

Г. Г. КУРЧАВЫЙ, А. И. ШАПОВАЛОВ

**ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ МОНОСИНАПТИЧЕСКИХ ВЛИЯНИЙ
НА АЛЬФА-МОТОНЕЙРОНЫ КОШКИ ПРИ СУПРАСПИНАЛЬНОМ
И АФФЕРЕНТНОМ РАЗДРАЖЕНИЯХ**

(Представлено академиком Е. М. Крепом 10 XI 1970)

Моносинаптические влияния на мотонейроны млекопитающих осуществляются как из супраспинальных образований ⁽¹⁾, так и с быстропроводящих мышечных афферентов ⁽²⁾. Ввиду того что супраспинальный и афферентный синаптические входы могут сочетанно воздействовать на мотонейроны в процессе нейронального управления движениями, необходимо исследовать механизмы их интеграции. Анализ взаимодействия синаптических влияний, конвергирующих на мотонейроне, существенно важен и для понимания особенностей синаптической организации нервной клетки.

Наиболее простые и строго контролируемые условия взаимодействия синаптических входов могут быть созданы при внутриклеточном отведении моносинаптических возбуждающих постсинаптических потенциалов (в.п.с.п.), вызываемых одиночными раздражениями мышечных нервов и супраспинальных центров. Ввиду наличия некоторой флуктуации амплитуды в.п.с.п. и трудностей, связанных с точным измерением их амплитуд и разницы между ними, для решения поставленной задачи была использована цифровая электронная вычислительная машина (ЭВМ) УМНХ-1, способная усреднять, а затем складывать и вычитать усредняемые реакции непосредственно в ходе эксперимента.

Опыты ставили на деклорелированных наркотизированных нембутолом (15—20 мг/кг) кошках. Потенциалы поясничных мотонейронов отводили внутриклеточно стеклянными капиллярными микроэлектродами общепринятого типа. Передние и задние корешки оставались интактными. Исследуемые клетки идентифицировались по антидромным ответам на раздражение мышечных нервов, которые служили также для вызова афферентных моносинаптических в.п.с.п. Ретикуло-мотонейрональные и вестибуло-мотонейрональные моносинаптические в.п.с.п. вызывались электрическим раздражением соответствующих структур в области дна 4-го желудочка ^(1, 3). Моносинаптический характер реакций оценивался по величине сегментарной задержки, определяемой по интервалу между приходом нисходящей или афферентной волны и началом в.п.с.п. Исследуемые потенциалы регистрировались на двухлучевом осциллографе и параллельно подавались на вход ЭВМ. При обнаружении мотонейронов, стабильно сохраняющих признаки хорошего состояния в течение длительного времени, о чем судили по амплитуде антидромных разрядов и величине мембранного потенциала покоя, и отвечающих моносинаптическими в.п.с.п. не менее 1,0—1,5 мВ как на супраспинальные стимулы, так и на раздражение мышечных нервов, тестируемые реакции усреднялись на ЭВМ путем повторения 32—128 пробегов с интервалом 1,5—2 сек. Затем ЭВМ осуществляла алгебраическое сложение записанных в ее памяти усредненных моносинаптических в.п.с.п. и предшествующих им калибровочных толчков напряжения, которые служили как для измерения амплитуды ответов клетки, так и для контроля линейности их алгебраического сложения. После этого мотонейрон подвергался сочетанной супраспинальной и афферентной активации путем синхронизации раздражающих стимулов таким образом, что оба ответа начинались одновременно. Поскольку именно восходящая фаза в.п.с.п. наиболее близко совпадает по времени с генерацией

постсинаптического тока⁽²⁾, именно в указанных условиях можно ожидать максимальное взаимное влияние обоих синаптических входов. Кроме того, в контрольных опытах исследовалась суммация синаптических ответов, смещаемых на разные временные интервалы относительно друг друга. После усреднения 32—128 пробегов суммарный ответ мотонейрона сравнивался с суммой, полученной при сложении обоих компонентов на ЭВМ в результате чисто линейного суммирования. Сравнение производилось путем вычитания «мотонейронной» суммы из линейной. Получаемая разность позволяла судить об отклонениях суммарного ответа мотонейрона от чисто линейного суммирования.

Всего было отобрано 15 мотонейронов, удовлетворяющих вышеуказанным критериям. В большинстве из них (в 13 клетках) было обнаружено простое линейное сложение моносинаптических в.п.с.п., вызываемых раздражением супраспинальных структур и мышечных нервов. Только в двух клетках суммарный ответ мотонейрона оказался меньше (на 20 и на 12%), чем алгебраическая сумма

обоих компонентов, сложенных ЭВМ. Рис. 1 иллюстрирует пример линейной суммации ретикуло-мотонейронального в.п.с.п. и в.п.с.п., вызываемого раздражением большеберцового нерва. Как видно на этом рисунке, линейная суммация происходит как при совмещении начала возникновения обоих в.п.с.п. (А), так и при некотором запаздывании каждого из них относительно другого (Б и В). Большая амплитуда слагаемых в.п.с.п. (около 3 мВ каждый) предполагает активацию достаточно мощных генераторов синаптического тока. Аналогичные результаты были получены и в мотонейронах, отвечающих моносинаптическими реакциями на вестибуло-спинальную волну и раздражение двух разных мышечных нервов, латеральной и медиальной головки икроножной мышцы. Суммация моносинаптического вестибуло-мотонейронального в.п.с.п. с каждым из двух тестируемых афферентных в.п.с.п. (гомонимным и гетеронимным), как и суммация последних друг с другом, осуществлялась линейно.

Исходя из современных представлений, объясняющих механизм генерации в.п.с.п.⁽²⁾ при достаточно близком расположении синаптических входов, вследствие сопровождающего развитие в.п.с.п. уменьшения сопротивления и взаимного шунтирования, амплитуда суммарного ответа должна уменьшаться. Такой характер взаимодействия должен наблюдаться при равномерном и достаточно близком расположении исследуемых синапти-

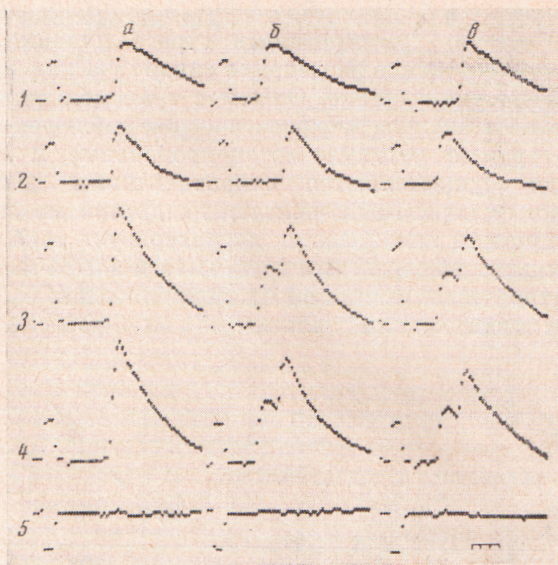


Рис. 1. Суммация моносинаптических супраспинальных и афферентных в.п.с.п. 1 — ретикуло-мотонейрональные в.п.с.п., усреднение 64 пробегов; 2 — в.п.с.п. при раздражении большеберцового нерва, усреднение 64 пробегов; 3 — алгебраическая сумма усредненных ретикуло-мотонейрональных и афферентных в.п.с.п.; 4 — суммарный ответ, полученный при активации обоих синаптических входов, усреднение 64 пробегов; 5 — разность между «мотонейронной» и «машинной» суммой. Начало возникновения обоих в.п.с.п. синхронизировано (А). Ретикуло-мотонейрональный в.п.с.п. начинается примерно на 2 мсек раньше (Б) и позже (В) афферентного в.п.с.п. Отметка времени 1 мсек, калибровочный толчок напряжения 2 мВ (суммирован на 3)

ческих входов, что иллюстрируется эквивалентной схемой рис. 2А. Однако, поскольку в большинстве случаев нелинейность отсутствовала и тестируемые в.п.с.п. суммировались строго линейно, можно предполагать, что пространственное разделение синаптических входов предотвращает их взаимное шунтирование. Опыты с трансмембранной поляризацией⁽³⁾ и результаты анализа морфологических наблюдений⁽⁴⁾ позволяют заключить, что прямые ретикуло-мотонейрональные и вестибуло-мотонейрональные связи осуществляются синаптическими контактами, локализуемыми главным образом в области дендритов мотонейронов. Преимущественно дендритная локализация характеризует также прямые связи между мышечными афферентами группы 1а и альфа-мотонейронами⁽⁵⁾. Ввиду дендритной локализации обоих синаптических входов и полученных в настоящем исследовании данных об их пространственном разделении можно

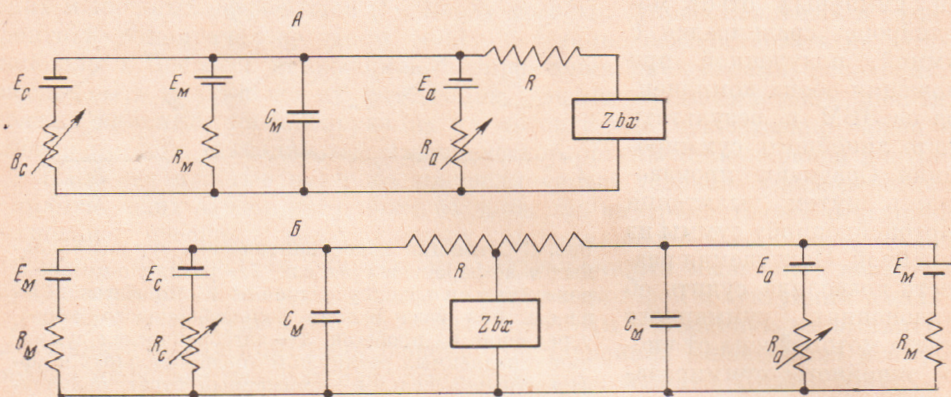


Рис. 2. Формальная электрическая схема, отражающая соседнее (А) и отдаленное (В) расположение супраспинального и афферентного синаптических входов. C_M — емкость мембраны, E_M — батарея мембранного потенциала покоя, E_C — батарея супраспинального в.п.с.п., E_A — батарея афферентного в.п.с.п., R — сопротивление между синаптическими входами, R_M — сопротивление мембраны в покое, R_C — сопротивление синаптического шунта супраспинального входа, R_A — сопротивление синаптического шунта афферентного входа, Z_{bx} — входное сопротивление клетки

предполагать, что супраспинальные и афферентные моносинаптические проекции могут быть расположены на разных дендритных отростках мотонейрона. Такое положение отражается эквивалентной схемой рис. 2В, где между входами имеется значительное кабельное сопротивление R , пропорциональное электротоническому расстоянию между супраспинальными и афферентными синапсами. Входное сопротивление (Z_{bx}), на котором происходит суммация, сравнительно мало, что также обеспечивает осуществление линейной суммации. Предположение о расположении супраспинального и афферентного входов на разных дендритных ветвях хорошо согласуется с результатами, полученными на хроматолизированных мотонейронах⁽⁶⁾ и при морфологическом изучении заднекорешковых и супраспинальных проекций⁽⁷⁾. Такой тип синаптической организации, по-видимому, может обеспечить минимальное взаимодействие соответствующих синаптических влияний.

Институт эволюционной физиологии и биохимии
им. И. М. Сеченова
Ленинград

Поступило
3 XI 1970

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ А. И. Sharovalov, I Nobel Symposium, Stockholm, 1966, p. 331. ² Дж. Экклс, Физиология синапсов, М., 1966. ³ А. И. Шаповалов, А. А. Грантынь, Г. Г. Курчавый, Бюлл. эксп. биол. и мед., 64, 3 (1967). ⁴ R. Nyberg-Hansen, Arch. ital. biol., 107, 67 (1969). ⁵ T. G. Smith, R. B. Wuerker, R. Frank, J. Neurophysiol., 10, 1073 (1967). ⁶ А. И. Шаповалов, А. А. Грантынь, Биофизика, 13, 260 (1968). ⁷ J. M. Sprague, H. Ha, Progr. Brain. Res., 11, 122 (1964).