

УДК 612.821.6+612.822.6

М. Ф. Поливанная, Л. С. Рытикова

ВЛИЯНИЕ РАЗРУШЕНИЯ ГИПЕРСТРИАТУМА НА ДИФФЕРЕНЦИРОВАНИЕ ЗРИТЕЛЬНЫХ РАЗДРАЖИТЕЛЕЙ У КУР

Главной особенностью строения конечного мозга птиц является преимущественное развитие стриатума и отсутствие новой коры. Гиперстриатум является одной из стриарных структур, он образует на дорсальной поверхности полушарий продольный выступ и подразделяется на ряд образований. Некоторые авторы все ядра гиперстриатума, кроме вентрального, объединяют под названием *Wulst* [5, 15].

Литературные данные, посвященные исследованию роли гиперстриатума в условнорефлекторной деятельности птиц, противоречивы. Так, одни авторы указывают, что разрушение гиперстриатума у птиц приводит к исчезновению выработанных рефлексов и дифференцировок, причем дифференцировки не восстанавливаются, и не вырабатываются новые [6, 19]. Другие авторы отмечают сохранение реакций избегания и запечатления, а также возможность выработки этих реакций и дифференцировок цвета и положения условных сигналов, хотя гиперстриатэктомизированные птицы отставали от контрольных по всем показателям условнорефлекторной деятельности. Наиболее трудно у оперированных птиц осуществлялась переделка реакций [12, 14, 16].

Как показал анализ литературных данных, нет определенного мнения о роли гиперстриатума в условнорефлекторной деятельности и в частности, в анализе зрительных раздражителей у птиц. Поэтому целью настоящей работы является изучение влияния разрушения гиперстриатума на анализ зрительных условных сигналов у кур.

Методика исследований

Пищедобывательной методикой [2] у 53 кур вырабатывали условные рефлексы и дифференцировки в условиях альтернативного выбора. Опыты проводили в клетке размером 170×100 см, разделенной перегородкой на исходное место и экспериментальную часть. В экспериментальном отсеке справа и слева от кормушки располагали манипуляторы, над которыми размещали экраны размером 15×15 см. Зрительные раздражители подавали на экраны с помощью диапроекторов «Этюд». Длину волны цветовых раздражителей (светофильтры) определяли спектрофотометром СФ-10, интенсивность световых сигналов — люксметром Ю-16 с фотоэлементом типа Ф-102. Освещение в экспериментальной камере при исследовании анализа цвета и интенсивности зрительных раздражителей составляло 2 лк. Для исследования дифференцирования формы над каждым манипулятором с помощью блоков опускали картонную геометрическую фигуру черного цвета площадью 100 см². Экспозиция условных раздражителей составляла 10 с. Условные сигналы применяли по системе Гелермана [13].

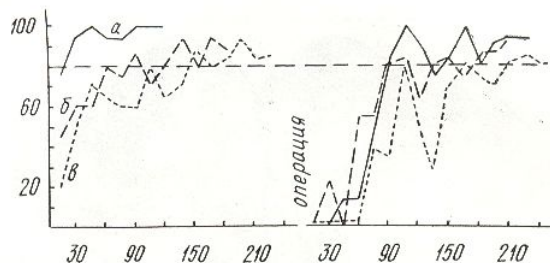
Показателем адекватной реакции было клевание курицы в тот манипулятор, над которым находился положительный условный сигнал. Учитывали латентный период и время осуществления условнорефлекторных реакций. Скорость образования рефлексов определяли количеством применений условных раздражителей, необходимых для достижения критерия выработки, который составлял 80 % адекватных реакций выбора. Степень дифференцирования определяли средним количеством адекватных реакций в процентах.

Разрушение гиперстриатума производили электрокоагулятором или глазной ложечкой по координатам атласа [17] в стереотаксе СЭЖ-1 перед выработкой условных рефлексов или после их закрепления. Мозг птиц фиксировали в 10 % формалине и делали фронтальные срезы толщиной 100—120 мкм на замораживающем микротоме МЗ-1.

ться пищедобывательные реакции клевания, однако они были неадекватными и осуществлялись птицами в любой манипулятор, попадающий в поле зрения животного, независимо от места положительного условного сигнала. Эти реакции были некоординированными и имели застойный генерализованный характер: куры осуществляли пищедобывательную реакцию не только в манипулятор, как до операции, а многократно клевали мимо него, в стенку камеры, в экран или геоме-

Рис. 1. Динамика дифференцирования зрительных раздражителей у кур до и после разрушения *Wulst*.

a — цветовые сигналы, *б* — световые раздражители разной интенсивности, *в* — геометрические фигуры. По горизонтали — количество применений условных раздражителей, по вертикали — количество адекватных реакций в процентах. Горизонтальная пунктирная линия — критерий выработки дифференцировок.



трическую фигуру. Время проявления условной пищедобывательной реакции было достоверно больше исходного ($5,37 \pm 0,19$ с) и находилось в пределах $12,38 \pm 0,75$ с.

Дифференцировки цвета, интенсивности и формы у кур после разрушения гиперстриатума почти полностью растормаживались, появлялось большое количество неадекватных и биэффекторных реакций выбора положительного условного сигнала. Степень дифференцирования зрительных раздражителей в начальный послеоперационный период снизилась в среднем до 20 % адекватных реакций. Восстановление зрительных дифференцировок происходило медленно и продолжалось 20—30 дней. На рис. 1 видно, что после разрушения *Wulst* дифференцировки цвета (*a*) и интенсивности (*б*) восстанавливались одновременно, а дифференцировки геометрических фигур (*в*) — несколько позже. Однако и после восстановления наблюдалось периодическое растормаживание дифференцировок, о чем свидетельствовало снижение количества адекватных реакций при дифференцировании цвета в среднем до 83,3 %, интенсивности световых сигналов — до 74,5 %, формы геометрических фигур — до 63,1 %. Наиболее значительные колебания количества адекватных реакций были отмечены при дифференцировании геометрических фигур.

Для контроля у группы кур, у которых также были выработаны дифференцировки цвета, интенсивности и формы зрительных раздражителей, разрушали только *Hyperstriatum accessorium* (рис. 2). У контрольной группы кур мы не наблюдали нарушений условнорефлекторной деятельности, отмеченных после разрушения *Wulst*. Через 10 дней после контрольной операции временные параметры и степень дифференцирования зрительных раздражителей не отличались от дооперационного уровня, однако не наблюдалось стабильности дифференцирования, характерной для интактных кур (рис. 3).

У предварительно гиперстриатэктомированных кур так же как у интактных вырабатывали условные рефлексы и дифференцировки на цветовые раздражители, белый свет разной интенсивности и геометрические фигуры. Дифференцировки цветовых сигналов у кур этой группы вырабатывались в основном легко, их можно было считать прочными после $39,44 \pm 7,74$ применений. Колебания количества адекватных реакций наблюдались в пределах 66,6—100 %, а среднее значение степени дифференцирования составляло $92,22 \pm 1,94$ %.

Дифференцировки интенсивности световых сигналов вырабатывались у предварительно гиперстриатэктомированных кур с разной скоростью в зависимости от соотношения яркости различаемых раздра-

жителей. В среднем эти дифференцировки становились прочными после $87,60 \pm 4,40$ применений условных сигналов. Количество адекватных реакций колебалось от 46,6 до 100 %, что говорит об относительном закреплении дифференцировочного торможения, средняя степень дифференцирования составляла $83,80 \pm 1,01$ %.

У предварительно гиперстриатэктомированных кур дифференцировки геометрических фигур вырабатывались труднее, чем дифференци-

ровки цвета и интенсивности. Дифференцировки по форме становились относительно прочными после $220,60 \pm 15,84$ применений, а степень дифференцирования достигла $78,80 \pm 3,30$ % адекватных реакций. У некоторых кур различие формы не достигло критерия выработки, несмотря на 300 применений условных сигналов, тогда как у этих же птиц были выработаны дифференцировки световых раздражителей.

Сравнение параметров образования дифференцировок зрительных раздражителей у intactных и предварительно гиперстриатэктомированных кур показало, что

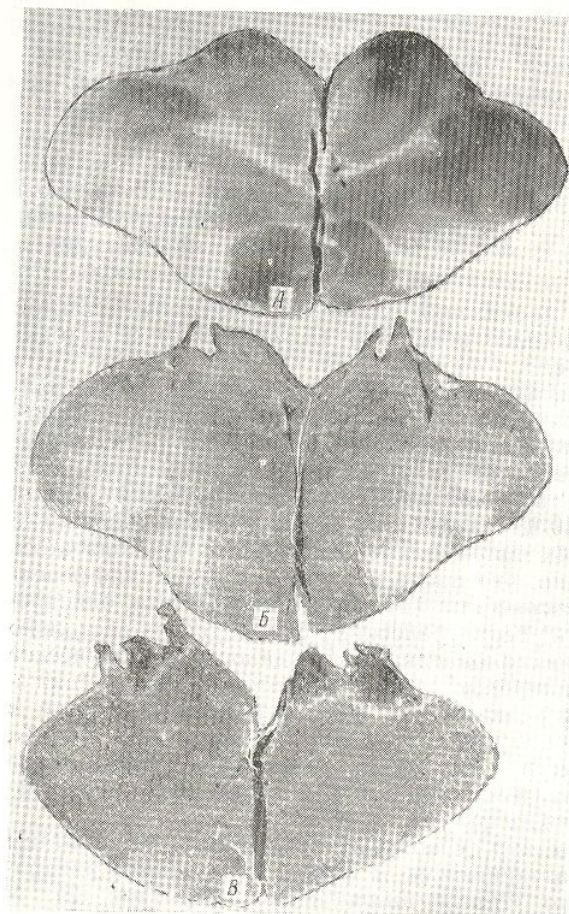


Рис. 2. Фронтальные срезы полушария переднего мозга курицы.

А — intactный мозг, Б — после разрушения *Hyperstriatum accessorium*, В — после разрушения *Wulst*.

скорость и степень дифференцирования у intactных кур достоверно выше ($p < 0,05$), чем у оперированных.

Вопрос о центральных механизмах зрительной функции у птиц долгое время был недостаточно ясен. В настоящее время установлено, что помимо среднемозгового уровня интеграции зрительной афферентации в *Tectum opticum* зрительный анализатор у птиц имеет представление в эктостриатуме и гиперстриатуме переднего мозга [3, 8, 9].

Данные наших экспериментов показали, что в результате гиперстриатэктомии у кур нарушилась целостность ряда рефлекторных реакций в ответ на условный сигнал (куры не выходят из предкамеры, задерживают переход от манипулятора к кормушке, прерывают поедание подкорма), изменился характер условнорефлекторных реакций, что выражалось в увеличении временных параметров двигательных реакций, в появлении многократных генерализованных пищедобывательных реакций. После удаления гиперстриатума у кур снижалась скорость

образования и процесс анализа зрительных раздражителей.

В наших опытах постепенная компенсация постриарных образований, и среднее значение раздражителей оставалось на уровне 6 мес после удаления.

На основании анализа зрительных раздражителей среднего мозга, а также гиперстриатума влияют более тонкие механизмы его коррекцию [3].

Рис. 3. Динамика дифференцировки зрительных раздражителей у кур после разрушения *Hyperstriatum accessorium*.

Условные обозначения те же, что и в рис. 2.

скольким нарушениям гиперстриатэктомии и гиперстриатэктомии. Можно считать, что гиперстриатэктомия нарушает млекопитающих.

Электрофизиологическая область *Wulst* переднего мозга, являющаяся частью афферентации, играет важную роль в формировании структуры мозговых процессов поведенческих актов.

Сопоставление данных о гиперстриатэктомии и гиперстриатэктомии является основой для изучения мозга и обеспечения деятельности этих же.

1. Разрушение гиперстриатума приводит к нарушению зрительных раздражителей, увеличению времени реакции на 13 % степени дифференцировки — на 25 %, по сравнению с intactными птицами.

2. У предварительно гиперстриатэктомированных кур количество адекватных реакций на 13 % ниже, чем у intactных птиц.

3. Проведенное исследование гиперстриатума играет важную роль в формировании зрительных раздражителей, формировании у птиц.

образования и прочность дифференцировок, а также снижался уровень анализа зрительных раздражителей.

В наших опытах у гиперстриатэктомированных птиц происходила постепенная компенсация утраченных функций за счет нижележащих стриарных образований. Однако не наблюдалось полного восстановления, и среднее значение степени дифференцирования зрительных раздражителей оставалось на 15—25 % ниже исходного уровня спустя 6 мес после удаления *Wulst*.

На основании имеющихся данных можно предположить, что грубый анализ зрительных раздражителей у кур происходит на уровне среднего мозга, а эктостриатум и гиперстриатум осуществляют более тонкий анализ и его коррекцию [3, 8, 18]. По-

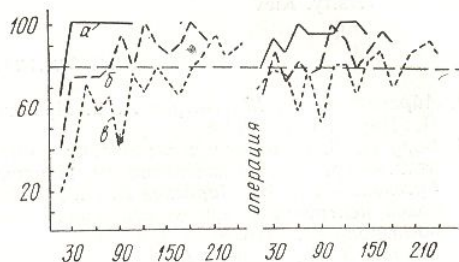


Рис. 3. Динамика дифференцирования зрительных раздражителей у кур до и после разрушения *Hyperstriatum accessorium*.

Условные обозначения те же, что на рис. 1.

скольку нарушения условнорефлекторной деятельности птиц после гиперстриатэктомии идентичны наблюдаемым у млекопитающих после экстирпации зрительной коры [1, 10, 11], это дает возможность заключить, что гиперстриатум у птиц выполняет функцию зрительной коры млекопитающих.

Электрофизиологическими исследованиями установлено, что в область *Wulst* переднего мозга происходит конвергенция полимодальной афферентации, подобно ассоциативной коре млекопитающих [3, 8]. Кроме того, высказывается предположение, что *Wulst* у птиц является той структурой мозга, которая обеспечивает формирование сложных поведенческих актов и элементов рассудочной деятельности [4, 7].

Сопоставление наших данных с литературными позволяет заключить, что гиперстриатум у птиц по структурно-функциональной организации является одним из интегративных образований переднего мозга и обеспечивает более высокий уровень аналитико-синтетической деятельности этих животных.

Выводы

1. Разрушение гиперстриатума у кур вызывает некомпенсирующиеся нарушения выработанных до операции дифференцировок зрительных раздражителей, которые выражаются в достоверном ($p < 0,01$) увеличении временных параметров условных реакций и снижении на 13 % степени дифференцирования цвета, интенсивности — на 17 %, формы — на 25 %, по сравнению с дооперационным уровнем.

2. У предварительно гиперстриатэктомированных кур скорость образования зрительных дифференцировок достоверно ($p < 0,05$) ниже, а количество адекватных реакций меньше на 5—10 %, по сравнению с интактными птицами.

3. Проведенное исследование дает основание заключить, что гиперстриатум играет интегративную роль в системе структур переднего мозга, обеспечивающих высокий уровень анализа зрительных раздражителей, формирования и реализации условнорефлекторных реакций у птиц.

M. F. Polivannaya, L. S. Rytikova
EFFECT OF HYPERSTRIATUM DESTRUCTION
ON DIFFERENTIATION OF VISUAL STIMULI IN CHICKENS

Summary

The hyperstriatum destruction disturbed motor reactions and differentiation of visual stimuli in chickens. These disturbances were insignificant after removal of the *hyperstriatum accessorium*. The destruction of *Wulst* caused an increase in time parameters of conditional reactions and in quantity of inadequate reactions.

Institute of Physiology,
State University, Kiev

Список литературы

1. Айрапетянц Э. Ш., Батуев А. С. Принцип конвергенции анализаторных систем. — Л.: Наука, 1969.—82 с.
2. Бару А. В. Методика исследования двигательных пищевых условных рефлексов у птиц. — Тр. Ин-та физиологии им. Павлова, М.; Л., 1953, т. 2, с. 449—453.
3. Гусельников В. И., Моренков Э. Д., До Конг Хунь. Реакции и свойства рецептивных полей нейронов в зрительной проекционной зоне гиперстриатума голубей. — Нейрофизиология, 1976, 8, № 3, с. 230—236.
4. Зорина Э. А., Попова Н. П. Сравнение решения задачи на экстраполяцию до и после удаления старой коры и *Wulst* у ворон. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1976, 1, № 1, с. 127—131.
5. Зурабшвили А. Д. О некоторых особенностях эмбрионального развития конечного мозга птиц. — Тр. Ин-та физиологии им. Бериташвили. Тбилиси, 1941, т. 4, с. 165—195.
6. Каджая Д. В. О роли больших полушарий головного мозга в индивидуально-приобретенной деятельности птиц. — Сообщ. АН ГрузССР, 1962, 29, № 4, с. 459—464.
7. Крушинский Л. В., Андрианов О. С., Доброхотова Л. П. и др. Роль отдельных структур головного мозга в осуществлении элементарной рассудочной деятельности животных. — Функционально-структурные основы системной деятельности и механизмы пластичности мозга, 1975, вып. 4, с. 38—45.
8. Моренков Э. Д., Петрова Л. П., Нгуен Л. Т. Нейрофизиологическое исследование механизмов регуляции поведенческих реакций птиц на зрительные раздражители. — В кн.: Управление поведением животных. Докл. II Всесоюз. конф. по поведению животных. М.: Наука, 1977, с. 208—210.
9. Науга У. Дж. Х. Замечания об эволюции зрительного и слухового представительства на уровне переднего мозга. — В кн.: Зрительный и слуховой анализаторы. М.: Медицина, 1969, с. 119—120.
10. Рябинская Е. А. Роль новой коры крыс в анализе пространства. — Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Л., 1973.—17 с.
11. Цитоловская Л. А. Роль новой коры головного мозга белых крыс в формировании условнорефлекторных моделей различной сложности. — Журн. высш. нерв. деятельности, 1973, 23, № 4, с. 757—765.
12. Benowitz L. Effects of forebrain ablations on avoidance learning in chicks. — Physiol. and Behav., 1972, 9, N 4, p. 601—608.
13. Gellerman L. W. Chance orders of alternating stimuli in visual discrimination experiments. — J. Genet. Psychol., 1933, 42, N 121, p. 206—208.
14. Macphail E. M. Effects of hyperstriatal lesions on withinday serial reversal performance in pigeons. — Physiol. and Behav., 1976, 16, N 5, p. 529—536.
15. Pearson R. The avian brain. — London; New York, Acad. Press 1972.—658 p.
16. Salzen E. A., Parker D. M., Williamson A. J. Forebrain lesions and retention of imprinting in domestic chicks. — Exp. Brain Res., 1978, 31, N 1, p. 107—116.
17. Tienhoven A. V., Juhasz L. P. The chicken telencephalon, diencephalon and mesencephalon in stereotaxic coordinates. — J. Comp. Neurol., 1962, 118, N 1, p. 185—197.
18. Tryhubczak A. Budowa i funkcje prazkowia ptakow. — Kosmos (PRL), 1973, A22, N 4, p. 373—377.
19. Tuge H., Shima I. Defensive conditioned reflex after destruction of the forebrain in pigeons. — J. Compar. Neurol., 1959, 3, N 3, p. 427—431.

Институт физиологии
Киевского университета

Поступила в редакцию
11.03.81

УДК 612.821+159.9:571.021.1

Н. В. Макаренко, В. И.

ВЛИЯНИЕ
НЕРВНУЮ Д

При адаптации является пониженное. Известно, что нервная наиболее чувствительна возникающих при этом. Многим определяется ряд авторов, интенсивных внешних условий чувствительностью органического индивидуума [6, 7]. Высокая реактивность состояния является правомочным использованием нервной системы, особенно динамики адаптации организма. Показано, что климат тренирует его резистентность к факторам, что является факторами с гипоксией (с). Мы изучали изменение временной зрительной памяти людей в эльбурсь.

Обследовано 38 здоровых (в течение двух лет) в одно и то же время. Определяли индивидуальные показатели продуктивности кратковременной памяти: объем зрительной информации, подвижность нервной системы. Количественным выражением предельная частота предъявления, которой допускалось не более 10. Оценивали по общему количеству в течение всего эксперимента. Кратковременную зрительную память с 10 двумя таблицами. Время предъявления письменно непосредственно кратковременной памяти информации в процентах.

Результаты

На первом этапе и высшей нервной деятельности проведено у 10 человек 18—19 дней после приезда.