախտահարումը) կամ ուղեղի ցնցումը նպաստում են ընթացիկ իրադարձությունների, մոտ անցյալի հիշողությունների խանգարմանը, սակայն պահպանվում է շատ ավելի շուտ կատարված իրադարձությունների վերհիշումը: Չի բացառվում, որ կարող են լինել նա§ այնպիսի ազդեցություններ, որոնք միաժամանակ կարող են ազդել §՛ կարճատ§, §՛ երկարատ§ հիշողության վրա: Դա §ս մեկ անգամ վկայում է դրանց ծագման մեխանիզմների ընդհանրության մասին:

Մոռացություն: Մոռացության գործընթացը բնութագրվում է որոշակի արագությամբ: Հիվանդների § կենդանիների վրա կատարված դիտումները ցույց են տվել, որ մոռացությունը կապված է հիպոկամպի § մեծ կիսագնդերի կեղ§ի քունքային բլթի գործունեության հետ: Այս գոյացությունների վնասման ժամանակ հիվանդները շատ արագ կորցնում են ձեռք բերված հմտությունները: Արագ մոռացկոտությունը, հավանաբար, պայմանավորված է հիշողության համախմբման գործընթացի խանգարմամբ: Այս գործընթացին մասնակցում են տարբեր օլիգոպեպտիդներ: Օրինակ, անգիոթենզին II-ն արգելակում է առնետների պայմանառեֆլեքսային պաշտպանական հմտությունների մոռացումը:

22.4. Մտածողություն § խոսք

Մտածողությունը մարդու ուղեղի գործունեության ամենաբարդ ձ§ն է, որն օգնում է հարմարվելու նոր պայմաններին § կենսական կար§որ խնդիրների լուծմանը: Մտածողության ընթացքում առաջանում են նոր պատկերացումներ, հասկացություններ, դատողություններ, եզրակացություններ: Մտածողական գործունեությունը հանդիսանում է հոգեկան մակարդակի գործառական համակարգերի կատարողական ապարատը: Մտածողական գործունեության միջոցով ուղեղում իրականանում է տեղեկատվական գործընթացների կատարումը: Մտածողությունը տեղեկատվության § փորձի իմացությունն է, ճանաչումը § գիտելիքների օգտագործումը: Մարդու մտածողական գործունեությունը կապված է հաղորդակցման, փորձի կուտակման § հաղորդման միջոց հանդիսացող խոսքի հետ: Խոսքը մտածողության հիմնական զենքն է: Մտածողությունը մարդկային իմացության բարձրագույն աստիճանն է, շրջապատող աշխարհի օբյեկտիվ արտացոլումը ուղեղում: Այն օգնում է գիտելիքներ ստանալ շրջապատող աշխարհի այնպիսի առարկաների, հատկությունների § հարաբերությունների մասին, որոնք անմիջապես չեն կարող ընկալվել առաջին ազդանշանային համակարգով: Մտածողական գործունեությունն անքակտելիորեն կապված է երկրորդ ազդանշանային համակարգի հետ: Մտածողությունը ներառում է երկու գործընթաց՝ մտքի վերափոխում գրավոր կամ բանավոր խոսքի § մտքի բովանդակության ստացում բառային հաղորդակցման որոշակի ձ§ից: Միտքը իրականության արտացոլման ընդհանրացված վերացարկման բարդագույն ձ§ն է: Միտքը, որպես բարձրագույն նյարդային գործունեության տարր, ներկայացնում է անհատի հասարակական-պատմական զարգացման արդյունք: Մարդու ստեղծագործական մտածողությունը կապված է նոր

հասկացությունների առաջացմամբ: Անհատական կյանքի ընթացքում մարդն անընդհատ համալրում է ձ§ավորվող հասկացությունների բովանդակությունը § ընդլայնում օգտագործվող բառերի § բառակապակցությունների համատեքստային կապերը: Մտածողության գործընթացը ուղեկցվում է մարդու սուբյեկտիվ հույզային ապրումներով իր պահանջների § արտաքին միջավայրի գործոնների նկատմամբ: Հույզերի միջոցով գիտակցվում են նա§ հիշողության հետքերը: Մտածողության ձ§ավորումը հույզային հիմքի վրա գենետիկապես դետերմինացված է: Այն հանդես է գալիս արդեն նորածինների, խուլհամրերի § նույնիսկ այն մարդկանց մոտ, որոնք գտնվում են այլ լեզվով խոսող մարդկանց շրջապատում:

Մտածողության հույզային § խոսքային հիմքերը իրագործվում են ուղեղի տարբեր կիսագնդերով: Աջ կիսագունդը հիմնականում որոշում է հոգեկան գործունեության զգայական, հույզային բաղադրամասը, իսկ ձախը՝ լեզվի § խոսքի ֆունկցիաները: Իհարկե ժամանակակից պատկերացումներով մտածողական գործունեության արդյունավետությունը պայմանավորված է երկու կիսագնդերի փոխհամաձայնեցված գործունեությամբ:

Մտածողության ձ§երը: Տարբերում են մտածողության մի քանի ձ§եր:

1. *Տարրական (կոնկրետ) մտածողությունը* բնորոշ է մարդուն § կենդանիներին: Դա իրականության արտացոլման ձ§ է, դրս§որվում է նպատակասլաց համապատասխան վարքով § ուղղված է բավարարելու կենսաբանական պահանջմունքները: Տարրական մտածողության ֆիզիոլոգիական հիմքը կազմում է առաջին ազդանշանային համակարգը:

2. *Վերացական մտածողությունը* հատուկ է մարդուն § ձ§ավորվում է երկրորդ ազդանշանային համակարգի § խոսքի ձ§ավորումից հետո: Վերացական մտածողության հիմքում ընկած է խոսքի կամ նշանների օգտագործումը որպես հատկանիշների տարանջատման, մասնատման § առանձնացման միջոց, դրանց վերացարկման § նոր սինթեզի համար, որի արդյունքում առաջանում են հասկացություն (բանականություն) § դրա հիման վրա՝ ընդհանրացում:

3. *Խոսքա-տրամաբանական մտածողությունը* հիմնված է դատողությունների վրա, որոնք կազմված են տրամաբանական օղակների, հաջորդական շարքից, որոնցից յուրաքանչյուրը կախված է նախորդից § պայմանավորում է հաջորդը: Գոյություն ունեն խոսքա-տրամաբանական մտածողության տարբեր մեթոդներ՝ օրինակ, թվաբանական խնդիրների լուծումը:

Գոյություն ունի նա§ *հույզային մտածողություն*, *գործնական մտածողություն*: Մտածողության մեխանիզմի բացատրության տեսություններից առավել կիրառական են երկուսը.

1. Մտածողությունը դիտում են որպես անձայն խոսք, որպես խոսքի կամ գրի մեխանիզմի աշխատանքի արտահայտություն, իսկ խուլհամրերինը՝ ձեռածություն (ժեստիկուլյացիա):

2. Մտածողությունը հոգեկան գործընթաց է, զուրկ է խոսքի պատկերավորությունից § չի համընկնում ներքին խոսքի հետ: Սակայն այս տեսություններից § ոչ մեկը չի հաստատվել: Իրականում մտքի վերափոխումը խոսքի § խոսքային հաղորդումից մտքի բովանդակության դուրս բերումը կապված է հոգեբանության § լեզվաբանության զարգացման հետ:

Խոսքի ընկալումը հանդիսանում է ուղեղի գործունեության կարճ§որագույն կողմերից մեկը: Խոսքային ազդանշանի մշակումը տեղի է ունենում զգայական

համակարգերի միջոցով § օժտված է մենահատուկ առանձնահատկություններով: Խոսքը որպես ազդանշան ունի երկու բնույթի հատկանիշներ. ֆիզիկական (հնչյուններ) § տեղեկատվական, որոնք ամբողջականացնում են առանձին հատվածներն ավելի խոշոր միավորների՝ խոսքերի § նախադասությունների: Խոսքային ֆունկցիայի ֆիզիոլոգիայում դրսևորվում են ներքին (սուբյեկտիվ) § արտաքին (օբյեկտիվ) աշխարհի արտացոլման հատկանիշները:

Մտածողության կառուցվածքային հիմքերը: Մտածողությունը կախված է մեծ կիսագնդերի կեղևի գործունեությունից: Առանձնահատուկ նշանակություն ունեն կեղևի կապակցական շրջանները: Օրինակ, գագաթային շրջանի կապակցական դաշտերը միավորում են մարմնազգայական գոտուց հաղորդվող տեղեկատվությանը մարմնի դիրքի մասին: Ամբողջականացնող գործունեության առավել մեծ բաժինը ընկնում է ճակատային բլթերի վրա, որոնք երկկողմանի կապեր ունեն լիմբիական համակարգի հետ: Վերջինս վերամշակվող տեղեկատվությունը հաղորդում է հույզային երանգ: Ճակատային կեղևը ստանալով տեղեկատվություն օրգանիզմի վիճակի § արտաքին աշխարհի մասին, ընտրում է տվյալ պահի համար առաջնահերթ նշանակություն ունեցող տեղեկատվությունը: Նա պատասխանատու է այն նպատակների իրագործման համար, որոնք անձն է առաջ քաշում: Ճակատային կեղևը կապված է կեղևի բոլոր գոտիների հետ, հատկապես խոսքի ֆունկցիան իրականացնող դաշտերի հետ: Քունքային կեղևի վնասման դեպքում խանգարվում է երկարատև հիշողությունը: Ուստի երբ ճակատային կեղևը պլաններ է կազմում ապագայի համար, այն տեղեկատվություն է վերցնում քունքային կեղևի գործունեության հետևանքով առաջացած երկարատև հիշողությունից: Կեղևի տարբեր գոտիների դերը մտածողական գործունեության § խոսքի գործընթացում բացահայտելու համար հարկ է նշել կլինիկական այն դիտարկումները, որոնք կատարվել են կեղևի տարբեր շրջանների վնասվածք ունեցող հիվանդների վրա: Կեղևի տեսողական դաշտերի վնասման ժամանակ մարդը տեսնում է առարկաները, բայց դրանք չի ճանաչում: Այս խանգարումը կոչվում է *տեսողական անճանաչողություն՝ ագնոզիա* (հուն. gnosis-գիտելիք): Կեղևի քունքային բաժինների վնասման դեպքում զարգանում է *լսողական ագնոզիա*: Մարդը լսում է ձայները, բայց չի կարողանում կապել որոշակի հնչող առարկայի հետ: Վերին քունքային կեղևի վնասման դեպքում զարգանում է *շոշափական ագնոզիա*: Ստորին ճակատային գալարի վնասման դեպքում զարգանում է *շարժողական աֆազիա* (Բրոկի ճակատային աֆազիա), երբ հիվանդը հասկանում է խոսքը, սակայն սեփական խոսքը խանգարվում է կամ բացակայում: *Զգայական աֆազիա* զարգանում է վերին քունքային կեղևի հետին բևեռի վնասման ժամանակ (Վերնիկեի զգայական աֆազիա): Այս դեպքում հիվանդների մոտ խանգարվում է խոսքի ընկալումը, ինչպես նաև գրավոր խոսքը: Նրանք կարող են խոսել, նույնիսկ շատախոսում են, սակայն խոսքն աղավաղված է: Այդպիսի մարդիկ կորցնում են ինքնուրույն կարդալու *(ալեքսիա)* § երաժշտությունը ընկալելու *(ամուզիա)* ընդունակությունը: Կարելի է ենթադրել, որ նման հիվանդների մոտ խանգարված են գործողության արդյունքի ընդունման մեխանիզմները § հոգեկան գործունեության ձեռք բերած արդյունքի գնահատման ընդունակությունը: Գագաթային կեղևի վնասման դեպքում հիվանդները մոռանում են առանձին խոսքերը, հատկապես գոյականները, չեն

կարողանում հիշել անհրաժեշտ խոսքերը, նրանց մոտ խանգարվում է գործարար հիշողությունը:

Քունքային § ծոծրակային կեղ§ի հիմային բաժինների վնասման դեպքում հիվանդները չեն կարողանում դեմքով մարդկանց ճանաչել, բայց ճանաչում են ձայնով:

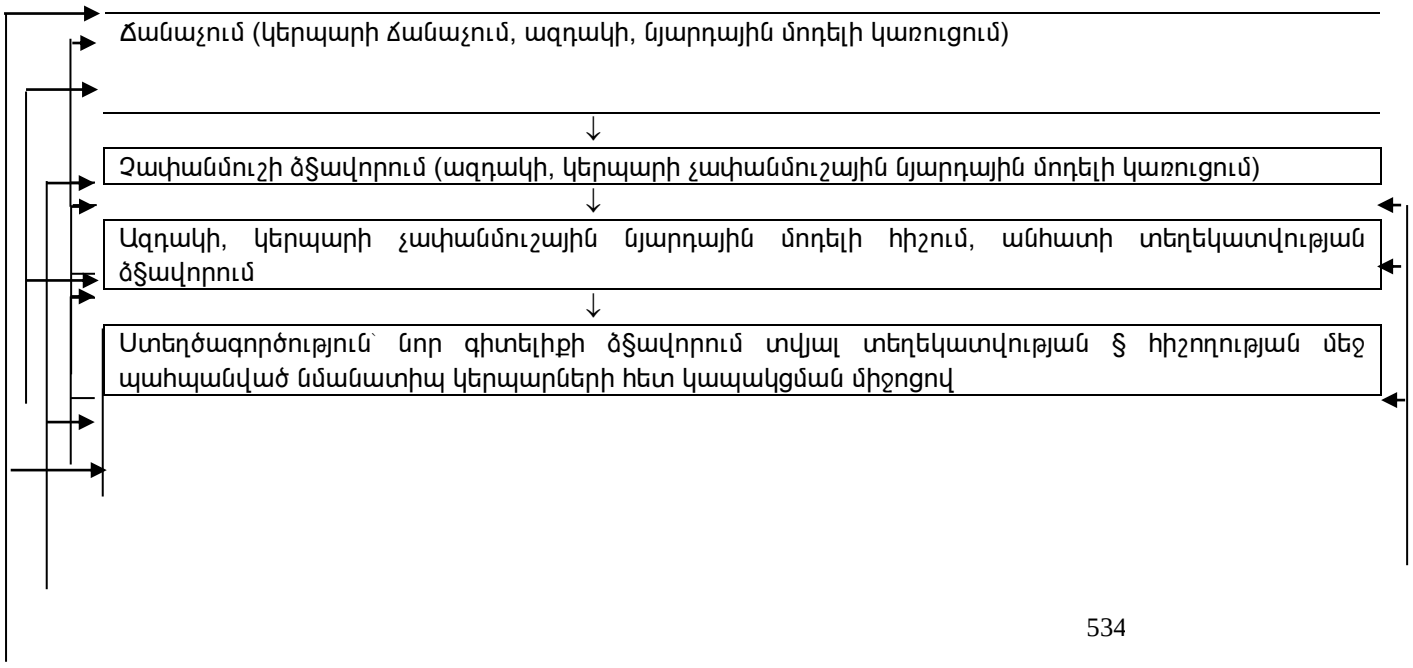
Խոսքի ընկալումը աջլիկների § ձախլիկների կողմից: Աջլիկների խոսքի ֆունկցիաները կապված են ձախ կիսագնդի հետ, որը որոշում է հաջորդական վերլուծական գործունեության գործընթացները, իսկ աջ կիսագունդը որոշում է տարածա-ժամանակային հարաբերությունները, երաժշտական մեղեդիների, մարդկանց ճանաչումը, առարկաների տարբերակումը ըստ ձ§ի:

Մտածողական գործունեության ծրագրավորումը մարդու կողմից կարող է կատարվել գենետիկորեն դետերմինացված գործունեության բնազդային ժառանգական ձ§երի հիման վրա, որոնք կապված են կենսաբանական պահանջների բավարարման հետ, ինչպես նա§ գոյության կայուն պայմաններում ավտոմատացված գործունեության ժամանակ: Սակայն պետք է իմանալ, որ հոգեկան գործունեության ծրագրավորումը կարող է իրականանալ շարժուն, ճկուն, հատկապես գոյության միջավայրի փոփոխվող պայմաններում:

22.5. Գիտակցություն

Գիտակցությունը ռեալ իրականության սուբյեկտիվ արտացոլումն է ուղեղում § հանդիսանում է ուղեղի բարձրագույն ֆունկցիան: Գիտակցության գործընթացը ընկալման, վերամշակման § նոր տեղեկատվության ստեղծման բարդ բազմափուլ հոգեֆիզիոլոգիական բացառիկ եր§ույթ է: Գիտակցական տարրերը կարելի է ներկայացնել հետ§յալ գծապատկերով:

Գիտակցության բաղադրամասերը (ըստ Վ.Մ. Պոկրովսկու)



Մարդու գիտակցությունը հիմնվում է մարդկանց միջ§ հաղորդակցման վրա, զարգանում է անհատական կենսական փորձի ձեռք բերման զուգընթաց § կապված է խոսքի հետ: Գիտակցությունը ժառանգական ֆունկցիա չէ: Ժառանգաբար հաղորդվում է միայն ուղեղի որոշակի գոյացությունների օգնությամբ գիտակցության առաջացման հնարավորությունը, որը կարող է իրագործվել միայն հասարակության մեջ § ձ§ավորում է գիտակցությունը: Հետ§ապես գիտակցությունը ուղեղի § մարդու հասարակական կյանքի արգասիք է: Գիտակցության առանձնահատկություններից մեկը այն է, որ այն արտացոլում է ոչ միայն իրականությունը, այլ§ հնարավորություն է տալիս ստեղծելու այնպիսի առարկաներ, որոնք կծառայեն իրեն կարիքների բավարարման ու կյանքի պայմանները փոխելու համար: Գիտակցաբար են ընթանում հոգեկան գործունեության բոլոր ձ§երը. զգայությունը, ընկալումը, պատկերացումը, ուշադրությունը, մտածողությունը, հույզերը § կամքը: Ուղեղը ընդունակ է պատկերացում տալ այնպիսի առարկաների մասին, որոնք տվյալ մոմենտին զգայություն չեն առաջացնում: Սակայն չի կարելի գիտակցությունը հանգեցնել վերացական մտածողության, քանի որ վերջինս գիտակցության եզրափակիչ մասն է: Գիտակցությունը հենվում է կոնկրետ § վերացական մտածողության վրա: Կենսաբանական, սոցիալական § իդեալական պահանջմունքների հիմքի վրա ձ§ավորվում է ենթագիտակցությունը (ավտոմատացված, չգիտակցված հմտություններն ու վարքի ձ§երը), գիտակցությունը (գիտելիքները, որոնք հաղորդվում են մյուս անհատներին), գերգիտակցությունը (ստեղծագործական ակտիվությունը, ինտուիտիվ վարքը):

Գիտակցությունը դա գիտելիք է, որը խոսքերով, պատկերներով, գեղարվեստական ստեղծագործություններով կարելի է հաղորդել այլ անձանց: Գիտակցությունն իրականացնում են գլխուղեղը, մասնավորապես մեծ կիսագնդերի կեղ§ը § նրան հարող ենթակեղ§ային տեսաթումբ-կեղ§ային գոյացությունները, լիմբիական համակարգը, ուղեղաբնի ցանցանման գոյացությունը: Վերջինս իրականացնում է մեծ կիսագնդերի կեղ§ի գործունեության էներգիական կողմը:

Կեղ§ի ֆունկցիաների անզուգաչափությունը հիմք է տալիս եզրակացնելու, որ աջ § ձախ կիսագնդերը անհավասարաչափ են ներգրավված գիտակցության գործընթացում: Ուղեղի մասնատման հետ կապված Ռ.Սպերիի փորձերը հաստատում են կիսագնդերի տարբեր մասնագիտացումը: Աջլիկների մոտ գերակշռող է ձախ կիսագունդը, իսկ աջը ենթադոմինանտ: Բայց երբեմն աջ կիսագունդը §ս կարող է գերիշխել ձախին: Ուստի ավելի ճիշտ է ընդունել, որ երկու կիսագնդերը փոխլրացնում են միմյանց:

Բարձրագույն հոգեկան գործընթացների իրականացման գործընթացում առաջնահերթ նշանակություն ունեն ճակատային բլթերը: Մարդու ճակատային բլթերի վնասման դեպքում դիտվում է ապաարգելակում, գրգռվածություն, հոգեկան անհավասարակշռություն, էյֆորիա: Կեղ§ի նախաճակատային շրջանը մասնակցում է կուտակված փորձի հիման վրա բնածին վարքային ռեակցիաների կարգավորմանը, ինչպես նաև§ արտաքին § ներքին դրդապատճառների համաձայնեցմանը: Ամերիկյան ֆիզիոլոգ Վ.Մաունտկասլին (1987) առաջարկել է մի տեսակետ, որի համաձայն մեծ կիսագնդերի կեղ§ի սյունային կառուցվածքը էական § որոշիչ դեր ունի գիտակցության ձ§ավորման մեխանիզմում:

Երևույթների ինքնուրույն խմբի մեջ են առանձնացվում *չգիտակցված հոգեկան երևույթները*: Ենթագիտակցաբար ընթացող ռեակցիաները կրում են ավտո-

մատացված բնույթ § իրականանում են ուղեղի ոչ մեծ բաժինների նեյրոնների մասնակցությամբ: Տեղեկատվության ենթագիտակցական մշակման կենսաբանական նշանակությունը կայանում է նրանում, որ ֆիլտրվում է մուտքային մեծաքանակ տեղեկատվությունը: Օրինակ, ենթագիտակցաբար է իրականանում մարդու ներքին օրգանների գործունեության կարգավորումը: Դրա համար էլ մարդը «զգում է», «ընկալում» իր օրգանները միայն այն դեպքում, երբ նրանցում զարգացել է ախտաբանական վիճակ: Բնականոն պայմաններում ներքին օրգանների ֆիզիոլոգիական կարգավորման համար բավարարում է ավտոմատացված ենթագիտակցական ռեֆլեքսային ռեակցիաների մակարդակը: Այս գործընթացում գիտակցության միացումը իրականանում է մեծ թվով կեղ§ային գոյացությունների ակտիվացմամբ, որն առաջանում է ուղեղաբնի ցանցանման գոյացության գրգռմամբ: Բացահայտված է, որ միջին ուղեղի ցանցանման գոյացությունն ակտիվացնող հզոր ազդեցություն է թողնում գիտակցության վրա: Ազդանշանի գիտակցական ընկալման համար ուղեղային գոյացությունների ակտիվացման շրջանը տ§ում է 100-300 մվրկ, որից 80-150 մվրկ-ը կազմում է ներկեղ§այինը:
Ուղեղում գոյություն ունի զգայական մեխանիզմ, որն արձագանքում է շատ թույլ, սակայն հոգեբանորեն տվյալ անձի համար էական նշանակություն ունեցող գրգռիչներին: Այս մեխանիզմը ինքստինքյան չի կարող ապահովել հույզային նշանակություն ունեցող գրգռիչի գիտակցումը, սակայն նրա ակտիվացումը հանգեցնում է կենսաէլեկտրական, վեգետատիվ § հոգեկան տեղաշարժերի: Այս մեխանիզմը ստացել է *հոգեբանական պաշտպանություն* անվանումը:

22.6. Միջկիսագնդային գործառական անզուգաչափություն

Մեծ կիսագնդերի գործունեության կար§որ սկզբունքներից մեկը անզուգաչափությունն է (ասիմետրիա), որը պայմանավորված է. երկրորդային ազդանշանային համակարգի անզուգաչափ տեղադրվածությամբ § աջ ձեռքի գերակշռությամբ՝ որպես մարդու հարմարողական վարքագծի հզոր միջոց:
Ձախ կիսագնդում խոսքի շարժողական կենտրոնի (Բրոկի կենտրոն) § խոսքի զգայական կենտրոնի (Վերնիկեի կենտրոն) հայտնաբերումից հետո ձախ կիսագունդը ընդունվեց որպես գերակշռող խոսքի § մտածողության գործընթացում: Ռ.Սպերրի § նրա աշխատակիցների կլինիկական դիտարկումները առջ§ի ուղեղի կպուկային նյարդաթելերի կտրվածքով («ճեղքված ուղեղ») հիվանդների մոտ հիմք տվեցին եզրակացնելու մարդու կիսագնդերի մասնակի գերակշռման մասին: Ըստ այս դրույթի ձախ կիսագունդը մասնագիտանում է բանավոր սիմվոլիկ ֆունկցիաների, իսկ աջը՝ տարածական սինթետիկ ֆունկցիաների իրականացման գործընթացում: Զգայական համակարգերի § վարընթաց բրգային ուղիների տրամախաչվող ուրվագծումը բանավոր § գրավոր խոսքի ձախակողմյան տեղադրվածությամբ բնութագրում են ձախ կիսագնդի գերակշռող դերը մարդու վարքում:

Ձախ կիսագունդն ակտիվորեն մասնակցում է երկրորդ ազդանշանային համակարգի, մտածողության § ստեղծագործական գործունեության՝ վերացական մտածողության ձ§երի իրականացմանը, ուստի ձախ կիսագնդի գերակշռությամբ մարդիկ պատկանում են մտածողական, իսկ աջ կիսագնդային գերակշմամբ՝ գեղարվեստական տիպերին: Բացահայտված է, որ աջ կիսագունդն ավելի արագ է

մշակում տեղեկատվությունը, քան ձախը: Աջ կիսագնդում գրգռիչների տարածական տեսողական վերլուծության արդյունքները հաղորդվում են ձախ կիսագունդ՝ խոսքի կենտրոնին, ուր իրականանում է գրգռիչի խոսքային բովանդակության վերլուծությունը § գիտակցված ընկալման ձ§ավորումը: Ձախակիսագնդային մարդիկ օժտված են խոսքային ակտիվությամբ, մոնոտոն խոսքով, մեղեդիների վատ հիշողությամբ, կերպարային հատկանիշների հիշողության թուլացմամբ § վերացական լավ հիշողությամբ: Նրանք ընդունակ են հեշտությամբ լուծել մաթեմատիկական խնդիրներ: Հարուստ է նրանց խոսքային բառապաշարը, որն ակտիվորեն օգտագործում են, օժտված են շարժողական մեծ ակտիվությամբ, արտարկման բարձր ընդունակությամբ, նախագուշակմամբ § կանխատեսությամբ:

Աջ կիսագնդի գերակշռմամբ մարդիկ նախատրամադրված են հայեցողականության § հուշերին, նրանք ավելի նուրբ § խորն են վերապրում, սակայն ավելի դանդաղկոտ են § սակավախոս: Աջ կիսագնդային մարդիկ հեշտությամբ հիշում են մեղեդիները, օժտված են երաժշտական խոսակցությամբ, շատ նուրբ են ըմբռնում ձայնի ելՀէջները, ուժեղ է տեսողական, լսողական ընկալումը, բայց թույլ է խոսակցական ընկալումը, վատ են կողմնորոշվում ժամանակի մեջ, վերացական խնդիրներ դժվար են լուծում: Նրանց տրամադրությունը բարձր չէ, հաճախ բողոքում են վատ ինքնազգացողությունից:

Ուսուցման գործընթացների դեպքում աջ կիսագունդը իրականացնում է արտածական (դեդուկտիվ) մտածողություն (սկզբում տեղի են ունենում սինթեզի, ապա վերլուծական գործընթացներ), իսկ ձախ կիսագունդը՝ մակածական (ինդուկտիվ) մտածողություն (սկզբից կատարվում է վերլուծություն, ապա՝ սինթեզ):

Միջկիսագնդային գործառական անզուգաչափությունը դիտվում է որպես ինքնակարգավորվող համակարգ հետադարձ արգելակման կապերով: Այս համակարգը կազմված է միմյանց հետ կապված առաջնային § երկրորդային գերակշռման օջախներից, որոնք առաջանում են վերընթաց ներկիսագնդային § միջկիսագնդային դրդման հոսքից ու հումորալ ազդեցություններից: Դրա հետՀանքով գերակշռող օջախում ձ§ավորվում է բարձր դրդվածություն, որն ընդունակ է դրդման գումարման § արգելակող ազդեցություն է թողնում չգերակշռող կիսագնդի վրա: Միջկիսագնդային ազդեցությունների հաղորդումը իրականանում է բրտանման մարմնով § արտակոշտուկային ուղիներով: ՀետՀապես միջկիսագնդային փոխազդեցությունը կարելի է ներկայացնել հետՀյալ հաջորդականությամբ. սկզբում աջ կիսագունդը դեդուկտիվ մեթոդով (ընդհանուրից մասնակիին, սինթեզից՝ վերլուծությանը) գնահատում է իրավիճակը, ապա ձախ կիսագունդը ինդուկտիվ մեթոդով (մասնակիից ընդհանուրին, վերլուծությունից սինթեզին) երկրորդաբար ձ§ավորում է պատկերացում ընդհանուր օրինաչափության մասին § մշակում վարքի համապատասխան ստրատեգիա: ԱյնուհետՀ այդ գործողության արդյունքները հաղորդվում են մյուս կիսագունդ: Վ.Լ.Բիանկին նշում է, որ ձախ կիսագունդը օժտված է «օրենսդրական իշխանությամբ», իսկ աջը՝ կատարողական, ձախ կիսագունդը որոշում է նպատակը, իսկ աջը իրականացնում դրա կատարումը:

Յուրաքանչյուր կիսագունդ օժտված է հիշողությամբ, լարվածությամբ § մտածողությամբ: Խոսքը որպես գրգռիչ հաղորդում է երկակի տեղեկատվություն՝ բառա-ըմբռնողական (վերացական) § պատկերա-ինտոնացիոն (ոչ բառային): Կենդանիների «լեզուն» հիմնականում համեմատելի է մարդու լեզվային խոսքի «պատ-

կերա-ինտոնացիոն» բաղադրամասին: Յուրաքանչյուր կիսագունդ ունի խոսքի իր տեսակը. աջլիկների ձախ կիսագունդը ղեկավարում է բառա-ըմբռնողական խոսքը, իսկ աջը՝ պատկերաինտոնացիոն խոսքը:

Ստորև ներկայացվում են կիսագնդերի միջև եղած տարբերությունները տեսողական ընկալման ժամանակ:

Ձախ կիսագունդ	**Աջ կիսագունդ**
Լավ ընկալվում են ազդակները	
Բանավոր	Ոչ բանավոր
Հեշտ տարբերվող	Դժվար տարբերվող
Ծանոթ	Անծանոթ
Հեշտությամբ լուծվում են խնդիրները	
ժամանակավոր հարաբերությունների գնահատականը	Տարբերությունների հաստատումը
Նմանության հաստատումը	Ազդակների ֆիզիկական նմանության հաստատումը
Ըստ անվան նմանատիպ ազդակների հաստատումը	Տեսողական-տարածական վերլուծություն
Անցում բանավոր գաղտնագրման	
Տարածական հարաբերությունների գնահատականը	
Ընկալման գործընթացների առանձնահատկությունները	
Վերլուծական ընկալում	Ամբողջական ընկալում
Հաջորդական ընկալում	Միաժամանակ ընկալում
Վերացական,ընդհանրացված ինվարիանտ ճանաչում	Կոնկրետ ճանաչում
Չ§աբանաֆիզիոլոգիական տարբերություններ	
Տարրական ֆունկցիաների կիզակետային ներկայացուցչություն	
Սփռուն ներկայացուցչություն	

22.7. Բարձրագույն նյարդային գործունեության տիպերը

Կենդանիների § մարդկանց նյարդային համակարգի տիպոլոգիական առանձնահատկությունների վերաբերյալ պատկերացումները տրված են Ի.Պ.Պավլովի բարձրագույն նյարդային գործունեության ուսմունքում: ԸՆԳ տիպը նյարդային համակարգի բնածին § ձեռք բերովի հատկությունների ամբողջությունն է, որը որոշում է օրգանիզմի փոխազդեցությունն արտաքին միջավայրի հետ § իր կնիքն է թողնում բոլոր ֆունկցիաների վրա: Ըստ Ի.Պ.Պավլովի ԸՆԳ տիպը որոշող չափանիշներն են *դրդման § արգելակման գործընթացների ուժը, դրանց հավասարակշռությունը § շարժունությունը*: Նյարդային գործընթացների *ուժ* ասելով հասկացվում է կեղ§ային նեյրոնների աշխատունակությունը, դրանց դրդման § արգելակման տ§ողությունը: *Հավասարակշռությունը* բնութագրում է դրդման § արգելակման գործընթացների հարաբերությունը ըստ ուժի: *Շարժունությունը* բնութագրում է այն գործընթացը, որի ընթացքում արտաքին միջավայրի ազդեցությամբ դրդումը կարող է փոխարինվել արգելակմամբ § հակառակը:

ԸՆԳ տիպը ձ§ավորվում է գենոտիպի § ֆենոտիպի հիման վրա: Ի.Պ.Պավլովը ուսումնասիրելով ենթափորձային շների տիպոլոգիական առանձնահատկություններն առանձնացրել է ԸՆԳ չորս հիմնական տիպեր. 1. *ուժեղ § անհավասարակշռված* («անզուսպ» տիպ); 2. *ուժեղ, հավասարակշռված, շարժունակ* («կենդանի» տիպ); 3. *ուժեղ, շարժունակ, իներտ* («հանգիստ» տիպ); 4. *թույլ կենդանի* («ջերմոցային» տիպ): Վերջին տիպի կենդանիների համար բնորոշ է պայմանական ռեֆլեքսների դժվար մշակումը, պաշտպանական ռեակցիաների պասիվ մշակման հեշտացում կողմնակի նոր գրգռիչների ազդեցությամբ § անդրսահմանային արգելակման զարգացման հակում: Անզուսպ տիպին բնորոշ է պայմանական ռեֆլեքսների արագ մշակումը § դրանց դանդաղ արգելակումը: Դրդման գործընթացները գերակշռում են արգելակման գործընթացներին, որի պատճառով նրանց մոտ նֆրոզները կարող են ավելի հեշտ զարգանալ: «Կենդանի» տիպի մոտ հեշտությամբ են մշակվում պայմանական ռեֆլեքսները, նրանք շատ շուտ են հարմարվում պայմանական ռեֆլեքսների ստերեոտիպի փոփոխությանը: «Իներտ» տիպը բնութագրվում է պայմանական ռեֆլեքսների դանդաղ մշակմամբ § դժվար են հարմարվում պայմանական ռեֆլեքսների ստերեոտիպի փոփոխությանը:

Մարդու հոգեկանի § վարքի անհատական առանձնահատկությունների ամբողջությունը կազմում է մարդու ԸՆԳ տիպը կամ խառնվածքը: Այն կազմվում է նյարդային համակարգի ընդհանուր հատկություններով, որոնք բնութագրվում են *էքստրա-ինտրավերսիայով*, *հույզային կայունությամբ*՝ ն§րոտիզմով § *նյարդային գործընթացների շարժունությամբ* կամ անտարբերությամբ:

Մարդկանց ԸՆԳ տիպերի մասին ժամանակակից պատկերացումները որոշ չափով համընկնում են մարդկային այն տիպերին, որոնք բնութագրել է հին հունական բժիշկ Հիպոկրատը (460-377թթ. մինչ§ մեր դարաշրջանը): Նա նկատել էր, որ մարդկանց մոտ մի§նույն հիվանդությունը տարբեր է ընթանում, որը բացատրվում է «մարմնի հեղուկների» տարբեր պարունակությամբ (արյան, լեղու, լորձի, ս§ լեղու): Ըստ Հիպոկրատի տարբերվում են մարդկանց չորս խառնվածք:

Սանգվինիկը բնութագրվում է դրդման § արգելակման գործընթացների մեծ ուժով § շարժունությամբ (ուժեղ, հավասարակշռված շարժունակ): Սանգվինիկ մարդը վճռական է, եռանդուն, բարձր դրդունակությամբ, տպավորվող, հույզերի ուժեղ արտահայտությամբ § դրանց արագ փոխարինելիությամբ:

Ֆլեգմատիկ տիպը տարբերվում է դրդման § արգելակման գործընթացների բավականին մեծ ուժով, սակայն շարժունության ցածր ցուցանիշներով (ուժեղ, հավասարակշռված, իներտ): Այս տիպի մարդիկ հանգիստ են, դանդաղաշարժ, թույլ արտահայտված զգացմունքներով, դժվար են մեկ աշխատանքային գործունեությունից անցնում մյուսին:

Խոլերիկ տիպը բնութագրվում է դրդման գործընթացների մեծ ուժով, որոնք գերակշռում են արգելակմանը, նյարդային գործընթացների մեծ շարժունությամբ

(ուժեղ, անհավասարակշռված, անզուսպ): Այս տիպի մարդիկ արագ բռնկվում են, օժտված են բարձր ակտիվությամբ, դրդունակ են, եռանդուն, ուժեղ արտահայտված հույզերով, որոնք դրսևորվում են խոսքի, դիմախաղի միջոցով:

Մելանքոլիկ տիպը բնութագրվում է արգելակման գործընթացների գերակշռումով և դրման ու արգելակման գործընթացների թույլ շարժունությամբ: Այս տիպի մարդիկ բնութագրվում են նյարդահոգեկան գործունեության ցածր մակարդակով, վիատվում են, տխուր են, հույզապես շատ շուտ են վիրավորվում, կասկածամիտ են, հակում ունեն տխուր մտքերի, ճնշված տրամադրություն ունեն, ինքնամփոփ են և վախկոտ:

Իրականության մեջ «մաքուր» խառնվածքներ քիչ են հանդիպում, առավել տարածված են նշված հատկությունների բազմաթիվ վերահամակցումներով տիպեր: Մարդկանց խառնվածքային տարբերությունները պայմանավորված են երկրորդ ազդանշանային համակարգով, նրանց ստեղծագործական գործունեությամբ: Ուստի Ի.Պ.Պավլովը տարբերում է մարդկանց երկու տիպ՝ *գեղարվեստական* և *մտածողական*:

Գեղարվեստական տիպի մարդկանց բնորոշ են պատկերավոր մտածողությունը, ճանաչողական գործընթացները, իսկ ստեղծագործական գործունեությունը հիմնականում ուղղված է դեպի վառ, գեղարվեստական կերպարները: Նրանց մոտ գերակշռում է առաջին ազդանշանային համակարգը, որն ուղեղում առաջացնում է վառ կերպարներ: ***Մտածողական*** տիպի մարդկանց մոտ գերակշռում է երկրորդ ազդանշանային համակարգը: Նրանց իմացությունը, մտածողությունը հիմնականում արտահայտվում է վերացական հասկացություններով:

22.8. Քուն և հիպնոզ

Քունը կենսաբանորեն անհրաժեշտ, օրգանիզմի պարբերաբար կրկնվող հատուկ գործառական վիճակ է, որը բնութագրվում է մենահատուկ էլեկտրաֆիզիոլոգիական, մարմնական և վեգետատիվ դրսևորումներով: Այն ակտիվ ֆիզիոլոգիական գործընթաց է, որն ուղեկցվում է արտաքին միջավայրի հետ օրգանիզմի ակտիվ հոգեկան կապերի խզմամբ, ուղեղի որոշ գոյացությունների ակտիվության բարձրացմամբ: Ներկայումս գերիշխում է այն տեսակետը, որ քունը օրգանիզմը, մասնավորապես, գլխուղեղը նախապատրաստում է ակտիվ գործունեության:

Քնին բնորոշ հատկանիշներն են.

- գիտակցության կորուստը: Խորը քնած մարդը չի արձագանքում միջավայրի բազմաթիվ ազդեցություններին;
- բարձրագույն նյարդային գործունեության փուլային փոփոխություններ՝ հավասարեցման, հակասական (պարադոքսալ), նարկոզային;
- վարքի փոփոխություն, մարդը և կենդանիները ընդունում են որոշակի դիրք և խանգարվում է կապն արտաքին աշխարհի հետ;
- զգայության նվազում, պայմանական և ոչ պայմանական ռեֆլեքսների ճնշում, տեղեկատվության պակաս;
- ընդերային ֆունկցիաների (սիրտ-անոթային, շնչառական, նյութափոխանակության փոփոխություն);
- Ուղեղի էլեկտրական ակտիվության փոփոխություն:

Քնի տեսակները: Ըստ ծագման տարբերում են երեք տեսակի քուն:

1. ***Բնական քուն,*** որը մարդկանց մոտ լինում է պարբերական օրային, իսկ կենդանիների մոտ՝ պարբերական սեզոնային: Օրային քունը կարող է լինել միափուլ, երկփուլ և բազմափուլ (երեխաների մոտ): Բնական քնի տևողությունը կախված է հասակից. նորածինը քնում է մոտավորապես 20 ժամ, հասուն մարդը՝ 7-8 ժամ:

2. ***Արհեստական*** (նարկոզային) և ***հիպնոզային***: Առաջինը վրա է հասնում տարբեր թմրանյութերի ազդեցությամբ, իսկ հիպնոզային քունը մարդկանց մոտ առաջ է բերվում ձեռքի որոշակի շարժումներով: Հիպնոզող մարդիկ մոնոտոն

խոսքերով անձին ներշնչում են, որ ինքը քնում է: Ի. Պ. Պավլովը կենդանիների քունը դիտում է որպես ինքնապաշտպանության ռեֆլեքս: Օրինակ, գիշատչին հանդիպելիս կենդանին ձ§ացնում է անշարժացած:

3. ***Ախտաբանական քուն,*** որի տարատեսակներն են ուղեղի սակավարյունությամբ առաջացող քուն, ուղեղի ախտահարմամբ զարգացող քուն (քնային էնցեֆալիտ), լետարգիական (կեղծ մահ), պասիվ-հոգեկան § այլն:

Բնական քնի փուլերը: Տարբերում են դանդաղ (օրտոդոքսային) § արագ՝ հակասական *(պարադոքսալ) քուն:* Քնելիս սկզբում զարգանում է դանդաղ քունը, որը բնութագրվում է գիտակցության կորստով, հանգիստ վիճակով, արյան ճնշման իջեցումով, անոթազարկի § շնչառության նվազումով: Էլեկտրաուղեղագրում գրանցվում է սինքրոնացում՝ ալիքների հաճախության փոքրացում § տատանասահմանի բարձրացում: 60-90 րոպե անց դանդաղ քնին հաջորդում է արագ (հակասական) քունը, որի ժամանակ ակնախնձորները շարժվում են, նվազում է մկանային լարվածությունը, հաճախանում է անոթազարկը, շնչառությունը, բարձրանում է արյան ճնշումը, նկատվում է ջերմաստիճանի բարձրացում, հատկապես մատների, դիմախաղի մկանների շարժում: Այս փուլում թթվածնի ծախսը ուժեղանում է, որը վկայում է նյութափոխանակության ուժեղացման մասին: ԷՈՒԳ-ում գրանցվում է ապասինքրոնացում՝ գերակշռում են բարձրահաճախ, ցածր տատանասահմանով β-ալիևքներ, որի համար էլ ստացել է «պարադոքսալ» (հակասական) անվանումը: Արագ քնի ընթացքում մարդը խորը քնած է, նրան հնարավոր չէ արթնացնել նույնիսկ ուժեղ գրգռիչներով, սակայն շատ փոքր շշուկից նա արթնանում է: Այս փուլի ընթացքում սրտի կծկումների հաճախությունը գերազանցում է արթուն վիճակի հաճախությանը, հնարավոր է անգամ առիթմիայի տարբեր տեսակների առաջացում: Ենթադրվում է, որ նշված գործոնների համակցումը կարող է քնի ընթացքում առաջ բերի հանկարծակի մահ: Քնելիս մարդը կորցնում է մտքերի կամային հսկումը, խանգարվում է շփումն իրականության հետ § ձ§ավորվում է հետընթաց մտածողություն: Այն զարգանում է զգայական ազդակահոսքի նվազման ժամանակ § բնութագրվում է երֆակայական պատկերացումներով, պատկերների ու մտքերի փեղեկմամբ: Առաջանում են ցնորքներ, որոնք ներկայացնում են տեսողական մոռացված պատկերներ, ընդ որում սուբյեկտիվորեն ժամանակը ընթանում է ավելի արագ, քան իրական կյանքում: Դանդաղ քնի ժամանակ նույնիսկ կարող է քնած մարդը խոսել: Լարված ստեղծագործական գործունեությունը կարող է մեծացնել արագ քնի տֆողությունը: Քնի փուլերի տֆողությունը տարբեր է: Հակասական փուլը տֆում է 6-8 րոպե, ապա կրկին ԷՈՒԳ-ում ի հայտ են գալիս α-ալիքները § ապա դանդաղ ալիքները: Գիշերվա ընթացքում դանդաղ § արագ քնի փուլերը միմյանց հաջորդում են 6-7 անգամ: Ընդ որում դանդաղ քնի փուլի տֆողությունը աստիճանաբար կարճանում է, իսկ արագ քնի փուլը երկարում է, հասնելով 20-30 րոպեի § նույնիսկ ավելի: Երկկենցաղների § սողունների մոտ հակասական քնի փուլը բացակայում է, թռչունների մոտ կազմում է քնի տֆողության 0,3 %-ը: Քնի պարադոքսալ փուլի տֆողությունը կախված է հասակից: Ներարգանդային կյանքի մեծ մասը պտուղն անցկացնում է պարադոքսալ քնի ընթացքում: Նորածինների հակասական քնի տֆողությունը կազմում է քնի 60%-ը, փոքրահասակ երեխաներինը՝ 50%, հասուն մարդկանցը՝ 20%-ը, իսկ մեծահասակներինը՝ կարճանում է: Հույզային ապրումներով հարուստ օրվա դեպքում հակասական քնի տֆողությունը մեծանում է: Կարծես այն հանդիսանում է յուրահատուկ փական հանելու հույզային լարվածության հետֆանքները:

Արագ քնի ընթացքում մարդիկ երազներ են տեսնում, իսկ դանդաղ քունը կարծես «մաքրում է» երազները: Ներկայումս ապացուցվել է, որ բոլոր մարդիկ երազներ են տեսնում § կարող են պատմել, եթե արթնացել են արագ քնի փուլում: Մինչդեռ դանդաղ քնի փուլում արթնացողները չեն հիշում երազները: Երազների բովանդակությունը կախված է տարիքից, սեռից, ընտանեկան սովորույթներից, կուլտուրայից, ցերեկայն տպավորություններից, գերակշռող իրավիճակից: Օրինակ, քաղցած մարդը երազներ է տեսնում սննդի հետ կապված: Ի. Մ. Սեչենո-

վը երազները բնութագրել է որպես «իրական տպավորությունների չիրականացած համակցումներ»:

Երազներում պրոբլեմների լուծման համար օգտագործվում է պատկերավոր մտածողությունը, որոնք հնարավոր չէր լուծել արթունության ժամանակ տրամանաբանական մտածողությամբ: Դրա ապացույցը Դ. Ի. Մենդելեֆի օրինակին է, նա տարրերի իր նշանավոր պարբերական համակարգը «տեսել է» քնի ժամանակ: Երազների միջոցով մարդը լուծում է արթունության փուլում չլուծված սուր վեճերը, հանում վախն ու լարվածությունը: Բավական է այս առումով հիշել «առավոտը գիշերից իմաստուն է» ասացվածքը: Տղամարդկանց § կանանց երազները տարբերվում են: Որպես կանոն, տղամարդիկ երազների ժամանակ ավելի ագրեսիվ են, իսկ կանանց երազներում գերակշռում են սեռական բաղադրամասերը:

Մարդը գիշերվա ընթացքում քնի 1/4-ն անց է կացնում արագ քնի փուլի շրջանում, այսինքն 1,5-2 ժամ: Հետ§ապես, դժվար չէ հաշվել, որ անհատական կյանքի ընթացքում յուրաքանչյուր մարդ 5 տարի երազ է տեսնում: Այս հանգամանքը թույլ է տվել որոշ գիտնականներին հակասական քունը դիտել որպես օրգանիզմի կենսագործունեության երրորդ վիճակ՝ արթունության § քնի միջ§:

Քնի նշանակությունը: 1. Քունն անհրաժեշտ է օրգանիզմի բնականոն գործունեության համար: Մ. Մ. Մանասեինայի գիտափորձերում շան ձագերին քնից զրկելը 4-6 օրվա ընթացքում արաջացնում է մահ, իսկ սեռահասուն շները սատկում են 12-21-րդ օրերին: Մարդկանց քնից երկարատ§ զրկելը (116 ժամ) ուղեկցվում է վարքագծի խանգարումով, դրդունակության բարձրացմամբ, հոգեկան խանգարումներով (Հայնեման): Ամերիկացի գիտնական Դեմենտը 5 գիշերվա ընթացքում հետազոտվողին զրկել է հակասական քնից: Պարզվել է, որ առաջին գիշերներին պարադոքսալ քունը կրկնվել է 22, իսկ հետագա գիշերներին՝ մինչ§ 30 անգամ: Հետազոտվողները եղել են դրդված ու ցրված, ուզել են անընդհատ ուտել, շարժումները եղել են անհամոզեցուցիչ, նկատվել են հիշողության խանգարումներ: 5 օրից հետո Դեմենտը ստիպված է եղել փորձը ընդհատել, քանի որ բոլոր հետազոտվողների մոտ սկսվել են ցնորքներ: Դրանից հետո հետազոտվողներին թույլ է տրվել քնել: Նրանք ամբողջ օրը քնել են § միշտ գտնվել են հակասական քնի շրջանում: Դա նշանակում է, որ օրգանիզմը կարծես կարիք է զգացել փոխհատուցելու արագ քնի «պակասը»:

Հետազոտվողների երկրորդ խմբին արթնացրել են միայն դանդաղ քնի շրջանում: Առավոտները նրանք զգացել են նորմալ քնած, հոգեկան § ֆիզիոլոգիական գործունեության խանգարումներ չեն դրս§որվել: Այս փաստերը վկայում են, որ քունը, մասնավորապես, հակասական փուլը անհրաժեշտ վիճակ է օրգանիզմը նախապատրաստելու ակտիվ արթունության: Քնի ընթացքում տեղի է ունենում կարճատ§ հիշողության, հույզային հավասարակշռության, խանգարված հոգեկան պաշտպանության համակարգի վերականգնում:

Ըստ Յ. Օսվալդի, դանդաղ քունը նպաստում է ներքին օրգանների գործունեության վերականգնմանը, քանի որ լիբերինները նպաստում են մակուղեղի կողմից աճի հորմոնի արտազատմանը: Վերջինս էլ մասնակցում է ծայրամասային հյուսվածքներում սպիտակուցների սինթեզին: Հակասական քունը ուժեղացնում է նեյրոնների պլաստիկությունը, նեյրոգլիայի նյութափոխանակությունը: Վերջինս նեյրոններին ապահովում է սննդարար նյութերով § O_2-ով: Դանդաղ քունն անհրաժեշտ է բոլոր մարդկանց, իսկ հակասական քնի տ§ողությունը տարբեր է § այն կապված է մարդու անհատականության հետ (Թ. Ն. Օնիանի): Դանդաղ՝ դելտա-քնի ժամանակ տեղի է ունենում արթունության ժամանակ ստացված տեղեկատվության մշակում ըստ դրա նշանակության: Ենթադրում են, որ դելտա-քնի ժամանակ իրականանում է ֆիզիկական § մտավոր աշխատունակության վերականգնում, որն ուղեկցվում է մկանների թուլացմամբ, հաճելի ապրումներով: Այս փուլի կարևոր առանձնահատկություններից մեկն էլ սպիտակուցային մակրոմոլեկուլների սինթեզն է, այդ թվում նա§ ԿՆՀ-ում, որոնք հետագայում օգտագործվում են արագ քնի փուլում:

2. Քունը նպաստում է տեղեկատվության մշակմանն ու պահպանմանը: Հակասական քնի փուլում հիշողությունից մաքրվում է երկրորդական տեղեկատվությունը, այսինքն տեղի է ունենում հետադարձ ուսուցման գործընթաց:

Քունը, որպես օրգանիզմի առանձնահատուկ վիճակ, բնութագրվում է կեղևենթակեղևային գոյացությունների փոխհարաբերությամբ և կենսաբանական ակտիվ հատուկ նյութերի ներզատմամբ: Ուստի քունը կիրառվում է նյարդային, հոգնածության, հոգեհույզային լարվածության և հոգե-մարմնական մի շարք հիվանդությունների բուժման ժամանակ: Դրանց թվին են պատկանում զարկերակային հիպերթենզիայի վաղ փուլերը, սրտի ռիթմի խանգարումները, ստամոքս-աղիքային ուղու խոցերը, ներզատական խանգարումները:

Քնի տեսությունները: Քնի տեսություններն ունեն բավականին երկար պատմություն: Անցյալ դարի 20-ական թվականներին առաջ է քաշվել քնի հումորալ տեսությունը, որի հիմնադիրներն են հոլանդացի գիտնականներ Լեժանդրը և Պյերոն: Նրանք քունը բացատրում էին թթվածնի անբավարարությամբ, CO_2-ի ավելցուկով, քնաթույներով, կենոթույներով, որոնք կուտակվում են արթունության շրջանում: Սակայն մարմնով միացած երկորյակների վրա կատարված դիտումները ցույց տվեցին, որ նրանք տարբեր ժամանակ են քնում: Շվեյցարացի հետազոտող ֆիզիոլոգ Մ. Մոնյեն գրգռել է ճագարների ենթատեսաթմբի առջևի բաժինը և առաջ բերել քուն, որից հետո տեսաթմբի և ենթատեսաթմբի շրջաններից անջատել է մի օլիգոպեպտիդ, որն արթուն կենդանիներին ներարկելիս էՈւԳ-ում գրանցվել են բարձր տատանասահմանով ցածրահաճախ դելտա-ալիքներ: Հետագայում բացահայտվել է գլուտատիոնի դերը հակասական փուլի առաջացման մեխանիզմում: Ենթակեղևային տարբեր գոյացություններում գրգռող էլեկտրոդների ներդրմամբ առաջ է քաշվել քնի առաջացման կենտրոնական տեսությունը, որի համաձայն արթունության, դանդաղ և հակասական քնի վիճակների զարգացումը պայմանավորված է տարբեր ֆիզիոլոգիական մեխանիզմներով: Այդ մասին են վկայում նաև կլինիկական դիտումները, որոնք ցույց են տվել, որ ենթակեղևային գոյացությունների, հատկապես ուղեղաբնի անոթային, ուռուցքային, վարակային ախտահարումների ժամանակ հիվանդների մոտ դիտվում են քնի տարբեր խանգարումներ, ընդհուպ մինչև լետարգիական քնի զարգացում: Ըստ կենտրոնական տեսության, դանդաղ քնի փուլի զարգացումը պայմանավորված է ուղեղի սինքրոնացնող համակարգի ակտիվությամբ: Այդ համակարգին են պատկանում վարոլյան կամրջի միջին մասում ցանցանման գոյացությունում տեղադրված *«Մորուցիի սինքրոնացնող կենտրոնը»,* կոճղեզային արգելակող մեխանիզմը, վարոլյան կամրջի կարի թիկնային կորիզը, որի սերոտոնինէրգիական նեյրոնները սերոտոնին են արտազատում ցանցանման գոյացություն, ենթատեսաթումբ, լիմբիական համակարգ, դրանով իսկ արգելակելով մոնոամինաէրգիական համակարգը և էԳ-ում գրանցվում է սինքրոնացում (Մ. Ժուվե, 1967): Սակայն դանդաղ քնի զարգացման մեխանիզմում հիմնական դերը պատկանում է առջևի ենթատեսաթմբին և միջնորմին: Ուսումնասիրված է նաև սինքրոնացնող համակարգի գոյացություններից տեսաթմբի ոչ մենահատուկ կորիզների դերը:

Քնի առաջացման մեխանիզմում կարևոր դեր ունի նաև մեծ կիսագնդերի կեղևը՝ հատկապես ճակատային կեղևը, որն արգելակող ազդեցություն է թողնում ենթակեղևային քնածին կենտրոնների վրա, մասնավորապես, կամրջի կարի թիկնային կորիզների վրա: Բացահայտված է, որ արթունության ժամանակ, երբ ցանցանման գոյացությունն ակտիվացնող ազդեցություն է թողնում կեղևի վրա, ճակատային կեղևի նեյրոններն արգելակում են ենթատեսաթմբի քնի կենտրոնի նեյրոններին: Քնի ժամանակ, ընդհակառակը, երբ նվազում է ցանցանման գոյացության վերընթաց ակտիվացնող ազդեցությունը, ապա ճակատային կեղևի արգելակող ազդեցությունն ենթատեսաթմբային քնի կենտրոնների վրա նվազում է: Կեղևազրկումից հետո կենդանիների և նորածինների քունը պայմանավորված է ճակատային կեղևի արգելակիչ վարընթաց ազդեցության թուլացմամբ քնի ենթատեսաթմբային կենտրոնների վրա: Նորածնի պարբերական արթնացումը պայմանա-

վորված է կողմնային ենթատեսաթմբի քաղցի կենտրոնի ակտիվացմամբ, որն էլ արգելակում է քնի կենտրոնի ակտիվությունը:

Հակասական քնի զարգացումը պայմանավորված է ապասինքրոնացող գոյացությունների ակտիվացմամբ: Դրանց թվին է պատկանում նաև կապույտ բիծը: Այն արտազատում է ներադրենալին, որն արգելակող ազդեցություն է թողնում ուղեղի մի շարք գոյացությունների վրա՝ շարժողական ակտիվության աճի և ԷՈւԳ-ի ապասինքրոնացման ժամանակ: Կապույտ բծի նեյրոնները հիմնականում արգելակում են արգելակող ներդիր նեյրոններին: Հակասական քնի զարգացմանը մասնակցում են նաև կամրջի ցանցանման գոյացության պոչային և բերանային կորիզները, որոնց ակտիվացնող ազդեցությունը կեղևի ԷՈւԳ-ի վրա չի ուղեկցվում արթնացմամբ: Դա բացատրվում է նրանով, որ հակասական քուն առաջացնող գոյացությունները նոր և հին կեղևի վրա ազդում են այն ուղիներով, որոնք կողմնայնորեն են տեղադրված ուղեղաբնի ակտիվացնող ցանցանման գոյացության և ենթատեսաթմբից հաղորդվող ուղիների համեմատությամբ (Մ. Ժուվե, 1967): Միաժամանակ հակասական քնի շրջանում արգելակվում են ողնուղեղի α-շարժանեյրոնները, որի պատճառով զարգանում է մկանային անլարվածություն: Դրա պատճառը ուղեղաբնի ցանցանման գոյացության հետին մասում գտնվող նեյրոններն են, որոնց աքսոնները ուրվագծվում են ողնուղեղում: Արթուն վիճակում զգայական համակարգերով հաղորդվող առբերիչ ազդակահոսքն ակտիվացնում է ուղեղի ցանցանման գոյացությունը: Վերջինս էլ ակտիվացնող վերընթաց ազդեցություն է թողնում մեծ կիսագնդերի վրա: Հետևապես, ըստ ավստրիացի գի-տնական Ա. Շտյումպելի և Ս. Պ. Բոտկինի, զգայական զգայազրկման ժամանակ ցանցանման գոյացության վերընթաց ակտիվացնող ազդեցության նվազման հետևանքով վրա է հասնում քունը: Նույն տեսակետն են պնդում ամերիկյան գիտնականներ Ա. Գոբսոնը և Պ. Մակարլին: Նրանց կարծիքով քունը պայմանավորված է ուղեղաբնի գոյացություններով, հատկապես ցանցանման գոյացության առջևի բաժնի հսկա բջիջներով, որոնց երկար աքսոններն ակտիվացնող ազդեցություն են թողնում կեղևի վրա: Ըստ Ա. Գոբսոնի և Պ. Մակարլիի, քունը զարգանում է նշված բաժինների նեյրոնների համաձայնեցված գործունեությամբ:

Քնի առաջացման մեխանիզմում կարևոր դեր են խաղում նաև կենսաբանական ակտիվ նյութերը: Արդեն նշվել է, որ դանդաղ քունը զարգանում է կեղևի վրա ուղեղի վերընթաց ակտիվացնող համակարգի (հետին ենթատեսաթումբ, ցանցանման գոյացություն, առջևի ուղեղի հիմային կորիզներ, կապույտ բիծ, կարի կորիզներ) լարումային ակտիվացնող ազդեցության թուլացմամբ, որն իրականանում է գլուտամատի, ացետիլխոլինի, նորադրենալինի, սերոտոնինի և հիստամինի միջոցով: Այս դեպքում ապաարգելակվում են տեսաթմբի և հիմային հանգույցների ԳԱԿԹէրգիական նեյրոնները, որի պատճառով տեսաթումբ-կեղևային համակարգում խիստ թուլանում է տեղեկատվության վերամշակումը: Հակասական քնի մեխանիզմում գլխավոր դերը պատկանում է ացետիլխոլինին և գլուտամատին, որոնց ակտիվության բարձրացումը ուղեկցվում է մոնոամինաէրգիական նեյրոնների ազդակահոսքի լրիվ դադարով:

Արգինին-վազոտոցին պեպտիդը, որն անջատվում է նեյրոհիպոֆիզից, նպաստում է հակասական քնի զարգացմանը, քանի որ այն ընտրողաբար ճնշում է դանդաղ քնի մեխանիզմը հսկող ուղեղաբնի սերոտոնինէրգիական նեյրոններին: Այս պեպտիդի քանակը մարդկանց տարիքի մեծացմանը նվազում է, որի պատճառով էլ ծեր մարդկանց հակասական քնի տևողությունն աստիճանաբար նվազում է: Քնի և արթունության ռիթմերում մասնակցում են նաև էպիֆիզի հորմոն մելատոնինը, որի քանակության ավելացումը նպաստում է արթուն վիճակից քնին անցնելուն: β-էնդորֆինը խորացնում է քունը, իսկ թիրեոտրոպինը ընդհատում է քունը: Ըստ Ա. Մ. Վեյնի (1989), նշված պեպտիդային գործոնները կարող են ընդգրկվել քնի կարգավորման մեխանիզմներում, ապահովելով նրա փուլայնությունը և դրան հաջորդող արթնացումը:

Քնի խանգարումները: Մարդկանց քնի խանգարումներից է *անքնությունը*, որն առաջանում է կեղևի գերդրդմամբ: Այն կարող է զարգանալ ծխելիս, հույզային

խիստ լարվածության § գիշերային ստեղծագործական աշխատանքի ժամանակ: Անքնությունը պայմանավորված է քնի ենթակեղ§ային կենտրոնների վրա ճակատային կեղ§ի արգելակող ազդեցության ուժեղացմամբ: *Մակերեսային*, ոչ խորը քունը կարող է զարգանալ ցանցանման գոյացության վերընթաց ակտիվացնող ազդեցության մասնակի շրջափակմամբ:

Երկարատ§ *լետարգիական* քունը կարող է վրա հասնել ենթատեսաթմբի քնի կենտրոնի գրգռման դեպքում՝ անոթային կամ ուռուցքային գործընթացների ժամանակ: Այս ժամանակ քնի կենտրոնի դրդված բջիջները շրջափակում են ցանցանման գոյացության նեյրոններին:

Հիպնոզը (հունարեն hypnos-քուն) օրգանիզմի հատուկ վիճակ է, որն առաջ է բերվում արհեստականորեն ներշնչման միջոցով: Այն մասնակի քնի տարատեսակ է արթունության քունի վրա § վրա է հասնում հիպնոսիչի միալար կամ կտրուկ ազդեցություններով: Ըստ Ի. Պ. Պավլովի, հիպնոզն արհեստական առաջ բերված մասնակի քուն է: Հիպնոսիչը պայմանառեֆլեքսային մեթոդով հետազոտվողի ուղեղում ստեղծում է «պահակային կենտրոն» կամ ակտիվ կայուն դրդված օջախ, որի միջոցով տեղի է ունենում հիպնոսիչի կապը հետազոտվողի հետ, իսկ կեղ§ի մնացած կենտրոններն արգելակվում են: Ենթադրում են, որ հիպնոզի ժամանակ դրդվում են լիմբիա-ենթատեսաթմբային գոյացությունները ցանցանման գոյացություն ակտիվացնող ազդեցության մասնակի պահպանման պայմաններում, որի պատճառով պահպանվում է վարքագծային գործունեությունը:

Տարբերում են հիպնոզի հետ§յալ շրջանները.

1. հիպնոզի սկզբում նկատվում է մկանային § հոգեկան գործունեության թուլացում, աչքերի թարթում § փակում;
2. վերջույթների կատալեպսիա՝ երկար ժամանակ նրանք գտնվում են անսովոր վիճակում;
3. ամնեզիայի (անհիշություն) փուլ, անձնականության փոփոխության, որի ժամանակ հնարավոր է հիպնոզային ներշնչում;
4. հիպնոզի խորը շրջան, որի ժամանակ հնարավոր են եր§ակայական ներշնչումներ:

Հիպնոզային վիճակն ընթանում է երեք փուլով՝ հավասարեցման, հակասական § ուլտրահակասական: Հատկապես կար§որվում է վերջին փուլը, որի ժամանակ պատասխան է առաջանում այն գրգռիչների նկատմամբ, որոնց օրգանիզմն արթունության փուլում չէր պատասխանում: