

УДК 612.821.6 + 612.822.3

**РОЛЬ АНАЛИЗАТОРОВ УСЛОВНОГО И БЕЗУСЛОВНОГО
РАЗДРАЖЕНИЙ В ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЕ
УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА**

В. Б. ШВЫРКОВ и Б. Н. БЕЗДЕНЕЖНЫХ

Институт психологии Академии наук СССР, Москва

Поведение организмов постоянно обогащается новыми приспособительными реакциями. Со времени открытия И. П. Павловым условных рефлексов в основе каждого нового — условнорефлекторного — акта видели «дугу» того или иного безусловного рефлекса. Условный же рефлекс представлялся как переход возбуждения из анализатора условного раздражителя в ту или иную часть дуги безусловного рефлекса.

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные поискам «проторения пути» и «замыкания связей», эти процессы в нервной системе не были обнаружены. Напротив, было показано, что «...чем чаще используется синаптический путь, тем менее проводимым он становится» [8]; с другой стороны, уже давно установлено, что и без выработки условного рефлекса любой сигнал может «иметь доступ» в любую структуру мозга [9, 13].

Работами П. К. Анохина и его учеников было показано, что даже простые безусловные реакции представляют собой интегрированные акты и не могут быть объяснены линейным проведением возбуждения от рецепторов к эффекторам [1, 2, 4]. В настоящее время очевидно, что процессы обработки сенсорной информации и организации поведенческого акта слишком сложны, чтобы их можно было описать только в терминах возбуждения анализаторов или двигательных центров. Самого представления об очагах возбуждения, между которыми должна установиться «нервная связь», уже недостаточно, поскольку оно не отражает ни специфики, ни организации, ни смысла процессов, происходящих в очаге.

При системном подходе к анализу механизмов условного рефлекса изменяется сама постановка проблемы. Если условная и безусловная реакции организуются не как «дуги» соответствующих рефлексов, а как функциональные системы, то вопрос о замыкании связи между ними не имеет физиологического смысла. Организм действительно «улавливает» временную связь между двумя раздражителями и организует условную реакцию с учетом будущего подкрепления, как это было установлено И. П. Павловым; однако условная реакция представляет собой не копию безусловного рефлекса, а новую интеграцию, новую функциональную систему, организованную для получения определенного результата, который и выполняет роль системообразующего фактора [4, 5]. При этом функциональные системы условной и безусловной реакций могут быть одинаковыми только в том частном случае, когда одинаковы их цели и результаты, т. е. системообразующие факторы. Проблема, следовательно, состоит в том, чтобы вскрыть механизмы интеграции различных мозговых процессов в единую функциональную систему нового поведенческого акта, формирующуюся для достижения определенного резуль-

тата и под воздействием этого результата, а не за счет совпадения во времени условного и безусловного возбуждений.

Согласно теории П. К. Анохина [1—5], функциональная система любого целостного поведенческого акта, в том числе и условнорефлекторного, непременно включает механизмы афферентного синтеза, принятия решения, формирования акцептора результатов действия, мобилизации нервных элементов, осуществляющих программу действия, реализации действия и получения результата, формирования обратной афферентации от достигнутых результатов, и, наконец, сличения параметров этой афферентации с акцептором результатов действия. Нейрофизиологические механизмы именно этих процессов и должны быть объектом исследования при системном подходе к проблеме формирования новых поведенческих актов — условных рефлексов.

Наиболее заметный феномен, сопровождающий выработку условного рефлекса,— трансформация вызванных потенциалов в анализаторе условного сигнала и их появление в корковом пункте подкрепления (обзорные работы [11, 17, 18, 30]). Этот феномен часто трактуется как проявление «замыкания связи и проведения возбуждения» между анализаторами и «очагами возбуждения» — точка зрения, которая основывается на представлении о вызванном потенциале только как о показателе возбуждения в определенной структуре. Однако функциональная неоднозначность различных компонентов вызванных потенциалов [22, 28, 30], гетерогенность восходящих активирующих влияний и корковых механизмов, вызывающих разные фазы [3, 7, 15] и наконец, дифференцированная связь разрядов различных нейронов одной и той же структуры с разными фазами вызванного потенциала [10] позволяют более детально охарактеризовать корковые процессы, протекающие при действии условного или безусловного стимулов.

Принято считать, что при осуществлении условного оборонительного рефлекса на свет, подкрепляемый электрокожным болевым раздражением, зрительная и соматосенсорная области коры выполняют различные функции: в первой происходит анализ условного стимула, во второй — безусловного. Задача настоящей работы состояла в том, чтобы, сравнив конфигурацию и латентные периоды вызванных потенциалов на условный и безусловный стимулы в зрительной и соматосенсорной областях коры, попытаться выяснить значение протекающих в этих областях процессов в общемозговой интеграции — функциональной системе условнорефлекторного поведенческого акта.

МЕТОДИКА

Эксперименты проведены на девяти взрослых кроликах, нежестко фиксированных в станке за лапы. Оборонительный условный рефлекс и дифференцировка вырабатывались в один сеанс, в котором кролик получал в среднем около 300 сочетанных и изолированных раздражений. Условным раздражителем были три вспышки света, синхронизированные со звуковыми щелчками и подаваемые с интервалом 700 мсек; через 700 мсек после последней вспышки наносилось подкрепляющее электрокожное раздражение — прямоугольный импульс длительностью 1—500 мсек и амплитудой 40—120 в. Межсигнальные интервалы составляли 30—90 сек.

Дифференцируемым сигналом служили вспышки света, ослабленные желтым светофильтром, также синхронизированные со звуковыми щелчками. Поскольку сетчатка кролика содержит исключительно палочки [26], дифференцировка, очевидно, осуществлялась по яркости. Условные (подкрепляемые) и дифференцировочные раздражения подавались сериями по 25 предъявлений, что диктовалось удобствами последующей обработки вызванных потенциалов.

О выработке условного рефлекса судили по электромиограмме, отводимой от мышц передней лапы. Электрическая активность зрительных и соматосенсорных областей коры отводилась игольчатыми электродами, вкототыми в черепную кость и фиксированными зубным цементом. После усиления с помощью универсальной установки «Биофаз» вызванные потенциалы и ЭМГ параллельно с регистрацией на чернильном самописце записывались на магнитную ленту многоканального «Магнетора» с использованием частотной модуляции, а затем усреднялись на накопительной уста-

новке «Мнемограф». Полоса пропускания всей аппаратуры 1,2—500 мс. Время анализа вызванных потенциалов составляло 400 или 800 мсек, усреднение производилось по 25 реализациям. Анализировались ответы на ток и на первую в серии вспышку света, так как в предыдущих экспериментах мы убедились, что в описываемых условиях ЭМГ-реакция появляется уже после первой вспышки условного сигнала и ответы именно на первую вспышку претерпевают основные изменения в связи с выработкой условного рефлекса; ответы на остальные вспышки подавляются и содержат только первичный комплекс [19].

Постановка настоящей работы требовала анализа именно конфигурации, т. е. временных параметров и компонентного состава вызванных потенциалов, а не их амплитуды.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

До выработки условного рефлекса ответы на свет в зрительной коре у разных животных были весьма различны и содержали неодинаковое число компонентов (ср. рис. 1 и 4). Ответы на белый (будущий условный) и желтый (будущий дифференцировочный) свет имели одинаковую конфигурацию, хотя латентный период ответа на желтый свет обычно был на несколько миллисекунд больше. Зависимость латентного периода вызванных потенциалов от яркости вспышки хорошо известна [20].

В соматосенсорных областях свет также вызывал тот или иной ответ, и только у трех кроликов эти ответы почти отсутствовали (рис. 1). У других трех кроликов вызванные потенциалы содержали даже ранние негативные компоненты [15] с латентным периодом 15—20 мсек (рис. 4).

Как видно из рис. 1 и 4, до выработки условного рефлекса ответы на свет могли быть разными не только в зрительной и соматосенсорной областях коры, но даже и в левой и правой зрительных (рис. 1).

Ответы на электрокожное раздражение также были индивидуальны. В соматосенсорных и зрительных областях они различались только в первых сочетаниях. Уже после 25 сочетаний ранние компоненты ответов на ток и в соматосенсорных и в зрительной областях коры были одинаковы и имели латентный период 10—20 мсек (рис. 4). В этих условиях даже перенос раздражающих электродов с левой лапы на правую не приводил к изменению конфигурации или латентного периода ответа. Ответы начинались первичной позитивностью, но основным характерным компонентом ответа на ток во всех областях была негативность с латентным периодом 25—40 мсек. Длительность ее была крайне индивидуальной и колебалась в пределах от 40 до 200 мсек.

Динамика ответов на электрокожное раздражение при выработке условного рефлекса состояла в упрощении их конфигурации и была однотипной во всех исследованных областях коры (рис. 1).

Ответы на свет, ставший условным сигналом, полностью трансформировались и в зрительной, и в соматосенсорной областях уже через 25—50 сочетаний; в это же время появлялась стабильная условная ЭМГ-реакция. Сравнение конфигураций вызванных потенциалов на условный свет в зрительной и соматосенсорной областях коры показало их выраженное сходство (рис. 1, 2 и 4): совпадали латентные периоды и длительности фаз, особенно негативной, а часто и субкомпоненты. Факт совпадения конфигураций и синхронности развития ответов на условный сигнал во многих структурах мозга уже был неоднократно описан [7, 18, 30, 31]. В лаборатории М. Н. Ливанова отмечена также корреляция между синхронностью вызванных потенциалов и появлением условной двигательной реакции [17].

В наших экспериментах ответы на свет в соматосенсорной коре обязательно содержали короткий ранний компонент, обычно позитивный (рис. 1—3). В двух опытах и до выработки условного рефлекса свет вызывал в соматосенсорной коре ранний негативный компонент, который сохранялся и после выработки (рис. 4). Ранние компоненты имели латентный период 15—20 мсек — такой же, как латентный период ответа в

зрительной коре (рис. 2—4). Появление столь ранних колебаний потенциала в ответ на условный сигнал в пункте подкрепления уже отмечалось в литературе [6]. За ранним компонентом следовали негативности, занимавшая у разных кроликов от 40 до 200 мсек и осложненная различным числом субкомпонентов и позднее позитивное колебание.

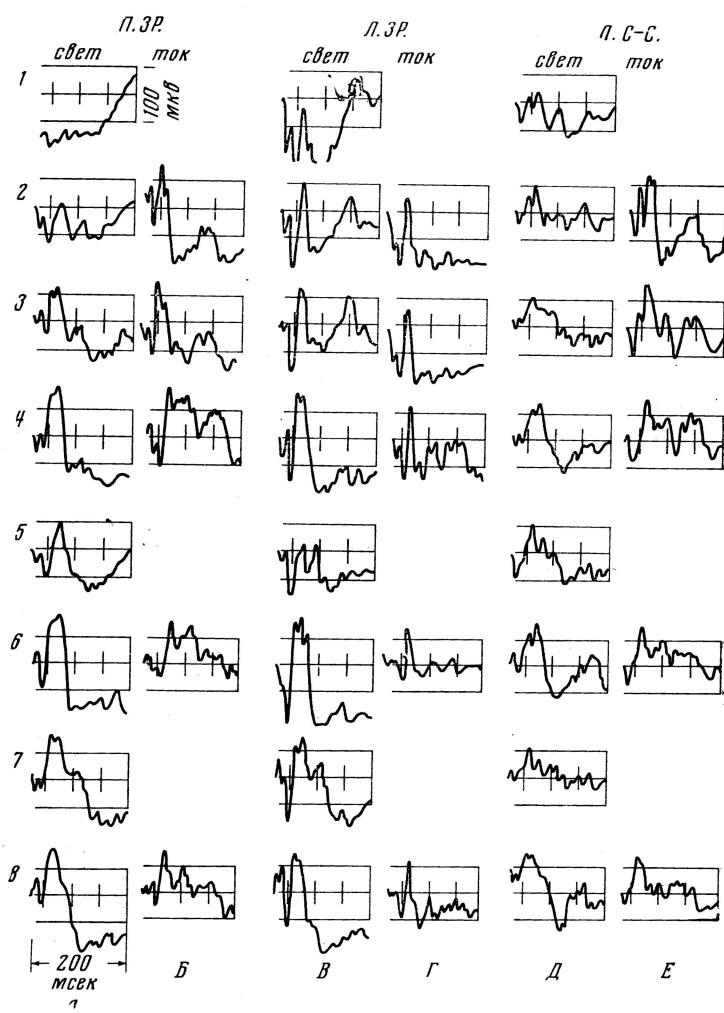


Рис. 1. Вызванные потенциалы на свет и электрокожное раздражение (ток) в правой (П. Зр.) и левой (Л. Зр.) зорильных и левой соматосенсорной (Л. С-С.) областях коры мозга кролика в процессе выработки условного рефлекса. Усреднение по 25 реализаций, кадр 200 мсек. 1 — до сочетаний; 2 — 1—25-е сочетания; 3 — 26—50-е сочетания; 4 — 51—75-е сочетания; 5 — 1—25-е предъявления дифференцируемого желтого света; 6 — продолжение выработки, 76—100-е сочетания; 7 — 51—75-е предъявление дифференцируемого света; 8 — бывший дифференцировочным желтым свет подкрепляется током, 1—25-е сочетания. Для сопоставления конфигураций вызванных потенциалов кадры Е-2, Д-6 и В-6 внесены на рис. 2, а кадры В-6, В-7, Д-6 и Д-7 — на рис. 3.

Сравнение ответов на условный свет и ток в соматосенсорных областях подтвердило наши прежние данные [19] о сходстве их конфигураций. В зрительной коре ответы на свет и ток после выработки также были сходными (рис. 4); если ответ на ток изменялся, то сходство наблюдалось с тем ответом, который был у данного кролика до выработки, а не с тем, который был трансформирован в результате выработки (рис. 1 и 2). Факт сходства конфигураций ответов на условный свет

ток одинаково демонстративно выступал при любой индивидуальной конфигурации вызванных потенциалов (рис. 2 и 4).

Ответы на дифференцируемый свет в зрительной коре в большинстве опытов отличались от условного вызванного потенциала наличием дополнительного негативного колебания и отсутствием или сдвигом во времени поздней позитивности (рис. 3 и 4). В соматосенсорной коре ответы на дифференцировочный свет всегда были выражены хуже, чем до сочета-

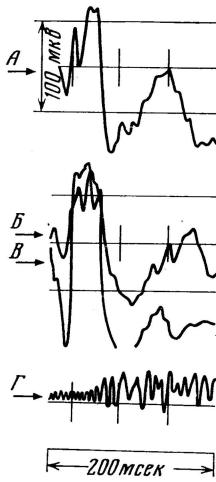


Рис. 2

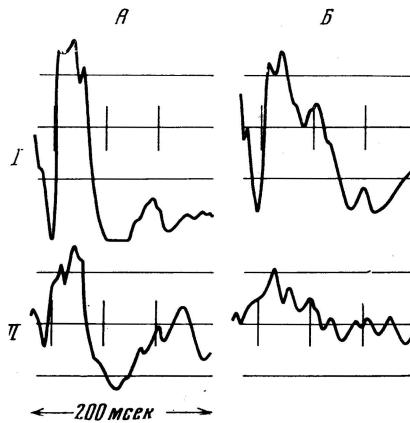


Рис. 3

Рис. 2. Сопоставление вызванных потенциалов между собой и с усредненной условной ЭМГ-реакцией. Тот же опыт, что и на рис. 1. А — ответ на ток в соматосенсорной коре до выработки (кадр Е-2 на рис. 1); Б — ответ на свет в соматосенсорной коре после выработки (кадр Д-6 на рис. 1); В — ответ на свет в левой зрительной коре после выработки (кадр В-6 на рис. 1); Г — усредненная условная ЭМГ-реакция, 76—100-е сочетания

Рис. 3. Сравнение ответов на условный (А) и дифференцируемый (Б) свет в зрительной I (кадры В-6 и В-7 на рис. 1) и соматосенсорной II (кадры Д-6 и Д-7 на рис. 1) областях коры. Тот же опыт, что и на рис. 1

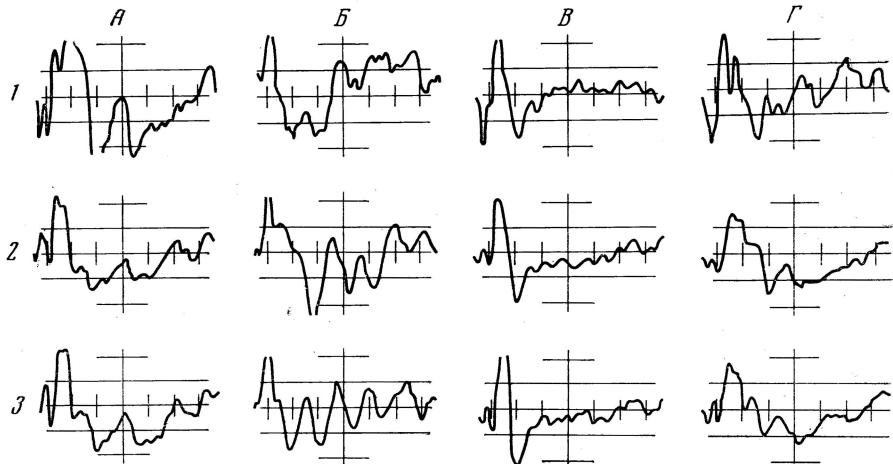


Рис. 4. Сравнение ответов в левой зрительной (1) и в соматосенсорных левой (2) и правой (3) областях коры на свет до выработки (А), электрокожное подкрепляющее раздражение (Б), условный свет В (25—50-е сочетания) и дифференцируемый желтый свет Г (25—50-е предъявления). Усреднения по 25 реализаций, кадр 400 мсек

ний, не имели сходства с ответом на ток или условный сигнал и не содержали ранних компонентов (рис. 1, 3 и 4). При подкреплении дифференцировочного света сразу приобретали все свойства условного как в зрительной, так и в соматосенсорной областях (рис. 1).

Условная ЭМГ-реакция появлялась после 25—50 сочетаний и имела относительно стабильный латентный период у каждого кролика (от 50 до 300 мсек). ЭМГ-реакция начиналась в момент заднего фронта негативности и позднего позитивного колебания (рис. 2). Дифференцировка по показателю ЭМГ-реакции достигала 70—80% уровня после 25—75 изолированных предъявлений дифференцируемого света.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Представленные данные и сопоставление их с литературой показывают, что феномен, сопровождающий выработку условного рефлекса, состоит не просто в генерализации или трансформации вызванных потенциалов на свет, а в том, что ответы на условный сигнал в зрительной и соматосенсорной областях коры становятся синхронными и одинаковыми по конфигурации, причем такими же, какими до сочетаний были ответы на подкрепляющее электрокожное раздражение. Эта закономерность проявляется у всех животных при любой индивидуальной конфигурации вызванных потенциалов.

Ключ к пониманию этого феномена — отмеченное и в настоящей работе и в литературе [24, 27] совпадение времени развития вызванного потенциала с латентным периодом двигательной реакции. Процессы, протекающие в этот интервал времени, являются результатом предшествовавшего обучения и непосредственно определяют появление адекватного эффекторного ответа. Следовательно, вызванный потенциал соответствует по времени всем процессам, ведущим к появлению условного поведенческого акта, а не только процессам анализа условного сигнала.

Классические представления, согласно которым условная реакция — результат поступательного движения возбуждения по «дуге» условного рефлекса, требуют последовательного включения структур и, очевидно, не могут объяснить одновременность процессов в зрительной и соматосенсорной областях коры. С точки зрения теории функциональной системы, в интервале между стимулом и реакцией должны происходить процессы афферентного синтеза и принятия решения, которые носят системный характер и требуют не последовательной, а именно одновременной активности элементов, принимающих участие в этих процессах. Сходство и синхронность развития вызванных потенциалов на условный сигнал в различных областях, выполняющих различные функции, заставляют предполагать, что вызванные потенциалы отражают не специфические процессы, связанные с частной функцией данной структуры, а системные, общие всем структурам — процессы афферентного синтеза и принятия решения.

Согласно теории функциональной системы, афферентный синтез мыслится как конвергенция разнородных информации на одних и тех же интегративных нейронах; активность на выходе этих клеток, отражающая в переработанном виде специфическую интеграцию афферентных влияний, представляет собой решение — выбор одной из возможных альтернатив. Принятие решения — многозначный процесс. В моторных структурах он соответствует выбору адекватной реакции, в зрительном анализаторе — устранению неопределенности относительно подействовавшего стимула, а в соматосенсорном — устранению неопределенности относительно будущего подкрепления. Специфика процессов в каждой структуре может определяться только специфичностью реагирующих нейронов и не находит отражения в конфигурации вызванных ответов.

Возникновение корковых вызванных потенциалов связано с поступлением в кору активирующих влияний из различных источников [3, 7, 15]; тот факт, что у бодрствующего кролика до и после выработки условного рефлекса один и тот же раздражитель может вызывать ответы совершенно различной конфигурации, а разные стимулы — свет и ток — одинаковые ответы, причем в различных областях, показывает, что ни источники подкорковых влияний, ни области коры, куда они адресуются, не остаются постоянными и не определяются параметрами или модальностью стимула.

Стимул только «запускает» ту или иную систему взаимоотношений между различными структурами, уже существующую до действия стимула как «предпусковая интеграция» [2, 21, 22]. В этом смысле следует полностью согласиться с точкой зрения Джона [30—32], согласно которой вызванный потенциал отражает «эндогенную активность мозга».

Сходство ответов на условное и безусловное раздражения может быть следствием того, что оба стимула запускают сходные функциональные системы с одинаковым составом компонентов афферентного синтеза и, следовательно, с одинаковым составом структур, участвующих в формировании предпусковых интеграций и корковых вызванных потенциалов. Сходство самих функциональных систем условнорефлекторного и безусловнорефлекторного поведенческих актов в конкретных условиях наших экспериментов определялось идентичностью системообразующих факторов — обе реакции имели целью избежание или уменьшение повреждающего действия раздражителя [14, 16]. В то же время относительная независимость динамики ответов на свет и ток (рис. 1) позволяет предполагать, что условный и безусловный стимулы запускают не одну и ту же, а разные, хотя и сходные, предпусковые интеграции, механизмы формирования которых под влиянием системообразующего фактора требуют дальнейших исследований.

Существуют многочисленные данные относительно связи вызванных потенциалов с обработкой сенсорной информации [24, 34]. Очевидно, что прежде чем условный сигнал будет использован в поведении, он должен быть идентифицирован.

Поскольку в наших экспериментах условный свет вызывал в соматосенсорной коре ответ с латентным периодом 15—20 мсек, а дифференцировочный не вызывал, следует предположить, что идентификация света происходит уже в течение латентного периода коркового вызванного потенциала. Это время (15—20 мсек) сопоставимо со временем узнавания и у человека [12]. Подробное рассмотрение этого вопроса приводит к предположению, что такая скорость узнавания возможна только при использовании механизмов предвидения, когда узнавание может быть результатом сличения свойств стимула и свойств рецептивных полей специально настроенных нейронов. Для нас сейчас важно отметить, что процессы обработки информации, направленные на идентификацию условного стимула, должны заканчиваться до возникновения коркового вызванного потенциала.

Процессы же, соответствующие вызванному потенциалу, и в зрительной, и в соматосенсорной областях коры представляют собой обработку информации, направленную не на идентификацию стимула, а на использование его в осуществлении поведенческого акта. Фактически это одновременная обработка всей имеющейся информации, используемой в афферентном синтезе для принятия решения, а не только информации о по-действовавшем стимуле.

Гипотеза о связи вызванных потенциалов именно с системными процессами позволяет объяснить хорошо показанную в литературе зависимость конфигурации вызванных потенциалов от всех факторов внешней и внутренней среды, которые, по теории функциональной системы, являются информационными составляющими афферентного синтеза и оп-

ределяют состав структур, участвующих в этом процессе. Так, показано, что вызванные потенциалы зависят от параметров стимула [23, 33] количества информации, содержащейся в стимуле [34], внимания [29], степени неопределенности ситуации [34], характера будущего двигательного ответа [31, 33], качества подкрепления [21, 22, 31], фазы дыхания и ЭКГ [25] и т. д.

Различные компоненты вызванных потенциалов функционально неоднозначны [28, 30, 32]. Сопоставляя их последовательность и временную структуру процессов функциональной системы, логично предположить, что первичные ответы во всех структурах, где они возникают, соответствуют моменту извлечения из памяти информации, которая будет использована в афферентном синтезе; негативный компонент, часто содержащий различные субкомпоненты, соответствует приходу в кору возбуждений, составляющих афферентный синтез; позднее позитивное колебание, совпадающее по времени с началом условной ЭМГ-реакции, отражает окончание процессов афферентного синтеза и принятия решения. Однако для проверки этих предположений необходимо изучить нейронные механизмы афферентного синтеза и принятия решения, что является наиболее интересной задачей будущих исследований.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Данные, представленные в настоящей работе, и их анализ с позиций теории функциональной системы показывают, что процессы, протекающие при осуществлении условного рефлекса в зрительной и соматосенсорной областях коры и совпадающие по времени с вызванными потенциалами,— это процессы афферентного синтеза и принятия решения. Феномен трансформации вызванных потенциалов при выработке условного рефлекса отражает не поступательное движение возбуждения по «дуге» условного рефлекса, а одновременное вовлечение обеих областей коры в новую общемозговую интеграцию — функциональную систему условно-рефлекторного поведенческого акта.

Функциональная специфика процессов, протекающих при осуществлении условного рефлекса в различных областях коры, обеспечивается специфичностью реагирующих нейронов и не находит отражения в конфигурации вызванных потенциалов, которые являются коррелятами процессов интеграции различных структур мозга в единую функциональную систему поведенческого акта.

Поступило
14.VIII.1972

Литература

1. Анохин П. К. В кн.: Проблемы центра и периферии. Горький, 1935, стр. 11.
2. Анохин П. К. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., Изд-во АМН СССР, 1949, стр. 9.
3. Анохин П. К. Современные проблемы электрофизиологических исследований нервной системы. М., «Наука», 1964, стр. 132.
4. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., «Медицина», 1968.
5. Анохин П. К. Успехи физиол. наук, 1970, т. 1, № 1, стр. 19.
6. Артемьев В. В. В кн.: Основные вопросы электрофизиологии ЦНС. Киев, 1962, стр. 96.
7. Атак-Мурадова Ф. А. В кн.: Системная организация физиологических функций. М., «Медицина», 1969, стр. 118.
8. Бернс Б. Неопределенность в нервной системе. М., «Мир», 1969, стр. 220.
9. Бузер П. и Эмбер М. В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., «Мир», 1964, стр. 214.
10. Васильевский Н. Н. и Сороко С. И. Ж. высш. нервн. деят., 1970, т. 20, № 4, стр. 621.
11. Гасанов У. Г. Ж. высш. нервн. деят., 1965, т. 15, № 4, стр. 631.
12. Глезер В. Д. и Невская А. А. В кн.: Физиология сенсорных систем, ч. I. Физиология зрения. Л., «Наука», 1971, стр. 319.

13. Джаспер Г., Риччи Г. и Доун Б. В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., Изд-во АН СССР, 1962, стр. 129.
14. Иванова Н. Г. Ж. высш. нервн. деят., 1970, т. 20, № 4, стр. 468.
15. Кулланда К. М., В кн.: Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. М., «Медицина», 1968, стр. 36
16. Лаптев И. И. В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., Изд-во АМН СССР, 1949, стр. 461.
17. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., «Наука», 1972.
18. Наумова Т. С. Электрофизиологический анализ механизмов формирования условного рефлекса. М., «Медицина», 1968.
19. Швырков В. Б. и Величкина С. В. В кн.: Кибернетические аспекты в изучении работы мозга. М., «Наука», 1970, стр. 109.
20. Шевелев И. А. В кн.: Физиология сенсорных систем, ч. I. Физиология зрения. Л., «Наука», 1971, стр. 180.
21. Шумилина А. И. В кн.: Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. М., «Медицина», 1965, стр. 240.
22. Шумилина А. И. В кн.: Кибернетические аспекты в изучении работы мозга. М., Наука, 1970, стр. 47.
23. Beck Ch. a. Rosner B. Physiol. a. Behavior, 1968, v. 3, № 6, p. 947.
24. Buchsbaum M. a. Fedio P. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1969, v. 26, No. 3, p. 266.
25. Callaway E. a. Buchsbaum M. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1965, v. 19, No. 5, p. 476.
26. Cone R. J. Gen. Physiol., 1963, v. 46, p. 1267.
27. Eason R., Oden D. a. White C. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1967, v. 23, No. 1, p. 213.
28. Fox S. a. Ruddell A. J. Neurophysiol., 1970, v. 33, No. 4, p. 548.
29. Garcia-Austt E., Bagacz J. a. Vanzulla E. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1964, v. 17, No. 1, p. 136.
30. John E. a. Morgades P. Exptl. Neurol., 1969, v. 23, No. 2, p. 412.
31. John E., Shimocochi M. a. Bartlett F. Science, 1969, v. 164, No. 3887, p. 1534.
32. Ruchkin D. a. John E. Science, 1966, v. 153, No. 3732, p. 87.
33. Spinelli D. a. Pribram K. Brain Res., 1970, v. 17, p. 377.
34. Sutton S., Tueting P. a. Zubin J. Science, 1967, v. 155, No. 3768, p. 1436.

THE ROLE OF ANALYSERS OF CONDITIONED AND UNCONDITIONED STIMULI IN THE FUNCTIONAL SYSTEM OF A CONDITIONED BEHAVIORAL ACT

V. B. SHVYRKOV and B. N. BEZDENEZHNYKH

Institute of Psychology, USSR Academy of Sciences, Moscow

Experiments on rabbits have shown that in the course of defensive conditioning the averaged evoked potentials (AEP) to the conditioned photic stimulus in the visual and somato-sensory cortical areas become synchronous and of a similar configuration. They are composed of the same components which before elaboration were observed in the response to the electrocutaneous reinforcing stimulus. These data and the coincidence of the time of the evoked potential development with latency of the conditioned EMG reaction lead to the assumption that the evoked potentials are the correlate of the processes of afferent synthesis and of taking a decision.

The achievement of the conditioned reflex does not bring about a successive excitation of the analysers of conditioned and unconditioned stimuli. The visual and simato-sensory cortical areas are simultaneously involved in the processes of afferent synthesis and of taking decisions.