

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

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, упрочнения, 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 двигательно-оборонительной методикой [12]. Количественную оценку и графическую регистрацию двигательных рефлексов осуществляли по методике Скилина — 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 безусловенных 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 условно-рефлекторная двигательная реакция. За слуховой порог принимали ту минимальную интенсивность звука (ее оценивали напряжением электрического тока, в мВ), при которой проявлялась условно-рефлекторная двигательная реакция (движение конечности, настороживание, 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 подкреплялся 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 ежеминутно контролировалась шумометром.

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 применения следового сигнала с 10 с паузой) слуховые пороги чистых тонов изменились. 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	до применения следового раздражителя, в мВ (фон)	Слуховой порог			
		через 15—20 применений следового раздражителя		через 100—120 применений следового раздражителя	
		в мВ $M \pm t$	в дБ	в мВ $M \pm t$	в дБ
60	42,3 ± 2,1	24,06 ± 3,8*	-5,02	223,6 ± 4,0	+14,4
300	6,64 ± 0,6	6,41 ± 0,78	-0,2	8,9 ± 1	+2,2
500	2,26 ± 0,25	2,33 ± 0,15	+0,08	2,72 ± 0,38	+1,4
800	0,70 ± 0,09	1,35 ± 0,13*	+5,6	2,7 ± 0,36*	+11,5
1000	0,29 ± 0,03	0,27 ± 0,03	-0,6	0,54 ± 0,03*	+5,3
2000	0,22 ± 0,01	0,43 ± 0,06*	+5,4	0,77 ± 0,1*	+10,0
6000	0,68 ± 0,06	0,83 ± 0,05*	+1,4	0,78 ± 0,04	+1,3
10000	2,9 ± 0,3	2,06 ± 0,28*	-3,09	2,7 ± 0,24	-0,6
12000	11,8 ± 1,2	7,42 ± 0,64*	-4	11,4 ± 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	до применения следового раздражителя, в мВ	Слуховой порог			
		через 100—120 применений следового раздражителя		через 200—220 применений следового раздражителя	
		в мВ $M \pm t$	в дБ	в мВ $M \pm t$	в дБ
60	42,3 ± 2,1	83,7 ± 12,6*	+5,8	28 ± 4,7*	-3,6
300	6,64 ± 0,6	8,0 ± 2,7	+1,4	6,5 ± 0,9*	-0,6
500	2,26 ± 0,25	0,51 ± 0,05*	-13	0,88 ± 0,09*	-8,4
800	0,70 ± 0,09	0,78 ± 0,09	+0,9	1,06 ± 0,2	+3,5
1000	0,29 ± 0,03	0,33 ± 0,05	+0,8	0,26 ± 0,02	-1
2000	0,22 ± 0,01	0,26 ± 0,07	+0,8	0,59 ± 0,1	+8,3
6000	0,68 ± 0,06	0,29 ± 0,03*	-7,5	1,02 ± 0,3	+2,8
10000	2,9 ± 0,3	0,45 ± 0,08*	-16,4	0,98 ± 0,2*	-9,6
12000	11,8 ± 1,2	6,5 ± 0,8*	-14,8	5,3 ± 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 наличны 12000 Гц), условного 800 и 2000 Гц повысили. При 40 с отставанием положительных тонов пороги тонов 500, 6000 с фоновыми на 0,2—1 дБ. Тонового тона 2000

Проведенное исследование раздражителя изменило анализатора.

По ряду данных свойства условного следового раздражителя внутреннее торможение усиливается и концентрируется на следовом раздражителе.

Изменение слуховых порогов непосредственным

Условный раздражитель, Гц
60
300
500
800
1000
2000
6000
10000
12000

В наших опытах тренировка приводит к снижению возбудимости паузы и тренировка его в сравнении с остальными опытами проводится (до 15—16 дБ). Это подтверждено данным [2] и подтверждено смысла рефлекса, а свойства и в условиях его многих нервных клеток. В области слуховых участков в области восприятия следового тона усиленными, т. е. возбудимостью, что в период образования мости слухового анализатора в наибольшей мере проявляется.

Принимая во внимание, что повышение возбудимости произошло в результате длительной тренировки, следует заметить, что в первые

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 рефлексах во время действия условного следового раздражителя и на начало следовой паузы развивается внутреннее торможение. По мере тренировки следового рефлекса тормозной процесс усиливается и концентрируется.

Таблица 3

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

Условный раздражитель, Гц	до применения следового раздражителя, в мВ	Слуховой порог	
		через 100—120 применений следового раздражителя	в мВ $M \pm m$
		в мВ	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 рефлекса с 10 с паузой, в основном, приводит к снижению возбудимости слухового анализатора. Перевод рефлекса 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 рефлекса, 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 рефлекса 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 рефлексов положительные ус-

ловные тональные раздражители не подавались. Таким образом, наблюдаемые изменения могли произойти только под влиянием тормозного процесса.

Результаты наших опытов согласуются с данными других авторов [3, 4], которые показали, что по мере выработки тормозного процесса происходит повышение возбудимости кортикальных структур сигнального анализатора. Показано [4], что пороги вызванных потенциалов на фоне стойкого условного торможения на звуковой сигнал снижались в среднем на 5 дБ. В других опытах [3] выработка дифференцировки также способствовала снижению порогов первичного ответа коры больших полушарий.

Учитывая данные, полученные нами раньше [9], можно считать, что концентрация тормозного процесса при следовых рефлексах, образованных непосредственным путем, происходит довольно быстро и достигает своего максимума при тренировке следового рефлекса с 30 с паузой (а не с более короткой или более продолжительной).

Выводы

1. По мере тренировки образованных непосредственно на чистый тон следовых рефлексов с 30 и 40 с паузами возбудимость слухового анализатора повышается.

2. Повышение возбудимости слухового анализатора больше всего проявляется в зоне восприятия тонов 500, 6000—12000 Гц и в условиях тренировки следового рефлекса с 30 с паузой.

3. В области восприятия следового тона 1000 Гц, тонов 800 и 2000 Гц, а также в условиях тренировки следового рефлекса с 10 с паузой возбудимость слухового анализатора снижается.

Список литературы

1. Алексеенко Н. Ю., Блинков С. М. Условные реакции на кожные раздражители у человека при одностороннем очаговом поражении теменной доли большого мозга.— Тр. Ин-та высш. нерв. деятельности. Сер. физиология, М., 1955, т. 1, с. 235—246.
2. Боський М. К., Давиденко И. М., Евтушенко Е. Д., Фуратова С. В. Изменение тональной чувствительности слухового анализатора при запаздывающем и следовом торможении.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1973, 24, № 3, с. 566—570.
3. Ванецян Г. Л. Электрофизическое изучение возбудимости проекционных структур условного звукового раздражителя: Автoref. дис. ... канд. мед. наук.— М., 1968.— 15 с.
4. Гасанов У. Г. Внутреннее торможение.— М.: Наука, 1972.— 144 с.
5. Гершуни Г. В. Общие результаты исследования деятельности звукового анализатора человека при помощи разных реакций.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1957, 7, № 1, с. 13—24.
6. Гершуни Г. В. Методы исследования функции звукового анализатора.— В кн.: Физиологические методы исследований в клинической практике. М.: Медицина, 1959, с. 349—406.
7. Гроссман Ф. С. Материалы к физиологии следовых условных рефлексов: Автoref. дис. ... д-ра мед. наук.— СПб, 1908.— 38 с.
8. Добровольский В. М. О пищевых следовых рефлексах: Автoref. дис. ... д-ра мед. наук.— СПб, 1911.— 40 с.
9. Евтушенко Е. Д. Влияние внутреннего торможения следовых условных рефлексов на функциональное состояние слухового анализатора: Автoref. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1976.— 20 с.
10. Ковтун А. П. Взаимоотношение процессов возбуждения и торможения при следовых условных рефлексах: Автoref. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1958.— 15 с.
11. Марусева А. М., Чистович Л. А. Об изменении деятельности звукового анализатора человека под влиянием словесных воздействий, применявшихся в экспериментах по физиологии органов чувств.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1954, 4, с. 265—473.
12. Протопопов В. П. О сочетательной двигательной реакции на звуковые раздражители. Автoref. дис. ... д-ра мед. наук.— СПб, 1909.— 39 с.
13. Скипин Г. В., Шаров А. С., Шарова Е. В. Методика численных измерений и графической регистрации двигательных условных рефлексов.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1965, 15, № 1, с. 177—181.
14. Топоркова Л. А. О некоторых особенностях дыхательных следовых условных рефлексов у кошек.— Журн. высш. нерв. деятельности, 1961, 11, № 3, с. 718—722.

Кафедра зоологии

Нежинского педагогического института

Поступила в редакцию

26.05.80

УДК 612.36.015.31:612.018

О ВЛИЯНИИ НА ТРЕНЕРИРОВКУ

Основным органом, питающим в кровь при [2, 3]. Установлено [1, ся увеличением натрийных канальцах. В посланное действие натрия лено [4, 6], что натрий тонкой кишке крысы. Е просвет кишки. Однако тора на транспортную фу

Мы изучали всасывание изолированном отрез

Опыты проведены в яицном пищевом рационе, ограничивали. Транспорт вывернутых и лигированных Для этого животных делают кишки производили (состав в миллимолях: NaHCO_3 —5; NaH_2PO_4 —1 рН—7,4 и постоянной азот для изучения транспорта натрия стенкой кишки этой функции кишечного кишки. Взвешивание проходит период уравновешивания вали до постоянной массы крови, содержащей разделять крыс до и после увеличения внутривенного введения (тела), которую добавляют транспорта воды и натрия, наркотизированы кишки раствором хлорида с помощью перфузии оттекающей жидкости. Результатирующий поток элита вдо и после перфузии фузата.

Проведено четыре серии всасывания воды и электролитов у животных, увеличивали от массы тела изотонической терапии [7, 12, 15], сод. В III серии животным вводят крыс. Эта серия экспериментов животным вводили в вену, которым предварительно способом.

Концентрацию электролитов в полученных результатах обнаружено, что вывернутые

Резуль-

таты. При инкубации изолированных установлена, что вывернутые способными в течение всего