

УДК 612.833+611.814

## О РОЛИ ГИПОТАЛАМУСА В УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ПТИЦ

С. К. КАРАПЕТЯН, А. В. АРШАКЯН, Н. Л. ПОГОСЯН

Изучалось влияние разрушения переднего и заднего отделов гипоталамуса птиц на пищеводвигательные условные рефлексы. Показано, что при коагуляции гипоталамуса в корково-подкорковой функциональной системе нарушается механизм формирования временных связей, в то время как механизм реализации выработанных условных рефлексов сохраняется.

*Ключевые слова:* гипоталамус, условные рефлексы.

В последние годы значительно повысился интерес к изучению роли гипоталамуса в формировании пищевого поведения у различных видов животных.

Эксперименты, проведенные в основном на млекопитающих, показали, что в условнорефлекторной деятельности существенную роль играют многие структуры мозга, причем особая роль в ней принадлежит гипоталамусу [1, 4, 8—11, 14—16, 18]. Так, разрушение области промежуточного мозга вызывает резкое нарушение высшей нервной деятельности в виде ослабления процессов возбуждения и торможения с преобладанием последнего, а также нарушение соотношения между двигательными и секреторными компонентами [5, 7, 16].

Изучению значения разрушения латерального гипоталамуса в осуществлении условных рефлексов посвящена работа [15], авторы которой полагают, что гипоталамус участвует в процессе воспроизведения условных рефлексов, обеспечивая оптимальную скорость в зависимости от степени упрочения временной связи. Показано также, что после разрушения латерального гипоталамуса у крыс условные рефлексы спонтанно восстанавливались, а на новые раздражители вырабатывать временные связи не удавалось [18].

Полное выпадение условных положительных и отрицательных рефлексов у кроликов при возбуждении гипоталамуса показано в работе Павлыгиной [14]. Другие авторы [4] считают, что гипоталамус оказывает активирующее влияние на кору больших полушарий, в основном изменяя ее тонус и при этом повышая или снижая условный рефлекс. Данные же в отношении птиц ограничены и касаются главным образом влияния разрушения гипоталамуса на механизмы регуляции воспроизводительной функции и на электрическую активность больших полушарий [3, 13, 17].

Разноречивость имеющихся в литературе данных не позволяет сделать определенного вывода о значении гипоталамуса в формировании условных рефлексов.

Цель данной работы состояла в выяснении влияния частичного электрического разрушения переднего или заднего отделов гипоталамуса на формирование условнорефлекторной деятельности у кур.

*Материал и методика.* Опыты проводились на четырех группах птиц количеством 20 голов. Высшая нервная деятельность исследовалась по двигательной пищевой методике. Условными раздражителями служили звуковые сигналы (метроном 120—положительный, метроном 60—отрицательный), условным рефлексом—выработанное движение: нажим клювом на подвижный диск. Положительные и отрицательные раздражители чередовались в опыте 4 раза с минутными интервалами. Раздражитель действовал 10 сек. В случае отсутствия за это время условной двигательной реакции действие его продолжалось до ее наступления, но не более 30 сек. Пищевое подкрепление подавали сразу после условного сигнала. О свойствах нервных процессов судили по величине условного рефлекса, скорости образования и упрочения положительных и тормозных рефлексов.

У опытных птиц I группы предварительно устанавливали нормальный фон условных рефлексов, затем производили двустороннее разрушение области переднего гипоталамуса. После восстановления операционной травмы приступали к проверке динамики ранее выработанных условных рефлексов. У птиц II группы разрушалась область переднего гипоталамуса, затем исследовалось влияние повреждения на динамику выработки условных положительных и тормозных рефлексов. У III группы на стадии прочно закрепленного пищевого рефлекса производилось двустороннее электрическое разрушение заднего отдела гипоталамуса. После восстановления операционной травмы проверялись последствия коагуляции на ранее выработанные условные рефлексы. У IV группы сначала разрушали область заднего отдела гипоталамуса, затем приступали к выработке пищевых условных рефлексов.

Разрушение изучаемых структур достигалось анодным электролизом в течение 20 сек с силой тока 1,5—2 ма. Стереотаксические координаты рассчитаны по атласу птиц [19]. Количественные показатели у всех подопытных птиц суммировались, и полученные данные использовались для статистической обработки результатов по Стьюденту.

*Результаты и обсуждение.* Морфологический анализ срезов мозга, окрашенных по методу Ниссля, показал локализацию кончиков электродов в расчетных точках гипоталамуса (рис. 1 а, б). Анализ поведения

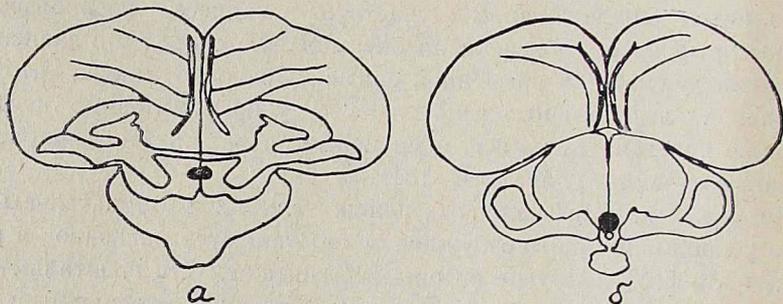


Рис. 1, а, б. Схематическое изображение степени повреждения переднего (а) и заднего (б) отделов гипоталамуса.

птиц по скорости выработки пищевых условных рефлексов (табл.) показал, что у птиц I группы в норме положительный условный рефлекс появился в среднем через 38,3 сочетания условного и безусловного раздражителей и стабилизировался к 52,8 сочетанию, а дифференцировка наметилась на 5-м применении отрицательного сигнала и

Скорость выработки пищевого условного рефлекса при разрушении переднего и заднего гипоталамуса

Группы птиц	Положительный условный рефлекс		Дифференцировка		Средняя величина условного рефлекса $M \pm m$
	появление	упрочение	появление	упрочение	
I группа					
В норме	38,5	52,8	5	12,5	23,74 ± 0,68
После разрушения	15	22	6,5	9	21,51 ± 1,56
II группа	92	—	—	—	—
III группа					
В норме	22	31	9	15	—
После разрушения	64	—	—	—	—
IV группа	240	—	—	—	—

\* Достоверность разницы для I группы составляла  $P < 0,02$ .

упрочилась после 12-ти неподкреплений (рис. 2а). Операцию птицы перенесли довольно легко, и уже на 8—10-й день после операции, когда двигательные нарушения полностью компенсировались, были начаты опыты по условным рефлексам.

Разрушение области переднего гипоталамуса у обученных птиц препятствует осуществлению ранее выработанных условных рефлексов. У всех оперированных птиц пищеводвигательная реакция полностью исчезла, и практически ее пришлось вырабатывать заново (рис. 2б). При этом в первые 1—2 дня отмечалось угнетение поведения птиц с появлением сонного торможения или же пассивно-оборонительной реакции. В последующие дни условный рефлекс на звуковой раздражитель не отличался от дооперационного. Положительные двигательные условные рефлексы появляются в результате 15-ти и упрочиваются после 22-х сочетаний условного раздражителя с пищевым подкреплением, а отрицательный условный рефлекс соответственно после 6,5 и 9-ти (рис. 2в).

Разрушение переднего гипоталамуса у птиц, не имевших дооперационного опыта научения (II группа), сопровождалось рядом общих расстройств поведения: наблюдалась ярко выраженная ориентировочная реакция, в течение длительного времени не проявлявшая тенденции к угашению; переход ее в условную реакцию протекал плавно, зачастую было трудно отличить ориентировочную реакцию от начальной стадии условного рефлекса; отсутствовала двигательная инициатива—следствие исключительной инертности нервных процессов. После операции у одних птиц безусловные и условные рефлексы долгое время не вырабатывались, а у других—время условной двигательной реакции оказалось почти в три раза длиннее, чем у интактных. Так, условный рефлекс на положительный раздражитель наметился после 92-х сочетаний условного раздражителя с безусловным, однако упрочить его так и не удалось, несмотря на применение 190 сочетаний. При введении дифференцировочного раздражителя наблюдался отказ от корма, что указывало на

ослабление процессов внутреннего торможения, сопровождающееся широкой иррадиацией тормозного процесса с распространением его на безусловный пищевой центр. При перерыве в работе на 1,5 месяца наступило полное угашение условной реакции—нажима клювом на клевок, которая восстановилась в среднем через 13 опытов.

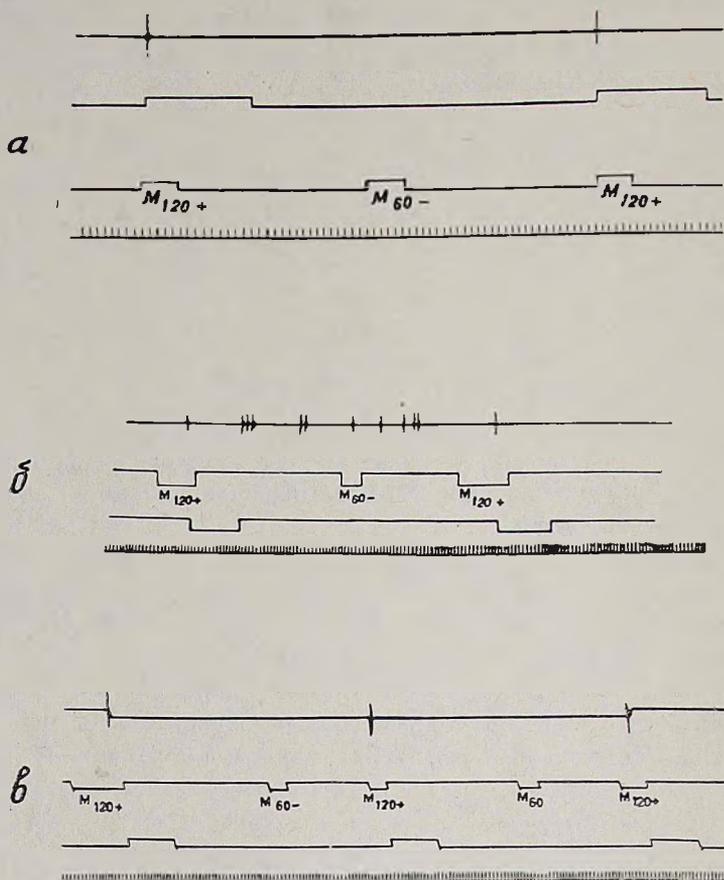


Рис. 2, а, б, в. Фрагменты кимограмм опытов птиц до и после частичного разрушения переднего гипоталамуса: а—условная реакция в норме, б—условная реакция после разрушения, в—условная реакция после восстановления. Сверху вниз: двигательная пищевая реакция, действие условного раздражителя, подача кормушки, отметка времени.

У птиц III группы пищедвигательная реакция в норме появилась в среднем через 22 сочетания и стабилизировалась к 31-му сочетанию условного и безусловного раздражителей. Дифференцировка наметилась на 9-м применении отрицательного раздражителя и упрочилась к 15-му неподкреплению. После разрушения области заднего гипоталамуса значительно нарушалась динамика ранее выработанных условных рефлексов. На положительный раздражитель условная реакция наметилась в среднем после 64-х дополнительных сочетаний, однако упрочить их не удалось даже после 180—190 подкреплений.

IV группа, не имевшая дооперационного опыта научения, приучалась к экспериментальной обстановке через 8—10 дней после операции. Опыты этой серии показали, что разрушение заднего отдела гипоталамуса также приводило к общей депрессии, скованности. Включение положительного раздражителя вызывало выраженную ориентировочную реакцию, в интервалах между условными сигналами отмечались межсигнальные реакции. Правильные условнорефлекторные ответы у этих птиц в течение 6-ти месяцев получить не удалось.

Литературные данные по вопросу о характере влияния различных отделов гипоталамуса на корковую деятельность довольно противоречивы. Одни авторы [5, 7] показали, что гипоталамус не принимает непосредственного участия в замыкательной функции и его деятельность ограничивается лишь тонизирующим влиянием на кору, другие [6, 8, 12] говорят о непосредственном участии гипоталамуса в замыкательной функции. Относительно тонизирующего влияния гипоталамуса на кору известно, что у некоторых видов новорожденных животных, в частности у цыплят, с первого же дня их жизни при пробуждении регистрируется низковольтная быстрая активность в коре, а при сне—медленные волны [17], что свидетельствует о существовании на ранних этапах онтогенеза у птиц определенной зрелости аппарата десинхронизации.

Экспериментальные данные, описанные в настоящей работе (I группа), отчасти совпадают с имеющимися в литературе данными [18], а именно: после разрушения латерального гипоталамуса ранее выработанные условные рефлексы сохраняются и спонтанно восстанавливаются, а новые рефлексы выработать не удается. Отсюда следует, что данная структура не является стратегически важной для осуществления условнорефлекторной деятельности.

Эффект коагуляции заднего отдела гипоталамуса в сравнении с передним проявляется в более значительном нарушении условнорефлекторной деятельности. Так, у птиц III группы в отличие от IV условный раздражитель с трудом запускает ранее выработанную и хорошо упроченную реакцию, так и не достигающую дооперационного уровня. Разрушение как переднего, так и заднего отделов гипоталамуса у птиц, не имевших дооперационного опыта научения (II и IV группы), приводило к резкому снижению двигательной и пищевой активности и нарушению процесса замыкания временных связей. При этом необходимо отметить, что наибольшему тормозному влиянию подвержены птицы IV и меньше—II группы. В корково-гипоталамической функциональной системе нарушается механизм формирования условных рефлексов, в то время как механизм реализации временных связей сохраняется. Это можно объяснить как широким вовлечением следов прошлого опыта, так и целостной деятельностью мозга в осуществлении поведенческого акта. Поэтому на данном тормозном фоне положительный условный раздражитель в течение длительного времени не приобретает свойств сигнального значения.

Результаты наших опытов согласуются с данными других исследователей [16] о том, что механическое разрушение заднего и бокового отделов гипоталамуса у собак приводит к нарушению целостности пи-

щедвигательной реакции, а выработка нового условного рефлекса крайне затрудняется. Некоторые авторы [5] считают, что мамиллярные тела не принимают непосредственного участия в сохранении следов памяти, их функция заключается в обеспечении оптимальной скорости воспроизведения в зависимости от степени упрочения условных рефлексов. Более выраженное активирующее влияние на кору заднего гипоталамуса по сравнению с передним показано в исследованиях Баклаваджяна [2].

На основании полученных данных мы считаем, что задний отдел гипоталамуса оказывает на высшие отделы головного мозга, в том числе на структуры, участвующие в замыкании условных рефлексов, общетонизирующее влияние. Поведенческие изменения подопытных птиц свидетельствуют о функциональной неоднозначности изучаемых отделов гипоталамуса в формировании и реализации условных рефлексов, что позволяет полагать, что кратковременная и долговременная память связаны с различными морфологическими системами, динамично возникающими в корково-подкорковых взаимоотношениях.

Таким образом, частичное разрушение области переднего гипоталамуса у кур с предварительно выработанными условными рефлексами вызывает нарушение в динамике условнорефлекторной деятельности, носящее преходящий характер. Разрушение области заднего гипоталамуса приводит к резкому снижению скорости восстановления ранее выработанных положительных и отрицательных условных рефлексов. Процесс формирования новой целостной пищедвигательной реакции после разрушения как переднего, так и заднего отделов гипоталамуса существенно нарушается.

Результаты исследований позволяют считать, что у кур активирующее влияние заднего отдела гипоталамуса на большие полушария более выражено, чем переднего.

Институт физиологии им. Л. А. Орбели  
АН Армянской ССР

Поступило 7.IV 1982 г.

## ՀԻՊՈԹԱԼԱՄԱՆ ԳԵՐԸ ԹՈՉՈՒՆՆԵՐԻ ՊԱՅՄԱՆԱԿԱՆ ՌԵՖԼԵՔՏՈՐ ԳՈՐԾՈՒՆԵՆՈՒԹՅԱՆ ՄԵՋ

Ս. Կ. ԿԱՐԱՊԵՏՅԱՆ, Ա. Վ. ԱՐՇԱԿՅԱՆ, Ն. Լ. ՊՈՂՈՍՅԱՆ

*Ուսումնասիրվել է առաջնային և հետին հիպոթալամուսի քայքայման ազդեցությունը թռչունների սննդաշարժական ռեֆլեքսների վրա:*

*Ցույց է տրվել, որ հիպոթալամուսի կոագուլյացիան խախտում է կեղևաենթակեղևային գործառնական համակարգում ժամանակավոր կապերի առաջացման մեխանիզմը, մինչդեռ մշակված պայմանական ռեֆլեքսների իրականացման մեխանիզմը պահպանվում է:*

## ROLE OF HYPOTHALAMUS IN THE CONDITIONAL REFLEXES OF POULTRY

S. K. KARAPETYAN, A. V. ARSHAKYAN, N. L. POGOSSYAN

The effect of destruction of anterior and posterior hypothalamus on the conditional reflexes of poultry was studied.

It was shown that coagulation of hypothalamus caused a marked disturbance of formation of conditional reflexes of cortico-subcortical mechanisms, whereas the mechanism of realization of developed conditional reflexes was preserved.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Аршамян А. В., Погосян Н. Л., Хачатрян Д. К. Докл. III съезда Армянского физиол. об-ва, 39—44, Ереван, 1979.
2. Баклаваджян О. Г. Вегетативная регуляция электрической активности мозга, Л., 1967.
3. Белехова М. Г. Бюлл. эксп. биол. и мед., 53, 2, 31—35, 1962.
4. Босый М. К., Давиденко И. М., Микитенко М. А. Физиол. ж., 27, 2, 155—160, 1981.
5. Васильев М. Ф. Автореф. докт. дисс., Л., 1953.
6. Воронин Л. Г., Калюжный Л. В., Захарова И. Н. Ж. высш. нервн. деятельности, 15, 2, 364, 1965.
7. Дерябин В. С. Физиол. ж. СССР, 32, 5, 553, 1946.
8. Калюжный Л. В. 22-е совещ. по пробл. высш. нервн. деятельности. Тез. и реф. докл., 109, Рязань, 1969.
9. Калюжный Л. В. Успехи совр. биологии, 68, 3, 361—380, 1969.
10. Карапетян С. К., Аршамян А. В., Хачатрян Д. К., Погосян Н. Л. Маг-лы IV Всесоюз. конф. по физиол. вегетативной нервн. системы, 138, Ереван, 1976.
11. Костенецкая Н. А., Лапина И. А., Мецзякова В. А. Проблемы физиол. и патол. высш. нервн. деятельности, 4, 71—82, Л., 1970.
12. Любимов Н. Н. Ж. высш. нервн. деятельности, 15, 5, 636, 1958.
13. Новиков Б. Г., Руднева Л. М., Феликс Л. С. Реф. докл. на симпоз. XII съезда Всесоюзн. физиол. об-ва, 1, 323—324, Тбилиси, 1975.
14. Павлыгина Р. А. Тр. Ин-та высш. нервн. деятельности. Сер. физиол., 2, 124, 1956.
15. Солдатова К. А., Тушкалова Н. Л., Ж. высш. нервн. деятельности, 21, 4, 706—711, 1971.
16. Черешнев И. А. Ж. высш. нервн. деятельности, 10, 6, 896—902, 1960.
17. Key B., Marley E. Neurophysiol., 14, 1, 1962.
18. Schwartz Myrna, Feitelbaum Philip. J. Comp. a Physiol., Psychol., 87, 3, 384—398, 1974.
19. A. Van Tienhoven, L. P. Juhansz. J. Comp. Neur. 118, 2, 185—194, 1962.

«Биолог. ж. Армении», т. XXXV, № 10, 1982

УДК 612.821.6

### РОЛЬ ГЛУБИННЫХ СТРУКТУР МОЗГА В АДАПТИВНОМ ПОВЕДЕНИИ ЖИВОТНЫХ

А. А. ГАРИБЯН, Т. В. ХАНАМИРЯН, Г. М. КАЗАРЯН, Л. С. ГАМБАРЯН

Изучались роль и удельное значение палео-, архи- и неостриатума, а также люисова тела, полей Фореля, красного ядра, гиппокампа, безымянной и черной субстанций в механизмах целенаправленного поведения животных. Показано, что отмеченные структуры вместе с корой головного мозга участвуют в оперативной памяти.

*Ключевые слова:* условный рефлекс, глубинные структуры, базальные ганглии.

И. П. Павлов [15] неоднократно подчеркивал, что высшая нервная деятельность животных складывается из взаимодействия коры и ближай-