

Конвергенція у верхньому шийному симпатичному ганглії кішки

В. І. Скок, О. Я. Іванов, Р. П. Буколова

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця Академії наук УРСР, Київ

З гістології відомо, що до одного і того ж нейрона в симпатичному ганглії ссавців підходять кілька прегангліонарних волокон, які утворюють синаптичні закінчення на сомі і дендритах нейрона [9, 14]. Таке «сходження» кількох прегангліонарних волокон до одного нейрона, або конвергенція властиві симпатичним гангліям ссавців у значно більшій мірі, ніж симпатичним гангліям нижчих тварин [14]. Конвергенція збудження відображає інтегративну діяльність симпатичного ганглія, ту переробку, якої зазнає імпульсація на «вході» ганглія, перш ніж з'явитися на його «виході». Звідси зрозумілий той інтерес, який становить вивчення конвергенції для з'ясування функцій симпатичних гангліїв.

Прегангліонарні волокна, які проходять у складі шийного симпатичного нерва до верхнього шийного ганглія, утворюють кілька груп, що відрізняються одна від одної порогом і швидкістю проведення збудження [8]. Екклс виділив чотири таких групи; збудження кожної з них викликає одну з чотирьох хвиль (S_1 , S_2 , S_3 і S_4) складного потенціалу дії, що відводиться від корінця ганглія з постгангліонарними волокнами. Хвиля S_1 викликається збудженням групи прегангліонарних волокон з відносним порогом від 3 до 10 і швидкістю проведення збудження від 15 до 26 м/сек; для хвилі S_2 ці величини відповідно дорівнюють 3—10 і 10—14 м/сек, для хвилі S_3 — 15 і 7—10 м/сек, для хвилі S_4 — 40 і 1,2—5 м/сек [10].

За даними В. С. Шевельової [6], шийний симпатичний нерв після видалення його оболонки розпадається на чотири окремі пучки волокон; швидкість проведення збудження в них становить 9—10, 7—8, 4—5 і 2—3 м/сек [7].

У відповідності з результатами дослідів Екклса, кожна з чотирьох груп прегангліонарних волокон з'єднується синаптично з певною групою нейронів ганглія, а ці групи відрізняються одна від одної тривалістю синаптичної затримки і швидкістю проведення збудження в аксонах [10]. За даними гістологів, на одному і тому ж нейроні можуть закінчуватись прегангліонарні волокна різних груп [9].

Є дані про те, що серед волокон шийного симпатичного нерва, які мають найбільш високий поріг (напевно, безм'якушевих) є такі, збудження яких викликає в нейронах ганглія пряме гальмування. Такий висновок впливає з дослідів В. С. Шевельової [6], яка показала, що часте подразнення однієї з груп волокон шийного симпатичного нерва ослаблює скорочення мигальної перетинки ока кішки; це скорочення викликається подразненням інших груп волокон шийного симпатичного нерва, «гальмівна» ж група волокон такого скорочення не викликає.

Якщо відведення відбувається від постгангліонарних волокон (за допомогою описаного вище піпеточного електрода), поодинокі подразнення шийного симпатичного нерва викликає реакцію, зображену на рис. 1, Б. В ній можна розрізнити два основних коливання (на рис. 1, Б, 5), перше з яких відповідає хвилям S_1 і S_2 , а друге — хвилі S_3 за Екклсом [10]; хвилі S_4 ми не спостерігали.

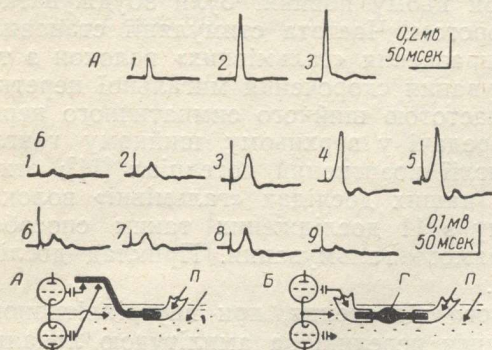


Рис. 1. Потенціали дії пре- і постгангліонарних волокон верхнього шийного симпатичного ганглія кішки.

А — потенціали дії, що відводяться від шийного симпатичного нерва з допомогою звичайних дрітних електродів; під дистальним електродом нерв вбито хлористим калієм для одержання монофазних потенціалів дії. Віддаль між відповідними електродами і подразнювальним електродом-піпеткою — 25 мм. Подразнення посилюється від 1 до 3 і в 3 воно у 13 разів сильніше за порогове. Б — потенціали дії, що відводяться від краниальних корінців ганглія з допомогою піпеточного електрода. В 1—5 подразнення наноситься на всі волокна шийного симпатичного нерва і посилюється від 1 до 5, в 1 подразнення порогове, а в 5 — у 80 разів сильніше за порогове. 6—9 — подразнення тієї ж сили, що в 5, наноситься відповідно на кожну з чотирьох груп волокон, на які розщеплено шийний симпатичний нерв. Результати А одержано від одного препарату, Б — від іншого. Внизу — схеми розташування подразнювальних (П) і відповідних електродів; Г — ганглій.

На рис. 1, Б 6—9 показано ПД постгангліонарних волокон, що виникають у відповідь на подразнення кожної з чотирьох груп волокон шийного симпатичного нерва. Подразнення в Б, 6—9 за силою дорівнює подразненню в Б, 5. Подразнення перших трьох груп викликає такі ж два коливання, що й в Б, 5, а подразнення четвертої групи — лише перше, але дуже незначне за амплітудою коливання.

При застосуванні відведення від поодиноких нейронів ми використовували як поза-, так і внутріклітинне відведення. Перевага позаклітинного відведення полягає в тому, що нейрон не ушкоджується мікроелектродом, і його можна вивчати протягом тривалого часу. В тих випадках, коли нейрон відповідав розрядом на подразнення двох чи більше груп волокон, кондиціонуючий розряд його, викликаний подразненням однієї з груп, супроводжувався тривалим зниженням збудливості до пробного подразнення через інші групи волокон — слідовою депресією. У прикладі, наведеному на рис. 2, А, ця депресія виникала незалежно від того, через яку з двох груп волокон викликали кондиціонуючий розряд.

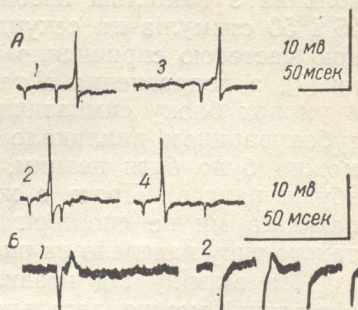


Рис. 2. Потенціали дії поодиноких нейронів верхнього шийного симпатичного ганглія кішки при позаклітинному відведенні.

А, 1 — відповідь на поодинокі подразнення однієї з груп волокон шийного симпатичного нерва; 2 — це ж подразнення наноситься після поодинокого подразнення другої групи волокон, яке викликає потенціал дії, і відповідь на поодинокі подразнення відсутня; 3—4 — те саме, що в 1—2, але тепер друге подразнення наноситься на ту групу волокон, на яку в 2 наносилось перше подразнення.

Б, 1 — відповідь на поодинокі порогові подразнення однієї з груп волокон шийного симпатичного нерва; 2 — це ж подразнення нанесено на фоні подразнення з частотою 50 стимулів на секунду другої групи волокон цього ж нерва (через яку даний нейрон не збуджується); подразнення цієї останньої групи більші як у 13 разів сильніше за поріг подразнення нейрона через першу групу. Результати А і Б одержані від різних препаратів.

Якщо нейрон відповідав розрядом на подразнення одних груп волокон, а на подразнення інших не відповідав, досліджували вплив частоті стимуляції цих останніх груп на поріг розряду нейрона, викликаного поодиноким подразненням перших груп. Поодиноким подразненням у цьому випадку застосовувалось на фоні частоті стимуляції, сила якої перевищувала поріг розряду нейрона через інші групи волокон у 10—13 і більше разів, тобто при цьому повинні були збуджуватись волокна з найбільш високим порогом. Частота стимуляції становила 25 і 50 стимулів на секунду; подразнення «гальмівних» волокон з такою частотою спричиняло гальмування скорочення мигальної перетинки [7], а подразнення з такою частотою шийного симпатичного нерва в умовах блоку симпатичної передачі у верхньому шийному ганглії тубокурарином викликало в ганглії позитивний потенціал [11]; отже, можна було бути певним, що в наших дослідах «гальмівні» волокна збуджувались. Проте в жодному з 11 досліджених таким способом нейронів ми не спостерігали прямого гальмування. Приклад досліду такого типу наведено на рис. 2, Б.

На відміну від позаклітинного відведення, при внутріклітинному відведенні можна детально вивчити невеликі за амплітудою локальні потенціали нейрона; тому ми застосували також внутріклітинне відведення. В проведених раніше дослідженнях із застосуванням внутріклітинного відведення [1, 2, 3, 5, 12] не було помічено, щоб подразнення шийного симпатичного нерва викликало в нейронах ганглія гальмівний постсинаптичний потенціал (ГПСП). Але це могло бути результатом того, що ГПСП був замаскований ПД. Ослаблення ж подразнення нерва з метою одержати «чистий» локальний потенціал, без ПД, не давало можливості дослідити локальні потенціали, що викликаються збудженням високопорогових прегангліонарних волокон, тобто саме тих волокон, які, за деякими даними [6, 7], викликають у ганглії гальмування.

Щоб усунути цю перешкоду, ми дослідили локальні відповіді нейронів на подразнення не цілого нерва, а окремих груп його волокон. При подразненні деяких груп волокон синаптична деполаризація нейрона виявилась недостатньою для генерації ПД, і можна було спостерігати локальну відповідь нейрона на подразнення навіть найбільш високопорогових волокон шийного симпатичного нерва.

Приклади таких дослідів наведені на рис. 3, А і Б. З рисунка видно, що подразнення одних груп волокон викликає в нейроні лише ЗПСП, тимчасом як подразнення інших груп — ЗПСП і ПД. Проте в жодному з досліджених нами таким способом п'яти нейронів не спостерігався ГПСП. Не спостерігався він також у 29 нейронах, досліджених аналогічним методом одним з нас раніше (Скок, неопубліковані дані).

Як метод для одержання локального потенціалу нейрона в «чистому» вигляді ми застосували також блокування ПД гіперполяризацією нейрона. Цей метод дозволив дослідити локальні потенціали у відповідь на супрамаксимальне подразнення цілого шийного симпатичного нерва, а також усіх окремих груп його волокон. На рис. 4, А, 1 показано ПД, що виникає при подразненні всіх трьох груп волокон, на які було розщеплено шийний симпатичний нерв. З рисунка видно, що після першого ЗПСП, що генерує ПД, виникає ще один ЗПСП (це видно також на рис. 3, Б, 1, 2). При застосуванні невеликої гіперполяризації стає виразнішою межа між ЗПСП і ПД, який виникає на вершині ЗПСП (А, 2). В А, 3, де гіперполяризація достатня для блоку ПД, ЗПСП виявився досить складної форми. Подразненням кожної з

трьох груп
або лише ра
ва ЗПСП ви

Отже, н
груп преганг
повідують ли
локон з ма
днення збудж

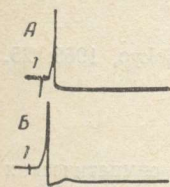


Рис. 3. Потенціал шийного симпатичного нерва у відповідь на подразнення кожної з трьох груп волокон. А — одержано від внутріклітинного відведення, Б — від позаклітинного відведення

нів значно м
повідують ли
локон з вели
днення збудж
ня волокон

Вивченн
знання функ
патичного не
ока і вуха і
ні волокон п
ріг, ніж вол
тів голови (с
На жаль, це
локон шийно
ціональне зн
ганглії поляг

Нашими
Отже, якщо
в більшій чи
ціонально по
никає сумнів
медіатора бе

1. На од
ганглія кішк
ною швидкіс
Це підтверд
ронах ганглія

трьох груп волокон, на які було розщеплено нерв, можна викликати або лише ранні компоненти, або лише пізні (А, 4—6). Складна будова ЗПСП виявляється також при посиленні подразнення (рис. 4, Б).

Отже, на одному і тому ж нейроні можлива конвергенція різних груп прегангліонарних волокон. Слід зазначити, що деякі нейрони відповідають лише на подразнення волокон з малою швидкістю проведення збудження, але таких нейро-

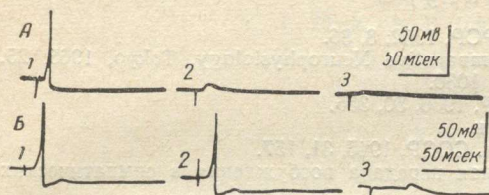


Рис. 3. Потенціали дії нейронів верхнього шийного симпатичного ганглія кішки при внутріклітинному відведенні, які виникають у відповідь на поодинокі подразнення кожної з трьох груп волокон (1—3) шийного симпатичного нерва. Результати А і Б одержано від різних препаратів. Сила подразнення більш як у 13 разів перевищує порогову.

нів значно менше, ніж тих, які відповідають лише на подразнення волокон з великою швидкістю проведення збудження, або на подразнення волокон обох зазначених груп.

Вивчення функціонального значення такої конвергенції потребує знання функціонального значення окремих груп волокон шийного симпатичного нерва. За даними Бішоп і Хейнбекера [11], звуження судин ока і вуха і скорочення піломоторних м'язів відбувається при збудженні волокон шийного симпатичного нерва, які мають більш високий поріг, ніж волокна, збудження яких веде до решти симпатичних ефектів голови (скорочення мигальної перетинки, розширення зіниці тощо). На жаль, цим вичерпуються відомості про функції окремих груп волокон шийного симпатичного нерва. Можна лише припустити, що функціональне значення конвергенції різних груп волокон у симпатичному ганглії полягає у посиленні одних симпатичних ефектів іншими.

Нашими дослідженнями не виявлено прямого гальмування в ганглії. Отже, якщо це гальмування і існує, воно не є дифузним, яке охоплює в більшій чи меншій мірі усі нейрони ганглія, а, можливо, лише функціонально пов'язані між собою групи нейронів. В зв'язку з цим виникає сумнів, що таке гальмування відбувається шляхом виділення медіатора безпосередньо в кров'яне русло.

Висновки

1. На одних і тих же нейронах верхнього шийного симпатичного ганглія кішки можлива конвергенція прегангліонарних волокон з різною швидкістю проведення збудження (групи S_1 , S_2 , S_3 за Екклсом). Це підтверджується гістологічними даними про конвергенцію на нейронах ганглія прегангліонарних волокон різного діаметра.

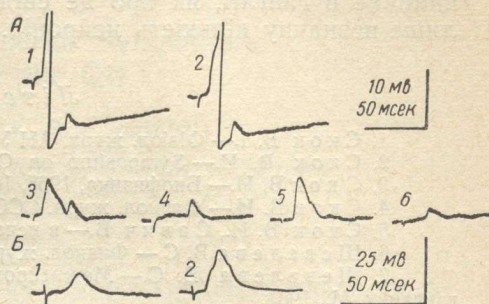


Рис. 4. Те ж, що на рис. 3, але в умовах блоку генерації потенціалу дії нейрона гіперполяризацією мембрани. Результати А одержано від того ж нейрона, що на рис. 3, Б, результати Б — від іншого нейрона.

А, 1—3 — відповіді на одночасне подразнення усіх груп волокон, 1 — без гіперполяризації (вершина потенціалу дії — за межами кадра), 2 — гіперполяризація недостатня, а 3 — достатня для блоку потенціалу дії. 4—6 — відповіді на подразнення кожної з трьох груп волокон шийного симпатичного нерва при блоці генерації потенціалу дії гіперполяризацією тієї ж сили, що в 3.

Б — відповідь на подразнення шийного симпатичного нерва; у 2 подразнення сильніше ніж у 1.

2. Подразнення усіх досліджених груп прегангліонарних волокон викликає в нейронах ганглія ЗПСП з різними латентними періодами; у досліджених нами нейронах не виявлено ні ГПСП, ні прямого гальмування, хоч сила подразнення була достатньою для подразнення волокон з найбільш високим порогом. Отже, якщо пряме гальмування і виникає в ганглії, як про це свідчать літературні дані, воно охоплює лише незначну кількість нейронів.

Література

1. Скок В. І.— Фізіол. журн. АН УРСР, 1962, 8, 86.
2. Скок В. І.— Symposium on Comparative Neurophysiology, Tokyo, 1965, 25.
3. Скок В. І.— Биофизика, 1965, 10, 1030.
4. Скок В. І.— Фізіол. журн. СССР, 1966, 50, 355.
5. Скок В. І., Савич В.— в печати.
6. Шевелева В. С.— Фізіол. журн. СССР, 1945, 31, 157.
7. Шевелева В. С.— Межнейронная передача возбуждения в симпатических ганглиях, М., 1961.
8. Bishop G. H. and Heinbecker P.— Amer. J. Physiol., 1932, 100, 519.
9. De Kastro F.— Arch. Internat. de Physiologie, 1951, 59, 479.
10. Eccles J. C.— J. Physiol., 1935, 85, 179.
11. Eccles R. M.— J. Physiol., 1952, 117, 181, 196.
12. Eccles R. M.— J. Physiol., 1955, 130, 572.
13. Eccles R. M. and Libet B.— J. Physiol., 1961, 157, 484.
14. Huber G. C.— J. Morphol., 1899, 16, 27.

Надійшла до редакції
9.VIII 1966 р.

Конвергенция в верхнем шейном симпатическом ганглии кошки

В. И. Скок, А. Я. Иванов, Р. П. Буколова

Институт физиологии им. А. А. Богомольца Академии наук УССР, Киев

Резюме

Исследованы электрические потенциалы, возникающие в одиночных нейронах верхнего шейного симпатического ганглия кошки в условиях нормального кровообращения в ответ на раздражение каждой из трех-четырех групп волокон, на которые был расщеплен шейный симпатический нерв. Для этого использованы внутриклеточное отведение и в некоторых опытах гиперполяризация мембраны нейрона с целью блока генерации потенциала действия для наблюдения за локальными потенциалами. Установлено, что на одном и том же нейроне могут конвергировать преганглионарные волокна с различным порогом и различной скоростью проведения возбуждения (группы S_1 , S_2 и S_3 по Экклсу). Раздражение этих групп волокон вызывает в нейроне возбуждающий постсинаптический потенциал с различными латентными периодами. Ни в одном из исследованных нейронов не был обнаружен тормозящий постсинаптический потенциал.

Кроме того, исследован порог возбуждения одиночных нейронов раздражением одной из групп волокон при одновременном раздражении остальных групп волокон, раздражение которых само по себе возбуждало данных нейронов не вызывало. Для этого использовано внеклеточное отведение электрических потенциалов от одиночных нейронов; раздражение волокон, не вызывавших возбуждения нейрона, наносилось с частотой 25—50 стимулов в секунду и по силе в 10—13 и более раз превосходило порог возбуждения нейрона через ту группу, раздражение которой вызывало возбуждение. Несмотря на то, что в этих случаях возбуждались даже наиболее высокопороговые волокна шейного симпатического нерва, прямое торможение не было обнаружено.

Сделан вывод, что прямое торможение, если оно и имеет место в ганглии, как это следует из литературных данных, ограничивается, по-видимому, небольшой группой нейронов и не является диффузным, что несовместимо с существующими гипотезами о выделении тормозного медиатора непосредственно в кровяное русло ганглия.

Convergence in the Superior Sympathetic Ganglion of the Cat

V. I. Skok, A. Y. Ivanov, R. P. Bukolova

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

Summary

The intracellular potentials of neurons of the superior sympathetic ganglion of the cat were studied in situ. Special attention was devoted to local potentials. Two methods were used for spike block; 1) stimulation of small groups of fibres of the cervical sympathetic nerve instead of the whole nerve (synaptic depolarization insufficient for spike generation); 2) membrane hyperpolarization in the cases when the whole nerve was stimulated.

It was found that the preganglionic fibres of various groups (S_1 , S_2 and S_3 according to Eccles's classification) may terminate on the same neuron causing EPSP with different latencies. No inhibitory PSP was observed.

The authors also studied the effect of repetitive stimulation of some groups of cervical sympathetic nerve fibres on the threshold of a single orthodromic stimulation of the cell through other groups of the same nerve fibres. No direct inhibition was found.