

Особливості перебігу збудження в різних ділянках рухового нейрона

П. Г. Костюк, І. П. Семенютін

Лабораторія загальної фізіології Інституту фізіології
ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

Рухові нейрони спинного мозку є одним з найбільш доступних і зручних об'єктів для дослідження функціональних особливостей елементів центральної нервової системи, клітинних механізмів процесів збудження і гальмування, механізму синаптичної передачі тощо. Саме на рухових нейронах вперше вдалося точно зареєструвати частоту виникаючої в клітині імпульсації (Едріан і Бронк, 1928, 1929), використовуючи відведення електричних потенціалів від окремих волокон рухового нерва. На рухових нейронах також вдалося вперше здійснити відведення електричних потенціалів безпосередньо від соми клітини, застосовуючи зверхтонкі мікроелектроди (Брок, Кумс і Екклс, 1952, 1953). Останній метод виявився особливо ефективним, оскільки він дозволив безпосередньо вивчати найбільш важливу ланку діяльності центрального нейрона — синаптичну його активацію; до цього про особливості процесів у синаптичних ділянках клітини можна було судити лише посередньо — на основі її еферентної діяльності.

Разом з тим, відведення електричних потенціалів від соми рухового нейрона виявило досить складну картину їх зміни навіть при найпростішому способі збудження (за допомогою антидромного імпульсу, що надходить у сому з аксона). Виявилось, наприклад, що потенціал дії в цьому разі може бути розділений на ряд компонентів, зміни кожного з яких при різних умовах діяльності клітини (наприклад, при різних частоті імпульсації) мають свої особливості. Ясно, що такі факти були витлумачені як свідчення наявності у різних частин соми клітини і прилеглих до неї відростків (основа дендритів, аксонний горбок, немієлінізований та мієлінізований сегменти аксона) значних функціональних особливостей, що знаходять свій вираз у різному характері перебігу в них процесу збудження. Але в поясненні того, збудженню яких саме ділянок клітини відповідають ті чи інші компоненти потенціалу дії, відведеного за допомогою внутріклітинного мікроелектрода, різні автори висловили різні погляди (порівн. Брок, Кумс, Екклс, 1953; Фатт, 1957а; Френк, Фуортес і Бекер, 1957). Очевидно, що для уточнення цього важливого теоретичного питання необхідно безпосереднє відведення електричних реакцій від різних ділянок рухового нейрона.

На жаль, застосування внутріклітинних мікроелектродів для безпосередньої реєстрації електричних реакцій розгалужень дендритів рухових нейронів виявилось неефективним. Дрібні розгалуження дендритів, мабуть, дуже легко пошкоджуються мікроелектродом і швидко гинуть. Введення мікроелектрода в початкову частину дендрита цілком

можливе; але оскільки дендрити в спинному мозку не мають певної локалізації, то при відсутності візуального контролю положення кінчика мікроелектрода практично неможливо встановити, чи мікроелектрод введено саме в дендрит, чи в сому. Тому висновки про особливості перебігу збудження в дендритах мотонейронів все ще доводиться робити на підставі непрямих даних. Такі дані можна одержати при аналізі зовнішніх електричних полів, що їх створює ряд антидромно збуджених мотонейронів, а також при порівнянні електричних реакцій, які виникають у мотонейроні при збудженні його по моносинаптичних і полісинаптичних рефлекторних шляхах (оскільки моносинаптичне збудження мотонейрона відбувається через синаптичні закінчення, що локалізуються переважно на сомі клітини, а полісинаптичне — через закінчення як на сомі, так і на дендритах).

Аналізуючи одержані таким чином результати, можна прийти до висновку, що для розгалужень дендритів характерна наявність тривалих локальних процесів збудження, які можуть там зберігатись незважаючи на виникнення в сомі імпульсу, що поширюється, і тим самим здійснювати тривалий кателектротонічний полегшуючий вплив на сому (Костюк, 1960б).

Інакше стоїть справа з безпосередньою реєстрацією електричних реакцій внутрішньомозкової частини аксона мотонейрона. В початкових спробах Брок, Кумс і Екклс вважали, що в усіх випадках внутріклітинне відведення з мотонейрона вдається тоді, коли мікроелектрод попадає саме в сому клітини. Але як наші досліди, так і пізніші спроби тих же авторів (Кумс, Екклс і Фатт, 1955) показали, що внутріклітинне відведення безпосередньо з аксона мотонейрона цілком можливе. Аксони мотонейронів, на відміну від дендритів, проходять через спинний мозок у вигляді добре локалізованих пучків, що значно полегшує їх виявлення за допомогою мікроелектрода.

Порівняння даних, одержаних при різних способах збудження рухової клітини шляхом відведення потенціалів мікроелектродом, введеним безпосередньо або в її сому, або в аксон, без сумніву має дати нам більш точні відомості про функціональні взаємозв'язки між цими двома частинами нейрона в процесі діяльності останнього та закономірності перебігу процесу збудження в кожній з них. Результати проведених нами відповідних досліджень і викладені в даній статті.

Методика досліджень

Досліди провадилися на поперековому відділі спинного мозку кішок, наркотизованих хлоралозою або нембуталом. Деталі операції, виготовлення внутріклітинних мікроелектродів, ідентифікації положення кінчика мікроелектрода всередині клітини, засобів посилення та реєстрації електричних потенціалів клітини були описані в раніше проведених роботах (Костюк, 1960а, в).

Всього в даній серії експериментів було використано 10 тварин, на яких детально проаналізовано діяльність 75 рухових нейронів. Усі досліджені рухові нейрони були точно ідентифіковані на підставі наявності антидромного збудження від подразнення центрального кінця перерізаного вентрального корінця. При цьому вивчали реакцію кожного нейрона на одиночні, парні і ритмічні антидромні та ортодромні нервові імпульси; ортодромні імпульси викликали подразненням різних нервів задніх кінцівок за допомогою прямокутних імпульсів тривалістю 0,2 мсек. Для відведення електричних реакцій соми кінчик мікроелектрода вводили в дорзолатеральну частину вентрального рогу, в якій розташовані ядра основних м'язів кінцівки (Роменс 1951; Балтазар, 1952; Костюк, 1959). Відведення з аксонів було найбільш успішним в найбільш вентральній частині вентрального рогу, де аксони рухових нейронів переходять із сірої речовини у білу. Відведення реакцій як із соми, так і з аксону багатьох нейронів було можливе безперервно на протязі багатьох десятків хвилин. Протягом усього цього часу клітина зберігала постійну величину потенціалу спокою і потенціалів дії; отже, мікроелектрод не

викликав помітного її пошкодження, валаась величина потенціалів, щ

Особливість використаної, що замість простого катодного катодний повторювач з частотною ємністю»). Це давало можливість дії, яке звичайно виникає ч мінтної ємності між сіткою входно

Відведення від ших авторів, потенціали ді ли бути розділені на скла

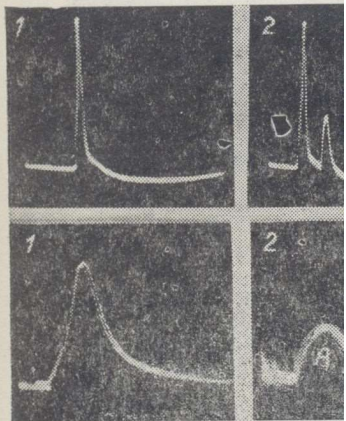


Рис. 1.1

Осцилограма 1 — у відповідь на оди ними інтервалами). На нижніх осц потенціал дії; інтервал між імпуль

одиночного ортодромного потенціалі дії проявлялись ко виявити, якщо виклика

Для наочності ми про ховий нейрон збуджували інтервалами. Перший з чіткого поділу на окремі викликали через дуже в взагалі без ефекту. При потенціал дії, але значн перший. І лише при ще перший компонент накла тепер доводив потенціал послідовністю виникненн ти їх як «А» і «Б» (за т

В деяких випадках ми, коли компонент «А» ти ледве помітне коливав Але він спостерігався дуж ціально позначати.

Різні рухові нейрони

викликав помітного її пошкодження. Проте, у деяких клітин з часом поступово зменшувалась величина потенціалів, що свідчило про їх поступову альтерацію.

Особливість використаної в даній серії дослідів методики полягала лише в тому, що замість простого катодного повторювача на вході посилюючої системи включали катодний повторювач з частотно залежним позитивним зворотним зв'язком («негативною ємністю»). Це давало можливість компенсувати спотворення амплітуди потенціалів дії, яке звичайно виникає через дуже високий опір мікроелектрода і наявність помітної ємності між сіткою входної лампи і землею.

Результати досліджень

Відведення від соми. У відповідності з дослідженнями інших авторів, потенціали дії, відведені від соми мотонейрона, завжди могли бути розділені на складові компоненти. При надходженні в клітину

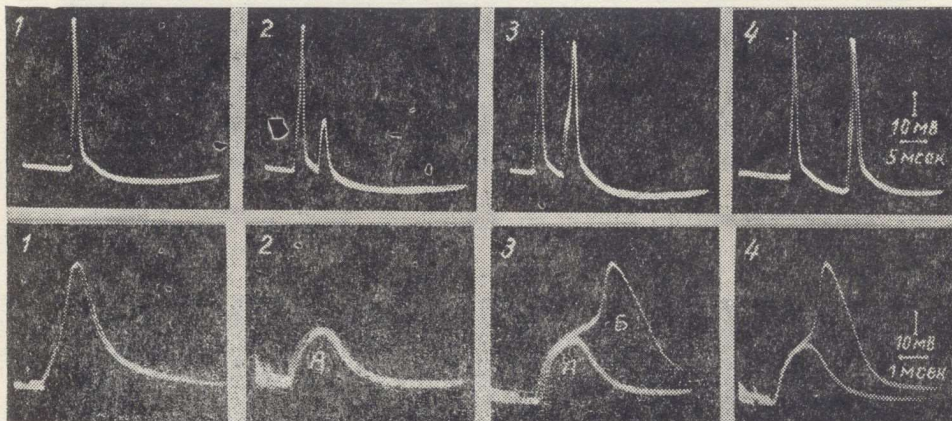


Рис. 1. Потенціали дії соми мотонейрона.

Осцилограма 1 — у відповідь на одиничний антидромний імпульс; 2—4 — на подвійні імпульси (з різними інтервалами). На нижніх осцилограмах при більшій швидкості розгортки знято лише другий потенціал дії; інтервал між імпульсами такий самий, як і на відповідних осцилограмах верхнього ряду.

одиничного ортодромного або антидромного імпульсу ці компоненти в потенціалі дії проявлялись не дуже чітко, але їх завжди можна було легко виявити, якщо викликати два імпульси один за одним.

Для наочності ми проілюструємо цей метод на прикладі (рис. 1). Руховий нейрон збуджували двома антидромними імпульсами з різними інтервалами. Перший з них викликав повноцінний потенціал дії без чіткого поділу на окремі компоненти. Другий же імпульс, якщо його викликали через дуже короткий інтервал після першого, залишався взагалі без ефекту. При дещо більшому його відставленні з'являвся потенціал дії, але значно менший за амплітудою і тривалістю, ніж перший. І лише при ще більшому інтервалі між імпульсами на цей перший компонент накладався з помітним запізненням ще один, який тепер доводив потенціал дії до його максимальної величини. Згідно з послідовністю виникнення цих компонентів ми будемо далі позначати їх як «А» і «Б» (за термінологією Екклса — «IS» та «SD»).

В деяких випадках при дуже коротких інтервалах між імпульсами, коли компонент «А» був відсутній, все ж можливо було відзначити ледве помітне коливання потенціалу (компонент «М» за Екклсом). Але він спостерігався дуже нерегулярно і тому ми не будемо його спеціально позначати.

Різні рухові нейрони дуже відрізнялись за здатністю генерувати

компонент «Б». В більшості клітин другий компонент виникав тоді, коли інтервал між двома антидромними імпульсами становив 5—6 мсек, як ми це і бачили на рис. 1. В деяких випадках, однак, досить було довести інтервал між імпульсами всього до 2—3 мсек, щоб другий імпульс уже генерував обидва компоненти потенціалу дії (рис. 2, верхні осцилограми). Водночас в окремих нейронах відновлення дру-

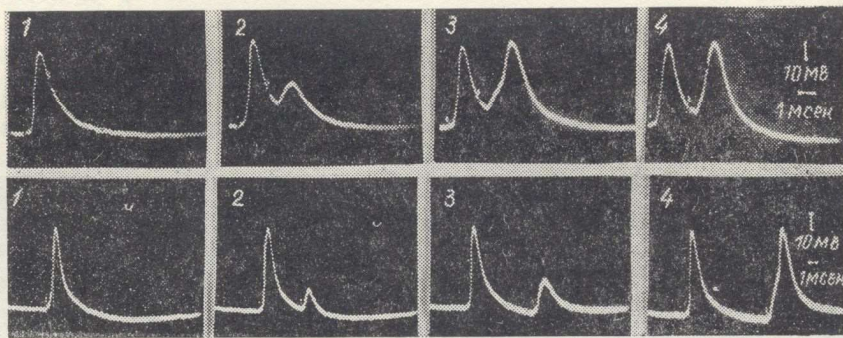


Рис. 2. Потенціали дії соматичних мотонейронів у відповідь на подвійні антидромні імпульси.

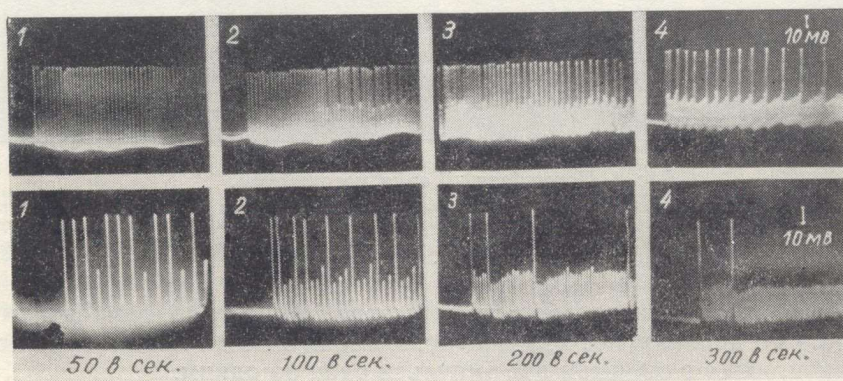


Рис. 3. Особливості ритмічного антидромного збудження соматичних мотонейронів, від яких були одержані осцилограми на рис. 2.

гого компонента відбувалось лише при інтервалах між двома імпульсами порядку 10 і більше мсек (рис. 2, нижчі осцилограми).

Все це ясно свідчить про те, що вся сома рухового нейрона або принаймні значна її частина охоплюється збудженням з певним утрудненням (в одних клітинах — більшим, в інших — меншим). Процес збудження в цій частині розвивається досить повільно; тривалість другого компонента потенціалу дії становить, як це можна бачити з наведених вище осцилограм, близько 2 мсек, а відновлення збудливості після нього відбувається з мінливою, але значною тривалістю, що пов'язано з розвитком тривалої слідової гіперполяризації.

Ще чіткіше ця особливість перебігу збудження у соматичних мотонейронів проявляється в тому разі, коли в клітину надсилають ритмічні імпульси. Для прикладу на рис. 3 наведені осцилограми, одержані від тих же мотонейронів, що й осцилограми рис. 2, але при ритмічному

антидромному збудженні. Коли при парних імпульсах швидко (верхні осцилограми) виявлялось дуже ефективною дії були повноцінними (середня осцилограма 2) двох компонентів. Лише пізніше (нижні осцилограми) обидва компоненти, а на-

слід відзначити, що здатність соматичних мотонейронів (максимальну латентність «Б» могли виникати до 1 секунди. Більш звичайно дії при частотах антидромної стимуляції при частоті 80 на секунду «Б» генерувались навіть до 1 секунди. В проміжках між імпульсами були піки, що складали частину імпульсу, і його не було і спостерігалося в кілька мілівольт («М»).

Нарешті, в тих мотонейронах, які збуджувались парними імпульсами особливо цінні потенціали дії та їх частота (див. нижні осцилограми) змінювалися ритму компонентів «Б» до 1 секунди; лише при частоті 80 на секунду можна було протягом 1 секунди отримати відповіді на імпульси.

Характерною особливістю перебігу збудження є прогресуюче утруднення збудження (стомлення). Якщо стимуляція тривала на протязі довгого часу, то збудження падало, і врешті їх генерування зупинялось.

Детальний розгляд (рис. 4) потенціалу дії, відомого як «А», як уже зазначалось, знаменував імпульс. При інтервалах між імпульсами збудження виникав уже значно пізніше, ніж інтервалу він швидко до-

Відповідно при ритмічній стимуляції «А» могли відтворюватися імпульси на секунду. Лише при частоті 80 на секунду ватись за амплітудою (середня частота стимуляції становила вдвоє, одночасно знову збудженнями 5, 6).

Усе викладене свідчить про те, що процес збудження у частині соматичного нейрона мітно менша, ніж в осцилограмі «Б», а тривале слідове збудження.

Те, що компоненти збудження розташовані в різних частинах нейрона, тісних взаємовідношень між ними антидромної стимуляції помічались значні тривалі-

антидромному збудженні їх з різною частотою. Як видно, в тому разі, коли при парних імпульсах другий компонент потенціалу дії відновлювався швидко (верхні осцилограми), ритмічне збудження клітини також виявлялось дуже ефективним. При частоті 50 на секунду всі потенціали дії були повноцінними (осцилограма 1), і навіть при частоті 100 на секунду (осцилограма 2) деякий час усі потенціали дії складались з обох компонентів. Лише пізніше наставала альтернація (один потенціал мав обидва компоненти, а наступний за ним — лише компонент «А»).

Слід відзначити, що наведений приклад ілюструє максимальну здатність соми рухового нейрона до проведення ритмічних хвиль збудження (максимальну лабільність). З більшою частотою компоненти «Б» могли виникати дуже рідко, і то на протязі всього кількох мілісекунд. Більш звичайним було відтворення повноцінних потенціалів дії при частотах антидромного збудження не вище 50 на секунду. Вже при частоті 80 на секунду відбувалась трансформація, і компоненти «Б» генерувались навіть з меншою частотою, ніж при збудженні 50 на секунду. В проміжках між повноцінними потенціалами дії генерувались піки, що складались лише з одного компонента «А», або навіть і його не було і спостерігались лише незначні коливання амплітудою в кілька мілівольт («М» — піки за Екклсом).

Нарешті, в тих мотонейронах, в яких компонент «Б» при збудженні парними імпульсами особливо довго не відновлювався, ритмічні повноцінні потенціали дії також виникали з дуже великими труднощами (див. нижні осцилограми на рис. 3). В цьому разі істотна трансформація ритму компонентів «Б» спостерігалась уже при частоті 40—50 на секунду; лише при частоті антидромного збудження 10—20 на секунду можна було протягом більш-менш тривалого часу відзначити максимальні відповіді соми на кожний імпульс.

Характерною особливістю компонентів «Б» було також швидко прогресуюче утруднення їх генерації при тривалих ритмічних збудженнях (стомлення). Якщо компоненти «А» могли відтворюватись без змін на протязі довгого часу, то частота виникнення компонентів «Б» швидко падала, і врешті їх генерація зовсім припинялась.

Детальний розгляд особливостей перебігу першого компонента («А») потенціалу дії, відведеного із соми, насамперед показує, що він, як уже зазначалось, значно швидше відновлюється після попереднього імпульсу. При інтервалі між подразненнями близько 2 мсек майже завжди виникав уже значний компонент «А»; при дальшому збільшенні інтервалу він швидко досягав своєї максимальної амплітуди.

Відповідно при ритмічному антидромному збудженні компоненти «А» могли відтворюватись без трансформації з частотою до 400—500 на секунду. Лише при таких великих частотах вони починали зменшуватись за амплітудою (рис. 4, осцилограми 3, 4). При дальшому збільшенні частоти стимуляції звичайно ритм компонентів «А» зменшувався вдвое, одночасно знову збільшувалась їх амплітуда (рис. 4, осцилограми 5, 6).

Усе викладене свідчить про те, що компонент «А» відображає процес збудження у частині нейрона, в якій тривалість рефрактерності помітно менша, ніж в основній частині соми, де створюється компонент «Б», а тривале слідове зниження збудливості мало помітне.

Те, що компоненти «А» і «Б» виникають хоч і в різних, але близько розташованих частинах мембрани клітини, можна бачити за наявністю тісних взаємовідношень між ними. Коли в сомі під впливом ритмічної антидромної стимуляції виникав повноцінний потенціал дії, після якого помічались значні тривалі слідові зміни потенціалів спокою, то це мог-

ло відбиватись не тільки на можливості виникнення в сомі наступного компонента «Б», а й на розвитку наступних компонентів «А», які самі по собі ніяких тривалих змін потенціалу спокою соми не викликають. Так, при антидромній стимуляції мотонейрона з досить високою частотою, коли компоненти «Б» виникали лише зрідка, і весь час відтворю-

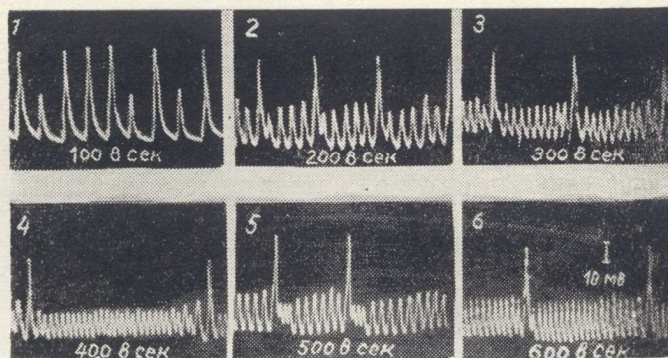


Рис. 4. Потенціали, що відводяться від соми мотонейрона при антидромному збудженні високої частоти. На осцилограмі 5 видно початок трансформації компонентів «А» у вдвоє нижчий ритм.

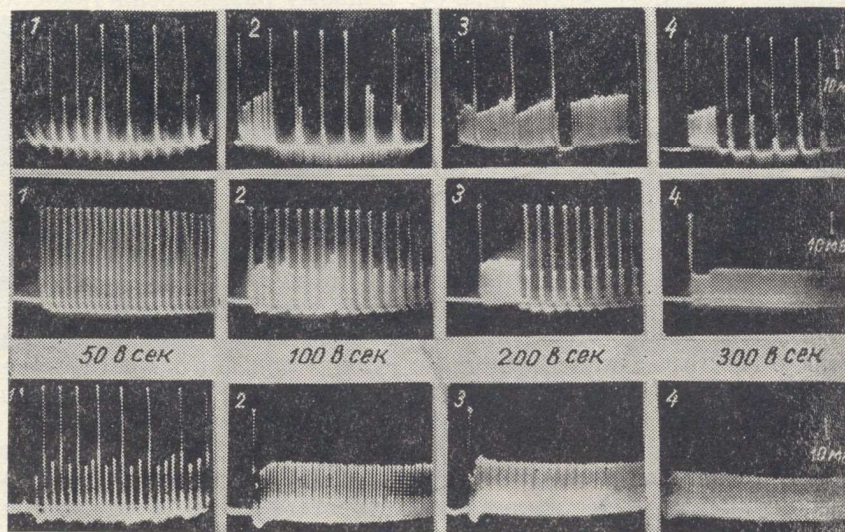


Рис. 5. Потенціали дії соми трьох мотонейронів при ритмічному антидромному збудженні. Різні форми взаємодії компонентів «А» і «Б» (пояснення див. в тексті).

вались лише потенціали дії з одного компонента «А», поява повноцінного потенціалу дії із значною слідовою гіперполяризацією часто приводила до того, що на її фоні зникали навіть компоненти «А» (наприклад, осцилограма 3 верхнього ряду на рис. 5). Водночас, коли при занадто частій антидромній стимуляції блокувались навіть компоненти «А», то випадкове проходження одного імпульсу в сому могло привести до того, що на його «хвості» — на низхідній частині потенціалу дії і короткій слідовій деполяризації — відтворювався в ритмі подраз-

нення ряд компонентів «А» далі деполяризація змінює компоненти «А» знову.

Нерідко можна було компоненти «А» при антидромній стимуляції добре навіть при високих частотах здебільшого на всю тривалість стимуляції виникали (рис. 5 — осцилограми 4 нижнього ряду). Навпаки, при ритмічних подразненнях, сформованих в нижчій частоті, компоненти «А» значно частіше викликалися антидромним збудженням соми верхнього ряду і 3 — серії.

Найбільш імовірно, як вказує Брок, Кумс і Екклс (1955), збудження соми та основні процеси в ній. Перебіг збудження соми тривалість, наявність інтеграції з пригніченням збудливості часткової (немієлінізованої) частини «А» і тому в цій частині аксона або блокується електротонічна деполяризація, яка з'являється у вигляді компонента «Б» при подразненні блокується переходинна мієлінізованої частини відстань від місця блокування до зміни потенціалу соми («М» — пік за Екклсом).

Відзначені вище фактори підстави цієї гіпотези можна підтвердити, то після потенціалу гіперполяризації і депрессії наступних імпульсів з аксона, гіперполяризація поширюється вздовж аксона і тому мієлінізованої частини аксона, а не деполяризація, яка мала здійснювати протилежний ефект.

Коли, навпаки, ритмічне збудження з мієлінізованої частини аксона в стан тривалої деполяризації надмірну електротонічність (пресію). Тепер для успішного проведення краще, щоб імпульси не виникали регулярно (рис. 5).

Результати відведення даних з даними, одержаними підтверджує викладене в тексті перебігу процесу збудження.

Характерною особливістю від аксона, є неможливість компоненти. При паростях в 2—3 мсек виникає

нення ряд компонентів «А» (осцилограма 4 того ж ряду на рис. 5). Коли далі деполаризація змінювалась слідовою гіперполяризацією, виникнення компонентів «А» знову припинялось.

Нерідко можна було спостерігати і протилежні зв'язки. Так, якщо компоненти «А» при антидромному збудженні відтворювались дуже добре навіть при високих частотах подразнення, то при цьому збудження здебільшого на всю суму не поширювалось — компоненти «Б» не виникали (рис. 5 — осцилограма 4 середнього ряду, осцилограми 2—4 нижнього ряду). Навпаки, коли антидромне збудження починало при ритмічних подразненнях викликати компоненти «А» з перебоями, трансформованими в нижчі ритми, тоді ці окремі компоненти «А» починали значно частіше викликати також і компоненти «Б» — охоплення антидромним збудженням соми ставало більш ефективним (осцилограми 4 верхнього ряду і 3 — середнього ряду на рис. 5).

Найбільш імовірно пояснення цих закономірностей запропонували Брок, Кумс і Екклс (1953). Компонент «Б» відповідає охопленню збудженням соми та основи дендритів клітини, в яку введено мікроелектрод. Перебіг збудження в сомі має характерні особливості (велика тривалість, наявність інтенсивної слідової гіперполяризації, пов'язаної з пригніченням збудливості). Перехід антидромного збудження з початкової (немієлінізованої) частини аксону на сому має низький «гарантійний фактор» і тому легко блокується. Якщо імпульс «застрягає» в цій частині аксона або в «аксонному горбку», він все ж створює деяку електротонічну деполаризацію прилеглої частини соми, що й реєструється у вигляді компонента «А». Нарешті, при дуже частих ритмічних подразненнях блокується проведення антидромного збудження в місці переходу мієлінізованої частини аксона в немієлінізовану. Оскільки відстань від місця блоку до соми тепер значно більша, то електротонічні зміни потенціалу спокою останньої стають уже малопомітними («М» — пік за Екклсом).

Відзначені вище форми зв'язків між компонентами «А» і «Б» на підставі цієї гіпотези можна пояснити так. Якщо імпульс охоплює сому клітини, то після потенціалу дії в ній виникають така значна слідова гіперполяризація і депресія, що протягом тривалого часу перехід наступних імпульсів з аксона на сому стає неможливим. Більш того, ця гіперполяризація поширюється електротонічно на деяку відстань вздовж аксона і тому може утруднювати навіть перехід збудження з мієлінізованої частини аксона на немієлінізовану. Короткочасна слідова деполаризація, яка може слідувати інколи за потенціалом дії соми, здійснює протилежний — полегшуючий ефект.

Коли, навпаки, ритмічні антидромні імпульси дуже добре переходять з мієлінізованої у початкову частину аксона і приводять її фактично в стан тривалої дуже інтенсивної деполаризації, то це викликає надмірну електротонічну деполаризацію соми клітини (катодичну депресію). Тепер для успішного переходу збудження з аксона на сому краще, щоб імпульси надходили до аксо-соматичного з'єднання менш регулярно (рис. 5).

Результати відведення від аксона. Порівняння викладених вище даних з даними, одержаними при відведенні безпосередньо від аксона, підтверджує викладене в попередньому розділі припущення про особливості перебігу процесу збудження в сомі і різних ділянках аксона.

Характерною особливістю потенціалу дії, відведеного безпосередньо від аксона, є неможливість будь-якими способами розділити його на компоненти. При парних антидромних збудженнях уже при інтервалах в 2—3 мсек виникав другий потенціал дії значної амплітуди, який

при дальшому збільшенні інтервалу між стимулами швидко зростав до максимальної (верхні осцилограми на рис. 6). Тривалість такого потенціалу дії була коротша, ніж тривалість потенціалу дії соми, амплітуда — 50—60 мВ. Потенціал дії супроводився певною слідовою деполяризацією; слідова гіперполяризація була непомітна.

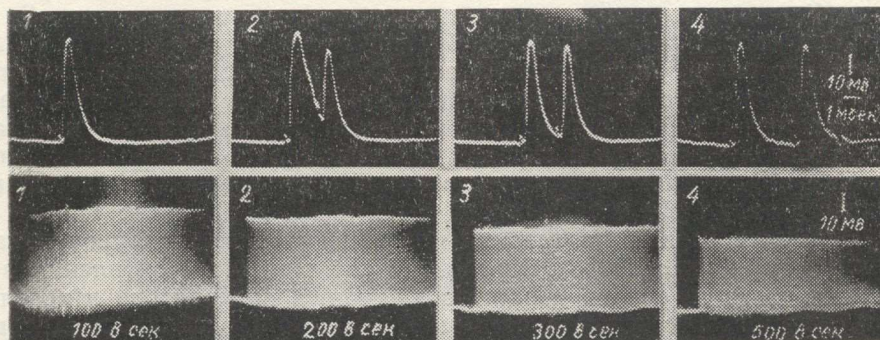


Рис. 6. Потенціали дії, відведені від аксона мотонейрона. Верхній ряд — одиничне (осцилограма 1) і подвійне (2—4) антидромне збудження. Нижній ряд — ритмічне антидромне збудження.

При антидромному збудженні потенціали дії аксона відтворювались без трансформації частоти при дуже високих ритмах подразнення — інколи більше 700 імпульсів на секунду (нижні осцилограми на рис. 6). Ясно, що це можливо саме завдяки дуже короткому рефрактерному періоду нервових волокон групи А і відсутності в них помітної слідової гіперполяризації та депресії. На відміну від потенціалів дії, відведених від соми, потенціали дії аксона можна було відводити на протязі тривалого ритмічного подразнення без будь-яких ознак стомлення.

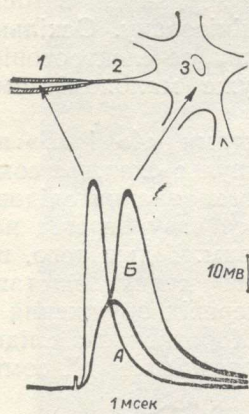


Рис. 7. Порівняння перебігу потенціалів дії, відведених від аксона та соми мотонейрона. В потенціалі дії соми попереднім збудженням виділені компоненти «А» і «Б».

За деякими рисами потенціал дії, відведений від аксона, був подібний до компонента «А» потенціалу дії соми (короткий рефрактерний період, відсутність слідової гіперполяризації). Але останній був значно меншим за амплітудою, а висхідна і низхідна його фази були більш розтягнуті. Це добре видно на рис. 7, на якому при однаковій швидкості розгортки та однаковому посиленні зіставлені потенціали дії, відведені від аксона і соми; останній був диференційований на компоненти попереднім антидромним імпульсом.

Порівняння максимальних частот антидромного збудження, які відтворюються без трансформації в потенціалах дії аксона та в компонентах «А» потенціалу дії соми, показало, що вони не зовсім збігаються. Як уже зазначено в попередньому розділі, при ритмічному антидромному збудженні компоненти «А» в більшості клітин виникали без трансформації лише при частотах до 400 на секунду; при більших частотах стимуляції виникали потенціали, що альтернують за амплітудою або з вдвоє нижчою частотою.

Про те, що компонент «А» потенціалу дії, відведеного з соми, та описаний вище потенціал дії аксону відбивають не зовсім ідентичні

процеси, свідчать також за внутріклітинного відведення потенціалів дії в цих випадках дії на компоненти; за свідченням від типового потенціалу антидромних збудженнях з частотами окремих потенціалів дії до кожного горбочок (нижні осцилограми на рис. 8).

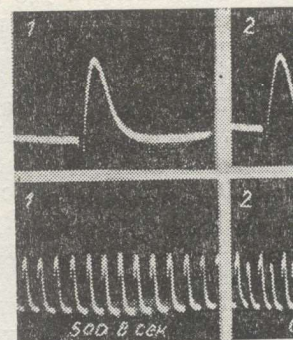


Рис. 8. Особливий випадок перебігу потенціалів дії.

Верхній ряд — одиничне (осцилограма 1) і подвійне (2) антидромне збудження. Нижній ряд — ритмічне антидромне збудження.

Потенціалу дії прекрасно відтворюються без ознак трансформації навіть при дуже високих ритмах подразнення. Цей же горбок починав відтворюватися лише на кожному другому імпульсі. Слід нагадати, що при ритмічному збудженні відзначалась і трансформація частоти.

Отже, відведення потенціалів дії від аксона та соми дає можливість зробити висновок про наявність у них певних відмінностей, які характеризують їхні особливості.

Якщо розглядати мотонейрон як по ньому проходять нервові імпульси, то відмінною частинкою його є аксон, який, як відомо, майже на всьому його протяженні вкритий мієліновим наочисом, найменша тривалість протекання імпульсу в аксоні (рефрактерний період); аксон зберігається протягом тривалого часу.

Разом з тим, ця особливість аксона дає можливість безпосередньо до аксона відводити потенціали дії, які можна зареєструвати лише при певних умовах, які цілком повністю відтворюються в аксоні. Компоненти «А» соматичного потенціалу дії, які є результатом електротонічної діяльності якоїсь сусідньої ділянки аксона, на секунду. Отже, між соматичним і аксонним потенціалами дії є певні відмінності.

процеси, свідчать також зареєстровані нами випадки дещо своєрідного внутріклітинного відведення. При дослідженні одиничних або парних потенціалів дії в цих випадках важко було помітити поділ потенціалу дії на компоненти; за своєю тривалістю останній також мало відрізнявся від типового потенціалу дії аксона. Однак при ритмічних антидромних збудженнях з частотами більше 500 на секунду на верхівках окремих потенціалів дії досить чітко починав відокремлюватись додатковий горбочок (нижні осцилограми на рис. 8). Основна частина по-

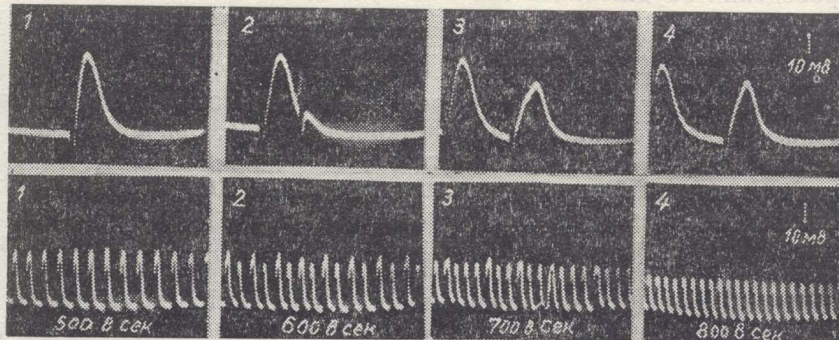


Рис. 8. Особливий випадок відведення потенціалів дії мотонейрона (імовірно, з аксонного горбка).
Верхній ряд — одиничне (осцилограма 1) і подвійне антидромне збудження; нижній ряд — ритмічне антидромне збудження.

тенціалу дії прекрасно відтворювала ритм і в деяких клітинах не мала ознак трансформації навіть при частотах до 900 на секунду. Додатковий же горбок починав відтворюватись з вдвоє нижчою частотою, тобто лише на кожному другому потенціалі дії, вже при частотах 600 на секунду. Слід нагадати, що при таких частотах антидромного збудження відзначалась і трансформація ритму компонентів «А», відведених з сом.

Отже, відведення потенціалів з аксонів мотонейронів дійсно підтверджує висновок про наявність у цих клітинах принаймні трьох функціонально відмінних ділянок, в яких перебіг процесу збудження має свої особливості.

Якщо розглядати мотонейрон в «зворотному» напрямку, тобто так, як по ньому проходить антидромний імпульс, то першою функціонально відмінною частиною є внутрішньомозкова ділянка його аксона (яка, як відомо, майже на всьому протязі, крім початкового сегменту довжиною 50—100 мк, вкрита мієліновою оболонкою). Для неї характерна найменша тривалість процесу збудження (найкоротший потенціал дії і рефрактерний період); лабільність її досягає 800—900 імпульсів на секунду і зберігається постійною при тривалих ритмічних збудженнях.

Разом з тим, ця основна частина аксона функціонально не примикає безпосередньо до сом нейрона. Це видно з того, що при відведенні потенціалів мікроелектродом, розташованим безпосередньо в сомі, можна зареєструвати лише дуже незначні, часто майже непомітні коливання, які цілком повторювали б властивості потенціалів дії аксона. Компоненти «А» соматичного потенціалу дії, які за сповільненим перебігом своїх висхідних і низхідних фаз є всі підстави розглядати як наслідок електротонічної деполяризації мембрани сом від потенціалу дії якоїсь сусідньої ділянки клітини, мають лабільність 400—500 імпульсів на секунду. Отже, між основною частиною аксона мотонейрона та його

сомою вставлена ділянка, яка відрізняється від решти аксона, головним чином, дещо нижчою здатністю до відтворення імпульсів високої частоти. Саме збудження цієї ділянки викликає значні електротонічні ефекти на мембрані соми нейрона, що виявляються в так званих компонентах «А». Виходячи з даних про будову мотонейрона, необхідно визнати, що такою ділянкою є немієлінізований сегмент аксона разом з тією частиною соми, від якої він виходить («аксонний горбик»). Дійсно, ця частина аксона значно тонша за діаметром, ніж мієлінізована, і тому проведення збудження в ній має бути дещо сповільненим. До того аксонний горбик значно відрізняється від решти соми як особливостями поверхні (на ній майже відсутні синаптичні закінчення), так і особливостями протоплазми (відсутністю тілець Ніссля).

В зв'язку з невеликим діаметром немієлінізованого сегмента аксона безпосереднє введення в нього мікроелектрода, звичайно, мало ймовірно. Але відведення від аксонного горбка цілком можливе, і мабуть саме воно мало місце у випадках, описаних в кінці цього розділу (рис. 8). Ці випадки безпосередньо вказують на можливість виявлення в нейроні частини з функціональними властивостями, відмінними від властивостей як власне аксону, так і соми.

Нарешті, сома рухового нейрона при охопленні її збудженням проявляє цілком відмінні властивості, які різко відрізняються від функціональних особливостей двох попередніх частин нейрона. Вони полягають у надзвичайно низькій лабільності (не більше 100 імпульсів на секунду), тривалих слідових змінах збудливості після потенціалу дії, швидкому стомленні при надходженні частих ритмічних імпульсів. Результати наших досліджень, одержані шляхом безпосереднього відведення потенціалів дії з різних ділянок рухового нейрона, показують безпідставність гіпотези Фатта (1957а) про те, що компонент «А» потенціалу дії, відведеного з соми, є проявом активного процесу збудження соми, а компонент «Б» виникає лише при поширенні збудження на дендрити.

Особливості ортодромного збудження мотонейрона. Досі ми викладали дані, що стосуються особливостей перебігу в мотонейроні процесу збудження, викликаного незвичним шляхом — антидромно з аксона. Хоч такий спосіб і є неприродним, однак він має певні переваги. Головна з них полягає в тому, що антидромний імпульс проходить поступово від ділянок нейрона з вищою лабільністю до менш лабільних. При збільшенні частоти стимуляції імпульси перестають реєструватися у частинах клітини з меншою лабільністю (сомі), але все ще відтворюються у більш лабільних частинах; тому ми можемо послідовно дослідити функціональні особливості всіх цих частин. Якщо ж викликати збудження мотонейрона ортодромним (синаптичним) шляхом, то ясно, що воно передусім виникне в тій ділянці нейрона, де є синапси, тобто в найменш лабільній. Якщо при збільшенні частоти збудження генерація імпульсів тут припиниться і надходження їх в аксон, і дослідити точно функціональні особливості різних його ділянок буде неможливим.

Відведення потенціалів дії від соми мотонейрона при синаптичному його збудженні дає принципово такі самі результати, що й при надходженні до неї антидромних імпульсів. Синаптично викликаний потенціал дії соми також можна розділити на два компоненти «А» і «Б», хоч і з більшими труднощами, ніж антидромний потенціал (див. Фатт, 1957б; Кумс, Кертис і Екклс, 1957). Як відомо, встановлення цього факту примусило висунути досить складну гіпотезу механізму синаптичної генерації імпульсу, що поширюється, в сомі мотонейрону. Оче-

видно, що хоч синаптичні соми і на дендритах нейрона створена синапсами деполаризується, насамперед імпульс у зворотному напрямку поширюється по аксону на периферію нейрона (поява компонента

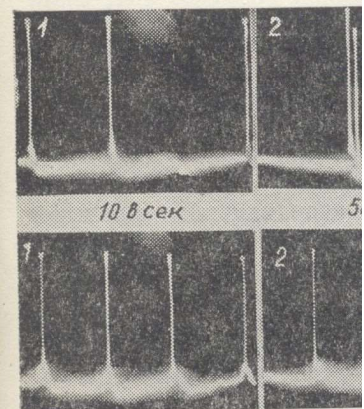


Рис. 9. Порівняння потенціалів дії (верхній ряд) та ортодромного збудження (нижній ряд).

слідовою гіперполяризациєю збудження нейрона, воно, виявляється подавленою ризацією, постсинаптичними гоміями щодо генерації імпульсів.

Тому при синаптичній стимуляції останніми імпульсами останньої частини аксона, яка перевищувала б частоту збудження (див. також Ковтун, 1958), була б значно нижчою, ніж при антидромній стимуляції. Навіть при інтенсивній стимуляції вдавалось бачити ортодромні імпульси після 30—40 імпульсів на секунду збудження в різних ділянках аксона, наведений на рис. 9.

Порівняння наслідків безпосередньої стимуляції частини аксона рухового нейрона одичних, парних і антидромних імпульсів дозволяє зробити висновок, що збудження в різних ділянках аксона відбувається з різною швидкістю.

Мієлінізована частина аксона характеризується ритму імпульси з часом зменшеними при таких у

видно, що хоч синаптичні закінчення розташовані на основній частині соми і на дендритах нейрона і майже відсутні на аксонному горбку, створена синапсами деполяризація його мембрани генерує імпульс, що поширюється, насамперед саме в ділянці виходу аксона; лише потім імпульс у зворотному напрямку охоплює всю сому, водночас направляючись по аксону на периферію. Виникнення збудження в сомі нейрона (поява компонента «Б»), як звичайно, супроводиться тривалою

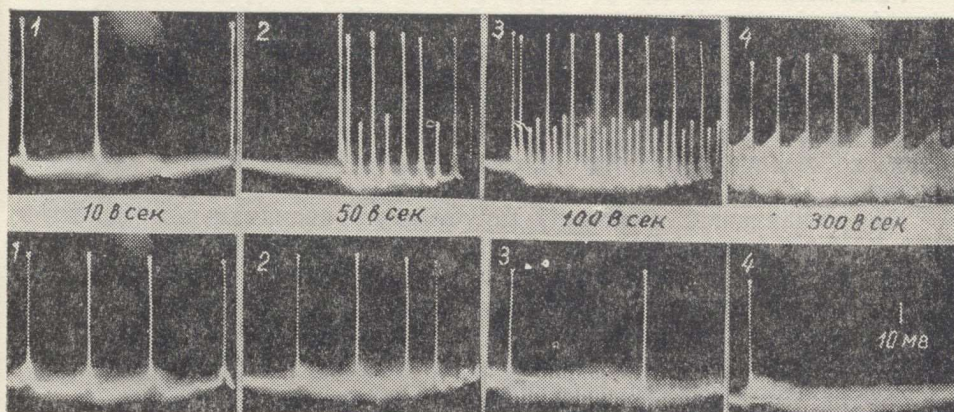


Рис. 9. Порівняння потенціалів дії соми мотонейрона у відповідь на ритмічні антидромні (верхній ряд) та ортодромні (нижній ряд) імпульси. Останні викликали подразненням малогомілкового нерва.

слідовою гіперполяризацією і слідовою депресією. В цей час можливість збудження нейрона наступною синаптичною активацією, зрозуміло, виявиться подавленою; підсумовуючись алгебраїчно з гіперполяризацією, постсинаптичні збуджуючі потенціали можуть стати підпороговими щодо генерації імпульсу, що поширюється.

Тому при синаптичній активації мотонейрона ритмічними аферентними імпульсами останній не може генерувати потенціали дії з частотою, яка перевищувала б встановлену вище лабільність соми нейрона (див. також Ковтун, 1958; Костюк, 1959). Більш того, при синаптичному збудженні максимальна частота, з якою могли слідувати потенціали дії, була значно нижчою, ніж при антидромному збудженні тієї самої клітини. Навіть при інтенсивному полісинаптичному збудженні рідко вдавалось бачити ортодромні розряди, які за частотою перевищували б 30—40 імпульсів на секунду. Приклад, на якому порівнюються наслідки ортодромного й антидромного ритмічного збудження того самого нейрона, наведений на рис. 9.

Висновки

Порівняння наслідків відведення потенціалів зверхтонкими мікроелектродами безпосередньо від соми та внутрішньомозкової мієлінізованої частини аксона рухових нейронів спинного мозку при надходженні до них одиничних, парних і ритмічних ортодромних (синаптичних) і антидромних імпульсів дозволяє точно встановити особливості перебігу збудження в різних ділянках цих клітин.

Мієлінізована частина аксона може відтворювати без трансформації ритму імпульси з частотою 700—900 на секунду (звичайно, значно зменшеними при таких умовах за амплітудою). Сома ж мотонейрона

може лише у виключних випадках на протязі короткого часу генерувати імпульси з частотою 100 на секунду; в більшості ж клітин частота їх виникнення не перевищує 50 на секунду.

Ця основна відміна між мієлінізованою частиною аксона і сомою пов'язана з більшою тривалістю потенціалу дії та рефрактерного періоду соми й, особливо, з наявністю в ній після потенціалу дії тривалої слідової гіперполяризації, відсутньої в аксоні.

Між мієлінізованою частиною аксона і собою існує ділянка клітини, функціональні властивості якої є проміжними між властивостями обох названих вище частин. Ця частина може проводити імпульси без трансформації ритму з частотою не більше 500—600 на секунду. Збудження її відбивається у вигляді початкового електротонічного компонента в потенціалі дії соми; є всі підстави вважати, що ця частина являє собою аксонний горбок разом з немієлінізованою частиною аксона.

При синаптичній активації мотонейрона визначальним фактором є перебіг збудження саме в сомі клітини, хоч місцем початкової генерації імпульсу, що поширюється, найбільш імовірно, є аксонний горбок. Слідова гіперполяризація після потенціалу дії в сомі, зменшуючи величину синаптичної деполаризації та здійснюючи значний анелектротонічний вплив на початкову частину аксона, утримує постійну низьку частоту еферентних розрядів нейрона.

ЛІТЕРАТУРА

- Ковтун С. Д., Конференция по вопросам электрофизиологии центральной нервной системы, Тезисы докладов, М., 1958, с. 63.
Костюк П. Г., Двухнейронная рефлекторная дуга, 1959; Физиол. журн. СССР, т. 46, 1960, с. 9; т. 46, 1960, с. 398; Микроэлектродная техника, Изд-во АН УССР, Киев, 1960.
Adrian E., Bronk D., J. Physiol. (London), 66, 1928, p. 81; J. Physiol. (London), 67, 1929, 119.
Balthazar K., Arch. für Psych. und Nervenkr., 188, 1952, S. 345.
Brock L., Coombs J., Eccles J., J. Physiol. (London), 117, 1952, p. 431; J. Physiol., 122, 1953, p. 429.
Coombs J., Curtis D., Eccles J., J. Physiol. (London), 139, 1957, p. 198.
Coombs J., Eccles J., Fatt P., J. Physiol. (London), 130, 1955, p. 291.
Fatt P., J. Neurophysiol., 20, 1957, 27; 20, p. 61.
Frank K., Fuortes M., Becker M., J. Gener. Physiol., 40, 1957, p. 735.
Romanes G., J. Compar. Neurol., 94, 1951, p. 313.

Надійшла до редакції
20.XII 1960 р.

Особенности течения возбуждения в различных участках двигательного нейрона

П. Г. Костюк, И. П. Семенютин

Лаборатория общей физиологии Института физиологии им. А. А. Богомольца,
Академии наук УССР, Киев

Резюме

При помощи внутриклеточных микроэлектродов отводились потенциалы двигательных нейронов поясничного отдела спинного мозга кошки. Сравнение результатов, полученных при отведении непосредственно из сомы и внутримозговой миелинизированной части аксона нейронов при поступлении к ним одиночных, парных и ритмических ортодромных (синаптических) и антидромных импульсов позволило точно установить

особенности течения пр
клеток.

Миелинизированная
формации ритма импуль-
с значительно уменьшен-
мотонейрона может ли-
короткого времени гене-
в большинстве же клет-
шает 50 в секунду.

Это основное различие и самой связано с большим характерного периода сомной следовой гиперполяризующей в аксоне.

Между миелинизир-
уэсук клеткк, функци
межуточными между св
участок может проводи
той не выше 500—600 г
начального электротони
Есть все основания счит
ный холмик вместе с н

При синаптической тормозится тече место начальной ген большей вероятностью лярзация после потен синаптической деполяриз цеское влияние на нач рентных разрядов мот

Peculiarities of the C Pa

Laboratory of General Physics
of the Academy of Sciences of the USSR

Intracellular micro-
from the soma and the
of the lumbar division.
excited by paired and r
myelinated part of the
rhythm, impulses with a
ever, can generate impu
cases for a brief period;
second. The data indica
diate functional proper
borated. The excitation
component in the action
vation of the motor neu
discharge an excitation
aforementioned interne
site of initial generation

особенности течения процесса возбуждения в различных участках этих клеток.

Миелинизированная часть аксона может воспроизводить без трансформации ритма импульсы с частотой 700—900 в секунду (конечно, значительно уменьшенными при этих условиях по амплитуде). Сомы же мотонейрона может лишь в исключительных случаях на протяжении короткого времени генерировать импульсы с частотой 100 в секунду; в большинстве же клеток частота возникновения последних не превышает 50 в секунду.

Это основное различие между миелинизированной частью аксона и сомой связано с большей длительностью потенциала действия и рефрактерного периода сомы и, в особенности, с наличием в ней длительной следовой гиперполяризации после потенциала действия, отсутствующей в аксоне.

Между миелинизированной частью аксона и сомой существует участок клетки, функциональные особенности которого являются промежуточными между свойствами обеих указанных выше частей. Этот участок может проводить импульсы без трансформации ритма с частотой не выше 500—600 в секунду. Возбуждение его отражается в виде начального электротонического компонента в потенциале действия сомы. Есть все основания считать, что этот участок представляет собой аксонный холмик вместе с немиелинизированной частью аксона.

При синаптической активации мотонейрона обуславливающим фактором оказывается течение возбуждения именно в соме клетки, хотя местом начальной генерации распространяющегося импульса с наибольшей вероятностью является аксонный холмик. Следовая гиперполяризация после потенциала действия в соме, уменьшая величину синаптической деполяризации и оказывая значительное анэлектротоническое влияние на начальную часть аксона, удерживает частоту эффективных разрядов мотонейрона постоянно на низких величинах.

Peculiarities of the Course of the Excitation Process in Various Parts of the Motor Neuron

P. G. Kostyuk and I. P. Semenyutin

Laboratory of General Physiology of the A. A. Bogomoletz Institute of Physiology of the Academy of Sciences of the Ukrainian SSR, Kiev

Summary

Intracellular microelectrodes were used to record potentials directly from the soma and the myelinated part of the axone of the motor neurons of the lumbar division of the cat spinal cord. The motor neurons were excited by paired and rhythmic orthodromic and antidromic impulses. The myelinated part of the axone may reproduce, without transformation of rhythm, impulses with a frequency of 700—900 per second. The soma, however, can generate impulses with a frequency of 100 per second only in rare cases for a brief period; in most cases the frequency does not exceed 50 per second. The data indicating the presence of an area possessing intermediate functional properties between these two parts of the cell are corroborated. The excitation of this area takes the form of an initial electronic component in the action potential of the soma. During the synaptic activation of the motor neuron by a factor affecting the rhythm of the efferent discharge an excitation current appears in the neuron soma, although the aforementioned intermediate area (the axone hillock) is considered the site of initial generation of the propagated impulse.