

УДК 612.821

DOI: 10.31651/2076-5835-2019-1-33-38

Глюха Л. М.

Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького

ЕЛЕКТРОЕНЦЕФАЛОГРАФІЯ НЮХОВИХ СТРУКТУР МОЗКУ ССАВЦІВ В ПРОЦЕСІ СПРИЙНЯТТЯ ТА АНАЛІЗУ ЗАПАХОВОЇ ІНФОРМАЦІЇ

Проведений порівняльний аналіз електричної активності нюхових цибулин і піріформної кори морських свинок, щурів та мишей в умовах спонтанної поведінки та при пред'явленні запахів. Виявлена динаміка спектральних феноменів риненцефальних структур інтерпретується в плані виокремлення високочастотних складових електричної активності від пояснення лише нюхової функції.

Ключові слова: електрична активність, нюхові цибулини, піріформна кора, викликані хвилі.

Постановка проблеми. Аналіз останніх досліджень і публікацій. Роль нюхового аналізатора в організації цілеспрямованої поведінки полягає в тому, що церебральні механізми нюху виявились структурно тісно пов'язаними з фундаментальними механізмами формування потреб, мотивацій та емоцій, що визначають характер перебігу поведінкових реакцій. Відомо, що нюховий аналізатор має безпосередній вплив на роботу багатьох органів та систем організму. Рядом досліджень показано, що високочастотні складові електричної активності центральних структур нюхового аналізатора пов'язані з нейрофізіологічними механізмами реалізації так званої “несенсорної” ролі нюхового аналізатора, а механізми генерації та функціональне значення цих феноменів на сьогодні залишаються остаточно не з'ясованими. Насамперед це стосується “викликаних хвиль” діапазону 25-90 Гц або ольфакто-амигдалярного ритму (у нашому трактуванні) [1, 2].

Ціла низка фактів свідчить на користь безпосереднього відношення “викликаних хвиль” до здійснення власне нюхової функції [3, 4], але значна кількість експериментальних даних не узгоджується із цим твердженням [5, 6, 7]. Слід також відмітити, що у більш ранніх дослідженнях на тваринах із морфологічно ускладненою новою корою нами [8, 9] виявлена суттєва скорельованість динаміки електричної активності нюхових цибулин та неокортикальних областей, які безпосередньо не пов'язані з обробкою сенсорної запахової інформації, на що вказувалося й іншими авторами.

У своїх дослідженнях у філогенетично близьких видів тварин ми електрофізіологічно вивчали характер і динаміку прояву окремих феноменів ЕА нюхових цибулин та піріформної кори за умов різного рівня поведінкової активності.

Метою даної роботи було з'ясувати нейрофізіологічні механізми формування і прояву різних складових електричної активності риненцефальних структур у макросматичних лабораторних тварин за різних рівнів поведінкової активності, при дії запахів.

Матеріал та методи

Хронічні електрофізіологічні експерименти виконані на 6 морських свинках, 5 щурах і 5 лабораторних мишах. Тваринам під каліпсоловим наркозом (25 мг/кг) стереотаксично вживляли в нюхові цибулини та піріформну кору ніхромові електроди (діаметр 0.15 мм), назальні термопари для реєстрації дихання та підшкірний електрод

для реєстрації ЕКГ. Під час дослідів тварини перебували у вільному стані в герметичній плексигласовій камері, через яку постійно пропускатись очищене повітря сталої температури і вологості. Попереднє підсилення сумарної електричної активності проводили за допомогою підсилювачів біопотенціалів з активними РС-фільтрами УБФ4-03 (постійна часу – 0.15 с, верхня смуга пропускання – 150 Гц). Безартефактні відрізки ЕА вводились в ЕОМ IBM PC/AT через АЦП/ЦАП (10 біт), при частоті дискретизації сигналу 500 Гц та частотному розрішенні 0.41 Гц. ЕА НЛ після візуального контролю наявності артефактів аналізували за показниками спектральної густини потужності (СПП) в $\text{мкВ}^2/\text{Гц}$ в діапазоні 1-150 Гц, отримуваними в результаті Фур'є перетворення вихідного сигналу, та за інтенсивністю сигналу у певному частотному діапазоні (індекс). Для аналізу виділяли традиційні спектральні діапазони та високочастотніші смуги складових, а саме: 25-90, 25-48 та 52-150 Гц, проводячи паралельний аналіз цільних динамічних спектрів без виділення із них окремих діапазонів.

Реєстрацію показників проводили за умов спонтанної поведінки та пролонгованої запаховими подразниками, які не викликали виражених поведінкових зрушень. Достовірність відмінностей усереднених спектральних характеристик для різних станів тварин та окремих складових ЕА НЛ оцінювали за t-критерієм Стьюдента.

Результати та обговорення

Як уже зазначалось в ряді публікацій [1, 8, 9] для характеристики електричної активності риненцефальних структур лабораторних тварин доцільно користуватися амплітудно-часовими та потужнісно-частотними характеристиками: високочастотної синхронізованої електричної активності, ольфакто-амигдалярного ритму, респіраторних хвиль та десинхронізованої поліморфної активності, які доволі жорстко корелюють із рівнем поведінкової активності.

За умов спокійного неспання в електричній активності нюхових цибулин усіх досліджених видів спостерігалось домінування поліморфної активності, відсутність виражених спалахів ольфакто-амигдалярного ритму, а в ряді випадків незначне пригнічення проявів респіраторних хвиль. Поліморфна активність не мала чітко виражених спектральних максимумів і була представлена малопотужними домінуючими коливаннями у морських свинок в діапазоні 1-95 Гц, а у щурів та мишей у значно ширшій частотній смузі – 10-150 Гц.

Пред'явлення тваринам специфічних ольфактивних, чи застосування іншого роду неольфактивних подразників, спричиняло миттєву генерацію веретен СПП високочастотної області із наступним їхнім швидким затуханням при однократному впливі подразника. Ольфакто-амигдалярний ритм у всіх досліджуваних видів тварин чітко виявлявся переважно у стані поведінкового збудження на фоні низькоамплітудної поліморфної активності та вираженої респіраторно-хвильової-активності. Виражені орієнтаційні реакції тварин спричиняли часткове амплітудне пригнічення або ж повну блокаду проявів оформлених веретен ольфакто-амигдалярного ритму подібно до стану спокійного неспання. Це проявлялося у загальному зниженні вираженості піку СПП в діапазоні ольфакто-амигдалярного ритму (25-90 Гц, $p < 0.01$), та суттєвому зменшенні його індексу. Відмітною особливістю для щурів та морських свинок за цих умов була поява в ЕА нюхових цибулин високочастотної синхронізованої активності не оформленої в характеристичний спалаховий компонент, що зумовлювало різке зростання індексу ольфакто-амигдалярного ритму на вибіркових спектрограмах, яке супроводжувалося збільшенням потужності високочастотних компонентів (52-150), однак не досягаючим рівня виражених проявів ольфакто-амигдалярного ритму ($p < 0.01$). Слід також відмітити, що у всіх досліджених видів спектральні компоненти веретен

ольфакто-амигдалярного ритму формувалися у тій же спектральній смузі, складові якої були помітно виражені і ольфакто-амигдалярного ритму в фоновій поліморфній активності за відсутності ритму.

Співвідношення проявів веретен ольфакто-амигдалярного ритму із фазами дихального циклу у досліджуваних видів не мало чіткої узгодженості. Так, у щурів веретена, як правило, співпадали із піком інспіраторної фази та початком експіраторної фази, а у морських свинок спалахи ольфакто-амигдалярного ритму були жорсткіше прив'язані до експіраторної фази. При збільшенні частоти дихання (теплова віддишка) та принохуванні, яке супроводжувалося значним скороченням тривалості кожного окремого веретена порівняно із фоновими значеннями, спалахи могли проявлятися навіть у паузі.

Результати спектрального аналізу сегментів ЕА нюхових цибулин щурів, мишей та морських свинок, що містили чітко візуально виділені веретена ольфакто-амигдалярного ритму, вказують на доцільність розгляду останніх як комплексного спектрального феномену з сукупністю домінантних чітко виражених піків у значно ширшому частотному діапазоні.

Таблиця 1

Спектральні показники ольфакто-амигдалярного ритму
у досліджених видів лабораторних тварин

стат. Показник	Права НЛ		Ліва НЛ	
	Частота, Гц	Індекс, %	Частота, Гц	Індекс, %
щурі				
максимум	86.66±12.64	75.48±5.80	86.66±5.91	63.79±5.67**
мінімум	41.09±0.98	26.18±0.63	39.58±0.41	24.51±0.02*
середнє значення	63.63±3.03	42.94±1.93	66.09±2.28*	38.03±1.87*
морські свинки				
максимум	58,48±1,97	61,54±4,25	68,68±2,95**	44,72±4,58**
мінімум	52,50±1,35	40,49±1,07	57,81±0,90*	32,55±1,64**
середнє значення	55,79±1,65	52,91±2,39	61,28±1,86*	39,85±2,77**
миші				
середнє значення	58.64±0.65	50.28±1.89	51.57±2.43*	24.37±1.49**

Примітка: * – вірогідність відмінностей $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$

У переважній більшості випадків у щурів при виражених “спалахах”, що мали чітко окреслену веретеновидну форму, індекс ольфакто-амигдалярного ритму перевищував 25% і за цим показником спостерігалось вірогідне домінування правої нюхової цибулини ($p < 0.05$). За усередненим спектральним екстремумом такого домінування не відмічалось ($p > 0.05$). Ці дані, на наш погляд, можуть трактуватися як побіжне підтвердження домінування правої півкулі в обробці нюхової сенсорної інформації у тварин-макросматиків.

Суттєво, що феномен високочастотної синхронізованої активності не був відмічений при вивченні ЕА риненцефальних структур у щурів і мишей, хоча за певних поведінкових станів у них було виявлене зростання вираженості високочастотної частини спектру.

Подібна суттєва варіабельність показників СГП, але відносно стійкі частотні характеристики для кожного виду, простежена і для діапазону повільнохвильових

компонентів. Інтегральний його екстремум на вибіркових та усереднених кривих СГП проявлявся у досліджуваних видів, як правило, в діапазоні 0.5-10 Гц, що, на наш погляд, переважно відображають якісні зміни параметрів респіраторних хвиль.

Застосування запахових подразників з метою провокування спалахової активності спричиняло виражені зміни ($p < 0.05$) не лише динаміки топограм ЕА рінцефальних структур, а й їхніх вибіркових і усереднених спектрограм (Рис. 1) як на поодинокую стимуляцію, так і на довготривале пред'явлення запахових чинників.

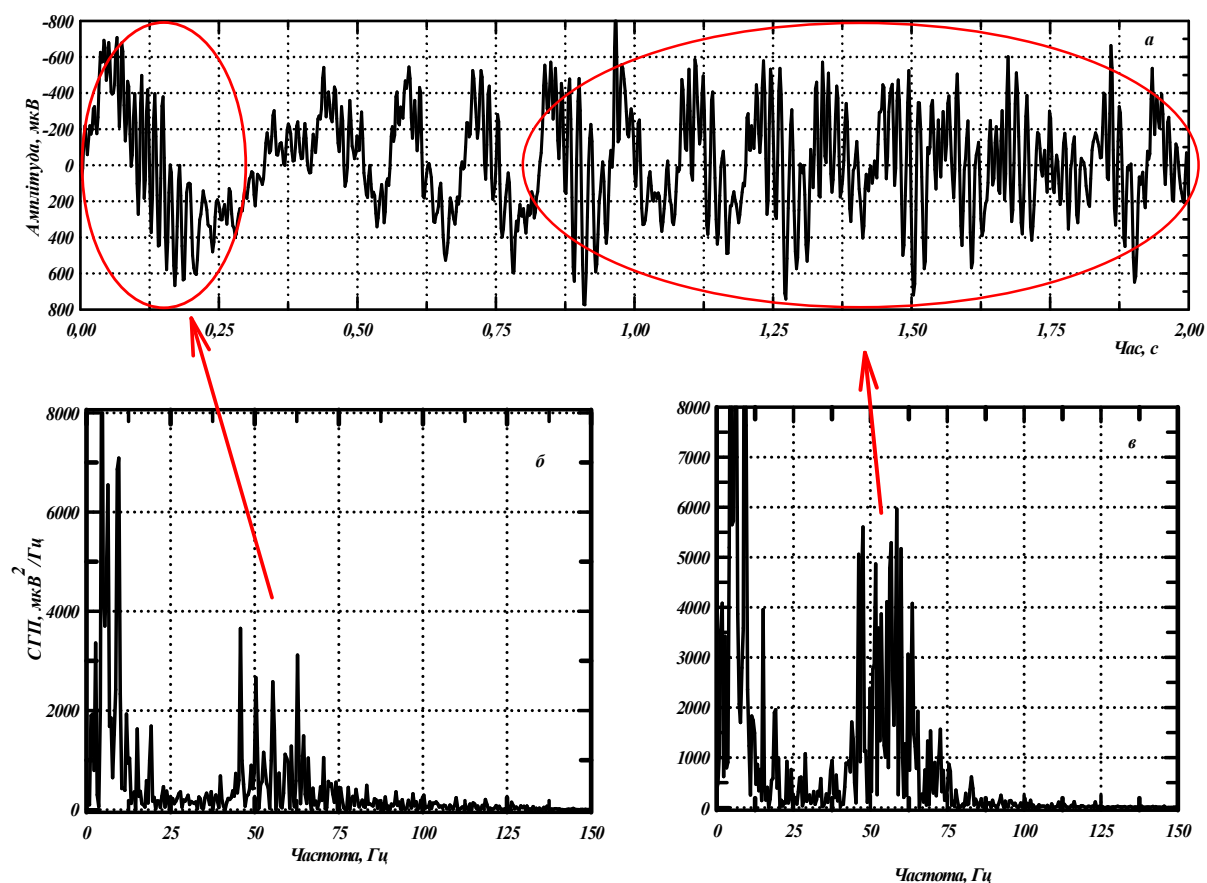


Рис. 1. Вибіркові спектральні оцінки (б, в) фрагментів електричної активності нюхової луковичі миші (а) за умов прийняття.

Примітка: * на початку фрагмента ЕА – фонове “веретено”

Висновки

Пропоновані високочастотні діапазони можуть бути достатньо інформативними, як для характеристики загального функціонального стану рінцефальних структур, так і окремих його мікростанів, пов'язаних із короткочасовою обробкою сигналів.

Суттєві відмінності проявів та спектральних екстремумів високочастотних діапазонів ольфакто-амигдалярного ритму і високочастотної синхронізованої активності в нормі та при експериментальних впливах ($p < 0.05$) не лише в межах класу, а й навіть окремого ряду (гризунів) побіжно можуть свідчити про їхнє різне функціональне значення.

Отримані дані дають підстави для відособлення ольфакто-амигдалярного ритму від виконання суто сенсорної функції і розгляду його як неспецифічного джерела церебральної модуляції в організації цілісних поведінкових актів тварин-макросматиків.

Література

1. Ілюха Л. М. Електрична активність риненцефальних структур лабораторних тварин за умов запахової стимуляції. *Вісник Харківського національного університету імені В.Н.Каразіна. Серія: біологія*. Вип.12. 2010. С. 130 – 136.
2. Lundström J. N. , Olsson M. J., Schaal B. [et al.] (2006) .A putative social chemosignal elicits faster cortical responses than perceptually similar odorants. *Neuroimage*. 30 (4). 1340-1346. doi:[10.1016/j.neuroimage.10.040](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.10.040)
3. Kim, Y.-K. & S. Watanuki Characteristics of electroencephalographic responses induced by a pleasant and an unpleasant odor. (2003). *Journal of physiological anthropology and applied human science*. 22 285-291. doi.org :[10.2114/jpa.22.285](https://doi.org/10.2114/jpa.22.285)
4. Cenier T, et al. (2008). Odor vapor pressure and quality modulate local field potential oscillatory patterns in the olfactory bulb of the anesthetized rat. *Eur. J. Neuroscience*. 27:1432–1440. doi:10.1111/j.1460-9568.2008.06123.x
5. Beshel J, et al. (2007). Olfactory bulb gamma oscillations are enhanced with task demands. *J. Neuroscience*. 27: 8358 –8365. doi:[10.1523/JNEUROSCI.1199-07.2007](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1199-07.2007)
6. [Leslie M. Kay](#), et al. (2009 Apr.). Olfactory oscillations: the what, how and what for. *Trends Neuroscience*. 32(4). 207-214. doi: [10.1016/j.tins.2008.11.008](https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.11.008)
7. Ruiqi Wu, Yue Liu , et al. (2017, November). Activity Patterns Elicited by Airflow in the Olfactory Bulb and Their Possible Functions. *Journal of Neuroscience*. 37 (44), 10700-10711. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2210-17.2017
8. Ілюха Л. М. Еволюція хеморецепторної нюхової чутливості. *Простір і час сучасної науки. Категорія: Біологічні науки*, 18-20.04.2016. url: <https://int-konf.org/ru/konf042016/1245-gohkalenko-s-d-servs-zboru-zbergannya-ta-obrobki-danij-v-realomu-chas.html>
9. Ілюха Л. М. Швидкохвильові та повільнохвильові складові електричної активності нюхових луковиць. *Вісник Черкаського університету. Серія : Біологічні науки. Черкаси, 2016. Вип.№ 2., С. 27-32.*

References

1. Ilukha L. M. (2010). Electrical activity of rhinosecretory structures of laboratory animals in the presence of scent stimulation.. *Visnyk Kharkivskoho natsionalnoho universytetu imeni V.N.Karazina. Serii: biologii (Bulletin of Kharkiv National University Named After VN Karazin. Series: Biology)*, Is. 12, 130 – 136. (in Ukr.)
2. Lundström J. N. Olsson M. J., Schaal B. [et al.] (2006). A putative social chemosignal elicits faster cortical responses than perceptually similar odorants. *Neuroimage*. 30 (4). 1340-1346. doi:[10.1016/j.neuroimage.10.040](https://doi.org/10.1016/j.neuroimage.10.040)
3. Kim, Y.-K. & S. Watanuki Characteristics of electroencephalographic responses induced by a pleasant and an unpleasant odor. (2003). *Journal of Physiological Anthropology and Applied Human Science*. 22: 285-291. doi.org :[10.2114/jpa.22.285](https://doi.org/10.2114/jpa.22.285)
4. Cenier T, et al. (2008). Odor vapor pressure and quality modulate local field potential oscillatory patterns in the olfactory bulb of the anesthetized rat. *Euripien Journal of Neuroscience*. 27:1432–1440. doi:10.1111/j.1460-9568.2008.06123.x
5. Beshel J, et al. (2007). Olfactory bulb gamma oscillations are enhanced with task demands. *J. Neuroscience*. 27: 8358 –8365. doi:[10.1523/JNEUROSCI.1199-07.2007](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.1199-07.2007)
6. Leslie M. Kay, et al. (2009 Apr.). Olfactory oscillations: the what, how and what for. *Trends Neuroscience*. 32(4). 207-214. doi: [10.1016/j.tins.2008.11.008](https://doi.org/10.1016/j.tins.2008.11.008)
7. Ruiqi Wu, Yue Liu , et al. (2017, November). Activity Patterns Elicited by Airflow in the Olfactory Bulb and Their Possible Functions. *Journal of Neuroscience*. 37 (44), 10700-10711. doi: 10.1523/JNEUROSCI.2210-17.2017
8. Ilukha L. M. (2016). Evolution of chemoreceptor olfactory sensitivity. *Prostir i chas suchasnoi nauky, Katehoriia: Biologichni nauky (Space and Time of Modern Science. Category: Biological Sciences)* Retrieved from: <https://int-konf.org/ru/konf042016/1245-gohkalenko-s-d-servs-zboru-zbergannya-ta-obrobki-danij-v-realomu-chas.html>. (in Ukr.)
9. Ilukha L. M. (2016). Fast-wave and slow-wave components of the electric activity of olfactory bulbs. *Visnyk Cherkaskoho universytetu. Serii : Biologichni nauky (Cherkasy University Bulletin: Biological Sciences Series)* , Cherkasy, Is. 2, 27-32. (in Ukr.)

Summary. *Ilyukha L. M. Electroencephalographic of olfactory structures of the mammalian brain in the perception of olfactory information and analysis of olfactory information.*

Introduction. *A comparative analysis of the electrical activity of olfactory bulbs and the pyriform cortex of guinea pigs, rats and mice under conditions of spontaneous behavior and upon presentation of odor stimuli was carried out.*

The revealed dynamics of the spectral phenomena of the rhinencephalic structures is discussed in terms of the possibility of considering the high-frequency components of electrical activity separately from the olfactory function.

Purpose. *The purpose of this work was to find out the neurophysiological mechanisms of the formation and manifestation of various components of electrical activity of rhenecephal structures in macrosomatic laboratory animals at different levels of behavioral activity, under the action of odors.*

Methods. *Chronic electrophysiological experiments were performed on 6 guinea pigs, 5 rats and 5 laboratory mice. When carrying out spectral analysis of the isolated traditional frequency bands and vysokochastotnykh strip components, namely, 25-90, 25-48 and 52 - 150 Hz, by conducting a parallel analysis of the whole dynamic spectra without isolation of individual bands.*

Results. *Experimental data indicate the feasibility of the characteristics of EA ranavalona structures with formation of polymorphic desynchronous activity, respiratory waves, olfactoamygdalar rhythm and PAS. Analysis potugese-frequency changes of these phenomena allows to fine to reflect the activation level of the SLA and the level of behavioral excitability of animals.*

Originality. *Spectral characteristics of the basic patterns of electrical activity in the olfactory bulbs of mammalian, the dynamics of its potugese-frequency parameters for different levels of behavioural activity, a comparative analysis of their main characteristics was refined.*

Conclusion. *Thus, the obtained experimental data indicate the feasibility of the isolated consideration of the phenomena olfacto-amygdalar rhythm, synchronized high-frequency activity and respiratory waves, as they may have different functional nature.*

Key words: *electrical activity, olfactory bulbs, pyriteform bark, caused by waves, olfacto-amygdalar rhythm.*

Одержано редакцією 08. 01. 2019

Прийнято до публікації 19. 06. 2019