

УДК 612.821.6—053:598.6

ДО ПИТАННЯ ПРО ГЕНЕЗИС ОРІЄНТУВАЛЬНОЇ РЕАКЦІЇ У ПТАХІВ

А. М. Ліпецька, П. Д. Харченко

Інститут фізіології Київського університету ім. Т. Г. Шевченка

Роль та значення різних природжених та набутих рефлексів у пристосувальній діяльності тварин на різних етапах видової та індивідуальної еволюції безперечно великі. Дані порівняльно-онтогенетичних досліджень природжених рефлексів дозволяють судити про появу, перебіг та зміну одних типів реакцій іншими спеціалізованими реакціями. Причому, у певних філогенетичних лініях (наприклад, комахи) еволюція нервової діяльності йшла в напрямку більшого фіксування природжених форм поведінки [19], тоді як в інших лініях (ссавці, птахи) відбувалось витіснення природжених реакцій набутими; у перших майже повністю, а у птахів можна констатувати в рівній мірі як природжені, так і набуті форми поведінки [3, 25].

Розвиток безумовнорефлекторних реакцій, а саме орієнтувального рефлексу в постнатальному періоді розвитку описаний різними дослідниками в основному на щенятах, кішках, кроликах. З цих досліджень був зроблений висновок, що орієнтувальні реакції слід розцінювати як проміжно-перехідні форми, що лежать на межі природжених та набутих рефлексів. Виникнення орієнтувального рефлексу на певні подразники показує момент включення функцій того чи іншого аналізатора; зміна характеру цього рефлексу вказує на включення різних структур головного мозку. Дослідження орієнтувального рефлексу у дітей, мавп, щенят, кроликів показали, що на різних стадіях онтогенезу орієнтувальна реакція забезпечує тонкий аналіз діючих подразників.

В літературі є лише розрізнені дані про розвиток цієї реакції у птахів. Описана [29] орієнтувальна реакція у пташенят голуба на світло лампи, звук метронома та дзвоника. З третього дня народження голуби реагують на світло вібраційними рухами голови та шиї, на п'ятий день (очі у пташенят відкриваються на четвертий-п'ятий день після вилуплювання) голуби при дії світлового подразника підводять голову, намагаючись відшукати світло. У цьому ж віці голуби не реагують на звук метронома та дзвоника. Можливо, у цей період слухова чутливість у голубів ще не зріла (але автори про це нічого не пишуть). Орієнтувальна реакція на світло зникає, якщо згашувати через короткі інтервали, але на ранніх стадіях постнатального розвитку ця реакція згасає не повністю. Показано [7], що у дорослих голубів рухова орієнтувальна реакція згасає в межах 15—60 застосувань подразника. Швидше згасає реакція на звук, потім на світло і повільніше — на різні сполучення цих подразників. Є дані про те [27], що у курей реакція на світло виявляється в повороті голови і рідко супроводжується руховим збудженням. Спеціальне згасання цієї реакції не випробува-

лось. Загорулько та ін. [1] голубів на звукові та світлові більш сильним подразником було 800 гц: спостерігається серцебиття, збільшення аритмічності основної електричної активності півкулі мозку після п'яти—десяти застосувань подразника. Враховуючи відсутність прояву орієнтувальної реакції у курей, ми провели серію дослідів.

Становлення та перебіг реакції орієнтування вивчали на курчатех породи російського стану. Всього під дослідом було 10 курчат, з яких 5 були лабораторного, а 5 — вивчали на різні світлові (світло частоти 800 гц), звукові (звук метронома частоти 800 гц) подразники. Піддослідних курчат помістили в темну клітку за годину до початку дослідів. Піддослідних курчат помістили в темну клітку за годину до початку дослідів. Піддослідних курчат помістили в темну клітку за годину до початку дослідів.

На перші застосування реакція орієнтування вивчали на курчатех породи російського стану. Всього під дослідом було 10 курчат, з яких 5 були лабораторного, а 5 — вивчали на різні світлові (світло частоти 800 гц), звукові (звук метронома частоти 800 гц) подразники. Піддослідних курчат помістили в темну клітку за годину до початку дослідів.

На різні звукові подразники реакція орієнтування вивчали на курчатех породи російського стану. Всього під дослідом було 10 курчат, з яких 5 були лабораторного, а 5 — вивчали на різні світлові (світло частоти 800 гц), звукові (звук метронома частоти 800 гц) подразники. Піддослідних курчат помістили в темну клітку за годину до початку дослідів.

лось. Загорулько та ін. [10] досліджували орієнтувальну реакцію у голубів на звукові та світлові подразники різної інтенсивності. Найбільш сильним подразником для голубів є звукові коливання з частотою 800 *гц*: спостерігається виразна рухова реакція, різке прискорення серцебиття, збільшення амплітуди і частоти дихальних рухів, різке пригнічення основної електричної активності. При дії на оптичний аналізатор голуба 80—1000 *лк* виразні зміни виникають в основній електричній активності півкуль, інші компоненти виражені незначно і згасають після п'яти—десяти застосувань подразника. Для згасання орієнтувальної реакції на звуковий подразник потрібно більше часу.

Враховуючи відсутність експериментальних даних про характер прояву орієнтувальної реакції у курей на протязі їх постнатального розвитку, ми провели серію дослідів на курчатах різних вікових періодів.

Методика досліджень

Становлення та перебіг рухового компонента орієнтувальної реакції досліджували на курчатах породи російська біла, починаючи з одностовпного віку до дорослого стану. Всього під дослідом було 70 курчат. Цю ж реакцію досліджували на дорослих курях як лабораторного, так і вольєрного утримання. Орієнтувальну реакцію вивчали на різні світлові (світло лампи 40 *вт*, мерехтіння неонові лампи різної частоти), звукові (звук метронома різної частоти, зумера, дзвоника, скрегіт заліза) подразники. Піддослідних курчат вміщували в експериментальну камеру, через певні проміжки часу застосовували різні подразники, при цьому спостерігалася орієнтувальна реакція. Подразники застосовували на різному фоні: під час пошуку їжі, приймання їжі, сну курчат. В експериментальну камеру садовили по одному піддослідному та цілими групами. Проводилось гостре та хронічне згасання орієнтувальної реакції. У групі курей та курчат виробляли умовні рефлекси на певні подразники, а потім перевіряли орієнтувальну реакцію на вказані подразники.

Результати досліджень

На перші застосування світлового подразника спостерігалась слабка орієнтувальна реакція у вигляді завмирання, насторожування, підведення голови. Незабаром тепловий ефект лампи приводив до згасання орієнтувальної реакції. Оскільки ми застосовували лампу для обігрівання, очевидно, світлові подразники виявились слабкими на цьому фоні. У дорослих курей лабораторного та вольєрного утримання реакція на світлові подразники проявлялась аналогічно і швидко згасала.

На різні звукові подразники у курчат раннього віку спостерігається незначна орієнтувальна реакція у вигляді завмирання, насторожування. Ця реакція триває 2—3 *сек* і згасає. Після трьох-чотирьох застосувань підряд курчата не реагують на подразники. Але після невеликого інтервалу (10—20 *хв*) орієнтувальна реакція на звукові подразники знову відновлюється. Під час приймання їжі, тобто при збудженні безумовного харчового центра, орієнтувальна реакція виявляється рідше і згасає швидше. У стані сонного гальмування орієнтувальна реакція на звукові подразники виявляється також слабо: курчата неспокійно рухаються, двоє-троє курчат характерно скрикують, якщо подразник відносно сильний, а вже потім насторожуються інші курчата. Курчата раннього віку мало рухливі і більшу частину доби сплять. Близько двох тижнів рухливість курчат збільшується, вони активно шукають корм. У прояві орієнтувальної реакції на звукові подразники з'являються нові елементи: курчата підводять голову, витягують шию, перестають клювати їжу, деякі насторожливо кричать. Орієнтувальна реакція триває 3—5 *сек* і згасає, гостре згасання в спробі настає після п'яти—семи застосувань подразника. Однак, хронічне згасання у цьому віці нестійке, відзначаються часті розгальмування.

У віці 21—25 днів курчата дуже активні, все клюють — лампочку, шнур, кормушку тощо. На перші застосування звукового подразника орієнтувальна реакція виявляється щодо сили подразника. На звуки метронома різної частоти (відносно слабкий подразник) курчата перестають клювати, підводять голову, через 1—2 сек реакція згасає. На дзвоник і зумер (відносно сильні подразники) виникає більш сильна реакція: курчата повертають голову у бік подразника, витягують шию, завмирають, деякі курчата насторожливо кричать, інші відскакують від подразника. Але у більшості курчат ця реакція теж згасає через 3—5 сек і тільки у деяких — залишається орієнтувальна реакція у вигляді струшування головою до кінця звучання подразника. На дзвоник + зумер і скрегіт заліза виникає значна орієнтувальна реакція: курчата розбігаються, деякі намагаються вискочити з камери. Така ж реакція спостерігалась на раптовий рух різних предметів (шматок картону, хлопавка) у полі зору курчат. Припиняється ця реакція тільки після припинення дії подразника.

При продовженні дослідів орієнтувальний рефлекс виявляє тенденцію до згасання. На перші одне-два застосування подразника в досліді реакція може виявитися, а потім знову згасає, або зовсім не виникає на протязі ряду дослідів. Вже згашена орієнтувальна реакція може знову з'явитися при зміні умов досліді або при застосуванні нового подразника. Ми проводили досліді з цілою групою курчат і з кожним окремо. Встановлено, що на фоні повного згасання орієнтувальної реакції у досліді з групою курчат ми виявили цю реакцію у більшості курчат при проведенні дослідів по одному курчаті. Цю реакцію теж можна згасити.

З одномісячного віку у курчат починають проявлятися значні індивідуальні відмінності в швидкості та характері згасання та виявлення орієнтувальної реакції на звукові подразники. У одних курчат згасання відбувається в одному досліді після двох-трьох застосувань подразника, у інших для згасання орієнтувального рефлексу потрібно вісім — десять застосувань подразника. У деяких курчат згасання реакції на слабкі подразники було відносно постійним, у інших воно носило частковий, тимчасовий характер. В перебігу орієнтувальної реакції також спостерігаються індивідуальні відмінності: частина курчат підводить голову, завмирає, інші відскакують від подразника, і, нарешті, у деяких спостерігається лише реакція струшування головою. Тривалість орієнтувальної реакції також різна у різних курчат: від 1—2 сек до 3—5 сек, а у деяких ця реакція триває, доки діє подразник (10—15 сек). Причому нетривала реакція спостерігається у курчат з підвищеною руховою активністю, тобто у курчат, які під час досліді бігають по камері, клюють усі предмети, шукають їжу, активно її поїдають. У цих курчат інколи через підвищену збудливість не спостерігалась видима орієнтувальна реакція на звукові подразники, а прояв реакції швидко згасав, хоч це згасання було нестійким. І, навпаки, у курчат менш рухливих, звичайно боязких в експериментальній камері, де від будь-якого подразника вони завмирають, не їдять, орієнтувальна реакція згасає значно повільніше. Проміжне положення займають курчата «врівноважені». Вони спокійні в експериментальній камері, добре поїдають корм, орієнтувальна реакція триває 2—3 сек і найчастіше проявляється у вигляді струшування головою, при цьому вони навіть продовжують поїдати корм.

Після згасання орієнтувальної реакції на звукові подразники ми проводили перевірку наявності цього рефлексу після одного-двох тижнів, місяця, трьох місяців. Залежно від віку курчат змінювався характер орієнтувальної реакції, її тривалість та характер згасання. Згасання

орієнтувального рефлексу. Повторне згасання теж. Повторної реакції ми відзначили. У перший місяць ж курчата перестають клювати кормову реакцію: курчата гасють від подразника, курчата найчастіше повнуються, струшують голтувальна реакція типу з

Характер орієнтувального рефлексу у дорослих курчат. Курчата вольєрах птахів інтенсивну захисну реакцію згасання цієї реакції у більшості курчат повертати голову в бік подразника, коли вони перестають. Орієнтувальна реакція в групових спробах, легкого, так і при хронічному. Проте, при порівнянні згасання орієнтувального подразника виразної орієнтування різних екстраподразників викликало у них нам не вдавалось.

В літературі є дані змінюється характер реакції, якої утворюється цей зв'язок закономірності. У групі ляли позитивний харчової частоту (М-60), а потім мування на інші частоти дично досліджували о ки. Дію екстраподразників спроби, з переривами реакцією на екстраподразник реакція типу орієнтування вираженості і тривалість від відносної сили подразника від того, на якому фоні зв'язків впливає на перш та закріпленням позитивна стає слабкішою, а на у реакція на інші звукові вання), порівняно з курчата введення диференційованої реакції на деякий проявляється, хоч і не того рефлексу. Цей факт між центрами умовного пізнювального періоду, клітин, знову створюючи, що передують умовній

орієнтувального рефлексу протікає тим швидше, чим старше курча. Повторне згасання теж протікає швидше. У характері прояву орієнтувальної реакції ми відзначили кілька стадій залежно від віку курчат. У перший місяць життя курчата при дії подразника завмирають, перестають клювати корм. В наступні місяці посилюється загально-рухова реакція: курчата витягають шию, лопочуть крильцями, відбігають від подразника, застережливо кричать. Близько трьох місяців курчата найчастіше повертають голову в бік подразника, прислуховуються, струшують головою і лише у окремих курчат виникає орієнтувальна реакція типу захисної, особливо при дії сильного подразника.

Характер орієнтувальної реакції на звукові подразники ми досліджували і у дорослих курей (вік три місяці), яких до дослідів утримували у вольєрах птахоферми. Перш за все, ми спостерігали у них інтенсивну захисну реакцію на експериментальну камеру. Після часткового згасання цієї реакції на застосування звукових екстраподразників у більшості курей орієнтувальна реакція виявляється у вигляді повороту голови в бік подразника, прислуховування, струшування, інколи вони перестають їсти. Під час сну ця реакція загальмована. Орієнтувальна реакція більш виразна в досліді з однією куркою, ніж у групових спробах, легко згасає як у досліді (два — чотири застосування), так і при хронічному згасанні (сім — дев'ять застосувань). Проте, при порівнянні з курями того ж віку лабораторного утримання, згасання орієнтувального рефлексу проходило повільніше. На світлові подразники виразної орієнтувальної реакції ми не спостерігали. Застосування різних екстраподразників, що рухаються в полі зору курей, завжди викликало у них значну захисну реакцію, згасити цю реакцію нам не вдавалось.

В літературі є дані про те, що при утворенні умовного зв'язку змінюється характер безумовної реакції і в тому числі тієї, на базі якої утворюється цей зв'язок [18]. У наших досліді ми виявили ті самі закономірності. У групи курчат, починаючи з одностовного віку, виробляли позитивний харчовий умовний рефлекс на звук метронома на одну частоту (М-60), а потім у віці 20—25 днів — диференціювальне гальмування на інші частоти метронома (М-120, М-100). При цьому періодично досліджували орієнтувальну реакцію на звукові подразники. Дію екстраподразників випробували на початку спроби, або в ході спроби, з переривами у випробуваннях у 2—10—30 днів. Першою реакцією на екстраподразники у всіх досліджуваних курчат була реакція типу орієнтувальної, що описана нами вище. Характер і ступінь вираженості і тривалості цієї реакції змінювались від віку курчат, від відносної сили подразника, кількості застосувань цих подразників, від того, на якому фоні вони застосовуються. Але, і утворення умовних зв'язків впливає на перебіг орієнтувального рефлексу. З виробленням та закріпленням позитивного умовного рефлексу безумовна реакція стає слабкішою, а на умовний подразник зовсім зникає. Орієнтувальна реакція на інші звукові подразники згасає швидше (одне-два застосування), порівняно з курчатами іншої групи, описаної нами вище. Після введення диференціювального подразника запізнювальний період умовної реакції на деякий час збільшується і орієнтувальна реакція знову проявляється, хоч і не в такій формі, як до вироблення стійкого умовного рефлексу. Цей факт свідчить про тісну функціональну взаємодію між центрами умовного та безумовного рефлексів. При збільшенні запізнювального періоду, тобто з розвитком гальмівного стану коркових клітин, знову створюються умови для виявлення орієнтувальної реакції, що передують умовній.

Обговорення результатів досліджень

Одержані нами дані збігаються з результатами, одержаними іншими дослідниками на щенятах, кроликах, кішках, а також дітях. Основні положення висунуті дослідниками: перші реакції на подразник виявляються у вигляді гальмування, припинення рухової діяльності, завмирання, здригання тощо. Зі збільшенням віку реакція стає більш локальною. Орієнтувальна реакція піддається згасанню як гострому, так і хронічному, при цьому згасання настає тим швидше, чим старіша тварина. У розвитку орієнтувальної реакції більшість авторів також відзначають кілька стадій. Ці фази не зовсім збігаються з даними різних авторів, навіть при проведенні дослідження на одних і тих же тваринах, але в цілому показують деякі загальні тенденції у розвитку орієнтувальних реакцій. Досліджуючи їх генезис як складних, цілісних реакцій організму, що розвивається, автори більшості праць цікавилися зв'язком орієнтувального рефлексу з іншими безумовними (харчовим, захисним) рефлексами, а також з виникненням перших умовних зв'язків. Ці дослідження показують складний характер та різноманітність форм орієнтувального рефлексу та його взаємозв'язок з іншими видами діяльності організму.

Орієнтувальна реакція на світло у курчат різного віку проявляється слабо. Тимофеев [27] зазначає, що у курей реакція на світло рідко супроводжується загальним руховим збудженням, тобто по суті також проявляється слабо. Загорулько [10] показала, що у голубів реакція на світловий подразник — пригнічення основної електричної активності півкуль — згасає значно швидше, ніж на звуковий, інші компоненти взагалі виражені слабо. Можливо, що такий прояв орієнтувальної реакції на світловий подразник характерний для птахів взагалі і не залежить від умов, у яких утримували наших курчат. Можливо, в силу екологічних факторів в еволюційному розвитку звукові подразники набули більшу значимість для птахів, ніж світлові.

Стельмах [26], спостерігаючи особливості реакції на тактильні та звукові подразнення у щенят, відзначає кілька стадій у розвитку орієнтувальної реакції. Перша стадія (15—20 днів) характеризується узагальненням реакцій з наступним виявленням харчового рефлексу. Друга стадія (по 45-й день) характеризується відносно точною локальною орієнтувальною реакцією типу захисної поведінки. Потім до трьох-чотирьох місяців орієнтувальна реакція відзначається не тільки точною спеціалізованою орієнтувальною реакцією, але й більш складною дослідницькою формою поведінки. Починаючи з трьох-чотирьох місяців інтенсивність дослідницької форми орієнтувальної реакції знову знижується і проявляється пасивно-захисна реакція.

У працях Кольцової [14], Касаткіна [12], Бронштейн і Петрової [2] також описана гальмівна рухова реакція у дітей у вигляді припинення плачу, смоктальних рухів при дії звукового подразника. Новикова [21] вважає, що перша реакція на звуковий подразник, яка виявляється здебільшого у зменшенні рухової активності, завмиранні щеняти, носить елементи пасивно-захисної реакції, інші автори [20, 28] ці реакції розглядають як примітивно-орієнтувальні. На думку Новикової [21], перші 10—12 днів життя щенят, коли елементи орієнтувально-дослідницької реакції ще не викристалізувалися, у них виникає на новий подразник тільки пасивно-захисна реакція і лише потім з морфологічним та функціональним дозріванням коркових центрів (з 16—18-го дня) — дослідницька реакція.

Поліканіна і Л. Е. Пробатова [23] спостерігали тривале припинення дихання на звукові подразники у недоношених на 2,5—3 місяці

дітей. А наприкінці першої на дію звуку прискорюється характері та строках стан очевидно, зумовлена тим, ступеня недоношеності у тальному періоді являється значною. Цікаві в цьому ві орієнтувальну реакцію при пунктів головного мозку, підкорки (передніх відділів ригорбикового тіла і блід настороженості з переваж дихання, загальної сковано задніх відділів проміжного ницька реакція з елемента головного мозку дитини і зрілою, реакції на подразня, а потім в міру дозріван важно коркове походження.

Є ряд даних про участь вальної реакції. Встановлено, коли сигнал має елементи уваги, а потім настає швидкістю орієнтувального рефлексу гіпокампа як орієнтувальної реакції при вирішено повністю.

В літературі є обмаль у птахів і про те, які структури або пригніченні цієї відділах переднього мозку тактильні, нюхові) викликає активності, особливо різко півкуль. Ведяєв [5] виявив, таламічного відділів мозку них рефлексів. Багрянським бів інтенсивність орієнтувальних компонентів її), порівнюючи жаючи на слабо вираженості, згасання їх неможливі утруднення їх згасання від ськими променями півкульження орієнтувальних реакцій що у виникненні таких реакцій і стовбурові утворення дані можуть пояснити неможливі реакції у молодих тварин.

Одержані дані дозволяють замикаються у філогенетичного пристосування рефлексорних іються філогенетично більш

Крилов [15] показав, що мавпи від матері, дія броду умовних і безумовних рефлексів сину і адреналіну спостерігати тварин, що приводить до

дітей. А наприкінці першого і початку третього місяця життя дихання на дію звуку прискорюється. Автори вважають, що така різниця в характері та строках становлення і розвитку орієнтувальної реакції, очевидно, зумовлена тим, що кора великих півкуль у дітей різного ступеня недоношеності у момент народження та в ранньому постнатальному періоді являється морфологічно і функціонально неоднорідною. Цікаві в цьому відношенні дані Лагутіної [16], яка, вивчаючи орієнтувальну реакцію при прямому електричному подразненні різних пунктів головного мозку, показала, що при подразненні певних пунктів підкорки (передніх відділів зорового бугра, гіпоталамуса, ядер чотирьохрибкового тіла і білого ядра) частіше спостерігається реакція настороженості з переважанням гальмівних компонентів — затримки дихання, загальної скованості. При подразненні кори головного мозку, задніх відділів проміжного мозку спостерігалась орієнтувально-дослідницька реакція з елементами активного аналізу. Можливо, поки кора головного мозку дитини і тварини не є морфологічно і функціонально зрілою, реакції на подразник мають переважно підкоркове походження, а потім в міру дозрівання кори реакції на подразник мають переважно коркове походження.

Є ряд даних про участь структур гіпокампа в динаміці орієнтувальної реакції. Встановлено, що гіпокамп реагує на подразник тільки тоді, коли сигнал має елементи нового і викликає у тварини реакцію уваги, а потім настає швидка адаптація у відповідності з закономірністю орієнтувального рефлексу. Виявлена пряма гальмівна дія подразнення гіпокампа як одного з основних механізмів пригнічення орієнтувальної реакції при її згасанні [17] та ін. Але це питання ще не вирішено повністю.

В літературі є обмаль даних про перебіг орієнтувальної реакції у птахів і про те, які структури головного мозку беруть участь у здійсненні або пригніченні цієї реакції. Гусельников [9] встановив, що у відділах переднього мозку голубів усі подразники (світлові, звукові, тактильні, нюхові) викликають пригнічення основної біоелектричної активності, особливо різко ця реакція проявляється в передніх відділах півкуль. Ведяєв [5] виявив, що у птахів при подразненні стріарного і таламічного відділів мозку з'являється реакція типу складних безумовних рефлексів. Багрянським [1] встановлено, що у безпівкульних голубів інтенсивність орієнтувальної реакції (рухових, серцевих, дихальних компонентів її), порівнюючи з інтактними, різко знижується. Незважаючи на слабо виражену реакцію на звук і світло різної інтенсивності, згасання їх неможливе. Посилення орієнтувальних реакцій і утруднення їх згасання відзначені також при опроміненні рентгеновськими променями півкуль головного мозку (300—900 p) [10]. Збереження орієнтувальних реакцій після декортикації можна пояснити тим, що у виникненні таких реакцій значно більшу роль відіграють підкоркові і стовбурові утворення мозку, ніж кора великих півкуль [6]. Ці дані можуть пояснити неможливість повного згасання орієнтувальної реакції у молодих тварин.

Одержані дані дозволяють вважати, що орієнтувальні рефлекси замикаються у філогенетично древніх нервових структурах, але тонкі пристосування рефлекторних актів до життєвих вимог тварин здійснюються філогенетично більш молодими нервовими утвореннями.

Крилов [15] показав, що, починаючи з періоду відходу дитинчат мавпи від матері, дія броду і адреналіну веде до пригнічення захисних умовних і безумовних рефлексів. З того ж моменту під впливом тироксину і адреналіну спостерігається посилення пасивно-захисної поведінки тварин, що приводить до утруднення прояву умовних і безумовних

рефлексів. Очевидно, становлення нових форм поведінки і ускладнення аналітико-синтетичної діяльності в онтогенезі йде паралельно зі збільшенням «підсилюючих» властивостей центральної нервової системи утворенням гуморальних факторів. Дослідженнями Васильєва і Войткевича [4] було показано, що характер пташиної поведінки значною мірою залежить від гормональних факторів, особливо виразно виявляється зв'язок між гуморальними та природженими формами поведінки.

Важко порівнювати результати, одержані на незрілонароджених тваринах, з курями, які з першого дня життя здатні до самостійного існування. За даними Коваленкової [13], в момент вилуплення нервові клітини курчати досягають високого ступеня розвитку, майже всі ядерні утворення складаються з добре диференційованих нейронів з усіма ознаками зрілої клітини, завершується оформлення провідних шляхів. Але процеси метаболізму мозку курей (вміст аміаку, глутамінової кислоти) удосконалюються в процесі постнатального розвитку [8]. Збільшення активності і вмісту холінестерази в мозковій тканині курей, що починається ще в пренатальному періоді розвитку, тривають і в перші дні постнатального онтогенезу [11]. На думку Какушкіної [11], існує певна залежність між розвитком і удосконаленням функцій нервової системи та підвищенням активності холінестерази в онтогенезі. Ці та наведені вище дані дозволяють вважати, що і у курей морфологічне дозрівання головного мозку триває з ростом індивідуума.

Одержані нами експериментальні дані, що показують спільність перебігу окремих елементів орієнтувальної реакції птахів з такими ж реакціями інших тварин, а також наші дані, що свідчать про певне удосконалення реакцій курчат з віком, дозволяють вважати, що на певних етапах постнатального онтогенезу у птахів дозріваючі коркові механізми, сумісно з метаболічними та гуморальними факторами, впливають на характер та інтенсивність безумовних реакцій. Дослідження взаємодії безумовних і умовних рефлексів в онтогенезі дає уявлення про удосконалення функціональних можливостей головного мозку птахів. У наших дослідках при закріпленні умовного рефлексу орієнтувальний рефлекс на певній стадії згасає, а при ослабленні або зникненні умовного рефлексу орієнтувальна реакція відновлюється, це ж саме показано і на інших тваринах [20, 21]. Наші дослідження показують, що орієнтувальні рефлексі перебувають у прямій залежності від стану внутрішнього гальмування, фактори, які ослаблюють внутрішнє гальмування, визначають характер і ступінь виявлення орієнтувальних рефлексів. Ускладнення орієнтувальних реакцій в онтогенезі пов'язане з можливістю вироблення більш складних форм умовних зв'язків. Ця залежність, а також складна фізіологічна природа орієнтувальних рефлексів свідчать про те, що вони є необхідною формою пристосування тварин до постійно змінюваних умов середовища.

Висновки

1. Орієнтувальна реакція на світлові подразники проявлялась тільки на перші застосування подразників, була незначна і швидко згасала.
2. Характер орієнтувальної реакції та її тривалість на різні звукові подразники відрізняються і залежать від відносної сили подразника та від того, на якому фізіологічному фоні застосовується сигнал.
3. З місячного віку відзначаються індивідуальні відмінності в характері перебігу і тривалості орієнтувальної реакції.
4. Збудження харчового центра може загальмовувати орієнтуваль-

ну реакцію; також загальмовує мовного стану клітин мозку

5. Орієнтувальна реакція залежить від віку курчат, від

6. Хронічне згасання реакції свідчить про с

7. Орієнтувальний рефлекс згасає оскільки з віком гальмівний

8. Послідує згасання реакції свідчить про можливість трену

9. Вироблення позитивного гальмування змінює характер функціональний зв'язок рефлексів.

10. В розвитку і перебігу реакції є кілька стадій: а) загальмовується рухова активність, тобто проявляється рефлекс на візуальні подразники; б) орієнтувальна реакція з віком стає активнішою, але іноді проявляється пасивно-захисна або ірраціональна реакція; в) орієнтувальна реакція проявляється тільки в певних умовах, але у деяких курей проявляється і на звукові подразники.

1. Багрянский В. И.—Пробл. сравнит. анатомии и физиологии, 1958, 251.
2. Бронштейн А. И., Петровский В. А.—Физиология, 1941.
3. Васильев Г. А.—Физиология, 1941.
4. Васильев Г. А., Войткевич Г. В.—Тез. докл., 1939, 14.
5. Ведяев Ф. П.—Х съезд. анатомии и физиологии, 1947, 103.
6. Ведяев Ф. П.—Очерки эволюции поведения, 1947, 103.
7. Ведяев Ф. П., Карамзин В. П.—Фер. по пробл. ориентир. рефлексов, 1947, 103.
8. Гершеневич З. С., Крылов О. А.—Совещ. по эвол. физиол. Тез. докл., 1957, 45.
9. Гусельников В. И.—Пробл. сравнит. анатомии и физиологии, 1958, 176.
10. Загоруйко Т. М. и др.—Пробл. сравнит. анатомии и физиологии, 1958, 176.
11. Какушкина Е. А.—Бюл. АН УССР, 1961, 1.
12. Касаткин Н. И.—Труды АН УССР, 1961, 1.
13. Коваленкова М. В.—Труды АН УССР, 1961, 1.
14. Кольцова М. М.—Труды АН УССР, 1961, 1.
15. Крылов О. А.—Тез. докл. и биохим., 1957, 103.
16. Лагутина Н. И.—Исследования рефлексов. Автореф. дисс., 1947, 111.
17. Лишак К., Граштанович Д. Б.—Труды АН УССР, 1961, 1.
18. Малаховская Д. Б.—Труды АН УССР, 1961, 1.
19. Малышев С. И.—Рефераты, 1947, 111.
20. Никитина Г. М.—Журн. общ. биологии, 1961, 1.
21. Новикова Е. Г.—Журн. общ. биологии, 1961, 1.
22. Образцова Г. А.—Труды АН УССР, 1961, 1.
23. Поликанова Р. И., Панченкова Э. Ф.—Журн. общ. биологии, 1961, 1.
24. Панченкова Э. Ф.—Журн. общ. биологии, 1961, 1.

ну реакцію; також загальмовує орієнтувальну реакцію і розвиток гальмівного стану клітин мозку (сон).

5. Орієнтувальна реакція згасає в досліді, швидкість згасання залежить від віку курчат, відносної сили подразника.

6. Хронічне згасання орієнтувальної реакції в ранньому віці нестійке, що свідчить про слабкість гальмівного процесу в цьому віці.

7. Орієнтувальний рефлекс згасає тим швидше, чим старше курча, оскільки з віком гальмівний процес посилюється.

8. Послідуюче згасання протікає швидше, ніж попереднє, що свідчить про можливість тренування гальмівного процесу.

9. Вироблення позитивного умовного зв'язку і диференціювального гальмування змінює характер орієнтувальної реакції, що вказує на тісний функціональний зв'язок між центрами умовного і безумовного рефлексів.

10. В розвитку і перебігу орієнтувальної реакції з віком відзначається кілька стадій: а) до 20—30 днів у відповідь на подразник загальмовується рухова діяльність курчати — реакція «завмирання», тобто проявляється рефлекс «біологічної обережності»; б) з місячного віку орієнтувальна реакція курчати набуває захисного характеру, виникає активно-захисна або пасивно-захисна реакція; в) у дорослих курей орієнтувальна реакція проявляється у вигляді орієнтувально-дослідницької, але у деяких курей посилюється захисна реакція на сильні звукові подразники.

Література

1. Багрянский В. И.—Пробл. сравнит. физиол. нервной деят. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958, 251.
2. Бронштейн А. И., Петрова Е. П.—Журн. высш. нервн. деят., 1952, 3, 333.
3. Васильев Г. А.—Физиол. анализ некоторых форм птенцового поведения. Автореф. дисс., Л., 1941.
4. Васильев Г. А., Войткевич А. А.—V совещ. по физиол. пробл. АН СССР. Тез. докл., 1939, 14.
5. Ведяев Ф. П.—X съезд Всес. физиол. об-ва им. И. П. Павлова, 1964, II, 1, 150.
6. Ведяев Ф. П.—Очерки эволюции нервной деят., «Медицина», 1964, 73.
7. Ведяев Ф. П., Караманова И. Г., Фанарджян В. В.—Тез. докл. на конфер. по пробл. ориентир. рефлекса, 1957, 44.
8. Гершеневич З. С., Кричевская А. А., Херувимова В. А.—IV научное совещ. по эвол. физиол. Тез. и реф. докл., 1965, 81.
9. Гусельников В. И.—Тез. докл. на конфер. по пробл. ориентир. рефлекса, 1957, 45.
10. Загоруйко Т. М. и др.—Тез. докл. на конфер. по пробл. ориентир. рефлекса, 1957, 47; Пробл. сравнит. физиол. и патол. нервн. деят. ИЭМ АМН СССР, Л., 1958, 176.
11. Какушкина Е. А.—Бюлл. exper. биол. и мед., 1946, XXI, 57, XXII, 21.
12. Касаткин Н. И.—Труды XV совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 1952.
13. Коваленкова М. В.—IV научн. совещ. по эвол. физиол., посв. памяти Л. А. Орбели. Тез. и реф. докл., 1965, 150.
14. Кольцова М. М.—Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, 1949, 4.
15. Крылов О. А.—Тез. докл. III научн. конфер. по вопр. возраст. морфол., физиол. и биохим., 1957, 103.
16. Лагутина Н. И.—Исслед. центр. механизмов пищевых, оборон., ориентир. и других рефлексов. Автореф. дисс., 1955.
17. Лишак К., Граштин Э.—ЭЭГ исслед. высш. нервн. деят., 1962, 255.
18. Малаховская Д. Б.—Журн. высш. нервн. деят., 1962, 12, 6.
19. Малышев С. И.—Рефер. научно-исслед. работ АМН СССР, мед.-биол. науки, 1947, 111.
20. Никитина Г. М.—Журн. высш. нервн. деят., 1954, 4, 3, 406; 1957, 7, 6, 912.
21. Новикова Е. Г.—Журн. высш. нервн. деят., 1957, 7, 1.
22. Образцова Г. А.—Труды Ин-та физиол. им. И. П. Павлова, 1952, 1, 166; Вопр. онтогенеза высш. нервн. деят., М.—Л., 1964.
23. Поликанова Р. И., Пробатова Л. Е.—Журн. высш. нервн. деят., 1955, 5, 2, 227.
24. Панченкова Э. Ф.—Журн. высш. нервн. деят., 1956, 6, 2, 312.

25. Промптов А. Н.— Физиол. журн. СССР, XXXII, 1946, 48; Труды Ин-та эвол. физиол. и патол. высшей нервн. деят., 1949, 1, 247.
26. Стельмах Л. Н.— О становл. ориентир. реакции в динамике внешн. тормож. в онтогенезе у собаки, Автореф. дисс., 1955.
27. Тимофеев Н. Н.— Тез. докл. на конфер. по пробл. ориентир. рефлекса, 1957, 51.
28. Трошихин В. А.— Физиол. журн. СССР, 1953, 39, 3, 265.
29. Цуге Х., Шима И.— Журн. высш. нервн. деят., 1959, 9, 3, 451.

Надійшла до редакції
10.XI 1969 р.

ON THE PROBLEM OF ORIENTATING REACTION GENESIS IN BIRDS

A. N. Lipetskaya, P. D. Kharchenko

Institute of Physiology, the T. G. Shevchenko State University, Kiev

Summary

The motor component of an orientating reaction to different light and sound stimulators was studied in chickens. In chickens of early and senior age, the orientating reaction to light stimulators was seldom accompanied by the general motor excitation and soon was extinguished. The character of the orientating reaction to sound stimulators, its duration and rate of extinction depended on a relative force of the stimulator, the chickens age and on the physiological background. The chronic extinction at an early age is unstable. With age the inhibitory process intensifies and undergoes the training. Development of the positive conditioned connections and differentiation changes the character of the orientating reaction and inhibits it. There are some stages in the character of the orientating reaction course: during the first month of life only the weak orientating reaction as a "reflex of biological care" is manifested in chickens, for two-three months this reaction intensifies and acquires a defensive tint protective-defensive reflex, in some 3-4 months old chicken this reaction acquires an orientating-investigating character, and in other — the protective-defensive character of the orientating reflex intensifies.

ЗМІНИ ДИХАЛЬ УМОВНОГО РЕФЛЕКСУ ВИЩО

*Відділ фізіології ви
ім. О.*

Вивчення онтогенети компонентів важливе для рефлексів, а також їх такого плану головним з них змін окремих компо

У зв'язку з цим ос умовної реакції, як най ньому онтогенезі функції

Дихальний компоне тварин досі не вивчали. новлення частоти дихан

П. К. Анохін [1], ви ного рефлексу у доросл закріпленої умовно-харч час Васильев [2] визначи від типологічних особли тварини і сили умовного системи дихальний коми сав. Меліхова [4] тако: нента харчового умовно системи.

Ми вивчали динам умовної реакції у собак життя залежно від тип альності.

Досліди провадилися н допомогою еластичного вуг на грудній клітці тварини, і хання проводився на універ

При аналізі експериме хання. Частоту дихання ре умовного подразника, і на і рин (у вольєрі) під час ус

Типологічні особливості одно- до семимісячного вік вчення дихання провадилося

Реєстрацію умовного Ганіке — Купалова у наших рефлексів, який складався