

which responds only to differential stimuli. Extinction and differentiation evoke inhibition or elimination of impulse reactions in most of PAG neurons, a lot of them decrease their background activity.

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

Список литературы

1. Батуев А. С. Высшие интегративные системы мозга. — Л.: Наука, 1981.—255 с.
2. Гасанов У. Г. Внутреннее торможение. — М.: Наука, 1972.—180 с.
3. Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б. Микроэлектродный анализ разрядов корковых нейронов при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьян. — В кн.: Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 129—146.
4. Котляр Б. И. Механизмы формирования временной связи. — М.: Изд-во Моск. ун-та, 1977.—208 с.
5. Мэгун Г. Бодрствующий мозг. — М.: Мир, 1965.—211 с.
6. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга. — М.: Медицина, 1975.—248 с.
7. Скребицкий В. Г. Регуляция проведения возбуждения в зрительном анализаторе. — М.: Медицина, 1977.—159 с.
8. Сторожук В. М., Семенюк Е. Ф. Динамика нейронных реакций в процессе выработки условного рефлекса на звук. — Нейрофизиология, 1978, 10, № 4, с. 339—347.
9. Сторожук В. М., Крученко Ж. А., Семенюк Е. Ф. Активность корковых нейронов при условнорефлекторном торможении. — Физиол. журн., 1980, 26, № 4, с. 481—486.
10. Сторожук В. М., Тальнов А. Н. Реакции нейронов соматической коры кошки при инструментальном рефлексе постановки лапы на опору. — Нейрофизиология, 1982, 14, № 4, с. 392—401.
11. Сторожук В. М., Ковтун С. Ф. Участие нейронов центрального серого вещества среднего мозга в организации оборонительного условного рефлекса кошки. Там же, 1983, 15, № 3, с. 278—287.
12. Шульгина Г. И. Биоэлектрическая активность головного мозга и условный рефлекс. — М.: Наука, 1978.—229 с.
13. Шульговский В. В., Сидоров Б. М., Котляр Б. И., Москвитин А. А. Активность нейронов моторной коры кошки при выполнении и условнорефлекторном торможении реакции постановки передней лапы на опору. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1977, 27, № 4, с. 770—778.
14. Adams D. B. Cells related to fighting behavior recorded from midbrain central gray neuropile of cat. — Science, 1968, 159, N 3817, p. 894—896.
15. Dingleline R., Kelly J. S. Brain stem stimulation and the acetylcholin evoked inhibition of neurones in the feline nucleus reticularis thalami. — J. Physiol., 1977, 71, N 1, p. 135—154.
16. Pond F. J., Sinnamon H. M., Adams D. B. Single unit recording in the midbrain of rats during shock-elicited fighting behavior. — Brain Res., 1977, 120, p. 469—484.
17. Sakai H., Woody C. P. Identification of auditory responsive cells in coronal pericruciate cortex of awake cats. — J. Neurophysiol., 1980, 44, N 1, p. 223—231.
18. Woody C. P., Engel I. Changes in unit activity and thresholds to electrical microstimulation at coronal-pericruciate cortex of cat with classical conditioning of different facial movement. — Ibid., 1972, 35, N 1, p. 230—241.

Ин-т физиологии им. А. А. Богомольца
АН УССР, Киев

Поступила 04.01.84

УДК 612.89.08:612.822:612.014.42

В. И. Скок

НЕЙРОННЫЕ МЕХАНИЗМЫ ТОНИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ ПЕРИФЕРИЧЕСКОГО ОТДЕЛА ВЕГЕТАТИВНОЙ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ

Периферический отдел вегетативной нервной системы — вегетативные ганглии и сплетения — представляет собой исключительно удобный объект для исследования ряда относительно простых видов интегративной деятельности нейронов позвоночных. Это обуславливается возможностью контролировать все входы и выходы вегетативного ганглия и отсутствием в нем промежуточных и аутогенно активных нейронов. Особенно большие перспективы в этом направлении открылись

после первых успешных попыток регистрации внутриклеточных потенциалов нейронов вегетативных ганглиев в условиях тонической активности [7, 15, 16, 17 см. 5]. Так, сравнение тонической активности с ответами того же нейрона на одиночные ортодромные стимулы позволило изучить постсинаптические эффекты возбуждения отдельных преганглионарных волокон из числа конвергирующих на нейроне, что было невозможно сделать на основании одних лишь ортодромных ответов. В настоящей работе анализируются результаты исследований в данном направлении, проведенных за последующий период времени.

1. Тоническая активность нейронов вегетативного ганглия и ее интерпретация. На рис. 1 показана тоническая активность нейрона верх-

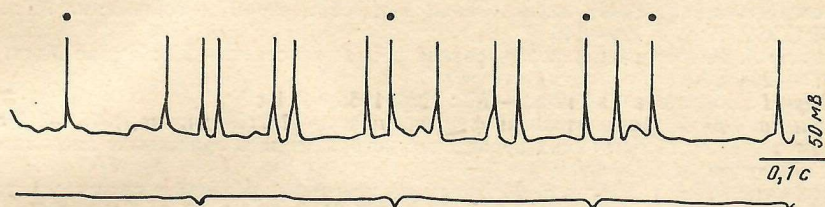


Рис. 1. Тоническая активность нейрона верхнего шейного ганглия кролика. Нижняя запись — ЭКГ. Точками вверх отмечены пики первого типа («доминантные» пики [4]).

него шейного ганглия кролика, записанная в остром опыте *in situ* в условиях легкого уретанового наркоза и интактных преганглионарных волокон. На осциллограмме отчетливо видны два типа пиков: круто нарастающие, без следовой гиперполяризации (отмечены точками вверх) и полого нарастающие, со следовой гиперполяризацией. Кроме того, видны также ВПСП различной амплитуды, не сопровождающиеся пиками (неэффективные ВПСП). Тоническая активность не обнаруживает модуляции сердечным ритмом. Пики первого из этих двух типов можно обнаружить во всех тонически активных нейронах верхнего шейного ганглия, так же как и неэффективные ВПСП. Пики второго типа обнаруживаются у большинства (около 70 %) тонически активных нейронов. Детальный анализ со сравнением тонической и вызванной активности в одних и тех же нейронах [4] показал, что пик первого типа возникает вследствие прихода к нейрону возбуждения по одному единственному преганглионарному волокну, которое вызывает ВПСП, по амплитуде, значительно превосходящий пороговую для вызова пика деполяризацию мембраны нейрона. Этот синаптический вход, обязательно вызывающий пик, был назван доминантным [4].

Пики второго типа, в отличие от первого, возникают лишь при синхронном приходе к нейрону возбуждения по двум или нескольким преганглионарным волокнам, каждое из которых, возбуждаясь отдельно от других, вызывает лишь неэффективный ВПСП. Этот синаптический вход образован несколькими конвергирующими на нейроне преганглионарными волокнами; он был назван дополнительным [4].

Сравнение скорости проведения возбуждения в преганглионарных волокнах доминантного и дополнительного входов не выявило различия. Скорость колебалась в разных опытах в диапазоне от 1 до $13 \text{ м} \cdot \text{с}^{-1}$, что указывало на участие преганглионарных волокон как группы В, так и С.

Однако между доминантным и дополнительным синаптическими входами были обнаружены различия в постсинаптических межимпульсных интервалах. Как показано на рис. 2 а и б, для доминантных пиков характерны относительно длительные интервалы (0,5—1,5 с), тогда как для дополнительных пиков — и короткие (до 0,5 с), и длительные (0,5—1,5 с). На этом же рисунке показана также гистограмма интервалов между неэффективными ВПСП. Они оказались лишь короткими (до 0,5 с), причем отсутствие пика на длительных интервалах, соответствующих таковым у доминантных и дополнительных пи-

ков, подтверждается отсутствием этого пика и в автокорреляционной функции для интервалов между неэффективными ВПСП (рис. 2, в).

Такие результаты дают основание предположить, что доминантные пики и неэффективные ВПСП являются следствием работы двух совершенно различных центральных генераторов. Дополнительные же пики вызываются третьим центральным генератором, на который оказывают влияние и первый, и второй. Эти отношения показаны схематически на рис. 3.

Таким образом, анализ тонической активности нейронов верхнего шейного ганглия кролика приводит к предположению о существовании у каждого нейрона по крайней мере двух синаптических входов, один

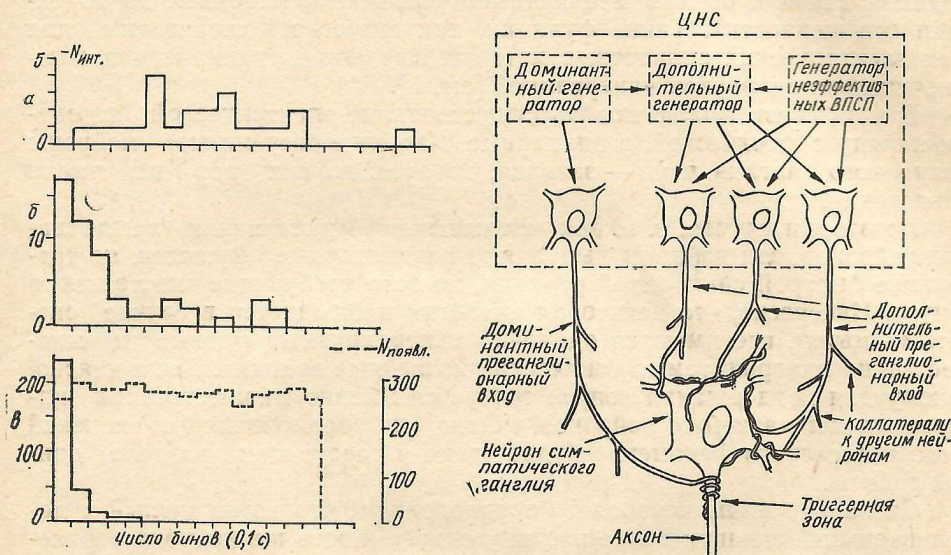


Рис. 2. Гистограммы интервалов (сплошные линии) для доминантных (а), дополнительных (б) пиков и неэффективных ВПСП (в), полученные от одного и того же нейрона. Результат анализа записи длительностью в 20 с. Автокоррелогрaмма интервалов для 200 неэффективных ВПСП показана пунктиром.

Левая шкала — количество интервалов, правая шкала — количество появлений ВПСП. Ширина бина — 0,1 с [22].

Рис. 3. Схема нейронной организации синаптических входов к нейронам симпатического ганглия.

Объяснения в тексте.

из которых представлен одиночным волокном, а другой — несколькими конвергирующими на нейроне преганглионарными волокнами, и которые могут работать с некоторой долей независимости друг от друга.

Возникает вопрос, каково физиологическое значение каждого из этих входов? Одним из путей выяснения этого вопроса, очевидно, может быть анализ корреляции между характером синаптического входа и функцией вегетативных нейронов с разной функциональной принадлежностью. Результаты такого подхода изложены ниже.

II. *Синаптические входы у различных видов вегетативных нейронов.* Давно известно, что среди нейронов различных вегетативных ганглиев имеются такие, на которых оканчивается лишь одно преганглионарное волокно и которые получили название одиночно иннервируемых нейронов. Это sB-нейроны симпатических ганглиев амфибий [18, 19], иннервирующие ядовитые железы кожи [9], а также цилиарные нейроны цилиарного ганглия птиц, иннервирующие цилиарную мышцу и мышцы зрачка [12, 13]. К одиночно иннервируемым нейронам относятся также некоторые другие, например, нейроны перегородки сердца амфибий [8, 14], а также некоторые нейроны тазового сплетения самцов морской свинки, функции которых еще окончательно не выяснены [5].

В тех же ганглиях, в которых обнаружены одиночно иннервируемые нейроны, есть и такие, каждый из которых получает иннервацию от нескольких преганглионарных волокон, и которые называют множественно иннервируемыми. К ним относятся вазомоторные *sC*-нейроны симпатических ганглиев амфибий и сосудистые нейроны цилиарного ганглия птиц.

Сравнивая между собой функции одиночно и множественно иннервируемых нейронов, можно заметить разницу между ними. В первом случае эта функция связана с относительно быстрой реакцией [см. 5], требующей синхронной активности периферических клеток-целей (защитная реакция выделения токсина из кожных желез, accommodation глаза к быстро меняющимся условиям расстояния до объекта и освещенности). Такие функции, как известно, характерны для всех электрических синапсов, в которых мы тоже сталкиваемся с исключительно одиночной иннервацией [см. 1].

В этой связи можно понять существование электрической передачи, наряду с химической, в цилиарные (но не в сосудистые) нейроны цилиарного ганглия птиц — загадка, которая до сих пор не имела объяснения.

Во втором случае, т. е. при множественной иннервации вегетативных нейронов, эти нейроны выполняют вазомоторные функции, не требующие быстрой синхронной реакции, но зато требующие постоянного тонуса. Интересно, что некоторая аналогия наблюдается в случае скелетных мышц, где имеются одиночно иннервируемые фазные и множественно иннервируемые тонические мышечные волокна. Пока неясно, почему для поддержания тонуса требуется именно множественная иннервация вегетативных нейронов. Одно из возможных объяснений этого интересного феномена будет дано в следующем разделе данной работы.

Сказанное выше позволяет предположить, что доминантный и дополнительный синаптические входы у одного и того же нейрона верхнего шейного ганглия, описанные выше, необходимы для участия этих нейронов в различных реакциях, одни из которых требуют быстрой и относительно синхронной реакции клеток-целей, а другие — наоборот, — очень медленной и асинхронной. С этим согласуется изложенное выше представление о том, что различными синаптическими входами одного и того же нейрона управляют разные центральные генераторы. К аналогичному выводу приводят и наблюдения, сделанные на других ганглиях. Так, в тонически активном нейроне цилиарного ганглия кролика при освещении глаза исчезают пики, которые по ряду признаков можно отнести к дополнительным, но не изменяется частота неэффективных ВПСП, что дало основание считать оба синаптических входа не зависящими друг от друга. На этом же ганглии было установлено, что нейроны с множественной иннервацией реагируют на более разнообразные рефлекторные раздражители, чем нейроны с одиночной иннервацией [11].

Представляло интерес выяснить функциональную принадлежность нейронов верхнего шейного ганглия кролика, тоническая активность которых описана выше. Для этой цели использовали влияние на тоническую активность со стороны хеморецепторов сосудистого русла. Ранее было показано, что вдыхание животным газовой смеси с повышенным содержанием CO_2 приводит к учащению тонической импульсации к вазомоторам скелетных мышц и к судомоторам, а также к ее урежению к большинству вазомоторов кожи [6, 10]. Исследование показало, что вдыхание кроликом газовой смеси с повышенным содержанием CO_2 приводит к изменению частоты тонической импульсации у 87 % нейронов, из них половина реагирует повышением, а половина — понижением частоты. Между этими группами не обнаружено какой-либо разницы в соотношении доминантного и дополнительного синаптических входов (А. Я. Иванов). Таким образом, можно полагать, что описанный здесь характер тонической активности свойственен нейро-

нам верхнего шейного ганглия с различной функциональной принадлежностью.

III. *О нейронных механизмах, вызывающих тоническую активность множественно иннервируемого вегетативного нейрона.* Известно, что все одиночно иннервируемые нейроны униполярны и что у них единственное преганглионарное волокно образует синаптические контакты в месте ответвления аксона от сомы [2]. С другой стороны, количество получаемых нейроном преганглионарных волокон хорошо коррелирует с количеством дендритов этого нейрона [20]. Это дает основание полагать, что в нейронах верхнего шейного ганглия кролика доминантное преганглионарное волокно тоже образует окончания в месте ответвления аксона от сомы, вблизи триггерной зоны, чем и объясняются особенности вызываемого им ВПСП (крутой подъем и большая амплитуда). Те же преганглионарные волокна, которые вызывают дополнительные пики и неэффективные ВПСП, по-видимому, образуют окончания на дендритах вдали от сомы, что объясняет относительно медленное нарастание ВПСП и их небольшую амплитуду. Эта локализация показана схематически на рис. 3.

Остается неясным вопрос, почему для выполнения нейронами функции поддержания сосудистого тонуса требуется именно множественная, а не одиночная их иннервация. Одним из возможных объяснений этого может быть то, что нейроны с такой функцией участвуют в значительно более широком круге реакций организма, чем одиночно иннервируемые нейроны, что просто требует большего количества синаптических входов. Такое объяснение основывается на упоминавшемся выше различии в разнообразии рефлекторных раздражителей, активирующих нейроны с одиночной и с множественной иннервацией.

Существует и другое объяснение физиологической роли множественной иннервации вегетативного нейрона. Это объяснение [3, 21] исходит из того факта, что множественная иннервация наблюдается лишь в ганглиях с высоким отношением количества нейронов к количеству преганглионарных волокон, порядка десятков и сотен, и отсутствует в ганглиях, где это отношение не превышает нескольких единиц. На этом основании предполагается, что множественная иннервация обеспечивает возможность вызова разрядов селективно в определенных нейронах или небольших группах нейронов среди очень большой их общей популяции при помощи очень небольшого количества преганглионарных волокон. Селективность вызова разрядов обеспечивается приходом возбуждения в ганглий по определенным сочетаниям преганглионарных волокон. В нейронах, для которых в данном сочетании содержится достаточное количество преганглионарных волокон для вызова порогового ВПСП, возникает разряд, а в остальных нейронах, для которых это количество недостаточно, — лишь неэффективный ВПСП.

Одним из наблюдений, служащих косвенным подтверждением правильности этой гипотезы, являются множество неэффективных ВПСП, которые возникают во всех нейронах с множественной иннервацией. Сравнение частоты появления таких неэффективных ВПСП с частотой появления эффективных, т. е. суммированных ВПСП, вызывающих пики через дополнительный синаптический вход (см. выше), показывает, что их суммация — не случайный процесс, так как суммированные ВПСП появляются чаще, чем этого следовало бы ожидать при случайном совпадении двух или нескольких неэффективных ВПСП.

Если только что рассмотренная гипотеза правильна, то следует ожидать, что тому или иному неэффективному ВПСП в одном каком-либо нейроне может соответствовать по времени разряд в другом нейроне ганглия. Недавно это предположение было проверено экспериментально. Внутриклеточное отведение от одного из нейронов верхнего шейного ганглия кролика производилось одновременно с отведением от двух нервов ганглия, содержащих большинство его постганглионарных волокон — внутреннего и наружного сонных нервов. При этом результаты отведения от нервов накапливались когерентно с не-

эффективными ВПСР (но не с пиками) для того, чтобы обнаружить возможный сигнал с амплитудой ниже уровня входного шума. Из шести исследованных таким образом тонически активных нейронов для двух был обнаружен искомый сигнал (А. Я. Иванов и М. С. Подольский). Таким образом, преганглионарные волокна, вызывающие в одних нейронах неэффективные ВПСР, в других вызывают разряд, что является косвенным подтверждением рассмотренной гипотезы. Прямая проверка ее, однако, пока не произведена, так как требует одновременного отведения от многих нейронов, что методически сложно.

V. I. Skok

NEURONAL MECHANISMS RESPONSIBLE FOR TONIC ACTIVITY IN THE PERIPHERAL PART OF THE AUTONOMIC NERVOUS SYSTEM

It has been found that each mammalian sympathetic ganglion neuron receives two preganglionic inputs, «dominant» and «accessory». The dominant input is formed by one preganglionic fibre with a potent synaptic action on the neuron evoking spikes with high safety factor. The accessory input is formed by two or more converging preganglionic fibres that can evoke spikes only through summation of their EPSPs. Although each input is operated through a separate central generator, they do not differ in their preganglionic conduction velocities and in the modalities of the ganglion neurons they innervate.

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

Список литературы

1. Беркенблит М. Б., Чайлахян Л. М. Электрические синапсы. — В кн.: Общая физиология нервной системы. Л.: Наука, 1979, с. 398—448.
2. Майоров В. Н. О структурных и функциональных сдвигах в живом межнейронном синапсе при окрашивании его метиленовой синью. — В кн.: Морфология путей и связей центральной нервной системы. М.; Л.: Наука, 1965, с. 87—97.
3. Скок В. И. Конвергенция преганглионарных волокон в вегетативных ганглиях. — В кн.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л.: Наука, 1974, с. 27—34.
4. Скок В. И., Иванов А. Я. Анализ тонической активности в нейронах симпатического ганглия кролика. — Нейрофизиология, 1983, 15, № 3, с. 195—200.
5. Blackman J. G. Function of autonomic ganglia. — In: The peripheral nervous system / Ed. J. I. Hubbard. New York: Plenum press, 1974, p. 257—274.
6. Blumberg H., Jänig W., Rieckmann C., Szulczyk P. Baroreceptor and chemoreceptor reflexes in postganglionic neurones supplying skeletal muscle and hairy skin. — J. Auton. Nervous System, 1980, 2, N 3, p. 223—240.
7. Crowcroft P. J., Holman M. E., Szurszewski J. H. Excitatory input from the distal colon to the inferior mesenteric ganglion in the guinea-pig. — J. Physiol., 1971, 219, N 2, p. 443—461.
8. Dennis M. J., Harris A. J., Kuffler S. W. Synaptic transmission and its duplication by focally applied acetylcholine in parasympathetic neurons in the heart of the frog. — Proc. Roy. Soc. Lond., 1971, 177, N 3, p. 509—539.
9. Honma S. Functional differentiation in sB and sC neurons of toad sympathetic ganglia. — Jap. J. Physiol., 1970, 20, N 3, p. 281—295.
10. Jänig W., Sundlöf G., Wallin B. G. Discharge patterns of sympathetic neurons supplying skeletal muscle and skin in man and cat. — J. Auton. Nervous System, 1983, 7, N 3, p. 239—256.
11. Johnson D. A., Purves D. Tonic and reflex synaptic activity recorded in ciliary ganglion cells of anaesthetized rabbits. — J. Physiol., 1983, 339, N 3, p. 599—613.
12. Martin A. R., Pilar G. Dual mode of synaptic transmission in the avian ciliary ganglion. — J. Physiol., 1963, 168, N 2, p. 443—463.
13. Marvitt R., Pilar G., Weakly J. N. Characterization of two ganglion cell populations in avian ciliary glia. — Brain Res., 1971, 25, N 2, p. 317—354.
14. McMahan U. L., Kuffler S. W. Visual identification of synaptic boutons on living ganglion cells and of varicosities in postganglionic axons in the heart of the frog. — Proc. Roy. Soc. B., 1971, 177, N 3, p. 485—508.
15. Melnichenko L. V., Skok V. I. Natural electrical activity in mammalian parasympathetic ganglion neurones. — Brain Res., 1970, 23, N 2, p. 277—279.
16. Mirgorodsky V. N., Skok V. I. Intracellular potentials recorded from a tonically active mammalian sympathetic ganglion. — Ibid., 1969, 15, N 2, p. 570—572.
17. Mirgorodsky V. N., Skok V. I. The role of different preganglionic fibres in tonic activity of mammalian sympathetic ganglion. — Ibid., 1970, 22, N 2, p. 262—263.