

**УДК 612.821.6**

## **ПОРІВНЯЛЬНЕ ЕЛЕКТРОФІЗІОЛОГІЧНЕ ДОСЛІДЖЕННЯ РІНЕНЦЕФАЛЬНИХ СТРУКТУР ССАВЦІВ**

*Глюха Л.М.*

*НДІ фізіології ім. М. Босого Черкаського національного університету ім. Б. Хмельницького,  
Черкаси, Україна  
E-mail: [ilyuhalidiya@mail.ua](mailto:ilyuhalidiya@mail.ua)*

Проведено порівняльний аналіз механізмів формування та досліджено характер і динаміку окремих компонентів електричної активності нюхових луковиць у лабораторних макросматичних тварин з різним рівнем складності неокортексу. Отримані дані обговорюються з позиції можливого відособлення ОАР від виконання суто сенсорної функції й розгляду його як не специфічного джерела церебральної активації в організації цілісних поведінкових актів тварин-макросматиків.

**Ключові слова:** риненцефальні структури, нюхові луковиці, олфакто-амигдалярний ритм, високочастотна синхронізована активність, поліморфна активність, респіраторні хвилі.

### **ВСТУП**

Останнім часом приділяється увага дослідженню нюхового аналізатора поскільки на діяльність головного мозку впливають і запахові чинники [1, 2]. Однак на сьогодні нюховий аналізатор залишається найменш вивченим. Значна кількість фактів свідчить на користь безпосереднього відношення спалахових компонентів, що реєструються в нюхових луковицях, до здійснення власне нюхової функції, але ціла низка експериментальних даних не узгоджується із цим твердженням [2-4]. Слід також відмітити, що у більш ранніх дослідженнях лабораторії на тваринах із морфологічно ускладненою новою корою нами [5] виявлена суттєва скорельованість динаміки електричної активності нюхових луковиць (НЛ) та неокортикальних областей, які безпосередньо не пов'язані з обробкою сенсорної запахової інформації, на що вказується й іншими авторами [6-9].

До того ж у філогенезі хребетних тварин передній мозок проходить складний шлях морфо-функціональних перетворень від первинного центрального апарату для обробки переважно нюхових сенсорних сигналів до структурно ускладнених передньомозкових утворень в результаті зростання долі інших сенсорних аферентацій (зорової, слухової, тактильної) і зменшенням долі структур безпосередньо пов'язаних із нюховою функцією. Поряд з цим більшість рядів сучасних ссавців є результатом паралельної, а не послідовної еволюції.

Власне тому, на наш погляд, було доцільно електрофізіологічно простежити прояви основних феноменів електричної активності (ЕА) риненцефальних структур (РС) та їхню динаміку при специфічній для них стимуляції у філогенетично близьких видів тварин, що мають різнорівнево ускладнений неокортекс.

В хронічних експериментах за умов різного рівня поведінкової активності тварин електрофізіологічно вивчали характер і динаміку прояву окремих феноменів електричної активності нюхових луковиць (НЛ) та піріформної кори (ПК) морських свинок (*Cavia*), щурів (*Rattus*) і лабораторних мишей (*Mus musculus* L.), як макросматиків із мало диференційованим неокортексом, порівняно з макросматиками, у яких добре диференційована нова кора, собаками (*Canis familiaris*), а саме: спалахових компонентів ОАР, високочастотної синхронізованої електричної активності (ВСА), респіраторних хвиль (РХ) та поліморфної активності (ПА).

#### МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ

В роботі аналізуються експериментальні дані хронічних електрофізіологічних експериментів, отриманих на 16 морських свинках, 25 щурах, 11 лабораторних мишах і 14 собаках із вживленими електродами в нюхові луковиці (НЛ) та піріформну кору (ПК).

Реєстрацію електричної активності риненцефальних структур та дослідження специфіки проявів основних її феноменів згідно різного рівня поведінкової активності проводили за умов вільної поведінки тварин у боксі експериментальної установки, виділяючи наступні стани піддослідних тварин, а саме: збудження, спокійне неспання (бадьорість), спокій і як специфічну реакцію активації нюхового аналізатора – прийняття. Дослідження проводили за умов спонтанної поведінки та пролонгованої запаховими подразниками, які не викликали виражених поведінкових зрушень. При проведенні спектрального аналізу виділяли традиційні частотні 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.

Достовірність відмінностей усереднених спектральних характеристик для різних станів тварин та окремих складових ЕА НЛ оцінювали за t-критерієм Стьюдента.

#### РЕЗУЛЬТАТИ ТА ОБГОВОРЕННЯ

Результати хронічних експериментів по вивченню спонтанної та пролонгованої ЕА вузлових риненцефальних структур (НЛ, амигдалярного комплексу ядер (АМ) та піріформної кори (ПК) зокрема) дозволяють стверджувати про можливість її адекватної характеристики проявами (наявності/відсутності), амплітудно-часовими та потужнісно-частотними характеристиками специфічних для неї електрофізіологічних феноменів. Серед останніх, згідно отриманих нами та літературних даних, як основні компоненти електричної активності риненцефальних структур доцільно виділяти високочастотну синхронізовану електричну активність (ВСА), олфакто-амигдалярний ритм (ОАР), респіраторні хвилі (РХ) та поліморфну активність (ПА).

Адекватну характеристику перелічених вище феноменів електричної активності риненцефальних структур, на наш погляд, можна проводити аналізуючи біоелектрику за наступних станів експериментальних тварин, а саме: поведінкового збудження, спокійного неспання (бадьорості), спокою і специфічній реакції

активації нюхового аналізатора – принохуванні (рис.1). Вказані стани легко розмежовуються за змінами ЕКГ і респірограми, а також за різним ступенем прояву окремих феноменів електричної активності риненцефальних структур.

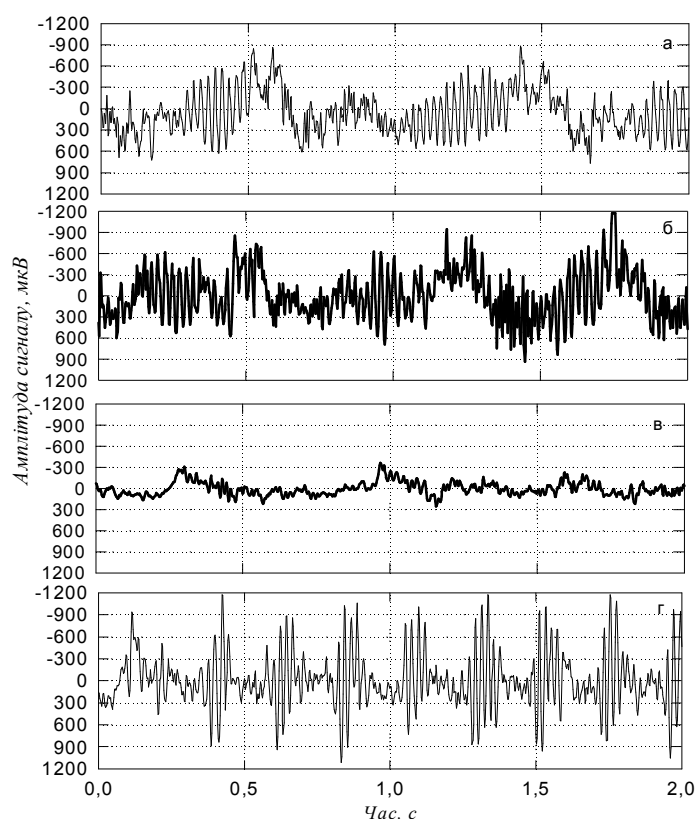


Рис. 1. Характеристичні феномени електричної активності нюхових структур морських свинок

\* а – збудження, б – поведінкове збудження (arousal), в – спокій, г – принохування

Суттєво, що усереднені ( $n > 100-300$ ) і динамічні спектри цілісних масивів оцифрованих векторів ЕА НЛ (2-3 с тривалості) у досліджуваних видів тварин, отримані за розглядуваних станів відзначалися найвищою варіабельністю значень СГП в діапазонах 0.5-10 Гц та 25-150 Гц. Нерегулярність окремих складових ВСА призводила до нівелювання характеристичних його вибіркового екстремумів на усереднених спектрограмах. Характерно, що в ЕА ПК морських свинок (рис.2) цей феномен достатньо чітко простежувався навіть візуально, а в ЕА НЛ носив переважно спорадичний характер.

Значний інтерес викликає явище одночасової реєстрації спалахів ВСА з іншими феноменами ЕА НЛ, або швидка їхня зміна протягом короткого проміжку часу,

коли чітке проявлення одного із розглядуваних феноменів виражено змінювалось проявами іншого, який до цього часу не спостерігався.

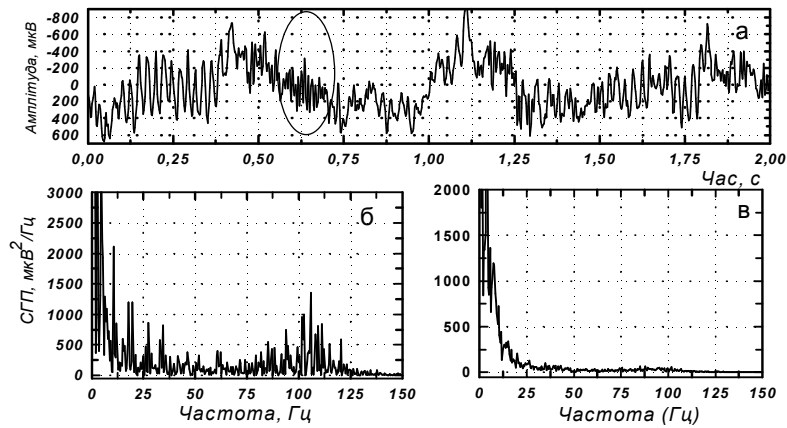


Рис. 2. Вибіркова (б) та усереднена (в) спектральні оцінки фрагментів електричної активності нюхової луковичі морської свинки (а) за умов поведінкового збудження і проявів ВСА.

Привертає увагу також ізольоване проявлення специфічних веретеновидних коливань ОАР та “пачкової” ВСА, що, на наш погляд, може розглядатися як факт роздільної реєстрації високочастотної і низькочастотної складових окремих веретен ОАР в електричній активності риненцефальних структур, які простежувались у щурів лише у стані поведінкового збудження в складі одного окремого веретена (рис. 3).

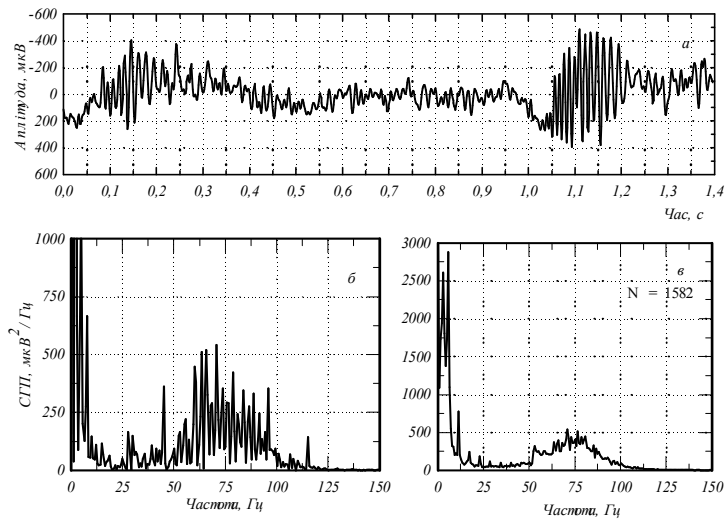


Рис. 3. Вибіркова (б) та усереднена (в) спектральні оцінки фрагментів ЕА НЛ (а) щура з вираженими спалахами ОАР.

Суттєво, що феномен ВСА не був відмічений при вивченні електричної активності риненцефальних структур у інших досліджених видів тварин: щурів, собак та мишей зокрема, хоча за певних поведінкових станів у них було виявлене зростання вираженості високочастотної частини спектру.

Тотожна 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 нашу думку, переважно віддзеркалювало якісні зміни параметрів респіраторних хвиль. Висока скорельованість останніх із глибиною і частотою дихання відображала таким чином допустимий діапазон коливань частоти дихання кожного виду тварин, на що неодноразово вказувалося в літературі. Однак, передуюче відновлення останніх, порівняно із спалаховими компонентами ОАР, опісля аносмії у щурів свідчить про можливість їхнього безпосереднього відношення також і до реалізації власне нюхової функції.

ОАР як основний електрофізіологічний феномен ЕА РС у всіх досліджуваних видів тварин чітко виявлявся переважно у стані поведінкового збудження на фоні низькоамплітудної ДПА та вираженої РХ-активності лише при певних поведінкових реакціях, а саме: при дослідженні нової експериментальної обстановки, реакціях на привнесення нового подразника тощо. Хоча виражені орієнтаційні реакції тварин переважно спричиняли часткове амплітудне подавлення або ж повну блокаду проявів оформлених веретен ОАР подібно до стану спокійного неспання.

Привертає увагу той факт, що у переважній більшості випадків у щурів при виражених “спалахах”, що мали чітко окреслену веретенovidну форму, індекс ОАР перевищував 25% і за цим показником спостерігалось вірогідне домінування правої НЛ ( $p < 0.05$ ). За усередненим спектральним екстремумом такого домінування не відмічалось ( $p > 0.05$ ). Тотожне суттєве домінування правих НЛ за абсолютними показниками СГП ОАР було виявлене нами і у собак.

За умов аналізу ДПА за міжспалаховими компонентами ЕА НЛ мишей вірогідні відмінності спектральних екстремумів правої та лівої НЛ виявлені лише для усереднених піків ОАР 25-90 Гц як за його частотними характеристиками, так і за індексом ( $p < 0.01$ ).

Ці дані, на наш погляд, можуть трактуватися як побіжне підтвердження домінування правої півкулі в обробці нюхової сенсорної інформації у тварин-макросматиків. Поряд із цим лише у цих тварин виявлена специфічна частотна різномірність веретен, а саме: початок веретена містив найбільш високочастотні компоненти, основна частина – складові нижчої частоти, а “хвостова” частина була представлена складовими, що мали майже подвійний декремент частоти порівняно із початком веретена.

Очевидно, розглянуті особливості проявів окремих веретен свідчать на користь відомого припущення про можливість кодування олфактивної інформації у високочастотній частині окремих спалахів, що є можливим поясненням спорадичності прояву веретен зі специфічною топографічною “хвостовою” картиною.

На противагу цьому спектрограми ОАР в ЕА РС інших видів тварин, як правило, вирізнялися суттєвою моночастотністю. Так, в ЕА НЛ собак ОАР реєструвався у вигляді веретеновидних спалахів високочастотних коливань у діапазоні 44-57 Гц, варіабельних за амплітудою (100-3500 мкВ, залежно від рівня поведінкової збудливості тварини), із досить стабільним за частотою домінуючим екстремумом у межах 48-52 Гц (рис. 4). Вибіркові спектри ОАР були представлені сукупністю домінантних піків у достатньо вузькій, порівняно з іншими видами, частотній смузі (40-60 Гц), характерній для кожної тварини.

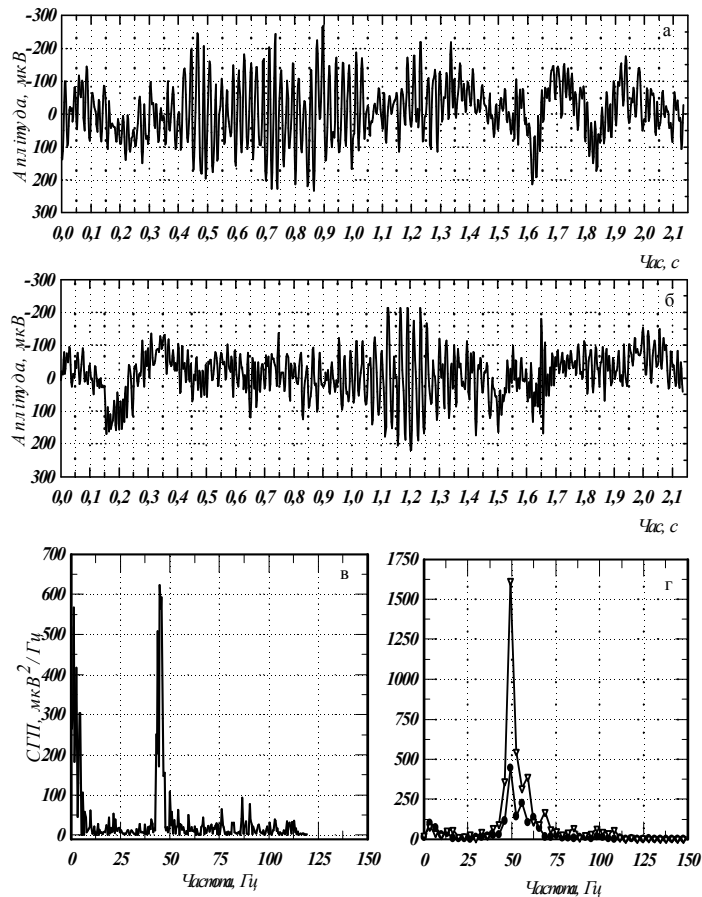


Рис.4. Вибіркова (в) та усереднені (г) спектральні оцінки фрагментів електричної активності НЛ (а, б) собак за умов поведінкового збудження.

Така частотна гетерогенність “веретен”, на наш погляд, може свідчити на користь припущення про діяльність в нюхових структурах, а саме в НЛ, не одного, а декількох генераторів високочастотних коливань із домінуванням роботи переважно одного із них або ж сходження на рівні НЛ імпульсації з таких генераторів. На користь цього твердження свідчать і результати, отримані на щурах з перерізкою

нюхових трактів. Такого роду оперативне втручання призводило до виражених змін форми, збільшення загальної тривалості спалахів (до 1.2-1.5 с в НЛ) та амплітуди ОАР; зсуву усереднених пікових компонентів ЕА НЛ у більш низькочастотну область 52-85 Гц при значному зростанні потужності і звуженні діапазону їхнього представлення.

Ці факти, на наш погляд, свідчать на користь не другорядного, а, можливо, навіть першочергового значення в механізмах генерації спалахових компонентів ЕА НЛ центрифугального притоку імпульсів і дозволяють стверджувати про локалізацію пейсмейкера (чи пейсмейкерів) ОАР власне в НЛ.

### ВИСНОВКИ

1. Таким чином при аналізі сумарної електричної активності нюхових структур лабораторних тварин поряд із виділенням для аналізу чотирьох характеристичних амплітудно-часових паттернів, а саме: поліморфної десинхронізованої активності, респіраторних хвиль, олфакто-амигдалярного ритму (загальноживаний підхід) і спалахів більш високочастотних компонентів ВСА; на нашу думку, необхідно також проводити спектральний аналіз у діапазонах представлення цих феноменів навіть за неможливості їхнього візуального чи апаратного виділення з ЕА.
2. Згідно експериментальних даних запропоновані високочастотні діапазони можуть бути достатньо інформативними, як для характеристики загального функціонального стану РС, так і окремих його мікростанів, пов'язаних із короткочасовою обробкою сигналів.
3. Дискретні зміни амплітуди ЕА НЛ та інших розглядуваних структур мозку, очевидно, можуть трактуватись як наявність певних мікростанів НЛ, які відображають різні режими переробки інформації, що справляє модулюючі впливи на більш центрально розташовані утвори.
4. Показано, що за потужнісно-частотними характеристиками ВСА ЕА НЛ морських свинок може розглядатися ізольовано від ОАР. Суттєві відмінності проявів та спектральних екстремумів високочастотних діапазонів ОАР і ВСА 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.
5. Отримані дані обговорюються з позицій можливого відособлення ОАР від виконання суто сенсорної функції і розгляду його як неспецифічного джерела церебральної модуляції в організації цілісних поведінкових актів тварин-макросматиків.

### Список літератури

1. Buck L.B. Smell and taste / L.B. Buck // In.: Principles of neural science. Fourth edition – McGraw-Hill – 2000. – P. 625–647
2. Sensitivity-dependent hierarchical receptor codes for odors / H. Hamana, J. Hirono, M. Kizumi [et al.] // Chem. senses – 2003 – Vol. 28 – P.87–104.
3. Freeman W.J. The physiology of perception / W.J. Freeman // Sci. American. – 1991. – P.74–85

4. Ганжа Б.Л. Ольфактометричні дослідження нюхового аналізатора у щурів / Б.Л. Ганжа, Н.Б. Петренко // Вісник Київського національного університету. Проблеми регуляції фізіологічних функцій. К.: ВЦ “Київський університет”. – 2000. – Вип. 6. – С. 40–44.
5. Ілюха В.О. Динаміка відновлення електричної активності нюхових луковиць щурів після рецепторної деолфактації ZnSO<sub>4</sub> / В.О. Ілюха, Л.М. Ілюха, О.М. Синюта // Актуальні проблеми гастроентерології. Тези доповідей Всеукр. наук. конф. Київ, 20-21 грудня 2001 р. – К.: ВПЦ “Київський ун-т”. – 2001. – С. 21.
6. Ганжа Б.Л. Ольфакто-амігдаларна система мозку як нейробіологічна концепція / Б.Л. Ганжа // Вісник Київського національного університету. Проблеми регуляції фізіологічних функцій. – К.: ВЦ “Київський університет”. – 2000. – Вип. 6. – С. 36–40.
7. Макаруч М.Ю. Роль нюхового аналізатора в інтегративній діяльності мозку: автореф. дис. докт. біол. наук: спец. 03.00.13 / М.Ю. Макаруч – К.: В-во Київ. нац. ун-ту. – 1999. – 34 с.
8. The effects of hedonic properties of odors and attentional modulation on the olfactory event-related potentials / R. Masago, Y. Shimomura, K. Iwanga [et al.] // J. Physiol. Anthropol. and Appl. Human Sci. – 2001. – Vol. 20, № 1 – P. 7–13.
9. Different representation of pleasant and unpleasant odours in the human brain / E.T. Rolls, M.L. Kringelbach, I.E.T. de Aranjó [et al.] // Eur. J. Neurosci. – 2003. – Vol. 18 – P. 695–703.

**Ілюха Л.М. Сравнительное электрофизиологическое исследование ринэнцефальных структур млекопитающих / Л.М. Ілюха // Ученые записки Таврического национального университета им. В.И. Вернадского. Серия «Биология, химия». – 2010. – Т. 23 (62), № 4. – С. 103-110**

Проведен сравнительный анализ механизмов образования и исследование характера и динамики отдельных компонентов электрической активности обонятельных луковиц, пириформной коры в условиях различного уровня поведенческой активности млекопитающих. Полученные данные обсуждаются с позиции возможного отделения ОАР от исполнения только сенсорной функции и рассмотрения его как не специфического источника церебральной активации в организации целостных поведенческих актов животных-макросматиков.

**Ключевые слова:** ринэнцефальные структуры, обонятельные луковицы, ольфакто-амігдаларный ритм, высокочастотная синхронизованная активность, полиморфная активность, респираторные волны.

**Ilyuha L.M. The Comparative Analysis of the Electrical Activity of the Rhinencephal Structures of the Animals / L.M. Ilyuha // Scientific Notes of Taurida V.Vernadsky National University. – Series: Biology, chemistry. – 2010. – Vol. 23 (62), No. 4. – P. 103-110.**

The comparative analysis of the formation mechanisms was carried out and the character and dynamics of the definite components of olfactory bulbs and piriform cortex electrical activity (flash components of the olfacto-amygdalar rhythm, high wave synchronised activity, respiratory waves and polymorphic activity) among laboratorial macrosmatic animals. The obtained data are discussed from the position of possible separation of OAR from only sensor function and its consideration as non-specific source of the cerebral activation in the organisation of the integral behaviour acts of the animals-macrosomatics.

**Keywords:** rhinencephal structures, olfactory bulbs, olfacto-amygdalar rhythm, high wave synchronised activity, polymorphic activity, respiratory waves.

*Поступила в редакцию 22.11.2010 г.*