

**ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ;
ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 612.82

**ЭЭГ НЕЗРЕЛОРОЖДАЮЩИХСЯ ПТЕНЦОВ МУХОЛОВКИ-ПЕСТРУШКИ
ПРИ СОСТОЯНИЯХ, СВЯЗАННЫХ С ЦИКЛОМ
ЕСТЕСТВЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ**

© 2014 г. Е. В. Корнеева¹, Л. И. Александров¹, А. Е. Храмов²,
Е. Ю. Ситникова¹, В. В. Раевский¹

¹ Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,

² Саратовский государственный технический университет им. Ю.А. Гагарина,
e-mail: eko.ihna@mail.ru

Поступила в редакцию 14.07.2013 г.

Принята в печать 16.12.2013 г.

Исследовали особенности электрической активности головного мозга у 11-суточных птенцов мухоловки-пеструшки при разных формах поведения. Проведен вейвлетный анализ ЭЭГ, зарегистрированной в симметричных областях каудомедиального нидопаллиума (высший центр слуховой системы птиц) в состоянии покоя, пассивного и активного бодрствования и двигательной активности. Показано, что во всех состояниях главная ритмическая компонента ЭЭГ лежит в диапазоне низких частот. Значимо отличалась от других состояний только двигательная активность снижением мощности в диапазоне 1–3 Гц и увеличением в диапазоне 5–20 Гц. В диапазоне 3–5 Гц при всех состояниях была обнаружена межполушарная асимметрия спектральной мощности, что могло быть следствием асимметричного развития зрительных проекций в эмбриогенезе птиц. Во время активного бодрствования и двигательной активности обнаружены высокие положительные корреляции между спектральной мощностью ЭЭГ в левом и правом полушариях. В состоянии покоя наблюдались отрицательные значения корреляций. В состоянии пассивного бодрствования и покоя корреляции имели невысокие значения, что может свидетельствовать о дезинтеграции нервных связей.

Ключевые слова: электроэнцефалография, ЭЭГ, спектральный анализ, птенцы, мухоловка-пеструшка, поведение.

**EEG in Altricial Pied Flycatcher Nestlings During the Functional
Sates Related with Natural Behavior Cycle**

E. V. Korneeva¹, L. I. Alexandrov¹, A. E. Hramov², E. Yu. Sitnikova¹, V. V. Raevsky¹

¹Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences,

²Yu. A. Gagarin's Saratov State Technical University,
e-mail: eko.ihna@mail.ru

Electrical brain activity accompanying various forms of behavior was studied in 11-day-old pied flycatcher nestlings. Wavelet analysis of EEG, recorded from symmetrical areas of caudomedial nidopallium (higher avian auditory center) during rest, passive and active wakefulness and movements showed that the major rhythmical EEG component was confined to low-frequency range in all four states. The significant difference from other states was observed only during movements: spectral power in the range of 1–3 Hz decreased while that in the range of 5–20 Hz – increased. The range of 3–5 Hz revealed, in all functional states, the interhemispheric asymmetry of spectral power that could be due to asymmetrical embryonic development of avian visual projections. Active wakefulness and movements were characterized by high positive correlations between spectral power in right and left hemispheres. During rest this correlation was negative. The correlation values during passive wakefulness and rest were rather low that could indicate disintegration of neural connections.

Keywords: electroencephalography, EEG, spectral analysis, nestlings, pied flycatcher, behavior.

DOI: 10.7868/S0044467714020105

Формирование в онтогенезе центральных механизмов регуляции функций составляет одну из актуальных проблем развития. Значительное число исследований, выполненных на млекопитающих с использованием методов выработки условных рефлексов и регистрации суммарной электрической активности, позволило заключить, что в первые дни после рождения регулирующие функции высших отделов мозга характеризуются незрелостью [Никитина, 1971]. В пользу этой точки зрения свидетельствуют результаты, полученные на других представителях животного мира. Исследование формирования ЭЭГ у незрелорождающихся птенцов, выполненное на голубе [Ellingson, Rose, 1970], позволило зарегистрировать первые электрические потенциалы головного мозга на 3-и сутки после вылупления. На 6-е сутки на ЭЭГ появлялась ритмическая низкочастотная активность, и до 14-го дня форма ЭЭГ практически не изменялась. Однако изменений активности мозга, связанных с разными формами поведения, авторы не обнаружили, хотя известно, что у птенцов голубей к 10-м суткам открываются глаза и появляются различные формы двигательного поведения [Johnson, Janiga, 1985]. У зрелорождающихся птиц связь между изменениями поведенческих состояний и разными паттернами электрической активности мозга появляется только в постнатальном периоде развития [Mellor, 2007]. На последнем этапе эмбрионального развития, как показывают данные электроэнцефалографии, паттерн электрической активности постоянен и не изменяется во время движений. Так, у цыплят в перинатальный период можно наблюдать синхронизованную медленноволновую активность, перемежающуюся короткими нерегулярными периодами десинхронизации, не связанными с двигательной или вокализационной активностью. И только по прошествии нескольких часов после вылупления из яйца активные формы поведения цыплят начинают вызывать десинхронизацию ЭЭГ [Corney, 1994].

В то же время было показано, что реализация жизненно важных функций у новорожденных осуществляется с участием всех уровней центральной нервной системы. Так, состояние голода и пищедобывательное поведение у котят сопровождается дефинитивной электрической активностью как глубоких структур [Шулейкина, 1971], так и коры больших полушарий [Раевский, 1968]. Совокупность

полученных результатов удачно иллюстрировала основной принцип теории системогенеза, согласно которому к моменту рождения формируются те механизмы и соответственно те функциональные системы, которые обеспечивают выживание новорожденного с первых дней жизни [Анохин, 1948]. Суждение о незрелости нервных процессов в раннем периоде жизни лишь отчасти справедливо, так как основано на исследовании функций мозга в состоянии покоя либо при предъявлении задач, не соответствующих экологии данного этапа онтогенеза. Однако следует учитывать, что эти исследования были выполнены давно и при анализе ЭЭГ использовали визуальный метод, обладающий низкой разрешающей способностью. Поэтому вопрос о степени зрелости центральных механизмов остается открытым. Это послужило основанием для того, чтобы сформулировать первую задачу исследования: оценить с помощью современных математических методов анализа ЭЭГ активность высших отделов мозга при различных видах бодрствования, не связанных с реализацией активных поведенческих реакций (пищевых, оборонительных).

Важным показателем деятельности мозга является асимметрия. Согласно теории асимметрии, предложенной В.А. Геодакяном [Геодакян, 1993], формирование в процессе эволюции новых функций происходит в левом полушарии с последующим их перемещением в правое полушарие. Это положение было использовано П.В. Симоновым [Симонов, 1998] в его потребностно-информационной теории высшей нервной деятельности. В этой работе была подчеркнута «преимущественная связь правого полушария с прагматической информацией, необходимой для удовлетворения потребности, т.е. приобретенной ранее и хранящейся в памяти, и левого полушария с информацией, имеющейся в данный момент, недавно поступившей», что создает оптимальные условия для реализации адаптивного поведения. В связи с этим второй задачей исследования было изучение выраженности асимметрии активности мозга в раннем онтогенезе.

Удобным объектом для подобного исследования являются птенцы мухоловки-пеструшки, видовые особенности онтогенеза которых были ранее подробно исследованы [Александров и др. 2001; Корнеева и др., 2005, 2006; Хаятин, Дмитриева, 1981, 1991]. Естественное пищевое поведение птенцов имеет

ярко выраженный циклический характер: пищевая реакция с последующим перемещением по гнезду сменяется фазой покоя. Сразу после вылупления птенцы мухоловки-пеструшки обладают ограниченной слуховой чувствительностью в узком диапазоне частот [Александров, Дмитриева, 1989], и именно этот сенсорный канал обеспечивает ранние формы пищевого поведения. На 5–6-е сутки формируется диффузная фоточувствительность, а к 8–9-суточному возрасту – предметное зрение [Хаяутин, Дмитриева, 1991]. Так как зрение является одной из ведущих афферентаций у птиц [Fernández-Juricic, 2012], мы полагали, что появление зрения, совпадающее по времени с расширением двигательных возможностей растущего организма, может являться основой для формирования новых поведенческих интеграций, в связи с чем может меняться и структура ЭЭГ. В связи с этим для исследования мы выбрали птенцов мухоловки пеструшки 11-дневного возраста.

МЕТОДИКА

Регистрация ЭЭГ/ЭМГ

Эксперименты проводили на базе Приокско-Тerrasного заповедника в соответствии с международными правилами работы с лабораторными животными по протоколу, утвержденному этической комиссией ИВНД и НФ РАН. В эксперименте использовали пять птенцов мухоловки-пеструшки в возрасте 11 дней. ЭЭГ регистрировали в светлое время суток. На время записи птенцы были помещены в искусственное термостатированное гнездо, где могли свободно перемещаться. Птенцов кормили каждые 30 мин стандартными порциями корма. Параллельно с записью ЭЭГ осуществляли видеорегистрацию поведения и запись мышечной активности (электромиограмму, ЭМГ).

Вживление регистрирующих электродов проводили под нембуталовым наркозом (100 мг/кг, внутривенно). Серебряные электроды помещали в симметричные области правого и левого каудомедиального нидопаллиума (высший интегративный центр слуховой системы птиц). Референтный электрод располагался субдурально над средней линией мозга, электрод заземления – над поверхностью мозжечка. Электроды для регистрации ЭМГ имплантировали биполярно в мышцы шеи. Все электроды фиксировали на

черепе с помощью фосфат-цемента и на коже шеи – с помощью цианакрилата.

Для фильтрации и усиления сигналов использовали усилители NBL304 (ООО “НейроБиоЛаб”, Россия) и L-Amp (ООО “Л Кард”, Россия), полоса пропускания ЭЭГ составляла 1–250 Гц, ЭМГ – 100–5000 Гц; коэффициент усиления 3000–10000. Данные сохраняли в цифровом формате.

Анализ ЭЭГ

Предварительная обработка ЭЭГ, удаление шума (preprocessing). На ЭЭГ присутствовала постоянная шумовая составляющая с частотой 0–1.5 Гц, для удаления которой сигнал ЭЭГ подвергали предварительной обработке с использованием метода разложения на эмпирические моды. Подробности этого метода описаны ранее [Грубов и др., 2012]. Достоинством данного способа коррекции зашумленного сигнала ЭЭГ является то, что он позволяет избирательно исключить низкочастотную составляющую, не искажая при этом общую форму ЭЭГ и не внося изменений в спектр исследованного диапазона частот.

Вейвлетный анализ ЭЭГ. Для частотно-временного анализа сигналов ЭЭГ/ЭМГ использовали непрерывное вейвлетное преобразование. Процедура вейвлетного преобразования подробно описана в предыдущей работе [Павлов и др., 2012]. В качестве базисной функции использовали комплексный вейвлет Морле.

Вычисляли энергию вейвлетного спектра в интервале 8 с. Исследовали распределение энергии вейвлетного спектра в диапазоне 1–20 Гц. Рис. 1 демонстрирует результаты вейвлетного преобразования ЭЭГ, зарегистрированной в правом нидопаллиуме во время пассивного бодрствования (рис. 1, А). На вейвлетной поверхности (рис. 1, Б, В) можно выделить мощную низкочастотную компоненту – доминирующий пик мощности (1.5–2.0 Гц), а также локальные всплески мощности в диапазоне 4–6 Гц при полном отсутствии высокочастотных компонент (>16 Гц). В настоящей работе мы ограничились качественным анализом вейвлетных спектров мощности в диапазоне частот от 1 до 20 Гц. Количественный анализ мощностных параметров ЭЭГ был затруднен из-за значительных индивидуальных различий амплитуды ЭЭГ у разных птенцов. Для коррекции индивидуальных различий спектры мощности бы-

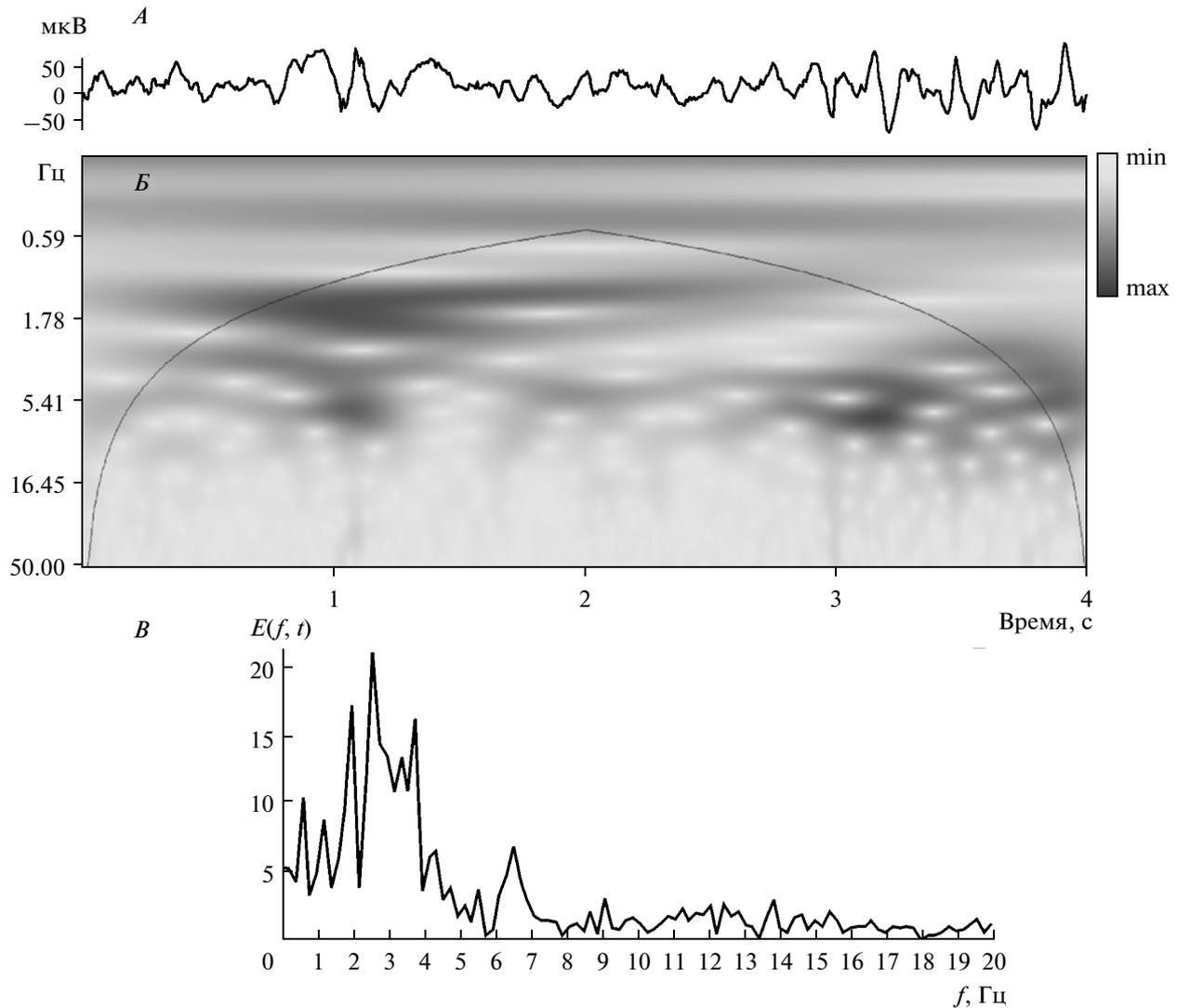


Рис. 1. Результаты вейвлетного преобразования электрической активности нидопаллиума, зарегистрированной у 11-дневного птенца мухоловки-пеструшки во время пассивного бодрствования. *A* — запись ЭЭГ, зарегистрированной в правом нидопаллиуме во время пассивного бодрствования; *Б* — вейвлетная поверхность, полученная в результате непрерывного вейвлетного преобразования с комплексным вейвлетом Морле; *В* — вейвлетный спектр мощности, представляющий распределение энергии вейвлетного преобразования относительно частоты на всем временном интервале (8 с).

Fig. 1. Wavelet transform of nidopallium electrical activity recorded from 11-day-old pied flycatcher nestling during passive wakefulness. *A* — EEG recorded from the right nidopallium during passive wakefulness, *Б* — wavelet surface resulting from the continuous wavelet transform with complex Morlet's wavelet, *В* — wavelet power spectrum showing the distribution of wavelet transform energy across frequency throughout the time interval (8 s).

ли нормированы относительно значения максимальной мощности, которую принимали за единицу.

Для выявления возможных различий мощности ЭЭГ в разных состояниях были проведены процедура выделения доминирующих пиков на спектрах мощности с последующим их частотным анализом и статистический

анализ вейвлетных спектров мощности в диапазонах 1–3, 3–5, 5–12 и 12–20 Гц.

Для детального исследования возможных различий мощности ЭЭГ в разных состояниях статистический анализ вейвлетных спектров мощности был проведен в диапазонах: 1–3, 3–5, 5–12 и 12–20 Гц. Диапазоны были выбраны с учетом электрофизиологических

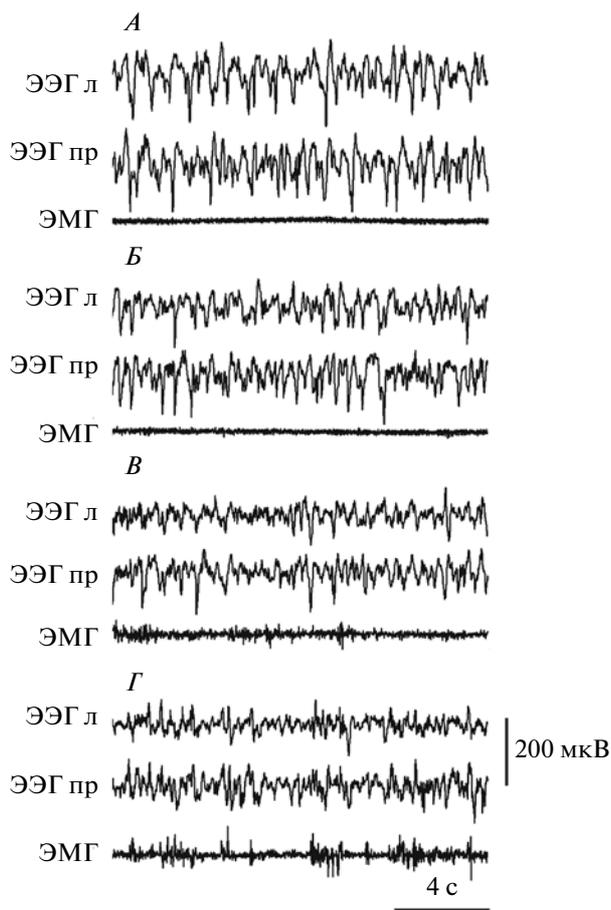


Рис. 2. Примеры записей ЭЭГ из левого (ЭЭГ л), правого (ЭЭГ пр) нидопаллиума и ЭМГ у 11-суточных птенцов мухоловки-пеструшки в состоянии покоя (А), пассивного бодрствования (Б), активного бодрствования (Б) и двигательной активности (Г).

Fig. 2. Samples of EEG recordings from the left (ЭЭГ л) and right (ЭЭГ пр) nidopallium and EMG (ЭМГ) of 11-day-old pied flycatcher nestling during rest (А), passive wakefulness (Б), active wakefulness (Б) and movements (Г).

коррелятов разных поведенческих состояний взрослых птиц. Так, низкоамплитудная ЭЭГ активность с частотой выше 10–12 Гц сопровождается активное бодрствование птиц, а высокоамплитудная активность с частотой менее 5 Гц характерна для их медленноволнового сна [Jones et al., 2010; Szymczak et al., 1992; van Luijtelaaar et al., 1987].

Статистический анализ данных проводили с использованием дисперсионного анализа (общая линейная модель, GLM) и последующего *post-hoc* теста (LSD-тест). Оценку взаимозависимости параметров спектральной мощности ЭМГ и ЭЭГ в симметричных обла-

стях нидопаллиума проводили с использованием ранговой корреляции Спирмена.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Выделение основных типов поведенческой активности у птенцов

На предварительном этапе была разработана система классификации основных форм поведения птенцов с учетом особенностей ЭМГ и данных видеомониторинга. Для их идентификации в период между кормлениями использовали следующие критерии.

1. *Состояние покоя*: глаза закрыты, птенцы неподвижны, ЭМГ-активность представлена тоническими низкоамплитудными колебаниями (рис. 2, А).

2. *Пассивное бодрствование*: глаза открыты, птенцы неподвижны; для ЭМГ также характерны тонические низкоамплитудные колебания (рис. 2, Б).

3. *Активное бодрствование*: глаза открыты, птенцы неподвижны, за исключением поворотов головы, связанных со зрительным отслеживанием. На ЭМГ птенцов появляются отдельные высокоамплитудные колебания (рис. 2, В).

4. *Двигательная активность*: глаза птенцов открыты, наблюдаются разнообразные движения – почесывание, потягивание, клевки, перемещения в гнезде. Тонические колебания ЭМГ чередуются с высокоамплитудными “залпами”, которые отражают движения птенцов (рис. 2, Г).

Для частотно-временного анализа у каждого птенца выбирали по 20 эпизодов ЭЭГ/ЭМГ длительностью 8 с, соответствующих каждому из названных выше состояний.

Частотно-временные характеристики ЭЭГ в разных поведенческих состояниях

Качественный анализ показал, что на ЭЭГ птенцов отсутствовал доминирующий ритм (рис. 2). Во всех состояниях на ЭЭГ появлялись отдельные высокоамплитудные (до 100–200 мкВ) волны с частотой 1.5–3.5 Гц, их амплитуда достигала максимальных значений в состоянии покоя. Эти волны перемежались с более высокочастотными колебаниями, амплитуда которых была ниже (20–50 мкВ).

На усредненных вейвлетных спектрах ЭЭГ правого и левого полушарий нидопаллиума (рис. 3) видно, что главная ритмическая ком-

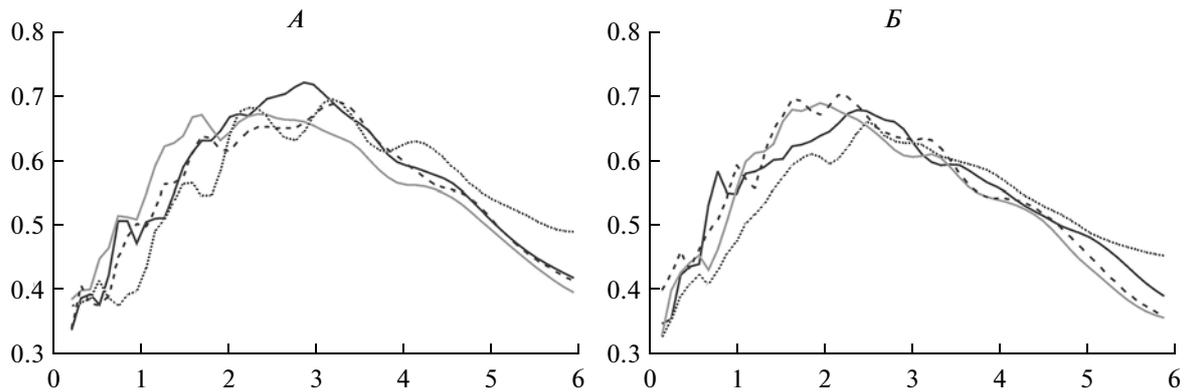


Рис. 3. Усредненные вейвлетные спектры мощности ЭЭГ нидопаллиума, характеризующие основные поведенческие состояния 11-дневных птенцов мухоловки-пеструшки левого (А) и правого (Б) полушарий. По вертикали – мощность спектра, отн. ед.; по горизонтали – частота, Гц. Точечная линия – двигательная активность, темная – активное бодрствование, пунктирная линия – пассивное бодрствование, серая линия – покой.

Fig. 3. Averaged EEG wavelet power spectra from nidopallium characterizing major behavioral states of 11-day-old pied flycatcher nestlings: left (А) and right (Б) hemisphere. Abscissa – frequency, Hz, ordinate – spectral power, relative units. Dotted line – movements, solid black line – active wakefulness, dashed line – passive wakefulness, grey line – rest.

понента ЭЭГ во всех поведенческих состояниях лежала в диапазоне низких частот (до 5 Гц). Двигательная активность сопровождалась увеличением мощности в частотном диапазоне от 5 Гц. Помимо этого можно отметить более широкое распределение мощностных пиков в левом полушарии (2–3.5 Гц) по сравнению с правым (2–2.7 Гц).

Необходимо признать, что усредненные вейвлетные спектры мощности ЭЭГ дают только общее представление о частотном составе ЭЭГ. В результате усреднения спектры приобретали сглаженную форму, а различия частотного состава ЭЭГ в разных состояниях были в значительной степени редуцированы. Для более точного определения спектрального состава ЭЭГ при разных состояниях птенцов было проведено выделение доминирующих пиков на спектрах мощности с последующим их частотным анализом и проанализированы вейвлетные спектры в выделенных частотных диапазонах.

Частота доминирующих пиков на вейвлетных спектрах ЭЭГ варьировала от 2.3 до 3.3 Гц (табл. 1). По данным статистического анализа, различия между исследованными состояниями птенцов отсутствовали, однако были обнаружены значимые межполушарные различия ($F_{1,32} = 5.27, p < 0.05$). *Post-hoc* тест показал, что доминирующая частота в левом полушарии была выше, чем в правом, во время активного и пассивного бодрствования ($p < 0.05$).

Статистический анализ вейвлетных спектров мощности в диапазонах 1–3, 3–5, 5–12 и 12–20 Гц показал значимые отличия двигательной активности от других состояний (рис. 4). Движение птенцов сопровождалось снижением спектральной мощности ЭЭГ в обоих полушариях нидопаллиума в диапазоне 1–3 Гц ($F_{3,32} = 4.4, p < 0.05$) и повышением в диапазонах 5–12 и 12–20 Гц ($F_{3,32} = 17.7, p < 0.0001$ и $F_{3,32} = 22.9, p < 0.0001$ соответственно). Кроме того, во всех состояниях мощность в диапазоне 3–5 Гц в правом полушарии была ниже, чем в левом ($F_{1,32} = 5.4, p < 0.05$).

Таблица 1. Средняя частота главных пиков на вейвлетных спектрах ЭЭГ каудомедиального нидопаллиума в симметричных отведениях (± станд. откл.)

Table 1. Average frequency of the major peaks in wavelet spectra of EEG from symmetrical sites of caudomedial nidopallium (± SD)

Состояние	Полушарие	
	левое	правое
Покой	2.31 ± 0.47	2.33 ± 0.39
Пассивное бодрствование	3.00 ± 0.47	2.31 ± 0.58*
Активное бодрствование	3.29 ± 0.34	2.43 ± 0.73*
Двигательная активность	2.84 ± 0.48	2.86 ± 0.63

* Статистически значимые различия между полушариями ($p < 0.05$, LSD *post-hoc*-тест).

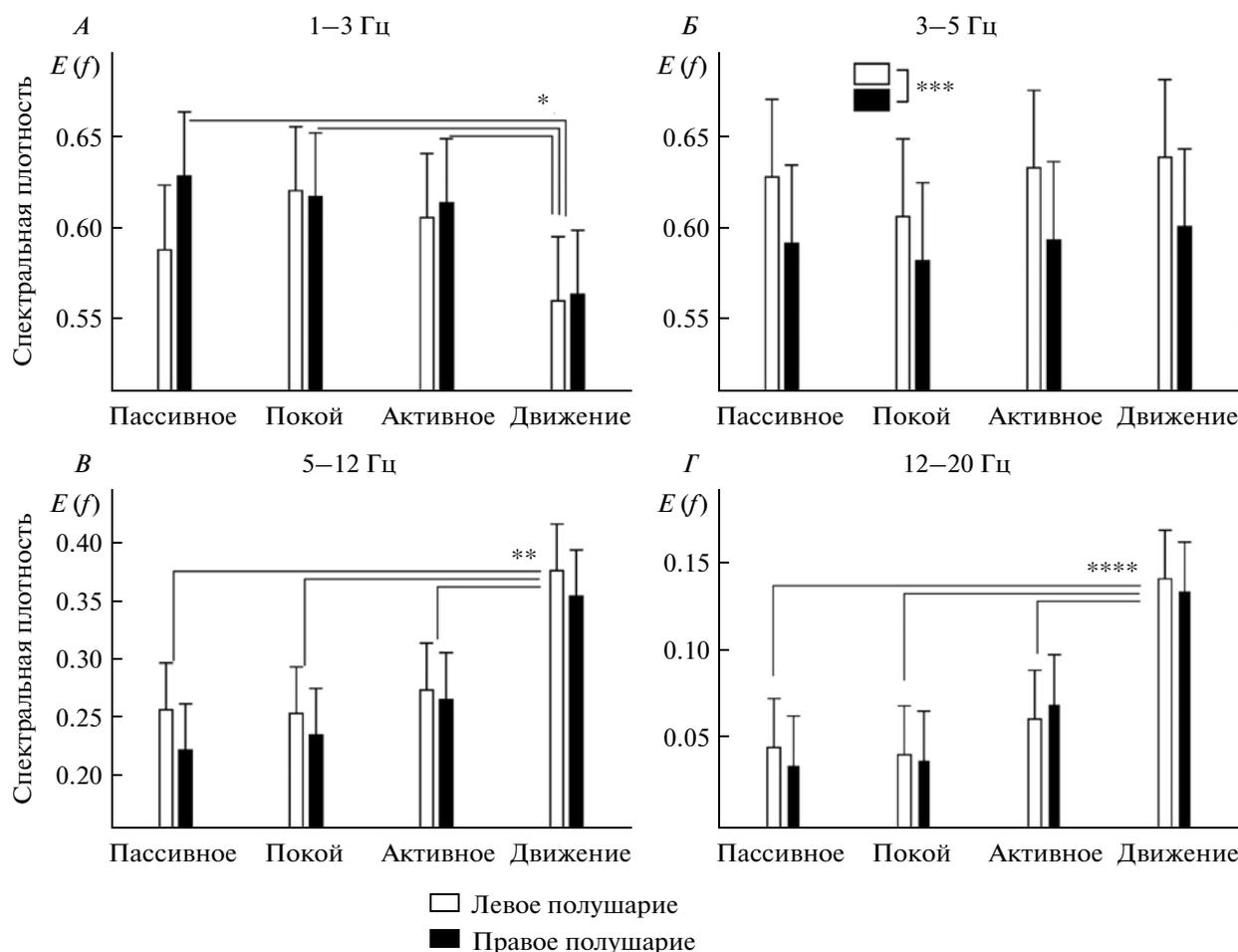


Рис. 4. Средние значения мощности вейвлетных спектров ЭЭГ каудомедиального нидопалиума в стандартных полосах частот ($E(f)$, *отн.ед.* \pm станд. откл.). *A* – частотный диапазон 1–3 Гц; *B* – частотный диапазон 3–5 Гц; *B* – частотный диапазон 5–12 Гц; *Г* – частотный диапазон 12–20 Гц. * – мощность 1–3 Гц во время двигательной активности значимо ниже, чем в других состояниях ($p < 0.05$); ** – мощность 5–12 Гц во время двигательной активности значимо выше, чем в других состояниях ($p < 0.0001$); *** – мощность 3–5 Гц во всех состояниях в правом полушарии ниже, чем в левом ($F_{1,32} = 5.4$, *post-hoc* $p < 0.05$); **** – мощность 12–20 Гц во время двигательной активности значимо выше, чем в других состояниях ($F_{3,32} = 22.9$, *post-hoc* $p < 0.0001$).

Fig. 4. Average values of wavelet power spectra of EEG from caudomedial nidopallium in the standard frequency bands ($E(f)$, relative units \pm SD). *A* – frequency band 1–3 Hz; *B* – frequency band 3–5 Hz; *B* – frequency band 5–12 Hz; *Г* – frequency band 12–20 Hz. * – power in the 1–3 Hz band during movements is significantly lower than in other functional states ($p < 0.05$); ** – power in the 5–12 Hz band during movements is significantly higher than in other functional states ($p < 0.0001$); *** – power in the 3–5 Hz band in the right hemisphere is lower than in the left one in all states ($F_{1,32} = 5.4$, *post-hoc* $p < 0.05$); **** – power in the 12–20 Hz band during movements is significantly higher than in other states ($F_{3,32} = 22.9$, *post-hoc* $p < 0.0001$).

Одним из показателей межполушарных взаимодействий является согласованность между значениями мощности ЭЭГ в правом и левом полушариях. Мы исследовали корреляционную зависимость между значениями спектральной мощности в исследованных диапазонах частот путем вычисления коэффициентов ранговой корреляции Спирмена (значения от -1 до 1 , табл. 2). При двигатель-

ной активности достоверные положительные корреляции между показателями мощности ЭЭГ в правом и левом полушариях были обнаружены в диапазонах 3–5, 5–12 и 12–20 Гц, при этом значения их были наиболее высокими (0.44–0.48). В состоянии активного бодрствования корреляции были значимыми в диапазонах 3–5 и 5–12 Гц, их значения достигали 0.40–0.41. Пассивное бодрствование со-

Таблица 2. Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между значениями спектральной мощности в каудомедиальном нидопаллиуме левого и правого полушарий**Table 2.** Spearman rank correlation coefficients for spectral power in caudomedial nidopallium of the left and right hemispheres

Состояние	Диапазоны частот			
	1–3 Гц	3–5 Гц	5–12 Гц	12–20 Гц
Состояние покоя	–0.28*	0.21	0.28*	0.19
Пассивное бодрствование	0.33*	0.19	0.23	0.33*
Активное бодрствование	0.20	0.40**	0.41**	0.25
Двигательная активность	0.26	0.44***	0.44***	0.48***

* $p < 0.05$, ** $0.05 < p < 0.02$, *** $0.02 < p < 0.001$.

проводилось относительно невысокими корреляциями (0.33) в диапазонах 1–3 Гц и 12–20 Гц. В состоянии покоя обнаружены отрицательные корреляции (–0.28) в диапазоне 1–3 Гц и положительные – в диапазоне 5–12 Гц (0.28).

Поскольку двигательная активность сопровождалась увеличением спектральной плотности в высокочастотной части спектра ЭЭГ, необходимо было исключить возможность того, что данный высокочастотный компонент на ЭЭГ является артефактом движения. В связи с этим было проведено исследование корреляционной зависимости между показателями спектральной мощности ЭЭГ и ЭМГ. Значимые корреляции между значениями спектров мощностей ЭЭГ и ЭМГ при всех поведенческих состояниях отсутствовали.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Наши исследования показали, что у незрелорождающихся птенцов мухоловки-пеструшки в возрасте 11 сут высокоамплитудные низкочастотные волны перемежались с высокочастотной низкоамплитудной активностью при всех исследованных поведенческих состояниях. Аналогичный паттерн электрической активности головного мозга был описан у эмбриона цыпленка: он формировался за 2 дня до окончания эмбрионального периода и сохранялся после вылупления из яйца [Corner, 1994; Corner et al., 1967].

Высокочастотные составляющие на ЭЭГ во время двигательной активности впервые регистрируются у цыплят спустя несколько часов после вылупления [Corner, 1994]. Во всех исследованных поведенческих состоя-

ниях у 11-суточных птенцов мухоловки-пеструшки на ЭЭГ доминировала низкочастотная активность 1.5–3.5 Гц. При сравнении ЭЭГ в разных состояниях учитывали тот факт, что мощность высокочастотного диапазона значительно ниже, чем низкочастотного, поэтому количественное сравнение спектров мощности проводили в нескольких характерных полосах частот. Было показано, что только двигательная активность значимо отличалась от других состояний снижением мощности в диапазоне 1–3 Гц и увеличением в диапазоне 5–20 Гц. Отсутствие значимых корреляций между значениями мощности обоих каналов ЭЭГ и ЭМГ свидетельствует в пользу того, что сдвиг спектра мощности ЭЭГ в диапазон высоких частот во время двигательной активности не связан с наводками от мышечной активности.

Одной из важных характеристик интегративной деятельности головного мозга является степень синхронизации между правым и левым полушариями. Мы исследовали взаимозависимость между значениями спектральной мощности в левом и правом полушариях с использованием коэффициентов ранговой корреляции Спирмена. Этот параметр принимает значения от +1 до –1, и его положительная величина означает прямую линейную зависимость между величинами, а отрицательная – обратную зависимость.

В состоянии пассивного бодрствования и покоя корреляции между мощностью спектра правого и левого нидопаллиума имели невысокие значения и присутствовали в узком частотном диапазоне, при этом в состоянии покоя обнаружены даже отрицательные корреляции в диапазоне 1–3 Гц. Отсутствие кор-

реляций активности правого и левого полушарий в состоянии пассивного бодрствования и покоя свидетельствует о дезинтеграции нервных связей, что наблюдается и при медленноволновом сне птиц [Fuchs et al., 2009; Rattenborg et al., 2001].

Во время активного бодрствования и двигательной активности обнаружены высокие положительные корреляции между спектральной мощностью ЭЭГ в левом и правом полушариях, причем при двигательной активности — практически во всем диапазоне исследуемых частот. Таким образом, только во время двигательной активности проявляется достаточно хорошо выраженная связь левого и правого полушарий. Ранее была установлена преимущественная связь правого полушария с прагматической информацией, необходимой для удовлетворения потребности, т.е. приобретенной ранее и хранящейся в памяти, и левого полушария с информацией, имеющейся в данный момент, недавно поступившей [Симонов, 1998]. Можно считать, что выявленная нами связь левого и правого полушарий во время двигательной активности 11 дневного птенца отражает интеграцию нервных процессов, характерную для адаптивного поведения.

В период эмбрионального развития птиц имеется стадия, на которой зрительная афферентация, поступающая к правому и левому глазам, оказывается различной [Rogers, 2008]. На последних сроках инкубации голова эмбриона в яйце повернута таким образом, что правый глаз находится непосредственно под воздушной камерой и может получать световую стимуляцию, в то время как левый глаз направлен в сторону тела и лишен этой возможности. Было установлено, что в связи с полным перекрестом зрительных проекций у птиц присущие эмбриогенезу различия в световой афферентации от правого и левого глаз могут приводить к асимметричному развитию их зрительной системы [Rogers, 2008; Rogers, Sink, 1988]. Это явление наблюдается не только у зрелорождающихся птиц с созревающей к моменту вылупления сетчаткой, но и у незрелорождающихся вследствие более высокой активности ганглиозных клеток сетчатки правого глаза [Gunturkun, 1997]. Исследования, использующие детекцию активации ранних генов для картирования нейронной активности, показали большее количество иммунопозитивных нейронов в левом полушарии птиц по сравнению с правым не только в зрительных [Корнеева и др., 2010], но и в слухо-

вых структурах [Gentner et al., 2004]. Наша работа выявила более выраженную активность левого полушария в частотном диапазоне 3–5 Гц, которая может быть следствием подобной асимметрии развития. Важен и интересен тот факт, что при активном и пассивном бодрствовании доминирующая частота в левом полушарии была выше, чем в правом. Несмотря на то что все доминирующие частоты относятся к низкочастотному диапазону, данный факт может говорить о том, что при этих состояниях левое полушарие является более активированным по сравнению с правым, что также может быть следствием асимметричного развития зрительной системы. Обработка текущей информации, связанной с активацией левого полушария [Симонов, 1998], имеет преимущественное значение для организации ранних поведенческих реакций, и межполушарная асимметрия распределения спектральных мощностей может отражать это явление.

ВЫВОДЫ

1. Низкочастотная активность на ЭЭГ 11-суточных птенцов мухоловки-пеструшки доминирует при всех исследованных видах поведения.

2. При поведении, связанном с выраженной двигательной активностью, мощность спектра в диапазоне 5–20 Гц увеличивается.

3. Увеличение степени корреляции между мощностями спектра правого и левого нидопалиума при активном бодрствовании и двигательной активности по сравнению с пассивным бодрствованием и покоем отражает усиление интеграции нервных процессов, характерной для адаптивного поведения.

Работа выполнена при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (проект № 14-06-00744) и Научно-образовательного центра Министерства образования и науки РФ (соглашения № 14.В37.21.0059 и 14.В37.21.0576).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Л.И., Дмитриева Л.П.* Динамика порогов слуховых вызванных потенциалов незрелорождающихся птиц. Сенсорные системы. 1989. 3(4): 424–427.
- Александров Л.И., Корнеева Е.В., Голубева Т.Б.* Рост селективности оборонительного поведения в онтогенезе птенцов мухоловки-пеструшки. Журн. высш. нерв. деят. 2001. 51(1): 110–113.

- Анохин П.К.* Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса. Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1948. (8): 8–15.
- Геодакян В.А.* Асинхронная асимметрия. Журн. высш. нерв. деят. 1993. 43(3): 543–561.
- Грубов В.В., Ситникова Е.Ю., Короновский А.А., Павлов А.Н., Храмов А.Е.* Автоматическое выделение и анализ осцилляторных паттернов на нестационарных сигналах ЭЭГ с использованием вейвлетного преобразования и метода эмпирических мод. Изд. РАН. Сер. физическая. 2012. 76(12): 1520–1523.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Раевский В.В.* Роль зрительной афферентации в формировании ранних форм оборонительного поведения птенцов мухоловки-пеструшки. Журн. высш. нерв. деят. 2005. 55(3): 353–359.
- Корнеева Е.В., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Раевский В.В.* Развитие слуховой чувствительности и формирование акустически направляемого оборонительного поведения у птенцов мухоловки-пеструшки (*Ficedula hypoleuca*). Журн. эволюц. физиологии и биохимии. 2006. 42(6): 548–553.
- Корнеева Е.В., Тиунова А.А., Александров Л.И., Голубева Т.Б., Анохин К.В.* Активация тектофугальной зрительной системы птенцов мухоловки-пеструшки на ранних стадиях развития пищевого поведения, направляемого диффузной фоточувствительностью. Журн. высш. нерв. деят. 2010. 60(3): 330–338.
- Никитина Г.М.* Формирование целостной деятельности организма в онтогенезе. М.: Медицина, 1971. 165 с.
- Павлов А.Н., Храмов А.Е., Короновский А.А., Ситникова Е.Ю., Макаров В.А., Овчинников А.А.* Вейвлет-анализ в нейродинамике. Успехи физиол. наук. 2012. 182(9): 905–939.
- Раевский В.В.* Биоэлектрическая активность коры головного мозга при осуществлении пищевых рефлексов (Экспериментальное исследование). Журн. акушерства и гинекологии. 1968. 5: 63–66.
- Симонов П.В.* Лекции о работе головного мозга. Потребностно-информационная теория высшей нервной деятельности. М.: Ин-т психологии РАН, 1998. 98 с.
- Хаятин С.Н., Дмитриева Л.П.* Организация естественного поведения птенцов. М.: Наука, 1981. 135 с.
- Хаятин С.Н., Дмитриева Л.П.* Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука, 1991. 129 с.
- Шулейкина К.В.* Системная организация пищевого поведения. М.: Наука, 1971. 280 с.
- Corner M.A.* Reciprocity of structure-function relations in developing neural networks: the Odyssey of a self-organizing brain through research fads, fallacies and prospects. Progr. Brain Res. 1994. 102: 3–31.
- Corner M.A., Schädäe J.P., Sedláček J., Stoelckart R., Bot A.P.C.* Developmental patterns in the central nervous system of birds. I. Electrical activity in the cerebral hemisphere, optic lobe and cerebellum. Progr. Brain Res. 1967. 26: 145–192.
- Ellingson R.J., Rose G.H.* Ontogenesis of the electroencephalogram. Developmental Neurobiology. Ed. Himwich W.A. Springfield: Charles C. Thomas. 1970: 441–474.
- Fernández-Juricic E.* Sensory basis of vigilance behavior in birds: synthesis and future prospects. Behav. Proc. 2012. 89: 143–152.
- Fuchs T., Maury D., Moore F.R., Bingman V.P.* Daytime micro-naps in a nocturnal migrant: an EEG analysis. Biol. Lett. 2009. 5: 77–80.
- Gentner T.Q., Hulse S.H., Ball G.F.* Functional differences in forebrain auditory regions during learned vocal recognition in songbirds. J. Comp. Physiol. A. 2004. 190: 1001–1010.
- Gunturkun O.* Morphological asymmetries of the tectum opticum in the pigeon. Exp. Brain Res. 1997. 116(3): 561–566.
- Johnson R.F., Janiga M.* Feral Pigeons. N.Y.: Oxford Univ. Press. 1985. 325 p.
- Jones S.G., Paletz E.M., Obermeyer W.H., Hannan C.T., Benca R.M.* Seasonal influences on sleep and executive function in the migratory White-crowned Sparrow (*Zonotrichia leucophrys gambelii*). BMC Neuroscience. 2010. 11: 87.
- Mellor D.J., Diesch T.J.* Birth and hatching: key events in the onset of awareness in the lamb and chick. New Zealand Vet. J. 2007. 55(2): 51–60.
- Rattenborg N.C., Amlaner C.J., Lima S.L.* Unilateral eye closure and interhemispheric EEG asymmetry during sleep in the pigeon (*Columba livia*). Brain Behav. Evol. 2001. 58(6): 323–332.
- Rogers L.J.* Development and function of lateralization in the avian brain. Brain Res. Bull. 2008. 76: 235–244.
- Rogers L.J., Sink H.S.* Transient asymmetry in the projections of the rostral thalamus to the visual hyperstriatum of the chicken, and reversal of its direction by light exposure. Exp. Brain Res. 1988. 70: 378–384.
- Szymczak J.T., Helb H.W., Kaiser W.* Electrophysiological and behavioral correlates of sleep in the blackbird (*Turdus merula*). Physiol. Behav. 1992. 53: 1201–1210.
- Van Luitelaar E.L.J.M., van der Grinten C P.M., Blokhuis H.J., Coenen A.M.L.* Sleep in the domestic hen (*Gallus domesticus*). Physiol. Behav. 1987. 41: 409–414.