

## ШВИДКОХВИЛЬОВІ ТА ПОВІЛЬНОХВИЛЬОВІ СКЛАДОВІ ЕЛЕКТРИЧНОЇ АКТИВНОСТІ НЮХОВИХ ЛУКОВИЦЬ

*У статті здійснюється аналіз специфічної електричної активності у вигляді синхронних з диханням спалахів високочастотних коливань. Виявлено доцільність характеристики електричної активності риненцефальних структур виділенням з неї поліморфної десинхронізованої активності, респіраторних хвиль, олфакто-амигдалярного ритму і високочастотної синхронізованої активності. Аналіз потужнісно-частотних змін цих феноменів дозволяє достатньо тонко відобразити як рівень активації олфакто-амигдалярної системи, так і рівень поведінкової збудливості тварин. Отримані експериментальні дані вказують на доцільність ізольованого розгляду феноменів олфакто-амигдалярного ритму, високочастотної синхронізованої активності і респіраторних хвиль, оскільки вони можуть мати різну функціональну природу.*

**Ключові слова:** олфакто-амигдалярний ритм, високочастотна синхронізована активність, респіраторні хвилі.

**Постановка проблеми. Аналіз останніх публікацій.** Актуальність обраної проблеми обумовлена уточненням спектральних характеристик основних паттернів електричної активності нюхових луковиць морських свинок, та дослідженням динаміки її потужнісно-частотних параметрів за різних рівнів поведінкової активності.

Останнім часом приділяється увага дослідженню нюхового аналізатора поскільки на діяльність головного мозку впливають і запахові чинники [1, 2, 3]. Для структур олфакто-амигдалярної системи характерна специфічна електрична активність у вигляді синхронних з диханням спалахів високочастотних коливань. Цей "олфакто-амигдалярний ритм", пейсмейкер якого знаходиться в нюховій цибулині, можливо є електрофізіологічним проявом взаємодії луковиці з мигдалевидним комплексом при активації даної мозкової системи в стані збудження тварини, але його функціональне значення та механізми генерації остаточно не з'ясовані [4, 5, 6].

Метою даної роботи було проведення спектрального аналізу електричної активності нюхових луковиць морських свинок (*Cavia*) як тварин з добре розвиненим нюхом і мало диференційованим неокортексом для виявлення функціонального значення окремих її паттернів.

### Матеріал та методи

Робота виконана в умовах хронічного експерименту на 5-ти безпородних морських свинках, масою 300-350 г.

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 – принохування. 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 електричної активності нюхових цибулин (ЕА НЦ) оцінювали за t-критерієм Стьюдента.

Як основні компоненти ЕА НЦ прагнули розглядати виділені раніше у інших видів ссавців [7, 8, 9] високочастотну синхронізовану електричну активність (ОАР),

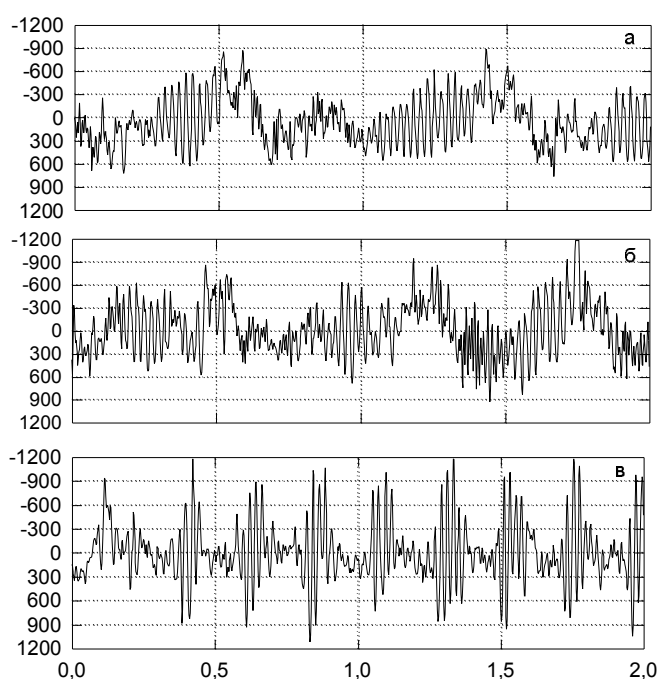
респіраторні хвилі (РХ) та поліморфну активність (ПА), які достатньо легко візуально виділяються на сумарній ЕЕГ.

### Результати та їх обговорення

Характерно, що у морських свинок спостерігалось чітке роздільне часове представлення розглянутих феноменів нюхових структур, особливо при переході від стану поведінкового збудження до спокійного неспання і спокою із закономірною їх зміною вираженою поліморфною активністю.

Перехід морських свинок у стан спокійного неспання (аналогічно, адаптація до умов експерименту, адаптація до впливу нового подразника) характеризувався достатньо рідкою появою низькоамплітудних “веретен” ОАР або ж повним їх зникненням в ЕА.

При цьому загальне зменшення показників СГП на спектрограмах супроводжувалося різким зниженням вираженості піку СГП в діапазоні проявлення ОАР (25-90 Гц,  $p < 0.01$ ), та зменшенні його індексу.

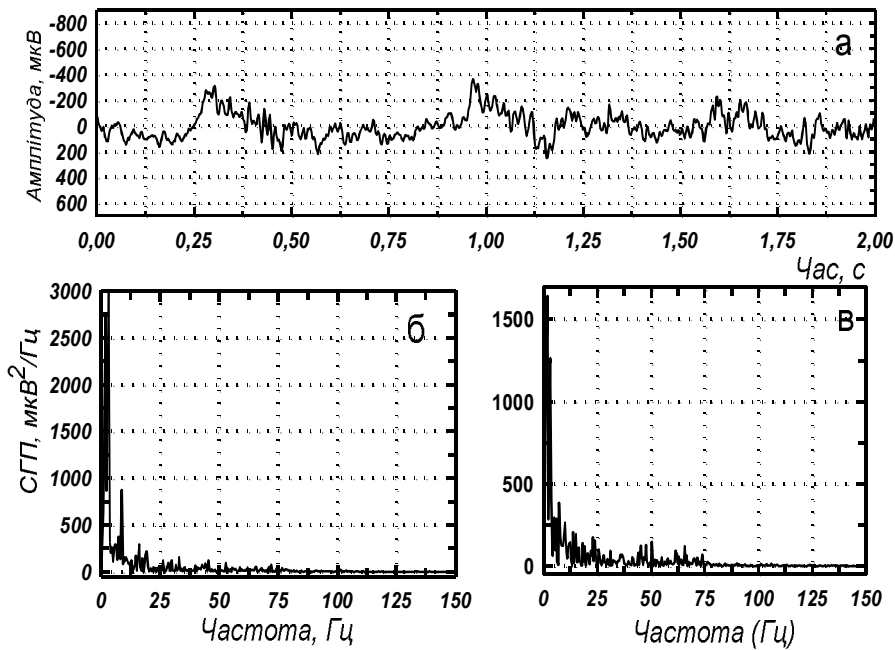


**Рис. 1.** Характеристичні феномени електричної активності нюхових структур морських свинок.

Поліморфна активність в ЕА НЦ морських свинок за даними спектрального аналізу представлена характеристичними коливаннями в діапазоні від 0.5 до 95 Гц з відсутністю чітко окреслених спектральних максимумів (рис. 2).

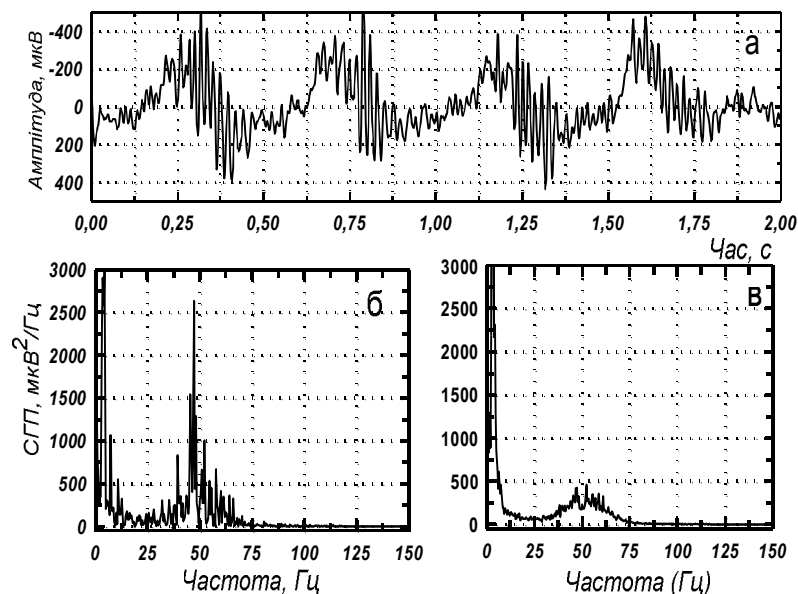
Однак, у випадку її реєстрації в ЕА НЦ морських свинок навіть при візуальному аналізі вдавалося вирізнити залишкові явища як високочастотної ВСА, так і більш низькочастотних компонентів ОАР (рис. 2а), але внаслідок нерегулярності проявів окремих частотних складових ПА на усереднених спектрах (рис. 2в) високочастотні її коливання мали малопотужні показники СГП і обмежувалися діапазоном до 80 Гц.

Відмітною особливістю цього стану була поява на ЕЕГ НЦ високочастотної синхронізованої активності не оформленої в характеристичний спалаховий компонент, що зумовлювало різке зростання індексу ОАР на вибіркових спектрограмах, яке супроводжувалося зростанням потужності високочастотних компонентів (52-150), яке однак не досягало рівня виражених проявів ОАР.



**Рис. 2.** Вибіркова (б) та усереднена (в) спектральні оцінки фрагментів електричної активності нюхової цибулини морської свинки (а) за умов реєстрації поліморфної активності.

За умов поведінкового збудження (arousal) відбувалося проявлення виражених спалахів ОАР, які у переважній більшості випадків в ЕА НЦ реєструвались на фоні низькоамплітудної ПА у вигляді короткочасних високоамплітудних подібних до веретеновидної форми коливань (рис. 3а).



**Рис. 3.** Вибіркова (б) та усереднена (в) спектральні оцінки фрагментів електричної активності нюхової цибулини морської свинки (а) за умов поведінкового збудження.

Спостерігалась певна скорельованість проявів ОАР із фазами дихального циклу, але веретена були жорсткіше прив'язані до експіраторної фази. Хоча при виражених змінах дихання ця залежність різко порушувалася. Виразеніше ці ефекти

простежувалися під час специфічних дихальних рухів у процесі прийняття, яке супроводжувалося ще й значним скороченням тривалості кожного окремого веретена.

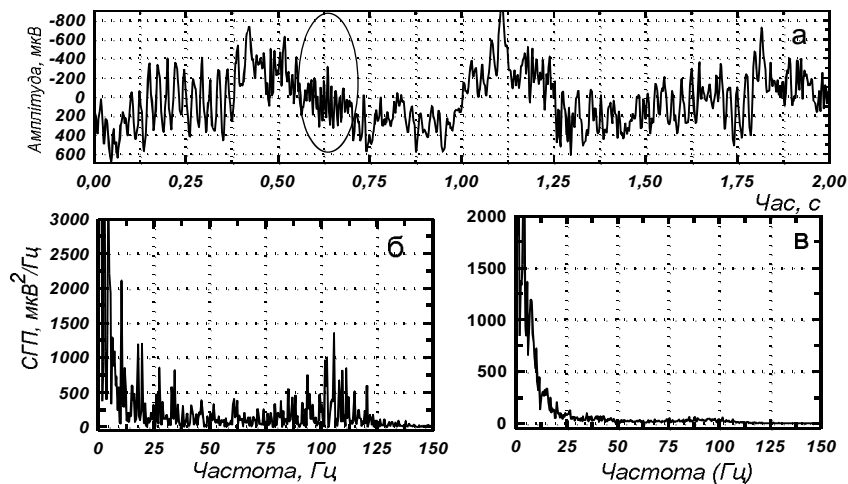
Найхарактернішим, на наш погляд, для цього виду тварин було те, що довільні або пролонговані веретена мали переважно монокомпонентний характер, який доволі чітко простежувався навіть візуально.

Амплітудні показники окремих веретен значно варіювали, як від одного спалаху до іншого, так і від досліду до досліду у кожній окремій тварині, і, природно, від однієї тварини до іншої, що відображалось у зростанні варіабельності показників індексу ОАР.

Подібні ефекти простежувалися і у інших видів тварин [5]. Вони, на наш погляд, не можуть бути однозначно пояснені тільки з позиції різниці морфологічної локалізації вживлених електродів в об'ємі НЛ, оскільки в літературі є вказівки на значні індивідуальні відмінності стосовно нюхової чутливості та здатності ідентифікації (тобто на кількісні відмінності перцептивних можливостей), відображенням яких є ЕА. Головною причиною таких розбіжностей, очевидно, є генотип, попередній сенсорний досвід, оточуюче середовище та інші фактори, які можуть змінювати не тільки анатомічні, а й фізіологічні компоненти нюхової системи і внаслідок цього впливати на виконання нюхової функції.

Більш високочастотні, але менш виражені за амплітудою характеристичні спалахові компоненти ВСА ЕА НЦ морських свинок на відміну від ОАР були переважно представлені достатньо потужними частотними компонентами у діапазоні 75-125 Гц (рис. 4а, б), хоча внаслідок нерегулярності окремих складових на усереднених спектрограмах характеристичний пік ВСА вибіркового спектрограма (рис. 4б) майже не вирізнявся (рис. 4в).

Такі характерні особливості представлення цих двох спалахових компонентів, які, на нашу думку, мають різну фізіологічну природу та призначення, очевидно можуть бути пов'язані з різними функціональними станами НЛ.



**Рис. 4.** Вибіркова (б) та усереднена (в) спектральні оцінки фрагментів електричної активності нюхової луковиці морської свинки (а) за умов поведінкового збудження і проявів ВСА.

Поряд з цим в ЕА НЛ та ПК у морських свинок чітко простежувався четвертий характеристичний компонент ЕА – подібну до спалахів ОАР, але більш високочастотну синхронізовану чітко оформлену “пачкову” активність (ВСА) (рис. 4а, б), яка у переважній більшості випадків реєструвалася ізольовано і не пов'язано зі спалахами ОАР, хоча і відрізнялася від них лише за частотними показниками. Цей феномен не був відмічений у інших видів тварин, у щурів, собак, мишей та хом'яків зокрема [6]. Він достатньо чітко простежувався в ЕА ПК навіть візуально, а в ЕА НЦ носив переважно випадковий характер.

Характерно, що реакція принохування не супроводжувалася збільшенням вираженості спалахів ВСА, чого доцільно було б очікувати, виходячи з гіпотези кодування олфактивної інформації у високочастотній частині спалахових компонентів [9]. За умов аналізу ділянок ЕА, що містили виражені ВСА компоненти ЕА домінуючі спектральні максимуми РХ-спектрального діапазону змінювалися в межах від  $1.77 \pm 0.44$  до  $2.42 \pm 0.41$  Гц при змінах індексу цього діапазону від  $32.61 \pm 2.67\%$  до  $38.72 \pm 2.56\%$ . Тобто, мало місце суттєве домінування індексу РХ-діапазону порівняно з індексом діапазону ВСА ( $28.21 \pm 2.87\%$  та  $13.57 \pm 0.70\%$  для правої і лівої НЛ відповідно). Привертає увагу домінування правої НЛ за цих умов не лише за індексом діапазону, а й за піковими спектральними компонентами ( $46.77 \pm 10.17$  і  $28.45 \pm 1.21$  Гц відповідно).

Суттєві відмінності спектральних екстремумів РХ діапазону в ЕА правих і лівих НЛ дозволяють розглядати цей діапазон лише як побіжний корелят роботи дихального центру, а зміни його показників за розглядуваних станів разом з наявними літературними вказівками щодо відновлення його показників опісля деолфактації  $ZnSO_4$  [9], на нашу думку, вказують на його безпосередню участь якщо не в кодуванні, тоді принаймні в детекції значимих для організму олфактивних подразників, що відіграють основну роль у здійсненні умовно-рефлекторної поведінки. Це припущення підтверджується даними пролонгованими спектральними показниками досліджуваних діапазонів за умов олфактивної стимуляції.

### Висновки

Експериментальні дані вказують на доцільність характеристики ЕА риненцефальних структур виділенням з неї поліморфної десинхронізованої активності, респіраторних хвиль, олфакто-амигдалярного ритму і ВСА. Аналіз потужнісно-частотних змін цих феноменів дозволяє достатньо тонко відображати як рівень активації ОАС, так і рівень поведінкової збудливості тварин. Також, отримані експериментальні дані вказують на доцільність ізольованого розгляду феноменів ОАР, ВСА і РХ, оскільки вони можуть мати різну функціональну природу.

### Література

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. Manabe H., and Mori K. Sniff rhythm-paced fast and slow gamma-oscillations in the olfactory bulb: relation to tufted and mitral cells and behavioral states. / H. Manabe and K. Mori. // Neurophysiol. – 2013. Vol 110, P. 1593–1599.
4. Ілюха Л. М. Вплив запахів ефірних олій на електричну активність риненцефальних структур лабораторних тварин / Л. М. Ілюха // Перспективи медицини та біології. – 2012. – Т. 4, Дод. до №1. – С. 48–49
5. Rojas-Libano D The olfactory bulb theta rhythm follows all frequencies of diaphragmatic respiration in the freely behaving rat. Front. Behav / D. Rojas-Libano, D/ Frederick, J. Egaña and Kay L // Neuroscience – 2014. V. 8 P. 214.
6. Ілюха Л. М. Особливості олфакто-амигдалярного ритму лабораторних тварин за різних функціональних станів / Л. М. Ілюха. // Вісник Черкаського університету [Текст]: [зб. наук. ст.]. Вип. 128 Серія Біологічні науки / Черкаський нац. ун-т. – Черкаси : Видавництво ЧНУ ім. Б. Хмельницького, 2008. – С. 46–54
7. Bressler Steven L. and Freeman Walter J. Frequency analysis of olfactory system EEG in cat, rabbit, and rat / S. L. Bressler., W. J. Freeman // Electroenc. and clin. neurophysiology. – 1980. – V. 50. – P. 19–24.
8. Reinken U., Schmidt U. Dependence of single unit activity in the olfactory bulb on early odor experience in the laboratory mouse/ U. Reinken., U. Schmidt // Naturwissenschaften. – 1987. – V. 74, №11. – P. 555–556.
9. Ілюха В. О. Електрофізіологічний аналіз електричної активності риненцефальних структур мозку щурів в нормі та при експериментальній аносмії. // Інтеграція науки в систему підготовки учителів / В. О. Ілюха, В. В. Шпанюк // Матеріали міжвузівської науковопрактичної конференції молодих викладачів та аспірантів. – Черкаси. – 1995. – С. 281–2840.

### References

1. Buck L.B. Smell and taste In.: Principles of neural science. Fourth edition (2000) – McGraw-Hill 625–647.

2. Sensitivity-dependent hierarchical receptor codes for odors (2003) *Chem. Senses*. Vol. 28 – P.87–104.
3. Manabe, H., and Mori, K. (2013). Sniff rhythm-paced fast and slow gamma-oscillations in the olfactory bulb: relation to tufted and mitral cells and behavioral states. *J. Neurophysiol.* 110, 1593–1599. doi: 10.1152/jn.00379.2013.
4. Ilyuha L. M. Effect of odours of essential oils on the electrical activity of olfactory bulb structures in laboratory animals. *Perspectives in medicine and biology*. (2012) 14, 48-49.
5. Rojas-Libano D, Frederick DE, Egaña JI and Kay LM (2014) The olfactory bulb theta rhythm follows all frequencies of diaphragmatic respiration in the freely behaving rat. *Front. Behav. Neurosci.* 8:214. doi: 10.3389/fnbeh.2014.00214.
6. Ilyuha L. M. Features of olfactory-amygdala rhythm of laboratory animals in different functional states (2008) *Bulletin of Cherkasy University [Text] : [Coll. Sciences. article]*. Vol. 128 Series Biological Sciences / Cherkasy NAT. Univ. of Illinois – Cherkasy : Publishing house of KSU im. Khmelnytsky, 46-54.
7. Bressler Steven L. and Freeman Walter J. (1980) Frequency analysis of olfactory system EEG in cat, rabbit, and rat. *Electroenc. and clin. neurophysiology*. 50, 19-24.
8. Reinken U., Schmidt U. Dependence of single unit activity in the olfactory bulb on early odor experience in the laboratory mouse (1987) *Naturwissenschaften*. 74, N11, 555-556.
9. Ilyuha V. A. (1995) Electrophysiology analysis of the electrical activity of rhinencephalic structures of the brain of rats in norm and under experimental conditions. Integration of science in the training of teachers. Materials of an interuniversity scientific practical conference of young teachers and graduate students. Cherkassy 281-2840.

**Summary. Ilyuha L. M. Fast wave and slow wave components of the electrical activity of the olfactory bulbs**

**Introduction.** One of the attempts to determine the significance of the olfactory bulb in the limbic system structures and to establish the general mechanisms of nonspecific effects on the olfactory analyzer of the cerebral functions is the hypothesis of the olfactory-amygdala system of the brain. This system is considered as a functional unit of the olfactory bulb and the limbic complex, together with their relationships among themselves and with other cerebral structures, which operates as a comparator of heterosensory information on the basis of olfactory, so it participates in the determination of biological values of exteroceptive stimuli and produces modulatory effects on the central structures of different levels - from the olfactory bulb to the cortex.

**Purpose.** The aim of this work was to conduct a spectral analysis of the electrical activity of the olfactory bulbs of Guinea pigs (*Cavia*) as animals with a well developed sense of smell and little differentiated neocortex to identify the functional values of the individual patterns.

**Methods.** Work is performed in conditions of chronic experiment on 5 outbred Guinea pigs weighing 300-350 g. When carrying out spectral analysis of the isolated traditional frequency bands and high-frequency 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 of olfactory bulb structures with formation of polymorphic desynchronous activity, respiratory waves, olfactory-amygdala rhythm and PAS. Analysis of the frequency changes of these phenomena allows to fine-tune the activation level of the SLA and the level of behavioral excitability of animals.

**Originality.** Refined spectral characteristics, the basic patterns of electrical activity in the olfactory bulbs of Guinea pigs, the dynamics of its frequency parameters for different levels of behavioural activity, a comparative analysis of their main characteristics.

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

**Key words:** rhinencephalic structures, olfactory bulbs, pyriform cortex, spectral composition of olfactory-amygdala rhythm, respiratory waves, high-frequency synchronized activity

**Черкаський національний університет імені Богдана Хмельницького**

Одержано редакцією 27.09.2015  
Прийнято до публікації 05.10.2016