

Про взаємодію між окремими групами прегангліонарних волокон у верхньому шийному симпатичному ганглії

В. І. Скок і В. М. Миргородський

Інститут фізіології ім. О. О. Богомольця АН УРСР, Київ

За останній час одержано відомості про те, що серед прегангліонарних волокон верхнього симпатичного ганглію кішки і кролика існують такі, подразнення яких викликає в ганглії первинну гіперполяризацію нейронів [4—6], їх гальмування [2]. Ретельні дослідження дозволили виявити первинну гіперполяризацію, що виникає при подразненні певних груп прегангліонарних волокон, у нейронах симпатичних гангліїв жаби. Це було зроблено з допомогою внутріклітинного відведення [9]. Однак спроби виявити таку гіперполяризацію у нейронах верхнього шийного ганглію кішки поки що не дали позитивних результатів [1, 7]. Щодо природи згаданого гальмування в ганглії існує точка зору, що воно є песимальним гальмуванням і викликається «перезбудженням» клітин ганглію [2].

Гальмівний ефект однієї групи прегангліонарних волокон на іншу спостерігали за зменшенням амплітуди скорочення мигальної перетинки, але потім цей ефект було підтверджено на підставі спостереження за потенціалами дії верхнього шийного ганглію [2]. Ці останні досліді привели до висновку про те, що гальмування зумовлюється конвергенцією збуджувальних прегангліонарних волокон на нейронах ганглію. Проте не було остаточно з'ясовано, чи це гальмування існує лише у відношенні між обмеженою кількістю функціонально пов'язаних між собою нейронів, чи воно є «дифузним», тобто поширюється в тій чи іншій мірі на всі або на переважну кількість нейронів ганглію. Останній погляд неодмінно впливає з того положення, що гальмування зумовлюється виділенням у кров'яне русло гальмівного медіатора — адреналіну, що виділяється хромафінними клітинами ганглію під впливом прегангліонарних імпульсів [5].

Крім того, неясно, чи гальмівна група прегангліонарних волокон морфологічно відокремлена від решти груп волокон, чи ці волокна змішані між собою. З'ясування цих питань становило мету даної роботи.

Методика досліджень

У наркотизованих нембуталом (50 мг/кг) кішок відпрепаровували нерви, що містять пре- і постгангліонарні волокна верхнього шийного симпатичного ганглію (лівого), тобто відповідно шийний симпатичний нерв і гілки, що йдуть від цього ганглію до голови. Крім цих нервів, перерізували також усі інші нерви, що підходять до ганглію. Операційну рану заповнювали розчином Рінгера—Лока, температуру якого підтримували на рівні 36°С. Кінець шийного симпатичного нерва, зв'язаний із верхнім шийним ганглієм, розщепляли під контролем стереоскопічного мікроскопа на три-чотири гілки дов-

жиною близько 1 см, за методикою скляну піпетку, діаметр якої було піпетку. Один з подразнювальних у розчині, що заповнював рану, відрізки нервів, що прямують у напрямку потенціалів дії постгангліонарних або частими імпульсами триваючого з препаратом через генератор, а кожну гілку можна було поділити дії постгангліонарних волокон струму і фотографували з екрану.

В досліді було вивчено вплив симпатичного нерва на синаптичну передачу. Під час подразнення кожної з решт потенціал дії постгангліонарних волокон супрамаксимальне подразнення однієї з них через 10—15 сек після початку стимуляції (у деяких випадках — три рази) контрольного потенціалів дії (75 стим/сек) було обрано тому, що прегангліонарних волокон у постгангліонарних як і б заважали точному вимірюванню мивний же ефект, як і гіперполяризацію прегангліонарних волокон проявлялися [2, 5].

На рисунку наведені результати дослідів на окремих прегангліонарних волокнах верхнього шийного симпатичного нерва кішки. На рисунку 1 показане подразнення кожної з решт симпатичний нерв. Кішки (контроль), показано на фоні частоті стимуляції к так і супрамаксимальної стимуляції такої сили, прегангліонарний викликає макс «Супрамаксимальна» стимуляція «максимальної» настільки більш низькопорогових стимуляцій волокон більш як у 9—13 разів, де до збудження усіх, на верхнього симпатичного нерва.

Як видно з рисунка, будь-якої з трьох гілок нерва викликає полегшення, яке на тетанічного подразнення Шувельової [2], гальмуванням волокон з найбільш високим порогом.

На таблиці представлено результати дослідів, тому, осцилограми якого досліді, у якому досліді на синаптичну передачу зано: номер досліді; номер подразнення наноситься а тетанічне — на другу амплітуди кожного з трьох волокон під впливом тетанічного симпатичного нерва. Ці

жиною близько 1 см, за методикою Шевельової [2]. Потім кожну гілку втягували у скляну піпетку, діаметр якої було підбрано таким чином, щоб гілка щільно входила у піпетку. Один з подразнювальних електродів знаходився в піпетці, а другий — катод — у розчині, що заповнював рану. У таку ж піпетку втягували всі з'єднані з ганглієм відрізки нервів, що прямують у голову; ці електроди використовувались для відведення потенціалів дії постгангліонарних волокон. Подразнення відбувалось поодинокими або частими імпульсами тривалістю 0,5—1,0 мсек від електронного стимулятора, з'єданого з препаратом через генератор радіочастотних коливань. З допомогою комутатора кожну гілку можна було подразнювати від кожного з двох стимуляторів. Потенціали дії постгангліонарних волокон посилювались з допомогою підсилювача змінного струму і фотографували з екрана електронно-променевого осцилографа.

В дослідах було вивчено вплив частотної стимуляції кожної з гілок шийного симпатичного нерва на синаптичну передачу в ганглії залпу, який викликається поодиноким подразненням кожної з решти гілок. Для цього спочатку реєстрували контрольний потенціал дії постгангліонарних волокон, який виникає у відповідь на поодинокі супрамаксимальне подразнення однієї з гілок. Потім це ж подразнення наносили на фоні супрамаксимальної стимуляції однієї з інших гілок з частотою 75 стимулів на секунду, через 10—15 сек після початку стимуляції. Усю цю процедуру повторювали п'ять разів (у деяких випадках — три рази), і одержані середні величини амплітуд пробного і контрольного потенціалів дії потім порівнювали між собою. Частоту стимуляції 75 стим/сек було обрано тому, що при такій високій частоті подразнення прегангліонарних волокон у постгангліонарних волокнах не виникає синхронних потенціалів дії, які б заважали точному вимірюванню амплітуди пробного потенціалу дії нерва. Гальмівний же ефект, як і гіперполяризація нейронів ганглію, при такій частоті подразнення прегангліонарних волокон проявляються навіть більш сильно, ніж при нижчих частотах [2, 5].

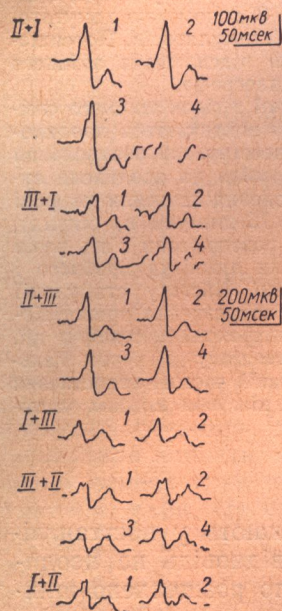
Результати досліджень

На рисунку наведені потенціали дії, які виникають у постгангліонарних волокнах верхнього шийного ганглію у відповідь на поодинокі подразнення кожної з трьох гілок, на які було розщеплено шийний симпатичний нерв. Крім відповіді на одне лише подразнення гілки (контроль), показано відповідь на це ж подразнення, здійснене на фоні частоті стимуляції кожної з сусідніх гілок — як максимальної, так і супрамаксимальної. «Максимальною» в даному випадку названо стимуляцію такої сили, при якій поодинокі подразнення (замість тетанічного) викликає максимальні за величиною S_1 , S_2 , S_3 і S_4 спайки [3]. «Супрамаксимальна» стимуляція в даному випадку була сильніше «максимальної» настільки, щоб перевищити поріг викликання найбільш низькопорогових спайків у потенціалі дії постгангліонарних волокон більш як у 9—13 разів. Таке подразнення, за даними Еклса, веде до збудження усіх, навіть найбільш високопорогових волокон шийного симпатичного нерва [3].

Як видно з рисунка, приєднання до поодинокого подразнення будь-якої з трьох гілок тетанічного подразнення сусідньої гілки викликає полегшення, яке може бути більш чи менш сильним. Посилення тетанічного подразнення не веде до появи гальмування (за даними Шевельової [2], гальмування в ганглії викликається саме подразненням волокон з найбільш високим порогом).

На таблиці представлені результати п'яти дослідів, аналогічних тому, осцилограми якого наведено на рисунку (за винятком другого досліду, у якому досліджено лише ефект подразнення однієї з гілок на синаптичну передачу з іншої гілки). На таблиці зліва направо вказано: номер досліду; номер поєднання; подразнювані гілки (поодинокі подразнення наноситься на ту з гілок, яку вказано перед знаком «+», а тетанічне — на другу з двох гілок); зміни в процентах до контролю амплітуди кожного з трьох спайків потенціалу дії постгангліонарних волокон під впливом тетанічного подразнення сусідніх гілок шийного симпатичного нерва. Ці зміни показано окремо для максимального і

для супрамаксимального (в дужках) подразнення щоб з'ясувати, подразнення волокон з високим порогом. Знак «+» перед цифрою означає полегшення, а знак «—» — гальмування (під гальмуванням тут мається на увазі зменшення амплітуди пробного потенціалу дії під впливом подразнення сусідньої гілки, як це було прийнято в працях



Еклса, Ллойда та інших, хто вивчав потенціали дії симпатичних гангліїв [3, 8]). Всі дані, наведені в таблиці, оброблені статистично: визначено достовірність різниці між середньою амплітудою потенціалу дії на фоні тетанічного подразнення сусідньої гілки та без цього подразнення. Статистично достовірні ефекти ($p < 0,05$) в таблиці виділені. Невиділені цифри означають, що ефект проявляється чітко і в один і той же

Потенціали дії, які виникають у постгангліонарних волокнах верхнього шийного ганглію кішки у відповідь на поодинокі подразнення окремих груп прегангліонарних волокон у шийному симпатичному нерві.

1 — подразнення наноситься лише на одну групу волокон, яка позначена умовно перед знаком «+». 2 — це ж подразнення наноситься на фоні тетанічного подразнення другої групи волокон, позначеної умовно після знаку «+»; частота тетанічного подразнення — 75 стимулів на секунду. Сила обох подразнень трохи сильніша за максимальну для потенціалу дії. 3 і 4 — те саме, що й 1 і 2, але в 4 сила фонові стимуляції більша, ніж у 2 і перевищує поріг подразнення найбільш легкозбудливих прегангліонарних волокон шийного симпатичного нерва понад 13 разів. Масштаб амплітуди і часу для всіх осцилограм, крім осцилограм «II+III» груп волокон, позначено біля осцилограм «II+I» груп волокон. Всі осцилограми одержано від одного і того ж препарату. Решта пояснень у тексті.

бік — гальмування чи, навпаки, полегшення, — в усіх поєднаннях подразнень даної пари гілок, але в результаті варіабельності амплітуди потенціалів дії ефект статистично недостовірний. «О» означає відсутність ефекту при відносно постійній амплітуді потенціалу дії, коли значення окремих величин амплітуди відрізняються від середнього значення менше ніж на 10%. «Х» — в одних поєднаннях ефект спостерігається в бік полегшення, в інших — гальмування, тобто варіабельність ефекту не дозволяє встановити навіть його характер. Знак «—» замість цифри означає, що дане поєднання подразнень гілок не досліджено.

Всього, як видно з таблиці, досліджено 27 поєднань різних гілок шийного симпатичного нерва. Зміни першого спайку (S_1) досліджено в дев'яти поєднаннях, з них у п'яти (тут і далі маються на увазі супрамаксимальні подразнення фона) було полегшення, в одному — гальмування, в решті поєднань ефект був відсутній або його не було встановлено. Статистично достовірно лише гальмування в одному випадку: амплітуда першого спайку надто мала і в багатьох випадках він недостатньо відділений від другого спайку для точного вимірювання амплітуди.

Зміни другого спайку (S_2 і S_3) досліджено в усіх 27 поєднаннях: амплітуда цього спайку достатньо велика для точних вимірювань. В 20 випадках, тобто в 74% спостерігалось полегшення, з них у восьми випадках — статистично достовірне полегшення, в чотирьох випадках — гальмування (статистично недостовірне) і в трьох випадках ефект не було досліджено або він відсутній (супрамаксимальні подразнення).

Третій спайк (S_4) хоч і виникає окремо від другого, але амплітуда його звичайно менша, ніж у другого. З 27 поєднань, у яких досліджено зміни цього спайку, в семи поєднаннях було полегшення, в п'яти —

Вплив гетеросинап- ганглію кішки

№ до- сліду	№ поєд- нання	Гілка
1	1	I+I
	2	IV+I
	3	III+I
	4	IV+I
	5	III+I
	6	IV+I
	7	I+I
	8	III+I
2	9	I+I
	10	II+I
3	11	III+I
	12	I+I
	13	III+I
	14	I+I
	15	II+I
4	16	I+I
	17	III+I
	18	II+I
	19	III+I
	20	I+I
	21	II+I
5	22	II+I
	23	III+I
	24	I+I
	25	III+I
	26	I+I
	27	II+I

гальмування, в решті в статистично достовірним б гальмування (відповідн

Значний інтерес яв супрамаксимального ф ня цього подразнення л Прикладом цього є 20 п цей факт на синаптич велику варіабельність а падках посилення фоно ня (поєднання 3 і 4) а для другого спайку. Од му не спостерігалось п більш ніж на 12%, тод цю величину (поєднані спайк).

Отже, необхідно д нерві високопорогових кликати як гальмуван частіше і сильніше ви нає, неясною: вони м (гальмування). Гальму них гальмівних волоко

Вплив гетеросинаптичної частоти стимуляції верхнього шийного ганглію кішки на синаптичну передачу в ганглії поодинокого залпу імпульсів

№ до- сліду	№ поед- нання	Гілки	Зміни амплітуди потенціалів дії		
			I спайк	II спайк	III спайк
1	1	I+III	0(—)	+17(0)	—8(0)
	2	IV+III	—(0)	X(+11)	X(—10)
	3	III+I	X(+14)	+2(+13)	0(+6)
	4	IV+I	+40(—)	+4(+11)	0(—12)
	5	III+II	—54(—)	+11(—)	X(—)
	6	IV+II	+18(—)	0(—)	0(0)
	7	I+IV	+11(+6)	+22(+11)	—6(0)
	8	III+IV	+17(+12)	+13(+25)	+7(0)
2	9	I+III	0	0	0
3	10	II+I	—	+9(+10)	+11(+20)
	11	III+I	—	+20(+19)	+14(0)
	12	I+II	—	+30(—)	X(—)
	13	III+II	—	+107(+36)	+11(0)
	14	I+III	—	+39(—)	0(—)
	15	II+III	—	+8(+12)	X(+8)
4	16	I+II	—	+6(X)	X(X)
	17	III+II	—	+27(X)	+67(0)
	18	II+I	—	+25(+24)	X(X)
	19	III+I	—	+50(0)	X(+53)
	20	I+III	—	+30(+6)	—26(0)
	21	II+III	—	+26(+18)	—20(X)
5	22	II+I	—	—8(—)	0(—)
	23	III+I	—	+2(—)	—25(—)
	24	I+II	—	—1(—)	+8(—)
	25	III+II	—	+8(—)	0(—)
	26	I+III	—	—3(—)	+9(—)
	27	II+III	—	—10(—)	X(—)

гальмування, в решті випадків ефект або неясний, або відсутній. Статистично достовірним було в одному випадку полегшення, в другому — гальмування (відповідно 10 і 20 поєднання).

Значний інтерес являє собою порівняння впливу максимального і супрамаксимального фонових подразнень. В деяких випадках посилення цього подразнення викликає появу добре вираженого гальмування. Прикладом цього є 20 поєднання, третій спайк. На жаль, прослідкувати цей факт на синаптичній передачі з сусідньої гілки не вдалося через велику варіабельність амплітуди спайків (поєднання 21). В інших випадках посилення фонового подразнення викликає зменшення полегшення (поєднання 3 і 4) або, навпаки, його посилення (поєднання 20 і 21) для другого спайку. Однак, крім поєднання 20 (третій спайк), при цьому не спостерігалось появи гальмування або зменшення полегшення більш ніж на 12%, тоді як відзначалось збільшення полегшення понад цю величину (поєднання 1, 13, 19, 20 — другий спайк, 11, 17 — третій спайк).

Отже, необхідно допустити наявність у шийному симпатичному нерві високотривалих волокон, які при частій їх стимуляції можуть викликати як гальмування, так і полегшення; останнє спостерігається частіше і сильніше виражене. Природа цих ефектів залишається, однак, неясною: вони можуть бути як первинними, так і вторинними (гальмування). Гальмування можна пояснити як збудженням спеціальних гальмівних волокон шийного симпатичного нерва, так і збудженням

звичайних збуджувальних волокон, які конвергують на тих же нейронах, що й волокна, через які викликається пробний потенціал дії. Встановити, яке з цих положень має місце в дійсності, при відведенні від цілого нерва практично неможливо, оскільки неможливо визначити ступінь конвергенції прегангліонарних волокон обох подразнюваних гілок при такому частому подразненні однієї з них. Визначення ж конвергенції при обох поодиноких подразненнях мало що дає, оскільки при частому подразненні конвергенція може змінюватися за рахунок зміни кількості нейронів, що збуджуються при частому подразненні прегангліонарних волокон у порівнянні з тією кількістю їх, яка збуджується при поодинокому подразненні цих волокон.

Далі з таблиці видно, що в жодному з дослідів нема гілки, тетаничне подразнення якої викликало б переважне порівняно з таким же подразненням інших гілок гальмування синаптичної передачі через ганглії, принаймні для другого спайку, зміни якого вивчені найбільш детально. Навпаки, найбільш часто спостерігається полегшення. В тих же випадках, коли на фоні частоті стимуляції даної гілки синаптична передача з однієї з сусідніх гілок гальмується, з інших вона може, навпаки, полегшуватися (поєднання 5 і 6 — перший спайк; 24 і 25 — другий спайк; 7 і 8 — третій спайк).

Як вказано в описанні методики, розщеплення шийного симпатичного нерва робили по природних межах між групами волокон. Отже, група волокон, яка викликала б загальне гальмування, якби вона існувала, повинна була б знаходитись у складі однієї з гілок. Як видно з результатів дослідів, такої групи або нема, або ефект від її подразнення надто слабкий у порівнянні з полегшуючим ефектом переважної більшості решти прегангліонарних волокон.

Слід, однак, відзначити, що переконливим такий висновок є лише для синаптичної передачі другого, найбільшого за амплітудою спайку. Кількість поєднань подразнень гілок, при яких одержані чіткі результати щодо змін синаптичної передачі першого і третього спайків, недостатня для того, щоб зробити аналогічний висновок і для даних провідних шляхів через ганглії.

Цікаво, що, як видно з таблиці, гальмування одного з спайків звичайно спостерігається при одночасному полегшенні другого в тому ж потенціалі дії (наприклад, поєднання 2, 4, 5, 20). Аналогічне явище описано нами раніше для зірчастого ганглію кішки [1].

Висновки

1. Серед волокон шийного симпатичного нерва нема морфологічно окремої групи, яка при частій її стимуляції викликала б загальне гальмування синаптичної передачі у верхньому шийному ганглії кішки. При такій стимуляції частіше спостерігається полегшення (принаймні в синаптичній передачі другого (S_2 і S_3) спайку з потенціалу дії ганглію); якщо ж для одного із спайків і спостерігається гальмування, то паралельно спостерігається полегшення для інших спайків.

2. Серед волокон шийного симпатичного нерва, які мають високий поріг, є такі, які викликають у верхньому шийному ганглії полегшення, а також такі, які викликають у ньому гальмування. Проте, неясно, чи є дане гальмування первинним, чи вторинним, тобто чи воно викликається спеціальними гальмівними волокнами, чи являє собою слідове зниження збудливості після збудження в тих нейронах, на яких конвергують збуджувальні прегангліонарні волокна обох подразнюваних груп волокон.

1. Скок В. И.—Биофизика, 10, 1.
2. Шевелева В. С.—Физиол. и возбуждения в симпатических ганглиях.
3. Eccles J. C.—J. Physiol., 1934.
4. Eccles R. M.—J. Physiol., 1934.
5. Eccles R. M. and Libet B.—J. Physiol., 1934.
6. Laporte J. and Lorente J.—Suppl. 2, 61.
7. Libet B.—J. Physiol., 1964, 174.
8. Lloyd D. P. C.—Amer. J. Physiol., 1964, 207.
9. Tosaka T. and Libet B.—Abstracts of Papers, 386.

между отдельными группами в верхнем шейном ганглии

В. И. Скок

Институт физиологии

От постганглионарных волокон потенциалы действия, возникающие при раздражении, наносятся на волокна ганглионарных волокон, наблюдаются потенциалы действия (само по себе) потенциалов действия в постганглионарных волокнах, превышала лабильность синаптической постганглионарных потенциалов.

Сделан вывод, что среди ганглионарных волокон есть отдельные группы, которые вызывают синаптическое полегшение, по крайней мере в одном из спайков сложного потенциала. Торможение, то параллельно и усиление, но, что среди волокон шейного симпатического нерва есть такие, которые вызывают в нем торможение. Однако, неясно, является ли это торможение первичным, т. е. вызывается ли оно самими ганглионарными волокнами, или является следствием торможения в тех нейронах, на которых конвергируют обе группы волокон.

Л і т е р а т у р а

1. Скок В. И.—Биофизика, 10, 1965, 1030; Физиол. журн. СССР, 52, 1966, 355.
2. Шевелева В. С.—Физиол. журн. СССР, 31, 1945, 157; Межнейронная передача возбуждения в симпатических ганглиях. Медгиз, 1961.
3. Eccles J. C.—J. Physiol., 1934, 81, 8, 82; 1935, 85, 179.
4. Eccles R. M.—J. Physiol., 1952, 117, 181.
5. Eccles R. M. and Libet B.—J. Physiol., 1961, 157, 484.
6. Laporte J. and Lorente de No R.—J. Cell. and Comp. Physiol., 1950, 35, Suppl. 2, 61.
7. Libet B.—J. Physiol., 1964, 174, 1.
8. Lloyd D. P. C.—Amer. J. Physiol., 1938, 123, 129; J. Physiol., 1939, 95, 464.
9. Tosaka T. and Libet B.—XXIII Intern. Congr. of Physiol. Sciences. Tokyo, 1965, Abstracts of Papers, 386.

Надійшла до редакції
5.1 1967 р.

О взаимодействии между отдельными группами преганглионарных волокон в верхнем шейном симпатическом ганглии

В. И. Скок и В. Н. Миргородский

Институт физиологии им. А. А. Богомольца АН УССР, Киев

Резюме

От постганглионарных волокон верхнего шейного ганглия кошки (*in situ*) отводили потенциалы действия, возникающие в ответ на одиночные раздражения отдельных групп преганглионарных волокон в шейном симпатическом стволе. Если эти одиночные раздражения наносились на фоне тетанических раздражений соседних групп преганглионарных волокон, наблюдалось увеличение или уменьшение амплитуды одиночных потенциалов действия (само по себе тетаническое раздражение не вызывало заметных потенциалов действия в постганглионарных волокнах, так как частота его (75 имп/сек) превышала лабильность синапсов ганглия, в пределах которой возможна синхронизация постганглионарных потенциалов действия с преганглионарной стимуляцией).

Сделан вывод, что среди волокон шейного симпатического нерва нет морфологически отдельной группы, которая при частой ее стимуляции вызывала бы общее торможение синаптической передачи в ганглии. При такой стимуляции чаще наблюдается облегчение, по крайней мере в синаптической передаче спайка S_2 ; если же для одного из спайков сложного потенциала действия постганглионарных волокон и наблюдается торможение, то параллельно наблюдается облегчение для других спайков. Установлено, что среди волокон шейного симпатического нерва, которые имеют высокий порог, есть такие, которые вызывают в ганглии облегчение, а также такие, которые вызывают в нем торможение. Однако неясно, является это торможение первичным или вторичным, т. е. вызывается ли оно специальными тормозящими волокнами или представляют собой следовое снижение возбудимости после возбуждения в тех нейронах, на которых конвергируют обе группы преганглионарных волокон.

