

Д. П. МАТЮШКИН

**О РАЗЛИЧНЫХ ПОСТСИНАПТИЧЕСКИХ ПОТЕНЦИАЛАХ
В СОСЕДНИХ СИНАПСАХ У НЕКОТОРЫХ
МНОЖЕСТВЕННОИННЕРВИРОВАННЫХ (ТОНИЧЕСКИХ)
ВОЛОКОН ГЛАЗНЫХ МЫШЦ**

(Представлено академиком В. В. Париным 23 X 1969)

Предыдущими работами (¹, ³) установлено, что в глазных мышцах млекопитающих имеются медленные (тонические) волокна, характеризующиеся локальным возбуждением и весьма «густой» множественной (и многонервной) иннервацией.

Показано, что натуральная тоническая активность этих волокон связана с ритмическим возникновением в них постсинаптических потенциалов (п.с.п.). Найдено, что в электрограммах медленных волокон глазных мышц, записываемых внутриклеточным микроэлектродом, как правило, регистрируются следующие в независимых ритмах разноамплитудные п.с.п., порождаемые несколькими ближайшими к электроду синапсами (¹). Среди исследованных тонических волокон отмечены две группы (I, II), различающиеся по длительности зарегистрированных у них п.с.п.

Таблица 1

Соотношения параметров основных и дополнительных п.с.п. у некоторых медленных волокон верхней косой мышцы*

№ опыта	№ волокна	м.п., мВ	Амплитуда п.с.п., мВ	T восходящей фазы п.с.п., мсек.	T полуспада п.с.п., мсек.	Ритм п.с.п. (в 1 мин.)	Расчетное минимальное значение полуспада в источнике**	Расчетное условное значение τ мембраны, мсек.**	Тип источника
2	47	29	16,0 (осн.)	2,5	1,8	37	1,1	$5 \leq \tau \leq 8$	I
			8,0 (доп.)	2,2	1,9	8	0,55	$2,5 \leq \tau \leq 8,6$	I
2	48	27	14,0 (осн.)	2,1	2,9	11	1,8	$8 \leq \tau \leq 13$	I
			4,0 (доп.)	4,6	4,8	14	1,1	$5 \leq \tau \leq 22$	
3	10	44	23,0 (осн.)	2,8	7,3	15	5,0	$22,5 \leq \tau \leq 33$	II
			7,0 (доп.)	5,2	8,5	?	2,0	$9 \leq \tau \leq 39$	
2	27	24	15,0 (осн.)	2,9	7,7	30	6,6	$30 \leq \tau \leq 35$	II
			4,0 (доп.)	1,6	3,7	?	0,8	$3,5 \leq \tau \leq 17$	I

* Приводятся средние величины (M), разброс данных невелик ($\sigma \leq \frac{1}{3} M$), различия по T полуспада между I и II типами статистически достоверны ($P > 0,999$).

** При допущении, что $A_{п.с.п.}$ не более 0,68 м.п. ($P = 0,98$).

(²). При этом сделано допущение, что каждое из тонических волокон обладает более или менее однородными п.с.п. во всех своих синаптических участках. Последнее допущение, однако, требует экспериментальной проверки. Задачей данной работы и является выяснение действительного соотношения параметров п.с.п., возникающих в соседних синаптических районах тонического волокна внешней глазной мышцы.

Опыты* ставились на кроликах (5 шт.), исследовались тонические волокна верхней косой мышцы глаза (более 50 волокон). Кролики опери-

* В опытах принимала участие Т. М. Дабкина.

ровались и держались в опыте под легким уретановым наркозом (0,7 г/кг веса), у них рассекалось верхнее веко (после местной анестезии 0,5% новокаином); сухожилие верхней косой мышцы отделялось от глазного яблока, и исследуемая дистальная часть мышцы располагалась в ванночке с теплым раствором Рингера ($t^{\circ} \approx 32-35^{\circ}$). Внутриклеточные п.с.п. волокон отводились стеклянным микроэлектродом (R от 5 до 30 мом) к катодному повторителю и далее к усилителю постоянного тока УВП 1-02. Регистрация производилась осциллографом Н-102 (шлейфом Н-135-2, на 2000 гц).

Картина тонической активности медленных волокон, полученная в этих опытах, в общем не отличалась от описанной ранее (¹, ²). У большинства

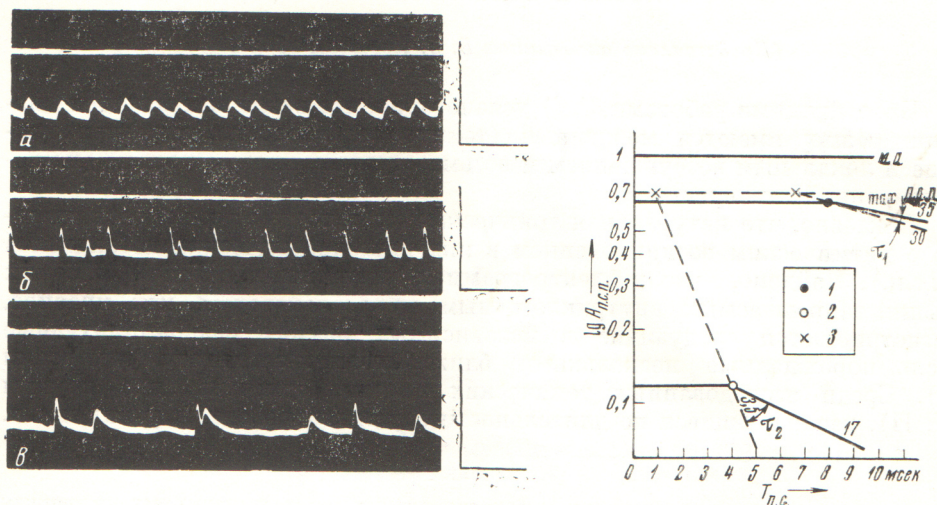


Рис. 1

Рис. 2

Рис. 1. Электрограммы тонической активности трех медленных волокон верхней косой мышцы кролика (опыт № 2). *a* — волокно, в котором преобладают медленные п.с.п.; *b* — волокно, имеющее быстрые (пикоподобные) основные и дополнительные п.с.п.; *c* — волокно, в котором обнаруживаются соизмеримые по амплитуде быстрые и медленные п.с.п., следующие в независимых ритмах. Верхний луч — нулевой уровень, от которого вниз отсчитывается величина исходного м.п. Масштаб: вертикальный 50 мв, горизонтальный 50 мсек

Рис. 2. Характеристики параметров основных и дополнительных п.с.п. волокна № 27 (опыт 2). По оси ординат — периоды полураспада п.с.п. 1 — среднее значение амплитуды и периода полураспада основных п.с.п. волокна. 2 — среднее значение амплитуды и периода полураспада дополнительных п.с.п. волокна. Косые линии соответствуют крайним вариантам зависимости $A_{п.с.п.}$ от $T_{п.с.}$, отражающим крайние возможные значения $T_{п.с.}$ и τ мембраны (показаны рядом). 3 — минимальные возможные значения $T_{п.с.}$ для источников основных и дополнительных п.с.п. $30 \leq \tau_1 \leq 35$; $3,5 \leq \tau_2 \leq 17$

исследованных медленных волокон (64%) в тонической активности обнаружили разноамплитудные п.с.п. Обычно в электрограмме активности волокна наблюдались два варианта п.с.п., имеющие различные амплитуду и ритм следования (редко наблюдалось три таких варианта п.с.п.).

Мы будем называть крупнейшие из регистрируемых в данной точке п.с.п. основными, а меньшие по амплитуде, регистрируемые в той же точке, — дополнительными. Примеры полученных электрограмм показаны на рис. 1. Параметры п.с.п. некоторых исследованных волокон даны в табл. 1 (слева). Имея в виду поставленную выше задачу, мы обращали специальное внимание на временные параметры основных и дополнительных п.с.п.: время их нарастания и время их полуспада.

Оказалось, что у части обследованных волокон (~ 23%) временные параметры основных и дополнительных п.с.п. приблизительно совпадают (пример такого совпадения дан в табл. 1 (опыт 2, волокно № 47)). Это на-

блюдается и в волокнах с более быстрыми п.с.п. (I), и в волокнах с более медленными п.с.п. (II).

У другой части волокон (77%) основные и дополнительные п.с.п. существенно различаются по временным параметрам. При этом иногда дополнительные колебания значительно «медленнее» основных, что объясняется с точки зрения современной мембранной теории (Гочкин, Рэштон, 1946) удаленностью соответствующих синапсов и не требует допущения разнородности синапсов. Однако иногда (26%) дополнительные п.с.п. (меньшие по амплитуде) значительно быстрее (короче) основных (рис. 1 в). В таких случаях речь, видимо, идет о несомненном и большом различии п.с.п. в местах их возникновения, большом различии их временных параметров или очень большом различии их амплитуд (если допустить, что временные параметры п.с.п. в месте их возникновения одинаковы, но большие медленные п.с.п. порождаются весьма отдаленным синапсом, а низкие быстрые п.с.п. — ближайшим синапсом).

Для оценки временных параметров п.с.п. в местах их возникновения и, следовательно, для более точного решения вопроса о соотношении п.с.п., возникающих под соседними синапсами, мы в каждом конкретном случае находили вероятные границы для амплитуды п.с.п. в источнике (A^0). Нижняя граница здесь всегда очевидна — это наблюдаемая амплитуда п.с.п. ($A_{п.с.п.} = A^0$, если источник п.с.п. под электродом, и $A_{п.с.п.} < A^0$, если источник удален). За верхнюю границу для A^0 мы приняли наивысшее из наблюдавшихся в наших опытах значений амплитуд п.с.п. (выраженных в относительных величинах к м. п., принимаемому за 1). В наших условиях $A_{п.с.п.}$, как правило, не превышали 0,68 м.п. В подавляющем большинстве случаев их величина составляла около 0,3 м.п. Аналогичные данные сообщаются в литературе (3, 4). Судя по распределению относительных величин $A_{п.с.п.}$ можно считать, что, с вероятностью 0,98, A^0 не выходит за границу 0,68 м.п. Но полагая что п.с.п., имеющие амплитуду 0,68 м.п., несомненно возникают непосредственно под электродом, можно утверждать, что все п.с.п., меньшие по амплитуде, имеют A^0 , заключенные между $A_{п.с.п.}$ и 0,68 м.п.

Согласно уравнению Гочкина — Рэштона (1946 г.), период пассивного полуспада потенциала в его источнике равен 0,22 τ мембраны и вместе с тем амплитуда потенциала, имеющего период полуспада, равный τ , составляет 0,22 A^0 . Основываясь на этом и учитывая крайние значения A^0 , можно рассчитать соответствующие им крайние величины периода полуспада п.с.п. в источнике и связанные с ними значения τ .

Полученные таким образом величины для некоторых тонических волокон представлены в табл. 1 (справа). Графическое изображение соотношения этих расчетных величин и экспериментально найденных параметров у основных дополнительных п.с.п. одного из тонических волокон показаны на рис. 2.

Проделанные измерения убеждают в том, что не только в разных тонических волокнах, но нередко и в одном и том же тоническом волокне генерируются п.с.п., существенно различные по временным параметрам

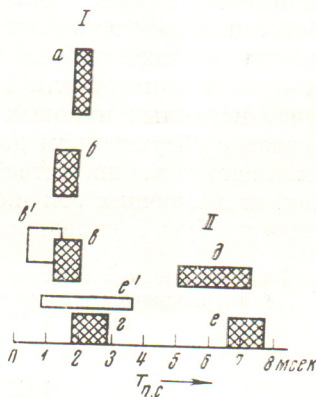


Рис. 3. Соотношение периодов полураспада ($T_{п.с.}$) у 6 тонических волокон (a—e). Заштрихованные прямоугольники — диапазоны, в которых заключены истинные значения $T_{п.с.}$ основных п.с.п.; светлые прямоугольники — диапазоны $T_{п.с.}$ дополнительных п.с.п. Площади прямоугольников одинаковые, что символизирует равновероятность нахождения искомым значений в каждом из диапазонов. Видно, что $T_{п.с.}$ волокон составляют 2 группы (I и II) и что у волокна e основные п.с.п. принадлежат ко II, а дополнительные — к I группе (волокно № 27, опыт 2)

в месте их возникновения. Можно говорить о существовании двух видов п.с.п., генерируемых различными участками тонических волокон глазных мышц, более быстрых (назовем их пикоподобными) (I) и более медленных (II) (рис. 3).

Большое различие временных параметров п.с.п., возникающих в соседних участках одного и того же волокна, может быть связано либо с тем, что τ мембраны в этих участках весьма различны (табл. 1), либо с тем, что процесс восстановления исходного м.п. после разных п.с.п. по-разному организован. Последнее представляется более вероятным. Можно, например, полагать, что спадение медленных п.с.п. (II) представляет собой лишь пассивный процесс, определяемый в своем ходе τ мембраны, а спадение пикоподобных (I) п.с.п. связано с «компенсирующим ионным потоком» в этом участке мембраны, подобно тому, как это имеет место в случае истинных пиковых потенциалов действия в фазных волокнах (⁴). В связи с обсуждением двух типов п.с.п. (I и II) в тонических волокнах глазных мышц, встает вопрос о возможных функциональных различиях, вызывающих эти п.с.п. нервных окончаний (γ -мотонейронов). Этот вопрос требует специального исследования.

Физиологический институт им. А. А. Ухтомского
Ленинградского государственного университета
им. А. А. Жданова

Поступило
9 X 1969

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ Д. П. Матюшкин, Физиол. журн. СССР, 47, № 7, 878 (1961); 48, № 5, 534 (1962). ² Д. П. Матюшкин, Бюлл. эксп. биол. и мед., № 3, 3 (1963). ³ A. Hess, G. Pilar, J. Physiol. London, 169, 780 (1963). ⁴ A. L. Hodgkin, P. Horowicz, J. Physiol. London, 145, 405 (1959). ⁵ T. O z a w a, Japan. J. Ophthalmol., 8, № 2, 47 (1964).