

ВПЛИВ ПІСЛЯДІЇ СЛІДОВОГО ТА ЗАПІЗНЮВАЛЬНОГО УМОВНИХ РЕФЛЕКСІВ НА ФУНКЦІОНАЛЬНИЙ СТАН СЛУХОВОГО АНАЛІЗАТОРА

М. К. Босий, І. М. Давиденко, Є. Д. Євтушенко, С. В. Фуртатова

Кафедра фізіології людини та тварин Черкаського педагогічного інституту

В літературі є вказівки на те, що після виключення умовних подразників у нервових структурах головного мозку на деякий час залишається слід — післядія, яка може впливати на функціональний стан різних аналізаторів. Більшість авторів у своїх досліджах післядію від негативних умовних рефлексів виявляли шляхом спостереження за зміною величини позитивних умовних рефлексів та їх латентних періодів [3, 9, 15, 16, 17] або за зміною електричної активності нервових клітин головного мозку [1, 2, 10, 11]. Ми в своїх раніше проведених дослідках [4, 5] судили про вплив післядії від негативних рефлексів на функціональний стан слухового аналізатора за зміною його тональної чутливості. На підставі цих досліджень ми вважаємо, що слуховий поріг є достатньо точним індикатором функціонального стану слухового аналізатора на фоні гальмівного процесу. Нами встановлено, що внутрішнє гальмування на фоні добре закріплених диференціального, слідового та запізнювального умовних рефлексів сприяє значному підвищенню тональної чутливості слухового аналізатора, яке може зберігатися на такому рівні протягом тривалого часу (кілька діб). У зв'язку з цим, природно, виникає питання: чи в однаковій мірі зазнаватимуть впливу гальмування позитивні умовні рефлекси та тональна чутливість слухового аналізатора. Логіка експериментів привела до необхідності провести ці дослідження як на малих, так і на великих проміжках часу після виключення гальмівного подразника.

Методика досліджень

Досліди проводились на восьми собаках у звукоізолюваній камері умовних рефлексів рухово-захисною методикою [19]. Запис рухової реакції собак здійснювали за методикою Скіпіна, Шарова, Шарової [21]. За допомогою електромагнітних відмітчиків на стрічці кімографа реєстрували умовні та безумовні подразники та час. Безумовним подразником був електричний струм порогової сили, який подавали через точкові електроди на ліву передню лапу. Для збереження постійної подразної сили струму, яка б не залежала від зміни опору, був застосований стабілізатор струму, запропонований Скіпіним і Шаровим [21].

У цих дослідках використовували звукогенератор ЗГ-18, інтегратор електричних імпульсів типу Бейтса-Купера, який з'єднували з потенціометром та лічильником імпульсів типу ССЕС-63. Вісь потенціометра через систему важелів прокручувалася при русі лапи тварини, при цьому величина електричного потенціалу, яка утворювалася інтегратором, була прямо пропорційна шляху переміщення кінцівки тварини. В електричну схему були також включені другий електричний лічильник, який давав можливість реєструвати латентний період рухово-захисної реакції собаки та поляризовані реле часу РВ-7. Ці реле забезпечували постійність часу дії умовного та безумовного подразників.

У камері на відстані 1 м від собаки на рівні її вух був закріплений щит, на якому розміщували електричний дзвоник, лампочки різної потужності, а також електромагнітний динамік типу 0,25 ГДШ-4.

Величина умовних рефлексів за допомогою даної методики вимірювалася в електричних імпульсах. Досвід роботи показав, що такий спосіб реєстрації рухово-захисної реакції тварини на дію умовних і безумовних подразників зручний і, будучи безінерційним, точно відбиває рухи кінцівок тварини. Використання в досліді інтегратора і електричних лічильників дає можливість значно точніше врахувати величину умовних рефлексів, ніж один запис рухів тварини на стрічці кімографа.

Перед кожним дослідом проводили калібрування відрахунку імпульсів інтегратором, при цьому допускалася похибка показників приладу до 2—3% імпульсів щодо заданої величини.

У тварин поза стереотипом були утворені позитивні умовні рефлекси на звук дзвоника (Дз), світло електричної лампочки (L_{100}) та стук електричного метронома 60 ударів за хвилину (M_{60}). Далі ці подразники умовно називатимемо звичайними подразниками.

Після закріплення умовних рефлексів на звичайні подразники стали утворювати рефлекси на чисті тони частотою 60, 1000, 2000, 12 000 *гц*. Коли рефлекси на тони закріпилися і були постійними за величиною та мали приблизно однаковий латентний період, для кожного з них за методом мінімальних змін [8] почали визначати слуховий поріг. Суть цього методу полягає в тому, що звуковий сигнал подавали в затухаючій інтенсивності від надпорогової до порогової, або навпаки, в наростаючій — від підпорогової до порогової.

За слуховий поріг приймали ту мінімальну інтенсивність звуку, при якій реєструюча рухова реакція виникала не менше ніж в 50% випадків. Щоб виключити в цих умовах дослідів згасання рухової умовної реакції на тональний подразник, собаці подавали безумовне подразнення (електричний струм). Поріг одного і того ж тону визначали протягом двох-трьох днів по сім-вісім раз, після чого методом варіаційної статистики обчислили його середнє значення (M) та похибку середньої (m). Цей слуховий поріг в наступних дослідіх приймали за фоновий. Величину порога досліджуваного тона оцінювали напругою електричного струму в мілівольтах (mV) на виході звукогенератора вольтметром. По відношенню до фонових порогів за формулою $20 \lg \frac{V_1}{V_0}$ [8] обчислювали в децибелах слухові пороги цих же тонів на різних проміжках часу після виключення гальмівних подразників.

Слідовий та запізнювальний умовні рефлекси на тон 1000 *гц* спочатку утворювали з 10, а потім з 20 30, 40, 60-секундним відставанням, ізольована дія позитивних умовних подразників становила 10 *сек*, безумовного — 1 *сек*. За допомогою шумоміра один раз на місяць контролювали інтенсивність звукових сигналів, яка для кожного з них була на протязі всього періоду досліджень на рівні 45—50 *дб* над порогом чутності.

На початку кожного контрольного досліді встановлювали фон умовних рефлексів та слухових порогів, потім через певний проміжок часу (10, 30, 60, 180, 420 *сек*) після виключення гальмівного стимулу випробовували вплив післядії гальмівного процесу від слідового та запізнювального умовних рефлексів на ці самі рефлекси та слухові пороги чистих тонів 60, 2000, 12 000 *гц*. В тому разі, коли вивчали віддалений (через одну—сім *дб*) вплив гальмівного процесу на функціональний стан коркових клітин, фон умовних рефлексів та слухових порогів встановлювали напередодні, після чого тварині пред'являли гальмівний стимул і її виводили у віварій. У наступні дні гальмівний тон 1000 *гц* більше не застосовували (а тільки позитивні подразники) та перевіряли слухові пороги згаданих чистих тонів.

Результати досліджень

Оброблення експериментального матеріалу показало, що при 40-секундному відставленні безумовного підкріплення гальмівна фаза була приблизно однаковою за величиною і в середньому становила 16,6% при слідовому та 30% при запізнювальному рефлексі від усього часу гальмівного рефлексу. При цьому відставленні і такому закріпленні (125 застосувань гальмівного тону 1000 *гц*) негативних рефлексів було встановлено вплив післядії гальмівного процесу на позитивні подразники та слухові пороги чистих тонів.

Виявилось, що через 10 *сек* після включення гальмівного тону післядії від слідового умовного рефлексу сприяла підвищенню позитивних умовних рефлексів (рис. 1). Винятком у цих дослідіх були метроном 60 ударів за хвилину та тон 12000 *гц*. Величина умовного рефлексу на метроном зменшилася, а на тон 12 000 *гц* залишалася без істотних змін. Для чистих тонів частотою 60 і 2000 *гц* спостерігалось більш вагоме

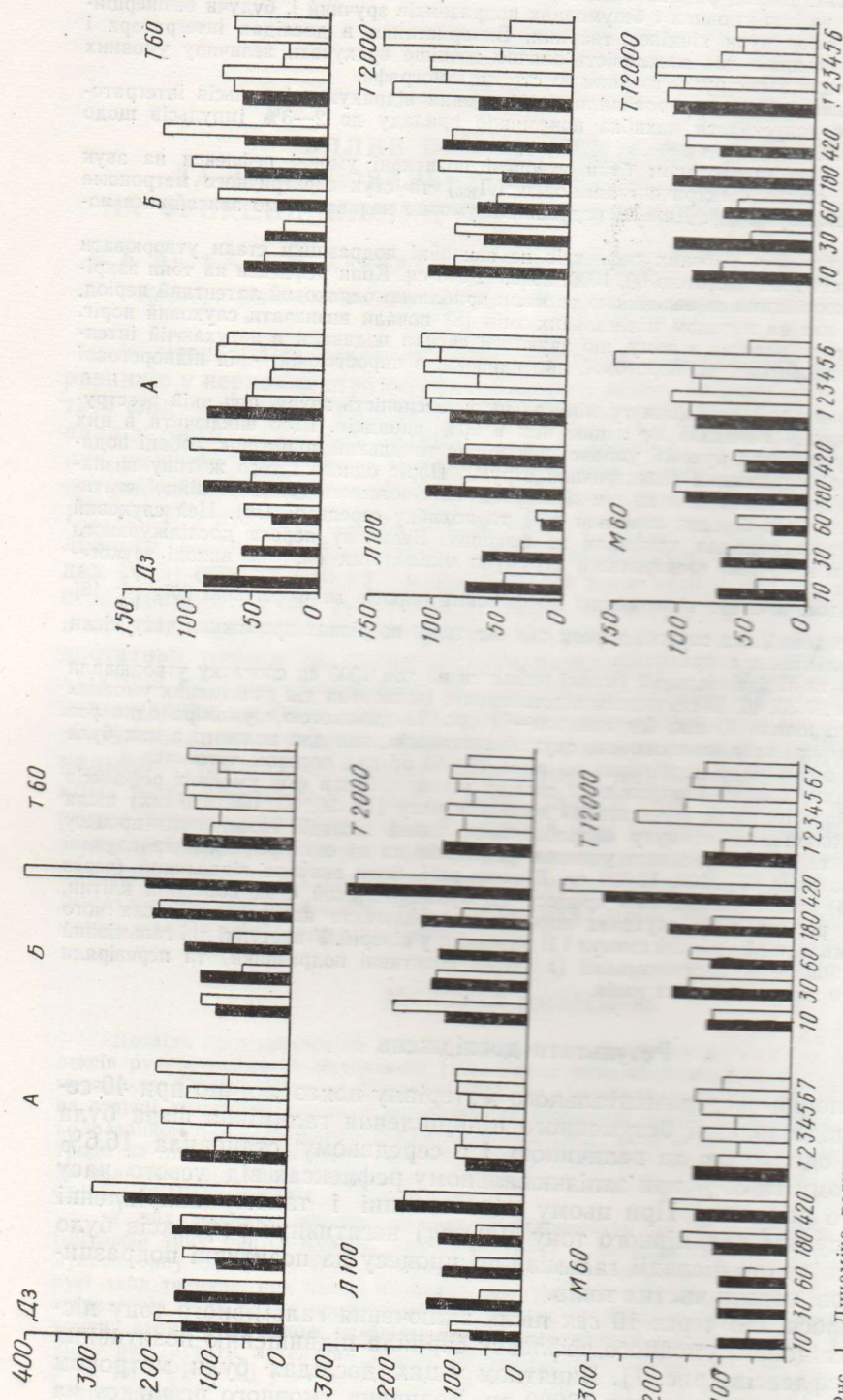


Рис. 1. Динаміка величини позитивних умовних рефлексів на звичайні подразники (А) і чисті тони (Б) під впливом стандартного умовного рефлексу на різних проміжках часу після виключення гальмівного подразника.

По вертикалі — величина рефлексу в електричних імпульсах, по горизонталі — час дослідження умовного рефлексу (секунди, дні). Чорні стовпчики — фон умовних рефлексів; білі стовпчики — величина умовного рефлексу після дії гальмівного подразника.

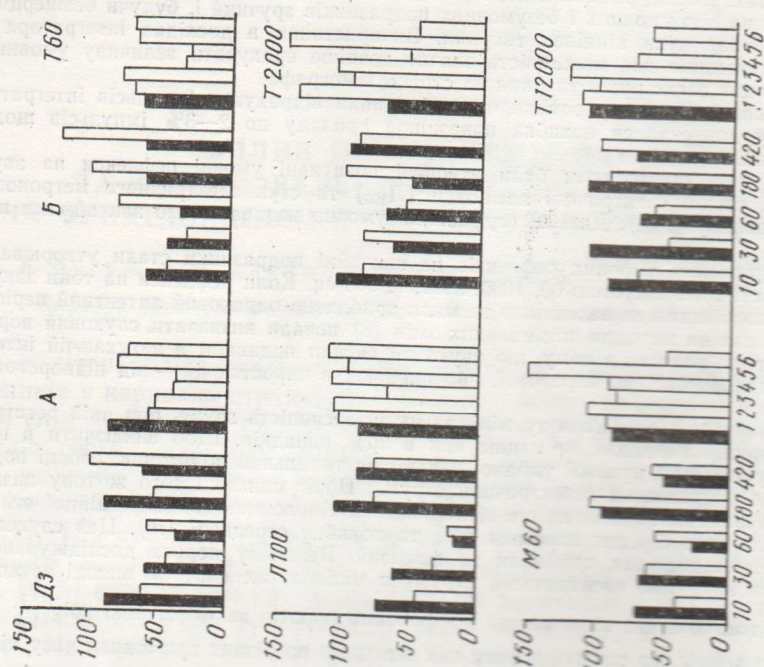


Рис. 2. Динаміка величини позитивних умовних рефлексів на звичайні подразники (А) і чисті тони (Б) під впливом стандартного умовного рефлексу на різних проміжках часу після виключення гальмівного подразника.

Умовні позначення див. рис. 1.

збільшення умовних рефлексів, ніж для звичайних подразників (в середньому 41% проти 33%). Максимальним воно було для позитивного тону 2000 гц (на 62% порівняно з фоновим його значенням).

Застосування позитивних рефлексів через 30 сек після гальмівного тону показало, що їх величини помітно знижувались, причому більш загальмованим виявився рефлекс на світловий подразник.

Дослідження умовних рефлексів на більших проміжках часу (60 сек) після дії гальмівного стимулу показало, що, за винятком рефлексів на дзвоник та тон 12 000 гц, вони залишалися нижче фонових. Умовні рефлекс на дзвоник і тон 12 000 гц відповідно підвищувались на 37 і 8%.

Рівень більшості умовних рефлексів через 420 сек після виключення гальмівного стимулу виявився підвищеним. Рефлекс на світло лампи та тон 2000 гц хоч і зменшились, однак, порівнюючи з рефlekсами, заереєстрованими в першому досліді, були в 1,5—2,5 раза вищими.

Післядія від слідового умовного рефлексу позначалася на позитивних рефlekсах і в наступні дні. Як і на малих інтервалах часу, тут також спостерігалися фазові зміни величини умовних рефlekсів. За винятком рефlekсу на світло лампи, умовні рефlekси на позитивні подразники через 24, 48 год були загальмовані. Більше всього (на 28—49%) позначався вплив гальмівного процесу на рефlekсах, утворених на дзвоник, метроном та тон 60 гц (на останні два подразники величина умовних рефlekсів на протязі всього періоду досліджень нижче фону). Зниження рефlekсу на тон 2000 гц було менш вагомим і ще меншим воно було на тон 12 000 гц (через 24 год рефлекс був знижений на 12%).

Слід відзначити, що рівень умовного рефlekсу на тон 2000 гц, як і рефlekсів на метроном та тон 60 гц, на протязі семи діб залишався нижче фону. Рефlekси на дзвоник, світло лампи та тон 12 000 гц в ряді дослідів ставили вище фонових, а до кінця досліджень були на рівні їх та вище.

Отже, післядія від гальмування в більшій мірі позначалася на світловому рефlekсі, ніж на звукових, але в зоровому аналізаторі вона була менш тривалою, ніж у слуховому.

Під впливом запізнювального гальмування при тому ж 40-секундному відставленні безумовного підкріплення умовнорефлекторна діяльність піддослідних тварин зазнавала приблизно таких самих фазових змін, як і під впливом слідового, але послідовне гальмування від запізнювального рефlekсу було більш вагомим (рис. 2), особливо на малих проміжках часу (через 10 сек) після виключення гальмівного тону. В цих дослідях послідовне гальмування було широко іррадіюваним, захоплювало як слуховий, так і зоровий аналізатори. Максимальним зниження рефlekсу було для лампи (47%), мінімальним для тону 2000 гц (23%). Через 30 сек після виключення гальмівного тону рефlekси були значно знижені. Однак вже через 60 сек для більшості подразників рефlekси були вищі фонового рівня в середньому на 70%. Винятком у даному разі були рефlekси на тони 2000 та 12 000 гц, які були нижчі фонових.

Якщо при цьому проміжку часу для згаданих подразників рефlekси були вищі фонових, то через 180 сек вони для дзвоника, лампи та тону 12 000 гц зменшились на 43,44 і 17%.

Через 420 сек під впливом запізнювального гальмування рефlekси почали помітно підвищуватися, за винятком рефlekсу на світло лампи і тон 2000 гц, які як і на коротких проміжках часу, були нижчі, ніж фонові.

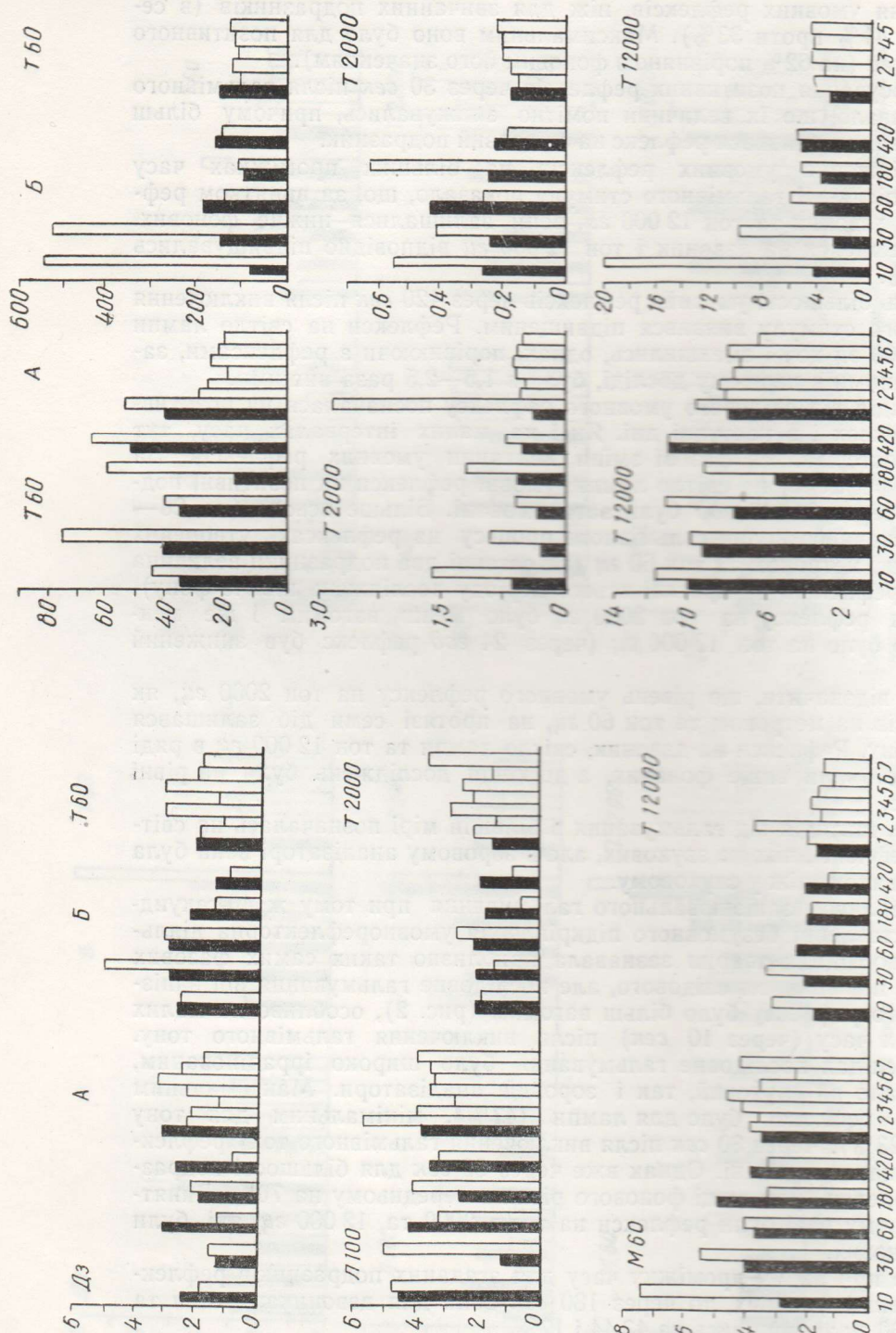


Рис. 3. Динаміка латентного періоду позитивних рефлексів на звичайні подразники (А) і чисті тони (Б) під впливом сльового умовного рефлексу на різних проміжках часу після виключення гальмівного подразника.

По вертикалі — латентний період в сек по горизонталі — час дослідження умовного рефлексу (секунди, дні). Чорні стовпчики — фон латентного періоду; білі — величина латентного періоду після дії гальмівного подразника.

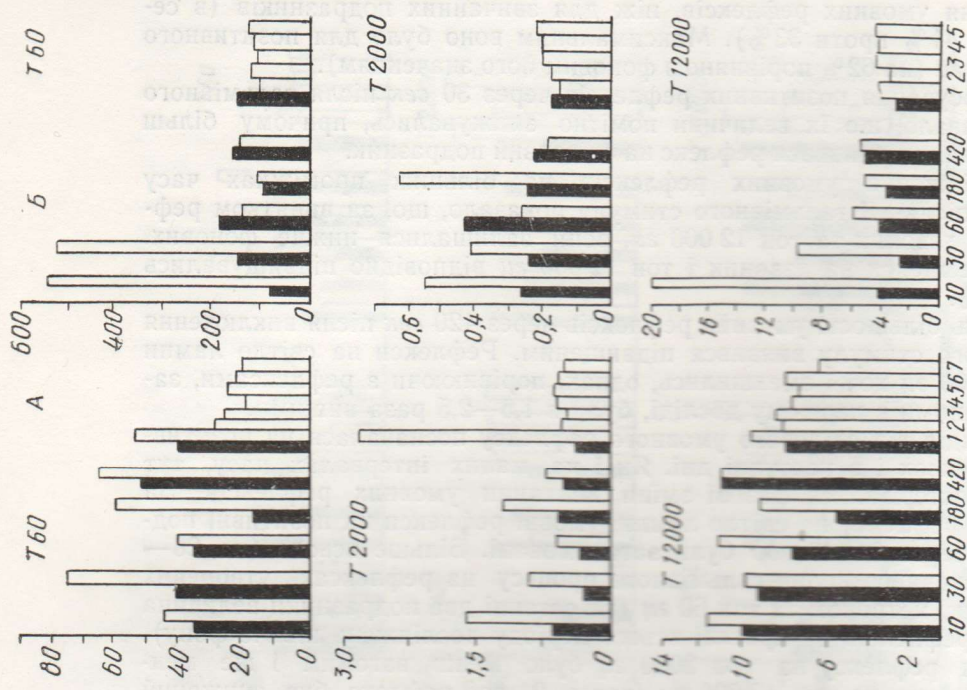


Рис. 4. Динаміка сльових порогів позитивних тонів під впливом сльового (А) і запізнювального (Б) гальмування на різних проміжках часу після виключення гальмівного подразника.

По вертикалі — величина сльового порогу в мілівольтах, по горизонталі — час дослідження умовного рефлексу. Чорні стовпчики — фон сльового порогу; білі — величина сльового порогу після дії гальмівного подразника.

Через 24 год рефлекс для більшості умовних подразників були вищі фонових, зареєстрованих у досліді напередодні перед застосуванням гальмівного тону. В наступні дні післядії від запізнювального умовного рефлексу викликала такі самі зміни функціонального стану обох аналізаторів, як і післядії від слідового.

Істотно відзначити, що в більшості випадків, коли під впливом запізнювального або слідового умовного гальмування позитивні рефлекс зменшувалися, їх латентні періоди збільшувалися і, навпаки, коли рефлекс збільшувалися, латентні періоди зменшувалися (рис. 3).

Отже, з наведених на рис. 1—3 даних знаходимо, що як слідове, так і запізнювальне гальмування утворені на один і той же гальмівний тональний подразник (тон 1000 *гц*), залишають після себе післядію, яка викликає фазові зміни умовнорефлекторної діяльності і зберігається в слуховому та зоровому аналізаторах протягом тривалого часу.

Дещо іншими були дані одержані при вивченні впливу післядії від цих видів внутрішнього гальмування на тональну чутливість слухового аналізатора. Слухові порогові позитивних тонів частотою 60, 2000 та 12000 *гц* на всіх проміжках часу після виключення гальмівних сигналів у більшості дослідів були вищими, ніж фонові (рис. 4). Причому, найбільш високими вони були на коротких проміжках (до 180 *сек*). Так, слуховий поріг тону 60 *гц* через 10 *сек* після дії гальмівного тону 1000 *гц* збільшився в разі слідового рефлексу на 25 %, запізнювального — на 700 %, для тону 2000 *гц* відповідно на 128 і 111 % та для тону 12 000 *гц* — на 18—370 %.

Цікаво відзначити, що на великих проміжках часу (через дві—сім діб) після виключення гальмівних подразників коливання тональної чутливості були незначними, і для тону 60 *гц* слухові порогові під впливом обох видів негативних рефлексів були нижчі від фонових значень. У межах тонів 2000 та 12 000 *гц* збудливість слухового аналізатора в ці дні була дещо нижчою, ніж фон.

Обговорення результатів досліджень

Аналіз експериментального матеріалу показав, що вплив гальмівного процесу від слідового та запізнювального рефлексів на позитивні умовні рефлексі неоднаковий. Якщо запізнювальне гальмування через 10 *сек* після виключення гальмівного сигналу викликало зменшення рефлексів, утворених на звичайні подразники та на чисті тони, то гальмівний процес від слідового рефлексу на цьому ж проміжку часу в більшості випадків приводив до підвищення їх. Істотно відзначити те, що для тонів 60 та 2000 *гц* воно було більш значним, ніж на звичайні звукові подразники (дзвоник, метроном) і світло лампи.

Можна припустити, що гальмівний процес від запізнювального рефлексу був менш концентрованим у місці виникнення, в зв'язку з чим більше іррадіював по корі великих півкуль головного мозку, тоді як гальмівний процес від слідового рефлексу був концентрованим і позитивно індукував. На більш великих проміжках часу, через 60 *сек* після виключення гальмівного тону, в більшості дослідів нам вдалось спостерігати протилежні взаємовідношення між цими нервовими процесами. В досліді із запізнювальним гальмуванням послідовне гальмування змінилося фазою позитивної індукції, а при слідовому — фаза позитивної індукції поступилася місцем послідовному гальмуванню. Про фазовий характер перебігу гальмівного процесу є дані в цілому ряді праць [1, 3, 6, 7, 10]. Припускають, що послідовне гальмування поширюється на всі наступні за гальмівним подразником рефлексі і в більшій мірі

воно виявляється на рефlekсах з того аналізатора, до якого адресується гальмо. Однак, за даними Лазуко [13, 14], послідовне гальмування, утворене на тон середньої частоти, в закріпленому стереотипі умовних подразників не поширювалось на інші подразники слухового аналізатора навіть у тих випадках, коли після диференціювального тону застосовувався інший звуковий подразник на протязі 5—6 досліdnих днів підряд. Послідовне гальмування впливало тільки на позитивний тон із асоціативної пари, застосований після диференціювання. За даними цього ж автора [14], особливістю чистого тону є локальний характер поширення послідовного гальмування в межах асоціативної пари. Послідовне гальмування в більшій мірі було в слуховій корі, коли диференціювальним тоном був тон 15 000 гц. Іррадіаційна хвиля захопила всі подразники стереотипу, однак і в цьому випадку автору не вдалося спостерігати поширення гальмівного процесу на світловий рефлекс.

На відміну від цих дослідів, у наших експериментах іррадіаційна хвиля гальмівного процесу від тонального слідового та запізнювального умовних рефлексів у більшій мірі захоплювала ті частини кори великих півкуль, до яких були адресовані позитивні подразники, за своєю фізіологічною дією менш подібні до гальмівного сигналу. Найвагомішим послідовне гальмування було в зоровому аналізаторі і в меншій мірі в частині слухової кори, відповідальній за сприймання тону 2000 гц. Цей тон за частотою близький до частоти гальмівного тону 1000 гц. Враховуючи дані ряду авторів [9, 10, 12, 18], слід було б чекати найбільшого впливу послідовного гальмування на цей тон, оскільки, згідно топічної карти локалізації частот, у слуховій корі ділянка цього тону розташована близько ділянки гальмівного тону. Між тим, під впливом як запізнювального, так і слідового рефлексів спостерігалось підвищення умовного рефлексу на тон 2000 гц і, особливо, на більш віддалених проміжках часу після виключення гальмівного тону (через одну добу і більше). Причому, все це більше відноситься до гальмування від запізнювального рефлексу, ніж від слідового.

Результати наших досліджень збігаються з даними деяких авторів [15, 22], яким вдалося спостерігати вплив гальмівного процесу на позитивні рефлекси не тільки на малих проміжках часу після включення гальмівних сигналів, але і на великих (на протязі кількох діб).

Спостереження за тональною чутливістю слухового аналізатора показали, що під впливом післядії від запізнювального та слідового умовного рефлексів у більшості дослідів вона знижувалась і тим більше, чим меншим був інтервал часу між дією гальмівного тону і моментом визначення слухового порогу досліджуваного тону. Враховуючи дані цього дослідження, ми вважаємо, що механізми впливу гальмівного процесу від утворених негативних рефлексів на тональну чутливість слухового аналізатора та величину позитивних рефлексів різні, до того ж рівень тональної чутливості слухового аналізатора залежить від часу її дослідження після виключення гальмівних подразників. Якщо на фоні внутрішнього гальмування слухові пороги досліджуваних тонів під впливом гальмівного процесу по мірі закріплення негативних рефлексів зменшувались [4, 5], то на малих інтервалах вони трохи підвищувались. Отже, тональна чутливість слухового аналізатора під впливом внутрішнього гальмування зазнає, як і позитивні рефлекси, фазових змін з тенденцією до поступового її підвищення. Це підвищення, на нашу думку, проходить за принципом позитивної індукції, яка в даному разі виявляється в тонічних, стаціонарних змінах загального функціонального стану слухової області кори великих півкуль.

Висновки

1. Післядія від слідового та запізнювального умовних рефлексів, утворених на один і той же тон 1000 *гц*, викликає фазові зміни позитивних рефлексів, які зберігаються в слуховому та зоровому аналізаторах на протязі кількох днів.

2. Послідовне гальмування від слідового та запізнювального умовних рефлексів більше впливало на позитивний світловий подразник, ніж на звуковий, але його вплив на нього був менш тривалим, ніж на звуковий.

3. На відміну від позитивних умовних рефлексів тональна чутливість слухового аналізатора під впливом внутрішнього гальмування зазнавала менш помітних коливань. Слухові пороги чистих тонів на коротких проміжках часу (10, 30, 60, 180, 420 *сек*) після виключення гальмівного сигналу здебільшого були вищі від фонових (до включення гальмівного тону 1000 *гц*), а на більш тривалих (на протязі 5—7 днів) — близькі до фонових або нижчі за них.

Література

1. Анохин П. К.— В кн.: Электрофизиол. анализ условного рефлекса, М., Медгиз, 1938.
2. Асратян Э. А.— Журн. высш. нервн. деят., 1969, 19, 2, 195.
3. Босый М. К.— К физиол. последоват. торможения. Автореф. дисс., К., 1959.
4. Босый М. К., Давиденко И. М.— Журн. высш. нервн. деят., 1969, 19, 2, 243.
5. Босый М. К., Давиденко И. М.— Журн. высш. нервн. деят., 1971, 21, 4, 712.
6. Васечко Т. В.— Физиол. журн. УРСР, 1967, 13, 3, 301.
7. Васечко Т. В.— О состоянии основных нервных процессов при следовом рефлекс. Автореф. дисс., К., 1972.
8. Гершун Г. В.— В кн.: Физиол. методы исслед. в клинич. практике, М., Медгиз, 1959.
9. Кашеренинова И. А.— Матер. по изуч. условных слюнных рефлексов на механич. раздражители у собаки. Дисс., СПб., 1908.
10. Кратин Ю. Г.— Электрофизиол. характеристика внутрен. условного тормож., Автореф. дисс., Л., 1966.
11. Коган А. Б.— В сб.: Центр. и периферич. механизмы нервной деят., Ереван, 1966.
12. Купалов П. С.— В сб.: Физиол. нервных процессов, К., 1955.
13. Лазуко Н. Н.— Журн. высш. нервн. деят., 1964, 14, 2, 296.
14. Лазуко Н. Н.— Журн. высш. нервн. деят., 1966, 16, 3, 444.
15. Лапина И. А.— В сб.: Труды XVI совещ. по пробл. высш. нервн. деят., М., 1953, 121.
16. Майоров Ф. П.— Труды физиол. лабор. акад. И. П. Павлова, 1940, 9, 834.
17. Манина А. А., Хананашвили М. М., Лазуко Н. Н.— Журн. высш. нервн. деят., 1971, 21, 4, 686.
18. Понизовский Н. П.— Последоват. тормож. после диффер. и условного тормоза на разные условные рефлексы. Дисс., СПб., 1913.
19. Протопопов В. П.— О сочетательной двигат. реакции на звуковые раздражит., Дисс., СПб., 1909.
20. Саркисов С. А.— Нейрохирургия и психиатрия, 1968, 68, 8, 816.
21. Скипин Г. В., Шаров Е. В., Шарова Е. В.— Журн. высш. нервн. деят., 1963, 13, 1, 177.
22. Харченко П. Д.— Запаздывающие условные рефлексы. Автореф. дисс., Л., 1957.

Надійшла до редакції
9.IX 1974 р.

INFLUENCE OF ATEREFFECT OF TRACE AND RETARDED CONDITIONED REFLEXES ON FUNCTIONAL STATE OF AUDITORY ANALYZER

M. K. Bosyi, I. N. Davydenko, E. D. Evtushenko, S. V. Furtatova

Department of Human and Animal Physiology, Pedagogical Institute, Cherkassy

Summary

The tonal sensitivity of the auditory analyzer and conditioned-reflex activity as affected by a successive inhibition of the trace and retarded conditioned reflexes was studied in dogs by the motor-defensive procedure. Aftereffect from the trace and retarded conditioned reflexes with a sufficient concentration of the inhibitory process evokes phase changes in the value of positive reflexes which are preserved in the auditory and visual analyzers for some days. The changes in excitability of the auditory analyzer under the influence of aftereffect from these types of internal inhibition underwent less developed fluctuations and the auditory thresholds in the short periods of time after application of the inhibitory tone were in most cases higher than the background ones and in longer periods — close to the background ones.