

Л. И. ЗОЛОТУХИНА, О. С. ВИНОГРАДОВА

СЕНСОРНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ НЕЙРОНОВ РАЗЛИЧНЫХ ЯДЕР СЕПТУМ

(Представлено академиком М. Н. Ливановым 13 V 1971)

Септум является одним из сложнейших звеньев лимбической системы. Расшифровка ее функций не только интересна сама по себе, но и необходима для понимания принципов работы ключевой структуры лимбической системы — гиппокампа. Изучению функций септум на уровне поведения за последние 10 лет посвящено множество работ, однако почти все они имеют общий недостаток, рассматривая септум, как единое образование с общими функциями на всем его протяжении. Сложность организации ядер септум и наличие большого числа проходящих через нее важных путей от других структур (свод гиппокампа, *stria terminalis*) чрезвычайно затрудняют проведение и анализ опытов, использующих электрическую стимуляцию или суммарные разрушения этой структуры. В связи с этим возрастает значение микроэлектродного исследования разных ядер септум, которое может дать более дифференцированное представление о работе нейронов отдельных образований и их реакциях на сенсорные раздражители. Обширный цикл работ Петше и других (1, 2, 3) показал наличие ритмически разряжающихся нейронов в медиальной части септум, рассматривавшейся как водитель тэта-ритма гиппокампа. Однако в этих работах нейроны септум изучались в острых опытах при искусственной химической или электрической стимуляции, данные же о действии сенсорных раздражителей на нейроны септум практически отсутствуют. Настоящая работа была проведена на неанестезированных кроликах в условиях хронического эксперимента при применении сенсорных раздражителей. По окончании серии опытов проводилась электролитическая маркировка верхней и нижней границ области отведения, затем проводился гистологический контроль на серийных срезах.

В нашем исследовании мы придерживались классификации ядер септум по Райзману (4), основанной на детальном анализе их связей, дополненной цитоархитектоническими данными Леонтович (5). В настоящей работе представлены сенсорные характеристики трех ядер — *N. lateralis septi* (*N.L.S.*), *N. septo-simbrialis* (*N.S.F.*), а также *N. accumbens septi* (*N.A.S.*).

N. lateralis septi является одним из самых крупных ядер септум. Его афференты почти исключительно представлены волокнами, идущими от гиппокампа (после СА₃); его эфференты закапчиваются главным образом в медиальном ядре септум, что позволяет рассматривать *N.L.S.* как релейное ядро между этими двумя структурами. Другие афференты (от медиального переднемозгового пучка) очень ограничены (4, 6). Нейроны относятся к «специфическому типу» (5).

Ядро характеризуется нейронами с нерегулярной фоновой активностью средней частоты (10—15 в 1 сек.), иногда группирующейся в пачки. Только 20% нейронов не отвечали на примененные сенсорные раздражители. Реакции большинства отвечающих нейронов были мультимодальными, причем для каждого нейрона тип реакции был одинаковым при действии раздражителей разных модальностей. Подавляющее большинство нейро-

нов (91%) отвечало выраженными тоническими реакциями (длительностью до 5—10 сек.). Эти реакции чаще выражались в полном подавлении или значительном снижении фоновой активности (60%) (рис. 1а), вдвое реже наблюдались реакции активационного типа. Среди нейронов с активационным типом реакций выделялась особая группа, у которой реакция выражалась в появлении четкой ритмической группировки активности в пачки, следующие с начальной частотой 5—7 в 1 сек. (тэта-ритм), а далее

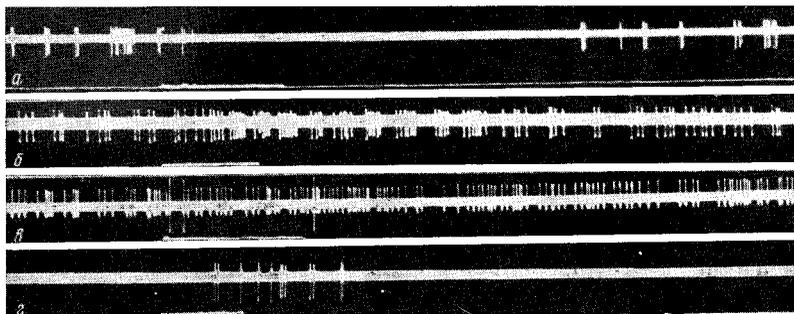


Рис. 1. Образцы типичных реакций нейронов трех ядер септум на сенсорные раздражители. *а* — тоническая тормозная реакция; *б* — тоническая активационная реакция с появлением регулярных пачек в ритме тэта; *в* — реакции одновременно записанных двух нейронов. Один нейрон (со спонтанной активностью) отвечает кратким «оп»-торможением и последующим учащением активности; второй (без спонтанной активности) дает разряды на включение и выключение раздражителя. *г* — фазическая активационная реакция. Во всех случаях раздражителями служили чистые тоны (отметка на нижней линии записи). Калибровка времени 200 мсек.

постепенно затухающие и сливающиеся с нерегулярной фоновой активностью (рис. 1б). Усредненные PST — гистограммы ответов этих клеток нередко не выявляли никаких изменений при действии сигнала по сравнению с уровнем фоновой активности. Таким образом, в этих случаях реакция заключалась в изменении «паттерна» фоновой активности, без изменения ее частоты. Применение серий раздражителей сопровождалось постепенным ослаблением реакций. Обычно это выражалось в прогрессирующем укорочении длительности реакций, а при ритмических ответах происходило также постепенное урежение ритма пачек и уменьшение числа спайков в пачке. Привыкание реакций происходило у большинства нейронов (90%) в среднем к 8—12 применению раздражителя. Изменение сигнала в каком-либо отношении приводило к восстановлению эффекта.

При оценке характеристик и статистическом анализе реакций N.L.S., обращает на себя внимание поразительное сходство этой структуры с полем SA_3 гиппокампа, от которого она получает основные афференты. Тонические тормозные реакции N.L.S. во всех отношениях аналогичны таким же реакциям SA_3 (7). Количество мультимодальных, тонических и привывающих реакций, а также процентное отношение тормозных и активационных эффектов точно совпадает с аналогичными показателями для SA_3 гиппокампа. Отличие заключается лишь в том, что в гиппокампе почти никогда не наблюдалось реакций с появлением ритмических пачек в тэта-ритме. По-видимому, эти нейроны относятся к числу так называемых «В-клеток», описанных Петше и др. (1) в медиальной части септум. Авторы, рассматривавшие эти клетки как основу «пейсмекера тэта-ритма» утверждают, что они никогда не регистрировали В-клетки на 1 мм латеральнее средней линии. Однако в наших опытах эти клетки регулярно встречались в области латерального ядра.

N. septo-fimbrialis (N.S.F.) — небольшое ядро в задней части септум, лежащее в области вентральной комиссуры гиппокампа. Связи этого ядра мало изучены, однако известно, что к нему идут афференты от поля CA₁ гиппокампа (4), а его аксоны, вероятно, возвращаются в str. oriens этого же поля (8). Это ядро также состоит из нейронов специфического типа (5).

Спонтанная активность этого ядра выше, чем в N.L.S., и достигает 15—25 в сек. Мультимодальные реакции также преобладают (67%), однако, тип реакций резко отличается от эффектов, наблюдаемых в N.L.S. Реакции нейронов N.S.F. в большинстве случаев (73%) имеют выраженный специфический характер. Особенно часто регистрируются ответы, выражающиеся в краткой начальной фазе торможения (50—150 мсек.), за которой следует поздняя фаза тонической активации. В более редких случаях наблюдаются реакции обратного знака — краткий начальный разряд с последующим снижением активности. Иногда регистрировались нейроны без спонтанной активности с ответами типа «on — off» (рис. 1e). Несмотря на наличие мультимодального входа, нейроны часто не имели общего типа реакций при действии раздражителей разных модальностей. При повторении сигнала реакции претерпевали лишь частичную редукцию: обычно закономерно укорачивались поздние диффузные компоненты ответов, начальный же специфический компонент реакции оставался стабильным при длительных повторениях сигнала.

Связи N.S.F. с полем CA₁ гиппокампа в значительной мере могут объяснить наличие в этом ядре реакций специфического типа. Именно такие реакции были описаны в поле CA₁ гиппокампа (9). Однако процент нейронов с ответом специфического типа и, особенно, нейронов со стабильной реакцией в CA₁ все же значительно ниже (17%), чем в N.S.F.; поэтому возможно, что это ядро имеет дополнительные афферентные связи со структурами, обладающими специфическим типом нейронных реакций, например с лимбической корой.

N. accumbens septi (N.A.S.) — это почти совершенно не изученное крупное ядро лежит между caudo-putamen и септум, и рядом авторов вообще включается не в септум, а в стриатум. Однако N.A.S. не обменивается волокнами с caudo-putamen, но имеет двусторонние связи с септум и гиппокампом (4, 10). На близость N.A.S. к лимбическим образованиям указывает и ряд физиологических исследований (11, 12).

Нейроны этого ядра обладают низкой спонтанной активностью или вообще не имеют ее. Меньшая часть нейронов (40%) отвечает на все примененные раздражители. Остальные нейроны являются унимодальными

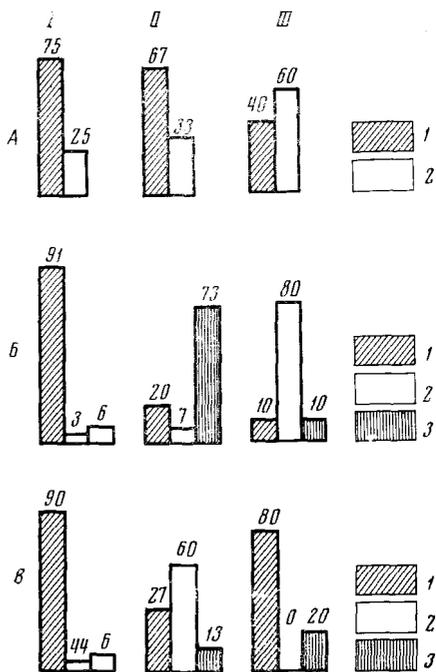


Рис. 2. Диаграммы, показывающие распределение трех ядер септум (N.L.S., N.S.F., N.A.S.) на основании различных показателей. А — по параметрам входа на мультимодальные (1) и унимодальные (2); Б — по параметрам выхода на нейроны с тоническими (1), физическими (2) и специфическими (3) реакциями; В — по динамическим свойствам на привыкающие (1) и стабильные (2). 3 — нейроны, типы сенсорных реакций которых были определены, но динамика не была обследована. Цифры — проценты от общего числа отвечающих нейронов

ми, причем чаще отвечают на звуковые раздражители. По типу реакции они принципиально отличаются как от N.L.S., так и от N.SF. Реакции имеют выраженный фазический характер: при действии сильных кратких раздражителей (например, звуковой щелчок) они длятся 250—300 мсек.; при применении более длительных раздражителей (тоны, 400—1000 мсек.) реакции приблизительно соответствуют раздражителю по длительности. При этом они не имеют определенного «паттерна» и представляют собою заполнение относительно нерегулярными спайками разрядами всего периода действия раздражителя (рис. 1г). При повторении сигнала реакции быстро угасают (за 8—10 применений); при угасании обычно происходит укорочение ответа с одновременным быстрым сдвигом реакции к концу раздражителя.

Сравнение реакций нейронов N.A.S. с эффектами, наблюдаемыми в аналогичных условиях в хвостом ядре, выявляет принципиальные различия между этими двумя структурами, поскольку в хвостом ядре в основном регистрируются специфические «оп»-эффекты, обнаруживающие стабилизацию, а не привыкание при повторении раздражителя⁽¹³⁾. По перечисленным характеристикам, а также по ряду других признаков N.A.S. обнаруживает выраженное сходство с некоторыми лимбическими структурами (мамиллярные ядра и антеро-вентральное ядро таламуса^(14, 15)). Сопоставление этих структур основывается лишь на сходстве их реакций, морфологические подтверждения наличия анатомических отношений между ними пока отсутствуют.

Представленные факты не дают основания судить о конкретном функциональном значении отдельных ядер септум. Однако они наглядно показывают принципиальные различия характеристик реакций на сенсорные раздражители в перечисленных ядрах. Эти характеристики в сводной форме представлены на рис. 2. Несомненно, что различия в приеме сенсорной информации нейронами N.L.S., N.SF. и N.A.S. и различия их выходных сигналов указывают на своеобразие участия каждого из исследованных ядер в центральных процессах сенсорной интеграции и регуляции функций. Морфологическая дифференциация септум строго соответствует функциональной дифференциации этой структуры, что не позволяет рассматривать ее далее как единое образование в физиологических исследованиях.

Институт биологической физики
Академии наук СССР
Пушино-на-Оке

Поступило
13 V 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ H. Petsche, Ch. Stumpf, G. Gogolak, EEG and Clin Neurophysiol., 14, 202 (1962). ² G. Gogolak, C. Stumpf et al. J. Brain Res., 7, 201 (1968). ³ O. J. Macadar, A. Roig et al., Physiol Behav., 5, 1443 (1970). ⁴ G. Raïsmán, Brain, 89, 317 (1966). ⁵ Т. А. Леонтович, Усп. совр. биол., 65, 35 (1968). ⁶ G. Raïsmán, Exp. Brain Res., 7, 317 (1969). ⁷ О. С. Виноградова, Журн. высш. нервн. деят., 15, 500 (1965). ⁸ T. McLardy, Nature (London), 201, 92 (1969). ⁹ О. С. Виноградова, К. И. Дудаева, Журн. высш. нервн. деят., 21, 789 (1971). ¹⁰ C. A. Fox, J. Comp. Neurol., 72, 1 (1940). ¹¹ B. H. Turner, Comp. Phys. Psychol., 71, 103 (1970). ¹² S. A. Lorens, J. P. Sorensen, J. A. Harvey, J. Comp. Phys. Psychol., 73, 284 (1970). ¹³ О. С. Виноградова, Журн. высш. нервн. деят., 18, 671 (1968). ¹⁴ В. Ф. Коновалов, О. С. Виноградова, Журн. высш. нервн. деят., 20, 637 (1970). ¹⁵ О. С. Виноградова, Л. И. Золотухина и др., II конфер. по проблемам памяти, Пушино, 1970.