

УДК 612.821.6

Е. Д. Евтушенко

ИЗМЕНЕНИЕ ВОЗБУДИМОСТИ СЛУХОВОГО АНАЛИЗАТОРА СОБАК ПОД ВЛИЯНИЕМ СЛЕДОВЫХ РЕФЛЕКСОВ, ОБРАЗОВАННЫХ НА ЧИСТЫЙ ТОН НЕПОСРЕДСТВЕННЫМ ПУТЕМ

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют о разнице в скорости проявления, упрочения, стойкости следовых рефлексов, образованных разными путями. Ранее нами [2] была исследована динамика возбудимости корковых клеток слухового анализатора в условиях тренировки следовых тональных рефлексов, образованных постепенным путем (из наличных рефлексов).

Задачей настоящих исследований было изучить динамику возбудимости слуховых корковых клеток под влиянием следовых тональных рефлексов, образованных непосредственно.

Методика исследований

Опыты проводились на трех взрослых собаках возрастом 1—5 лет в звукоизолированной камере условных рефлексов двигательного-оборонительной методикой [12]. Количественную оценку и графическую регистрацию двигательных рефлексов осуществляли по методике Скипина—Шарова—Шаровой [13]. В экспериментальную установку были включены: интегратор электрических импульсов типа Бейтса—Куппера, соединенный с потенциометром, ось которого с помощью системы рычагов прокручивалась при движении конечности животного, 2 электромеханических счетчика типа ССЭШ-63.

Графическая регистрация двигательной реакции, действия условных и безусловных раздражителей и времени проводилась на ленте кимографа. Звукогенератор сигналов типа ЗГ-18 генерировал чистые тоны (60—12000 Гц), которые подавались через электромагнитный динамик ЗГД-36, а в отдельных сериях опыта — через телефон ТДС-1 («Октава-1») в камеру. Безусловным раздражителем был электрический ток сверхпороговой силы (0,1—0,4 мА). Продолжительность действия условных наличных раздражителей составляла 10 с, безусловного, который подавался автоматически через точечные электроды на левую переднюю конечность собаки, — 1 с.

У животных сначала вырабатывали наличные условные рефлексы на чистые тоны (60, 300, 500, 800, 2000, 6000, 10000 и 12000 Гц). Положительный рефлекс считался выработанным, если двигательная условная реакция животного была постоянной по величине и имела приблизительно одинаковый латентный период. Затем, подавая чистый тон в возрастающей интенсивности (от подпороговой к пороговой) [6], устанавливали фоновые слуховые пороги для каждого из тонов и, кроме того, для тона 1000 Гц (в качестве условного наличного раздражителя этот тон нами не применялся, в отличие от других тонов). В момент определенной интенсивности того или иного тона появляется условнорефлекторная двигательная реакция. За слуховой порог принимали ту минимальную интенсивность звука (ее оценивали напряжением электрического тока, в мВ), при которой проявлялась условнорефлекторная двигательная реакция (движение конечности, настораживание, поворот головы в сторону слышимого звука, лай и т. д.). После установления фоновых слуховых порогов образовывали следовой условный рефлекс непосредственным путем на тон 1000 Гц, т. е. этот тон сразу стал подаваться со следовой паузой (10, 30, 40 с) и подкрепляется безусловным раздражителем [7, 10].

Интенсивность всех звуковых условных раздражителей, в том числе и следового, поддерживалась на уровне 45—50 дБ над порогом слышимости человека и ежедневно контролировалась шумомером.

Интервалы между подачей наличных и следового условных раздражителей составляли 2—3 мин. Опыты проводились регулярно в первой половине дня, продолжительность опыта 30—40 мин.

Об изменении возбудимости слухового анализатора под влиянием следовых рефлексов судили по изменениям слуховых порогов, выраженным в децибеллах.

Результаты исследований

Уже в первые дни выработки следовых условных рефлексов (15—20 применение следового сигнала с 10 с паузой) слуховые пороги чистых тонов изменялись. Из табл. 1 видно, что слуховые пороги тонов 60 и 300, 10000 и 12000 Гц снижались (от

0,2 до 5,02 дБ). Несколько пониженными (на 0,6 дБ) были слуховые пороги следового тона. Слуховые пороги других исследуемых тонов (500, 800 и 2000, 6000 Гц) в эти дни опытов повышались по сравнению с фоновыми от 0,08 до 5,6 дБ. Значительнее всего повысились в этих условиях опытов слуховые пороги для тонов 800 и 2000 Гц.

Таблица 1
Изменение слуховых порогов у собак в процессе тренировки образованного непосредственным путем следового рефлекса на чистый тон с 10 следовой паузой

Условный раздражитель, Гц	Слуховой порог				
	до применения следового раздражителя, в мВ (фон)	через 15—20 применений следового раздражителя		через 100—120 применений следового раздражителя	
		в мВ $M \pm m$	в дБ	в мВ $M \pm m$	в дБ
60	42,3 $\pm$ 2,1	24,06 $\pm$ 3,8*	-5,02	223,6 $\pm$ 4,0	+14,4
300	6,64 $\pm$ 0,6	6,41 $\pm$ 0,78	-0,2	8,9 $\pm$ 1	+2,2
500	2,26 $\pm$ 0,25	2,33 $\pm$ 0,15	+0,08	2,72 $\pm$ 0,38	+1,4
800	0,70 $\pm$ 0,09	1,35 $\pm$ 0,13*	+5,6	2,7 $\pm$ 0,36*	+11,5
1000	0,29 $\pm$ 0,03	0,27 $\pm$ 0,03	-0,6	0,54 $\pm$ 0,03*	+5,3
2000	0,22 $\pm$ 0,01	0,43 $\pm$ 0,06*	+5,4	0,77 $\pm$ 0,1*	+10,0
6000	0,68 $\pm$ 0,06	0,83 $\pm$ 0,05*	+1,4	0,78 $\pm$ 0,04	+1,3
10000	2,9 $\pm$ 0,3	2,06 $\pm$ 0,28*	-3,09	2,7 $\pm$ 0,24	-0,6
12000	11,8 $\pm$ 1,2	7,42 $\pm$ 0,64*	-4	11,4 $\pm$ 1,9	-0,35

Примечание. Во всех таблицах отсчет количества применений следового раздражителя с каждой новой паузой начинался с 1; «—» снижение, «+» повышение слуховых порогов *—статистически достоверные различия.

Таблица 2
Изменение слуховых порогов у собак в процессе тренировки образованного непосредственным путем следового рефлекса на чистый тон с 30 с следовой паузой

Условный раздражитель, Гц	Слуховой порог				
	до применения следового раздражителя, в мВ	через 100—120 применений следового раздражителя		через 200—220 применений следового раздражителя	
		в мВ $M \pm m$	в дБ	в мВ $M \pm m$	в дБ
60	42,3 $\pm$ 2,1	83,7 $\pm$ 12,6*	+5,8	28 $\pm$ 4,7*	-3,6
300	6,64 $\pm$ 0,6	8,0 $\pm$ 2,7	+1,4	6,5 $\pm$ 0,9*	-0,6
500	2,26 $\pm$ 0,25	0,51 $\pm$ 0,05*	-13	0,88 $\pm$ 0,09*	-8,4
800	0,70 $\pm$ 0,09	0,78 $\pm$ 0,09	+0,9	1,06 $\pm$ 0,2	+3,5
1000	0,29 $\pm$ 0,03	0,33 $\pm$ 0,05	+0,8	0,26 $\pm$ 0,02	-1
2000	0,22 $\pm$ 0,01	0,26 $\pm$ 0,07	+0,8	0,59 $\pm$ 0,1	+8,3
6000	0,68 $\pm$ 0,06	0,29 $\pm$ 0,03*	-7,5	1,02 $\pm$ 0,3	+2,8
10000	2,9 $\pm$ 0,3	0,45 $\pm$ 0,08*	-16,4	0,98 $\pm$ 0,2*	-9,6
12000	11,8 $\pm$ 1,2	6,5 $\pm$ 0,8*	-14,8	5,3 $\pm$ 0,7*	-7,1

Дальнейшая тренировка следового рефлекса на тон 1000 Гц с этой же 10 с паузой (100—120 применение) привела к снижению слуховых порогов тонов 10000 и 12000 Гц (соответственно на 0,6 и 0,35 дБ). Слуховые же пороги большинства тонов (60 и 300, 500, 800, 1000, 2000 и 6000 Гц) повышались от 1,3 до 14,4 дБ. Слуховой порог следового тона при этом стал выше фонового на 5,3 дБ, а тонов 800 и 2000 Гц соответственно на 11,5 и 10 дБ. Больше всего повысились слуховые пороги тона 60 Гц—на 14,4 дБ. Тренировка следового рефлекса с более продолжительной паузой (30 с) приводит к дальнейшим изменениям слуховых порогов. Из табл. 2 видно, что через 100—120 применений следового раздражителя слуховые пороги положительных тонов 500 и 6000, 10000 Гц, а также 12000 Гц снизились в сравнении с фоновыми на 7,5—16,4 дБ. Максимальное снижение порогов наблюдалось в области тона 10000 Гц (на 16,4 дБ), а также тона 12000 Гц (на 14,8 дБ). В области следового тона и тонов 800 и 2000 Гц слуховые пороги повысились на 0,8—0,9 дБ. Выше фона остались слуховые пороги тонов низкой частоты 60 и 300 Гц (на 3,8 и 1,4 дБ).

Через 200—220 большинства наличных 12000 Гц), условного 800 и 2000 Гц повысились. При 40 с отставания положительных тонов пороги тонов 500, 6000 с фоновыми на 0,2—1 дБового тона и тона 2000

Проведенное исследование возбудимости слухового раздражителя анализатора.

По ряду данных исследования условного следового рефлекса наблюдается внутреннее торможение, усиливается и концентрация

Изменение слуховых порогов непосредственным

Условный раздражитель, Гц

60
300
500
800
1000
2000
6000
10000
12000

В наших опытах тренировки приводит к снижению возбудимости слухового анализатора (с остальными опытами) по сравнению с клетками (до 15—16 дБ). Это подтверждается данными [2] и подтверждается свойствами и в условиях его исследования. В многих нервных клетках. В слуховых участках в области восприятия следового тона возбудимости, т. е. возбудимости, что в период образования слухового анализатора в наибольшей мере проявляется. Принимая во внимание, что повышение возбудимости произошло в результате длительного воздействия, следует заметить, что в пер-

Через 200—220 применений тона 1000 Гц с этой же паузой слуховые пороги большинства наличных тональных раздражителей (60, 300 Гц, а также 500 и 10000, 12000 Гц), условного следового тона снизились на 0,6—9,6 дБ. Слуховые пороги тонов 800 и 2000 Гц повысились на 3,5 и 8,3 дБ.

При 40 с отставлении безусловного раздражителя от условного слуховые пороги положительных тонов продолжали изменяться. Из табл. 3 видно, что слуховые пороги тонов 500, 6000 и 10000 Гц, а также 800 и 12000 Гц снизились по сравнению с фоновыми на 0,2—11,8 дБ. Слуховые пороги тонов низкой частоты 60 и 300 Гц, следового тона и тона 2000 Гц стали выше фоновых на 0,59—12,6 дБ.

Обсуждение результатов исследований

Проведенное исследование показывает, что уже в первые дни применения следового раздражителя изменяются слуховые пороги, а значит, и возбудимость слухового анализатора.

По ряду данных [7, 8, 10, 14], при следовых условных рефlekсах во время действия условного следового раздражителя и на начало следовой паузы развивается внутреннее торможение. По мере тренировки следового рефlekса тормозной процесс усиливается и концентрируется.

Таблица 3

Изменение слуховых порогов у собак в процессе тренировки образованного непосредственным путем следового рефlekса на чистый тон с 40 с следовой паузой

Условный раздражитель, Гц	Слуховой порог		
	до применения следового раздражителя, в мВ	через 100—120 применений следового раздражителя	
		в мВ $M \pm m$	в дБ
60	42,3±2,1	45,4±6,0	+0,59
300	6,64±0,6	8,6±1,0	+1,58
500	2,26±0,25	1,2±0,11*	-5,5
800	0,70±0,09	0,69±0,1	-0,2
1000	0,29±0,03	0,48±0,11	+4,08
2000	0,22±0,01	0,95±0,12*	+12,6
6000	0,68±0,06	0,25±0,06*	-8,8
10000	2,9±0,3	0,93±0,27*	-11,8
12000	11,8±1,2	4,8±0,6*	-7,9

В наших опытах тренировка следового рефlekса с 10 с паузой, в основном, приводит к снижению возбудимости слухового анализатора. Перевод рефlekса на 30 с паузу и тренировка его в этих условиях способствует максимальному (по сравнению с остальными опытами) повышению тональной чувствительности слуховых корковых клеток (до 15—16 дБ). Эти данные являются дополнением выполненных ранее исследований [2] и подтверждением предположения о том, что тормозной процесс, независимо от вида рефlekса, а также способа его образования, проявляет одни и те же свойства и в условиях его достаточной концентрации может повышать возбудимость многих нервных клеток. В наших опытах значительно всего повышалась возбудимость слуховых участков в области восприятия тонов 500 и 6000—12000 Гц. В области же восприятия следового тона и тонов 800 и 2000 Гц слуховые пороги часто были повышенными, т. е. возбудимость была пониженной. Учитывая эти данные, можно считать, что в период образования и тренировки следового рефlekса повышение возбудимости слухового анализатора обусловлено развитием положительной индукции, которая в наибольшей мере проявлялась в зоне восприятия тонов 500 и 6000—12000 Гц.

Принимая во внимание данные отдельных авторов [1, 5, 11], можно было бы думать, что повышение возбудимости слуховой коры в области ряда чистых тонов произошло в результате длительного применения их (чистых тонов) в опытах. Однако следует заметить, что в период образования следовых рефlekсов положительные ус-

