

Електротонічний потенціал заднього спинномозкового корінця кішки у відповідь на тетанічне подразнення

Т. М. Мамонець

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

Дослідженню електротонічних потенціалів (ЕТП) задніх спинномозкових корінців кішки присвячено чимало праць. Проте майже всі дослідники вивчали цей потенціал на поодинокі подразнення.

Баррон і Метьюз (1938), Ллойд (1952), Екклс і співробітники (1963) у своїх працях дуже коротко згадують про потенціал заднього спинномозкового корінця кішки на тетанічне подразнення.

У природних умовах центральні синапси, активуються імпульсами, що надходять з периферії, відносно великої частоти. Наприклад, відомо, що рецептори м'язів характеризуються великою лабільністю: аннуло-спіральні закінчення м'язових веретен розряджаються безперервною серією імпульсів, частота яких становить 200 на секунду (Метьюз, 1933; Хант і Куфлер, 1951; Елдрід, Граніт і Мертон, 1953). Дуже сильне розтягнення м'яза може викликати частоту імпульсів до 500 на секунду.

Тактильні рецептори шкіри також відзначаються досить великою лабільністю. В поодинокому волокні абдомінального шкірного нерва (у відповідь на тиск шкіри) виникає безперервна серія імпульсів (200—250) на протязі 700 мсек. Легкий дотик до шкіри подушечки лапки кішки викликає в поодинокому волокні внутрішнього підошовного нерва імпульси, частота яких становить 50—200 на секунду, але вони виникають групами, по 2—5 імпульсів у кожній групі, на протязі 20—40 мсек та з інтервалом між групами 100—150 мсек. На укол шкіри подушечки лапки кішки виникають 18 імпульсів протягом 200 мсек. Рух волосків шкіри викликає 18—40 імпульсів на секунду у волокні абдомінального нерва, а іноді 70 на секунду.

Проте рецептори шкіри можуть давати дуже низьку частоту імпульсів. Наприклад, частота розрядів тактильних рецепторів при тривалому їх подразнюванні знижується. На початку подразнення вона може бути 30—60 на секунду, а в кінці подразнення — 3—5 імпульсів на секунду. Рецептори холоду і тепла дають частоту імпульсів 6—14 на секунду (Маруаші, Мізугучика, Тасакі, 1952).

Позраження шкірних і м'язових нервів викликає у волокнах сусіднього спинномозкового корінця кішки тривалий негативний електротонічний потенціал. Останнім часом була висунута гіпотеза, за якою цей потенціал зумовлює пресинаптичне гальмування. Тому цікаво дослідити реакції заднього корінця на тетанічне подразнення, схоже за частотою імпульсів з природною імпульсацією.

Методика досліджень

Досліди були поставлені на спинному мозку кішок, наркотизованих нембуталом. Електротонічні потенціали відводили від VII люмбального заднього корінця при подразнюванні VI люмбального заднього корінця або поверхневої гілки малогомілкового нерва. Частота подразнень становила від одного до шестисот на секунду. Стимул від стимулятора подавали на подразнюючі срібні хлоровані електроди через трансформатор. Подразнення було максимальним. Тривалість одного стимулу була 0,5 мсек. Тривалість серії стимулів досягала 1,0; 1,3; 0,4 сек. Реєстрували потенціали за допомогою катодного осцилографа, який мав підсилювач змінного струму з постійною часу 4 сек. Інші деталі методики можна знайти в нашій роботі 1961 р.

Результати досліджень

На рис. 1 наведені осцилограми потенціалів VII люмбального заднього корінця при різній частоті подразнення сусіднього VI корінця. В цьому досліді ЕТП на поодинокі подразнення тривав приблизно 300 мсек, величина його становила 120 мкв (див. рис. 1). Цим повільним змінам потенціалу передували швидкі зміни. А слідом за повільним потенціалом не розвивався позитивний потенціал, який ми спостерігали в інших дослідках. При подразнюванні корінця трьома стимулами на протязі однієї секунди потенціал на третій стимул через 500 мсек після другого був пригнічений в такому самому ступені, як і потенціал на друге подразнення. При збільшенні частоти подразнення до шести на секунду відзначалося ще більше пригнічення потенціалів, ніж при частоті в три подразнення. При цій частоті подразнень потенціал на друге подразнення був пригнічений більше, ніж інші потенціали. При частоті подразнень 11 на секунду потенціали, що слідують за першим, були сильніше пригнічені і мали меншу тривалість, ніж при частоті шість подразнень. Потенціал на кожний стимул подразнення, крім першого і другого, тривав приблизно 100 мсек. На друге подразнення тривалий потенціал виявився повністю пригніченим, виникали тільки невеликі швидкі зміни потенціалу.

При частоті подразнень 14 і 37 відзначалося ще більше пригнічення повільних потенціалів, спричинюваних кожним подразненням серії, крім першого, ніж при частоті подразнень 11 на секунду. Але приблизно через 200 мсек від початку подразнення потенціал досягав 50 мкв і до кінця подразнення тримався майже на одному рівні. При частоті подразнень 150 величина потенціалу на початку подразнення (протягом 40—50 мсек) була такою, як на поодинокі подразнення. Через 40—50 мсек від початку подразнення потенціал протягом 500 мсек підтримувався на одному рівні, а після цього він починав змінюватись і до кінця подразнення незначно зменшувався. Після припинення подразнення приблизно через 100 мсек негативний потенціал зменшувався до нуля, а слідом за цим виникав невеликий позитивний потенціал.

При частоті подразнень 350 на секунду величина потенціалу, так само як і при частоті подразнень 150, спочатку (40—60 мсек) була такою, як на поодинокі подразнення. Потім приблизно 200—250 мсек трималась на одному рівні, а далі протягом усього часу подразнення поступово зменшувалась і наприкінці подразнення потенціал майже зникав. Після припинення подразнення виникав значний позитивний потенціал.

Іноді бувало так, що припинення подразнення викликало на 40—60 мсек збільшення негативного потенціалу, а слідом за ним розвивався позитивний потенціал (рис. 1, Б, осцилограма 1). Це спостерігали й інші дослідники (Вулсі і Ларабі, 1940; Екклс і Крневіч, 1959; Екклс і співробітники, 1963). Таке збільшення негативного потенціалу виявлялось найбільшим після тривалого подразнення. Після подразнення

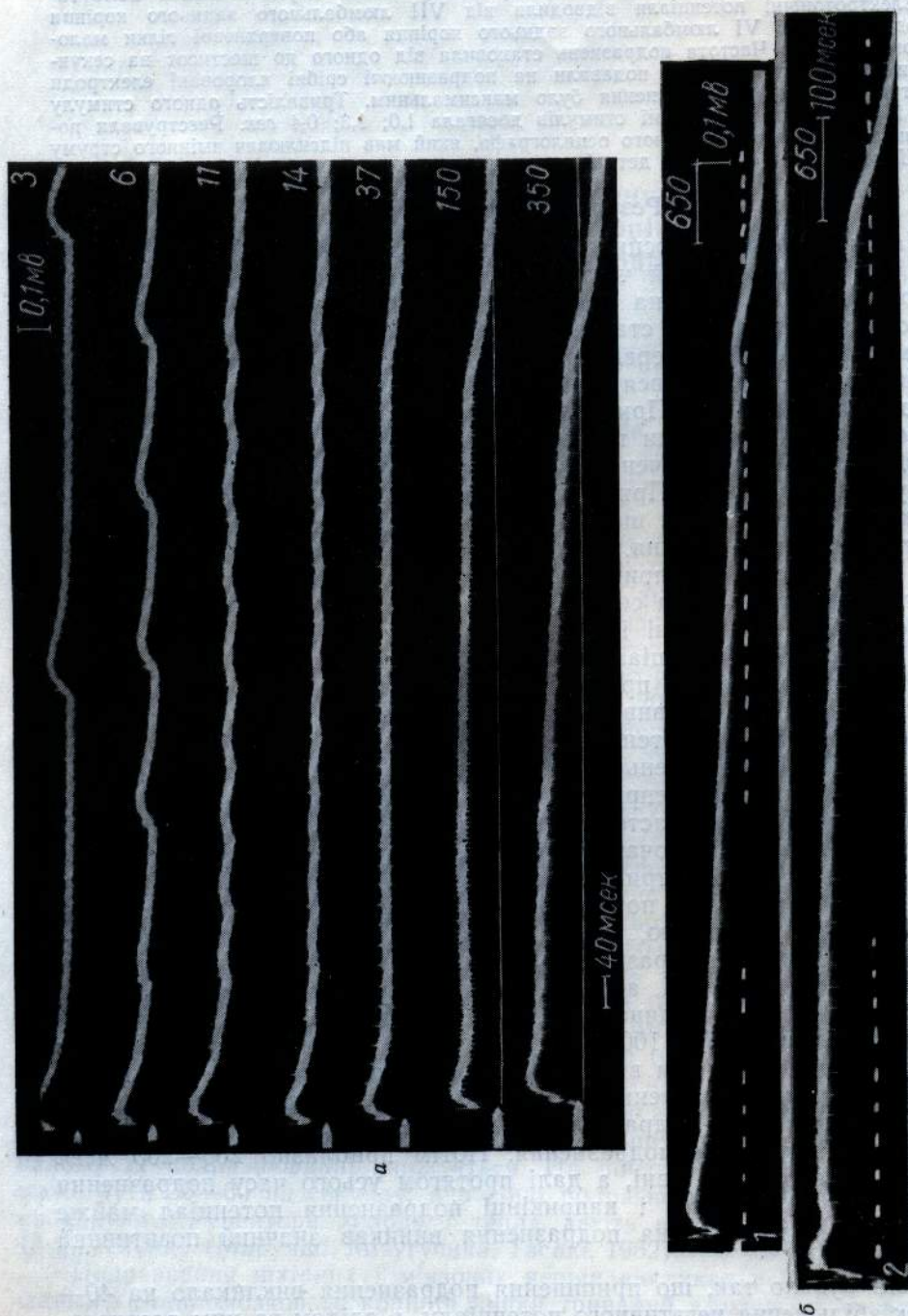


Рис. 1.

4 — электротоничні потенціали VII люмбального заднього спинномозкового коріння при різній частоті подразнення VI сусіднього коріння. Числа праворуч показують частоту подразнень на секунду; 6 — электротоничний позитивний потенціал слідом за негативним потенціалом при частоті подразнень 650 на секунду.

тривалістю в 500 мсек це підвищення негативного потенціалу було більшим, ніж після подразнення протягом 200 мсек, а після подразнення протягом 10 мсек його не було зовсім. Проте збільшення негативного потенціалу після припинення подразнення в наших дослідах спостерігалось рідко.

На поодинокі подразнення в деяких випадках після негативного потенціалу розвивався повільний позитивний (рис. 2, А і Б). Тоді на частоту подразнень 20 або 38 виникав тривалий негативний потенціал, а після нього — позитивний. На початку свого розвитку негативний потенціал досягав досить значної величини. Він наростав і спадав за 100—150 мсек і мав схожість з потенціалом на поодинокі подразнення. Після цього початкового потенціалу, осцилограма якого нагадувала пік, реєстрували потенціал незмінної величини до кінця подразнення. Величина його становила 50% початкового потенціалу. Після припинення подразнення цей потенціал зменшувався до нуля і виникав тривалий позитивний потенціал. Такий позитивний потенціал при невеликій частоті тетанізації ми спостерігали не завжди.

Величина ЕТП на поодинокі подразнення звичайно залишалась однаковою на протязі багатьох годин. Тетанічне подразнення викликало якісь зміни в аферентних закінченнях, внаслідок яких величина початкового потенціалу («піка») була досить варіабільна. Мабуть, це пов'язано з частим подразненням препарату, зі стомленням його, а також з посттетанічними змінами. Ллойд (1952) спостерігав посттетанічне посилення ЕТП дорзального корінця при подразнюванні суцільного корінця. Але бували і такі випадки, коли величина «піка» майже не змінювалась на протязі двох-трьох годин досліду.

В дослідах Екклса і співробітників (1963) величина «піка» також була непостійною. Так, при частоті подразнення поверхневої гілки малогомілкового нерва 200 на секунду і тривалості в 300 мсек величина «піка» була меншою, ніж на поодинокі подразнення. При тривалості подразнення в 1 сек «пік» був більшим, ніж при тривалості подразнення в 300 мсек, але меншим, ніж на поодинокі подразнення.

Позитивний потенціал був також дуже нестійким. Одно і те ж подразнення іноді викликало його, а іноді ні (рис. 2, А). Так, при частоті подразнень 2 на секунду він був більший, ніж при частоті 3 на секунду. На рис. 1 видно, що на частоту подразнень 6,14 або 37 на секунду позитивний потенціал не виникав, а на рис. 2, А можна бачити, що цей потенціал розвивався при такій частоті подразнень, як 6, 16, 22, 40, 200, 400 або 500 на секунду. Із збільшенням частоти подразнень цей потенціал підвищувався.

Екклс, Шмідт і Вілліс (1963) спостерігали позитивний потенціал в поодинокому аферентному волокні після різної тривалості подразнення шкірних нервів. Цей потенціал був також нестійким. Так, подразнення великогомілкового нерва протягом однієї секунди не викликало позитивного потенціалу, тоді як на подразнення литкового нерва виникав значний позитивний потенціал, причому величина його була більша, ніж при подразненні поверхневої гілки малогомілкового нерва. При двосекундній тривалості подразнення позитивний потенціал виникав на подразнення всіх трьох нервів, і тепер він був найбільшої величини у відповідь на подразнення поверхневої гілки малогомілкового нерва.

На рис. 3 наведені осцилограми потенціалів, одержані нами при подразнюванні шкірного нерва, поверхневої гілки малогомілкового нерва. Видно, що цей потенціал на перше подразнення при частоті стимулів 6 на секунду більший, ніж при частіших подразненнях. При ча-

стоті подразнень 6 і 80 повільним змінам потенціалу передували швидкі зміни, при інших частотах подразнення вони не виникали. Мабуть, це сталося від частого подразнення препарату — його стомлення.

В цьому ж досліді при подразнюванні сусіднього корінця і, особливо, при подразнюванні шкірного нерва виникав значний позитивний потенціал слідом за негативним повільним потенціалом. При частоті

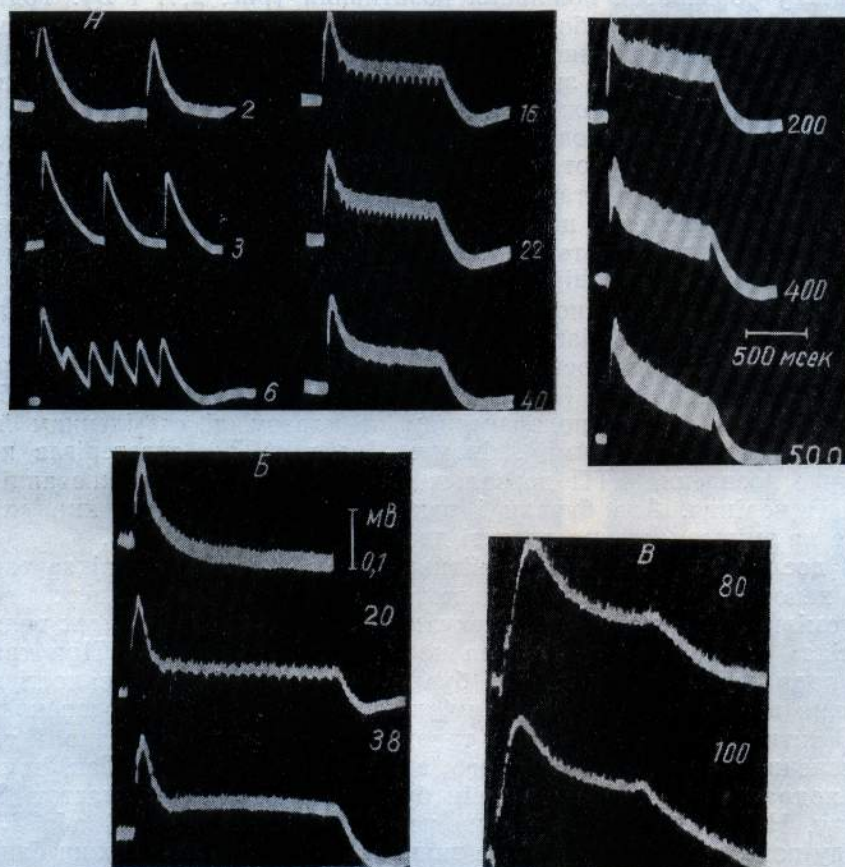


Рис. 2.

А і Б — потенціали VII люмбального дорзального корінця при різних частотах подразнення поверхневої гілки малогомілкового нерва. Із збільшенням частоти подразнень підвищується позитивний потенціал. В — тривалий негативний потенціал VII люмбального заднього корінця після закінчення тетанічного подразнення шостого люмбального корінця. Числа праворуч показують кількість імпульсів за 400 мсек подразнення.

подразнень 6 і 80 на секунду він не розвивався, а при частоті 200, 300 і 500 цей потенціал досягав значної величини. Він розвивався навіть до припинення подразнення (тривалість подразнення дорівнювала одній секунді). Так, при частоті 200 він виникав через 500 мсек після початку подразнення, при частоті 300 — через 300 мсек, а при частоті 500 — через 200 мсек, причому амплітуда цього потенціалу була значна. Якщо в інших дослідях цей потенціал дорівнював 50—100 мкВ, то в даному досліді він досягав 200—300 мкВ. Тривалість такого потенціалу становила близько 7—10 сек.

Отже, на рідку частоту подразнення у волокнах корінця, сусіднього з подразнюваним, виникали окремі повільні потенціали, які були сильно пригнічені порівняно з потенціалом на перше подразнення. Збільшення частоти подразнення від 14 до 150 призводило до розвитку тривалого негативного потенціалу досить значної величини, яка майже не змінювалась на всьому протязі подразнення. При частотах 200—300 на секунду в кінці подразнення зменшувалась величина цього тривалого негативного потенціалу, а при частотах 300—500 на секунду він іноді до кінця подразнення падав майже до нуля, і після припинення розвивався тривалий позитивний потенціал, величина і тривалість якого збільшувались з підвищенням частоти і подовженням тривалості подразнення. Цей потенціал іноді при подразненні шкірного нерва досягав досить великої амплітуди і тривалості уже під час подразнення.

Часто після припинення тетанічного подразнення можна було спостерігати тривалий негативний потенціал, причому після закінчення подразнення спочатку відзначалось деяке збільшення негативного потенціалу, яке тривало приблизно 40—60 мсек, а потім негативний потенціал дуже повільно, протягом 300—500 мсек зменшувався до нуля. На рис. 2, В осцилограми показують розвиток потенціалу VII люмбального заднього корінця при різних частоті подразнень. Тривалість подразнення становила 400 мсек. Такі ж результати були одержані при тривалості подразнення 1300 мсек.

У відповідь на подразнення контралатерального корінця або нерва ми не спостерігали такого позитивного потенціалу, як при подразненні іпселатерального корінця. На рис. 4 можна бачити, що на поодинокі подразнення VI люмбального заднього корінця на сусідньому VII корінці виникає потенціал майже такої самої величини, як на сім імпульсів, що слідує один за одним з інтервалом між ними в 57 мсек. Якщо частота імпульсів збільшувалась так, що стимул слідував за стимулом через 2—26 мсек, то перші стимули протягом 40—60 мсек викликали збільшення потенціалу, а наступні стимули протягом 240—260 мсек подразнення залишалися без відповіді.

В літературі є дані про позитивний потенціал, що виникає після тривалого негативного у відповідь на тетанічне подразнення. Так, Воронцов (1949) на задніх спинномозкових корінцях жаби у відповідь на тетанічне подразнення сусіднього корінця спостерігав тривалу електропозитивну реакцію. Подібний позитивний потенціал спостерігали і інші дослідники, але в активних нервових волокнах, по яких збудження надходило в мозок. Так, Вулсі і Ларрабі (1940) опублікували дуже коротке повідомлення про ЕТП дорзальних корінців люмбо-сакрального відділу спинного мозку кішки при тетанічному подразненні. Виявилось, що на подразнюваному корінці після негативного потенціалу виникав тривалий позитивний електротонічний потенціал, який скла-

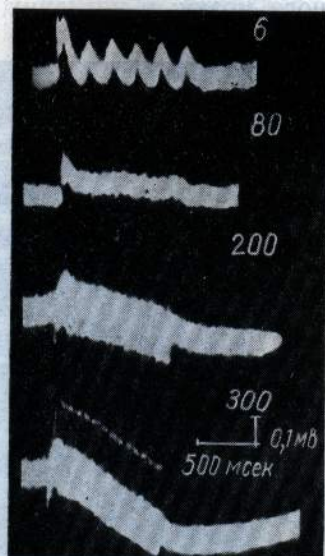


Рис. 3. Тривалий позитивний електротонічний потенціал VII люмбального дорзального корінця при тетанічному подразненні іпселатеральної поверхневої гілки маломолкового нерва.

дався з двох фаз. Обидві фази збільшувались в амплітуді зі збільшенням частоти і тривалості подразнення. У першій дещо зменшувалась тривалість, зате друга фаза прогресивно подовжувалась і могла тривати більше хвилини. Але такого посттетанічного позитивного потенціалу вони не спостерігали ні на сусідньому, ані на контралатеральному корінці.

Уолл і Джонсон (1958) спостерігали позитивний потенціал після тетанізації нерва тільки в активних волокнах дорзальних стовпів спинного мозку; в пасивних волокнах його не було. Тривалість потенціалу

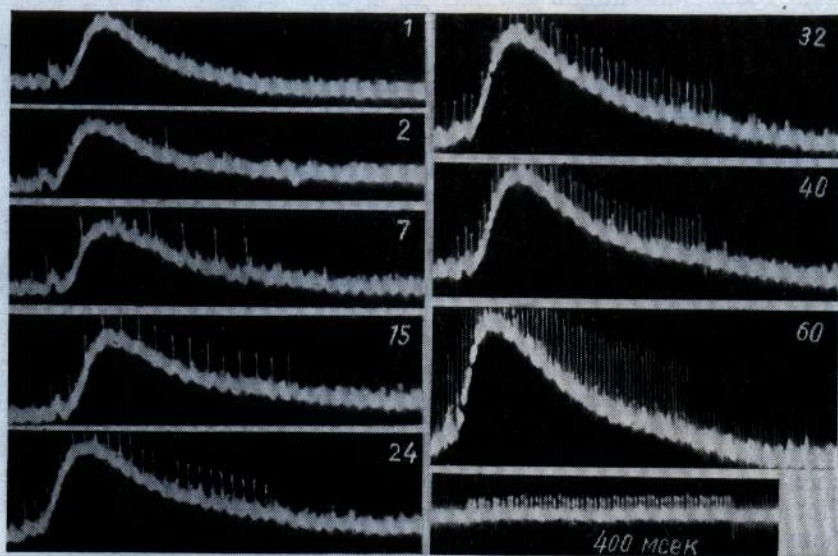


Рис. 4. Електротонічний потенціал VII люмбального корінця при подразненні VI контралатерального люмбального заднього корінця. Тривалість подразнення 400 мсек.

дорівнювала 1—2 хв. Екклс і Крневіч (1959) відзначили слідову гіперполяризацію первинних аферентних волокон поверхневої гілки малогомілкового нерва на глибині спинного мозку в 1 мм. Поверхневу гілку малогомілкового нерва подразнювали 600 імпульсами на секунду. Тривалість подразнення становила від 100 до 300 мсек. З подовженням подразнення посилювалась і гіперполяризація. Після частоти подразнення 17 і 100 на секунду гіперполяризація не виникала. Гіперполяризація первинних аферентних волокон регулярно спостерігалась після тетанічного подразнення, частота якого перевищувала 100 на секунду. Вона могла тривати близько 60 сек після десятисекундного тетанічного подразнення частотою 400 на секунду. Тривала гіперполяризація була властива тільки активним волокнам, а в пасивних волокнах її не відзначали. Останнім часом Екклс і співробітники (1963) спостерігали тривалий позитивний потенціал після негативного і в поодиноких пасивних волокнах задніх стовпів спинного мозку кішки за допомогою підсилювача постійного струму і мікроелектродів.

Ллойд (1952) також спостерігав на подразнюваному корінці тривалий позитивний потенціал, амплітуда якого була така сама, як негативного потенціалу. На сусідньому корінці в його досліджах позитивний потенціал не виникав, а зразу після припинення подразнення розвивався тривалий негативний потенціал.

Висновки

1. Подразнення іпселатерального заднього корінця або шкірного нерва викликало на сусідньому задньому корінці при великих частотах подразнення (100—600 на секунду) після початкового тривалого негативного потенціалу тривалий позитивний потенціал. У відповідь на контралатеральне подразнення такий позитивний потенціал не виникав.

2. У перші 40—100 мсек іпселатерального подразнення, переважно збуджуючого (при частоті 40—200 на секунду), відповідь виникала тільки на перший стимул серії, решта стимулів залишалась без відповіді. В цей час величина потенціалу була така, як на поодинокое подразнення. Через 40—100 мсек від початку подразнення стимули, що надходили у спинний мозок, підтримували потенціал на одному рівні.

3. На контралатеральне подразнення, головним чином гальмує, протягом 40—60 мсек від початку подразнення (при частоті 50—200 на секунду) потенціал був більший, ніж на поодинокое подразнення. Імпульси, що надходили в цей час у спинний мозок, викликали відповідь на дорзальному корінці. Через 40—60 мсек від початку подразнення стимули залишались без відповіді. Величина потенціалу поступово зменшувалась до нуля.

ЛІТЕРАТУРА

- Воронцов Д. С., Труды научно-исслед. ин-та физиологии при КГУ, № 5, 5, 1949.
 Мамонец Т. М., Физиол. журнал СССР, 47, 1961, с. 367.
 Barron D. H. a. Matthews B. H., J. Physiol., 92, 1938, p. 276.
 Eccles J. a. Krnjevic K., J. Physiol., 146, 31P, 1959; 148, 22P, 1959; 149, 274, 250, 1959.
 Eldred E., Granit R. a. Merton P., J. Physiol., 122, 1953, p. 498.
 Eccles J., Schmidt R., Willis W., J. Neurophysiol., 26, 1963, p. 646.
 Hunt C., Kuffler S., J. Physiol., 113, 1951, p. 283.
 Lloyd D., Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol., 17, 1952, p. 203.
 Wall P., Johnson A., J. Neurophysiol., 21, 1958, p. 148.
 Maruhashi J., Mizuguchi K., Tasaki J., J. Physiol., 117, 1952, p. 129.
 Matthews B., J. Physiol., 78, 1, 1933.
 Woolsey C., Larrabee M., Amer. J. Physiol., 129, 1940, p. 501.

Надійшла до редакції
10.IV 1964 р.

Электротонический потенциал заднего спинномозгового корешка кошки в ответ на тетаническое раздражение

Т. М. Мамонец

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

Резюме

Раздражение ипселатерального заднего корешка или кожного нерва вызывало на соседнем заднем корешке при больших частотах раздражения (100—600 в 1 сек) после начального длительного отрицательного потенциала длительный положительный потенциал. В ответ на контралатеральное раздражение такой положительный потенциал не возникал.

В первые 40—100 мсек ипселатерального раздражения, главным образом возбуждающего раздражения (при частоте 40—200 в 1 сек), ответ появлялся только на первый стимул серии, остальные стимулы

оставались без ответа. В это время раздражения величина потенциала была такой же, как и на одиночное раздражение. Через 40—100 *мсек* от начала раздражения приходящие в спинной мозг стимулы поддерживали потенциал на одном уровне.

На контралатеральное раздражение, главным образом тормозящее, в течение 40—60 *мсек* от начала раздражения (при частоте раздражения 50—200 в 1 *сек*) потенциал был больше, чем на одиночное раздражение. Приходящие в это время в спинной мозг импульсы вызывали ответ на дорзальном корешке. Через 40—60 *мсек* от начала раздражения стимулы оставались без ответа. Величина потенциала постепенно уменьшалась до нуля.

Electrotonic Potential of the Posterior Spinal Radicle of the Cat in Response to Tetanic Stimulation

T. M. Mamonets

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

Summary

Stimulation of the ipsilateral dorsal root or the cutaneous nerve evoked on the neighbouring dorsal root with high frequencies of stimulation (100—600 per *sec*) a long positive potential after an initial long negative potential. In response to contralateral stimulation there was no such positive potential.

During the first 40—100 *msec* of ipsilateral stimulation chiefly exciting stimulation (at a frequency of 40—200 per *sec*), the response appeared only to the first stimulus of the series, the other stimuli were unresponded to. During this time of stimulation the value of the potential was the same as in the case of a single stimulus. Within 40—100 *msec* after the beginning of stimulation the stimuli entering the spine maintained the potential at one level.

In response to contralateral, chiefly inhibiting stimulation, in the course of 40—60 *msec* after the beginning (at a frequency of stimulation of 50—200 per *sec*), the potential was greater than with a single stimulus. The impulses entering the spinal cord during this time evoke a response on the dorsal root. Within 40—60 *msec* after beginning of stimulation there was no longer any response to stimuli. The value of the potential gradually decreased to zero.