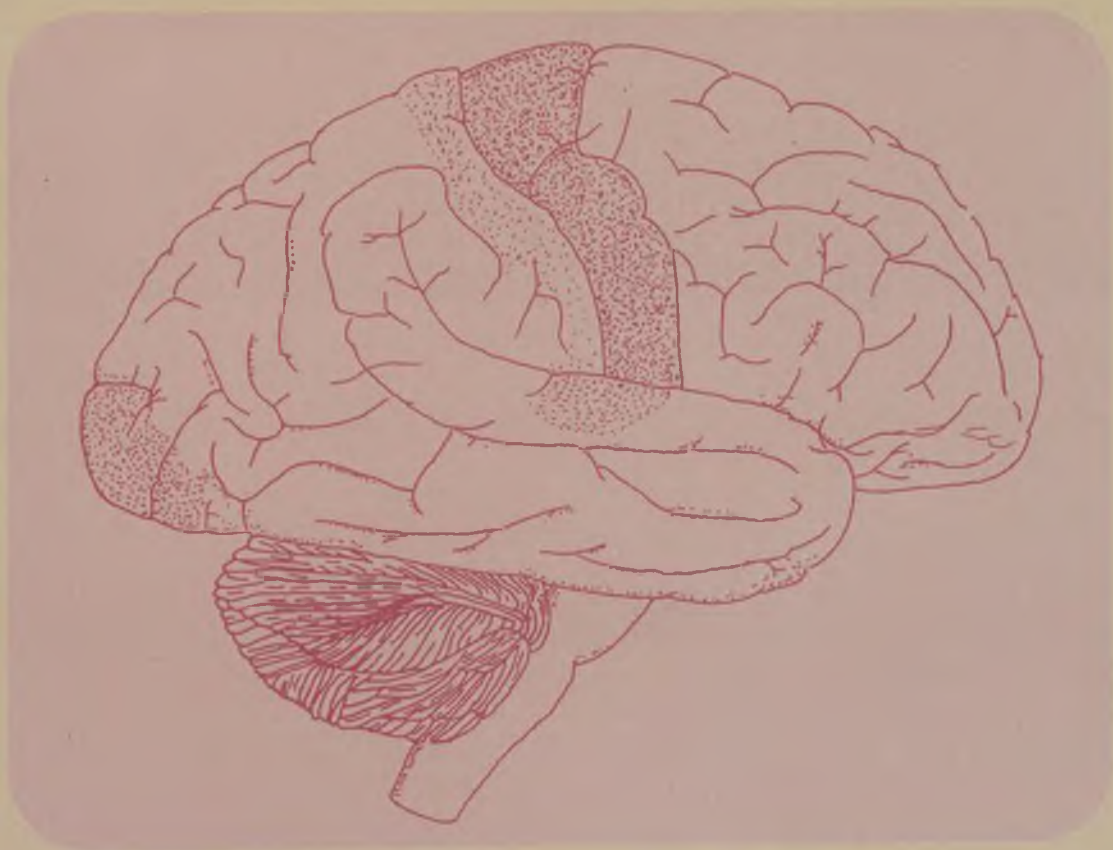


MAI VĂN HUNG (Chủ biên)
NGUYỄN QUANG MAI - TRẦN THỊ LOAN

SINH LÝ HỌC ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI

TẬP 2



NHÀ XUẤT BẢN KHOA HỌC VÀ KỸ THUẬT

MAI VĂN HƯNG (chủ biên)

NGUYỄN QUANG MAI - TRẦN THỊ LOAN

SINH LÝ HỌC
ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI
TẬP 2



NHÀ XUẤT BẢN KHOA HỌC VÀ KỸ THUẬT
HÀ NỘI

CÁC TÁC GIẢ THAM GIA BIÊN SOẠN¹:

1. PGS. TS. NGUYỄN QUANG MAI

- Giảng viên chính, Chủ nhiệm bộ môn Sinh lý người và động vật.
- Trường đại học Sư phạm Hà Nội.
- Chủ biên xuất bản.

2. PGS. TS. TRẦN THỊ LOAN

- Giảng viên chính.
- Trường đại học Sư phạm Hà Nội.

3. PGS. TS. MAI VĂN HUNG

- Giảng viên chính, Đại học Quốc gia Hà Nội.
- Nghiên cứu viên chính, Đại học Quốc gia Seoul, Hàn Quốc.
- Chủ biên tái bản lần thứ nhất.

¹ Địa chỉ liên hệ: Mobile phone: 0904157659; Email: hungmv@vnu.edu.vn

LỜI NÓI ĐẦU

Sinh lý học động vật và người là môn khoa học chuyên ngành nghiên cứu các chức năng sống ở các cấp độ tế bào, cơ quan và hệ cơ quan của cơ thể động vật và người trong mối liên hệ giữa chúng với nhau cũng như giữa chúng với môi trường sống. Đồng thời nghiên cứu sự điều hoà hoạt động chức năng giữa các tổ chức sống nhằm đảm bảo cho cơ thể là một khối thống nhất và thích ứng được với sự biến đổi của môi trường.

Sinh lý học động vật và người là môn học cơ sở nằm trong khung chương trình đào tạo cử nhân đã và đang được giảng dạy, học tập chính thức bắt buộc ở tất cả các Khoa Sinh học của các trường Đại học Sư phạm, trường Đại học Giáo dục trong cả nước, Khoa Sinh học của các trường Đại học Khoa học tự nhiên và các trường đại học vùng như Đại học Thái Nguyên, Đại học Huế, Đại học Đà Nẵng, Đại học Cần Thơ...

Cuốn sách "Sinh lý học động vật và người" là giáo trình giảng dạy bậc cử nhân sư phạm được biên soạn theo "Chương trình chi tiết đào tạo giáo viên phổ thông trung học (PTTH) trình độ đại học ngành Sinh học". Chương trình này đã được Bộ Giáo dục và Đào tạo phê duyệt theo quyết định số 1111/QĐ - BGD&ĐT - TCCB ngày 28 tháng 3 năm 2000. Vì vậy, cuốn sách này có thể dùng làm giáo trình chính để giảng dạy và học tập cho tất cả các trường: Đại học Sư phạm, Đại học Giáo dục và Cao đẳng Sư phạm trong cả nước.

Những kiến thức về sinh lý động vật và con người, đặc biệt trong các chương như nội tiết, hưng phấn, thần kinh trung ương, thần kinh cấp cao và các giác quan... rất cần thiết cho việc giảng dạy và học tập ở các khoa: Giáo dục chính trị, Tâm lý học, Giáo dục học, Giáo dục tiểu học, Giáo dục mầm non, Giáo dục đặc biệt của các trường Đại học Sư phạm trong toàn quốc.

Cuốn sách này còn là tài liệu tham khảo tốt cho giảng viên, sinh viên khoa Sinh của các trường Đại học Quốc gia, Đại học vùng và các trường Đại học Nông nghiệp... Cuốn sách cũng là tài liệu tham khảo cần thiết cho giáo viên giảng dạy môn Sinh học ở lớp 8, lớp 11 cũng như môn Sinh học ở bậc phổ thông trong cả nước.

Cuốn sách cung cấp cho sinh viên những kiến thức cơ bản và chủ yếu nhất về sinh lý của động vật và con người từ vi mô đến vĩ mô nhằm tìm hiểu các cấu trúc và chức năng, giải thích được những cơ chế điều hoà và tự điều hoà trong các quá trình sống của động vật và con người. Những kiến thức của môn học cũng sẽ giúp cho sinh viên biết ứng dụng các kiến thức đã học

được vào thực tế cuộc sống hằng ngày như việc rèn luyện sức khỏe, phòng ngừa các loại bệnh tật và nuôi động vật có hiệu quả cao...

Chúng tôi xin chân thành cảm ơn đồng nghiệp và bạn đọc đã có nhiều lời khen ngợi, đồng thời cũng đã nhận được các ý kiến phản biện quý báu đối với nội dung của sách sau lần xuất bản thứ nhất. Trong lần tái bản này, chúng tôi đã chỉnh lý, bổ sung các nội dung kiến thức mới cập nhật, đặc biệt sau mỗi chương đều có thêm phần câu hỏi ôn tập nhằm định hướng cho việc học tập và nghiên cứu của quý độc giả. Nhóm tác giả cũng xin được cảm ơn Nhà xuất bản Khoa học và Kỹ thuật đã cho tái bản giáo trình này.

Cuốn sách có thể còn những thiếu sót không tránh khỏi. Rất mong quý bạn đọc góp ý để chúng tôi chỉnh lý cho lần tái bản sau được hoàn chỉnh hơn.

Các tác giả

CHƯƠNG X

SINH LÝ NỘI TIẾT

I. ĐẠI CƯƠNG VỀ TUYẾN NỘI TIẾT VÀ HOOCMON

1. Ý nghĩa sinh học của các tuyến nội tiết

Mọi chức năng hoạt động sống của cơ thể động vật và con người luôn được điều hoà bằng hai hệ thống chủ yếu là: hệ thống thần kinh và hệ thống thể dịch trong cơ thể. Chức năng điều hoà của hệ thống thần kinh đã được trình bày kỹ ở chương sinh lý thần kinh. Chức năng điều hoà của hệ thống thể dịch bao gồm các yếu tố chủ yếu như: thể tích và thành phần của máu và thể dịch như: nồng độ của các loại khí, nồng độ của các loại ion và nồng độ của các loại hoocmon nội tiết. Vì vậy, hệ thống thể dịch còn được gọi là hệ thống bài tiết của cơ thể. Hệ thống nội tiết nói chung là điều hoà các hoạt động chức năng chuyển hoá của cơ thể và các chất do các tuyến nội tiết bài tiết ra để thực hiện các sinh lý của hệ thống nội tiết thì được gọi là kích tố hay hoocmon. Thuật ngữ hoocmon là từ chữ Hy Lạp: *harman* có nghĩa là kích thích, do William Bayliss và Ernest Starling lần đầu tiên đưa ra vào năm 1904 để mô tả các tác dụng của secretin, một chất được sản sinh từ tá tràng kích thích sự bài tiết dịch tụy. Hoocmon sẽ được bài tiết vào máu và được máu vận chuyển tới các bộ phận của cơ thể gọi là cơ quan nhận. Tại đó hoocmon sẽ gây ra các tác dụng sinh lý.

Hệ thống nội tiết điều hoà các chức năng của cơ thể chủ yếu là điều hoà các chức năng chuyển hoá như: điều hoà tốc độ của phản ứng hoá học xảy ra trong các tế bào, điều hoà sự vận chuyển các chất qua màng tế bào, hoặc điều hoà các quá trình chuyển hoá của tế bào như: sự phát triển, sự bài tiết. Tuy vậy, sự điều hoà của các hoocmon không giống nhau. Ví dụ: một số hoocmon đã gây ra tác dụng chỉ sau vài giây, nhưng một số hoocmon khác muốn gây ra tác dụng lại cần đến thời gian là một vài ngày, vài tuần và có thể là hàng tháng. Trong cơ thể, hệ thần kinh và hệ bài tiết đã có mối liên quan tương hỗ rất chặt chẽ với nhau. Ví dụ: tuyến trên thận và tuyến yên bài tiết ra hoocmon dưới tác dụng kích thích của hệ thần kinh. Đồng thời hoocmon tuyến yên lại được điều hoà bài tiết bởi các tuyến nội tiết khác trong cơ thể...

2. Khái niệm về các tuyến nội tiết

Trong cơ thể có một số tuyến được gọi là tuyến ngoại tiết như: tuyến nước bọt, tuyến tụy ngoại bài tiết, các tuyến ở dạ dày và tuyến mồ hôi... Đó là các tuyến có các ống dẫn, chất bài tiết ra sẽ được đưa vào một cơ quan nào đó qua các ống tuyến. Ngoài ra, trong cơ thể còn có một số tuyến khác được gọi là tuyến nội tiết như: tuyến yên, tuyến giáp trạng, tuyến cận giáp

trạng, tuyến tụy bài tiết, tuyến trên thận và tuyến nội tiết sinh dục (đực, cái)... Đó là các tuyến không có ống dẫn, các chất được bài tiết ra gọi là hoocmon sẽ được đưa vào máu, sau đó được máu đưa đến các cơ quan, các mô trong cơ thể để gây ra các tác dụng ở đó. Hoocmon là những chất hoá học do một nhóm tế bào hoặc một tuyến nội tiết bài tiết vào máu rồi được máu đưa đến các tế bào hay các mô trong cơ thể để gây ra các tác dụng sinh lý ở đó (hình 249a, 250, 251, 252).

Ngày nay khái niệm về hoocmon đã được mở rộng hơn như việc coi hoocmon bao gồm cả những chất có tác dụng sinh học như hoocmon nhưng không phải do là các tuyến nội tiết bài tiết ra, mà do các tế bào, các tổ chức khác trong cơ thể bài tiết ra và được tuần hoàn theo máu trong cơ thể như:

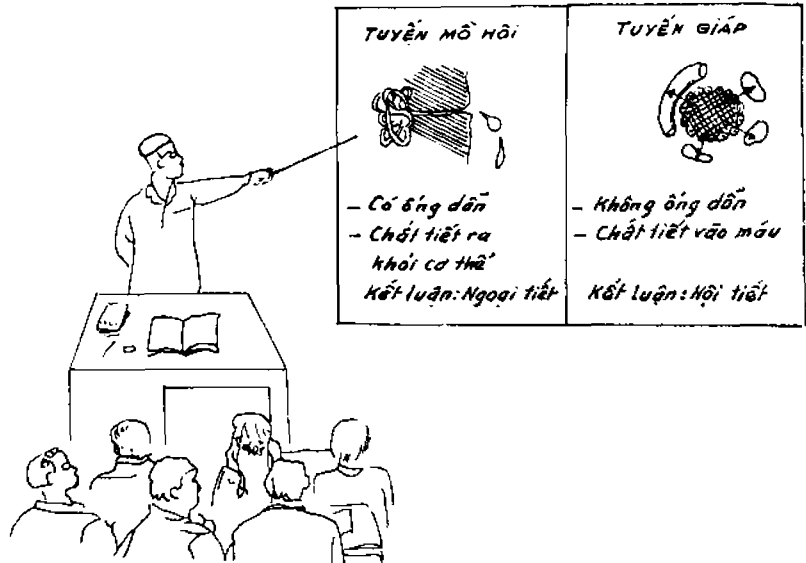
- Hạch thần kinh

vùng dưới đồi (hypothalamus) bài tiết ra oxytocin, vasopressin. Vùng dưới đồi còn bài tiết ra mười loại hoocmon (gồm bảy yếu tố giải phóng và ba yếu tố ức chế điều khiển hoạt động của tuyến yên).

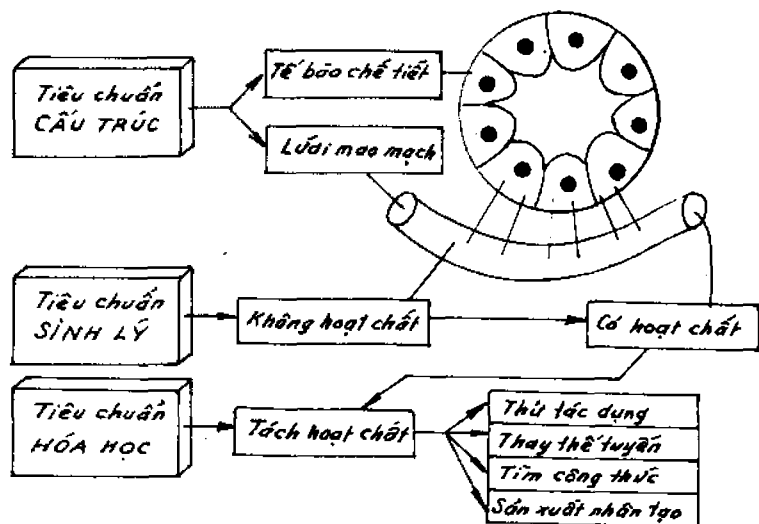
- Các xináp thần kinh bài tiết ra adrenalin và axetincolin.

- Tế bào tá tràng bài tiết secretin.

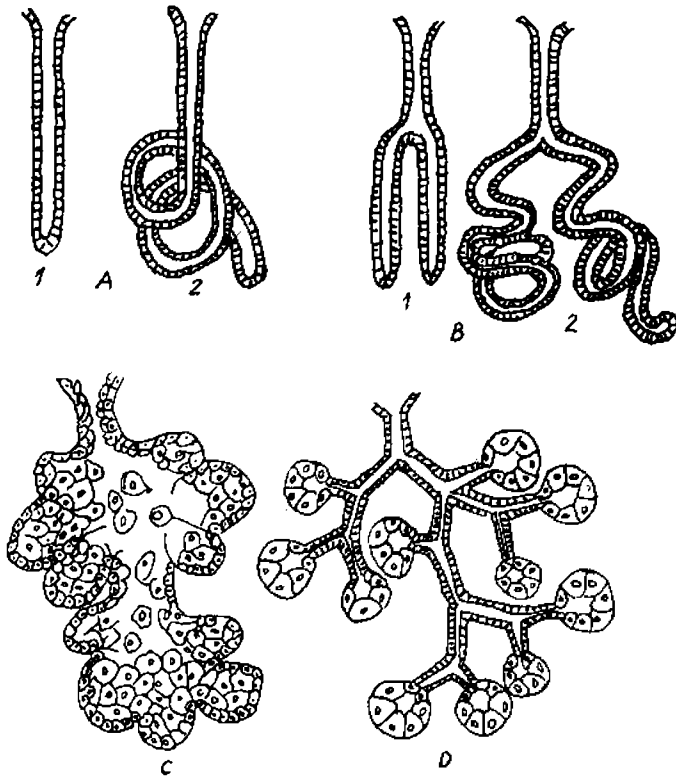
- Tế bào hạ vị bài tiết gastrin...



Hình 249a. Tuyến nội tiết phân biệt với tuyến ngoại tiết bằng tiêu chuẩn nào?

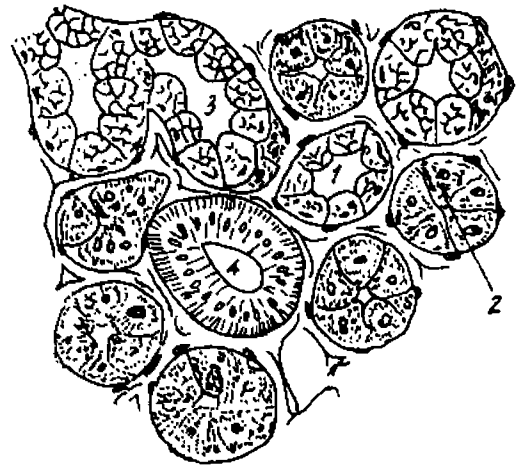


Hình 250. Các tiêu chuẩn quan trọng để khẳng định một tuyến nội tiết điển hình.



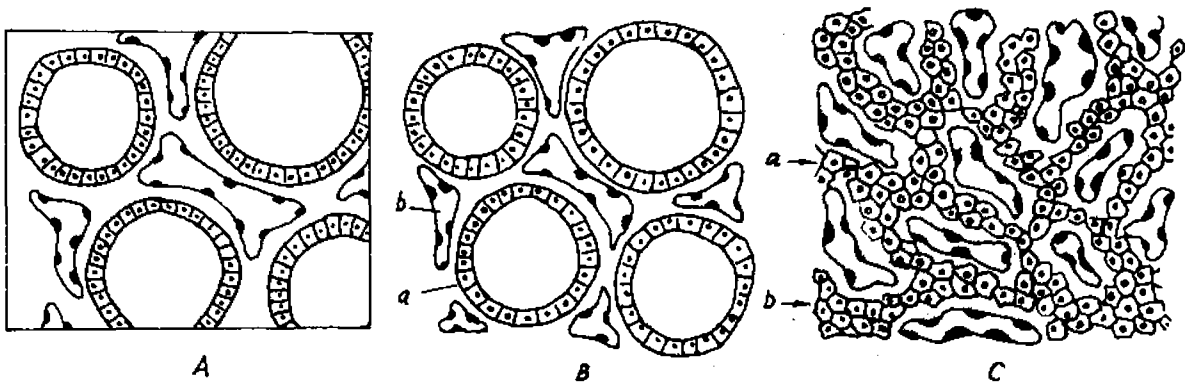
Hình 251.

- A. 1. Tuyến ống thẳng; 2. Tuyến ống cong queo. B.
1. Tuyến ống thẳng chia nhánh;
2. Tuyến ống chia nhánh cong queo.
C. Tuyến túi. D. Tuyến túi (kiểu chùm nho).



Hình 252. Tuyến pha.

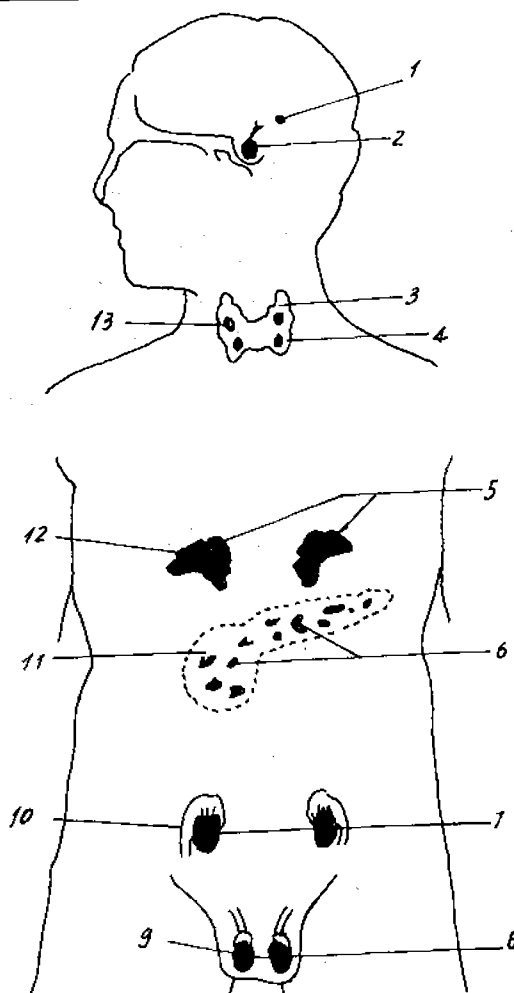
1. Nang nhầy; 2. Nang nước; 3. Nang pha;
4. Ống bài xuất.



Hình 253. Tuyến nội tiết

- A. Tuyến tản mạc; B. Tuyến túi; C. Tuyến lưới:

Từ các nhận thức được mở rộng về hoocmon đã dẫn tới định nghĩa như sau: *hoocmon là những chất truyền tin hoá học được tuần hoàn theo máu đi từ cơ quan sản sinh ra nó đến các cơ quan tiếp nhận (cơ quan đích) để phát huy các tác dụng sinh lý của nó theo phương thức điều hoà ngược*. Ví dụ: insulin là hoocmon của tuyến tụy được bài tiết thẳng vào máu có tác dụng làm giảm đường glucôzơ trong máu. Khi hàm lượng glucôzơ của máu mà giảm xuống thì đó lại là nhân tố để ức chế sự bài tiết insulin. Vì vậy đường glucôzơ trong máu lại được tăng lên...



Hình 254. Các tuyến nội tiết và các loại hoocmon trong cơ thể.

Các loại hoocmon: 1. Melatonin; 2. GH, TSH, ACTH, FSH, LH, MSH, ADH, Oxytocin; 3. Thyroxin (T_3 , T_4); 4. Calcitonin, Parathormion; 5. Aldosteron, Cortizol; 6. Insulin, Ghicagon; 7. Estrogen, Progesteron; 8. Testosteron;

Các tuyến: 9. Tinh hoàn; 10. Buồng trứng; 11. Tuyến tụy; 12. Tuyến thượng thận; 13. Tuyến giáp + cận giáp; 14. Tuyến tùng + tuyến yên.

3. Đặc tính của các hoocmon

- Hoocmon không có tác dụng đặc trưng cho một loài, ví dụ hoocmon của nhau thai ở người (HCG) lại có tác dụng đến sự sinh tinh trùng của ếch, làm chín sớm bao noãn của thỏ... Chất nghiền tuyến yên của cá chép có chứa (GSH) có tác dụng thúc đẻ trứng với các loài cá khác như: cá trắm, cá mè, cá rô phi... Insulin của bò có tác dụng lên sinh sản của người và thỏ, estrogen của ngựa có tác dụng lên sinh sản của chuột và phụ nữ...

- Cũng như các enzym và các vitamin, các hoocmon trong cơ thể được sản sinh ra có liều lượng là rất ít, nhưng lại có hoạt tính sinh học rất cao, liều lượng hoocmon thường được tính bằng γ (1/1000g) hay các đơn vị sinh vật như: đơn vị thỏ, đơn vị chuột (dùng thỏ và chuột có khối lượng nhất định để định lượng hoocmon). Ví dụ: 1g insulin sẽ gây giảm đường huyết cho khoảng 125000 con thỏ...

- Mỗi loại hoocmon chỉ có tác dụng lên một cơ quan, một chức năng xác định. Ví dụ: hoocmon FSH của tuyến yên chỉ có tác dụng lên bao noãn, insulin của tuyến tụy là hoocmon chỉ có tác dụng làm giảm lượng đường trong máu, secretin chỉ có tác dụng là thúc đẩy sự bài tiết dịch tụy... Cơ quan để nhận các tác dụng của hoocmon được gọi là "cơ quan đích" hay "mục tiêu". Ở mỗi cơ quan đích có một loại protein đặc trưng nào đó có tính liên kết có lựa chọn với các hoocmon tương ứng, các protein đặc trưng đó được gọi là "chất thụ cảm đặc hiệu" (specific receptor) chỉ tiếp nhận các hoocmon tương ứng. Với những hoocmon bài tiết ra bình thường nhưng cơ quan đích không có khả năng tiếp nhận thì sẽ không gây ra được tác dụng của nó. Ví dụ hoocmon estrogen do buồng trứng bài tiết ra theo máu đi khắp cơ thể động vật cái, nhưng chỉ có niêm mạc của tử cung tiếp nhận do ở đó có những chất thụ cảm đặc hiệu với hoocmon estrogen.

- Các hoocmon trong cơ thể thường có các tác dụng qua lại với nhau, hợp đồng hoặc cũng có thể đối kháng với nhau. Do vậy, hoạt động của các tuyến nội tiết luôn được điều hoà bài tiết một cách hài hoà nhờ cơ chế thần kinh và thể dịch trong cơ thể.

4. Cấu tạo hóa học của các hoocmon

Các hoocmon trong cơ thể rất đa dạng về mặt cấu trúc hoá học và có các nguồn gốc rất khác nhau. Tuy vậy căn cứ vào bản chất hoá học của chúng người ta đã chia ra làm hai nhóm sau đây:

4.1. Nhóm các hoocmon có bản chất là protein

Nhóm này còn có tên gọi là các nonsteroid, tùy theo cấu trúc mà lại chia ra thành:

- Các hoocmon là các axit amin như: adrenalin, noadrenalin của miên tuỷ tuyến trên thận và các sợi thần kinh giao cảm bài tiết ra.

- Các hoocmon là các chuỗi peptit như: oxytocin, vasopressin do các tế bào thần kinh của hypothalamus tiết ra và tích tụ ở thùy sau tuyến yên. Nó gồm có chín axit amin.

- Các hoocmon là các chuỗi polypeptit như:

+ Insulin của tuyến tụy có hai mạch gồm 51 axit amin.

+ Glucagon cũng do tuyến tụy bài tiết ra và gồm có 29 axit amin.

- Các hoocmon protein như: hoocmon sinh trưởng (STH) của tuyến yên có chứa 191 axit amin.

4.2. Nhóm các hoocmon có bản chất lipid

Nhóm này còn có tên gọi là các steroid như: hoocmon của miên vỏ tuyến trên thận (cortison), hoocmon testosterone của dịch hoàn và hoocmon estrogen của buồng trứng.

5. Tác dụng sinh lý chủ yếu của các hoocmon

Các hoocmon của các tuyến nội tiết có nhiều tác dụng về mặt sinh lý và có thể tóm tắt như sau:

5.1. Các hoocmon tham gia vào sự điều tiết các quá trình sinh trưởng và phát triển của cơ thể. Ví dụ: hoocmon kích thích sinh trưởng (STH), hoocmon kích thích tuyến giáp (TSH) của tuyến yên, hoocmon thyroxin của tuyến giáp....

5.2. Các hoocmon tham gia vào sự điều tiết các quá trình trao đổi chất và trao đổi năng lượng của cơ thể: quá trình chuyển hoá, dự trữ, sử dụng, biến đổi của các vật chất và năng lượng trong cơ thể là phụ thuộc và chịu ảnh hưởng rất nhiều vào tác dụng của các hoocmon như: hoocmon STH của tuyến yên, hoocmon thyroxin của tuyến giáp, hoocmon glucocorticoid của miễn vỏ tuyến trên thận, hoocmon insulin và hoocmon glucagon của tuyến tụy...

5.3. Các hoocmon tham gia vào sự điều tiết cân bằng bài tiết của nội môi dịch thể trong cơ thể. Ví dụ, hoocmon vasopressin (ADH) và hoocmon ACTH của tuyến yên...

5.4. Các hoocmon tham gia vào sự điều tiết thích nghi của cơ thể với môi trường. Ví dụ: hoocmon thyroxin của tuyến giáp, hoocmon adrenalin và noadrenalin của miễn tuỷ tuyến trên thận...

5.5. Các hoocmon tham gia vào sự điều tiết các quá trình sinh sản ở động vật và con người. Ví dụ: hoocmon sinh dục đực testosterone và hoocmon sinh dục cái estrogen và progesteron...

6. Các cơ chế tác dụng chủ yếu của hoocmon

Cơ chế và tác dụng của các hoocmon trong cơ thể đối với các quá trình sinh lý trong cơ thể rất phức tạp. Các hoocmon được bài tiết ra từ các tế bào của các tuyến nội tiết được đưa vào máu, rồi đưa lên các tế bào đích để gây ra các tác dụng sinh lý khác nhau. Tại các tế bào đích đã xảy ra ba giai đoạn chủ yếu như sau:

- Các hoocmon đã được nhận biết bởi một thụ cảm thể xác định được gọi là receptor đặc hiệu trên màng hoặc nhân của tế bào đích.

- Phức hợp của hoocmon - thụ cảm thể vừa được tạo thành sẽ kết hợp với một cơ chế để sinh ra tín hiệu.

- Tín hiệu được sinh ra được gọi là chất truyền tin thứ 2 đã gây ra các tác dụng với các quá trình nội bào như: thay đổi hoạt tính và nồng độ của các enzym, thay đổi tính thấm của màng để tăng cường quá trình hấp thụ hay đào thải các chất và gây bài tiết ra các hoocmon ở các tuyến khác nhau, gây ra co hoặc giãn cơ và tăng sự tổng hợp protein... Có hai mô hình về tác dụng của các hoocmon đã được nhiều nhà khoa học thừa nhận là:

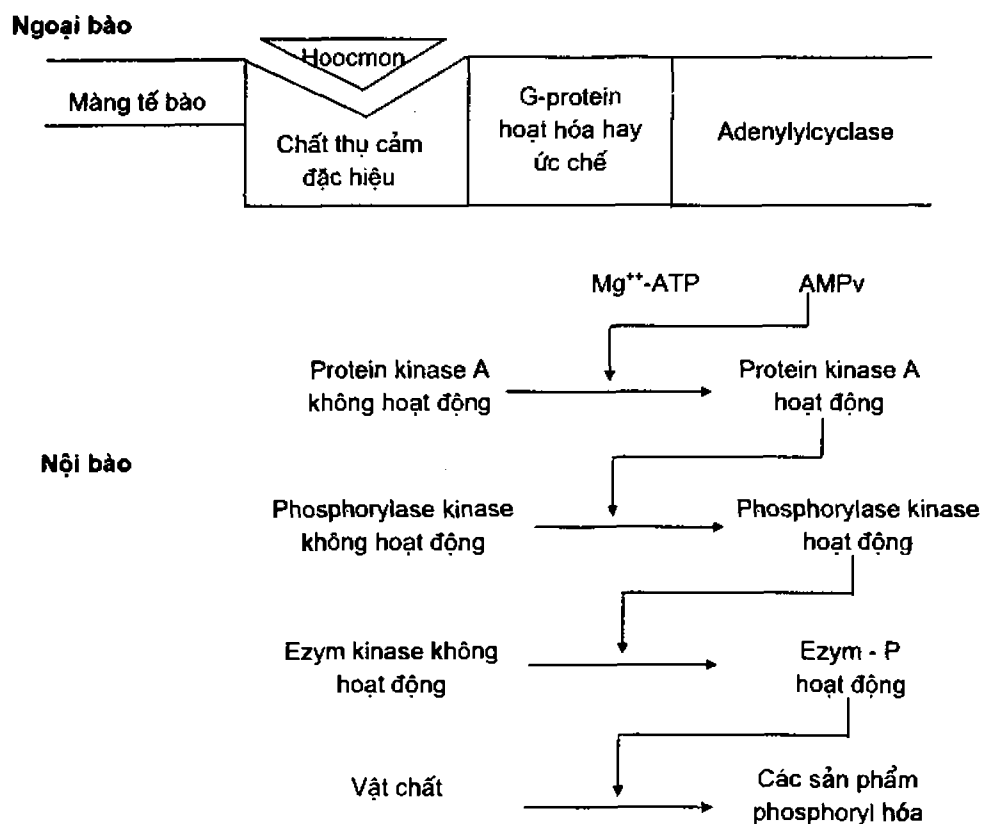
6.1. Các hoocmon tác dụng thông qua các chất truyền tin thứ hai

Các hoocmon mà bản chất của nó là protein hoặc peptit và axit amin là tác dụng theo "các chất truyền tin thứ hai... Với các hoocmon được gọi là "các chất truyền tin thứ nhất" là được truyền theo máu mang thông tin đến các tế bào. Khi đã được tiếp xúc với màng của tế bào chúng sẽ được gắn kết với các thụ cảm thể đặc hiệu có sẵn trên màng. Phức hợp: hoocmon - thụ cảm thể mới được hình thành thông qua các phân tử kết hợp là G - protein trên màng sẽ phản ứng với ba hệ thống đáp ứng khác nhau trên màng là:

- hệ thống adenylylcyclaza - AMP vòng (AMPv);
- hệ thống calci – calmodulin;
- hệ thống phospholipaza - phospholipit.

a. Hệ thống adenylylcyclaza - AMPv

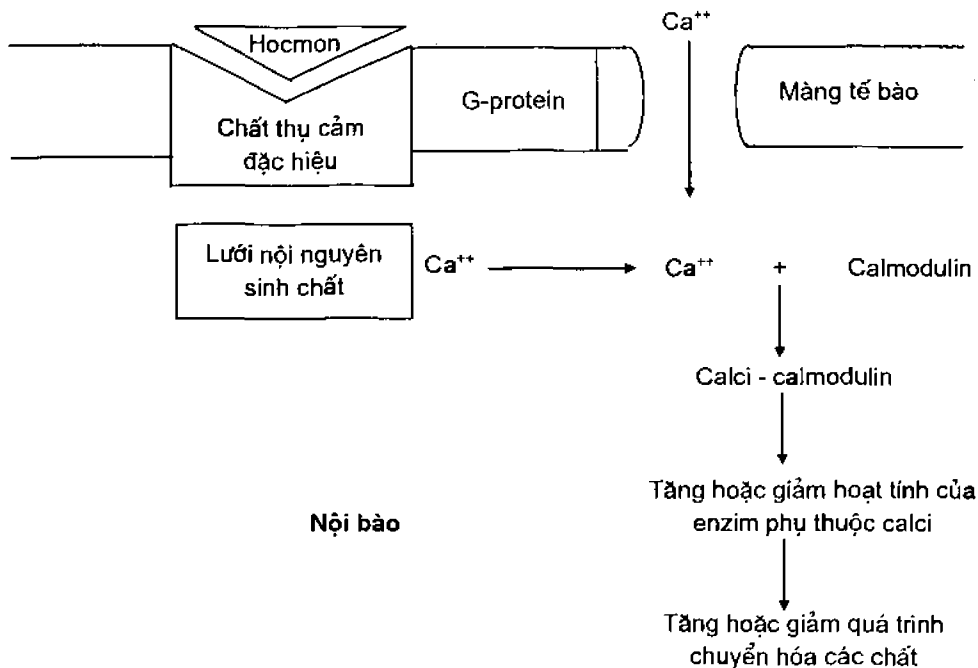
Protein G còn có tên gọi là G - protein là một chất trung gian, nó được gọi là G - protein vì protein có khả năng kết hợp với guanylnucleotid hoặc ở dạng GDP (guanosine diphosphate) hay ở dạng GTP (guanosine triphosphate). Nhưng chỉ có GTP mới có tác dụng để hoạt hoá adenylylcyclaza một enzym được gắn trên màng nguyên sinh chất. Các GDP không có được tác dụng này. Nhờ có phức hợp hoocmon - thụ cảm thể đặc hiệu mới được hình thành đã có tác dụng xúc tác để chuyển GDP thành GTP. Khi receptor thụ cảm thể còn ở dạng tự do chưa được kết hợp với hoocmon, thì không có được tác dụng này. Enzym adenylylcyclaza được hoạt hoá sẽ xúc tác cho quá trình hình thành AMPv từ adenosintri photphat (ATP) với sự có mặt của ion Ca^{++} AMPv được gọi là "chất truyền tin thứ hai", AMPv sẽ kích thích sự hoạt động của enzym protein kinaza (chuyển chúng sang dạng hoạt động). Chính enzym protein kinaza hoạt động sẽ hoạt hoá các enzym khác qua con đường chuyển hoá ở nội bào bằng cách photphoryl hoá các kinaza của chúng. Kết quả làm thay đổi các quá trình chuyển hoá vật chất trong tế bào. Hoạt động của AMPv được kết thúc bằng sự thủy phân của nó do enzym photphodiesteraza xúc tác và trở thành dạng AMP không hoạt động. Sự hình thành AMPv từ ATP và quá trình thủy phân của nó để trở thành dạng không hoạt động qua sơ đồ ở hình 255.



Hình 255. Sơ đồ cơ chế tác dụng của hoocmon thông qua hệ thống adenylylcyclase – AMPv.

b. Hệ thống calci - calmodulin

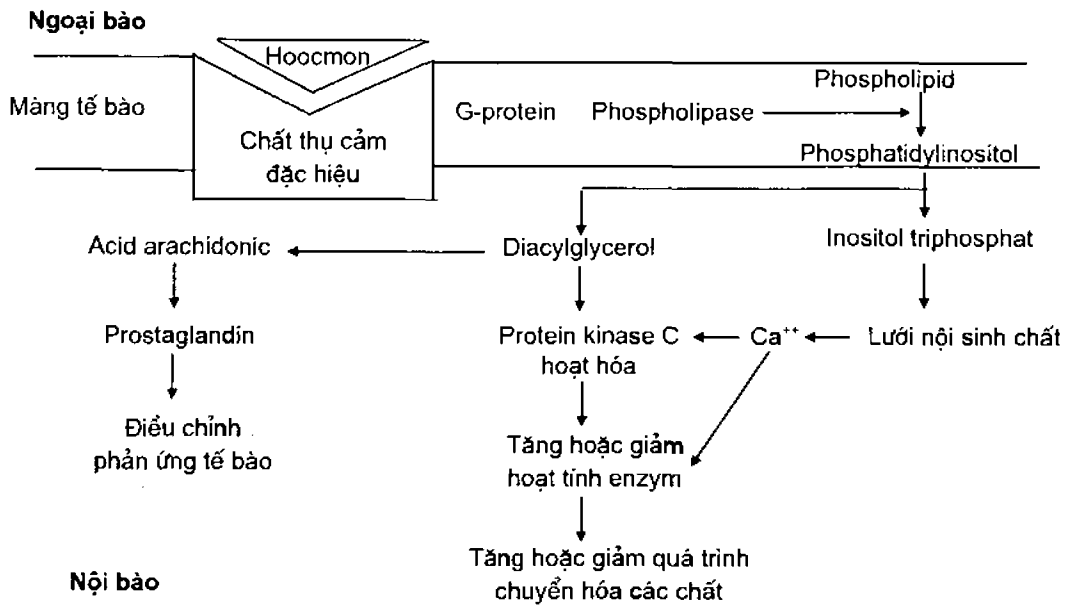
Nếu các hoocmon được kết hợp với các thụ cảm thể trên màng thông qua một G - protein đặc hiệu, sẽ có tác dụng làm hoạt hoá kênh canxi ở trên màng nên đã làm cho canxi từ dịch ngoại bào được chuyển vào trong nội bào. Số canxi dự trữ tại các túi lưới nội nguyên sinh và ty thể cũng được huy động và giải phóng ra. Lượng canxi nội bào sẽ tăng lên đáng kể, được kết hợp với các loại protein đặc hiệu ở trong bào tương là calmodulin. Phức hợp canxi - calmodulin với các tỷ lệ khác nhau sẽ làm tăng hoặc giảm hoạt tính của các loại enzym phụ thuộc vào canxi trong nội bào. Kết quả là nồng độ của các chất chuyển hoá trong tế bào cũng biến đổi theo qua sơ đồ sau đây (hình 256).



Hình 256. Sơ đồ cơ chế tác dụng của hoocmon thông qua hệ thống calci-calmodulin.

c. Hệ thống photpholipaza - photpholipit

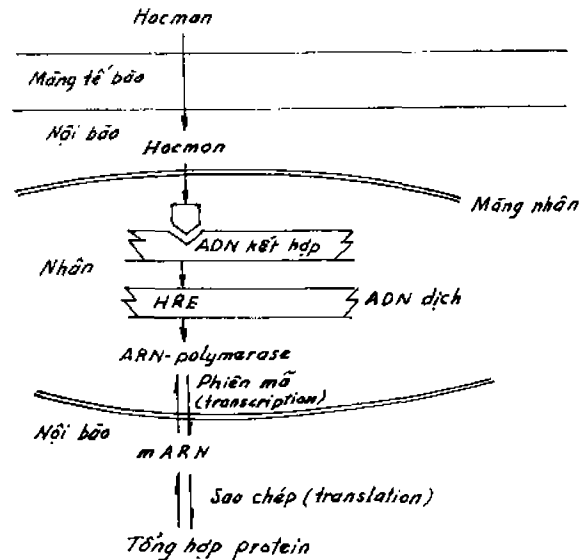
Phức hợp hoocmon - thụ cảm thể mới được hình thành thông qua một G- protein đặc hiệu sẽ hoạt hoá enzym photpholipaza ở màng. Enzym này sẽ phân giải một dạng photpholipit là phosphatidylinositol để thành diacylglycerol và inositol triphosphat. Các diacylglycerol là chất sẽ hoạt hoá protein kinaza - C. Còn các inositol triphosphat có tác dụng huy động Ca⁺⁺ từ các lưới nội nguyên sinh chất. Các protein kinaza - C hoạt hoá đến lượt mình lại hoạt hoá hoặc ức chế các enzym khác ở nội bào. Kết quả là làm thay đổi quá trình chuyển hoá các chất ở nội bào. Quá trình thủy phân các diacylglycerol còn tạo thành axit archidonic làm nguyên liệu để tổng hợp prostaglandin. Chất này sẽ tham gia việc điều chỉnh các phản ứng của tế bào qua sơ đồ (hình 257).



Hình 257. Sơ đồ cơ chế tác dụng của hoocmon.

6.2. Các hoocmon tác dụng thông qua hoạt hoá gen

Nhóm các hoocmon có bản chất là steroid, thyroid và vitamin D đi qua màng vào trong nội bào, rồi đi vào trong nhân để kết hợp với các thụ cảm thể của nhân. Phức hợp hoocmon - thụ cảm thể của nhân mới được tạo thành sẽ tương tác với các phân tử ADN ở trong nhân để tạo ra các tín hiệu. Đó là phức hợp hoocmon - thụ cảm thể kết hợp với ADN sẽ tương tác với yếu tố điều hoà hoocmon steroid. Ở các phân tử ADN đích các ARN - polymeraza tổng hợp ARN thông tin (mARN) cho quá trình phiên mã. Sau đó là quá trình sao chép. Do vậy tác dụng của hoocmon tổng hợp thông qua phức hợp với thụ cảm thể ở nhân sẽ đưa đến kết quả cuối cùng là làm tăng cường hoặc ức chế sự tổng hợp protein. Hoocmon thực sự là những tín hiệu nội bào qua sơ đồ (hình 258).



Hình 258. Sơ đồ cơ chế tác dụng của hoocmon thông qua hệ thống hoạt hóa gen.

7. Điều hoà nội tiết của vùng dưới đồi

Vùng dưới đồi hypothalamus là một trung tâm thần kinh của cơ thể, nhưng cũng có một số chức năng sinh lý của một tuyến nội tiết. Vùng này sẽ bài tiết ra một số hoocmon để điều hoà hoạt động của tuyến yên và thông qua tuyến yên để điều hoà hệ thống nội tiết của cơ thể. Do vậy, vùng dưới đồi hypothalamus được xem như một trạm chuyển dịch thông tin thần kinh - thể dịch: đó là nhận các xung động thần kinh rồi chuyển dịch và phát ra các hoocmon.

Vì vậy, ngày nay vùng dưới đồi hypothalamus được xem như một "nhạc trưởng" điều hoà hoạt động của hệ thống nội tiết trong cơ thể thay cho tuyến yên theo quan niệm trước đây. Các hoocmon vùng dưới đồi đều là các polypeptit được bài tiết từ các nhân thần kinh, rồi được chuyển xuống tuyến yên. Các hoocmon này được chia thành hai nhóm sau đây: nhóm yếu tố giải phóng RF (releasing factor) còn gọi là RH (releasing hormone) và nhóm yếu tố ức chế IF (inhibiting factor) IF còn gọi là IH (inhibiting hormone).

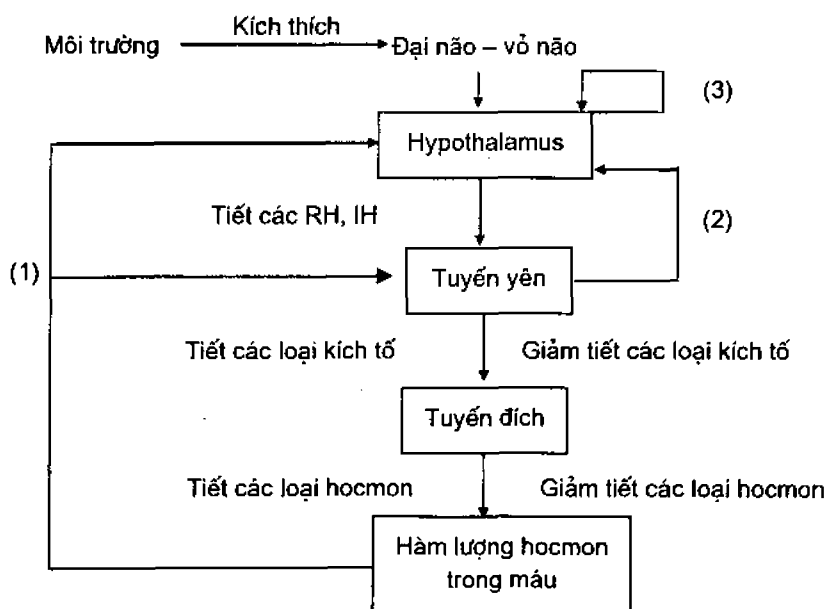
Bảng 42. Các hoocmon của vùng dưới đồi điều hoà bài tiết RF và IF

Số thứ tự	Hoocmon	Tác dụng
	A. Các hoocmon hướng thụ trước tuyến yên	
1	Yếu tố giải phóng TSH: thyrotropin releasing factor TRF	Gây tăng bài tiết TSH của tuyến yên
2	Yếu tố giải phóng STH: somatotropin releasing factor SRF	Gây tăng tiết STH của tuyến yên
3	Yếu tố ức chế STH: somatotropin inhibiting factor SIF	Ức chế bài tiết STH của tuyến yên
4	Yếu tố giải phóng hoocmon sinh dục: gonadotropin releasing factor GnRF	Kích thích bài tiết FSH và LH của tuyến yên
5	Yếu tố giải phóng: prolactin releasing factor PRF	Gây bài tiết prolactin
6	Yếu tố ức chế prolactin prolactin: prolactin Inhibiting factor PIF	Ức chế sự bài tiết prolactin
7	Yếu tố giải phóng ACTH: Cortico releasing factor CRF	Gây bài tiết ACTH, CRF được bài tiết ra khi cơ thể bị tác động bởi các stress
	B. Các hoocmon chỉ phối thụ giữa tuyến yên	
8	Yếu tố giải phóng MSH: Melanotropin releasing factor MRF	Gây bài tiết MSH tuyến yên
9	Yếu tố ức chế MSH: Melanotropin hay antidiure hormone (ADH) factor MIF	Gây ức chế bài tiết MSH của tuyến yên
	C. Các hoocmon hướng thụ sau tuyến yên	
10	Oxytoxin	Gây co bóp cơ trơn tử cung
11	Vasopressin inhibiting	Chống bài niệu.

Các hoocmon vùng dưới đồi hypothalamus có vai trò điều hoà hoạt động của tuyến yên: có hoocmon chỉ có yếu tố giải phóng như TRH, có hoocmon có cả yếu tố giải phóng và yếu tố ức chế như SRF và SIF. Có trường hợp hai hoocmon tuyến yên là LH và FSH chỉ do một hoocmon giải phóng là GnRH điều hoà. Ngoài các hoocmon giải phóng và hoocmon ức chế vùng dưới đồi còn bài tiết ra hai hoocmon oxytocin và vasopressin theo sợi trục xuống tích trữ lại ở thùy sau tuyến yên và được đưa vào máu lúc cần thiết. Nhiều hoocmon vùng dưới đồi đã được tìm thấy ở các vùng khác nhau của hệ thần kinh do đó có ý nghĩa lớn về mặt nội tiết. Từ lâu, hệ thần kinh đã được xem là chỉ dẫn truyền những xung động thần kinh (hoạt động điện - vật lý). Nhưng ngày nay còn cho thấy các neuron thần kinh còn có khả năng tổng hợp và giải phóng những chất có tác dụng sinh học. Do vậy, hệ thần kinh bao gồm cả hoạt động về lý học và hoá học.

8. Điều hoà sự bài tiết hoocmon

Tuy cơ thể cần một lượng hoocmon rất ít, nhưng điều quan trọng là phải luôn duy trì được hàm lượng hoocmon ổn định trong máu. Vì sự thay đổi về hàm lượng hoocmon trong máu (quá nhiều hay quá ít) đều có thể dẫn tới trạng thái bệnh lý, ưu năng hay nhược năng tuyến nội tiết trong cơ thể. Vì vậy, trong cơ thể đã hình thành các cơ chế điều hoà sự bài tiết hoocmon. Đó là cơ chế thần kinh - nội tiết theo phương thức điều hoà ngược như sơ đồ (hình 259).



Hình 259. Sơ đồ cơ chế điều khiển ngược của hệ thống nội tiết.

Cơ chế điều hoà ngược có vai trò rất quan trọng trong việc duy trì sự cân bằng hệ thống nội tiết trong cơ thể.

- Khi lượng hoocmon của tuyến đích được tiết vào máu tăng lên như: hoocmon thyroxin, hoocmon sinh dục, corticosteroid... thì sẽ ức chế sự bài tiết hoocmon tuyến yên tương ứng như: TSH, FSH và ACTH, đồng thời cũng ức chế sự bài tiết các hoocmon của vùng dưới đồi hypothalamus tương ứng.

- Khi lượng hoocmon tuyến đích được bài tiết vào máu mà giảm xuống, thì sẽ kích thích tuyến yên bài tiết ra các hoocmon tương ứng và những hoocmon tương ứng của vùng dưới đồi hypothalamus. Cơ chế điều hoà này được gọi là điều hoà ngược âm tính (1) vòng dài; (2) vòng ngắn; (3) vòng cực ngắn. Chính sự thay đổi lượng hoocmon của tuyến đích đã có tác động ngược lại đến sự bài tiết hoocmon của tuyến yên và hoocmon vùng dưới đồi hypothalamus. Cơ chế điều hoà ngược dương tính là trường hợp sự tăng lượng hoocmon tuyến đích, gây sự kích thích tuyến yên và hypothalamus chứ không ức chế. Cơ chế này do Hollweg tìm ra năm 1934.

Ông đã thí nghiệm tiêm estrogen cho chuột tức là làm tăng lượng hoocmon tuyến sinh dục đã gây rụng trứng. Điều này cho thấy đã làm tăng sự bài tiết hoocmon LH của tuyến yên. Sự điều hoà ngược dương tính đã giải thích trường hợp rụng trứng trong điều kiện sinh lý bình thường.

- Bên cạnh cơ chế điều hoà ngược thì nhịp sinh lý ngày và đêm và chu kỳ mùa cũng có ý nghĩa trong sự điều hoà bài tiết hoocmon. Ngoài ra, một số chất sinh học khác cũng tham gia điều hoà bài tiết của hoocmon, đó là các chất dẫn truyền thần kinh như: dopamin, noadrenalin và serotonin...

II. SINH LÝ CỦA CÁC TUYẾN NỘI TIẾT

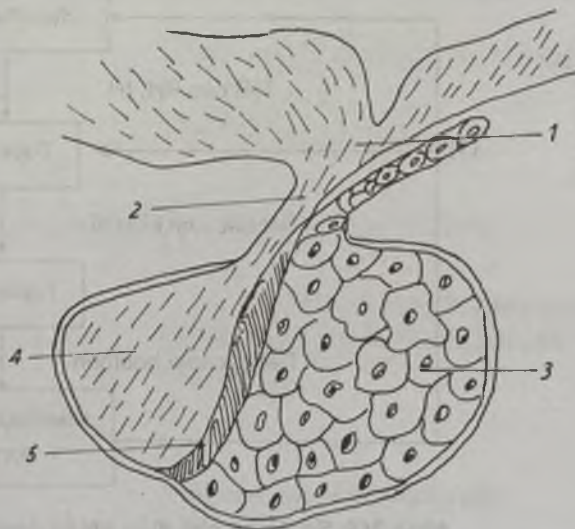
Trong cơ thể của động vật và con người có một số tuyến nội tiết sau đây:

1. Tuyến yên

1.1. Sơ lược về tuyến yên

Tuyến yên là một tuyến nội tiết nhỏ, khối lượng khoảng 0,5 - 1 g, nằm ở trong hố yên của xương bướm của nền sọ. Tuyến yên có ba thùy: thùy trước, thùy giữa và thùy sau (hình 260).

Về nguồn gốc của phôi thai thì thùy trước và thùy giữa đã được phát triển từ túi Rathke, còn thùy sau được hình thành từ lá ngoại phôi bì. Tuyến yên có liên quan mật thiết với vùng dưới đồi hypothalamus qua đường mạch máu và đường thần kinh. Tuyến yên và vùng hypothalamus là một tổ chức thống nhất về hình thái, cấu tạo và chức năng không thể tách rời nhau được và có chức năng điều khiển, điều hoà toàn bộ các cơ chế điều hoà thần kinh và thể dịch trong cơ thể.



Hình 260. Tuyến yên:

1. Vùng dưới đồi; 2. Cuống yên; 3. Thùy trước;
4. Thùy sau; 5. Thùy giữa.

1.2. Sinh lý của thủy trước tuyến yên

Thủy trước được cấu tạo bởi các tế bào chế tiết. Các tế bào này có nhiều loại, mỗi loại tổng hợp và bài tiết một loại hoocmon nhất định. Thủy trước tuyến yên đã bài tiết ra các loại hoocmon chủ yếu sau đây:

a. Hoocmon phát triển cơ thể

Hoocmon này còn gọi là hoocmon tăng trưởng STH (somatotropin - hormone) hoặc GH (growth hormone). Bản chất hoá học của hoocmon này: là một phân tử protein nhỏ có chứa 191 axit amin, trọng lượng phân tử là 21.500 Da (dalton) (hình 262).

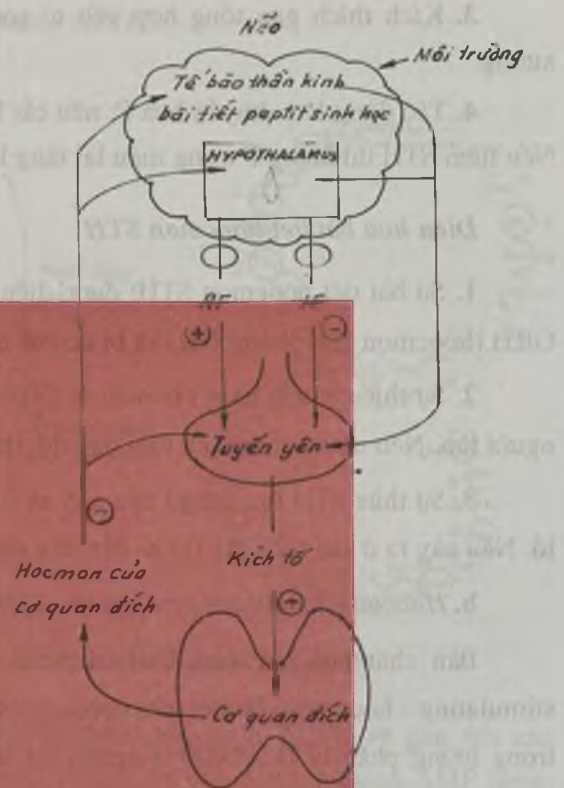
Tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon STH

Kích thích sự tăng trưởng nói chung của cơ thể, vừa làm tăng kích thước của các tế bào, làm tăng khối lượng của cơ thể. Kích thích mô sụn và xương phát triển. Xương phát triển nhờ hai cơ chế chính là: cơ chế làm cho xương dài ra (làm phát triển sụn ở đầu xương dài...) và cơ chế làm dày xương (trong xương có hai loại tế bào có tác dụng ngược nhau đó là tế bào tạo xương và tế bào hủy xương). Tế bào tạo xương có tác dụng làm tăng sự lắng đọng của hợp chất canxi và photphát mới trên bề mặt của xương cũ. Tế bào hủy xương lại bài tiết ra các chất làm hoà tan các hợp chất canxi, photphát và phá hủy các mô xương.

STH còn có các tác dụng

1. Làm tăng đường huyết vì STH đã ức chế tác dụng của enzym hexokinaza. STH tác dụng ngược lại với hoocmon insulin (hoocmon làm giảm đường huyết).

2. Làm giảm sự tổng hợp lipid và tăng sự huy động lipid dự trữ và oxy hoá lipid để sinh năng lượng.



Hình 261. Điều hòa ngược giữa trục vùng dưới đồi – tuyến yên – cơ quan đích.



Hình 262. Cấu trúc của hoocmon tăng trưởng ở người.

3. Kích thích gan tổng hợp yếu tố somatomodin có tác dụng làm lắng đọng sunfat ở xương.

4. Tác dụng lên chuyển hoá P: nếu cắt bỏ tuyến yên thì lượng P trong máu sẽ bị giảm đi. Nếu tiêm STH thì lượng P trong máu lại tăng lên.

Điều hoà bài tiết hoocmon STH

1. Sự bài tiết hoocmon STH: được điều hoà bài tiết bởi vùng dưới đồi được hoạt hoá bởi GRH (hoocmon giải phóng GH) và bị ức chế bởi GIH (hoocmon ức chế giải phóng GH).

2. Sự thiếu (thiếu năng) hoocmon STH: nếu xảy ra ở trước tuổi dậy thì sẽ dẫn đến chứng người lùn. Nếu thiếu hụt sau tuổi dậy thì, thì gây bệnh simmonds.

3. Sự thừa STH (ưu năng) nếu xảy ra ở trước tuổi dậy thì sẽ dẫn đến chứng người khổng lồ. Nếu xảy ra ở sau tuổi dậy thì sẽ dẫn đến chứng bệnh người bị to đầu ngón.

b. Hoocmon kích thích tuyến giáp - TSH

Bản chất hoá học của TSH (thyroid - stimulating - hoocmon) là một glycoprotein có trọng lượng phân tử là 28.000 ở người; bò là 10000 (hình 263).

Tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon TSH

- Tác dụng lên cấu trúc của tuyến giáp: làm tăng số lượng và kích thước các tế bào tuyến giáp, làm tăng sự phát triển hệ mao mạch của tuyến giáp...

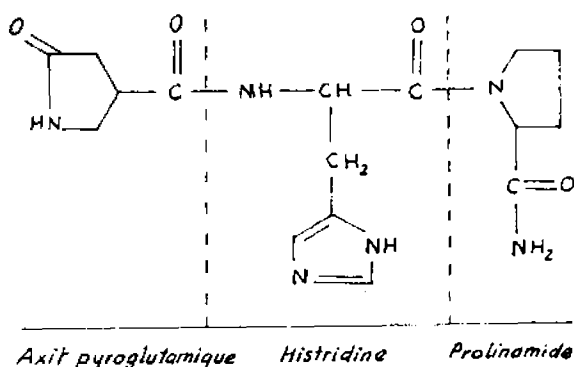
- Tác dụng lên chức năng của tuyến giáp: làm tăng hoạt động bơm iốt. Vì vậy sẽ làm tăng khả năng thu nhận iốt của sự tế bào tuyến giáp và làm tăng sự gắn kết iốt vào thyroxin để tạo hoocmon tuyến giáp...).

Điều hoà bài tiết hoocmon TSH

- Sự bài tiết hoocmon TSH của tuyến yên chịu sự điều khiển của hoocmon TRH vùng dưới đồi và sự điều hoà ngược từ tuyến đích là tuyến giáp.

- Nếu nồng độ TRH của vùng dưới đồi mà tăng thì tuyến yên sẽ bài tiết nhiều TSH và ngược lại. Nồng độ hoocmon của tuyến giáp ảnh hưởng đến sự bài tiết hoocmon TSH của tuyến yên theo cơ chế điều hoà ngược âm tính và dương tính.

- Nếu cắt bỏ tuyến yên thì tuyến giáp cũng bị teo lại. Ngược lại, nếu tiêm hoocmon TSH sẽ gây ra ưu năng tuyến giáp, làm tăng chuyển hoá cơ sở và kèm theo hiện tượng lồi mắt...



Hình 263. Cấu trúc hóa học của TSH.

c. Hoocmon kích thích miễn vỏ tuyến trên thận - ACTH

Bản chất hoá học của ACTH (adrenocortico tropin hormone) là phân tử polypeptit lớn gồm 39 axit amin và có phân tử lượng là 5000 Da (hình 264).

Tác dụng sinh lý của hoocmon ACTH

- Tác dụng lên cấu trúc miễn vỏ của tuyến trên thận: làm tăng sinh số lượng các tế bào lớp vỏ và lưới là những tế bào bài tiết cortisol và androgen.

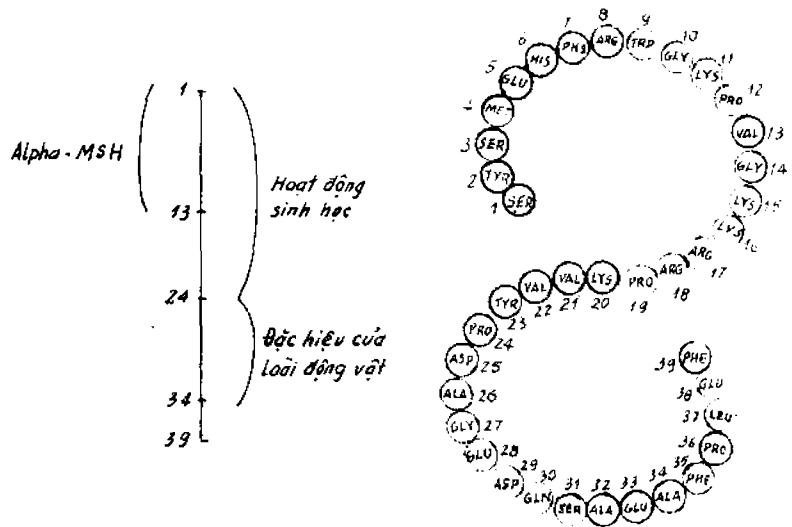
- Tác dụng lên chức năng miễn vỏ tuyến trên thận: hoocmon ACTH sẽ gắn với các receptor trên màng tế bào và hoạt hoá enzym adenyl cyclaza rồi dẫn đến tạo thành AMP vòng. Nhưng tác dụng quan trọng nhất là điều hoà sự bài tiết hoocmon của miễn vỏ tuyến trên thận do sự hoạt hoá enzym protein kinaza A.

- Tác dụng của hoocmon ACTH lên não, nếu tiêm hoocmon ACTH vào não của chuột sẽ làm tăng trí nhớ, quá trình học tập, và tăng sự sợ hãi.

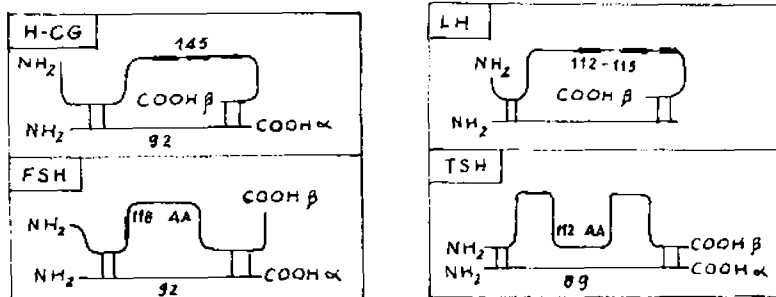
- Tác dụng lên tế bào sắc tố, ACTH có tác dụng tương tự như tác dụng của MSH. MSH có tác dụng làm phân tán các hạt sắc tố trên bề mặt tế bào biểu bì của da.

Điều hoà sự bài tiết hoocmon ACTH: sự bài tiết hoocmon ACTH do nồng độ CRH vùng dưới đồi quyết định, khi nồng độ của CRH bài tiết tăng lên thì hoocmon ACTH được bài tiết ra nhiều hơn và ngược lại. Ngoài ra sự bài tiết hoocmon ACTH còn do sự điều hoà ngược âm tính và dương tính của cortisol.

d. Hoocmon kích thích tuyến sinh dục



Hình 264. Cấu tạo hóa học của ACTH.



Hình 265. Sơ đồ cấu trúc của HCG, FSH, LH và TSH.

Hoocmon FSH và hoocmon LH bản chất hoá học đều là các glycoprotein. Hoocmon FSH được cấu tạo bởi 236 axit amin và có trọng lượng phân tử là 32000 Da, còn hoocmon LH được cấu tạo từ 215 axit amin và có trọng lượng phân tử là 30.000 Da.



Hình 266. Hai người lùn, tuổi 38. Bên phải là người bình thường, cùng tuổi. Nguyên nhân: tuyến yên thiếu tiết GH (STH).



Hình 267. Tranh vẽ cổ: thời xưa người ta đã biết đến những người "khổng lồ"; nguyên nhân: tuyến yên tiết thừa GH (STH).

Tác dụng sinh lý của hoocmon FSH và hoocmon LH

- **Tác dụng của hoocmon FSH với giống đực:** FSH có tác dụng kích thích ống sinh tinh phát triển, kích thích các tế bào sertoli ở ống sinh tinh phát triển và bài tiết các chất tham gia vào quá trình sản sinh ra tinh trùng. Tuy vậy, việc sản sinh ra tinh trùng còn có vai trò và có tác dụng của các hoocmon khác, đặc biệt là hoocmon testosteron.

- **Tác dụng của hoocmon LH lên giống đực:** hoocmon này có tác dụng như kích thích các tế bào kẽ (leydig) (các tế bào nằm giữa các ống sinh tinh) phát triển, kích thích các tế bào này bài tiết ra hoocmon testosteron.

- **Tác dụng của hoocmon FSH lên giống cái:** kích thích các noãn nang phát triển, đặc biệt là làm tăng sinh lớp tế bào hạt của nang trứng.

- **Tác dụng của hoocmon LH lên giống cái:** phối hợp với hoocmon FSH làm phát triển bao noãn trưởng thành và chín, gây hiện tượng phóng noãn, và kích thích lớp tế bào hạt của nang trứng và hoàng thể bài tiết hoocmon estrogen và progesteron.

- Sự bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH được bài tiết ở tuyến yên ở trẻ em từ lứa tuổi 9 - 10 tuổi, lượng bài tiết hai hoocmon này sẽ tăng dần và có mức tăng cao nhất là ở tuổi dậy thì.

Điều hoà sự bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH

Sự bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH do tác dụng sau đây:

- Do tác dụng điều hoà ngược của các hoocmon sinh dục: tác dụng điều hoà ngược âm tính của hoocmon testosteron. Nồng độ của hoocmon testosteron nếu tăng sẽ ức chế các tuyến

chỉ huy, vì vậy đã làm giảm sự bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH. Ngược lại nếu giảm nồng độ của testosterone thì sẽ có tác dụng kích thích bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH. Tác dụng điều hoà ngược âm tính của hoocmon testosterone chủ yếu là tác dụng lên sự bài tiết hoocmon GnRH của vùng dưới đồi và thông qua hoocmon giải phóng này để điều hoà bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH.

- Ngoài ra do tác dụng điều hoà ngược âm tính của các hoocmon estrogen và hoocmon progesteron, cả hai hoocmon này đều có tác dụng ức chế sự bài tiết hoocmon FSH và hoocmon LH.

e. Hoocmon kích thích sự bài tiết sữa prolactin (LTH)

Bản chất hoá học của hoocmon này LTH (luteotropin - hormone) hoặc PRL là một protein có 198 axit amin và trọng lượng phân tử là 22500 Da.

Tác dụng sinh lý của hoocmon LTH

Tác dụng chính của hoocmon LTH là kích thích sự phát triển của tuyến vú và làm tăng sự bài tiết sữa và chịu tác dụng của hoocmon estrogen và hoocmon progesteron. Hoocmon LTH bình thường được bài tiết là rất ít. Nhưng khi phụ nữ có thai thì nồng độ hoocmon LTH được bài tiết ra tăng dần từ tuần lễ thứ năm có thai cho đến lúc sinh ra (gấp từ 10 - 20 lần). Tuy vậy, do hoocmon estrogen và hoocmon progesteron vẫn có tác dụng là ức chế sự bài tiết sữa, nên trong khi có thai mặc dù nồng độ của hoocmon LTH là rất cao, nhưng lượng sữa được bài tiết chỉ vài ml trong mỗi ngày. Ngay sau khi đẻ cả hai hoocmon estrogen và progesteron đã giảm xuống đột ngột nên đã làm cho hoocmon LTH phát huy tác dụng với sự bài tiết sữa.

Điều hoà sự bài tiết hoocmon LTH

Sự bài tiết hoocmon LTH được điều hoà dưới ảnh hưởng của hoocmon vùng dưới đồi và một số yếu tố khác.

- *Vai trò của hoocmon vùng dưới đồi:* LTH chịu tác dụng ức chế mạnh của PIH được bài tiết từ vùng dưới đồi. Vì vậy, khi bị tổn thương vùng dưới đồi thì sự bài tiết hoocmon LTH sẽ tăng lên, trong khi đó các hoocmon khác của tuyến yên thì lại làm giảm xuống.

- *Dopamin của vùng dưới đồi* có tác dụng ức chế bài tiết hoocmon LTH để duy trì có nồng độ thấp. Khi đang cho con bú thì dopamin lại kích thích bài tiết hoocmon LTH và hoocmon LTH được bài tiết khi có kích thích trực tiếp vào núm vú.

1.3. Sinh lý của thùy giữa tuyến yên

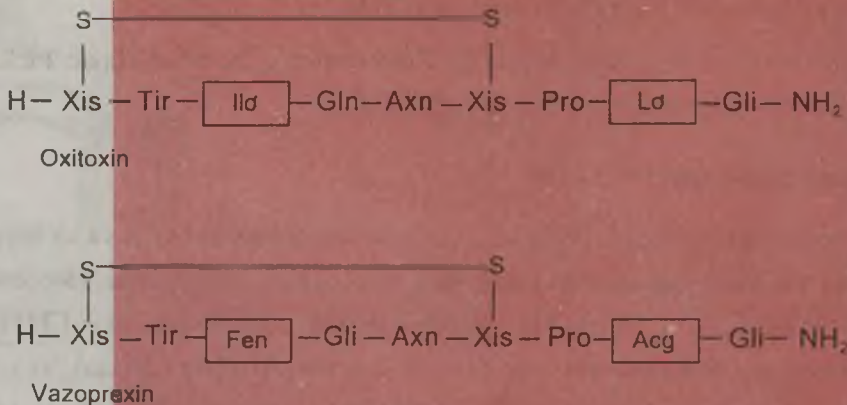
Thùy giữa của tuyến yên thì nhỏ và nằm ở giữa thùy trước và thùy sau. Đối với động vật có vú và con người khi đã đến tuổi trưởng thành thì thùy này vẫn còn rất nhỏ. Thùy giữa đã bài tiết ra hoocmon MSH (melanocyte - stimulating - hormone). Bản chất hoá học là một peptit có chứa 18 axit amin. Tác dụng sinh lý của hoocmon MSH là kích thích sự phát triển của các tế bào sắc tố non thành các tế bào sắc tố trưởng thành, sau đó kích thích các tế bào này tổng hợp nên sắc tố (melanine) và phân bố đều sắc tố đó trên bề mặt của da. Do vậy, da thường có màu tối để thích nghi với môi trường sống.

1.4. Sinh lý của thùy sau của tuyến yên

Thùy sau tuyến yên còn được gọi là thùy thần kinh. Thùy sau của tuyến yên đã bài tiết ra hai hoocmon có nguồn gốc từ vùng dưới đồi. Hai hoocmon này là oxytocin và vasopressin (ADH) do các tế bào thần kinh hypothalamus bài tiết.

a. Hoocmon oxytocin

Bản chất hoá học của hoocmon oxytocin là một peptit gồm có chín axit amin (hình 268).



Hình 268. Cấu tạo của oxytocin và vazoprexin (hoocmon chống bài niệu).

Hãy chú ý rằng mạch peptit của hai hoocmon chỉ khác nhau bởi hai axit amin.

Tác dụng sinh lý của hoocmon oxytocin

- **Tác dụng lên tử cung:** oxytocin có tác dụng làm cơ trơn của tử cung mạnh khi đang có thai, đặc biệt cơ trơn ở giai đoạn cuối, nhất là cơ trơn tử cung co bóp khi động vật và con người đẻ, để đưa thai nhi ra ngoài. Ở người khi đẻ khó có thể do các cơn co của tử cung yếu, nên người ta đã phải tiêm oxytocin để làm tăng sự co bóp của tử cung.

- **Tác dụng lên bài tiết sữa:** oxytocin có tác dụng làm co các tế bào biểu mô cơ là những tế bào ở quanh các nang tuyến sữa. Do vậy, đã đẩy sữa ra khỏi ống tuyến. Tác dụng này của oxytocin được gọi là tác dụng bài tiết sữa, khác với tác dụng bài tiết sữa của PRI.

b. Hoocmon vasopressin ADH

Bản chất hoá học của ADH (antidiure - hormone) còn gọi là hoocmon chống bài niệu là một peptit có chín axit amin.

Tác dụng bài tiết nước tiểu

- Làm giảm sự bài tiết nước tiểu vì ADH đã có tác dụng làm sự bài tái hấp thu nước ở ống lượn xa và ống góp. Cơ chế tác dụng của ADH ở ống lượn xa và ống góp mới chỉ được hiểu biết một phần. Tuy vậy, phía bên trong của màng là có những túi đặc biệt, các túi này là có những lỗ nhỏ có khả năng thẩm nước mạnh. Khi ADH tác dụng lên các tế bào sẽ gắn với receptor ở màng tế bào ống lượn xa và ống góp, sau đó đã tạo thành AMP vòng. Dưới tác dụng của AMP vòng

các thành phần nằm trong túi đặc biệt đó được photphoryl hoá và làm cho các túi này lỏng vào màng tế bào và làm cho màng tế bào có các vùng thấm được nước.

- Với nồng độ của hoocmon ADH mà cao sẽ có tác dụng làm co các tiểu động mạch ở toàn thân. Do vậy đã làm tăng huyết áp của cơ thể.

Điều hoà bài tiết hoocmon oxytocin và hoocmon vasopressin

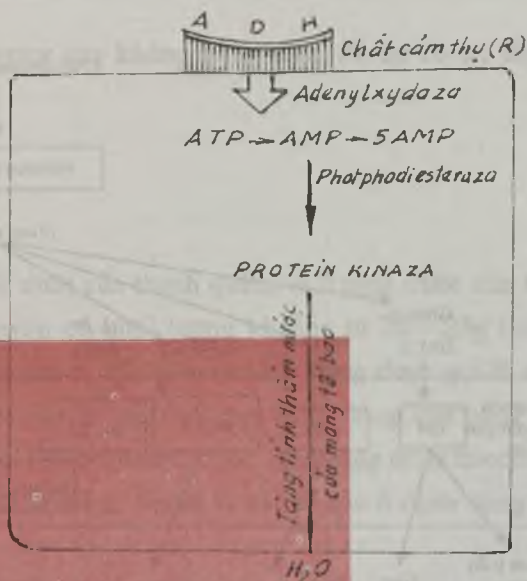
- Điều hoà sự bài tiết oxytocin: oxytocin được bài tiết do kích thích về cơ học và tâm lý.

+ Khi kích thích trực tiếp vào núm vú (tác động bú mớm núm vú của trẻ em) là những tín hiệu của kích thích cơ học được truyền về tuỷ sống, rồi đến vùng dưới đồi sẽ kích thích các nơron ở nhân cạnh não thất và nhân trên thị. Các tín hiệu từ đó sẽ được truyền xuống thùy sau của tuyến yên để gây bài tiết hoocmon oxytocin.

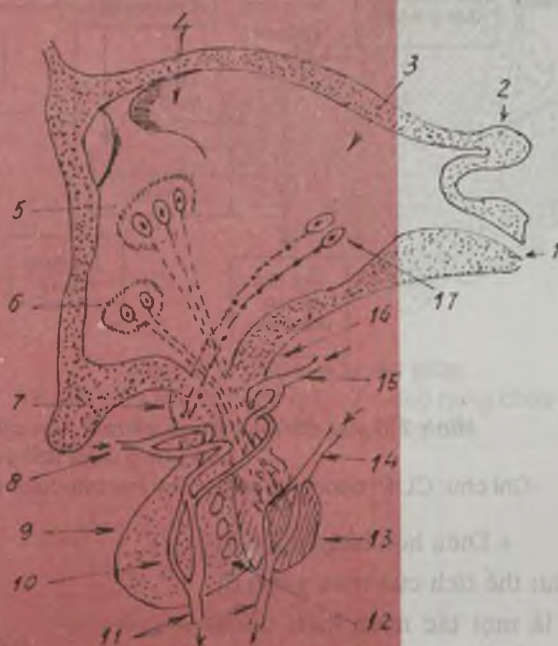
+ Kích thích tâm lý hoặc kích thích hệ thần kinh giao cảm: vùng dưới đồi luôn nhận được các tín hiệu từ hệ Limbic, do vậy tất cả những kích thích tâm lý hay hệ giao cảm đều có liên quan đến các hoạt động cảm xúc, từ đó có ảnh hưởng đến vùng dưới đồi và làm tăng bài tiết hoocmon oxytocin. Do vậy, sẽ làm tăng sự bài tiết sữa.

- Điều hoà bài tiết hoocmon ADH

+ Điều hoà bằng áp suất của máu: nếu tiêm dung dịch ưu trương vào động mạch cung cấp máu cho vùng dưới đồi, thì các nơron bài tiết ADH ở cạnh nhân não thất và nhân trên thị lập tức truyền tín hiệu xuống thùy sau tuyến yên để gây ra bài tiết hoocmon ADH vào máu tuần hoàn. Và ngược lại khi tiêm dung dịch nhược trương vào động mạch ở trên sẽ làm dừng các tín hiệu gây bài tiết hoocmon ADH.

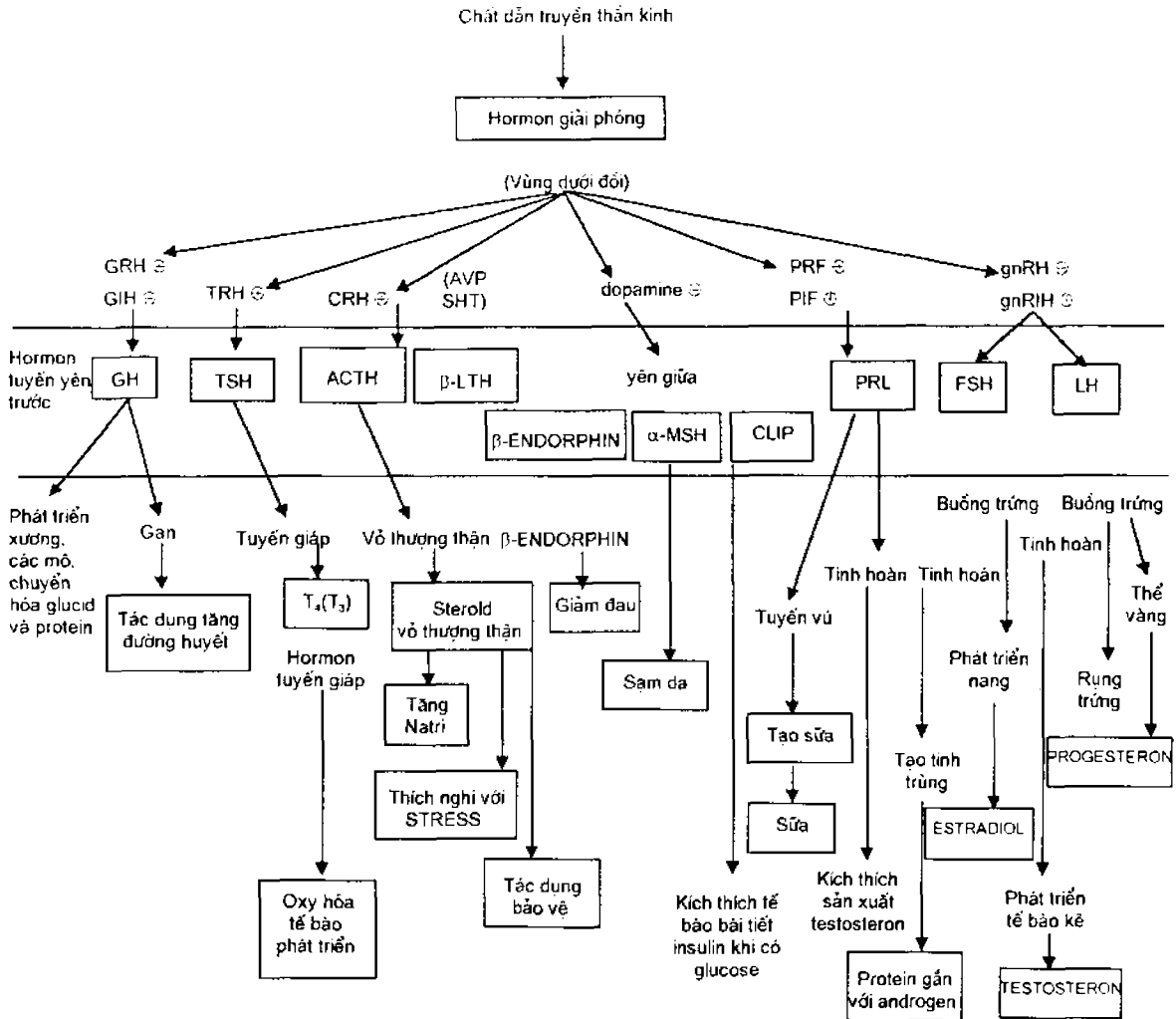


Hình 269. Cơ chế tác dụng của ADH.



Hình 270. Tuyến yên, các nơron chế tiết ở vùng dưới đồi và tuyến tùng.

1. Cổng não giữa (cổng Sylvius); 2. Tuyến tùng;
3. Não thất thứ ba; 4. Lỗ liên thất (lỗ Monro);
5. Nhân cận thất; 6. Nhân trên thị; 7. Phần củ tuyến yên;
8. Nhóm trước động mạch tuyến yên trên;
9. Phần xa tuyến yên; 10. Lưới mao mạch thứ hai thuộc hệ tĩnh mạch của tuyến yên;
11. Tĩnh mạch; 12. Phần trung gian của tuyến yên;
13. Phần sau (phần thần kinh) của tuyến yên;
14. Động mạch tuyến yên dưới;
15. Nhóm sau động mạch tuyến yên trên;
16. Cuống tuyến yên;
17. Thân nơron nằm trong nhân thực vật ở vùng dưới đồi.

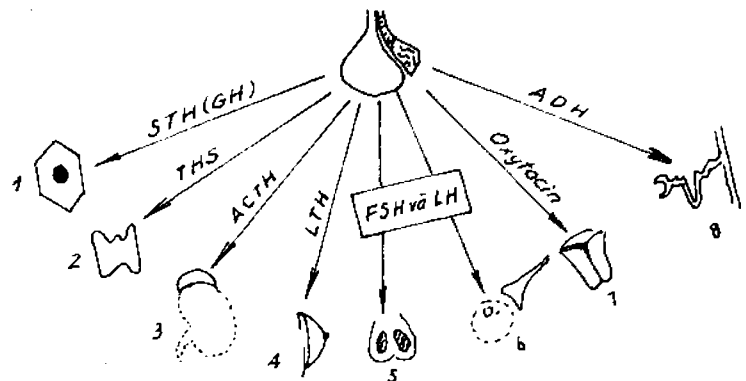


Hình 271. Sơ đồ tổng quan về mối liên quan tác dụng giữa hormone giải phóng của vùng dưới đồi với tuyến yên trước

Ghi chú: CLIP: corticotropin – like intermediary peptid = pepetid trung gian giống corticotropin.

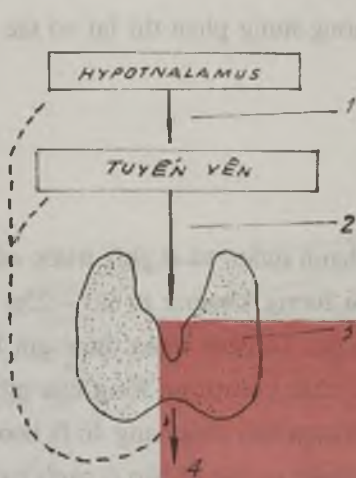
+ Điều hoà bằng thể tích máu: thể tích của máu giảm đi sẽ là một tác nhân kích thích mạnh để gây bài tiết hormone ADH. Tác dụng này rất mạnh khi thể tích của máu giảm xuống từ 15 - 25%.

Ở tâm nhĩ, đặc biệt là tâm nhĩ phải có nhiều receptor về sức căng, khi máu đổ về tâm nhĩ phải nhiều thì các receptor này bị hưng phấn, tín hiệu được truyền về não làm ức chế sự bài tiết hormone



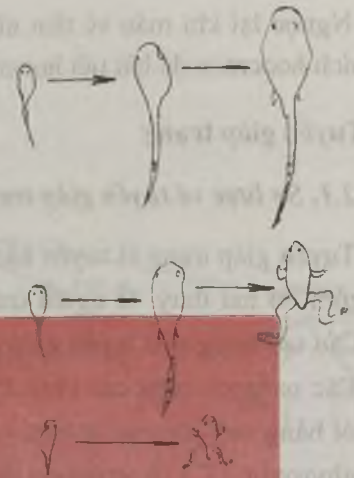
Hình 272. Các hormone do thùy trước và thùy sau tiết ra, và các cơ quan đích của chúng:

1. Tế bào thân thể; 2. Tuyến giáp; 3. Tuyến trên thận;
4. Tuyến vú; 5. Tinh hoàn (sinh dục nam);
6. Buồng trứng (sinh dục nữ); 7. Dạ con; 8. Ống thận.



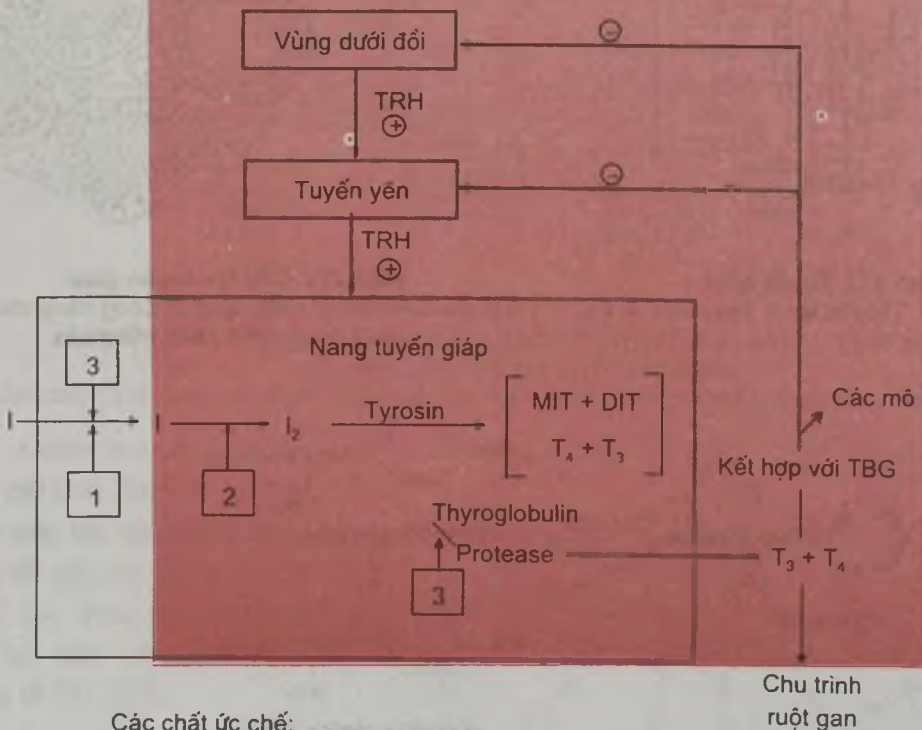
Hình 276. Tuyến giáp được kiểm soát bởi kích thích tố TSH của tuyến yên. Sự giải phóng TSH đến lượt nó lại bị kiểm soát bởi yếu tố giải phóng TSH của hypothalamus. Thyroxin ức chế sự giải phóng TSH và TSH – RF.

1. Yếu tố giải phóng; 2. TSH; 3. Tuyến giáp; 4. Thyroxin



Hình 277. Tác động của tiroxin lên biến thái ếch.

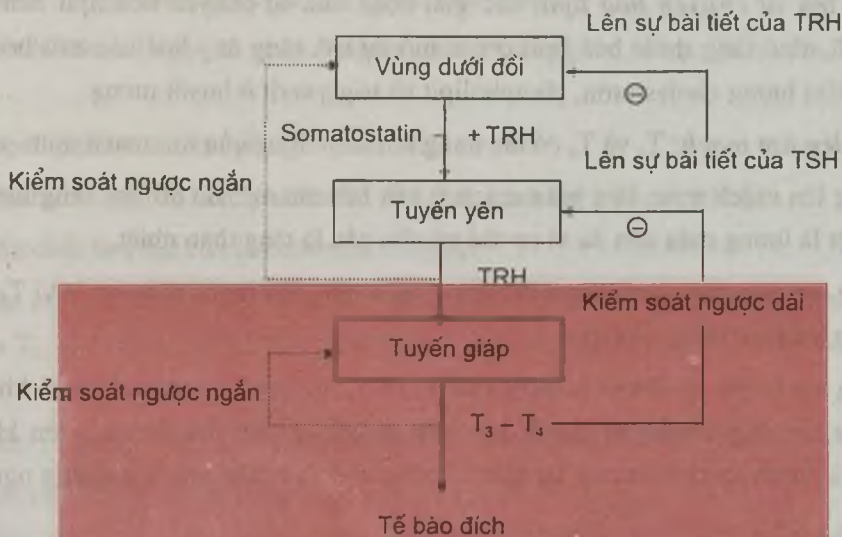
A. Nòng nọc cắt bỏ tuyến giáp lớn thành nòng nọc khổng lồ; B. Nòng nọc bình thường; C. Nòng nọc ăn thêm tuyến giáp biến thái sớm.



Các chất ức chế:

- 3 Thiocyanat
- 2 Thiouracil
- 3 Thừa iod

Hình 278. Sơ đồ tổng hợp và điều hòa tổng hợp hoocmon tuyến giáp.



Hình 279. Kiểm soát được âm tính giữa trục tuyến giáp – tuyến yên và vùng dưới đồi.

2.2. Sinh lý của tuyến giáp trạng

a. Tác dụng sinh lý của hormone thyroxin và triiodothyroxin

Tác dụng lên sự phát triển cơ thể: tác dụng này thể hiện chủ yếu ở các động vật và trẻ em đang lớn như: làm cho sụn nhanh chóng biến thành xương, làm cho cơ phát triển và làm phát triển lông, tóc.

Tác dụng lên sự chuyển hoá của các tế bào như

- Làm tăng sự chuyển hoá hầu hết các mô của cơ thể
- Làm tăng tốc độ của các phản ứng hóa học, tăng tiêu thụ và thoái hoá thức ăn để cung cấp năng lượng cho cơ thể.
- Làm tăng số lượng và kích thước của các ty thể, do đó làm tăng sự tổng hợp ATP để cung cấp năng lượng.
- Làm tăng sự vận chuyển các ion qua tế bào...

Tác dụng lên sự chuyển hoá protein: các hormone của tuyến giáp vừa có tác dụng làm tăng sự tổng hợp protein, vừa làm tăng sự thoái hoá của protein. Trong thời kỳ đang sinh trưởng và phát triển thì tác dụng tổng hợp protein là mạnh hơn. T₃ và T₄ bài tiết ra quá nhiều, các kho protein dự trữ sẽ bị phân huỷ và giải phóng ra các axit amin vào máu.

Tác dụng lên sự chuyển hoá glucid: T₃ và T₄ có tác dụng lên hầu hết các giai đoạn của các quá trình chuyển hoá glucid như: làm tăng nhanh sự thoái hoá đường glucosơ ở tế bào, tăng cường phân giải glycogen, tăng tạo đường mới, tăng hấp thụ đường glucosơ ở ruột non và tăng bài tiết insulin...

Tác dụng lên sự chuyển hoá lipid: các giai đoạn của sự chuyển hoá lipid đều chịu tác dụng của T_3 và T_4 như: tăng thoái hoá lipid ở các mô dự trữ, tăng oxy hoá các axit béo tự do ở các mô và làm giảm lượng cholesterol, photpholipit và triglycerit ở huyết tương...

Tác dụng lên tim mạch: T_3 và T_4 có tác dụng lên hoạt động của tim mạch như:

- Tác dụng lên mạch máu: làm giãn mạch ở hầu hết các mô, do đó làm tăng lượng máu, lưu thông đặc biệt là lượng máu đến da vì cơ thể có nhu cầu là tăng thân nhiệt.

- Tác dụng lên nhịp tim: làm tăng nhịp tim rõ hơn tăng lưu lượng máu có lẽ vì T_3 và T_4 có tác dụng trực tiếp lên hoạt động của tim.

- Tác dụng lên huyết áp: dưới tác dụng của T_3 và T_4 thì huyết áp trung bình là không thay đổi. Tuy vậy, do tim đập nhanh và mạnh hơn nên huyết áp tâm thu đã tăng lên khoảng từ 10 - 15 mmHg và huyết áp tâm trương lại giảm xuống là do sự giãn mạch ở những người bị ưu năng tuyến giáp.

Tác dụng lên hệ thần kinh

- Tác dụng lên trung ương thần kinh: có tác dụng là thúc đẩy sự phát triển về kích thích và chức năng của não. Nếu nhược năng tuyến giáp sẽ làm chậm chạp trong suy nghĩ. Nhược năng lúc mới sinh hay lúc vài tuổi mà không được điều trị kịp thời có thể dẫn tới kém phát triển trí tuệ. Ưu năng tuyến giáp có thể gây trạng thái căng thẳng và có khuynh hướng rối loạn về tâm thần như: lo lắng quá mức, hoang tưởng...

- Tác dụng lên cơ: nếu lượng hoocmon tuyến giáp bài tiết ra quá nhiều thì hoạt động của cơ sẽ trở nên yếu vì đã tăng sự thoái hoá protein của nó. Nếu thiếu hoocmon tuyến giáp thì hoạt động của cơ trở nên chậm chạp (giãn rất chậm sau khi đã co).

- Tác dụng lên giấc ngủ: do hoocmon tuyến giáp đã có tác dụng hoạt hoá sináp, nên những người bị ưu năng tuyến giáp thường rất mệt mỏi, nhưng lại luôn ở vào trạng thái bị hưng phấn, do vậy rất khó mà ngủ được.

Tác dụng lên cơ quan sinh dục: tuyến giáp có tác dụng lên sự hoạt động bình thường của cơ quan sinh dục như:

- Nam giới: nếu thiếu hoocmon tuyến giáp sẽ có thể làm mất dục tính hoàn toàn. Nhưng nếu bài tiết ra quá nhiều hoocmon tuyến giáp lại có thể gây ra bất lực hoạt động về mặt sinh dục.

- Nữ giới: nếu thiếu hoocmon tuyến giáp thường gây ra băng kinh, đa kinh. Nhưng nếu thừa hoocmon tuyến giáp lại bị ít kinh hay vô kinh và giảm dục tính...

b. Rối loạn hoạt động của tuyến giáp

Ưu năng tuyến giáp: gây ra bệnh basedow. Người bị bệnh đã có các dấu hiệu như: mắt lồi, sáng, tim đập nhanh và mạnh (120 lần/phút), chuyển hoá cơ sở tăng từ 20 - 50%, thân nhiệt tăng, người gầy và rất dễ xúc cảm...

Nhược năng tuyến giáp: đã gây ra các bệnh sau đây:

- Bệnh biểu cổ nguyên nhân bị thiếu chất iốt trong ăn, uống. Do vậy ta cần phải ăn muối iốt.
- Bệnh phù niêm dịch: phù giữ nước, mặt tròn to.
- Bệnh dân: trí tuệ kém phát triển, dân dộn, hình thể kém phát triển...

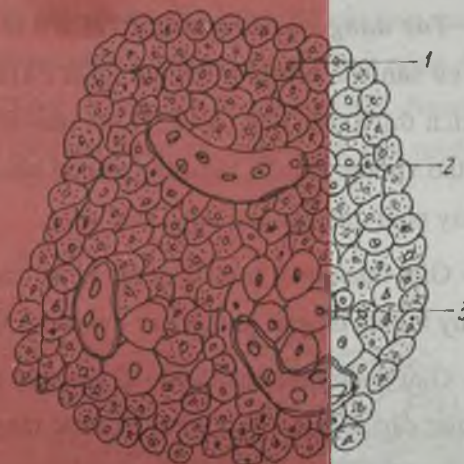
c. Sự điều hoà bài tiết hoocmon tuyến giáp

- Do nồng độ hoocmon TSH của tuyến yên: TSH của tuyến yên sẽ kích thích tuyến giáp bài tiết ra T_3 , T_4 . Vì vậy, nếu TSH được bài tiết tăng lên thì T_3 và T_4 sẽ được bài tiết ra nhiều và ngược lại.
- Khi cơ thể bị lạnh hay bị stress thì T_3 và T_4 sẽ được bài tiết ra nhiều hơn.
- Do cơ chế tự điều hoà như:
 - + Nồng độ iốt vô cơ mà cao trong tuyến giáp thì sẽ ức chế sự bài tiết T_3 và T_4
 - + Nồng độ iốt hữu cơ cao cũng sẽ dẫn tới làm giảm sự thu nhận iốt, do vậy sẽ làm giảm sự tổng hợp T_3 và T_4 .

3. Tuyến cận giáp trạng

3.1. Sơ lược về tuyến cận giáp trạng

Tuyến cận giáp được dính liền ở phía sau của tuyến giáp trạng và gồm có bốn tuyến nhỏ. Mỗi tuyến nặng khoảng 0,03 g (hình 280). Tuyến cận giáp ở người trưởng thành gồm có hai loại tế bào là: tế bào chính và tế bào ưa axit. Tế bào chính là thành phần cấu tạo chủ yếu của tuyến cận giáp và có chức năng sinh lý bài tiết ra hoocmon parahoocmon (PTH), là một loại hoocmon có tính chất sinh mạng của cơ thể. Tế bào ưa axit thì hiện nay vẫn chưa được biết rõ về mặt chức năng của nó. Bản chất hóa học của hoocmon tuyến cận giáp là một polypeptit gồm có 84 axit amin.



Hình 280. Cấu tạo tuyến cận giáp.

1. Tế bào chính; 2. Mao mạch và hồng cầu;
3. Tế bào ưa oxy.

3.2. Tác dụng sinh lý của hoocmon tuyến cận giáp

Hoocmon PTH có vai trò sinh lý quan trọng trong việc điều hòa nồng độ của ion Ca^{++} và ion PO_4^{---} trong huyết tương. Dưới tác dụng của PTH thì nồng độ ion Ca^{++} trong huyết tương sẽ được tăng lên và ngược lại nồng độ ion PO_4^{---} lại bị giảm xuống. Hoocmon PTH đã thực hiện các chức năng này bằng các tác dụng lên trên xương, thận và ruột.

a. Tác dụng của hoocmon PTH lên trên xương

Hoocmon PTH làm tăng sự giải phóng canxi từ xương vào máu bằng tác dụng lên sự biệt hóa và các chức năng hoạt động của các tế bào như: tế bào xương, tế bào tạo xương và tế bào hủy xương của cơ thể.

Tác dụng của hoocmon PTH lên các tế bào xương và tế bào tạo xương: PTH được đưa đến các mô xương thì sẽ được gắn với các receptor ở trên màng tế bào xương và tế bào tạo xương để tạo thành phức hợp PTH - receptor. Phức hợp PTH - receptor sẽ hoạt hóa bơm canxi. Dưới tác dụng hoạt hóa của phức hợp PTH - receptor màng tế bào xương sẽ bơm ion canxi từ dịch xương vào dịch ngoại bào, nên đã làm cho nồng độ ion canxi của dịch xương chỉ bằng 1/3 nồng độ của dịch ngoại bào. Khi bơm này hoạt động quá mạnh thì nồng độ ion canxi của dịch xương sẽ bị giảm xuống thấp. Vì vậy, muối photphat canxi sẽ bị lấy ra khỏi xương. Khi bơm này không hoạt động, nồng độ ion canxi của dịch xương lại tăng lên cao và muối photphat canxi sẽ được lắng đọng vào khuôn xương. Như vậy, do màng tế bào xương và tế bào tạo xương có các receptor để tiếp nhận PTH, nên PTH đã hoạt hóa bơm canxi có ở các màng tế bào và giải phóng canxi từ dịch xương vào máu.

- **Tác dụng của hoocmon PTH lên tế bào hủy xương:** trên màng của tế bào hủy xương không có sẵn các receptor để tiếp nhận PTH. Vì vậy, các tế bào hủy xương sẽ không chịu tác dụng kích thích trực tiếp của PTH mà phải thông qua các "tín hiệu" chuyển từ tế bào xương và tế bào tạo xương. Do đó, tác dụng trên tế bào hủy xương của PTH thường xảy ra chậm hơn. Tác dụng này phải qua hai giai đoạn sau:

- Giai đoạn hoạt hóa ngay tức khắc: các tế bào hủy xương có sẵn, vì vậy sẽ làm tăng quá trình hủy xương để giải phóng các ion canxi vào dịch xương.

- Giai đoạn hình thành các tế bào hủy xương mới sau vài ngày dưới tác dụng của PTH số lượng của các tế bào hủy xương sẽ được tăng lên. Tác dụng này có thể kéo dài vài tháng dưới ảnh hưởng của PTH. Do sự hủy xương mạnh nên đã làm cho xương bị rỗng và yếu nên lại kích thích sự sản sinh và hoạt động của tế bào tạo xương để làm nhiệm vụ sửa chữa các tổn thương của xương. Như vậy, dưới tác dụng của PTH hiện tượng hủy xương bao giờ cũng mạnh hơn là tạo xương.

b. Tác dụng của hoocmon PTH lên trên thận

Tác dụng của PTH lên trên thận là:

- Làm giảm sự bài xuất các ion canxi ở thận.

- Làm tăng sự tái hấp thu các ion như: ion Ca^{++} , ion Mg^{++} ở ống thận (đặc biệt là ở ống lượn xa và ống góp).

- Làm giảm sự tái hấp thu ion PO_4^{3-} ở ống lượn gần. Vì vậy, sẽ làm tăng sự đào thải ion PO_4^{3-} ra ngoài theo nước tiểu. Các tác dụng trên của PTH cũng đã góp phần làm tăng nồng độ ion canxi và làm giảm nồng độ ion photphat trong máu.

c. Tác dụng của hoocmon PTH lên trên ruột

PTH có các tác dụng lên trên ruột như:

- Tăng tạo enzym ATPaza ở niêm mạc của tế bào niêm mạc ruột.
- Tăng tạo chất vận tải ion canxi ở tế bào niêm mạc ruột.
- Tăng hoạt tính của enzym photphataza ở tế bào niêm mạc ruột.

d. Rối loạn hoạt động tuyến cận giáp

- Ưu năng tuyến cận giáp: ưu năng tuyến cận giáp thì canxi được huy động nhiều vào máu nên đã làm cho xương bị mềm và yếu, dễ gãy.

- Nhược năng tuyến cận giáp: canxi sẽ được chuyển từ máu vào xương, làm cho xương giòn, dễ bị gãy. Ngoài ra còn gây rối loạn hoạt động của hệ thần kinh, xuất hiện các cơn co giật.

3.3. Điều hòa sự bài tiết hoocmon PTH

Hoocmon PTH được bài tiết ra nhiều hay ít là phụ thuộc vào nồng độ của ion canxi và photphat trong máu, đặc biệt là nồng độ của ion canxi. Chỉ cần giảm xuống một ít nồng độ ion canxi trong máu, thì tuyến cận giáp đã phải tăng cường sự bài tiết hoocmon PTH. Ngược lại, nếu nồng độ của ion canxi trong máu mà tăng lên thì hoạt động và kích thước của tuyến cận giáp sẽ bị giảm xuống (bài tiết PTH giảm).

4. Tuyến tụy nội tiết

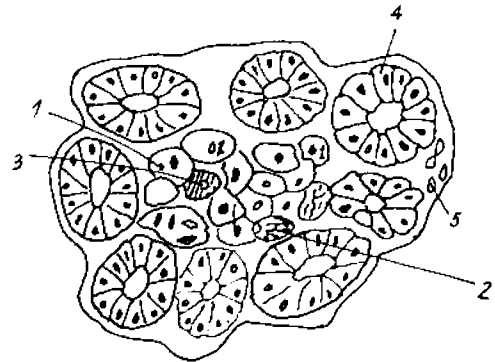
4.1. Sơ lược về tuyến tụy nội tiết

Tuyến tụy là một tuyến pha bao gồm phần tụy ngoại tiết là bài tiết ra các dịch để tiêu hóa thức ăn. Phần tụy nội tiết là bài tiết ra các hoocmon: insulin, glucagon và một số hoocmon khác. Về mặt cấu trúc tuyến tụy được gọi là các tiểu đảo Langerhans (có 1-2 triệu tiểu đảo). Mỗi tiểu đảo có ba loại tế bào chính là:

- Tế bào beta (β) chiếm 60% và bài tiết ra hoocmon insulin.

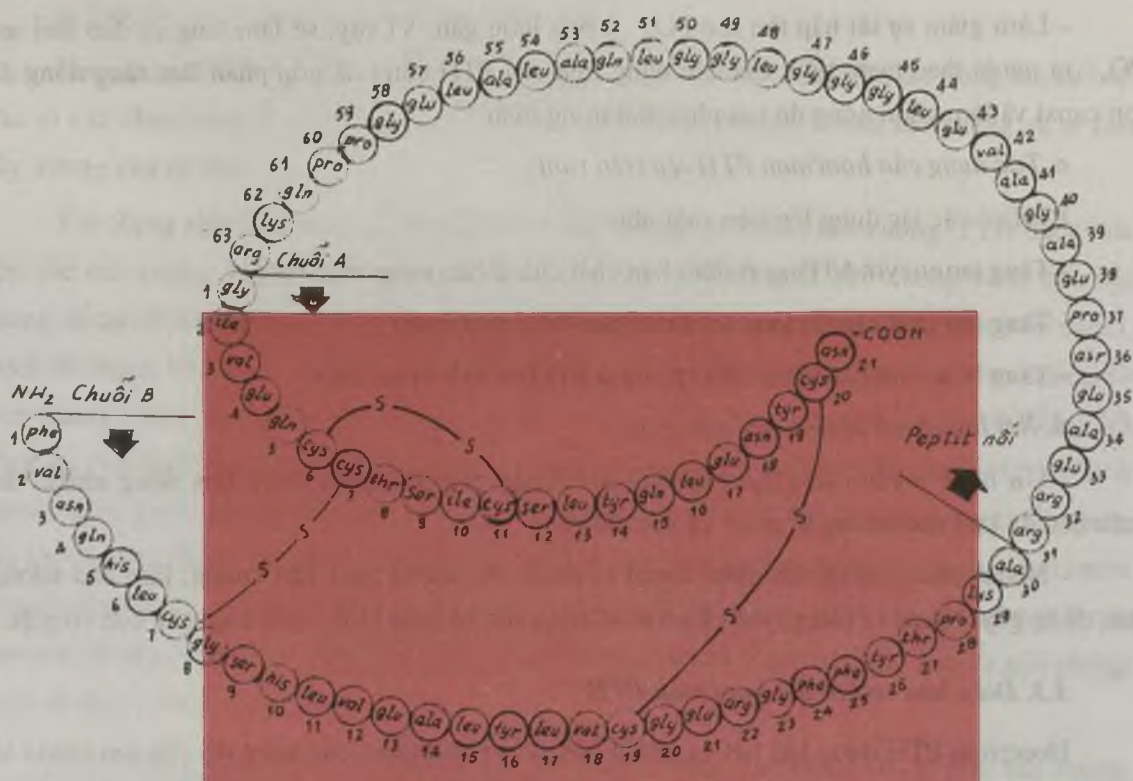
- Tế bào alpha (α) chiếm 25% và bài tiết ra hoocmon glucagon.

- Tế bào delta (Δ) chiếm 10% và bài tiết ra hoocmon somatostatin (hình 281, 282 và 283).



Hình 281. Cấu tạo tuyến tụy:

1. Tế bào β ; 2. Tế bào α ; 3. Tế bào δ ;
4. Tế bào tiết dịch tụy; 5. Hồng cầu.



Hình 282. Cấu tạo của insulin.



Hình 283. Cấu tạo phân tử glucagon.

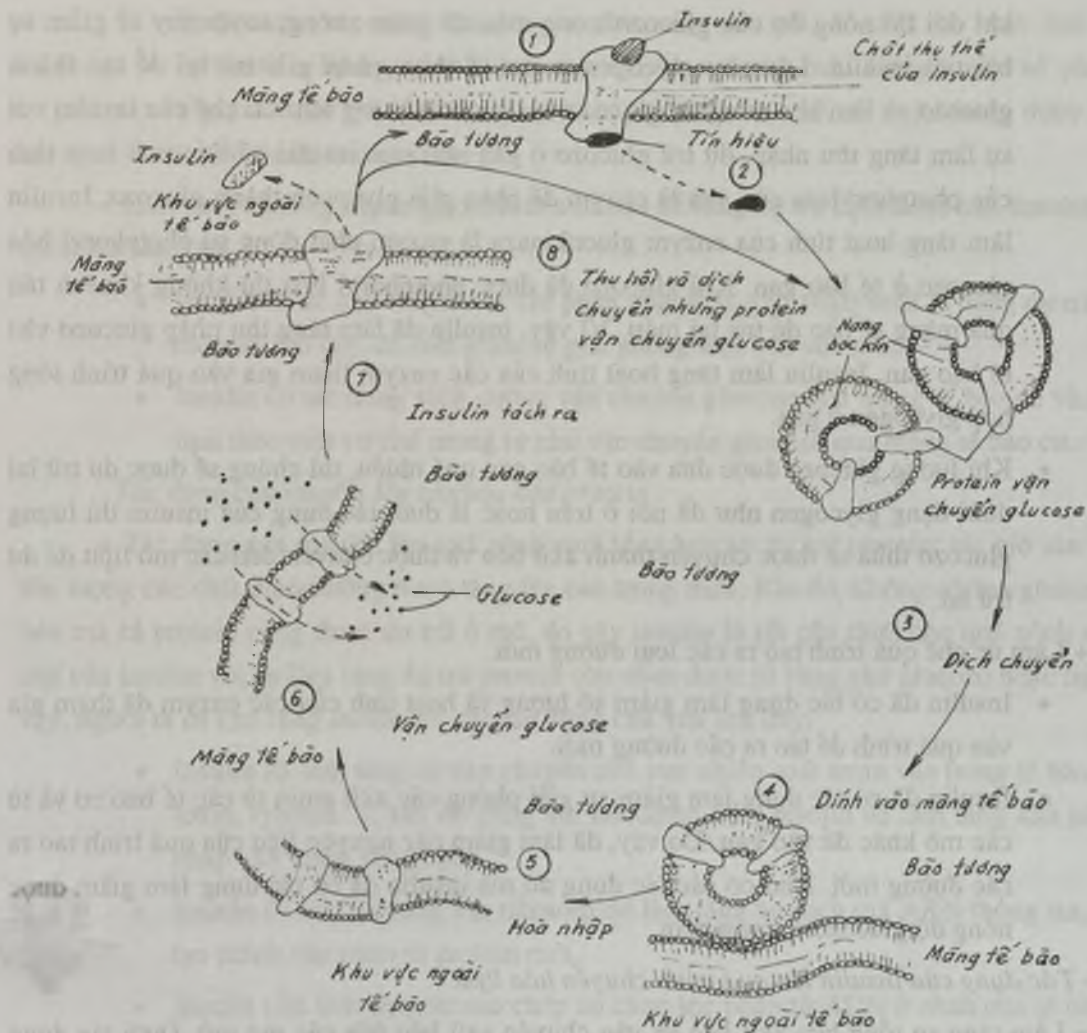
4.2. Tác dụng sinh lý chủ yếu của các hormone tuyến nội tiết

a. Tác dụng sinh lý của hormone insulin

- Sơ lược về hormone insulin: Hormone insulin là một loại protein nhỏ, có trọng lượng phân tử là 210.000 Da và được cấu tạo bởi hai chuỗi axit amin α và β .

Tác dụng sinh lý chủ yếu của hormone insulin

- Tác dụng của insulin lên chuyển hóa glucit



Hình 284. Tác dụng của insulin lên mỡ và cơ.

+ Làm tăng sự thoái hóa glucosa ở cơ: màng ở tế bào cơ bình thường chỉ cho glucosơ khuếch tán qua nhưng rất ít (trừ khi có tác dụng của insulin). Ngoài bữa ăn ra, lượng insulin được bài tiết ra là rất ít, nên glucosa khó được khuếch tán qua màng tế bào cơ. Khi lao động nặng nhọc, tế bào cơ đã sử dụng một lượng lớn glucosơ mà không cần một lượng insulin tương ứng (lý do của nó thì chưa được rõ ràng). Khi tế bào cơ đã sử dụng nhiều glucosơ (vài giờ sau bữa ăn), lúc này nồng độ glucosơ trong máu sẽ tăng lên cao, insulin sẽ được bài tiết ra nhiều hơn nên đã làm tăng sự vận chuyển glucosơ vào các tế bào cơ.

+ Làm tăng sự dự trữ glycogen ở cơ: nếu sau bữa ăn mà cơ không vận động thì glucosơ vẫn được vận chuyển vào tế bào cơ. Lượng glucosơ mà không được sử dụng sẽ được tích lũy dự trữ dưới dạng glycogen để được dùng khi cơ thể cần thiết.

+ Làm tăng thu nhập, dự trữ và sử dụng glucosơ ở gan.

- Một trong những tác dụng quan trọng nhất của insulin là làm cho hầu hết glucosơ được hấp thụ từ ruột vào máu, sau bữa ăn trở thành dạng glycogen dự trữ. Sau đó

khi đói thì nồng độ của glucosơ trong máu đã giảm xuống, tuyến tụy sẽ giảm sự bài tiết insulin. Lúc này glycogen ở gan sẽ được phân giải trở lại để tạo thành glucosơ và làm cho nồng độ glucosơ trong máu sẽ tăng lên. Cơ chế của insulin với sự làm tăng thu nhập, dự trữ glucosơ ở gan như sau: insulin sẽ làm mất hoạt tính của photphorylaza của gan là enzym để phân giải glycogen thành glucosơ. Insulin làm tăng hoạt tính của enzym glucokinaza là enzym phát động sự photphoryl hóa glucosơ ở tế bào gan. Khi glucosơ đã được photphoryl hóa thì không khuếch tán qua màng tế bào để trở lại máu. Vì vậy, insulin đã làm tăng thu nhập glucosơ vào tế bào gan. Insulin làm tăng hoạt tính của các enzym tham gia vào quá trình tổng hợp glycogen ở gan.

- Khi lượng glucosơ được đưa vào tế bào gan quá nhiều, thì chúng sẽ được dự trữ lại dưới dạng glycogen như đã nói ở trên hoặc là dưới tác dụng của insulin thì lượng glucosơ thừa sẽ được chuyển thành axit béo và được chuyển đến các mô lipid để dự trữ lại.

+ Làm ức chế quá trình tạo ra các loại đường mới.

- Insulin đã có tác dụng làm giảm số lượng và hoạt tính của các enzym đã tham gia vào quá trình để tạo ra các đường mới.
- Insulin đã có tác dụng làm giảm sự giải phóng các axit amin từ các tế bào cơ và từ các mô khác để vào gan. Do vậy, đã làm giảm các nguyên liệu của quá trình tạo ra các đường mới. Nhờ có các tác dụng đó mà insulin đã có tác dụng làm giảm được nồng độ glucosơ ở trong máu.

- *Tác dụng của insulin lên quá trình chuyển hóa lipid*

+ Làm tăng sự tổng hợp axit béo và vận chuyển axit béo đến các mô mỡ. Dưới tác dụng của insulin, một mặt lượng glucosơ được sử dụng nhiều cho việc tạo ra năng lượng nên đã tiết kiệm được việc sử dụng chất lipid. Mặt khác, lượng glucosơ không được tổng hợp để sử dụng hết sẽ được tạo thành các axit béo ở gan và được chuyển đến các mô mỡ. Insulin đã làm tăng sự tổng hợp các axit béo nhờ các tác dụng sau đây:

- Insulin đã làm tăng sự vận chuyển glucosơ vào các tế bào gan. Khi mà nồng độ của glycogen đã đạt tới từ 5-6% khối lượng của gan, lúc đó có sự ức chế không cho gan tiếp tục tổng hợp glycogen nữa. Tất cả lượng glucosơ đã được vận chuyển thêm tới gan sẽ được tạo thành axit béo qua đường thoái hóa để tạo thành Pyruvat rồi thành Acetyl CoA để tổng hợp thành các axit béo.
- Lúc glucosơ đã được sử dụng để sinh ra năng lượng do tác dụng của insulin thì một lượng lớn ion xitrat và isoxitrat đã được tạo thành. Các ion này sẽ hoạt hóa enzym axetyl-CoA-cacboxylaza là enzym cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp các axit béo.
- Hầu hết các axit đã được tạo thành ở gan sẽ được sử dụng để tạo thành Triglyxerit là loại mỡ dự trữ. Các triglyxerit được đưa từ tế bào gan vào máu ở dạng

lipoprotein và máu vận chuyển đến các mô mỡ. Insulin sẽ hoạt hóa enzym lipoprotein lipaza có ở thành mạch máu của mô mỡ. Enzym này sẽ phân giải triglyxerit trở lại thành axit béo và hấp thu vào mô mỡ, rồi axit béo lại được chuyển trở lại thành triglyxerit.

+ Làm tăng sự tổng hợp triglyxerit từ axit béo để tăng dự trữ lipit ở mô mỡ, insulin có hai tác dụng sau đây:

- Insulin sẽ ức chế enzym xúc tác phản ứng phân giải triglyxerit là dạng dự trữ lipit ở mô mỡ. Do vậy, đã làm giảm sự giải phóng axit béo vào máu.
- Insulin có tác dụng tăng cường vận chuyển glucosơ qua màng tế bào để vào tế bào lipit theo một cơ chế tương tự như vận chuyển glucosơ qua màng tế bào cơ.

- Tác dụng của insulin lên chuyển hóa protein

+ Tác dụng của insulin lên quá trình sinh tổng hợp và dự trữ protein: vài giờ sau khi ăn, khi lượng các chất dinh dưỡng được tăng lên cao trong máu. Khi đó, không những glucosơ, axit béo mà cả protein cũng được dự trữ ở mô, do vậy insulin là rất cần thiết cho quá trình này. Cơ chế của insulin với sự làm tăng dự trữ protein còn chưa được rõ ràng như glucosơ hoặc lipit. Tuy vậy, người ta đã cho rằng insulin có các tác dụng chủ yếu sau đây:

- Insulin đã làm tăng sự vận chuyển tích cực nhiều axit amin vào trong tế bào (valin, loxin, tyroxin...), sau đó cùng với hoocmon GH, insulin đã làm tăng khả năng thu nhập axit amin vào tế bào.
- Insulin đã có tác dụng lên ribosom để làm tăng sự dịch mã ARN thông tin, sau đó tạo thành các phân tử protein mới.
- Insulin còn làm tăng sự sao chép có chọn lọc phân tử ADN ở nhân của tế bào đích, để từ đó tạo thành một lượng lớn ARN thông tin cần thiết cho quá trình sinh tổng hợp các phân tử protein mới.

+ Insulin cũng có tác dụng là để ức chế sự thoái hóa của protein. Do vậy, đã làm giảm tốc độ giải phóng axit amin ra khỏi tế bào.

+ Tác dụng của insulin lên sự phát triển hình thể. Vì insulin có tác dụng là làm tăng sự tổng hợp protein nên có tác dụng tham gia vào sự phát triển hình thể.

- Sự điều hòa bài tiết hoocmon insulin

Insulin được điều hòa bằng cơ chế thần kinh và cơ chế thể dịch.

+ Cơ chế thần kinh: dưới tác dụng của những điều kiện nhất định kích thích vào thần kinh giao cảm và phó giao cảm có thể làm tăng sự bài tiết insulin. Tuy vậy, hệ thần kinh thực vật ít có tác dụng trong việc điều hòa sự bài tiết insulin trong trường hợp bình thường.

+ Cơ chế thể dịch:

- Với nồng độ của glucosơ: nếu nồng độ của glucosơ trong máu mà tăng lên cao đột ngột gấp từ hai đến ba lần so với mức bình thường thì insulin sẽ được bài tiết nhiều

hơn và do đó sẽ làm tăng việc vận chuyển glucosơ vào gan và cơ cùng các mô khác để làm giảm nồng độ glucosơ trở về mức bình thường.

- Với nồng độ của axit amin: một số axit amin (arginin, lysin...) cũng có tác dụng đến bài tiết ra insulin. Nếu nồng độ các axit amin này được tăng lên thì insulin cũng sẽ được bài tiết ra nhiều hơn. Tuy vậy, nếu chỉ đơn thuần là axit amin thì tác dụng để kích thích bài tiết insulin yếu hơn so với tác dụng của glucosơ hay phối hợp với glucosơ.
- Một vài hoocmon tại chỗ: do thành của ống tiêu hóa bài tiết ra như: gastrin, secretin... cũng có tác dụng kích thích để bài tiết ra insulin.

b. Tác dụng sinh lý của hoocmon glucagon

- Sơ lược về hoocmon glucagon: glucagon là một polypeptit có 29 axit amin, trọng lượng phân tử là 3485 và do tế bào anpha (α) của tụy bài tiết ra.

Tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon glucagon

- Tác dụng lên sự chuyển hóa gluxit

Tác dụng này là phân giải glycogen ở gan, cơ và làm tăng sự tạo thành các đường mới ở gan, do đó đã làm tăng nồng độ glucosơ trong máu.

+ Làm tăng sự phân giải glycogen ở gan: glucagon có khả năng làm tăng sự phân giải glycogen ở gan, nên đã làm tăng nồng độ của glucosơ trong máu, vì glucagon đã hoạt hóa adenylyclaza ở màng tế bào đích để tạo thành AMP vòng. Dưới tác dụng của AMP vòng, một chuỗi các phản ứng đã xảy ra trong bào tương, làm hoạt hóa các protein kinaza liên nhau để xúc tác các phản ứng thoái hóa glycogen thành glucosơ - 1 photphat, rồi glucosơ - 1 - photphat sẽ bị khử nhóm photphat và giải phóng glucosơ ra khỏi tế bào của gan.

+ Làm tăng sự tạo đường mới ở gan: glucagon có tác dụng làm tăng sự vận chuyển các axit amin vào tế bào gan, rồi sau đó lại làm tăng sự chuyển hoá của axit amin thành glucosơ. Cơ chế này do glucagon đã hoạt hóa nhiều enzym tham gia vào quá trình vận chuyển các axit amin thành glucosơ. Tác dụng này phải kể đến vai trò của các enzym đã tham gia chuyển pyruvat thành photphoenol pyruvat.

- Các tác dụng sinh lý khác của glucagon

+ Làm tăng phân giải lipit ở các mô lipit dự trữ: glucagon có tác dụng hoạt hóa enzym lipaza ở mô lipit dự trữ. Do đó, đã làm tăng sự phân giải lipit ở các mô lipit thành axit béo để cung cấp cho mục đích tạo ra năng lượng.

+ Ức chế sự tổng hợp triglyxerit ở gan và ức chế sự vận chuyển các axit béo từ máu vào gan. Do vậy, đã làm tăng lượng axit béo cung cấp cho các mô khác để tạo ra năng lượng.

+ Glucagon với nồng độ rất cao có thể làm tăng sự bài tiết mật và ức chế sự bài tiết axit HCl của dịch vị...

- Điều hòa sự bài tiết hoocmon glucagon

Sự bài tiết glucagon chủ yếu là phụ thuộc vào nồng độ của glucagon trong máu.

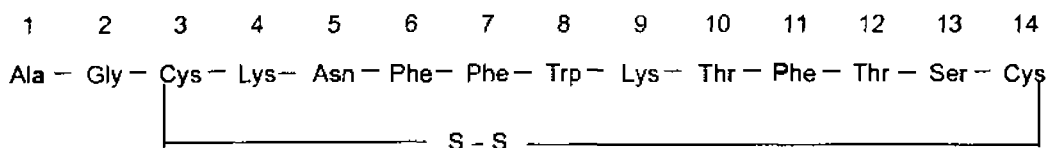
+ Do nồng độ của glucơ trong máu: tác dụng của nồng độ glucơ trong máu lên sự bài tiết glucagon thì hoàn toàn ngược lại với insulin. Nếu nồng độ glucơ trong máu bị giảm xuống sẽ kích thích các tế bào alpha (α) của tụy để làm tăng bài tiết hoocmon glucagon và ngược lại, khi nồng độ glucơ trong máu tăng cao sẽ làm giảm sự bài tiết hoocmon glucagon.

+ Do nồng độ của axit amin trong máu: nồng độ của axit amin trong máu tăng cao sẽ kích thích làm tăng bài tiết glucagon.

+ Do sự vận động: sự luyện tập, lao động có thể làm cho nồng độ của glucagon tăng lên từ bốn đến năm lần (cơ chế này chưa hiểu được rõ ràng). Người ta cho rằng có lẽ khi vận động và luyện tập đã làm cho nồng độ của axit amin trong máu tăng lên, đồng thời có cả vai trò của hệ thần kinh thực vật trong việc kích thích tuyến tụy.

c. Sinh lý tác dụng của hoocmon somatostatin

- Sơ lược về somatostatin: là một peptit gồm có 14 axit amin và có trọng lượng phân tử là 1640 (hình 285).



Hình 285. Cấu trúc của GIH hay somatostatin.

Tác dụng sinh lý chủ yếu của somatostatin

Somatostatin chỉ hoạt động như một hoocmon tại chỗ và có các tác dụng sinh lý chủ yếu sau đây:

+ Có tác dụng ức chế các hoạt động của các tiểu đảo Langerhans, vì vậy đã làm giảm sự bài tiết insulin và glucagon.

+ Có tác dụng làm giảm các nhu động của dạ dày, tá tràng và co bóp của túi mật.

+ Có tác dụng làm giảm sự bài tiết dịch và hấp thu ở đường tiêu hóa...

d. Rối loạn hoocmon tuyến tụy

- Ưu năng tuyến tụy là do:

+ Do có khối u tuyến tụy sẽ làm giảm đường trong máu.

+ Do tiêm nhiều insulin sẽ làm giảm đường huyết và giảm huyết áp...

+ Do uống nhiều nước đường.

- Nhược năng tuyến tụy: sẽ gây đái tháo đường, người bệnh sút cân rõ rệt, nếu không điều trị sẽ dẫn đến toan huyết rồi hôn mê...

e. Điều tiết sự bài tiết tuyến tụy

Điều hoà sự bài tiết insulin

Điều hoà bài tiết insulin bằng cơ chế thần kinh và thể dịch:

+ Cơ chế thần kinh: nếu kích thích thần kinh giao cảm và phó giao cảm sẽ có thể làm tăng bài tiết insulin.

+ Cơ chế thể dịch là do:

- Do nồng độ của glucosơ: nếu nồng độ glucosơ tăng cao đột ngột thì insulin sẽ được bài tiết ra nhiều hơn.
- Do nồng độ của axit amin: nồng độ của axit amin, đặc biệt là arginin và lysin cũng có tác dụng kích thích sự bài tiết ra insulin.
- Do hoocmon tại chỗ: do ống tiêu hoá bài tiết cũng có tác dụng gây bài tiết insulin (gastrin, secretin...).

Điều hoà sự bài tiết glucagon

+ Do nồng độ của glucosơ trong máu: tác động này hoàn toàn ngược lại với insulin.

+ Do nồng độ của axit amin: nồng độ của axit amin tăng cao trong máu sẽ làm tăng bài tiết glucagon.

+ Do sự vận động, luyện tập: tăng cường vận động, luyện tập sẽ làm tăng bài tiết glucagon...

5. Tuyến trên thận

Tuyến trên thận còn gọi là **tuyến thượng thận** là tuyến gồm có hai tuyến nhỏ nằm ở phía trên của hai quả thận, mỗi tuyến nặng khoảng 4 g. Về mặt cấu tạo: mỗi tuyến gồm có hai miền: miền vỏ và miền tủy (hình 286).

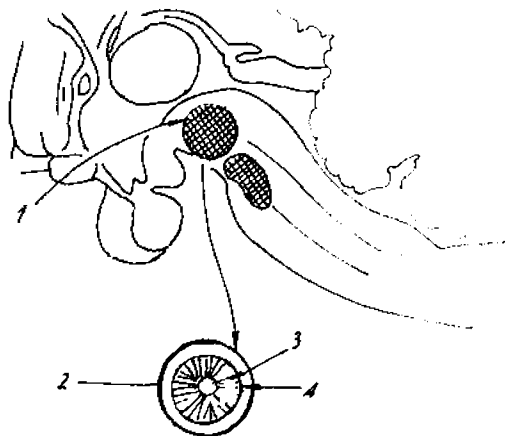
- Miền vỏ ở ngoài có màu trắng nhạt gồm có các tế bào tuyến.

- Miền tủy ở trong có màu nâu gồm có các tế bào thần kinh.

5.1. Miền vỏ tuyến trên thận

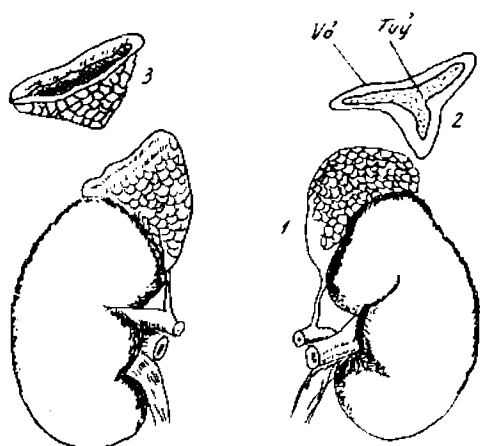
a. Sơ lược về miền vỏ

Miền vỏ gồm có ba lớp: ngoài cùng là lớp cầu, ở giữa là lớp bó và trong cùng là lớp lưới. Lớp cầu là lớp tế bào mỏng có chức năng bài tiết ra hoocmon của miền vỏ có tác dụng với sự chuyển hóa muối và nước mà đại diện là hoocmon andosteron. Lớp bó và lớp lưới thì bài tiết ra hoocmon cortisol và các hoocmon khác chuyển hoá đường và androgen.



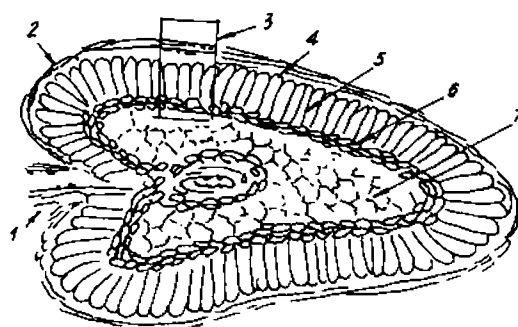
Hình 286. Sơ đồ tuyến trên thận.

1. Trung khu phản xạ chống bài niệu;
2. Tiết aldosteron;
3. Tủy tuyến trên thận;
4. Vỏ tuyến trên thận



Hình 287. Tuyến trên thận có vị trí "ăn trên, ngồi trước" đối với hai quả thận:

1. Tuyến; 2. Mặt cắt ngang cho ta thấy rõ vùng vỏ bọc ngoài vùng tủy; 3. Phần chỏm tuyến bị cắt ra.



Hình 288. Cấu tạo đại cương tuyến thượng thận:

1. Tĩnh mạch thượng thận; 2. Vỏ xơ;
3. Tuyến vỏ thượng thận; 4. Lớp cùng;
5. Lớp bọc; 6. Lớp lưới; 7. Tuyến tủy thượng thận.

b. Sinh lý hoocmon miễn vỏ

Các hoocmon miễn vỏ đều là hợp chất steroid, có nguồn gốc từ cholesterol được gọi là corticoit và được chia làm ba nhóm: nhóm có chức năng điều hòa muối (mineralocorticoit), nhóm có chức năng điều hòa đường (glucocorticoit) và nhóm có chức năng điều hòa sinh dục nam (androgen).

- *Tác dụng sinh lý của hoocmon andosteron với điều hòa muối và nước:* đây là hoocmon có tác dụng rất mạnh chiếm 90% tổng hoạt tính của nhóm. Nếu cơ thể thiếu toàn bộ hoocmon của miễn vỏ tuyến trên thận sẽ dẫn đến tử vong. Tác dụng chủ yếu của hoocmon andosteron là tác dụng lên các tế bào của ống thận, tế bào của ống tuyến mồ hôi và tế bào của ống tuyến nước bọt mà cụ thể là hoocmon andosteron sẽ điều hòa nồng độ các ion Na^+ và ion K^+ trong dịch ngoại bào.

+ Tác dụng của hoocmon andosteron làm tăng sự tái hấp thụ ion Na^+ và tăng bài xuất ion K^+ ở các tế bào ống thận. Andosteron khi đến các tế bào ống thận đặc biệt là các tế bào của ống lượn xa và ống góp sẽ hoạt hóa hệ gen ở nhân tế bào và làm tăng sự tổng hợp các enzym và các protein vận tải. Đặc biệt là tăng enzym $\text{K}^+ - \text{ATP}$ aza. Enzym này là thành phần chủ yếu của bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ ở màng đáy - bên của tế bào ống thận. Vì vậy, sẽ làm tăng sự tái hấp thụ ion Na^+ và tăng bài xuất ion K^+ .

+ Tác dụng của hoocmon andosteron lên thể tích dịch ngoại bào và huyết áp động mạch. Tuy andosteron có tác dụng làm tăng nhanh sự tái hấp thụ ion Na^+ ở ống thận nhưng nồng độ ion Na^+ trong dịch ngoại bào vẫn chỉ tăng rất ít. Vì ion Na^+ được tái hấp thụ sẽ tạo ra một lực thẩm thấu tương tự đối với nước, làm cho một lượng nước tương ứng sẽ được tái hấp thụ trở lại. Vì vậy, thể tích của dịch ngoại bào đã tăng lên và không làm thay đổi nhiều nồng độ ion Na^+ . Thể tích dịch ngoại bào tăng lên kéo dài từ 1-2 ngày đã làm tăng huyết áp của động mạch. Khi nồng độ của hoocmon andosteron mà tăng cao có thể làm tăng thể tích dịch ngoại bào từ 5-15%

và huyết áp động mạch cũng tăng lên từ 15-25 mm Hg. Ngược lại khi nồng độ hoocmon andosteron đã giảm xuống bằng không, thì một lượng lớn ion Na^+ sẽ bị mất đi qua đường nước tiểu và thể tích dịch ngoại bào cũng sẽ bị giảm xuống.

+ Tác dụng của hoocmon andosteron với tế bào của ống tuyến mồ hôi và ống tuyến nước bọt. Trên tế bào ống tuyến mồ hôi và ống tuyến nước bọt, hoocmon andosteron cũng có tác dụng làm tăng sự tái hấp thụ ion Na^+ và bài xuất ion K^+ , nhất là ở môi trường nóng. Nhờ có vai trò của hoocmon andosteron nên sự mất muối qua đường bay hơi của mồ hôi sẽ được giảm xuống thấp.

- *Điều hòa sự bài tiết hoocmon andosteron*: Sự điều hòa bài tiết hoocmon andosteron có liên quan chặt chẽ với điều hòa nồng độ của các chất điện giải, thể tích dịch ngoại bào... Ba yếu tố có tác dụng điều hòa sự bài tiết hoocmon andosteron là:

+ Khi tăng nồng độ ion K^+ trong dịch ngoại bào sẽ làm tăng sự bài tiết andosteron.

+ Khi tăng hoạt động của hệ thống renin - angiotensin cũng làm tăng sự bài tiết andosteron.

+ Khi tăng nồng độ ion Na^+ trong dịch ngoại bào sẽ làm giảm nồng độ của andosteron.

- *Tác dụng sinh lý của hoocmon cortisol với điều hòa glucit*:

+ Tác dụng lên sự chuyển hóa glucit:

- Có tác dụng làm tăng quá trình tạo thành đường mới ở gan như:

Vì cortisol đã có tác dụng là làm tăng cácenzym để tham gia vào quá trình chuyển hóa các axit amin thành glucosơ ở gan.

Vì cortisol đã làm tăng sự huy động các axit amin từ các mô ngoài gan (nhưng chủ yếu là từ mô cơ vào huyết tương để vào gan), do đó đã có tác dụng là thúc đẩy sự tạo thành glucosơ ở gan.

- Có tác dụng làm giảm sự tiêu thụ glucosơ ở các tế bào: hoocmon cortisol có tác dụng là làm giảm sự tiêu thụ glucosơ của các tế bào khắp cơ thể (cơ chế này cho đến nay vẫn chưa được rõ ràng).

+ Tác dụng lên sự chuyển hóa protein:

- Có tác dụng làm giảm protein của tế bào: tác dụng chính của hoocmon cortisol lên hệ thống chuyển hóa trong cơ thể như: làm giảm sự dự trữ protein ở các tế bào (trừ tế bào gan) vì hoocmon cortisol đã làm tăng sự thoái hóa protein ở tế bào và cũng làm giảm quá trình sinh tổng hợp protein ở đó.
- Có tác dụng làm tăng sự vận chuyển các axit amin vào tế bào của gan và cũng có tác dụng là làm tăng hàm lượng cácenzym để tham gia vào quá trình sinh tổng hợp protein ở gan. Như vậy, hoocmon cortisol đã làm tăng sử dụng các axit amin ở tế bào gan và cũng gây ra một số tác dụng khác.
- Có tác dụng làm tăng nồng độ các axit amin của huyết tương và làm giảm sự vận chuyển các axit amin vào tế bào (trừ gan).

+ Tác dụng lên sự chuyển hóa lipid: hoocmon cortisol có các tác dụng như sau:

- Làm tăng sự thoái hóa lipid ở các mô mỡ, nên đã làm tăng nồng độ axit béo tự do trong máu.
- Làm tăng sự oxy hóa axit béo tự do ở các tế bào để sinh ra năng lượng...

+ Tác dụng chống stress: ở tình trạng stress, ngay lập tức nồng độ của hoocmon ACTH của tuyến yên sẽ được tăng lên trong máu, sau đó ít phút thì sự bài tiết hoocmon cortisol cũng sẽ tăng lên, nhờ đó mà chống lại được các stress. Đó là tác dụng có tính chất sinh mạng (cơ chế chống stress của hoocmon cortisol là chưa rõ ràng). Tuy vậy, có người đã cho rằng có lẽ hoocmon cortisol đã huy động nguồn axit amin và lipid dự trữ để cung cấp năng lượng và nguyên liệu cho việc tổng hợp các hợp chất khác bao gồm cả glucocorticoid... Cũng có giả thuyết cho rằng hoocmon cortisol đã làm tăng sự vận chuyển nhanh chất dịch vào hệ thống mạch, nên giúp cho cơ thể chống lại được tình trạng shock.

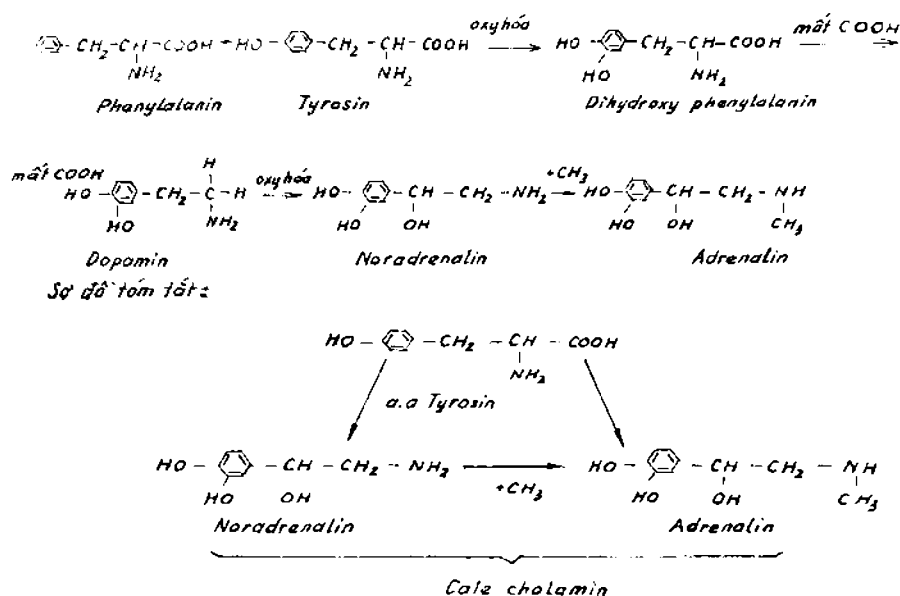
- Tác dụng sinh lý của hoocmon androgen với sự điều hòa sinh dục giống đực. Hoạt tính sinh học của hoocmon androgen có nguồn gốc từ vỏ tuyến trên thận là rất ít. Tuy vậy, hoocmon androgen đã có tác dụng sinh lý sau đây:

+ Với giống đực: Với giống đực đã được trưởng thành thì sự bài tiết quá nhiều hoocmon androgen ở vỏ tuyến trên thận đã không gây ra các biểu hiện về mặt lâm sàng. Nhưng ở trẻ em đã làm cho dương vật to lên trước tuổi và làm phát triển các đặc điểm sinh dục thứ phát trước tuổi dậy thì...

+ Với giống cái: nếu vỏ tuyến trên thận mà bài tiết quá nhiều hoocmon androgen thì sẽ gây ra hiện tượng nam hóa...

5.2. Miễn tử tuyến trên thận

Hoocmon tủy thượng thận được tổng hợp theo các bước sau:



Hình 289. Sinh tổng hợp hoocmon tủy thượng thận.

a. Sơ lược miễn tủy tuyến trên thận

Miễn tủy có nguồn gốc phôi thai từ lá ngoại phôi bì, cùng nguồn gốc với thần kinh giao cảm. Đó là các tế bào bài tiết ra hai loại hoocmon: adrenalin và noadrenalin (hai loại hoocmon này khác nhau ở nhóm methyl ($-\text{CH}_3$) và có ở hoocmon adrenalin).

b. Chức năng sinh lý của hoocmon miễn tủy

- Tác dụng sinh lý của hoocmon adrenalin, còn gọi là hoocmon miễn tủy

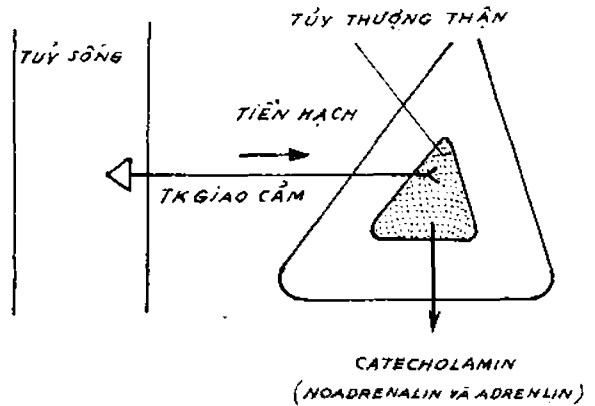
+ Tác dụng lên cơ tim: làm cho tim đập nhanh hơn và tăng lực co bóp của cơ tim.

+ Tác dụng lên mạch máu: làm co mạch ở dưới da, giãn mạch vành, mạch não, mạch thận...

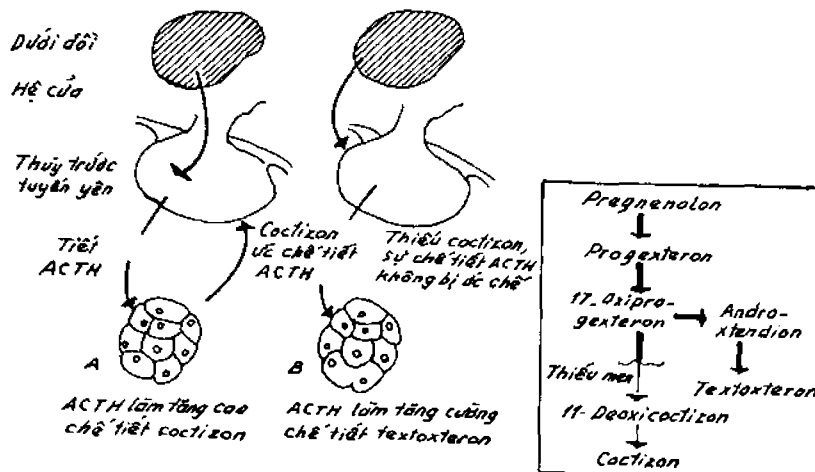
+ Tác dụng lên các cơ trơn khác: làm giãn cơ trơn của ruột non, tử cung, phế quản và bàng quang...

+ Tác dụng lên chuyển hóa: làm tăng sự chuyển hóa của toàn cơ thể.

+ Tác dụng lên sự phân giải: làm tăng sự phân giải glycogen thành glucosơ ở gan và cơ để giải phóng vào máu.



Hình 290. Thần kinh giao cảm chi phối tủy thượng thận chỉ gồm có riêng sợi tiền hạch, không có sợi hậu hạch. Thay vào đó những catecholamin, noradrenalin và adrenalin được giải phóng vào máu như những hoocmon để đáp ứng với hoạt động thần kinh tiền hạch.



Hình 291. Mối liên hệ ngược trong hệ thống tuyến yên – tuyến trên thận.

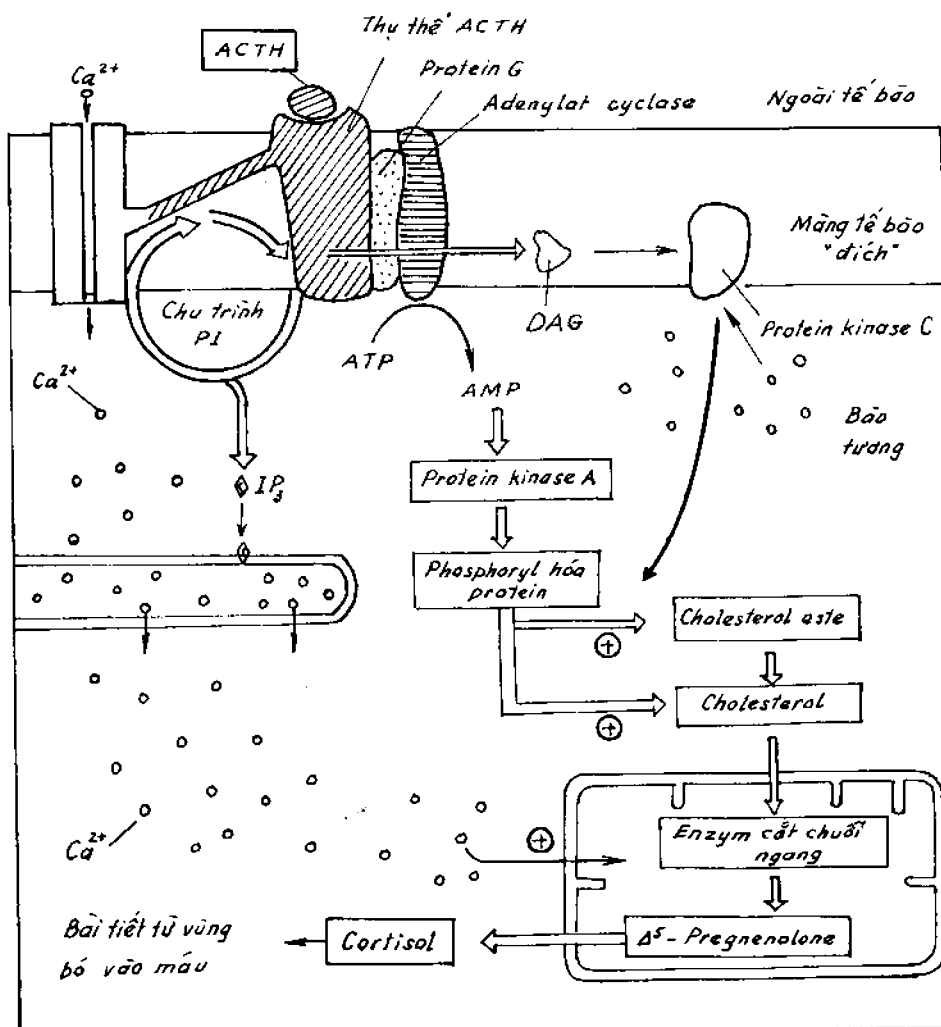
A. Sự điều chỉnh chức năng của tuyến trên thận bởi hoocmon kích thích vỏ tuyến trên thận (ACTH). Nhân tố từ phần dưới đồi đến tuyến yên kích thích tiết ACTH, ACTH kích thích tăng cường tổng hợp cortisol trong vỏ tuyến trên thận, còn khi cortisol vào tuyến yên tại ức chế sự tiết ACTH; B. Một trong các dạng nam hóa thì trong vỏ tuyến trên thận thiếu hẳn men cần thiết cho sự biến đổi progesteron thành cortisol do đó sự tổng hợp cortisol bị giảm xuống mạnh. ACTH không thể tăng cường sự tổng hợp đó và vì vậy sự tiết ACTH không bị ức chế và sự tiết ra nhiều ACTH dẫn tới làm cho vỏ tuyến trên thận tăng cường tiết androgen (nói riêng là testosterone) thay thế cho cortisol.

- Tác dụng sinh lý của hoocmon noadrenalin

Nhìn chung tác dụng sinh lý của hoocmon noadrenalin (*noradrenalin*) là cơ bản giống với adrenalin. Nhưng tác dụng lên hệ mạch máu thì mạnh hơn, làm tăng cả huyết áp tối đa và tối thiểu. Tác dụng lên cơ tim, lên cơ trơn và đặc biệt lên sự chuyển hóa thì yếu hơn hoocmon adrenalin.

- Cơ chế tác dụng của hoocmon adrenalin và noadrenalin: cũng như các hoocmon khác, khi hai hoocmon này đến các tế bào đích, đầu tiên là gắn với các receptor ở trên màng tế bào đích và tạo thành phức hợp hoocmon - receptor. Phức hợp hoocmon - receptor sẽ hoạt hóa một chuỗi các phản ứng hóa học tiếp theo xảy ra tại bào tương của tế bào đích. Tại các tế bào đích có hai loại receptor để tiếp nhận hoocmon adrenalin và noadrenalin, đó là anpha (α) receptor và beta (β) receptor.

- Điều hòa bài tiết hoocmon miễn tủy: Các tác nhân sau đây sẽ là tác nhân kích thích sự bài tiết hoocmon adrenalin và noadrenalin: như hàm lượng đường trong máu giảm, huyết áp giảm, cơ thể bị lạnh và tác nhân stress...



Hình 292. Hệ thống kích thích sự tổng hợp và giải phóng cortisol bởi ACTH ở vùng vỏ của vỏ thượng thận.

6. Tuyến sinh dục

Tuyến sinh dục của giống đực là tinh hoàn và tuyến sinh dục của giống cái là buồng trứng. Đây là các tuyến pha vừa có chức năng sinh lý nội tiết lại vừa có chức năng sinh lý ngoại tiết. Chức năng sinh lý ngoại tiết sản sinh ra tinh trùng và trứng, còn chức năng nội tiết sản sinh ra các hormone sinh dục giống đực và giống cái. Buồng trứng và tinh hoàn đều có nguồn gốc phôi thai từ mầm niệu - sinh dục.

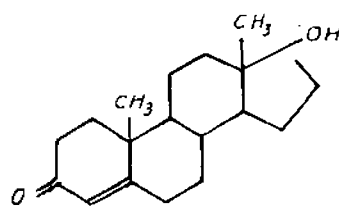
6.1. Tuyến sinh dục đực

a. Sơ lược về tuyến sinh dục của giống đực

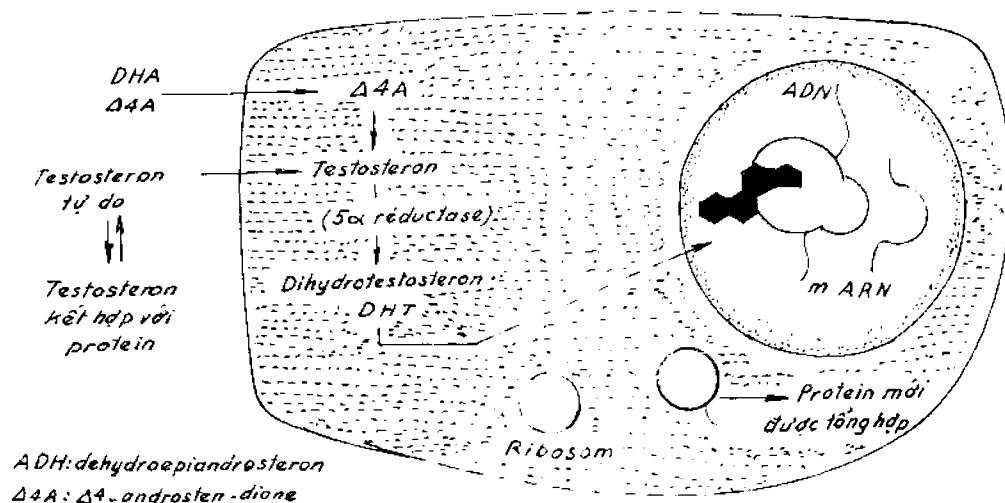
Tuyến sinh dục đực là hai tinh hoàn (đã được trình bày ở chương sinh lý sinh sản).

b. Các hormone sinh dục đực

Các hormone này là các hormone sinh dục của giống đực được gọi chung là androgen (miễn vỏ tuyến trên thận cũng bài tiết ra hormone androgen). Các tế bào leydig của dịch hoàn sản sinh ra hormone testosterone. Testosterone bản chất hóa học là thuộc nhóm steroid có 19 carbon. Ngoài ra còn có một số hormone khác như: hormone andosteron, hormone andostadiol... (hình 293, 294)



Hình 293. Cấu trúc hóa học của testosterone



Hình 294. Cơ chế tác dụng của testosterone.

Tác dụng sinh lý chủ yếu các hormone của giống đực

+ Có chức năng quan trọng biệt hóa giới tính ở thời kỳ còn là bào thai hay ở con vật sơ sinh như loài gặm nhấm (chuột).

+ Duy trì và kích thích sự phát triển cơ quan sinh dục đực và các tuyến sinh dục phụ.

+ Làm xuất hiện các đặc tính sinh dục thứ phát của giống đực như: phát triển mào, cựa và mấu lông ở gà trống, hươu, nai đực thì có sừng. Bò đực có nở vai, cơ bắp phát triển, mọc râu, vỗ tiếng (ở người)...

+ Tham gia vào các quá trình chuyển hóa các chất, tăng đồng hoá làm phát triển cơ thể, sự tăng tổng hợp protein, cân bằng dương về N, tổng hợp glycogen ở cơ, tăng dị hóa lipit...

+ Kích thích thần kinh hưng phấn, gây ra các phản xạ về sinh dục giống đực.

- Điều tiết sự bài tiết hoocmon sinh dục giống đực.

+ Do tác dụng điều hòa của hoocmon LH của tuyến yên, hoocmon LH đã có tác dụng là dinh dưỡng cho các tế bào leydig và kích thích các tế bào này bài tiết ra hoocmon testosterone.

+ Các kích thích của ngoại cảnh như: mùi, hình dáng con vật, những thay đổi về nhiệt độ, ánh sáng, thức ăn... sẽ tác động vào hệ thần kinh, qua vỏ não, xuống vùng dưới đồi kích thích để bài tiết FRF, LRF xuống tuyến yên thúc đẩy tuyến yên bài tiết ra hoocmon FSH và hoocmon LH theo máu đến kích thích tinh hoàn bài tiết hoocmon testosterone.

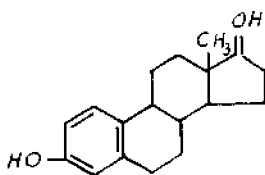
6.2. Tuyến sinh dục cái

a. Sơ lược về tuyến sinh dục cái

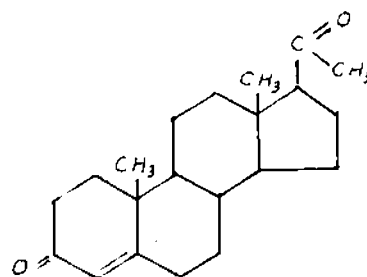
Tuyến sinh dục cái chủ yếu là hai buồng trứng (đã được trình bày ở chương sinh lý sinh sản).

b. Các hoocmon sinh dục cái

Các hoocmon sinh dục cái gồm có các hoocmon như: estrogen, progesterone và hoocmon của nhau thai (hình 295, 296).



Hình 295. Cấu trúc hóa học của estrogen.



Hình 296. Cấu trúc hóa học của progesterone.

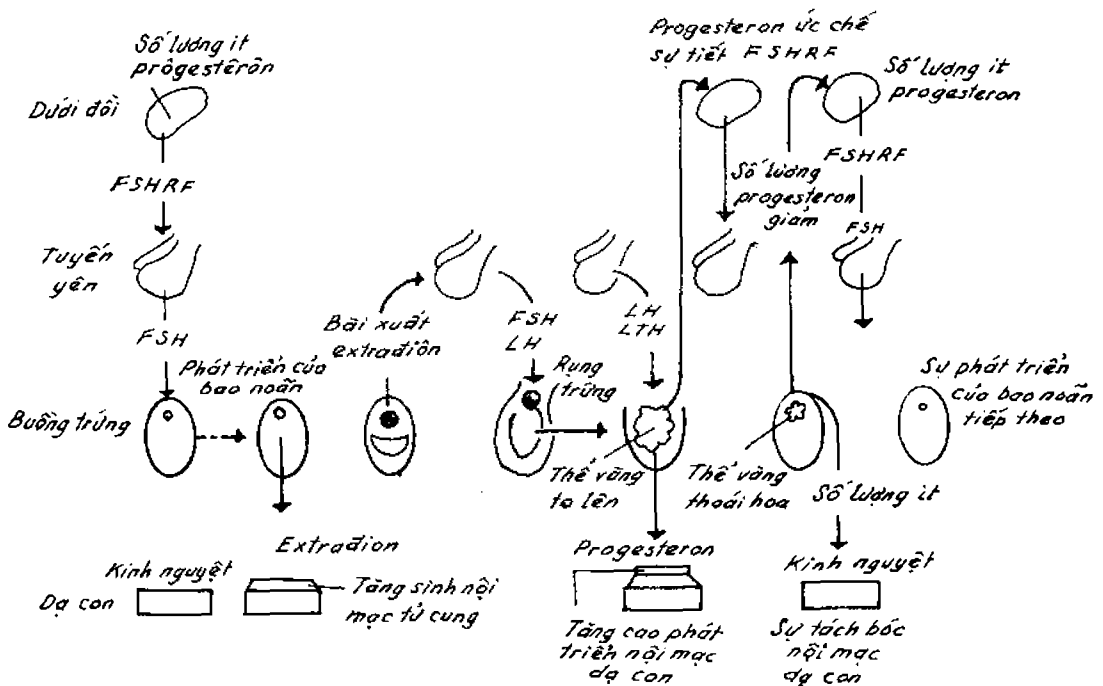
Chức năng sinh lý của hoocmon estrogen

- *Sơ lược về hoocmon estrogen*: do các tế bào hạt trong các mô của bao noãn bài tiết ra và được chứa trong xoang của bao noãn. Estrogen gồm có ba loại estradiol, estriol và estron (gọi là folliculin) tác dụng mạnh nhất là estradiol. Một lượng nhỏ của các hoocmon này cũng còn được bài tiết ra từ các tế bào thể vàng nhau thai. Hàm lượng của các hoocmon này ở trong máu phụ thuộc vào các giai đoạn của chu kỳ kinh nguyệt và thời kỳ thai nghén ở người (trước lúc rụng trứng là 300-400 µg/24 giờ và sau khi rụng trứng là 180-200 µg/24 giờ).

- Tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon estrogen

+ Tác dụng chính: gây ra hiện tượng động dục (do hưng phấn vỏ não) phát triển của cơ quan sinh dục và các đặc tính sinh dục thứ cấp ở động vật cái và phụ nữ. Bắt đầu ở tuổi dậy thì hoocmon estrogen đã có tác dụng là thúc đẩy trứng phát triển, thành thực, chín và rụng trứng.

- + Làm tăng sinh các tế bào niêm mạc ở âm đạo, tăng sinh tế bào tử cung và ống dẫn trứng. Lý do chính là tăng cường quá trình sinh tổng hợp protein qua cơ chế hoocmon - gen.
- + Làm cho hệ thống ống dẫn của tuyến vú phát triển.
- + Làm xuất hiện các đặc tính sinh dục phụ như: (khung xương nhỏ, tuyến vú phát triển...).
- + Với cơ trơn của tử cung: làm tăng diện tích bề mặt của cơ trơn, tăng tổng hợp protein trong cơ cơ, nên trong thời kỳ động dục ống dẫn trứng tăng cường các nhu động để tạo điều kiện cho tinh trùng di động nhanh hơn...
- + Tăng sự tổng hợp protein và lipid.
- + Kích thích tuyến yên bài tiết ra hoocmon LH và hoocmon prolactin...



Hình 297. Mối tương quan giữa các hoocmon của phần dưới đồi, tuyến yên và buồng trứng trong quá trình điều chỉnh các hiện tượng khác nhau trong suốt chu kỳ kinh nguyệt của phụ nữ.

FSH – hoocmon kích bào noãn; LH- hoocmon lutein; LTH – hoocmon kích thể vàng;

FSHRF- nhân tố gây chế tiết FSH.

Chức năng sinh lý của hoocmon progesteron

- Sơ lược về hoocmon progesteron (hoocmon thể vàng). Sau khi trứng chín và đã rụng ra khỏi nang, tại đó các mạch máu và tế bào sắc tố thể vàng đã phát triển thành thể vàng (hoàng thể). Thể vàng sẽ bài tiết ra hoocmon progesteron là một steroid có 21 cacbon. Nếu trứng được thụ tinh động vật đã có chứa, thì thể vàng phát triển và tồn tại gần hết trong thời gian có chứa. Nếu động vật mà không có chứa thì thể vàng sẽ bị teo dần và thoái hóa đi. Một lượng nhỏ thể vàng cũng được bài tiết ra từ miền vỏ của tuyến trên thận, tinh hoàn và nhau thai.

- Tác dụng sinh lý chủ yếu của hormone progesteron

+ Kích thích sự phát triển hơn nữa của niêm mạc tử cung, âm đạo... và lưới mao mạch ở tử cung để chuẩn bị các điều kiện thuận lợi để đón hợp tử về làm tổ và phát triển của thai nhi.

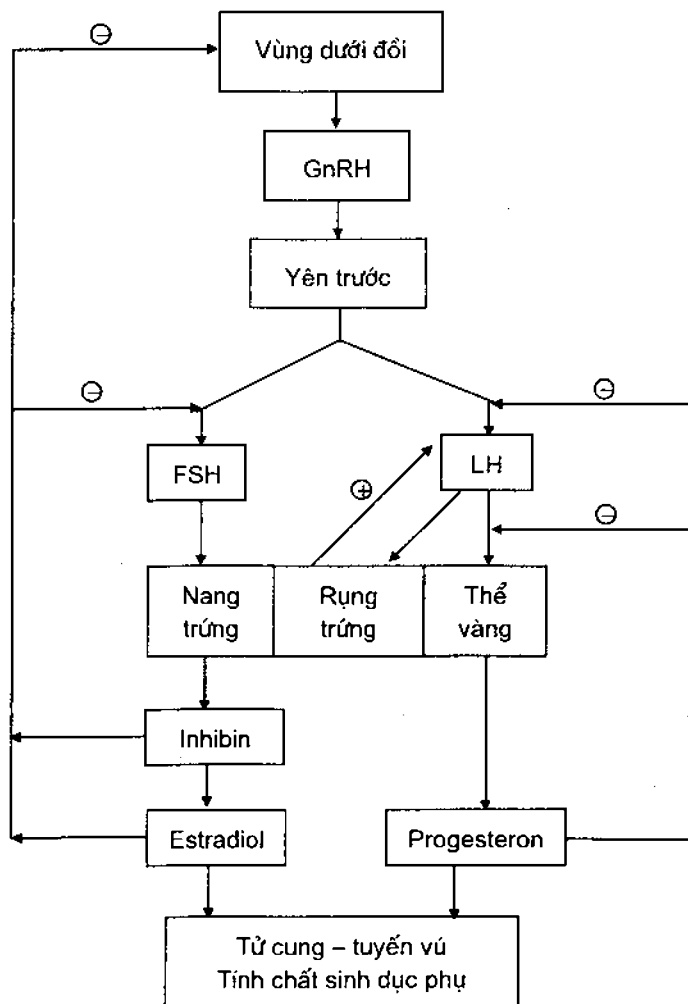
+ Là hormone có tác dụng để trợ thai rất quan trọng, làm cho nhau thai phát triển và duy trì sự phát triển của thai cho tới khi đẻ ra.

+ Làm giảm tính mẫn cảm của cơ trơn tử cung với hormone oxytocin. Do vậy, đã ức chế được sự co bóp của cơ trơn tử cung, làm cho tử cung yên tĩnh khi có thai, tránh được sảy thai và đẻ non...

+ Kích thích sự phát triển của tế bào tuyến vú và hình thái của xoang tiết.

+ Ức chế sự sản sinh ra hormone FSH và hormone LH của tuyến yên, do vậy đã ức chế quá trình phát triển của bao noãn. Vì vậy, động vật cái không động dục và không rụng trứng nữa...

- Điều hòa sự bài tiết hormone progesteron. Hormone progesteron được bài tiết là do sự điều hòa của hormone LH của tuyến yên (theo cơ chế điều hòa ngược).



Hình 298. Sơ đồ về liên quan vùng dưới đồi – tuyến yên và tuyến sinh dục

Ghi chú: (-) Kiểm soát ngược âm tính;

(+) Kiểm soát ngược dương tính.

Chức năng sinh lý của hoocmon nhau thai

- Sơ lược về hoocmon nhau thai: khi hợp tử đã bắt đầu làm tổ ở tử cung thì túi phôi đã được hình thành và phát triển, rồi lớn lên thành nhau thai. Thai nhi nối với nhau thai qua cuống rốn. Nhau thai có tác dụng dinh dưỡng cho thai nhi phát triển. Ngoài ra nhau thai còn là một tuyến nội tiết tạm thời để tiết ra các hoocmon như prolactin A (có tác dụng như hoocmon FSH), prolactin B (có tác dụng như hoocmon LH).

- Tác dụng sinh lý của hoocmon progesteron: cuối thời kỳ có chửa nhau thai bài tiết ra nhiều progesteron để thay thế cho hoocmon progesteron của thể vàng. Thời kỳ có chửa ở giai đoạn cuối, nhau thai cũng bài tiết ra nhiều estrogen có tác dụng làm tăng sự miễn cảm của cơ trơn tử cung với oxytocin. Relaxin được sản sinh ra ở cuối thời kỳ có chửa và có tác dụng làm giãn dây chằng xương chậu, mở cổ tử cung để gây đẻ. Ở người nhau thai bài tiết gồm hoocmon nhau thai gọi là HCG (human - chorionic gonadotropin) gồm có một ít prolactin A (tác dụng như FSH) và nhiều prolactin B (tác dụng như LH), HCG xuất hiện khá sớm. Ngày có chửa thứ tám hoocmon HCG đã có trong nước tiểu và máu, hàm lượng cao nhất vào ngày thứ 50-60, sau đó thì giảm dần, đến ngày thứ 80 là rất thấp và duy trì như vậy cho tới khi đẻ ra.

Sự xuất hiện của hoocmon HCG trong nước tiểu và trong máu của phụ nữ có thai ngay trong tuần lễ đầu đã được ứng dụng trong việc chẩn đoán phụ nữ có thai sớm.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Trình bày khái niệm về các tuyến nội tiết. Hệ thống nội tiết có ý nghĩa sinh học như thế nào đối với sự điều hoà cơ thể?
2. Nêu các ví dụ để chứng minh tính không đặc trưng của hoocmon đối với cơ thể các động vật khác nhau.
3. Tại sao nói các hoocmon được sản sinh ra với liều lượng rất ít nhưng lại có hoạt tính sinh học rất cao?
4. Trình bày đặc tính của các hoocmon
5. Mô tả các tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon
6. Phân biệt nhóm các hoocmon có bản chất protein và nhóm các hoocmon có bản chất lipid.
7. Cơ chế tác dụng của hoocmon thông qua chất truyền tin thứ 2 diễn ra như thế nào?
8. Giải thích cơ chế gây nên bệnh tiểu đường túyp II ở người.
9. Miêu tả cơ chế tác dụng của hoocmon thông qua hệ thống hoạt hoá gen
10. Tại sao hoocmon tác động lên gen mà không gây ra đột biến gen?
11. Cơ thể người có hai hệ thống điều hoà các chức năng sống là thần kinh và thể dịch. Để đảm bảo tính thống nhất trong hoạt động, hai hệ thống này đã có mối quan hệ với nhau như thế nào?

12. Có ý kiến cho rằng: “các tuyến nội tiết tiết ra hoocmon và ngược lại hoocmon chỉ do các tuyến nội tiết tiết ra”, mệnh đề nào đúng, mệnh đề nào sai? Nếu sai vì sao?
13. So sánh sự điều hoà bài tiết hoocmon theo cơ chế âm tính và cơ chế dương tính.
14. Nêu các vai trò sinh học chủ yếu của tuyến yên.
15. Hoocmon tuyến giáp trạng có vai trò như thế nào đối với cơ thể?
16. Trình bày tác dụng sinh lý của hoocmon tuyến cận giáp.
17. Tại sao nói tuyến tụy là tuyến pha?
18. Phân tích mối quan hệ giữa insulin, glucagon và gluco.
19. Nêu tác dụng sinh lý chủ yếu các hoocmon của giống đực.
20. Trình bày tác dụng sinh lý chủ yếu của hoocmon estrogen và hoocmon progesterone.
21. Sơ đồ hoá các nguyên lý hoạt động của sinh lý nội tiết.

CHƯƠNG XI

SINH LÝ SINH SẢN

I. Ý NGHĨA CỦA SINH LÝ SINH SẢN

- Sinh sản là một đặc điểm đặc trưng nhất của mọi cơ thể sống. Mọi động vật và con người đã luôn cố gắng để tạo ra những cá thể mới giống mình để thay thế cho các cá thể bố, mẹ đã bị chết đi do nhiều nguyên nhân khác nhau như: chết vì tuổi già, bệnh tật, tai nạn, bị các động vật khác ăn thịt và dùng cho các nhu cầu làm thực phẩm của con người... Sinh sản là bản năng của mọi sinh vật để bảo tồn nòi giống và cũng là đặc điểm đặc trưng của sinh vật khi so sánh với phi sinh vật.

- Đối với con người hiện nay cũng như trong lâu dài, vấn đề sinh sản cần phải được xem xét cả về mặt xã hội. Toàn thế giới đang đứng trước sự bùng nổ dân số, dân số Việt Nam hiện nay là khoảng 86 triệu người (số liệu năm 2009) và dân số thế giới là khoảng 6,3 tỷ người, mỗi năm tăng lên thêm 77 triệu người. Theo dự báo của Liên hợp quốc đến năm 2110 dân số thế giới sẽ là 10,5 tỷ người. Dân số càng tăng lên thì chất lượng cuộc sống của con người lại càng bị giảm xuống. Vì vậy, việc giảm tỷ lệ phát triển dân số hàng năm hiện nay cũng như trong lâu dài là một yêu cầu cấp bách trong chiến lược phát triển của mọi quốc gia trên thế giới. Do đó, mỗi con người phải tự giác thực hiện việc sinh đẻ có kế hoạch.

- Đối với ngành chăn nuôi gia súc và gia cầm thì lại cần phải đẩy mạnh quá trình sinh sản như: tăng số lứa đẻ trong năm, đẻ nhiều con trong một lứa... Điều này rất quan trọng và cần thiết trong việc phát triển ngành chăn nuôi hiện nay cũng như trong tương lai lâu dài.

II. CÁC HÌNH THỨC SINH SẢN CHỦ YẾU Ở ĐỘNG VẬT VÀ CON NGƯỜI

Ở động vật và con người có hai hình thức sinh sản chủ yếu là: sinh sản vô tính và sinh sản hữu tính.

1. Sinh sản vô tính

Cơ sở của sự sinh sản vô tính (SSVT) là quá trình nguyên phân. Sinh sản vô tính có một số ưu điểm như: với những động vật mà có số lượng rất ít hoặc không có được khả năng di chuyển. Sinh sản mà cá thể thứ nhất không cần gặp cá thể thứ hai hoặc trong trường hợp mà mật độ các cá thể trong quần thể quá thấp. Sinh sản vô tính còn cho phép là tăng được hiệu suất sinh

sản, vì đã không phải tiêu tốn năng lượng cho việc tạo thành giao tử và thụ tinh... Tuy vậy, SSVT còn có những bất lợi như: việc tạo thành những quần thể mới là hoàn toàn thống nhất về mặt di truyền và nếu môi trường sống là không thuận lợi, toàn bộ quần thể có thể bị tiêu diệt cùng một lúc... Với hình thức sinh sản này, thì sự sinh sản ra các thế hệ mới chỉ là do một cá thể tham gia hoặc bằng cách phân đôi, hoặc nảy chồi. Hình thức này đã không phụ thuộc vào sự tiến hoá của động vật. Ngay ở con người cũng có thể sinh sản vô tính như: sinh đôi cùng trứng. Sinh sản vô tính là sự sao chép nguyên bản bộ gen của cá thể đã sinh ra nó, mà không có sự tham gia của tế bào sinh dục đực và tế bào sinh dục cái. Nền tảng của SSVT là quá trình nguyên phân. Sinh sản vô tính là hình thức sinh sản sơ khai ở động vật đơn bào và phổ biến ở các động vật bậc thấp như: vi khuẩn, sinh vật đơn bào và các sinh vật đa bào bậc thấp. Đã có một số hình thức của sinh sản vô tính của động vật như:

1.1. Nảy chồi

Thủy tức, san hô sinh sản bằng cách nhờ sự nảy chồi (Budding), chồi phát triển đủ độ lớn sẽ được tách khỏi cơ thể mẹ để sống độc lập (hình 299). Trong một số trường hợp thì cá thể con có thể sẽ không tách rời khỏi cá thể mẹ, mà vẫn được dính vào cơ thể mẹ và dần dần hợp lại thành một tập đoàn lớn hơn, ví dụ như san hô...

1.2. Phân mảnh

Cá thể bố, mẹ có thể tự phân thành hai hay nhiều phần tương đối bằng nhau, sau đó thì mỗi phần lại được phát triển thành một cơ thể mới hoàn chỉnh gọi là phân mảnh (fragmentation). Ví dụ như hải quỳ sinh sản bằng cách nhân đôi (hình 300). Ở người, trường hợp khi phôi ở giai đoạn phát triển sớm cũng có thể tách ra thành hai, ba... phôi và sau đó mỗi phôi sẽ được phát triển thành một cơ thể mới.

1.3. Tái sinh

Hiện tượng tái sinh (regeneration) ở động vật là sự tái tạo ra một phần cơ thể đã bị huỷ hoại đi, ví dụ như sao biển khi bị đứt đi



Hình 299. Hiện tượng nảy chồi ở thủy tức (Campbell, Mitchell & Reece, 1994)



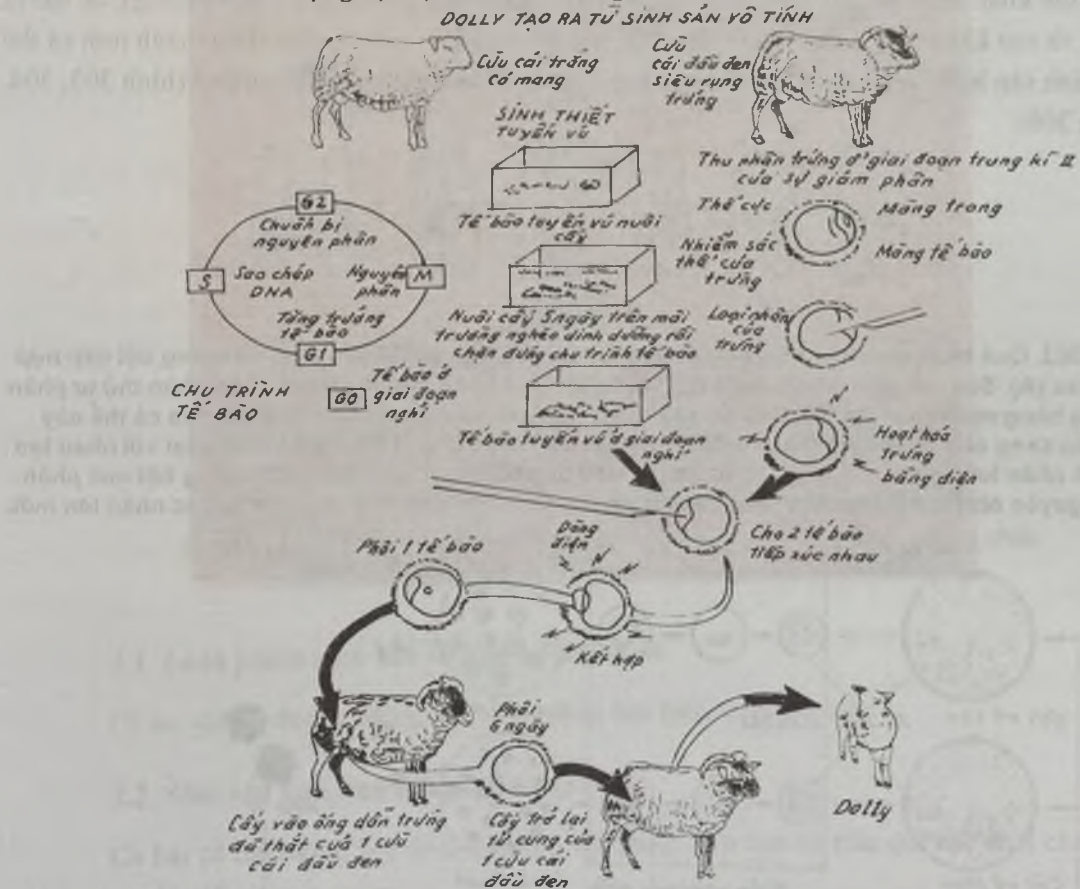
Hình 300. Một hải quỳ đang phân đôi (Campbell, Mitchell & Reece, 1994)

mất một cánh, cánh này sẽ được mọc lại (hình 301). Bản thân sự tái sinh ở trên không được xem là sinh sản vì nó không tạo thêm được cá thể mới. Nhưng ở một số trường hợp cũng ở con sao biển khi bị cắt nhỏ thành nhiều mảnh, thì những mảnh nào còn được dính một phần của đĩa trung tâm thì sẽ được tái sinh thành những con sao biển mới. Đó là một hình thức ĐVT. Ở tôm, cua cũng có khả năng tái sinh ở các bộ phận đã bị mất đi. Ở động vật bậc cao như thằn lằn cũng có khả năng tái sinh đuôi khi bị mất đuôi... Trong ngành chăn nuôi hiện nay, đang cố gắng để "tái sinh nhân tạo" cả một cơ thể từ những tế bào và mô đã phân hoá nhờ tác dụng của các hoá chất để sản sinh ra hàng loạt "phôi tái sinh", sau đó đem cấy vào các cơ thể nuôi để được những cơ thể mới, đặc biệt là những động vật quý hiếm và đẻ ít con.



Hình 301. Cánh sao biển đang tái sinh
(Campell, Mitchell & Reece, 1994)

1.4. Sinh sản vô tính ở động vật bậc cao và con người



Hình 302. Quy trình tạo dòng cừu Dolly (La Recherche, 1997).

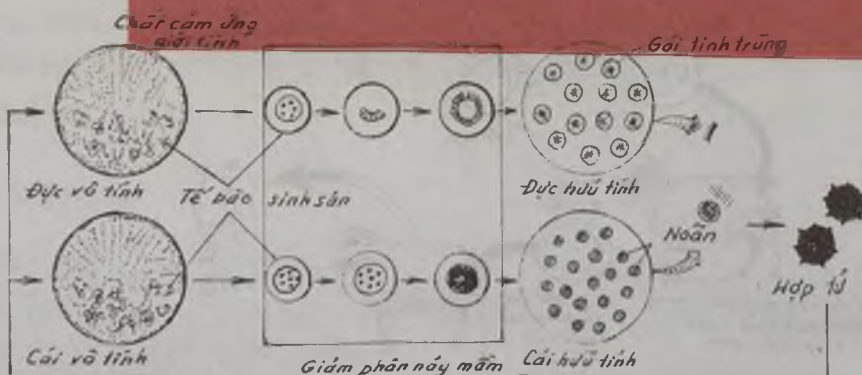
Lần đầu tiên trên thế giới vào ngày 27 tháng 2 năm 1997, Tiến sĩ Ian Wilmut ở Scotland một xứ vùng phía Bắc nước Anh đã báo tin rằng, ông đã thành công trong phương pháp sinh sản vô tính cừu non Dolly giống mẹ như đúc (hình 302). Trong những năm vừa qua, sau công trình sinh sản vô tính ở cừu Dolly, các nhà khoa học cũng đã thành công trong việc nhân bản vô tính với bê, lợn, mèo, chuột... Thủ tướng Anh Tony Blair đã chấp nhận cho các nhà khoa học nước này nuôi cấy các phôi người nhưng chỉ được sử dụng cho trị liệu mà thôi. Tuy vậy, cho đến nay việc nhân bản ở người như ở Mỹ, và 19 nước ở châu Âu khác như Pháp, Italia, Thụy Điển, Tây Ban Nha... đã bị phản đối quyết liệt. Trong đó có Nga là một trong những quốc gia đầu tiên đã phát hiện ra phương pháp nhân bản cũng đề xuất và kiến nghị hãy tạm dừng các công trình thử nghiệm nhân bản ở người trong một số năm nữa, để có thời gian xem xét thêm về các khía cạnh xã hội và đạo đức của vấn đề. Nhiều người rất lo ngại rằng một khi nhân bản ở người thành công, thì thế giới của chúng ta sẽ trở thành "ngôi nhà chung" với bao điều phức tạp và rắc rối vì đi đâu cũng gặp những người giống nhau 100%.... Điều gì sẽ xảy ra nếu nhân bản người sẽ trở nên phổ biến và đã chống lại sự sinh sản tự nhiên của con người. Liệu có tác động gì đến quá trình tiến hoá của con người sau này không?

2. Sinh sản hữu tính

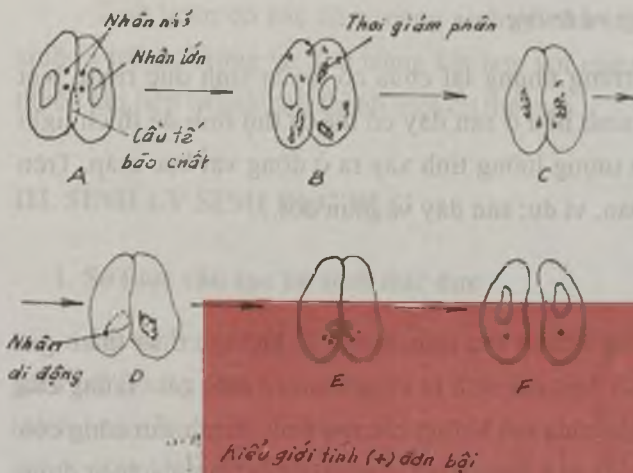
Sinh sản hữu tính ở động vật và con người là hình thức sinh sản phải có sự tham gia của hai cá thể khác nhau về giới tính như: đực và cái (sự kết hợp giữa tinh trùng và trứng), để tạo ra hợp tử và sau khi đã phân chia nhiều lần liên tiếp nhau, phôi sẽ được phát triển thành một cá thể mới. Sinh sản hữu tính ở động vật thường gặp với các hình thức chủ yếu sau đây (hình 303, 304, 305 và 306).



Hình 303. Quá trình sinh sản hữu tính ở tiêm mao trùng. Hai cá thể có nhân bé lưỡng bội tiếp hợp với nhau (A). Sau lần giảm phân thứ 1 (B) và thứ 2 (C). 3 nhân con thoái hóa, còn nhân thứ tư phân chia bằng nguyên phân (D). Sau đó xảy ra sự thụ tinh trao đổi, mỗi một nhân của cá thể này chuyển sang cho cá thể kia (E), sau đó các nhân đơn bội trong mỗi cá thể liên kết lại với nhau tạo thành nhân lưỡng bội mới (F). Các nhân lớn đầu tiên biến mất, còn hai nhân lưỡng bội mới phân chia nguyên nhiễm vài lần, từ chúng cuối cùng sẽ tạo thành các nhân bé mới và các nhân lớn mới.



Hình 304. Sinh sản hữu tính ở *V. carteri*.



Hình 305. Hiện tượng tiếp hợp ở trùng roi (Strickberger, 1985)

- Hai trùng roi tạo cầu nối tế bào chất;
- Nhân nhỏ phân chia giảm nhiễm tạo tám nhân đơn bội, nhân lớn thoái hóa;
- Chỉ còn một nhân nhỏ tồn tại ở mỗi cá thể;
- Nhân nhỏ còn lại sẽ phân chia tạo một nhân nhỏ bất động và một nhân nhỏ di động;
- Nhân nhỏ di động đi qua cầu nguyên sinh chất và thụ tinh cho nhân nhỏ bất động của cá thể kia;
- Nhân lưỡng bội hình thành và phân chia đẳng nhiễm tạo một nhân lớn mới và hai nhân nhỏ khi hai cá thể trùng roi tách ra.



Hình 306. Sinh sản hữu tính ở *Chlamydomonas* (Strickberger, 1985).

- Sinh sản vô tính; 2. Sinh sản hữu tính; 3. Giao phối; 4. Hợp nhất tế bào chất; 5. Hợp tử lưỡng bội; 6. Trưởng thành - Phân chia giảm nhiễm.

2.1. Luân phiên sinh sản vô tính và hữu tính

Cả hai thể hệ đều là lưỡng bội, ví dụ: loài bọt biển, ruột khoang ...

2.2. Sinh sản hữu tính bằng cách tiếp hợp

Cả hai cá thể lưỡng bội được kết hợp với nhau, tiếp hợp và trao đổi các chất cho nhau, ví dụ: trùng đế giấy *Paramecium*.

2.3. Sinh sản hữu tính bằng tinh trùng và trứng

Sinh sản hữu tính bằng tinh trùng và trứng nhưng lại chưa có tuyến sinh dục riêng biệt như hải miên. Một số loài động vật sống ký sinh như ở sán dây có thể tự thụ tinh để thích nghi với lối sống đơn trên cơ thể vật chủ như hiện tượng lưỡng tính xảy ra ở động vật bậc thấp. Trên cùng một cơ thể có cả buồng trứng và tinh hoàn, ví dụ: sán dây và giun đốt...

2.4. Hiện tượng trinh sản

Là sự phát triển của cá thể mới từ trứng không thụ tinh, nghĩa là không có sự tham gia của tinh trùng. Hồ Baican ở Nga chỉ có loài cá diếc cái sinh ra cũng toàn cá diếc cái. Trứng của cá đã nhờ một cơ chế đặc trưng nào đó, tự phân chia mà không cần thụ tinh. Trinh sản cũng còn gặp ở một số thằn lằn, gà tây ở Mỹ. Người ta đã gây được trinh sản nhân tạo bằng cách sử dụng các tác nhân kích thích khác nhau như: nhiệt độ, độ pH, các chất hoá học...

Trinh sản còn được gặp ở một số loài giáp xác, côn trùng như ong, kiến... Ví dụ với ong sau khi đã giao phối, ong chúa giữ tinh dịch trong túi có van đóng, mở. Ong chúa chủ động mở van để thụ tinh cho trứng. Trứng thụ tinh sẽ nở ra ong cái (ong chúa) hoặc ong thợ. Trứng không được thụ tinh sẽ được nở thành ong đực.

2.5. Mẫu sinh

Mẫu sinh là hiện tượng trứng phát triển có qua thụ tinh, nhưng nhân của Tinh trùng bị mất hoạt tính và bị loại bỏ, tinh trùng ở đây chỉ làm hoạt hoá cho trứng phát triển. Mẫu sinh tự nhiên đã gặp ở cá diếc bạc khi giao phối với cá chép dục hoặc cá diếc vàng nhưng thế hệ con sinh ra không bao giờ bị lai giống, sinh ra cũng toàn cá diếc bạc cái. Mẫu sinh nhân tạo có thể thực hiện bằng cách chiếu xạ vào tinh trùng.

2.6. Phụ sinh

Phụ sinh là sự phát triển của trứng có qua thụ tinh, nhưng sau đó nhân của tế bào trứng bị thoái hoá và chỉ có nhân của tinh trùng tham gia vào sự phát triển, có thể bằng hình thức nhân tạo để phá nhân của trứng. Ở tằm, phụ sinh nhân tạo vừa có ý nghĩa lý luận, vừa có ý nghĩa thực tiễn lớn trong việc tạo nên các giống tằm cao sản...

2.7. Sinh sản hữu tính ở động vật bậc cao và con người

Cơ sở của sinh sản hữu tính (SSHT) là sự phân bào giảm nhiễm còn gọi là giảm phân (meiosis) có giá trị đối với các cơ thể sinh sản hữu tính mà mấu chốt của nó là sự tạo thành giao tử đực (tinh trùng) và giao tử cái (trứng). Sinh sản hữu tính sẽ làm tăng tính di truyền, biến dị ở thế hệ con, cháu. Thông qua sự giảm phân và sự thụ tinh nhiều tổ hợp gen khác nhau sẽ được hình thành từ một số ít bộ gen ban đầu. Mức độ di truyền và biến dị của một quần thể càng lớn thì khả năng thích nghi với môi trường càng cao.

Tinh hoàn có các chức năng sinh lý chủ yếu là sản sinh ra tinh trùng, buồng trứng sản sinh ra trứng. Trứng và tinh trùng kết hợp với nhau để tạo thành hợp tử, có khả năng phân chia nhiều lần liên tiếp để tạo thành một cơ thể mới.

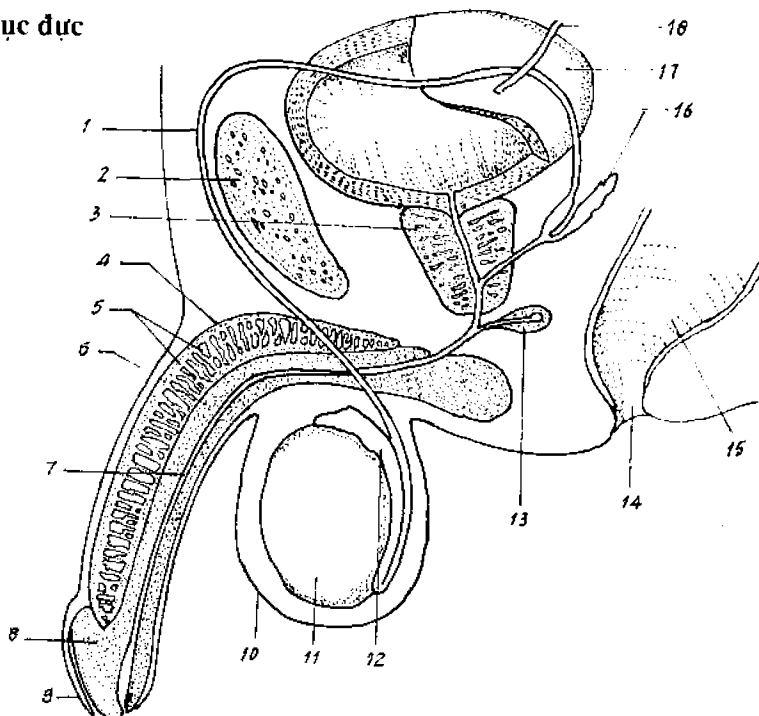
III. SINH LÝ SINH DỤC ĐỰC

1. Sơ lược cấu tạo hệ sinh dục đực

Hệ sinh dục giống đực gồm có: dương vật, tinh hoàn (dịch hoàn) là tuyến sinh dục chính, ống dẫn tinh, túi tinh và một số tuyến sinh dục phụ như: tuyến tiền liệt, tuyến niệu đạo... (hình 307).

1.1. Tinh hoàn

Tinh hoàn còn gọi là dịch hoàn gồm một đôi được nằm trong bao bìu, là tuyến sinh dục chính của giống đực. Đó là một tuyến pha. Phần ngoại tiết sản sinh ra tinh trùng và phần nội tiết là bài tiết ra hormone sinh dục đực, đó là testosterone. Tinh hoàn của người có hình dạng như hạt mít hay hình trứng, nặng khoảng 20g, và được bọc bằng một màng liên kết



Hình 307. Hệ thống sinh dục của nam giới.

1. Ống dẫn tinh; 2. Xương mu; 3. Tuyến tiền liệt; 4. Mô cương (thể hang); 5. Xoang máu; 6. Mô cương (thể xốp); 7. Niệu đạo; 8. Quy đầu; 9. Bao quy đầu; 10. Bìu; 11. Tinh hoàn; 12. Mào tinh hoàn; 13. Tuyến Cowpes; 14. Hậu môn; 15. Trực tràng; 16. Túi tinh; 17. Bàng quang; 18. Niệu quản.

sợi có màu trắng đục. Nếu đem bóc dọc tinh hoàn đã cho thấy (hình 308): mỗi tinh hoàn có nhiều ngăn (hay thùy), ở người có khoảng 200 - 300 ngăn (hình 309). Trong mỗi ngăn có khoảng từ ba đến bốn ống ngoằn ngoèo được gọi là ống sinh tinh có chức năng sinh lý chủ yếu là sản sinh ra tinh trùng. Mỗi tinh hoàn có khoảng 900 ống sinh tinh. Các ống này hướng lên phía trên và thông với mạng tinh. Từ mạng tinh có khoảng 12 - 15 ống tinh chạy lên mào tinh. Các ống tinh uốn khúc trong mào tinh rồi đổ vào ống chung gọi là ống mào tinh và khi thoát ra khỏi mào tinh thì trở thành ống dẫn tinh duy nhất. Tinh hoàn đã được hình thành ở trong xoang bụng ngay còn ở thời kỳ bào thai. Đến tháng thứ ba của bào thai thì tinh hoàn đã tụt dần xuống hố chậu, đến tháng thứ bảy của thai nhi thì tinh hoàn chui qua ống bẹn và đến tháng thứ tám màng lót xoang vùng bẹn lồi lên thành một chồi phát triển qua ống bẹn và sau đó tất cả tụt xuống bìu. Một số động vật tinh hoàn có thể còn nằm trong khoang bụng và chỉ tụt xuống bìu một cách có định kỳ. Ở người và một số động vật khác thì tinh hoàn được nằm cố định trong bìu

ở ngoài. Nếu vì một lý do nào đó mà tinh hoàn không tụt xuống được bìu ở ngoài ta gọi là dịch hoàn ẩn hay lạc chỗ sẽ không có khả năng sinh sản. Do vậy trong Y học thường phải phẫu thuật để đưa dịch hoàn xuống bìu. Xen kẽ với các ống sinh tinh là các tế bào leydig (tế bào kẽ) có chức năng sinh sản ra hoocmon sinh dục đực như: testosterone.

1.2. Ống dẫn tinh

Ống dẫn tinh từ mào tinh hoàn, qua ống bẹn vào ổ bụng, đến sau cổ bàng quang và được đổ vào túi tinh, nó dài khoảng 40 - 50cm.

1.3. Túi tinh

Túi tinh là hai túi ở hai bên được tách ra ở phần cuối ống dẫn tinh. Túi tinh có hình quả lê nhưng thực ra là một ống gấp khúc ngoằn ngoèo phức tạp và gấp làm đôi. Túi tinh có chức năng là dự trữ tinh dịch và nuôi dưỡng tinh trùng.

1.4. Ống phóng tinh

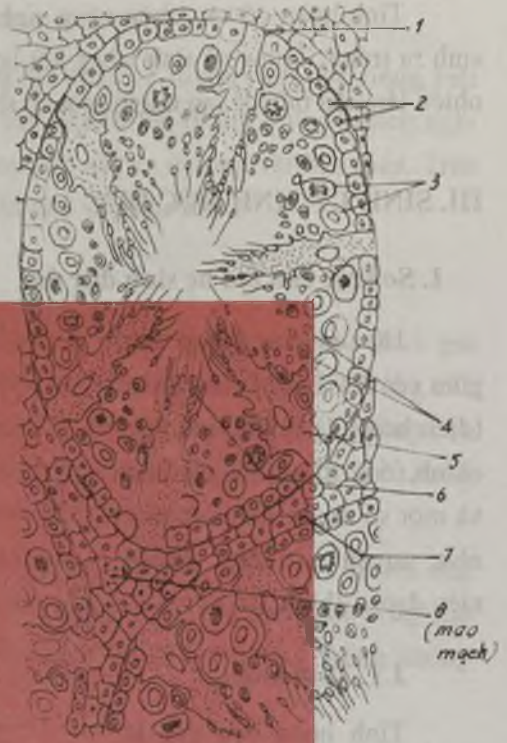
Ống phóng tinh là do túi tinh và ống dẫn tinh chụm lại mà hợp thành, rồi chui qua tuyến tiền liệt để đổ vào niệu đạo.

1.5. Bìu

Bìu là một chồi của thành bụng có nhiều nếp nhăn, màu sẫm. Da bìu mỏng có các tuyến nhờn, tuyến mồ hôi và các sợi đàn hồi. Ở giữa có vách ngăn chia bìu thành hai túi để chứa hai tinh hoàn. Dưới da thì có màng cơ trơn có tác dụng là để nâng bìu lên.

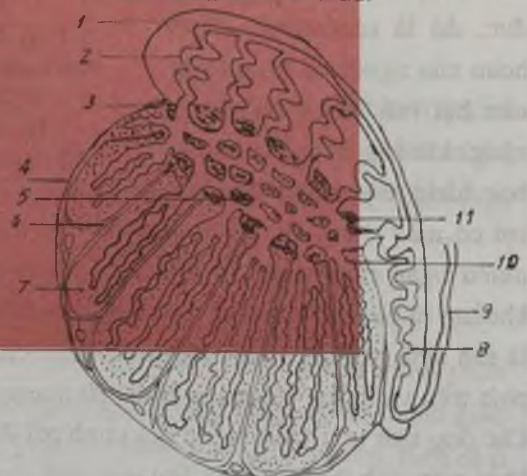
1.6. Dương vật

Dương vật còn gọi là ngọc hành là bộ phận niệu - sinh dục ngoài, có chức năng bài tiết nước tiểu và phóng tinh dịch ra ngoài. Dương vật gồm hai phần chính: phần gốc là



Hình 308. Các ống sinh tinh và sự tạo tinh

1. Màng đáy; 2. Tinh nguyên bào;
3. Tinh bào 1 (tinh bào 2 chia ngay sau khi hình thành nên hiếm gặp trên tiêu bản);
4. Tinh tử; 5. Tế bào Sertoli; 6. Tinh trùng;
7. Các tế bào kẽ (sản xuất testosterone);
8. Các mao mạch máu.

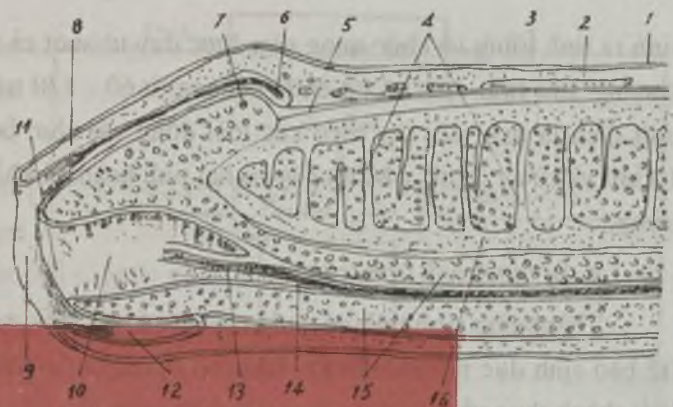


Hình 309. Cấu tạo tinh hoàn và mào tinh.

1. Mào tinh; 2. Nón ra; 3. Ống ra; 4. Vỏ xơ;
5. Trung thân tinh hoàn (thể Highraore);
6. Vách xơ; 7. Ống sinh tinh; 8. Ống mào tinh;
9. Ống tinh; 10. Ống thẳng; 11. Lưới tinh (rete testis - lưới Haller).

đính với bìu và mu háng, phần thân có tận cùng là quy đầu, giữa quy đầu có lỗ tiểu tiện. Phủ lên quy đầu có nếp da gọi là bao quy đầu.

Cấu tạo bên trong của dương vật gồm có ba thể hình thoi xóp, trên mặt cắt ngang ta thấy như (hình 310): phía trên là hai thoi thể hang, phía dưới niệu quản là thoi thể xóp. Các thoi được bọc bởi một màng liên kết rất chắc, màng này chia các thoi thành nhiều khoang rộng hay còn gọi là hang, các thoi xóp có cấu tạo từ mô liên kết chắc, có lẫn các sợi đàn hồi và các tế bào cơ trơn. Bình thường các hang có chứa máu khi máu dồn về đây đã làm cho dương vật cương cứng lên và khi giao hợp được đưa vào âm đạo.



Hình 310. Cắt đứng dọc dương vật.

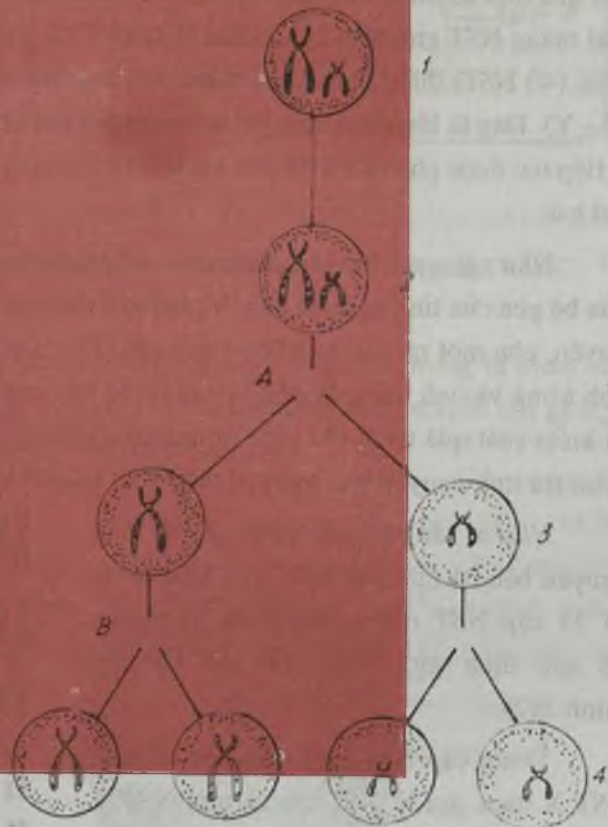
1. Da; 2. Tổ chức dưới da; 3. Vật hang; 4. Vách hình lược;
5. Cán dương vật; 6. Rãnh vành quy đầu; 7. Vành quy đầu;
8. Niêm mạc; 9. Bao quy đầu; 10. Hố thuyền; 11. Lỗ niệu đạo ngoài;
12. Hãm bao quy đầu; 13. Ván hố thuyền;
14. Niệu đạo; 15. Vật xóp; 16. Vỏ trắng của vật hang.

2. Sinh lý sinh dục đực

Dịch hoàn có chức năng sinh lý ngoại tiết là sinh ra tinh trùng và chức năng sinh lý nội tiết là sinh ra hoocmon sinh dục đực (testosteron).

2.1. Chức năng sản sinh ra tinh trùng

Động vật đực và nam giới khi bước vào tuổi dậy thì và thành thục về tính dục của động vật thì sẽ có hoạt động về sinh dục. Hoạt động này là quan nam hoặc theo mùa vụ trong năm. Tinh trùng được sản sinh ra từ các ống sinh tinh của dịch hoàn trong suốt đời sống sinh dục của nam giới và động vật đực dưới tác dụng của các hoocmon hướng vào sinh dục của tuyến yên và tuyến sinh dục. Ở người nói chung từ 15 tuổi tinh hoàn đã bắt đầu sản



Hình 311. Sự sinh tinh.

A. Giảm phân giảm số; B. Giảm phân nguyên số;

1. Tinh nguyên bào (2n nhiễm sắc thể);
2. Tinh bào I (2n nhiễm sắc thể);
3. Tinh bào II (2n nhiễm sắc thể);
4. Tiền tinh trùng (n nhiễm sắc thể hoặc với X, hoặc với Y)

sinh ra tinh trùng và chức năng này được duy trì suốt cả đời người. Ở người mỗi lần xuất tinh có khoảng 3ml tinh dịch và có chứa khoảng từ 60 - 120 triệu tinh trùng/ml tinh dịch. Khối lượng tinh dịch là thay đổi tùy theo các loài động vật như: bò 4 - 6 ml; lợn 150 - 200ml; ngựa 50 - 100ml và cừu 1,2 ml... Mỗi ngày cả hai tinh hoàn có khả năng sản sinh ra khoảng 300 triệu tinh trùng.

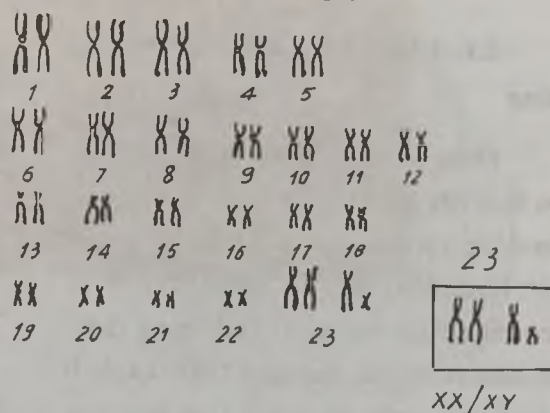
a. Sự tạo thành tinh trùng

Thành ống sinh tinh có chứa một số tế bào biểu mô mầm được gọi là các tinh nguyên bào (tế bào sinh dục nguyên thủy). Khi con người bước vào tuổi dậy thì và các động vật bước vào tuổi thành thục về tính dục thì các tinh nguyên bào tiến hành giảm phân để tạo thành tinh trùng (trải qua hai lần phân bào liên tiếp) (hình 311). Trước khi xảy ra quá trình giảm phân thì tinh nguyên bào đã trải qua thời kỳ sinh trưởng để tạo thành các tinh bào cấp I. Tinh bào cấp I tiến hành phân chia giảm nhiễm lần thứ nhất để tạo ra hai tế bào con như nhau được gọi là tinh bào cấp II. Tinh bào cấp II tiếp tục phân chia lần thứ hai để tạo ra được bốn tinh tử. Các tinh tử đã trải qua một số biến đổi phức tạp để hình thành các tinh trùng có n nhiễm sắc thể (NST) với hai loại mang NST giới tính khác nhau là NST X và NST Y. Như vậy, một tinh bào cấp I có 23 đôi NST (46 NST) được phân chia thành hai tinh bào cấp II, mỗi tinh bào chỉ có 23 NST (22 - X, 22 - Y). Đây là lần phân chia giảm nhiễm lần thứ nhất. Sau từ hai đến ba ngày mỗi tinh bào cấp II tiếp tục được phân chia để cho hai tế bào tiền tinh trùng. Đây là lần phân chia giảm nhiễm lần thứ hai.

Như vậy, qua hai lần phân chia mỗi tinh trùng chỉ chứa 23 NST, nghĩa là chỉ chứa một nửa bộ gen của tinh nguyên bào. Vì vậy khi thụ tinh, tinh trùng chỉ cung cấp một nửa vật chất di truyền, còn một nửa là do trứng cung cấp. Tất cả các giai đoạn tạo thành tinh nguyên bào, tiền tinh trùng và tinh trùng là đều xảy ra tại tế bào sertoli. Tế bào này trực tiếp nuôi dưỡng, bảo vệ và kiểm soát quá trình sản sinh ra tinh trùng. Toàn bộ quá trình sản sinh ra tinh trùng từ tế bào mầm (từ tinh nguyên bào nguyên thủy phát triển thành tinh trùng) mất 64 ngày.

Nhiễm sắc thể giới tính: ở mỗi tinh nguyên bào có một cặp NST giới tính trong số 23 cặp NST mang thông tin di truyền để xác định giới tính cho thế hệ con (hình 312).

Trong cặp NST giới tính này có một NST X được gọi là NST cái và một NST Y được gọi là NST đực. Trong quá trình sản sinh ra tinh trùng, NST giới tính đã được phân chia ở giai đoạn chuyển tinh bào cấp II thành tiền tinh trùng. Đây là lần giảm phân thứ hai. Như vậy, ở giống đực thì có một nửa số tinh trùng chứa NST Y và một nửa còn lại chứa NST X.



Hình 312. 23 cặp của một bộ nhiễm sắc thể.

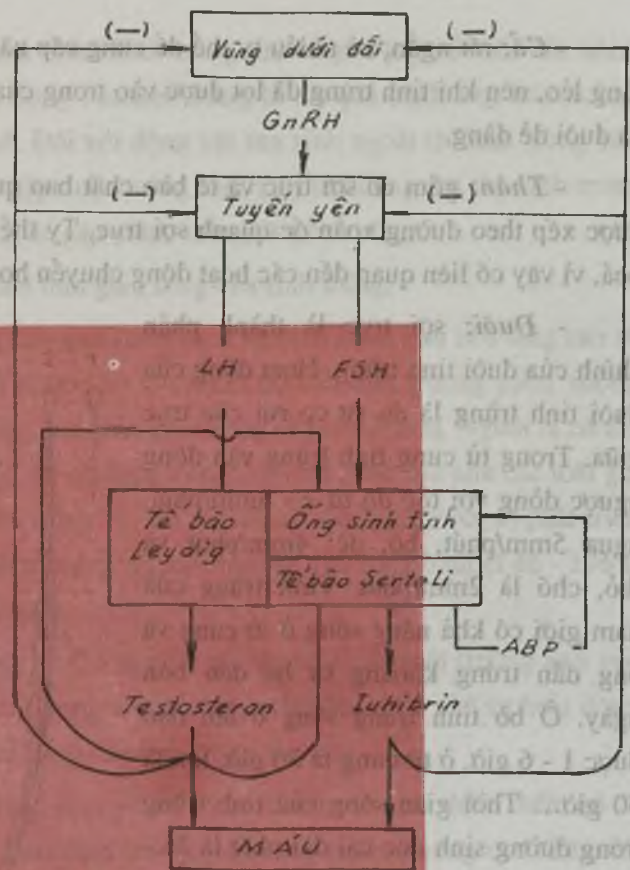
Giới tính của con được xác định bởi loại tinh trùng nào được thụ tinh với trứng.

Sự tạo thành tinh trùng: tiền tinh trùng được tạo thành đầu tiên vẫn mang các đặc tính của tế bào biểu mô. Nhưng sau đó tiền tinh trùng bắt đầu được dài ra để thành tinh trùng gồm có đầu, cổ, thân và đuôi. Đầu được tạo ra từ nhân tế bào, phía trước đầu thì có cực đầu được tạo thành chủ yếu từ bộ golgi, cấu trúc này có chứa một lượng lớn enzym hyaluronidaza rất quan trọng trong quá trình thụ tinh.

b. Tinh trùng

Cấu tạo của tinh trùng gồm các phần đầu, cổ, thân, và đuôi (hình 314).

- **Đầu:** có hình bầu dục, phần chóp có nhân và có chứa thể golgi để tạo thành thể dinh acrosom có vai trò quan trọng trong sự thụ tinh vì nó đã tiết ra enzym hyaluronidaza có tác dụng là phân huỷ được màng phóng xạ của trứng. Bên trong là nhân có chứa nhiễm sắc thể. Vì vậy, khối lượng của đầu đã có ý nghĩa lớn trong sự di truyền của giống dục. Mỗi ngày tinh hoàn có thể sản sinh ra khoảng 300 triệu tinh trùng.



Hình 313. Sơ đồ điều hòa chức năng tinh hoàn.



Hình 314. A. Thành phần cấu tạo của tinh trùng (hình vẽ phóng đại);

B. Tinh trùng với kích thước so với noãn; C. Noãn bào II.

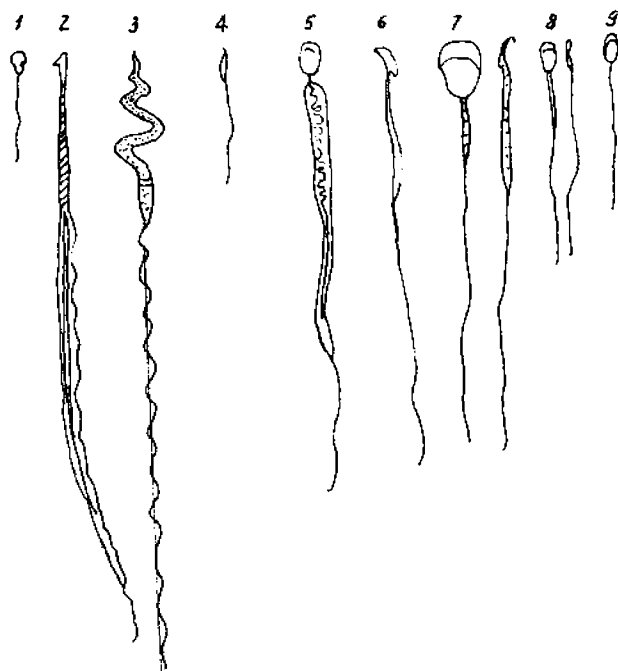
1. Cực đầu; 2. Đầu; 3. Cổ; 4. Bao sợi; 5. Đuôi; 5a. Đoạn cuối; 5b. Đoạn chính; 5c. Đoạn giữa;

6. Vòng tia; 7. Bào tương; 8. Nhân; 9. Màng trong suốt.

- **Cổ:** rất ngắn, có nhiều ty thể để cung cấp năng lượng cho đuôi hoạt động. Khớp cổ rất lỏng lẻo, nên khi tinh trùng đã lọt được vào trong của trứng thì cổ sẽ tách khỏi đầu ra khỏi thân và đuôi dễ dàng.

- **Thân:** gồm có sợi trục và tế bào chất bao quanh. Ty thể chiếm hầu hết tế bào chất và được xếp theo đường xoắn ốc quanh sợi trục. Ty thể có chứa enzym oxy hoá và oxyphotphoryl hoá, vì vậy có liên quan đến các hoạt động chuyển hoá về năng lượng của tinh trùng.

- **Đuôi:** sợi trục là thành phần chính của đuôi tinh trùng. Hoạt động của đuôi tinh trùng là do sự co rút của trục giữa. Trong tử cung tinh trùng vận động ngược dòng với tốc độ từ 2 - 3mm/phút, ngựa 5mm/phút, bò, dê: 4mm/phút và thỏ, chó là 2mm/phút. Tinh trùng của nam giới có khả năng sống ở tử cung và ống dẫn trứng khoảng từ ba đến bốn ngày. Ở bò tinh trùng sống ở âm đạo được 1 - 6 giờ, ở tử cung là 30 giờ, lợn là 30 giờ... Thời gian sống của tinh trùng trong đường sinh dục cái dài nhất là 36 - 48 giờ. Các loại động vật khác nhau thì cấu tạo của tinh trùng cũng có phần khác nhau (hình 315) như tinh trùng của giun đũa là không có đuôi và di chuyển theo kiểu Amíp, tinh trùng của cua, tôm cũng không có đuôi, nhưng ở đầu có ba mấu để bám vào trứng, cổ của nó có thể bật như chiếc lò xo. Kích thước của tinh trùng được tính bằng micromet (μm), và không tỷ lệ thuận với kích thước của cơ thể, bò: 61 - 78; ngựa: 51 - 63; lợn: 47 - 62; thỏ: 35 - 62; gia cầm: 100 - 300.....



Hình 315. Tinh trùng một số loài động vật:
1. Cá lưỡng tiêm; 2. Kì nhông; 3. Mái hoa; 4. Gà trống;
5. Dơi; 6. Chuột đồng; 7. Chuột bạch;
8. Bò; 9. Ngựa.

c. Đặc tính sinh lý của tinh trùng

Tinh trùng có chứa n nhiễm sắc thể, trong đó có NST giới tính.

- **Vận động của tinh trùng:** tinh trùng có khả năng vận động. Sau khi được xuất tinh vào cơ quan sinh dục cái, tinh trùng tiếp tục được di động ngược chiều đến để gặp trứng ở 1/3 đầu trước ống dẫn trứng. Tinh trùng di động được là nhờ các yếu tố sau đây: khả năng tự vận động của bản thân tinh trùng (nhờ đuôi) do động tác của hình thức phóng tinh, trong ống dẫn trứng còn tiết ra chất peptilizin có tác dụng thu hút tinh trùng về phía trứng, nhờ sự co bóp nhu động của đường sinh dục cái từ ngoài vào trong và tác dụng của hoocmon prostaglandin của tuyến tiền liệt có trong tinh dịch của tử cung và ống dẫn trứng. Ôxytixin của tuyến yên cũng có tác dụng kích thích cơ trơn của tử cung và ống dẫn trứng co bóp giúp cho tinh trùng di động được nhanh

hơn. Đặc điểm này có liên quan đến sự thụ tinh. Tinh trùng khi hoạt động có tiêu tốn năng lượng dạng ATP. Năng lượng cho sự hoạt động của tinh trùng là do quá trình oxy hoá đường glucosơ, fructosơ và lactosơ... trong cơ thể. Đối với động vật thụ tinh ngoài thì tinh trùng vận động theo hướng vòng tròn để có xác suất gặp được trứng cao. Đối với động vật thụ tinh trong thì tinh trùng vận động theo chiều tiến thẳng để gặp được trứng từ trên xuống.

- **Ảnh hưởng của môi trường** sống đến thời gian sống của tinh trùng:

+ **Nhiệt độ:** nhiệt độ của môi trường bảo quản tinh dịch và dịch hoàn phụ nếu tăng cao sẽ làm giảm thời gian sống của tinh trùng và ngược lại khi nhiệt độ của môi trường giảm xuống thấp, thì tinh trùng sẽ giảm được sự vận động, nên thời gian sống sẽ lâu dài hơn. Người ta có thể bảo quản tinh trùng ở nhiệt độ thấp dưới 0°C để sử dụng trong thụ tinh nhân tạo như các loài gia súc, gia cầm... Nhiệt độ quá cao sẽ làm tinh trùng bị chết rất nhanh. Ngày nay với sự phát triển của khoa học, người ta có thể bảo quản tinh trùng trong môi trường nitơ lỏng ở nhiệt độ -196°C (tinh đông viên) cho ta giữ được hàng chục năm.

+ **Độ pH:** trong âm đạo thì tinh trùng có thể bị chết rất nhanh là do môi trường axit của âm đạo. Người ta có thể bảo quản tinh trùng trong môi trường axit yếu để ức chế sự hoạt động của tinh trùng, nên sẽ kéo dài được thời gian sống của tinh trùng lâu hơn.

+ **Áp suất thẩm thấu:** tinh trùng rất mẫn cảm với sự thay đổi của áp suất thẩm thấu, nó có thể hoạt động không tốt khi áp suất thẩm thấu tăng lên quá cao hay giảm xuống quá thấp. Vì vậy, cần bảo quản tinh trùng trong môi trường có áp suất thẩm thấu tương đương với áp suất thẩm thấu của tinh dịch.

+ **Các tia mang năng lượng** như: tia hồng ngoại, tử ngoại có tác dụng hoạt hoá tinh trùng, làm tăng sự vận động nên làm giảm tuổi thọ của tinh trùng. Do vậy, cần bảo quản tinh trùng ở nơi có bóng tối.

d. Tác dụng sinh lý của các tuyến sinh dục phụ

Các tuyến sinh dục phụ bao gồm: tuyến tiền liệt, tuyến cầu niệu đạo và tinh nang. Chất tiết của chúng gọi là tinh thanh.

- **Tuyến tiền liệt (prostate):** chất tiết của nó có thành phần như: protein, lipit, hexosơ, axit xitric và spermin (chất có mùi). Ngoài ra còn có hormon prostagladin có tác dụng làm tăng sự co bóp cơ trơn đường sinh dục của cái và làm tăng tốc độ di chuyển của tinh trùng.

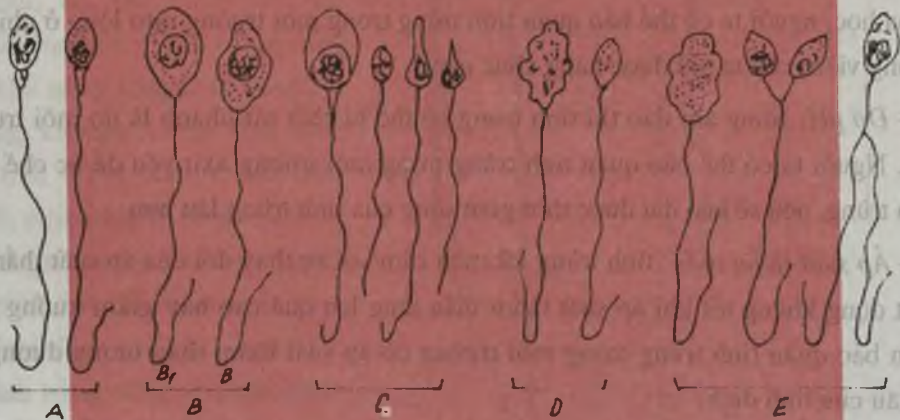
- **Tuyến tinh nang (vesiculares):** chất tiết là ở dạng keo có thành phần như: axit xitric, fructosơ, lipit và globulin... Chất tiết này khi gặp chất tiết của tuyến tiền liệt thì ngưng kết lại thành một cục để bịt kín cổ tử cung không cho tinh dịch chảy ra ngoài. Ngoài ra còn có các thành phần khác là chất dinh dưỡng và cung cấp năng lượng cho tinh trùng hoạt động.

- **Tuyến cầu niệu đạo (tuyến Cowper):** chất bài tiết thường được bài tiết ra đầu tiên có tác dụng làm sạch đường mà tinh dịch sẽ được đi qua. Thành phần chất tiết là dịch nhớt, trong suốt, trung tính.

e. Tinh dịch

Là dịch lỏng có màu trắng đục, gồm có tinh trùng và tinh thanh (chất tiết của tuyến sinh dục phụ).

- **Lượng tinh dịch và mật độ của tinh trùng:** lượng tinh dịch ở các loài động vật khác nhau là khác nhau như: ở bò mỗi lần xuất tinh khoảng 4 - 5 ml, có chứa khoảng 4 - 10 tỷ tinh trùng; lợn là 200 - 400ml, có chứa 100 - 200 triệu tinh trùng/ml; ngựa là 50 - 100ml có chứa khoảng 5 - 20 triệu tinh trùng/ml; cừu là 1,2ml có chứa khoảng 200 - 500 triệu tinh trùng/ml và ở người là 3ml có chứa khoảng 200 triệu tinh trùng... Nếu số lượng tinh trùng chỉ đạt 20 triệu/ml tinh dịch thì không thể thụ tinh được. Chất lượng của tinh trùng tốt thì số tinh trùng dị dạng như: mất đầu, vẹo đầu, hai đầu, hai đuôi, đuôi xoắn... không được vượt quá từ 2 - 5% (hình 316).



Hình 316. Các loại tinh trùng bất thường:

- A. Tinh trùng bình thường; B-1. Tinh trùng bất thường; B. Tinh trùng chưa trưởng thành;
C. Tinh trùng có cấu tạo hình thái bất thường; D. Tinh trùng già; E. Tinh trùng thoái hóa.

- **Tinh dịch có các thành phần hoá học** có chứa các chất là: protein, lipid, fructozơ, axit, xitric, axit lactic, photpho, lưu huỳnh, clo, kali, canxi... hàm lượng các chất này là tùy theo các loài động vật khác nhau.

- **Các yếu tố có ảnh hưởng** đến số lượng và chất lượng của tinh dịch: đó là các yếu tố như sau:

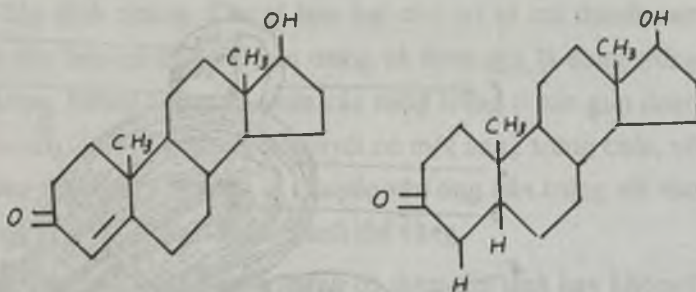
+ **Kiểu thụ tinh:** những động vật mà xuất tinh vào âm đạo thì số lượng tinh trùng rất nhiều (vì tinh trùng sẽ bị chết đi là rất nhiều). Ngược lại với những động vật mà xuất tinh vào tử cung thì số lượng tinh trùng sẽ ít hơn nhiều (vì sự hao hụt của tinh trùng là không nhiều).

+ **Chế độ nuôi dưỡng** tốt hay xấu cũng có ảnh hưởng lớn đến số lượng và chất lượng của tinh trùng...

2.2. Chức năng sản sinh ra hoocmon sinh dục

- **Các tế bào kẽ** (tế bào Leydig) của tinh hoàn có chức năng là sản sinh ra các hoocmon sinh dục của giống đực thường được gọi chung là androgen bao gồm các hoocmon như:

testosteron, dihydrotestosteron và androstenedion, nhưng quan trọng nhất là hoocmon testosteron. Ngoài ra tinh hoàn còn bài tiết ra một số hoocmon khác như: inhibin, testosteron cũng là do các tế bào kẽ của tinh hoàn sinh ra. Tế bào Leydig thì hầu như là không có mặt ở tinh hoàn trẻ em nam, do vậy ở thời kỳ này tinh hoàn không sản sinh ra testosteron. Nhưng trong thời kỳ bào thai, vài tháng đầu của trẻ em nam mới sinh và nam giới từ tuổi dậy thì tinh hoàn đã sản sinh ra nhiều testosteron. Nó là một hợp chất steroid có 19 cacbon và được tổng hợp từ cholesterol hoặc axetyl – CoA (hình 317).



Hình 317. Công thức cấu tạo của testosteron.

- Tác dụng của testosteron

+ Trong thời kỳ bào thai: tuần

lễ thứ bảy tinh hoàn của thai nhi đã bài tiết ra một lượng testosteron, tác dụng chủ yếu của nó là:

- Kích thích sự phát triển của cơ quan sinh dục ngoài của thai như: dương vật, tuyến tiền liệt, túi tinh....
- Kích thích để đưa tinh hoàn từ xoang bụng xuống bìu ở ngoài.

+ Làm xuất hiện và bảo tồn các đặc tính sinh dục nam thứ phát kể từ tuổi dậy thì như: phát triển dương vật, tuyến tiền liệt, túi tinh, mọc lông mu, nách, râu...

+ Kích thích sự sản sinh ra tinh trùng

- Testosteron kích thích sự hình thành tinh nguyên bào và sự phân chia giảm nhiễm lần hai từ tinh bào II thành tinh trùng.
- Testosteron kích thích sự tổng hợp protein và bài tiết dịch từ tế bào Sertoli. Hai tác dụng trên có liên quan đến việc sản sinh ra tinh trùng. Nếu lượng testosteron bị giảm xuống thấp có thể dẫn tới vô sinh.

+ Ngoài ra testosteron còn có tác dụng lên sự chuyên hoá protein và cấu tạo cơ.

- Điều hoà sự bài tiết hoocmon testosteron

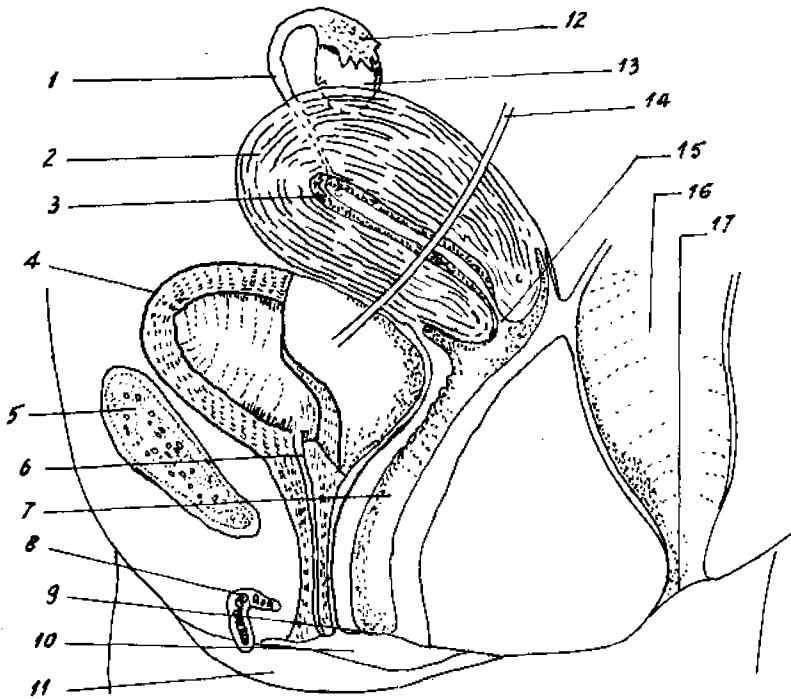
+ Thời kỳ bào thai: hoocmon testosteron được bài tiết ra dưới tác dụng của HCG là một loại hoocmon của nhau thai.

+ Thời kỳ trưởng thành: hoocmon testosteron được bài tiết ra là do tác dụng của hoocmon LH của tuyến yên.

IV. SINH LÝ SINH DỤC CÁI

1. Sơ lược cấu tạo hệ sinh dục cái

Hệ sinh dục cái gồm có: buồng trứng là tuyến sinh dục chính, ống dẫn trứng, tử cung, âm đạo, âm hộ, tuyến vú (hình 318).



Hình 318. Hệ thống sinh dục nữ:

1. Ống dẫn trứng (ống Fallop); 2. Tầng cơ tử cung; 3. Niêm mạc tử cung; 4. Bàng quang; 5. Xương mu;
6. Niệu đạo; 7. Âm đạo; 8. Âm vật; 9. Màng trinh; 10. Môi bé; 11. Môi lớn; 12. Phễu ống dẫn trứng;
13. Buồng trứng; 14. Niệu quản; 15. Cổ tử cung; 16. Trực tràng; 17. Hậu môn.

1.1. Buồng trứng

Buồng trứng gồm có một đôi nằm trong hố chậu bé, ở hai phía của tử cung, đó là tuyến sinh dục chính của giống cái, nó cũng là một tuyến pha. Phần ngoại tiết là để sản sinh ra các tế bào trứng và phần nội tiết là bài tiết ra các hoocmon sinh dục cái như: hoocmon estrogen và hoocmon progesteron. Đến tuổi dậy thì ở người thì buồng trứng có hình trái xoan và được treo vào tử cung bằng các dây chằng.

Tế bào trứng được sản sinh ra ở trong buồng trứng ngay từ khi còn là bào thai với số lượng là rất lớn. Ở người buồng trứng đã được tạo thành từ tuần thứ 10 hoặc 11 trong đời sống của phôi thai. Buồng trứng được bọc trong một màng liên kết sợi, buồng trứng có hai phần là: phần vỏ và phần tuỷ. Phần vỏ là nơi mà các tế bào trứng sẽ chín, phần tuỷ là nơi có nhiều mạch máu và thần kinh. Các tế bào trứng non khi còn được bao bọc bởi lớp tế bào thượng bì gọi là các nang trứng nguyên thủy. Một em bé khi sơ sinh đã có khoảng 30.000 - 300.000 nang trứng

nguyên thủy. Nhưng đến tuổi dậy thì chỉ còn lại khoảng 400 - 500 nang trứng tồn tại, có khả năng phát triển, trưởng thành, chín và rụng trứng hàng tháng trong chu kỳ kinh nguyệt.

Sự trưởng thành và chín của trứng được diễn ra như lớp tế bào thượng bì bao quanh tế bào trứng non lúc đầu chỉ có một lớp tế bào, sau đó đã được phân chia thành nhiều lớp tế bào hạt, nang trứng sẽ được phát triển và lớn dần, các tế bào hạt sẽ bị tiêu biến dần đi, và làm xuất hiện ở giữa nang trứng một xoang có chứa đầy dịch xoang. Các tế bào hạt còn lại sẽ trở thành một màng bọc ngoài, trong đó có một nơi dày hơn có chứa tế bào trứng và được gọi là nang trứng trưởng thành. Đến tuổi trưởng thành trong buồng trứng có chứa các nang trứng ở các giai đoạn phát triển khác nhau gọi là nang De Graaf. Giữa chu kỳ kinh nguyệt có một nang trứng chín, vỡ ra và trứng được rụng ra khỏi nang cùng với các tế bào hạt di chuyển vào ống dẫn trứng rồi vào tử cung. Các tế bào thượng bì trong nang còn lại sẽ phát triển thành thể vàng.

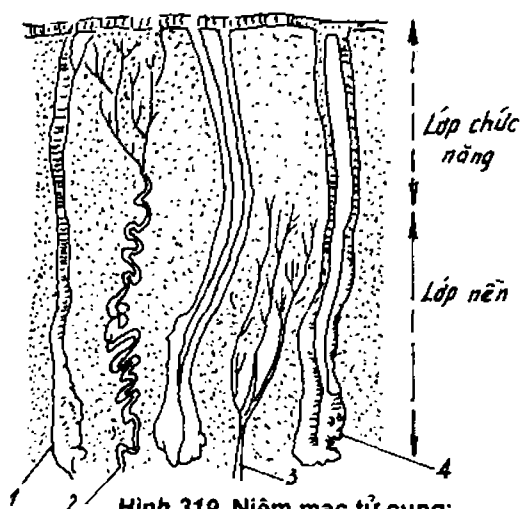
Thời gian tồn tại của thể vàng tùy thuộc vào khả năng trứng có được thụ tinh hay không? Nếu trứng đã được thụ tinh, sẽ được tiếp tục phát triển và tồn tại cho tới khi đẻ ra, đồng thời còn tiết ra hormone progesteron. Nếu trứng không được thụ tinh thì nó tồn tại không lâu và được thoái hóa đi cùng với chu kỳ kinh nguyệt.

1.2. Ống dẫn trứng

Ống dẫn trứng là hai ống xuất phát từ hai bên của đầu tử cung còn gọi là vòi tử cung hay vòi trứng. Mỗi ống thông với tử cung bằng một lỗ hẹp có đường kính khoảng 2mm, còn đầu kia thông với ổ bụng và xoè ra như chiếc phễu (hay loa kèn) để đón trứng khi chín và rụng ra khỏi nang trứng. Thành của ống dẫn trứng được cấu tạo bởi ba lớp: ngoài cùng là lớp liên kết sợi, ở giữa là lớp cơ trơn và trong cùng là lớp màng nhầy với các tế bào thượng bì có nhung mao. Cử động nhu động của lớp cơ trơn và nhung mao có tác dụng là chuyển dẫn dẫn trứng đã thụ tinh (hợp tử) về tử cung để làm tổ trong thời gian khoảng từ ba đến mười ngày. Trứng và tinh trùng thường gặp nhau ở quãng 1/3 đầu trước ống dẫn trứng để tạo thành hợp tử.

1.3. Tử cung

Tử cung còn gọi là *dạ con* có hình quả lê và được treo trong hố chậu bé bởi các dây chằng. Tử cung gồm có hai phần là: thân tử cung và cổ tử cung thông với âm đạo. Thành của tử cung được cấu tạo bởi ba lớp: ngoài cùng là lớp màng liên kết sợi, tiếp đến ở giữa là lớp cơ trơn và trong cùng là lớp niêm mạc tử cung. Niêm mạc của thân tử cung là nơi trứng đã thụ tinh di chuyển đến để làm tổ và phát triển thành bào thai, đồng thời có tác dụng co bóp để đưa thai ra ngoài khi đẻ. Cấu trúc của niêm mạc thân tử cung của nữ ở các lứa tuổi

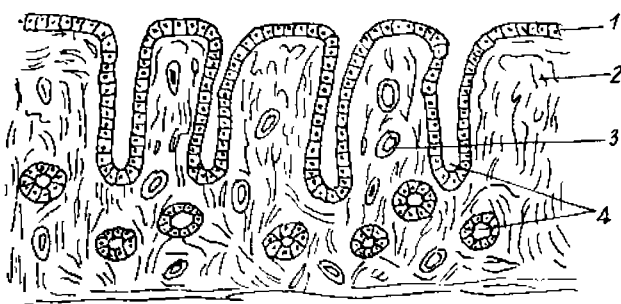


Hình 319. Niêm mạc tử cung:
1. Tuyến; 2. Động mạch xoắn;
3. Động mạch nền; 4. Tuyến.

khác nhau là có các đặc điểm khác nhau. Ở lứa tuổi hoạt động sinh dục thì lớp niêm mạc của thân tử cung được cấu tạo bởi hai lớp là: lớp biểu mô và lớp đệm (hình 319, 320).

- **Lớp biểu mô:** phủ lên lớp niêm mạc của thân tử cung, có những chỗ lớp biểu mô đã lõm sâu xuống lớp đệm và tạo ra các tuyến của niêm mạc thân tử cung. Các tuyến này có sự biến đổi về hình thái và các chức năng trong chu kỳ kinh nguyệt (CKKN).

- **Lớp đệm:** là lớp có rất nhiều các tế bào liên kết, lớp đệm có chứa nhiều tuyến của lớp niêm mạc thân tử cung. Trong lớp đệm còn có các tế bào Lympho có vai trò trong các phản ứng miễn dịch có liên quan đến khả năng sinh sản. Trong lớp đệm còn có nhiều mạch máu.



Hình 320. Cấu tạo niêm mạc thân tử cung ở giai đoạn tăng sinh:

1. Biểu mô; 2. Mô liên kết thuộc lớp đệm;
3. Mạch máu; 4. Tuyến niêm mạc tử cung.

1.4. Âm đạo

Âm đạo là một ống hơi dẹp theo hướng trước sau, đầu trên nối với cổ tử cung còn đầu dưới âm đạo thì được mở ra và giới hạn với âm hộ bằng một màng mỏng được gọi là màng trinh. Đó là một màng mỏng có nhiều lỗ nhỏ ở giữa. Sự giao hợp lần đầu tiên hoặc do bị vấp ngã sẽ làm cho màng trinh bị rách ra và tạo thành một vết sẹo. Âm đạo được cấu tạo bởi ba lớp: ngoài cùng là lớp mô liên kết sợi xốp, ở giữa là lớp cơ trơn khá phát triển cùng với các yếu tố đàn hồi có tác dụng co giãn trong khi sinh đẻ và trong cùng là lớp màng nhầy dày có lớp tế bào thượng bì phủ lên, lớp màng nhầy không có tuyến bài tiết mà chỉ có một số nang bạch huyết.

1.5. Âm hộ

Âm hộ là phần ngoài cùng của cơ quan sinh dục cái và gồm có: các môi lớn, môi nhỏ, tiền đình và các tạng cương.

- Các môi

+ **Môi lớn:** là hai nếp da ở ngoài, có nhiều mô mỡ và tuyến nhờn, có một khe dọc, và mặt ngoài có lông. Đây là bộ phận tương đương với bìu của cơ quan sinh dục đực.

+ **Môi bé:** là hai nếp da nằm phía trong của môi lớn, có màu hồng, có các tuyến nhờn, nhưng không có lông. Các môi có tác dụng là để bảo vệ lỗ ngoài của âm đạo.

- **Tiền đình:** là một hõm ở giữa và gồm có:

+ **Màng trinh:** là màng ngăn cách giữa âm đạo với âm hộ và thường có một lỗ thông.

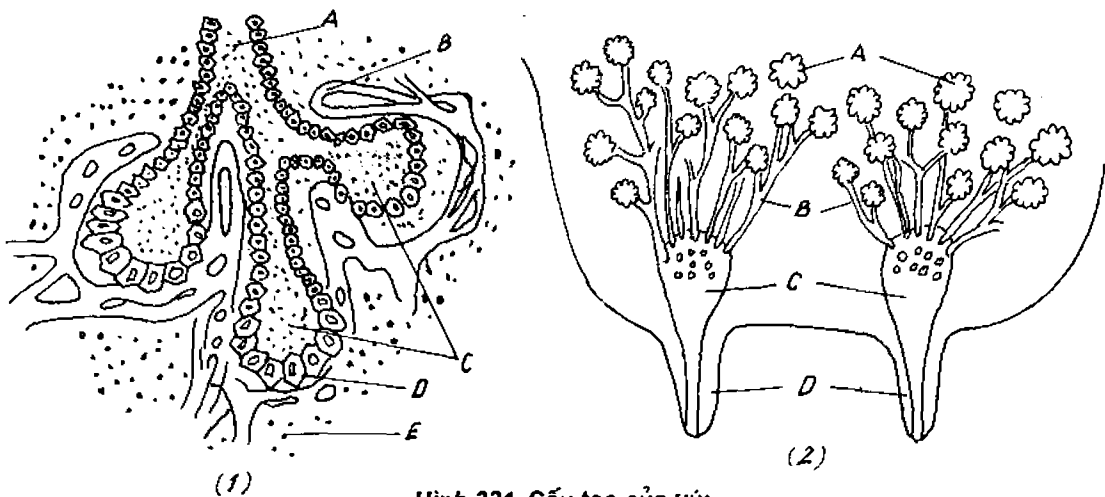
+ **Các lỗ:** ở đáy tiền đình có hai lỗ là lỗ niệu đạo ở phía trước và lỗ âm đạo ở phía sau. Ngoài ra còn có tuyến tiền đình (Bartholini) bài tiết ra nhiều chất nhờn để làm ướt và bôi trơn âm đạo.

+ **Các tạng cương** gồm có:

- **Âm vật** giống như thể hang của dương vật của nam giới, đầu âm vật tròn, mũi âm vật là nếp da.
- **Âm hành:** cũng gần giống như thể xốp dương vật của nam giới. Âm hành gồm có ba phần: đôi cương gắn vào ngành dưới của xương háng, phần thân là thể hang và phần chỏm thì tương đương với quy đầu của dương vật, nhưng không có cấu tạo như thể hang mà chỉ là một mô liên kết sợi chắc, chứa nhiều mạch máu. Do vậy, âm hành không thể tự cương cứng lên như thể hang của dương vật.

1.6. Tuyến vú

Về nguồn gốc thì tuyến vú là tuyến da, do sự biến đổi của tuyến mồ hôi mà thành. Cấu tạo và hoạt động của tuyến vú có liên quan đến các chức năng sinh dục của giống cái và nữ giới. Số đôi tuyến vú là phụ thuộc vào số con sinh đẻ ở mỗi lứa của mỗi loài động vật. Các loài mà ăn sâu bọ thường có từ 7 - 11 đôi, loài ăn thịt có từ hai đến năm đôi, linh trưởng có một đôi. Mỗi tuyến vú có khoảng 15 - 20 thùy nhỏ, đó là các tuyến sữa (hình 321). Mỗi tuyến sữa có ống dẫn thông ra núm vú. Các tuyến sữa nằm xung quanh núm vú. Một số ống dẫn của các thùy được chập lại với nhau thành ống chung. Chất đệm xung quanh các tuyến là các mô mỡ, các mô này phát triển mạnh ở tuổi dậy thì. Khi có thai và nuôi con thì kích thước và trọng lượng tuyến vú phát triển mạnh. Sự phát triển của tuyến vú là do các hormon sinh dục điều khiển.



Hình 321. Cấu tạo của vú:

1. Cấu tạo tuyến bào;

- Ống tuyến sữa;
- Vi ti huyết quản;
- Túi tuyến sữa;
- Tế bào biểu bì;
- Tổ chức xenlulozơ.

2. Cấu tạo bầu vú;

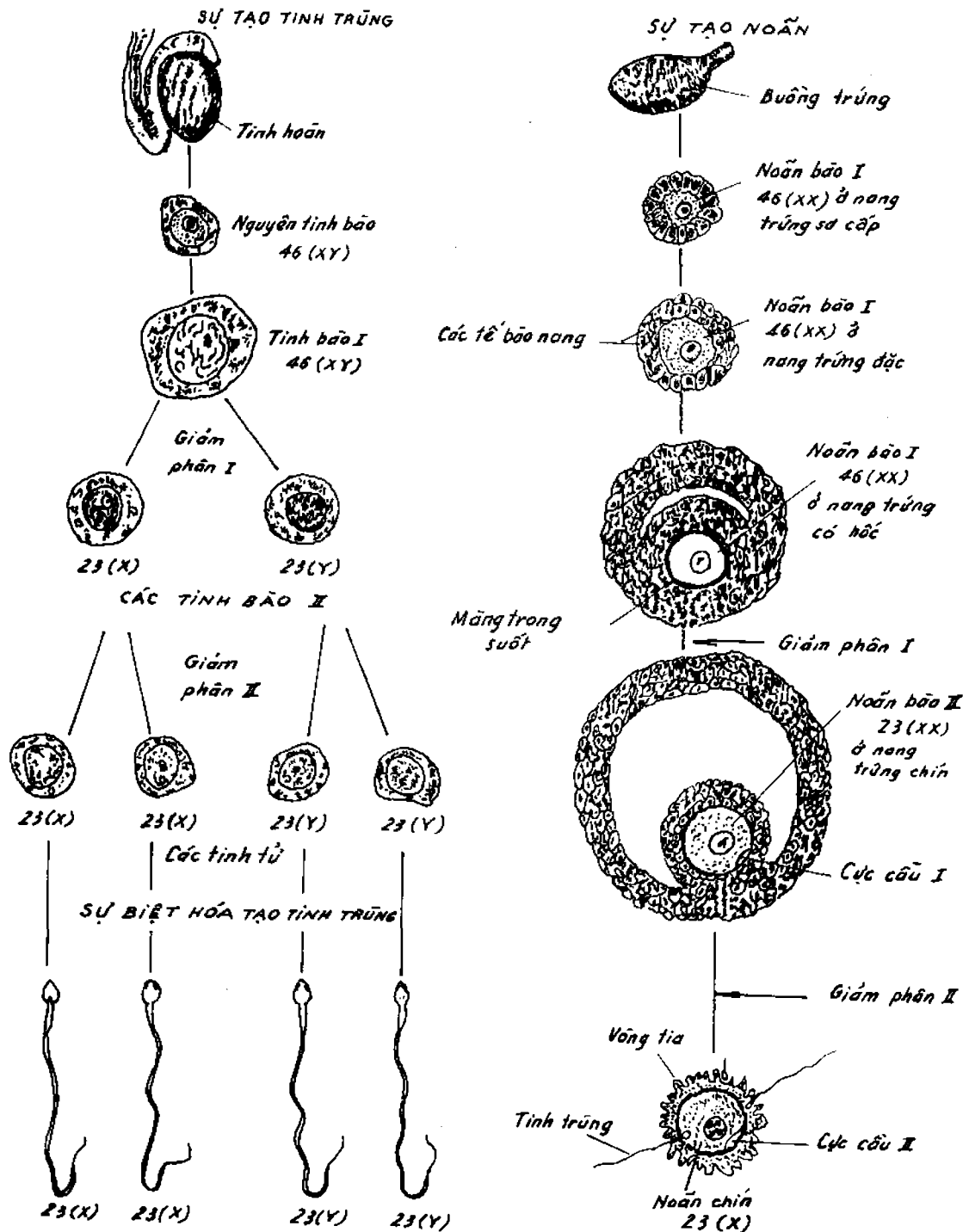
- Túi tuyến sữa;
- Ống tuyến sữa;
- Giếng sữa;
- Núm vú.

2. Sinh lý sinh dục cái

2.1. Chức năng sản sinh ra trứng

a. Sự hình thành trứng

Trứng được tạo thành ở trong buồng trứng từ các noãn nguyên bào. Quá trình phát triển từ noãn nguyên bào để thành trứng thì gồm có ba giai đoạn như sau (hình 322)



Hình 322. Sự tạo giao tử bình thường.

- **Giai đoạn tăng về số lượng** các noãn nguyên bào: trước khi bước vào tuổi dậy thì ở con người hay tuổi thành thục về tính dục của động vật thì các noãn nguyên bào đã được phân chia (nguyên phân) liên tiếp nhiều lần, nên đã làm tăng số lượng noãn bào. Do cơ chế nguyên phân nên các noãn bào được tạo thành đều có bộ nhiễm sắc thể (NST) lưỡng bội là $2n$ và được bao bọc bởi một lớp tế bào biểu mô. Đến tuổi dậy thì ở người và thành thục về tính dục của động vật thì các noãn nguyên bào sẽ được tiếp tục phát triển để tạo thành tế bào trứng theo hai giai đoạn sau:

- **Giai đoạn sinh trưởng:** do các noãn bào đã tích lũy được các chất dinh dưỡng nên noãn nguyên bào đã lớn lên (tăng kích thước và khối lượng) và tạo thành các noãn bào cấp I (noãn bào sơ cấp) với $2n$ NST.

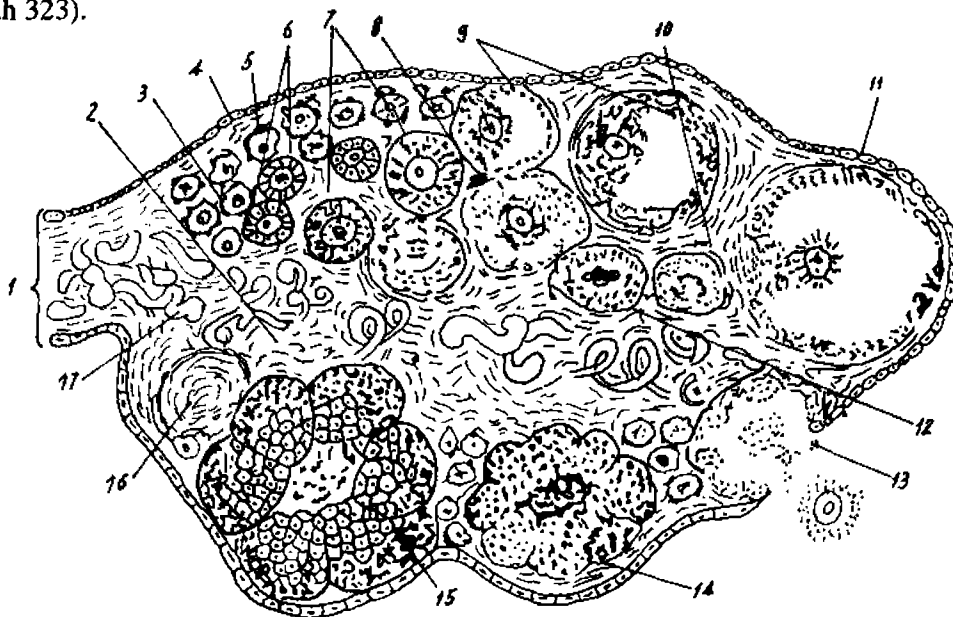
- **Giai đoạn tạo thành tế bào trứng:** nhờ cơ chế giảm phân, noãn bào cấp I tiến hành giảm phân qua hai lần phân bào liên tiếp là:

+ **Phân bào lần thứ nhất:** noãn bào cấp I phân chia để cho ra noãn bào cấp II (noãn bào thứ cấp) và thể cực 1.

+ **Phân bào lần thứ hai:** noãn bào cấp II được phân chia để cho ra tế bào trứng có chứa n nhiễm sắc thể và thể cực 2. Kết quả của giảm phân từ 1 noãn bào cấp I là cho ra một tế bào trứng và ba thể cực. Trứng và thể cực đều chứa n NST bằng bộ NST đơn bội.

b. Sơ lược cấu tạo của trứng

Trứng là một loại tế bào lớn nhưng chỉ mang có n NST. Ví dụ, tế bào trứng của bò có kích thước là $0,135 - 0,400\text{mm}$, ở lợn là $0,120 - 0,140\text{mm}$. Trứng có cấu tạo từ trong ra ngoài như (hình 323).



Hình 323. Buồng trứng phụ nữ đang trong thời kỳ sinh dục:

1. Mạc treo buồng trứng; 2. Vùng tủy; 3. Vùng vỏ; 4. Biểu mô buồng trứng; 5. Nang trứng nguyên thủy;
6. Nang trứng nguyên phát; 7. Nang trứng đặc; 8. Nang trứng có hốc; 9. Nang trứng có hốc điển hình (có một hốc duy nhất); 10. Nang trứng nhân; 11. Nang trứng chín; 12. Nang trứng xuất huyết;
13. Nang trứng vỡ (sự rụng trứng); 14. Hoàng thể đang được tạo ra; 15. Hoàng thể đã phát triển;
16. Thể trắng; 17. Mạch máu.

- Lớp trong ở giữa là nhân và có chứa n NST, bao bọc xung quanh nhân là noãn hoàng rồi đến lớp màng trong suốt.

- Tiếp đến là màng phóng xạ: gồm các tế bào biểu mô xếp thành nhiều lớp theo cách bố trí phóng xạ.

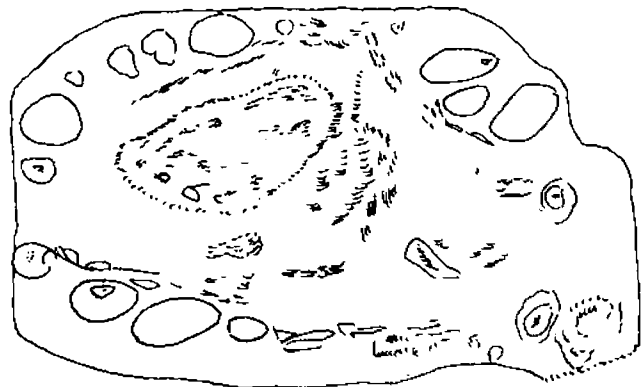
- Ngoài cùng là lớp các tế bào hạt.

c. Sự chín và rụng trứng

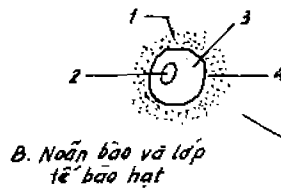
- Dưới tác dụng của hoocmon FSH ở tuyến yên, các tế bào hạt xung quanh bao noãn được phân chia nhiều, làm cho khối lượng của các bao noãn tăng lên, đồng thời hoocmon LH cũng của tuyến yên đã kích thích vào các tế bào hạt bài tiết ra hoocmon estrogen và chất dịch. Lượng dịch bài tiết nhiều sẽ làm cho thể tích của bao noãn tăng lên và nổi lên mặt ngoài của buồng trứng, đó là các bao noãn chín (hình 324, 325).

- Hoocmon LH của tuyến yên tăng bài tiết sẽ có tác dụng hoạt hoá các enzym để phân giải protein, đã làm phân giải vách bao noãn, nên vách bao noãn bị vỡ ra, trứng chín sẽ được rơi ra khỏi mặt của buồng trứng gọi là sự rụng trứng.

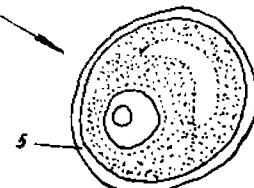
- Ngoài tác dụng của các hoocmon ra, sự rụng trứng còn chịu ảnh hưởng của các động tác giao phối: thỏ và mèo chỉ sau khi giao phối thì trứng mới được rụng. Người ta đã ứng dụng để kích thích



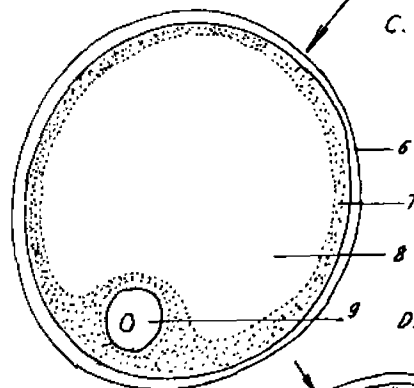
A. Hình cắt lát buồng trứng



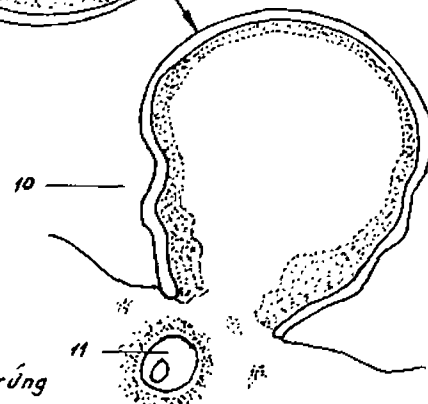
B. Noãn bào và lớp tế bào hạt



C. Nang trứng có vỏ



D. Nang trứng chín (bao Graaf)



E. Sự rụng trứng

Hình 324. Sự phát triển của nang trứng.

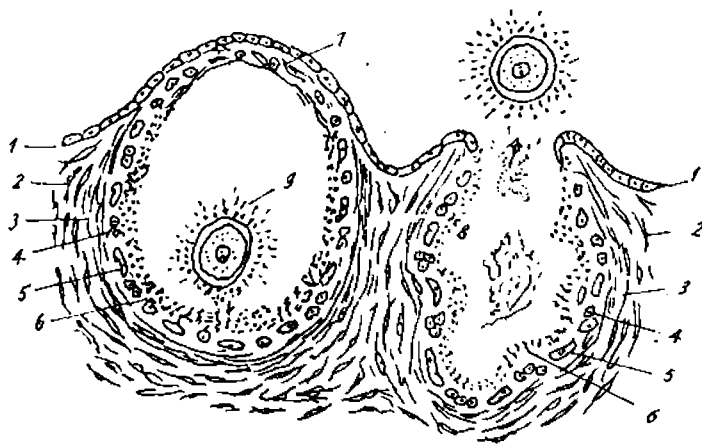
1. Các tế bào hạt; 2. Nhân; 3. Noãn bào 1; 4. Màng sinh;
5. Vỏ; 6. Vỏ; 7. Các tế bào hạt; 8. Xoang; 9. Noãn bào bậc 2;
10. Buồng trứng; 11. Noãn bào 2 thoát khỏi nang trứng.

trứng chín và rụng. Ta có thể tiêm hoocmon sinh dục như: huyết thanh ngựa chứa kết hợp với HCG... Ở bò mỗi chu kỳ động dục có thể rụng từ một đến năm trứng, ở lợn, chó và thỏ từ 20 - 30 trứng rụng trong một chu kỳ. Sự rụng trứng còn phụ thuộc vào điều kiện nuôi dưỡng... Nếu khẩu phần ăn uống mà thiếu protein, chất khoáng sẽ ảnh hưởng đến sự rụng trứng.

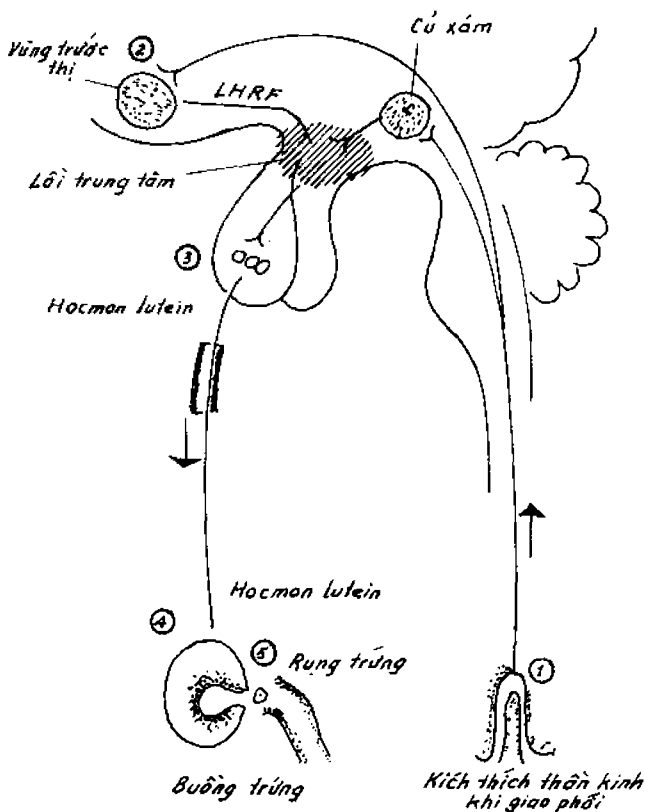
d. Sự hình thành thể vàng

Sau khi trứng đã rụng ra, thì tại đó đã tạo ra một xoang, từ ngày thứ nhất đến ngày thứ tư xoang đó có chứa máu được gọi là thể huyết, và từ ngày thứ năm trở đi thì trở thành thể vàng là do trong xoang có các tế bào hạt có chứa sắc tố màu vàng. Thể vàng bài tiết ra hoocmon progesteron có tác dụng là bảo vệ thai, ức chế việc tiết hoocmon FRF và LRF của vùng dưới đồi và FSH, LH của tuyến yên. Do đó, làm cho động vật ngừng động dục, và ngừng thải trứng.

Nếu trứng đã được thụ tinh thì thể vàng tồn tại gần hết thời gian có thai, làm cho các trứng khác không chín được, động vật ngừng động dục cho tới sau khi đẻ (bò, dê, cừu) và sau khi cai sữa như: lợn, chó, mèo mới xuất hiện rụng trứng và động dục trở lại.

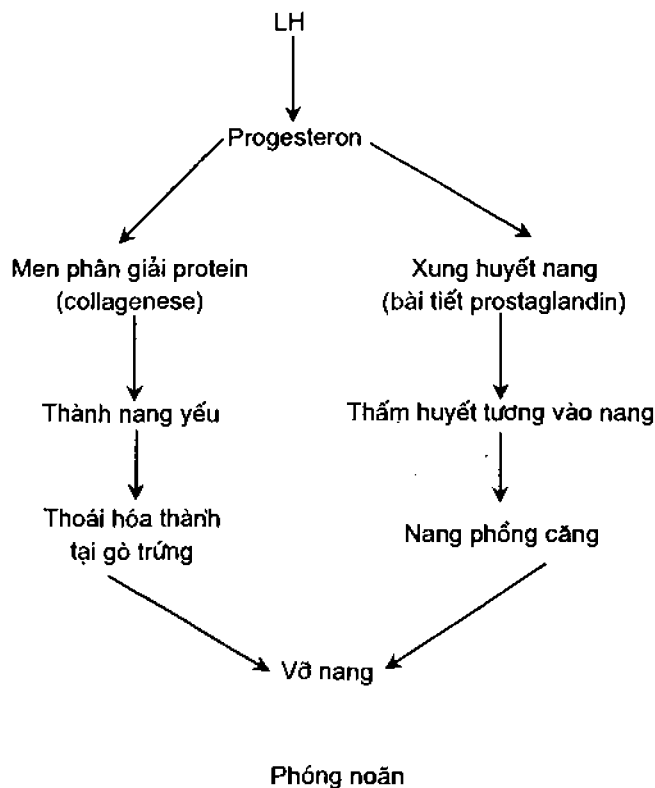


Hình 325. Nang trứng chín (A) và sự rụng trứng (B):
1. Biểu mô buồng trứng; 2. Mô kẽ; 3. Vỏ xơ; 4. Tế bào vỏ ở lớp vỏ trong; 5. Mạch máu ở lớp vỏ trong; 6. Lớp hạt; 7. Vết trong suốt (stigma); 8. Hốc nang trứng; 9. Vòng tia.



Hình 326. Sơ đồ về các đường thần kinh tham gia vào phản ứng phản xạ làm rụng trứng ở thỏ:
Kích thích các thụ quan của âm đạo khi giao cấu làm xuất hiện các xung động thần kinh đi tới phần dưới đồi và gây tiết nhân tố kích thích tuyến yên nhân tố giải phóng trong đó có nhân tố kích thích tuyến yên tiết ra hoocmon lutein, hoocmon này theo máu đến buồng trứng và gây rụng trứng - trứng được giải phóng và chuẩn bị để thụ tinh.

Nếu trứng không được thụ tinh thì thể vàng chỉ tồn tại từ 3 - 15 ngày và sau đó sẽ teo đi, gọi là thể vàng sinh lý. Cơ chế tiêu hủy thể vàng như sau: Ở hầu hết các loài gia súc, vào ngày thứ 14 sau khi rụng trứng mà không được thụ tinh thì tử cung sẽ bài tiết ra hocmon prostaglandin $F2\alpha$ ($PGF2\alpha$) (trừ chó, mèo và bộ linh trưởng). $PGF2\alpha$ theo máu từ tử cung đến buồng trứng để gây ra tác dụng co mạch máu ngoại vi nuôi thể vàng. Do vậy thể vàng không được cung cấp chất dinh dưỡng và trong 24 giờ sẽ bị tiêu hủy đi. Sự tiêu hủy thể vàng dưới tác dụng của $PGF2\alpha$ sẽ làm giảm và ngừng bài tiết hocmon progesteron. Vì vậy, trứng tiếp tục phát triển, chín và xuất hiện chu kỳ động dục tiếp theo.



Hình 327. Cơ chế phóng noãn

e. Sự di động của trứng

Khi trứng chín và rụng thì sẽ được rơi vào loa kèn và sau đó sẽ di chuyển vào ống dẫn trứng. Vách của loa kèn và ống dẫn trứng có nhiều nhung mao rung động theo chiều từ bên ngoài vào trong, kết hợp với sự co bóp nhu động cơ trơn của ống dẫn trứng có tác dụng là đẩy tế bào trứng di động dần vào trong, đến 1/3 đầu trước của ống dẫn trứng nơi trứng và tinh trùng sẽ gặp nhau để xảy ra quá trình thụ tinh. Nếu trứng mà đi vào sâu hơn nữa, thì bên ngoài trứng sẽ bị bao bọc bởi một lớp albumin ngăn cản sự thụ tinh với tinh trùng. Trứng sau khi rụng chỉ có khả năng thụ tinh như: ở người từ 12 - 24 giờ, bò 20 giờ, ngựa 10 giờ, lợn 8 - 12 giờ, thỏ 6 giờ... còn thời gian sống của tinh trùng thường gấp đôi thời gian sống của trứng.

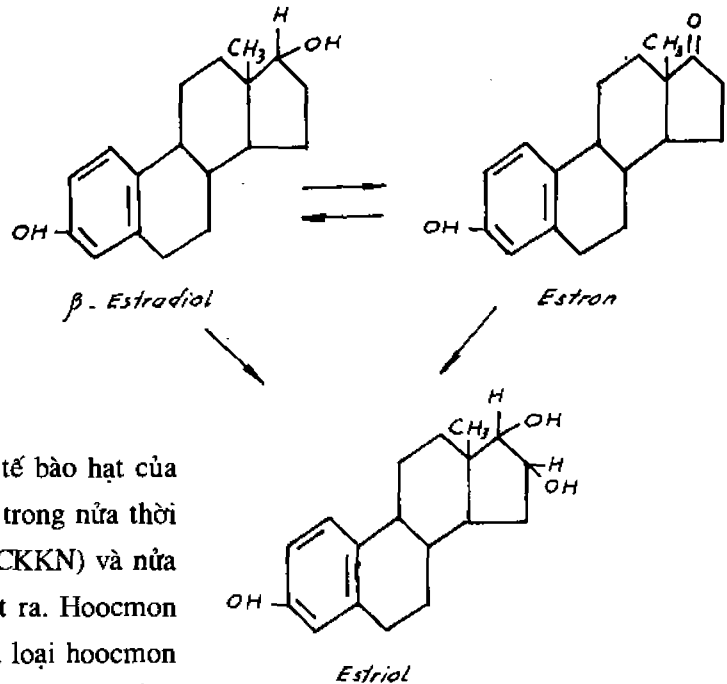
2.2. Chức năng sinh ra các hoocmon của buồng trứng

Hai hoocmon chính của buồng trứng là hoocmon estrogen và hoocmon progesteron. Ngoài ra hoàng thể còn bài tiết ra hoocmon inhibin.

a) Hoocmon estrogen

- Ở phụ nữ chưa có thai,

hoocmon estrogen được bài tiết ra chủ yếu là do buồng trứng và chỉ có một lượng rất nhỏ là do vỏ tuyến trên thận bài tiết ra. Khi người phụ nữ đã có thai, thì nhau thai sẽ bài tiết ra một lượng lớn hoocmon estrogen. Ở buồng trứng hoocmon estrogen là do các tế bào hạt của lớp áo trong nang trứng bài tiết ra trong nửa đầu của chu kỳ kinh nguyệt (CKKN) và nửa của CKKN là do hoàng thể bài tiết ra. Hoocmon estrogen là có ba loại, nhưng cả ba loại hoocmon estrogen đều là các hợp chất steroid và được tổng hợp ở buồng trứng từ cholesterol và cũng có thể từ axetyl coenzymA.



Hình 328. Công thức hóa học của ba loại estrogen.

- **Tác dụng sinh lý của estrogen:** hoocmon này có các tác dụng như sau:

+ **Làm xuất hiện và bảo tồn các đặc tính sinh dục nữ** thứ phát từ tuổi dậy thì như: phát triển cơ quan sinh dục, phát triển lớp mỡ dưới da, giọng nói trong và dáng người mềm mại...

+ **Tác dụng lên tử cung:** làm tăng các kích thước của tử cung ở tuổi dậy thì và khi có thai, kích thích sự phân chia lớp nền là lớp tái tạo ra lớp chức năng trong nửa đầu của CKKN, tăng tạo các mạch máu mới ở lớp chức năng. Kích thích sự phát triển các tuyến niêm mạc, tăng khối lượng tử cung và tăng co bóp cơ của tử cung...

+ **Tác dụng lên cổ tử cung:** làm cho các tế bào niêm mạc cổ tử cung bài tiết ra dịch nhầy loãng mỏng, dịch nhầy có thể kéo thành sợi dài đó là đặc điểm để đánh giá sự bài tiết estrongen trong nửa đầu của CKKN.....

+ **Tác dụng lên ống dẫn trứng:** làm tăng sinh các mô tuyến của niêm mạc ống dẫn trứng, tăng sinh các tế bào tiểu mô lông rung, làm tăng hoạt động của các tế bào biểu mô lông rung theo một chiều hướng về phía tử cung.

+ **Tác dụng lên âm đạo:** làm thay đổi các biểu mô của âm đạo, kích thích các tuyến ở âm đạo bài tiết ra dịch axit...

+ *Tác dụng lên tuyến vú*: làm phát triển các hệ thống ống tuyến, phát triển mô đệm ở vú và tăng mỡ dự trữ ở vú....

+ *Tác dụng lên chuyển hoá như*: tăng quá trình tổng hợp protein ở tử cung, tuyến vú, xương và tăng nhẹ sinh tổng hợp protein ở toàn thân của cơ thể.

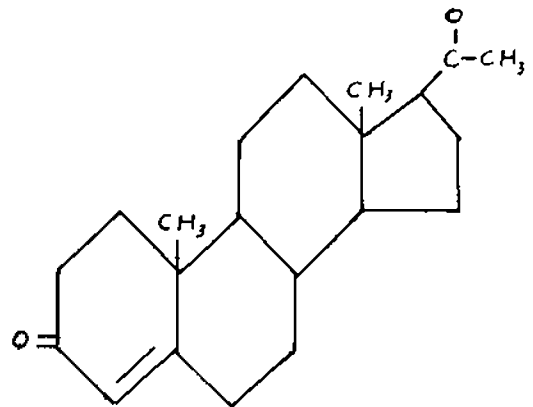
+ *Tác dụng lên xương*: tăng hoạt động của các tế bào xương, tăng sự lắng đọng chất Ca, và làm cho xương chậu mở rộng ra ...

- Điều hoà sự bài tiết estrogen

Hoocmon estrogen được bài tiết ra nhiều hay ít là phụ thuộc vào nồng độ hoocmon LH của tuyến yên. Nồng độ hoocmon LH sẽ tăng kích thích vào các tế bào nang trứng bài tiết ra hoocmon estrogen và ngược lại khi nồng độ hoocmon LH giảm xuống thì sự bài tiết hoocmon estrogen cũng sẽ ít đi.

b) Hoocmon progesteron

- Ở phụ nữ chưa có thai, hoocmon progesteron được bài tiết ra chủ yếu là do hoàng thể trong nửa sau của CKKN. Ở nửa đầu của CKKN nang trứng và vỏ tuyến trên thận chỉ bài tiết một lượng rất nhỏ progesteron. Progesteron cũng là hợp chất steroid và được tổng hợp từ cholesterol hoặc từ axetyl coenzym-A (hình 329).



Hình 229. Công thức hóa học của hoocmon progesteron.

- Tác dụng sinh lý của progesteron

+ *Tác dụng lên tử cung*: quan trọng nhất là kích thích lên niêm mạc tử cung bài tiết trong nửa sau của CKKN. Dưới tác dụng của hoocmon progesteron, lớp chức năng của niêm mạc tử cung được tăng sinh nay đã được biến đổi về cấu trúc và có khả năng bài tiết, chuẩn bị tốt các điều kiện cho niêm mạc tử cung sẵn sàng đón nhận trứng đã thụ tinh chuyển xuống làm tổ và tiếp tục phát triển. Ngoài ra còn có tác dụng là làm giảm sự co bóp cơ trơn của tử cung, nên đã có tác dụng là ngăn cản việc đẩy trứng đã thụ tinh ra ngoài (xảy thai) và làm giảm sự co bóp cơ trơn của tử cung. Do vậy, cũng đã ngăn cản việc đẩy trứng đã thụ tinh ra ngoài.

+ *Tác dụng lên cổ tử cung*: kích thích các tế bào tuyến niêm mạc cổ tử cung bài tiết dịch nhầy và quánh đặc. Sự quánh đặc của dịch cổ tử cung là bằng chứng cho thấy hiện tượng phóng noãn và giai đoạn hoàng thể đã được xảy ra.

+ *Tác dụng lên ống dẫn trứng*: kích thích lên niêm mạc của ống dẫn trứng, bài tiết chất dịch có chứa các chất dinh dưỡng để nuôi trứng đã thụ tinh và thực hiện các quá trình phân chia trong khi di chuyển về tử cung.

+ *Tác dụng lên tuyến vú*: làm phát triển các thùy tuyến của vú, làm cho các tế bào bọc quanh tuyến vú tăng sinh, to lên và có khả năng bài tiết.

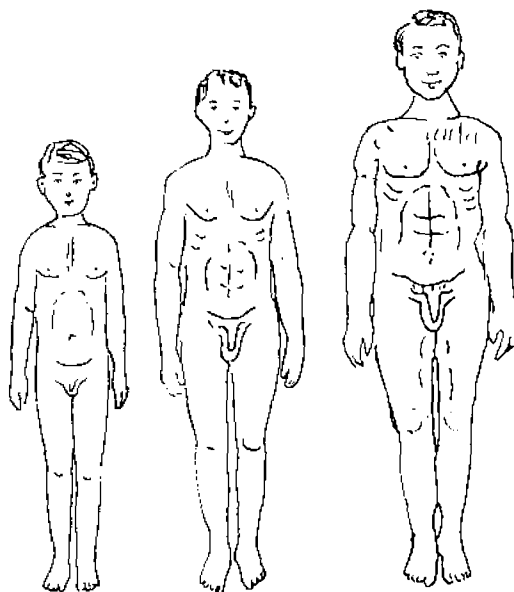
+ *Tác dụng lên thân nhiệt*: làm tăng nhiệt độ của cơ thể. Vì vậy, nửa sau của CKKN nhiệt độ của cơ thể phụ nữ thường tăng cao hơn nửa đầu của CKKN từ 0,3 - 0,5^oC (ở người).

- *Điều hoà sự bài tiết progesteron*: sự bài tiết progesteron chịu ảnh hưởng trực tiếp của hoocmon LH do tuyến yên bài tiết ra. Nồng độ của hoocmon LH tăng cao trong máu, hoàng thể sẽ được nuôi dưỡng và sẽ bài tiết nhiều progesteron. Ngược lại, nếu tuyến yên bài tiết ra ít hoocmon LH thì hoàng thể sẽ bị thoái hoá và progesteron sẽ được bài tiết ra ít đi.

2.3. Dậy thì, mãn kinh ở người và thành thực về tính ở động vật

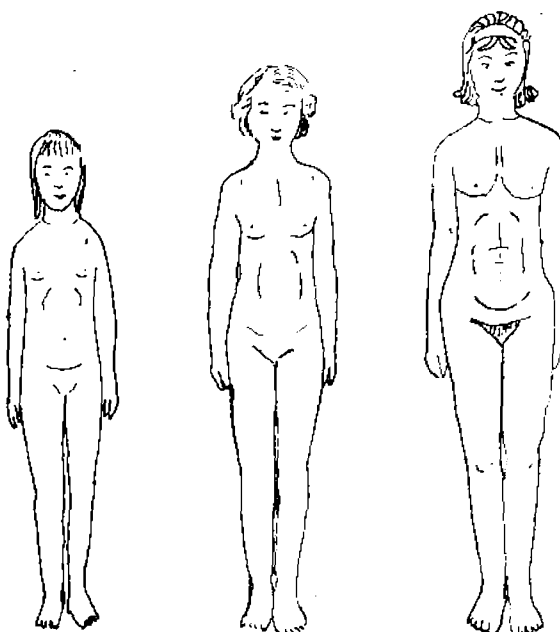
a. Dậy thì ở người

Cũng như ở nam giới, khi hai buồng trứng nhận được những kích thích phù hợp của các hoocmon, từ tuyến yên, thì hai buồng trứng sẽ hoạt động để sinh ra giao tử của nữ và bắt đầu bài tiết ra các hoocmon sinh dục nữ. Do vậy, các em nữ đã có những thay đổi lớn về mặt thể chất, sinh lý, tâm lý, sự trưởng thành và hoàn thiện về các chức năng sinh dục... Thời kỳ phát triển và trưởng thành này gọi là dậy thì của nữ.



Hình 330. Những biến đổi của cơ thể ở tuổi dậy thì nam.

Tuổi dậy thì của nam, nữ đã chịu nhiều ảnh hưởng của nhiều yếu tố khác nhau như: chủng tộc, các điều kiện về tự nhiên, xã hội và kinh tế... Tuổi dậy thì của các em (nam, nữ) thường kéo dài khoảng từ ba đến năm năm và được chia thành hai giai đoạn là trước dậy thì và dậy thì. Đối với trẻ em Việt Nam theo các tài liệu nghiên cứu trước đây thì các em nam thường dậy thì ở độ tuổi từ 15 - 17 và các em nữ dậy thì ở độ tuổi từ 13 - 15. Theo một số công trình nghiên cứu gần đây nhất đã cho thấy, tuổi dậy thì của các em đã có xu hướng là sớm hơn trước



Hình 331. Những biến đổi cơ thể của nữ ở tuổi dậy thì.

đây từ một đến hai năm (cả nam và nữ). Dưới đây là một số biến đổi chủ yếu của các em ở tuổi dậy thì (hình 330, 331).

Sự phát triển và biến đổi về cơ thể ở tuổi dậy thì của nam và nữ

Các em nữ	Các em nam
+ Thời kỳ lớn nhanh	+ Thời kỳ lớn nhanh
+ Có đủ răng vĩnh viễn	+ Có đủ răng vĩnh viễn
+ Mọc lông ở nách và ở mu	+ Mọc lông ở nách, mu và ngực
+ Hồng nở rộng ra	+ Vai nở rộng hơn
+ Bộ phận sinh dục ngoài phát triển	+ Bộ phận sinh dục ngoài phát triển
+ Xương chậu mở rộng	+ Vai mở rộng ...
+ Vú phát triển ...	

Sự phát triển và biến đổi về sinh lý như

Các em nữ	Các em nam
+ Xuất hiện chu kỳ kinh nguyệt lần đầu tiên	+ Xuất tinh lần đầu tiên
+ Đã có rụng trứng trong chu kỳ kinh nguyệt	+ Tinh dịch đã có tinh trùng
+ Buồng trứng bài tiết hoocmon estrogen và hoocmon progesteron ...	+ Tinh hoàn bài tiết ra hoocmon estosteron...

- Sự phát triển và biến đổi về mặt tâm lý của các em như: từ tâm lý của thiếu nhi chuyển dần sang tâm lý của người lớn, tính tình trầm lắng (nữ) mơ mộng, có cảm giác mình không còn là trẻ con nữa. Các em muốn được mọi người đối xử như người đã lớn, muốn thoát ra khỏi những "ràng buộc" của cha mẹ và gia đình. Thường có những xung đột với các thành viên trong gia đình. Các em muốn được độc lập trong suy nghĩ và hành động của mình. Muốn được thử sức mình, muốn khám phá, tìm tòi và thử những điều mới lạ như: rượu, thuốc lá, ma túy và cả tình dục..., thích giao tiếp trong quan hệ bạn bè cùng lứa tuổi, đặc biệt là các bạn khác giới, thích làm dáng. Bắt đầu có những quan tâm đặc biệt với bạn khác giới và xuất hiện những cảm xúc giới tính mới lạ...

b. Sự thành thực về tính của động vật và gia súc

Thành thực về tính là độ tuổi mà con vật cũng đã có những phát triển và biến đổi về cơ thể và về sinh lý. Ở động vật sự thành thực về tính đã có những biểu hiện chủ yếu dưới đây:

- ***Hệ sinh dục của dục, cái đã phát triển*** và tương đối hoàn chỉnh về mặt cấu tạo cũng như về chức năng sinh lý sinh dục.

- ***Động vật cái đã có sự rụng trứng lần đầu tiên*** trong chu kỳ sinh dục và con dục đã có tinh trùng trong tinh dịch. Nếu trứng và tinh trùng gặp nhau với điều kiện thuận lợi có thể xảy ra quá trình thụ tinh, mang thai và chữa đẻ.

- ***Các đặc điểm sinh dục thứ phát*** đã xuất hiện như: gà trống đã có mào đỏ và cựa....

- *Xuất hiện các phản xạ động dục ở động vật cái, và con đực đã có các phản xạ về giao phối....*

Bảng 43. Thời gian thành thực về tính của một số động vật

đơn vị: tháng tuổi

Số thứ tự	Loài động vật	Con đực	Con cái
1	Lợn	5-8	6-8
2	Trâu	18-32	18-24
3	Bò	12-18	8-12
4	Ngựa	12-20	12-18
5	Dê		7-8

c. Mãn kinh ở người

Ở phụ nữ thường vào khoảng 40 - 50 tuổi thì các nang trứng của buồng trứng đã trở nên không đáp ứng được với các kích thích của các hoocmon tuyến yên. Quá trình này xảy ra từ từ và dẫn đến làm giảm các chức năng hoạt động của buồng trứng. Biểu hiện sự suy giảm này là chu kỳ kinh nguyệt và chu kỳ thải trứng trở nên không đều. Sau vài tháng hay vài năm các chu kỳ của buồng trứng, chu kỳ của niêm mạc tử cung đã ngừng hoạt động. Người phụ nữ đã hết kinh, không còn trứng chín và thải trứng, các hoocmon sinh dục giảm dần xuống đến mức bằng không, ta gọi là hiện tượng mãn kinh. Nguyên nhân của sự mãn kinh là do:

- *Mãn kinh là do sự "kiệt quệ" của buồng trứng.* Ở vào độ tuổi khoảng 45 ở buồng trứng các nang trứng vẫn còn có khả năng để đáp ứng với các kích thích của hoocmon FSH và hoocmon LH còn lại là rất ít. Vì vậy, lượng hoocmon estrogen giảm dần đến mức thấp nhất và không đủ để tạo ra cơ chế điều hoà ngược dương tính để kích thích sự phóng noãn.

- *Biểu hiện của thời kỳ mãn kinh.* Buồng trứng đã teo nhỏ lại, không có kinh nguyệt, tử cung teo nhỏ và bộ phận sinh dục ngoài cũng nhỏ lại...

2.4. Chu kỳ động dục ở động vật và chu kỳ kinh nguyệt ở người

Hoạt động sinh dục của động vật cái và phụ nữ từ tuổi dậy thì được biểu hiện bằng chu kỳ động dục và chu kỳ kinh nguyệt. Mỗi chu kỳ động dục gồm bốn giai đoạn là: *giai đoạn trước động dục, giai đoạn động dục, giai đoạn sau động dục và giai đoạn yên tĩnh.* Ở động vật có vú (trừ người và loài linh trưởng) không biểu hiện bằng chu kỳ kinh nguyệt, mà chỉ có những biểu hiện ở tử cung, âm đạo và các hành vi sinh dục. Động vật cái chỉ chịu giao phối ở giai đoạn động dục. Đối với động vật hoang dã chu kỳ động dục chỉ xuất hiện một năm một lần. Khi động vật thành thực về tính dục hay bước vào tuổi dậy thì của con người, thì cơ thể nói chung đặc biệt là cơ quan sinh dục đã có những biến đổi và kèm theo là sự rụng trứng. Sự phát triển của trứng dưới sự điều tiết của hoocmon thùy trước tuyến yên làm cho trứng chín và rụng một cách có chu kỳ và biểu hiện bằng những triệu chứng động dục theo chu kỳ gọi là chu kỳ động dục hay chu kỳ kinh nguyệt ở người. Thời gian của các chu kỳ động dục của động vật và chu kỳ kinh nguyệt của nữ là như sau: phụ nữ Việt Nam chu kỳ kinh nguyệt từ 28 - 30 ngày; trâu

18 - 36 ngày, bình quân 28 ngày; bò 17 - 25 ngày, bình quân 21 ngày; ngựa 15 - 25 ngày, bình quân 21 ngày; lợn 17 - 27 ngày và bình quân là 21 ngày (hình 333)

a. Các giai đoạn của chu kỳ động dục ở động vật

- **Giai đoạn trước động dục:** là giai đoạn từ khi thể vàng bị tiêu huỷ cho tới lần động dục tiếp theo. Giai đoạn này có các đặc điểm chủ yếu là:

+ Bao noãn phát triển, nổi lên bề mặt của buồng trứng và tăng bài tiết hoocmon estrogen.

+ Cơ quan sinh dục cái đã có nhiều biến đổi do tác dụng của hoocmon estrogen như: các tế bào của thành ống dẫn trứng được tăng sinh, có nhiều nhung mao để đón nhận trứng rụng, màng nhầy tử cung, âm đạo tăng sinh và mạch máu tăng để cung cấp máu. Tử cung, âm đạo và âm hộ bắt đầu xung huyết, các tuyến sinh dục phụ bài tiết ra dịch nhầy, âm đạo cũng bài tiết ra dịch nhầy để bôi trơn đường sinh dục...

- **Giai đoạn động dục:** gồm ba thời kỳ là: hưng phấn, chịu dục và hết chịu dục. Động dục là một giai đoạn quan trọng có thời gian ngắn nhất định như: trâu từ 4 - 5 ngày, bò 1 - 3 ngày, lợn 2 - 3 ngày... Đặc điểm của giai đoạn này là:

+ Lượng hoocmon estrogen tiết ra đạt mức cao nhất là 112 $\mu\text{g}\%$ trong khi bình thường chỉ là 64 $\mu\text{g}\%$, nên đã gây ra sự hưng phấn mạnh toàn bộ cơ thể.

+ Có các biểu hiện ở cơ quan sinh dục như: âm hộ xung huyết, máu hồng đỏ, càng gần tới thời điểm rụng trứng thì âm hộ càng thâm mầu, tử cung mở rộng, âm đạo bài tiết ra dịch nhầy...

+ Các biểu hiện về thần kinh như: thần kinh hưng phấn, con vật ăn ít, bồn chồn đứng, nằm không yên, kêu rít, nhảy lên con khác và chịu dục...

+ Trứng rụng: ở lợn sau khi động dục từ 24 - 30 giờ thì trứng rụng và thời gian trứng rụng kéo dài là 10 - 15 giờ, ở bò sau khi hết chịu dục từ 6 - 10 giờ thì trứng rụng. Ở người nói chung mỗi chu kỳ kinh nguyệt chỉ có một trứng chín và rụng vào thời điểm 13 - 14 ngày trước khi có kinh nguyệt của lần sau.

+ Một số biến đổi khác về sinh lý khi trứng rụng như: thân nhiệt tăng lên từ 0,8 - 1,2°C, nhịp tim cũng tăng lên...

- **Giai đoạn sau động dục:** bắt đầu từ khi kết thúc động dục và kéo dài trong vài ngày. Thể vàng được hình thành, bài tiết ra hoocmon progesteron ức chế trung khu sinh dục ở vùng dưới đồi nên dẫn tới ức chế tuyến yên làm giảm tiết hoocmon estrogen, do đó làm giảm hưng phấn thần kinh, bài tiết dịch của tử cung đã ngừng lại, hành vi không chịu dục...

- **Giai đoạn yên tĩnh:** thường bắt đầu từ ngày thứ tư sau khi rụng trứng, không được thụ tinh và kết thúc khi thể vàng đã bị tiêu huỷ.

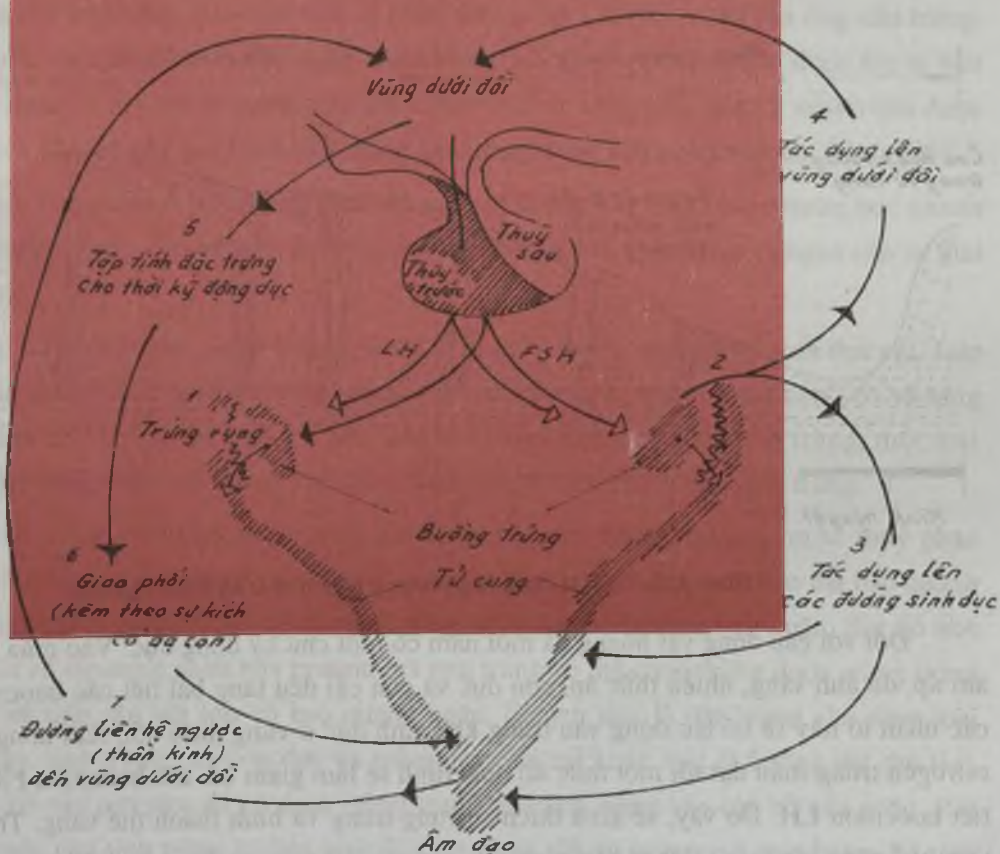
Đối với con người và linh trưởng chu kỳ động dục là chu kỳ kinh nguyệt. Đó là sự xuất hiện và bong ra của niêm mạc tử cung. Máu và niêm mạc tử cung theo âm đạo chảy ra ngoài (kinh nguyệt). Thời gian có kinh ở phụ nữ bắt đầu từ tuổi dậy thì khoảng 13 - 15 tuổi và kết thúc ở độ tuổi 45 - 55. Chu kỳ kinh nguyệt trung bình là 28 - 30 ngày, ngày thứ 14 là ngày rụng trứng. Thời gian chảy máu từ ba đến năm ngày, mỗi lần có kinh nguyệt phụ nữ mất đi khoảng 40 - 200ml máu. Từ ngày thứ nhất đến ngày thứ 14 là thời kỳ noãn tố hay thời kỳ tăng sinh, từ ngày 14 đến ngày thứ 28 là thời kỳ hoàng thể hay còn gọi là thời kỳ bài tiết.

+ Thời kỳ noãn tổ có các hiện tượng như bao noãn tăng bài tiết hoocon estrogen, tuyến yên tăng bài tiết hoomôn FSH và LH, hàm lượng ba hoocon trên tăng dần và đạt mức cao nhất ở một đến hai ngày trước khi rụng trứng, đồng thời niêm mạc tử cung cũng tăng sinh, dày lên, xung huyết, chuẩn bị đón trứng được thụ tinh làm tổ và phát triển tiếp tục.

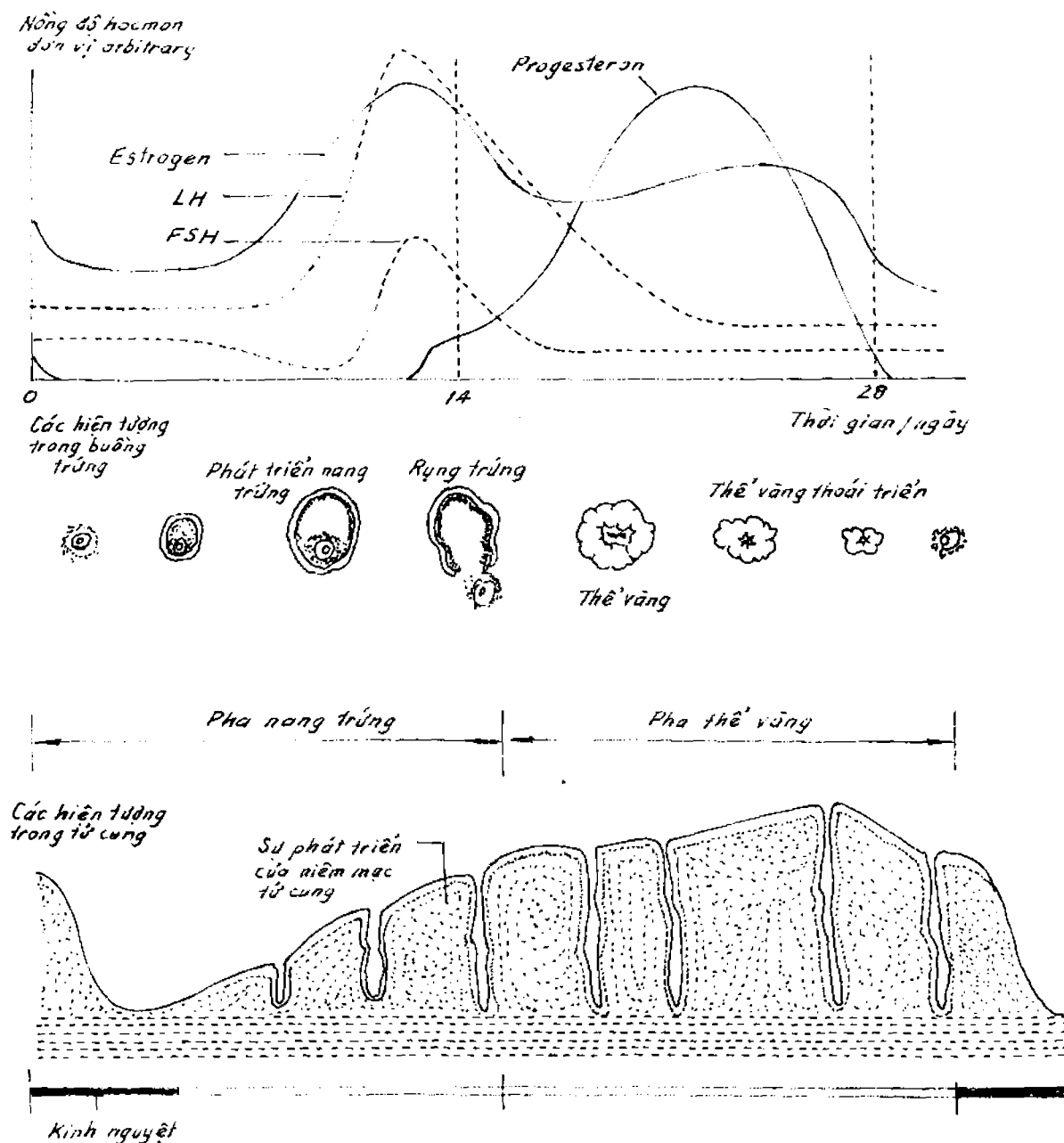
+ Thời kỳ hoàng thể tổ: bao noãn và tuyến yên tiếp tục tiết các hoocon nói trên, nhưng hàm lượng thì giảm dần. Đến cuối chu kỳ thì giá trị trở lại bình thường như ban đầu. Bao noãn vỡ, chỗ trứng rụng phát triển thành thể vàng. Thể vàng tăng cường hoạt động và bài tiết ra hoocon progesteron, hàm lượng hoocon này tăng dần và đạt giá trị lớn nhất vào khoảng 2/3 thời gian nửa sau của chu kỳ, rồi giảm dần đến cuối chu kỳ. Nếu trứng không được thụ tinh và làm tổ thì chuyển sang thời kỳ có kinh, thể vàng teo biến và ngừng bài tiết hoocon progesteron, hoocon này tăng cao sẽ có tác dụng ức chế tuyến yên làm giảm bài tiết hoocon FSH và LH. Khi trứng không được thụ tinh thì thể vàng tiêu biến đi, hàm lượng hoocon progesteron giảm xuống, tuyến yên không bị ức chế trở lại hoạt động bình thường cho một chu kỳ mới.

b. Sự điều tiết của chu kỳ động dục

Chu kỳ động dục của động vật cái là do cơ chế thần kinh - thể dịch điều tiết.



Hình 332. Sơ đồ trình bày sự tác động qua lại của các quá trình điều hòa có liên quan với chu kỳ sinh sản ở các động vật cái có hiện tượng rụng trứng (ví dụ ở mèo và chó). Các mũi tên đánh số chỉ trình tự của các sự kiện; các sự kiện này trong một số trường hợp có thể trùng nhau theo thời gian.



Hình 333. Tóm tắt các hiện tượng trong chu kỳ kinh nguyệt.

Đối với các động vật hoang dã mỗi năm có một chu kỳ động dục. Vào mùa xuân nhiệt độ ấm áp, đủ ánh sáng, nhiều thức ăn, con đực và con cái đều tăng bài tiết các hormone sinh dục, các nhân tố này sẽ có tác động vào trung khu sinh dục ở vùng dưới đồi. Khi nồng độ hormone estrogen trong máu đạt tới một mức độ nhất định sẽ làm giảm bài tiết hormone FSH và tăng bài tiết hormone LH. Do vậy, sẽ kích thích sự rụng trứng và hình thành thể vàng. Trứng được thụ tinh, thể vàng tồn tại sẽ tiết ra hormone progesteron làm ngừng động dục. Vì trong một năm chỉ có mùa xuân là mùa đủ các điều kiện trên, nên động vật hoang dã chỉ động dục một chu kỳ trong năm (hình 333).

3. Quá trình thụ tinh

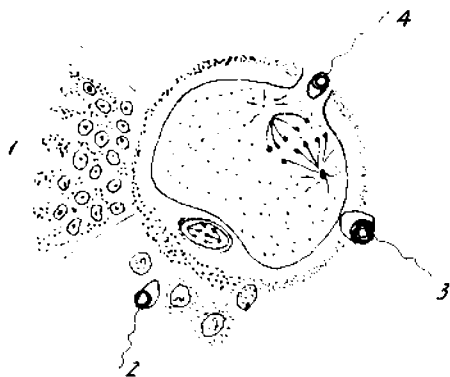
Tiếp theo phản xạ giao phối là phản xạ phóng tinh của động vật đực để đưa tinh trùng vào đường sinh dục của động vật cái. Nhờ sự di động chủ động của bản thân tinh trùng cùng với sự co bóp của cổ tử cung và ống dẫn trứng dưới tác dụng của hoocmon prostaglandin, nên tinh trùng đã được di chuyển qua tử cung đến ống dẫn trứng. Sau mỗi lần giao phối ở động vật và giao hợp ở người, xuất tinh vào âm đạo đã có khoảng 500.000.000 tinh trùng. Nhưng chỉ có khoảng vài ngàn tinh trùng di chuyển được đến ống dẫn trứng và chỉ có vài trăm tinh trùng có thể tiếp xúc

được với trứng mà thôi. Quá trình thụ tinh sẽ được xảy ra tại 1/3 đầu trước của ống dẫn trứng. Tinh trùng muốn xâm nhập được vào trong noãn, trước hết nó phải xuyên qua được lớp tế bào hạt bao quanh noãn để tiến tới vỏ ngoài của noãn. Sau đó tinh trùng phải gắn và xuyên qua được màng trong suốt. Cơ chế của quá trình tinh trùng xâm nhập được vào noãn như sau (hình 334).

- Khi tinh trùng còn ở trong tinh dịch thì có một lượng lớn chất cholesteron bọc quanh đầu của tinh trùng, vì vậy làm bền vững màng bao bọc quanh đầu tinh trùng và ngăn cản sự giải phóng ra enzym.

- Sau khi đã phóng tinh, tinh trùng sẽ được di chuyển tiếp trong đường sinh dục cái. Lớp cholesteron bao quanh đầu của tinh trùng bị mất đi, màng của tinh trùng trở nên yếu và tăng tính thấm với ion Ca^{++} . Nồng độ ion Ca^{++} tăng cao trong bào tương của đầu tinh trùng, một mặt làm tăng sự vận động của tinh trùng, mặt khác làm bài tiết enzym từ đầu tinh trùng.

- Đầu tinh trùng có dự trữ một lượng lớn enzym hyaluronidaza và enzym sẽ thủy phân protein. Dưới tác dụng của enzym hyaluronidaza, các chất gắn liên kết các tế bào hạt bao quanh noãn bị phân huỷ tạo ra một khe hở để cho tinh trùng có đường tiến vào trong noãn. Sau đó nhờ enzym zonalizin có tác dụng phân hủy protein mà tinh trùng có thể chọc thủng được màng trong suốt của noãn và tiếp cận với lớp vỏ bao quanh noãn. Enzym này là đặc trưng cho từng loài động vật. Vì vậy, tinh trùng của con đực và trứng của con cái khác loài là không thể thụ tinh được. Tại đây, có các receptor để cố định màng trước của tinh trùng vào lớp vỏ của noãn. Rất nhanh màng trước của tinh trùng bị tiêu huỷ đi, tinh trùng tiết ra enzym và mở đường để tinh trùng xâm nhập vào lòng noãn. Màng của đầu tinh trùng tan ra và vật chất di truyền của đầu tinh trùng đã xâm nhập được vào noãn gây ra hiện tượng trứng thụ tinh.



Hình 334. Sự xâm nhập của tinh trùng vào noãn:

1. Noãn vừa được phóng ra khỏi nang trứng;
2. Tinh trùng đang vượt qua lớp tế bào hạt bao quanh noãn;
3. Tinh trùng đang vượt qua màng trong suốt;
4. Tinh trùng đang vượt qua vỏ tế bào noãn.

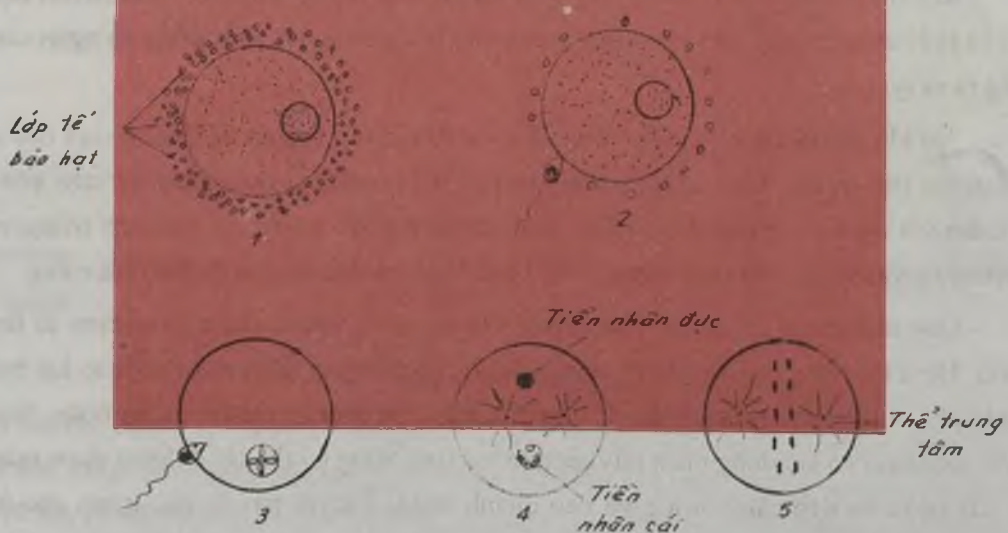
Trong quá trình thụ tinh, thường chỉ có một tinh trùng có sức sống mạnh nhất xâm nhập được vào noãn. Lý do tại sao như vậy thì cho đến nay vẫn chưa có sự lý giải thật là triệt để. Tuy vậy, người ta cho rằng có ba lý do chủ yếu sau đây:

1. Có vài tinh trùng di chuyển được đến ống dẫn trứng, nhưng có tốc độ di chuyển là rất khác nhau. Tinh trùng di chuyển đến sớm nhất có thể đến trước tinh trùng thứ hai từ 10 - 20 hoặc thậm chí 30 phút.

2. Vài phút sau khi tinh trùng đã xuyên qua được lớp màng trong suốt, ion Ca^{++} thấm qua màng noãn và làm cho nhiều hạt vỏ là những hạt nằm sát ngay màng trong xuất bào. Các hạt này giải phóng ra các chất có tác dụng là ngăn cản không cho tinh trùng gán vào màng trong, thậm chí còn đẩy tinh trùng ra xa màng hơn.

3. Sau khi một tinh trùng thâm nhập được vào trong noãn sẽ làm khử cực màng và đẩy xa các tinh trùng khác ra. Khi tinh trùng lọt vào được bào tương của noãn, bào tương của tinh trùng sẽ hoà lẫn vào bào tương của noãn.

Nhân của noãn được gọi là tiền nhân cái, nhân của tinh trùng được gọi là tiền nhân đực. Do mỗi tiền nhân cái hay đực chỉ chứa 1n ADN, nên chúng phải tăng lượng ADN lên gấp hai lần. Ngay sau đó màng nhân của tiền nhân cái và tiền nhân đực mất đi, các thể nhiễm sắc xoắn lại, ngắn và dày lên, các thể nhiễm sắc này được giải phóng vào bào tương, sắp xếp lại và tạo ra một đường xích đạo cách đều hai cực, rồi mỗi thể nhiễm sắc con tiến về một cực tế bào. Trên bề mặt trứng xuất hiện một rãnh phân chia ngày càng rõ. Quá trình thụ tinh được thể hiện ở (hình 335).



Hình 335. Quá trình thụ tinh của noãn:

1. Noãn trưởng thành được bọc bởi màng trong suốt; 2. Tinh trùng chọc thủng màng trong suốt;
3. Tinh trùng chọc thủng màng tế bào noãn để chui vào noãn; 4. Hình thành tiền nhân đực và tiền nhân cái; 5. Tổ chức lại bộ nhiễm sắc thể và bắt đầu phân chia.

4. Phôi làm tổ và phát triển trong tử cung

Sau khi thụ tinh, trứng đã thụ tinh phải mất khoảng từ ba đến bốn ngày để di chuyển từ ống dẫn trứng về tử cung để làm tổ và tiếp tục phát triển ở đó. Sự di chuyển được của trứng đã thụ tinh là nhờ chất dịch của vòi trứng, hoạt động của các tế bào lông rung ở vòi trứng và tác dụng co giãn của vòi trứng dưới tác động của hormone progesteron. Trong quá trình vòi di chuyển trứng thụ tinh đã được nuôi dưỡng bằng chất dịch của ống dẫn trứng và đã thực hiện nhiều giai đoạn của quá trình phân chia. Khi tới tử cung, trứng đã phân chia và được gọi là phôi bào với khoảng độ 100 tế bào.

Vì một lý do nào đó mà trứng được đã thụ tinh không di chuyển được về tử cung (ví dụ do viêm hay tắc ống dẫn trứng...). Trứng thụ tinh có khi được phát triển tại ống dẫn trứng hoặc tại loa kèn của ống dẫn trứng hoặc có thể do nhu động ngược chiều của ống dẫn trứng làm cho trứng đã thụ tinh rơi vào xoang bụng. Những trường hợp như vậy được gọi là chửa ngoài dạ con.

Trứng đã thụ tinh được di chuyển về tử cung, lúc hợp tử xuống đến tử cung đã có dạng phôi tang (phôi dâu) có khoảng 32 - 64 tế bào. Sau khi bám vào niêm mạc của tử cung, phôi tiếp tục phát triển từ một đến ba ngày nữa, rồi mới gắn vào niêm mạc tử cung. Như vậy, sự làm tổ trong niêm mạc của tử cung thường xảy ra vào ngày thứ năm, thứ bảy, sau khi phóng noãn và đó cũng là lúc niêm mạc tử cung đã được chuẩn bị sẵn sàng về các mặt để đón phôi làm tổ.

Khi hợp tử xuống đến tử cung đã có dạng phôi tang (phôi dâu), ở tử cung phôi được tiếp tục phân chia và phát triển thành một lớp ngoài và lớp trong. Lớp ngoài xâm nhập và bám vào lớp nội mạc của tử cung và cả phôi làm tổ ở đó. Như vậy, khi người phụ nữ không phát hiện thấy kinh nguyệt, ở cuối chu kỳ kinh nguyệt, thì phôi đã phát triển được 14 ngày tuổi.

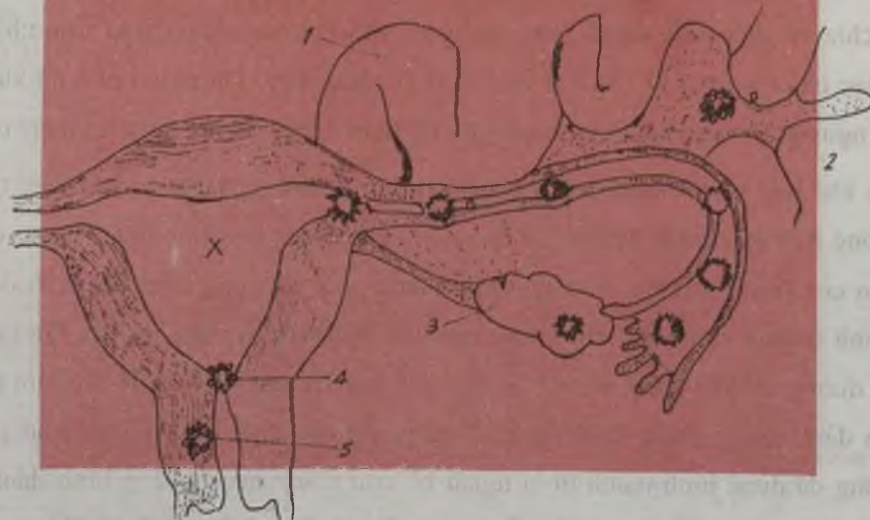
Sau khi làm tổ ở thành tử cung, phôi tiếp tục được phát triển và nhau thai được hình thành. Trong một số tuần lễ đầu các tế bào trên bề mặt của túi phôi đã bài tiết ra enzyme để phân huỷ tế bào của thành tử cung ở vùng xung quanh phôi để cung cấp chất dinh dưỡng cho phôi tiếp tục sinh trưởng và phát triển. Trong rau thai (nhau thai) cũng đã bắt đầu cung cấp một ít chất dinh dưỡng và oxy ngay từ tuần lễ đầu. Về sau khoảng từ tuần lễ thứ tám trở đi, rau thai hoàn toàn đảm nhiệm được chức năng là cung cấp các chất dinh dưỡng cho phôi. Màng ối, màng nhện đã được hình thành từ lá ngoại bì, còn màng noãn hoàng hình thành từ lá nội bì. Phôi nằm lơ lửng trong khối nước ối của xoang ối nên được bảo vệ rất tốt. Máu của mẹ và máu của thai không được trộn lẫn với nhau mà chỉ trao đổi chất dinh dưỡng, khí qua màng ngăn cách thông qua cuống của rốn cho đến khi sinh đẻ. Rau thai là một đĩa có kích thước và khối lượng nhất định. Tử cung của người mẹ cũng lớn lên với thai nhi. Thời gian mang thai (thời gian chửa) là thời gian từ khi trứng đã được thụ tinh cho tới khi đẻ ra. Thời gian mang thai của người là khoảng 280 ngày (9 tháng 10 ngày). Thời gian mang thai là thay đổi tùy theo loại động vật. Ví

dụ trâu là khoảng 310 ngày, bò khoảng 280 ngày, lợn khoảng 115 ngày, chó khoảng 62 ngày, mèo khoảng 58 ngày, thỏ khoảng 30 ngày, cừu khoảng 117 ngày, dê khoảng 65 ngày và voi khoảng 610 ngày (hình 336, 337, 338, 339, 340 và 341).



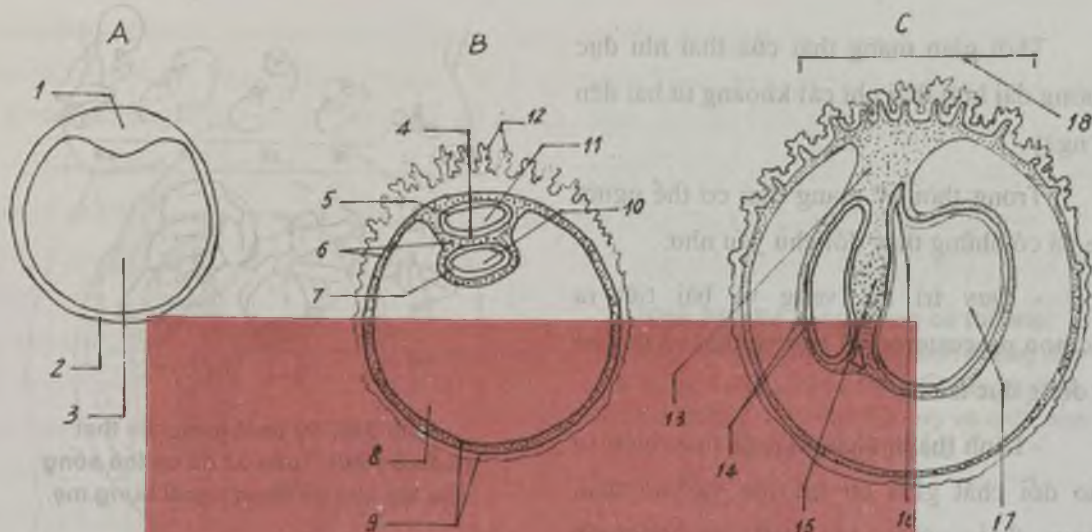
Hình 336. Đường đi của trứng và vị trí làm tổ bình thường.

1. Các nang trứng tiến triển; 2. Nang trứng chín; 3. Rụng trứng; 4. Noãn bào II; 5. Tua vòi;
6. Thụ tinh; 7. Hợp tử; 8. Giai đoạn hai phôi bào; 9. Giai đoạn bốn phôi bào; 10. Giai đoạn tám phôi bào;
11. Giai đoạn phôi dậu; 12. Niêm mạc tử cung; 13. Cơ tử cung; 14. Thành rau tử cung.



Hình 337. Các vị trí làm tổ bất thường (X là vị trí làm tổ bình thường).

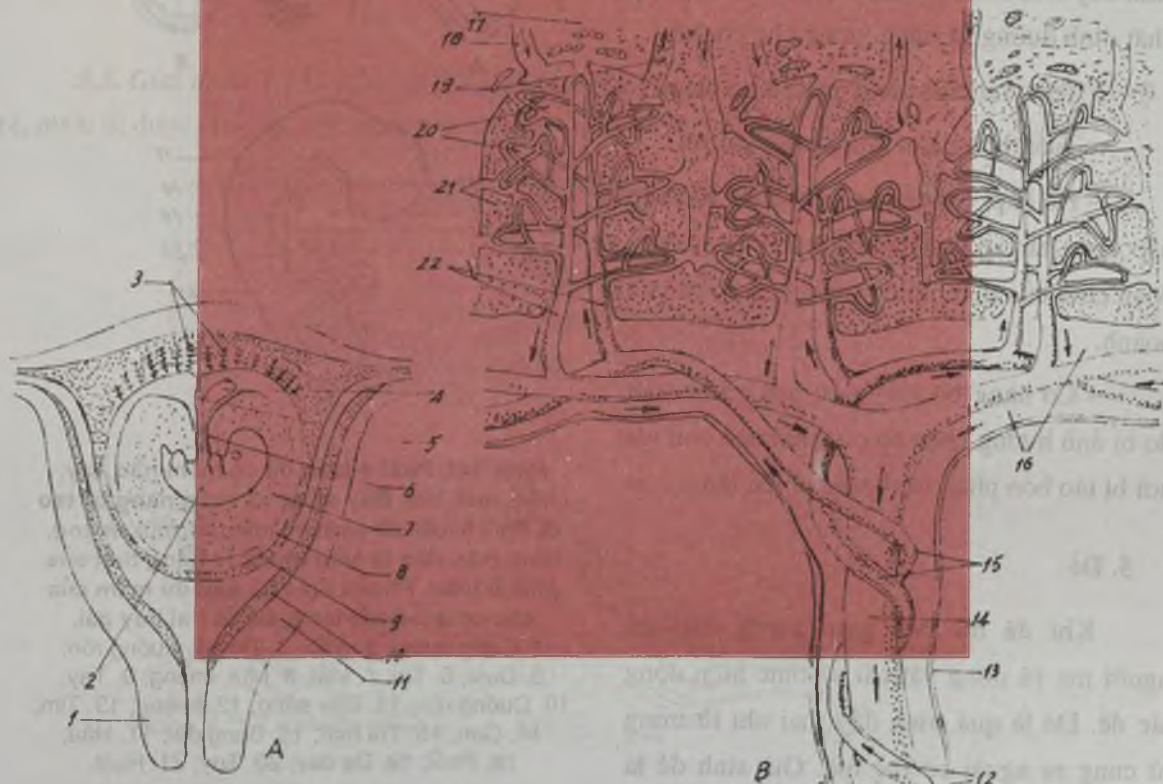
1. Quai ruột; 2. Mạc treo ruột; 3. Buồng trứng; 4. Làm tổ ở lỗ trong ống cổ tử cung;
5. Làm tổ ở ống cổ tử cung.



Hình 338. Sự hình thành các màng phôi.

A. Túi phôi; B. Sự làm tổ; C. Sự tạo nhau thai.

1. Khối tế bào bên trong; 2. Lớp dưỡng bào; 3. Xoang túi phôi; 4. Vùng phôi; 5. Ngoại bì; 6. Trung bì;
7. Nội bì; 8. Xoang ngoài phôi; 9. Trung bì và dưỡng bào tạo màng đệm; 10. Túi noãn hoàng;
11. Xoang ối; 12. Lòng nhùng dưỡng bào; 13. Dây rốn; 14. Túi ối; 15. Phôi; 16. Túi niệu;
17. Túi noãn hoàng; 18. Vùng nhau thai.



Hình 339. Cấu trúc của nhau thai.

- A. Thai đang phát triển:** 1. Cổ tử cung; 2. Thai; 3. Lòng nhùng đệm của nhau thai; 4. Túi noãn hoàng;
5. Túi niệu; 6. Dây rốn; 7. Dịch ối; 8. Túi ối; 9. Màng đệm; 10. Nội mạc tử cung; 11. Tầng cơ tử cung;
B. Dây rốn: 12. Dòng máu; 13. Màng ối; 14. Tĩnh mạch rốn; 15. Động mạch rốn; 16. Mô xuất xứ từ màng đệm; 17. Nội mạc tử cung; 18. Động mạch nhỏ mẹ; 19. Tĩnh mạch nhỏ mẹ; 20. Nhùng mao đệm;
21. Hồ máu chứa đầy máu mẹ; 22. Tuần hoàn thai qua các mao mạch lòng nhùng đệm.

Thời gian mang thai của thai nhi đực thường dài hơn thai nhi cái khoảng từ hai đến ba ngày.

Trong thời kỳ mang thai cơ thể người mẹ đã có những thay đổi chủ yếu như:

- Duy trì thể vàng và bài tiết ra hoocmon progesteron để bảo vệ thai và ức chế sự động dục trở lại.

- Hình thành nhau thai để thực hiện sự trao đổi chất giữa cơ thể mẹ và bào thai. Nhau thai cũng bài tiết ra hoocmon progesteron để góp phần vào cơ chế điều hoà thể dịch trong thời kỳ có thai.

- Tử cung phát triển, niêm mạc tăng sinh dày lên, máu đến nhiều hơn để cung cấp chất dinh dưỡng và năng lượng cho cơ thể.

- Trao đổi chất cũng được tăng nhanh.

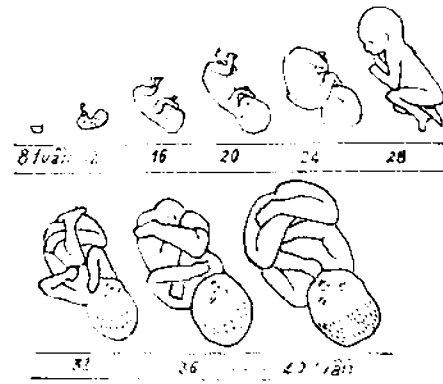
- Tuần hoàn: tim mạch tăng tần số.

- Hô hấp: chuyển sang phương thức hô hấp ngực, tần số tăng lên cao nhất là vào giai đoạn cuối của thai nhi do thai chèn ép vào cơ hoành.

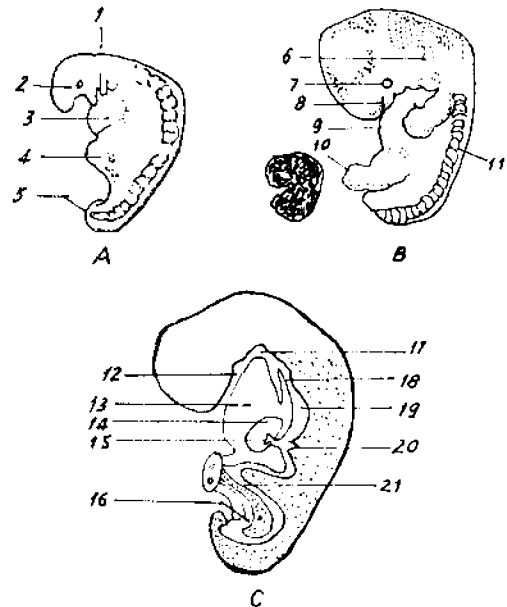
- Cơ năng bộ máy tiêu hoá và bài tiết do bị ảnh hưởng chèn ép của thai nên con vật hơi bị táo bón phân và đi tiểu nhiều lần...

5. Đẻ

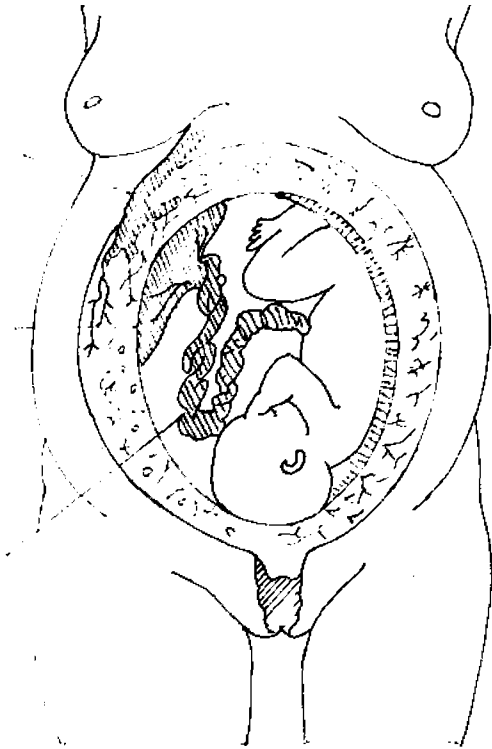
Khi đã đủ thời gian mang thai thì người mẹ và động vật cái sẽ thực hiện động tác đẻ. Đó là quá trình đẩy thai nhi từ trong tử cung ra ngoài cơ thể mẹ. Giờ sinh đẻ là tùy theo loài động vật. Động vật nuôi thì thường đẻ vào buổi tối (ngựa là 85%). Người đẻ nhiều vào lúc từ 22 - 24 giờ. Sinh đẻ được bắt đầu bằng những đợt co bóp chậm rãi của tử cung và thường gồm ba giai đoạn chủ yếu sau đây (với con người):



Hình 340. Sự phát triển của thai (tuần 8 – 40). Tuần 32 đã có thể sống độc lập khá dễ dàng ngoài bụng mẹ.



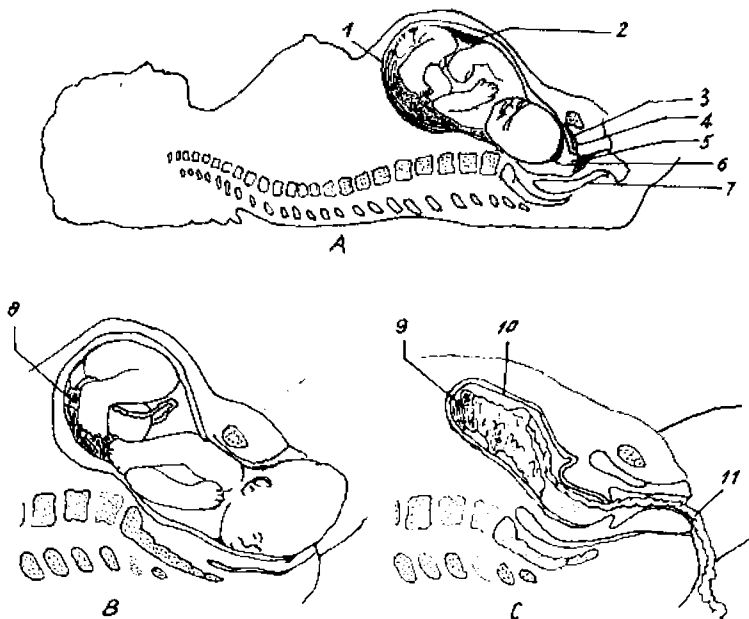
Hình 341. Phôi 4 tuần đã có mắt, tai, tay, chân, mắt, tim. Dây sống và cung nang sẽ teo đi. Phôi 6 tuần đã có thêm mắt, tai, mũi, miệng. Hình màu đen là kích thước to bằng thật của phôi 6 tuần. Phôi 5 tuần đã gần đủ mắt của các cơ quan nội tạng. Đã rõ trai hay gái.
1. Cung nang; 2. Não; 3. Tim; 4. Cuống rốn; 5. Đuôi; 6. Tai; 7. Mắt; 8. Mũi, miệng; 9. Tay; 10. Cuống rốn; 11. Dây sống; 12. Miệng; 13. Tim; 14. Gan; 15. Túi mật; 16. Bọng đái; 17. Hầu; 18. Phổi; 19. Dạ dày; 20. Tụy; 21. Ruột.



Hình 342. Bối cảnh tổng thể của thai nhi trong tử cung:

1. Máu mẹ đưa oxy và chất dinh dưỡng đến tử cung; 2. Rau (nhau thai) lấy oxy và chất dinh dưỡng; 3. Dây rốn đưa oxy và chất dinh dưỡng vào cơ thể bé.

5.1. Giai đoạn 1 (A) (khoảng 12 giờ) thai đã được chuyển dần về cổ tử cung, màng ối vỡ ra, nước ối được chảy ra, làm nhờn ướt âm đạo (hình 343 và 344).



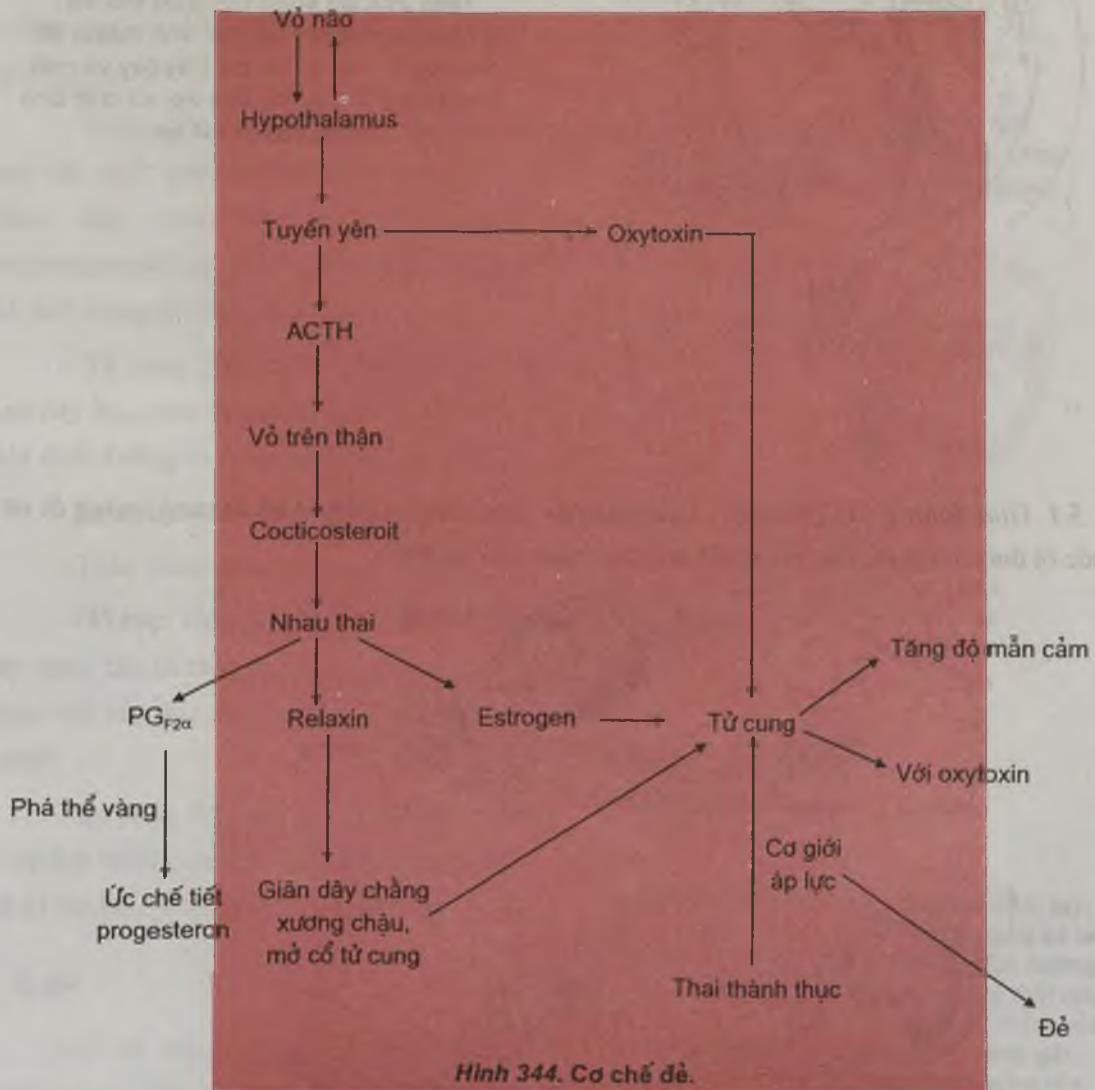
Hình 343. Các giai đoạn của sự đẻ.

1. Nhau thai; 2. Túi ối; 3. Bàng quang; 4. Niệu đạo; 5. Âm đạo; 6. Cổ tử cung; 7. Trực tràng;
8. Nhau thai; 9. Nhau thai; 10. Tử cung; 11. Dây rốn.

5.2. Giai đoạn 2 (B) (khoảng từ 20 phút đến 1 giờ), thai được đẩy ra qua lỗ cổ tử cung, âm đạo và được đẻ ra ngoài là nhờ những loạt co bóp phối hợp của các cơ tử cung và cơ của thành bụng.

5.3. Giai đoạn 3 (C) (khoảng 10 - 20 phút), nhau và các màng của thai sẽ được bong ra khỏi màng nhầy của tử cung và cũng được đẩy ra bên ngoài. Thời gian đẻ ngắn hay dài là tùy theo loài động vật như: thỏ là 15 - 20 phút, ngựa là 15 - 30 phút, bò là 20 phút đến 4 giờ và lợn từ 2 - 6 giờ...

Trọng lượng của thai lúc đẻ ra là tùy theo loài động vật được so với trọng lượng cơ thể của mẹ như: ở người là 33%; gấu là 5%...



6. Nuôi con bằng sữa mẹ

Trong thời gian người mẹ có vú, các tuyến vú và các ống tiết sữa đã được lớn lên thêm là nhờ các tác dụng của các hoocmon estrogen và progesteron. Thể tích của vú còn tăng lên là nhờ vào sự tích lũy mỡ và nhận thêm máu vào hệ mạch ở vú. Động tác bú của con sẽ gây ra phản xạ tiết sữa như đã kích thích vào tuyến yên để bài tiết ra hoocmon prolactin. Nếu con mà ngừng bú, vài ngày sau sữa sẽ bị ngừng tiết và tuyến vú sẽ nhỏ lại.



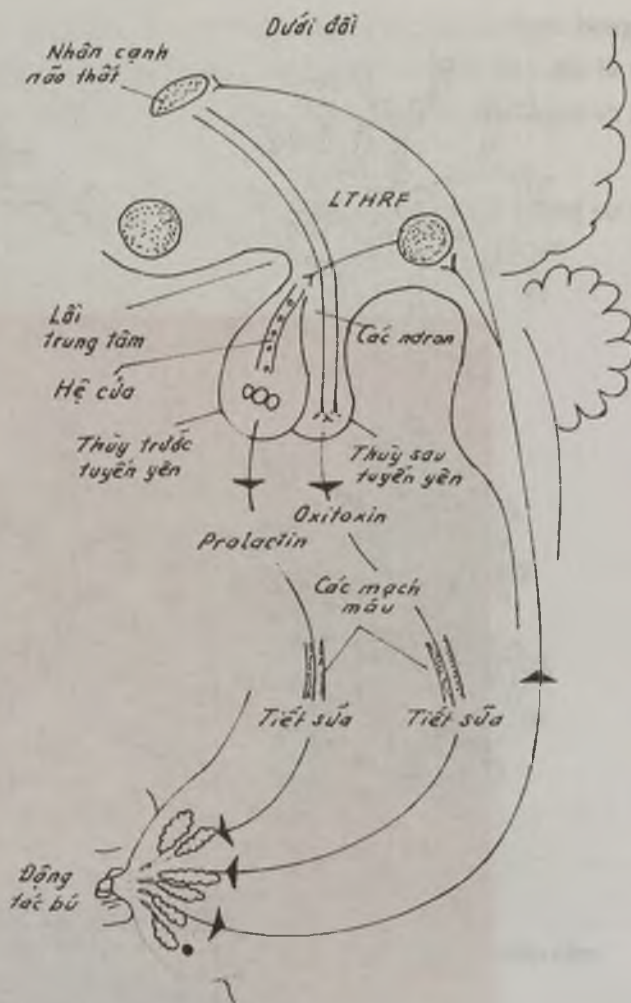
Hình 345. Cấu tạo các tiểu thùy – nang tuyến vú:

- a. Ống tuyến đơn giản; b. Phát triển lúc dậy thì; c. Phát triển tiểu thùy – nang tuyến;
d. Chi tiết của hình c; e. Nang tuyến có tích sữa.

Nếu mà con được bú liên tục thì sữa có thể bài tiết ra liên tục (khoảng hai năm). Nếu mẹ mà không cho con bú, chu kỳ kinh nguyệt của phụ nữ và chu kỳ động dục của động vật cái được trở lại bình thường, trứng lại tiếp tục chín và rụng. Đối với con người việc cho con bú kéo dài cũng là biện pháp tạm thời góp phần kế hoạch hoá gia đình. Trong ngành chăn nuôi động vật để tăng được số lứa đẻ trong năm hoặc để khai thác được nhiều sữa hơn người ta thường sử dụng biện pháp là cai sữa sớm hơn, vì sau khi đẻ trứng mới chưa chín ngay là do tuyến yên chưa bài tiết ra hoocmon FSH mà thường phải mất một thời gian khoảng từ hai đến ba tháng hay lâu hơn.

Thành phần của sữa mẹ

Nếu đem so với sữa bò thì sữa mẹ có thành phần đường lactozơ cao hơn khoảng 50%, nhưng lượng protein lại thấp hơn khoảng từ hai đến ba lần, lượng canxi và một số ion khác trong sữa mẹ chỉ bằng 1/3 của sữa bò. Trong sữa mẹ có thành phần rất quan trọng là các chất kháng thể. Do đó, những đứa trẻ đã được bú sữa mẹ có sức đề kháng với bệnh tật tốt hơn những đứa trẻ ăn sữa bò. Mỗi ngày bình thường người mẹ có thể sản xuất ra khoảng 1,5 lít sữa. Lượng sữa được sản xuất ra hàng ngày là lớn như vậy. Vì vậy một lượng lớn các chất dinh dưỡng đã được rút ra từ cơ thể của người mẹ để đưa vào sữa như: 50g lipid, 100g đường lactozơ và 2 - 3g canxiphotphat. Do vậy, trong thời gian nuôi con, nếu người mẹ không được cung cấp đầy đủ các chất dinh dưỡng cần thiết thì sẽ dẫn tới tình trạng thiếu hụt dinh dưỡng ở người mẹ và sẽ ảnh hưởng đến sự phát triển của con và sức khỏe người mẹ.



Hình 346. Sơ đồ điều chỉnh quá trình tạo và tiết sữa của tuyến vú bằng hormone LTHRF – là nhân tố gây tiết hormone kích thích vàng.

7. Cơ chế sinh con đẻ, cái

7.1. Ở con người

Hầu hết ở các nước tỷ lệ sinh con theo giới tính (trai, gái) cùng lứa tuổi là không đồng đều với nhau. Ví dụ theo các thống kê về tỷ lệ giới tính của con lúc mới sơ sinh là thay đổi tùy theo mỗi dân tộc, mỗi nước như: cứ sinh 100 nữ người da đen ở Mỹ thì đã sinh ra 104 nam, ở người Mỹ da trắng là 106 nam, người Hy Lạp là 113 nam. Trái lại ở người Cuba thì cứ sinh ra 100 nam thì sinh ra 101 nữ. Theo thống kê dân số người da trắng ở Mỹ ứng với 100 nữ thì số nam sẽ giảm dần theo độ tuổi.

Bảng 44. Số nam ứng với 100 nữ theo độ tuổi

Số thứ tự	Độ tuổi	Số nam
1	18	100
2	50	95
3	57	90
4	67	70
5	87	50
6	100	21

Tỷ lệ nam nữ là 1: 1 dù sao cũng là vấn đề hấp dẫn và cũng cần được quan tâm.

7.2. Đối với động vật

Trong ngành chăn nuôi thì tỷ lệ đực, cái là rất quan trọng. Ví dụ, trong tự nhiên đặc biệt là trong thụ tinh nhân tạo thì một đực là có thể dùng cho nhiều cái. Nếu muốn có nhiều trứng hay nhiều sữa thì cần phải tăng tỷ lệ cái lên và giảm tỷ lệ đực xuống. Ngược lại trong một số trường hợp khác nếu tăng được tỷ lệ đực lên thì có lợi hơn vì giống đực thường là to hơn, sản phẩm và thịt đều nhiều hơn so với con cái và chất lượng thịt cũng tốt hơn (trừ của tầm, len của cừu...).

a. Cơ sở di truyền học về tỷ lệ đực, cái. Tế bào sinh đực đực và cái là sự khác nhau về một cặp NST đặc biệt gọi là cặp NST XY. Ví dụ ở người có 23 cặp NST thì trong đó có 22 cặp NST là giống nhau, còn cặp NST thứ 23 thì ở nữ giới là cặp NST XX và ở nam giới là cặp NST XY. Ở cá, chim, bướm ... thì giống đực lại mang đồng giao tử ZZ, còn giống cái lại mang dị giao tử ZW. Như vậy, giới tính của con là do cặp NST XY hoặc cặp NST ZW quyết định.

Bảng 45. Giới tính của con theo XY giao tử

Số thứ tự	Giới có dị giao tử	Giao tử		Hợp tử	
		đực	cái	đực	cái
1	Đực (người, ruồi dấm...)	XY	XX	XY	XX
2	Cái (chim, cá, bướm...)	Z	ZW	ZZ	ZW

Đối với một số loài động vật thuộc bộ cánh màng như kiến, ong và ong vẽ trứng thụ tinh sẽ phát triển thành cái lưỡng bội, trứng không thụ tinh thì thành đực đơn bội. Châu chấu không có NST Y, con đực có NST là XO, con cái là NST XX.

b. Những hướng để điều khiển giới tính

Có các hướng chính:

- Hướng thứ nhất tác động lên giao tử với những loài có con đực là dị giao tử (như người) thì không sinh con đực là do lỗi ở con đực. Đối với những loài có con cái là dị giao tử (như chim, cá...) thì không sinh con đực là do lỗi ở con cái. Vì vậy, để chủ động về sinh đực hay cái,

thì có thể tác động lên tinh trùng hoặc trứng với mục đích lựa chọn (chọn tinh trùng Y để được đực, chọn trứng W để được dực). Nói chung, tinh trùng để sinh ra nữ ở người thường chứa nhiều chất nuôi dưỡng, nên to hơn, nặng hơn và di chuyển chậm hơn tinh trùng để sinh ra nam.

Trong thực nghiệm, người ta đã thử dùng "rây" có đường kính lỗ rây xác định để sàng lọc tinh trùng có kích thước to nhỏ khác nhau, hoặc dùng máy li tâm để gạn lọc tinh trùng nặng nhẹ khác nhau. Koltsov và Schroder ở Liên Xô giả thuyết tinh trùng Y tích điện dương, tinh trùng X tích điện âm, để điện di tinh trùng trong một điện trường phân cực nhằm chia đôi đám tinh trùng theo lực hút - đẩy tĩnh điện (Y sang cực âm, X sang cực dương). Tuy nhiên, cả ba phương pháp trên đều chưa cho kết quả thoả đáng.

Gần đây, một số tác giả dùng phương pháp di truyền miễn dịch, thí dụ: tiêm cho con cái tinh trùng X (hoặc Y) nhằm gây phản xạ tạo kháng thể miễn dịch đối với X (hoặc Y). Nhờ đó mà loại bỏ được các hợp tử không mong muốn. Phương pháp này đúng về nguyên lý, nhưng rất khó thực hiện, vì chưa đảm bảo được kỹ thuật tách riêng tinh trùng X và Y thuần khiết. Còn một phương pháp nữa, là căn cứ vào tốc độ di chuyển của hai loại tinh trùng trong đó Y thon nhẹ, hiếu động nhưng nghèo chất dinh dưỡng. Còn X nặng, cồng kềnh và hơi yếu, nhưng giàu chất nuôi dưỡng. Sơ đồ tác động là chọn thời điểm giao phối. Nếu giao phối đúng ngày rụng trứng, Y có nhiều triển vọng đến trước với trứng, ta được gần 100% đực. Nếu giao phối từ hai đến ba ngày trước lúc rụng trứng, thì khi trứng rụng, tinh trùng Y đã mệt mỏi, lại hết chất dự trữ, nên tinh trùng X có nhiều triển vọng đến trước với trứng ta được gần 100% cái.

Đối với các loài có cái mang dị giao tử như bướm, tằm đã dùng phương pháp "choáng nhiệt" tức là ngâm trứng chưa thụ tinh 10 phút trong nước nóng 40°C, để phát động sự phản bào nhân tạo của trứng, nhờ đó mà được những thế hệ gồm toàn tằm giống mẹ, nghĩa là tằm cái.

- *Hướng thứ hai tác động lên trao đổi chất*, bằng cách cung cấp cho cơ thể bố hoặc mẹ những nguyên vật liệu đặc trưng để xây dựng ưu tiên loại dị giao tử mà ta mong muốn, thí dụ điển hình là phương pháp tạo chúa ở ong mật. Khi ong chúa chết, đàn ong thợ chỉ cần lấy thứ mật đặc biệt gọi là "mật chúa" để nuôi bất cứ ấu trùng nào, ấu trùng ấy cũng sẽ nở thành ong chúa (cái). Muốn được ong đực, bình thường vốn không có mật trong đàn, để chuẩn bị cho cuộc bay giao hoan với ong chúa, ong thợ chỉ cần thay mật vốn dùng để nuôi ấu trùng thành ong thợ (cái không hoạt động) bằng một thứ mật khác, vốn được chế biến để nuôi ấu trùng thành ong đực.

Vì vậy, có thể tăng tỷ lệ đực của cá, bằng cách cho cá mới nở ăn tinh hoàn tươi hay đã chế biến hoặc thức ăn có tằm testosterone.

Chế độ ăn uống, rõ ràng có thể ảnh hưởng đến tỷ lệ đực/cái. Ở Anh, tại xứ Wales, tầng lớp giàu có đẻ ra 106,1 trai trên 100 gái, công nhân lành nghề sống no đủ là: 105,7; công nhân không chuyên, sống thiếu thốn: 103,4; hình như điều kiện sống tốt làm tăng tỷ lệ trai.

Tuy vậy, qua hai cuộc chiến tranh thế giới ác liệt 1914 - 1918 và 1939 - 1945, đời sống vật chất đói kém, kham khổ đã làm số con trai sơ sinh của các nước tham chiến tăng thêm khoảng 1%. Không hiểu vì sao từ năm 1911 đến năm 1950, tại châu Âu, số con trai sơ sinh lại tăng thêm 2% so với con gái, có lẽ để bù trừ quy luật tự nhiên trai chết nhiều và chết sớm hơn gái chăng?

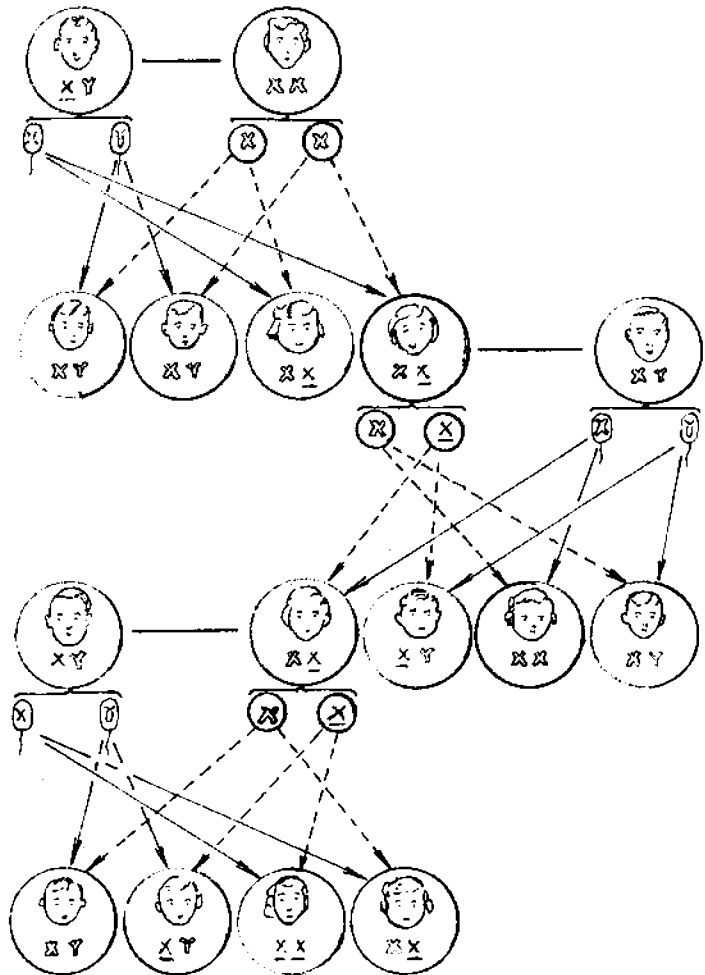
- *Hướng thứ ba tác động lên môi trường*, không hiểu tại sao triển vọng sinh trai lại cao trong lần đẻ đầu và đối với nông thôn thì lại dễ xảy ra hơn đối với thành thị. Trứng ếch ấp ở 15°C nở nhiều đực hơn cái, trong khi ấp ở 30°C , nở nhiều cái hơn đực. Trong các thí nghiệm của Bridgers đã đoạt giải Nobel, ruồi dấm nuôi ở nhiệt độ cao cũng đẻ nhiều cái, còn nuôi ở nhiệt độ thấp lại đẻ nhiều đực. Nếu nuôi trứng đã thụ tinh và cá mới nở trong nước pha testosterone tỷ lệ đực trong đàn sẽ tăng đáng kể.

- *Hướng thứ tư, thích hợp với động vật lớn, đẻ ít con*, cứ để thụ tinh bình thường, chờ thai lớn đến mức phân biệt được đực, cái, sẽ giữ các cá thể đúng giới tính mong muốn, còn huỷ bỏ các cá thể khác. Phương pháp này rất có triển vọng, vì hiện nay ta đã có cách chẩn đoán giới tính rất sớm.

Năm 1949, trong khi nghiên cứu tế bào não mèo Bar đã phát hiện trong đó một thể nhuộm màu sẫm, về thực chất là một thể nhiễm sắc X không hoạt động, chỉ có mặt trong các tế bào của mèo cái.

Nhờ hút nước ở dạ con và quan sát dưới kính hiển vi những tế bào phôi lạc trong đó, người ta đã xác định được rất sớm giới tính của thai, để quyết định phá hay giữ. Đối với vật nuôi, người ta còn lấy hẳn phôi non ra ngoài để xác định giới tính, rồi đem cấy trả vào dạ con những thai có giới tính mong muốn. Đối với con người, cách làm đang nghiên cứu là lấy tinh trùng (dễ) và trứng đã chín (khó hơn) tiến hành thụ tinh nhân tạo trong ống nghiệm, nuôi một thời gian, để xác định giới tính sau đó mới cấy vào dạ con. Bước quyết định đã được nhà bác học Ý - Petruchi thực hiện từ năm 1961 trên người.

Ở Việt Nam và nhiều nước, cũng đã tạo được thai *in vitro* và cấy thành công vào dạ con thỏ, lợn, dê, người



Hình 347. Sinh con theo giới tính (con trai hay con gái).

và đang thí nghiệm làm trên trâu, bò... Đặc biệt là đối với con người tại bệnh viện phụ sản thành phố Hồ Chí Minh từ năm 1997 đến nay, năm 2003 tại bệnh viện Nhi Hà Nội đã thành công trong phương pháp thụ tinh trong ống nghiệm và cấy phôi.

8. Vô sinh

Trong các nguyên nhân về vô sinh thì nguyên nhân là do nam (chồng) chiếm khoảng 40% và do nữ (vợ) chiếm khoảng 40%, còn 20% là do cả vợ và chồng. Đối với người nữ (vợ) thì vô sinh có thể là chưa có thai bao giờ và cũng có thể là đã có sinh đẻ. Ở nước ta, theo điều tra dân số năm 1982 đã có khoảng 13% các cặp vợ chồng bị vô sinh.

Bệnh vô sinh là bệnh sẽ không có cơ hội có thai nếu không có sự can thiệp của y tế. Vợ chồng lấy nhau trong một năm mà có giao hợp đều đặn, không sử dụng các biện pháp tránh thai mà vẫn không mang thai thì được gọi là vô sinh.

8.1. Nguyên nhân vô sinh do chồng

- Tinh dịch không có tinh trùng hay có nhưng quá ít.
- Chất lượng của tinh trùng không tốt như tinh trùng có hình thái không bình thường, có nhiều tinh trùng dị dạng, không di chuyển được hay di chuyển kém. Để quá trình thụ tinh được diễn ra một cách bình thường thì số tinh trùng có hình thái và các đặc điểm bình thường phải đạt tỷ lệ là > 30%

Bảng 46. Một số tiêu chuẩn của tinh dịch để đảm bảo quá trình thụ tinh bình thường

Số thứ tự	Các chỉ số	Tiêu chuẩn tối thiểu theo	
		OMS	Trần Ngọc Can
1	Lượng tinh dịch mỗi lần xuất tinh	2ml	2ml
2	Độ pH của tinh dịch	7,2 - 8	-
3	Mật độ tinh trùng	2 triệu	5 triệu
4	Số tinh trùng di chuyển được	50%	50%
5	Số lượng tinh trùng còn sống	75%	-
6	Số tinh trùng có hình thái bình thường	> 30%	> 30%

- Do những khuyết tật của cơ quan sinh dục nam giới như: tinh hoàn ẩn, tinh hoàn lạc chỗ, không có tinh hoàn, liệt dương và dương vật bị cong...
- Do các dị tật thuộc về cấu trúc của tinh hoàn như: teo ống dẫn tinh, tắc ống dẫn tinh, ồng phóng tinh cũng có thể bị teo và bị tắc.
- Do mạch máu của tinh hoàn bị giãn, làm rỉ máu và tăng nhiệt độ của tinh hoàn.

- Do mắc một số bệnh tật khác như: lao đường tiết niệu, lậu, giang mai, quai bị và một số bệnh lây truyền qua đường tình dục khác đã liên quan đến sự tạo thành và chất lượng của tinh trùng.

- Do các nguyên nhân về tuyến nội tiết như: sự phát triển của tuyến yên và tuyến nội tiết sinh dục không bình thường...

8.2. Nguyên nhân vô sinh do vợ

- Buồng trứng phát triển không được bình thường nên có thể: không có trứng chín và rụng trứng trong chu kỳ kinh nguyệt.

- Chất lượng của trứng chín và rụng là không tốt.

- Do hoạt động của tuyến yên và tuyến sinh dục không tốt nên liên quan đến chất lượng của trứng, sự chín và rụng trứng...

- Do thiếu năng lượng hormone trợ thai đặc biệt là hormone progesteron nên đã dẫn tới chất lượng của thai và có thể dẫn tới sảy thai.

- Do đường sinh dục nữ có các khuyết tật bẩm sinh như: tắc nghẽn ống dẫn trứng, màng trinh không bình thường, không có âm đạo, tử cung không bình thường.

- Do đường sinh dục đã có các dị tật mắc phải như: viêm nhiễm đường sinh dục, có các khối u ở âm đạo, âm hộ, do nạo hút thai nhiều lần và do mắc các bệnh phụ khoa...

- Chế độ dinh dưỡng cũng liên quan đến vô sinh như: nếu không đủ các chất dinh dưỡng cần thiết như: protein, lipid và glucit... thì thai nhi sẽ phát triển không được bình thường, cơ thể mẹ quá gầy yếu, tử cung mỏng, các dây chằng yếu cũng có thể dẫn tới sảy thai.

- Những người phụ nữ không có kinh thì hầu hết là không có phóng noãn nghĩa là vô sinh. Tuy nhiên, cũng có trường hợp ngoại lệ là vẫn có thai.

- Những phụ nữ mà mãn kinh sớm do nhiều nguyên nhân khác nhau (như sự thiếu hụt hormone estrogen...).

- Phụ nữ do quá béo, quá gầy, lao động quá nặng nhọc, hoặc do tiếp xúc với các hoá chất độc hại cũng có ảnh hưởng xấu đến quá trình sinh sản.

8.3. Nguyên nhân vô sinh do di truyền và các nguyên nhân khác

Ngoài những nguyên nhân vô sinh do vợ hoặc chồng còn có những trường hợp vô sinh do cả hai vợ chồng. Đó là sự không phù hợp về mặt sinh lý hoặc về mặt di truyền. Chẳng hạn như: âm đạo của người vợ có tính axit quá cao khiến cho khi đi qua âm đạo, tinh trùng bị tiêu diệt nhiều và mất khả năng thụ tinh.

- Các cặp vợ chồng cùng mang những gen lặn gây bệnh hiểm nghèo và thai nhi có thể ở trạng thái đồng hợp tử gen lặn gây bệnh mà không phát triển được, gây sảy thai. Vì vậy, nếu kết hôn cận huyết thì tần số hiện tượng đồng hợp gen lặn gây bệnh sẽ tăng cao. Theo thống kê có

tới 20 - 30% số con của các cặp hôn nhân cận huyết thường bị chết non hoặc mang các bệnh di truyền bẩm sinh.

- Sự không tương hợp về yếu tố Rhesus (Rh) trong máu cũng là một trong những nguyên nhân gây vô sinh. Nếu người chồng có Rh+, người vợ Rh- thì thai có thể mang Rh+. Máu mẹ sẽ sản sinh ra một loại kháng thể chống lại Rh+ của thai và khi vào thai, kháng thể này sẽ phá huỷ hồng cầu của thai. Lần mang thai đầu tiên thì lượng kháng thể này trong máu mẹ còn ít nên thai có thể phát triển an toàn cho đến lúc sinh. Những lần có thai tiếp sau lượng kháng thể này được tiết ra nhiều hơn nên dễ bị xảy thai hoặc đẻ non. Tương tự như vậy, sự không tương hợp nhóm máu ABO cũng có thể gây xảy thai hoặc đẻ non.

- Vô sinh do rối loạn nhiễm sắc thể

+ Hội chứng Klinefelter ở nam do đột biến số lượng nhiễm sắc thể giới tính ở dạng XXY. Người bệnh là nam nhưng không bình thường về tuyến sinh dục, thân hình không cân đối, cao gầy, chân quá dài, tinh hoàn nhỏ, hoocmon sinh dục nam giảm, trí tuệ chậm phát triển và không thể sinh con.

+ Hội chứng Turner ở nữ do đột biến nhiễm sắc thể giới tính ở dạng XO (chỉ có một nhiễm sắc thể giới tính X) làm cho chiều cao kém phát triển nên lùn, cổ ngắn, tuyến vú không phát triển, hoocmon sinh dục nữ giảm làm cho âm đạo hẹp, tử cung nhỏ, không có kinh nguyệt và vô sinh.

+ Vô sinh cũng có thể do rối loạn nhiễm sắc thể thường như hội chứng Down (có ba nhiễm sắc thể thứ 21), thường bị vô sinh, chỉ một số rất ít có khả năng sinh con. Theo điều tra của Bạch Quốc Tuyên tiến hành ở Hà Nội năm 1986 thì tỷ lệ trẻ em bị hội chứng Down là 5 phần nghìn trong tổng số trẻ em sinh ra sống được.

Ngoài ra, còn có tới 10 - 15% trường hợp vô sinh không tìm ra được nguyên nhân rõ ràng hoặc khó giải thích. Có thể do quan hệ tình dục sớm, bữa bãi; có thể do mặc quần bó sát làm giảm quá trình sản sinh tinh trùng và trứng, làm giảm sự phát triển của cơ quan sinh dục. Cũng có thể do ảnh hưởng của hoá chất, các tia phóng xạ, các loại thuốc kích thích tình dục và trạng thái căng thẳng v.v... bởi vì nhiều loại hoocmon chịu ảnh hưởng rõ rệt của trạng thái căng thẳng và xúc cảm mạnh. Nhiều khi cũng có thể là do muốn có con lúc đầu đã làm cho các cặp vợ chồng lo sợ, buồn phiền thái quá, gây căng thẳng kéo dài làm ức chế sản xuất các hoocmon sinh dục và ảnh hưởng tới quá trình hoạt động sinh sản. Vòng luẩn quẩn cứ thế theo đuổi họ và ảnh hưởng ngày một xấu lên quan hệ tình dục của họ và làm tăng nguy cơ vô sinh.

9. Cơ sở sinh lý của việc tránh thai

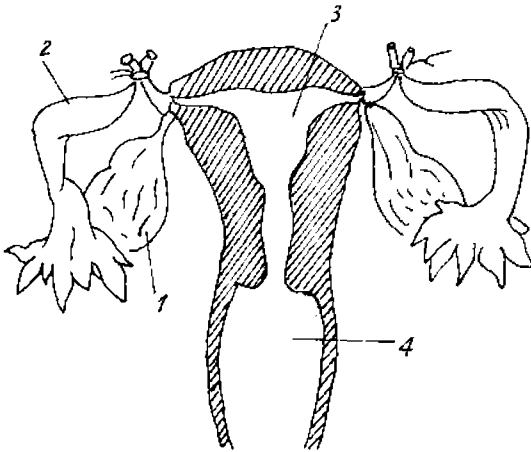
Phần trên của chương này đã cho thấy việc có thai phụ thuộc vào nhiều yếu tố như: tình trùng gặp trứng để thụ tinh tạo thành hợp tử, phôi phải bám được vào tử cung để làm tổ và phát triển... Cơ sở sinh lý chủ yếu của việc tránh thai là sử dụng các phương pháp để ngăn cản các quá trình ở trên.

Các biện pháp tránh thai nhằm vào các mục đích sau:

9.1. Ngăn cản không cho tinh trùng gặp trứng để thực hiện quá trình thụ tinh. Cơ chế này có các phương pháp chủ yếu

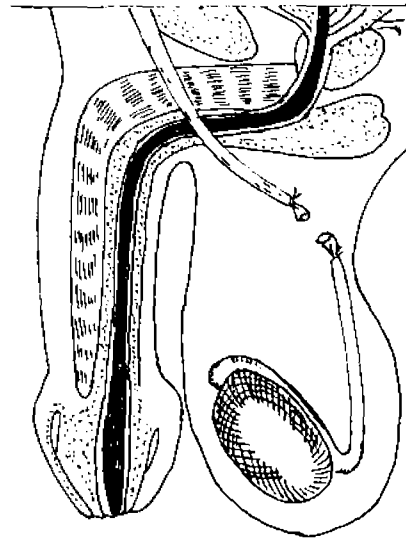
- **Triệt sản nam:** bằng phương pháp thắt hay cắt ống dẫn tinh làm cho tinh trùng không được phóng vào âm đạo nên quá trình thụ tinh không xảy ra (hình 349).

- **Triệt sản nữ:** bằng phương pháp thắt hay cắt ống dẫn trứng làm cho trứng không gặp được tinh trùng nên không có sự thụ tinh (hình 348).



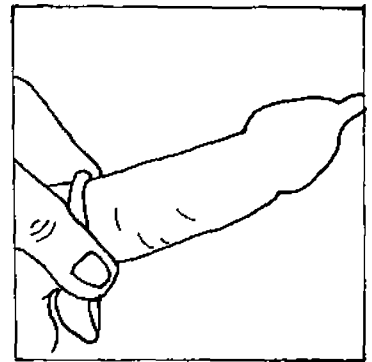
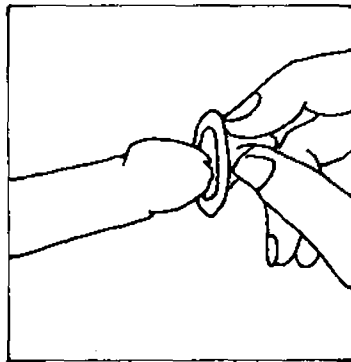
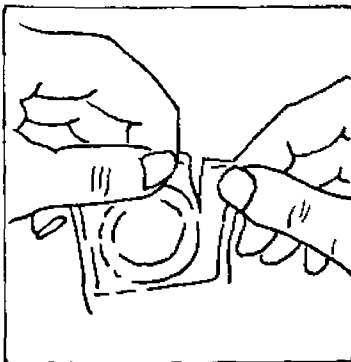
Hình 348. Đình sản nữ.

1. Buồng trứng; 2. Vòi trứng; 3. Dạ con; 4. Âm đạo.



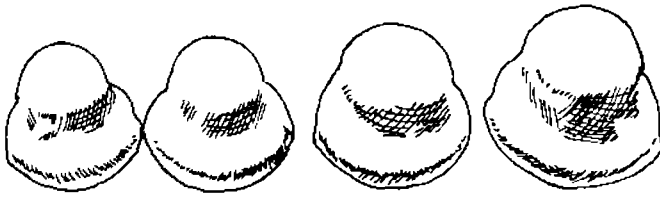
Hình 349. Đình sản nam.

- **Dùng bao cao su dương vật:** khi giao hợp có tác dụng giữ cho tinh trùng và tinh dịch ở trong bao không cho vào âm đạo (hình 350).

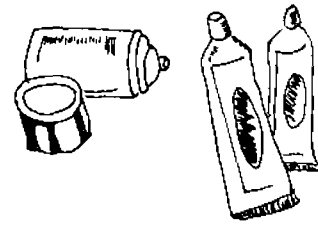


Hình 350. Phải biết dùng bao cao su: đeo đúng.

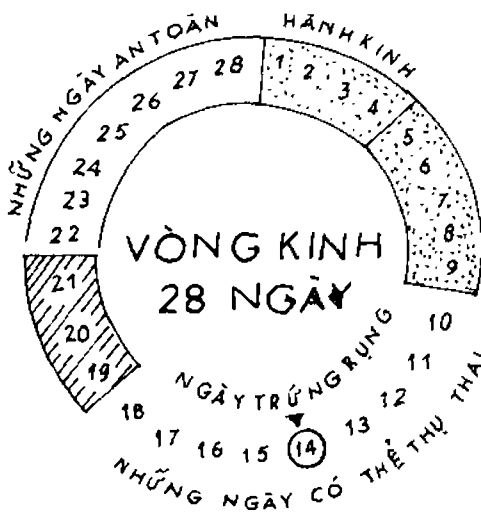
- **Các phương pháp dùng màng ngăn âm đạo, mũ tử cung, thuốc diệt tinh trùng và xuất tinh ra ngoài** đều ngăn cản không cho tinh trùng vào được âm đạo và tử cung để lên ống dẫn trứng, nên không thụ tinh được (hình 351).



Hình 351. Mũ cổ tử cung các cỡ khác nhau.



Hình 352. Thuốc diệt tinh trùng.



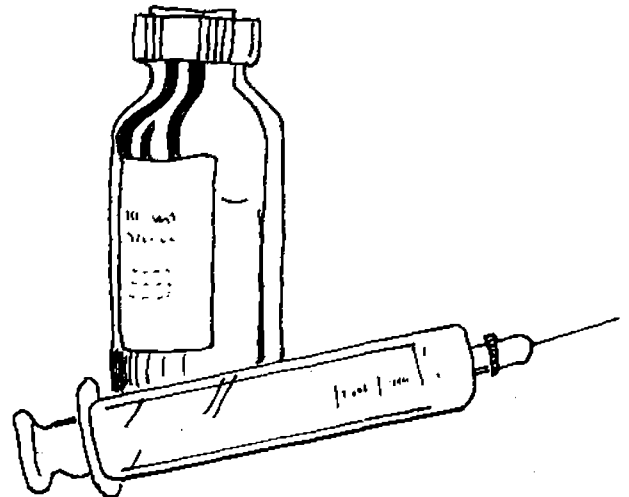
Hình 353. Tính vòng kinh.



Hình 354. Viên tránh thai.

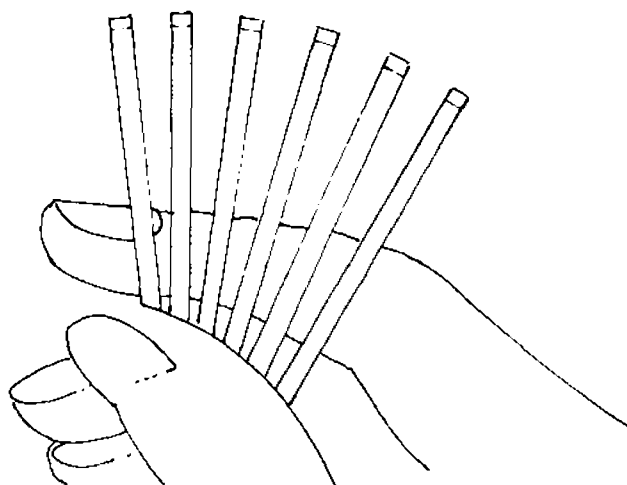
- Tính vòng kinh: để tránh giao hợp trong những ngày trứng có thể rụng để tinh trùng không gặp được trứng. Trứng sau khi rụng có khả năng thụ tinh trong khoảng 12 - 24 giờ và tinh trùng sau khi đã vào cơ quan sinh dục nữ có khả năng sống được khoảng ba ngày. Do đó, nếu xác định được đúng thời điểm rụng trứng, chỉ cần tránh giao hợp trước khi trứng rụng ba ngày và sau khi trứng rụng

hai ngày là chắn chắn tránh được có thai. Nhưng thật khó xác định chính xác ngày trứng rụng. Hơn nữa, trứng rụng là một hiện tượng sinh học dễ dao động nên có thể đến sớm vài ngày hoặc muộn vài ngày. Do đó, cách tính vòng kinh phải thực hiện cẩn thận, chính xác theo hướng dẫn (hình 353).

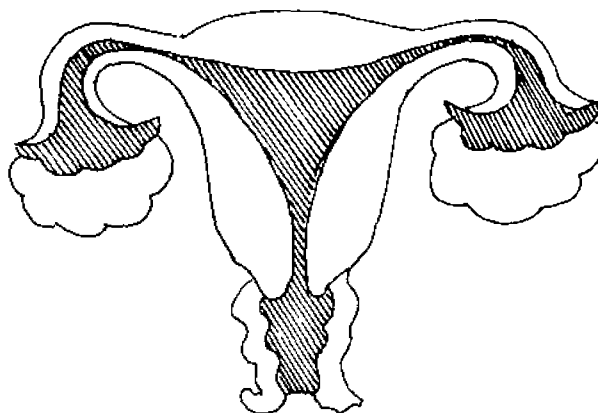


Hình 355. Tiêm tránh thai.

- Thuốc tránh thai gồm các loại thuốc uống, thuốc tiêm và thuốc cấy dưới da dành cho nữ giới mà thành phần tác dụng chủ yếu là hormone progesteron có tác dụng làm ức chế sự rụng trứng, làm đặc niêm dịch tử cung để ngăn không có tinh trùng lọt qua. Hiện nay có khoảng 350 nhãn thuốc với trên 50 công thức của thuốc chứa các hàm lượng khác nhau. Do đó khi sử dụng thuốc nhất thiết phải được cán bộ y tế khám và chỉ dẫn cách dùng cụ thể để loại trừ các chống chỉ định (hình 354, 355 và 356).



Hình 256. Cây tránh thai.



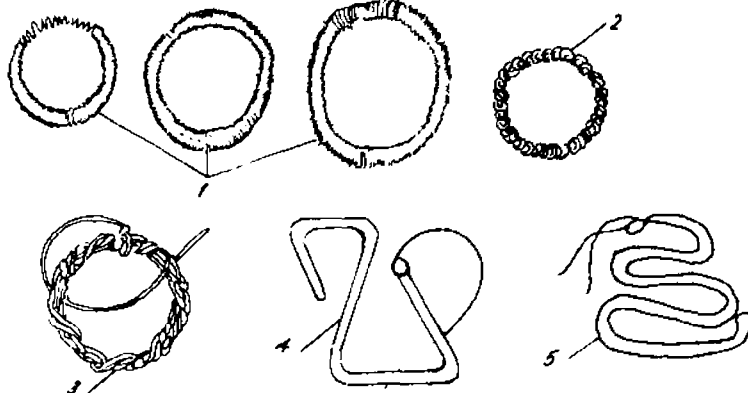
9.2. Ngăn không cho hợp tử làm tổ và phát triển thành thai

Hiện nay biện pháp chủ yếu ngăn cản hợp tử làm tổ và phát triển là sử dụng dụng cụ tử cung hay còn gọi là vòng tránh thai (hình 358).

Tác dụng sinh lý của dụng cụ tử cung là làm cho thể vàng tiêu nhanh dẫn đến hiện tượng làm giảm hormone trợ thai progesteron nên phôi không phát triển và không làm tổ được. Người ta còn cho rằng dụng cụ tử cung còn làm thay đổi niêm mạc tử cung về mặt tổ chức và cấu trúc, thay đổi tính chất lý hoá của chất nhầy trong tử cung và có thể gây nên sự co thắt thường xuyên của thành tử cung. Vì vậy, dụng cụ tử cung ảnh hưởng đến sự làm tổ và phát triển của phôi.



Hình 357. Xuất tinh ngoài âm đạo.



Hình 358. Dụng cụ tử cung:

1. Vòng Grafenlerg bằng bạc, ba cỡ; 2. Vòng Hall - Stone bằng thép; 3. Vòng Zipper quấn bằng chỉ ni lông nhỏ; 4. Vòng Scanawala; chất dẻo; 5. Vòng Lippes. chất dẻo ba cỡ, đuôi chỉ ni lông.

10. Một số trường hợp sinh sản đặc biệt

10.1. Cơ chế sinh nhiều con và ít con

Sinh nhiều và ít con gồm hai nhóm:

- *Nhóm đẻ nhiều con một lần* là do có nhiều trứng cùng chín, và rụng một lần như: chuột đẻ từ 6 - 12 con/lần, lợn đẻ 6 - 12 con/lần, thỏ đẻ 4-5 con/lần...

- *Nhóm đẻ một con một lần* là do chỉ có một trứng chín và rụng như: người, khỉ, trâu, bò, ngựa và voi... Tuy vậy, cũng có trường hợp ở nhóm này là đẻ nhiều con trong một lứa. Ví dụ, nhà sinh học người Anh là Enlen từ cuối thế kỷ XIX đã phát hiện rằng, ở người cứ có 87 lần sinh một con, thì lại có một lần sinh đôi và cứ 87 lần sinh đôi thì lại có một lần sinh ba... Tần số sinh đẻ có thể là thay đổi theo nòi giống và các điều kiện sinh sống. Ví dụ: ở người Mỹ da đen thì quy luật sinh đôi của Enlen là đúng. Nhưng đối với người Nhật thì lại khác đi (cứ 10.000 ca sinh đẻ mới có một ca sinh đôi). Ngoài ra tuổi đẻ cũng có thể đã ảnh hưởng đến số con. Nữ tuổi từ 35 - 39 đã đẻ tám con trở lên thì đẻ đẻ sinh đôi nhất, rồi đến nữ đẻ bảy con, sáu con...

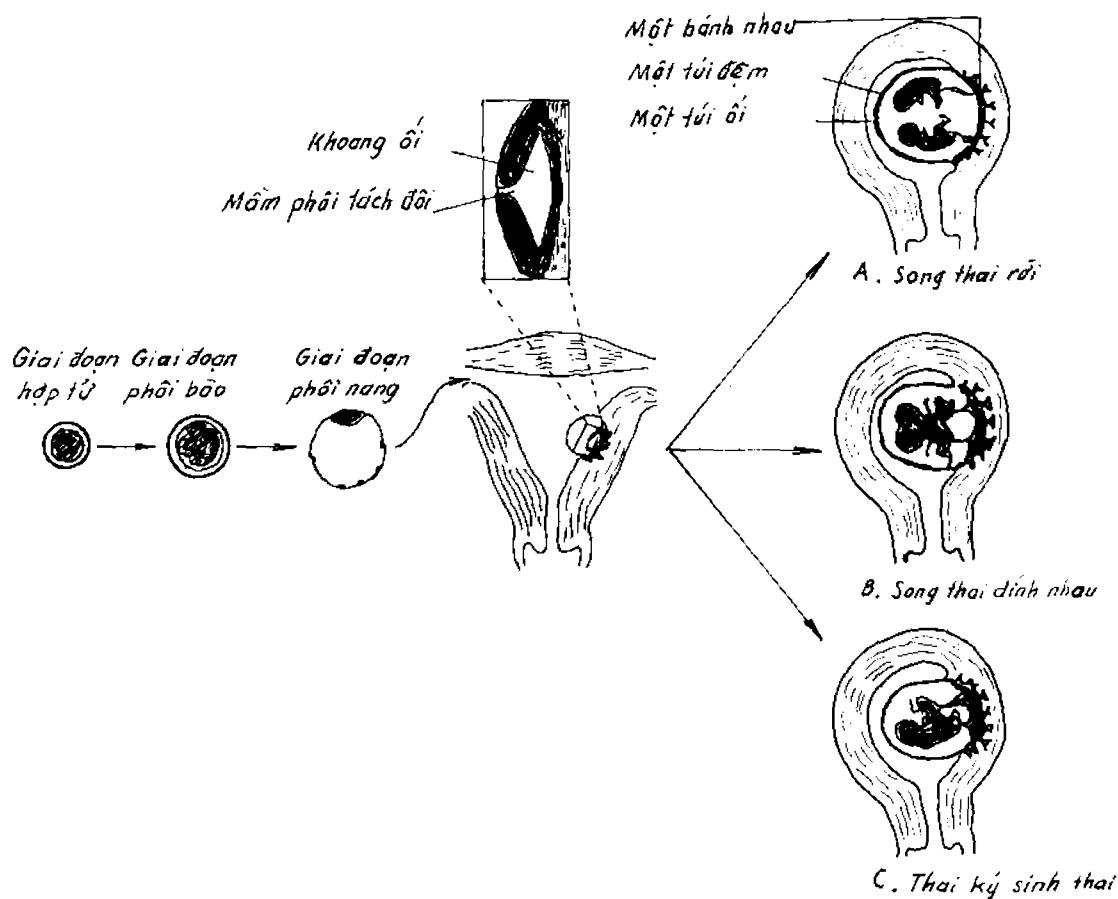
Khả năng đẻ sinh đôi còn do gen quyết định và chỉ di truyền qua nữ, nam không tham gia quyết định số con/lứa. Có một phụ nữ người Ý đã đẻ 11 lần sinh đôi trong 11 năm...

Trong sách kỷ lục quốc tế Guinness, người phụ nữ đã sinh được nhiều con nhất thế giới là vợ của một nông dân Nga tên là Vixiep. Trong 40 năm người phụ nữ đã 27 lần mang thai và sinh ra được 69 người con (có bảy lần sinh ba, và bốn lần sinh bốn).

10.2. Cơ chế của sự đồng sinh

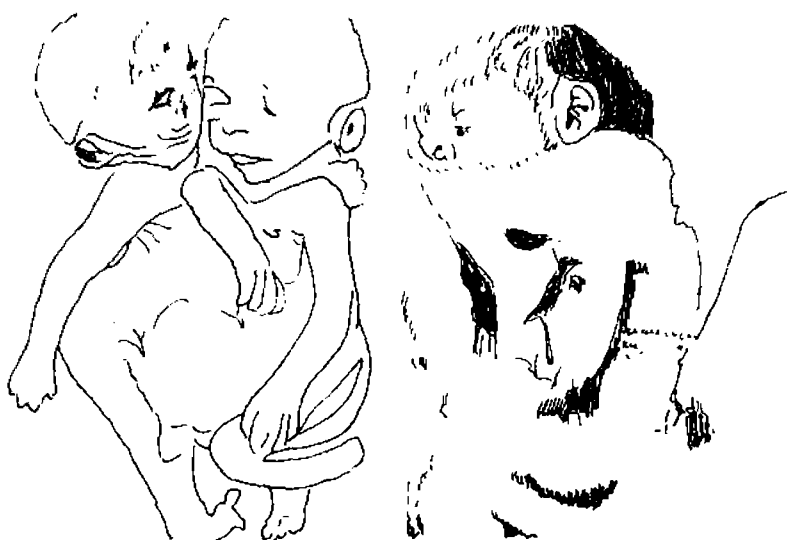
Cơ chế của sự sinh đôi có hai trường hợp:

- *Đồng sinh cùng trứng*: trứng sau khi đã được thụ tinh để tạo thành hợp tử thì liền phân bào nhiều lần để tạo thành hai, bốn, tám tế bào con được dính với nhau thành một khối. Tuy vậy, cũng có trường hợp (chẳng hạn khi ngâm hợp tử vào trong nước nuôi cấy có thêm enzym trypsin) thì hai tế bào con hoặc hẳn hủ hơn là bốn tế bào con có thể tách rời nhau và phát triển riêng rẽ thành những cơ thể hoàn chỉnh. Các cơ thể đó có chung bộ di truyền, nên chúng hoàn toàn là giống nhau (cùng trai hoặc cùng gái, cùng nhóm máu, ngoại hình như khuôn đúc...). Hiện nay công nghệ cấy truyền phôi ở gia súc, đặc biệt là ở bò sữa với những phôi ở giai đoạn mới tạo thành, rồi cấy trở lại vào cơ thể mẹ nuôi để được nhiều cá thể đang là vấn đề rất quan trọng trong ngành chăn nuôi bò sữa (gây nhân tạo để sinh đôi hay đa thai) (hình 359, 360, 361, 362). Như đã trình bày ở trên, nếu hai tế bào con của lần phân bào đầu tiên của hợp tử tách rời nhau, ta sẽ có sinh đôi cùng trứng. Nhưng có trường hợp nếu hai tế bào phôi chỉ tách rời nhau dờ dang hay làm tổ sát nhau quá thì hai cơ thể con sẽ dính với nhau và trở thành một quái thai (sinh đôi dính). Ví dụ trường hợp sinh đôi do một phụ nữ Hoa Kiều ở thế kỷ 19 tại Thái Lan hai trẻ dính với nhau theo kiểu đối mặt (dính nhau ở phần ngực). Chị em Bohemia ở Tiệp Khắc (1878 - 1922) hai trẻ dính nhau theo kiểu sống đôi (ở phần xương chậu và một số nội quan chung: trực tràng, âm đạo). Ở Liên Xô cách đây gần 70 năm có trường hợp hai chị em Ira và Galia có bụng và chân chung, thân và đầu riêng (hình 363). Ở Việt Nam tại bệnh viện Việt Đức - Hà Nội đã có trường hợp sinh đôi dính theo kiểu Ira - Galia.



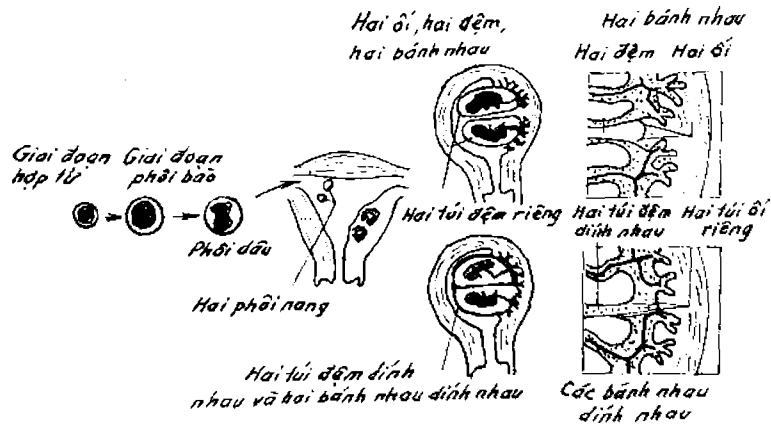
Hình 359. Đồng sinh cùng trứng tách phôi muộn:

- A. Tách phôi hoàn toàn, hai thai nằm chung trong một túi ối (chung ối, chung đệm và chung bánh nhau);
 B. Tách phôi không hoàn toàn, hai thai dính nhau và nằm trong một túi ối; C. Thai ký sinh thai.

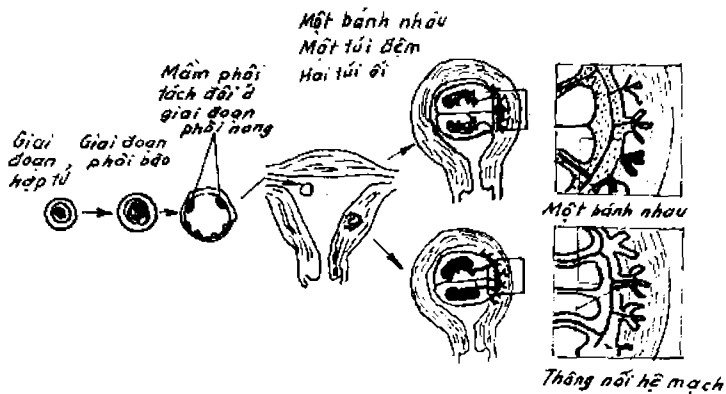


Hình 360. Đồng sinh cùng trứng tách phôi muộn có dính thai:

- A. Dính thai vùng ngực; B. Thai ký sinh thai.



Hình 361. Đồng sinh cùng trứng có mầm phôi tách sớm ở giai đoạn phôi đầu (hai phôi có túi ối, túi đệm, bánh nhau riêng: hoặc hai túi ối, các túi đệm và bánh nhau dính nhau).

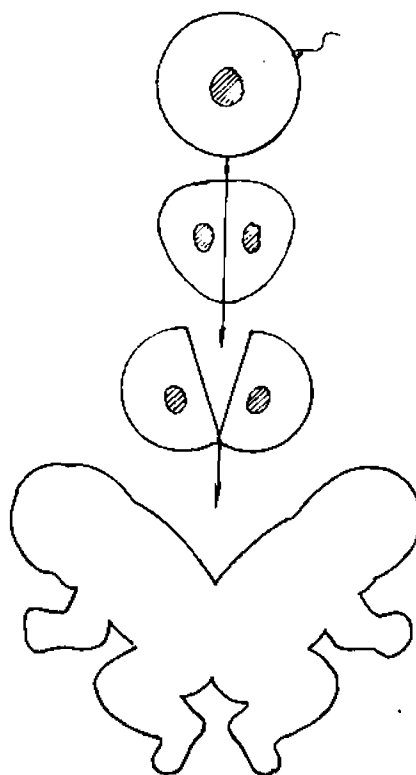


Hình 362. Đồng sinh cùng trứng có mầm phôi tách đôi ở giai đoạn phôi nang (70%) có hai túi ối, một túi đệm và một bánh nhau; các bánh nhau có thể có thông nối mạch.

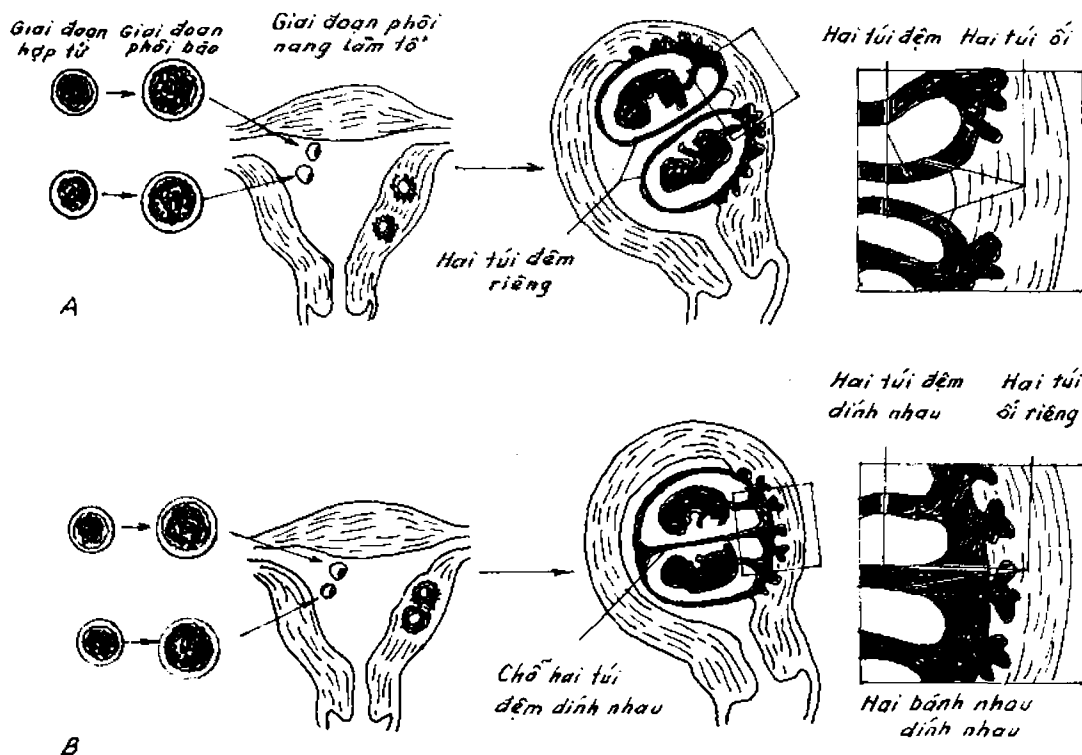
Ở các động vật theo sử sách đã ghi lại cũng có nhiều trường hợp sinh đôi dính nhau như bê hai đầu, rắn hai đầu...

- Đồng sinh khác trứng

Đối với các loài chỉ đẻ một con một lứa có thể xảy ra trường hợp trong một chu kỳ rụng nhiều trứng (75% trường hợp quan sát) con sinh đôi từ hai trứng có thể cùng giới hay khác giới và trong sinh một lần nhưng chỉ giống nhau như anh em sinh ra khác lần (hình 364).



Hình 363. Chị em sinh đôi dinh Ira và Galia.



Hình 364. Đồng sinh khác trứng:

A. Hai túi ối, hai túi ối và hai bánh nhau riêng biệt; B. Hai túi ối riêng biệt, còn hai túi ối và hai bánh nhau dính vào nhau.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Sinh sản vô tính là gì? Nêu các hình thức sinh sản vô tính của động vật. Trong trường hợp nào thì con người có hiện tượng sinh sản vô tính?
2. So sánh các đặc trưng của hình thức sinh sản vô tính với hình thức sinh sản hữu tính.
3. Mô tả qui trình tạo dòng cừu Dolly.
4. Hình thức sinh sản hữu tính đã tiến hoá qua các ngành động vật như thế nào?
5. Sự tạo tinh trùng đã diễn ra như thế nào trong tinh hoàn?
6. Miêu tả các đặc tính sinh lý của tinh trùng.
7. Hàm lượng và mật độ của tinh trùng trong tinh dịch có ý nghĩa như thế nào đối với quá trình thụ tinh cho trứng?
8. Trình bày vai trò của testosterone đối với giống đực.
9. Miêu tả cơ chế điều hoà sự bài tiết hoocmon testosterone.
10. Quá trình hình thành trứng trong buồng trứng diễn ra như thế nào?
11. Mô tả quá trình trứng chín và sự rụng trứng.
12. Sự hình thành và vai trò của thể vàng đối với cơ thể con cái.
13. Vai trò của hoocmon estrogen là gì?
14. Dựa vào các kiến thức về sinh lý sinh sản giải thích các hiện tượng: dậy thì, mãn kinh và thành thực sinh dục ở người.
15. Tóm tắt các hiện tượng trong chu kỳ kinh nguyệt.
16. Sự di chuyển của trứng và tinh trùng diễn ra như thế nào trong cơ quan sinh dục cái?
17. Mô tả quá trình thụ tinh của noãn.
18. Sự phát triển phôi, thai trong tử cung diễn ra qua các giai đoạn nào?
19. Tại sao sữa mẹ đóng vai trò quan trọng đối với sự sinh trưởng và phát triển của trẻ?
20. Phân tích các hướng điều khiển giới tính.
21. Trình bày các nguyên nhân dẫn đến vô sinh ở người.
22. Giải thích nguyên nhân vô sinh do nạo phá thai quá nhiều hoặc không đúng phương pháp.
23. Các biện pháp tránh thai được thực hiện dựa trên các cơ sở sinh lý nào?
24. Nêu các biện pháp phòng tránh thai chủ yếu, những nguy cơ và rủi ro có thể xảy ra khi áp dụng các biện pháp này?
25. Mô tả cơ chế hiện tượng đồng sinh cùng trứng.
26. Giải thích hiện tượng trẻ đồng sinh dính nhau.
27. Nguyên nhân của hiện tượng chửa ngoài dạ con là gì?
28. Sơ đồ hoá các quá trình sinh lý trong hoạt động sinh sản.

CHƯƠNG XII

SINH LÝ VẬN ĐỘNG

I. SỰ TIẾN HOÁ CỦA HỆ VẬN ĐỘNG

Chuyển động là một loại hoạt động đặc biệt quan trọng của động vật và con người. Nhờ có khả năng chuyển động mà động vật có thể di chuyển được từ nơi này đến nơi khác để kiếm ăn, tìm nơi ở và tìm bạn đời của mình. Ở động vật, chức năng di chuyển và vận động được thực hiện nhờ một loại mô đã được chuyên hoá. Đó là mô cơ, loại mô này kết hợp với hệ thống xương mà nó bám vào, đặc biệt là sự chuyển động của các loại khớp xương. Trong quá trình tiến hoá của động vật, mô xương và mô cơ ngày càng được biệt hoá theo chiều hướng phân hoá dần về cấu tạo và chuyên hoá dần về chức năng. Do đó, sự vận động của động vật ngày càng trở nên phong phú, nhanh hơn và chính xác hơn.

Ở một số nguyên sinh động vật như amip, sự di chuyển của cơ thể được thực hiện là nhờ chất nguyên sinh. Còn ở một số nguyên sinh động vật khác như thảo trùng, trong lớp ngoài của tế bào chất đã có những tơ cơ hay các sợi cơ cứng.

Động vật đa bào, các tế bào cơ đã được hình thành và biệt hoá dần, lúc đầu là các tế bào biểu mô - cơ hỗn hợp và đến giun dẹp đã có các tế bào cơ chuyên biệt.

Giun và các động vật thân mềm bậc thấp, phần lớn các cơ trong cơ thể là cơ trơn, chỉ có một phần nhỏ cơ và cơ tim là có vân ngang. Ở nhuyễn thể bậc cao, hầu như toàn bộ cơ trong cơ thể đều có vân ngang. Ở động vật chân đốt đã có các cơ vân điển hình và từng cơ đã bám chắc vào xương làm cho động tác trở nên nhanh, mạnh hơn.

Động vật có dây sống, bắt đầu từ cá lưỡng tiêm, cơ đã được biệt hoá cao và được phân biệt thành cơ vân và cơ trơn riêng biệt. Về mặt chức năng của cơ cũng đã có sự chuyên hoá rõ rệt. Các cơ vân thực hiện chức năng vận động của cơ thể và các cơ trơn thực hiện chức năng co bóp của các cơ quan bên trong cơ thể.

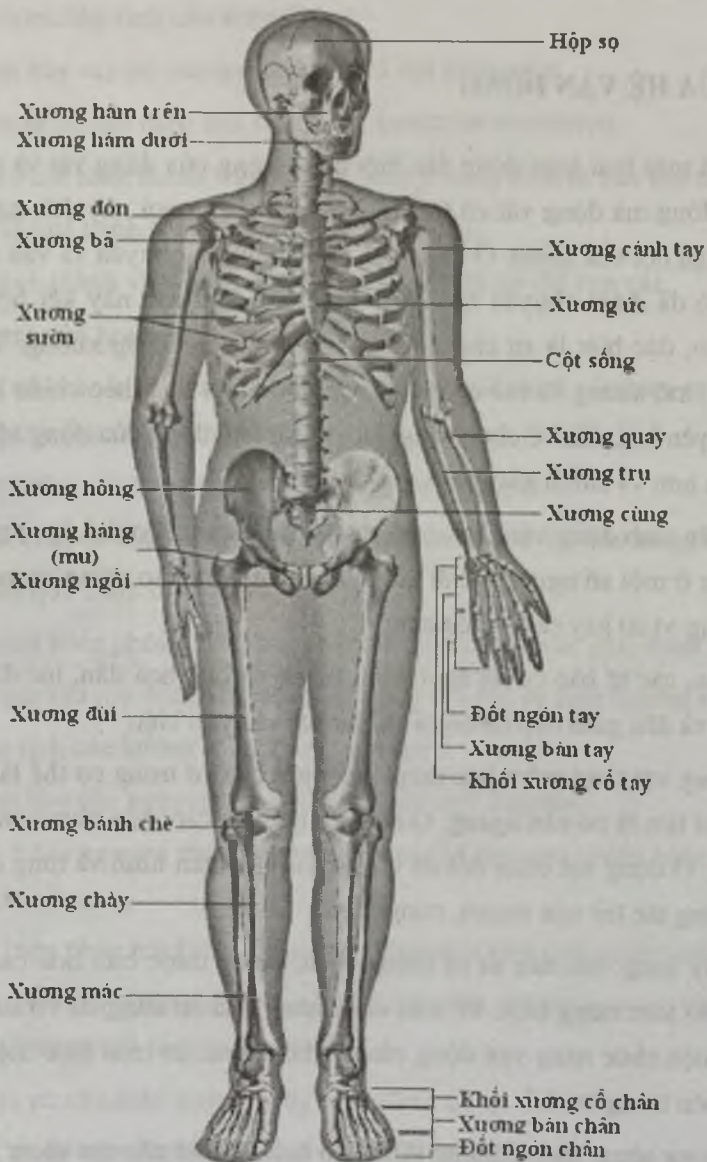
Động vật có xương sống, theo phương thức tiến hoá về mặt cấu tạo và sự phức tạp về các chức năng vận động nên đã xuất hiện thêm các cơ và các nhóm cơ kết hợp với các xương khác nhau để thực hiện chức năng vận động và sinh sống của cơ thể.

II. CẤU TẠO VÀ CHỨC PHẬN CỦA BỘ XƯƠNG

1. Đặc điểm của bộ xương người

1.1. Phân loại xương

Bộ xương người gồm 600 xương khác nhau, mỗi xương đều có tên gọi riêng. Các xương được phân loại theo ngoại hình của chúng bao gồm: xương dài (xương cánh tay và xương đùi...) và xương ngắn (xương cổ tay và xương cổ chân...), các xương dẹt (như xương sọ) có hình dạng giống cái đĩa với các mặt rộng, các xương tròn (như xương bánh chè) có hình tròn, các xương không đều (như xương sống và xương mặt) có hình dạng khác nhau (hình 365).



Hình 365. Bộ xương người (Theo Sylvia S. Mader, 2001)

Các xương của bộ xương không bằng phẳng, chúng có các ổ khớp và các mấu tại nhiều khớp khác nhau. Chúng cũng có các chỗ nhô ra gọi là các mỏm nơi các cơ bám vào. Đồng thời cũng có các lỗ cho dây thần kinh và mạch máu đi qua

1.2. Cấu trúc của xương

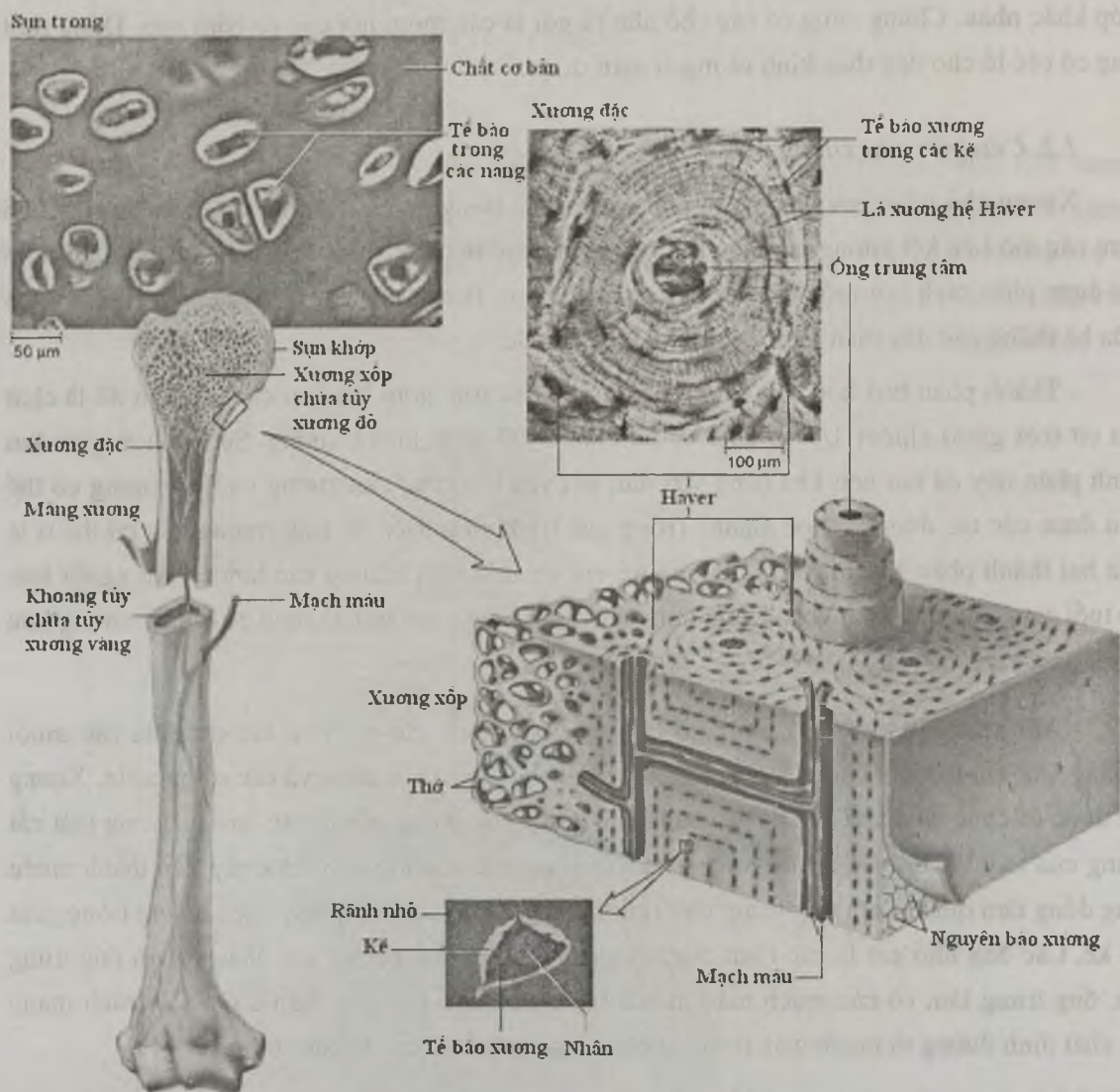
Xương chủ yếu được cấu tạo từ một số tổ chức trong đó chủ yếu là từ các mô xương bao gồm: các mô liên kết xương, mô liên kết sụn và các mô liên kết sợi. Các mô liên kết chứa các tế bào được phân tách bởi một chất cơ bản chứa các sợi. Bên trong xương có dịch tuỷ, xương có chứa hệ thống các dây thần kinh và mạch máu dày đặc.

- Thành phần hoá học của xương: xương có cấu trúc gồm hai loại chất cơ bản đó là chất hữu cơ (cốt giao) chiếm 1/3 và chất vô cơ chiếm 2/3 khối lượng xương. Sự kết hợp giữa hai thành phần này đã tạo nên khả năng vừa đàn hồi vừa rắn chắc của xương nhờ đó xương có thể chịu được các tác động cơ học mạnh. Trong quá trình phát triển và sinh trưởng của cơ thể tỉ lệ giữa hai thành phần này thay đổi. Xương trẻ em có tỉ lệ chất hữu cơ cao hơn so với người lớn, lớp tuổi càng cao tỉ lệ chất vô cơ càng tăng lên vì thế người cao tuổi thường dễ bị gãy xương hơn so với người trẻ.

- Mô xương: Mô xương cứng có cấu trúc bao gồm các mô liên kết có chứa các muối khoáng làm mô trở nên khoẻ và chắc, nhất là canxi phốt phat bổ sung và các sợi protein. Xương đặc được tổ chức chặt chẽ và cấu tạo bằng các đơn vị hình ống gọi là các *haver*. Trong mặt cắt ngang của một *haver*, các tế bào xương nằm ở trong các khoang nhỏ được sắp xếp thành nhiều vòng đồng tâm quanh một ống trung tâm (hình 366). Chất cơ bản lấp đầy các khoảng trống giữa các kẽ. Các ống nhỏ gọi là các rãnh chạy qua chất cơ bản nối các kẽ với nhau và với ống trung tâm. ống trung tâm có các mạch máu, mạch bạch huyết và các dây thần kinh. Các rãnh mang các chất dinh dưỡng từ mạch máu trong khoang trung tâm tới các tế bào trong kẽ.

Mô xương xốp có cấu trúc bên ngoài không có tổ chức chặt chẽ như mô xương cứng. Xương xốp chứa nhiều đĩa mỏng được phân tách nhau bởi các khoảng trống không đều, nhờ đó làm cho xương xốp nhẹ hơn xương đặc nhưng không vì thế mà kém bền vững. Giống với các thanh giằng được dùng trong kiến trúc nhà cửa, các đĩa mỏng giằng nhau tạo nên sức chịu đựng của xương. Các khoảng trống của xương xốp thường được lấp đầy bằng tủy đỏ xương (đây là nơi sinh ra các loại tế bào máu).

Mô sụn: Mô sụn không chắc như mô xương nhưng mô sụn linh động hơn bởi thành phần cấu trúc của sụn có chất giống keo, chứa nhiều sợi collagen và sợi đàn hồi. Các tế bào sụn nằm trong các kẽ được nhóm lại thành nhóm không đều. Sụn không có dây thần kinh, điều này tạo thuận lợi cho vai trò đỡ các khớp nơi các lực chuyển động có cường độ mạnh. Sụn không có mạch máu cho nên nó chậm lành khi bị tổn thương.



Hình 366. Cấu trúc của xương ống (Theo Sylvia S. Mader, 2001)

Có ba loại sụn khác nhau ở chất cơ bản và sự sắp xếp của các sợi trong chất cơ bản. *Sụn trong* chắc chắn và hơi linh động. Chất cơ bản của sụn này đồng nhất, trắng và trong chứa nhiều sợi collagen. *Sụn trong* thường nằm trong cấu trúc tận cùng của xương dài, xương lá mía trong khoang mũi, cuối xương sườn, thanh quản và khí quản. *Sụn sợi* có cấu trúc gồm chất cơ bản với các hang rộng của các sợi collagen dày. *Sụn sợi* có thể chịu được sức căng và áp suất, nó có mặt ở những nơi đòi hỏi khả năng chịu lực cao như trong các đĩa gian đốt sống và ở sụn đầu gối. *Sụn đàn hồi* là loại có khả năng linh động hơn sụn trong vì chất cơ bản của nó chủ yếu chứa các sợi đàn hồi. Loại sụn này tham gia cấu trúc các tổ chức như vành tai hay nắp thanh quản.

- Mô liên kết sợi: Mô liên kết sợi có cấu trúc bao gồm các hàng tế bào gọi là các nguyên bào sợi, chúng được phân tách bởi các bó sợi collagen. Mô này tạo nên các dây chằng nối xương với xương và với gân, nối cơ với xương tại các khớp.

1.3. Sự tăng trưởng và phát triển của xương

Các tế bào tham gia vào quá trình tăng trưởng và phát triển xương

Tế bào xương nguyên thủy là loại tế bào không chuyên hóa có mặt ở phần trong của màng xương, ở màng trong và trong ống trung tâm của xương đặc. *Nguyên bào xương* là loại tế bào tạo xương có nguồn gốc từ các tế bào xương nguyên thủy, chúng có vai trò tiết các chất cơ bản đặc trưng cho xương. *Tế bào xương* là loại tế bào xương trưởng thành được sinh ra từ các nguyên bào xương. Ngay khi các nguyên bào xương được bao quanh bằng chất cơ bản thì chúng trở thành các tế bào xương ở trong xương. *Tế bào hủy xương* được cho là có nguồn gốc từ tế bào bạch cầu mono trong tủy đỏ xương. Tế bào hủy xương tiến hành hút xương, chúng phân hủy xương và chuyển canxi cùng photphat vào máu. Công việc này rất quan trọng với quá trình tăng trưởng và hồi phục của xương.

Quá trình tăng trưởng và phát triển của xương

Quá trình hình thành xương bắt đầu từ trong thời kì phát triển phôi thai. Ban đầu các mô xương được hình thành do các osteoblast phát triển thành các tế bào xương sau đó các osteoblast phá hủy các tổ chức xương ban đầu. Quá trình hình thành và phá hủy xảy ra đồng thời tạo nên nhịp điệu phát triển của xương từ đó tạo nên hình dáng cấu trúc tương ứng của xương. Xương được cấu tạo bằng các mô sống, vì thế khả năng tăng trưởng của nó có liên quan tới một vài loại tế bào khác.

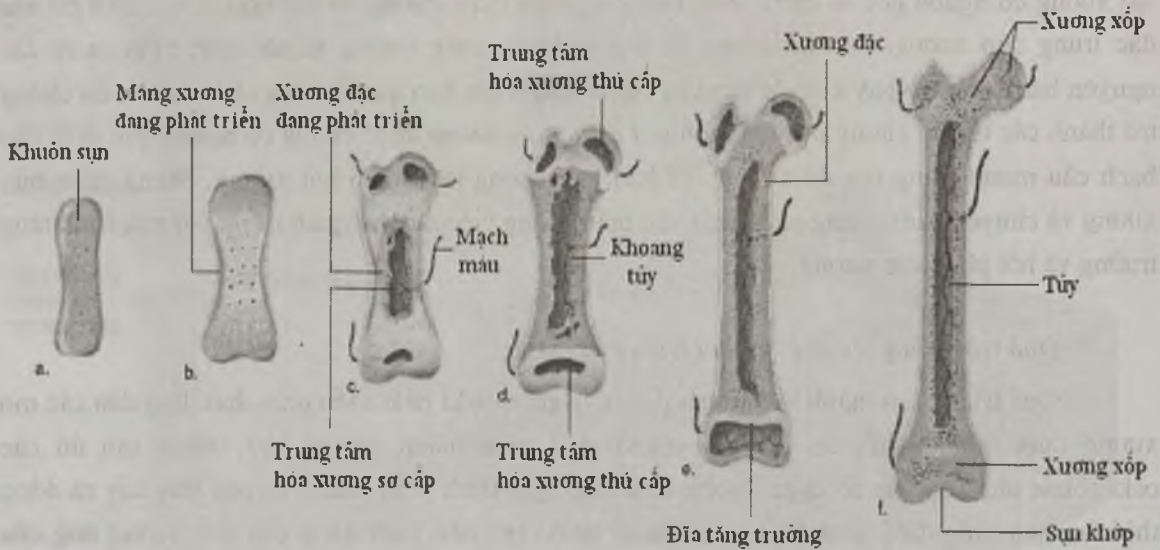
Các xương của bộ xương hình thành trong quá trình phát triển phôi theo hai cách khác nhau, đó là quá trình hóa xương nội màng và quá trình hóa xương nội sụn.

Trong quá trình hóa xương nội màng, các xương phát triển giữa các dải mô liên kết. Các tế bào có nguồn gốc từ các tế bào mô liên kết trở thành các nguyên bào xương nằm trong chất cơ bản theo nhiều hướng khác nhau, qua đó tạo nên các thớ của xương xốp. Các nguyên bào xương khác liên kết với màng xương tạo xương đặc che phủ bề mặt xương xốp. Các nguyên bào xương này trở thành các tế bào xương khi chúng được chất cơ bản bao quanh.

Hầu hết các xương trong bộ xương người được hình thành bằng quá trình hóa xương nội sụn. Các mô hình sụn trong xuất hiện trong quá trình phát triển bào thai được thay thế bởi các xương khi quá trình phát triển tiếp diễn.

Trong quá trình hóa xương nội sụn của một xương dài, sụn bắt đầu phân hủy ở trung tâm của thân xương (thân xương lúc này đã được bao bởi màng xương) (hình 367). Các nguyên bào xương xâm nhập vào vùng này và bắt đầu tạo xương xốp trong khu vực được gọi là trung tâm hóa xương sơ cấp. Các nguyên bào xương khác tạo xương đặc nằm dưới màng xương. Khi xương đặc dày lên, xương xốp của thân xương bị phân hủy bởi các tế bào hủy xương và khoang trong được tạo ra trở thành khoang tủy.

Sau khi sinh, các phần tận cùng (cuối) của xương đang phát triển tiếp tục tăng trưởng sau đó các trung tâm hóa xương thứ cấp đã xuất hiện trong vùng này. Các mấu sẽ hình thành xương xốp và chúng không bị phân hủy nữa. Một dải sụn gọi là đĩa tăng trưởng còn lại giữa trung tâm hóa xương sơ cấp và mỗi trung tâm hóa xương thứ cấp. Các chi tiếp tục tăng chiều dài và chiều rộng chùng nào vẫn còn các đĩa sụn. Tốc độ tăng trưởng được kiểm soát bởi các hoocmon tăng trưởng và hoocmon giới tính. Cuối cùng các đĩa sụn cũng hóa xương và xương hoàn thiện việc tăng trưởng.



Hình 367. Quá trình hóa xương nội sụn

(Theo Kent M, Van De Graff, 2000)

Quá trình tái tổ chức của xương

Xương liên tiếp được phân hủy và tái tổ chức lại. Các tế bào hủy xương (cơ nguồn gốc từ các tế bào bạch cầu mono trong tủy đỏ xương) phân hủy xương, loại bỏ các tế bào hỏng và chuyển canxi vào máu. Sau một thời gian khoảng ba tuần, các tế bào hủy xương biến mất và xương được sửa chữa bởi hoạt động của các nguyên bào xương. Khi tạo xương mới, các nguyên bào xương lấy canxi từ máu. Cuối cùng một số tế bào này bị mắc vào chất cơ bản do chúng tiết ra và biến đổi thành tế bào xương (các tế bào có trong kẽ của các havers).

Vì thế, thông qua quá trình tái tổ chức, mô xương cũ được thay thế bằng mô xương mới. Bởi quá trình tái tổ chức xảy ra liên tục cho nên độ dày của các xương có thể thay đổi. Quá trình hoạt động của cơ thể và cân bằng hoocmon có thể tác động tới độ dày của xương. Một điều dường như xa lạ là người trưởng thành hình như cần nhiều canxi trong khẩu phần ăn (khoảng 1.000 đến 1.500mg/ngày) hơn so với trẻ nhỏ để thúc đẩy hoạt động của các nguyên bào xương. Nếu không thì bệnh loãng xương (xương yếu, mỏng và dễ gãy) có thể xảy ra.

1.4. Quá trình phục hồi của xương

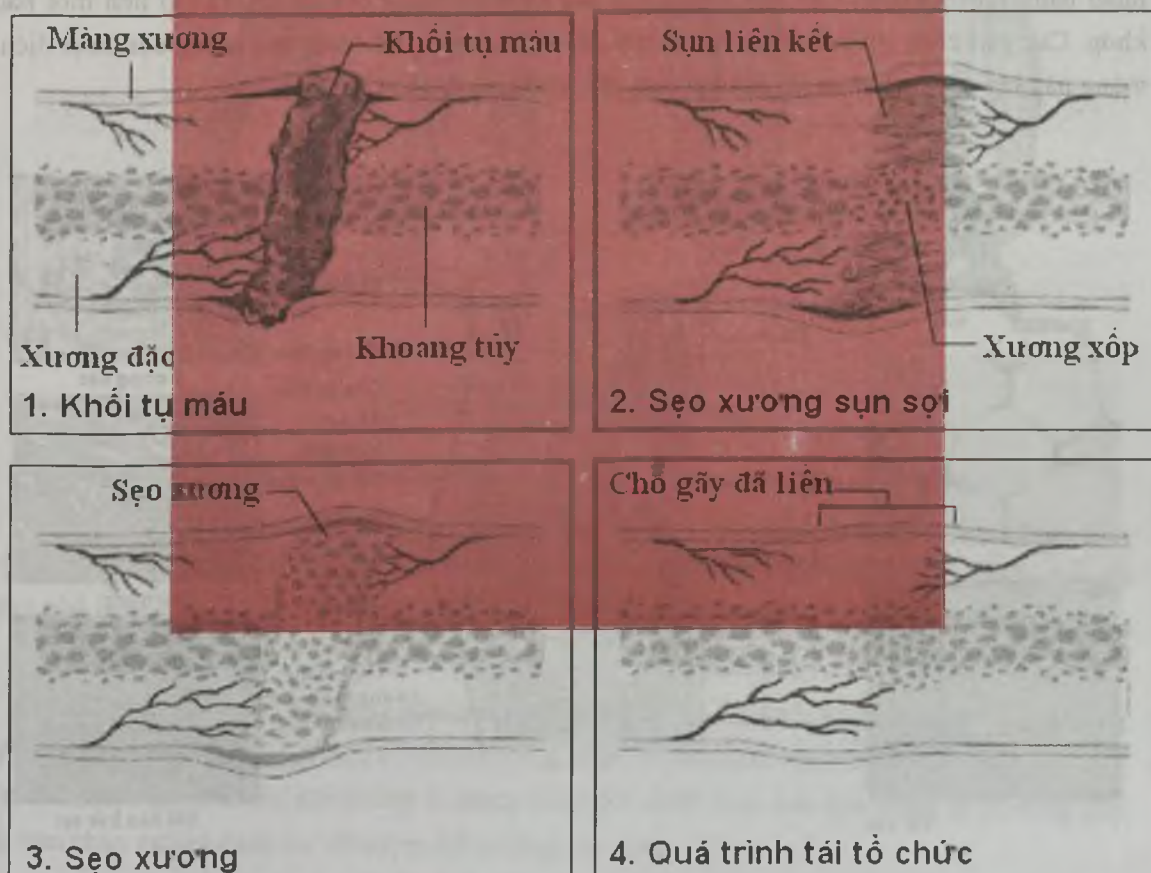
Trong quá trình hoạt động xương có thể bị gãy hay nứt, quá trình phục hồi xương là rất cần thiết nhằm phục hồi xương. Quá trình phục hồi của xương diễn ra song song với quá trình phát triển của xương (hình 368) ngoại trừ bước đầu tiên có khối tụ máu cho thấy chấn thương đã xảy ra và rồi các sụn sợi thay sụn trong xảy ra trước quá trình sản xuất của xương đặc. Các giai đoạn phục hồi xương bao gồm:

Giai đoạn 1. *Khối tụ máu*: Máu thoát ra từ các mạch máu vỡ và tạo khối tụ máu trong khoảng trống giữa các xương gãy vào thời điểm 6-8h sau khi gãy.

Giai đoạn 2. *Sẹo sụn sợi*: Quá trình sửa chữa mô bắt đầu và sụn sợi lấp đầy khoảng trống giữa các mảnh của xương gãy trong thời gian khoảng 3 tuần.

Giai đoạn 3. *Sẹo xương*: Các nguyên bào xương sinh các thớ của xương xốp và chuyển hóa sẹo sụn sợi thành sẹo xương, sẹo xương nối các xương gãy lại với nhau, quá trình này kéo dài khoảng 3-4 tháng.

Giai đoạn 4. *Quá trình tái tổ chức*: Các nguyên bào xương tạo nên xương đặc mới ở mặt ngoài và các tế bào hủy xương hút lại xương xốp, qua đó tạo một khoang tủy mới.



Hình 368. Sự phục hồi của xương bị gãy (Theo Kent M. Van De Graff, 2000)

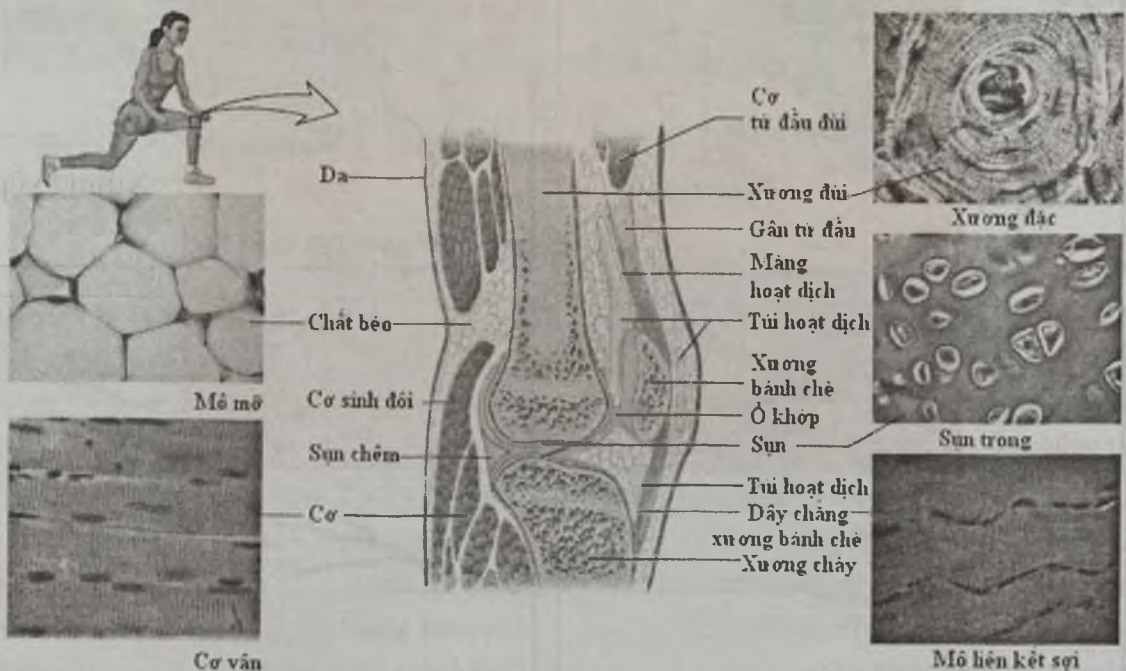
Có nhiều loại gãy xương: Gãy hoàn toàn nếu xương bị gãy hết và là gãy không hoàn toàn nếu xương không bị tách ra làm hai phần. Một vết gãy là vết gãy đơn giản nếu nó không làm tổn thương da hay cơ và là vết gãy phức tạp nếu nó làm tổn thương da hay cơ. Gãy nêm chặt có nghĩa là các mảnh gãy chèn vào nhau và gãy xoắn xảy ra khi có một vết gãy tởm do vận xương do va chạm cơ học mạnh.

2. Cấu trúc và hoạt động của khớp xương

2.1. Phân loại khớp

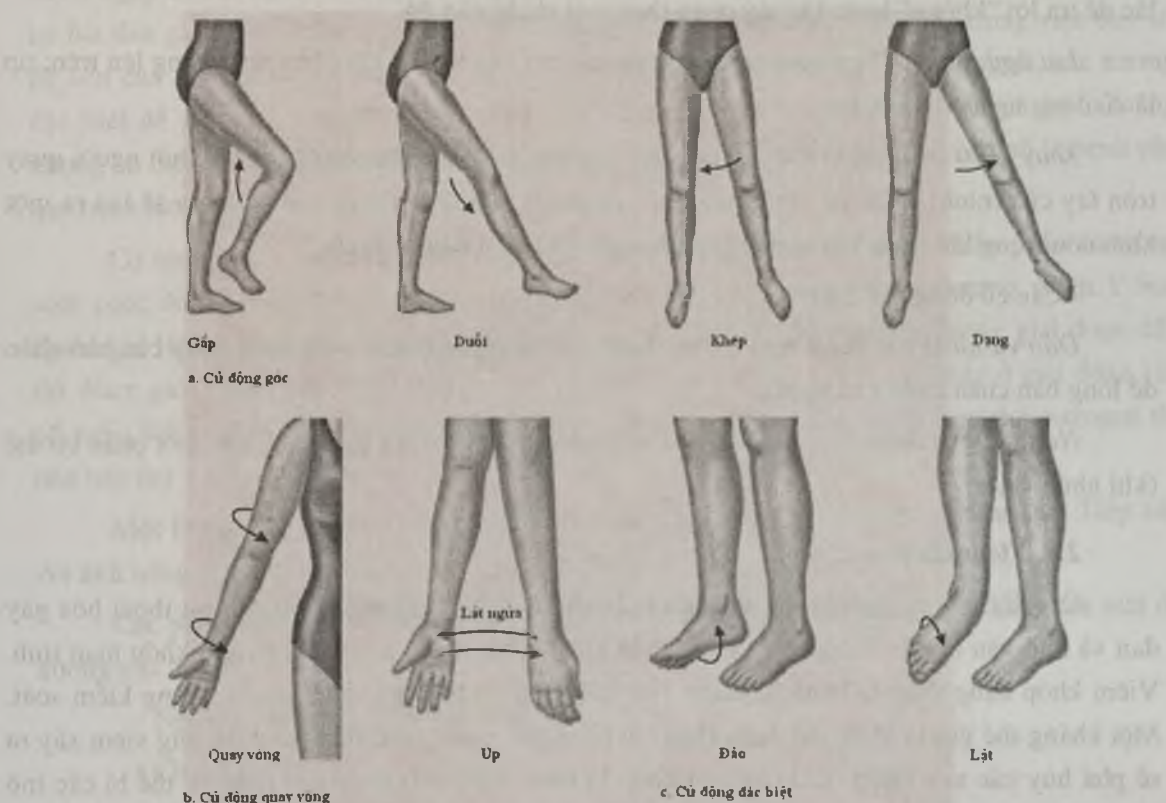
Có ba loại khớp: khớp sợi, khớp sụn và khớp hoạt dịch. Các khớp sợi (ví dụ: các đường khớp giữa các xương sọ) **bất động**. Các khớp sụn được nối nhau bằng sụn trong (như sụn sườn nối các xương sườn với xương ức) hoặc bằng sụn sợi (như trong các đĩa gian đốt sống). Các khớp sụn có thể di chuyển ở mức độ nhỏ - **bán động**. Các khớp hoạt dịch có thể di chuyển tự do hơn (khớp gối, khớp vai,...), còn gọi là khớp **động**.

Trong các khớp kể trên, khớp hoạt dịch đóng vai trò quan trọng cho sự vận động của cơ thể. Có nhiều loại khớp hoạt dịch khác nhau, mỗi khớp hoạt dịch gồm hai xương được phân tách nhau bằng một khoang. Các dây chằng giữ hai xương ở đúng chỗ và chúng tạo nên một bao khớp. Các gân cũng giúp làm ổn định khớp. Bao khớp được lót bằng một màng sụn hoạt dịch, màng này tạo các dịch hoạt là chất bôi trơn cho khớp (hình 369).



Hình 369. Khớp gối (Theo Sylvia S. Mader, 2001)

Các loại khớp động gồm có: khớp đầu gối và khuỷu tay còn gọi là *khớp bản lề* vì chúng cho phép các chuyển động chỉ theo một hướng giống như cái bản lề cửa. Khớp giữa xương trụ và xương quay trực đứng là *khớp trục*, khớp này chỉ cho phép chuyển động quay vòng và có thể di động nhiều hơn là các khớp hình cầu (hỗ khớp chậu đùi) của xương chậu. Các khớp loại này cho phép chuyển động ở tất cả mọi mặt phẳng thậm chí là chuyển động quay tròn. Chuyển động do các khớp hoạt dịch được diễn tả trong hình 370.



Hình 370. Các cử động của khớp

2.2. Các cử động của khớp hoạt dịch

Các cơ vận nguyên vẹn được bám vào xương nhờ các gân (gân giúp mở rộng khớp). Khi một cơ co, một xương sẽ chuyển động trong mối tương tác với xương khác. Có nhiều loại cử động phổ biến hơn sẽ được trình bày sau đây:

- Các cử động góc:

Gấp làm giảm góc. Cử động gấp của khuỷu tay làm di chuyển cẳng tay về phía trên cánh tay; cử động gấp của đầu gối làm di chuyển cẳng chân về phía trên của chân. **Gấp mu** là cử động uốn của bàn chân lên trên khi chúng ta đứng bằng gót chân. **Gấp gan bàn chân** là cử động gấp của bàn chân xuống dưới khi chúng ta đứng bằng các ngón chân.

Duỗi làm tăng góc khớp. Cử động duỗi của khuỷu tay gấp làm thẳng tay tạo một góc 180° tại khuỷu tay. Duỗi quá mức xảy ra khi một phần của cơ thể duỗi quá 180° . Đầu và thân có thể thực hiện được cử động này.

Khép là cử động của một phần của cơ thể hướng tới đường trung tâm. Ví dụ: cử động khép của tay hoặc chân bên này về bên kia của cơ thể.

Dạng là cử động của một phần của cơ thể sang bên, xa khỏi đường trung tâm. Cử động dạng của tay hoặc chân làm chân hoặc tay xa khỏi cơ thể.

- Các cử động vòng tròn:

Quay vòng là cử động của một phần của cơ thể xoay quanh trục của chính mình (khi đầu lắc để trả lời “không” hoặc khi tay quay theo một chiều nào đó).

Lật ngửa là cử động quay vòng của phần dưới của tay để lòng bàn tay hướng lên trên; úp là cử động ngược lại với lật.

Xoay là cử động của một phần cơ thể trong một vòng tròn rộng (như khi một người quay tròn tay của mình). Nếu cử động này được quan sát cẩn thận thì có thể thấy tay sẽ tạo ra một hình nón trong khi xoay bởi vì đầu gần phía sọ của tay là đầu cố định.

- Các cử động đặc biệt:

Đảo và lật là các thuật ngữ chỉ áp dụng cho bàn chân. Đảo là cử động quay của bàn chân để lòng bàn chân hướng ra ngoài.

Nâng lên và hạ xuống lần lượt là các cử động nâng lên và hạ xuống của một phần cơ thể (khi nhún vai).

2.3. Viêm khớp

Các khớp hoạt dịch là đối tượng của bệnh viêm khớp. Viêm khớp dẫn tới thoái hóa gây đau và khó vận động. Viêm khớp dạng thấp gây hư hại nhiều hơn so với viêm khớp mạn tính. Viêm khớp dạng thấp là bệnh tự miễn xuất hiện khi cơ thể bị nhiễm khuẩn không kiểm soát. Một kháng thể gọi là tác nhân dạng thấp tấn công các màng hoạt dịch và phản ứng viêm xảy ra sẽ phá hủy các sụn khớp. Khi các sụn khớp bị thoái hóa, bao khớp mở rộng có thể bị các mô liên kết sợi xâm nhập hoặc xương có thể gắn lại với nhau.

Viêm khớp mạn tính bắt đầu khi khớp phải hoạt động quá tải. Sức nén và sự mài mòn liên tục làm tổn hại sụn khớp (các sụn này liên tục được thay thế). Cuối cùng, sụn khớp bị yếu đi, tổn thương và mòn dần hoàn toàn ở một số khu vực. Khi bệnh này tiến triển, các xương tiếp xúc dày lên và tạo các lõi xương làm các đầu xương mở rộng và cử động của khớp bị hạn chế.

Giảm cân có thể làm nhẹ bớt bệnh viêm khớp. Bớt đi khoảng 1,5 kg có thể làm giảm sức nặng lên khớp háng hoặc 4-6 kg với đau gối. Chương trình tập thể dục hợp lý sẽ giúp hồi phục các cơ (các cơ có vai trò làm ổn định khớp); các hoạt động tránh va chạm như đi xe đạp, bơi lội là tốt nhất. Thuốc giảm đau và dùng gậy hoặc khung tập đi thích hợp cũng có thể giúp cải thiện vận động. Thay các khớp bị tổn hại bằng khớp giả (khớp nhân tạo) có thể được sử dụng.

3. Các bất thường của xương-khớp

Bệnh loãng xương là tình trạng xương bị yếu do sự giảm sút khối lượng bộ xương. Trong suốt cuộc đời, xương luôn luôn được tái tổ chức. Ở cơ thể trẻ đang tăng trưởng, tốc độ

hình thành xương lớn hơn tốc độ phân hủy xương. Khối lượng xương tiếp tục tăng cho đến tuổi 20-30. Sau đó, tỷ lệ hình thành và phân hủy xương cân bằng nhau cho đến tuổi 40-50. Rồi quá trình hủy xương diễn ra nhanh hơn quá trình hình thành và tổng khối lượng xương giảm dần.

Theo thời gian, nam giới có thể mất 25% và nữ giới có thể mất 35% khối lượng xương của cơ thể mình. Nhưng chúng ta phải biết rằng dù sao nam giới thường có xương đặc hơn so với nữ giới và lượng hoocmon testosterone (hoocmon sinh dục nam) của nam giới không giảm mạnh ngay cả khi đã 65 tuổi trở lên. Ngược lại, lượng estrogen (hoocmon sinh dục nữ) ở nữ giới lại bắt đầu giảm ở tầm tuổi 45. Bởi vì các hoocmon này có vai trò quan trọng trong việc duy trì độ bền của xương cho nên có khác biệt sau: nữ giới dễ bị gãy xương hơn nam giới, các xương đặc biệt dễ gãy là xương chậu, cột sống, các xương dài và khung chậu. Mặc dù bệnh loãng xương có thể là hậu quả của nhiều quá trình bệnh tật khác nhau nhưng về cơ bản nó là bệnh của quá trình lão hóa.

Có nhiều cách tránh bị loãng xương khi già. Lượng canxi đủ trong khẩu phần ăn trong suốt cuộc đời là một nhân tố quan trọng giúp bảo vệ cơ thể chống loãng xương. Viện Y học Quốc gia Hoa Kỳ khuyến nghị hấp thụ lượng canxi 1.200-1.500 mg/ngày trong giai đoạn dậy thì. Nam giới và nữ giới cần 1.000 mg/ngày cho đến tuổi 65 và 1.500 mg/ngày ở giai đoạn sau 65 tuổi. Với phụ nữ ở giai đoạn sau mãn kinh mà không dùng liệu pháp thay thế estrogen thì nên hấp thụ 1.500 mg/ngày.

Một lượng nhỏ vitamin D cũng cần cho quá trình hấp thụ canxi từ hệ tiêu hóa. Tiếp xúc với ánh nắng mặt trời là điều cần thiết cho phép da có thể tổng hợp được vitamin D.

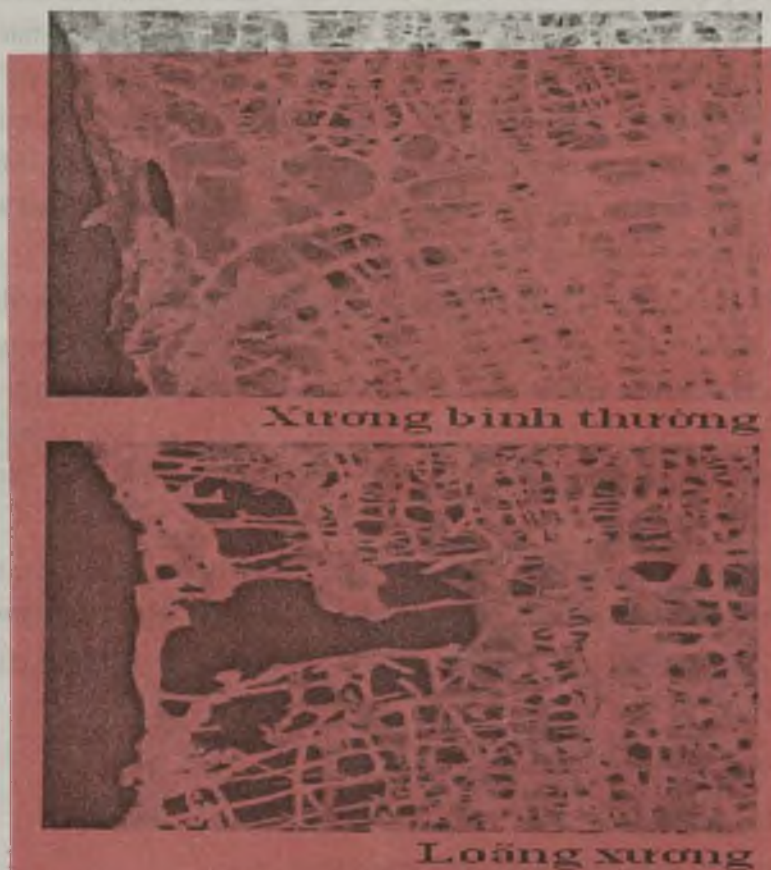
Các phụ nữ sau mãn kinh có một trong các nhân tố nguy cơ sau nên đi kiểm tra mật độ xương của mình:

- Người da trắng hoặc người Châu Á.
- Cơ thể mỏng.
- Tiền sử gia đình đã có người bị loãng xương.
- Giai đoạn tiền mãn kinh (trước tuổi 45).
- Hút thuốc lá.
- Khẩu phần ăn ít canxi hoặc tiêu thụ nhiều rượu và caffeine.
- Có lối sống tĩnh tại.

Hiện nay, mật độ xương được đo bằng phương pháp đo độ đậm xương kép. Phương pháp này đo mật độ xương dựa trên quá trình hấp thụ các photon sinh ra bởi một ống tia X. Một ngày gần đây, có thể xét nghiệm máu và nước tiểu để phát hiện các dấu hiệu của sự mất xương. Sau đó, các bác sĩ có thể sàng lọc ra những phụ nữ cao tuổi và những nam giới có nguy cơ bị loãng xương.

Nếu xương mỏng, thì nên dùng các phương pháp khác để phục hồi mật độ xương bởi thậm chí một sự tăng nhẹ mật độ xương cũng giúp tránh gãy xương. Thông thường, các chuyên gia cho rằng liệu pháp estrogen là một trị liệu dùng cho phụ nữ sau mãn kinh. Sự thay thế

hormone hiệu quả nhất khi tiến hành vào thời điểm đầu của mãn kinh và tiếp tục trong một thời gian dài. Sự kết hợp của thay thế hormone và tập thể dục rõ ràng sẽ mang lại những kết quả tốt nhất. Nếu muốn, estrogen có thể được thay bằng một dược phẩm tổng hợp giống estrogen, thuốc này có hoạt động chọn lọc với xương chứ không tác động lên hàng loạt các cơ quan khác như estrogen.



Hình 371. Xương bình thường và xương bị bệnh loãng xương

(Theo Kent M, Van De Graff, 2000)

Những người rất ít hoạt động (như những người phải nằm liệt giường) sẽ bị mất khối lượng xương cao gấp 25 lần so với những người hoạt động ở mức trung bình. Vì thế, tập thể dục đều đặn, vừa phải như đi bộ hoặc chạy bộ là những cách tốt để duy trì sự vững chắc của xương.

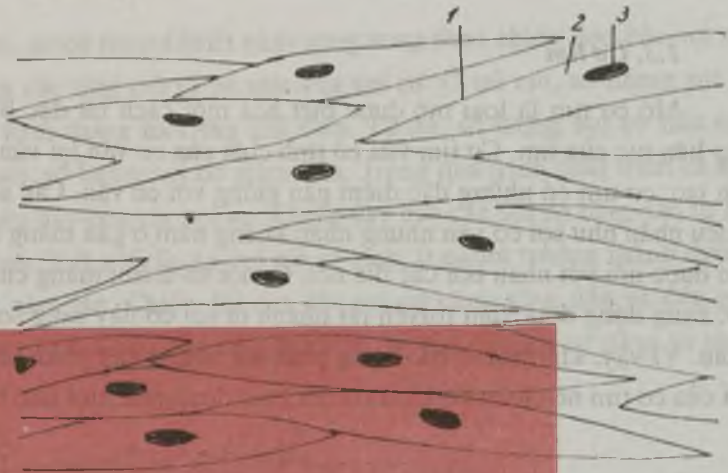
III. SINH LÝ CƠ

1. Phân loại cơ

Ở các động vật có xương sống có hai loại cơ chính là cơ trơn và cơ vân. Ngoài ra còn có cơ tim với phương thức cấu tạo và hoạt động theo những quy luật riêng của nó.

1.1. Cơ trơn

Cơ trơn là loại cơ tham gia vào thành phần cấu tạo của một số nội quan như ở thành ống tiêu hoá, thành mạch máu, thành các tuyến, bàng quang, niệu đạo, niệu quản, tử cung... Mỗi sợi cơ trơn là một tế bào hình thoi, có một nhân nằm giữa phần phình to nhất của sợi cơ (hình 372).



Hình 372. Cấu tạo tế bào cơ trơn.
1. Màng tế bào; 2. Tế bào chất; 3. Nhân.

Sợi cơ trơn có chiều dài vào khoảng 20 – 500 μm , đường kính vào khoảng 2 – 5 μm . Trong tế bào chất của tế bào cơ trơn có nhiều sợi tơ cơ mảnh có cấu trúc đồng nhất, xếp song song suốt dọc chiều dài của sợi cơ. Do đó, sợi cơ trơn không có các vân ngang. Giữa các sợi cơ trơn có những chỗ nối tiếp nhau nên xung động từ các sợi cơ này có thể lan truyền sang các sợi cơ khác.



Hình 373. Mô cơ trơn.
1. Sợi cơ trơn cắt ngang; 2. Sợi cơ trơn cắt dọc.

1.2. Cơ vân

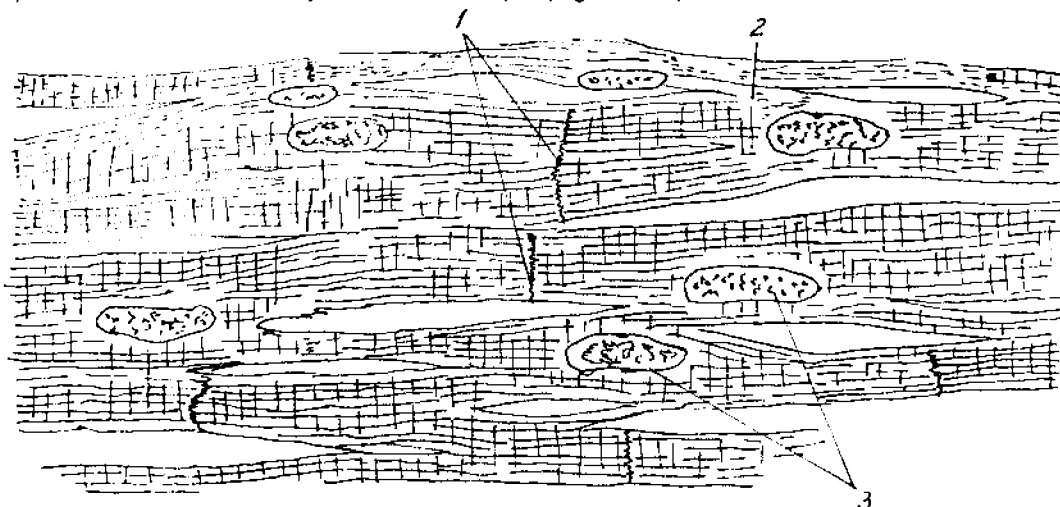
Hầu hết các cơ của cơ thể là cơ vân (cơ xương). Các cơ vân bao gồm tất cả các cơ xương và một số cơ phân bố ở các nội quan như cơ thất vân ở cổ bàng quang, ở trực tràng v.v... Các tế bào cơ vân là những sợi cơ có chiều dài vào khoảng 4 – 10 mm và đường kính vào khoảng 10 – 40 μm . Các sợi cơ vân có nguyên sinh chất không đồng nhất và có các vân ngang. Cơ vân có chức năng là thực hiện những cử động theo ý muốn, nghĩa là chịu sự điều khiển của vỏ não (hình 374).



Hình 374. Cấu tạo của tế bào cơ vân.
1. Màng tế bào; 2. Cơ tương; 3. Ty thể; 4. Tơ cơ.

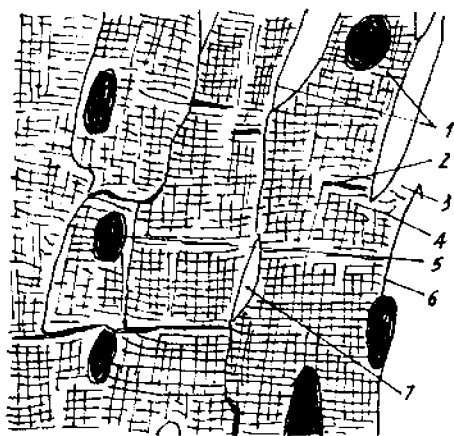
1.3. Cơ tim

Mô cơ tim là loại mô được biệt hoá một cách rất đặc biệt để phù hợp với chức năng co bóp liên tục của tim. Cơ tim vừa có tính chất của cơ vân lại vừa có tính chất của cơ trơn. Về mặt cấu tạo, cơ tim có những đặc điểm gần giống với cơ vân. Các sợi cơ tim có những vân ngang và nhiều nhân như sợi cơ vân nhưng nhân không nằm ở gần màng mà nằm ở giữa sợi cơ. Các sợi cơ tim được nối với nhau bởi các đĩa nối. Ở một số điểm, màng của hai sợi cơ áp sát vào nhau. Nhờ đó, xung động được dẫn truyền rất nhanh từ sợi cơ này sang sợi cơ khác, gần như đồng thời với nhau. Vì vậy, khi một tế bào hưng phấn thì sóng hưng phấn nhanh chóng truyền đến tất cả các sợi của cơ tim nên toàn bộ khối cơ tim hoạt động như một liên bào (hình 375).



Hình 375. Cấu tạo của cơ tim.

1. Vách ngăn giữa các tế bào cơ; 2. Đĩa nối giữa các sợi cơ; 3. Nhân tế bào.



Hình 376. Cấu trúc hiển vi mô cơ tim:

1. Các tế bào cơ; 2. Đĩa xen; 3. Cầu ngang;
4. Các vân ngang; 5. Nhân; 6. Cơ tương;
7. Khoảng giữa các tế bào cơ chứa đầy dịch mô, mao mạch.

2. Sơ lược cấu tạo và chức năng chủ yếu của cơ vân

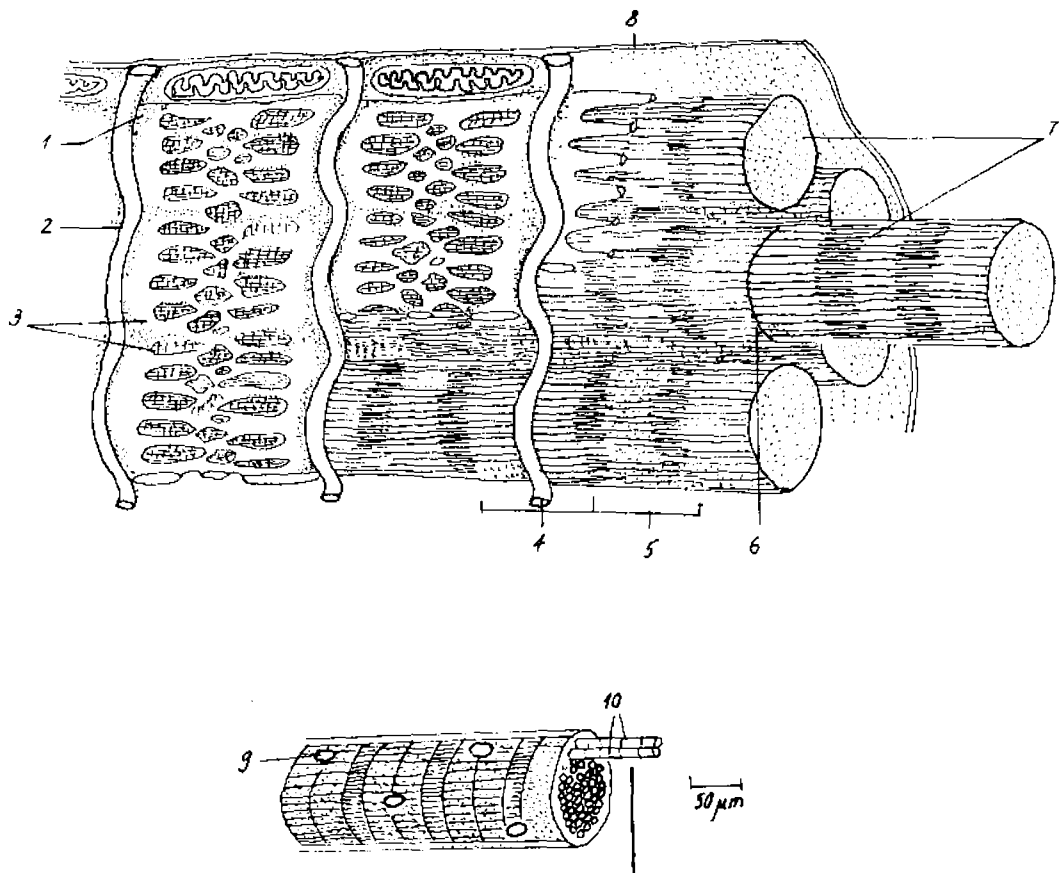
2.1. Sơ lược cấu tạo của cơ vân

Cơ vân được cấu tạo từ các sợi cơ. Mỗi sợi cơ là một tế bào cơ. Mỗi sợi cơ dài trung bình khoảng 4 – 10 mm, đường kính khoảng 10 – 40 μm . Mỗi sợi cơ gồm có màng, nguyên sinh chất

và nhân. Trong mỗi sợi cơ có các tơ cơ (myofibril) nằm song song theo chiều dọc của sợi cơ. Bao quanh mỗi tơ cơ là hệ thống các ống mở ra bề mặt của sợi cơ. Ở trẻ em, số lượng sợi cơ được xác định vào lúc bốn đến năm tháng tuổi sau khi sinh. Từ đó, số lượng sợi cơ hầu như không tăng thêm. Ở người lớn tuổi, số lượng sợi cơ giảm dần. Trong quá trình phát triển cá thể, yếu tố thay đổi nhiều nhất là chiều dày của các sợi cơ. Chiều dày của các sợi cơ tăng dần từ lúc mới sinh cho đến khi trưởng thành. Kết quả là, so với trẻ sơ sinh, ở người trưởng thành đường kính của sợi cơ lớn gấp khoảng năm lần. Chiều dài của các sợi cơ cũng tăng dần và đến giai đoạn trưởng thành thì có được trị số lớn nhất. Khi về già, chiều dài của các sợi cơ cũng có ngắn dần lại.

Cơ tương

Sợi cơ được bao bọc bởi một màng mỏng có tính đàn hồi gọi là bao cơ hay sarcolemma. Về mặt cấu tạo, bao cơ cũng có những đặc điểm giống như màng của các loại tế bào sinh học khác. Bên trong bao cơ là cơ tương.



Hình 377. Cấu trúc của cơ vân:

A. Sợi cơ; B. Cấu trúc chi tiết của sợi cơ.

1. Ty thể; 2. Ống hình chữ T; 3. Lưới nội chất; 4. Đĩa I; 5. Đĩa A; 6. Vạch Z; 7. Tơ cơ;
8. Màng sợi cơ vân; 9. Nhân; 10. Tơ cơ.

Cơ tương nằm sát màng của tế bào cơ. Thành phần của cơ tương gồm có khuôn cơ tương, lưới cơ tương và các tơ cơ. Khuôn cơ tương là một chất dịch, trong đó có các giọt lipid, các hạt glucit dự trữ và các phân tử protein hoà tan. Ngoài ra, trong khuôn cơ tương còn có photphat và nhiều loại ion khác.

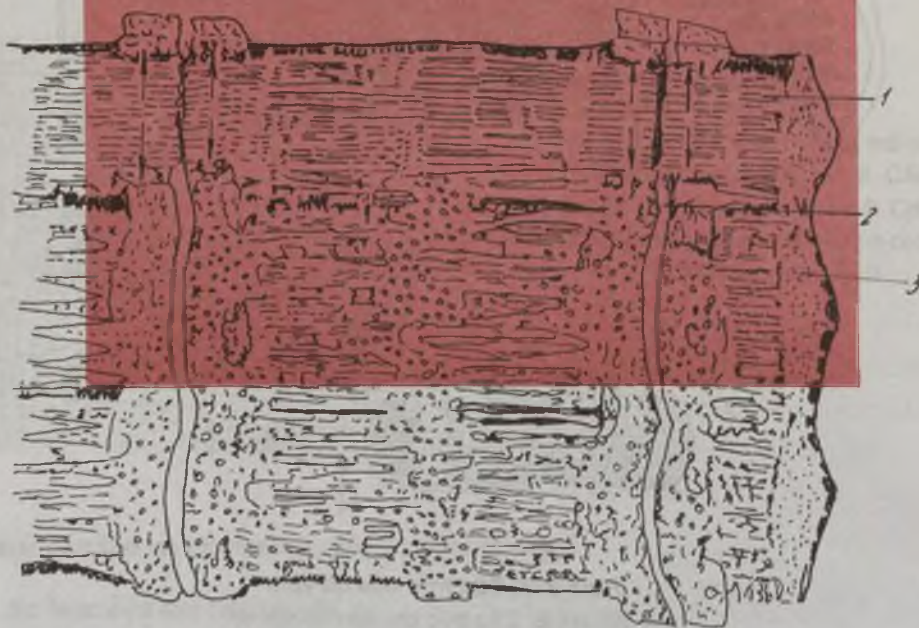
Lưới cơ tương có cấu tạo khá phức tạp, gồm hệ thống các túi dài và các ống dẫn nằm xen kẽ hay song song với các tơ cơ. Từ mặt ngoài của tế bào cơ xuất phát nhiều ống chạy ngang tế bào cơ tới vạch Z của tơ cơ, được gọi là các ống hình chữ T (hình 378).

Màng bên trong của các ống hình chữ T có cấu tạo giống như màng của các sợi cơ. Nơi tiếp giáp giữa ống dọc và ống ngang gọi là bể chứa. Hệ thống ống và bể chứa là ba thành phần chính của lưới cơ tương. Trong các lưới cơ tương có chứa các enzym. Các enzym này có chức năng vận chuyển canxi và vận chuyển các dạng protein có khả năng kết hợp với ion Ca^{++} .

Lưới cơ tương giữ vai trò quan trọng trong việc dẫn truyền xung động thần kinh từ màng các sợi cơ vào sâu trong các tơ cơ để thực hiện các động tác co cơ. Lưới cơ tương còn tham gia vào việc bài tiết các sản phẩm của quá trình trao đổi chất từ các tơ cơ vào khoảng gian bào, để rồi từ đó các chất này đổ vào máu và cuối cùng được đưa tới các cơ quan bài tiết để bài xuất ra ngoài.

Tơ cơ

Đặc điểm của các tế bào cơ vân là có các vân sáng tối xen kẽ nhau. Mỗi sợi cơ có hai loại vân là vân dọc và vân ngang. Vân dọc của các sợi cơ là do các tơ cơ sắp xếp song song theo chiều dọc của các sợi cơ tạo ra. Vân ngang của các sợi cơ do cấu trúc vân ngang của các tơ cơ tạo ra. Trong cơ tương có nhiều tơ cơ.

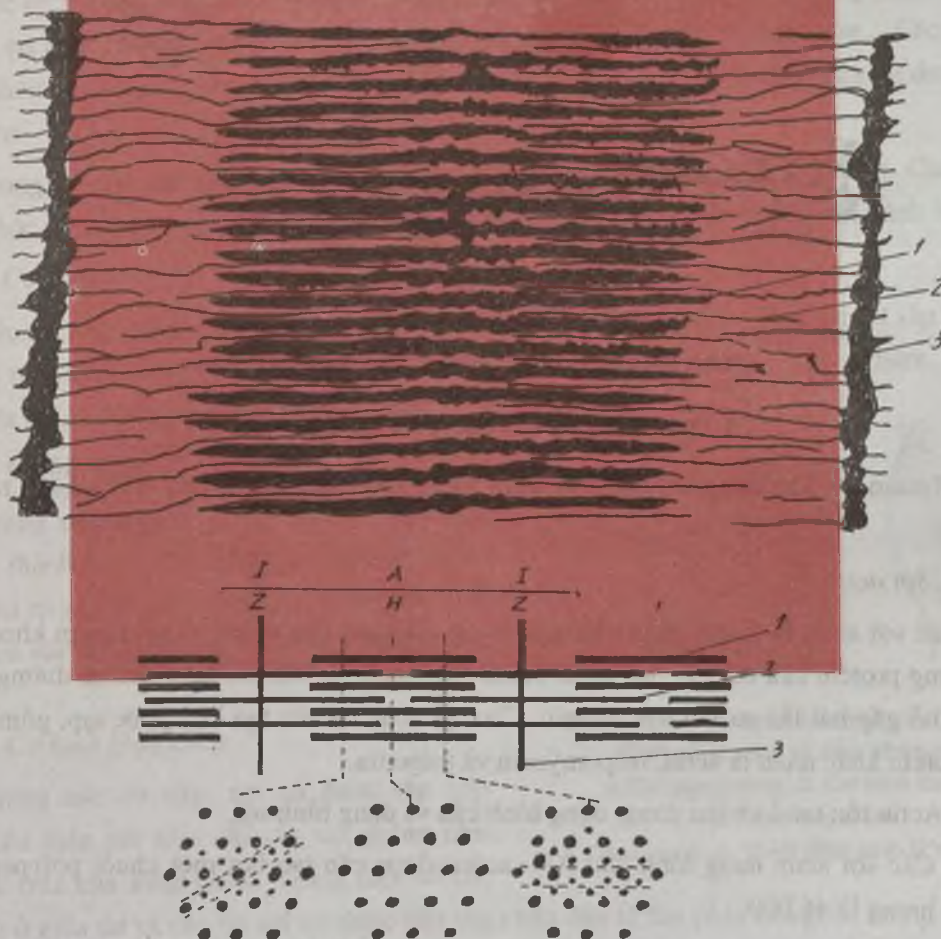


Hình 378. Cơ tương và các ống hình chữ T:

1. Cơ tương; 2. Ống hình chữ T; 3. Sợi cơ.

Trong mỗi sợi cơ có khoảng từ vài trăm tới hàng nghìn tơ cơ. Tơ cơ là những sợi rất nhỏ, đường kính chỉ bằng 1 - 3 μm . Thành phần cấu tạo chủ yếu của các tơ cơ là các sợi myosin và các sợi actin. Trong mỗi tơ cơ có khoảng 1.500 sợi myosin và khoảng 3.000 sợi actin. Mỗi tơ cơ gồm các đĩa sáng và các đĩa tối sắp xếp xen kẽ liên tiếp nhau. Đĩa tối, được gọi là đĩa I, được chia thành hai phần bởi một băng sáng nằm ngang. Băng sáng đó được gọi là băng H. Đĩa sáng, được gọi là đĩa A, cũng được chia thành hai phần bởi một vạch sẫm nằm ngang. Vạch sẫm đó được gọi là vạch Z. Đoạn tơ cơ nằm giữa hai vạch Z gọi là khúc tơ cơ hay đơn vị co cơ. Đoạn này gồm có một đĩa tối ở giữa và hai nửa đĩa sáng ở hai đầu, sát với vạch Z (hình 379).

Cấu trúc của đĩa sáng và đĩa tối không giống nhau. Sự khác nhau giữa đĩa sáng và đĩa tối phụ thuộc vào thành phần cấu tạo của chúng. Trong một tơ cơ có hai loại sợi protein xếp song song theo chiều dọc của tơ cơ. Các sợi protein ở đĩa sẫm là các sợi myosin và ở đĩa sáng là các sợi actin. Các sợi myosin có đường kính lớn hơn các sợi actin. Do đó, trên kính hiển vi, những đoạn tơ cơ có các sợi myosin thì sẫm màu hơn những đoạn tơ cơ có các sợi actin. Các sợi actin có đường kính nhỏ hơn các sợi myosin. Do đó, trên kính hiển vi, những đoạn tơ cơ có các sợi actin thì sáng màu hơn. Trong một khúc tơ cơ, các sợi myosin và các sợi actin nằm xen kẽ nhau, nhưng ở vùng trung tâm của khúc tơ cơ thì chỉ có các sợi myosin và ở phần gần vạch Z thì lại chỉ có các sợi actin.



Hình 379. Cấu tạo của khúc tơ cơ:

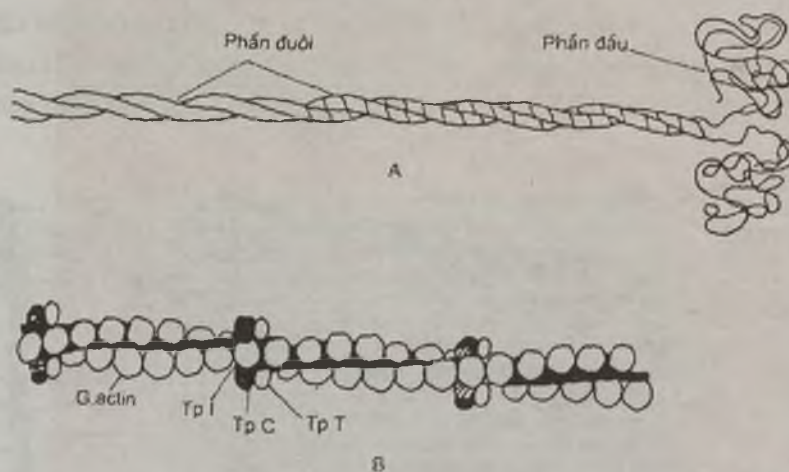
1. Sợi myosin; 2. Sợi actin; 3. Vạch Z.

Như vậy, trong các sợi cơ, các sợi myosin và các sợi actin xếp song song và nằm xen kẽ nhau nhưng chúng không xen kẽ nhau hoàn toàn. Mặc dù cùng có bản chất là protein nhưng các sợi myosin và các sợi actin có cấu tạo khác nhau.

a. Sợi myosin

Các sợi myosin là thành phần chủ yếu trong các đĩa tối của tơ cơ. Myosin chiếm khoảng 30 – 40 % hàm lượng protein của cơ. Sợi myosin có đường kính khoảng 0,1 μm và dài khoảng 150 – 160 nm. Phân tử lượng của sợi myosin là 48.000. Phần đầu của sợi myosin có hình cầu, được cấu tạo bởi meromyosin nặng. Phần đuôi của sợi myosin rất dài, được cấu tạo bởi meromyosin nhẹ.

Thành phần cấu tạo của myosin là hai chuỗi polypeptit giống hệt nhau, xoắn với nhau thành một xoắn kép. Nhưng ở phần đầu của sợi myosin, hai chuỗi polypeptit không xoắn với nhau mà cuộn gấp lại tạo thành hình cầu (hình 380).



Hình 380. Sơ đồ cấu tạo sợi myosin và sợi actin:

A. Sợi actin; B. Sợi myosin.

1. Phần đuôi; 2. Phần đầu; 3. G. actin; 4. Troponin.

Myosin có khả năng kết hợp với actin và có khả năng thủy phân ATP để tạo ra ADP và photpho..

b. Sợi actin

Các sợi actin là thành phần chủ yếu trong đĩa sáng của tơ cơ. Actin chiếm khoảng 14 % hàm lượng protein của cơ. Các sợi actin mảnh hơn nhiều so với các sợi myosin, đường kính của chúng nhỏ gấp hai lần so với sợi myosin. Các sợi actin có cấu tạo khá phức tạp, gồm ba thành phần protein khác nhau là actin, tropomyosin và troponin.

- Actin tồn tại dưới hai dạng: dạng hình cầu và dạng hình sợi.

+ Các sợi actin dạng hình cầu (G - actin) được cấu tạo bởi một chuỗi polypeptit và có phân tử lượng là 46.000.

+ Actin dạng hình sợi (F – actin) được cấu tạo bởi hai chuỗi G – actin. Hai chuỗi này xoắn lại thành một chuỗi xoắn kép.

- Tropomyosin chiếm khoảng 10 – 11% protein toàn phần của cơ và có phân tử lượng là 70.000. Tropomyosin có khả năng kết hợp với nhau thành một dải dài và nằm xen vào rãnh của xoắn kép F-actin.

- Troponin là các phân tử hình cầu được cấu tạo bởi polypeptit. Mỗi phân tử troponin có ba chuỗi polypeptit. Troponin gắn với actin.

Các dạng cấu tạo của cơ

Trong cơ thể, các sợi cơ sắp xếp theo một phương thức nhất định để tạo thành các cơ. Trong cơ thể người, toàn bộ hệ cơ chiếm khoảng hai phần năm (hay 40 %) khối lượng cơ thể và gồm có khoảng 600 cơ khác nhau. Tuy nhiên, về cơ bản các cơ cũng có một phương thức cấu tạo chung. Mỗi cơ gồm có hai phần:

Phần thứ nhất là phần thịt, nằm ở giữa, thường phình to ra và được gọi là bụng cơ. Bụng cơ gồm nhiều sợi cơ xếp song song với nhau. Tất cả các sợi cơ được bao bọc chung bởi một tổ chức liên kết để tạo thành màng cơ. Màng cơ có tác dụng bảo vệ cơ.

Phần thứ hai là phần gân, thường ở hai đầu, được bám vào các xương.

Các cơ khác nhau có độ dài ngắn, rộng hẹp khác nhau. Các cơ dài thường phân bố ở các chi. Các cơ ngắn thường phân bố giữa các đốt sống hay giữa các xương sườn... Các cơ rộng thường phân bố ở thân mình, bao phủ lồng ngực, lưng, bụng, tạo thành tấm rộng và được gọi là các cân cơ.

Trong cơ, sự sắp xếp các sợi cơ có thể theo các phương thức khác nhau. Căn cứ vào phương thức sắp xếp của các sợi cơ, có thể phân biệt thành ba loại cấu tạo của cơ vân (hình 381).

a. Cơ song song

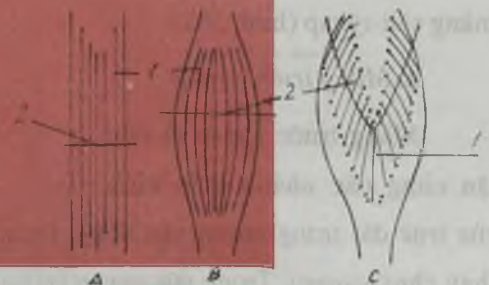
Các cơ song song còn được gọi là các cơ dẹt. Trong các cơ này, các sợi cơ sắp xếp song song với trục dài của cơ. Các cơ thuộc loại này gồm có cơ may, cơ ức - đòn - chũm... Các cơ này co rút nhiều nhưng lực co cơ không lớn.

b. Cơ hình thoi

Trong các cơ hình thoi, các sợi cơ được sắp xếp thành hình thoi giữa các gân. Các cơ thuộc loại này gồm có cơ nhị đầu cánh tay. Các cơ này co rút nhiều nhưng lực co cơ không lớn lắm.

c. Cơ hình lông chim

Trong các cơ này, sợi cơ được sắp xếp theo chiều xiên với trục dài của cơ, giống như kiểu cấu trúc của lông chim. Trong một số cơ, gân nằm ở giữa cơ và các bó sợi cơ được sắp xếp châu đầu từ hai phía vào gân. Trong một số cơ khác, gân không nằm ở giữa cơ mà lại nằm ở một bên mép của cơ.



Hình 381. Các dạng cấu tạo của cơ và thiết diện sinh lý của chúng:

- a. Cơ song song; b. Cơ hình thoi;
c. Cơ hình lông chim.
1. Các sợi cơ; 2. Thiết diện sinh lý của cơ.

Ở các động vật bậc cao, đa số các cơ có cấu tạo thuộc loại hình thoi và hình lông chim. Phương thức cấu tạo của các cơ có một ý nghĩa quan trọng về mặt chức năng sinh lý, vì lực cơ cơ phụ thuộc vào thiết diện sinh lý của cơ. Thiết diện sinh lý của các cơ được tính bằng mặt cắt vuông góc với các sợi cơ. Thiết diện sinh lý của cơ càng lớn, lực cơ cơ càng khoẻ. Cơ hình lông chim có thiết diện sinh lý lớn nhất. Do đó, so với các cơ cùng thể tích thuộc loại khác thì cơ hình lông chim có lực cơ khoẻ nhất và cũng đồng thời là nhanh nhất. Cơ song song có thiết diện sinh lý nhỏ nhất nên lực cơ yếu và cơ chậm.

Synap thần kinh-cơ

Đầu tận cùng của các sợi thần kinh vận động phân nhánh vào cơ, phân bố giữa các tế bào cơ. Các sợi thần kinh không nối trực tiếp với các sợi cơ mà giữa chúng với các sợi cơ có một khoảng cách nhỏ. Nơi tiếp xúc giữa các nhánh tận cùng của các sợi thần kinh với các tế bào cơ được gọi là synap thần kinh - cơ, hay còn gọi là bộ máy thần kinh - cơ. Một synap thần kinh - cơ gồm có ba phần là màng trước synap, khe hở synap và màng sau synap (hình 382):

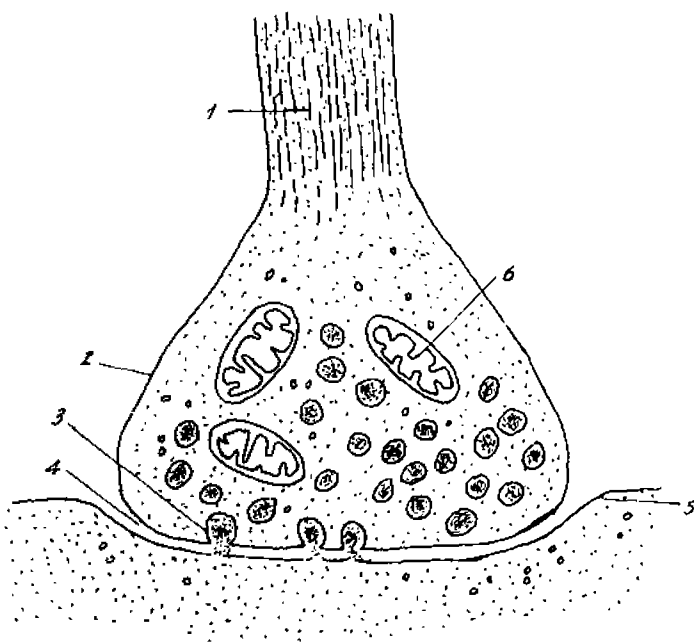
a. Màng trước synap

Màng trước synap là đầu tận cùng các nhánh thần kinh

của trục dài trong noron vận động. Phần này thường phình to ra và được gọi là các cúc synap (hay chùy synap). Trong cúc synap có nhiều ty thể lớn và nhiều túi nhỏ. Trong các túi nhỏ đó có chứa chất môi giới hoá học là axetylcholin. Trong một synap thần kinh - cơ của động vật có vú có chứa khoảng 20.000 túi axetylcholin.

b. Khe hở synap

Khe hở synap là khoảng gian bào ở giữa màng trước synap và màng sau synap, thường rộng khoảng 50 nm.



Hình 382. Synap thần kinh - cơ.

1. Tận cùng của sợi thần kinh; 2. Màng trước synap;
3. Các túi axetylcholin; 4. Khe hở synap;
5. Màng tế bào cơ; 6. Ty thể.

c. *Màng sau synap*

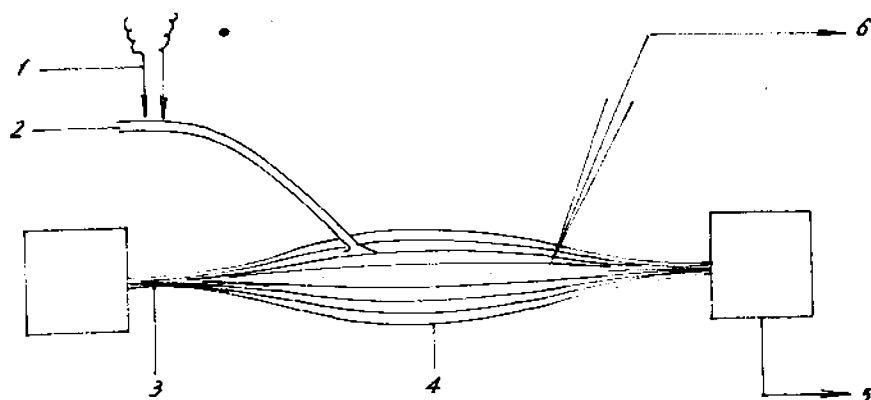
Màng sau synap là màng của tế bào cơ, chứa khoảng 4 triệu receptor nhận cảm cholin (cholinoreceptor). Mỗi một sợi thần kinh vận động điều khiển không chỉ một sợi cơ mà là một nhóm các sợi cơ. Tổ hợp nhóm sợi cơ đó cùng với sợi thần kinh chi phối chúng được gọi là một đơn vị vận động. Trong một đơn vị vận động ở người có khoảng 10 – 3.000 sợi cơ. Ở các cơ vận động nhanh và cần đảm bảo tính chính xác cao, số lượng sợi cơ trong một đơn vị vận động là ít nhất. Ví dụ, trong đơn vị vận động của cơ mắt và cơ ngón tay chỉ có 10 – 25 sợi cơ, trong đó mỗi sợi cơ lại nhận sự chi phối không phải của một mà là của một số sợi thần kinh. Ở các cơ vận động tương đối chậm và không cần tính chính xác cao, số lượng sợi cơ trong một đơn vị vận động rất lớn. Ví dụ, trong đơn vị vận động của cơ điều hoà tư thế của cơ thể có tới 2.000 – 3.000 sợi cơ.

2.2. *Các dạng cơ cơ*

Sự thay đổi độ căng và chiều dài của cơ dưới sự tác động của tác nhân kích thích được gọi là hiện tượng cơ cơ. Tuỳ theo cách tác động vào cơ và hình thức cơ cơ mà người ta phân biệt thành hai dạng cơ cơ là cơ cơ đơn và cơ cơ cứng.

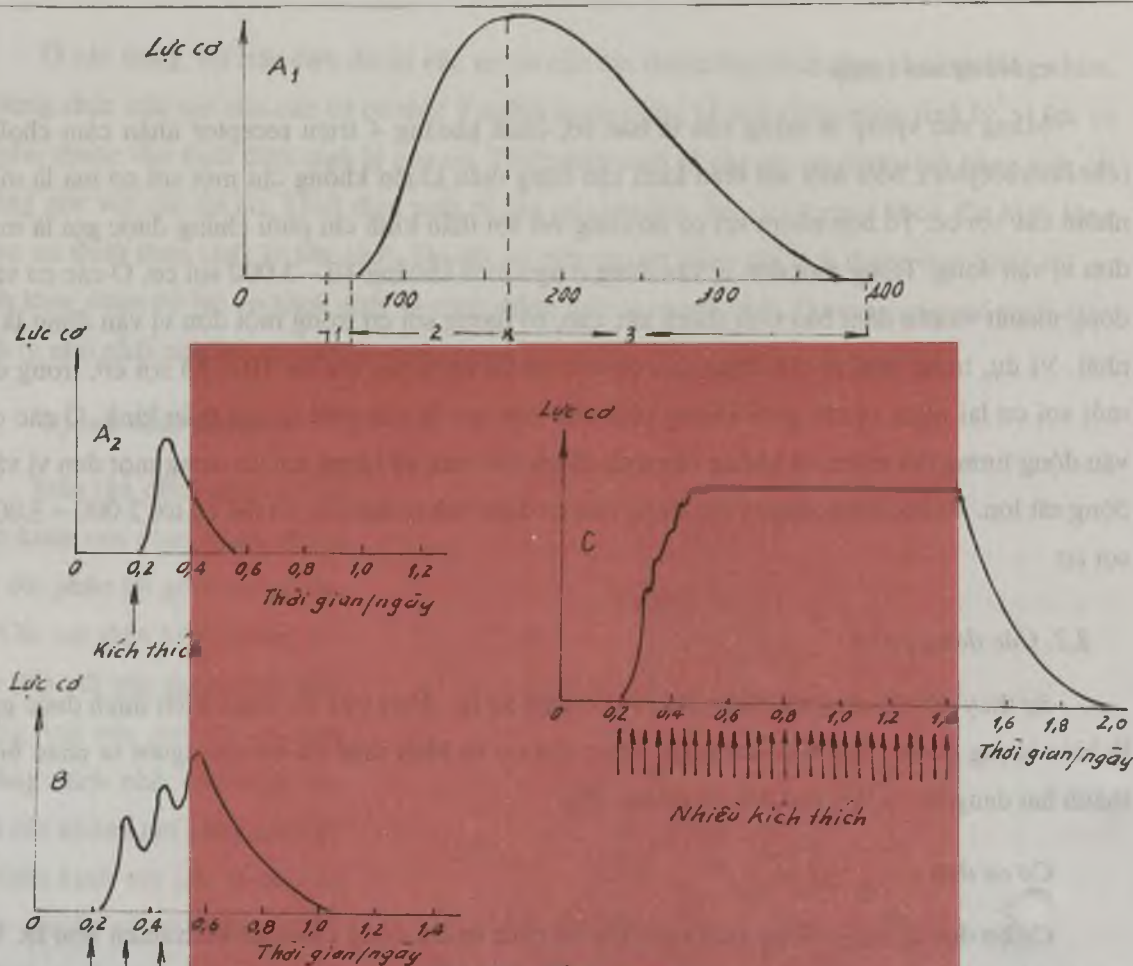
Cơ cơ đơn

Cơ cơ đơn là dạng cơ cơ xuất hiện khi cơ chịu sự tác động của một kích thích đơn lẻ. Ví dụ, khi dùng một dòng điện có cường độ đủ mạnh kích thích nhanh vào cơ rồi ngừng kích thích ngay thì cơ sẽ co rồi giãn ra ngay. Một lần co cơ như vậy được gọi là cơ cơ đơn. Mỗi lần co cơ đơn gồm ba giai đoạn, hay còn gọi là ba pha: pha tiềm tàng, pha co và pha giãn (hình 383).



Hình 383. Nghiên cứu hoạt động của một cơ.

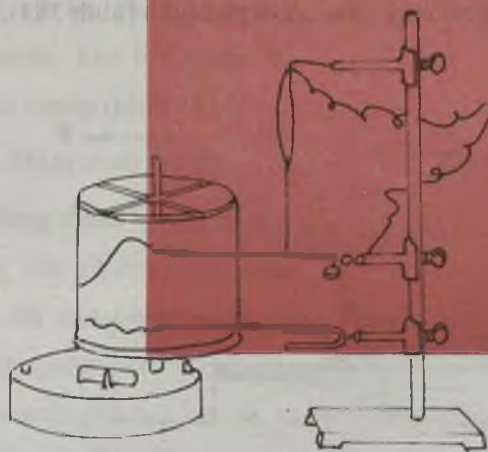
1. Các điện cực kích thích; 2. Dây thần kinh vận động; 3. Gân; 4. Cơ;
5. Ghi độ dài hay sức căng; 6. Ghi hoạt động điện.



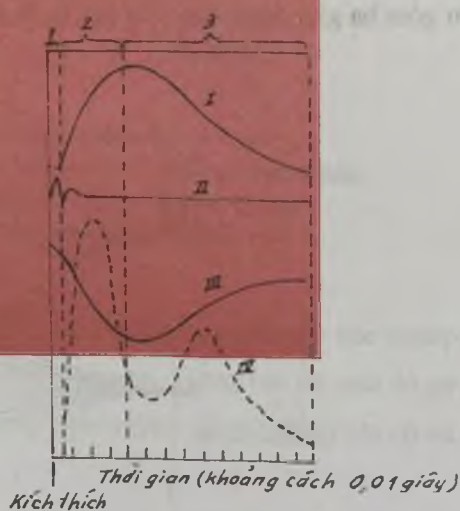
Hình 384. Đồ thị cơ cơ.

A₁, A₂. Cơ cơ đơn; B. Cơ cơ cứng cơ; C. Cơ cơ cứng trơn.

1. Pha tiềm tàng; 2. Pha co; 3. Pha giãn.



Hình 385. Máy để nghiên cứu cơ cơ. Đòn bẩy gắn vào một đầu cơ ghi lại sự co cơ trên trống quay của trụ ghi. Âm thoa dao động có kim ghi đánh dấu thời gian, kim này sẽ vạch đường hình sóng.



Hình 386. Sơ đồ những biến đổi xảy ra trong cơ lúc cơ cơ đơn độc.

I. Chiều dài cơ; II. Điện thế hoạt động; III. Độ khúc xạ kép; IV. Sự thải nhiệt.
1. Thời gian tiềm tàng; 2. Thời gian co; 3. Thời gian giãn.

a. Pha tiềm tàng

Pha tiềm tàng là giai đoạn từ lúc tác nhân kích thích bắt đầu tác động lên cơ cho đến khi cơ bắt đầu co. Theo phương pháp ghi cơ cơ thường dùng trên trụ ghi, thời gian tiềm tàng của cơ đơn khi có dòng điện tác động vào khoảng 0,01 giây. Còn theo phương pháp ghi bằng máy hiện đại, thời gian tiềm tàng chỉ vào khoảng 0,0025 giây. Nếu kích thích gián tiếp lên dây thần kinh thì thời gian tiềm tàng dài hơn so với khi kích thích trực tiếp lên cơ.

b. Pha co

Pha co là giai đoạn cơ ở trạng thái co, diễn ra ngay sau giai đoạn tiềm tàng. Thời gian pha co của cơ thường vào khoảng 0,04 giây. Tuy nhiên, thời gian pha co của cơ tùy thuộc vào các loài động vật. Ví dụ, pha co của cơ ở cánh côn trùng kéo dài 0,003 - 0,004 giây, của ếch là 0,04 giây, của rùa là 4 giây, của thỏ là 0,07 giây.

Thời gian pha co của cơ còn tùy thuộc vào trạng thái sinh lý của cơ, vào nhiệt độ và các điều kiện khác. Khi cơ đã bị mệt mỏi thì thời gian pha co của cơ tăng lên. Còn khi nhiệt độ tăng lên thì thời gian pha co của cơ giảm xuống.

Lực co cơ thể hiện trên đồ thị bằng biên độ co cơ. Lực co cơ phụ thuộc vào cường độ của tác nhân kích thích. Khi cường độ của tác nhân kích thích đạt tới ngưỡng thì cơ bắt đầu co. Sau đó, nếu cường độ của tác nhân kích thích tăng thì lực co cơ cũng tăng. Còn khi cơ đã co tối đa thì dù cường độ tác nhân kích thích có tăng lên thì lực co cơ cũng không tăng thêm nữa.

c. Pha giãn

Sau khi co, cơ chuyển sang trạng thái giãn. Thời gian của pha giãn là dài nhất trong ba pha co cơ. Thời gian giãn của cơ tùy thuộc vào các loài động vật và tùy thuộc vào trạng thái sinh lý của cơ. Ví dụ, thời gian giãn của cơ ếch là 0,05 giây.

Bình thường, các xung động thần kinh từ các nơron vận động truyền tới cơ không phải là các xung động đơn lẻ mà là các chuỗi xung động liên tiếp. Dạng co cơ đơn xuất hiện khi tần số xung từ các nơron vận động gửi tới cơ thấp, có nghĩa là thời gian giữa các xung vận động bằng hoặc lớn hơn thời gian co cơ đơn của các sợi cơ do chúng điều khiển. Ví dụ, thời gian co cơ đơn của cơ bằng 100 ms mà muốn cho cơ hoạt động theo dạng co cơ đơn thì tần số xung của nơron vận động phải không quá 10 xung/giây. Thời gian co cơ đơn càng dài thì tần số xung động thần kinh của nơron vận động cần thiết để làm cho cơ hoạt động theo dạng co cơ đơn càng thấp. Nhờ vậy, khi cơ co theo chế độ co cơ đơn thì cơ ít bị mệt mỏi (hình 384, A₁, A₂).

Co cơ cứng

Co cơ cứng (co cơ tetanos) xuất hiện khi các xung động thần kinh từ các nơron vận động truyền tới cơ có tần số cao và khoảng cách giữa các xung từ nơron vận động ngắn hơn thời gian co cơ đơn. Ví dụ, ở người, co cơ cứng thường xuất hiện khi xung động thần kinh truyền tới cơ có tần số không dưới 20 xung/giây, và tần số xung động thích hợp nhất thường là 50 – 70 xung/giây. Tần số xung động thần kinh thích hợp nhất để gây co cơ cứng ở người là từ 120 – 200 xung/giây (hình 384, C).

Khi các xung động thần kinh tới cơ có tần số cao và khoảng thời gian giữa các xung ngắn thì xung động sau từ nơron vận động sẽ được truyền tới cơ trước khi chu kỳ co lần trước kết thúc. Do đó, sau khi co lần trước cơ chưa kịp giãn hết thì đã bị một xung động mới truyền đến để gây ra một lần co tiếp. Do đó đồ thị ghi các lần co cơ nối tiếp nhau sẽ chồng lên nhau và tạo thành một đường biểu diễn sự co cơ tổng hợp có biên độ cao dần.

Nếu tần số kích thích tương đối thấp, khoảng cách giữa hai lần kích thích liên tiếp nhỏ hơn thời gian của chu kỳ co cơ đơn nhưng lớn hơn thời gian của pha tiềm tàng và pha co thì đồ thị có hình răng cưa, nên dạng co cơ này được gọi là dạng co cơ cứng răng cưa (hình 384, B)

Nếu tần số kích thích cao, khoảng cách giữa hai lần kích thích liên tiếp nhỏ hơn thời gian của chu kỳ co cơ đơn, nhưng nhỏ hơn thời gian của pha tiềm tàng và pha co thì sau một số xung đầu tiên, biên độ co cơ đạt giá trị cực đại và duy trì ở mức đó nên dạng co cơ này được gọi là dạng co cơ cứng trơn hay co cơ cứng hoàn toàn. Tần số kích thích gây ra co cơ cứng hoàn toàn được gọi là tần số dung hợp hay tần số co cứng hoàn toàn. Đó là tần số kích thích tối đa. Khi tần số kích thích tăng lên trên mức tối đa thì độ căng của sợi cơ không thay đổi nữa.

Khi cơ co cứng, pha giãn của cơ bị rút ngắn lại (co cứng răng cưa) hoặc hoàn toàn không có (co cứng trơn) nên sợi cơ không được phục hồi, năng lượng dự trữ đã bị tiêu hao làm xuất hiện tình trạng “nợ” năng lượng. Bởi vậy, co cơ cứng thường gây mệt mỏi cho cơ nên nó không thể duy trì lâu được. Sau khi co cơ cứng, nếu ngừng kích thích, các sợi cơ lại giãn ra. Tuy nhiên, lúc đầu các sợi cơ không giãn ra hoàn toàn mà phải sau một thời gian nhất định chiều dài của chúng mới trở lại mức ban đầu.

2.3. Cơ chế co cơ

Sự co của cơ trơn

Hưng tính của cơ trơn thấp hơn so với hưng tính của cơ vân. Vì vậy, muốn cơ trơn hưng phấn thì tác nhân kích thích phải có cường độ mạnh hơn và thời gian tác động phải dài hơn. Nhiều cơ trơn có tính tự động làm cho cơ trơn có khả năng co bóp nhịp nhàng. Đặc tính của cơ trơn là co rút chậm, kéo dài theo lối trương lực, có khi đến vài phút. Để chuyển sang trạng thái co kéo dài đó, cơ phải tiêu hao năng lượng, còn để duy trì trạng thái trương lực ấy thì chỉ cần một số năng lượng không đáng kể. Cơ sở hoá học của co cơ trơn là: Cơ trơn cũng được cấu tạo bởi cả hai loại sợi myosin và actin có những đặc trưng hoá học tương tự như cơ vân nhưng không hoàn toàn giống cơ vân. Các sợi myosin và actin của cơ trơn tác động qua lại với nhau để gây co cơ. Mặt khác, co cơ trơn cũng được hoạt hoá bởi ion canxi (Ca^{++}) và năng lượng do việc phân giải ATP cung cấp.

Khi các cơ trơn co, chiều dài của chúng bị ngắn lại rất nhiều. Khi co cơ đơn độc, cơ trơn có thể bị ngắn lại 45%, còn khi bị kích thích nhịp nhàng thì cơ trơn có thể bị ngắn lại 60 - 75%. Khả năng giãn của cơ trơn cũng lớn hơn của cơ vân. Cơ trơn có thể giãn gấp vài lần so với lúc khởi đầu và khi giãn như vậy sức căng của cơ vẫn không đổi. Chất nguyên sinh của cơ trơn có độ quán tính lớn nên cơ trơn có khả năng giữ sức căng được lâu hơn. Khả năng đó được gọi là tính

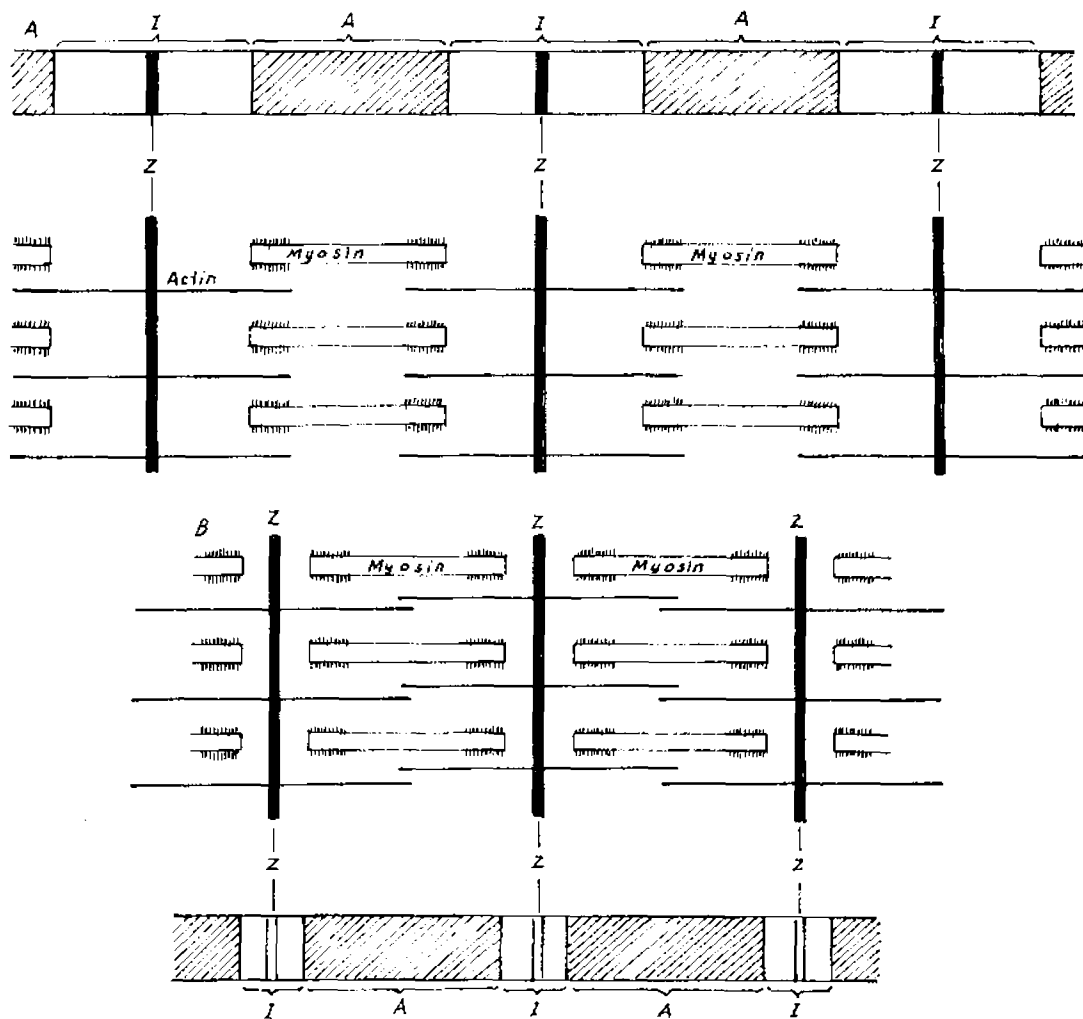
trương lực của cơ trơn. Một số cơ trơn luôn luôn ở trạng thái co. Ví dụ như các cơ vòng ở nội quan của động vật có xương sống được cấu tạo bởi cơ trơn: cơ vòng ở cổ bàng quang, ở hậu môn, ở cổ tử cung...

Sự co của cơ vân

Cơ vân không có khả năng co nhịp nhàng theo lối tự động và cũng không có khả năng co chậm và co lâu như cơ trơn. Cơ vân chỉ co khi nhận xung động qua các dây thần kinh vận động. Sự co của cơ vân xảy ra nhanh và chấm dứt cũng nhanh.

Sự co của cơ vân là do sự trượt và lồng vào nhau giữa các sợi myosin và các sợi actin làm cho các đơn vị co cơ ngắn lại.

Trong quá trình co cơ, cấu trúc - hình dạng của các sợi myosin có sự thay đổi và sự tương tác giữa các sợi myosin và các sợi actin cũng có sự thay đổi (hình 387).

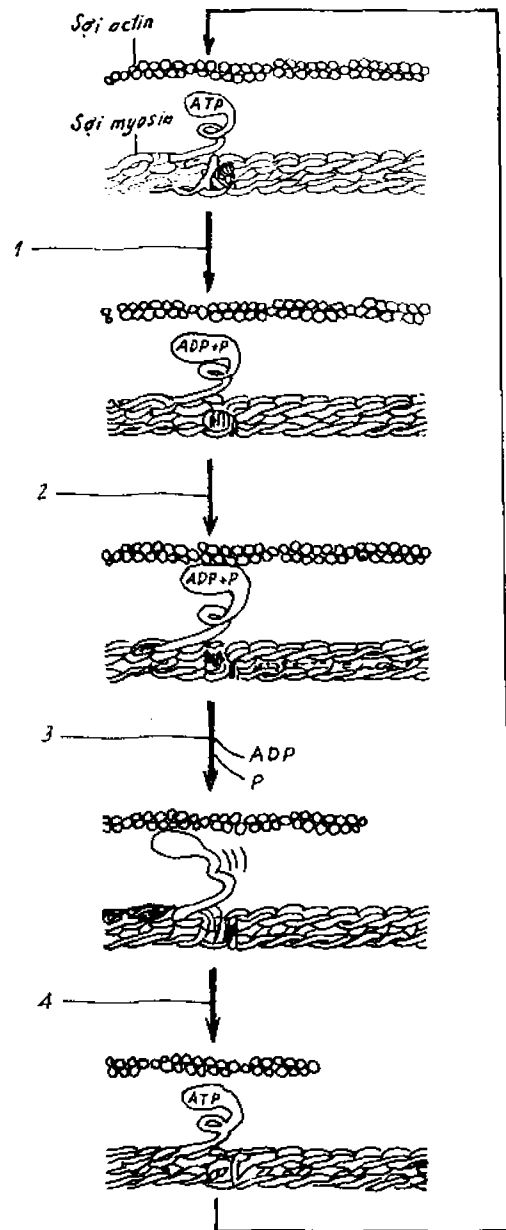


Hình 387. Cơ giãn (ở trên), cơ co (ở dưới). Khi cơ co, các sợi actin trượt giữa các sợi myosin. Vạch Z xích lại gần nhau. Đĩa I ngắn lại, nhưng đĩa A vẫn giữ nguyên độ dài lúc đầu.

- Trong trạng thái nghỉ ngơi, các phân tử tropomyosin đã ngăn cản không cho các sợi myosin và các sợi actin kết hợp với nhau. Đầu tự do của chuỗi polypeptit của các sợi myosin gắn với ATP nên mang điện tích âm và các phân tử G – actin gắn với ADP cũng mang điện tích âm. Như vậy, giữa các sợi myosin và các sợi actin có lực đẩy tĩnh điện nên chúng không thể kết hợp với nhau. Do đó, các sợi myosin nằm tách biệt với các sợi actin. Đồng thời, các phân tử troponin ức chế hoạt tính của enzym myosin-ATP-aza cho nên ATP không bị phân giải.

- Khi cơ bị kích thích, trong cơ có hàng loạt những biến đổi: Sự co cơ bắt đầu khi các ion canxi xuất hiện trong khoảng giữa các sợi cơ. Trong trạng thái cơ giãn, các ion canxi nằm trong bể chứa. Khi dòng điện động được truyền tới cơ làm khử cực màng của tế bào cơ và thay đổi tính thấm của màng sợi cơ. Điện thế từ màng sợi cơ được truyền theo hệ thống các ống hình chữ T để vào bên trong sợi cơ, gây khử cực trên toàn bộ lưới cơ tương, làm giải phóng các ion canxi. Các ion canxi nhanh chóng chui ra khỏi bể chứa và đi vào khoảng giữa của các tơ cơ. Ở đây, các ion canxi tự do kết hợp với các phân tử troponin theo phương thức là cứ hai ion canxi gắn với một phân tử troponin. Do kết hợp với các ion canxi nên ảnh hưởng của các phân tử troponin đối với các sợi myosin và actin bị hạn chế. Nhờ vậy, các sợi myosin di chuyển về phía các sợi actin để liên kết với nó. Các cầu nối ngang của các sợi myosin tạo nên một lực kéo làm các sợi actin trượt dọc theo sợi myosin và chui vào khoảng giữa các sợi myosin. Kết

quả là đĩa sáng bị ngắn lại và các sợi cơ cũng ngắn lại. Cơ sẽ tiếp tục ở trạng thái co khi mà trong khoảng giữa các tơ cơ còn có các ion canxi tự do. Khi đó, cầu nối ngang của các sợi



Hình 388. Sơ đồ cơ chế co cơ có tính đến vai trò của năng lượng hóa học trong việc sinh lực và công cơ học

(theo A.L.Lchninger và cs).

1. ATP bị thủy phân thành ADP và P chúng vẫn còn gắn với đầu myosin; 2. Đầu myosin gắn với sợi actin; 3. P và ADP được giải phóng, đầu myosin trải qua một sự thay đổi cấu hình làm dịch chuyển sợi myosin và actin; 4. ATP gắn với đầu myosin làm cho sợi actin tách khỏi sợi myosin.

myosin sẽ gắn vào điểm mới trên sợi actin và tiếp tục kéo nó về tâm của khúc tơ cơ. Năng lượng dùng cho quá trình này là do sự phân giải các phân tử ATP nằm ở đầu các sợi myosin cung cấp.

Sự co cơ kết thúc khi các ion canxi từ khoảng giữa các tơ cơ quay trở về các bể chứa hoặc khi các phân tử ATP không kịp được tổng hợp để cung cấp đủ năng lượng cho các cầu nối ngang hoạt động. Số các cầu nối ngang được hình thành trong một đơn vị thời gian càng nhiều thì lực co cơ càng lớn. Khi tốc độ co cơ tăng, số các cầu nối ngang sẽ giảm xuống và làm cho lực co cơ cũng giảm xuống.

Trong trường hợp co cơ đẳng trường, lực co cơ được hình thành bằng cách gắn các cầu nối ngang nhiều lần vào cùng một điểm trên sợi actin. Năng lượng phân giải ATP được sử dụng vào việc duy trì sự căng cơ.

Sau khi co cơ, nhờ năng lượng của sự phân giải ATP, các ion canxi nhanh chóng quay trở lại các ống dọc của cơ tương để dự trữ trong các bể chứa. Ở đầu của chuỗi polypeptit của các sợi myosin, ATP được tái tổng hợp từ ADP. ATP được tổng hợp làm xuất hiện lực đẩy tĩnh điện. Đồng thời, do nồng độ canxi ở các tơ cơ giảm thấp, lực đẩy giữa các sợi myosin và actin được thiết lập trở lại. Sợi cơ lại trở về trạng thái ban đầu.

Những biến đổi hoá học chủ yếu trong quá trình co cơ

Cơ sở của sự co cơ là quá trình hoá-sinh. Nguồn năng lượng chủ yếu để duy trì hoạt động của cơ là do sự phân giải ATP. Dưới tác dụng của enzym myosin - ATP - aza, ATP bị thủy phân thành ADP và giải phóng năng lượng. Thủy phân 1 mol ATP thành ADP và axit photphoric sẽ giải phóng 7 kcal/mol, thành axit adenylic sẽ giải phóng 14 kcal/mol. Năng lượng này được sử dụng để duy trì sự co cơ.

Nếu lượng ATP tiêu hao không được phục hồi thì cơ không thể co liên tục và lâu dài được. Trong cơ thể, quá trình tái tổng hợp ATP có thể diễn ra ở hai pha chính là pha yếm khí và pha ưa khí. Muốn thực hiện được quá trình tổng hợp và sử dụng ATP, phải có ba hệ thống hoá học hoạt động trong cơ: hệ photphagen, hệ lactin và hệ oxy hoá khử. Hệ photphagen và hệ lactin hoạt động trong điều kiện yếm khí, còn hệ oxy hoá khử hoạt động trong điều kiện ưa khí.

a. Trong pha yếm khí

- Hệ photphagen

Hệ photphagen bắt đầu hoạt động ngay sau khi ATP được phân giải thành ADP nên nó là nguồn cung cấp năng lượng nhanh nhất để sử dụng trong giai đoạn co cơ đầu tiên. Quá trình hoạt động của hệ photphagen diễn ra theo một chuỗi phản ứng phức tạp:

+ Creatinphotphat được khử nhóm phosphoryl để tạo thành creatin và axit photphoric, đồng thời giải phóng năng lượng để dùng cho quá trình tái tổng hợp ATP. Khi khử 1 mol creatinphotphat sẽ cung cấp 6,5 kcal. Công suất hoạt động của hệ photphagen là lớn nhất so với các hệ khác.

+ Sau đó, hexosophotphoric bị tách thành axit photphoric và axit lactic, đồng thời giải phóng khoảng 14,5 kcal.

+ Axít photphoric được giải phóng do khử creatinphotphat và tách hexosophotphoric kết hợp với axít adenylic để tạo thành ATP. Việc tái tổng hợp ATP diễn ra trong một thời gian rất ngắn, chỉ vài phần nghìn giây.

+ Axít photphoric kết hợp với creatin tạo thành creatinphotphat.

- Hệ lactin

Hệ lactin sử dụng các phản ứng phân giải glucoza yếm khí tạo thành axít lactic và giải phóng năng lượng để tái tổng hợp ATP và creatinphotphat. Công suất của hệ lactic thấp hơn của hệ photphagen ba lần nhưng lớn hơn 1,5 lần so với hệ oxy hoá khử, nên nó có thể đảm bảo năng lượng cho hoạt động cơ cơ kéo dài và mạnh như chạy ở cự ly 200 – 800m, bơi ở cự ly 50 – 200m.

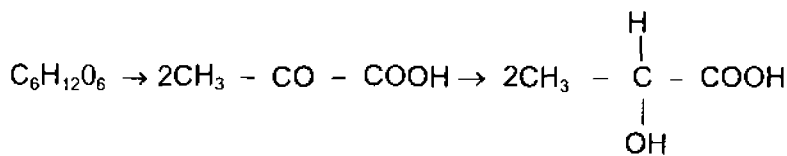
Axít lactic được tạo thành tích tụ dần trong các tế bào cơ đang co. Tốc độ tích lũy axít lactic càng cao thì khả năng kìm hãm sự phân giải glucoza càng mạnh. Bởi vậy, công suất và dung lượng của hệ lactin bị hạn chế bởi các sản phẩm do chính chúng tạo ra. Đó chính là cơ chế điều hoà ngược.

b. Trong pha ưa khí

- Hệ oxy hoá sử dụng oxy đưa vào ty thể để sản sinh ra năng lượng cung cấp cho cơ cơ bằng cách tái tổng hợp ATP. Ở đây diễn ra quá trình thủy phân glucoza thành axít lactic:



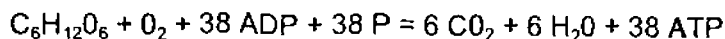
Trước tiên, glucoza được phân giải thành axít pyruvic:



Axít pyruvic

Axít lactic

Sau đó, axít pyruvic bị oxy hoá tạo thành các sản phẩm cuối cùng là cacbonic (CO_2) và nước (H_2O). Phương trình tổng quát của quá trình này như sau:



- Một phần axít lactic (khoảng 1/6) được oxy hoá để tạo thành CO_2 và H_2O và giải phóng năng lượng. Nguồn năng lượng này được dùng cho quá trình tái tổng hợp glucoza và glycogen từ phần axít lactic còn lại, cũng như được dùng trong việc tái tổng hợp ATP và creatinphotphat.

Trong pha ưa khí, năng lượng được giải phóng với số lượng nhiều nhất. Năng lượng này được sử dụng cho việc cơ cơ và tái tổng hợp các chất bị thủy phân trong pha yếm khí.

Như vậy, khi cơ hoạt động, năng lượng được giải phóng nhiều nhất là do sự oxy hoá glucit. Ngoài ra, cũng có sự thủy phân một phần lipid và protein.

Khi hệ thống tuần hoàn hoạt động tốt, lượng máu đến cơ đầy đủ, cơ sẽ hoạt động bằng năng lượng của quá trình oxy hoá, sự tái tổng hợp các chất sẽ được tăng cường nên việc sử dụng các chất và năng lượng sẽ tiết kiệm hơn và cơ lâu mệt hơn.

2.4. Lực và công của cơ

Lực cơ

Lực cơ là chỉ số biểu hiện khả năng hoạt động của cơ. Người ta thường đánh giá lực cơ bởi hai chỉ số là lực tuyệt đối của cơ và lực tương đối của cơ.

Lực tuyệt đối của một cơ được đo bằng trọng tải cực đại mà cơ đó có khả năng nâng lên.

- Lực của cơ phụ thuộc vào thiết diện sinh lý của cơ, nghĩa là phụ thuộc vào mặt cắt vuông góc với sợi cơ. Thiết diện sinh lý của cơ lại phụ thuộc vào số lượng sợi cơ cho nên lực cơ phụ thuộc vào số sợi cơ nằm trong thiết diện sinh lý của cơ. Ví dụ, hai cơ có đường kính bằng nhau, cơ có cấu tạo hình lông chim có thiết diện sinh lý lớn hơn so với cơ có cấu tạo song song nên có lực cơ lớn hơn.

- Lực cơ còn phụ thuộc vào các xung động thần kinh gây ra co cơ và điều hoà trao đổi chất. Lực cơ còn phụ thuộc vào cấu tạo, trạng thái hoạt động và điều kiện làm việc của cơ.

- Trong quá trình phát triển cá thể của động vật, lực cơ còn phụ thuộc vào lứa tuổi.

Để so sánh lực của các cơ trong cùng một cơ thể, hoặc lực của những cơ tương ứng ở các cơ thể khác nhau, người ta thường tính lực tương đối của cơ. Lực tương đối của cơ được tính theo công thức:

Lực tương đối của cơ (kg/cm^2) = lực tuyệt đối của cơ (kg) / thiết diện sinh lý của cơ (cm^2).

Ví dụ, ở người:

- Lực tương đối của cơ gập cổ là $9 \text{ kg}/\text{cm}^2$.
- Lực tương đối của cơ nhai là $10 \text{ kg}/\text{cm}^2$.
- Lực tương đối của cơ nhị đầu cánh tay là $11 \text{ kg}/\text{cm}^2$.
- Lực tương đối của cơ tam đầu cánh tay là $17 \text{ kg}/\text{cm}^2$. . .

Ở cơ song song và cơ hình thoi, thiết diện sinh lý trùng với thiết diện giải phẫu. Ở cơ hình lông chim, thiết diện sinh lý lớn hơn thiết diện giải phẫu. Bởi vậy, lực tương đối của các cơ hình lông chim lớn hơn lực tương đối của các cơ song song và các cơ hình thoi khi có cùng độ lớn.

Công của cơ

Công của cơ được đo bằng tích số giữa trọng tải nâng lên với trị số co ngắn lại của cơ và được biểu thị bằng kg/m hay g/cm . Khi cơ không mang trọng tải thì công của cơ bằng không. Khi cơ có mang trọng tải thì cơ sẽ sản sinh ra một công. Nếu tăng dần trọng tải do cơ nâng lên thì lúc đầu công của cơ tăng dần rồi sau đó lại giảm dần. Khi trọng tải tăng lên đến mức quá lớn làm cho cơ không nâng nổi trọng tải đó thì công của cơ cũng bằng không. Công của cơ còn phụ thuộc vào nhịp hoạt động của cơ và nếu cơ hoạt động với nhịp thích hợp thì công của cơ có trị

số lớn nhất. Như vậy, công của cơ sẽ có trị số lớn nhất khi cơ làm việc với trọng tải và nhịp cực thuận. Nhịp và trọng tải cực thuận ở mỗi cơ một khác và phụ thuộc vào trạng thái sinh lý của cơ và của hệ thần kinh. Do đó, các số liệu nghiên cứu và thử nghiệm trên cơ đã tách rời khỏi cơ thể không thể đem áp dụng hoàn toàn lên các cơ ở cơ thể còn nguyên vẹn, nhất là đối với con người.

Sự mệt mỏi của cơ

Khi cơ hoạt động kéo dài sẽ dẫn tới tình trạng mệt mỏi. Sự mệt mỏi của cơ là sự giảm sút hoặc ngừng hoạt động của cơ khi cơ hoạt động. Khi cơ mệt mỏi thì thời gian tiềm tàng tăng lên và hưng tính của cơ giảm xuống, đồng thời lực cơ cũng giảm xuống dần cho đến khi bằng không. Sự mệt mỏi của cơ có lập khi bị kích thích kéo dài là do hai nguyên nhân chính:

- Nguyên nhân thứ nhất là do khi hoạt động, trong cơ đã sản sinh ra các sản phẩm chuyển hoá, đặc biệt là axit lactic. Các chất này tích tụ lại và làm giảm khả năng hoạt động của cơ. Ngoài ra, các ion Kali (K^+) được khuếch tán từ các sợi cơ vào khoảng gian bào đã làm giảm điện thế màng của các sợi cơ.

- Nguyên nhân thứ hai là do khi cơ hoạt động, nguồn năng lượng dự trữ trong cơ bị tiêu hao dần. Khi cơ hoạt động kéo dài, nguồn glycogen trong cơ bị giảm mạnh, làm rối loạn quá trình tái tổng hợp các chất cần thiết cho hoạt động của cơ, như ATP và creatinphotphat.

Các nguyên nhân gây ra sự mệt mỏi của cơ trong cơ thể không hoàn toàn giống như các nguyên nhân gây ra sự mệt mỏi ở cơ cô lập, bởi vì trong cơ thể, cơ liên tục nhận được các chất dinh dưỡng từ máu và có thể thải ra khỏi cơ các sản phẩm chuyển hoá có tác dụng xấu đến hoạt động của cơ. Sự mệt mỏi của cơ khi hoạt động trong điều kiện tự nhiên là do những biến đổi trạng thái hoạt động của các nơron ở các vùng cảm giác của vỏ não, nơi nhận các xung động thần kinh từ thụ quan gửi về. Vì vậy, giấc ngủ và sự nghỉ ngơi có ảnh hưởng rất lớn đến sự mệt mỏi của cơ. Ngay cả các giấc ngủ ngắn cũng có tác dụng làm giảm mệt mỏi và làm tăng khả năng lao động. Các trạng thái tinh thần, xúc cảm, tình cảm, hứng thú, động cơ... cũng có thể làm tăng hoặc giảm sự mệt mỏi, làm tăng hoặc giảm khả năng lao động của con người. Sự mệt mỏi còn chịu ảnh hưởng của trạng thái hoạt động của các receptor, đặc biệt là các receptor nằm ngay trên bộ máy vận động (trong cơ, khớp và gân). Một số chất tác dụng lên nơron của vỏ não có thể làm tăng hoặc giảm sự mệt mỏi của cơ.

Sự điều hoà chức năng cơ cơ

Trong sự thay đổi chức năng của cơ, sự điều hoà thần kinh đối với hoạt động của cơ đóng vai trò rất quan trọng và sau đó, cùng với sự điều hoà bằng thần kinh là sự điều hoà bằng hoocmon.

Trong cơ chế điều hoà hoạt động của cơ có sự tham gia của trung ương thần kinh, của synap thần kinh - cơ, của các receptor bản thể trong cơ (thoi cơ) và của các receptor nằm ở đầu gân. Xung động thần kinh được truyền từ trung ương thần kinh tới cơ qua synap thần kinh - cơ. Trong synap thần kinh - cơ, ở màng trước có chứa các túi axetylcholin và ở màng sau có các

cholinoreceptor. Khi các cholinoreceptor tiếp xúc với axetylcholin, tính thấm của màng sợi cơ đối với các ion Na^+ được tăng lên, làm xuất hiện xung động thần kinh.

Khi có các xung động thần kinh truyền đến màng trước synap, các túi nhỏ bị phá vỡ làm giải phóng chất axetylcholin. Chất axetylcholin có tác dụng bảo đảm cho các xung động thần kinh truyền theo sợi thần kinh gây hoạt hoá màng sau của synap. Lúc nghỉ, không có các xung thần kinh truyền đến, tại synap thần kinh - cơ chỉ có một lượng nhỏ chất axetylcholin được bài xuất một cách rời rạc, không đồng bộ, nên chỉ làm xuất hiện các vi điện thế sau synap. Các điện thế này không thể tạo được điện thế hoạt động sau synap. Khi có xung động thần kinh truyền đến, chất axetylcholin được bài xuất một cách đồng bộ và với một lượng lớn nên tạo ra trong bộ máy thần kinh-cơ một điện thế lớn gấp 50-80 lần vi điện thế xuất hiện khi synap nghỉ. Điện thế này có khả năng gây ra hưng phấn ở các sợi cơ.

Trong trường hợp có kích thích gây co cơ kéo dài, hưng phấn trong synap thần kinh-cơ không ngừng ngay mà còn tiếp tục trong một thời gian nhất định. Sau đó, sự truyền các xung động sẽ giảm xuống tạm thời do đã bài xuất một lượng lớn axetylcholin. Ngược lại, trong trường hợp cơ co không kéo dài và lượng axetylcholin được bài xuất ít, thì khi ngừng kích thích dây thần kinh, hưng phấn trong synap thần kinh - cơ lại được tăng lên. Với nhịp kích thích tối ưu dây thần kinh vận động thì khi dẫn truyền hưng phấn từ dây thần kinh sang cơ, lượng axetylcholin sẽ được tiết kiệm hơn và hoạt động cơ co diễn ra tốt hơn.

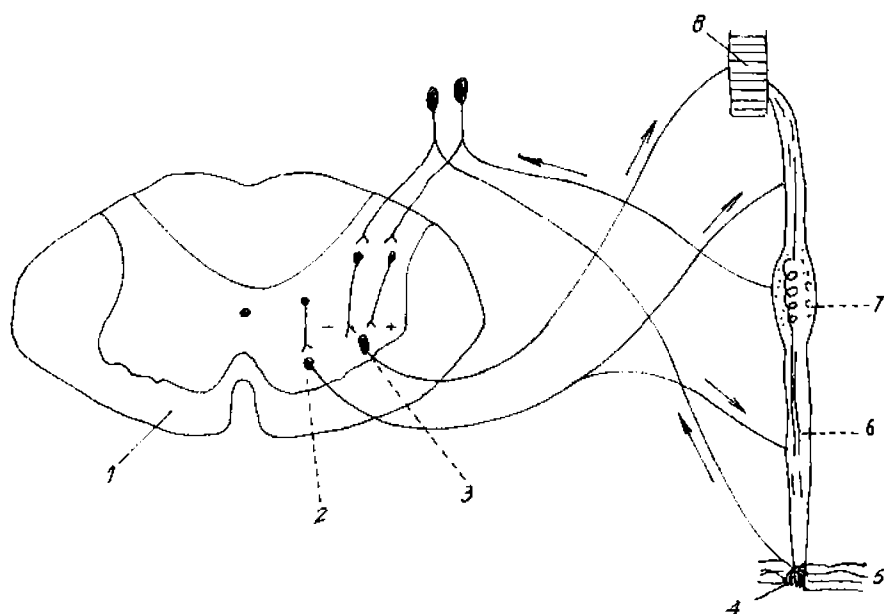
Trong việc điều hoà hoạt động của cơ còn có sự tham gia của các thoi cơ. Thoi cơ nằm xen kẽ giữa các sợi cơ. Thoi cơ có hai đầu thon, dài, một đầu bám vào gân, đầu kia bám vào sợi cơ. Trong hai đầu của thoi cơ có các sợi mỏng được gọi là các tơ cơ. Chúng được chi phối bởi các sợi thần kinh xuất phát từ nơron vận động γ ở sừng trước của tủy sống. Phần giữa thoi cơ phình rộng ra, trong có chứa các sợi xoắn kiểu lò xo, được gọi là lò xo thoi cơ. Trên lò xo thoi cơ có các tận cùng của các sợi thần kinh cảm giác.

Các receptor bản thể ở đầu gân là các receptor Golgi. Receptor Golgi sẽ hưng phấn khi cơ co. Cơ chế điều hoà vận động diễn ra như sau:

- Khi cơ giãn, trương lực của cơ giảm xuống, thoi cơ bị căng ra. Lúc này lò xo trong thoi cơ bị kéo căng gây kích thích các sợi thần kinh cảm giác trong thoi cơ làm xuất hiện các xung động thần kinh. Các xung động đó theo sợi thần kinh cảm giác truyền về tủy sống, qua các nơron trung gian đến hoạt hoá các nơron vận động α . Xung động phát sinh từ nơron vận động α được truyền theo các sợi thần kinh ly tâm đến các cơ gây co cơ và làm cho trương lực của cơ tăng lên.

- Khi cơ co, trương lực cơ tăng lên gây kích thích receptor Golgi. Hưng phấn phát sinh từ các receptor Golgi được truyền về tủy sống, qua các nơron trung gian (tế bào Renshaw), đến ức chế các nơron vận động α làm cho luồng hưng phấn từ các nơron vận động α đến cơ bị ngắt. Kết quả là cơ giãn ra và trương lực của cơ giảm xuống.

Đồng thời với các quá trình trên, trong cơ thể bình thường, từ tổ chức lưới luôn có các xung động thần kinh gửi xuống các nơron vận động γ để duy trì trạng thái hưng phấn của các nơron này. Xung động phát sinh từ các nơron vận động γ được truyền đến các tơ cơ ở hai đầu thoi cơ, làm cho chúng luôn có xu hướng co lại. Các tơ cơ này lại gắn với các lò xo thoi cơ nên khi chúng co, lò xo thoi cơ bị kéo căng. Hưng phấn phát sinh từ lò xo thoi cơ truyền về tuỷ sống qua nơron trung gian đến nơron vận động α để duy trì trương lực của cơ (hình 389).



Hình 389. Cơ chế điều tiết trương lực của cơ.

1. Tuỷ sống; 2. Nơron γ ; 3. Nơron α ; 4. Receptor Golgi; 5. Gân; 6. Tơ cơ; 7. Lò xo thoi cơ; 8. Sợi cơ.

Sự vận động của các chi và vận động đi lại của con người thực hiện được là nhờ có sự phối hợp các động tác. Sự phối hợp các động tác được thực hiện nhờ cơ chế phân phối thần kinh đối lập. Khi ở phía kích thích, trung khu điều khiển cơ gấp hưng phấn thì trung khu điều khiển cơ duỗi bị ức chế. Ngược lại, ở phía đối diện, trung khu điều khiển cơ gấp bị ức chế, còn trung khu điều khiển cơ duỗi lại hưng phấn.

Cơ chế chi phối thần kinh đối lập được thực hiện nhờ có các quá trình hưng phấn và ức chế diễn ra đồng thời trong tuỷ sống. Các xung động thần kinh hướng tâm truyền về đến tuỷ sống được phân thành nhiều luồng chạy đến các trung khu thần kinh khác nhau ở hai bên tuỷ sống. Luồng xung động ở phía kích thích được chia thành hai: một luồng qua nơron trung gian đến gây hưng phấn các tế bào vận động chi phối cơ gấp, một luồng qua nơron trung gian (tế bào Renshaw) đến ức chế nơron chi phối cơ duỗi. Trong khi đó, luồng xung động chạy đến phía đối diện cũng được chia thành hai: một luồng qua nơron trung gian đến gây hưng phấn các nơron chi phối cơ duỗi và một luồng qua tế bào Renshaw đến ức chế các nơron vận động chi phối cơ gấp (hình 390).

Chất xám trong não giữa tham gia điều hoà các vận động phức tạp như động tác nuốt, nhai, các vận động của ngón tay đòi hỏi có tính chính xác cao và tinh vi.

Chức năng của nhân đỏ ở não giữa là phối hợp với tổ chức lưới điều hoà trương lực của các cơ. Các xung động phát ra từ nhân đỏ theo bó nhân đỏ - tủy sống xuống kìm hãm tác dụng gây tăng trương lực của các xung xuất phát từ nhân tiền đình và truyền theo bó tiền đình - tủy sống. Nhân đỏ nhận xung động từ vỏ não, từ các nhân dưới vỏ và từ tiểu não. Nó là một trong các trạm trung gian của đường ngoại tháp và gửi xung động điều chỉnh đến các neuron của tủy sống theo bó nhân đỏ - tủy sống.

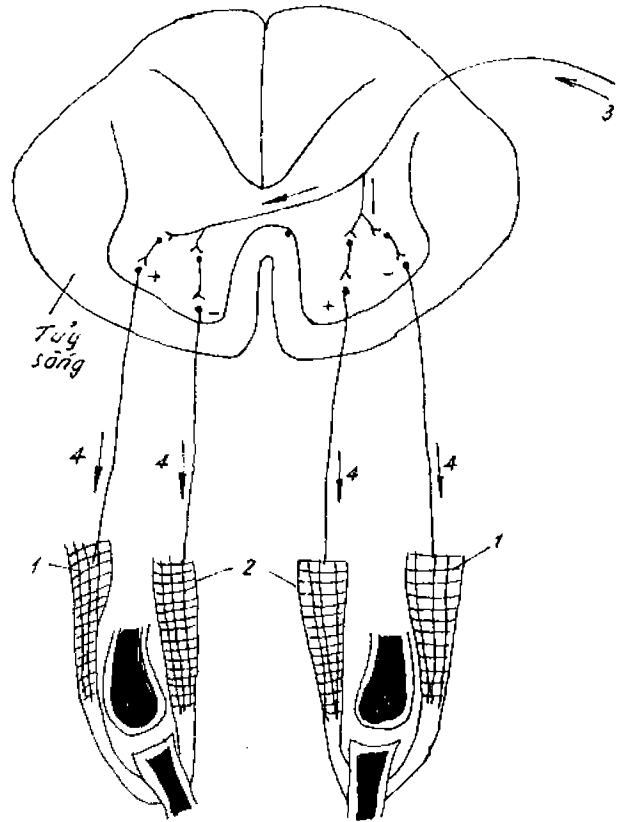
Tiểu não có chức năng kiểm soát và điều chỉnh vận động, gồm cả vận động không theo ý muốn và vận động theo ý muốn. Trong đó, phần cự tiểu não kiểm soát và điều hoà các vận động không theo ý muốn, như điều hoà trương lực của cơ, phối hợp các động tác, duy trì tư thế và giữ thăng bằng của cơ thể trong không gian. Phần tiểu não mới kiểm soát và điều hoà vận động tuý ý, trong đó có vận động phát âm.

Trong não trung gian, các hạch nền và thể vân có chức năng phát động vận động ở mức dưới vỏ.

Trên vỏ não, vùng vận động nằm ở mặt ngoài và một phần ở mặt trước của hồi trung tâm trước, dọc theo rãnh trung tâm. Các xung động ly tâm từ vùng vận động của vỏ não được truyền theo các bó tháp xuống chi phối vận động các cơ ở nửa thân phía đối diện. Do đó, khi tổn thương vùng vận động ở một bán cầu đại não thì sẽ bị mất chức năng vận động theo ý muốn ở nửa thân phía đối diện.

Trước vùng vận động là vùng tiền vận động (vùng 6, 8, 9, 10, 11 theo sơ đồ của Brodman). Các vùng 9, 10, 11 nhận các xung động từ tiểu não và phát các xung động xuống thể vân, nhân đỏ và chi phối hoạt động của các bộ phận này.

Như vậy, chức năng vận động của cơ phụ thuộc rất nhiều vào sự phát triển và hoàn thiện của cơ chế điều hoà thần kinh đối với hoạt động của cơ.



Hình 390. Sơ đồ phân phối thần kinh đối lập trong việc phối hợp các động tác vận động:

1. Cơ duỗi khớp gối; 2. Cơ gấp khớp gối; 3. Luống xung động hướng tâm; 4. Luống xung động ly tâm.

Dấu (+) chỉ neuron hưng phấn; dấu (-) chỉ neuron bị ức chế.

Ở giai đoạn bào thai, tính linh hoạt của cơ tương đối thấp. Sau khi sinh tính linh hoạt của cơ tăng dần.

Sự thay đổi tính linh hoạt của cơ liên quan với cấu trúc - chức năng của các synap thần kinh - cơ. Khi cấu trúc, chức năng của các synap thần kinh - cơ hoàn thiện, thời gian dẫn truyền hưng phấn từ dây thần kinh sang cơ được rút ngắn lại và rút ngắn khoảng bốn lần.

Đặc tính chức năng của các cơ trong quá trình phát triển cá thể phụ thuộc vào các tính chất lý - hoá của mô cơ. Protein cơ ở giai đoạn bào thai có đặc điểm là khả năng tác dụng qua lại với ATP kém và không có phản ứng tác dụng qua lại giữa myosin và actin như ở người lớn. Trong quá trình phát triển của cá thể sau khi sinh, phản ứng này mới được hình thành. Sự hình thành phản ứng acto-myosin với ATP trong các nhóm cơ khác nhau diễn ra không đồng thời và phụ thuộc vào lúc cơ bắt đầu hoạt động trong quá trình phát triển cá thể. Sự xuất hiện các phản ứng vận động của cơ lại có tác dụng kích thích mạnh mẽ đối với sự phát triển của chính bản thân bộ máy thần kinh-cơ, và do đó làm cho chức năng vận động phát triển mạnh hơn.

Cùng với sự hoàn thiện của bộ máy thần kinh - cơ, sự phối hợp hoạt động của các cơ cũng phát triển, giúp cho trẻ thực hiện được các động tác theo ý muốn. Cơ chế hoạt động của các trung khu thần kinh đảm bảo sự phối hợp các vận động phức tạp phát triển chậm hơn so với cơ chế thực hiện từng động tác riêng rẽ.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Sự tiến hoá của cơ qua các lớp động vật diễn ra như thế nào?
2. Dựa trên cơ sở nào để phân loại xương?
3. Phân tích các thành phần hoá học của xương người.
4. Sự tăng trưởng và phát triển của xương theo cơ chế nào?
5. Trình bày các giai đoạn phục hồi của xương sau khi bị gãy.
6. Mô tả quá trình hoá xương.
7. Phân biệt các loại khớp, loại khớp động cử động được vì sao?
8. Mô tả quá trình vận động của khớp xương.
9. Nguyên nhân và triệu chứng của bệnh viêm khớp.
10. Phân tích các bất thường về xương - khớp.
11. Phân biệt các loại cơ trơn, cơ vân và cơ tim.
12. Biểu diễn quá trình cơ cơ đơn bằng đồ thị.
13. So sánh sự cơ cơ đơn với cơ cơ cứng.
14. Trình bày cơ chế cơ cơ trơn.
15. Cơ chế cơ cơ vân diễn ra qua các giai đoạn nào?

16. Vì sao cơ tim hoạt động như một liên bào?
17. Phân tích những biến đổi hoá học chủ yếu xảy ra trong quá trình co cơ.
18. Lực cơ là gì? Nêu những yếu tố ảnh hưởng đến lực cơ.
19. Giải thích hiện tượng mỏi cơ khi cơ co.
20. Cơ chế điều hoà chức năng co cơ diễn ra như thế nào?
21. Phân tích sơ đồ phân phối thần kinh đối lập trong việc phối hợp các động tác vận động.
22. Sơ đồ hoá các quá trình sinh lý diễn ra trong hoạt động của cơ và xương.

CHƯƠNG XIII

SINH LÝ HUNG PHẤN

I. ĐẠI CƯƠNG VỀ HUNG PHẤN

1. Khái niệm về hưng phấn

Hưng phấn là hiện tượng chuyển từ trạng thái nghỉ ngơi sang trạng thái hoạt động, giúp cho cơ thể luôn luôn thích ứng với các điều kiện của sự sống. Hưng phấn được coi là một đặc điểm cơ bản của mọi tổ chức sống và là kết quả của quá trình biến đổi các quy luật về sinh lý xảy ra trong các hoạt động của một mô hay một cơ quan xác định trong cơ thể. Các tổ chức thần kinh và cơ là những tổ chức có tính hưng phấn rất cao. Tính hưng phấn của cơ vân cao hơn cơ tim và cơ tim cao hơn cơ trơn. Quá trình hưng phấn bao gồm hai cơ chế: cơ chế để tiếp nhận các kích thích (còn gọi là thụ cảm) và cơ chế để phiên dịch lượng thông tin đó thành một dạng năng lượng đặc trưng cho nó gọi là trả lời hay phản ứng hoặc là phản xạ.

2. Kích thích và tác nhân kích thích

Hưng phấn xảy ra là do các kích thích tác động gây nên, nghĩa là do tác dụng của các dạng chuyển động vật chất khác nhau trong cơ thể hoặc trong các cơ quan và mô. Các dạng chuyển động khác nhau của vật chất để gây nên kích thích được gọi là tác nhân kích thích. Các tác nhân kích thích có thể gây ra hưng phấn khi tác dụng từ bên ngoài lên bề mặt của cơ thể hay từ bên trong lên các cơ quan hay các mô của cơ thể. Hưng phấn thường được phát sinh dưới tác dụng của các tác nhân kích thích thường gặp sau đây:

- *Các tác nhân lý học* như: các tác nhân cơ học, nhiệt học, quang học, điện học, sóng âm, điện từ trường...

- *Các tác nhân hoá học* như: axit, bazơ, muối và các chất độc khác... đã tạo thành nhóm các tác nhân kích thích hoá học.

- *Các tác nhân sinh học* như: các loại động vật, thực vật, vi trùng, siêu vi trùng (virus).

Các tác nhân kích thích chẳng những khác nhau về bản chất như: lý học, hoá học và sinh học mà còn khác nhau về cường độ tác động. Tác nhân kích thích ngoài là do những dạng vật chất khác nhau bao quanh cơ thể như: cơ học, hoá học... Tác nhân kích thích trong là những

biến đổi thành phân hoá học của nội môi như: độ pH của máu, áp suất thẩm thấu của huyết tương...

3. Tính cảm thụ

Tính cảm thụ là khả năng của cơ thể đáp ứng lại mọi kích thích do những biến đổi về trao đổi chất trong cơ thể gây nên. Tính cảm thụ là do tính linh hoạt của các thể protein trong cơ thể quyết định. Hình thức thụ cảm đơn sơ nhất là sự tác động qua lại giữa các tế bào và những thức ăn mà chúng cần đến. Ví dụ, hiện tượng bắt mồi và đồng hoá thức ăn...

Phản ứng là sự xuất hiện hay biến đổi hoạt động để trả lời mọi kích thích.

4. Điều kiện để sinh ra hưng phấn

Mọi kích thích muốn gây ra được hưng phấn phải đạt được các điều kiện về cường độ và thời gian kích thích. Mức độ hưng phấn được tính bằng cường độ của kích thích đã gây ra hưng phấn và thời gian tác động tối thiểu của kích thích có cường độ ở trên.

4.1. Cường độ của kích thích

a. *Cường độ của kích thích dưới ngưỡng*: là cường độ của những kích thích yếu sẽ không gây ra được hưng phấn.

b. *Cường độ của kích thích ngưỡng*: khi ta tăng dần cường độ kích thích dưới ngưỡng cho tới khi có cường độ vừa đủ làm cho thần kinh phát sinh ra xung động hoặc biểu hiện bằng cơ co thì được gọi là kích thích ngưỡng. Vậy cường độ ngưỡng là cường độ kích thích nhỏ nhất đủ để cho tổ chức có đáp ứng. Tổ chức mà có tính hưng phấn càng cao thì cường độ ngưỡng càng thấp và ngược lại.

c. *Cường độ của kích thích trên ngưỡng*: là những kích thích có cường độ mạnh hơn ngưỡng, khi cường độ của kích thích mà tăng lên thì phản ứng cũng tăng lên theo. Nhưng tăng cường độ của kích thích đến một mức nào đó ta thấy phản ứng không tăng lên được nữa. Kích thích đó là kích thích lớn nhất.

d. *Cường độ của kích thích quá giới hạn*: nếu ta tăng thêm cường độ vượt quá giới hạn kích thích lớn nhất, thì phản ứng của tổ chức đó sẽ không những là không tăng lên thêm mà lại yếu dần đi hoặc làm cho tổ chức đó bị tổn thương. Đó là kích thích quá giới hạn hay còn gọi là kích thích ác tính.

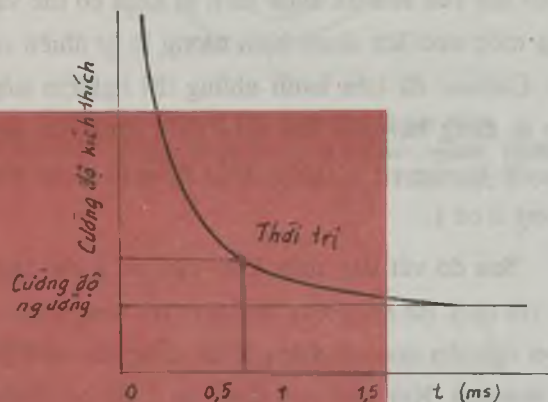
4.2. Thời gian của kích thích

Muốn cho một tổ chức hưng phấn còn phải cần đến thời gian tác dụng nhất định của kích thích. Nếu thời gian tác dụng của kích thích mà quá ngắn, dù cường độ của kích thích có trên ngưỡng bao nhiêu cũng không gây ra được hưng phấn.

Tính hưng phấn của tổ chức mà càng thấp thì thời gian tác dụng của kích thích càng dài, cường độ của kích thích mà càng lớn thì thời gian tác dụng của kích thích để tạo ra hưng phấn càng ngắn.

Điều cần chú ý là: nếu quá kéo dài thời gian kích thích thì tổ chức sẽ phát sinh tính thích ứng và sẽ làm mất đi khả năng đáp ứng của tổ chức. Ví dụ, người ngủ mùi formol với thời gian lâu ngày sẽ không còn cảm giác khó chịu như lúc đầu mới ngủ.

Giữa thời gian tác dụng và cường độ của kích thích có mối tương quan chặt chẽ với nhau và được minh hoạ ở hình 382. Trên cơ sở của mối tương quan này mà Lapied đã đưa ra khái niệm "Thời trị" để đo mức hưng phấn của các tổ chức sống. Thời trị là thời gian tác dụng tối thiểu để một kích thích có cường độ gấp đôi ngưỡng gây ra được hưng phấn. Tổ chức mà có thời trị hưng phấn càng cao, thì thời trị càng nhỏ. Ví dụ thời trị của cơ xương ở người là 0,1 - 0,7 ms, thời trị của dây thần kinh vận động ở ngựa và trâu, bò là 0,09 - 0,2ms...



Hình 391. Đồ thị cường độ – thời gian.

5. Biểu hiện ra ngoài của sự hưng phấn

Hưng phấn mà cơ sở của nó là sự biến đổi về trao đổi chất và thường được thể hiện ra bên ngoài dưới những hình thức như: những biến đổi của hưng phấn, của khả năng dẫn truyền hưng phấn và của các hoạt động đặc trưng của các cơ quan đang ở trong trạng thái hưng phấn như (cơ co, tuyến tiết các chất tiết...).

Hưng phấn còn được thể hiện ra ngoài như: tăng cường nhu cầu về khí oxy, và thải ra khí cacbonic cùng với một số sản phẩm khác của quá trình trao đổi chất.

Trong quá trình hưng phấn còn xảy ra nhiều quá trình hoá học phức tạp và sự tăng cường khả năng sản sinh ra nhiệt của cơ thể.

Người ta còn chứng minh được rằng, hưng phấn còn đi kèm với hiện tượng bức xạ của quang tuyến có các bước sóng nằm trong phần tử ngoại của quang phổ (tia phản sinh) là những tia phản ánh những quá trình trao đổi chất mang tính chất đặc trưng đang xảy ra trong các mô của cơ thể.

II. BẢN CHẤT HIỆN TƯỢNG ĐIỆN SINH HỌC CỦA HUNG PHẦN

Mọi tổ chức của cơ thể khi có hưng phấn là phát sinh ra dòng điện được gọi là điện sinh vật. Vì vậy, dòng điện sinh vật là bản chất của sự hưng phấn. Có ba hiện tượng của điện sinh vật là: dòng điện tổn thương, điện nghỉ ngơi và dòng điện hoạt động.

1. Điện tổn thương

Từ cuối thế kỷ XVII, Galvani nhà giải phẫu học người Ý đã nghiên cứu và cho nhận xét rằng lấy cơ đuôi của ếch đã được tách ra khỏi cơ thể và dùng móc treo lên sẽ có hiện tượng là tự nhiên co giật. Galvani đã tiến hành những thí nghiệm tiếp theo là dùng hai tiêu bản cơ - thần kinh của đuôi ếch, cắt ngang cơ 1 (hình 392) để gây ra sự tổn thương ở cơ 1.

Sau đó vắt dây thần kinh của cơ 2 cho tiếp xúc với cơ 1 tại hai điểm (điểm A tại vùng của cơ 1 còn nguyên vẹn, và điểm B tại vùng của cơ 1 bị tổn thương). Kết quả cho thấy cơ 2 đã co. Điều này chứng tỏ rằng ở cơ 1 đã phát sinh ra dòng điện được gọi là dòng điện tổn thương đã kích thích vào

dây thần kinh của cơ 2 gây ra hưng phấn, nên làm cơ 2 co rút. Galvani đã kiểm tra lại thí nghiệm trên bằng cách dùng một điện kế cực nhạy đặt một cực vào vùng cơ bị tổn thương, còn cực kia cho tiếp xúc với phần nguyên vẹn của cơ, thì thấy kim của điện kế đã quay lệch về phía cơ bị tổn thương. Điều này chứng tỏ rằng giữa vùng bị tổn thương của cơ đã mang điện tích âm và vùng cơ còn nguyên vẹn là mang điện tích dương. Điện thế được sinh ra giữa vùng nguyên vẹn và vùng bị tổn thương của cơ làm xuất hiện dòng điện gọi là **dòng điện tổn thương** đã gây ra hưng phấn làm cho cơ 2 co rút.

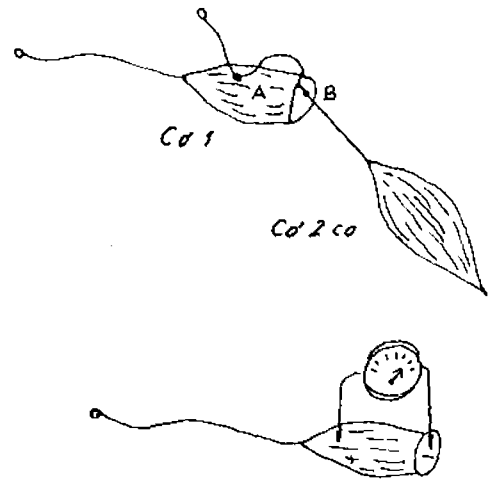
Người ta đã nghiên cứu được điện thế tổn thương của nhiều tổ chức. Ví dụ, điện thế tổn thương dây thần kinh ngồi của cơ ếch là 20 - 30mV, của dây thần kinh chậu của người là 6 - 7mV...

2. Điện nghỉ ngơi

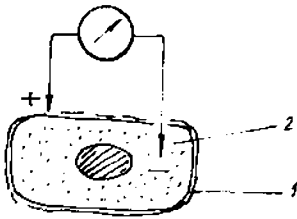
Điện thế nghỉ ngơi (điện thế màng) được phát hiện ở các tế bào thần kinh không bị tổn thương và không hưng phấn được gọi là **điện noron**. Muốn đo được điện thế nghỉ ngơi của một noron cần phải giải quyết những vấn đề về kỹ thuật sau đây:

- Phải tìm được những noron có được sợi trục lớn.
- Cần có được các vi điện cực có thể đưa vào trong tế bào mà không làm tế bào bị tổn thương.

Cách ghi điện noron như sau: đặt một điện cực thường tại một điểm trên màng của noron và cho một vi điện cực đâm xuyên qua màng được tiếp xúc với tế bào chất (hình 393). Điện ghi được là hiệu điện thế giữa mặt trong và mặt ngoài của màng, nên còn gọi là điện thế màng. Bằng phương pháp này, Lê Quang Long, năm 1962 đã đo được điện thế noron của mực ống là 48mV, của tế bào tiểu não ở chó là 90mV, và sợi thần kinh của cua là 62mV (hình 394).

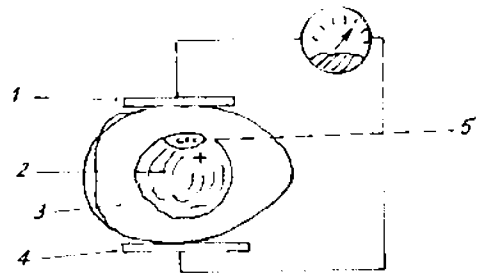


Hình 392. Thí nghiệm Galvani.



Hình 393. Sơ đồ đo điện thế màng.

1. Tế bào; 2. Vi điện cực.



Hình 394. Sơ đồ ghi điện trường gia cầm

(Lê Quang Long – Sinh lý động vật và người, 1986)

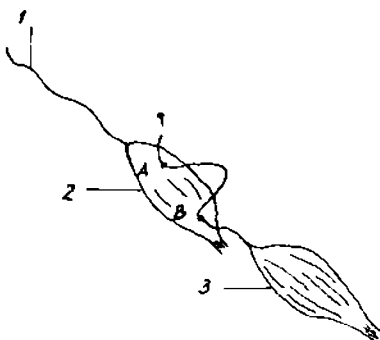
1. Điện cực; 2. Lồng đo; 3. Lồng trắng; 4. Điện cực; 5. Phôi.

3. Điện hoạt động

Điện hoạt động phát sinh là do sự chênh lệch của điện thế giữa vùng hoạt động (hung phần) và vùng yên tĩnh. Vùng đã hưng phần là mang điện tích âm, còn vùng yên tĩnh là mang điện tích dương. Dòng điện hoạt động đã được minh họa bằng các thí nghiệm sau đây:

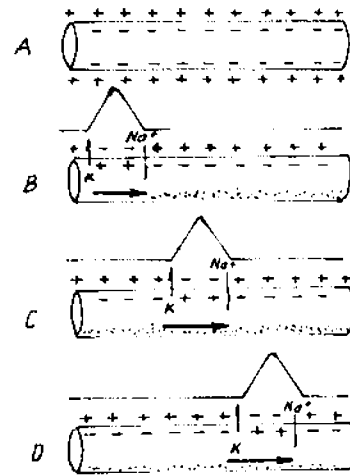
3.1. Thí nghiệm của Mateucci

Vắt dây thần kinh của cơ 2 lên cơ 1 và tiếp xúc tại hai điểm là A và B cách xa nhau. Ta có thể dùng dòng điện cảm ứng 6V để kích thích dây thần kinh của tiêu bản 1 (hình 396). Kết quả đã cho thấy cả hai cơ đều co. Cơ 2 co là do có sự chênh lệch về điện thế giữa điểm A hưng phần và điểm B yên tĩnh đã tạo ra được dòng điện hoạt động và chính dòng điện này đã kích thích cơ 2 co (hình 397).



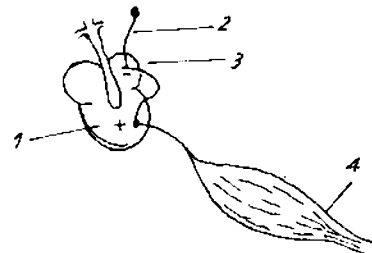
Hình 396. Thí nghiệm Mateucci.

1. Kích thích; 2. Cơ 1; 3. Cơ 2.



Hình 395. Sơ đồ giải thích học thuyết màng về sự dẫn truyền xung động thần kinh.

A. Sợi thần kinh ở trạng thái nghỉ ngơi, màng của nó bị phân cực, mặt ngoài mang điện tích dương, mặt trong điện tích âm; B-D. Các giai đoạn dẫn truyền xung động theo dây thần kinh, trình bày sóng khử cực và kèm theo là dòng điện tác động theo màng.



Hình 397. Thí nghiệm điện hoạt động của tim ếch.

1. Tâm thất; 2. Dây thần kinh; 3. Tâm nhĩ; 4. Cơ co.

3.2. Thí nghiệm điện hoạt động của tim ếch

Ta vắt dây thần kinh của một tiêu bản cơ thần kinh (của ếch) lên tim của ếch và được tiếp xúc tại hai điểm (một ở tâm nhĩ và một ở tâm thất). Kết quả là cơ co. Cơ co là do tâm nhĩ co trước là vùng đã hưng phấn (mang điện tích âm) lúc này tâm thất còn yên tĩnh và mang điện tích dương của tim. Sự chênh lệch của điện thế này làm phát sinh dòng điện hoạt động của tim đã kích thích dây thần kinh nên đã làm cho cơ ếch co.

4. Cơ chế phát sinh dòng điện sinh vật

Đã có một số giả thuyết về cơ chế phát sinh ra dòng điện sinh vật như:

4.1. Thuyết biến chất của Sagoviet

Thuyết biến chất của Sagoviet (người Nga) vào năm 1896 và sau đó đã được Naxonop và Alecxandorop sửa đổi và bổ sung. Nội dung chủ yếu của thuyết này là quá trình trao đổi chất tại vùng tổn thương hay hưng phấn đã sinh ra nhiều chất điện giải như axit H_2CO_3 , $\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{H}^+ + \text{HCO}_3^-$. Ion H^+ do có đường kính nhỏ nên đã khuếch tán nhanh đến vùng yên tĩnh (nguyên vẹn). Do đó, vùng này tích điện dương. Còn các ion HCO_3^- khuếch tán chậm hơn, đã nằm lại ở vùng tổn thương (hưng phấn) nên vùng này tích điện âm. Kết quả là đã tạo ra sự chênh lệch về điện thế giữa hai vùng và làm phát sinh ra dòng điện sinh vật.

4.2. Thuyết màng (thuyết ion màng)

Thuyết màng hay còn gọi là thuyết ion màng đã giải thích về nguồn gốc điện thế màng được Sagoviet nêu ra từ năm 1896 và sau đã được Bernostien năm 1902 tiếp tục đưa ra. Tiếp đó lại được Hogkin, Huxley và Katz bổ sung và hoàn thiện. Huxley và Katz đã được giải thưởng Nobel 1952 và 1970. Thuyết này là dựa trên cơ sở tính bán thấm có chọn lọc của màng tế bào và các cơ chế khuếch tán của các ion qua màng tế bào, từ đó đã tạo thành lớp điện kép giữa lớp trong và ngoài của màng tế bào, nên làm xuất hiện điện thế màng.

a. Màng của tế bào có tính thấm thấu chọn lọc

Một số ion có thể đi qua được màng một cách dễ dàng. Nhưng một số ion khác không thể đi qua được.

Năm 1961 Xolomon đã xác định rằng, màng của tế bào có các lỗ nhỏ, các lỗ này có đường kính là $4 \text{ \AA}$, nên chỉ có thể cho các ion có đường kính $< 4 \text{ \AA}$ mới qua lại màng được (như ion K^+ có đường kính là $2,6 \text{ \AA}$ ion Na^+ có đường kính là $1,9 \text{ \AA}$). Nhưng do hiện tượng ưa nước của ion Na^+ nên nó liên kết với tám phân tử H_2O để tạo thành lớp áo nước bao quanh ion Na^+ nên đã làm tăng đường kính của ion Na^+ . Trong khi đó ion K^+ chỉ liên kết được với bốn phân tử H_2O . Vì vậy, kích thước của ion K^+ có đường kính nhỏ hơn nên dễ dàng qua lại màng hơn ion Na^+ .

b. Muốn khuếch tán qua màng, các ion phải có sự chênh lệch về nồng độ các ion giữa trong và ngoài màng. Ta hãy xem xét nồng độ của các ion Na^+ và K^+ ở trong và ngoài màng tế bào.

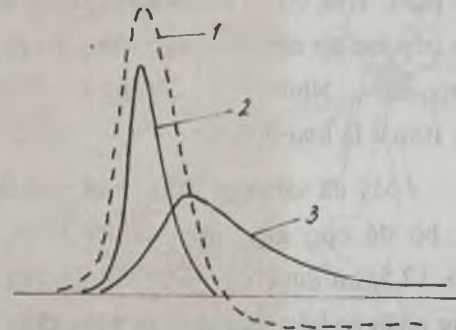
- **Ion K^+** : nồng độ của ion K^+ trong màng là 400mol/kg nước/nồng độ ở ngoài màng là 20 mol/kg nước/nồng độ. Do vậy, tỷ số giữa trong và ngoài màng là 20 lần.

- **Ion Na^+** : nồng độ của ion Na^+ ở trong màng là 50mol/kg nước/ nồng độ ở ngoài màng là 440 mol/kg nước/nồng độ. Do vậy, tỷ số là 1/8 lần.

Sự chênh lệch về nồng độ này được duy trì là nhờ cơ chế của bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$. Trong trạng thái yên tĩnh ion K^+ được bơm vào trong tế bào, còn ion Na^+ lại được bơm ra ngoài màng ngược chiều với gradien nồng độ. Do đó, đã đòi hỏi phải có sự tiêu tốn năng lượng từ ATP. Bơm $\text{Na}^+ - \text{K}^+$ thực chất là gồm các chất hoạt tải, đó là các protein vận chuyển qua màng.

Do sự chênh lệch nồng độ, ion K^+ được thẩm mạnh ra ngoài màng tế bào với tốc độ nhanh gấp 76 lần của ion Na^+ đi vào trong của màng tế bào. Còn đối với các anion của các axit hữu cơ có kích thước và phân tử lượng quá lớn sẽ không ra ngoài màng tế bào được và đã tạo thành lớp tích điện âm trong màng của tế bào. Ion K^+ thẩm ra ngoài màng, nhưng không đi xa được vì bị lớp điện tích âm trong màng hút lại, dẫn đến là tạo thành lớp điện tích dương ngoài màng.

Kết quả là hai bên màng của tế bào có lớp điện kép: ngoài dương, trong âm và tạo ra một điện thế nhất định được gọi là điện thế màng E hay điện nghỉ ngơi. Hay nói cách khác là màng của tế bào đã bị phân cực (hình 398). Do vậy, ở trạng thái nghỉ ngơi sự khuếch tán của ion K^+ từ trong ra ngoài màng tế bào đã làm xuất hiện điện thế màng. Ví dụ: điện màng của tế bào thần kinh ở ếch là $E = -90\text{mV}$.



Hình 398. Tương quan giữa điện thế và tính thấm của màng với các ion Na^+ , K^+ .
1. V; 2. ion Na^+ ; 3. ion K^+ .

Vận dụng thuyết màng để giải thích sự phát sinh ra dòng điện tổn thương. Khi tổ chức bị tổn thương, tính thấm của màng bị thay đổi, một số ion âm đi ra ngoài màng, làm trung hoà một số điện tích dương (K^+) nên dòng điện tổn thương có E bé hơn điện nghỉ ngơi.

- **Vận dụng thuyết màng giải thích sự phát sinh ra dòng điện hoạt động:** dưới tác dụng của kích thích, màng đã thay đổi tính thấm, các ion Na^+ thẩm vào trong tế bào nhanh gấp 500 - 700 lần so với lúc nghỉ ngơi. Thực nghiệm cho thấy rằng đã có đến 20000 ion Na^+ đi qua 10^{-3}mm^2 màng trong 10^{-3} giây vì cùng chiều với gradien nồng độ.

Lúc đầu ion Na^+ vào có tác dụng trung hoà ion âm nên đã làm mất phân cực $E = 0$ gọi là sự khử cực. Sau đó lượng ion Na^+ dư thừa làm thành điện tích dương trong màng tế bào, còn ngoài màng lại mang điện tích âm (do các ion âm trong màng đi ra) dẫn đến sự đảo cực làm phát sinh dòng điện hoạt động. Ngừng kích thích, tính thấm của màng được khôi phục, mặt

ngoài màng lại tích điện dương, trong màng tích điện âm, màng tế bào trở lại trạng thái phân cực, gọi là sự tái phân cực. Diễn biến = phân cực $\rightarrow$ khử cực $\rightarrow$ đảo cực $\rightarrow$ tái phân cực được biểu diễn như đồ thị ở (hình 399).

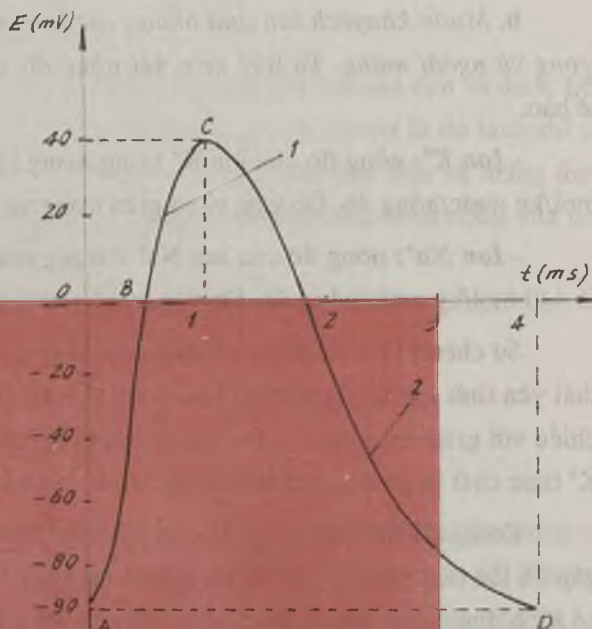
Kết luận: màng tế bào là nơi phát sinh ra điện nghỉ ngơi cũng như điện hoạt động. Sự chênh lệch về nồng độ ion K^+ và ion Na^+ ở ngoài và trong màng tế bào là nguồn gốc phát sinh điện thế.

4.3. Ứng dụng của dòng điện sinh vật

- Đo điện thế của đĩa phôi trứng gia cầm (5 - 30mV) để xác định mức sống của gà, vịt ngay từ ngày đầu phát triển của phôi. Trên cơ sở đó để chọn trứng tốt cho tiếp tục ấp nở; đó là các trứng có $E \geq 10\text{mV}$. Những trứng có $E < 10\text{mV}$ là loại thải.

- Mỹ đã sản xuất được một loại thiết bị điện tử có thể phát hiện được thời kỳ động dục của bò để cho giao phối. Thiết bị là một ống hình trụ bằng chất dẻo có kích thước là $25 \times 12,5\text{mm}$ được cấy dưới lớp da gần âm đạo của bò. Khi bò bắt đầu động dục, cơ tử cung hưng phấn co bóp phát sinh ra dòng điện. Thiết bị thu sẽ nhận được dòng điện này sẽ truyền báo tín hiệu đến máy vi tính. Phần tử nhạy của thiết bị có thể sử dụng để phát hiện sớm khả năng động dục, có chữa và chẩn đoán thời gian đẻ của bò.

- Phát minh về chữa bệnh ung thư của giáo sư Thụy Điển B. Nudenxtrom dựa trên cơ sở sự chênh lệch điện thế giữa vùng tổn thương với vùng nguyên vẹn, và giữa vùng hoạt động với vùng yên tĩnh. Sử dụng mạch máu là mạch dẫn điện trong đó huyết tương là chất dẫn điện. Nếu cắm một điện cực vào khối u, còn điện cực kia cắm vào mạch máu dẫn tới khối u, thì sẽ có dòng điện một chiều chạy qua. Thay đổi cường độ dòng điện có tác dụng gây ra những thay đổi như khi chiếu tia X. Nối cực dương với khối u, các ion âm sẽ tập trung tại khối u, còn ion dương chuyển tới cực âm. Các bạch cầu miễn dịch mang điện tích âm, globulin kháng thể cũng mang điện tích âm sẽ di chuyển tới cực dương tức là khối u và phát huy tác dụng. Mặt khác do bạch cầu tới nhiều nên nước mô của khối u sẽ bị chuyển dịch vị trí, do đó xung quanh cực dương sẽ xuất hiện một vùng khô, do đó các tế bào ung thư dần dần thoái hoá và sẽ không tồn tại được.



Hình 399. Đồ thị huỳnh quang của dòng điện hoạt động khi kích thích sợi trục thần kinh ngỗng của ếch.

- | | |
|-----------------|---------------------|
| A. Phân cực | $E = -90\text{ mV}$ |
| B. Khử cực | $E = 0$ |
| C. Đảo cực | $E = 40\text{ mV}$ |
| D. Tái phân cực | $E = -90\text{ mV}$ |

1. Pha đảo cực; 2. Pha tái phân cực.

Trong nhân y và thú y, ghi điện tâm đồ và điện não đồ để chẩn đoán bệnh. Điện sinh lý học đã trở thành một phương pháp hiện đại dùng để chẩn đoán trạng thái chức năng của các mô và cơ quan của cơ thể sống.

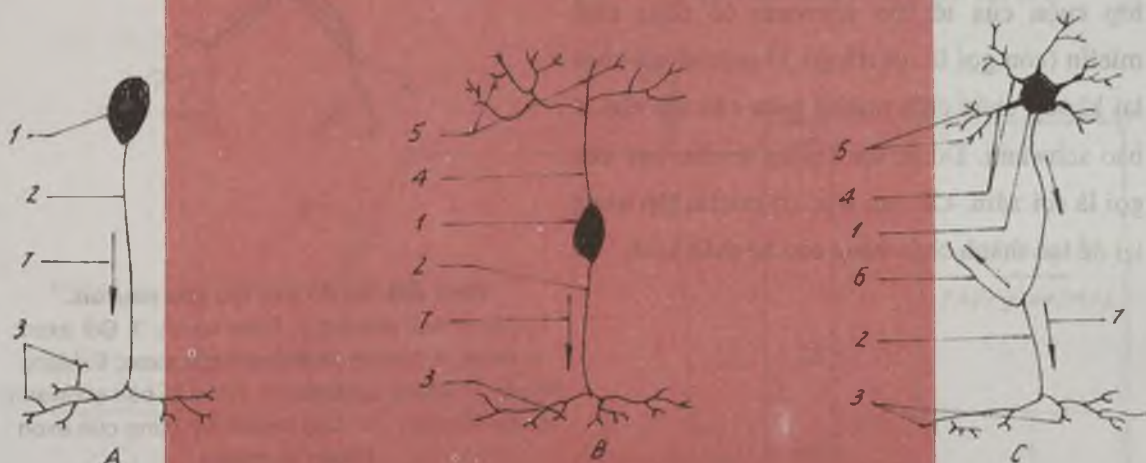
III. SỰ DẪN TRUYỀN HUNG PHẢN

Hung phản trong cơ thể được dẫn truyền trên các sợi thần kinh và qua các xináp dưới các dạng điện hoạt động.

1. Sơ lược cấu tạo của tế bào thần kinh

Hệ thần kinh của người có khoảng 100 tỷ tế bào thần kinh (nơron). Các tế bào thần kinh có hình thái rất đa dạng và kích thước khác nhau. Đơn vị để cấu tạo nên hệ thần kinh là các tế bào thần kinh.

Dựa vào hình thái và cấu tạo người ta đã phân chia tế bào thần kinh ra thành các loại như: **nơron đơn cực**, **nơron lưỡng cực** và **nơron đa cực** (hình 400). Người ta còn có thể dựa vào các chức năng sinh lý chủ yếu của các nơron để phân chia thành các loại như: nơron cảm giác (nơron hướng tâm), nơron vận động (nơron ly tâm) và nơron trung gian (nơron liên hợp).



Hình 400. Các dạng nơron:

A. Nơron đơn cực; B. Nơron lưỡng cực; C. Nơron đa cực;

1. Thân nơron; 2. Sợi trục; 3. Tận cùng synap; 4. Sợi nhánh; 5. Đuôi gai (tận cùng sợi nhánh);

6. Nhánh sợi trục; 7. Hướng xung động.

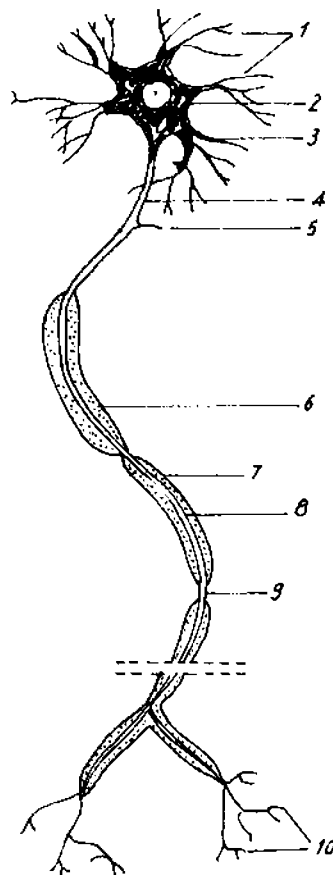
Cấu tạo của một nơron

Một nơron bao gồm các bộ phận chủ yếu như: thân nơron, sợi trục (axon) và sợi nhánh (tua nhánh, tua gai) (hình 400).

a. **Thân nơron**: có hình dạng kích thước rất khác nhau tùy theo loại tế bào thần kinh. Trong thân có nhân, các thể nissl (đó là ARN) có vai trò trong việc tổng hợp protein. Trong thân còn có chứa các tơ thần kinh và nhiều ty lạp thể... Tập hợp các thân của nơron đã tạo nên chất

xám của hệ thần kinh. Mạng của thân và của neuron có chứa nhiều protein cảm thụ đặc hiệu (là các receptor).

b. Sợi trục: là tua bào tương dài, đầu cùng được chia thành nhiều nhánh gọi là nhánh tận cùng. Mỗi nhánh đó lại tận cùng bằng các cúc tận cùng. Trong cúc tận cùng có chứa nhiều bọc nhỏ trong có chứa các chất truyền đạt thần kinh (neurotransmitter). Trong sợi trục các tơ thần kinh chạy song song với trục và nối tiếp với mạng lưới tơ thần kinh ở thân. Trong sợi trục còn có chứa nhiều ty lập thể có vai trò trong việc tổng hợp chất truyền đạt. Các tế bào schwann thì bao bọc quanh sợi trục và cuộn thành nhiều lớp để tạo thành vỏ schwann. Giữa các tế bào schwann là các eo ranvier. Giữa các lớp cuộn của tế bào schwann có chứa chất mielin (còn gọi là sợi trắng). Ở một số sợi khác lại không chứa chất mielin giữa các lớp của tế bào schwann. Đó là sợi không mielin hay còn gọi là sợi xám. Các sợi trục có mielin tập trung lại để tạo thành chất trắng của hệ thần kinh.



Hình 401. Sơ đồ cấu tạo của neuron.

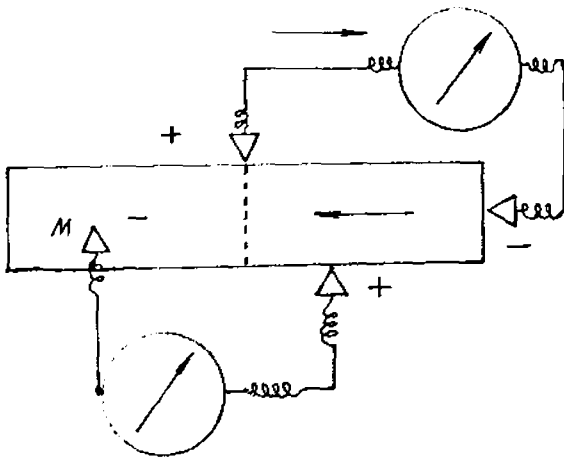
1. Các nhánh dendrit; 2. Thân neuron; 3. Đới axon;
4. Axon; 5. Nhánh (collateral) của axon; 6. Màng Myelin; 7. Màng schwann; 8. Nhân tế bào schwann;
9. Eo Ranvier; 10. Các nhánh tận cùng của axon không có myelin.

c. Sợi nhánh (đuôi gai): là những tua bào tương ngắn, phân nhánh ở gần thân neuron. Các neuron thường có nhiều sợi nhánh. Các sợi nhánh dẫn truyền hưng phấn về đuôi neuron (là sợi cảm giác).

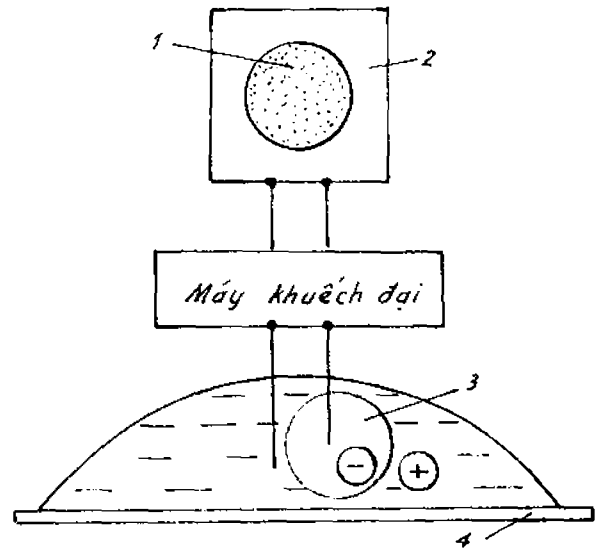
2. Đặc điểm sinh lý chủ yếu của các sợi thần kinh

Sợi thần kinh là các nhánh của neuron gồm có sợi dài gọi là sợi trục (axon) và sợi ngắn gọi là sợi nhánh (dendrit).

Dây thần kinh được cấu tạo bởi các bó sợi thần kinh và được bao bọc bởi lớp màng mô liên kết.

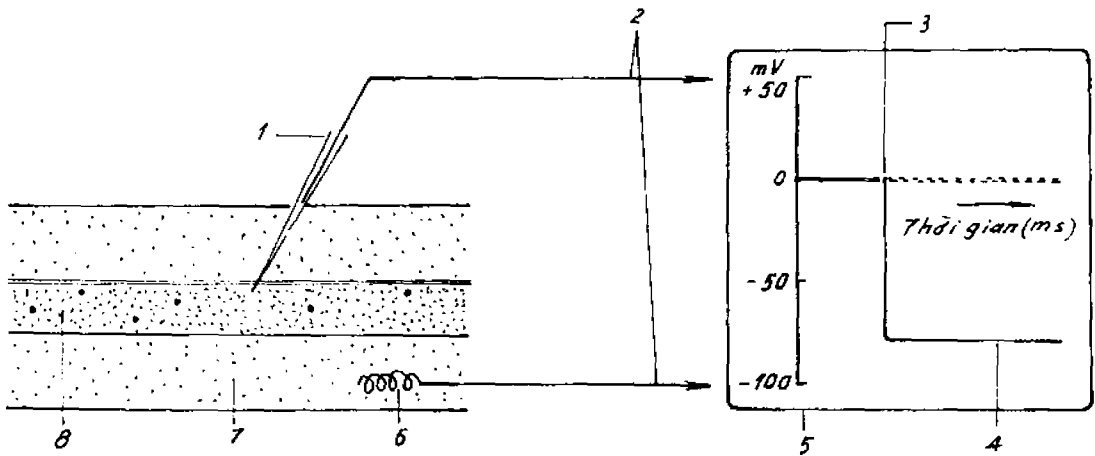


Hình 402. Sơ đồ 2 cách ghi điện neuron.



Hình 403. Sơ đồ ghi điện màng của sợi trục myelin.

1. Màng hiển sóng; 2. Dao động ký;
3. Sợi thần kinh; 4. Vật kính âm cực.



Hình 404. Ghi hoạt tính điện của axon khổng lồ ở loài mực.

1. Vi điện cực; 2. Nối với dao động ký; 3. Vi điện cực cắm vào axon; 4. Điện thế nghỉ;
5. Màn hình dao động ký; 6. Điện cực đối cực; 7. Dịch ngoại bào; 8. Axon khổng lồ.

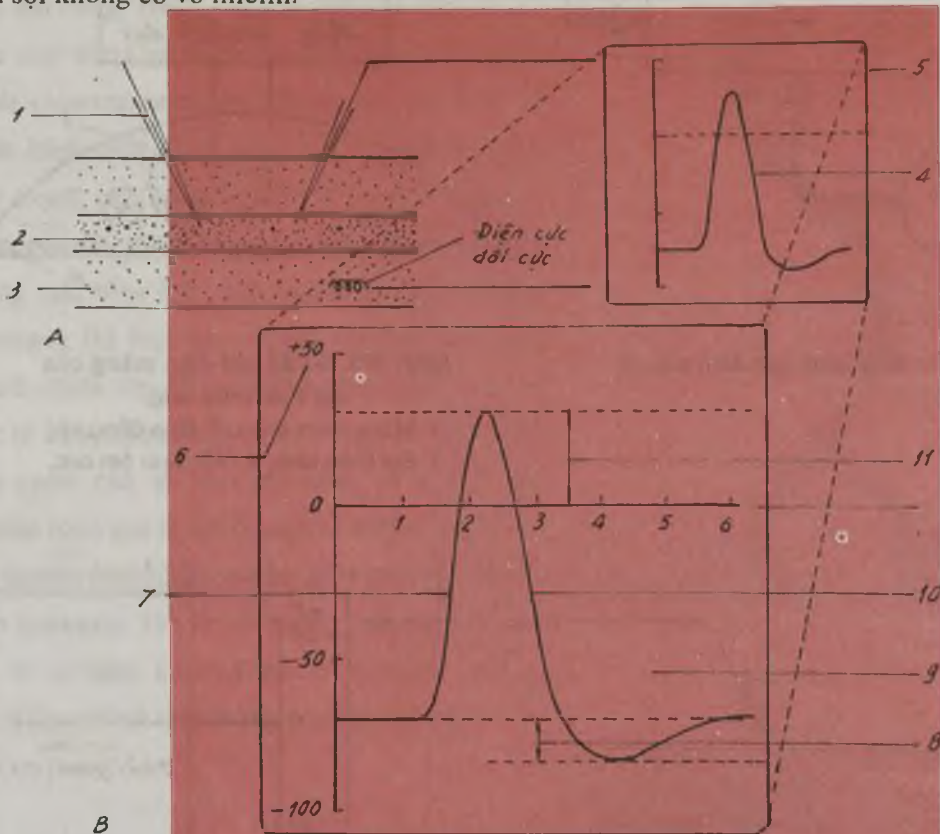
Sợi thần kinh có các đặc điểm chủ yếu sau đây:

- Sợi thần kinh có tính hoàn chỉnh và liên tục về sinh lý, nếu ép buộc, kẹp hay dùng các chất hoá học ức chế để tác dụng lên một điểm của sợi thần kinh thì khả năng dẫn truyền của sợi thần kinh là mất đi.

- Sự dẫn truyền hưng phấn của sợi thần kinh có sự tách biệt: trong cùng một bó sợi thần kinh, mỗi sợi thần kinh dẫn truyền xung động riêng rẽ của nó và không lan truyền ngang sang các sợi bên cạnh.

- Dẫn truyền hưng phấn là theo hai chiều, nhưng trong cơ thể hưng phấn chỉ dẫn truyền theo một chiều xác định. Đặc điểm này là do cấu tạo, chức năng của các xináp quyết định.

- Sợi thần kinh có tính hưng phấn cao, trong đó sợi có vỏ mielin có tính hưng phấn cao hơn sợi không có vỏ mielin.



Hình 405. Các xung động ghi được từ axon khổng lồ của loài mực.

A. Phương pháp thí nghiệm; B. Chi tiết trên màn hình

1. Vị điện cực; 2. Axon khổng lồ; 3. Dịch ngoại bào; 4. Xung động ghi được trên màn hình;
5. Màn dao động ký; 6. Điện thế màng; 7. Pha đi lên khử cực; 8. Tái phân cực; 9. Điện thế nghỉ;
10. Pha đi xuống tái phân cực; 11. Khử cực quá độ.

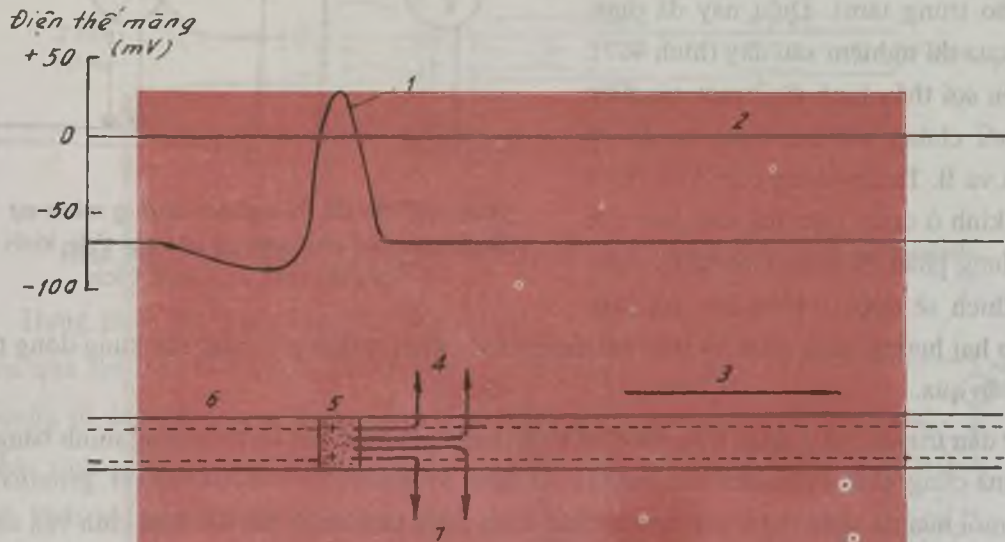
3. Đặc điểm hưng phấn chủ yếu của neuron

Các neuron khác nhau thì đáp ứng với các kích thích khác nhau. Ví dụ đối với ánh sáng, áp suất và các chất hoá học... Neuron là những tế bào có tính hưng phấn rất cao và được biểu hiện bằng các đặc điểm sau đây:

- Neuron có ngưỡng kích thích rất thấp, chỉ cần một kích thích có cường độ rất nhỏ cũng đã làm cho nó hưng phấn. Ví dụ năng lượng của một photon cũng đã làm cho tế bào võng mạc của mắt bị kích thích.

- Nơron có hoạt tính chức năng cao nghĩa là có thời gian trơ rất ngắn, do vậy có khả năng đáp ứng với các kích thích nhịp nhàng và có tần số cao.

- Khi nơron đã hưng phấn, thì chuyển hoá của nơron sẽ tăng lên, nhu cầu về oxy cũng tăng lên...



Hình 406. Dẫn truyền xung thần kinh ở các axon khổng lồ của loài mực: Dẫn truyền liên tục.

1. Xung thần kinh; 2. Đường dọc theo Axon; 3. Hướng xung động; 4. Vùng khử cực;
5. Vùng hoạt động; 6. Vùng trơ; 7. Dòng điện đi ra từ vùng khử cực.

IV. SỰ DẪN TRUYỀN HUNG PHẤN TRONG CÁC SỢI THẦN KINH

Chức năng sinh lý chủ yếu của các sợi thần kinh là dẫn truyền hưng phấn. Qua các nghiên cứu của các nhà khoa học đã xác định được một số quy luật của quá trình dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh như sau:

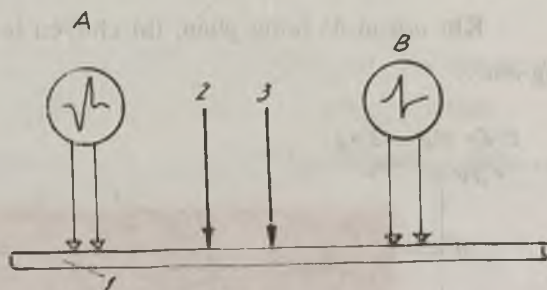
1. Các quy luật dẫn truyền trong các sợi thần kinh

1.1. Quy luật toàn vẹn và liên tục về sinh lý

Để có thể dẫn truyền được hưng phấn trên các sợi thần kinh, điều kiện bắt buộc là các sợi thần kinh phải toàn vẹn về cấu tạo giải phẫu và chức năng sinh lý, ví dụ khi ta thắt hoặc buộc vào dây thần kinh, làm căng quá mức các sợi thần kinh... thì sợi thần kinh đó sẽ mất đi khả năng dẫn truyền hưng phấn. Khi có các tác động gây rối loạn đến sự phát sinh ra xung động thần kinh cũng có thể làm cho sợi thần kinh mất khả năng hưng phấn. Ví dụ, làm lạnh hay nóng quá, tác động của các loại hoá chất, các chất ức chế, chất gây tê ... đều có tác dụng ngăn cản sự dẫn truyền hưng phấn theo các sợi thần kinh.

1.2. Quy luật dẫn truyền hưng phấn theo hai chiều

Khi ta kích thích vào sợi thần kinh, hưng phấn sẽ được truyền theo hai chiều của nó (nghĩa là truyền ra ngoại vi và truyền vào trung tâm). Điều này đã được thể hiện qua thí nghiệm sau đây (hình 407). Ta đặt lên sợi thần kinh số 2 một cặp điện cực và nối chúng với hai dụng cụ để đo điện là A và B. Ta cho dòng điện kích thích sợi thần kinh ở đoạn giữa hai cặp điện cực ở trên. Hưng phấn đã được sinh ra tại điểm bị kích thích sẽ được truyền trên sợi thần kinh theo hai hướng khác nhau và trên hai dụng cụ đo điện ta đều ghi được các xung động thần kinh truyền qua.



Hình 407. Sơ đồ thí nghiệm chứng minh sự dẫn truyền hai chiều trong các sợi thần kinh.

1. Sợi thần kinh; 2, 3. Kích thích.

Sự dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh theo hai chiều còn có thể chứng minh bằng thí nghiệm mà cũng không cần đến các dụng cụ đo điện. Trong các cơ dùi của ếch (*M. gracilis*) có hai nửa, mỗi nửa đã nhận được các nhánh khác nhau được tách ra từ các sợi thần kinh vận động. Ta tách cơ gracilis ra làm hai phần, chúng chỉ liên hệ với nhau bằng các nhánh của sợi thần kinh. Sau đó ta kích thích một nửa của cơ bằng dòng điện. Kết quả đã cho thấy là hai nửa của cơ gracilis đều co lại.

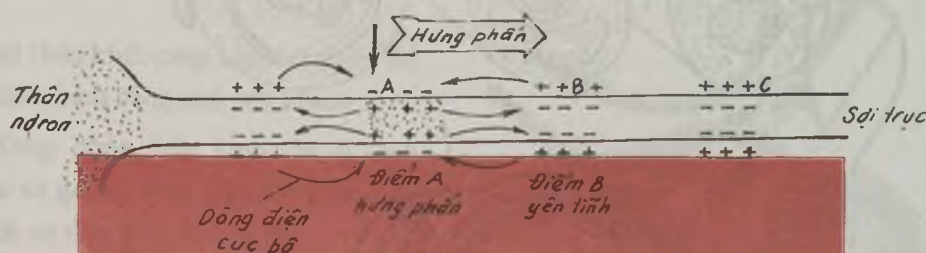
Điều đó chứng tỏ rằng hưng phấn đã được truyền theo các nhánh của cùng một axon. Lúc đầu theo chiều hướng tâm và sau đó là theo chiều ly tâm. Quy luật dẫn truyền hưng phấn theo hai chiều của các sợi thần kinh không mâu thuẫn với trường hợp dẫn truyền hưng phấn trong cung phản xạ là dẫn truyền hưng phấn theo một chiều từ ngoại vi về trung ương, rồi từ trung ương ra ngoại vi. Dẫn truyền hưng phấn trong cung phản xạ không chỉ đơn thuần diễn ra ở trên các sợi thần kinh mà còn phải qua các xináp và cấu trúc của nó chỉ cho phép hưng phấn truyền theo một chiều nhất định mà thôi.

1.3. Quy luật dẫn truyền hưng phấn riêng biệt

Các dây thần kinh ở ngoại vi đều được cấu tạo bởi rất nhiều các sợi thần kinh, trong đó bao gồm các sợi thần kinh cảm giác, các sợi thần kinh vận động và các sợi thần kinh thực vật. Các sợi thần kinh ở trong cùng một dây thần kinh có thể được bắt nguồn từ các cấu trúc ở ngoại vi ở xa nhau, ví dụ dây thần kinh số X có chức năng điều khiển tất cả các cơ quan trong lồng ngực và một số lớn các cơ quan trong ổ bụng. Dây thần kinh hông điều khiển tất cả các cơ, mạch máu và da của chân. Các cơ quan và các mô ở ngoại vi luôn hoạt động được bình thường là nhờ các xung động được dẫn truyền theo từng sợi thần kinh riêng biệt, mà không truyền hưng phấn từ sợi này sang ngang sợi khác và chỉ thể hiện tác dụng trên những tế bào nào có sợi thần kinh đến để chi phối mà thôi.

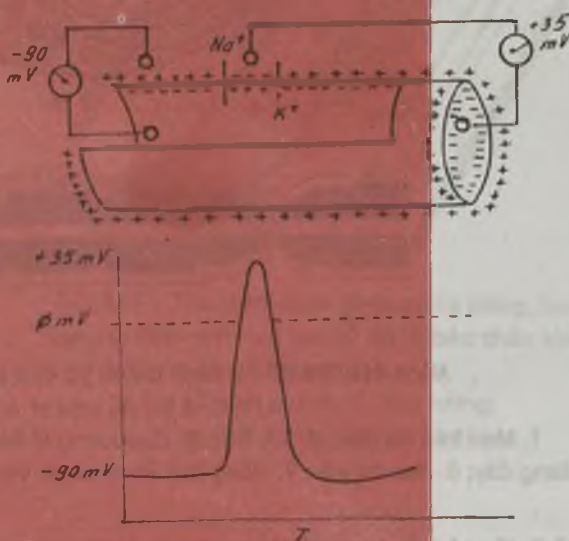
2. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh

2.1. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua sợi trần, sợi không có mielin



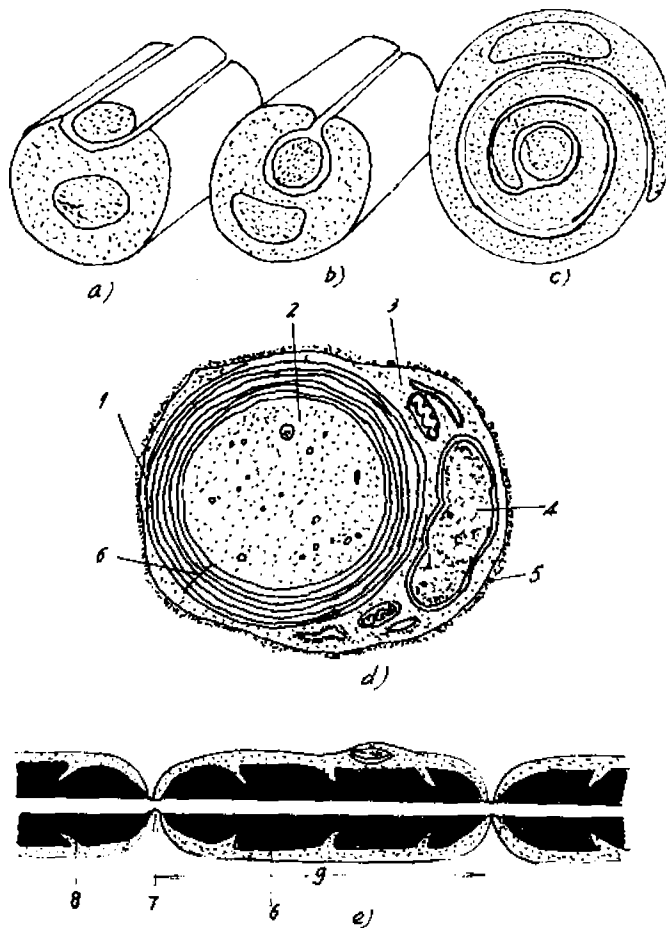
Hình 408. Phương thức dẫn truyền hưng phấn qua sợi trần, sợi không có mielin.

Hưng phấn bao giờ cũng được lan truyền qua sợi trần còn gọi là sợi không có mielin từ đầu sợi đến cuối sợi trên cơ sở phát sinh ra dòng điện hoạt động do chênh lệch về điện thế giữa vùng hưng phấn và vùng còn yên tĩnh trên sợi thần kinh. Ở trạng thái nghỉ ngơi, mặt ngoài màng của sợi trục tích điện dương và mặt trong của màng tích điện âm. Ví dụ: khi điểm A đầu của sợi trục bị kích thích và sinh ra hưng phấn. Tại đó màng của sợi trục đã bị thay đổi tính thấm nên đã dẫn tới sự đảo cực nghĩa là ngoài màng tích điện âm, mặt trong màng tích điện dương tạo nên chênh lệch điện thế giữa điểm A hưng phấn và điểm B còn yên tĩnh, làm



Hình 409. Sơ đồ biểu diễn điện thế nghỉ và điện thế ở trạng thái khử cực ở sợi thần kinh không myelin.

phát sinh dòng điện hoạt động (gọi là dòng điện cục bộ). Dòng điện này sẽ là tác nhân kích thích để gây hưng phấn cho điểm B. Sau đó cho điểm C... theo chu kỳ nối tiếp cho đến điểm cuối sợi thần kinh. Kết quả là hưng phấn được lan truyền từ đầu sợi đến cuối sợi. Nói cách khác, trạng thái hưng phấn của một điểm trên sợi thần kinh đã dẫn đến sự hưng phấn của các điểm kế tiếp và cứ như thế hưng phấn được lan truyền (hình 408).



Hình 410. Sơ đồ sự hình thành và cấu tạo sợi thần kinh có myelin.

a, b, c, d. Sơ đồ siêu vi; e. Sơ đồ vi thể;

1. Mạc treo trụ trục; 2. Trụ trục; 3. Bào tương tế bào schwann; 4. Nhân tế bào schwann;
5. Màng đáy; 6. Bao myelin; 7. Vòng thắt Ranvier; 8. Vạch Schmidt-Lantermann; 9. Quầng Ranvier.

2.2. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi có vỏ mielin

Các sợi có vỏ mielin còn gọi là "nhảy bậc, nhảy cóc" cách điện nên dòng điện cục bộ phải "nhảy" từ eo Ranvier này sang eo Ranvier kế tiếp hình thành phương thức "nhảy bậc". Ở trạng thái yên tĩnh, mặt ngoài màng của tất cả các eo Ranvier đều tích điện dương và mặt trong màng tích điện âm (hình 412). Khi eo A hưng phấn thì tại đó đã xảy ra hiện tượng đảo cực nghĩa là ngoài tích điện âm, trong điện dương. Vì vậy, đã phát sinh ra dòng điện hoạt động chạy trong sợi trục chiều từ A đến B và qua eo B nhảy về eo A. Nhưng ở eo A hưng phấn vẫn còn được tiếp tục, tạm thời trở nên trơ, do đó hưng phấn ở eo B truyền ngay sang eo C và sự nhảy bậc này sẽ tiếp diễn cho đến hết sợi trục.

Phương thức nhảy bậc có tốc độ nhanh hơn sự lan truyền, đồng thời tiết kiệm được năng lượng, vì sự chuyển dịch các ion Na^+ , K^+ chỉ diễn ra ở các eo, gây ra sự đảo cực, chứ không diễn ra trên toàn sợi như ở sợi trần.

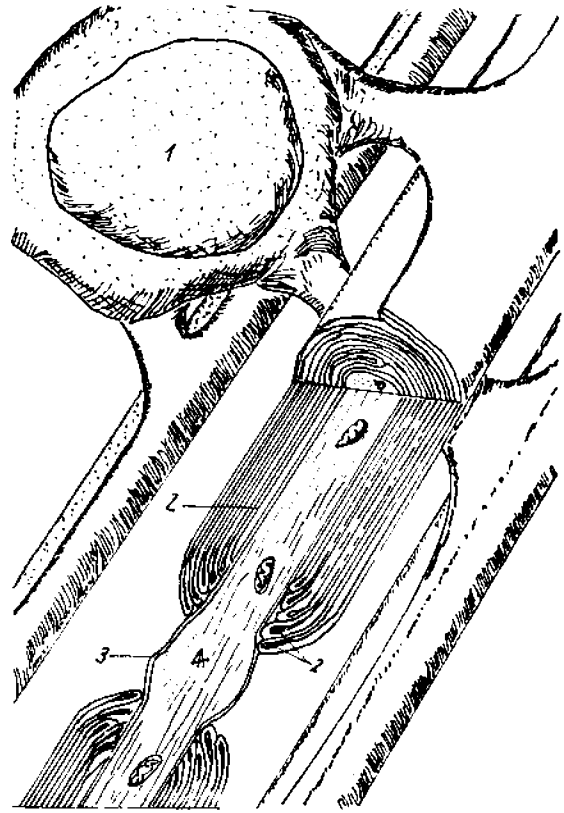
- Tốc độ dẫn truyền hưng phần tỷ lệ thuận với đường kính của dây thần kinh và tùy thuộc vào loại và tính chất của dây thần kinh.

- Sợi thần kinh càng lớn bao nhiêu thì ngưỡng kích thích càng nhỏ bấy nhiêu.

- Xung động thần kinh chỉ di theo một chiều và giá trị hiệu điện thế giảm dần theo độ dài và thời gian truyền dẫn.

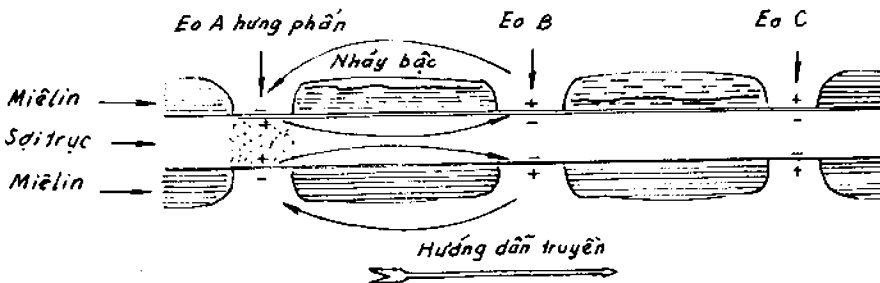
2.3. Dẫn truyền hưng phần từ sợi thần kinh sang sợi cơ

Sự dẫn truyền hưng phần trong các sợi thần kinh và các sợi cơ được thực hiện là nhờ sự lan truyền các xung động theo bề mặt của màng sợi thần kinh và sợi cơ. Khác với các trường hợp dẫn truyền hưng phần theo các sợi thần kinh đã được trình bày ở trên. Sự dẫn truyền hưng phần ở các trường hợp này đã được thực hiện, đó là do sự biến đổi các chức năng sinh lý của hệ thần kinh - cơ (nơi tiếp xúc giữa sợi thần kinh và sợi cơ) dưới tác dụng của các chất trung gian hoá học (chất dẫn truyền).



Hình 411. Trong hệ thần kinh trung ương, bao của sợi thần kinh có mielin do tế bào thần kinh đệm ít nhánh tạo nên.

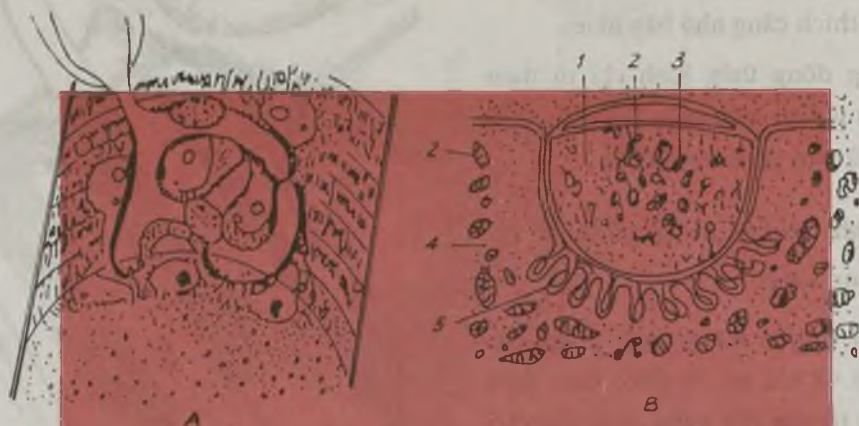
1. Tế bào ít nhánh; 2. Bào tương;
3. Vòng thắt eo Ranvier; 4. Trụ trục.



Hình 412. Phương thức nhảy bậc trên sợi có vỏ myelin.

Bộ máy thần kinh - cơ, còn được gọi là synap thần kinh - cơ. Ở các động vật có xương sống, trong mỗi bộ máy thần kinh - cơ có một nhánh của sợi thần kinh vận động không có vỏ myelin. Sợi thần kinh vận động bị mất màng myelin tại chỗ chia nhánh tận cùng để tạo ra chỗ tiếp xúc với sợi cơ. Trong các nhánh tận cùng của sợi thần kinh có nhiều ty thể có kích thước lớn hơn so với các ty thể trong axon. Màng của tận cùng của sợi thần kinh và sợi cơ đã được ngăn cách bởi một khe synap mở rộng vào khoảng gian bào. Trong các tận cùng thần kinh (phần trước synap) có rất nhiều túi axetylcholin có đường kính khoảng 50nm (hình 406). Diện tích của

bộ máy thần kinh - cơ ở các động vật có vú bằng $2 - 3 \mu\text{m}^2$. Số lượng các túi axetylcholin khoảng 20.000 chiếm khoảng 30% thể tích của bộ máy thần kinh - cơ. Ở màng sau synap có gần bốn triệu cholinoreceptor. Khi các receptor tiếp xúc với axetylcholin, tính thấm của màng đối với các ion Na^+ sẽ được tăng lên.



Hình 413. Sơ đồ cấu tạo bộ máy thần kinh - cơ của sợi cơ vân ở động vật có vú.

A. Màng myelin của sợi trục bị mất trước khi chia nhánh đi vào trong các sợi cơ;

B. Lát cắt ngang của một nhánh của tấm vận động.

1. Thần kinh tương của axon; 2. Ty thể; 3. Các túi axetylcholin; 4. Cơ tương; 5. Các nếp gấp synap.

Axetylcholin là chất dẫn truyền hưng phấn, bảo đảm cho các xung động thần kinh từ sợi thần kinh gây ra sự hoạt hoá màng sau của synap thần kinh - cơ. Khi chất axetylcholin bị thủy phân bởi cholinesteraza thì sự dẫn truyền hưng phấn qua bộ máy thần kinh - cơ là không thực hiện được. Dẫn truyền hưng phấn được dễ dàng khi có sự cộng các lượng tử, axetylcholin được giải phóng từ các túi chứa nó, cũng như có sự tăng lượng axetylcholin trong khe của synap.

Khi nghỉ thì không có các xung động thần kinh truyền đến, tại bộ máy thần kinh - cơ chỉ có một lượng nhỏ axetylcholin được bài tiết và bài xuất một cách rời rạc, không đồng bộ, nên chỉ làm xuất hiện các vi điện thế sau synap. Các điện thế này không thể tạo được điện thế hoạt động sau synap. Nếu có một xung động thần kinh truyền đến các lượng tử axetylcholin được bài xuất ra một cách đồng bộ với một lượng lớn, nên đã tạo ra trong bộ máy thần kinh - cơ một điện thế lớn gấp 50 - 80 lần biên độ của vi điện thế xuất hiện khi bộ máy nghỉ. Điện thế này có khả năng gây ra hưng phấn các sợi cơ.

Trong trường hợp có kích thích gây co cơ kéo dài, hưng phấn trong bộ máy thần kinh - cơ không bị ngừng ngay, mà còn có thể tiếp tục trong một thời gian nhất định nữa. Sau đó đã có sự suy giảm tạm thời sự dẫn truyền các xung động do bài xuất một lượng lớn axetylcholin. Ngược lại, trong trường hợp mà cơ không co kéo dài và lượng axetylcholin được bài tiết ra ít, thì khi ngừng kích thích dây thần kinh, hưng phấn trong bộ máy thần kinh - cơ lại được tăng lên. Ta còn nhận thấy, với nhịp kích thích mà tối ưu dây thần kinh vận động thì khi dẫn truyền hưng phấn từ dây thần kinh sang cơ lượng axetylcholin sẽ được tiết kiệm hơn và hoạt động co cơ diễn ra tốt hơn.

3. Sự biến đổi của dòng điện dẫn truyền qua sợi thần kinh

Sợi thần kinh cũng là một dây dẫn điện mà điện trở gồm có R_i : điện trở của tế bào chất R_m : điện trở màng. Điện hoạt động có điện thế là V_0 được lan truyền trên một đoạn x của sợi trục sẽ yếu dần (vì V_0 giảm dần) do bị tiêu hao để thắng được điện trở R_i và R_m . Vì vậy, mức độ giảm dần của V_n theo độ dài x của sợi trục là do bốn đại lượng quyết định đó là V_0 , R_i , R_m và x được biểu thị bằng phương trình sau đây:

$$V_x = V_0 \exp \left(x / \sqrt{\frac{R_m}{R_i}} \right)$$

R_i và R_m là tỷ lệ nghịch với đường kính của sợi, nếu dây thần kinh mà càng to thì tính dẫn điện của dây càng cao và điện trở càng bé. Qua thí nghiệm người ta đã xác định rằng đối với sợi trục của loài thú, thì $V_x = V_0 \times 0,5$, trong đó $x = 1\text{mm} \rightarrow$ là độ dài ứng với khoảng cách hai eo Ranvie nối tiếp. V_0 được phát sinh ở eo Ranvie đầu tiên nói chung bằng 100mV (hoặc điểm gốc của sợi trần = 100mV), đến eo Ranvie thứ hai V còn lại 50 mV, đến eo thứ ba còn lại 25mV... (hoặc đến $x_1 = 1\text{mm}$, thì $V_1 = 50\text{mV}$, đến $x_2 = 2\text{mm}$ thì $V_2 = 25\text{mV}$). Theo lý thuyết thì dòng điện yếu dần, nhưng trong thực tế khi dòng điện đến eo Ranvie thứ hai, thứ ba sẽ kích thích các eo này hưng phấn, nên đã xảy ra hiện tượng đảo cực, làm phát sinh dòng điện hoạt động mới tương ứng với V_0 . Vì vậy, dòng điện dẫn truyền qua các sợi thần kinh là tương đối ổn định và có giảm chút ít nhưng giảm chậm.

4. Tốc độ dẫn truyền hưng phấn của sợi thần kinh

- Loại sợi thần kinh như sợi có vỏ myelin (dây thần kinh vận động với $v = 60 - 120\text{m/s}$ và sợi trần (dây thần kinh thực vật) với $v = 2\text{m/s}$).

- Đường kính của sợi thần kinh: sợi càng to và đường kính càng lớn thì v càng lớn (do điện trở giảm).

+ $\varnothing = 10 - 20 \mu\text{m} \rightarrow v = 60 - 120 \text{ m/s}$

+ $\varnothing = 2,5 - 5 \mu\text{m} \rightarrow v = 15 - 20 \text{ m/s}$

- Loại động vật như: sợi vận động của ếch có $v = 20 - 40 \text{ m/s}$, của gia súc $v = 60 - 120\text{m/s}$.

- Nhiệt độ: khi nhiệt độ tăng tốc lên thì độ dẫn truyền hưng phấn của sợi thần kinh sẽ tăng lên.

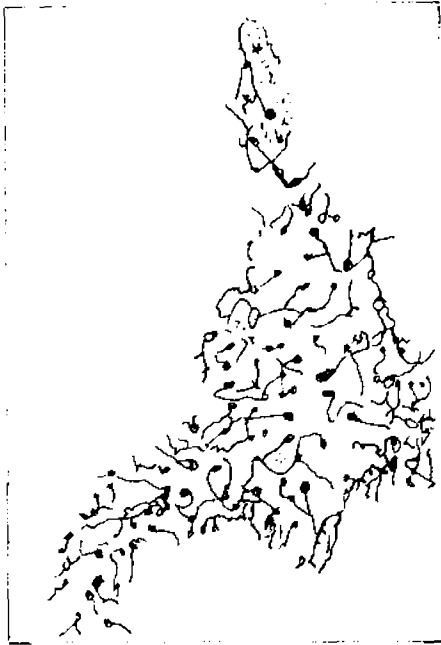
V. SỰ DẪN TRUYỀN HUNG PHẦN QUA SYNAP

1. Cấu trúc synap

Trong một cung phản xạ đơn giản là gồm ba nơron, ta có thể phân biệt được hai loại synap (synape) sau:

- **Synap nơron - nơron** là synap giữa đầu mút sợi trục của nơron trước với thân hay sợi nhánh của nơron sau (hình 415).

- **Synap nơron - cơ hay nơron - tuyến**: là nối sợi trục sau với cơ quan đáp ứng.



Hình 414. Sự phân bố các synap trên thân neuron và các dendrit của nó.

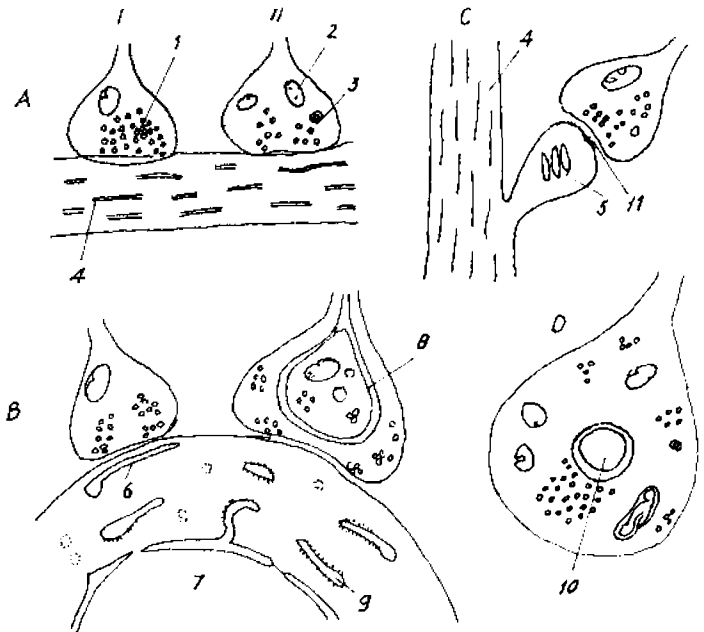
Về mặt cấu tạo một synap bao gồm cấu trúc màng trước phình to thành cúc synap, màng sau và khe synap. Ở màng trước synap có nhiều túi nhỏ có chứa các chất môi giới hoá học như axetylcholin, hoặc adrenalin, và một số ty thể. Màng sau synap có nhiều enzym xetylcolinesteraza, khe synap neuron - neuron rộng khoảng 150 Å, còn khe synap neuron - cơ rộng khoảng 500 Å.

2. Đặc điểm dẫn truyền hưng phấn qua synap

- Hưng phấn chỉ dẫn truyền theo một chiều từ màng trước synap đến màng sau synap.



Hình 415. Vài dạng synap neuron - neuron.

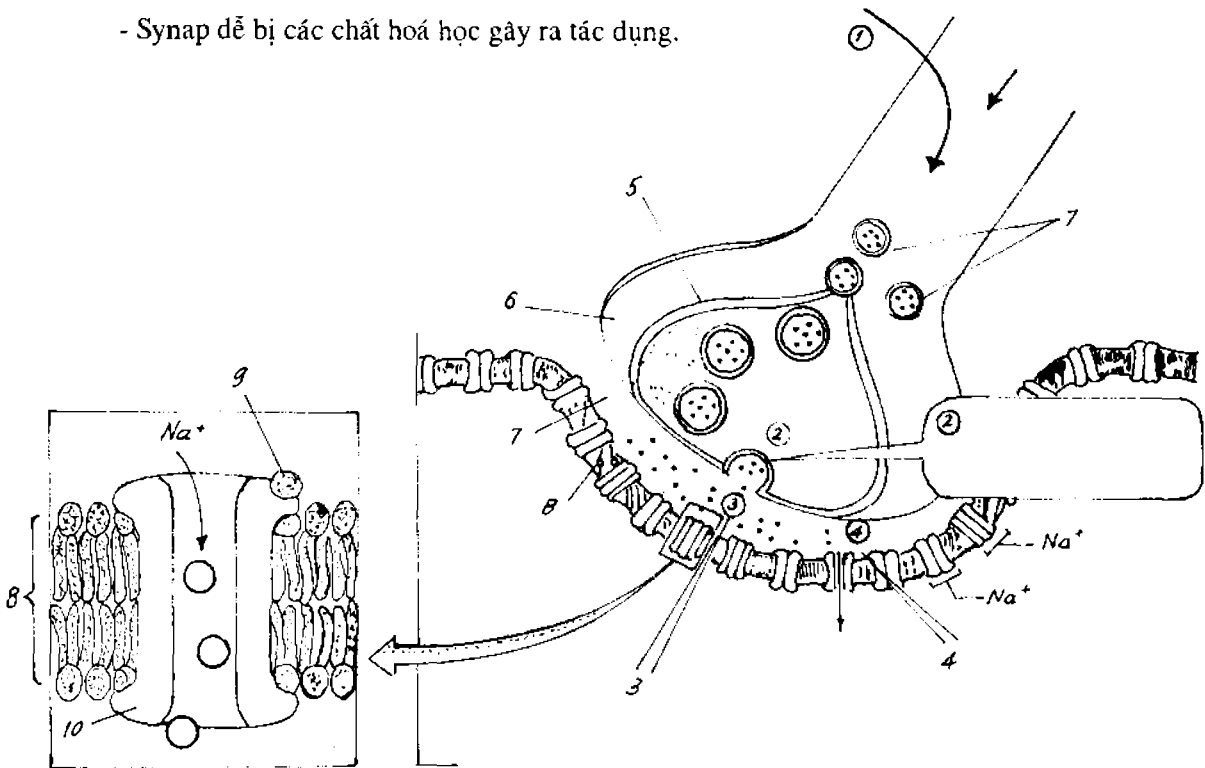


Hình 416. Các loại synap khác nhau và các thành phần của synap.

A. Các synap trục nhánh (loại I và II); B. Các synap trục thân; C. Synap trên gai của nhánh thuộc tế bào tháp; D. Synap có gai sau synap nằm trong tận cùng trước synap.

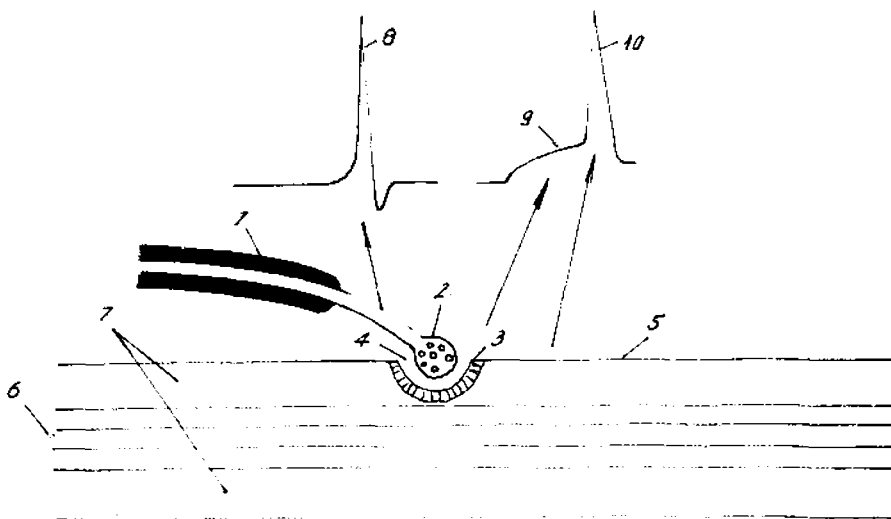
1. Các túi synap; 2. Ty thể; 3. Các túi phức tạp; 4. Dendrit;
5. Gai trên dendrit; 6. Túi sau synap; 7. Nhân tế bào thần kinh;
8. Vòng các neuronfibril; 9. Lưới nội nguyên sinh;
10. Gai sau synap; 11. Khe synap.

- Tốc độ dẫn truyền qua synap thì bị chậm lại.
- Hưng phần khi bị mỏi xảy ra ở synap trước tiên.
- Synap dễ bị các chất hoá học gây ra tác dụng.



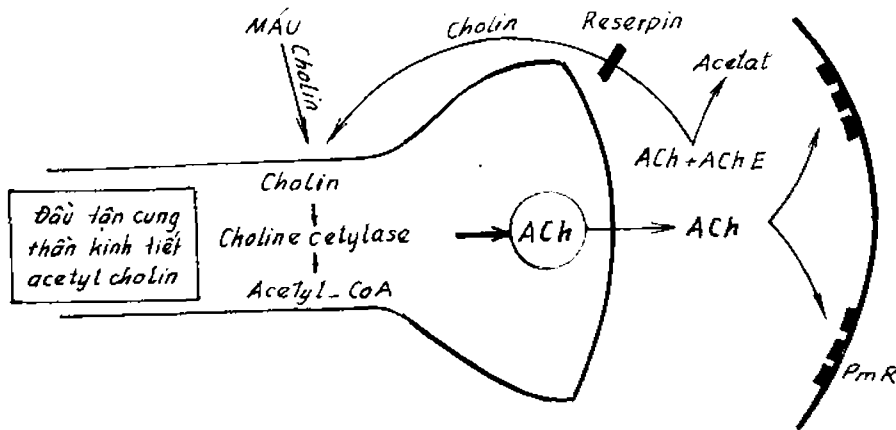
Hình 417. Synap và dẫn truyền qua synap:

1. Xung động tới; 2. Bóng synap giải phóng chất trung gian thần kinh; 3. Chất trung gian thần kinh khuếch tán qua khe synap và liên kết với thụ quan màng sau synap; 4. Kênh Na^+ mở ra và Na^+ được vận chuyển vào tế bào sau synap gây nên khử cực; 5. Màng trước synap; 7. Khe synap; 8. Màng sau synap; 9. Chất trung gian thần kinh; 10. Kênh Na^+ .



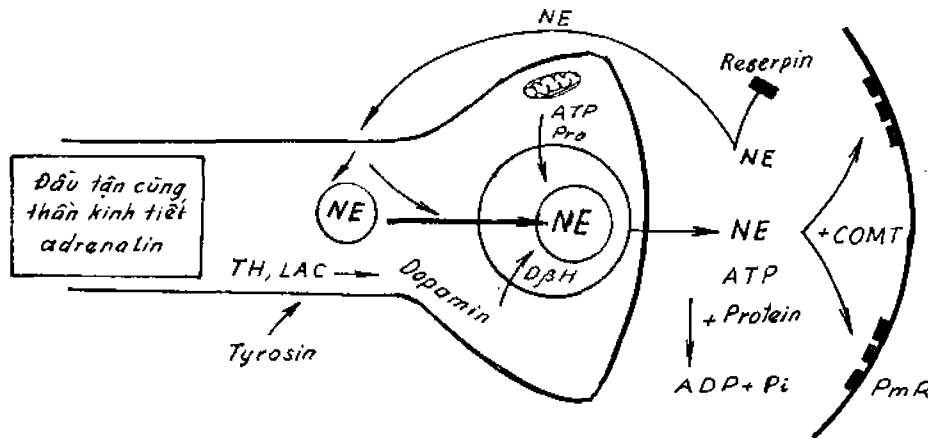
Hình 418. Sơ đồ synap thần kinh – cơ. Biến đổi điện thế từ sợi thần kinh qua synap đến cơ.

1. Sợi thần kinh có myelin; 2. Tận cùng thần kinh với những bọc chứa chất trung gian; 3. Màng sau synap của sợi cơ; 4. Khe synap; 5. Màng ngoài synap của sợi cơ; 6. Thớ cơ; 7. Cơ tương; 8. Điện thế động của sợi thần kinh; 9. Điện thế của tấm cuối (điện thế sau synap); 10. Điện thế động của sợi cơ.



Hình 419. Sơ đồ biểu diễn sự hình thành, giải phóng, tác động và số phận của axetylcholin ở synap cholinergic.

Ach: axetylcholin; AchE: enzym cholinesterase; PmR: thụ thể màng sau synap.



Hình 420. Sơ đồ biểu diễn sự hình thành, giải phóng, tác động và số phận của noradrenalin ở synap adrenergic.

NE: Noradrenalin; TH: Tyrosinhydroxylase; LAC: L-minoaciddecarboxylase;
DBH: Enzym dopamin – bhydroxylase; COMT: Enzym catecholamin – methyltransfirase;
PmR: Cụ thể màng sau synap.

3. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua synap

3.1. Cơ chế vật lý

Thuyết điện học: hưng phấn được dẫn truyền qua synap là nhờ dòng điện hoạt động Vo (Vedensiki, Seringtong, Ukhotoski). Khi hưng phấn truyền đến phần tận cùng của sợi trục thì tạo ra dòng điện có cường độ lớn để có khả năng vượt qua được khe synap đến để kích thích màng sau synap hưng phấn. Kết quả là hưng phấn đã được dẫn truyền đi tiếp. Nhược điểm của cơ chế này là đã không giải thích được đặc điểm dẫn truyền hưng phấn một chiều, chậm lại khi đi qua synap và sự mỏi của synap.

Mặt khác, theo tính toán của Katz là sau khi đã vượt qua khe synap dòng điện hoạt động giảm điện thế xuống chỉ còn 0,01mV, trong khi điện thế cần thiết để gây ra hưng phấn cho màng sau synap phải là 20 - 40 mV. Điện hoạt động giảm là do điện trở của tế bào chất, màng trước, màng sau và khe synap.

3.2. Cơ chế hoá học

Hưng phấn được dẫn truyền là nhờ các chất môi giới hoá học.

Thí nghiệm của Levi: buộc hai tim rời vào hai ống thông tim có chứa dung dịch sinh lý và thông với nhau. Khi kích thích dây thần kinh phế vị của tim 1 thì tim 1 đập chậm và yếu, sau đó tim 2 cũng đập chậm và yếu. Nếu kích thích dây thần kinh giao cảm của tim 1 thì cả tim 1 và tim 2 đều đập nhanh và mạnh. Đó là do đầu dây thần kinh phế vị và giao cảm của tim 1 đã tiết ra hai chất môi giới chất hoá học khác nhau được lan toả trong dung dịch sinh lý đến kích thích tim 2 và tim 2 đã đáp ứng. Chất bài tiết từ dây thần kinh phế vị là chất axetylcholin có tác dụng kìm hãm, và chất tiết từ thần kinh giao cảm là chất adrenalin có tác dụng tăng cường sự hoạt động của tim. Số các chất môi giới hoá học ngày càng được biết nhiều hơn, có tác dụng như axetylcholin là các chất như: cacbakhon, succinicholin, muscarin, oxotremorin... và có tác dụng như adrenalin là các chất histamin, serotonin, dopamin.

Theo quy luật nhiệt hoá học, khi nhiệt độ tăng lên 10°C thì tốc độ phản ứng tăng lên từ hai đến bốn lần. (Xamoiop, 1925). Theo dõi sự dẫn truyền hưng phấn qua sợi thần kinh nhận thấy: khi nhiệt độ tăng lên 10°C thì tốc độ dẫn truyền tăng lên từ 12 đến 14 lần. Như vậy, đã có sự liên quan giữa dẫn truyền hưng phấn qua synap với các chất hoá học tiết ra ở đó. Nói cách khác sự dẫn truyền hưng phấn qua synap là phải nhờ các chất hoá học làm môi giới như: axetylcholin, và adrenalin có ở màng trước synap.

3.3. Cơ chế điện - hoá - điện

Hiện nay người ta thấy rằng, cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua synap đã có sự tham gia đồng thời của dòng điện và chất hoá học, gọi là cơ chế điện - hoá - điện có thể khái quát bằng sơ đồ sau đây:

"Xung thần kinh" - tin điện - màng trước synap, tác động để giải phóng ra chất môi giới. Chất môi giới - tin hoá - tác động lên màng sau synap $\rightarrow$ tính thấm ion của màng sau synap bị thay đổi $\rightarrow$ đảo cực $\rightarrow$ phát sinh dòng điện hoạt động - tin điện - xung thần kinh động tiếp tục được truyền đi".

Khi xung thần kinh truyền đến màng trước synap dưới dạng tin điện, sẽ gây ra một tác động làm cho các túi nhỏ bị vỡ và giải phóng chất hoá học môi giới là axetylcholin (hoặc noradrenalin, adrenalin). Các chất môi giới có vai trò là những tin hoá, như vậy các tin điện đã được chuyển thành tin hoá.

Chất môi giới synap khuếch tán qua khe synap đến màng sau, ở đây nó tác dụng với phức hợp lipoprotein của màng sau synap, làm tăng trong chốc lát tính thấm của màng sau, gây ra sự khử cực và đảo cực của màng sau. Kết quả là: phát sinh dòng điện hoạt động với $E \approx 70\text{mV}$.

Như vậy, tin hoá chuyển trở lại thành tin điện và hưng phấn được dẫn truyền đi tiếp tục. Thực nghiệm: dùng ống thuỷ tinh cực nhỏ đưa 10^{-15} mol axetylcholin vào khe synap thì điện hoạt động xuất hiện ngay ở neuron sau

Mỗi xung thần kinh làm cho các túi ở cúc synap giải phóng ra vài triệu phân tử axetylcholin. Lượng axetylcholin này khi đến màng sau sẽ được phân giải dần thành axetat và cholin, do tác dụng xúc tác của enzym axetylcholinesteraza của màng sau synap. Khi axetylcholin đã được phân giải hết thì tính thấm màng sau synap được khôi phục và kết thúc hưng phấn.

Từ các quá trình trên ta có thể rút ra được các nhận xét sau:

1. Sự dẫn truyền hưng phấn qua synap là có sự tham gia đồng thời của dòng điện và chất hóa học môi giới, dưới dạng tin điện chuyển thành tin hoá rồi chuyển trở lại tin điện.
2. Quá trình chuyển từ tin điện thành tin hoá, rồi tin hoá chuyển trở lại thành tin điện là đòi hỏi phải có thời gian nhất định, làm cho sự dẫn truyền hưng phấn qua synap bị chậm lại.
3. Các quá trình ở trên đã làm tăng sự trao đổi chất ở synap, vì thế đã gây ra sự mỏi ở synap trước tiên.

Xét về hiệu ứng dẫn truyền qua synap người ta thấy synap có hai loại: hưng phấn và ức chế.

Các synap neuron - cơ luôn luôn là synap hưng phấn.

Các synap neuron - neuron trong hệ thần kinh trung ương có cả hai loại: hưng phấn và ức chế nên đã dẫn đến hiện tượng ức chế lẫn nhau trong hệ thần kinh trung ương.

Ở synap hưng phấn tính thấm của màng sau synap đối với ion Na^+ tăng lên, nên xuất hiện trạng thái khử cực $\rightarrow$ đảo cực làm phát sinh dòng điện hưng phấn ở màng sau, và phát huy tác dụng kích thích. Ví dụ, truyền đến cơ làm cơ co lại.

Ở synap ức chế: tính thấm của màng sau synap đối với ion Cl^- và ion K^+ là tăng lên, còn tính thấm đối với ion Na^+ không đổi, cho nên xuất hiện trạng thái siêu cực, sinh ra điện thế ức chế ở màng sau synap, kết quả làm cho neuron sau synap bị ức chế.

Từ đặc điểm cấu tạo và cơ chế dẫn truyền qua synap, ta thấy có những chất hoá học gây hưng phấn hoặc ức chế sự dẫn truyền qua synap.

- Ion Ca^{++} làm cho các túi chứa axetylcholin dễ vỡ giúp cho sự dẫn truyền hưng phấn qua synap. Ion Mg^{++} có tác dụng ngược lại.
- Curare phong bế synap neuron - cơ vân.
- Atropin phong bế synap thần kinh - cơ trơn, synap thần kinh phó giao cảm.
- Hexametonium phong bế các synap neuron - hạch giao cảm.
- Các thuốc ức chế tác dụng của enzym cholinesteraza $\rightarrow$ sẽ kéo dài tác dụng của axetylcholin, làm tăng dẫn truyền qua synap, do đó cơ co liên tục thành co tetanos.

4. Ứng dụng

Dựa vào đặc điểm cấu tạo và sự dẫn truyền hưng phấn qua synap, nên đã đưa ra một số ứng dụng trong y học và thú y như sau:

- Các thuốc tẩy giun sán cho lợn thường dùng là dipterex, sau khi lợn uống dipterex vào ruột, thuốc sẽ ngấm vào giun sán và phá huỷ enzym colinesteraza ở các synap. Do đó, sự phân giải chất axetylcholin không xảy ra. Axetylcholin sẽ được tích tụ nhiều ở màng sau synap và gây hưng phấn liên tục, cơ của giun sán co tetanos làm giun sán cứng đờ và không bám được vào niêm mạc ruột. Mặt khác cơ trơn ở ruột lợn cũng tăng cường co bóp để đẩy nhanh giun sán ra ngoài theo phân.

- Atropin phong bế màng sau của synap sẽ làm mất khả năng nhạy cảm của màng sau synap với chất axetylcholin, do đó đã hạn chế hưng phấn, và làm giảm co thắt nên đã có tác dụng giảm đau.

- Thuốc an thần aminazin có tác dụng tương tự như enzym aminoxydaza là làm phân giải adrenalin, vì thế giảm bớt lượng thông tin truyền về não, nên dẫn đến an thần. Ngược lại các chất kích thích thần kinh như cafein, nicotin... có tác dụng ức chế enzym aminoxydaza, vì thế adrenalin phát huy tác dụng của nó, tăng cường lượng thông tin về não, kết quả là thần kinh trung ương hưng phấn (buổi tối uống cà phê sẽ tỉnh táo và khó ngủ).

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Hưng phấn là gì? Nêu các tác nhân kích thích gây hưng phấn.
2. Trình bày các điều kiện để sinh ra hưng phấn.
3. Các biểu hiện bên ngoài của hưng phấn thể hiện như thế nào?
4. Phân biệt bản chất các loại điện tổn thương, điện nghỉ ngơi và điện hoạt động.
5. Trình bày các giả thuyết về cơ chế phát sinh dòng điện sinh vật.
6. Nêu các ứng dụng của dòng điện sinh vật.
7. Phân tích các đặc điểm sinh lý chủ yếu của các sợi thần kinh.
8. Đặc điểm hưng phấn chủ yếu của nơron là gì?
9. Trình bày các qui luật dẫn truyền trong các sợi thần kinh.
10. Tại sao dây thần kinh dẫn truyền hưng phấn theo hai chiều nhưng xung thần kinh lại đi theo một chiều trên sợi thần kinh.
11. Trình bày cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua sợi trần.
12. Tốc độ dẫn truyền hưng phấn của sợi thần kinh phụ thuộc vào các yếu tố nào?
13. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi có bao myelin như thế nào?
14. Tại sao xung thần kinh dẫn truyền trên sợi có bao myelin lại có tốc độ nhanh hơn trên sợi thần kinh trần?
15. Nêu ý nghĩa của xung thần kinh đi trên sợi trần và sợi có bao myelin?
16. So sánh cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh có vỏ myelin và sợi không có vỏ myelin.

17. Sự dẫn truyền hưng phấn từ sợi thần kinh sang sợi cơ diễn ra như thế nào?
18. Miêu tả quá trình dẫn truyền xung thần kinh qua synap.
19. Nêu các đặc điểm dẫn truyền hưng phấn qua synap ?
20. Dựa vào cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua synap, hãy giải thích cơ chế điện – hoá – điện. Nêu ứng dụng của cơ chế này trong y học và trong thú y.
21. Sơ đồ hoá các quá trình trong sinh lý hưng phấn.

CHƯƠNG XIV

SINH LÝ THẦN KINH

I. CHỨC NĂNG VÀ SỰ TIẾN HOÁ CỦA HỆ THẦN KINH

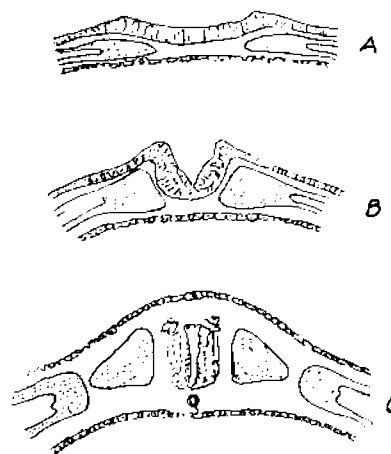
1. Chức năng sinh lý chủ yếu của hệ thần kinh

Trong cơ thể động vật, hệ thần kinh có các chức năng sinh lý chủ yếu sau:

- Điều khiển, điều hoà và phối hợp hoạt động của tất cả các bộ phận, các cơ quan và các hệ cơ quan trong cơ thể.
- Đảm bảo cơ thể luôn là một khối thống nhất.
- Đảm bảo sự thống nhất giữa cơ thể với môi trường sống.

2. Sự tiến hoá của hệ thần kinh

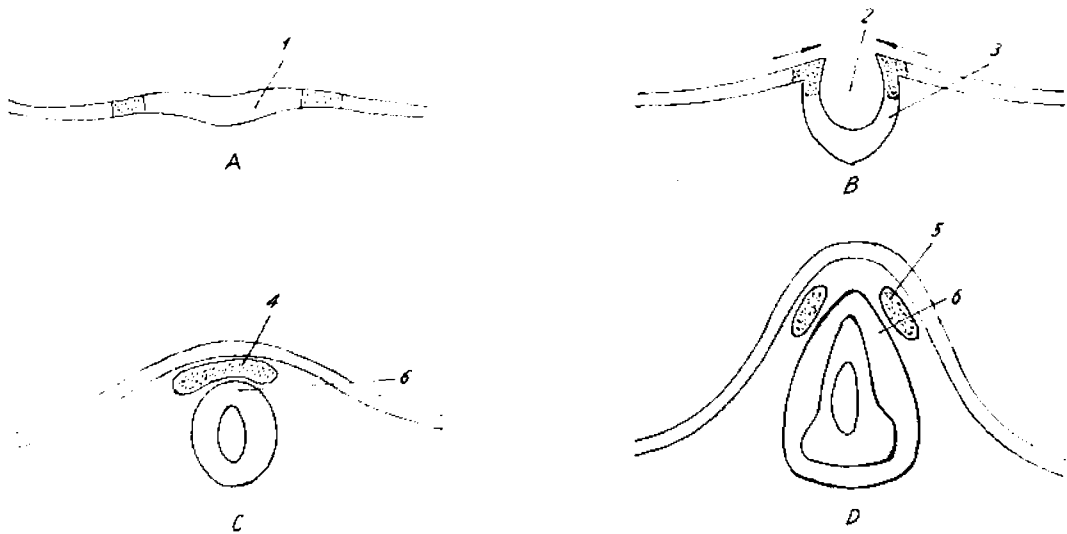
Trong quá trình tiến hoá của giới động vật, ở các động vật đơn bào như amip, thảo trùng, trùng roi... chưa có hệ thần kinh. Ở các động vật đa bào, các nơron liên kết với nhau theo một phương thức nhất định và tạo nên hệ thần kinh. Ở những động vật bậc thấp, hệ thần kinh có cấu tạo đơn giản tạo thành một mạng lưới thần kinh. Ở những động vật bậc cao hơn, các nơron đã tập hợp thành các hạch thần kinh hoặc ống thần kinh. Cấu tạo và hoạt động của hệ thần kinh phát triển và tiến hoá dần từ động vật bậc thấp lên động vật bậc cao. Ở các động vật bậc thấp, hệ thần



Hình 421. Sơ đồ hình thành ống não tủy.

A. Giai đoạn tấm; B. Giai đoạn máng thần kinh;
C. Giai đoạn gập thành ống thần kinh.

kinh của chúng có cấu tạo đơn giản và phương thức hoạt động của chúng thường ít phức tạp, phản ứng thường kém chính xác. Ở các động vật bậc cao, cấu tạo hệ thần kinh ngày càng phức tạp và phương thức hoạt động của chúng cũng ngày càng thêm đa dạng và chính xác hơn. Sự phát triển của hệ thần kinh ở động vật từ bậc thấp đến bậc cao là một quá trình chuyển tiếp liên tục theo chiều hướng chung của quá trình tiến hoá là phức tạp dần về mặt cấu tạo và chuyên hoá dần về mặt chức năng. Tuy nhiên, có thể thấy rõ quá trình tiến hoá của hệ thần kinh ở giới động vật qua ba dạng điển hình. **Đơn giản nhất là hệ thần kinh lưới, phức tạp hơn là hệ thần kinh hạch và tiến hoá nhất là hệ thần kinh ống.**

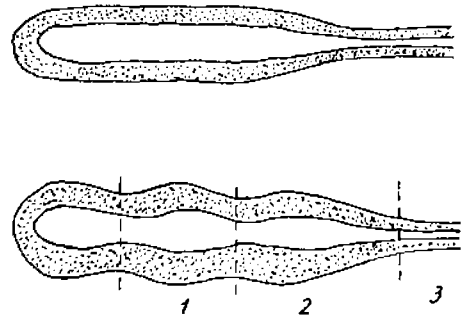


Hình 422. Lát cắt ngang qua ngoại bì phôi người ở các giai đoạn phát triển kế tiếp nhau. (A – D) chỉ rõ sự hình thành ống thần kinh và mào thần kinh, từ đây sẽ tạo thành hạch não tủy và hạch giao cảm.

1. Tấm thần kinh; 2. Máng thần kinh; 3. Nếp thần kinh; 4. Mào thần kinh;
5. Mầm của hạch thần kinh; 6. Ống thần kinh.

2.1. Hệ thần kinh lưới

Ở những động vật bậc thấp như thủy tức, ruột khoang, hải quỳ..., các nơron nằm rải rác trong cơ thể, liên kết với nhau tạo thành một mạng lưới thần kinh. Bởi vậy, hệ thần kinh ở những động vật này được gọi là *hệ thần kinh lưới* hay *hệ thần kinh lan toả*. Tuy nhiên, sự phân bố các nơron cũng không phải là đồng đều trong toàn bộ cơ thể. Ở những bộ phận quan trọng của cơ thể như phần đế và phần gần miệng, mạng lưới thần kinh được phân bố dày hơn so với ở phần thân (hình 424).



Hình 423. Sơ đồ các bọng não.

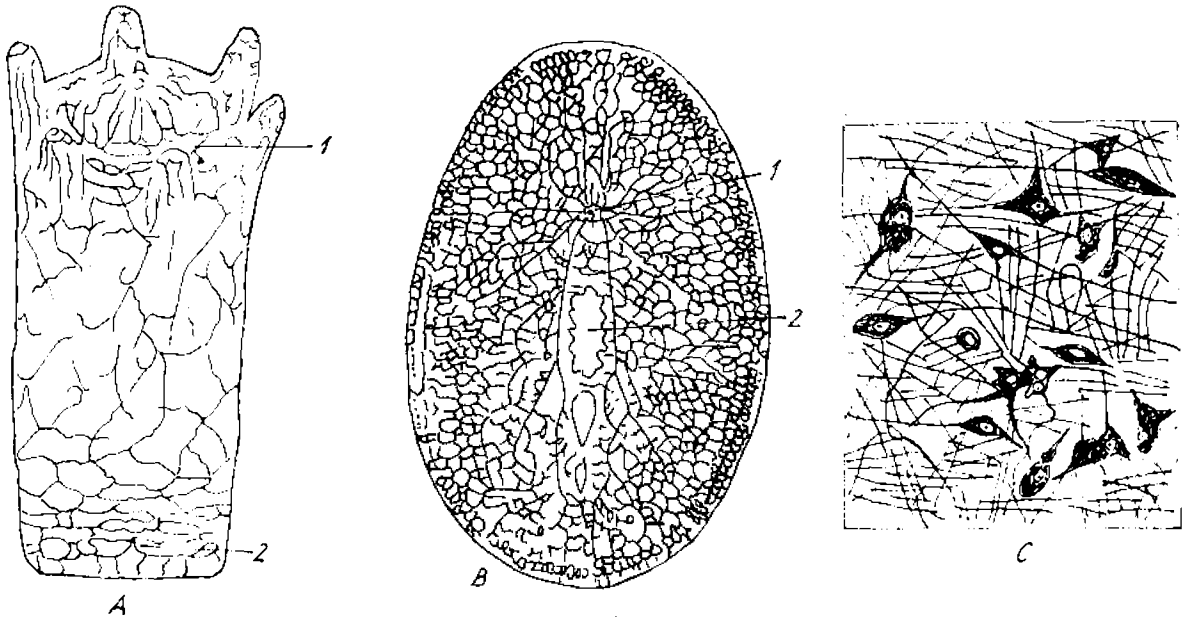
1. Gian não (trung não); 2. Não sau;
3. Tủy sống.

Đặc điểm hoạt động của hệ thần kinh lưới là khi có tác nhân kích thích tác động vào một điểm của cơ thể thì sẽ làm xuất hiện hưng phấn tại một điểm đó. Quá trình hưng phấn đó sẽ lan toả đồng đều ra các phía và càng xa điểm xuất phát, cường độ của hưng phấn càng giảm dần. Vì vậy, phản ứng của chúng không mang tính chất chuyên biệt đối với các tác nhân kích thích.

Khả năng lan toả của hưng phấn phụ thuộc vào cường độ của tác nhân kích thích. Cường độ của tác nhân kích thích càng mạnh thì cường độ của hưng phấn càng mạnh và vùng lan toả của hưng phấn càng rộng.

Ở những động vật không xương sống bậc cao hơn như giun dẹt, các nơron tập trung lại thành các hạch thần kinh phân bố ở một số bộ phận quan trọng và được gọi là hệ thần kinh hạch

- lan toả. Việc hình thành các hạch thần kinh đã làm rút ngắn khoảng cách liên lạc giữa các nơron với nhau và tạo điều kiện hình thành nhiều mối quan hệ qua lại giữa các nơron. Đặc điểm của hệ thần kinh kiểu này là các nơron ở bề mặt cơ thể đã chuyên hoá chức năng cảm giác. Hơn nữa, các nơron cảm giác đã có sự phân hoá đối với việc tiếp nhận các loại tác nhân kích thích khác nhau. Có những nơron chuyên tiếp nhận tác nhân kích thích cơ học, có những nơron chuyên tiếp nhận tác nhân kích thích hoá học, và lại có những nơron chuyên tiếp nhận tác nhân kích thích quang học... Do đó, đã hình thành các receptor hoá học, cơ học, quang học...



Hình 424. Hệ thần kinh lưới.

A. Hệ thần kinh lan toả ở thủy tức: 1. Phần gắn miệng; 2. Phần đế.

B. Hệ thần kinh hạch - lan toả ở giun dẹt: 1. Hạch trung tâm; 2. Hầu.

C. Hệ thần kinh lưới ở hải quỳ.

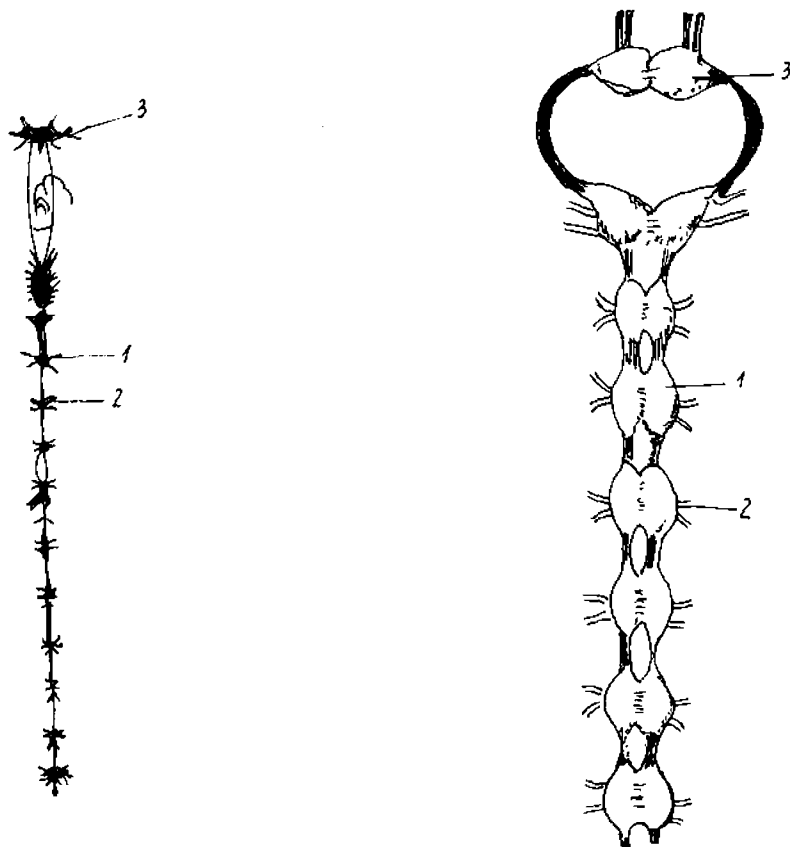
2.2. Hệ thần kinh hạch

Ở những động vật không xương sống bậc cao hơn như giun tròn, giun đốt, côn trùng, nhuyễn thể, giáp xác..., các nơron thường tập trung lại thành các hạch thần kinh. Các hạch thần kinh được nối liền với nhau bằng các sợi thần kinh. Từ các hạch thần kinh có các sợi thần kinh nối liền với các thụ quan và các cơ quan trong cơ thể (hình 425).

Đặc điểm tiến hoá cơ bản của hệ thần kinh này là cách dẫn truyền hưng phấn. Ở hệ thần kinh lưới, hưng phấn lan toả ra mọi phía nên phản ứng chưa mang tính chuyên biệt và thiếu chính xác. Sự dẫn truyền hưng phấn trong hệ thần kinh hạch được thực hiện trong các dây thần kinh và không có sự giảm dần về mặt cường độ, do đó phản ứng được chính xác hơn.

Số lượng hạch thần kinh, cách sắp xếp, và mối liên hệ giữa các hạch với nhau tùy thuộc vào các loài động vật, còn mức độ phát triển của các hạch và các receptor (cơ quan thụ cảm) thì phụ thuộc vào phương thức sinh sống của động vật. Ở các loài động vật hoạt động mạnh, di

chuyển nhiều thì các receptor tiếp nhận tín hiệu từ xa phát triển mạnh hơn. Trong lúc di chuyển, phần đầu của động vật thường đi trước và tiếp xúc với môi trường nên các hạch thần kinh ở phần đầu phát triển mạnh hơn và các receptor từ xa tập trung nhiều ở phần đầu.



Hình 425. Hệ thần kinh hạch.

A. Hệ thần kinh ở tôm; B. Hệ thần kinh ở giun tròn.

1. Hạch thần kinh; 2. Sợi thần kinh; 3. Hạch đầu.

Sự phân bố các neuron không đều làm cho hệ thần kinh phân hoá thành các phần khác nhau. Phát triển mạnh nhất là *hạch đầu* hay còn gọi là *hạch trên hầu*. Các hạch đầu tiếp nhận phần lớn các xung động từ các receptor quan trọng gửi về. Bởi vậy, hoạt động của các hạch khác phụ thuộc rất nhiều vào khả năng hoạt động của hạch đầu. Có thể nói hạch đầu có chức năng tương ứng với não của động vật có xương sống. Mức độ phát triển các hạch đầu phụ thuộc vào các loài động vật. Ở giun tròn, hạch đầu gồm có hai hạch nối liền với nhau và liên hệ với các hạch khác qua đường liên hệ quanh hầu. Ở các loài chân đốt, các hạch đầu tập trung thành một khối duy nhất gọi là “*não*”. Ở nhuyễn thể và côn trùng, hạch đầu có cấu tạo rất phức tạp với số lượng neuron rất lớn và có thể gọi là “*não*”.

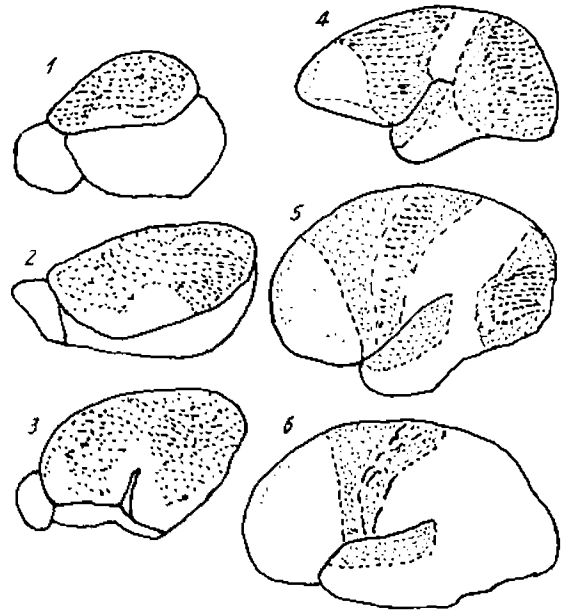
2.3. Hệ thần kinh ống

Về phương thức cấu tạo, hệ thần kinh của động vật có xương sống hoàn toàn khác với hệ thần kinh lan toả và hệ thần kinh hạch. Trong quá trình phát triển của bào thai, các neuron được

hình thành từ lá phôi ngoài. Lúc đầu các neuron tập trung ở phía lưng tạo thành tằm thần kinh rồi sau đó phát triển thành ống thần kinh chạy dọc lưng của con vật.

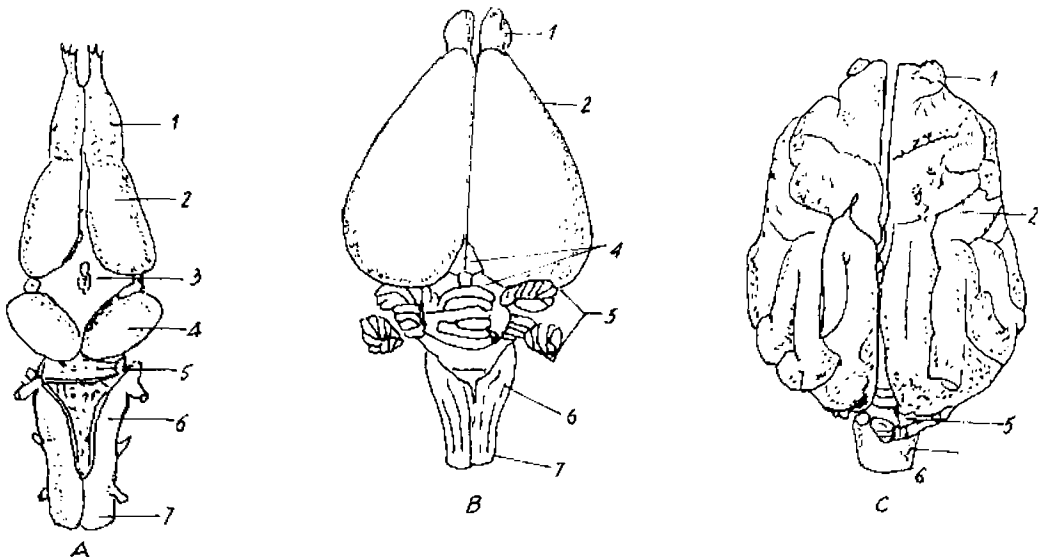
Ở động vật có dây sống, hệ thần kinh trung ương tồn tại ở dạng ống thần kinh. Sau đó, ở động vật có xương sống, phần sau của ống thần kinh tạo thành tủy sống nằm trong cột xương sống, còn phần đầu của ống thần kinh phát triển mạnh và phình to ra tạo thành não nằm trong hộp sọ. Từ não và tủy sống có các dây thần kinh đi tới các bộ phận trong toàn bộ cơ thể. Các dây thần kinh xuất phát từ não gọi là các dây thần kinh sọ. Các dây thần kinh xuất phát từ tủy sống gọi là các dây thần kinh tủy (hình 427).

Sau đó phần đầu của ống thần kinh được phân hoá thành ba bong thần kinh là bong trước, bong giữa và bong sau. Ở những động vật có xương sống bậc cao hơn, các bong này sẽ tiếp tục phân hoá thành cấu trúc của não là não trước, não giữa và não sau.



Hình 426. Sự phát triển não của phôi động vật có xương sống.

A. Nhím; 2. Chuột; 3. Chó; 4. Khỉ;
5. Khỉ Antrop; 6. Người.



Hình 427. Hình thái hệ thần kinh trung ương của một số loài động vật.

A. Ếch; B. Thỏ; C. Chó.

1. Hành khứu; 2. Bán cầu đại não; 3. Não trung gian; 4. Não giữa; 5. Tiểu não;
6. Hành não; 7. Tủy sống.

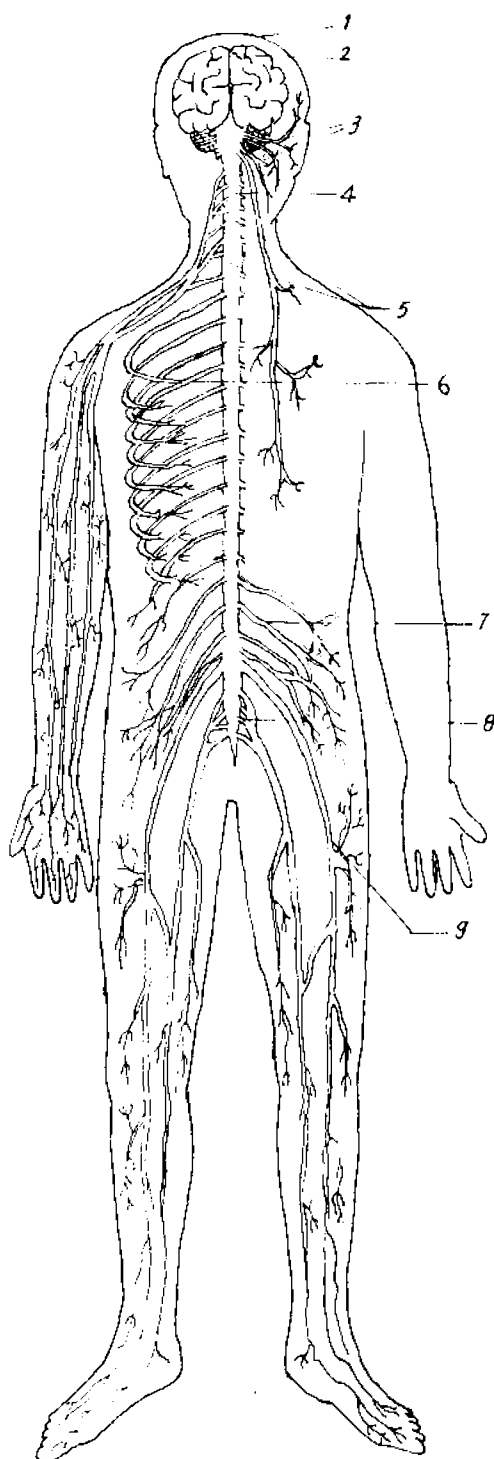
Ở cá miệng tròn, bong giữa và bong sau khá phát triển. Bong sau phát triển thành hành tủy. Tiểu não đã được hình thành tuy còn rất nhỏ. Bong giữa phát triển thành não giữa có cấu tạo khá phức tạp, là trung tâm xử lý các xung động thị giác. Bong trước còn kém phát triển và tạo thành thủy khứu giác nằm ép vào não trung gian.

Ở cá, do sống ở trong nước, vận động nhiều, hệ thần kinh phải luôn luôn đảm bảo trạng thái cân bằng của cơ thể nên tiểu não phát triển mạnh và chiếm ưu thế về mặt chức năng.

Ở lưỡng cư và bò sát, do chuyển lên sống ở trên cạn nên tiểu não và não sau kém phát triển, não giữa và não trước khá phát triển và có cấu tạo phức tạp. Não trước đã phân thành hai bán cầu liên quan với hành khứu giác. Tuy vậy, chức năng của não trước cơ bản vẫn là tiếp nhận và xử lý các thông tin về khứu giác.

Ở động vật có vú, não trước phát triển rất mạnh và có kích thước rất lớn, tạo thành hai bán cầu đại não có vai trò quan trọng trong việc tiếp nhận và xử lý các thông tin... Đồng thời, tiểu não cũng phát triển mạnh và trong tiểu não xuất hiện thêm các cấu trúc mới. **Trung tâm xử lý các loại thông tin cao cấp nhất là vỏ bán cầu đại não.**

Ở chim, não trước phát triển vừa phải. Các nhân dưới vỏ thuộc não trung gian giữ vai trò chủ yếu trong việc điều hoà hoạt động của cơ thể.



Hình 428. Sơ đồ cấu tạo hệ thần kinh người.

1. Hộp sọ; 2. Não; 3. Các dây thần kinh sọ;
4. Tủy sống; Các dây thần kinh tuỷ; 5. Các dây thần kinh cổ; 6. Các dây thần kinh ngực; 7. Các dây thần kinh thắt lưng; 8. Các dây thần kinh cùng;
9. Các dây thần kinh đùi.

II. CÁC NGUYÊN TẮC HOẠT ĐỘNG CƠ BẢN CỦA HỆ THẦN KINH

1. Nguyên tắc phản xạ

Khi có các tác nhân kích thích tác động vào cơ thể động vật thì cơ thể sẽ phản ứng lại bằng một hoạt động nhất định. Để có được những hoạt động đó thì phải có sự tham gia của hệ thần kinh. ***Phản ứng của cơ thể đối với các tác nhân kích thích tác động từ môi trường bên ngoài hoặc bên trong cơ thể với sự tham gia của trung ương thần kinh được gọi là phản xạ.***

Căn cứ vào quá trình phát sinh của phản xạ, có thể chia thành hai loại phản xạ là ***phản xạ có điều kiện*** và ***phản xạ không điều kiện***. Tuỳ theo cơ quan tham gia vào phản xạ và tuỳ tính chất của phản xạ có thể chia các phản xạ thành các phản xạ vận động, các phản xạ tiết, các phản xạ tim, mạch và các phản xạ tiêu hoá v.v...

Con đường để thực hiện một phản xạ được gọi là một cung phản xạ. Nói một cách khác, cung phản xạ là con đường dẫn truyền xung động thần kinh từ các receptor tới cơ quan đáp ứng. Cấu trúc của cung phản xạ thường gồm có năm khâu:

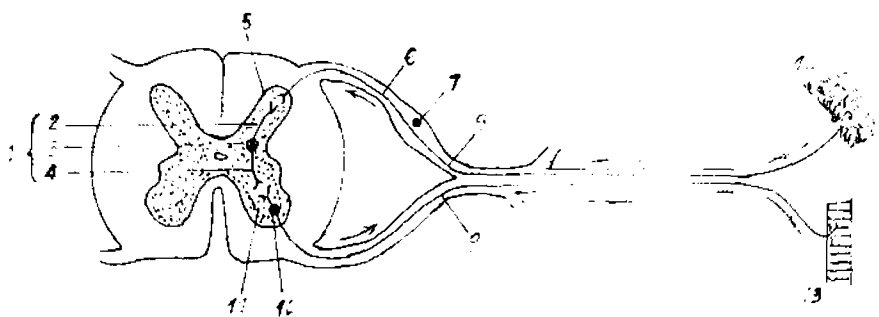
1. Khâu tiếp nhận: được cấu tạo bởi các receptor, có chức phận tiếp nhận tác nhân kích thích và biến năng lượng của tác nhân kích thích thành xung động thần kinh.

2. Khâu dẫn vào: được cấu tạo bởi các sợi thần kinh hướng tâm (các sợi thần kinh cảm giác), có chức phận dẫn truyền xung động thần kinh từ các receptor về trung ương thần kinh.

3. Khâu trung ương: được cấu tạo bởi các nơron, có chức phận tiếp nhận các xung động thần kinh từ các receptor gửi về, phân tích và tổng hợp các xung động đó để ra lệnh trả lời.

4. Khâu dẫn ra: được cấu tạo bởi các sợi thần kinh ly tâm (các sợi thần kinh vận động hoặc các sợi thần kinh tiết), có chức phận dẫn truyền xung động thần kinh từ trung ương thần kinh đến các cơ quan trả lời.

5. Khâu trả lời: được cấu tạo bởi các cơ hoặc các tuyến, có chức phận trả lời các tác nhân kích thích bằng cách co cơ hoặc tiết dịch (hình 429).

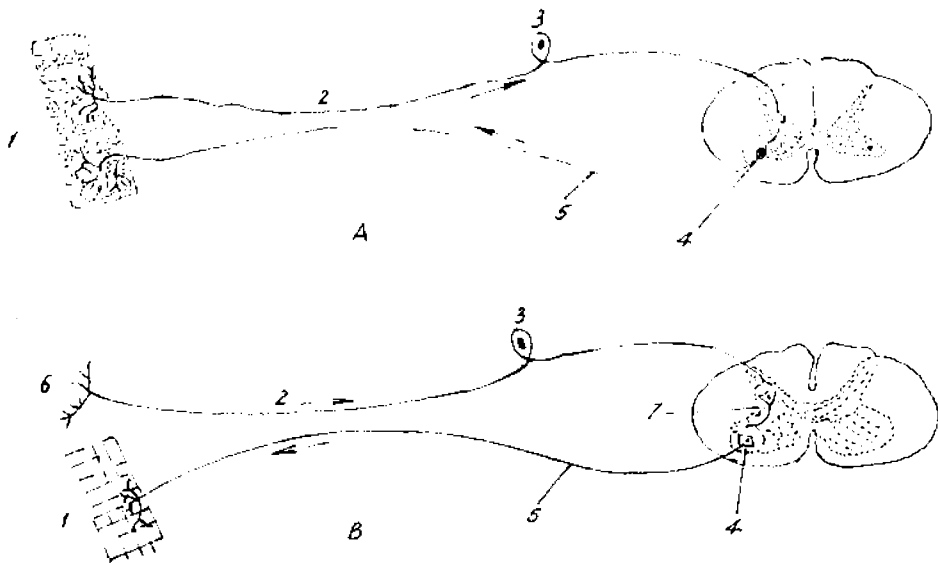


Hình 429. Sơ đồ cung phản xạ.

Đường truyền xung động được chỉ bằng các mũi tên.

1. Nơron phụ; 2. Nhánh; 3. Thân nơron; 4. Trục; 5. Synap giữa các nơron cảm giác và nơron phụ;
6. Trục của nơron cảm giác; 7. Thân của nơron cảm giác; 8. Nhánh của nơron cảm giác; 9. Trục của nơron vận động;
10. Thân của nơron vận động; 11. Synap giữa nơron phụ và nơron vận động;
12. Thụ quan ở da; 13. Cơ.

Khi có tác nhân kích thích tác động vào các receptor sẽ làm xuất hiện các xung động thần kinh. Các xung động thần kinh truyền theo các sợi thần kinh hướng tâm vào trung ương thần kinh. Khi đến trung ương thần kinh, đầu tận cùng của các sợi thần kinh hướng tâm có thể tiếp xúc với nơron vận động và truyền xung động thần kinh sang các nơron này, từ đó truyền tới cơ để gây co cơ. Như vậy, với những phản xạ loại này, đường hướng tâm chỉ có một loại nơron, đường ly tâm cũng chỉ có một loại nơron và cung phản xạ chỉ gồm hai loại nơron. Một số phản xạ như phản xạ đầu gối, khuỷu Asin và một số phản xạ cơ gân khác thuộc loại này. Nhưng trong phần lớn trường hợp, cung phản xạ không chỉ có hai loại nơron. Ngoài các nơron hướng tâm và các nơron ly tâm còn có các nơron trung gian làm nhiệm vụ liên hệ giữa nơron hướng tâm với nơron ly tâm (hình 430).



Hình 430. Sơ đồ cung phản xạ tủy.

- A. Cung phản xạ gồm hai nơron; B. Cung phản xạ gồm ba nơron.
 1. Cơ; 2. Sợi thần kinh hướng tâm; 3. Nơron cảm giác; 4. Nơron vận động;
 5. Sợi thần kinh ly tâm; 6. Cơ quan thụ cảm ở da; 7. Nơron trung gian.

Một cung phản xạ nguyên vẹn và đầy đủ phải gồm tất cả các khâu tiếp nhận tác nhân kích thích, dẫn truyền xung động thần kinh, phân tích, tổng hợp xung động và thực hiện phản xạ. Nếu cung phản xạ bị gián đoạn ở một khâu nào đó thì phản xạ không thể xảy ra. Ví dụ, khi dây thần kinh bị đứt, trung ương thần kinh bị ức chế, các receptor bị tổn thương... thì phản xạ không thể thực hiện được.

2. Nguyên tắc con đường chung cuối cùng

Một phản ứng nào đó có thể được gây ra bởi nhiều loại kích thích khác nhau tác động lên các receptor khác nhau. Điều đó chứng tỏ các xung động thần kinh từ nhiều đường hướng tâm khác nhau chạy về có thể được chuyển giao cho một đường ly tâm chung và đường ly tâm có thể là đường kết thúc chung của nhiều đường hướng tâm, tạo ra *con đường chung cuối cùng*.

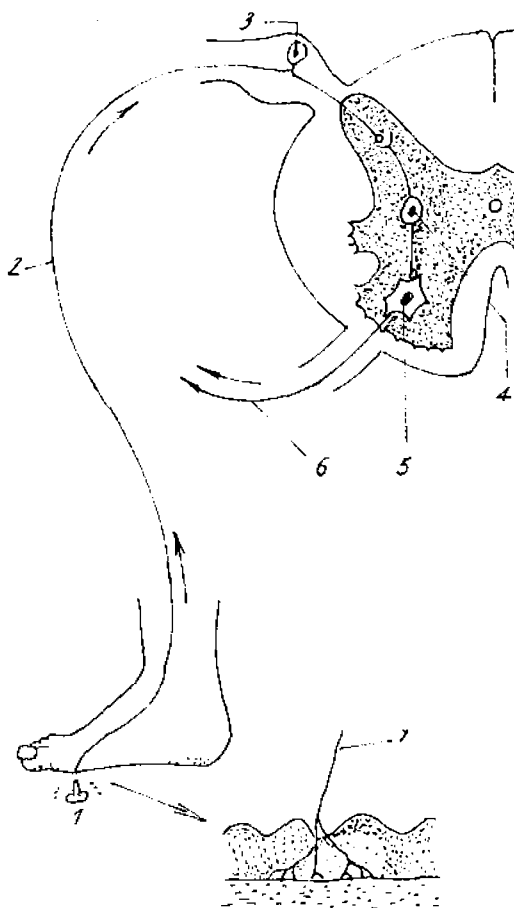
Việc tạo ra con đường chung cuối cùng trước hết phụ thuộc vào cấu tạo của trung ương thần kinh. Trong trung ương thần kinh, số lượng nơron hướng tâm nhiều gấp năm lần nơron ly tâm và các sợi thần kinh hướng tâm cũng có số lượng lớn gấp nhiều lần các sợi thần kinh ly tâm. Bởi vậy, đường ly tâm có thể là đường kết thúc chung của nhiều đường hướng tâm. Ví dụ, dây thần kinh tuỷ được tạo thành do sự kết hợp của rễ trước và rễ sau. Trong đó, rễ sau gồm các sợi thần kinh hướng tâm và rễ trước gồm các sợi thần kinh ly tâm. Trong rễ sau của các dây thần kinh tuỷ có chứa khoảng 1.268.000 sợi thần kinh hướng tâm, còn trong rễ trước chỉ chứa khoảng 407.000 sợi thần kinh ly tâm. Do đó, một nơron ly tâm có thể nằm trên cung của nhiều phản xạ khác nhau và một cơ có thể co khi nhiều receptor bị kích thích. Những xung động thần kinh theo nhiều đường hướng tâm khác nhau khi vào đến trung ương thần kinh được chuyển giao cho một số ít nơron trung gian rồi sau đó chuyển giao cho một số nơron ly tâm với số lượng còn ít hơn.

Trong sự tạo con đường chung cuối cùng còn có sự tham gia tích cực của quá trình ức chế. Quá trình ức chế có tác dụng ngăn cản sự chuyển giao hưng phấn sang các đường thần kinh khác, để tập trung vào một con đường chung.

Nguyên tắc đường kết thúc chung có một ý nghĩa sinh học rất lớn, nhờ đó mà một số kích thích khác nhau vẫn gây được những phản xạ giống nhau cần thiết cho sự tồn tại của động vật, như phản xạ lấy và nuốt thức ăn, phản xạ tự vệ và phản xạ sinh dục.

3. Nguyên tắc điểm ưu thế

Theo Ukhotomski, khi có hai phản xạ được thực hiện bởi một đường kết thúc chung, song tồn tại, thì phản xạ sẽ được tăng cường. Còn khi hai phản xạ được thực hiện bởi các đường thần kinh riêng thì một trong hai phản xạ có thể bị phản xạ kia kìm hãm. Trong trường hợp này, trong trung ương thần kinh có hai tiêu điểm cùng hưng phấn, trong đó, tiêu điểm hưng phấn



Hình 431. Phản xạ đa synap: phản xạ gập.

1. Kích thích; 2. Sợi thần kinh hướng tâm;
3. Nơron cảm giác; 4. Nơron trung gian;
5. Nơron vận động; 6. Sợi thần kinh ly tâm;
7. Cơ quan thụ cảm ở da.

manh chiếm ưu thế và lấn át tiêu điểm hưng phấn yếu. Tiêu điểm hưng phấn ưu thế có thể phát sinh trong các vùng cảm giác cũng như trong các vùng vận động. Tuy điều kiện kích thích và tùy tính không vững của hệ thần kinh ở từng thời điểm mà một tiêu điểm hưng phấn có thể tăng cường hoặc kìm hãm một tiêu điểm hưng phấn khác. Ví dụ, cảm giác đau khi một chi bị tổn thương sẽ tăng lên khi ta chạm khê vào chi đó; Vào mùa xuân, ếch dục có phản xạ ôm rất mạnh nên khi bị kích thích vào cơ thể, ếch không có phản xạ tự vệ mà chỉ tăng cường động tác ôm; Khi mèo đang thực hiện phản xạ đại tiện hoặc tiểu tiện thì phản xạ tự vệ bị ức chế.

Mức độ tác động của điểm hưng phấn ưu thế đối với điểm hưng phấn yếu hơn phụ thuộc vào nhiều yếu tố như hưng tính của điểm ưu thế, cường độ của tác nhân kích thích...

- Hưng tính của điểm ưu thế càng cao, hưng phấn càng bền vững thì khả năng tác động của điểm ưu thế đối với các điểm khác càng lớn.

- Các tác nhân kích thích yếu, dưới ngưỡng có tác dụng làm tăng hưng phấn ở điểm ưu thế. Một số hocmon và một số chất khác có tác dụng làm tăng hưng tính của điểm ưu thế.

- Điểm ưu thế có tính chất quán tính cho nên hưng phấn không chấm dứt ngay sau khi ngừng tác động. Điểm ưu thế giữ quán tính cho đến khi phản xạ trội đã thực hiện xong hoặc đến khi xuất hiện một điểm trội khác mạnh hơn.

- Điểm ưu thế luôn luôn đổi mới. Sự thay đổi điểm trội này bằng điểm trội khác được thể hiện ra bên ngoài bằng sự thay đổi chú ý. Các kết quả nghiên cứu tâm lý học đã góp phần củng cố nguyên tắc điểm ưu thế và chứng minh rằng lao động trí óc trong điều kiện quen thuộc đạt hiệu quả cao hơn trong điều kiện im lặng tuyệt đối. Trong lĩnh vực sư phạm người ta cũng áp dụng nguyên tắc điểm ưu thế trong việc dạy và học để tránh tình trạng đều đều, đơn điệu.

Nhờ có nguyên tắc điểm ưu thế mà có sự thống nhất về tính chất và định hướng của vận động. Trong một điều kiện nhất định chỉ có một số phản xạ cần thiết và đúng hướng được thực hiện, còn các phản xạ khác đều bị loại trừ.

4. Nguyên tắc liên hệ ngược

Khi các tác nhân kích thích tác động vào các receptor thì sẽ làm xuất hiện các xung động thần kinh. Các xung động thần kinh đó được gửi về trung ương thần kinh và gây ra phản xạ bằng cách co cơ hoặc tiết dịch. Khi các cơ hoặc các tuyến hoạt động sẽ làm cho các receptor bản thể ở các bộ phận này hưng phấn. Luồng hưng phấn này được truyền về trung ương thần kinh và báo cho trung ương thần kinh biết về trạng thái hoạt động của các cơ hoặc các tuyến. Đó chính là liên hệ ngược. Ví dụ, khi ta đi bộ, mỗi cử động của một cơ hay một nhóm cơ đều gây ra các luồng xung động thần kinh hướng tâm ngược gửi về trung ương thần kinh. Nhờ đó mà trung ương thần kinh có thể điều hoà trương lực giữa các nhóm cơ để có thể thực hiện những động tác tiếp theo. Sự liên hệ ngược không chỉ ở các phản xạ vận động mà còn ở các phản xạ dinh dưỡng như phản xạ hô hấp, tiêu hoá, bài tiết...

III. ĐẶC TÍNH CỦA CÁC TRUNG KHU THẦN KINH

Trong trung ương thần kinh có những vùng liên quan chặt chẽ với từng chức năng sinh lý của cơ thể. Mỗi vùng như vậy được gọi là một trung khu thần kinh.

Tuy nhiên, trung khu thần kinh không phải bao giờ cũng nằm tại một điểm mà có thể nằm rải rác trong nhiều phần khác nhau của trung ương thần kinh. Một nơron có thể tham gia vào nhiều phản xạ khác nhau, nghĩa là thuộc nhiều trung khu thần kinh khác nhau. Ví dụ, những nơron phụ trách cơ lưỡi tham gia vào những phản xạ bú, mút, nuốt, đảo thức ăn, nói... Bởi vậy, về căn bản, trung khu thần kinh không phải là một khái niệm giải phẫu mà là một khái niệm sinh lý. Đó là sự thống nhất tạm thời về chức phận của nhiều nơron góp phần thực hiện một phản xạ. Cũng có một số phản xạ được thực hiện nhờ sự tham gia của những nơron phân bố chủ yếu tại các điểm xác định của trung ương thần kinh. Ví dụ, trung khu hô hấp nằm ở hành tuỷ. Nhưng những nơron tham gia vào việc điều hoà hô hấp không chỉ nằm ở hành tuỷ mà còn có cả ở tuỷ sống và các phần khác của não. Các trung khu thần kinh có những đặc điểm cơ bản của chúng.

1. Sự dẫn truyền hưng phấn theo một chiều

Trong trung khu thần kinh, xung động thần kinh được dẫn truyền theo một chiều, từ các nơron hướng tâm sang các nơron ly tâm. Sự dẫn truyền xung động thần kinh theo một chiều của trung khu thần kinh là do khả năng dẫn truyền một chiều và có tính chất chọn lọc của synap quyết định bởi vì ở synap thần kinh, xung động thần kinh chỉ được dẫn truyền theo một chiều, từ màng trước synap qua khe hở synap sang màng sau synap. Trong cung phản xạ có hai nơron thì màng trước synap chính là đầu tận cùng trục dài của các nơron hướng tâm và màng sau synap chính là đầu tận cùng trục ngắn của nơron ly tâm. Trong các cung phản xạ có ba loại nơron thì xung động thần kinh được dẫn truyền một chiều, từ các nơron hướng tâm qua các nơron trung gian rồi sang các nơron ly tâm.

2. Sự dẫn truyền hưng phấn chậm trễ ở trung ương

Trong một cung phản xạ, xung động thần kinh được dẫn truyền trong các sợi thần kinh hướng tâm và các sợi thần kinh ly tâm với tốc độ rất nhanh nhưng dẫn truyền trong trung ương thần kinh với tốc độ chậm hơn nhiều nên thời gian phản xạ kéo dài nhất là ở trung ương thần kinh. Thời gian cần thiết để xung động thần kinh truyền từ các nơron hướng tâm sang các nơron ly tâm gọi là thời gian trung ương của phản xạ. Sự chậm trễ thời gian trung ương là do tính chất dẫn truyền chậm chạp của synap. Thời gian trung ương phụ thuộc vào số nơron và synap tham gia thực hiện phản xạ. Vì vậy, số nơron và synap tham gia phản xạ càng nhiều thì thời gian phản xạ càng dài. Thời gian trung ương của phản xạ chỉ có hai nơron tham gia là ngắn nhất vì xung động thần kinh chỉ đi qua một synap. Thời gian dẫn truyền xung động thần kinh qua synap tối thiểu là 0,3 phần nghìn giây, trung bình là 2 phần nghìn giây. Đối với những phản xạ phức tạp, thời gian trung ương có thể tăng lên đến 10 - 20 phần nghìn giây, thậm chí có khi lên tới 50 phần nghìn giây.

3. Tính không vững thấp

Các quá trình thần kinh trong các nơron có quán tính lớn hơn trong các sợi thần kinh. Bởi vậy, khi thời gian tác động của kích thích ngắn, dây thần kinh có phản ứng nhưng nơron thì không có phản ứng. Nhờ có tính không bền vững thấp nên xung động thần kinh còn để lại dấu vết trong các trung khu thần kinh một thời gian. Tính không vững của các trung khu thần kinh thấp nhưng lại dễ biến đổi. Các trung khu thần kinh có hưng tính thấp đối với các kích thích đơn độc và có hưng tính cao đối với các kích thích rung. Các trung khu thần kinh khác nhau thường có tính không vững khác nhau. Tính không vững của các nơron vận động cao hơn tính không vững của các nơron hướng tâm và nơron trung gian.

4. Khả năng biến đổi cường độ và nhịp xung động thần kinh

Trong các trung khu thần kinh có hiện tượng biến đổi cường độ và nhịp của xung động thần kinh, được thể hiện ở những điểm sau:

- Không phải tất cả mọi xung động thần kinh hướng tâm đều được chuyển giao cho các nơron ly tâm.
- Có thể chỉ có vài xung động thần kinh hướng tâm đến nhưng trung khu thần kinh lại trả lời bằng hàng loạt xung động thần kinh ly tâm.
- Sau khi xung động hướng tâm đã ngừng đến, trung khu thần kinh vẫn có thể gửi đi hàng loạt các xung động ly tâm.
- Sau những lần kích thích rung mạnh có thể xảy ra hiện tượng ức chế nối tiếp.

Sự biến đổi nhịp và cường độ xung động thần kinh không nhất thiết lúc nào cũng xảy ra. Trung khu thần kinh có thể gửi đi các xung động thần kinh ly tâm có nhịp và cường độ đúng như các xung động hướng tâm mà nó đã nhận được.

Nhờ khả năng biến đổi nhịp và cường độ của xung động thần kinh mà hoạt động phản xạ của các trung khu có thể được tăng cường hoặc bị ức chế. Cường độ của phản xạ phụ thuộc vào số nơron ly tâm ở trạng thái hưng phấn, vào tính không vững của chúng lúc ấy, vào nhịp và cường độ của các xung động thần kinh và vào sự trùng khớp của các xung động ly tâm cùng đến một cơ quan.

5. Hiện tượng cộng hưng phấn

Khi các tác nhân kích thích tác động vào cơ thể thì sẽ gây ra các phản xạ. Nhưng phản xạ chỉ xảy ra trong điều kiện là cường độ của tác nhân kích thích đạt đến giá trị nhất định. Còn nếu cường độ của các tác nhân kích thích quá yếu thì không gây được phản xạ. Cường độ tối thiểu của tác nhân kích thích đủ để gây phản xạ ban đầu được gọi là ngưỡng kích thích. Một kích thích đơn độc, có cường độ dưới ngưỡng thì không gây được phản xạ. Nhưng nếu nhiều kích thích dưới ngưỡng tác động đồng thời cùng một lúc hoặc tác động liên tiếp thì lại có thể gây được phản xạ. Đó là hiện tượng cộng hưng phấn của trung ương thần kinh.

Sự cộng hưng phấn là kết quả của sự tích lũy hưng phấn cục bộ trong các trung khu thần kinh. Hưng phấn xuất hiện trong các trung khu thần kinh không mất đi ngay sau khi ngừng tác động mà nó còn có thể tồn tại thêm một thời gian nữa. Nếu tác nhân kích thích tiếp sau tác động đúng lúc quá trình hưng phấn do tác nhân kích thích trước đã gây ra chưa tắt hẳn thì quá trình hưng phấn mới sẽ được tăng cường. Cứ làm như vậy thì cường độ hưng phấn sẽ dần dần tăng đến mức đủ mạnh để gây ra phản xạ. Chính vì vậy, nhịp tác động của các tác nhân kích thích có tầm quan trọng lớn đối với sự cộng hưng phấn. Sự cộng hưng phấn sẽ diễn ra nhanh hơn nếu các xung động thần kinh do lần kích thích sau đến đúng thời kỳ hưng khởi do xung động trước để lại.

6. Tác dụng kéo dài hưng phấn

Tác dụng kéo dài hưng phấn thể hiện ở sự kéo dài phản xạ một thời gian sau khi đã ngừng kích thích. Thời gian kéo dài hưng phấn phụ thuộc vào cường độ của tác nhân kích thích, vào thời gian tác động lên các cơ quan thụ cảm và có thể dài gấp mấy lần thời gian kích thích receptor. Dấu vết của các xung động thần kinh để lại trong các trung khu thần kinh có thể kéo dài hàng phút, hàng giờ, hàng ngày, hàng tháng và có khi hàng năm.

7. Hiện tượng quy tụ hưng phấn

Có trường hợp nhiều receptor bị kích thích đồng thời nhưng xung động thần kinh chỉ được truyền cho một số neuron xác định và chỉ có một nhóm cơ co. Điều đó chứng tỏ rằng hưng phấn từ nhiều nguồn đã được quy tụ về một nhóm neuron nhất định.

8. Sự biến đổi hưng tính

Sự phát sinh hưng phấn ở một trung khu thần kinh có thể làm cho hưng tính của trung khu đó tăng lên, còn sự phát sinh ức chế ở những trung khu thần kinh khác lại có thể làm cho hưng tính của trung khu đó giảm xuống. Do quá trình hưng phấn và ức chế luôn thay thế lẫn nhau nên hưng tính của các trung khu thần kinh luôn biến đổi. Bởi vậy, không có ngưỡng kích thích cố định để gây phản xạ. Các synap có thể ở trạng thái hưng tính thấp hoặc hưng tính cao trong nhiều ngày liên tiếp. Có một số chất môi giới và một số dược phẩm có khả năng phục hồi hưng tính bình thường của các synap.

9. Hưng phấn và ức chế trung ương

Trung ương thần kinh có thể gây hưng phấn hoặc ức chế các phản xạ do tuỷ sống phụ trách. Xechenov (1862) nhận thấy khi kích thích thùy thị giác ở não ếch có thể gây ra sự ức chế các phản xạ vận động của tuỷ sống. Ximonov (1866) đã chứng minh rằng hiện tượng ức chế thần kinh trung ương cũng có cả ở động vật đông nhiệt. Người ta còn chứng minh rằng, não không những có thể gây ức chế phản xạ của tuỷ sống mà còn có thể làm tăng cường chúng.

Trong các synap của trung ương thần kinh, chất môi giới hoá học cho các quá trình thần kinh là axetylcholin. Axetylcholin với nồng độ thấp thì gây hưng phấn còn với nồng độ cao thì

lại gây ức chế. Ngoài ra, còn một số chất khác cũng có khả năng tác động lên synap như adrenalin, noradrenalin, axit béo amino - gama và một số loại polypeptit.

10. Tính phản ứng đối với sự thiếu oxy và rối loạn tuần hoàn

Hoạt động của hệ thần kinh lệ thuộc vào sự cung cấp máu và oxy một cách chặt chẽ hơn so với các hệ cơ quan khác của cơ thể.

Để đảm bảo sự hoạt động, các trung khu thần kinh cần rất nhiều oxy. Nhu cầu oxy của não lớn gấp 10- 20 lần so với các cơ quan khác trong cơ thể. Khi hoạt động, trao đổi chất của các trung khu thần kinh tăng lên rõ rệt nên nhu cầu oxy cũng tăng lên. Ví dụ, khi hưng phấn nhu cầu oxy của tuỷ sống tăng gấp từ ba đến bốn lần so với lúc bình thường. Bởi vậy, các trung khu thần kinh phản ứng lại rất nhanh đối với sự đói oxy và các rối loạn trong hoạt động tuần hoàn. Ví dụ, khi huyết áp giảm sẽ ảnh hưởng đến hoạt động của bán cầu não và có thể gây ngất.

Các trung khu thần kinh cũng có phản ứng nhanh chóng đối với một số "chất độc thần kinh" như rượu, chất gây tê, stricnin, các loại ma tuý v.v... Các chất gây tê làm tê liệt hoạt động của các trung khu thần kinh, còn stricnin lại làm tăng hưng tính của các trung khu thần kinh.

IV. CẤU TẠO VÀ CHỨC NĂNG SINH LÝ CỦA HỆ THẦN KINH NGƯỜI

Hệ thần kinh gồm có hai phần chính: thần kinh ngoại biên và thần kinh trung ương. Phần thần kinh ngoại biên gồm có các receptor và dây thần kinh. Phần thần kinh trung ương gồm có tuỷ sống nằm trong cột xương sống và não nằm trong hộp sọ. Não là phần phát triển nhất của trung ương thần kinh và đã được phân hoá thành một số cấu trúc có chức năng khác nhau: hành tuỷ, tiểu não, não giữa, não trung gian và bán cầu đại não.

1. Phần thần kinh ngoại biên

1.1. Các receptor

Về cơ bản, *receptor* là đầu tận cùng của các sợi thần kinh, phân bố ở khắp nơi trong cơ thể, có nhiệm vụ tiếp nhận các tác nhân kích thích và biến năng lượng của các tác nhân kích thích thành xung động thần kinh. Xung động thần kinh được gửi về trung ương thần kinh. Ở đó phân tích và làm xuất hiện các cảm giác.

Trong cơ thể có nhiều loại receptor. Tuỳ theo vị trí của receptor có thể phân loại các receptor thành receptor trong (nội thụ quan) và receptor ngoài (ngoại thụ quan). Tuỳ theo tính chất của các tác nhân kích thích, có thể phân loại các receptor thành receptor thị giác, receptor thính giác, receptor xúc giác, receptor vị giác, receptor khứu giác, receptor đau và receptor bản thể.

Các receptor có thể cấu tạo rất đơn giản, chỉ là đầu trần của các sợi thần kinh như receptor đau, hoặc là các tiểu thể như receptor xúc giác, nhiệt độ. Các receptor có thể là các tế bào như receptor khứu giác, vị giác hoặc là các bộ phận phức tạp như receptor thị giác (mắt), receptor thính giác (tai).

1.2. Dây thần kinh

Dây thần kinh là bó sợi thần kinh được bao bọc chung bởi màng myelin. Trong cơ thể người có nhiều dây thần kinh. Các dây thần kinh có nhiệm vụ đảm bảo mối liên hệ giữa trung ương thần kinh với các bộ phận, các cơ quan trong cơ thể. Những dây thần kinh chỉ gồm các sợi thần kinh hướng tâm, có nhiệm vụ dẫn truyền xung động thần kinh từ các receptor về trung ương thần kinh được gọi là *dây thần kinh hướng tâm*. Những dây thần kinh chỉ gồm các sợi thần kinh ly tâm, có nhiệm vụ dẫn truyền xung động thần kinh từ trung ương thần kinh đến các cơ quan trong cơ thể được gọi là *dây thần kinh ly tâm*. Những dây thần kinh gồm cả hai loại sợi hướng tâm và ly tâm được gọi là *dây thần kinh pha*. Trong dây thần kinh pha, các sợi hướng tâm dẫn truyền xung động thần kinh từ các receptor về trung ương thần kinh và các sợi ly tâm dẫn truyền xung động thần kinh từ trung ương thần kinh đến các cơ quan trong cơ thể.

Trong cơ thể, các dây thần kinh xuất phát từ não và từ tuỷ sống.

Các dây thần kinh xuất phát từ não gồm 12 đôi và gọi là các dây thần kinh sọ, được đánh số từ I đến XII (hình 432). Trong đó:

- Đôi số I là đôi dây thần kinh *khứu giác*.

- Đôi số II là đôi dây thần kinh *thị giác*.

- Đôi số III là đôi dây thần kinh *vận nhãn chung*.

- Đôi số IV là đôi dây thần kinh *cảm động*.

- Đôi số V là đôi dây thần kinh *sinh ba*.

- Đôi số VI là đôi dây thần kinh *vận nhãn ngoài*.

- Đôi số VII là đôi dây thần kinh *mặt*.

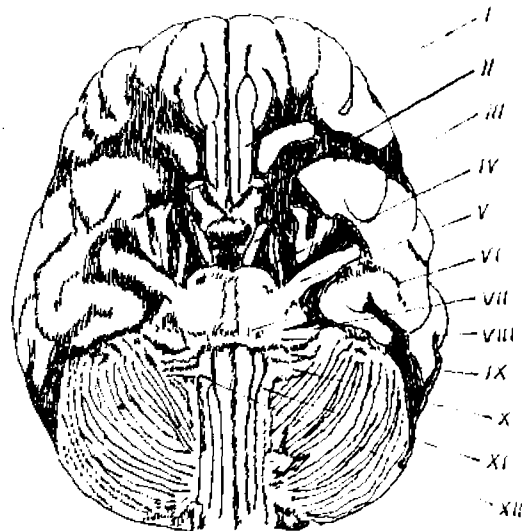
- Đôi số VIII là đôi dây thần kinh *thính giác*.

- Đôi số IX là đôi dây thần kinh *lưỡi hầu*.

- Đôi số X là đôi dây thần kinh *mê tẩu* (dây thần kinh *phế vị*).

- Đôi số XI là đôi dây thần kinh *gai sống*.

- Đôi số XII là đôi dây thần kinh *dưới lưỡi*.



Hình 432. Sơ đồ phân bố các đôi dây thần kinh sọ.

I. Dây thần kinh khứu giác; II. Dây thần kinh thị giác; III. Dây thần kinh vận nhãn chung; IV. Dây thần kinh cảm động; V. Dây thần kinh sinh ba; VI. Dây thần kinh vận nhãn ngoài; VII. Dây thần kinh mặt; VIII. Dây thần kinh thính giác; IX. Dây thần kinh lưỡi hầu; X. Dây thần kinh mê tẩu; XI. Dây thần kinh gai sống; XII. Dây thần kinh dưới lưỡi.

Trong đó, các đôi I, II, VIII là các đôi dây thần kinh hướng tâm, các đôi III, VI, XI, XII là các đôi dây thần kinh ly tâm và các đôi IV, V, VII, IX, X là các đôi dây thần kinh pha.

Các đôi dây thần kinh sọ được phân bố ở những vị trí nhất định và có chức năng nhất định:

+ **Đôi dây I** (dây khứu giác) là đôi dây thần kinh hướng tâm, gồm hai dải nhỏ nằm ở mặt dưới bán cầu đại não, gọi là hành khứu giác, dẫn truyền xung động từ các receptor khứu giác ở mũi về bán cầu đại não.

+ **Đôi dây II** (dây thị giác) là đôi dây thần kinh hướng tâm, gồm hai bó: bó trong đi đến củ não trên và gò thị, bó ngoài đi đến thể gối ngoài. Dây thị giác dẫn truyền xung động hướng tâm từ receptor thị giác ở mắt về não giữa và não trung gian.

+ **Đôi dây III** (dây vận nhãn) và **dây IV** (dây cảm động) là các đôi dây thần kinh ly tâm, dẫn truyền xung động từ não giữa tới mắt.

+ **Đôi dây V** (dây sinh ba) là đôi dây thần kinh pha. Các sợi hướng tâm của dây này dẫn truyền xung động từ da đầu, niêm mạc mắt, màng nhày của mũi, miệng, các receptor vị giác ở 2/3 phía trước lưỡi, màng não cứng, cốt mạc của xương mặt và răng về hành tuỷ. Các sợi vận động dẫn truyền xung động từ tuỷ sống tới các cơ nhai.

+ **Đôi dây VI** (dây vận nhãn ngoài) là đôi dây thần kinh vận động, chỉ có một loại sợi dẫn truyền xung động từ hành tuỷ tới cơ thẳng ngoài của mắt.

+ **Đôi dây VII** (dây mặt) là đôi dây thần kinh pha. Các sợi ly tâm dẫn truyền xung động tới tất cả các cơ nét mặt, cơ vành tai, cơ bàn đạp, cơ bám da cổ, cơ sụn móng - dưới lưỡi và bụng sau của cơ hai thân hàm dưới. Các sợi thần kinh tiết dẫn truyền xung động tới tuyến nước mắt, hai đôi tuyến nước bọt dưới hàm và dưới lưỡi. Các sợi ly tâm dẫn truyền xung động từ các thụ quan vị giác ở phần trước lưỡi về hành tuỷ.

+ **Đôi dây VIII** (dây thính giác) là đôi dây thần kinh hướng tâm, gồm hai nhánh: dây thần kinh ốc tai là dây thần kinh thính giác, dẫn truyền xung động từ ốc tai và dây tiền đình dẫn truyền xung động từ ống bán khuyên và bộ máy tiền đình về hành tuỷ.

+ **Đôi dây IX** (dây lưỡi hầu) là đôi dây thần kinh pha. Các sợi vận động dẫn truyền xung động từ hành tuỷ tới các cơ hầu. Các sợi thần kinh tiết dẫn truyền xung động tới đôi tuyến nước bọt mang tai. Các sợi hướng tâm dẫn truyền xung động từ các receptor của xoang động mạch cổ, từ các thụ quan vị giác ở 1/3 phần sau lưỡi..., từ vòm tai và màng nhĩ về hành tuỷ.

+ **Đôi dây X** (dây mê tẩu) là đôi dây thần kinh pha. Các sợi vận động dẫn truyền xung động tới các cơ của khẩu cái mềm, cơ vòng hầu, các cơ thanh quản và các cơ trơn ở ống tiêu hoá, tim, khí quản, phế quản và một phần mạch máu. Các sợi thần kinh tiết dẫn truyền xung động tới các tuyến tiết dịch vị và tuyến tụy, gan, thận. Các sợi hướng tâm dẫn các xung động từ các receptor của khẩu cái mềm, mặt sau của hầu, ống tiêu hoá, thanh quản, phổi và các đường hô hấp, cơ tim, gốc động mạch chủ và ống tai ngoài về hành tuỷ.

+ **Đôi dây XI** (dây gai sống) là đôi dây thần kinh vận động, chỉ gồm các sợi vận động dẫn truyền xung động tới cơ ức-đòn-chũm và cơ thang.

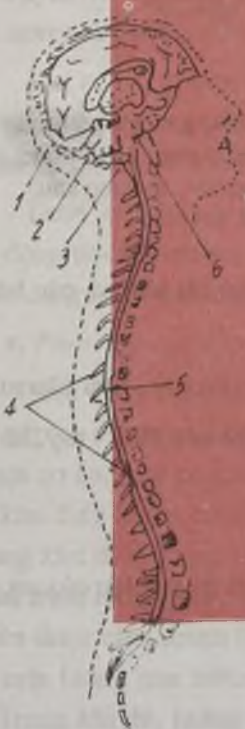
+ **Đôi dây XII** (dây dưới lưỡi) là đôi dây thần kinh vận động, chỉ gồm có các sợi thần kinh vận động, dẫn truyền xung động tới tất cả các cơ lưỡi.

- Các dây thần kinh xuất phát từ tủy sống gồm 31 đôi, gọi là các dây thần kinh tủy. Trong đó, đoạn cổ có tám đôi; đoạn ngực có 12 đôi, đoạn thắt lưng có năm đôi, đoạn cùng có năm đôi và đoạn cụt có một đôi. Tất cả các dây thần kinh tủy đều là dây thần kinh pha, trong mỗi dây có cả sợi hướng tâm và sợi ly tâm. Các sợi hướng tâm xuất phát từ rãnh bên ở phía sau tạo thành rễ sau. Các sợi ly tâm xuất phát từ rãnh bên ở phía trước tạo thành rễ trước. Khi ra khỏi tủy sống hai rễ này nhập lại làm một tạo thành dây thần kinh tủy. Ở động vật có xương sống bậc thấp chưa có sự phân bố các sợi hướng tâm và ly tâm vào các rễ sau và rễ trước một cách rõ rệt. Ngoài ra, ở các động vật có xương sống bậc cao cũng có những trường hợp ngoại lệ: xung động ly tâm trong các sợi giãn mạch chạy tới cơ trơn của mạch máu không phải theo rễ trước mà theo rễ sau. Cũng có một số sợi hướng tâm từ các nội quan đi vào tủy sống không phải theo rễ sau mà theo rễ trước.

2. Phần thần kinh trung ương

2.1. Tủy sống

2.1.1. Cấu tạo của tủy sống



Hình 433. Tủy sống nằm trong cột sống.

1. Não; 2. Tiểu não; 3. Hành tủy; 4. Cột sống;
5. Tủy sống; 6. Não trung gian.



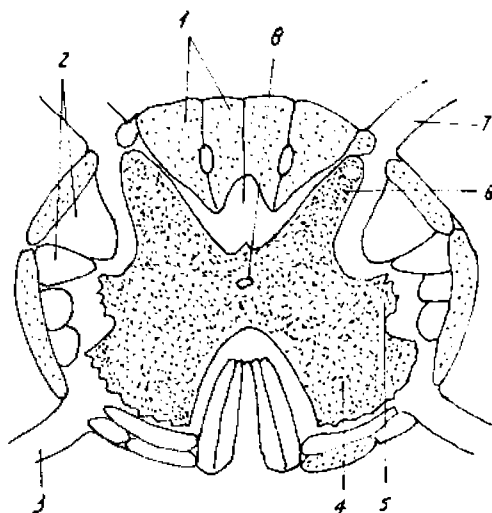
Hình 434. Sơ đồ cấu tạo của tủy sống.

1. Chất trắng; 2. Chất xám; 3. Rễ sau; 4. Rễ trước;
5. Dây thần kinh tủy; 6. Rãnh trước;
7. Màng tủy sống; 8. Cột xương sống.

Dọc tuỷ sống có hai rãnh lớn là rãnh trước và rãnh sau và mỗi nửa của tuỷ sống có hai rãnh bên nhỏ hơn. Tuỷ sống có cấu tạo theo tiết đoạn và tổng số có 31 tiết đoạn. Các tiết đoạn thông với nhau qua ống tuỷ. Thành phần cấu tạo của tuỷ sống gồm có chất trắng và chất xám. Chính giữa tuỷ sống là ống tuỷ.

Ống tuỷ thông với não thất IV ở hành tuỷ và chứa dịch não tuỷ, tham gia vào việc thực hiện sự trao đổi chất của tuỷ sống.

Bao quanh ống tuỷ là chất xám. Cắt ngang tuỷ sống cho thấy chất xám có hình chữ H hoặc hình con bướm, mỗi bên chia thành hai sừng: sừng trước và sừng sau. Riêng ở đoạn ngực và phần trên của đoạn thắt lưng còn có thêm sừng bên nằm giữa sừng trước và sừng sau. Sừng trước chứa neuron vận động, sừng sau chứa neuron cảm giác, sừng bên chứa neuron dinh dưỡng. Phần trung gian của chất xám, nằm gần ống tuỷ chứa các neuron trung gian (hình 435).



Hình 435. Sơ đồ cắt ngang của tuỷ sống.

1. Các bó lên; 2. Các bó xuống; 3. Rễ trước;
4. Sừng trước; 5. Sừng bên; 6. Sừng sau;
7. Rễ sau; 8. Ống tuỷ.

Chất trắng nằm ở bên ngoài, bao quanh chất xám và tập hợp lại thành các bó thần kinh chạy dọc tuỷ sống. Các bó thần kinh này đảm bảo mối liên hệ giữa các phần khác nhau của tuỷ sống và giữa tuỷ sống với não. Trong đó có các bó dẫn truyền xung động hướng tâm (đi lên) và các bó dẫn truyền xung động ly tâm (đi xuống):

- Các bó ly tâm gồm bó Goll, bó Burdach, bó tuỷ - tiểu não trước, bó tuỷ - tiểu não sau,
- Các bó ly tâm gồm bó mác - tuỷ, bó tháp thẳng, bó lưới - tuỷ, bó tiền đình - tuỷ, bó tháp bên, bó đỏ - tuỷ, bó đôi thị - tuỷ.

2.1.2. Chức năng sinh lý của tuỷ sống

Tuỷ sống có các chức năng chủ yếu là thực hiện phản xạ, điều tiết trương lực của cơ, phối hợp các động tác vận động và dẫn truyền xung động thần kinh.

a. Chức năng phản xạ của tuỷ sống

Tuỷ sống phụ trách các phản xạ không điều kiện.

Trong tuỷ sống có các trung khu của nhiều phản xạ. Tuỷ sống tham gia vào việc thực hiện tất cả các phản xạ vận động phức tạp của cơ thể. Phản xạ đơn giản nhất của tuỷ sống là phản xạ đầu gối.

+ Tuỷ sống là trung khu của các phản xạ không điều kiện dinh dưỡng.

+ Trong tuỷ sống có các trung khu của hệ thần kinh giao cảm nên tuỷ sống có chức năng điều hoà hoạt động của các nội quan trong cơ thể thông qua hệ thần kinh giao cảm và phó giao cảm. Chính vì vậy, tuỷ sống điều hoà hoạt động của hệ tim mạch, của hệ bài tiết, hệ tiêu hoá và hệ sinh dục.

Mỗi phần xạ của tuỷ sống thường do một đoạn của tuỷ sống phụ trách. Ví dụ, phần tuỷ sống ở đốt cổ 3-5 có trung khu vận động của cơ hoành, ở đốt cổ 5-6 phụ trách các cơ nhị đầu và cơ trâm quay ở tay, ở đốt cổ 6-8 phụ trách cơ tam đầu, ở đốt thắt lưng 2-4 phụ trách phần xạ đầu gối, ở các đốt cùng 1-2 phụ trách phần xạ gân asin và phần xạ gân bàn chân, ở các đốt ngực 8-12 phụ trách phần xạ da bụng và ở đoạn cùng có trung khu phần xạ đại tiện, tiểu tiện và phần xạ sinh dục.

b. Chức năng điều tiết trương lực của cơ

Tuỷ sống tham gia điều tiết trương lực của các cơ vân từ cổ trở xuống nhờ hoạt động của các nơron vận động alpha (α) và gamma (γ), các receptor bản thể nằm xen kẽ giữa các sợi cơ (thoi cơ) và trong gân (thụ quan Golgi). Một đầu của thoi cơ bám vào sợi cơ và một đầu bám vào gân. Phần giữa của thoi cơ phình rộng ra, trong đó có các sợi xoắn kiểu lò xo, trên các lò xo có tận cùng của các sợi thần kinh cảm giác. Cơ chế điều hoà trương lực của cơ như sau:

- Khi cơ giãn, trương lực của cơ giảm, thoi cơ bị kéo căng làm xuất hiện xung động thần kinh, truyền về tuỷ sống, qua nơron trung gian đến hoạt hoá các nơron vận động α . Xung động từ các nơron α truyền tới các sợi cơ vân gây co cơ làm tăng trương lực của cơ.

- Khi cơ co, trương lực của cơ tăng, receptor Golgi hoạt động, xung động được gửi về tuỷ sống, qua nơron trung gian đến ức chế các nơron α , luồng xung động từ nơron α đến cơ bị ngắt làm cho cơ giãn ra, trương lực cơ giảm xuống.

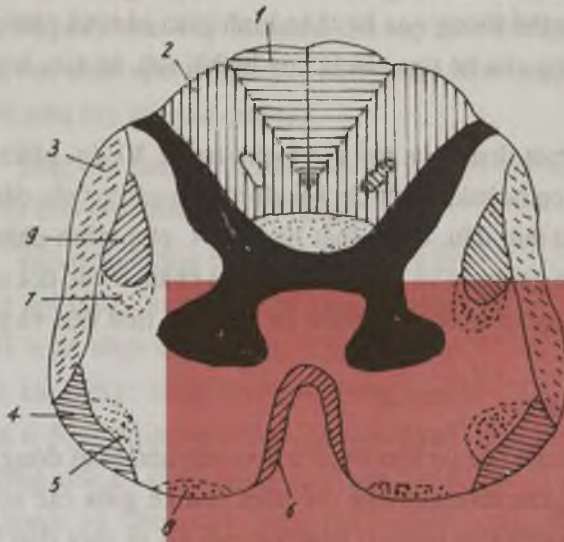
- Dưới ảnh hưởng của tổ chức lưới, trạng thái hưng phấn của các nơron γ luôn duy trì. Xung động từ các nơron γ truyền đến các tơ cơ ở hai đầu thoi cơ làm cho chúng có xu hướng co lại, kéo căng lò xo thoi cơ. Do đó, trương lực của cơ luôn luôn được duy trì.

c. Phối hợp các động tác vận động

Nhiều động tác của cơ thể được thực hiện nhờ sự phân phối thần kinh đối lập. Ví dụ, khi đi, cơ gấp và cơ duỗi của cùng một chân hoặc hai cơ tương ứng ở hai chân luôn ở trạng thái đối lập, một cơ co, một cơ duỗi. Bởi vậy, khi trung khu thần kinh điều khiển cơ gấp hưng phấn thì trung khu điều khiển cơ duỗi bị ức chế. Ngược lại, khi trung khu điều khiển cơ duỗi hưng phấn thì trung khu điều khiển cơ gấp bị ức chế. Cơ chế chi phối thần kinh đối lập được thực hiện nhờ các quá trình hưng phấn và ức chế diễn ra đồng thời trong tuỷ sống. Các xung động thần kinh ở một bên được chia thành hai luồng: một luồng đến các nơron α chi phối cơ gấp làm cho cơ gấp co và một luồng qua nơron trung gian đến ức chế các nơron chi phối cơ duỗi làm cho cơ duỗi giãn. Trong khi đó, luồng xung động ở bên đối diện cũng chia thành hai luồng: một luồng đến các nơron α chi phối cơ duỗi làm cho cơ duỗi co và một luồng qua nơron trung gian đến ức chế các nơron chi phối cơ gấp làm cho cơ gấp giãn. Kết quả là khi chân này co thì chân kia duỗi.

c. Chức năng dẫn truyền của tuỷ sống

Các xung động thần kinh từ tuỷ sống được dẫn truyền lên não và từ não được dẫn truyền xuống tuỷ sống nhờ các bó thần kinh trong tuỷ sống.



Hình 436. Sơ đồ cắt ngang tủy sống và vị trí các bó trong tủy sống.

1. Bó Goll; 2. Bó Burdach; 3. Bó Flechsig;
4. Bó Gower; 5. Bó tủy - đôi thị;
6. Bó tháp trước; 7. Bó nhân đỏ - tủy;
8. Bó tiền đình - tủy; 9. Bó tháp bên.

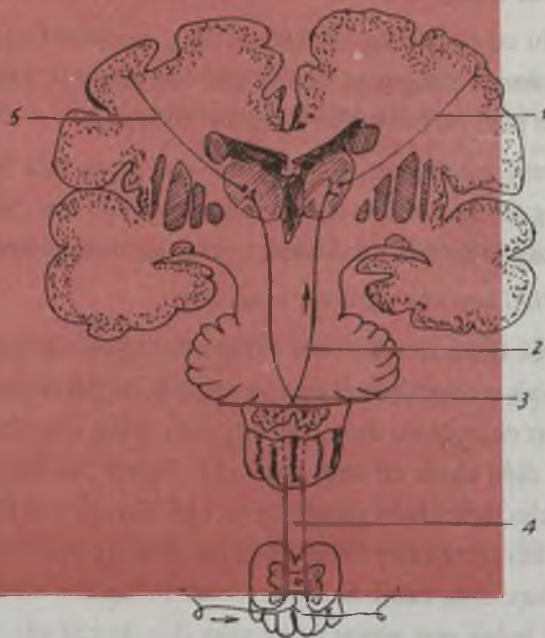
Các đường dẫn truyền đi lên

Các đường dẫn truyền đi lên (hình 438) nằm ở các cột sau và các cột bên của tủy sống.

+ Các đường dẫn truyền đi lên nằm ở các cột sau gồm có:

- Bó Goll nằm ở cột sau của tủy sống, dẫn truyền xung động hướng tâm từ các receptor ở chân sau và phần dưới của thân.
- Bó Burdach cũng nằm ở cột sau của tủy sống, dẫn truyền xung động hướng tâm từ các receptor ở chi trước và phần trên của thân.

+ Các đường dẫn truyền đi lên nằm ở các cột bên gồm có:



Hình 437. Đường dẫn truyền cảm giác sâu có ý thức (bó Goll và Burdach).

- 1 và 5. Chặng ba; 2. Chặng hai; 3. Bắt chéo cảm giác;
4. Chặng một.

- Bó Gower (bó tủy-tiểu não trước) và bó Flechig (bó tủy- tiểu não sau) dẫn truyền xung động hướng tâm từ các receptor bản thể.
- Bó tủy - đôi não dẫn truyền xung động hướng tâm từ các receptor đau, receptor nhiệt, receptor xúc giác và áp lực và từ các nội quan.

Các đường dẫn truyền đi xuống

Các đường dẫn truyền đi xuống (hình 439) gồm có:

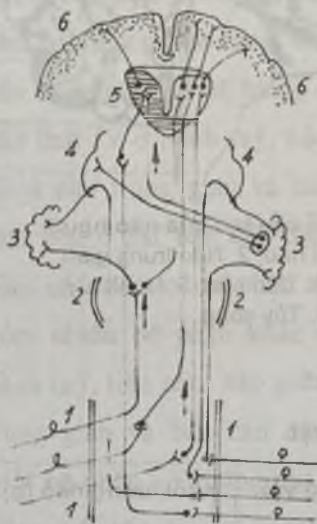
+ Các bó tháp dẫn truyền xung động ly tâm từ vỏ não đến các nơron vận động ở sừng trước của tủy sống, gây ra các vận động có ý thức. Các bó tháp gồm có hai bó tháp trước và hai bó tháp bên:

- Bó tháp trước (còn được gọi là bó tháp thẳng) bắt chéo ở tủy sống.
- Bó tháp bên (còn được gọi là bó tháp chéo) bắt chéo ở hành tủy.

+ Các bó ngoại tháp dẫn truyền các xung động ly tâm gây ra các vận động không ý thức.

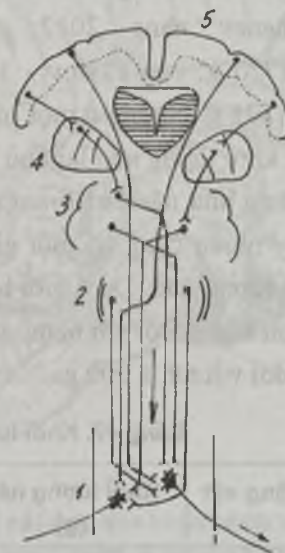
Các bó ngoại tháp gồm có:

- Bó nhân đỏ - tủy dẫn truyền xung động từ nhân đỏ xuống tủy sống.
- Bó tiền đình - tủy dẫn truyền xung động từ nhân tiền đình xuống tủy sống.
- Bó thể lưới - tủy sống dẫn truyền xung động từ thể lưới xuống tủy sống.
- Bó mái - tủy sống dẫn truyền xung động từ nhân mái xuống tủy sống.



Hình 438. Các đường dẫn truyền đi lên.

1. Tủy sống; 2. Hành tủy; 3. Tiểu não; 4. Não giữa;
5. Đôi thị; 6. Vỏ não.

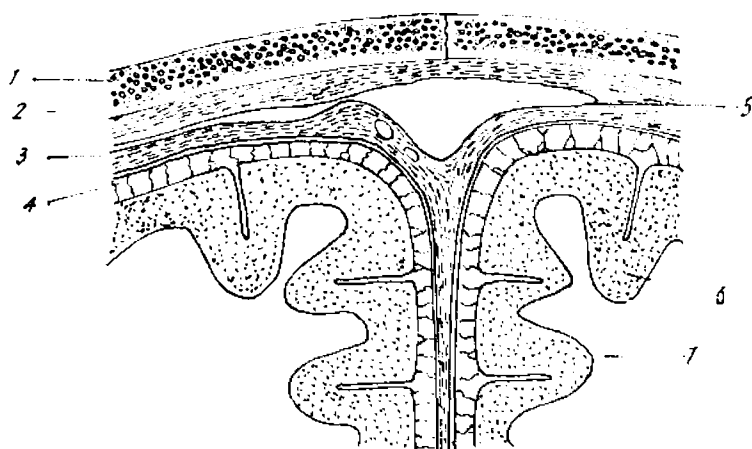


Hình 439. Đường dẫn truyền đi xuống.

1. Tủy sống; 2. Hành tủy; 3. Tiểu não;
4. Đôi thị; 5. Vỏ não.

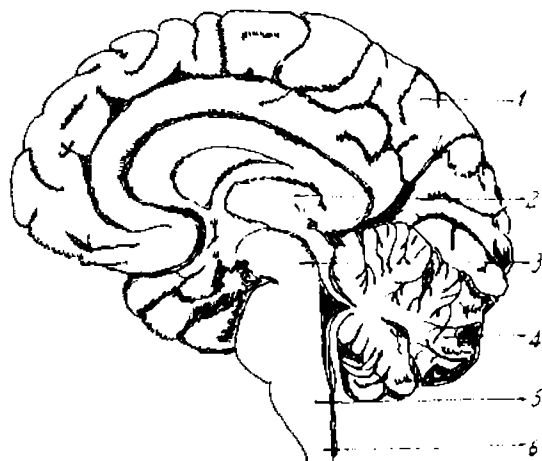
2.2. Não

Ở người và động vật bậc cao, não là bộ phận phát triển nhất của hệ thần kinh. Não của hầu hết các động vật đều có khối lượng nhỏ hơn so với não người (bảng 47). Ví dụ, não khỉ Gorila, tinh tinh, ngựa, bò. Một số động vật có khối lượng não lớn nhưng so với khối lượng cơ thể thì não cũng chỉ chiếm một tỉ lệ rất nhỏ như cá Denphin, voi, cá voi. Đối với người trưởng thành, khối lượng não chiếm khoảng 1/40 khối lượng cơ thể, trung bình ở nam là 1286 g và ở nữ là 1260g. Ở người không thấy có mối tương quan giữa khối lượng tuyệt đối của não với sự phát triển trí tuệ. Ở một số người có tài năng, khối lượng não vượt quá trị số trung bình. Ví dụ như não của Turghenev nặng 2012 g, của Bechchierev - 1720 g, của Pavlov - 1653 g, của Mendeleeev- 1571 g. Nhưng ở một số người có tài năng khác, khối lượng não lại nhỏ hơn trị số trung bình. Ví dụ như não của Frangxoa chỉ nặng 1017 g. Tuy nhiên cũng có một giới hạn nhất định về khối lượng não. Dưới giới hạn này thì trí tuệ kém phát triển. Đối với nam, giới hạn này là 1000 g và đối với nữ là 900 g.



Hình 440. Cấu tạo của màng não.

1. Xương sọ; 2. Màng cứng; 3. Màng xốp; 4. Màng nhện;
5. Xoang mạch máu; 6. Vỏ não; 7. Chất trắng.



Hình 441. Sơ đồ cấu tạo của não người.

1. Bán cầu đại não; 2. Não trung gian;
3. Não giữa; 4. Tiểu não; 5. Hành tủy;
6. Tủy sống.

Bảng 47. Khối lượng não của các loài động vật

Số thứ tự	Loài động vật	Khối lượng não (g)	Số thứ tự	Loài động vật	Khối lượng não (g)
1	Bò	500	5	Tinh tinh	375
2	Ngựa	650	6	Khỉ Gorila	400
3	Voi	4.000	7	Cá Denphin	1.700
4	Cá voi	7.200	8	Người: - Nam	1286
				- Nữ	1260

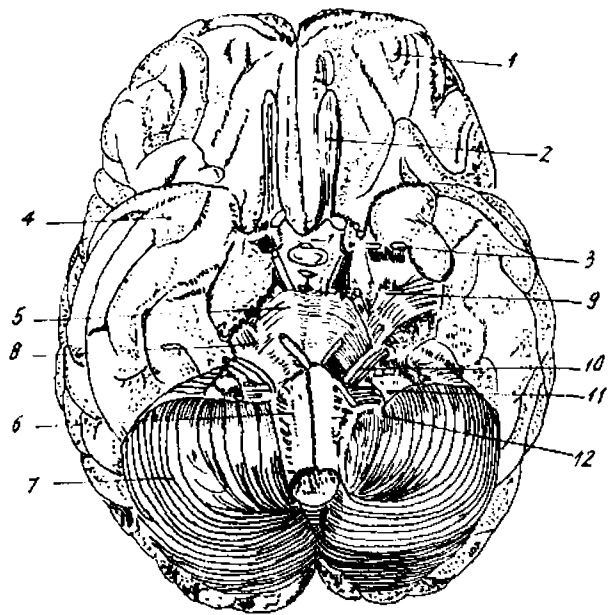
Cũng giống như tuỷ sống, não được bao bọc bởi màng não (hình 440). Ngoài cùng, sát với xương sọ là màng cứng, có nhiệm vụ bảo vệ não. Nằm ở phía trong của màng cứng là màng xốp và trong cùng là màng mạch có nhiệm vụ thực hiện quá trình trao đổi chất của não nên có tác dụng nuôi não. Bởi vậy, vì một lí do nào đó mà màng não bị tổn thương thì sẽ ảnh hưởng rất lớn đến não và có thể ảnh hưởng đến sự phát triển trí tuệ của con người, nhất là trẻ em.

Ống tuỷ khi lên tới não có chỗ phình to ra, có chỗ thu hẹp lại. Những chỗ phình to ra được gọi là não thất và những chỗ thu nhỏ lại được gọi là cống. Ở trong não có bốn não thất, trong đó có não thất IV ở hành tuỷ, não thất III ở não trung gian và hai não thất bên ở hai bán cầu đại não. Não có cấu tạo rất phức tạp và gồm nhiều bộ phận khác nhau: hành tuỷ, tiểu não, não giữa, não trung gian và bán cầu đại não. Mỗi bộ phận có những đặc điểm riêng về cấu tạo và có những chức phận nhất định.

2.2.1. Hành tuỷ

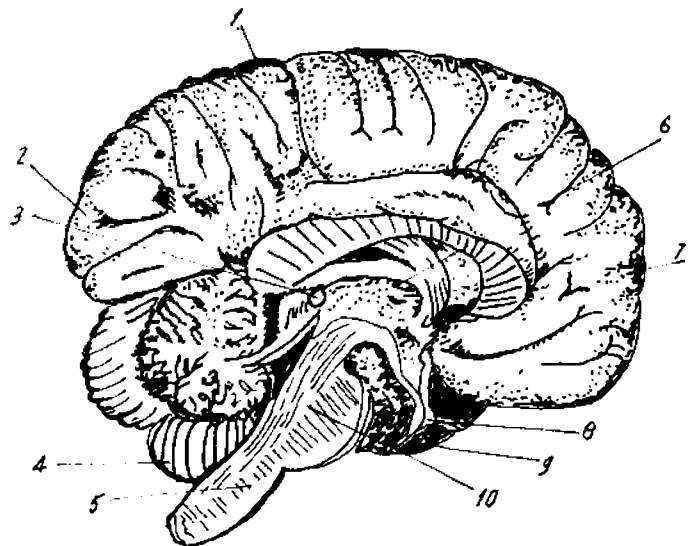
a. Cấu tạo của hành tuỷ

Hành tuỷ có nguồn gốc từ bọng não sau, có hình nón cụt, nằm giáp với tuỷ sống, dài khoảng 2,8 cm, càng về phía trên chiều rộng càng tăng, có chỗ đạt tới 24 cm. Hành tuỷ cũng có



Hình 442. Não bộ (nhìn từ dưới lên):

1. Thùy trán; 2. Dây thần kinh khứu giác; 3. Giao thoa thị giác;
4. Thùy thái dương; 5. Cầu va-rôn; 6. Hành tuỷ; 7. Tiểu não;
8. Dây thần kinh sinh ba; 9. Dây vận nhãn; 10. Dây mặt;
11. Dây mê tẩu; 12. Dây dưới lưỡi.



Hình 443. Lát cắt dọc qua chính giữa não người:

1. Vùng đỉnh; 2. Vùng chẩm; 3. Tuyến tùng; 4. Tiểu não;
5. Hành tuỷ; 6. Đồi thị; 7. Vùng trán; 8. Tuyến yên;
9. Vùng thái dương; 10. Não giữa.

các rãnh như tủy sống. Hành tủy là nơi xuất phát 8 trong số 12 đôi dây thần kinh sọ, từ đôi V đến đôi XII (hình 444).

Chất xám của hành tủy tập trung lại thành các nhân xám. Mỗi một nhân xám hoặc một nhóm nhân xám là trung khu của một phản xạ không điều kiện.

Chất trắng của hành tủy nằm xen kẽ với chất xám và tạo thành các đường dẫn truyền. Chất trắng của hành tủy có chức năng là đảm bảo mối liên hệ giữa tủy sống và hành tủy với các phần khác của não.

b. Chức năng sinh lý chủ yếu của hành tủy

Hành tủy có hai chức năng chủ yếu là chức năng phản xạ và dẫn truyền xung động thần kinh.

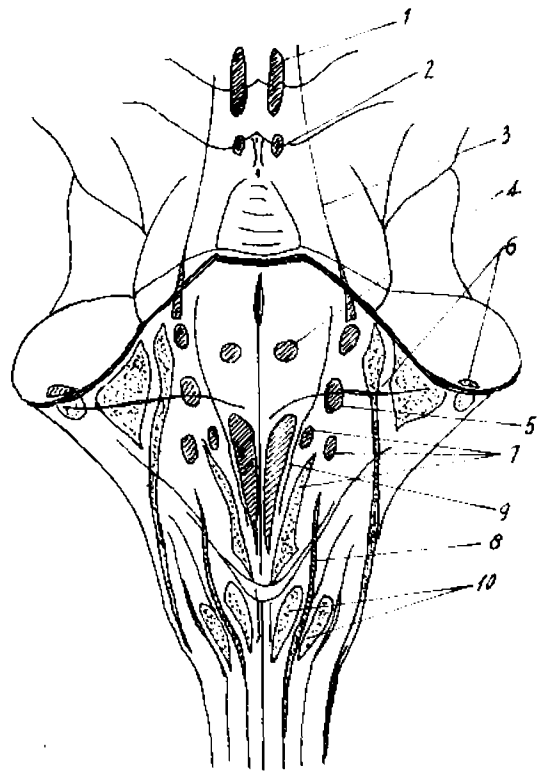
Chức năng phản xạ của hành tủy

Hành tủy là nơi tập trung hầu hết các trung khu của các phản xạ không điều kiện quan trọng đối với sự sống, như:

+ Trung khu hô hấp, trung khu điều hoà hoạt động tim, mạch máu, trung khu của các phản xạ dinh dưỡng, trung khu điều khiển các phản xạ tiêu hoá phức tạp như phản xạ nhai, nuốt, tiết nước bọt, tiết dịch vị, tiết dịch ruột.

+ Trung khu của các phản xạ tự vệ như phản xạ ho, hắt hơi, nhắm mắt, chảy nước mắt, nôn.

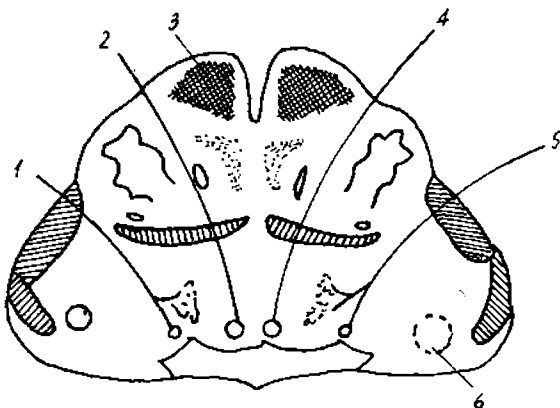
+ Hành tủy còn tham gia các phản xạ tư thế của cơ thể và điều hoà trương lực của cơ cổ và cơ mình.



Hình 444. Sơ đồ cấu tạo của hành tủy.

Vị trí nhân của các dây thần kinh sọ:

1. Vận nhãn; 2. Cảm động; 3. Sinh ba; 4. Vận nhãn ngoài; 5. Mặt; 6. Thính giác; 7. Mê tẩu; 8. Gai sống; 9. Dưới lưỡi; 10. Nhân của các bó sau.



Hình 445. Hành tủy cắt ngang.

1. Gowers; 2. Dải Reil; 3. Bó tháp; 4. Dây XII; 5. Dây X; 6. Nhân của dây V.

Như vậy, nhân của các dây thần kinh tham gia vào việc thực hiện các chức phận cần thiết cho sự sống đều nằm trong hành tuỷ, cụ thể là:

+ Ở hành tuỷ có bốn trung khu điều hoà hoạt động hô hấp gồm trung khu hít vào, trung khu thở ra, trung khu điều chỉnh hô hấp và trung khu ngừng thở. Các trung khu hô hấp hưng phấn tự động theo chu kỳ bằng con đường thần kinh - thể dịch đảm bảo cho hoạt động hô hấp được duy trì tự động, nhịp nhàng. Trung khu hô hấp nhận các xung động thần kinh từ phổi, các mạch máu, các cơ hô hấp qua dây thần kinh X.

+ Từ nhân của dây thần kinh X có các sợi thần kinh phó giao cảm tới tim làm giảm hoạt động của tim, làm cho tim đập chậm, đập yếu và các sợi thần kinh phó giao cảm đi tới mạch máu làm giãn mạch.

+ Các trung khu dinh dưỡng ở hành tuỷ gồm có:

- Nhân của các đôi dây thần kinh VII và IX gây tiết nước bọt khi các sợi hướng tâm của đôi dây thần kinh V và IX hưng phấn.
- Nhân của đôi dây thần kinh X gây tiết dịch vị và dịch tụy khi các sợi hướng tâm của đôi dây này hưng phấn.
- Nhân của các đôi dây thần kinh VII và XII gây phản xạ mút khi các sợi hướng tâm của đôi dây thần kinh V hưng phấn.
- Nhân của đôi dây thần kinh V, VII và XII gây cử động nhai khi các sợi hướng tâm của đôi dây thần kinh V, IX hưng phấn.
- Nhân của đôi dây thần kinh VII, X và XII gây cử động nuốt khi các sợi hướng tâm của đôi dây thần kinh V, IX, X hưng phấn.

+ Trung khu nôn nhận xung động hướng tâm từ các đôi dây thần kinh VIII, IX, X và gửi xung động ly tâm theo các đôi dây thần kinh não tuỷ gây sự co cơ hoành và các cơ bụng, chủ yếu là đôi dây thần kinh X.

+ Nhân của các đôi dây thần kinh IX, X và XII gây phản xạ hắt hơi khi nhận xung động hướng tâm từ đôi dây V.

+ Nhân của các đôi dây thần kinh IX, X và XII gây phản xạ ho khi nhận xung động hướng tâm từ đôi dây X.

+ Trung khu bài tiết mồ hôi ở hành tuỷ hoạt động thông qua trung khu tiết mồ hôi ở tuỷ sống.

+ Nhân của đôi dây thần kinh VII gây tiết nước mắt khi nhận xung động hướng tâm từ đôi dây V.

+ Nhân của đôi dây thần kinh VII gây phản xạ nhấp nháy và nhắm mắt khi nhận xung động hướng tâm từ đôi dây V.

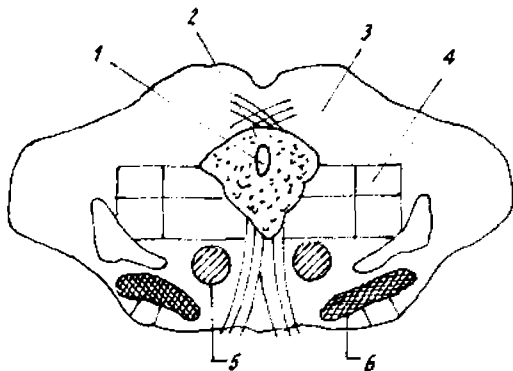
Chức năng dẫn truyền của hành tuỷ

Tất cả các đường dẫn truyền lên, xuống giữa não và tuỷ sống đều đi qua hành tuỷ. Ngoài ra, hành tuỷ còn có những đường dẫn truyền riêng là đường tiền đình - tuỷ và đường nhân trám - tuỷ.

2.2.2. Não giữa

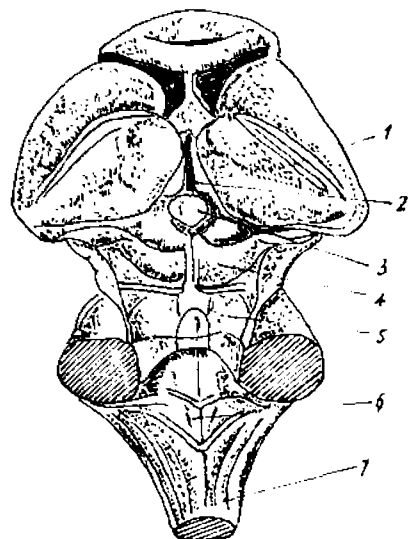
a. Cấu tạo của não giữa

Não giữa nằm ở phía trên của hành tủy và là phần nhỏ nhất của não. Xoang não giữa là một ống rất hẹp và được gọi là cống não (cống Sylvius). Ở phía dưới, cống Sylvius thông với não thất IV và ở phía trên thông với não thất III (hình 446, 447). Não giữa gồm có cuống não và củ não sinh tư.



Hình 446. Sơ đồ cắt ngang não giữa.

1. Rãnh Sylvius; 2. Nhân dây TK số III và số IV;
3. Củ não sinh tư; 4. Hệ lưới; 5. Nhân đỏ; 6. Nhân đen.



Hình 447. Sơ đồ cấu tạo não giữa.

1. Gò thị; 2. Não thất III; 3. Tuyến tùng;
4. Củ não sinh tư; 5. Cuống tiểu não;
6. Dây thần kinh vận nhãn; 7. Hành tủy.

Cuống não gồm có phần nền và phần mái. Hai phần này được giới hạn với nhau bởi liềm đen. Trong phần nền có nhân đỏ, bó tháp đi từ bán cầu não xuống và bó vỏ não - hành tủy đi từ vỏ não xuống các hạch vận động của hành tủy. Phần nền dẫn truyền xung động ly tâm từ vỏ não xuống. Nhân đỏ nhận các sợi thần kinh đi từ vỏ não xuống và là nơi xuất phát của bó đỏ-tủy. Bó này sau khi ra khỏi nhân đỏ sẽ bắt chéo sang bên đối diện và xuống sừng trước của tủy sống. Phần mái có nhân của đôi dây thần kinh III và IV.

Các củ não sinh tư nằm ở phía sau của não giữa. Đó là bốn khối chất xám, gồm có hai củ trước và hai củ sau. Bó mái - tủy bắt đầu từ củ não sinh tư, sau khi bắt chéo ở não giữa thì đi xuống các hạch vận động của hành tủy và tới sừng trước của tủy sống.

b. Chức năng sinh lý của não giữa

Não giữa có các chức năng sinh lý chủ yếu là điều hoà trương lực của cơ và thực hiện các phản xạ định hướng thị giác, định hướng thính giác. Não giữa cũng có những đường dẫn truyền quan trọng đi tới đôi thị và hai bán cầu đại não. Đồng thời, não giữa cũng là cầu trung gian giữa tủy sống và bán cầu đại não.

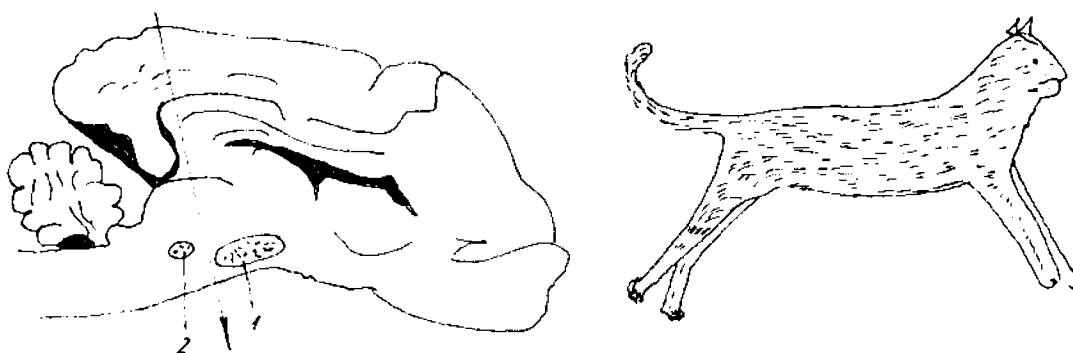
Não giữa điều hoà vận động và trương lực của cơ

Nhân đỏ và các nhân vận động ở xung quanh giữ một vai trò rất quan trọng trong việc thực hiện tất cả mọi cử động của cơ thể vì chúng có chức năng điều chỉnh trương lực của cơ.

Nhân đỏ nhận xung động từ vỏ não, từ các nhân dưới vỏ và từ tiểu não, rồi gửi xung đến các nơron của tuỷ sống theo bó nhân đỏ-tuỷ sống. Trong đó nhân đỏ là trung khu chính thực hiện việc phối hợp hoạt động của các cơ trong các cử động phức tạp và các cử động của ngón tay đòi hỏi sự chính xác và tinh vi...

Nhân đỏ và nhân tiền đình phối hợp với nhau điều hoà trương lực của cơ. Các nhân này tham gia vào các phản xạ tư thế và chính thể giúp cho cơ thể giữ được thăng bằng. Khi mối liên hệ giữa nhân đỏ và nhân tiền đình bị cắt đứt, việc điều hoà trương lực của các cơ bị rối loạn gây hiện tượng đuối cứng mất não. Có thể gây hiện tượng đuối cứng mất não ở thỏ hoặc mèo bằng cách cắt ngang qua thân não của chúng phía trên của hành tuỷ sao cho lát cắt nằm giữa nhân đỏ và nhân tiền đình. Lúc đó nhân đỏ không còn gửi xung động xuống nhân tiền đình để điều hoà trương lực của các cơ đuối nên trương lực của các cơ đuối tăng mạnh làm cho con vật ở trạng thái đuối cứng. Hiện tượng đuối cứng mất não còn chịu ảnh hưởng của phần tổ chức lưới bao quanh não thất IV ở hành tuỷ và cống Sylvius ở não giữa. Nhân đỏ cũng có đường liên hệ với tổ chức lưới và phối hợp với tổ chức lưới điều hoà trương lực của cơ.

Chất đen là trung khu phối hợp các cử động ăn uống phức tạp như nhai, nuốt... và tham gia vào việc điều hoà trương lực của cơ.



Hình 448. Hiện tượng đuối cứng mất não ở mèo.

A. Cắt đứt đường liên hệ giữa nhân đỏ và nhân tiền đình; B. Cơ thể ở trạng thái đuối cứng.
1. Nhân đỏ; 2. Nhân tiền đình.

Não giữa thực hiện các phản xạ định hướng

Chức năng thực hiện các phản xạ định hướng thị giác và định hướng thính giác do các củ não sinh tư đảm nhiệm:

+ Hai củ não sinh tư trước thực hiện những phản xạ định hướng thị giác. Một phần các sợi thần kinh hướng tâm thị giác kết thúc ở hai củ não sinh tư trước và tiếp xúc với các nhân của dây thần kinh III (dây vận nhãn). Nhờ đó nhân của dây thần kinh vận nhãn mới hưng phấn được theo lối phản xạ để làm mất cử động và đồng tử co. Vì củ não sinh tư nối liền với nhân đỏ và một số nhân vận động khác nên khi mất cử động kéo theo một số phản xạ định hướng khác như máy mắt, lay tròng mắt, quay đầu, liếc mắt về phía có nguồn sáng. Các nhân của phần mái điều khiển sự vận động của cầu mắt và phản xạ co đồng tử.

Hai củ trước của củ não sinh tư không dẫn truyền xung động thần kinh từ võng mạc về vỏ não để gây cảm giác về ánh sáng nên củ não sinh tư không có chức năng cảm giác. Bởi vậy ở động vật bậc cao hay ở người khi cắt bỏ củ não sinh tư thì không bị mù.

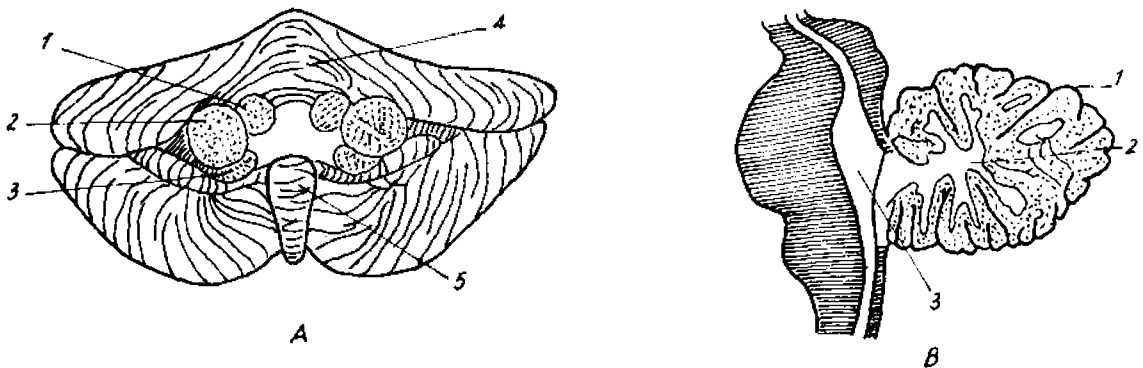
+ Hai củ não sinh tư sau là trung khu của những phản xạ định hướng thính giác. Một phần các sợi thần kinh hướng tâm thính giác kết thúc ở hai củ sau của củ não sinh tư và tiếp xúc với nhân của dây thần kinh VII. Các phản xạ định hướng thính giác như động tai, quay đầu về phía có nguồn âm thanh, làm co cơ búa để tránh tai bị tổn thương khi âm thanh quá mạnh.

Hai củ sau của củ não sinh tư không dẫn truyền xung động thần kinh từ ốc nhĩ về vỏ não để gây cảm giác về âm thanh nên củ não sinh tư không có chức năng cảm giác. Bởi vậy ở động vật bậc cao hay ở người khi cắt bỏ củ não sinh tư thì không bị điếc mà chỉ không phân biệt được nơi phát ra âm thanh.

2.2.3. Tiểu não

a. Cấu tạo của tiểu não

Tiểu não nằm ở phía sau của hành tủy. Ở người, tiểu não nặng khoảng 150 g. Tiểu não gồm có thủy giun ở giữa và hai bán cầu tiểu não ở hai bên (hình 449).



Hình 449. Tiểu não.

- A. Mặt trước của tiểu não: 1. Cuống tiểu não trên; 2. Cuống tiểu não giữa; 3. Cuống tiểu não dưới;
4. Thủy giun trên; 5. Thủy giun dưới;
B. Cắt dọc tiểu não: 1. Chất xám; 2. Chất trắng; 3. Não thất.

Thành phần cấu tạo của tiểu não cũng gồm có chất trắng và chất xám.

- Chất xám của tiểu não nằm bao bọc ở mặt ngoài tạo thành vỏ tiểu não. Lớp vỏ tiểu não có chiều dày khoảng 1 - 1,5 mm và gồm có ba lớp nơron :

- + Lớp ngoài gồm những nơron hình sao bé có nhiều đợt nhánh.
- + Lớp giữa gồm các nơron hạch lớn, có nhiều đợt nhánh đi ra lớp ngoài và đợt trục đi vào nhân răng.
- + Lớp trong gồm những nơron hạt.

Bề mặt tiểu não có nhiều rãnh chia tiểu não thành các thùy, các hồi, làm tăng diện tích của phần vỏ tiểu não.

- Phần chất trắng của tiểu não nằm ở phía bên trong tạo thành các đường hình cành cây và tạo thành ba đôi cuống tiểu não nối với các bộ phận khác của não.

+ Đôi cuống tiểu não giữa to nhất nối tiểu não với cầu não. Đôi này dẫn truyền các xung động thần kinh hướng tâm từ thùy trán và thùy thái dương của vỏ não về tiểu não. Các xung động ly tâm từ các nhân xám của tiểu não đi qua cuống tiểu não trên bắt chéo nhau ở các nhân đỏ và hướng lên gò thị và vùng dưới gò.

+ Đôi cuống tiểu não trên nối tiểu não với củ não sinh tư. Đôi này dẫn truyền các xung động thần kinh từ hai củ não sinh tư phía trước và từ bó tủy - tiểu não trước vào tiểu não.

+ Đôi cuống tiểu não dưới nối tiểu não với hành tuỷ. Đôi này dẫn truyền các xung động thần kinh hướng tâm từ cơ quan tiền đình và từ các bộ máy vận động về tiểu não. Các sợi từ nhân má dẫn truyền xung động thần kinh tới hành tuỷ qua đôi cuống tiểu não dưới.

Như vậy, bằng các đường hướng tâm và ly tâm, tiểu não liên hệ với tất cả các phần khác của não và tuỷ sống.

b. Chức năng của tiểu não

Tiểu não có mối liên hệ với hầu hết các phần khác của trung ương thần kinh và có các chức năng chủ yếu sau:

- Tiểu não tham gia vào việc phối hợp các vận động của cơ thể. Nhờ có tiểu não mà vỏ não mới thực hiện được sự phối hợp cao của các cử động tự ý. Vai trò chủ yếu của tiểu não trong sự phối hợp vận động thể hiện ở chỗ, nhờ sự tham gia của tiểu não, vỏ não có thể phân phối lại các tiêu điểm hưng phấn và ức chế trong tuỷ sống để điều hoà trương lực của hệ cơ xương. Các bán cầu đại não còn điều tiết các phản xạ dinh dưỡng thông qua tiểu não. Sự phối hợp hoạt động giữa vỏ não và tiểu não được thực hiện nhờ phần tiểu não mới. Đó là phần tiểu não nối liền với cầu varon bằng cuống tiểu não giữa. Còn phần tiểu não cũ chỉ điều tiết các phản xạ của hành tuỷ, tuỷ sống và trương lực của cơ.

- Tiểu não là trung khu dưới vỏ của sự phối hợp vận động nên tiểu não tham gia vào các phản xạ giữ thăng bằng cho cơ thể, các phản xạ chỉnh thế và tư thế.

- Tiểu não còn tham gia điều hoà trạng thái hoạt động của vỏ não.

Khi tiểu não bị tổn thương thì trương lực của cơ bị giảm; cử động sai tâm, sai hướng; cử động loạn nhịp và bị run; lay tròng mắt; mất thăng bằng, lão đảo; rối loạn phát âm nên khó khăn khi nói. Khi con vật bị cắt bỏ tiểu não, bộ máy vận động bị rối loạn gây ra chứng lão đảo, chứng thất điều, chứng vô lực và hiện tượng rối loạn trương lực của cơ.

- **Chứng lão đảo** thể hiện ở chỗ con vật đi không vững, đầu luôn luôn đu đưa, các chi và toàn thân lão đảo, đi không vững và hay bị ngã. Nguyên nhân của chứng lão đảo là sự giảm sút ảnh hưởng của tiểu não đối với nhân tiền đình ở hành tuỷ làm cho các phản xạ cơ và gân tham gia điều chỉnh vị trí của cơ thể đều thể hiện quá mạnh. Khi con vật cử động, sự tăng cường các phản xạ này càng thể hiện rõ rệt.

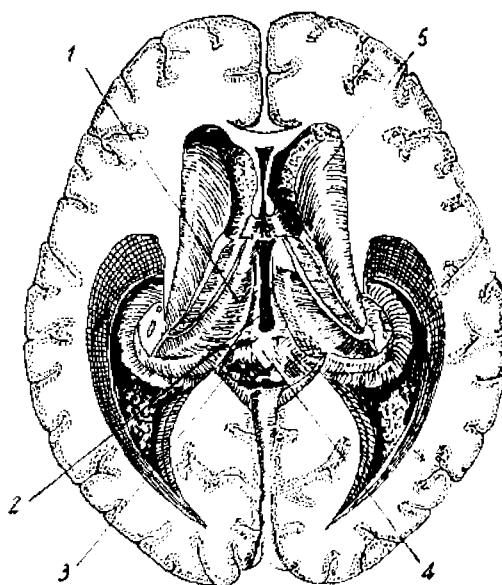
- **Chứng thất điều** thể hiện ở chỗ con vật không phối hợp được cử động, các vận động nhanh bị rối loạn, thời gian co và giãn của các cơ rất chậm, rối loạn nhịp và lực co cơ, không có khả năng dừng các vận động, cử động sai tầm, sai hướng. Nguyên nhân của chứng thất điều là do tiểu não không còn khả năng ức chế lên các phản xạ vận động nữa, gây ra sự giảm sút khả năng điều hoà các cử động theo lối phản xạ, mỗi cử động thường gây những cử động phản xạ mang tính chất đối lập.



Hình 450. Cách đi của chó bị cắt bỏ tiểu não.

- **Chứng vô lực** thể hiện ở chỗ cơ chóng bị suy nhược và mệt mỏi. Nguyên nhân của chứng vô lực là do thiếu sự ức chế của tiểu não gây ra sự hoạt động quá mức của cơ, làm cho sự tiêu hao năng lượng và sự trao đổi chất trong cơ tăng quá mức nên cơ rất chóng bị kiệt sức và mệt mỏi.

- **Hiện tượng rối loạn trương lực của cơ** biểu hiện ở chỗ làm tăng trương lực của cơ, làm giảm trương lực của cơ hoặc làm mất trương lực của cơ. Nguyên nhân của hiện tượng rối loạn trương lực của cơ là do tiểu não có chức năng điều hoà trương lực của cơ nên khi tiểu não hoạt động không bình thường thì trương lực của cơ bị rối loạn.



Hình 451. Não trung gian.

1. Đối thị; 2. Não thất; 3. Củ não sinh tư; 4. Tuyến tùng; 5. Thể vân.

Ở trẻ sơ sinh, tiểu não kém phát triển. Tiểu não lớn nhanh nhất trong năm đầu và sau đó tốc độ phát triển giảm dần. Tới 15 tuổi, tiểu não đạt kích thước giống như ở người lớn.

2.2.4. Não trung gian

a. Cấu tạo não trung gian

Não trung gian nằm ở phía trên của não giữa, sát với bán cầu đại não. Ở đây có não thất III. Não trung gian có cấu trúc và chức phận rất phức tạp, gồm có đối thị, vùng trên đối, dưới đối, sau đối và trước đối (hình 451).

Đôi thị

Đôi thị (thalamus) là một khối chất xám hình trứng, đầu trước thon hơn, mặt ngoài tiếp giáp với bán cầu đại não, mặt trong tạo nên thành bên của não thất III. Đôi thị được tạo thành bởi nhiều nhân xám, chia thành bốn nhóm: nhóm nhân trước, nhóm nhân ngoài (nhóm nhân bụng), nhóm nhân sau và nhóm nhân giữa.

+ Nhóm nhân trước là nơi tận cùng của bó núm vú - đôi thị, nhận các xung động thần kinh khứu giác.

+ Nhóm nhân giữa nhận các xung động thần kinh từ các nhân chuyển tiếp của đôi thị và có mối liên hệ với vùng trán của vỏ não, với hệ limbic và với vùng dưới đồi.

+ Nhóm nhân sau gồm có các thể gối, là nơi giao thoa thị giác và thính giác từ củ não sinh tư đến.

+ Nhóm nhân ngoài gồm có:

- Nhân bụng trước nhận những sợi từ nhân cầu nhật.
- Nhân bụng bên nhận những sợi từ tiểu não và có các sợi đi lên vùng vận động của vỏ não.
- Nhân bụng sau nhận các sợi dẫn truyền các xung động thần kinh bắt nguồn từ các receptor ở da, mặt, thân, các chi và từ các receptor bản thể và receptor vị giác. Từ nhân bụng sau có các sợi dẫn truyền xung động thần kinh lên vùng cảm giác ở thùy đỉnh của vỏ não.

Ngoài ra, ở gò thị còn có các nhân xám không đặc hiệu. Các nhân này liên hệ với các nhân chuyển tiếp của đôi thị và có các đường dẫn truyền xung động thần kinh đến các nhân dưới vỏ, rồi từ đó xung động được truyền tiếp lên vỏ não.

Vùng dưới đồi

Vùng dưới đồi (*hypothalamus*) là một vùng rất nhỏ thuộc não trung gian, nằm sát phía dưới của đôi thị, bao quanh não thất III. Phía dưới liên hệ mật thiết với tuyến yên tạo nên một đơn vị chức năng đôi thị - tuyến yên, có vai trò trung tâm trong chức năng nội tiết. Vùng dưới đồi có đường liên hệ với nhiều vùng khác của não như não giữa, hành tuỷ và đặc biệt là hệ limbic. Vì vậy, vùng dưới đồi được coi như ngã ba đường liên lạc để thực hiện những chức năng sinh lý quan trọng. Vùng dưới đồi có khoảng 32 đôi nhân xám, được chia làm ba nhóm: nhóm nhân trước, nhóm nhân giữa và nhóm nhân sau.

+ Nhóm nhân trước gồm có nhân trên thị, nhân cạnh não thất và nhân chéo thị.

+ Nhóm nhân giữa gồm có nhân bụng giữa, nhân lưng giữa và nhân phễu.

+ Nhóm nhân sau gồm có nhân trước vú, nhân trên vú và nhân củ-vú.

b. Chức năng sinh lý chủ yếu của não trung gian

Chức năng của đồi thị

+ Đồi thị là trung tâm nhận cảm dưới vỏ quan trọng nhất, là trạm dừng của các đường cảm giác (trừ khứu giác) trước khi lên vỏ não.

+ Đồi thị là trung tâm dưới vỏ của cảm giác đau.

+ Đồi thị tham gia vào việc điều hoà các hoạt động biểu hiện cảm xúc.

Chức năng của vùng dưới đồi

Vùng dưới đồi có nhiều chức năng quan trọng:

+ Thông qua tuyến yên, điều hoà hoạt động của các tuyến nội tiết như tuyến giáp, tuyến trên thận, tuyến sinh dục và sự bài tiết sữa. Ngoài ra, vùng dưới đồi còn có những nơron đặc biệt có khả năng tổng hợp các chất có tác dụng sinh học cao, có vai trò như hocmon, gọi là nơro - hocmon.

+ Tham gia điều khiển thể thức, hành vi và hoạt động sinh dục.

+ Điều hoà bài tiết thông qua việc sản xuất vasopressin hay ADH. Những hocmon này điều hoà quá trình tái hấp thu ở thận.

+ Điều hoà trao đổi chất như điều hoà quá trình trao đổi protein, glucid, lipid, muối và nước. Ở vùng dưới đồi có trung khu khát, trung khu no. Khi trung khu khát bị kích thích, con vật khát dữ dội, còn khi cắt bỏ trung khu khát thì con vật mất cảm giác khát và không chịu uống nước. Khi phá trung khu no, con vật có cảm giác đói nên phàm ăn, ăn rất nhiều, ăn rất nhanh và trở nên rất béo nếu ít hoạt động.

+ Điều hoà hoạt động hô hấp, tuần hoàn, bài tiết mồ hôi.

+ Điều hoà nhiệt độ của cơ thể. Vùng trước của đồi thị có tác dụng chống nóng, khi bị kích thích gây phản ứng toả nhiệt như ra mồ hôi, giãn mạch máu dưới da, thở nhanh và nông. Vùng sau của đồi thị có tác dụng chống lạnh, khi bị kích thích gây phản ứng sinh nhiệt như tăng huyết áp, tim đập nhanh, co mạch máu dưới da.

+ Tham gia hoạt động xúc cảm và điều hoà trạng thái thức, ngủ.

+ Điều khiển bản năng.

2.2.5. Hệ limbic

a. Cấu tạo của hệ limbic

Hệ limbic, hay còn gọi là hệ viền, là một cấu trúc thần kinh phức tạp, bao gồm nhiều vùng của trung ương thần kinh, chủ yếu là thùy khứu giác và các vùng bao quanh thể chai. Về mặt phát sinh, hệ limbic là phần cổ xưa nhất của vỏ não, một phần được cấu tạo từ vỏ não nguyên thủy và một phần được cấu tạo bởi phần vỏ não cận nguyên thủy. Phần vỏ não còn lại không thuộc hệ limbic được gọi là vỏ não mới (hình 452).

Từ hệ limbic có các đường liên lạc với các vùng khác của vỏ não như đồi thị, tổ chức lưới, vùng dưới đồi... Từ hệ limbic có các đường thần kinh nối với thể vú rồi từ thể vú nối với nhóm nhân trước của đồi thị bằng đường vú - đồi thị. Hệ limbic ít có các đường liên hệ trực tiếp với vỏ não mới mà thường liên hệ gián tiếp với vỏ não mới thông qua đồi thị.

b. Chức năng của hệ limbic

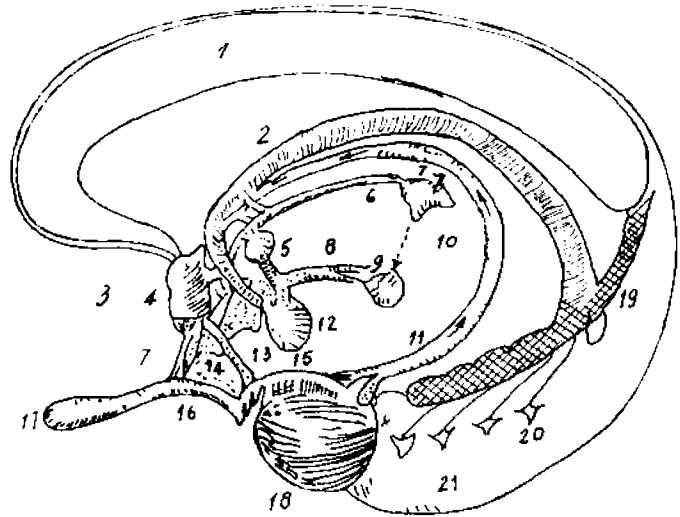
Chức năng của hệ limbic đến nay vẫn còn đang được tiếp tục nghiên cứu. Một số chức năng đã được đề cập đến như :

- Hệ limbic có chức năng tiếp nhận các xung động khứu giác từ mũi gửi về, phân tích và cho cảm giác về mùi của các vật.

- Hệ limbic tham gia vào một số cử động ăn uống như các cử động nhai, liếm, và phân biệt các loại thức ăn. Khi hệ limbic bị tổn thương có thể dẫn đến hiện tượng ăn quá mức cần thiết và không phân biệt được loại thức ăn nào đã ăn.

- Hệ limbic còn có ảnh hưởng tới hoạt động sinh dục, kích thích sự biệt hoá sinh dục, điều hoà hoạt động sinh dục và làm thay đổi hành vi sinh dục. Hệ limbic còn kiểm soát sự bài tiết hoocmon sinh dục. Động tác giao hợp được tạo nên bởi một loạt các phản xạ do tuỷ sống và phần dưới của thân não phụ trách. Nhưng các cách ứng xử trong quá trình giao hợp, sự thúc đẩy giao hợp và sự phối hợp giữa nam và nữ trong khi giao hợp thì chủ yếu được điều hoà bởi hệ limbic và vùng dưới đồi. Ở những con mèo đực bị thương tổn hệ limbic, hoạt tính tình dục của chúng thay đổi, chúng không chỉ bộc lộ sự thèm khát đối với những con cái đã trưởng thành mà còn đối với cả những con cái chưa trưởng thành và thậm chí còn với cả những con đực nữa. Ở những con mèo cái bị thương tổn hệ limbic thì không gây ra tình trạng tình dục quá mức như ở những con đực nhưng thường làm mất khả năng ứng xử tình dục.

- Hệ limbic còn có vai trò quan trọng đối với hoạt động theo nhịp của cơ thể như chu kỳ ngày đêm, chu kỳ tháng, mùa, năm v.v..

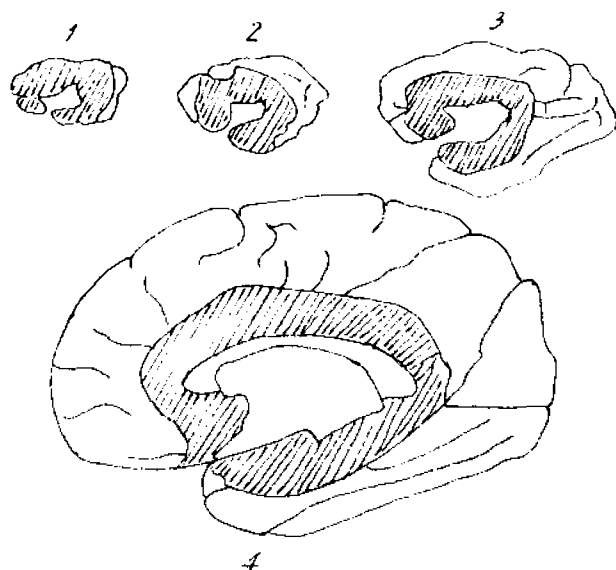


Hình 452. Sơ đồ những mối liên hệ chính của hệ limbic.

1. Thể trái; 2. Tam giác não; 3. Thùy trán; 4. Vách; 5. Nhân trước Thalamus; 6. Shia medullaris; 7. Cuống trước tuyến tùng (habenula); 8. Bó giữa não trước (medial forebrain bundle); 9. Nhân giữa cuống (interpeduncular nuclear); 10. Thân não; 11. Vân tằm; 12. Thể vú; 13. Dải chéo Broca; 14. Củ khứu; 15. Vân giữa; 16. Vân bên; 17. Hành khứu; 18. Hạnh nhân; 19. Hồi răng cưa; 20. Cá ngựa; 21. Hồi cá ngựa.

- Hệ limbic còn tham gia vào hoạt động xúc cảm, thúc đẩy động cơ. Hệ limbic không chỉ tham gia vào việc biểu hiện xúc cảm mà còn gây ra xúc cảm.

- Đối với hoạt động trí nhớ thì hệ limbic có tác dụng mã hoá và củng cố trí nhớ, chuyển từ trí nhớ ngắn sang trí nhớ dài.



Hình 453. Sơ đồ hệ limbic ở động vật và người.

1. Chuột; 2. Mèo; 3. Khỉ; 4. Người.

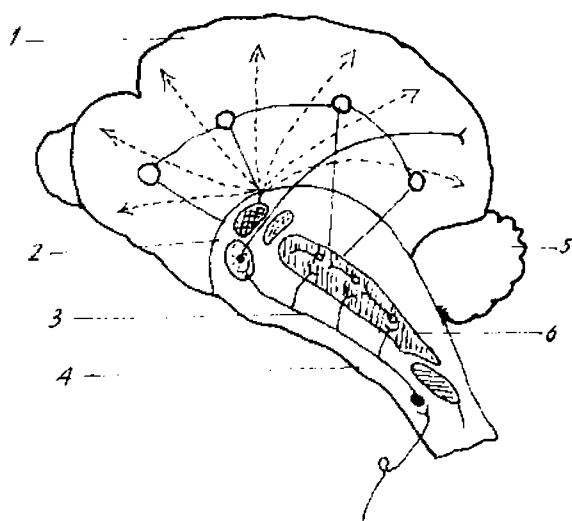
2.2.6. Tổ chức lưới

a. Cấu tạo của tổ chức lưới

Tổ chức lưới là bộ phận thần kinh được nghiên cứu muộn nhất. Đó là tổ chức thần kinh nằm ở vùng thân não bao quanh các não thất ở khu vực từ hành tủy đến não trung gian (hình 447).

Nơron của tổ chức lưới có những đặc điểm riêng: kích thước và hình dáng của nơron ở đây rất khác nhau và thường là những nơron "khổng lồ". Các nơron của tổ chức lưới thường có rất nhiều nhánh, thậm chí có những nơron có tới 34.000 - 36.000 nhánh tận cùng. Chính vì vậy, các nơron đã liên kết với nhau một cách chằng chịt tạo thành một mạng lưới phức tạp. Một số nơron trong tổ chức lưới tập trung lại thành các nhân.

Tổ chức lưới có các đường liên hệ với hầu hết các phần của não và tủy sống. Phía dưới có các đường liên hệ với tủy sống, phía trên có các đường liên hệ với tiểu não, đồi thị, các nhân dưới vỏ và vỏ não.



Hình 454. Sơ đồ cấu tạo của tổ chức lưới.

1. Vỏ não; 2. Đồi thị; 3. Các nhánh cảm giác;
4. Hành tủy; 5. Tiểu não; 6. Tổ chức lưới.

b. Chức năng sinh lý chủ yếu của tổ chức lưới

Về chức năng của tổ chức lưới đến nay cũng chưa được thống nhất hoàn toàn, song tổ chức lưới đóng vai trò rất quan trọng với nhiều chức năng sinh lý của cơ thể :

- Tổ chức lưới có chức phận dẫn truyền xung động thần kinh. Các xung động hướng tâm ngoài con đường dẫn truyền qua gò thị còn có thể theo một con đường nhánh qua tổ chức lưới rồi từ tổ chức lưới về vỏ não.

- Tổ chức lưới tham gia vào hoạt động thức, ngủ. Khi kích thích tổ chức lưới thì con vật đang ngủ sẽ tỉnh dậy. Khi phần tổ chức lưới ở não giữa bị tổn thương nặng hay bị u não tại vùng này thì con người sẽ rơi vào tình trạng bị hôn mê và hoàn toàn không nhạy cảm với các tác nhân kích thích làm tỉnh dậy bình thường. Khi cắt đứt hết các đường liên hệ giữa tổ chức lưới với vỏ não ở động vật thì con vật sẽ ngủ li bì.

- Tổ chức lưới có khả năng hoạt hoá các xung động thần kinh, những xung động quan trọng đối với cơ thể khi qua tổ chức lưới sẽ được làm tăng cường và lan toả trên vỏ não. Sự hoạt hoá vỏ não của tổ chức lưới là không phân biệt đối với một loại xung động nào.

- Tổ chức lưới có khả năng ức chế, làm giảm cường độ của các xung động ít cần thiết đối với cơ thể.

- Tổ chức lưới còn tham gia vào việc kiểm soát sự chú ý. Khi thức, con người có khả năng tập trung chú ý và mức độ chú ý có thể thay đổi rất nhiều. Tổ chức lưới có chức năng quan trọng trong việc tham gia điều chỉnh mức độ chú ý của con người.

- Tổ chức lưới còn tham gia vào hoạt động xúc cảm và hình thành hành vi.

Gần đây, một số tác giả còn cho rằng tổ chức lưới tham gia vào việc hình thành phản xạ có điều kiện với cơ chế liên hệ nội bào bởi vì nơron của tổ chức lưới có rất nhiều xinap, có đủ điều kiện để tiếp nhận đồng thời nhiều loại xung động thần kinh.

2.2.7. Bán cầu đại não

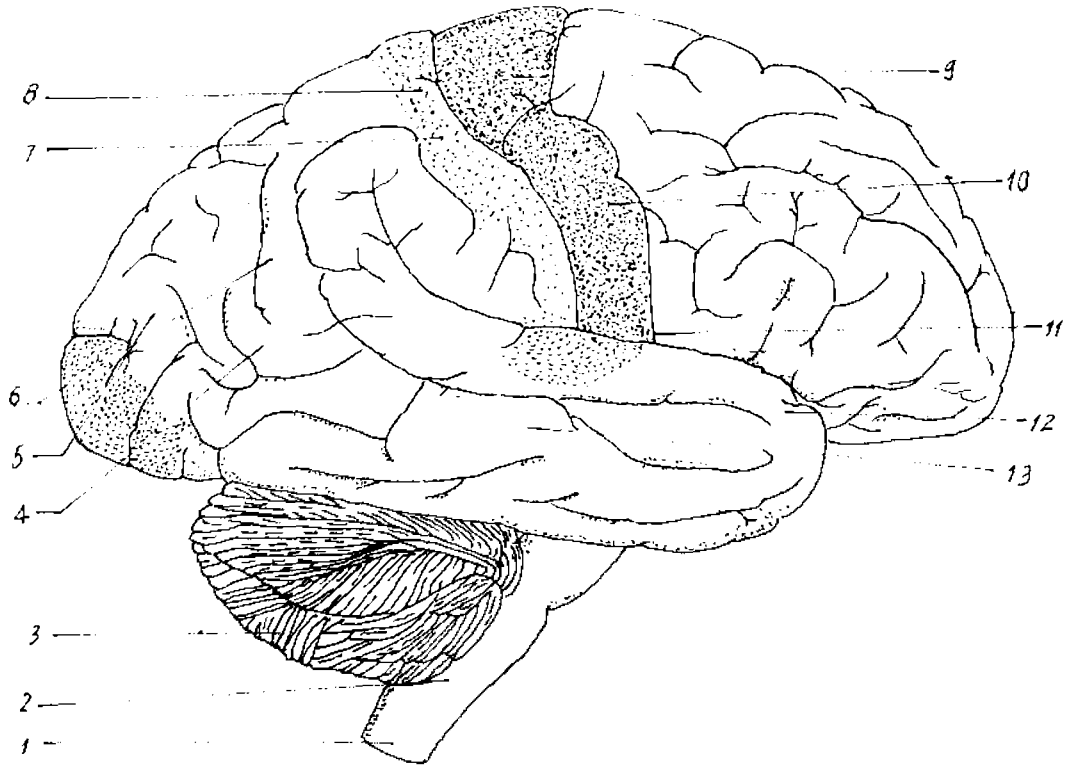
a. Cấu tạo của bán cầu đại não

Bán cầu đại não là biểu hiện ở mức cao trong sự tiến hoá của động vật. Ở người, bán cầu đại não là bộ phận phát triển nhất của hệ thần kinh trung ương, chiếm 80% khối lượng của não người.

Bán cầu đại não gồm hai nửa phải và trái nối với nhau bởi thể traị. Bề mặt của bán cầu đại não có nhiều nếp nhăn, chia bán cầu thành nhiều thùy, nhiều hồi não. Mỗi bán cầu có ba nếp nhăn lớn là rãnh Sylvius, rãnh Rolando và rãnh thẳng góc. Ba rãnh này chia bán cầu đại não thành bốn thùy: thùy trán, đỉnh, chẩm và thái dương. Diện tích bề mặt của cả hai bán cầu ở người là: 1700-2000cm² (hình 455).

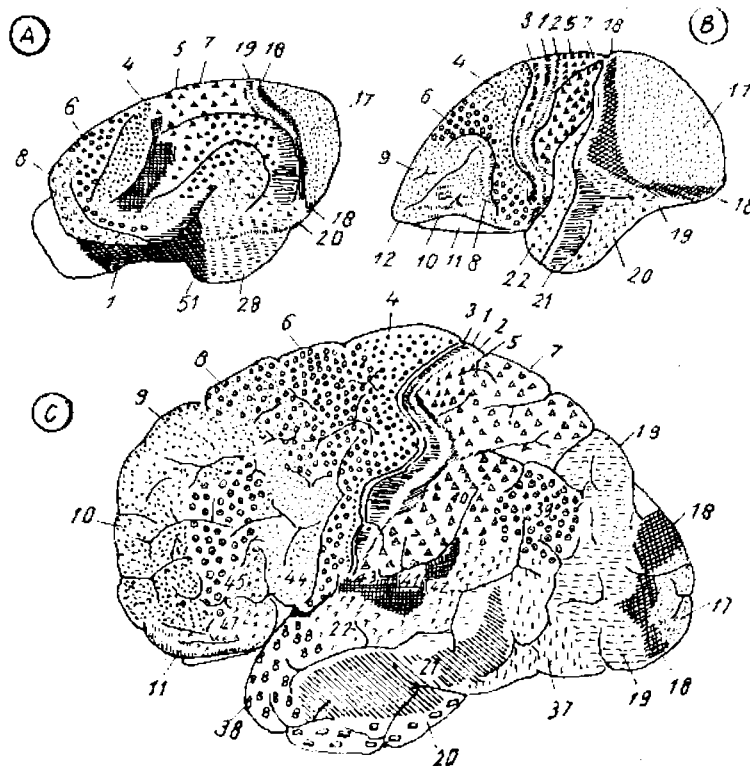
Cấu tạo bên trong của bán cầu đại não gồm chất trắng và chất xám. Chất trắng nằm ở bên trong và gồm có ba loại sợi: sợi liên hợp, sợi liên bán cầu và sợi liên lạc:

- Sợi liên hợp đảm bảo mối liên hệ giữa các phần khác nhau của một bán cầu.
- Sợi liên bán cầu đảm bảo mối liên hệ giữa các phần tương ứng của hai bán cầu.
- Sợi liên lạc đảm bảo mối liên hệ giữa hai bán cầu với các phần khác của hệ thần kinh trung ương.

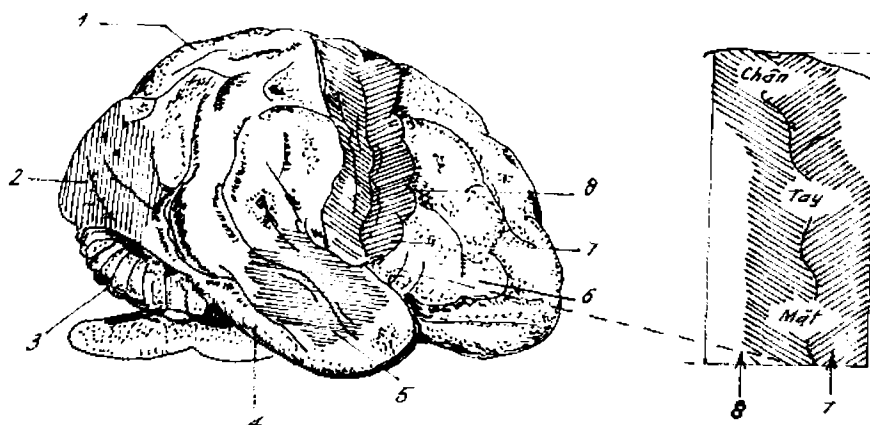


Hình 455. Bán cầu đại não ở người.

1. Tuỷ sống; 2. Hành tuỷ; 3. Tiểu não; 4. Bán cầu đại não; 5. Thụy chẩm; 6. Thụy đỉnh; 7. Hồi đỉnh lên; 8. Rãnh Rolando; 9. Hồi trán lên; 10. Thụy trán; 11. Rãnh Sylvius; 12. Hồi hải mã; 13. Thụy thái dương.



Hình 456. Não bộ gấu (A), khỉ (B), và người (C). Các chữ số chỉ các miền vỏ bán cầu đại não thuộc các vùng khác nhau (theo Brodman).

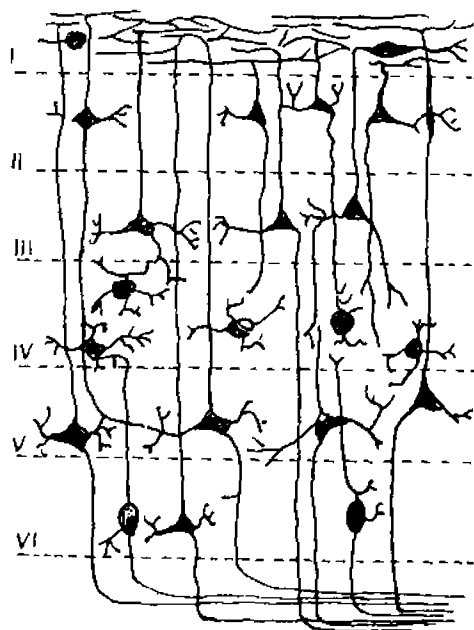


Hình 457. Nửa bán cầu đại não của người (nhìn một bên).

Vùng có chức năng chuyển hóa được gạch chéo; Các vùng liên hợp để trắng. Bên trái - ảnh phóng đại các vùng cảm giác và vận động nằm kề rãnh Rolando cho thấy vị trí của các tế bào thần kinh mà các đường thần kinh đến các thành phần khác nhau của cơ thể xuất phát từ chúng.

1. Thùy đỉnh; 2. Thùy chẩm; 3. Tiểu não; 4. Thùy thái dương; 5. Hồi hải mã;
6. Thùy trán; 7. Vùng vận động; 8. Vùng xúc giác

Chất xám của bán cầu đại não gồm có hai phần. Một số chất xám của bán cầu đại não tập trung lại tạo thành các nhân xám nằm rải rác bên trong bán cầu và được gọi là các nhân dưới vỏ. Phần lớn chất xám của bán cầu đại não tập trung ở bề mặt của bán cầu tạo thành một lớp chất xám và được gọi là vỏ não. Vỏ não là bộ phận phát triển muộn hơn các phần khác của não nên có cấu tạo và chức năng phức tạp hơn. Vỏ não dày khoảng 3 - 4 mm và chứa khoảng 14 - 17 tỷ nơron. Các nơron ở vỏ não có nhiều loại với các hình dạng khác nhau. Mỗi loại có những đặc điểm cấu trúc và chức năng đặc thù. Các nơron của vỏ não được sắp xếp theo một phương thức nhất định, tạo thành sáu lớp (hình 458).



Hình 458. Các lớp nơron của vỏ não.

1. Lớp I; 2. Lớp II; 3. Lớp III; 4. Lớp IV;
5. Lớp V; 6. Lớp VI.

Lớp I: Nằm ở ngoài cùng của vỏ não nên được gọi là lớp bề mặt, chứa ít nơron. Các nơron thuộc lớp này thường có hình bầu dục, trục ngắn nên có chức năng đảm bảo mối liên hệ giữa các vùng trong một bán cầu.

Lớp II: Lớp nơron hạt ngoài gồm các nơron hình sao, có nhiệm vụ tiếp nhận các xung động thần kinh từ các nơi khác gửi tới nên có chức năng cảm giác.

Lớp III: Lớp này gồm có các nơron hình tháp và hình thoi, có trục rất dài, có thể đi tới các vùng khác của não và tủy sống nên có thể dẫn truyền xung động thần kinh tới các vùng khác của trung ương thần kinh. Lớp này có chức năng vận động.

Lớp IV: Lớp nơron hạt trong gồm các nơron hình sao, có nhiệm vụ tiếp nhận các xung động từ dưới gửi lên nên có chức năng cảm giác.

Lớp V: Lớp này gồm có các nơron hình tháp, có trục rất dài nên có chức năng vận động. Trục của các nơron này tập hợp lại thành các bó đi xuống tủy sống và tạo thành bó tháp trong tủy sống.

Lớp VI: Lớp nơron đa dạng, gồm các loại nơron có hình dạng khác nhau như hình đa giác, hình tam giác, hình bầu dục, hình chùy có trục chạy xuyên dọc giữa các lớp và chức năng của chúng đang được nghiên cứu.

Như vậy, mỗi lớp nơron có chức năng riêng và tỷ lệ giữa các lớp này không giống nhau trên toàn bộ vỏ não. Ở những vùng có chức năng cảm giác thì lớp II và lớp IV chiếm ưu thế. Hai nhà giải phẫu thần kinh là O.Vogt và A.Vogt đã nghiên cứu giải phẫu thần kinh ở nhiều người thuộc các ngành nghề khác nhau và nhận thấy rằng, ở não của những họa sĩ thì lớp nơron IV khu vỏ thị giác phát triển mạnh, còn ở não của các nhạc sĩ thì lớp nơron IV khu vỏ thính giác phát triển mạnh. Ở những vùng vận động thì lớp III và lớp V chiếm ưu thế vì các xung động vận động có ý thức được xuất phát từ đó.

Cũng chính vì có sự phân bố không đồng đều giữa các loại nơron ở vỏ não cho nên người ta có thể dựa vào cấu trúc của các lớp nơron, độ lớn và mật độ phân bố nơron ở vỏ não mà phân chia vỏ não thành các miền, các vùng. Ví dụ, như Brodman chia vỏ não thành 52 vùng.

b. Chức năng sinh lý chủ yếu của bán cầu đại não

Các nhân dưới vỏ điều hoà cử động của tay, chân và nét mặt. Ngoài ra các nhân dưới vỏ còn tham gia nhiều chức năng dinh dưỡng phức tạp xảy ra trong cơ thể.

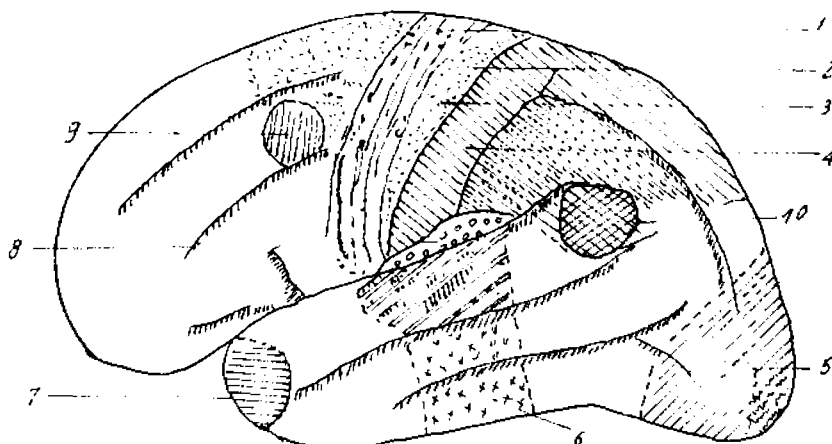
Trong quá trình tiến hoá của giới động vật có xương sống, vai trò của bán cầu đại não đối với cơ thể ngày một tăng. Do đó, các chức năng phức tạp của cơ thể ở động vật bậc cao ngày càng lệ thuộc vào hoạt động của vỏ não.

Vỏ não là phần có những chức năng quan trọng nhất trong hệ thần kinh, nó đảm bảo mối thống nhất giữa cơ thể và môi trường, thống nhất hoạt động của tất cả các phần khác nhau trong cơ thể. Tuy vỏ não hoạt động như một chỉnh thể thống nhất nhưng vẫn có sự phân công chức năng cho từng vùng. Mỗi chức năng do những vùng nhất định của vỏ não phụ trách (hình 459).

Chức năng cảm giác

Vỏ não là nơi tập trung các trung khu cao cấp của các cơ quan cảm giác nên có thể phân tích, tổng hợp để cho cảm giác chính xác và tri giác trọn vẹn về sự vật, hiện tượng của thế giới khách quan. Trong đó, thùy chẩm phụ trách thị giác, thùy thái dương phụ trách thính giác và

khứu giác, thùy đỉnh phụ trách cảm giác chung. Riêng hồi đỉnh lên phụ trách xúc giác của da. Vùng da nào có cảm giác tinh vi thì vùng vỏ não tương ứng phụ trách nó cũng chiếm một diện tích lớn hơn.



Hình 459. Phân vùng chức năng của bán cầu đại não.

1. Vùng vận động phối hợp; 2. Vùng vận động; 3. Rãnh Rolando; 4. Vùng xúc giác của da;
5. Vùng thị giác; 6. Vùng thính giác; 7. Vùng khứu giác; 8. Vùng vị giác;
9. Vùng vận động ngôn ngữ; 10. Vùng hiểu ngôn ngữ.

Chức năng vận động

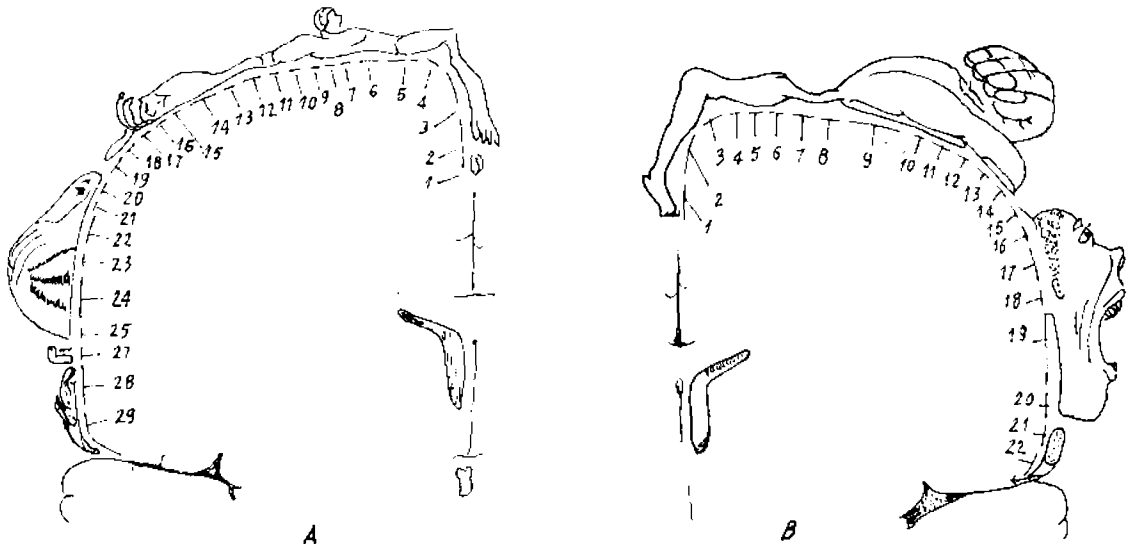
Mọi vận động của cơ thể do thùy trán phụ trách, trong đó, hồi trán lên chỉ phối các hoạt động theo ý muốn. Bộ phận nào của cơ thể thực hiện những vận động tinh vi, phức tạp thì vùng vỏ não tương ứng phụ trách nó cũng chiếm một diện tích lớn hơn.

Chức năng ngôn ngữ

Hoạt động ngôn ngữ chỉ có ở con người cho nên trên bán cầu đại não của người đã có những vùng chuyên biệt phụ trách chức năng này. Các tác giả cho rằng vùng ngôn ngữ nằm ở bán cầu não trái, trong đó, vùng vận động ngôn ngữ (vận động để viết và vận động để nói) thuộc hồi trán III và vùng hiểu ngôn ngữ (hiểu tiếng nói và chữ viết) ở thùy thái dương, thuộc hồi thái dương 1, 2 và ở thùy chẩm. Vùng vận động ngôn ngữ được bác sĩ P. Broca, nhà phẫu thuật và nhân chủng học Pháp mô tả lần đầu tiên vào năm 1860 nên vùng này còn được gọi là vùng Broca. Vùng hiểu ngôn ngữ còn được gọi là vùng Wernick.

Vùng Broca nằm ở thùy trán, tương ứng với vùng 44 - 45 theo sơ đồ của Brodman, có mối liên hệ mật thiết với trung khu vận động của các cơ ở môi, lưỡi, hầu và thanh quản, giúp cho con người nói được. Nếu hỏng vùng này, con người mặc dù có thể còn giữ được khả năng phát các âm đơn giản như các tiếng kêu, nhưng mất khả năng nói ra thành lời.

Vùng Wernick nằm ở ranh giới giữa thùy chẩm, thùy thái dương và thùy đỉnh, tương đương với vùng 39-42 theo sơ đồ của Brodman. Vùng này có chức năng nghe và phân tích để hiểu lời nói, chữ viết. Nếu hỏng vùng này, mặc dầu có thể vẫn nghe thấy, nhìn thấy nhưng không hiểu ý nghĩa, nội dung của lời nói và chữ viết.



Hình 460. Hình chiếu của các vùng cảm giác và vận động trên vỏ não.

A. Hình chiếu các vùng cảm giác:

1. Cơ quan sinh dục; 2. Các ngón chân;
3. Bàn chân; 4. Cẳng chân; 5. Đùi; 6. Thân; 7. Cổ;
8. Đầu; 9. Vai; 10. Khớp khuỷu; 11. Khuỷu;
12. Cẳng tay; 13. Cổ tay; 14. Bàn tay; 15. Ngón út;
16. Ngón không tên; 17. Ngón giữa; 18. Ngón trỏ;
19. Ngón cái; 20. Mắt; 21. Mũi; 22. Mặt;
23. Môi trên; 24. Giữa hai môi; 25. Môi dưới;
26. Răng, lợi và hàm; 27. Lưỡi; 28. Cổ họng;
29. Các cơ quan nội tạng

B. Hình chiếu các vùng vận động:

1. Các ngón chân; 2. Mắt cá; 3. Gối; 4. Đùi;
5. Thân; 6. Vai; 7. Khuỷu; 8. Cổ tay; 9. Bàn tay;
10. Ngón út; 11. Ngón không tên; 12. Ngón giữa;
13. Ngón trỏ; 14. Ngón cái; 15. Cổ; 16. Lòng mào;
17. Mí mắt và nhãn cầu; 18. Mặt; 19. Môi;
20. Hàm; 21. Lưỡi; 22. Thanh quản.

Hiện nay, đa số tác giả cho rằng chức năng ngôn ngữ chiếm ưu thế ở bán cầu đại não bên trái đối với người thuận tay phải và ở bán cầu bên phải đối với người thuận tay trái. Ngoài các khu vực phụ trách chính, trong não còn có một số khu vực khác hỗ trợ cho chức năng này. Do đó, nếu các vùng phụ trách ưu thế bị tổn thương thì các vùng khác có thể thay thế để phục hồi chức năng. Tuy nhiên, mức độ phục hồi bị hạn chế rất nhiều và khả năng này chỉ có thể xảy ra trong những tháng năm đầu đời của đứa trẻ. Còn ở người lớn, khả năng thay thế như vậy là rất khó. Người ta đã giải thích hiện tượng đó bằng khả năng "uyển chuyển" trong quá trình phát triển và hoàn thiện của hệ thần kinh ở trẻ em. Trẻ càng lớn thì khả năng "uyển chuyển" trong việc thực hiện các chức năng của não càng kém.

Chức năng tư duy

Tư duy là hoạt động chức năng của não, đặc biệt phát triển ở loài người. Nhờ có chức năng tư duy cao cấp của con người mà con người đã phát triển cao hơn hẳn so với các động vật khác, và con người có thể làm chủ được thiên nhiên, biến đổi muôn loài, muôn vật phục vụ cho lợi ích của mình. Cũng nhờ có tư duy-trí tuệ hơn hẳn động vật mà con người còn có thể làm chủ chính bản thân mình, làm cho cuộc sống của loài người ngày càng trở nên văn minh, tiến bộ. Hạt nhân của tư duy chính là trí tuệ.

Hoạt động trí tuệ của con người là loại hoạt động đặc biệt, hoạt động đa diện và có liên quan với rất nhiều nội dung hoạt động khác, như hoạt động thần kinh, thể chất, sức khỏe, ý chí, tình cảm, điều kiện lịch sử, kinh tế, xã hội v.v...

Về phương diện thần kinh, hoạt động trí tuệ được coi là một hoạt động chức năng của não và chủ yếu là vỏ não. Vì vậy những thành tựu trong việc nghiên cứu sinh lý thần kinh có thể tạo cơ sở cho việc nghiên cứu trí tuệ.

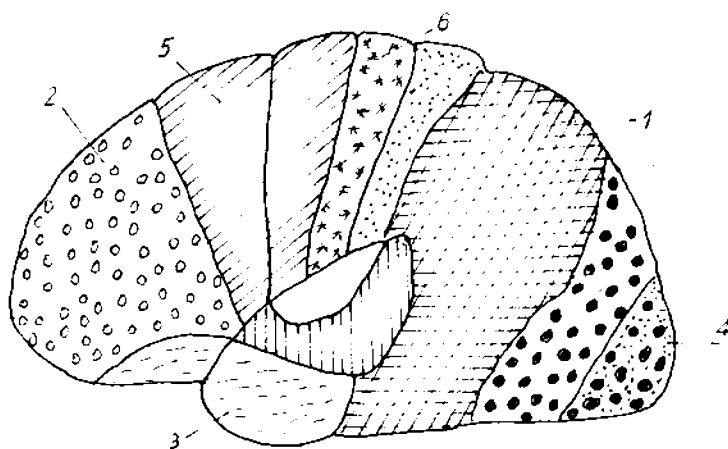
Từ trước tới nay có nhiều tác giả quan tâm đến vấn đề này. Ngay từ thời thượng cổ, Hypôcrat đã liên tưởng đến mối quan hệ giữa não và tư duy. Song việc tìm hiểu, nghiên cứu cơ sở sinh lý thần kinh của hoạt động trí tuệ mới thực sự phát triển từ thế kỷ XIX. Từ đó đến nay đã có nhiều tác giả nghiên cứu vấn đề này với các quan điểm khác nhau, song tựu trung lại là có hai khuynh hướng chính:

+ Một khuynh hướng cho rằng, toàn bộ não là một tổ chức thống nhất và trí tuệ do toàn bộ não chi phối.

+ Khuynh hướng thứ hai cho rằng, có sự định khu chức năng trong não. Người đầu tiên nêu ra quan điểm đó là F.J.Gall (thế kỷ XVIII). Ông cho rằng mỗi vùng não phụ trách một chức năng nhất định của cơ thể. Khi một vùng não nào đó phát triển mạnh hơn thì chức năng tương ứng do chúng phụ trách cũng phát triển mạnh hơn. Mà khi một vùng não nào đó phát triển mạnh thì sẽ làm cho phần xương sọ ở đó lõm ra, cho nên chỉ cần sờ đầu nắn sọ xem phần nào lõm hơn thì có thể suy luận ra mức độ phát triển mạnh hay yếu của các chức năng tương ứng. Ông đã xây dựng một bản đồ não về rất nhiều chức năng như vùng tính toán, tham ăn, yêu sức vật, thời trang... Cống hiến của Gall là ông đã đề cập đến mối quan hệ giữa từng loại chức năng của cơ thể với các phần của não, nhưng sai lầm của ông là đồng nhất giữa cấu tạo với chức năng của não. Và lại, hình thù của hộp sọ chưa hẳn đã phản ánh đúng hình thù và sự phát triển của não.

Năm 1860, P. Broca lần đầu tiên đã chứng minh được rằng có mối liên hệ giữa một chấn thương nào đó ở não với sự tổn thương nhận thức qua việc ông phát hiện ra sự tổn thương chức năng ngôn ngữ do chấn thương vùng trán của não người.

Gần đây, người ta đã tương đối nhất trí rằng các vùng khác nhau của não phụ trách các chức năng khác nhau. Tuy nhiên mỗi một vùng chỉ là tương đối quan trọng hơn đối với một chức



Hình 461. Bản đồ các vùng chức năng đặc hiệu của vỏ não.

1. Vùng liên hợp đỉnh - chẩm - thái dương; 2. Vùng liên hợp trước trán; 3. Vùng liên hợp viền; 4. Vùng thị giác; 5. Vùng vận động; 6. Vùng xúc giác.

năng nào đó. Một chức năng không phải do tất cả các vùng trên não phụ trách nhưng cũng không phải chỉ do một vùng nào đó. Trong hai bán cầu đại não thì có một bán cầu được xem là trội đối với một chức năng trí tuệ nào đó. Chẳng hạn, bán cầu não trái được xem là trội đối với chức năng ngôn ngữ, còn bán cầu não phải lại được xem là trội đối với chức năng nhìn và xác định không gian...

Thực ra, vấn đề cơ sở sinh lý học thần kinh của hoạt động trí tuệ là cực kỳ phức tạp. Để hiểu sơ lược vấn đề này, có thể căn cứ vào cách phân vùng giải phẫu và chức năng của các tác giả. Để minh họa con đường hình thành tư duy, người ta đã phân biệt vỏ não thành ba loại vùng là các vùng cấp I, các vùng cấp II và các vùng cấp III.

- **Các vùng cấp I** trực tiếp nhận xung động thần kinh từ các cơ quan thụ cảm gửi về, phân tích các xung động đó để cho các cảm giác thô sơ và đơn giản như cảm giác về ánh sáng, âm thanh, xúc giác, nhiệt độ... Còn các vùng vận động cấp I là nơi xuất phát các xung động thần kinh đi tới các nhóm cơ đặc hiệu để gây co cơ.

- **Các vùng cấp II** thường nằm sát cạnh các vùng cấp I tương ứng, có nhiệm vụ tổng hợp các xung động thần kinh từ các vùng cấp I gửi đến, xử lý thông tin đó, tập hợp các cảm giác thô sơ, đơn độc thành các cảm giác chung và tri giác về các sự vật, các hiện tượng của thế giới khách quan.

- **Các vùng cấp III** (vùng liên hợp) tiếp nhận và phối hợp nhiều loại xung động thần kinh của vỏ não và các phần dưới vỏ, có chức năng tổng hợp, phối hợp mọi loại thông tin, nâng cao chất lượng và nâng cấp ý nghĩa của các loại thông tin lên bước cao hơn nữa như xác định vị trí của cá thể và của các vật xung quanh, nhận ra ý nghĩa của các từ, chữ viết... Tuy nhiên, các vùng liên hợp cũng có chức năng chuyên biệt hoá.

2.3. Hệ thần kinh dinh dưỡng

a. Cấu tạo của hệ thần kinh dinh dưỡng

Hoạt động thần kinh đảm bảo sự thống nhất giữa các cơ quan trong cơ thể và sự thống nhất giữa cơ thể với môi trường. Nhờ có hoạt động phản xạ của hệ thần kinh mà cơ thể không chỉ tồn tại mà còn thích nghi được với môi trường xung quanh. Những bộ phận của hệ thần kinh đảm bảo cho cơ thể tồn tại được thông qua chức năng dinh dưỡng được gọi là hệ thần kinh dinh dưỡng (hay còn gọi là hệ thần kinh thực vật hoặc hệ thần kinh giao cảm). Hệ thần kinh dinh dưỡng bao gồm hai bộ phận là hệ giao cảm và hệ phó giao cảm (hình 462).

Hệ giao cảm

Phần trung ương của hệ giao cảm nằm ở tuỷ sống, kéo dài từ đốt ngực I đến đốt thắt lưng 3 hoặc 4. Từ đây các dây thần kinh giao cảm sẽ đi ra khỏi cột sống và dừng lại ở chuỗi hạch giao cảm nằm sát hai bên cột sống. Rồi từ các hạch này các dây thần kinh giao cảm tiếp tục đi tới các cơ quan mà nó phụ trách. Các sợi thần kinh từ tuỷ sống tới hạch giao cảm được gọi là sợi

trước hạch (hay còn gọi là sợi tiền hạch). Các sợi thần kinh từ hạch giao cảm đến các bộ phận mà nó tác động được gọi là sợi sau hạch (hay còn gọi là sợi hậu hạch).

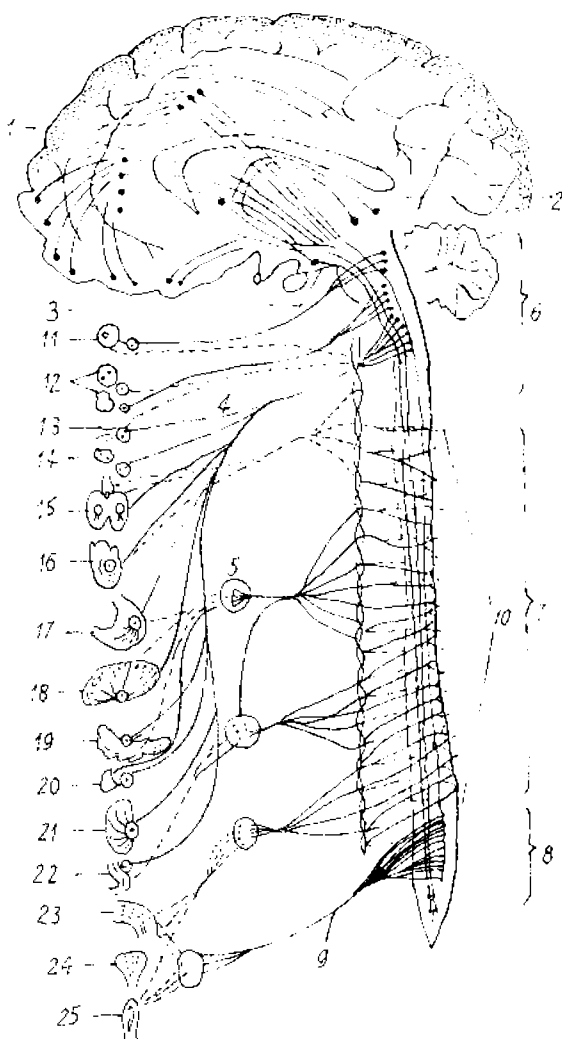
Hệ phó giao cảm

Phần trung ương của hệ phó giao cảm nằm ở hành tuỷ và đoạn cùng của tuỷ sống. Các hạch của hệ phó giao cảm nằm ngay ở cơ quan mà nó tác động nên các sợi trước hạch thường dài hơn nhiều so với các sợi sau hạch. Các sợi trước hạch của thần kinh giao cảm và phó giao cảm đều có màng mielin còn các sợi sau hạch thì không có màng mielin. Chính vì vậy, tốc độ dẫn truyền xung động thần kinh của các sợi trước hạch nhanh hơn so với các sợi sau hạch.

b. Chức năng sinh lý chủ yếu của hệ thần kinh dinh dưỡng

Từ hệ thần kinh giao cảm và phó giao cảm có các sợi đi đến hầu hết các cơ quan dinh dưỡng và chi phối hoạt động của các cơ quan này. Nhưng tác dụng của thần kinh giao cảm và phó giao cảm đối với từng cơ quan thường có tính chất đối lập nhau trong mối quan hệ thống nhất, phối hợp và hỗ trợ nhau để giữ cân bằng cho các hoạt động sống (bảng 48).

Tác dụng của hệ thần kinh dinh dưỡng đối với các cơ quan thể hiện ở chức năng điều hoà hoặc phát động hoạt động. Đối với các cơ quan có tính tự động và hoạt động liên tục thì xung động thần kinh từ dây giao cảm hoặc phó giao cảm có tác dụng làm tăng hoặc giảm hoạt động của cơ quan đó. Đối với các cơ quan không hoạt động liên tục thì xung động thần kinh từ dây giao cảm hoặc phó giao cảm có tác dụng phát động hoạt động của cơ quan đó.



Hình 462. Sơ đồ hệ thần kinh dinh dưỡng ở người.

1. Vùng thuộc hệ limbic; 2. Hồi cả ngựa; 3. Vùng dưới đồi;
4. Dây thần kinh X; 5. Đám rối dương; 6, 8. Hệ phó giao cảm; 7. Hệ giao cảm; 9. Dây thần kinh chậu; 10. Phần điều khiển cơ chân lông và các tuyến mồ hôi; 11. Mắt;
12. Tuyến nước bọt; 13. Mạch máu ở đầu; 14. Tuyến giáp;
15. Phổi; 16. Tim; 17. Dạ dày; 18. Gan; 19. Tuyến tụy;
20. Tuyến trên thận; 21. Thận; 22. Ruột non;
23. Ruột già; 24. Bàng quang; 25. Các cơ quan nội tạng.

Bảng 48. Tác dụng của hệ thần kinh dinh dưỡng lên chức năng của các cơ quan trong cơ thể

Cơ quan		Tác dụng giao cảm	Tác dụng phó giao cảm
Đồng tử (mắt)		Giãn	Co
Tim	- Nhịp tim	Tăng	Giảm
	- Lực co tim	Tăng	Giảm
	- Dẫn truyền	Tăng	Giảm
	- Hưng phấn	Tăng	Giảm
	- Trương lực	Tăng	Giảm
Mạch máu ở	- Da	Co	Giãn
	- Cơ vân	Giãn	
	- Cơ quan nội tạng	Giãn	Co
	- Phổi	Giãn	Co
	- Tuyến nước bọt	Co	Giãn
	- Cơ quan sinh dục	Co	Giãn
	- Ống tiêu hoá	Co	Giãn
Cơ trơn ở	- Đồng tử	Giãn	Co
	- Phế quản	Giãn	Co
	- Thực quản	Giãn	Co
	- Tâm vị	Co	Giãn
	- Dạ dày	Giảm co bóp & trương lực	Tăng co bóp & trương lực
	- Môn vị	Co	Giãn
	- Ruột	Giảm trương lực	Tăng trương lực
	- Trực tràng	Giãn	Co
	- Bàng quang	Giãn	Co
	- Tử cung không thai	Giãn	-
	- Tử cung có thai	Co	-
Tuyến	- Mồ hôi	Tăng tiết	-
	- Nước bọt	Tăng tiết nước bọt quánh	Tăng tiết nước bọt loãng
	- Dạ dày	Giảm tiết	Tăng tiết
	- Tụy ngoại tiết	Giảm tiết	Tăng tiết
	- Tụy nội tiết	-	Tăng tiết
	- Vỏ tuyến trên thận	Tăng tiết	Không có tác dụng
	- Tuỷ tuyến trên thận	Tiết	Không có tác dụng

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Phân tích các chức năng sinh lý của hệ thần kinh.
2. Phân biệt những đặc điểm đặc trưng của các dạng hệ thần kinh động vật.
3. Sự tiến hoá của hệ thần kinh hình ống thể hiện qua các lớp động vật như thế nào?
4. Trình bày các nguyên tắc hoạt động cơ bản của hệ thần kinh.
5. Chứng minh tính toàn vẹn của cung phản xạ?
6. Các trung khu thần kinh có những đặc điểm cơ bản nào?
7. Tại sao một kích thích đơn độc dưới ngưỡng không gây phản xạ nhưng nhiều kích thích như vậy diễn ra đồng thời, liên tiếp lại gây phản xạ?
8. Nêu mối quan hệ giữa hưng phấn và ức chế của thần kinh trung ương.
9. Vai trò của các đôi dây thần kinh sọ là gì?
10. Phân biệt các loại dây thần kinh: hướng tâm, ly tâm và pha.
11. Trình bày các chức năng sinh lý của tuỷ sống.
12. Tại sao khi đi lại cơ thể người có sự phối hợp chân tay nhịp nhàng ?
13. Nêu các chức năng sinh lý chủ yếu của hành tuỷ.
14. Chứng minh vai trò của tuỷ sống trong hoạt động thần kinh qua các thí nghiệm?
15. Nêu chức năng của não giữa. Trình bày thí nghiệm chứng minh chức năng của não giữa?
16. Tiểu não có chức năng gì? Nêu những biểu hiện của con vật khi mất tiểu não.
17. Chức năng của não trung gian? Giải thích cơ sở sinh lý của hiện tượng ngủ?
18. Vùng dưới đồi có liên quan đến hệ thống nội tiết như thế nào?
19. Hệ limbic có chức năng gì?
20. Nêu các chức năng sinh lý chủ yếu của tổ chức lưới.
21. Chức năng của bán cầu đại não?
22. Dựa trên cơ sở sinh lý học thần kinh. Giải thích hiện tượng liệt nửa người?
23. Chức năng chủ yếu của hệ thần kinh dinh dưỡng. Giải thích hiện tượng đột quỵ do thần kinh.
24. Sơ đồ hoá các quá trình thần kinh.

CHƯƠNG XV

SINH LÝ CÁC CƠ QUAN CẢM GIÁC

I. ĐẠI CƯƠNG VỀ CÁC CƠ QUAN CẢM GIÁC

1. Khái niệm chung về các cơ quan cảm giác

Các cơ quan cảm giác là những cơ quan đặc biệt nằm trên các cơ quan bản thể và ngoại vi của cơ thể. Các cơ quan cảm giác được gọi là các cơ quan thụ cảm (receptor). Các giác quan có cấu tạo bao gồm các tế bào đã được biệt hoá có các chức năng chuyên trách là thu nhận và trả lời những kích thích từ môi trường bên ngoài và bên trong tác động vào cơ thể. Nhờ đó mà cơ thể sẽ có được những phản ứng trả lời nhằm đảm bảo tính luôn thích nghi toàn vẹn và sự thống nhất giữa cơ thể với môi trường sống. Nguồn gốc phát sinh của các cơ quan cảm giác chủ yếu là từ ngoại bì và trung bì trong giai đoạn phát triển phôi sớm của cá thể.

Cơ quan cảm giác có những chức năng sinh lý đặc biệt, nhờ đó mà động vật cũng như con người mới có thể nhận biết được các tín hiệu từ môi trường sống, đồng thời cảm nhận được sự tồn tại và phát triển của chính mình. Cơ quan cảm giác là sự bắt đầu của một chuỗi các quá trình sinh học phức tạp và tinh vi đã được thể hiện qua những hoạt động bản năng, tập tính trong quá trình phát triển chủng loại cũng như cá thể.

Mỗi cơ quan thụ cảm bao gồm các dạng tế bào thụ cảm khác nhau đặc trưng cho các cơ quan cảm giác như: thụ cảm ánh sáng, thụ cảm hoá học, thụ cảm nhiệt độ... ngoài ra còn có một số vùng đặc biệt chúng cảm nhận những cảm giác đặc trưng. Các cơ quan thụ cảm có chức năng là cung cấp các thông tin cảm giác về các cơ, khớp và gân.

Mỗi cơ quan cảm giác đều có cấu tạo gồm ba phần chính: phần thụ cảm, phần dẫn truyền thần kinh và phần trung ương (não bộ).

2. Các học thuyết về cơ quan cảm giác

Các học thuyết về cơ quan cảm giác trước Pavlov đều mang tính chất siêu hình. Ta có thể xem xét hai thuyết về cảm giác như sau:

2.1. Học thuyết của Muller

Đây là thuyết về năng lượng, theo thuyết này bản chất của cảm giác là không phụ thuộc vào tính chất của các kích thích, mà được xác định là nhờ một dạng năng lượng đặc trưng tồn tại

trong các cơ quan cảm giác. Dạng năng lượng đặc biệt này mang tính chất bẩm sinh. Do đó, không thể nhận biết được chính xác về thế giới khách quan.

2.2. Học thuyết của Hering

Học thuyết này bàn về mối liên hệ giữa tâm lý và sinh lý. Theo ông tâm lý và sinh lý là hai quá trình hoàn toàn độc lập với nhau, chúng tồn tại song song và không phụ thuộc vào nhau theo phương thức nhân quả. Do đó, để nhận biết về hoạt động của não bộ phần lớn là phải dựa vào các yếu tố chủ quan.

3. Học thuyết về cơ quan cảm giác của Pavlov

Pavlov đã đưa ra những kiến thức và hiểu biết mới về cơ quan cảm giác của cơ thể. Theo ông cơ quan cảm giác là những cơ quan thần kinh có chức năng phân tích các kích thích từ bên ngoài hay bên trong cơ thể. Đó là một hệ thống nhiều tầng phức tạp và tinh vi, nhằm đảm bảo mối liên hệ thường xuyên giữa cơ thể với môi trường xung quanh.

Ông đã giải thích được những hoạt động phức tạp và tinh vi của não bộ, dựa vào hai cơ chế thần kinh cơ bản. Đó là cơ chế về đường liên hệ thần kinh tạm thời và cơ chế hoạt động của các cơ quan cảm giác trong quá trình hoạt động thu nhận và trả lời các kích thích từ môi trường sống (cả bên trong và bên ngoài cơ thể).

4. Phân loại các cơ quan thụ cảm

Trong cơ thể động vật và người có nhiều loại cơ quan cảm giác có các đặc tính và cách nhận cảm khác nhau. Những cơ quan này lại được phân bố rộng khắp bên trong các nội quan và bên ngoài bề mặt cơ thể. Căn cứ vào vị trí, cấu tạo và các đặc tính cũng như các phương thức thu nhận kích thích từ môi trường mà người ta đã có thể phân loại các cơ quan cảm giác bằng nhiều cách khác nhau.

4.1. Theo vị trí cấu tạo

Ta có thể phân chúng thành các loại:

a. Các receptor bên trong: là các tế bào thụ cảm phân bố tại các cơ quan bên trong cơ thể, có nhiệm vụ tiếp nhận trực tiếp các kích thích bên trong tác động vào các phủ tạng. Chẳng hạn, các receptor để nhận biết cảm giác no, đói, đau đớn,... trong hệ tiêu hoá hoặc các receptor nhận biết cảm giác về áp lực có trong hệ tuần hoàn, bằng quang, dạ dày...

b. Các receptor bên ngoài: là những tế bào thụ cảm chuyên biệt và nằm trong các bộ phận cấu tạo riêng, chúng hình thành nên những cơ quan cảm giác. Ví dụ, cơ quan cảm giác thị giác là mắt, thính giác là tai, khứu giác là mũi, vị giác là lưỡi, xúc giác là da.

c. Các receptor bản thể còn được gọi là **tự receptor**: đó là các tế bào thụ cảm hình thành nên các receptor nằm sâu trong cơ thể (gân, khớp, cơ,...). Những tế bào này có nhiệm vụ nhận biết các kích thích cảm giác, đồng thời nhận biết cả với những kích thích trả lời từ những vị trí như ở gân, khớp, và cơ. Do vậy, chúng còn được gọi là các tự receptor.

4.2. Theo hình thức thu nhận kích thích

Ta có thể chia làm hai loại:

a. *Các receptor trực tiếp* là những receptor thu nhận các kích thích tác động trực tiếp vào tế bào thụ cảm. Chẳng hạn như ở cơ quan cảm giác vị giác, xúc giác...

b. *Các receptor gián tiếp* là những receptor thu nhận kích thích từ những khoảng cách xa như ở các thụ quan thị giác, thính giác, khứu giác.

4.3. Theo bản chất của các kích thích

Ta cũng có thể chia làm các loại:

a. *Các receptor hoá học*: là những receptor thu nhận các kích thích hoá học (chemoreceptors) chẳng hạn: các loại mùi vị khuếch tán trong không khí, các ion, các chất hoá học...

b. *Các receptor lý học*: là những receptor tiếp nhận các kích thích về vật lý như: receptor cơ học, nhiệt độ, sóng âm học và ánh sáng...

5. Những đặc điểm cơ bản trong hoạt động của cơ quan cảm giác

Trong quá trình hoạt động, các cơ quan cảm giác của cơ thể động vật luôn có những đặc điểm nhất định phù hợp với chức năng sinh lý của chúng.

- Quá trình thực hiện các cơ chế điều hoà và điều chỉnh đòi hỏi cơ thể phải nhận biết được các thông tin báo hiệu về sự thay đổi trong nội bộ cơ thể và môi trường xung quanh. Receptor cảm giác (sensory receptor) chính là các loại tế bào đặc biệt làm nhiệm vụ này, nhờ có các receptor mà tín hiệu thông tin dù ở các dạng hoá học, hay lý học như âm thanh, ánh sáng, nhiệt độ và áp lực... đều được biến đổi thành các tín hiệu điện thế màng, sau đó sẽ được truyền đi bằng các xung thần kinh về trung ương thần kinh để xử lý và trả lời.

- Sự hoạt động của các cơ quan cảm giác luôn tuân theo những tính chất đặc trưng cho mỗi loại cơ quan cảm giác.

- Một cảm giác đều được biến đổi thành xung cảm giác truyền tới não cho ta nhận biết được nó cần phải có bốn điều kiện theo thứ tự sau đây:

1. Kích thích phải có cường độ tới ngưỡng, đáp ứng được sự nhận cảm đầu tiên của một hệ thần kinh bình thường.

2. Receptor phải biến đổi được các kích thích thành các xung thần kinh. Receptor là một cơ quan đặc biệt nằm ở đầu mút của các neuron cảm giác hoặc là một tế bào cảm giác đặc biệt nối với neuron.

3. Sự dẫn truyền xung thần kinh (cảm giác) phải đi từ receptor tới trung ương thần kinh dọc theo đường mào thần kinh.

4. Sự giải mã các cảm giác nhận được từ các receptor phải được thực hiện bởi một vùng nhất định của não bộ.

6. Ngưỡng tuyệt đối và ngưỡng sai biệt

Các tế bào thụ cảm chuyên biệt về các chức năng luôn có tính hưng phấn cao đối với những kích thích đặc trưng, quen thuộc và phù hợp với chức năng đã được chọn lọc trong quá trình tiến hoá của loài. Chẳng hạn, cơ quan cảm giác thị giác có những đặc điểm rất nhạy cảm đặc biệt với ánh sáng là do có các receptor cảm nhận ánh sáng nằm trong võng mạc chuyên biệt về cảm nhận này, hay như cơ quan cảm giác thính giác lại có những receptor cảm nhận về âm thanh (coóc-ti), nhờ đó mà sóng âm sẽ được nhận biết ở những mức độ khác nhau tùy thuộc vào tính chất và cường độ của chúng.

Tuy nhiên, các kích thích chỉ có thể được các cơ quan thụ cảm nhận biết được khi chúng đạt tới một cường độ ngưỡng nhất định. Tùy theo bản chất của các kích thích tác động vào các cơ quan thụ cảm tương ứng hoặc không tương ứng mà có các ngưỡng kích thích khác nhau, người ta đã phân biệt hai loại ngưỡng như sau.

6.1. Ngưỡng tuyệt đối

Được coi là dấu hiệu quan trọng để nhận biết được các yếu tố kích thích. Đó là mức năng lượng tối thiểu đủ để chuyển các tế bào thụ cảm từ trạng thái nghỉ ngơi sinh lý sang trạng thái hoạt động (gây hưng phấn).

Trong quá trình phát triển cá thể của động vật, ngưỡng kích thích của các tế bào thụ cảm có sự khác nhau giữa các cá thể cùng loài và trong những giai đoạn trong đời sống của chúng. Trong quá trình phát triển chủng loại, các tế bào thụ cảm ở mỗi cơ quan cảm giác cùng loài hay khác loài thường có những giới hạn ngưỡng kích thích đặc trưng. Ví dụ, ở một số loài động vật bậc cao người ta đã ghi được các ngưỡng âm thanh của chúng (bảng 49).

Bảng 49. Ngưỡng cảm nhận âm thanh của một số loài động vật, Hz

Số thứ tự	Loài động vật	Ngưỡng tần số âm thanh	Số thứ tự	Loài động vật	Ngưỡng tần số âm thanh
1	Người	20 - 20.000	4	Cá heo	100.000
2	Chó	38.000	5	Cừu	10 <
3	Mèo	70.000	6	Dơi	100.000

6.2. Ngưỡng sai biệt

Là khả năng hưng phấn của động vật đối với các kích thích không chuyên biệt của các cơ quan thụ cảm, chúng đòi hỏi phải có cường độ kích thích cao hơn hẳn. Mặc dù, các kích thích này thường gây ra những cảm giác giả tạo như cảm giác nổ đom đóm mắt hoặc cảm giác ù tai khi mắt hoặc tai bị tác động cơ học mạnh.

6.3. Nguyên lý chủ yếu của quá trình hưng phấn

Khi các receptor bị kích thích sẽ làm xuất hiện những điện thế hay xung thần kinh, từ đó theo dây thần kinh hướng tâm xung thần kinh này được truyền về trung ương thần kinh. Tần số,

biên độ và tốc độ của xung thần kinh phụ thuộc vào cường độ của kích thích, cơ quan cảm giác, loại dây thần kinh, chủng loại và ngay cả tình trạng sinh lý của cơ thể động vật.

6.4. Tương quan giữa cường độ kích thích và mức độ cảm giác

Cường độ kích thích và mức độ cảm giác có mối tương quan phụ thuộc lẫn nhau, tương quan này đã được biểu diễn bởi các công thức sau.

- Công thức của Weber (1831)

$$K = \frac{dl}{I}$$

I: cường độ của kích thích ban đầu.

dl: cường độ của kích thích tăng lên hoặc giảm đi.

Điều kiện để nghiệm đúng cho công thức Weber là: với các receptor cảm giác, thị giác, thính giác... trong phạm vi thu nhận kích thích của tế bào thụ cảm.

- Công thức của Fechner

$$S = a \times \log R + b$$

S: trị số cảm giác.

R: cường độ kích thích.

a, b: hằng số đặc trưng cho từng loại receptor.

6.5. Sự thích nghi của các cơ quan cảm giác

Tại các cơ quan cảm giác có các tế bào thụ cảm, những tế bào này có khả năng thích nghi với cường độ kích thích. Biểu hiện của đặc điểm này là sự giảm dần mức độ cảm giác đối với các kích thích kéo dài hoặc thường xuyên, mặc dù kích thích có tới ngưỡng, chúng vẫn giảm dần mức độ cảm giác. Đó chính là sự thích nghi “quen dần” với các kích thích, ví dụ như, các kích thích về âm thanh, ánh sáng, mùi vị, áp lực.... Nhiều thực nghiệm đã chứng minh rằng, thời gian tiềm tàng của các phản xạ thị giác - vận động và thính giác - vận động của con người đã xảy ra “sự quen dần”, thể hiện ở sự tăng dần thời gian tiềm tàng của các phản xạ trên nếu một loại kích thích nào đó diễn ra lặp đi lặp lại nhiều lần.

Bằng phương pháp điện sinh lý ghi lại các điện thế hưng phấn, Adrian đã cho thấy tần số và biên độ các điện thế (xung) giảm dần theo thời gian kích thích dù cường độ kích thích không thay đổi.

7. Mã thông tin giác quan

Thông tin đến các giác quan được mã hoá thành các xung điện, từ đó chúng được dẫn truyền đến các cơ quan trung ương, tại đây các xung điện được giải mã cho cơ thể các cảm giác thực. Quá trình này diễn ra phụ thuộc vào các tham số sau.

7.1. Các tham số

a. *Cường độ kích thích*: với những tác nhân kích thích đặc trưng như ánh sáng đối với receptor thị giác hay âm thanh với receptor thính giác, các receptor tương ứng có tính hưng phấn

rất cao. Ngược lại, với những tác nhân kích thích không đặc trưng lại đòi hỏi kích thích với cường độ lớn hơn nhiều mới có thể gây ra được hưng phấn

Các yếu tố kích thích đã có tác dụng làm thay đổi tính thấm của màng các receptor, từ đó làm xuất hiện điện hoạt động receptor. Cường độ điện của receptor tỷ lệ thuận với logarit của lực kích thích, có nghĩa là điện receptor có thể tổng cộng lại dưới tác dụng của những kích thích liên tiếp.

b. Tính chất của các tác nhân kích thích: đồng điện receptor khi lớn đến một mức độ nhất định (mức đột biến) sẽ làm xuất hiện điện hoạt động trên eo Ranvier gần nhất của sợi thần kinh cảm giác. Từ đó hưng phấn được lan truyền về trung ương thần kinh. Tần số xung động truyền trên sợi thần kinh tỷ lệ thuận với trị số điện receptor và với logarit của lực kích thích.

Do đó, có thể coi tính chất và cường độ của các tác nhân kích thích là những tham số đã được mã hoá để truyền về trung ương thần kinh.

7.2. Các cách mã hoá thông tin

a. Sự mã hoá các thông tin thành các xung thần kinh: khi có kích thích từ môi trường ngoài hay trong cơ thể tác động lên các receptor sẽ làm xuất hiện điện receptor. Tuy nhiên, chỉ những kích thích đủ ngưỡng mới đủ sức làm xuất hiện điện hoạt động lan truyền trên sợi thần kinh hướng tâm về trung ương thần kinh. Không phụ thuộc vào bản chất của kích thích, mọi thông tin như ánh sáng, âm thanh, mùi vị... qua receptor đều trở thành các xung thần kinh (mã hoá) đi về não. Tại đây, xung thần kinh sẽ được não giải mã cho ta nhận biết được cảm giác do kích thích đã gây ra.

b. Sự mã hoá qua số lượng các dây thần kinh dẫn truyền: trong một số receptor có những tế bào thụ cảm có sự cảm nhận khác nhau đối với kích thích, từ đó làm cho số lượng dây thần kinh lan truyền hưng phấn thay đổi, đây cũng chính là một sự mã hoá.

c. Sự mã hoá thông qua tần số và số lượng các xung động thần kinh lan truyền trên sợi hướng tâm từ receptor về trung ương thần kinh dưới dạng những loạt xung. Do mỗi loại kích thích có sự khác nhau về tần số và số lượng xung trong mỗi loạt xung nên mật mã của lượng thông tin phong phú đã phần nào được phân biệt (giải mã) trước khi về tới não bộ.

II. CÁC CHỨC NĂNG CƠ BẢN CỦA CƠ QUAN CẢM GIÁC

Cơ quan cảm giác của động vật và người có những chức năng cơ bản sau.

1. Thu lượm và xử lý thông tin

Mỗi cơ quan cảm giác có khả năng tiếp nhận các kích thích đặc trưng hoặc không đặc trưng với cường độ kích thích nhất định. Chúng biến đổi năng lượng của kích thích bên ngoài thành năng lượng đặc trưng của xung thần kinh. Các xung này mang thông tin về hoạt động tới các trung tâm thần kinh khác nhau.

2. Thông tin ngược chiều

Các cơ quan cảm giác báo về trung ương thần kinh kết quả của bất kì hoạt động phản xạ nào. Chính nhờ có thông tin ngược chiều này mà phản ứng trở nên chính xác và hoàn thiện hơn. Chẳng hạn, phản ứng vận động nào đó muốn thực hiện được chính xác trước hết thần kinh trung ương phải nhận được thông tin về cường độ, thời gian và địa điểm xảy ra sự việc mà điều này chỉ có được nhờ thông tin ngược chiều.

3. Điều hoà các hoạt động của cơ thể

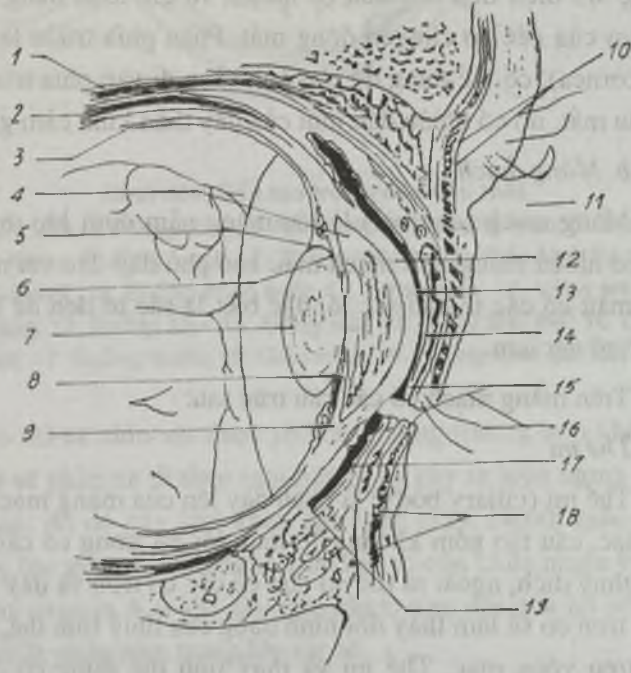
Khác với các cơ quan khác trong cơ thể, cơ quan cảm giác có những chức năng sinh lý đặc biệt và không giống nhau ở mỗi giác quan. Vì ở mỗi loại giác quan chúng có khả năng thu nhận tốt nhất những kích thích đặc trưng của nó. Người ta đã phân chúng thành các cơ quan cảm giác đặc trưng.

III. SINH LÝ CÁC CƠ QUAN CẢM GIÁC

A. THỊ GIÁC

Cơ quan cảm giác thị giác có chức năng sinh lý chủ yếu là thu nhận kích thích ánh sáng, đồng thời là cơ quan thu nhận hình ảnh và xử lý các thông tin về thị giác. Cấu tạo của cơ quan này gồm các bộ phận chủ yếu sau: cầu mắt, thần kinh thị giác và các bộ phận hỗ trợ. Cầu mắt gồm có các bộ phận chủ yếu như: màng sợi (màng cứng), màng mạch, võng mạc (màng thần kinh), thủy tinh thể, thủy tinh dịch và thủy dịch. Các bộ phận hỗ trợ gồm có: tuyến lệ, mí mắt, lông mày.

Mắt có thể biến đổi năng lượng trong bức xạ quang phổ điện từ thành các xung thần kinh. Tuy nhiên, các quang thụ quan mắt của người chỉ cảm nhận được sóng điện từ trong khoảng từ 400 đến 700 nm ($1 \text{ nm} = 10^9 \text{ m}$).



Hình 463. Các cấu trúc phụ của cầu mắt.

(lát cắt dọc theo hai mí phần phía trước cầu mắt)

1. Cơ nâng mí mắt trên, 2. Cơ trên; 3. Võng mạc; 4. Bướu trước;
5. Dây chằng treo thủy tinh thể; 6. Bướu sau; 7. Thủy tinh thể;
8. Mống mắt; 9. Thể mi; 10. Cơ vòng quanh mắt; 11. Lông mày;
12. Giác mạc; 13. Màng kết mí mắt; 14. Đĩa sụn trên;
15. Màng kết (kết mạc); 16. Lông mi; 17. Túi kết mạc;
18. Cơ vòng quanh mắt; 19. Vòm túi kết mạc.

1. Cấu tạo và chức phận của mắt

1.1. Cầu mắt

Cầu mắt nằm lọt trong xương hố mắt gọi là ổ mắt, có tác dụng làm giá đỡ và bảo vệ mắt. Cầu mắt được gắn vào ổ mắt và được giữ đúng vị trí nhờ sáu cơ của mắt. Khi các cơ này cử động làm cho hai cầu mắt chuyển động phối hợp với nhau giúp cho hai mắt có thể nhìn thấy mọi vật trong không gian ba chiều. Cầu mắt là thành phần chính của mắt có kích thước khác nhau tùy theo loài động vật. Ở người cầu mắt có đường kính khoảng 25 mm, bao gồm các màng sau đây.

a. Màng cứng

Màng cứng còn gọi là màng sợi - sclera là lớp ngoài cùng được cấu tạo bởi lớp vỏ mô liên kết rất dai có màu trắng ngà, đục, phía trước tiếp với màng giác. Lớp màng này có tác dụng để bảo vệ cầu mắt. Màng gồm hai phần: phần phía sau có cấu tạo bởi mô liên kết sợi chắc chiếm khoảng 4/5 diện tích cầu mắt có nhiệm vụ giữ hình dạng cầu mắt, đồng thời bảo vệ mắt và là nơi bám của các cơ chuyển động mắt. Phần phía trước là một lớp trong suốt được gọi là giác mạc (cornea), có tác dụng để cho ánh sáng đi vào phía trong. Giác mạc chiếm khoảng 1/5 diện tích cầu mắt, nó có nhiều đầu mút của dây thần kinh cảm giác.

b. Màng mạch

Màng mạch (choroid) là lớp màng nằm dưới lớp màng cứng tiếp với thể mi, có cấu tạo mềm có nhiều mạng lưới mạch máu bao phủ dày đặc với nhiệm vụ nuôi dưỡng mắt. Xen kẽ với mạch máu có các tế bào sắc tố, đặc biệt là sắc tố đen để hấp thu ánh sáng tán xạ làm cho ảnh của vật rõ nét hơn.

Trên màng mạch có các cấu trúc sau:

Thể mi

Thể mi (ciliary body) là phần dày lên của màng mạch nằm ở ranh giới giữa màng cứng và giác mạc, cấu tạo gồm khoảng 70 mấu lồi mi trong có các mạch máu. Thể mi có chức năng là tiết ra thủy dịch, ngoài ra thể mi còn có các cơ trơn và dây chằng dính vào thủy tinh thể. Vì vậy, khi cơ trơn co sẽ làm thay đổi hình dạng của thủy tinh thể, cho phép tạo được hình ảnh rơi đúng vị trí trên võng mạc. Thể mi và thủy tinh thể được cố định bởi các dây chằng, chúng chia khoảng trước mắt thành hai ngăn. Ngăn nhỏ chứa đầy thủy dịch được tiết ra từ thể mi, dịch này có thành phần như huyết tương chỉ khác là chúng chỉ chứa protein dưới dạng vết (chứa ít protein) và không có kháng thể. Do vậy, không có các phản ứng miễn dịch ở khu vực trước mắt.

Mống mắt

Mống mắt (iris) còn được gọi là lòng đen. Mống mắt là phần trước của màng mạch, có hình đĩa tròn. Thành phần cấu tạo của mống mắt là mô đệm liên kết, chứa nhiều sắc tố. Mắt có màu đen, thâm hay hơi nhạt là do mô đệm chứa sắc tố, mắt có màu xanh da trời là do mô đệm không chứa sắc tố. Người bị bệnh bạch tạng do không có sắc tố nên mắt có màu hồng. Mống mắt có hai loại cơ trơn (có hình tia) là cơ thắt và mở con ngươi, hai loại cơ này nằm ở xung quanh có tác dụng co và giãn con ngươi.

Con người

Con người (pupil) còn được gọi là đồng tử. Con người là một lỗ thủng tròn nằm ở chính giữa mống mắt, con người ở người có đường kính khoảng 2 - 5 mm. Dưới sự điều khiển của dây thần kinh phó giao cảm cơ mống mắt sẽ co, giãn có tác dụng điều chỉnh lượng ánh sáng lọt vào bên trong.

c. Võng mạc

Võng mạc (retina) là lớp màng thần kinh nằm ở trong cùng tiếp xúc với thủy tinh dịch còn gọi là màng lưới, đây là lớp màng chứa các tế bào thần kinh thụ cảm ánh sáng, nằm ở phía trong cùng giáp với thủy tinh thể, dày khoảng 0,2 mm. Cấu tạo của màng này gồm ba lớp tế bào sau đây:

- Lớp sắc tố

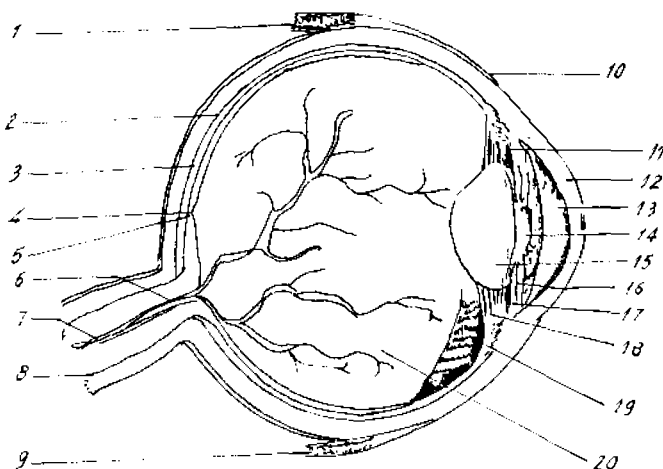
Lớp này nằm sát thủy tinh dịch chứa sắc tố, trong đó lớp sắc tố đen (melanin) có tác dụng không cho ánh

sáng phản xạ trong nhãn cầu, nhờ đó mà ta nhìn vật được rõ hơn. Trong trường hợp không có lớp sắc tố này thì ánh sáng trong mắt sẽ phản xạ đi theo mọi hướng và gây ra hiện tượng tán xạ ở võng mạc, làm giảm độ tương phản, do đó gây khó khăn cho việc nhìn. Người mắc chứng bạch tạng là do thiếu melanin nên thị lực giảm đi rất nhiều. Lớp sắc tố còn chứa nhiều vitamin A là một chất rất cần cho sự nhìn, do vitamin A ở lớp này luôn được trao đổi qua lại với phần ngoài của các tế bào nón và tế bào que là phần nằm trong lớp sắc tố.

Lớp tế bào hình gậy và tế bào hình nón

Lớp này có những tế bào thụ cảm ánh sáng được gọi theo hình dạng dẹt ngoài của nó. Mỗi loài động vật có xương sống có số lượng tế bào hình gậy và tế bào hình nón khác nhau, thường gọi tắt hai loại tế bào này là tế bào gậy và tế bào nón. Nhìn chung, những động vật ăn đêm thường có số lượng tế bào gậy lớn và động vật ăn ngày có số lượng tế bào hình nón lớn hơn. Ở mắt người có khoảng 110 - 125 triệu tế bào gậy và khoảng 6 - 7 triệu tế bào nón.

Các tế bào gậy gồm phần dẹt ngoài có các cấu trúc hình đĩa xếp chồng lên nhau và có cấu tạo bởi màng lipoprotein do màng sinh chất biến đổi gấp nếp tạo thành, trong màng chứa hàng triệu phân tử sắc tố ánh sáng là các rodopsin. Rodopsin được cấu tạo gồm protein opsin và sắc



Hình 464. Cấu tạo trong của cầu mắt.

1. Cơ trên; 2. Màng cứng; 3. Màng mạch; 4. Võng mạc; 5. Trung tâm fovea; 6. động mạch; 7. Tĩnh mạch; 8. Dây thần kinh thị giác; 9. Cơ dưới; 10. Buồng trong suốt; 11. Bờ serrata; 12. Vòng sợi dây chằng; 13. Buồng sau; 14. Mống mắt; 15. Thủy tinh thể; 16. Con người; 17. Buồng trước; 18. Giác mạc; 19. Buồng sau; 20. Kết mạc

tổ retina là một dẫn xuất của vitamin A. Tế bào gậy có chức năng cảm nhận ánh sáng tối mờ, không cảm nhận được màu sắc và chi tiết hình ảnh vì rodopsin rất nhạy cảm với ánh sáng.

Các tế bào nón có chức năng cảm nhận ánh sáng, màu sắc và tạo hình ảnh chi tiết của vật. Có ba loại tế bào nón nhạy cảm với ba dạng ánh sáng có bước sóng tương ứng khác nhau, xanh da trời (445 nm), xanh lá cây (535 nm), và đỏ (570 nm). Sắc tố của tế bào nón là retinal và có ba dạng protein opsin tương ứng với ba màu kể trên

Sự phân bố của tế bào gậy và nón: càng xa điểm vàng về hai phía của võng mạc số tế bào gậy càng tăng và số tế bào nón càng giảm cũng có nghĩa là tế bào nón tiếp nhận những tia sáng chiếu thẳng có cường độ lớn và tế bào gậy tiếp nhận những tia sáng chiếu xiên có cường độ bé. Điểm vàng nằm ở vị trí thẳng với lỗ con người qua nhãn mắt và thủy tinh dịch.

- Lớp tế bào hạch

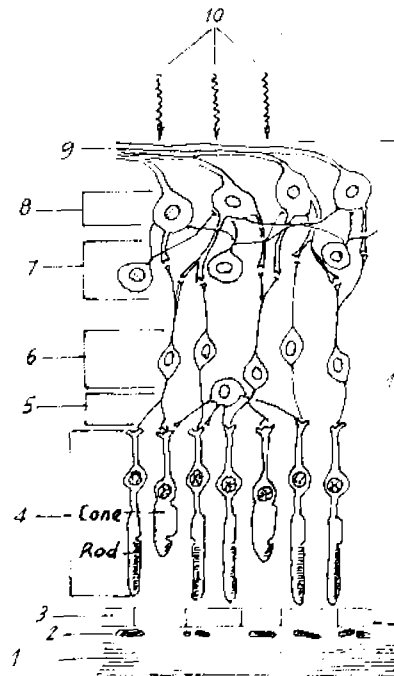
Lớp tế bào này bao gồm các tế bào hạch, là những tế bào có sợi trục của chúng tập hợp thành dây thần kinh thị giác số II (hình 465). Phần màng lưới tại điểm dây thần kinh này và dịch thể thoát ra khỏi cầu mắt, tại đây không có các tế bào thụ cảm ánh sáng phân bố nên được gọi là điểm mù. Vì vậy, tại đây nếu hình ảnh của vật rơi vào sẽ không cho hình ảnh của chúng.

Vùng fovea

Nằm ở trung tâm võng mạc là vùng macula có diện tích rộng khoảng 1 mm^2 , trung tâm của macula là vùng fovea có đường kính khoảng 0,4 mm. Vùng fovea chỉ có các tế bào nón mảnh hơn những tế bào nón ở vùng ngoài võng mạc. Nhờ cấu trúc đặc biệt này mà chúng có thể phát hiện được các chi tiết của ảnh. Cũng tại vùng này, các mạch máu, tế bào hạch, các lớp nhân trong, lớp rời bị xếp ra phía ngoài chứ không nằm ngay trên lớp tế bào nón nên ánh sáng có thể đi thẳng tới chúng.

d. Thủy tinh thể

Thủy tinh thể (lens) còn gọi là nhãn mắt, là một cấu trúc protein có đặc tính đàn hồi và trong suốt, nó chia mắt thành hai buồng có chứa dịch trong suốt. Buồng trước chứa dịch nước, buồng sau chứa dịch đặc gọi là dịch thủy tinh có tác dụng định hình cầu mắt. Cấu trúc của cầu mắt giống như một thấu kính lồi được cố định bởi dây chằng thể mi. Ở người có đường kính thủy tinh thể khoảng 9 mm, điểm lồi chính giữa tương ứng với con người, trục nối hai điểm lồi khoảng 4 mm.



Hình 465. Cấu trúc võng mạc.

1. Màng cứng; 2. Lớp màng mạch; 3. Lớp sắc tố;
4. Tế bào cảm quang (4': que, 4'': nón);
5. Tế bào ngang; 6. Tế bào lưỡng cực;
7. Tế bào amacrine; 8. Tế bào hạch; 9. Sợi thần kinh thị giác;
10. Ánh sáng thẳng;
11. Võng mạc.

Hoạt động của thủy tinh thể: khi ta nhìn xa mắt lõm bớt xuống, ngược lại khi nhìn gần thì nó lại phồng lên. Thủy tinh thể là môi trường trong suốt nên có khả năng khúc xạ ánh sáng.

e. Thủy tinh dịch

Thủy tinh dịch (corpus vitreum) là một khối lớn chiếm phần rỗng của cầu mắt, tiếp xúc với võng mạc. Toàn bộ được bọc trong màng mỏng trong suốt gọi là màng thủy tinh. Thủy tinh dịch là một chất dịch trong suốt như thạch và có khả năng khúc xạ ánh sáng.

g. Thủy dịch

Thủy dịch (humor aquosus) là chất được tạo thành do các mạch máu trong lòng đen và thể mi tiết ra (2 - 3 ml/phút), theo cơ chế tích cực: các tế bào biểu mô của thể mi vận chuyển tích cực ion Na^+ vào khoảng kẽ giữa chúng, để cân bằng điện tích thì các ion Cl^- và nước cũng đi theo. Nồng độ ion trong khoảng kẽ tăng sẽ làm tăng áp suất thẩm thấu, có tác dụng kéo nước từ các mô ở sâu hơn vào khoảng kẽ và dịch được tạo thành. Thành phần dịch gồm nước và các ion đi lên bề mặt thể mi, một số chất dinh dưỡng (axit amin, axit ascorbic, glucôzơ) cũng được vận chuyển theo cơ chế khuếch tán được tăng cường qua lớp tế bào biểu mô. Thủy dịch được chứa trong các khoang ở trước mắt giữa giác mạc lòng đen và thủy tinh thể.

h. Nhãn áp

Nhãn áp là áp suất trong mắt. Ở người nhãn áp trung bình từ 12 đến 20 mmHg và được giữ cố định, nó có thể dao động khoảng $\pm 2\text{mmHg}$. Áp suất này sinh ra là do sức cản lên dòng chảy của thủy dịch từ phòng trước vào ống Schelemm. Sức cản có được là do các trabeculae (một cấu trúc gồm nhiều khoang tạo thành bề nằm trong nhãn cầu) gây ra vì chúng tạo ra góc trên dòng chảy của thủy dịch. Mỗi phút trabeculae lại mở ra khoảng 2-3 μm làm tăng áp suất, do đó làm tăng lượng thủy dịch chảy vào ống Schelemm. Nguyên nhân chính gây tăng nhãn áp là do thủy dịch khó chảy vào ống Schelemm. Nếu nhãn áp tăng quá mức hoặc tăng cao kéo dài có thể gây ra một số bệnh như thiên đầu thống, mù loà...

1.2. Các cấu tạo hỗ trợ

a. Mi mắt

Bao gồm có mi trên và mi dưới, đó là những nếp da nằm dưới cầu mắt. Dưới da là lớp mô liên kết có khả năng đàn hồi trong đó có khoảng 30 - 40 tuyến hình ống bài tiết chất nhờn đổ ra bờ mi. Mi mắt có tác dụng khép kín cầu mắt (nhắm mắt). Giữa mi mắt và giác mạc có màng liên kết mỏng, tác dụng như màng nhầy. Lông mi ở bờ mi trên và dưới có tác dụng bảo vệ mắt chống bụi. Mỗi loài động vật khác nhau có kích thước khe mắt khác nhau. Góc mắt cạnh mũi có hố lệ, ở đây có móng lệ là tuyến nhờn và mô mỡ.

b. Tuyến lệ và ống dẫn

Tuyến lệ nằm trong hố lệ của xương trán. Đây là những tuyến nhỏ hình ống tiết ra nước mắt chảy qua mười ống đổ vào hố lệ ở góc mắt. Tuyến lệ có từ động vật có xương sống ở cạn cho đến các động vật bậc cao. Nước mắt có tác dụng làm ướt cầu mắt và đẩy những vật lạ ra khỏi mắt. Đường dẫn lệ gồm hai ống trên và dưới nằm ngay dưới da mi, dẫn nước mắt đổ vào túi lệ trong hốc lệ. Túi này có ống thông xuống khoang mũi ở dưới đôi xương xoăn cuối cùng.

c. Cơ vận động cầu mắt

Nhóm cơ vận động cầu mắt gồm có sáu cơ, trong đó có bốn cơ thẳng nằm ở bốn phía (trên, dưới, trong, ngoài) của cầu mắt, hai cơ chéo trên và dưới, trừ cơ chéo dưới bám một đầu vào xương hàm trên đầu còn lại bám vào cầu mắt phía ngoài, còn lại năm cơ kia xuất phát từ đáy ổ mắt. Bốn cơ thẳng hướng xiên ra phía trước bám vào cầu mắt ở bốn phía, cơ chéo trên bám vào cầu mắt phía trong.

Khi các cơ thẳng co không đồng thời sẽ làm cầu mắt vận động quanh trục ngang, dọc của nó. Cơ chéo trên co làm cầu mắt vận động hướng con người xuống dưới và sang bên, cơ chéo dưới co làm cầu mắt vận động hướng con người lên trên và sang bên (liếc chéo).

Dây thần kinh điều khiển vận động của mắt: dây thần kinh số III vận động cơ chéo; dây thần kinh số IV vận động cơ thẳng và dây thần kinh số VI vận động chung.

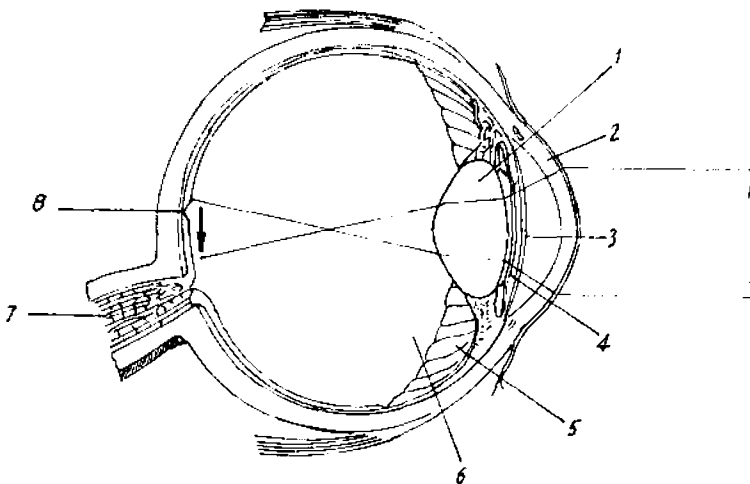
2. Chức năng sinh lý của mắt

2.1. Cơ chế cảm thụ ánh sáng

a. Sự khúc xạ ánh sáng

Cầu mắt có các cấu tạo đặc biệt nên khi ánh sáng đi qua có khả năng khúc xạ trước khi đến võng mạc, chúng bao gồm các thành phần chủ yếu như: *giác mạc và thủy dịch, thể thủy tinh, thủy tinh dịch.*

Sự khúc xạ ánh sáng có tác dụng là làm cho ánh sáng được tập trung vào điểm vàng ở đáy mắt. Tại đó hình ảnh của vật được thu nhỏ lại và làm cho ảnh trở nên rõ nét hơn. Tuy vậy, đó là những hình ảnh ở đáy mắt ngược so với vật thật (hình 466), theo đúng các nguyên lý về quang học.



Hình 466. Sóng ánh sáng tạo ảnh trên võng mạc cầu mắt.

1. Thủy tinh thể ; 2. Giác mạc; 3. Con người; 4. Bướng trước; 5. Kết mạc; 6. Bướng trong suốt;
7. Dây thần kinh thị giác; 8. Trung tâm fovea.

Đường đi của các tia sáng phụ thuộc vào các chỉ số khúc xạ, độ cong của giác mạc và thủy tinh thể. Trị số khúc xạ được tính bằng đơn vị dioptri ký hiệu là D. Một D là trị số khúc xạ của một thấu kính có tiêu cự là 100 cm. Trị số khúc xạ càng tăng thì tiêu cự càng giảm và ngược lại. Nếu tiêu cự là 50 cm thì trị số khúc xạ là 2D. Mỗi loài động vật có tiêu cự khác nhau, ở người tiêu cự của mắt là 15 mm, do đó có trị số khúc xạ tương đương là 59D khi nhìn xa và 70,5D khi nhìn gần.

Mắt người là một môi trường đồng nhất và lấy trị số khúc xạ chung là 58,64D khi nhìn xa và 70,57D khi nhìn gần.

b. Sự điều chỉnh tầm nhìn của mắt

Mỗi loài động vật có khả năng điều chỉnh tầm nhìn của mắt khác nhau. Ở người mắt có thể nhìn rõ được mọi vật cách xa từ 65m trở lên với ảnh hiện rõ trên võng mạc mà không cần có sự điều chỉnh nào. Khoảng cách 65m này được gọi là “điểm xa” (hay viễn điểm) của mắt. Khi vật thể càng tiến lại gần, mắt buộc phải tự điều chỉnh bằng cách tăng độ cong của thủy tinh thể lên để giảm tiêu cự. Khoảng cách gần nhất mà thủy tinh thể không thể điều chỉnh được nữa gọi là “điểm gần” (cận điểm).

Để có thể nhìn rõ được vật ở các cự ly khác nhau, mắt cần phải có những điều chỉnh tiêu cự thích hợp theo các cách sau:

Điều chỉnh bằng cách di chuyển thủy tinh thể

Sự di chuyển thủy tinh thể với mục đích nhằm làm tăng hoặc giảm khoảng cách giữa thủy tinh thể và võng mạc dẫn đến thay đổi tiêu cự của mắt. Cách này phổ biến ở một số động vật thân mềm, một số cá, lưỡng cư, bò sát... Mắt của chúng có thể đẩy thủy tinh thể ra phía trước làm thay đổi tiêu cự, giúp cho hình ảnh rơi đúng võng mạc, do đó chúng có thể nhìn thấy được mọi vật.

Điều chỉnh bằng cách thay đổi độ cong của thủy tinh thể

Sự thay đổi độ cong có tác dụng làm thay đổi tiêu cự, từ đó làm thay đổi độ khúc xạ của mắt (do độ khúc xạ của thủy dịch và thủy tinh thể nói chung không thay đổi), cách này phổ biến ở một số loài bò sát, thú... Theo Helmholtz sự điều chỉnh độ cong của thủy tinh thể là do cơ mi. Trong điều kiện bình thường mắt người nhìn được những vật ở cách xa từ 65m trở lên mà không phải điều chỉnh tiêu cự là do dây treo thủy tinh thể căng làm giảm độ cong nên làm tăng tiêu cự và giảm khúc xạ. Khi nhìn gần, cơ mi co làm chùng dây treo thủy tinh thể, độ cong tăng lên nên tiêu cự giảm và tăng khúc xạ.

Độ điều chỉnh được tính bằng công thức sau.

$$D_{\text{điều chỉnh}} = D_{\text{cận điểm}} - D_{\text{viễn điểm}}$$

Cận điểm và viễn điểm của người có sự khác nhau ở mỗi cá thể. Riêng cận điểm còn có sự thay đổi theo các lứa tuổi. Dưới đây là bảng cận điểm tương ứng với mỗi lớp tuổi.

Bảng 50. Cận điểm và viễn điểm của người (cm)

Tuổi	Cận điểm (cm)	Tuổi	Cận điểm (cm)
10	7	50	40
20	10	60	100
30	14	75	vô cực
40	25		

2.2. Các tật về khúc xạ của mắt

a. Tật viễn thị

Viễn thị thường xảy ra do sinh lý của tuổi già, khi mà cơ mi co yếu dần, thủy tinh thể cũng dần lên làm cho khả năng điều chỉnh thủy tinh thể kém dần đi. Ở người viễn thị cao tuổi việc điều chỉnh nhìn xa luôn khó hơn nhìn gần. Đối với người trẻ tuổi viễn thị xảy ra do thủy tinh thể không có khả năng cong dẹp tốt hoặc do cấu tạo của cầu mắt dẹp trước - sau nên làm cho đường kính của cầu mắt quá ngắn dẫn đến hình ảnh của vật hiện ra phía sau võng mạc. Do vậy, để khắc phục tình trạng này người ta phải đeo kính hội tụ.

b. Tật cận thị

Cận thị thường xảy ra trong trường hợp thủy tinh thể quá cong hoặc do cầu mắt dẹp trên - dưới làm cho đường kính của cầu mắt quá dài. Trong khi đó, các cơ thể mi đã giãn hết mức mà vẫn không làm cho ảnh của vật rơi đúng vào võng mạc mà lại nằm phía trước. Để khắc phục tật này cần phải đeo kính phân kỳ.

c. Tật loạn thị

Loạn thị thường xảy ra là do giác mạc hoặc do hệ thấu kính của mắt không có độ cong đồng đều, làm cho độ hội tụ của hệ thấu kính không đều nhau theo các trục. Vì vậy, các tia sáng sau khi đi qua thủy tinh thể sẽ không hội tụ vào một điểm trên võng mạc. Trong khi đó mắt lại chỉ có thể điều tiết độ hội tụ chung chứ không thể điều tiết theo các trục khác nhau nên người loạn thị nhìn vật thấy chỗ mờ chỗ tỏ. Để khắc phục tật này cần phải đeo loại kính hình lăng trụ đặc biệt để nhằm điều chỉnh độ hội tụ theo trục bị rối loạn sau khi đã đo cụ thể.

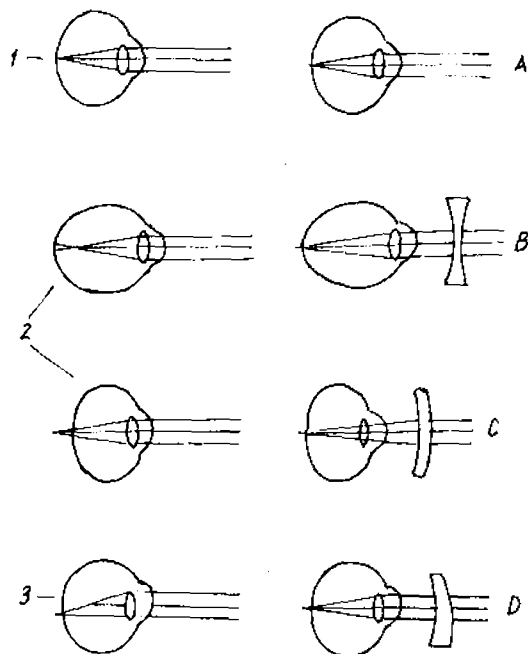
2.3. Cơ chế hoá sinh của cảm thụ ánh sáng

a. Các receptor thị giác

Võng mạc là nơi tập trung các tế bào thụ cảm ánh sáng, các tế bào này được phân thành nhiều lớp khác nhau.

Lớp thứ nhất: ở đa số động vật, lớp này tiếp xúc với thủy tinh dịch chứa sắc tố đen, có tác dụng hấp thụ ánh sáng và ngăn phản chiếu. Tuy nhiên, với những động vật ăn đêm và một số thú ăn thịt hay động vật nhai lại... sau lớp tế bào này có thêm lớp phản chiếu đặc biệt là những tinh thể hình kim nhằm tận dụng được nguồn sáng rất yếu về ban đêm. Những loài này về ban đêm nếu ta chiếu ánh đèn vào mắt chúng, sẽ thấy mắt sáng lên.

Lớp thứ hai: là lớp những tế bào thụ cảm ánh sáng hình que và nón. Mỗi tế bào có hai phần, phần trên tiếp xúc với tế bào sắc tố là phần cảm quang, chẳng hạn ở tế bào gậy: cấu tạo có khoảng 400 - 800 đĩa dẹp mỏng. Mỗi đĩa được cấu tạo bởi màng lipid và protein (protein kết hợp với retinen là thành phần chính của rodopsin), chúng có đường kính khoảng 6 μm và xếp chồng lên nhau. Phần dưới có nhân và các bào quan thực hiện trao đổi chất.



Hình 467. Sơ đồ trình bày con đường đi của các tia sáng trong các trường hợp mắt nhìn không bình thường.

A. Mắt bình thường trong đó các tia sáng song song phát xuất từ một điểm nhất định trong không gian được qui tụ tại một điểm trên võng mạc. B₁. Cận thị. Nhân cầu mắt trương ra do đó các tia sáng song song tập trung tại điểm nằm trước võng mạc (trên đường chấm chấm chỉ vị trí võng mạc ở mắt thường và ánh không rõ tạo ra trên võng mạc. Việc nhìn không bình thường này có thể điều chỉnh bằng thần kinh lồi nằm trước mắt (B₂), trong đó các tia sáng phát tán và tiêu điểm nằm trên võng mạc. C₁. Viễn thị. Nhân cầu mắt ngắt lại và các tia sáng tập trung sau võng mạc, thần kinh lồi tập trung các tia sáng do đó mắt có thể tập trung chúng trên võng mạc (C₂). D₁. Mắt loạn thị. Các tia sáng đi qua một phần của thủy tinh thể tập trung trên võng mạc, bấy giờ các tia sáng đi qua phần khác của thủy tinh thể bị lệch đi, đó là do độ dày của thủy tinh thể hay giác mạc không đều. Nhờ các thấu kính hình trụ có thể làm cho các tia sáng chỉ đi qua phần nhất định của mắt (D₂).

1. Ảnh rõ; 2. Ảnh mờ; 3. Điều chỉnh.

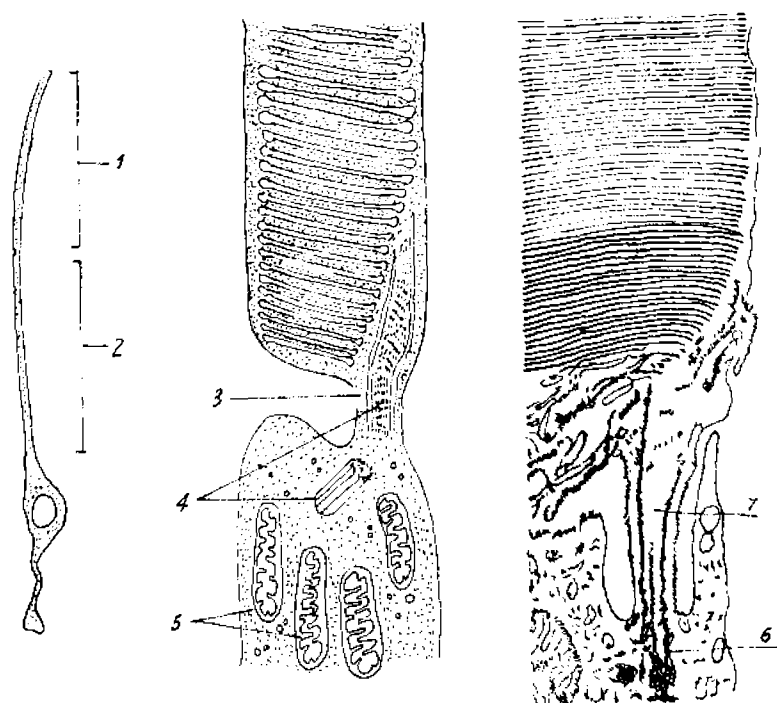
Lớp thứ ba: lớp này nằm dưới tế bào que và nón là các tế bào thần kinh gồm các tế bào dạng hạch, dạng lưỡng cực và dạng nằm ngang. Do số lượng tế bào hạch và lưỡng cực ít hơn tế bào cảm quang, vì vậy, thường một tế bào thần kinh liên hệ với nhiều tế bào cảm quang. Sợi trục của các tế bào thần kinh tập trung lại thành dây thần kinh thị giác số II chạy về não bộ. Sự phân bố của tế bào que và nón trên võng mạc không đều. Càng xa điểm vàng số tế bào nón càng giảm, còn số tế bào que thì tăng. Phía ngoài cùng của lớp võng mạc chỉ còn các tế bào que. Tại điểm mù không có các tế bào cảm quang.

b. Quá trình quang hoá

Là quá trình xảy ra các phản ứng biến đổi sắc tố cảm quang rodopsin ở tế bào que và iodopsin ở tế bào nón.

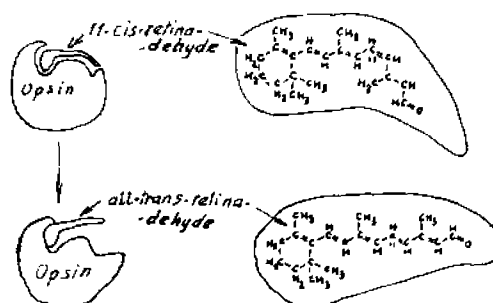
Sự chuyển hoá rodopsin ở tế bào que

Rodopsin là một phức chất do một loại protein là opsin kết hợp với sắc tố retinen được tổng hợp trong bóng tối với sự tham gia của vitamin A. Thông qua quá trình oxy hoá với sự có mặt của enzym, retinen được hình thành từ vitamin A. Do vậy, nếu thiếu vitamin A và rối loạn quá trình oxy hoá sẽ làm ngưng hình thành retinen dẫn đến không tổng hợp được rodopsin (gây bệnh quáng gà, khô giác mạc, gây mù loà...).



Hình 468. Cấu trúc hiển vi của tế bào thụ cảm ánh sáng.

1. Đốt ngoài; 2. Đốt trong; 3. Lồng nối; 4. Trung tử; 5. Ty thể; 6. Thể gốc; 7. Lồng.



Hình 469. Sự biến đổi của 11-cis-retina (retinaldehyde) thành all-trans-retina (retinaldehyde).

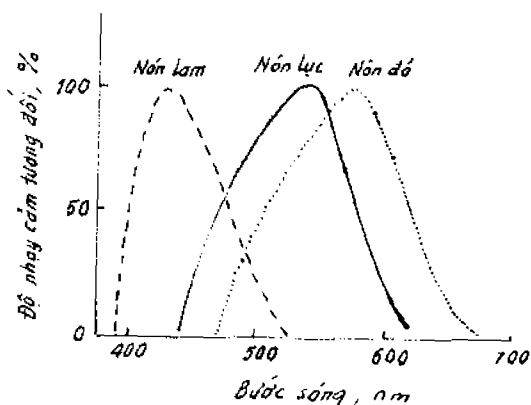
Dưới tác dụng của ánh sáng chỉ trong vòng vài phần triệu giây phản ứng ngược lại sẽ diễn ra, retinen tách khỏi opsin. Retinen tồn tại dưới hai dạng all-trans hoặc 11-cis. Dạng all-trans bền vững hơn, nhưng chỉ dạng 11-cis mới kết hợp với opsin. Trong phản ứng với năng lượng của ánh sáng, 11-cis-retinen (dạng cong) bị biến đổi thành dạng all-trans (dạng thẳng). Nhờ đó all-trans dễ dàng tách khỏi opsin, sau đó dưới tác dụng của enzym khử retinen, retinen chuyển thành vitamin A.

Phản ứng tách dưới tác dụng của ánh sáng này làm biến đổi ion thẩm của màng tế bào que, từ đó tạo ra xung thần kinh tác động vào tế bào hạch. Như vậy, kết quả của những phản ứng này là các tế bào que cho ta hình ảnh đen - trắng trong điều kiện cường độ ánh sáng yếu. Mỗi lần chiếu sáng chỉ có một số phân tử rodopsin của tế bào gây bị phân huỷ chứ không phải tất cả. Rodopsin hấp thu mạnh các tia sáng màu lục, có bước sóng khoảng 560 nm.

Sự chuyển hoá iodopsin ở tế bào nón

Iodopsin là chất nhạy cảm với màu sắc. Ở tế bào nón, nó có cấu tạo gần giống với rodopsin, chỉ khác ở thành phần opsin.

Có ba loại iodopsin khác nhau, mỗi loại nhạy cảm mạnh nhất đối với một bước sóng nhất định, loại nhạy cảm với bước sóng 445 nm (ứng với màu lam), loại nhạy cảm với bước sóng 535 nm (ứng với màu lục) và loại nhạy cảm với bước sóng 579 nm (ứng với màu đỏ). Trong mỗi tế bào nón có một loại iodopsin, do đó mỗi tế bào nón nhạy cảm tối đa



Hình 470. Sơ đồ sự nhạy cảm của ba loại tế bào nón với ánh sáng.

với một bước sóng nhất định, nhờ đó võng mạc phân biệt được các màu sắc khác nhau. Nhìn chung, iodopsin thường hấp thu mạnh các tia sáng màu vàng (có bước sóng khoảng 560 nm).

c. Sự thích nghi với sáng, tối của võng mạc

Mỗi loài động vật có một giới hạn thích nghi với sáng và tối khác nhau. Chẳng hạn ở người, mắt có thể thay đổi độ nhạy cảm của nó từ 500.000 đến 1.000.000 lần một cách tự động tùy theo cường độ ánh sáng chiếu tới. Sự thích nghi của võng mạc được thực hiện theo các cơ chế sau.

Thích nghi do tăng, giảm nồng độ của các chất nhạy cảm với ánh sáng

Trong điều kiện tiếp xúc với ánh sáng lâu, phần lớn các chất nhạy cảm với ánh sáng đã được chuyển thành retinen và các opsin, sau đó nhiều retinen chuyển thành vitamin A. Do vậy, nồng độ các chất nhạy cảm với ánh sáng ở trong các tế bào giảm đã tạo ra sự thích nghi với sáng. Nếu tiếp xúc lâu với bóng tối thì quá trình sẽ diễn ra ngược lại. Khi đó retinen và opsin sẽ kết hợp lại với nhau thành chất nhạy cảm, vitamin A chuyển thành retinen làm cho nồng độ các chất nhạy cảm với ánh sáng trong tế bào que và nón tăng lên đã tạo ra sự thích nghi với tối.

Thích nghi nhờ thay đổi đường kính đồng tử của mắt

Tùy theo cường độ ánh sáng chiếu vào mắt mà đồng tử có thể giãn ra hay co lại làm cho kích thước của nó tăng lên hay giảm xuống đến 30 lần. Điều này cho phép điều chỉnh lượng ánh sáng đi vào võng mạc của mắt. Đây là sự thích nghi của mắt với sáng, tối. Ta có thể thấy rõ sự điều chỉnh này khi quan sát mắt của một số loài động vật như mèo, cú...

Thích nghi của các tế bào dẫn truyền

Các tế bào dẫn truyền thị giác như tế bào lưỡng cực, tế bào ngang, tế bào hạch có sự thích nghi với sự thay đổi của cường độ ánh sáng, tuy ít nhưng rất nhanh chỉ sau khoảng vài phần mười giây.

d. Hoạt động điện của mắt

Điện võng mạc

Là dòng điện sinh ra khi có một tia sáng chiếu vào mắt, các tế bào cảm quang của võng mạc sẽ phát ra một điện thế gọi là điện võng mạc. Điện võng mạc có dạng đặc trưng và bao gồm bốn sóng đó là:

Sóng a: có chiều âm, biên độ nhỏ, sóng này có liên quan đến điện thế nghỉ ngơi khi chưa chiếu sáng và có liên quan đến hoạt động của tế bào nón.

Sóng b: có chiều dương, biên độ lớn và có liên quan đến sự hoạt động của tế bào lưỡng cực, xuất hiện khi bật sáng.

Sóng c: có chiều dương, biên độ trung bình và có liên quan đến sự hoạt động của tế bào que.

Sóng d: có chiều dương, biên độ thấp, xuất hiện sau khi tắt ánh sáng

Điện thế hoạt động của dây thần kinh thị giác

Các tế bào cảm quang truyền hưng phấn sang các tế bào thần kinh làm xuất hiện điện thế hoạt động và được truyền theo dây thần kinh về não. Kết quả nghiên cứu của Adrian trên loài trạch biển đã cho thấy, khi không chiếu sáng điện thế không xuất hiện trên dây thần kinh hoặc có xuất hiện thì tần số rất chậm. Khi có ánh sáng chiếu trong khoảng 0,1 đến 0,5 giây, xung thần kinh xuất hiện trên dây thần kinh thị giác với tần số nhanh sau đó giảm dần tuy vẫn còn ánh sáng tiếp tục chiếu vào mắt và tần số xung giảm hẳn khi ngừng chiếu sáng.

Điện cầu mắt

Khi ta đặt một điện cực ở đáy mắt và một điện cực ở phía trên cầu mắt ta có thể ghi được dao động điện của cầu mắt.

e. Cơ chế nhìn màu

Các học thuyết về cơ chế nhìn màu

Có nhiều thuyết khác nhau về cơ chế nhìn màu. Tuy nhiên, thuyết được nhiều người thừa nhận hơn cả vẫn là thuyết ba màu của các tác giả Lomonosov (1736), Young (1807) và Helmholtz (1863).

Các thuyết này có nội dung cơ bản như sau: có ba loại tế bào nón có các chất cảm quang khác nhau để thu nhận các tia sáng của ba màu cơ bản là xanh da trời, xanh lá cây và đỏ có thể tạo ra các màu bằng cách pha trộn chúng với nhau theo những tỉ lệ khác nhau. Trong khi đó mắt cũng có các loại tế bào nón nhạy cảm với mỗi loại màu cơ bản trên, đồng thời đo tỉ lệ hưng phấn của ba loại tế bào này không giống nhau nhờ đó tạo nên sự hoà hợp của ba màu cơ bản theo những tỉ lệ khác nhau và cho ra các màu khác nhau.

Sự rối loạn cảm giác về màu sắc

Có hai loại rối loạn cảm giác về màu sắc chủ yếu là mù màu và nhảm màu. Mù màu có thể xảy ra mù hoàn toàn (không có khả năng thu nhận ba màu cơ bản) và mù không hoàn toàn (không có khả năng thu nhận một hoặc hai màu cơ bản). Nhảm màu là hiện tượng nhảm màu này thành màu khác. Đa số động vật không phân biệt được màu sắc (ngoại trừ lớp chim).

f. Cảm giác không gian

Thị lực: được coi là khả năng nhìn và phân biệt được ở khoảng cách bé nhất của một vật cách xa 5 m trong điều kiện chiếu sáng bình thường. Nghĩa là với góc nhìn bé nhất (góc α) làm cho mắt có khả năng phân biệt được hai điểm khác nhau trên cùng một vật. Thị lực sẽ tỷ lệ nghịch với góc α qua công thức sau

$$\text{Thị lực} = \frac{1}{\alpha}$$

(α : là góc từ đồng tử đến hai điểm)

Thị trường: là khoảng không gian được xác định bằng cách nối các điểm nhìn được trong mặt phẳng có tâm điểm là con người mắt (xoay một vòng tròn 360 quanh con người) ta được một hình gọi là thị trường. Hai mắt thường có một thị trường giống nhau nhưng ngược chiều nhau. Thị trường đo được phụ thuộc vào nguồn sáng và loại ánh sáng.

Cảm giác về khoảng cách: khi nhìn một vật thể, hình ảnh của nó trên cả hai võng mạc là tương ứng nhau. Tuy nhiên, với những vật ở gần mỗi mắt có góc nhìn khác nhau nên hình ảnh không hoàn toàn khớp nhau. Sự khác nhau này làm cho quá trình phân tích ở vỏ não đã cho ta cảm giác nổi để xác định chiều sâu của vật.

3. Các đường dẫn truyền và trung khu thị giác

3.1. Các đường dẫn truyền

a. Các đường dẫn truyền trong võng mạc

Các tế bào thụ cảm ánh sáng: là các loại tế bào que và nón, những receptor với ánh sáng. Khi các tế bào này bị kích thích sẽ xảy ra hiện tượng ưu phân cực màng nhưng không xuất hiện điện thế hoạt động mà theo cơ chế là: rodopsin bị phân huỷ làm giảm tính thấm đối với ion Na^+ ở màng đoạn ngoài. Đoạn trong của tế bào que luôn bơm Na^+ ra bên ngoài tế bào làm cho mặt trong của toàn bộ màng tế bào có điện thế âm hơn so với mặt ngoài. Tuy nhiên, màng của đoạn

ngoài khi ở trong tối lại cho Na^+ đi qua dễ dàng. Do đó, dòng Na^+ luôn quay trở vào tế bào nên trung hoà phần lớn điện tích âm ở mặt trong màng.

Theo cơ chế trên, khi tế bào nón ở trạng thái bình thường, điện thế ở mặt trong màng chỉ là - 40 mV so với mặt ngoài. Khi bị kích thích, rodopsin bị phân huỷ làm giảm tính thấm của đoạn ngoài đối với Na^+ , trong khi đó đoạn trong vẫn tiếp tục bơm Na^+ ra ngoài. Như vậy, số Na^+ đi ra nhiều hơn số Na^+ đi vào tế bào, vì thế mặt trong màng tế bào lại trở nên âm hơn mặt ngoài so với lúc trước (-70 đến -80 mV nếu bị kích thích ánh sáng tối đa).

Hiện tượng ưu phân cực đạt đến đỉnh sau 0,3 giây và tồn tại khoảng hơn 1 giây. Ở tế bào nón quá trình xảy ra nhanh hơn bốn lần. Vì vậy, chỉ cần ảnh của vật trên võng mạc khoảng 1/4 giây cũng có thể gây ra cảm giác nhìn thấy vật. Sự biến đổi điện thế ở receptor thị giác tỷ lệ thuận với logarit cường độ ánh sáng, nhờ đó mắt có khả năng phân biệt độ sáng hơn kém nhau hàng nghìn lần.

Các tế bào ngang: là nhóm các tế bào hình thành các đường dẫn truyền xung động từ các tế bào nón và que theo chiều ngang ra lớp rờn ngoài tới đuôi gai của các tế bào lưỡng cực.

Các tế bào lưỡng cực: là các tế bào hình thành các đường truyền xung động từ các tế bào nón, que và tế bào ngang tới lớp rờn trong. Tại đây, chúng tạo synap với các tế bào amacrin hoặc tế bào hạch.

Các tế bào amacrin: là những tế bào truyền xung động theo hai hướng từ các tế bào lưỡng cực tới các tế bào hạch, hoặc truyền xung động theo chiều ngang trong nội bộ lớp rờn trong tới sợi trục các tế bào lưỡng cực, đuôi gai các tế bào hạch và các tế bào amacrin khác (có khoảng 30 loại tế bào amacrin khác nhau).

Các tế bào hạch: hình thành các đường truyền tín hiệu từ võng mạc lên não qua dây thần kinh thị giác. Vì mỗi võng mạc có khoảng 100 triệu tế bào que và khoảng 3 triệu tế bào nón nhưng chỉ có khoảng 1,6 triệu tế bào hạch. Như vậy, trung bình có khoảng 60 tế bào que và hai tế bào nón hội tụ về một tế bào hạch. Tuy nhiên, sự phân bố các tế bào này không đồng đều và càng gần trung tâm thì càng ít tế bào que và nón cùng hội tụ về một sợi thần kinh. Ở chính trung tâm võng mạc thì chỉ có các tế bào nón mảnh, không có tế bào que và số sợi thần kinh xuất phát từ đây bằng số tế bào nón. Chính vì thế, thị lực vùng trung tâm cao hơn vùng rìa, song đối với ánh sáng yếu thị lực vùng rìa lại tốt hơn. Nguyên nhân là do các tế bào que nhạy cảm với ánh sáng hơn tế bào nón tới 300 lần mà ở vùng rìa có tới 200 tế bào que cùng hội tụ vào một sợi thần kinh. Do đó, hiện tượng cộng kích thích tác động lên các tế bào hạch vùng rìa rất mạnh.

Các tế bào nằm giữa các lớp rờn: các tế bào này truyền tín hiệu theo chiều ngược lại, từ lớp rờn trong ra lớp rờn ngoài. Đây là các tín hiệu ức chế lên các tế bào ngang ở lớp ngoài. Có thể là các tế bào có chức năng điều tiết độ tương phản của hình ảnh đi vào mắt.

b. Các chất truyền đạt thần kinh ở neuron trong võng mạc

Glutamat: là chất truyền đạt thần kinh trong võng mạc hiện vẫn chưa được xác định một cách chắc chắn. Nhiều tác giả cho rằng các tế bào que và nón đều giải phóng ra glutamat là một chất có tác dụng kích thích ở chỗ chúng tạo ra synap nối với các tế bào lưỡng cực và tế bào ngang.

Các chất GABA, glycin, dopamin, acetylcholin, indolamin: đây là những chất do nhiều loại tế bào amacrin bài tiết ra. Những chất này có tác dụng ức chế

c. Cơ chế dẫn truyền tín hiệu ở võng mạc

Cơ chế sinh ra điện thế hoạt động: cơ chế này chỉ có ở tế bào hạch, chúng truyền tín hiệu ánh sáng bằng điện thế hoạt động.

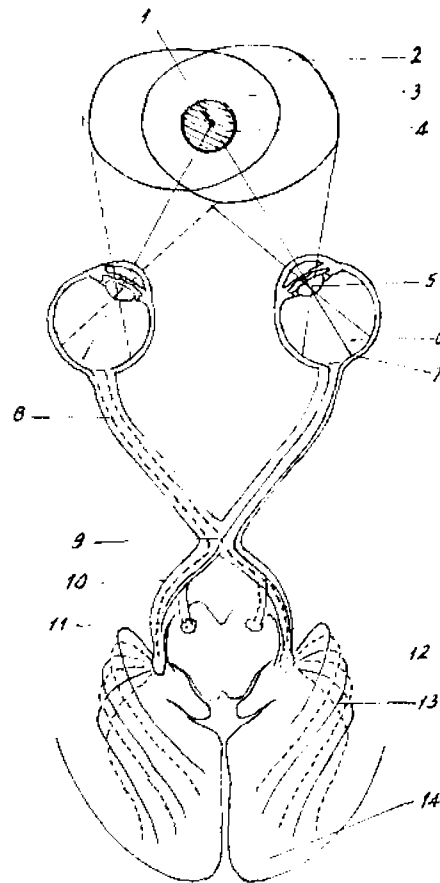
Cơ chế truyền điện: là cơ chế dòng điện chạy trong bào tương của neuron từ điểm bị kích thích tới synap. Cơ chế này có ở các tế bào thần kinh võng mạc còn lại, chúng được thực hiện như sau: ở các tế bào que và nón, tín hiệu được lan truyền từ đoạn ngoài của chúng cho tới synap theo cơ chế điện. Khi đoạn ngoài của quang thụ quan bị kích thích bởi ánh sáng chúng sẽ bị phân cực. Sự phân cực này được lan truyền dưới dạng một dòng điện trực tiếp chạy tới thể synap. Dòng điện này tỷ lệ thuận với mức độ phân cực.

Chất truyền đạt từ tế bào nón và que sẽ kích thích tế bào lưỡng cực hoặc tế bào ngang, từ đó tín hiệu được truyền tiếp theo dòng điện trực tiếp.

Sự dẫn truyền này có ý nghĩa quan trọng là nó đảm bảo sự dẫn truyền liên tục các tín hiệu có dải cường độ rộng. Ở tế bào nón và que, dòng điện xuất hiện khi có sự phân cực hoàn toàn tỷ lệ với cường độ ánh sáng và được truyền đi không theo qui luật “tất cả hoặc không”.

d. Sự dẫn truyền cảm giác từ mắt tới não

Các tế bào cảm quang sau khi tiếp nhận các tín hiệu thì truyền hưng phấn



Hình 471. Phạm vi nhìn của mắt và các đường dẫn truyền thị giác.

1. Điểm cố định (nơi hai mắt cùng hướng tới);
2. Phạm vi nhìn 1 mắt; 3. Phạm vi nhìn 2 mắt;
4. Phạm vi điểm nhìn; 5. Thủy tinh thể; 6. Võng mạc;
7. Điểm vàng; 8. Dây thần kinh thị giác; 9. Chéo thị giác;
10. Bó thị giác; 11. Mấu nhỏ trên; 12. Thể gối bên;
13. Dây phân nhánh; 14. Thủy chẩm.

sang các tế bào thần kinh, xung thần kinh được tập trung về dây thị giác (mỗi dây thị giác có khoảng 500.000 sợi thần kinh), tạo thành hai bó (trong và ngoài) chạy tới chéo thị giác. Tại đây, bó trong của mỗi dây bắt chéo nhau, còn bó ngoài chạy thẳng, sau đó bó trong của dây này kết hợp với bó ngoài của dây kia chạy lên thể gối bên (lateral geniculate body) của thalamus cùng bên (có thể đây là nơi tham gia điều hoà nhịp ngày, đêm) (hình 471).

Một số sợi tách ra từ mỗi dây rẽ về hai củ não trước của củ não sinh tư ở não giữa còn gọi là trung khu thị giác sơ cấp. Tại đây thực hiện các phản xạ định hướng thị giác.

Một số sợi tách ra đi về các trung khu thực vật. Tại các trung khu này thực hiện các phản xạ thực vật như co giãn đồng tử, điều chỉnh độ cong nhân mắt...

Một số sợi rẽ về các nhân của dây thần kinh số III, IV để thực hiện phản xạ vận nhãn.

3.2. Các trung khu thị giác

- Trung khu thị giác dưới vỏ não

Trung khu này được gọi là thể gối bên. Ở những động vật chưa có vỏ não thì nó là trung khu cao cấp nhất.

Ở thú và người còn có thêm các trung khu (theo Brodman) nằm ở thùy chẩm là:

- *Trung khu 17*: là trung khu thị giác cấp I, phân tích thô sơ.
- *Trung khu 18*: là trung khu thị giác cấp II, tổng hợp ở mức tinh vi.
- *Trung khu 19*: là trung khu bảo đảm chung cho chức năng nhìn.

4. Các vùng thị giác trên bán cầu đại não

Trên bán cầu đại não các vùng thị giác được phân bố như sau:

4.1. Vùng thị giác sơ cấp

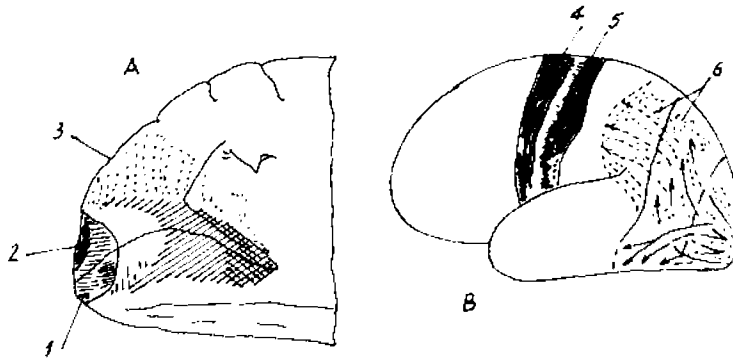
a. Vị trí: vùng thị giác sơ cấp nằm trong khoảng từ rãnh sau lan tới các cực của thùy chẩm. Phần trên của vùng này ứng với phần trên của võng mạc và phần dưới ứng với phần dưới của võng mạc. Phần ứng với vùng macula của võng mạc là khá lớn. Vùng thị giác sơ cấp của vỏ não tương ứng với vùng 17 theo Brodman.

b. Chức năng: vùng thị giác sơ cấp có chức năng là nơi tận cùng của phần lớn các tín hiệu thị giác từ mắt trực tiếp tới. Các tín hiệu từ vùng macula của võng mạc tận cùng ở gần đỉnh chẩm, tín hiệu từ vùng của võng mạc tận cùng ở các đường tròn đồng tâm ở phía trước đỉnh chẩm và dọc theo rãnh sau. Nếu mất vùng này sẽ dẫn đến mất cảm giác thị giác có ý thức, tuy vẫn còn những đáp ứng vô thức với sự thay đổi cường độ ánh sáng, chuyển động của ánh sáng như quay mắt, quay đầu để tránh ánh sáng mạnh...

4.2. Vùng thị giác thứ cấp

a. Vị trí: vùng thị giác thứ cấp còn gọi là vùng thị giác liên hợp nằm ở phía trên, trước và dưới vùng vỏ não thị giác sơ cấp. Trên bản đồ vỏ não của Brodman vùng này là vùng 18. Ngoài ra còn có các vùng thị giác thứ cấp nằm ở xa hơn như vùng 19...

b. Chức năng: vùng này có chức năng là phân tích ý nghĩa của các cảm giác thị giác. Đây là vùng có hầu hết các tín hiệu từ vùng thị giác I đi tới.



Hình 472. Các vùng nhận cảm trên vỏ não (A) và sự liên hệ giữa chúng (B).

1. Macuta; 2. Vùng thị giác sơ cấp; 3. Vùng thị giác thứ cấp; 4. Vùng vận động; 5. Vùng cảm giác; 6. Hình thể khối vận động ba chiều.

B. THÍNH GIÁC VÀ THĂNG BẰNG

Cơ quan cảm giác thính giác và tiền đình đảm nhận các chức năng sinh lý thính giác và thăng bằng cho cơ thể, nó có cấu tạo phức tạp và nằm trong hốc xương thái dương. Cơ quan này thường được gọi là tai. Người ta thấy rằng ở mỗi loài động vật khác nhau cấu tạo và chức năng của tai có những thay đổi nhất định mang tính chất đặc trưng cho loài.

1. Sơ lược quá trình tiến hoá của tai

Trong quá trình tiến hoá của động vật, cơ quan thính giác đã xuất hiện từ rất sớm, ở nhuyễn thể đã có cơ quan thăng bằng đơn giản, dưới dạng túi (có chứa nội dịch) phía trong có chứa các tế bào cảm giác. Đến động vật miệng tròn đã xuất hiện một hoặc hai vòng bán khuyên, tiếp đó là cá xương đã có ba vòng bán khuyên, đồng thời bắt đầu từ chúng đã xuất hiện một tai trong đơn giản đó là cơ quan thính giác đầu tiên, lớp lưỡng cư xuất hiện thêm tai giữa và tiến đến lớp bò sát bắt đầu hình thành tai ngoài. Ở lớp chim, tai ngoài còn chưa có vành tai hoàn thiện, cho đến lớp động vật có vú cơ quan thính giác và thăng bằng đã hoàn thiện.

2. Điều hoà thần kinh

Trong cử động hô hấp thường, đầu tiên các tế bào thần kinh của trung khu hít vào hưng phấn tự động, xung này theo dây thần kinh vận động đến tuỷ sống kích thích các cơ hít vào gây động tác hít vào, đồng thời gửi xung đến trung khu thở ra và trung khu Pneumotaxic. Khi phổi căng, kích thích thụ quan trong phổi tạo xung hướng tâm đi về trung khu Apneustic, từ đó kích thích ngược lại trung khu hít vào, sau đó xung được chuyển sang trung khu thở ra.

Khi nhận xung từ trung khu hít vào, trung khu thở ra chuyển sang trạng thái hưng phấn và khi nhận được xung từ phổi gửi về thì nó hưng phấn hoàn toàn, khi đó xung theo dây thần kinh

vận động đến các cơ thở ra và gây động tác thở ra, đồng thời lại gửi xung sang trung khu hít vào để ức chế. Khi động tác thở ra chấm dứt, trung khu thở ra ngừng hưng phấn và ngừng ức chế trung khu hít vào. Trung khu hít vào lại tự động tiếp tục một chu kỳ mới (xem sơ đồ dưới đây).

Trong quá trình phát triển chủng loại ở người các quá trình tiến hoá đã được lặp lại như:

Tuần lễ thứ ba: hai bên bọng não sau xuất hiện, hai bọng thính giác bắt nguồn từ lá phôi ngoài. Đốt mầm móng của mê lộ màng tai trong.

Tuần lễ thứ tư: tai giữa và tai ngoài hình thành dần dần cùng với sự phát triển của tai trong.

Tuần lễ thứ sáu: xuất hiện hoàn chỉnh mê lộ xương...

3. Cấu tạo và chức phận của tai

Cấu tạo của tai có nhiều dạng khác nhau tùy theo loài động vật. Lấy tai của động vật có vú làm ví dụ, quan sát từ ngoài vào trong, tai thường có cấu tạo gồm các bộ phận cơ bản sau đây:

3.1. Tai ngoài

a. Cấu tạo

Tai ngoài (auris externa) có cấu tạo gồm vành tai, ống tai ngoài và màng nhĩ.

Vành tai

Được cấu tạo bởi sụn đàn hồi, có da bọc kín được chia thành các phần là vành, bờ đối, mấu tai và mấu đối. Ở người phía dưới vành có dải tai gồm da và mô mỡ bên trong.

Ống tai ngoài

Ống tai ngoài có dạng hình ống, ở mỗi loài có kích thước và hình dạng khác nhau, chẳng hạn ở người ống tai ngoài có hình chữ S dài khoảng 2,5 cm gồm ống sụn ở phía ngoài chiếm 1/3 độ dài chung. Phần này chứa nhiều tuyến nhờn, lông và phần phía trong có cấu tạo xương chiếm 2/3 độ dài còn lại.

Màng nhĩ: Nằm ở phía trong cùng, màng nhĩ được cấu tạo bởi mô sợi xung quanh là các bó sợi vòng và giữa là các bó sợi hình tia. Màng nhĩ có hình dạng hơi bầu lõm đẩy ra phía tai ngoài, đường kính của màng khoảng 10 mm căng xiên ở đầu ống tai tạo giới hạn tai ngoài và tai giữa.

b. Chức phận

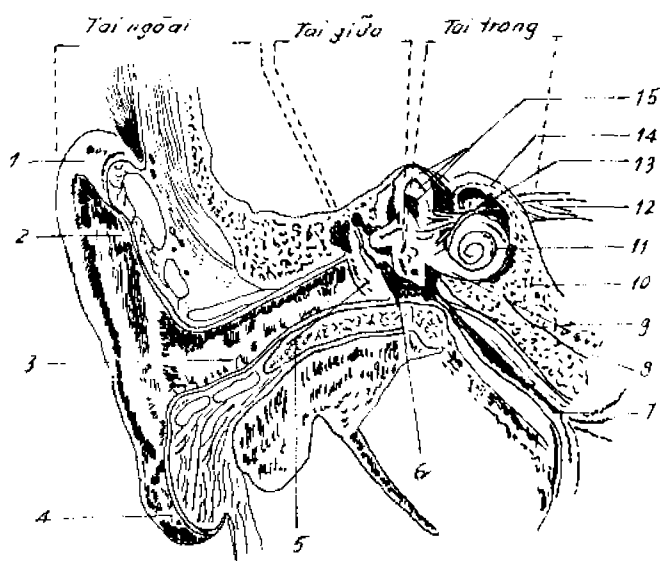
Vành tai

Có nhiệm vụ hướng sóng âm, bắt đầu từ vành tai ngoài (có hình phễu) sóng âm đi vào ống tai ngoài và ống tai có nhiệm vụ hướng sóng âm tới màng nhĩ (trống tai) làm cho màng nhĩ rung.

Màng nhĩ

Là một màng mỏng ở người dày khoảng 0,1 mm, ở ngựa khoảng 0,22 mm nên rất nhạy cảm với âm thanh. Tuy nhiên, do cấu tạo của màng nhĩ không đồng nhất độ căng nên nó rung theo tần số phù hợp với tần số sóng âm tác động vào. Ngoài ra, màng nhĩ còn nhạy cảm tối đa với cảm giác đau do có hệ thống dây thần kinh phân nhánh tới, đó là dây vùng tai - thái dương (một nhánh dây thần kinh hàm dưới của dây thần kinh sọ) và dây thần kinh tai ngoài (nhánh của dây thần kinh mê tẩu).

Trong quá trình tiếp nhận âm thanh, nếu nguồn âm thanh xuất phát từ phía gần với tai nào thì tai đó nghe được sớm hơn tai kia khoảng vài phần trăm giây, làm cho cơ thể phân biệt được hướng phát ra tiếng động, với độ sai lệch khoảng 3- 4°. Ở một số động vật như chó, mèo, hươu, nai... có khả năng cử động vành tai về phía có tiếng động kết hợp với sự quay đầu, giúp chúng nhận biết cường độ và định hướng sóng âm tốt hơn.



Hình 473. Cấu tạo của tai người.

1. Vành tai; 2. Tai ngoài; 3. Ống tai; 4. Dái tai; 5. Màng nhĩ;
6. Các xương nhỏ thính giác; 7. Ống Eustachio; 8. Xoang nhĩ;
9. Cửa sổ tròn; 10. Xương thái dương; 11. Ốc tai; 12. Dây thần kinh ốc tai; 13. Dây thần kinh tiền đình; 14. Dây thần kinh mặt;
15. Các vòng bán khuyên.

3.2. Tai giữa

a. Cấu tạo

Tai giữa (auris media) có cấu tạo gồm có xoang nhĩ, ống nhĩ hầu và các nang chũm.

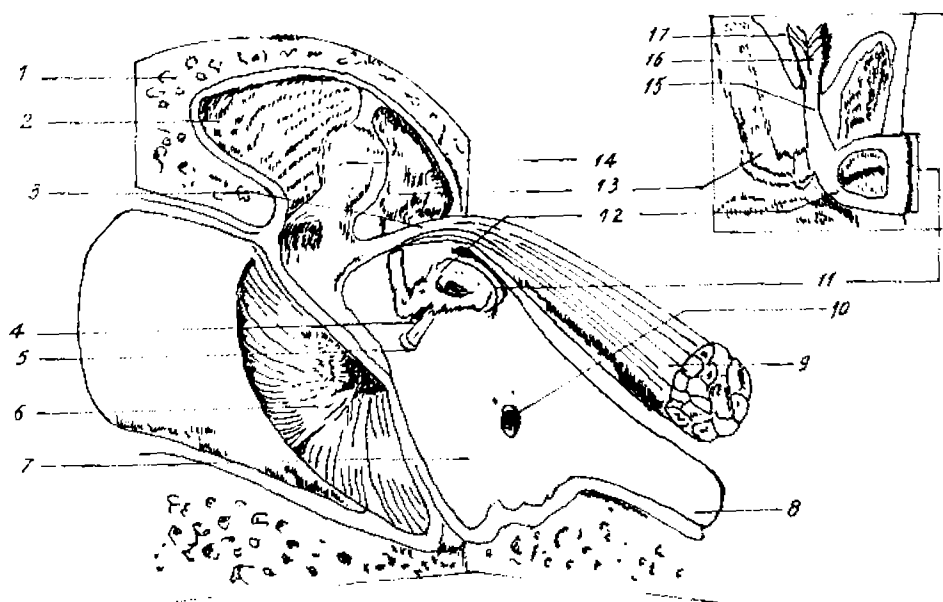
Xoang nhĩ

Có thể tích khoảng 1 cm³, nằm giữa màng nhĩ ở phía ngoài và ốc tai ở phía trong. Xoang nhĩ và ống nhĩ hầu có ống thông với nhau. Trong xoang nhĩ có ba xương nhỏ liên hệ với nhau từ ngoài vào là xương búa, xương đe và xương bàn đạp. Các xương tai có nhiệm vụ khuếch đại âm thanh và truyền sóng âm từ màng nhĩ vào tai trong. Ngoài ra còn có hai cơ căng màng nhĩ và cơ cố định xương bàn đạp. Cơ cố định xương bàn đạp còn có tác dụng hạn chế sự di chuyển xương này nên hạn chế sự khuếch đại của âm thanh từ màng nhĩ đến cửa sổ bầu dục.

Ống nhĩ - hầu

Có kích thước dài khoảng 3 cm, rộng 2 mm nối thông giữa xoang nhĩ với phần mũi hầu ở thành bên của khoang miệng. Phần thông xoang nhĩ có cấu tạo xương, còn phần thông với hầu có cấu tạo sụn. Bình thường đoạn phía hầu xẹp xuống và đóng kín. Khi nuốt nó được mở ra làm

không khí lọt vào xoang nhĩ. Chính điều này đảm bảo cho áp lực trong xoang nhĩ cân bằng với áp lực khí quyển tạo thuận lợi cho việc truyền dao động sóng âm từ màng nhĩ vào tai trong và bảo vệ màng nhĩ khi có tiếng động mạnh.



Hình 474. Cấu tạo tai giữa.

1. Xương thái dương; 2. Hố trên màng nhĩ; 3. Gân cơ căng màng nhĩ; 4. Gân cơ bàn đạp; 5. Tháp; 6. Màng nhĩ; 7. Xoang nhĩ; 8. Ống Eustachio; 9. Cơ căng màng nhĩ; 10. Cửa sổ tròn; 11. Cửa sổ bầu; 12. Xương bàn đạp; 13. Xương đe; 14. Xương búa; 15. Gân cơ bàn đạp; 16. Cơ bàn đạp; 17. Tháp

Nang chũm: là những xoang nhỏ nằm sâu trong phần chũm của xương thái dương. Các xoang thông với nhau thành một hệ thống và thông với xoang nhĩ. Cùng với sự lớn lên của tuổi tác, các xoang ngày càng rộng dần ra.

b. Chức phận

Sóng âm tác động vào màng nhĩ, sau đó được truyền qua hệ thống xương tai theo nguyên tắc đòn bẩy. Khi xương búa bị đẩy vào trong thì nó đập lên xương đe, rồi xương đe lại tác động lên xương bàn đạp làm cho xương bàn đạp dẽ lên dịch ốc tai, khi xương búa bị đẩy ra phía ngoài thì ngược lại. Do cán của xương búa luôn bị cơ căng màng nhĩ kéo vào phía trong khiến màng nhĩ luôn căng nên âm thanh dù xuất hiện ở bất cứ chỗ nào của màng nhĩ cũng đều được truyền tới xương búa. Ở tai giữa, sóng âm được khuếch đại lên nhờ sự chênh lệch của diện tích màng nhĩ so với màng cửa sổ bầu dục.

Diện tích màng nhĩ khoảng 72 mm^2 trong khi đó màng cửa sổ bầu dục rộng khoảng $3,2 \text{ mm}^2$ nên tỷ số khuếch đại sóng âm thanh lên tới 22 lần ở cửa bầu dục so với màng nhĩ. Do vậy, dù là các dao động nhẹ cũng làm màng cửa sổ bầu dục rung động. Các cơ căng màng nhĩ và cơ cố định xương bàn đạp co giãn thông qua một số phản xạ. Những phản xạ này phụ thuộc vào cường độ âm thanh để điều chỉnh độ rung của màng nhĩ và năng lượng âm tác dụng lên màng cửa bầu dục, nhờ đó mà đảm bảo cho hai màng không bị thủng. Thời gian phản xạ khoảng 10 ms. Trung khu phản xạ này nằm ở thân não.

Trong trường hợp âm thanh lớn đi qua xương tai thì cứ sau 40 - 80 giây sẽ xuất hiện phản xạ cơ cơ căng màng nhĩ, kéo cán xương búa vào trong và cơ cơ căng xương bàn đạp kéo xương bàn đạp ra ngoài. Hai lực này đối lập nhau làm cho hệ thống xương trở nên “cứng hơn”, dẫn truyền dao động kém hơn và sẽ giữ cho tần số dao động ở mức thấp hơn, ở mức dưới 1000 chu kỳ/ giây làm giảm cường độ âm thanh được truyền từ 30 – 40db nhằm bảo vệ ốc tai. Đồng thời trong môi trường ồn ào nó có tác dụng lấp đi các âm có tần số thấp làm giảm tiếng ồn, khiến cho dễ nghe các âm có tần số cao hơn 1000 chu kỳ/ giây là dải tần số của tiếng nói. Ngoài ra còn có tác dụng làm giảm sức nghe đối với tiếng nói của bản thân người nói.

Do tai trong nằm trong hốc xương thái dương nên sự rung động của xương thái dương có thể gây ra các xung động của ốc tai. Do đó, nếu một phần nào đó của xương sọ rung động vẫn gây ra được cảm giác âm thanh. Tuy nhiên, trong thực tế năng lượng của âm truyền qua không khí không đủ gây sự dẫn truyền âm qua xương. Do vậy, muốn gây được âm thanh cần phải có máy cơ - điện tử (máy trợ thính) áp sát vào xương sọ để truyền âm.

3.3. Tai trong

Tai trong (auris interna) là bộ phận có cấu tạo phức tạp nhất và đảm nhận các chức năng quan trọng của tai là cảm giác thính giác và giữ thăng bằng.

a. Cấu tạo

Tai trong còn được gọi là mê lộ (labyrinthus), chúng nằm sâu trong hốc xương thái dương, gồm có hai phần mê lộ xương và mê lộ màng.

Mê lộ xương

Cấu tạo của mê lộ xương gồm có ba phần chính là các vòng bán khuyên ở phía trên, ở giữa là bộ phận tiền đình xương và phía dưới là ốc tai xương. Cả ba phần này có mối liên hệ với nhau và chúng đều được ngâm trong túi ngoại dịch. Mê lộ thông với tai giữa qua cửa sổ tròn và cửa sổ bầu dục. Vòng bán khuyên gồm có ba ống xương hình vòng cung nằm trên ba mặt phẳng vuông góc với nhau và hướng theo ba chiều không gian là trước, sau và bên, cả ba ống thông với tiền đình ở hai đầu.

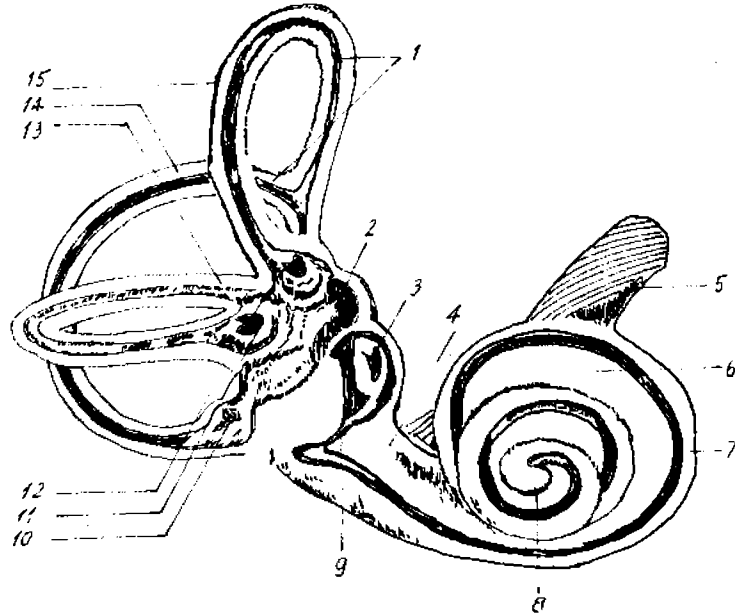
Tiền đình là một khoang nhỏ có nhiều đường thông với ốc tai, tai giữa, và vòng bán khuyên.

Ốc tai là một ống xương xoắn tròn ốc khoảng 2,5 vòng, một đầu thông với tiền đình còn đầu kia bịt kín, ngoài ra còn có thêm một tấm xương xoắn hở và màng ốc tai chia xoang ốc tai thành hai nửa, một nửa thông với tiền đình nửa kia thông với phần nhĩ phụ.

Mê lộ màng

Được cấu tạo bởi mô liên kết sợi, mặt trong có lớp thượng bì đẹp, trong có chứa dịch nội bào. Khoang tiền đình có phần mê lộ màng là hai túi, túi cầu thông với màng ốc tai và túi bầu dục thông với phần bán khuyên. Phần ống bán khuyên có mê lộ in theo hình các ống này. Ốc tai có mê lộ là hai màng chạy dọc ống xương tai, màng tiền đình (reissner) và màng cơ sở. Hai màng này chia ốc tai thành ba ống nhỏ: ống trên thông với tiền đình gọi là ống tiền đình, ống dưới thông với cửa sổ gọi là ống màng nhĩ (hai ống này chứa dịch ngoại bào). Ống giữa thông ra túi cầu ở khoang tiền đình gọi là ống màng, trong ống này có chứa dịch nội bào.

Trên màng cơ sở có các receptor thu nhận kích thích về âm thanh gọi là cơ quan corti. Cơ quan corti gồm có những tế bào chống đỡ và các tế bào thính giác có lông nằm xen kẽ, bề mặt cơ quan corti có màng che phủ.



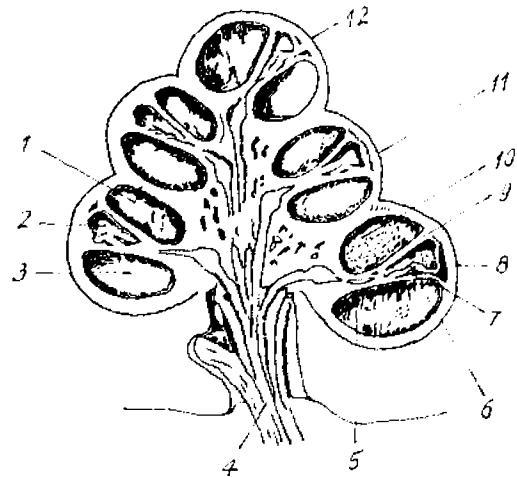
Hình 475. Cấu tạo tai trong (lát cắt dọc).

1. Các ống bán khuyên; 2. Túi bầu; 3. Túi nhỏ; 4. Tiền đình; 5. Dây thần kinh ốc tai; 6. Ốc tai; 7. Ống ốc tai; 8. Đỉnh ốc tai; 9. Ống nối với ốc tai; 10. Màng vòng sau; 11. Màng vòng bên; 12. Màng vòng trước; 13. Vòng bên; 14. Vòng sau; 15. Vòng trước.

b. Chức phận

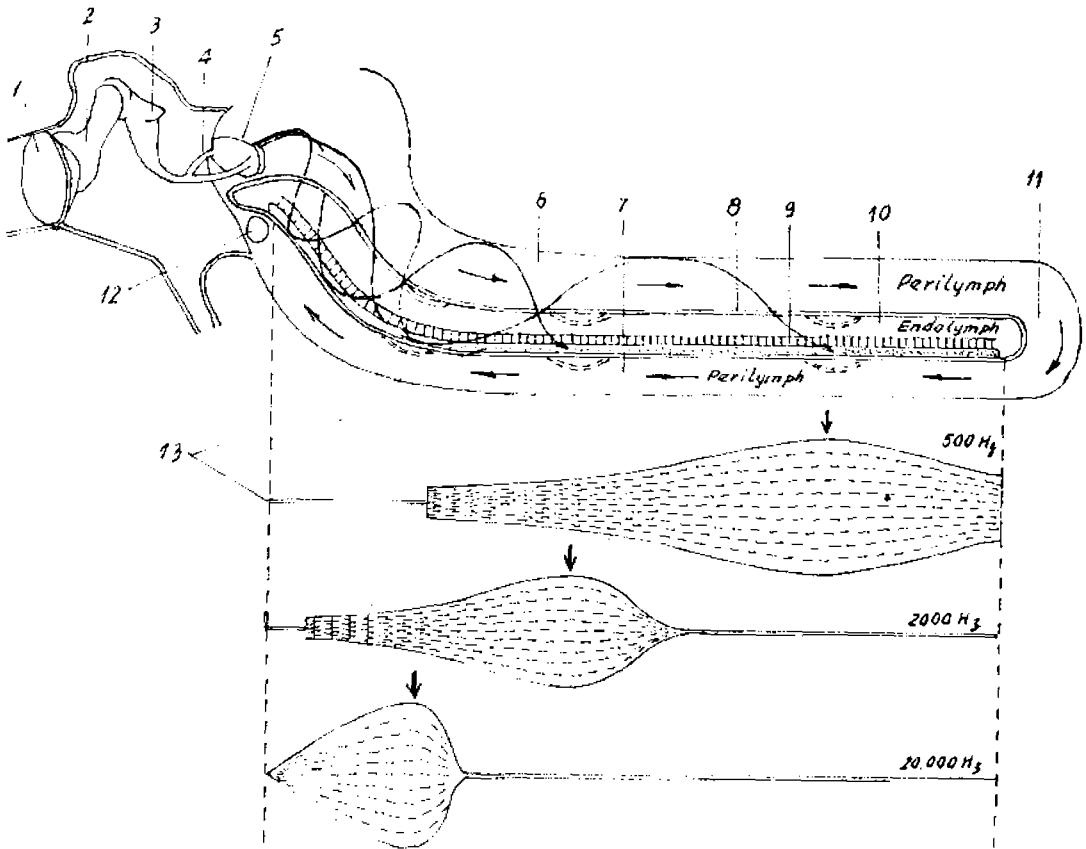
Thu nhận âm thanh

Ốc tai có các tế bào của các receptor thu nhận âm thanh, đó là cơ quan corti nằm trên màng cơ sở (màng đáy). Cơ quan này gồm những tế bào lông là những tế bào nhạy cảm cơ - điện. Sóng âm được truyền từ ngoài vào làm rung động màng của sổ bầu dục sẽ làm cho màng cơ sở dao động theo, và làm cho chất dịch chuyển động trong thang tiền đình và thang giữa theo cả hai chiều hoặc là vào trong hoặc là ra ngoài theo sự dao động của sóng âm.



Hình 476. Cấu tạo tai trong (lát cắt ngang).

1. Thang tiền đình (chứa ngoại dịch); 2. Ống ốc tai; 3. Thang hòm nhĩ (chứa ngoại dịch); 4. Dây thần kinh tiền đình ốc tai; 5. Tới cửa sổ tròn; 6. Cơ quan corti; 7. Màng cơ sở; 8. Xoắn đáy; 9. Màng tiền đình; 10. Từ cửa bầu dục; 11. Xoắn giữa; 12. Xoắn đỉnh.



Hình 477. Sơ đồ sự cảm nhận âm thanh ở tai trong.

1. Màng nhĩ; 2. Xương búa; 3. Xương đe; 4. Xương bàn đạp; 5. Cửa sổ bầu dục;
6. Thang tiền đình; 7. Thang hòm nhĩ; 8. Màng tiền đình; 9. Màng phủ; 10. Ống ốc tai;
11. Cửa ốc tai; 12. Cửa sổ tròn; 13. Màng cơ sở

Sự rung động của nội dịch và màng cơ sở là những kích thích tác động lên các tế bào thính giác của cơ quan corti, là nơi sinh ra xung động điện. Từ đó xung thần kinh đi theo các sợi thần kinh từ hạch xoắn ốc corti nằm ở trung tâm ốc tai truyền theo dây thần kinh số VIII về trung ương thần kinh. Tại trung ương thần kinh xảy ra quá trình phân tích phức tạp và kết quả là cho ta nhận biết cảm giác về âm thanh (hình 477).

Các thuyết về thu nhận âm thanh

Do màng cơ sở là màng xơ, trên có 20.000 đến 30.000 sợi nên đi từ trụ ốc hướng ra ngoài, các sợi này đàn hồi, có dạng lá mỏng, một đầu cố định vào trung tâm của trụ ốc, đầu kia tự do. Chiều dài của các sợi này tăng dần theo chiều từ đáy ra đỉnh ốc tai (từ 0,04mm đến 0,5 mm). Trong khi đó đường kính của sợi lại giảm dần từ đáy ra phía xương xoắn ốc. Nhờ vậy, khi có tác động của sóng âm, các sợi ngắn và dày ở gần cửa sổ bầu dục có khả năng rung động với tần số cao, còn các sợi dài và mảnh ở phía đỉnh ốc tai rung động với tần số thấp. Kết quả là sự cộng hưởng với âm có tần số cao xảy ra ở gần đáy là nơi sóng âm tới ốc tai qua cửa sổ bầu dục, còn sự cộng hưởng với âm có tần số thấp lại xảy ra ở phần đỉnh của ốc tai.

Giới hạn thu nhận âm thanh phụ thuộc vào loài, lứa tuổi... Chẳng hạn ở một số động vật có khả năng đặc biệt nghe được cả siêu âm như chó, mèo, dơi (tần số lớn hơn 20.000Hz). Ngược lại, có loài nghe được âm rất thấp như cừu (nhỏ hơn 20 Hz). Ở người có thể thu nhận được các âm thanh có tần số từ 20 đến 20.000 Hz, giới hạn này giảm dần theo sự tăng lên của độ tuổi

Thuyết cộng hưởng của Helmholtz (1863)

Theo thuyết này, màng nền trong ốc tai gồm các sợi căng ngang giữa hai bờ của ống xương, các sợi phía đầu ốc tai thì ngắn, khoảng 0,04 mm, còn các sợi phía đỉnh ốc tai thì dài hơn khoảng 0,5 mm. Các sợi căng ngang như răng lược giống các dây đàn dương cầm, mỗi nhóm sợi có tần số dao động khác nhau và có khả năng cộng hưởng với tần số âm thanh tương ứng với tần số dao động của nó. Trên mỗi sợi hoặc nhóm sợi có các tế bào thụ cảm gắn lên, do đó các sóng dao động cộng hưởng hình thành và được các tế bào thụ cảm tiếp nhận biến thành xung thần kinh và truyền đi. Như vậy, theo Helmholtz mỗi sóng âm đều có các sợi căng ngang và những tế bào thụ cảm thính giác tương ứng tiếp nhận. Tùy theo âm cao hay thấp mà sự tiếp nhận xảy ra ở phần đầu hay phần đỉnh của ốc tai. Tuy nhiên, sau này người ta không tìm thấy các cấu trúc dạng sợi của màng nền và khi có sóng âm tác động thì sự dao động của màng thường xảy ra trên một diện tích màng tương đối rộng.

Thuyết microphon của Rutherford (1880)

Thuyết này cho rằng, tần số xung thần kinh trên dây thính giác tương ứng với tần số dao động của âm thanh đã thu nhận. Sau này người ta đã phát hiện ra rằng, tần số xung động thần kinh trên dây thính giác không phù hợp với những âm thanh có tần số cao (trên 1000 Hz). Điều này phù hợp với thực tế, bởi thời gian trơ của các dây thần kinh thường không nhỏ hơn 1 ms, nên chúng không thể tiếp nhận các dao động có tần số lớn hơn 1000 Hz.

Thuyết hiện đại

Sinh lý học hiện đại ngày nay cho rằng, sự truyền sóng âm là sự kết hợp của cả hai thuyết trên. Đó là sự cộng hưởng của không chỉ riêng màng nền mà là sự cộng hưởng của cả màng nền, dịch nội bào trong ống màng, dịch ngoại bào trong thang tiền đình và thang nhĩ.

Với các âm thấp, sự cộng hưởng lan toả rộng trên màng và ống dịch làm cho số tế bào thụ cảm ở cơ quan corti hưng phấn nhiều tạo ra tần số xung động thần kinh tương tự. Với âm cao, sự cộng hưởng diễn ra trên đoạn màng cơ sở và ống dịch ngắn hơn thu về phía đầu ốc tai làm cho số tế bào thụ cảm hưng phấn ít hơn nghĩa là tần số âm thanh truyền vào đã bị biến đổi.

Ngoài ra còn có sự tham gia của củ não sinh tư, thể gối giữa nằm ở thalamus và vỏ não thùy thái dương trong quá trình tiếp nhận âm thanh của cơ thể. Đó là một quá trình phức tạp đang được nghiên cứu tiếp tục.

Cảm giác thăng bằng hay cảm giác tiền đình

Cảm giác thăng bằng được bộ máy tiền đình cảm nhận, từ đó hình thành các phản xạ vận động phối hợp nhằm duy trì sự cân bằng cho cơ thể.

- *Receptor thăng bằng*

Bộ máy tiền đình bao gồm các vòng bán khuyên và cơ quan tiền đình.

Các vòng bán khuyên xếp theo ba hướng của không gian. Ống trước xếp theo mặt phẳng trái - phải, ống sau xếp theo mặt phẳng trước - sau và ống bên xếp theo mặt phẳng trên - dưới. Bên trong các ống bán khuyên chứa dịch nội bào, bên ngoài chứa dịch ngoại bào. Phần chân ba ống bán khuyên nối với nhau phình ra và bên trong có các cơ quan nhận cảm gọi là *capula*, ở đây có các tế bào lông hình trụ. Mỗi tế bào lông có một lông dài nhất là *kinocilium*. Tất cả các lông tập hợp lại thành một khối thạch hình nấm gọi là *vòm*. Đầu kia của tế bào có sợi trục tập hợp về nhánh tiền đình của dây số VIII.

Ở phần khoang tiền đình mở lộ màng có các tế bào thụ cảm thăng bằng nằm trong hai túi cầu và bầu chúng có chức năng thu nhận các kích thích cơ học, có màng phủ, các hạt nhĩ thạch.

- *Cảm giác thăng bằng*

Cảm giác thăng bằng ở bộ phận tiền đình: khi cơ thể vận động quay hoặc thăng bộ phận tiền đình với các hạt nhĩ thạch và màng phủ chuyển động, gây ra sự va chạm của các hạt nhĩ thạch với các sợi lông của tế bào cảm giác làm xuất hiện hưng phấn. Ngưỡng kích thích gây hưng phấn bộ phận tiền đình ở người là những chuyển động thăng thay đổi tốc độ từ 2 – 20 cm/s. Trong chuyển động quay còn có thêm ngưỡng phân biệt độ nghiêng. Mức độ hưng phấn và số lượng tế bào thụ cảm hưng phấn phụ thuộc vào mức độ chuyển động của nội dịch. Xung thần kinh từ các tế bào thụ cảm này sẽ theo nhánh tiền đình của dây thần kinh số VIII về trung ương thần kinh.

Cảm giác thăng bằng ở bộ phận vòng bán khuyên: khi chuyển động quay các tế bào thụ cảm bị kích thích. Nguyên nhân là do cơ thể chuyển động quay không đều, làm cho nội dịch trong các ống bán khuyên cũng chuyển động không đều pha, nội dịch tác động vào vòm lông hình nấm của các tế bào thụ cảm làm chúng hưng phấn. Các xung thần kinh hướng tâm xuất hiện được dẫn truyền theo nhánh tiền đình của dây số VIII (một số nhánh tiền đình chạy về tiểu não cùng phía, một số khác đi về nhân tiền đình cùng phía của hành tủy). Từ nhân tiền đình lại có các xung động chạy lên tiểu não – trung khu thần kinh cao cấp điều hoà chức năng thăng bằng, ngoài ra võ não cũng tham gia chức năng này.

- *Chức năng cảm giác thăng bằng*

Chức năng cảm giác thăng bằng của bộ phận tiền đình được thể hiện rõ trong các trường hợp sau:

- Nếu phá huỷ bộ phận tiền đình ở cả hai bên sẽ làm cho cơ thể chóng mặt, buồn nôn, đứng không vững

- Nếu phá một bên sẽ làm đầu nghiêng về phía bị phá. Tuy nhiên sau một thời gian bị phá, cơ thể có khả năng tự điều chỉnh nhờ các receptor cảm giác ở một số bộ phận khác như cơ - gân - khớp.
- Nếu phá riêng bộ phận tiền đình có màng nhĩ thạch, cơ thể sẽ mất khả năng phản ứng với gia tốc của chuyển động thẳng.
- Nếu phá riêng các vòng bán khuyên sẽ gây rối loạn các cử động bình thường, mất thăng bằng.

Chức năng chung của bộ phận tiền đình là thực hiện các phản xạ chỉnh thể, phản xạ rung nhân cầu và các phản xạ thực vật về hô hấp, tim mạch, tiêu hoá... Vì vậy, trong trường hợp cơ quan tiền đình bị kích thích quá mạnh và kéo dài (đi ôtô, tàu...) sẽ làm xuất hiện bệnh say sóng. Nếu bộ phận tiền đình bị kích thích quá mạnh gây trạng thái mệt mỏi chung cho cơ thể, trung khu phản xạ chỉnh thể và các trung khu phản xạ thực vật

4. Các đường dẫn truyền và trung khu thính giác

4.1. Các đường dẫn truyền

Các sợi thần kinh xuất phát từ cơ quan corti tới nhân ốc tai trước và sau nằm ở hành tuỷ. Từ đây, hầu hết các sợi tạo synáp với các nơron trong hành tuỷ (hình 479) đi tới các mắt nhỏ phía dưới của não giữa. Các nơron trong từ vùng này đi ngược lên vùng thalamus, tại đây xuất phát các sợi trục tới vùng thính giác của bán cầu đại não nằm ở thùy thái dương. Theo con đường này, các nơron ở các vùng khác nhau của màng đáy bị kích thích sẽ cho ta những nhận cảm khác nhau về âm thanh.



Hình 478. Các vùng nhận cảm thính giác trên vỏ não.

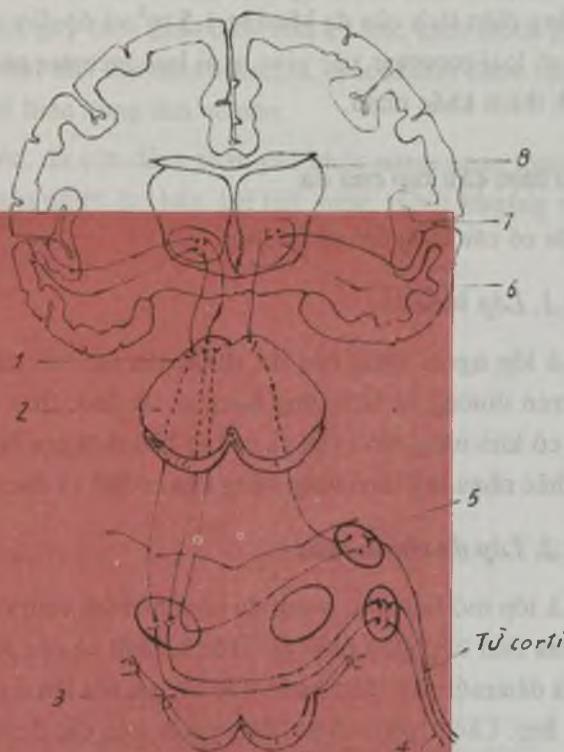
1. Vùng tần số thấp; 2. Vùng tần số cao; 3. Vùng sơ cấp; 4. Vùng liên hợp.

4.2. Đặc điểm của đường dẫn truyền

Các tín hiệu từ mỗi tai được truyền về cả hai bán cầu não, mỗi bán cầu chỉ chênh nhau rất ít. Giữa hai đường dẫn truyền có ít nhất ba nơi bắt chéo nhau ở thân não, thể hình thang, mép Probst giữa hai nhân của lateral lemnisci và ở chỗ nối giữa hai colliculi dưới.

- Một số nhánh của đường dẫn truyền đi thẳng tới hệ thống lưới kích thích của thân não. Hệ thống này có các sợi lan toả lên tới vỏ não và xuống dưới tuỷ, kích thích toàn bộ hệ thần kinh trung ương khi có kích thích âm mạnh. Một số nhánh bên đi tới thuỷ nhộng của tiểu não và kích thích tiểu não khi có kích thích đột ngột.

- Đường dẫn truyền thính giác từ ốc tai tới vỏ não có tính định hướng cao. Ở phần nhân ốc tai có ba phần riêng ứng với các tần số sóng âm khác nhau, ở colliculi sau có hai phần và trung tâm nghe trên vỏ não có phần nhận biết các tần số âm thấp, và trên vỏ não có ít nhất năm phần khác kém cụ thể hơn ở vùng nghe và vùng liên hợp nghe.



Hình 479. Đường dẫn truyền cảm giác từ tai về não.

1. Mấu não giữa; 2. Não giữa; 3. Hành tuỷ; 4. Dây thần kinh ốc tai; 5. Nhân ốc tai; 6. Thể gối giữa của thalamus; 7. Vùng thính giác (thuỷ thái dương); 8. Thalamus.

5. Vỏ thính giác

Trung khu thính giác nằm ở thuỷ thái dương là trung tâm nhận cảm âm thanh, tuy vùng này còn lan tới bờ bên của thuỷ thái dương và phần bên của parietal operculum (hình 478).

5.1. Vùng nghe sơ cấp

Là vùng chịu kích thích trực tiếp của các tín hiệu từ thể gối giữa tới.

5.2. Vùng nghe liên hợp

Là vùng nhận những kích thích từ vùng vỏ não nghe sơ cấp và từ các vùng liên hệ của đồi thị gần thể gối.

Trên cả hai vùng này của vỏ não có những chỗ neuron bị kích thích bởi âm có tần số cao, có chỗ bị kích thích bởi âm có tần số thấp, nhờ đó giúp cho sự phân biệt, phân tích các tính chất khác nhau của âm thanh.

Vùng thính giác cũng có những đường đi xuống ốc tai, chủ yếu từ nhân trám trên tới các tế bào lông của cơ quan corti, đó là các đường ức chế. Những điểm khác nhau của nhân trám có tác dụng ức chế những điểm tương ứng trên cơ quan corti nhằm làm giảm độ nhạy của chúng xuống 15 - 20 db. Đây chính là cơ chế chọn lọc âm thanh của tai.

C. XÚC GIÁC

Cơ quan xúc giác nằm trong da, da là phần bao bọc phía ngoài cơ thể. Ở người trưởng thành tổng diện tích của da khoảng $1,5 \text{ m}^2$ và độ dày của da từ $0,5 - 3 \text{ mm}$. Trên bề mặt của da có một số loại receptor xúc giác, mỗi loại receptor này có ngưỡng nhạy cảm nhất định với một loại kích thích khác nhau.

1. Sơ lược cấu tạo của da

Da có cấu tạo gồm có ba lớp.

1.1. Lớp biểu bì

Là lớp ngoài cùng của da, được cấu tạo bởi mô thượng bì có nhiều tầng tế bào. Những tầng ở trên thường bị hoá sừng bong ra và được thay thế bởi các tầng dưới. Tầng sâu nhất của biểu bì có khả năng sinh sản ra các tế bào mới gọi là tầng sinh trưởng. Lớp biểu bì có độ dày, mỏng khác nhau tùy theo từng vùng của cơ thể và đặc trưng cho loài.

1.2. Lớp da chính thức

Là lớp mô liên kết, trong đó có nhiều sợi sinh chất nhòn, sợi đàn hồi và sợi cơ trơn. Tầng gai ở phía trên tiếp giáp biểu bì. Trên bề mặt có các lỗ gai bên trong có mạch máu, mạch bạch huyết và đầu mút dây thần kinh. Các lỗ gai nổi lên ở cả trong lớp biểu bì tạo ra những đường gờ và rãnh hẹp. Các tuyến mồ hôi đều mở ra trên các đường gờ này. Tầng lưới được cấu tạo bởi mô liên kết sợi chắc, dày hơn tầng trên.

1.3. Lớp dưới da

Lớp này nằm sâu và phủ lên các cơ quan bên trong cơ thể. Đây là lớp mô liên kết sợi xốp có xen kẽ với các tế bào mỡ để tạo thành lớp mỡ dưới da. Độ dày của lớp mỡ là tùy theo độ tuổi, chế độ dinh dưỡng và vị trí bên trong cơ thể.

Ngoài ra còn có các cấu trúc đặc biệt của da như lông mọc xiên trên da, móng ở ngón tay, chân, các tuyến da.

2. Các chức năng sinh lý chủ yếu của da

Da có các chức năng xúc giác sau đây.

2.1. Cơ quan cảm giác xúc giác

Cơ quan này gồm các thụ quan nằm trong da, thu nhận các kích thích về va chạm và áp lực. Các thụ thể xúc giác phân bố không đều trên bề mặt da mà chúng tập trung ở lưỡi, môi, đầu ngón tay, ở các phần khác của cơ thể phân bố thưa thớt hơn.

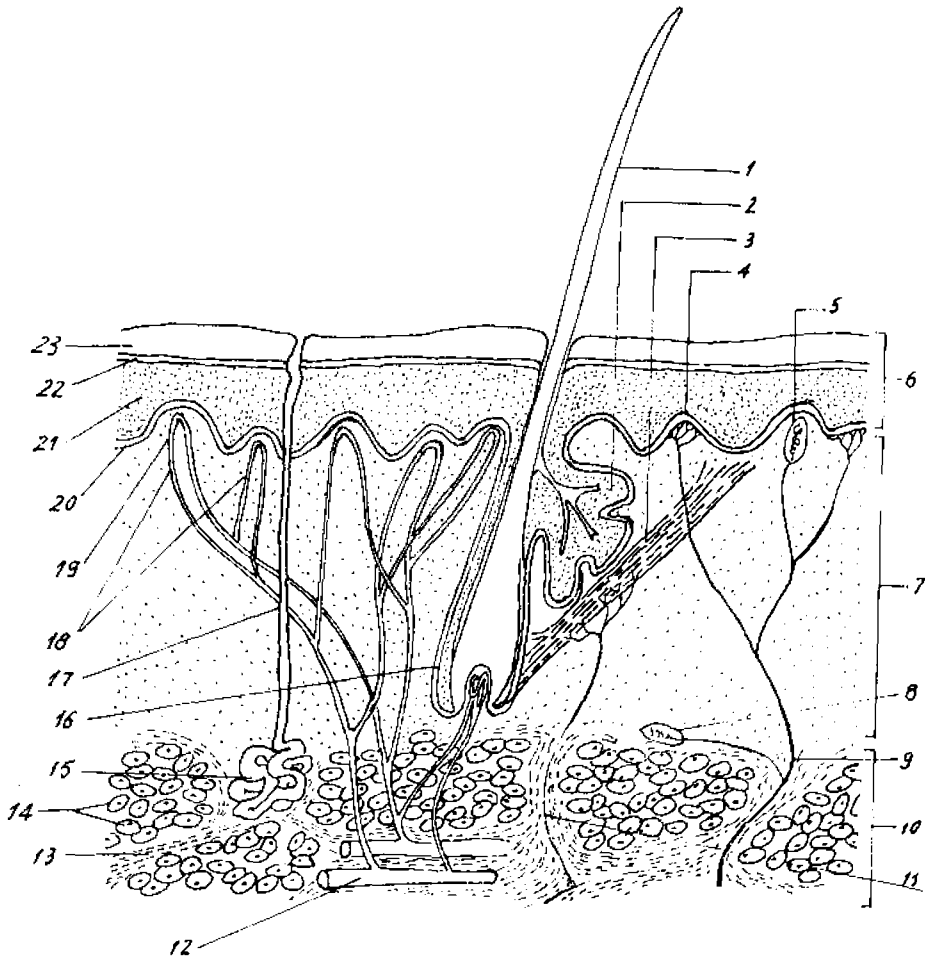
2.2. Cơ quan cảm giác nhiệt

Bao gồm hai loại thụ quan nhiệt, có nhiệm vụ thu nhận các cảm giác về nóng và lạnh. Toàn bộ cơ thể có khoảng 250.000 thụ quan lạnh và 30.000 thụ quan nóng. Ngoài ra các đầu mút tận cùng của các sợi thần kinh hướng tâm cũng có thể thu nhận kích thích nhiệt.

2.3. Cơ quan cảm giác đau đớn

Thụ quan đau đớn không có tác nhân kích thích đặc trưng. Mọi kích thích tương đối mạnh làm tổn thương tổ chức cơ đều có thể gây cảm giác đau. Khi có các kích thích gây đau đớn tại các đầu mút thần kinh thì các hợp chất hoá học như histamin, bractikinin được tạo thành và kích thích các thụ quan đau đớn làm xuất hiện xung đưa về não.

Ngoài các chức năng xúc giác kể trên, da còn đảm nhận các chức năng quan trọng khác của cơ thể như : bảo vệ cơ thể, điều hoà thân nhiệt, hô hấp, bài tiết nước, muối khoáng và chất nhờn...



Hình 480. Cấu tạo của da.

Sơ đồ cấu tạo da.

1. Lòng; 2. Tuyến bã; 3. Cơ dựng lông; 4. Tận cùng thần kinh; 5. Thể Meissner; 6. Biểu bì; 7. Lớp bì;
8. Thể Pacini; 9. Thần kinh cảm giác; 10. Mô hạ bì; 11. Thần kinh vận động; 12. Tĩnh mạch;
13. Động mạch; 14. Tế bào mỡ; 15. Tuyến mồ hôi; 16. Nang lông; 17. Ống mồ hôi; 18. Cuộn mao mạch;
19. Nhũ chân bì; 20. Lớp đáy; 21. Lớp gai; 22. Lớp hạt; 23. Lớp sừng.

3. Phân bố và phân loại các tế bào cảm giác trên da

Ở người và thú không có các tế bào thụ cảm riêng biệt. Các đầu mút dây thần kinh cảm giác toả ra một cách tự do trên da. Sự phân bố và phân loại các tế bào cảm giác trên da theo chức năng được thể hiện trong bảng dưới đây.

Bảng 51. Phân bố các loại tế bào cảm giác trên da

Số thứ tự	Loại tế bào thụ cảm	Vị trí	Chức năng	Cảm giác
1	Vi thể xúc giác (thể Meissner's) (cơ quan thụ cảm cơ học)	Ở những gai trên da: phần lớn ở các vị trí không có lông của cơ thể (các mí mắt, đầu ngón tay, môi, núm vú, đầu ra của cơ quan sinh dục)	Nhận cảm ánh sáng tác động lên bề mặt da	Ma sát; cấu trúc trong không gian
2	Đầu mút dây thần kinh tự do (receptor áp lực; đau)	Các lớp dưới của biểu bì	Nhận cảm áp lực, nhận cảm sự tổn thương của mô	Ma sát, áp lực, đau
3	Đám rối chân lông	Túi bao quanh lông	Nhận cảm sự cử động của lông	Ma sát
4	Thể Pacinian (cơ quan thụ cảm cơ học)	Nằm dưới da; màng hoạt dịch; bao cơ; một số cơ quan nội tạng	Nhận cảm những thay đổi về áp lực	Áp lực sâu; sự rung động
5	Các cơ quan Ruffini (receptor nhiệt độ)	Các lớp dưới da	Nhận cảm nhiệt	Cảm giác nóng
6	Các hành Krause (receptor nhiệt độ)	Các lớp da	Nhận cảm nhiệt	Cảm giác lạnh

Vị trí của các receptor xúc giác trên da người được thể hiện như sau.



Hình 481. Vị trí cấu tạo các receptor xúc giác.

1. Hành Krause; 2. Đám rối chân lông; 3. Thể Pacinian; 4. Cơ quan Ruffini; 5. Đầu mút tự do của dây thần kinh; 6. Thể Meissner's.

4. Trường thụ cảm

Da được coi là cơ quan xúc giác nói chung, theo Donaldson trên toàn bộ bề mặt da có khoảng 500.000 điểm thu nhận kích thích cơ học, 250.000 điểm kích thích nhiệt độ lạnh, 30.000 điểm kích thích nhiệt độ nóng, 3.500.000 điểm thu nhận kích thích cảm giác đau. Các điểm này phân bố không đều trên toàn bộ bề mặt da và tùy theo loài cũng có sự phân bố khác nhau. Chẳng hạn: điểm về cơ học $25/\text{cm}^2$ ở cổ tay, $5/\text{cm}^2$ ở mặt trước cẳng chân, $100 - 200/\text{cm}^2$ ở lòng bàn tay. Trung bình có từ 5 đến 23 điểm lạnh, 0 đến 10 điểm nóng, 50 đến 100 điểm đau trên 1 cm^2 da. Điểm đau thường tập trung ở các chân tóc, lông làm nhiệm vụ thu nhận cảm giác. Các loài động vật khác nhau thường có khả năng nhận cảm không giống nhau, một số loài động vật như loài ăn thịt có cơ quan thu nhận xúc giác đặc biệt như râu ở loài ăn thịt (chó, mèo, hổ, báo...), hay loài gặm nhấm (chuột, thỏ...).

4.1. Cảm giác xúc giác

Cảm giác xúc giác của da thuộc loại cảm giác nông, chúng được phân chia thành các cảm giác xúc giác thô sơ và cảm giác xúc giác tinh vi.

Cảm giác thô sơ

Cảm giác thô sơ ma sát là do các thể Meissner thu nhận, thể này phân bố trên da và một số ở niêm mạc hốc miệng, mũi... Cảm giác thô sơ áp lực do các thể Paccini thu nhận phân bố sâu của da, dây chằng, phúc mạc và gân... Chúng có thể nhận được những dao động cơ học khá mạnh trong khoảng tần số từ 40 – 1000 Hz.

Cảm giác xúc giác tinh vi

Còn gọi là loại cảm giác nông có ý thức, nhận biết các kích thích xúc giác tinh tế như chữ nổi, hướng chuyển động trên da... Loại cảm giác này cũng do các tiểu thể như của cảm giác thô sơ thu nhận. Nhưng sau khi đi theo các dây thần kinh tủy vào sừng xám của tủy sống, chúng được truyền lên phần cao của bộ não qua bó Goll và bó Burdach.

4.2. Cảm giác nhiệt độ

Thụ cảm nhiệt độ là một vấn đề còn đang được nghiên cứu tiếp tục. Người ta cho rằng thể thụ cảm Ruffini tiếp nhận các kích thích nóng và Krause tiếp nhận các kích thích lạnh, do thể Ruffini nằm ở độ sâu 0,3 mm còn Krause ở độ sâu 0,17 mm nên thường kích thích nhiệt độ thấp, gây phản ứng nhanh hơn nhiệt độ cao. Cảm giác nhiệt còn phụ thuộc vào sự “tương phản nhiệt”, đó là mối tương tác giữa nhiệt độ cơ thể, môi trường cũng như bản chất của các kích thích.

4.3. Cảm giác đau

Các receptor thu nhận là các đầu mút dây thần kinh không có bao myelin, chúng phân bố ở nhiều nơi trong cơ thể. Cảm giác đau là một cơ chế tự vệ xảy ra do có các kích thích quá mạnh dẫn đến phá hủy cấu trúc cơ thể.

4.4. Cảm giác ngứa

Các receptor tiếp nhận cảm giác ngứa thường xuất hiện chậm và kéo dài sau kích thích như sờ, mó, áp lực... thường cảm giác ngứa kèm theo phản xạ gãi.

4.5. Cảm giác buồn

Cảm giác này xuất hiện khi có những kích thích cơ học yếu và chúng thường liên quan đến cảm giác đau.

5. Cảm giác nội tạng

Nội quan bên trong cơ thể cũng có các receptor tiếp nhận các kích thích về nhiệt độ, ma sát, áp lực, các chất hoá học... đã tạo ra các xung cảm giác nội tạng. Cảm giác nội tạng bao gồm các loại như sau:

5.1. Cảm giác cơ học

Do các receptor tiếp nhận kích thích về áp lực, ma sát, chúng phân bố ở hậu môn, ruột, dạ dày, cung động mạch...

5.2. Cảm giác nhiệt

Receptor thu nhận cảm giác nhiệt phân bố ở thực quản, dạ dày, ruột...

5.3. Cảm giác hoá học

Receptor nằm ở dạ dày tiếp nhận kích thích của HCl gây phản xạ mở cơ vòng hạ vị...

5.4. Cảm giác đau

Các receptor phân bố rải rác và thưa cho các cảm giác không tập trung mà có tính lan toả và mơ hồ.

6. Cảm giác bản thể

Receptor thu nhận cảm giác bản thể thường nằm xen kẽ giữa các sợi cơ trong các bắp cơ, ở phần bám xương, khớp... Cảm giác bản thể được phân thành các loại sau.

6.1. Cảm giác sâu không có ý thức

Bao gồm có các thụ cảm thể thoi nằm xen kẽ trong các sợi cơ, thể Golgi nằm ở phần gân và thể Paccini ở màng cơ dính xương và màng xương. Nhờ hai loại receptor này trương lực cơ luôn được điều hoà, đảm bảo cho tư thế và sự vận động của cơ thể.

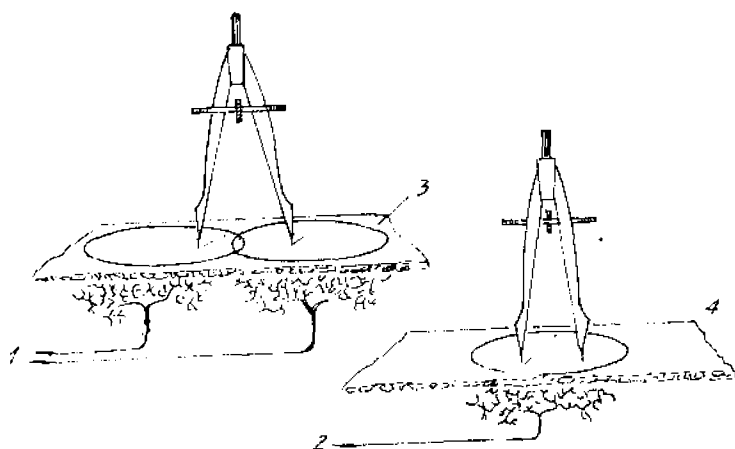
6.2. Cảm giác sâu có ý thức

Cảm giác này cũng do các receptor ở cảm giác sâu không có ý thức đảm nhiệm, chức năng chính là nhận biết vị trí, tình trạng cơ thể và tư thế của cơ thể trong không gian.

7. Khả năng nhận biết kích thích của da

Da có khả năng nhận biết nhiều loại kích thích khác nhau, tuy nhiên khả năng nhận biết còn phụ thuộc vào các vùng khác nhau trên bề mặt của cơ thể. Mỗi vùng nhận biết có ngưỡng kích thích đặc trưng. Để xác định ngưỡng kích thích của một vùng nào đó trên cơ thể người ta dùng loại compa vébe kích thích lên bề mặt của da, khoảng cách giữa hai mũi của compa tăng dần cho đến khi da phân biệt được hai điểm bị kích thích khác nhau. Đó chính là ngưỡng không gian kích thích, được tính bằng khoảng cách giữa hai điểm tiếp xúc với da của mũi compa.

Lớp da giữa (corium) ở người và thú không có các tế bào cảm thụ riêng biệt, các đầu mút dây thần kinh cảm giác toả ra tự do trên da đến tận cùng là các vi thể tiếp nhận các kích thích khác nhau từ môi trường.



Hình 482. Ngưỡng không gian xúc giác da.

1. Phân biệt được hai điểm kích thích; 2. Nơron thụ cảm; 3. Bề mặt da;
4. Không phân biệt được hai điểm kích thích.

D. KHỨU GIÁC

Khứu giác là một trong những cơ quan cảm giác của cơ thể. Cùng với vị giác nó là cơ quan thụ cảm hoá học được phát triển rất sớm trong quá trình phát triển chủng loại của động vật. Mỗi loài động vật có khả năng nhạy cảm khứu giác khác nhau. Cơ quan cảm giác khứu giác ở động vật có xương sống có mức độ phát triển không giống nhau. Một số động vật có cơ quan cảm giác khứu giác rất kém phát triển như loài chim. Một số loài động vật có vú khác lại có cơ quan cảm giác khứu giác rất phát triển như chó, mèo.... Có loài hoàn toàn không có khả năng cảm giác khứu giác như cá heo. So với động vật, cảm giác khứu giác ở người không phát triển bằng.

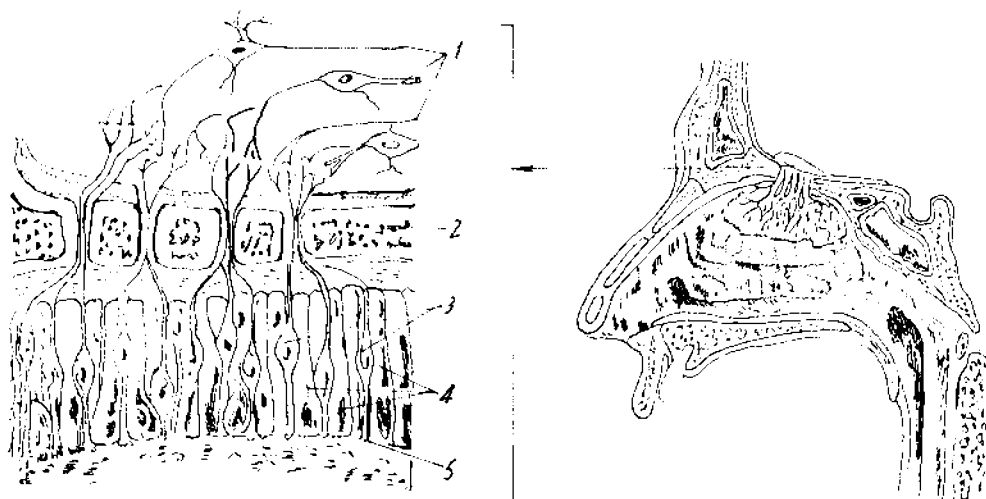
1. Sơ lược cấu tạo cơ quan khứu giác

Cơ quan cảm giác khứu giác nằm trong hố khứu. Tùy theo từng loài động vật mà có hố khứu phát triển khác nhau. Các động vật bậc cao và người có **hố khứu giác phát triển thành khoang gọi là mũi**. Động vật ăn thịt có khoang mũi phát triển rất mạnh, nhưng đến linh trưởng

và con người thì khoang mũi lại kém phát triển hơn. Đặc điểm này có liên quan đến đời sống của từng loài động vật khác nhau. Khoang mũi có hai chức năng sinh lý cơ bản là khứu giác và hô hấp.

Vùng khứu giác rộng khoảng $2,5 \text{ cm}^2$ và niêm mạc của nó là do ba loại tế bào tạo thành. Ở trẻ sơ sinh, vùng này có diện tích lớn hơn so với ở người lớn và có màu vàng. Bộ phận thụ cảm khứu giác là các loại tế bào thụ cảm khứu giác nằm ở lớp thượng bì của màng nhầy, những tế bào này thường có hình thoi. Đầu tự do của nó sẽ tới bề mặt của niêm mạc khứu giác và kết thúc tại đây. Phần kết thúc của các tế bào này hơi phình ra để tạo thành một cái bong có tiêm mao. Niêm mạc khứu giác còn có rất nhiều ống của tuyến thanh mạc.

Trong niêm mạc khứu giác ở người có tế bào khứu giác là các tế bào lưỡng cực có nguồn gốc từ thần kinh trung ương, có khoảng 100.000.000 tế bào khứu giác nằm xen kẽ với các tế bào đệm. Mặt hướng ra lớp niêm dịch tạo thành cái nút, mỗi nút có từ 6 đến 12 sợi lông khứu có đường kính khoảng $0,3 \mu\text{m}$ và dài khoảng $200 \mu\text{m}$, các lông này nằm trong lớp niêm mạc bao phủ khoang mũi. Nhờ các lông này nhận biết mùi trong không khí từ đó kích thích các tế bào khứu giác. Sợi trục của các tế bào khứu giác (hình 483) tập trung thành dây thần kinh khứu giác đi xuyên qua lỗ sàng của xương bướm chạy tới hành khứu vào não khứu nằm phía dưới đại não, trên hồi hải mã. Ngoài ra còn có các tuyến Bowman nằm rải rác giữa các tế bào khứu giác bài tiết niêm dịch trên bề mặt niêm mạc.



Hình 483. Vị trí và sơ đồ cấu tạo niêm mạc khứu giác.

1. Các sợi thần kinh thụ cảm; 2. Đĩa xương sàng; 3. Tế bào thụ cảm khứu giác;
4. Cột biểu mô; 5. Lông.

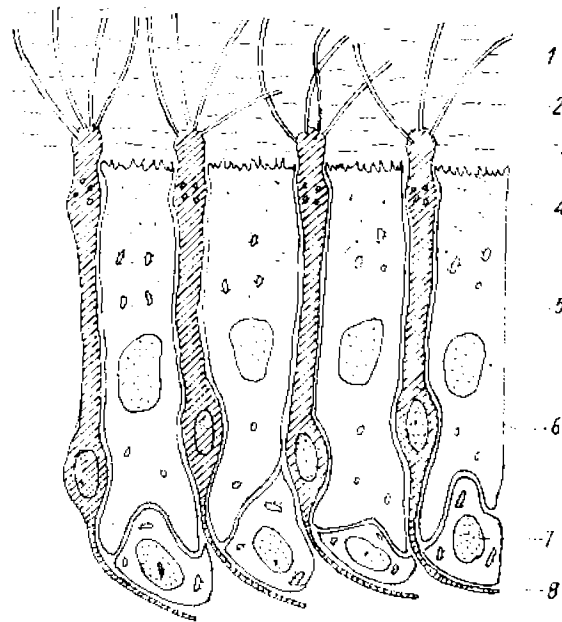
2. Cơ chế tiếp nhận mùi

2.1. Cơ chế tiếp nhận mùi

Cơ chế này diễn ra như sau:

Trong điều kiện bình thường điện thế màng của các tế bào khứu giác khoảng -55 mV nên tần số điện thế hoạt động do tế bào phát ra là từ 1 xung/20s đến 2 - 3 xung/s. Khi có mùi kích

thích sẽ gây khử cực màng tế bào khứu giác xuống còn - 30 mV hoặc ít hơn, đồng thời tần số tăng lên khoảng 20 xung/s. Một số chất có mùi khác lại gây ức chế cực màng nên giảm tần số điện thế hoạt động. Nói chung tần số xung tỉ lệ thuận với logarit cường độ kích thích. Sau khi có sự khử cực, receptor khứu giác cũng tuân theo các qui luật chung về chuyển dạng kích thích như các receptor khác, qua đó cho cảm giác mùi về hệ thần kinh. Cảm giác khứu giác được truyền về não (ở vị trí giữa não giữa và đại não) tại đó nó chia làm hai đường.



Hình 484. Sơ đồ đơn giản về cấu tạo biểu mô khứu giác thể hiện rõ các dạng tế bào:

1. Các lông tơ; 2. Dịch nhầy; 3. Hành khứu giác; 4. Các lông nhung siêu vi; 5. Tế bào nâng đỡ; 6. Thụ quan khứu giác; 7. Tế bào nền; 8. Sợi trục.

a. Đường đi tới vùng khứu giác giữa

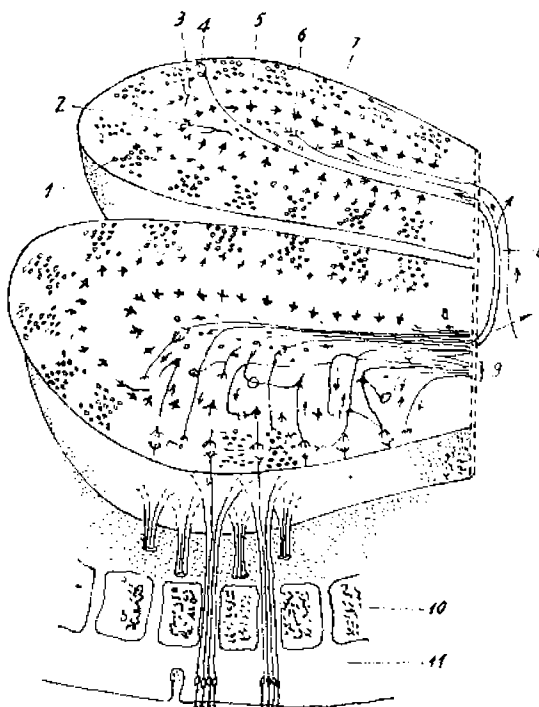
Vùng khứu giác gồm một nhóm nhân nằm ở phần giữa nền của não trước và ở phía trên vùng dưới đồi (hypothalamus). Đặc biệt là nhân vách (septal nuclei) là nhân có liên quan chặt chẽ với vùng dưới đồi và các phần khác của hệ limbic. Vùng này đáp ứng các phản ứng sơ đẳng đối với khứu giác như liếm môi, tiết nước bọt, mùi vị do ăn uống... Nó cũng chi phối các phản xạ có điều kiện phức tạp hơn đối với khứu giác.

b. Đường dẫn truyền cũ và vùng khứu giác bên

Vùng khứu giác bên gồm vùng trước lê (prepyriform), vỏ lê (pyriform cortex) và hạnh nhân (amygdale). Từ đây có các đường dẫn đi tới hầu hết các phần của hệ limbic nhất là đồi hải mã. Tín hiệu từ vùng khứu giác bên còn đi thẳng tới vỏ não cổ nhất thuộc phần trước giữa của thùy thái dương, là vùng duy nhất của toàn bộ vỏ não mà các tín hiệu cảm giác đi trực tiếp lên vỏ não mà không qua đồi thị.

2.2. Quá trình nhận biết mùi

Quá trình này được bắt đầu từ các lông của tế bào khứu giác tiếp xúc với các kích thích hoá học bay hơi. Các chất bay hơi đến vùng khứu giác bằng hai cách: qua mũi theo không khí hít vào và qua khoang miệng, khoang sau của mũi theo không khí thở ra. Khi thở bằng miệng hay khi thở không qua mũi, không khí thở vào chỉ đi qua lỗ mũi dưới, nên các chất bay hơi không tới được niêm mạc của vùng khứu giác. Chính vì vậy không cảm nhận được mùi. Để nhận cảm được cảm giác rõ rệt về mùi, phải hít vào mạnh hay hít vào nhiều lần liên tục. Khi nhai thức ăn, mùi của các chất bay hơi trong thức ăn tác động vào niêm mạc khứu giác theo cả hai cách trên. Nhờ vậy mà cơ quan cảm giác khứu giác có khả năng phân biệt mùi không chỉ qua không khí tới khoang mũi mà còn cả của thức ăn trong khoang miệng.



Hình 485. Cấu tạo hành khứu giác và tương quan của chúng với các đường thần kinh và màng nhầy mũi.

1. Hành khứu giác; 2. Lớp rối trong; 3. Lớp rối ngoài; 4. Tiểu cầu (1990); 5. Tế bào bó (150.000); 6. Tế bào mũ ni (45.000); 7. Tế bào hạt; 8. Thể nổi trước; 9. Đường khứu giác bên; 10. Tấm sàng; 11. Biểu mô khứu giác (các số chỉ số lượng tế bào gân đúng trong hành khứu giác và biểu mô khứu giác ở trong một xoang mũi của thỏ).

Một số chất bay hơi không chỉ là các kích thích các tế bào khứu giác mà còn có khả năng kích thích các tận cùng của dây thần kinh số V trong niêm mạc của khoang mũi. Dưới tác động của các chất này với nồng độ cao sẽ xuất hiện hàng loạt những thay đổi phản xạ trong cơ thể, chủ yếu là về mặt hô hấp. Chẳng hạn hiện tượng ngừng hô hấp đột ngột khi bắt đầu gây mê bằng ete hay cloroform...

Một số chất bay hơi khác lại chỉ chuyên tác động lên các tế bào khứu giác như: mùi đinh hương, mùi lavan, mùi hồi, mùi benzon... Các chất này được gọi là các chất khứu giác. Trong khi đó, một nhóm các chất khác như long não, cloroform, ete... lại không chỉ tác động lên bộ

mấy khứu giác mà còn ảnh hưởng tới các tận cùng của dây thần kinh số V phân bố trong khoang mũi.

2.3. Ngưỡng khứu giác

Ngưỡng khứu giác là lượng chất bay hơi tối thiểu có khả năng tạo ra cảm giác về mùi. Để đo được ngưỡng khứu giác người ta thường sử dụng một dụng cụ đặc biệt. Ngưỡng khứu giác đối với một chất bay hơi nhất định ở các cá thể khác nhau không giống nhau. Đối với từng cá thể, ngưỡng khứu giác cũng thay đổi tùy thuộc vào điều kiện sống và tình trạng sức khỏe... Yếu tố ảnh hưởng khá nhiều và rất đáng kể đối với ngưỡng khứu giác là: độ ẩm, nhiệt độ, áp suất không khí... Các yếu tố bên trong cơ thể còn có ảnh hưởng nhiều và đáng kể hơn tới ngưỡng khứu giác. Tất cả những yếu tố bên ngoài và bên trong cơ thể đều ảnh hưởng tới ngưỡng khứu giác qua tác động lên niêm mạc khứu giác. Chính vì vậy, trong trường hợp này yếu tố quyết định ảnh hưởng tới độ nhạy khứu giác là trạng thái chức năng của niêm mạc khứu giác. Khi niêm mạc của khoang mũi sưng tấy trong trường hợp bị viêm nhiễm thì độ nhạy cảm khứu giác sẽ giảm đáng kể.

Các tế bào cảm thụ khứu giác có khả năng thích nghi rất cao. Khi bị kích thích receptor khứu giác thích nghi đến 50% sau giây đầu tiên sau đó yếu dần. Do đó, ngưỡng khứu giác hay độ nhạy cảm khứu giác giảm rất đáng kể khi ngửi lâu một chất bay hơi nào đó. Khứu giác có thể nhận biết được từ 7 đến 50 loại mùi cơ bản, tùy theo loài động vật.

E. VỊ GIÁC

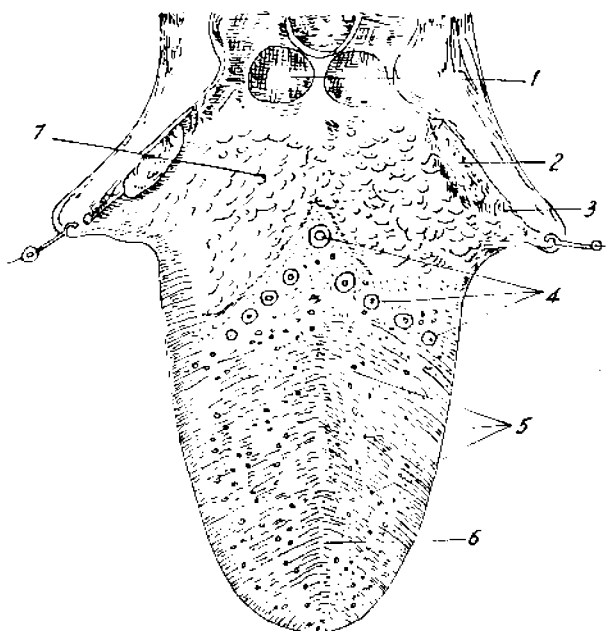
Vị giác là một trong những giác quan nhận biết cảm giác hoá học. Nhờ đó, cơ thể mới có thể phân biệt được các loại thức ăn, lựa chọn chúng theo ý thích và nhu cầu của chủng loại cũng như mỗi cơ thể. Giữa vị giác và khứu giác có mối quan hệ mật thiết với nhau nhất là ở động vật ăn thịt. Cơ quan cảm giác vị giác cơ bản nhất là lưỡi.

1. Sơ lược cấu tạo của lưỡi

Lưỡi là một khối cơ nằm trong khoang miệng, trên bề mặt lưỡi có các thể thụ cảm vị giác ở trên các gai vị giác (gai lưỡi), nhất là gai vòng và gai lá còn gọi là các nướm vị giác, phần lớn nằm ở chỗ V lưỡi. Một số ít hơn thể thụ cảm nằm ở gai lưỡi có hình nấm trong diện phẳng dưới lưỡi, một số khác nằm ở các gai dọc hai bên lưỡi. Ngoài ra còn có ở các nướm vị giác nằm rải rác ở vòm hầu, trụ màn hầu, thậm chí ở ngay gần thực quản. Mỗi loài động vật có số lượng gai vị giác khác nhau, ở người trưởng thành có khoảng 10.000 gai vị giác.

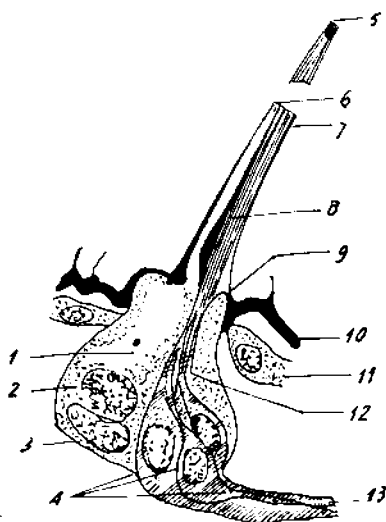
2. Các cảm giác vị giác

Mỗi tế bào vị giác có cấu tạo đầu phía trên là các nhung mao, đầu dưới là các sợi thần kinh cảm giác vị giác. Vị ngọt, mặn được cảm nhận chủ yếu ở đầu lưỡi, vị chua được cảm nhận ở hai phía bên còn vị đắng được cảm nhận phía sau lưỡi và phần màn hầu.



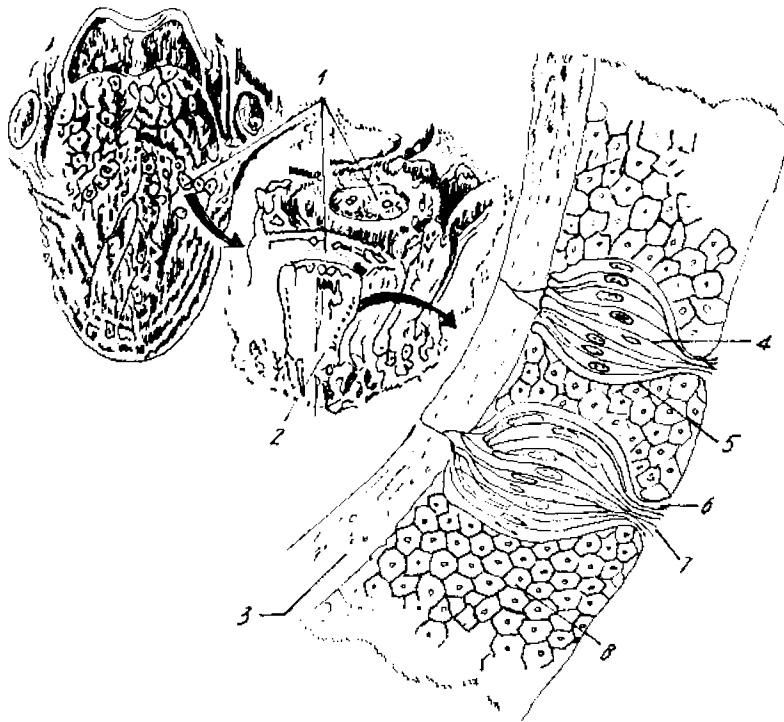
Hình 486. Mặt trên lười.

1. Nếp lười nắp thanh quản giữa; 2. Tuyến hạnh nhân khẩu cái; 3. V lười; 4. Các gai dài; 5. Các gai nắp; 6. Gai chỉ; 7. Các tuyến hạnh nhân lười.



Hình 487. Sơ đồ cấu tạo của các lông vị giác của ruồi (có vẽ ba trong số neuron).

1. Không bào; 2. Tế bào sinh lông (tạo nên lông vị giác); 3. Tế bào nâng đỡ (tạo nên chỗ bám của lông); 4. Các neuron hai cực; 5. Lỗ ở müt lông; 6. Xoang thành mỏng; 7. Sợi nhánh của thụ quan vị giác; 8. Xoang thành dày; 9. Nơi bám của lông; 10. Cuticun; 11. Hạ bì; 12. Bao cuticun của sợi nhánh; 13. Sợi trục.

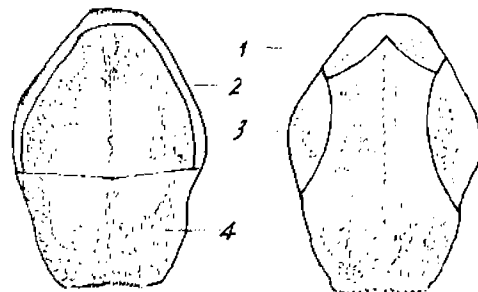


Hình 488. Cấu tạo các gai vị giác trên bề mặt lưỡi.

1. Gai vị giác; 2. Sợi thần kinh cảm giác; 3. Mô liên kết; 4. Tế bào vị giác; 5. Tế bào giá đỡ;
6. Lỗ vị giác; 7. Lông vị giác; 8. Biểu mô lưỡi.

3. Cơ chế tiếp nhận vị

Mỗi gai vị giác có từ hai đến ba sợi thần kinh. Những cảm giác ở 2/3 phía trước của lưỡi theo dây thần kinh số V qua thừng nhĩ vào dây thần kinh mặt. Từ đó nhập vào bó đơn độc (tractus solitarius) ở thân não. Những cảm giác ở phần sau của lưỡi theo dây lưỡi hầu cũng nhập vào bó đơn độc nhưng ở chỗ thấp hơn. Cảm giác ở nền lưỡi và ở các vùng hầu theo dây thần kinh X đi vào bó đơn độc.



Hình 489. Các vùng cảm giác cơ bản trên bề mặt lưỡi.

1. Ngọt; 2. Chua; 3. Mặn; 4. Đắng.

Khi các gai vị giác bị kích thích bởi vị của vật chất, xung cảm giác được hình thành sẽ được truyền về não bộ theo các dây thần kinh ở trên. Ở động vật bậc thấp xung đi qua hành tuỷ tới đồi thalamus đến hệ limbic đây là trung khu thị giác cao nhất. Từ đây các xung thần kinh li tâm được gửi đến các trung khu thần kinh thực vật và trung khu vận động gây ra phản xạ ăn uống.

Ở động vật bậc cao còn có thêm trung khu vị giác ở vỏ não, vùng này nằm ở cuối rãnh Sylvius gần với vùng cảm giác của thùy đỉnh và ở mặt trong vỏ não, nên những phản xạ có liên quan đến ăn uống mang tính chất phản xạ bậc cao. Tần số, biên độ các xung cảm giác do bốn kích thích cơ bản gây nên.

Cảm giác vị giác còn phụ thuộc vào nhiệt độ của dung dịch có chất hoà tan khi tác dụng vào lưỡi. Ở người nhiệt độ thuận lợi nhất là từ 20 – 30°C. Nhiệt độ tăng lên sẽ làm cảm giác vị ngọt và chua tăng. Khi nhiệt độ giảm xuống cảm giác vị đắng và mặn tăng. Nếu nhiệt độ quá cao hay thấp sẽ làm mất cảm giác vị giác.

Hiện tượng phản vị giác xảy ra khi cho tác động đồng thời hoặc kế tiếp nhau một số vị khác nhau lên lưỡi. Đây là hiện tượng mà cảm giác vị giác của một vị nào đó sẽ trội lên dưới ảnh hưởng kích thích của các vị khác.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Cơ quan cảm giác là gì? Nêu các học thuyết về cơ quan cảm giác trước Pavlov.
2. Phân tích những đặc điểm cơ bản trong hoạt động của cơ quan cảm giác.
3. Phân biệt ngưỡng tuyệt đối và ngưỡng sai biệt.
4. Tại sao khi có tiếng động mạnh, để đề phòng điếc tai người ta thường há miệng ra?
5. Phân tích mối quan hệ giữa cường độ kích thích và mức độ cảm giác.
6. Trình bày cơ chế cảm thụ ánh sáng của mắt.
7. Cơ chế hoá sinh của cảm thụ ánh sáng diễn ra như thế nào?
8. Cơ chế dẫn truyền tín hiệu ở võng mạc?
9. Vì sao với các động vật ăn đêm khi bị chiếu sáng mắt chúng lại sáng lên?
10. Giải thích các tật cận thị, viễn thị, loạn thị và hiện tượng mù màu.
11. Giải thích hiện tượng quáng gà xảy ra ở người.
12. Mô tả cơ chế thu nhận âm thanh của tai người.
13. Giải thích cảm giác thăng bằng và hiện tượng say tàu xe ở người.
14. Mô tả các thuyết về thu nhận âm thanh.
15. Đặc điểm của đường dẫn truyền và trung khu thính giác là gì?
16. Nêu các vai trò sinh lý của vỏ thính giác.
17. Phân tích chức năng của các tế bào thụ cảm trên da.
18. Trường thụ cảm là gì? Phân biệt các loại cảm giác của da.
19. Tại sao khi trọng tâm của cơ thể rơi khỏi chân đế người ta lại có phản xạ tư thế?
20. Cơ chế tiếp nhận mùi của cơ quan phân tích khứu giác.
21. Vì sao nói các tế bào thụ cảm khứu giác có khả năng thích nghi rất cao.

22. Phân tích cơ chế “quen dần” của cơ quan cảm giác.
23. Cơ chế tiếp nhận vị của cơ quan phân tích vị giác.
24. Giải thích hiện tượng ăn mất ngon.
25. Sơ đồ hoá cơ chế hoạt động của các giác quan.

CHƯƠNG XVI

SINH LÝ HOẠT ĐỘNG THẦN KINH CẤP CAO

1. CÁC HỌC THUYẾT VỀ PHẢN XẠ

1. Các học thuyết về phản xạ trước I.P.Pavlov

Trong cơ thể động vật bậc cao và người, hoạt động của hệ thần kinh có nhiệm vụ chủ yếu là điều khiển, điều hoà và phối hợp hoạt động của tất cả các cơ quan, các hệ cơ quan trong cơ thể, làm cho cơ thể tồn tại được, đảm bảo sự thống nhất hoạt động giữa các bộ phận, các cơ quan, các hệ cơ quan trong cơ thể và đảm bảo cơ thể thống nhất với môi trường xung quanh.

Các hoạt động của hệ thần kinh nhằm phối hợp và điều hoà chức năng của các bộ phận khác nhau trong cơ thể, đảm bảo sự tồn tại của cơ thể do tuỷ sống và các vùng dưới vỏ não đảm nhiệm được gọi là hoạt động thần kinh cấp thấp. Dạng hoạt động này chỉ gồm các hoạt động phản xạ không điều kiện. Ví dụ như sự điều hoà hoạt động của các cơ quan như điều hoà hoạt động của, tim, phổi, dạ dày, gan, thận, điều hoà sự bài tiết nước tiểu hay điều hoà sự co giãn của mạch máu v.v... Hoạt động thần kinh cấp thấp còn được thể hiện ở một số phản xạ thích ứng đơn giản như phản xạ tiết mồ hôi, tiết nước mắt, tiết nước bọt và rụt tay khi vật nóng chạm vào da v.v..

Các hoạt động của hệ thần kinh do trung ương thần kinh đảm nhiệm và có sự tham gia của vỏ não nhằm đảm bảo mối quan hệ qua lại giữa cơ thể với môi trường bên ngoài, đảm bảo cho cơ thể thích nghi được với điều kiện sống luôn luôn thay đổi, được gọi là hoạt động thần kinh cấp cao. Hoạt động thần kinh cấp cao bao gồm những phản xạ không điều kiện phức tạp và những phản xạ có điều kiện. Ví dụ:

- Động vật và người có phản xạ tiết nước bọt khi nhìn thấy thức ăn hoặc khi ngửi thấy mùi thơm của thức ăn.
- Người đang đi trên đường phố có phản xạ dừng lại khi nhìn thấy đèn hiệu giao thông màu đỏ bật sáng.
- Đầu giờ học, học sinh đứng dậy chào khi giáo viên vào lớp v.v. . .

Ngay từ thời thượng cổ người ta đã chú ý đến lĩnh vực hoạt động thần kinh cấp cao. Người thầy thuốc lỗi lạc thời cổ Hy Lạp là Hypocrat đã xác định vai trò của não đối với các hoạt động tinh thần của con người. Chính ông cũng đã mô tả một số hiện tượng rối loạn chức năng của não. Ông cho rằng não là nơi sinh ra những cảm xúc và tư duy. Theo ông: "... chính từ não,

và chỉ từ não mà thôi, đã sinh ra vui mừng, thoả mãn và tiếng cười, cũng như đã sinh ra buồn tẻ, đau đớn và nước mắt. Nhờ não, ta suy nghĩ được, thấy được, nghe được, phân biệt được điều dở với điều hay, cái xấu với cái đẹp, việc không tốt với việc tốt...". Trong việc xác định mối liên hệ giữa cấu trúc của não và khả năng hoạt động trí tuệ của con người phải kể đến quan niệm của hai nhà danh y Hy Lạp là Gerophin và Erazitrat vào thế kỷ thứ hai trước công nguyên. Các tác giả này đã đề cập đến mối quan hệ giữa các nếp nhăn của não với khả năng thông minh của con người. Qua việc mổ một số người chết và tử tù, Erazitrat đã chứng minh rằng có những dây thần kinh dẫn truyền cảm giác từ các cơ quan về não và cũng có những dây thần kinh dẫn truyền lệnh vận động từ não tới các cơ quan.

Galieng thì cho rằng "linh khí" nằm trong não và các dây thần kinh đã chỉ huy năng lực, tâm linh, ký ức và tư duy. Ông còn phát hiện ra ở trên não có những vùng điều khiển cử động của tay, chân, nét mặt và những động tác nhai, nuốt, kêu rên...

Người đầu tiên khai sinh ra khái niệm phản xạ là Decac - nhà triết học kiêm tự nhiên học người Pháp (1640). Ông đã dùng khái niệm "*phản xạ*" để giải thích các hành động đơn giản của động vật và của con người. Theo ông, phản xạ là sự phản ứng của cơ thể đối với tác nhân kích thích tác động vào nó và do "linh khí" của động vật gây ra, phản xạ là sự phản ánh của cảm giác thành vận động.

Cabanit (thế kỷ XVIII) cũng xác định vai trò của não đối với hoạt động tư duy, nhưng quan niệm của ông còn rất đơn giản. Theo ông thì não tiêu hoá cảm giác và bài tiết tư duy một cách hữu cơ. Tương tự như vậy, Vóc (thế kỷ XVIII) cho rằng não tiết ra tư duy đại loại như gan tiết ra mật, thận tiết ra nước tiểu. Như vậy, trước thế kỷ XIX, các tác giả tuy đã có những quan điểm duy vật về hoạt động thần kinh cấp cao, nhưng quan điểm của họ còn mang tính chất chủ quan và đơn giản. Việc nghiên cứu hoạt động thần kinh cấp cao thực sự phát triển và đạt được những thành tựu to lớn từ cuối thế kỷ XIX đầu thế kỷ XX.

Lần đầu tiên trong sinh lý học, hoạt động của não người được coi là hoạt động phản xạ nhờ những công trình nghiên cứu của Sechenov (1829-1905). Theo ông, nguyên nhân đầu tiên của bất kỳ hành vi nào cũng đều luôn là sự kích thích từ bên ngoài, bởi vì nếu không có kích thích ấy thì không có các hành vi và cũng không có bất kỳ tư tưởng nào. Ông còn khẳng định rằng trong việc hình thành phản xạ không chỉ có sự tham gia của hưng phấn mà còn có sự tham gia của ức chế. Đi từ phản xạ, coi như hình thức đơn giản nhất của hoạt động tinh thần, Sechenov vạch ra con đường mới của nhận thức duy vật về chức năng của não, về tính thống nhất giữa hoạt động tinh thần với các quá trình sinh lý. Trong tác phẩm nổi tiếng của mình "*Các phản xạ của não*" ông đã chỉ ra rằng: "*Mọi biểu hiện của hoạt động tinh thần, kể cả những dạng phức tạp nhất, nếu xét về mặt bản chất, thì đều là những phản xạ*". Khi phân tích tỉ mỉ phản xạ của não người, Sechenov khẳng định rằng hoạt động tâm lý của con người không chỉ là một loại thể nghiệm chủ quan mà bao giờ nó cũng gắn liền với hoạt động phản xạ để đáp ứng lại sự tác động của môi trường xung quanh do não điều khiển. Một em bé reo vui khi nhìn thấy đồ

chơi, Garibandi cười mai mỉa khi bị kết án vì lòng yêu nước, cô gái cảm thấy rạo rực khi nghĩ đến tình yêu. Tất cả những cái đó đều là hoạt động phản xạ.

Kế thừa và phát triển quan điểm của Sechenov, I.P. Pavlov (1849-1936) đã xây dựng lên học thuyết duy vật hoàn chỉnh về hoạt động thần kinh cấp cao với cơ sở của các thực nghiệm sâu sắc. Ông là người khai sinh ra khái niệm “*phản xạ có điều kiện*” và coi nó là đơn vị cơ bản của hoạt động thần kinh cấp cao ở động vật và con người. Học thuyết về phản xạ có điều kiện của I.P. Pavlov được nhiều nhà khoa học ở Liên Xô và trên thế giới nghiên cứu và được ứng dụng rộng rãi trong nhiều lĩnh vực như sinh học, tâm lý - giáo dục học, y học, nông nghiệp, điều khiển học và cả trong triết học nữa.

Ở Việt Nam, học thuyết Pavlov cũng được nhiều tác giả quan tâm nghiên cứu và trình bày trong các tác phẩm của mình như: “*Học thuyết Paplôp và triết học duy vật biện chứng*” của Nguyễn Tấn Gi Trọng và Hoàng Yến (1957), “*Học thuyết Pavlov ứng dụng vào khoa học giáo dục*” của Nguyễn Thiện Thành (1962), “*Ứng dụng của phản xạ có điều kiện trong chăn nuôi*” của Lê Văn Thọ (1964), “*Hoá điện phản xạ và trí nhớ*” của Lê Quang Long (1973)...

2. Học thuyết về phản xạ có điều kiện của I.P. Pavlov

Nhà sinh lý học Nga I.P. Pavlov là người đã đưa ra khái niệm phản xạ có điều kiện và xây dựng nên học thuyết về phản xạ có điều kiện. Ông coi phản xạ có điều kiện là đơn vị cơ bản của hoạt động thần kinh cấp cao.

Theo ông, nếu động vật chỉ dựa vào các phản xạ không điều kiện thì nó rất khó có thể tồn tại. Nếu động vật chỉ biết ngồi ở một chỗ và nuốt thức ăn khi người ta đưa tận miệng thì chúng sẽ bị chết. Chúng chỉ có thể sống được khi biết tìm thức ăn qua những tín hiệu của thức ăn như mùi, màu sắc, âm thanh, hình dáng, hay các dấu hiệu khác của môi trường chứa thức ăn. Nhưng sống không phải chỉ biết ăn mà còn phải biết tự vệ. Cũng dựa vào những tín hiệu của môi trường mà động vật phát hiện ra kẻ thù để lẩn tránh hoặc chống trả, phát hiện ra đường đi của bầy, đàn hoặc đường đã đi qua để trở về hang, tổ...

Tất cả các nhu cầu đó đòi hỏi phải có một hình thức phản ứng mới mẻ, linh hoạt, được hình thành trong đời sống cá thể và có thể thay đổi tùy từng điều kiện sống. Loại phản xạ này chỉ được hình thành và tồn tại trong những điều kiện nhất định nên Pavlov gọi nó là phản xạ có điều kiện. Loại phản xạ này đảm bảo sự thích nghi của cơ thể với môi trường luôn luôn thay đổi. Trong thực tế có vô số phản xạ thuộc loại này như phản xạ tiết nước bọt khi nhìn thấy hoặc ngửi thấy mùi của thức ăn, phản xạ dừng xe ở ngã tư đường phố khi thấy đèn đỏ, lộn ráo lên khi đến bữa ăn, học sinh đứng dậy chào khi thấy giáo vào lớp v.v... Theo Pavlov, quá trình thành lập phản xạ có điều kiện chính là quá trình thành lập đường liên hệ thần kinh tạm thời giữa hai nhóm nơron trên vỏ não. Học thuyết về phản xạ có điều kiện của Pavlov được xây dựng trên ba nguyên tắc chính được gọi là *các nguyên tắc cơ bản của hoạt động thần kinh cấp cao* bao gồm: nguyên tắc quyết định tính, nguyên tắc cấu trúc và nguyên tắc phân tích và tổng hợp.

2.1. Nguyên tắc quyết định tính

Mọi phản xạ của cơ thể người và động vật đều được hình thành theo cơ chế nhân - quả. Chúng đều là các phản ứng của cơ thể đối với các tác nhân kích thích tác động từ môi trường bên ngoài hay bên trong cơ thể. Tính chất của phản xạ được xác định bởi các hiện tượng gây ra nó. Mỗi hiện tượng đều có nguyên nhân của nó. Bởi vậy, trong những điều kiện giống nhau, cùng một nguyên nhân sẽ gây ra tác động giống nhau.

2.2. Nguyên tắc cấu trúc

Theo Pavlov, các hiện tượng về thần kinh đều bắt nguồn từ cơ sở vật chất của nó. Cơ chế sinh lý của phản xạ có điều kiện là các đường liên hệ thần kinh tạm thời. Bản thân các đường liên hệ thần kinh tạm thời bao giờ cũng do một cấu trúc nhất định thực hiện. Chính các cấu trúc này đã tham gia vào việc tạo ra các mối tương quan chức năng mới trong quá trình phát triển cá thể.

2.3. Nguyên tắc phân tích và tổng hợp

Trong hoạt động thần kinh luôn song song tồn tại hai quá trình đối lập và hỗ trợ lẫn nhau. Đó là quá trình phân tích và quá trình tổng hợp các xung động thần kinh. Quá trình phân tích lúc đầu xảy ra ngay tại các cơ quan thụ cảm. Còn các dạng phân tích cao cấp được tiến hành ở vỏ não. Cơ sở của sự phân tích và tổng hợp là sự tương tác giữa các quá trình hưng phấn và ức chế về mặt không gian cũng như về mặt thời gian. Quá trình phân tích giúp vỏ não phân biệt được từng yếu tố, từng kích thích có điều kiện. Quá trình tổng hợp giúp vỏ não liên kết các yếu tố khác nhau để tạo ra những quá trình hưng phấn tổng quát.

3. Thuyết hệ thống chức năng của Anokhin

Theo P.K. Anokhin, các chức năng thần kinh tham gia vào quá trình hình thành hành vi ở động vật không phải là các phản xạ đơn thuần mà mỗi hành vi được thực hiện là nhờ sự tham gia của các hệ thống chức năng. Toàn bộ quá trình hình thành hành vi của động vật gồm ba giai đoạn chính: giai đoạn tổng hợp hướng tâm; giai đoạn đưa ra cách giải quyết; giai đoạn hình thành kết quả và thông tin ngược chiều.

Ở giai đoạn tổng hợp hướng tâm, bên cạnh các thông tin mở đầu, vỏ não còn tiếp nhận cả các thông tin về tình huống mà trong đó đã diễn ra hành động. Khi cơ bắt đầu co là bắt đầu giai đoạn thực hiện chương trình hành động và phác thảo dự kiến kết quả. Kết quả của hành động nảy sinh khi thực hiện chương trình sẽ làm xuất hiện các thông tin hướng tâm ngược chiều. Sự thống nhất trong hoạt động của cơ thể có được là nhờ quá trình tổng hợp một cách chọn lọc nhiều cơ chế sinh lý từng phần vào một hệ thống chức năng duy nhất. Mỗi hệ thống chức năng khi tham gia vào phản ứng đều là một tập hợp các yếu tố. Đồng thời, chính nó lại là một yếu tố của hệ thống chức năng cao hơn. Mối tương quan giữa các yếu tố trong hệ thống chức năng được xác định bằng sự tự do trong sinh lý học. Khi tham gia vào một hệ thống cao hơn thì các hệ thống thấp hơn không còn hoạt động một cách độc lập nữa. Nó tuân thủ mục đích chung của

hệ thống mới nhằm đạt khả năng thích nghi cao nhất để sinh tồn. Mỗi yếu tố trong hệ thống cũng chọn cho mình một độ tự do thích hợp.

Bởi vậy, tính chất của cả hệ thống không giống tính chất của từng yếu tố tạo ra nó. Các hành vi được thực hiện với sự tham gia của toàn thể não bộ, hoạt động theo chiều dọc từ dưới lên trên và từ trên xuống dưới. Trong sự hình thành hành vi có sự tham gia tích cực của các phần não khác nhau, chủ yếu là vỏ não. Có ba hệ thống chức năng cơ bản của não tham gia vào việc hình thành hành vi:

3.1. Hệ thống đảm bảo trạng thái thức tỉnh và trương lực của não

Chỉ trong trạng thái thức tỉnh, động vật mới có khả năng tiếp nhận, xử lý và chọn lọc thông tin, đưa ra chương trình hành động và kiểm tra lại các diễn biến của hành vi. Bộ phận đảm bảo trương lực cho não là tổ chức lưới. Tổ chức lưới đã thay đổi trạng thái hoạt động của hệ thần kinh bằng cách biến đổi mức độ hưng phấn truyền qua nó. Thông qua các sợi thần kinh đảm bảo mối liên hệ giữa tổ chức lưới với đồi thị, nhân đuôi và vỏ não, tổ chức lưới điều hoà hoạt động của não, kiểm tra chương trình hành động do vỏ não đề ra.

3.2. Hệ thống tiếp nhận, xử lý và lưu trữ thông tin

Việc tiếp nhận, xử lý và lưu trữ các thông tin do thùy chẩm, thùy thái dương và thùy đỉnh của vỏ não đảm nhiệm. Đây là hệ thống chức năng mang tính chất đặc trưng mà mỗi phần của nó là đại diện của một phân tích quan, có nhiệm vụ tiếp nhận, xử lý và lưu trữ các thông tin thị giác, thính giác, vị giác, khứu giác, thăng bằng hay cảm giác chung.

3.3. Hệ thống chương trình hoá, điều tiết và kiểm tra hành vi

Hệ thống này được tạo thành bởi bộ máy vận động lý tâm luôn chịu ảnh hưởng của các hệ hướng tâm. Nó nằm ở phía trước của bán cầu đại não.

Theo thuyết hệ thống chức năng, hoạt động tâm lý là sự kết hợp các quá trình sinh lý đơn giản vào hệ thống chức năng mang tính chất mới, cho nên về mặt bản chất, nó khác hoạt động sinh lý thần kinh.

II. PHẢN XẠ KHÔNG ĐIỀU KIỆN VÀ PHẢN XẠ CÓ ĐIỀU KIỆN

1. Phản xạ không điều kiện

1.1. Khái niệm về phản xạ không điều kiện

Theo Pavlov, phản xạ không điều kiện (PXKĐK) là "một liên hệ thần kinh thường xuyên giữa một tác nhân kích thích xác định, bất biến và một hoạt động cũng xác định và bất biến của cơ thể".

1.2. Các đặc điểm của phản xạ không điều kiện

a. Phản xạ không điều kiện có tính chất bẩm sinh, di truyền, đặc trưng cho loài

Phản xạ không điều kiện có tính chất bẩm sinh, đặc trưng cho loài và mọi cá thể trong cùng một loài ngay từ khi sinh ra đã có chung các phản xạ không điều kiện như nhau.

Ví dụ, bất cứ ai chạm tay vào lửa cũng rút tay lại; đèn sáng chói chiếu vào mắt làm cho mắt nheo lại và con người thu nhỏ; khi thức ăn chạm lưỡi thì chó tiết nước bọt; trời nóng thì chó thè lưỡi còn người thì toát mồ hôi v.v... Đó là những phản xạ không điều kiện, có ở tất cả mọi cá thể trong cùng một loài.

b. Phản xạ không điều kiện rất bền vững

Phản xạ không điều kiện thường rất bền vững, khó mất, có khi tồn tại trong suốt đời sống cá thể của động vật, từ lúc sinh ra cho tới khi chết. Ví dụ, bất cứ lúc nào và bất cứ ở đâu, hề ngoáy lông gà vào cổ họng là nôn, bỏ thức ăn vào miệng là tiết nước bọt, vật nóng chạm vào chân là rút chân lại...

c. Phản xạ không điều kiện đòi hỏi tác nhân kích thích thích ứng

Phản xạ không điều kiện chỉ xảy ra khi có tác nhân kích thích thích ứng. Do đó, mỗi loại tác nhân thường chỉ gây ra một loại phản xạ không điều kiện tương ứng. Ví dụ, chỉ khi thức ăn chạm lưỡi mới tiết nước bọt; vật nóng chạm vào tay thì rút tay lại; trời lạnh thì "nổi da gà", trời nóng thì toát mồ hôi...

d. Trung khu của phản xạ không điều kiện nằm ở dưới vỏ não

Trung khu của phản xạ không điều kiện nằm ở các phần trung ương thần kinh dưới vỏ não như tuỷ sống, hành tuỷ, não giữa, não trung gian. Ví dụ, trung khu của phản xạ không điều kiện tiết nước bọt nằm ở hành tuỷ, trung khu của phản xạ không điều kiện tiểu tiện hoặc đại tiện nằm ở tuỷ sống, trung khu của phản xạ không điều kiện định hướng ánh sáng hay định hướng âm thanh nằm ở não giữa ...

e. Phản xạ không điều kiện báo hiệu trực tiếp tác nhân kích thích gây phản xạ

Phản xạ không điều kiện báo hiệu trực tiếp tác nhân kích thích. Ví dụ, phản xạ không điều kiện tiết nước bọt báo hiệu có thức ăn chạm lưỡi, phản xạ không điều kiện tiểu tiện báo hiệu nước tiểu trong bàng quang đã đầy...

2. Phản xạ có điều kiện

2.1. Khái niệm về phản xạ có điều kiện

Theo Pavlov "phản xạ có điều kiện là một liên hệ thần kinh tạm thời, được hình thành trong đời sống của mỗi cá thể giữa một trong số các tác nhân khác nhau của môi trường và một hoạt động xác định của cơ thể".

2.2. Các đặc điểm của phản xạ có điều kiện

a. Phản xạ có điều kiện là phản xạ tự tạo, hình thành trong đời sống cá thể, có tính chất cá thể

Phản xạ có điều kiện mang tính chất cá thể vì nó được tự tạo trong đời sống cá thể. Ví dụ, chỉ có những con chó được Pavlov vừa bật đèn vừa cho ăn nhiều lần mới tiết nước bọt khi nhìn thấy ánh đèn; chỉ có những người đã học luật giao thông mới biết xử lý đúng luật khi nhìn thấy

các biến hiệu giao thông; chỉ có những người đã từng được ăn một món ăn nào đó mới tiết nước bọt khi ngửi thấy mùi thơm của chúng.

b. Phản xạ có điều kiện không bền vững

Phản xạ có điều kiện không bền vững, rất dễ mất nếu không được củng cố. Ví dụ, vừa bật đèn vừa cho ăn nhiều lần thì sẽ thành lập được phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn. Nhưng khi phản xạ đã được hình thành, nếu khi bật đèn mà không đồng thời cho chó ăn thì số lượng nước bọt sẽ giảm dần, cuối cùng thì không được tiết ra nữa. Như vậy là phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn đã bị mất đi. Mức độ bền vững của phản xạ có điều kiện phụ thuộc vào nhiều yếu tố. Các phản xạ càng bền vững càng khó mất. Ví dụ một công thức toán học được nhắc đi nhắc lại nhiều lần thì khó quên; một phản xạ có điều kiện được hình thành với tác nhân mạnh cũng khó mất. Các phản xạ có điều kiện tự nhiên thường bền vững hơn và khó mất hơn so với các phản xạ có điều kiện nhân tạo.

c. Phản xạ có điều kiện có thể được hình thành với tác nhân bất kỳ

Phản xạ có điều kiện có thể được hình thành với tác nhân bất kỳ: có thể thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn nếu kết hợp sự tác động cùng một lúc giữa ánh đèn với việc cho chó ăn. Cũng có thể thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với tiếng chuông, tiếng máy gõ nhịp, tiếng kèn hay điện giật nhẹ nhàng vào chân chó nếu kết hợp sự tác động cùng một lúc giữa các tác nhân kích thích này với việc cho chó ăn. Ở các trường học, người ta có thể rèn luyện nền nếp cho học sinh thông qua các hiệu lệnh bằng tiếng trống, tiếng kèn hoặc tiếng chuông... Nói cách khác, phản xạ có điều kiện có thể được hình thành với bất kỳ sự biến đổi nào của môi trường bên ngoài hoặc trạng thái bên trong cơ thể.

d. Trung khu của phản xạ có điều kiện nằm ở vỏ não

Trung khu của phản xạ có điều kiện nằm ở phần cao nhất của hệ thần kinh, thường là ở vỏ não. Bởi vậy, nếu vỏ não ở trạng thái bị ức chế hoặc mệt mỏi thì rất khó thành lập phản xạ có điều kiện. Nếu ở động vật, vỏ não bị tổn thương hay bị cắt bỏ thì khó thành lập phản xạ có điều kiện. Ở những người bị tật não nhỏ có vỏ não kém phát triển thì rất khó thành lập phản xạ có điều kiện nên quá trình nhận thức thường rất kém, việc học tập rất hạn chế.

e. Phản xạ có điều kiện báo hiệu gián tiếp tác nhân kích thích gây ra phản xạ

Phản xạ có điều kiện báo hiệu gián tiếp tác nhân kích thích gây phản xạ. Nếu nhiều lần vừa bật đèn vừa cho chó ăn thì sau đó chỉ cần bật đèn mà không cho chó ăn thì chó vẫn tiết nước bọt bởi vì khi nhìn thấy ánh đèn, chó liên tưởng đến thức ăn. Bởi vậy, cũng có thể thay ánh đèn bằng tiếng chuông, tiếng kèn, tiếng máy gõ nhịp hoặc màu sắc hay mùi thơm của thức ăn... Khi được kết hợp với thức ăn, tất cả những yếu tố đó đều trở thành tín hiệu của thức ăn và gây ra phản xạ có điều kiện tiết nước bọt.

3. Cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện

3.1. Quan điểm của I.P.Pavlov về cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện

Theo I.P. Pavlov quá trình thành lập phản xạ có điều kiện là quá trình thành lập đường liên hệ thần kinh tạm thời giữa hai điểm trên vỏ não. Gọi là “*tạm thời*” vì nó có thể mất đi khi những điều kiện và những nguyên nhân gây ra nó không còn nữa. Bất kỳ một mối liên hệ thần kinh tạm thời nào cũng được hình thành do tác động của tác nhân kích thích và các kích thích từ ngoài là chủ yếu. Vỏ não là khí quan kỳ diệu, trên đó phản ánh tất cả các tín hiệu và xây dựng nên các phản ứng.

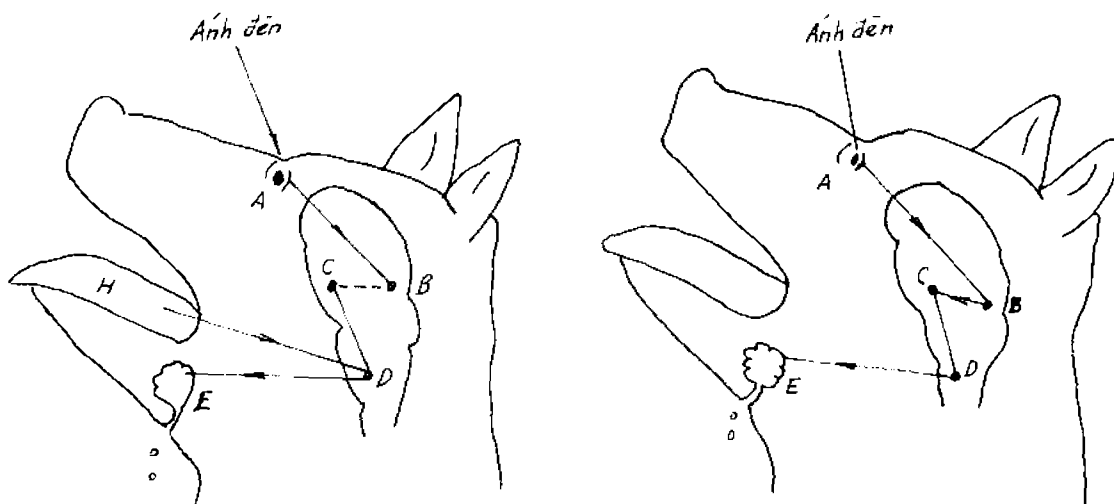
Ví dụ: mỗi lần cho chó ăn, Pavlov lại bật đèn. Cứ lặp đi, lặp lại nhiều lần như thế, đến một lúc nào đó không cần cho chó ăn mà chỉ bật đèn là chó cũng tiết nước bọt. Phản xạ tiết nước bọt với sự tác động của ánh đèn được gọi là phản xạ có điều kiện. Cũng có thể thay ánh đèn bằng tiếng chuông reo: cho chó ăn đồng thời với rung chuông, đến một lúc nào đó không cần cho chó ăn mà chỉ rung chuông chó cũng tiết nước bọt. Phản xạ tiết nước bọt với tiếng chuông được gọi là phản xạ có điều kiện...

Pavlov giải thích cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện bằng việc thành lập đường liên hệ thần kinh tạm thời giữa hai điểm trên vỏ não. Theo ông, mỗi thụ quan, mỗi phản xạ không điều kiện đều có một “*điểm đại diện*” trên vỏ não. Cho nên khi cho chó ăn, không chỉ trung tâm phụ trách phản xạ không điều kiện ở dưới vỏ não hưng phấn mà cùng lúc ấy, “*điểm đại diện*” cho phản xạ không điều kiện tiết nước bọt trên vỏ não cũng hưng phấn. Khi kết hợp tác động đồng thời giữa tác nhân kích thích không điều kiện và tác nhân kích thích có điều kiện thì trên vỏ não có hai điểm cùng hưng phấn: một điểm đại diện cho phản xạ không điều kiện và một điểm phụ trách tác nhân kích thích có điều kiện.

Theo quy luật lan toả và tập trung của quá trình thần kinh, sau khi xuất hiện, hưng phấn từ hai điểm đó sẽ lan toả ra xung quanh đến một phạm vi nhất định rồi lại tập trung về vị trí xuất phát ban đầu. Mỗi lần hưng phấn đi qua sẽ làm tăng hưng tính của các nơron. Chuỗi nơron nằm giữa hai điểm đó nhận được sự lan toả của cả hai luồng hưng phấn cho nên hưng tính của chúng tăng lên nhanh chóng, dần dần tạo thành một con “*đường mòn*” giữa hai điểm. Nhờ có “*đường mòn*” đó mà hưng phấn từ điểm này có thể được truyền sang điểm kia một cách dễ dàng. Khi đó chỉ cần sự tác động của tác nhân kích thích có điều kiện gây hưng phấn ở điểm phụ trách kích thích có điều kiện là hưng phấn đó sẽ theo “*đường mòn*” lan tới điểm đại diện của phản xạ không điều kiện và gây ra phản xạ. Khi ấy, phản xạ có điều kiện đã được thành lập.

Ví dụ, thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn. Lúc đầu khi chỉ bật đèn, chó không tiết nước bọt, còn khi cho chó ăn thì chó có phản xạ không điều kiện tiết nước bọt. Khi vừa bật đèn vừa cho chó ăn thì trên vỏ não có hai điểm cùng hưng phấn: một điểm phụ trách ánh đèn (tác nhân kích thích có điều kiện) và một điểm đại diện cho phản xạ không điều kiện tiết nước bọt. Theo quy luật lan toả và tập trung, hưng phấn xuất hiện ở hai điểm này lan toả ra xung quanh, sau đó lại tập trung về vị trí xuất phát ban đầu. Mỗi lần hưng phấn đi qua vùng nào sẽ làm tăng hưng tính của các nơron ở vùng đó. Chuỗi nơron nằm giữa điểm phụ trách ánh đèn

và điểm đại diện cho phản xạ không điều kiện tiết nước bọt nhận được sự lan toả của cả hai luồng hưng phấn nên hưng tính của chúng tăng lên nhanh chóng. Đến một lúc nào đó, hưng tính của chúng tăng lên đến mức dễ dàng cho hưng phấn từ điểm này truyền tới điểm kia và Pavlov gọi là đã hình thành được con “đường mòn”. Ví dụ, trong thí nghiệm này, sau khoảng 40 lần vừa bật đèn vừa cho chó ăn là giữa hai điểm đã hình thành được “đường mòn”. Khi đó chỉ cần bật đèn làm cho điểm phụ trách ánh đèn hưng phấn là hưng phấn đó sẽ theo “đường mòn” truyền sang điểm đại diện của phản xạ không điều kiện tiết nước bọt và gây ra phản xạ tiết nước bọt. Như vậy là phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn đã được thành lập (hình 490).



Hình 490. Sơ đồ thành lập phản xạ có điều kiện.

A. Cơ quan thụ cảm thị giác; B. Điểm phụ trách kích thích có điều kiện; C. Điểm đại diện của phản xạ không điều kiện; D. Trung khu ăn uống ở hành tuỷ; E. Tuyến nước bọt; B-C. Đường liên hệ thần kinh tạm thời; Ánh đèn - Tác nhân kích thích có điều kiện; Thức ăn - Tác nhân kích thích không điều kiện.

Để giải thích tính chất một chiều của xung động thần kinh trong “đường mòn” đó, người ta căn cứ vào quy luật “điểm ưu thế”. Theo quy luật này thì khi trên vỏ não có hai hay nhiều điểm cùng hưng phấn thì điểm hưng phấn mạnh chiếm ưu thế và có xu hướng thu hút hưng phấn từ những điểm hưng phấn yếu hơn về phía nó. Trong trường hợp này thì điểm đại diện cho phản xạ không điều kiện tiết nước bọt có ý nghĩa sinh tồn lớn đối với cơ thể cho nên hưng phấn của nó mạnh hơn so với điểm phụ trách ánh đèn. Bởi vậy nó chiếm ưu thế và có xu hướng thu hút hưng phấn từ điểm phụ trách ánh đèn về phía mình. Kết quả là hưng phấn luôn đi theo một chiều từ điểm phụ trách kích thích có điều kiện đến điểm đại diện cho phản xạ không điều kiện.

Tuy nhiên, sau khi phản xạ có điều kiện đã được thành lập, nếu phản xạ này không được củng cố (vừa bật đèn vừa cho chó ăn) thì phản xạ sẽ mất dần đi, có nghĩa là “đường mòn” đã bị mất đi. Do đó, lúc đầu Pavlov gọi là “đường mòn”, nhưng sau này ông gọi là “đường liên hệ thần kinh tạm thời”.

Qua cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện cho thấy phản xạ có điều kiện là kết quả của việc hình thành đường liên hệ thần kinh tạm thời giữa hai điểm trên vỏ não và cung phản xạ có

điều kiện phức tạp hơn nhiều so với cung phản xạ không điều kiện. Đường liên hệ thần kinh này không phải là đường liên lạc qua một dây cụ thể, mà chỉ là một *đường liên hệ chức năng* không ổn định, dễ dàng mất đi khi không được củng cố hoặc khi thay đổi điều kiện sống. Bởi vậy nó được gọi là “*đường liên hệ thần kinh tạm thời*” giữa hai điểm hưng phấn trên vỏ não. Tính chất tạm thời đó rất quan trọng vì nó đảm bảo tính linh hoạt trong các phản ứng của cơ thể đối với môi trường.

Các kết quả nghiên cứu điện sinh lý của não cho thấy luận điểm cơ bản của I.P. Pavlov về cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện là đúng. Theo kết quả nghiên cứu của điện sinh lý thì ở điểm đại diện của phản xạ không điều kiện trên vỏ não thường có biên độ hưng phấn cao hơn so với biên độ hưng phấn ở điểm phụ trách tác nhân kích thích có điều kiện.

Dựa vào sự thay đổi điện não đồ, người ta có thể hiểu sâu sắc hơn quá trình thành lập phản xạ có điều kiện và chia quá trình đó thành ba giai đoạn:

- *Giai đoạn đầu tiên là giai đoạn trước lan toả*

Đó là giai đoạn khi chưa có thể hiện gì về mặt hành vi nhưng đã xuất hiện những thay đổi về mặt biên độ và tần số của các sóng của điện não đồ. Điều đó chứng tỏ hoạt tính của các nơron thuộc vỏ não đã tăng lên.

- *Giai đoạn thứ hai là giai đoạn lan toả*

Đặc điểm của giai đoạn này là xuất hiện phản ứng có tính chất khái quát. Sự thay đổi hoạt động điện lan toả rộng rãi trên vỏ não và lan xuống các trung khu dưới vỏ. Bởi vậy, không chỉ các kích thích có điều kiện mà cả các kích thích gần giống nó cũng gây ra phản ứng và phản ứng xuất hiện cả trong thời gian nghỉ giữa kích thích không điều kiện và kích thích có điều kiện.

- *Cuối cùng là giai đoạn tập trung*

Ở giai đoạn này, sự thay đổi hoạt động điện não không còn lan toả rộng nữa mà nó thu hẹp lại và tập trung ở vùng đại diện của các tác nhân củng cố. Do đó, phản xạ mất tính khái quát và trở nên chính xác hơn.

3.2. Quan điểm của một số tác giả khác về cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện

Ngoài cách giải thích của Pavlov, một số tác giả cũng đã có những cách giải thích cơ thể thành lập phản xạ có điều kiện theo các quan điểm khác nhau.

+ Theo Lorente de No thì quá trình hình thành mối liên hệ giữa hai tác nhân kích thích có và không điều kiện là quá trình hình thành một cái “bẫy” để thu hút hưng phấn chạy theo một đường nhất định nhờ có năng lượng được tích lũy ở trong “bẫy”.

+ Một số tác giả cho rằng khi hai luồng hưng phấn do tác nhân không điều kiện và tác nhân có điều kiện gây ra cùng lan truyền tới một hệ thống synap nhất định sẽ gây ra hiện tượng làm dễ synap, mà thực chất là sự xích lại gần nhau của màng trước và màng sau synap khi kích thích cùng kiểu lặp lại nhiều lần.

Xu thế hiện nay coi việc thành lập phản xạ có điều kiện là một loại hoạt động phức tạp, trong đó mối liên hệ giữa kích thích không điều kiện và kích thích có điều kiện được thực hiện ở

mức tế bào hay mức phân tử và liên quan với việc hình thành một loại acid nucleic mới. Các tác giả cho rằng khi có sự kết hợp nhiều lần giữa tác nhân kích thích có điều kiện và tác nhân kích thích không điều kiện thì ở synap thần kinh làm biến đổi cấu trúc của các phân tử acid ribonucleic (ARN), dẫn đến việc tổng hợp được những phân tử protein có cấu trúc mới, có khả năng lưu giữ thông tin về mối liên hệ đó.

Một số tác giả lại cố gắng đi tìm những trung khu riêng biệt của phản xạ có điều kiện trên vỏ não. Khi bàn đến vai trò của tổ chức lưới, người ta cho rằng tổ chức lưới có vai trò quan trọng đối với việc hình thành phản xạ có điều kiện. Các nơron của tổ chức lưới chứa rất nhiều synap, liên hệ với rất nhiều nơron khác nên mỗi một nơron có thể tiếp nhận rất nhiều thông tin từ các nơron khác gửi tới. Nhờ đó mà ngay trong một nơron của tổ chức lưới có thể hình thành mối liên hệ nội bào giữa các loại thông tin. Đó chính là cơ sở của việc hình thành phản xạ có điều kiện ở mức tế bào.

Các hướng giải thích trên đây đều đưa ra những bằng chứng thực nghiệm và đã được ứng dụng ít nhiều. Dù giải thích cách nào cũng chỉ nhằm chứng minh mối liên hệ giữa một kích thích vô quan với một kích thích không điều kiện để đưa đến kết quả là một kích thích mới lạ sẽ dần dần gây được một phản xạ nhất định nếu có kèm theo những điều kiện nhất định.

3.3. Cơ chế phân tử của liên lạc tạm thời - cơ chế nhớ

Liên hệ thần kinh tạm thời không chỉ là con đường để nối giữa hai vùng hưng phấn trên vỏ não với nhau, mà đó là mối liên hệ nội bào và được tồn tại ngay trong hai nơron. Mối liên hệ đó đã được hình thành như sau:

- Khi có hưng phấn, xung thần kinh của nơron hướng tâm đến màng trước synap kích thích giải phóng các chất môi giới hoá học như (axetylcholin hoặc adrenalin).
- Màng sau synap thuộc nhánh của nơron sau có những điểm tiếp cận các chất môi giới hoá học đó. Bản chất của những chất đó là những protein.

a. Trong PXXDK: chất môi giới hoá học và chất tiếp nhận là có sẵn hay mối liên hệ đã có sẵn.

b. Trong phản xạ có điều kiện (PXCĐK): do sự kết hợp giữa các kích thích có điều kiện và kích thích không điều kiện nhiều lần, đã dẫn tới sự tổng hợp chất môi giới và chất tiếp nhận mới. Chất tiếp nhận mới đó là protein. Vì vậy, muốn tổng hợp được protein, phải thông qua các hoạt động của gen và mARN (ARN thông tin). mARN có tác dụng duy trì mối liên hệ "protein tiếp nhận - chất môi giới hoá học" là cơ sở phân tử của sự thành lập PXCĐK và cơ chế nhớ.

Cơ chế trên đã được chứng minh bằng các thí nghiệm của Connell và Thompson (1962) tiến hành trên các đĩa phiến.

Đĩa phiến *Planaria turbellaria* là một loài giun dẹp, có đặc điểm là: hệ thần kinh đơn giản có hạch trên hầu từ đó phát ra các dây thần kinh chạy dọc cơ thể và khả năng tái sinh cao. Đĩa phiến thường hay ăn thịt đồng loại.

- Thí nghiệm thành lập PXCĐK với ánh sáng đèn như sau:

Cho đĩa phiên A vào chậu nước sau đó ta bật ánh sáng đèn rồi cho điện giật, đĩa phiên co rúm lại. Ta lặp lại như trên với 150 lần, kết quả sau 150 lần ta bật đèn không cho giật đĩa phiên vẫn co, PXCĐK đã được thành lập.

Sau đó, ta nghiền đĩa phiên A đã được thành lập PXCĐK ở trên, đem cho đĩa phiên B ăn ta thấy kết quả như sau: chỉ sau 40 lần bật đèn và điện giật thì đĩa phiên B đã co rúm lại. Các tác giả cho rằng, đĩa phiên B ăn thịt đĩa phiên A đã tiếp nhận được các phân tử mARN của đĩa A có khả năng tổng hợp protein tiếp nhận hình thành nhanh mối liên hệ "protein tiếp nhận chất môi giới". Do đó PXCĐK được thành lập nhanh gấp bốn lần. Nói cách khác engram hay dấu ấn của trí nhớ đã được ghi trong các phân tử mARN.

- Thí nghiệm của Corning củng cố thêm lý thuyết trên:

- Thí nghiệm 1: các đĩa phiên A đem ngâm trong nước có chứa ribonucleaza là enzym phân huỷ mARN mới được hình thành, sau đó lại phải kích thích 150 lần PXCĐK mới thành lập.
- Thí nghiệm 2: nghiền nát các đĩa phiên A được thành lập PXCĐK, đã có engram ghi trong các phân tử mARN mới, chiết lấy dịch mARN tiêm cho những đĩa phiên khác thì chúng sẽ thành lập được PXCĐK sau 40 lần kích thích bật đèn + điện giật. Như vậy, engram đúng là được ghi trong phân tử mARN.

- Thí nghiệm bổ sung của Hyden trên chuột (1964):

- Nếu tiêm cho chuột guaninoaza là enzym cố định mARN trước khi thành lập PXCĐK thì chuột không thể thành lập được PXCĐK, vì không sinh ra mARN mới.
- Còn nếu tiêm sau khi thành lập PXCĐK thì chuột duy trì được PXCĐK đó rất lâu. Nói cách khác, chúng nhớ rất lâu đường đi, do mARN mới đã sản sinh và được cố định, làm cho engram dấu ấn của trí nhớ được củng cố bền vững.

- Năm 1993, Chamberlin dùng được phẩm làm tăng trữ lượng mARN trong mô thần kinh: đối tượng thí nghiệm thành lập PXCĐK nhanh hơn và nhớ lâu hơn. Có thể trên cơ sở này, các nhà khoa học sẽ chế tạo các được phẩm làm tăng trí nhớ và duy trì nhớ bền vững cho con người.

4. Các điều kiện hình thành phản xạ có điều kiện mới

Từ cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện cho thấy muốn thành lập được phản xạ có điều kiện cần phải có những điều kiện nhất định:

4.1. Phải lấy một phản xạ không điều kiện hoặc một phản xạ có điều kiện đã được củng cố vững chắc làm cơ sở

Ví dụ, muốn thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn, tiếng chuông hay tiếng máy gõ nhịp... thì phải dựa vào phản xạ không điều kiện tiết nước bọt khi cho chó ăn. Cũng có thể thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với tiếng chuông, nốt nhạc... dựa vào

phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn nếu phản xạ này đã được củng cố vững chắc và đã trở nên bền vững.

4.2. Phải có sự kết hợp nhiều lần giữa tác nhân kích thích có điều kiện với tác nhân kích thích không điều kiện

Nếu chỉ kết hợp một vài lần giữa tác nhân kích thích có điều kiện và tác nhân kích thích không điều kiện thì phản xạ có điều kiện không được hình thành mà phải có sự kết hợp nhiều lần. Số lần kết hợp giữa hai loại tác nhân kích thích này phụ thuộc vào nhiều yếu tố, như cường độ và tính chất của tác nhân kích thích, trạng thái sinh lý, trạng thái tâm lý khác nhau của cơ thể. Khi cường độ của tác nhân kích thích củng cố mạnh thì số lần kết hợp ít đi. Khi trạng thái sinh lý không bình thường thì khó thành lập phản xạ hơn. Khi cơ thể ở trạng thái ngủ hay mệt mỏi thì rất khó thành lập phản xạ có điều kiện. Ngoài ra, quá trình thành lập phản xạ có điều kiện còn phụ thuộc vào sự phát triển của bán cầu đại não. Động vật ở bậc thang tiến hoá càng cao thì càng dễ thành lập phản xạ có điều kiện. Ở trẻ nhỏ khó thành lập phản xạ có điều kiện hơn ở người trưởng thành vì cấu trúc và hoạt động của hệ thần kinh ở chúng chưa hoàn thiện.

4.3. Tác nhân kích thích có điều kiện phải vô quan

Tác nhân kích thích có điều kiện phải vô quan, nghĩa là khi chúng tác động sẽ không gây ảnh hưởng lớn tới đời sống của động vật. Ví dụ, tiếng chuông to vừa phải, ánh đèn đủ sáng, điện giật nhẹ nhàng không gây ảnh hưởng gì mạnh mẽ. Về phương diện sinh học, kích thích có điều kiện được chọn phải đủ mạnh nhưng vẫn phải yếu hơn kích thích không điều kiện. Ví dụ, nếu mỗi lần cho chó ăn lại bật một bóng đèn đủ sáng thì dần dần sẽ thành lập được phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn. Nhưng nếu mỗi lần cho chó ăn lại bật một bóng đèn cực mạnh chiếu vào mắt chó thì phản xạ có điều kiện rất khó và thậm chí là không thể thành lập được. Khi giảng bài cho học sinh, giọng nói của thầy giáo phải đủ to thì học sinh mới tiếp thu được bài. Nhưng nếu thầy giáo dùng hệ thống loa để giảng bài và mở loa rất to thì học sinh lại không tiếp thu được bài, thậm chí còn bị ức chế khi nghe giảng.

4.4. Tác nhân kích thích có điều kiện phải tác động trước hoặc đồng thời với tác nhân kích thích không điều kiện

Tác nhân kích thích có điều kiện phải tác động trước hoặc đồng thời với tác nhân kích thích không điều kiện thì mới dễ dàng thành lập phản xạ có điều kiện. Ví dụ, muốn thành lập được phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn thì bật đèn một vài giây rồi cho chó ăn hoặc vừa bật đèn lên là cho chó ăn ngay. Nếu cho chó ăn rồi mới bật đèn thì trong hoạt động thần kinh sẽ xảy ra hiện tượng cảm ứng âm tính và phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn sẽ không được thành lập. Thường thì muốn phản xạ có điều kiện dễ được thành lập nên cho tác nhân kích thích có điều kiện tác động trước một vài giây. Trong quá trình thành lập phản xạ có điều kiện nếu nhận thấy phản xạ không bền vững thì rút ngắn thời gian giữa hai lần tác động của tác nhân kích thích có điều kiện và không điều kiện xuống còn 1 giây hay 0,5 giây.

4.5. Vỏ não phải nguyên vẹn về mặt cấu tạo và bình thường về mặt sinh lý

Vì đường liên hệ thần kinh tạm thời được thành lập trên vỏ não, nên nếu vỏ não bị tổn thương hoặc ở trạng thái bị ức chế thì sẽ không thành lập được phản xạ có điều kiện. Bằng thực nghiệm người ta thấy rằng ở những động vật bị cắt bỏ vỏ não thì không thành lập được phản xạ có điều kiện, còn nếu một vùng nào đó bị cắt hoặc bị phá huỷ thì không thành lập được phản xạ có điều kiện liên quan tới vùng đó. Ở trẻ mắc tật não nhỏ do thiếu bán cầu đại não thì không thể học được gì. Còn ở người trưởng thành có chu vi hộp sọ nhỏ hơn 48 cm và trọng lượng não nhỏ hơn 950-1000 g thì chậm biết đi, chậm biết nói, hoạt động thần kinh kém hẳn, ngây dãn, học dốt. Khi vỏ não bị ức chế hoặc bị kích động thì quá trình thành lập phản xạ có điều kiện cũng khó khăn. Bởi vậy, rất khó thành lập phản xạ có điều kiện khi cơ thể động vật ở trạng thái buồn ngủ, mệt mỏi, thiếu ôxy, ngủ mơ màng, ngủ say, ngất hoặc hôn mê.

5. Phân loại phản xạ có điều kiện

Tuỳ theo cách xác định tiêu chuẩn phân loại mà có nhiều hệ thống phân loại phản xạ có điều kiện khác nhau.

- Dựa vào tính chất của phản xạ có điều kiện, có thể chia thành phản xạ có điều kiện vận động, phản xạ có điều kiện tim mạch, hô hấp, trao đổi chất, miễn dịch và phản xạ tiết v.v...
- Dựa vào điều kiện xuất hiện phản xạ có điều kiện, có thể chia thành phản xạ có điều kiện tự nhiên và phản xạ có điều kiện nhân tạo.
- Để phân loại phản xạ có điều kiện, cách phân chia thông dụng nhất là dựa vào phản xạ không điều kiện và dựa vào tính chất của tác nhân kích thích.

5.1. Phân loại phản xạ có điều kiện dựa vào phản xạ không điều kiện

Dựa vào phản xạ không điều kiện có thể chia phản xạ có điều kiện thành các loại khác nhau là *phản xạ có điều kiện ăn uống*, *phản xạ có điều kiện tự vệ*, *phản xạ có điều kiện định hướng*.

a. Phản xạ có điều kiện ăn uống

Loại phản xạ này bao gồm tất cả những phản xạ đo hoạt động của ống tiêu hoá như phản xạ tiết nước bọt, tiết dịch vị, tiết dịch ruột, cử động nhai, nuốt, cử động của miệng, thực quản, dạ dày, ruột v.v...

b. Phản xạ có điều kiện tự vệ

Loại phản xạ này bao gồm nhiều dạng phản xạ có điều kiện phức tạp nhằm trả lời các kích thích tác động vào các thụ quan để bảo vệ cơ thể, như phản xạ tránh đường khi nghe còi ô tô, cúi đầu khi đi qua khung cửa thấp...

c. Phản xạ có điều kiện định hướng

Loại phản xạ này bao gồm tất cả những phản xạ nhằm xác định phương hướng của kích thích, như phản xạ quay đầu, liếc mắt, giơ tay, chân về phía có tác nhân kích thích...

5.2. Phân loại phản xạ có điều kiện dựa vào vị trí của cơ quan thụ cảm

Tuỳ thuộc vào vị trí của cơ quan thụ cảm bị kích thích, có thể chia phản xạ có điều kiện thành hai loại là phản xạ có điều kiện với thụ quan ngoài và phản xạ có điều kiện với thụ quan trong.

a. Phản xạ có điều kiện với thụ quan ngoài

Phản xạ có điều kiện với thụ quan ngoài là những phản xạ mà kích thích có điều kiện tác động vào các thụ quan ngoài, như tác động vào tai, mắt, mũi, da, lưỡi... Các phản xạ có điều kiện với thụ quan ngoài có thể được thành lập đối với các tác nhân kích thích ánh sáng, âm thanh, mùi, vị, cơ học, nhiệt học...

b. Phản xạ có điều kiện với thụ quan trong

Phản xạ có điều kiện với thụ quan trong là phản xạ mà kích thích có điều kiện tác động vào thụ quan trong như nội thụ quan ở cơ, gân, dạ dày, bàng quang... Ví dụ, vừa cho chó ăn vừa bơm hơi vào dạ dày của chó. Sau nhiều lần kết hợp như vậy thì cũng thành lập được phản xạ có điều kiện tiết dịch vị khi không cho chó ăn mà chỉ bơm hơi làm căng dạ dày của chó. Trong trường hợp này, kích thích có điều kiện là việc bơm hơi vào dạ dày của chó. Khi dạ dày căng hơi, các thụ quan trong thành của dạ dày bị kích thích. Kết quả là sau một số lần kết hợp, chỉ cần bơm hơi vào dạ dày là dịch vị được tiết ra.

Có thể thành lập phản xạ có điều kiện với thụ quan trong đối với nhiều loại tác nhân kích thích khác nhau như tiêu hoá, hô hấp, bảo vệ, điều hoà thân nhiệt. Để có thể thành lập được phản xạ có điều kiện với các thụ quan trong thì các tác nhân kích thích có điều kiện phải tác động được vào các thụ quan trong như các thụ quan ở niêm mạc dạ dày, phổi, dạ con và các mạch máu lớn... Trong trường hợp này, tác nhân kích thích không điều kiện có thể là thức ăn hoặc các chất hoá học trong máu, nồng độ cacbonic trong phế bào...

Các phản xạ có điều kiện được thành lập với các cơ quan thụ cảm bản thể của cơ vân cũng là phản xạ có điều kiện với các thụ quan trong. Những phản xạ này giúp cho cơ thể điều hoà và phối hợp động tác khi hoạt động, lao động và trong việc chuyển động của cơ thể.

Các phản xạ có điều kiện với các thụ quan trong khó thành lập hơn so với các phản xạ có điều kiện với các thụ quan ngoài. Việc thành lập phản xạ có điều kiện với các thụ quan trong thường dài hơn nhiều so với việc thành lập phản xạ có điều kiện với các thụ quan ngoài. Số lần kết hợp giữa tác nhân kích thích không điều kiện với tác nhân kích thích có điều kiện thường nhiều. Không những quá trình thành lập phản xạ có điều kiện với thụ quan trong khó hơn và kéo dài hơn mà việc ức chế chúng cũng khó khăn hơn các phản xạ có điều kiện với các thụ quan ngoài.

5.3. Phân loại phản xạ có điều kiện dựa vào tính chất của tác nhân kích thích

Dựa vào tính chất của tác nhân kích thích có điều kiện có thể chia thành các loại phản xạ có điều kiện sau:

a. Phản xạ có điều kiện với tác nhân kích thích dưới ngưỡng

Ví dụ như người mù có thể tránh được các chướng ngại vật mặc dù họ không nhìn thấy. Khi người ta đi, không khí sẽ bị dồn về phía trước và khi gặp chướng ngại vật, chúng bị dội trở lại. Đối với người sáng mắt, luồng không khí bị dội trở lại đó rất nhẹ, dưới mức ngưỡng kích thích nên không gây ra phản ứng nào. Đối với người mù, qua nhiều lần đi lại, dần dần họ có thể cảm nhận được sự phản hồi của không khí dội lại từ chướng ngại vật và thành lập được phản xạ có điều kiện tránh các chướng ngại vật đó.

b. Phản xạ có điều kiện dấu vết

Đó là những phản xạ có điều kiện được thành lập với dấu vết của tác nhân kích thích còn để lại trên não sau khi đã ngừng tác động. Ví dụ, khi bật đèn thì không cho chó ăn. Sau đó, tắt đèn và chờ khoảng 20 giây sau mới cho chó ăn. Sau nhiều lần như vậy cũng thành lập được phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn. Nhưng khi đèn còn bật sáng, chó chưa tiết nước bọt. Chỉ khi đèn đã tắt khoảng 20 giây, chó mới tiết nước bọt. Sở dĩ như vậy là do sau khi ánh đèn đã tắt, luồng hưng phấn do nó gây ra vẫn còn lưu lại trong vỏ não một thời gian và phản xạ có điều kiện đã được thành lập với dấu vết của tác nhân kích thích là ánh đèn. Nhờ hoạt động của vỏ não, khoảng cách thời gian sau khi ngừng kích thích đã trở thành tín hiệu báo trước sự xuất hiện của phản ứng nào đó trong cơ thể.

c. Phản xạ có điều kiện với tác nhân kích thích thời gian

Loại phản xạ này rất phổ biến trong đời sống hàng ngày. Ví dụ, trong chăn nuôi người ta thường cho gia súc ăn vào những giờ nhất định. Sau một thời gian, cứ đến giờ ăn là chúng lại tiết nước bọt và có khi còn kêu réo đòi ăn. Trong việc nuôi dạy trẻ em, việc cho trẻ ăn đúng giờ là rất quan trọng. Nếu trẻ được ăn đúng giờ thì nước bọt sẽ được tiết ra nhiều, có cảm giác ngon miệng hơn và ăn được nhiều hơn. Còn nếu cho trẻ ăn không “đúng bữa” thì nước bọt tiết ra ít và ăn được ít hơn. Như vậy, phản xạ có điều kiện với tác nhân kích thích thời gian là cơ sở sinh lý học để hình thành nền nếp hoạt động theo thời gian biểu trong sinh hoạt hàng ngày cũng như trong học tập và lao động của con người.

d. Phản xạ có điều kiện do tác nhân kích thích được lý

Mỗi thứ thuốc khi vào cơ thể đều gây ra những phản ứng nhất định. Dựa vào tính chất đó, có thể gây phản xạ có điều kiện với các loại thuốc. Ví dụ, vừa tiêm apomocphin - loại thuốc gây nôn mửa - cho chó, vừa cho chuông reo. Sau nhiều lần như vậy, dần dần chỉ cho chuông reo mà không tiêm thuốc thì chó cũng nôn mửa.

e. Phản xạ có điều kiện cấp cao

Loại phản xạ có điều kiện được thành lập dựa trên phản xạ không điều kiện được gọi là loại phản xạ có điều kiện cấp 1. Loại phản xạ có điều kiện được thành lập dựa trên phản xạ có điều kiện cấp 1 được gọi là phản xạ có điều kiện cấp 2. Dựa trên phản xạ có điều kiện cấp 2 có thể thành lập được phản xạ có điều kiện cấp 3 v.v... Ví dụ, nếu kết hợp sự tác động nhiều lần giữa việc cho chó ăn và bật đèn thì chỉ cần bật đèn là chó tiết nước bọt. Sau khi phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn đã được củng cố và trở nên bền vững, nếu vừa bật đèn vừa cho chuông reo thì dần dần chỉ cần cho chuông reo là chó cũng tiết nước bọt. Phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn được thành lập dựa trên phản xạ không điều kiện tiết nước bọt với thức ăn nên được gọi là phản xạ có điều kiện cấp 1. Phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với tiếng chuông được thành lập dựa trên phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn được gọi là phản xạ có điều kiện cấp 2...

Các phản xạ có điều kiện không chỉ được thành lập với các tác nhân kích thích đơn mà chúng còn được thành lập với tổ hợp các tác nhân kích thích. Các tổ hợp tác nhân kích thích có thể đồng thời hoặc nối tiếp tác động lên một hay nhiều cơ quan thụ cảm. Trong trường hợp này, phản xạ có điều kiện có sự tham gia của nhiều nhóm nơron trên vỏ não. Các nhóm nơron này sẽ phối hợp với nhau tạo thành các hệ thống chức năng nhất định. Đó chính là cơ sở sinh lý học của việc đa dạng hoá các phương pháp dạy học để giúp học sinh tiếp thu bài một cách hứng thú và nhanh chóng.

Mức độ thành lập phản xạ có điều kiện cấp cao phụ thuộc vào mức độ tiến hoá của động vật. Ở chó, có thể thành lập được phản xạ có điều kiện cấp 4, còn ở người có thể thành lập được phản xạ có điều kiện cấp cao hơn nhiều. Hơn nữa, ở người, những phản xạ có điều kiện sau không chỉ dựa vào một phản xạ có điều kiện trước mà có thể dựa vào mối liên quan phức tạp của nhiều phản xạ trước. Vì thế khó có thể chỉ ra một cách rạch ròi hành vi nào là phản xạ có điều kiện cấp mấy.

Đối với con người, mức độ thành lập phản xạ có điều kiện cấp cao phụ thuộc vào sự phát triển cá thể, vào sự phát triển và hoàn thiện của hệ thần kinh.

Cơ sở sinh lý học của quá trình nhận thức chính là sự thành lập phản xạ có điều kiện cấp cao. Những khái niệm đầu tiên của con người về thế giới tự nhiên cũng như về xã hội được hình thành dựa vào những phản xạ không điều kiện, rồi lại dựa vào những khái niệm đó để hình thành nên những khái niệm mới, những kiến thức mới.

6. Ứng dụng phản xạ có điều kiện

Cơ thể động vật, đặc biệt là những động vật bậc cao chỉ có thể tồn tại và phát triển khi nào chúng giữ được mối cân bằng với môi trường xung quanh.

Phản xạ có điều kiện với những biểu hiện muôn hình, muôn vẻ, phong phú và phức tạp vẫn là phương thức hoạt động chung nhất của vỏ não, là cơ chế toàn năng của hoạt động thần kinh cấp cao, là cơ sở căn bản của quá trình thích ứng cá thể, giúp cho cơ thể tránh được những tai nạn có thể xảy ra, biết được hướng và cách tìm thức ăn để sinh sống.

Trong quá trình sống, phản xạ có điều kiện luôn thay đổi, hoàn chỉnh giúp cơ thể thích nghi với hoàn cảnh sống. Ngược lại, nhờ hoạt động phản xạ có điều kiện mà trạng thái hoạt động chung của vỏ não cũng được hoàn chỉnh. Phản xạ có điều kiện đã được ứng dụng nhiều trong chăn nuôi, trong y học, học tập và giáo dục, thể dục thể thao, điều khiển học, phòng sinh học v.v...

III. ỨC CHẾ PHẢN XẠ CÓ ĐIỀU KIỆN

Hoạt động thần kinh bao gồm hai quá trình đối lập và thống nhất với nhau. Đó là quá trình hưng phấn và ức chế. Quá trình hưng phấn gây ra phản xạ và quá trình ức chế có tác dụng kìm hãm phản xạ. Hoạt động bình thường của vỏ não được thực hiện nhờ sự tác động qua lại giữa hưng phấn và ức chế. Hai quá trình đó luôn song song tồn tại, không lúc nào tách rời nhau và liên quan mật thiết với nhau trong hoạt động thần kinh nói chung và hoạt động của vỏ não nói riêng. Đó là hai quá trình cơ bản trong hoạt động thần kinh cấp cao. Bởi vậy, quá trình ức chế cũng là một dạng hoạt động rất quan trọng của hệ thần kinh.

Dựa vào điều kiện sản sinh ra ức chế trong vỏ não, Pavlov đã chia ức chế thành hai loại:

- Ức chế ngoài (ức chế không điều kiện).
- Ức chế trong (ức chế có điều kiện).

1. Ức chế ngoài

1.1. Đặc điểm của ức chế ngoài

Ức chế ngoài là loại ức chế mà nguyên nhân gây ra ức chế nằm ngoài cung phản xạ bị ức chế và thường liên quan với sự xuất hiện một tiêu điểm hưng phấn mới, một phản xạ mới. Ức chế ngoài có các đặc điểm cơ bản sau:

- Ức chế ngoài có tính chất bẩm sinh.
- Ức chế ngoài đặc trưng cho tất cả các bộ phận của hệ thần kinh trung ương.
- Ức chế ngoài xuất hiện không cần có bất kỳ sự luyện tập nào trước.

1.2. Phân loại ức chế ngoài

Ức chế ngoài được chia làm hai loại là ức chế ngoại lai và ức chế vượt hạn.

a. Ức chế ngoại lai

Ức chế ngoại lai là loại ức chế chỉ xuất hiện khi có một tác nhân mới, lạ tác động cùng một lúc với tác nhân gây phản xạ có điều kiện, làm cho phản xạ yếu đi hoặc mất hẳn.

Ví dụ, thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với ánh đèn ở chó. Khi phản xạ đang được thực hiện, nếu ta đánh nhẹ vào chân chó thì phản xạ sẽ ngừng và chó không tiết nước bọt nữa. Sở dĩ có ức chế ngoại lai là do khi có các tác nhân mới, lạ sẽ làm xuất hiện những quá trình hưng phấn mới. Theo quy luật cảm ứng trong hoạt động thần kinh thì khi một quá trình hưng

phần đủ mạnh xuất hiện trên vỏ não sẽ làm cho một số trung khu khác bị ức chế. Trong cuộc sống của con người có thể thấy ức chế ngoại lai trong nhiều trường hợp. Chẳng hạn trong các cuộc thi đấu thể thao, những điểm mới lạ về sân bãi, trọng tài, cổ động viên v.v... có tác dụng như một cái “phanh” làm ảnh hưởng tới thành tích thi đấu. Do đó mới có tâm lý “lợi thế sân nhà”.

Ức chế ngoại lai chỉ xuất hiện khi tác nhân ngoại lai còn mang tính chất mới lạ. Khi tác nhân ngoại lai tác động nhiều lần sẽ không còn gây được ức chế nữa, cho nên ức chế sẽ tắt dần hoặc biểu hiện không rõ nét. Những phản xạ có điều kiện mạnh hoặc bền vững thường ít chịu ảnh hưởng của ức chế ngoại lai hơn so với các phản xạ yếu hoặc không bền vững. Mức độ thể hiện của ức chế ngoại lai còn phụ thuộc vào trạng thái sinh lý và trạng thái tâm lý của cơ thể, cũng như phụ thuộc vào kiểu hình thần kinh. Khi vỏ não khoẻ khoắn, sức tập trung tư tưởng cao thì ức chế ngoại lai có ảnh hưởng ít hơn.

b. Ức chế vượt hạn

Ức chế vượt hạn là loại ức chế chỉ xuất hiện khi tác nhân kích thích vượt quá giới hạn về cường độ, hoặc về thời gian tác động, hoặc về tần số tác động của tác nhân kích thích. Nói một cách khác, ức chế vượt hạn xuất hiện khi tác nhân kích thích hoặc quá mạnh, hoặc quá dồn dập hoặc tác động quá kéo dài.

Ví dụ, thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt ở chó với tiếng chuông nhẹ nhàng, thông thả. Nếu gõ chuông thật mạnh, hoặc thật nhanh, hoặc thật lâu thì phản xạ không xảy ra hoặc sẽ bị dập tắt. Hiện tượng này phù hợp với quy luật “lượng đổi - chất đổi”. Khi lượng kích thích tới một giới hạn nào đó thì chất đổi, hưng phấn chuyển thành ức chế, tác dụng kích thích đổi thành tác dụng kìm hãm.

Mặt khác, nhiều lúc bản thân việc tăng hưng tính của các trung khu dưới vỏ tham gia vào việc hình thành một phản xạ nào đó cũng là nguyên nhân gây ra ức chế vượt hạn. Ví dụ, khi con vật quá đói thì cường độ phản xạ có điều kiện giảm đi rõ rệt, lượng nước bọt sẽ tiết ra ít hơn.

Đối với các nơron luôn luôn tồn tại một giới hạn về cường độ hưng phấn dưới tác động của tác nhân kích thích có cường độ giới hạn. Nếu kích thích vượt quá giới hạn thì hưng phấn sẽ chuyển thành ức chế. Vì vậy, ức chế vượt hạn là quá trình thần kinh có tính chất bảo vệ nơron, giúp cho nơron khi mệt mỏi sẽ được nghỉ ngơi để phục hồi.

2. Ức chế trong

2.1. Đặc điểm của ức chế trong

Ức chế trong là loại ức chế mà nguyên nhân gây ra ức chế nằm ngay trong cung phản xạ bị ức chế.

- Ức chế trong có tính chất tập nhiễm, được hình thành và phát triển trong quá trình sống của cá thể.

- Ức chế trong đặc trưng cho hoạt động của vỏ não nên nếu vỏ não bị tổn thương thì sẽ ảnh hưởng tới ức chế trong.

- Ức chế trong chỉ xuất hiện trong những điều kiện nhất định và thường xuất hiện khi điều kiện hình thành đường liên hệ thần kinh tạm thời bị phá vỡ.

2.2. Phân loại ức chế trong và ý nghĩa sinh học của chúng

Bất kỳ đường liên hệ thần kinh tạm thời nào nếu không được củng cố thì đều bị phá vỡ. Tuỳ thuộc vào các cách không củng cố phản xạ có điều kiện mà người ta chia thành bốn loại ức chế trong:

- Ức chế tắt dần.
- Ức chế chậm.
- Ức chế phân biệt.
- Ức chế có điều kiện.

a. Ức chế tắt dần

Nếu phản xạ có điều kiện đã được thành lập rồi sau đó không được củng cố tiếp thì phản xạ sẽ yếu dần và cuối cùng là không còn xuất hiện nữa.

Ví dụ, thành lập ở chó phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với sự tác động của tiếng máy gõ nhịp. Sau khi phản xạ có điều kiện đã được thành lập, mỗi lần cho tiếng máy gõ nhịp tác động, chó sẽ tiết 10 giọt nước bọt. Sau đó, nếu cho tiếng máy gõ nhịp tác động mà không cho chó ăn thì cường độ phản xạ sẽ giảm dần thể hiện ở số giọt nước bọt giảm dần và cuối cùng là chó không tiết nước bọt nữa. Có thể thấy rõ điều đó qua biên bản thực nghiệm dưới đây:

Hình 52. Biên bản thực nghiệm ức chế tắt dần

Thời điểm	10h08'	10h10'	10h12'	10h14'	10h17'	10h20'	10h25'	10h27'	10h28'
Số giọt nước bọt	10	7	6	5	4	3	1	0	0

Qua biên bản trên cho thấy lúc đầu tiếng máy gõ nhịp gây phản xạ 10 giọt nước bọt. Khi phản xạ có điều kiện tiết nước bọt không được củng cố, số nước bọt được tiết ra ít dần: từ 10 giọt; sau 2 phút còn 7 giọt; sau 4 phút còn 6 giọt; sau 6 phút còn 5 giọt; sau 9 phút còn 4 giọt; sau 12 phút còn 3 giọt; sau 17 phút còn 1 giọt và sau 19 phút chó không tiết nước bọt nữa, phản xạ đã tắt hẳn.

Nguyên nhân của hiện tượng này là do phản xạ có điều kiện không được củng cố nên tác dụng dương tính của tác nhân kích thích có điều kiện đã trở thành tác dụng âm tính. Tuy nhiên, quá trình ức chế này chỉ có tác dụng tạm thời. Nếu để chó nghỉ một thời gian thì phản xạ có điều kiện lại được phục hồi.

Tốc độ tắt dần của phản xạ có điều kiện phụ thuộc vào nhiều yếu tố:

- Tần số lặp lại của tác nhân có điều kiện mà không được củng cố càng lớn thì phản xạ càng chóng bị dập tắt.

- Mức độ bền vững của phản xạ có điều kiện: phản xạ càng bền vững thì càng khó bị dập tắt.

- Kiểu thần kinh của cá thể: những cá thể thuộc kiểu thần kinh mạnh, cân bằng nhưng không linh hoạt thì phản xạ thường bền vững, khó bị dập tắt. Còn đối với những cá thể thuộc kiểu thần kinh mạnh nhưng không cân bằng hoặc kiểu thần kinh yếu thì phản xạ có điều kiện thường dễ bị dập tắt.

Tốc độ phục hồi của phản xạ có điều kiện sau khi đã tắt phụ thuộc vào mức độ, độ sâu của quá trình dập tắt, phụ thuộc vào nhịp độ lặp lại của quá trình dập tắt, vào tính chất của phản xạ, vào kiểu hình thần kinh.

Như vậy, ức chế tắt dần là một quá trình thần kinh giúp cho cơ thể động vật và người quên đi những phản xạ cũ đã lỗi thời và không còn cần thiết nữa, tạo điều kiện cho cơ thể hình thành được những phản xạ thích nghi hơn với các điều kiện sống mới. Do đó, ức chế tắt dần làm cho cơ thể tiết kiệm được năng lượng.

Gần đây, một số tác giả cho rằng hiện tượng “quên” chỉ là tạm thời, vì trên vỏ não có những “trung khu nhớ”, những “kho lưu trữ” thông tin. Vì vậy, có những điều tưởng như đã “quên hẳn” từ lâu, một lúc nào đó lại được nhớ lại “như in”.

b. *Ức chế chậm*

Ức chế chậm (ức chế trì hoãn) là loại ức chế xuất hiện khi khoảng cách thời gian giữa tác nhân kích thích có điều kiện và tác nhân kích thích củng cố bị kéo dài ra trên 4 phút. Vì khoảng thời gian giữa hai kích thích bị kéo dài ra nên trong lúc chưa được củng cố, tác nhân kích thích có điều kiện đã gây ra quá trình ức chế.

Bình thường, khi cho tác nhân kích thích có điều kiện tác động chỉ sau 1-3 giây là phản xạ xảy ra. Nhưng nếu khi thành lập phản xạ có điều kiện, sau khi tác nhân kích thích có điều kiện tác động tương đối lâu (vài chục giây hay vài phút) mới củng cố thì phản xạ chậm xảy ra.

Ví dụ, vừa cho chó ăn vừa bật đèn, khi phản xạ đã được thành lập chỉ cần bật đèn, sau vài giây chó đã tiết nước bọt. Còn nếu trong khi thành lập phản xạ có điều kiện, bật đèn rồi chờ một vài phút mới cho chó ăn thì khi phản xạ có điều kiện đã được thành lập, lúc bật đèn chó chưa tiết nước bọt ngay mà phải chờ vài phút sau chó mới tiết nước bọt. Thời gian từ khi bật đèn cho tới khi chó tiết nước bọt chính là thời gian ức chế chậm có tác dụng.

Hiện tượng làm chậm phản xạ có điều kiện là kết quả của sự phát triển ức chế bên trong, làm cho trong thời gian từ lúc tác nhân kích thích có điều kiện tác động đến khi có phản xạ, nơron vỏ não ở trạng thái ức chế.

Ức chế chậm cũng phụ thuộc vào nhiều yếu tố:

- Các tế bào vỏ não khoẻ khoắn dễ thành lập ức chế. Nếu tế bào vỏ não còn non, thiếu luyện tập hoặc suy yếu, già cỗi thì khó thành lập ức chế có điều kiện.

- Các phản xạ mạnh khó trì hoãn hơn các phản xạ vừa phải. Kích thích có điều kiện mạnh thì phản xạ có điều kiện khó trì hoãn.

- Nếu tăng dần thời gian trì hoãn thì dễ thành lập ức chế chậm.

- Trạng thái sinh lý, tâm lý, kiểu hình thần kinh cũng ảnh hưởng đến ức chế chậm.

- Ở động vật rất khó thành lập ức chế chậm, còn ở người thì dễ hơn. Ở trẻ em khó thành lập ức chế chậm hơn so với người lớn.

Ức chế chậm có vai trò rất quan trọng đối với động vật và con người. Nó làm cho phản xạ xảy ra đúng lúc, đúng chỗ, giúp cho hoạt động đạt hiệu quả cao, tiết kiệm năng lượng và giúp cho cơ thể dễ thích nghi với điều kiện sống.

Ức chế chậm là cơ sở sinh lý của tính kiên trì, bình tĩnh, của sự kiềm chế. Ức chế chậm tạo điều kiện cho cơ thể định hướng tốt trong môi trường, nhờ đó có thể chọn thời điểm, vị trí và cách thức hành động đạt hiệu quả cao.

c. Ức chế phân biệt

Trong quá trình sống, động vật và con người đã tiến hành phân biệt rất nhiều tác nhân kích thích giống nhau làm cho phản xạ chỉ xuất hiện khi có tác nhân kích thích nhất định mà không xuất hiện khi có những tác nhân kích thích tương tự như vậy. Có được điều đó là do các tác nhân gây phản xạ thì được củng cố, còn các tác nhân tương tự thì không được củng cố. Cơ sở của hiện tượng này chính là ức chế phân biệt.

Ức chế phân biệt là loại ức chế làm mất phản xạ với các tác nhân gần giống với tác nhân có điều kiện, giúp cơ thể phân biệt được các kích thích cùng thể loại gần giống với nhau.

Ví dụ, thành lập ở chó phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với tiếng máy gõ nhịp có tần số 100 lần/phút. Khi phản xạ đã được thành lập, lúc đầu tiếng máy gõ nhịp có tần số 80 lần/phút hay 120 lần/phút cũng đều gây phản xạ có điều kiện tiết nước bọt. Sau đó chỉ củng cố phản xạ có điều kiện với tiếng máy gõ nhịp 100 lần/phút mà không củng cố phản xạ với tiếng máy gõ nhịp 80 hay 120 lần/phút thì phản xạ với tiếng máy gõ nhịp 80 hay 120 lần/phút sẽ tắt dần rồi mất hẳn. Đó là hiện tượng phân biệt hoàn toàn.

Sở dĩ có hiện tượng này là do hưng phấn ở trung khu phản xạ có điều kiện trên vỏ não khá mạnh. Nó làm cho tác động của các kích thích cùng loại, gần giống với kích thích có điều kiện bị ức chế.

Ức chế phân biệt phụ thuộc vào nhiều yếu tố:

- Tác nhân phân biệt càng giống tác nhân dương tính càng khó thành lập ức chế phân biệt.

- Tác nhân phân biệt phải có cường độ tương đương với tác nhân dương tính mới dễ thành lập ức chế phân biệt.

- Khả năng thành lập ức chế phân biệt tăng dần trong quá trình phát triển chủng loại cũng như trong quá trình phát triển cá thể. Động vật ở bậc thang tiến hoá càng cao càng có khả năng phân biệt tinh vi hơn. Ở trẻ em khó thành lập ức chế phân biệt hơn ở người lớn.

Ức chế phân biệt rất quan trọng đối với sự tồn tại, thích nghi và phát triển của cơ thể. Nó làm cho cơ thể phản ứng một cách chính xác với các tác nhân kích thích. Trong quá trình sống, mỗi lúc đều có những kích thích tương tự nhau tác động đến cơ thể và giữa những kích thích đó chỉ có một số nhỏ báo hiệu những thực tế quan trọng với đời sống của cơ thể. Ức chế

phân biệt giúp cơ thể chọn đúng được kích thích đó để trả lời và chọn được cách phản ứng phù hợp nhất để trả lời, giúp cơ thể dễ dàng thích nghi với điều kiện sống.

d. *Ức chế có điều kiện*

Một tác nhân kích thích vô quan nào đó tác động cùng lúc với một phản xạ có điều kiện sẽ trở thành tác nhân kích thích có điều kiện. Nếu cho tác nhân kích thích có điều kiện đó kết hợp với một kích thích vô quan khác mà không được củng cố, sau một số lần, tổ hợp kích thích đó sẽ làm xuất hiện quá trình ức chế có điều kiện.

Ví dụ, sau khi thành lập phản xạ có điều kiện với tiếng máy gõ nhịp, cứ mỗi lần cho tiếng máy gõ nhịp tác động lại áp miếng đông lạnh 5°C vào da chó mà không cho chó ăn thì phản xạ tiết nước bọt sẽ giảm dần và cuối cùng mất hẳn. Trong trường hợp này, phản xạ có điều kiện tiết nước bọt mất nhanh hơn so với trường hợp ức chế tắt dần.

Muốn thành lập được ức chế có điều kiện, sự phối hợp giữa hai loại tác nhân kích thích này phải rất ngắn, chỉ vài giây. Nếu thời gian dài quá 10 giây thì tác nhân đó trở thành tác nhân dương tính của phản xạ có điều kiện mới.

Như vậy, ức chế có điều kiện là loại ức chế phân biệt phức tạp.

Ức chế có điều kiện phụ thuộc vào nhiều yếu tố:

- Tác nhân dương tính càng yếu, tác nhân ức chế càng mạnh thì càng dễ thành lập ức chế có điều kiện.
- Tác nhân ức chế tác động trước dễ gây ức chế có điều kiện hơn.
- Tốc độ hình thành ức chế có điều kiện phụ thuộc vào kiểu hình thần kinh.

3. Sự liên quan giữa các ức chế

Trong thực tế, các loại ức chế ít khi tồn tại riêng rẽ, mà thường tồn tại song song trong vỏ não và tác động qua lại lẫn nhau. Một quá trình ức chế này có thể làm tăng hoặc làm giảm một quá trình ức chế khác. Khi một quá trình ức chế này làm tăng một quá trình ức chế khác thì gọi là hiện tượng cộng ức chế. Còn khi một quá trình ức chế này làm giảm hoặc làm mất đi một quá trình ức chế khác thì gọi là hiện tượng giải thoát ức chế (hay tan ức chế).

Sau khi vỏ não bị tổn thương, các quá trình ức chế sẽ giảm hoặc có thể mất đi. Sau các phẫu thuật cắt bỏ từng phần vỏ não, ức chế cũng bị phá hủy. Sau đó, ức chế có thể được hồi phục, nhưng quá trình hồi phục ức chế khó khăn và mất nhiều thời gian hơn so với việc phục hồi các phản xạ có điều kiện, nhất là các loại ức chế trong. Trong rối loạn thần kinh thực nghiệm do nhiễm độc, ức chế trong cũng bị phá hủy. Trong trường hợp này, do ức chế giảm mạnh nên hưng phấn lan toả rộng rãi một cách bệnh lý trên vỏ não.

Nói tóm lại, ức chế không phải là trạng thái nghỉ ngơi của vỏ não mà đó là một quá trình hoạt động tích cực, tinh vi của các tế bào vỏ não, bởi vì:

- Ức chế bao giờ cũng là kết quả tác động của các kích thích bên ngoài lên vỏ não thông qua các thụ quan.

- Quá trình ức chế tác động tích cực có tác dụng làm giảm, làm mất phản xạ hoặc làm giảm, làm mất một quá trình ức chế khác.

- Sau khi vỏ não bị tổn thương hoặc rối loạn chức năng vỏ não, quá trình ức chế sẽ giảm đi hoặc mất đi, nhưng sau đó lại có thể được hồi phục.

Bởi vậy, ức chế có một vai trò to lớn đối với đời sống của động vật và con người. Quá trình ức chế giúp cho cơ thể phân biệt được các kích thích để loại bỏ những kích thích không cần thiết và chỉ phản ứng với những kích thích có lợi cho đời sống cơ thể. Do đó, ức chế làm giảm những hoạt động không cần thiết của cơ thể, đảm bảo tiết kiệm năng lượng và phục hồi các tế bào. Ức chế còn góp phần làm thay đổi phản ứng của cơ thể cho phù hợp với điều kiện môi trường luôn luôn biến đổi, làm cho cơ thể dễ dàng thích nghi với ngoại cảnh. Ức chế là cơ sở sinh lý của tính kiên trì, sự so sánh, của mọi kỹ năng, kỹ xảo của con người.

IV. GIẤC NGỦ

1. Tầm quan trọng của giấc ngủ

Ngủ rất cần thiết cho việc phục hồi khả năng làm việc của não cũng như cho sức khoẻ nói chung của người và động vật. Ngủ là một nhu cầu cơ bản của cơ thể, còn cần hơn ăn. Nếu mất ngủ trong một thời gian nhất định thì động vật sẽ chết. Ví dụ, chó lớn mất ngủ 10-12 ngày là chết, còn chó con bị mất ngủ từ bốn đến năm ngày đã chết.

Nhu cầu thời gian ngủ thay đổi tùy các loài động vật và tùy tuổi của chúng. Đối với trẻ em mới sinh, nhu cầu ngủ khoảng 21 giờ mỗi ngày và sau đó giảm dần (bảng 53).

Bảng 53. Thời gian ngủ cần thiết ở người theo tuổi (giờ)

Số thứ tự	Tuổi	Thời gian ngủ	Số thứ tự	Tuổi	Thời gian ngủ
1	Sơ sinh	21	6	7	11
2	3 tháng	19	7	10	10
3	6 tháng	14	8	14	9
4	12 tháng	13	9	17	8
5	4 tuổi	12	10	Người lớn	7

Nhịp điệu thức, ngủ của động vật tùy thuộc vào sự thích nghi của chúng với những điều kiện sinh tồn. Phần lớn động vật thức ban ngày và ngủ ban đêm. Tuy nhiên, cũng có một số động vật thức đêm, ngủ ngày. Đó là những động vật ăn đêm như cú, mèo, vạc... Ở người, nhịp điệu thức ngày ngủ đêm là kết quả của quá trình phát triển chủng loại và có tính chất ổn định. Có những nữ y tá tình nguyện làm ca ba trong sáu năm liền. Trong sáu năm đó họ đã thức và làm việc vào ban đêm và ngủ vào ban ngày. Nhưng khi không làm ca ba nữa, họ vẫn không quen thức vào ban đêm và ngủ vào ban ngày mà vẫn thích được ngủ vào ban đêm và thức vào ban ngày.

2. Sự biến đổi của cơ thể khi ngủ

Trạng thái của cơ thể khi ngủ có nhiều đặc điểm khác với khi thức.

- Khi ngủ, hoạt động của hệ thần kinh trung ương thay đổi hoàn toàn. Những cảm giác, tri giác, phản ứng đối với các tác nhân kích thích từ môi trường bên ngoài giảm đi khá nhiều hoặc hầu như mất hoàn toàn. Mức độ giảm hoạt động của hệ thần kinh trung ương tùy thuộc vào độ say của giấc ngủ, vào tình trạng sức khỏe và tuổi tác. Khi ngủ thật say cơ thể hầu như không đáp ứng với bất kỳ một tác nhân nào từ môi trường bên ngoài. Khi sức khỏe tốt thì cơ thể thường có những giấc ngủ ngon. Ở người già giấc ngủ thường không sâu nên khi ngủ dễ có các phản ứng với các tác nhân kích thích từ bên ngoài cũng như từ bên trong cơ thể.

Một trong những biểu hiện quan trọng của giấc ngủ là sự biến đổi hoạt động điện của não, thể hiện qua sự thay đổi về điện não đồ. Khi thức các sóng nhanh (sóng alpha và beta) chiếm ưu thế, còn khi ngủ các sóng chậm (sóng delta và theta) chiếm ưu thế. Sự biến đổi điện não đồ cũng diễn biến theo các giai đoạn của giấc ngủ. Ở mỗi giai đoạn, điện não đồ có những đặc điểm riêng.

- Khi ngủ, trương lực của các cơ giảm đi nhiều, các bắp cơ giãn ra. Sự giảm trương lực của các cơ khi ngủ diễn ra không đồng đều giữa các nhóm cơ khác nhau. Sự giảm trương lực của các cơ ở vùng đầu và mặt bắt đầu trước, sau đó lan dần xuống các cơ ở vùng cổ, thân mình và tứ chi.

- Hoạt động của tất cả các cơ quan đều giảm xuống, trung bình giảm từ 10 đến 20%.

- Hoạt động của hệ tuần hoàn có nhiều biến đổi: máu dồn nhiều về não, gan, thận; các mao mạch dưới da thường giãn; nhịp tim giảm khoảng 20%, huyết áp hạ khoảng 10%.

- Nhịp hô hấp giảm và đều hơn, thông khí giảm khoảng 20%.

- Sự lọc nước tiểu giảm tới 50%, còn sự tiết mồ hôi lại tăng lên rõ rệt, nhất là ở trẻ em và người ốm.

- Nhìn chung, quá trình trao đổi chất giảm, trao đổi cơ sở giảm 13%.

Nhờ tất cả những thay đổi đó mà cơ thể phục hồi được cấu trúc và khả năng hoạt động của các cơ quan.

Ở người trưởng thành, quá trình ngủ thường trải qua bốn giai đoạn, từ giai đoạn san bằng (ngủ thiu thiu), giai đoạn trái ngược, giai đoạn cực kỳ trái ngược và cuối cùng là giai đoạn ức chế thực thụ (ngủ say). Trong hai giờ đầu của giấc ngủ, giai đoạn trái ngược đầu tiên xuất hiện vào thời điểm 120 phút sau khi ngủ thiếp đi và kéo dài khoảng 15 phút, kết thúc chu kỳ ngủ thứ nhất. Chu kỳ ngủ thứ hai kéo dài khoảng 90 phút và cũng kết thúc bằng pha ngủ trái ngược kéo dài khoảng 15-20 phút. Mỗi đêm có 4-5 chu kỳ ngủ nối tiếp nhau nên mỗi đêm, pha ngủ trái ngược chiếm 20 % thời gian ngủ, tương đương 100 phút.

3. Bản chất của giấc ngủ

Giải thích về bản chất của giấc ngủ có nhiều thuyết khác nhau.

3.1. Thuyết độc tố

Theo Legendre và Pieron thì trong quá trình trao đổi chất đã sinh ra các độc tố có tác dụng gây ngủ. Sau khi sinh ra, các độc tố này sẽ tích tụ lại trong máu, khi đã đạt đến nồng độ nhất định, các chất này tác động lên hệ thần kinh và kết quả là gây ra giấc ngủ. Trong thời gian ngủ chúng sẽ được đào thải ra ngoài, tác dụng của chúng cũng yếu dần và cuối cùng là mất hẳn, khi ấy cơ thể bắt đầu thức dậy.

Tuy nhiên, khi quan sát ở những trẻ em sinh đôi dính nhau người ta nhận thấy có trường hợp hai em gái sinh đôi dính nhau có hai đầu nhưng chỉ có một thân và một quả tim, nghĩa là cùng được nuôi chung bởi một dòng máu, nhưng hai em không ngủ cùng một lúc. Nói một cách khác, độc tố trong máu của hai em có nồng độ đậm đặc như nhau nhưng giấc ngủ của các em lại khác nhau chứng tỏ nguyên nhân gây ngủ không phải là do các độc tố có trong máu của các em.. Như vậy, trường hợp này không thể giải thích bản chất của giấc ngủ bằng thuyết độc tố.

3.2. Thuyết trung khu ngủ

Bằng thực nghiệm, Economo đã chứng minh rằng trong não có những trung khu ngủ. Trung khu ngủ nằm ở khu vực gianh giới của não giữa và não trung gian và nằm trong tổ chức lưới, nên khi kích thích điện hoặc kích thích hoá học vào những vùng nhất định của não có thể gây được giấc ngủ ở động vật hoặc đánh thức động vật đang ngủ.

3.3. Thuyết của Pavlov

Pavlov giải thích bản chất của giấc ngủ dựa vào sự lan toả của ức chế. Khi tế bào vỏ não bị mệt, ức chế có xu hướng lan toả ra xung quanh, dần dần chiếm toàn bộ vỏ não, thậm chí lan cả xuống các trung khu dưới vỏ làm xuất hiện giấc ngủ. Nhờ đó mà khôi phục được khả năng hoạt động của các nơron ở vỏ não. Khi khả năng hoạt động được phục hồi gần như cũ, ức chế tan dần, vỏ não trở lại trạng thái hoạt động. Nói một cách khác, ức chế là một giấc ngủ cục bộ, còn giấc ngủ là một ức chế đã lan rộng. Do đó, tất cả các yếu tố nào gây ức chế đều có thể gây ngủ, như tiếng động đều đều, âm thanh đơn điệu, tác động liên tục không có ý nghĩa tín hiệu v.v...

4. Chiêm bao

Chiêm bao là một trạng thái hoạt động đặc biệt của não khi ngủ không say, vào lúc mới ngủ hoặc lúc sắp thức dậy. Còn khi ngủ thật say thì không có chiêm bao. Đặc điểm của các hình ảnh trong chiêm bao thường là phi lý, kỳ quặc, lảm kiếu và thường che dấu nguồn gốc của kích thích. Do đó, trong chiêm bao, người ta thường có thể thấy những cảnh tượng không thể tưởng tượng được và những sự liên quan không thể có được trong thực tế. Sở dĩ như vậy là vì ở những pha chuyển tiếp của giấc ngủ (pha có chiêm bao), trên vỏ não có một số điểm không bị ức chế. Khi thức, mỗi ảnh hưởng của ngoại cảnh đều để dấu vết trên vỏ não, trong đó có cả những dấu vết mà ta không ý thức được. Khi ngủ không say, hưng phấn còn tồn tại ở một điểm nào đó (thường là điểm hưng phấn mạnh khi thức) lan toả ra một số điểm khác không theo hệ thống

logic như khi thức và tạo thành những hình ảnh dị kỳ, hoặc những sự việc vô lý trong chiêm bao. Bởi vậy, Sechenov đã viết "...chiêm bao là một sự kết hợp chưa hề xảy ra giữa các hiện tượng đã xảy ra".

Chiêm bao xuất hiện có thể do nhiều nguyên nhân, như bệnh tật, đói khát, tư thế không thoải mái, tinh thần căng thẳng, lo sợ, vui buồn...

Tóm lại, chiêm bao là sự phản ánh một cách đặc biệt thế giới khách quan mà não người "ghi" được khi thức. Trong chiêm bao, người ta suy nghĩ chủ yếu bằng hình ảnh và nhất là những hình ảnh thị giác. Nhưng trong chiêm bao, người ta lại thiếu sự phê phán với những điều vô lý về quan hệ không gian cũng như quan hệ thời gian. Chiêm bao là hình thức phản ánh thế giới khách quan. Do đó, ở những người mù bẩm sinh, trong giấc chiêm bao của họ không có các hình ảnh về thị giác, bởi vì trong não của họ chưa hề có dấu vết về ánh sáng; ở những người điếc bẩm sinh, trong giấc chiêm bao của họ không có các hình ảnh về thính giác, bởi vì trong não của họ chưa hề có dấu vết về âm thanh.

"Bóng đè" cũng là một giấc chiêm bao, nhưng trong giấc chiêm bao này chỉ có một vài điểm ở vùng cảm giác hưng phấn, còn các trung khu vận động ở trạng thái ức chế thực thụ, nên trong giấc chiêm bao chủ thể có cảm giác khá rõ nhưng không sao cử động được. "Bóng đè" có thể do nhiều nguyên nhân như bệnh tim, khi ngủ đè tay lên trán hoặc lên ngực, suy nhược cơ thể, mệt mỏi, lo lắng...

"Mộng du" là một giấc chiêm bao nhưng trong giấc chiêm bao này chỉ có một số điểm ở vùng vận động hưng phấn, còn các trung khu cảm giác ở trạng thái ức chế thực thụ, nên người mộng du đứng dậy, đi lại, làm một số việc... rồi lại về ngủ tiếp mà sáng hôm sau khi ngủ dậy không còn nhớ gì về sự việc trong mộng. Thậm chí có người trong giấc mộng du còn làm được một số việc, trèo lên tường nhà hoặc trèo lên cây để hái quả hay ngồi vào bàn làm bài tập... và khi thức dậy họ không có cảm giác là chính mình đã làm những việc đó.

"Nói mơ" cũng là một trạng thái mộng du, nhưng trong trường hợp này, trung khu thức chỉ khu trú ở vùng Broca (vùng vận động nói).

V. CÁC QUY LUẬT CỦA HOẠT ĐỘNG THẦN KINH CẤP CAO

1. Quy luật chuyển từ hưng phấn sang ức chế

Đây là quy luật có tính chất chung cho hoạt động thần kinh. *Bất cứ một kích thích nào khi đã gây nên một điểm hưng phấn trên vỏ não mà kéo dài thì sớm hay muộn hưng phấn sẽ chuyển thành ức chế rồi dẫn đến trạng thái buồn ngủ và đến giấc ngủ.* Nếu kích thích có ý nghĩa sinh tồn lớn hoặc được tác động đồng thời, phối hợp với nhiều loại kích thích khác thì quá trình chuyển từ hưng phấn sang ức chế có thể diễn ra chậm hơn. Còn nếu kích thích ít có ý nghĩa sinh tồn hoặc tác động đơn độc thì quá trình chuyển từ hưng phấn sang ức chế có thể diễn ra nhanh chóng, đột ngột. Dù quá trình chuyển từ hưng phấn sang ức chế chậm hay nhanh cũng đều trải qua các giai đoạn chuyển tiếp. Các giai đoạn này có thể quan sát được trong quá trình chuyển từ

thức sang ngủ: bốn giai đoạn của giấc ngủ. Trong những giai đoạn này, quy luật tương quan cường độ bị vi phạm, thậm chí bị đảo lộn.

1.1. Giai đoạn san bằng

Ở giai đoạn này, tất cả các kích thích dù mạnh hay yếu đều đem lại một cường độ phản xạ như nhau ở mức độ thấp, hoặc trung bình, hoặc cao.

1.2. Giai đoạn trái ngược

Ở giai đoạn này, kích thích mạnh gây ra phản xạ yếu; trái lại, kích thích yếu lại gây phản xạ mạnh.

1.3. Giai đoạn cực kỳ trái ngược

Ở giai đoạn này, kích thích dương tính gây phản ứng âm tính và kích thích âm tính lại gây phản ứng dương tính.

Sau đó là trạng thái ức chế hoàn toàn, trong đó mọi tác nhân kích thích có điều kiện đều không gây được phản ứng, cơ thể hoàn toàn ngủ say.

Quy luật chuyển từ hưng phấn sang ức chế có tác dụng bảo vệ rất lớn đối với các tổ chức thần kinh của vỏ não nói riêng và đối với toàn bộ cơ thể nói chung.

2. Quy luật lan toả và tập trung

Hưng phấn và ức chế có thể được coi như đơn vị tạm thời và đơn giản nhất trong hoạt động thần kinh. Quá trình hưng phấn hoặc ức chế khi đã xuất hiện ở một điểm nào đó trên vỏ não thì không ở nguyên một chỗ cố định mà có xu hướng lan toả, từ điểm phát sinh lan dần sang những phần xung quanh và đến một phạm vi nào đó rồi lại đi ngược trở lại, tập trung dần về điểm phát sinh.

Phạm vi và tốc độ lan toả, tập trung của hưng phấn và ức chế tùy thuộc vào nhiều yếu tố:

- Cường độ của quá trình hưng phấn và ức chế. Các quá trình hưng phấn và ức chế mạnh thường có phạm vi lan toả rộng, tốc độ lan toả và tập trung nhanh hơn so với các quá trình hưng phấn và ức chế yếu.

- Trạng thái noron của vỏ não và trạng thái cơ thể, kiểu hình thần kinh cũng ảnh hưởng đến quá trình lan toả và tập trung của hưng phấn và ức chế.

Hiện tượng lan toả và tập trung của hưng phấn và ức chế có cả ở các phần dưới vỏ và vỏ não, nhưng ở vỏ não thì được biểu hiện rõ hơn. Khi phản xạ có điều kiện mới được thành lập, động vật có thể trả lời với tất cả các tác nhân kích thích cùng loại với tác nhân dương tính. Đó là sự lan toả của hưng phấn. Khi hình thành ức chế phân biệt, động vật chỉ phản ứng với tác nhân dương tính. Đó là sự tập trung của hưng phấn.

Thường thì tốc độ lan toả của hưng phấn và ức chế nhanh hơn tốc độ tập trung.

3. Quy luật về mối tương quan giữa cường độ kích thích với cường độ phản xạ

Quy luật này chung cho cả hai dạng hoạt động thần kinh cấp thấp và hoạt động thần kinh cấp cao. Đối với hoạt động thần kinh cấp cao thì trong phản xạ có điều kiện, khi cường độ tác nhân kích thích tăng thì cường độ phản xạ cũng tăng, tức là kích thích càng mạnh thì phản xạ càng mạnh. Trong trạng thái bình thường của vỏ não, kích thích mạnh gây phản xạ mạnh, kích thích yếu gây phản xạ yếu. Quy luật này chỉ có tính chất tương đối. Nếu kích thích quá yếu, dưới ngưỡng, dù kích thích có tăng lên nhưng vẫn còn dưới ngưỡng thì vẫn không có một phản ứng nào cả, và tất nhiên là không có sự tăng cùng chiều về cường độ của phản xạ và cường độ của tác nhân kích thích. Còn nếu kích thích quá mạnh, vượt giới hạn thì kích thích càng tăng, cường độ của phản xạ sẽ càng giảm vì xuất hiện ức chế vượt hạn về cường độ.

Khi tế bào vỏ não đang ở trong trạng thái chuyển từ hưng phấn sang ức chế hoặc đang chuyển từ ức chế sang hưng phấn thì quy luật tương quan cường độ bị vi phạm, thậm chí bị đảo lộn.

Riêng đối với con người, việc áp dụng quy luật này phải rất thận trọng vì hầu hết phản xạ ở người đều có liên quan ít nhiều với ngôn ngữ nên cường độ của phản ứng phụ thuộc vào cường độ của tác nhân kích thích có tính chất rất tương đối, bởi vì trong vai trò tác động của ngôn ngữ đối với con người thì nội dung của ngôn ngữ có ý nghĩa hơn nhiều so với cường độ vật lý của chúng.

4. Quy luật cảm ứng qua lại

Một quá trình thần kinh gây ra một quá trình thần kinh đối lập ở xung quanh mình hay nối tiếp mình được gọi là hiện tượng cảm ứng.

Khi có một tiêu điểm hưng phấn mạnh gây ra phản xạ có cường độ mạnh thì các trung khu khác ở xung quanh thường bị ức chế. Hoặc khi có một quá trình ức chế khá mạnh lại gây ra hưng phấn ở các điểm xung quanh, đó là hiện tượng cảm ứng đồng thời, hay còn gọi là cảm ứng không gian.

Cũng có thể hiện tượng cảm ứng chỉ xảy ra ở một trung khu khi hưng phấn gây ra quá trình ức chế tiếp theo hoặc ngược lại. Đó là hiện tượng cảm ứng nối tiếp, hay còn gọi là cảm ứng thời gian.

Khi quá trình hưng phấn gây ra quá trình ức chế được gọi là cảm ứng âm tính; còn khi ức chế gây ra hưng phấn thì được gọi là cảm ứng dương tính.

- Hiện tượng cảm ứng chỉ xảy ra khi quá trình hưng phấn hoặc ức chế rất tập trung.
- Hiện tượng cảm ứng xảy ra giữa các quá trình thần kinh làm ngăn cản sự lan toả của hưng phấn hay ức chế trên vỏ não.
- Hiện tượng cảm ứng không đòi hỏi sự luyện tập nào mà có thể biểu hiện ngay tức khắc miễn là ở vỏ não có các cứ điểm tập trung của hưng phấn hay ức chế.

- Vì một điều kiện nào đó làm cho quá trình thần kinh mất tập trung thì hiện tượng cảm ứng sẽ biến mất.

5. Quy luật về tính hệ thống trong hoạt động thần kinh cấp cao

Trong thực tế, kích thích không tồn tại một cách riêng rẽ, mà chúng tạo thành một tổ hợp kích thích đồng thời hoặc nối tiếp. Mỗi sự vật, sự việc là một tổ hợp đồng thời của nhiều kích thích. Vì vậy, muốn phản ánh trọn vẹn sự vật, hiện tượng của thế giới khách quan, các trung khu thần kinh trên vỏ não không thể làm việc một cách riêng rẽ để tiếp nhận và phân tích từng kích thích một mà phải phối hợp nhiều trung khu cùng hoạt động để tập hợp các loại kích thích riêng rẽ thành nhóm, thành bộ hoàn chỉnh. Hoạt động tổng hợp của vỏ não để tập hợp những kích thích hay những phản ứng riêng rẽ thành nhóm, bộ hoàn chỉnh gọi là hoạt động theo hệ thống của vỏ não.

Một biểu hiện rất quan trọng của quy luật này là định hình động lực.

Định hình là một hệ thống phản xạ có điều kiện được lập đi lập lại theo một trình tự nhất định và theo một khoảng thời gian nhất định trong cả một thời gian dài. Sau đó chỉ cần một kích thích ban đầu là toàn bộ chuỗi phản xạ xảy ra kế tiếp nhau.

Ví dụ, khi tập bắn, mọi người đều phải thực hiện một chuỗi các động tác theo một trình tự nhất định là: giương súng - tì vai - áp má - lấy đường ngắm cơ bản - nín thở - bóp cò. Sau khi đã tập thành thạo, khi đi săn, nhìn thấy con mồi là người đi săn chỉ cần giương súng lên và tất cả các động tác sau liên tiếp diễn ra theo đúng trình tự như trên. Sở dĩ như vậy là vì vỏ não đã tập hợp các kích thích thành một hệ thống hoàn chỉnh theo một trình tự nhất định.

Tuy nhiên, điều kiện sống không phải là hằng định mà luôn biến đổi làm cho chuỗi phản xạ trong định hình cũng thay đổi ít nhiều cho phù hợp. Bởi vậy người ta gọi nó là định hình động lực, hay gọi tắt là động hình. Ví dụ, khi đi săn, tùy theo địa hình là rừng cây hay ruộng nước mà người đi săn có thể tì súng lên chạc cây hay mô đất mà bắn.

Động hình là cơ sở sinh lý của việc hình thành thói quen, kỹ năng, kỹ xảo trong hoạt động và lao động. Thay đổi định hình là thay đổi trình tự, thay đổi những quan hệ không gian và thời gian trong hoạt động của các trung khu ở vỏ não, tạo ra những quan hệ mới, tức là bắt buộc các tế bào vỏ não phải thay đổi hoạt động. Vì vậy, thay đổi định hình gây mệt nhọc, làm căng thẳng thần kinh. Khi không cần thiết, không nên thay đổi định hình. Tuy nhiên, điều kiện sống của động vật và người lại luôn luôn biến động và đa dạng nên sự thay đổi định hình là cần thiết. Hơn nữa, nếu tính ổn định của định hình quá mức sẽ làm ngăn trở sự thích nghi của cơ thể với môi trường, cản trở sự tiến hoá của sinh vật. Muốn định hình linh hoạt phải có chế độ luyện tập chu đáo. Động hình đã được áp dụng nhiều trong chăn nuôi và trong đời sống của con người.

VI. CÁC HỆ THỐNG TÍN HIỆU

1. Hệ thống tín hiệu thứ nhất

Một tác nhân kích thích nào đó đại diện cho một tác nhân kích thích khác để gây ra một phản ứng nào đó của cơ thể được gọi là tín hiệu. Tất cả những sự vật, những hiện tượng khách quan và các thuộc tính của chúng được gọi là tín hiệu thứ nhất. Ví dụ, các tín hiệu giao thông: đèn đỏ là tín hiệu của chương ngại vật, đèn xanh là tín hiệu của sự thông đường.... Tiếng trống trường buổi sáng là tín hiệu của giờ học được bắt đầu. Nhiệt độ cơ thể tăng là tín hiệu của cơ thể bị sốt. Mây đen vần vũ trên trời là tín hiệu của một cơn mưa. Những tín hiệu đó cùng các dấu vết của chúng ở vỏ não, hợp thành hệ thống tín hiệu thứ nhất. Ví dụ, hình ảnh của một sự vật như hình ảnh một quả cam, một con chim bồ câu, một cơn bão hay một bức tranh v.v...

2. Hệ thống tín hiệu thứ hai

Ngoài hoạt động thần kinh cấp cao giống như ở động vật, ở người còn có dạng hoạt động đặc biệt của vỏ não được xây dựng trong quá trình lao động và biểu hiện bằng hệ thống tín hiệu thứ hai.

Hệ thống tín hiệu thứ hai gồm có những kích thích là lời nói và chữ viết cùng hệ thống những đường liên hệ thần kinh tạm thời trên vỏ não do loại kích thích này gây nên.

2.1. Bản chất của hệ thống tín hiệu thứ hai

Hệ thống tín hiệu thứ hai là những tín hiệu của tín hiệu thứ nhất và nó phản ánh sự vật, hiện tượng một cách khái quát. Vì thế:

a. Hệ thống tín hiệu thứ hai cũng là một loại tác nhân kích thích có điều kiện

Hệ thống tín hiệu thứ hai cũng là một loại tác nhân kích thích có điều kiện tương đương với mọi tác nhân kích thích có điều kiện khác. Ví dụ, có thể thành lập phản xạ có điều kiện với tiếng chuông hoặc từ (chữ, lời) "chuông". Nếu một người đã được ăn các món ăn nào đó và biết tên gọi của chúng thì có khi chỉ nhắc đến tên của món ăn đó là đã tiết nước bọt.

b. Hệ thống tín hiệu thứ hai là loại tác nhân kích thích đặc biệt đặc trưng ở người

Hệ thống tín hiệu thứ hai là loại tác nhân kích thích đặc biệt chỉ có ở người mà ở động vật không có. Động vật cũng có thể có những phản ứng khi nghe tiếng nói của con người nhưng tác dụng của tiếng nói đối với động vật chỉ đơn thuần là tác dụng âm thanh với các đặc điểm và tính chất vật lý của nó. Còn ở người, tiếng nói, chữ viết có ý nghĩa chủ yếu nhờ nội dung chứa đựng trong đó.

c. Ngôn ngữ là tín hiệu loại hai, "tín hiệu của tín hiệu", báo hiệu gián tiếp sự vật

Ta có thể thành lập phản xạ có điều kiện tiết nước bọt với tiếng chuông reo, rồi sau đó lại hình thành phản xạ với lời nói "chuông" hay chữ "chuông". Ở đây, tiếng chuông là tín hiệu của thức ăn còn từ "chuông" lại là tín hiệu của tiếng chuông reo. Do đó, từ "chuông" là tín hiệu của tín hiệu: tín hiệu thứ hai.

2.2. Đặc điểm của hệ thống tín hiệu thứ hai

a. Hệ thống tín hiệu thứ hai có khả năng khái quát sự vật

Từ những sự vật, hiện tượng cụ thể, hoạt động của hệ thống tín hiệu thứ hai khái quát chúng thành những khái niệm chung. Ví dụ, từ "động vật" biểu thị cho các sinh vật cử động được, kể từ con giun, con sâu, cho đến con chim, con hổ. Từ "thực vật" biểu thị cho mọi loài thực vật, dù là cây cỏ, cây bèo, cây cam hay cây đa... Như vậy, trong hoạt động của hệ thống tín hiệu thứ hai, khả năng phân tích và tổng hợp của vỏ não đạt đến mức cao nhất.

b. Hệ thống tín hiệu thứ hai có khả năng trừu tượng hoá sự vật

Từ những dấu vết của tín hiệu thứ hai, vỏ não giúp cho tư duy trừu tượng phát huy tác dụng, nhờ đó mà não có thể sản sinh ra những suy nghĩ mới, những phản xạ mới, những kiểu phản ứng mới chưa có trong thực tiễn. Đó là cơ sở sinh học của sự sáng tạo trong tư duy và trong hành vi.

c. Hệ thống tín hiệu thứ hai được hình thành sau hệ thống tín hiệu thứ nhất, nhưng khi vỏ não bị ức chế lại bị mất trước hệ thống tín hiệu thứ nhất

Trong quá trình chủng loại phát sinh của động vật, ngôn ngữ xuất hiện sau cùng và chỉ có ở các động vật tiến hoá đặc biệt cao. Đó là con người. Do lao động tạo ra, và cùng với lao động, hệ thống tín hiệu thứ hai đóng một vai trò to lớn thúc đẩy quá trình vượt biến thành người.

Trong quá trình phát triển cá thể của con người, hệ thống tín hiệu thứ hai cũng được hình thành sau. Hoạt động của hệ thống tín hiệu thứ nhất có ngay khi trẻ vừa lọt lòng mẹ, thậm chí còn có sớm hơn, ngay từ các giai đoạn sau của bào thai. Nhưng hệ thống tín hiệu thứ hai chỉ xuất hiện khi trẻ đã tương đối trưởng thành vào lúc 2-3 tuổi sau khi sinh.

Ở người, khi ngủ say vẫn có thể ít nhiều nhận biết thế giới khách quan bằng giác quan (tuy có bị hạn chế đến mức thấp nhất) nhưng không nói được; khi bị ngất, hôn mê hay trước khi chết, ngôn ngữ đều mất trước.

d. Hệ thống tín hiệu thứ hai tác động mạnh hơn hệ thống tín hiệu thứ nhất

Hệ thống tín hiệu thứ hai tác động mạnh hơn hệ thống tín hiệu thứ nhất vì nó có khả năng khái quát hoá và trừu tượng hoá sự vật.

Mặt khác, nó làm tăng tính đa dạng cả về số lượng của kích thích và số lượng phản ứng trả lời qua lời nói và chữ viết.

2.3. Quan hệ giữa hai hệ thống tín hiệu

a. Hệ thống tín hiệu thứ hai được xây dựng dựa trên cơ sở hệ thống tín hiệu thứ nhất

Dựa trên hệ thống tín hiệu thứ nhất, hệ thống tín hiệu thứ hai dần dần được hình thành và ngày càng phong phú. Quá trình hình thành hệ thống tín hiệu thứ hai diễn ra qua một số giai đoạn cơ bản:

- Ở trẻ mới sinh chỉ có phản xạ không điều kiện và một số rất ít phản xạ có điều kiện. Các liên hệ của trẻ đều thuộc loại "sự vật - sự vật". Dần dần trẻ phát triển đến giai đoạn các liên hệ "ngôn ngữ - sự vật". Ví dụ khi hỏi trẻ "mẹ đâu?", trẻ chỉ vào mẹ.

- Giai đoạn tiếp theo là các liên hệ "sự vật-ngôn ngữ". Ở giai đoạn này, khi nhìn thấy những đồ vật quen thuộc, trẻ có thể dùng tiếng nói để gọi tên chúng, tức là dùng ngôn ngữ để trả lời kích thích trực tiếp.

- Giai đoạn liên hệ "ngôn ngữ - ngôn ngữ". Ở giai đoạn này, trẻ có thể nghe được tiếng nói, đọc được chữ và cũng có thể dùng ngôn ngữ để trả lời ngôn ngữ. Ví dụ, hỏi trẻ "mẹ đâu?", trẻ trả lời "mẹ đi làm".

Tóm lại, trong quá trình phát triển của trẻ em, tất cả những gì xảy ra trong hệ thống tín hiệu thứ nhất được phản ánh ngày càng đầy đủ và chính xác trong hệ thống tín hiệu thứ hai.

b. Hệ thống tín hiệu thứ hai có thể ảnh hưởng lên hệ thống tín hiệu thứ nhất

Sau khi đã được hình thành, hệ thống tín hiệu thứ hai lại có thể tác động đến hệ thống tín hiệu thứ nhất. Ví dụ, vẽ hai đoạn thẳng a và b có độ dài bằng nhau nhưng nằm lệch nhau. Sau đó gọi từng sinh viên vào, yêu cầu họ quan sát và nhận xét xem hai đoạn thẳng a và b có bằng nhau không. Nhóm sinh viên thứ hai cũng được trải nghiệm như vậy, nhưng khi họ đang quan sát để trả lời thì ở cuối phòng có một vài bạn khác đã "gây rối" bằng cách thăm thì (dù cho đối tượng được trải nghiệm nghe thấy) rằng "a lớn (hoặc nhỏ) hơn b". Kết quả là tỉ lệ sinh viên ở nhóm thứ hai trả lời sai nhiều hơn so với nhóm thứ nhất. Trải nghiệm này đã cho thấy rõ ảnh hưởng của hệ thống tín hiệu thứ hai lên hệ thống tín hiệu thứ nhất. Đó chính là cơ sở sinh lý học của tâm lý xã hội, của sự thành công trong nghệ thuật quảng cáo, thuyết minh, giảng bài v.v... Cảm giác âm thanh, ánh sáng, màu sắc, khoảng cách, kích thước, sự cảm nhận các loại hình nghệ thuật một phần phụ thuộc vào những gợi ý của ngôn ngữ. Thậm chí, ngay cả đối với việc chữa bệnh, có khi hiệu quả của thuốc và khả năng phục hồi của bệnh nhân cũng phụ thuộc khá nhiều vào lời nói của thầy thuốc.

2.4. Vai trò của hệ thống tín hiệu thứ hai

Trong quá trình phát triển của loài người, hệ thống tín hiệu thứ hai là một trong hai động lực chính thúc đẩy quá trình vượt biến thành người. Chính vì vậy, hệ thống tín hiệu thứ hai có vai trò hết sức quan trọng đối với con người.

a. Hệ thống tín hiệu thứ hai làm tăng tác nhân kích thích có điều kiện

Hệ thống tín hiệu thứ hai làm tăng tác nhân kích thích có điều kiện cả về số lượng và chất lượng bởi vì hệ thống ngôn ngữ có số lượng vô cùng phong phú và mỗi từ, mỗi câu, mỗi đoạn... lại có nhiều nghĩa, bao hàm nhiều nội dung khác nhau. Do đó, có khi cùng một từ được nói ra nhưng lại gây nhiều kiểu phản ứng khác nhau tùy thuộc vào ngữ điệu, cách nói, văn cảnh khi nói và lại còn tùy thuộc cả vào trạng thái sinh lý và trạng thái tâm lý của người nghe nữa.

b. Hệ thống tín hiệu thứ hai là công cụ giao tiếp

Hệ thống tín hiệu thứ hai là công cụ giao tiếp chủ yếu giữa con người với con người trong xã hội, giúp con người truyền đạt kinh nghiệm, tri thức từ người này sang người khác, từ nơi này đến nơi khác, từ đời này sang đời khác.

c. Hệ thống tín hiệu thứ hai là công cụ quan trọng của nghệ thuật văn hoá và giáo dục

- Hệ thống tín hiệu thứ hai giúp con người trừu tượng hoá và khái quát hoá những sự vật, hiện tượng, sự kiện riêng lẻ thành khái niệm chung, do đó ngôn ngữ là công cụ của mọi khoa học.

- Hệ thống tín hiệu thứ hai có vai trò quan trọng trong y học và điều khiển học.

VII. CÁC LOẠI HÌNH THẦN KINH

1. Các điều kiện và tiêu chí cơ bản để phân loại loại hình thần kinh

Ngay từ xa xưa, người ta đã chú ý tới sự khác nhau trong tính khí của mỗi con người và tìm cách phân chia thành các loại thần kinh.

- Cách đây 3000 năm, Hypocrat cho rằng, có ba yếu tố quyết định tính khí của con người là máu, mật và chất nhầy trong cơ thể. Tùy theo tỷ lệ của các yếu tố này mà mỗi con người đã có tính khí khác nhau. Với quan niệm như vậy, Hypocrat xếp con người vào bốn loại:

- + Loại nhiều máu: là loại người hăng hái, vui vẻ, thông minh, linh hoạt, lanh lợi.
- + Loại nhiều mật: là loại người tính tình nóng nảy, hăng hái nhưng không có mức độ, dễ bốc, dễ xep, chóng chán.
- + Loại nhiều chất nhầy: là loại người máu lạnh nên bình tĩnh, điềm đạm, kiên trì.
- + Loại mật hồng và có nhiều chất nhầy: là loại người luôn luôn âu sầu, ủ rũ, yếu đuối.

Sau này người ta đã nhận thấy rằng, các quá trình thần kinh ở các cá thể động vật bậc cao trong cùng một loài là không hoàn toàn giống nhau mà có những đặc điểm riêng, mang tính chất cá thể. Dựa vào mối tương quan giữa các phần trong hệ thần kinh trung ương, giữa hưng phấn và ức chế, nhiều tác giả đã nghiên cứu về đặc điểm phân loại hoạt động thần kinh cấp cao của động vật và của người.

Crasnogorski (1948) dựa vào mối tương quan giữa vỏ não và các phần dưới vỏ đã phân chia hoạt động thần kinh cấp cao của người thành bốn loại :

- + *Loại dưới vỏ*: Các quá trình thần kinh ở các trung khu dưới vỏ não chiếm ưu thế.
- + *Loại cân bằng, trung ương*: hưng tính của vỏ não và các phần dưới vỏ cân bằng, không có phần nào chiếm ưu thế.
- + *Loại vỏ não*: các quá trình của vỏ não chiếm ưu thế.
- + *Loại không cân bằng*: hưng tính của vỏ não thấp hơn so với các phần dưới vỏ.

- Ivanov - Smolenski dựa vào các tiêu chuẩn tốc độ hình thành và củng cố mối liên hệ có điều kiện giữa hưng phấn và ức chế, phân chia hoạt động thần kinh cấp cao thành bốn loại:

- + *Loại linh hoạt*: quá trình hưng phấn và ức chế đều có tính linh hoạt cao.
- + *Loại hưng phấn*: quá trình hưng phấn chiếm ưu thế.
- + *Loại ức chế*: quá trình ức chế chiếm ưu thế.
- + *Loại ỳ*: việc thành lập phản xạ có điều kiện và ức chế chúng diễn ra khó và chậm.

- Dựa vào sự khác biệt về cường độ của hưng phấn, ức chế, tính cân bằng giữa hai quá trình đó và mức độ chuyển hoá linh hoạt của các quá trình thần kinh, I.P.Pavlov đã chia hoạt động thần kinh cấp cao thành bốn loại:

- + *Loại mạnh, cân bằng, linh hoạt*.
- + *Loại mạnh, cân bằng, không linh hoạt*.
- + *Loại mạnh, không cân bằng*.
- + *Loại yếu*.

- Dựa vào mối tương quan giữa hệ thống tín hiệu thứ nhất và hệ thống tín hiệu thứ hai, người ta chia hoạt động thần kinh ở người thành ba loại:

- + *Loại nghệ sĩ*.
- + *Loại lý trí*.
- + *Loại trung gian*.

Nhìn chung, có nhiều cách phân loại hình thần kinh ở người và động vật tùy theo các tiêu chí cơ bản để phân loại.

2. Các loại hình thần kinh chung cho người và động vật

Qua kết quả nghiên cứu ở động vật, Pavlov đã tiến hành phân loại loại hình thần kinh ở động vật. Dựa vào hai quá trình hưng phấn và ức chế trong hoạt động thần kinh cấp cao của động vật, ông đưa ra ba tiêu chí để phân loại:

a. *Tiêu chí thứ nhất là cường độ của quá trình hưng phấn và ức chế*. Nếu hưng phấn và ức chế mạnh thì được gọi là loại mạnh. Còn nếu hưng phấn và ức chế yếu thì được gọi là loại yếu.

b. *Tiêu chí thứ hai là mối tương quan giữa hưng phấn và ức chế*. Nếu hai quá trình hưng phấn và ức chế có cường độ bằng nhau thì được gọi là loại cân bằng, còn nếu hai quá trình đó có cường độ không bằng nhau thì được gọi là loại không cân bằng.

c. *Tiêu chí thứ ba là sự chuyển hoá giữa quá trình hưng phấn và ức chế*. Nếu sự chuyển từ hưng phấn sang ức chế và từ ức chế sang hưng phấn diễn ra nhanh và dễ dàng thì được gọi là loại linh hoạt, còn nếu diễn ra chậm và khó thì được gọi là loại không linh hoạt.

Với ba tiêu chí này, Pavlov đã phân loại hoạt động thần kinh thành bốn loại:

2.1. Loại mạnh, cân bằng, linh hoạt

Các cá thể thuộc loại này có cường độ hưng phấn và ức chế đều mạnh, hai quá trình đó mạnh bằng nhau, ức chế trong tốt và bền vững; tính linh hoạt rất tốt nên việc chuyển từ quá trình hưng phấn sang ức chế và từ ức chế sang hưng phấn được thực hiện dễ dàng. Ở chúng dễ thành lập phản xạ có điều kiện và định hình. Việc thay đổi định hình nhanh và dễ, ít gây rối loạn thần kinh.

Vì vậy, các cá thể thuộc kiểu này dễ thích nghi với điều kiện sống mới, ngủ nhanh và ngủ ngon, thức dậy cũng nhanh và tỉnh táo ngay. Con người thuộc loại này thường thông minh, linh hoạt, nhiệt tình, tính chủ động cao, có khả năng chịu đựng và dễ thích nghi với điều kiện sống.

2.2. Loại mạnh, cân bằng, không linh hoạt

Các cá thể thuộc loại này có hưng phấn và ức chế đều mạnh, hai quá trình đó mạnh bằng nhau. Đặc điểm cơ bản của loại hình thần kinh này là tính linh hoạt kém nên quá trình chuyển hoá giữa hưng phấn và ức chế kém. Vì vậy, việc thành lập phản xạ có điều kiện thường lâu nhưng phản xạ lại bền vững, khó mất. Sự thay đổi định hình thường khó và hay gây ra những rối loạn thần kinh, đôi khi trầm trọng nếu sự thay đổi quá đột ngột hay to lớn. Ức chế trong bền vững nên phản ứng tuy chậm chạp nhưng thường chắc chắn, chính xác. Sự chuyển hoá từ hưng phấn sang ức chế chậm nên khó ngủ, nhưng ngủ rất sâu, khi thức dậy thường chậm chạp, mệt mỏi. Con người thuộc loại này thường thông minh nhưng chậm phản ứng, hành động chậm, khó thích nghi với điều kiện sống mới.

2.3. Loại mạnh, không cân bằng

Ở các cá thể thuộc loại này, quá trình hưng phấn và ức chế đều mạnh nhưng hai quá trình này mạnh không bằng nhau, thường thì quá trình hưng phấn mạnh và chiếm ưu thế, quá trình ức chế yếu hơn. Do đó, phản xạ có điều kiện được thành lập rất nhanh và dễ dàng, cường độ phản xạ cao nhưng không bền vững; ức chế trong kém nên hoạt động thần kinh thường không ổn định, định hình dễ thay đổi. Phản ứng thường hay bộc lộ quá mức và cũng chóng ngừng. Con người thuộc loại này thường có phản ứng nhanh, mạnh nhưng xốc nổi, thiếu kiên trì và chóng chán.

2.4. Loại yếu

Ở các cá thể thuộc kiểu này, quá trình hưng phấn và ức chế đều yếu, khi hoạt động tế bào thần kinh chóng kiệt sức, dễ chuyển sang ức chế ngoài, ức chế trong rất kém. Do đó, khó thành lập phản xạ có điều kiện; phản ứng thường bấp bênh, không bền vững, con vật tỏ ra yếu hèn và nhút nhát trong hành vi. Con người thuộc loại này thường nhút nhát, kém bản lĩnh, tiếp thu chậm.

3. Các loại hình thần kinh ở người

Ở người, ngoài các thuộc tính của hai quá trình thần kinh cơ bản là hưng phấn và ức chế, còn có hệ thống tín hiệu thứ hai. Do sự liên hệ giữa hệ thống tín hiệu thứ nhất và hệ thống tín hiệu thứ hai mà ở người mang những đặc điểm mới về loại hình thần kinh, khác với động vật. Dựa vào mối tương quan giữa hai hệ thống tín hiệu, Pavlov chia thành ba loại thần kinh riêng cho người.

3.1. Loại nghệ sĩ

Ở những người thuộc loại này, trong hoạt động thần kinh cấp cao của họ, hệ thống tín hiệu thứ nhất chiếm ưu thế. Cho nên, họ có khả năng cảm thụ các sự vật, hiện tượng bên ngoài một cách sắc nét, rõ ràng, trọn vẹn và có khả năng tái hiện chúng bằng hình ảnh, bằng biểu tượng. Họ nhận thức thế giới qua cảm giác, cảm xúc. Cơ sở của hoạt động và tư duy là kinh nghiệm trực tiếp, cảm tính chứ không phải là kiến thức khoa học đã được phân tích và khái quát hoá. Họ dễ thay đổi tâm tư, vui buồn do ảnh hưởng trực tiếp của cảm tính. Họ có khả năng về nghệ thuật như các nhạc sĩ, họa sĩ, thi sĩ...

Dạng cực đoan của loại này là những người sống mơ mộng hoặc quá thực dụng.

3.2. Loại bác học

Ở những người thuộc loại bác học (loại lí trí), trong hoạt động thần kinh cấp cao của họ, hệ thống tín hiệu thứ hai chiếm ưu thế. Họ xem xét, nhận thức thế giới khách quan qua hệ thống tín hiệu thứ hai, tức là qua ngôn ngữ và óc phán đoán phân tích và tổng hợp của mình. Do đó, họ có khả năng lập luận giỏi, khái quát hoá cao. Ví dụ, các chính trị gia, các nhà khoa học lý thuyết...

Dạng cực đoan của loại này là những người theo chủ nghĩa giáo điều, hay “lý luận suông”. Họ sống thiên về thế giới trừu tượng mà họ lầm tưởng là hiện thực.

3.3. Loại trung gian

Ở những người thuộc loại này trong hoạt động thần kinh cấp cao không một hệ thống tín hiệu nào chiếm ưu thế rõ rệt, họ cảm thụ màu sắc, hình tượng một cách tương đối cụ thể và trung thực, đồng thời cũng có khả năng phân tích tổng hợp trừu tượng. Ở thời điểm nào đó, có thể hệ thống tín hiệu này hay hệ thống tín hiệu kia hoạt động mạnh mẽ hơn, nhưng nói chung thì chúng cân bằng nhau. Đây là loại thần kinh phổ biến ở đa số cá nhân.

4. Tính chất tương đối của loại hình thần kinh

Mặc dù có sự phân chia các loại thần kinh như vậy, nhưng trong thực tế, có những cá thể có dạng hoạt động thần kinh không biểu hiện rõ rệt đặc điểm của một loại nào cả. Chúng mang tính chất trung gian giữa các loại. Hơn thế nữa, đặc điểm của hoạt động thần kinh là kết quả của

sự tác động qua lại giữa các đặc điểm di truyền, bẩm sinh và các tính tập nhiễm do ảnh hưởng của môi trường sống cho nên loại hình thần kinh không phải là bất di bất dịch.

Các kết quả thí nghiệm và sự quan sát thực tế đã cho thấy các đặc điểm di truyền bị thay đổi rất nhiều tùy thuộc vào điều kiện sống. Do đó, có thể làm thay đổi loại hình thần kinh bằng cách sử dụng các điều kiện thực nghiệm khác nhau: chẳng hạn, một đàn chó con cùng bố, mẹ, chia làm hai nhóm nuôi trong những điều kiện khác nhau. Một nhóm nuôi trong chuồng và một nhóm sống tự do. Kết quả là nhóm được nuôi trong chuồng tỏ ra lờ mờ, nhút nhát hơn, còn nhóm tự do thì nhanh nhẹn, láu lỉnh và "khôn" hơn.

Khái niệm loại hình thần kinh không chỉ giới hạn ở hoạt động của vỏ não, mà nó còn thể hiện ở hoạt động của các cơ quan khác. Sự hoạt động, trạng thái cấu trúc và chức năng của các cơ quan này cũng ảnh hưởng tới biểu hiện của hoạt động thần kinh. Loại hình thần kinh còn là kết quả của quá trình luyện tập và chịu ảnh hưởng của kinh nghiệm lịch sử và kinh nghiệm xã hội. Do đó, loại hình thần kinh không phải là bất di, bất dịch mà có thể thay đổi dưới tác động của sự rèn luyện. Chủ tịch Hồ Chí Minh đã nói:

"Hiện dĩ phải đầu là tính sẵn

Phản nhiều do giáo dục mà nên".

Ngoài ra, một số dược phẩm cũng có ảnh hưởng đến loại hình thần kinh:

- Thuốc an thần (ở dạng muối Brom) có tác dụng tăng tốc độ thành lập ức chế và tăng quá trình tập trung của ức chế nên hạn chế sự lan tỏa của ức chế, làm cho cảm ứng dương tính rõ nét.

- Cafein lại có tác dụng tăng quá trình hưng phấn.

- Rượu (chất cồn trong rượu) làm giảm quá trình ức chế nên gây ấn tượng làm tăng hưng phấn. Với liều lượng cao, rượu làm cho các tế bào vỏ não bị ức chế, làm giảm vai trò của vỏ não với các trung khu dưới vỏ nên ý thức bị lệch lạc, mất tự chủ, do đó phản ứng và hành động bị sai quy luật. Sau đó là trạng thái ức chế hoàn toàn (ngủ mê mệt).

- Nicotin (trong thuốc lá, thuốc Lào): với liều lượng ít làm tăng quá trình hưng phấn; liều lượng nhiều làm cho khoảng cách giữa hưng phấn và ức chế xa nhau.

VIII. MỘT SỐ ĐẶC ĐIỂM HOẠT ĐỘNG THẦN KINH CẤP CAO Ở CON NGƯỜI

Theo I. P. Pavlov các quy luật hoạt động phản xạ có điều kiện ở các động vật cũng là các quy luật hoạt động thần kinh cấp cao của con người. Tuy vậy, ở người có hệ thống tín hiệu thứ hai, vì vậy những biểu hiện về các quy luật chung trong hoạt động thần kinh cấp cao ở người và các động vật có khác nhau.

Các công trình nghiên cứu đã đi đến nhận xét rằng đặc điểm đặc trưng trong hoạt động thần kinh cao cấp ở người là sự xuất hiện của hai hệ thống tín hiệu thứ nhất và thứ hai.

1. Sự xuất hiện của hệ thống tín hiệu trong hoạt động thần kinh cao cấp ở người

- Các hoạt động thần kinh cấp cao ở người có sự khác biệt so với các động vật. Nguyên nhân không chỉ do sự phát triển và hoàn thiện của não bộ cũng như các chức năng của nó trong quá trình tiến hoá của thế giới động vật, mà còn do sự xuất hiện ở loài người những cơ chế hoạt động sinh lý mới. Các cơ chế này được hình thành trong quá trình sống và lao động như: tiếng nói là phương tiện để giao tiếp giữa người với nhau.

- Do vậy, ở con người trong hoạt động thần kinh cấp cao đã có sự tham gia của hai hệ thống tín hiệu: một hệ thống các tín hiệu bao gồm các kích thích tự nhiên (lý, hoá, sinh) đã được Pavlov gọi là hệ thống tín hiệu thứ nhất, và một hệ thống khác (tiếng nói) chỉ có ở con người được Pavlov gọi là hệ thống tín hiệu thứ hai.

- Vì có hai hệ thống tín hiệu, nên ngoài các phản xạ có điều kiện được hình thành với các tác nhân thuộc hệ thống tín hiệu thứ nhất, còn có các phản xạ có điều kiện được hình thành với tiếng nói.

- Trong não bộ, ngoài sự tác động qua lại giữa kích thích tự nhiên, còn có sự tác động qua lại giữa tiếng nói và các kích thích tự nhiên. Do vậy, hoạt động thần kinh cao cấp ở con người là rất phong phú và phức tạp hơn nhiều so với các loài động vật. Vì có thêm tiếng nói và chữ viết nên sự tư duy của con người khác hẳn so với động vật. Loài người qua hệ thống ngôn ngữ có thể hình dung được các sự kiện, hiện tượng của thế giới khách quan mà không cần tiếp xúc trực tiếp với chúng, qua ngôn ngữ con người đã có khả năng tư duy trừu tượng. Trong khi đó ở động vật bậc cao cũng chỉ có khả năng tư duy cụ thể. Ví dụ, con chó hay ăn vụng đã bị chủ quát cho nhiều lần, sau đó chỉ thấy chủ cầm roi là bỏ chạy.

2. Các đặc điểm sinh lý chủ yếu của tiếng nói

- Theo các nhà sinh lý học thì tiếng nói cũng là một tác nhân kích thích vì tiếng nói đã được vỏ não tiếp nhận thông qua hoạt động của các cơ quan cảm giác (trong đó có cơ quan cảm giác thính giác, thị giác và xúc giác). Khi ta nói và viết thì cần có sự tham gia của cơ quan cảm giác vận động.

Do vậy, tiếng nói là một tác nhân kích thích, một tín hiệu, nhưng không đơn giản như các tín hiệu tự nhiên như ánh sáng và âm thanh...

2.1. Tiếng nói có chức năng qua nội dung và ý nghĩa của nó

Đặc điểm này có thể thấy rõ qua thí nghiệm sau: tiến hành thí nghiệm thành lập phản xạ chớp mắt có điều kiện bằng tiếng nói "tốt" và củng cố nó bằng cách cho luồng không khí thổi vào mắt. Thí nghiệm được tiến hành ở một em học sinh lớp 4. Sau khi phối hợp nhiều lần giữa tiếng nói "tốt" với luồng không khí thổi vào mắt em bé sẽ xuất hiện chớp mắt có điều kiện khi ta nói "tốt". Sau đó, ta dùng các câu nói mang ý nghĩa tốt thay cho tiếng nói "tốt", ví dụ "bài kiểm tra lý của em đạt điểm 9". Ở đối tượng nghiên cứu của chúng ta cũng xuất hiện phản xạ

chớp mắt. Điều này chứng tỏ tiếng nói không tác dụng bằng âm thanh, mà bằng nội dung của nó.

- Ở nhiều loài động vật như chó, ngựa, khỉ, voi... cũng có thể thành lập được các phản xạ với một tiếng hay một câu nói ngắn (vài từ). Tuy nhiên, nếu thay đổi các từ đã dùng bằng các từ khác đồng nghĩa, thì các động tác đã tập được ở chúng hay các phản xạ có điều kiện sẽ không xuất hiện nữa. Do vậy, động tác hay phản xạ được hình thành ở chúng không phải do nội dung, mà do âm thanh của tiếng nói.

2.2. Tiếng nói có khả năng thay thế được các kích thích cụ thể

Tiếng nói của con người rất dễ nhận thấy trong cuộc sống hàng ngày. Ví dụ, nói các loại quả chua (chanh, mớ, mận và khế...) trước một số trẻ em và phụ nữ. Ta quan sát được hiện tượng tiết nước bọt ở họ giống như khi đưa các loại quả trên vào miệng. Tiếng nói gây ra được tác dụng này vì nó có mối liên hệ với các đối tượng nhất định. Dấu vết của tiếng nói và dấu vết của các vật cụ thể đã được biểu thị bằng tiếng nói có liên kết với nhau trên vỏ não thành một cấu trúc động hình. Vì vậy, cũng như các kích thích cụ thể, tiếng nói có khả năng gây hưng phấn trong cấu trúc động hình. Nhờ có khả năng thay thế tác dụng của các kích thích cụ thể của tiếng nói mà sự phản ánh hiện thực khách quan trong não được thực hiện không chỉ bằng con đường vận dụng các cảm giác trực tiếp, mà còn bằng cách vận dụng tiếng nói nữa. Nhờ khả năng này trong não đã có được khả năng là tạo ra cho con người khả năng tư duy trừu tượng.

Sự tư duy trừu tượng đã giúp cho con người nhận thức được thực tiễn khách quan mà không cần tiếp xúc trực tiếp với nó. Tuy vậy, nhận thức đó đạt đến mức nào là còn phụ thuộc vào sự phản ánh thực tiễn khách quan bằng tiếng nói đã đạt mức chính xác và đầy đủ đến đâu. Nhiều trường hợp chúng ta đã có những nhận thức sai về thực tiễn, vì thực tiễn đó chỉ được phản ánh bằng tiếng nói.

3. Sự hình thành tiếng nói ở người

- Các công trình nghiên cứu đã khẳng định sự hình thành tiếng nói - hệ thống tín hiệu thứ hai ở con người trong quá trình phát triển cá thể là giống với sự hình thành các phản xạ có điều kiện. Tiếng nói không phải là bẩm sinh mà có được là do trẻ tiếp xúc và học tập được ở người lớn. Khẳng định cho nhận định này là trường hợp các em bé bị lạc trong rừng và được chó sói nuôi dưỡng. Chúng hoàn toàn không biết nói và không hiểu gì về xã hội loài người...

- Các phản xạ hình thành tiếng nói bắt đầu xuất hiện ở trẻ em thường vào những tháng cuối của năm thứ nhất sau khi sinh. Thời gian này là nhờ có sự tiếp xúc với người lớn nên ở trẻ đã nhận được tiếng nói với một kích thích cụ thể nào đó. Ví dụ, người lớn bảo em bé vỗ tay đồng thời cầm hai tay em bé vỗ vào nhau, hoặc bảo em bé "mẹ kia", "bố kia" đồng thời chỉ vào người mẹ hay người cha của em bé... Thời kỳ đầu vai trò của tiếng nói chưa có tác dụng như một kích thích độc lập và chỉ có tác dụng khi được đi cùng một tác nhân cụ thể nào đó. Tiếng nói có tác dụng phối hợp với các kích thích cảm giác - vận động, với kích thích thị giác (hoàn cảnh, hình dạng), với kích thích thính giác (âm thanh và giọng nói). Vì vậy, nếu thay đổi một

trong các yếu tố của phức hợp kích thích, ví dụ, thay cho người quen là người lạ và thay cho một phòng quen thuộc bằng một phòng lạ, thì tiếng nói sẽ không gây ra phản ứng ở em bé như trước nữa. Nhờ sự lặp đi, lặp lại giữa tiếng nói với các kích thích cụ thể và các hoàn cảnh khác nhau, tiếng nói đã dần dần chiếm ưu thế, còn các kích thích cụ thể lại giảm dần với ý nghĩa của chúng. Lúc này nếu ta hỏi "mẹ đâu" mặc dù không có người mẹ ở đó và hỏi ở bất kỳ chỗ nào các em bé cũng hiểu được câu hỏi và câu trả lời.

Do vậy, một thành phần chưa có ý nghĩa trong phức hợp kích thích (tiếng nói + các kích thích cụ thể) thì tiếng nói đã trở thành tín hiệu thay thế được cho toàn bộ phức hợp kích thích. Tiếng nói đã trở thành tín hiệu có điều kiện độc lập và có khả năng thay thế cho cả hệ thống tín hiệu cụ thể.

Cơ chế chuyển tiếng nói thành kích thích độc lập có liên quan đến sự phối hợp tiếng nói với các kích thích cụ thể. Quá trình phối hợp, tiếng nói thường là cố định và các thành phần khác thì biến động. Vì vậy, hưng phấn do tiếng nói gây ra đã dần trở nên mạnh hơn và tập trung hơn so với hưng phấn do các kích thích cụ thể gây ra. Do đó mà tiếng nói bắt đầu gây ảnh hưởng theo kiểu cảm ứng âm tính đối với các thành phần khác trong phức hợp kích thích.

Quá trình chuyển tiếng nói thành tín hiệu độc lập, thành tín hiệu của các tín hiệu cụ thể, các cơ quan cảm giác (thính giác, thị giác và sau đó là xúc giác) và cơ quan cảm giác vận động đều đóng vai trò rất quan trọng. Vì vậy, các trẻ bị khiếm khuyết chức năng của cơ quan cảm giác, trước hết là chức năng của cảm giác thính giác sẽ rất khó khăn trong việc hình thành tiếng nói.

Quá trình hình thành tiếng nói còn liên quan đến sự hoàn thiện chức năng của các vùng của vỏ não, đó là các vùng Wernicke, vùng Broca và vùng đọc ở các bán cầu.

Các vùng có liên quan đến tiếng nói đã phát triển chức năng rất nhanh trong thời gian từ một đến năm tuổi, có lẽ là do quá trình in vết (imprinting) của tiếng nói trong các cấu trúc nói trên. Nhờ vậy mà đến năm tuổi các em đã nói thạo tiếng mẹ đẻ.

IX. CẢM XÚC

1. Khái niệm về cảm xúc

Các hiện tượng về tâm lý học là một trong các hình thức phản ánh về thế giới hiện thực khách quan. Tuy vậy, khác với các quá trình nhận thức cảm xúc phản ánh hiện thực khách quan qua các rung động chứ không phản ánh qua các dạng cảm giác, hình tượng, biểu tượng và khái niệm...

Cảm xúc là thái độ chủ quan của con người (hay động vật) đối với các sự vật và hiện tượng của thế giới xung quanh. Có những sự kiện, hiện tượng sẽ làm cho người ta phấn khởi, vui mừng... ngược lại, có những sự kiện, hiện tượng đã làm cho người ta bức tức, buồn chán... lại có sự kiện, hiện tượng làm cho người ta thờ ơ, lãnh đạm... Cảm xúc cũng là sự phản ánh trong não

bộ những rung động hiện thực (thái độ của con người đối với các kích thích có ý nghĩa nhất định đối với cơ thể).

Con người khi cảm xúc, thường xuất hiện các biến đổi về tâm - sinh lý như thay đổi nét mặt, sắc mặt, biến đổi nhịp tim và nhịp hô hấp...

2. Phân loại cảm xúc

Dựa vào những biến đổi chủ yếu về sinh lý do các cảm xúc gây ra, có thể chia cảm xúc thành: cảm xúc cường và cảm xúc nhược. Cảm xúc cường là những cảm xúc có tác động làm tăng cường các hoạt động của cơ thể. Cảm xúc nhược là những cảm xúc có tác dụng làm kìm hãm các hoạt động của cơ thể.

Căn cứ vào mức độ phức tạp và nội dung người ta còn chia cảm xúc thành cảm xúc thấp và cảm xúc cao. Cảm xúc thấp là những cảm xúc được phát sinh trên cơ sở các phản xạ không điều kiện và liên quan đến hoạt động của tín hiệu thứ nhất và có tính chất sinh học nhiều hơn so với cảm xúc cao. Cảm xúc cao xuất hiện trên cơ sở các phản xạ có điều kiện và được xây dựng trên thượng tầng các cảm xúc cấp thấp cùng với sự tích lũy kinh nghiệm của cá thể trong cuộc sống. Cảm xúc cao chỉ có ở người, ví dụ ta rung động khi nhìn một bức tranh, khi nghe một bản nhạc...

3. Cơ sở sinh lý học của cảm xúc

Cảm xúc có được là do các kích thích từ môi trường sống tác dụng lên các thụ cảm thể của cơ thể và lên các tận cùng của các cơ quan cảm giác nằm trong não bộ. Mọi quá trình sinh lý được phát sinh khi cảm xúc là các phản xạ. Trung khu của các phản xạ này là ở vỏ não vùng trán, qua các trung khu thần kinh dinh dưỡng, hệ limbic và thể lưới. Hưng phấn từ các trung khu này truyền theo các dây thần kinh dinh dưỡng đã có tác dụng làm thay đổi các chức năng của các cơ quan bên trong cơ thể, gây tác dụng dinh dưỡng lên hệ cơ xương và có tác dụng chuyển vào máu các hoocmon, các chất trung gian hoá học và các chất được tạo ra trong quá trình chuyển hoá vật chất trong cơ thể. Các chất này, đến lượt nó lại có tác động lên các cơ quan do hệ thần kinh dinh dưỡng chi phối.

Các thí nghiệm đã xác nhận vai trò của não trung gian, não giữa, não khứu giác và các nhân trong hệ limbic trong việc điều hoà các phản ứng cảm xúc.

Nếu kích thích hay phá huỷ các trung khu nói trên sẽ gây ra các phản ứng như: giận dữ, lo lắng, sợ hãi, hài lòng... Ví dụ, phá huỷ phần trước vùng dưới đồi, quan sát được ở con vật thí nghiệm phản ứng tấn công, giận dữ. Con vật trở nên hung hăng, mở rộng đồng tử, dựng lông, dương vuốt, nhe răng, đập đuôi, găm giữ.... Kích thích dòng điện vào vùng đồi cũng gây các phản ứng tương tự. Phá huỷ các cấu trúc này của vùng dưới đồi các phản ứng trên không xuất hiện nữa. Ngược lại, kích thích phần sau vùng dưới đồi hay phức hợp hạnh nhân con vật sẽ sợ hãi, tìm cách chạy trốn, hoặc trở nên "dễ bảo".

Với con người, kích thích một số cấu trúc hệ limbic cũng gây được cảm giác dễ chịu hoặc cảm giác khó chịu, tùy theo cấu trúc được kích thích. Ví dụ: kích thích vào phức hợp hạnh nhân

sẽ gây ra cảm giác sợ hãi, lo lắng hoặc tức giận, còn cắt bỏ hồi dai lại làm giảm sợ hãi, giảm tức giận, đồng thời còn gây được cảm giác phấn chấn.

Do vậy, cơ sở sinh lý của cảm xúc là các phản xạ được thực hiện có sự tham gia các cấu trúc của não bộ, trong đó có vỏ não vùng trán và các cấu trúc dưới vỏ (hệ limbic, vùng dưới đồi và thể lưới).

X. TRÍ NHỚ

1. Khái niệm về trí nhớ

Đã có khá nhiều tiến bộ trong các nghiên cứu về trí nhớ của con người, nhưng chưa có một định nghĩa thống nhất nào về trí nhớ. Có tác giả cho rằng: "trí nhớ là sự duy trì được các thông tin khi tín hiệu đã ngừng tác dụng. Các thông tin này có thể được sử dụng để tác động với các tín hiệu tiếp theo". Có tác giả lại cho rằng: "trí nhớ là sự biến đổi một cách bền vững trong cấu trúc thần kinh". Biến đổi này được duy trì trong suốt đời sống của cá thể, đã được phát sinh dưới ảnh hưởng của những sự kiện có ý nghĩa sống còn đối với cơ thể và sau đó cho phép con vật và con người nhận biết được các sự vật hiện tượng tương tự (Pettgri).

2. Các loại trí nhớ của con người

Có nhiều căn cứ để phân loại trí nhớ:

2.1. Dựa vào các quá trình hình thành

Người ta chia trí nhớ thành các loại như sau:

a. Trí nhớ hình tượng: đã được hình thành trên cơ sở những biểu tượng về các sự vật và các đối tượng cụ thể như: một con người, một bức tranh, một âm thanh nào đó. Nhưng tùy theo các cơ quan tiếp nhận các tín hiệu và hình thành trí nhớ, người ta còn phân ra trí nhớ hình tượng thị giác, thính giác, xúc giác, khứu giác hay vị giác.

b. Trí nhớ vận động: đã được hình thành trên cơ sở thực hiện những động tác cụ thể. Ví dụ: đá bóng, cưỡi dật, đánh đàn ... Trong quá trình lao động, học tập, nhờ có trí nhớ vận động mà ta có thể hình thành được các kỹ năng, kỹ xảo trong nhiều loại nghề nghiệp khác nhau.

c. Trí nhớ cảm xúc: đã được hình thành trên cơ sở của các kích thích có khả năng để gây ra các phản ứng về cảm xúc như: vui, buồn, thoải mái ... Các tác nhân có thể gây ra trí nhớ cảm xúc là các tín hiệu cụ thể.

d. Trí nhớ logic: (ngôn ngữ) đã được hình thành khi có tiếp nhận ngôn ngữ (tiếng nói, chữ viết ...). Đặc điểm của trí nhớ logic là tín hiệu tiếp nhận được không phải là những hình tượng cụ thể, không phải là âm thanh... mà là những từ, những câu có nội dung, ý nghĩa nhất định.

+ **Trí nhớ phản xạ có điều kiện:** đã được hình thành khi phối hợp kích thích có điều kiện với kích thích không điều kiện.

2.2. Theo thời gian tồn tại của trí nhớ trong não đã chia ra:

a. *Trí nhớ ngắn hạn*: là trí nhớ trong một thời gian rất ngắn (khoảng mấy giây đến mấy phút) như trường hợp nhớ số điện thoại.

b. *Trí nhớ trung hạn*: là trí nhớ được duy trì trong khoảng vài ngày đến vài tuần như trường hợp nhớ các công thức toán, lý, hoá.

c. *Trí nhớ dài hạn*: là trí nhớ có thể được duy trì trong nhiều năm hay suốt đời.

Ở cá chỉ có trí nhớ ngắn hạn, ở bò sát thời gian nhớ dài hơn (trung hạn), còn ở chim đã có trí nhớ dài hạn. Trong số các động vật có vú, ba loại trí nhớ ngắn hạn, trung hạn, và dài hạn đạt mức tốt nhất ở khỉ.

2.3. Theo các quá trình hình thành người ta còn chia ra:

+ *Trí nhớ chủng loại phát sinh*: là trí nhớ được di truyền từ thế hệ này đến thế hệ khác, ví dụ, động vật mới sinh đã biết tìm đến vú mẹ để bú.

+ *Trí nhớ cá thể phát sinh*: là trí nhớ chỉ được hình thành trong quá trình phát triển cá thể.

3. Các cấu trúc của não liên quan đến trí nhớ

- Nhiều công trình nghiên cứu gần đây cho thấy các cấu trúc của não có liên quan đến trí nhớ là vỏ não và hệ limbic. Đặc biệt là hệ limbic với các vùng sau như: hồi đai, hồi cá ngựa... Các vùng vỏ não liên quan với trí nhớ là các vùng vỏ não liên hợp trong đó có vùng trán.

- Mỗi vùng trên vỏ não có vai trò sinh lý khác nhau đối với sự duy trì về trí nhớ như nếu hồi đai bị tổn thương thì gây rối loạn quá trình phục hồi về trí nhớ... Phức hợp hạnh nhân bị tổn thương thì thời gian duy trì trí nhớ sẽ ngắn lại. Hồi cá ngựa bị tổn thương các rối loạn về trí nhớ sẽ rất trầm trọng có thể mất trí nhớ ngắn hạn, không nhớ được những sự kiện vừa xảy ra...

Do vậy, trí nhớ có liên quan với nhiều vùng của não bộ, nên cơ thể khi cắt bỏ nhiều vùng não (ở động vật) cũng không làm mất hoàn toàn trí nhớ.

4. Các cơ chế hình thành trí nhớ

4.1. Cơ chế hình thành trí nhớ ngắn hạn

- Phần lớn các nhà nghiên cứu khẳng định rằng trí nhớ ngắn hạn liên quan đến sự tuần hoàn của các xung động thần kinh trong các vòng hay các chuỗi nơron và do quá trình khử cực kéo dài tại các synap thuộc các vòng hay các chuỗi nơron đó.

- Các luồng xung động thần kinh trong các vòng nơron dễ bị ức chế do ảnh hưởng của nhiều yếu tố. Vì vậy, trí nhớ ngắn hạn bị mất đi khi não bị tổn thương, bị làm lạnh và bị tác dụng của các thuốc gây mê...

- Sự tuần hoàn các xung động thần kinh ở các vòng nơron không bị ảnh hưởng của các chất có tác dụng ức chế sự tổng hợp ARN, protein và các chất trung gian hoá học.

4.2. Cơ chế hình thành trí nhớ trung gian

- Trí nhớ trung gian được hình thành là do có sự thay đổi tạm thời các quá trình lý - hoá ở tận cùng thần kinh trước synap cũng như ở màng sau synap, đã tạo điều kiện dẫn truyền các xung động thần kinh trong một thời gian dài (vài tháng).

- Các thí nghiệm đã cho thấy, nếu chỉ kích thích vào sợi thần kinh cảm giác thì sau vài ba lần kích thích, hưng phấn sẽ không tiếp tục truyền qua xinap nữa. Đó là hiện tượng quen với kích thích. Nhưng nếu ta cho tác dụng phối hợp kích thích dây thần kinh cảm giác với kích thích vào tận cùng sợi thần kinh truyền cảm giác đau (tận cùng trên màng trước synap cảm giác) hưng phấn sẽ được dẫn truyền liên tục qua xinap cảm giác. Điều này chứng tỏ dấu vết của kích thích (trí nhớ) được duy trì lâu dài.

Các biến đổi các quá trình lý - hoá ở synap thuộc sợi thần kinh cảm giác diễn ra như sau:

+ Serotonin - chất dẫn truyền xung động thần kinh qua synap, truyền cảm giác đau có tác dụng hoạt hoá adenylatcyclaza trên màng trước synap: cảm giác, chất adenylatcyclaza tác động lên ATP hay GTP và tạo ra AMP_c và GMP_c. Các chất này sẽ hoạt hoá các protein - kinaza và gây ra quá trình phosphoryl hoá một protein là thành phần của kênh canxi trên màng của tận cùng sợi thần kinh cảm giác. Kênh canxi mở, các ion Ca⁺⁺ tiếp tục từ ngoài sẽ qua màng vào trong, ngăn chặn các ion K⁺ qua màng. Vì vậy, quá trình phục hồi trạng thái phân cực của màng bị chậm lại (quá trình khử cực màng kéo dài nên hưng phấn có thể tiếp tục truyền qua synap).

+ Các ion Ca⁺⁺ ngoài các tác dụng nói trên, còn có tác dụng là hoạt hóa các proteinkinaza phụ thuộc canxi. Các proteinkinaza này sẽ giải phóng các receptor glutamat khỏi sự ức chế của một protein của màng là phodrin. Được giải phóng khỏi ức chế, các receptor glutamat sẽ kết hợp với chất dẫn truyền qua synap đã góp phần kéo dài quá trình dẫn truyền qua xinap.

+ Các xung động thần kinh truyền đến còn tác dụng lên các neuropeptit có sẵn ở tận cùng trước synap. Tùy theo chất dẫn truyền ở màng trước synap mà các neuropeptit ở đây có khác nhau như chất dẫn truyền ở synap là axetycholin thì các neuropeptit ở đây là enkephalin, luliberin và vasonitertinal peptit, còn chất dẫn truyền ở xinap là serotonin thì các neuropeptit ở đây là chất P, thyreoliberin, cholecystokinin. Khi được hoạt hoá bởi các xung động truyền đến, các neuropeptit sẽ làm tăng khả năng dẫn truyền qua synap, cũng có nghĩa là làm tăng thời gian mở đường qua synap.

Do vậy, cơ chế hình thành trí nhớ trung hạn là khử cực màng kéo dài, tạo điều kiện cho các xung động thần kinh truyền qua synap trong thời gian dài.

4.3. Cơ chế hình thành trí nhớ dài hạn

- Cơ chế hình thành trí nhớ dài hạn cũng là các quá trình biến đổi lý - hoá ở màng trước và màng sau synap giống như cơ chế hình thành trí nhớ trung hạn, nhưng còn có quá trình để tạo ra các protein mới (chất giữ trí nhớ).

- Các công trình nghiên cứu ở chuột đã cho thấy, sự tuần hoàn các xung động thần kinh trong các vòng nơron (kéo dài khoảng 30 - 50 phút) đã làm thay đổi các protein và ARN trong

thân các nơron và các synap. Vì vậy, trí nhớ ngắn hạn được chuyển thành trí nhớ dài hạn. Sự chuyển trí nhớ ngắn hạn thành trí nhớ dài hạn được gọi là quá trình củng cố, nó được hình thành trong một thời gian nhất định và phụ thuộc vào các đặc điểm của phản xạ, thời gian và cường độ của kích thích, vào trạng thái chức năng của các cấu trúc liên quan với trí nhớ trong não bộ, và vào các đặc điểm di truyền.

Thí nghiệm đầu tiên phát hiện chất liên quan với trí nhớ là thí nghiệm của Mc. Connel tiến hành thành lập phản xạ có điều kiện trên giun dẹp. Kích thích có điều kiện là ánh sáng, kích thích củng cố là dòng điện chạy qua hai điện cực đặt trong bể nước, trong đó có con giun dẹp. Sau khi phản xạ có điều kiện đã được hình thành, tác giả đã cắt đôi con giun và chờ cho hai nửa của con giun tái sinh thành hai con giun mới, sau đó đem hai con giun mới này kiểm tra xem chúng có phản xạ có điều kiện hay không. Kết quả đã cho thấy cả hai con giun này đều xuất hiện phản xạ đối với kích thích ánh sáng (con giun sẽ co lại như khi bị điện giật).

Như vậy, chất gì đó đã có khả năng nhớ được phản xạ có điều kiện trong cơ thể con giun? Khi cắt những con giun đã được thành lập phản xạ có điều kiện thành từng mảnh và cho những con giun khác ăn. Kết quả là ở những con giun được ăn những mảnh của con giun đã phản xạ có điều kiện đều xuất hiện phản xạ với ánh sáng ngay từ lần tác dụng thứ nhất (không cần luyện tập).

- Thí nghiệm thành lập phản xạ tìm thức ăn trong mê lộ của chuột do Hyden tiến hành cũng xác nhận có sự tổng hợp protein mới trong não chuột sau khi thành lập phản xạ. Nghĩa là, chuột nhớ được đường chạy trong mê lộ là do có chất giữ được trí nhớ được hình thành trong não.

Các công trình nghiên cứu của nhiều tác giả như Krebs, Smirov... cũng đã khẳng định rằng trong quá trình thành lập phản xạ có điều kiện ở động vật đã có sự tăng hàm lượng ARN và protein trong các nơron và trong các neuroglia thuộc các cấu trúc của não bộ (vỏ não và hippocampus).

Khi dùng các chất có tác dụng ức chế sự tổng hợp protein đã cho thấy không thể hình thành được các phản xạ có điều kiện và đi đến kết luận rằng quá trình hình thành phản xạ có điều kiện có liên quan với sự hình thành chất lưu giữ trí nhớ và còn được gọi là engram nhớ.

Các nghiên cứu về hoá - tế bào thần kinh của nhiều tác giả (Nelb. Konorski, Eccles, Ratlidge, Bengelsgorf... cho rằng trong quá trình hình thành các phản xạ có điều kiện trong não của động vật đã có sự tăng số lượng các synap hoạt động, tăng tiết chất dẫn truyền qua synap... tăng các nhánh ở tận cùng sợi thần kinh (để tạo thêm các synap mới)... Tất cả những biến đổi về cấu trúc này đều dẫn đến một cơ chế chung là mở đường qua synap và tạo điều kiện để các xung động thần kinh truyền từ nơron này đến nơron khác.

Sự dẫn truyền liên tục các xung động thần kinh qua synap đã làm thay đổi vị trí các nucleotit trong ARN thông tin (chất tham gia vào quá trình tổng hợp protein). Mã tổng hợp

protein này được duy trì trong thân neuron và synap để tái tổng hợp protein "trí nhớ" mới thay cho các protein "trí nhớ" bị mất đi trong hoạt động sống của cá thể. Hàng ngày có đến hàng chục ngàn neuron bị thoái hoá, nhưng trí nhớ không bị suy giảm. Tuy vậy, ở tuổi 60 trở lên trí nhớ đã giảm dần. Điều này chắc chắn có liên quan với các quá trình tổng hợp và phân giải các ARN và các protein vì hoạt tính của ribonucleaza - chất phân giải ARN tăng lên theo tuổi. Đến tuổi 60 hoạt động của enzym này tăng lên khoảng 45% so với người ở tuổi 20.

CÂU HỎI ÔN TẬP

1. Nêu các học thuyết về phản xạ trước Pavlov.
2. Trình bày các nguyên tắc cơ bản của học thuyết Pavlov về phản xạ có điều kiện.
3. Phân tích vai trò của PXCĐK trong quá trình thích ứng cá thể.
4. Phân tích các đặc điểm của phản xạ có điều kiện (PXCĐK).
5. Cơ chế phân tử của đường liên lạc tạm thời (cơ chế nhớ).
6. Quan điểm của Pavlov về cơ chế thành lập PXCĐK.
7. Trình bày thuyết hệ thống chức năng của Anokhin.
8. Trình bày các điều kiện để hình thành phản xạ có điều kiện.
9. Dựa trên những cơ sở nào để phân loại PXCĐK.
10. Phân tích các điều kiện hình thành phản xạ có điều kiện.
11. So sánh phản xạ có điều kiện và phản xạ không điều kiện.
12. Nêu các ứng dụng của PXCĐK trong thực tiễn.
13. So sánh ức chế ngoài và ức chế trong của phản xạ có điều kiện.
14. Phân loại các ức chế ngoài.
15. Phân loại các ức chế trong và nêu ý nghĩa sinh học của chúng.
16. Mối liên quan giữa các ức chế như thế nào?
17. Phân tích bản chất của giấc ngủ.
18. Khi ngủ cơ thể có những thay đổi như thế nào?
19. Giải thích hiện tượng chiêm bao ở người.
20. Nêu các qui luật hoạt động của thần kinh cấp cao.
21. "Bất cứ một kích thích nào khi đã gây nên một điểm hưng phấn trên vỏ não mà kéo dài thì sớm hay muộn hưng phấn sẽ chuyển thành ức chế rồi dẫn đến trạng thái buồn ngủ và đến giấc ngủ". Vì sao? Điều này có ý nghĩa gì?
22. Hệ thống tín hiệu thứ nhất là gì? Những khác biệt của chúng so với hệ thống tín hiệu thứ hai.

23. Bản chất của hệ thống tín hiệu thứ hai?
24. Hệ thống tín hiệu thứ hai có vai trò gì đối với đời sống cá thể và cộng đồng.
25. So sánh các loại hình thần kinh của người và động vật.
26. Vì sao nói các loại hình thần kinh có tính chất tương đối?
27. Cơ sở sinh lý học của cảm xúc là gì?
28. Phân biệt cơ chế hình thành: trí nhớ ngắn hạn, trí nhớ trung gian và trí nhớ dài hạn.
29. Sơ đồ hoá các quá trình hoạt động thần kinh cấp cao.

TÀI LIỆU THAM KHẢO

I. TIẾNG VIỆT

1. Bộ môn Sinh lý học, Sinh lý học y khoa. Trường Đại học Y khoa thành phố Hồ Chí Minh, 1996.
2. Bộ môn sinh lý. Trường Đại học Y Hà Nội. *Bài giảng sinh lý học*. Nxb Y học, Hà Nội, 1990.
3. Phạm Thị Trân Châu, Trần Thị Ánh. *Hoá sinh học*. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 1998.
4. Đinh Quế Châu, Dương Hữu Long và Nguyễn Thượng Hiền. *Giải phẫu - sinh lý*. Nxb Y học, Hà Nội, 2000.
5. Nguyễn Lân Dũng. *Em biết gì về cơ thể con người*. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 1998.
6. Nguyễn Trí Dũng. *Phôi thai học người*. Nxb ĐHQG, thành phố Hồ Chí Minh, 2001.
7. Trịnh Bình Dy (chủ biên) và cs. *Sinh lý học tập 1*. Nxb Y học, Hà Nội, 1998.
8. Trịnh Bình Dy (chủ biên) và cs. *Sinh lý học tập 2*. Nxb Y học, Hà Nội, 2000.
9. Phạm Phan Địch (chủ biên) và cs. *Mô học*. Nxb Y học, Hà Nội, 1998.
10. Trịnh Hữu Hằng, Đỗ Công Huỳnh. *Sinh lý người và động vật*. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 2001.
11. Nguyễn Như Hiền (chủ biên) và cs. *Sinh học người*. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 2001.
12. Nguyễn Như Hiền, Trịnh Xuân Hậu. *Tế bào học*. Nxb ĐHQG Hà Nội, 2000.
13. Mai Văn Hưng. *Sinh học phát triển cá thể động vật*. Nxb ĐHSP, Hà Nội 2002.
14. Mai Văn Hưng. *Giáo trình thực tập sinh lý người và động vật*. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 2004.
15. J. H. Green. *Sinh lý học lâm sàng cơ sở*. Nxb Y học Hà Nội, 2001.
16. Hà Huy Khôi. *Dinh dưỡng trong thời kỳ chuyển tiếp*. Nxb Y học, Hà Nội, 2001.
17. Nguyễn Ngọc Lanh. *Sinh lý người*. Tập 1, 2, 3 và 4. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 1998.

18. Nguyễn Ngọc Lanh. *Sinh lý học con người*. Tập 6,7, 8 và 16. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 1999.
19. Nguyễn Ngọc Lanh. *Sinh lý học con người*. Tập 5, 9 và 10. Nxb Khoa học và Kỹ thuật, Hà Nội, 2000.
20. Seang Lintan - Howards Jacobs. *Hỏi đáp vô sinh*. Nxb Y học Hà Nội, 1999.
21. Lê Quang Long. *Sinh lý học động vật và người*. Tập 1,2. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 1986.
22. Lê Quang Long (chủ biên) và cs. *Bài giảng sinh lý người và động vật*. Tập 1,2. Nxb ĐHQG Hà Nội, 1996.
23. Lê Quang Long. *Hỏi đáp sinh lý người*. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 1997.
24. Lê Quang Long. *Tóp ten sinh học 2000*. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 2000.
25. Nguyễn Quang Mai (chủ biên) và cs. *Giải phẫu-sinh lý người, tập 1* tái bản. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 2002.
26. Nguyễn Quang Mai (chủ biên) và cs. *Sinh lý vật nuôi*. Nxb ĐHSP, Hà Nội, 2003.
27. Nguyễn Quang Mai (chủ biên) và cs. *Giải phẫu-sinh lý người*, tái bản. Nxb Giáo dục Hà Nội, 2002.
28. Nguyễn Quang Mai (chủ biên) và cs. *Thực hành giải phẫu-sinh lý người, tập 2* tái bản. Nxb Giáo dục, Hà Nội, 2001.
29. Nguyễn Bình Minh. *Tìm hiểu cơ thể học - giới tính và sinh sản*. Nxb Tổng hợp Đồng Nai, 1998.
30. Đoàn Xuân Muợu. *Miễn dịch học và AIDS*. Nxb Y học, Hà Nội, 2000.
31. Phan Cự Nhân (chủ biên) và cs. *Sinh học đại cương tập 1,2*. Nxb ĐHQG, Hà Nội, 1997.
32. Nguyễn Hữu Nhân - Hoàng Quý Tĩnh. *Sinh học người*. NxbKH&KT, 2009.
33. Trần Xuân Nhĩ. *Giải phẫu sinh lý người*. Nxb giáo dục, Hà Nội, 1982.
34. Nguyễn Tấn Gi Trọng. *Sinh lý học*. Tập 1,2. Nxb Y học Hà Nội, 1970 - 1971.
35. Nguyễn Tấn Gi Trọng (chủ biên) và cs. *Hàng số sinh học người Việt Nam*. Nxb Y học Hà Nội, 1975.
36. Nguyễn Đặng Tường, Nguyễn Tất San, Đỗ Công Huỳnh. *Sinh lý học tập 1 và 2*. Học viện Quân y, 1979 - 1982.
37. Nguyễn Xuân Tịnh, Tiết Hồng Ngân, Nguyễn Bá Mùi và Lê Mộng Loan. *Sinh lý học gia súc*. Nxb Nông nghiệp, Hà Nội, 1996.
38. Nguyễn Văn Tri. *Đông máu ứng dụng trong lâm sàng*. Nxb Y học Hà Nội, 2000.
39. Lê Nam Trà (chủ biên) và cs. *Bàn về đặc điểm tăng trưởng người Việt Nam*, Hà Nội, 1997.
40. Dương Tuấn. *Sinh lý cá*. Nxb Nông nghiệp, Hà Nội, 1964.
41. Lê Thúc Trinh. *Hoocmon*. Nxb Y học, Hà Nội, 1997.
42. Trần Đỗ Trinh và Trần Văn Đông. *Độc diện tim*. Nxb Y học, 1999.

43. W. D. Phillips, T. J. Chilton. *Sinh học tập 1 và 2* (sách dịch). Nxb Giáo dục, Hà Nội, 1997 - 1998.
44. C. Vili. *Sinh học* (tài liệu dịch). Nxb Khoa học và Kỹ thuật Hà Nội, 1971.
45. Nguyễn Văn Yên. *Sinh học người*. Nxb ĐHQG Hà Nội, 2000.
46. Đoàn Yên. *Lão hoá*. Nxb Y học, Hà Nội, 1998.

II. TIẾNG NƯỚC NGOÀI

1. R. Berne, M. N. Levy. *Physiology*. Third Edition, Morby year book, St. Louis Baltimore - Boston - Chicago - London - Philadelphia - Sydney - Toronto, 1993.
2. A. C. Guyton, J.E. Hall. *Human physiology and Mechisms of Disease*. W.B.Sauders company, Philadelphia - London - Tonronto - Motreal - Tokyo, 1997.
3. H. Ketternmann, R. Grantyn. *Practical electron physiological methods* Wiley - Liss, New York - Chichester - Brisbane - Toronto - Singapore, 1993.
4. Willam J. Larsen Ph. D. *Human embryology*. Churchill Livingstore. New York - London - Edinburgh - Melbourne - Tokyo Published in 1993.
5. Rodr. Seeley, Ph. D. *Professor of physiology*. Idaho State University.
6. Trentd. Stephens, Ph. D. *Professor of anatomy and embryolory* Idaho State University. Mosby year book. St. Louis Baltimone - Boston - Chicago - London - Philadelphia - Sydney - Toronto, 1992.
7. Fleur . L.Stran. *Physiology a regulatory systems approach*. Macmillan publishing Co. INC New York. Collier Macmillan publishers London.
8. Kent M. Van. De Graaff. *Human Anatomy & Physiology*. Wm. C. Brown publishers, 1995.
9. Campbell, N.A., Mitchell, L.G., Reece, J.B. *Biology Concepts & Connections*. The benamin/Cummings Publishing Company, Inc. USA, 1994.
10. B.I.Balinsky. *An Introduction to Embryology*. London - Toronto, 1970.
11. Gilbert, S.F. *Developmental Biology*. 4th ed. Sinauer associates, Inc Publisher. Massachusetts, 1994.
12. George C. Kent, Larry Miller. *Comparative Anatomy of the Vertebrates*. WCB/ McGraw-Hill, 1997.
13. Jonh Blamire. *Exploring Life*, City University of New York, Brooklyn College, America, 1994.
14. John W. Hole, Jr. *Human Anatomy & Physiology*. WM. C. Brown Publishers. Oxford, England, 1993.

15. Kent .M Van De Graaf. Concepts of Human Anatomy Physiology, University of Utah. Toronto- Sydney, 1996.
16. Sandra Alter. Biology understanding life, Mosby- year book, Inc,1996.
17. Sylvia S. Mader. Biology. WCB. Chicago- London, 1996.
18. Sylvia S. Mader. Human Biology. WCB. Chicago- London, 1996.
19. Alan, S. R. A Guide to Careers in physical Anthropology. Bergin & Garvey, Westport, Connecticut, London, 2002.
20. Alphonse, Bertillon, Instructions signalétiques pour l'identification anthropométrique. Paris, 1893.
21. A. Grund et al. Association between different attributes of physical activity and fat mass in untrained, endurance - and resistance-trained men. European Journal of Applied Physiology, Volume 84, Number 4 / April, 2001.
22. Barry, Bogin. Patterns of Human growth. Cambridge University press, 1999.
23. Robert, D. Hoppa & Charles, M. FitzGerald. Human growth in the past - Studies from bones and teeth. Cambridge University Press, 1999.
24. Cho, J and Juon, HS Assessing overweight and obesity risk among Korean Americans in California using World Health Organization criteria for Asians. Johns Hopkins Bloomberg School of Public Health, Department of Health, Behavior, and Society, USA, 2001.

MỤC LỤC

Lời nói đầu	3
-------------------	---

Chương X. Sinh lý nội tiết

I. Đại cương về tuyến nội tiết và hocmon.....	5
1. Ý nghĩa sinh học của các tuyến nội tiết	5
2. Khái niệm về các tuyến nội tiết.....	5
3. Đặc tính và tác dụng sinh lý chủ yếu của các hocmon.....	8
4. Cấu tạo hóa học của các hocmon	9
5. Một số tác dụng sinh lý chủ yếu của các hocmon.....	9
6. Các cơ chế tác dụng chủ yếu của hocmon.....	10
7. Điều hoà nội tiết của vùng dưới đồi	14
8. Điều hoà sự bài tiết hocmon.....	15
II. Sinh lý của các tuyến nội tiết.....	16
1. Tuyến yên.....	16
2. Tuyến giáp trạng.....	25
3. Tuyến cận giáp trạng	29
4. Tuyến tụy nội tiết	31
5. Tuyến trên thận	38
6. Tuyến sinh dục	44

Chương XI. Sinh lý sinh sản

I. Ý nghĩa của sinh lý sinh sản	51
II. Các hình thức sinh sản chủ yếu ở động vật và con người	51
1. Sinh sản vô tính	51

2. Sinh sản hữu tính	54
III. Sinh lý sinh dục đực	57
1. Sơ lược cấu tạo hệ sinh dục đực	57
2. Sinh lý sinh dục đực	59
IV. Sinh lý sinh dục cái	66
1. Sơ lược cấu tạo hệ sinh dục cái	66
2. Sinh lý sinh dục cái	70
3. Quá trình thụ tinh	83
4. Phôi làm tổ và phát triển trong tử cung	85
5. Đẻ	88
6. Nuôi con bằng sữa mẹ	90
7. Cơ chế sinh con đực, cái	92
8. Vô sinh	96
9. Cơ sở sinh lý của việc tránh thai	98
10. Một số trường hợp sinh sản đặc biệt	102

Chương XII. Sinh lý vận động

I. Sự tiến hoá của hệ vận động	107
II. Cấu tạo và chức phận của bộ xương	108
1. Đặc điểm của bộ xương người	108
2. Cấu trúc và hoạt động của khớp xương	114
3. Các bất thường của xương-khớp	116
III. Sinh lý cơ	118
1. Phân loại cơ	118
1.1. Cơ trơn	119
1.2. Cơ vân	119
1.3. Cơ tim	120
2. Sơ lược cấu tạo và chức năng chủ yếu của cơ vân	120

2.1. Sơ lược cấu tạo của cơ vân.....	126
2.2. Các dạng cơ cơ	127
2.3. Cơ chế cơ cơ	130
2.4. Lực và công của cơ.....	135

Chương XIII. Sinh lý hưng phấn

I. Khái niệm về hưng phấn, sự kích thích, tác nhân kích thích và tính cảm thụ	143
1. Khái niệm về hưng phấn.....	143
2. Kích thích và tác nhân kích thích.....	143
3. Tính cảm thụ	144
4. Điều kiện để sinh ra hưng phấn.....	144
5. Biểu hiện ra ngoài của sự hưng phấn.....	145
II. Bản chất hiện tượng điện sinh học của hưng phấn.....	145
1. Điện tổn thương.....	146
2. Điện nghỉ ngơi.....	146
3. Điện hoạt động	147
4. Cơ chế phát sinh dòng điện sinh vật.....	148
III. Sự dẫn truyền hưng phấn	151
1. Sơ lược cấu tạo của tế bào thần kinh	151
2. Đặc điểm sinh lý chủ yếu của các sợi thần kinh	152
3. Đặc điểm hưng phấn chủ yếu của nơron	154
IV. Sự dẫn truyền hưng phấn trong các sợi thần kinh	155
1. Các quy luật dẫn truyền trong các sợi thần kinh.....	155
2. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn trên sợi thần kinh.....	157
3. Sự biến đổi của dòng điện dẫn truyền qua sợi thần kinh.....	161
4. Tốc độ dẫn truyền hưng phấn của sợi thần kinh phụ thuộc vào các yếu tố.....	161
V. Sự dẫn truyền hưng phấn qua synap.....	161
1. Cấu trúc synap.....	161
2. Đặc điểm dẫn truyền hưng phấn qua synap.....	162

3. Cơ chế dẫn truyền hưng phấn qua synap.....	164
4. Ứng dụng	166

Chương XIV. Sinh lý thần kinh

I. Chức năng và sự tiến hoá của hệ thần kinh	169
1. Chức năng sinh lý chủ yếu của hệ thần kinh	169
2. Sự tiến hoá của hệ thần kinh.....	169
II. Các nguyên tắc hoạt động cơ bản của hệ thần kinh	175
1. Nguyên tắc phản xạ	175
2. Nguyên tắc con đường chung cuối cùng	176
3. Nguyên tắc điểm ưu thế	177
4. Nguyên tắc liên hệ ngược.....	178
III. Đặc tính của các trung khu thần kinh	179
1. Sự dẫn truyền hưng phấn theo một chiều	179
2. Sự dẫn truyền hưng phấn chậm trễ ở trung ương.....	179
3. Tính không vững thấp.....	180
4. Khả năng biến đổi cường độ và nhịp xung động thần kinh.....	180
5. Hiện tượng cộng hưng phấn	180
6. Tác dụng kéo dài hưng phấn	181
7. Hiện tượng quy tụ hưng phấn	181
8. Sự biến đổi hưng tính.....	181
9. Hưng phấn và ức chế trung ương.....	181
10. Tính phản ứng đối với sự thiếu oxy và rối loạn tuần hoàn	182
IV. Cấu tạo và chức năng sinh lý của hệ thần kinh người.....	182
1. Phần thần kinh ngoại biên.....	182
2. Phần thần kinh trung ương	185

Chương XV. Sinh lý các cơ quan cảm giác

I. Đại cương về các cơ quan cảm giác.....	215
1. Khái niệm chung về các cơ quan cảm giác	215
2. Các học thuyết về cơ quan cảm giác	215

3. Các phần của cơ quan cảm giác theo Pavlov.....	216
4. Phân loại các cơ quan thụ cảm.....	216
5. Những đặc điểm cơ bản trong hoạt động của cơ quan cảm giác.....	217
6. Ngưỡng tuyệt đối và ngưỡng sai biệt.....	218
7. Mã thông tin giác quan.....	219
II. Các chức năng cơ bản của cơ quan cảm giác	220
1. Thu lượm và xử lý thông tin.....	220
2. Thông tin ngược chiều.....	221
3. Điều hoà các hoạt động của cơ thể.....	221
III. Sinh lý các cơ quan cảm giác.....	221
A. Thị giác - Mắt	221
1. Cấu tạo và chức phận của mắt	222
2. Chức năng sinh lý của mắt	226
3. Các đường dẫn truyền và trung khu thị giác.....	233
4. Các vùng thị giác trên bán cầu đại não.....	236
B. Thính giác và thăng bằng - Tai và tiền đình	237
1. Sơ lược quá trình tiến hóa của tai	237
2. Điều hòa thần kinh	237
3. Cấu tạo và chức phận của tai	238
4. Các đường dẫn truyền và trung khu thính giác.....	246
5. Vô thính giác	247
C. Xúc giác - Da	248
1. Sơ lược cấu tạo của da	248
2. Các chức năng sinh lý chủ yếu của da.....	248
3. Phân bố và phân loại các tế bào cảm giác trên da	250
4. Trường thụ cảm	251
5. Cảm giác nội tạng.....	252
6. Cảm giác bản thể.....	252
7. Khả năng nhận biết kích thích của da	253
D. Khứu giác - Mũi.....	253

1. Sơ lược cấu tạo cơ quan khứu giác	253
2. Cơ chế tiếp nhận mùi.....	254
E. Vị giác - Lưỡi	257
1. Sơ lược cấu tạo của lưỡi.....	257
2. Các cảm giác vị giác.....	257
3. Cơ chế tiếp nhận vị	259

Chương XVI. Sinh lý hoạt động thần kinh cấp cao

I. Các học thuyết về phản xạ và các nguyên tắc cơ bản của hoạt động thần kinh cấp cao.....	263
1. Các học thuyết về phản xạ trước I.P.Pavlov	263
2. Các nguyên tắc cơ bản của học thuyết Pavlov về phản xạ có điều kiện.....	265
3. Thuyết hệ thống chức năng của Anokhin.....	266
II. Phản xạ không điều kiện và phản xạ có điều kiện.....	267
1. Phản xạ không điều kiện	267
2. Phản xạ có điều kiện	268
3. Cơ chế thành lập phản xạ có điều kiện.....	270
4. Các điều kiện hình thành phản xạ có điều kiện.....	274
5. Phân loại phản xạ có điều kiện.....	276
6. Ứng dụng phản xạ có điều kiện	279
III. Ức chế phản xạ có điều kiện	280
1. Ức chế ngoài	280
2. Ức chế trong	281
3. Sự liên quan giữa các ức chế	285
IV. Giấc ngủ.....	286
1. Tầm quan trọng của giấc ngủ	286
2. Sự biến đổi của cơ thể khi ngủ	287
3. Bản chất của giấc ngủ.....	287
4. Chiếm bao	288
V. Các quy luật của hoạt động thần kinh cấp cao.....	289

1. Quy luật chuyển từ hưng phấn sang ức chế.....	289
2. Quy luật lan toả và tập trung	290
3. Quy luật về mối tương quan giữa cường độ kích thích với cường độ phản xạ.....	291
4. Quy luật cảm ứng qua lại	291
5. Quy luật về tính hệ thống trong hoạt động thần kinh cấp cao.....	292
VI. Các hệ thống tín hiệu.....	293
1. Hệ thống tín hiệu thứ nhất.....	293
2. Hệ thống tín hiệu thứ hai.....	293
VII. Các loại hình thần kinh	296
1. Các điều kiện và tiêu chí cơ bản để phân loại loại hình thần kinh	296
2. Các loại hình thần kinh chung cho người và động vật	297
3. Các loại hình thần kinh ở người	299
4. Tính chất tương đối của loại hình thần kinh.....	299
VIII. Một số đặc điểm hoạt động thần kinh cấp cao ở con người.....	300
1. Sự xuất hiện của hệ thống tín hiệu trong hoạt động thần kinh cấp cao ở người.....	301
2. Các đặc điểm sinh lý chủ yếu của tiếng nói	301
3. Sự hình thành tiếng nói ở người	302
IX. Cảm xúc.....	303
1. Khái niệm về cảm xúc.....	303
2. Phân loại cảm xúc	304
3. Cơ sở sinh lý học của cảm xúc.....	304
X. Trí nhớ.....	305
1. Khái niệm về trí nhớ.....	305
2. Các loại trí nhớ của con người.....	305
3. Các cấu trúc của não liên quan đến trí nhớ	306
4. Các cơ chế hình thành trí nhớ.....	306
Tài liệu tham khảo	311

Mai Văn Hưng (Chủ biên)
Nguyễn Quang Mai – Trần Thị Loan

SINH LÝ HỌC
ĐỘNG VẬT VÀ NGƯỜI
TẬP 2

Chịu trách nhiệm xuất bản: ĐỒNG KHẮC SÙNG
Biên tập: TS. NGUYỄN HUY TIẾN
Trình bày bìa: XUÂN DŨNG

NHÀ XUẤT BẢN KHOA HỌC VÀ KỸ THUẬT
70 Trần Hưng Đạo, Hà Nội

In 200 bản khổ 19 x 27cm, tại Xí nghiệp In NXB Văn hóa Dân tộc.
Số đăng ký kế hoạch XB: 149 – 2011/CXB/227.2 - 11/KHKT, ngày 14/2/2011.
Quyết định XB số: 177/QĐXB – NXBKHKT, ký ngày 27/10/2011.
In xong và nộp lưu chiểu tháng 01 năm 2012.